

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Zoologie



**Bc. Lucie Marhounová**

**Testování schopnosti „object permanence“ u sýkor a vliv  
neofobie a individuálních exploračních strategií na úspěšnost  
sýkor v kognitivních úlohách**

Diplomová práce

Školitelka: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

Praha, 2015

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 27. 4. 2015

podpis: .....

## **Poděkování**

Ráda bych na tomto místě poděkovala své školitelce Evě Landové za vedení mé práce, mnoho přínosných rad při navrhování experimentu a při finálním zpracování dat. Dále mnohokrát děkuji doc. Fryntovi za jeho cenné rady a pomoc v oblasti statistiky. Můj velký dík patří také celé skupině kognitivní etologie v Českých Budějovicích, zejména Davidovi, Petrovi, Jáje a Tomovi, za poskytnutí zázemí pro mé pokusy, vřelou spolupráci a péči o sýkory v době mé nepřítomnosti, jelikož bez nich by téměř nebylo možné uskutečnit tento časově náročný experiment.

Práce byla finančně podporována z grantu GA UK 832214.

## Abstrakt

Kognitivní schopnost object permanence (OP) je fenomén, který živočichům umožňuje vnímat existenci dočasně skrytých objektů, a to na základě mentální reprezentace těchto objektů v mysli, tedy i v situacích, kdy je nelze vnímat bezprostředně pomocí smyslů. U lidí se tato schopnost vyvíjí v šesti kvalitativních stádiích v průběhu rané ontogeneze, během nichž dochází ke změnám ve způsobu vnímání časoprostorových vztahů mezi hmotnými objekty. Současný výzkum na poli kognitivní etologie prokázal, že nejen lidé, ale také primáti, šelmy a několik druhů ptáků také dosahují různých stádií této schopnosti v závislosti na různých faktorech, např. komplexitě jejich sociálního uspořádání či na způsobech získávání potravy. Schopnost OP byla předmětem zájmu několika studií u ptáků, kteří ukládají potravu (food-storing), nicméně dosud byli testováni pouze ptáci v rámci čeledi krkavcovitých (Corvidae), kteří všichni do jisté míry potravu ukládají. V této práci je analyzován možný vztah mezi food-storingem a schopností object permanence u druhů sýkora uhelníček (*Periparus ater*, N=23) a sýkora koňadra (*Parus major*, N=24), z nichž první jmenovaný druh je food-storující a druhý nikoliv. Cílem bylo zjistit, jakého stupně schopnosti OP dosahují a zda existuje rozdíl mezi těmito druhy v závislosti na jejich potravní ekologii. Výsledky ukazují, že food-storující sýkory uhelníčky průkazně úspěšněji hledají objekty v úlohách, ve kterých je objekt zcela zakrytý. Naproti tomu většina koňader nebyla schopna tuto úlohu řešit. Limitní stádium pro oba druhy je však patrně 4. stádium, jelikož při hledání objektu skrytého na jedné ze dvou možných pozic používaly sýkory spíše alternativní strategie než mentální reprezentaci. Velká interindividuální variabilita v kognitivním výkonu v testu OP byla dále porovnána s výsledky v testu neofobie. Ukázalo se, že míra neofobie u sýkor uhelníčků silně koreluje s jejich úspěšností v třetí úloze testu OP, zatímco u koňader tento jev prokázán nebyl.

**Klíčová slova:** Paridae, sýkora uhelníček, sýkora koňadra, food-storing, neofobie, kognitivní funkce, novel object test

## **Abstract**

Object permanence (OP) is a cognitive ability that enables animals to mentally represent the existence of hidden objects even if they can not be perceived by senses. In humans, OP develops during six qualitative stages, in which the understanding of relationships between objects in space and time changes. Current research shows that primates, some carnivores and several species of birds also acquire various degrees of this ability depending on their social life and foraging strategies. Many studies of OP have focused on food-storing birds but yet only in the Corvidae family. Therefore we decided to test this ability in two species of the Paridae family, food-storing coal tit (*Periparus ater*, N=23) and non-storing great tit (*Parus major*, N=24) to find out which stage they can achieve and whether there is a difference between these species in relation to their caching ability. Our results suggest that food-storing coal tits search for completely hidden objects significantly better than great tits. Most of the great tits were not able to solve this task. However, the upper limit for both species is probably Stage 4 because coal tits probably solved OP tasks with more screens randomly or used alternative strategies rather than mental representation. Substantial interindividual variability in the cognitive performance was correlated with the results of the neophobia test. Our results suggest that individual rate of neophobia strongly correlates with OP performance in coal tits but not in great tits.

**Keywords:** Paridae, coal tit, great tit, food-storing, neophobia, cognitive functions, novel object test

## **OBSAH:**

<b>ÚVOD.....</b>	<b>8</b>
<b>1 LITERÁRNÍ PŘEHLED .....</b>	<b>10</b>
1.1 Vytváření konceptu objektu u dětí.....	10
1.2 Piagetova teorie.....	11
1.3 Výzkum neurálních mechanismů schopnosti object permanence .....	14
1.4 Srovnávací výzkum schopnosti object permanence .....	16
1.4.1 Metody testování.....	16
1.4.2 Problémy komparativních kognitivních studií u zvířat.....	20
1.4.3 Výzkum object permanence u primátů .....	21
1.4.4 Výzkum object permanence u dalších savců .....	25
1.4.5 Výzkum object permanence u ptáků .....	25
1.5 Prostorová paměť u ptáků a ukládání potravy: souvisí ukládání potravy se schopností object permanence?.....	28
1.5.1 Food-storing u sýkory uhelníček.....	29
1.5.2 Prostorová paměť u sýkory uhelníček a sýkory koňadry.....	30
1.6 Neofobie a její vliv na individuální variabilitu v řešení kognitivních úloh.....	31
<b>2 TESTOVANÉ HYPOTÉZY .....</b>	<b>34</b>
2.1 Object permanence .....	34
2.2 Neofobie a object permanence.....	34
2.3 Cíle práce .....	35
<b>3 METODIKA PRÁCE .....</b>	<b>36</b>
3.1 Testované subjekty .....	36
3.2 Experiment I: Object permanence .....	36
3.2.1 Experimentální aparatura .....	36
3.2.2 Behaviorální procedura .....	37
3.2.3 Hodnocení výsledků.....	41
3.3 Experiment II: Test neofobie (nový objekt) .....	42
3.3.1 Experimentální aparatura .....	42
3.3.2 Design pokusu.....	42

<b>4 VÝSLEDKY .....</b>	<b>44</b>
4.1 Výsledky testu object permanence .....	44
4.2 Výsledky testu neofobie.....	49
4.3 Výsledky – vzájemný vztah neofobie a schopnosti object permanence .....	52
<b>5 DISKUSE.....</b>	<b>54</b>
5.1 Diskuse výsledků – object permanence .....	54
5.2 Diskuse výsledků – test neofobie.....	57
5.3 Obecná diskuse .....	60
5.3.1 Potenciální vztah mezi food-storingem a schopností object permanence.....	60
5.3.1 Schopnost stálosti objektu (OP) u sýkor uhelníčků a sýkor koňader.....	63
<b>6 ZÁVĚR .....</b>	<b>69</b>
<b>7 LITERATURA.....</b>	<b>71</b>
<b>8 PŘÍLOHY .....</b>	<b>80</b>
Příloha I .....	80
Příloha II .....	82
Příloha III.....	86

## Úvod

V první polovině 20. století se mnozí vývojoví psychologové začali zabývat otázkami, kdy a jak dochází v průběhu lidské ontogeneze k rozvoji kognitivního vnímání hmotného světa, kdy začínáme objekty chápat jako samostatné entity, které podléhají fyzikálním zákonům. Nejdále tento koncept dovedl Jean Piaget, který si povšimnul, že očima dětí je svět vnímán jinak. Objekty, které se před nimi objevují a zase mizí, jsou zpočátku vnímány spíše jako prchlivé obrazy, které pro děti prakticky přestanou existovat v situacích, kdy zmizí z dohledu a nejsou přístupné jiným smyslům (Piaget, 1952, 1954). Schopnost vnímat přetrvávající existenci předmětů v čase a prostoru Piaget nazval „object permanence“ (OP) a popsal, jak se tato schopnost v průběhu prvních dvou let dítěte vyvíjí společně se zráním sensomotorického systému. Přejít k mentální reprezentaci skrytých objektů totiž není náhlý, nýbrž dochází k postupnému dozrávání této schopnosti skrz šest specifických stádií, která jsou milníky v rozvoji vnímání vztahů mezi objekty v čase a prostoru (Piaget, 1954).

Ovšem nejen lidé, ale také mnoho jiných živočichů na různých zoologických úrovních dosahuje určité úrovně schopnosti OP, jelikož tvoří jeden ze základních aspektů kognice. Například 4. stádium, aktivní hledání objektů, které viditelně zmizely, je pro mnohé živočichy kritickou schopností při získávání a extrakci ukryté potravy, schopností predikovat pohyb kořisti nebo naopak predátora (Hauser, 2001). Je ale také zásadní schopností pro zvířata žijící v komplexních sociálních organizacích, ve kterých je důležité vnímat, či dokonce predikovat pohyb ostatních členů skupiny, jako je tomu u některých primátů (Tomasello, Call, 1997). Od druhé poloviny 20. století do současnosti je schopnost object permanence intenzivně zkoumána také na poli kognitivní etologie, především u primátů, domestikovaných šelem, ale také mnoha druhů ptáků. Většina studií však věnovala pozornost pouze druhům, které aspirují na plně vyvinutou schopnost object permanence, které člověk dosahuje zhruba ve dvou letech života. Ukázalo se, že plně vyvinutou schopnost OP mají např. lidoopi a krkavcovití ptáci (Call, 2000; Ujfalussy et al., 2013). Většina živočichů ovšem nedosahuje tohoto stupně OP, mnohé druhy dokonce přežívají dobře bez této schopnosti, jelikož mají vyvinuté odlišné mechanismy pro detekci skrytých objektů, např. detekování objektů pomocí jiných smyslů. Lze předpokládat, že většina vyšších obratlovců bude někde na střední cestě mezi těmito dvěma konci. Stupeň vývoje těchto schopností je výsledkem dlouhodobé evoluce živočichů pod specifickými



selekčními tlaky v různých ekologických podmínkách. Při studiu fenoménu OP u zvířat se tudíž uvažuje o ekologických a behaviorálních faktorech, které by mohly souviset se stupněm vývoje této schopnosti.

Jedním z těchto faktorů by mohl být food-storing neboli ukládání potravy do skrýší. Tato teorie byla intenzivně prostudována u čeledi krkavcovitých (Corvidae). Ukázalo se, že všechny testované druhy krkavcovitých - straka obecná (*Pica pica*), sojka obecná (*Garrulus glandarius*), vrána černá (*Corvus corone*), kavka obecná (*Corvus monedula*), krkavec velký (*Corvus corax*) dosahují plně vyvinuté schopnosti OP, nicméně komplexní kognitivní schopnosti krkavcovitých ptáků mají patrně základ již v mnohem základnějších aspektech chování, než je schopnost food-storingu (Ujfalussy et al., 2013). Všichni krkavcovití ptáci navíc podle Štorchová et al. (2010) více či méně potravu ukládají. Hypotézu, že food-storující ptáci by měli být schopní reprezentovat existenci skrytých objektů, jsme se tudíž rozhodli otestovat na dvou druzích čeledi Paridae – sýkoře uhelníček (*Periparus ater*), která si potravní skrýše vytváří a sýkoře koňadře (*Parus major*), která potravu neukládá. Sýkory koňadry i uhelníčky jsou zároveň často používaným modelem pro různé kognitivní úlohy, které svou metodikou mnohdy vyžadují schopnost hledat zakryté objekty.

U sýkor se však v zajetí často projevují značné interindividuální rozdíly v kognitivních výkonech, což může souviset s věkem, pohlavím ale také personalitou (Arnold et al., 2007; Biondi et al., 2010). Kromě experimentu object permanence byly sýkory testovány také v testu neofobie, který u sýkor zjišťuje individuální míru neofobní reakce při přibližování se k novým objektům. Jedním z dalších cílů této práce je pokusit se zjistit, zda má neofobie vliv na variabilitu kognitivních výkonů na vnitrodruhové úrovni. Dalším cílem této práce je prozkoumat možný mezidruhový rozdíl v míře neofobie a dále individuální strategie ptáků při opakované exploraci nového objektu, u kterého se mění aspekt barvy.

# 1 Literární přehled

## Základní teoretická východiska pro vznik kvalitativní srovnávací úlohy testující schopnost vnímat stálost objektu neboli „object permanence“

### 1.1 Vytváření konceptu objektu u dětí

V polovině minulého století se v oblasti vývojové psychologie začaly formovat teoretické rámce, které se pokoušely objasnit raný kognitivní vývoj dítěte. Jedním z nejvýznamnějších průkopníků v této oblasti byl švýcarský vývojový psycholog a přírodovědec Jean Piaget, který se jako jeden z prvních pokusil souhrnně popsat období, ve kterém se u dětí vyvíjí a mění způsob nahlížení objektů a událostí společně s jejich sensomotorickým vývojem. V této době se zrodila teorie kognitivní schopnosti „object permanence“ (OP) neboli česky „stálost objektu“. Tyto termíny obecně představují naše přesvědčení, že objekty, které jsou fyzicky součástí našeho světa, jsou trvalé a zaujímají určitý prostor, a to i v situacích, kdy dočasně zmizí z našeho zorného pole (Piaget, 1952, 1954). Zároveň však jde také o přesvědčení v tzv. preexistenci objektů, které se právě objevily (Bower, 1967; Thinés et al. 1991). Víru v preexistenci hmotných objektů lze dobře demonstrovat na situaci, kdy rozsvítíme světlo v temné místnosti. Objekty, které v místnosti spatříme, považujeme automaticky za existující i v době před rozsvícením. Avšak očima kojence jsou předměty vnímány jinak, spíše jako pouhé obrazy, které zmizí-li z dohledu, zmizí i z mysli (Piaget, 1954). Ruku v ruce s tím, jak dítě poznává svět pomocí svých smyslů a integruje zrakové a hmatové informace s vlastní pohybovou činností, dozrává také nervová soustava a dochází ke kognitivním změnám v chápání objektů a vztahů mezi nimi. Podle Piageta je object permanence velmi fundamentální lidskou schopností, která se vyvíjí neoddělitelně s dozráváním senzomotorického systému a se zkušenostmi s mizejícími a znovu se objevujícími předměty (Piaget, 1954). Schopnosti OP v kognitivním vývoji předchází ucelení si chápání identity objektu (numerické identity). Pokud by totiž nebylo numerické identity, každý objekt, který by se znovu objevil, by byl považován za objekt nový (Meltzoff, Moore, 1998). Rozvoj schopnosti OP je u dítěte dovršen zhruba kolem druhého roku života. V této době již děti umí přisuzovat kontinuální existenci v čase a prostoru každému stabilnímu objektu, který je přístupný jejich

sensomotorickému vnímání. Jinak řečeno, vývoj mentální reprezentace objektů je Piagetem také popisován jako překročení takzvaného „tady a teď“ světa kojenců.

## 1.2 Piagetova teorie

Piaget zakládal svoje teorie na dlouhodobém pozorování kognitivního vývoje svých tří dětí, zejména v jejich sensomotorickém období (od narození do zhruba 18-24 měsíců života). S postupujícím věkem u dětí dochází k vytváření identity pro jednotlivé objekty a kombinování sensorických a motorických reakcí, které dítě postupně koordinuje do řízených jednoduchých akcí. Piaget dělí sensomotorické období do šesti obecných úrovní, které korespondují se šesti kvalitativně odlišnými stádii schopnosti object permanence (Piaget, 1954):

1. *Reflexní úroveň (Stádium 1)* – Dítě v neonatálním období (0-28 dní) zpočátku nereaguje na objekty, které se kolem něj objevují, jelikož ještě není schopno si plně uvědomovat jejich existenci.
2. *Úroveň primárních kruhových reakcí (Stádium 2)* – V období 1. až 4. měsíce po narození se dítě dokáže vizuálně orientovat ve směru objektů, případně je následovat pohybem ruky.
3. *Úroveň sekundárních kruhových reakcí (Stádium 3)* – Ve věku 4. až 9. měsíců se dítě začíná zajímat o okolní objekty a dokáže koordinovat svou motorickou činnost k získání částečně zakrytého objektu. Pokud je ovšem daný předmět zakryt celý, dítě se o něj přestane zajímat nebo se tváří překvapeně/zmateně.
4. *Úroveň koordinace sekundárních kruhových reakcí (Stádium 4)* – V období kolem 9. až 12. měsíce života si dítě vytváří základní povědomí o stálosti objektů v čase a prostoru. Charakterizuje jej také cílená motorická činnost. Pokud je např. dítěti ukryta hračka pod kus látky, dítě se snaží látku nadzvednout a objekt získat. Toto stádium se někdy dělí na dvě fáze – stádium 4a, kdy dítě najde skrytý objekt pouze v případě, že před ukrytím iniciovalo pohyb k jeho získání a stádium 4b, kdy již tento pohyb není nutný. V tomto období ale u dětí dochází k jevu, kdy mají tendence vracet se k lokalitě, kde objekt poprvé úspěšně objevily, i když byl objekt viditelně ukryt na jiném místě. Tento jev se nazývá „A-not-B error“. Diamond (1990) se domnívá, že A-not-B error může být způsoben tím, že si dítě vytvoří

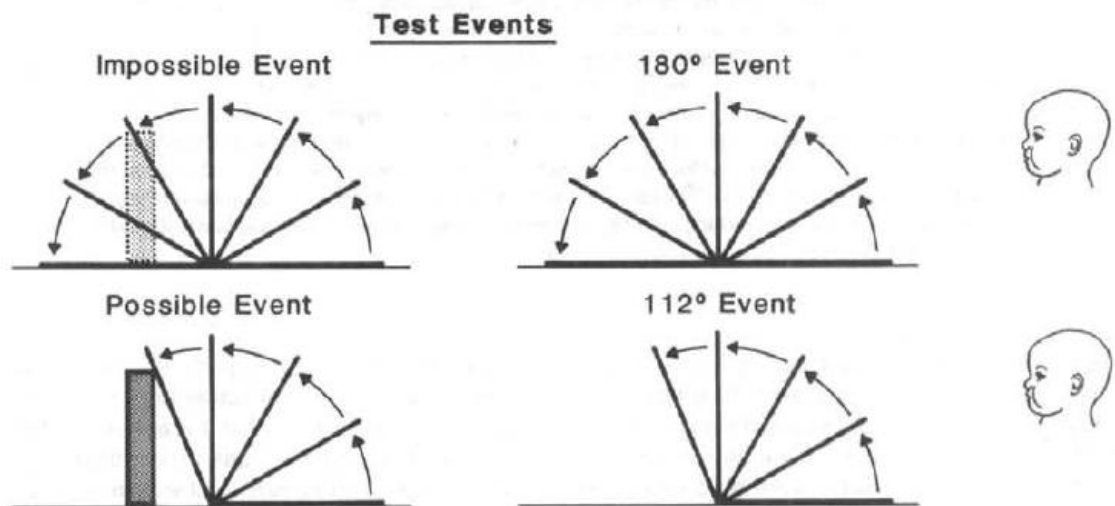
asociaci odměny s prvním místem, kde ji úspěšně najde. Další vysvětlení by mohlo plynout z egocentricity dítěte v sensomotorické periodě (Piaget, 1954), kdy dítě vnímá veškeré dění vztažené na sebe a při změně umístění objektu se vrací k místu své předchozí akce (Harris, 1975; Baillargeon et al. 1985).

5. *Úroveň terciárních kruhových reakcí (Stádium 5)* – Mezi 12-18 měsíci života se u dětí již „A-not-B error“ nevyskytuje a zároveň jsou schopné objevit předmět, který byl postupně viditelně ukrýván za více zástěn.
6. *Úroveň mentální kombinace (Stádium 6)* – Poslední vývojové stadium object permanence se vyvíjí do 24 měsíců od narození. V této fázi již dítě rozumí kontinuální existenci objektů v čase a prostoru a dokáže mentálně reprezentovat trajektorii skrytého objektu i pouze na základě nepřímých ukazatelů.

Původní Piagetova teorie byla ovšem pozdějšími studii v určitých bodech zpochybňována a podrobena kritice. Od doby, co Piaget studoval sensomotorický vývoj na svých dětech, značně vzrostl počet prací zkoumajících empiricky jeho teorii. Vzhledem ke konzistentnosti těchto nových studií je původní rámec nabourán a vystaven na nových informacích.

Autoři Meltzoff a Moore (1998) se domnívají, že existuje nedorozumění v tom, jak je fenomén OP chápán, a vnášejí do problematiky tzv. empirický paradox. Tento paradox vznikl jako reakce na pozdější studie, které narozdíl od Piageta tvrdí, že i dítě staré tři měsíce dokáže mentálně reprezentovat skrytý objekt, pokud se zvolí odlišná metodika (Baillargeon et al. 1985; Baillargeon, 1987; Baillargeon a Graber, 1987; Aguiar a Baillargeon, 2001). Tyto studie kritizují zejména fakt, že neschopnost nalézt objekt v nižším věku může plynout z nedostatečně vyvinuté schopnosti koordinovat sekvenci pohybových akcí potřebných k získání objektu (Baillargeon, 1987). Baillargeon et al. zvolili v sérii svých studií nové přístupy, založené na testování porozumění pravidlu, že jedno pevné těleso nemůže v prostoru procházet místem, kde se v danou chvíli nachází jiné pevné těleso, tzv. princip tuhosti („solidity principle“). Děti byly v tomto experimentu vystaveny řadě situací, z nichž část byla fyzikálně uskutečnitelná a část nikoliv. Pokusná aparatura se skládala z dřevěné desky, která se překlápěla v oblouku 180°, na způsob padacího mostu. V reálných situacích se deska zastavila o předmět, který

byl postaven do její dráhy. V nereálné situaci deska tímto předmětem prošla (viz obr. 1). Děti reagovaly podstatně delší latencí při pozorování nereálných událostí, což si autoři vysvětlují jako porozumění základním principům tuhosti a kontinuity objektů v prostoru (Baillargeon et al. 1985; Baillargeon, 1987; Baillargeon, Graber, 1987).



**Obr. 1** Série reálných a nereálných událostí (převzato od Baillargeon, 1987).

Další z podobných experimentů, který také potvrzuje schopnost chápat stálost objektu u čtyřměsíčních kojenců, provedli pomocí prezentací reálných a nereálných událostí na 2D monitoru Durand a Lecuyér (2002).

Shinsky a Munakata (2003) se pokusili zjistit, jestli existuje rozdíl mezi hledáním objektu, který byl zahalen tmou a objektem, který byl zakryt látkou. Pokud byla šestiapůlměsíčním dětem ukázána hračka a následně se zhaslo světlo, dítě se po objektu natáhlo. Ovšem pokud byla hračka skryta pod kus látky, děti ji nehledaly. Autoři si výsledky vysvětlují tak, že při zhasnutí se nenaruší plánovaná motorická akce dítěte, tedy přímé natáhnutí se po hračce. V případě, že jim stojí v cestě látka zakrývající hračku, může být tato činnost přerušena a dítě tzv. „ztratí nit“. Výsledky ale dokazují, že již ve věku kolem šesti měsíců si děti mohou vytvářet jistou mentální reprezentaci objektů (Shinsky, Munakata, 2003).

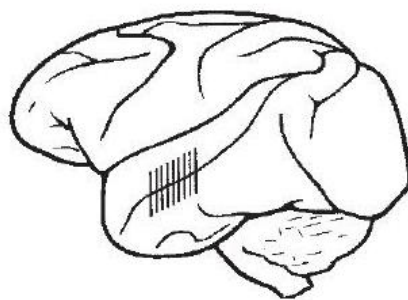
Piaget naproti tomu ve své práci uvádí, že nejnižší věk, ve kterém kojeneček dokáže najít zcela zakrytý objekt, je kolem devíti měsíců života (Piaget, 1952). Nabízejí se dvě

možnosti, proč se mezi těmito studii vyskytuje taková mezera. Jednou z možností je, že při řešení úloh podle Piageta se děti věku nižšího než osm měsíců dostávají před překážku ve svých motorických dovednostech, která jim brání provést koordinovaně několik separátních akcí - odkrytí zástěny a natáhnutí se po objektu (Baillargeon et al., 1985; Baillargeon, Graber, 1987). Dalším důvodem může být, že nová metoda ve skutečnosti vyhodnocuje něco jiného než právě uvažování o skrytých objektech (Meltzoff, Moore, 1998). V tomto případě se Meltzoff a Moore přiklání k druhé možnosti. Domnívají se, že je nutné rozlišovat mezi schopností „object permanence“ a tzv. „representational persistence“. Rozdíl mezi těmito termíny spočívá v tom, zda u jedince dochází pouze k reprezentaci objektu v mysli, nebo zda také uvažuje o trvalé existenci daného objektu. Jinými slovy, dítě může mít představu dříve viděného objektu ve své mysli, ale zároveň nemusí chápat, že objekt stále zabírá určitý prostor v reálném světě. Meltzoff a Moore (1998) shledávají, že v dřívějším věku mohou mít kojenci schopnost přetrvávání reprezentace v mysli, nikoliv však pravou schopnost object permanence.

### 1.3 Výzkum neurálních mechanismů schopnosti object permanence

Kognitivní schopnost OP byla intenzivně studována z kognitivní i percepční perspektivy, avšak stále zůstávají poměrně neprobádané možné neurální mechanismy, které tomuto procesu podléhají. Baker et al. (2001) se ve svém výzkumu tyto procesy pokusili osvětlit. Při studiu dvou makaků rhesus (*Macaca mulatta*) objevili populaci neuronů v anteriorní oblasti tzv. *superior temporal sulcus* („STSa“; viz obr. 2), která je selektivně aktivována v okamžiku, kdy objekty postupně mizí ze zorného pole za zástěnu (Baker et al. 2001). Nejvyšší aktivita těchto buněk byla zaznamenána v situacích, ve kterých objekt graduálně zmizel za zástěnu a pohled spočíval pouze na zakrývající zástěně. Autoři se domnívají, že tato neuronální oblast by se mohla podílet na percepčních mechanismech schopnosti object permanence.

Oblast „STSa“ je jinak u makaků funkčně specializovanou kortikální oblastí temporálního laloku s populací neuronů, které reagují při pozorování biologicky významných stimulů, např. tváří, těl a jejich pohybů (Perrett et al. 1992; Jellema, Perrett, 2003). U makaků specificky reaguje na pohyby končetin a obecně moduluje zaměření pozornosti na pohyby hlavy, těla a pohybujících se objektů (Jellema, Perrett, 2003).



**Obr. 2 Čárkovaně vyznačená oblast „STSa“ v temporálním kortexu (převzato od Jellema et al., 2000).**

Další studie, které se zabývají tímto problémem u dětí, narážejí na omezení v používání tradičních zobrazovacích metod PET (pozitronová emisní tomografie) nebo fMRI (funkční magnetická rezonance). Kolektiv autorů Baird et al. (2002) tudíž pro svůj výzkum zvolili poměrně novou metodu NIRS (near-infrared spectroscopy), neboli blízkou infračervenou spektroskopii, která využívá měření změn aktivity mozku pomocí detekování změn v množství, koncentraci a dynamice hemoglobinu a jeho derivátů. Výsledky metody NIRS u dětí s vyvinutou schopností 4. stadia OP zobrazují aktivitu v prefrontálním kortexu (PFC) při řešení těchto úloh (Baird et al. 2002). Dalším případem demonstrujícím funkci PFC je studie ukazující, že dospělí jedinci makaků rhesus (*M. mulatta*) s lézí dorsolaterálního prefrontálního komplexu nebyli schopni řešit úlohy typu „A-not-B“ (viz oddíl 1.2), (Diamond, Goldman-Rakic, 1989). Roli frontálního laloku v procesu zrání schopnosti object permanence dokazuje i studie autorů Bell a Fox (1992), kteří pro pozorování zvolili metodu měření změn elektrické aktivity v jednotlivých oblastech mozku – elektroencefalografii (EEG).

Z dosavadního výzkumu lze vyvozovat významnou roli nejen PFC, ale také dalších korových okrsků (např. STSa), které jsou zodpovědné za percepční procesy související s object permanence u lidí a primátů. Otázkou nicméně zůstává, které části PFC jsou v tomto procesu zapojeny a jaké mozkové struktury se na OP podílejí u ptáků. Güntürkün (2005) argumentuje, že *nidopallium caudolaterale* (NCL) je oblast ptačího mozku, která funkčně koresponduje s prefrontálním kortexem savců, má reciproční propojení se všemi primárními smyslovými oblastmi (včetně vizuálních) a také s motorickou a premotorickou oblastí. Je to tedy kandidátní oblast, která by u ptáků mohla souviset s kognitivním procesem vnímání stálosti objektu.

