

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA  
ODDELEK ZA BIOLOGIJO

Jan PODLESNIK

**Inštrumentalno pogojevanje in učenje zaporedja vedenja pri skalarkah**

DIPLOMSKO DELO  
Univerzitetni študij

**Instrumental conditioning and learning a sequence of instrumental task  
in freshwater angelfish**

GRADUATION THESIS  
University studies

Ljubljana, 2008

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija biologije. Opravljeno je bilo na katedri za nevrotologijo Oddelka za biologijo Biotehniške fakultete v Ljubljani, kjer je potekalo tudi laboratorijsko delo.

Študijska komisija Oddelka za biologijo je za mentorja diplomskega dela imenovala prof. dr. Tine Valentinčiča.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: doc. dr. Peter Stušek

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: doc. dr. Janko Božič

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Tine Valentinčič

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora:

Diplomsko delo je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Jan Podlesnik

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

SD Dn  
DK 591.5:579(043.2)=163.6  
KG inštrumentalno pogojevanje/učenje zaporedja vedenj/skalarka/*Pterophyllum scalare*  
AV PODLESNIK, Jan  
SA VALENTINČIČ, Tine  
KZ SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101  
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo  
LI 2008  
IN INŠTRUMENTALNO POGOJEVANJE IN UČENJE ZAPOREDJA VEDENJA  
PRI SKALARKAH  
TD Diplomsko delo (Univerzitetni študij)  
OP VII, 41 str., 21 sl., 39 vir.  
IJ sl  
JI sl/ en  
AI V preteklosti je bilo pokazano, da je večina vretenčarjev, tudi ribe, sposobnih inštrumentalnega pogojevanja. Skalarke pogosto izvajajo različna naučena vedenja. Uporabili smo avtomatski krmilnik, ki je skalarkam podal ličinko trzače, kot nagrado ob potegu za vrvico povezano s stikalom, ki je upravljalo s krmilnikom. Na začetku smo uporabili rdečo barvo vrvice, da bi ribe spodbudili k vlečenju. Ko so bile skalarke inštrumentalno pogojene na vlečenje vrvice, je sledilo postopno učenje zaporedja dveh vedenj: vlečenje barvne vrvice, ki prižge luč in vlečenje barvne (druga barva) vrvice, ki sproži krmilnik. Po 5 – 8 tednih je to zaporedje obvladalo 5 od 13 skalark. Na začetku sta bili vrvici razmaknjeni ~ 3 cm, kar je pomenilo, da je barva vrvice edini namig za zaporedje inštrumentalnih odzivov. V naslednjem koraku sta bili vrvici razmaknjeni približno 30 cm in skalarke so si poleg barve lahko zapomnile tudi lego vrvice. Kasneje smo med obe vrvici vstavili pregrado z luknjo, skozi katero je morala skalarka plavati, da je prišla od vrvice za luč do vrvice za krmilnik. V zadnjem koraku je prepreka preprečevala direkten pogled med obema legama vrvic. Štiri skalarke so obvladale nalogo s plavanjem skozi pregrado, ki je ločevala obe vrvici. Le ena skalarka pa je obvladala zaporedje treh vedenj, ko druga vrvica ni bila vidna iz pozicije prve. Skalarke so sposobne inštrumentalnega pogojevanja in učenja zaporedja vedenj, kar lahko utemeljuje obstoj sintakse v naravi.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dn  
DC 591.5:579(043.2)=163.6  
CX instrumental conditioning/learning of sequential tasks/freshwater angelfish/  
*Pterophyllum scalare*  
AU PODLESNIK, Jan  
AA VALENTINČIČ, Tine  
PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101  
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology  
PY 2008  
TI INSTRUMENTAL CONDITIONING AND SEQUENCE OF INSTRUMENTAL  
TASK IN FRESHWATER ANGELFISH  
DT Graduation Thesis (University studies),  
NO VII, 41 p., 21 fig., 39 ref.  
LA sl  
AL sl/ en

AB It was shown that most vertebrates including fish are capable of instrumental conditioning. Freshwater angelfish often exhibit a large variety of learned behaviors. An automatic feeder was constructed, which delivered dried *Chironomus* larvae – a food reward after the angelfish pulled the fiber connected to the electronic switch operating the feeder. To encourage the angelfish to start pulling the fiber, red textile fiber was used initially. After the angelfish was conditioned to operate the feeder we started a stepwise learning process for the two sequential tasks: pulling the color coded fiber that switched the conditioning lamp on and pulling the second color coded fiber which operated the feeder. After 5-8 weeks 5 of 13 angelfish successfully mastered the sequential tasks. The positions of fibers were ~3 cm apart initially, thus making the color of the filament the only clue for the sequence of operant responses. In the next step the fibers were about 30 cm apart and the angelfish mastered the location in addition to the color. Later we installed a barrier between the two fibers, the angelfish needed to swim through an opening in the barrier to go from the lamp fiber to the feeder fiber. In the last step the barrier prevented direct views between the two fiber positions. Four angelfish mastered the sequence of the fibers and swimming through barrier separating the two fibers. Only one angelfish mastered the three tasks sequence if the second fiber was not visible from the position of the first fiber. Angelfish are capable of instrumental conditioning and learning sequential tasks, which can constitute the syntax of nature.

## KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA .....	III
KEY WORDS DOCUMENTATION .....	IV
Kazalo vsebine .....	V
Kazalo slik .....	VII
<b>1 UVOD</b> .....	1
1.1 ZGODOVINA POGOJEVANJA .....	1
1.1.1 Pogojevanje pri ribah .....	1
1.1.2 Pogojevanje pri ostalih živalih .....	1
1.2 KAJ JE INŠTRUMENTALNO POGOJEVANJE .....	2
1.2.1 Habitucija .....	3
1.2.2 Principi inštrumentalnega pogojevanja .....	3
1.2.3 Spremenljivost inštrumentalnega vedenja .....	3
1.2.4 Oblikovanje vedenja .....	4
1.3 OPIS VRSTE .....	4
1.3.1 Sistematika .....	4
1.3.2 Značilnosti vrste .....	5
1.4 NAMEN DELA .....	6
<b>2 MATERIALI IN METODE</b> .....	7
2.1 POTEK POSKUSA .....	9
2.1.1 Učenje inštrumentalnega odziva .....	9
2.1.2 Učenje dveh inštrumentalnih odzivov .....	10
2.1.3 Učenje zaporedja inštrumentalnih odzivov .....	10
2.1.4 Utrjevanje pomena barve nitke .....	11

2.1.5	Vključevanje nove naloge v zaporedju – končno zaporedje .....	11
<b>3</b>	<b>REZULTATI</b> .....	<b>13</b>
3.1	UČENJE INŠTRUMENTALNEGA ODZIVA .....	13
3.2	UČENJE DVEH INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV .....	16
3.3	UČENJE ZAPOREDJA INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV .....	18
3.4	UTRJEVANJE POMENA BARVE NITKE .....	22
3.5	VKLJUČEVANJE NOVE NALOGE V ZAPOREDJU – KONČNO ZAPOREDJE .....	24
<b>4</b>	<b>DISKUSIJA</b> .....	<b>31</b>
4.1	UČENJE INŠTRUMENTALNEGA ODZIVA .....	31
4.2	UČENJE DVEH INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV .....	32
4.3	UČENJE ZAPOREDJA INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV .....	33
4.4	UTRJEVANJE POMENA BARVE NITKE .....	34
4.5	VKLJUČEVANJE NOVE NALOGE V ZAPOREDJU – KONČNO ZAPOREDJE .....	35
<b>5</b>	<b>ZAKLJUČEK</b> .....	<b>37</b>
<b>6</b>	<b>VIRI</b> .....	<b>38</b>
<b>ZAHVALA</b>		

## KAZALO SLIK

SLIKA 1: SKALARKA ( <i>PTEROPHYLLUM SCALARE</i> ). .....	5
SLIKA 2: AVTOMATIČNI KRMILNIK. ....	7
SLIKA 3: SHEMA POSKUSA. ....	8
SLIKA 4: PREGRADA Z LUKNJO. ....	12
SLIKA 5: ČASOVNA SHEMA POSKUSA PRVI TEDEN POGOJEVANJA. ....	13
SLIKA 6: ČASOVNA SHEMA POSKUSA DRUGI TEDEN POGOJEVANJA. ....	14
SLIKA 7: ČASOVNA SHEMA POSKUSA TRETJI TEDEN POGOJEVANJA. ....	15
SLIKA 9: ČASOVNA SHEMA POSKUSA PETI TEDEN POGOJEVANJA. ....	17
SLIKA 10: DELEŽ PRAVILNIH POTEGOV ZA VRVICO - UČENJE ZAPOREDJA INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV. ....	18
SLIKA 11: ČASOVNA SHEMA POSKUSA OSMI TEDEN POGOJEVANJA RIBA 7. ....	19
SLIKA 12: ČASOVNA SHEMA POSKUSA OSMI TEDEN POGOJEVANJA RIBA 2. ....	20
SLIKA 13: ČASOVNA SHEMA POSKUSA PETNAJSTI TEDEN POGOJEVANJA RIBA 3. ....	21
SLIKA 14: ČASOVNA SHEMA POSKUSA DEVETI TEDEN POGOJEVANJA. ....	23
SLIKA 15: DELEŽ PRAVILNIH POTEGOV ZA VRVICO – UTRJEVANJE POMENA BARVE NITKE. ....I	
SLIKA 16: ČASOVNA SHEMA POSKUSA DESETI TEDEN POGOJEVANJA – PROSTORSKO LOČENE VRVICE. ....	25
SLIKA 17: DELEŽ PRAVILNIH POTEGOV ZA VRVICO – PROSTORSKO LOČENE VRVICE. . ....	26
SLIKA 18: ČASOVNA SHEMA POSKUSA TRINAJSTI TEDEN POGOJEVANJA – ZAPOREDJE S PREGRADO. ....	27
SLIKA 19: DELEŽ PRAVILNIH POTEGOV ZA VRVICO – VKLJUČITEV PREGRADE. ....	28
SLIKA 20: ČASOVNA SHEMA POSKUSA ŠESTNAJSTI TEDEN POGOJEVANJA – ZAPOREDJE Z OBRNJENO PREGRADO. ....	29
SLIKA 21: DELEŽ PRAVILNIH POTEGOV ZA VRVICO – OBRNJENA PREGRADA. ....	30

## 1 UVOD

### 1.1 ZGODOVINA POGOJEVANJA

#### 1.1.1 Pogojevanje pri ribah

Prvi poskusi pogojevanja pri ribah segajo na začetek 20. stoletja. Leta 1901 je Triplet (1901, cit. po Thorpe, 1956) ugotovil, da pezdirek (*Rhodeus sericeus*) s časom preneha napadati druge pezdirke pod prozornim poveznikom. Če pezdirke pod poveznikom zamenjamo, jih poskuša ponovno napasti. Važen je izgled vrinjenca in lega v akvariju, torej je to nekakšno prostorsko učenje. Thorndike je leta 1911 opisal prve poskuse pogojevanja pri ribah. Dokazal je, da najde riba iz rodu *Fundulus* pot do hrane in nazaj med številnimi ovirami (Thorndike, 1911, cit. po Thorpe, 1956). Rečnega zeta (*Gasterosteus aculeatus*) je Russell (1931, cit. po Thorpe, 1956) naučil, da je prišel do hrane skozi mnoge ovire. V začetku je bila rešitev slučajna, kasneje pa si je riba zapomnila pot do hrane in nazaj. To učenje je trajalo tri mesece. Sanders (1940, cit. po Thorpe, 1956) je ugotovil inštrumentalno pogojevanje pri zlati ribici (*Carassius auratus*). V poskusu je riba plavala v smeri hrane, ki jo pokaže osvetljeni disk. Inštrumentalno pogojevanje sta preučevala tudi Haralson in Bitterman (1950, cit. po Thorpe, 1956). Predstavnika družine *Cichlidae* (*Tilapia* sp.) sta naučila pritisniti na vzvod, za nagrado je dobil hrano. Lissman učil ribe iz rodu *Gymnotus*. Prvo skupino rib je učil, da so jemale hrano samo v prisotnosti magnetnega polja, druga skupina pa je jemala hrano le, kadar ni bilo magnetnega polja. Predpogoj za takšno učenje je zaznavanje magnetnega polja. Odziv je bil zelo preprost – riba si vzame hrano (Lissman, 1958, cit. po Hinde, 1966).

Od leta 1978 se na Biotehniški fakulteti v Ljubljani, pod mentorstvom prof. Valentinčiča pri predmetu Etologija, opravljajo poskusi iz inštrumentalnega pogojevanja pri skalarkah (*Pterophyllum scalare*). Z vlečenjem vrvice si riba dodaja hrano iz avtomatskega krmilnika. Poskus se je vsako leto nadgrajeval z novimi dognanji.

#### 1.1.2 Pogojevanje pri ostalih živalih

Prvi je inštrumentalno vedenje proučeval Thorndike. Mačke je zaprl v škatle, ki se jih da odpreti s proženjem vzvoda in opazoval poskuse pobega. Prvič, ko so bile zaprte v škatlo



so porabile precej časa, da so prišle ven. Z izkušnjami se število neuspešnih poskusov odpiranja škatle zmanjšuje, povečuje pa se število uspešnih poskusov. Posledično se zmanjša čas v katerem živali uspe pobegniti (Thorndike, 1911, cit. po Thorpe, 1956). Miller in Konorski sta leta 1928 lačnemu psu dala hrano vedno kadar je upognil nogo, naj je bilo to refleksno ali pasivno. S časom pa je pes dobil hrano le takrat, kadar se je upogib pojavil spontano. Z inštrumentalnim pogojevanjem pri sesalcih se je ukvarjal tudi Grindley (1932). Poskuse je delal z morskimi prašički (*Cavia porcellus*). Živali je postavil v poskus, v katerem je zvočni dražljaj napovedoval hrano. Kadarkoli je žival obrnila glavo, je bila nagrajena s hrano. Premiki glave so zato postali bolj pogosti. Zelo pomemben raziskovalec inštrumentalnega pogojevanja je bil ameriški psiholog B.F. Skinner, ki je ta postopek razvil do potankosti. Poskuse je opravljal predvsem na podganah (*Rattus norvegicus*) in golobih (*Columba livia*). Razvil je kletko v kateri podgana s pritiskanjem vzvoda s tačko sproži krmilnik in si poda hrano (Skinner, 1938). Golobi so se naučili kljuvati v svetlečo ploščico, da so dobili hrano (Skinner, 1948).

## 1.2 KAJ JE INŠTRUMENTALNO POGOJEVANJE

Učenje lahko definiramo kot način ohranjanja preteklosti, ki se ne prenaša iz staršev na potomce, ampak je značilnost osebkov. Obstaja več tipov učenja. Eden izmed njih je asociativno učenje, ki vključuje klasično in inštrumentalno pogojevanje (Hinde, 1966). Pri klasičnem pogojevanju (Pavlovo pogojevanje) raziskovalec vzpostavi povezavo med dražljajem in nagrado (Pavlov, 1927). Pavlov je pri psu povezal nagrado – hrano, ki je sprožila slinjenje in izločanje želodčnih sokov z zvoncem. Po nekaj ponovitvah se je pes začel sliniti že, ko je zaslišal zvonec.

Pri inštrumentalnem pogojevanju žival vzpostavi povezavo med svojim vedenjem in nagrado. Izraz je prvi uporabil B.F. Skinner leta 1937. Podgana v laboratoriju poveže pritisk na vzvod z nagrado - hrano (Skinner, 1938). Pritisk na vzvod je pogoj za pridobitev hrane, ki ojači odziv. Ojačenje je lahko tudi negativno. Primer je krava, ki se po nekaj stikih z električnim pastirjem, žici v kateri je električna napetost več ne približa. Pogojevanje je prevladujoč način učenja med živalmi, vključno s človekom. Kadar je torej neka motorična aktivnost živali (poteg ribe za vrstico) nagrajena, bo žival svoje dejanje začela ponavljati.

