

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Yicheng Zhang

Nervový systém a kognitivní schopnosti hrabavých ptáků

Nervous system and cognitive abilities of gallinaceous birds

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Pavel Němec, Ph.D.

Praha 2016

Poděkování: Mnohokrát děkuji za podporu svým přátelům, kolegům a především děkuji svému školiteli za trpělivý a přátelský přístup, jeho cenné rady a všechnen ten čas, který mi věnoval.

Prohlášení:

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

V Praze, 7. 8. 2016

Podpis:

Obsah

1. ABSTRAKT	0
2. ABSTRACT	0
3. ÚVOD	1
3. 1. HRABAVÍ PTÁCI (<i>GALLIFORMES</i>)	1
3. 2. NERVOVÁ SOUSTAVA HRABAVÝCH PTÁKŮ	1
3. 3. PTAČÍ KOGNICE	1
3. 4. KOGNITIVNÍ SCHOPNOSTI HRABAVÝCH PTÁKŮ	2
3. 5. CÍLE TÉTO PRÁCE	2
4. STRUKTURA NERVOVÉHO SYSTÉMU PTÁKŮ	3
4. 1. KLASICKÝ A MODERNÍ POHLED	3
4. 2. JAK VYPADÁ PTAČÍ MOZEK: ROZDÍLY MEZI MOZKEM SAVCŮ A PTÁKŮ	4
4. 3. PTAČÍ KONCOVÝ MOZEK	5
4. 4. FUNKČNÍ SLOUPCE	7
4. 5. CEREBROTYP	10
4. 6. ENCEFALIZAČNÍ KVOCIENT, RELATIVNÍ VELIKOST MOZKU VS. ABSOLUTNÍ VELIKOST MOZKU	10
4. 7. VLIV DOMESTIKACE A POHLAVÍ NA NERVOVÝ SYSTÉM HRABAVÝCH PTÁKŮ	12
4. 8. LATERALIZACE MOZKOVÝCH FUNKCÍ	13
5. KOGNITIVNÍ SCHOPNOSTI	15
5. 1. KOGNITIVNÍ SCHOPNOSTI HRABAVÝCH PTÁKŮ	15
5. 1. 1. <i>Motivace a vytrvalost hrabavých ptáků</i>	15
5. 1. 2. <i>Typ potravy a motivace v kognitivních testech</i>	16
5. 2. AMODÁLNÍ PERCEPCE	16
5. 2. 1. <i>Rozeznávání částečně zakrytých předmětů: kuřata</i>	17
5. 2. 2. <i>Rozeznávání částečně zakrytých předmětů: Člověk</i>	18
5. 2. 3. <i>Rozdíly ve vnímání částečně zakrytých předmětů mezi kuřetem a člověkem</i>	18
5. 2. 4. <i>Určování pozice předmětů: co je před a za</i>	19
5. 3. PERMANENCE OBJEKTU	20
5. 3. 1. <i>Piagetovy stupně permanence objektu</i>	20
5. 3. 2. <i>Permanence objektu: Stupeň 4 u kuřete</i>	20
5. 3. 3. <i>Trvání paměti (reprezentace objektu)</i>	22
5. 3. 4. <i>Permanence objektů u krkavcovitých ptáků a papoušků, porovnání s hrabavými ptáky</i>	23
5. 4. AVERZIVNÍ UČENÍ	23
5. 5. NUMERICKÁ KOMPETENCE	25
5. 6. CO SE JEŠTĚ NEVÍ	28
6. ZÁVĚR	29
7. POUŽITÁ LITERATURA	31

1. Abstrakt

Ptačí mozek byl tradičně považován za malý, jednoduchý, složený téměř výhradně z bazálních ganglií a zabezpečující pouze instinktivní chování. V příkrém rozporu s těmito zastaralými názory recentní studie jednoznačně demonstrují, že ptačí koncový mozek je, ačkoli postrádá vrstevnatý neokortex, tvořen rozsáhlými oblastmi, které jsou homologické savčímu palliu, sdílí řadu organizačních principů se savčím koncovým mozkiem a zabezpečuje obdobné kognitivní funkce. Behaviorální studie prokázaly, že někteří ptáci mají kognitivní schopnosti srovnatelné nebo vyšší než savci, zvláště krkavcovití ptáci a papoušci se svými schopnostmi v mnoha kognitivních doménách vyrovnají lidoopům. Není proto překvapivé, že tyto vysoce encefalizované ptáci jsou častými modely pro studie zabývající se kognicí u ptáků, zatímco méně encefalizované ptáci jsou v tomto kontextu studování mnohem méně. Hrabaví ptáci (Galliformes), kteří tvoří spolu s vrubozobými ptáky (Anseriformes) nejbazálnější vývojovou linii neognátních ptáků (Neognathae), mají relativně malé mozky. Jejich cerebrotyp je charakterizován malým koncovým mozkiem, malým nidopalliem a velkým mozkovým kmenem. Mozek hrabavých je lateralizován. Mozky domestikovaných hrabavých ptáků jsou redukovány ve srovnání s mozky jejich divokých příbuzných. Behaviorální studie dokládají, že kuřata jsou schopna počítat do tří, naučit se vyhýbat nechutné potravě na základě pozorování averzivních reakcí příslušníků svého druhu, vnímat a rozeznávat částečně zakryté objekty, a dosáhnout čtvrtého stupně Piagetovy stupnice v úloze permanence objektu. Vzhledem k tomu, že v naprosté většině kognitivních testů byla použita jako model domestikovaná kuřata, a vzhledem k tomu, že řada kognitivních domén nebyla nikdy u hrabavých testována (např. odložené uspokojení, plánování do budoucna, meta-kognice), pro spolehlivé zhodnocení kognitivních schopností hrabavých ptáků bude zapotřebí dalších experimentů používajících jako model dospělé nedomestikované druhy hrabavých ptáků.

Klíčová slova

Hrabaví ptáci, kur domácí, ptačí CNS, funkční sloupce, kognitivní schopnosti, permanence objektu, numerická kompetence, averzní učení, amodální percepce.

2. Abstract

Avian brain has traditionally been looked upon as a small, simple and almost entirely composed of basal ganglia and subserving exclusively instinctive behavior. In stark contrast to these obsolete notions, recent evidence demonstrates that, despite a lack of layered neocortex, extensive regions of the avian cerebrum are homologous to pallial components of the mammalian brain, conform to the same organizational principles and play similar roles in higher cognitive functions. Indeed, behavioural studies have shown that some birds have cognitive abilities that match or surpass those of mammals, most notably corvids and parrots rivalling the great apes in many cognitive domains. While these highly encephalized birds are often utilized as models in behavioural studies addressing avian cognitive capacities, less encephalized birds receive only scant attention. The gallinaceous birds (Galliformes), which together with the anseriform birds (Anseriformes) represent a sister group of Neoaves and the most basal clade of Neognathae, possess relatively small brains. Their cerebrotypes is characterized by small forebrain, small nidopallium and large brain stem. Brain of gallinaceous birds is significantly lateralized. Brains of domesticated galliforms are significantly reduced in comparison to brain of their wild relatives. Behavioral studies have demonstrated that chicken are capable to count up to three, learn to avoid distasteful food by observation of aversive reactions of their conspecifics, perceive and recognize partly occluded objects (shape completion) and reach 4th level Piagetian scale of object permanence. Because most cognitive tests utilized domestic chicken as a model and because many domains (e.g., delayed gratification, future planning, meta-cognition) remain untested in galliforms, future experiments exploring the cognitive abilities in adults of wild gallinaceous birds are needed to assess reliably their cognitive capacities.

Key words

Gallinaceous birds, domestic chicken, avian brain, functional columns, cognitive abilities, object permanence, numerical competence, aversion learning, amodal perception.

3. ÚVOD

3. 1. Hrabaví ptáci (*Galliformes*)

Tento řád je rozšířen, kromě Antarktidy, po celém světě, od tropických oblastí až po polární krajiny na severu. Rozeznáváme 290 druhů ze 7 čeledí (del Hoyo a kol., 1994). V naší přírodě se vyskytuje šest druhů ze dvou čeledí (Hudec & Šťastný, 2005).

Jedná se o skupinu ptáků, kteří dorůstají různých velikostí (od 15 cm až po 120 cm) se silnými hrabavými nohama, na kterých jsou silné tupé drápy. Zobák je krátký a špičatý, hlava je malá na krátkém krku a křídla krátká a zaoblená přizpůsobená k letu na krátkou vzdálenost. Často se u nich vyskytuje výrazný pohlavní dimorfismus, pohlaví, které nepečuje o mláďata, mívá pestře zbarvené peří (častěji samci). Různá okrasná pera mohou být prodloužená a u některých druhů se také objevují holé kožní výrůstky na hlavě a krku. Samci mívají na běháku kostěnou ostruhu. Jsou to spíše terestriční tvorové, ale vyskytují se i druhy žijící na stromech, mnozí upřednostňují běh či chůzi před letem. Nekoupou se, ale místo toho se často popelí. Živí se omnivorně, potravu vyhrabávají nebo sbírají ze země, často konzumují semena, ale také zelené části rostlin nebo hmyz a jeho larvy (Gaisler & Zima, 2007).

Žijí často pospolitě, existují monogamní i polygamní druhy. Na vejcích sedí zpravidla jen samice, mláďata jsou nidifugní, zcela samostatná, samice je však vodí. Řada druhů byla domestikována a mnozí z nich patří k nejdůležitějším domácím ptákům (Gaisler & Zima, 2007).

3. 2. Nervová soustava hrabavých ptáků

Mozek hrabavých ptáků je relativně malý, jeho velikost se od výrazně encefalizovaných ptáků může lišit až o řád. Jednotlivé skupiny ptáků se liší rovněž vnitřní strukturou a tvarem mozku. Tyto rozdíly jsou souhrně označovány názvem cerebrotyp. V ptačí říši se vyskytuje několik různých cerebrotypů, z nichž jeden je charakteristický pro hrabavé ptáky (viz kapitola 4.5.). Ptačí mozek se výrazně liší od mozku savčího, což není překvapivé, uvážíme-li, že tyto skupiny divergovali zhruba před 300 miliony lety.

3. 3. Ptačí kognice

Kognitivní proces je mentální proces získávání znalostí a jejich pochopení za pomoci myšlenek, zkušeností a smyslů (Kitchner, 1983). Velmi často se pro určení rozdílů v kognici využívají měření úspěšnosti při řešení úloh pro získání potravy. Mnoho prací zabývajících se kognitivními schopnostmi ptáků a primátů dokládá, že relativní velikost mozku pozitivně

koreluje s úrovní kognitivních schopností (van Horik & Madden, 2016; Overington a kol., 2009). Často je u řešených úloh odměnou přístup k potravě, podstatně méně se využívají jiné formy motivace, jako je například přístup k volajícím potomkům či jedinci stejného druhu. Jedinci, kteří projdou těmito pokusy, se poté označují jako buď úspěšní anebo neúspěšní, podle toho, zdali vyřešili úlohu danou experimentátorem. Jejich výkony mohou být také hodnoceny podle času či množství chyb, které bylo zapotřebí pro splnění dané úlohy. Úspěšní jedinci jsou poté považováni za kognitivně schopnější než ti, kteří neuspěli či potřebovali více času/pokusů (Cole a kol., 2011; Keagy a kol., 2011). Bohužel nelze kvantitativně jednoznačně určit, že se celkové kognitivní schopnosti úspěšných jedinců liší od těch neúspěšných (Griffin & Guez, 2014). Úspěšní jedinci, kteří zpravidla získávají zkušenosti při řešení úloh, mohou zlepšit svůj výkon, ovšem není zcela jasné, zda by byly úspěšní řešitelé úspěšní celkově, tj. napříč úlohami testovanými na různé kognitivní schopnosti. Jen několik málo studií zkoumalo, zda úspěšní řešitelé svým výkonem předčí ty neúspěšné v jiných psychometrických úlohách (van Horik & Madden).

3. 4. Kognitivní schopnosti hrabavých ptáků

Kognitivní schopnosti ptáků celkově v nemálo případech předčí ty savcí. Ovšem v těchto případech se velice často jedná o ptáky z korunových taxonů, jako jsou třeba pěvci (konkrétně krkavcovití) nebo papoušci (Güntürkün & Bugnyar, 2016). Testů zaměřených na kognici hrabavých ptáků je mnohem méně. Důvodem proč nejsou hrabaví ptáci středem zájmu experimentátorů, může být to, že jsou spolu s vrubozobými na bázi fylogenetického stromu létavých ptáků (Hackett a kol., 2008) a rovněž to, že mají relativně malý mozek (Mlíkovský, 1989).

3. 5. Cíle této práce

Cílem předložené bakalářské práce je shrnout základní poznatky o struktuře ptačího CNS a porovnat ji s tímtež u savců, kterým se ptáci svými kognitivními schopnostmi mnohdy vyrovnají, nebo je dokonce předčí. Základními rozdíly mezi ptačím CNS a savcím CNS se zabývám v první části této práce, kde také podrobněji popíši stavbu ptačího koncového mozku. V této části se omezují na obecné charakteristiky ptačího mozku, neboť tyto vesměs platí i pro hrabavé ptáky. V tomto kontextu je třeba poznamenat, že mnoho recentních poznatků bylo získáno též na modelu křepelky japonské (*Coturnix coturnix japonica*), jež patří též mezi hrabavé ptáky (viz např. Jarvis a kol., 2013).

Mým druhým a hlavním cílem je shrnout poznatky o kognitivních schopnostech a srovnat tyto schopnosti s tímtež u pěvců a papoušků (případně také lidí). Tímto tématem se zabývám v druhé části této práce.

4. Struktura nervového systému ptáků

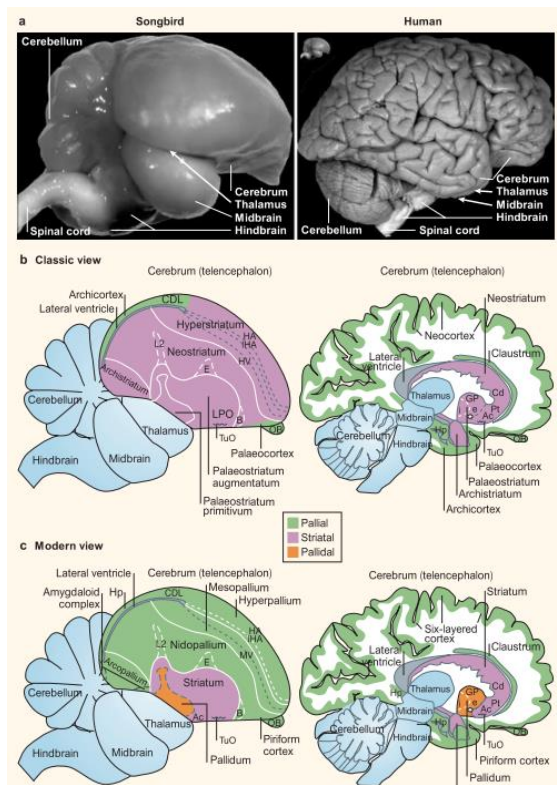
4. 1. Klasický a moderní pohled

Jeden ze zakladatelů komparativní neuroanatomie Ludwig Edinger vydal svá díla *Untersuchungen ber die vergleichende Anatomie des Gehirns* (svazky 1-5 v letech 1888-1903) na přelomu 19. a 20. století. V tomto díle vytvořil ucelenou teorii o evoluci mozku, která byla široce přijata a po velmi dlouhou dobu používána jako základ nomenklatury pro popis jednotlivých částí mozku všech obratlovců (Jarvis a kol., 2005). Právě tato teorie dala za vznik takzvanému „Klasickému pohledu“ na strukturu ptačího mozku. Ovšem díky tomuto klasickému pohledu vzniklo mnoho nepřesných názvů, které byly široce přijaty a v průběhu času způsobovaly chaos v komunikaci neurobiologů. Příkladem může být nevhodné užití předložek *paleo-* a *archi-*, kde význam slov pochází z řečtiny. „Archi“ se překládá jako nejstarší neboli ten první, zatímco „Paleo“ znamená starý, ne nutně však nejstarší. V klasickém pohledu však byly významy těchto předložek zaměněny.