## 1.4 Srovnávací výzkum schopnosti object permanence

Teorie OP se později z oblasti vývojové psychologie rozšířila také do kognitivní etologie, jejíž cílem je prověřit tuto schopnost u vhodných živočišných druhů. Prvotní studie na animálních modelech se soustředily především na lidoopy, vzhledem k jejich způsobu života, komplexním vztahům uvnitř sociálních skupin a zejména jejich příbuznosti s člověkem (např. Wood et al., 1980; Natale et al., 1986; de Blois, Novak, 1998). Co začalo šimpanzem, se postupně díky univerzálnosti a snadné přizpůsobitelnosti testu rozšířilo na komparativní studie napříč širokým spektrem živočišných druhů. Zájmem těchto studií je jednak výzkum ontogeneze schopnosti OP – zda se vyvíjí ve stejné sekvenci jako u lidí a v jakém věku dochází k hlavním změnám ve vnímání objektů v okolním světě. Dalším z důvodů pro srovnávací výzkum OP je, že samozřejmě nejen primáti vykazují velmi různorodé životní strategie a využívají rozmanité prostředí, což vede výzkumníky k otázkám, které ekologické faktory mohly živočichy v evoluci tlačit až ke schopnosti mentální reprezentace. Obecně lze říci, že tento fenomén je v současné době nejpodrobněji popsán u primátů a také u mnoha ptáků. Množství studií v tomto případě ovšem neznamená, že by byly známy odpovědi na všechny otázky. Stále existuje mnoho otazníků a zdá se, že celá problematika okolo kognitivní schopnosti OP je poměrně těžko uchopitelná, obzvlášť vzhledem k pochybnostem, zda Piagetovy testy aplikované na zvířata skutečně měří jejich reálné kognitivní schopnosti (viz pododíl 1.4.2).

### 1.4.1 Metody testování

Pro testování schopnosti OP u zvířat se nejčastěji používají analogy původních úloh vytvořených Piagetem. Ve srovnávacím výzkumu je nejpoužívanější soubor úloh Scale 1 vytvořený experimentálními psychology Užgirisem a Huntem (1975). Tyto testy jsou původně designované pro děti, nicméně se dají poměrně snadno adaptovat tak, aby se příliš nestřetávaly s fyzickými limity testovaného druhu. Test se skládá většinou z 15 úloh. Dělí se na tzv. „*visible-displacements*“ úlohy (tj. viditelné přemísťování), ve kterých objekt graduálně mizí před očima testovaného subjektu a „*invisible-displacements*“ úlohy (neviditelné přemísťování), ve kterých je přemísťovaný objekt nejprve viditelně vložen do neprůhledného kontejneru a v něm je přemísťován za jednu či více zástěn, kde je následně objekt ukryt a zvířeti se ukáže prázdný kontejner – v tomto případě je nutné



použití mentální reprezentace k rekonstrukci trajektorie skrytého objektu. Najít objekt pod správnou zástěnou tedy vyžaduje dedukci z nekompletní informace. Většina studií u primátů začíná obvykle až s úlohami testující 4. stádium, nicméně při sledování ontogeneze je testována celá sekvence následujících 15-ti úloh řazených do pěti oddílů, které popisují vývoj mentální reprezentace objektů (soubor Scale 1, Užgiris a Hunt, 1975):

### A. Vizualní následování pohybujících se objektů

*Úloha 1* - Optické sledování objektu, který se pomalu pohybuje v úhlu 180° kolem testovaného jedince.

*Úloha 2* - Zaznamenání zmizení pomalu se pohybujícího objektu a fixace pohledem na místo zmizení či místo znovuobjevení objektu (po několika prezentacích).

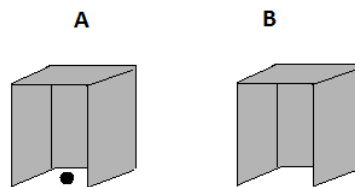
### B. Hledání jednoduše skrytých objektů („visible displacements“)

*Úloha 3* – Hledání objektu, který je zčásti zakryt.

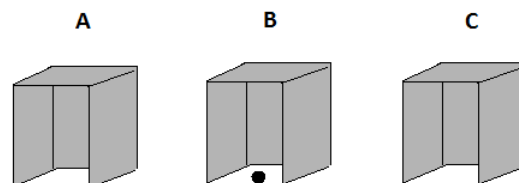
*Úloha 4* – Objekt je kompletně zakryt za jednou zástěnou.

*Úloha 5* – Hledání objektu, který je zakryt za jednu ze dvou zástěn.

*Úloha 6* – Objekt je zakrýván alternativně za jednu nebo druhou zástěnu.

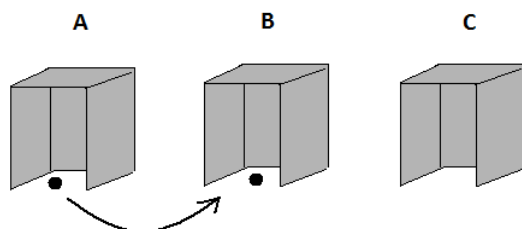


*Úloha 7* – Objekt je zakryt střídavě za jednu ze tří zástěn.



### C. Hledání objektů viditelně vícenásobně přemístěných („successive visible displacements“)

Úloha 8 – Hledání objektu, který byl postupně viditelně vícenásobně přemístěn – objekt se nejprve ukryje za jednu zástěnu, pak je viditelně přemístěn za jinou. Subjekt by měl hledat za správnou zástěnou.



Úloha 9 – Zakrytí objektu třemi vrstvami – objekt je skryt za zástěnu, která je překryta větší atd.

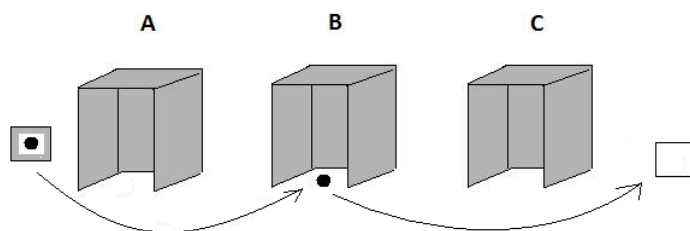
### D. Hledání objektů přemístěných neviditelně („invisible displacements“)

Úloha 10 – Jednoduché neviditelné přemístění. Objekt je nejprve viditelně vložen do neprůhledného boxu. Ten se potom pohybuje za jednu zástěnu, kam se objekt odloží a subjektu se prezentuje pouze prázdný box. Kritériem úspěchu je nalezení objektu za zástěnou.

Úloha 11 – Hledání objektu neviditelně skrytého za jednu ze dvou zástěn. Objekt je viditelně ukryt do neprůhledného boxu a v něm přemísťován za jednu nebo druhou zástěnu. Kritériem úspěchu je nalezení objektu za správnou zástěnou.

Úloha 12 – Hledání objektu, který je pomocí neprůhledného boxu skryt střídavě za jednu ze dvou zástěn.

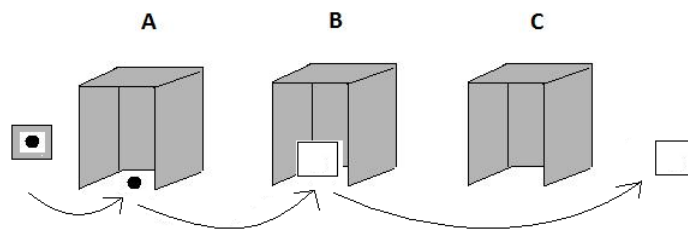
Úloha 13 – Objekt je stejně jako v předešlých úlohách neviditelně zakryt střídavě za jednu ze tří zástěn. Subjekt by měl hledat odměnu ve správné zástěně.



## E. Hledání vícenásobně neviditelně přemístěných objektů („successive invisible displacements“)

*Úloha 14* – Objekt je neviditelně přemístěn postupně za více zástěn - neprůhledný kontejner s objektem se pohybuje za jednu zástěnu, následně za druhou (či třetí), kde se odloží. Subjektu se poté prezentuje prázdný kontejner. Kritériem úspěchu je hledání za poslední zástěnou, kde se objekt nachází.

*Úloha 15* – Stejná situace jako v úloze 14, ale objekt se odloží již za první ze zástěn a dále putuje pouze prázdný kontejner. Kritériem úspěchu je v tomto případě zpětné hledání systematicky od poslední navštívené zástěny do první (kde se objekt nachází).



Sada testů Scale 1 (Užgiris, Hunt, 1975) je ve srovnávacím výzkumu využívána, jelikož umožňuje poměrně jemné zařazení do jednotlivých stádií (Pepperberg, Funk, 1990). Důležité je ovšem ve vyšších stádiích přidat kontroly odhalující používání různých asociativních strategií. Tyto kontroly např. chybí u množství ptačích studií. Kromě nedostatku kontrol čelil tento set také kritikám týkajícím se postupného učení během jednotlivých podobných úloh. Ujfalussy et al. (2013) se pokusili zhodnotit tyto kritiky experimentálně tak, že rozdělili pokusované subjekty (*Corvus monedula*) do tří skupin – osm ptáků prošlo všemi úlohami, pět jedinců přeskočilo každou druhou úlohu od úlohy 4, a u posledních šesti jedinců byly vynechány úlohy 5-9 a pokračovalo se až 10. úlohou. Všichni absolvovali poslední úlohu. Výsledky skupin neukázaly žádný signifikantní rozdíl mezi úspěšností v posledních úlohách (Ujfalussy et al., 2013), absolvování předchozích úloh tedy zřejmě nezvyšuje úspěšnost v následujících úlohách.

Pro otestování schopnosti OP u sýkor jsme se rozhodli použít tento set úloh vzhledem k jeho rozšířenosti ve studiích na ptácích, což umožní vyhnout se metodickým odchylkám při komparaci s jinými ptačími druhy. Zároveň byly úlohy upraveny tak, aby byly

pro sýkory přirozenější a aby byly méně rušené přímým zásahem experimentátora (viz pododdíl 2.2.3.2).

#### **1.4.2 Problémy komparativních kognitivních studií u zvířat**

Ve srovnávacích studiích testujících OP se často setkáváme s několika problémy při testování, které mohou podstatně ovlivnit relevantnost jednotlivých prací. Tyto problémy se poté často odrážejí na nejednoznačných či značně odlišných výsledcích různých autorů zkoumající tentýž druh (viz pododdíl 1.4.3). Jedním z problémů je antropomorfismus (Pepperberg, 2002). Jelikož je test object permanence původně designovaný pro děti, nemusí být jeho analogy vhodné pro všechny testované druhy, případně mohou být málo vypovídající o skutečných kognitivních schopnostech. Zvířata se mohou jevit jako neúspěšná ne kvůli deficitu v kognitivních schopnostech, nýbrž kvůli fyzické a sensorické rozdílnosti a limitům. Jak tvrdí Pepperberg (2002), test se ale dá vždy adaptovat tak, aby byl řešitelný končetinami, zobákem nebo dokonce jen pohybem očí, jak je tomu u současných počítačových testů.

Podle některých autorů také může dojít k pochybnostem, zda daný test skutečně kvantifikuje určitý stupeň kognitivní schopnosti OP, nebo je ve výsledcích zanesen efektem učení, paměti a tréninku (Doré, Dumas, 1987; Jaakola et al., 2010). Pepperberg a Funk (1990) ovšem namítají, že díky jednotné metodice, např. ve standardizovaných testech podle Užgirise a Hunta (1975) je výsledek ovlivněn efektem tréninku nebo učení u zvířat stejnoměrně. Tento argument však nemusí být zcela správný, jelikož je možné, že se různí jedinci učí úlohám různě rychle. Pro relevantní ohodnocení stupně schopnosti OP je důležité zamezit efektu učení již v průběhu pre-tréninku či vysokým počtem opakování stejné úlohy. Trend zvyšující se úspěšnosti během pokusů může indikovat naučené hledání (Doré, Dumas, 1987). Optimální počet opakování jedné úlohy se pohybuje v rozmezí 3-8 opakování (Užgiris, Hunt, 1975; Pepperberg, Willner, 1997). V některých studiích staršího data však můžeme efekt učení předpokládat – např. Snyder et al. (1978 ex. Dumas, Dore, 1987) nebo Wise et al. (1974) vyhodnocovali až ke stům opakování. První pokusy by tedy měly mít nejvyšší vypovídající hodnotu, ovšem je nutné počítat s tím, že u některých druhů se může během prvních pokusů objevovat neofobie, což může vést ke zvýšení latence

řešení úlohy a vyřazení z pokusu z důvodu nevyřešení úlohy v daném časovém limitu. Pro snížení neofobie z aparatury je taktéž důležitá fáze pretréninku.

Pachové stopy nebo vizuální podněty ze strany experimentátora také mohou v některých případech fungovat jako nápovědy při řešení úloh OP (Pepperberg, 2002). Triana a Pasnak (1981) a také Gagnon a Doré (1992) provedli řadu kontrolních úloh testujících významnost pachových stop na úspěšnost psů a koček a zjistili, že čich nehraje při řešení úloh OP významnou roli. Vždy je ale lepší zabránit možnému ovlivnění pachem např. rozmístěním pachových stop v rámci celé aparatury či nahrazení potravního objektu nepotravním. Stejně tak ptáci dělali stejný počet chyb v případě potravních a nepotravních objektů (Pepperberg, Kozak, 1986; Pepperberg, Funk 1990). Dále je možné, že se některé druhy zvířat mohou řídit také podle postavení těla nebo pohybů očí experimentátora, např. pokud se dívá do zástěny s odměnou. V těchto případech používali experimentátoři sluneční brýle (Pepperberg, Willner 1997; Hoffmann, Rüttler, 2011).

Největším problémem při testování OP u zvířat je ovšem správné rozlišení mezi skutečnou mentální reprezentací a řešením úloh pomocí jednoduchých asociativních strategií. Obvykle zvířata používají strategie typu „hledej v posledním boxu, kterého se experimentátor dotkl“ (de Blois, Novak, 1994; Collier-Baker et al., 2004), případně mohou preferovat jednu ze zástěn. Strategii „poslední box, kterého se experimentátor dotkl“ lze snadno odhalit, pokud se po ukrytí objektu experimentátor dotkne jiné zástěny. V práci od Natale et al., 1986 se ukázalo, že makakové měli, na rozdíl od goril, tendenci hledat v „invisible-displacement“ úlohách za zástěnou, která sousedila s kontejnerem, ve kterém se odměna neviditelně přemísťovala (Natale et al. 1986). Pokud byl kontejner po ukrytí objektu odložen vedle nesprávné zástěny, makakové hledali za touto prázdnou zástěnou.

### **1.4.3 Výzkum object permanence u primátů**

Ačkoliv je schopnost OP u primátů poměrně dobře zmapovaná, těžko lze některé závěry považovat za konečné, vzhledem k častým problémům v metodice a chybějícím kontrolám. Nejasná je také fylogeneze této kognitivní schopnosti. Řada autorů se domnívá, že někdy v rané fylogenezi opic a lidoopů došlo k přechodu z pátého stádia, které podle autorů Tomasello, Call (1997), či Call (2000) nevyžaduje deduktivní schopnosti, na stádium šesté, ve kterém již je zapotřebí použití mentální reprezentace a dedukce

správné lokality objektu na základě nepřímých ukazatelů. Má se za to, že plně vyvinutou schopnost OP mají z primátů pouze lidoopi (Tomasello, Call, 1997; Call, 2000; Gabel et al., 2009). Nicméně množství současnějších studií podporuje domněnku, že některé druhy novosvětských opic jsou s lidoopy srovnatelně úspěšné (Schino et al., 1990; Mendes, Huber, 2004). Dosud jsou primatologické práce velmi rozporuplné, především v tom, jak se liší kognitivní schopnosti poloopic, opic a lidoopů.

Pokud se podíváme na object permanence postupně od bazálních skupin primátů, zjistíme, že chybí dostatek informací k relevantnímu posouzení fylogeneze této schopnosti. Nikoliv klasický test OP, nicméně velmi podobnou úlohu na hledání skrytých objektů, předložila Jolly (1964) druhům lori štíhlý (*Loris tardigradus*), tana obecná (*Tupaia glis*) a komba ušatá (*Galago senegalensis*). Jednalo se o experimenty zkoumající schopnost manipulace s objekty v jednoduchých problémech. Jednou z úloh bylo získání odměny z nádoby uzavřené víčkem, které mělo zvíře odstranit. Tuto úlohu lze považovat za alternativu k úlohám pro 4. stádium, tedy hledání objektu, který byl viditelně skryt za zástěnu/do nádoby. Lori štíhlý nebyl v této úloze úspěšný, což by poukazovalo pouze na 3. stádium, je však možné, že úloha nebyla pro loriho dobře designovaná z hlediska jeho manipulativních schopností s objekty (Tomasello, Call, 1997). Navíc nebyly v testu kontroly, které by vyloučily možnost olfaktorické orientace v případě tany a komby, které byly v úloze úspěšnější.

Nedostatečné nebo žádné kontrolní úlohy jsou ovšem obecně problémem, který lze následně vidět na rozporuplných výsledcích různých autorů. Je to případ i dalších testovaných poloopic – lemuru druhů *Lemur catta*, lemuru šedý (*Hapalemur griseus*), lemuru červenavý (*Eulemur fulvus rufus*) a lemuru mongoz (*E. mongoz*). Deppe et al. (2009) ve své práci uvádí, že všichni lemuři byli schopni úspěšně řešit tzv. „visible-displacement“ úlohy, což podle výsledků autoři považují za evidenci stádia 5b. V „invisible-displacement“ úlohách dělali lemuři velký počet chyb (Deppe et al., 2009). V přidaném testu, ve kterém bylo lemurům umožněno odkrýt potravu až po určitém časovém odstupu (0-25 s), docházelo často k situaci, kdy lemuři odcházeli od aparatury a nezajímali se o ukrytou odměnu, ani nehledali poblíž zástěn. Pokud ovšem experimentátor odměnu odkryl, opět se k ní rychle přiblížili. Takové chování může znamenat, že lemuři rychle zapomínali, že byla za zástěnu ukryta odměna (Deppe et al., 2009). Autoři se dále domnívají, že takto vyvinutá schopnost OP lemurům stačí v kontextu jejich potravní ekologie, jelikož se živí stacionární potravou. Avšak poněkud odlišné výsledky přináší Mallavarapu et al. (2013) ve své práci s lemury druhu vari černobílý (*Varecia variegata*). Lemuři vari sice vyřešili „visible-

displacement“ úlohy, když ovšem byly přidány kontrolní úlohy pro vyloučení používání alternativních strategií, lemuři značně chybovali ve všech úlohách s více zástěnami (Mallavarapu et al., 2013).

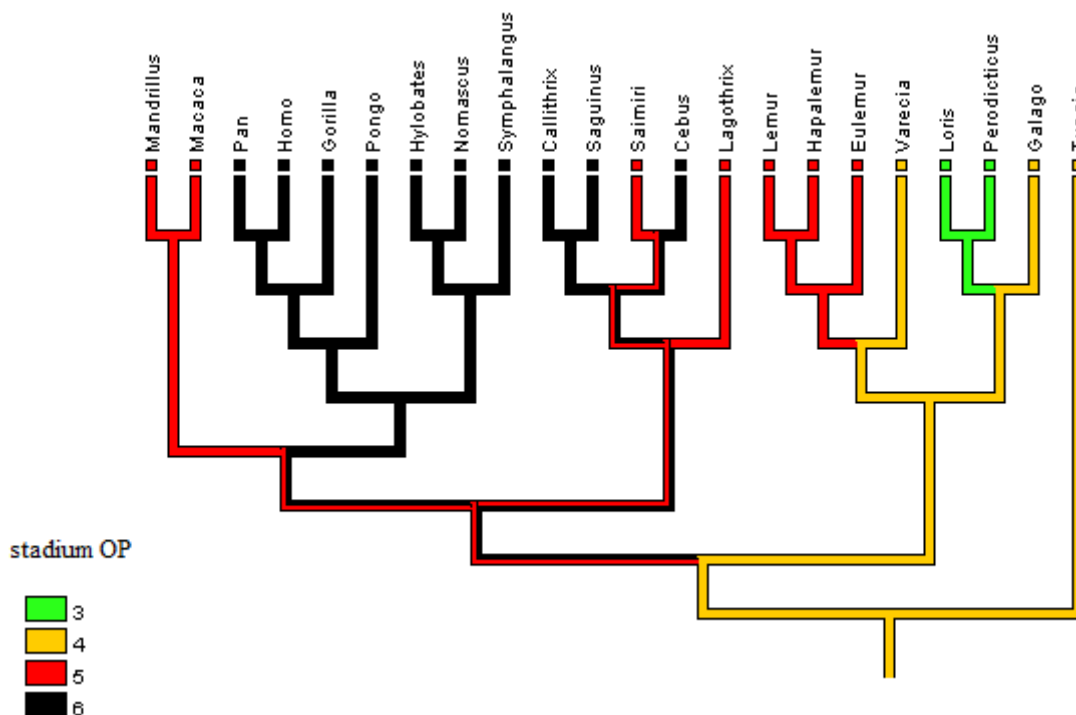
Vyšší primáti (Haplorrhini) pravděpodobně sdílejí minimálně 4. stádium OP. Otázkou zůstává, zda jsou schopni úspěšně řešit „invisible displacement“ úlohy testující 6. stádium. Podle dosavadní literatury dosahují posledního stádia kromě lidoopů také někteří novosvětští zástupci primátů – tamarin pinčí (*Saguinus oedipus*; Neiworth et al., 2003), kosman bělovousý (*Callithrix jacchus*; Mendes, Huber, 2004) a malpa hnědá (*Cebus apella*; Schino et al., 1990). Nelze však vyloučit možnost používání alternativních strategií, jak píší např. de Blois, Novak (1994) a Collier-Baker et al. (2004).

Nevyřešená situace je i u opic starosvětských, zejména u makaků. Autoři se víceméně shodují na tom, že makaci druhů makak jávský (*Macaca fascicularis*), makak rhesus (*M. mulatta*) a makak červenolící (*M. fuscata*) dosahují 5. stádia v klasickém testu OP a nepoužívají při hledání mentální reprezentaci (Natale et al., 1986; Schino et al., 1990; de Blois, Novak, 1994), stejně jako mandril (*Mandrillus sphinx*; Gabel et al. 2009). Jiný způsob testování však zvolili Fillion et al. (1996) a Hall-Haro et al. (2008) a přinesli nové výsledky. Testovali makaky (*M. mulatta*) pomocí počítačových obrazovek, na kterých se pohyboval objekt v lineární dráze, mizel a znovu se objevoval na téže trajektorii. Makakům byl snímán pohled a na základě předvídání budoucí trajektorie objektu pohybem očí se autoři domnívají, že makaci jsou schopni mentální reprezentace stimulu, který se přemísťuje neviditelně (Hall-Haro et al., 2008). Jak ukázal ve své práci Gálik (2014), v souladu s posledně zmíněnými studiemi jsou makaci schopni řešit úlohy testující 6. stádium OP, ovšem pouze po předcházejícím kognitivním tréninku, který je u nich patrně potřebný pro rozvoj této schopnosti.

Šimpanzi zvládli vyřešit všechny úlohy testu OP, jediný problém měli v úloze, ve které se objekt přemísťoval neviditelně mezi nesousedícími boxy, což dělalo problém i orangutanům a dětem ve věku 26 měsíců (Call, 2001). Mentální reprezentaci skrytých objektů u šimpanzů potvrzují také další studie (Wood et al., 1980; Collier-Baker et al., 2006; Collier-Baker, Suddendorf, 2006). Šestáho stádia pravděpodobně dosahují také gorily (Natale et al., 1986; Mallavarapu, 2009) a orangutani (de Blois, Novak, 1998; Call, 2001; Mallavarapu, 2009). Podle Fedora et al. (2008) dosahují 6. stádia také gibboni rodů *Nomascus*, *Hylobates* a *Symphalangus*, ovšem úspěšně řešili pouze úlohy s jednoduchým

neviditelným přemísťováním a pouze jeden gibbon navíc zvládl i kontrolní testy (Fedor et al., 2008).

Z výsledků fylogenetické rekonstrukce ancestrálního stavu znaku object permanence v mé bakalářské práci provedené na 22 rodech primátů v programu Mesquite vyplývá, že ancestrálním je pro všechny primáty patrně 4. stádium (viz obr. 3; Marhounová, 2012). Šesté stádium by mohlo být rozšířeno mezi většinou vyšších primátů, ale pravděpodobnější je hypotéza, že se u některých linií vyvinulo nezávisle, v souvislosti s různými selekčními tlaky. Schopnost OP se u primátů vyvíjela v závislosti na mnoha faktorech ekologického charakteru. Fylogenetická rekonstrukce prokázala, že jedním z těchto faktorů mohla být komplexita sociální organizace u primátů, ale také pravděpodobně schopnost extrahovat ukrytou potravu (Marhounová, 2012).



**Obr. 3** Redukovaný fylogenetický strom s 22 rody, u kterých je známé nejvyšší dosažené stádium OP. Rekonstrukce metodou maximální parsimonie ukázala, že výchozí je patrně 4. stádium OP, až na výjimky (*Loris*, *Perodicticus*), které mohou mít stádium druhotně redukované či může jít o metodickou chybu (Jolly, 1964). Páté stádium u některých lemurů by mohlo souviset s jejich sociální organizací (Tomasello, Call, 1997). Distribuce pátého a šestého stádia je především u skupiny Haplorrhini, šesté stádium se u některých skupin novosvětských opic mohlo vyvinout v souvislosti s jejich ekologickými potřebami Rod *Tupaia* zde figuruje jako outgroup (převzato z Marhounová, 2012).



#### 1.4.4 Výzkum object permanence u dalších savců

Většina studií podporuje domněnku, že 6. stádium je doménou pouze lidoopů, eventuálně některých novosvětských opic a několika druhů ptáků čeledí Psittacidae a Corvidae. Psi a také vlci jsou schopni úspěšně řešit úlohy typu „visible displacement“, ale v dalších úlohách se více než mentálním reprezentováním trajektorie objektu při přemístování řídili různými asociativními pravidly (Collier-Baker et al., 2004; Rooijackers et al. 2009; Fiset, Plourde, 2013). Psům se například nedařilo nalézt objekt, pokud box, ve kterém se objekt neviditelně přemísťoval, nesousedil se cílovou zástěnou, kde byl objekt skryt, nebo když byl box úplně odstraněn (Fiset, LeBlanc, 2007). Tyto nové studie zpřísňené po metodologické stránce vyvracejí předchozí mínění, že psi dosahují plně vyvinuté schopnosti OP (Triana, Pasmak, 1981; Gagnon, Doré 1992, 1993, 1994).

Podobně jako pro psy, i pro kočky domácí (*Felis catus*) a také delfíny skákavé (*Tursiops truncatus*) je patrně limitní 5. stádium, konkrétně stádium 5b, tedy vícenásobně viditelně přemístěný objekt (Dumas, Doré, 1989; Goulet et al. 1994; Jaakkola et al. 2010). Stejně jako v případě makaků, i zde přináší nové metody v testování nové výsledky. Johnson et al. (2015) testovali delfíny pomocí obrazovek, na kterých jim promítali mizející objekt v různých situacích. Podle autorů Johnson et al. (2015) byli delfíni úspěšní jak ve „visible“, tak i v „invisible displacement“ úlohách. Otázka je, jak relevantně tato metodika odráží skutečnou schopnost mentální reprezentace neviditelně se pohybujících objektů.

#### 1.4.5 Výzkum object permanence u ptáků

První studie zabývající se hledáním skrytých objektů u ptáků jsou již z roku 1973, ve kterých Etienne pozorovala reakce domestikovaných kuřat na mizící kořist. Většina kuřat reagovala útekovými reakcemi nebo tzv. „distress calls“. Aktivnější jedinci hledali náhodně za jednou ze zástěn, nezávisle na tom, kde viděli červa zmizet, případně hledali v prostoru mezi zástěnami. Po několika pokusech se kuřata naučila najít červa za správnou zástěnou a po jeho nalezení automaticky pokračovala k další zástěně. Hledání skryté potravy v tomto případě bylo spíše naučení jednoduché asociativní strategie (Etienne, 1973). Pokud ovšem šlo o hledání imprintovaného objektu (malý červený míček), kuřata dokázala vybrat správnou zástěnu, kde objekt zmizel (Regolin et al. 1995b; Vallortigara et al. 1998). Později byl pokus opakován s pětidenními kuřaty a v případě, kdy byla

hledaným objektem potrava, kuřata volila mezi zástěnami náhodně. Zdá se tedy, že jsou schopna si vytvořit určitou dočasnou formu reprezentace objektu v případě, že jde o imprintovaného sociálního partnera (Vallortigara et al. 1998).

