

**Česká zemědělská univerzita v Praze**

**Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů**

**Katedra obecné zootechniky a etologie**



**Schopnost psů zapamatovat si umístění skryté potraviny na základě předchozího označení ukazovacím gestem**

**Bakalářská práce**

**Autor práce: Milan Věrtelář**

**Obor studia: Kynologie**

**Vedoucí práce: Ing. Milena Santariová, Ph.D.**

© 2018 ČZU v Praze

### **Čestné prohlášení**

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci: schopnost psů zapamatovat si umístění skryté potraviny na základě předchozího označení ukazovacím gestem, jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4.2018

---

## **Poděkování**

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Mileně Santariové, Ph.D., která se po dobu vzniku této bakalářské práce stala majákem, jenž mě provázel na této strastiplné cestě. Oceňuji především její lidský, ale zároveň profesionální přístup. Dále bych chtěl jmenovitě poděkovat Mgr. Nicole Vinklové, která se mnou absolvovala téměř všechny části níže prezentovaného pokusu. V neposlední řadě musím poděkovat své rodině a přátelům za porozumění a podporu během celého studia.

## **Schopnost psů zapamatovat si umístění skryté potravy na základě předchozího označení ukazovacím gestem**

### **Souhrn:**

Na paměť bývá nejčastěji nahlíženo jako na schopnost vědomě nebo bezděčně ukládat informace či prožité události, jež mohou být v budoucnu znovu vyvolány (Immelmann a kol., 1992). Dodnes však není komplexně vysvětlena (Koukolík, 2012). Jednotlivé paměťové teorie vysvětlují pouze určité stránky paměti. S pamětí úzce souvisí učení, díky kterému se vytvářejí dlouhodobé paměťové stopy, které jsou tím silnější, čím více byly spojeny s emočním prožitkem (Squire, 1987). Nejčastěji bývá paměť dělena podle doby trvání paměťové stopy na dlouhodobou a krátkodobou (pracovní/operační), přičemž dlouhodobá paměť se dále rozděluje na explicitní a implicitní (Nakonečný, 2003). Pracovní paměť lze chápat jako pracovní systém, ve kterém jsou všechny informace uloženy do doby, než jsou zapomenuty nebo jsou naopak uloženy do dlouhodobé paměti (Hort a kol., 2007).

V průběhu této studie byly testovány schopnosti pracovní paměti psů. Cílem bylo ověřit, jak dlouho si je pes schopen pamatovat místo ukryté potravy, které bylo před tím označeno ukazovacím gestem člověka. To bylo testováno tak, že pod dva hrnky byla schována potrava a osoba klečící uprostřed mezi nimi ukázala na jeden z hrnků nataženou rukou. Pes se nejdříve metodou pokusu omylu naučil reagovat na ukazovací gesto. Poté byl naučen, že na daný povel může vyrazit směrem k hrnku. Pokud se vydal správným směrem, klečící osoba ho odměnila tak, že zvedla hrnek a dovolila psovi vzít si ukrytou potravu z pod hrnku. Do experimentu byli zařazeni pouze psi, kteří prošli bezchybně přezkoušením a prokázali schopnost vydat se správným směrem k hrnku, na který klečící osoba ukázala. Čas, který uplynul od ukázání na hrnek po vypuštění psa, byl postupně prodlužován. Při každém testování byli psi nejdříve několikrát vypuštěni bezprostředně po ukazovacím gestu, a pak následoval pokus, kdy byl pes vypuštěn až po určité době. Tato doba se prodlužovala po půl minutách. Od času šest minut byla prodlužována po minutě.

Bylo prokázáno, že psi jsou si schopni spolehlivě pamatovat umístění skryté potravy, na základě předchozího označení ukazovacím gestem, až po dobu čtyři minuty. S delší časovou prodlevou klesala u některých testovaných psů úspěšnost značení pod hranici náhody. Pouze jeden pes byl bezchybný až do retenčního času osm minut.

**Klíčová slova:** pes, paměť, ukazovací gesta

# **The ability of dogs to memorize the location of hidden food based on previous indications pointing gesture**

## **Summary**

Memory is most often seen as the ability to consciously or inadvertently store information or events that can be reoccupied in the future (Immelmann et al., 1992). However, it is not fully explained yet (Koukolík, 2012). Each of the memory theories explains only certain part of memory. Memory is closely related to learning, which creates long-term memory tracks. The more they are associated with the emotional experience, the stronger they get (Squire, 1987). Most often, the memory is divided by the duration of the memory track to long-term and short-term (working/operational), where long-term memory is further divided into explicit and implicit (Nakonečný, 2003). Working memory can be understood as a working system in which all information is stored until it is forgotten or stored in long-term memory (Hort et al., 2007).

During this study, the dogs' working memory capabilities were tested. The aim was to verify how long the dog can remember the place of hidden food that was previously marked by a human gesture. The test was performed by placing food underneath two cups, and a person kneeling in between them pointed at one cup with his hand extended. First, the dog has learned to respond to the gesture by the method of trial and error. He was then taught that he can go towards the cup on command. If he went in the right direction, the kneeling person rewarded him by picking up the mug and allowing the dog to take the hidden food from beneath the mug. Only the dogs who have passed the test flawlessly and demonstrated the ability to go in the right direction to the mug that the kneeling person had shown them were included in the experiment. The time that elapsed since the showing of the mug until the dog was released was gradually extended. In each test, dogs were for the first few times released immediately after the gesture, and then another attempt followed when the dog was released after a certain period. This period was each time extended by half a minute. From six minutes on the period was getting prolonged by a minute.

Dogs have shown the ability to reliably remember the placement of the hidden food for up to four minutes based on the previous targeting using pointing gesture. With a longer time lag, the rate of successful targeting had in some of the tested dogs decreased below the limit of coincidence. Only one dog performed flawlessly until the eight-minute retention time was reached.

**Keywords:** dog, memory, pointing gesture

## Obsah

1 Úvod.....	1
2 Vědecká hypotéza a cíl práce .....	2
3 Literární rešerše.....	3
3.1 Fáze paměťového procesu.....	3
3.2 Krátkodobá (pracovní) paměť .....	5
3.3 Dlouhodobá paměť .....	8
3.3.1 Deklarativní paměť .....	11
3.3.1.1 Sémantická paměť .....	12
3.3.1.2 Epizodická paměť .....	13
3.3.2 Nedeklarativní paměť .....	18
3.3.2.1 Pavlovské podmiňování.....	20
3.4 Neurobiologie paměti.....	22
3.5 Ukazovací gesta .....	24
4 Materiál a metody .....	26
4.1 Materiál .....	26
4.2 Použití psi.....	26
4.3 Metodika pokusu.....	26
5 Výsledky .....	29
6 Diskuze.....	31
7 Závěr .....	33
8 Použitá literatura .....	34
9 Seznam obrázků, tabulek a grafů .....	40
10 Přílohy .....	41

# 1 Úvod

Mnoho majitelů psů by jistě odpřisáhlo, že zrovna jejich pes si je schopen zapamatovat, kde zahrabal kost či kde si v lese položil klacek, který bezostyšně druhý den znovu našel. Tento „důkaz“ jistě není jediným odrazem paměťových schopností psů. Při hlubším bádání však narazíme na mantinely již při samotné snaze paměť definovat. Výkladový slovník etologie hovoří o paměti jako o schopnosti uložení si informací, jež mohou být v budoucnu opětovně vyvolány (Immelmann a kol., 1992). Uložené informace jsou důsledkem předcházejícího učení organismu. Některé novější slovníky připodobňují paměť ke kejklíři, který je najednou ve vzduchu schopen udržet šest míčků (Samuel, 2002). Squire (1987) říká, že učení je proces získávání nových informací, zatímco paměť se vztahuje k přetrvávání naučeného ve stavu, který může být vybaven později. Paměťová stopa se projevuje tím výrazněji, čím více je spojena s emocemi.

Je tedy zřejmé, že paměť stále není komplexně vysvětlena. Jednotlivé paměťové teorie vysvětlují pouze určité stránky paměti. V současnosti je paměť klasifikována různými podobami systému, jehož součástí jsou vzájemně interaktivní. (Koukolík, 2012).

Vypracovaná práce s pamětí úzce souvisí, a proto této schopnosti byla věnována prakticky celá část literární rešerše. Experiment, který je prezentován ve druhé části bakalářské práce, byl realizován za účelem prokázání pracovní paměti u psů. Předlohou byly zjištění Claudie Fugazza a kol., kteří mezi lety 2014 a 2015 prokázali přítomnost deklarativní paměti u psů pomocí modifikované metody „Do as I do“. Pracovní paměť psů byla zkoumána pomocí metody „object-choice task“, kterou při výzkumu mezidruhové interakce poprvé u psů využil Ádam Miklósi (1998). Tato metoda je založena na tom, že si má testované zvíře, pomocí předchozí náповědy (ukazovací gesto), vybrat jeden z hrnků, pod kterým je ukryta potrava. Použité retenční časy, vyplývají z uveřejněných studií C. Fugazza z roku 2014 a S. Fiseta z roku 2013.

## 2 Vědecká hypotéza a cíl práce

**Cílem** práce bylo ověřit, jak dlouho si je pes schopný zapamatovat místo ukryté potravy označené ukazovacím gestem člověka.

**Hypotéza:** Psi si dokáží pamatovat umístění skryté potravy pod jedním ze dvou dnem vzhůru otočených hrnků po dobu minimálně čtyř minut. S prodlužujícím se retenčním časem bude úspěšnost psů klesat.



## 3 Literární rešerše

### 3.1 Fáze paměťového procesu

Nakonečný (2003) a Matlin (2005) chápe paměť jako třífázový proces **vštěpování** (encoding), **uchování** (retence, storage) a **vybavování** si zkušeností (retrieval, reprodukce). Poslední, „čtvrtou“ fází je zapomínání, fyziologické vyhasínání (Baddeley, 1999).

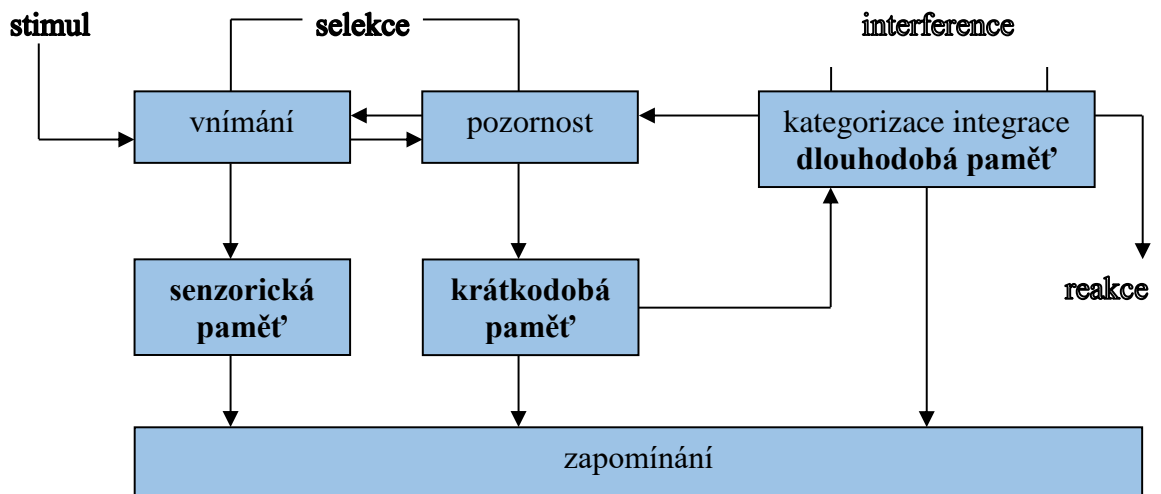
Během **vštěpování** je informace ze sensorických vstupů (čich, hmat, zrak atd...) přepisována do podoby mentální reprezentace (znovu zpřítomnění) a upravena tak takovým způsobem, aby ji byla schopná lidská mysl zpracovat (Matlin, 2005). Bouček (2001) chápe vštěpování jako schopnost paměti přijmout nové informace. Paměť je tak neustále v pohotovostním režimu. Vštěpování je spojeno s krátkodobou pamětí a je ovlivněno jak celkovým stavem organismu, tak pozorností, která je věnována okolním událostem. Nejvyšší schopnost vštěpování si nové informace je během dětství; u psa ve štěněčím stádiu. Schopnost vštěpovat si nové informace v dospělosti a s postupujícím stárnutím klesá. Moxon (2000) dodává, že k procesu vštěpování nemůže docházet u všech informací, které smyslové receptory zachytí. Došlo by k přehlcení organismu informacemi. Musí tak existovat proces selekce informací působících na organismus.

Druhým krokem v paměťovém procesu je **uchování** poznatků. Retence není chápána jako pasivní paměťový proces, protože informace, jež jsou v paměti uloženy, jsou nadále zpracovávány a propojovány do souvislostí (Matlin, 2005). Informace, které jsou v paměti uchovávány, ve většině odpovídají dřívějším zkušenostem a prožitkům (Sternberg a Sternberg, 2013). V paměti se tak lépe uchovávají osobní životní prožitky (první láska, karierní úspěchy apod.). Podle Boučka (2001) je pro správné uchování informace důležitá vnitřní motivace. Schopnost konzervace (uchování paměťové stopy beze změny) bývá zachována i ve vyšším věku.

Proces **reprodukce** (vybavování si) vzpomínky z dlouhodobé paměti má podle Matlin (2005) dvě základní formy: znovupoznání (recognition) a spontánní vybavování (recall). Uchovaná informace je opět zpracována ve vědomí a může být znovu použita. Baddeley (1999) nazývá úmyslné vybavování vzpomínek jako zpětné získávání informací. Bouček (2001) říká, že vybavování si informací významně souvisí s psychickým stavem jedince – zda je unavený; jak moc je koncentrovaný; jaké prožívá emoce apod. Během vybavování si vzpomínky hraje také důležitou roli situace, během které si jedinec danou vzpomínku uložil. Pokud měl během

získávání vzpomínky špatnou náladu, tak si lépe vybavuje negativní informace a naopak (Hort a kol., 2007).

