

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Nikola Vondráčková

Sociální kognice u ptáků

Testování v laboratorních podmínkách

Social cognition in birds

Testing under laboratory conditions

Bakalářská práce

Školitel: PhDr. RNDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. et Mgr. Jitka Lindová, Ph.D.

Praha, 2018

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zaměřuje na sociální kognici u ptáků, a především na metody jejího testování v laboratorním prostředí. Sociální kognice je vzájemné poznávání ovlivněné individuálními zkušenostmi. Pro sociální kognici jsou nezbytné obecné kognitivní kompetence jako jsou vnímání, pozornost, myšlení, paměť. Některé kognitivní domény jsou výlučně v sociální kognici – například komunikace, teorie mysli atd. Druhy ptáků žijících v sociálních skupinách utváří sociální prostředí, ve kterém na sebe jedinci reagují. Já se ve své práci zabývám těmito sociálními interakcemi.

Předmětem této bakalářské práce jsou především ptáci z čeledi papouškovitých a krkavcovitých. Cílem práce je vytvoření přehledu doposud používaných metod testování sociální kognice a jejich kritické zhodnocení.

Klíčová slova: sociální kognice, kooperace, kompetice, laboratorní testy

Abstract

The thesis focuses on avian social cognition and its experimental methods in laboratory environment. Social cognition is the ability to know each other based on individual experience. Perception, attention, reasoning, memory and communication are the necessary cognitive competence of social cognition. Some cognitive domains are exclusively in social cognition – for example communication, theory of mind etc. Species of birds living in social groups constitute the social environment in which individuals respond to each other. Research subject of this thesis consists of these social interactions.

Emphasis is placed mainly on parrots and corvids. The aim of this study is to review methods which have been used in order to test social cognition as well as critical evaluation of these methods.

Key words: social cognition, cooperation, competition, laboratory tests

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce PhDr. RNDr. Tereze Nekovářové, Ph.D. za její trpělivost a cenné rady při psaní práce a dále také své rodině a dalším lidem, kteří mě podporují při studiu.

Prohlášení

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

V Praze dne 7. 5. 2018

.....
podpis

Obsah

1 Úvod	1
2 Čeleď papouškovití (Psittacidae).....	2
2.1 Sociální struktura	2
2.2 Ekologie	2
3 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	3
3.1 Sociální struktura	3
3.2 Ekologie	4
4 Studované druhy ptáků	5
5 Sociální kognice	6
5.1 Teorie mysli	6
5.2 Hypotéza sociálního mozku.....	7
5.3 Sociální učení.....	8
5.4 Sociální chování.....	9
5.4.1 Kooperace.....	10
5.4.2 Helping	10
5.4.3 Altruistické chování	10
5.4.4 Podvádění	11
5.4.5 Zlovolné chování.....	11
6 Metody testování sociální kognice	11
6.1 Kooperační experimenty.....	12
6.1.1 Řešení problémů pomocí kooperace	12
6.1.1.1 Čeleď papouškovití (Psittacidae).....	12
6.1.1.2 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	15
6.1.2 Studie zabývající se sdílením a reciprocitou	16
6.1.2.1 Čeleď papouškovití (Psittacidae).....	16
6.1.2.2 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	17
6.2 Kompetiční experimenty.....	20

6.2.1 Studie zabývající se strategiemi ptáků ukrývajících si potravu	20
6.2.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	20
6.2.2 Komparativní studie	28
6.3 Manipulační experimenty (podvádění a klamání)	29
6.3.1 Studie zabývající se manipulací ptáků s ostatními jedinci.....	29
6.3.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	29
6.4 Sociální učení.....	30
6.4.1 Studie zabývající se sociálním učením u ptáků.....	30
6.4.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae).....	30
6.4.1.2 Čeleď sýkorovití (Paridae)	32
6.5 Sociální aspekt hry.....	32
7 Závěr.....	35
8 Použitá literatura.....	38

1 Úvod

Mnoho živočišných druhů žije ve skupinách, ve kterých tak může být utvářena sociální struktura a sociální prostředí, ve kterém probíhají interakce mezi jedinci či skupinami. K poznávání a mentálnímu zpracování těchto interakcí slouží sociální kognice, což je složitý komplexní fenomén. Sociální kognice je těsně provázaná s obecnými i speciálními kognitivními doménami. Na základě vnitřních kognitivních procesů a operací vystupují na povrch projevy chování, které označujeme jako chování sociální.

Zhruba od 80. let minulého století můžeme pozorovat celosvětový vzrůstající zájem o studium kognice a sociálního chování. V rámci ptačí říše jsou k tomuto studiu vhodné zástupci z čeledi papouškovitých (Psittacidae) a krkavcovitých (Corvidae), proto se jimi tato práce zabývá podrobněji než ostatními druhy ptáků. Většina zástupců těchto čeledí má rozvinutou sociální strukturu, kterou alespoň částečně u jednotlivých čeledí nastíním. Také se ve své práci zmíním o zástupcích čeledi sýkorovitých (Paridae). Výskyt vyšších kognitivních schopností u některých druhů ptáků i savců je důkazem toho, že se u těchto dvou skupin živočichů vyvíjela komplexní kognice nezávisle na sobě.

Ve své bakalářské práci vytvořím rešerši metod testování sociální kognice u ptáků, a to zejména v laboratorním prostředí. V závěru práce se pokusím shrnout výsledky experimentů. Experimenty, jejichž metodiky jsou předmětem této práce, budu dělit dle typu sociálních interakcí. Pokusím se je tedy rozdělit dle toho, zda mezi jedinci proběhla 1) kooperace, 2) kompetice nebo 3) podvádění a klamání. Bohužel mi rozsah práce nedovoluje zaměřit se i na experimenty zaměřené výhradně jen vokalizaci a komunikaci.

2 Čeleď papouškovití (Psittacidae)

