

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**



**Sýkora koňadra (*Parus major*) jako
modelový druh
v prostorově kognitivních úlohách**

Diplomová práce

Bc. David Nácar

Školitel: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

Odborný konzultant: Mgr. Eva Landová, Ph.D.

České Budějovice 2012

Nácar, D., 2012: Sýkora koňadra (*Parus major*) jako modelový druh v prostorově kognitivních úlohách. [The great tit (*Parus major*) as a model species in spatially cognitive tasks. Mgr. Thesis, in Czech.] – 65 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

In this thesis the spatial cognitive experiment with great tits (*Parus major*) as a model species is described. In this experiment tits learnt to respond to one of four response keys according the presented stimuli. Two types of stimuli were used: one of them contained configural information about response keys, but the other didn't. The experiment tested the difference of using these two types of spatial information in great tits in two experimental designs. In the first design stimuli were presented in computer screen, in the other they were presented in the floor of experimental chamber. The thesis then discusses the performance of tits in two types of stimuli and two versions of experimental design and compares these results with pigeons in similar experiment.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 14. 12. 2012

Podpis studenta:

„Když jsem viděl, jak někteří studenti zápasí s automatem na jízdenky, tak si myslím, že po těch sýkorách chceme moc.“

Fuchs, 2011 (ústní sdělení)

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především svému školiteli Romanu Fuchsovi a konzultantce Evě Landové za trpělivé vedení mé práce a cenné připomínky. Dále bych chtěl poděkovat doc. Fryntovi za pomoc se statistickým zpracováním dat a Monice Tesařové za uvedení do problematiky experimentů se sýkorami.

Největší poděkování patří všem, kteří se v jakékoli míře podíleli na péči o sýkory, protože bez jejich pomoci by byl tento dlouhodobý experiment neproveditelný.

Obsah

| | |
|--|-----------|
| 1. Úvod..... | 1 |
| 1.1. Mechanismy prostorové orientace | 1 |
| 1.2. Testování prostorové orientace ptáků | 3 |
| 1.2.1. Prostorové experimenty s holuby..... | 4 |
| 1.2.2. Prostorové experimenty se sýkorami | 9 |
| 1.3. Princip experimentu | 16 |
| 1.4. Cíle práce | 18 |
| 2. Experiment 1 - Monitor | 19 |
| 2.1. Metody | 19 |
| 2.1.1. Průběh experimentu | 20 |
| 2.2. Výsledky | 25 |
| 2.3. Diskuse..... | 37 |
| 3. Experiment 2 - PODLAHA..... | 40 |
| 3.1. Metody. | 40 |
| 3.1.1. Průběh experimentu | 41 |
| 3.2. Výsledky | 44 |
| 3.3. Diskuse..... | 51 |
| 4. Obecná diskuse | 53 |
| 4.1. Rozdíly v úspěšnosti sýkor v obou úlohách..... | 53 |
| 4.2. Individuální rozdíly mezi sýkorami | 54 |
| 4.3. Experimenty s holuby – srovnání se sýkorami. | 55 |
| 4.4. Experimenty se savci | 57 |
| 4.4.1. Potkani | 57 |
| 4.4.2. Primáti..... | 57 |
| 4.5. Kognitivní náročnost testované prostorové úlohy | 58 |
| 5. Literatura | 61 |

1. Úvod

1.1. Mechanismy prostorové orientace

Prostorová orientace je jednou ze základních schopností živočichů a je zásadní pro jejich přežití. Každý živočich musí být schopen orientovat se v prostředí, kde se pohybuje, ať už kvůli nalezení potravy, úkrytu, partnera, či „pouze“ cesty zpět, nebo ve větším měřítku například při migraci. Lze rozlišit několik mechanismů pro navigaci živočicha v prostoru. Tyto mechanismy vytváří určité kontinuum od nejjednoduššího ke komplexnějším a často se ve svém využití překrývají.

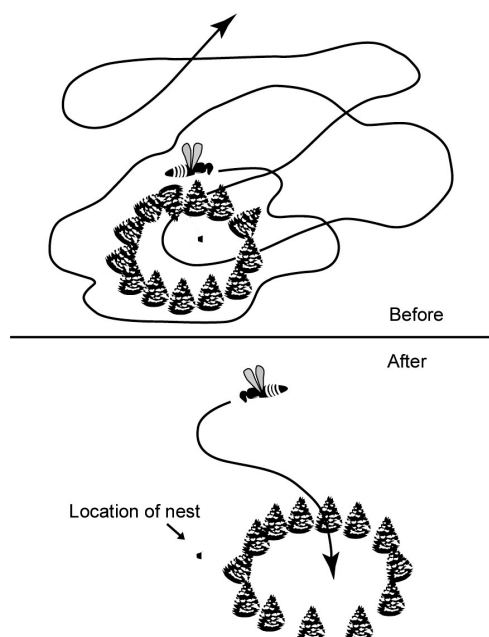
Výpočtová navigace (*dead reckoning*) je základním a široce rozšířeným způsobem orientace v prostředí (Dolins & Mitchell, 2010). Synonymem je výraz *path integration* (Shettleworth, 2010). Využívá smyslu jedince pro směr pohybu a vzdálenost, kterou urazil od původní pozice. Je založena na průběžném výpočtu směru, rychlosti a fyzické námahy pohybu jedince z jednoho místa na druhé, a tímto způsobem umožňuje návrat na původní místo (Dolins & Mitchell, 2010). Tento způsob nevyužívá žádné informace z vnějšího prostředí, ale pracuje pouze s informacemi z vnitřního prostředí těla, např. z vestibulárního aparátu nebo proprioreceptorů. Jedná se o mechanismus egocentrické prostorové lokalizace, kde jedinec vztahuje prostorovou informaci vůči sobě samému a své aktuální pozici. Opakem je allocentrický způsob navigace, kdy jsou pro orientaci využívány informace pocházející z okolního prostředí reflektující absolutní prostorové vztahy bez nutnosti zapojení jedince samotného (Shettleworth, 2010).

Pokročilejší mechanismus orientace obsahuje signál (*beacon*) úzce spojený s cílem. Jedná se o tzv. lokální (syn. proximální) informaci, která umožňuje přímé nalezení cíle. Může se jednat například o zvuky nebo pachy vycházející z hnízda, nebo nějaký vizuální znak v bezprostředním okolí cíle (Shettleworth, 2010).

Pokud se v blízkosti cíle nevyskytují žádné lokální znaky identifikující jeho polohu, nebo nejsou zjevné, může jedinec využít vzdálenější (globální, syn. distální) orientační body, tzv. landmarky (Shettleworth, 2010). Jejich výhodou může být lepší viditelnost z větší vzdálenosti a většinou i větší časová stálost. Typickým příkladem využití landmarků v orientaci je klasický Tinbergenův experiment s kutilkami (Tinbergen, 1932/1972,

ex Shettleworth, 2010). Kutilky si po opuštění hnízda pamatují jeho polohu prostřednictvím polohy objektů v jeho okolí (landmarků). Po experimentálním přesunutí těchto objektů hledá kutilka hnízdo podle polohy těchto objektů (obr. 1). Dalšími manipulačními experimenty Tinbergen (l.c.) prokázal, že v orientaci kutilka preferuje bližší, větší a spíše trojrozměrné objekty, protože jsou nápadnější a orientace podle nich je tudíž snazší (Shettleworth, 2010). Živočichové mohou jednotlivé landmarky rozlišovat např. podle jejich barvy, tvaru nebo pachu, nebo mohou vnímat celkovou geometrii prostoru podle vzájemných prostorových vztahů těchto bodů (Cheng & Newcombe, 2006). S každým orientačním bodem mají spojení informaci o vzdálenosti a směru určitého cíle (Shettleworth, 2010). Ve složitějších případech jsou pak živočichové k nalezení cíle schopni kombinovat informace o směru a vzdálenosti získané z více zdrojů (tzv. *multiple bearing hypothesis*, Kamil & Cheng, 2001).

Komplexnější strategií je tzv. *route-following* (Dolins & Mitchell, 2010, Shettleworth, 2010) založená na pevné sekvenci nezávislých orientačních bodů. Jedinec se pohybuje prostředím podle zafixovaného vzoru, ve kterém je ke každému míjnému prvku sekvence přiřazena určitá behaviorální reakce (např. změna směru pohybu, skok, apod.), tzv. strategie *stimulus-response* nebo také tzv. *response learning* (Shettleworth, 2010). Jedinec má tendenci orientovat se podle těchto pevných vzorů i v případě prostorových změn v prostředí (např. po odstranění překážky jde stále oklikou, Shettleworth, 2010). Složitější formou je tzv. *place learning* (Shettleworth, 2010), kdy jedinec používá již zmiňovaný allocentrický rámec, ve kterém je schopen vnímat vzájemné prostorové vztahy



Obr. 1: Schéma klasického Tinbergenova pokusu s kutilkami.
(Obrázek převzat ze Shettleworth, 2010).

mezi jednotlivými body různých tras, což mu umožňuje jejich prostorovou integraci a kombinování (Dolins & Mitchell, 2010).

Nejvyšším stupněm v prostorové orientaci vyžadujícím větší schopnost abstrakce reálných informací je tzv. kognitivní mapa, termín poprvé použitý Tolmanem (1948). Kognitivní mapa představuje mentální reprezentaci komplexního prostoru na základě znalosti velkého množství orientačních bodů a jejich vzájemných prostorových vztahů. Zároveň umožňuje mentální operace s těmito informacemi využitelné k uvědomění si nových prostorových vztahů a jejich využití při pohybu prostorem (Gallistel, 1989, Dolins & Mitchell, 2010). Dodnes je však stále diskutabilní přesná definice, co je a co není kognitivní mapa, i zda a kdy ji živočichové využívají, nebo zda lze jejich chování vysvětlit jednoduššími mechanismy (Shettleworth, 2010).

Klíčovou mozkovou strukturou odpovědnou za schopnosti prostorové orientace je hippocampus, který se u ptáků nachází v dorsomediální části koncového mozku (O'Keefe & Nadel, 1978). Je součástí limbického systému a kromě prostorové orientace se podílí i na formování paměti (Morris, 2001). Nejvíce je rozvinut u savců a ptáků, kde kromě funkční shody má u obou skupin i shodný ontogenetický původ (Colombo & Broadbent, 2000). Obdobné je i nervové zapojení a přítomné neurotransmitery a neuropeptidy. Z těchto důvodů je ptačí hippocampus považován za homologní strukturu k savčímu hippocampu, od něhož se však liší v několika ohledech, které odráží celkově rozdílný vývoj i morfologii ptačího mozku (Colombo & Broadbent, 2000).

Některé hippocampální neurony, tzv. „place cells“ (místní buňky), vykazují „místně specifickou aktivitu“, což znamená, že daná populace místních buněk je aktivní v momentě, kdy se zvíře nachází v konkrétním místě prostoru (O'Keefe & Nadel, 1978).

1.2. Testování schopností prostorové orientace u ptáků

Prostorová orientace v lokálním měřítku u ptáků může být, podobně jako u savců, testována dvěma způsoby. Buď se jedná o experimenty v reálném prostoru, kde se pták volně pohybuje a hledá cíl na ploše arény, nebo o experimenty, kde je prostor přenesen na obrazovku počítače. V druhém případě ptáci označují cíl na obrazovce klovnutím a získávají odměnu z krmítka na jiném místě experimentálního boxu. Výhodou experimentů v reálném prostoru je, že se ptáci pohybují v přirozenějším prostředí a je tak možné lépe sledovat

jejich přirozené chování. Výhodou experimentů na obrazovce je snadná prezentace a manipulace stimulů a snazší sledování správných a nesprávných odpovědí. Nevýhodou je pro ptáky nepřirozená vertikální poloha obrazovky, její podstatně menší rozměry v porovnání s reálným prostorem a možnost prezentovat pouze dvourozměrné stimuly zvířatům zvyklým pohybovat se v trojrozměrném prostoru. Další nevýhodou experimentů na obrazovce je, že řešené úlohy jsou víceméně virtuální a nemusí přesně ukazovat, jak by pták reagoval v přirozeném prostředí při řešení reálných úloh, a proto je u těchto experimentů nutná opatrnost při interpretaci zjištěného chování ptáků. Výhodou je naopak možnost efektivního učení skrze operantní podmiňování což většina jiných úloh neumožňuje.

Navíc stimuly z obrazovek jsou vytvořeny tak, jak je vidí lidský pozorovatel. Lidské oko se od ptačího zásadně liší a dosud nebyla přesvědčivě vyřešena otázka, zda ptáci na obrazovce vidí prezentované objekty stejně jako lidé (shrnuto v Bovet & Vauclair, 2000, Weisman & Spetch, 2011). Přes všechny rozdíly však oba typy experimentů fungují a poskytují konzistentní výsledky, jak je ukázáno níže.

1.2.1. Prostorové experimenty s holuby

Holub (*Columba livia*) je tradičně nejpoužívanější ptačím druhem v kognitivních experimentech, a to nejen prostorových, ale i obecně diskriminačních a kategorizačních (např. Herrnstein & Loveland, 1964, Cerella, 1980 nebo Wasserman et al., 1993).

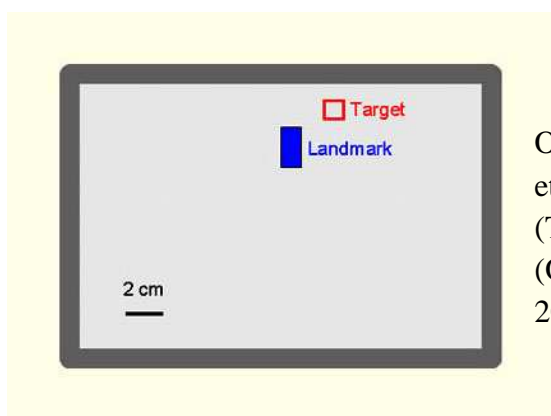
První laboratorní prostorové experimenty s holuby byly prováděny ve standardních potkaních radiálních bludištích (Bond et al., 1981), avšak holubi zde podávali špatné výkony, protože potkaní bludiště pro ně není přirozeným prostředím (Roberts & Van Veldhuizen, 1985). Spetch & Edwards (1986) proto použili open-field experiment s osmi krmítky uspořádanými do kruhu podobně jako v radiálním bludišti. Holubi již po krátkém tréninku zvládli vybrat odměny z krmítek s 90% úspěšností. Podobně úspěšní byli i v případě krmítek uspořádaných ve dvou řadách, čímž prokázali schopnost zapamatovat si již dříve navštívené lokality. Spetch (1990) ukázala, že holubi jsou schopni pamatovat si polohu navštívených krmítek až po dobu 2 hodin. Zentall et al. (1990) přenesl tuto úlohu na počítačový monitor. Holub kloval do pěti různobarevných stimulů rozsvícených na obrazovce. Po určité době stimuly zhasly a po opětovném objevení měl holub klovat do stimulů, do kterých nekloval předtím. Holubi zde byli podobně úspěšní jako v open-field

verzi a podávali lepší výkon, pokud byly stimuly více rozprostřeny, než když byly v jedné řadě.

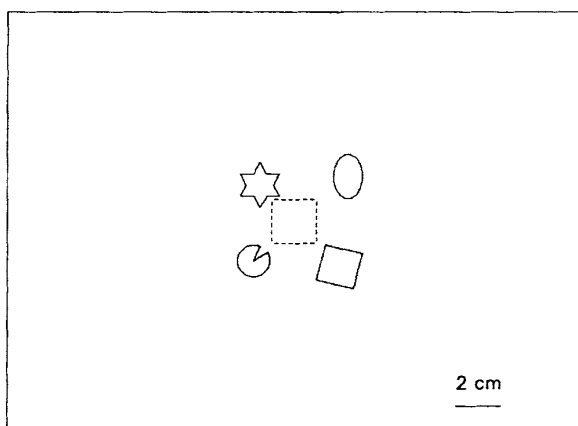
Spetch & Edwards (1988) se zaměřili na znaky v prostoru, které ovlivňují výběr správného krmítka s odměnou. Ze tří stejných krmítek umístěných během tréninku na stejných místech pouze prostřední obsahovalo odměnu. Holubi měli k dispozici dva druhy informace o poloze krmítka: informace podle vzájemné polohy krmítek (lokální znak) a informace o absolutní poloze krmítka s odměnou vůči znakům na stěnách (globální znak). Manipulací s polohou krmítek Spetch & Edwards (1988) ukázali, že holubi jsou schopni používat obě tyto informace a že v případě jejich konfliktu preferují lokální znaky (polohu v rámci tří krmítek).

V podobném experimentu (Spetch et al., 1992) hledali holubi na monitoru skrytý cíl pomocí jednoho landmarku umístěného poblíž ve stabilní vzájemné poloze (obr. 2). Pokud se výchozí pozice dvojice landmark-cíl nacházela poblíž horního okraje obrazovky, holubi dokázali cíl přesně lokalizovat, pokud se spolu s landmarkem posouval pouze horizontálně podél horního okraje monitoru. Pokud se dvojice landmark-cíl posunula vertikálně dolů, dál od horního okraje, přesnost holubů se snížila. Obdobně reagovali, i pokud byla výchozí pozice dvojice landmark-cíl poblíž levého okraje a posouvána podél něj (vertikálně) nebo od něj (horizontálně). Tento výsledek ukazuje, že holubi ke kódování polohy cíle použili nejen informaci podanou landmarkem, ale i informaci o vzdálenosti od okraje obrazovky.

Spetch and Mondloch (1993) učili holuby hledat skrytý cíl uprostřed čtverce tvořeného čtyřmi odlišnými landmarky (obr. 3). Holubi pro identifikaci polohy cíle používali pouze jeden nebo dva z nich, s individuálními rozdíly v preferenci. Pokud byl preferovaný landmark odstraněn, holubi nebyli schopni nalézt cíl, pokud byl posunut, holubi cílili svá klovaní podle jeho nové polohy, bez ohledu na polohu ostatních. Spetch & Wilkie (1994) použili v experimentu na monitoru digitalizovaný obraz reálného prostředí. Podobně jako v předchozím případě byl i zde skrytý cíl hledán preferenčně na základě polohy jednoho z objektů.



Obr. 2: Schéma experimentu Spetch et al. (1992) na monitoru. Cíl klovaní (Target) nebyl pro holuby viditelný. (Obrázek převzat z Cheng & Spetch, 2001)



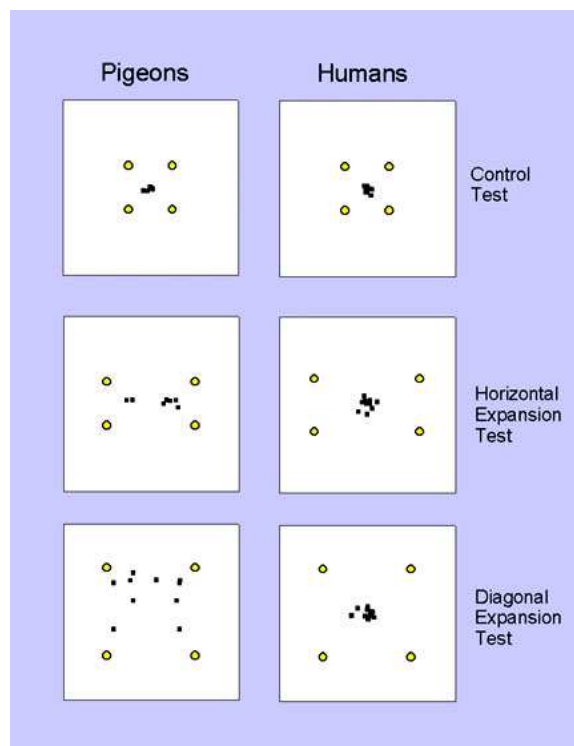
Obr. 3: Schéma experimentu Spetch and Mondloch (1993). Přerušovaný čtverec (cíl klování) nebyl pro holuby viditelný.

Experiment Spetch (1995) ukázal, že preference určitého landmarku závisí na jeho relativní (vztažené vůči ostatním landmarkům) a nikoliv absolutní vzdálenosti od cíle. Holubům byla prezentována dvě uspořádání, ve kterých se jeden z landmarků nacházel vždy ve stejné vzdálenosti od skrytého cíle. V jednom z uspořádání byl zároveň nejbližším, ale v druhém byl bližší jiný landmark (obr. 4 – *oveshadowed landmark*). Výsledky ukázaly, že pokud byl tento landmark nejbližší, měl zásadní vliv na lokalizaci cíle. V druhém případě byl jeho význam zastíněn (*overshadowed*) bližším landmarkem. Odstranění zastíněného landmarku mělo silný negativní dopad na úspěšnost v prvním případě, ale slabý ve druhém, naopak pokud byl ponechán jako jediný, nebyl dostatečným vodítkem k nalezení cíle.

Spetch et al. (1996) trénovali holuby hledat na monitoru skrytý cíl uprostřed čtverce čtyř shodných landmarků (obr. 5). Holubi pak byli testováni na hledání cíle mezi landmarky roztaženými horizontálně, vertikálně a diagonálně. Holubi zde již nebyli schopni najít cíl, který byl stále uprostřed celé soustavy. Namísto toho si během tréninku zafixovali polohu cíle vůči jednomu nebo dvěma landmarkům a cíl pak hledali podle absolutní vzdálenosti a směru od nich, bez ohledu na ostatní landmarky (obr. 5). Naproti tomu lidé testovaní ve stejné úloze dokázali hledat cíl stále uprostřed útvaru tvořeného landmarky (obr. 5). Stejných výsledků dosáhli Spetch et al. (1997) v obdobném experimentu v reálném prostoru, opět s holuby a lidmi. Zajímavým výsledkem je, že malé děti do určitého věku řeší tuto úlohu spíše jako holubi než dospělí lidé (Spetch et al. 1997). Tendence holubů odpovídat podle vzdálenosti k jednotlivým landmarkům dává podle Spetch et al. (1997) smysl v jejich přirozeném prostředí, kde je sice často potřeba zapamatovat si konfiguraci identických objektů, ale těžko bude v přírodě užitečnější pamatovat si její přesný „tvar“ (a hledání jeho „středu“) než absolutní vzdálenosti landmarků od cíle. Naopak tendenci lidí využívat „tvar“ konfigurace (a abstraktní koncepci „středu“) spíše než absolutní vzdálenosti přikládá



Obr. 4: Schéma experimentu Spetch (1995). Oba označené landmarky jsou ve stejné vzdálenosti od cíle, který nebyl pro holuby viditelný. Význam oválného landmarku na dolním obrázku je však zastíněn kruhovým landmarkem bližším k cíli, viz text. (Obrázek převzat z Cheng & Spetch, 2001)

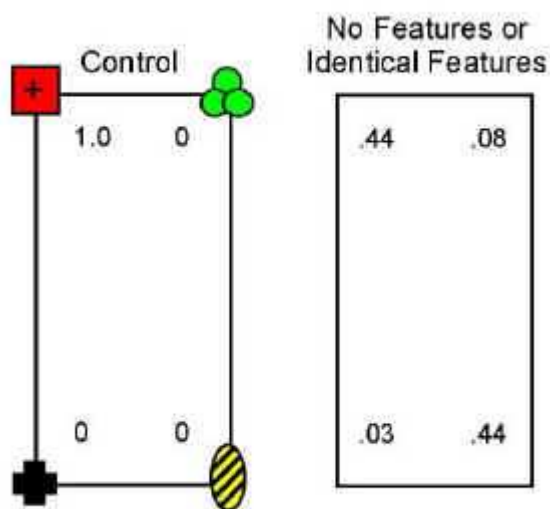


Obr. 5: Schéma experimentu Spetch et al. (1996) s ukázkou polohy odpovědí holubů a lidí v tréninku (=Control) a po změně konfigurace landmarků horizontálně a diagonálně (viz text). Správná odpověď byla vždy doprostřed tvaru tvořeného landmarky. (Obrázek převzat z Cheng & Spetch, 2001)

jejich zkušenosti se čtením v mapách, kde zůstávají tvary na rozdíl od vzdáleností zachovány. V experimentech Spetch et al. (1996, 1997) byli holubi trénováni pouze se stejně vzdálenými landmarky, jejichž vzdálenost se měnila až při testování. Pokud však byli holubi už během učení vystaveni konfiguracím různých velikostí, dokázali se naučit pravidlo odpovídání do středu a aplikovat ho i v testových variacích podobně jako lidé (Jones et al., 2002).