Podle klasického pohledu se ptačí mozek (včetně mozku hrabavých ptáků) skládá převážně z bazálních ganglií (viz Obr. 1b). Dlouho navíc převládal názor, že bazální ganglia jsou neurálním korelátém pouze instinktivního chování, zatímco složitější vzorce chování, o kterých se myslelo, že jsou vlastní pouze savcům, vyžadují neokortex. Klasický pohled dále předpokládá, že vývoj mozku a jeho částí probíhal lineárně od ryb, jejichž mozek se skládal převážně z bazálních ganglií až po nejvyspělejší formy, tedy savce, u kterých dominují struktury pallia, především neokortex. Tyto představy byly postupně zpochybňovány, až se koncem 20. století stali neudržitelnými (Karten, 1969; Reiner a kol., 2004; Jarvis a kol., 2005). Moderní pohled předpokládá, že lze koncový mozek všech obratlovců rozdělit do tří domén: (1) pallium, (2) striatum a (3) pallidum, přičemž pallium zaujímá největší část ptačího koncového mozku (kolem 75%). Obecně se předpokládá, že striatum a pallidum ptáků se zásadně neodlišuje od téhož u ostatních obratlovců, tj., obsahuje tytéž buněčné typy, má stejnou cytoarchitekturu a homologický ontogenetický původ (Jarvis a kol., 2005).

4. 2. Jak vypadá ptačí mozek: rozdíly mezi mozkem savců a ptáků

Ptačí mozek se od savčího výrazně liší. Ptáci a savci od sebe divergovali před více než 300 miliony lety, kdy se žil jejich poslední společný předek (Jarvis a kol., 2014). Za takto dlouhou dobu došlo k výrazné divergenci jejich stavebních plánů. Ačkoli se zdá být ptačí a savčí pallium homologické, mají zcela odlišnou buněčnou organizaci. Většina savčího pallia (neokortex) se skládá ze tří až šesti vrstev buněk, které vytvářejí laminy, díky nim se toto uspořádání tradičně označuje jako „laminární“, kdežto ptačí pallium má jadernou strukturu a není laminované. Ovšem jsou výjimky, např. wulst u sov má též laminovanou strukturu (Pettigrew, 1979). A přestože ptáci postrádají neokortex, vyskytuje se u nich jakási „skrytá“ laminace, která byla demonstrována pomocí detailní analýzy nerových spojů v různých částech jejich sensorických oblastí pallia (Wang Y, a kol., 2010; Ahumada-Galleguillos a kol., 2015; přehledový článek viz Güntürkün & Bugnyar, 2016).



Obr. 1: Schéma rozdílů mezi ptačím a savčím mozkem. Ptačí (zebrička pestrá) mozek (levý sloupec), Savčí (člověk) mozek (pravý sloupec). (a) Fotografie ptačího a savčího mozku (b) Klasický pohled – většinu ptačího mozku zaujímá striatum. (c) Moderní pohled – ptačí striatum dosahuje relativně stejných poměrů jako savčí, zatímco většinu objemu mozku zaujímá pallium.

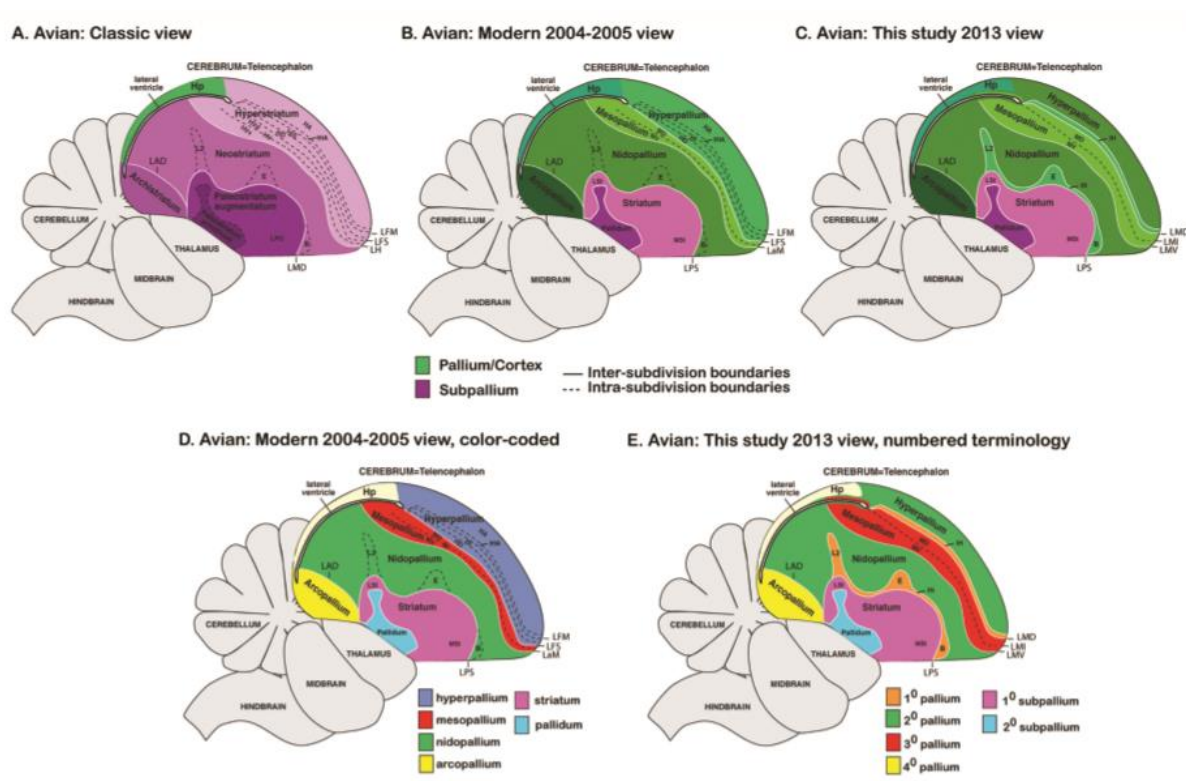
Zdroj: (Jarvis et al., 2005)

Na první pohled (viz Obr. 1a) lze vidět rozdíl v povrchu, u savčího mozku se vyskytuje gyrifikace, zatímco u ptačího mozku chybí. Gyrifikace je specifickým znakem velkých savčích mozků. Důvod, proč kůra savců nemůže libovolně nabývat na mocnosti a roste především do plochy, je přítomnost tzv. pyramidových buněk, které tvoří principiální projekční neurony savčí kůry. Tyto neurony mají bazální dendrity integrující informaci v rámci tzv. funkčních sloupců a vertikální dendrit, který integruje informaci napříč vrstvami kůry. Protože nejsou dendrity myelinizované, vzruch se v nich šíří pasivně (nikoli saltatorně, jako v myelinizovaných axonech). Bylo navrženo, že je to právě délka apikálního dendritu pyramidových buněk, co limituje mocnost savčího neokortexu (Strieder, 2005). Vlivem toho se v kůře savčího mozku vyskytují vertikální funkční slouce, které prostupují napříč přesně definovanými korovými vrstvami. To však platí jen pro povrchovou část koncového mozku (Obr.1b zelená část),

zatímco vnitřní část má tzv. „jadernou“ strukturu. Ptačí mozek má jinou strukturu i cytoarchitektonické uspořádání, charakterizované, mimo jiné, absencí pyramidální buněk. Absence gyrifikace u ptáků proto není nijak překvapivá.

4. 3. Ptačí koncový mozek

Názvy a hranice jednotlivých částí ptačího pallia byly upraveny, neboť došlo k nahrazení slova striatum v částech, které byly dříve považovány za součásti bazálních ganglií slovem pallium, nyní se užívají termíny, jako jsou např. arcopallium, nidopallium, mesopallium a hyperpallium. Toto nové názvosloví napomáhá udržet kontinuitu terminologie se starou nomenklaturou a odpovídá našim dnešním představám o globálních homologiích ptačího a savčího pallia, ale z



Obr. 2: Schéma znázorňující jak se měnili jednotlivé představy o struktuře ptačího mozku v průběhu času

Zdroj: (Jarvis et al., 2013)

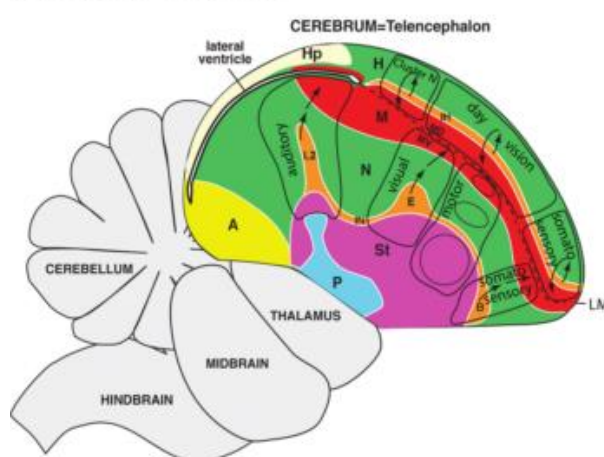
důvodu přetrvávající nejistoty nespécifikuje přímou homologii konkrétních buněčných typů (Jarvis a kol., 2013). Nidopallium obsahuje skupiny primárních sensorických neuronů včetně oblasti L2 (sluchová oblast), entopallia (vizuální oblast) a nukleus basorostralis (somatosenzorická oblast). Hyperpallium také obsahuje oblast primárních sensorických neuronů (tzv., vmezeřené hyperpallium obsahující vizuální a somatosenzorické části) a

hyperpallium apicale vyššího řádu. Arcopallium je hlavním výstupem ptačího koncového mozku, tj. projikuje směrem ven z koncového mozku (Jarvis a kol., 2005; Reiner a kol., 2004).

Neurální substrát kognitivních a sensorických funkcí ptáků, je z pohledu buněčné architektury signifikantně odlišný od téhož v koncovém mozku savců. Zatímco ptačí dorzální thalamus a pallidum mají mnoho podobných vlastností a spoju s tímtež u savců, pallium samotné vykazuje mnoho odlišností, jako třeba tvar nebo uspořádání jednotlivých neuronálních složek. Mediální část ptačího pallia tvoří hipokampus (hipokampální formace), laterální část pak olfaktorická oblast. Mezi nimi se nachází hlavní masa koncového mozku, kterou tvoří hyperpallium (jehož součástí je wulst) a DVR tj. Dorsal Ventricular Ridge, které zahrnuje jednotlivé části, jako jsou mesopallium, nidopallium a entopallium. Podle některých autorů (Karten, 1997) jsou Wulst a anteriorní část DVR homologické savčímu neokortexu. A právě tyto části, tedy Wulst a přední DVR u ptáků a neokortex u savců byly považovány za neurální substrát komplexního kognitivního chování (Karten, 1997). Ovšem podle dnešních představ jsou centra kognitivních funkcí více rozptýlené. U ptáků probíhají jednotlivé procesy ve vertikálně uspořádaných sloupcích, zatímco u savců probíhají jednotlivé procesy ve složitých horizontálních korových vrstvách, ve kterých se formují funkční sloupce. Na druhou stranu, neurony v ptačím Wulstu a předním DVR jsou stejně jako ty v laterální amygdale a claustru u savců, uspořádány jaderně (Jarvis a kol., 2005). Wulst a přední DVR jsou dvě vývojově samostatné avšak funkčně sprážené části koncového mozku ptáků.

V ptačím mozku se nachází 3 hlavní populace buněk, jsou „obtočené“ okolo lamina mesopallium intermediale která je přilehlá ke komoře a vede skrze mesopallium (Jarvis a kol., 2013). Napříč těmito populacemi byly nalezeny funkční sloupce, které připomínají sloupce napříč vrstvami savčího kortexu. U ptáků se dají funkční sloupce rozdělit do dvou skupin: (1) Ty vyskytující se nad komorou a mesopallialní laminou, skládající se z dorzálního mesopallia, hyperpallia a vmezeřeného hyperpallia. (2) Ty vyskytující se pod komorou a mesopallialní laminou se

B. Sagittal - columns



Obr. 3: Schéma uspořádání funkčních sloupců v ptačím mozku

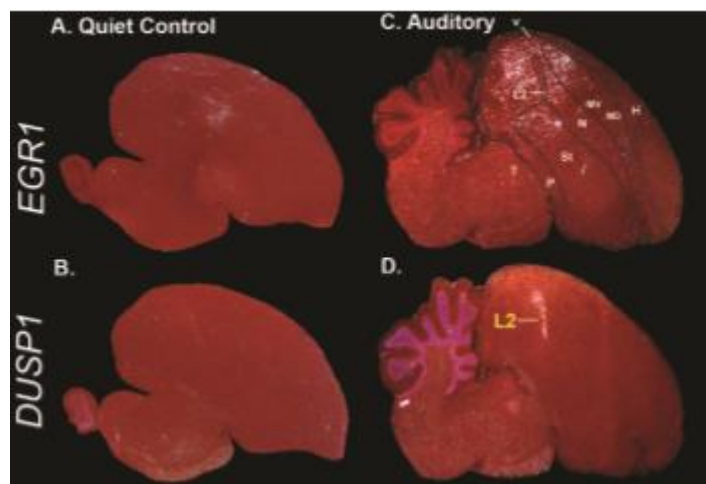
Zdroj: (Jarvis et al., 2013)

skládající z ventrálního mesopallia, nidopallia a vmezeřeného nidopallia. Na základě těchto objevů se uvažuje (Jarvis a kol., 2013), že ptačí pallium má čtyři hlavní buněčné populace: (1) Buňky pro primární sensorický vstup (vmezeřené pallium), (2) buňky sekundárního intrapallia (nidopallim/hyperpallium), (3) buňky terciálního interpallia (mesopallium) a (4) buňky pro výstup (arcopallium). Tyto interpretace je však potřeba ověřit s pomocí studií detailní analýzy mozkových spojů.

4. 4. Funkční sloupce

Každá z těchto čtyř hlavních populací buněk ptačího pallia přispívá svou částí k tvorbě sloupců, které kontrolují různé senzori-motorické funkce. Bazální exprese vývojových genů byla použita pro vymezení hlavních kompartmentů. Ale mnoho aktivitě-dependentních genů se nedalo zařadit do takto určených hranic (Jarvis a kol., 2013). Zatímco zvířata zpracovávají konkrétní sensorické podněty nebo provádí opakované motorické chování, tyto aktivně závislé geny jsou exprimovány v různých oblastech mozku. Tyto specifickou činností aktivované oblasti zahrnují různé typy buněk a vytváří funkční sloupce, které prochází napříč výše zmíněnými oblastmi mozku (viz Obr. 3). Bylo popsáno 5 typů takovýchto sloupců, či funkčních modulů (Jarvis a kol., 2013).