Najít zcela zakrytý objekt v jedné ze dvou zástěn zvládaly hrdličky (*Streptopelia risoria*), pokud ovšem již během skrývání iniciovaly pohyb k získání objektu (Dumas, Wilkie, 1995). Úspěšnější byly také v přidané úloze, kdy potrava nemizela za zástěnu, nýbrž byla zakryta, jelikož tento způsob je pro hrdličky živící se stacionární potravou ekologicky reálnější.

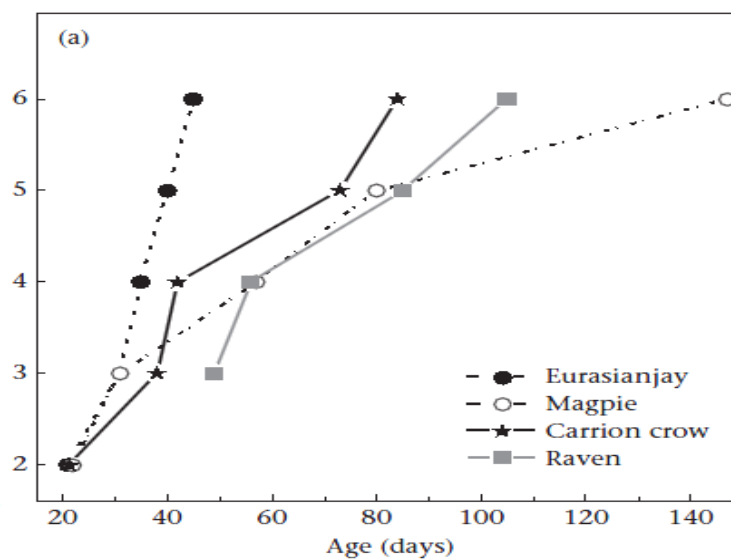
Také Krachun a Plowright (2007) se ve svých pracích na holubech (*Columba livia*) pokusili vytvořit více ekologicky realistickou úlohu pro testování 4. stádia. Experiment se odehrával ve víceramenném bludišti. V první fázi měli holubi při hledání potravy k dispozici průhledná okénka a mezery ve stěnách bludiště, díky kterým byli po většinu doby ve vizuálním kontaktu s hledanou potravou. Ve druhé fázi tato okénka chyběla. Pokud měli holubi po celou dobu možnost potravu vidět, nacházeli jí snadněji a volili také nejkratší cestu. Pokud ovšem ztratili během cesty s potravou vizuální kontakt, snížila se tendence chodit ve směru potravy. Stejně se chovali i v dřívějších klasických testech (potrava mizí za zástěnou, zástěna zakrývá potravu), a to i přes to, že iniciovali pohyb za potravou (Plowright et al. 1998; Krachun, Plowright, 2007).

Schopnost vnímat stálost objektů je poměrně dobře popsána u čeledi Psittacidae. Irene Pepperberg, zabývající se kognitivními schopnostmi papoušků šedých (*Psittacus erithacus*) se jako první zabývala nejen stupněm vývoje OP, ale také ontogenezí jednotlivých stádií. Výsledky ukazují, že papoušek šedý má plně vyvinutou schopnost stálosti objektu, posledního stadia dosahuje ve věku zhruba 22 týdnů (Pepperberg, 1997). Podle autorů Pepperberg a Willner (1997) dokonce zvládl přeskočit dvě úlohy a bez předchozí zkušenosti zvládnout úlohy komplexnější, což ukazuje, že pravděpodobně nebyl ovlivněn efektem učení v postupném tréninku. Šestého stádia na základě následujících prací pravděpodobně dosahují také druhy kakariki žlutočelý (*Cyanoramphus auriceps*; Funk, 1996), *Ara maracana* a korela chocholátá (*Nymphicus hollandicus*; Pepperberg, Funk 1990).

V řádu pěvců byla schopnost OP intenzivně prostudována pouze u čeledi krkavcovitých. Všechny testované druhy – sojka obecná (*G. glandarius*; Zucca et al., 2007), straka obecná (*P. pica*; Pollok et al., 2000), krkavec velký (*C. corax*; Bugnyar et al. 2007), vrána černá (*C. corone*; Hoffmann et al., 2011), kavka obecná (*C. monedula*;

Ujfalussy et al. 2013) vyřešily klasický set úloh podle Užgirise a Hunta (1975) a splnily kritéria pro 6. stádium object permanence.

Pollok et al. (2000) zjistili, že straka obecná má vyvinuté 4. a 5. stádium již před nástupem potravní nezávislosti. V „invisible-displacement“ úlohách byly straky úspěšné celkem v pěti úlohách ze šesti. Otázku, zda je tato úspěšnost odrazem plně vyvinuté schopnosti OP, nechávají autoři otevřenou. Navíc ačkoliv to považují za nepravděpodobné, nevylučují možnost používání některých asociativních strategií (Pollok et al. 2000). Naproti tomu výsledky experimentu autorů Zucca et al. (2007) potvrzují 6. stádium u sojky obecné. Zucca et al. (2007) se dále domnívají, že pro food-storing je dostačující schopnost 5. stádia (viditelné vícenásobné přemístování), které ovšem nemusí být dostatečné v sociálních interakcích sojek spojených s ochranou skrýší před potencionálními konspicivními vykradači. Hoffmann et al. (2011) studovali OP u vrány černé a pokusili se srovnat ontogenezi této schopnosti mezi jednotlivými krkavcovitými (viz obr. 4). Zdá se, že sojky, které mají nejrychlejší vývin od vylíhnutí do vzletnosti, dosahují 5. a 6. stádia nejdříve v porovnání s ostatními ptáky čeledi Corvidae, a to zhruba v sedmém týdnu života. Následují je vrány, které dosahují 6. stádia kolem 13. týdne života a dále krkavci okolo 14. týdne. Jedinou výjimkou jsou straky, které byly schopné řešit úlohy pro 5. a 6. stádium v pozdějším věku, zhruba okolo 26 týdnů po vylíhnutí (Hoffmann et al. 2011).



Obr. 4 Křivky znázorňují rychlost ontogeneze stádií OP u krkavcovitých ptáků (převzato od Hoffmann et al., 2011).

## 1.5 Prostorová paměť u ptáků a ukládání potravy: souvisí ukládání potravy se schopností object permanence?

Jak již bylo zmíněno v předešlém oddílu, někteří autoři se domnívají, že ptáci, kteří si ukládají potravu do skrýší a jsou následně schopni ji znovu úspěšně vyhledat, musí mít v mysli představu o těchto ukrytých objektech a tudíž dosahovat stupně object permanence, kde se tato reprezentace objevuje – tedy minimálně 4. stádium. Pollok et al. (2000) ve své práci se strakami tvrdí, že kognitivní schopnosti druhu mohou odrážet adaptaci na určité ekologické podmínky. Dále argumentuje, že pokud je schopnost OP kritická pro úspěšný food-storing, straky by měly mít minimálně 5. stádium. Čtvrté stádium je u těchto ptáků podle autorů spíše samozřejmostí, jelikož úspěšné znovuobjevení potravy závisí na schopnosti pamatovat si jednotlivé položky ukryté na různých místech (Pollok et al. 2000). Šesté stádium doložené u mnohých krkavcovitých by pro ně mohlo být výhodné v pozorování ostatních jedinců, kteří si ukrývají potravu na různá místa (Bugnyar et al., 2007).

Otázkou ale zůstává, zda všechny druhy, které si potravní skrýše vytvářejí, používají k jejich znovuobjevení kombinaci mentální reprezentace daných objektů ukrytých na různých lokacích s prostorovou pamětí pro tyto lokace, anebo to v některých případech může být výsledek tzv. stimulus-response odpovědi, kdy pták začne hledat ukrytou potravu při setkání s určitou značkou.

Food-storing (také food-hoarding), tedy vytváření si potravních skrýší, je u ptáků žijících v prostředí se sezónním nedostatkem zdrojů potravy nákladnou, avšak výhodnou strategií (Vander Wall, 1990). Toto chování známe u některých druhů ptáků řádu Strigiformes, Falconiformes, ale především řádu Passeriformes, zejména čeledi Paridae, Corvidae a Sittidae (Štorchová et al. 2010; Pravosudov, Roth, 2013). Nejvíce rozšířená je tato strategie u čeledi krkavcovitých (Corvidae). Krkavcovití jsou tzv. scatter-hoarders, což znamená, že aktivně nehájí jednu velkou spížírnu, jako např. datel sběrač (*Melanerpes formicivorus*), ale jejich strategií je rozmístit během svého života jednotlivé položky do až tisíců různých skrýší (Vander Wall, 1990; Pravosudov, Smulders, 2010). Jejich lokaci si pak dovedou udržet v paměti až po dobu několika měsíců - kupříkladu ořešníci kropenatí (*Nucifraga caryocatactes*) si pamatují polohu úkrytů v laboratorních podmínkách i více než 200 dní (Balda, Kamil, 1992). Při pozdějším návratu ke svým

skrýším se ptáci orientují jednak pomocí prostorových informací, dovedou ale využívat také lokálních vodítek v okolí místa skrýše (Feenders, Smulders, 2011).

Detekování skrýší v dlouhodobém časovém měřítku vyžaduje specifické kognitivní mechanismy, jako je např. používání prostorové paměti (LaDage et al. 2010). Výzkumy zabývající se food-storingem na neurální úrovni opakovaně prokázaly, že oproti ptákům, kteří si zásoby nevytvářejí, mají food-storující ptáci relativně větší hippocampus, strukturu limbického systému, která hraje významnou roli v prostorové orientaci a při ukládání informací do dlouhodobé paměti (Krebs et al. 1989, Sherry et al. 1989). Předpoklad, že hippocampus je zásadní strukturou pro food-storing potvrzuje i studie, ve které si ořešníci kropenatí po lézi hippocampu (*Nucifraga caryocatactes*) nebyli schopni vybavit lokaci svých skrýší (Krushinskaya, 1966). Ke stejnému závěru dospěli také Sherry a Vaccarino (1989) v obdobné studii u sýkor černohlavých (*Poecille atricapillus*).

### 1.5.1 Food-storing u sýkory uhelníček

Námi zvolený modelový druh, sýkora uhelníček (*P. ater*), je jedním ze zástupců čeledi Paridae, jež food-storing aktivně využívá (Brotons, Haftorn, 1999). Ukládání si potravy do skrýší je typické pro sýkory kladu *Baeolophus-Lophophanes-Periparus-Poecile*, kde je food-storing patrně ancestrálním znakem, není však ancestrálním pro celou čeleď Paridae (Štorchová et al., 2010). Sýkora uhelníček obývá převážně jehličnaté lesy se sezónním podnebím, kde jsou rozmístěné zásoby semen jedním z hlavních prostředků pro přežití drsného zimního období (Pravosudov, 2001), ačkoliv se zdá, že food-storing u sýkor je spíše preadaptací na tyto podmínky (Štorchová et al., 2010). Jakými mechanismy se ale sýkory při hledání svých zásob řídí?

Jednou z možností, jak zvýšit šanci na znovuoobjevení potravy v dlouhodobém měřítku, je ukrývat ji na preferovaná či pravděpodobně vyhledávaná místa, což se může řídit jednak individuálními, ale také druhově specifickými preferencemi, jak dokázal např. Brotons (2000). Pro vyhledávání potravy v krátké době po ukrytí používají sýkory patrně zapamatování si lokací jednotlivých skrýší (Male, Smulders, 2007). Sýkory uhelníčky si v laboratorních podmínkách dokážou vybavit lokace svých skrýší po dobu zhruba čtyř týdnů, ovšem ne více jak šest týdnů (Male, Smulders, 2007; Brotons, Haftorn, 1999), a jsou tedy oproti krkavcovitým spíše krátkodobějšími ukladači. Zajímavé ovšem je,

že sýkory byly ve skrývání potravy zdrženlivější, pokud byl v těsné blízkosti jiný konspecifický jedinec, což by mohlo poukazovat na ostražitost před vykrádáním skrýší (Brotons, 2000).

### 1.5.2 Prostorová paměť u sýkory uhelníček a sýkory koňadry

Krebs et al. (1990) se ve své práci pokoušeli zjistit, zda existují rozdíly v prostorové paměti mezi sýkorou uhelníček a sýkorou koňadou. Pro svůj výzkum zvolili tzv. „windows-shopping“ test, který dokáže zachytit prvky food-storingu bez nutnosti přímo ukrývat potravu, tudíž se dá porovnat kognitivní výkon i s ptáky, kteří potravu přirozeně neukrývají. „Windows-shopping“ test se skládá ze dvou fází. V první fázi ptáci během shánění potravy vidí potravu za malými zavřenými okénky. Okénka jsou následně překryta kousky látky. Ptáci byli předem vytrénováni k odkrývání látky za účelem prozkoumání okénka. V druhé fázi, po retenčním intervalu 30 minut, je ptákům umožněno vrátit se k zakrytým okénkům (nyní již otevřeným) a odkrýt ty, ve kterých předtím viděli potravu. Další experiment byl složitější – z celkem 60 míst bylo pouze sedm míst se semeny a retenční interval se protáhl na dvě hodiny. Ukázalo se, že sýkory uhelníčky byly pouze nepatrně úspěšnější než koňadry v experimentu, kdy se po 30 minutách vracely k místům, kde viděly potravu. V druhém experimentu, který vyžadoval dlouhodobější zapamatování si lokace, se již rozdíl mezi druhy v diskriminaci mezi místy s a bez potravy projevil (Krebs et al. 1990).

Také McGregor a Healy (1999) studovali, zda budou food-storující sýkory uhelníček úspěšnější v experimentech testující přesnost prostorové paměti. Jako nefood-storující druh vybrali sýkoru modřinku (*Cyanistes caeruleus*). Výsledky ukazují, že přesnost prostorové paměti byla signifikantně vyšší u druhu *P. ater*, nicméně autoři nemohou posoudit, zda je to způsobeno opravdu přesnějším kódováním lokací v prostorové paměti, nebo zda mají pouze delší přetrvávání místa v paměti (McGregor, Healy, 1999).

Skupina autorů Biegler et al. (2001) se zaměřili na rozdíly v jednotlivých aspektech prostorové paměti a učení mezi druhy *P. ater* a *P. major*. Tyto aspekty jsou minimálně tři a jedná se o kapacitu paměti (počet zapamatovaných prostorových informací), přetrvávání v paměti (doba, po kterou si pamatují lokaci objektů) a přesnost paměti (nejmenší vzdálenost, na kterou mohou být jednotlivé zapamatované lokace diskriminovány). Cílem této studie bylo zjistit, zda je zvětšený hippocampus food-storujících druhů asociován

s některým z těchto tří aspektů. Vzhledem k tomu, že mozek je energeticky velmi nákladný orgán, se dá předpokládat, že v průběhu evoluce bude zvětšení určité struktury nějakým způsobem zvyšovat fitness daného druhu (Healy et al., 2005). Výsledky ale ukázaly, že sýkory uhelníček se v tomto experimentu testujícím všechny tři aspekty prostorové paměti lišily od sýkor koňader pouze v aspektu doby, po kterou si byly schopny pamatovat danou prostorovou informaci (Biegler et al., 2001), nikoliv tedy v kapacitě paměti, či přesnosti. Nicméně experiment byl proveden pouze v kontextu krátkodobé paměti, tudíž nevypovídá o tom, jak se prostorová paměť mezi těmito druhy liší v případě paměti dlouhodobé.

## **1.6 Neofobie a její vliv na individuální variabilitu v řešení kognitivních úloh**

Výsledky kvalitativních kognitivních testů typu object permanence často vykazují značné interindividuální rozdíly v úspěšnosti při řešení jednotlivých úloh (např. Mendes, Huber, 2004). Nicméně je poměrně složité definovat složku chování, která by postihovala vnitrodruhovou variabilitu v kognitivních výkonech způsobenou rozdíly v personalitách individuí (Carere, Locurto, 2011). Vystavení se novému prostředí, objektům či neznámé potravě vytváří situace, ve kterých se u ptáků projevuje jejich individualita v tom, jak rychle a intenzivně reagují na tyto nové stimuly (Marples, Kelly, 2000). Jedním z typických behaviorálních projevů je tzv. neofobie, která se vyznačuje strachem z nového prostředí, objektů nebo potravy, s čímž je spojené zdráhání se tyto objekty explarovat. Ukázalo se, že reakce na nové objekty v potravních situacích se zdají být u jednotlivců konzistentní jak v zajetí, tak v přírodě, což bylo potvrzeno u sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*; Herborn et al., 2009). Na míře neofobie se může podílet věk, pohlaví nebo i sociální status (Jones 1986; Boogert et al. 2005). V práci od Biondi et al. (2010) studující neofobii v průběhu ontogeneze u čimanga šedonohého (*Milvago chimango*, čeleď Falconidae) se ukázalo, že juvenilní jedinci měli silnější tendence explarovat nové objekty a také byli méně neofobičtí než dospělí jedinci. Juvenilové byli také úspěšnější v řešení úlohy, ve které se měli dostat k potravě v transparentním boxu se čtyřmi oddělenými sekcemi, které všechny obsahovaly odměnu a daly se otevřít zatáhnutím, zvednutím nebo sesunutím víčka (Biondi et al. 2010). Tyto výsledky podporují dřívější tvrzení, že v určité fázi juvenilní periody vykazují jedinci některých druhů nejvyšší plasticitu související s explorací objektů a hrou (Greenberg, 2003). V této práci byla také u juvenilů míra

neofobie negativně korelována s úspěšností v úloze se získáním potravy z boxu („problem-solving ability“), u dospělých čimangů se ovšem korelace neprojevila.

Dosud bylo věnováno poměrně málo pozornosti možnému vztahu mezi osobními charakteristikami a individuální variabilitě v řešení kognitivních úloh. V několika málo studiích, které zaměřily svůj výzkum na tyto otázky, jsou ale výsledky nekonzistentní. Například Guillette et al. (2009) zjistili, že jedinci sýkor černohlavých (*Poecile atricapillus*), které snáze explorigují nové prostředí, se také rychleji učí v akustické diskriminační úloze. V jiné práci od Arnolda et al. (2007) se věnovali efektu nutriční výživy v juvenilním věku sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) na behaviorální fenotyp v dospělosti. Výsledky ukázaly, že mláďata, kterým byl přidáván do potravy taurin, vykazovaly větší tendence riskovat v exploraci nových objektů než kontroly bez taurinu. Z hlediska neofobie a kognitivních schopností je ovšem zajímavější, že modřinky, které byly pomalejší v exploraci nového objektu, vykazovaly neofobickou reakci k aparatuře a nebyly úspěšné v učení se prostorových úloh. Nejúspěšnější v těchto úlohách byly sýkory se střední délkou latence přiblížení se k novému objektu a méně již sýkory, které se k novému objektu přiblížily nejrychleji (Arnold et al. 2007). Tento výsledek kontrastuje se studií autorů Groothuis a Carere (2005), která tvrdí, že linie rychle (fast) a pomalu (slow) explorigujících sýkor koňader se neliší v rychlosti učení v asociativních a prostorových testech. Jak dále uvádí Exnerová et al. (2010) ve své studii, tyto dvě osobní skupiny koňader se lišily v ochotě napadnout novou aposematickou kořist – „slow“ koňadry váhaly déle. Nicméně se ukázalo, že skupina „slow“ koňader se naučila rychleji odmítat aposematickou kořist než druhá skupina. V následujícím paměťovém testu skupina pomalých sýkor manipulovala s aposematickou kořistí více opatrně. Podle Exnerové et al. (2010) může být rozdíl v kognitivních úlohách mezi slow a fast jedinci různý v závislosti na kontextu úlohy nebo použitých stimulů – učení se vyhýbání aposematické kořisti pravděpodobně zvýhodňuje více neofobické, plaché jedince, více vnímavé k negativním stimulům. Naopak v úlohách zahrnující pozitivní stimuly (potrava) a učení se v kontextu např. nového prostředí jsou zvýhodněni spíše rychleji reagující jedinci s nižší mírou neofobie (Exnerová et al., 2010).

Kromě ptáků můžeme podobné studie nalézt i u primátů. Například Coleman et al. (2005) testovali vztah mezi behaviorální odpovědí na nový potravní objekt a délkou tréninku makaků rhesus v jednoduché úloze, kdy se makaci měli dotknout určitého bodu. Podle latence přiblížení se k potravnímu objektu rozdělili makaky na vysoce explorigativní,



středně explorativní a plaché. Výsledky ukázaly, že pouze 22% plachých makaků zvládlo test, zatímco 75% zvířat ze skupin vysoce a mírně explorativních zvládlo úlohu velmi snadno (Coleman et al. 2005).

## 2 Testované hypotézy

### 2.1 Object permanence

1) Jednou z našich hypotéz je myšlenka, že schopnost OP jako jeden ze základních aspektů kognice souvisí s dalšími kognitivními schopnostmi, jakými jsou např. schopnost orientace v prostoru a kvalita a trvání prostorové paměti. Jak bylo uvedeno v oddíle 1.5, tyto atributy jsou důležitou součástí food-storingu a zvyšují ptákům šanci na úspěšné znovuobjevení ukryté potravy. Několik studií (např. Bugnyar et al. 2007; Hoffmann et al., 2011; Ujfalussy et al. 2013) se snažilo objasnit, zda ptáci ukládající si potravu dosahují vyšších stádií OP. Avšak tato hypotéza byla dosud testovaná pouze u ptáků čeledi Corvidae, kteří ancestrálně všichni ukládají potravu, jenom různě intenzivně (de Kort, Clayton 2006). V tomto fylogenetickém ohledu se ukládání potravy křkavcovitých zásadně liší od čeledi Paridae, která je pro studium schopnosti OP v souvislosti s food-storingem lepším modelovým systémem, jelikož zde lze porovnat vyloženě nefood-storující druh s jiným druhem patřícím do kladu, kde je food-storing ancestrální (*Periparus-Baeolophus-Lophophanes-Poecile*; Štorchová et al., 2010). Jedním z cílů této práce je tudíž otestovat OP u food-storujícího druhu sýkora uhelníček (*P. ater*), a dále u druhu, který si potravu neukládá – sýkora koňadra (*P. major*), s hypotézou, že se jejich kognitivní výkon v testu OP bude lišit v závislosti na schopnosti food-storingu.

2) Další testovanou hypotézou je, zda bude faktor věku hrát roli v kognitivním výkonu ptáků v testu OP. Dospělí jedinci odchycení z přírody by mohli řešit test s vyšší úspěšností vzhledem k tomu, že mohou mít předchozí zkušenost s extrakcí potravy, což je patrně důležitý faktor pro vývoj schopnosti object permanence (Marhounová, 2012). U dospělých ptáků by v řešení úloh OP mohla hrát pozitivní roli jednak vyšší zkušenost se získáváním potravy v diverzifikovaném prostředí a také vlastní zkušenost s vytvářením potravních skrýší (u dospělých sýkor uhelníčků).

### 2.2 Neofobie a object permanence

3) Další testovanou hypotézou je, zda existuje mezidruhový rozdíl v míře neofobie při získávání potravy z nového objektu. Různá míra neofobické reakce byla již dříve na příbuzných druzích juvenilních sýkor prokázána, a to jak v exploraci nových objektů,

tak v testu neofobie (Ježová et al., 2013). Kromě mezidruhových rozdílů nás zajímají také případné rozdíly v míře neofobie u různých věkových kategorií, jelikož v průběhu ontogeneze se u ptáků mění tendence k neofilii/neofobii vůči různým předmětům a situacím (Verbeek et al., 1994). Vliv však nemusí mít pouze ontogeneze, ale také předchozí zkušenost dospělých ptáků s exploračními podobnými předměty, což se může odrazit na snížených latencích v testu.

4) Poslední testovanou hypotézou je, zda individuální míra neofobie může ovlivňovat úspěšnost v testu object permanence. Jelikož existují individuální rozdíly v tom, jak jsou ptáci ochotni explorační nové prostředí a objekty, domníváme se, že tento aspekt personality by mohl mít vliv při řešení úlohy object permanence, také proto, že je v našem testu omezena časovým limitem 5 minut.

## 2.3 Cíle práce

1. a) Otestovat úroveň kognitivní schopnosti object permanence u food-storujícího druhu sýkora uhelníček (*P. ater*) a porovnat s kognitivním výkonem sýkor druhu s. koňadra (*P. major*), které si potravní skrýše nevytváří.

b) Srovnat výsledky obou druhů sýkor, diskutovat vliv food-storingu v této kognitivní schopnosti.

2. Prozkoumat roli zkušenosti (ručně dokrmená mláďata vs. divocí odchycení dospělci) na výkony v testu OP.

3. a) Otestovat míru neofobie z nových objektů a individuální explorační strategie jedinců pomocí testu „novel object“ v potravním kontextu.

b) Ověřit, zda míra neofobie jednotlivých zvířat ovlivňuje jejich úspěšnost v testu object permanence.

## 3 Metodika práce

### 3.1 Testované subjekty

Data byla shromážděna v letech 2012-2015 celkem od 47 ptáků druhů sýkora uhelníček (*P. ater*) a sýkora koňadra (*P. major*). Od obou druhů byli otestováni jednak dospělí jedinci odchycení z přírody (*P. ater*, N= 11; *P. major* N= 10) a dále ručně dokrmená mláďata (*P. ater*, N= 12; *P. major*, N= 14). Test OP absolvovalo všech 47 ptáků, testem neofobie prošlo celkem 40 jedinců. Zbýlých 7 dospělých jedinců druhu sýkora uhelníček test neabsolvovalo, jelikož byli otestováni a vypuštěni ještě předtím, než byl test neofobie nadesignován. Všichni ptáci byli v době mimo experiment drženi v individuálních klecích (45x28x63 cm), avšak ve vizuálním a akustickém kontaktu s ostatními jedinci příslušného druhu, s celodenním přístupem k vodě a potravě. Před samotným experimentem jim byla na 3 hodiny odebrána potrava.

Všichni ptáci byli testováni nejprve v experimentu neofobie a následně v testu OP. Mláďata byla testována na neofobii od věku, kdy se osamostatnila v přijímání potravy (v našich chovech u druhu *P. major* průměrně 22-25 dní, u druhu *P. ater* průměrně 21-23 dní). V této době také probíhaly u mláďat úlohy 1 a 2, které vyžadují vizuální následování pohybujícího se objektu. Další stádia testu object permanence se začala testovat až po skončení testu neofobie, u mláďat obou druhů ve věku minimálně 70 dní.

### 3.2 Experiment I: Object permanence

#### 3.2.1 Experimentální aparatura

První dvě úlohy OP probíhaly v kleci (70x70x70 cm) s otočným diskem, stejně jako test neofobie (viz pododdíl 3.3.1; tento typ klece je využíván k testování různých kognitivních úloh, např. Exnerová et al., 2003). Od třetí úlohy byly sýkory testovány v upravené kleci o rozměrech 50x60x60 cm. Přední část této klece je zhotovena z plexiskla s jednosměrně průhlednou zrcadlovou fólií, která znemožňuje sýkorám vidět experimentátora. V dolní polovině přední strany klece se nachází oblé víko (viz obr. 5) volně překlápělné dovnitř nebo ven směrem k experimentátorovi, což umožňuje předvést úlohu bez předčasného zásahu zvířete. Hledaným objektem byl vždy usmrcený moučný

červ. Součástí aparatury pro úlohu 3 (částečně zakrytý objekt) bylo bílé neprůhledné plátno pro zakrývání a plastová miska. V dalších úlohách, kdy byl červ zcela zakrýván, byly součástí aparatury kartonové zástěny o rozměrech (7x7x5,5 cm).

### **3.2.2 Behaviorální procedura**

Pro testování schopnosti object permanence byla sýkorám předložena sada úloh Scale 1 od Užgirise & Hunta (1975), která je nejpoužívanější předlohou pro testování OP u zvířat, zejména pak u ptáků (např. Pepperberg, 1997; Pollok et al., 2000; Bugnyar et al. 2007; Hoffmann et al., 2011; Ujfalussy et al. 2013).

