

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Žaneta Skoumalová

Používání nástrojů u ptáků

Tool-use in birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: **doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.**

Praha, 2015

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 14. 5. 2015

Podpis

Poděkování

Chtěla bych velice poděkovat své školitelce, Alici Exnerové, za cenné rady a připomínky a hlavně za celkové vedení této práce.

Abstrakt

Používání nástrojů bylo pozorováno u mnoha ptačích taxonů, nejvíce mezi papoušky a pěvci. Nástroje jsou používány primárně za účelem získání a zpracování potravy a při komfortním chování. Spontánní vytvoření či použití nástroje bylo pozorováno i u druhů, které běžně nástroje v přírodě nepoužívají. Schopnost používat nástroje je však aktivně využívána pouze ptáky, jejichž přirozené prostředí vykazuje sníženou nabídku potravy a její obtížné zpracování. Vytváření a používání nástrojů vyžaduje značnou míru kognitivních schopností, které jsou experimentálně testovány prostřednictvím úloh zahrnujících použití nástroje. Rozdíly mezi druhy, které nástroje používají v přírodě a těmi, jež ne se projevují nejen při řešení experimentálních úloh, ale i ve způsobu, jakým ptáci získávají schopnost použití nástroje. Zatímco přirození uživatelé často řeší úlohy úspěšně za použití kauzálního uvažování, ptáci nepoužívající nástroje nejsou vždy schopni vyřešení komplexnějších úloh a pochopení fyzikálních vlastností situace. Negativní výsledky těchto druhů však nemusí nutně znamenat nedostatečné porozumění situaci, ale mohou být zapříčiněny i morfologickými či ekologickými překážkami ztěžujícími použití nástroje. Přirození uživatelé navíc disponují vrozenými vzorci chování, které jsou dále posilovány individuálním učením a mohou být ovlivňovány i sociálním učením, kdežto ostatní ptáci si osvojují použití nástroje pravděpodobně prostřednictvím operantního podmiňování a tato schopnost se dále může šířit skrze sociální učení.

Klíčová slova: ptáci, používání nástrojů, vytváření nástrojů, trap-tube test, kognitivní schopnosti ptáků, učení u ptáků, inteligence ptáků

Abstract

Tool use has been observed in many bird taxa, mostly in parrots and songbirds. Tools are primarily used for a purpose of food acquisition and food preparation and physical maintenance. Spontaneous tool manufacture or tool use has been observed in species, which do not use tools in the wild. Tool using is actively performed only by those birds, whose natural environment has a reduced food availability, food is difficult to extract and handle. Tool manufacturing and tool using requires a considerable degree of cognitive abilities, which are experimentally tested in tasks involving use of tools. Differences between species that use tools in the wild, and those that do not are manifested not only in solving experimental tasks, but also in how birds acquire the ability to use tools. While tool users often solve tasks successfully by using causal reasoning, non-tool users are not always capable of solving complex tasks and understanding of the physical properties of the situation. Negative results of these species do not necessarily imply a lack of understanding, but they can also be caused by morphological or environmental constraints, which make tool use more difficult. Tool users also have inherited behavioral patterns, which are further strengthened by individual learning and can be influenced by social learning, while other birds acquire tool use probably through the operant conditioning and this ability may be further disseminated through social learning.

Key words: birds, tool use, tool manufacture, trap-tube task, avian cognition, learning in birds, avian intelligence

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Definice termínu používání nástrojů	1
3. Situace, ve kterých jsou nástroje používány.....	2
3.1. Potravní strategie.....	2
3.1.1. Prohledávání otvorů.....	2
3.1.2. Lov na návnadu	2
3.1.3. Rozbíjení skořápek	3
3.1.4. Otloukání o pevný povrch	3
3.1.5. Shazování na pevný povrch.....	4
3.1.6. Napichování na ostny	4
3.1.7. Fixování potravy.....	4
3.2. Komfortní chování	5
3.2.1. Namravenčování (Anting).....	5
3.2.2. Péče o peří (Preening)	5
3.3. Nástroj jako zbraň	6
4. Vytváření, úprava, výběr a transport nástrojů	6
4.1. Vytváření nástrojů a jejich modifikace.....	6
4.2. Výběr nástroje a jeho transport.....	9
4.3. Metanástroj (Metatool).....	11
5. Porozumění funkci nástroje (Physical cognition).....	12
5.1. Metodika základních experimentů	12
5.2. Pěvci (<i>Passeriformes</i>).....	14
5.2.1. Krkavcovití (<i>Corvidae</i>)	14
5.2.2. Tangarovití (<i>Trogonidae</i>)	18
5.3. Papoušci (<i>Psittaciformes</i>).....	19
6. Ontogeneze používání nástrojů	20
6.1. Význam sociálního učení při používání nástrojů.....	21
6.2. Individuální učení - operantní podmiňování a vhled.....	23
7. Faktory ovlivňující používání nástrojů.....	26
8. Přehled ptačích taxonů používajících nástroje	27
9. Závěr.....	30
10. Reference.....	32
11. Přílohy	38

1. Úvod

Používání nástrojů je fenomén vyskytující se u mnoha živočišných taxonů. Mezi nejznámější příklady patří šimpanzi, získávající termity z termiště pomocí upravených větviček, mořské vydry, které rozbíjejí schránky měkkýšů o kameny nebo chobotnice, využívající kokosové skořápky jako skrýš (Goodal, 1968; Shumaker et al., 2011). Jedna z největších skupin obratlovců, disponující schopností použití nástroje jsou ptáci. Již v roce 1838 pozoroval Alexander supy mrchožravé rozbíjející pštroší vejce kameny shazovanými v letu (Alexander, 1838). Ač se schopnost používat nástroje vyskytuje u řady ptačích druhů, nejrozvinutější je zřejmě u čeledi krkavcovitých (*Corvidae*). Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) jsou schopné nástroje nejen používat, ale i je vytvářet (Hunt, 1996). S různými úrovněmi používání nástrojů je spojená řada otázek týkajících se převážně kognitivních schopností ptáků a způsobů učení. Předpokládá se, že ptáci rozumějí funkci nástroje, jenž používají a obecné principy úspěšně vyřešených úloh jsou schopni přenášet i na úlohy další. Pro tuto problematiku bylo navrženo množství experimentálních úloh (Taylor et al., 2009).

V mé práci jsem se zaměřila na několik následujících cílů: zjistit k čemu jsou nástroje používány a jakým způsobem jsou vytvářeny a jsou-li v úlohách zaměřených na pochopení funkce nástroje lepší druhy používající je v přírodě. Dále bych se chtěla zaměřit na způsob jakým se ptáci s nástroji učí zacházet. Zda jde o učení individuální či sociální a zda při řešení situace hraje roli krom operantního podmiňování i vhléd. V neposlední řadě bych chtěla zjistit, u kterých ptačích taxonů se používání nástrojů vyskytuje a zda se dají najít ekologické situace vedoucí k používání nástrojů.

2. Definice termínu používání nástrojů

V otázce definice termínu používání nástrojů není vědecká komunita zcela za jedno. Existuje mnoho názorů a mnoho odlišných definic. Alcock (1972) považuje za použití nástroje manipulaci s neživými objekty, ale bez hlubších změn jejich podstaty, pro výsledné zvýšení efektivity v přemístování či změně formy jiného objektu. Jako použití nástroje se ale nejčastěji uvádí „zapojení externího přírodního objektu nepřipojeného k substrátu, k získání větší efektivity formy, pozice nebo stavu jiného objektu, organismu nebo uživatele samotného, kdy uživatel nástroj drží či nese během nebo před použitím a je zodpovědný za správnou a efektivní orientaci nástroje“ (Beck, 1980). Tato definice byla později doplněna a objekt již nemusí být nutně nepřipojen k substrátu, ale může být jeho manipulativní součástí (Shumaker et al., 2011). Goodall (1986) definuje použití nástroje jako „užití externího objektu, který musí být subjektem držen, k funkčnímu prodloužení úst nebo zobáku, ruky či pařátu k dosažení okamžitého cíle“.

Nástroje můžeme rozdělit do dvou skupin podle jejich připojení k substrátu. Hraniční nástroje (Borderline tools/proto-tools) jsou takové nástroje, jež jsou součástí substrátu. Jedná se tedy o kovadliny, na které je kořist shazována nebo je o ně otloukána, klíny a trny, na které je potrava napichována, ale i o návnady nastražené ve vodě k přilákání ryb (Parker a Gibson, 1977 ex Lefebvre et al., 2002). Druhým

typem jsou pravé nástroje (Genuine tools) a ty jsou od substrátu odděleny. Sem patří předměty užívané jako kladiva, sondy, naběračky a páky držené přímo v zobáku nebo končetině (Lefebvre et al., 2002).

3. Situace, ve kterých jsou nástroje používány

V rámci ptačích taxonů jsou nástroje využívány primárně ke dvěma účelům – získání potravy a komfortnímu chování. Ekologické podmínky a morfologické vlastnosti dále vedou k diversifikaci způsobů, jakými je potrava zpracovávána a jaké nástroje se při této akci uplatňují.

3.1. Potravní strategie

3.1.1. Prohledávání otvorů

Nejnámějším případem použití nástroje k získání potravy je pravděpodobně metoda, během níž ptáci používají větvičky či klacíky k prozkoumání škvír a následnému ulovení potravy v nich. Toto chování je nejrozšířenější u vran novokaledonských (*Corvus moneduloides*), které tak jako galapážské pěnkavky bledé (*Cactospiza pallida*) vytvářejí a užívají nástroje z větviček a klacíků, listů pandánu nebo trnů kaktusů a to jak ve volné přírodě, tak i v zajetí (Orenstein 1972; Hunt 1996; Tebbich et al., 2001; Tebbich et al., 2012). Tyto nástroje jsou používány k ulovení drobných bezobratlých ukrytých v otvorech ve kmenech stromů, pod jejich kůrou či v substrátu. Obdobné ojedinělé použití nástroje bylo pozorováno i u sojky zelenavé (*Cyanocorax yncas*) nebo u sýkory modřinky (*Parus caeruleus*) a pištce sokolího (*Falcunculus frontatus*) v přírodě (Gayou, 1982; Boswall, 1977; Richards, 1977). Kos černý (*Turdus merula*) a špaček obecný (*Sturnus vulgaris*) byli pozorováni při prohledávání substrátu pomocí větviček (Priddey, 1977; Niemeyer a Kingery, 2003). Dále byla zaznamenána i pozorování druhů z čeledí *Ramphastidae*, *Neosittidae*, *Sittidae* nebo *Muscicapidae* – viz tabulka 1 v příloze (Mitchell, 1993; Green, 1972; Botswall, 1983; Shumaker et al., 2011). Tato pozorování jsou ovšem ojedinělá a pravidelné používání tohoto typu nástroje je přisuzováno pouze vranám novokaledonským a pěnkavkám bledým. Schopnost použití nástroje k získání potravy ovšem vykazují v rámci experimentů i ptáci, u nichž nebyla v přírodě doposud pozorována. Jsou zaznamenány případy, kdy havrani polní (*Corvus frugileus*) nebo nestor kea (*Nestor notabilis*) úspěšně vyřešili úlohu vyžadující použití nástroje - viz kapitola *Porozumění funkci nástroje* (Seed et al., 2006; Bird a Emery, 2009a; Tebbich et al., 2007; Liedtke et al., 2011). Spontánní vytvoření a použití nástroje bylo pozorováno i u sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) nebo u kakadu goffinova (*Cacatua goffini*) v zajetí (Jones a Kamil 1973; Auesperg et al., 2012).

3.1.2. Lov na návnadu

Volavkovití jsou známí specifickým chováním, kdy umísťují různé předměty na hladinu a následně loví ryby, které se k návnadě přiblíží. Volavky pro tuto potravní strategii využívají rozličné nástroje (návnady) jako například větvičky, peří, listy, bobulovité plody nebo kousky chleba a v menší míře i živé návnady jako je hmyz (Higuchi, 1988; Sazima 2007). V urbánním prostředí bylo zaznamenáno množství případů aktivního rybaření volavkou proměnlivou (*Butorides striatus*) a volavkou zelenavou (*Butorides*

virescens), které se naučily, že hlučné skupiny hus a kachen slouží jako znamení pro přítomnost možné návnady – tedy kousků pečiva, kterými je lidé krmí (Sazima, 2007; Higuchi, 1988). Mnohem řídkěji se používání návnad vyskytuje u kvakoše nočního (*Nycticorax nycticorax*), který byl pozorován při obdobném využívání kousků chleba jako nástroje nebo u volavky stříbřité (*Egretta garzetta*), používající stejný způsob lovu (Riehl, 2001; Post et al., 2009). Ve všech těchto případech bylo úspěšného získání potravy dosaženo průměrně do 1 minuty od umístění návnady. Aktivní rybaření bylo pozorováno i u volavky obrovské (*Ardea goliath*), která jako návnadu používala drobné větvičky nebo u volavky vlasaté (*Ardeola ralloides*), umísťující na vodní hladinu různé druhy hmyzu (Hunter et al., 2004; Prytherch, 1980). Volavka popelavá (*Ardea cinerea*) byla pozorována během pasivního lovu na návnadu, kdy využívala kousky chleba vhazované do vody lidmi, kteří krmili ryby (Post et al., 2009). Ačkoli je lov na návnadu nejrozšířenější mezi volavkovitými ptáky, jsou zaznamenány i případy jiných druhů. Pozorován byl například luňák hnědý (*Milvus migrans*) a rybařík jižní (*Ceryle rudis*) lovcí ryby na kousky chleba nebo slunatec nádherný (*Eurypyga helias*) používající jako návnadu larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) v zajetí (Roberts, 1982). Henry a Aznar (2006) zaznamenali případ aktivního rybaření pomocí kousků chleba rackem stříbřitým (*Larus argentatus*) a obdobné chování bylo pozorováno Sinclairem (1984) i u racka žlutonohého (*Larus fuscus*). Jako lov na návnadu může být bráno i chování sýčků králičích (*Athene cunicularia*), kteří okolo svých podzemních nor umísťují savčí trus k přilákání koprofágních brouků, tvořících dominantní část jejich potravy (Levey et al., 2004).

3.1.3. Rozbíjení skořápek

Jinou unikátní metodou použití nástroje je rozbíjení potravy pomocí na ni shazovaných kamenů. Toto chování bylo pozorováno u supa mrchožravého (*Neophron percnopterus*), který takto zpracovává pštrosí vejce nebo u luňáka černoprseho (*Hamirostra melanosternon*) rozbíjejícího vejce kura (Alcock, 1972; Aumann, 1990). Podobné chování bylo pozorováno u kolih aljašských (*Numenius tahitiensis*), které pomocí kousku korálu drženého v zobáku rozbíjí tvrdé skořápky vajec albatrosů (Marks, 1992). Andresson (1989) pozoroval jedince krkavce krátkoocasého (*Corvus rhipidurus*), který se pokoušel kamenem rozbít pin-pongový míček, zřejmě v domění, že se jedná o vejce. Jiný případ zaznamenal Hobbs (1971), kdy kavčík bělokřídý (*Corcorax melanorhamphos*) pomocí kousků ulit rozbíjel daší ulity.

3.1.4. Otloukání o pevný povrch

Tímto způsobem zabíjí svou kořist či rozbíjí její skořápku zástupci dlouhokřídých, dravců srostloprstých či pěvců (Lefebvre et al., 2002) – viz tabulka 1 v příloze. Ellis a Brunson (1993) zaznamenali káně rudochvosté (*Buteo jamaicensis*), které uloveného hada zabilo úderem o kámen. Pozorován byl například i ledňáček hnědohlavý (*Halcyon smyrnensis*), obdobně usmrcující žábu o větev stromu (Tehsin, 1989). Jen někteří ptáci ovšem využívají specifický typ povrchu a tuto kovádlinu vždy vyhledávají. Příkladem mohou být drozdi zpěvní (*Turdus philomelos*) nebo drozdi afričtí (*Turdus pelios*), kteří rozbíjejí ulity plžů o kameny (Boswall, 1977; Boswall 1983). Vzhledem k rozličnosti způsobů a

povrchů, jaké můžeme pozorovat při otlokání potravy o pevný povrch je toto chování často sporným tématem a někteří autoři ho jako použití nástroje neklasifikují.

3.1.5. Shazování na pevný povrch

Jinou metodou užívanou převážně krkavcovitými ptáky a racky je shazování kořisti na pevný povrch z výšky. Takto například vrána americká (*Corvus brachyrhynchos*) nebo vrána novokaledonská (*Corvus modeuloides*) zpracovává ořechy (Cristol a Switzer, 1999; Hunt, 1996). Cristol et al. (1997) zaznamenali případ vran amerických, které shazovaly ořechy na cestu před jedoucím autem, s jejichž pomocí ořechy rozlouskávaly. Z četných pozorování shazování ořechů na pevné povrchy autoři ale vyvodili, že shazování před autem je pouze náhodná událost. Racek černohlavý (*Larus melanocephalus*) či racek západní (*Larus occidentalis*) takto rozbíjí schránky měkkýšů a stejnou metodu využívá i řada dalších zástupců racků – viz tabulka 1 v příloze (VanImpe, 1978; Maron, 1982).

3.1.6. Napichování na ostny

Specifickým typem použití hraničního nástroje je napichování kořisti na trny rostlin. Toto chování bylo pozorováno u několika druhů ťuhýků a předpokládá se, že napíchnutím kořisti na trn ptáci kompenzují nedostatek fyzické síly k jejímu udržení pařátem během konzumace (Beven a England, 1968). Dalším využitím napichování kořisti na trny je její uchovávání, kdy se ptáci k takto zpracované potravě opakovaně vracejí (Carlson, 1985). Kořist může být napichována nejen na trny rostlin, ale i na suchá stébla, ostnaté dráty či jiné špičaté předměty. Menší kořist jako je hmyz, larvy nebo stonožky bývá napichována živá, kdežto větší zvířata jsou předem usmrcena (Beven a England, 1968). Montagna (1939) pozoroval ťuhýka šedého (*Lanius excubitor borealis*) napichujícího vrabce domácího (*Passer domesticus*) na špičatý okraj pařezu. Potravu tohoto ťuhýka tvoří převážně menší ptáci, které napichuje na trny rostlin či na špičaté větvičky (Lorek et al., 2000). Při podobném chování byli pozorováni i ťuhýk afrotropický (*Lanius collaris*) a ťuhýk běločelý (*Lanius nubicus*), zpracovávající touto metodou hmyz nebo ťuhýk americký (*Lanius ludovicianus*) napichující ještěrky (Beven a England, 1968; Owen, 1929). Ťuhýk americký obdobně napichoval na ostnatý drát jedovatý druh sarančete (*Romalea guttata*) a ke své kořisti se vracel až po několika dnech, kdy toxické látky vyprchaly (Yosef a Whitman, 1992). V zajetí bylo obdobné chování pozorováno i u ťuhýka indického (*Lanius vittatus*) a ťuhýka obecného (*Lanius collurio*), kteří se živí hmyzem (Beven a England, 1968). Ťuhýk obecný svou kořist na trny rostlin napichuje i v přírodě (Carlson, 1985).