Sluchový sloupec. Tento sloupec byl určen podle aktivace *EGR1* a *DUSP1* u pěvců, kterým bylo v temné zvukově izolované místnosti přehráno zvukový záznam bez jejich vlastní zvukové odpovědi. Jejich hranice prochází několika podjednotkami mozku. Část sloupce aktivované *EGR1* se skládá z kaudální části ventrálního mesopallia, pod ním ležícího kaudálního nidopallia a části kaudálního striata. Druhá část sloupce

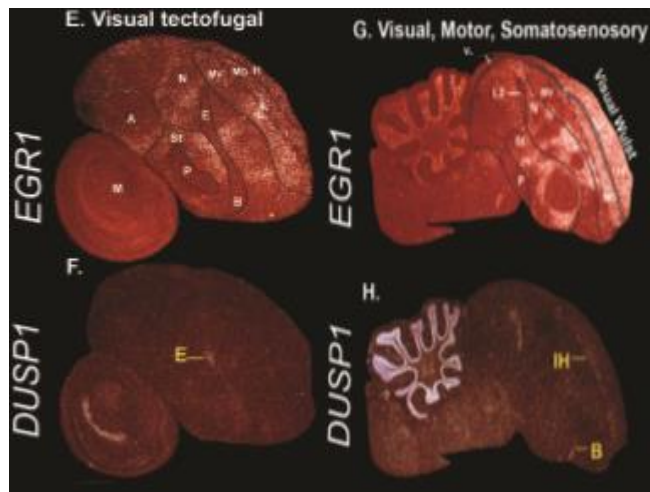


Obr. 4: A a B) kontrola, ptáci byli nečinní v temnu a tichu vs C a D) Poloha aktivace *EGR1* a *DUSP1* po přehrání zvukového záznamu.

Zdroj: (Jarvis et al., 2013)

aktivovaná *DUSP1* jsou primárně sensorické buňky oblasti L2 vmezeřeného nidopallia. Jedinou hlavní sluchovou oblastí, která byla aktivována mimo tento sloupec, byl RA (robust nucleus of the arcopallium) v arcopalliu (Jarvis a kol., 2013).

Zrakový sloupec. Po období tmy (noci) byli ptáci vystaveni světlu, při čemž bylo možné zpozorovat dva shluky aktivace ve známých vizuálních drahách. První shluk se skládal z nejednotného sloupce, který byl tvořen expresí *EGR1* v části ventrálního mesopallia přilehlého k entopalliu, část pod ním ležícího nidopallia přilehlého k entopalliu a části striata ventrálně přilehlého k entopalliu, a expresí *DUSP1* v entopalliu vmezeřeného nidopallia (viz Obr. 5 E, F). Druhý a větší

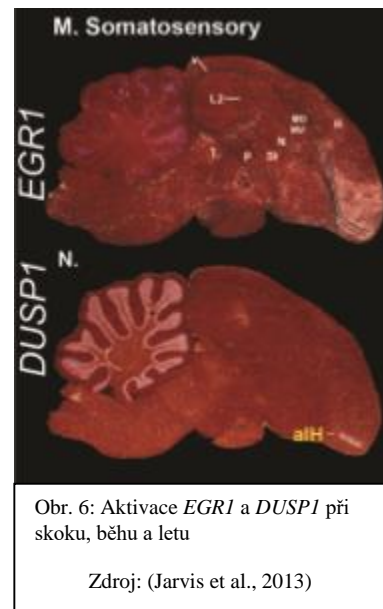


Obr. 5: Aktivace *EGR1* a *DUSP1* po vystavení světlu E) při skoku, chůzi a letu G)

Zdroj: (Jarvis et al., 2013)

sloupec se nachází ve wulstu a je charakterizován expresí *EGR1* v centrální části dorzálního mesopallia a nad ním ležící centrální části hyperpallia a expresí *DUSP1* v centrální části vmezeřeného hyperpallia (viz Obr. 5 G, H). Anteriorní část tohoto sloupce ale není zraková, obsahuje somatosenzorické části hyperpallia, vmezeřeného hyperpallia a dorzálního mesopallia, které se aktivují během pohybu (Jarvis a kol., 2013; Feenders a kol., 2008).

Somatosenzorické a motorické sloupce. Ptáci byli sledováni při skoku, chůzi a letu, v tichu a v temnotě, aby byla eliminována sluchová a vizuální aktivace. V ptačím mozku byly nalezeny aktivované sloupce v oblastech mozku ve dvou somatosenzorických drahách a jedné, zřejmě motorické dráze. Sloupec somatosenzorické dráhy zahrnuje: (1) Ventrální mesopallium a nidopallium přilehlé k nukleus basorostralis (v předním vmezeřeném nidopalliu), samotné nukleus basorostralis (podle *DUSP1*) a přilehlé striatum a (2) anteriorní dorzální mesopallium, hyperpallium přilehlé k anteriornímu vmezeřenému hyperpalliu (aIH) a aIH samotné (podle *DUSP1*, viz Obr. 6 M, N). Aktivovaný sloupec motorické dráhy zahrnuje



Obr. 6: Aktivace *EGR1* a *DUSP1* při skoku, běhu a letu

Zdroj: (Jarvis et al., 2013)

část anteriorního ventrálního mesopallia, pod ním ležící anteriorní nidopallium a anteriorní striatum. Další pohybově aktivovaný sloupec zahrnuje posteriorně-laterální ventrální mesopallium, přilehlé nidopallium a zajímavé je, že i část oblasti L2 vmezeřeného nidopallia

umístěného vnitru sluchového sloupce. Takže tyto části ventrálního mesopallia, nidopallia a oblasti L2 jsou aktivovány jak motoricky tak i sluchově. Podobně jako u sluchové dráhy, zde byla pohybově aktivovaná oblast v arcopalliu, laterální intermediální arcopallium, která nebyla součástí sloupce (Jarvis a kol., 2013; Feenders a kol. 2008).

Zpěvná jádra (song systém). Schopnost učit se různé zvuky a poté je i imitovat byla v ptačí říši prokázána pouze u papoušků, pěvců a kolibříků (Jarvis, 2004; Nottebohm, 1972). Vzhledem k blízké příbuznosti papoušků a pěvců (Hackett a kol., 2008; Suh a kol., 2011; Jarvis a kol., 2014), se uvažuje, že je zde společný počátek vývoje vokálních schopností, po němž následovala jejich druhotná ztráta ve skupině křikavých (Suboscines) a pokřovníkovitých (Acanthisittidae) ptáků. Přítomnost song systému nebyla popsána u hrabavých ptáků, ani není jisté, zda a v jaké podobě jej mají.

Když ptáci zpívají, objevuje se exprese aktivně-závislých genů v sedmi zpěvných jadrech, o kterých se soudí, že jsou si homologické ve všech třech ptačích skupinách (zpěvní pěvci, kolibříci, papoušci). Těchto 7 zpěvných jader tvoří 2 dráhy (Jarvis & Mello, 2000; Jarvis a kol., 2000; Jarvis a kol., 1998), které jsou nejlépe charakterizovány u pěvců jako: (1) anteriorní zpěvná dráha, která tvoří okruh pallium-bazální ganglia-thalamus, jež ovlivňuje vokální učení, syntax a sociální funkce; a (2) posteriorní zpěvná dráha, která ovlivňuje produkci naučených zvuků či melodií (Chakraborty a kol., 2015).

Sloupce neznámé funkce. V posledních 20 letech bylo zaznamenáno mnoho dalších modulů sloupcovitých či nejednotných sloupcovitých aktivací, dokonce byly nalezeny sloupce uvnitř sloupců, sloupce napříč oddíly mozku, ke kterým ještě nejsou přiřazeny behaviorální vzorce. Uvažuje se ale, že jakmile se objeví, tak přilehlé části ventrálního mesopallia, nidopallia a vmezeřeného nidopallia nebo přilehlé části dorzálního mesopallia, hyperpallia a vmezeřeného hyperpallia se ko-aktivují (viz Obr. 7). Hranice exprese nejsou ostře lineární, ale jsou to přilehlé oblasti ko-aktivace. Na základě těchto poznatků Jarvis a kol. (2013) nabrhli, že dorzální mesopallium pracuje v topografických polo-sloupcích s hyperpalliem, dorzálně od něj vmezeřeným hyperpalliem a ventrální mesopallium pracuje v topografických polo-sloupcích s nidopalliem a ventrálně od něj vmezeřeným nidopalliem. Tuto hypotézu bude nutno v budoucnu konfrontovat s hodologickými charakteristikami příslušných oblastí mozku.



4. 5. Cerebrotyp

S tímto termínem poprvé přišli Novel a kol. (2001). Princip metody je jednoduchý – spočívá ve stanovení relativní velikosti základních částí mozku. Velikost těchto částí je stanoven volumetricky, vynásobena hustotou nervové tkáně a výsledná hmotnost dané části je následně vydělena hmotností celého mozku. Soubor získaných dat pro daný druh nazvali Novel a kol. (2001) cerebrotypem. Podobné semikvantitativní analýzy se však vyskytovaly i v mnoha dřívějších pracech, kde ale nenesly tento název. Tyto studie se omezovaly na analýzu savčích mozků, první obdobnou studii cerebrotypu pro ptáčí mozky provedli Iwaniuk a Hurd (2005).

U ptáků rozeznáváme 5 hlavních cerebrotypů (Iwaniuk & Hurd, 2005). Typ dominující u hrabavých, holubů a dalších druhů ptáků, je charakteristický svým poměrně velkým mozkovým kmenem a proporcionálně malým objemem nidopallia. Stejný či podobný cerebrotyp mohou sdílet i taxony, které si nejsou fylogeneticky blízké, nicméně v rámci jednoho řádu mají druhy cerebrotypy stejné nebo velmi podobné. To není překvapivé, neboť fylogeneticky blízce příbuzné druhy zpravidla sdílejí podobný typ lokomoce, potravní specializaci a dokonce i kognitivní schopnosti. Na druhou stranu se cerebrotypy vyvinuli konvergentně nezávisle na taxonomických skupinách.

Přestože domestikace má výrazný efekt na relativní velikost mozku (zvětšuje se tělo, ale ne mozek) (Ebinger & Röhrs, 1994), výsledky experimentu neukázaly téměř žádný rozdíl v cerebrotypu u domestikovaných a nedomestikovaných druhů ptáků (Iwaniuk & Hurd, 2005).

Podle cerebrotypů se dají organismy navíc rozdělit na senzoričké specialisty a generalisty, (Iwaniuk & Hurd, 2005) a to dle velikostí senzoričkových oblastí v mozku. Senzoričtí specialisté mají zpravidla jednu část zvětšenou (např. *tectum opticum*, *bulbus olfactorius*). Ostatní druhy, jejichž senzoričké oblasti měly podobné koeficienty senzoričké-oblasti/objem-mozku, byly nazvány jako senzoričtí generalisté. Toto poukazuje také na skutečnost, že druhy s podobným životním stylem mají tendenci tvořit podobné cerebrotypy.

4. 6. Encefalizační kvocient, relativní velikost mozku vs. absolutní velikost mozku

Dříve převládal názor, že relativní velikost mozku (odvozená z alometrického vztahu mezi velikostí těla a mozku), případně encefalizační kvocient (vypočítán jako podíl pozorované a očekávané, tj. z allometrické přímky odvozené velikosti mozku) přímo odráží stupeň inteligence a úroveň kognitivních schopností daného organismu (Jerison, 1973). Zastánců

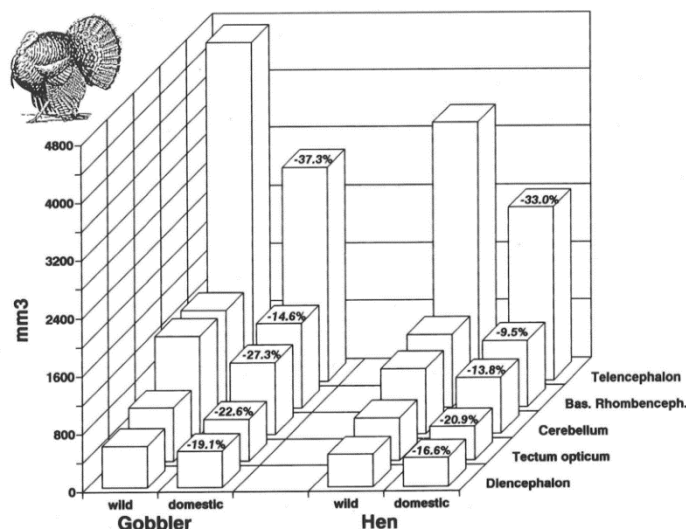
tohoto názoru však postupně ubývá a převládá názor, že vyšší úroveň inteligence a kognice je dána spíše absolutním počtem neuronů a spoji mezi nimi (Roth & Dicke, 2005; Dicke & Roth 2016; Herculano-Houzel, 2011). Tuto hypotézu významně podpořila recentní studie demonstrující, že malé ptačí mozky obsahují počty neuronů srovnatelné s počty neuronů v podstatě větších mozcích primátů (Olkowicz a kol., 2016). Tento objev vysvětluje, proč někteří ptáci se úrovní inteligence a kognice mnohdy vyrovnají primátům i navzdory tomu, že absolutní velikost mozku je násobně menší. Přibývá také důkazů, že s rostoucí absolutní velikostí těsně souvisí i komplexita vnitřního uspořádání a kompartmentalizace mozku (Striedter, 2005). Tudíž porovnáme-li dva organismy s podobným encefalizačním kvocientem, ale odlišnými velikostmi mozku, lze předpokládat, že organismus s větším mozkiem bude mít vyšší úroveň inteligence a kognice (Herculano-Houzel, 2007).

Ovšem na druhou stranu existují empirická data prokazující, že vysoká encefalizace poskytuje organismům lepší kognitivní schopnosti (Lefebvre a kol., 2004; Sol a kol., 2005; Ratcliffe a kol., 2006). Tohoto je dosaženo díky skutečnosti, že encefalizovaní živočichové mají větší mozky a tím pádem větší množství neuronů než ostatní živočichové stejných tělesných rozměrů (Herculano-Houzel, 2007).

Jako proxy pro komplexní chování a kognitivní schopnosti je používán i tzv. telencephalic volume fraction (F_{tel}), tedy velikost koncového mozku oproti celému mozku (Burish a kol., 2004). Předpokládá se, že organismy s relativně větším koncovým mozkiem mají tendenci mít komplexnější sociální chování a vyšší úroveň kognitivních schopností. Relativní velikost koncového mozku koreluje s komplexitou chování a koncový mozek hraje rovněž klíčovou roli v sociálních interakcích (Burish a kol., 2004). V tomto kontextu je však třeba zdůraznit, že relativní velikost koncového mozku pozitivně koreluje s absolutní velikostí mozku (Finlay & Darlington, 1995). V relevantních analýzách by proto měla být absolutní hmotnost mozku statisticky odfiltrována.

4. 7. Vliv domestikace a pohlaví na nervový systém hrabavých ptáků

Při domestikaci dochází k vnitrodruhové diferenciaci v rozměrech, ale také ve funkcích různých orgánů mezi divokými a domestikovanými zvířaty, a to včetně nervového systému. Celkově podle alometrického porovnávání jsou rozměry mozku domestikovaných zvířat menší než u zvířat volně žijících. Míra zmenšení mozku u domestikovaných zvířat různých taxonomických skupin se liší (viz níže). Tyto změny mohou být



Obr. 8: rozdíly velikosti (hmotnosti) mozku u nedomestikovaných (wild) a domestikovaných (domestic) krocanů, rozděleno do dvou skupin podle pohlaví samci (Gobbler) a samice (Hen)

Zdroj: (Ebinger & Röhrs, 1994)

způsobené adaptací určitého druhu na nové podmínky vytvořené člověkem. Svou roli může také hrát tzv. Encefalizační kvocient (Jerison, 1973). Tento kvocient je tradičně využíván jako proxy pro inteligenci či kognici daného organismu. Je zajímavé, že druhy s vysokým encefalizačním kvocientem mají tendenci výrazněji redukovat rozměry mozku než druhy méně encefalizované (Röhrs & Ebinger, 1993).