### **1.2.1 Habitucija**

Habitucija – privajanje na dražljaje oz. prenehanje vedenjskega odziva na dražljaj, ki za žival nima pomena (Jennings, 1906). Primer za to je poskus na polžu *Helix albolabris* (Humphrey, 1933), ki odmakne tipalke ob trku na ploščo, po kateri polž leze. Če enake trke ponavljamo približno enkrat na eno ali dve minuti, se žival na peti trk odzove veliko manj kot na prvi trk, po petnajst trkih pa odziv docela izgine. Če trku ne sledi škodljiva posledica, se polž preneha odzivati nanj. Tudi skalarke se na določene dražljaje iz okolice ne odzivajo več, ko ugotovijo da za njih nimajo nobenih posledic. To je omogočilo lažje pogojevanje na vrvice.

### **1.2.2 Principi inštrumentalnega pogojevanja**

Nagrada (pozitivno ojačanje) in kazen (negativno ojačanje) sta glavna načina ojačitve odziva. Ojačitev je po Skinnerju (1938) posledica, ki poveča frekvenco nekega vedenja, medtem ko kaznovanje zmanjša frekvenco vedenja, ki mu sledi. Spremembe vedenja po ojačanju in kaznovanju imata velik pomen za preživetje živali. Živali se tako naučijo kako priti do nagrade - hrane in kako se izogniti kazni. V našem poskusu smo lačne skalarke naučili vlečenja vrvice, tako da smo vsak poteg nagradili s hrano. To je primer pozitivnega ojačanja.

### **1.2.3 Spremenljivost inštrumentalnega vedenja**

Pomembna značilnost inštrumentalnega vedenja je njegova spremenljivost. Ta omogoča živali, da se prilagodi na nove situacije v okolju (Neuringer, 2002). Po prenehanju ojačevanja odziva se njegova frekvenca najprej poveča, to omogoči živali, da poveča možnost pridobivanja nagrade. Če nagrade ni se frekvenca inštrumentalnega vedenja postopoma zmanjšuje, dokler ne izgine ali se pojavlja zgolj naključno. Podgana se vrača na mesto, kjer je našla hrano in ne tja, kjer hrane ni bilo. Ko bo to mesto nekajkrat obiskala brez da bi bila nagrajena, ga bo počasi opustila. To lastnost (spremenljivost) smo izkoristili pri našem poskusu.

V naravi živalim pogosto omogočijo preživetje zaporedja vedenj, ki se jih živali kasneje naučijo. V laboratoriju smo skalarke naučili zaporedja dveh inštrumentalnih vedenj,

prižiganja luči in proženja krmilnika, ki imata za posledico nagrado samo, če sta izvedena na pravilen način, dovolj hitro in po prepoznavi ustreznih barv vrvic, ki prižigajo luč oziroma prožijo krmilnik.

#### 1.2.4 Oblikovanje vedenja

Raziskovalec z nagrajevanjem vedenja, ki je blizu želenemu inštrumentalnemu vedenju in se pojavi naključno, žival postopoma pripelje do želenega vedenja (Skinner, 1938; Peterson, 2004). V vsaki nadaljnji fazi nagrajuje le vedenje, ki je bližje želenemu, v nasprotnem primeru žival nagrade ne dobi. To je postopno učenje, s postopnostjo lahko živali naučimo tudi precej zapletenih sosledij vedenj.

Cirkuški trenerji že stoletja obvladajo učenje zaporedja vedenj. Postopnost nam omogoča sestavljanje zapletenih zaporedij. Vsak element zaporedja oblikujemo posebej in jih nato sestavimo v verigo, tako, da se izvaja eden na enkrat.

Primer:

Podgano želimo naučiti naslednje zaporedje: 1. Plezanje po stopnicah, 2. Tek v kolesu in 3. vlečenje vrvi, ki dvigne zastavo. Pri lačni živali najprej vzpostavimo povezavo med vlečenjem vrvi in nagrado (nagrado dobijo ob potegu za vrv) ob prisotnosti luči. Če je vlečenje vrvice ob ugasnjeni luči neučinkovito, luč kmalu začne nadzorovati odziv (vlečenje vrvi). Žival ne bo vlekla vrvi dokler bo luč ugasnjena, z vlečenjem bo začela, ko se prižge. Tek v kolesu se oblikuje tako, da nekaj krogov prižge luč. To bo žival hitro dojela. Najprej bo tekla v kolesu, dokler se ne prižge luč, nato bo vlekla vrv, dokler ne dobi hrane. Da teče po stopnicah dosežemo tako, da enostavno prostorsko ločimo podgano in kolo za prižig luči, ter ju povežemo s stopnicami. (The Oxford ..., 1987)

### 1.3 OPIS VRSTE

#### 1.3.1 Sistematika

**Razred:** Actinopterygii – žarkoplavutarice

**Red:** Perciformes - ostriževci

**Družina:** Cichlidae – ostrižniki

**Rod:** *Pterophyllum* - skalarke

**Vrsta:** *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823) – skalarka



Slika 1: Skalarka (*Pterophyllum scalare*)

### 1.3.2 Značilnosti vrste

Skalarka izhaja iz povodja reke Amazonke v tropskem delu Južne Amerike. Riba je lateralno sploščena in ima poudarjene podolgovate hrbtno in analno plavuti. V naravi zraste do 18 cm v dolžino in 30 cm v višino. Takšna oblika telesa jim omogoča, da se skrijejo med korenine dreves in rastline. Po telesu imajo progast vzorec, ki jim zagotavlja dodatno kamuflažo. Skalarke so počasne, vendar dobre plavalke. Šele, če jih prestrašimo ali pri plenjenju spremenijo način plavanja. Takrat plavajo hitro, lahko tudi nazaj, skokovito

spreminjajo smer tako, da jih napadalec ne more ujeti. Spadajo med plenilce, ki lovijo plen s pomočjo oči. Prehranjujejo se z majhnimi ribami in vodnimi nevretenčarji (Jerič, 1994).

Za naš poskus je poleg sposobnosti inštrumentalnega pogojevanja pri skalarkah, pomemben dober vid in sposobnost razlikovanja barv. Zaznavanje barv pri ribah so pokazali mnogi raziskovalci. Pri afriških ostrižnikih v jezeru Tanganjika so preučili zgradbo mrežnice in z mikrospektrofotometričnimi meritvami spektralne absorbance ugotovili, da mnogi med njimi razlikujejo barve (Fernald in Liebman, 1980). Enako sta za nekaj vrst ostrižnikov iz Viktorijinega jezera ugotovila van der Meer in Bowmaker (1995). Pri zlati ribici (*Carassius auratus*) so z treningom ugotovili, da je njen barvni vid celo bolj kompleksen kot človekov, saj je tetrakromatičen (Neumeyer, 1992). Sposobnost razlikovanja barv pri skalarkah so dokazali moji predhodniki pod mentorstvom prof. Valentinčiča, ki so se ukvarjali s proučevanjem inštrumentalnega pogojevanja pri skalarkah.

#### 1.4 NAMEN DELA

S poskusom smo želeli pokazati sposobnost inštrumentalnega učenja in učenja zaporedij inštrumentalnih odzivov pri skalarkah. Skalarke smo pogojili na vlečenje vrvic s katero upravljajo avtomatski krmilnik. Kasneje smo tako pogojene skalarke naučili, da z vlečenjem vrvic druge barve prižgejo luč. Nato smo skalarko učili zaporedje: poteg za vrvico barve A, ki prižge luč, in potegu za vrvico barve B, ki sproži krmilnik. Sledi nagrada. V osnovno zaporedje smo na koncu dodali še eno vedenje. Po prižigu luči mora riba plavati skozi odprtino v plošči, da dospe do vrvic, ki požene krmilnik. Skalarke so se v 5-7 dneh naučile poteg za vrvico, ki je ojačen s hrano. Za učenje osnovnega zaporedja, prižig luči in zagon krmilnika, je bilo potrebnih 5-8 tednov. 40% rib se je uspešno naučilo zaporedja prižig luči, zagon krmilnika, 30% rib pa je obvladalo tudi plavanje skozi odprtino v pregradi, ki ločuje obe vrvici – zaporedje potegov je ostalo enako.

## 2 MATERIALI IN METODE

Skalarke (*Pterophyllum scalare*) so bile v ločenih akvarijih brez rastlin. Stranice akvarija, razen sprednje, smo oblepili s črnim ali belim papirjem. Za ohranjanje temperature vode (24 - 27°C) smo uporabljali luči, ki so bile nameščene nad akvarije. Za dodajanje hrane oz. nagrade smo uporabljali avtomatični krmilnik (slika 2). Sestavljen je bil iz dveh plošč med katerima je 14 posodic za hrano. Vzmet je pritiskala posodice k spodnji plošči in tako tesnila vodo s hrano v posodicah. Elektromotor je vrtel zgornjo ploščo z nosilci za posodice, na spodnji plošči pa je bila luknja, skozi katero je iztekala voda s hrano, ko je potovala posodica preko luknje. Pred polnjenjem smo krmilnik obrnili za 180 stopinj, dvignili spodnjo ploščo in nalili v posodice vodo ter dodali hrano. Nato smo namestili spodnjo ploščo nazaj in spet obrnili krmilnik.



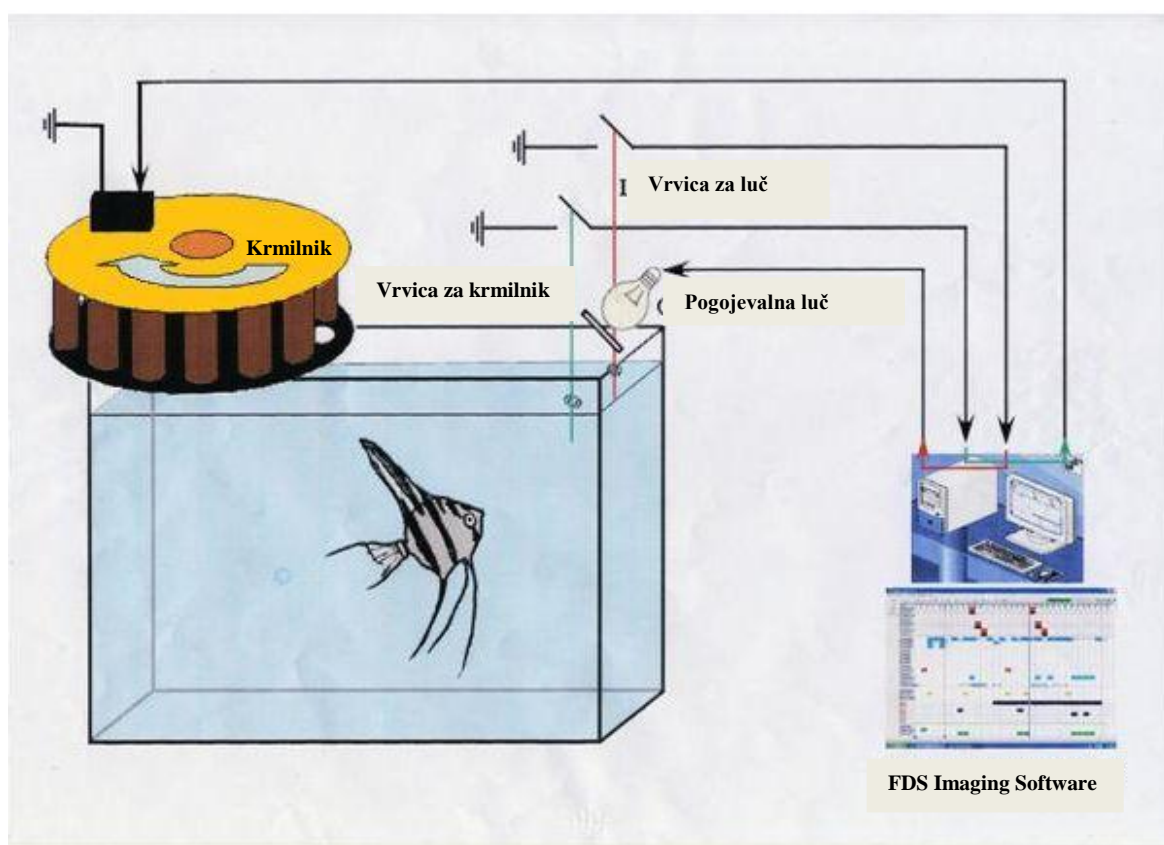
Slika 2: Avtomatični krmilnik

Za nagrado smo uporabljali zamrznjene ličinke trzač (*Chironomus sp.*), ki smo jih odtalili pred uporabo. V vsako posodico z vodo smo dali tri manjše koščke ličinke trzač.

Pripravljen krmilnik smo postavili na stekleno ploščo, ki je pokrivala akvarij. Nato smo ga s kablji priključili na stikalo, ki je ob potegu vrvice sprožilo krmilnik.

Ob akvariju smo postavili namizno luč in stojalo s stikali za prižiganje luči in proženje krmilnika. Na vsakem stikalu je bila vrvica različne barve. Konca vrvic sta bila potopljena v vodo do globine 3 cm. Stikali smo pred poskusom nastavili na občutljivost prilagojeno velikosti in teži ribe.

S kablji smo povezali krmilnik, stikala, luč in računalnik. Povezave so bile vzpostavljene tako, da je riba s potegom za vrvico vklopila luč ali aktivirala krmilnik (Slika 3). Krmilnik je bilo mogoče aktivirati samo, če je bila prižgana luč. Ob računalniku smo imeli še dodatna stikala, ki so omogočala ročno proženje obeh stikal.



Slika 3: Shema poskusa

Program za spremljanje poteka poskusa je napisal Janko Božič. S pomočjo programa FDS Imaging Software in namiznega računalnika smo krmilili stikala, ki so prožila krmilnik in

prižigala luč. V programu FDS Imaging Software smo nastavili čase vrtenja zgornje plošče tako, da se posodica za trenutek ustavila nad luknjo, se izpraznila v akvarij in premaknila v nov položaj. Pomembno je tudi to, da smo nastavili 5 sekundni interval, ko se krmilnik ne odziva na poteg vrvice. S tem smo onemogočili da se krmilnik sproži večkrat zapored, če so se zobje ribe zataknila za vrvico. Pomembno je, da je riba dobila nagrado ob vsakem potegu vrvice.

Preden smo vrvico spustili v akvarij smo jo zmočili. Hkrati, ko smo spustili vrvico v vodo, smo zagnali tudi računalniški program. Ta je beležil časovno zaporedje potegov vrvic, ki jih je opravila riba. Ribe smo opazovali z razdalje več kot 2 metra tako, da jih nismo motili med poskusom.

## 2.1 POTEK POSKUSA:

Učenje zaporedja inštrumentalnega odziva je potekalo postopoma. Najprej smo ribe naučili inštrumentalnega odziva – potega za vrvico, ki sproži krmilnik, riba je nagrajena s hrano. Nato smo vključili drugo vrvico, ki je bila drugačne barve. Poteg za to vrvico je prižgal luč. Odziva na ti dve vrvici smo nato povezali v zaporedje, ki je ribi prineslo nagrado. S časom smo dodali še dodaten pogoj v zaporedje – plavanje skozi luknjo v oviri, ki smo jo naknadno inštalirali v akvarij.

Poskus smo opravljali pet dni v tednu. Nekatere ribe so se po nekaj tednih izvajanja poskusa nasitile, zato smo z njimi delali le tri ali štiri dni v tednu.

### 2.1.1 Učenje inštrumentalnega odziva

V prvi stopnji poskusa smo lačno skalarko naučili, da poteg za vrvico sproži krmilnik, ki ji da hrano. Pogoj za delovanje krmilnika je bila prižgana pogojevalna luč. V primeru, da riba ni potegnila za vrvico, smo spočetka nagrajevali bližino vrvice, ki proži krmilnik. Tako smo povečali verjetnost, da je riba po naključju potegnila za vrvico. Nikdar nismo nagrajili vedenja, ki je pomenilo nazadovanje od že doseženega vedenja. V primeru, da riba kljub temu ni kazala interesa za vlečenje vrvic, smo slednjo na rahlo premikali z roko, da bi spodbudili njeno zanimanje. Prvi poteg, ki je bil nagrajen, je bil bistven za nadaljevanje poskusa.