**Zapomínání** je důležitý proces a dochází k němu podle Baddeleyho (2002) ze dvou důvodů. Prvním z nich je rozpad paměťové stopy a druhým důvodem je interference, což je narušení jedné paměťové stopy jinou. Tulving říká, k interferenci (narošování) vodítek vybavování dochází dříve než k interferenci samotné paměťové stopy.



Obrázek č. 1. Průběh zpracování informací v paměti (Nakonečný, 2003)

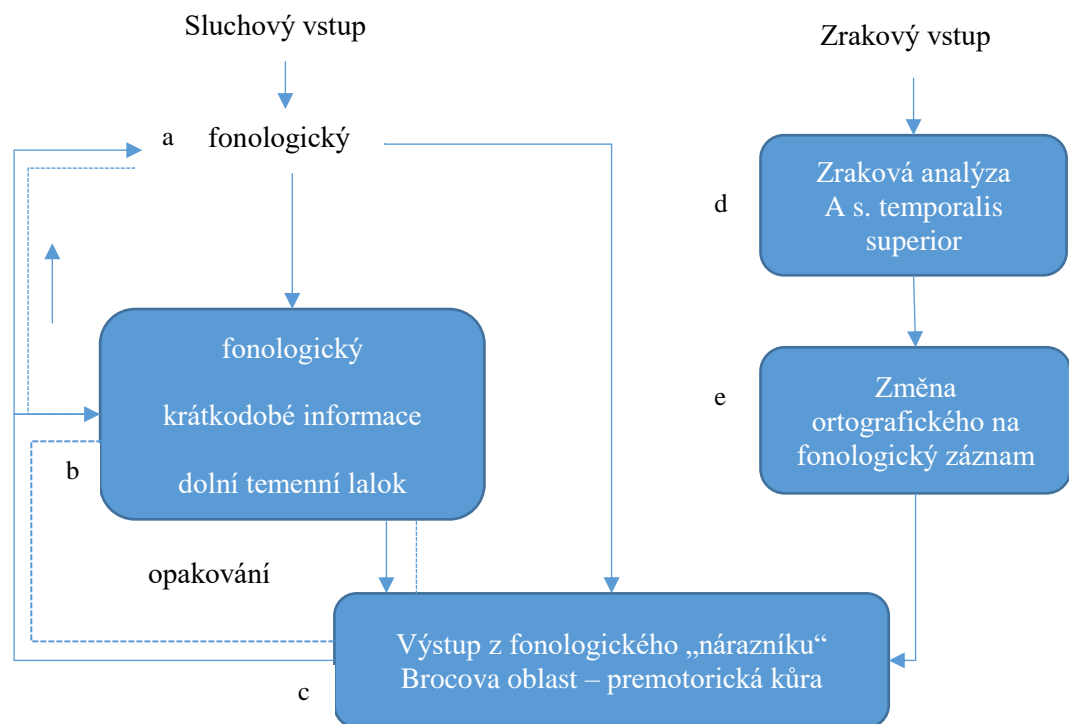
## 3.2 Krátkodobá (pracovní) paměť

Krátkodobou paměť (short-term memory) lze chápat jako pracovní systém, ve kterém jsou všechny informace uloženy do doby, než jsou zapomenuty nebo jsou naopak uloženy do dlouhodobé paměti. Krátkodobá paměť vyžaduje aktivní a vědomou účast, a proto je explicitní a deklarativní (Klenerová a Hynie, 2010). Je pro ni typické relativně krátké uchování informace v řádech od několika sekund po několik málo minut (Samuel, 2002). Křivohlavý a Preiss (2009) dělí krátkodobou paměť na ultrakrátkou, která dokáže udržet informace ne déle než patnáct sekund, střednědobou, v níž informace setrvá až osm hodin, a nakonec čerstvou krátkodobou paměť, kde se informace může uložit až na několik dnů. Krátkodobou paměť charakterizuje přechodnost, která umožní začlenění informace do dlouhodobé paměti. (Hort a kol., 2007)

Samuel (2002) říká, že krátkodobá paměť závisí na míře pozornosti a má své limity. Jeden ze zakladatelů kognitivní psychologie, George Miller, přišel v polovině padesátých let s hypotézou, že se kapacita krátkodobé paměti pohybuje kolem „magického čísla  $7 \pm 2$ “ (Miller, 1956). Tímto číslem vyjádřil množství informací, které si je běžný člověk schopen do pracovní paměti uložit. Jedním prvkem se však nemusí být pouze jedna číslice, ale může se jím stát například celý letopočet, který má pro daný národ hlubší význam (Nakonečný, 2003). V případě českého národa mohou jako příklad sloužit letopočty 1415, kdy byl upálen Mistr Jan Hus či rok 1918, ve kterém byla založena Československá republika. Platí, že pokud je osoba vyrušována či pokud se nachází v hlučném prostředí, ve kterém se není schopna soustředit, tak míra schopnosti udržet si v krátkodobé paměti informaci klesá. Totéž platí i u psů. Pokud byli během pokusu, který bude popsán níže v praktické části bakalářské práce, vyrušeni, tak se jejich úspěšnost snížila. Limity, jež tento druh paměti má, jsou závislé i na věku psa. Bylo popsáno, že se zvyšujícím se věkem paměťové schopnosti klesají. (Wallis et al. 2016). Stejně jako u člověka, tak i psů lze krátkodobou paměť zlepšit. Tento fenomén popisuje studie Josepha A. Arauja (2008), v níž byly popsány lepší se paměťové schopnosti u 180 bíglů ve věku jedenáct a více let, kterým byla podávána látka na zlepšení paměti obsahující mimo jiné i ginkgo bilobu.

Z neuropsychologického hlediska má krátkodobá (pracovní) paměť tři složky: fonologickou smyčku, vizuospeciální náčrtník a centrální řídicí složku (viz obrázek č. 2) (Koukolík, 2012). Centrální řídicí složka zodpovídá za zaměření pozornosti a její činnost probíhá v mozkové kůře čelního laloku. Aktivita korových oblastí roste úměrně se zvyšující se zátěží pracovní paměti (Matlin, 2005). Vizuospeciální náčrtník svojí činností souvisí s aktivací zrakové kůry týlních laloků i kůry temenních a čelních laloků. Koukolík (2012) říká, že si jeho činnost lze představit jako tabulku, na kterou se rychle napíše křídou data, která jsou po krátké

době smazána a její místo je uvolněno pro zápis dalších dat. Poslední částí pracovní paměti je fonologická smyčka, což je systém, v němž se ukládají zvukové, neřečové a řečové informace, které se, pokud nejsou opakovány, vytrácejí z paměti během dvou až tří sekund (Koukolík, 2012). Fonologická smyčka se vyvinula během evoluce za účelem osvojování jazyka (Baddeley, 1999). Zobrazovací metodou pozitronové emisní tomografie (PET) bylo zjištěno, že činnost fonologické smyčky souvisí s aktivací levostranné kůry v bezprostředním okolí Sylviovy rýhy (Koukolík, 2008).



Obrázek č. 2. Model fonologické smyčky. a = fonologická analýza, b = databáze krátkodobých informací, c = programování řečového výstupu, d = zrakové kódování, e = změna ortografického na fonologický záznam (podle: Baddeley, 2003. In: Koukolík, 2012)

U psů byla krátkodobá paměť zkoumána pomocí pokusů. Fiset a kol. (2003) například testovali, jak dlouho si psi dokáží zapamatovat, kde něco zmizelo, za pomoci metody vizuálního přemístění. Nejdříve se pes musel naučit, že jeho oblíbená hračka či pamlssek je schován za jednu z čtyř stejných krabic. Pes nejprve sledoval experimentátora, jak hračku schovává, a bezprostředně poté si pro ni mohl dojít. Jakmile začali jednotliví psi chodit pro hračku za správnou krabicí a neprohledávali jednotlivé krabice náhodně, mohl experimentátor otestovat, jak dlouhou dobu si jsou schopni danou informaci zapamatovat. Ve druhé části pokusu byla ihned po umístění hračky za krabicí mezi psa a krabicí umístěna zástěna, tudíž si pes musel zapamatovat, za kterou krabicí se hračka nachází. Po časovém intervalu, který se v průběhu

pokusu zvyšoval z 0 sekund, přes 10, 30, 60 sekund až po maximálních 240 sekund, se mezi psem a krabicí odstranila zástěna a pes měl vyrazit právě za tou krabicí, za kterou byla hračka schována. Výsledky testování ukázaly, že pokud byla zástěna odstraněna po 0 až 10 sekundách, tak byla většina psů schopna označit správnou krabicí, za kterou je hračka. S postupujícím zvyšováním časového intervalu však úspěšnost klesala až k hranici náhody.

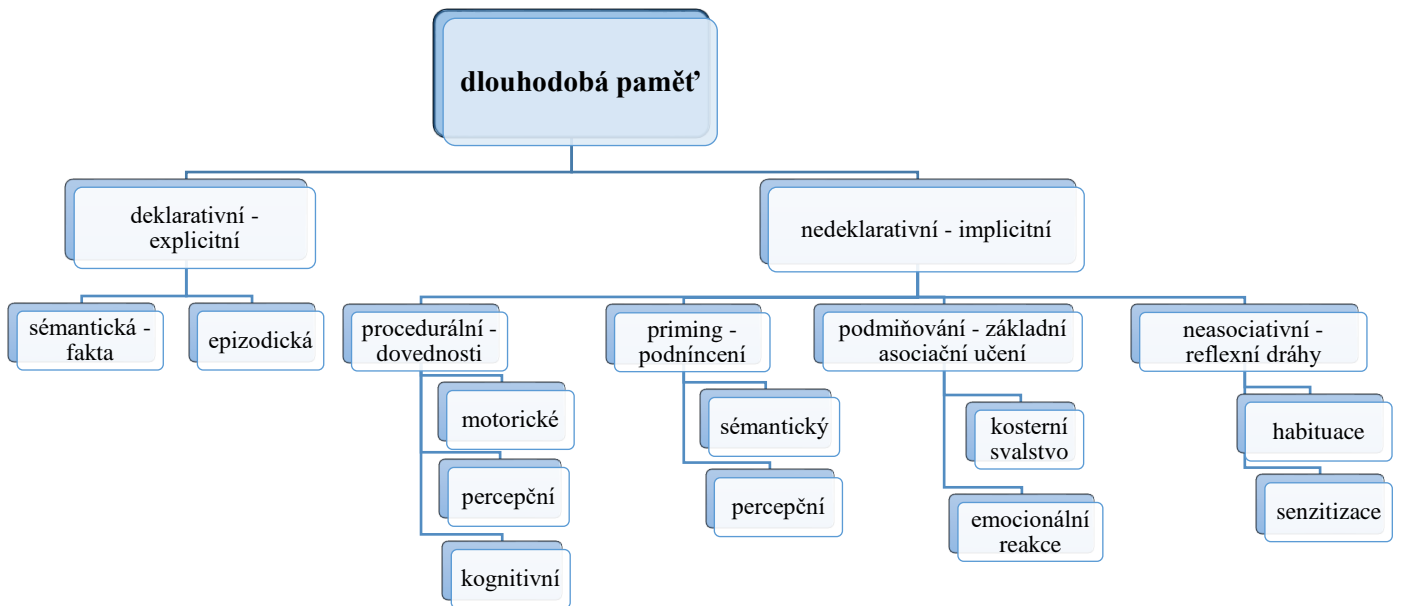
### 3.3 Dlouhodobá paměť

Nakonečný (2003) říká, že informace, které jsou pro organismus významné, jsou přesunuty z krátkodobé paměti do dlouhodobé. Hort a Rusina (2007) vymezili tři možnosti, co se s informacemi z krátkodobé paměti může stát. Většina informací z krátkodobé paměti mizí a nikde se neuloží, neboť není zapotřebí. Další část se může přesunout do paměťového registru a poslední část krátkodobé paměti může přejít cestou konsolidace do dlouhodobé paměti.

Úkolem dlouhodobé paměti je uchovávání obrovského množství informací, jejichž množství může být až neomezené (Atkinson a kol. 1968). Naše zkušenosti, zážitky, dovednosti či vzpomínky na dětství si uchováváme díky dlouhodobé paměti. Informace, které jsou v ní uložené, nám mohou být k dispozici po celý život. Někteří vědci se domnívají, že vzpomínky uložené v dlouhodobé paměti nejsou nikdy zapomenuty, pouze jsou časem hůře dostupné (Baddeley, 1999). Takováto tvrzení však vyvrací jiní vědci, kteří říkají, že některé informace jsou téměř jistě zapomenuty, a tedy i ztraceny (Nolen a Hoeksema a kol., 2012).

Z neurobiologického hlediska mají vzpomínky uložené v dlouhodobé paměti různý mozkový substrát, viz tabulka číslo 2. (Willingham, 1997).