V roce 1994 bylo provedeno měření vlivu domestikace na strukturu mozku krocanů *Meleagris gallopavo* (Ebinger & Röhrs, 1994). Zajímavé bylo, že navzdory relativně malému mozku, tím pádem malému encefalizačnímu kvocientu, domestikovaní krocani vykazovali značnou redukci rozměrů mozku. Rozměry se zmenšily o 24-35%. To mohlo být způsobeno intenzivním chovem, kde dochází k umělé selekci na velikost těla a svalové hmoty. Ve výsledku mají domestikovaní krocani téměř dva krát větší hmotnost než krocani divocí. Ovšem ani výrazné zvětšení těla domestikovaných krocanů nevysvětluje pozorovaný fenomén. Z alometrických vztahů vyplývá, že i kdyby byla hmotnosti těla samce divokého krocana zvýšena adekvátně podle průměrné hmotnosti domestikovaného, divoký by měl stále mozek o 23% větší než stejně hmotný domestikant.

Ebinger & Röhrs (1994) zpozorovali také pohlavní rozdíly v rozměrech mozku jak u divokých krocanů, tak u domestikovaných, samci mají větší rozměry těla než samice, zhruba v poměru 1,6:1. Rozměry mozku mají též odlišné vztahy, zatímco mozek samice divokého krocana je o 16% menší než u divokých samců, u domestikovaných krocanů se váha mozku u samců a samic

téměř neliší (viz Obr. 2, kde také můžeme sledovat zmenšení jednotlivých struktur při domestikaci).

4. 8. Lateralizace mozkových funkcí

Lateralizace je označení pro tendenci některých mozkových funkcí či kognitivních schopností být dominantními v jedné hemisféře. Přestože se jednotlivé makrostruktury v hemisférách zdají být téměř identické, v každé hemisféře se vyskytují odlišné kompozice neurálních sítí, jež umožňují specializované funkce. Tento jev byl intenzivně zkoumán u člověka (Geschwind & Galaburda, 1985), ovšem lateralizace byla popsána a pozorována napříč živočišnou říší (Rogers & Andrew, 2002; Vallortigara & Rogers, 2005) hrabavé ptáky nevyjímaje (Daisley a kol., 2009).

U hrabavých ptáků (a ptáků celkově) probíhá vývoj embrya ve vajíčku mimo tělo samice. Lateralizace se spouští při kontaktu vajíčka (embrya) se světlem (Rogers & Sink, 1988). Během vývoje se embryo obrací tak, že pravé oko směřuje směrem k průsvitné skořápce, a tím pádem levé oko směřuje směrem k vlastnímu tělu, kde je světla výrazně méně. Světlo tedy způsobí asymetrickou stimulaci očí, která vede ke zvýšené projekci z levé strany thalamu (poháněné světlem stimulovaným pravým okem), (Rogers & Deng, 1999). Rogers dále demonstruje, že už 2 hodiny kontaktu se světlem před vylíhnutím stačí k indukci těchto asymetrií mozku (Rogers & Deng, 1999). Nicméně jsou také některé formy lateralizace, které nejsou závislé na kontaktu embrya se světlem, například sociální poznávání či odpovědi na čichové a sluchové podněty. Dnes převládá názor, že lateralizace je, podobně jako kompartmentalizace nebo topografické uspořádání spojů, obecným principem organizace nervového systému (Stridter, 2005).

Lateralizace a sociální učení. Vliv lateralizace na sociální učení byla prokázána u hrabavých ptáků (kuřat) s pomocí procedury zvané naučené pasivní vyhýbání (viz averzní učení 3. 2. 1.). V tomto experimentu byla jednomu z dvojice kuřat (demonstrátorovi) podána hořká granule, zatímco druhému kuřeti (pozorovateli) bylo páskou zakryto jedno oko. To znamenalo, že kuře pozorovatel bylo schopné získávat informace o požitelnosti granule pouze z kontralaterální hemisféry. Tím pádem jestliže kuřata využívají dominantně levou hemisféru pro naučení se úlohy, tak zakrytí pravého oka může způsobit, že nebudou schopni úspěšně obnovit potřebné komponenty paměti pro tvorbu vhodné odpovědi (Daisley a kol., 2009).

Kuřata, která používala levé oko (pravou hemisféru) byla schopna si „vzpomenout“ na reakce demonstrátora během fáze tréninku, zatímco kuřata, která používala pravé oko (levou hemisféru) toho schopna nebyla, což vedlo k náhodnému výběru granulí (Daisley a kol., 2009).

Lateralizace mozku a strach. Během několika prvních dnů po vylíhnutí začne kuře projevovat strach z nových a neznámých stimulů. V této kritické době dochází také k tzv. imprintingu. V této době se kuřata drží v blízkosti slepice a svých sourozenců. Čímž získávají ochranu před predátory (Rogers, 1995).

Schopnost zvířete vnímat strach a patřičně reagovat na dané události je nezbytné pro přežití. U mnoha zvířat, včetně hrabavých ptáků se strach může projevit jako „zamrznutí“ ve kterém zvíře zůstane znehybněné. Uvažuje se, že se jedná o adaptaci, která vylučuje senzory pohybu predátora (Jones, 1992).

Funkční asymetrie hemisfér ovlivňují kontrolu nad odpověďmi vyvolané strachem. Bylo zpozorováno, že kuřata, která se vylíhla z vajec inkubované v temnu („nelateralizované“) projevují snížené odpovědi strachu oproti těm vylíhlým za světla („lateralizované“). (Dimond, 1968). Toto snížené vnímání strachu může mít zase výhody pro kuřata submisivní, které jsou schopné úspěšněji soupeřit o potravu s více dominantními kuřaty, ale na druhou stranu je vystavují zvýšenému nebezpečí z predace (Rogers & Workman, 1989; Queiroz & Cromberg, 2006)

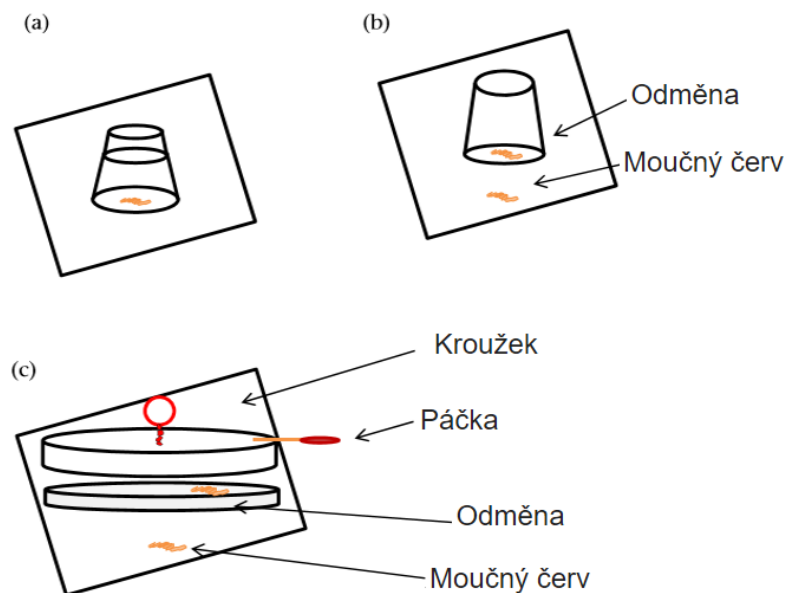
5. Kognitivní schopnosti

5. 1. Kognitivní schopnosti hrabavých ptáků

V posledních dekádách bylo provedeno velké množství experimentů demonstrujících komplexní sociální chování a vysoce vyvinuté kognitivní schopnosti u korunových taxonů ptáků, výzkumné úsilí bylo soustředěno především na papoušky a krkavcovité ptáky (review viz např. Emery, 2006; Güntürkün & Bugnyar, 2016; Emery & de Waal, 2016). Například vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) dokáží přetvářet předměty na nástroje a užívat jich bez jakýchkoli přechodných zkušeností (Weir a kol., 2002). Tito ptáci mají relativně velký koncový mozek. Testů provedených na hrabavých je již mnohem méně. Převážná většina těchto testů byla navíc provedena na domestikovaných druzích, jako je kur domácí (*Gallus gallus*).

5. 1. 1. Motivace a vytrvalost hrabavých ptáků

Recentně byl proveden pokus na bažantech *Phasianus colchicus*, s relativně jednoduchým uspořádáním, viz Obr. 9 (Horik & Madden, 2016). Úspěšní bažanti svůj výkon při opakování nezlepšovali ani si nezachovali techniky z předešlých úspěšných pokusů. Spíše než kognitivní mechanismy spjaté s učením a pamětí, tedy o úspěšnosti rozhodovala motivace jednotlivých zvířat. Nicméně v testu s Petriho miskami se při opakování



Obr. 9: Uspořádání experimentu pro operantní test potravního chování (a) „Flip top“ aparát, pro získání odměny musel jedinec pouze odklopit horní víko. (b) „Flip cup“ aparát, pro získání odměny bylo zapotřebí převrhnout celou skleničku. (c) Petriho miska, získat odměnu šlo dvěma způsoby, buď zatáhnutím za červený kroužek anebo za páčku

Zdroj: (Horik & Madden, 2016)

procesu časy zkracovaly. U tohoto testu, který vyžadoval přímo uchopení určité části namísto vytrvalého klování a tlačení, tedy bažanti projevili nárůst efektivity (van Horik & Madden, 2016). Je také otázkou, jak je výkon jedince motivovaný. Ve zmíněném experimentu pokusu se výzkumníci snažili eliminovat efekt zvědavosti a objevování tím, že odměna byla zcela viditelná. Jen malá část jedinců v tomto experimentu úspěšně vyřešila kontrolní úlohu, kde

nebyla přítomna odměna. Přítomnost odměny měla za následek mnohem vytrvalejší klovaní do experimentální aparatury, údery však byly více orientované na odměnu než na okrajové části aparátu. Vzhledem k tomu, že někteří jedinci interagovali již s kontrolním aparátem bez odměny, lze říci, že u frakce jedinců je interakce s aparátem motivována alespoň z části i zvědavostí a ne jen honbou za odměnou. Pro určení míry motivace a ochoty interagovat experimentální aparaturou byla přítomna i kontrolní odměna (moučný červ), ke kterému byl volný přístup, jedinci s vyšší mírou motivace (což byli často ti úspěšní jedinci) měly časy pro získání kontrolní odměny mnohem kratší než neúspěšní jedinci (Horik & Madden, 2016).

5. 1. 2. Typ potravy a motivace v kognitivních testech

Zajímavým fenoménem, který může výrazně ovlivnit testování kognitivních schopností hrabavých ptáků (i ostatních zvířat) je tzv. devalvace potravy. Pokud je zvíře krmeno před testem a během testu se použije tatáž potrava jako odměna, snižuje to hodnotu dané potravy jako odměny (Hetherington & Rolls, 1996). Toto pozorování inspirovalo několik dalších pokusů. Například byla provedena série pokusů s 5denními kuřaty (Cozzutti & Vallortigara, 2001). Kuřata byla pravidelně krmena v kleci se dvěma miskami, která obsahovala odlišnou potravu. Když byla kuřata nakrmena jedním typem potravy před umístěním do experimentální klece, daný typ potravy devalvoval. Dokonce, i když v kleci byla pouze miska s devalvovanou potravou, kuřata chodila na místo, kde se původně nacházela miska s odlišnou potravou (Cozzutti & Vallortigara, 2001). Podobné experimenty s obdobnými výsledky byly provedeny i u dospělých kuřat (Forkman, 2000). Tyto výsledky naznačují, že kuřata jsou schopná zapamatovat jak obsah misky, tak i lokaci, kde se daná miska nacházela, dokáží si tedy spojit informace jako „co“ a „kde“. Autoři studie to interpretují jako zvířecí obdobu „deklarativní paměti“ (Vallortigara, 2006).

Obdobné experimenty byly provedeny v roce 1999 na sojkách křovinných (*Aphelocoma coerulescens*). Tyto experimenty nejen demonstrovali fenomén devalvace potravy, ale rovněž i značně rozvinuté schopnosti zapamatovat si lokaci a obsah nádob s potravou (Clayton & Dickinson, 1999a, 1999b).

5. 2. Amodální percepce

Každý živočich, který se orientuje pomocí zraku, musí neustále čelit „necelistvosti“ objektů, neboť v prostředí se vyskytuje množství neprůhledných objektů, jež se částečně překrývají.

Pozorovatel pak musí dokázat vnímat jednotlivé fragmenty objektu jako celek. Můžou k tomu napomoci i předchozí znalosti a paměť, ovšem jejich role je pouze sekundární oproti více fundamentálnímu procesu označovanému jako amodální percepce (Vallortigara, 2006).

5. 2. 1. Rozeznávání částečně zakrytých předmětů: kuřata

V přirozeném prostředí se často mezi kuřetem a jeho matkou či sourozenci vyskytuje vegetace, je tedy důležité, aby dané kuře neztratilo kontakt se svými druhy i v případě, že pouze části jejich těla jsou viditelné. Byly provedeny pokusy, které využily toho, že kuřata je možno imprintovat i na umělé objekty (Vallortigara, 2006). Kuřata byla brzy po vylíhnutí konfrontována s přítomností červeného trojúhelníku, které si následně vtiskli jako svou „matku“. V následných pokusech byly kuřatům prezentovány různé verze trojúhelníků umístěných na opačných koncích testovacího klece (Viz Obr. 10).



Obr. 10: Schéma testovací klece: Kuřata, u kterých proběhl imprinting na celistvý trojúhelník, byla později testována, zdali si vyberou mezi částečně překrytým trojúhelníkem či neúplným trojúhelníkem. Kuřata upřednostnila částečně překrytý trojúhelník, čímž naznačila, že jsou schopné vnímat částečně překrytý objekt jako celek.

Zdroj: (Vallortigara, 2006)

Na první pohled jsou oba obrazce od sebe zcela odlišné, ovšem v obou se vyskytuje stejné množství červené i černé barvy. Na jedné straně byl trojúhelník částečně překryt černým obdélníkem, zatímco na druhé straně byl obdélník mimo trojúhelník, ale trojúhelník byl rozdělen na menší trojúhelník a lichoběžník. Bylo ukázáno, že kuřata se zachovala stejně, jako by se ve stejné situaci zachoval člověk – vybrala si částečně překrytý trojúhelník (Vallortigara, 2006).

Provedeno bylo i několik kontrolních pokusů, které byly nutné k jednoznačnému průkazu schopnosti kuřete kompletovat částečně překrytý trojúhelník. Například v jednom z těchto kontrolních pokusů byla kuřata „vychována“ v přítomnosti částečně překrytého trojúhelníku. V testu pak upřednostnila celistvý trojúhelník před rozděleným, navzdory tomu, že částečně překrytý trojúhelník je fyzicky podobnější rozdělenému trojúhelníku než celistvému. Dále bylo

vyloučeno, že by volby kuřat byly založené na preferenci spojitosti červeného stimulu, neboť v opačném případě, kuřata „vychovaná“ v přítomnosti rozděleného trojúhelníku preferovala v testech rozdělený trojúhelník před celistvým (Vallortigara, 2006).

5. 2. 2. Rozeznávání částečně zakrytých předmětů: Člověk

Pro porovnání se savci si uvedeme příklad lidského nemluvněte. Protože nemluvněta aktivně nespolupracují (neodpovídají na otázky), v podobných testech se používá metoda „habituační/dishabituační“ (Kellman & Spelke, 1983).