2.1 Sociální struktura

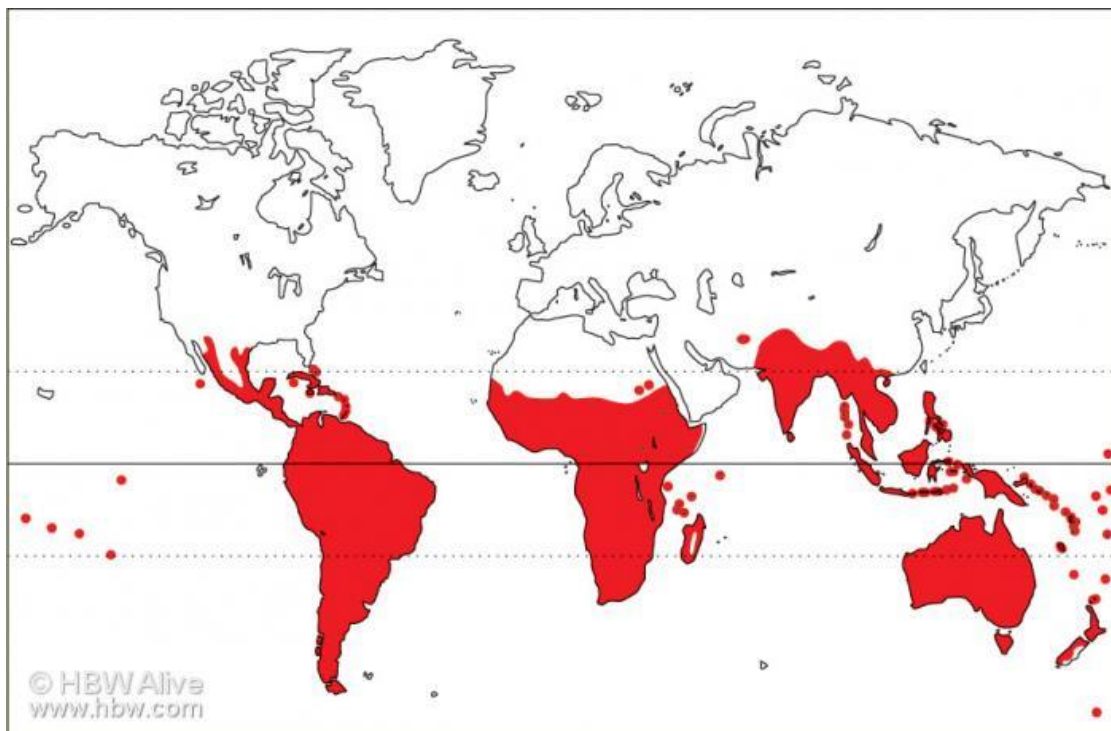
Papoušci žijí zpravidla v hejnech, která často bývají mezidruhová. Hejno nabývá větší velikosti před setměním, kdy se ptáci po proběhlém dni shromažďují v korunách stromů. Velikost hejn je u různých druhů odlišná a závisí např. na okolních ekologických podmínkách (Chapman *et al.*, 1989). K udržování spojení mezi páry a k posílení koheze hejna používají papoušci vokalizaci. Zvuky, které k těmto účelům využívají, jsou typicky nemelodické a založené na několika málo jednoduchých prvcích. Solitérní druhy vokalizují mnohem méně než prosociální druhy (Hutchins *et al.*, 2002).

Sociální struktura volně žijících papoušků zatím není probádána jako u krkavcovitých (Corvidae), protože vzhledem k jejich vysoké míře mobility je velmi těžké je pozorovat (Eberhard, 1998) a složení hejna bývá také poměrně nestálé (Hobson, 2014). Zástupci čeledi Psittacidae tvoří trvalé monogamní svazky a péče o potomstvo se účastní oba rodiče. Jejich mláďata jsou nidikolní (krmivá, po vylíhnutí setrvávají po nějakou dobu v hnízdě a rodiče je krmí). Papoušci mají odlišné vzorce chování ve vztahu potomek-rodič než např. pěvci (Passeriformes). Jedná se především o signální projevy mláďat v hnízdech, kterými se dožadují potravy od rodičů. Mohlo by to být z důvodu asynchronního vyvádění mláďat z hnízda (Krebs, 2002). V rámci vývoje juvenilních papoušků je důležitá socializace prostřednictvím hry (kap. 6.5). Hra je odrazem sociálních interakcí mezi papoušky a zahrnuje prvky pozitivního i negativního vyladění jednotlivců (Skeate, 1985).

Sociální struktura a hierarchie v rámci skupiny papoušků je však dobře pozorovatelná v laboratorních podmínkách, kde se jednotlivé personality papoušků (např. dominantní/submisivní) během vzájemných interakcí vyprofilují.

2.2 Ekologie

Papoušci (Psittaciformes) jsou potravní generalisté. Jsou součástí mnoha tropických a subtropických ekosystémů (viz Obr. 1). Papoušci vykazují větší rozmanitost tělesných velikostí, morfologie a potravního chování než jiné skupiny frugivorních obratlovců. Živí se květinami, ovocem nebo semeny (Blanco *et al.*, 2015). Zástupci čeledi Psittacidae jsou rozšíření v subtropických a tropických oblastech světa, a to především na jižní polokouli (Obr. 1).



Obrázek 1: Mapa rozšíření všech druhů čeledi papouškovitých (*Psittacidae*). Čeleď *Psittacidae* zahrnuje 84 rodů a 353 druhů papoušků (převzato z <https://www.hbw.com/family/parrots-psittacidae>; Hutchins *et al.*, 2002).

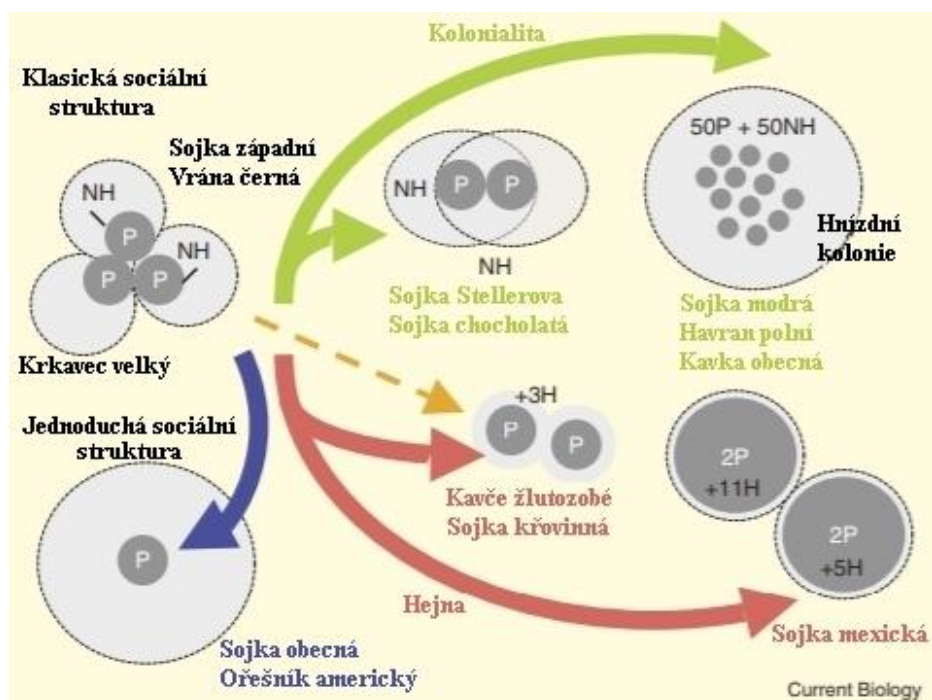
Papoušci obývají různé druhy lokalit, nejčastěji se však vyskytují v nížinách, tropických a subtropických deštných lesích, u nichž preferují jejich periferie. Vyhledávají oblasti se stromy, často také u vodních toků. Zřídka se vyskytují v lokalitách s vyšší nadmořskou výškou vyjma několika známých druhů – např. nestor kea (*Nestor notabilis*), papoušek kouřový (*Polytelis anthopeplus*) (Hutchins *et al.*, 2002).

3 Čeleď krkavcovití (*Corvidae*)

3.1 Sociální struktura

Zástupci čeledi *Corvidae* jsou teritoriální, ale velikost teritoria, jakou brání, je velmi variabilní napříč druhy. V jednom extrémním případě brání individuální páry mezi hnízdícími druhy celá hnízdiště a v druhém extrémním případě brání např. straka žlutozobá (*Pica nuttalli*) oblast, která sestává pouze z několika kroků kolem jejího hnízdiště (Hutchins *et al.*, 2002). Všichni zástupci rodu *Corvus* jsou družní a společenští. Míra probíhajících sociálních interakcí mezi jedinci rodu *Corvus* je často závislá na různých faktorech jako např. sezóně, věku jedince, rodinných vztazích, obranných strategiích nebo fázi dne. Lze ale říci, že tito ptáci utvářejí sociální skupiny (Hutchins *et al.*, 2002).

