

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra chovu hospodářských zvířat



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Vývoj inteligence u vybraných druhů ptáků

Bakalářská práce

Autor práce: Martina Šandová

Obor studia: Chov exotických zvířat

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

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Vývoj inteligence u vybraných druhů 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 28. 4. 2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce doc. Ing. Lukášovi Zitovi, Ph.D. za odborné vedení práce a vstřícný přístup. Dále bych ráda poděkovala své rodině, příteli a dalším lidem, kteří mě v mém studiu podporují.

Vývoj inteligence u vybraných druhů ptáků

Souhrn

Čeď krkavcovitů (Corvidae) a řád papoušci (Psittaciformes) patří mezi fascinující skupiny ptáků (Aves), jejichž inteligence a evoluce jsou předmětem rozsáhlého výzkumu již několik let. Krkavcovití i papoušci se vyznačují sociální inteligencí a schopností předvídat chování jedinců téhož druhu. Studie ukazují, že ptáci sdílejí evoluční kořeny s dinosaury, přičemž například archeopteryx je klíčovým fosilním nálezem spojující ptáky s teropodními dinosaury. Dalšími významnými fosilními nálezy jsou *Jeholornis* (Zhou & Zhang, 2002) a *Confuciusornis* (Hou, Zhou, Gu & Zhang, 1995) poskytující komplexnější vhled do vývoje anatomie a chování ptáků. Krkavcovití a papoušci vykazují sofistikované intelektuální schopnosti srovnatelné s primáty (Primates), zahrnující sociální složitost, velký přední mozek, rozvinutý nervový systém a dlouhé vývojové období. Rozvoj kognitivních schopností u ptáků výrazně koreluje s velikostí mozku a inovačními schopnostmi, přičemž prostředí hraje klíčovou roli ve formování jejich kognitivního vývoje.

Výzkumy kognitivních schopností ptáků se zabývají testy jako obrácená diskriminace a jejich schopnosti rozlišovat mezi podněty. Tyto studie ukazují na rozmanitost v rychlosti učení mezi různými druhy ptáků, přičemž některé druhy dokonce prokazují schopnost tranzitivní inference a numerické kompetence. Zajímavé jsou i výzkumy zaměřené na používání nástrojů, což je jeden z příkladů adaptivní specializace v ptačí kognici.

Ptáci vykazují různé formy sociální inteligence, které jsou podporovány jejich rodinným životem a dlouhodobými partnerskými vztahy. Spolupráce, vzájemná podpora a selektivní partnerství jsou pozorovatelné například u krkavcovitých, což ukazuje na vysokou úroveň sociální inteligence mezi ptáky. Vztah mezi velikostí mozku a reprodukční strategií ptáků je předmětem zkoumání, včetně faktorů, které mohou ovlivňovat rozvoj jejich kognitivních schopností, jako je hustota neuronů a morfologie mozku. Kognitivní schopnosti ptáků jsou vysoce adaptabilní a reagují na složité ekologické tlaky a sociální interakce.

Bakalářská práce se věnuje vývoji inteligence u ptáků, s důrazem na čeď krkavcovití a řád papoušci, ale i na další skupiny ptáků jako jsou holubovití (Columbidae).

Klíčová slova: kognice, ptactvo, papoušci, krkavcovití, holubovití

The evolution of intelligence in selected bird species

Summary

The family Corvidae and the order Psittaciformes belong to fascinating group of birds (Aves), the intelligence and evolution of which has been the subject of extensive research for several years. Corvids and parrots are characterized by social intelligence and the ability to predict the behavior of individuals of the same species. Studies indicate that birds share evolutionary roots with dinosaurs, with, for example, *Archaeopteryx* being a key fossil discovery linking birds to theropod dinosaurs. Other significant fossil finds such as *Jeholornis* and *Confuciusornis* provide a more comprehensive insight into the development of avian anatomy and behavior. Corvids and parrots exhibit sophisticated intellectual abilities comparable to primates, including social complexity, a large forebrain, a developed nervous system, and a long developmental period. The evolution of avian cognitive skills significantly correlates with brain size and innovative capabilities, with the environment playing a crucial role in shaping their cognitive growth.

Research on the cognitive abilities of birds focuses on tests such as reversed discrimination and their ability to distinguish between stimuli. These studies demonstrate diversity in learning rates among different bird species, with some species even demonstrating the ability for transitive inference and numerical competence. Studies on tool use, which is an example of adaptive specialization in avian cognition, are also intriguing.

Birds exhibit various forms of social intelligence supported by their family life and long-term partnerships. Cooperation, mutual support, and selective partnership are observable, for example, in corvids, indicating a high level of social intelligence among birds. The relationship between brain size and reproductive strategy in birds is the subject of investigation, including factors that may influence the development of their cognitive abilities, such as neuron density and brain morphology. The avian cognitive abilities are highly adaptable and responsive to complex ecological pressures and social interactions.

This bachelor's thesis focuses on the evolution of intelligence in birds, with an emphasis on the family Corvidae and the order Psittaciformes, as well as other bird groups such as pigeons.

Keywords: cognition, birds, Psittaciformes, Corvidae, Columbidae

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíl práce	2
3 Literární rešerše.....	3
3.1 Charakteristika a fylogeneze třídy Aves	3
3.2 Kognitivní schopnosti u ptáků	8
3.2.1 Studium ptačího mozku	10
3.2.2 Pohled na ptačí kognici z lidské perspektivy.....	14
3.2.3 Adaptivní specializace	15
3.2.3.1 Prostorová paměť	16
3.2.3.2 Sociální učení	17
3.2.3.3 Používání nástrojů	19
3.3 Vývoj ptačí inteligence.....	20
4 Závěr	27
5 Literatura.....	28

1 Úvod

Ptáci jsou rozmanitá, zajímavá a značně divergentní skupina živočichů. S více než 10 000 druhů a schopností létat se ptáci dokázali úspěšně přizpůsobit různorodým prostředím, což svědčí o jejich výjimečné adaptabilitě během evoluce. Pro ptáky je charakteristický aktivní let, spojený s unikátními anatomickými a fyziologickými adaptacemi, jako je peří, endotermie, specifický dýchací systém a složité sociální chování (Nomura & Izawa 2017). Dříve se věřilo, že ptáci s menší tělesnou a mozkovou hmotností nemohou dosahovat vysoké míry inteligence, dnes však již existuje mnoho studií vyvracející tuto myšlenku (Lefebvre et al. 2004). Kognitivní schopnosti přispívají ptákům k jejich úspěchu tím, že jim umožňují aplikovat různé formy inovativního chování (Kamil 1987).

Dlouho se věřilo, že velikost mozku je mírou kognitivních schopností (Lefebvre et al. 2004). Studie zaměřené na kognici u ptáků se opírají o relativní velikost mozku vzhledem k velikosti těla, sociální struktury, přirozené prostředí a životní styl (Emery & Clayton 2005, Emery 2016). Kognice zahrnuje mentální procesy, které umožňují jedincům vnímat sebe sama i svět kolem sebe, a zahrnuje práci s informacemi, způsob získávání znalostí a jejich zpracování pomocí myšlenek, zkušeností a smyslů (Shettleworth 2009).

Mezi nejčastěji studované skupiny ptáků patří řád pěvci (Passeriformes), především čeled' krkavcovití a řád papoušci. Jejich kognitivní schopnosti, jako je paměť, sociální interakce a používání nástrojů. Například je předpokládáno, že ptáci mají povědomí o funkci používaného nástroje a o strategiích úspěšně řešených úkolů (Taylor et al. 2009). Kognice zahrnuje i paměťové procesy, jako je epizodická paměť, kterou využívají především druhy ptáků, kteří si schovávají potravu (Clayton et al. 2001). V sociálních strukturách žije mnoho druhů ptáků, kde se vyskytují různé formy interakcí jak mezi jednotlivci, tak mezi celými skupinami. Sociální kognice hraje klíčovou roli v posuzování a zpracování sociálního chování v ptačích skupinách (Humphrey 1976).

Problematika vývoje inteligence je klíčová nejen pro porozumění lidské inteligence, ale i pro širší pochopení biologické rozmanitosti a evolučního procesu. Základní uvedení do této problematiky umožňuje nahlédnout, jak se inteligence vyvíjela u různých ptačích druhů a jaké faktory přispívají k vývoji kognitivních schopností. Ptáci představují širokou škálu druhů s různými strategiemi a způsoby života, což umožňuje zkoumání rozmanitosti inteligentního chování v přírodě a lepší porozumění ekologických adaptací a biologických inovací (Macphail & Bolhuis 2001, Emery 2006).

2 Cíl práce

Cílem mé práce bylo sepsání literární rešerše z vědecké literatury na téma vývoje inteligence u vybraných druhů ptáků. Snažila jsem se poskytnout zajímavé a zároveň nové informace ke lepšímu porozumění dané problematice.

3 Literární rešerše

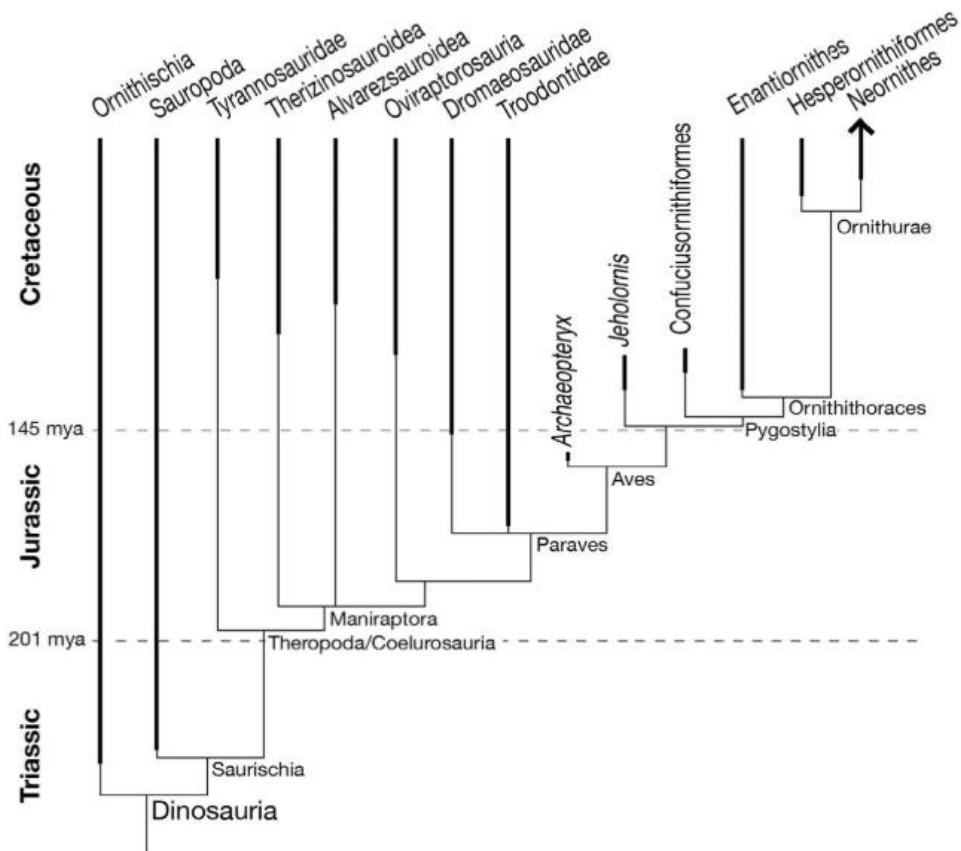
3.1 Charakteristika a fylogeneze třídy Aves

Linneus poprvé použil název *Aves* v roce 1758 (Dalsätt 2012). Čeleď krkavcovití patřící do řádu pěvci jsou významní svou sociální dynamikou a vyspělým nervovým systémem (Carroll 1988). Tento řád zahrnuje více než 10 000 druhů (Emery 2016, Nomura & Izawa 2017) a vyskytují se téměř na všech kontinentech kromě Antarktidy (Carroll 1988). Jejich dlouhé vývojové období přispívá k rozvoji jejich kognitivních schopností prostřednictvím učení od ostatních jedinců a experimentování s novými situacemi, což zahrnuje i výrobu a využití nástrojů. Tito ptáci projevují mimořádnou schopnost předvídat chování ostatních jedinců ve skupině, což reflektuje jejich vysokou sociální inteligenci. Na každém nepolárním kontinentu existuje 127 druhů ptáků z čeledi krkavcovití (Clayton & Emery 2005, Uomini et al. 2020), od Grónska přes severní Kanadu a Aljašku, Evropu, Severní a Střední Ameriku až po Asii, Jižní Ameriku, Afriku, Novou Guineu a Austrálii (Madge & Burn 1994), s výjimkou nejjižnější části Jižní Ameriky (Clayton & Emery 2005). Krkavcovití jsou mnohem rozšířenější než kterákoli jiná čeleď (Hope 1989). Na rozdíl od toho řád papoušci se vyskytuje převážně na jižní polokouli v tropických lesích a lesnatých oblastech, jako je Střední a Jižní Amerika, Střední Afrika, jižní Asie, Nová Guinea, Austrálie a Nový Zéland. Jejich konzervativnější geografická distribuce lze přičítat lidskému vlivu, včetně odchyty papoušků pro černý trh a odlesňování, a dále jejich specifické stravě zaměřující se na ovoce. Podobný trend lze pozorovat u primátů, kteří s nimi sdílejí podobnou potravu i oblasti výskytu, Střední a Jižní Americe, Africe, jižní Asii a Japonsku (Forshaw 2010). Papoušků existuje více než 330 žijících druhů (Mench et al. 2018).

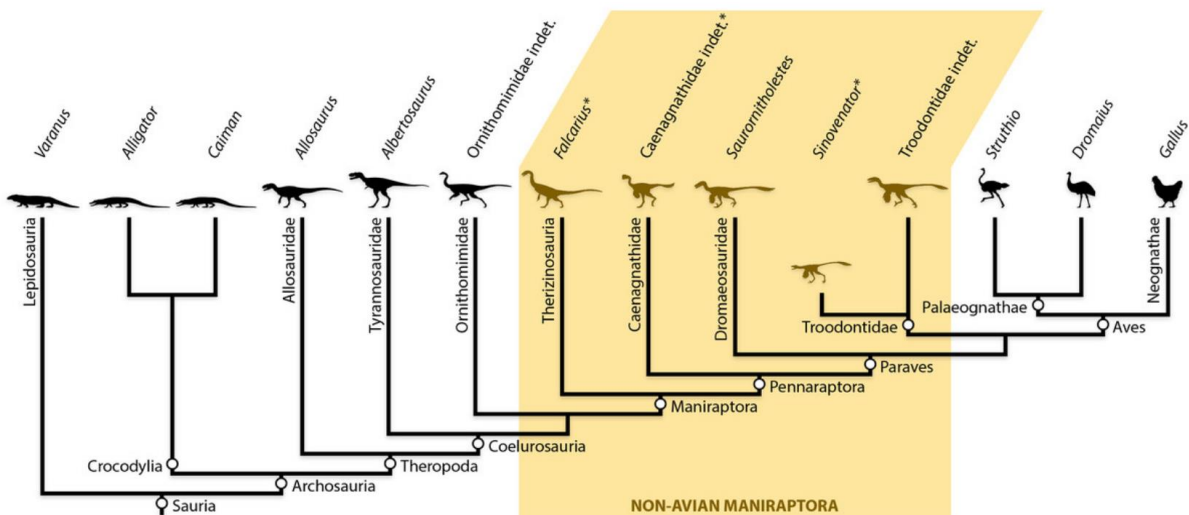
Makroevoluce se zabývá dlouhodobými evolučními změnami na úrovni druhů a vyšších taxonomických skupin, jako je vývoj zobáků od pravěkých dinosaurů k moderním ptákům. Mikroevoluce se naopak zaměřuje na krátkodobé genetické a evoluční změny v rámci jedné populace nebo druhu (Wang et al. 2020).

Původ ptáků a hledání jejich nejbližších příbuzných bylo dlouhou dobu předmětem rozsáhlých diskusí. Studium evoluce ptáků začalo přibližně před 150 lety objevem rodu *Archaeopteryx* (Meyer, 1861). V posledních pár letech většina výzkumníků upřednostňuje dinosaurí (teropodní) původ, především na základě mnoha fosilií z rané křídy objevených na severovýchodě Číny (Dalsätt 2012). Z určitých hledisek by se ptáci mohli považovat za nejvyspělejší obratlovce. Tělesná teplota a metabolismus jsou vyšší než u nejvyspělejších savců, což je způsobeno energetickými nároky na udržení dlouhodobě poháněného letu. Flexibilita křídel a schopnost nahrazovat jednotlivá pera poskytuje efektivnější mechanismus letu. Fyzické a metabolické požadavky letu vedou k základní jednotné anatomie, i mezi druhy, které sekundárně ztratily schopnost létat. Značná radiace moderních ptáků pravděpodobně začala v pozdním mezozoiku (druhozvě) a většina hlavních moderních linií se začala odlišovat v raném kenozoiku (třetihory) (Carroll 1988). Dalsätt (2012) zdůrazňuje význam fosilních nálezů pro pochopení evoluce ptáků a vývoje jejich anatomie.