Dlouhodobá paměť bývá členěna na deklarativní a nedeklarativní, které se od sebe odlišují – viz tabulka číslo 1. K tomuto rozdělení došlo na základě zkušeností z klinické praxe. Někteří pacienti, kteří trpěli ztrátou paměti, se totiž byli schopni učit novým věcem, ačkoliv si nebyli schopni vzpomenout, že k učení došlo (Baddeley, 2012). Již na počátku dvacátého století si to, že se na dlouhodobou paměť nedá nahlížet jako jednosložkový systém, uvědomoval Clapadére, který popsal případ jeho amnestické pacientky. Ta nepoznávala jeho tvář a každý den se mu představovala s podáním ruky. Clapadére se domníval, že musí existovat více složek dlouhodobé paměti, a tak do své dlaně před představením se pacientce ukryl špendlík a pacientku píchnul. Druhý den si pacientka sice opět nepamatovala doktorovu tvář či jméno, ale odmítla mu podat ruku na pozdrav (Eysenck a Mark, 2008). Na základě tohoto případu bylo tedy zřejmé, že určitá část paměťové oblasti zůstala neporušená a že byla schopna si vytvořit novou paměťovou stopu, nezávislou na deklarativní složce paměti. Rozdělení částí dlouhodobé paměti podle jednotlivých složek je znázorněno na obrázku č. 3.



Obrázek č. 3. Taxonomie dlouhodobé paměti. (volně dle Squire, Knowlton, 1995)

<b>Paměť</b>	<b>Deklarativní</b>	<b>Nedeklarativní</b>
Synonyma	Explicitní, u zvířat – kognitivní učení	Implicitní, procedurální, motorická, reflexní
Otázka	Vědět kdo, co?	Vědět jak?
Druh	Epizodická – autobiografická, příhody, děje Sémantická – znalosti a fakta	Motorické dovednosti, percepční schémata (lyžování, řeč), podmíněné reflexy, emoční paměť, učení návykům, priming, podmíněná chuťová averze, habituace a senzitivace
Specifika	Je možno ji vědomě vybavit	Nepřístupná vědomému vybavení
	Může být vytvořena jednorázově	Vytváří se opakovaným učením
	Dosažitelná z více struktur	Uplatňuje se uvnitř jednoho systému
	Informace může být abstraktní	Uložená informace je vždy konkrétní
	Fylogeneticky mladá	Fylogeneticky stará
	Rozvoj po narození	Rozvoj již v prenatálním období
Role hipokampu	Závislá na funkci hipokampu	Význam bazálních ganglií, mozečku, neokortexu, ne hipokampu

Tabulka č. 1. Charakteristiky deklarativní a nedeklarativní paměti (Hort a Rusina, 2007)

<b>Systém</b>	<b>Funkce</b>	<b>Substrát</b>
Explicitní (deklarativní) paměť	Vědomá paměť pro fakta a události	Vnitřní oblasti spánkových laloků, diencefalon
Pracovní paměť	Udržuje aktivitu ostatních reprezentací	Prefrontální kůra
Priming	Ladí percepční a koncepční reprezentace	Týlní, spánková, čelní kůra
Motorické dovednosti	Učení novým dovednostem	Striatum
Klasické podmiňování	Vztah mezi podnětem a motorickou odpovědí	Mozeček
Emoční podmiňování	Vztah mezi podnětem a emoční odpovědí	Amygdala

Tabulka č. 2. Paměťové systémy v mozku. V sloupci substrát jsou zúžené profily neurokognitivních sítí velkého rozsahu (Willingham, 1997)



### 3.3.1 Deklarativní paměť

Squire (2009) říká, že deklarativní paměť je paměť pro **fakta** a **události**. Obsahy deklarativní paměti pro **fakta** jsou přirovnávány k obsahům hesel encyklopedického slovníku. Jednotlivá hesla v této imaginární encyklopedii představují jak vědomosti nabyté během studijních let, tak i přehled o aktuálním společenském dění. Tento druh paměti byl nazván **sémantickou pamětí**. Sémantická paměť není závislá na kontextu, není pro ni důležité znát souvislosti (čas a prostor).

Obsahy deklarativní paměti pro **události** jsou vázané na naše konkrétní vzpomínky, které se udály na určitém místě a v určitém čase. Tento druh deklarativní paměti se nazývá **epizodická paměť**. Charakterizuje ji vztah ke časoprostorovému kontextu, kdežto sémantická paměť není na kontextu závislá (Koukolík, 2012).

### 3.3.1.1 Sémantická paměť

Obsahem sémantické paměti jsou fakta, pojmy, významy slov i znalost předmětů. Tento druh deklarativní paměti není závislý na kontextu, není tedy vázán na konkrétní čas a prostor. Samuel (2002) říká, že jsou v ní uloženy znalosti o světě (barva trávy, vůně růže), geometrické i matematické poučky, znalosti typu, kdo vynalezl lodní šroub apod. Obsahům sémantické paměti se musíme vědomě učit (Koukolík, 2012; Bureš, 2002).

Jelikož zvířata nedisponují verbálními schopnostmi, tak u nich není možné tento druh paměti prokázat. Sémantická paměť je tak považována za ryze lidskou (Tulving, 1972).

Sémantická paměť se zdá být oproti epizodické více odolná vůči vlivu stárnutí. Setkáváme se tak s trendem, kdy až do věku 65 let pozorujeme pozitivní efekt na sémantické znalosti. S přibývajícím věkem však možnosti ukládání nových informací do sémantické paměti slábnou (Nyberg a kol., 2003). Nejčastější příčinou narušení sémantické paměti je pak Alzheimerova nemoc (Klenerová a Hynie, 2010).

Zdá se, že vybavování si informací (dat) ze sémantické paměti je také závislé na stáří dané informace. Squire a Smith (2009) provedli pokus, během něhož pokládali respondentům na 160 otázek týkajících se mediálních zpráv z uplynulých třiceti let. Bylo zjištěno, že při vybavování těchto informací klesá aktivita mediálních temporálních oblastí, hipokampu, amygdaly a temporální polární kůry tím víc, čím je paměťový záznam starší více než 12 let. Naopak, čím byla zpráva starší, tím byla zaznamenána vyšší aktivita kůry čelního, spánkového a temenního laloku. Je tedy zřejmé, že stáří informace má při vybavování vliv na různé části mozku (Koukolík, 2012).

V souvislosti s vybavováním obsahu odlišného charakteru Tulving (1985) rozlišil pojmy pamatovat (remember) a vědět (know). Pokud má jedinec s vybavovanou informací konkrétní, osobní zkušenost, vychází z jejího prožitku, a je si ji schopen spojit s dříve získanými informacemi, tak se k takové informaci váže pojem pamatovat. Rozdíl mezi oběma pojmy (remember a know) tkví v tom, že se k pojmu vědět neváže vlastní prožitek (zkušenost, epizoda).

### 3.3.1.2 Epizodická paměť

Lidé mají schopnost si v paměti uchovat myšlenky, které se vztahují k určité době, času a prostoru. Takovému druhu paměti se říká epizodická paměť, což je pojem, který do světa psychologie zavedl Endel Tulving (1972). Ta nám umožňuje prožívat předešlé události („co“) v určité situaci a čase („kdy“ a „kde“). Tulving (1972) rozlišuje kromě epizodické, také sémantickou paměť, která registruje, organizuje a ukládá informace a fakta o okolním světě a umožňuje jejich opětovné vybavování. Výzkum epizodické paměti je u člověka, díky jeho verbálním schopnostem, oproti zvířatům, značně zjednodušený. Jedním ze způsobů, jak zjistit, zda daná osoba takovou pamětí disponuje, je, zeptat se jí, co měla například včera k večeři. Ve většině případů si subjekt vybaví situaci, během které večeřel a začne nás s ní vypravováním seznamovat. Může se však stát, že pokud by například subjekt každý večer večeřel chleba s máslem, tak by nám okamžitě na otázku: „Co jsi měl včera k večeři?“ bez přemýšlení odpověděl, „chleba s máslem“. V takovém momentě je odpověď automatická, člověk si bez přemýšlení vybaví sémantickou souvislost a epizodickou paměť upozadí. Stejně tak je sémantická paměť využívána při myšlenkových spojeních typu: led je studený, trávník je zelený, oheň pálí apod., avšak epizodická paměť je využita v momentě, kdy si respondent například vzpomene, že se jako mladý propadl do zamrzlého rybníka, přičemž si vybaví celý obraz. V takovém momentě vybavování si jedinec takzvaně cestuje v subjektivním čase. Subjekt je tak při prožívání minulé události schopný autoetického vědomí (Tulving, 1993, Tulving a Markowitsch, 1998).

Epizodická paměť byla objevena až ve druhé polovině dvacátého století. Ještě před několika dekádami paměť byla popisována jako jednotná funkce, kterou disponuje každý člověk (Koukolík, 2012). Průlom nastal při popisu pacienta M. H., který trpěl těžkými epileptickými záchvaty. V padesátých letech 20. století podstoupil experimentální léčbu na montrealském Neurologickém institutu, jež spočívala v odstranění mediálních částí temporálních (spánkových) laloků (MLT) mozku. (Scoville a Milner, 1957). Mezi MLT patří parahipokampální komplex, parahipokampální gyrus a hipokampální formace. Během operace došlo k odstranění dvou třetin hipokampu čili té části, jež, díky svému tvaru, získala název podle mořského koníka. (Samuel, 2002). Epileptické záchvaty se pacientovi po operaci sice zmírnily, ale k údivu lékařů se u pacienta objevila částečná retrográdní a těžká anterográdní amnézie. Ačkoliv byla pacientova pracovní a procedurální paměť zachována, tak nebyl schopen vytvořit nové dlouhodobé pracovní stopy. V průběhu následujících let bylo na pacientovi H. M. provedeno mnoho pokusů, které se snažily najít souvislost mezi jeho pooperačně

poškozeným mozkiem a jednotlivými složkami paměti. Steinvorth a kol. (2005) například zkoumali hypotézu, zda má H. M. poškozenou více paměť sémantickou (paměť, která slouží k vybavování si aktuálního společenského dění v různých obdobích života) či epizodickou (v vybavování si vlastních zážitků z minulosti). Bylo zjištěno, že vzdálené epizodické vzpomínky byly poškozeny více než sémantické, z čehož vyplývá, že epizodická paměť je přímo závislá na strukturách v mediálních částech temporálních laloků mozku a hipokampu.

Závislost schopnosti epizodické paměti na hipokampu byla prokázána i v jiných případech, kdy došlo k poškození hipokampu. Tulving (2002) například popisuje případ pacienta K. C., který po úrazu hlavy, jenž utrpěl při srážce na motorce, úplně ztratil schopnost epizodické paměti. Měl tak velké problémy se zapamatováním si událostí z každodenního života, avšak jeho vzpomínky z doby před nehodou zůstaly zachovány. Věděl tak, jak se hrají šachy, ačkoliv si nedokázal vybavit, že by je někdy hrál. Nedokázal si však vzpomenout na události ze své vlastní minulosti, což svědčilo o ztrátě epizodické paměti. Po úrazu přišel také o autoetické vědomí. Ztratil tak schopnost takzvaného cestování v čase, které nám umožňuje snít a vytvářet fiktivní příběhy.

Případy neuropatologických pacientů podpořily zájem o výzkum lidského mozku, který s příchodem moderních technologií a výzkumných metod (neuroimaging) umožnil vědcům poznat mnohé své neprozkoumané oblasti. Díky funkční magnetické rezonanci (fMRI) či pozitronové emisní tomografii (PET) je nyní snadnější poznat neurální struktury a aktivitu mozku během jeho činnosti. Bylo tak možné prokázat, že během epizodického vzpomínání je zaznamenána aktivita převážně k oblasti mediálních částech temporálních laloků (MLT) a v oblasti hipokampu (Addis a McAndrews, 2005; Squire a kol., 2004). Hipokampus hraje nejdůležitější roli během epizodické paměti, kdežto kortikální oblasti, jež ho obklopují, mají významnou roli při sémantické paměti (Tulving a Markowitsch, 1998). Další studie také prokázaly, že během epizodické paměti jsou aktivní i přední mozkové laloky (Janowsky a kol., 1989; Shimamura a kol., 1990.)

Zkoumání této paměti u non-verbálních živočichů je značně obtížné. Vědci (Tulving 1984; Suddendorf a Busby, 2003) se domnívali, že epizodickou pamětí jsou obdařeny pouze lidé či že ji zatím není možné potvrdit. Roberts (2008) přišel s hypotézou, že zvířata jsou „zaseknutá v čase“ a nemají smysl pro plynutí času zasahujícího do budoucnosti nebo minulosti. Svou teorii podložil pokusem s potkany v bludišti, kdy zjistil, že potkani mají přehled o tom, kolik času uplynulo od doby, kdy našli kousek sýra, ale nepamatují si, kdy to bylo. V jiné studii (Macpherson a Roberts, 2010) použili osmiramenné bludiště, aby otestovali, jak si psi pamatují umístění čtyř míst, která už předtím navštívili. Zahradili jim čtyři uličky a dovolili jim jít do

těch zbývajících. Po nějaké době psy zavedli zpátky do bludiště, kde pořád ještě zůstávalo jídlo v uličkách, které dosud nenavštívili. Výsledek experimentu prokázal, že psi mají o 40 % horší prostorovou paměť než krysy.

Převrat ve výzkumu epizodické paměti přinesla až studie Claytona a Dickinsona (1998) zabývající se sojkami západními, kteří si dělají zásoby potravin (food storing birds). V této studii bylo prokázáno, že si sojky musí pamatovat, co se stalo v minulosti (ukrytí si červů nebo oříšků), kde se to stalo (levá nebo pravá polovina pokusné aparatury) a kdy se to stalo (před dlouhým nebo krátkým časovým intervalem). I psi jsou schopni dle studie Therese Rehn a Linda J. Keeling (2011) schopni rozlišovat dlouhý a krátký časový interval. Výzkum podrobil zkoumání dvanáct psů, kdy byly pozorovány jejich reakce na příchod jejich majitele domů po určitých časových intervalech (0,5, 2 a 4 hodiny). Bylo zjištěno, že psi více vítají svého pána po delším časovém odloučení (2 hodin), než po krátké době (0,5 hodiny), avšak již při vítání nerozlišují časový interval 2 a 4 hodin. Clayton et al. nazvali tento model www (What-when-where). Nutno zdůraznit, že jelikož epizodická paměť je pamětí dlouhodobou, je při plánování experimentu zapotřebí kontrolovat délku retenčních (schopnost udržení si v paměti) intervalů. To znamená, že délka mezi jednotlivými opakováními pokusu musí být vyšší než jedna minuta (Schwartz a Evans, 2001).