Příklad této techniky: Nemluvněta si během experimentu zvykají na tyč umístěnou za překážkou (tak, že je viditelná horní a dolní část tyče), tyč se posouvá zleva doprava a zpět. Po procesu habituace (kdy nebudou jevit zájem o pohybující se tyč) se nemluvnětům ukáže jeden ze dvou stimulů bez překážky: jedna celistvá tyč a druhá skládající se z oddělené horní a dolní části tyče s mezerou uprostřed. U nemluvnět se měřily překvapené výrazy. Překvapení při sledování celistvé tyče by naznačovalo, že tento obraz je pro ně nový a tím pádem nemluvněta při fázi habituace nebyla schopna vnímat celistvou tyč, zatímco překvapení u rozdělené tyče naznačuje, že nemluvněta vnímali celistvost tyče (Kellman & Spelke, 1983). Nemluvněta se chovala k celistvé tyči jako ke známému předmětu, zatímco déle (překvapeně) pozorovali rozdělenou tyč, což dokazuje, že nemluvněta jsou schopna vnímat viditelné části částečně zakrytého objektu jako jeden celek (Kellman & Spelke, 1983).

Tato technika byla později testována na kuřatech, kdy podle očekávání: kuřata imprintovaná na celistvou tyč upřednostňovala celistvou tyč před rozdělenou tyčí, zatímco kuřata imprintovaná na rozdělenou tyč upřednostňovala rozdělenou tyč před celistvou tyčí, a nakonec kuřata imprintovaná na částečně zakrytou tyč upřednostnila celistvou tyč před rozdělenou tyčí (Lea a kol., 1996).

5. 2. 3. Rozdíly ve vnímání částečně zakrytých předmětů mezi kuřetem a člověkem

Podle výsledků techniky habituace/dishabituační, které byly prováděny jak na nemluvnětech, tak i na kuřatech zde je velký rozdíl v načasování vývoje této schopnosti. Schopnost vnímat celistvost objektu umístěného za překážkou se u člověka vyvíjí ve věku 4 až 7 měsíců (Kellman & Arterberry, 1998), zatímco u kuřat již brzy po vylíhnutí (Lea a kol., 1996). Tato skutečnost by neměla být nijak překvapivá vzhledem k tomu, že kuřata patří mezi vysoce prekociální (soběstačné, nekrmivé) organismy, které jsou schopné pohybu ihned po vylíhnutí. V tomto období je užitečné rozeznat svou částečně zakrytou matku a nepřerušit s ní sociální kontakt.

Zatímco vysoce altriciální druhy (nesamostatné, krmivé) jako je člověk, se vývoj schopností vnímat celistvost objektů posouvá do pozdějších fází ontogeneze, čímž se uvolňuje více času pro samotný vývoj nervového systému.

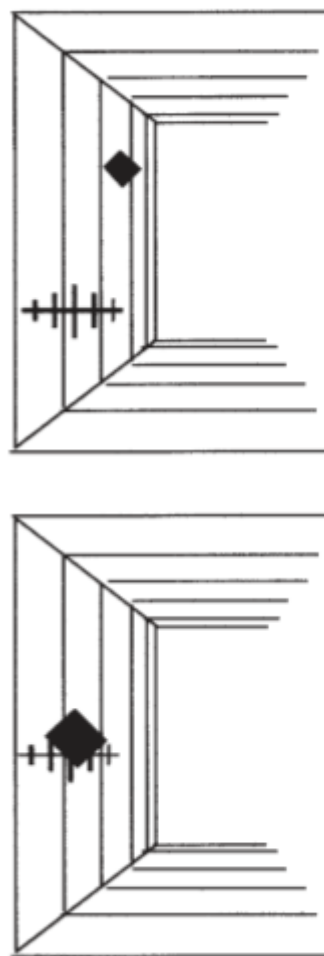
Porovnáme-li však schopnost vnímání celistvost předmětů u kuřat s tímtež u papoušků a pěvců, jako jsou například andulky (Pepperberg & Funk, 1990) nebo straky (Pollok a kol., 2000), tito zástupci dokázali splnit tyto testy s větší lehkostí (včetně mnoha vyšších úrovní testů na permanenci objektu).

5. 2. 4. Určování pozice předmětů: co je před a za

Dalším ze základních problémů zrakového vnímání je určování hloubky (rozlišení, která rovina je vepředu a která je vzadu). V přirozeném prostředí může nastat případ, kdy se různé objekty shodují barvou, osvětlením či strukturou. V tomto případě je výhodné být schopen určit vzdálenost jednotlivých objektů, resp., který objekt je blíže. V roce 1999 byl proveden pokus, kde byly kuřatům prezentovány dva barevně identické vzory (Forkmann & Vallortigara, 1999). „Drahokam“ a „žebřík“ byly zobrazeny na dotykové obrazovce (viz Obr. 11). Kuřata byla trénována na to, aby klovala do vzoru, který se vyskytoval „výše“ na mřížce, která poskytovala optický klam hloubky. Úspěšné pokusy byly odměňovány. Každý desátý pokus byl testovací a bez odměny, kde se oba vzory částečně překrývaly.

Člověku se obecně jeví drahokam jako výše postavený, neboť ve chvíli, kdy dojde k absenci obrysů, máme tendenci vidět obsahově větší vzor jako bližší (Petter, 1956). Ovšem kuřata klovala během testu častěji do žebříku. Toto srovnání naznačuje, že kuřata a ptáci celkově vnímají zrakově okolní prostředí jiným způsobem, než savci. Co se týče vizuálního systému,

typy spojů a chemoarchitektura dvou hlavních vizuálních drah do předního mozku jsou si mezi ptáky a savci velmi podobné (Güntürkün, 1996). Momentálně není zcela jasné, zda jsou tyto



Obr. 11: Proces zkoumání toho, jak kuřata vnímají relativní hloubku v barevně homogenních vzorech. Během tréninku se oba stimuly (drahokam i žebřík) nikdy nepřekrývaly (Nahoře). Během testu se částečně překrývaly (Dole). Během této fáze se jako dotykově senzitivní oblast označovala ta část symbolu, která se nepřekrývala s druhým symbolem.

Zdroj: (Forkman & Vallortigara, 1999)

podobnosti homoplázie (konvergentní evoluce) či homologie (společný evoluční předek). Zajímavou myšlenkou je, že v obou případech je zde možná přítomnost určitých bazálních výpočetních pravidel, které se zachovaly, nebo znovu vytvořily v liniích, které od sebe divergovali před 300 miliony lety. Tato hypotéza předpokládá, že zde mohou existovat určité limity spojené s geometrickými a fyzickými vlastnostmi prostředí, které musí být začleněny do jakéhokoli funkčního zrakového systému (Vallortigara & Tommasi, 2001).

5. 3. Permanence objektu

Podstatně složitější úlohou jsou případy, kdy objekty již nejsou jen částečně, ale zcela zakryté a tím pádem mimo zorné pole. V těchto případech je užitečné, aby existovaly mentální procesy, jež by reprezentovaly zcela zakryté objekty. Jen tak si může jedinec uvědomovat existenci objektu, který není přímo viditelný.

5. 3. 1. Piagetovy stupně permanence objektu

Této problematice, kdy je objekt kompletně mimo zorné pole pozorovatele se tradičně říká permanence objektu (Piaget, 1952). Podle Piageta se permanence objektu u člověka vyvíjí v 6 stupních: Stupeň 1, děti se přestanou zajímat o předměty, které zmizely z jejich zorného pole. Při stupni 2 sledovaly děti pohyb předmětu. Při stupni 3 byly děti schopné najít částečně zakrytý předmět. Při stupni 4 byly děti schopné najít zcela zakrytý předmět. Při stupni 5 již byly děti schopné najít skryté předměty v několika různých místech (skryté, viditelné, skryté jinde, což se několikrát opakovalo). A nakonec při stupni 6 byly schopné osvojit si „neviditelné přemístění“ (Předmět byl ukryt do nádoby, nádoba byla umístěna za překážku, předmět byl poté přemístěn do jiné nádoby, poté se dítěti ukáže prázdná nádoba a dítě bylo poté schopné úspěšně usoudit, kde se předmět nachází). Díky Piagetovým stupňům se uskutečnilo mnoho komparativních studií na permanenci objektů napříč živočišnou říší. Ovšem je zde určité riziko nesprávné interpretace výsledků.

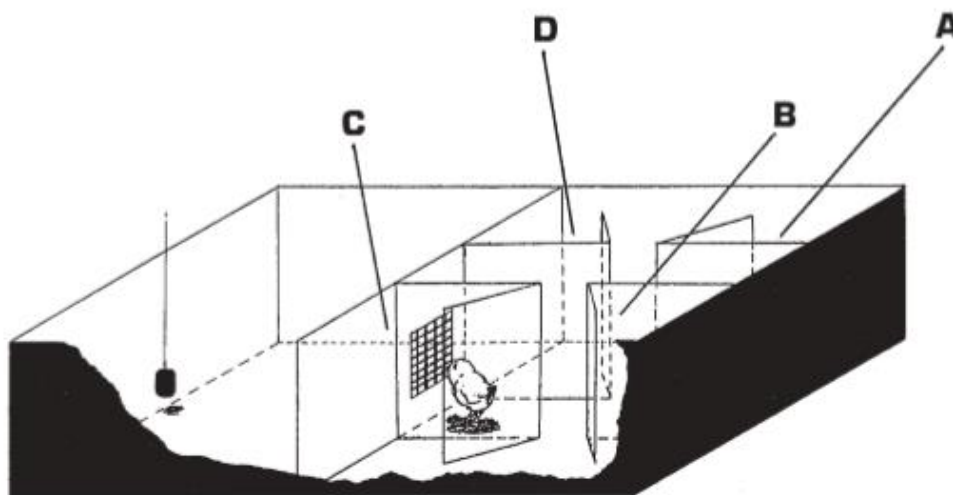
5. 3. 2. Permanence objektu: Stupeň 4 u kuřete

Jedna z raných studií naznačila, že kuřata nejsou schopná nalézt zcela zakrytý předmět, což by znamenalo, že nedosáhla 4. stupně permanence objektu (Etienne, 1973). Nicméně později byla tato studie opakována s menšími změnami designu (místo potravy byla cílovým předmětem imprintovaná kulička), což signifikantně zlepšilo výkon kuřat (Regolin a kol., 1995).

V tomto pokusu byl kuřatům prezentován cílový předmět, který se zakryl za jednu ze dvou překážek (umístěné naproti sobě). V případě, že cílový předmět byla potrava, hledala kuřata tuto potravu náhodně za jednou ze dvou překážek (stejně jako v dřívějším pokusu (Etienne, 1973). Ovšem změna nastává ve chvíli, kdy cílovým předmětem byl „sociální“ partner (červená kulička na kterou byla kuřata imprintována), v tomto případě byla kuřata schopná úspěšně určit, za kterou překážkou se daný cílový předmět nachází. Studie dále naznačila, že kuřata byla schopna využít směru pohybu cílového předmětu, když byla testována v přítomnosti jiného kuřete. Tyto výsledky naznačují, že předešlé neúspěšné pokusy, kdy byla cílovým předmětem potrava, nebyly způsobeny kognitivními limity, ale spíše strachem vyvolaným z neznámého prostředí.

Kuřata byla schopná ovládnout mnoho dalších aspektů 4. stupně Piagetovy stupnice, nicméně ne všechny. Jedním z těchto aspektů je například neschopnost kuřat určit klidovou pozici ukrytého cílového předmětu přičemž, než došlo k jeho ukrytí, sledovali jeho dřívější pohyb (Freire & Nicol, 1999).

Prozatím není zcela jasné, zdali se jedná o kognitivní limity anebo se jedná o ekologickou adaptaci (například když potrava či jiný předmět zájmu se ukryje za překážkou, je pravděpodobnější, že se po určité době zase ukáže na stejném místě, kde zmizeli, než aby se objevil na druhé straně překážky (Vallortigara, 2006).



Obr. 12: Schéma aparátu pro testování reprezentace skrytých předmětů u kuřat. Cílový předmět je viditelný skrze malé okno. Od pozorovacího okna se kuře může vydat 4 směry, z nichž 2 jsou správné (C a D) a 2 nesprávné (A a B), přičemž ztratí vizuální kontakt s cílovým předmětem.

Zdroj: (Regolin a kol., 1994)

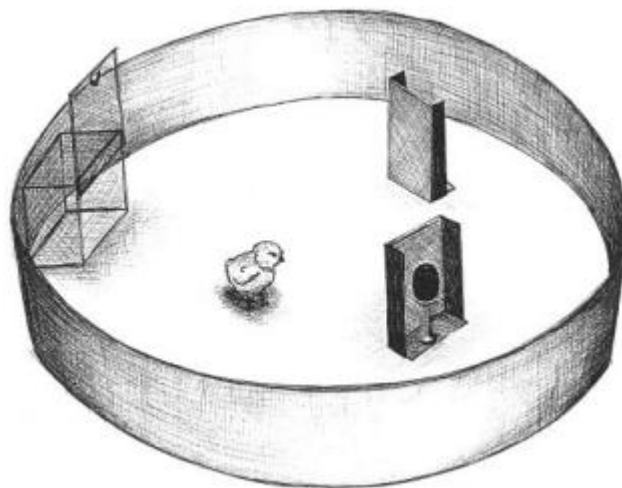
Kuřata však byla schopná najít správnou cestu ke skrytému cílovému předmětu (Obr. 12). V tomto experimentu mělo kuře možnost sledovat imprintovaný předmět (náhradní „matku“)

skrze průzor v zástěně. Aby se dostalo k imprintovanému předmětu, muselo zástěnu obejít po jedné ze dvou symetrických tras, přičemž během pohybu ztratilo vizuální kontakt s cílovým předmětem. Z předešlého pokusu již víme, že kuřata mají schopnost vnitřní reprezentace cílového předmětu (Regolin a kol. 1995). Bude-li kuře po ztrátě vizuálního kontaktu náhodně bloudit aparátem, může to znamenat, že pouze postrádá schopnost určení pozice cílového předmětu. Tímto aparátem prošlo 20 kuřat, z nichž 18 zvolilo správnou trasu. Lze tedy předpokládat, že kuřata mají nejen povědomí o existenci předmětu mimo jejich zorné pole, ale jsou schopné se vůči němu také orientovat (Vallortigara, 2006).

5. 3. 3. Trvání paměti (reprezentace objektu)

Představme si například predátora, který pozoruje svoji kořist. Predátor musí vnímat to, že jednotlivé objekty jsou na sebe navzájem nezávislé jednotky, které pokračují ve své existenci i ve chvíli, kdy nejsou v jeho zorném poli. Predátor (pozorovatel) si vytváří mentální reprezentaci skrytých objektů, která poté ovlivňuje další postup predátora. Když se kořist ukryje, či zmizí z dohledu, udržuje si predátor po určitou dobu její reprezentaci, a proto může kořist aktivně hledat. Co nás v této kapitole zajímá, je jak dlouho je daný predátor (pozorovatel, v našem případě kuře) schopen udržel reprezentaci své kořisti.

Jak dlouho jsou kuřata schopná udržet si reprezentaci cílového předmětu (v tomto případě opět imprintovaná červená kulička) bylo zkoumáno v roce 1998 (Vallortigara a kol. 1998). Kuřata byla umístěna do průhledné klece (viz Obr. 13), odkud mohli sledovat pohyb cílového předmětu, dokud nezmizel za jednou ze dvou neprůhledných zástěn. Poté, buď hned po ukrytí cílového předmětu, nebo s určitým časovým odstupem, bylo kuře vypuštěno z klece, přičemž začalo aktivně hledat imprintovaný cílový předmět za jednou ze dvou zástěn. Výsledky ukázaly, že



Obr. 13: Schéma aparátu na testování délky paměti na místo, kde kuře vidělo zmizet cílový předmět. Kuře bylo umístěno do průhledné klece, kde sledovalo pomalý pohyb cílového předmětu až do doby jeho ukrytí. Ihned po ukrytí či s určitým časovým odstupem bylo kuře vypuštěno a poté aktivně hledalo cílový předmět za jednou ze dvou zástěn.

