

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra chovu hospodářských zvířat



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Intelligence a sexuální preference u ptáků

Bakalářská práce

Autor práce: Adéla Smoradová

Obor studia: Chov zájmových zvířat

Specializace: Chov exotických zvířat

Vedoucí práce: doc. Ing. Lukáš Zita, Ph.D.

© 2023 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Intelligence a sexuální preference u ptáků" jsem vypracovala 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 autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 21. 4. 2023

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce doc. Ing. Lukášovi Zitovi, Ph.D. za jeho čas, lidský přístup a užitečné rady při zpracování bakalářské práce. Dále bych ráda poděkovala rodině za trpělivost a podporu.

Intelligence a sexuální preference u ptáků

Souhrn

V behaviorálních studiích zvířat je často zkoumána intelligence jako specifická část kognitivních schopností, a přesto není zcela probádaná. Kognitivní schopnosti jsou velmi rozličné, od základních reakcí na podněty až po teorii mysli a uvědomění si sebe sama jako individuality. Kognitivní schopnosti jsou velmi úzce provázané a je téměř nemožné je od sebe zcela oddělit. Ptáci byli považováni za velmi instinktivní druhy a nepředpokládalo se, že by byli schopni vyšších kognitivních schopností. Nicméně bylo prokázáno, že se evolučně některé skupiny, jako například krkavcovití (*Corvidae*) a papoušci (*Psittaciformes*), vyvinuly tímto směrem a jsou schopny kognitivních výkonů srovnatelných s primáty, a to díky různým evolučním faktorům a dostatečně silným selekčním tlakům pro vyšší inteligenci. Naproti tomu ptáci, kvůli nutnosti zachování co nejnižší tělesné hmotnosti, nemohou mít stejné hmotnosti mozku jako savci, ale zato jejich mozky mají více neuronů na gram hmotnosti mozku, než je tomu u savců, což jim dovoluje kognitivně stačit, nebo je předcházet. Některé druhy, jako například krkavci, dokážou efektivně zhodnotit situaci a naplánovat si jednotlivé kroky, než je udělají a u vran novokaledonských (*Corvus moneduloides*) je prokázáno běžné používání nástrojů na vysoké úrovni a též používání metanástroje, což vyžaduje nesmírnou kognitivní schopnost, uvaží-li se relativně nízká hmotnost jejich mozků. K rozvinutí těchto velmi specifických vlastností docházelo po generace, a to díky selekčnímu tlaku při pohlavním výběru. Většina ptáků je monogamních a samice jsou ty, které si vybírají partnera na základě různých znaků či jejich kombinací, z nichž vyvozují celkovou fitness samce, která je klíčová pro zajištění životaschopnosti potomků. Lemčící hedvábní (*Ptilonorhynchus violaceus*) jsou velmi dobrým příkladem, vzhledem ke komplikovanosti jejich námluvních rituálů, velkému selekčnímu tlaku na samce a také absencí samčí rodičovské péče. Toto naznačuje, že samičí výběr je klíčový pro přežití potomků. Je otázkou, zdali a nakolik kognitivní schopnosti korelují s reprodukční úspěšností samců a sexuálními preferencemi samic. Několik studií tuto korelaci prokázalo, ale stále se diskutuje o rozsahu tohoto jevu u jednotlivce i u druhů jako takových.

Klíčová slova: ptáci; intelligence; sexuální chování; kognitivní schopnosti; člověk; příroda

Intelligence and sexual preferences of birds

Summary

In the context of behavioural studies of animals, intelligence is commonly examined as a specific part of cognitive abilities, nevertheless, it is still far from being explored thoroughly. Cognitive abilities are diverse, from basic reactions to a stimuli, to a theory of mind and self-consciousness. They are also intricately weaved and interconnected to a point where it is almost impossible to separate them without making incorrect conclusions as a result.

In the past, birds were considered instinctual animals, without the capability of higher cognitive functions. However it has been proven, that certain families, like corvids (*Corvidae*) or parrots (*Psittaciformes*), evolved to possess a high capacity in this area, that rivals those of primates, thanks to the myriad of evolutionary factors and selective pressures present in their environment. That said, birds, needing to keep their body weight at a minimum, cannot possess a brain of the same weight as primates, instead, their brains have a higher density of neurons than those of mammals, that allows them to catch up, or even surpass them. Some species, like, for example ravens, are able to evaluate a situation and figure out a multi-step plan, new caledonian crows (*Corvus moneduloides*), have been observed using tools to an advanced degree, and have also shown the ability to use a meta-tool, which requires considerable cognitive ability, considering the relatively low weight of their brains. Development of these abilities was a matter of selective pressures during reproduction cycles, spanning generations. Most birds are monogamous. Females are usually those, who choose their partner, based on various indicators or their combination, from which they derive overall suitability of a male, that is crucial for the future of their potential offspring. The satin bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*) are a very good example of this, considering their complicated courtship rituals, the high selective pressure on a males and an absence of male participation in upbringing of offspring. This indicates, that female choice of a male is essential for survival of their offspring. However, it is a question, if and to what degree cognitive abilities correlate with reproductive successes and sexual preferences of females. Several studies have proven this correlation, but its extent, ranging between a few individuals to several species, is still being debated.

Keywords: birds; intelligence; sexual behaviour; cognitive abilities; human; nature

Obsah

| | |
|---|-----------|
| 1 Úvod | 7 |
| 2 Cíl práce..... | 8 |
| 3 Literární rešerše..... | 9 |
| 3.1 Kognitivní schopnosti u ptáků | 9 |
| 3.1.1 Rozdělení kognitivních schopností..... | 10 |
| 3.1.1.1 Rozdělení kognitivních schopností dle Thomas (1996)..... | 10 |
| 3.1.1.2 Rozdělení kognitivních schopností dle Lambert et al. (2018)..... | 11 |
| 3.1.2 Korelace mezi kognitivními schopnostmi a jinými vlastnostmi u ptáků.. | 14 |
| 3.1.2.1 Porovnání hmotnosti mozků a celkový počet neuronů u savců a ptáků | 16 |
| 3.1.3 Porovnání kognitivních schopností u krkavcovitých a papoušků..... | 18 |
| 3.1.3.1 Plánování do budoucnosti u ptáků | 19 |
| 3.1.4 Používání nástrojů | 22 |
| 3.1.4.1 Používání nástrojů u kakaduů Goffinových..... | 23 |
| 3.1.4.2 Použití nástrojů u papuchalka severního | 24 |
| 3.1.4.3 Vrána novokaledonská jako ptačí mistr používání nástrojů | 24 |
| 3.2 Sexuální preference..... | 30 |
| 3.2.1 Partnerské systémy | 30 |
| 3.2.2 Pohlavní výběr | 32 |
| 3.2.3 Sexuální preference pro vyšší kognitivní schopnosti | 33 |
| 3.2.3.1 Výběr partnera s lepší kognitivních schopností..... | 35 |
| 4 Závěr | 38 |
| 5 Literatura..... | 39 |

1 Úvod

Ptáci (*Aves*) jsou značně divergentní skupinou živočichů s vysoce specializovanými znaky. Nejvýraznějším znakem ptáků je aktivní let, který je příčinně spojen s několika jedinečnými anatomickými, fyziologickými a etologickými znaky, jako je peří, dýchací systém s plicními vaky, endotermní metabolismus a složité sociální chování. Existuje více než 10 000 druhů ptáků, kteří obývají širokou škálu prostředí, což svědčí o jejich velmi úspěšném přizpůsobení během evoluce (Nomura & Izawa 2017). S nízkou tělesnou hmotností souvisí i přesvědčení, že lehčí ptáci s malými mozky nemohou být inteligentní. Po dlouhou dobu byla velikost mozku považována za ukazatel míry kognitivních schopností (Lefebvre et al 2004). Přestože existují studie, které tuto domněnku vyvrací, přinejmenším v široké veřejnosti stále převládají negativní názory na ptáky, jako na hloupé a nezajímavé tvory.

Ptáci jsou naopak velmi rozmanitá a zajímavá skupina, která díky schopnosti létat osídlila téměř celý svět a velmi širokou škálu biotopových nik a být v nich úspěšní. K této úspěšnosti nepochybně přispěly i kognitivní schopnosti, které jim umožňují aplikovat různé formy inovativního chování, které jim pomáhá uspět. Ústředním principem oboru poznávání zvířat je, že kognitivní fenotypy zvířat jsou utvářeny výzvami, s nimiž se setkávají v průběhu svého života a napříč generacemi v průběhu evoluce. Nicméně kognitivní výzkum se často zaměřuje na zvířata v kontextech, které jsou od těchto výzev do značné míry odděleny (Thornton & Truskanov 2022). Řada behaviorálních studií odhalila mimořádné kognitivní schopnosti krkavcovitých (např. vran, havranů, krkavců a sojek), jako je porozumění úhlu pohledu a znalostem druhých, komplexní paměť založená na složkách "co-kde-kdy", rozpoznávání členů skupiny podle hlasu a vzhledu a učení se dovednostem na základě pozorování chování ostatních (Nomura & Izawa 2017).

Lidé se pokoušeli definovat inteligenci (nebo alespoň lidskou inteligenci) po celá staletí. Přesto neexistuje shoda na tom, co je to inteligence nebo jak ji měřit. Existuje mnoho různých teorií, ale žádná z nich však nebyla prokázána v absolutním slova smyslu a ani se žádná z teorií nepoužívá univerzálně (Herrmann 2016). Studie v lidské péči samozřejmě zůstávají zásadní: jemná experimentální kontrola, kterou poskytují, je klíčová pro řešení některých otázek (zejména pokud jde o detaily kognitivních mechanismů). Pokud však mají tyto studie posunout znalosti o tom, jak se kognice vyvíjí, měly by více vycházet z podrobného poznání přirozené historie studovaných druhů, ve smyslu toho, co zvířata dělají v průběhu svého života ve volné přírodě (Thornton & Truskanov 2022). Vysoká inteligence přináší jedinci výhody oproti ostatním konkurentům, a jako každý znak se vyvíjela v průběhu evoluce druhu díky pohlavnímu výběru. Samice musí být schopny žádanou vlastnost identifikovat a vybrat si partnera. Inteligence ale není z vně vidět, takže zůstává otázkou, jak takové samce rozeznat, jestli se samicím vyplatí investovat do genů pro dobré kognitivní schopnosti na úkor jiných a jestli vyšší kognitivní schopnosti poskytují univerzální výhodu anebo se hodí pouze do určitých životních ekologických. Existují různé teorie a vlastně zatím nedokážeme přesně určit, jak si samice vybírají a jaký to bude mít efekt na budoucí generace. Víme ale jistě, že ptáci nejednají pouze instinktivně a tato problematika si zaslouží zájem veřejnosti i odborníků.

2 Cíl práce

Cílem bakalářské práce bude soustředit odbornou, ale především vědeckou literaturu zaměřenou na chování u ptáků volně žijících a ptáků v péči člověka se zaměřením na inteligenci u ptáků, jejich sexuální preference, či jiné jevy v jejich chování.

3 Literární rešerše

3.1 Kognitivní schopnosti u ptáků

Třída ptáků je široká a rozmanitá, různé druhy jsou na různých úrovních fylogenetického vývoje. Jejich mozek je charakterizován různými typy strukturálních a funkčních organizací, od nejstarších a archaických (*Columbiformes* a *Galliformes*) až po ty nejvíce progresivně vyvinuté u fylogeneticky mladých druhů (krkavcovití, papoušci a sovy). Studium kognitivních schopností ptáků je přístup k analýze evolučního původu ptáků. Jejich myšlení a vědomí umožňuje odhalit nejuniverzálnější vlastnosti, které se objevily v různých fázích fylogeneze. Toto souvisí s problematikou srovnávací psychologie, fyziologie a zoologie, neboť mikro a makrostruktury mozku ptáků se v současnosti značně liší od struktur mozku savců. Mозek ptáků byl považován za primitivnější a jejich chování proto za instinktivní (Obozova et al. 2014).

Intelligence je součástí kognitivních schopností (Thomas 1996). Intelligence je schopnost získávat, rozlišovat, osvojovat si, vytvářet, uchovávat a používat fakta a znalosti, některé z nich i v praxi, které jsou potřebné pro řešení problémů, zejména v případě, že je jedinec (popřípadě druh) konfrontován s novou situací. Aby přežil, prosperoval a rozvíjel se v neustále se měnícím prostředí je potřeba schopnost rozlišovat irelevantní údaje a drobnosti od užitečných informací (Scott 2010). Kognitivní schopnost je synonymem schopnosti učení a schopnost učení je základním a definujícím aspektem intelligence (Thomas 1996). Schopnost učit se je předpokladem intelligence a zahrnuje uvažování, rozpoznávání vzorů, propojování symbolů a objektů v prostoru a čase a rozpoznávání příčinných souvislostí. Myšlení je předchůdcem učení. Aby se bytost mohla učit, musí být schopna myslet. Myšlení nebo proces myšlení se označuje jako kognice. Myšlení je plynulé a není časově omezeno, může zahrnovat přemýšlení, vzpomínání nebo vybavování si osoby, místa, předmětu nebo události z minulosti (Scott 2010). Kognice, široce definovaná, zahrnuje vnímání, učení, paměť a rozhodování, zkrátka všechny způsoby, jakými zvířata přijímají informace o světě (prostřednictvím smyslů) a jak je zpracovávají, uchovávají a jak se podle nich rozhodují jednat (Shettleworth 2001). Schopnost řešit problémy byla využita při studiu nejrůznějších témat, jako jsou inovace a flexibilita chování, spolupráce, používání nástrojů, teorie mysli, tranzitivní inference a neurobiologie prostorové paměti (Keagy et al. 2009). Kognitivní procesy jako vnímání, učení, paměť a rozhodování hrají důležitou roli ve výběru partnera, shánění potravy a mnoha dalších druhů chování (Shettleworth 2001). Intelligence není statická, je spojena s kulturou, geografíí a časem. Existují kulturní rozdíly v kognitivních schopnostech, to neznamená, že jedna kultura je chytřejší nebo hloupější než jiná, pouze to odráží skutečnost, že různé kultury přistupují k získávání znalostí a řešení problémů z různých hledisek (Scott 2010). Míra intelligence jako taková je u zvířat těžce měřitelná, proto se vědecké výzkumy přiklání k testování jednotlivých projevů intelligence jako například používání nástrojů, velikost mozku, míře sociálního chování, flexibilitě reakcí na aktuální podněty nebo zpracovávání smyslových vjemů. Tradičně se kognitivní schopnosti zvířat zkoumaly především u laboratorních potkanů, holubů a později primátů, z nichž lidé tvořili konečné srovnání (Lambert et al. 2018). Pro vytvoření plnohodnotné srovnávací charakteristiky kognitivních schopností ptáků, je třeba nezbytně rozšířit spektrum zkoumaných druhů. Pro srovnávací hodnocení úrovně rozvoje kognitivních

schopností živočichů, a to i v případě, že se jedná o ptáky, se často používají úlohy, které lze rychle vyřešit a nevyžadují předběžný trénink zvířete (Obozova et al. 2014). Podle empirismu se veškeré poznání získává pozorováním, experimentem, zkušenostmi a smyslovými vjemy. Empirismus ztělesňuje zkušenosti, nápodobu a metody učení jako pokus a omyl. Empirismus je někdy též označován jako logický pozitivismus. Naproti tomu racionalismus tvrdí, že poznání lze získat pouhým uvažováním, bez potřeby pozorování, experimentů, zkušeností nebo smyslových podnětů. Historicky byl racionalismus používán ke zjištění platnosti různých náboženských pravd, které nebylo možné dokázat ve vědeckém smyslu. Zároveň se racionalismus opírá výhradně o vhledový způsob učení. Třetí myšlenková škola, skepticizmus, vznáší pochybnosti o tom, že lidé jsou schopni získat nebo vytvořit pravdivé poznání. Vědecká komunita se dnes opírá především, nikoli však výhradně, o empirické myšlení (Scott 2010).

3.1.1 Rozdělení kognitivních schopností

Z úvodní části vyplývá, že kognice zahrnuje široké spektrum různých procesů od jednodušších jako zpracovávání vnímaných podnětů až po mnohem složitější jako je rozhodování a učení, jež se zároveň liší u různých druhů a nelze ho ani vždy jednotně kvantifikovat. Existují také různé směry, které se v průběhu času mění a mají různý pohled na kognici obecně i na způsoby jejího měření a hodnocení. Z toho lze vyvodit, že nelze stanovit jednotnou teorii, vědecký postup nebo škálu, která by jasně definovala kognitivní schopnosti a jejich výši. Nicméně existují i komplexní zpracování jednotlivých úrovní, která se snaží vytvořit jednoduchý přehled a je na místě je zmínit pro vytvoření představy o šíři a komplexitě kognitivních procesů, ať už u ptáků nebo obecně u živých organismů (Thomas 1996; Scott 2010; Lambert et al. 2018).