Griffins (2001) říká, že zvíře musí být schopno vyvolat unikátní, přesnou, osobní vzpomínku, co, kdy a kde se to stalo. Jelikož není možné u zvířat zkoumat autoetické vědomí, protože nemluví, tak se Clayton a kol. (1998) rozhodli pojmenovat paměť, kterou objevili u sojek za použití www modelu, episodic-like memory, neboli paměť, která je podobná lidské epizodické paměti. Byla stanovena behaviorální kritéria pro prokázání episodic-like paměti (Clayton a kol., 2003). Tou první je flexibilita epizodické vzpomínky, která umožňuje přizpůsobení chování, na základě již dříve prožité situace v přítomnosti. Druhou podmínkou pro prokázání epizodické paměti je pak integrace vzpomínky, kdy si živočich musí pamatovat co, kde a kdy se stalo, a zároveň tyto informace musí spadat do jedné integrované vzpomínky. To znamená, že pokud si živočich vybaví „co“, měl by si být schopen zároveň vybavit „kdy“ a „kde“ se to stalo. Touto podmínkou by se měl eliminovat případ, kdy si zvíře pamatuje co-kdy-kde jako tři na sobě nezávislé fakty sémantické povahy (Clayton a kol., 2003; Roberts, 2002).

### 3.3.1.2.1 Výzkum deklarativní paměti psů

Topál (2006) chtěl zjistit, zda se Filip (čtyřletý belgický ovčák), bude schopen naučit kopírovat experimentátorovo chování. Nejdříve byl vycvičen vykonat na tři různé povely tři činnosti. Poté pro požadovanou akci nedostal verbální povel, ale experimentátor mu povel předvedl a řekl „Do it!“ (udělej to). Zjistil tak, že ho je Filip schopen imitovat a své chování zobecnit, ačkoliv někdy musel brát v úvahu rozdíly mezi sebou a zkoušející osobou. Pokud se například experimentátor otočil na dvou nohách, Filip se otočil na čtyřech či pokud přesouval předměty rukou z místa na místo, tak je Filip přesouval v tlamě. Takový pokus se však zabýval spíše schopností nápodoby určitého typu chování a tím pádem i pracovní pamětí.

V roce 2014 Claudia Fugazza a kol. zkoumali u psů pomocí metody „Do as I do“ jejich schopnost odložené imitace a deklarativní paměť. Nejdříve bylo pomocí výše zmíněné metody vycvičeno osm psů, kteří se na povel „Do it“ naučili opakovat dříve předvedenou činnost demonstrátorem. Jakmile byli psi schopni imitovat jednotlivé úkoly, tak byli naučeni, aby, než dostanou povel „Do it“ a budou moci opakovat dříve předvedenou akci, chvíli počkali. Tento retenční čas se pohyboval v rozmezí 0,4 až 10 minut. Během této doby byli psi odvedeni za neprůhlednou zástěnu, kde mohli být demonstrátorem různě rozptylováni (demonstrátor si se psem hrál, házel mu míček, dával mu povely sedni apod.). Po uplynutí retenčního času se pes se svým pánem vrátili na místo, kde došlo k předvedení úkolu. Bylo zjištěno, že téměř všichni z testovaných psů byli schopni předvedenou akci po uplynutí retenčního času bezchybně napodobit. Přítomnost deklarativní paměti u psů podporuje i zjištění, že psi byli schopni napodobit i akci (dotek dřevěné krabice, otevření krabice apod.), kterou neměli dříve naučenou.

Aby se vyhnuli clever Hans efektu<sup>1</sup>, kdy je pes schopen díky svým pozorovacím schopnostem vyčíst z tváře demonstrátora, co má udělat, tak do pokusu zakomponovali i variantu, kdy psovi dá povel „Do it“ osoba, jež na demonstrátora v době předvádění úkolu neviděla, a tudíž psovi nijak nemohla napovědět.

---

<sup>1</sup> Na počátku dvacátého století se byla provedena jedna z prvních studií, která se zabývala inteligencí zvířat. Majitel koně „chytrého Hanse“ Van Ostem tvrdil, že jeho kůň umí počítat. Když mu byl zadán příklad, tak výsledek předváděl Hans údery kopytem o zem. Když dostal za úkol vyřešit, kolik je dvě a tři, tak pětkrát udeřil kopytem o zem. Zdálo se, že Hans dokáže takto řešit mnoho matematických úloh. Uměl sčítat, odčítat, násobit i dělit.

Kolem „zázračných“ Hansových schopností však panovaly pochybnosti, a tak byla zřízena komise, která měla případ chytrého Hanse prošetřit. K překvapení členů komise bylo zjištěno, že Hans opravdu ve většině případů odpovídá na matematické úlohy správně. Následovala série pozorování cvičitele i koně, během které bylo zjištěno, že jakmile počet úderů Hansova kopyta dosáhl správného výsledku, tak se cvičitelův výraz nepatrně změnil. Změnou ve výrazu cvičitele bylo pozvednutí obočí, což byl pro Hanse signál, aby přestal s údery kopytem. Jakmile tak učinil, byl odměněn pamlskem. Když však byla Van Ostanova tvář zakryta, tak Hans podával náhodné odpovědi.

Závěr komise byl tedy jasný. Hans dokáže reagovat na jemná vodítka ve výrazu tváře, aby získal odměnu, ale počítat opravdu neuměl (Pfungst, 1965).

O rok později Claudia Fugazza a kol. metodu „Do as I do“ využili znovu a zaměřili se na potvrzení s prohloubení poznatků z předchozí studie o dlouhodobé deklarativní paměti psů. Zajímalo je, zda si budou psi schopni vzpomenout na chování, jež jim jejich demonstrátor předvedl před nějakou dobou. Během tohoto pokusu se zabývali retenčními intervaly v rozmezí 1 hodiny přes 2, 12 až 24 hodin. Tyto časové prodlevy byly použity záměrně, aby se dalo s jistotou říci, že psi během pokusu používají dlouhodobou paměť, ačkoliv Barnat a kol. (1996) tvrdí, že k prokázání dlouhodobé paměti postačuje již časový interval deset minut. Fugazza a kol. (2015) došli k závěru, že schopnost nápodoby psů zůstává vysoká nezávisle na zvyšujících se retenčních intervalech, což podporuje myšlenku, že psi jsou schopni udržet ve své mysli mentální předobraz lidské činnosti po delší dobu, než se předpokládalo, což prokazuje, že disponují dlouhodobou deklarativní pamětí.

Toto však byly výzkumy, které se zabývali vycvičenými psy. Tým japonských vědců se v roce 2011 zabýval zkoumáním nahodilé (incidental) paměti u nevycvičených psů. Provedli pokus, při kterém zjišťovali, zda budou netrénovaní psi schopni vyřešit nečekaný úkol, se kterým se v minulosti setkali pouze jednou. Použili k tomu 4 kontejnery, z nichž dva byly bezbarvé a dva byly barevné. V každém z těchto kontejnerů byla pro psy zajímavá potrava, avšak examinátor v rámci prvního kola pokusu dovolil každému psovi na vodítku jíst pouze ze dvou barevných kontejnerů. Po absolvování prvního kola šli psi na delší než deseti minutovou procházku a bylo s nimi provedeno druhé kolo pokusů, kdy byli puštěni z vodítek, a tudíž si mohli vybrat, ke kterému kontejneru zamíří nejdříve. 11 z 12 psů si jako první vybralo barevný kontejner, což dle japonských vědců dokazuje, že jsou psi schopni použít „co“ a „kde“ o viděném předmětu již po jediné minulé zkušenosti (Fujita a kol. 2011.)

V roce 2016 se tým opět pod vedením Claudie Fugazza (2016) rozhodl zabývat „episodic-like“ pamětí u psů. Hlavní otázka jejich výzkumu zněla, zda si psi dokáží vyvolat neočekávanou vzpomínku. K výzkumu epizodické paměti u psů využili opět modifikovaný test „Do as I do“ s tím rozdílem, že tentokrát nebyli vycvičeni k tomu, aby napodobili úkol, který jim předvedl jejich cvičitel, ale k tomu, aby si, po předvedení cviku cvičitelem, lehli. Psi tedy očekávali, že dostanou odměnu pokaždé, když si po ukázce cviku instruktora, lehnou. Vědci pak psi testovali, zda si dokážou vybavit cvik prováděný cvičitelem poté, co jim neočekávaně dali příkaz „Do it“ namísto „lehni“. Psi byli testováni na krátkou (1 minuta) a dlouhou (1 hodina) retenční dobu, přičemž si psi byli schopni vzpomenout na cvik předváděný cvičitelem po obou intervalech, avšak jejich úspěšnost s postupujícím časem klesala. Toto zjištění dle Fugazza a kol. (2016) dokazuje, že si psi používají epizodickou paměť k znovu vyvolání předcházejících akcí.

### 3.3.2 Nedeklarativní paměť

Nedeklarativní paměť uchovává informace typu „vědět, jak na to“. Tato paměť je též nazývána pamětí *procedurální* a *implicitní*, protože je nepřístupná vědomému vybavování si. K uložení a vybavení paměťových stop z nedeklarativní paměti není zapotřebí hipokampus, což je nejspíše příčina toho, proč si člověk přítomnost této paměti neuvědomuje (Hort a Rusina, 2007). Hlavní rozdíl mezi deklarativní a nedeklarativní pamětí je tedy v tom, že vybavování informací z nedeklarativní paměti je nevědomé.

Tento druh paměti nám umožňuje používat naučené kognitivní a behaviorální dovednosti podvědomě (psát, kopat do míče, jezdit na kole, jíst příborem apod.) a probíhají díky ní běžné pohybové aktivity (chůze, běh a jiné) (Klenerová a Hynie, 2010). Dovednosti získané učením přecházejí z vědomé do procedurální paměti i z toho důvodu, že přemýšlením nad tím, jak je celá činnost vykonávána by mohlo prováděnou aktivitu narušovat (Koukolík, 2008). Dovednost, která již byla jednou nabyta, může být těžko ztracena. Schopnost jízdy na kole se tak ani po letech, pokud byla dříve získána, nevytrácí. Tento druh paměti je odolný vůči změnám. (Samuel, 2002).

Nejjednoduššími formami dlouhodobé nedeklarativní paměti jsou **habituace** a **senzitivace**. Tyto formy učení byly prokázány i u jednoduchých živočišných forem, například u mořských sasanek (Brace a kol., 1991). Při habituaci dochází ke snižování odpovědi organismu na biologicky nevýznamný podnět. Organismus se takto fakticky brání přetížení a vyčerpání, ke kterému by mohlo dojít, pokud by se snažil zachytit veškeré podněty z okolí. Během senzitivace naopak dochází ke zvyšování citlivosti organismu vůči okolním podnětům. Typickým příkladem senzitivace u psa může být fobie z ohňostrojů. Nervově labilnější a bázlivější jedinci se při prvním kontaktu s obzvláště intenzivním podnětem (ohňostroj) mohou psychicky zhroutit. Takto postiženému psovi se může stát, že při každém dalším kontaktu s takto silným podnětem bude reagovat intenzivněji. Došlo tak k senzitivaci, kdy i velmi nízká míra podnětu vyvolá opětovný pocit strachu, což téměř znemožňuje jakékoliv další navykání na podnět.

Další částí nedeklarativní paměti je priming. Tento druh paměti, doslovně překládán jako spěšná instrukce, podněcování, instruování předem, umožňuje jedinci lépe poznat předměty a slova, s nimiž se již setkal v minulosti (Koukolík, 2012; Baddeley, 1999). Priming byl testován na amnestických pacientech, kterým se předvede nějaký podnět, kterým může být například seznam slov. Po časové prodlevě jsou testovanému jedinci dány k dispozici trojháskové kořeny těchto slov, jež doprovází větší počet zakončení. Úlohou testované osoby

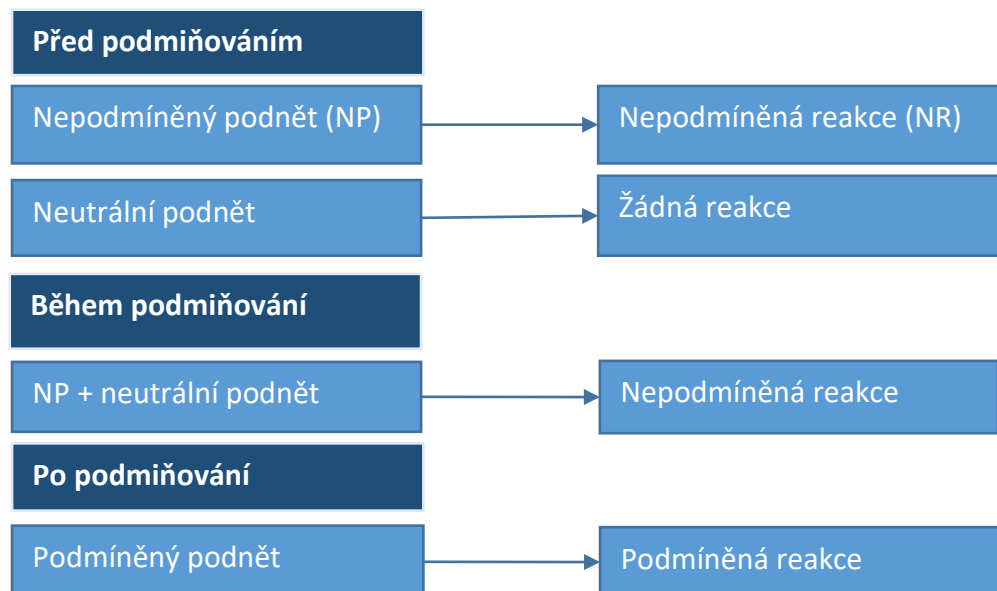


je doplnit příslušný kořen o správné koncovky. Pokud tak byla pacientovi dána k doplnění například trojhláska mot, tak by s časovou prodlevou měl být schopen vymyslet i správnou koncovku (motýl, motor, motel) (Koukolík, 2012).