3.1.7. Fixování potravy

Někteří papoušci umísťují různé předměty mezi své mandibuly, aby tak zabránili vyklouznutí potravy při jejím zpracovávání. Toto chování bylo popsáno již v roce 1869 Wallacem, který pozoroval kakadu palmového (*Probosciger aterrimus*) používajícího list kanárníku obecného (*Canarium commune*) proti vyklouznutí skořápky ořechu (Wallace, 1869). Borsari a Ottoni (2005) popsali případ šesti arů

hyacintových (*Anodorhynchus hyacinthius*) držených v zajetí, kteří používali primárně kousky dřeva a listy jako klíny, umístěné mezi mandibulu a ořech, snižující tak jeho pohyblivost a usnadňující zpracování. Juvenilní ptáci, kteří neměli možnost sociálního učení, používali navíc větvičky, dráty, gumičky, ale i písek či kombinace těchto předmětů.

3.2. Komfortní chování

3.2.1. Namravenčování (Anting)

Anting je specifická aktivita vyskytující se u téměř 200 druhů ptáků, nejvíce ovšem mezi pěvci (Shumaker et al., 2011). Rozlišujeme mezi namravenčováním aktivním, při němž zvíře samo drtí mravence zobákem, umísťuje je mezi peří a potírá ho jimi a pasivním, kdy pták přilétá do mraveniště, roztahuje křídla a nechává mravence se samovolně pohybovat po jeho těle (Potter, 1970). K antingu jsou ovšem využívány i mnohé další objekty jako např. jiné druhy hmyzu, mnohonožky nebo plody (Clayton a Vernon, 1993; Wenny, 1998; Sazima et al., 2009). Možnou funkcí této aktivity je údržba peří hlavně během přepeřování, kdy je riziko podráždění kůže zvýšené. Jako další možnost se uvádí likvidace ektoparazitů pomocí kyseliny mravenčí (Potter, 1970). Wenny (1998) navrhuje, anting jako metodu, jak zbavit kořist toxicity před jejím pozřením. Ektoparazitální teorii podporuje studie, během níž bylo peří holuba skalního (*Columba livia*) pokryto jedním z nejběžnějších ektoparazitů – všenkami (řád *Mallophaga*). Po přidání limetky a zejména extraktu z její kůry většina všenek uhynula (Clayton a Vernon, 1993). Lejskovec havajský (*Chasiempis sandwichensis*), endemit Havajských ostrovů, k antingu používá brazilský pepř, skelnatku česnekovou (*Oxychilus alliarius*) nebo pepřovec brazilský (*Schinus terebinthifolius*). VanderWerf (2005) předpokládá, že tak činí právě kvůli antibiotickým vlastnostem a likvidaci parazitů. Téma namravenčování je sporné a ne vždy je považované za použití nástroje. Jeho výskyt byl zaznamenán v celé řadě taxonů, jako jsou *Galliformes*, *Piciformes*, *Psittaciformes* nebo *Passeriformes* (Potter, 1970; Sazima, 2009; Wee, 2008; VanderWerf, 2005). Vzhledem k jeho bohatému rozšíření mezi ptačími taxony, specifičnosti a odlišnosti se antingem v této práci dále zabývat nebudu.

3.2.2. Péče o peří (Preening)

Jako preening můžeme označit takové chování, kdy pták využívá k substrátu nepřipojený externí předmět k drbání či škrábání se. Jeden z mála případů preeningu v přírodě zaznamenal Meyerriecs (1972). Pozoroval kormorána ušatého (*Phalacrocorax auritus*) během typického procesu péče o peří, kdy je sekret z uropygiální žlázy roztírán zobákem po jeho povrchu. Jeden z kormoránů chvíli sledoval uvolněné pírko ležící na zemi, poté jej zvedl a s jeho pomocí tento sekret na peří deponoval. Častěji se ovšem preening pomocí nástroje vyskytuje u papoušků, zejména u těch v zajetí. Během preeningu byli pozorováni například kakadu naholící (*Cacatua sanguinea*), kakadu žlutolící (*Cacatua sulphurea*) nebo papoušek šedý (*Psittacus erithacus*), kteří se pomocí větviček a klacíků drbali na hlavě, krku, bocích či

zádech (Smith 1970 v Shumaker et al., 2011). Boswall (1983) zaznamenal kakadu moluckého (*Cacatua moluccensis*), který k drbání používal klacíky a vypadlá pířka a aru (*Ara ararauna*) drbajícího se kostí.

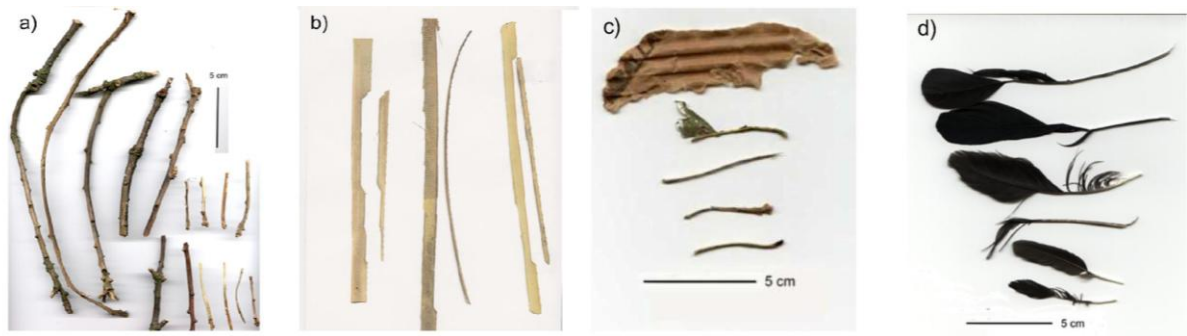
3.3. Nástroj jako zbraň

Bylo zaznamenáno několik případů, kdy pták použil nástroj jako zbraň. Janes (1976) pozoroval hnízdicí pár krkavců velkých (*Corvus corax*), který opakovaně zaútočil shazováním kamenů na lidi, kteří se přiblížili k jejich ptáčatům. V dalším případě se krkavci pokoušeli shazováním trsů trávy vyhnat racky tříprsté (*Rissa tridactyla*) z hnízda, aby se mohli nakrmit na jejich vejcích. Jiný zástupce čeledi krkavcovitých, vrána rybí (*Corvus ossifragus*) se obdobným chováním jako krkavci pokoušel dostat k hnízdům racka chechtavého (*Larus atricilla*) a jeho vejcím (Montevecchi, 1978). Zatím jediným případem přímého použití nástroje jako zbraně vůči jinému ptáku zaznamenal Balda (2007). Samec sojky Stellerovy (*Cynocitta stelleri*) po několika neúspěšných pokusech vyhnat z krmítka vránu americkou (*Corvus brachyrhynchos*), jak akustickými ta fyzickými útoky, odlomil z nedalekého keře větvičku a pokusil se s její pomocí vránu vyplašit. Poté co větvičku upustil, získala ji vrána a zaútočila na sojku, která následně krmítko opustila.

4. Vytváření, úprava, výběr a transport nástrojů

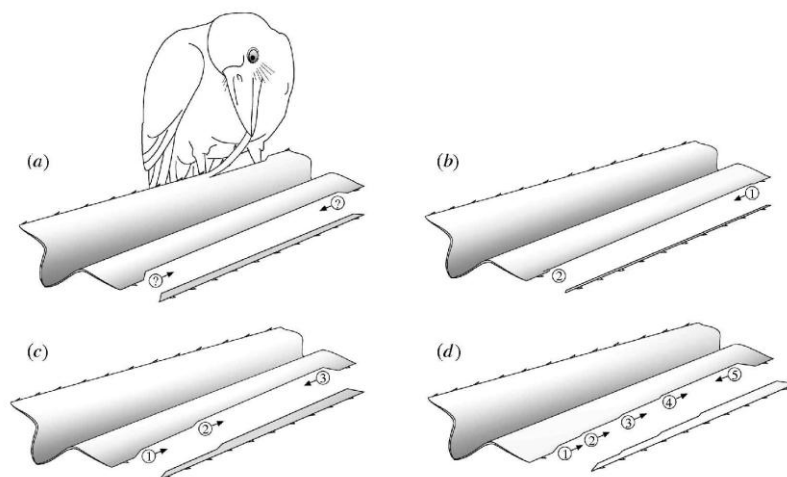
4.1. Vytváření nástrojů a jejich modifikace

Jako vytvoření nástroje uvádí Shumaker et al. (2011) „strukturální modifikaci objektu nebo již existujícího nástroje tak, aby sloužil při použití efektivněji“ a dodává, že nástroj ale nemusí být nutně upravený objekt. Schopnost ptáků vytvářet vlastní a unikátní nástroje je podpořena řadou terénních pozorování i laboratorních prací. Existuje jen několik málo ptačích druhů, které vytvářejí nástroje v přirozeném prostředí. Tato schopnost však byla testována v experimentech zahrnujících i ty druhy, které nástroje v přírodě nevytvářejí. V roce 1996 zaznamenal Gavin Hunt případ novokaledonských vran (*Corvus moneduloides*), vytvářejících dva typy nástrojů. Tyto vrány jsou typickými uživateli nástrojů tvaru klacíku, jejichž pomocí hledají potravu v otvorech ve kmenech stromů a v dířácích v substrátu. Modifikací větviček vrány získávají nástroj tvaru háku. Tento proces později Hunt klasifikoval do čtyř kroků – (i) výběr vhodné větvičky, (ii) odlomení sekundárních větviček nad kloubem, (iii) odlomení nepotřebného zbytku primární větvičky pod kloubem, (iv) vytvarování háku pomocí zobáku a odstranění listů (Hunt a Gray, 2004). Druhý typ nástroje, jež novokaledonské vrány vytvářejí, vzniká modifikací listu pandánu (*Pandanus* spp.). Tady nejprve vrána odtrhne zobákem proužek listu, který následně v několika krocích zobákem sestřihne do vhodného tvaru tak, že jedna strana nástroje zůstává ostnatá a druhá strana je výsledně hladká. Takto upravený nástroj slouží k ulovení potravy ukryté pod nánosy listů na povrchu substrátu nebo v dířácích v zemi. Vzácnější jsou již nástroje vytvořené z řapíků listů či vlastního peří (Hunt a Gray, 2003).



Obr. 1 Typy nástrojů vytvářené vranami novokaledonskými. Větvička (a), list pandánu (b), řapíky listů (c) a peří (d). Převzato z Kacelnik et al., 2006.

V oblasti ostrovů Nové Kaledonie bylo pozorováno vytváření tří odlišných typů nástrojů z pandánu a odlišných způsobů jejich vytváření (Hunt a Gray, 2003). V oddělených geografických polohách byly nalezeny buďto nástroje úzké, široké nebo kombinované. Vytvoření každého z typů nástrojů sestává ze specifické série akcí: široký nástroj je získán provedením základního řezu zobákem a odtrhnutím nástroje směrem od kmene (Obr. 2a), úzký nástroj je vytvořen dlouhým řezem směrem ke kmeni stromu a jeho následným odtrhnutím před koncem řezu (Obr. 2b), vytvoření kombinovaného nástroje sestává ze tří a více kroků řezu zobákem a odtrhnutí, takže je nástroj ve výsledku na jednom konci úzký a na druhém široký (Obr. 2c, d). Vzhledem k podobnému procesu vytváření odlišných typů nástrojů a jejich nepřekrývajícimu se výskytu je pravděpodobné, že podléhají kumulativní evoluci. Postupem času jsou tedy tvary nástrojů upravovány tak, aby se zvýšila jejich efektivita. Hunt a Gray předpokládají, že bazálním typem je široký nástroj a selekcí na špičatý konec nástroje vznikly úzké a posléze i kombinované nástroje. Diversifikace nástrojů a jejich kumulativní změny jsou podmíněny sociálním přenosem informací.



Obr. 2 Vrána vytvářející typický nástroj širokého typu z listu pandánu (a). Nástroj úzkého typu (b) a nástroje kombinovaného typu (c, d). Čísla v kolečkách udávají pořadí a počet kroků nutných k vytvoření nástroje. Převzato z Hunt a Gray, 2003.

Během experimentu zaměřeného na selektivitu vhodného typu nástroje v přírodě odchycená samice vrány novokaledonské spontánně modifikovala rovný drát a vytvořila tak nástroj tvaru háku (Chappell et al., 2002). V návaznosti na tuto událost byl designován experiment, při kterém byl dvěma vranám odchyceným v přírodě předložen rovný kus drátu a průhledný vertikální válec obsahující košík s odměnou. Majoritní většina pokusů samice byla úspěšná i přes to, že těmto vranám nebyla nikdy dána možnost pozorovat obdobné chování u jiných jedinců a nikdy neřešily podobný úkol. Oproti tomu samec v této úloze neuspěl a odměnu z válce získal pouze jednou pomocí rovného drátu (Weir et al., 2002). K pozitivním výsledům došel i experiment, ve kterém naivní juvenilní novokaledonské vrány spontánně vytvářely a používaly nástroje. Dá se tedy předpokládat, že vytváření a používání nástrojů u novokaledonských vran je alespoň částečně geneticky podmíněná schopnost posilovaná individuálním učením a nezávisí přímo na sociálním učením (Kenward et al., 2005).

Ojedinělý případ spontánního vytvoření a použití nástroje byl pozorován i u vrány americké (*Corvus brachyrhynchos*). Jedinec, který se neúspěšně pokusil ulovit pavouka, skrytého v dutině klády, odlomil trojúhelníkový kousek dřeva a použil ho při dalším pokusu. Nástroj před použitím upravil opakovaným klováním do užší části, kterou následně mířil do otvoru (Caffrey, 2000).

Další druh známý pro vytváření nástrojů ve volné přírodě je galapážská pěnkavka bledá (*Cactospiza pallida*). Typicky používají nástroje, jako jsou větvičky či trny kaktusů k získání hmyzu z pod kůry stromů. Modifikace těchto nástrojů je prováděna podobou odštěpování sekundárních větviček a listů. Inovace typu nástroje nově vytvářeného z ostatých větviček ostružiníku, které byly oproti dřívějším pozorováním značně delší, předpokládá, že jsou si pěnkavky vědomy funkčních vlastností úlohy, jíž mají vyřešit a tomu přizpůsobují své nástroje (Tebbich et al., 2012). V experimentu zaměřeném na modifikaci nástroje byl použit průhledný horizontální válec s odměnou umístěnou vprostřed a k dispozici mělo pět jedinců nástroje tvaru H (Tebbich a Bshary., 2004). Dva ze subjektů byli juvenilové ve věku 5 a 8 měsíců, zbylí ptáci byli dospělí a všichni měli pravděpodobně dřívější zkušenosti s používáním nástrojů v přírodě. Jedna dospělá pěnkavka úspěšně modifikovala nástroj na 21 pokus a dva juvenilové na 14 pokus. Zbylí dva ptáci v tomto úkolu neuspěli a opakovaně se pokoušeli použít nemodifikovaný nástroj. V navazující úloze byly umělé nástroje nahrazeny přírodními větvičkami a zde uspěly čtyři z pěti pěnkavek již na první pokus, včetně mlád'at. Z tohoto experimentu vyplývá, že schopnost vytvoření a modifikace nástroje pěnkavkami není stereotypickou vlastností, ale jsou ji schopny přizpůsobit aktuálním vlastnostem situace.

Spontánní vytvoření nástroje bylo ale pozorováno i u druhů, které běžně v přírodě nástroje nevytvářejí. Bird a Emery (2009a) podrobili experimentu s designem obdobným výše zmiňovanému pokusu s novokaledonskými vranami (Weir et al., 2002) 4 dospělé a lidmi odchované jedince havrana polního (*Corvus frugileus*). V první části pokusu dostali havrani již vytvořené nástroje – klacíky

s háčkem na konci. Jejich úkolem bylo vyndat košík s potravou z vertikálního plexisklového válce pomocí nástroje. Tři subjekty uspěly během prvního pokusného kola a pouze jeden pták vyřešil úlohu až na druhý pokus. V druhé části experimentu byl havranům poskytnut pouze rovný drát, z něhož si měli nástroj vytvořit. Tři ptáci opět uspěli již na první pokus a spontánně modifikovali nástroj, kdežto čtvrtý havran získal odměnu až na svůj čtvrtý pokus. Havrani vytvořili hák v každém z pokusů, dostatečně dlouhý a zahnutý byl ale cca jen v 35% případů. Tito havrani také absolvovali test na jednoduchou modifikaci nástroje, kde měli k dispozici větev jilmu s několika bočními větvičkami, které musely být odstraněny, aby vznikl funkční nástroj. Subjekty dostaly 30 pokusů s 1-4 nutnými úpravami, aby modifikovaly nástroj a s jeho pomocí získali z válce larvu zavíječe (čeleď *Pyralidae*). Všichni čtyři ptáci úkol vyřešili a to s 97,5% úspěšností. Tyto výsledky naznačují, že jsou ptáci, kteří přirozeně nástroje nevyužívají schopni nejen jejich použití, ale i vytvoření a modifikace.

Jiné pozorování vytvoření nástroje zahrnuje v zajetí odchovaného dospělého samce kakadu goffinova (*Cacatua goffini*), který během hry prohodil oblázek skrze mříže své klece a pokusil se jej získat kusem bambusu držným v zobáku. V následně provedeném experimentu byl na místo oblázku umístěn kešu ořech. Papoušek úlohu vyřešil vytvořením nástroje vylomeného z dřevěného trámu a kombinací dvou pohybů nejprve ořech přesunul na výhodnější pozici a poté jej přisunul k sobě. V další části experimentu byl úloze podroben samec, jež neměl možnost sledovat úspěšného jedince a samice, která tutora sledovala. Úspěšně úlohu vyřešila pouze samice (Auersperg et al., 2012). I tato studie potvrzuje schopnost ptáků bez přirozeného výskytu nástrojově orientovaného chování vytvořit a použít nástroj.