3.1.1.1 Rozdělení kognitivních schopností dle Thomas (1996)

Rozdělení dle autora Thomas (1996) zahrnuje celkem 8 úrovní, které jsou hierarchicky seřazené, protože obecně nižší úrovně kognitivních procesů fungují jako prekvizity pro úrovně vyšší. Důvodem vzniku tohoto žebříčku bylo poskytnutí srovnání mezi jednotlivými druhy v oblasti inteligence pro použití v korelačních studiích s indexy evoluce mozku. Nízké úrovně jsou jednodušeji definovatelné a je pro ně více vědeckých podkladů než pro úrovně vyšší, které se hůře oddělují, jsou více provázané, a ne plně prozkoumané a potvrzené.

První úroveň kognitivních schopností je habituace a senzitace, jedná se o nepodmíněné procesy neasociativního učení. Habituace je jev, kdy vymizí u jedince reakce na opakovaný podnět, který nebyl posilován. Jedinec se naučí, že podnět nemá význam. Senzitace je jev, kdy na opakující se podnět se reakce zesílí, aniž by byla posilována. Druhou úrovní je klasické podmiňování spojované především s I. P. Pavlovem. Jedná se o proces, kdy se neutrální podnět spojí s nějakým nepodmíněným podnětem a následnou nepodmíněnou reakcí a opakováním se z neutrálního podnětu stává podmíněný podnět s podmíněnou reakcí, která je často intuitivní a nekontrolovatelná. Třetí úrovní je operantní podmiňování, kdy se jedinec učí z následků vlastní reakce, běžně využívané odměny a trestu. Jako čtvrtá úroveň je řetězení – provedení série různých jednotek operantního podmiňování. Úroveň pátá zahrnuje paralelní řetězení, které se zkoumá na základě rozlišovacích problémů (trojúhelník je jiný než čtverec apod.) a míra této schopnosti je dána počtem problémů, které je zvíře schopno se naučit (např. kůň nebo slon se dokáže naučit až 20 různých problémů). Úroveň šestá obsahuje třídění pojmů do relativních a

absolutních konceptů. U několika druhů ptáků a savců bylo prokázáno, že jsou schopní absolutního třídního konceptu učení a nepochybně i další druhy jsou schopny této úrovně dosáhnout. Absolutní koncept určuje definující rysy nějaké skupiny například definující rysy stromu budou odpovídat každému stromu. Pro zvládnutí absolutního konceptu musí být jedinec schopen determinovat podnětový předmět bez porovnávání s jinými předměty dané skupiny. Relativní třídní koncept se nezakládá na těch absolutních definujících rysech nýbrž na těch relativních, které odlišují konkrétní objekty dané skupiny. Nejčastějším relativním konceptem je odlišnost (například je jeden z objektů je větší, menší, jinak barevný atd.). Úrovně sedmá a osmá se již velmi prolínají a vyžadují, aby alespoň jeden z předchozích konceptů byl použit v konjunktivním, disjunktivním nebo podmíněném vztahu. Podmíněný vztah je na úrovni sedm a dvou podmíněný vztah s jiným třídním konceptem nebo individuální diskriminací je na úrovni osm. Podmíněným vztahem je myšleno „pokud, tak“ (pokud bude pršet, tak si vezmu deštník). Konjunktivním vztahem se rozumí, když určité dva podněty nebo třídy mají nějaké společné znaky. Disjunktivním vztah může být vyjádřen spojkou „nebo“. Poslední stupeň dvou podmíněného vztahu vyjadřuje, že podmínka i následek se vzájemně ovlivňují oběma směry. Pro příklad: „pokud se nenajím, budu mít hlad, ale zároveň, mám hlad, protože jsem nejedl“. Právě pochopení obousměrného ovlivnění je vrcholem této hierarchie (Thomas 1996).

Už v této studii z roku 1996 je patrné, že ptáci jsou mají potenciál komplexních kognitivních procesů, které byly přisuzovány pouze savcům s velkými mozky.

3.1.1.2 Rozdělení kognitivních schopností dle Lambert et al. (2018)

Dle Lambert et al. (2018) jsou ptáci nejrozmanitější tetrapodní obratlovci, sestávající se z více než 10 000 existujících druhů, přičemž další odhad naznačuje, že se toto číslo může blížit 18 000. Navzdory této rozmanitosti, se výzkum ptačího poznávání zaměřil na velmi malou část vybraných druhů, dva taxony, které vynikají svými kognitivními schopnostmi: krkavcovití a papoušci. Byly u nich prokázány složité a flexibilní kognitivní dovednosti (často nenalezitelné mimo primáty nebo dokonce i velké lidoopy). Mezi takové schopnosti patří dobře vyvinuté vykonávací funkce, paměť, porozumění účelu, spontánní a inovativní používání a výroba nástrojů, sofistikované socio kognitivní dovednosti, sociální učení a plánování. Lambert ve své práci rozpracovala dělení kognitivních schopností a příklady způsobů jejich testování v laboratorních podmínkách.

Skupiny obecných kognitivních schopností

1. Vykonávací funkce (executive functions), volní procesy – Vykonávací funkce zahrnují skupinu základních kognitivních procesů, např jako inhibiční kontrolu, pracovní paměť, kontrolu interference a reverzní učení, které určují kontrolu a sledování chování jedince (Lambert et al. 2018). Vykonávací funkce jsou procesy nezbytné pro kontrolu a monitorování vlastního chování, aby bylo možné provádět neautomatizované reakce (Rössler & Auersperg 2023). Lambert et al. (2018) dále popisuje:
 - a. Inhibiční kontrola – Zvíře se špatnou inhibiční kontrolou může být omezeno na aktuální okamžik, zatímco zvíře, které je schopné inhibovat převažující reakce, je otevřeno příležitostem k řešení problémů novými a flexibilními způsoby.

- i. Paradigma objížděky: Znamé též jako cylindrická úloha, subjekty nejprve zjistí, že mohou získat potravu ze zadní strany neprůhledného válce, který je pak nahrazen průhledným.
 - ii. Přezkoumat úkol: Ani krkavcovití ani papoušci v tomto typu úkolu příliš neexcelují. Cílem je potlačit instinktivní reakci vybrat známé, když se odměna z poháru „A“ přesunula do poháru „B“.
 - iii. Opožděná odměna: Papoušci i krkavci jsou schopni se kontrolovat v konzumaci okamžité odměny s nízkou hodnotou, aby později dostali odměnu vysoké hodnoty. Byli schopni zvládnout čekání ve stejných nebo delších intervalech než u některých primátů v podobných úkolech (Lambert et al. 2018). Jedná se o druh ekonomického problému, který představuje kompromis mezi částkou a časem za odměnu: Obecně platí, že hodnota odměny se zvyšuje, pokud je částka vyšší, ale snižuje se, pokud je čas potřebný k získání odměny delší. Zvířata se s tímto ekonomickým problémem často setkávají při shánění potravy a musí se rozhodnout, zda "získat aktuálně dostupnou, ale malou potravu", nebo "pokračovat v hledání budoucí a lepší potravy tím, že přejdou přes tu malou" (Nomura & Izawa 2017).
- b. Flexibilita
- i. Reverzní učení: Jednotlivec se nejprve naučí volit mezi pozitivním (A) a negativním (B) podnětem tedy A+, B-. Následně jsou charakteristiky odměn obráceny A-, B+.
 - ii. Inovativní chování: Krkavci, papoušci i lidoopi vykazují vysokou míru inovací ve volné přírodě, které zřejmě korelují s relativní velikostí asociační oblasti v jejich mozku, stejně jako s případy použití nástrojů.
2. Analogické uvažování – Analogické uvažování znamená pochopení vztahu mezi páry podnětů jako stejné nebo různé. Například vědět, že ryba je ve stejném vztahu k vodě jako pták ke vzduchu. Nejprve musí jedinec pochopit vztah dvojic pojmů ryba – voda a pták – vzduch (pochopení vztahu prvního řádu). Analogické uvažování zahrnuje ale i chápání vztahu druhého řádu, který je mezi vztahy prvního řádu (ryba žije ve vodě, pták žije ve vzduchu) a to jako „stejně“ nebo „jiné“. Překračuje percepční nebo funkční vlastnosti a kategorie a lze je zobecnit na nové podněty.
3. Paměť a plánování – Jedna pozoruhodná oblast, ve které byli krkavcovití rozsáhle studováni, ale ve které údaje o papoušcích chybí, je v krátkodobé kognici. Různé formy paměti, včetně pracovní, prostorové a epizodické paměti, byly prozkoumány napříč druhy krkavcovitých, odhalující výkony podobné lidoopům, zejména v sofistikovanějších formách krátkodobé kognice (Lambert et al. 2018). Paměť je aktivní součástí učení, stejně jako smysl pro detail. Jakmile je něco naučeno, je to uloženo v paměti. Každý učený žeton je pak použit jako stavební kámen pro získání dalších znalostí (Scott 2010). Schopnost zapamatovat si a manipulovat s informacemi z probíhajících událostí a/nebo si vzpomenout na ty minulé je klíčová pro řízení chování k budoucímu cíli. Tento operační proces se nazývá "pracovní paměť" a u savců se na něm podílí především prefrontální kůra (Nomura & Izawa 2017).

4. Metakognice a vyhledávání informací – Klíčovou otázkou související s pamětí je, zda zvířata dokážou sledovat své vlastní vzpomínky jako lidé. Jestli a do jaké míry si uvědomují vlastní schopnosti a na základě toho dokáží jednat. Schopnost metakognice se může vyvinout nezávisle u zvířat s velkým mozkem, jako jsou delfini, lidoopi a makaci, ačkoliv zda existující testy slouží jako spolehlivé testy metakognice bylo také zpochybněno. Studie na vránách tlustozobých (*Corvus macrorhynchos*; Wagler, 1827) zjistila, že subjekty se zdržely retrospektivních testů paměti častěji, když se mýlily, což naznačuje že tak bylo činěno na základě vzpomínek. V jiném úkolu hledaly sojky západní (*Aphelocoma californica*; (Vigors, 1839)) informace o poloze ukryté potraviny častěji při nedostatku informací, jejich výkony byly srovnatelné s lidoopi v obdobném úkolu.

Fyzické poznávání

Předpokládá se, že hravější nebo explorativní povaha druhu se může promítnout do sofistikovanější formy fyzických kognitivních schopností, prostřednictvím lepších příležitostí k učení o jejich fyzickém prostředí. To jak krkavcovití a papoušci interagují s předměty a řeší problémy může poukazovat na jejich kognitivní schopnosti.

1. Trvalost objektu: Porozumění toho, že předměty nadále existují, i když nejsou přímo vnímány, a také schopnost sledovat jejich trajektorie.
2. Numerická kompetence: Schopnost rozlišovat mezi různými veličinami, je-li něčeho více či méně. V tomto případě byly vrány schopny rozlišovat množství („více“ a „méně“ nikoli konkrétní počty) a to v rozmezí 6 až 7 malovaných kruhů, tyto výkony byly na stejné úrovni jako u lidoopů a makaků.
3. Vytváření závěrů
 - a. Odvození pomocí vyřazení: Tento typ odvození je využíván, když jsou k vyřešení problému poskytnuty neúplné informace. Tuto skutečnost lze překonat vyhledáním dalších informací a/nebo logicky odvodit správné řešení vyloučením alternativ. Tato odvozující strategie je zvláště v oblasti zájmu o poznání kognice zvířat, protože se předpokládá, že zahrnuje procesy více konzistentní s uvažováním než s učením. Krkavci byli ve výsledcích konzistentní a uvažovali za pomoci vylučovací metody. Naproti tomu nestoří kea (*Nestor notabilis*; Gould, 1856) udělali několik výrazných chyb ve svých pokusech, včetně toho, že se zkusili dívat z obou stran rovné trubky
 - b. Tranzitivní odvození: Pokud je „A“ větší než „B“ a „B“ je větší než „C“, tak logicky vyplývá, že „A“ musí být větší než „C“. Provedení tohoto posledního myšlenkového kroku vyžaduje tranzitivní inferenci, což je druh deduktivního uvažování. Důkazy o tranzitivní dedukci v rámci sociálních vztahů jsou silnější. Sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus*; Wied-Neuwied, 1841) žijící ve velkých sociálních skupinách (50–500 jedinců), ve kterých odvozování vztahů dominance mezi jednotlivci může být velmi výhodné.
4. Porozumění prostředkům: Toto chování zahrnuje záměrné a plánované provedení, přesný sled kroků a odstranění překážky k dosažení cíle. Jeden z nejrozšířenějších testů je tahání za provázek. Obecně řečeno, jak papoušci, tak krkavci spontánním taháním snadno projdou prvními fázemi úlohy za přítomnosti jediného vertikálně visícího

provázku s odměnou. Příslušníci některých druhů, zahrnující krkavce velké, nestory kea, papoušičky brýlaté (*Forpus conspicillanus*; (Lafresnaye, 1848)), lori horské (*Trichoglossus moluccanus*; (Gmelin, 1788)), vazy velké (*Coracopsis vasa*; (Shaw, 1812)) a kakady žlutočečelaté (*Cacatua galerita*; (Latham, 1790)), si navíc dokáží vybrat provázky s odměnou, když jsou zkříženy (je nutné tedy zatáhnout za provázek, který je naproti místu odměny). Buď jsou provázky identické, nebo jsou rozdílné barvy. V tomto typu úkolu se nedařilo například sojkám západním nebo vránám novokaledonským (*Corvus moneduloides*; Lesson, 1831), přestože jednotlivé provázky byly odlišné barvy. Obozova et al. (2014) testovali různé typy problémů s taháním za provázek. Jednalo se celkem o 5 různých úkolů s různou obtížností. Studie se účastnily tyto druhy: sýkora modřinka (*Cyanistes caeruleus*; (Linnaeus, 1758)), vrána šedá (*Corvus cornix*; Linnaeus, 1758), křivka obecná (*Loxia curvirostra*; Linnaeus, 1758) a puštík vousatý (*Strix nebulosa*; J. R. Forster, 1772). Úspěšnost rozhodování u sýkorek a křivek se nepřilíši lišila od náhodného rozhodování. Tito ptáci s poměrně nižší úrovní vývinu mozku používali pravděpodobně strategii zatažení za nejbližší provázek, pravděpodobně u nich nenastal žádný složitější mentální úkon. Lépe si vedli ptáci ze skupiny „vysoce rozvinutých mozků“, vrány a sovy, nicméně Obozova et al. (2014) prokázali, že puštík vousatý nechápe, na rozdíl od vrány, logickou podstatu příčina – následek, daného problému. Pravděpodobně je to nižšími kognitivními schopnostmi v porovnání s krkavcovitými a papoušky, Nicméně je to zajímavé porovnání, protože druhy ze řádu sov se v tomto typu studií běžně neobjevují. V této srovnávací studii měly nejlepších výsledky vrány, byly schopny řešení logických problémů a porozumění příčiny a následku. Pouze vrány (6 z 8) a jeden puštík dokázali vyřešit úkol zahrnující dva provázky, z nichž pouze jeden má na sobě návnadu.

5. Používání nástrojů a pochopení jejich funkce: Jak krkavci, tak papoušci prokázali řadu technik používající nástroje, a to jak ve volné přírodě, tak i v lidské péči (Lambert et al. 2018)
6. Kauzální uvažování: Příčiny mohou být považovány za faktory ovlivňující výskyt jejich výsledků. U zvířat je tato schopnost testována na fyzikálních jevech, jako je gravitace, přenos síly a pevnost předmětů. Tyto typy kauzálních experimentů jsou velmi často prováděny u inteligentních druhů jako jsou krkavcovití, papoušci nebo lidoopi (Lambert et al. 2018).

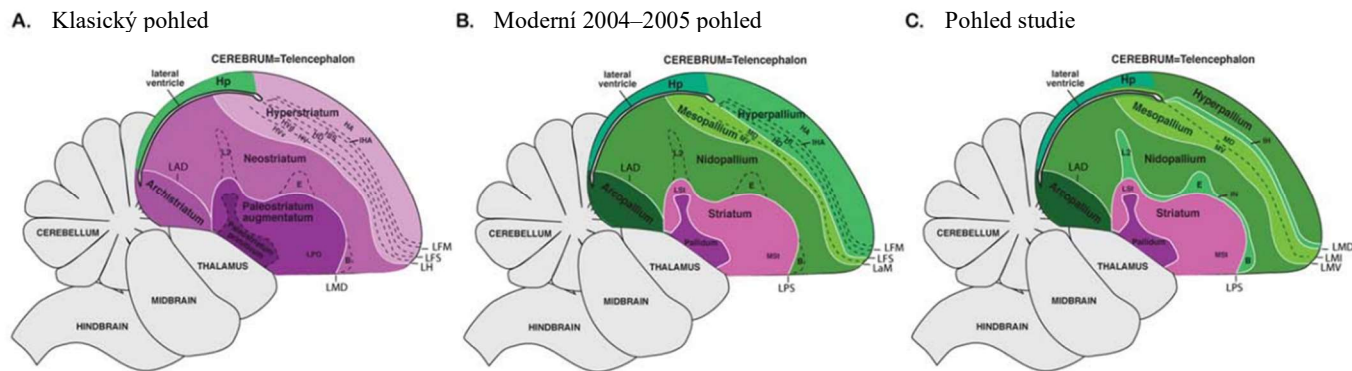
3.1.2 Korelace mezi kognitivními schopnostmi a jinými vlastnostmi u ptáků

Po dlouhou dobu byla velikost mozku považována za ukazatel míry kognitivních schopností. Mnoho studií se zaměřuje na rodičovskou péči, místo výskytu druhu, velikost skupiny nebo potravní ekologii. Například potrava karnivorů je méně dostupná a řídkěji rozložená v prostoru. Je hůře detekovatelná a získatelná než potrava folivorních druhů. Rostlinná potrava je mnohem dostupnější a rovnoměrnější. Toto naznačuje, že pro karnivorní druh je klíčové mít větší mozek pro zpracování informací k lovu. Podobné domněnky se týkají i velikosti skupiny, ve větších skupinách se předpokládá, že je potřeba větší mentální kapacity pro zpracování informací o ostatních členech a jejich vztazích. Tímto způsobem dle těchto domněnek probíhá přirozená selekce pro větší mozek (Lefebvre et al. 2004). Již existují důkazy

potvrzující, že skutečně existuje silná korelace mezi velikostí mozku, sociální složitostí skupiny a kognicí. Důležité je, že pravidla komplexního společenského života potřebují být naučena a delší období rodičovské péče může vést k lepším šancím na přežití (Kaplan 2020).