Někteří autoři studií zejména dřívějšího data testovali OP u zvířat s vysokým počtem opakování dané úlohy (Snyder et al. 1978 ex. Dumas, Dore, 1987; Wise et al., 1974). Dle kritik (Doré, Dumas, 1987) ale může i v tomto případě vést k nežádoucímu učení – první pokusy by tudíž měly mít největší vypovídající hodnotu. Např. Nácar (2012) ve své práci zjistil, že sýkory koňadry se učily asociovat lokaci odměny (ze 4 možných míst) s pozicí stimulu v jednodušší verzi po zhruba 7-14 sezeních, ve složitějších verzích úlohy pak kolem 16-29 sezení (Nácar, 2012). V případě sýkor však může i přes fázi pretréninku docházet k neofobii během prvních pokusů, ale zároveň také k rychlým poklesům soustředěnosti a motivace. Snažili jsme se proto nastavit přiměřený počet opakování v rámci jednoho sezení. Každá úloha se opakuje vždy ve třech sezeních. Jedno sezení se v případě úloh s částečně skrytým či zcela skrytým objektem za jednou zástěnou skládá ze třech pokusů - celkem tedy 9 opakování jedné úlohy. Ve složitějších úlohách (volba mezi dvěma či třemi zástěnami) má jedno sezení pět pokusů, v celé úloze tudíž 15 opakování. Každý jedinec absolvoval průměrně 2-4 sezení týdně. Navíc byl design úloh přizpůsoben tak, aby nebyly sýkory během experimentu příliš rozptylovány rukama. Test byl adaptován pro sýkory zejména ve způsobu, jakým hledaný objekt „mizí“ - kromě klasického schovávání objektu pomocí pinzety byla v úlohách se zástěnami zvolena metoda, kdy objekt není za zástěny zakrýván pinzetou ani rukou, nýbrž je zachycen na tenké niti, pomocí níž je tažen za zástěnu (provázek navíc vede od každé zástěny, aby nedocházelo k asociaci provázek-odměna).

#### **Pretrénink**

Každé nové úloze předcházela fáze pretréninku, ve kterém byl subjekt na 5-6 hodin umístěn do pokusné klece s odpovídající aparaturou pro danou úlohu a potravou

rozmístěnou rovnoměrně po kleci, v zástěnách a kolem zástěn tak, aby byl seznámen se všemi částmi aparatury.

### Design pokusu

Soubor úloh předkládaných sýkorám (kurzívou je u jednotlivých úloh popsána originální předloha sady Scale 1 od Užgirise a Hunta):

#### *Stadium 2: vizuální následování pomalu se pohybujících objektů*

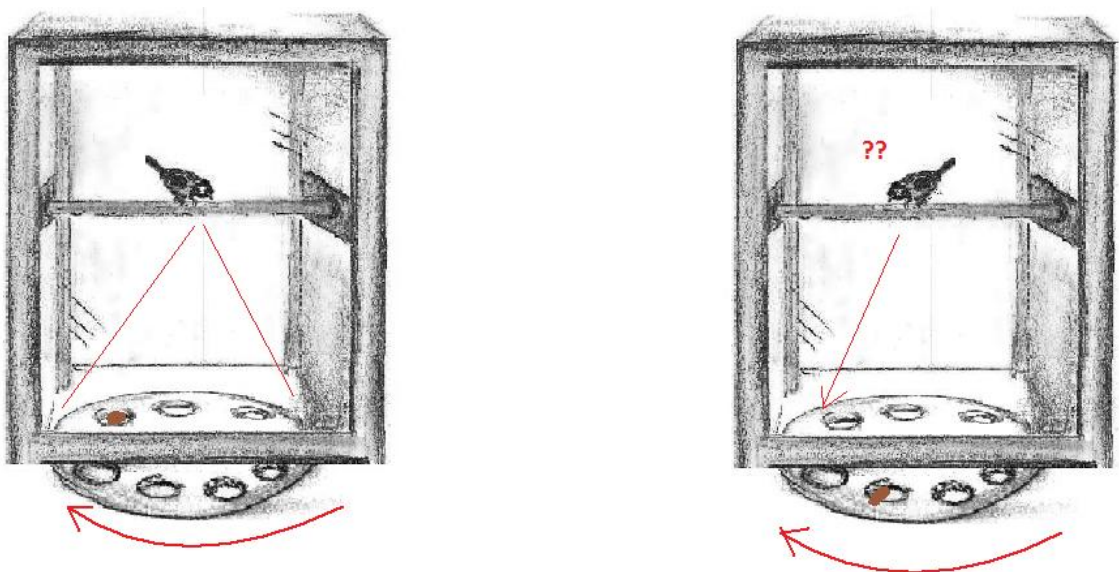
**Úloha 1:** *Vizuální sledování pomalu se pohybujícího objektu v úhlu 180° okolo subjektu.*

Mláďata jsou testována během odchovávání tak, že se objektem přidrženém v pinzetě otáčí v úhlu 180° kolem zvířete. U odchycených dospělců byla tato úloha provedena v kleci s otočným diskem, kdy se objekt disku otáčí z počáteční pozice (0°) do pozice 180° (viz obr. 5). Opakování 9x. Kritérium splnění: Následování objektu po celou jeho trajektorii.

**Úloha 2:** *Zaznamenání zmizení pomalu se pohybujícího objektu a očekávání znovuobjevení objektu na místě zmizení či na počátečním místě po několika prezentacích.*

Objekt se na disku otáčí z počáteční pozice (0°) a zmizí na druhé straně disku (180°). Následně se diskem otáčí dál, až se objekt znovu objeví v počáteční pozici (0°), viz obr. 5. Opakování 9x.

Kritérium splnění: Sledování místa, kde objekt zmizel a po několika prezentacích očekávání objektu v počáteční pozici.



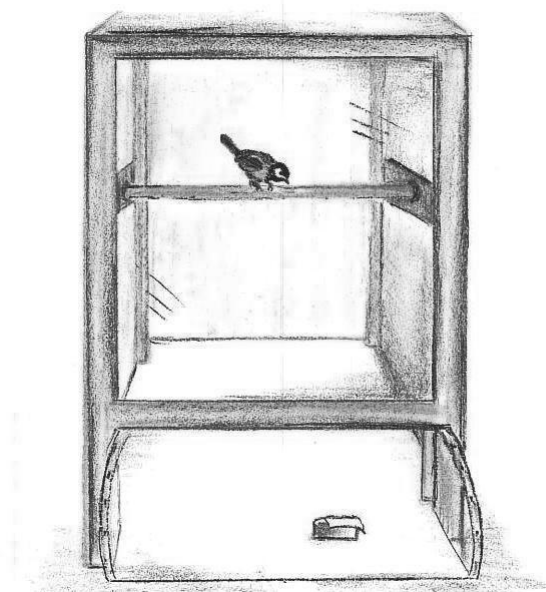
**Obr. 5** Klec s otočným karuselem pro testování úlohy 1 (vlevo) a 2 (vpravo) object permanence a dále pro test neofobie.

*Stadium 3: Jednoduchá viditelná přemísťování – částečně zakrytý objekt*

**Úloha 3:** *Nalezení objektu částečně zakrytého.*

Po navození pozornosti je moučný červ pomocí pinzety z větší části zakryt bílým neprůsvitným plátnem. Opakování 9x.

Kritérium splnění: Vytažení objektu zpod plátna.



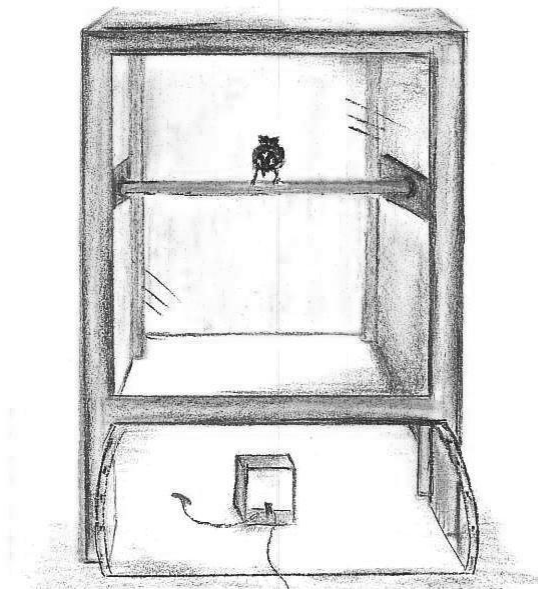
**Obr. 6 Úloha 3 – objekt je z větší části skrytý pod plátnem.**

*Stadium 4: Jednoduchá viditelná přemísťování – zcela zakrytý objekt*

**Úloha 4:** *Nalezení objektu viditelně mizejícího za zástěnu.*

Použita je jedna kartonová zástěna. Objekt se pomalu pohybuje za zástěnu, kde zmizí. Opakování celkem 9x. V prvním sezení (3 opakování) je objekt za zástěnu zakrýván pomocí pinzety. Během dalších dvou sezení (celkem 6 opakování) je objekt přivázaný k tenké niti a pomocí ní tažen za zástěnu (viz obr. 7).

Kritérium splnění: Nalezení objektu za zástěnou.



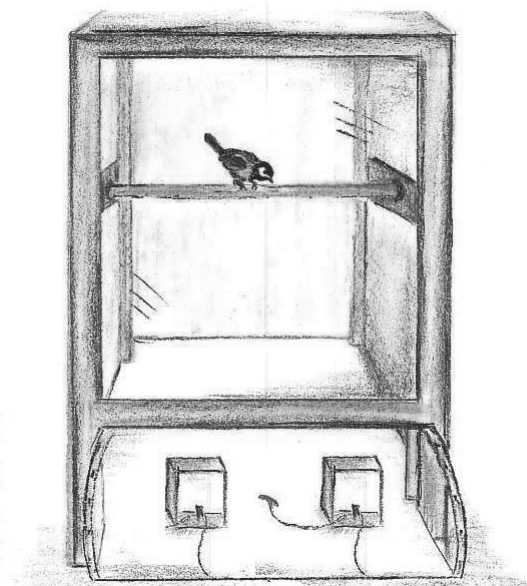
**Obr. 7 Úloha 4 - objekt zcela zmizí za zástěnou.**

*Stadium 5: Jednoduchá a vícenásobná viditelná přemísťování – dvě/tři zástěny*

**Úloha 5:** *Nalezení zcela zakrytého objektu na dvou místech.*

Objekt je nejprve schován třikrát za zástěnu A (u části sýkor byla první zástěna B), poté jednou za zástěnu B a zpátky za zástěnu A (celkem 5 pokusů v jednom sezení). Ve druhém sezení je totéž provedeno u druhé ze zástěn (tedy pořadí BBBAB). Ve třetím sezení je objekt náhodně skrýván za jednu či za druhou zástěnu. U prvních pěti pokusů je objekt za zástěnu zakrýván pomocí pinzety. Během dalších dvou sezení (celkem 10 pokusů) je objekt přivázaný k tenké niti a pomocí ní tažen za zástěnu (viz obr. 8), přičemž provázek vede od obou zástěn. Pokud sýkory objekt nenašly, nebylo jim umožněno vidět správnou odpověď.

Kritérium splnění: Nalezení objektu za správnou zástěnou.



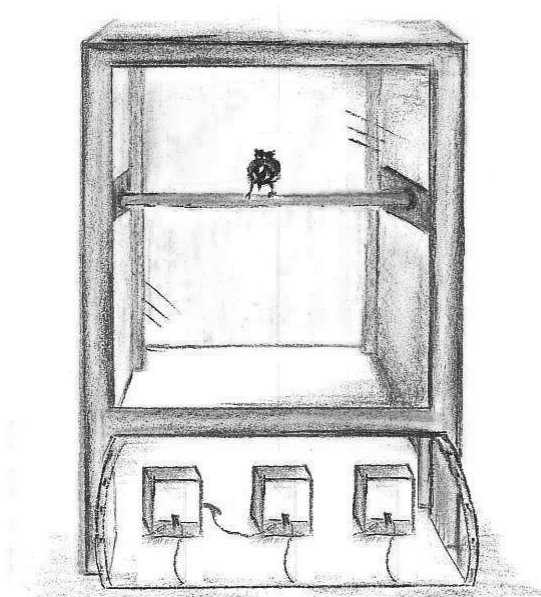
**Obr. 8 Úloha 5 - Objekt je zakrýván za jednu ze dvou zástěn.**



**Úloha 6:** Objekt je skrýván střídavě za jednu ze tří zástěn.

V této úloze byly použity tři zástěny A, B, C. Objekt byl skrýván alternativně za jednu z těchto tří zástěn. Opakování 15x. U prvních pěti pokusů je objekt za zástěnu zakrýván pomocí pinzety. Během dalších dvou sezení (celkem 10 pokusů) je objekt přivázaný k tenké niti a pomocí ní tažen za zástěnu (viz obr. 9), přičemž provázek vede od všech zástěn.

Kritérium splnění: Nalezení objektu za správnou zástěnou.



Obr. 9 Úloha 6 - Objekt je zakrýván za jednu ze tří zástěn.

### 3.2.3 Hodnocení výsledků

Pokud zvíře ve fázi pretréninku sežralo většinu potravy v okolí aparatury, byl pretrénink považován za úspěšný a následující den bylo zvíře testováno v úloze object permanence. V případě, že se jedinec nepřiblížil k potravě v pokusné kleci po dobu několika hodin, byl pretrénink opakován znovu následující den.

V testu OP byla úloha vyhodnocena jako splněná a stádium dosažené, pokud zvíře dosáhlo alespoň 80% úspěšnosti v rámci celé úlohy, tj. pokud úspěšně našlo skrytý objekt v osmi pokusech z devíti, či ve 12 pokusech z 15. Nicméně jelikož mohly být sýkory při řešení úloh ovlivněny neofobií a také kolísáním soustředěnosti a motivace, každé zvíře, které

vyřešilo alespoň šest pokusů z devíti (v pozdějších úlohách 10 pokusů z 15), což odpovídá úspěšnosti minimálně 66,7 %, bylo testováno i v další úloze. V případě, že zvíře odpovědělo správně třikrát za sebou v prvním sezení (případně pětkrát v úlohách s 15 pokusy), ale celkově se mu nepodařilo dosáhnout minimální úspěšnosti pro postup, bylo v následující úloze otestováno také. K prokázání, že jedinec nezvládá řešit úlohy pro určité stádium, nestačilo pouze nesplnění statistických kritérií pro danou úlohu, ale také selhání v úloze následující.

### **3.3 Experiment II: Test neofobie (nový objekt)**

#### **3.3.1 Experimentální aparatura**

Test neofobie probíhal v kleci (70x70x70 cm) s otočným diskem, po jehož obvodu jsou vnořeny pravidelné otvory s plastovými miskami (obr. 5; viz Exnerová et al., 2003). Součástí aparatury jsou dále barevná víčka představující neznámý objekt a známá potrava - moučný červ.

#### **3.3.2 Design pokusu**

Samotnému pokusu předcházela pretréninka, při které strávily sýkory několik hodin v experimentální kleci s dostatečným množstvím potravy, která se nacházela v otvorech otočného disku. Cílem pretréninky bylo nechat sýkory se dostatečně obeznámit s prostředím klece a dále naučit se přilétat ke karuselu a brát si potravu (moučné červy) z otvorů.

Při vlastním testu neofobie byla sýkorám předkládána jako nový objekt barevná víčka, ve kterých byla vložena pro sýkory známá oblíbená potrava - moučný červ. Zaznamenávána byla latence od vystavení objektu do sezobnutí červa. Test se skládal z celkem pěti pokusů oddělených týdenními intervaly. Pauzy mezi sezeními byly vloženy za účelem, aby byla situace sýkorami vnímána alespoň částečně jako nová. Celý experiment tedy trval pět týdnů. Každý týden se měnila barva víčka, a to v tomto fixním pořadí u všech ptáků – modré, zelené, červené, žluté, oranžové. Pořadí barev bylo zvoleno

tak, aby se barvy, které jsou ptáky vnímány jako varovné (Exnerová et al., 2006; Cibulková et al., 2014), nevyskytovaly v prvních sezeních. Díky tomuto pořadí lze sledovat případné výkyvy v latencích u víček s červeným, oranžovým či žlutým zbarvením.

## 4 Výsledky

### 4.1 Výsledky testu object permanence

#### *Úloha 1 a 2 - vizuální následování pomalu se pohybujícího objektu*

Všichni jedinci (N=47) byli schopni vizuálně fixovat a sledovat objekt, který se kolem nich pohyboval v trajektorii 180° na otočném disku, ačkoliv nedokázali sledovat objekt zcela plynule (viz diskuse). Mláďata obou druhů (N=26) následovala objekt pohybem hlavy průměrně od věku 13-15 dní. Po několika sezeních v kleci s otočným diskem vykazovali všichni jedinci vizuální fixaci k místu, kde objekt mizí, anebo se vraceli k počátečnímu místu, kde se objekt znovu objevoval.

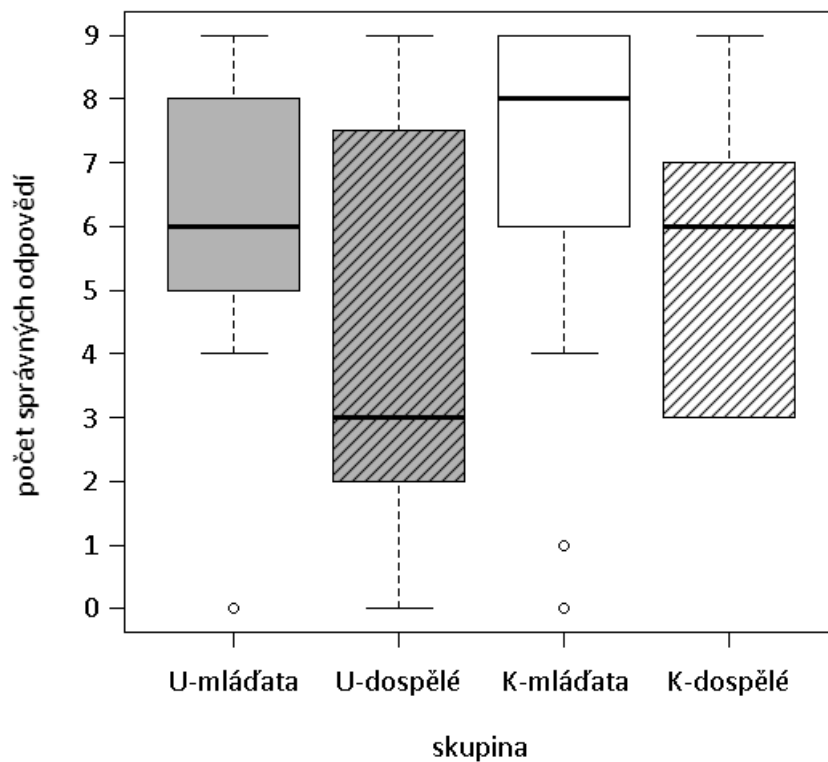
#### *Úloha 3 – částečně zakrytý objekt*

Z celkového počtu 47 sýkor splnilo 31 jedinců kritéria pro postup do úlohy 4 (15 uhelníčků a 16 koňader). Zbylí jedinci byli z pokusu vyřazeni, jelikož nedosáhli předem stanovené hranice 66,7% úspěšnosti pro postup. Kritéria minimální 80% úspěšnosti potřebné pro splnění daného stádia ovšem dosáhlo pouze 17 jedinců (sedm sýkor uhelníčků, 10 sýkor koňader). Individuální úspěšnosti ve všech úlohách jsou shrnuté v příloze (viz Příloha I). Zobecněným lineárním modelem (GLM, test chí-kvadrát) pro data quasibinomického rozdělení byl analyzován efekt věku, druhu a jejich interakce na úspěšnost sýkor v úloze 3. Interakce mezi druhem a věkem nebyla průkazná (GLM chí-kvadrát test: Df=1,45, Dev=205,62, p=0,8275), tudíž byla z plného modelu odstraněna. Následná analýza neprokázala rozdíl v úspěšnosti mezi jednotlivými skupinami sýkor (tj. sýkora uhelníček – mláďata, sýkora koňadra – mláďata, sýkora uhelníček – dospělí jedinci, sýkora koňadra – dospělí jedinci; viz obr. 10), (GLM chí-kvadrát test: Df=3,43, Dev=205,62, p=0,284).

Analýza pomocí modelu geeglm v programu R zohledňující jedince a opakování ukázala, že v úloze 3 nedocházelo ke zlepšování během jednotlivých pokusů (Df=1,  $\chi^2=0,02948$ , p=0,8637). Efekt postupného učení v úloze 3 tedy nebyl prokázán.

Tabulka 1 Procentuální úspěšnosti pro každou skupinu sýkor v úloze 3.

Skupina	N	Úloha	Úspěšnost (%)
S. uhelníček – mláďata	12	3	66,7
S. uhelníček – dospělci	11	3	49,5
S. koňadra – mláďata	14	3	74,6
S. koňadra – dospělci	10	3	63,3



Obr. 10: Úspěšnost jednotlivých skupin sýkor v úloze 3. U-uhelníci, K-koňadry. Plná čára značí průměr, kroužky odlehlé hodnoty, přerušované čáry horní a dolní kvartil. Není statistický rozdíl mezi skupinami (U-mláďata, U-dospělé, K-mláďata, K-dospělé;  $p=0,284$ ).

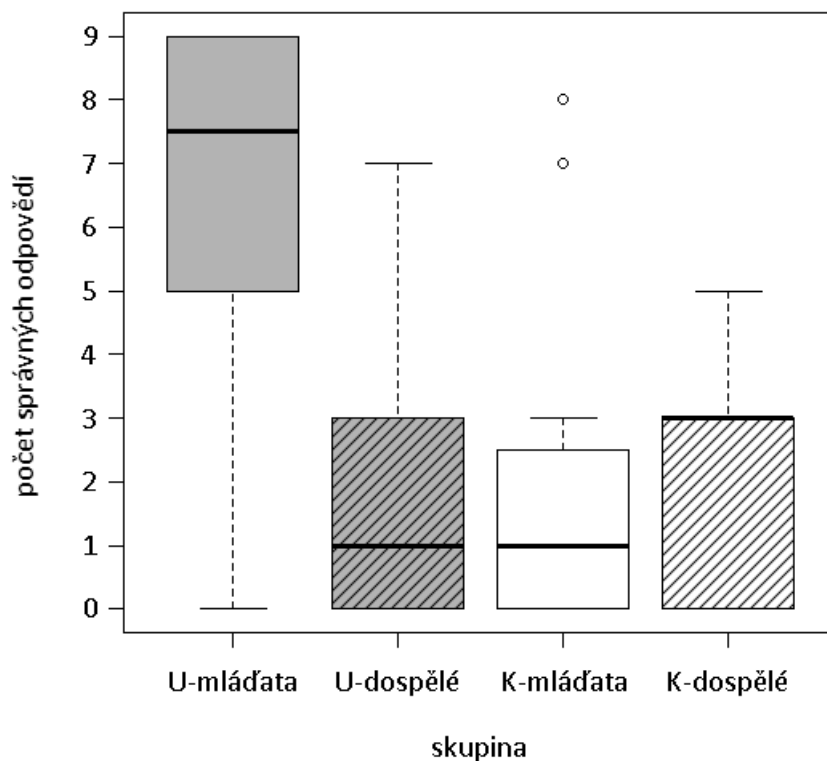
#### Úloha 4 – kompletně zakrytý objekt

Z celkem 15 uhelníčků, kteří absolvovali úlohu 4, splnilo kritéria pro postup do 5. úlohy pouze sedm mláďat a jeden dospělý uhelníček (viz tabulka 2). V této úloze dále došlo ke značnému poklesu úspěšnosti sýkor koňader (mláďat i dospělých jedinců) a kritéria pro ostup do další úlohy splnily pouze dvě mladé koňadry. Pomocí modelu GLM (test chí-kvadrát) pro quasibinomické rozdělení byly podobně jako u předchozí úlohy analyzovány faktory věk, druh a jejich interakce. Výsledky ukazují, že interakce věku a druhu byla nevýznamná na hladině 0,05, průkazná pouze na hladině 0,1 (GLM chí-kvadrát test: Df= 1,28, Dev=148,3, p=0,089). Ačkoliv je interakce vyhodnocena jako neprůkazná na hladině 0,05, mladí uhelníčci se zdají být úspěšnější než dospělí. U koňader je nicméně trend opačný (viz obr. 10). Nižší počet testovaných jedinců při dané individuální variabilitě však mohl zapříčinit neprůkaznost interakce. Faktor věku byl také neprůkazný (GLM chí-kvadrát test: Df=1,30, Dev=162,05, p=0,125). Vliv druhu na úspěšnost v úloze 4 je však signifikantní (GLM chí-kvadrát test: Df=1,30, Dev=162,5, p=0,0079) - sýkory uhelníčci byly v této úloze průkazně úspěšnější (viz obr. 11). Pouze pět mladých uhelníčků a jedno mládě koňadry však dosáhlo 80% hladiny úspěšnosti pro splnění 4. stádia OP.

Analýzou dat pomocí funkce `geeglm` v programu R zahrnující jedince a opakování nebyl v úloze 4 prokázán efekt učení na zlepšování se v průběhu jednotlivých sezení (Df=1,  $\chi^2 = 0,26857$ , p=0,6043).

**Tabulka 2** Procentuální úspěšnosti jednotlivých skupin sýkor v úloze 4.

Skupina	N	Úloha	Úspěšnost (%)
S. uhelníček – mláďata	5	4	72,2
S. uhelníček – dospělci	10	4	24,4
S. koňadra – mláďata	12	4	22,2
S. koňadra – dospělci	5	4	24,4



**Obr. 11: Úspěšnost jednotlivých skupin v úloze 4. U-uhelničci, K-koňadry.** Plná čára značí průměr, dále jsou vyznačeny horní a dolní kvartil a odlehlé hodnoty. Vliv interakce mezi věkem a druhem byl na hladině 0,05 neprůkazný ( $p=0,089$ ). U sýkor uhelníků jsou úspěšnější mláďata, nicméně u koňader se zdá být tento trend spíše opačný. Faktor druhu je průkazný ( $p=0,0079$ ).

#### Úloha 5 - objekt skrytý střídavě v jedné ze dvou zástěn

Úlohu 5 absolvovalo osm uhelníků, z nichž pouze jeden jedinec byl odchycený dospělec, a dále dvě mladé sýkory koňadry. Individuální úspěšnost v této fázi byla již velmi nízká (viz Příloha I). Pravděpodobnost náhodného hledání v této úloze byla 50 %. Každý jedinec musel zvolit správně v alespoň 12 případech z 15 (tedy úspěšnost min. 80 %), aby dosáhl hladiny signifikance pro nenáhodné hledání (binomický test). Žádná sýkora této úspěšnosti však nedosáhla. Pouze dva mladí uhelníci zvládli odpovědět správně v 10 případech z 15 a dle našich kritérií tak postoupili do další úlohy. Efekt postupného učení nebyl prokázán ani v této úloze (geeglm,  $Df=1$ ,  $\chi^2=0,040857$ ,  $p=0,8398$ ).