Havrani a kavky se v rámci čeledi Corvidae jeví ze všech druhů jako nejvíce prosociální. Během období páření se tito ptáci seskupují do velkých kolonií, ve kterých probíhá mnoho vzájemných interakcí mezi jednotlivci (Goodwin, 1986). Kolonie jsou typické právě pro rod *Corvus* a *Gymnorhinus* (Clayton a Emery, 2007). Sociální struktura těchto kolonií je „fission-fusion“ (kolonie tvoří sociální skupiny ptáků, které jsou proměnlivé, jejich členové se obměňují) a vyznačuje se vysokým stupněm komplexity.



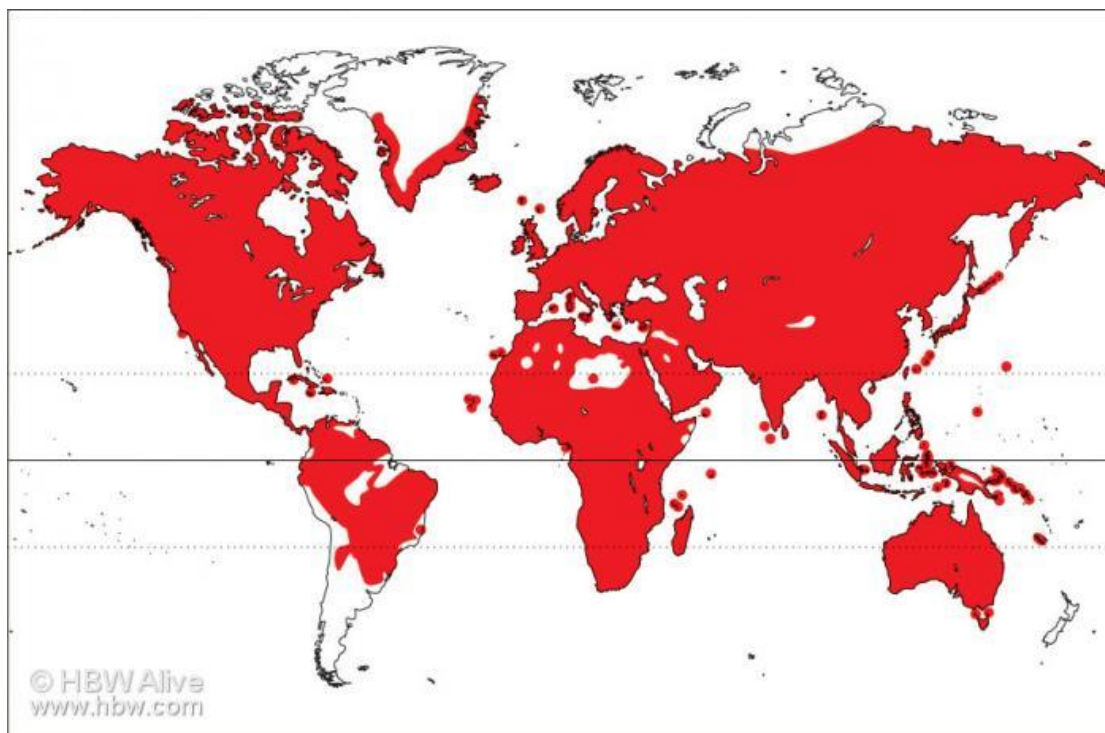
Obrázek 2: Přístupy k socialitě u čeledi Corvidae z hlediska evolučního vývoje. Tmavě šedá barva představuje teritoria párů, světle šedá barva představuje rozsah výskytu párů. P, množící se pár; H, nerozmnožující se helper; NH, nerozmnožuje se, není helper (pozměněno dle Clayton a Emery, 2007; [dle Brown, 1974]).

Hejna vytvářejí zástupci rodu *Aphelocoma* a *Pyrrhocorax*. Redukci sociální komplexity znázorňuje na Obr. 2 modrá šipka, která značí jednodušší sociální struktury nežli kolonie nebo hejna. Takové sociální struktury utváří například sojka obecná (*Garrulus glandarius*) či ořešník americký (*Nucifraga columbiana*). Ptáci jako vrána černá (*Corvus corone*) nebo sojka západní (*Aphelocoma californica*) utvářejí sociální struktury v závislosti na enviromentálních podmínkách, ale je pro ně typická rodičovská péče (Clayton a Emery, 2007).

3.2 Ekologie

Čeď Corvidae je z větší části tvořena omnivory. V tropických oblastech se živí bezobratlými, ovocem, bobulemi, plazy, obojživelníky, menšími ptáky a savci. V období páření jim jako potrava slouží i cizí vejčka a mláďata. Na severní polokouli jsou možnosti

potravy ovlivňovány ročními obdobími. U eurasijských zástupců se potvrdila náklonnost k rostlinné stravě v zimě a k živočišné stravě v létě. Některé druhy žijí synantropně a živí se tak tím, co naleznou v okolí lidských sídel (Hutchins *et al.*, 2002). Zástupci čeledi Corvidae jsou rozšířeni po celém světě kromě Antarktidy (Obr. 3).



Obrázek 3: Mapa rozšíření všech druhů čeledi krkavcovitých (Corvidae). Čeleď Corvidae zahrnuje 26 rodů a 123 druhů (převzato z <https://www.hbw.com/family/crows-and-jays-corvidae>, Hutchins *et al.*, 2002).

Krkavcovití kolonizovali řadu různých biotopů. Existují druhy, které osídlily horské oblasti s vysokou nadmořskou výškou a druhy, které žijí v pouštích. Většina druhů však obývá zalesněné lokality. Tyto lokality mohou být různého typu, což souvisí se způsobem obživy daného druhu (Hutchins *et al.*, 2002).

4 Studované druhy ptáků

Ptačí druhy, kterými se ve své práci zabývám, mají složitou sociální strukturu. Sociální struktura a ekologii na úrovni čeledi se věnuji ve druhé a třetí kapitole. Následující tabulka stručně shrnuje informace o jednotlivých druzích, které jsou testovány v experimentech studujících sociální kognici. Zaměřila jsem se na popis sociální struktury druhu a biotopu, ve kterém žije. Dále uvádím, zdali si zástupci daného druhu ukládají potravu (*food-storing*). Druhově odlišnosti především v sociální struktuře a přítomnosti *food-storingu* se reflektují v charakteru experimentů, ve kterých jsou ptáci testováni, proto tyto informace považuji za důležité.