Komparativní neuroanatomie, se zabývá konkrétním složením mozku a jeho porovnáním mezi druhy (Lefebvre et al. 2004). Existují teorie o kauzálním vztahu mezi flexibilním a adaptivním chováním a rozšířeným isokortexem u savců nebo komplexem Neo-HV (komplex Neostriatum-Hyperstriatum ventrale) u ptáků (Rehkamper & Zilles 1991) Oblast Neostriatum byla přejmenována na Nidopallium, Hyperstriatum bylo rozděleno na dvě části a přejmenováno na Hyperpallium a Mesopallium (viz. Obrázek 1). Jedná se pouze o změnu nomenklatury, aby bylo jasněji odděleno, že tyto části ptačího mozku nesouvisí s instinktivnějšími oblastmi Striatum (Jarvis et al. 2013).

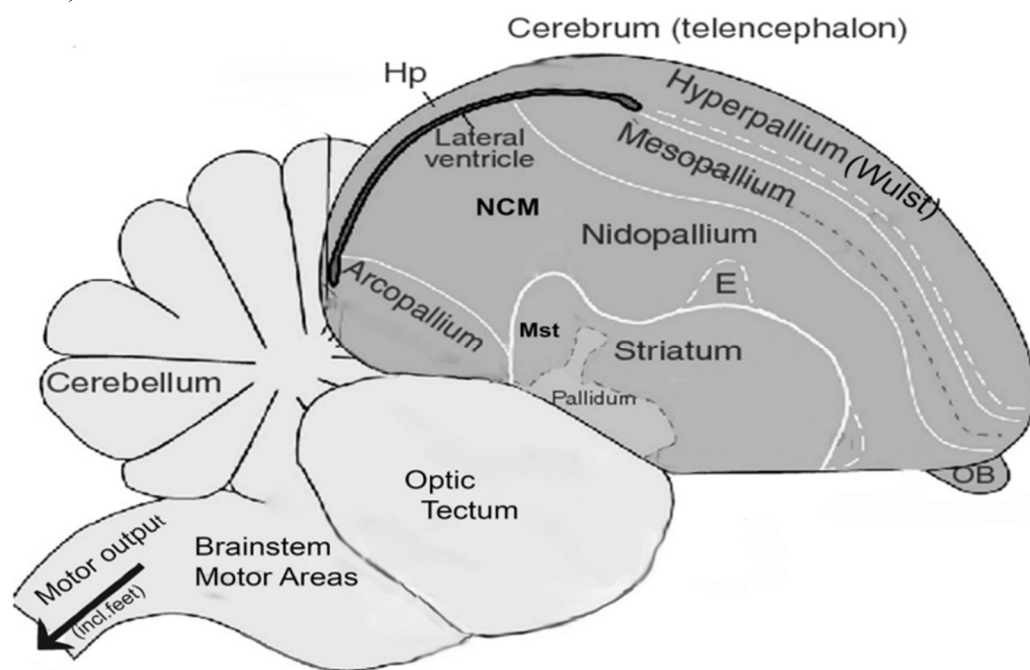
U ptáků je předpoklad, že větší relativní velikost ptačího ekvivalentu savčího isokortexu, Neo-HV, je výsledkem silného selektivního výběru pro multimodální (multisenzorický) integrační kapacity a učení, což umožňuje obsazování širokého spektra ekologických nik a více typů potravy (Lefebvre et al. 2004).



Obrázek 1: Srovnání pojmenování struktur ptačího mozku v čase (Jarvis et al. 2013)

Neuroekologie je obor, který se zabývá specializovanými behaviorálními projevy, jako například zpěv u pěvců a souvislostí tohoto chování s konkrétními oblastmi v mozku. V oblasti korelací mezi neurální strukturou, kognitivními schopnostmi a inovativním chováním je většina studií postavena na studiu ptáků. Klasická předpověď studií mozku byla, že větší mozky nebo větší asociační oblasti by měly umožnit komplexnější poznávání. Testování této myšlenky na velkém počtu druhů se ukázalo jako obtížné, ale použití inovací (inovativního chování) v oblasti krmení u ptáků poskytlo podporu pro pozitivní korelaci mezi kognicí a relativní velikostí předního mozku. Neo-HV je oblast, nacházející se v rámci ptačího telencephalonu (koncového mozku) u této oblasti se předpokládá zapojení se do inovativního chování. Ve studii, která porovnávala relativní velikost těchto struktur s velikostí dvou dalších telencefalických oblastí: striato-paliduálního komplexu a oblasti hyperpallia (tj. wulst), bylo zjištěno, že nejlepším prediktorem míry inovací je HV, těsně následovaný Neo (viz Obrázek 2). Ptačí Neo-HV hrají důležitou roli v několika druzích učení. Jak wulst, tak striatopallidální komplex hrají určitou roli v naučeném chování, ale jsou méně specializované na komplexní integraci než Neo-HV (Lefebvre et al. 2004). V rámci ptačího Neo a HV jsou také telencefalické oblasti, které nejtěsněji korelují s druhým kognitivním měřítkem u ptáků, používání nástrojů, a to napříč různými taxonomickými skupinami (Lambert et al. 2018). Tento trend platí pro dvě kategorie

použití nástrojů rozlišované v literatuře, „skutečné“ nástroje (průzkumné, kladiva a naběračky), které jsou odděleny a přímo drženy v zobáku nebo noze, a „prototypové“ nebo „hraniční“ nástroje (kovadliny, návnady, klíny a špejle), se kterými se přímo nemanipuluje a neodděluje se od základu. Měření velikosti mozku tyto dvě kategorie použití nástrojů odlišuje. Uživatelé skutečných nástrojů mají celkovou velikost mozku výrazně větší než uživatelé proto-nástrojů, ale velikost Neo je nejbližším telencefalickým prediktorem jak ve skutečném, tak v používání proto-nástroje, těsně následovaném HV. Pro používání skutečných nástrojů je potřeba právě funkcí Neo pro kognitivní, sensorické a motorické aspekty používání nástrojů (Lefebvre et al. 2004).



Obrázek 2: Struktura ptačího mozku (Kaplan & Rogers 2021)

Jedinou negativní asociací, která byla dosud pozorována mezi mírou inovace a jiným dalším kognitivním měřítkem u ptáků, je ukládání potravy do skrýší. Jak u severoamerických krkavcovitých, tak u evropských sýkorovitých (nikoli u evropských krkavcovitých), bývají nejinnovativnější druhy ty, které ukrývají nejméně. Tyto trendy naznačují, že může existovat určitý kompromis mezi ukládáním potravy do skrýší a inovací, nikoli však mezi inovací, používáním nástrojů a učením (Lefebvre et al. 2004). U malých ptačích mozků (v absolutní velikosti) se předpokládalo, že ptačí mozek má nízkou kapacitu zpracování informací a malou schopnost projevat složitější chování než instinktivní chování řízené bazálními ganglii. Ovšem jak ze zmíněných studií vyplývá, že ptáci jsou schopni sofistikovaných kognitivních procesů, přestože mají v absolutní hmotnosti mnohem menší mozky než savci (Lambert et al. 2018).

3.1.2.1 Porovnání hmotnosti mozků a celkový počet neuronů u savců a ptáků

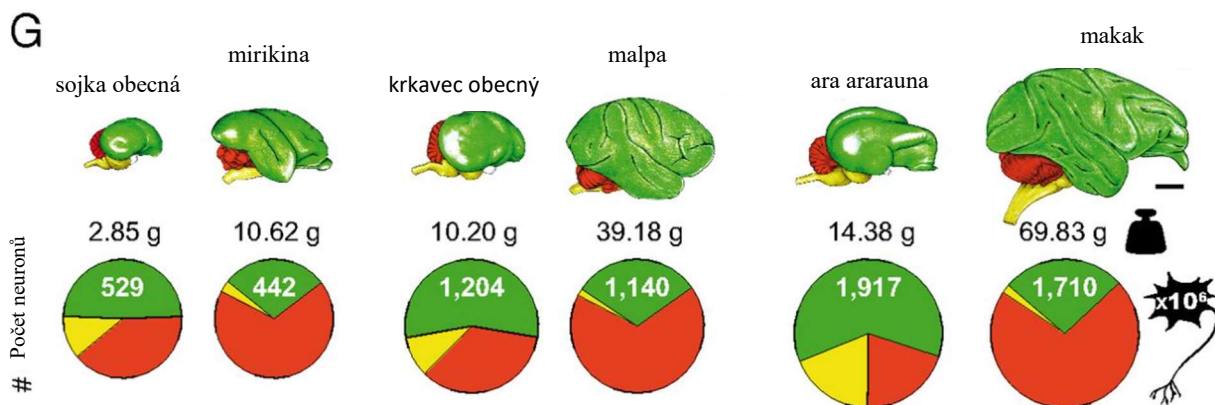
Olkowicz et al. (2016) uvádějí, že někteří ptáci dosahují úrovně poznání podobné primátům, i když jejich mozky bývají v absolutní velikosti mnohem menší. To představuje zásadní problém ve srovnávací a výpočetní neurovědě, protože se očekává, že malé mozky budou mít nižší kapacitu zpracování informací. Pomocí izotropního frakcionátoru byl stanoven

počet neuronů ve specifických oblastech mozku, to ukázalo, že mozky papoušků a pěvců obsahují v průměru dvakrát více neuronů než mozky primátů o stejné hmotnosti, což naznačuje, že ptačí mozky mají vyšší hustotu neuronů než savčí mozky.

Ptáci jsou pozoruhodně inteligentní, ačkoli jejich mozek je malý. Mnoho ptáků má kognitivní schopnosti, které se vyrovnají nebo předčí schopnostem savců. Krkavcovití a papoušci se zdají být kognitivně lepší než ostatní ptáci a konkurují velkým lidoopům v mnoha psychologických oblastech. Vyrábějí a používají nástroje, řeší problémy vhladem, vyvozují závěry o kauzálních mechanismech, rozpoznávají se v zrcadle, plánují budoucí potřeby a využívají své vlastní zkušenosti k tomu, aby předvíдали budoucí chování svého druhu nebo dokonce lidí (Olkowicz et al. 2016). Zjištění, že krkavcovití podávají paralelní nebo dokonce překonávající výkony v porovnání s lidoopi v několika kognitivních studiích, přispělo k tomu, že brzy získali provokativní přezdívku "opeřené opice" (Lambert et al. 2018). Kromě toho, papoušci a pěvci (včetně krkavců) sdílejí s lidmi a několika dalšími skupinami zvířat vzácnou schopnost vokálního učení a papoušci se mohou naučit slova a používat je ke komunikaci s lidmi (Olkowicz et al. 2016).

Olkowicz et al. (2016) také uvádí, že povrchově se struktura ptačího mozku jeví jako velmi odlišná od struktury savců, ale existuje práce, která ukazuje, že navzdory nedostatku vrstveného neokortexu jsou velké oblasti ptačího předního mozku homologní s mozkovou kůrou savců a odpovídají stejným organizačním principům a hrají proto podobnou roli ve vyšších kognitivních funkcích, včetně sebekontroly. Názor, že vyšší encefalizace, neboli relativní odchylka velikosti mozku od alometrie (proporční posun způsobený růstem jednotlivých orgánů) ve vztahu mozek-tělo, uděluje druhům zlepšené kognitivní schopnosti, byl zpochybněn údaji naznačujícími, že inteligence místo toho závisí na absolutním počtu mozkových neuronů a jejich spojení. To je v souladu se zjištěními, že absolutní, spíše, než relativní velikost mozku je nejlepším prediktorem kognitivní kapacity. Ačkoli však krkavci a papoušci vykazují encefalizaci srovnatelnou s encefalizací opic a lidoopů, jejich absolutní velikost mozku zůstává malá. Pomocí izotropního frakcionátoru byl odhadnut celkový počet neuronových a neneuronálních buněk v mozkových hemisférách, mozečku, diencephalu, tekty a mozkovém kmeni, na vzorku 11 druhů papoušků, 13 druhů pěvců s vokálním učením (včetně 6 krkavců), a 4 další modelové druhy představující další ptačí větve.

Dále bylo zjištěno, že ptačí mozky mají více neuronů než mozky savců, a dokonce než mozky primátů podobné hmotnosti. Mozky pěvců a papoušků se svými vyššími neuronovými hustotami pojmají asi dvakrát více neuronů než mozky primátů o stejné hmotnosti, a dvakrát až čtyřikrát více neuronů než mozky hlodavců stejné hmotnosti. Například tělesná hmotnost amady je přibližně 9krát menší než u myši, ale její mozek obsahuje přibližně 2,3krát více neuronů. Velcí krkavci a papoušci mají největší ptačí mozky, které obsahují nejvyšší absolutní počet neuronů. Jejich celkový počet neuronů je srovnatelný s počtem neuronů malých opic nebo mnohem větších kopytníků. Při porovnávání různých druhů byla použita jako porovnávací základna počet neuronů obsažených v palliu a kortexu, v kruhových grafech je též znázorněn poměr těchto neuronů vůči neuronům v cerebelliu a zbytku mozku (Olkowicz et al. 2016).



Obrázek 3: Porovnání počtu neuronů a celkové hmotnosti mozku u ptáků a primátů (Olkowicz et al. 2016)

Na základě grafického znázornění výsledků studie Olkowicz et al. (2016) (viz Obrázek 3) mozek sojky obecné (*Garrulus glandarius*; Linnaeus, 1758) váží 2,85 g a obsahuje 529 milionů kortikálních a palliálních neuronů (dále KP) tvoří téměř polovinu celkového obsahu neuronů mozku, v porovnání s mozkem mirikiny (rod *Aotus*), který obsahuje 442 milionů KP neuronů, což tvoří méně než čtvrtinu všech neuronů. Celková hmotnost mozku je 10,62 g. To naznačuje, že přestože má sojka obecná daleko menší mozek, má nejen větší počet neuronů zodpovídajících se za vyšší kognitivní schopnosti ale i tyto neurony tvoří větší poměrovou část ze všech neuronů. U krkavce velkého (*Corvus corax*; Linnaeus, 1758) je KP neuronů 1 204 milionů, tyto neurony tvoří nadpoloviční většinu všech neuronů a hmotnost mozku je 10,2 g. Porovnávaným druhem byla malpa (řád *Cebidae*) jejíž mozek obsahuje 1 140 milionu KP neuronů a tato část netvoří ani čtvrtinu celkového počtu neuronů, přičemž její mozek váží 39,18 g (což je 3,84krát větší hmotnost než u krkavce). Ara ararauna (*Ara ararauna*; Linnaeus, 1758)) má 1 917 milionů KP neuronů, které tvoří téměř dvě třetiny neuronů v mozku a jeho mozek vážící 14,38 g je 4,86krát menší než mozek makaka, jehož mozek váží 69,83 g, ale jeho počet KP neuronů je dokonce nižší a to 1 710 milionu.

Toto srovnání tedy potvrzuje hypotézu, že ptáci, přestože mají v průměru mnohem menší mozky než savci, či specificky primáti, mohou mít stejné nebo lepší kognitivní schopnosti, díky zvýšené hustotě neuronů (Olkowicz et al. 2016).

3.1.3 Porovnání kognitivních schopností u krkavcovitých a papoušků

Papoušci (*Psittaciformes*), i když mnohem méně studovaní, jsou často citováni vedle krkavcovitých (*Corvidae*) jako demonstranti podobných intelektuálních schopností. V důsledku toho bylo navrženo, že se u nich nezávisle vyvinuly srovnatelné úrovně inteligence. Z tohoto důvodu je lze (provokativně) označit jako doplňkovou skupinu „opeřených lidoopů“, i když pokusy s papoušky bylo mnohem méně, aby je bylo možné přímo porovnat v širším měřítku (Lambert et al. 2018).