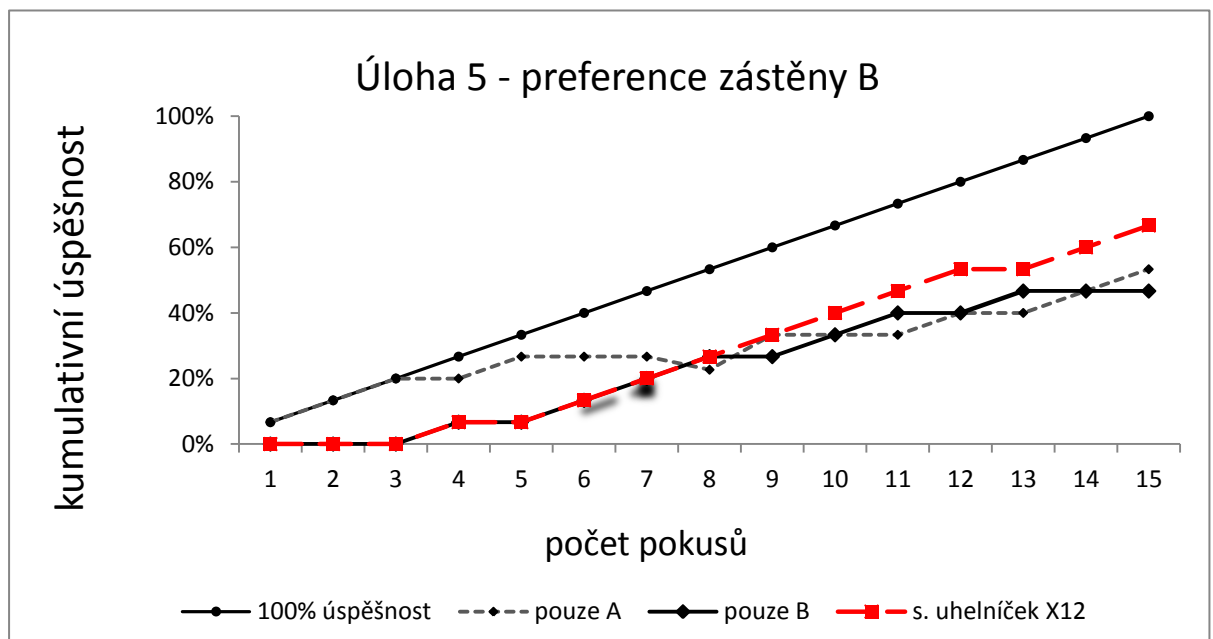
## Analýza alternativních strategií

V rámci 5. úlohy bylo dále analyzováno, zda zvířata hledají objekty spíše náhodně anebo si vytvářejí určitá pravidla, či preference, kterými se při vybírání ze dvou zástěn řídí. U jedinců, kteří absolvovali 5. úlohu, byly vyšetřovány tyto dvě alternativní strategie:

- 1) individuální preference jedné, nebo druhé zástěny
- 2) hledání v lokaci, kde byl v předchozím kroku objekt úspěšně nalezen

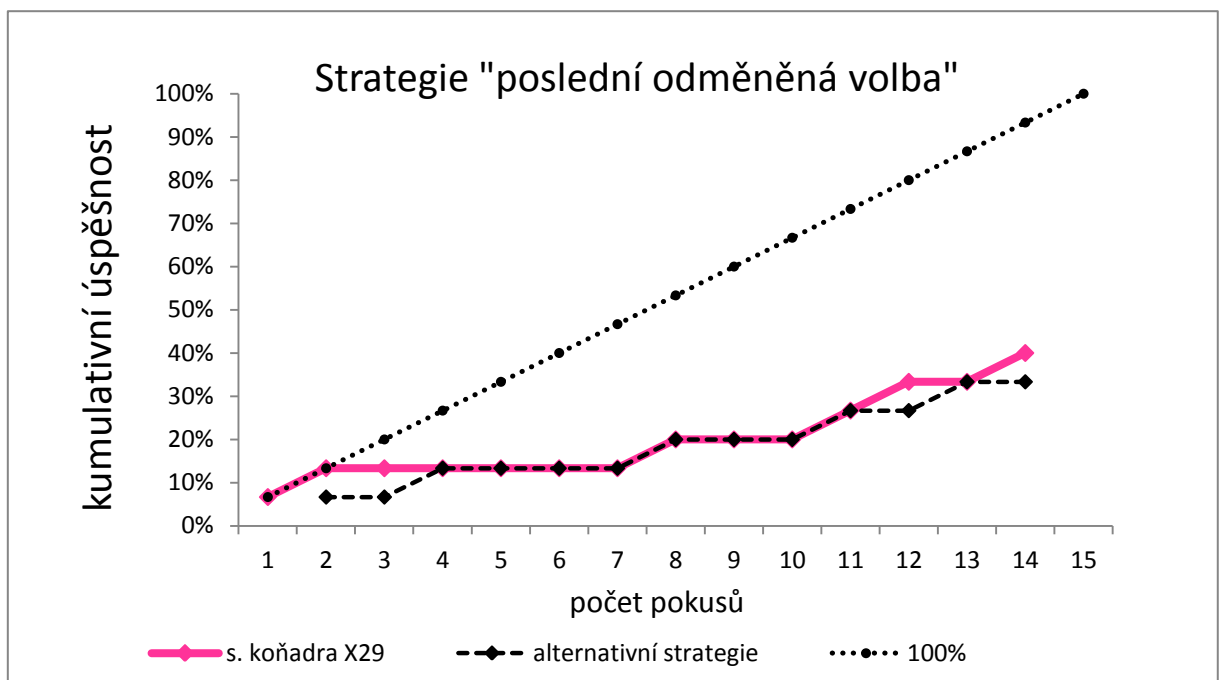
Alternativní strategie „preference jedné nebo druhé zástěny“ nebyla u celé skupiny statisticky prokázána (GLM, chí-kvadrát test:  $Df=9,120$ ,  $p=0,086$ ). Pokud je tato strategie nasimulována pro každého jedince zvlášť, je u některých sýkor v grafu patrný trend vracet se častěji k jedné preferované zástěně, např. sýkora uhelníček X12 hledala v zástěně B v 10 případech z 15 (viz obr. 12; další grafy viz Příloha II).

Při testování druhé hypotézy, že sýkory obecně volí zástěnu podle pravidla hledat na místě, kde posledně našly odměnu, byla porovnána reálná volba sýkor s hypotetickou volbou nasimulovanou podle této strategie. Marginální model geeglm zahrnující identitu zvířete prokázal, že sýkory častěji volily pozici, která byla v posledním kroku úspěšná ( $Df=1$ ,  $\chi^2=7,419$ ,  $p=0,0064$ ). Např. sýkora koňadra X29 nejspíše volila zástěny podle této strategie (viz obr. 13).



**Obr. 12 Graf kumulativní úspěšnosti sýkory uhelníčka X12.** Červená křivka znázorňuje narůstání úspěšnosti během pokusů u jedince x12, černé křivky simulují hypotetické narůstání úspěšnosti při preferování výhradně zástěny A nebo zástěny B.





**Obr. 13** Graf znázorňující používání alternativní strategie: „hledej na místě, kde byla odměna naposledy“ u sýkory koňadry X29. Růžová křivka znázorňuje narůstání úspěšnosti sýkory, černá křivka pak simulovanou úspěšnost v případě používání této strategie.

#### Úloha 6 – objekt skrytý za jednou ze tří zástěn

Do úlohy 6 postoupili ze všech testovaných sýkor pouze dva mladí jedinci druhu s. uhelníček. První z nich hledal za nesprávnou zástěnou, či nehledal objekt vůbec a druhý byl úspěšný v šesti případech z 15, nicméně nedosáhl hladiny signifikance pro nenáhodné hledání (binomický test,  $p=0,5881$ ; pravděpodobnost náhodného objevení objektu v jedné ze tří zástěn byla 33,3 %).

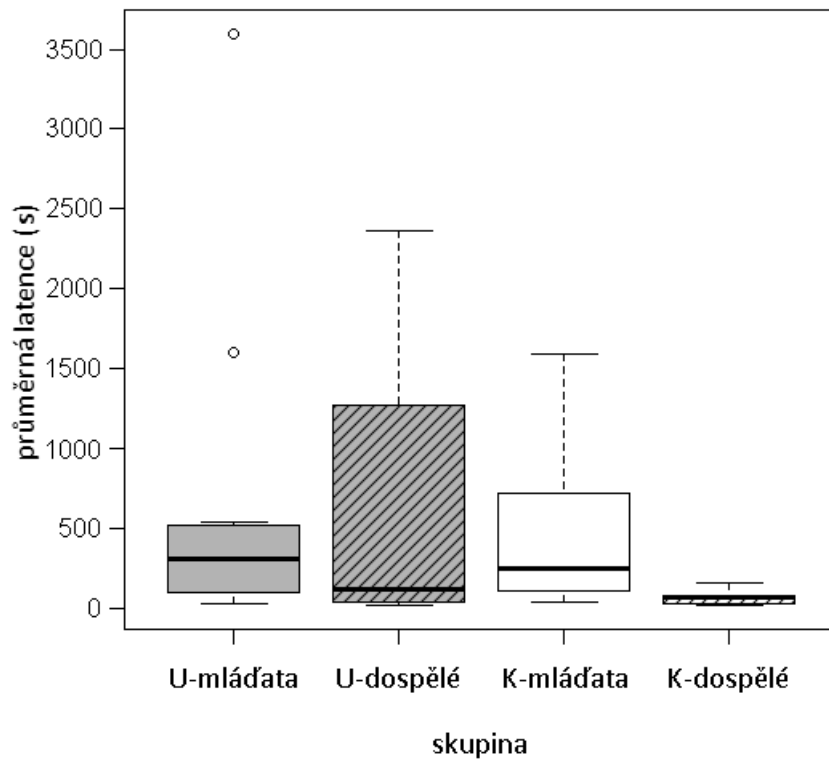
## 4.2 Výsledky testu neofobie

Latence přiblížení se k potravě v novém objektu byly změřeny celkem u 40 ptáků. Při analýze dat jsme pracovali: 1) s průměrnou latencí z celého testu neofobie a 2) s 1. naměřenou latencí přiblížení se k objektu (modrému víčku). Výsledky neukázaly průkazný rozdíl mezi oběma druhy sýkor v průměrné latenci přiblížení (ANOVA:  $F_{1,38}=2,8058$ ,  $p=0,1021$ ; viz obr. 14) ani v 1. naměřené latenci přiblížení se k novému objektu (ANOVA:  $F_{1,38}=0,5791$ ,  $p=0,4514$ ), (viz obr. 15). Faktor stáří nebyl průkazný

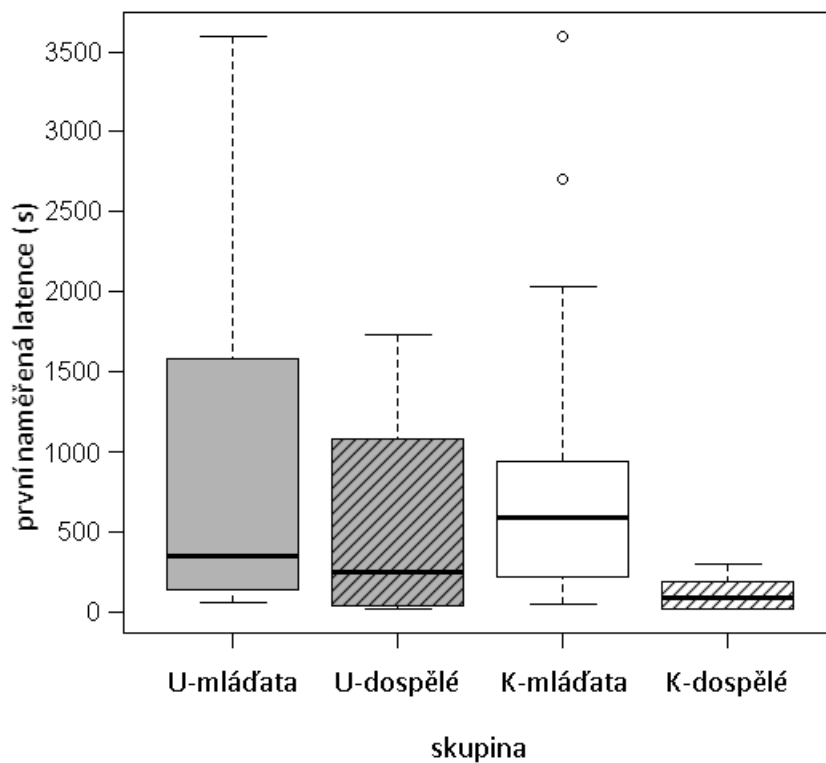
u průměrné latence přiblížení (ANOVA:  $F_{1,38}=1,4363$ ,  $p=0,2382$ ; viz obr. 14), nicméně 1. latence přiblížení se k neznámému objektu byla signifikantně vyšší u mláďat obou druhů (ANOVA:  $F_{1,38}=4,9138$ ,  $p=0,0327$ ), viz obr. 15.

Dále byl analyzován vliv barvy víčka na latence, ve kterých se k nim sýkory přibližovaly. Nejvyšší naměřené latence se objevovaly u modrého víčka (první v pořadí). Pomocí obecného lineárního modelu (lm) bylo dále zjištěno, že od modrého víčka (intercept) se v latencích signifikantně neliší červené víčko (ANOVA:  $F_{7,192}= 6,843$ ,  $p=0,2405$ ). Ostatní barvy víček se signifikantně lišily od modrého – oranžové (ANOVA:  $F_{7,192} = 6,843$ ,  $p=0,0395$ ), zelené (ANOVA:  $F_{7,192} = 6,843$ ,  $p=0,0388$ ) a žluté víčko (ANOVA:  $F_{7,192} = 6,843$ ,  $p=<0,001$ ). Nejvíce neofobně tedy sýkory reagovaly na modré a červené víčko (třetí v pořadí). Na modré víčko reagují sýkory neofobně ovšem patrně v důsledku pořadí, jelikož bylo prezentováno jako první, což byl pro sýkory zcela nový objekt i nová situace.

Vynesením jednotlivých latencí individuů do grafu (viz Příloha III) bylo dále analyzováno, jaké typy individuálních exploračních strategií mají sýkory v případě opakované prezentace nového objektu, u kterého se mění barva. Ukázalo se, že křivky v latencích vykazují nejčastěji tyto čtyři strategie: 1) zvýšená neofobie a dále postupná habituace v průběhu jednotlivých sezení, 2) zvýšení či obnovení neofobní reakce v případě prezentace červeného nebo oranžového víčka, 3) nízká neofobie po celou dobu experimentu a 4) extrémní neofobie po celou dobu experimentu (jedinec se nepřiblížil v žádném sezení k potravě v limitu jedné hodiny).



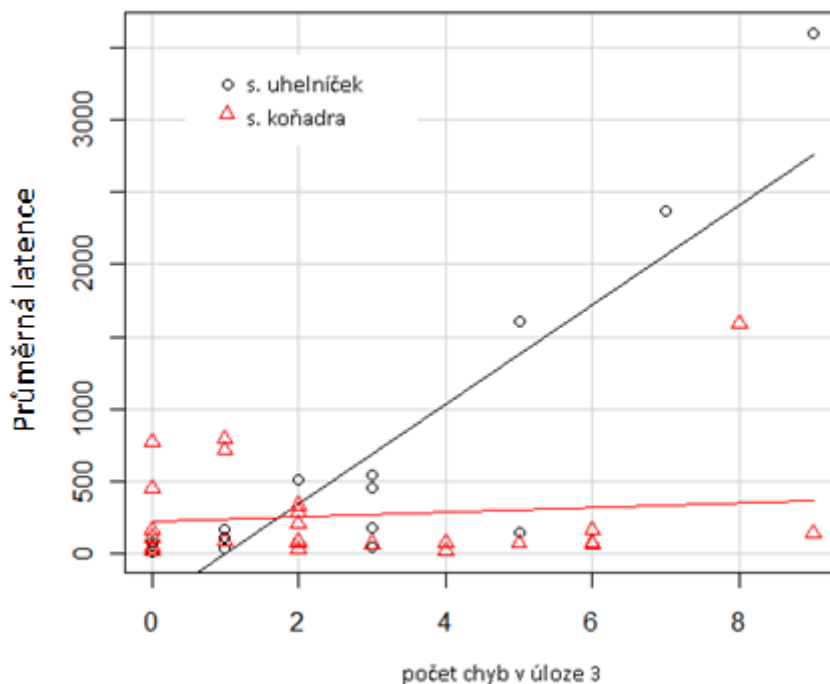
**Obr. 14 Test neofobie - graf znázorňuje průměrnou latenci v testu neofobie u jednotlivých skupin sýkor. U-uhelníci, K-koňadry. Není rozdíl v průměrné latenci mezi druhy ( $p=0,1021$ ), ani věkovými kategoriemi ( $p=0,2382$ ).**



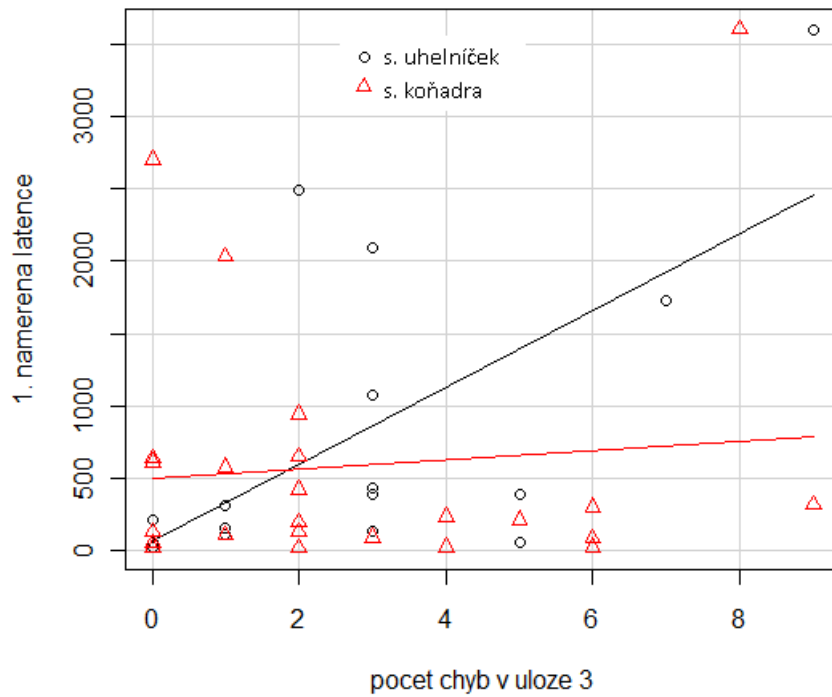
**Obr. 15 Test neofobie - 1. naměřená latence u jednotlivých skupin sýkor. U-uhelníci, K-koňadry. Mláďata mají průkazně vyšší první latenci přiblížení k novému objektu ( $p=0,0327$ ).**

### 4.3 Výsledky – vzájemný vztah neofobie a schopnosti object permanence

Naměřené latence v testu neofobie byly dále použity v korelaci s výkonem v testu object permanence. Kognitivní výkon v testu je v tomto případě definován těmito kategoriemi: 1. počet chyb v úloze 3 (jelikož je to jediná úloha se všemi sýkorami), 2. maximální dosažená úloha. Korelace mezi mírou neofobie a úspěšností v testu OP byla vyhodnocována pomocí Spearmanova korelačního koeficientu. V analýze všech jedinců dohromady (N=40) nevychází průkazně korelace průměrné latence s počtem chyb v úloze 3, ani s maximální dosaženou úlohou OP. Nicméně při analýze každého druhu zvlášť je patrné, že u sýkor uhelníčků lze pozorovat silnou závislost mezi mírou neofobie a počtem chyb ve třetí úloze OP (Spearmanův korelační koeficient:  $r=0,759$ ,  $p=0,00065$ ), (viz obr. 16). U uhelníčků koreluje také 1. naměřená latence s počtem chyb v úloze 3 (Spearmanův korelační koeficient:  $r=0,54$ ,  $p=0,029$ ), (viz obr. 17). U koňader tato závislost není (viz obr. 16 a 17).



**Obr. 16** Korelace mezi počtem chyb v úloze 3 a průměrnou latencí v testu neofobie. U sýkor uhelníčků je silná korelace ( $r=0,759$ ,  $p=0,00065$ ) mezi mírou neofobie a úspěšností ve 3 úloze (černá křivka), zatímco u sýkor koňader závislost není.



**Obr. 17** Korelace mezi počtem neúspěšných pokusů v úloze 3 a první naměřenou latencí v testu neofobie. U sýkor uhelníčeků opět průkazná ( $r=0,54$ ,  $p=0,029$ ).

## 5 Diskuse

### 5.1 Diskuse výsledků – object permanence

V testu object permanence bylo otestováno celkem 12 mláďat a 11 dospělých jedinců druhu sýkora uhelničků a dále 14 mláďat a 10 dospělců druhu sýkora koňadra. Mláďata byla ručně dokrmována a již ve věku kolem 13-15 dnů dokázala všechna následovat vizuálně potravu pohybující se kolem nich v úhlu 180°. Druhé stádium bylo u dospělých jedinců testované v kleci s otočným diskem, na kterém se pomalu pohybovala potrava, a sýkory tuto trajektorii vizuálně následovaly. Všichni otestovaní jedinci byli schopni potravu sledovat v průběhu jejího pohybu, nicméně jelikož dospělci v kleci fixovali objekt spíše monokulárně, a po většinu času byly neustále v pohybu, nebylo možné u nich zaznamenat naprosto plynulé sledování objektu po celou jeho trajektorii. Naopak mláďata při ručním dokrmování byla schopna binokulárně sledovat moučného červa plynule po celých 180°. Při testování sýkor v kleci s otočným diskem byly všechny sýkory zhruba po 9-10 pokusech schopny fixovat místo, kde červ zmizel a také počáteční pozici, kde se červ znovu objevoval.

Testování 3. stádia (úloha 3 – částečně zakrytý objekt) probíhalo v kleci upravené pro tento experiment. Moučný červ byl před sýkorami viditelně z větší části zakryt neprůhledným bílým plátnem. Tato úloha ještě nevyžaduje schopnost mentální reprezentace a neměla být pro sýkory složitá. Ze všech jedinců ovšem splnilo kritéria pro postup do další úlohy 10 mláďat a pět dospělců druhu s. uhelničků a 11 mláďat a pět dospělých sýkor koňader. Jednotlivé skupiny se mezi sebou v úspěšnosti v této úloze nelišily, statisticky nehrál roli věk ani druh. Nicméně jak lze vidět na tabulce úspěšností (viz tabulka 1), mladí uhelničci dosahují jako skupina pouze 66,7% úspěšnosti a dospělci 49,5 %, mladé koňadry oproti tomu 74,6 % a dospělé 63,2 %.

Neúspěch mnoha jedinců v této úloze by mohl mít několik příčin. Jedním z důvodů by mohlo být, že úlohy OP jsou omezené časovým limitem. Většina studií testujících OP u ptáků má pokus limitovaný 1-2 minutami (Dumas, Wilkie, 1995; Funk, 1996; Zucca et al., 2007). Časový limit u těchto úloh je nastaven proto, jelikož zvířata odpovídající po delším časovém odstupě mohou zapomínat, že je někde ukryta odměna (viz Deppe et al., 2009), případně později mohou začít spontánně exploraovat prostředí aparatury a najít objekt náhodně. U sýkor byl limit prodloužen až na 5 minut, vzhledem k přetrvávající

neofobii k aparatuře i přes fázi pretréninku. Někteří jedinci totiž vykazovali na jedné straně silnou tendenci získat objekt, na druhou stranu se ale dlouhou dobu neodvažovali slétnout až k objektu. Několik ptáků dále vykazovalo přetrvávající neofobii v průběhu všech sezení nebo nebylo dostatečně motivovaných úlohu řešit. Na grafu znázorňujícím korelaci mezi počtem chyb ve třetí úloze a průměrnou (či první) latencí v testu neofobie (viz obr. 16, 17) lze pozorovat, že více neofobní sýkory měly tendenci dělat více chyb v této úloze. Tato korelace je však průkazná pouze pro sýkory uhelníčky. Příčinu nízké úspěšnosti některých uhelníčků v této poměrně snadné úloze si lze vysvětlit právě silným vlivem neofobie. Zároveň však nemusí nutně platit předpoklad, že by méně neofobní jedinci dosahovali vyšších stádií OP, jelikož korelace mezi maximálním dosaženým stádiem object permanence a průměrnou či první latencí v testu neofobie je neprůkazná (viz výsledky). Individuální míra neofobie má tedy patrně vliv pouze na začátku tohoto testu a na ochotu a zejména rychlost řešení dané úlohy (u sýkor uhelníčků), nicméně na celkovou úspěšnost v testu OP vliv pravděpodobně nemá.

Úlohu 4, která testuje schopnost reprezentovat existenci skrytého objektu (stádium 4), absolvovalo 31 sýkor. Objekt byl v této fázi viditelně skrýván za jednu kartonovou zástěnu, a to jak pomocí pinzety, tak jeho tažením za zástěnu pomocí provázku. Kritérium pro postup do další úlohy, tedy alespoň šest správných odpovědí z devíti, splnilo sedm mladých a jeden dospělý uhelníček a dále pouze dvě mladé sýkory koňadry. Uhelničci byli v této úloze průkazně úspěšnější než koňadry, a to zejména mláďata, která měla jako skupina úspěšnost 72,2 %, zatímco mladé sýkory koňadry pouze 22,2 % a dospělé sýkory obou druhů 24,4 %. Na základě procentuální úspěšnosti lze vidět značný rozdíl mezi mladými a dospělými uhelníčky, nicméně statisticky byla interakce věku a druhu průkazná pouze na hladině 0,1, a to zřejmě z důvodu nižšího počtu otestovaných dospělců. Nízká úspěšnost odchycených sýkor mohla být ovlivněna nedostatečnou soustředěností na úlohu. V době, kdy objekt „mizí“ za zástěnu je totiž nutné, aby testovaný jedinec sledoval graduální okluzi objektu, což bylo u mnoha divokých sýkor složité, jelikož byly stále v pohybu nebo reagovaly poplašeně při předkládání úlohy. Ručně krmená mláďata byla oproti tomu značně pozornější při zakrývání objektu a následně pak i úspěšnější v jeho hledání. Nicméně ačkoliv měly mladé sýkory koňadry i uhelníčci stejné podmínky ve všech fázích testování, většina mladých sýkor koňader nebyla schopná objekt úspěšně najít. Neúspěšné koňadry většinou sledovaly mizící objekt, ale po jeho zakrytí přeskakovaly mezi bidly nebo slétávaly na podlahu klece a byly motivované hledat

potravy, nicméně nesměřovaly přímo k zástěně, kde byl objekt ukrytý. Někteří jedinci krátce po ukrytí přestali „hledat“ a nebyli aktivní až do dalšího pokusu, ve kterém poté reagovali stejně.

Je nepravděpodobné, že by mláďata koňader měla oproti uhelníčkům horší kognitivní výkon kvůli nízkému věku testování a tedy nedostatečné vyzrálosti této kognitivní struktury. Oba druhy byly testované v testu neofobie od doby, kdy se osamostatnily v příjmu potravy (průměrně mezi 20-25 dny). Test neofobie trval pět týdnů a až po jeho skončení začala fáze pretréninku k úloze 3. Oba druhy byly testované v testu object permanence ve věku minimálně 70 dní, což je doba, kdy už jsou mláďata již plně potravně nezávislá na rodičích (del Hoyo et al., 2007). Nicméně abychom toto mohli s jistotou tvrdit, musela by být známá ontogeneze této schopnosti a také neofobie u obou druhů od mládí do dospělosti.

V úloze 5, kde byl objekt skrýván na jednu ze dvou možných pozic, došlo k poklesu úspěšnosti u obou druhů. Sýkory obecně měly s touto úlohou velké problémy a žádný z testovaných jedinců nepřesáhl hladinu pravděpodobnosti pro nenáhodné hledání (12 správných odpovědí z 15 při pravděpodobnosti správné volby 50 %). Sýkory často volily opačnou zástěnu, než za jakou objekt mizel, a to i v případě, že byl skrýván pomocí provázku, který vedl od obou zástěň, a sýkory zde nemohly použít pravidlo hledat za posledním boxem, kterého se experimentátor dotkl. Analýza voleb provedených sýkorami však ukázala, že by se mohlo jednat o jiná jednoduchá pravidla, která nevyžadují mentální reprezentaci, ale zároveň subjektu zajišťují určitou úspěšnost v hledání odměny. Statistické zpracování neprokázalo strategii preference jedné či druhé zástěny za obecně používanou, nicméně kumulativní grafy znázorňující křivku růstu úspěšnosti podle reálných voleb daného jedince a dále křivky růstu úspěšnosti v případě preference výhradně levé nebo pravé zástěny ukazují do určité míry tendence několika málo individuí vracet se přednostně k určité zástěně, bez ohledu na to, kde je odměna ukryta (viz obr. 12 a Příloha II). Spíš než o preferenci určité pozice se však může jednat o využití jiného jednoduchého pravidla, a to hledání na místě, kde byla odměna naposledy úspěšně objevena. Při zohlednění identity jedince bylo prokázáno, že sýkory volily častěji zástěnu v souladu s touto strategií, která jim přinášela určitý počet odměněných pokusů i bez použití mentální reprezentace (viz obr. 13). Tato strategie byla popsána např. v práci od Pepperberg et al. (1997) jako strategie: „hledej na místě, kde byl objekt viděn naposledy“, nicméně autoři doplňují, že papoušci šedí se podle tohoto pravidla neřídili.



Tato strategie využívaná sýkorami se také do jisté míry podobá tzv. chybě „A-not-B error“, tedy vrácení se stále k místu, kde se odměna nacházela poprvé. Sýkory však nehledaly stále za zástěnou, kde objekt našly poprvé, ale během pokusů volbu měnily a pokud objekt našly v druhé zástěně, tak se několik dalších pokusů vracely právě tam.