Zaznamenán byl i případ vytvoření nástroje sojkou chocholatou (*Cyanocitta cristata*). V tomto případě jedinci vychováni v zajetí modifikovali útržky získané z novin umístěných pod klecí několika způsoby. Klováním a otáčením buďto zobákem nebo končetinou upravovali útržky tak, aby si s nimi držnými v zobáku následně mohli skrze mříže přisunout granule. Pokud byly granule odstraněny a ptáci byli vyhladověni, spontánně novinové útržky namáčeli do misky s vodou a stírali jimi drcené zbytky z granulí. Toto chování bylo pozorováno u 5 z 8 testovaných sojek chocholatých, dvě sojky vykazovaly pouze některou část postupu a pouze u jedné nebylo chování orientované na používání nástrojů zaznamenáno vůbec (Jones a Kamil, 1973).

4.2. Výběr nástroje a jeho transport

Schopnost vybrat nejvhodnější nástroj pro daný úkol je považována za znak komplexních kognitivních schopností zvířete. Adekvátní výběr nástroje může být výsledkem kauzálního uvažování, abstrakce, předchozích zkušeností s obdobnými podmínkami a asociací mezi úspěchem a vhodným nástrojem nebo pochopení vztahu mezi rozměry nástroje a funkčními vlastnostmi úkolu (Bluff et al., 2007). Uplatňují se zde tedy různé kognitivní procesy a ne vždy je snadné je od sebe rozlišit. Nevhodně

zvolený nástroj může zapříčinit ztráty časové nebo ztrátu kořisti ve prospěch jiného predátora (Kacelnik et al., 2006).

Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) byly v jednom z pokusů po krátkodobé vizuální exploraci pokusného aparátu, jenž sestával z průhledného plastového válce, umístěného horizontálně a uzavřeného na jednom konci schopny vybrat nástroj adekvátní délky a úspěšně ho použít k získání odměny umístěné uvnitř válce. Pokud ovšem byla škála nástrojů přesunuta do větší vzdálenosti od aparátu a ptáci byli nuceni zapamatovat si umístění odměny ve válci a vybrat vhodně dlouhý nástroj, kvantum úspěšných pokusů se značně snížilo. V tomto experimentu byli použiti dva dospělí jedinci odchycení v přírodě a pravděpodobně tedy s předchozími zkušenostmi používání nástrojů (Chappell et al., 2002). Vrány jsou tedy schopny vybírat nástroj odpovídající vlastnostem situace a neúspěch v druhé části experimentu může být zapříčiněn omezenými schopnostmi zapamatovat si je.

Strategii výběru nástroje novokaledonských vran ve volné přírodě zkoumali Hunt et al. (2006). V první části experimentu byl na kládu připevněn průhledný vertikální box s larvou tesaříka *Agrianome fairmairei*, hluboký natolik aby ji bylo možné získat jen pomocí nástroje. Testovaná vrána vždy nejdříve pozorovala box z hora a následně vyrobila nástroj odlomením listu od řapíku. Toto chování by naznačovalo, že vrány vytvářejí nástroje podle aktuálních vlastností situace. V druhé části experimentu bylo do klády vyvrtáno několik vertikálních děr různých hloubek s kousky čerstvého masa a tato kláda byla umístěna vedle pandánu. I v tomto případě vrána nejprve pozorovala odměnu z hora a následně vytvořila nástroj z pandánu. Ať už byla díra hlubší či mělká délka nástroje se nijak výrazně nelišila. Oproti tomu druhý vytvořený nástroj byl signifikantně delší v případě, že byla odměna umístěna v hlubší díře. V obou částech experimentu vrány na první pokus vytvořily většinou nedostatečně dlouhý nástroj. Druhý nástroj byl oproti tomu značně delší než by vyžadovaly podmínky úkolu. Autoři proto předpokládají, že novokaledonské vrány využívají při volbě nástroje dvoufázovou strategii. Délka prvního použitého nástroje je dána defaultně podle podmínek nejčastěji se vyskytujících v jejich přirozeném prostředí. Pokud tento nástroj selže, je nahrazen delším nástrojem, avšak ne přesně odpovídajícím vlastnostem situace.

Pěti jedincům galapážské pěnkavky (*Cactospiza pallida*) bylo dáno na výběr mezi nástroji různých délek k získání odměny umístěné vprostřed průhledného válce. Jednalo se o dva juvenilny ve věku 5 a 8 měsíců a tři dospělé ptáky, všichni byli odchyceni v přírodě a pravděpodobně měli zkušenosti s používáním nástrojů. V tomto případě odměnu získali všichni testovaní jedinci, z toho 3 na první pokus zvolili adekvátně dlouhý nástroj. Vykazovali preference pro použití nástroje delšího, než vyžadoval úkol. To může být dáno faktem, že své nástroje v přírodě transportují a podle potřeby je pak mohou zkrátit, ne však prodloužit (Tebbich a Bshary, 2004).

Pokus jiného designu zaměřený na havrany polní (*Corvus frugileus*) provedli Bird a Emery (2009a). Účastnili se ho čtyři dospělí a v zajetí odchovaní jedinci. V průhledném vertikálním válci byla na platformu umístěna larva zavíječe *Achroia grisella*, která mohl být získána vhozením kamenu o správné velikosti a tvaru, kdy pouze dostatečně velké a vhodně tvarované kameny dokázaly platformu zbořit. V prvních pokusech byl kámen umístěn na platformě nad válcem a ptáci se tak jeho náhodným postrčením nebo pozorováním jiného havrana naučili řešit úkol. Po pěti úspěšných pokusech byl kámen umístěn u báze válce a havrani dostali k dispozici dalších 5 pokusů. Následně bylo do klece umístěno několik kamenů různých velikostí a tvarů, přičemž subjekty vykazovaly jasné preference pro kameny větší. Když byl válec nahrazen užší verzí, 3 ze 4 havranů na první pokus vybrali i přes své předchozí preference malý kámen a 2 jedinci jej automaticky otočili tak, aby jeho tvar odpovídal tvaru válce. Menší kameny byly používány signifikantně více i tehdy, když byl válec umístěn v experimentální místnosti, zatímco pro kameny si ptáci museli doletět do klece. V poslední části experimentu bylo havranům dáno na výběr mezi funkčním a nefunkčním nástrojem, v kombinaci dlouhého funkčního klacíku a velkého nefunkčního kamene nebo naopak krátkého klacíku a malého kamene. Všichni čtyři jedinci vybrali adekvátní nástroj již na první pokus. Výsledky tohoto pokusu naznačují, že jsou havrani polní schopni vybrat a použít vhodný nástroj odpovídající vlastnostem situace.

Vrány novokaledonské i pěnkavky blede vykazují specifický rys nástrojově orientovaného chování. Nástroje, které se během předchozího lovu osvědčily, si tyto ptáci často odkládají a přenášejí i na další místa. Takové chování naznačuje schopnost plánování blízké budoucnosti. Ornstein (1972) zaznamenal případ vrány, která odložila nástroj, posléze jej opět zvedla a opustila lokaci. Hunt (1996) opakovaně pozoroval, jak si vrány mezi jednotlivým získáváním potravy nástroje odložily na bezpečné místo a následně se pro ně vrátily či si je během krmení přesunuly do končetiny a posléze s jejich používáním pokračovaly. Podobné chování bylo zaznamenáno u pěnkavek používajících opakovaně jeden nástroj (Tebbich et al., 2012).

4.3. Metanástroj (Metatool)

Pojmem metatool úloha rozumíme použití jednoho nástroje k dosažení nástroje druhého, kterým je následně získána potrava. Pro takovýto úkol je nezbytná vyšší úroveň kognitivních schopností než jaká se uplatňuje při použití jednoduchého nástroje, jelikož si zvíře musí uvědomit, že vztah mezi nástrojem a odměnou není přímý, ale může ho dosáhnout pomocí sekundárního nástroje. Zvíře musí taktéž být schopné hierarchicky organizovaného chování a potlačení touhy okamžitého získání odměny aby uspělo (Taylor et al., 2007). Doposud nebylo pozorováno použití metanástroje ve volné přírodě a jeho testování v laboratorních podmínkách se zaměřuje hlavně na krkavcovité ptáky, jako jsou vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) či havrani polní (*Corvus frugileus*).

Sedm odchycených adultních novokaledonských vran mělo k dispozici dva boxy s nástroji. Jeden obsahoval dlouhé tyčky mimo dosah ptáků, s jejichž pomocí mohla být z vertikálního otvoru získána potrava. V druhém boxu byl kámen jako kontrola, že vrány využívají adekvátní nástroj. Před prvním boxem s nástroji ležel jeden kratší, kterým mohla být delší tyčka získána. Všech sedm vran předvedlo vyžadovaný postup a jen jedna nejdříve zkusila získat odměnu kratším nástrojem. Čtyři vrány se v pozdějších kolech pokusily získat odměnu kratším nástrojem poté, co se jim nepovedlo s jeho pomocí vyndat z boxu delší nástroj. Jelikož použití metanástroje nebylo nikdy pozorováno v přírodě, úspěšné řešení této úlohy může být dáno vytvořením analogie s dřívějším úkolem nebo učením pokusem a omylem. Vytvoření analogie vyžaduje aplikaci předchozích zkušeností na strukturně podobný problém. Vrány si tedy mohly spojit vlastnosti případu vyžadujícího použití metanástroje s jinými případy použití nástroje v přírodě, kdy nástroj slouží k získání objektů mimo dosah zvířete (Taylor et al., 2007).

V jiném experimentu byli použiti čtyři dospělí havrani polní, odchovaní v zajetí a disponující znalostmi získanými v předchozích experimentech zahrnujících aparáty typu válce a klacíku. V této úloze měli ptáci pomocí vhození velkého kamene do průhledného válce shodit z platformy další kámen a ten poté použít k získání odměny z válce o stejném principu. Havrani zde měli na výběr mezi dvěma válci se sekundárními nástroji - malým nebo velkým kamenem, přičemž k získání potravy funkčně sloužil pouze kámen malý. V této úloze uspěli všichni čtyři ptáci hned na první pokus a úspěšnost všech pokusných kol byla velmi vysoká (96,7%). V tomto experimentu bylo prokázáno i to, že havrani věnují pozornost funkčním vlastnostem nástrojů, jelikož v majoritní většině pokusů vybírali adekvátní sekundární nástroj (Bird a Emery, 2009a).

5. Porozumění funkci nástroje (Physical cognition)

Jako physical cognition rozumíme intuitivní pochopení základních fyzikálních sil působících na nástroje a tedy pochopení principu funkce nástroje a výsledku jeho použití. Základním testem pro analýzu kognitivních schopností uplatňujících se při používání nástrojů je trap-tube (Obr. 3a). Odlišné kognitivní strategie zvířat použité k vyřešení úlohy jsou zkoumány pomocí transferových úloh. V těchto úlohách je subjekt nejprve podroben jednoduché verzi úkolu a po jeho zdárném vyřešení podstoupí test, ve kterém je stimul změněn, ovšem kauzální struktura úlohy zůstává stejná. Jsou zde tedy používány různé modifikace původního trap-tube aparátu jako je two-trape tube nebo trap table (Obr. 3b, c). Pokud zvíře použije k vyřešení úlohy asociativní učení, není schopné transfer uskutečnit a úspěch předpokládá složitější formy kognitivních schopností jako je kauzální uvažování (Taylor et al., 2009).

5.1. Metodika základních experimentů

Schopnost používání nástrojů je testována prostřednictvím řady experimentů a pokusných aparátů. Tyto metody jsou uplatňovány převážně při zkoumání porozumění funkci nástroje, ale používají se i v úlohách zaměřených na způsob učení používání nástrojů.

Trap-tube (válec s pastí)

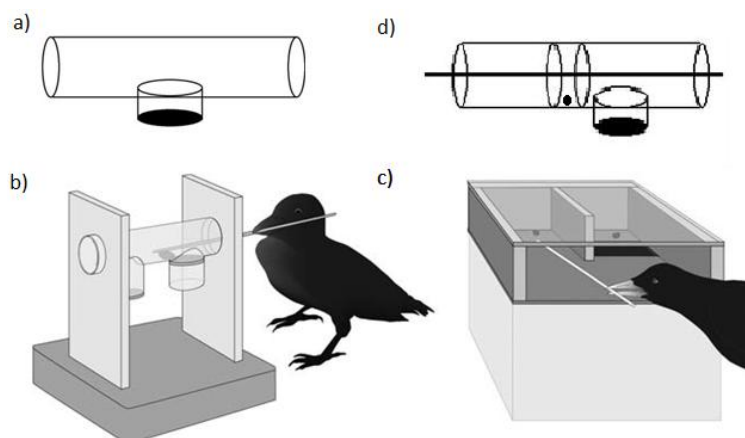
Tento pokus sestává z aparátu tvořeného plexisklovým průhledným válcem (Obr. 3a), v jehož středu je umístěna past a odměna leží vedle ní (dále v textu jako trap-tube). Aby zvíře uspělo je nuceno předvídat následky svého jednání. Musí zvolit vhodnou stranu aparátu k aplikaci nástroje, jeho pomocí získat odměnu a při tom se vyhnout pasti (Tebbich, et al., 2007; Taylor et al., 2009). V případě, kdy je testována úroveň kognitivních schopností druhů, jež přirozeně nástroje nepoužívají, bývá klasický trap-tube aparát upraven (Obr. 3d). Nástroj je v takovéto situaci do válce již předem vložen a obsahuje pomocné disky, jimiž je odměna přesouvána (Seed et al., 2006; Liedtke et al., 2011).

Two-trape tube (válec se dvěma pastmi)

Aparát je opět tvaru průhledného válce s pastí (Obr. 3b). Je do něj však přidána druhá, nefunkční past a odměna je umístěna mezi tyto pasti (dále v textu jako two-trap tube). Inaktivní past může mít různé podoby jako např. past, jejíž dno je odstraněno a odměna skrze ni propadne na podložku, kde ji může zvíře sebrat nebo past se zakrytým vrchním otvorem, přes nějž může být odměna přesunuta. Předpoklad je, že se zvíře nebude vyhýbat nefunkční pasti, jelikož chápe, že nemůže způsobit ztrátu odměny a pro její získání zvolí stranu aparátu s touto pastí (Taylor et al., 2009; Seed et al., 2006).

Trap-table (stůl s pastí)

Aparát je sestaven z dřevěného boxu rozděleného na dvě identické části se svrchní plexisklovou stěnou (Obr. 3c). V obou polovinách jsou umístěny odměny, před jednou se ovšem nachází past (dále v textu jako trap-table). Zvíře, jež se v předchozích trap-tube testech naučilo vyhýbat se pasti, by mělo vybrat adekvátní polovinu boxu a pomocí nástroje získat odměnu (Taylor et al., 2009).



Obr. 3 Experimentální aparát (a) Trap-tube, (b) Two-trap tube, (c) Trap-table a (d) modifikovaná verze Trap-tube. Převzato ze Seed et al., 2006; Taylor et al., 2009 a Tebbich et al., 2007.

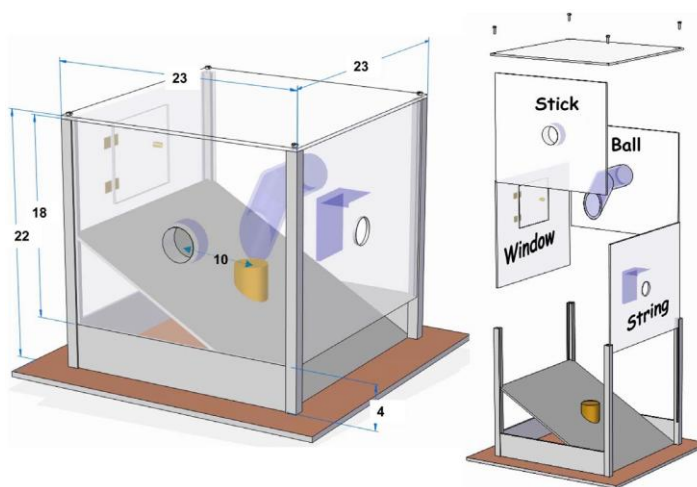
Slot-tube (válec se štěrbinou)

Tento aparát sestává z průhledného válce, v jehož středu je past. Je z něj ovšem vyjmut nástroj a je opatřen štěrbinou po celé délce vrchní stěny, takže odměna může být přesunuta pomocí zobáku nebo

končetiny (dále v textu jako slot-tube). Takto modifikovaná verze bývá někdy použita v případě, že subjekt selže v původním trap-tube úkolu (Liedtke et al., 2011).

Multi-access box (více přístupový box)

K porovnání kognitivních schopností morfologicky odlišných druhů byl navržen Multi-access box test (Obr. 4). V aparátu tvaru krabice je na platformě umístěna odměna a získána může být čtyřmi různými způsoby (dále v textu jako Multi-access box). Z toho dvě možnosti zahrnují použití externího nástroje (klacík nebo kulička) a dvě jsou umožněny manipulací součástí aparátu - zatažení za lanko připojené k odměně nebo nadzvednutí páčky a tím otevření dvířek (Auersperg et al., 2011a).



Obr. 4 Experimentální aparát Multi-access box se čtyřmi přístupy pro odlišné způsoby řešení. Převzato z Auersperg et al., 2011a.