V akvariju je bilo mesto hranjenja prostorsko ločeno od mesta, kjer je bila v vodo potopljena vrvica. Učenje inštrumentalnega odziva na vrvico je trajalo teden dni. Vsak dan poskusa je vsaka riba dobila možnost, da s potegi za vrvico izprazni en krmilnik, ki je vseboval 14 nagrad. To je bila vsa hrana, ki jo je riba dobila skozi celoten poskus.

V naslednji stopnji smo zamenjali barvo vrvice. Tako je riba izkusila, da je tudi poteg za drugo barvo vrvice nagrajen. Po enem tednu smo spet zamenjali barvo vrvice in postopek ponovili še tretji teden. Tako je riba v prvih treh tednih dobila izkušnje s tremi različnimi barvami vrvic, ki dajo ob potegu nagrado. Luč je gorela ves čas poteka poskusa.

### **2.1.2 Učenje dveh inštrumentalnih odzivov**

Četrty teden smo vpeljali v akvarij drugo vrvico, ki je bila enake barve kot vrvica v prvem tednu poskusa (vrvica A). Obe vrvici sta bili, ko sta istočasno v akvariju, med seboj oddaljeni 3 cm. V samem začetku poskusa smo dali v akvarij le vrvico A, ki prižiga luč. Luč je bila ugasnjena. Skalarka je potegnila za vrvico in prižgala luč. Ko je luč gorela, je deloval tudi krmilnik. Nato smo ji v akvarij dali vrvico B, ki je dala nagrado. Barva te vrvice je bila ista kot tista, ki smo jo uporabljali zadnjo pri učenju enega inštrumentalnega odziva. Med eno osvetlitvijo smo pustili 3 potege vrvice, po vsakem potegu je dobila nagrado. Po treh nagradah ugasnemo luč. Nato je morala s potegom vrvice A spet prižgati luč, vrvica B je ostala v akvariju.

V petem tednu smo namestili obe vrvici v akvarij naenkrat, gorenje pogojevalne luči smo omejili na 30 sekund oz. na 3 nagrade. Zanimanje skalark za vlečenje vrvice smo ohranjali z zaporednimi nagradami. Če se je skalarka med vlečenjem vrvic pogosto zmotila in se po potegu vrvice ni nič zgodilo, je izgubila interes za sodelovanje pri poskusu.

### **2.1.3 Učenje zaporedja inštrumentalnih odzivov**

V 6. in 7. tednu poskusa smo zmanjševali čas gorenja pogojevalne luči in postopoma prešli na osnovno zaporedje vedenj: Poteg za vrvico A je prižgal luč, medtem ko je luč gorela je poteg za vrvico B dal nagrado. Ko je zaužila hrano, luč ugasne in skalarka je morala ponovno prižgati luč. Krajšanje časa gorenja luči je potekalo postopoma, 20, 10 in 7 sekund. V desetih oziroma sedmih sekundah so ribe dobile največ eno nagrado. Čas

gorenja ni bil popolnoma fiksen, saj smo luč pustili goreti tudi več časa, če je riba kazala interes za vlečenje vrvic, vendar je omahovala ali je bila tik pred potegom ob izteku intervala gorenja luči.

#### **2.1.4 Utrjevanje pomena barve nitke**

V tem delu poskusa smo utrjevali znanje osnovnega zaporedja in pomena posamezne barve vrvic. Ko smo dobili občutek, da ribe delajo dobro, smo zamenjali lego vrvic. S tem smo želeli doseči, da bi ribe bolje dojele pomen barve – barva A prižge luč, barva B sproži krmilnik. Čas gorenja pogojevalne luči je ostal enak kot prej (7 sekund). To učenje je trajalo teden dni.

#### **2.1.5 Vključevanje nove naloge v zaporedju – končno zaporedje**

Poleg osnovnega zaporedja, smo v zaporedje vključili še en pogoj oz. vedenje, ki ga je morala riba opraviti, preden je dobila hrano. Nov pogoj je bil plavanje skalarke skozi oviro.

Po tem, ko so dobile izkušnjo o pomenu barv vrvic, smo vrvic razmaknili na večjo razdaljo. Vsaka vrvica se je nahajala v enem kotu krajše stranice akvarija, približno 30cm narazen. Učenje razmaknjenih vrvic je trajalo tri tedne. Ko so skalarke to obvladale smo med obe vrvici vstavili ploščo, ki je pregrajevala 2/3 akvarija (Slika 4). Plošča je imela odprtino, ki je bila nameščena tako, da je skalarka ob vlečenju ene vrvic lahko videla vrvico na drugi strani plošče. Nova naloga je bila: po prižigu luči je morala riba plavati skozi odprtino v plošči, da je dospela do vrvic, ki požene krmilnik. To učenje je trajalo tri tedne.

V zadnji fazi poskusa je bila odprtina nameščena tako, da skalarka ni mogla videti vrvic za oviro. V enem tednu se je naučila, da mora po prižigu luči, za poteg druge vrvic, ki sproži krmilnik, preplavati luknjo v oviri, ki je preprečevala neposreden pogled na obe vrvici naenkrat.

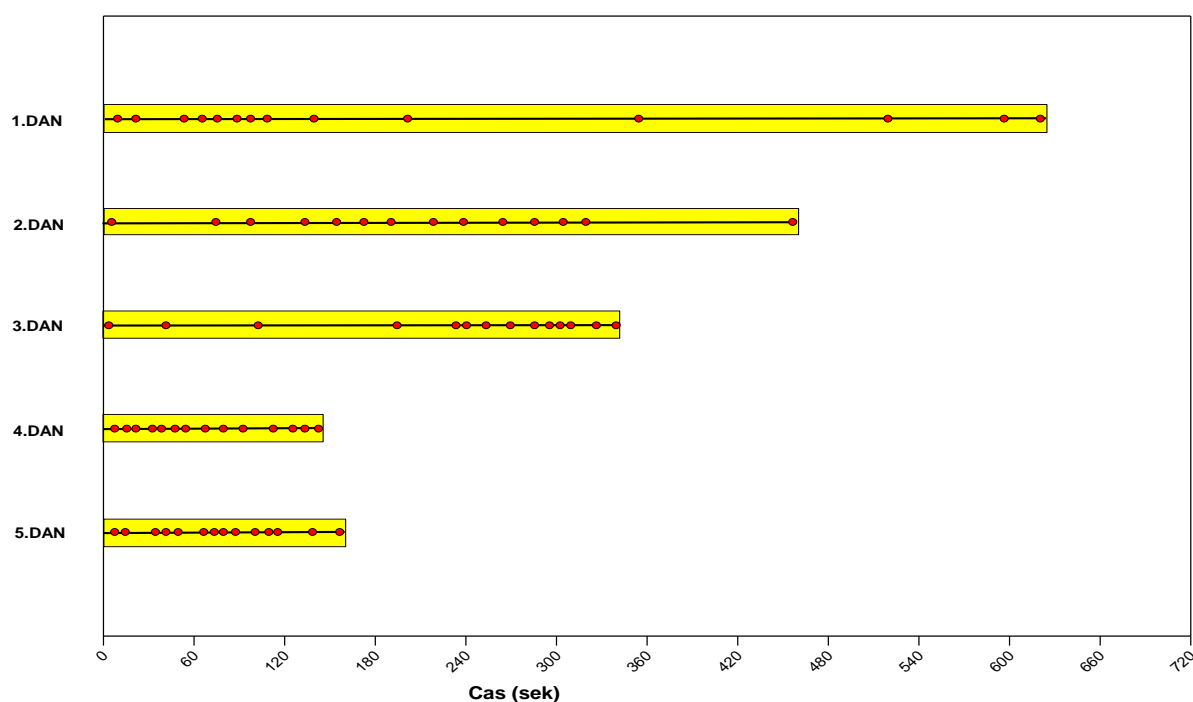


Slika 4: Pregrada z luknjo

### 3 REZULTATI

#### 3.1 UČENJE INŠTRUMENTALNEGA ODZIVA

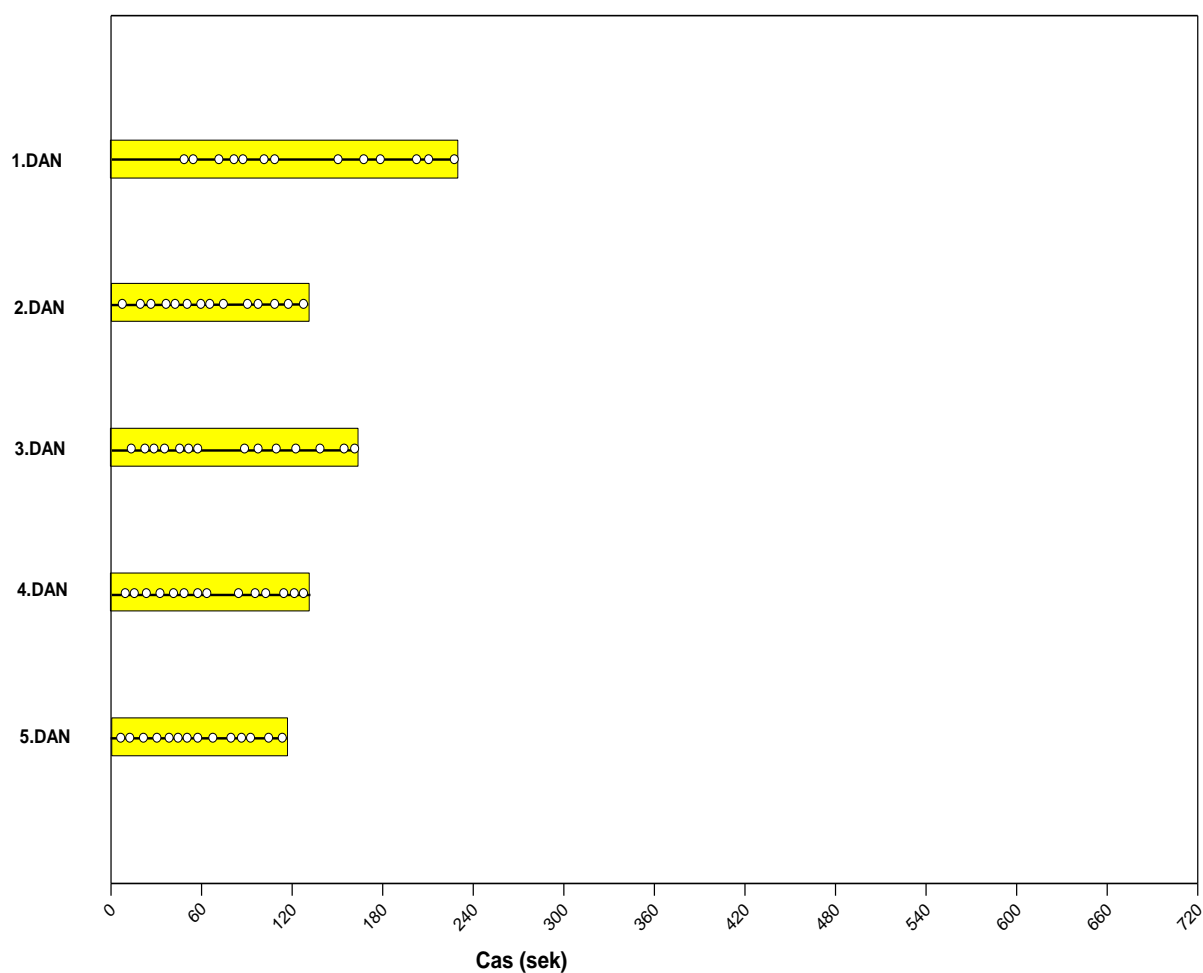
Skalarka se je v prvem tednu naučila inštrumentalnega odziva, vlečenja nitke, ki je bilo nagrajeno. Z vlečenjem nitke je bila sposobna upravljati avtomatski krmilnik v približno petih dneh. To je razvidno iz slik poteka poskusa, ki prikazujejo potege za vrvico, ki jim je sledila nagrada. Iz dneva v dan se je krajšal čas, ki ga je riba porabila za to, da izprazni krmilnik (trajanje poskusa) (Slika 5). Ko se je naučila inštrumentalnega odziva na vrvico, ki je bil nagrajen, se je pogostost tega odziva povečala in časovni intervali med potezi so se skrajšali.



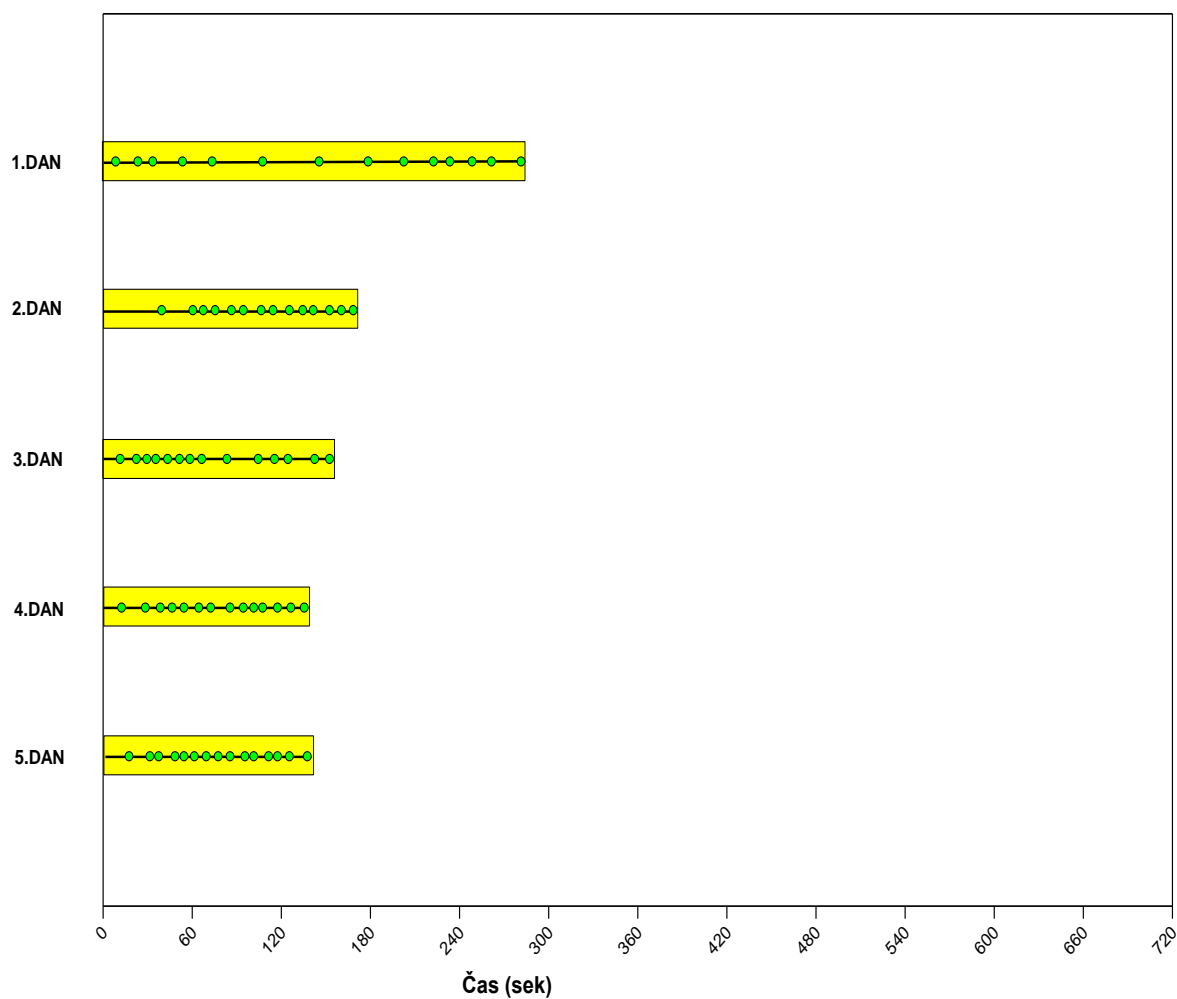
Slika 5: Časovna shema poskusa prvi teden pogojevanja – učenje inštrumentalnega odziva. Rumeni stolpec označuje čas gorenja luči, pike pa instrumentalne odzive. Barva pike označuje barvo vrvice.