Kelly et al. (1998) ve svém experimentu ukázali schopnost holubů vnímat kromě barevných dvou- nebo trojrozměrných landmarků i geometrickou informaci poskytovanou stěnami obdélníkového boxu. V každém rohu tohoto boxu bylo umístěno krmítko označené specifickým landmarkem (obr. 6). Jedno s krmítek obsahovalo odměnu. Holubi mohli toto krmítko najít pomocí landmarku nebo geometrické informace o prostoru (poměr krátké a dlouhé stěny v rohu s odměňovaným krmítkem – obr. 6). Postavení těchto dvou vodítek

do rozporu posunutím polohy landmarků ukázalo, že holubi při orientaci preferují landmarky. Pokud ale byly landmarky odstraněny, holubi dokázali nalézt krmítko s odměnou podle samotné geometrické informace. Zároveň však hledali odměnu i v protějším rohu boxu, který je geometricky ekvivalentní – tzv. rotační chyba (obr. 6). Tento výsledek se zásadně liší od výsledku získaného dříve ve stejném experimentu s potkany (Cheng, 1986). Potkani ukazovali silnou preferenci geometrie prostoru bez ohledu na informaci poskytovanou landmarky, včetně rotační chyby geometricky shodného protějšiho rohu. Autoři tento rozdíl vysvětlují tím, že holubi se na rozdíl od potkanů orientují především vizuálně a je pro ně tedy jednodušší použití informace poskytované landmarky. Holubi sice preferují landmarky před geometrickou informací při hledání cíle, nejedná se však o zastínění (overshadowing) jako ve výše uvedeném experimentu Spetch (1995), protože samotnou geometrickou informaci jsou schopni úspěšně využít. Shodných výsledků dosáhly Kelly & Spetch (2004) v experimentu na monitoru. Schématické zobrazení obdélníkového boxu na monitoru (obr. 7) doplněné barevnými landmarky bylo v experimentu prezentováno v různém natočení. Změna polohy nebo absence landmarků ukázaly preferenci těchto znaků, ale zároveň také schopnost využití geometrické informace u holubů.



Obr. 6: Schéma experimentu Kelly et al. (1998). Příklad umístění landmarků a distribuce odpovědí. Správná odpověď je vždy v rohu vlevo nahoře. Na levém obrázku odpovědi v přítomnosti všech landmarků. Na pravém obrázku rovnoměrná distribuce odpovědí mezi správným a geometricky ekvivalentním rohem v případě orientace podle pouze geometrické informace prostoru. (Obrázek převzat z Cheng & Spetch, 2001)



Obr. 7: Ukázka schématického znázornění skutečného prostoru na monitoru použité v experimentu Kelly & Spetch (2004). (Obrázek převzat z Cheng & Newcombe, 2006)

1.2.2. Prostorové experimenty se sýkorami

Sýkory jsou jedním z nejoblíbenějších druhů divokých ptáků testovaných v prostorových experimentech, díky tomu, že některé druhy si ukládají zásoby potravy – tzv. food storing (Sherry, 1989). Ukládání potravy v mnoha úkrytech rozptýlených v prostředí a její znovunalezení po hodinách až měsících vyžaduje poměrně velké nároky na schopnosti prostorové orientace a paměti (Krebs, 1990). Bylo prokázáno, že velikost hippocampu, části mozku odpovědné za schopnosti prostorové orientace a paměť, je u food-storujících druhů pěvců větší relativně k velikosti mozku i celého těla v porovnání s příbuznými druhy, které však nemají schopnost food-storingu (Krebs et al., 1989, Sherry et al., 1989). Rozdíly však nejsou nacházeny pouze mezi druhy s a bez food-storingu. Například aljašské populace sýkor černohlavých (*Poecile atricapilla*), které jsou více závislé na food-storingu, mají relativně větší hippocampus než jižnější populace téhož druhu (Pravosudov & Clayton, 2002). Velikost hippocampu se také liší mezi americkými krkavcovitými v závislosti na intenzitě jejich food-storingu (Balda & Kamil, 2006). Mezi druhy, které nevyužívají food-storing, lze podobné rozdíly najít například u amerických vlhvců, kde samice hnízdnicích parazitů (rod *Molothrus*) mají relativně větší hippocampus než samci a neparazitické druhy, protože mají vyšší požadavky na prostorovou orientaci při hledání cizích hnízd (Astié et al., 1998). Poštovní holubi mají relativně větší hippocampus než plemena šlechtěná pro estetické znaky (Rehkamper et al., 1988). Clayton (1995) ukázal porovnáním mláďat food-storující sýkory babky (*Poecile palustris*), že růst hippocampu je spuštěn reálnou zkušeností s food-storingem. Sherry & Vaccarino (1989) prokázali, že odstranění hippocampu u sýkor černohlavých má negativní vliv na přesnost při hledání ukryté potravy, ale že neovlivňuje výkon v neprostorových diskriminačních úlohách.

Zatímco rozdíly v mozkové struktuře mezi ptáky používajícími a nepoužívajícími food-storing jsou zřejmé, rozdíly v jejich reálných orientačních a paměťových schopnostech už nejsou tak jednoznačné (viz dále).

Experiment Krebse (1990) porovnával čtyři druhy sýkor. Sýkoru babku a uhelníčka (*Periparus ater*) jako druhy s food-storingem a sýkoru koňadru (*Parus major*) a modřinku (*Cyanistes caeruleus*) jako druhy bez food-storingu. Sýkory byly trénovány hledat odměny v 6 z 64 krmítek. Pokud byla odměna v krmítkách ve stále stejných pozicích, sýkory bez food-storingu byly lepší v nacházení odměn než sýkory s food-storingem. Pokud se krmítka lišila barvou, úspěšnost druhů obou skupin byla srovnatelná.

Hilton & Krebs (1990) testovaly stejné čtyři druhy sýkor v otevřeném analogu radiálního bludiště s osmi krmítky. Část krmítek mohly sýkory vybrat hned, zbytek jim bylo dovoleno vybrat až po určité době. Nebyly zde nalezeny rozdíly mezi oběma skupinami, pokud byla prodleva 30 sekund nebo 2 hodiny, pouze při prodlevě 24 hodin byly druhy s food-storingem lepší než druhy bez food-storingu. Jednoduše řečeno druhy sýkor, které nepraktikují food-storing, rychleji zapomínají.

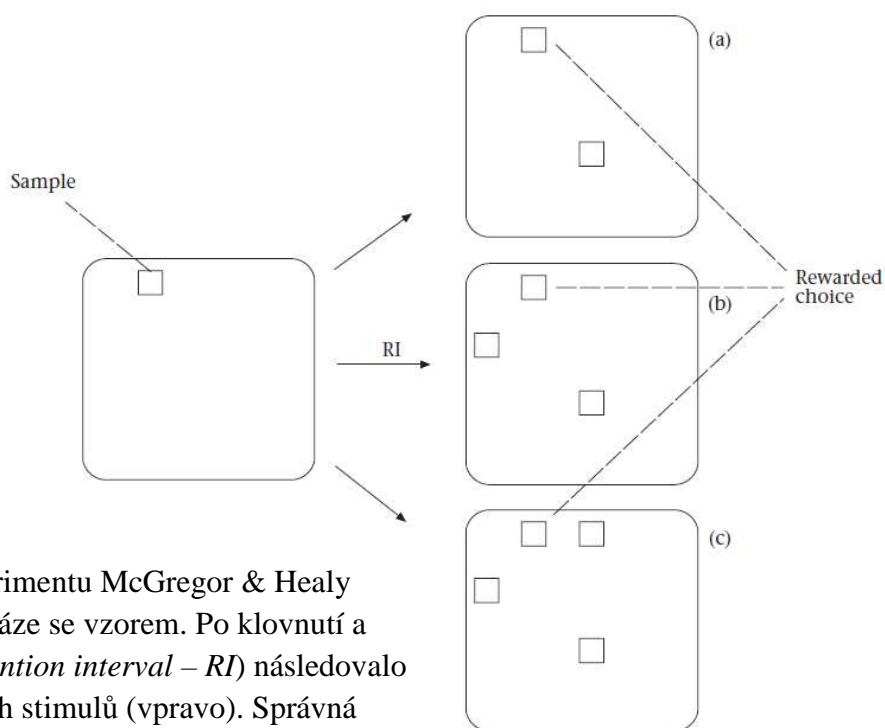
Krebs et al. (1990) porovnávali schopnost sýkory koňadry a uhelníčka v experimentu s využitím metody *delayed matching to sample* (DMTS). V první fázi sýkory prohledávaly určité množství krmítek, mezi nimiž bylo jedno s potravou. V druhé fázi přicházející po určité prodlevě bylo úkolem sýkor vrátit se na místo, kde v předchozí fázi našly potravu. Uhelničci byli lepší než koňadry v jednodušší verzi experimentu (30 min prodleva, 7 krmítek), ale v komplikovanější verzi (2 h prodleva, 64 krmítek, z toho 7 s odměnou) se tento rozdíl setřel. Rozdíl mezi druhy byl však v typech chyb, kterých se při hledání v druhé fázi dopustily. Zatímco uhelnícci více hledali v nových místech (tj. na špatných místech, která ale neprohledávali v předchozí fázi, tj. jako při foodstoringu hledají v ještě nevybraných skrýších), koňadry se vracely do míst v první fázi již navštívených (ale prázdných). Rozdíl mezi oběma druhy tak může být spíše v používání odlišných strategií, než v paměťových schopnostech, ty však mohou být ovlivněny dřívější zkušeností.

Healy & Krebs (1992) použili stejnou metodu pro porovnání sýkory babky (food-storing) a modřinky (non-storing). Se zvyšující se prodlevou (1 min, 30 min, 24 h) klesala úspěšnost sýkor nalézt odměnu v jednom ze sedmi krmítek, ale nebyl nalezen rozdíl mezi druhy. Byl zde patrný i rozdíl v poloze chyb: sýkory babky chybovaly do míst v blízkosti správné odpovědi, zatímco modřinky umísťovali své chyby náhodně.

Healy (1995) porovnávala sýkoru uhelníčka a babku (food-storing) s modřinkou a koňadrou v experimentu se stimuly prezentovanými z monitoru s využitím metody *delayed non-matching to sample* (DNMTS). V první fázi byl prezentován jeden stimulus určité barvy a tvaru a v určité poloze. Po klovnutí na určitou dobu zmizel a poté se objevil na stejném místě společně s dalším stimulem jiné barvy a tvaru. Úkolem sýkor zde bylo odpovědět klovnutím do stimulu, který nebyl prezentován v první fázi. Dále byly manipulovány stimuly druhé fáze tak, že zůstávala pouze jedna z možných informací (barva, tvar, poloha) k dispozici pro správnou diskriminaci. Opět nebyly nalezeny žádné rozdíly mezi sýkorami a obě skupiny byly úspěšnější, pokud byla do druhé fáze zachována informace o poloze stimulu.

Experiment McGregor & Healy (1999) testoval sýkory uhelníčka (food-storing), koňadru a modřinku (non-storing) se stimuly prezentovanými na monitoru s využitím metody *delayed matching to sample* (DMTS). V první fázi byl sýkorám prezentován jeden vzorový stimulus, po klovnutí a časové prodlevě se na monitoru objevily 2-4 identické stimuly. Úkolem sýkor bylo odpovědět klovnutím do stimulu, který byl prezentován v první fázi (obr. 8). Všechny druhy sýkor byly v úloze úspěšné, uhelnícci byli mírně lepší než sýkory bez food-storingu. Úspěšnost klesala s vzrůstajícím počtem stimulu, ze kterých sýkory vybíraly, ale rozdíl úspěšnosti mezi oběma druhy zůstával stejný. Sýkory podávaly nižší výkon, pouze pokud byly nesprávné stimuly prezentovány v těsné blízkosti správného. Snížení úspěšnosti bylo menší u uhelníčků avšak těsně neprůkazně, z čehož autoři usuzují, že sýkory se zkušenostmi s food-storingem jsou schopny si přesněji zapamatovat polohu správného stimulu.

Experiment Bieglera et al. (2001) porovnával paměťové schopnosti sýkory uhelníčka a sýkory koňadry s využitím DNMTS na monitoru. V první fázi byl prezentován 1-4 stejné stimuly. Ve druhé fázi se objevil jeden ze stimulu první fáze společně s novým stimulem v poloze v první fázi nepoužitě. Tento nový stimulus byl správnou odpovědí. Počet stimulu v první fázi testoval kapacitu sýkoří paměti, vzdálenost polohy správného stimulu ve druhé fázi vůči stimulu první fáze testovala její přesnost (stejný princip jako v McGregor & Healy, 1999) a délka prodlevy mezi fázemi testovala trvanlivost paměti. Výsledky



Obr. 8: Schéma experimentu McGregor & Healy (1999). Vlevo první fáze se vzorem. Po klovnutí a časové prodlevě (*retention interval – RI*) následovalo zobrazení 2-4 stejných stimulu (vpravo). Správná odpověď označena v obrázku (*Rewarded choice*).

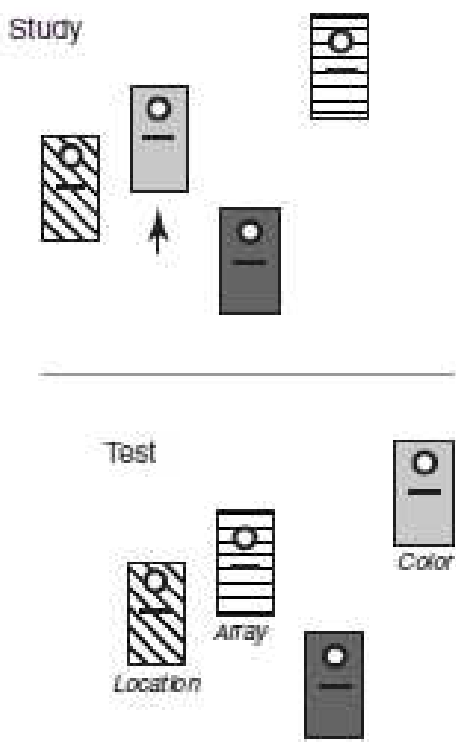
experimentu odhalily rozdíl mezi druhy pouze v trvanlivosti paměti ve prospěch uhelníčků. Sýkory s food-storingem jsou tedy schopny pamatovat si polohovou informaci o stimulu déle než sýkory, které food-storing neprovozují. Podle autorů to však může i znamenat, že uhelníci mají paměť přesnější než koňadry, ale při stejné rychlosti zapomínání se to projevuje trvanlivější pamětí.

Výše shrnuté výsledky experimentů nepodávají jednoznačné a konzistentní výsledky o lepších kognitivních schopnostech ptáků, kteří aktivně provádějí food-storing, v porovnání s blízce příbuznými ptáky, kteří však food-storing neprovádí. Některé nesrovnalosti lze vysvětlit metodickými rozdíly experimentům a také jejich omezeným rozsahem. V experimentech jsou ptáci nuceni si pamatovat několik míst poskytujících odměnu po relativně krátkou dobu. V reálném prostředí jsou ptáci ukládající si potravu schopni pamatovat si polohu desítek až stovek různých skrýší roztroušených na nesrovnatelně větším prostoru po dobu hodin až měsíců (Krebs, 1990, Macphail & Bolhuis, 2001).

I bez prokazatelného rozdílu ve výkonnosti obou skupin ukazují některé práce rozdíly ve strategiích používaných při hledání odměn (Krebs et al., 1990, Healy & Krebs, 1992). Na rozdíly ve zpracování informací poskytovaných prostředím o poloze cíle v závislosti na schopnostech food-storingu se zaměřilo několik dalších prací.

Hertz et al. (1994) zkoumali preferenci food-storující americké sýkory černohlavě pro využití různých typů landmarků při ukládání potravy. Sýkorám ve voliére bylo umožněno uložit několik semen do skrýší vytvořených na umělých stromech a po čtyřhodinové prodlevě je znovu najít. K nalezení skrýše napomáhala přítomnost dvou typů landmarků. Jeden typ (barevné čtverečky) byl umístěn přímo na větve umělých stromů (lokální informace), druhý (barevné geometrické obrazce) byl umístěn na stěnách voliéry (globální informace). Pokud byly v hledací fázi postaveny informace obou typů landmarků proti sobě, sýkory při hledání jasně preferovaly globální prostorovou informaci podanou vzdálenějšími landmarky umístěnými na stěně. Například holubi však preferují lokální prostorovou informaci (Spetch & Edwards, 1988).

Brodbeck (1994) porovnával preferenci lokální a globální prostorové informace mezi food-storující sýkorou černohlavou a strnadcem zimním (*Junco hyemalis*, non-storer). Na stěně voliéry byla umístěna čtyři různobarevná krmítka v určité sestavě (obr. 9). Experiment byl proveden výše zmíněnou metodou *delayed matching to sample* (DMTS), kdy v první fázi ptáci hledali odměnu skrytou v jednom z krmítek a ve druhé fázi se měli vracet ke stejnému krmítku s odměnou. Správné krmítko bylo v druhé fázi možno najít prostřednictvím tří druhů informací poskytovaných prostředím: absolutní poloha krmítka



Obr. 9: Schéma experimentálního uspořádání použitého Brodbeckem (1994). V první fázi se v jednom z krmítek nacházela odměna (nahore). Do druhé fáze byla poloha krmítek změněna (dole), takže „správné“ krmítko bylo nalezitelné podle absolutní polohy (*Location*), relativní polohy v rámci sestavy (*Array*), nebo barvy (*Color*). (Obrázek převzat z Shettleworth, 2010)

vzhledem k celé stěně voliéry, relativní poloha v rámci sestavy krmítek (obě globální prostorové informace) a barva krmítka (lokální informace). Pro testování preferencí byla krmítka před druhou fází přesunuta, tak aby si všechny poskytované informace odporovaly. Celá sestava byla posunuta, tak aby absolutní polohu odměňovaného krmítka obsadilo jiné a krmítko původně s odměnou bylo vyměněno s jiným v rámci jinak nezměněné sestavy, čímž byly porušeny i informace o barvě a relativní poloze (obr. 9). Odměna zde již nebyla v žádném z krmítek. Sýkory v tomto experimentu navštěvovaly krmítka konzistentně nejprve podle absolutní polohy, na druhý pokus podle relativní polohy a teprve na třetí pokus podle barvy. Ukázaly zde tak také jasnou preferenci globální prostorové informace (polohy), i když lokální informaci vnímaly také a byly schopny ji využít. Naproti tomu strnádci navštěvovali krmítka v náhodném pořadí.

Brodbeck & Shettleworth (1995) převedli předchozí experiment se stejnými druhy na počítačový monitor. V první fázi byly prezentovány tři různobarevné obdélníky, z nichž jeden označený znamenal správnou odpověď. Ve druhé fázi byly prezentovány stejné stimuly a správnou odpovědí bylo klovnutí do stejného jako předtím, nyní však již neoznačeného. Pro testování preferencí pak byly tyto stimuly upraveny stejným způsobem

jako v Brodbeck (1994), i preference jednotlivých prostorových informací při výběru odpovědi a rozdíl mezi oběma druhy byly stejné.

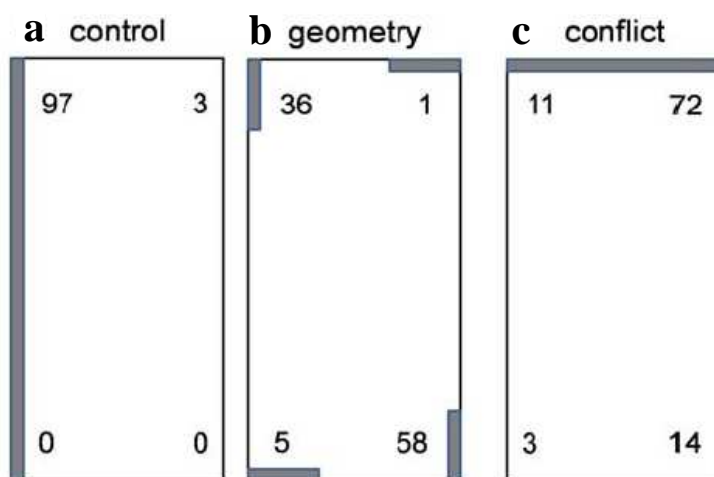
Clayton & Krebs (1994) potvrdily výše uvedené výsledky v experimentu porovnávajícím dva druhy sýkor a dva druhy krkavcovitých: sýkoru babku a sojku (*Garrulus glandarius*) jako food-storery, a sýkoru modřinku a kavku (*Corvus monedula*) non-storery. I zde oba food-storující druhy preferovaly informaci o poloze krmítka před jeho barvou, zatímco non-storující druhy využívaly tyto informace rovnoměrně.

Autoři předchozích prací shodně vysvětlují tyto rozdíly mezi druhy používající a nepoužívající food-storing vlivem jejich odlišné životní zkušenosti. Food-storující druhy mají se znovunalézáním potravy praktické zkušenosti a jsou na něm zpravidla životně závislé. Mají proto větší tendenci preferovat globální prostorové informace (poloha), u kterých je pravděpodobnější větší časová stálost než u lokálních (barva), protože například poloha nějakého objektu vzhledem k poloze skryše se během času změní méně pravděpodobně než jeho barva, nebo vzdálenější větší objekty vydrží nezměněné déle než bližší malé objekty. Tyto zkušenosti chybí ptákům, kteří nemají s food-storingem žádné zkušenosti, a proto neukazují žádnou preferenci pro některou z prostorových informací.

Proti předchozím výsledkům jde však experiment La Dage et al. (2009), který ukázal u food-storující americké sýkory horské (*Poecile gambeli*) preferenci barvy před polohou. Sýkory nalézaly odměnu v jednom z 16 krmítek, které bylo od ostatních stejnobarevných odlišeno jinou barvou. K nalezení odměny zde tedy sýkory měly opět prostorovou i barevnou informaci. Pokud však byly tyto informace postaveny proti sobě, sýkory preferovaly barvu krmítka. Příčinou rozdílného výsledku je zde odlišný design experimentu. 16 krmítek v tomto experimentu poskytuje složitější polohovou informaci než 3-4 cíle použité v předchozích pokusech. Naopak jedno barevné krmítko v porovnání s ostatními stejnobarevnými poskytuje mnohem jednoznačnější lokální informaci o poloze cíle než krmítko ve čtyřech odlišných barvách. Experiment ukázal schopnost sýkor preferovat jednotlivé prostorové informace podle kontextu konkrétního prostředí a obtížnosti experimentu z hlediska jednotlivých prostorových informací.

Gray et al. (2005) testovali sýkory horské v období experimentu Kelly et al. (1998) s holuby. Sýkory byly testovány v obdélníkovém boxu na schopnost využití geometrické informace prostoru v orientaci. Sýkory hledaly odměnu ve specifickém rohu boxu. První skupina sýkor neměla k hledání odměny jiné vodítko než geometrický tvar boxu. Druhé skupině pomáhala v orientaci modře zbarvená stěna (landmark), která se však nedotýkala rohu s odměnou (ta se nacházela v rohu dvou bílých stěn). V případě třetí skupiny se modrá

stěna dotýkala rohu s odměnou (modrobílý roh s odměnou). Sýkory první skupiny se naučily hledat odměnu ve správném rohu nebo jeho geometrickém ekvivalentu (rotační chyba). Sýkory zbylých skupin se naučily hledat odměnu ve správném rohu podle polohy landmarku (modrá stěna) nebo geometrie prostoru. V případě, že byly tyto dva typy informací postaveny do rozporu, sýkory preferovaly informaci podanou polohou modré stěny. V případě odstranění modré stěny dokázaly sýkory druhé skupiny (stěna proti rohu s odměnou) nalézt správný roh podle geometrické informace včetně rotační chyby, ale sýkory třetí skupiny (stěna u správného rohu) toto nedokázaly. V jejich případě polohová informace modré stěny zastínila geometrickou informaci boxu (overshadowing – viz výše Spetch, 1995). Je možné, že blízkost modré stěny k správnému rohu vedla sýkory k silnější fixaci této informace s odměnou, než tomu bylo ve skupině se vzdálenější modrou stěnou. Batty et al. (2009) uvádí, že sýkory trénované na hledání v modrobílém rohu zmátlo, když musely hledat v pouze bílých rozích po odstranění modré stěny. Proto ve svém experimentu porovnávajícím sýkory černohlavé s horskými provedli drobnou úpravu designu pro skupinu sýkor hledajících odměnu v modrobílém rohu. Místo odstranění modré stěny byly všechny rohy doplněny modrou částí, a tak byly zcela identické (obr. 10). V této úpravě dokázaly všechny sýkory černohlavé a polovina sýkor horských (na rozdíl od experimentu Gray et al., 2005) najít správný roh prostřednictvím pouze geometrické informace. Možné příčiny neúspěchu některých sýkor horských zde autoři nespécifikují, pouze spekulují o rozdílech v potravní a hnízdní ekologii. Sýkory byly také podrobeny ostatním testům stejným jako v experimentu Gray et al. (2005) se shodnými výsledky.