	Druh	Sociální struktura	Biotop	Food-storing
Čeled' papouškovití (Psittacidae)	Amazoňan běločelý (<i>Amazona albifrons</i>)	monogamní páry, sdružování do hejn	tropický deštný les	ne
	Nestor kea (<i>Nestor notabilis</i>)	juveilové v hejnech, monogamní páry	horské zalesněné oblasti	ne
	Papoušek šedý (<i>Psittacus erithacus</i>)	monogamní páry, sdružování do hejn	tropický deštný les	ne
Čeled' krkavcovití (Corvidae)	Havran polní (<i>Corvus frugilegus</i>)	monogamní páry, hnízdní kolonie	pole, lesy mírného pásma, městské aglomerace	ano
	Kavka obecná (<i>Corvus monedula</i>)	monogamní páry, sdružování do hejn	skalní vegetace, lesy mírného pásma, městské aglomerace	ne
	Krkavec velký (<i>Corvus corax</i>)	monogamní páry, sociální skupiny	lesy mírného pásma, tajga	ano
	Ořešník americký (<i>Nucifraga cotumbiana</i>)	monogamní páry, malé příbuzenské skupiny	lesy mírného pásma, tajga	ano
	Sojka křovinná (<i>Aphelocoma coerulescens</i>)	monogamní páry, sociální skupiny	lesy mírného pásma	ano
	Sojka modrá (<i>Gymnorhinus cyanocephalus</i>)	monogamní páry, sdružování do kolonií	lesy mírného pásma	ano
	Sojka západní (<i>Aphelocoma californica</i>)	monogamní páry, velké sociální skupiny, helpři	lesy mírného pásma	ano

Tabulka 1: Přehled studovaných druhů ptáků (Bugnyar a Kotrschal, 2002; Clayton a Krebs, 1994; Cockburn, 2006; Curry et al., 2002; Emery et al., 2007; Goodwin, 1986; Heinrich a Pepper, 1998; Luescher, 2006; Marzluff a Balda, 1992; Schwab et al. 2012; Tebbich et al., 1996; Templeton et al., 1999; Waite, 1985; Wiltschko a Balda, 1989).

5 Sociální kognice

Sociální kognice je komplex procesů zahrnující vědomí o sobě samém, vnímání ostatních jedinců a interpersonální motivace, které ovlivňují sociální fungování jedince. Mezi jedinci probíhají sociální interakce, které jsou porovnávány na základě vnější demonstrace vnitřních tělesných stavů. Sociální kognice je asociována s aktivitou určitých mozkových regionů, které jsou vzájemně propojeny (Amodio a Frith, 2006).

5.1 Teorie mysli

Teorie mysli („*Theory of Mind*“, *ToM*) je schopnost přisuzovat a interpretovat mentální a emoční stavy jak své, tak i ostatních jedinců (Premack a Woodruff, 1978). Tyto schopnosti zprostředkovávají sociálně-kognitivní funkce. Jedinec je schopen rozlišovat své mentální stavy od mentálních stavů někoho jiného, dokáže zaznamenat, v čem se tyto stavy liší (Clayton et al., 2007). Tyto schopnosti považujeme za jeden z komplexních modulů sociální kognice, díky kterému se mj. vytváří sociální prostředí a živočichové interpretují nejrůznější projevy chování, jakými může být např. ochota spolupracovat či snaha podvádět.

5.2 Hypotéza sociálního mozku

Mozek je jedním z energeticky nejnáročnějších orgánů těla (Dunbar a Shultz, 2007). Předpokládá se, že se mozek vyvíjel za účelem hledání nezbytných řešení problémů týkajících se vztahu jedinců a životního prostředí (Dunbar, 1998). Burns (2006) uvádí, že v rámci evolučního vývoje se u některých živočichů vyvíjí schopnost oddálit fyzické potřeby a také nad nimi uvažovat. Například zdali z oddálení uspokojení fyzické potřeby nabydou zisku v rámci sociálního prostředí, když se o svou kořist rozdělí apod. Na druhou stranu je možné, že tyto živočichové pouze opakuji chování, které jim bylo dříve užitečné.

Koncept sociálního mozku vznikl na pomezí evoluční biologie, primatologie, srovnávacích neurověd, kognitivních a behaviorálních věd. Brothers (1990) popisuje sociální mozek jako vyšší kognitivní systém, který se během evoluce vyvinul jako výsledek zvyšujících se sociálně selektivních tlaků (Burns, 2006). Jedinci žijící ve stabilních sociálních skupinách čelí sociálně-kognitivním procesům a řešení úloh, kterým samotářští jedinci čelit nemusejí. K udržení koheze skupiny je zapotřebí, aby byli jedinci schopni ovládat své vlastní potřeby, stejně jako aby ovládali své chování vůči ostatním členům skupiny. Je prokázáno, že socialita skupiny snižuje riziko její predace (Dunbar a Shultz, 2007). Dále mají tyto jedinci schopnost pomocí sociální kognice odhalit manipulaci v chování ostatních nebo ji naopak využívat ke svému prospěchu.

Prostřednictvím poměru mezi neokortexem a ostatními strukturami mozku byla podpořena hypotéza sociálního mozku. Tento poměr pozitivně koreluje s velikostí skupiny (respektive s komplexností sociálních vztahů) u primátů (např. šimpanzi (*Pan*) a gorily (*Gorilla*)). Komplexnost vztahů v sociálních skupinách primátů tedy vede k rozvoji neokortexu. Jedním z vhodných indikátorů sociální complexity primátů je velikost sociální skupiny primátů. Zpravidla to bývá tak, že čím větší je skupina, tím více informací musí její členové zpracovávat a správně vyhodnocovat, ale toto tvrzení není vždy platné, viz sociální život orangutanů (*Pongo*) (Dunbar, 1992 a 1998). Obdobné funkce, jaké u primátů zastává neokortex a jeho významná část zvaná prefrontální kortex, u ptáků zřejmě zastává část mozku zvaná nidopallium (Obr. 4).



Obrázek 4: Prefrontální kortex primátů a nidopallium ptáků (pozměněno z Nieder, 2016).

Ačkoliv se ptačí mozek liší od mozku savců stavbou i velikostí, jeho kapacita pro zpracování informací není nikterak nižší, jak by se u menšího mozku mohlo předpokládat. Čeledi Corvidae a Psittacidae mají v porovnání s primáty nebo jinými čeleděmi ptáků mnohem větší podíl neuronů umístěných v plášti koncového mozku, který se nazývá pallium. Studie u nich prokázaly obdobné kognitivní dovednosti, kterými disponují primáty (Olkowicz *et al.*, 2016).

S rozvojem zobrazovacích metod jako jsou pozitronová emisní tomografie (PET), fotonová emisní tomografie (SPECT) nebo magnetická rezonance (MR) jsme nyní schopni se přiblížit k určení anatomické a funkční podstaty sociální kognice. Tyto zobrazovací metody jsou běžně používány u lidí. U zvířat se spíše využívají invazivní metody (Burns, 2006).

5.3 Sociální učení

Pojmem sociální učení rozumíme osvojování si komplexních vzorců chování a jednání. Sociální učení probíhá ve velké míře u mláďat, kdy se potomci nejčastěji pomocí nápodoby od svých rodičů učí různým dovednostem a návykům (Slagsvold a Wiebe, 2011). Mezi typy sociálního učení pozorovaného u zvířat řadíme např. imitaci (napodobování vzorců chování pouze na základě pozorování, též observační učení). Dále také kopírování („copying“), které se uplatňuje v recipročním altruismu, kdy jedinec kopíruje chování jiného jedince při vzájemné interakci atd. (Heyes, 1994).

Předpokládá se, že sociální učení se vyskytuje napříč všemi ptačími druhy. Prokazatelné je při hledání potravy, učení vokalizace, rozpoznání predátora či výběru partnera (Slagsvold a Wiebe, 2011).