Dále Lambert et al. (2018) poukazují na skutečnost, že krkavcovití i papoušci jsou zastoupeni velkým počtem druhů s pestrou škálou sociálních a partnerských systémů. Papoušci a pěvci jsou sesterské linie, sdílející posledního společného předka z doby zhruba před 55 miliony lety. Čeleď *Corvidae*, která se skládá z 24 rodů zahrnující straky, sojky, vrány, havrany atd., čítá přes 120 druhů, které se výrazně liší svým stupněm sociálního chování, geografickým rozšířením i strategií hledání potravy (pozn. dle ITIS; Integrated Taxonomic Information

System; je to v současné době 25 rodů a 130 druhů.). Řád *Psittaciformes* sestává z 92 rodů pokrývajících přes 350 druhů (pozn. Dle ITIS je to v současné době 85 rodů a 370 druhů) Navzdory rozdílu v rámci každé z těchto skupin, sdílejí některé obecné socioekologické vlastnosti, které jsou často uváděny jako pohon selektivního tlaku pro jejich kognitivní rysy. Je to například relativní dlouhověkost nebo altriciální mláďata, která jsou závislá na dospělých po delší dobu. Kromě toho mají obě skupiny velké množství druhů, které jsou všestrannými všežravými hledači a které žijí v proměnlivých podmínkách prostředí. Zároveň tyto druhy často nejsou pod těžkým predacním tlakem a obývají prostředí dostatečně bohaté na potravu, což u nich umožňuje prostor pro rozvoj vyšších kognitivních schopností. Z hlediska sociality, nejvíce druhů tvořící dlouhodobé monogamní svazky patří právě do skupin papoušků a krkavcovitých, přičemž pár tvoří základní sociální jednotku v rámci skupiny (Lambert et al. 2018). Ačkoli byli papoušci nebo ptáci obecně po staletí oblíbenými domácími mazlíčky, a to, jak pro jejich schopnost napodobovat, tak pro jejich schopnost vytvářet si vazby na člověka, byli vědeckou komunitou dlouho považováni za neschopné komplexního poznávání. Částečně to bylo způsobeno absencí podobných mozkových struktur, o nichž je známo, že se podílejí na kognitivním zpracování u savců. Výzkum poznávání papoušků se rozvinul do živého oboru a jen za poslední 4 roky bylo provedeno více než 50 nových studií. Některá témata, jako je inhibiční kontrola nebo chápání kauzality, byla nyní testována v řadě studií a u různých druhů, takže máme k dispozici jemnější, ale stále komplexnější obraz (Rössler & Auersperg 2023). Krkavcovití i papoušci jsou předmětem kognitivního výzkumu, včetně studií zaměřených na řešení problémů, sociální inteligenci a vnímání. Navzdory podobné nervové architektuře a kognitivním schopnostem se zákony týkající se těchto dvou čeledí ptáků značně liší. Ve Spojených státech je nezákonné chovat krkavcovité ptáky jako domácí mazlíčky. Papoušci jsou však v Americe jedním z nejčastěji chovaných domácích zvířat, ačkoli péče o ně v lidské péči zůstává z velké části neregulovaná (Baukhagen & Engell 2022)

3.1.3.1 Plánování do budoucnosti u ptáků

Schopnost plánovat budoucí události je jedním z určujících rysů lidské inteligence. Tato schopnost je zásadní pro náš každodenní život. Zda si zvířata mimo člověka dokážou naplánovat konkrétní budoucí situace, zůstává sporné: navzdory neustálému výzkumnému úsilí v posledních dvou desetiletích stále neexistuje v této otázce shoda (Kabadayi & Osvath 2017; Boeckle et al. 2020). Studie na lidoopech vytvořily přesvědčení, že tato schopnost se vyvinula pouze v linii hominidů. Krkavcovití jsou jediná nehominidní zvířata, která experimentálně prokázala plánování mimo aktuální okamžik. Sojky západní si plánují druh potravy, kterou potřebují na určitém místě, aby si mohli příští ráno dát snídani a spolu se sojkami obecnými dokáží oddělit současnou sytost od budoucího hladu (Kabadayi & Osvath 2017). Některé druhy krkavcovitých a papoušků, které ochotně zkoumají předměty a hrají si s nimi, prokazují v lidské péči sofistikované schopnosti řešit problémy. Spontánní a obvyklé používání nástrojů se objevuje ve volné přírodě např. vrána novokaledonská i v lidské péči např. kakadu Goffinův (*Cacatua goffiniana*; C. S. Roselaar & Michels, 2004) (Lambert et al. 2017). Je nepravděpodobné, že by takové pokročilé dovednosti byly přítomny u posledního společného předka ptáků a savců (před 320 miliony let), místo toho se musely vyvinout nezávisle. Tato obrovská fylogenetická separace vyvolala skepticismus ohledně toho, zda je plánování krkavcovitých skutečně funkčně podobné plánování hominidů. Pokud by krkavcovití měli

schopnost plánovat napříč doménami (různé oblasti funkčního a nefunkčního chování), což se zatím vyskytuje pouze u hominidů, bylo by to pozoruhodné zjištění v mapování nezávisle se vyvíjejícího komplexního poznání. Znamenalo by to, že některé základní kognitivní funkce interagují analogickým způsobem a že evoluce může zopakovat kognitivní architektury, které usnadňují komplexní chování, buď prostřednictvím paralelismu nebo konvergence (Kabadayi & Osvath 2017). Lze předpokládat, že tyto případy se objevily inovativně a byly flexibilně aplikovány, čímž se klade důraz na kreativitu a inteligenci (O'Hara et al. 2021). Schopnost zvířat kreativně používat nástroje souvisí s jejich kognitivními schopnostmi (Fayet et al. 2020).

Plánování do budoucnosti u krkavce velkého

V sérii čtyř experimentů Kabadayi a Osvath (2017) zkoumali, zda krkavci (*Corvus corax*) (viz. Obrázek 4) plánují flexibilně. Každý experiment zahrnoval dvě hlavní podmínky



Obrázek 4: krkavec velký (*Corvus corax*) Christopher Lindsey
(<https://ebird.org/species/comrav?siteLanguage=cs>)

(technickou a sociální), pro které krkavcům chybí behaviorální predispozice: používání nástrojů – označovaný jako podmínka nástroje a výměnný obchod v interakci s lidmi – označený jako podmínka obchodu. Krkavci nejsou obvyklými uživateli nástrojů a výměnný obchod nebyl ve volné přírodě nikdy pozorován. Experimenty byly vybrány především proto, že replikují klíčové experimenty s primáty. Testovali, zda se krkavci mohou rozhodnout pro událost, která se odehraje za 15 minut (experiment 1) a v delších intervalech 17 hodin (experiment 2). Dodatečně testovali, zda krkavci dokáží uplatňovat sebekontrolu při rozhodování o budoucnosti (experiment 3). Dobře vyvinutá sebekontrola je nezbytná pro plánování, protože impulzivita udržuje člověka v bezprostředním kontextu (Kabadayi & Osvath 2017). Schopnost vzdát se okamžité odměny za opožděnou odměnu byla nalezena u různých zvířat, včetně primátů a ptáků (Miller et al. 2020).

Experiment 1 zkoumal, zda si krkavci dokáží vybrat, uložit a později použít buď nástroj nebo vyměnitelný žeton, který získal funkčnost 15 minut po získání, na jiném místě, než kde byl vybrán (Kabadayi & Osvath 2017). V podmínce nástroje dostali subjekty pět pokusů na naučení se funkčnosti nástroje (kámen určitých rozměrů) na zařízení obsahujícím odměnu. Následně dostali možnost vyzkoušet si, že jiné předměty, které později sloužily jako rozptýlení, aparát neotevřely. Následující den byli vystaveni návnadovému aparátu, se kterým mohli interagovat bez dostupného nástroje, aby vytvořili možnou pobídku pro pozdější plánování. Poté bylo zařízení odstraněno v přítomnosti subjektu. O hodinu později byl krkavcům na jiném místě nabídnut vynucený výběr z podnosu obsahujícího funkční nástroj a tři nefunkční distraktory. Po jejich výběru následovala 15minutová prodleva, než byla aparatura instalována. Ptáci absolvovali 14 pokusů. Pouze prvním pokusu předcházelo zařízení s návnadou, když pták postrádal nástroj. V podmínce nástroje subjekty úspěšně vybraly a použily nástroj k řešení úlohy v průměru v 11 pokusech ze 14 (min, 8 pokusů; max. 12 pokusů), neboli 78,6 %. V pokusu 9 jedna samice vynalezla způsob, jak otevřít zařízení bez nástroje (a proto byla vyloučena z následných podmínek pro použití nástroje ve zbytku studie). V podmínkách výměnného obchodu bylo ptákům nejprve poskytnuto 35 zkoušek pro nácvik výměny konkrétního žetonu za okamžitou odměnu ve formě jídla. Aby poskytli pobídku k plánování, byli krkavci vystaveni experimentátorovi, který požádal o žeton, když ho nevladnili. O hodinu později jim byl nabídnut podnos s žetonem a třemi distraktory na jiném místě od experimentátora, který s ptáky nikdy neobchodoval. Proces výběru se lišil od podmínek nástrojového pokusu, protože krkavci dostali tři tácy bezprostředně za sebou (aby to bylo srovnatelné s některými studii na lidoopech), aby si subjekt mohl vybrat a později vyměnit tři žetony v jednom pokusu. Po 15 minutách se experimentátor s výměnným obchodem objevil na místě, které nebylo vidět ze selekčního prostoru. Všechny subjekty absolvovaly 12 pokusů. Ve směnné podmínce si ptáci vybrali celkem 143 žetonů ze 144. V průměru si vyměnili 77,6 % vybraných žetonů (min, 58,3 %; max. 86,1 %). Alespoň jeden žeton byl vyměněn v 91,6 % pokusů (Kabadayi & Osvath 2017). Šetrnou alternativní hypotézou je to, že naučené asociace odměny jednoduše učinily funkční položky atraktivnějšími než distraktory, vzhledem k tomu, že funkční položky byly spojovány s jídlem více než distraktory (Redshaw et al. 2017). Všechny subjekty si ve svých prvních zkouškách vybraly funkční objekty. V šesti pokusech subjekty použily položky v budoucím úkolu (75 %) (Kabadayi & Osvath 2017).

Experiment 2 od Kabadayi a Osvath (2017) prodloužil prodlevu mezi výběrem položky a jejím použitím na 17 hodin (přes noc). Tři krkavci si vybrali a použili nástroj v 88,8 % případů (min, 5; max, 6). Ve směnné podmínce byla průměrná úspěšnost čtyř krkavců 95,8 % (min, 5; max, 6).

Experiment 3 testoval plánování v kontextu sebekontroly, aby zjistil, zda krkavci mohou jednat s ohledem na budoucí události tím, že ignorují okamžitou, hodnotnou odměnu, ve formě jídla, ve prospěch předmětu, který by mohl poskytnout přístup k ještě cennější odměně, ke které dojde až po 15 minutách. V obou podmínkách (každý subjekt měl 14 pokusů) byl subjektům předložen podnos, který obsahoval distraktanty, nástroj nebo žeton a okamžitou odměnu. Na rozdíl od kontrolních podmínek, kdy všichni krkavci zvolili okamžitou odměnu ve 100 % pokusů, když nebyl k dispozici žádný nástroj nebo žeton, v experimentu subjekty zvolily nástroj v průměru v 73,8 % pokusů (min, 8; max, 12) a žeton v průměru v 73,2 % pokusů (min, 7; max, 12).

Tato ojedinělá studie naznačuje, že krkavci se rozhodují o budoucnosti mimo jejich současný smyslový kontext a že jsou schopni plánovat na stejné úrovni jako lidoopi. V podmínce nástrojů, včetně sebeovládání, byli krkavci přinejmenším stejně zdatní jako lidoopi používající nástroje. Ve směnných obchodech krkavci překonali orangutany, bonoby (*Pan paniscus*; Schwartz, 1929) a zejména šimpanze (Kabadayi & Osvath 2017). Přestože ptáci v těchto pokusech jednoznačně preferovali vhodné předměty, je předčasné vyvozovat závěr, že krkavci dokáží flexibilně plánovat. Flexibilitu by bylo možné zkoumat tak, že by stejné předměty byly v jednom budoucím kontextu funkční a v jiném nepoužitelné. Místo toho byli krkavci v průběhu studie testováni na výběr stejných předmětů. (Redshaw et al. 2017). Ve svém článku Redshaw et al. (2017) vyjádřili kritiku ke studii Kabadayi a Osvath (2017), zaměřili se na nejednoznačnost výsledků a zpochybnitelné metody. Na to autoři kritizované studie v dalším článku (Osvath & Kabadayi 2018) protiargumentovali, že jejich metody byly správné a výsledky jsou tedy adekvátní. Toto poukazuje na fakt, že behaviorální studie budou vždy čelit kritice, pokud jde o kontroverznější témata jako je kognice na vysoké úrovni a velmi často záleží na úhlu pohledu, zkušenostech, struktuře experimentů a interpretaci.

Plánování do budoucnosti u vrány novokaledonské

Vrány novokaledonské mohou používat nástroje k plánování konkrétních budoucích událostí. Vrány se naučily časovou sekvenci, kdy jim byl (a) ukázán přístroj s návnadou, (b) o 5 minut později dostali na výběr z pěti předmětů a (c) o 10 minut později jim byl umožněn přístup k přístroji. Pro každou kombinaci si vrány vybraly správný nástroj pro správný budoucí úkol, přičemž ignorovaly dříve užitečné nástroje a potraviny s nízkou hodnotou. Tato studie prokazuje, že plánování pro konkrétní budoucí použití nástrojů se může vyvíjet prostřednictvím konvergentní evoluce (vzhledem k tomu, že krkavcovití a lidé sdíleli společné předky před více než 300 miliony let) a to nabízí cestu k mapování plánovacích kapacit zvířat (Boeckle et al. 2020).

3.1.4 Používání nástrojů

Pozorování použití nástroje u zvířat je vždy přitažlivé, protože dává lidské schopnosti do kontextu. Přesto ne každé použití nástrojů vyžaduje inteligenci. Při studiu používání nástrojů je klíčové odlišit inovativní (spontánně získané, individuálně naučené nebo společensky rozšířené) od specializovaného (neflexibilního, druhově širokého) používání nástroje (O'Hara et al. 2021). Vývoj používání nástrojů je jednou z nejtrvalejších hádanek v behaviorální biologii. Zkoumání distribuce použití nástroje napříč taxony je klíčem k pochopení jeho adaptivní hodnoty a tím i jeho evoluce v přirozeném světě a k pochopení evoluční historie lidí jako druhu (Fayet et al. 2020). „Výroba“ nástrojů zahrnuje 1. výběr vhodné suroviny, 2. přípravné opracování a 3. jemné, trojrozměrné modelování. Evoluce tohoto procesu je technologicky důležitá, protože umožňuje nekonečný vývoj nástrojů (Hunt & Gray 2004).

Co se týče definice používání nástrojů, existuje komplexní popis použití nástroje, a to jako systému – tělo plus objekt, který vytváří biomechanické rozhraní mezi držným předmětem a cílem. Jde o koherentní (soudržný, dobře uspořádaný, nerozporný) ekologický přístup, kde přítomnost použití nástroje je určena na základě pozorovatelných prostorových vztahů mezi organismy a jejich fyzickým okolím. Tento přístup byl tedy navržen jako vhodný pro porovnávání schopností druhů tím, že poskytuje přísný a objektivní rámec (O'Hara et al.

2021). Fayet et al. (2020) uvádí definici použití nástroje jako „uplatnění kontroly nad volně manipulovatelným vnějším objektem (nástrojem) s cílem: 1) změnit fyzikální vlastnosti jiného objektu, látky, povrchu nebo média (cíle, kterým může být uživatel nástroje nebo jiný organismus) prostřednictvím dynamicky mechanické interakce, 2) zprostředkovat tok informací mezi uživatelem nástroje a prostředím (nebo jinými organismy v prostředí).

Nástroje lze použít k několika účelům, které se týkají především krmení, obrany, agrese, sociálních projevů nebo fyzické údržby. „Skutečné“ použití nástroje vyžaduje manipulaci s předmětem odděleným od substrátu, na rozdíl od „hraničního“ použití nástroje, kdy nástroj zůstává součástí substrátu (Lefebvre et al. 2004; Fayet et al. 2020).

Dokumentování nových případů použití nástrojů u divokých zvířat může obohatit naše chápání evolučních hnacích sil vzniku tohoto chování v přirozeném světě. Popisujeme dříve neznámé používání nástrojů u volně žijících ptáků, které bylo dosud ve volné přírodě zdokumentované pouze u primátů a slonů (Fayet et al. 2020). Srovnávací studie u papoušků a krkavců navíc ukázaly, že druhy schopné používat nástroje, ať už ve volné přírodě nebo v experimentálních kontextech, vykazovaly vysoké frekvence kombinované manipulace s předměty, ve srovnání s druhy, které nástroje nepoužívají (a to buď během ontogeneze nebo i v dospělosti) (Lambert et al. 2017). Použití různých nástrojů k dosažení jediného cíle je považováno za jedinečné pro lidskou technologii a technologii primátů (O'Hara et al. 2021) a přitom různé studie prokazují, že i ptáci, s mnohem menšími mozky jsou schopni precizních komplexních úkonů zahrnující nástroje.