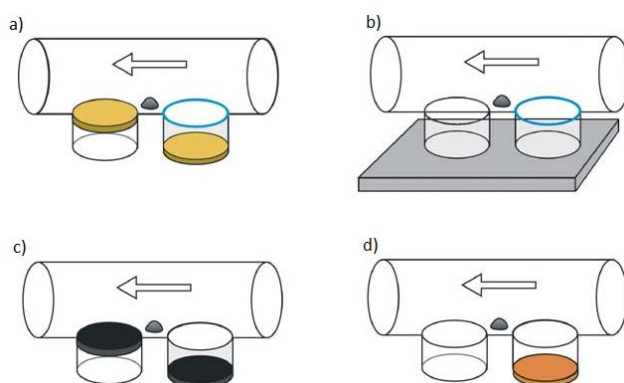
5.2. Pěvci (*Passeriformes*)

5.2.1. Krkavcovití (*Corvidae*)

5.2.1.1. Vrána novokaledonská (*Corvus moneduloides*)

Kacelnik et al. (2006) podrobili dospělou samici novokaledonské vrány klasickému trap-tube testu. Tato samice byla odchycena před několika lety v přírodě a testována na selektivitu a vytváření nástrojů. Po ovládnutí základního testu následoval aparát, kde byl válec obrácen a inaktivní past tak spočívala nahoře. Vrána pokračovala ve vyhýbání se pasti i v tomto stavu a nepoužívala tedy k řešení koncept gravitace, ale vytvořila si asociaci mezi ztrátou odměny a pastí. Je však možné, že zvířata preferují řešení situace podle aktuálního vzhledu aparátu spíše než použitím základních principů a pokud je toto řešení efektivní uplatňují ho, i když těmto základním principům jako je např. gravitace rozumí. K podobným výsledkům dospěli i Taylor et al. (2009), kteří provedli experiment, ve kterém bylo 6 novokaledonských vran testováno na two-trap tube. V tomto transferovém úkolu je aparát upraven tak, aby bylo zvíře schopno vyřešit situaci aplikací zákonitostí naučených v úkolu minulém. Vizuální stimulus je tedy pozměněn, ale funkční princip zůstává stejný. Vrány byly odchyceny v oblasti ostrovů

Nové Kaledonie. Věk pěti jedinců byl odhadnut na více než dva roky, zatímco jeden jedinec byl mladší dvou let. Pouze dva z adultních ptáku byly samice. Dno funkční pasti a vrch nefunkční byly v tomto experimentu opatřeny žlutým diskem, ústí aktivní pasti bylo navíc zdůrazněno modrým kroužkem (Obr. 5a). Touto úlohou prošly úspěšně 3 z 6 vran v méně než 150 kolech a následně byly vystaveny čtyřem transferovým úlohám: žluté disky byly nahrazeny průhlednými (Obr. 5b), žluté disky byly zaměněny za černé a modrý pruh byl odstraněn (Obr. 5c), dno funkční pasti bylo zbarveno oranžově, modrý pruh byl odstraněn a inaktivní past měla formu beze dna (Obr. 5d) a poslední transferový úkol měl formu trap-table. Úspěšné vyřešení prvních dvou úloh naznačuje, že žluté disky a modrý pruh nebyly při řešení úloh použity jako asociační vodítko. Žádná z vran ovšem neuspěla ve třetím úkolu, což by mohlo být způsobeno vytvořením asociačního pravidla mezi odměnou a dírou ne však pochopením kauzálního mechanismu, tedy gravitace. Více sofistikované kauzální myšlení by rozlišovalo mezi dvěma odlišnými zákonitostmi stejného kauzálního mechanismu, tedy vztahem mezi pastí a odměnou a mezi odměnou a dnem pasti. V trap-table byly tyto 3 vrány úspěšné hned na první pokus, na rozdíl od vran neúspěšných v základním two-trape tube testu. Řešení úkolů pomocí uplatnění znalosti funkčních principů naznačuje, že novokalednoské vrány řeší transferové úlohy, ve kterých je znemožněna generalizace vizuálního podmětu, prostřednictvím kauzálního myšlení a to konkrétně porozuměním vztahu mezi ztrátou odměny a pastí.



Obr. 5 Pokusný aparát two-trap tube opatřený vizuálními stimuly a odlišnými způsoby řešení. Převzato z Taylor et al., 2009.

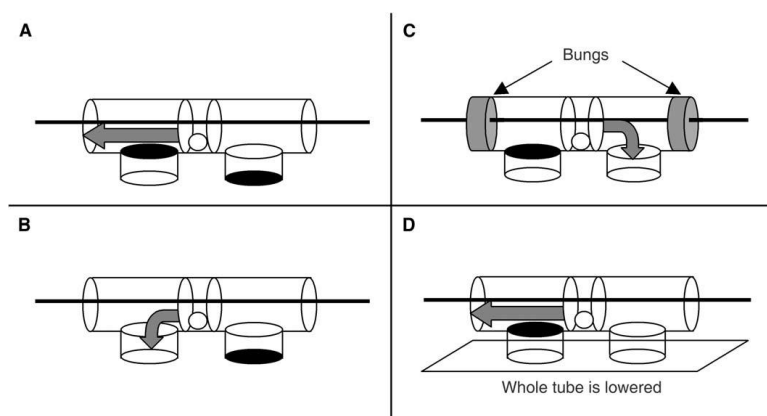
Auersperberg et al. (2011a) navrhli nový experiment sloužící ke komparativnímu testování kognitivních schopností odlišných druhů - Multi-access box. Při řešení tohoto úkolu jsou využity různé druhy nástrojů (klacík a kulička), odměna může být ale získána i bez použití nástroje (zatažení za lanko a zvednutí páčky). Výběr pořadí jednotlivých způsobů řešení v této úloze ponechali autoři na volbě zvířete, jakmile si ale metodu jednou osvojilo, bylo jejímu dalšímu použití zabráněno. Cílem tohoto experimentu bylo porovnání rychlosti, jakou rozdílné druhy úlohu řeší a pro jaký typ nástroje vykazují preference. Bylo zde použito šest dospělých samců papouška druhu nestor kea (*Nestor notabilis*) ve věkovém rozmezí 3-7 let, z nichž tři byli odchováni lidmi a tři vlastními rodiči v zajetí. Tito papoušci disponovali zkušenostmi z předchozích experimentů zahrnujících vkládání objektů do horizontálních válců a

vytahování vertikálního lanka. Kea byli srovnáváni se dvěma samci a třemi samicemi vrány novokaledonské, z nichž jedna pětiletá samice pocházela z odchovu v zajetí a ostatní jedinci byli chyceni v přírodě. Tyto vrány se v minulosti účastnily experimentů zahrnujících vyhazování kamenů do vertikálního válce, vytahování vertikálních lanek a měli zkušenost i s nástroji typu klacíku v rámci experimentů a jejich použití v přírodě. Novokaledonské vrány zde signifikantně vykazovaly vyšší míru neofobie, v objevování a osvojování si nových metod řešení úkolu byly značně pomalejší než kea a podkladné vizuální exploraci použily k prozkoumání boxu nástroj. Oba druhy se jako první zaměřili na možnost získání odměny zatažením za strunu. Vrány jako typičtí *stick-tool users* (používání nástrojů tvaru klacíku) dále využily možnost zahrnující nástroj typu klacíku, poté kuličku a nakonec páčku. Díky zahnutému zobáku je pro papoušky obtížné používat dlouhý a rovný tvar nástroje, proto se nejprve zaměřili na kuličku a páčku dvířek, k možnosti klacíku se dostal jen jeden kea. Všechny čtyři možnosti vyřešení úlohy si tedy osvojila pouze jedna vrána a jeden kea, což i přes to dokazuje, že je v kognitivních i fyzických schopnostech obou druhů v úkolu úspěšný.

Schopnost novokaledonských vran porozumět podstatě nových úloh, které nezahrnují použití nástroje tvaru klacíku, testovali Taylor et al. (2011). Tento experiment byl inspirován jednou z Ezopových bajek, vyprávějící o žíznivé vráně, která pomocí kamenů zvedla hladinu vody ve džbánu, aby se mohla napít. Pokus zahrnoval průhledný vertikální válec s vodou a odměnou vznášející se na hladině. K vyřešení situace bylo zapotřebí použít adekvátní nástroj (kámen) v jeho nejvhodnější velikosti. Cílem pokusu bylo zjistit, zda je jednání vran cílené či náhodné a jakou mírou jsou citlivé k funkčním vlastnostem aparátu. Všichni ptáci účastníci se experimentu byli odchyceni v přírodě a klasifikováni na tři adultní jedince starší dvou let a dva jedince mladší dvou let. Dva ze starších ptáků byly určeny jako samice. Aktivně začali ptáci kameny do válce vyhazovat až po pátém pokusu, poté co tak náhodně učinili s kamenem umístěným na platformě nad aparátem. Vzhledem k tomu, že novokaledonské vrány ve volné přírodě kameny jako nástroj nepoužívají, je nepravděpodobné aby je začaly v rámci pokusu spontánně používat. K zvednutí hladiny vrány použily jednoznačně více velkých kamenů, poté co odpozorovaly jejich dopad na postup vody. Zároveň velmi přesně odhadly množství kamenů nutných pro získání odměny a poté co tak učinily, kameny už dále nevhazovaly. V průměru po 5 pokusu vrány používaly převážně větší a těžší nástroje, pokud dostaly na výběr mezi válci s pískem, vodou a válci bez obsahu, vykazovaly preference pro vyhazování kamenů do válců s vodou. Toto chování naznačuje pochopení funkčních vlastností objektu i substrátu po velice krátké zkušenosti s jeho typem. Rychlé osvojení manipulace s nástrojem, jaký není pro novokaledonské vrány běžný dokazuje flexibilitu nástrojově orientovaného chování a uplatnění metody pokusu a omylu v rámci nových typů nástrojů, kde pohyb potravu směrem ke zvířeti slouží jako pozitivní posílení.

5.2.1.2. Havran polní (*Corvus frugileus*)

V klasické trap-tube úloze jsou úspěšní i jedinci některých druhů, kteří v přírodě nástroje nepoužívají. Seed et al. (2006) ve své studii použili two-trap tube dvou typů, kdy svrchní část inaktivní pasti byla černé barvy stejně jako dno pasti aktivní (Obr. 6a). Nástroj tvaru rovného klacíku byl do aparátu již předem umístěn a obsahoval posuvné disky, kterými byla potrava ve válci přesunována. Tato modifikace je používána pro testování schopností ptáku, kteří v přírodě nástroje nepoužívají. Experimentu se účastnilo osm dospělých ptáků odchovaných v zajetí a dříve netestovaných na kognitivní schopnosti. Poté co se 7 z 8 havranů úspěšně naučilo přesouvat potravu přes nefunkční past, byla testována jejich schopnost přenosu znalostí na válec s neaktivní pastí bez dna (Obr. 6b). Transfer na tuto úlohu provedli všichni ptáci úspěšně a postoupili k další fázi pokusu, kde byl válec na obou stranách uzavřen (Obr. 6c). Aktivní past zde představovala ztrátu možnosti se opravit poté, co zvíře zvolilo špatný směr a přesunulo odměnu přes zakrytou past, přičemž žádoucí bylo propadnutí odměny skrze past bez dna. V poslední úloze byl aparát umístěn tak nízko nad podložkou, že bylo nemožné získat odměnu poté co propadla bezdnou pastí a bylo tedy nutné ji přesunout přes inaktivní past (Obr. 6d). V těchto dvou úlohách uspěla pouze jedna samice havrana polního. Jednou z možností zdárného vyřešení všech čtyř úloh je pochopení fyzikálních sil, jako je gravitace. Autoři nicméně předpokládají, že je řešení sofistikovaných problémů možné i bez této schopnosti a zapojeno je abstraktní vytváření konceptů založených na viditelných vlastnostech úkolu, jako je neschopnost objektů procházet bariérami nebo kontinuita pevného povrchu. Neúspěch ostatních ptáků v posledních dvou úkolech může být způsoben absencí vizuálního stimulu (černého dna pasti), což podporuje hypotézu, že havrani polní nejsou schopni porozumět kauzálním podmínkám.



Obr. 6 Two-trap tube obsahující nástroj s posuvnými disky pro snadnější manipulaci druhů přirozeně nepoužívajícími nástroje. Převzato ze Seed et al., 2006.

Obdobné výsledky zaznamenali i (Tebich et al., 2007). Pokusná skupina se skládala ze sedmi juvenilních havranů chovaných v zajetí, kteří nebyli v minulosti testováni na použití nástroje. Tito ptáci byli trénováni na aparátu postrádajícím past, nástroj byl již předem vložen a byl opatřen disky. Pasti byly inaktivovány buďto zakrytím jejich horní části nebo oddělením dna, odměna tedy mohla být přes past

přesunuta či získána poté co propadla pastí na podložku. Ze 7 havranů polních podrobených trap-tube testu byli 3 úspěšní již na 50, 40 a 30 pokus. V porovnání s druhy přirozeně používajícími nástroje pochopili princip aparátu překvapivě rychle. Možným důvodem schopnosti havranů polních používat nástroje v laboratorních experimentech je fakt, že jsou tyto ptáci generalisté a část potravy v přírodě získávají prohledáváním substrátu, což vyžaduje značnou senzomotorickou inteligenci. Transferovým úkolem úspěšně neprošel žádný z testovaných subjektů. Výsledky naznačují, že se havrani při řešení trap-tube řídili pravidlem založeným na aktuální podobě aparátu spíše než pochopením vztahu mezi pastí a ztrátou potravy a proto nebyli schopni přenést funkční principy na následující úlohu.

Bird a Emery (2009b) testovali havrany polní na aparátu, jež sestával z průhledného vertikálního válce naplněného vodou a larvy zavíječe (*Pyralidae*) vznášející se na hladině. Experimentu se účastnili čtyři ptáci ve věku pěti let, z toho dva samci a dvě samice. Tito havrani byli odchováni v zajetí a v rámci předchozích experimentů již měli zkušenost jak s vertikálními válci, z nichž získávali odměnu pomocí drátu, tak s kameny jako nástroji. V minulosti se ale neseťkali s obdobným designem pokusu a kameny do vody nevhazovali. Úkolem subjektů bylo zvolit vhodné množství a velikost kamenů potřebných k zvednutí hladiny a tak získat odměnu. Před započítáním každého pokusu havrani pozorovali výšku hladiny a poté začali přidávat nejprve malé kameny. Ptáci tedy nepochopili vztah mezi velikostí kamenů a hladinou vody okamžitě, ale díky odpozorované zpětné vazbě se brzy naučili používat jen velké kameny. V další části experimentu byly ptákům předloženy dva válce, jeden obsahoval vodu a druhý piliny. Naivní ptáci, kteří se neúčastnili předchozího pokusu, v prvním kole vřazovali kameny do piliny a poté co se naučili, že jejich hladina nestoupne tak jako hladina vody úspěšně řšili úlohu od druhého pokusu. Oproti tomu jedinci s předchozí zkušeností v této úloze nikdy válec s pilinami nezvolili. Tak jako v části s velikostí kamenů i zde havrani okamžitě nepochopili, že hladina pilin nemůže po vřazení kamene stoupnout, ale naučili se rozlišovat mezi vlastnostmi vody a pilin velice rychle. Iniciae vřazování kamenů do válce s vodou může mít původ v kombinaci zkušeností z předchozích úloh a pohyb odměny směrem ke zvířeti po každém vřazeném kamenu zde zároveň funguje jako pozitivní posilování.

5.2.2. Tangarovití (*Traupidae*)

5.2.2.1. Pěnkavka bledá (*Cactospiza pallida*)

Tyto galapážské pěnkavky jsou jako jedny z mála druhů ptáků aktivními uživateli nástrojů ve volné přírodě. Šest odchycených pěnkavek, z nichž dva byli juvenilové ve věku 5-8 měsíců a čtyři ptáci byli dospělí, bylo v rámci přípravy experimentu trénováno na horizontálním plexisklovém válci s jedním uzavřeným koncem a potravou umístěnou blízko něj. Je velice pravděpodobné, že testovaní jedinci již měli zkušenosti s používáním nástrojů z přírody. V rámci třech pokusů si všichni jedinci osvojili techniku získání odměny pomocí párátek a pokročili k trap-tube testu. Zde byl už válec otevřený na obou stranách, v jeho středu byla umístěna past a k dispozici byly dva nástroje podobné těm použitým během

tréninku. Každý pokus trval 10 minut a pouze jedna adultní samice ze šesti pěnkavek byla úspěšná a to v pátém bloku pokusů sestávajících z 20 kol. Častost střídání stran naznačuje, že zvíře pozorovalo následky vlastní manipulace spíše než, že by si utvořilo mentální obraz situace. Tato samice použila taktiku tlačení odměny směrem k sobě, a když byl válec obrácen a past zůstala inaktivní nahoře, pěnkavka vkládala nástroj do aparátu převážně z jedné strany. Toto chování naznačuje uvědomění si, že obrácená past nepředstavuje žádné riziko ztráty odměny. Ostatní ptáci přistupovali k aparátu náhodně z obou stran a následně tlačili odměnu k sobě či od sebe podle jejího umístění vůči pasti. Opakované sekvence úspěšných a neúspěšných pokusů vedly autory k závěru, že se tyto jedinci nebyli schopni naučit řešení úkolu. Vzhledem k neúspěchu většiny testovaných ptáků se dá usuzovat, že se pěnkavky při používání nástrojů neřídí fyzikální podstatou situace, ale spíše se zde uplatňuje učení pokusem a omylem. Výsledky této studie nicméně poukazují na flexibilitu používání nástrojů u pěnkavek bledých, které se neřídí stereotypním vzorcem chování, jak se původně předpokládalo (Tebich a Bshary, 2004).

5.3. Papoušci (*Psittaciformes*)

5.3.1. Nestor kea (*Nestor notabilis*)

V tomto experimentu byli ptáci testováni na trap-tube aparátu upraveném pro ptáky nepoužívající přirozeně nástroje. Nástroj byl tedy již předem vložen a opatřen posuvnými disky. I přes tyto úpravy uspěl pouze 1 z 6 adultních a v zajetí odchovaných keů testovaných Liedtkem et al. (2011). V návaznosti na tento výsledek autoři upravili aparát na slot-tube, takže k vyřešení úkolu již nebylo nadále nutné použití nástroje. V takto modifikované úloze uspěli všichni ptáci a to tak, že se naučili odměnu přes past přenášet v zobáku a pouze dva jedinci volili stranu aparátu bez pasti. Úspěšné vyřešení slot-tube úlohy naznačuje, že si tyto papoušci uvědomují funkci pasti a jsou schopni situaci vyřešit tak, aby zabránili ztrátě odměny. Možným důvodem neúspěchu doposud testovaných druhů papoušků v trap-tube úlohách jsou morfologické a ekologické překážky, jako je zahnutý zobák ztěžující manipulaci s nástrojem či absence používání klacíků a větviček při stavbě hnízda.

V komparativním experimentu Multi-access box (Obr. 4) bylo šest adultních keů odchovaných v zajetí porovnáváno se dvěma dospělými samci a třemi dospělými samicemi vrány novokaledonské. Všichni ptáci se v minulosti účastnili experimentů zahrnujících použití nástroje. Z výsledků práce vyplývá, že kea vykazují preferenci pro určitý typ nástroje, jelikož jako první možné řešení zvolili získání odměny pomocí lanka, poté kuličky a následně páčky. Množství morfologických i ekologických překážek znesnadňujících nestorům použití klacíku jako nástroje vedlo k tomu, že se k tomuto způsobu dostal pouze jeden z testovaných papoušků a osvojil si ji inovativním způsobem. Distální konec chytil zobákem a konec proximální, chycený v končetině, používal jako kormidlo. V porovnání s novokaledonskými vranami postupovali papoušci během explorační i řešení úlohy rychleji. V použití všech čtyřech typů nástroje uspěl pouze jeden kea a jedna vrána. Tyto výsledky naznačují, že jsou oba

druhy schopny řešit úlohy pomocí různých typů nástrojů i když výsledek může být ovlivněn jak překážkami morfologického a ekologického rázu, tak i osobitostí zvířete (Auersperg et al., 2011a).