5.4 Sociální chování

V poslední době můžeme pozorovat vzrůstající zájem o porozumění sociálnímu chování a kognice nejen savců, ale i ptáků. Chování je přímý nástroj, jakým jedinec odpovídá na prostředí, ve kterém žije. Behaviorální odpověď jedince na své životní prostředí je důležitá pro přežití i pro udržování homeostázy bez rozdílu, zda jedinec žije ve volné přírodě nebo je chovaný v laboratorních podmínkách (Speer, 2014). Nicméně živočichové v laboratorních podmínkách jsou vystaveni nepřírozenému životnímu prostředí a zároveň nejsou vystaveni riziku predace či nedostatku potravy jako živočichové ve volné přírodě, což může mít za následek změny v jejich chování. Při vyhodnocování experimentů je proto důležité zvažovat i tyto proměnné faktory, protože rozdílné podmínky života ve volné přírodě nebo v laboratorním prostředí mohou mít zásadní vliv na projevy sociálního chování jedince.

Rozlišujeme dvě obecné funkční kategorie ptačího chování: „self-maintenance behaviours“ a sociální chování. „Self-maintenance behaviours“ má za cíl vykonávat specifické úkoly k udržení fyzické kondice individua. Mezi tyto úkoly řadíme péči o peří, krmení, lokomoci, antipredační chování apod. Sociální chování umožňuje přenos informací, kooperaci, zprostředkovává komunikaci mezi individui, ale také zvířatům poskytuje schopnost manipulovat s ostatními nebo manipulaci odhalovat (Speer, 2014).

V kontextu studia sociálního chování ptáků bych ráda uvedla dva důležité autory, kteří se zabývají kognicí u ptáků. Nicola S. Clayton, na jejíž články se tato práce dále odkazuje, se věnuje oboru nazývanému se komparativní kognice. Rozpracovává téma ptačí kognice v kontextu sociálního chování. Oproti tomu neurovědec Onur Güntürkün se zabývá kognicí u ptáků v rámci neuroanatomie ptačího mozku. Ve svých studiích pojednává o konvergentní evoluci kognice a mozku u ptáků a savců. Přestože mozky těchto dvou tříd živočichů jsou neuroanatomicky rozdílné, konvergentní evoluce těchto struktur vedla k podobným funkčním vlastnostem. Savčí i ptačí mozek je vyvinut tak, aby poskytl anatomický základ pro rozvoj vyšších kognitivních funkcí. Mezi takové funkce řadíme pochopení stálosti objektu, schopnost pozdržet vlastní uspokojení potřeb, mentální cestování časem, analogické uvažování, rozpoznání sebe samotného v zrcadle, teorii mysli a vokální učení (Güntürkün a Bugnyar, 2016). V této práci se dále zabývám jen těmi vyššími kognitivními funkcemi, které přímo souvisejí se sociálním chováním ptáků. Následující pojmy vztahující se k sociálnímu chování jsou děleny z hlediska evolučního přínosu pro dané druhy.

5.4.1 Kooperace

Kooperace je komplikovaný fenomén pozorovaný u různých živočišných druhů (např. ptáků, subhumánních primátů, psovitých šelem) při laboratorních studiích nebo v jejich přirozeném prostředí. Tlak vedoucí ke vzniku sociální inteligence u primátů, je podobný tomu, který umožnil vznik komplexních kognitivních schopností u některých ptačích druhů. Jedná se o čeledi Corvidae a Psittacidae. Ve volné přírodě můžeme u papoušků pozorovat kooperaci v rámci rodičovské péče, která je biparentální, nebo při mobbingu (antipredační strategie, při níž ohrožovaní jedinci útočí na predátora, aby např. ochránili mláďata) (De Waal a Suchak, 2010; Péron *et al.*, 2010).

Kooperaci není snadné definovat, ale v zásadě se jedná o všechny interakce nebo série interakcí, jejichž výsledkem je, že spolupracující jedinci nabydou nějaký zisk (Noë, 2006). Kooperace mezi jedinci je zajišťována buďto přímým ziskem obou jedinců, nebo u alespoň jednoho z nich negativně, tj. tresty, sankcemi atd. (Brosnan a Bshary, 2010). Příkladem může být projev chování havrana polního (*Corvus frugilegus*) během experimentu, při kterém ptáci kooperaovali taháním za provázek, aby oba získali přístup k odměně v podobě potravy (Seed *et al.*, 2008). Při kooperačních experimentech mohou zvířata interagovat s přístrojem, s jedinci stejného druhu nebo s jedinci jiného druhu, jako např. s lidmi.

5.4.2 Helping

V ornitologii je helping pojem, který značí pomáhání příbuzných jedinců při péči o potomstvo v hnízdě. Pomocí helpingu se zvyšuje šance na přežití příbuzných jedinců helpera, tzn. šíří se i geny helpera a tím přináší užitek i sobě (Brosnan a Bshary, 2010). Helpři se vyskytují např. u vrány černé (*Corvus corone corone*). Potomkům svých příbuzných přinášejí do hnízda kořist a vyčkávají, až mláďata projeví pocit nasycení a teprve poté se sami nakrmí (Canestrari *et al.*, 2004).

5.4.3 Altruistické chování

Rozlišujeme několik typů altruistického chování. Speciálním případem příbuzenského altruismu je chování, které zvyšuje fitness příbuzných jedinců a u kterého dochází k pozitivní selekci, pokud zvyšuje inkluzivní fitness aktéra. (Brosnan a Bshary, 2010). Dále rozlišujeme reciproční altruismus, který zvyšuje fitness příjemců nejen příbuzných (Trivers, 2016) atd. Altruismus byl studován např. u strnadce skvrnitého (*Passerculus sandwichensis*) (Weatherhead a Robertson, 1980). Projevoval se poplašným voláním

varujícím sousedící hnízda před přibližujícím se nebezpečím (experimentátoři přibližující se k hnízdům). Nicméně poplašné volání u ptáků je různými autory vykládáno rozdílně, v tomto případě jej však autoři vykládají jako projev altruistického chování.

5.4.4 Podvádění

Chování, které zvýší okamžitý zisk jednajícího individua a sníží okamžitý zisk podvedeného jedince. Podvádění rozeznáme od klamání tím, že při klamání dochází k manipulaci partnera (Brosnan a Bshary, 2010). Manipulace zahrnuje chybnou interpretaci situace vlivem chování manipulátora (Whiten a Byrne, 1988). Podvádění a klamání může, ale nemusí probíhat současně. Za podvádění lze označit chování pozorované u ořešníka amerického (*Nucifraga columbiana*). Jednalo se o podvedení jedince, který si ukrýval svou potravu. Jiný jedinec jej pozoroval a v nestřeženém okamžiku skrytou potravu odhalil a ukradl (Vander Wall, 1982).

5.4.5 Zlovolné chování

Zlovolné chování je založeno na motivaci někoho poškodit, aniž by aktér předpokládal zvýšení vlastní fitness (Brosnan a Bshary, 2010). Z laboratorního prostředí mohu uvést příklad záškodnického chování, jež jsem pozorovala mezi papoušky šedými. Během doby, kdy byli všichni papoušci puštěni z klecí, vlezl jeden z papoušků do klece jiného papouška, k němuž se mimo jiné choval agresivně, a začal mu vyhazovat jídlo z misek na podlahu. Z takového chování neměl žádný prospěch, pouze docílil toho, že by poškozený papoušek v případě mé nepozornosti přišel o velký podíl svého denního příjmu potravy. Nicméně tento příklad jsem uvedla na základě vlastního pozorování a mé vlastní interpretace.