3.1.4.1 Používání nástrojů u kakaduů Goffinových

Studie autorů O'Hara et al. (2021) uvedla objev dvou odlišných metod výroby nástrojů a použití sad nástrojů u volně žijících kakaduů Goffinových (*Cacatua goffiniana*). K extrakci semenné hmoty byly vyrobeny a použity až tři typy dřevěných nástrojů, které se liší svými fyzikálními vlastnostmi a každý plní jinou funkci. Tito kakaduové jsou středně velcí papoušci endemičtí na Tanimbarských ostrovech v Indonésii (O'Hara et al. 2021). Kakadu Goffinův si nestaví hnízda, ani není známo, že by se specializoval na používání nástrojů pro hledání potravy ve volné přírodě. To naznačuje, že chování související s nástroji u tohoto druhu pravděpodobně není projevem dědičných predispozic pro používání nástrojů, jejich výrobu, nebo stavbu hnízd, jako je tomu u některých krkavcovitých ptáků (Auersperg et al. 2016). Přesto mají silné, hravé nutkání kombinovat předměty a jsou příležitostnými extrakčními lovci, což jsou vlastnosti spojené s inovacemi nástrojů. Objev výroby nástrojů a jejich použití k extrakci semen tropického ovoce ve dvou divokých kakaduů. Tito jedinci byli dočasně chováni v polní voliéře spolu s 13 dalšími volně žijícími druhy odchycenými v rámci projektu odchytu a vypuštění. Shluková analýza rozdělením podle vlastností fyzických nástrojů odhalila tři odlišné typy nástrojů: „jemné nástroje“ (tenké, ostré a s malým objemem), „střední nástroje“ (středně silné, středně ostrý se středním objemem) a jeden „pevný nástroj“ (silný, tupý s velkým objemem), který byl použit pro klínování. Dva z 15 kakaduů okamžitě a opakovaně projevili kompletní sekvenci chování, potřebnou k extrakci semenné hmoty vyrobenými nástroji, při prvním poskytnutí plodů Wawai ve voliéře pro odchyt a vypuštění. Technika, kterou jedinci použili je obzvláště složitá, vyžaduje výrobu specifického typu nástroje a zahrnuje vysoce přesné činnosti (O'Hara et al. 2021). Obzvláště zajímavé je však zjištění, že kakaduové jsou samostatnou větví čeledi papoušků, kterou od většiny ostatních papoušků dělí pravděpodobně 40 milionů let

evoluce. (Pepperberg 2022). Tento jev pravděpodobně vznikl jako potravní oportunistický nicméně to nevyvrací skutečnost, že se jedná o velmi komplexní chování, ke kterému jsou potřeba odpovídající kognitivní schopnosti.

Přítomnost flexibilního použití nástrojů u volně žijících papoušků silně naznačuje případ konvergentního vzniku sofistikovaného používání nástrojů a zpřesňuje fylogenetický prostor technologického vývoje. Je otázkou, zda se u kakadu použití nástroje vyvinulo jako zvláštnost, jestli se jedná o projev zobecnitelný pro další papoušky a jaký je původ tohoto chování (O'Hara et al. 2021; Pepperberg 2022).

3.1.4.2 Použití nástrojů u papouchalka severního

Byli pozorováni dva papouchalkové severní (*Fratercula arctica*; (Linnaeus, 1758)) v jejich hnízdních koloniích, jednoho v okolí Walesu a druhého v okolí Islandu, který se spontánně škrábal na těle malou dřevěnou hůlkou. Důležitost těchto pozorování je ve třech bodech. Za prvé, zatímco dosud byla u volně žijících ptáků zaznamenána pouze jediná forma použití nástrojů souvisejících s péčí o tělo (mravenčení), toto zjištění ukazuje, že repertoár používání nástrojů volně žijících ptáků je širší, než se dříve předpokládalo, a vztahuje se i na jiné kontexty než na potraviny. Za druhé, rozšiřuje taxonomickou šíři použití nástroje tak, aby zahrnovala další skupinu ptáků. Za třetí, tato nezávislá pozorování pokrývají vzdálenost více než 1 700 km, což naznačuje, že příležitostné používání nástrojů může být v této skupině rozšířené a že poznávání mořských ptáků mohlo být podceněno. Zmíněné 2 případy papouchalků používajících klacek jako nástroj pro péči o tělo představují zaznamenané důkazy o tom, že volně žijící ptáci vykazují toto chování, zatímco dosud byli ve volné přírodě pozorováni pouze primáti a sloni, provozující tento typ chování. Je to také důkaz skutečného použití nástrojů u mořského ptáka, což potvrzuje chování v řádu ptáků, o kterém se dříve myslelo, že postrádá schopnost, potřebu nebo příležitost používat nástroje (Fayet et al. 2020).

3.1.4.3 Vrána novokaledonská jako ptačí mistr používání nástrojů

Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) (viz Obrázek 5) jsou ptačími nejplodnějšími uživateli nástrojů (Rutz & Clair 2012). Vrány jsou členy široce známého rodu ptáků, jehož jedinci jsou považováni za nejinteligentnější zvířata na světě. Prokázali charakteristické chování, jako je: 1. sebeuvědomění v zrcadlovém testu, 2. schopnost vyrábět a používat nástroje, 3. rozpoznávání tváří a vzájemné varování se při setkání s nepřátelskou tváří, 4. komunikace sofistikovanými způsoby, a za 5. schovávání potravin. Vrány novokaledonské jsou nejznámější interaktivní ptáci, kteří díky své inteligenci a přizpůsobivosti mají též výjimečné schopnosti v řešení problémů a vývoji nástrojů (Al-Sorori & Mohsen 2020).

Stejně jako ostatní (tropičtí) krkavcovití, jsou tyto vrány oportunističtí, všežraví hledači, o kterých je známo, nebo se spíše předpokládá, že přijímají širokou škálu potravy, včetně larev a dospělého hmyzu, šneků, ještěrek, mršin, ovoce, ořechů, ptačích vajec a dalších malých zvířat. Ve volné přírodě používají nejméně tři různé typy nástrojů k extrakci bezobratlých z mrtvého dřeva a vegetace, přičemž některé jejich nástroje vyžadují složitou výrobu, úpravu a/nebo nasazení (Rutz & Clair 2012). Výhradní postavení šimpanze v oblasti používání nástrojů bylo zpochybněno třemi dalšími taxony primátů a to druhy: orangutan sumaterský (*Pongo abelii*; Lesson, 1827)) malpa pruhohřbetá (*Sapajus libidinosus*; (Spix, 1823)) a makak jávský (*Macaca fascicularis aureus*; I. Geoffroy Saint-Hilaire, 1831). Ještě překvapivější je, že nejpůsobivější

vyzyvatel nadvlády primátů nepochází od jiného savce, ale od ptáka, vrány novokaledonské (McGrew 2013).



Obrázek 5: vrána novokaledonská (*Corvus modeduloides*) Andrew Spencer (<https://ebird.org/species/neccro1>)

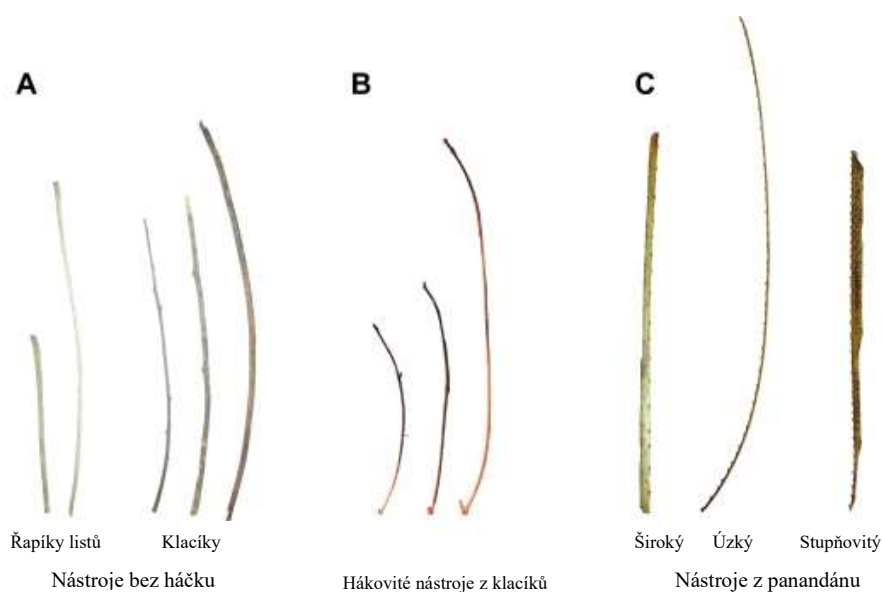
Vrány novokaledonské jsou endemický druh na vzdáleném tichomořském souostroví Nová Kaledonie, kde obývají hlavní ostrov Grande Terre a jeden ze sesterských ostrovů Maré (viz Obrázek 6).



Obrázek 6: Ostrovy s výskytem vrány novokaledonské (Rutz & Clair 2012)

Vrány používají v celém svém areálu řadu neživých a živých rostlinných materiálů k získávání kořisti z míst, která jsou mimo jejich dosah. Pomocí svých zobáků prokazují pozoruhodnou zručnost při výrobě a používání nástrojů, přičemž dovednosti se zdokonalují během prodlouženého 1–2letého období vývoje (Rutz & Clair 2012).

Nástroje vran mají různé formy a zdá se, že existují určité rozdíly v repertoáru nástrojů i na individuální úrovni. Nejzákladnějšími nástroji (viz Obrázek 7) jsou nástroje rovného typu, obvykle větvička, část stonku, stolon kapradiny nebo řapík listu. Tyto nástroje lze dále rozdělit na typy bez háčků a háčkové. Neháčkový typ zahrnuje relativně jednoduché, víceméně rovné nástroje, které vyžadují minimální (nebo žádnou) úpravu surovin. Háčkovité nástroje jsou složitější variantou, obvykle vyráběnou selektivním odstraněním částí rozvětvené větvičky a záměrným vyřezáváním „funkčního konce“. Dalším typem nástrojů jsou háčkovité nástroje z ostnatých okrajů listů borovic (*Pandanus spp.*). Na rozdíl od tyčových nástrojů se nástroje z pandánu vyrábějí pomocí kombinace přesného řezání a trhání (Rutz & Clair 2012). Ostny



Obrázek 7: Druhy nástrojů vrány novokaledonské (Rutz & Clair 2012)

napomáhají k zachycení kořisti (Hunt & Gray 2004). Stejně jako tyčové nástroje lze nástroje z pandánu dále klasifikovat, a to podle jejich tvarů, které sahají od jednoduchých obdélníkových pásků („široké“ nebo „úzké“ nástroje) až po složitější varianty („stupňovité“ nástroje), které se zužují směrem k pracovní špičce (Hunt & Gray 2004; Rutz & Clair 2012).

Předpokládá se, že výroba výrazně tvarovaných nástrojů vyžaduje sofistikované kognitivní dovednosti. Zhotovení každého návrhu je učiněno jedinečným „jedno krokovým“ procesem, bez důkazů o následné modifikaci nástrojů po jejich sejmutí z okraje listu. Schopnost zarovnat sbíhající se rýhy zároveň vyžaduje vysoký stupeň přesnosti. V jednotlivých nástrojích se také objevuje vysoká celková kongruence (shoda) ve tvarech nástrojů každého designu na lokalitách (Hunt & Gray 2004). Systematické průzkumy odhalily určité rozdíly ve tvarech nástrojů z pandánu napříč Grande Terre (Rutz & Clair 2012). Objevuje se též druhově orientovaná lateralita při výrobě stupňovitých nástrojů, protože většina vran je raději odstraňuje z levých okrajů listů než z těch pravých (Hunt & Gray 2004). Ačkoli náklady na pořízení nástrojů nebyly u vran novokaledonských dosud kvantifikovány, je zřejmé, že nástroje s hákem budou v průměru vyžadovat větší časovou investici do hledání i výroby než nástroje bez háku

(Klump et al. 2021). Přirozeně ostnatý okraj nástrojů z pandánu umožňuje, že mohou fungovat jako hákové nástroje a vrány mají skutečně tendenci vyrábět a používat ostny ve funkční orientaci (směřující od základu). Systematické průzkumy odhalily určité rozdíly ve tvarech nástrojů z pandánu napříč Grande Terre (Rutz & Clair 2012). Výroba nástroje z pandánu zanechá odpovídající obrys nebo „protějšek“ jeho tvaru na okraji listu. Tvar nástroje lze snadno získat od jeho protějšku. Tento systém poskytuje komplexní záznam artefaktů výroby nástrojů z pandánu (Hunt & Gray 2004). Výroba nástrojů pandánu však zahrnuje tvarování listového materiálu dvourozměrným způsobem a nezahrnuje žádné přípravné ořezávání. Přestože jde o složité chování, výroba nástrojů z pandánu není přímo srovnatelná s výrobou nástrojů (Hunt & Gray 2004).

Používání nástrojů k získávání potravy má tu výhodu, že umožňuje přístup k některým výživným zdrojům potravy, které by jinak bylo obtížné nebo nemožné získat, ale zároveň používání nástrojů také vyžaduje značné investice času a energie. Je třeba najít vhodný nástroj nebo získat suroviny pro jeho výrobu, což může být časově náročné, pokud jsou preferované předměty v prostředí vzácné (Klump et al. 2021).

Při porovnání vran novokaledonských a šimpanzů ve 22 způsobech použití nástroje, šimpanzi vykazují všech 22 způsobů použití, ale dva z nich (řez, pověšení) byly viděny pouze v lidské péči. Vrány novokaledonské jsou schopny čtyř způsobů použití nástroje v přírodě a čtyř v lidské péči. Divoké vrány shazují ořechy tungovníku (*Aleurites moluccana*) z větví na skály pod nimi, aby je rozlouskaly. Zdá se, že takové standardizované (nebo snad cílené) shazování z konkrétního místa je pro tyto vrány jedinečné, ale mnoho druhů krkavcovitých vrhá potravu na tvrdé povrchy (McGrew 2013). Vrány v lidské péči shazují kameny jako nástroj ke zvýšení hladiny kapaliny, čímž získávají přístup k plovoucím předmětům nebo ke sklopení plošiny pro uvolnění předmětu (Rutz & Clair 2012; McGrew 2013). Ale toto chování nesplňuje široce přijímanou definici „používání nástrojů“ (Rutz & Clair 2012). Studie od Boeckle et al. (2020) také ukazuje, že vrány novokaledonské se mohou naučit používat nové nástroje, aby se připravily na konkrétní očekávané události.

Způsoby použití nástrojů (McGrew 2013):

- Vypáčení, použití páky: Vrány v lidské péči ohýbají segmenty drátu, aby vytvořily hákový nástroj, pomocí hrany skleněného válce jako opěrného bodu (přísně vzato, ohýbání je výroba nástrojů, nikoli použití)
- Prozkoumávání: Jedinci vkládají podlouhlé segmenty různých druhů vegetace (list, řapík, stonek, větvička) do dutin nebo štěrbin, aby vytáhly např. larvy tesaříka v nich obsažené
- Dosáhnutí: Vrány chované v lidské péči používají sondy k získávání objektů zpoza bariér nebo ke zkoumání nových, umělých objektů, což v přírodě nebylo pozorováno
- Píchnutí: Vrána používá stonky trávy k vystrčení ještěrek ze štěrbin a tento vzorec chování může být běžný v biotopech zemědělských oblastí. Bodnutí za účelem vyplašení kořisti z jejich úkrytů je u těchto vran běžné

Experimenty s vránami novokaledonskými chovanými v lidské péči prokázaly, že tento druh má silnou genetickou predispozici pro použití a výrobu základních nástrojů, což naznačuje, že toto chování je vyvinutou adaptací. Používání nástroje umožňuje přístup k vysoce ziskové skryté kořisti, přičemž údaje naznačují, že rodiče přednostně krmí své potomky

potravou získanou z nástrojů. Vzhledem k fylogenetické vzdálenosti mezi vránami a velkými lidoopy není pochyb o tom, že jejich chování orientované na nástroje se vyvinulo nezávisle. Tato nezávislost na původu poskytuje cennou příležitost prozkoumat biologické okolnosti, které podporují vývoj a udržování schopnosti používat nástroje, stejně jako jeho možnou závislost na kulturních procesech (Rutz & Clair 2012).

Dočasné uložení a opakované použití nástrojů může výrazně zvýšit efektivitu hledání potravy. Vrány výrazně preferovaly hákovité tyčové nástroje vyrobené ze stonků (*Desmanthus virgatus*; (L.) Willd) před nehákovitými tyčovými nástroji. Zvířata opakovaným používáním nástrojů a jejich bezpečným uchováváním mezi jednotlivými obdobími používání, a to buď jejich skladováním, nebo úschovou, mohou kompenzovat vysoké náklady na jejich výrobu. Takové "uchovávání" nástrojů bylo skutečně anekdoticky pozorováno u vyder, šimpanzů a pěnkavek bledých (*Camarhynchus pallidus*; P. L. Sclater & Salvin, 1870) První kontrolované studie zkoumaly projevy tohoto chování v závislosti na kontextu u vran novokaledonských a kakaduů Goffinových (Klump et al. 2021).