5.3.2. Ara zelenokřídlý (*Ara chloroptera*)

Dva v zajetí odchovaní arové zelenokřídlí byli nejprve testováni na slot-tube. Zde se naučil řešit situaci pouze jeden ara a to přenášením odměny přes past, nikoli vyhýbáním se jí. Po úspěšném vyřešení úkolu byla do aparátu přidána ještě jedna nefunkční past bezodného typu, kterou ovšem ignoroval a odměnu získával stejným způsobem jako v jednoduchém slot-tube. V další části experimentu byla použita trap-tube s již aplikovaným nástrojem, kde ovšem tento ara selhal. Z těchto výsledků vyplývá, že si arové uvědomují vztah mezi pastí a ztrátou kořisti a vytvářejí strategie k vyhýbání se pasti (Liedtke et al., 2011).

5.3.3. Kakadu žlutolící (*Cacatua sulphurea*)

Kakadu chovaný v zajetí byl vystaven slot-tube testu. Získat odměnu se naučil metodou, kdy ji uchopil do končetiny a přenesl přes past. V druhé části experimentu byla předvedena slot-tube s jednou aktivní a druhou inaktivní bezodnou pastí. Zde kakadu pokračoval v chování pozorovaném v předchozím pokusu a odměnu přes funkční past přenášel, místo aby se jí vyhýbal. Následně byl testován na trap-tube aparátu upraveném pro papoušky, kde ovšem v rámci 20 pokusných bloků selhal. I kakadu si tedy uvědomil, vztah mezi pastí a ztrátou odměny a podobně jako ara zelenokřídlý v předchozím experimentu si podle toho vytvořil adekvátní potravní strategii (Liedtke et al., 2011).

Výsledky těchto experimentů naznačují, že se ptáci, kteří nástroje v přírodě nepoužívají, při řešení úkolů zaměřených na pochopení funkce nástroje řídí podle aktuálního vzhledu aparátu spíše než podle jeho fyzikální podstaty. I když není zcela dokázáno, že přirození uživatelé nástrojů rozumí kauzálním mechanismům, jsou úspěšní i v transferových úkolech, kdy je generalizace vizuálního podnětu znemožněna. Jejich úspěch může být dán vytvořením asociace mezi ztrátou odměny a pastí a uplaňuje se zde tedy kauzální uvažování. Zdá se, že jak ptáci, kteří nástroje v přírodě používají, tak i ti co ne disponují určitou mírou porozumění funkci nástroje, jak můžeme pozorovat v úlohách zahrnujících vhazování kamenů do vertikálních válců s vodou.

6. Ontogeneze používání nástrojů

Schopnost používání nástrojů může vycházet z geneticky předávaných vzorců chování nebo může být získávána učením či kombinací obou faktorů. Učení uplatňované při používání nástrojů je pak individuální či sociální. V rámci používání nástrojů se může jednat o dva typy individuálního učení - operantní podmiňování (metoda pokusu a omylu) a vhléd. Při sociálním učení se může uplatňovat imitace, tedy přesné napodobení chování jiného jedince či emulace, kdy je výsledek napodoben odlišným postupem.

6.1. Význam sociálního učení při používání nástrojů

Vzhledem ke komplexnosti nástrojově orientovaného chování se zdá jeho osvojení pouze prostřednictvím individuálního učení značně nepravděpodobné. Studie zaměřená na juvenilní pěnkavky bledé (*Cactospiza pallida*) však ukazuje, že ani sociální učení není pro používání nástrojů nezbytné (Tebbich et al., 2001). Výskyt používání nástrojů se u těchto pěnkavek odvíjí od vlastností prostředí, v němž žijí. Populace obývající suché habitaty jsou nuceny potravu získávat z pod povrchu a nástroje tedy využívají značně častěji než populace humidních oblastí. V tomto experimentu byli použiti jak dospělí tak i juvenilní ptáci odchycení v různých habitatech a podle toho disponující či postrádající schopnost použití nástroje. Deset adultních pěnkavek, nepoužívajících nástroje bylo umístěno do klece s deseti jedinci, jež nástroje používali. Po dobu 14 dnů měli ptáci k dispozici různé přírodní nástroje a potravu umístěnou v otvorech kmene. Pouze jeden z dospělých ptáků po vystavení tutorovi začal nástroje používat také. Následně byli juvenilové z každé ze šesti rodin rozděleni do dvou skupin. Experimentální skupina sestávala ze 7 pěnkavek, které byly po dobu 15 minut denně během pětítýdenního experimentu umístěny do přítomnosti adultního ptáka používajícího nástroje. Kontrolní skupina o šesti mláďatech byla naopak umístěna na 15 minut do klece s adultním jedincem nepoužívajícím nástroje. Jelikož pouze dva z osmi rodičů mláďat byli schopni používat nástroje, byl juvenilům poskytnut i nepřibuzný tutor. Mláďata ovšem nevykazovala více pozornosti v případě, že tutorem byl jejich vlastní rodič. Chování pěnkavek z obou skupin bylo zaznamenáváno kontinuálně v průběhu experimentu, když byly každý den umístěny na dalších 15 minut do voliéry samy. Ve výsledku se schopnost používat nástroje projevila po pětítýdenním tréninku u všech 7 juvenilů v experimentální skupině stejně jako u jejich 6 sourozenců umístěných v kontrolní skupině. Všech třináct mláďat aktivně využívalo nástroj k získání potravy umístěné v otvorech, kopírujících přirozené podmínky pěnkavek. Můžeme tedy předpokládat přítomnost vrozeného vzorce chování, posíleného individuálním učením v průběhu senzitivní periody v raném stádiu ontogeneze. Možným vysvětlením absence nástrojově orientovaného chování u dospělců je snadný přístup ke kořisti v humidním prostředí bez nutnosti jejího získání pomocí nástroje. Ve volné přírodě juvenilní ptáci mnohdy doprovázejí adulty, pozorují je při používání nástrojů a následně často sami používají nástroj opuštěný dospělým ptákem. Možnosti pro přenos sociální informace se tedy v přírodě vyskytují, i když k získání schopnosti používat nástroje nejsou nezbytné, jejich vliv může spočívat v míře efektivnosti či rychlosti učení používání nástrojů (Tebbich et al., 2012).

Výsledky studie Kenwarda et al. (2005) naznačují, že ani u novokaledonských vran není sociální učení esenciálním faktorem při používání nástrojů. Dvěma juvenilním vranám bylo použití nástroje demonstrováno jejich chovateli a dvěma ne. Nástrojově orientované chování nicméně vykazovali všichni čtyři jedinci a pomocí větviček prohledávali otvory v substrátu. Poté co jim byla k dispozici dána rostlina pandánu (*Pandanus* ssp.) pokusili se o vytvoření nástroje a úspěšně vyrobili řadu nástrojů rozličných tvarů, z nichž se ale žádný nepodobal typickému postupně sestříhávanému nástroji, jaký vrány vytvářejí v Nové Kaledonii. Při použití tohoto nástroje byl ovšem pozorován jen jeden z tutorovaných ptáků. Je

tedy pravděpodobně, že schopnost používání nástrojů a jejich vytváření je u novokaledonských vran dána geneticky a umocňována individuálním učením. I když se na ní sociální faktor přímo nepodílí, může ovlivňovat specifickou techniku vytváření nástrojů, jejich tvar či rychlost učení.

Možným důkazem sociálního učení v rámci používání nástrojů jsou výsledky studie provedené na nestorech kea (*Nestor notabilis*). Experimentu se účastnilo šest dospělých samců nestora, chovaných v zajetí. Tito ptáci se již v minulosti účastnili experimentu s Multi-access boxem, k jehož vyřešení měli použít klacík, vložený do otvoru ve stěně boxu, ke sražení odměny z platformy. V tomto experimentu uspěl pouze jeden z testovaných ptáků a ten byl v návazném pokusu použit jako tutor (Auersperg et al., 2011a). Úkolem bylo pomocí nástroje srazit z platformy umístěné v dřevěném boxu s přední průhlednou stěnou opatřenou kruhovým otvorem krabičku s odměnou. Ptáci měli možnost sledovat tři úspěšné pokusy tutora a poté byli testováni sami. Bylo jim dáno 10 minut na získání odměny, pokud uspěli, dostali dalších devět pokusů a neúspěšní jedinci opakovali stejný postup další den znovu. Tři z pěti tutorovaných papoušků si osvojili postup získání odměny během jednoho, tří a pěti pokusných setů. Dva z nich předvedli celý kombinovaný postup jako tutor, který uchopil nástroj do zobáku laterálně a vložil ho do otvoru aparátu, poté distální konec chytil končetinou a zobákem řídil směr nástroje. Zbývající dva tutorovaní papoušci se pokusili o vložení nástroje do aparátu, nebyli však schopni adekvátní manipulace. V závěru experimentu byla do aparátu vložena druhá platforma s prázdnou krabičkou. Ptáci, kteří se během diskriminační fáze pokusu naučili mezi těmito krabičkami rozlišovat v 70% pokusů cíleně navigovali nástroj k odměně. Vysoká úspěšnost může být dána úrovní motorických schopností keů a vyvinutím unikátní techniky použití rovného nástroje. Díky sociálnímu učení, kterým si tuto techniku osvojí, je keům umožněno překonat morfologické nedostatky a v úloze uspět (Auersperg et al., 2011b).

Sociální přenos nástrojově orientovaného chování byl testován i na kakadu goffinovu (*Cacatua goffini*). Samec, spontánně vytvářející nástroje odštěpením třísek z klády (Auersperg et al., 2012), byl zde použit jako tutor pro šest samců a šest samic odchovaných v zajetí. Testovací aparát sestával z průhledného boxu, jehož přední stěnu tvořilo pletivo přerušené ve spodní řadě tak, aby vzniklou mezerou mohla být pomocí nástroje získána odměna umístěná vprostřed boxu. Ptáci měli k dispozici pět nástrojů – dřevěných třísek. Během prvního 15 minutového pokusu žádný ze subjektů nevykazoval zájem o aparát. Ptáci byli poté náhodně rozděleni do kontrolní a experimentální skupiny po šesti jedincích. Experimentální skupina byla přítomna aktivnímu získání odměny tutorem. Kontrolní skupina sledovala proces, během něž magneticky ovládaný nástroj vyjmul odměnu z aparátu bez přítomnosti tutora. V druhé fázi kontrolní skupiny nebyl nástroj přítomen a odměna umístěná na magnetu se tentokrát pohybovala samovolně k tutorovi, který ji pozřel. Po pěti pokusech sledování tutora dostal každý pták 10 vlastních pokusů, trvajících 15 min. Z experimentální skupiny úspěšně vyřešili situaci pouze tři samci a to dva během čtvrté a jeden během páté série pokusů. Dva z těchto ptáků používali stejný způsob držení nástroje mezi mandibulami jako tutor, zatímco jeden kakadu nástroj umístil na podložku před aparát a

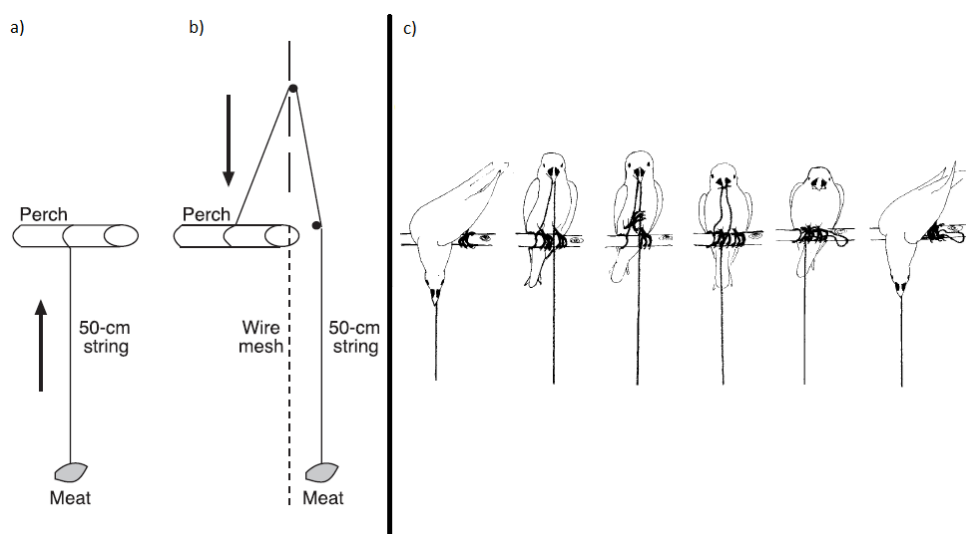
následně jej pomocí jazyka dotlačil do potřebné pozice. Způsob, jakým byla získána odměna, se také lišil. Tutor držel nástroj vždy v určité výšce a jeho umístění postupně pomalu upravoval tak, aby mohl jeho koncem posunout odměnu. Oproti tomu tři tutorovaní papoušci drželi nástroj na podložce a prudkým pohybem přemístili odměnu. Samice z téže skupiny a ptáci z kontrolní skupiny neuspěli vůbec. Neúspěch tutorovaných samic může být dán rozdílnými potravními strategiemi mezi pohlavími, jako je například krmení samic během inkubace samci. Vzhledem k tomu, že úspěšní jedinci zcela nekopírovali postup, jakým tutor získával odměnu, ale vyvinuli si vlastní metodu dosažení cíle, zdá se jako nejpravděpodobnější sociální přenos chování prostřednictvím emulace (Auersperg et al., 2014). Jones a Kamil (1973) předpokládají, že se používání nástrojů v laboratorní kolonii sojky chocholaté (*Cyanocitta cristata*) rozšířilo také pomocí sociálního učení a to konkrétně imitace, spíše než skrze individuální zkušenost. Sojky, které měli možnost pozorovat při vytváření nástroje z novinových útržků a jeho použití k dosažení potravy jedince, který si tuto dovednost osvojil pravděpodobně pokusem a omylem, vykazovaly následně stejné chování.

6.2. Individuální učení - operantní podmiňování a vhled

Operantní podmiňování, neboli učení pokusem a omylem (*operant conditioning – trial error learning*) je způsob individuálního učení založený na vytvoření asociace mezi vlastním chováním a jeho následkem, při jeho použití zvíře nemusí nutně rozumět principu funkce nástroje, stačí se řídit obecnými asociačními pravidly. Oproti tomu druhý způsob individuálního učení, vhled, je nemožné použít bez porozumění fungování nástroje.

Podle hypotézy vhledu si zvíře vytvoří mentální obraz procesu použití nástroje a je schopno situaci vyřešit i bez předchozích zkušeností a interakce s aparátem. Zároveň je nezbytné, aby rozumělo jeho fyzikální podstatě a vlastnostem (Heinrich 1995; Taylor et al., 2012). K testování spontánního řešení problémů pomocí vhledu je u ptáků používána metoda, kdy je na bidýlko přivázán provázek, na jehož druhém konci je umístěna potrava (Heinrich 1995). Pokud by zvíře používalo vhled, mělo by si uvědomit souvislosti mezi vytažením lanka a získáním odměny, očko lanka přitáhnout zobákem a přichytit ho na bidýlku pomocí končetiny (Obr. 7c). Tento postup by byl opakován nejméně pětkrát, dokud by zvíře nedosáhlo odměny (Obr. 7a). V opačném případě by se prostřednictvím pokusu a omylu postupně naučilo, jakým způsobem je možné odměnu získat. Heinrich použil pět ručně odchovaných krkavců velkých (*Corvus corax*) průměrně 1,5 roku starých a bez předchozích zkušeností s podobným pokusem. Jeden z těchto ptáků okamžitě provedl celý postup získání potravy a po zbytek šestidenního pokusu jej opakoval. Ostatní ptáci po prozkoumání aparátu klováním do lanka a několika neúspěšných pokusech, kdy neprovedli celý potřebný postup a lanko na bidýlku nepřišlapávali, uspěli až po několika dnech od vystavení aparátu. Pouze jeden submisivní jedinec se o interakci s aparátem ani nepokusil a jen zbíral zbytky zanechané úspěšnými ptáky. Při opakování pokusu byli testováni odchycení krkavci. Během šestidenního trvání experimentu pouze 8 z 27 krkavců uspělo a z možných 20 lanek vždy vybralo pouze

ty obsahující odměnu. I přes to, že celý postup vyžadovaný pro získání odměny nebyl ptáky okamžitě proveden, domnívají se autoři, že jeho rychlé osvojení ručně odchovanými ptáky po krátkém tréninku naznačuje přítomnost vhledu.



Obr. 7 Aparát testující vhled u ptáků (a) a jeho transferová podoba (b). Šipky naznačují směr tahu. Správný postup uplatňovaný při řešení úlohy (c). Převzato z Heinrich a Bugnyar, 2005 a Heinrich, 1996.