Při vytváření kooperačních experimentů může v závěru docházet k diskutabilním výsledkům v případě, že experimentátoři opomenou některé důležité faktory, které mohou ovlivňovat interakce mezi zvířaty. Jedná se např. o konflikty v dělení investic a zisku mezi zvířaty, vliv na aspekty dlouhodobých vztahů, komunikaci mezi spolupracujícími partnery atd. (Noë, 2006).

6 Metody testování sociální kognice

Až do poloviny 70. let minulého století vědci studovali z ptačí říše především holuby ve Skinnerových boxech. Tito ptáci se se svými schopnostmi jeví jako daleko horší než savci ([Premack, 1978]; Pepperberg, 1990). Tyto výsledky byly prezentovány jako schopnosti všech ptačích druhů navzdory důkazům svědčícím o tom, že některé druhy

ptáků by mohly vykazovat více kognitivních a komunikačních dovedností ([Koehler, 1953]; Pepperberg, 1990). To se v následujících letech změnilo a zejména v posledních letech vzrostl zájem o studium kognitivních dovedností ptáků. Pro více informací o historii studia ptačí kognice odkazují na článek ornitologa Roberta Ricklefse (2004).

Obzvláště vokalizační plasticita papoušků z nich dělá vhodné kandidáty pro hodnocení inteligence pomocí vnitrodruhové komunikace (Pepperberg, 1981). Prostřednictvím vnitrodruhové komunikace se pro jedince snižuje riziko mylných interpretací projevů chování ostatních zvířat (Menzel a Juno, 1985). Rozsah práce mi bohužel nedovoluje se zaměřit i na vokalizační experimenty.

Jednotlivé metodiky testování sociální kognice jsem se ve své bakalářské práci dále pokusila roztrždit dle toho, zda mezi jedinci proběhla 1) kooperace, 2) kompetice nebo 3) podvádění a klamání.

6.1 Kooperační experimenty

6.1.1 Řešení problémů pomocí kooperace

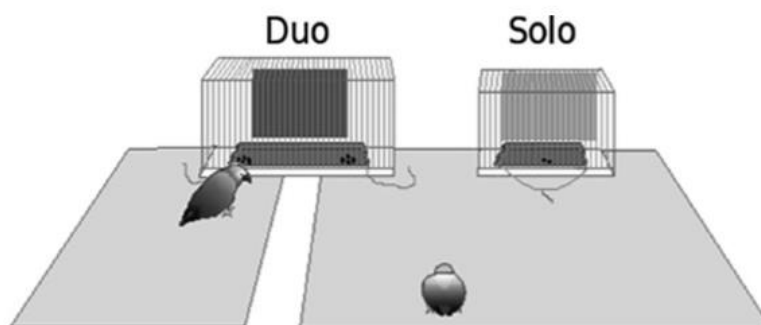
K tomuto typu úloh se používají experimentální aparatury. Aparatura by měla být nejprve ptákům představena a je zapotřebí s ní všechny jedince seznámit.

6.1.1.1 Čeleď papouškovití (Psittacidae)

a) Řešení problémů pomocí kooperace bylo testováno u papouška šedého (*Psittacus erithacus*) (Péron *et al.*, 2011). Studie sestávala ze čtyř experimentů.

V rámci Experimentu 1 papoušci přitahovali potravu za pomoci provázku. Potrava byla umístěna na plošině mimo dosah ptáků. Aby dosáhli na návnadu, museli spolupracovat a tahat za provázek zároveň. Výsledkem Experimentu 1 byl pokles solitérních akcí a nárůst simultánních tahů za provázek.

Během Experimentu 2 byl jeden pták umístěn před aparaturu a za několik sekund poté i jeho partner. Testovaní jedinci si vyzkoušeli obě pořadí a spolupracovali ve většině pokusů.



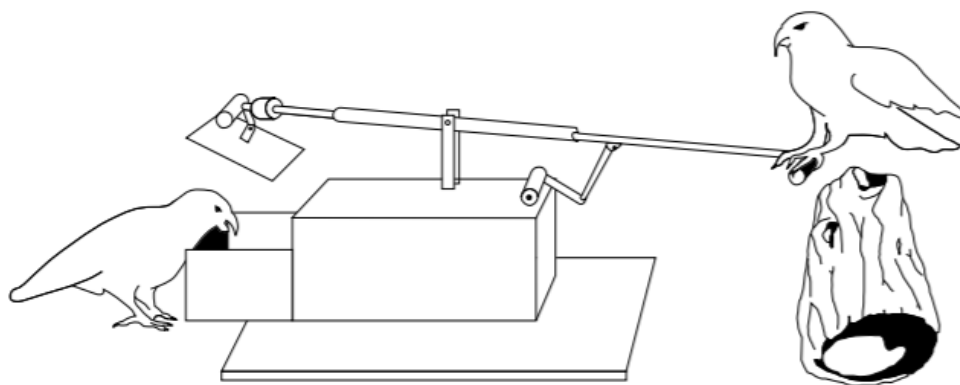
Obrázek 5: Aparatury „Duo“ a „Solo“ (převzato z Péron *et al.*, 2011).

Při Experimentu 3 si jedinci mohli volit mezi dvěma aparaturami (Obr. 5). Aparatura „Duo“ nabízela jídlo pro oba papoušky, a navíc ho bylo na jedince dvakrát více než v aparatuře „Solo“, kde odměnu získal pouze jeden papoušek. Účelem většího množství jídla na jedince v aparatuře „Duo“ bylo udělat kooperaci pro papoušky atraktivnější. Ptáci byli, vzhledem k různým barvám a velikostem aparatury, schopni rozlišovat aparatury i z větší vzdálenosti. Každý papoušek byl testován alternativně s partnerem i bez partnera. Ve výsledcích Experimentu 3 jsou patrné odlišné motivace jedinců při testování s různými partnery. Např. samice volila aparaturu „Duo“ pouze s jedním ze samců. Samec, se kterým samice kooperovala, volil mezi aparaturami náhodně, kdežto samec, s kterým samice nekooperovala, zvolil vždy aparaturu „Solo“.

V Experimentu 4 byla využita pouze aparatura „Solo“, ke které byla přidána páčka připojená k bidlu. To dovolovalo, aby partner přisunul plošinu s jídlem k sobě anebo k partnerovi. Ptáci mohli také zatáhnout za provázek, což však znamenalo, že plošina s jídlem zůstane zablokovaná páčkou. Ptáci kooperovali ve většině pokusů.

Pomocí této studie experimentátoři prokázali, že papoušek šedý (*Psittacus erithacus*) disponuje kooperativním chováním. Nicméně pozorovali, že na pravděpodobnost kooperace mají vliv sociální vazby a vztahy mezi papoušky.

b) Kooperace byla studována i u nestorů kea (Tebbich *et al.*, 1996). Papoušků bylo celkem sedm a byli testováni po dvojicích nebo ve skupinách. K získání odměny bylo zapotřebí společného úsilí všech jedinců nezávisle na přidělené roli, odměnu však ptáci získali pouze v jedné z rolí. Experiment byl koncipován tak, že jeden pták stlačil páčku dolů a umožnil tak tomu druhému vybrat odměnu v podobě potravy na druhé straně aparatury (Obr. 6).