Klump et al. (2021) dále uvádějí, že vrány dávají přednost nástrojům s háčkem, pokud mají přístup k nástrojům s háčkem i bez háčku a jsou schopny rozlišovat mezi těmito typy nástrojů, i když jsou vyrobeny ze stejného materiálu. Hákovité tyčové nástroje uchovávají v bezpečí častěji než nehákovité tyčové nástroje pocházející z listů. Subjekty obecně velmi dobře pečovaly o všechny své nástroje, které si zajistily buď pod nohama, nebo je vložily do otvoru – tyto způsoby úschovy jsme již dříve zdokumentovali jak v lidské péči, tak ve volné přírodě.

Při zachování konstantního materiálu nástrojů a úsilí při jejich výrobě (tj. všechny nástroje byly dodány výzkumníkem a vyrobeny z *D. virgatus*) se stále zdálo, že vrány se méně starají o nehákovité tyčové nástroje (91 % nástrojů) než o hákovité tyčové nástroje (95 % nástrojů), ale tento efekt byl malý a nevýznamný (Klump et al. 2021).

Navzdory silným genetickým predispozicím, má doučování měřitelné účinky na vývoj používání nástrojů u mláďat tím, že zvyšuje jejich úroveň manipulace s nástroji a ukázky manipulace s nástroji zvyšují jejich míru zkoumání nenástrojových předmětů. Je také možné, že výroba nebo ovládnutí složitějších typů nástrojů, jako jsou stupňovité nástroje z pandánu, vyžaduje sociální vstup. Mladé vrány se mohou učit přímo pozorováním zdatných dospělých jedinců nebo nepřímo zkoumáním artefaktů nástrojů, které zůstaly po použití (Rutz & Clair 2012). Při učení může mladistvý zlepšit své používání nástrojů tím, že se bude učit sociálním učením nebo asociálně (tj. individuálně metodou pokus omyl). Ve fázi posilování mohou být některé nově naučené vlastnosti a chování ovlivněny pozitivními nebo negativními odměnami. (Al-Sorori & Mohsen 2020). Nástroje nebo protějšky pandánu a terénní studie potvrzují, že oba procesy mohou fungovat v divočině (Rutz & Clair 2012). Sociální systém vran novokaledonských podporuje důvěryhodný přenos informací o místním designu nástrojů tím, že maximalizuje vertikální učení od rodičů k potomkům a minimalizuje horizontální učení mezi nepříbuznými jednotlivci (Al-Sorori & Mohsen 2020).

Byla navržena řada hypotetických ekologických hnacích sil pro vývoj používání nástrojů pro získání potravy. Patří mezi ně hojnost skryté potravy v důsledku absence konkurentů přizpůsobených pro extrakční shánění potravy, nízká nebo silně sezónní dostupnost neskrýtych zdrojů potravy a snížené riziko predace. Ekologické proměnné musí ovlivňovat ziskovost chování při používání nástrojů ve srovnání s „konvenčními“ technikami, a tak ovlivnit znak a sílu selekčního výběru pro používání nástrojů. Předpokládá se, že snížené riziko predace

usnadňuje vývoj používání nástrojů dvěma způsoby. Za prvé, umírněním selekce vlastností proti predátorům, jako je bdělost a neofobie, a snížením míry úmrtnosti, vedoucí k evoluci pomalému vývoji juvenilních jedinců, opožděné reprodukční zralosti, prodloužené rodičovské péči a prodloužené délce života. S těmito charakteristikami jsou často spojeny kognitivní adaptace (Rutz & Clair 2012).

Celkově, zejména ze způsobů použití nástrojů, vyplývá, že vrány novokaledonské jsou relativně specializovaní sběrači, kteří používají různé nástroje pro přístup k potravě. V tomto ohledu se vrána může rovnat šimpanzům, jak ukazují způsoby výroby nástrojů používané oběma druhy. Šimpanzí technologie však daleko přesahuje přežití, zasahuje zejména do sociální sféry a sféry sebe údržby, přičemž ani jedno z nich není pozorováno u vrány. Navzdory působivému rozsahu sociální kognice, kterou vykazují jiné druhy krkavcovitých, není jasné, zda kognice vran zasahuje do kognice vyššího řádu, jako je teorie mysli (McGrew 2013). Efektivní rozhodování zajišťuje, že jednotlivci dosahují cíleného chování. Ať už při shánění potravy, dělání riskantních rozhodnutí nebo používání nástrojů je potřeba komplexních rozhodnutí a zvážení několika aspektů najednou. Jedním z aspektů, který je základem rozhodování, je sebekontrola – schopnost potlačit okamžité pudy ve prospěch zpožděných odměn. Konkrétně druhy používající nástroje si mohly vyvinout lepší schopnosti sebekontroly. Důkazy pro tuto hypotézu jsou však smíšené (Miller et al. 2020).

Taylor et al. (2007) uvádí jako rozhodující fázi v evoluci hominidů vývoj používání meta nástrojů – schopnost používat jeden nástroj na jiném. Přestože velcí lidoopi dokáží řešit úkoly s meta nástroji, opice byly méně úspěšné. Vrány novokaledonské dokáží spontánně vyřešit náročný úkol meta nástroje. Používání meta nástroje má tři různé kognitivní problémy.

1. jedinec musí pochopit, že nástroje lze použít na nepotravinové předměty. Toto rozpoznání může vyžadovat analogické schopnosti uvažování.
2. jedinec se musí zpočátku bránit přímé reakci směrem k hlavnímu cíli získat potravu, reakci, kterou děti i primáti těžko potlačují.
3. jedinec musí být schopen hierarchicky organizovaného chování. To znamená, že musí být schopen pružně integrovat nově inovované chování (nástroj → nástroj) se zavedeným chováním (nástroj → potrava) jako dílčí cíl při dosahování hlavního cíle (nástroj → nástroj → potrava).

Vytvořil se předpoklad, že takové flexibilní, hierarchicky organizované chování následuje rekurzivní vzor (objekt je v nějakém smyslu součástí sebe samotného) a vyžaduje kognitivní zpracování podobné produkci jazyka.

V experimentech Taylor et al. (2007) se snažili prokázat použití meta nástroje pomocí aparátu, kde pro dosažení odměny bylo nutné extrahovat pomocí krátkého nástroje dlouhý nástroj, který byl potřeba pro získání odměny. Subjekty musely též ignorovat distraktory a provést sekvenci bez zkoušení metodou pokus omyl. Všech sedm vran vyvinulo používání meta nástrojů a extrahovalo potravu a tři vrány ze sedmi spontánně vytvořily správnou sekvenci chování v prvním pokusu. Výkonnost vran byla srovnatelná s výkonností lidoopů. V prvním pokusu pět ze šesti goril a tři z pěti orangutanů použili nástroj jako meta nástroj. Pouze tři z pěti šimpanzů (*Pan troglodytes*; (Blumenbach, 1775)) vyvinuli používání meta nástrojů a tito jedinci nejprve udělali chybu, když se pokusili použít malý nefunkční nástroj k získání potravy. Opice byly ještě méně úspěšné. Jeden ze dvou malp hnědých (*Sapajus apella*; (Linnaeus, 1758)) byl na podobné úrovni jako gorily a v prvním pokusu se u něj rozvinuly meta nástroje. Aby

zjistili, zda jsou vrány citlivé na kauzální aspekty úkolu extrakce potravy, provedli experiment, kde byly pozice krátkých a dlouhých nástrojů obráceny, takže k extrakci potravy nebylo nutné použití meta nástroje. Tato pozorování poukazují na skutečnost, že vrány novokaledonské jsou schopny spontánně vyřešit úkol pomocí meta nástroje. Pokud se vrána dopustila chyby, většinou došlo k rychlé nápravě a správné sekvenci chování, to naznačuje, že vrány využívají analogického myšlení při řešení složitějších úkolů a že tento typ myšlení může být zásadní pro výjimečné schopnosti výroby nástrojů (Taylor et al. 2007).

Jednou ze záhad řešení problémů u zvířat je, do jaké míry zvířata mentálně reprezentují problémy ve své mysli. Lidé si dokáží představit jak řešení problému, tak i jednotlivé fáze na cestě k němu, jako např. jako když jsou v šachu plánovány jeden nebo dva tahy dopředu. Míra, do jaké jsou ostatní zvířata schopna dělat totéž, je mnohem méně jasná. Vrány novokaledonské jsou schopny řešit problémy s meta nástroji, ale není jasné, zda si tyto vrány mentálně vizualizují a plánují chování, nebo zda řeší problém na základě vícero rozhodnutí okamžik za okamžikem pomocí řetězení a percepčně-motorické zpětné vazby. V experimentech se pokoušeli prokázat použití mentálního plánování pro vyřešení problému. Ve třech experimentech, přičemž každý byl v různých variantách se vrány novokaledonské měly rozhodnout pro správný nástroj pro extrakci odměny a ignorovat nevhodný nástroj. Výsledky poskytují přesvědčivé důkazy o tom, že některé vrány dokáží předem plánovat pomocí mentálních reprezentací dílčí cíle a řešení meta problému. Ptáci naplánovali posloupnost chování směřující k celkovému cíli předtím, než nakonec tento plán provedli. Povaha mentálních reprezentací, které vrány používají, je však nejasná (Gruber et al. 2019).

3.2 Sexuální preference

3.2.1 Partnerské systémy

1. Monogamie a extra párové kopulace

Monogamní sociální systém znamená, že dva jedinci tvořící pár jsou si navzájem exkluzivní v páření (genetická monogamie) nebo společně vychovávají potomky (sociální monogamie). Naprostá většina ptáků je sociálně monogamní, kdy jeden samec a samice tvoří párové pouto a společně vychovávají mláďata (Stutchbury 2001). Tento jev bývá ovšem širokou veřejností často romantizován a generalizován. Ptačí monogamie u známých druhů jako například labuť velká (*Cygnus olor*; (J. F. Gmelin, 1789)) nebo albatros stěhovavý (*Diomedea exulans*; Linnaeus, 1758) bývá dáván jako příklad věrnosti a „pravé lásky“. Je sice faktem, že u těchto a dalších druhů jsou zaznamenány páry trvající po celý jejich život nicméně je třeba mít na paměti, že i u monogamních druhů dochází ne úplně vzácně k tzv. rozvodům, kdy se daný pár dočasně nebo trvale odloučí a naleznou si jiné partnery, nebo že též dochází k mimopárovým extra kopulacím v rámci jednoho hlavního vztahu. Dokonce i u sociálně monogamních druhů je více než 11 % potomků výsledkem mimopárového otcovství. Navíc u většiny monogamních druhů ptáků mají jedinci během svého reprodukčního života více než jednoho partnera. Střídání partnerů může být důsledkem úhynu jednoho člena páru. Například rackové tříprstí (*Rissa tridactyla*; (Linnaeus, 1758)) jsou obvykle celoživotně v páru. Někteří rackové však mezi dvěma po sobě následujícími hnízdními obdobími mění partnera. U poloviny z nich ke změně partnera dochází proto, že původní partner uhynul. U druhé poloviny dochází

ke změně partnera proto, že se párům nepodařilo vyvést alespoň jedno mládě během předchozí reprodukční sezóny. U volně žijících monogamních ptáků dochází k rozvodu často po prvním reprodukčním neúspěchu během hnízdní sezóny. V přírodě je chování předchozích partnerů a sousedů příkladem kritéria, které může ovlivnit výběr samice (Beguin et al. 2006). Reprodukční úspěch pomáhá určovat rozhodnutí ptáků o rozmnožování. Může být například využíván při rozhodování, zda mezi jednotlivými pokusy o hnízdění vyměnit partnera nebo zda se rozptýlit na nové hnízdiště (Nolan & Thompson 2001).

Systém mimopárového páření u sociálně monogamních ptáků má mnoho podobností s leky, protože zde funguje silná sexuální selekce a samice získávají z extra párových kopulací pouze sperma, jako u druhů provozujících lek, kde se mezi samicemi a samci neutváří žádný vztah. (Stutchbury 2001). Sibley (2001) také popisuje mimopárové kopulace v rámci monogamního systému u ptáků a rozlišuje ji na monogamii genetickou a sociální. Klíčovým znakem sociální monogamie je, že se oba rodiče daného páru podílí nějakým způsobem na výchově. Oba partneři jsou k výchově nezbytní, pokud chtějí být reprodukčně úspěšní a vyvést zdravá mláďata. Aby byl pár prohlášen za sociálně monogamní, musí daná dvojice tvořit pár déle, než je jeden rozmnožovací cyklus (nalezení partnera, kopulace, snáška a vyvedení mláďat). Genetická monogamie je systém, kdy jsou partneři biologickými rodiči potomků, ale na výchově se společně nepodílejí (ve více či méně poměrném množství) (Sibley 2001). K získání mimopárových kopulací, samci a samice vyvinuli specializované strategie. Klíč k pochopení evoluce mimopárových systémů páření je "kontrola" samic nad těmito extra kopulacemi. Samice z nich mohou mít prospěch, a proto je vyhledávají (Stutchbury 2001). Prospěch z těchto kopulací může tkvět ve zvýšení genetické diverzity svých potomků a zajistit jim tak větší odolnost a životaschopnost. Zároveň, pokud se samice pravidelně páří se samci ze sousedních teritorií, pravděpodobně bude mít do jejich teritorií volný přístup a tím větší potravní příležitosti. Další možnou výhodou je, že pokud dojde k ukončení hlavního vztahu, samice už zná okolní samce a může snadněji navázat nový vztah.

2. Polygynie, polyandrie a polygyandrie

- a) Polygynie je systém, kdy samec oplodní samici a pak ji dočasně nebo trvale opustí a vyhledá další samici. Samice vychovávají mláďata samy nebo s omezenou pomocí samců (Scott 2010). Zhruba u 2 % druhů je v polygynním páru. Samec je ten, který se páří s různými samicemi, ale pokud čeká potomstvo s více samicemi najednou, je od něj očekávána péče o všechna jeho mláďata (pokud je to v ekologii druhu, že samec nějakou péči poskytuje). Nejvíce vztahů tohoto typu se proto objevuje v prostředí bohatém na potravu, kde samec má k dispozici bohaté teritorium a může si tak dovolit živit několik samic s mláďaty (Sibley 2001). Zároveň, čím větší teritorium, tím je pro samice atraktivnější.
- b) Polyandrie je systém, kdy samice opouští svá vejce (péči obstarává samec, který nutně nemusí být biologickým otcem těchto mláďat) a vydává se hledat další samce (Scott 2010). Dle Sibley (2001) se toto týká přibližně 1 % druhů z celého světa, a to především druhy chřástalovitých a bahňáků. V klasické polyandrii samice snese vejce do různých hnízd a jednotliví samci se musí starat o „své“ hnízdo. V kooperativní polyandrii snese samice vejce pouze do jednoho hnízda a všichni samci se podílejí na výchově mladých.

- c) Polygyndrie je velmi neobvyklá forma sociálního systému, kdy se jedná o velmi komplexní systém páření. Samice se páří s více samci a samec s více samicemi (Sibley 2001). Skupina samců a samic kooperuje při výchově, takže mláďata jsou vychovávána několika samicemi a zplozena několika samci (Scott 2010).

3. Promiskuita

Například tropičtí ptáci jsou známí svým promiskuitním pářením (Stutchbury 2001). Sibley (2001) popisuje promiskuitní chování jakožto naprostou absenci sociálního vztahu mezi pářícími se jedinci. Zároveň toto chování nemá rozeznatelný vzorec, který jedinec se pářil s kterým. Toto chování patří ale k vzácněji se vyskytujícími strategiemi (Sibley 2001).

Partnerské systémy lze chápat jako kontinuum rodičovského úsilí samců, které je v rozmezí od monogamních druhů, kde samci pečují o mláďata, až po druhy, u nichž se samice sdružují se samci pouze za účelem kopulace (Stutchbury 2001).

Systém páření je úzce spjat s rolí pohlaví při rodičovské péči a obraně teritoria. Pohlavní role a pohlavní výběr jsou propojeny zpětnou vazbou a vzájemně se posilují. Když jsou pohlavní role velmi rozdílné, selekční tlaky, které je ovlivňují, jsou také rozdílné a často se objevují pohlavně dimorfní znaky a chování. Pohlavní role je typická pro pěvce mírného pásma, kde samci zpívají, hájí teritoria, soutěží o extra párové kopulace a jejich rodičovská péče je obvykle omezena na obranu hnízda a krmení mláďat. Samice obvykle nezpívají a nebrání teritoria tak agresivně jako samci. Staví hnízda a inkubují vejce samy. Pro velmi rozdílné pohlavní role by byly vhodnějším příkladem tropické druhy, žijící v prostředí bohatém na potravu, kde se samec nepodílí na výchově žádným způsobem a celý život trénují pouze na námluvní rituály např. druhy čeledi rajkovití (*Paradisaeidae*). Mimopárové chování vytváří silně odlišné sexuální role. Samci a samice mají nestejný energetický podíl na snášce, samice jsou ve výběru náročné a samci musí zaujmout více samic (Stutchbury 2001). Zdá se, že systém páření daného druhu je hlavním katalyzátorem kognice, přičemž pohlavní výběr je klíčovým faktorem určujícím evoluci kognice. Může působit tím, že podporuje rozhodnutí pro partnera na základě behaviorálního rysu, který je silně ovlivněn kognicí (Fuss 2021).