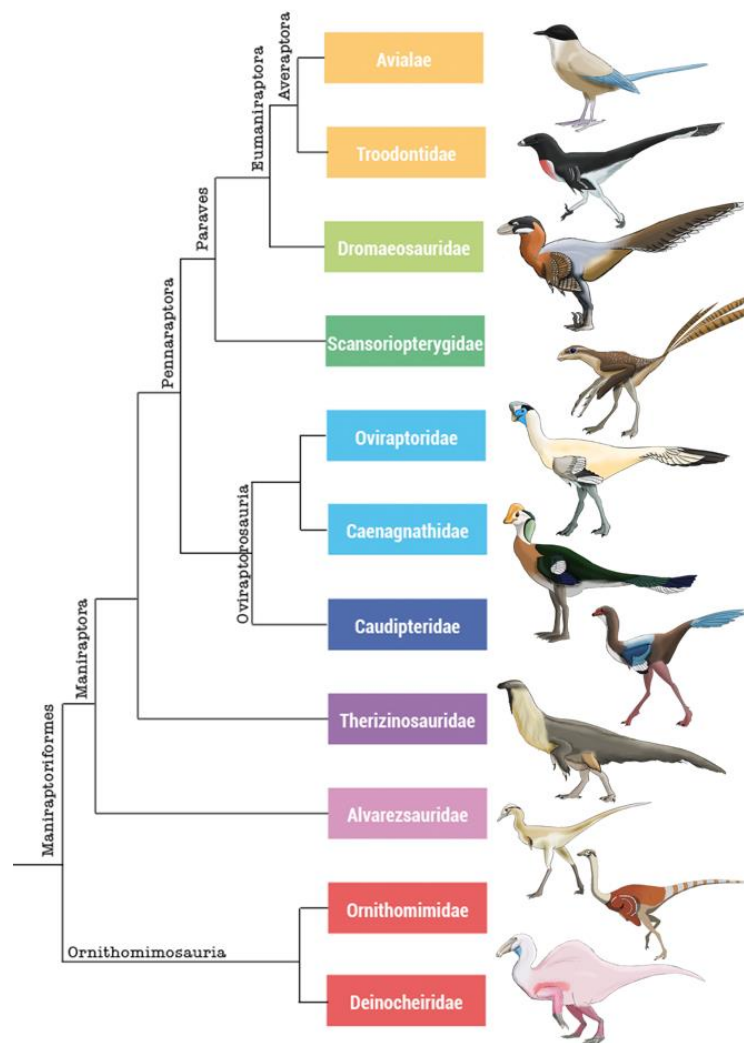
Fylogenetický vývoj ptáků: *Therapsida* – *Archosauria* – *Dinosauria* – *Saurischia* – *Theropoda* – *Maniraptoriformes* – *Maniraptora* – *Pennaraptora* – *Paraves* – *Avialae* – *Eumaniraptora* – *Averaptora* – *Aves* (Dalsätt 2012, Varricchio & Jackson 2016).



Obrázek 1: Fylogeneze hlavních taxonů (Varricchio & Jackson 2016).



Obrázek 2: Schematické zobrazení fylogeneze neptáčích maniraptorů v kontextu ostatních teropodů a současných příbuzných (Rhodes et al. 2021).



Obrázek 3: Fylogeneze Maniraptoriformes (Rainbowleo 2016).

Archeopteryx pochází z horní jury a jeho první fosilie pochází z oblasti Solnhofen na jihu Německa a je hlavním příkladem rodu, který spojuje dvě hlavní skupiny obratlovců jako chybějící spojující. Byly popsány kostry i izolované peří, což usnadňuje jeho identifikaci. Kdyby se izolované peří nedochovalo, archeopteryx by pravděpodobně nebyl identifikován jako pták, jak dokazuje fakt, že jeden téměř kompletní exemplář kostry, který neměl dochované peří, byl původně považován za dinosaura (Carroll 1988). Tato kostra byla chybně označena jako patřící rodu *Compsognathus* (Wagner, 1859), což byl malý dinosaur nalezený ve stejné oblasti (Ostrom 1975). Tento rod byl příliš pozdní a příliš specializovaný na redukci paže na dva prsty, aby mohl být přímým předkem archeopteryxe (Carroll 1988).

Na kostře archeopteryxe se nenajdou žádné specifické anatomické znaky, které by byly jednoznačně ptačí, ale většina paleontologů považuje archeopteryxe za ptáka kvůli přítomnosti peří. Byl považován za nejprimitivnějšího známého ptáka, poskytujícím nejlepší dostupné důkazy o původu ptáků a o vývoji jejich letu (Carroll 1988). Velikostí se podobal holubovi (You et al. 2006). Žádný z exemplářů nevykazoval stopu hrudní kosti, což je hlavní oblast pro uchycení hlavních svalů letu u moderních ptáků, proto se spekuluje o jeho schopnosti aktivního letu. Kosti měl silně zesílené, bez pneumatických kanálů. Měl dlouhý kostěný ocas, zuby a jeho přední končetiny si zachovaly tři plně vyvinuté prsty, flexibilní

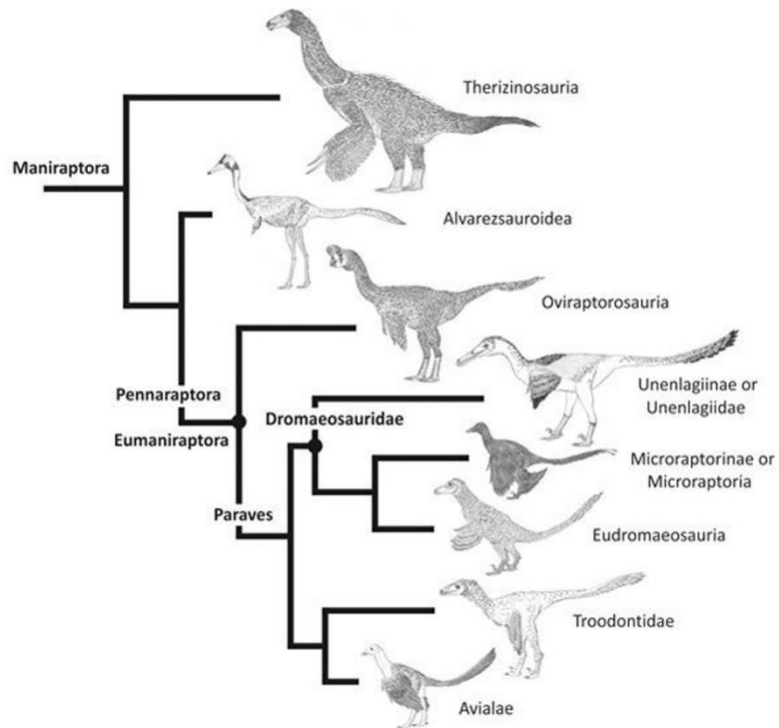
zápěstí a nezměněné kosti paže ulnu a radius, jako u dinosaurů (Carroll 1988). Mnoho specializovaných rysů kostry archeopteryxe je sdíleno s malými teropody a žádnými jinými skupinami archosaurů (Dalsätt 2012). Peří a šupiny jsou homologické struktury, přičemž peří bylo nezbytné pro izolaci a let. Dříve se věřilo, že se peří u dinosaurů vyvinulo především pro létání. Nicméně novější poznatky naznačují, že peří sloužilo spíše jako izolace, a to i u jiných druhů dinosaurů. Archeopteryx byl pravděpodobně slabým letcem, což dokazuje povaha jeho peří. Jeho délka distálních prvků předních končetin naznačuje, že mávání bylo klíčové, na rozdíl od zvířat, která využívají klouzavý let, jako jsou „létající“ veverka, které by měli kratší končetiny (Carroll 1988).

Dalším fosilním druhem s podobnými anatomickými znaky jako archeopteryx je rod *Jeholornis* objeven v roce 2002. Archeopteryx, ale není jeho přímým předkem. *Jeholornis* a archeopteryx jsou klíčovými fosilními nálezy pro porozumění vývoje letu u ptáků. *Jeholornis* se jeví jako pokročilejší v jiných oblastech, byl schopen aktivního letu. Byl také spojován s možnou ptačí monogamií a inteligencí a s pozoruhodnými nálezy semínek v jeho žaludku, což poskytuje informace o jeho stravě (Zhou & Zhang 2002, Dalsätt 2012). Dalsätt (2012) také zkoumal rod *Confuciusornis*, dalšího důležitého předka z rané křídly z Číny, u kterého se zuby nevyvinuly. Jedná se o nejlépe zastoupeného mezozoického ptáka ve fosilním záznamu, s pravděpodobně více než 2 000 objevenými exempláři. Existuje spekulace, že tento rod zahrnoval více druhů, ale rozdíly mezi nimi byly spíše ve velikosti, což mohlo být způsobeno věkem či pohlavním dimorfismem, který lze pozorovat na základě otisků peří. Oba tyto rody patřily do skupiny Avialae, jelikož oba jejich zástupci byli schopni létat (Dalsätt 2012).

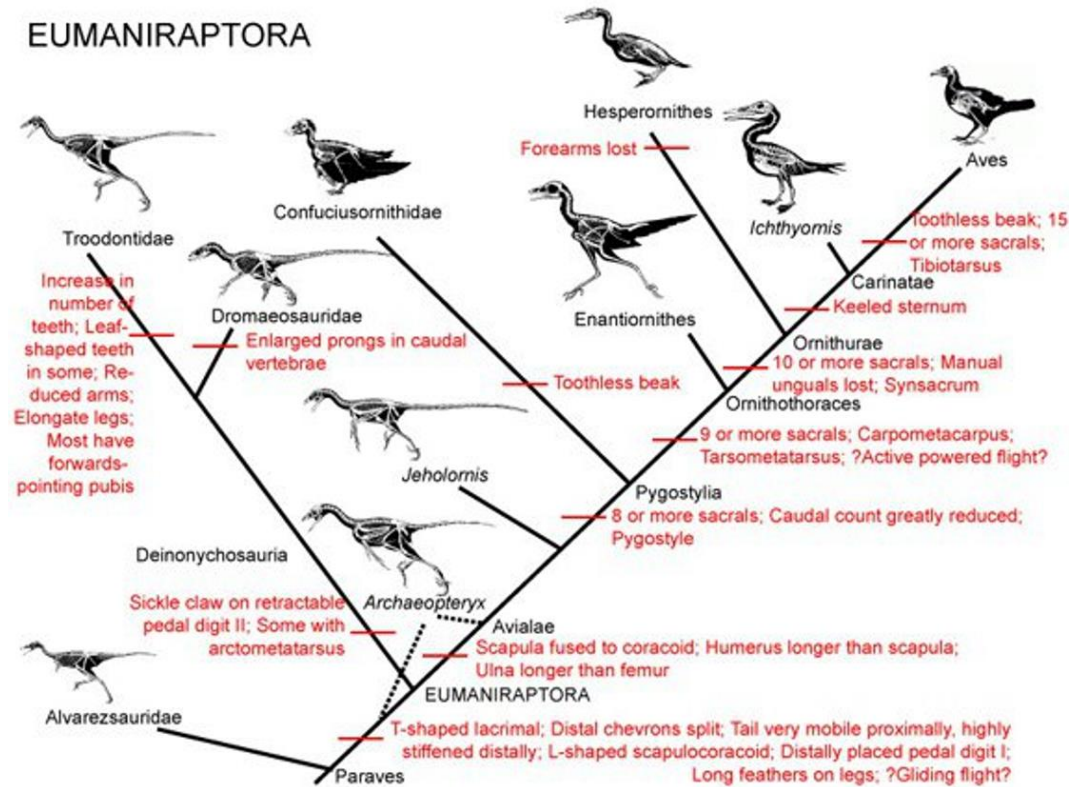
Analýza fosilií dinosaurů a molekulárních mechanismů odhaluje proces transformace zubů na zobák. První zobák nebo struktura podobná zobáku se vyvinula u pravěkých ptáků během jejich evoluce z dinosaurů. Paleontologické důkazy naznačují, že ztráta zubů a vývoj zobáku probíhal postupně a pravděpodobně se dokončil v období pozdní křídly až raného paleogénu. Pravěcí ptáci bez zubů a se zobáky, jako jsou členové skupiny Jeholornithiformes, představovali jeden z prvních kroků v evoluci ptáků (Wang et al. 2020).

Ptáci ze skupiny Enantiornithes pravděpodobně tvořili nejpočetnější a nejrozmanitější skupinu ptáků během celého mezozoika. Bylo popsáno více než 25 druhů, které byly zaznamenány v různorodých habitatech. Hromadné vymírání na konci křídly pravděpodobně poskytlo jediné přežívající skupině ptáků, Neornithes, příležitost k diverzifikaci a evoluci. Lokalita u belgického města Antverpy a povrchový lom na hnědé uhlí v Hambachu v Německu patří mezi klíčové miocenní lokality v Evropě, které poskytly důležité fosilní nálezy ptáků. Mezi fosiliemi obratlovců se tedy nacházely i ptačí fosilie, například ptáků z čeledi kachnovití (Anatidae) a chřástalovití (Rallidae) nebo z řádu hrabaví (Galliformes) (Dalsätt 2012).

Hesperornis (Marsh, 1872), rod patřící do specializované skupiny nelétavých potápějících se ptáků, s geografickým rozšířením pouze na severním polokouli. Druhým rodem okřídlených ptáků byl ozubený *Ichthyornis* (Marsh, 1873), který byl schopný aktivního letu. Fosilie *Hesperornis* a *Ichthyornis* byly prvními známými mezozoickými ptáky po archeopteryxovi (Dalsätt 2012).



Obrázek 4: Kladogram: *Oviraptor*, *Microraptor*, *Archaeopteryx*, *Avialea* (de Oliveira).



Obrázek 5: Kladogram Eumaniraptora (Kennedy).

Předchůdci ptáků: *Archaeopteryx* – *Jeholomis* – *Confuciusornise* – *Enantiornis* – *Hesperornis* – *Ichthyornis* (Dalsätt 2012).

V kenozoickém období byla většina známých ptáků odvozena od rodů *Hesperornis* a *Ichthyornis*, nicméně, ne všichni dnešní ptáci jsou přímými potomky těchto dvou rodů. I když je schopnost létat považována za jednu z nejvýznamnějších vlastností ptáků, nelétavost se vyvinula i u mnoha fosilních i moderních druhů. Tento vývoj nelétavých ptáků lze obecně přisoudit selekci, která upřednostňovala vlastnosti, jako je větší tělesná velikost, která není slučitelná s létáním. Další faktorem byla izolace na oceánských ostrovech, kde absence pozemních predátorů umožnila ptákům ztratit schopnost letu. Fosilní záznamy ukazují, že většina současných rodin ptáků existovala již v pozdním eocénu nebo raném oligocénu. V té době došlo k výraznému rozdělení mezi dvěma hlavními skupinami, konkrétně mezi vodními a suchozemskými ptáky. Měkkozobí (Columbiformes) jsou doloženi ve fosilním záznamu již z období pozdního eocénu a papoušci ze spodního miocénu. Papoušci jsou v některých aspektech podobní holubům (*Columba* spp.) a existuje jistá hypotéza, že by s nimi mohli sdílet společné předky (Carroll 1988).