Heinrich tento pokus spolu s Bugnyarem zopakovali, aby zjistili, zda neúspěch většiny odchycených krkavců v prvním pokusu nebyl zapříčiněn neofobií (Heinrich a Bugnyar, 2005). Použili zde dvě skupiny ručně odchovaných juvenilních krkavců velkých po šesti jedincích. Všichni ptáci měli možnost pozorovat lanko visící ve voliére, ale nebylo jim dovoleno jej používat jako nástroj. Experimentální skupina byla podrobena úkolu obdobném prvním Heinrichovu experimentu a následně jeho transferové verzi, kdežto kontrolní skupina krkavců podstoupila pouze druhý úkol. Testování na rozdíl od prvního experimentu probíhalo v izolaci, aby byla vyloučena možnost sociálního přenosu. Jakmile pták úspěšně vytáhl lanko s odměnou, bylo mu dáno 50 pokusů na upevnění této schopnosti. Juvenilní krkavci zkoušeli různé metody získání potravy (vzlétnutí ze země a přetřnutí lanka, jeho překlouání na bidýlku, otáčení lankem nebo šubání za něj), nakonec si však 5 z 6 osvojilo metodu vytáhnutí a přišlápnutí lanka a to v průměrném čase 6 minut po prvním pokusu. V transferové úloze byl vytvořen aparát, jehož princip spočíval v získání potravy táhnutím za lanko umístěné na kladce. Pták tedy musel na rozdíl od prvního pokusu táhnout dolů, aby odměna stoupala nahoru (Obr. 7b). Předpoklad je, že pokud krkavci řeší situaci pomocí vhledu a chápou fyzikální podstatu aparátu, uspějí v této úloze i naivní jedinci z kontrolní skupiny bez předchozí zkušenosti. Každý z ptáků měl k dispozici tři pokusy po 15 minutách. Nicméně pouze dva jedinci z kontrolní skupiny se pokusili získat odměnu tahem lanka dolů, neprojeвили však tendenci přišlapávání lanka na bidýlku a úkol nevyřešili. Oproti tomu 5 z 6 krkavců z experimentální skupiny v této úloze uspělo téměř okamžitě. Předchozí zkušenost se zdá být esenciální při řešení neintuitivního transferového úkolu. Vzhledem k úspěchu naivních krkavců v prvním úkolu, ne však

v druhém autoři předpokládají, že tito ptáci disponují určitou formou porozumění situaci a uvědomují si vztah příčiny a následku mezi lankem, odměnou a určitou částí těla.

Experiment o stejném designu byl aplikován na čtyři jedince papouška šedého (*Psittacus erithacus*). Všichni jedinci byli adultní, v minulosti figurovali v odlišných experimentech a disponovali různými úrovněmi mezidruhové komunikace s chovatelem. Během tří pokusů každý jedinec dostal pět minut, aby započal interakci s aparátem, jinak byl pokus ukončen jako neúspěšný. Dva z ptáků okamžitě a bez váhání předvedli celý postup získání odměny podobě jako krkavci v Heinrichově pokusu. Zbylí dva jedinci se místo aby se pokusili o získání odměny sami, obrátili na svého trenéra a řekli „*Chci ořech (Want nut)*“. Toto chování opakovali i poté, co jim byl předveden jeden úspěšný pokus tutorem. Úspěšní papoušci byli v minulosti podrobena méně efektivnímu tréninku mezidruhové komunikace, zatímco ti, kteří disponovali vyšší úrovní se místo vlastního jednání pokoušeli manipulovat s trenérem (Pepperberg, 2004). Lze tedy předpokládat, že úspěšné vyřešení tohoto úkolu i bez předchozí zkušenosti s podobnou situací naznačuje jistou úroveň porozumění či vhledu u papoušků a míra komunikačních schopností ovlivňuje volbu strategie při řešení situace.

V rozporu s těmito výsledky je podobná studie Taylora et al. (2012), ve které testovali skupinu odchycených novokaledonských vran, stávající z 8 adultních a 3 juvenilních jedinců mladších dvou let. V tomto experimentu byla vránám předvedena dvě zkroucená lana, ležící mimo klec, na jejichž koncích byla umístěna potrava. Jedno z lan bylo ovšem narušeno mezerou 10 cm širokou. Aby se odměna dala do pohybu, bylo nutné opakovaně za lano zatáhnout. Po 20 sekundové prezentaci byla vránám dána 3 minutová možnost odměnu získat, a pokud byly úspěšné, testování pokračovalo dalšími 19 pokusy. Ačkoli 8 z 11 vran vybralo celistvé lano již na první pokus, pouze jedna splnila všech 20 pokusů, jelikož ostatní přestaly s lanem interagovat, ještě než se dala odměna do pohybu. Podle získaných výsledků je hypotéza vhledu značně nepravděpodobná a klíčová při řešení tohoto úkolu byla naopak nedostatečná zpětná odezva – tedy absence okamžitého pohybu odměny. Ačkoli výsledky těchto studií zcela nevyvrací hypotézu vhledu, zdá se jako pravděpodobnější mechanismus uplatňovaný při řešení obdobných úkolů operantní podmiňování, kdy pohyb potravy směrem ke zvířeti slouží jako pozitivní posílení.

Jak je z výsledků experimentů patrné, předchozí zkušenosti ptáků s určitým typem úlohy ovlivňují jejich úspěšnost v úkolech s obdobným principem. U ptáků, kteří nejsou přirozenými uživateli nástrojů, se při učení s jejich zacházením uplatňuje především operantní podmiňování a tato schopnost může být dále šířena mezi jedinci sociálním učením. U přirozených uživatelů nástrojů je patrná přítomnost vrozených vzorců, které jsou v časně fázi ontogeneze posilovány individuálním učením. I když sociální učení nemá signifikantní vliv na schopnost používání nástrojů, může být jeho prostřednictvím získávána unikátní technika vytváření nástroje či styl jeho použití.

7. Faktory ovlivňující používání nástrojů

Používání nástrojů je rozšířeno mezi mnoha ptačími taxony odlišujícími se morfologickými vlastnostmi a ekologickými podmínkami. Zahnutý zobák papoušků značně znesnadňuje použití rovného dlouhého nástroje bývá u některých druhů jako například nestor kea, kakadu goffinův či kakadu žlutolící často kompenzován zapojením končetiny do příslušné akce (Auersperg et al. 2011a; Auersperg et al., 2012; Liedtke et al., 2011). Podobné výsledky nestorů a vran novokaledonských v multi-access boxu dokazují, že tito papoušci disponují obdobnými kognitivními schopnostmi jako vrány a jsou schopni kompenzovat omezení dané tvarem zobáku prostřednictvím vysoce rozvinuté jemné motoriky nohou (Auersperg et al., 2011a). Mezi ekologické vlastnosti nepodporující nástrojově orientované chování patří například absence používání větviček a klacíků při stavbě hnízd nebo dobrá dostupnost potravy nevyžadující její získávání pomocí nástroje (Auersperg et al., 2011a). Rychlost a intenzita s jakou odlišné druhy interagují s pokusným aparátem, může být taktéž ovlivněna mírou neofobie u daného druhu a personalitou jedince. Vzhledem k těmto faktorům bývá komparativní testování schopností ptáků mnohdy obtížné a ne vždy je relevantní použití stejného aparátu u různých druhů.

Ptáci vytvářející nástroje při této činnosti používají převážně zobák a končetinou nástroj fixují až během jeho modifikace, ačkoli mezi jednotlivými sériemi vyhledávání potravy s nástroji často manipulují i končetinami (Hunt a Gray, 2003; Hunt a Gray, 2004). Hunt (1996) opakovaně pozoroval vrány novokaledonské, které pomocí nástroje ulovily kořist a během krmení jej uchopily končetinou, aby nástroj mohly použít i posléze. I během vytváření nástroje z umělých materiálů novokaledonské vrány taktéž nejdříve drát fixují končetinou a zobákem ohýbají druhý konec do tvaru háku (Weir et al., 2002). Sojky chocholaté pozorované při modifikaci novinových útržků používaly zobák i končetiny a v samotném použití nástroje byl už zapojen jen zobák ptáků (Jones a Kamil, 1973). Pěnkavky bledé, které nástroje do tvaru háku nemodifikují, používají při jejich vytváření a užívání pouze zobák (Tebbich et al., 2012). Z těchto pozorování lze vyvodit, že zejména krkavcovití ptáci jsou obdařeni jemnou motorikou, díky níž dokáží do používání nástrojů zahrnout manipulaci nejen zobákem ale i končetinami. Díky rovnému tvaru zobáku jsou tito ptáci schopni nástroj uchopit mezi mandibuly a pomoc končetin již není dále nezbytná. Zaznamenané případy vytvoření či použití nástroje papoušky naopak ukazují, že jsou během této aktivity uplatňovány jak zobáky, tak i končetiny ptáků téměř rovnocenně (Auersperg et al., 2011a; Auersperg et al., 2011b; Liedtke et al., 2011). Zahnutý zobák papouškům neumožňuje uchopit dlouhý a rovný nástroj a funkčně jej použít, proto si ptáci často při jeho použití pomáhají končetinou jako kormidlem. Jiným případem, kdy je s nástroji manipulováno končetinou je preening, během nějž papoušci uchopují různé předměty a jejich pomocí se drbají (Shumaker et al., 2011). Papoušci sdílejí spolu s krkavcovitými ptáky vysoce rozvinuté mozkové struktury jako je telencephalon a cerebellum, které jsou zodpovědné za motorické schopnosti a učení (Liedtke et al., 2011). Tento fakt by mohl být důvodem, proč se většina případů používání nástrojů ptáky vyskytuje právě v rámci těchto dvou taxonů.

8. Přehled ptačích taxonů používajících nástroje

Konkrétní typy nástrojů a jejich využití jsou uvedeny v příloze v tabulce 1. Klasifikace řádů a čeledí ptáků podle Jarvis et al., 2014. Klasifikace čeledí pěvců dle Barker et al., 2004 a klasifikace čeledí papoušků dle Wright et al., 2008.

Dlouhokřídli (*Charadriiformes*)

Slukovití (*Scolopacidae*) – byli pozorováni při rozbíjení vajíček kusy korálů a zabití kořisti úderem o pevný povrch (Marks a Hall, 1992).

Rackovití (*Laridae*) – často rozbíjejí potravu jejím shazováním na pevný povrch, ale byli pozorováni i při lovu na návnadu (Oldahm 1930; Tinbergen, 1976; Sinclair, 1984).

Slunatci (*Eurypigiformes*)

Slunatcovití (*Eurypyidae*) – pozorováni při lovu na návnadu (Roberts, 1982).

Veslonoží (*Pelecaniformes*)

Kormoránovití (*Phalacrocoracidae*) – pozorováni při preeningu nástrojem (Meyerriecks, 1972).

Volavkovití (*Ardeidae*) – často pozorováni při lovu na návnadu (Prytherch, 1980; Post et al, 2009).

Dravci (*Accipitriformes*)

Jestřábovití (*Accipitridae*) – supi mrchožraví jsou známí shazováním kamenů na vejce pštrosů, kterými se živí (Alcock, 1972). Je zaznamenán i případ, kdy supi mrchožraví opakovaně používali klacíky k sesbírání ovčí vlny, kterou používali při stavbě hnízda (Stoyanova et al., 2010) nebo případ káněte zabíjejícího hada úderem o pevný povrch (Ellis a Brunsosn, 1993).

Orlovcovití (*Pandionidae*) – pozorováni při používání kamenů jako zbraně (Roche, 1996) a při lovu na návnadu (Roberts, 1982).

Sovy (*Strigiformes*)

Puštíkovití (*Strigidae*) – pozorováni při lovu na návnadu (Levey et al., 2004).

Šplhavci (*Piciformes*)

Tukanovití (*Ramphastidae*) – pozorováni při prohledávání otvorů nástrojem (Shumaker et al., 2011).

Datlovití (*Picidae*) – pozorováni při přenášení potravy pomocí nástroje (Antevs, 1948).

Srostloprstí (*Coraciiformes*)

Ledňáčkovití (*Alcedinidae*) – pozorováni při lovu na návnadu a při zabíjení kořisti úderem o pevný povrch (Roberts, 1982; Tehsin, 1989).

Papoušci (*Psittaciformes*)

Nestorovití (*Nestoridae*) – disponují schopností řešit trap-tube test a používat nástroje k získání potravy v zajetí (Auersperg et al., 2011a).

Kakaduovití (*Cacatuidae*) – známí především používáním nástrojů k preeningu (Smith, 1970), byli pozorováni i při použití nástroje k dosažení potravy (Auersperg et al., 2014).

Papouškovití (*Psittacidae*) – často pozorováni při preeningu nástrojem, ale i při použití nástroje k dosažení potravy a fixaci potravy v zobáku (Boswall, 1983; Funk, 2002; Borsari a Ottoni, 2005).

Pěvci (*Passeriformes*)

Tyranovití (*Tyrannidae*) – pozorováni při rozbíjení kořisti o pevný povrch (Reader et al., 2002).

Pišťcovití (*Pachycephalidae*) – pozorováni při prohledávání otvorů nástrojem (Richards, 1977).

Brhlíčkovití (*Neosittidae*) – pozorováni při prohledávání otvorů nástrojem (Green, 1972).

Popeláčovití (*Corcoracidae*) – pozorováni při rozbíjení ulit nástrojem (Hobbs, 1971).

Ťuhýkovití (*Laniidae*) – známí napichováním potravy na trny rostlin (Beven a England, 1968).

Krkavcovití (*Corvidae*) – vrány novokaledonské patří mezi ptáků, kteří vytvářejí a používají polymorfní nástroje v přírodě (Hunt, 1996). U těchto vran se předpokládá výskyt kulturních tradic. Jsou úspěšné i při řešení experimentů jako je trap-tube a jeho modifikace či multi-access box (Taylor et al., 2009; Auersperg et al., 2011a). V těchto pokusech jsou úspěšní i jiní krkavcovití ptáci (Bird a Emery, 2009a 2009b). Krkavcovití byli pozorováni i při rozbíjení potravy o pevný povrch nebo použití nástroje jako zbraně (Cristol a Switzer, 1999; Balda, 2007).

Sýkorovití (*Paridae*) – zaznamenány případy prohledávání otvorů pomocí nástroje (Gaddis, 1981).

Brhlíčkovití (*Sittidae*) – pozorováni při prohledávání otvorů (Pranty, 1995).

Špačkovití (*Sturnidae*) – pozorováni při prohledávání substrátů nástrojem (Niemeyer a Kingery, 2003).

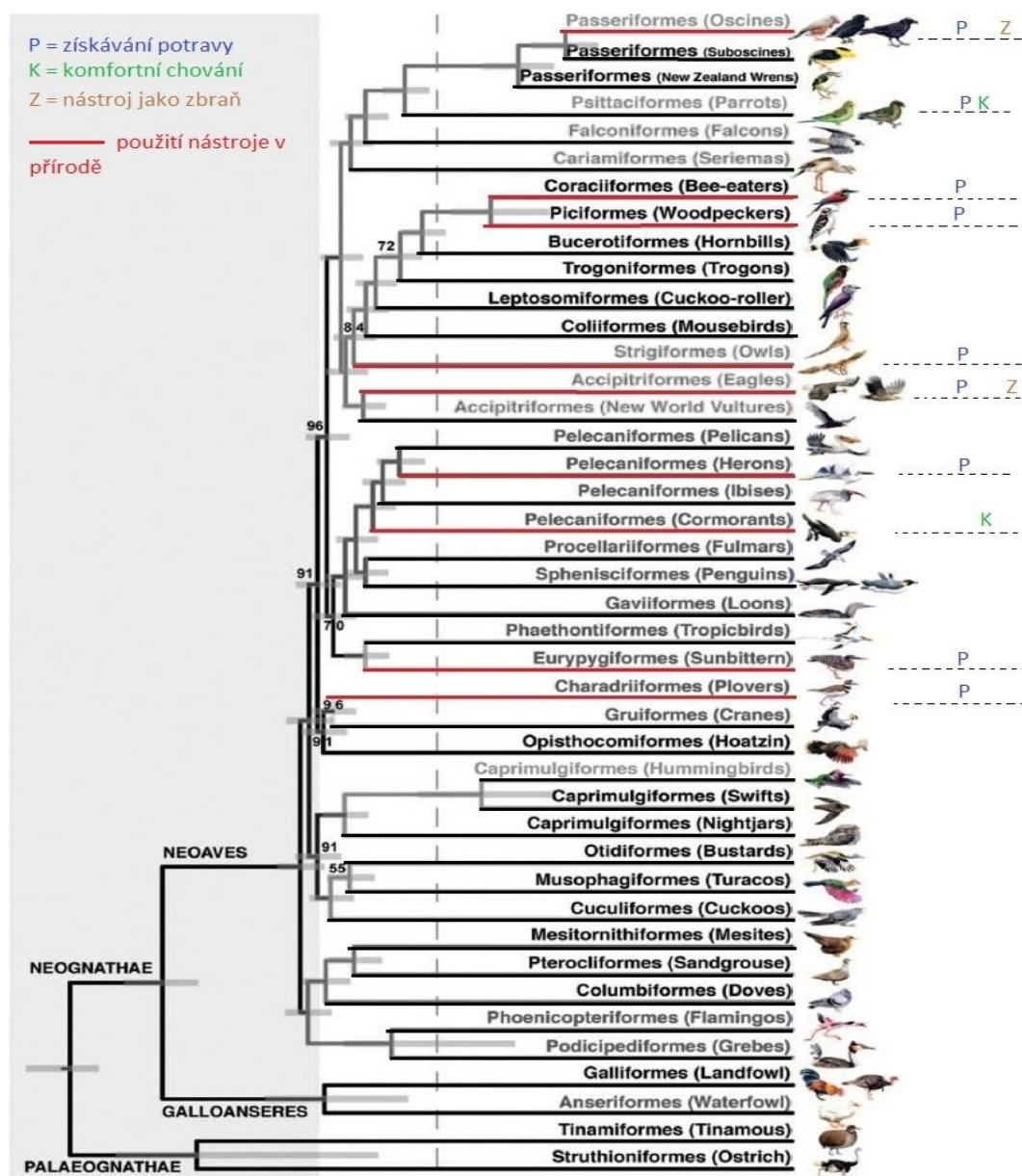
Lejskovití (*Muscicapidae*) – pozorováni při rozbíjení potravy o pevný povrch a prohledávání otvorů nástrojem (Page, 1978; Boswall, 1983).

Drozdovití (*Turdidae*) – pozorováni při prohledávání substrátu a rozbíjení potravy o pevný povrch (Priddey, 1977; Boswall, 1977).

Tangarovití (*Trogonidae*) – zahrnují druhy používající nástroje v přírodě k prohledávání otvorů a lovu (Tebbich et al., 2012).