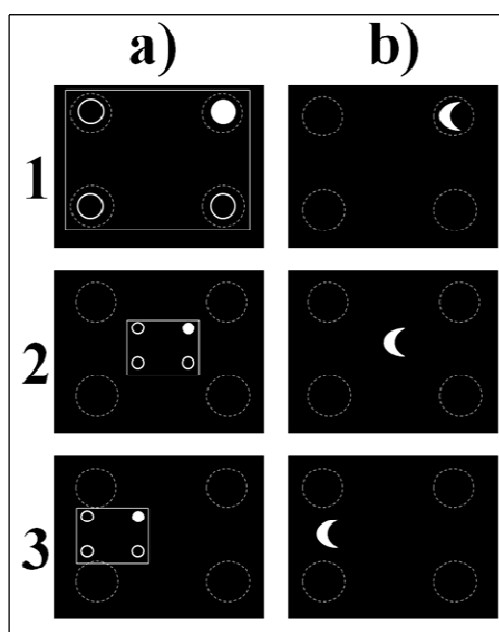
Obr. 10: Schéma experimentu Batty et al. (2009) s ukázkou distribuce odpovědí sýkory černohlavé (a) v tréninku s modrou stěnou dotýkající se správného rohu (vždy vlevo nahoře), (b) s možností využít pouze geometrickou informaci prostoru a (c) v případě konfliktu obou informací (zde je správná odpověď vlevo nahoře podle geometrie a vpravo nahoře podle landmarku).

1.3. Princip experimentu

Experiment se sýkorami koňadrami popsany v této práci vychází z obdobných prostorových experimentů provedených na potkanech (Nekovářová et al., 2006a), makacích (Nekovářová et al., 2006b) a holubech (Štorchová, 2010) prováděných v prostoru počítačového monitoru, s jasně definovanými odpověďovými místy a testovanými stimuly promítanými z monitoru. Cílem experimentů je zjistit, zda jsou živočichové schopni řešit prostorové kognitivní úlohy založené na orientaci pomocí dvou kvalitativně odlišných typů abstraktních vizuálních stimulů.

Experimentální stimuly jsou prezentovány z monitoru, který tvoří odpověďový prostor Skinnerova boxu, který představuje zjednodušení reálného prostoru. Skládá se ze čtyř odpověďových míst rozmístěných do tvaru obdélníku, kdy každému z těchto míst odpovídá specifický stimulus.

Stimuly prvního typu v sobě přímo obsahují informaci o konfiguraci odpověďových míst v prostoru (obr. 11a). Tvoří je rámeček s jedním plným a třemi prázdnými kolečky reprezentující uspořádání odpověďových míst v prostoru. Plné kolečko vždy označuje správné odpověďové místo. Tyto stimuly tak představují jakousi „mapu“ odpověďového prostoru (dále užíván výraz mapové stimuly). Vodítkem k nalezení správného odpověďového místa zde může být jak konfigurace stimulu, tak jeho tvar (Nekovářová et al., 2006a).



Obr. 11: Princip experimentu podle Nekovářové et al. (2006a).

a) mapové stimuly,
b) tvarové stimuly.

1. řádek: stimuly v poloze odpověďových míst.

2. řádek: stimuly umístěné na středu.

3. řádek: stimuly umístěné mimo středovou pozici.

Přerušovaná kolečka vyznačují polohu odpověďových míst.

Druhý typ stimulů neobsahuje žádnou implicitní informaci o poloze správného odpověďového místa (obr. 11b). Každé odpověďové místo označuje specifický geometrický tvar (tzv. tvarové stimuly). Jediným vodítkem k nalezení správné odpovědi je zde pouze tvar stimulu, který si musí zvíře asociovat s konkrétním odpověďovým místem. Nižší úspěšnost v úloze s tvarovými stimuly v porovnání s mapovými pak ukazuje, že testovaní jedinci jsou schopni se orientovat podle konfigurace, nikoliv tvaru, mapových stimulů (Nekovářová et al., 2006a). Experiment má několik fází, v každé fázi dochází ke ztížení úlohy a vzrůstají nároky na abstrakci prostorové informace.

V první fázi experimentu mapové stimuly představují mapu prostoru v poměru 1:1 a kolečka představující odpověďová místa jsou umístěna přímo v jejich poloze (obr. 11a, řádek 1). Tvarové stimuly jsou umístěny přímo v poloze příslušného odpověďového místa (obr. 11b, řádek 1). Toto uspořádání umožňuje využívat kromě konfigurační či tvarové informace stimulů i strategii odpovědi přímo do svítícího stimulu, tzv. *brightness discrimination* (Nekovářová et al., 2006a).

V druhé fázi experimentu jsou mapové stimuly zmenšeny o 50% a umístěny ve středu odpověďového prostoru a tvarové stimuly přesunuty na střed bez změny velikosti, takže se již nenacházejí v poloze odpověďových míst (obr. 11, řádek 2). Tato úprava znemožňuje efektivní využití strategie *brightness discrimination* a použitelná tak zbývá pouze informace o konfiguraci, respektive tvaru stimulů.

Třetí fáze předpokládá přesun stimulů mimo středovou polohu, tak že se nacházejí v blízkosti jiného než správného odpověďového místa (obr. 11, řádek 3). Tato úprava eliminuje možnost využívat k nalezení cíle polohu stimulu.

V případě zde popsaného experimentu se sýkorami byly kromě dvou typů abstraktních stimulů porovnávány i dvě odlišné varianty prostorového uspořádání. První varianta vycházela z uspořádání použitého v experimentech se savci (Nekovářová et al., 2006a, 2006b) a holuby (Štorchová, 2010), druhá varianta se snažila úlohu učinit bližší přirozenému chování sýkor, přičemž princip úlohy zůstal zachován.

V první variantě (MONITOR) sloužila jako odpověďový prostor stěna Skinnerova boxu s monitorem pro prezentaci stimulů. Správnou odpovědí bylo klovnutí do odpověďového místa odpovídajícího prezentovanému stimulu a sýkora za ni získala odměnu z jednoho ze dvou bočních krmítek.

V druhé variantě (PODLAHA) byl odpověďový prostor umístěn na podlaze Skinnerova boxu. Odpověďová místa byla tvořena čtyřmi jamkami překrytými listem papíru

s vytisknutými stimuly. Odměnu za odpověď zde sýkora získávala na rozdíl od předchozí varianty přímo v poloze odpověďového místa označeného stimulem po roztržení papíru.

1.4. Cíle práce

1. Zjistit, zda je sýkora koňadra schopná orientace v prostoru na základě abstraktních vizuálních stimulů podobně jako potkani (Nekovářová et al., 2006a), makaci (Nekovářová et al., 2006b) a holubi (Štorchová, 2010).
2. Odhalit, zda a jak jsou sýkory schopny orientovat se na základě dvou odlišných typů stimulů: stimuly s informací (mapové) a bez informace (tvarové) o konfiguraci prostoru.
3. Porovnat schopnost sýkor řešit danou úlohu ve dvou odlišných prostorových uspořádáních (se stimuly prezentovanými na monitoru, nebo na podlaze Skinnerova boxu).

2. Experiment 1 - MONITOR

2.1. Metody

Testování jedinci

Do experimentu vstupovalo 12 ručně odchovaných jedinců sýkory koňadry (*Parus major*). Mimo experiment byli ptáci drženi samostatně v klecích, krmeni jednou denně, s nepřetržitým přístupem k napájecí vodě. Před experimentem byli vždy drženi 5-6 hodin bez přístupu k potravě. Ptáci byli testováni nejméně dvakrát týdně, rozděleni do dvou skupin podle typu prezentovaných stimulů.

Experimentální zařízení

Experimenty probíhaly v upraveném Skinnerově boxu o rozměrech 53×37×36 cm. Přední stěna tvořící odpověďový prostor sestávala z plexisklové desky se čtyřmi otvory o průměru 3 cm rozmístěnými do tvaru obdélníku (17×11 cm), se spodními otvory ve výšce 16 cm nad podlahou boxu. Ve vzdálenosti 5 cm od této stěny byla nad sebou umístěna 2 příčná bidla umožňující sýkorám snadný přístup ke všem odpověďovým místům. Stěna protější k odpověďovému prostoru byla tvořena posuvným jednostranně průhledným sklem, které umožňovalo umístění sýkor do boxu, sledování průběhu experimentu a jeho natáčení na kameru. V obou bočních stěnách bílé barvy byla dvě plechová krmítka (6,5×4×2,5) na odměny v podobě moučných červů vhazovaných z vnější strany náhodně do jednoho z nich. Nad krmítka bylo umístěno ještě jedno příčné bidlo, které umožňovalo sýkorám dostatečný rozhled na celý odpověďový prostor.

Stimuly

Byly použity dva odlišné typy stimulů prezentované z monitoru za odpověďovým prostorem. Všechny stimuly byly prezentovány v bílé barvě na černém pozadí. Sýkorám skupiny M byly prezentovány tzv. mapové stimuly (viz výše) obsahující v sobě informaci o konfiguraci prostoru. Stimuly byly tvořeny rámem okolo čtyř koleček, která odpovídala jednotlivým odpověďovým místům. Kolečko odpovídající odměňované poloze bylo vyplněno, ostatní byla pouze v podobě kroužku (obr. 12a). Informaci o správném odpověďovém místě u těchto stimulů poskytovala jak jejich konfigurace, tak jejich tvar. Sýkorám skupiny T byly prezentovány tzv. tvarové stimuly (viz výše) bez informace o konfiguraci prostoru. Každému

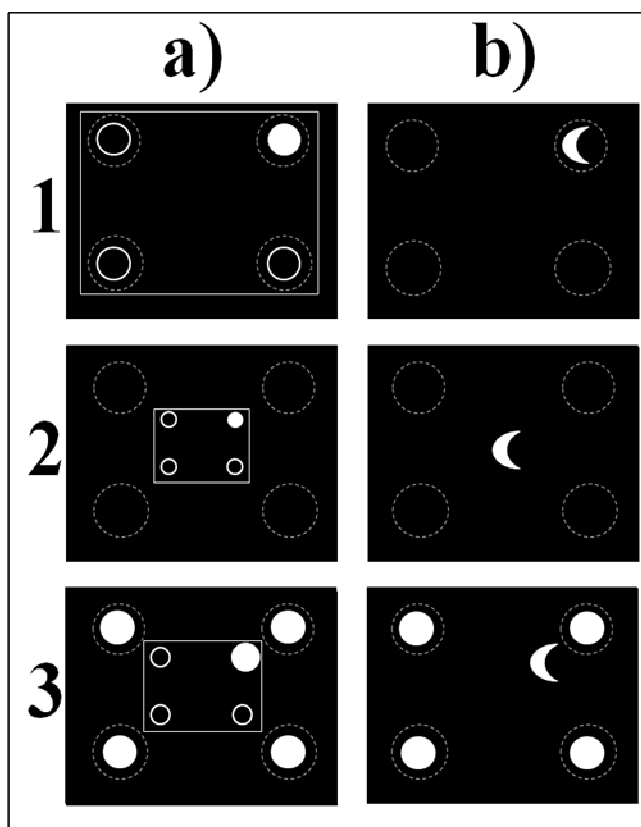
odpověďovému místu náležel specifický tvar: místu vlevo nahoře dvojitě kolečko, vpravo nahoře půlměsíc, vlevo dole trojúhelník a vpravo dole čtverec (obr. 13). Informaci o správném odpověďovém místě zde podával pouze tvar konkrétního stimulu.

2.1.1. Průběh experimentu

2.1.1.1. Pretrénink

Fáze 1

V první fázi experimentu byly sýkory motivovány ke klování do stěny odpověďového prostoru prostřednictvím moučného červa přilepeného ze zadní strany průhledné stěny boxu. Sýkory se učily klovat do reálného objektu za odměnu získávanou z jiného místa (krmítka). Za moučným červem bylo z monitoru promítáno bílé kolečko. Tím došlo k asociaci reálného stimulu, který je pro sýkory intuitivním cílem s abstraktním stimulem používaným v dalších fázích.



Obr. 12: Schéma průběhu tréninku v experimentu na monitoru.

a) mapové stimuly,

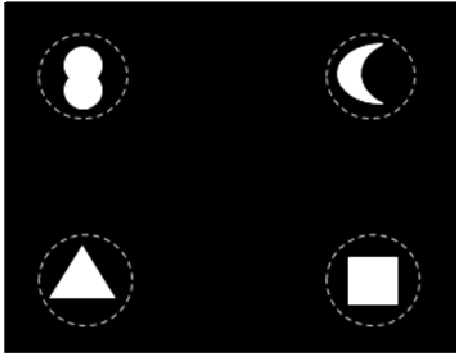
b) tvarové stimuly.

1. řádek: stimuly v poloze odpověďových míst použité ve fázi 1.

2. řádek: stimuly umístěné na středu použité ve fázi 2a.

3. řádek: upravená odpověďová místa a stimuly fáze 2b.

Přerušovaná kolečka označují odpověďová místa.



Obr. 13: Ukázka tvarových stimulů použitých pro jednotlivá odpověďová místa. V experimentu byl prezentován vždy pouze jeden stimulus.

Fáze 2

V další fázi došlo k odstranění reálného objektu (červa) a ponechání pouze abstraktního stimulu (kolečko promítané z monitoru). Úkolem sýkor bylo klovat za odměnu do abstraktního stimulu. V prvních třech sezeních bylo pro všechny sýkory abstraktním stimulem bílé kolečko umístěné mezi horními odpověďovými místy. V dalších sezeních již byly sýkory rozděleny do dvou skupin s mapovými (M) nebo tvarovými (T) stimuly. Postupně byly v jednotlivých sezeních trénovány na klovaní do stimulů v odpovídajících odpověďových místech, nejprve v horních, poté v dolních, vždy jeden stimulus v jednom místě po dobu celého sezení. Ptáci si tak fixovali odpovídání pouze do čtyř odpověďových míst.

2.1.1.2. Trénink

Fáze 1

V této fázi byly sýkorám obou skupin prezentovány stimuly v poloze příslušných odpověďových míst (obr. 12, řádek 1). Na rozdíl od poslední fáze pretréninku se stimuly během sezení střídaly vždy po správné odpovědi. Stimuly byly prezentovány po čtveřicích (v rámci každé čtveřice se náhodně vystřídaly stimuly všech čtyř poloh). Správnou odpovědí bylo klovnutí do odpověďového místa, které se v této fázi krylo se stimulem. Každé sezení bylo ukončeno buď po 20 minutách trvání, nebo po 20 prezentovaných stimulech.

Fáze 2a

Mapové stimuly byly v této fázi zmenšeny na 50% velikosti předchozí fáze a umístěny do středu odpověďového prostoru. Tvarové stimuly byly ponechány ve velikosti předchozí fáze a také umístěny do středu prostoru. Oba typy stimulů se tedy ocitly zcela mimo odpověďová místa, která tak zůstala prázdná (obr. 12, řádek 2). Během sezení byl vždy

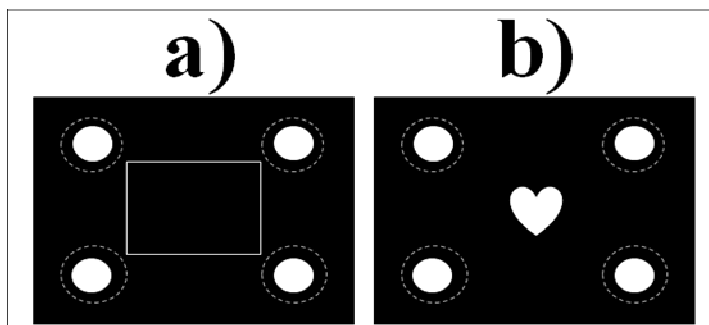
prezentován stimulus z předchozí fáze, který již byl pro sýkory známý a zvládnutelný a pak zmenšený stimulus popsany výše odpovídající stejnému odpověďovému místu. Sýkory však nebyly schopny odpovídat do odpověďových míst, pokud byly prezentovány zmenšené stimuly (více viz výsledky), a proto byly stimuly pro další fázi zjednodušeny.

Fáze 2b

V této fázi byla odpověďová místa doplněna bílou výplní ve všech čtyřech polohách. Díky této úpravě nebyla odpověďová místa prázdná (jako ve fázi 2a), i když se stimuly vyskytovaly mimo ně. Mapové stimuly pro skupinu M byly oproti předchozí fázi zvětšeny tak, že kolečko označující správné odpověďové místo se nacházelo v jeho bezprostřední blízkosti a bylo v rámci celého stimulu zvětšeno v porovnání s ostatními (obr. 12, řádek 3). Obdobně tvarové stimuly skupiny T byly posunuty do polohy těsně vedle příslušného odpověďového místa (stejná poloha jako kolečko v mapových stimulech), jejich velikost zůstala zachována (obr. 12, řádek 3). Stimuly obou typů zde tedy podávaly informaci o správném odpověďovém místě jak svojí konfigurací, respektive tvarem, tak svojí polohou (byly vždy nejbližší příslušnému odpověďovému místu). Toto uspořádání je ve srovnání s předchozím jednodušší, protože poskytuje sýkorám více možností, jak nalézt správné odpověďové místo. Během sezení byl vždy prezentován stimulus z fáze 1, který již byl pro sýkory známý a zvládnutelný a pak upravený stimulus popsany výše odpovídající stejnému odpověďovému místu. Správnou odpovědí bylo klovnutí do odpověďového místa příslušného danému stimulu. Prezentace stimulu byla ukončena po správné odpovědi, čtyřech neúspěšných opravných pokusech, nebo po uplynutí jedné minuty bez reakce na prezentované stimuly. Sezení bylo ukončeno po prezentaci 20 stimulů fáze 2b, nebo po 20 minutách trvání experimentu.

Kontrolní fáze 1

Během této fáze byly použity stimuly z fáze 2b jako stimuly obsahující informaci o poloze správného odpověďového místa (standardní stimuly) a upravené stimuly, které žádnou informaci o správném odpověďovém místě neobsahovaly (kontrolní stimuly). Mapové kontrolní stimuly sestávaly pouze ze samotného orámování bez koleček symbolizujících odpověďová místa (obr. 14). Tvarové kontrolní stimuly tvořil pro sýkory dosud neznámý tvar umístěný uprostřed odpověďového prostoru (obr. 14). Správné odpověďové místo pro konkrétní kontrolní stimulus bylo vybráno náhodně. Během každého sezení kontrolní fáze bylo prezentováno 7 standardních a 5 kontrolních stimulů v náhodném pořadí. Standardní

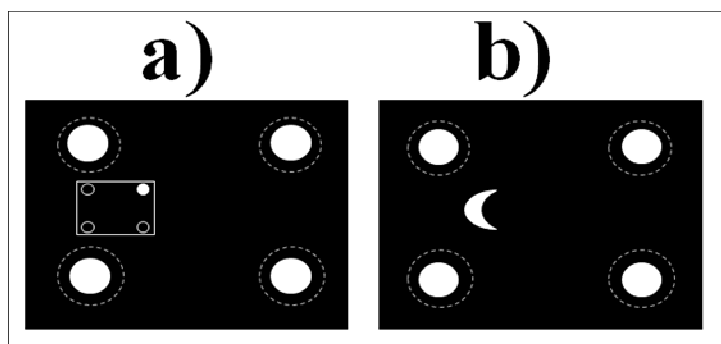


Obr. 14: Ukázka kontrolních stimulů bez informace o poloze správného odpověďového místa pro skupinu M (a) a pro skupinu T (b).

a kontrolní stimuly byly prokládány stimuly z fáze 1 kvůli udržení pozornosti sýkor již známým uspořádáním. Doba prezentace stimulu a odměňování správné odpovědi probíhalo stejně jako v předchozí fázi. Sezení bylo ukončeno po prezentaci 12 stimulů nebo po 20 minutách trvání experimentu. Celkem proběhlo 7 sezení této fáze.

Kontrolní fáze 2

V této fázi byly pro obě skupiny sýkor použity stejné kontrolní stimuly jako v předchozí kontrolní fázi. Standardní stimuly byly oproti předcházející fázi upraveny (na složitější). Mapové stimuly tvořil zmenšený rám se čtyřmi kolečky, posunutý mezi odpověďová místa na opačné straně než byla poloha odpověďového místa, na které stimulus ukazoval (obr. 15). Tvarové stimuly tvořily stejné tvary jako v předchozích fázích posunuté také mezi protější odpověďová místa (obr. 15). Toto uspořádání standardních stimulů odpovídá nerealizované (nejobtížnější) fázi pokusu se stimuly posunutými mimo středovou polohu do polohy vzdálenější od příslušného odpověďového místa. Během každého z 5 sezení této kontrolní fáze bylo prezentováno 7 standardních a 5 kontrolních stimulů v náhodném pořadí. Standardní a kontrolní stimuly byly prokládány stimuly z fáze 1 kvůli udržení pozornosti sýkor již známým uspořádáním. Doba prezentace stimulu, odměňování správné odpovědi a trvání sezení probíhaly stejně jako v předchozí kontrolní fázi. Tato fáze testovala schopnost generalizace předchozích zkušeností na novou situaci bez předchozího tréninku.



Obr. 15: Ukázka upravených standardních stimulů použitých v kontrolní fázi 2 pro skupinu M (a) a pro skupinu T (b). Správné odpověďové místo je vpravo nahoře.

2.1.1.3. Hodnocení výsledků

Správnou odpovědí bylo během pretréninku klovnutí do reálného (moučný červ) nebo později abstraktního stimulu, během tréninku pak klovnutí do odpověďového místa označeného příslušným stimulem (mapovým nebo tvarovým). Každá správná odpověď byla odměněna moučným červem z krmítka. V pretréninku a fázi 1 tréninku bylo každé klovnutí sýkor správné, protože sýkory byly trénovány na odpovídání do stimulu, který byl vždy pouze jeden. V dalších fázích byly již chyby možné, protože jednotlivá odpověďová místa se již nelišila. V případě chybné odpovědi dostaly sýkory možnost maximálně čtyř opravných pokusů. Pokud během nich došlo ke správné odpovědi, sýkory obdržely odměnu, ale odpověď byla vyhodnocena jako chybná. Správnou odpovědí tedy bylo pouze první správné klovnutí při prezentaci každého stimulu. Úspěšnost sezení byla vyjádřena podílem správných odpovědí z celkového počtu prezentovaných stimulů, na které sýkory alespoň jednou odpověděli. Stimuly ponechané zcela bez reakce byly vyřazeny z analýzy. Stimuly v poloze odpověďových míst prezentované v pozdějších fázích byly odměňovány, ale nebyly počítány mezi správné odpovědi za sezení. Z analýz byla vyřazena také celá sezení, ve kterých bylo prezentováno méně než 8 stimulů. Kritériem splnění každé fáze tréninku (mimo fáze 1 a mimo kontrolních fází) byla 75% úspěšnost odpovědí v 5 po sobě následujících sezeních, což je hodnota použitá ve srovnatelných experimentech (McGregor & Healy, 1999).

Předpokládaná úspěšnost odpovědí na kontrolní stimuly v kontrolních fázích odpovídala úspěšnosti náhodného výběru správné odpovědi. Porovnání úspěšnosti standardních a kontrolních stimulů tak ukázalo, zda se sýkory naučily správně odpovídat podle prezentovaných standardních stimulů (viz výsledky). Pro toto porovnání byla použita úspěšnost vyjádřená podílem správných odpovědí (jako v předchozích fázích) a úspěšnost vyjádřená počtem klovnutí, které proběhly do dosažení správné odpovědi, včetně, pro každý stimulus.