3.2 Kognitivní schopnosti u ptáků

Intelektuální dovednosti krkavcovitých a papoušků jsou sofistikovanější než u jiných skupin ptáků a jsou srovnatelné s primáty (Emery & Clayton 2004b). Předpokládané základy inteligence u ptáků se zdají být podobné těm u primátů. Zahrnují určité aspekty socioekologie, neurobiologie a životní historie vybraných skupin ptáků, jako je socialita, sociální složitost, velká relativní velikost předního mozku a dlouhé vývojové období. Obzvláště krkavcovití a papoušci čelili podobným ekologickým problémům jako primáti, jako třeba neustále proměnlivé prostředí, drsné podmínky a omnivorní způsob potravy (Emery 2006). Ekologický pohled představuje tezi, že kognitivní mechanismy se vyvinuly jako reakce na specifické problémy stanovené ekologickým prostředím, v němž daný druh žije. Každý problém vyžaduje jedinečný proces (Shettleworth 2009). Různé způsoby, jak si zvířata osvojují dovednosti v jejich prostředích, se mohou značně lišit. Z tohoto důvodu behaviorální ekologové navrhli, že inteligence je pouhým součtem speciálních schopností, které se vyvinuly jako odpověď na konkrétní prostředí. Naopak s tím nesouhlasí srovnávací psychologové, kteří poukazují na možnost testování zvířat na jejich schopnosti obecného řešení problémů a asociativního učení (Roth & Dicke 2005). Každý druh tedy obývá určité prostředí, které představuje unikátní výzvy, což vedlo k rozvoji odlišných kognitivních procesů u různých druhů zvířat. Přirozený výběr pak pravděpodobně vedl k evoluci optimálních řešení problémů, kterým druh musel čelit. Jedinci s výhodnými genetickými vlastnostmi mají vyšší pravděpodobnost přežití a reprodukce, což umožňuje předávání těchto vlastností na další generace. Tento proces formuje genetické složení populace podle prostředí, ve kterém žijí jedinci. Kognitivní schopnosti zvířat mohou být odvozeny z poznání, jaké by bylo nejlepší chování (Stephens & Krebs 1986). Shettleworth (2009) používá termín kognice k odkazování na mechanismy, kterými zvířata získávají, zpracovávají, ukládají a jednají s informacemi z prostředí. Nestoři kea (*Nestor notabilis* Gould, 1856) jsou neofilní horský papoušci z Nového Zélandu, kteří jsou dobrým příkladem vynalézavosti, zvědavosti a schopnosti přežít v nehostinných oblastech. Jsou známi svými manipulačními schopnostmi, ale ve volné přírodě se neprokázalo, že by používali nástroje (Auersperg et al. 2011). Tito oportunní papoušci jsou nechvalně známí tím, že při nedostatku potravy, zejména v zimním

období, se uchylují k vykusování tuku z bederní oblasti domácích ovcí (Diamond & Bond 1999). Nejlepším důkazem může být souvislost relativní velikosti mozku (nebo mozkové složky) a míry složitosti chování. Vymyšlení nových metod nebo technik u určitých ptáků není problém. Dá se tedy říct, že existuje významný vztah mezi vysokou mírou inovací a velkou relativní velikostí mozku u krkavcovitých, papoušků, v menší míře i u pár druhů pěvců, anebo například u čeledí jako jsou holubovití, datlovití (Picidae), zoborožcovití (Bucerotidae), sovy (Strigiformes) a sokolovití (Falconidae) (Lefebvre et al. 2002). Další významný faktor hrající důležitou roli ve vývoji inteligence jsou velké individualizované společnosti. Mezi jedinci panuje vzájemné uznávání. Jsou schopni dlouhodobých vztahů a sledují složité sociální vztahy ostatních. Mozek zvládající tyto schopnosti vyžaduje specializované nervové systémy ke zpracování takových typů informací. U primátů existuje silná korelace mezi velikostí neokortexu a velikostí skupiny, totéž platí i pro kytovce (Cetacea) (Humphrey 1976, Dunbar 1992). U ptáků se však složení hejna může během roku měnit, a tak neexistuje žádné srovnatelné kvantitativní měřítko pro velikost skupiny (Burish et al. 2004). Emery (2004) se na toto téma zaměřil a kategorizoval druhy dle toho, jestli mají tendenci žít soliterně (s výjimkou období rozmnožování), v párech, v rodinných skupinách, v malých hejnech (10–50), ve středních hejnech (více než 50) nebo ve velkých hejnech (od 100 do 1 000). Nezaznamenal výrazný rozdíl v relativní velikosti předního mozku napříč různými sociálními kategoriemi, s výjimkou případů, kdy byly různé rodiny anebo řady analyzovány odděleně. Například havrani navazují selektivní párové vazby, avšak mnoho těchto párů sdílí stejné teritorium a mladí jedinci pak tvoří menší skupinky.

Dříve se studium inteligence věnovalo spíše druhům zvířat nejbližší lidem (*Homo spp.*) čili hominidům (Hominidae), a dalším sociálním savcům s velkým mozkem jako jsou kytovci a slonovití (Elephantidae). U ptáků se jako první začali provádět studie u holubů, kuřat (*Gallus spp.*) a křepelek (*Coturnix spp.*). Existuje přes 9 000 druhů ptáků (Carroll 1988), kteří mají přední mozek relativně stejně velký jako lidoopi, žijí taktéž ve složitějších sociálních skupinách a mají dlouhé vývojové období, než se osamostatní (Roth & Dicke 2005). Savci s poměrně většími mozky jsou často považováni za inteligentnější (Roth & Dicke 2005).

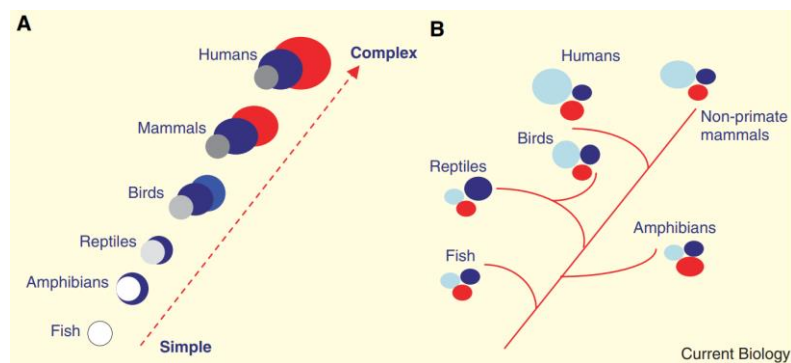
Nejlepším důkazem, že ptáci umí vytvářet abstraktní pojmy byl papoušek šedý (*Psittacus erithacus* Linnaeus, 1758) Alex. Alex byl vycvičen tak, aby byl schopen vyjmenovat více než 100 předmětů. U těchto předmětů dokázal určit jakou mají barvu, tvar či z jakého materiálu jsou, a zda určité předměty mají podobné vlastnosti (Pepperberg 2006). Spíše, než o jazykový talent se jednalo o kognitivní schopnosti. Jazykový talent je schopnost komunikovat s efektivitou a kreativitou pomocí jazyka, což zahrnuje schopnost rychle a přesně rozpoznávat, zapamatovávat si a reprodukovat slova. Kognitivní schopnosti na druhou stranu odkazují na širší spektrum mentálních procesů, včetně vnímání, myšlení, učení, paměti, porozumění a dalších (Pepperberg 1987).

Holubi například vynikají výborným vizuálním rozpoznáváním (Emery & Clayton 2005). Jsou schopni si zapamatovat až 725 různých vizuálních vzorů (von Fersen & Delius 1989), rozlišovat mezi různými styly malby (Emery & Clayton 2005), například mezi kubistickým a impresionistickým (Watanabe et al. 1995), komunikovat pomocí vizuálních symbolů (Lubinski & MacCorquodale 1984) a občas i „lhát“ (Lanza et al. 1982, Munn 1986).

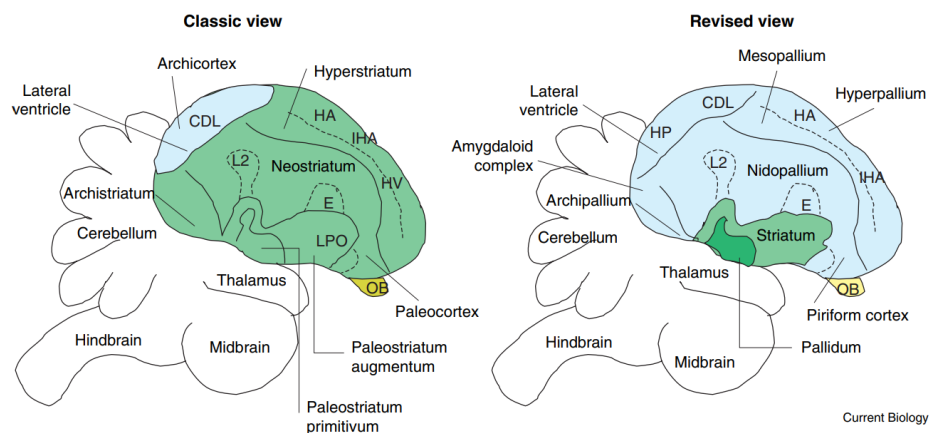
3.2.1 Studium ptačího mozku

Mozek krkavcovitých a papoušků je relativně stejně velký v poměru k velikosti těla jako u šimpanzů (*Pan spp.*), goril (*Gorilla spp.*) či orangutanů (*Pongo spp.*), avšak jsou velmi odlišné struktury. Emery a Clayton (2004a) navrhli, že výše zmíněný hominidi a krkavcovití společně s papoušky mohou představovat případ konvergentní mentální evoluce. Probíhaly u nich podobné mentální procesy se stejným výsledkem, ale jejich mozky se vyvinuly v odlišnou strukturu (Emery & Clayton 2004a). Dříve se věřilo, že šestivrstevný neokortex většiny savců je předpokladem pro komplexní poznání. V minulosti však existovalo přesvědčení, že inteligence ptáků je omezená. Tato domněnka nejspíše vznikla na matoucí terminologii různých oblastí ptačího telencephalonu (předního mozku) (Emery 2006). Ludwig Edinger a další ranní srovnávací neurobiologové spojili Darwinův koncept evoluce s verzí Aristotelovy *Scala naturae*, a představili nový přístup k nomenklatuře založený na naivním předpokladu o lineárním průběhu evoluce, kde každý nový druh je zdokonalením staršího druhu (Jarvis et al. 2005). *Scala naturae* neboli přírodní stupnice, často sloužila k popisu a klasifikaci organismů podle jejich úrovně dokonalosti nebo komplexnosti. Významná postava ve studiích lidské inteligence, Arthur Jensen, tvrdil, že jednodušší organismy by měly být umístěny na dolním konci stupnice, zatímco na vrcholu by měli být primáti. Edinger uplatnil tento přístup k evoluci mozku, přičemž předpokládal, že mozky žijících obratlovců si zachovaly staré struktury. Nové oblasti mozku vznikly buď jako přídavek k těm starším nebo se staré oblasti rozrostly v objemu a složitosti, vytvářející tak nové oblasti. Z tohoto hlediska starší mozky by měly vykazovat jednodušší instinktivní chování, zatímco novější mozky by měly být složitější a být schopné inteligentního chování. Nejstarší oblasti mozku, přítomné u všech obratlovců, byly označeny předponou paleo-, následující starší oblasti jako archi-. Nově vytvořené oblasti mozku, přítomné u druhů blíže vrcholu stupnice, dostaly předponu neo- (Emery & Clayton 2005). Edinger mylně předpokládal, že hlavní část ptačího mozku pochází ze striata neboli bazálních ganglií, které se obvykle zapojují do druhově specifických instinktivních chování. U savců mají bazální ganglia charakteristický pruhovaný vzhled díky průchodu vláken (Jarvis et al. 2005). Části předního mozku ptáků často připomínaly striatum savců, a proto byla většina těchto oblastí pojmenována s kořenovým slovem striatum. Jen málo struktur bylo označeno za odvozené z pallia a byly pojmenovány s kořeny cortex nebo pallium. Pallium označuje konkrétní oblast telencephalonu, přesněji vrchní část mozkové kůry/ kortexu, ležící nad bazálními gangliemi. Pallium je ekvivalentní savčímu neokortexu. Pallium je spojováno s vyššími kognitivními funkcemi, jako je vnímání, myšlení, paměť a učení. Zatímco pallidum je část mozku umístěná v bazálních gangliích. Hraje klíčovou roli v regulaci pohybu a řízení určitých aspektů chování. Mozky vzdáleně příbuzných druhů mají společné základní prvky, které se nacházely u společného předka. I přestože společný předek ptáků a savců žil přibližně před 300 miliony lety, studie současných plazů odhalily, že přední mozek plazů (therapsidů a sauropsidů) má palliální původ. Největší část ptačího telencephalonu tedy není odvozena, jak se dříve domníval Edinger a další, ze striata, ale z pallia, stejně jako tomu je u savců viz obrázek 7. To vyjadřuje koncept homologie, která se používá k popisu podobných struktur nebo orgánů mezi různými organismy, které mají stejný evoluční původ, ale mohou sloužit různým funkcím (Emery & Clayton 2005). Na základě nových poznatků o organizaci mozku ptáků a jeho evolučního vývoje usuzujeme, že pallium

dospělých ptáků představuje přibližně 75 % objemu jejich telencefalonu, což je podobné jako u savců (Jarvis et al. 2005). Koncept Scala naturae byl tedy později překonán moderní evoluční biologií a taxonomií, které kladou důraz na příbuzenské vztahy mezi organismy a jejich diverzitu založenou na evoluční historii a genetických podobnostech. Neměli bychom však předpokládat, že všichni ptáci jsou stejně inteligentní, jen pouze kvůli strukturální podobnosti ptačích mozků se savci. Stejně tak bychom neměli automaticky očekávat inteligenci u všech savců. Obrázek 6 níže (A) znázorňuje Scala naturae, podle které měla evoluce probíhat lineárně a progresivně nahoru. (B) Zobrazuje evoluci v moderní teorii mozku probíhající stromovitě a nové druhy vznikají ze starších předků (Emery & Clayton 2005).



Obrázek 6: Grafické znázornění dvou teorií evoluce mozku (Emery & Clayton 2005).



Obrázek 7: Srovnání starého a nového pohledu na přední mozek ptáků (Emery & Clayton 2005, Jarvis et al. 2005).

Obrázek 7 výše popisuje vlevo starý pohled, kdy světle zelená barva znázorňuje část předního mozku ptáků klasifikována jako odvozená od striata, menší světle modrá část jako pallium. Vpravo je nový pohled na přední mozek ptáků, kdy větší světle modrá část cerebra je nově popsána jako pocházející z pallia, ve srovnání s menším striatem značeným světle zeleně. Pallidum je zbarveno tmavě zelenou (Emery & Clayton 2005, Jarvis et al. 2005). Je již dlouho známým faktem, že větší mozek sám o sobě nezaručuje nutně větší inteligenci (Roth & Dicke 2005). Velikost mozku koreluje s velikostí těla, jelikož mozek má na starosti i regulační a vegetativní funkce. Jednotlivé taxony také žijí v různém prostředí, které má na

jejich těla určité omezení. Porovnávání velikosti mozků, tedy není dobrým ukazatelem inteligence. Jako proměnné je vhodnější použít oblasti mozku, jako je izokortex u savců či nidopallium a mesopallium u ptáků, což jsou části pallia viz obrázek 7 – Nový pohled. Tyto části mozku se u ptáků liší mezidruhově (Emery 2006). Pěvci, zejména vrány (*Corvus spp.*), mají větší nidopallium a mesopallium než zkoumané křepelky a holubi, mohou ho mít až čtyřikrát větší (Emery & Clayton 2005). Prostředí taktéž hraje důležitou roli, což vede k rozdílům u ptáků i v rámci stejné rodiny (Rehkämper et al. 1991). Burish et al. (2004) zjistili významný vztah mezi sociální složitostí a velikostí telencephalonu u ptáků. Nicméně tato analýza pracovala s konkrétní sociální kategorií nazvanou transakční, která zahrnovala druhy projevující složité formy chování, ne vždy však sociální. Příklady takového chování mohou zahrnovat ceremoniální tance, sdílení potravy, vzdušné akrobacie a společenské hry. Avšak tato kategorie se zdá být tautologická, jelikož výběr komplexního chování, které pravděpodobně vyžaduje značné množství mozkové kapacity, zajišťuje logický vztah s velikostí mozku (Burish et al. 2004). Navíc některé druhy zahrnuté do této kategorie jsou solitérní, například datli (Koenig 1996).