V naslednjih dveh tednih se je riba naučila, da lahko upravlja s krmilnikom tudi z vlečenjem vrvic drugih barv, v drugem tednu bele in v tretjem tednu zelene barve. Menjavi

barve vrvice je po navadi sledilo podaljšanje časa praznjenja krmilnika – 14 potegov za vrvico. Ribe so se hitro naučile, da lahko krmilnik sproži tudi vrvica drugačne barve (Sliki 6 in 7). Pogojevalna luč je bila prižgana celoten čas poskusa.



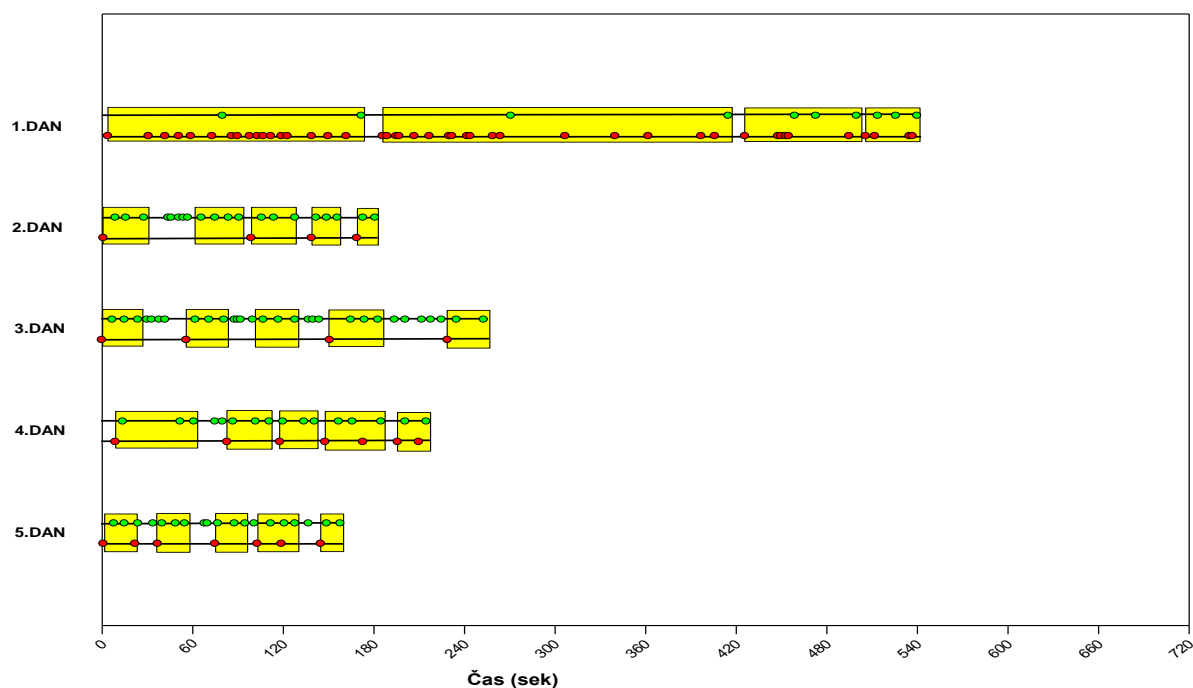
Slika 6: Časovna shema poskusa drugi teden pogojevanja – učenje inštrumentalnega odziva. Rumeni stolpec označuje čas gorenja luči, pike pa inštrumentalne odzive. Barva pike označuje barvo vrvice.



Slika 7: Časovna shema poskusa tretji teden pogojevanja – učenje inštrumentalnega odziva. Rumeni stolpec označuje čas gorenja luči, pike pa inštrumentalne odzive. Barva pike označuje barvo vrvice.

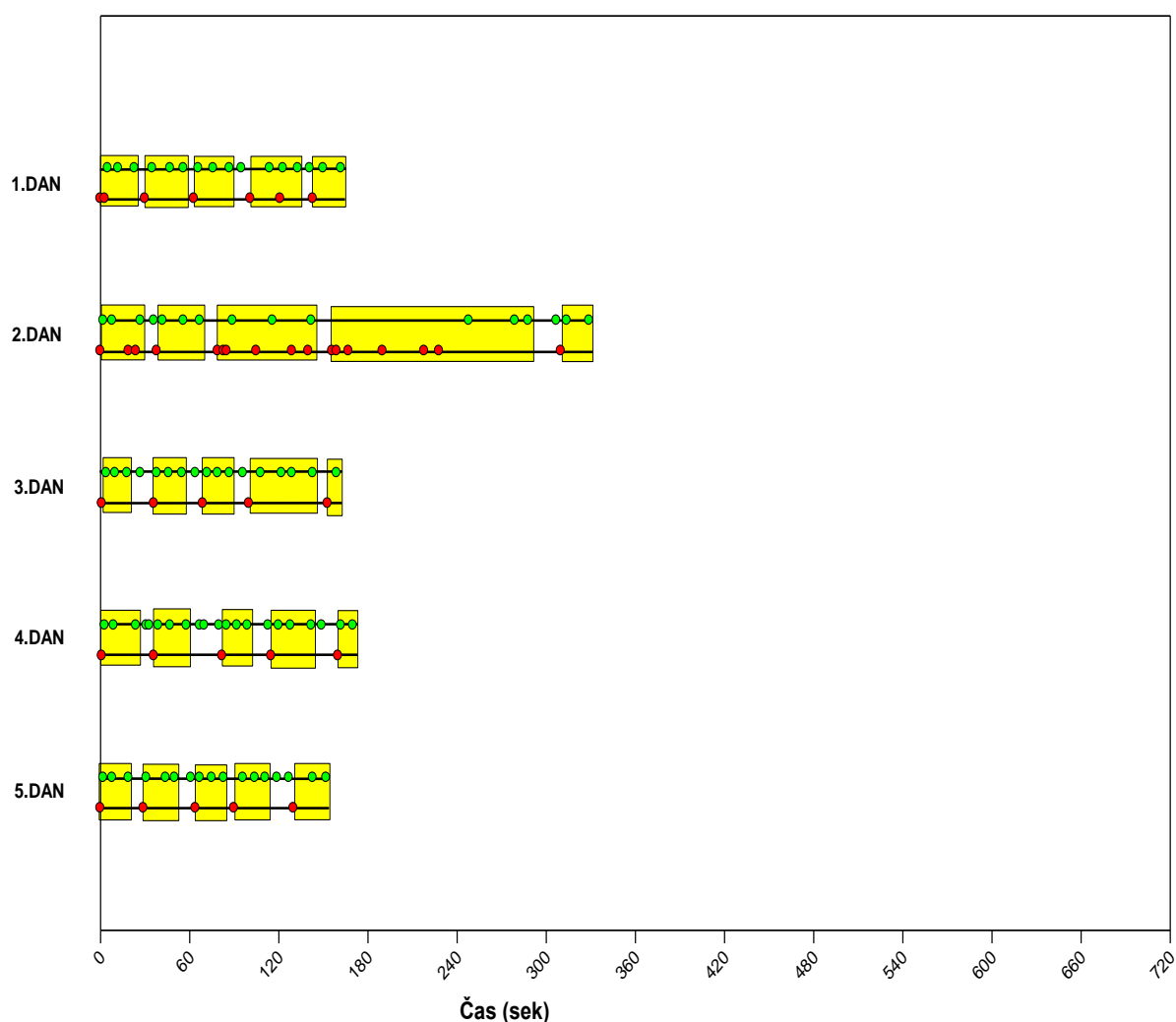
### 3.2 UČENJE DVEH INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV

V četrtem tednu so se skalarke naučile, da lahko z vlečenjem za nitko prižgejo pogojevalno luč, ki je bila od začetka poskusa ugasnjena. Vrvica A, ki je bila v akvariju ob začetku poskusa, je prižigala luč. Prvi dan so imele ribe težavo z zavedanjem o prisotnosti dveh vrvic v akvariju. Usmerile so se na vrvico za prižiganje luči, kljub temu, da smo jim takoj po prižigu luči dali v akvarij vrvico barve B, ki je pomenila nagrado (hrana) (Slika 8). Prižigu je pogosto sledilo več potegov za rdečo vrvico in šele nato poteg za zeleno vrvico, ki je dal nagrado. Luč smo nato ugasnili. Hitro jo je spet prižigala s potegom za rdečo vrvico. Sledilo je 10 potegov za rdečo vrvico preden je potegnila zeleno vrvico in dobila nagrado. Po tem se je vidno zmanjšala frekvenca potegov za rdečo vrvico. Počasi je riba ugotovila pomen posamezne vrvice. Pri ribi 4 se je osredotočenost na rdečo vrvico nehala že drugi dan (Slika 8). Vlekla jo je le še kadar je bila luč ugasnjena, z redkimi izjemami. Povečala se je pogostost vlečenja zelene vrvice, tudi kadar pogojevalna luč ni bila prižigana. Značilno je bilo krajšanje časa poskusa, od začetka do konca tedna (Slika 8).



Slika 8: Časovna shema poskusa četrty teden pogojevanja – učenje dveh inštrumentalnih odzivov. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

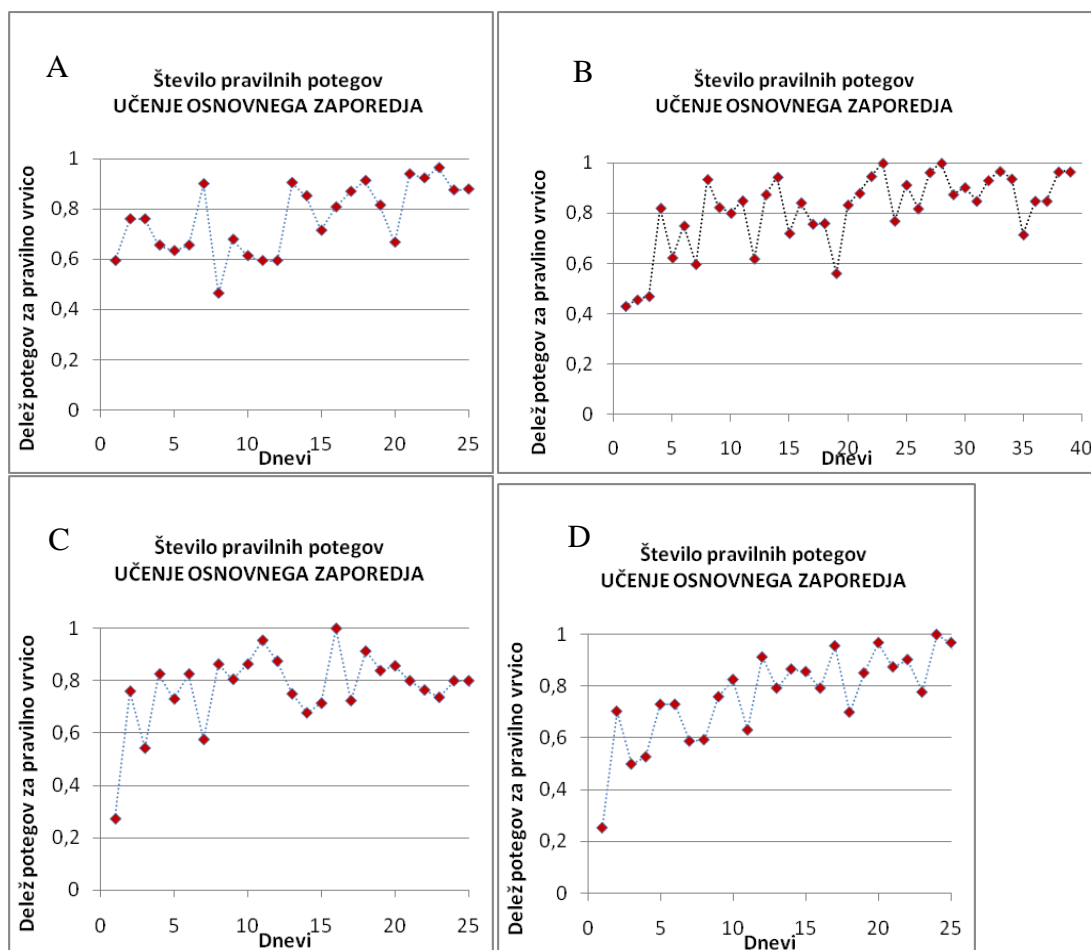
V petem tednu (Slika 9) je riba začela delati dokaj konstantno. Naloga je bila enaka kot prejšnji teden. Prvi dan je bilo prisotnih malo napačnih potegov. Riba je delala dobro. Drugi dan so se pojavili potegi za rdečo vrvico tudi takrat, kadar je bila prižgana luč. Posledica tega je daljši čas trajanja poskusa, kar je nekoliko odstopalo od ostalih dni. Tretji, četrti in peti dan je riba delala konstantno in napačni potegi so se pojavljali predvsem, ko je bila luč ugasnjena in je kljub temu vlekla za zeleno vrvico.



Slika 9: Časovna shema poskusa peti teden pogojevanja – učenje dveh inštrumentalnih odzivov. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.



Pri štirih ribah, ki smo jih uspeli naučiti osnovnega zaporedja (riba 2, 3, 4 in 7), vidimo osnovni trend učenja. Delež pravih potev vrvice se je dvigoval proti 90% in se navadno ustalil nad 80% (Slika 10 A, B, C, D). V procesu učenja so pri vseh ribah vidna nihanja v deležu pravih potev (Slika 6 A, B, C, D).



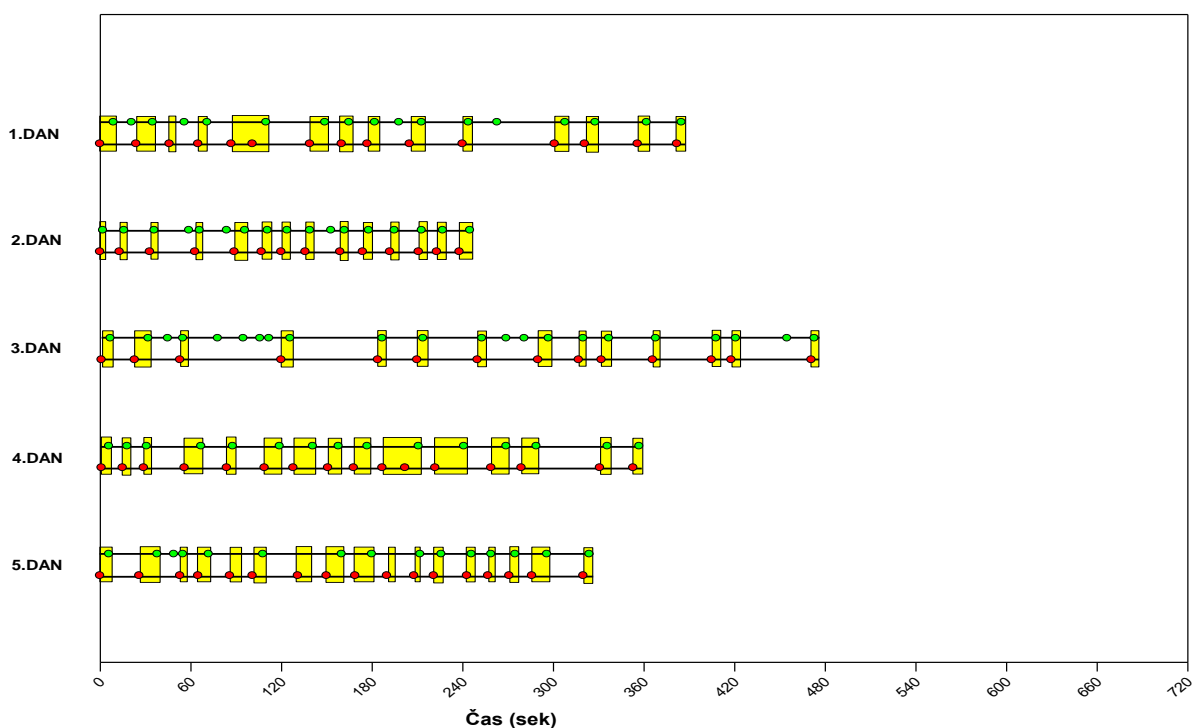
Slika 10: Delež pravih potev za vrstico - Učenje zaporedja instrumentalnih odzivov.  
 A – Riba 2, B – Riba 3, C – Riba 4, D – Riba 7.