Zdroj: (Vallortigara a kol., 1998)

kuřata jsou schopná pamatovat si směr pohybu a následné ukrytí cílového předmětu až po dobu 180 vteřin. Kontrolním pokusem bylo to, že i když při ukrytí cílového předmětu byly zakryty i

obě zástěny, byla kuřata schopna určit pozici cílového předmětu, ovšem tuto schopnost si podrželi po kratší dobu, přibližně 60 vteřin (Vallortigara a kol., 1998).

5. 3. 4. Permanence objektů u krkavcovitých ptáků a papoušků, porovnání s hrabavými ptáky

Většina testovaných krkavcovitých ptáků (Hoffman a kol., 2011; Ujfalussy a kol., 2013; Pollok a kol., 2000) a papoušků (Auersperg a kol., 2014; Pepperberg, 2015) byla schopna dosáhnout 6. úrovně Piagetovy stupně, což je „neviditelné přemístění“ a zároveň nejvyšší stupeň Piagetovy stupnice. Krkavcovití ptáci a papoušci byli tedy schopné najít a získat cílový předmět, který jim zmizel ze zorného pole do nádoby, nádoba poté také zmizela ze zorného pole a cílový předmět byl poté přemístěn do jiné nádoby. Zatímco kuřata byla schopná dosáhnout 4. úrovně Piagetovy stupnice (Vallortigara a kol., 2006). Pro přesnější určení rozvoje permanence objektů u kuřat by bylo přínosem u nich testovat 5. stupeň Piagetovy stupnice, což je schopnost nalézt cílový předmět po opakovaném ukrytí a objevení na různých místech.

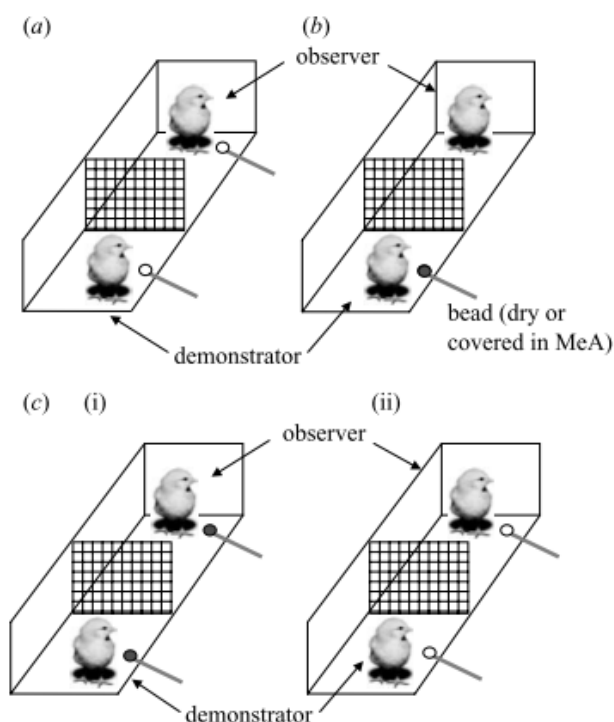
5. 4. Averzivní učení

Kuřata (*Gallus gallus*) mají ihned po vyklubání tendenci klovat do různých předmětů, což je důležitý proces učení, neboť poznávají své okolí (Daisley a kol., 2009). Ovšem neméně důležitá je i inhibice této tendence v případě, že jde o nejedlý předmět či potenciálně přímo jedovatý. Je tedy velmi důležité, aby byla schopná naučit se od ostatních, co je jedlé. Bylo demonstrováno, že kuřata ve věku 9 týdnů, nebyla schopna se naučit nekonzumovat zbarvenou potravu, kdy předem sledovali averzivní reakce ostatních kuřat, jež zbarvenou potravu ochutnaly. Ovšem když ostatní kuřata zbarvenou potravu ignorují, sami se jí také nedotknou (Sherwin a kol., 2002). Důležitost učení o jedlosti či nejedlosti různých typů potenciální potravu nutí mladá kuřata co nejrychleji tyto typy od sebe rozeznat podle chování ostatních, které je právě důsledkem již naučeného krmného chování. Citlivost vnímání mladých kuřat na to, co okolní jedinci konzumují, se s jejich stárnutím snižuje, od určitého věku má rozhodující význam individuální asociativní učení (Nicol, 2004).

Vyhýbání se určité označené potravě lze zkoumat experimentálně pomocí procedury zvané naučené pasivní vyhýbání (Passive Avoidance Learning, PAL). Po tom co kuře okusí označenou granuli obalenou chuťově hořkou látkou (např. methyl anthranilát, zvaná MeA), začne kuře projevovat averzní odpovědi (třepání hlavou, otírání zobáku o podlahu a úzkostné

volání). Následně (po několika minutách či hodinách) po podání podobných granul je kuře znovu ochutnávat již nebude. Ukázalo se, že tvoření paměti pro inhibici „ochutnávání“ probíhá v období několika hodin (Gibbs, Andrew, & Ng, 2003). Během PALu jsou kuřata trénována a testována v párech. Toto umožňuje studovat potenciální předávání sociálních informací mezi obyvateli klece (Daisley a kol., 2009). Je pravděpodobné, že první kuře, které ochutná hořké granule, přitáhne pozornost druhého kuřete na granuli, přičemž předává jakousi informaci o její nejedlosti (Galef, 1988). Ovšem některé z prvních experimentů naznačovaly, že chování jednoho kuřete v kleci neovlivňuje chování toho druhého (De Vaus a kol. 1980). To je však v rozporu s doklady naznačující přítomnost sociálního učení pro vyhýbání se nejedlým granulím u kuřat ve věku jednoho dne (Johnston a kol., 1998), v tomto experimentu byla jednomu kuřeti z dvojice (demonstrátorovi) podána barevná granule pokrytá buď MeA nebo vodou. Druhé kuře v každé dvojici bylo označeno jako pozorovatel a bylo mu zabráněno v přístupu k dané barevné granuli překážkou, která dělila klec na dvě části (viz Obr. 14). Po určité době po fázi učení (půl hodiny, tři hodiny nebo 24) hodin nastává testovací fáze, kdy jsou demonstrátor i pozorovatel přítomni, vždy je jednomu z nich tři krát podána suchá barevná granule na dobu 10 vteřin s pěti minutovými pauzami, aby se určilo, zda odpověď kuřete byla obecná či specifická na barevnou granuli, tedy zda bylo kuře schopné potlačit konzumaci na specifické (diskriminační) bázi či všechny odpovědi.

Ukázalo se, že jak demonstrátor, tak pozorovatel se vyhnuli zobání barevných granulí až do doby 24 hodin poté, co pozorovatel sledoval demonstrátora zobat podobné, ale hořké granule, na které reagoval demonstrátor averzivně. Kuřata však pokračovala v zobání suchých barevných granulí, pokud ve fázi učení demonstrátor zobal podobné granule, které byly namočené do vody a tím pádem nevyvolávaly averzivní odpovědi. Toto sociální učení se objevilo během fáze učení,



Obr. 14: Schéma průběhu PAL. (a) Fáze před učení, kde je oběma kuřatům tři krát podána bílá granule; (b) fáze učení, kde je jednomu kuřeti (demonstrátorovi) podána červená (tmavá) granule (buď suchá či pokrytá hořkou látkou MeA); (c) testovací fáze, kdy je oběma kuřatům podána (i) červená (tmavá) granule obsahující MeA a následně (ii) suchá bílá granule

Zdroj: (Daisley a kol., 2009)

ale ne při testovací fázi (Johnston a kol., 1998).

Schopnost kuřete pozorovatele úspěšně se naučit rozeznávat dvě odlišně zbarvené granule byla podpořena v pozdější práci od (Daisley a kol., 2009). Zde proces probíhal podle Obr. 14 a ve výsledku se jak demonstrátor, tak pozorovatel naučili vyhýbat se červené (hořké) granulí a přednostně zobali bílé granule.

5. 5. Numerická kompetence

Schopnost vnímat čísla a vykonávat aritmetické procesy byla po dlouhou dobu považována za výhradně lidskou schopnost. Nicméně velké množství prací zabývajících se savci (Beran, 2001, 2004; Brannon & Terrace, 1998; Judge a kol., 2005; Kilian a kol. 2003; McComb a kol. 1994) a ptáky (Brannon a kol., 2001; Lyon, 2003; Pepperberg, 1994; Smirnova a kol., 2000) demonstrovalo, že i zvířata jsou schopné určité formy numerické reprezentace. Převážná většina zkoumaných obratlovců patří mezi primáty a pěvce, a jen málo prací se věnovala hrabavým ptákům (Rugani a kol., 2008).

Jednou ze základnějších forem numerické kompetence je schopnost vnímat přesný počet objektů v zorném poli až do počtu tří až čtyř objektů (Feigenson a kol., 2004). Například když jsou nemluvnatům nabídnuty sušenky, přičemž si musí vybrat jednu ze dvou „hromádek“ a na výběr je mezi jednou a dvěma, nebo dvěma a třemi sušenkami, vyberou si vždy tu hromádku, kde je jich více. Ale v případě kdy je na výběr mezi třemi a čtyřmi, dvěma a čtyřmi či jedním a čtyřmi, vybírají si nemluvnata náhodně (Feigenson & Carey, 2005). V roce 2008 proběhla série experimentů zkoumající právě tyto schopnosti u kuřat (Rugani a kol., 2008).

Jedna nebo dvě. První experiment této série měl za cíl testovat schopnost kuřat rozeznávat rozdíly mezi jedním a dvěma objekty (viz Obr. 15). Experiment obsahoval 3 fáze, přičemž jedna byla fáze učení, následovaná dvěma testovacími fázemi.

Fáze učení: Kuře bylo umístěno do prostorného aparátu se dvěma totožnými krabicemi. Jedna obsahovala obraz s jedním černým kruhem (umístěným uprostřed) zatímco druhá obraz se dvěma černými kruhy. Jeden z nich přitom byl označen jako „správný“ a při klovnutí do „správného“ obrazu bylo kuře odměněno potravou. Zatímco při klovnutí do druhého obrazu či do krabice bylo kuře umístěno zase na začátek aparátu. Dále pozice dvou krabic se náhodně měnila mezi jednotlivými testy.

1. Testovací fáze: Tato fáze probíhala obdobně jako fáze učení, s tím rozdílem, že umístění kruhů bylo více náhodné (mimo střed obrazu). Dále klovnutí jak do správného, tak nesprávného obrazu nevyvolalo, žádnou odpověď.

2. Testovací fáze: V této fázi obsahovaly obrazy místo černých kruhů kruhy červené, navíc zde byl přítomen i černý pruh, který v obrazu s jedním kruhem kruh nezakrýval, zatímco v obrazu se dvěma kruhy zakrýval přesně polovinu každého kruhu.

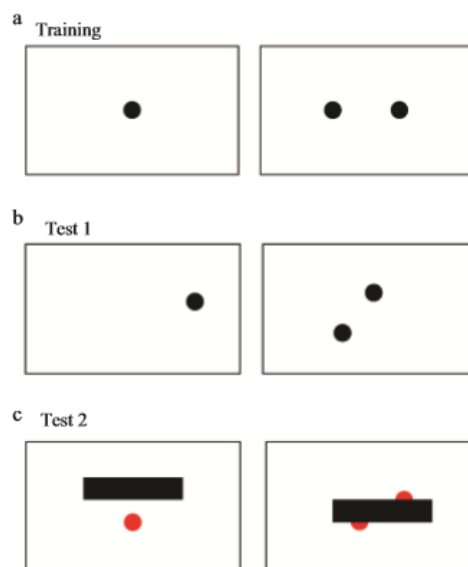
Výsledek: Kuřata byla schopná určit správný stimulus i navzdory tomu, že se prostorové umístění kruhů lišilo nebo byly kruhy částečně za překážkou (Rugani a kol., 2008).

Dva nebo tři. Následující experiment byl proveden

obdobně jako experiment předešlý. S tím rozdílem, že tentokrát stimuly na obrazech byly dva čtverce nebo tři čtverce. Dále se v tomto experimentu podobně jako v předešlém testovaly schopnosti kuřat určit rozdíl mezi 2 a 3. Test byl ztěžován odlišnou barvou či velikostí plochy stimulů, částečným zakrytím stimulů či dokonce částečným zakrytím stimulů obdélníkem stejné barvy, čímž dojde k sjednocení čtverců a obdélníků do jednoho celistvého útvaru.

Výsledek: Kuřata byla schopná správně určit rozdíly v počtu dvou a tří čtverců a to i navzdory všem překážkám. Ale v experimentu s částečně zakrytými čtverci byla kuřata sice schopná vybrat správný obraz, ale došlo-li ke zmenšení viditelné plochy částečně zakrytých čtverců, pak byly výběry kuřat náhodné (Rugani a kol., 2008). Zdá se tedy, že u kuřat, podobně jako u lidí se schopnost amodální percepce postupně zmenšuje se zmenšující se plochou částečně překrytého stimulu (Sekuler & Murray, 2001; Shipley & Kellman, 1992).

Čtyři nebo pět. V předešlých experimentech byla kuřata schopná určit rozdíly mezi skupinami jedné a dvou objektů a dvou a tří objektů. V tomto experimentu testovali Rugani a kol. (2008) schopnost kuřat určit rozdíl ve skupinách čtyř a pěti objektů. V případě, že kuřata uspěla v předešlých úlohách díky využití systému malých čísel, pak předpokládali Rugani a kol. (2008) že v této úloze budou neúspěšní, neboť počty jako čtyři nebo pět by byly příliš velké pro takovýto systém (Hauser & Spelke, 2004). Tento experiment byl tedy rozdělen do dvou částí,



Obr. 15: Schéma průběhu experimentu Jedna nebo Dvě. (a): Fáze učení: Kuřata byla naučena klovnat do jedné ze dvou obrazů. (b): 1. Testovací fáze (c): 2. Testovací fáze

Pro více detailů viz text.

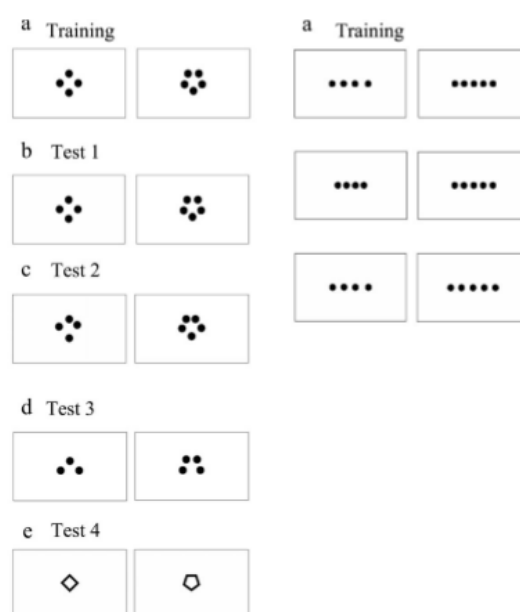
Zdroj: (Rugani a kol., 2008)

v jedné část byly jednotlivé objekty (černé kruhy) umístěny tak, aby vytvářeli specifický tvar (čtyři = čtverec, pět = pětiúhelník), což umožňovalo využití jiných mechanismů (např. tvar, poloha), zatímco v druhé části byly jednotlivé objekty umístěny do řady (viz Obr. 16).

Výsledky: Začneme s 4. testovací fází. Když byly jednotlivé kruhy nahrazeny tvary (čtverec, pětiúhelník), byla kuřata schopna vybrat příslušný obrazec k danému počtu kruhů. Dále v 1. testovací fázi, kdy byly testovací obrazy totožené s těmi ve fázi učení, byla kuřata schopna určit obraz se správným počtem kruhů. Nicméně v případě kdy byly kruhy umístěny do řady, nebyla kuřata schopna projít ani fázi učení (tj. výběry byly náhodné, ikdyž správné byly odměňovány a špatné „trestány“ resetováním testu). Dále vrátíme-li se ke kruhům umístěných do tvarů, nebyla kuřata schopna určit správný obraz ani když byly jednotlivé kruhy lehce posunuty či jeden kruh odebrán.