Ačkoli jsou mozky primátu a ptáků radikálně odlišné, existují důkazy o spojitých podobnostech mezi nimi, které by mohly vysvětlit jejich podobné chování a chápání. Jednou z analogií může být zpracování vizuálních podnětů. Savčí mozkový kůra je uspořádaná do šesti vrstev (lamel). Toto laminární uspořádání je charakteristické pro některé části mozku, jako je například neokortex u savců. Laminace mozku umožňuje složitější interakce mezi různými oblastmi mozkové kůry a přispívá k jejímu výkonu a funkci. Každá vrstva má své vlastní typy buněk. Na rozdíl od savčího mozku obsahuje ptačí telencephalon shluky buněk, neurony, tvořící jádra a má minimální nebo žádnou laminární organizaci. Část ptačího mozku je přeci jen vrstevnatá, a to oblast Wulst neboli hyperpallium viz obrázek 7 – Nový pohled, nacházející se na dorzálním povrchu telencephala (Medina & Reiner 2000). Například u holubů je tato část menší, zatímco u sov větší (Pettigrew 1979). Tato vrstevnatá část u ptáků je spojena s vizuálními funkcemi, zejména s procesem zpracovávání vizuálních informací. Zdá se tedy, že vizuální informace jsou zpracovávány podobnými cestami v mozku jak u ptáků, tak u savců (Medina & Reiner 2000). Druhou analogií by mohlo být vokální učení. Vokální učení ptáků a savců (například u lidí, kytovců) se nejspíše vyvinulo prostřednictvím analogické neuroarchitektury. Jedná se o podobné strukturální a funkční prvky mozku nalezené u různých taxonomických skupin zvířat, které vykazují analogii ve zpracování informací. Papoušci, kolibříci a zpěvní pěvci Nového světa, jako jsou vrabcovití (Passeridae) a drozdovití (Turdidae) jsou schopni vzácného vokálního učení (Jarvis et al. 2000). U ptáků, kteří nejsou schopni vokálního učení, jako jsou holubi a hrdličky, dochází při vokalizaci k neuronální aktivaci především ve středním mozku a mozkovém kmeni. To naznačuje, že vokalizace těchto ptáků jsou spíše reflexní a vrozené než naučené. V případě ptáků, kteří jsou schopni vokálního učení, se při vnímání volání a vokalizaci pozoruje další neuronální aktivace v oddělených jádrech pro řízení zpěvu v předním mozku. (Emery & Clayton 2005). I když mají určité taxony odlišné evoluční předky a vyvíjely se v odlišném prostředí, vyvinuly si podobné struktury mozku a nervového systému v reakci na podobné životní podmínky a selekční tlaky. Analogie tedy vyplývá z podobných životních podmínek nebo tlaků prostředí, které vedou k podobným anatomickým a fyziologickým adaptacím u různých

druhů. Konvergence se soustředí na samotný proces evoluce, který vedl ke vzniku podobných rysů u různých organismů nezávisle na sobě (Jarvis 2004, Emery & Clayton 2005).

Struktura předních mozků se liší mezi ptáky a savci. Příkladem konvergence nervových systémů u těchto dvou skupin je existence části ptačího mozku ekvivalentní k savčímu prefrontálnímu kortexu. U savců je prefrontální kortex konkrétní část mozkové kůry a je zodpovědný za vyšší kognitivní funkce, jako je například organizace, plánování a flexibilita chování na základě dříve získaných informací (Dalley et al. 2004). Předpokládá se, že druhy vykazující komplexní kognitivní rysy, které jsou řízeny prefrontálním kortexem, by měly mít funkčně ekvivalentní oblasti v telencephalonu u ptáků. Nejpřesvědčivější možností je kaudolaterální nidopallium (caudolateral nidopallium – CDLN). Jedná se o část mozku ptáků, která má strukturální podobnosti s prefrontálním kortexem savců a je spojena s vyššími kognitivními funkcemi (Reiner 1986). Tehdy jediné úkoly, které byly dosud ovlivněny jak lézemi prefrontálního kortexu, tak CDLN, jsou úkoly pracovní paměti vyžadující krátkodobé uchování a manipulaci s informacemi v mysli za účelem dokončení úkolu. Ostatní složitější úkoly, jako například přepínání pozornosti, zatím nebyly u ptáků testovány. Nejčastěji zkoumaným druhem ptáků je holub (Saxe et al. 2004). Například u holubů neurobiologické studie odhalily podobnosti v konektivitě, neurochemii, neurofyzilogii a funkci, které jsou podobné s prefrontálním kortexem u savců (Mogensen & Divac 1993). I když jsou holubi talentovaní, nevykazují stejné formy komplexního poznávání jako ptáci s většími předními mozky a větším nidopalliem (Saxe et al. 2004).

Mezi jednotlivými druhy ptáků existují významné rozdíly ve velikosti mozku. Druhy ptáků, které tráví většinu času svého života létáním mají tendenci mít významně menší telencephalon než ostatní nemigrující druhy (Burish et al. 2004). Létaví ptáci si tedy nemohou dovolit moc velký mozek kvůli udržení lehké hmotnosti. Jedna z možností, jak nejefektivněji využít dostupný mozkový prostor je zvýšení počtu neuronů při současné redukci jejich spojovací hustoty (Striedter 2006). Tento proces minimalizuje redundanci neboli opakování či nadbytečnost spojení mezi neurony, a zefektivňuje přenos informací v mozku, což může vést k vyšší efektivitě při zpracování informací. Tím pádem jsou zachovány či dokonce zlepšeny kognitivní schopnosti bez zvětšování fyzické velikosti mozku (Watts & Strogatz 1998). Tento typ modularity byl popsán v mozcích velkých savců, zejména ve vizuálním systému šelem (Carnivora) a primátů. Modularita znamená, že mozkové funkce jsou organizovány do oddělených a specializovaných jednotek neboli modulů. Tyto moduly mohou být odpovědné za specifické funkce, jako je například zpracování zvuků, vizuální percepce nebo kontrola pohybu. Modularita umožňuje mozku efektivněji řešit různé úkoly tím, že izoluje specifické procesy do oddělených oblastí, což může zlepšit rychlost, spolehlivost a specializaci výkonu mozku (Young 1992). Roth a Dicke 2005 popsali faktory lépe korelující s inteligencí jako je počet palliálních/ kortikálních neuronů a vysoká rychlost vedení palliálních vláken, které jsou základem pro rychlé zpracování informací. Palliální neurony nacházející se v mozkové kůře mají vysoký stupeň specializace a jsou zapojeny do komplexních mozkových sítí (Roth & Dicke 2005). Uvažuje se o tom, že krkavcovití a papoušci mají v předním mozku větší počet neuronů a vyšší hustotu neuronů ve srovnání s holuby. Zvýšený počet neuronů by měl být specifický pro ty oblasti předního mozku ptáků, které jsou funkčně a vývojově ekvivalentní neokortexu primátů, tedy nidopallium a mesopallium (Emery 2006). Vzhledem k tomu, že mají ptáci obvykle mnohem menší buňky než savci (Olmo 1983), což je spojeno s vyšší

hustotou uspořádání, může to vést k mnohem vyššímu počtu palliálních neuronů u krkavcovitých ptáků ve srovnání se savci se stejnou velikostí mozku nebo kůry (Roth & Dicke 2005). Papoušci vykazují nejvyšší počty telencefalických neuronů (Olkowicz et al. 2016, Kverková et al. 2022) a značně zvětšené mediální spiriformní jádro, které funguje jako rozhraní mezi palliem a cerebellum, umožňující vylepšenou motorickou kognici (Gutiérrez-Ibáñez et al. 2018).

3.2.2 Pohled na ptačí kognici z lidské perspektivy

Testem, na kterém se kognice u jednotlivých ptáků sleduje nejčastěji, je obrácená diskriminace (z angličtiny a successive discrimination reversal task). Jedná se o dva podněty, které jsou rozlišovány na základě náhodnosti, podnět číslo 1 (označen jako S+) vede k odměně, zatímco podnět číslo 2 (S-) nevede. Poté co se ptáci naučí rozlišovat mezi těmito dvěma podněty jsou podmínky obráceny. Mezi jednotlivými druhy ptáků byly jasné rozdíly. U složitějších problémů začínají kuřata, křepelky a holubi selhávat. Dalším klasickým testem při zkoumání inteligence mezi druhy je podobná analýza zaměřená na podněty odlišné barvy, ale stejného tvaru. Například ptáci jsou trénováni rozlišovat mezi dvěma čtvercovými podněty, volba červeného čtverečku vede k odměně, zatímco volba modrého čtverečku k odměně nevede. Pokud zvíře reaguje na červený čtvereček a je odměněno, pokračuje ve výběru stejného podnětu. Když se barvy čtverců změní a zvíře tak nemá znalosti o vhodných možnostech odměny, může reagovat pouze náhodně (Gossette et al. 1966). Cílem těchto dvou testů je zkoumat schopnost zvířat přizpůsobit se novým podmínkám a adaptovat se na změny v prostředí. Umožňují zkoumat kognitivní flexibilitu a adaptabilitu zvířat. Holubi se tyto problémy učí velmi pomalu a nemohou se přenést na nové sady podnětů, zatímco krkavcovití zlepšují výkonnost napříč pokusy (Wilson et al. 1985).

Učení vzhledem je charakterizováno jako náhlá produkce nové adaptivní odezvy, která vychází z náhlé adaptivní reorganizace zkušenosti. V těchto testech zvíře nemá předem možnost vyzkoušet si metodu pokus a omyl (Emery 2006). Klasickým příkladem je tahání za provázky, na kterých může být připevněna odměna. Tahání za provázek není pro ptáky problém. Potrava zavěšená na bidýlku pomocí provázku, kterou ptáci získají tak, že za provázek tahají a pak na něj šlápnou, aby zabránili jeho pádu. Krkavci a papoušci tento úkol zvládají bezchybně. Jedná o spontánní řešení problémů. Přestože tyto úkoly se u ptáků studii již dlouho, stále neznáme přesné kognitivní procesy, které ptáci používají k řešení tohoto problému. Hypotéza vzhledu navrhuje, že ptáci vytvářejí mentální modely svého budoucího chování, což znamená, že si dokážou představit důsledky svého chování (Taylor et al. 2012).

Dalším testem je tranzitivní inferenze, což představuje formu inferenčního uvažování nebo odvozování souvislostí, například ze smyslových vjemů. U společenských zvířat se předpokládá schopnost vyvozovat závěry o relativním postavení jiných jedinců v hierarchii. Tato schopnost je známá také jako přechodné odvozování souvislostí. Testy tranzitivní inferenze probíhají tak, že zvíře vybírá mezi dvěma podněty a je motivováno odměnou. Postupně se podněty mění, přičemž jeden podnět z předešlého testu zůstává a je odměněn a druhý je nově přidán bez odměny. Například se začíná s podněty A a B, poté B a C, a následně C a D. Poté se zvířeti představí nová kombinace, jako například B a D, a zvíře by mělo usoudit, že B je cennější než D. Holubi s tímto testem nemají problém, avšak zjištěno

bylo, že problém neřeší uvažováním, nýbrž pomocí asociativního učení. Tento test se často používá k porovnání druhů ptáků ze stejné skupiny, ale z jiné části světa či prostředí. (von Fersen et al. 1991).

Jedním z prvních výzkumů zaměřených na numerickou kompetenci u ptáků byla studie provedená v 50. letech 20. století Koehlerem (Emery 2006). Ptákům byly předkládány karty s nakresleným počtem teček a dvě menší krabice. Jedna z krabic měla na sobě stejný počet předmětů jako bylo teček na kartě, v ní byla schovaná odměna, zatímco druhá krabice měla vždy jiný počet předmětů. Havrani a papoušci šedí tento úkol zvládali obstojně a dokázali se naučit otevírat krabice až s 6 předměty. V další části pokusu měli vybrat určitý počet krabic s předměty podle čísla na kartičce, aby součet předmětů na krabicích odpovídal číslu na kartičce. Jakmile otevřeli správný počet krabic a snědli schovanou odměnu, museli přestat otevírat krabice (Koehler 1950). Studie provedené u šimpanzů ukázaly srovnatelné výsledky (Boysen & Berntson 1989). Papoušek šedý Alex, již dříve zmíněný v práci, byl také schopný numerické kompetence. Dokázal spočítat předměty na podnose nebo vybrat určitý počet předmětů s podobnými vlastnostmi. Například uměl spočítat klíče ležící mezi kusy dřeva. Byl schopen se zaměřit na barvu a tvar předmětů. Z pěti typově odlišných předmětů na podnose, které byly ve větším počtu, uměl spočítat pouze ty předměty, na které byl tážán (Pepperberg 1994).

Důležitou schopností pro mnoho zvířat, zejména pro druhy ukládající potravu a pro predátory, je objektová percepce. Jde o schopnost vnímat existenci předmětu i když není přímo v zorném poli pozorovatele. Studium této vlastnosti se dá rozdělit do 6 fází, tento model se používá i u malých dětí. V první fázi pták objekt vidí a u druhé fáze ho začíná sledovat v pohybu. Ve třetí fázi se objekt již částečně skrývá. Ve čtvrté fázi je objekt zcela ukrytý a pták si umí vytvořit mentální reprezentaci objektu neboli pamatuje si místo schované potravy. V páté fázi je schopen představovat si pohyb objektu, který je viditelný a předpovídá, kam by se objekt mohl pohybovat. U šesté fáze je schopen reprezentovat pohyb objektu, který není viditelný (Sherry et al. 2013). Straky (*Pica* spp.), které si v přírodě schovávají potravu, si místo potravy ukládají do mezipaměti. Straky byly schopné dosáhnout až šesté fáze (Pollok et al. 2000). V jiné vývojové studii byl africký papoušek šedý schopen dosáhnout čtvrté fáze v 9–16 týdnech, páté fáze v 17.–20. týdnu a šesté fáze ve 21.–33. týdnu (Pepperberg et al. 1997). Pro srovnání hrdlička kroužková (*Streptopelia risoria* Linnaeus, 1758) byla schopna dosáhnout úspěšnosti v úkolech pouze do čtvrté fáze (Dumas & Wilkie 1995).

3.2.3 Adaptivní specializace

Pro vývoj kognitivních schopností bylo nutné, aby existovaly sociálně ekologické problémy, kterým zvířata musela čelit a nebylo možné je vyřešit metodou pokus-omyl či vrozenými reakcemi (Kamil 1987). Sociálně-ekologické problémy mohou zahrnovat nedostatek potravy, složité sociální interakce s ostatními jedinci ve skupině (Dunbar 1998, 2009), využití nástrojů (van Lawick-Goodall 1971), extrakce potravy ze skořápek a jiných obalů (Emery 2006), změny v prostředí nebo predace. Tyto situace vyžadují od zvířat schopnost flexibilně reagovat na nové podmínky, učit se z chyb a přizpůsobovat své chování podle okolností. Takové prostředí podněcuje rozvoj kognitivních schopností, jako je paměť, učení se nových dovedností, rozpoznávání vzorců a řešení problémů. Předpokládá se, že

určité klíčové faktory pro rozvoj inteligence u primátů přispěly ke vzniku inteligence i u ptáků (Dunbar 1998, 2009). Mentální nebo behaviorální flexibilita je dobrým měřítkem inteligence u zvířat, protože umožňuje objevovat nová řešení, která nejsou běžnou součástí jejich přirozeného chování (Roth & Dicke 2005).

3.2.3.1 Prostorová paměť

Důležitou roli pro prostorovou paměť hraje hipokampus u všech skupin obratlovců (Colombo & Broadbent 2000). Obzvláště výrazný je tento vztah u druhů, které si na delší čas schovávají potravu. Platí to hlavně pro čeledi sýkorovití (Paridae) a krkavcovití (Healy & Krebs 1996). Brodin a Lundborg (2003) uvažují o tom, že by takové silné korelace mohly již vymizet.

Mnoho ptáků si schovává potravu, aby ji v budoucnu mohli využít (Sherry 1985), proto musí být schopni ukládat a zpracovávat různé typy informací, a to i současně (de Kort et al. 2006). Ukládání takového množství informací do mezipaměti v různých kontextech může vyžadovat různé kognitivní schopnosti (Emery 2006). Například pěvec jménem ořešník americký (*Nucifraga columbiana* A. Wilson, 1811), který žije vysoko v horách je schopný si uložit až 30 000 semenek borovic na různá místa na rozsáhlém území až po dobu šesti měsíců, což vyžaduje vysokou úroveň dlouhodobé paměti (Balda & Kamil 1992). Zato sojka západní (*Aphelocoma californica* Vigors, 1839) ukládá méně potravy, která se ale liší různou dobou spotřeby (Clayton et al. 2001). Studie zaměřující se na paměť sojek západních zjistila, že jsou schopné si zapamatovat několik potravin s různou dobou spotřeby, a proto zprvu upřednostňují vyhledání potravy s kratší dobou trvanlivosti. Sojky (*Garrulus* spp.) se naučily, že červi degradují po 124 hodinách a méně preferované arašídové jsou trvanlivé, proto ze začátku vyhledávali červy a po 124 hodinách se zaměřili na vyhledávání arašídů. Tito ptáci si tedy pamatují nejen místo uložení potravy, druh potravy, ale i relativní čas od doby, kdy daná potrava byla uložena do skrýše (Clayton & Dickinson 1999).