Priming je druh paměti, který je nad rámcem této závěrečné práce, a proto je zmíněn pouze okrajově.

### 3.3.2.1 Pavlovské podmiňování

Tento druh učení pojmenovaný podle ruského fyziologa Ivana Petroviče Pavlova byl, jako mnoho významných objevů lidské historie, objeven náhodou. Pavlov samozřejmě studoval nejen trávicí reflexy (slinění), které se u psa spustí při umístění potravy do úst, avšak právě tento výzkum patří k jeho nejzásadnějším pracím (Palmer, 2000). Slinění je jedním z vrozených reflexů, jenž se spouští automaticky, nezávisle na vůli organismu. Pavlov tak předpokládal, že tento reflex není výsledkem učení. Všimnul si však, že psi začínají slinit ještě před tím, než jim dal k dispozici žrádlo (zvuk přípravy žrádla, vlastní Pavlovův příchod do místnosti). Podrobil tak psy sérii výzkumů, na jejichž konci stál popis procesu klasického podmiňování, jehož schéma je znázorněno na obrázku číslo čtyři (Lund, 2012).



Obrázek č. 4. Obecný proces klasického (Pavlovského) podmiňování (Lund, 2012)

Vzorový model pro zkoumání pavlovského podmiňování, který se užívá u savců, je mrkací reflex. Nepodmíněným podmětem bývá fouknutí do oka pokusného organismu, které způsobí mrknutí. Podmíněným podnětem bývá tón. V průběhu pavlovského učení předchází zvuk fouknutí do oka. S dostatečným počtem opakování může být docíleno toho, že se mrknutí objeví již po zaznění tónu (Koukolík, 2012; Eichenbaum, 2008; Baron, 1999; Watson, 2013; Mackintosh, 1983; Pavlov, 1928).

Pavlov také během svých pokusů zjistil, že pokud je PP (zvuk zvonku) používán bez předložení potravy (nepodmíněného podnětu), tak je podmíněná reakce stále slabší. Na zvuk zvonku tak psi přestávali reagovat sliněním. Došlo tak k **vyhasínání** reakce. Neznamená to však, že by podmíněná reakce zcela zmizela. Pokud je podmíněný podnět předložen po určité

době po vyhasnutí, tak se podmíněná reakce může znovu spontánně spustit. Tomuto jevu se říká **spontánní obnovení** (Lund, 2012). Výzkumy naznačují, že po vyhasínání přetrvávají ještě další trvalé účinky podmiňování (Eichenbaum, 2008).

Bylo zjištěno, že se pavlovské podmiňování dá narušit poškozením mozečkové kůry, thalamu, bazálních ganglií a *gyrus cinguli*. Hipokampální neurony jsou během pavlovského podmiňování aktivní, ale odstranění či poškození hipokampu pavlovské učení nenarušuje (Koukolík, 2012).

### 3.4 Neurobiologie paměti

Baddeley (1999) říká, že je paměť závislá na mnoha oblastech v mozku, které musejí být dokonale koordinovány. Naše zážitky a zkušenosti ovlivňují v mozku neuronální spojení (synapse). Tyto změny se označují jako synaptická plasticita (Lu a Gottschalk, 2000). Synaptická plasticita spočívá v tom, jak snadno akční potenciál v jedné nervové buňce excituje (podráždí, zrychlí) nebo inhibuje (zpomalí) cílovou buňku (Hynie a Klenerová, 2010). Synaptická plasticita je tedy jedním ze základů učení a paměti (Hebb, 1949), nicméně přesný mechanismus fungování paměti dosud není znám (Kandel, 2009).

K žádným strukturálním změnám v mozku nedochází během sensorické paměti, která je nejspíše způsobena protražovanou depolarizací. Ke strukturálním změnám trvalého rázu nedochází ani v případě krátkodobé paměti. U krátkodobé paměti se však mohou objevit nové synaptické spoje a může tak dojít k dočasné změně nervové tkáně (Hort a Rusina, 2007).

Při přepisu informací z krátkodobé do dlouhodobé paměti však dochází k jevu nazvanému dlouhodobá potenciace (LTP – long term potentiation), který bývá nejčastěji definován jako druh synaptického zesílení závislého na aktivaci glutamátových NMDA receptorů (Hort a Rusina, 2007). Jedná se o složitý biochemický mechanismus, v jehož důsledku dochází ke strukturální změně neuronů, respektive ke vzniku paměťové stopy. Opakem dlouhodobé potenciace je dlouhodobá deprese (LTD). Během obou procesů (LTP i LTD) je aktivováno několik mechanismů, které vzájemně spolupracují k dosažení synaptické plasticity. Dochází ke změnám v uvolňování neurotransmiterů na presynaptickém i na postsynaptickém neuronu, jež určují jeho efektivitu k účinkům neurotransmiterů (Hynie a Klenerová, 2010). Vlivem LTP se mění vlastnosti synapse tak, že k průchodnosti postsynaptického neuronu dostačuje slabší presynaptický signál (Baddeley, 2002). Dlouhodobá potenciace probíhá pomocí neurochemické transmise za účasti receptorů pro glutamát, z nichž jsou nejdůležitější dva glutamátové receptory: AMPA (alfa-amino-3-hydroxyl-5-methyl-4-isoxazol-propionát) a NMDA (N-methyl-D-asparát) (Li a Tsien, 2009). NMDA receptory se podílejí na nabytí (akvizici), ale ne na vybavení paměťové stopy, kdežto AMPA receptory se podílejí jak na akvizici, tak na vybavení vzpomínky (Rudy, 2008). Látky označované jako ampakiny se spolu s glutamátem vážou na receptory a zvyšují kognitivní funkce (Staubli et al., 1994).

AMPA receptory stimulované glutamátem umožní průnik  $\text{Na}^+$  do dendritu postsynaptického neuronu, což následně vede k jeho depolarizaci. Stimulace NMDA receptoru glutamátem umožní vstup  $\text{Ca}^{2+}$  do neuronu za dvou podmínek: první z nich je ta, že neuron

musí být depolarizován, a za druhé, navázaný glutamát vede k uvolnění navázaných  $Mg^{2+}$ , které na NMDA kanálu fungují jako těsnění. Vápníkové ionty proniklé do neuronu stimulují nitrobuněčné pochody, které se projeví jako LTP (Minichiello, 2009).  $Ca^{2+}$  je pro navození LTP důležitý. Představuje totiž hlavní molekulu indukující plasticitu synapsí (Rudy, 2008). Vápníkovými ionty indukovaná LTP má tři typy, které se liší nahromaděním vápníku v různých buněčných oddílech. LTP1 je indukován při vazbě na NMDA receptor, LTP2 je indukován silnějšími stimuly a vede k místní syntéze proteinů a LTP3 vzniká při nejsilnějším stimulu a zahajuje genovou transkripci v jádře (Minichiello, 2002).

Pro výsledný typ paměti je rozhodující, zda dojde k aktivaci syntézy proteinů. Krátkodobá paměť nevyžaduje syntézu nových proteinů, která je třeba pro dlouhodobou paměť (Sutton a Schuman, 2006). Pro vytvoření dlouhodobé paměti je nezbytné, aby v neuronech proběhla jak transkripce, tak translace nových proteinů, které jsou zodpovědné za změny plasticity synapsí (Hynie a Klenerová, 2010).

Pro vznik dlouhodobé potenciace má primární význam hipokampus, který se skládá ze tří oblastí: vlastní hipokampus (CA3, CA2, CA1), gyrus dentatus a subikulum. Tyto části se od sebe odlišují strukturou a funkcí (van Strien et al., 2009). Společně však tvoří komplexní strukturu, která se označuje jako hipokampální formace (HF). K subikulu přiléhá parahipokampální oblast (PHR), jež je s HF propojena. Parahipokampální oblast se skládá z pěti částí: presubikulum, parasubikulum, entorhinální kortex (EC, má mediální a laterální část), perirhinální kortex (s Broadmannovou oblastí 35 a 36) a postrhinální kortex. (Hynie a Klenerová, 2010).

Upevnění paměťových stop (konsolidace) je u obou druhů paměti odlišné. Podle teorie aktivní stopy se informace uložené v dlouhodobé paměti nacházejí v inaktivním stavu a jsou tedy relativně stálé a málo zranitelné. Naproti tomu nové zážitky, informace či zkušenosti se nejdříve zapíší do krátkodobé paměti s aktivním stavem. (Lewis, 1979). Aktivní stav umožňuje rychlé mizení paměti, která je navíc snadno zranitelná (vulnerabilní). Po přeměně krátkodobé paměti na dlouhodobou tedy zranitelnost paměťové stopy klesá. Konsolidaci paměti je tak třeba chápat jako změnu paměti z vulnerabilní na méně vulnerabilní (Nadel a Moskovitch, 1997).

Na paměť působí celá řada dalších vlivů. Mezi ně patří například hormony noradrenalin a oxytocin. Oxytocin má pak za následek to, že si ženy nepamatují nejhroší porodní bolesti nebo si je pamatují s nižší intenzitou, než jaké ve skutečnosti byly. Oxytocin totiž působí na amygdalu tlumivě, naopak noradrenalin činnost amygdaly ovlivňuje pozitivně (Hort a Rusina 2007). V souvislosti s Alzheimerovou chorobou je pak zkoumána úloha acetylcholinu (Hynie a Klenerová, 2010).

### 3.5 Ukazovací gesta

Při ukazovacích gestech musí být splněny tři předpoklady. Prvním je schopnost rozeznat, kam vysílač (ten, kdo vysílá zprávu příjemci) směřuje svou pozornost a zaměřit i svou stejným směrem. Druhým je umět rozeznat, na koho konkrétně se vysílač v prostředí obrací, a třetí, že je příjemce schopen pochopit, o co vysílači (vysílá zprávu s nějakým záměrem) při ukazování jde. Po příjemci totiž může chtít, aby něco přinesl nebo naopak, aby daný předmět nechal na svém místě či aby se na nějaký předmět pouze podíval (Hare a kol., 1998).

Psi chápou ukazovací gesta v důsledku úzkého soužití s lidmi v průběhu domestikace (Hare a kol. 2002; Kaminski a kol. 2013). Například při přímém srovnání se šimpanzi, byli psi, při využití lidských komunikačních signálů k nalezení potravy, úspěšnější (Brauer a kol., 2006). Lakatos a kol. (2009) se zaměřili na to, zda jsou psi v ukazovacích gestech lepší než dvou a tříleté děti a zjistili, že psi jsou v některých gestech (ukazování kolenem, ukazování na objekt překříženým loktem) srovnatelní s dvouletými dětmi. Schopnost psů vnímat ukazovací gesta není ovlivňována stářím. Bylo prokázáno, že devítitýdenní štěňata byla při využití ukazovacího gesta stejně úspěšná jako štěňata stará dvacet čtyři týdnů (Angetta a kol. 2000; Riedel a kol., 2008).

Schopnost psů reagovat na ukazovací gesta se testuje pokusem založeným na možnosti výběru objektu, tzv. object-choice task, který byl u psů poprvé popsán Á. Miklósim (1998). Předlohou tohoto testu se staly studie Andersona a kol. (1995, 1996), ve kterých byla testována schopnost interakce mezi lidmi a primáty stejným způsobem, jakým to poté realizoval Miklósi a kol. (1998). Test byl založen na ukrytí návnady (pamlsku) pod jednu ze dvou misek a jejím následným lokalizováním zvířetem, kterému byla správná pozice ukryté potravy napovězena ukazovacím gestem. Umístění návnady bylo určeno tak, aby v žádné ze dvou misek nebyla potrava umístěna více než dvakrát za sebou. Správná volba byla odměněna, nesprávná zůstala bez posílení. Zatímco ukazování nataženou rukou všichni psi rozluštili správně a potravu lokalizovali ihned, tak s ostatními gesty (kývání, ohýbání trupu, otáčení hlavy či směr pohledu) měli více problémů, ačkoliv i tato gesta se v průběhu experimentu naučili rozeznávat. Tento fakt značí, že psi jsou schopni se učit. Například v případě ohýbání těla byla zpočátku průměrná úspěšnost 72 % avšak ke konci experimentu již 89 %.

Tento test byl v průběhu let různě modifikován, tudíž bylo zkoumáno i to, zda je pes schopen vyčíst ukazovací gesto, když bude na nádobu ukazovat ruka křížem přes hrudník, když se bude na misku ukazovat prstem či ukazovátkem, nebo když bude experimentátor stát blíže

k nesprávné misce, ale bude ukazovat na správnou (Soproni a kol. 2002; Hare a kol. 2002, Udell, 2008).