### 3.3 UČENJE ZAPOREDJA INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV

Po 6 do 8 tednih so ribe osvojile osnovno zaporedje barvnih vrvic, ki so jih morale potegniti (Slika 11, 12 in 13). Dojele so, da z vrvicami različnih barv upravljajo s krmilnikom (zelena) oz. z lučjo (rdeča). Vsakemu prižigu luči je moral slediti poteg za

vrvico, ki je dala nagrado. Luč se je nato spet ugasnila. Čas gorenja pogojevalne luči je bil 7 sekund, izjemoma tudi več (Sliki 11, 12). Na tej stopnji učenja začnejo ribe prvič vleči vrvico v pravilnem zaporedju.

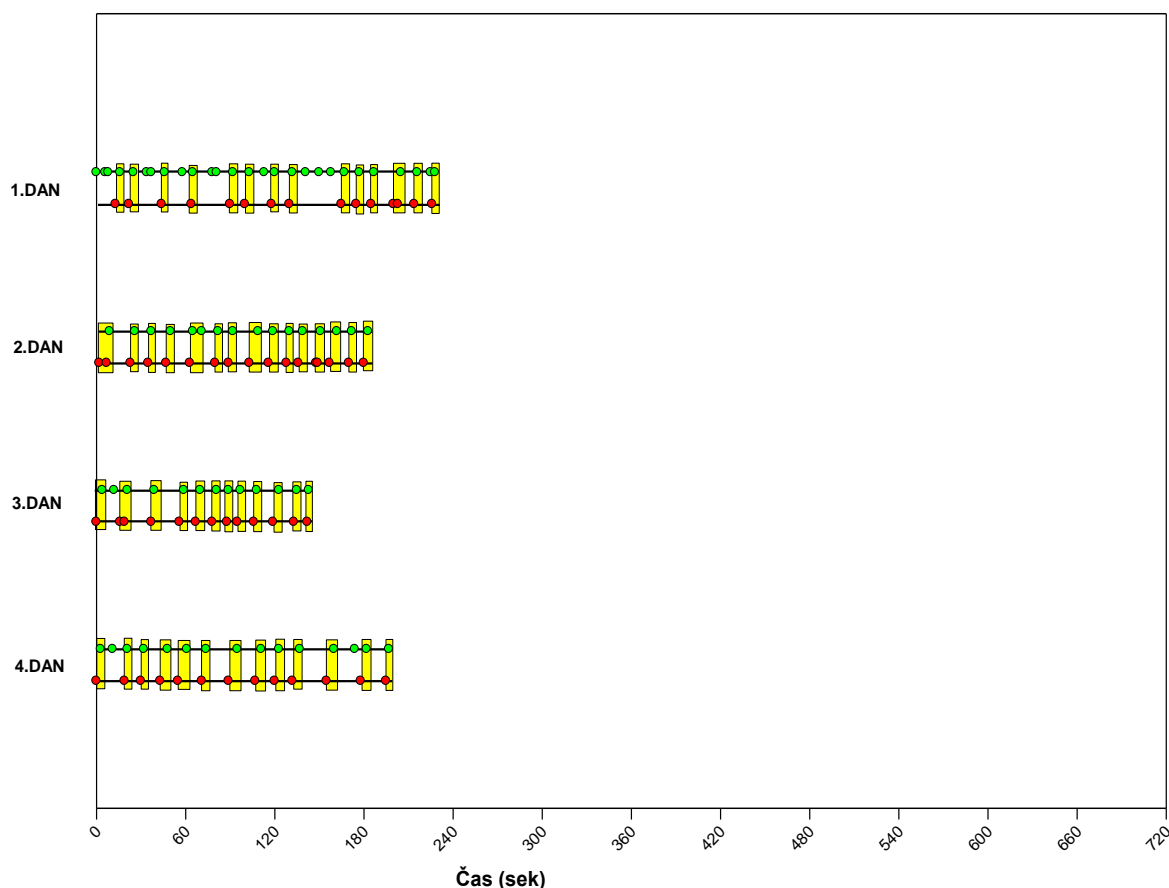
Po osmih tednih je riba 7 vlekla zaporedje vrvic skoraj brez napak (Slika 11). Občasno je napačno potegnila zeleno vrvico za proženje krmilnika, ko luč ni gorela. Prvi dan je pri tretjem prižigu luči skalarka prepozno potegnila zeleno vrvico. Nagrade zaradi tega ni dobila. Zato smo pri petem prižigu luči, ribi pustili več časa, da je prišla do nagrade. Nekaj takšnih izjem smo napravili tudi v naslednjih dneh. Precej več napak kot drugače je bilo tretji dan. To so bili napačni potegi za zeleno vrvico, kadar luč ni gorela. Ker je tretji dan slabše delala, smo ji četrty dan večkrat pustili dalj časa goretj luč, da je lahko potegnila zeleno vrvico in dobila nagrado. Peti dan se je dvakrat pojavila situacija, ko je skalarka prižgala luč in ni potegnila zelene vrvice, zato ni dobila nagrade.



Slika 11: Časovna shema poskusa osmi teden pogojevanja Riba 7 – učenje zaporedja instrumentalnih odzivov. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

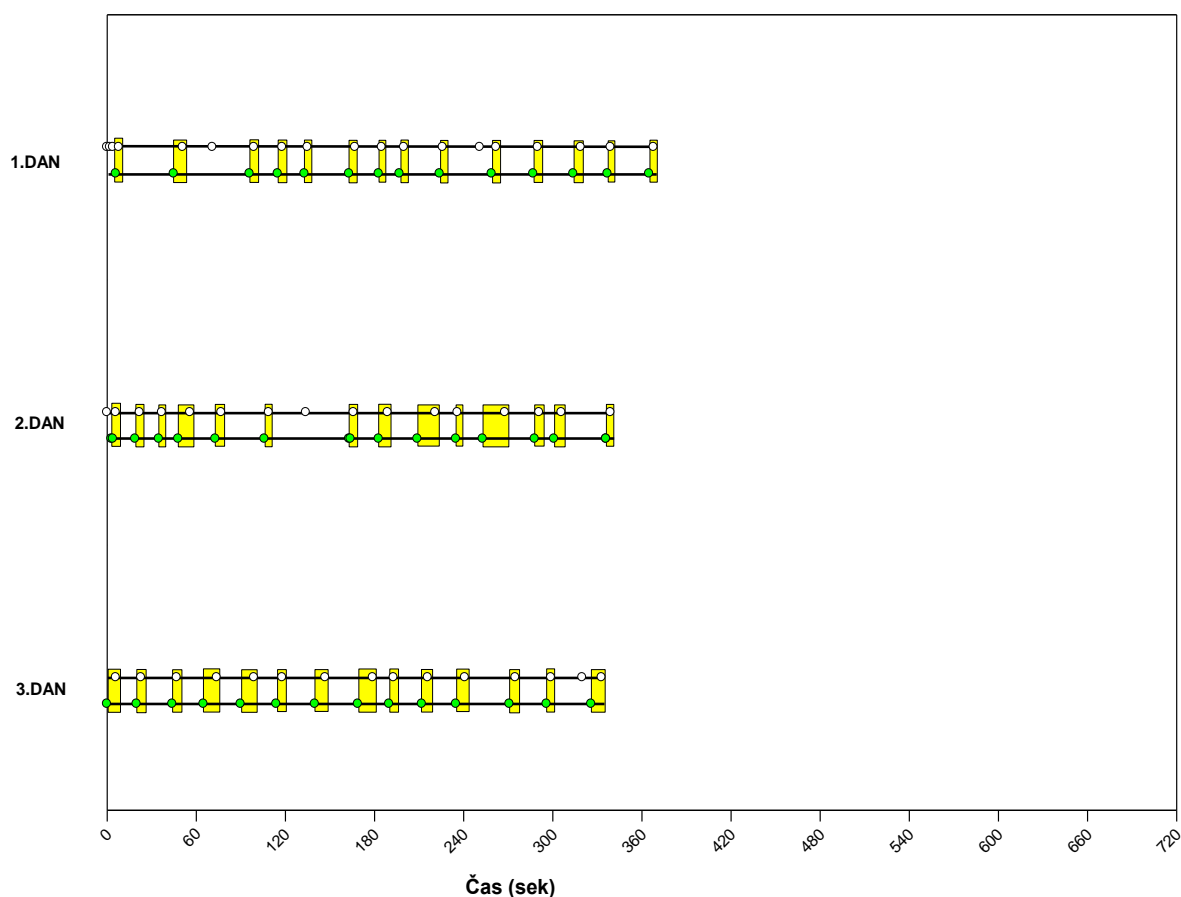
Riba 2 (Slika 12) je prvič vlekla pravilno zaporedje vrvic. Prvi dan je bilo prisotnih več napačnih potegov (Slika 12), kot v nadaljevanju. Večinoma je šlo za potege zelene vrvice, ko pogojevalna luč ni gorela. Drugi in tretji dan je riba 2 delala skoraj brez napake. Čas trajanja poskusa se je proti tretjemu dnevu skrajševal. Četrty dan se je ta čas spet nekoliko podaljšal, vendar ne na račun napak, ki so bile redke, ampak zaradi daljših časov med posameznimi zaporedji.

Če primerjamo ribo 2 (Slika 12) z ribo 7 (Slika 11) in z ribo 3 (Slika 13), vidimo da je bila precej hitrejša. Drugi dan ji je uspelo v 7 sekundnem intervalu gorenja pogojevalne luči potegniti dvakrat.



Slika 12: Časovna shema poskusa osmi teden pogojevanja Riba 2 – učenje zaporedja inštrumentalnih odzivov. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

V fazi utrjevanja osnovnega zaporedja je vidno zmanjšanje števila napak in trajanje poskusa (čas v katerem skalarka izprazni krmilnik) se je ustalilo (Slika 13). Občasno se je pojavil kakšen napačen poteg, predvsem za belo vrvico – krmilnik, kadar luč ne gori (Slika 13). Prvi dan je na začetku skalarka dvakrat potegnila za belo vrvico in šele nato je sledil prižig luči. Ob napačnem času je potegnila belo vrvico še dvakrat. Razen tega je delala dobro in vsakemu prižigu luči je sledil pravočasen poteg za belo vrvico, ki je bil nagrajen. Drugi dan je delala podobno, le da smo ji dvakrat pustili luč goreti dalj časa, da je lahko potegnila belo vrvico in dobila nagrado. Tretji dan je naredila eno samo napako. Čas gorenja pogojevalne luči je bil 7 sekund.

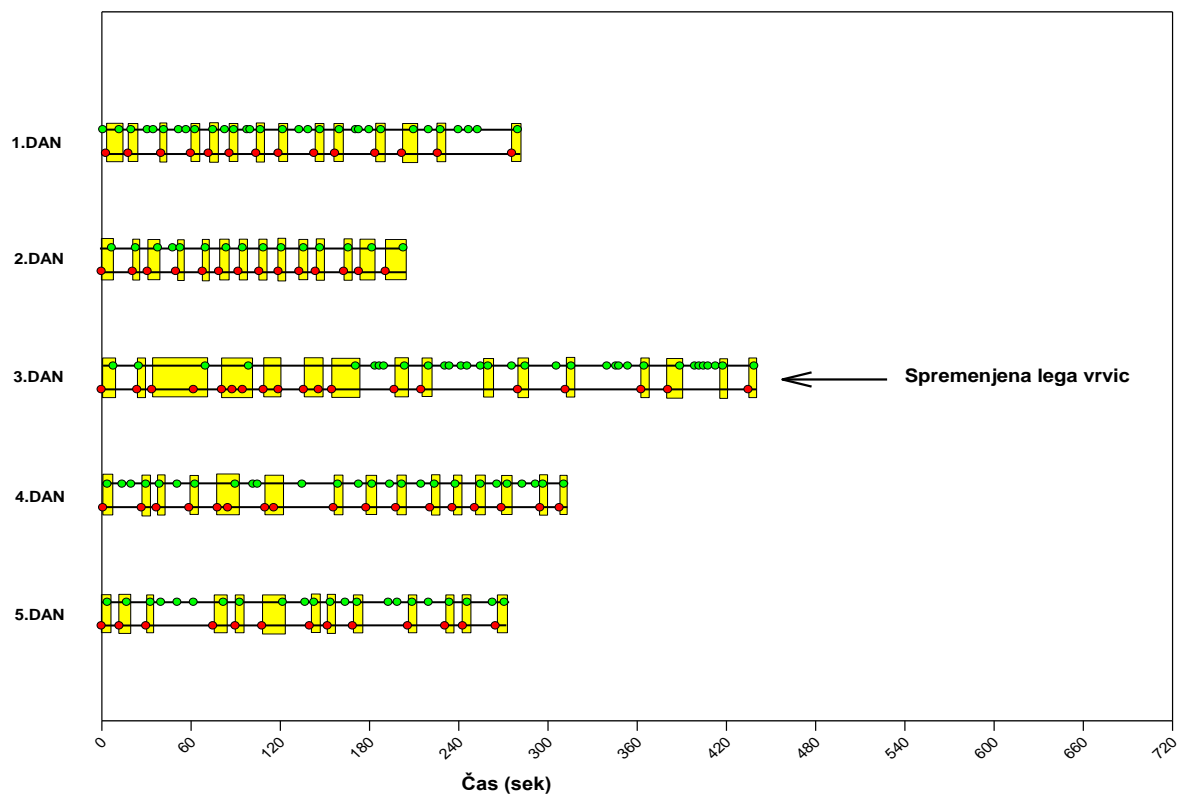


Slika 13: Časovna shema poskusa petnajsti teden pogojevanja Riba 3 – učenje zaporedja instrumentalnih odzivov. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, zelene pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, bele pike – zagon krmilnika.

### 3.4 UTRJEVANJE POMENA BARVE NITKE

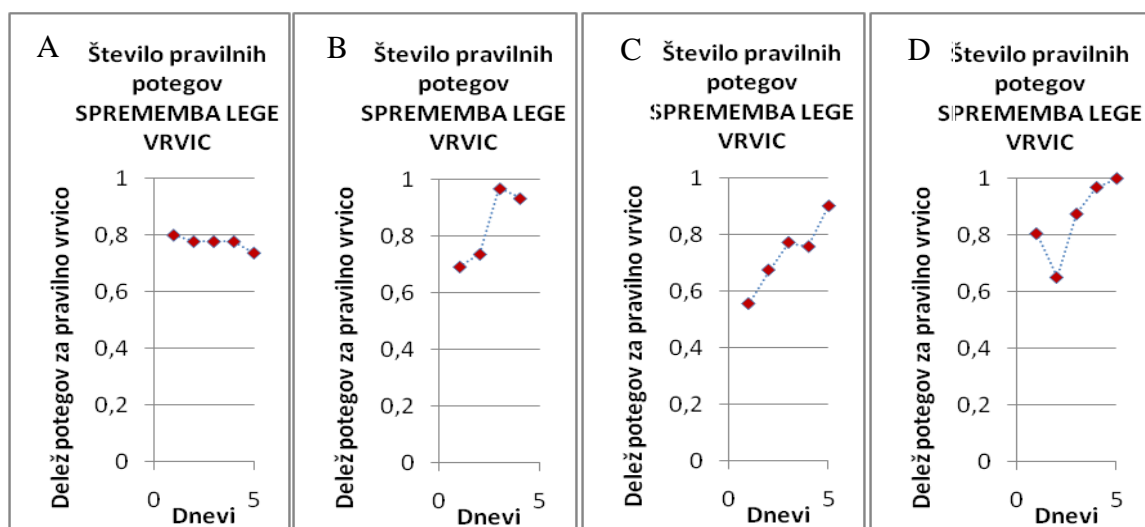
Uspešnost učenja skalark se je kazala v krajšanju časov poskusa in v zmanjševanju deleža napačnih potegov oz. povečevanju deleža pravih potegov. Ko smo ocenili, da ribe dovolj dobro obvladajo zaporedje, smo zamenjali lege vrvic (Slika 14 – dan 3).