Jsou dvě hypotézy, jak si tito ptáci dokážou zapamatovat každé místo, kde si schovali svou potravu. Jedna z možností je, že pták si v hlavě vytváří snímek každého místa, kde si, co uložil. Je to však dost neefektivní metoda, obzvláště při změnách prostředí (Kamil et al. 1999). Druhou možností je, že ptáci využívají vizuální vodítka, mohou to být orientační body či uspořádání více orientačních bodů, které pak dovedou k místu úkrytu (Gould-Beierle & Kamil 1999). Sojky evropské (*Garrulus glandarius* Linnaeus, 1758) využívají spíše vysoké orientační body, které byly blízko skrytých míst s potravou, než menší a vzdálenější orientační body (Bennett 1993). Vander Wall (1982) zjistil, že ptáci i vypočítávají vzdálenost mezi místem úkrytu potravy a orientačním bodem.

Při schovávání potravy si ptáci také musí být vědomi sociálního kontextu místa, kde potravu uložili, zejména druhy žijících v okolí, protože hrozí možnost kleptoparazitismu neboli krádeže uložené potravy (Vander Wall 1990). Krkavcovití jsou schopni pozorovat jiné jedince svého druhu při ukládání potravy a zapamatovat si místo, kde byla cizí potrava uložena (Clayton et al. 2001). Ptáci, kteří potravu právě ukládají, musí být ostražití. Jakmile zpozorují, že je jiný pták sleduje, počkají, dokud neodejde, nebo na dané místo uloží kamínek nebo vůbec nic, aby zmátli potencionálního zloděje (Heinrich & Pepper 1998). Někteří ptáci

svou potravu přemísťují, a to v případě, že při úschově byl přítomen cizí pták. V takové situaci se pták, který si potravu schovával, na ono místo co nejrychleji vrací a předmět uloží na místo nové (Emery & Clayton 2001). Emery a Clayton (2001) dále o sojkách západních zjistili, že toto opětovné ukládání potravy se objevuje pouze u ptáků, kteří již měli zkušenosti s krádeží potravy. Tato schopnost porozumět myšlenkám, představám, cílům a emocím jiných jedinců, které se mohou lišit od našich vlastních, se nazývá teorie mysli.

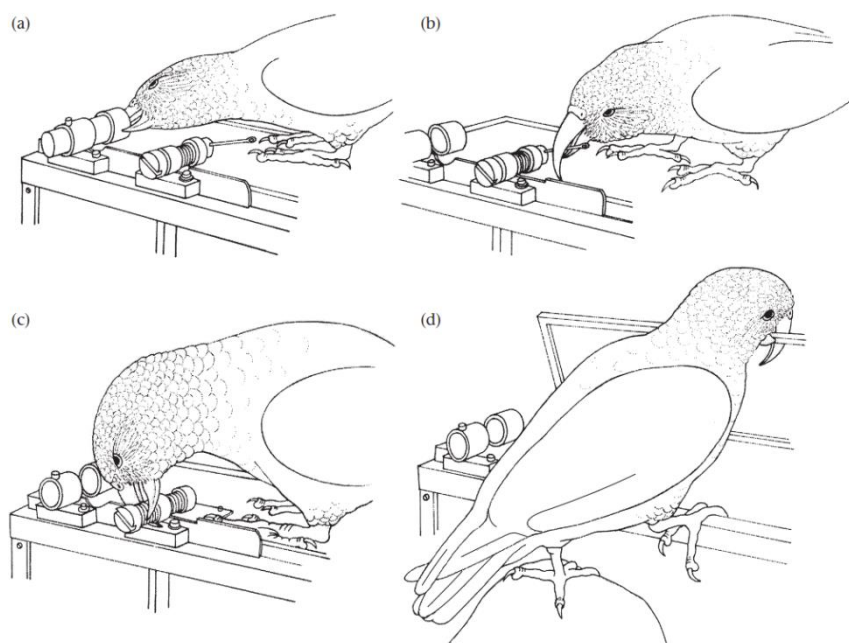
3.2.3.2 Sociální učení

Typ sociálního učení se zaměřuje na klasifikaci různých forem učení do kategorií. Mezi tyto typy patří například stimulační nebo místně zvýrazňující efekt, kdy se jedinec při pozorování jiného ptáka zaměří na určitý aspekt či místo v prostředí, což mu napomáhá pochopit a zapamatovat si danou činnost. Dalšími typy může být pozorovací podmiňování, napodobování cílů a imitace. Při pozorovacím podmiňování může jedinec začít vykazovat určité chování nebo reakce na základě pozorování druhých, aniž by byl záměrně učen nebo se rozhodl imitovat. Týká se procesu vytváření nového chování na základě pozorování. Napodobování cílů je pojem, kdy jedinec sleduje cíl činnosti jiného jedince a snaží se daný cíl napodobit pomocí vlastních metod nebo technik. Naopak, u imitace si jedinec aktivně uvědomuje chování druhého a rozhoduje se ho napodobit (Whiten & Ham 1992) (Lefebvre 1995). Ve volné přírodě bylo sociální učení studováno především s ohledem na potravní chování, tj. jak najít potravu, jaká potrava je vhodná a jak se k ní dostat. Známým případem sociálního učení byly i sýkory modřínky (*Cyanistes caeruleus* Linnaeus, 1758), které se koncem 40. let 20. století naučily otevírat láhve s mlékem, aby se dostaly ke smetaně nacházející se pod víčkem láhve (Sherry & Galef 1990, Lefebvre 1995). Tato sociální učení by se dalo interpretovat spíše jako lokální vylepšení než jako imitace. Lokální vylepšení (local enhancement) popisuje, jak jedinec zlepšuje či mění své chování na základě pozorování ostatních jedinců žijících ve stejné geografické oblasti (Lefebvre 1995). Lefebvre (1995) naznačuje, že sociální učení má vliv na šíření nového chování, mezi sýkorkami i jinými ptáky, a je klíčové při adaptaci na nové podmínky a zdroje potravy v prostředí.

Formy sociálního učení se zabývají konkrétními způsoby, jak se toto učení projevuje v praxi. U ptáků byly zkoumány dvě formy vokální mimika a motorická imitace. Například samci pěvců kopírují zpěv svých otců (Catchpole & Slater 2008). Některé druhy ptáků jsou schopny napodobovat vokalizaci jiných ptáků, zvuky různých věcí či dokonce i lidskou řeč. Dobrymi imitátory jsou například špačkovití (Sturnidae), lyrochvostovití (Menuridae) a papoušci, obzvláště papoušek šedý (Kumar 2003). Vzhledem k tomu, že je málo důkazů hlasové imitace u primátů, je motorická imitace vhodnější pro srovnání mezi ptáky a primáty (Zentall 2004). Bylo realizováno mnoho studií o napodobování motoriky u ptáků, ale pouze papoušek šedý a vrána novokaledonská (*Corvus moneduloides* Lesson, 1831) vykazovali úspěšnost (Moore 1992).

Bylo prokázáno, že jak primáti, tak i někteří ptáci, zejména papoušci, jsou schopni se dostat k potravě i přes tvrdé slupky a skořápky (Emery 2006). Huber et al. (2001) prováděli různé studie s nestory kea, kdy se zaměřili na sociální učení a na vliv průzkumu a manipulace. Skupinka mladých nestorů měla možnost pozorovat zkušenějšího a trénovaného jedince svého druhu neboli demonstrátora, jak získává potravu umístěnou uvnitř boxu. Následně měli za

úkol postup zopakovat. Víko boxu mohlo být otevřeno (d) až poté, co byly sundáno zajištění, bylo potřeba vytáhnout kolík (a), kovovou závlačku (sponku) ze šroubu (b), a nakonec vytáhnout šroub (c) viz obrázek 8. Například pták Blue-Blue byl vybrán, jelikož před experimentem se projevil jako nejmanipulativnější a nejzvědavější jedinec ve skupině. Demonstrátoři byli trénováni metodou postupné aproximace k úkolu. Aproximace v tomto ohledu zahrnovala použití různých metod nebo úloh, které přibližují schopnosti ptáků v řešení problémů nebo projevují jejich kognitivní schopnosti. Přestože pozorovatelé selhali při úplném otevření boxu, a tedy i při získání odměny v prvních pokusech, později měli větší tendenci prozkoumávat a zlepšili se v postupu otevírání. Ačkoli jejich počáteční pokusy byly neúspěšné, zdálo se, že jejich zlepšená efektivita při odemykání boxu reflektovala získání určitého funkčního porozumění úkolu prostřednictvím pozorování. Naznačuje to tedy silný vliv sociálního učení. Vytrvalost pozorovatelů při zkoumání objektu byla výrazně vyšší než u kontrolní skupiny, která neměla možnost demonstrátora pozorovat (Huber et al. 2001).



Obrázek 8: Schéma zachycující postupy samce nestora Blue-Blue při otevírání boxu. (Huber et al. 2001).

Sociální chování je považováno za jeden z předpokladů pro vývoj kognitivních schopností. Lze předpokládat, že sociální druhy budou vykazovat lepší sociální učení než druhy nesociální (Emery & Clayton 2004b). Další studie porovnávala ve dvou úkolech sojku modrou (*Gymnorhinus cyanocephalus* Wied-Neuwied, 1841), která je sociální, a ořešníka amerického, který neprojevuje výrazné společenské chování. V prvním úkolu měl jedinec odstranit víko z boxu a dostat se k potravě. Ve druhém úkolu byly již dva boxy s odlišnou barvou, z nichž jen jeden obsahoval potravu. Ve studii byl opět demonstrátor. Část ptáků měla možnost demonstrátora pozorovat a část ne, ta měla na úkol přijít sama. Sojky modré byly v obou úkolech úspěšnější po sociálním učení oproti individuálnímu učení. U ořešníka amerického nebyl žádný rozdíl mezi sociálním a individuálním učení. Výsledky studie podporují myšlenku, že sociální učení je adaptivní specializace pro sociální život u sojek modrých (Templeton et al. 1999).

3.2.3.3 Používání nástrojů

První použití nástroje bylo popsáno u šimpanzů (van Lawick-Goodall 1971). U ptáků, primátů a dalších zvířat co používají nástroje existuje určitá polemika o tom, do jaké míry tyto druhy rozumí práci s nástroji a důsledkům jejich používání. Mnoho ptáků používá či vyrábí nástroje. Používání nástrojů je definováno jako využití externích fyzických objektů namísto vlastního těla k rozšíření fyzického vlivu. Avšak některé příklady používání nástrojů u ptáků nesplňují tyto kritéria (Emery & Clayton 2004a). Jedná se například o supi mrchožravé (*Neophron percnopterus* Linnaeus, 1758), kteří rozbíjejí vajíčka hozené z výšky o kameny (van Lawick-Goodall & van Lawick-Goodall 1966) nebo vrány americké (*Corvus brachyrhynchos* C. L. Brehm, 1822) v Kalifornii v USA, které otvírají vlašské ořechy tím, že je shazují z velké výšky na cesty s tvrdým povrchem. Vrány americké reagují na přítomnost jiných vran snížením výšky pro shazování ořechů, což naznačuje citlivost vran na riziko kleptoparazitismu (Cristol & Switzer 1999). Dalším zajímavým příkladem jsou vrány černé (*Corvus corone* Linnaeus, 1758) ze severu Japonka, které využívají automobily jako bezpečný nástroj k otvírání ořechů. Vrány nechávají ořechy na přechodu pro chodce a čekají, dokud se na semaforech nerozsvítí červená, aby si pak následně mohly dojít pro otevřený ořech (Nihei & Higuchi 2001).

Mezi volně žijícími ptáky, kteří nástroje využívají a zároveň vyrábí patří například pěnkavka bledá (*Camarhynchus pallidus* Sclater & Salvin, 1870) z čeledi tangarovití (Thraupidae) z galapážských ostrovů (Tebbich et al. 2001, Burns et al. 2014), vrána novokaledonská žijící v jižním Pacifiku na ostrově Nová Kaledonie (Hunt 1996, Taylor et al. 2009) a vrána havajská (*Corvus hawaiiensis* Peale, 1848). Je pozoruhodné, že oba druhy obývají vzdálené ostrovy a sdílejí neobvykle rovné zobáky a větší binokulární překrytí než ostatní vrány, což jsou považovány za specifické morfologické adaptace umožňující použití nástrojů (Troscianko et al. 2012, Rutz et al. 2016). Kakadu Goffinův (*Cacatua goffiniana* C. S. Roselaar & Michels, 2004) je však jediným papouškem, o kterém je známo, že ve volné přírodě používá sofistikované nástroje tento kakadu taktéž obývá izolované indonéské souostroví (O'Hara et al. 2021). Vrány i pěnkavy si vyrábí nástroje z větviček a jiných částí rostlin, kterými se pak snaží získat potravu, nejčastěji hmyzí larvy, z různých štěrbin (Taylor et al. 2009). U pěnkav ve voliérách se zkoumalo, jestli se používání nástrojů učí sociálně nebo individuálně metodou pokus-omyl. Bylo zjištěno, že využívání nástrojů u pěnkav je nezávislé na sociálním učení a jedná se spíše o učení zapříčiněné nehostinnými podmínkami (Tebbich et al. 2001). Pěnkavy, co umí nástroje ovládat, žijí v suchém a drsném prostředí oproti pěnkavám z vlhčího habitatu, které nástroje nevyužívají (Tebbich et al. 2002).

U vran novokaledonských se zjistilo, že dokáží vyrobit dva typy nástrojů. Každý typ nástroje má vlastní funkci. Pomocí prvního typu tvořeného listem vrány zjišťují přesnou polohu kořisti a druhým typem, větvičkou se zahnutým koncem, se snaží dostat hmyzí larvy z děr (Hunt 1996). Při výzkumu měly tyto vrány za úkol dostat potravu z průhledné trubice za použití dostatečně dlouhého klacíku. Na výběr měly vždy různě dlouhé a široké klacíky, ale jen určitá velikost pomohla ptákovi se dostat úspěšně k potravě. Tyto znalosti se šíří mezi dalšími vránami prostřednictvím sociálního učení (Chappell & Kacelnik 2002) a lze naznačit, že podobně jako u šimpanzů, používání nástrojů vran je součástí jejich kultury (Emery & Clayton 2005).

Byly provedeny podobné studie s čeledí pěnkavovití (Fringillidae). Jako první úkol ptáci dostali klacík s trny, kterých se museli zbavit, aby se následně mohli dostat do trubice a získat potravu. Druhý úkol byl podobný jako již u dříve zmíněných vran. Měli tedy na výběr více různých klacíků ke splnění úkolu. Nebyly zjištěny žádné důkazy o tom, že by ptáci zúčastnění výzkumu vybrali správnou velikost nástroje, nicméně všichni byli úspěšní při získání potravy (Chappell & Kacelnik 2004).

Dalším zajímavým příkladem ze studie novokaledonských vran je jejich schopnost zpracovat materiál do funkční podoby, kupříkladu kovový drát přeměnit na háček. Tento nově utvořený háček pak vrány využily při vytažení kyblíku s potravou. Pro vytvoření takového háčku musí vrána nejdříve pochopit, jak se dostat k potravě a následně použít dostupné předměty k vytvoření nástroje. V daném úkolu musely vrány vytvořit háček svírající určitý úhel, jinak nebylo možné kyblík vytáhnout. Je patrné, že pouze 3 z 10 háčků měly správný úhel na vytažení potravy (Weir et al. 2002).

3.3 Vývoj ptačí inteligence

Jako jeden z prvních průkopníků teorie evoluce byl britský přírodovědec Charles Darwin (Kutschera 2009). Jeho nejznámějším dílem je kniha „O původu druhů“ (Darwin 1859). V této knize Darwin představil svou teorii přirozeného výběru, která vysvětluje, jak se druhy vyvíjeli. Podle Darwinovy teorie přirozeného výběru v přírodě existuje konkurence mezi jedinci

o zdroje a přežití. Ti jedinci, kteří mají určitou vlastnosti adaptace na své prostředí, mají větší pravděpodobnost přežití a reprodukce. Tyto vlastnosti jsou pak přenášeny na další generace, což postupně vede k akumulaci změn a vzniku nových druhů (Darwin 1859). Dobrým příkladem jsou „Darwinovy pěnkavy“, drobní ptáci patřící do čeledě tangarovití (Thraupidae) podčeleď Geospizinae, obývající různé ostrovy, se vyvinuli z jedné původní populace, která dorazila na Galapážské souostroví před přibližně 2 až 3 miliony lety. Ostrovy poskytují významný zdroj důkazů evoluce, neboť mnohé z nich jsou mladé a obsahují pouze omezený počet druhů, což umožňuje jasně pozorovat evoluční adaptace a rozmanitost druhů. Byly zdokumentovány podobné příklady evoluční diverzifikace na ostrovech po celém světě (Losos & Ricklefs 2009).