Pro obě kontrolní fáze byla ještě provedena analýza polohy chybných odpovědí. Pro kontrolní fázi byla chybně mířená (první) klovnutí rozdělena podle vzdálenosti odpovědi od správného odpověďového místa, které bylo vždy nejbližší stimulu, do tří skupin (nejbližší, střední a nejbvzdálenější) a byla testována odlišnost distribuce chybných poloh od rovnoměrné. Nerovnoměrná distribuce poloh chybných odpovědí ve prospěch nejbližší by znamenala její preferenci na základě klovnutí nejbližšímu svítícímu stimulu (*brightness discrimination*). V kontrolní fázi 2 byly polohy všech (tedy i správných) odpovědí rozděleny na dvě skupiny podle vzdálenosti od prezentovaného stimulu (bližší × vzdálenější) a opět

byla testována jejich distribuce. Případná preference odpověďových míst bližších prezentovanému stimulu by opět svědčila o užívání strategie *brightness discrimination*.

2.2. Výsledky

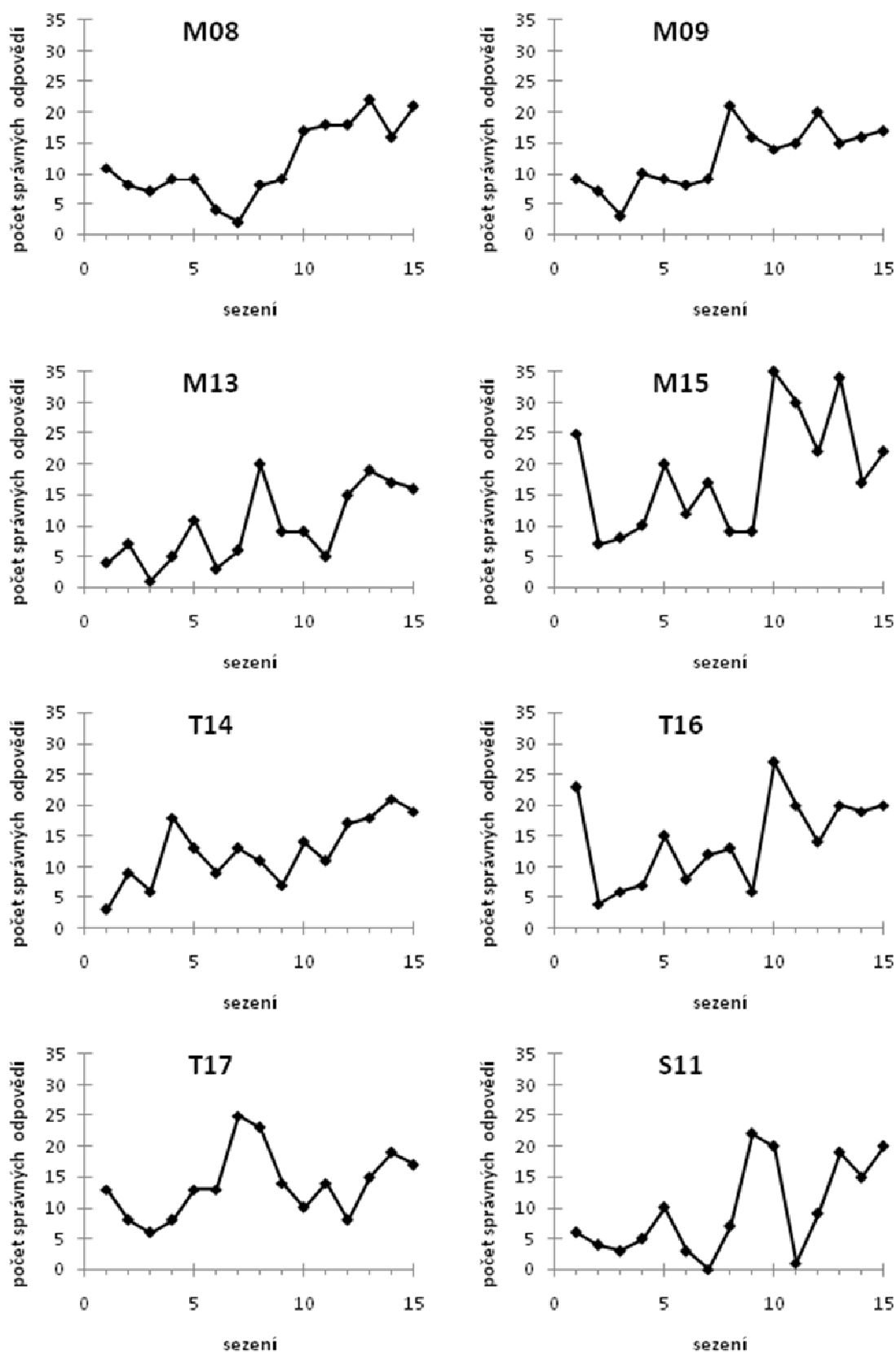
2.2.1. Pretrénink

Fáze 1

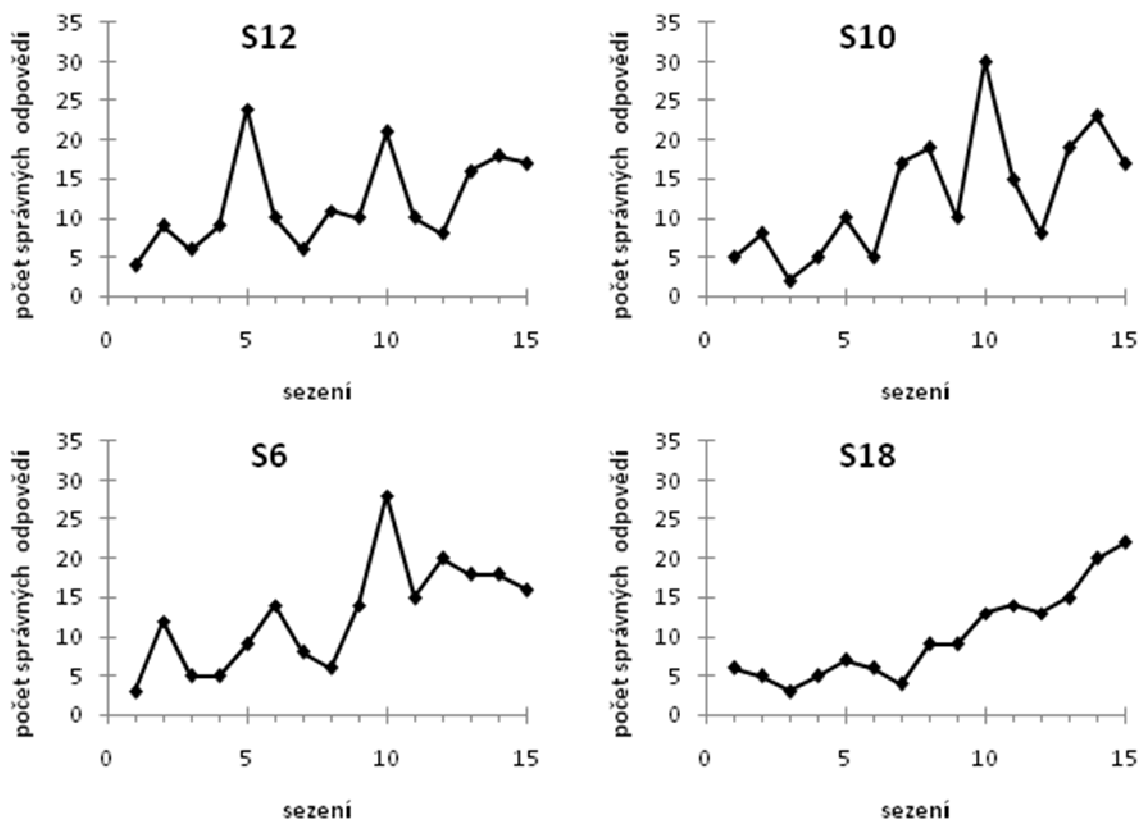
Všech 12 sýkor vstupujících do experimentu se v první fázi naučilo za odměnu klovat do reálného stimulu (moučný červ) umístěného za stěnou boxu před monitorem, na němž byl promítán abstraktní stimulus. Po 15 sezeních této fáze byly sýkory schopny provést okolo 20 (někdy až 35) správných odpovědí (klovnutí do stimulu) během jednoho sezení (obr. 16).

Fáze 2

V prvním sezení této fáze (pouze s abstraktním stimulem prezentovaným z monitoru) dokázaly správně odpovídat klováním do stimulu 4 sýkory (M08, M13, T14, T17, obr. 17). Ostatní sýkory nebyly schopny žádné správné odpovědi po tři sezení, a proto byl ve dvou dalších sezeních abstraktní stimulus doplněn fotografií moučného červa (také promítanou na monitoru), a v dalších pak nahrazen papírovým kolečkem stejné velikosti doplněným fotografií moučného červa. Jedna ze sýkor (M15) začala odpovídat do stimulu doplněného fotografií již ve 4. sezení (1. s fotografií moučného červa promítanou na monitoru). V 6. sezení byla fotografie odstraněna a sýkora byla schopna odpovídat klováním do samotného abstraktního stimulu (obr. 18). Sýkory M09 a T16 nebyly schopny odpovídat v sezeních s abstraktním stimulem doplněným fotografií moučného červa promítaných z monitoru. Odpovídat začaly až v 6. (M09), respektive 7. sezení (T16), kdy byl stimulus z monitoru nahrazen papírovým kolečkem s fotografií. Sýkory odpovídaly správně i po odstranění fotografie a ponechání samotného papírového kolečka, nebyly však schopny odpovídat v následujícím sezení, kdy bylo papírové kolečko nahrazeno kolečkem z monitoru (9., respektive 10. sezení, obr. 19, 20). Další sezení tak proběhlo opět s papírovým kolečkem a v následujícím sezení již správně odpovídaly i do stimulu z monitoru (11., respektive 12. sezení, obr. Xyy). U ostatních 5 sýkor (z celkem 12) nedošlo k žádnému správnému klovnutí ani po 10 sezeních s papírovým kolečkem s fotografií moučného červa.



Obr. 16a: Grafy průběhu fáze 1 pretréninku pro jednotlivé ptáky. Názvy grafů odpovídají typu stimulů použitých v dalších fázích: M – mapové stimuly; T – tvarové stimuly; S – sýkory, které nepostoupily z pretréninku. Pokračování na další straně.



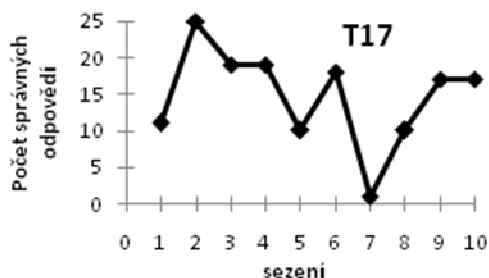
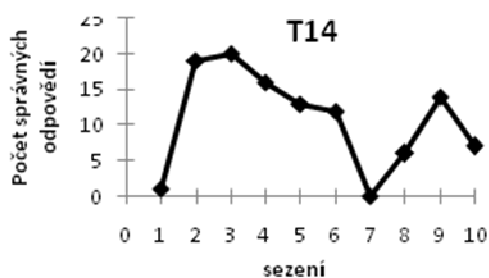
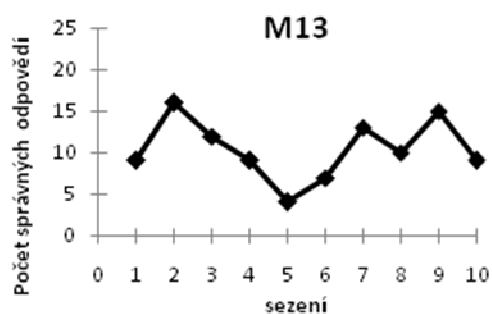
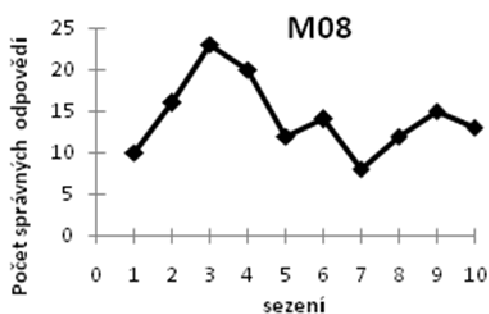
Obr. 16b: Pokračování z předchozí strany. Grafy průběhu fáze 1 pretréninku pro jednotlivé ptáky. Zde sýkory, které nepostoupily z pretréninku.

Postupné zobrazování stimulů v polohách jednotlivých odpověďových míst zvládaly sýkory úspěšně, pokud byly stimuly zobrazovány v horních polohách. První sezení se stimulem v jedné z dolních poloh znamenalo u většiny sýkor zhoršení (snížení počtu správných odpovědí za sezení). V dalších sezeních však již došlo ke zlepšení výkonu (obr. 17, 18, 19, 20).

2.2.2. Trénink

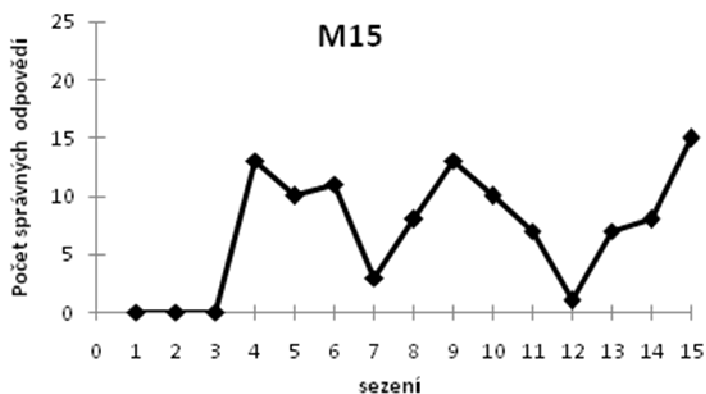
Fáze 1

V první tréninkové fázi absolvovalo pět sýkor ze sedmi 30 sezení, ve kterých se průběžně střídaly stimuly v polohách jednotlivých odpověďových míst. Dvě sýkory (M13 a T17) bohužel po absolvování 25 sezení uhynuly. Sýkory naučené klovat do stimulu svítícího z obrazovky (*brightness discrimination*) nedělaly chyby klováním do jiných míst odpověďového prostoru. Během sezení tedy buď odpovídaly správně, nebo neodpovídaly.



Obr. 17: Grafy odpovídání do abstraktního stimulu (fáze 2) pro sýkory, které odpovídaly od 1. sezení.

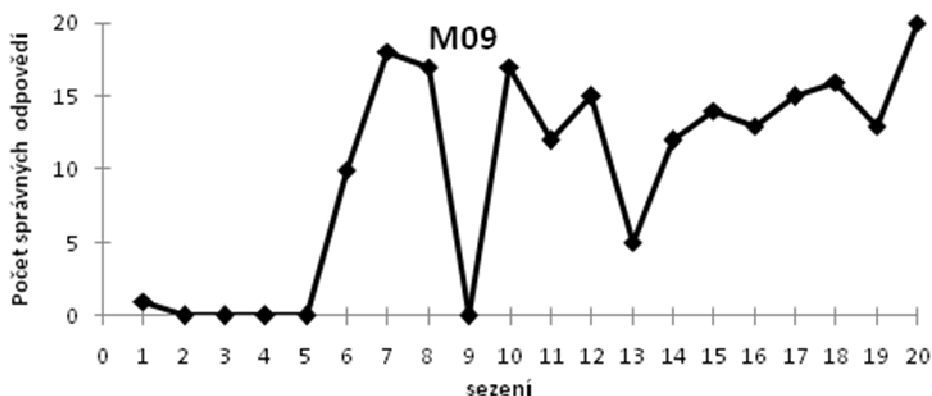
- 1. - 3. sezení: prázdné kolečko
- 4. rozdělení na mapy a tvary; stimulus vpravo nahoře
- 5. stimulus vlevo nahoře
- 6. stimulus vpravo nahoře
- 7. stimulus vpravo dole
- 8. stimulus vlevo dole
- 9. stimulus vlevo dole
- 10. stimulus vpravo dole



Obr. 18: Graf odpovídání do abstraktního stimulu (fáze 2) pro sýkoru M15.

- 1. - 3. sezení: prázdné kolečko z monitoru
- 4. - 5. kolečko s fotkou červa z monitoru
- 6. - 8. prázdné kolečko z monitoru
- 9. mapa, stimulus vpravo nahoře

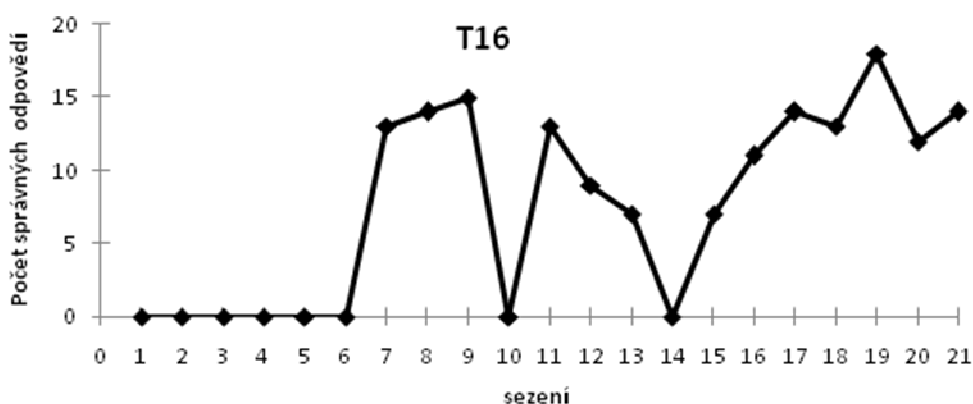
- 10. stimulus vlevo nahoře
- 11. stimulus vpravo nahoře
- 12. stimulus vpravo dole
- 13. stimulus vlevo dole
- 14. stimulus vlevo dole
- 15. stimulus vpravo dole



Obr. 19: Graf odpovídání do abstraktního stimulu (fáze 2) pro sýkoru M09.

- 1. - 3. sezení: prázdné kolečko z monitoru
- 4. - 5. kolečko s fotkou červa z monitoru
- 6. - 7. papírové kolečko s fotkou červa
- 8. prázdné papírové kolečko
- 9. prázdné kolečko z monitoru
- 10. prázdné papírové kolečko
- 11. mapa, stimulus vlevo nahoře
- 12. stimulus vpravo nahoře
- 13. stimulus vpravo dole

- 14. stimulus vlevo dole
- 15. stimulus vpravo dole
- 16. stimulus vlevo dole
- 17. stimulus vpravo nahoře
- 18. stimulus vlevo nahoře
- 19. stimulus vpravo dole
- 20. stimulus vlevo dole



Obr. 20: Graf odpovídání do abstraktního stimulu (fáze 2) pro sýkoru T16.

- 1. - 3. sezení: prázdné kolečko z monitoru
- 4. - 5. kolečko s fotkou červa z monitoru
- 6. - 8. papírové kolečko s fotkou červa
- 9. prázdné papírové kolečko
- 10. prázdné kolečko z monitoru
- 11. prázdné papírové kolečko
- 12. tvary, stimulus vlevo nahoře

- 13. stimulus vpravo nahoře
- 14. stimulus vpravo dole
- 15. stimulus vlevo dole
- 16. stimulus vpravo dole
- 17. stimulus vlevo dole
- 18. stimulus vpravo nahoře
- 19. stimulus vlevo nahoře
- 20. stimulus vpravo dole
- 21. stimulus vlevo dole

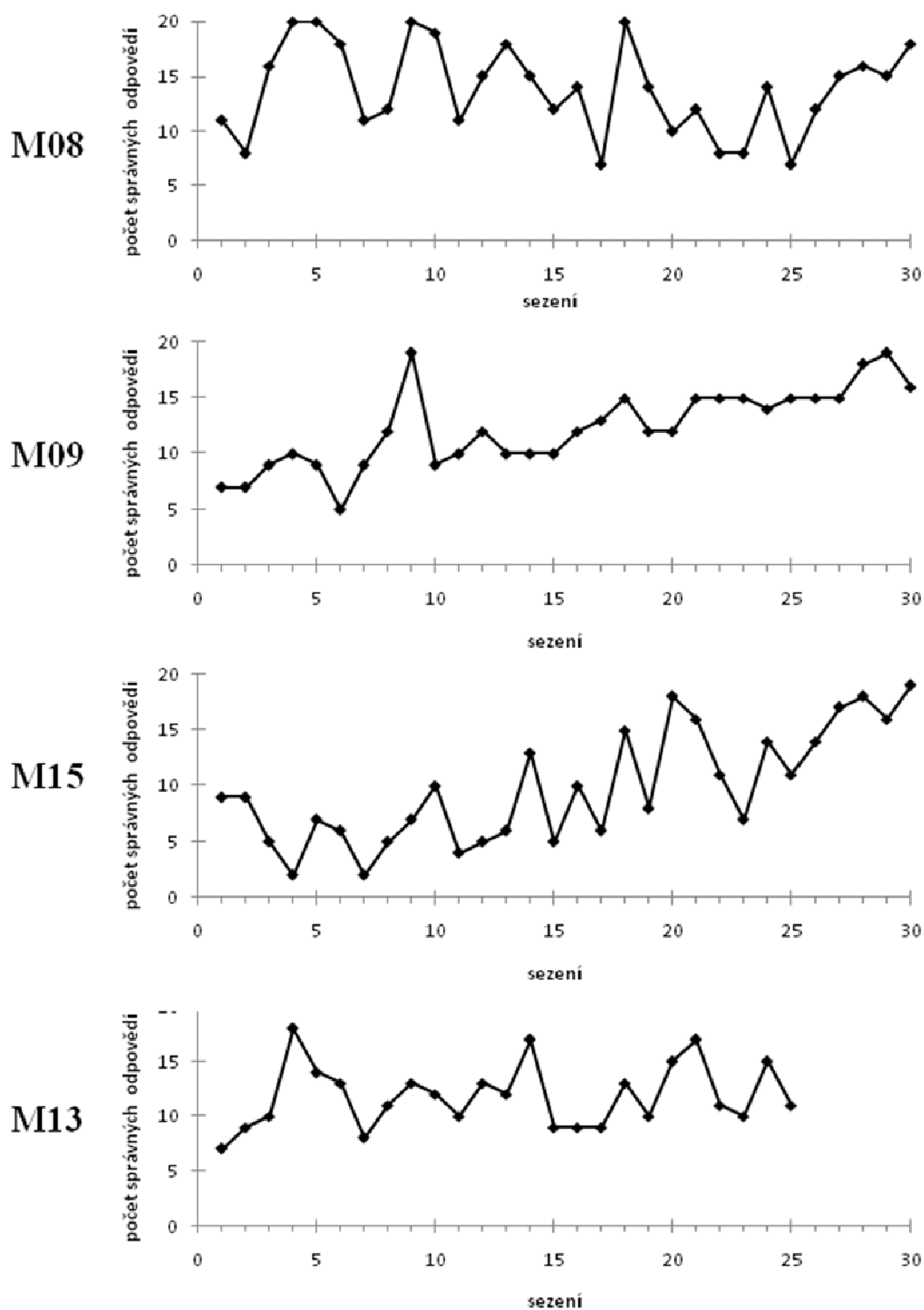
Počet odpovědí kolísal v jednotlivých sezeních a odrážel motivaci sýkor v úloze (obr. 21, 22). Model vytvořený metodou zobecněných nejmenších čtverců (generalized least squares, GLS) zohledňující identitu jedinců a pseudoreplikace vznikající jejich opakovaným testováním (funkce `gls` v programu R) ukázal, že počet správných odpovědí (průměr za všechny sezení = 12,75) se zvyšoval v průběhu fáze 1 ($n = 7$; $F_{1,198} = 38,03$; $P < 0,0001$; intercept = 9,92; SE = 0,80; koeficient = 0,19; SE = 0,03).