Zdá se tedy, že v počtech čtyř a pěti jsou kuřata schopná určit rozdíly pouze v případě, že jsou přítomny i nečíselné aspekty (např. polohové). Nicméně i s mírnými úpravami polohy ztrácí kuřata schopnost správného určení počtu. Výjimkou je zde 4. testovací fáze, kdy byly kruhy kompletně nahrazeny tvary. Úspěchy kuřat v 1. a 4. testovací fázi naznačují, že jejich výkony jsou úzce spojeny s určováním tvarů, což je ve shodě s jejich výkony v 2. a 3. testovací fázi, kdy i přesto, že tyto tvary byly jen lehce pozměněny, byly výběry kuřat náhodné (Rugani a kol., 2008).

Čtyři nebo šest. Úspěch kuřat v experimentech „jeden nebo dva“ a „dva nebo tři“, a neúspěch kuřat v experimentu „čtyři nebo pět“ podporují hypotézu, že kuřata mají „reprezentační systém malých počtů“. Tento systém kóduje základní vlastnosti do limitu tří až čtyř elementů. Předpokládá se, že k tomu využívá „souborový systém objektů“, jež zjednodušeně říká, že daný organismus může vnímat určitý malý počet objektů současně (Hauser & Carey, 2003).



Obr. 16: Stimuly použité v experimentu „čtyři nebo pět“.

Nalevo: Jednotlivé testy umožňující určit počet objektů na základě tvaru a polohy objektů, (a) fáze učení, (b) 1. testovací fáze (totožná s (a)), (c) 2. testovací fáze (lehce odlišná poloha), (d) jeden kruh byl odebrán z každého obrazu, (e) 4. testovací fáze (využití tvarů namísto jednotlivých kruhů)

Napravo: Testy studující pouze numerické schopnosti. (a) Jednotlivé kruhy byly umístěny do řady (různý počet, ale stejný tvar) nahoře: stejná délka, uprostřed: krátké vzdálenosti mezi kruhy, dole: velké vzdálenosti mezi kruhy.

Zdroj: (Rugani a kol., 2008)

Alternativně může být neúspěch kuřat zapříčiněn velmi malou disparitou mezi čísly 4 a 5, proto se rozhodli Rugani a kol. (2008) pro další experiment porovnávající počty čtyř a šesti. V tomto experimentu byla snaha určit, zda neúspěch v předešlém experimentu byla zapříčiněna nízkou disparitou mezi počty či limitem systému malých počtů. Počty v tomto experimentu jsou poměrově identické s těmi v experimentu „dva nebo tři“, pouze došlo k navýšení samotných čísel (Rugani a kol. 2008). Podobně jako v předchozím experimentu (resp. v jeho numerické části), nebyla kuřata schopná projít fází učení. Je pravděpodobné, že velikost stimulu překročil limity procesování tohoto systému. Je však také možné, že poměr 2:3 je stále příliš malý (Rugani a kol., 2008). Další experimenty s většími počty a poměry (například 1:2 v počtech čtyři nebo osm) by v budoucnu byly přínosem.

Tři nebo čtyři. V předešlém experimentu „dva nebo tři“ dokázala kuřata správně určit rozdíly v počtech, zatímco v experimentu „čtyři nebo pět“ klesl jejich výkon až na úroveň náhody. Tento experiment tedy sloužil jako pokus o určení hranice systému malých počtů u kuřat (Rugani a kol., 2008). Z 10 kuřat pouze jedno dokázalo projít fází učení (z 20 pokusů úspěšně určilo správný stimulus 19 krát). V dalších testovacích fázích však počet správných výběrů rychle klesal. Experiment tedy naznačuje, že kuřata jsou schopná počítat objekty, pouze pokud jejich počet nepřesáhne tři (Rugani a kol., 2008).

5. 6. Co se ještě neví

V této práci jsem popsal různé kognitivní schopnosti/kompetence, které byly zkoumány u hrabavých ptáků. Ovšem zdaleka se nejedná o úplný soubor kognitivních testů, neboť řada kognitivních schopností (alespoň, pokud je mi známo) nebyla u hrabavých ptáků testována. U mnohých testů se patrně soudí, že jsou mimo rámec kognitivních schopností hrabavých ptáků. Zmínit je možno například následující domény:

Odložené uspokojení (delayed gratification). Schopnost zvířete odmítnout okamžitou odměnu s vědomím, že získá po určité době jinou odměnu ve větším množství či lepší kvality. Časy čekání se liší na základě množství a kvality očekávané odměny. Například papoušek šedý (*Psittacus erithacus*) dokáže čekat jen pár vteřin (Vick a kol., 2010) zatímco vrána černá (*Corvus corone*) a havran polní (*Corvus frugilegus*) dokáží na kvalitnější odměnu čekat až 5 minut (Hillemann a kol., 2014).

Mentální cestování časem. Schopnost zvířete si vybavovat děje odehrané v minulosti nebo plánovat budoucí děje. Tato schopnost byla jen okrajově popsána v kapitole 3. 1. 2. u devalvace potravy, kdy byla kuřata schopna si „vypavit z minulosti“ polohu a obsah misky s preferovanou potravou. Co se týče plánování budoucnosti, sojky západní (*Aphelocoma californica*) jsou schopné si naplánovat, kam ukryjí potravu, kterou budou potřebovat pro následující den (Raby a kol., 2007).

Rozeznání sebe sama v zrcadle. Schopnost zvířete mít povědomí o vlastním těle, případně o vlastní individuální identitě. Například straky obecné (*Pica pica*) a kavky obecné (*Corvus monedula*) demonstrují před zrcadlem sebepoznávací chování (Prior a kol., 2008; ale viz Soler a kol., 2014). Vrány novokaledonské (*Corvus moneduloides*) jsou schopné využít zrcadlo jako nástroj k lokalizaci potravy, ale nevykazují žádné sebepoznávací chování před zrcadlem (Medina a kol., 2011).

Dedukce. Schopnost zvířete dedukovat určitou informaci na základě získaných informací. Například vyvodit něco vylučovací metodou nebo vnímat a označit stavy jako stejný či jiný (vrány viz Smirnova a kol., 2015; papoušci viz Obozova a kol., 2015).

Meta-kognice. Mít vědomosti o vlastních vědomostech, pozorovat a ovládat vlastní kognitivní procesy. Například vrány hrubozubé (*Corvus macrorhynchos*) jsou schopné retrospektivní meta-kognice (uvědomit si jak si vedla v testu) ale nejsou schopné prospektivní meta-kognice (určit, jak si povedou v nadcházejícím testu), (Goto & Watanabe, 2012).

Teorie myslí. Schopnost předpovědět mentální stav ostatních zvířat (úmysly, vědomosti). Například kavky jsou schopné sledovat chování člověka (hlavně směr jeho pohledu) a dále podle toho získat ukrytou potravu (von Bayem & Emery, 2009).

6. Závěr

V první části práce shrnuji, jak se v průběhu posledních dekad změnil pohled na strukturu a funkci ptačího mozku. Většina ptačího koncového mozku byla dříve považována za bazální ganglia, o kterých navíc dlouho převládal názor, že jsou neurálním korelátům instinktivního chování. Tento pohled se stal neudržitelným a dnes panuje shoda na tom, že největší část koncového mozku ptáků tvoří pallium, které je neurálním substrátem pro vyšší nervové funkce.

Dále stručně shrnuji základní rozdíly mezi ptačím a savčím mozkiem a funkční organizací ptačího mozku. Více než 300 milionů let samostatného vývoje vyústilo ve značnou divergenci ve struktuře ptačího a savčího mozku. Nejvýraznějším rozdílem je zcela jiná cytoarchitektonická struktura ptačího mozku. Na rozdíl od savčího pallia není pallium ptáků laminované, jeho mocnost není ničím limitovaná, a tudíž není povrch ptačího mozku nikdy gyrifikovaný. Ptačí mozky jsou charakterizovány vysokou hustotou i absolutně vysokými počty neuronů, které jsou alokovány převážně v koncovém mozku. Zatímco u savců jsou hlavními funkčními moduly funkční oblasti korové, které jsou dále členěny do relativně malých funkčních podjednotek, tzv. korových sloupců, základními funkčními moduly ptačího pallia se zdají být daleko větší sloupce, které procházejí poměrně mocnými vrstvami pallia (separátně nad a pod komorou a lamina mesopallium intermediale). Přes tyto odlišnosti lze mezi palliem savců a ptáků nalézt mnoho hodologických a funkčních podobností. Homologie mezi jednotlivými částmi pallia ptáků a savců jsou předmětem intenzivního výzkumu.

Hrabaví ptáci jsou ve srovnání s jinými, zvláště pak korunovými liniemi ptáků, jakými jsou např. pěvci či papoušci, daleko méně encefalizovaní, tj. mají relativně menší mozek. Cerebrotyp hrabavých ptáků je charakterizován relativně malým koncovým mozkiem, malým objemem nidopallia a relativně velkým mozkovým kmenem.

V hlavní části práce shrnuji kognitivní testy, které byly provedeny na hrabavých ptácích, a srovnávám kognitivní schopnosti hrabavých ptáků s tímtež u pěvců a papoušků, případně u lidí. Hrabaví ptáci nejsou častým subjektem kognitivních testů (pravděpodobně kvůli pozici na bázi fylogenetického stromu neognátních ptáků a kvůli relativně malému mozku). V experimentech zaměřených na amodální percepci bylo prokázáno, že hrabaví ptáci jsou schopni vnímat částečně zakryté předměty jako celistvé a jsou schopni nalézt zcela zakrytý předmět (permanence objektu, 4. stupeň sensu, Piaget, 1952). Kuřata jsou poměrně úspěšná v testech zaměřených na averzivní učení, zvláště pak v sociálním kontextu. Velmi mladá kuřata jsou schopna se jak aktivně, tak i pasivně naučit vyhýbat nejedlé potravě; k vytvoření averze na daný druh potravy stačí pozorování averzivních reakcí na nechutnou potravu u ostatních kuřat. Numerická kompetence kuřat není nijak oslnivá. Kuřata zvládnou bezproblémově pouze úlohy založené na počítání do tří, při použití větších počtů objektů jejich úspěšnost klesá na úroveň náhody. Kognitivní schopnosti hrabavých ptáků tak v žádném případě nelze srovnávat s tímtež u krkavcovitých ptáků nebo papoušků. V řadě kognitivních úloh zatím nebyli hrabaví ptáci testováni; rovněž testů prováděných na dospělých ptácích je relativně málo. Další experimenty zkoumající kognici hrabavých ptáků jsou proto nanejvýš žádoucí.

7. Použitá literatura

- Ahumada-Galleguillos, P., Fernández, M., Marin, G. J., Letelier, J. C., & Mpodozis, J. (2015). Anatomical organization of the visual dorsal ventricular ridge in the chick (*Gallus gallus*): layers and columns in the avian pallium. *Journal of Comparative Neurology*, *523*(17), 2618-2636.
- Auersperg, A. M., Szabo, B., von Bayern, A. M., & Bugnyar, T. (2014). Object permanence in the Goffin cockatoo (*Cacatua goffini*). *Journal of Comparative Psychology*, *128*(1), 88.
- von Bayern, A. M., & Emery, N. J. (2009). Jackdaws respond to human attentional states and communicative cues in different contexts. *Current Biology*, *19*(7), 602-606.
- Beran, M. J. (2001). Summation and numerosness judgments of sequentially presented sets of items by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, *115*(2), 181.
- Beran, M. J. (2004). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) respond to nonvisible sets after one-by-one addition and removal of items. *Journal of Comparative Psychology*, *118*(1), 25.
- Brannon, E. M., & Terrace, H. S. (1998). Ordering of the numerosities 1 to 9 by monkeys. *Science*, *282*(5389), 746-749.
- Brannon, E. M., Wusthoff, C. J., Gallistel, C. R., & Gibbon, J. (2001). Numerical subtraction in the pigeon: Evidence for a linear subjective number scale. *Psychological Science*, *12*(3), 238-243.
- Burish, M. J., Kueh, H. Y., & Wang, S. H. (2004). Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds. *Brain, Behavior and Evolution*, *63*(2), 107-124.
- Butler, A. B., Manger, P. R., Lindahl, B. I. B., & Århem, P. (2005). Evolution of the neural basis of consciousness: a bird–mammal comparison. *Bioessays*, *27*(9), 923-936.
- Chakraborty, M., Walløe, S., Nedergaard, S., Fridel, E. E., Dabelsteen, T., Pakkenberg, B. & Jarvis, E. D. (2015). Core and shell song systems unique to the parrot brain. *PloS one*, *10*(6), e0118496.
- Clark, D. A., Mitra, P. P., & Wang, S. S. H. (2001). Scalable architecture in mammalian brains. *Nature*, *411*(6834), 189-193.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. D. (1999a). Memory for the content of caches by scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *25*, 82–91.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. D. (1999b). Motivational control of caching behaviour in the scrub jay *Aphelocoma coerulescens*. *Animal Behaviour*, *57*, 435–444.
- Cole, E. F., Cram, D. L., & Quinn, J. L. (2011) Individual variation in spontaneous problem-solving performance among wild great tits. *Animal Behaviour*, *81*(2), 491-498.
- Cozzutti, C., & Vallortigara, G. (2001). Hemispheric memories for the content and position of food caches in the domestic chick. *Behavioral Neuroscience*, *115*, 305–313.
- Daisley, J. N., Mascalzoni, E., Rosa-Salva, O., Rugani, R., & Regolin, L. (2009). Lateralization of social cognition in the domestic chicken (*Gallus gallus*). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *364*(1519), 965-981.
- De Vaus, J. E., Gibbs, M. E., & Ng, K. T. (1980). Effects of social isolation on memory formation. *Behavioral and neural biology*, *29*(4), 473-480.
- Dimond, S. J. (1968). Effects of photic stimulation before hatching on the development of fear in chicks. *Journal of comparative and physiological psychology*, *65*(2), 320.
- Dicke U. & Roth G. (2016). Neuronal factors determining high intelligence. *Phil. Trans. R. Soc. B* *371*, 20150180.
- Ebinger, P., & Röhrs, M. (1994). Volumetric analysis of brain structures, especially of the visual system in wild and domestic turkeys (*Meleagris gallopavo*). *Journal fur Hirnforschung*, *36*(2), 219-228.