Úspěšnosti 80 % sice nedosáhla žádná z testovaných sýkor, nicméně námi stanovené kritérium 10 správných pokusů z 15 splnili dva mladí uhelníci, a proto byli testováni také v úloze 6, ve které byl objekt viditelně skrýván střídavě za jednu ze tří zástěn. Pravděpodobnost náhodné volby je v tomto případě 33 %. Žádný z uhelníčků nedosáhl hladiny nenáhodného hledání. První ze sýkor měla úspěšnost nulovou. Druhá sýkora odpověděla správně v šesti případech z 15 a ve zbylých devíti případech volila jinou zástěnu. Další úloha tedy nebyla testována a pokus byl v této fázi ukončen.

## 5.2 Diskuse výsledků – test neofobie

Latence přiblížení se ke známé potravě vložené v novém objektu (různě barevných víčkách) byla naměřena celkem u 40 ptáků (12 mlád'at a čtyři dospělé sýkory uhelníček, 14 mlád'at a 10 dospělých sýkor koňader). V tomto testu neofobie byly sýkorám předkládány víčka ve fixním pořadí barev (modré, zelené, červené, žluté, oranžové). Pořadí bylo u všech sýkor stejné z důvodu sledování a porovnání individuálních strategií při opakované exploraci nového objektu, u kterého se mění barva. Při vyhodnocování těchto strategií byly zaznamenány různé trendy ve vývoji latence během celého pokusu. Nejčastějším trendem byla postupná habituace na podmínky experimentu během jednotlivých sezení. Snižování latence je patrně výsledkem deaktivace neofobní reakce. Stejný efekt zaznamenala ve své studii Jones (1986), která části kuřat podávala při krmení červenou, zelenou a žlutou potravu (v různém pořadí). V následujícím testu pak byla tato skupina méně averzivní vůči nově zbarvené potravě, než skupina kuřat, která tuto předchozí zkušenost neměla (Jones, 1986). Kromě postupné habituace se často objevoval trend obnovení neofobní reakce a nárůst v latenci při vystavení červeného a oranžového víčka (viz Příloha III). Ve studiích zabývajících se vlivem barvy aposematické kořisti (ruměnice pospolné, *Pyrrhocoris apterus*) na míru jejího odmítání sýkorami se ukázalo, že nejvíce odmítanými barevnými verzemi ploštic byla červená, která se nejvíce blížila reálné předloze a dále oranžová a žlutá, tedy barvy vyskytující se v přírodě v kontextu varovných

signálů (Exnerová et al., 2006; Cibulková et al., 2014). Extrémními případy v individuálních exploračních strategiích byly vysoká neofobie během celého testu (vyskytovala se pouze u jednoho jedince) nebo naopak okamžité přilétnutí k potravě, které se vyskytovalo poměrně často (viz příloha III). Jedinec X5, který se po celou dobu testu neofobie nepřiblížil k novému objektu, také následně selhal ve všech pokusech úlohy object permanence. Na tomto případě lze také dobře demonstrovat, že individuální míra neofobie se projevila v obou testovaných úlohách.

Vzhledem k těmto individuálním fluktuacím v latencích byly pro statistické vyhodnocování jako proměnné použity: 1) průměrná latence a 2) první naměřená latence přiblížení se k novému objektu. Výsledky neprokázaly signifikantní rozdíl mezi testovanými druhy v průměrné, ani v 1. naměřené latenci. Je možné, že rozdíl nebyl průkazný kvůli nízkému počtu dat pro každý druh zvlášť. Tyto výsledky jsou nicméně v souladu s prací Ježové et al. (2013), která testovala mezidruhovou míru neofobie u juvenilních sýkor příbuzných druhů - sýkor koňader, uhelníčků a modřinek. Ve většině testů (nové prostředí, nový objekt, test neofobie) byla nejvíce neofobní sýkora modřinka, zatímco sýkory koňadry a sýkory uhelníčci se mezi sebou v míře neofobie a ochotě explarovat nové prostředí příliš nelišily (Ježová et al. 2013). Pokud jsou tedy mezidruhové rozdíly v celkové míře neofobie u koňader a uhelníčků malé, je pravděpodobné, že nebyly detekovatelné ani naším testem (při daném počtu jedinců).

Rozdíly v míře neofobie u blízce příbuzných druhů bývají zčásti vysvětlovány jejich ekologií – jak zjistil např. Greenberg (1984a), potravně specializovaný druh lesňáček žlutotemenný (*Dendroica pensylvanica*) byl v získávání potravy vložené do neznámého objektu více neofobní než potravní generalista lesňáček hnědoprský (*Dendroica castanea*). Rozdíly v neofobii mezi příbuznými druhy jsou patrné i v závislosti na diverzitě obývaného habitatu, jak dokázala Mettke-Hoffman et al. (2002) v práci na 76 druzích papoušků obývajících různě komplexní prostředí – papoušci vyskytující se v prostředí s bohatším a komplexnějším habitatem měli vyšší míru neofobie. Pokud vztáhneme tyto ekologické parametry na námi testované druhy sýkor, koňadry jsou habitatově diferencovanější a obývají spíše listnatý či smíšený les, sýkory uhelníčci pak preferují spíše jehličnaté lesy (Svensson et al., 2012), nicméně v období mimo hnízdní sezonu se jejich oblasti pohybu překrývají a rozdíl není tak značný.

Mezidruhový rozdíl v naší studii sice prokázán nebyl, nicméně jsme prokázali rozdíl mezi věkovými kategoriemi. Juvenilní sýkory měly oproti dospělým ptákům v našem testu neofobie průkazně vyšší 1. latenci přiblížení se k novému objektu. Zajímavé ovšem je, že při analyzování průměrné latence se tento věkový rozdíl setřel. Jedním z vysvětlení může být již dříve zmíněné malé množství dat, zejména pak malý počet testovaných dospělých uhelníčků. Tento jev lze ale také vysvětlit ontogenetickou změnou v míře neofobie u mláďat v průběhu celého experimentu. Tuto změnu v gradientu neofilie/neofobie během ontogeneze testoval např. Verbeek et al. (1994), který zaznamenával reakce sýkor koňader na nový objekt ve věku 9 týdnů a následně ve věku 18 týdnů. Ukázalo se, že koňadry explorovaly nový objekt rychleji v 18 týdnech, než v 9 týdnech věku, tudíž míra jejich neofilie stoupala. Tento vzestup však nepokračuje stále, ale v určitém věku se zastaví a juvenilní neofilie je následně nahrazena neofobií (Verbeek et al., 1994). Podobný trend popisuje ve své práci na koňadrách Fuchsová (2007). Mláďata sýkor koňader se do věku zhruba 34 dní vyhýbala manipulaci s plošticemi. Změna v chování nastala právě v období kolem 34. dne života, kdy se mláďata začínala o plošticce zajímat. Toto období odpovídá věku, kdy se v přírodě mláďata sýkor osamostatňují a shánějí si potravu nezávisle na rodičích, což vyžaduje ochotu poznávat i dosud neznámé zdroje a tedy i snižování neofobie vůči novým objektům. První sezení v testu neofobie absolvovaly sýkory v našem experimentu ve věku zhruba 25-30 dní. Je možné, že zvýšená latence v prvním sezení byla odrazem silnější neofobie v této ontogenetické fázi, která v průběhu dalších sezení vymizela.

Ačkoliv i několik dalších studií dokázalo, že juvenilní ptáčata jsou méně neofobní než ptáci v dospělém věku (např. Heinrich, 1995; Biondi et al., 2010), mláďata v našem experimentu vyrůstala v chovech, kde se v době před pokusem s podobnými objekty neměla možnost nikdy setkat, což mohlo způsobit jejich z počátku zvýšenou latenci. U dospělých jedinců se v tomto případě dá naopak předpokládat role osobní zkušenosti s množstvím různorodých předmětů z vnějšího prostředí, což se v testu mohlo projevit rychlejší reakcí při získávání potravy v blízkosti nového objektu. K podobnému výsledku dospěla i Beranová (2012), která ve své práci zjistila, že juvenilní sýkory koňadry a modřinky byly v případě umístění nového objektu do přítomnosti potravy mnohem opatrnější než dospělí jedinci (Beranová, 2012).

Na základě dosavadních studií lze s jistotou říct, že na míře neofobie se u ptáků podílí velké množství faktorů, a to na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni. Reakce jedince

na setkání s novým objektem v potravním kontextu je výsledkem konfliktu mezi motivací dostat se k potravě a zároveň snahou vyhnout se neznámému, potenciálně nebezpečnému objektu. Míra strachu z nových předmětů je zdá se jednak druhově specifickou, ale zároveň značně individuální vlastností, která je ovlivňována stářím, pohlavím, či dalšími aspekty personality (Verbeek et al., 1994).

## **5.3 Obecná diskuse**

### **5.3.1 Potenciální vztah mezi food-storingem a schopností object permanence**

Vracíme se tedy k otázkám, zda food-storing vyžaduje mentální reprezentaci pro úspěšné znovuobjevování úkrytů a zda ptáci, kteří potravu ukrývají, mají schopnost OP vyvinutou na vyšší úrovni (5. a 6. stádium). Naše výsledky prokázaly, že sýkory uhelnícci, které potravu ukládají, i když spíše krátkodoběji, mají vyšší míru úspěšnosti ve vyhledávání objektů, které byly viditelně skryty, než sýkory koňadry. Používají tedy uhelnícci při odkrývání skrýší schopnost OP, a jestli ano, proč byla jejich úspěšnost v 5. úloze nízká, a nedokázali řešit složitější úlohy?

Uhelnícci nejsou vzhledem ke krkavcovitým tak intenzivními ukladači co do počtu skrýší, tak do doby pamatování si jejich lokací. Nicméně nejjednodušší strategie – náhodné hledání při objevování úkrytů - je nepravděpodobná, jelikož by to sýkorám nepřineslo nijak vysokou šanci na jejich znovuobjevení (Male, Smulders, 2007). Bylo dokázáno, že food-storující zástupci čeledi Paridae používají v krátkodobém měřítku vyhledávání skrýší založené na paměti (Shettleworth, Krebs, 1982). Jak již bylo zmíněno v teoretické části, v dlouhodobějším měřítku mohou sýkory zvýšit šanci na objevení úkrytů tím, že se omezí jen na určité lokace nebo specifická místa. Je pravděpodobné, že sýkory budou ukrývat zásoby v místech, která mají tendenci při shánění potravy v budoucnu prozkoumávat (Brodin, 2005). Brodin a Kunz (2007) ukázali, že odkrývání skrýší v dlouhodobém časovém intervalu závisí na preferencích pro určitá místa spíše než na paměti. Stejných výsledků dosáhli i Male a Smulders (2007). Studovali dvě skupiny sýkor uhelníčků a jednu skupinu koňader – první skupina uhelníčků měla možnost ukrývat potravu ve speciální voliére po dobu 30 minut a následně se v různých retenčních intervalech (1 den, 3 dny, 1, 2, 4 a 6 týdnů) opakovala 45 minutová sezení k vyhledávání ukryté

potravy. Druhá skupina uhelničků (loupeživí) byla po jednom umístována do klece s rozmístěnými zásobami po předešlé sýkoře, kde se měli krmit na těchto skrýších vytvořených jiným jedincem. Třetí skupina (loupeživé koňadry) se také krmily na skrýších po uhelničcích. Výsledky ukázaly, že ukládající uhelničci byli ve vyhledávání skrýší přesnější než loupeživí uhelničci v intervalech do čtyř týdnů, ovšem míra přesnosti se snižovala se zvyšováním prodlevy od ukrytí. Loupeživí uhelničci však byli stále stejně úspěšní ve vyhledávání těchto skrýší a jejich úspěšnost neklesala ani po šesti týdnech, kdy již u ukládajících uhelničků paměť pro skrýše vyprchala - v této době již nebyl signifikantní rozdíl mezi přesností obou skupin. Autoři se domnívají, že toto chování ukazuje na druhové místní preference pro úkryty. Úspěšnost sýkor koňader ve vyhledávání skryté potravy naproti uhelničům vzrůstala s časem a počtem sezení ve voliére. Koňadry se totiž časem naučily jednoduchá pravidla k vyhledávání oblíbených míst uhelničků, např. „hledat potravu ve vysoko položených místech“ atd., různí jedinci však měly různá pravidla pro vyhledávání těchto míst (Male, Smulders, 2007). Zdráhání ukládat potravu při blízké přítomnosti jiného konspecifického jedince u sýkor (do 5 m), které pozoroval Brotons (2000), tedy nejspíš neznamená vědomé strategie pro ochranu úkrytů (např. přesouvání potravy) jak bývá popisováno u krkavcovitých ptáků (Dally et al., 2004), spíše jde o potenciální nebezpečí, které plyne z toho, že sýkory mají tendence hledat potravu na podobných místech.

Je tedy možné, že mechanismy food-storingu u sýkor se liší od food-storingu krkavcovitých. V tomto případě by u sýkor nebylo nutné dosahovat kognitivní kapacity 5. nebo 6. stádia, jelikož je pro úspěšné objevení potravy zkrátka nepotřebují. Autoři studující OP na čeledi krkavcovitých argumentují, že pro food-storing je potřebné alespoň 5. stádium OP, 4. stádium je podle nich spíše samozřejmostí (Pollok et al., 2000). Zdá se ale, že food-storing není rozhodujícím faktorem pro rozvinutí takto komplexní schopnosti. Je totiž všeobecně známo, že kognitivní schopnosti krkavcovitých jsou oproti ostatním ptačím druhům (s výjimkou některých papoušků) značně komplexní (Clayton, 2015). Existuje názor, že evoluce inteligence u krkavcovitých a opic může být konvergentní (Emery, Clayton, 2004), i přes divergentní evoluci mozkových struktur. Někteří krkavcovití mají, podobně jako někteří primáti, mozek relativně větší, než je velikost predikovaná pro danou velikost těla (Jerison, 1973). S výjimkou některých papoušků tak mají krkavcovití signifikantně větší koncový mozek než ostatní ptáci (Emery, Clayton, 2004). To, že krkavcovití dosahují 6. stadia OP tedy u nich patrně nesouvisí přímo s food-

storingem, ale s obecně velmi rozvinutou kognicí a složitými sociálními interakcemi, což podporuje i studie od Ujfalussy et al. (2013), kteří se rozhodli otestovat tuto kognitivní kapacitu na kavce obecné (*C. monedula*). Kavky jako jedni z mála starosvětských krkavcovitých ptáků využívají food-storing pouze zřídka či vůbec. Zjistilo se navíc, že mají relativně menší hippocampus než příbuzné druhy (Healy, Krebs, 1992). Kavky byly testovány stejným způsobem jako ostatní krkavcovití, pomocí souboru úloh Scale 1 od Užgirise a Hunta (1975) a byly v porovnání s dříve testovanými krkavcovitými srovnatelně úspěšné, vyřešily všechny standardní úlohy i přidanou úlohu „shell-game“, tudíž lze tvrdit, že mají schopnost OP vyvinutou na stejné úrovni jako další ptáci čeledi Corvidae. Je otázkou, zda to, že kavky potravu spíše neukládají, je znak sekundární specializace a ztráty tohoto chování, či je to znak ancestrální. Ať tak či tak, autoři se domnívají, že schopnost mentálně reprezentovat trajektorii pohybu dočasně skrytých objektů může mít pro kavky značný význam již v mnohem základnějších sociálních a ekologických aspektech chování, než pouze ukrývání potravy do skrýší (Ujfalussy et al., 2013). Navíc to, že mají kavky relativně menší hippocampus než jejich food-storující příbuzní, se sice projevilo nižší úspěšností v testech na prostorovou paměť (Scheid, Bugnyar, 2008), nikoliv však v testu stálosti objektu (OP).

Sociální organizace sýkor oproti krkavcovitým nedosahuje takové komplexity v interindividuálních vztazích a zdá se, že není faktorem ovlivňujícím dosažené stádium object permanence. Sýkory uhelníci i sýkory koňadry jsou monogamní ptáci, kteří se v zimním období sdružují do smíšených hejnek. Skupiny sýkor koňader mají více heterogenní charakter, výskyt jednotlivých skupinek se často překrývá a chybí zde teritoriální struktura (Hinde, 1952; Ekman, 1989). V zimních hejnech food-storujících sýkor však někteří autoři předpokládají určitou míru skupinové teritoriality, na které by sýkory benefitovaly výhradním využíváním omezených oblastí (Vander Wall, 1990), což podle některých autorů značí flexibilnější sociální chování oproti ptákům, kteří potravu neukládají (Brotons, Haftorn, 1999). Studie od Brotonse (2000), který sledoval populace sýkor uhelníčků v Pyrenejích, však uvádí, že skupiny tvořené uhelníčky neudržovaly ani aktivně nebránily teritoria a netvořily stabilní hejnkou během zimního období. V případě uhelníčků v Pyrenejích tedy food-storing nevede k vytváření teritoriálních zimních skupinek a tento systém je spíše podobný například sýkorám koňadrám či modřinkám (Brotons, 2000). Za rozdílem mezi oběma druhy sýkor ve schopnosti object permanence tedy pravděpodobně nestojí faktor sociální organizace, jak je tomu např. u krkavcovitých.

Další možností vysvětlující nízkou úspěšnost food-storujících uhelníčků ve složitějších úlohách je skutečnost, že ukryvání potravy svou vlastní akcí a sledování ukryvání objektu někým jiným jsou dva odlišné procesy. Je možné, že při ukryvání potravy někým jiným nemají uhelníci dostatečnou prostorovou informaci pro zapamatování si dané pozice, a proto sice objekty hledají, ale často na špatných pozicích. Jak uvádí Brodin a Urhan (2014), zapamatování si lokací objektů ukrytých jinými jedinci může vyžadovat chápání allocentrického prostoru (schopnost vnímat absolutní prostorové vztahy mezi značkami, což umožňuje pozorovateli vizualizovat prostředí z perspektivy jiného jedince; Watanabe, Clayton, 2007). Brodin a Urhan dále tvrdí, že zapamatování si úkrytu u food-storujících sýkor vyžaduje specifické chování, které nelze dělat z dálky – jak píše Sherry et al. (1981), po ukrytí objektu ptáci natáčí hlavu a objekt zblízka prohlíží jedním okem, čímž pravděpodobně kontrolují úspěšnost akce. Tyto důvody by mohly z části vysvětlit, proč sýkory měly tendenci volit nesprávnou zástěnu při výběru z více míst.

### **5.3.1 Schopnost stálosti objektu (OP) u sýkor uhelníčků a sýkor koňader**

#### **2. stádium**

Naše výsledky ukazují, že oba testované druhy sýkor zvládají vizuálně sledovat pohybující se objekty, což odpovídá 2. stádiu object permanence. Tato základní schopnost je potřebná již pro juvenilní sýkory, pravděpodobně v kontextu sledování pohybu příbuzných jedinců na hnízdě a dále v kontextu potravním, kdy se stávají potravně nezávislími na rodičích a učí se samy získat kořist. Sýkory obou druhů byly v našem experimentu schopné vizuálně následovat pohyb objektu (moučného červa) již od věku 13-15 dní, tedy krátce před tím, než se mláďata začala osamostatňovat v získávání potravy.

#### **3. stádium**

Sýkory obou testovaných druhů dosahují pravděpodobně také 3. stádia OP a jsou tudíž schopné získat potravu viditelnou pouze z části. Ačkoliv se zdá být tato úloha poměrně jednoduchá, úspěšnost v rámci skupin není příliš vysoká (viz výsledky). Neúspěch mnoha jedinců mohl být zapříčiněn několika faktory. 1) Sýkory mohly mít nízkou úspěšnost kvůli nedostatečné soustředěnosti na úlohu či motivaci úlohu řešit. 2) U některých jedinců se mohla vyskytovat přetrvávající neofobie k aparatuře. Pokud totiž

subjekt nebyl schopný získat objekt do 5 minut od zakrytí, byl pokus vyhodnocen jako neúspěšný. Korelační test u sýkor uhelníčků prokázal, že individuální míra neofobie u nich silně souvisí s mírou neúspěchu v úloze 3, a proto může být část jejich neúspěchů vysvětlena strachem z aparatury, nikoliv kognitivní nedostatečností pro tuto úlohu. Například juvenilní uhelníček X5 vykazoval po celou dobu testu neofobie extrémní strach přilétnout k novému objektu – v testu OP následně nebyl schopen vyřešit úlohu 3 v žádném z pokusů. Kapacitu 3. stádia u sýkor však můžeme podpořit i dřívější studií od Tvardíkové a Fuchse (2010), dokazující používání amodální kompletace (tedy schopnost rozpoznávat z části zakryté objekty jako celek) u sýkor koňader v kontextu rozpoznávání predátora.

#### **4. stádium**

Složitější je však situace v hodnocení kapacity pro 4. stádium, ve kterém by měly být sýkory schopné nalézt zcela zakrytý objekt. Co se týče sýkor koňader, většina jedinců obou věkových kategorií nebyla schopna úlohu 4 vyřešit – šest jedinců nehledalo za zástěnou v žádném z devíti pokusů, u dalších sedmi jedinců se pohybovala úspěšnost jen kolem 10-30 %. Pouze dvě juvenilní koňadry splnily kritéria pro postup do úlohy 5. Nelze ovšem vyloučit možnost, že tyto dvě sýkory řešily úlohu s jednou zástěnou podle nějakého pravidla.

Sýkory uhelnícci byli oproti koňadrám v úloze 4 průkazně úspěšnější, a to zejména juvenilní jedinci, kteří měli jako skupina úspěšnost 72 %. Celkem čtyři juvenilní uhelnícci měli v této úloze 100% úspěšnost, další tři jedinci také splnili kritéria pro postup do následující úlohy a pouze jeden uhelníček nebyl schopen řešit úlohu vůbec. Dospělí uhelnícci v úloze 4 byli úspěšní méně a až na jednoho jedince nesplňovali kritéria pro postup do úlohy 5 (tento jedinec reagoval velmi rychle i v předchozím testu neofobie). Nižší úspěšnost odchycených sýkor je patrně odrazem toho, že nebyly dostatečně pozorné při předkládání úlohy a tudíž nezaznamenaly postupné mizení objektu, což je pro jeho znovuobjevení důležitým momentem (Baker et al., 2001). Naproti tomu mláďata, která byla ručně dokrmována, nereagovala poplašeně na pohyb rukou při předkládání úlohy, a z tohoto důvodu je považujeme za vhodnější model pro studium této kognitivní úlohy.



## 5. stádium

Ačkoliv byli dva juvenilní uhelníci schopni s určitým úspěchem řešit úlohu 5 (volba mezi dvěma zástěnami), pro většinu ptáků byla v této fázi úloha limitní a nedokázali správně určit pozici objektu. Podle výsledků nebyl žádný jedinec z obou testovaných druhů průkazně úspěšný nad hladinou náhodného hledání v 5. a následně ani v 6. úloze, kterou byl experiment ukončen. Je možné, že částečný úspěch sýkor v těchto úlohách byl způsoben náhodnou volbou, či řízením se podle jednoduchých alternativních strategií. Statisticky byly vyšetřovány dvě možné alternativní strategie, preference jedné nebo druhé zástěny a hledání v místě, kde byla sýkora v posledním kroku odměněna. Druhá zmíněná strategie byla statisticky průkazná a sýkory spíše než mentální reprezentaci používaly tato jednoduchá pravidla.

### Schopnost mentální reprezentace u sýkor

Sýkory obou druhů zřejmě prokazatelně sdílejí schopnost 3. stádia OP. Tato schopnost vnímat existenci částečně zakrytého objektu nevyžaduje mentální reprezentaci, ale je v souladu se schopností amodální kompletnosti u sýkor, která u nich byla již dříve prokázána (Tvardíková, Fuchs, 2010). Sýkory uhelníci mimoto také pravděpodobně do jisté míry zvládají mentálně reprezentovat dočasně skryté objekty, což patrně může souviset s ukládáním potravy. Nicméně jak argumentují Meltzoff a Moore ve studiích na dětech (1998), je nutné rozlišovat schopnost object permanence od reprezentační persistence („representational persistence“). Pokud vezmeme tuto distinkci v úvahu, pak to, že sýkory mají schopnost object permanence, by znamenalo jejich pochopení, že zmizelý objekt se právě nachází na určitém místě za zástěnou, které ovšem samy nevidí. Naproti tomu pouhá schopnost reprezentační persistence by znamenala, že zvíře pochopilo identitu dříve viděného objektu a dokáže tuto reprezentaci udržet v mysli i při absenci sensorického kontaktu s objektem, případně znovu identifikovat objekt při dalším vizuálním setkání, nicméně jak tvrdí Meltzoff a Moore ve studii na dětech (1998), toto nezaručuje, že subjekt rozumí časoprostorovým vztahům mezi objekty při těchto okluzních událostech.

Někteří jedinci tedy možná mohou mít reprezentaci určitého potravního objektu v mysli, a pokud jej viděly mizet, jsou motivované objekt hledat, nicméně nemusí být schopny přesně určit místo, kde se objekt zrovna nachází. To by mohl být případ sýkor koňader, které ve většině pokusů nedokázaly zcela zakrytý objekt najít. Nemůžeme

s jistotou tvrdit, že koňadry schopnost mentální reprezentace (4. stádia) nemají, jelikož minimálně dva jedinci splnili kritéria pro úlohu 4. Na základě různých studií, které u koňader testovaly observační učení nebo tzv. „problem solving tasks“ (např. Krebs et al., 1990; Brodin, Urhan, 2014) se však zdá, že koňadry mají schopnost se naučit skryté objekty hledat. Vždy je však potřeba kognitivní pretrénink k úspěšnému vyhledání těchto objektů. Jak ukázal ve své práci Nácar (2012), sýkory koňadry byly schopné hledat objekt ukrytý na určitých místech experimentální podlahy, nicméně tomu předcházela pretrénink, který sýkory učil hledat nejprve zcela viditelné objekty na těchto místech, které byly postupně zakrývány až do úplné okluze. Pokud sýkory koňadry schopnost object permanence skutečně nemají vyvinutou na úrovni 4. stádia, může to být komplikace při studiu dalších kognitivních schopností tohoto druhu, jelikož je vždy zapotřebí předchozího tréninku k naučení hledat skryté objekty.

Uhelnícci si však již ve svém přirozeném prostředí vytvářejí zásoby potravy na množství různých míst, a poté je znovu vyhledávají. Byla u nich také zaznamenána lepší kvalita prostorové paměti (zejména delší přetrvávání prostorové informace, Biegler et al., 2001) a zvětšený hippocampus oproti ne-food-storujícím druhům (Krebs et al., 1989). V souladu s jejich úspěšností v testu OP lze předpokládat, že alespoň 4. stádia pravděpodobně dosahují. Posuzování vyšších stádií je u nich však problematické, jelikož složitější úlohy řešily spíše pomocí lokálních pravidel. Při studiu kognitivních schopností vyžadujících alespoň 4. stádium OP by však uhelnícci mohli být vhodnějším modelem než sýkory koňadry.

### **5.3.3 Komparace s ostatními testovanými druhy ptáků a savců**

Při studiu schopnosti object permanence se výzkumníci primárně zabývají zvířecími druhy, které mají obecně komplexní kognitivní schopnosti. Jelikož byla tato teorie poprvé formulována z hlediska dětské vývojové psychologie, mají výzkumníci doposud tendence testovat v těchto úlohách spíše zvířata, která by mohla dosahovat stejné úrovně OP, jako lidé. Jak píše Pepperberg (2002), problémem při hodnocení schopnosti OP může být, pokud se získané výsledky používají k ohodnocení celkové inteligence daného druhu ve srovnání s člověkem jako výchozím standardem pro porovnání – bez kritického zhodnocení vnitřních predispozicí a ekologických potřeb druhu. Valná většina studií se tudíž zaměřuje na testování 6. stádia u kandidátních zvířat, jako jsou primáti, krkavcovití

atd. Porovnávat námi získané výsledky u sýkor s těmito druhy by bylo spíše nesprávné, jelikož mnoho prací (např. u primátů), začíná úlohami až od 4. stádia (např. Deppe et al., 2009; Gabel et al., 2009).

Naopak druhy, které pravděpodobně nemají schopnost OP rozvinutou až na úroveň 6. stádia, nicméně u nich existují různé ekologické faktory, které by mohly vést k odlišnému rozvoji této schopnosti (např. oproti jejich fylogeneticky příbuzným druhům), jsou spíše opomíjeny. Zároveň by bylo u mnohých zvířecích modelů hojně používaných v kognitivní etologii zajímavé zjistit, zda dosahují alespoň 4. stádia a reprezentují mentálně existenci dočasně skrytých objektů. Kromě naší studie na sýkorách se o toto pokusili Krachun a Plowright (2007) u holubů, a dále Dumas a Wilkie (1995) v práci na hrdličkách a Etienne (1973) ve studii na kuřatech.