Fáze 2a

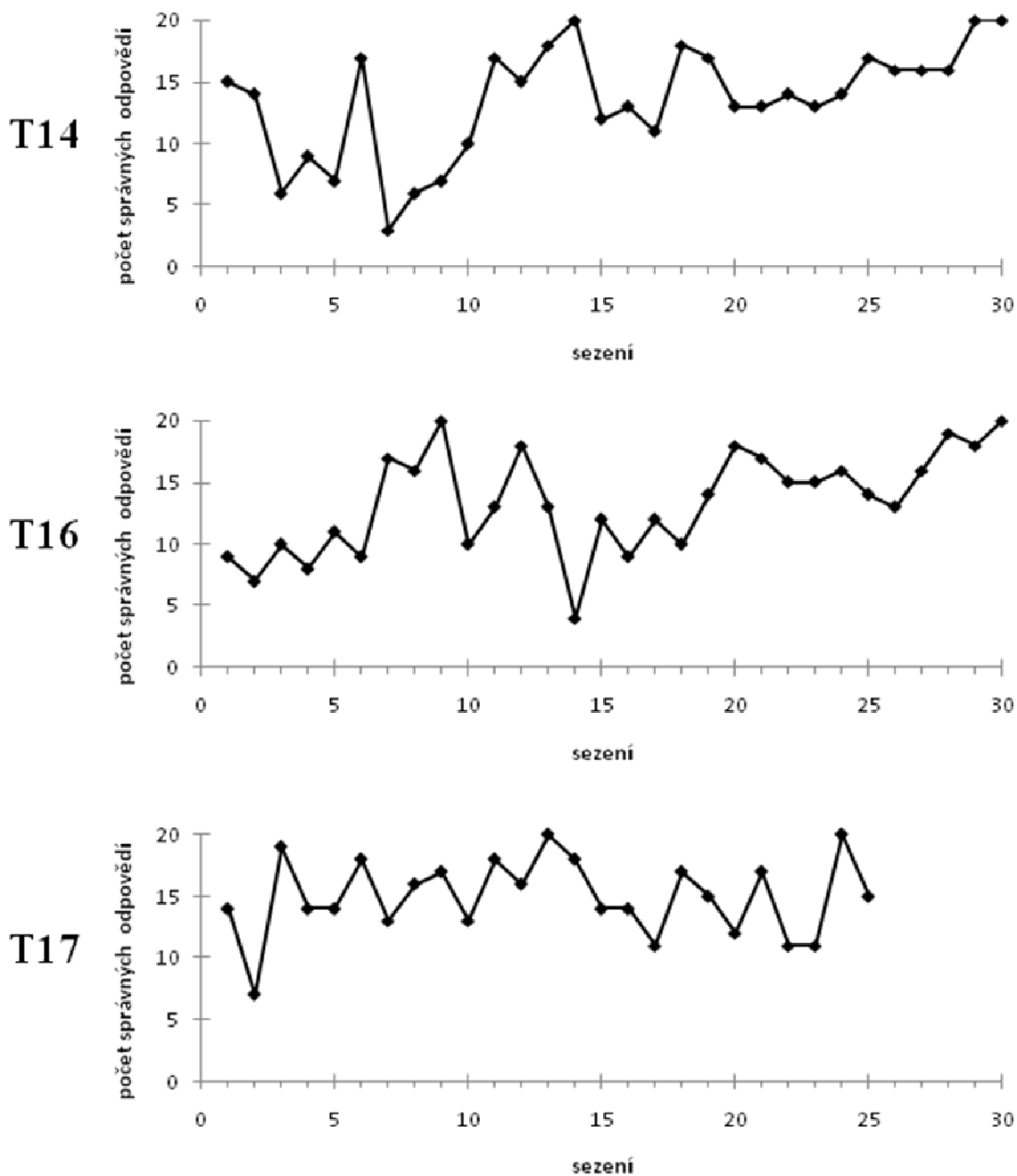
Do této fáze vstoupili čtyři ptáci (M08 a M09 s mapovými stimuly a T14 a T16 s tvarovými, sýkora M15 uhynula před začátkem fáze). Žádná ze sýkor nedokázala odpovídat do odpověďových míst, pokud byly stimuly umístěny mimo ně. Sýkory se místo toho stále pokoušely klovat do zobrazovaných stimulů (udržování *brightness discrimination*). Protože klovaní neprodukovalo žádnou odměnu, sýkory zcela ztratily zájem řešit úlohu, a proto byla tato fáze po 10 sezeních ukončena.

Fáze 2b

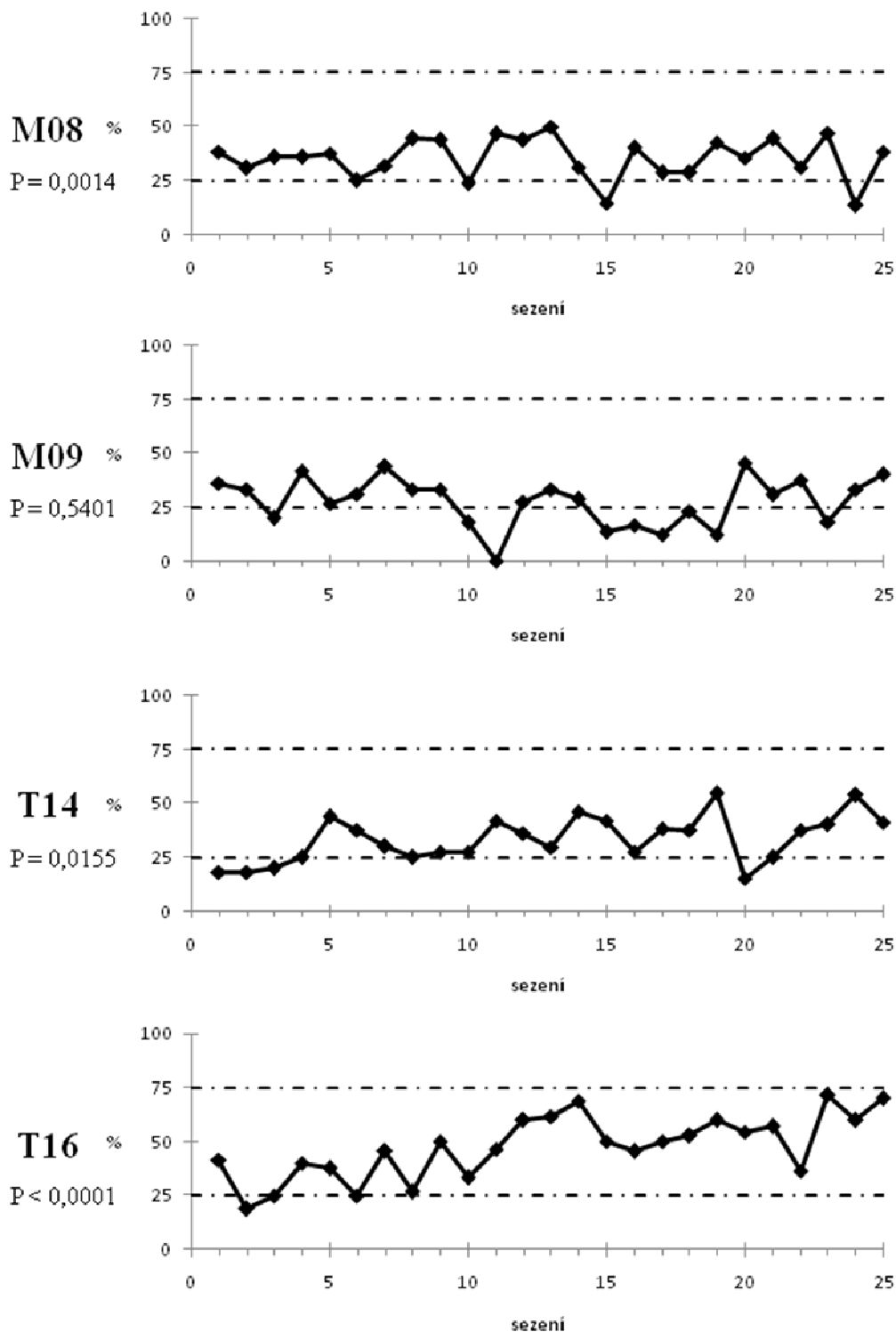
Po doplnění bílé výplně do odpověďových míst již byly sýkory schopny odpovídat klovaním do odpověďových míst a ne přímo do stimulů. Sýkory nedokázaly dosáhnout kritéria pro splnění této fáze a postup do další (úspěšnost 75%). Začala se u nich projevovat snížená motivace úlohu řešit, proto byla tato fáze po 25 sezeních ukončena. Sýkory v průběhu této fáze dosahovaly rozdílných výsledků. Obě sýkory skupiny T vykazovaly zvyšování úspěšnosti odpovídání (Spearmanův korelační koeficient: T14: $r_s = 0,1062$; $P = 0,0481$; T16: $r_s = 0,2195$; $P = 0,0001$; obr. 23). Zvyšování úspěšnosti oproti tomu nebylo prokázáno ani u jedné sýkory ze skupiny M (M08: $r_s = -0,0072$; $P = 0,8877$; M09: $r_s = -0,0407$; $P = 0,4564$; obr. 23). Úspěšnost odpovídání signifikantně nad 25% hranicí náhodného výběru byla prokázána pro obě sýkory skupiny T, ale pouze jednu sýkoru skupiny M (Chí-kvadrát test; M08: $df = 1$; $\chi^2 = 23,11$; $P < 0,0001$; M09: $\chi^2 = 1,01$; $P = 0,3137$; T14: $\chi^2 = 12,9$; $P < 0,0003$; $\chi^2 = 85,52$; $P < 0,0001$; obr. 23).



Obr. 21: Grafy počtu správných odpovědí v první fázi tréninku se stimuly v poloze odpověďových míst pro sýkory s mapovými stimuly. Sýkora M13 zvládla absolvovat pouze 25 sezení.



Obr. 22: Grafy počtu správných odpovědí v první fázi tréninku se stimuly v poloze odpověďových míst pro sýkory s tvarovými stimuly. Sýkora T17 zvládla absolvovat pouze 25 sezení.



Obr. 23: Grafy úspěšnosti v jednotlivých sezeních v průběhu fáze 2b pro jednotlivé sýkory. V grafech vyznačena 25% hranice náhodného výběru a 75% hranice kritéria úspěšnosti. Pod označením sýkory je pravděpodobnost rozdílu počtu správných odpovědí od 25% hranice (χ^2).

Kontrolní fáze 1

V této fázi byly prezentovány dva typy stimulů v průběhu každého ze sedmi sezení, standardní stimuly s prostorovou informací a kontrolní stimuly bez prostorové informace. Testování rozdílů v úspěšnosti odpovídání na tyto dva typy stimulů ukázalo, zda se sýkory dokázaly naučit používat stimuly s prostorovou informací (viz Metody). Marginální zobecněný lineární model zohledňující identitu jedinců a pseudoreplikace (funkce `geeglm` v programu R) ukázal signifikantní rozdíl v úspěšnosti odpovídání mezi standardními a kontrolními stimuly ($df = 1$; $\chi^2 = 5,31$; $P = 0,0212$), ale žádný rozdíl mezi skupinami M a T, tedy mezi typy stimulů ($\chi^2 = 0,35$; $P = 0,555$). Analýza úspěšnosti jednotlivých sýkor ukázala průkazný rozdíl mezi standardními a kontrolními stimuly pouze u dvou sýkor, po jedné z každé skupiny (M08: $df = 1$; $\chi^2 = 4,15$; $P = 0,0416$; T14: $\chi^2 = 9,74$; $P = 0,0018$), ale ne u ostatních dvou (M09: $\chi^2 = 0,00$; $P = 0,9863$; T16: $\chi^2 = 0,29$; $P = 0,5929$). Stejných výsledků bylo dosaženo při testování počtu odpovědí, které proběhly do dosažení správné odpovědi, pro každý stimulus (viz Metody). Model zobecněných nejmenších čtverců zohledňující identitu jedinců a pseudoreplikace (funkce `gls` v programu R) ukázal signifikantní rozdíl v úspěšnosti odpovídání mezi standardními a kontrolními stimuly ($F_{1,191} = 8,00$; $P = 0,0047$), ale žádný rozdíl mezi skupinami M a T ($F_{1,191} = 3,00$; $P = 0,0862$). V porovnání jednotlivých ptáků byl průkazný rozdíl opět pouze u dvou (Mann-Whitney: M08: $z = -1,97$; $P = 0,0486$; T14: $z = -2,47$; $P = 0,0135$; ale ne u M09: $z = -0,42$; $P = 0,6726$; T16: $z = -0,53$; $P = 0,5924$). Pro porovnání úspěšnosti mezi standardními a kontrolními stimuly pro jednotlivé ptáky, viz obr. 24.

Kontrolní fáze 2

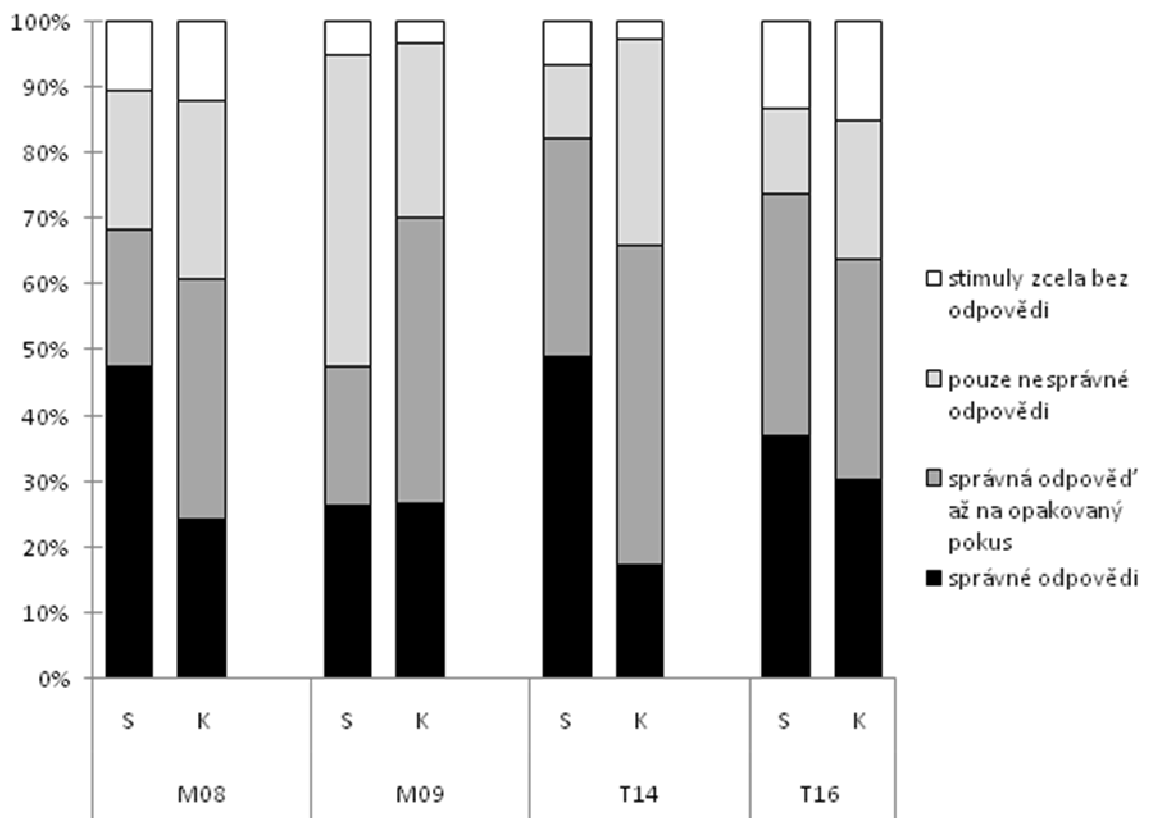
Tato fáze opět porovnávala standardní a kontrolní stimuly, ale standardní stimuly zde byly posunuty dále od příslušného odpověďového místa (viz Metody). Byly provedeny stejné testy jako v předchozí fázi, ale v žádném nebyl nalezen rozdíl v úspěšnosti mezi standardními a kontrolními stimuly (marginální GLM: $df = 1$; $\chi^2 = 0,52$; $P = 0,82$), ani mezi skupinami M a T ($\chi^2 = 0,12$; $P = 0,73$), ani při analýze jednotlivých sýkor (M08: $df = 1$; $\chi^2 = 0,0142$; $P = 0,9051$; M09: $\chi^2 = 0,0621$; $P = 0,8032$; T14: $\chi^2 = 0,046$; $P = 0,8302$; T16: $\chi^2 = 0,0602$; $P = 0,8063$). Stejných výsledků bylo dosaženo při testování počtu odpovědí, které proběhly do dosažení správné odpovědi, pro každý stimulus (GLS: $F_{1,136} = 2,00$; $P = 0,211$; rozdíl mezi skupinami: $F_{1,136} = 0,00$; $P = 0,980$). Žádný rozdíl nebyl nalezen ani při analýze úspěšnosti jednotlivých sýkor (Mann-Whitney: M08: $z = -0,66$; $P = 0,5092$; M09: $z = -0,05$; $P = 0,9612$; T14: $z = -0,91$; $P = 0,3646$; T16: $z = -0,31$;

$P = 0,7576$). Pro porovnání úspěšnosti mezi standardními a kontrolními stimuly pro jednotlivé ptáky, viz obr. 25.

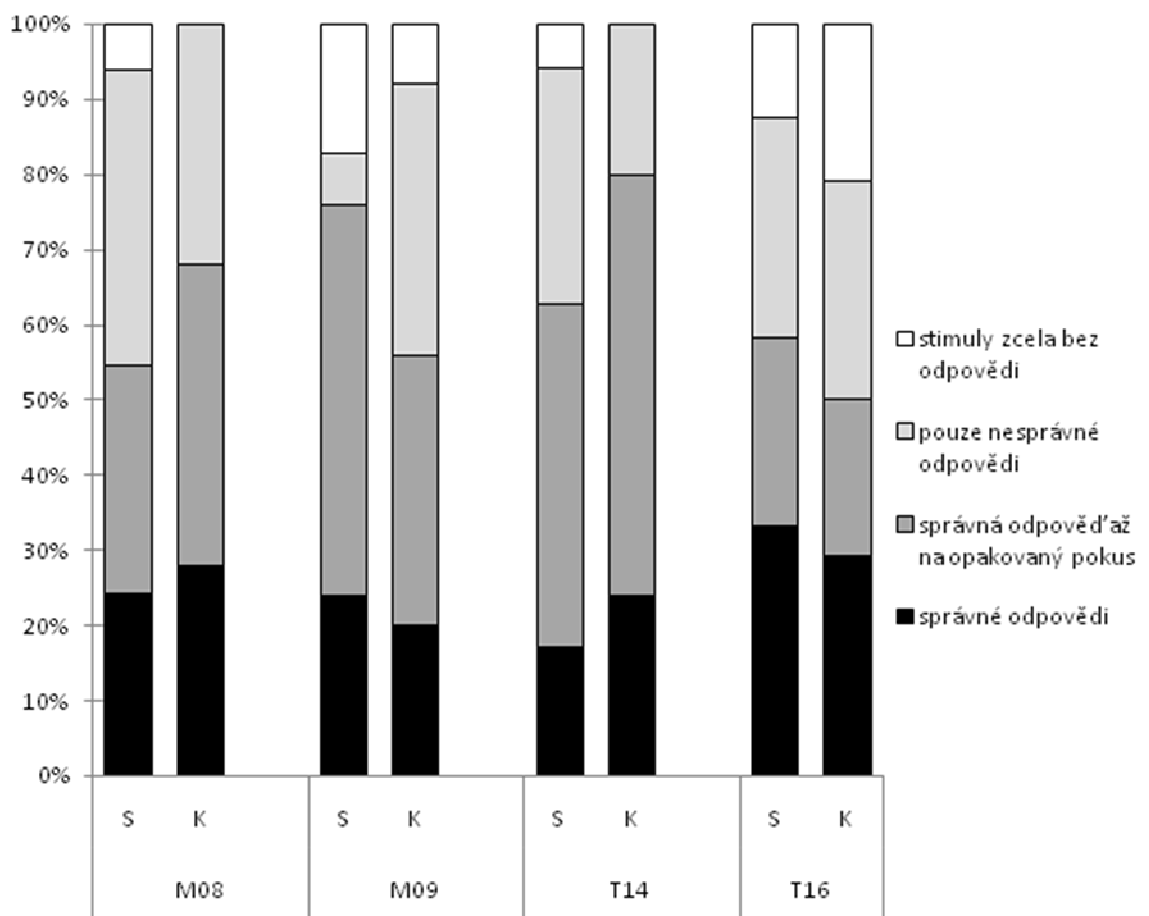
Analýza chyb kontrolních sezení

V kontrolní fázi 1 se celkem zaznamenaný (počítáno pro všechny sýkory dohromady) počet odpovědí do jednotlivých nesprávných odpověďových míst (29, 28, 25 pro jednotlivá odpověďová místa) nelišil od rovnoměrné distribuce ($\chi^2 = 0.317$, $df = 2$, $P = 0.8534$), průkazný nebyl ani rozdíl v distribuci chyb mezi jedinci ($\chi^2 = 8.588$, $df = 6$, $P = 0.1981$).

V kontrolní fázi 2 se celkem zaznamenaný (počítáno opět pro všechny sýkory dohromady) počet odpovědí do odpověďových míst blízkých a vzdálených od stimulu (50 do bližších odpověďových míst a 60 do vzdálenějších) také nelišil od rovnoměrné distribuce ($\chi^2 = 0.46$, $df = 1$, $P = 0.4997$).



Obr. 24: Přehled odpovědí během 7 sezení Kontrolní fáze 1 na standardní stimuly s prostorovou informací (S) a kontrolní stimuly bez této informace (K). Zobrazen podíl správných odpovědí, správných odpovědí na opakovaný pokus, nesprávných odpovědí a stimulů ponechaných bez odpovědi. Výpočet úspěšnosti v kontrolní fázi porovnává černé části sloupců S a K pro jednotlivé sýkory.



Obr. 25: Přehled odpovědí během 5 sezení Kontrolní fáze 2 na standardní stimuly s prostorovou informací (S) a kontrolní stimuly bez této informace (K). Zobrazen podíl správných odpovědí, správných odpovědí na opakovaný pokus, nesprávných odpovědí a stimulů ponechaných bez odpovědi. Výpočet úspěšnosti v kontrolní fázi porovnává černé části sloupců S a K pro jednotlivé sýkory.

2.3. Diskuse

Všech 12 sýkor, které vstupovaly do experimentu, bylo schopno naučit se operantním podmiňováním asociaci klovnutí do reálného stimulu (moučný červ přilepený za skleněnou deskou) se získáním odměny (moučný červ) z krmítka umístěného na boční stěně boxu, tj. jinde, než bylo místo odpovědi. Sýkory v této úloze absolvovaly pevně daný počet 15 sezení, ale schopnost chápat princip úlohy byla pozorována již po 6-10 sezeních. Prezentovaný reálný stimulus (nepodmíněný) zde byl spojen s abstraktním (podmíněným, tj. bílé kolečko promítané z monitoru) a jejich vzájemné asociace bylo využito pro další fáze experimentu, kdy byl používán jen promítaný abstraktní stimulus.

Pouze část sýkor byla schopna odpovídat klovnutím do samotného abstraktního stimulu v druhé fázi pretréninku. Čtyři sýkory si odpověď s odměnou asociovaly již v prvním sezení, ve kterém byl samotný abstraktní stimulus prezentován. Tři další sýkory dosáhly asociace klovnutí s odměnou později, buď poté co byl stimulus z monitoru doplněn fotografií moučného červa (jedna), nebo až po přenesení podoby stimulu s fotografií z monitoru na papír. Papírový stimulus podnítl klovnutí zbývajících dvou sýkor, které však nebyly schopny odpovídat při první následující prezentaci shodného stimulu z monitoru, takže papírová forma stimulu patrně byla jednodušší na pochopení. Nelze však jednoznačně určit, zda ke klovnutí přispěla přítomnost fotografie (ať již na monitoru nebo papíru), nebo sýkory začaly klovat do abstraktního stimulu spontánně vlivem opakovaného vystavení stimulu. Nicméně 5 sýkor nedokázalo odpovídat ani po 10 prezentacích abstraktního stimulu v papírové podobě s fotografií červa. V poslední fázi pretréninku, kdy se stimuly objevovaly postupně v různých polohách odpověďových míst, neměly sýkory problém odpovídat na stimuly v horních polohách, ale prudce poklesl počet správných odpovědí při první prezentaci stimulu v jedné z dolních poloh, a to i přesto že v první fázi byl reálný stimulus bez větších problémů prezentován i v dolních polohách. Postupem dalších sezení však byly sýkory schopny odpovídat na stimuly v dolních polohách srovnatelně stejně dobře jako v horních.

Střídání stimulů v polohách odpověďových míst během 30 sezení nečinilo sýkorám problémy. Počet správných odpovědí kolísal mezi jednotlivými sezeními, ale v průběhu této fáze se u všech sýkor zlepšoval. Protože sýkory neměly v této fázi (stejně jako v předchozích) možnost odpovídat jinak než správně klovnutím do svítícího stimulu, počet

správných odpovědí neodpovídá stupni pochopení úlohy, ale spíše rozdílné motivaci úlohu řešit v jednotlivých sezeních.