Používání nástrojů se vyskytuje u celé řady ptačích taxonů s výjimkou bazálních linií, jako je celá podtřída *Palaeognathae* a z podtříd *Neognathae* klady *Phoenicopterimorphae*, *Columbimorphae*, *Otidimorphae* či *Caprimulgimorphae* – viz obr. 8. Jedná se převážně o použití nástroje při získávání či zpracování potravy a nejrozšířenější je mezi papoušky a pěvci. Zatímco u papoušků jsou nástroje více používány při komfortním chování, pěvci si s jejich pomocí hlavně obstarávají potravu. Při získávání potravy jsou nástroje využívány ve velké míře i volavkami a při zpracovávání potravy racky. Mezi pěvci jsou v rámci *Suboscines* využívány techniky rozbíjení potravy o pevné povrchy a mezi *Oscines* je

používání nástrojů značně rozšířenější. Používání nástrojů však nebylo pozorováno u bazálních linií Oscines jako jsou *Menuridae*, *Ptilonorhynchidae*, *Maluridae*, a *Melipgagidae*. Jak *Corvoidea*, tak *Passerida* využívají různé nástroje k prohledávání otvorů a lovu potravy, dále pak rozbíjejí potravu o pevné povrchy a pouze čeled' *Laniidae* svou kořist napichuje na trny rostlin. Mezi pěvci také najdeme ptáky, kteří si v přírodě vytvářejí sofistikované nástroje a to konkrétně vrány novokaledonské a pěnkavky bledé. Množství ojedinělých výskytů použití nástroje pěvci naznačuje, že touto schopností disponuje mnohem více druhů, než kolik jich nástroje v přírodě pravidelně používá. Důvodem malého množství přirozených uživatelů nástrojů může být snadná dostupnost potravy, díky níž nejsou ostatní ptáci nuceni využít k jejímu získání nástroj.



Obr. 8 Kladogram s vyznačenými způsoby používání nástrojů. Kladogram převzat z Jarvis et al., 2014 a upraven.

9. Závěr

I když byli při ojedinělém používání nástroje pozorováni zástupci různých taxonů a řada ptáků je schopna použití nástroje v uměle navozených situacích, existuje jen několik druhů, které je používají pravidelně v přírodě. Společným faktorem ekologických nik, jež tyto druhy obývají je snížená nabídka potravy a její obtížné zpracování. Ať už se jedná o nutnost vyhledávat kořist pod povrchem substrátu, jako je tomu u pěnkavek bledých či novokaledonských vran nebo o vysoké nároky na zpracování obtížné potravy, kterým čelí například supi mrchožraví nebo racci. Markantní rozdíly v používání nástrojů mezi populacemi stejných druhů žijícími v odlišných životních podmínkách mohou mít původ právě v adaptacích tohoto chování na rozdíly v dostupnosti potravy.

V otázce pochopení funkce nástroje a úrovně kognitivních schopností ptáků je nutné podrobit analýze co nejvíce možných druhů. Komparativní testování různých druhů s sebou ovšem přináší řadu překážek, jako jsou odlišné morfologické vlastnosti a ekologické podmínky, představované například zahnutými zobáky papoušků a absencí používání větviček při stavbě hnízd. Negativní výsledek pokusu proto nemusí nutně znamenat nepochopení funkce nástroje a vlastností úkolu, nýbrž může být zapříčiněn omezenými motorickými schopnostmi zvířete či mírou neofobie a neofilie lišící se mezi ptačími taxony. Druhy s odlišnými vlastnostmi tedy nemohou být vždy testovány na identickém aparátu, a pokud tomu tak je, je nezbytné definovat limitující vlastnosti. Výsledky transferových testů i přesto hovoří ve prospěch přirozených uživatelů nástrojů, kteří se spíše než jednoduchou asociací řídí funkčními vlastnostmi aparátů a díky vrozeným predispozicím a zkušenostem jsou schopni pochopení kauzálních příčin. I druhy, které nástroje v přírodě nepoužívají, se však zdají disponovat jistou mírou pochopení funkce nástroje a pro získání jasnějších výsledků bude v budoucnu nezbytné podrobit komparativnímu testování mnohem více druhů ptáků.

S používáním nástrojů úzce souvisí otázka, jakým způsobem tuto schopnost ptáci získávají. Kvantum individuálních rozdílů mezi jedinci stejného druhu v rámci experimentů naznačuje pravděpodobný vliv předchozích zkušeností s nástroji. Schopnost naučit se zacházet s nástroji v zajetí se u ptačích taxonů, které je přirozeně nepoužívají zdá být získávána skrze operantní podmiňování. U jedinců používajících metodu pokusu a omylu působí získání odměny z experimentálního aparátu jako pozitivní posílení a tato schopnost může být v rámci populace dále přenášena sociálním učením. Naivní mláďata přirozených uživatelů nástrojů, jako jsou novokaledonské vrány či pěnkavky bledé, ovšem vykazují chování typické nejen pro používání, ale i vytváření nástrojů a to bez sociálního vlivu. Oproti tomu adultní jedinci oddělených populací téhož druhu, jejichž ekologické niky nevyžadují použití nástroje k získání potravy, již nejsou schopni naučit se s nástroji zacházet. Díky těmto poznatkům se zdá jako velice pravděpodobné, že přirození uživatelé nástrojů disponují vrozeným vzorcem chování, posilovaným individuálním učením v průběhu senzitivní periody v rané ontogenezi. Přesto však není sociální učení u těchto taxonů zcela vyloučeno. Může ovlivňovat specifický tvar nástroje a způsob jeho vytvoření, jak

můžeme vysledovat z rozdílů mezi nástroji oddělených populací novokaledonských vran obývajících prostředí s obdobnými ekologickými podmínkami. V procesu osvojování schopnosti používání nástrojů u ptáků se tedy zřejmě uplatňuje jak individuální a sociální učení, tak i genetické predispozice.

Používání nástrojů je úzce spjato i s inteligencí zvířat a jejich kognitivními schopnostmi. Často diskutovaná a poněkud kontroverzní je otázka řešení komplexních situací ptáky pomocí vhledu. Dosavadní experimenty nemohou signifikantně prokázat schopnost ptáků vytvářet si mentální obraz situace a okamžitě ji řešit, i přes množství případů úspěšného získání odměny z aparátu bez předchozích pokusů a zkušeností. Tato pozorování vhledu mohou být i projevem reakce na pozitivní zpětnou vazbu formou pohybu potravy ke zvířeti, a abychom lépe porozuměli kognitivním mechanismům uplatňovaným v těchto situacích, je nezbytné další zkoumání. Alternativní situací využití vhledu by mohlo být plánování budoucího jednání, jaké je testováno v úlohách na použití metanástroje nebo je zahrnuto v aktivním umístění návnad k přilákání ryb některými ptáky. Uvědomění si nepřímého vztahu mezi akcí a získáním potravy by mohlo naznačovat přítomnost vhledu.

S výjimkou bazálních linií se používání nástrojů vyskytuje u mnoha taxonů ptáků. Ptáci nástroje využívají nejvíce při získávání a zpracovávání potravy. Tato schopnost byla pozorována hlavně u papoušků, kteří nástroje používají při komfortním chování a zpracovávání potravy a u pěvců, kteří nástroji převážně získávají potravu. Ve velké míře jsou nástroje používány i volavkami při získávání potravy a při zpracovávání potravy racky. Nejsofistikovanější nástroje jsou v přírodě vytvářeny pěvci a to vranami novokaledonskými a pěškami bílými. Vzhledem k množství ojedinělých pozorování použití nástroje se dá usuzovat, že touto schopností disponuje mnohem více druhů pěvců, jejichž přirozené podmínky ale použití nástroje k obstarání potravy nevyžadují. Fakt, že použití nástroje nebylo zaznamenáno u řady ptačích druhů, ovšem neznamená, že ho nejsou schopni, ale může být zapříčiněn nedostatečným množstvím pozorování a to hlavně u vzácnějších druhů.

10. Reference

- Alcock, J.** (1972): The evolution of the use of tools by feeding animals. *Evolution*, 26, 464-473.
- Alexander, J. E.** (1838). An Expedition of Discovery Into the Interior of Africa, Through the Hitherto Undescribed Countries of the Great Namaquas, Boschmans, and Hill Damaras. *Etc. (With Plates) Tom. 1.2.- London, Henry Colburn 1838.* Henry Colburn.
- Andersson, S.** (1989). Tool use by the fan-tailed raven (*Corvus rhipidurus*). *The Condor*, 9, 11999
- Antevs, A.** (1948). Behaviour of gila woodpecker, ruby-crowned kinglet, and broad-tailed hummingbird. *Condor* 50:91-92
- Auersperg, A. M., Von Bayern, A. M., Gajdon, G. K., Huber, L., & Kacelnik, A.** (2011a). Flexibility in problem solving and tool use of kea and New Caledonian crows in a multi access box paradigm. *PLoS One*, 6(6), e20231.
- Auersperg, A. M., Huber, L., & Gajdon, G. K.** (2011b). Navigating a tool end in a specific direction: stick-tool use in kea (*Nestor notabilis*). *Biology letters*, rsbl20110388
- Auersperg, A. M., Szabo, B., von Bayern, A. M., & Kacelnik, A.** (2012). Spontaneous innovation in tool manufacture and use in a Goffin's cockatoo. *Current Biology*, 22(21), R903-R904.
- Auersperg, A. M. I., von Bayern, A. M. I., Weber, S., Szabadvari, A., Bugnyar, T., & Kacelnik, A.** (2014). Social transmission of tool use and tool manufacture in Goffin cockatoos (*Cacatua goffini*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1793), 20140972.
- Aumann, T.** (1990). Use of stones by the black-breasted buzzard *Hamirostra melanosternon* to gain access to egg contents for food. *Emu*, 90(3), 141-144.
- Balda, R. P.** (2007). Corvids in combat: With a weapon?. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119(1), 100-102.
- Barash, D. P., Donovan, P., & Myrick, R.** (1975). Clam dropping behavior of the Glaucous-winged Gull (*Larus glaucescens*). *The Wilson Bulletin*, 60-64.
- Barker, F. K. Cibois, A., Schikler, P., Feinstein, J., & Cracraft, J.** (2004). Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(30), 11040-11045.
- Beck, B. B.** (1980). Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals. Taylor & Francis.
- Beven, G., & England, M. D.** (1968). The impaling of prey by shrikes. *British Birds*, 62, 192-199.
- Bindner Jr, C. M.** (1968). Bald eagles use tools. *Florida Naturalist*, 41, 169.
- Bird, C. D., & Emery, N. J.** (2009a). Insightful problem solving and creative tool modification by captive nontool-using rooks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(25), 10370-10375.
- Bird, C. D., & Emery, N. J.** (2009b). Rooks use stones to raise the water level to reach a floating worm. *Current Biology*, 19(16), 1410-1414.
- Blair, C. L.** (1981). Ferruginous hawk using rock in nest defence. *Raptor Research* 14 (4):120

- Bluff, L. A., Weir, A. A., Rutz, C., Wimpenny, J. H., & Kacelnik, A.** (2007). Tool-related cognition in New Caledonian crows. *Comparative Cognition & Behavior Reviews*, 2, 1-25.
- Borsari, A., & Ottoni, E. B.** (2005). Preliminary observations of tool use in captive hyacinth macaws (*Anodorhynchus hyacinthinus*). *Animal Cognition*, 8(1), 48-52.
- Boswall, J.** (1977). Tool-using by birds and related behaviour. *Avicultural Magazine*, 83, 146-159.
- Boswall, J.** (1983). Tool-using and related behaviour in birds: more notes. *Avicultural Magazine*, 89(2), 94-108.
- Caffrey, C.** (2000). Tool modification and use by an American Crow. *The Wilson Bulletin*, 112(2), 283-284.
- Chappell, J., & Kacelnik, A.** (2002). Tool selectivity in a non-primate, the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *Animal cognition*, 5(2), 71-78.
- Carlson, A.** (1985). Central place food caching: a field experiment with red-backed shrikes (*Lanius collurio* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 16(4), 317-322.
- Clayton, D. H., & Vernon, J. G.** (1993). Common grackle anting with lime fruit and its effect on ectoparasites. *The Auk*, 110(4), 951-952.
- Clayton, N. S., & Jolliffe, A.** (1996). Marsh tits *Parus palustris* use tools to store food. *Ibis*, 138(3), 554-554.
- Cristol, D. A., Switzer, P. V., Johnson, K. L., & Walke, L. S.** (1997). Crows do not use automobiles as nutcrackers: putting an anecdote to the test. *The Auk*, 296-298.
- Cristol, D. A., & Switzer, P. V.** (1999). Avian prey-dropping behavior. II. american crows and walnuts. *Behavioral Ecology*, 10(3), 220-226.
- Curio, E., & Kramer, P.** (1964). Vom Mangroevinken (*Cactospiza heliobates* Snodgrass und Heller) 1. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21(2), 223-234. *
- Drennen D. J.** (1995). Ring-billed gulls (*Larus delawarensis*) feeding on mussels. *Alab Bird Life* 41:7-9.*
- Duyck, I. & Duyck, J.** (1984). Koolmees *Parus major* gebruikt instrument bij het voedsel- zoeken. *Wielewaal* 50: 416. *
- Ellis, D. H., & Brunson, S.** (1993). 'Tool' use by the red-tailed hawk (*Buteo jamaicensis*). *Journal of Raptor Research*, 27(2), 128.
- Fisher, C.** (1979). Stonechat hammering snail on wall. *Brithis birds* 72(1), 38-38.
- Funk, M.** (2002). Problem solving skills in young yellow-crowned parakeets (*Cyanoramphus auriceps*). *Animal cognition*, 5(3), 167-176.
- Gaddis, P.** (1981). Tool use by a mountain chickadee. *Continental Birdlife* 2:19-20.
- Gayou, D. C.** (1982). Tool use by Green Jays. *Wilson Bulletin* 94:593-594.
- Goodall, J.** (1968). The behaviour of free-living chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. *Animal behaviour monographs*, 1, 161-IN12.

- Goodall, J.** (1986). The chimpanzees of Gombe – patterns of behaviour. Cambridge, Massachusetts and London, England: *The Belknap Press of Harvard University Press*.
- Green, C.** (1972). Use of tools by Orange-winged Sittella. *Emu*, 72(4), 185-186.
- Heinrich, B.** (1995). An experimental investigation of insight in common ravens (*Corvus corax*). *The Auk*, 994-1003.
- Heinrich, B., & Bugnyar, T.** (2005). Testing Problem Solving in Ravens: String-Pulling to Reach Food. *Ethology*, 111(10), 962-976.
- Henry, P. Y., & Aznar, J. C.** (2006). Tool-use in Charadrii: active bait-fishing by a Herring Gull. *Waterbirds*, 29(2), 233-234.
- Higuchi, H.** (1988). Individual differences in bait-fishing by the Green-backed Heron *Ardeola striata* associated with territory quality. *Ibis*, 130(1), 39-44.
- Hobbs, J. N.** (1971). Use of tools by the white-winged cough. *Emu* 71, p 84-85.
- Hunt, G. R.** (1996). Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature*, 379 (6562), 249-251.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D.** (2003). Diversification and cumulative evolution in New Caledonian crow tool manufacture. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270(1517), 867-874.
- Hunt, G. R., & Gray, R. D.** (2004). The crafting of hook tools by wild New Caledonian crows. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(Suppl 3), S88-S90.
- Hunt, G. R., Rutledge, R. B., & Gray, R. D.** (2006). The right tool for the job: what strategies do wild New Caledonian crows use? *Animal cognition*, 9(4), 307-316.
- Hunter Jr, M. L., Calhoun, A., & Wilcove, D. S.** (2004). Goliath Heron fishing with an artificial bait? *Waterbirds*, 27(3), 312-313.
- Janes, S. W.** (1976). The apparent use of rocks by a raven in nest defense. *Condor*, 409-409.
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C. & Samaniego, J. A.** (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320-1331.
- Jones, T. B., & Kamil, A. C.** (1973). Tool-making and tool-using in the northern blue jay. *Science*, 180(4090), 1076-1078.
- Kacelnik, A., Chappell, J., Weir, A. A. S., & Kenward, B.** (2006). Cognitive adaptations for tool-related behaviour in New Caledonian crows. *Comparative cognition: experimental explorations of animal intelligence*. Oxford University Press, Oxford, 515-528.
- Kent, B. W.** (1981). Prey dropped by herring gulls (*Larus argentatus*) on soft sediments. *The Auk*, 350-354.
- Kenward, B., Weir, A. A., Rutz, C., & Kacelnik, A.** (2005). Behavioural ecology: Tool manufacture by naive juvenile crows. *Nature*, 433(7022), 121-121.

- Lefebvre, L., Nicolakakis, N., & Boire, D.** (2002). Tools and brains in birds. *Behaviour*, 139(7), 939-973.
- Levey, D. J., Duncan, R. S., & Levins, C. F.** (2004). Animal behaviour: use of dung as a tool by burrowing owls. *Nature*, 431(7004), 39-39.
- Liedtke, J., Werdenich, D., Gajdon, G. K., Huber, L., & Wanker, R.** (2011). Big brains are not enough: performance of three parrot species in the trap-tube paradigm. *Animal cognition*, 14(1), 143-149.
- Lorek, G., Tryjanowski, P., & Lorek, J.** (2000). Birds as prey of the Great Grey Shrike (*Lanius excubitor*). *Ring*, 22, 37-44.
- Marks, J. S., & Hall, C. S.** (1992). Tool use by bristle-thighed curlews feeding on albatross eggs. *Condor*, 1032-1034.
- Maron, J. L.** (1982). Shell-dropping behavior of western gulls (*Larus occidentalis*). *The Auk*, 565-569.
- Meyerrieks, A. J.** (1972). Tool-using by a double-crested cormorant. *The Wilson Bulletin*, 482-483.
- Millikan, G. C., & Bowman, R. I.** (1967). Observations on Galápagos tool-using finches in captivity. *Living Bird*, 6(23-41).
- Mitchell, H.** (1972). Further recording of a tool-using bird. *Aust. BirdWatcher* 4: 237.
- Mitchell, T. L.** (1993). Tool use by a white-breasted nuthatch. *Bulletin of the Oklahoma Ornithological Society*, 26, 6-7.
- Montagna, W.** (1939). Feeding behaviour of a Northern Shrike. *The Auk*, 4:456-459.
- Montevicchi, W. A.** (1978). Corvids using objects to displace gulls from nests. *Condor*, 80(3), 349.
- Morse, D. H.** (1968). The use of tools by Brown-headed Nuthatches. *The Wilson Bulletin*, 220-224.
- Niemeyer, M., & Kingery, H.** (2003). Tool use by European Starling. *Colorado Birds*, 37(2), 71.
- Oldham, C.** (1930). The Shell-smashing Habit of Gulls. *Ibis*, 72(2), 239-243.
- Orenstein, R. I.** (1972). Tool-use by the New Caledonian crow (*Corvus moneduloides*). *The Auk*, 674-676.
- Owen, J. H.** (1929). Food of the Red-backed Shrike. *British Birds*, 23:95-96.
- Page, D.** (1978). Pied flycatcher hammering snail on road. *British birds*, 71(3), 133-133.
- Parker, S. T. & Gibson, K.R.** (1977). "Object manipulation, tool use and sensorimotor intelligence as feeding adaptations in cebus monkeys and great apes", *Journal of human evolution*, vol. 6, pp. 623-641.*
- Pepperberg, I. M.** (2004). "Insightful" string-pulling in Grey parrots (*Psittacus erithacus*) is affected by vocal competence. *Animal cognition*, 7(4), 263-266.
- Post, R. J., Post, C. P. K., & Walsh, J. F.** (2009). Little Egret (*Egretta garzetta*) and Grey Heron (*Ardea cinerea*) using bait for fishing in Kenya. *Waterbirds*, 32(3), 450-452.
- Potter, E. F.** (1970). Anting in wild birds, its frequency and probable purpose. *The Auk*, 692-713.
- Pranty, B.** (1995). Tool use by brown-headed nuthatches in two Florida slash pine forests. *Florida field naturalist*, 23, 33-34.
- Priddey, M. W.** (1977). Blackbird using tool. *British Birds*, 70(6), 262-263.
- Prytherch, R.** (1980). Squacco Heron possibly using insects as bait. *British Birds*, 73(4), 183-184.