Hlavním výzvou pro Darwinovu evoluční teorii bylo poskytnout vysvětlení o vývoji lidské inteligence ve své knize „Původ člověka“ (Darwin 1871), kde předložil důkazy o inteligenci nelidských předků, která připomíná tu lidskou (Kutschera 2009). Darwin poukázal například, že zvířata imitují, používají nástroje a komunikují pomocí zvuků, což naznačuje možný vývoj k jazyku. Argumentoval, že rozdíl mezi lidskou a ne-lidskou inteligencí spočívá ve stupni, ne v druhu, tím podtrhl, že inteligence není pouze lidským privilegiem (Kutschera 2009). Romanes, Darwinův společník, v své knize „Zvířecí inteligence“ (Romanes 1882) dále představil řadu příkladů inteligentního chování zvířat. Jednu z prvních nejlivnějších studií provedl Edward Thorndike, jehož práce ho dovedla k tomu, že zvířata se učí prostřednictvím procesu pokus-omyl (Macphail & Bolhuis 2001).

Kognitivní schopnosti se nevyvinuly u všech ptáků na stejné úrovni. Některé skupiny ptáků, jako jsou krkavcovití a papoušci, lze přirovnat k hominidům (Emery & Clayton 2004a). Ptáci i savci oproti plazům, či obojživelníkům mají nedávnou vysokou míru společné

anatomické evoluce. Moderní ptáci a savci se objevili zhruba asi před 65 miliony let. Evoluční vývoj mezi ptáky je znázorněn například u pěvců, kteří se objevili ve fosilních záznamech přibližně před 3,75 milionu lety. Tento vývoj je srovnáván se savci, kteří se ve fosilních záznamech v průměru objevili zhruba před 6,5 miliony lety a ještěři a obojživelníci před 20 až 26 miliony let (Wyles et al. 1983). Nejstarší fosilie krkavcovitých v Evropě se odhadují na asi 20–25 milionů let (Goodwin 1986). Hope (1989) naznačoval, že původ krkavcovitých je lokalizován do Střední Asie v západní malajské oblasti. Podle Ekman a Ericson (2006) se krkavcovití vyvinuli v australsko-papuánské oblasti asi před 14 miliony lety v deštných pralesích, což otevírá nové pohledy na jejich evoluční historii.

Evropské a severoamerické sojky se specializují na ořechy a žaludy. Žijí v lesnatém prostředí, ve kterém žili i podobní primitivní krkavci, což by mohlo naznačovat jejich blízkou příbuznost. Naopak, straky, vrány, havrani a krkavci začali více preferovat otevřená prostředí. Stali se méně závislími na semenech, více omnivorními a mobilnějšími, což jim umožňovalo rozšířit se do většiny oblastí světa. Část krkavcovitých prošla novějším evolučním procesem, a to by mohlo vysvětlit jejich neobvyklé kognitivní schopnosti ve srovnání s ostatními ptáky. Obdobně rozvinuté kognitivní schopnosti se vyvinuly i u primátů před 5-10 miliony let ve srovnání s ostatními savci (Emery 2006).

Nejstarší známá fosilie papouška (*Archaeopsittacus verreauxi* A. Milne-Edwards, 1870) nalezená ve Francii byla datovaná asi před 30 miliony let do svrchního oligocénu nebo spodního miocénu (Miyaki et al. 1998, Forshaw 2010). Nejstarším zástupcem moderního rodu je papoušek (*Conuropsis fratercula* Wetmore, 1926) datován přibližně před 20 miliony lety, do svrchního miocénu, nalezen v USA (Miyaki et al. 1998, Forshaw 2010). Druhy papoušků z Neotropické oblasti tvoří dvě monofyletické skupiny, a to na druhy s dlouhým a krátkým ocasem. Rozdělení u druhů s dlouhým ocasem lze datovat do období pozdního oligocénu a raného miocénu, kdy paleoenvironmentální změny pravděpodobně ovlivnily tuto diverzifikaci. Oddělení mezi druhy s dlouhým ocasem z Nového světa a australskými druhy nastalo během přechodu křídly a třetihor, kdy se Jižní Amerika a Austrálie vzdalovaly od Antarktidy. Rozdíl je rovněž patrný v jejich specifickém chování: papoušci s dlouhými ocasy často obývají střední vrstvu stromů a často slétávají dolů na zem za potravou, zatímco papoušci s krátkými ocasy preferují horní korunu stromů a za zem skoro nikdy neslétávají (Miyaki et al. 1998). Větší diverzifikace papoušků se pravděpodobně stala při oddělení papoušků afrických a papoušků z Jižní Ameriky, což bylo tak před 2 miliony let (Smith 1975). Dalo by se tedy říci, že nedávné evoluční změny u určitých skupin zvířat by mohly vysvětlit zvýšené kognitivní schopnosti (Emery 2006). Wyles et al. (1983) položili hypotézu, že u vyšších obratlovců je chování hlavní hnací silou evoluce na organismální úrovni než změna prostředí.

Ne však všichni ptáci a savci vykazují vyšší kognitivní schopnosti. Zdá se, že inteligence u papoušků, krkavcovitých a primátů mohla vzniknout konvergentní evolucí, vyvolanou potřebou řešit podobné sociální a ekologické problémy. Konvergentní evoluce je evoluční proces, ve kterém si nepříbuzné organismy vyvinou podobné morfologické, behaviorální nebo fyziologické vlastnosti v důsledku přizpůsobení se podobným životním podmínkám nebo selekčním tlakům nezávisle na sobě (Emery & Clayton 2004ab, Clayton & Emery 2005, Emery & Clayton 2005). Z moderní neuroanatomie se zdá, že mozkové struktury ptáků a savců se mohly vyvinout při řešení pro podobných problémů, což naznačuje

konvergentní vývoj v mentální i neuronální oblasti (Emery & Clayton 2005). V době pozdního miocénu až pliocénu, kdy se tyto taxony nejvíce vyvíjeli, došlo k velké environmentální a klimatické variabilitě a nestabilitě. Tento tlak je přiměl se přizpůsobit a změnit své strategie při hledání potravy. Naučili se extrahovat potravu z obalů, rozšířili si svůj jídelníček o masovou složku a stali se tak inovativními omnivory (Lefebvre et al. 1997, Reader & Laland 2002). Ekologické podmínky měly vliv na organizaci sociální skupiny těchto taxonů (Potts 2004) a předpokládá se podobný scénář pro evoluci kognice. Určité předpoklady korelují s vývojem složité kognice, jako je různorodé prostředí, všežravá strava, inovativní chování, sociální struktura skupiny, dlouhé vývojové období, delší délka života a relativně velká velikost mozku. Tyto předpoklady, které se vyskytují u primátů, lze pozorovat například u již zmíněných krkavcovitých, papoušků, ale i u kytovců, slonovitých a hyenovitých (Hyaenidae). Co je však zajímavé je to, jak tyto na první pohled odlišné faktory společně ovlivnily inteligentní chování ve skupinách, tak vzdáleně příbuzných (Emery 2006).

Proces vývoje rozvinutých a flexibilních kognitivních schopností během ontogeneze je závislý na několika faktorech, včetně fyziologického stavu, dostupnosti sociálních interakcí, ekologických faktorů a efektivního využití energie pro růst mozku. Tyto faktory mají spojitost s rozvojem kognitivních dovedností napříč různými druhy živočichů (Uomini et al. 2020). Je navrženo, že rodičovství hraje klíčovou roli ve vytváření sociálního prostředí, které podporuje rozvoj kognitivních adaptací, a současně ovlivňuje podmínky prostředí, snižují tak náklady na rozvoj mozku a zvýhodňují využití větších kognitivních schopností (Sol et al. 2005). Aby se rodičovství vyplatilo, musí poskytovat výhody kompenzující náklady delšího dospívání potomstva, například zvýšené přežití (Sol et al. 2005, Mourocq et al. 2016). Prodloužená fáze dospívání umožňuje více času na osvojení obtížných dovedností jako jsou specializované techniky pro získání potravy (Schuppli et al. 2012). I když nejsou podrobné údaje o mozku mnoha druhů, fylogenetické analýzy Olkowicz et al. (2016) naznačují, že ptáci s prodlouženým rodinným životem mají větší telencephalus a vyšší podíl neuronů v této části mozku. Vrány novokaledonské žijí v rodinných skupinách s prodlouženou dobou rodičovství, potomci mohou být krmeni rodiči až 2 roky (Holzhaidner et al. 2011). Experimenty se sociálním učením ukázaly, že dospělí a mladiství se od sebe navzájem učí o vhodném kontextu pro určité činnosti, což prokazuje potenciál schopnosti celoživotního učení (Logan et al. 2016). Toto prodloužené období dospívání je však spojeno s vysokými rodičovskými náklady, mladí jedinci nejsou schopni vyrobit funkční nástroje, dokud jim není alespoň šest měsíců a opatřit si tak potravu. Úroveň znalostí dospělých je dosažena až ve věku 10–12 měsíců (Holzhaidner et al. 2010).

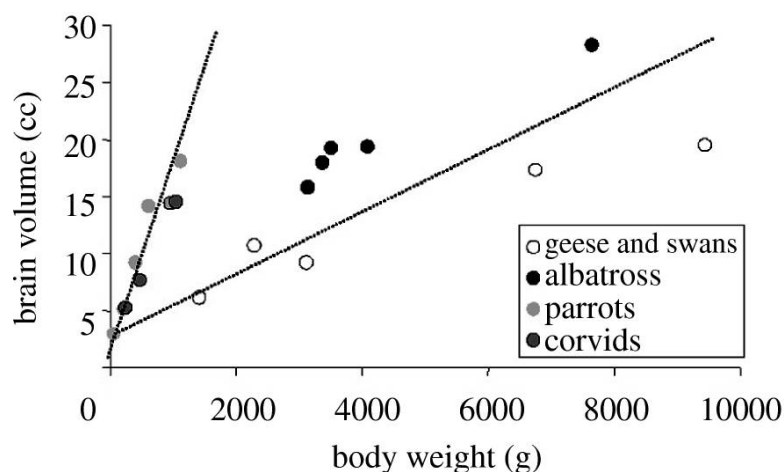
Některé druhy ptáků tvořící celoživotní partnerské vztahy, což platí například pro mnoho krkavcovité a papoušky, kteří mají tendenci mít relativně větší mozky. Na druhou stranu jsou zde i celoživotní monogamní druhy, jako například husy, které mají mozek relativně menší. Z pozorování chování mladých havranů jsou dostupná data, která naznačují, že vytvářejí spojenectví, podporují se navzájem v konfliktech, vyměňují si různé behaviorální komodity (např. potravu, sociální podporu a úpravu peří), rozpoznávají vztahy mezi třetími stranami a po konfliktech s třetími stranami projevují spojení. Toto chování bylo dlouho připisováno hlavně primátům a delfinovitým (Delphinidae) (Emery et al. 2007). Přibližně 91 % ptáků je monogamních (Kempnaers 2022). Monogamie se často označuje jako vytvoření párového svazku mezi samcem a samicí, který trvá po celou dobu, přičemž

monogamie může mít různé formy: jednoletou, víceletou nebo celoživotní. U celoživotní monogamie ptáci spolu zůstávají přes celý rok, jako tomu je u havranů a kavek. Existují také druhy, které se setkávají pouze v období rozmnožování a jinak žijí odděleně, jako albatrosovití (Diomedidae) (Cramp & Perrins 1994). Hypotéza o vztahu mezi velikostí mozku a sociální skupinou u zvířat byla primárně založena na primátech, proto je obtížné ji aplikovat u ptáků. Ptáci s větším mozkiem se objevují spíše u dlouhodobě monogamních druhů než u těch polygamních. Dá se tedy říci, že u ptáků velikost mozku neroste lineárně s velikostí sociální skupiny. U ptáků tvořící dost často monogamní páry se projevuje spíše forma vztahové inteligence než obecná sociální inteligence. To jim umožňuje získat konkurenční výhodu nad jedinci, kteří podobné partnerství nenavazují. Je pravděpodobné, že schopnost porozumění vztahům neboli vztahová inteligence je reakcí na složitost prostředí, kde život v sociálním prostředí může představovat další výzvy jako je soupeření o zdroje a hnízdiště. Udržení silného párového pouta po celý rok může být kooperativním řešením těchto výzev, a ekologické tlaky mohou podporovat evoluci této formy sociální inteligence u dlouhodobě monogamních ptáků. Kromě jiných projevů sociální inteligence je i spolupráce klíčová pro vytváření a udržování pevného afilačního vztahu, jehož typickým příkladem je partnerské spojenectví. Přičemž konkurence hraje důležitou roli v interakcích se stejnými druhy a pro získávání zdrojů (Emery et al. 2007). Ptáci ve skupinách s menším počtem jedinců často disponují většími mozky. Je tedy možné, že rozmnožovací strategie představuje spolehlivější ukazatel sociální složitosti. I přestože se tato strategie může měnit podle podmínek prostředí, je pravděpodobnější, že reprezentuje stabilnější sociální strukturu u ptáků než proměnlivé sociální systémy některých druhů, které se mohou v průběhu roku dramaticky měnit (Iwaniuk & Nelson 2003).

Některé charakteristiky moderní ptačí reprodukce mají svůj původ u teropodních dinosaurů jako jsou oviraptorů a troodontidů. Varricchio a Jackson (2016) se věnovali reprodukci u mezozoických ptáků. Fosilní důkazy z mezozoických ptáků a neptačích teropodů naznačují, že proces reprodukce prošel 5 fázemi od bazálních teropodů k moderním ptákům. Dříve se uváděla monogamie u ptáků jako základní/ původní stav neboli, že se předpokládalo, že monogamie byla první a nejběžnější reprodukční strategií. V tradičnější fylogenezi je původní stav pravděpodobně méně jednoznačný, protože monogamie je základní pro podtřídu letci (Neognathae), zatímco polygamie je původní u běžců (Palaeognathae). Bylo zjištěno, že polygamie se vyskytuje častěji u kladů s prekociálními mláďaty. Varricchio a Jackson (2016) dále uvádějí, že otevřená hnízda letců je jako primitivní stav a bezpečnější hnízda, jako jsou dutiny a koloniální hnízdění, byly spojeny s redukcí reprodukčního úsilí.

Emery et al. (2007) se zaměřili na otázku, které aspekty monogamního partnerství mohou vyžadovat zvětšenou velikost mozku a zda existuje u všech partnerství nějaká podobnost? Porovnávali tedy velikosti mozku náhodně vybraných vzdáleně příbuzných monogamních druhů ptáků a zaobírali se vztahem velikosti mozku a rozmnožovací strategie. Srovnávali pět druhů z čeledi albatrosovití a kachnovití, přesněji husy (*Anser* spp.), bernešky (*Branta* spp.) a labutě (*Cygnus* spp.), kavky (*Coloeus* spp.), havrany a krkavce (*Corvus* spp.), a nakonec šest druhů papoušků (papoušek šedý, nestor kea, kakadu bílý (*Cacatua alba Stalius* Müller, 1776) a další) (Iwaniuk & Nelson 2003). Z jejich dat vyplývá, že labutě, husy a albatrosovití mají nízko nakloněnou regresní linii neboli menší rozdíl mezi hodnotami na ose x a y. Zatímco krkavcovití a papoušci mají strmější regresní linie s větším rozdílem mezi

těmito hodnotami viz obrázek 9, což naznačuje rozdíly ve velikosti mozku mezi těmito skupinami. Tyto rozdíly nelze vysvětlit původem ani typem potravy, ale mohou být spojeny s komplexností partnerského vztahu u krkavcovitých a papoušků a s množstvím inovativního chování, zejména s ohledem na nové zdroje potravy, nové techniky dostávání se k potravě (Lefebvre et al. 1997) či využívání nástrojů (Lefebvre et al. 2002).



Obrázek 9: Vztahy mezi objemy mozku a hmotností těla u ptáků žijících v monogamních párech (husy a labutě, albatrosi, papoušci, krkavci) (Iwaniuk & Nelson 2003, Emery et al. 2007).