Holubi selhávali v pokusech, kde potrava viditelně mizela v průběhu jejich pohybu bludištěm směrem k ní. Pokud ztratili vizuální kontakt s potravou, ztratili také tendenci jít směrem přímo k potravě. Holubi selhali i v dříve provedených odlišných testech na hledání viditelně skrytých objektů (Plowright, 1998). Krachun a Plowright (2007) však argumentují, že holubi mají většinu kognitivních předpokladů k tomu, aby tyto úlohy na viditelné skrývání zvládli – mají dobře vyvinuté navigační schopnosti, paměť, dobrou vizuální vnímavost atd. Autoři tvrdí, že buď holubům chybí určitý klíčový kognitivní nebo perceptuální aspekt této schopnosti, nebo je zkrátka v této úloze nedovedli správně využít (Krachun, Plowright, 2007). Jejich schopnost rozpoznat částečně zakrytý objekt je také poměrně diskutabilní (např. Sekuler et al., 1996; DiPietro et al., 2002), což vnáší otázku, zda mají holubi bez předchozího tréninku schopnost alespoň 3. stádia object permanence.

Dumas a Wilkie (1995) naproti tomu prokázali, že hrdličky jsou schopné objevit objekt skrytý na jednom ze dvou míst v případě, že v průběhu zakrývání iniciovaly pohyb k jeho získání, což je oproti holubům poměrně značný rozdíl. Takto rozdílné výsledky na příbuzných druzích mohou být ovlivněny metodologickými odlišnostmi, nicméně pokud jde o rozdíl v kognitivních schopnostech mezi hrdličkami a holuby, nebyl v pozdější studii na holubech (Krachun, Plowright, 2007) diskutován. Dumas a Wilkie (1995) dále srovnávají výkon hrdliček s úspěšností kuřat v podobné úloze se dvěma zástěnami (Etienne, 1973). Kuřata nebyla schopna najít objekt za správnou zástěnou, a to ani v případě, že již iniciovala pohyb k jeho získání. Jak však autoři dále argumentují, kuřata

při testování nemusela mít ještě dostatečně vyzrálou tuto kognitivní schopnost, naproti tomu hrdličky byly testované v dospělém věku (Dumas, Wilkie, 1995).

Tyto druhy nebyly testované v klasickém testu object permanence, tudíž nevíme o jejich úspěšnosti v úlohách odpovídajících 2. a 3. stádiu. Můžeme však porovnat jejich úspěšnost se sýkorami v hledání zcela zakrytého objektu. Sýkory koňadry nedokázaly podobně jako holubi najít objekt, který před nimi viditelně zmizel, v úloze testující hledání částečně zakrytého objektu však byly průkazně úspěšné. Naproti tomu uhelníci zvládali úspěšně hledat objekty i zcela skryté za jednou zástěnou. V případě dvou zástěn však často chybovali a řídili se spíše podle jednoduchých pravidel. Hrdličky se tudíž zdají být v této úloze úspěšnější, nicméně ani autoři Dumas a Wilkie (1995) nevyklučují možnost použití některé alternativní strategie. Možné je také postupné učení hrdliček během pokusů, jelikož dva testovaní jedinci (ze čtyř jedinců celkem) zvládali hledat objekt za správnou zástěnou až v posledních pokusech, navíc každá úloha se skládala z 20 pokusů. Další z možností, která by mohla vysvětlit lepší úspěšnost hrdliček v úloze 5 oproti uhelníčkům je, že dokázaly pozorněji sledovat průběh mizení objektu za jednou ze zástěn.

## 6 Závěr

Záměrem této diplomové práce bylo jednak nastínit teoretická východiska pro vznik standardizovaných úloh, které testují kognitivní schopnost object permanence na širokém spektru zvířat a uvést jednotný přehled těchto studií. Ve vlastní práci pak byly pomocí těchto úloh otestovány dva druhy sýkor, které se liší ve schopnosti ukládat potravu (food-storing), druhy sýkora uhelníček a sýkora koňadra. Cílem experimentu bylo zjistit stupeň vývoje schopnosti OP u těchto druhů a porovnat jejich kognitivní výkon vzhledem k jejich kognitivním schopnostem a ekologickým specifikům. Druhý oddíl této práce byl věnován neofobii z hlediska jejího vlivu na interindividuální variabilitu v kognitivních úlohách a také jejímu potencionálnímu vlivu na úspěšnost v testu object permanence. Míra neofobie byla u sýkor zjišťována pomocí testu novel object v potravním kontextu.

Prokázali jsme hypotézu, že se úspěšnost uhelníčků a koňader v testu object permanence liší. Food-storující uhelníčci byli prokazatelně úspěšnější než koňadry v úloze 4, kdy ptáci měli hledat zcela zakrytý objekt. Limitní pro uhelníčky však je pravděpodobně 4. stádium, jelikož při výběru ze dvou možných lokací volili náhodně nebo se řídili pomocí jednoduchých pravidel, např. „hledej v místě, kde byla odměna naposledy nalezena“. Dále jsme vyvrátili předchozí hypotézu, že starší ptáci budou vlivem zkušenosti úspěšnější v testu OP než mláďata. Mláďata měla vyšší úspěšnost, pravděpodobně z důvodu lepší soustředěnosti při předkládání úloh. Dále jsme potvrdili hypotézu, že individuální míra neofobie může do jisté míry ovlivňovat úspěšnost v iniciačních fázích testu OP, korelace se však projevila pouze u sýkor uhelníčků. Průměrná míra neofobie se nelišila mezi druhy ani věkovými kategoriemi. Juvenilní jedinci však měli delší první latenci přiblížení. Nejvíce neofobně sýkory reagovaly na první objekt v pořadí (modré víčko) a dále na červené víčko (třetí v pořadí) a oranžové víčko (poslední v pořadí).

Naše výsledky prokázaly, že schopnost OP se může lišit i u příbuzných druhů ptáků v závislosti na ekologických faktorech, v našem případě přítomnosti nebo nepřítomnosti food-storingu. Není jednoznačné, zda si sýkory koňadry také vytvářejí určitou mentální reprezentaci skrytých objektů, nicméně v našem testu byla většina koňader schopná vyřešit pouze úlohy s částečně zakrytým objektem. Skutečnost, že koňadry mají narozdíl od uhelníčků problém s hledáním kompletně skrytých objektů, může být komplikací

pro jejich používání v kognitivních testech, které vyžadují tuto schopnost, nicméně se zdá, že se koňadry této schopnosti mohou pomocí kognitivního tréninku naučit.

## 7 Literatura

- Aguiar, A., Baillargeon, R., 2002: Developments in young infants' reasoning about occluded objects. *Cognitive Psychology*, 45(2), 267-336.
- Arnold, K. E., Ramsay, S. L., Donaldson, C., Adam, A., 2007. Parental prey selection affects risk-taking behaviour and spatial learning in avian offspring. *Proceedings of the Royal Society B*, 274, 2563–2569.
- Baillargeon R., Spelke E. S., Wasserman S., 1985. Object permanence in five-month-old infants. *Cognition*, 20, 191-208.
- Baillargeon, R., Graber, M., 1987. Where is the rabbit? 5,5month-old infants' representation of the height of a hidden object. *Cognitive Development*, 2, 375-392.
- Baillargeon, R., 1987. Object permanence in 3 1/2- and 4 1/2- month-old infants. *Developmental Psychology*, 23(5), 655-664.
- Baird A. A. et al., 2002. Frontal lobe activation during object permanence: data from near-infrared spectroscopy. *NeuroImage*, 16, 1120–1125.
- Baker C. I., Keyesers C., Jellema T., Wicker B., 2001. Neuronal representation of disappearing and hidden objects in temporal cortex of the macaque. *Experimental Brain Research*, 140(3), 375-381.
- Balda R. P., Kamil A. C., 1992. Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour*, 44, 761–69.
- Bell, M. A., Fox, N. A., 1992. The relations between frontal brain electrical activity and cognitive development during infancy. *Child development*, 63, 1142–1163.
- Beranová E., 2010. Neofobie, neofilie a potravní konzervatismus u ptáků. *Bakalářská práce, Univerzita Karlova, Praha*.
- Biegler R., McGregor A., Krebs J. R., Healy S. D., 2001. A larger hippocampus is associated with longer-lasting spatial memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98 (12), 6941–6944.
- Biondi L. M., Bó M. S., Vassallo A. I., 2010. Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal Cognition*, 13, 701-710.
- Boogert N. J., Reader S. M., Laland K. N., 2005. The relation between social rank, neophobia and individual leasng in starlings. *Animal Behaviour*, 72, 1229-1239.
- Bower T. G. R., 1967: The development of object-permanence: Some studies of existence constancy. *Perception and psychophysics*, 2(9), 411-418.
- Brodin A., 2005. Mechanisms of cache retrieval in long-term hoarding birds. *Journal of Ethology*, 23(2), 77-83.
- Brodin A., Kunz C. 1997. An experimental study of cache recovery by hoarding willow tits after different retention intervals. *Behaviour*. 134, 881–890.

- Brodin A., Urhan A. U., 2014. Interspecific observational memory in non-caching Parus species, the great tit *Parus major*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 649-656.
- Brotons L., Haftorn S., 1999. Geographic variation of the storing behaviour in the Coal tit (*Parus ater*) role of winter residency and environmental conditions. *Ibis*, 141, 587-595.
- Brotons L., 2000. Individual food-hoarding decisions in a nonterritorial coal tit population: the role of social context. *Animal Behaviour*, 60, 395-402.
- Brotons L., 2000. Winter spacing and non-breeding social system of the Coal Tit *Periparus ater* in a subalpine forest. *Ibis*, 142, 657-667.
- Bugnyar T., Stöwe M., Heinrich B., 2007. The ontogeny of caching in ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 74, 757-767.
- Call, J., 2000. Representing space and objects in monkeys and apes. *Cognitive Science*, 24(3), 397-422.
- Call J., 2001. Object permanence in Orangutans (*Pongo pygmaeus*), Chimpanzees (*Pan troglodytes*), and Children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 115(2), 159-171.
- Carere C., Locurto C., 2011. Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, 57 (4), 491-498.
- Cibulková A., Veselý P., Fuchs R., 2014. Importance of conspicuous colours in warning signals: the great tit's (*Parus major*) point of view. *Evolutionary Ecology*, 28 (3), 427-439.
- Clayton N. S., 2015. Ways of thinking: From crows to children and back again. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 68, 209-241.
- Coleman K., Tully L. A., McMillan J. L., 2005. Temperament correlates with training success in adult rhesus macaque. *American Journal of Primatology*, 65(1), 63-71.
- Collier-Baker E., Davis J. M., Suddendorf T., 2004. Do dogs (*Canis familiaris*) understand invisible displacement? *Journal of Comparative Psychology*, 118, 421-433.
- Collier-Baker E., Davis J. M., Nielsen M, et al., 2006. Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) understand single invisible displacement? *Animal Cognition*, 9(1), 55-61.
- Collier-Baker, E., Suddendorf, T., 2006. Do chimpanzees (*Pan troglodytes*) and 2-year-old children (*Homo sapiens*) understand double invisible displacement? *Journal of comparative psychology*, 120, 89-97.
- Dally J. M., Emery N. J., Clayton N. S., 2004. Cache protection strategies by western scrub-jays (*Aphelocoma californica*): Hiding food in the shade. *Proceedings of the Royal Society B*, 271, 5387-5390.
- De Blois S. T., Novak M. A., 1994. Object Permanence in Rhesus Monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(4), 318-327.
- De Blois, S. T., Novak, M. A., Bond, M., 1998. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 137-152.



- \*Del Hoyo, J., Elliot, E. A., Sargatal, J., Christie, D. A. 2007. *Handbook of the birds of the world, 12 Picathartes to Tits and Chickadees*. Lynx Edicions, Barcelona.
- Deppe A. M., Wright P. C., Szelistowski W. A., 2009. Object permanence in lemurs. *Animal Cognition*, 12(2), 381-388.
- Diamond, A., Goldman-Rakic, P. S., 1989. Comparison of human infants and rhesus monkeys on Piaget's AB task: Evidence for dependence on dorsolateral prefrontal cortex. *Experimental Brain Research*, 74, 24-40.
- Diamond A., 1990: The development and neural bases of higher cognitive function. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 608, 11-56.
- DiPietro N. T., Wasserman E. A., Young M. E., 2002. Effects of occlusion on pigeons' visual object recognition. *Perception*, 31(11), 1299 – 1312.
- Doré F. Y., Dumas C., 1987: Psychology of Animal Cognition: Piagetian Studies. *Psychological Bulletin*, 102(2), 219-233.
- Dumas, C., Doré, F. Y., 1989. Cognitive development in kittens (*Felis catus*): A cross-sectional study of object permanence. *Journal of Comparative Psychology*, 103, 191-200.
- Dumas C., Wilkie, D. W., 1995. Object permanence in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Comparative Psychology*, 2, 142-150.
- Durand, K., Lécuyer, R., 2002. Object permanence observed in 4-month-old infants with a 2D display. *Infant Behavior and Development*, 25, 269-278.
- Ekman J., 1989a. Ecology of non-breeding social systems of Parus. *Wilson Bulletin*, 101, 263-288.
- Emery N. J., Clayton N. S., 2004. The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science*, 306, 1903-1907.
- Etienne A. S., 1973: Searching behavior towards a disappearing prey in domestic chick as affected by preliminary experience. *Animal Behaviour*, 21, 749-761.
- Exnerová A., Landová E., Štys P., Fuchs R., Prokopová M., Cehlariková P., 2003. Reactions of passerine birds to aposematic and non-aposematic firebugs (*Pyrrhocoris apterus*; Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 517-525.
- Exnerová A., Svádová K., Štys P., Barcalová S., Landová E., Prokopová M., Fuchs R., Socha R., 2006. Importance of colour in the reaction of passerine predators to aposematic prey: experiments with mutants of *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(1), 143-153.
- Exnerová A., Svádová K., Fučíková E., Drent P., Štys P., 2010. Personality matters: individual variation in reactions of naive bird predators to aposematic prey. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 723-728.
- Feenders G., Smulders T. V., 2011. Magpies can use local cues to retrieve their food caches. *Animal Cognition*, 14(2), 235-243.
- Fedor, A. et al., 2008. Object permanence tests on gibbons (Hylobatidae). *Journal of comparative psychology*, 122, 403-417.
- Filion, C. M., Washburn, D. A., Gullledge, J. P., 1996. Can monkeys (*Macaca mulatta*) represent invisible displacement? *Journal of Comparative Psychology*, 110, 386-395.

- Fiset, S., LeBlanc, V., 2007. Invisible Displacement Understanding in Domestic Dogs (*Canis familiaris*): The Role of Visual Cues in Search Behavior. *Animal Cognition*, 10, 211–224.
- Fiset S., Plourde V., 2013. Object permanence in domestic dogs (*Canis lupus familiaris*) and grey wolves (*Canis lupus*). *Journal of Comparative Psychology*, 127, 115-127.
- Fuchsová L., 2007. Individuální variabilita v reakci na aposematickou kořist u sýkor koňader: Vliv věku. *Diplomová práce, Univerzita Karlova, Praha*.
- Funk M. S., 1996. Development of object permanence in the New Zealand parakeet (*Cyanoramphus auriceps*). *Animal learning and behavior*, 24 (4), 375-383.
- Gabel, A., Lucass C., Zimmer S. M., Bietz, Ch., Schwenke M., Wanker R., 2009. Cognitive understanding of object permanence in mandrills (*Mandrillus sphinx, L.*). *Open Biology Journal*, 2, 137-140.
- Gagnon S., Doré F. Y., 1992. Search behavior in various breeds of adult dogs (*Canis familiaris*) - object permanence and olfactory cues. *Journal of Comparative Psychology*, 106(1), 58-68.
- Gagnon, S., Doré, F. Y., 1993. Search behavior of dogs (*Canis familiaris*) in invisible displacement problems. *Animal Learning & Behavior*, 21, 246–254.
- Gagnon, S., Doré, F. Y., 1994. Cross-sectional study of object permanence in domestic puppies (*Canis familiaris*). *Journal of comparative psychology*, 108, 220–232.
- Gálik M., 2014. Test stálosti objektu u primátů. *Diplomová práce, Univerzita Karlova, Praha*.
- Goulet S., Doré F. Y., Rousseau R., 1994. Object permanence and working memory in cats (*Felis catus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 20(4), 347-365.
- Greenberg R., 1984a. Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *Dendroica pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology*, 98, 131-136.
- \*Greenberg R., 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: Reader SM, Laland KN, editors. *Animal Innovation*. Oxford: Oxford University Press., 175–197.
- Groothuis, T. G. G., Carere, C., 2005. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 29, 1, 137-150 .
- Guillette L. M., Reddon A. R., Hurd P. L., Sturdy C. B., 2009. Exploration of a novel space is associated with individual differences in learning speed in black-capped chickadees, *Poecile atricapillus*. *Behavioural Processes*, 82, 265-270.
- Güntürkün O., 2005. The avian „prefrontal cortex“ and cognition. *Current Opinion in Neurobiology*, 15(6), 686-693.
- Hall-Harol C., Scott P. J., Tracy A. P., Jayme A. V., Lynne K., 2008. Development of Object Concepts in Macaque Monkeys. *Developmental Psychobiology*, 50(3), 278–287.
- Harris P. L., 1975: Development of search and object permanence during infancy. *Psychological Bulletin*, 82(3), 332-344.
- Hauser M. D., 2001. Searching for food in the wild: a nonhuman primate's expectations about invisible displacement. *Developmental science*, 4(1), 84-93.

- Healy S. D., Krebs J. R., 1992. Food-storing and the hippocampus in corvids amount and volume are correlated. *Proceedings of Royal Society of London B*: 1992, 248, 241-245.
- Healy S. D., de Kort S. R., Clayton N. S., 2005. The hippocampus, spatial memory and food hoarding: a puzzle revisited. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (1), 17-21.
- Heinrich, B. 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 50, 695-704.
- Herborn K. A., Macleod R., Miles T. S. W., Schofield N. B. A., Alexander L., Arnold K. E., 2010. Personality in captivity reflects personality in the wild. *Animal Behaviour* 79, 835–843.
- Hinde, R. A., 1952. The behavior of the Great Tit (*Parus major*) and some related species. *Behavior*, 2, 1-201.
- Hoffmann A., Rüttler V, Nieder A., 2011. Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *Corvus corone*. *Animal behaviour*, 82(2), 359-367.
- Jaakkola K., Guarino E., Rodriguez M., Erb L., Trone M., 2010. What do dolphins (*Tursiops truncatus*) understand about hidden objects? *Animal Cognition*, 13, 103–120.
- Jellema T., Baker C. I., Wicker B., Perrett D. I., 2000. Neural representation for the perception of the intentionality of actions. *Brain and Cognition*, 44, 280-302.
- Jellema T., Perret D. I., 2003. Cells in monkey STS responsive to articulated body motions and consequent static posture: a case of implied motion? *Neuropsychologia*, 41 (13), 1728-1737.
- \*Jerison, H. J., 1973. *Evolution of the brain and intelligence*. New York, Academic Press.
- Ježová D., Beranová E., Exnerová A., 2013. *33rd International Ethological Conference (IEC) & the Association for the Study of Animal Behaviour (ASAB); 4th – 8th August 2013, Newcastle-Gateshead UK*.
- Johnson C. M., Sullivan J., Buck C. L., Trexel J., Scarpuzzi M., 2015. Visible and invisible displacement with dynamic visual occlusion in bottlenose dolphins (*Tursiops* spp). *Animal Cognition*, 18, 179-193.
- Jolly A., 1964. Prosimians' manipulation of simple object problems. *Animal Behaviour*, 12 (4), 560-570.
- Jones R. B., 1986. Responses of domestic chicks to novel food as a function of sex, strain and previous experience. *Behavioural Processes*, 12, 261-271.
- de Kort S. R, Clayton N. S., 2006. An evolutionary perspective on caching by corvids. *Proceedings of Biological Sciences*, 273(1585), 417-23.
- Krachun C., Plowright C. M. S., 2007. When pigeons in motion lose sight of their food: behaviour on visible displacement tasks revisited. *Canadian Journal of Zoology*, 85(5), 644.
- Krebs J.R., Sherry D.F., Healy S.D., Perry V.H., Vaccarino A.L., 1989. Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 86, 1388–92.

- Krebs J. R., Healy S. D., Shettleworth S. J., 1990. Spatial memory of Paridae: comparison of storing and non-storing species, the coal tit, *Parus ater*, and the great tit, *Parus major*. *Animal Behaviour*, 39, 1127-1137.
- Krushinskaya N. L., 1966. Some complex forms of feeding behavior of nutcracker *Nucifraga caryocatactes*, after removal of old cortex. *Zh. Evol. Biokhim. Fiziol.*, 11, 563–6.
- LaDage L. D., Roth II T. C., Fox R. A., Pravosudov V. V., 2010. Ecologically relevant spatial memory use modulates hippocampal neurogenesis. *Proceedings of Biological Sciences*, 277(1684), 1071–1079.
- Male L. H., Smulders T. V., 2007. Memory decay and cache site preferences in hoarding coal tits - a laboratory study. *Behaviour*, 144, 693-710.
- Mallavarapu S., 2009: Object permanence in orangutans, gorillas, and black-and-white ruffed lemurs. *In Partial Fulfillment Of the Requirements for the Degree Doctor of Philosophy in Psychology. Georgia Institute of Technology.*
- Mallavarapu S., Perdue B. M., Stoinski T. S., Maple T. L., 2013. Can black-and-white ruffed lemurs (*Varecia variegata*) solve object permanence tasks? *American Journal of Primatology*, 75(4), 376-383.
- Marhounová L., 2012. Kognitivní test pro hledání skrytých předmětů u primátů a ptáků. *Bakalářská práce, Univerzita Karlova, Praha.*
- Marples N. M., Kelly D. J., 2000. Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes? *Evolutionary ecology*, 13, 641-653.
- Meltzoff A. N., Moore M. K., 1998. Object representation, identity, and the paradox of early permanence: Steps toward a new framework. *Infant behavior & development* 21 (2), 1998, 201-235.
- Mendes N., Huber L., 2004. Object Permanence in Common Marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology*, 118(1), 103-112.
- Mettke-Hofmann C., Winkler H., Leisler B., 2002. The significance of ecological factors for exploration and neophobia in parrots. *Ethology*, 108, 249-272.
- McGregor A., Healy S. D., 1999. Spatial accuracy in food-storing and nonstoring tits. *Animal Behaviour*, 58, 727-734.
- Nácar D., 2012. Sýkora koňadra (*Parus major*) jako modelový druh v prostorově kognitivních úlohách. *Diplomová práce, Jihočeská univerzita, České Budějovice.*
- Natale F., Antinucci F., Spinozzi G., Poti P., 1986. Stage 6 object concept in nonhuman primate cognition: a comparison between gorilla and Japanese macaque. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 335-339.
- Neiwirth J. J., Steinmark E., Basile B. M., Wonders R., Steely F., DeHart C., 2003. A test of object permanence in a new-world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Animal Cognition*, 6, 27–37.
- Pepperberg I. M., Funk M. S., 1990. Object permanence in four species of psittacine birds: An African Grey parrot (*Psittacus erithacus*), an Illiger mini macaw (*Ara maracana*), a parakeet (*Melopsittacus undulatus*), and a cockatiel (*Nymphicus hollandicus*). *Journal of Comparative Psychology*, 3(1), 63-75.

- Pepperberg I. M., Willner M. R., 1997. Development of Piagetian Object Permanence in a Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology*, 111(1), 63-75.
- Pepperberg I. M., 2002. The value of the Piagetian framework for comparative cognitive studies. *Animal Cognition*, 5(3), 177-182.
- Perret D. I., Hietanen J. K., Oram M. W., Benson P. J., 1992. Organization and functions of cells responsive to faces in the temporal cortex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B Biological Sciences*, 335(1273), 23-30.
- Piaget, J., 1952. *The origins of intelligence in children*. (M. Cook, Trans.). New York: International University Press.
- Piaget, J., 1954. *The construction of reality in the child*. (M. Cook, Trans.). New York: Basic Books. (Original work published 1937).
- Plowright C. M. S., Reid S., Kilian T., 1998. Finding hidden food: behavior on visible displacement tasks by mynahs (*Gracula religiosa*) and pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, 112, 13-25.
- Pollok B., Prior H., Gunturkun O., 2000. Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*). *Journal of comparative psychology*, 114(2), 148-157.
- Pravosudov V. V., Kitaysky A. S., Wingfield J. C., Clayton N. S., 2001. Long-term unpredictable foraging conditions and physiological stress response in mountain chickadees (*Poecile gambeli*). *General and comparative endocrinology*, 123(3), 324-331.
- Pravosudov V. V., Smulders T. V., 2010. Integrating ecology, psychology, and neurobiology within a foodhoarding paradigm. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B Biological Sciences* 365, 859-67.
- Pravosudov, V. V., Roth II, T. C. 2013. Cognitive ecology of food-hoarding: the evolution of spatial memory and the hippocampus. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 44, 18.1-18.21.
- Regolin, L., Vallortigara, G., Zanforlin, M., 1995a. Detour Behaviour in the Domestic Chick: Searching for a Disappearing Prey or a Disappearing Social Partner. *Animal Behaviour*, 50, 203-211.
- Rooijackers E. F., Kaminski J., Call J., 2009. Comparing dogs and great apes in their ability to visually track object transpositions. *Animal Cognition*, 12, 789-796.
- Scheid Ch., Bugnyar T., 2008. Short-term observational spatial memory in Jackdaws (*Corvus monedula*) and Ravens (*Corvus corax*). *Animal Cognition*, 11, 691-698.
- Schino G., Spinozzi G., Berlinguer L., 1990. Object concept and mental representation in *Cebus apella* and *Macaca fascicularis*. *Primates*, 31(4), 537-544.
- Sekuler A. B., Lee J. A. J., Shettleworth S. J., 1996. Pigeons do not complete partly occluded figures. *Perception*, 25(9), 1109 - 1120.
- Shettleworth, S. J. and Krebs, J. R., 1982. How marsh tits find their hoards: the roles of site preference and spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behaviour Processes*, 8, 354-75.

- Sherry D. E., Krebs J. R., Cowie R. J., 1981. Memory for the location of stored food in marsh tits. *Animal Behaviour*, 29, 1260–1266.
- Sherry, D. F., 1989. Food storing in Paridae. *Wilson Bulletin*, 101(2), 289-304.
- Sherry D. F., Vaccarino A. L. 1989. Hippocampus and memory for food caches in black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, 103, 308–18.
- Sherry D. F., Vaccarino A. L., Buckenham K., Herz R. S., 1989. The hippocampal complex of food-storing birds. *Brain Behavior and Evolution*, 34, 308-317.
- Shinsky, J. L., Munakata, Y., 2003. Are infants in the dark about hidden objects? *Developmental Sciences*, 6(3), 273–282.
- \*Snyder, D. R., Birchette, L. M., Achenbach, T. M., 1978: A comparison of developmentally progressive intellectual skills between *Hylobates lar*, *Cebus apella*, and *Macaca mulatta*. *Recent advances in primatology*, 1, 945-947.
- Svensson L., 2012. *Ptáci Evropy, severní Afriky a Blízkého východu*. 2. vyd. Praha : Ševčík, 2012.
- Štorchová Z., Landová E., Frynta D., 2010. Why some tits store food and others do not: evaluation of ecological factors. *Journal of Ethology*, 28, 207-219.
- Thinés G., Costall A. Butterworth, G., 2013. *Michotte's experimental phenomenology of perception*. Routledge.
- Tomasello, M., Call, J., 1997. *Primate cognition*. New York: Oxford University Press.
- Triana, E., Pasnak, R., 1981. Object permanence in cats and dogs. *Animal Learning and Behavior*, 9, 135-139.
- Tvardíková K., Fuchs R., 2010: Tits use amodal completion in predator recognition: a field experiment. *Animal cognition*, 1435-9448.
- Ujfalussy D. J., Miklósi A., Bugnyar T., 2013. Ontogeny of object permanence in a non-storing corvid species, the jackdaw (*Corvus monedula*). *Animal Cognition*, 16, 405-416.
- UŽGIRIS, I. Č., HUNT J. M., 1975. *Assessment in infancy: ordinal scales of psychological development*. Urbana: University of Illinois Press, 263 s. ISBN 02-520-0465-5.
- Vallortigara, G. et al., 1998. Delayed search for a concealed imprinted object in the domestic chick. *Animal Cognition*, 1, 17–24.
- Verbeek M. E. M., Drent P. J., Wiepkema P., R., 1994. Consistent individual differences in early exploratory behavior of male Great tits. *Animal Behaviour*, 48, 1113-1121.
- VanderWall S. B., 1990. *Food Hoarding in Animals*. Chicago: Univ. Chicago Press
- Watanabe S., Clayton N. S., 2007. Observational visuospatial encoding of the cache locations of others by western scrub jays (*Aphelocoma californica*). *Journal of Ethology*, 25, 271–279.
- Wise K. L., Wise L. A., Zimmermann R. R., 1974: Piagetian Object Permanence in the Infant Rhesus Monkey. *Developmental Psychology*, 10(3), 429-437.