Sýkory nedokázaly správně odpovídat po změně, kterou přineslo přesunutí (zmenšení) stimulů mimo odpověďová místa. Sýkory naučené odpovídat klováním do svítícího stimulu nedokázaly odpovídat do stejného místa, pokud zde stimulus nesvítí. Namísto toho měly tendenci stále odpovídat klováním do svítících stimulů na středu monitoru – strategie *brightness discrimination* (Nekovářová et al., 2006a). Tato fáze tedy byla příliš velkou změnou, na kterou nebyly sýkory schopny aplikovat své stávající naučené schopnosti.

V další fázi (2b), poté, co byla odpověďová místa označena shodně jako stimuly, mohly sýkory opět odpovídat podle naučené strategie *brightness discrimination*. Navíc úloha byla zjednodušena přiblížením stimulů k odpověďovým místům. Jedna ze sýkor (M08) zvládla úlohu hned v prvním sezení s úspěšností 38% správných odpovědí a ve všech dalších sezeních její výkonnost kolísala přibližně okolo této hodnoty, každopádně ale nad hranicí náhodného výběru (25%). Druhá sýkora skupiny M s mapovými stimuly (M09) dosáhla srovnatelné úspěšnosti v prvním sezení (36%), ale její výkonnost v dalších sezeních se pohybovala kolem hranice náhodného výběru. Úspěšnost odpovídání obou sýkor skupiny T se v průběhu této fáze zlepšovala s většími či menšími výkyvy, sýkora T16 dokonce dosáhla v prvním sezení 40% úspěšnosti, ale v dalších se již zhoršila. Žádná ze sýkor nedokázala během 25 sezení dosáhnout kritéria pro úspěšné splnění této fáze (5 sezení v řadě s úspěšností větší než 75%), ale tři z nich dokázaly odpovídat nad hranicí náhodného výběru. Navíc bylo v průběhu této fáze u sýkor pozorováno snížení motivace a soustředění na úlohu, které se projevovalo právě výkyvy v úspěšnosti. Pro neschopnost pokračovat složitějšími fázemi byl experiment v této fázi ukončen.

Kontrolní fáze 1 byla provedena k potvrzení, zda se sýkory skutečně naučily řešit úlohu předchozí úrovně s úspěšností nad hranicí náhodného výběru, srovnáním se stimuly bez prostorové informace. Rozdíl mezi srovnávacími kontrolními a standardními (s prostorovou informací) stimuly byl prokázán u jedné sýkory z každé skupiny (u sýkor M08 a T14, ale ne u sýkor M09 a T16). Rozdíl mezi oběma typy stimulů (skupinami M a T) nebyl prokázán. Úloha byla ovšem řešitelná nejen prostřednictvím konfigurace, respektive tvaru stimulu, ale i jeho polohy (respektive polohy vyplněného kolečka v případě mapových stimulů) v těsné blízkosti odpověďového místa. Na základě výsledků kontrolního sezení 1 tedy nelze porovnat význam těchto dvou informací poskytovaných stimuly.

V kontrolní fázi 2 byly s kontrolními stimuly srovnávány v rámci experimentu dosud nepoužité stimuly posunuté na druhou stranu odpověďového prostoru, než se nacházelo příslušné odpověďové místo. Žádná sýkora nedokázala využít informaci poskytovanou těmito stimuly k určení správného odpověďového místa. Sýkory tedy nezvládly další velkou změnu v umístění stimulů. Výsledek může naznačovat, že sýkory pro nalezení správného odpověďového místa využívaly spíše polohu než konfiguraci či tvar stimulů.

Analýzy chybných odpovědí ze standardních stimulů kontrolní fáze 1 ukázaly, že v případě chybných odpovědí jsou tyto mířeny se stejnou pravděpodobností do všech tří nesprávných odpověďových míst. Pokud tedy sýkory neodpovídají správně (do odpověďového místa nejbližší k stimulu) odpovídají zcela náhodně bez ohledu na vzdálenost tohoto místa od stimulu, takže lze říci, že informace podaná polohou stimulu platí pouze pro odpověďové místo v jeho bezprostřední blízkosti.

V analýze chybných odpovědí kontrolní fáze 2 nebyl odhalen rozdíl v umístění první odpovědi (bez ohledu na její správnost) do odpověďových míst bližších a vzdálenějších prezentovanému stimulu. Zde tedy sýkory nepoužívaly ani informaci vycházející z polohy stimulu. Pravděpodobně byly sýkory natolik zmateny neznámou polohou stimulů, že odpovídaly zcela náhodně.

3. Experiment 2 - PODLAHA

3.1. Metody

Testování jedinci

Do tohoto experimentu vstupovali 4 jedinci sýkory koňadry (*Parus major*), kteří se dostali do poslední fáze předchozího experimentu. Experimentální a mimoexperimentální podmínky byly stejné jako v předchozím případě. Sýkory byly součástí skupin se stejnými stimuly jako v předchozím experimentu.

Experimentální zařízení

Experimenty probíhaly ve Skinnerově boxu o rozměrech 53×37×34 cm. Jednu z větších stěn tvořilo jednostranně průhledné posunovací sklo sloužící k vkládání a odebrání sýkor z boxu. Protějšší stěnu tvořilo nepohyblivé jednostranně průhledné sklo, které umožňovalo sledování průběhu experimentu a jeho natáčení na kameru. Odpověďový prostor byl v tomto experimentálním uspořádání umístěn na podlaze boxu a tvořila ho čtyři odpověďová místa (kruhové jamky o průměru 3 cm a hloubce 1cm) uspořádaná do tvaru obdélníku (16×13 cm) a umístěná v podložce vysunovatelné mimo vnitřní prostor boxu. Podložka byla překryta listem kancelářského papíru rozměru A4, který byl v poloze každého odpověďového místa proříznut do tvaru X. Na listu papíru byly vytisknuty stimuly identifikující místo správné odpovědi. Odměna v podobě moučného červa se nacházela v jamce v poloze označené stimulem a sýkora ji mohla získat po otevření nebo roztrhání chlopní papíru. Ve výšce 13 cm bylo 7 cm od přední stěny boxu umístěno příčné bidlo umožňující rozhled přes celý odpověďový prostor.

Stimuly

Byly použity dva stejné typy stimulů jako v předchozím případě. Všechny stimuly byly černé barvy vytištěné na bílém papíře. Mapové stimuly (skupina M) v sobě obsahovaly informaci o konfiguraci prostoru. Tvořil je rám představující odpověďový prostor. V jednom z jeho rohů bylo umístěno plné kolečko symbolizující příslušné odpověďové místo, ostatní odpověďová místa nebyla na stimulu vyznačena (obr. 26). Tvarové stimuly (skupina T)

bez konfigurační informace o prostoru představovaly stejné tvary ve stejných polohách jako v předchozím experimentu (obr. 26), tj. z pohledu pozorovatele vzadu vlevo vlevo dvojité kolečko a vpravo půlměsíc, vpředu vlevo trojúhelník a vpravo čtverec. Informaci o správném odpověďovém místě zde podával pouze tvar konkrétního stimulu.

3.1.1. Průběh experimentu

3.1.1.1. Pretrénink

V první fázi pretréninku byly v papíru nad odpověďovými místy otvory velikosti celé jamky odpověďového místa. V každé jamce byl jeden moučný červ a sýkory se učily vybírat červy z otevřených jamek. V druhé fázi byly otvory v papíru zmenšeny na polovinu velikosti odpověďových míst a doplněny o průřezy papíru. Ve třetí fázi se v papíru vyskytoval pouze malý nepravidelný otvor v místě křížení průřezů. Stále byl v každé jamce červ. V těchto fázích sýkory stále mohli červa vidět přímo a získat většinou i bez fyzického kontaktu s papírem. Ve čtvrté fázi pretréninku byla již odpověďová místa zcela zakryta papírem narušeným pouze křížovými průřezy a vyznačena černým okružím. Sýkory musely pro odhalení a vyjmutí červa ohnout nebo odtrhnout část papíru.

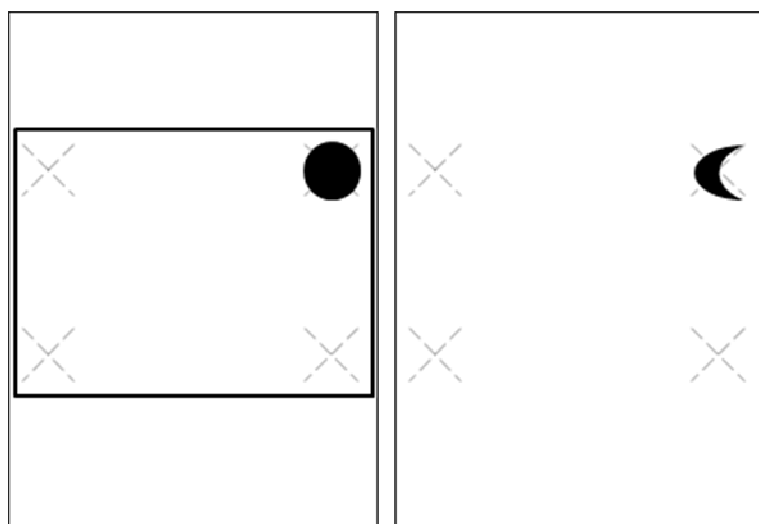
3.1.1.2. Trénink

Fáze 1

Obdobně jako v předchozím experimentu se stimuly na monitoru byly i zde stimuly prezentovány v poloze odpověďových míst (obr. 26). Odměna se zde již nacházela pouze v odpověďovém místě označeném stimulem. Stimuly se střídaly v průběhu sezení po čtveřicích (v rámci každé čtveřice se náhodně vystřídaly stimuly všech čtyř poloh). Správná odpověď byla odměňována červem nalezeným v jamce odpověďového místa. Prezentace stimulu byla ukončena po získání odměny ze správného odpověďového místa. Sezení bylo ukončeno po prezentaci 12 stimulů nebo po 20 minutách trvání experimentu.

Fáze 2

Stimuly v této fázi byly upraveny podobně jako stimuly ve fázi 2b v experimentu na monitoru. Mapové stimuly byly zmenšeny tak, že se nacházely těsně mezi odpověďovými



Obr. 26: Příklady mapových (vlevo) a tvarových (vpravo) stimulů použitých ve fázi 1 tréninku v experimentu na podlaze. Přerušované čáry vyznačují proříznutí papíru v polohách odpověďových míst.

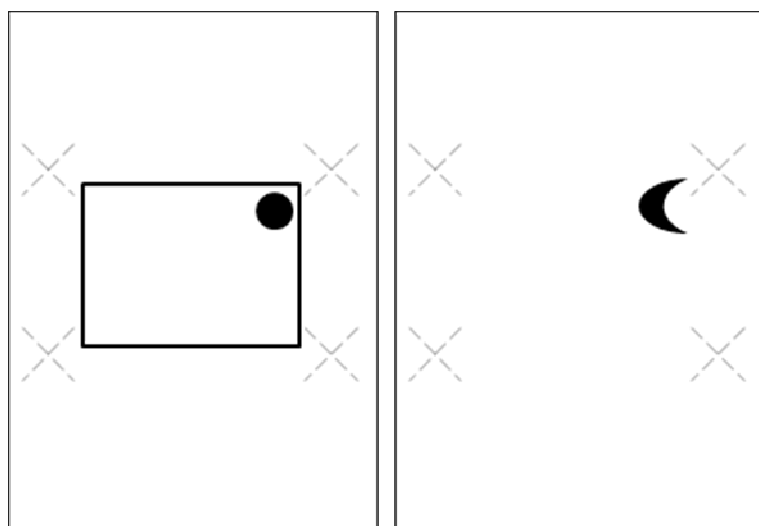
místa a kolečko označující správné odpověďové místo se nacházelo v jeho těsné blízkosti, ale nepřekrývalo se s ním (obr. 27). Tvarové stimuly stejné velikosti byly umístěny do těsné blízkosti příslušného odpověďového místa (obr. 27). Odpověďová místa byla vyznačena pouze průřezy papíru. Toto uspořádání poskytuje informaci o správném odpověďovém místě jak konfigurací, respektive tvarem stimulu, tak i jeho polohou. Stimuly se střídaly v průběhu sezení po čtveřicích (v rámci každé čtveřice se náhodně vystřídaly stimuly všech čtyř poloh). V první části fáze 2 byl během sezení vždy prezentován stimulus z fáze 1, který již byl pro sýkory známý a zvládnutelný a pak upravený stimulus popsany výše odpovídající stejnému odpověďovému místu. Ve druhé části byly prezentovány pouze stimuly v polohách mimo odpověďová místa. Podobně jako v předchozí fázi byla správná odpověď odměňována červem nalezeným v jamce odpověďového místa. Prezentace stimulu byla ukončena po získání odměny ze správného odpověďového místa. Sezení bylo ukončeno po prezentaci 12 stimulů nebo po 20 minutách trvání experimentu.

Fáze 3

Tato fáze se týkala pouze sýkor skupiny T. Tvarové stimuly zde byly posunuty do polohy mezi polohou ve fázi 2 a polohou přesně ve středu odpověďového prostoru (obr. 28). I v této fázi poskytovaly stimuly informaci o správném odpověďovém místě nejen prostřednictvím svého tvaru, ale stále i svou polohou. Prezentace stimulů a trvání sezení probíhaly stejným způsobem jako v předchozích fázích.

2.1.1.3. Hodnocení výsledků

Správnou odpovědí bylo ve všech fázích experimentu získání odměny (moučného červa) z jamky odpověďového místa. Během pretréninku byla odměna ve všech odpověďových místech, během tréninku pak již pouze v jednom místě označeném stimulem. V případě chybné odpovědi dostaly sýkory možnost opravných pokusů, dokud nenalezly odměnu ve správném odpověďovém místě, ale tato odpověď byla vyhodnocena jako chybná. Úspěšnost každého sezení byla vyjádřena podílem správných odpovědí z celkového počtu prezentovaných stimulů. Stimuly v poloze odpověďových míst prezentované v první části fáze 2 byly odměňovány, ale nebyly počítány mezi správné odpovědi za sezení. Z analýz byla vyřazena celá sezení, ve kterých byly prezentovány méně než 4 stimuly. Kritériem splnění každé fáze tréninku (včetně obou částí fáze 2) byla 75% úspěšnost odpovědí v 5 po sobě následujících sezeních.



Obr. 27: Příklady mapových (vlevo) a tvarových (vpravo) stimulů mimo polohu odpověďových míst použitých ve fázi 2 tréninku v experimentu na podlaze. Přerušované čáry vyznačují proříznutí papíru v polohách odpověďových míst.



Obr. 28: Příklad tvarového stimulu použitého ve fázi 3 experimentu na podlaze. Šedé stimuly schématicky vyznačují polohy středu stimulů v předchozích fázích

3.2. Výsledky

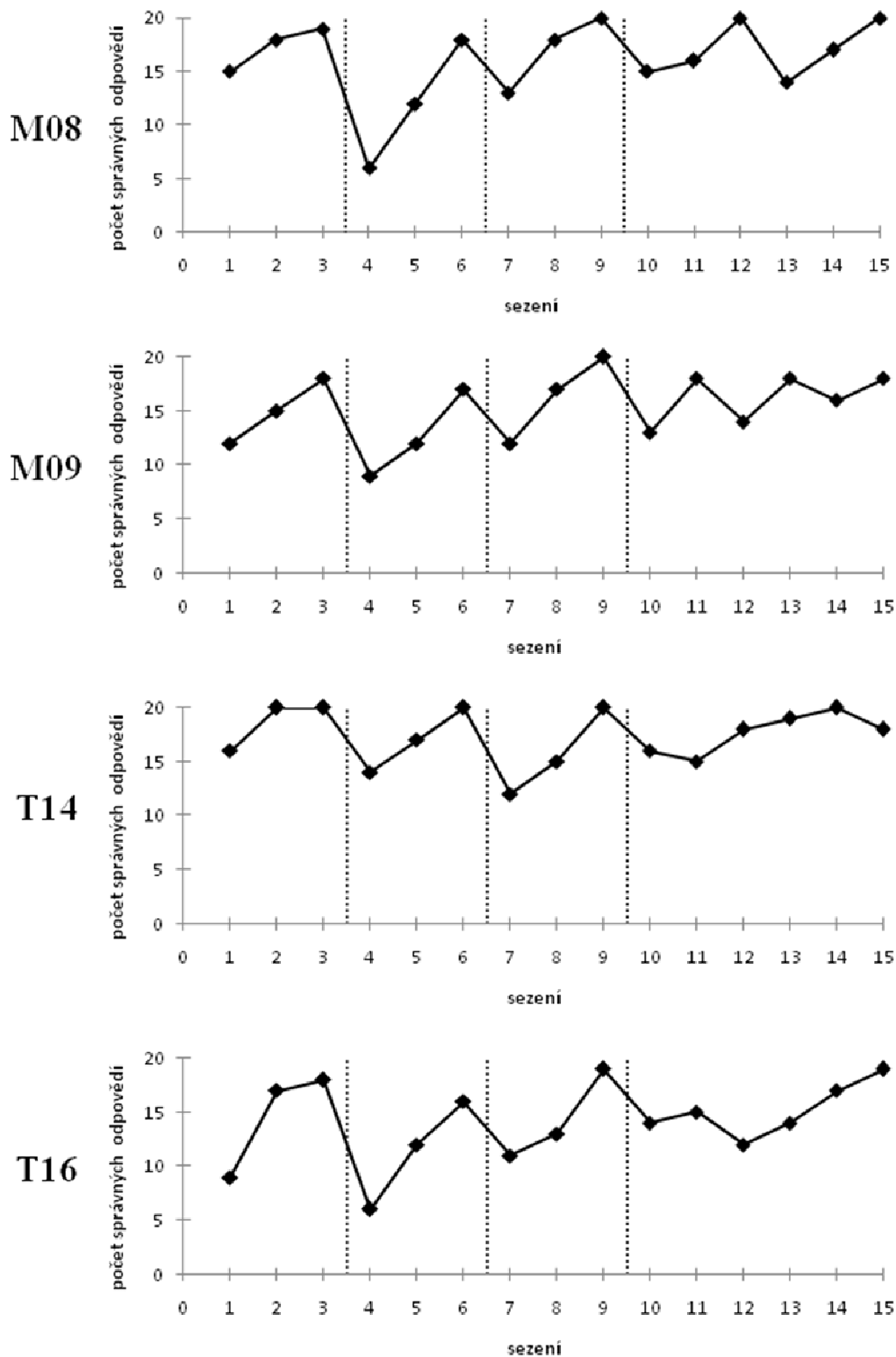
3.2.1. Pretrénink

Během pretréninku sýkory absolvovaly 15 sezení ve čtyřech fázích. V první fázi proběhly tři sezení s plně odkrytými jamkami odpověďových míst, ve druhé tři sezení s jamkami napůl zakrytými a ve třetí fázi proběhly také tři sezení s jamkami téměř zakrytými kromě malého otvoru ve středu odpověďového místa. Během šesti sezení čtvrté fáze byly jamky již zcela zakryty a odpověďová místa byla vyznačena pouze černým okružím a proříznutím papíru. Ve všech fázích pretréninku se ve všech čtyřech jamkách odpověďových míst nacházely odměny v podobě moučných červů. V každém sezení byly prezentovány maximálně 5x čtyři odpověďová místa s odměnou, celkem tedy mohly sýkory získat maximálně 20 odměn za jedno sezení. Do pretréninku vstoupily 4 sýkory. Všechny se dostaly do poslední fáze, počet získaných odměn byl v průměru 15,7 za sezení. Ke snížení počtu získaných odměn docházelo především v prvním sezení každé fáze, což ukazuje na zhoršení při změně typu stimulů (obr. 29)

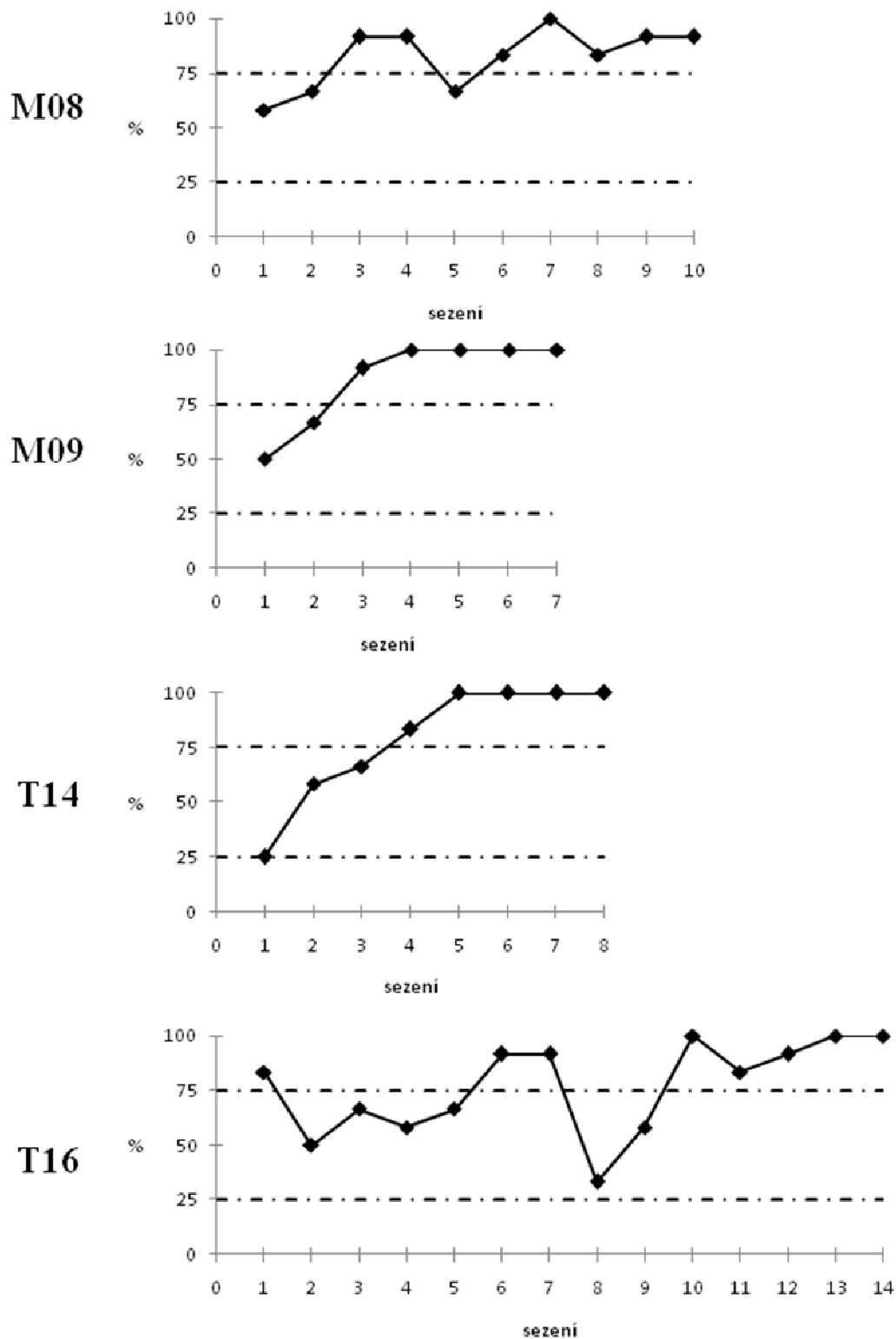
3.2.2. Pretrénink

Fáze 1

V této fázi byly prezentovány stimuly obou typů v polohách příslušných odpověďových míst. Odměna se nacházela jen v jednom odpověďovém místě, které bylo označeno stimulem. Sýkory tedy na rozdíl od fáze 1 experimentu na monitoru měly možnost dělat chyby hledáním odměny v nesprávných odpověďových místech. Úspěšnost je v této fázi proto měřena podílem správných prvních odpovědí z celkového počtu prezentovaných stimulů. Všechny 4 sýkory dosáhly kritéria splnění této fáze (75% úspěšnost v pěti sezeních následujících po sobě), a to po 7-14 sezeních (obr. 30). Model vytvořený metodou zobecněných nejmenších čtverců (generalized least squares, GLS) zohledňující identitu jedinců a pseudoreplikace (funkce `gls` v programu R) ukázal, že se počet správných odpovědí (průměrně 9,67 za sezení) v průběhu fáze 1 zvyšoval (anova: $n = 4$; $F_{1,37} = 17,84$; $P < 0,0002$; intercept = 7,40; SE = 0,80; koeficient = 0,42; SE = 0,10).