Dalším rozdílem je, že husy mají nekrmivá (prekociální) ptáčata neboli líhnou se plně vyvinutá, jsou schopna se sama pohybovat, hledat potravu, imprintovat na svou matku a následovat ji. Naopak ptáčata krkavcovitých jsou krmivá (altriciální), tedy líhnou se v raném vývojovém stádiu, kdy jsou zcela závislá na krmení rodičů a nemohou opustit hnízdo. Tato ptáčata jsou plně závislá na minimálně jednom rodiči, proto je důležité, aby druhý rodič přijal roli ve vyhledávání potravy, jak pro svého partnera, tak pro jejich potomky. Veškeré úsilí obvykle matky je věnováno krmení a hlídání potomků. Rodiče krmivých ptáčat tedy musí spolupracovat při péči o potomky minimálně do té doby, než se osamostatní (Reichard 2003). Určité druhy ptáků, jako například kavky, spolupracují při hledání hnízdiště nebo tvoření hnízda či hnízdní dutiny, kterou pak společně hlídají (Roëll 1978).

Emery et al. (2007) zjistili, že mladí ručně odchovaní havrani vykazují selektivní partnerství již v raném věku, přičemž to není způsobeno sexuální reprodukcí. Tento typ partnerství se tedy mohl vytvářet i v přírodě. Před dosažením sexuální dospělosti musí získat vhodné hnízdiště, což nevysvětluje vznik párových vztahů mezi jedinci stejného pohlaví. Předpokládá se, že výhody spolupráce v páru, jako je získání přístupu k omezeným zdrojům, převažují nad výběrem partnera. Nejvýraznější výhodou párového chování je zvýšená dominance a další související výhody. K udržení vztahu hraje důležitou roli afiliativní chování (allopreening, sdílení jídla a poskytování sociální podpory). Allopreening vyjadřuje vzájemnou péči o peří, je důležitou součástí sociálního chování ptáků (Emery et al. 2007). Podobné sociální chování lze pozorovat i u primátů, kde se jedná o allogrooming, který je u primátů taktéž důležitý k udržení partnerství (Seyfarth & Cheney 1984). Avšak Seyfarth a Cheney (1984) navrhl, že základem chování primátů je spíše výměna různých komodit chování, jako je péče, sdílení zdrojů, sociální podpora a další, pro udržení pevných

partnerství. Skutečnost, že havrani vytvářejí silné vazby již v raném věku, které mohou přetrvávat celý život, naznačují odlišný přístup, než mají savci, kteří nevytvářejí tak silné a dlouhodobé párové vztahy (Emery et al. 2007).

Jednotlivci v dlouhodobých partnerstvích projevují koordinaci chování, včetně synchronizace pohybů a vokalizací, které mohou obsahovat jedinečné charakteristiky (Wanker & Fischer 2001). V rámci určité sociální třídy sdílejí ptáci stejnou strukturu komunikace a přednostně reagují jen na ni. Jako tomu může být například u papoušků brýlatých (*Forpus conspicillatus* Lafresnaye, 1848), kteří dokážou rozlišit vokalizaci člena rodiny a cizího jedince, zároveň používají různé způsoby vokalizace na odlišné členy rodiny (Wanker et al. 1998). K této formě hlasové kategorizace dochází prostřednictvím socializace. Jedinci, kteří jsou na sebe silně vázáni, jako jsou monogamní páry, sourozenci či rodiče ke svým potomkům, tráví dlouhou dobu ve vzájemné blízkosti a rychle se sbližují na stejnou strukturu komunikace (hlasová imitace) (Brown & Farabaugh 1997). Jako příklad lze uvést flétnáky australské (*Gymnorhina tibicen* Latham, 1802), kteří ve skupinách projevují proměnlivé vokalizace zahrnující variabilitu nebo oscilaci v jejich zvukových projevech, což může zahrnovat změny v tónech, rytmu, hlasitosti nebo struktuře zvuků, které vydávají (Brown et al. 1988). Dalším příkladem by mohla být neteritoriální píseň vran amerických (Brown 1985).

Výzkum Caspara et al. (2024) naznačuje, že relativní velikost mozku u všech dinosaurů, s výjimkou většiny maniraptoriformních teropodů, se významně neliší od hodnot přítomných u současných neptačích plazů. Poměr velikosti mozku k tělesné hmotnosti u současných kytovců dramaticky klesá u taxonů s vyšší tělesnou hmotností, což naznačuje alometrická trajektorie. Omezený přístup k datům tělesné hmotnosti současných ptáků a plazů a omezená dostupnost krokodýlů (Crocodylia) a želv (Testudines) s velkým tělem pro neurologický výzkum také ztěžuje tvorbu srovnávacích souborů pro sauropsidy. Herculano-Houzel (2022) navrhuje, že relativní velikost mozku by mohla být indikátorem endotermie u dinosaurů, avšak Caspar et al. (2024) tuto hypotézu vyvrací, jelikož relativní velikost mozku u velkých teropodů byla výrazně menší. Za druhé uvádějí, že u obratlovců existuje spektrum rychlostí metabolismu spíše než dichotomie neboli rozdělení metabolismu obratlovců do dvou kategorií (například endotermie versus ektotermie), existuje spíše kontinuální rozsah rychlostí metabolismu.

U žijících sauropsidů relativní velikost mozku pozitivně koreluje s neurální hustotou. Přítomnost endotermie u dinosaurů neznámá nutně hustotu neuronů podobnou ptákům, jak ukazují savci (Herculano-Houzel 2022). Savci mají nejen vyvinutou endotermii, ale také vykazují velké relativní velikosti mozku a jedinečnou vícevrstvou mozkovou neuroarchitekturu. Nakonec, tvar endocastu a odhady objemu předního mozku a cerebelárních částí naznačují, že mozky tyranosauruse (*Tyrannosaurus rex* Osborn, 1905) a dalších velkých nemaniraptoriformních teropodů byly podobné mozkům současných krokodýlů, které odrážejí stav plesiomorfního archosaura (Caspar et al. 2024). Při použití téhož myšlenkového postupu lze předpokládat, že zvýšená koncentrace neuronů, charakteristická pro ptáky, mohla vzniknout spolu s významnými změnami v morfologii a velikosti mozku u maniraptoriformních teropodů. Alternativně mohlo vzniknout létání u malých pravěkých ptáků, podobných archeopteryxovi, vést k rozvoji zvýšené hustoty neuronů, jelikož aktivní let mohl omezit velikost lebky a mozku (Olkowicz et al. 2016). Nicméně, nedostatek

spolehlivých morfologických markerů pro odhad hustoty neuronů ztěžuje tato spekulace. Dokonce i při silných důkazech o vysokém počtu neuronů u dinosaurů by to nezaručovalo jejich výjimečné kognitivní schopnosti. Pokud jde o počty neuronů a jejich vztah ke kognitivní výkonnosti, existují omezení. I když některé důkazy naznačují, že počet neuronů může ovlivňovat kognitivní schopnosti u některých primátů a ptáků data neposkytují konzistentní podporu pro tuto hypotézu. Navíc, dokonce i při velkém počtu neuronů u některých druhů delfínů, nemáme důkazy o jejich výjimečných kognitivních schopnostech ve srovnání s lidmi. Kromě toho, pokud jde o složitější kognitivní jevy, jako je používání nástrojů, tento přístup také dosahuje omezení. Navzdory tomu, že je hustota neuronů u některých ptáků spojena s používáním nástrojů, neexistuje konzistentní korelace mezi počtem neuronů a schopností používat nástroje u všech ptáků. To naznačuje, že vývoj složitých kognitivních schopností není jen o počtu neuronů, ale také o ekologickém tlaku a jiných faktorech, které jsou obtížné kvantifikovat (Caspar et al. 2024).

4 Závěr

Třída ptáci, poprvé pojmenovaná Linneem v roce 1758, se vyvinula z teropodních dinosaurů. V kenozoickém období vznikla většina známých skupin ptáků z rodů *Hesperornis* a *Ichthyornis*. Fosilní záznamy ukazují, že většina současných rodin ptáků existovala již v pozdním eocénu či raném oligocénu.

Výzkum o vývoji inteligence u ptáků přinesl nejen poznatky o složitosti kognitivních schopností, které nebyly pouze závislé na počtu neuronů, ale také na modulární organizaci mozku, schopnosti učení a dlouhodobé paměti. Ptáci využívající dost často létání si museli udržet lehkou hmotnost, měli tedy omezený mozkový prostor, což u některých druhů vedlo k vyššímu počtu neuronů a efektivnějšímu přenosu informací v mozku. Modularita mozku umožňovala tedy efektivnější zpracování různých úkolů a zdokonalovala specializaci výkonu mozku. Zjistilo se, že druhy ptáků s komplexními kognitivními schopnostmi mají oblasti v mozku, které jsou ekvivalentní prefrontálnímu kortexu u savců, jako je například kaudolaterální nidopallium. Přestože se mozky ptáků a savců liší ve struktuře a sociálním uspořádání, lze u nich pozorovat podobnost v chování i kognitivních schopnostech, což naznačuje konvergentní evoluci. Druhy ptáků s vysokou úrovní dlouhodobé paměti mají schopnost si zapamatovat místa, kde schovali několik desítek tisíc semen nebo si dokáží pamatovat různé potraviny s odlišnou dobou spotřeby. Schopnost používat a vyrábět nástroje ptáky nebylo pouze otázkou počtu neuronů, ale i ekologického tlaku a dalších faktorů. Abstraktní myšlení u ptáků, jehož důkazem byl papoušek šedý Alex, který byl schopný rozlišovat až 100 předmětů na základě jejich vlastností, naznačuje širší spektrum kognitivních schopností. Je možné předpokládat, že zvýšená hustota neuronů, která je charakteristická pro ptáky, by mohla vzniknout současně s významnými změnami v morfologii a velikosti mozku již u maniraptoriformních teropodů.

Celkově lze říci, že vývoj kognitivních schopností u ptáků lze přičíst předpokladům, jako bylo různorodé prostředí, omnivorní potrava, inovativní chování, sociální struktura skupiny, dlouhé vývojové období spojené s dlouhou rodičovskou péčí, delší délka života a relativně velká velikost mozku. Předložená práce má přispět k lepšímu porozumění vývoje inteligence a kognitivních schopností u ptáků. V práci zmíněné podobnosti u inteligence ptáků a savců určitě otevřely nové obzory ve výzkumu biologické rozmanitosti a evolučního procesu. Avšak ne všechny otázky jsou zcela zodpovězeny, a ne všichni autoři vědeckých článků se shodují ve svých výrociích. Je tu tedy stále potenciál v dalších výzkumech. Budoucí výzkum by mohl poskytnout prohlubující odpovědi na otázky ohledně evolučního vývoje.

5 Literatura

- Auersperg AMI, von Bayern AMP, Gajdon GK, Huber L, Kacelnik A, Meck WH. 2011. Flexibility in Problem Solving and Tool Use of Kea and New Caledonian Crows in a Multi Access Box Paradigm. *PLoS ONE* **6**(6) e20231.
- Balda RP, Kamil AC. 1992. Long-term spatial memory in clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour* **44**:761-769.
- Bennett ATD. 1993. Spatial memory in a food storing corvid. *Journal of Comparative Physiology A* **173**:193-207.
- Boysen ST, Berntson GG. 1989. Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology* **103**:23-31.
- Brodin A, Lundborg K. 2003. Is hippocampal volume affected by specialization for food hoarding in birds? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**:1555-1563.
- Brown ED. 1985. Social Relationship as a Variable Affecting Responses to Mobbing and Alarm Calls of Common Crows (*Corvus brachyrhynchos*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* **70**:45-52.
- Brown ED, Farabaugh SM. 1997. What birds with complex social relationships can tell us about vocal learning: Vocal sharing in avian groups. 98-127 in *Social Influences on Vocal Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brown ED, Farabaugh SM, Veltman CJ. 1988. Song Sharing in a Group-Living Songbird, the Australian Magpie, *Gymnorhina tibicen*. Part I. Vocal Sharing Within and Among Social Groups. *Behaviour* **104**:1-27.
- Burish MJ, Kueh HY, Wang SS-H. 2004. Brain Architecture and Social Complexity in Modern and Ancient Birds. *Brain, Behavior and Evolution* **63**:107-124.
- Burns KJ, Shultz AJ, Title PO, Mason NA, Barker FK, Klicka J, Lanyon SM, Lovette IJ. 2014. Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **75**:41-77.
- Carroll RL. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. WH Freeman and Company, New York.
- Caspar KR, Gutiérrez-Ibáñez C, Bertrand OC, Carr T, Colbourne J, Erb A, George H, Holtz Jr TR, Naish D, Wylie DR, Hurlburt GR. 2024. How smart was *T. rex*? Testing claims of exceptional cognition in dinosaurs and the application of neuron count estimates in palaeontological research. *Historical Biology* **1**:1-66.
- Catchpole CK, Slater PJB. 2008. *Bird Song: Biological Themes and Variations* druhé vydání. Cambridge University Press, New York.
- Clayton N, Emery N. 2005. Corvid cognition. *Current Biology* **15**:R80-R81.

- Clayton NS, Dickinson A. 1999. Scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*) remember the relative time of caching as well as the location and content of their caches. *Journal of Comparative Psychology* **113**:403-416.
- Clayton NS, Emery NJ, Dickinson A, Baddeley M, Aggleton J. 2001. Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **356**:1483-1491.
- Colombo M, Broadbent N. 2000. Is the avian hippocampus a functional homologue of the mammalian hippocampus? *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **24**:465-484.
- Cramp S, Perrins CM. 1994. Handbook of the Birds of the Western Palearctic. Volume IV. Terns to Woodpeckers. 353-363 in Handbook of the Birds of Europe, the Middle East, and North Africa: The Birds of the Western Palearctic. Oxford University Press, London, United Kingdom.
- Cristol DA, Switzer PV. 1999. Avian prey-dropping behavior. II. American crows and walnuts. *Behavioral Ecology* **10**:220-226.
- Dalley JW, Cardinal RN, Robbins TW. 2004. Prefrontal executive and cognitive functions in rodents: neural and neurochemical substrates. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **28**:771-784.
- Dalsätt J. 2012. Fossil birds: Contributions to the understanding of avian evolution [PhD. Thesis]. Stockholm University, Sweden.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London, United Kingdom.
- Darwin C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray, London, United Kingdom.
- de Kort SR, Tebbich S, Dally JM, Emery NJ, Clayton S, Zentall TR. 2006. The Comparative Cognition of Caching. 602-618 in *Comparative Cognition Experimental Explorations of Animal Intelligence*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- de Oliveira A. 2019. Why is the archaeopteryx considered a bird but not the microraptor or the beaked oviraptor? Quora. Available at <https://www.quora.com/Why-is-the-archaeopteryx-considered-a-bird-but-not-the-microraptor-or-the-beaked-oviraptor/answer/Andr%C3%A9-de-Oliveira-6> (accessed April 24, 2024).
- Diamond J, Bond AB. 1999. *Kea, Bird of Paradox: The Evolution and Behavior of a New Zealand Parrot*. University of California Press.
- Dumas C, Wilkie DM. 1995. Object permanence in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Journal of Comparative Psychology* **109**:142-150.
- Dunbar RIM. 2009. The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology* **36**:562-572.
- Dunbar RIM. 1992. Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution* **22**:469-493.

- Dunbar RIM. 1998. The Social Brain Hypothesis. 178-190 in *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews: Issues, News, and Reviews*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Ekman J, Ericson PGP. 2006. Out of Gondwanaland; the evolutionary history of cooperative breeding and social behaviour among crows, magpies, jays and allies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **273**:1117-1125.
- Emery NJ. 2004. Are Corvids ‘Feathered Apes’? Cognitive Evolution in Crows, Jays, Rooks and Jackdaws. *Keio University Press* **1**:181–213.
- Emery NJ. 2006. Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **361**:23-43.
- Emery NJ. 2016. *Bird Brain: An Exploration of Avian Intelligence*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Emery NJ, Clayton NS. 2001. Effects of experience and social context on prospective caching strategies by scrub jays. *Nature* **414**:443-446.
- Emery NJ, Clayton NS. 2004a. Comparing the Complex Cognition of Birds and Primates. 3-55 in *Comparative Vertebrate Cognition*. Springer US, Boston, MA.
- Emery NJ, Clayton NS. 2004b. The Mentality of Crows: Convergent Evolution of Intelligence in Corvids and Apes. *Science* **306**:1903-1907.
- Emery NJ, Clayton NS. 2005. Evolution of the avian brain and intelligence. *Current Biology* **15**:R946-R950.
- Emery NJ, Seed AM, von Bayern AMP, Clayton NS. 2007. Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **362**:489-505.
- Forshaw JM. 2010. *Parrots of the World*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Goodwin D. 1986. *Crows of the world*. British Museum (Natural History) Press, London, United Kingdom.
- Gossette RL, Gossette MF, Riddell W. 1966. Comparisons of successive discrimination reversal performances among closely and remotely related avian species. *Animal Behaviour* **14**:560-564.
- Gould-Beierle KL, Kamil AC. 1999. The effect of proximity on landmark use in Clark's nutcrackers. *Animal Behaviour* **58**:477-488.
- Gutiérrez-Ibáñez C, Iwaniuk AN, Wylie DR. 2018. Parrots have evolved a primate-like telencephalic-midbrain-cerebellar circuit. *Scientific Reports* **8**, **9960**.
- Healy SD, Krebs JR. 1996. Food Storing and the Hippocampus in Paridae. *Brain, Behavior and Evolution* **47**:195-199.
- Heinrich B, Pepper JW. 1998. Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour* **56**:1083-1090.