Wood S., Moriarty K. M., Gardner B. T., Gardner R. A., 1980. Object permanence in child and chimpanzee. *Animal Learning And Behavior*, 8(1), 3-9.

Zucca P., Milos N., Vallortigara G., 2007. Piagetian object permanence and its development in Eurasian jays (*Garrulus glandarius*). *Animal Cognition*, 10, 243-258.

## 8 Přílohy

**Příloha I** – Souhrnná tabulka s úspěšnostmi v jednotlivých pokusech v úlohách 3-6.

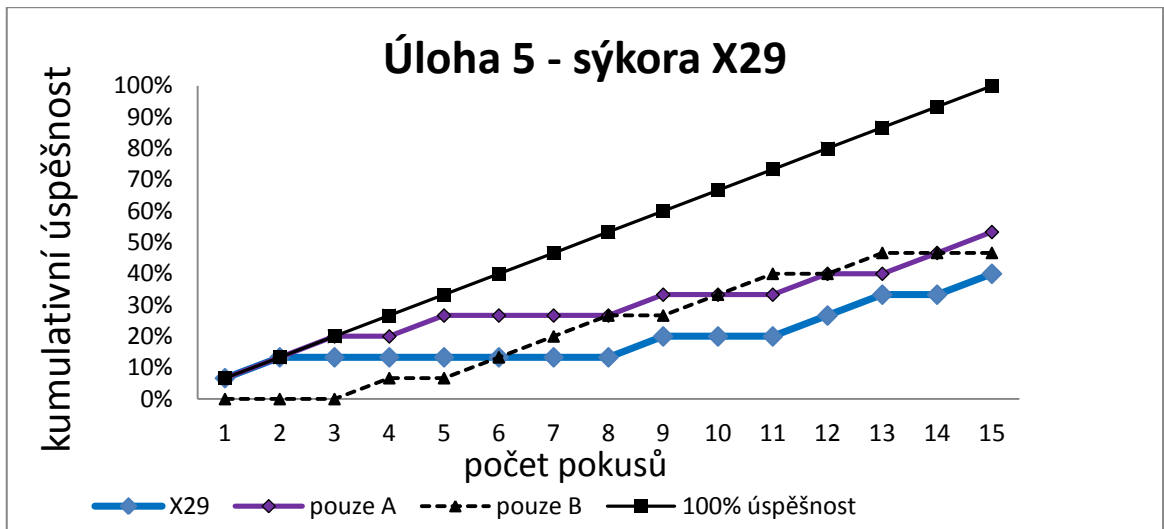
**Tabulka 3 Úspěšnosti individuí v jednotlivých pokusech.** Černá tečka - správná odpověď; černý křížek - nesplnění pokusu; červený křížek - volba nesprávné zástěny.

sezení → sýkora ↓	3. úloha			4. úloha			5. úloha			6. úloha		
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.
TL16616	••X	xxx	xxx									
S560537	X••	•••	•••	xxx	•xx	••X						
S500462	••X	•xx	xxx									
S560539	•xx	•••	•••	xxx	xxx	xxx						
S560538	xxx	xxx	xxx									
S518175	xxx	xxx	xxx									
S560540	••X	xx•	xxx									
X21	•x•	•x•	••X	xxx	xxx	xxx						
X22	xxx	xx•	X•X									
X23	•••	•••	•••	xxx	•xx	xxx						
X24	•••	•••	•••	•••	•x•	••X	xx•xx	••xx•	•xxxx			
X1	•••	••X	xxx	•x•	•x•	•x•	xxx•x	••••x	xx••x			
X2	•••	X•X	xxx	••X	X••	•xx						
X3	X•X	•••	•••	•••	•••	•••	xxx•x	xx•••	••x••			
X4	••X	•x•	••X									
X5	xxx	xxx	xxx									
X6	•••	X••	•••	•••	•••	•••	xxx•x	x•x•x	•xx••			
X7	xx•	•••	•••	•••	•••	•••	•x••x	••••x	xx••x			
X8	X••	X••	••X	X••	xx•	•xx						
X11	••X	•••	•••	•x•	•••	•••	••x•x	x•x••	xxxxx			
X9	•••	•••	•••	•••	•••	xx•	•x•••	••••x	••xxx	xxxxx		xxxxx
X12	•••	•••	••X	•••	•••	•••	xxx•x	•••••	••x••	xxxxx		xxxxx
X10	•x•	•x•	•x•	xxx	xxx	xxx						

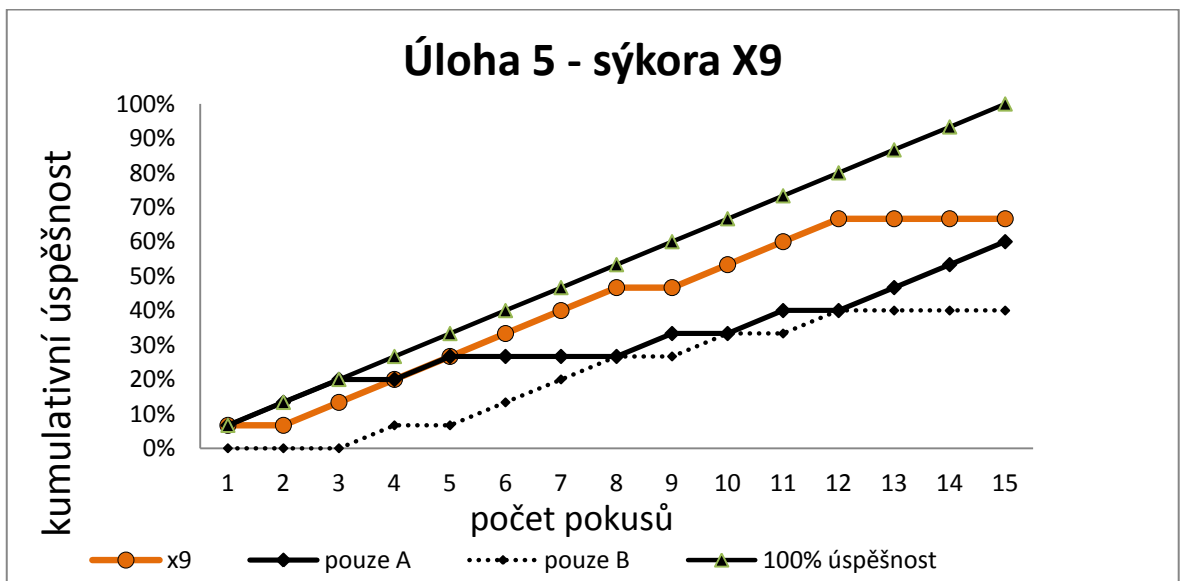


	sezení → sýkora ↓	3. úloha			4. úloha			5. úloha			6. úloha							
		1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.	1.	2.	3.					
sýkora koňadra (mláďata)	X19	•••	•••	•••	XX•	XXX	XXX											
	X18	•••	•••	•••	XXX	XXX	X••											
	X17	•••	•••	•••	X••	XX•	XXX											
	X20	XXX	XXX	XXX														
	X16	•••	•••	•••	XXX	XXX	XXX											
	X13	•••	•••	•••	X••	•••	•••	X••X•	•••X••	•••X••	X••XX							
	X14	XX•	••X	X•X														
	X15	•••	•••	•••	XXX	XXX	XXX											
	X25	•••	••X	X••	XXX	XXX	XXX											
	X27	XXX	X•X	XXX														
	X26	•••	•••	X•X	X•X	XXX	XXX											
	X28	•••	••X	•••	XX•	XX•	XXX											
	X29	XX•	•••	•••	X•X	•••	X••	•••XXX	XXXX•X	XX•X•								
	X30	•••	••X	•••	XXX	XXX	XXX											
	X31	X••	X••	XX•														
	X32	XX•	••X	XXX														
	X34	XXX	X••	XX•														
	X40	•••	•••	X••	X••	••X	XXX											
	X37	•••	•••	•••	X••	XX•	••X											
X38	X••	X••	•••	XXX	XXX	XXX												
X35	X•X	•••	•••	XXX	XXX	XXX												
X36	X••	•••	XXX															
X39	XX•	•••	•••	XXX	X•X	X••												

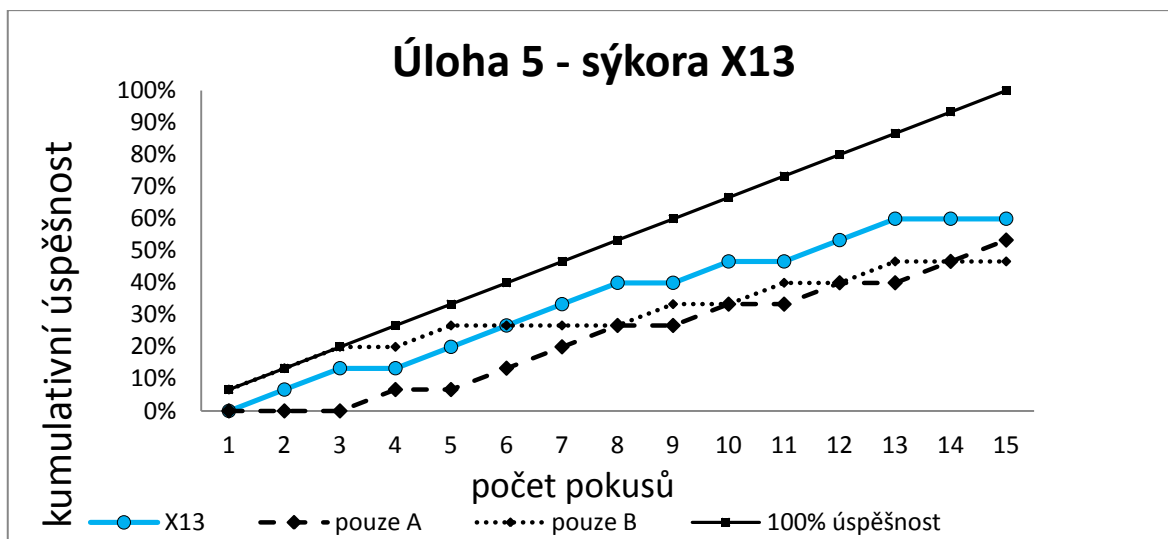
**Příloha II** – Kumulativní grafy znázorňující nárůst úspěšnosti jedince v úloze 5 a porovnání s křivkami simulovanými podle strategie preference zástěny A nebo B.



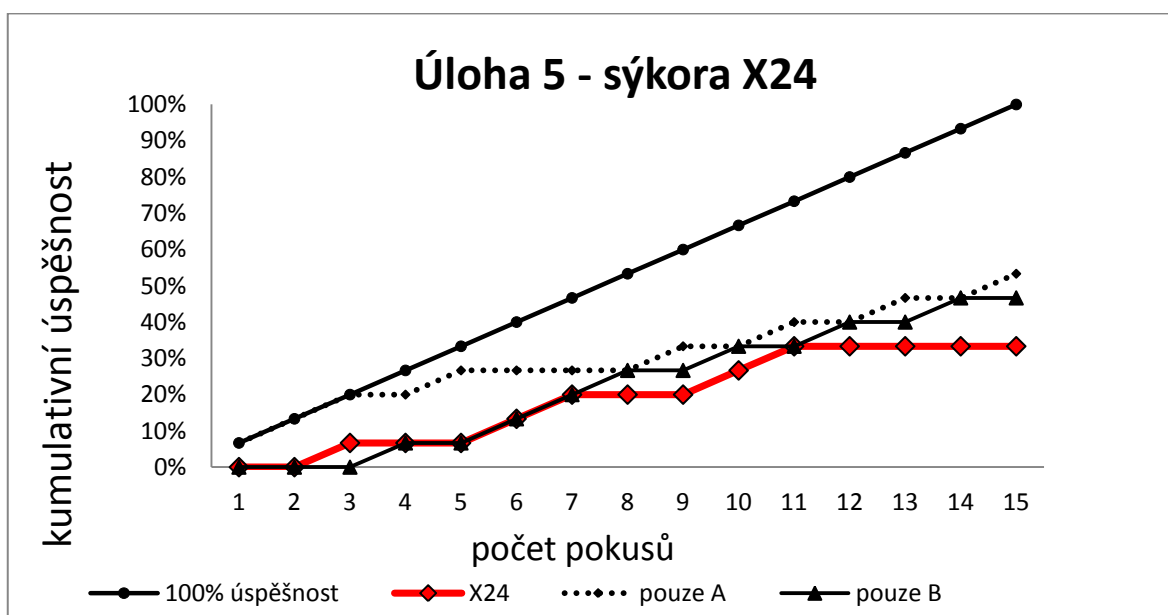
**Obr. 18** Sýkora koňadra X29 volila zástěnu A v 11 případech z 15. Možná tedy preferovala hledat za zástěnou A.



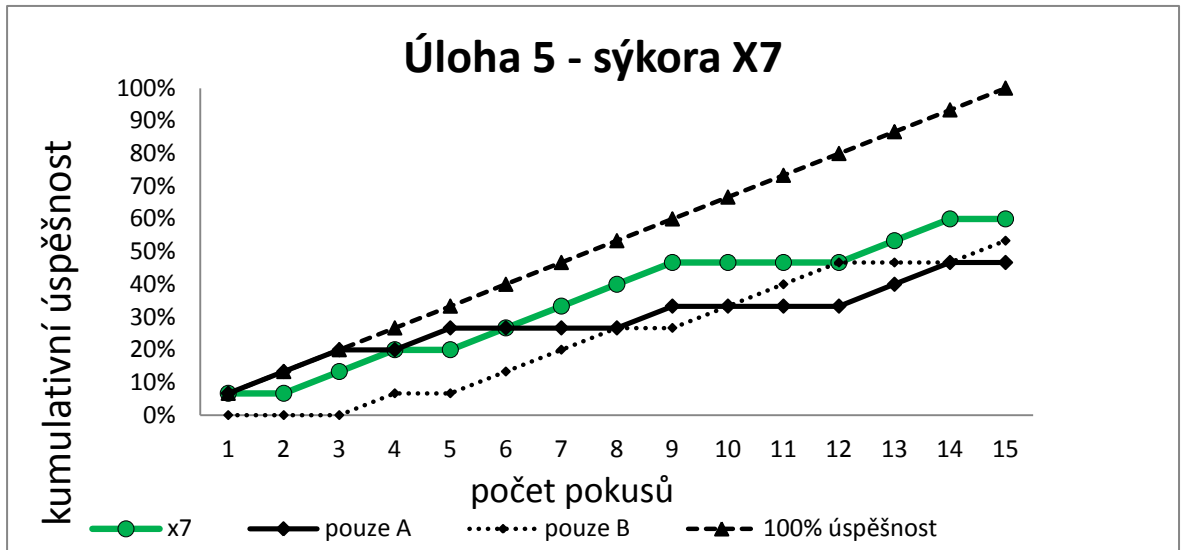
**Obr. 19** Sýkora uhelníček X9 zvolila v 11 případech zástěnu B a ve čtyřech případech zástěnu A. Je možné, že také volila podle strategie hledat pouze za jednou zástěnou.



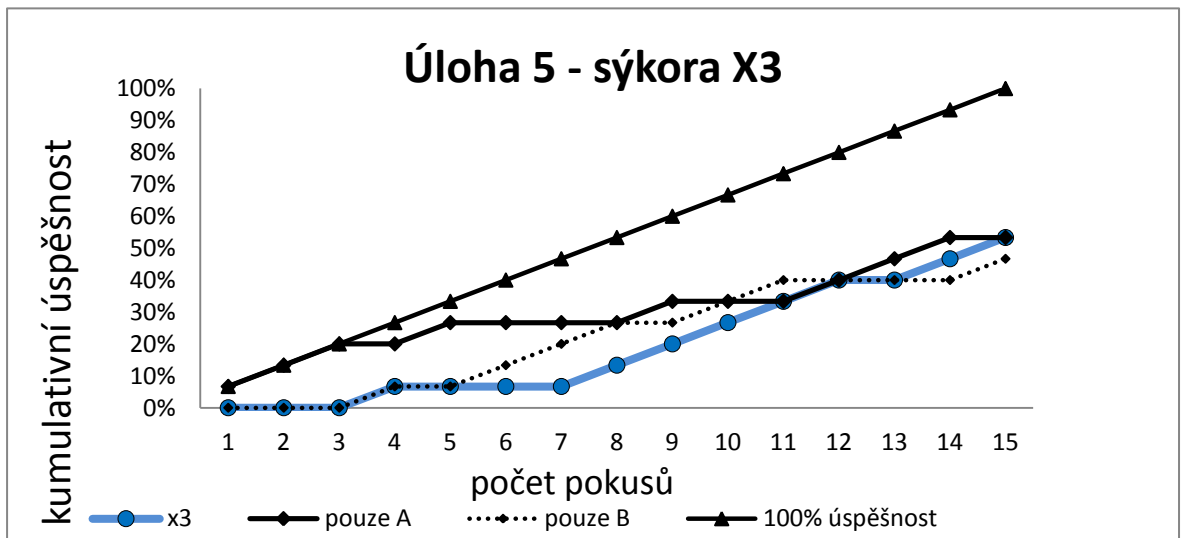
Obr. 20 Sýkora koňadra X13 volila zástěnu A v 8 případech, zástěnu B pak v 6 případech. Preferenční strategii tedy nejspíš nepoužívala.



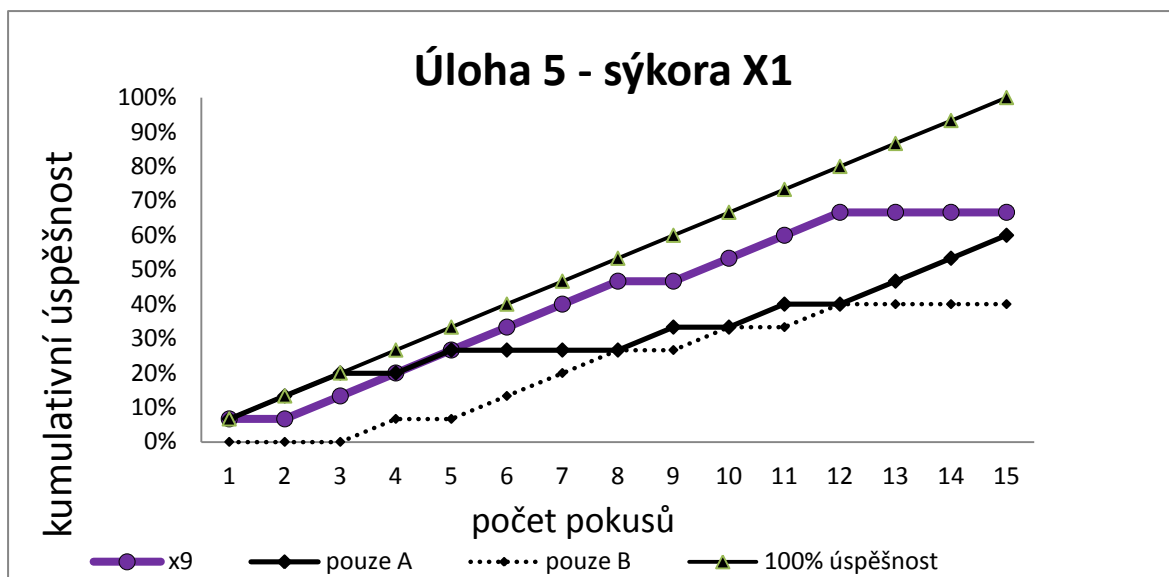
Obr. 21 Sýkora uhelníček X24 volila osmkrát zástěnu B a pětkrát zástěnu A. Strategii pravděpodobně nepoužívala.



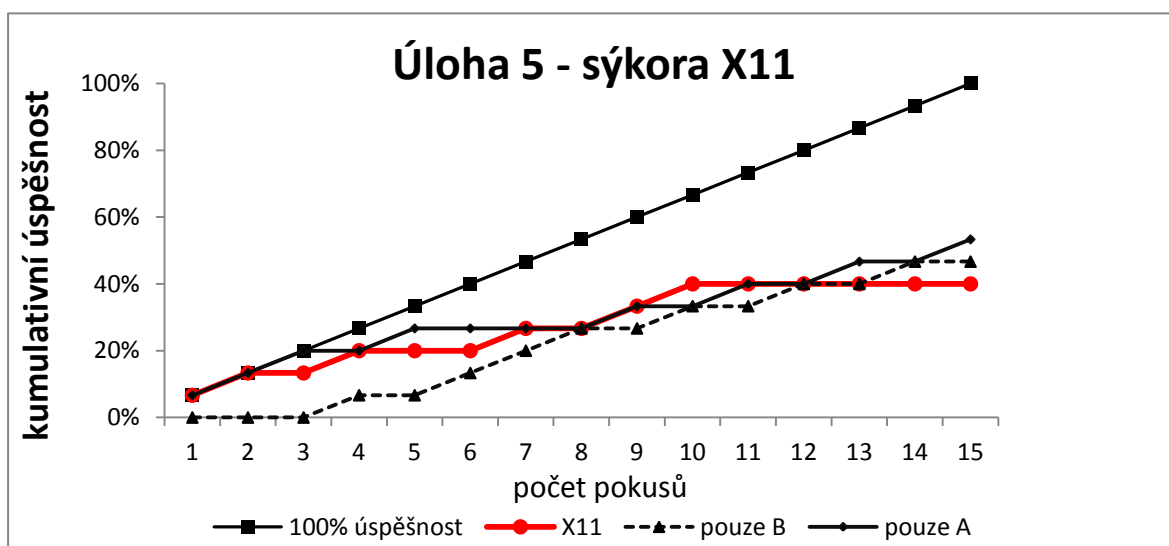
Obr. 22 Sýkora uhelníček X7 zvolila v sedmi případech zástěnu A a v pěti případech zástěnu B. Pravděpodobně tedy nepreferovala jednu zástěnu.



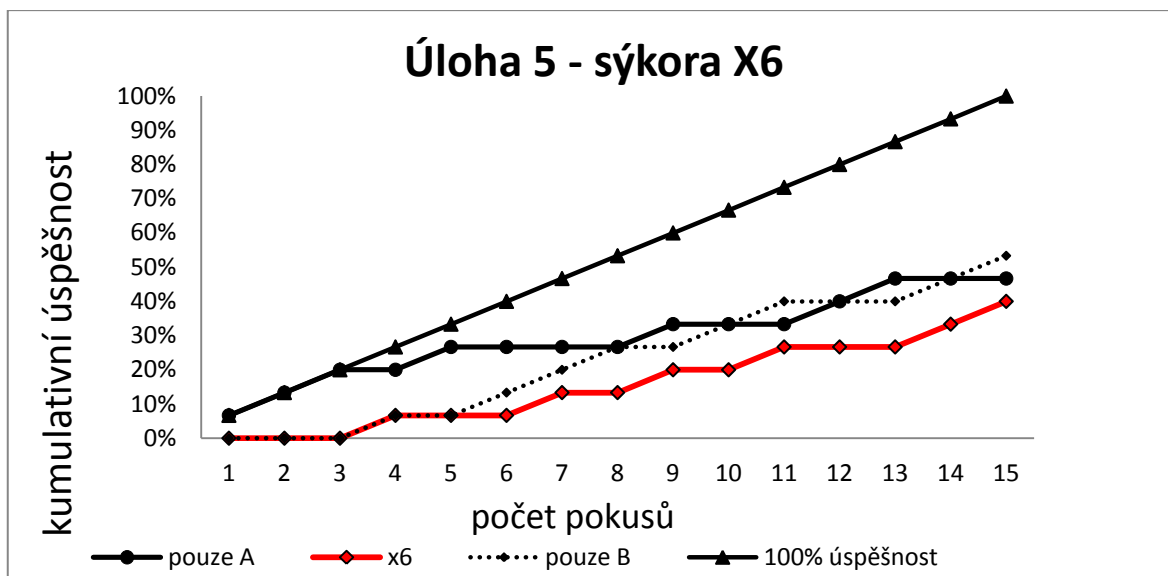
Obr. 23 Sýkora uhelníček X3 hledala sedmkrát za zástěnou B a pětkrát za zástěnou A. Alternativní strategii tedy patrně nepoužívala.



**Obr. 24** Sýkora uhelníček X1 hledala desetkrát za zástěnou A a pětkrát za zástěnou B. Je možné, že preferenčně hledala za zástěnou A.

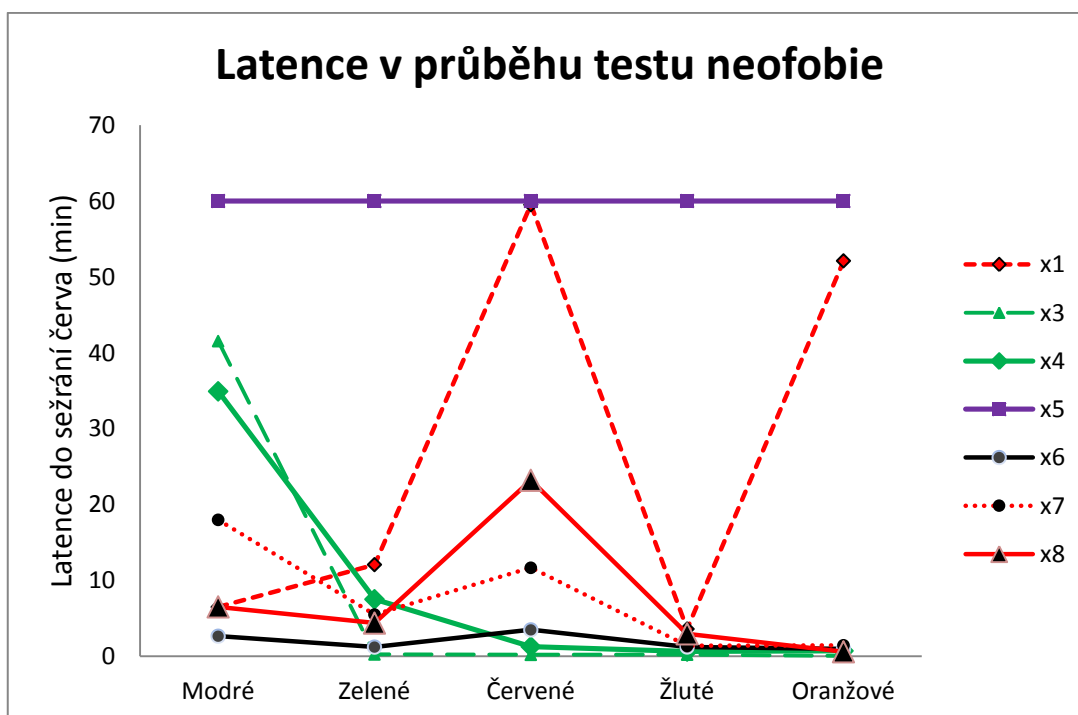


**Obr. 23** Sýkora uhelníček X11 hledala čtyřikrát za zástěnou A a čtyřikrát za zástěnou B. Preferenci jedné strany tedy nepoužívala.



**Obr. 24** Sýkora uhelníček X6 volila osmkrát zástěnu B a čtyřikrát zástěnu A. Je možné, že hledala preferenčně v zástěně B.

**Příloha III** – Vybraní jedinci znázorňující jednotlivé typy individuálních exploračních strategií v testu neofobie.



**Obrázek 25** Grafické znázornění čtyř typů exploračních strategií, které sýkory v testu neofobie využívaly (několik vybraných jedinců). Např. Sýkora X5 byla extrémně neofobní celou dobu testu. Sýkory X1, X8 a X7 reagovaly zvýšenou neofobií na víčka červené nebo oranžové barvy. Sýkory X3 a X4 během testu postupně habituovaly a sýkora X6 si udržovala nízkou latenci po celou dobu testu.