3.2.2 Pohlavní výběr

Přirozený výběr, pohlavní výběr a náhodný drift – všechny tyto jevy hrají roli při vzniku druhů. Přirozený výběr má nejsilnější empirickou podporu. Polygamie i pohlavní dimorfismus jsou považovány za ukazatele silného pohlavního výběru, a pohlavní výběr je tak považován za činitele speciace. Skryté preference mohou vznikat jako vedlejší efekt evoluce samic v rámci přirozeného i pohlavního výběru nebo mohou být průběžně získávány a ztráceny v důsledku koevolučních závodů ve zbrojení mezi samicemi a samci (Magurran et al. 1998). Pozorování lepší reprodukční výkonnosti specifických kombinací typů chování v terénních a laboratorních studiích naznačují, že zvířata mají prospěch z aktivního výběru kompatibilních partnerů (Pogány 2018). Imprinting je u ptáků podstatnou součástí učení v ranné ontogenezi a u pohlavního výběru se to projevuje také. Běžný vývoj a odchov rodiči determinuje, jaké partnery bude mláďe v dospělosti preferovat. Pohlavní vtisky by měly stabilizovat výběr partnera směrem ke společnému typu, aby se zabránilo se křížení s odlišnými druhy nebo vzdáleně příbuznými jedinci (Magurran et al. 1998).

V rámci pohlavního výběru nadřazení samci obvykle vyhrávají vnitropohlavní soutěž a poskytují samicím přímý prospěch, například přístup k dominantním zdrojům. Takový úspěch svědčí o přímých výhodách, které samci představují (tj. přímý preferenční výběr), proto jsou samicemi preferováni. Princip dobrých genů naznačuje, že ornamentální znaky samců jsou nepřímými ukazateli jejich dobrých genů (např. schopnost odolávat parazitům), čímž poskytují vizuální informaci o jejich fyzické kondici (Yang 2021). Hypotéza, že signály používané při výběru partnera ("hodnotící signály") slouží jako indikátory kvality samců, byla široce podpořena u celé řady taxonů (Howell 2020). Samci selektováni samicemi zároveň procházejí přírodním výběrem. Takové vzorce se zdají být vysoce logické a racionální, protože znaky samců, které jsou preferovány samicemi, se zdají být adaptivní a zvyšují přežití.

Neexistují empirické důkazy, které by potvrzovaly, že lepší samci s vyšší úrovní ornamentálních znaků a projevů u pohlavně dimorfních ptáků mají větší pravděpodobnost přežití nebo vyšší životaschopnost než horší samci v rámci predačního výběru. To znamená, že výběr partnera samicemi může být nezávislou formou selekce mimo přírodní výběr bez jakéhokoli vztahu k hodnocení kvality samců (Yang 2021). Darwin poprvé vyslovil hypotézu, že pestré barvy a propracované ozdoby samců se vyvinuly jako reakce na "estetické" preference samic. Podle této úvahy se potenciálně nákladné sekundární pohlavní znaky samců mohou vyvinout nikoli jako reakce na selekci pro demonstraci síly, ale spíše jako reakce na latentní, nefunkční preference samic (Burley & Symanski 1998). Mnozí jednotliví samci mají pestré ornamentální znaky a sofistikované projevy chování, aby přilákali jedinou samici. Samice si podle toho vybírá jednoho samce jako partnera a přijímá sperma pouze od vybraného samce. Role takové sexuální autonomie u samic byla v teorii adaptivního výběru partnera podceňována, protože v této teorii se očekává, že si samice budou vybírat nadřazené samce. Proto se většina pozornosti soustředila na to, jak určit nejlepší samce, nikoliv na další zkoumání výběru samic. Ve spojení se studii, které nedokázaly potvrdit korelaci mezi dimorfními znaky u samců, které byly považovány za ukazatele fitness a životaschopností samců, se objevují teorie o estetickém vnímání samic. Nejsou zatím příliš podporovány a přijímány, protože estetické vnímání je považováno za vyšší formu poznání a mnoho vědců není ochotno připustit, že u zvířat existuje (Yang 2021). Estetické preference jsou silnou silou v rané evoluci pohlavně vybíraných znaků a že "indikační" znaky se vyvíjejí druhotně ze znaků původně upřednostňovaných estetickými preferencemi (Burley & Symanski 1998). Proces výběru partnera je nepochybně komplexní a není náhodný. Nicméně stále zůstává nejasné, jaké jsou přesné motivy a preference samic a na základě jakých znaků si vybírají. Je nejisté, co se za mentální procesy odehrává v mozku samic při posuzování kvality. Některé druhy jsou schopny lepších kognitivních výkonů, než se předpokládalo, je zde tedy i možnost, že se u ptáků, vyvinulo estetické cítění a pouze zatím nebylo empiricky potvrzeno.

3.2.3 Sexuální preference pro vyšší kognitivní schopnosti

Klíčovou otázkou při studiu poznávání zvířat je, zda k jeho evoluci přispěl pohlavní výběr (Howell et al. 2020). Myšlenka "chytrý je sexy", která znamená, že lepší kognice přináší konkurenční výhody při výběru partnera, a tím i evoluční výhody z hlediska reprodukční zdatnosti. Kognitivně flexibilní jedinci vnímají (nepředvídatelné) změny prostředí a dynamičtěji se jim přizpůsobují. Pohlavní role, které samice a samci v rámci svých populací

přijímají, se mohou výrazně lišit v závislosti na převládajícím systému páření. Zatímco vynikající kognitivní schopnosti poskytují výhody, jako je vyšší úspěšnost při získávání potravy, lepší anti predační chování nebo výhodnější výběr partnera, vyžadují také náklady, jako je vyšší hladina energie a rychlost metabolismu, což může naopak snížit plodnost, růst nebo imunitní reakci (Fuss 2021). Samice by tedy mohly mít prospěch z výběru partnera s vyššími kognitivními schopnostmi, protože by se lépe vyrovnal s měnícími se podmínkami, a tím by jim a jejich potomkům poskytl lepší zdroje. Samice by také mohly získat nepřímé výhody, pokud jsou kognitivní vlastnosti dědičné (Chantal et al. 2016). Samci také možná dávají přednost samicím s lepšími kognitivními schopnostmi při vzájemném výběru partnera nebo u druhů s obrácenými pohlavními rolemi (ačkoli tato otázka byla zkoumána pouze u samic, které jsou vybírajícím pohlavím). Na základě toho, jak kognice určuje odlišné pohlavní role, by se mohly, (postupnou) evolucí kognitivních schopností, formovat různé selekční tlaky, což naznačuje potenciál vyvolat pohlavní dimorfismus u nadřazených kognitivních schopností. Souvislosti mezi úspěšností páření jedince, jeho pohlavními znaky a jeho kognitivními schopnostmi byly zjištěny konzistentně napříč druhy a taxony obratlovců, což poskytuje důkaz, že pohlavní výběr může dobře formovat podpůrné kognitivní předpoklady a u řady taxonů obratlovců existují přesvědčivé důkazy o tom, že samice zřejmě preferují zkušené samce, kteří řeší problémy, tj. dávají přednost těm, kteří mají zřejmě lepší kognitivní schopnosti (Fuss 2021).

Literatura, která dokumentuje souvislost mezi variabilitou kognitivního výkonu a kondicí, je nedostatečná (White et al. 2022). Teze o preferenci partnerů s lepšími kognitivními schopnostmi byly odvozeny z experimentů, v nichž byl výběr partnera založen na sekundárních pohlavních znacích korelovaných s větším mozkiem nebo lepšími kognitivními schopnostmi, ale také z pozitivních korelací mezi atraktivitou partnera a kognitivními schopnostmi (Chen et al. 2019). Experimentální důkazy naznačují, že samice by jako partnery preferovaly samce s lepšími kognitivními schopnostmi (Chantal et al. 2016). Zároveň několik výzkumných skupin pokročilo v měření kognitivních schopností ve volné přírodě a jejich propojení s kondicí. Ve většině těchto případů se fitness měří podle přežití. Samice si nicméně nevybírají partnery pouze na základě kognitivních schopností. Ne pro všechny druhy jsou kognitivní schopnosti a vlastnosti s nimi spojené preferované a podstatné pro fitness (White et al. 2022). Bylo prokázáno, že efektivita při shánění potravy zvyšuje fitness u řady ptačích druhů a je obzvláště důležitá pro partnera u monogamních druhů, které se podílejí na biparentálním zajišťování potravy (Herrmann 2016). O vlastnostech, které odrážejí lepší kognitivní schopnosti a na nichž by samice mohly založit své rozhodování o výběru partnera, je známo jen málo. Zejména se předpokládá, že by samci mohli jako ukazatel kognitivních schopností využívat výkonnost při shánění potravy (Chantal et al. 2016). Bylo také prokázáno, že schopnost hledat potravu ovlivňuje preference partnera u křivky obecné (*Loxia curvirostra*), andulky vlnkované (*Melospittacus undulatus*; (Shaw, 1805)) a zebřičky pestré (*Taeniopygia guttata*; (Vieillot, 1817)), a to v případě, že samice přímo pozorují samce, jak řeší potravní úkol nebo efektivněji získává potravu ze zdroje. Schopnost hledat potravu koreluje také s řešením uměle vytvořených úkolů v přírodě, což zase koreluje s reprodukčním úspěchem (Herrmann 2016). Snowberg a Benkman (2009) zjistili shodný výsledek, že samice křivky obecné (*Loxia curvirostra*) rovněž preferovaly samce, který byl efektivnějším sběrač. V rozporu s očekáváním však nebyla nalezena žádná podpora pro hypotézu, že samice zebřiček rozlišují mezi potenciálními partnery na základě jejich schopnosti řešit problémy (Chantal et al. 2016).

3.2.3.1 Výběr partnera s lepší kognitivních schopností

Jak už bylo zmíněno, lepší kognitivní schopnosti by mohli poskytovat výhody pro samici a její potomstvo z hlediska přežití a fitness. Zároveň však ne všechny druhy nemusí tyto schopnosti upřednostňovat. Kognitivní schopnosti však mohou s různými znaky souviset i nepřímo, takže je obtížné determinovat, jestli samice při výběru hodnotí kognitivní schopnosti nebo se zaměřuje na sekundární znaky, které s kognicí souvisí (Herrmann 2016; Chantal et al. 2016).

Prostorové kognitivní schopnosti samic vlhoveců pozitivně korelovaly s tím, jak intenzivně se jim dvořili samci, a s jejich celkovou produkcí vajec. Vlhovci hnědohlaví (*Molothrus ater*; (Boddaert, 1783)) jsou běžnými severoamerickými zpěvnými ptáky. Jejich hnízdní systém je však jiný než u většiny ostatních. Vlhovci jsou obligátní parazité na mláďatech, a proto mají samice v každé hnízdní sezóně výrazný úkol vyhledávat hnízda hostitelských druhů, které jim poslouží jako náhradní rodiče pro mláďata. Tato hnízdní strategie staví samice před problém, který musí vyřešit: musí najít vhodná hnízda pro svá vejce a zapamatovat si tato místa, když nastane čas snášky. Je logické, že samice s lepšími schopnostmi prostorové paměti, které dokáží najít a zapamatovat si umístění většího počtu hnízd, budou mít více příležitostí k rozmnožování, a získají tak vyšší úroveň reprodukčního úspěchu (White et al. 2022).

Kromě toho White et al. (2022) uvádí, že samostatná neprostorová kognitivní schopnost pozitivně korelovala s atraktivitou písní, které zpívali samci. Celkově tyto výsledky naznačují, že kognitivní schopnosti hodnocené v laboratoři byly silně spojeny s chováním při rozmnožování a reprodukčním úspěchem. Chen et al. (2019) ukazují, že přímé pozorování chování naznačující přítomnost kognitivních dovedností u potenciálních partnerů může ovlivnit partnerské preference u nehumanidního zvířete. Jejich studie ukazuje, že přímé pozorování kognitivních schopností může ovlivnit preference partnera, a že tedy kognitivní schopnosti mohou být přímo selektovány výběrem partnera. Toto zjištění podporuje hypotézy, počínaje tou Darwinovou, že pohlavní výběr může ovlivňovat evoluci kognitivních vlastností u různých živočišných druhů (Chen et al. 2019). V jiné studii souhrnné kognitivní skóre však neovlivnilo výběr samic ani jejich reprodukční investice. Nicméně samci s vyšším skóre zplodili více potomků (v páru i mimo pár). Páření se samcem, který si v úlohách vedl celkově lépe, tak mělo pro samice andulek významné fitness důsledky, protože to vedlo k většímu počtu vylétnutých mláďat (Medina-García a Wright 2021).

U celé řady ptačích druhů byly objeveny silné vztahy mezi délkou rodičovské péče o snůšku a velikostí mozku, což vyvolává domněnky o souvisejících zvýšených kognitivních schopnostech. Tyto domněnky byly podpořeny pozorováními například u několika krkavcovitých, lemčků, albatrosů a kakaduů, která odhalila, že prodloužená rodičovská péče právě do prvního vlastního vyvedení mláďat je zásadní složkou při získávání sociálních a kognitivních dovedností. Příkladem prosociálních druhů ptáků, kteří jsou známí svými výjimečnými kognitivními schopnostmi, jsou kavka obecná (*Corvus monedula*; (Linnaeus, 1758)), sojka obecná *Garrulus glandarius*, havran polní (*Corvus frugilegus*; Linnaeus, 1758), krkavec velký (*Corvus corax*) nebo papoušek šedý (*Psittacus erithacus*; Linnaeus, 1758) V tomto kontextu může hrát u ptáků klíčovou roli socialita včetně její kognitivní a afektivní dimenze a výběr partnera ve smyslu "předsexuální vazby na potenciálního partnera k páření" (Fuss 2021). Úspěšná reprodukce je výsledkem celoživotních interakcí se světem, a proto může

být dokumentace vlivu jednoho aspektu poznávání na reprodukční úspěch nesnadná. Například účinnost kognitivních schopností se může lišit v závislosti na kontextu, v některých prostředích mohou být užitečné, ale v jiných ne (White et al. 2022). Například neofilie je v některých studiích o kognici považována za pozitivní vlastnost pro vývoj lepšího řešení problémů tím, že daný jedinec nemá přirozený strach z cizích předmětů a zkouší je použít, typickým příkladem neofilního druhu je nestor kea (*Nestor notabilis* Gould, 1856). Nicméně neofilie, přestože může být přínosná pro vyšší kognitivní schopnosti a řešení problémů, nemusí být samicemi vždy vyhledávaná nebo prioritizovaná. Samice zebřiček nepreferovaly obecně méně neofobní samce, ale samce, kteří byli samicím podobní (Pogány et al. 2018). Kognitivní schopnosti se mohou vzájemně pozitivně nebo negativně ovlivňovat a mohou existovat alternativní kognitivní strategie pro řešení konkrétních problémů (White et al. 2022).

Jedním z prvků volby partnera, který je dobře známý v oblasti lidské psychologie se označuje jako asortativní párování, což znamená, že jedinci s podobnými schopnostmi vytvářejí trvalejší svazky (Kaplan 2020). Pokud asortativní páření a pohlavní výběr prostřednictvím výběru partnera přispívají k udržení interindividuální variability v behaviorálních vlastnostech, pak buď signály námluv musí být informativní o osobnosti a/nebo vybírající jedinci musí být schopni přímo posoudit dané behaviorální vlastnosti (Pogány et al. 2018). A mezi takové podobné schopnosti patří inteligence, která je na samém vrcholu. (Kaplan 2020).

Na podporu myšlenky, že samci s lepšími kognitivními schopnostmi jsou preferováni jako partneři, dvě studie prokázaly, že samci s lepšími schopnostmi prostorového učení jsou pro samice atraktivnější jak u hraboše polního (*Microtus arvalis*; (Pallas, 1778)), tak u gupek (*Poecilia reticulata*; Peters, 1859). Existují také dobré důkazy o tom, že ptačí zpěv, který je indikátorem vývoje mozku hraje důležitou roli při přitahování partnerů.