Psi se při ukazovacích gestech neřídí čichem. Bylo prokázáno (Hare a kol., 1998; Angetta a kol., 2000; Miklósi a kol., 2000; Szetei, 2003; Brauer, 2006; Reidel a kol., 2006), že výkon psů je při volbě strany náhodný a že psi, vlci a lišky v daném kontextu schovanou potravu napoprvé nenajdou. Dokonce ani v testech, kdy byli psi podrobena desítkám pokusů, založených na ukazovacích gestech, a mohli se případně naučit potravu vycítit, tak ji necítili (Hare a kol. 2002). Pokud bylo psům ukázáno, jak se potrava dává pod jeden hrnek, a pak, aniž to vidí, je přemístěna do opačného hrnku, tak šli psi v 88 procentech k hrnku, do kterého potravu viděli dávat, a tudíž čichem neidentifikují hrnek, ve kterém se potrava skutečně ukrývá. Psi se také vydají nejdříve k hrnku, na který bylo ukázáno, ačkoliv je potrava ukryta v obou hrncích zároveň či oba vypadají, že by v něm mohla být (oba hrnky voní jako jídlo) (Szetei, 2003; Hauser, 2011). Jediná situace, kdy jsou psi úspěšní s využitím čichové informace, nastane tehdy, jestliže se jim dovolí prozkoumat obě místa s potravou z dosahu několika centimetrů (Szetei, 2003).

## 4 Materiál a metody

### 4.1 Materiál

Experiment byl realizován od října do března v Centru pro výzkum chování psů při České zemědělské univerzitě v Praze. Samotný experiment byl realizován na sále 5x10 metrů.

K experimentu byly využity dva stejné, keramické, jednouché hrnky o průměru 8,5 cm a výšce 9 cm.

Psi byli odměňováni dětskými piškoty různých značek.

### 4.2 Použití psi

K výzkumu pracovní paměti byli použiti tři psi; pes (n=1) a feny (n=2). Všichni tři psi se s žádnou verzí testování pracovní paměti dříve nesetkali a mezi jednotlivými testovacími dny s nimi nebyl experiment procvičován.

Tříletý pes, bílý švýcarský ovčák, Airo.

Čtyřletá fena křížence, Linda.

Posledním ze tří psů, se kterým byly testy dokončeny, byla pětiletá fena křížence, Bublina.

### 4.3 Metodika pokusu

Během testování byly v místnosti přítomny tři osoby. Osoba A, která na hrnky ukazovala tak, aby dosáhla nataženou paží na hrnek a zároveň, aby její tělo bylo uprostřed mezi hrnkami. Použité hrnky byly otočeny dnem vzhůru a byly od sebe vzdáleny sto třicet centimetrů tak, aby byly v jedné přímce. Osoba B, která psa držela a následně vysílala, byla vzdálena alespoň tři metry od hrnků. Její postavení bylo takové, aby jí umožňovalo po dobu retenčního času psa pohodlně držet. Poslední osoba C měla za úkol měřit čas a stála tak, aby během pokusu nebyla v zorném poli psa a nemohla ho tak vyrušovat a ovlivňovat.

Z toho důvodu, aby se pes při označování hrnku nemohl orientovat čichem, byla na začátku testování návnada umístěna vždy pod oběma hrnkami. Umisťována byla tak, aby ji pes nemohl vidět a nemohl se rozhodnout o jejím umístění na základě vizuálního kontaktu. Aby se pes nemohl orientovat pomocí sluchu, protože kontakt keramického hrnku s dlažbou je doprovázen zvukovým efektem, bylo vždy po umístění návnady zahýbáno s oběma hrnkami.

První část experimentu byla výcviková. Nejdříve byli psi trénováni tak, aby věděli, že ukazovací gesto značí ukrytou potravu. Osoba A ukáže rukou vpravo či vlevo směrem k hrnku s ukrytou potravou. Pokud se psi vydali správným směrem, osoba A je odmění tak, že zvedne

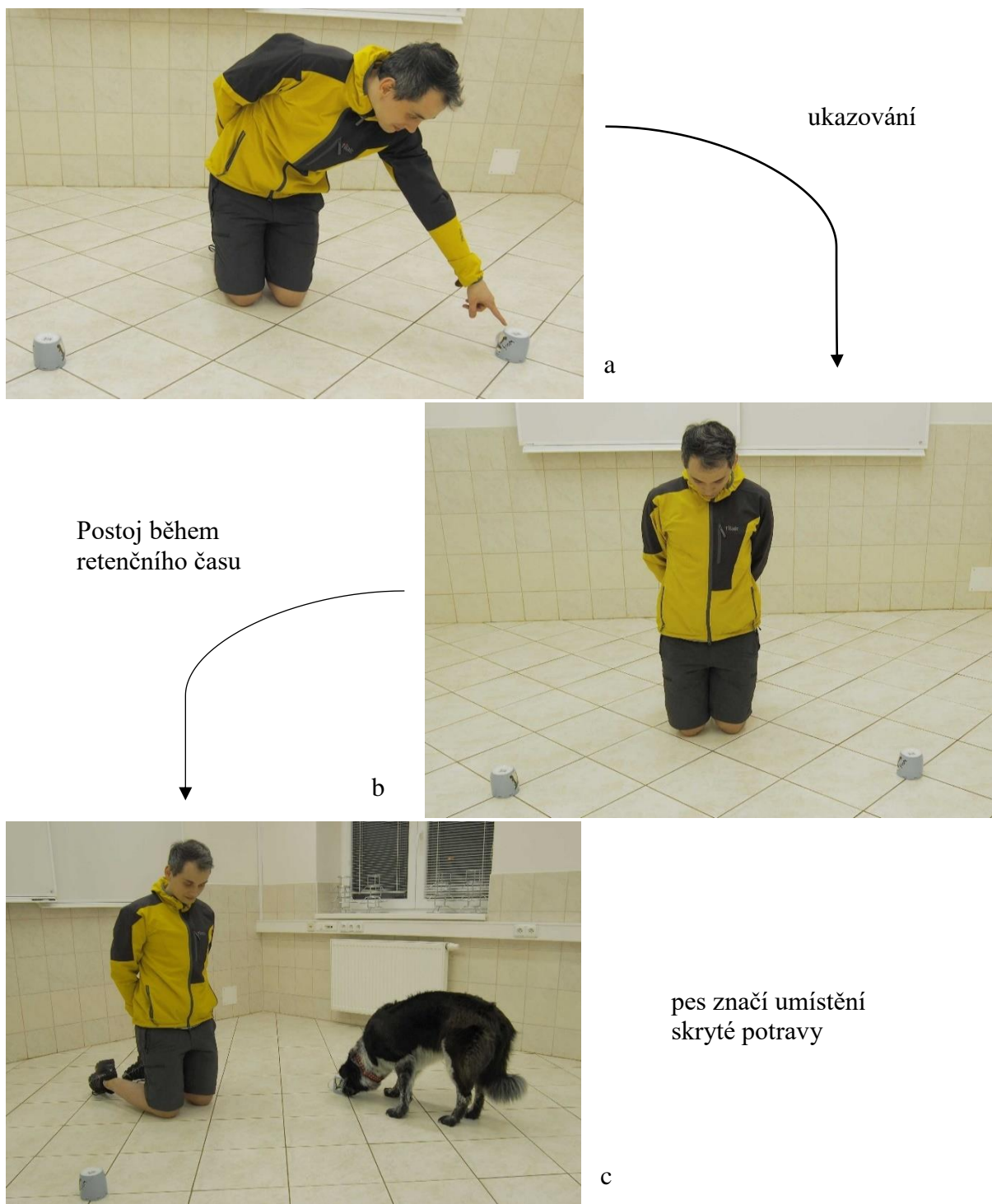


hrnek a dovolila psům vzít si ukrytou potravu z pod hrnku. Následně psi prošli přezkoušením, ve kterém museli desetkrát za sebou uspět. Testování probíhalo tak, že se psům desetkrát po sobě náhodně ukázalo na jeden nebo druhý hrnek s ukrytou potravou, a poté byli okamžitě vypuštěni. O straně, na kterou bylo ukázáno, rozhodoval los. Byl tak zaručen princip náhodného výběru strany. Pokud byl losem určen ten samý hrnek více než dvakrát za sebou, tak bylo ukázáno na hrnek druhý. Pouze psi, kteří byli stoprocentně úspěšní, mohli být zařazeni do experimentu.

Vlastní testování probíhalo vždy tak, že osoba A osloví psa jeho jménem, naváže s ním oční kontakt, a když si je jistá, že ji pes vnímá, tak mu ukáže svou nataženou rukou na jeden ze dvou hrnků tak, aby se ho alespoň na jednu sekundu dotkla svým ukazováčkem (viz obrázek 5 a). Během ukazování na hrnek je osoba B, jež v tu samou chvíli drží psa, otočena od osoby A zády. Tento postup je důležitý z toho důvodu, aby osoba B nebyla ovlivněna a nemohla testovanému psovi, byť i podvědomě, napovědět. Poté osoba A sklopí hlavu směrem k podlaze a dá ruce za záda (viz obrázek 5 b), aby pes, který si v té době má zapamatovat umístění skryté potravu, nemohl během retenčního času hledat nápovědu ve tváři osoby, která na hrnek ukázala. Tímto způsobem byla odstraněna možnost nechtěného clever Hans efektu. Ve stejné chvíli, co dá osoba A ruce za záda, osoba C spouští stopky a začíná měřit retenční čas. Po uplynutí stanoveného času vypustí osoba B psa směrem k hrnkům s hlasovým povelom „HAM!“. Pokud pes došel k opačnému hrnku, než na který bylo ukázáno, nebyl odměněn (viz obrázek 5 c). Po každém značení s časovou prodlevou byl pes odveden ze sálu a následovala pauza. Pes byl v daný den testován maximálně dvakrát.

Časy mezi ukázáním na hrnek a vypuštěním psa se prodlužovaly. Psi byli testováni na retenční časy 10 sekund, 20 sekund, 30 sekund, 45 sekund, 1 minuta, 1,5 minuty, 2 minuty a dále po půl minutě až 6 minut. Poté byl retenční čas prodlužován vždy o minutu na 7, 8 a 9 minut. Vždy před vlastním testováním s retenčním časem měl pes dva až tři pokusy, kdy byl vypouštěn bezprostředně po ukázání na hrnek. Počet pokusů s bezprostředním vypuštěním byl proměnlivý. Pes tak nikdy netušil, kolikátý pokus bude ten s časovou prodlevou. Tím bylo odstraněno nebezpečí, že by si pes pamatoval ukázanou stranu z předchozího testování.

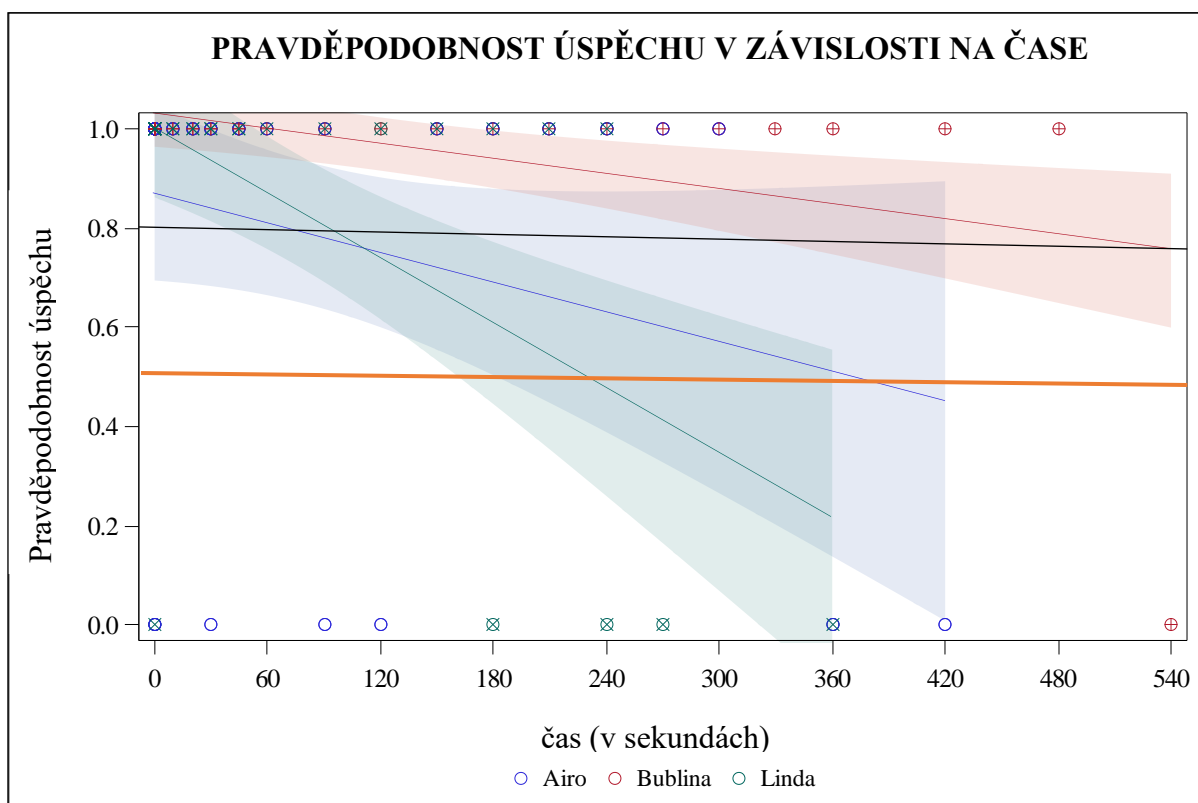
Testování probíhalo vždy maximálně jednou za týden. Během testovacího dne byly s každým psem provedeny maximálně dva pokusy s časovou prodlevou. Mezi testovacími dny se pokus se psy nijak neprocvičoval.



Obrázek č. 5. Obecný postup pokusu. a – osoba A ukazuje na jeden ze dvou hrnků. b – postoj během retenčního času – osoba A se dívá do země, aby pes nemohl z její tváře vyčíst umístění ukryté potravy. c – po vypuštění psa s povelom „HAM“ se pes rozejde k hrnku, na který mu bylo předtím ukázáno (foto: archiv autora).