Obrázek 6: Aparatura pro testování kooperace u papoušků nestorů kea (převzato z Tebbich et al., 1996).

Výsledky experimentu byly ovlivněny hierarchickým uspořádáním mezi ptáky, všichni ptáci si však vyzkoušeli obě role. Ve skupině získal odměnu vždy dominantní papoušek a páčku dolů stlačoval některý z nedominantních papoušků. Počet odměn jednotlivých papoušků, přestože následně jim byly role uměle přisuzovány bez ohledu na míru dominance, stoupal s vyšší pozicí v hierarchickém žebříčku. Dominantní ptáci v roli, kdy byli na straně odměňovaných, přiměli svým agresivním naléháním submisivní papoušky ke spolupráci spíše než naopak.

Výsledky další série experimentů vypadaly tak, že čtyři ze sedmi papoušků byli schopni získat svou odměnu opakovaně v pěti různých variacích dvojic. Rozdělení rolí bylo stejné jako u předchozího testu, s páčkou manipuloval submisivní papoušek a odměnu si vybíral dominantní jedinec. V případě, že jedinci u páčky přestávali spolupracovat a nejevili zájem o stlačování páčky dolů, projevovali se dominantní jedinci na druhé straně aparatury agresivně.

Při testování s jedním konkrétním partnerem se experimentátoři zaměřovali právě na agresivní chování, které dominantní jedinci projevili v předchozích testech. Ověřovali, zdali je ono agresivní chování nástrojem k vynucení spolupráce. Byly vybrány dvě dvojice. Experimentátoři porovnávali dvě situace a jejich pravděpodobnost a) pravděpodobnost pohybu z místa k páčce po zkušenosti s agresivním naléháním dominantního jedince a b) pravděpodobnost pohybu z místa k páčce bez předchozího naléhání. Oba podřízení papoušci stlačovali páčku častěji po agresivním naléhání dominantního partnera než před ním, takže se potvrdilo, že agresivní chování je pro tento experiment nástrojem k vynucení spolupráce.

V posledním testu dvojic se experimentátoři zabývali tím, zdali prohozené role dominantních/podřízených papoušků těchto dvou dvojic budou mít odlišné výsledky testů, zvláště po předešlém agresivním naléhání. V případě jedné dvojice převzal původně dominantní papoušek svou podřízenou roli při stlačování páčky a obráceně. Původně podřízený papoušek v roli odměňovaného jedince začal také naléhat na papouška, co měl stlačovat páčku, ale mnohem méně často, než tomu bylo při reverzním rozdělení rolí. Druhá dvojice byla při reverzním rozdělení rolí pasivní a neprojevila o aparaturu žádný zájem.

Autoři prokázali, že míra dominance u těchto papoušků a jejich místo v hierarchickém žebříčku ptáků alespoň částečně předurčila pravděpodobnost vzniku úspěšné kooperace. To znamená, že nedominantní papoušci častěji pomohli dominantním jedincům k sobeckému získání odměny. Dále také, že jsou nestoři kea schopni řešit problémy pomocí kooperativního chování. Ptáci se střídali v obou rolích, ale ochota řešit problémy pomocí spolupráce se odvíjela od personality papouška (dominantní/submisivní) ve vztahu k přidělené roli. Dominantní jedinci v podřízené roli spolupracovali méně často.

6.1.1.2 Čeled' krkavcovití (Corvidae)

a) U havrana polního (*Corvus frugilegus*) byla provedena studie kooperačního testu pomocí sdílení potravy neboli *food-sharing* testu (Seed *et al.*, 2008). Plošina s potravou byla umístěna mimo dosah dvojice ptáků. Aby dosáhli na návnadu, museli spolupracovat a přitáhnout si potravu za pomocí provázku. Fungovalo to pouze v případě, že oba jedinci tahali zároveň. Z vyhodnocených dat vyplývalo, že rozhodování jedinců ovlivňuje tolerance mezi členy dvojic. Ti, kteří se více tolerovali, kooperaovali úspěšněji. Toleranci mezi havrany autoři vyhodnocovali dle toho, zda jsou havrani schopni se společně nakrmit. Netolerantní jedinec se snažil získat veškerou potravu pouze pro sebe.

b) Vlivem sociálních vazeb a vztahů mezi ptáky se zabývala studie sledující výběr partnera ke společné kooperaci u krkavce velkého (*Corvus corax*) (Asakawa-Haas *et al.*, 2016). Bylo testováno 11 krkavců. Experiment byl koncipován tak, aby si ptáci mohli vybírat z různých jedinců, se kterými budou ochotni spolupracovat. Ptáci byli během testování ve svých domovských voliérách a komunikovali spolu přes pletivo. Jejich spolupráce spočívala ve společném simultánním tahání za provázek, prostřednictvím čehož získali oba ptáci odměnu.

Krkavci neprokázali preferenci pro spolupráci s jedinci příbuznými či nikoliv. Četnost úspěšného kooperativního chování se také výrazně nelišila mezi příbuznými či nepříbuznými jedinci. Výsledek studie reflektuje „fission-fusion“ strukturu společenství krkavců. Tzn., že sociální skupiny krkavců jsou ve volné přírodě nestálé, jejich členové se obměňují, a tak si krkavci nevytváří silná rodinná nebo partnerská pouta.

6.1.2 Studie zabývající se sdílením a reciprocitou

6.1.2.1 Čeleď papouškovití (Psittacidae)

a) Jedna ze studií sdílení a reciprocity byla provedena u papouška šedého (*Psittacus erithacus*) ve dvou experimentech (Péron *et al.*, 2013). V obou experimentech byli sledováni dva papoušci, kteří spolupracovali v páru a střídali se ve vybírání jednoho ze čtyř barevně odlišených kelímků s rozdílnými obsahy: kelímek prázdný (bez zisku, odměny), kelímek „sobecký“ (odměna jen pro jednoho, „pro sebe“), kelímek „sdílený“ (odměna pro oba) a kelímek „darující“ (poskytující odměnu pro toho druhého). Ptáci se naučili, že kooperace sdílením (sharing) vede k odměně partnera, což vede k vlastním malým ztrátám a že potenciální maximální celková odměna je závislá na reciprocitě.

V Experimentu 1 každý pták alternoval volby s jedinci stejného druhu. V Experimentu 2 každý pták alternoval se třemi lidmi s rozdílnými specifickými záměry (sobecký, darující a kopírující chování papouška). Ptáci se naučili tomu, že různé barvy kelímků reprezentují různé obsahy. Ve výsledku přestali volit kelímek bez odměny a kelímek s odměnou pro partnera. Preferovali kelímky s odměnou pro sebe nebo pro sebe i partnera. Dominantní papoušek měl tendenci ke sdílení (odměna pro oba dva papoušky), když volil jako první i druhý. Později volil spíše sobecky. Pouze dominantní jedinec byl ochoten sdílet odměnu, pokud volil jako druhý.