Lemčici jako modelový druh pro sexuální preference pro kognitivní schopnosti

Lemčici hedvábní *Ptilonorhynchus violaceus* (Vieillot, 1816), jsou vynikajícím druhem pro testování této hypotézy, protože jejich složité námluvy, včetně používání ozdob určitých barev, naznačují selektivní výhodu pro jedince s lepšími kognitivními schopnostmi (Keagy et al. 2009). Námluvy zvířat mohou být pozoruhodně složité. Mohou se skládat z několika na sebe navazujících kroků, zahrnují různé modalities (např. vizuální, akustické, pachové a/nebo hmatové podněty), integrují morfologické a behaviorální aspekty a mohou se přizpůsobovat různým kontextům a/nebo na nich záviset. Schopnost předvádět rozsáhlé námluvní projevy, složité písně nebo získávat vzácné zdroje prostřednictvím vynikajících potravních a/nebo prostorových orientačních schopností může být hlavním faktorem přispívajícím k úspěchu při překonávání konkurenčních kinspecií. Proto u mnoha taxonů samci ukazují svou vhodnost pro potenciální partnerky různými propracovanými znaky. Namlouvané samice reagují individuálními preferencemi toho či onoho znaku. V tomto kontextu má kognitivní styl, tj. způsob, jakým jedinec zpracovává jakékoli informace vliv na jedincovo vnímání jakýchkoli sexuálních signálů. Navíc kognitivní styl určuje jedincovu schopnost vyhodnotit tyto signály v situaci výběru partnera (Fuss 2021). Samci lemčíků tráví značné množství času stavbou podloubí, aby přilákali samice a přesvědčili je k páření schopností (viz Obrázek 8) (Keagy et al. 2009, 2011).



Obrázek 8: lemčík nádherný (*Ptilonorhynchus violaceus*), samec v podloubí, Michael Rutkowski (<https://ebird.org/species/satbow1>)

Mnoho živočichů si staví stavby, které jim slouží jako úkryt, aby se vyhnuli predátorům, přilákali partnery nebo uložili potomky. Zdánlivě složité stavby mohou vznikat na základě relativně jednoduchých vrozeně předaných pravidel, jako jsou například vícekomorová hnízda budovaná termity, ale některé stavby, jako jsou složité ptačí hnízda, mohou vyžadovat učení a paměť (Kelley & Endler 2017). Několik studií odhalilo, že úspěšnost páření samců lemčíků hedvábných pozitivně souvisí s jejich výkonností při řešení problémů a souhrnnými ukazateli jejich kognitivních schopností (Keagy et al., 2009, 2011). Samci mají mnoho behaviorálních znaků, které naznačují, že kognitivní výkon může být důležitý pro jejich sexuální projev: staví na zemi, kde probíhají námluvy, reagují na signály samic během námluv a podle toho upravují svůj projev, kradou a ničí sousední podloubí, které nejsou na dohled od sebe (což naznačuje mentální mapu umístění podloubí) a během námluv přesně napodobují několik druhů ptáků (Keagy et al. 2009). Stavba jejich podloubí a jejich dekorace barevnými předměty není náhodná, naopak se jedná o velmi precizní a komplexní proces, který vyžaduje vyšší kognitivní schopnosti. Samci lemčíka velkého (*Chlamydera nuchalis*; (Jardine & Selby, 1830)) využívají optické iluze při stavbě a dekoraci jejich podloubí. Při této činnosti musí samci umístit předměty různé velikosti a struktury.

Je nepravděpodobné, že předměty jsou uspořádávány náhodně, protože při přeskládání se samci intenzivně snaží „chyby“ opravit. Menší objekty umísťují dopředu k podloubí, ve kterém sedí samice, když se dívá na samcovy námluvy, a větší objekty jsou vzdálenější (Kelley & Endler 2017). Lemčíci mají několik vlastností, které jsou spojovány s inteligencí, včetně velké relativní velikosti mozku, prodloužené délky života a dlouhého období vývoje (7 let do dospělosti). V neposlední řadě mají lemčíci velký nepoměr v úspěšnosti samců při páření, což svědčí o silném pohlavním výběru (Keagy et al. 2009). V jiných studiích však uvedli protichůdná pozorování, když nezjistili žádný vztah mezi výkonem v kognitivních úlohách a úlohách zaměřených na řešení problémů a úspěchem při páření u samců lemčíka skvrnitého (*Chlamydera maculata*) (Fuss 2021).

4 Závěr

Kognitivní schopnosti u ptáků zaujaly behaviorální vědce z různých koutů světa, byly zkoumány na různých druzích a nepochybně se budou přidávat v budoucnu i další. Bylo prokázáno, že ptáci, přestože mají mnohem menší mozky než savci podobné velikosti, jsou schopni prokázat mnohem vyšší kognitivní schopnosti, než se předpokládalo. Krkavcovití a papoušci stanuli na vrcholu pomyslné pyramidy. Jejich životní ekologie jim umožnila rozvinout pozoruhodné schopnosti, v některých na úrovni nebo na vyšší úrovni než lidoopi. Nejúspěšnější druhy jsou často dlouhověké, s dlouhou rodičovskou péčí, sociální, v prostředí s dostatkem potravy a buď absencí nebo nízkým výskytem predátorů.

Ptáci dokázali, že zvládají přemýšlet v širších souvislostech, reagují na fyzikální zákonitosti, plánovat do budoucnosti, používat nástroje nebo poznat sami sebe v zrcadle, což indikuje sebeuvědomění jako individuality. Ptáci osídlili široké spektrum biotopů a potřebovali proto používat inovativní chování, aby uspěli. Velikost mozku vykompenzovali neurální hustotou a jsou proto schopni efektivně zpracovávat informace, což jim poskytuje životní výhody.

Pohlavní výběr formoval po generace všechny druhy, existují vlastnosti, které zvyšují životaschopnost jedince a jeho geny jsou výhodnější předat dál, protože zvýší životaschopnost potomků. Vytvářely se druhy podle vlastností, které se pojily s přežitím a úspěchem. Inovativní chování, může jedinci poskytovat výhody stejně jako například fyzická zdatnost. Je přirozené, že samice na toto reagovaly svým výběrem. Samice si vybíraly samce, když prokázali schopnost efektivně řešit problémy. Dále rozlišovaly žádané vlastnosti pomocí (často velmi složitých) námluv a schopnost lépe řešit problémy dokázala změnit předchozí výběr samic a v následující volbě si zvolily dříve nepreferovaného samce. Nelze přesně určit, jak si samice vybraly, o to více je to zajímavé, protože je jisté, že nejednají instinktivně, ale jedná se o komplexní rozhodnutí o mnoha faktorech.

Předložená bakalářská práce přinesla literární rešerši a přehled o kognitivních schopnostech, jejich srovnání mezi druhy a poskytla důkazy o tom, že ptáci jsou schopni uvažovat a je stále potenciál v jejich výzkumu. Budoucí výzkum by mohl poskytnout odpovědi na otázky především ohledně evolučního vývoje a pochopení fungování provázaných kognitivních schopností se socioekologií druhů, které jsou neustále mezi námi, a přesto jim nevěnují lidé pozornost.

5 Literatura

- Al-Sorori W, Mohsen AM. 2020. New Caledonian crow learning algorithm: A new metaheuristic algorithm for solving continuous optimization problems. *Applied Soft Computing* 92. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1568494620302659>.
- Auersperg AMI, Borasinski S, Laumer I, Kacelnik A. 2016. Goffin's cockatoos make the same tool type from different materials. *Biology Letters* 12. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2016.0689>
- Baukhagen HSS, Engell MD. 2022. Avian cognition and the implications for captive parrot welfare. *Animal Welfare* 31:257-267. Available at https://www.cambridge.org/core/product/identifier/S0962728600010010/type/journal_article
- Beguín N, Leboucher G, Bruckert L, Kreutzer M. 2006. Mate preferences in female canaries (*Serinus canaria*) within a breeding season. *Acta ethologica* 9:65-70. Available at <https://link.springer.com/10.1007/s10211-006-0017-3>.
- Boeckle M, Schiestl M, Frohnwieser A, Gruber R, Miller R, Suddendorf T, Gray RD, Taylor AH, Clayton NS. 2020. New Caledonian crows plan for specific future tool use. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2020.1490>.
- Burley NT, Symanski R. 1998. "A Taste for the Beautiful": Latent Aesthetic Mate Preferences for White Crests in Two Species of Australian Grassfinches. *The American Naturalist* 152:792-802. Available at <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/286209>
- Fayet AL, Hansen ES, Biro D. 2020. Evidence of tool use in a seabird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117:1277-1279. Available at <https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1918060117>.
- Fuss T. 2021. Mate Choice, Sex Roles and Sexual Cognition in Vertebrates: Mate Choice Turns Cognition or Cognition Turns Mate Choice?. *Frontiers in Ecology and Evolution* 9. Available at <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2021.749495/full>.
- Gruber R, Schiestl M, Boeckle M, Frohnwieser A, Miller R, Gray RD, Clayton NS, Taylor AH. 2019. New Caledonian Crows Use Mental Representations to Solve Metatool Problems. *Current Biology* 29:686-692.e3. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982219300107>.
- Herrmann D. 2016. *Avian Cognition: Exploring the Intelligence, Behavior, and Individuality of Birds*. CRC Press, Boca Raton.
- Howell C, Anderson R, Derryberry EP. 2020. Female zebra finches prefer the songs of males who quickly solve a novel foraging task to the songs of males unable to solve the task. *Ecology and Evolution* 10:10281-10291. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/ece3.6690>.

- Hunt GR, Gray RD. 2004. The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 271. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsbl.2003.0085>.
- Chantal V, Gibelli J, Dubois F. 2016. Male foraging efficiency, but not male problem-solving performance, influences female mating preferences in zebra finches. *PeerJ* 4. Available at <https://peerj.com/articles/2409>.
- Chen J, Zou Y, Sun Y-H, ten Cate C. 2019. Problem-solving males become more attractive to female budgerigars. *Science* 363:166-167. Available at <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aau8181>.
- Jarvis ED, Yu J, Rivas MV, Horita H, Feenders G, Whitney O, Jarvis SC, Jarvis ER, Kubikova L, Puck AEP, Siang-Bakshi C, Martin S, McElroy M, Hara E, Howard J, Pfenning A, Mouritsen H, Chen CH, Wada K. 2013. Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: Mirror images and functional columns. *Journal of Comparative Neurology* 521:3614-3665. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/cne.23404>.
- Kabadayi C, Osvath M. 2017. Ravens parallel great apes in flexible planning for tool-use and bartering. *Science* 357:202-204. Available at <https://www.science.org/doi/10.1126/science.aam8138>.
- Kaplan G. 2020. Long-Term Attachments and Complex Cognition in Birds and Humans are Linked to Pre-Reproductive Prosociality and Cooperation. *Constructing a Hypothesis. Annals of Cognitive Science* 4. Available at <https://scholars.direct/Articles/cognitive-science/acs-4-015.php?jid=cognitive-science>.
- Kaplan G, Rogers LJ. 2021. Brain Size Associated with Foot Preferences in Australian Parrots. *Symmetry* 13. Available at <https://www.mdpi.com/2073-8994/13/5/867>.
- Keagy J, Savard JF, Borgia G. 2009. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success. *Animal Behaviour* 78:809-817. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347209003182>.
- Keagy J, Savard JF, Borgia G. 2011. Complex relationship between multiple measures of cognitive ability and male mating success in satin bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*. *Animal Behaviour* 81:1063-1070. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347211000716>.
- Kelley LA, Endler JA. 2017. How do great bowerbirds construct perspective illusions?. *Royal Society Open Science* 4. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsos.160661>.
- Klump BC, St Clair JJH, Rutz C. 2021. New Caledonian crows keep ‘valuable’ hooked tools safer than basic non-hooked tools. *ELife* 10. Available at <https://elifesciences.org/articles/64829>.
- Lambert ML, Jacobs I, Osvath M, von Bayern A MP. 2018. Birds of a feather? Parrot and corvid cognition compared. *Behaviour* 156:505-594. Available at https://brill.com/view/journals/beh/156/5-8/article-p505_5.xml.

- Lambert ML, Schiestl M, Schwing R, Taylor AH, Gajdon GK, Slocombe KE, Seed AM. 2017. Function and flexibility of object exploration in kea and New Caledonian crows. *Royal Society Open Science* 4. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsos.170652>.
- Lefebvre L, Reader SM, Sol D. 2004. Brains, Innovations and Evolution in Birds and Primates. *Brain, Behavior and Evolution* 63:233-246. Available at <https://www.karger.com/Article/FullText/76784>.
- Magurran AE, May RM, Price T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353:251-260. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.1998.0207>.
- McGrew WC. 2013. Is primate tool use special? Chimpanzee and New Caledonian crow compared. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 368. Available at <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2012.0422>.
- Medina-García A, Wright TF. 2021. An integrative measure of cognitive performance, but not individual task performance, is linked to male reproductive output in budgerigars. *Scientific Reports* 11. Available at <https://www.nature.com/articles/s41598-021-91213-3>
- Miller R, Gruber R, Frohnwieser A, Schiestl M, Jelbert SA, Gray RD, Boeckle M, Taylor AH, Clayton NS, Kaminski J. 2020. Decision-making flexibility in New Caledonian crows, young children and adult humans in a multi-dimensional tool-use task. *PLOS ONE* 15. Available at <https://dx.plos.org/10.1371/journal.pone.0219874>.
- Nolan V, Thompson CF. 2001. *Current Ornithology*, Volume 16. Springer US, Boston, MA.
- Nomura T, Izawa E-I. 2017. Avian brains: Insights from development, behaviors and evolution. *Development, Growth & Differentiation* 59:244-257. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/dgd.12362>.
- O'Hara M, Mioduszevska B, Mundry R, Yohanna, Haryoko T, Rachmatika R, Prawiradilaga DM, Huber L, Auersperg AMI. 2021. Wild Goffin's cockatoos flexibly manufacture and use tool sets. *Current Biology* 31:4512-4520.e6. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982221011118>.
- Obozova TA, Bagotskaya MS, Smirnova AA, Zorina ZA. 2014. A comparative assessment of birds' ability to solve string-pulling tasks. *Biology Bulletin* 41:565-574. Available at <http://link.springer.com/10.1134/S1062359014070073>.
- Olkowicz S, Kocourek M, Lučan RK, Porteš M, Fitch WT, Herculano-Houzel S, Němec P. 2016. Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 113:7255-7260. Available at <https://pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1517131113>.
- Osvath M, Kabadayi C. 2018. Contrary to the Gospel, Ravens Do Plan Flexibly. *Trends in Cognitive Sciences* 22:474-475. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S136466131830072X>.

- Pepperberg IM. 2022. Implications of wild cockatoos manufacturing and using tools. *Learning & Behavior* 50:205-206. Available at <https://link.springer.com/10.3758/s13420-022-00524-6>
- Pogány Á, Vincze E, Szurovecz Z, Kosztolányi A, Barta Z, Székely T, Riebel K. 2018. Personality assortative female mating preferences in a songbird. *Behaviour* 155:481-503. Available at https://brill.com/view/journals/beh/155/6/article-p481_3.xml.
- Redshaw J, Taylor AH, Suddendorf T. 2017. Flexible Planning in Ravens?. *Trends in Cognitive Sciences* 21:821-822. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1364661317301882>.
- Rehkämper G, Zilles K. 1991. Parallel evolution in mammalian and avian brains: comparative cytoarchitectonic and cytochemical analysis. *Cell and Tissue Research* 263:3-28. Available at <http://link.springer.com/10.1007/BF00318396>.
- Rössler T, Auersperg AM. 2023. Recent developments in parrot cognition: a quadrennial update. *Animal Cognition* 26:199-228. Available at <https://link.springer.com/10.1007/s10071-022-01733-2>
- Rutz C, St Clair JJH. 2012. The evolutionary origins and ecological context of tool use in New Caledonian crows. *Behavioural Processes* 89:153-165. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0376635711002439>.
- Scott G. 2010. *Essential ornithology*. Oxford University Press, New York.
- Shettleworth SJ. 2001. Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour* 61:277-286. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0003347200916063>.
- Sibley DA. 2001. *The Sibley Guide to Bird Life & Behavior*. Alfred A. Knopf, New York.
- Snowberg LK, Benkman CW. 2009. Mate choice based on a key ecological performance trait. *Journal of Evolutionary Biology* 22:762-769. Available at <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2009.01699.x>.
- Stutchbury BJM, Morton ES. 2001. *Behavioral Ecology of Tropical Birds*. Elsevier. Available at <https://books.google.cz>.
- Taylor AH, Hunt GR, Holzhaider JC, Gray RD. 2007. Spontaneous Metatool Use by New Caledonian Crows. *Current Biology* 17:1504-1507. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982207017708>.
- Thomas RK. 1996. Investigating cognitive abilities in animals: unrealized potential. *Cognitive Brain Research* 3:157-166. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/0926641096000031>.
- Thornton A, Truskanov N. 2022. The role of natural history in animal cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 46. Available at <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S2352154622000602>.

- White DJ, Arthur J, Davies HB, Guigueno MF. 2022. Cognition and reproductive success in cowbirds. *Learning & Behavior* 50:178-188. Available at <https://link.springer.com/10.3758/s13420-021-00506-0>.
- Yang C. 2021. Is Aesthetic Evolution Possible in Birds? —Conceptual Considerations. *Ornithological Science* 20. Available at <https://bioone.org/journals/ornithological-science/volume-20/issue-1/osj.20.101/Is-Aesthetic-Evolution-Possible-in-Birds-Conceptual-Considerations/10.2326/osj.20.101.full>.