## 5 Výsledky

Testování psi měli prokázat schopnost označit hrnek, na který bylo nejdříve ukázáno, i po časové prodlevě. Tyto prodlevy byly vybrány s ohledem na studie C. Fugazza, 2014 a S. Fiseta, 2003, kteří se paměťovými schopnostmi psů také zabývali a volili stejné retenční časy. Podle předpokladů psi správně značili hrnek s časovou prodlevou od deseti sekund až po tři a půl minuty (210 sekund – viz graf č. 1). S prodlužujícím se časem však úspěšnost psů ve značení hrnku s ukrytou potravou klesala a pouze jeden pes (Bublina – červená čára v grafu č. 1) dokázal označit správný hrnek i po osmi minutách (viz graf 1). Výkony Lindy (zelená čára v grafu č. 1) se pohybují nad padesátiprocentní hranicí, což je hranice náhodného značení (v grafu č. 1 označena oranžovou barvou), pouze do času čtyř minut. Poté provedla dvě chybná značení za sebou a z testu byla po testování časové prodlevy šest minut vyloučena (viz graf č. 1). Výkony psa, Aira (modrá čára v grafu č. 1), byly stabilnější, avšak i u něj lze pozorovat sestupnou tendenci při označování správného hrnku. Při časové prodlevě 7 minut již byl jeho výkon pod hranicí náhodného značení. Následně byl z testování vyřazen.



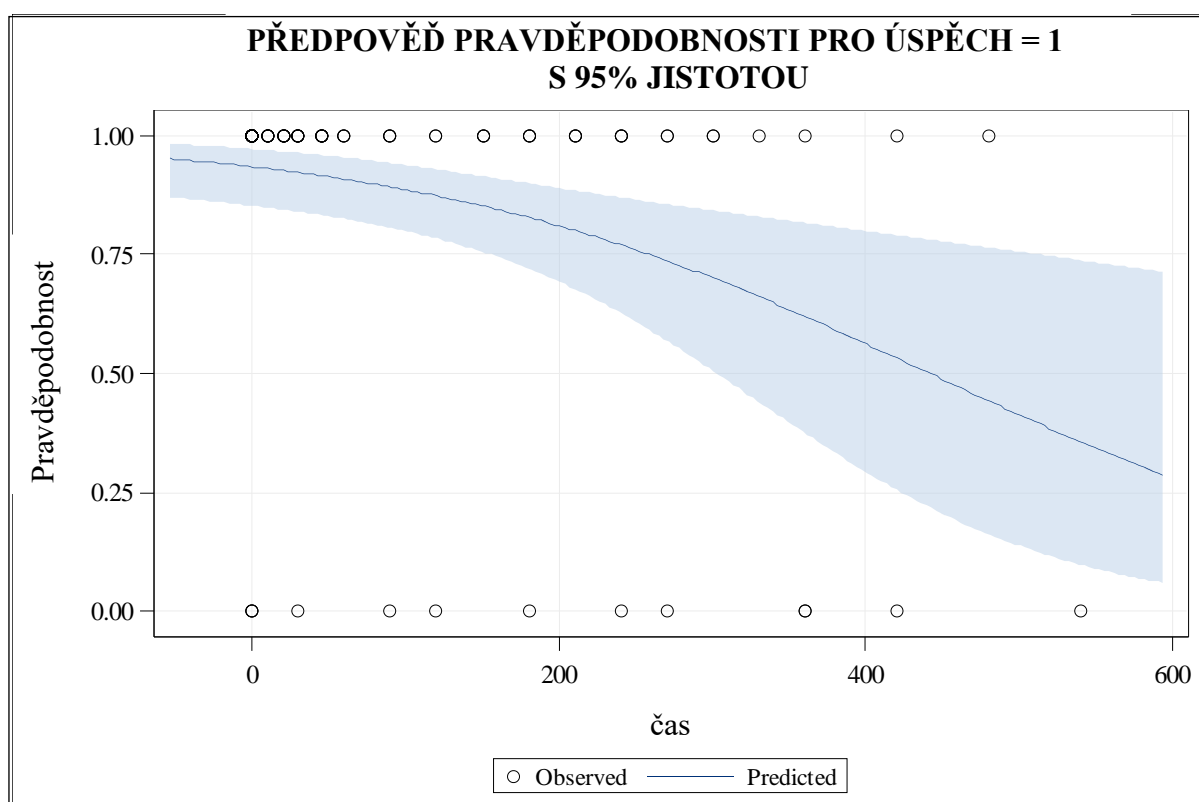
Graf č. 1. Pravděpodobnost úspěchu správného značení v závislosti na čase.

Tabulka číslo 3 znázorňuje, že rozdíl v úspěšnosti psů podle času je statisticky významný ( $p \leq 0,05$ ; konkrétně 0,0032). Výsledky byly zpracovány logistickou regresí.

Analýza odhadu maximální pravděpodobnosti					
Parametr	DF	Odhad	Standardní chyba	Wald Chi-Square	Pr > ChiSq
Intercept	1	2.6548	0.4594	33.3902	<.0001
čas	1	-0.00601	0.00204	8.6958	0.0032

Tabulka č. 3. Analýza odhadu maximální pravděpodobnosti

Graf číslo dvě znázorňuje pravděpodobnost předpokládaného úspěchu značení správného hrnku psem. Z grafu vyplývá, že s prodlužujícím se časem klesá hladina pravděpodobně úspěšného značení pod hranici náhody (50%) již po sedmi minutách retenčního času.



Graf č. 2. Předpověď pravděpodobnosti úspěchu značení hrnku, na který bylo ukázáno. (Observed = vyzorováno, predicted = předpovězeno).

Výsledky jednotlivých testovacích pokusů přikládáme v příloze závěrečné práce v tabulce číslo čtyři.

Výsledky tedy potvrzují, že se zvyšujícím se retenčním časem klesá úspěšnost psů.

## 6 Diskuze

Realizovaný experiment byl inspirován studií Á. Miklósiho (1998), ve které byly poprvé popsány schopnosti psů orientovat se pomocí gest. Kolektiv Claudie Fugazza realizoval v letech 2014 a 2015 dvě studie zabývající se dlouhodobou a pracovní pamětí psů. V těchto studiích byla schopnost použití dlouhodobé a pracovní paměti psů zkoumána pomocí modifikovaného „Do as I do“ testu. Výsledky jejich práce byly překvapivé. Psi dokázali napodobit dříve předvedenou akci demonstrátorem v rozmezí od 40 sekund do deseti minut s úspěšností přesahující 80 % (Fugazza, 2014). V roce 2015 Fugazza a kol. prokázali, že testovaní psi si byli schopni zapamatovat dříve předvedenou akci až 24 hodin s úspěšností kolem 70 procent. Tyto výsledky však podávali psi, kteří byli nejdříve vycvičení.

V předkládané závěrečné práci byl předmětem zájmu výzkum pracovní paměti psů. Cílem práce bylo ověřit, jak dlouho si je pes schopný zapamatovat místo ukryté potravy označené ukazovacím gestem člověka. Stanovená hypotéza, že psi budou schopni pamatovat si tuto informaci minimálně 4 minuty, byla postupným testováním potvrzena. Výsledky testovaných psů dokazují, že psi jsou schopni využít svou pracovní paměť k lokalizování ukryté potravy pod hrnkem, na který bylo nejdříve ukázáno, i po delší dobu, než jsme očekávali. Bylo zjištěno, že s prodlužujícím se čase úspěšnost psů klesá, což je v souladu s výsledky studie Fiseta a kol. (2003). Výsledky experimentu dokazují, že dva ze tří psů se s prodlužujícím retenčním časem začali řídit spíše náhodným výběrem. Pokud pes provedl nesprávné značení, byl mu poskytnut další pokus. Označil-li poté pes správný hrnek, postoupil do další fáze experimentu. Fena Linda označila nesprávný hrnek po časové prodlevě 3, 4, 4 a půl a 6 minut. Po retenčním čase 6 minut provedla druhé chybné značení za sebou, což byla podmínka pro ukončení testování. Pes Airo chyboval dvakrát za sebou po časové prodlevě 6 a 7 minut. Tento fakt byl důvodem pro ukončení testování psa. Fena Bublina udělala první chybu až po časové prodlevě devíti minut. Ze všech testovaných psů prokázala nejlepší schopnosti pamatovat si místo ukryté potravy. Jednotlivé pokusy psů jsou přiloženy v příloze bakalářské práce (tabulka č. 4). Výsledky testovaných psů lze považovat za zajímavé, uvažíme-li, že prováděná činnost mohla být pro psy monotónní, a tudíž náročná na soustředění a paměťové schopnosti.

Je nutné zmínit, že schopnost feny Lindy soustředit se při testování času čtyři minuty mohla být narušena vnějším podnětem (štěkotem psů zvěňcí). Tento faktor nemohl být ovlivněn. Přestože bylo snahou bylo, co nejméně ovlivnit výkon psů vnějšími faktory, tento faktor se nepodařilo eliminovat.

Otázkou zůstává, zda by testování psi nepodali lepší výkon, kdyby s nimi byla alespoň základní verze experimentu (bezprostřední vypuštění psa po ukázání na hrnek s ukrytou potravou), procvičována i mezi testovacími dny. Tuto námitku by však bylo nutné prověřit dalším testováním.

Pro další výzkum navrhuje pokračovat v prodlužování doby od ukazovacího gesta po vypuštění psa k hrnku, dále zvýšení počtu testovaných psů, aby bylo možné výsledky generalizovat. Barnat a kol. (1996) stanovuje hranici dlouhodobé paměti na 10 minut a více, tudíž by bylo vhodné prověřit, zda jsou si psi schopni pamatovat danou událost po dobu vyšší než deset minut. Předpokládáme také, že bychom zaznamenali jiné výsledky v případě, že by psi v době retenčního času byli vyrušováni nebo odváděni pryč z místnosti.

## 7 Závěr

Cílem práce bylo ověřit, jak dlouho si je pes schopný zapamatovat místo ukryté potravy označené ukazovacím gestem člověka. Pro test byla použita jednoduchá metoda object-choice task, která spočívala v tom, že testovanému psovi bylo ukázáno na jeden ze dvou hrnků. Pes se měl na základě ukazovacího gesta rozejít k hrnku, na který bylo předem ukázáno. Počáteční doba prodlevy ukazovacím gestem a reakcí psa byla stanovena na 10 sekund. Tato doba se v závislosti na úspěšnosti psů při označování ukryté potravy prodlužovala. Nejúspěšnější pes z testované trojice si byl schopen pamatovat místo skryté potravy po dobu osmi minut. Do té doby neudělal žádné chybné značení. Zbylí dva psi dosáhli horšího výkonu a to 4 a 5 minut. S prodlužující se časovou prodlevou jejich úspěšnost klesala pod hranici náhodného značení. Stanovená hypotéza tak byla potvrzena. Psi jsou si schopni pamatovat umístění skryté potravy po dobu čtyř minut, avšak s přibývajícím časem klesá úspěšnost při značení.

Jelikož se jedná o testování metodiky, byl do testu zatím zahrnut nižší počet psů. V dalším výzkumu by se měl počet psů výrazně zvýšit. Zajímavou alternativou dalšího výzkumu je možnost, že psi budou po dobu retenčního času rozptylováni určitými podněty nebo mohou být odváděni pryč z testovací místnosti.

Výsledky této práce přinášejí doplňující poznatky o pracovní paměti psů, jež je pro výcvik psů velmi důležitá. Tato část paměti není tak hojným předmětem zájmu jako paměť dlouhodobá, a proto se domníváme, že by bylo vhodné v jejím výzkumu i nadále pokračovat.

## 8 Použitá literatura

1. Addis, D.R., McAndrews, M.P. 2005. Prefrontal and hippocampal contributions to the generation and binding of semantic associations during successful encoding: A parametric fMRI study. *Journal of Cognitive Neuroscience*. 33. 1194–1206.
2. Anderson, J.R., Sallaberry, P., Barbier, H. 1995. Use of experimenter-given cues during object choice tasks by capuchin monkeys. *Animal Behaviour*. 49. 201–208.
3. Anderson, J.R., Montant, M., Schmitt, D. 1996 Rhesus monkeys fail to use gaze direction as an experimenter-given cue in an object choice task. *Behav Proc.* 37. 47–55.
4. Angetta, B., Hare B., Tomasello, B. 2000. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal cognition*. 3. 107-112.
5. Araujo, J.A., Landsberg, G.M., Milgram, N.W., Miolo, A. 2008. Improvement of short-term memory performance in aged beagles by a nutraceutical supplement containing phosphatidylserine, *Ginkgo biloba*, vitamin E, and pyridoxine. *The Canadian Veterinary Journal*. 49(4). 379-385.
6. Atkinson, R. C., Shiffrin, R. M. 1968. Human memory: A proposed system and its control processes. In: Spence, K. W., Spence, J. T. (eds.) *The psychology of learning and motivation: Advances in research and theory*. Academic Press. New York. p. 248. ISBN: 9780080863535.
7. Baddeley, A. 1999. *Vaše paměť*. Jota. Brno. p. 335. ISBN: 80-7242-046-1.
8. Baddeley, A. 2002a. *Human Memory: Theory and Practice*. Psychology Press. Sussex. p. 423. ISBN: 0863774318.
9. Baddeley, A. 2002b. The concept of episodic memory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*. 356(1413). 1345–1350.
10. Barnat, S.B., Klein, P.J, Meltzoff, A.N. 1996. Deferred imitation across changes in context and object: memory and generalization in 14-month old infants. *Infant Behav. Dev.* 19(2). 241–251.
11. Baron, R. A. 1999. *Essentials of psychology*. Allyn and Bacon. Boston. p. 602. ISBN: 0205293360.
12. Bouček, J. 2001. *Paměť a její poruchy*. In: Bouček a kol. *Obecná psychiatrie*. Univerzita Palackého. Olomouc. p. 66-71. ISBN: 80-244-0240-8.
13. Brace, R.C., Santer, S.J. 1991. Experimental habituation of aggression in the sea anemone *Actinia equina*. *Hydrobiologia*. 216. 533–537.