- Herculano-Houzel S. 2023. Theropod dinosaurs had primate-like numbers of telencephalic neurons. *Journal of Comparative Neurology* **531**:962-974.
- Holzhaider JC, Hunt GR, Gray RD. 2010. Social learning in New Caledonian crows. *Learning & Behavior* **38**:206-219.
- Holzhaider JC, Sibley MD, Taylor AH, Singh PJ, Gray RD, Hunt GR. 2011. The social structure of New Caledonian crows. *Animal Behaviour* **81**:83-92.
- Hope S. 1989. Phylogeny of the avian family Corvidae [PhD. Thesis]. The University of New York, New York.
- Huber L, Rechberger S, Taborsky M. 2001. Social learning affects object exploration and manipulation in keas, *Nestor notabilis*. *Animal Behaviour* **62**:945-954.
- Humphrey N. 1976. The social function of intellect. *Growing Points in Ethology* **1**:303-317.
- Hunt GR. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* **379**:249-251.
- Chappell J, Kacelnik A. 2002. Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal Cognition* **5**:71-78.
- Chappell J, Kacelnik A. 2004. Selection of tool diameter by New Caledonian crows *Corvus moneduloides*. *Animal Cognition* **7**:121-127.
- Iwaniuk AN, Nelson JE. 2003. Developmental differences are correlated with relative brain size in birds: a comparative analysis. *Canadian Journal of Zoology* **81**:1913-1928.
- Jarvis ED. 2004. Learned Birdsong and the Neurobiology of Human Language. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1016**:749-777.
- Jarvis ED, Güntürkün O, Bruce L, Csillag A, Karten H, Kuenzel W, Medina L, Paxinos G, Perkel DJ, Shimizu T, Striedter G, Wild JM, Ball GF, Dugas-Ford J, Durand SE, Hough GE, Husband S, Kubikova L, Lee DW, Mello CV, Powers A, Siang C, Smulders TV, Wada K, White SA, Yamamoto K, Yu J, Reiner A, Butler AB. 2005. Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience* **6**:151-159.
- Jarvis ED, Ribeiro S, da Silva ML, Ventura D, Vielliard J, Mello CV. 2000. Behaviourally driven gene expression reveals song nuclei in hummingbird brain. *Nature* **406**:628-632.
- Kamil A. 1987. A Synthetic Approach to the Study of Animal Intelligence. *Behavior and Biological Sciences* **35**:257-308. University of Nebraska Press.
- Kamil AC, Balda RP, Good S. 1999. Patterns of movement and orientation during caching and recovery by Clark's nutcrackers, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour* **57**:1327-1335.
- Kempnaers B. 2022. Mating systems in birds. *Current Biology* **32**:R1115-R1121.
- Kennedy LE. 2021. Cladogram by Thomas Holtz showing that Archaeopteryx may be an avialan or not, and that it is fairly distant to Aves independent of which hypothesis turns

- out to be correct. Quora. Available at <https://www.quora.com/Was-Archaeopteryx-removed-from-the-Avialae-group/answer/Leon-E-Kennedy> (accessed April 24, 2024).
- Koehler O. 1950. The ability of birds to ‘count’. *Bull. Anim. Behav* **9**:41–45.
- Koenig WD. 1996. Woodpeckers: An Identification Guide to the Woodpeckers of the World Hans Winkler David A. Christie David Nurney. *The Auk* **113**:726-727.
- Kumar A. 2003. Acoustic communication in birds. *Resonance* **8**:44-55.
- Kutschera U. 2009. Charles Darwin’s Origin of Species, directional selection, and the evolutionary sciences today. *Naturwissenschaften* **96**:1247-1263.
- Kverková K et al. 2022. The evolution of brain neuron numbers in amniotes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **119**(11): e2121624119.
- Lanza RP, Starr J, Skinner BF. 1982. “Lying” in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **38**:201-203.
- Lefebvre L. 1995. The opening of milk bottles by birds: Evidence for accelerating learning rates, but against the wave-of-advance model of cultural transmission. *Behavioural Processes* **34**:43-53.
- Lefebvre L, Nicolakakis N, Boire D. 2002. Tools and brains in birds. *Behaviour* **139**:939-973.
- Lefebvre L, Reader SM, Sol D. 2004. Brains, Innovations and Evolution in Birds and Primates. *Brain, Behavior and Evolution* **63**:233-246.
- Lefebvre L, Whittle P, Lascaris E, Finkelstein A. 1997. Feeding innovations and forebrain size in birds. *Animal Behaviour* **53**:549-560.
- Logan CJ, Breen AJ, Taylor AH, Gray RD, Hoppitt WJE. 2016. How New Caledonian crows solve novel foraging problems and what it means for cumulative culture. *Learning & Behavior* **44**:18-28.
- Losos JB, Ricklefs RE. 2009. Adaptation and diversification on islands. *Nature* **457**:830-836.
- Lubinski D, MacCorquodale K. 1984. "Symbolic communication" between two pigeons (*Columba livia*) without unconditioned reinforcement. *Journal of Comparative Psychology* **98**:372-380.
- Macphail EM, Bolhuis JJ. 2001. The evolution of intelligence: adaptive specializations versus general process. *Biological Reviews* **76**:341-364.
- Madge S, Burn H. 1994. Crows and jays: a guide to the crows, jays and magpies of the world. Christopher Helm Publishers, London, United Kingdom.
- Medina L, Reiner A. 2000. Do birds possess homologues of mammalian primary visual, somatosensory and motor cortices? *Trends in Neurosciences* **23**:1-12.
- Mench J, Paul-Murphy J, Klasing K, Cussen V. 2018. True Parrots (Psittacoidea). 338-354 in *Companion Animal Care and Welfare: The UFAW Companion Animal Handbook*. Wiley, Oxford, United Kingdom.

- Miyaki CY, Matioli SR, Burke T, Wajntal A. 1998. Parrot Evolution and Paleogeographical Events: Mitochondrial DNA Evidence. *Molecular Biology and Evolution* **15**:544-551.
- Mogensen J, Divac I. 1993. Behavioural effects of ablation of the pigeon-equivalent of the mammalian prefrontal cortex. *Behavioural Brain Research* **55**:101-107.
- Moore BR. 1992. Avian Movement Imitation and a New Form of Mimicry: Tracing the Evolution of a Complex Form of Learning. *Behaviour* **122**:231-263.
- Mourocq E, Bize P, Bouwhuis S, Bradley R, Charmantier A, de la Cruz C, Drobniak SM, Espie RHM, Herényi M, Hötker H, Krüger O, Marzluff J, Møller AP, Nakagawa S, Phillips RA, Radford AN, Roulin A, Török J, Valencia J, van de Pol M, Warkentin IG, Winney IS, Wood AG, Griesser M. 2016. Life span and reproductive cost explain interspecific variation in the optimal onset of reproduction. *Evolution* **70**:296-313.
- Munn CA. 1986. Birds that ‘cry wolf’. *Nature* **319**:143-145.
- Nihei Y, Higuchi H. 2001. When and where did crows learn to use automobiles as nutcrackers? *Tohoku Psychologica Folia* **60**:93-97.
- Nomura T, Izawa E-I. 2017. Avian brains: Insights from development, behaviors and evolution. *Development, Growth & Differentiation* **59**:244-257.
- 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.
- 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.
- Olmo E. 1983. Nucleotype and cell size in vertebrates: a review. *Basic and applied histochemistry* **27**:227-56.
- Ostrom JH. 1975. The Origin of Birds. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* **3**:55-77.
- Pepperberg IM. 2006. Cognitive and communicative abilities of Grey parrots. *Applied Animal Behaviour Science* **100**:77-86.
- Pepperberg IM. 1994. Numerical competence in an African gray parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology* **108**:36-44.
- Pepperberg IM. 1987. Acquisition of the same/different concept by an African Grey parrot (*Psittacus erithacus*): Learning with respect to categories of color, shape, and material. *Animal Learning & Behavior* **15**:423-432.
- Pepperberg IM, Willner MR, Gravitz LB. 1997. Development of Piagetian object permanence in grey parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology* **111**:63-75.
- Pettigrew JD. 1979. Binocular visual processing in the owl’s telencephalon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* **204**:435-454.

- Pollok B, Prior H, Güntürkün O. 2000. Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*). *Journal of Comparative Psychology* **114**:148-157.
- Potts R. 2004. Paleoenvironmental basis of cognitive evolution in great apes. *American Journal of Primatology* **62**:209-228.
- Rainbowleo. 2016. Maniraptoriformes phylogenetic tree. DeviantArt. Available at <https://www.deviantart.com/rainbowleo/art/Maniraptoriformes-phylogenetic-tree-646183593> (accessed April 24, 2024).
- Reader SM, Laland KN. 2002. Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**:4436-4441.
- Rehkämper G, Frahm HD, Zilles K. 1991. Quantitative Development of Brain and Brain Structures in Birds (Galliformes and Passeriformes) Compared to that in Mammals (Insectivores and Primates). *Brain, Behavior and Evolution* **37**:125-143.
- Reichard UH. 2003. *Monogamy: Mating Strategies and Partnerships in Birds, Humans and Other Mammals*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- Reiner A. 1986. Is prefrontal cortex found only in mammals? *Trends in Neurosciences* **9**:298-300.
- Rhodes MM, Henderson DM, Currie PJ. 2021. Maniraptoran pelvic musculature highlights evolutionary patterns in theropod locomotion on the line to birds. *PeerJ* **9**, e10855.
- Roëll A. 1978. Social Behaviour of the Jackdaw, *Corvus monedula*, in Relation To Its Niche. *Behaviour* **64**:1-122.
- Romanes GJ. 1882. *Animal Intelligence*. Kegan Paul, Trench, London, United Kingdom.
- Roth G, Dicke U. 2005. Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Sciences* **9**:250-257.
- Rutz CH, Klump BC, Komarczyk L, Leighton R, Kramer J, Wischniewski S, Sugawara S, Morrissey MB, James R, St Clair JJH, Switzer RA, Masuda BM. 2016. Discovery of species-wide tool use in the Hawaiian crow. *Nature* **537**:403-407.
- Saxe R, Carey S, Kanwisher N. 2004. Understanding Other Minds: Linking Developmental Psychology and Functional Neuroimaging. *Annual Review of Psychology* **55**:87-124.
- Seyfarth RM, Cheney DL. 1984. Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys. *Nature* **308**:541-543.
- Sherry DF. 1985. Food Storage by Birds and Mammals. 153-188 in *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, Toronto, Canada.
- Sherry DF, Galef BG. 1990. Social learning without imitation: More about milk bottle opening by birds. *Animal Behaviour* **40**:987-989.
- Sherry M, Shull L, Rosenkrantz A, Shic F, Macari S. 2013. Uzgiris-Hunt Ordinal Scales of Infant Development. 3205-3209 in *Encyclopedia of Autism Spectrum Disorders*. Springer New York, New York, NY.

- Shettleworth SJ. 2009. *Cognition, Evolution, and Behavior*. Oxford University Press, New York, USA.
- Schuppli C, Isler K, van Schaik CP. 2012. How to explain the unusually late age at skill competence among humans. *Journal of Human Evolution* **63**:843-850.
- Smith GA. 1975. Systematics of parrots. *Ibis* **117**:18-68.
- Sol D, Duncan RP, Blackburn TM, Cassey P, Lefebvre L. 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:5460-5465.
- Stephens DW, Krebs JR. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Striedter GF. 2006. Précis of Principles of Brain Evolution. *Behavioral and Brain Sciences* **29**:1-36.
- Taylor AH, Hunt GR, Medina FS, Gray RD. 2009. Do New Caledonian crows solve physical problems through causal reasoning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**:247-254.
- Taylor AH, Knaebe B, Gray RD. 2012. An end to insight? New Caledonian crows can spontaneously solve problems without planning their actions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **279**:4977-4981.
- Tebich S, Taborsky M, Fessl B, Blomqvist D. 2001. Do woodpecker finches acquire tool-use by social learning? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **268**:2189-2193.
- Tebich S, Taborsky M, Fessl B, Dvorak M. 2002. The ecology of tool-use in the woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Ecology Letters* **5**:656-664.
- Templeton JJ, Kamil AC, Balda RP. 1999. Sociality and social learning in two species of corvids: The pinyon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and the Clark's nutcracker (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Comparative Psychology* **113**:450-455.
- Troscianko J, von Bayern AMP, Chappell J, Rutz C, Martin GR. 2012. Extreme binocular vision and a straight bill facilitate tool use in New Caledonian crows. *Nature Communications* **3**(1), 1110.
- Uomini N, Fairlie J, Gray RD, Griesser M. 2020. Extended parenting and the evolution of cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **375**:1-9.
- Vander Wall SB. 1990. *Food hoarding in animals*. The University Of Chicago Press, Chicago.
- Vander Wall SB. 1982. An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behaviour* **30**:84-94.
- van Lawick-Goodall J. 1971. Tool-Using in Primates and Other Vertebrates. 195-249 in *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, Kigoma, Tanzania.

- van Lawick-Goodall J, van Lawick-Goodall H. 1966. Use of Tools by the Egyptian Vulture, *Neophron percnopterus*. *Nature* **212**:1468-1469.
- Varricchio DJ, Jackson FD. 2016. Reproduction in Mesozoic birds and evolution of the modern avian reproductive mode. *The Auk* **133**:654-684.
- von Fersen L, Delius JD. 1989. Long-term Retention of Many Visual Patterns by Pigeons. *Ethology* **82**:141-155.
- von Fersen L, Wynne CD, Delius JD, Staddon JE. 1991. Transitive inference formation in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* **17**:334-341.
- Wang S, Stiegler J, Wu P, Chuong CM. 2020. Tooth vs. Beak: The Evolutionary Developmental Control of the Avian Feeding Apparatus. *Bulletin american museum of natural history* **7**:205-227.
- Wanker R, Apcin J, Jennerjahn B, Waibel B. 1998. Discrimination of different social companions in spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*): evidence for individual vocal recognition. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **43**:197-202.
- Wanker R, Fischer J. 2001. Intra-and interindividual variation in the contact calls of spectacled parrotlets (*Forpus conspicillatus*). *Behaviour* **138**:709-726.
- Watanabe S, Sakamoto J, Wakita M. 1995. Pigeons' discrimination of painting by Monet and Picasso. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **63**:165-174.
- Watts DJ, Strogatz SH. 1998. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature* **393**:440-442.
- Weir AAS, Chappell J, Kacelnik A. 2002. Shaping of Hooks in New Caledonian Crows. *Science* **297**:981-981.
- Whiten A, Ham R. 1992. On the Nature and Evolution of Imitation in the Animal Kingdom: Reappraisal of a Century of Research. 239-283 in *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier, Scotland.
- Wilson B, Mackintosh NJ, Boakes RA. 1985. Transfer of Relational Rules in Matching and Oddity Learning by Pigeons and Corvids. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B* **37**:313-332.
- Wyles JS, Kunkel JG, Wilson AC. 1983. Birds, behavior, and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **80**:4394-4397.
- You H, Lamanna MC, Harris JD, Chiappe LM, O'Connor J, Ji S, Lü J, Yuan C, Li D, Zhang X, Lacovara KJ, Dodson P, Ji Q. 2006. A Nearly Modern Amphibious Bird from the Early Cretaceous of Northwestern China. *Science* **312**:1640-1643.
- Young MP. 1992. Objective analysis of the topological organization of the primate cortical visual system. *Nature* **358**:152-155.
- Zentall TR. 2004. Action imitation in birds. *Animal Learning & Behavior* **32**:15-23.
- Zhou Z, Zhang F. 2002. A long-tailed, seed-eating bird from the Early Cretaceous of China. *Nature* **418**:405-409.