Obr. 29: Grafy počtu správných odpovědí během pretréninku pro jednotlivé sýkory v experimentu Podlaha. Sezení 1-3 odpovídají fázi plně odkrytých odpověďových míst, 4-6 napůl zakrytým, 7-9 téměř zcela a 10-15 zcela zakrytým odpověďovým místům.

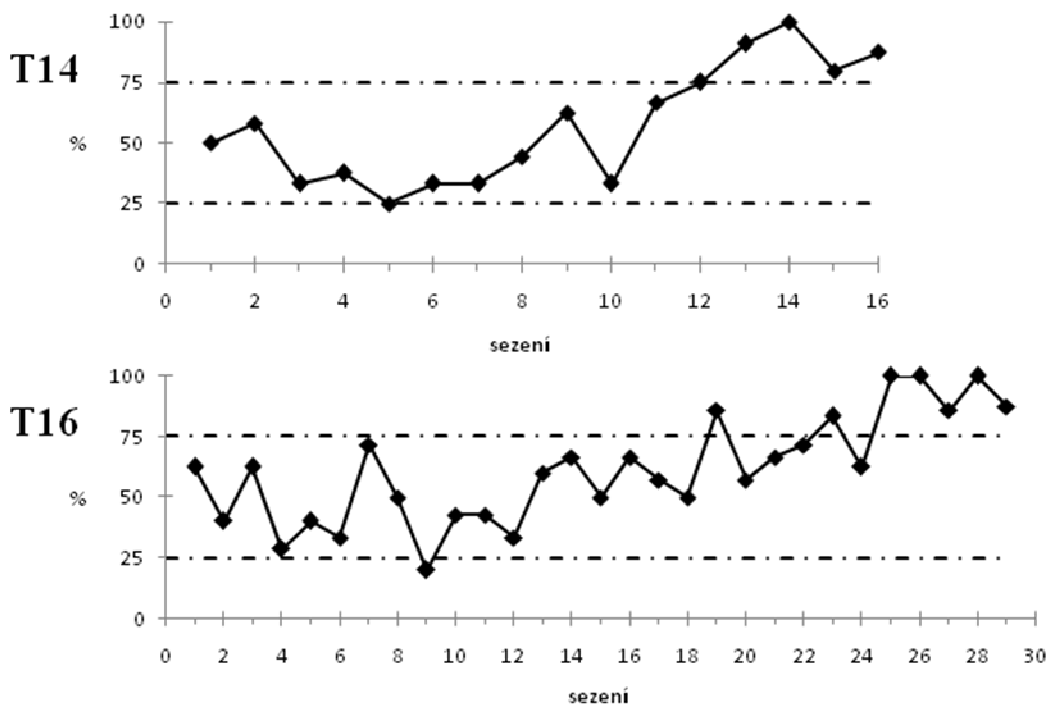


Obr. 30: Grafy úspěšnosti sýkor během fáze 1 tréninku (stimuli v poloze odpověďových míst) v experimentu Podlaha. V grafech vyznačena hranice náhodného výběru (25%) a hranice splnění kritéria úspěšnosti (75%).

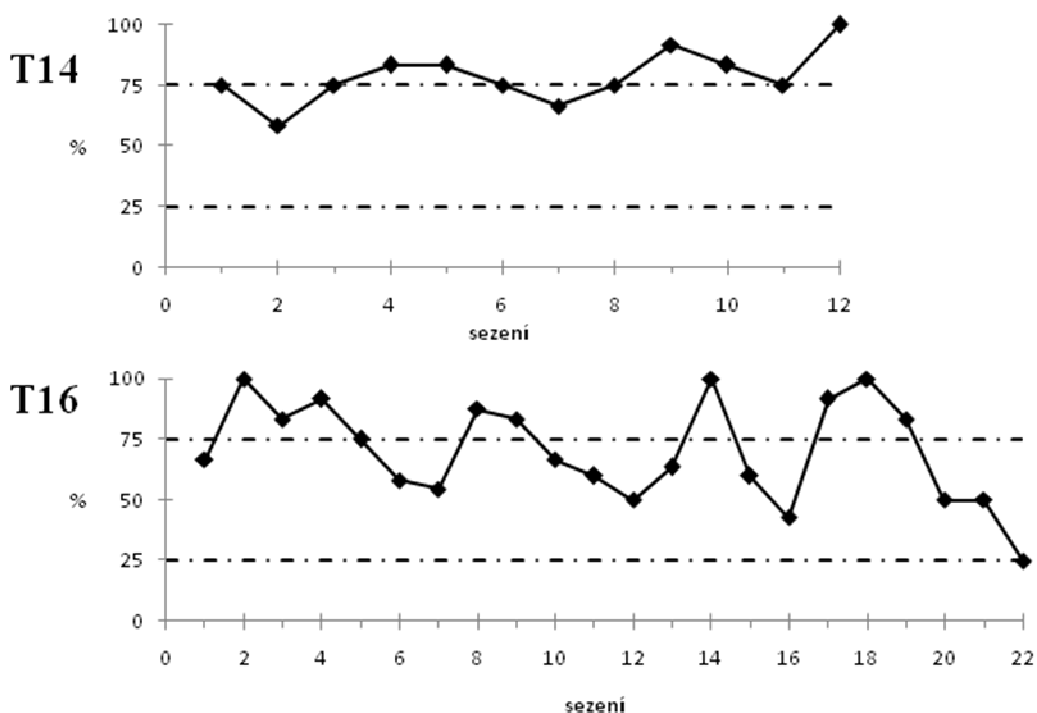
Fáze 2

Fázi 2 se stimuly v těsné blízkosti odpověďových míst absolvovaly pouze obě sýkory skupiny T (T14 a T16), neboť sýkory M08 a M09 uhynuly. V první části této fáze předcházel každému stimulu v těsné blízkosti odpověďového místa stimulus z fáze 1 příslušný témuž odpověďovému místu (viz Metody). Kritérium této části (75% v pěti sezeních po sobě) splnila sýkora T14 za 16 sezení a sýkora T16 až po 29 sezeních (obr. 31). Model vytvořený metodou zobecněných nejmenších čtverců (GLS) ukázal, že se počet správných odpovědí (průměrně 7,17 za sezení) v průběhu této části fáze 2 zvyšoval (anova: $n = 2$; $F_{1,43} = 42,19$; $P < 0,0001$; intercept = 4,08; SE = 0,74; koeficient = 0,25; SE = 0,04). Obě sýkory tedy splnily kritérium, kterého nedosáhly v experimentu 1 na monitoru.

Ve druhé části fáze 2 byly prezentovány pouze stimuly nacházející se v těsné blízkosti odpověďových míst, bez podpory stimulů nacházejících se přímo v jejich poloze. Sýkora T14 zde dosáhla splnění kritéria po 12 sezeních, sýkora T16 dosud absolvovala 22 sezení, ale nepodařilo se jí dosáhnout kritéria 75% úspěšnosti v pěti následujících sezeních a během sezení její úspěšnost kolísala (obr. 32). Model vytvořený metodou zobecněných nejmenších čtverců (GLS) pro obě sýkory ukázal, že se počet správných odpovědí (průměrně 8,77 za sezení) v průběhu druhé části fáze 2 snižoval (anova: $n = 2$; $F_{1,32} = 6,38$; $P = 0,0167$; intercept = 9,95; SE = 0,60; koeficient = -0,13; SE = 0,05). Stejný model pro každou sýkoru zvlášť ukazuje u sýkory T14 zvyšování úspěšnosti (anova: $F_{1,10} = 4,74$; $P = 0,0544$; intercept = 8,08; SE = 0,70; koeficient = 0,21; SE = 0,09). Snižování úspěšnosti u sýkory T16 je průkazné jen marginálně (anova: $F_{1,20} = 3,02$; $P = 0,0973$; intercept = 10,02; SE = 1,05; koeficient = -0,14; SE = 0,08).



Obr. 31: Grafy první části fáze 2 tréninku v experimentu Podlaha, kde byly před stimuly mimo odpověďová místa prezentovány stejné stimuly v poloze odpověďových míst. V grafech vyznačena hranice náhodného výběru (25%) a hranice splnění kritéria úspěšnosti (75%).

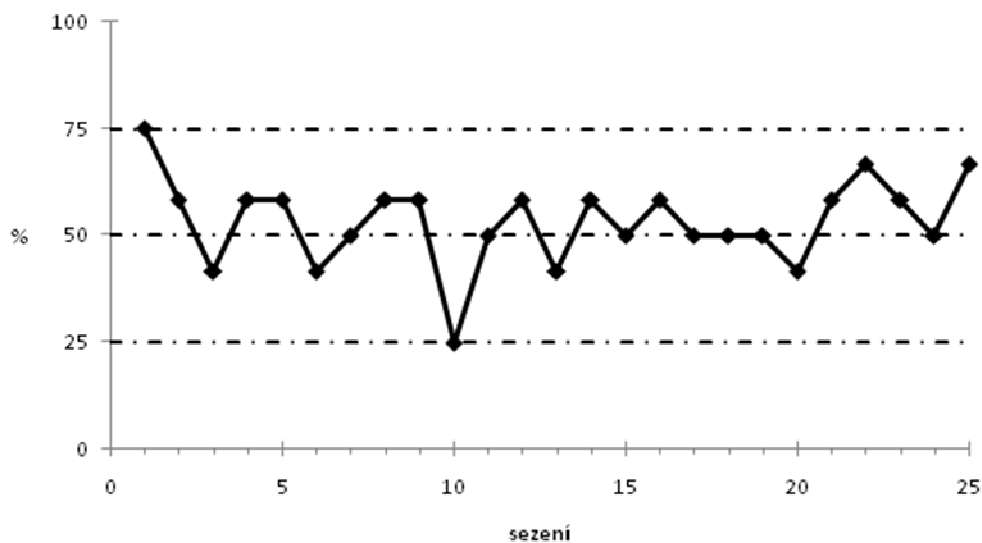


Obr. 32: Grafy druhé části fáze 2 tréninku v experimentu Podlaha pouze se stimuly mimo odpověďová místa. V grafech vyznačena hranice úspěšnosti 25% a 75%.

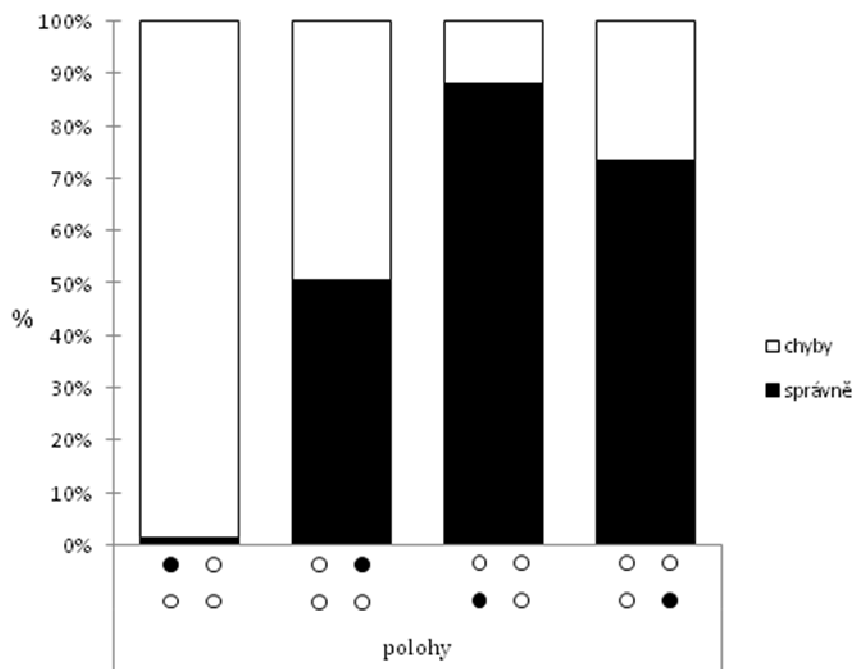
Fáze 3

Do této fáze se stimuly prezentovanými v poloze mezi příslušným odpověďovým místem a středem odpověďového prostoru vstoupila pouze sýkora T14. Během 25 sezení sýkora nedosáhla na splnění kritéria (75% v pěti sezeních po sobě) a její výkonnost v jednotlivých sezeních se pohybovala okolo 50% (obr. 33). Model vytvořený metodou zobecněných nejmenších čtverců (GLS) zde neukázal žádnou změnu v úspěšnosti (anova: $F_{1,23} = 0,04$; $P = 0,8435$; intercept = 6,31; SE = 0,51; koeficient = 0,007; SE = 0,03), ale celková úspěšnost je průkazně lepší než 25% hranice náhodného výběru ($df = 1$; $\chi^2 = 75,11$; $P < 0,0001$). V této fázi se u sýkory projevila odlišná úspěšnost jednotlivých odpověďových míst (obr. 34). Obdobná tendence nebyla pozorována u žádné sýkory v žádné jiné fázi experimentu. Nejnápadnější je zde neschopnost odpovědět správně na stimulus pro levé (z pohledu sýkory) zadní (na obrázku horní) odpověďové místo (stimulus ve tvaru dvojitého kruhu), naopak v případě odpověďového místa vlevo vpředu došlo ke správné odpovědi v 88% případech. Distribuce správných odpovědí mezi jednotlivými odpověďovými místy se průkazně liší od rovnoměrné distribuce ($df = 3$; $\chi^2 = 60,65$; $P < 0,0001$).

Analýza polohy prvních nesprávných odpovědí ukazuje také jejich nerovnoměrnou distribuci mezi jednotlivá odpověďová místa ($df = 1$; $\chi^2 = 21,76$; $P < 0,0001$). První nesprávná odpověď je průkazně častěji mířena na tu stranu (pravou nebo levou), kde se nachází správné odpověďové místo. Sýkora T14 tedy obvykle dobře určuje stranu, kde se nachází správné odpověďové místo, není však schopna rozlišit místo bližší a vzdálenější, respektive prvé z nich preferuje.



Obr. 33: Graf úspěšnosti sýkory T14 během fáze 3 tréninku v experimentu Podlaha (stimuly mezi odpověďovým místem a středem prostoru). Vyznačeny hranice 25%, 50% a 75% úspěšnosti.



Obr. 34: Graf úspěšnosti sýkory T14 v jednotlivých polohách odpověďových míst během fáze 3 tréninku v experimentu Podlaha.

3.3. Diskuse

V průběhu pretréninku se sýkory naučily vybírat odměny (moučné červy) z jednotlivých jamek odpověďových míst, které byly nejprve otevřené a v průběhu několika sezení se postupně uzavíraly, až byly zcela uzavřeny a pro přístup k odměně bylo nutné roztrhnout papír proříznutý v poloze odpověďového místa. Sýkory se naučily „otvírat“ odpověďová místa s odměnou poměrně rychle a již během pretréninku bylo možné pozorovat individuální rozdíly ve způsobech otvírání (např. odtrhnutí nebo pouze ohnutí části papíru a vyjmutí odměny).

Změna ze čtyř stejných odpověďových míst s odměnami (pretrénink) na jedno označené odpověďové místo s odměnou (trénink) způsobila lehké zmatení sýkor, které však vymizelo již během prvního sezení. Na rozdíl od stejné fáze experimentu na monitoru, zde měly sýkory možnost chybných odpovědí. Bylo tak možné snadněji určit úroveň pochopení úlohy a stanovení kritéria jejího splnění. Kritéria 75% správných odpovědí v pěti sezeních za sebou dosáhly sýkory poměrně záhy. Za povšimnutí stojí výkon sýkory T16, která dosáhla 75% úspěšnosti již v prvním sezení, ale v dalších se se zhoršila a dosáhla splnění kritéria až jako poslední ze čtyř sýkor.

Další fáze, ve které byly stimuly posunuty mimo odpověďová místa, se zúčastnily pouze obě sýkory skupiny T. Odpovídání do odpověďových míst nebylo ovlivněno absencí stimulů, protože sýkory byly zvyklé již v pretréninku hledat v odpověďových místech označených pouze proříznutím papíru. Sýkory projevily v prvním sezení snahu hledat odměnu v poloze stimulů, ale brzy přestaly, protože papír v těchto místech nebylo možné roztrhnout. V první části, kde bylo hledání správné odpovědi podpořeno předcházející prezentací stejného stimulu v poloze odpověďového místa dosáhly obě sýkory kritéria splnění (75% v pěti sezeních) s odlišnou rychlostí. Zatímco sýkoře T14 stačilo 16 sezení a podávala poměrně stabilní výkony, sýkora T16 jich potřebovala 29 a úspěšnost u ní kolísala v závislosti na (ne)zájmu řešit úlohu. Poměrně příkrý nárůst úspěšnosti sýkory T14 v posledních sezeních této části naznačuje zpočátku náhodné odpovídání na stimuly a pak náhlé pochopení principu úlohy a jeho úspěšnou aplikaci. Ve druhé části byly prezentovány již jen stimuly mimo odpověďová místa. Sýkora T14 si udržela úroveň úspěšnosti z předchozí fáze a dosáhla kritéria splnění již po 12 sezeních. Naproti tomu sýkora T16 kritéria ani po 22 sezeních nedosáhla a její výkon provázely silné výkyvy úspěšnosti v důsledku ztráty motivace řešit úlohu.

Sýkora T14 postoupila do další fáze, kde byl stimulus posunut z polohy těsně vedle odpověďového místa blíže ke středu odpověďového prostoru. K nalezení místa správné odpovědi zde mohla nicméně stále sloužit, jak informace o tvaru, tak i o poloze stimulu. Úspěšnost sýkory se po dobu 25 sezení pohybovala okolo 50%. Navíc sýkora v této fázi odmítala z neznámých důvodů odpovídat do jednoho z odpověďových míst, což nebylo patrné v žádné jiné fázi ani u jiné sýkory. Na druhý pokus však zpravidla zvolila správné místo. Pokud sýkora odpověděla v prvním pokusu chybně, signifikantně častěji to bylo do odpověďového místa na stejné straně odpověďového prostoru jako správná odpověď. To naznačuje, že sýkora dokázala podle polohy stimulu správně určit stranu v pravo-levém směru, na které se nachází správné odpověďové místo, ale měla již problém s předozadním určením. Může to být způsobeno obdélníkovým uspořádáním odpověďových míst (jejich předozadní vzdálenost je 13 cm, zatímco pravo-levá 16 cm).

V této fázi se experiment nachází v současné době. Do budoucna bude pokračovat testování stávajících sýkor a zapojení nových do experimentu.

4. Obecná diskuse

4.1. Rozdíly v úspěšnosti sýkor v obou úlohách

Sýkory v současném experimentu dosáhly podstatně lepších výsledků, pokud byl odpověďový prostor umístěn na podlaze experimentálního boxu, než když byl umístěn na svislé stěně s monitorem. V experimentu na monitoru se dvě sýkory dokázaly naučit úlohu, pokud byly stimuly prezentovány v těsné blízkosti správných odpověďových míst. Jedna ve skupině s mapovými stimuly (M08) a jedna s tvarovými (T14). V experimentu na podlaze boxu stejnou fází zvládly obě sýkory ze skupiny T s tvarovými stimuly natolik dobře, že mohly postoupit do složitější fáze. Jednou z nich byla i sýkora T16, která byla sice úspěšná ve fázi 2b na monitoru, ale v kontrolní fázi 1 nedokázala na standardní stimuly (s informací) odpovídat lépe než na kontrolní. Sýkory ze skupiny s mapovými stimuly tuto fázi nestihly absolvovat, takže porovnání u nich není možné.

Všechny 4 sýkory v experimentu na podlaze absolvovaly předchozí experiment na monitoru. Je zde tedy možnost, že úspěšnost na podlaze je podpořena znalostí úlohy získanou již v předchozím experimentu. Výhodu v experimentu na podlaze však měly sýkory spíše jen díky obecné zkušenosti s experimentálním prostředím Skinnerova boxu než díky zkušenosti s obdobnou úlohou, protože se oba experimenty zásadně lišily svým uspořádáním a počátečním pretréninkem. Jednoznačné rozřešení však mohou přinést až další plánované experimenty s experimentálně naivními sýkorami.

Hledání odměn v odpověďového prostoru na podlaze je sýkorám jistě bližší vzhledem k přirozenému způsobu sběru potravy (prodírání se vegetací) než klování do holé stěny. Jednoznačně nejdůležitější výhodou podlahové verze je umístění odměny přímo v poloze odpověďového místa. Sýkory tu v podstatě řeší přirozenou situaci získávání potravy přímo z místa, kde předpokládají její přítomnost. Na rozdíl od případu monitoru, kde jsou k získání potravy nuceny k nepřirozeným až abstraktním úkonům, které v reálných situacích se sběrem potravy nesouvisí. Všechny sýkory však zvládly nepřirozenou asociaci klovnutí do reálné kořisti, přesvědčeny o její nedostupnosti, se ziskem odměny (stejně kořisti) z místa, které s předchozím zjevně nesouvisí. Některé z nich tuto asociaci dokázaly povýšit na klovnutí do „čehosi“ se ziskem odměny. Přestože sýkory zvládly takovou

asociaci, její nepřírozenost vedla ke snížení pozornosti a ochoty reagovat na stimuly, zvláště s přispěním postupně se zvyšující obtížnosti úlohy.

I v experimentu na podlaze se objevovaly výkyvy v motivaci řešit úlohu, vždy však v menším rozsahu než v případě monitoru.

Rozhodně lze říci, že experimentální uspořádání na podlaze má větší potenciál pro budoucí experimenty se sýkorami nejen v oblasti prostorové kognice, díky tomu, že sýkorám poskytuje přirozenější prostředí.

4.2. Individuální rozdíly mezi sýkorami

U sýkor v obou experimentech se projevovaly individuální rozdíly, jak v motivaci řešit úlohu, tak i v schopnostech učit se jejím principům. Typickým příkladem je hned druhá fáze pretréninku experimentu na monitoru, kde část sýkor nedokázala klovat do abstraktního stimulu. Možnou příčinou je nižší schopnost chápat souvislosti mezi stimuly, nebo jenom neofobie některých jedinců, kteří jednoduše neměli dost odvahy zkusit klovnout do neznámého stimulu. Na případnou neofobii však sýkory nebyly testovány.

Odlišnosti ve schopnostech učení se ukázaly například ve fázi 2b tréninku experimentu na monitoru, kde jedna ze sýkor (M08) odpovídala úspěšně již v prvním sezení, ale v průběhu dalších se neprojevovalo žádné nápadné zlepšení, ale ani zhoršení úspěšnosti. Naproti tomu úspěšnost dvou sýkor (T14 a T16) ukazovala přes časté výkyvy zřetelné zlepšování v průběhu této fáze. Čtvrtá sýkora (M09) nedokázala odpovídat nad hranicí náhodného výběru.

Sýkory T14 a T16, které prošly oběma experimenty, jsou dobrými příklady individuálně odlišných přístupů k řešení úloh, jak z hlediska inteligence, tak motivace. Sýkora T14 po celou dobu testování v obou experimentech projevovala relativně konzistentní úspěšnost a motivaci řešit úlohu s minimálními výkyvy. Naproti tomu sýkora T16 byla typicky opačný případ, jehož úspěšnost byla značně ovlivňována výkyvy v motivaci k řešení úlohy. Ve fázi zvýšené motivace podávala kvalitní výsledky, které však neměly dlouhého trvání. Například byla zdaleka nejlepší na konci fáze 2b tréninku v experimentu na monitoru, ale v následující kontrolní fázi nedokázala (nebyla ochotná) odpovídat odlišně od náhodného výběru. Podobně u ní lze sledovat výkyvy ve výkonnosti během fáze 2 tréninku v experimentu na podlaze.