Prvi dan (Slika 14) je skalarka naredila precej napak – poteg za zeleno vrvico, ko ni prižgana pogojevalna luč. Drugi dan je bilo teh napak manj. Tretji dan, ko zamenjamo pozicije vrvic, se vidi povečanje števila napak in daljše trajanje poskusa (Slika 14). Ta dan je od začetka poskusa riba pogosto vlekla rdečo vrvico, ko je gorela pogojevalna luč, kar ji ni prineslo nagrade. Dvakrat zaporedoma sploh ni dobila nagrade, ker ni potegnila zelene vrvice v intervalu gorenja luči. Po približno polovici poskusa je nehala delati prej opisano napako in povečala se je frekvenca vlečenja zelene vrvice, vlekla jo je tudi, kadar luč ni gorela - napaka. V naslednjih dneh se je ta napaka še pojavljala, vendar v manjšem obsegu. Vidimo tudi, da se v naslednjih dneh riba naučila spremembe, saj se je število napak in časi trajanja poskusa približali tistim pred spremembo. V dnevih po zamenjavi lege vrvic smo večkrat pustili daljši čas gorenja pogojevalne luči, tako, da je riba dobila nagrado in ni izgubila motivacije.



Slika 14: Časovna shema poskusa deveti teden pogojevanja – zamenjava lege vrvic. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

Ob zamenjavi lege vrvic, je delež pravilnih potegov pri večini rib padel pod 80%. Prvi teden učenja v spremenjenih pogojih, se je pri treh od štirih rib povečeval delež pravilnih potegov iz 60%, kamor je padel po spremembi, spet nad 80% (Slika 15 B, C, D). Učenje v spremenjenih pogojih je trajalo en teden. Pri ribi 2 (Slika 15 A) je ostal delež pravilnih potegov ves čas približno enak, okoli 80%.

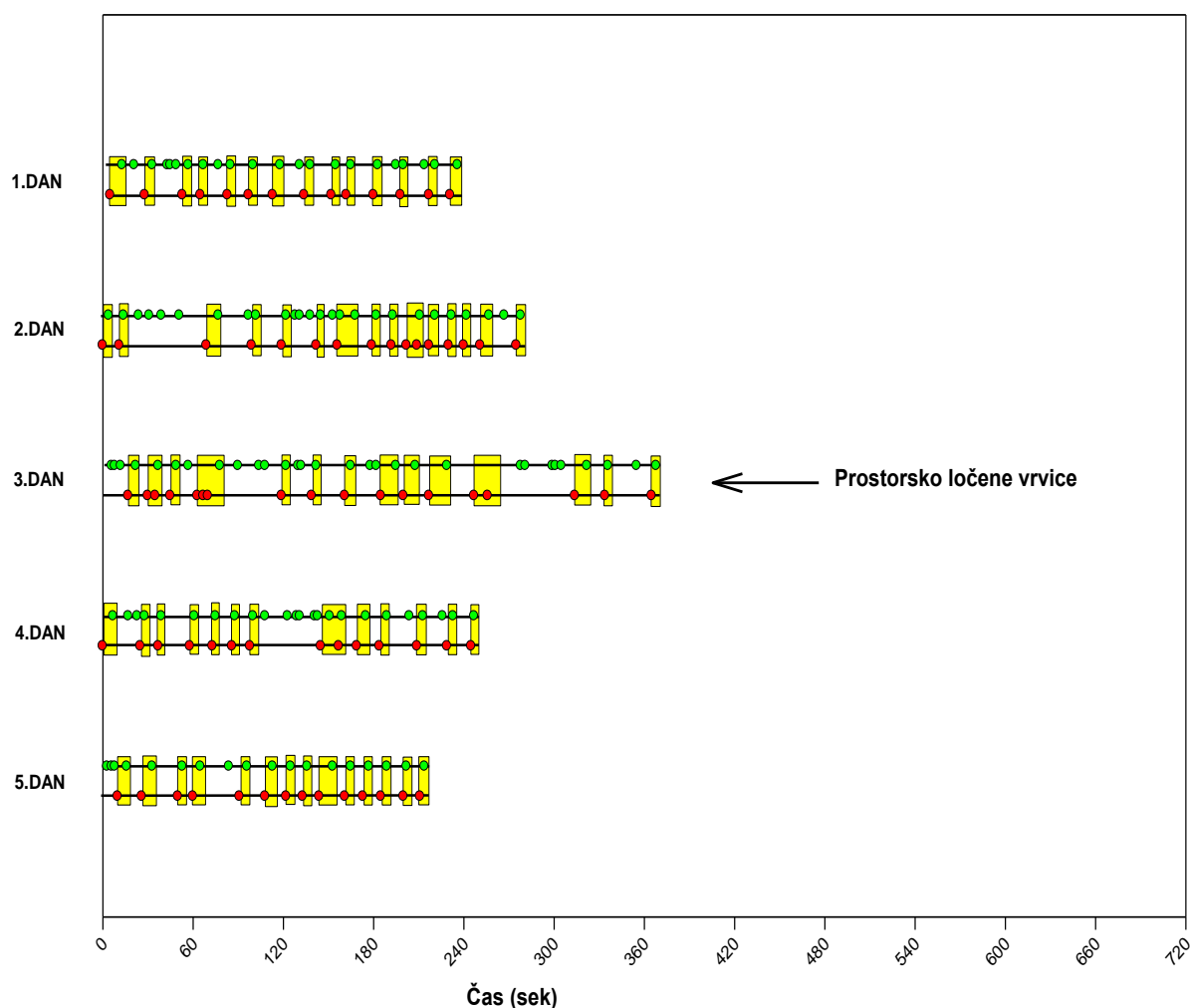


Slika 15: Delež pravih potegov za vrstico – Utrjevanje pomena barve nitke. A – Riba 2, B – Riba 3, C – Riba 4, D – Riba 7.

### 3.5 VKLJUČEVANJE NOVE NALOGE V ZAPOREDJU – KONČNO ZAPOREDJE

Prvi in drugi dan (Slika 16) se nadaljuje postopek iz prejšnjega tedna (Slika 14). Tretji dan v tem tednu smo razmaknili vrvice na večjo razdaljo, kar je stopnja pred vključitvijo ovire. Vrvici sta bili vsaka v svojem kotu akvarija, 30 cm narazen.

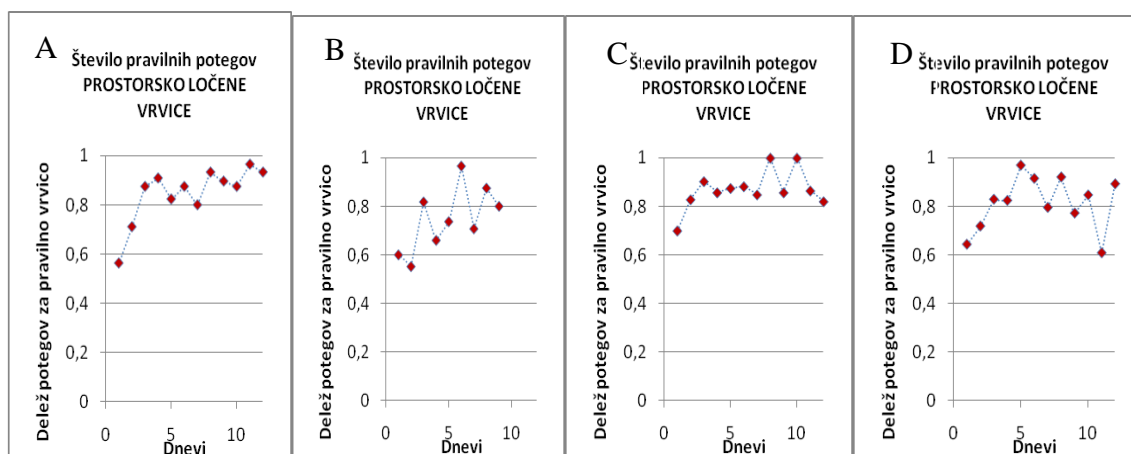
Prvi dan je riba delala zelo dobro z majhnim številom napak (Slika 16). Drugi dan je napak precej več. Šlo je predvsem za vlečenje zelene vrvice, ko pogojevalna luč ni gorela. Nekajkrat pustimo več časa goreti pogojevalno luč, da lahko skalarka pride do nagrade. Tretji dan se je čas praznjenja krmilnika podaljšal in število napak se je povečalo (Slika 16). Povečalo se je število napačnih potegov za rdečo vrstico, kadar luč gori. Večkrat pustimo dalj časa goreti pogojevalno luč, da lahko skalarka pride do nagrade. Četrty dan je še vedno prisotnih veliko napak, trajanje poskusa pa se je približalo tistemu pred spremembo. Peti dan se zmanjša še število napak in lahko rečemo, da se je naučila zaporedja pri razmaknjenih vrvicah. Ko po nekaj dneh začnejo ribe delati bolj konstantno, je čas gorenja pogojevalne luči 8 sekund.



Slika 16: Časovna shema poskusa deseti teden pogojevanja – prostorsko ločene vrvice. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

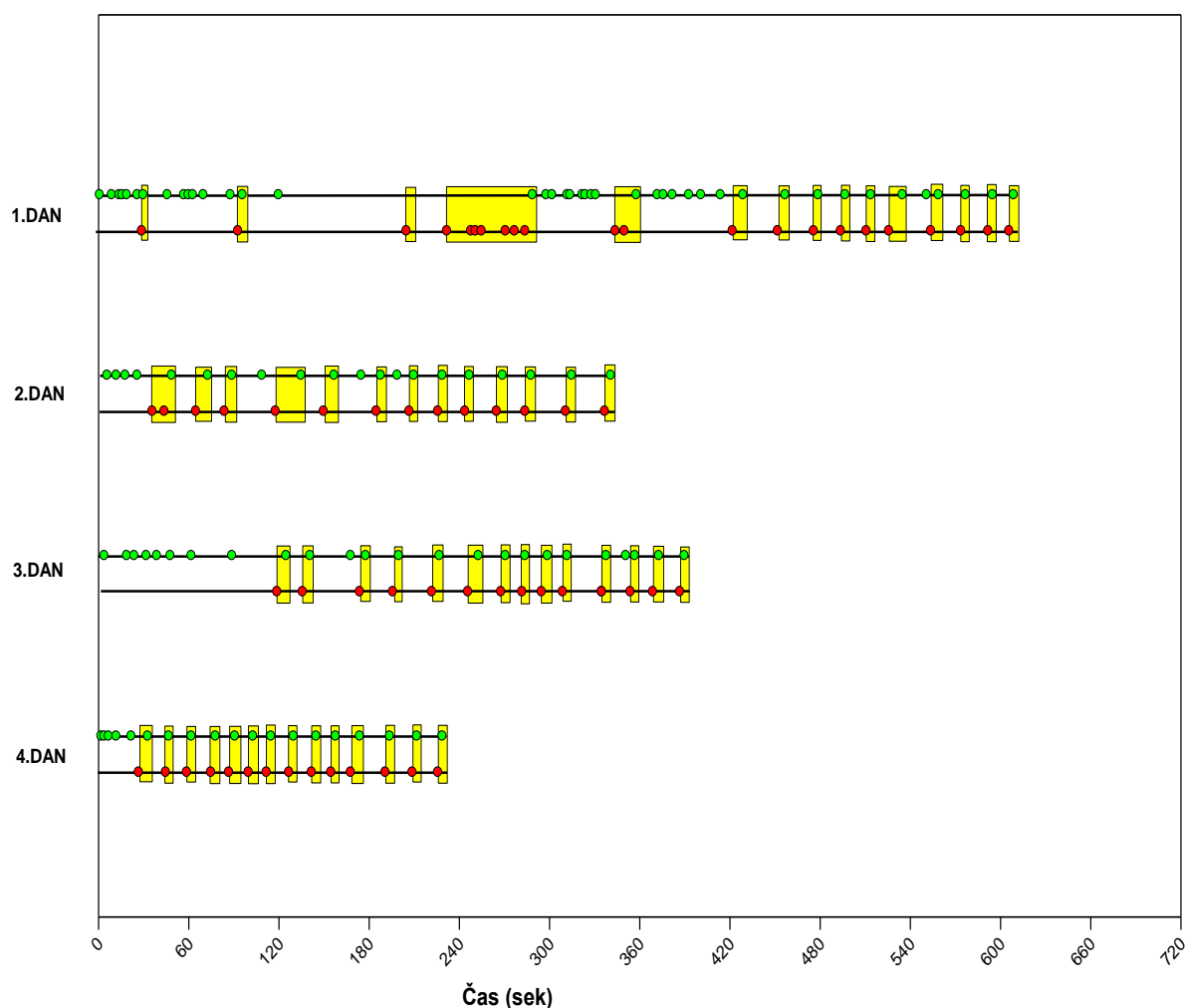
Z vsakim dnem so ribe delale manj napak (Slika 17 A, B, C, D). Po nekaj dneh so obvladale tudi to nalogo in spet se je delež pravilnih potegov ustalil nad 80%. Riba 2 (Slika 17 A) in riba 4 (Slika 17 C) sta po nekaj dneh prišli čez 80% pravilnih potegov. Tudi v nadaljevanju nista več padli pod to mejo – nihanja iz dneva v dan so bila majhna. Riba 3 (Slika 17 B) in riba 7 (Slika 17 D) sta delali precej raznoliko in nihanja v deležu pravilnih potegov so bila večja.





Slika 17: Delež pravih potegov za vrvico – Prostorsko ločene vrvice. A – Riba 2, B – Riba 3, C – Riba 4, D – Riba 7.

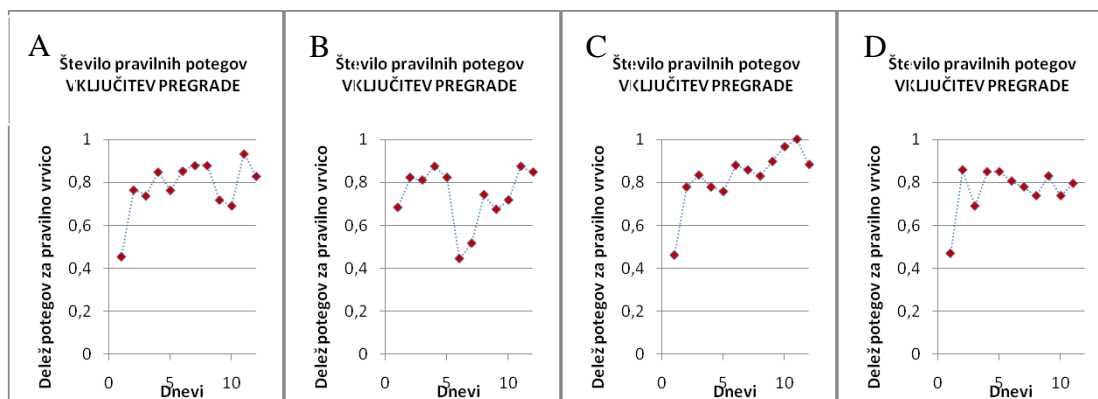
Pregrada z luknjo, skozi katero je morala riba plavati, je na začetku predstavlja precejšnjo težavo. Prvi dan po namestitvi pregrade, je bilo število napak veliko (Slika 18). Trajanje poskusa se je zelo podaljšalo. Riba se je na začetku osredotočila na zeleno vrvico - hrana. Po tretjem prižigu luči ni dovolj hitro potegnila zelene vrvice in zato ni dobila nagrade. Po naslednjem prižigu luči smo jo pustili goretj dovolj časa, da je riba prišla do nagrade, kljub temu, da je ob prižigani luči večkrat potegnila rdečo vrvico. Počasi ugotovi, da je zaporedje vlečenja vrvic ostalo enako, kot pred vstavitvijo pregrade in začne delati z manj napakami. Tudi v naslednjih dneh se je pred prvim prižigom luči osredotočila na zeleno vrvico, kasneje pa je te napake riba popravila (Slika 18). Četrty dan se precej skrajša čas trajanja poskusa. Po začetni fazi učenja smo čas gorenja pogojevalne luči omejili na 10 sekund.