- Reader, S. M., Morand-Ferron, J., Côté, I., & Lefebvre, L.** (2002). Unusual feeding behaviors in five species of Barbadian birds. *El Pitirre*, *15*, 117-123.
- Richards, A. J.** (1977). Predation of snails by migrant song thrushes and redwings. *Bird Study*, *24*(1), 53-54
- Riehl, C.** (2001). Black-crowned night heron fishes with bait. *Waterbirds-Deleon springs*. *24*(2), 285-286.
- Roberts, G. J.** (1982). Apparent baiting behaviour by a black kite. *Emu*, *82*(1), 53-54.
- Roche, J. P.** (1996). The use of a rock by an Osprey in an agonistic encounter. *Journal of Raptor Research*, *30*(1), 42-43.
- Rolando A., Zunino M.** (1992). Observations of tool use in corvids. *Ornis Scandinavica*. *23*:201-202.
- Sazima, I.** (2007). Frustrated fisher: geese and tilapias spoil bait-fishing by the Green Heron (*Butorides striata*) in an urban park in Southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Ornitologia-Brazilian Journal of Ornithology*, *15*(31), 4.
- Sazima, I.** (2009). Anting behaviour with millipedes by the dendrocolaptid bird *Xiphocolaptes albicollis* in southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, *9*(1), 249-252.
- Seed, A. M., Tebbich, S., Emery, N. J., & Clayton, N. S.** (2006). Investigating physical cognition in rooks, *Corvus frugilegus*. *Current Biology*, *16*(7), 697-701.
- Shumaker, R. W., Walkup, K. R., & Beck, B. B.** (2011). Animal tool behavior: the use and manufacture of tools by animals. *JHU Press*.
- Sinclair, J. C.** (1984). Baiting behaviour in a captive Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Cormorant*, *12*, 105-106.
- Smith, G.** (1970). Tool use in parrots. *Aviculture magazine*, *77*, 47-48*
- Stoyanova, Y., Stefanov, N., & Schmutz, J. K.** (2010). Twig used as a tool by the Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*). *Journal of Raptor Research*, *44*(2), 154-156.
- Taylor, A. H., Hunt, G. R., Holzhaider, J. C., & Gray, R. D.** (2007). Spontaneous metatool use by New Caledonian crows. *Current Biology*, *17*(17), 1504-1507.
- Taylor, A. H., Hunt, G. R., Medina, F. S., & Gray, R. D.** (2009). Do New Caledonian crows solve physical problems through causal reasoning? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *276*(1655), 247-254.
- Taylor, A. H., Elliffe, D. M., Hunt, G. R., Emery, N. J., Clayton, N. S., & Gray, R. D.** (2011). New Caledonian crows learn the functional properties of novel tool types. *PloS one*, *6*(12), e26887.
- Taylor, A. H., Knaebe, B., & Gray, R. D.** (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*(1749), 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* (1482), 2189-2193.

- Tebbich, S., & Bshary, R.** (2004). Cognitive abilities related to tool use in the woodpecker finch, *Cactospiza pallida*. *Animal behaviour*, 67 (4), 689-697.
- Tebbich, S., Seed, A. M., Emery, N. J., & Clayton, N. S.** (2007). Non-tool-using rooks, *Corvus frugilegus*, solve the trap-tube problem. *Animal cognition*, 10 (2), 225-231.
- Tebbich, S., Teschke I., Cartmill, E., & Stankewitz, S.** (2012). Use of a barbed tool by an adult and a juvenile woodpecker finch (*Cactospiza pallida*). *Behavioural processes*, 89(2), 166-171.
- Tinbergen, N.** (1976). The herring gull's world (pp. 176-181). London: *Collins*.*
- Tehsin, R.** (1989). Feeding behaviour of the whitebreasted kingfisher *Halcyon smyrnensis* (Linnaeus). *Journal of the Bombay Natural History Society* 86, p. 449.
- VanderWerf, E. A.** (2005). 'Elepaio "anting" with a garlic snail and a Schinus fruit. *Journal of Field Ornithology*, 76(2), 134-137.
- VanImpe, J.** (1978). Mediterranean gull dropping bivalves. *British birds*, 71(3), 128-129.
- Wallace, A. R.** (1869). The Malay Archipelago: the land of the orang-utan and the bird of paradise; a narrative of travel, with studies of man and nature. *Courier Corporation*.
- Ward, D.** (1991). The size selection of clams by African black oystercatchers and kelp gulls. *Ecology*, 513-522.
- Wee, Y. C.** (2008). Anting in Singapore birds. *Nature in Singapore*, 1, 23-25.
- Weir, A. A., Chappell, J., & Kacelnik, A.** (2002). Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, 297(5583), 981-981.
- Wenny, D.** (1998). Three-striped warbler (*Basileuterus tristriatus*)" anting" with a caterpillar. *The Wilson Bulletin*, 128-131.
- Wheeler, R.** (1946). Pacific gulls and mussels. *Emu*, 45(4), 307-307.*
- Wood, G. A.** (1988). Further field observations of the palm cockatoo *Probosciger aterrimus* in the Cape York Peninsula, Queensland. *Corella* 12, 48,52.
- Wright, T. F., Schirtzinger, E. E., Matsumoto, T., Eberhard, J. R., Graves, G. R., Sanchez, J. J. & Fleischer, R. C** (2008). A multilocus molecular phylogeny of the parrots (Psittaciformes): support for a Gondwanan origin during the Cretaceous. *Molecular Biology and Evolution*, 25(10), 2141-2156.
- Yosef, R., & Whitman, D. W.** (1992). Predator exaptations and defensive adaptations in evolutionary balance: no defence is perfect. *Evolutionary Ecology*, 6(6), 527-536.
- Zach, R.** (1979). Shell dropping: decision-making and optimal foraging in northwestern crows. *Behaviour*, 68(1), 106-117.
- Zickefoose, J., & Davis Jr, W. E.** (1998). Great blue heron (*Ardea herodias*) uses bread as bait for fish. *Colonial Waterbirds*, 87-88.
- Přejaté citace jsou označeny hvězdičkou.

11. Přílohy

Tab. 1. Přehled zaznamenaných pozorování použití nástroje ptákem. Zeleně označeny jsou výskyty použití nástroje v přírodě. Klasifikace rodů ptáků dle Jarvis et al., 2014. Klasifikace čeledí pěvců dle Barker et al., 2004 a klasifikace čeledí papoušků dle Wright et al., 2008.

Rod a čeleď	Druh	Typ nástroje	Použití nástroje	Zdroj
Charadriiformes				
<i>Scolopacidae</i>	<i>Numenius tahitiensis</i>	kusy korálů, pevný povrch	rozbíjení skořápek vajec, zabítí kořisti úderem	Marks a Hall, 1992
<i>Laridae</i>	<i>Larus argentatus</i>	pevný povrch; kousky chleba	rozbíjení potravy shazováním; lov na návnadu	Kent, 1981; Henry a Aznar, 2006
<i>Laridae</i>	<i>Larus fuscus</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Sinclair, 1984
<i>Laridae</i>	<i>Larus delawarensis</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Drennen, 1995
<i>Laridae</i>	<i>Larus canus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Oldham, 1930
<i>Laridae</i>	<i>Larus dominicanus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Ward, 1991
<i>Laridae</i>	<i>Larus glaucescens</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Barash et al., 1975
<i>Laridae</i>	<i>Larus marinus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Tinbergen, 1976
<i>Laridae</i>	<i>Larus melanocephalus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Van Impe, 1978
<i>Laridae</i>	<i>Larus occidentalis</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Maron, 1982
<i>Laridae</i>	<i>Larus pacificus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy shazováním	Wheeler, 1946
Eurypigiformes				
<i>Eurypygidae</i>	<i>Eurypyga helias</i>	mouční červi	lov na návnadu	Roberts, 1982
Pelecaniformes				
<i>Phalacrocoracidae</i>	<i>Phalacrocorax auritus</i>	pírko	preening	Meyerriecks, 1972

<i>Ardeidae</i>	<i>Butorides striatus</i> ¹	kousky chleba	lov na návnadu	Sazima, 2007
<i>Ardeidae</i>	<i>Butorides virescens</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Higuchi, 1988
<i>Ardeidae</i>	<i>Nycticorax nycticorax</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Riehl, 2001
<i>Ardeidae</i>	<i>Egretta garzetta</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Post et al., 2009
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardea cinerea</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Post et al., 2009
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardea herodias</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Zickefoose a Davis, 1998
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardea goliath</i>	větvičky	lov na návnadu	Hunter et al., 2004
<i>Ardeidae</i>	<i>Ardeola ralloides</i>	hmyz	lov na návnadu	Prytherch, 1980
Accipitriformes				
<i>Accipitridae</i>	<i>Neophron percnopterus</i>	kámen; klacík	rozbíjení skořápek vajec; sběr vlny ke stavbě hnízda	Alcock, 1972; Stoyanova et al., 2010
<i>Accipitridae</i>	<i>Hamirostra melanosternon</i>	kámen	rozbíjení skořápek vajec	Aumann, 1990
<i>Accipitridae</i>	<i>Buteo regalis</i>	kámen	obrana hnízda	Blair, 1981
<i>Accipitridae</i>	<i>Buteo jamaicensis</i>	pevný povrch	zabití kořisti	Ellis a Brunsosn, 1993
<i>Accipitridae</i>	<i>Haliaeetus leucocephalus</i>	kámen	útok	Binder, 1968
<i>Accipitridae</i>	<i>Milvus migrans</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Roberts, 1982
<i>Pandionidae</i>	<i>Pandion haliaetus</i>	kámen	útok na jiného orlovce	Roche, 1996
Strigiformes				
<i>Strigidae</i>	<i>Athene cunicularia</i>	savčí trus	lov na návnadu	Levey et al., 2004
Piciformes				
<i>Ramphastidae</i>	<i>Pteroglossus erythropygius</i>	větvička	prohledávání otvorů	Shumaker et al., 2011
<i>Picidae</i>	<i>Melanerpes uropygialis</i>	kůra stromu	přenášení medu do hnízda	Antevs, 1948

¹ Někteří autoři dnes rozdělují druh *Butorides striatus* na volavku zelenavou (*Butorides virescens*), žijící v Severní Americe a volavku proměnlivou (*Butorides striatus*), žijící v Jižní Americe, Africe, Asii a na pobřeží Austrálie.

Coraciiformes				
<i>Alcedinidae</i>	<i>Ceryle rudis</i>	kousky chleba	lov na návnadu	Roberts, 1982
<i>Alcedinidae</i>	<i>Halcyon smyrnensis</i>	pevný povrch	zabití kořisti úderem	Tehsin, 1989
Psittaciformes				
<i>Nestoridae</i>	<i>Nestor notabilis</i>	klacík, kulička, lanko	získání potravy z pokusného aparátu	Auersperg et al., 2011a
<i>Cacatuidae</i>	<i>Cacatua goffini</i>	dřevěné třísky	přisunutí nedosažitelné potravy	Auersperg et al., 2014
<i>Cacatuidae</i>	<i>Cacatua sulphurea</i>	větvička; skořápka	preening; přenášení vody	Smith, 1970; Boswall, 1983
<i>Cacatuidae</i>	<i>Cacatua sanguinea</i>	klacíky a větvičky	preening	Smith, 1970
<i>Cacatuidae</i>	<i>Cacatua moluccensis</i>	klacík a pírko	preening	Boswall, 1983
<i>Cacatuidae</i>	<i>Probosciger aterrimus</i>	list; větvička	fixování potravy; tlučení do kmene stromu	Wallace, 1869; Wood, 1988
<i>Psittacidae: Platycercini</i>	<i>Cyanoramphus auriceps</i>	větvička	získání nedosažitelné potravy	Funk, 2002
<i>Psittacidae: Psittacini</i>	<i>Psittacus erithacus</i>	větvičky; lanka	preening; vytahování lanka s odměnou	Smith, 1970; Pepperberg, 2004
<i>Psittacidae: Arini</i>	<i>Amazona aestiva</i>	klacík	preening	Boswall, 1977
<i>Psittacidae: Arini</i>	<i>Ara ararauna</i>	kost	preening	Boswall, 1983
<i>Psittacidae: Arini</i>	<i>Anodorhynchus hyacinthinus</i>	dřevěné klíny a listy	fixování potravy	Borsari a Ottoni, 2005
Passeriformes				
<i>Tyrannidae</i>	<i>Tyrannus dominicensis</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy	Reader et al., 2002
<i>Pachycephalidae</i>	<i>Falcunculus frontatus</i>	větvička	prohledávání otvorů	Richards, 1977
<i>Pachycephalidae</i>	<i>Colluricincla harmonica</i>	větvička	prohledávání otvorů	Mitchell, 1972

<i>Neosittidae</i>	<i>Daphoenositta chrysoptera</i>	třísky	prohledávání otvorů	Green, 1972
<i>Corcoracidae</i>	<i>Corcorax melanorhamphos</i>	ulita	robíjení dalších ulit	Hobbs, 1971
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius excubitor borealis</i>	trny rostlin a větvičky	napichování potravy	Montagna, 1939; Lorek et al., 2000
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius collaris</i>	trny rostlin	napichování potravy	Beven a England, 1968
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius ludovicianus</i>	trny rostlin	napichování potravy	Owen, 1929; Yosef a Whitman, 1992
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius vittatus</i>	trny rostlin	napichování potravy	Beven a England, 1968
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius collurio</i>	trny rostlin	napichování potravy	Beven a England, 1968; Carlson, 1985
<i>Laniidae</i>	<i>Lanius nubicus</i>	trny rostlin	napichování potravy	Beven a England, 1968
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus moneduloides</i>	větvičky, klacíky, listy, peří a pevný povrch; lanka, kuličky a kameny	prohledávání otvorů a lov potravy, rozbíjení ořechů; získání potravy z pokusného aparátu	Hunt, 1996; Auersperg et al., 2011a
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus frugileus</i>	klacíky a kameny	získání potravy z pokusného aparátu	Bird a Emery, 2009a a 2009b
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus caurinus</i>	pevný povrch	robíjení potravy	Zach, 1979
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus cornix</i>	větvička	obrana hnízda	Rolando a Zunino, 1992
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus corax</i>	lanko; kámen	vytahování lanka s odměnou; obrana hnízda a útok na hnízdící racky	Heinrich, 1995; Montevecchi, 1978
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus ossifragus</i>	kámen	útok na hnízdící racky	Montevecchi, 1978
<i>Corvidae</i>	<i>Corvus brachyrhynchos</i>	větvička; tříška a větvička; pevný povrch	útok na sojku stellerovu; prohledávání otvoru a obrana hnízda; rozbíjení ořechů	Balda, 2007; Caffrey, 2000; Cristol a Switzer, 1999

<i>Corvidae</i>	<i>Corvus rhipidurus</i>	kámen	robíjení pin-pongového míčku	Andersson, 1989
<i>Corvidae</i>	<i>Cyanocitta cristata</i>	novinové útržky	přisunutí nedosažitelné potravy	Jones a Kamil, 1973
<i>Corvidae</i>	<i>Cyanocorax yncas</i>	větvička	prohledávání otvorů a lov potravy	Gayou, 1982
<i>Corvidae</i>	<i>Cyanocitta stelleri</i>	větvička	útok na vránu americkou	Balda, 2007
<i>Paridae</i>	<i>Parus palustris</i>	lepící páska	obalování potravy a její ukládání	Clayton a Jolliffe, 1996
<i>Paridae</i>	<i>Parus major</i>	borová jehlice	prohledávání otvorů	Duyck a Duyck, 1984
<i>Paridae</i>	<i>Parus caeruleus</i>	větvička	prohledávání otvorů	Boswall, 1977
<i>Paridae</i>	<i>Parus gambeli</i>	tříška	prohledávání otvorů	Gaddis, 1981
<i>Sittidae</i>	<i>Sitta pusilla</i>	kůra stromu	odlamování dalších kusů kůry	Morse, 1968
<i>Sittidae</i>	<i>Sitta caroliensis</i>	kůra stromu	odlamování dalších kusů kůry	Mitchell, 1993
<i>Sittidae</i>	<i>Sitta pygmaea</i>	větvička	prohledávání otvorů	Pranty, 1995
<i>Sturnidae</i>	<i>Sturnus vulgaris</i>	větvička	prohledávání substrátu	Niemeyer a Kingery, 2003
<i>Muscicapidae</i>	<i>Bradornis microrhynchus</i>	stonek trávy	prohledávání otvorů	Boswall, 1983
<i>Muscicapidae</i>	<i>Ficedula hypoleuca</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy	Page, 1978
<i>Muscicapidae</i>	<i>Saxicola torquatus</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy	Fisher, 1979
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus migratorius</i>	větvička	prohledávání substrátu	Potter, 1970
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus merula</i>	větvička	prohledávání substrátu	Priddey, 1977
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus philomelos</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy	Boswall, 1977
<i>Turdidae</i>	<i>Turdus pelios</i>	pevný povrch	rozbíjení potravy	Boswall, 1983
<i>Traupidae</i>	<i>Cactospiza pallida</i>	větvičky a trny kaktusů	prohledávání otvorů a lov	Tebbich et al., 2012
<i>Traupidae</i>	<i>Cactospiza heliobates</i>	větvičky	prohledávání otvorů a lov	Curio a Kramer, 1964
<i>Traupidae</i>	<i>Geospiza conirostris</i>	klacík	prohledávání otvorů	Millikan a Bowman, 1967