4.3. Experimenty s holuby – srovnání se sýkorami

Obdobný experiment jako zde se sýkorami proběhl s holuby se stimuly prezentovanými z monitoru (Štorchová, 2010). I zde byly použity dva typy stimulů, mapové a tvarové, které graficky vypadaly stejně jako u sýkor. Dílčí odlišnosti se objevily v designu experimentu. V pretréninku byli holubi učeni klovat za odměnu do bílých snímků přes celý monitor střídajících se s černými, do kterých klovat neměli. Tuto fázi se naučilo 13 holubů z 22, kteří vstupovali do experimentu. V první fázi tréninku byly holubům prezentovány stimuly v polohách odpověďových míst. Holubi zvyklí odpovídat prakticky kamkoliv na bíle svítícím monitoru, se museli klování do poloh jednotlivých stimulů učit postupně, podobně jako sýkory ve fázi 2 pretréninku na monitoru. Odpovídání do jednotlivých poloh se holubi naučili za 6 sezení (sýkory 7-10), střídání poloh během jednoho sezení zvládli po dalších 10 sezeních (sýkory absolvovaly 30 sezení, nelze však přesně stanovit hranici uměly/neuměly). Celkem do další fáze postoupili čtyři holubi z každé skupiny (mapa a tvary).

Ve fázi tréninku se stimuly umístěnými mimo odpověďová místa ve středu odpověďového prostoru odmítla většina holubů klovat do odpověďových míst a měla tendenci klovat do svítících stimulů podobně jako sýkory (*brightness discrimination*) a ostatní klovali do odpověďových míst jen sporadicky. Z tohoto důvodu byl po 16 sezeních zařazen „mezikrok“ zjednodušující úlohu. Podobně jako u sýkor byly stimuly posunuty blíže k odpověďovým místům, ale v případě holubů se s nimi částečně překrývaly. Tvarové stimuly byly navíc ještě odlišeny barevně. Úprava polohy stimulů měla holuby naučit odpovídat klováním do odpověďových míst a ne do stimulů. Mezikrok se naučili dva holubi s mapovými a jeden s tvarovými stimuly za 11-13 sezení. Obdobnou fázi se naučily 2 sýkory ze 4 během 25 sezení, ale ne natolik úspěšně, aby mohly postoupit do další fáze.

V následující fázi, opět se stimuly umístěnými mimo odpověďová místa ve středu odpověďového prostoru, už holubi odpovídali do odpověďových míst s úspěšností 40-60% po 9 sezeních. Kontrolní sezení zde potvrdila vyšší úspěšnost odpovídání, než je hranice náhodného výběru 25%.

Všichni tři holubi uspěli i v další fázi, kdy byly stimuly posunuty ze středové pozice do blízkosti nesprávných odpověďových míst s úspěšností 40-70% po 6 sezeních. Jeden z holubů s mapovými a holub s tvarovými stimuly přešli na novou úlohu bez propadu

úspěšnosti, úspěšnost druhého z holubů mapové skupiny se propadla v prvních sezeních nové fáze, ale v 6. sezení dosáhl úspěšnosti 70%.

Holubi v tomto experimentu prokázali schopnost používat k prostorové orientaci stimuly obsahující informaci o konfiguraci prostoru, stejně jako stimuly, kde je určitá poloha spojena s konkrétním tvarem. Na rozdíl od holubů byly sýkory schopny uspět pouze ve fázi, kde byly tyto stimuly v těsné blízkosti odpověďových míst, takže k orientaci mohly používat i polohu stimulu a nejen jeho vzhled. I u holubů se silně projevovalo snížení motivace a neochota řešit danou úlohu projevující se kolísavou úspěšností a odmítáním odpovídat na prezentované stimuly.

Hlavní příčinou rozdílu mezi výkonem sýkor a holubů v totožném experimentu může být fakt, že holubi ochotněji klovali do hladké svíslé stěny monitoru než sýkory. Toto vysvětlení, však nastoluje další otázku, proč se tato ochota liší. Vysvětlení by mohlo spočívat v odlišné potravní ekologii. Hledání hmyzu ve vegetaci (sýkory) znamená pohyb v trojrozměrném prostoru, zatímco hledání potravy na zemi (holubi) se odehrává v prostoru mnohem podobnějším dvourozměrné ploše monitoru, třebaže je orientován horizontálně a ne vertikálně.

V obou experimentech byly také použity monitory stejných velikostí, tj. srovnatelné s velikostí holuba, ale několikanásobně větší než sýkora. Pro holuby je tak jednodušší vnímat celistvost odpověďového prostoru, což může být problém u sýkor, které navíc mohou v experimentálním boxu volně poletovat a vidět tak monitor z nejrůznějších úhlů.

Výhodou holubů je samotná jejich velikost, díky které potřebují získat k nasycení více odměn a je jim tedy možno prezentovat mnohem více stimulů v jednom sezení. Zatímco sýkorám bylo prezentováno maximálně 20 stimulů za sezení, u holubů to bylo až 60 (Štorchová, 2010). Více stimulů v jednom sezení znamená lepší podmínky pro pochopení smyslu úlohy.

I u holubů se podobně jako u sýkor (viz výše) projevovaly individuální rozdíly ve schopnostech uspět v úloze i motivaci úlohu řešit. Několik holubů neuspělo již v pretréninku, další museli být vyřazeni během dalších fází. Příčinou neúspěchu zde byly, jak neschopnost pochopit úlohu, tak i neochota ji řešit, zvláště potom, co úloha nabývala na obtížnosti. Také rozdíly v úspěšnosti mezi jednotlivými sezeními poukazují na vliv odlišné motivace.

4.4. Experimenty se savci

4.4.1. Potkani

V experimentu Nekovářové et al. (2006a) odpovídali potkani na obdobné mapové a tvarové stimuly prezentované z monitoru, tedy také ve svislé poloze odpověďového prostoru, ale podobně jako sýkory v experimentu na podlaze získávali odměnu (sladkou vodu) přímo v polohách příslušných odpověďových míst. Výkon obou skupin potkanů se zlepšoval během fáze se stimuly v polohách odpověďových míst. Ve fázi se stimuly umístěnými na středu odpověďového prostoru zvládli potkani skupiny s mapovými stimuly první sezení s průměrnou úspěšností 40% a tuto úspěšnost si udrželi i během dalších sezení. Podobnou tendenci ukazovala i „mapová“ sýkora M08 v experimentu na monitoru (fáze 2b tréninku). Naproti tomu úspěšnost potkanů skupiny s tvarovými stimuly se propadla až na hranici náhodného výběru a držela se zde po celou dobu trvání této fáze. I u potkanů se podobně jako u sýkor a holubů projevovala tendence odpovídat do polohy stimulů namísto odpověďových míst (*brightness discrimination*). Potkani mapové skupiny dokázali nenáhodně odpovídat i na stimuly posunuté ze středové polohy dále od příslušného odpověďového místa s podobnou úspěšností jako v předchozí fázi a tuto úspěšnost si udrželi v průběhu dalších sezení. Potkani v tomto experimentu prokázali schopnost použít informaci o konfiguraci prostoru poskytovanou mapovými stimuly k nalezení správného odpověďového místa, ale nedokázali využít informaci o tvarech stimulů asociovaných s jednotlivými odpověďovými místy.

4.4.2. Primáti

Makaci v experimentu Nekovářové et al. (2006b) byli schopni k řešení těžké úlohy na monitoru využít obou typů stimulů se srovnatelnou úspěšností, a to jak ve fázi se stimuly na středu, tak i ve fázi se stimuly vzdálenými od příslušných odpověďových míst. Rozdíly mezi oběma typy stimulů se objevily až v další fázi, kdy byla zapojena další odpověďová místa na monitoru (čtyři místa na spojnicích stávajících). Mapové stimuly se změnily pouze svou vnitřní konfigurací odpovídající nové konfiguraci prostoru, tvarovými stimuly se staly zcela nové tvary. Makak pracující s mapovými stimuly se dokázal naučit změněnou úlohu. Makak

s tvarovými stimuly nedokázal správně použít nové stimuly, ale dokázal se přeučit úlohu s mapovými stimuly stejně dobře jako první.

4.5. Kognitivní náročnost testované prostorové úlohy

Jak ukazují výsledky mezidruhového srovnání (viz výše) testovaná úloha je kognitivně poměrně náročná. Původně byla konstruovaná k tomu, aby odhalila potenciál jednotlivých druhů vytvářet si jakousi vnitřní představu o prostoru (kognitivní mapu, Nekovářová et al., 2006a, b) a rychleji se učit či účinněji používat mapové stimuly s informací o konfiguraci prostoru oproti tvarovým stimulům specifickým pro každou z poloh. Využití mapy by zvířeti umožňovalo větší flexibilitu v učení nových prostorových vztahů, stačí pochopit princip mapových stimulů a nově definovanou polohu pak už zvíře najde pouze aplikací známého principu a nemusí se učit nový znak pro danou polohu (rozdíl v úspěšnosti makaků, Nekovářová et al. 2006b).

Tato úloha v sobě skrývá pro zvířata několik obtížných kroků, které musí překonat. První obtíží je pro divoká zvířata už samotná metodika operantního podmiňování (ne jeho princip), ale zejména nutnost podávat dlouhodobě stabilní výkony. Reagovat na asociovaný stimulus svítící na monitoru místo na opravdovou kořist byl také pro některé jedince nepřekonatelný problém (viz výše). Navíc, zvířata musí být schopna hledat správnou odpověď mezi čtyřmi odpověďovými místy, která jsou zpočátku přímo prostorově asociována se stimuly a umožňují tak řešení jednoduššími způsoby (klování přímo do stimulů - *brightness discrimination*). V dalších fázích jsou však manipulací stimulů tyto jednoduché strategie postupně znemožněny (umístění mimo odpověďová místa, posunutí do blízkosti nesprávného odpověďového místa) a musí být nahrazeny kognitivně náročnějšími postupy. Pokud je stimulus stále nejbližší správnému odpověďovému místu (fáze 2b sýkořího experimentu na monitoru, podobně u holubů, viz výše) mohou zvířata stále používat jednoduchou strategii (klovnutí do odpověďového místa nejbližšího prezentovanému stimulu), anebo už mohou používat strategie složitější (konfiguraci mapových stimulů, nebo význam tvarového stimulu). V nejsložitější fázi pokusu, kde je stimulus blíže nesprávnému otvoru (kontrolní fáze 2 u sýkor, poslední fáze u holubů, viz výše), už není možné jednoduchou strategii efektivně využít. Tuto fázi sýkory nezvládli, ale výsledky (analýza chyb) nepoukazují na využití jednoduché strategie klování nejbližší prezentovanému stimulu.

Je možné, že sýkorky v experimentu na monitoru byly schopny využít obě strategie (ve fázi 2b a kontrolní fázi 1), ale v poslední kontrolní fázi (kontrolní fáze 2) už pro ně byla změna v poloze stimulů příliš velká. Druhá možnost je, že konečná fáze úlohy je pro sýkorky kognitivně příliš složitá vzhledem k nutnosti využívat prostorovou informaci pouze z abstraktního stimulu. Stimulus zde již musí být chápán jako mapa či specifická značka (v případě tvarových stimulů) určitého otvoru, poloha stimulu naopak poskytuje informaci, která je v rozporu s tvarem.

Sýkorky byly v podobně náročném experimentu použity vůbec poprvé. Dříve publikované prostorové úlohy byly designovány vzhledem k přirozeným činnostem, které sýkorky běžně vykonávají (např. ukládání či hledání potravy, apod.). Navíc sýkorky řešily většinou poměrně jednoduchou úlohu, která zpravidla zahrnovala pouze jednu konfliktní situaci, typicky rozpor mezi oblíbenými a neoblíbenými typy prostorové informace (např. landmarky umístěné v blízkosti cíle nebo ve větší vzdálenosti od něj (Hertz et al., 1994), nebo využití vzhledu cíle oproti relativní či absolutní prostorové informaci o jeho poloze (Brodbeck, 1994, Brodbeck & Shettleworth, 1995, Shettleworth & Westwood, 2002) či oproti informaci o geometrii prostoru (Gray et al. 2005, Batty et al. 2009)). Při konfliktu různých typů prostorových informací, využívají jednodušší strategii (použití landmarků, nebo polohy cíle), ale pokud tyto selžou, dokážou používat i jiné, původně nepreferované (Hertz et al., 1994, Brodbeck & Shettleworth, 1995, Batty et al., 2009). Celkově však v tomto typu úloh sýkorky řešily vždy pouze jeden problém (konflikt mezi dvěma různými prostorovými informacemi).

Existují však i práce kognitivně náročnější, kdy musí sýkorky řešit několik problémů najednou. Takovou úlohou jsou například úlohy typu *delayed matching to sample* (DMTS, McGregor & Healy, 1999) nebo alternativně *delayed non-matching to sample* (DNMTS, Biegler et al., 2001). Sýkorky měly za úkol si v první fázi zapamatovat pozice prezentovaného stimulu (stimulů) a po určité časové prodlevě v druhé fázi v mezi více stimuly identifikovat a označit stimulus, který byl (DMTS) nebo nebyl (DNMTS) prezentován v první fázi. Řeší zde tedy abstraktní problém stejný/jiný a zároveň časovou souslednost stimulů prezentovaných v obou fázích. Navíc mohou být tyto úlohy ještě ztíženy zvýšením počtu porovnávaných stimulů (jeden správný z 2-4 prezentovaných), nebo jejich přiblížením, což ovlivňuje přesnost výběru. Ztížení už tak náročné úlohy se projevilo snížením celkové úspěšnosti, i když výkon byl nad hranicí náhodného výběru.

Porovnat tyto dva odlišné typy kognitivních úloh s naším experimentem není snadné, srovnávat lze snad procentuální úspěšnost v nejsložitější fázi úlohy McGregor and Healy

(1999), kde musely sýkory identifikovat jeden stimulus ze čtyř prezentovaných, čili obdoba našeho experimentu, kde sýkory vybíraly ze čtyř odpověďových míst. Hranice náhodného výběru byla v obou případech 25%. Tři sýkory ve fázi 2b se stimuly v těsné blízkosti odpověďových míst zvládaly úlohu po 25 sezeních s úspěšností 40-70% (viz výsledky experimentu na monitoru). Srovnatelné úspěšnosti (40-60%) dosáhly i sýkory McGregor & Healy (1999) v nejsložitější fázi jejich experimentu. Sýkory tak zvládly obě náročné úlohy s podobnou úspěšností.

Naše úloha tedy patří ke kognitivně náročným pro řadu druhů (Nekovářová et al. 2006, Štorchová 2010) a pro sýkory úspěšnost v úloze ukazovala na individuální rozdíly v kognitivních schopnostech (shodně u holubů Štorchová 2010). Poslední fázi úlohy byla schopna vyřešit jen malá část původně trénovaných sýkor (tři z původních 12). Zarážející je i malý počet vytrénovaných sýkor v mnoha jiných podobně náročných kognitivních úlohách, kde jsou výsledky často založené na výkonech několika jedinců (čtyř v případě McGregor & Healy, 1999, osmi v Biegler et al., 2001). Je otázkou, zda autoři od počátku trénovali tak málo jedinců, nebo zda uvádějí jen konečné počty úspěšných. Individualita kognitivních schopností patrná zvláště u divokých ptáků tak může hrát zásadní roli už vzhledem k existující personalitě (Carere & Locurto, 2011).

5. Literatura

Astié, A. A., Kacelnik, A., & Rebores, J. C. (1998). Sexual differences in memory in shiny cowbirds. *Animal Cognition*, 1, 77-82.

Balda, R., & Kamil, A. (2006). The ecology and life history of seed caching corvids. In M. F. Brown and R. G. Cook (Eds.), *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches*. [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/balda/

Batty, E. R., Bloomfield, L. L., Spetch, M. L., Sturdy, C. B. (2009). Comparing black-capped (*Poecile atricapillus*) and mountain chickadees (*Poecile gambeli*): use of geometric and featural information in a spatial orientation task. *Animal Cognition*, 12, 633-641.

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 of the United States of America*, 98, 6941-6944.

Bond, A. B., Cook, R. G., & Lamb, M. R. (1981). Spatial memory and performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, 9, 575-580.

Bovet, D., & Vauclair, J. (2000). Picture recognition in animals and humans. *Behavioural Brain Research*, 109, 143-165.

Brodbeck, D. R. & Shettleworth, S. J. (1995). Matching location and color of a compound stimulus - comparison of a food-storing and a nonstoring bird species. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 64-77

Brodbeck, D. R. (1994). Memory for spatial and local cues - A comparison of a storing and a non-storing species. *Animal Learning & Behavior*, 22, 119-133.

Carere, C., & Locurto, C. (2011). Interaction between animal personality and animal cognition. *Current Zoology*, 57, 491-498.

Cerella, J. (1980). The pigeon's analysis of pictures. *Pattern Recognition*, 12, 1-6.

Clayton, N. S. (1995). Development of memory and the hippocampus: comparison of food-storing and nonstoring birds on a one-trial associative memory task. *Journal of Neuroscience*, 15, 2796-2807.

Clayton, N., & Krebs, J. R. (1994). Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 174, 371-379.

Colombo, M., Broadbent, N. (2000). Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 24, 465-484.

- Dolins, F. L., & Mitchell, R. W. (2010). *Spatial Cognition, Spatial Perception: Mapping the Self and Space*. Cambridge University Press.
- Gallistel, C. R. (1989). Animal cognition: The representation of space, time and number. *Annual Review of Psychology*, 40, 155-189.
- Gray, E. R., BloomWeld, L. L., Ferrey, A., Spetch, M. L., Sturdy, C. B. (2005) Spatial encoding in mountain chickadees: features overshadow geometry. *Biology Letters*, 1, 314-317.
- Healy, S. D. (2005). Memory for objects and positions: delayed non-matching-to-sample in storing and non-storing tits. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 48, 179- 191.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. (1992). Comparing spatial memory in two species of tit: Recalling a single positive location. *Animal Learning and Behavior*, 20, 121-126.
- Herrnstein, R. J., & Loveland, D. H. (1964). Complex visual concept in the pigeon. *Science*, 146, 549-551.
- Herz, R. S., Zanette, L., Sherry, D. F. (1994). Spatial cues for cache retrieval by black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, 48, 343-351.
- Hilton, S. C., & Krebs, J. R. (1990). Spatial memory of four species of Parus: performance in an open-field analogue of a radial maze. *Quarterly Journal of Experimental Psychology B*, 42, 345-368.
- Cheng, K. & Spetch, M. L. (2001). Landmark-based spatial memory in pigeons. In R. G. Cook (Ed.), *Avian visual cognition* [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/avc/cheng/
- Cheng, K. (1986). A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, 23, 149-178.
- Cheng, K., & Newcombe, N. S. (2006). Geometry, features, and orientation in vertebrate animals: A pictorial review. In M. F. Brown and R. G. Cook (Eds.), *Animal Spatial Cognition: Comparative, Neural, and Computational Approaches*. [On-line]. Available: www.pigeon.psy.tufts.edu/asc/cheng/
- Jones, J. E., Antoniadis, E., Shettleworth, S. J., & Kamil, A. C. (2002). A comparative study of geometric rule learning by nutcrackers (*Nucifraga columbiana*), pigeons (*Columba livia*), and jackdaws (*Corvus monedula*). *Journal of Comparative Psychology*, 116, 350-356.
- Kamil, A. C., & Cheng, K. (2001). Way-finding and landmarks: The multiple-bearings hypothesis. *Journal of Experimental Biology*, 204, 103-113.

- Kelly, D. M., & Spetch, M. L. (2004). Reorientation in a two-dimensional environment: II. Do pigeons (*Columba livia*) encode the featural and geometric properties of a two-dimensional schematic of a room? *Journal of Comparative Psychology*, 118, 384-395.
- Kelly, D. M., Spetch, M. L., & Heth, C. D. (1998). Pigeon's encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. *Journal of Comparative Psychology*, 112, 259-269.
- Krebs, J. R. (1990). Food-storing birds: Adaptive specialization in brain and behaviour? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B*, 329, 153-160.
- Krebs, J. R., Healy, S. D., Shettleworth, S. J. (1990). Spatial memory of Paridae: comparison of a storing and a non-storing species, the coal tit, *Parus ater*, and the great tit, *P. major*. *Animal Behaviour*, 39, 1127-1137.
- 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, 1388-1392.
- LaDage, L. D., Roth, T. C., Fox, R. A., Pravosudov, V. V. (2009). Flexible cue use in food-caching birds. *Animal Cognition*, 12, 419-426.
- Macphail, E. M., & Bolhuis, J. J. (2001). The evolution of intelligence: adaptive specializations versus general process. *Biological Reviews*, 76, 341-364.
- McGregor, A. & Healy, S. D. (1999). Spatial accuracy in food-storing and nonstoring birds. *Animal Behaviour*, 58, 727-734.
- Morris, R. G. M. (2001). Episodic-like memory in animals: psychological criteria, neural mechanisms and the value of episodic-like tasks to investigate animal models of neurodegenerative disease. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 356, 1453-1465.
- Nekovarova, T., Nedvidek, J., Bures J. (2006a). Spatial choices of rats based on abstract visual information: pattern- or configuration-discrimination? *Behavioural Brain Research*, 172, 264-271.
- Nekovarova, T., Nedvidek, J., Bures, J. (2006b). Spatial choices of macaque monkeys based on abstract visual stimuli. *Behavioural Brain Research*, 174, 93-100.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. (1978). *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford University Press.
- Pravosudov, V. V., & Clayton, N. S. (2002). A test of the adaptive specialization hypothesis: population differences in caching, memory, and the hippocampus in black-capped chickadees (*Poecile atricapilla*). *Behavioral Neuroscience*, 116, 513-522.

- Rehkamper, G., Haase, E., Frahm, H. D. (1988). Allometric comparison of brain weight and brain structure volumes in different breeds of the domestic pigeon. *Brain, Behavior and Evolution*, 31, 141-149.
- Roberts, W. A., & Van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons on the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 11, 241-260.
- Sherry, D. F. & Vaccarino, A. L. (1989). Hippocampal aspiration disrupts cache recovery in black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, 103, 308-318.
- Sherry, D. F. (1989). Food storing in the paridae. *Wilson Bulletin*, 101, 289-304.
- Sherry, D. F., Vaccarino, A. L., Buckenham, K., Herz, R. S. (1989). The hippocampal complex of food-storing birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 4, 308-317.
- Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior* [2nd ed.]. Oxford University Press.
- Spetch, M. L. (1990). Further studies of pigeons' spatial working memory in the open-field task. *Animal Learning & Behavior*, 18, 332-340.
- Spetch, M. L. (1995). Overshadowing in landmark learning: Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 166-181.
- Spetch, M. L., & Mondloch, M. V. (1993). Control of pigeons' spatial search by graphic landmarks in a touch-screen task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 19, 353-372.
- Spetch, M. L., & Wilkie, D. M. (1994). Pigeons' use of landmarks presented in digitized images. *Learning and Motivation*, 25, 245-275.
- Spetch, M. L., Edwards, C. A. (1986). Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *Journal of Comparative Psychology*, 100, 266-278.
- Spetch, M. L., Edwards, C. A. (1988). Pigeons', *Columba livia*, use of global and local cues for spatial memory. *Animal Behaviour*, 36, 293-296.
- Spetch, M. L., Cheng, K., & Macdonald, S. E. (1996). Learning the configuration of a landmark array I: Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Comparative Psychology*, 110, 55-68.
- Spetch, M. L., Cheng, K., & Mondloch, M. V. (1992). Landmark use by pigeons in a touch-screen spatial search task. *Animal Learning & Behavior*, 20, 281-292.

Spetch, M. L., Cheng, K., Macdonald, S. E., Linkenhoker, B. E., Kelly, D. M., & Doerkson, S. R. (1997). Learning the configuration of a landmark array: II. Generality across search tasks. *Journal of Comparative Psychology*, 111, 14-24.

Štorchová, Z. (2010). Kognitivní funkce ptáků, založené na abstraktních zrakových stimulech. Diplomová práce, PřF UK.

Tinbergen, N. (1932/1972). On the orientation of the digger wasp *Philanthus triangulum* Fabr. I. In *The Animal in its World*, ed. N. Tinbergen, 1, 103-127. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Tolman E. C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55, 189-208.

Wasserman, E. A., Kirkpatrick-Steger, K., Van Hamme, L. J., & Biederman, I. (1993). Pigeons are sensitive to the spatial organization of complex visual stimuli. *Psychological Science*, 4, 336-341.

Weisman, R. G., & Spetch, M. L. (2010). Determining when birds perceive correspondence between pictures and objects: a critique. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 5, 117-131.

Zentall, T. R., Steirn, J. N., & Jackson-Smith, P. (1990). Memory strategies in pigeons' performance of a radial-arm-maze analog task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 16, 358-371.