Slika 18: Časovna shema poskusa trinajsti teden pogojevanja – zaporedje s pregrado. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

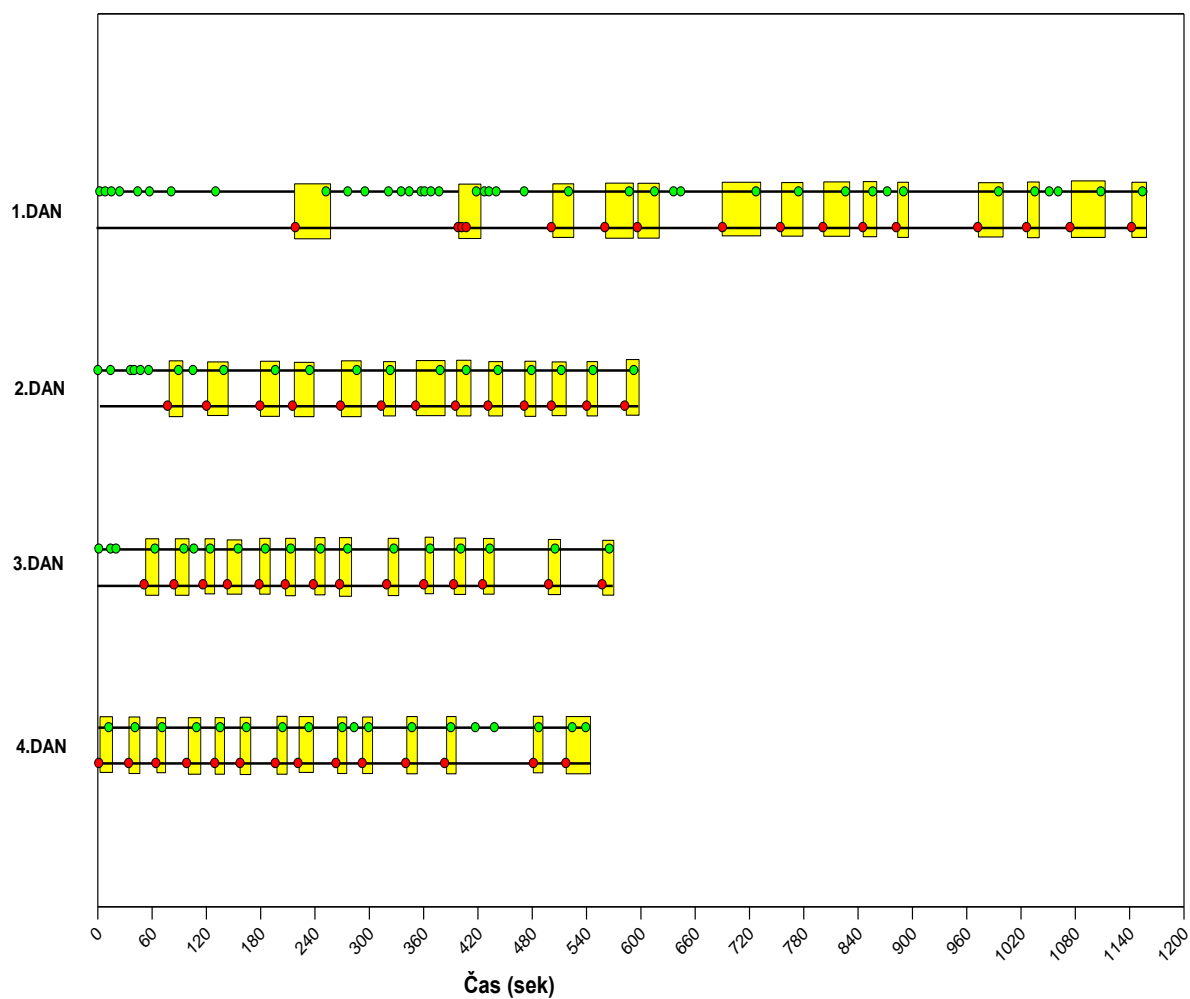
Posledica ovire je bila zmanjšanje deleža pravilnih potegov. Sledilo je učenje istih položajev vrvic in pregrade z luknjo, ki jo je morala riba preplavati, da je dobila nagrado. V nekaj dneh so se to naučile. Povečal se je delež pravilnih potegov, ki se je ustalil okoli 80% (Slika 19 A, B, C, D). Brez večjih nihanj v deležu pravilnih potegov so delale riba 2 (Slika 19 A), riba 4 (Slika 19 C) in riba 7 (Slika 19 D). En večji padec deleža pravilnih

potegov je viden pri ribi 3 (Slika 19 B). Od takrat je riba rabila nekaj dni, da je prišla nad 80% pravih potegov.



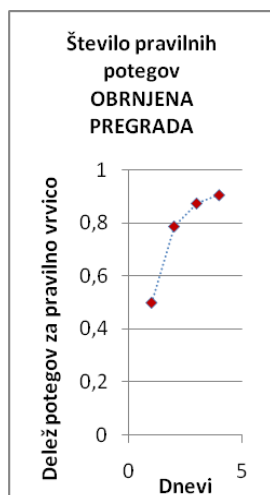
Slika 19: Delež pravih potegov za vrvico – Vključitev pregrade. A – Riba 2, B – Riba 3, C – Riba 4, D – Riba 7.

Zadnjo stopnjo v poskusu je predstavljala pregrada s prehodom v položaju, ki ribi onemogoča sočasno videnje obeh vrvic. To stopnjo je osvojila le ena skalarka (Slika 20). Čas poskusa se je prvi dan po spremembi zelo podaljšal (opozorilo – spremenjena skala na x osi iz 720 na 1200 sekund). Tudi število napak se je zelo povečalo (Slika 20). Podaljša se čas od prižiga luči do potega za zeleno vrvico, ki da nagrado. Riba se je osredotočila na zeleno vrvico in jo vleče tudi, kadar ni prižgana luč. Drugi dan je bila od začetka še vedno osredotočena na zeleno vrvico, kasneje pa je začela delati skoraj brez napake. Časi od prižiga luči do potega za zeleno vrvico so še vedno dolgi. Tretji in četrti dan je napak zelo malo, tudi časi od prižiga luči do potega za zeleno vrvico se približajo tistim pred spremembo položaja pregrade. Skupni čas trajanja poskusa ostaja bistveno daljši kot v prejšnji stopnji. Čas gorenja pogojevalne luči ni fiksen. Ribi pustimo dovolj časa, da dobi eno nagrado.



Slika 20: Časovna shema poskusa šestnajsti teden pogojevanja – zaporedje z obrnjeno pregrado. Rumeni stolpci – čas gorenja luči, rdeče pike – vlečenje stikala za prižiganje luči, zelene pike – zagon krmilnika.

Delež pravih potegov po obrnitvi pregrade je močno padel, do 50% (Slika 21). Postopoma pa se je dvignil nad 80%.



Slika 21: Delež pravih potegov za vrvico – Obrnjena pregrada Riba 4

V poskusu smo uporabili 13 skalark od katerih smo jih uspeli 5 naučiti osnovnega zaporedja (potegu za vrvico, ki prižge luč, sledi poteg za vrvico, ki sproži krmilnik). To predstavlja nekaj manj kot 40% odstotkov rib, ki so bile vključene v poskus. Časovni okvir takega učenja je 5 do 8 tednov. Za učenje končnega zaporedja smo imeli na voljo 4 ribe. Vse smo uspeli naučiti dodatne naloge, plavanje skozi odprtino v plošči, ki je pogojevala pridobitev nagrade. Delež rib, ki so se naučile končnega zaporedja je približno 30%. Nobena riba, ki je enkrat obvladala osnovno zaporedje, ni imela težav z naslednjo stopnjo. Večje težave so se pojavile, ko riba ni videla obeh vrvic. V danih časovnih okvirih (en teden) je le ena skalarka obvladala to nalogo.

## 4 DISKUSIJA

### 4.1 UČENJE INŠTRUMENTALNEGA ODZIVA

Postopnost učenja inštrumentalnega odziva, ki ga je opisal Skinner na primeru podgan (1938), pogosto ni bila potrebna, saj je bila nitka podobna hrani, skalarke pa so bile dovolj radovedne in so same potegnile za vrvico v akvariju. Po prvi nagradi, ki jo je skalarka prejela, se je povečala pogostost inštrumentalnega odziva, ki je bil nagrajen. To dejstvo so opisali mnogi raziskovalci inštrumentalnega pogojevanja pri različnih poskusnih živalih (Skinner, 1932c; Herrick, 1959; Dews, 1962). Ob prvih potegih so se ribe praviloma ustrašile ropota krmilnika, kar ni bistveno vplivalo na čas do naslednjega potega. Ko hrana večkrat zaporedoma sledi ropotu krmilnika skalarke povežejo ropot z nagrado – poteče klasično pogojevanje. Tudi podgane, v procesu inštrumentalnega pogojevanja, povežejo zvok podajalnika hrane z nagrado, ki jo dobijo ob pritisku na vzvod (Skinner, 1932b).

Ob zamenjavi barve vrvice (Slika 6 in Slika 7), pride prvi dan po spremembi pri večini rib do podaljšanja trajanja poskusa. Čas se je podaljšal zaradi podaljšanega časa med potegi ali zaradi oklevanja ribe pred prvim potegom. Oboje je najverjetneje posledica nepoznanih značilnosti dražljaja (spremenjena barva vrvice), na katere se mora skalarka šele navaditi. Tudi v nekaterih predhodnih študijah so se ukvarjali s podaljšanjem trajanja odziva, kljub temu, da je bila žival že nagrajena za neko aktivnost. Pri podganah so prišli do spoznanja, da se žival postopoma uči lastnosti vzvoda in pravičnega odziva nanj (Skinner, 1932c). Razen vzvoda oz. v našem primeru vrvice, pa lahko k temu prispevajo tudi nekontrolirani dražljaji iz okolice, spremembe osvetlitve in nenadni gibi raziskovalcev. Ko skalarke popolnoma obvladajo lastnosti dražljaja (vrvice) in svoje vedenje med vlečenjem vrvice, se časi praznjenja krmilnika ustalijo (Slika 7). Do sprememb lahko prihaja zaradi sitosti, to je manjša motivacija pri poskusni živali. Tudi Skinnerju se je dogajalo, da so časi med pritiski podgane na vzvod narasli (Skinner, 1932a). S spreminjanjem barve vrvic smo želeli, da si žival ustvari koncept vrvice – povezava različnih barv vrvice z nagrado. Učenje odziva na skupino dražljajev z neko skupno karakteristiko imenujemo ustvarjanje koncepta (Kelleher, 1958).

Potek pogojevanja: Prvi teden se je 7 od 13 rib (54%) naučilo inštrumentalnega odziva na vrvico, ki je nagrajen. Med posameznimi osebki rib so obstajale razlike v času, ki ga potrebujejo za izpraznitev krmilnika. Starejše ribe so bile počasne, mlade ribe pa hitre. Skalark, ki so bile izpostavljene večjim motnjam, nismo uspeli naučiti inštrumentalnega vedenja. Ob vratih so motili ribe ljudje, ki so hodili preveč blizu akvarija, pri oknih, je motila preveč močna svetloba. Sence mimoidočih, ki so padale skozi steklena vrata na akvarij, so prestrašile ribo, ki zatem ni bila pripravljena na sodelovanje.

#### 4.2 UČENJE DVEH INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV

Skinner je pokazal možnost, da lahko žival poveže svoj odziv na nek dražljaj tudi z novim dražljajem, ne samo z nagrado (Skinner, 1983). To se zgodi v primeru, če je ta novi dražljaj predstavljen istočasno z nagrado. Primer je podgana, ki ji vsakič, ko dobi nagrado za pritiskanje vzvoda, prižgemo luč. S časom luč dobi nekatere lastnosti nagrade in podgana pritiska na vzvod brez ojačanja, saj postane prižig luči sekundarni ojačevalec (Skinner, 1983). Podoben poskus s podganami je opravil tudi Zimmerman (1959), le da je bil sekundarni ojačevalec tek v ravnem hodniku. Golobi so kljuvali v disk, kljub temu, da so bili v zaporedju inštrumentalnih odzivov dvakrat »nagrajeni« le z spremembo barve osvetlitve raziskovalne kletke in so šele v tretje dobili nagrado v obliki hrane (Kelleher in Fry, 1962). Ves čas učenja inštrumentalnega odziva pri skalarkah smo imeli prižgano pogojevalno luč, zato da bi jo skalarke povezale z nagrado. Na začetku učenja dveh inštrumentalnih odzivov smo luč ugasnili. Razlika našega poskusa od prej opisanih je v tem, da skalarka uporablja dva inštrumenta (dve vrvici), ki se razlikujeta in mora vsakemu pripisati njegov pomen. S potegom za novo vrvico (vrvica A), je skalarka prižgala pogojevalno luč (sekundarni ojačevalec), kar je predstavljalo neke vrste vmesno nagrado. Po prižigu luči je riba dobila v akvarij drugo vrvico, ki je prožila krmilnik (vrvica B), v času, ko gori luč. Na tej stopnji poskusa luč gori tako dolgo, da je lahko pridobila tri nagrade.

Prvi dan, ko sta v akvariju prisotni dve vrvici, se skalarke osredotočajo na vrvico barve A (luč) (Slika 8). Na začetku poskusa je bila to edina vrvica v akvariju. Ker so ribe osvojile koncept vrvice, ki ob potegu da nagrado, se na začetku niso zmenile za drugo vrvico, tudi če je gorela luč. Na začetku se skalarka ne zmeni za prižig luči ob potegu vrvice, temveč

pričakuje nagrado. Prvemu prižigu luči sledi pavza. Med uvajanjem sekundarnega ojačevalca so pavze odzivanja živali opazili tudi drugi raziskovalci inštrumentalnega vedenja (Gollub, 1958; Findley, 1962; Kelleher in Fry, 1962). Sledi večkratni poteg vrvice A. Nato verjetno naključno poskusi potegniti vrvico B. Ko dobi nagrado spet sledi serija potegov vrvice A. Riba še ni ugotovila pomena posamezne vrvice in vleče tisto, ki jo je prvo dobila v akvarij. To se zgodi še nekaj krat. Vmes riba nekajkrat naključno potegne vrvico barve B in dobi nagrado. Postopoma začnejo skalarke razlikovati med pomeni posameznih barv vrvic. Sledi zmanjšanje števila potegov za vrvico A (Slika 8), ki jo večinoma vleče le še kadar je luč ugasnjena, poveča pa se število potegov vrvice B, ki so nagrajeni. V podobnem poskusu s podganami, ki pa so pritiskale na en vzvod, so ugotovili podobne trende. Bilo je osem leg vzvoda in od začetka so podgane dobivale nagrado ob pritisku na vzvod v katerikoli izmed njih (Herrick, 1964). Kasneje se je se je število ojačenih leg manjšalo, dokler je bila na koncu ojačena le ena. Posledica je povečevanje števila pritiskov na vzvod v tej poziciji in zmanjševanje števila pritiskov na vzvod v ostalih pozicijah, ki niso nagrajene.

V naslednjih dneh so ribe vlekale za vrvico tudi, ko luč ni bila prižgana. Riba so ugotovile katera vrvica da nagrado – posledica so pogostejši potegi, niso pa še obvladale pomena luči. Luč je predstavljala tudi razlikovalni dražljaj – pogoj za delovanje krmilnika. Postopoma so to ugotovile in iz dneva v dan se zmanjšuje število napačnih potegov. Naše ugotovitve sovpadajo s poskusom Herrick-a (1959), ko je pri podganah ugotovil zmanjševanje pritiskanja na vzvod v času teme, ko pritisk ni bil ojačen in povečanje pogostosti pritiskanja vzvoda v času osvetlitve, ko je bil pritisk na vzvod ojačen.