- Emery, N. J. (2006). Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 361(1465), 23-43.
- Emery, N. (2016). *Bird Brain: An Exploration of Avian Intelligence*. Princeton University Press.
- Etienne, A. S. (1973). Searching behaviour towards a disappearing prey in the domestic chick as affected by preliminary experience. *Animal Behaviour*, 21(4), 749-761.
- Feenders, G., Liedvogel, M., Rivas, M., Zapka, M., Horita, H., Hara, E. & Jarvis, E. D. (2008). Molecular mapping of movement-associated areas in the avian brain: a motor theory for vocal learning origin. *PLoS One*, 3(3), e1768.
- Feigenson, L., & Carey, S. (2005). On the limits of infants' quantification of small object arrays. *Cognition*, 97(3), 295-313.
- Feigenson, L., Dehaene, S., & Spelke, E. (2004). Core systems of number. *Trends in cognitive sciences*, 8(7), 307-314.
- Finlay, B. L., & Darlington, R. B. (1995). Linked regularities in the development and evolution of mammalian brains. *Science*, 268(5217), 1578.
- Forkman, B., & Vallortigara, G. (1999). Minimization of modal contours: An essential cross species strategy in disambiguating relative depth. *Animal Cognition*, 4, 181-185
- Forkman, B. (2000). Domestic hens have declarative representations. *Animal Cognition*, 3, 135-137
- Freire, R., & Nicol, C. J. (1999). Effect of experience of occlusion events on the domestic chick's strategy for locating a concealed imprinting object. *Animal behaviour*, 58(3), 593-599.
- Gaisler, J., & Zima, J. (2007). *Zoologie obratlovců*. Academia.
- Galef Jr, B. G. (1988). Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. *Social learning: Psychological and biological perspectives*, 28.
- Galef, B. G. (1993). Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour*, 46(2), 257-265.
- Galef Jr, B. G. (1996). Social enhancement of food preferences in Norway rats: a brief review. *Social learning in animals: The roots of culture*, 49-64.
- Geschwind, N., & Galaburda, A. M. (1985). Cerebral lateralization: Biological mechanisms, associations, and pathology: I. A hypothesis and a program for research. *Archives of neurology*, 42(5), 428-459.
- Gibbs, M. E., Andrew, R. J., & Ng, K. T. (2003). Hemispheric lateralization of memory stages for discriminated avoidance learning in the chick. *Behavioural brain research*, 139(1), 157-165.
- Goto, K., & Watanabe, S. (2012). Large-billed crows (*Corvus macrorhynchos*) have retrospective but not prospective metamemory. *Animal cognition*, 15(1), 27-35.
- Griffin, A. S., & Guez, D. (2014). Innovation and problem solving: a review of common mechanisms. *Behavioural Processes*, 109, 121-134.
- Güntürkün, O. (1996). Cognitive impairments after lesions of the neostriatum caudolaterale and its thalamic afferent in pigeons: functional similarities to the mammalian prefrontal system?. *Journal für Hirnforschung*, 38(1), 133-143.
- Güntürkün, O., & Bugnyar, T. (2016). Cognition without cortex. *Trends in cognitive sciences*, 20(4), 291-303.
- Hackett, S. J., Kimball, R. T., Reddy, S., Bowie, R. C., Braun, E. L., Braun, M. J., & Huddleston, C. J. (2008). A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *science*, 320(5884), 1763-1768.
- Hauser, M. D., & Carey, S. (2003). Spontaneous representations of small numbers of objects by rhesus macaques: Examinations of content and format. *Cognitive Psychology*, 47(4), 367-401.

- Hauser, M. D., & Spelke, E. (2004). Evolutionary and developmental foundations of human knowledge. *The cognitive neurosciences*, 3, 853-864.
- Herculano-Houzel S. (2007) Encephalization, neuronal excess, and neuronal index in rodents. *Anat. Rec.* 290, 1280-1287.
- Herculano-Houzel S. (2011) Brains matter, bodies maybe not: the case for examining neuron numbers irrespective of body size. *Ann. NY Acad. Sci.* 1225, 191-199.
- Hetherington, M. M., & Rolls, B. J. (1996). Sensory-specific satiety: Theoretical issues and central characteristics. In E. D. Capaldi (Ed.), *Why we eat what we eat* (pp. 267–290). Washington, DC: American Psychological Association.
- Hillemann, F., Bugnyar, T., Kotrschal, K., & Wascher, C. A. (2014). Waiting for better, not for more: corvids respond to quality in two delay maintenance tasks. *Animal behaviour*, 90, 1-10.
- Hoffmann, A., Rüttler, V., & Nieder, A. (2011). Ontogeny of object permanence and object tracking in the carrion crow, *Corvus corone*. *Animal behaviour*, 82(2), 359-367.
- van Horik, J. O., & Madden, J. R. (2016). A problem with problem solving: motivational traits, but not cognition, predict success on novel operant foraging tasks. *Animal behaviour*, 114, 189-198.
- del Hoyo J, Elliott A, Sargatal J (Eds.). (1994) Handbook of the Birds of the World, Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowls. Lynx Edicions, Barcelona.
- Hudec, K., & Šťastný, K. (2005). Fauna ČR, Ptáci 2/II. Academia, Praha.
- Iwaniuk, A. N., & Hurd, P. L. (2005). The evolution of cerebrotypes in birds. *Brain, Behavior and Evolution*, 65(4), 215-230.
- Jarvis, E. D. (2004). Learned birdsong and the neurobiology of human language. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1016(1), 749-777.
- Jarvis, E. D., Güntürkün, O., Bruce, L., Csillag, A., Karten, H., Kuenzel, W. & Striedter, G. (2005). Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution. *Nature Reviews Neuroscience*, 6(2), 151-159.
- Jarvis, E. D., & Mello, C. V. (2000). Molecular mapping of brain areas involved in parrot vocal communication. *Journal of Comparative Neurology*, 419(1), 1-31.
- Jarvis, E. D., Mirarab, S., Aberer, A. J., Li, B., Houde, P., Li, C. & Suh, A. (2014). Whole-genome analyses resolve early branches in the tree of life of modern birds. *Science*, 346(6215), 1320-1331.
- Jarvis, E. D., Ribeiro, S., Da Silva, M. L., Ventura, D., Vielliard, J., & Mello, C. V. (2000). Behaviourally driven gene expression reveals song nuclei in hummingbird brain. *Nature*, 406(6796), 628-632.
- Jarvis, E. D., Scharff, C., Grossman, M. R., Ramos, J. A., & Nottebohm, F. (1998). For whom the bird sings: context-dependent gene expression. *Neuron* 21(4), 775-788.
- Jarvis, E. D., Yu, J., Rivas, M. V., Horita, H., Feenders, G., Whitney, O. & Siang-Bakshi, C. (2013). Global view of the functional molecular organization of the avian cerebrum: mirror images and functional columns. *Journal of Comparative Neurology*, 521(16), 3614-3665.
- Jerison H. J. (1973) The evolution of the brain and intelligence. *New York, NY: Academic Press*.
- Johnston, A. N., Burne, T. H., & Rose, S. P. (1998). Observation learning in day-old chicks using a one-trial passive avoidance learning paradigm. *Animal Behaviour*, 56(6), 1347-1353.
- Jones, R. B. (1992). The nature of handling immediately prior to test affects tonic immobility fear reactions in laying hens and broilers. *Applied Animal Behaviour Science*, 34(3), 247-254.
- Judge, P. G., Evans, T. A., & Vyas, D. K. (2005). Ordinal representation of numeric quantities by brown capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 31(1), 79.

- Karten, H. J. (1969). The organization of the avian telencephalon and some speculations on the phylogeny of the amniote telencephalon. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 167(1), 164-179.
- Karten, H. J. (1997). Evolutionary developmental biology meets the brain: the origins of mammalian cortex. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(7), 2800-2804.
- Keagy, J., Savard, J. F., & Borgia, G. (2011). Cognitive ability and the evolution of multiple behavioral display traits. *Behavioral Ecology*, arr211.
- Kellman, P. J., & Arterberry, M. E. (1998) The cradle of knowledge. Cambridge, MA: MIT Press.
- Kellman, P. J., & Spelke, E. S. (1983) Perception of partly occluded objects in infancy. *Cognitive Psychology*, 15, 483-524.
- Kilian, A., Yaman, S., von Fersen, L., & Güntürkün, O. (2003). A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Animal Learning & Behavior*, 31(2), 133-142.
- Kitchner, K. S. (1983). Cognition, metacognition, and epistemic cognition. *Human development*, 26(4), 222-232.
- Lea, S. E. G., Slater, A. M., & Ryan, C. M. E. (1996) Perception of object unity in chicks: A comparison with the human infant. *Infant Behaviour and Development*, 19, 501-504.
- Lefebvre L., Reader S. M. & Sol D. (2004). Brains innovations and evolution in birds and primates. *Brain Behav. Evol.* 63, 233-246.
- Lyon, B. E. (2003). Egg recognition and counting reduce costs of avian conspecific brood parasitism. *Nature*, 422(6931), 495-499.
- McComb, K., Packer, C., & Pusey, A. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions, *Panthera leo*. *Animal Behaviour*, 47(2), 379-387.
- Medina, F. S., Taylor, A. H., Hunt, G. R., & Gray, R. D. (2011). New Caledonian crows' responses to mirrors. *Animal Behaviour*, 82(5), 981-993.
- Mlíkovský, J. (1989). Brain size in birds: 1. Tinamiformes through Ciconiiformes. *Věst. cs. Spolec Zool*, 53, 200-213.
- Nicol, C. J. (2004). Development, direction, and damage limitation: Social learning in domestic fowl. *Animal Learning & Behavior*, 32(1), 72-81.
- Nottebohm, F. (1972). The origins of vocal learning. *American Naturalist*, 116-140.
- Obozova, T., Smirnova, A., Zorina, Z., & Wasserman, E. (2015). Analogical reasoning in amazons. *Animal cognition*, 18(6), 1363-1371.
- Overington, S. E., Morand-Ferron, J., Boogert, N. J., & Lefebvre, L. (2009). Technical innovations drive the relationship between innovativeness and residual brain size in birds. *Animal Behaviour*, 78(4), 1001-1010.
- Pepperberg, Irene M., and Mildred S. Funk (1990) "Object permanence in four species of psittacine birds: An African Grey parrot (*Psittacus erithacus*), an Illiger mini macaw (*Ara maracana*), a parakeet (*Melopsittacus undulatus*), and a cockatiel (*Nymphicus hollandicus*)." *Animal Learning & Behavior* 18(1), 97-108.
- Pepperberg, I. M. (1994). Numerical competence in an African gray parrot (*Psittacus erithacus*). *Journal of Comparative Psychology*, 108(1), 36.
- Pepperberg, I. M. (2015). Reply to Jaakkola (2014): "Do animals understand invisible displacement? A critical review".
- Petter, G. (1956). Nuove ricerche sperimentali sulla totalizzazione percettiva. *Rivista di Psicologia*, 50, 213-227.
- Pettigrew, J. D. (1979). Binocular visual processing in the owl's telencephalon. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 204(1157), 435-454.

- Piaget, J. (1952). *The origins of intelligence in children* (Vol. 8, No. 5, pp. 18-1952). New York: International Universities Press.
- Pollok, B., Prior, H., & Güntürkün, O. (2000). Development of object permanence in food-storing magpies (*Pica pica*). *Journal of Comparative Psychology*, *114*(2), 148.
- Prior, H., Schwarz, A., & Güntürkün, O. (2008). Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): evidence of self-recognition. *PLoS Biol*, *6*(8), e202.
- Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A., & Clayton, N. S. (2007). Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, *445*(7130), 919-921.
- Ratcliffe J. M., Fenton M. B. & Shettleworth S. J. (2006) Behavioral flexibility positively correlated with relative brain volume in predatory bats. *Brain Behav. Evol.* *67*, 165-176.
- Regolin, L., Vallortigara, G., & Zanforlin, M. (1994). Perceptual and motivational aspects of detour behaviour in young chicks. *Animal Behaviour*, *47*, 123–131.
- Regolin, L., Vallortigara, G., & Zanforlin, M. (1995). Detour behaviour in the domestic chick: searching for a disappearing prey or a disappearing social partner. *Animal Behaviour*, *50*(1), 203-211.
- Reiner, A., Perkel, D. J., Bruce, L. L., Butler, A. B., Csillag, A., Kuenzel, W. & Wild, M. (2004). The avian brain nomenclature forum: terminology for a new century in comparative neuroanatomy. *The Journal of comparative neurology*, *473*, E1.
- Rogers, L. J. (1995). *The development of brain and behaviour in the chicken*. CAB international.
- Rogers, L. J., & Sink, H. S. (1988). Transient asymmetry in the projections of the rostral thalamus to the visual hyperstriatum of the chicken, and reversal of its direction by light exposure. *Experimental Brain Research*, *70*(2), 378-384.
- Rogers, L. J., & Workman, L. (1989). Light exposure during incubation affects competitive behaviour in domestic chicks. *Applied Animal Behaviour Science*, *23*(3), 187-198.
- Rogers, L. J., & Deng, C. (1999). Light experience and lateralization of the two visual pathways in the chick. *Behavioural brain research*, *98*(2), 277-287.
- Rogers, L. J., & Andrew, R. (Eds.). (2002). *Comparative vertebrate lateralization*. Cambridge University Press.
- Roth G. & Dicke U. (2005). Evolution of the brain and intelligence. *Trends Cogn. Sci.* *9*, 250-257.
- Rugani, R., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2008). Discrimination of small numerosities in young chicks. *Journal of experimental psychology: Animal behavior processes*, *34*(3), 388.
- Sekuler, A. B., & Murray, R. F. (2001). Amodal Completion: A case study in grouping. *From fragments to objects: Segmentation and grouping in vision*, *130*, 265.
- Sherwin, C. M., Heyes, C. M., & Nicol, C. J. (2002). Social learning influences the preferences of domestic hens for novel food. *Animal Behaviour*, *63*(5), 933-942.
- Shipley, T. F., & Kellman, P. J. (1992). Strength of visual interpolation depends on the ratio of physically specified to total edge length. *Perception & Psychophysics*, *52*(1), 97-106.
- Smirnova, A. A., Lazareva, O. F., & Zorina, Z. A. (2000). Use of number by crows: investigation by matching and oddity learning. *Journal of the experimental analysis of behavior*, *73*(2), 163-176.
- Smirnova, A., Zorina, Z., Obozova, T., & Wasserman, E. (2015). Crows spontaneously exhibit analogical reasoning. *Current Biology*, *25*(2), 256-260.
- Sol D., Duncan R. P., Blackburn T. M., Cassey P. & Lefebvre L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proc. Nat. Acad. Scie. USA* *102*, 5460-5465.

- Soler, M., Pérez-Contreras, T., & Peralta-Sánchez, J. M. (2014). Mirror-mark tests performed on jackdaws reveal potential methodological problems in the use of stickers in avian mark-test studies. *PloS one*, 9(1), e86193.
- Striedter, G. F. (2005). Principles of brain evolution. *Sunderland, MA: Sinauer Associates, Inc.*
- Suh, A., Paus, M., Kieffmann, M., Churakov, G., Franke, F. A., Brosius, J. & Schmitz, J. (2011). Mesozoic retroposons reveal parrots as the closest living relatives of passerine birds. *Nature Communications*, 2, 443
- Queiroz, S. A., & Cromberg, V. U. (2006). Aggressive behavior in the genus Gallus sp. *Revista Brasileira de Ciência Avícola*, 8(1), 1-14.
- Ujfalussy, D. J., Miklósi, Á., & Bugnyar, T. (2013). Ontogeny of object permanence in a non-storing corvid species, the jackdaw (*Corvus monedula*). *Animal cognition*, 16(3), 405-416.
- Vallortigara, G., Regolin, L., Rigoni, M., & Zanforlin, M. (1998). Delayed search for a concealed imprinted object in the domestic chick. *Animal Cognition*, 1, 17–24.
- Vallortigara, G. (2006) The cognitive chicken: visual and spatial cognition in a nonmammalian brain. *Comparative cognition: Experimental explorations of animal intelligence*, 53-70
- Vallortigara, G., & Rogers, L. J. (2005). Survival with an asymmetrical brain: advantages and disadvantages of cerebral lateralization. *Behavioral and brain sciences*, 28(4), 575-588.
- Vallortigara, G., & Tommasi, L. (2001). Minimization of modal contours: An instance of an evolutionary internalized geometric regularity? *Brain and Behavioral Sciences*, 24, 706–707.
- Vick, S. J., Bovet, D., & Anderson, J. R. (2010). How do African grey parrots (*Psittacus erithacus*) perform on a delay of gratification task?. *Animal cognition*, 13(2), 351-358.
- Wang, Y., Brzozowska-Prechtl, A., & Karten, H. J. (2010). Laminar and columnar auditory cortex in avian brain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(28), 12676-12681.
- Weir, A. A., Chappell, J., & Kacelnik, A. (2002). Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, 297(5583), 981-981.