14. Brauer, J. 2006. Making Inferences about the Location of hidden food: social dog, causal ape. *Journal of psychology*. 120(1). 38–47.
15. Bureš, J. 2002. Učení a paměť. In: Höschl, C., Libiger, J., Švestka, J. (eds.). *Obecná psychiatrie*. 1. vyd. Univerzita Palackého. Olomouc. p. 66–71. ISBN: 80-2440240-8.
16. Clayton, N.S., Bussey, T.J., Dickinson, A. 2003 Can animals recall the past and plan for the future?. *Nature Reviews Neuroscience*. 4. 685–691.
17. Clayton, N.S., Dickinson, A. 1998. Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*. 395. p. 272-274.
18. Clayton, N.S., Griffiths, D.P., Emery, N.J., Dickinson, A. 2001. Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. 356. 1483–1491.
19. Eichebaum, H. 2008, *Learning and memory*. W.W. Norton & Co. New York. p. 494. ISBN: 9780393924473.
20. Eysenck, W. E., Mark, K. 2008. *Kognitivní psychologie*. Academia. Praha. p. 752. ISBN: 80-7178-376-5.
21. Fiset, S., Beaulieu, C., Landry, F. 2003. Duration of dogs' (*Canis familiaris*) working memory in search for disappearing object. *Anim Cognition*. 6(1). 1–10.
22. Fugazza, C., Miklósi, Á. 2014. Deferred imitation and declarative memory in domestic dogs. *Animal cognition*. 17(2). 237–247.
23. Fugazza, C., Pogány, Á., Miklósi, Á. 2015. Do as I ... Did! Long-term memory of imitative actions in dogs (*Canis familiaris*). *Animal cognition*. 19(2). 263–269.
24. Fugazza, C., Pogány, Á., Miklósi, Á. 2016. Recall of others action after Incidental Encoding Reveals Episodic-like Memory in Dogs. *Current biology* 26. 3209–3213.
25. Fujita, K. 2012. Incidental memory in dogs (*Canis familiaris*): adaptive behavioral solution at an unexpected memory test. *Animal cognition*. 15. 1055–1063.
26. Griffins, D., Dickinson, A., Clayton, N. 1999. Episodic memory: what can animals remember about their past?. *Cognitive Sciences*. 3. 74–80.
27. Hare, B., Plyusnina, I., Ignacio, N., Schepina, O., Stepika, A., Wrangham, R., Trut, L. 2005. Social Cognitive Evolution in Captive Foxes Is a Correlated By-product of Experimental Domestication. *Current Biology*. 15(3). 226–30.
28. Hare, B., Brown, M., Williamson, C., Tomasello, M. 2002. The domestication of social cognition in dogs, *Science*. 298 (5598). 1634–36.
29. Hare, B., Call, J., Tomasello, M. 1998. Communication of food location Between Human and Dog (*Canis Familiaris*). *Evolution of communication*. 2(1). 137–159.

30. Hauser, M., D. 2011. What experimental experience affect dogs, comprehension of human communicative actions?. Behavioural processes. 86. 7–20.
31. Hort, J., Rusina, R. 2007. Paměť a její poruchy: paměť z hlediska neurovědního a klinického. Maxdorf. Praha. 2007. p. 422. ISBN: 978-807-3450-045.
32. Immelmann, K., Beer, C. 1992. A dictionary of ethology. Cambridge. Harvard. p. 352. ISBN: 9780674205079.
33. Kaminski, J., Nitzschner, M. 2013. Do dogs get the point? A review of dog–human communication ability. Learning and Motivation. 44(4). 294–302.
34. Klenerová, V., Hynie, S., 2010. Memory and its dysfunction. Čs. Fyziologie. 59(1). 15–20.
35. Koukolík, F. 2008. Mozek a jeho duše. Galén. Praha. p. 263. ISBN 978-807-2623-143.
36. Koukolík, F. 2012. Lidský mozek. Galén. Praha. p. 400. ISBN: 879-80-7262-771-4.
37. Křivohlavý, J., Preiss, M., 2009. Trénování paměti a poznávacích schopností. Grada. Praha. p. 240. ISBN: 9788024727387.
38. Lakatos, G., Soproni, K., Dóka, A., Miklósi, Á. 2009. A comparative approach to dogs' (*Canis familiaris*) and human infants' comprehension of various forms of pointing gestures. Animal Cognition 12 (4). 621–631.
39. Li, F., Tsien J.Z., 2009. Memory and the NMDA receptors. N Engl J Med. 361. 302–303.
40. Lund, N. 2012. Inteligence a učení. Grada. Praha. p. 152. ISBN: 978-80-247-3922-9.
41. Mackintosh, J., N. 1983. Conditioning and associative learning. Oxford university Press. p. 322. ISBN: 0198521014.
42. Macpherson, K., Roberts, W.A. 2010. Spatial memory in dogs (*Canis familiaris*) on a radial maze. Journal of comparative psychology. 124(1). 47–56.
43. Matlin, M. W. 2005. Cognition. John Wiley & Sons, Inc. Crawfordsville. p. 640. ISBN: 978-0471450078
44. Miklósi, Á. 2000. Intentional Behaviour in Dog-human Communication: An Experimental Analysis of „showing“ behaviour in the dog. Animal Cognition. 3. 159-66.
45. Miklósi, Á., Polgrádi, R., Topál, J., Csányi, V. 1998. Use of experimenter – given cues in dogs. Animal Cognition. 1(2). 113–121.
46. Miller, G. A. 1956. The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. Psychological Review. 63 (2). 81–97.

47. Minichiello L. 2009. TrkB signalling pathways in LTP and learning. *Nature Reviews Neuroscience*. 10. 182–194.
48. Moxon, D. 2000. *Memory*. Heinemann. London. p. 70. ISBN: 978-0435806521.
49. Nakonečný, M. 2003. *Úvod do psychologie*. Academia. Praha. p. 507. ISBN: 80-200-0993-0.
50. Palmes, D. 2000. Ivan Petrovich Pavlov. *Journal of Investigative Surgery*. 13. 69–70.
51. Pavlov, I., P., Gantt, W., Volborth, G. 1928. *Lectures on Conditioned Reflexes Twenty-five Years of Objective Study of the Higher Nervous Activity (Behaviour) of Animals*. Historical Medical Books. 35.
52. Pfungst, O. 1965. *Clever Hans: The horse of Mr. Van Osten*. Holt. New York. p. 274.
53. Preiss, M. 1998. *Klinická neuropsychologie*. Grada. Praha. p. 408. ISBN: 80-247-0843-4
54. Preiss, M., Křivohlavý, J., 2009. *Trénování paměti a poznávacích schopností*. Grada. Praha. p. 208. ISBN: 978-80-247-2738-7.
55. Rehn, T., 2011. The effect of time left alone at home on dog welfare. *Applied Animal Behaviour science*. 129(4). 129–135.
56. Reidel, J., Call, J., Tomasello, M., Buttelmann, D. 2006. Domestic Dogs use an physical marker to locate hidden food. *Animal cognition* 9 (1). 27–35.
57. Reidel, J., Schumann, K., Kaminski, J., Call, J., Tomasello, M., 2008. The early ontogeny of human–dog communication. *Animal Behaviour*. 75(3). 1003–1014.
58. Roberts, W. A. 2002. Are animals stuck in time? *Psychological Bulletin*. 128. 473–489.
59. Roberts, W.A., Feeney, M.C., Macpherson, K., Petter, M., Mcmillan, N., Musolino, E. 2008. Episodic-like memory in rats: Is it based on when or how long ago?. *Science*. 320. 113–115.
60. Samuel, David. 2002. *Paměť: jak ji používáme, ztrácíme a můžeme zlepšit*. Grada. Praha. p. 105. ISBN: 80-247-0186-3.
61. Scoville, W.B., Milner, B. 1957. Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions. *Journal of Neurology Neurosurgery and Psychiatry*. 20. 11-21.
62. Schacter, D.L., Buckner, R.L. 1998. Priming and the brain. *Neuron*. 20(2). 185–195.
63. Schwartz, B.L., Evans, S. 2001. Episodic memory in primates. *American Journal of Primatology*. 55. 71–85.
64. Soproni, K., Miklósi, Á., Topál, J., Csánai, V. 2002. Dogs' (*Canis familiaris*) responsiveness to human pointing gestures; *Journal of Comparative. Psychology*. 116(1). 27–34.

65. Squire, L. R. 1987. *Memory and brain*. Oxford University Press. New York. p. 315. ISBN: 0195042077.
66. Squire, L. R., Stark, C. E. L., Clark, R. E. 2004. The medial temporal lobe. *Annual Review of Neuroscience*. 27. 279–306.
67. Squire, L., Knowlton, J., 1995. Memory, Hippocampus, and brain systems. *Cognitive neurosciences*. 118. 825–837.
68. Staubli, U., Rogers, G., Lynch, G. 1994. Facilitation of glutamate receptors enhances memory. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 91. 777–781.
69. Steinworth, S., Levine, B., Corkin, S. 2005. Medial temporal lobe structures are needed to re-experience remote autobiographical memories: evidence from HM and WR. *Neuropsychologia*. 43. 479–496.
70. Suddendorf, T., Busby, J., 2003. Mental time travel in animals? *Trends in Cognitive Sciences*. 7. 391-396.
71. Sternberg, R. J., Sternberg, K. 2013 *Cognitive psychology*. Cengage learning. Belmont. p. 640. ISBN: 9781133313915.
72. Szetei, V. 2003. When Dogs seem to lose their nose: An investigation on the use of visual and olfactory cues in communication between dogs and owner. *Applied animal behaviour*. 83(2). 141–152.
73. Topál, J. 2006. Reproducing human actions and action sequences: "Do as I Do!" in a dog. *Animal cognition*. 9(4). 355–367.
74. Tulving, E. 1972. Episodic and semantic memory. In: Tulving, E., Donaldson, W. (eds.) *Organisation of memory*. Academic press. New York. p. 382–402. ISBN: 978-0127036502
75. Tulving, E. 1984. Précis of Tulving's Elements of episodic memory. *Behavioral and Brain Sciences*. 7. 223–238.
76. Tulving, E. 1985. Memory and consciousness. *Canadian Psychology*. 26(1). 1–12.
77. Tulving, E. 1993. What is episodic memory?. *Current Directions Psychological Science*. 2. 67–70.
78. Tulving, E. 2002. Episodic memory: From mind to brain. *Annual Review of Psychology*. 53. 1–25.
79. Tulving, E., Markowitsch, H. J. 1998. Episodic and declarative memory: Role of the hippocampus. *Hippocampus* 8. 198–204.

80. Udell, M. A., Gioglio, R. F., Wyenne, C. D. L. 2008. Domestic dogs (*canis familiaris*) use human gestures but not nonhuman tokens to find hidden food. *Journal of comparative psychology*. 122(1). 84–93.
81. Wallis L.J., Virányi Z., Müller C.A., Serisier S., Huber L., Range F. 2016. Aging effects on discrimination learning, logical reasoning and memory in pet dogs. [online]. *Age*. 38(1). [cit. 2018-03-05]. Dostupné z < <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5005891/> >.
82. Watson, J., B. 2013. *Behaviorism*. West Press. London. p. 258. ISBN: B00216FD12.
83. Willingham, D. B. 1997. Systems of memory in the human brain. *Neuron*. 18. 5–8.

## 9 Seznam obrázků, tabulek a grafů

### Obrázky

Obrázek č. 1: Průběh zpracování informací v paměti (Nakonečný, 2003).....	4
Obrázek č. 2: Model fonologické smyčky (podle: Baddeley, 2003. In: Koukolík, 2012).....	6
Obrázek č. 3: Taxonomie dlouhodobé paměti. (volně dle Squire, Knowlton, 1995).....	9
Obrázek č. 4: Obecný proces klasického (Pavlovského) podmiňování (Lund, 2012).....	21
Obrázek č. 5: Obecný postup pokusu.....	28

### Tabulky

Tabulka č. 1: Charakteristiky deklarativní a nedeklarativní paměti (Hort a Rusina, 2007).....	10
Tabulka č. 2: Paměťové systémy v mozku (Willingham, 1997).....	10
Tabulka č. 3: Analýza odhadu maximální pravděpodobnosti .....	30
Tabulka č. 4: Zaznamenaná úspěšnost u jednotlivých retenčních časů.....	41

### Grafy

Graf č. 1: Pravděpodobnost úspěchu správného značení v závislosti na čase.....	29
Graf č. 2: Předpověď pravděpodobnosti úspěchu značení hrnku, na který bylo ukázáno .....	30

## 10 Přílohy

Linda	Bublina	Airo	JMÉNO
11Z, 1CH	12Z	10Z, 2CH	0 S.
2Z	2Z	2Z	10 S.
2Z	2Z	2Z	20 S.
2Z	2Z	2Z, 1CH	30 S.
2Z	2Z	2Z	45 S.
1Z	1Z	1Z	1 MIN
1Z	1Z	1CH, 1Z	1,5MIN
1Z	1Z	1CH	2 MIN
1Z	1Z	1Z	2,5 MIN
1Z, 1CH	1Z	1Z	3 MIN
1Z	1Z	1Z	3,5MIN
1CH, 1Z	1Z	1Z	4MIN
1CH	1Z	1Z	4,5MIN
x	1Z	1Z	5MIN
x	1Z	x	5,5MIN
1CH	1Z	1CH	6MIN
x	1Z	1CH	7MIN
x	1Z	x	8MIN
x	1CH	x	9MIN

Vysvětlivky:

Z = značení
Ch = chyba
X = vynechal

Tabulka č. 4. Zaznamenaná úspěšnost u jednotlivých retenčních časů.