#### 4.3 UČENJE ZAPOREDJA INŠTRUMENTALNIH ODZIVOV

Postopoma smo krajšali čas gorenja luči, dokler je skalarke uspela pridobiti le eno nagrado. Nato smo luč ugasnili in za pridobitev nagrade je riba morala ponoviti zaporedje inštrumentalnih odzivov. Rezultati potrjujejo, da so se skalarke sposobne naučiti zaporedja vedenj (dveh), ki je nagrajeno. Da so osvojile pomen vrvic lahko rečemo, ko se je delež pravih potegov ustalil nad 80%. Ta se je večal z izkušnjami, kljub temu pa so se včasih pojavili dnevi, ko so ribe naredile več »napak« kot po navadi. Predvsem v kasnih obdobjih učenja se lahko vprašamo, ali ribe res delajo napake, ali pa preizkušajo, če druga možnost



slučajno tudi pelje do nagrade. Do neke mere gre zanesljivo za poskušanje novih možnosti. To je z vidika preživetja pomembna lastnost živali, saj so se na ta način sposobne prilagodit na spremembe v okolju. V dveh študijah razlikovanja dražljajev vidimo podobne »napake«, ki jih delajo naučene živali. V že prej opisanem poskusu (Herrick, 1964) se kljub temu, da je podgana imela dovolj izkušenj, v kateri legi je pritisk na vzvod nagrajen, še vedno pritiskala na vzvod tudi v drugih legah – le pogostost takih pritiskov je bila majhna. Še v enem prej opisanem poskusu (Herrick, 1959) se podgane občasno odločajo za pritisk na vzvod v času, ko luč ne gori (takrat ne dobijo nagrade za pritisk), kljub temu, da imajo precej izkušenj s tem, kdaj lahko pridobijo nagrado. Avtor o tem ne razpravlja, vendar bi se lahko tudi v teh primerih vprašali ali gre za poskušanje ali za napake.

#### 4.4 UTRJEVANJE POMENA BARVE NITKE

Ob spremembi lege vrvic se najprej poveča število potegov za vrvico A (luč). Ribe so bile že zelo dobro naučene kaj pomeni katera vrvica, zato sklepamo, da so večji pomen pripisale legi vrvic kot barvi. Barva je morda v začetni fazi služila lažjemu razlikovanju pomenov. Dobra sposobnost prostorskega učenja rib je bila dokazana pri zlati ribici (*Carassius auratus*). S treningom v labirintu s štirimi rokavi (dve kamrici v kateri damo ribo in dva izhoda, od katerih je en zaprt), ki vodijo iz skupnega prostora, so se ribe naučile kateri izhod je pravi, ko so med poskusi rotirali labirint – le relativna lega namigov glede na izhod je ostajala enaka (Salas in sod., 1996). Obstajajo tudi podatki o učenju brez labirinta. Ribe si zapomnijo lego krmilnika, ki je vseboval hrano. Rečni zet (*Gasterosteus aculeatus*) si za najmanj šest dni zapomni, kateri od dveh krmilnikov je v času treninga vseboval hrano (Milinski, 1994). Na dan preizkusa sta oba krmilnika vsebovala hrano, vendar so ribe kazale jasno preferenco za krmilnik iz katerega so se hranile v času treninga.

Še prvi dan po spremembi lege vrvic so skalarke dojele spremembo in sledilo je obdobje povečane osredotočenosti na vrvico B, ki jo vlečejo tudi kadar luč ne gori. Ribe so imele dosti izkušenj z zaporedjem vlečenja vrvic zato se je število napak hitro zmanjšalo. K temu je pripomoglo tudi to, da sta bili obe vrvici še vedno blizu skupaj.

#### 4.5 VKLJUČEVANJE NOVE NALOGE V ZAPOREDJU – KONČNO ZAPOREDJE

Po razmaku vrvic na večjo razdaljo, so imele skalarke nekaj težav. Pri vseh se je povečalo število napak. Prvih nekaj dni so se dostikrat osredotočile na vrvico B in jo večkrat zaporedoma potegnile. Glede na sposobnost prostorskega učenja pri ribah je to razumljivo, saj je ta vrvica ostala na istem mestu kot pred razmakom. Ko so ugotovile, da smo vrvico A premaknili, zaporedje pa je ostalo isto, se je spet povečalo število pravih potegov. K hitri osvojitvi zaporedja z razmaknjenimi vrvicami je verjetno pripomogla tudi prejšnja naloga s spremembo lege vrvic. S tem je riba dobila dodatno izkušnjo o pomenu vrvic.

Sledila je vključitev pregrade z odprtino. To je predstavljalo povečano stopnjo zahtevnosti zaporedja za skalarke, saj je bila pregrada med obema vrvicama. Skozi odprtino je skalarke lahko videla vrvico na drugi strani, zato smo pričakovali, da bo riba takoj osvojila zaporedje v novih pogojih. To pa se ni zgodilo, saj je pregrada predstavljala spremembo v akvariju skalarke. Na začetku sploh ni opazila vrvic na drugi strani pregrade in se je osredotočila na vrvico B – krmilnik. Dokler riba ni dobila nekaj izkušenj s plavanjem skozi odprtino, je bilo število napak veliko. Skalarke so si morale na novo ustvariti prostorsko predstavo akvarija s pregrado. Prvi dan se je močno zmanjšal delež pravih potegov. Na povečano trajanje praznjenja krmilnika je vplivalo tudi raziskovalno vedenje – skalarke so prvi dan med potegi plavale po akvariju, predvsem ob pregradi.

Skalarke je dvakrat zaporedoma prišla do nagrade, vendar je vsakič preden je prižgala luč, večkrat potegnila vrvico B – nič se ne zgodi. Posledica je upad odziva na vrvico in pavza pred naslednjim potegom. Upad odziva na dražljaj, ki ni bil nagrajen, so opazovali številni raziskovalci (Wilson in sod., 1953; Herrick, 1959 in 1964; Premack, 1962). Dokler si riba ni ustvarila koncepta prehoda skozi luknjo v pregradi, je delala dosti napak in trajanje poskusa je bilo podaljšano. Ko se je naučila, da s plavanjem skozi luknjo v pregradi pride do druge vrvic in da je zaporedje vlečenja ostalo enako, se število pravih potegov spet poveča nad 80%.

V zadnji stopnji poskusa je bila luknja v pregradi nameščena tako, da skozi ni bilo mogoče videti vrvic na drugo stran. Posledice tega so bile skoraj identične, kot pri vstavljanju pregrade. Čas praznjenja krmilnika se je močno podaljšal, kar je posledica spremembe v

poskusu. Tudi po tem ko je riba zaporedje osvojila, so ostali časi bistveno daljši kot prej. Razlog za to je daljša pot med obema vrvicama. Povečalo se je tudi število napak. Razlogi za to so verjetno isti kot prej. Šlo je predvsem za osredotočenje na vrvico B (nagrada). Pri prvih treh nagradah je pred prižigom luči mnogokrat potegnila vrvico B, kar ni prineslo nagrade. Posledica tega je bil večkratni upad odziva na vrvico in pavza. Riba si je morala spet ustvariti koncept prehoda skozi odprtino, ki je bila na drugem mestu, šele nato se je začel večati delež pravih potegov. Zaradi časovnih omejitev (en teden) smo le eno skalarko uspeli naučiti zaporedja v teh pogojih.

## 5 ZAKLJUČEK

Pri mnogih vretenčarjih, tudi ribah, so raziskovalci v preteklosti dokazali sposobnost inštrumentalnega pogojevanja. Iz poteka našega poskusa v prvih tednih, ko je v akvariju prisotna samo ena vrvica vidimo, da se je pogostost inštrumentalnega odziva (potega za vrvico), ki je nagrajen, povečuje, dokler ne postanejo časi praznjenja krmilnika konstantni. Krajšanje časa med posameznimi potegi za vrvico in posledično krajšanje časa v katerem skalarka izprazni krmilnik so dokaz za inštrumentalno učenje pri skalarkah.

Živali so se sposobne naučiti zaporedja dveh inštrumentalnih vedenj, ki jim omogočajo pridobivanje osnovnih sredstev za preživetje (hrana). Iz rezultatov je razvidno večanje deleža pravilnih potegov za dve vrvici različnih barv, ki dasta nagrado, če ju riba potegne v pravilnem zaporedju in v določenem časovnem okviru. Po nekaj tednih izkušenj z vlečenjem zaporedja se delež pravilnih potegov ustali nad 80%. Takrat lahko govorimo, da so se skalarke naučile zaporedja dve inštrumentalnih vedenj. O napačnih potegih v tem obdobju težko govorimo, saj verjetno ribe ves čas preizkušajo, če nagrado dobijo tudi na drug način.

Iz rezultatov je razvidno, da si ribe bolje zapomnijo lego vrvic, kot barvo. V stopnjah poskusa, ko zamenjamo lego vrvic in ko vrvic razmaknemo na večjo razdaljo, se skalarke od začetka osredotočajo na vrvico na tisti poziciji, ki je bila pred spremembo nagrajena, kljub temu, da se pomen barve vrvic ni spremenil.

Pregrada, ki jo vstavimo med obe vrvici, povzroči ribi težave, saj predstavlja večji poseg v njeno okolje. Dokler se ne privadi na spremembo in ustvari koncept prehoda skozi odprtino v pregradi, so časi praznjenja krmilnika močno podaljšani in delež pravilnih potegov je majhen, kljub temu, da se zaporedje vlečenja vrvic ni spremenilo.

## 6 VIRI

- Carleton, K. L., Hárosi, F. I., Kocher, T. D. 2000. Visual pigments of African cichlid fishes: evidence for ultraviolet vision from microspectrophotometry and DNA sequences. *Vision Research*, 40, 879–890.
- Davis, R., Klinger, P., 1987. Spatial discrimination in goldfish following bilateral tectal ablation. *Behav. Brain Res.* 25, 255–260.
- Dews, P.B. 1962. The effect of multiple  $S^{\Delta}$  periods on responding on a fixed- interval schedule. *J. Exper. Anal. Behavior*, 5, 369-374.
- Fernald, R. D., & Liebman, P. 1980. Visual receptor pigments in the African cichlid fish, *Haplochromis burtoni*. *Vision Research*, 20, 857–864.
- Findley, J.D. 1962. An experimental outline for building and exploring multi-operant behavior repertoires. . *J. Exper. Anal. Behavior*, 5, 113-166.
- Gollub, L.R. 1958. The chaining of fixed-interval schedules. Doctoral dissertation, Harvard university.
- Grindley, G.C. 1932. The formation of a simple habit in guinea-pigs. *Brit. J. Psychol.*, 23, 127-147.
- Herrick, R.M., Myers, J.L., Korotkin, A.L. 1959. Changes in  $S^D$  and in  $S^{\Delta}$  rates during the development of an operant discrimination. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 52, 359–363.
- Herrick, R.M. 1964. The successive differentiation of a lever displacement response. *J. Exper. Anal. Behavior*, 7, 211-215.
- Hinde, R. A. 1966. *Animal behaviour*, International student edition. McGraw-Hill, London.
- Humphrey, G. 1933. *Nature of learning*. Kegan Paul, New York.
- Jennings, H. S. 1906. *Behavior of the Lower Organisms*. Indiana University Press, Bloomington, Indiana.

Jerič, R. 1994. Sladkovodni toplovodni akvarij. Kmečki glas, Ljubljana.

Kelleher, R.T. 1958. Concept formation in chimpanzees. *Science*, 128, 777-778.

Kelleher, R.T., Fry W.T. 1962. Stimulus functions in chained fixed – interval schedules. *J. Exper. Anal. Behavior*, 5, 167-173.

Kröger, R.H.H., Bowmaker, J.K., Wagner, H.J. 1999. Morphological changes in the retina of *Aequidens pulcher* (Cichlidae) after rearing in monochromatic light. *Vision Research*, 39, 2441–2448.

Milinski, M. 1994. Long-term memory for food patches and implications for ideal free distribution in sticklebacks. *Ecology*, 75, 1150-1156.

Miller, S. & Konorski, J. 1928. Sur une forme particulière des réflexes conditionnels. *C. r. Soc. Biol.*, 99, 1155-1157. (Angl. Prevod: *J. Exper. Anal. Behavior*, 1969, 12, 187-189.)

Neumeyer, C. 1992. Tetrachromatic color vision in goldfish: evidence by color mixture experiments. *Journal of comparative Physiology A*, 171, 639-649.

Neuringer, A. 2002. Operant variability: evidence, functions, and theory. *Psychometric Bulletin & Review*, Vol. 9, No. 4.

Parry, J.W.L., Carleton, K.L., Spady, T., Carboo, A., Hunt, D.M., Bowmaker, J.K. 2005. Mix and Match Color Vision: Tuning Spectral Sensitivity by Differential Opsin Gene Expression in Lake Malawi Cichlids. *Current Biology*, Vol. 15, 1734–1739.

Pavlov, I. P. 1927. *Conditioned Reflexes: An Investigation of the Physiological Activity of the Cerebral Cortex* (translated by G. V. Anrep). London: Oxford University Press.

Peterson, G. B. 2004. A day of great illumination: B. F. Skinner's discovery of shaping. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 82: 317–328.

Premack, D. 1962. Reversibility of the reinforcement relation. *Science*, 136, 255-257.

Salas, C., Broglio, C., Rodriguez, F., Lopez, J.C., Portavella, M., Torres, B., 1996. Telencephalic ablation in goldfish impairs performance in a 'spatial constancy' problem but not in a cued one. *Behavioural Brain Research* 79, 193-200.

Skinner, B. F. 1932a. Drive and reflex strenght, *Journal of gen. Psychology*, 6, 22-37.

Skinner, B. F. 1932b. Drive and reflex strenght: II., *Journal of gen. Psychology*, 6, 38-48.

Skinner, B. F. 1932c. On rate of formation of a conditioned reflex. *Journal of gen. Psychology*, 7, 274-286.

Skinner, B. F. 1938. *The Behavior of Organisms*.

Skinner, B. F., 1940. The nature of the operant reserve. *Psychol. Bull.*, 37, 423 (abstract).

Skinner, B. F. 1948. "Superstition" in the Pigeon. *Journal of Experimental Psychology*, 38, 168-172.

Skinner, B.F. 1983. *A Matter of Consequences*. Knopf, New York, NY.

*The Oxford Companion to Animal Behaviour*. Oxford University Press, 1987.

Thorndike, E. L. 1901. Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Review Monograph Supplement*, 2, 1-109.

Thorpe, H. W. 1956. *Learning and instinct in animals*. Meuthen and co. LTD, London.

van der Meer, H. J., & Bowmaker, J. K. 1995. Interspecific variation of photoreceptors in four co-existing haplochromine cichlid fishes. *Brain Behavior and Evolution*, 45, 232–240.

Williams, F.E., White, D., Messer Jr., W.S. 2002. A simple spatial alternation task for assessing memory function in zebrafish. *Behavioural Processes* 58, 125–132.

Wilson, M.P., Keller, F.S. 1953. On the selective reinforcment of spaced responses. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 46, 190–193.

Podlesnik J. Inštrumentalno pogojevanje in učenje zaporedja vedenja pri skalarkah.  
Dipl. delo. Ljubljana, Univ. v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Odd. za biologijo, 2008.

---

Zimmerman, D.W. 1959. Sustained performance in rats based on secondary reinforcement.  
J. Comp. Physiol. Psychol. 52, 353–358.



## ZAHVALA

**Prof. dr. Tine Valentinčiču** se zahvaljujem za možnost opravljanja diplomskega dela iz zanimive teme, za koristne nasvete, zanimive informacije in potrpežljivost pri prebiranju in popravljanju moje diplome.

**Doc. dr. Janku Božiču** sem hvaležen za pomoč pri sestavi računalniškega programa, brez katerega bi bil poskus precej težje izvedljiv. Hvala tudi za pregled diplome.

Iskreno sem hvaležen **Kaji in Juretu**, ki sta mi pomagala pri praktični izvedbi poskusa. Na pomoč sta mi priskočila z idejami, znanjem in z mnogimi urami izvajanja poskusa (s tem sta mi omogočila nekaj prostih dni in dopust). Zahvaljujem se vama tudi za prijateljski del našega odnosa, druženje je bilo zelo prijetno.

**Niki** se zahvaljujem za tehnično pomoč in prijaznost.

Hvala tebi, draga **Maja**, ki si me prenašala v težkih trenutkih in mi stala ob strani, ko sem obupaval. Hvala za tvojo brezpogojno ljubezen in podporo.

Velika zahvala gre tudi mojim **staršem**, ki so me moralno in finančno podpirali, ter verjeli vame.

Zahvaljujem se mojemu **bratu**, ki me je med pisanjem nasmejal in seveda za mnoge druge stvari.

Hvaležen sem tudi **babici in dedku, omi in dedku, stricema Martinu in Zoranu** in ostalim članom družine. Hvala, da ste verjeli vame.

Za pomoč se zahvaljujem tudi Vsem svojim **sošolcem** s katerimi sem preživel lepo študijsko obdobje, polno takšnih ali drugačnih izzivov.