Protože mohl být Experiment 1 ovlivněn vztahem testovaných jedinců a dominancí, v Experimentu 2 měli papoušci lidské partnery. Sezení probíhala se třemi různými lidmi. Jeden člověk vždy volil odměnu pro sebe, druhý člověk volil odměnu pro papouška a třetí člověk vždy zkopíroval to, co udělal papoušek. Dominantnímu papouškovi byla přidělena sobecká osoba a nedominantnímu osoba nesobecká. Papoušci volby kopírovali. Volby obou papoušků byly konzistentní s jejich výsledky z Experimentu 1 (vyhýbali se kelímku bez odměny) a s volbami lidí. Přestože v Experimentu 2 nedominantní papoušek zvýšil počet voleb vedoucích ke sdílení odměny, jeho sobecké volby zůstaly relativně konstantní. Dominantní papoušek tíhl ke

sdílení odměny s člověkem, který byl také ochotný odměnu sdílet, a k sobeckosti v případě sobeckého člověka. V případě kopírování poklesla u dominantního papouška míra ochoty sdílení, častěji volil prázdný kelímek.

6.1.2.2 Čeleď krkavcovití (Corvidae)

a) Studie zabývající se recipročními interakcemi testovala u krkavce velkého (*Corvus corax*), zda si pamatuje a) kdo s ním v přechozí interakci kooperoval a kdo nikoliv, b) zkušenost z pozice pozorovatele, kdy pozoroval interakci dvou dalších jedinců a to, kdo kooperuje a kdo nikoliv (Müller *et al.*, 2017).

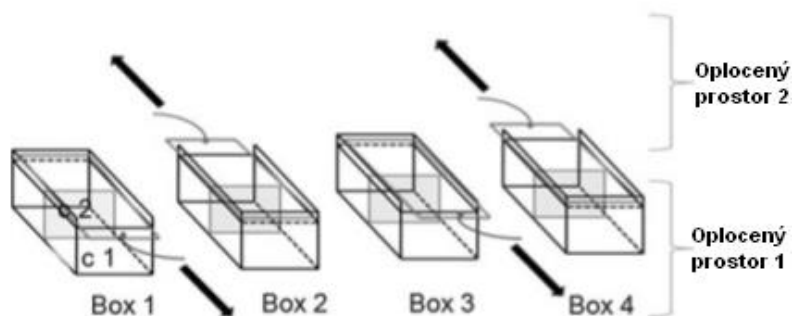
Testovalo se devět krkavců. Než experiment začal, byli ptáci trénováni k cílené výměně chleba za sýr. Sedm ptáků bylo již dříve trénováno k výměně jídla za žetony (Massen, Lambert, *et al.*, 2015).

Experiment byl koncipován tak, že na jedné straně voliéry vyčkával pták s chlebem a na druhé straně voliéry seděli tři experimentátoři („spravedlivý“, „nespravedlivý“ a kontrolní). Pták si vybíral, se kterým člověkem se pokusí směnit chléb za sýr. Všichni tři experimentátoři ptáka pobízeli k výměně tak, že předložili prázdnou pravou dlaň a levou dlaň se sýrem před sebe. „Spravedlivý“ experimentátor vyměnil chléb za sýr, „nespravedlivý“ experimentátor si vzal chléb a sýr snědl. Kontrolní experimentátor ptákům vracel chléb nazpět. Výsledky ukázaly, že ptáci mnohem častěji volili směnu se „spravedlivým“ experimentátorem než „nespravedlivým“. Experimentátoři zaznamenali rozdíly mezi volbami ptáků, kteří ihned kooperovali, a ptáků, kteří směny absolvovali až po pozorování směn jiných jedinců. Pouze ptáci, kteří sami směňovali ihned, si zapamatovali rozdílnou ochotu spolupracovat jednotlivých experimentátorů.

Výsledky tedy ukázaly, že krkavci jsou schopni si po jedné řadě interakcí zapamatovat, s kým se v budoucnu vyplatí spolupracovat, pokud se směny sami účastnili a pouze ji nepozorovali. Tuto informaci si dokáží ve své paměti uchovat přibližně až po dobu jednoho měsíce.

b) V dalším experimentu zabývajícím se sdílením mezi jedinci bylo testováno pět krkavců velkých (*Corvus corax*) (Di Lascio *et al.*, 2013). Čtyři ptáci tvořili sociální skupinu po tři roky, během kterých si mezi sebou vytvořili vztahy a utvořili dva páry. Poslední pták byl nepříbuzný a spárovaný s jinou samicí.

Aparatura sestávala ze čtyř dřevěných boxů. Boxy byly zavřené odnímatelným víkem z plexiskla, na kterém byl přidělaný provázek. Box se otevíral tak, že krkavec zatáhl za provázek, čímž se plexisklo posunulo (Obr. 7). Když jedinec víko z plexiskla odstranil, obě poloviny boxu a odměna v podobě potravy (sýry apod.) byly ptákům přístupné. Bylo však nemožné, aby se pták dostal k jídlu situovanému na straně jeho partnera.



Obrázek 7: Aparatura pro experimentální úlohy s *Corvus corax*. C1 a c2 značí dva přístupy do boxu pro dva různé ptáky. Do boxů byly umísťovány nebo odebírány odměny dle fáze experimentu (pozměněno dle Di Lascio et al., 2013).

Experiment byl rozdělen do pěti fází. V první fázi se krkavci naučili rozlišovat mezi prázdným boxem a boxem s odměnou. Ve druhé fázi se naučili, že odměna umístěná na straně partnera je pro ně nepřístupná. Ve třetí fázi se naučili, že existuje možnost preference boxů s větším množstvím jídla. Ptáci měli dvě možnosti volby: box s jednou odměnou jen pro jednoho na své straně, box naplněný třemi odměnami na straně partnera. Častěji volili 1 odměnu pro sebe a žádnou odměnu pro partnera než žádnou odměnu pro sebe a 3 odměny pro partnera. Fáze 1, 2, 3 byly kontrolní.

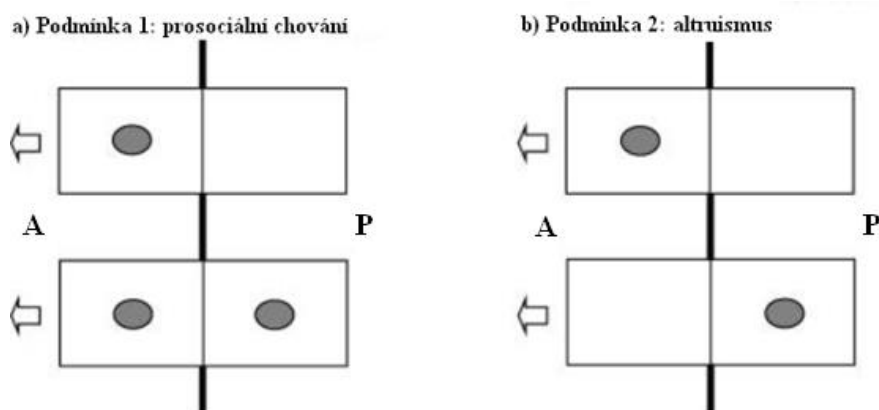
Ve čtvrté fázi byli krkavci testováni za dvou podmínek: a) s jiným krkavcem prezentovaným na druhé straně oplocení, kde mohl aktér umožnit příjemci přístup k odměnám, nebo b) bez partnera. Ptáci byli konfrontováni se dvěma možnostmi volby: box naplněný na straně aktéra i příjemce a box naplněný jen na straně aktéra. Polovina pokusů probíhala pod podmínkou a) a polovina pod podmínkou b). Ptáci měli po dobu všech pokusů stejné role v rámci dvojic (aktér a příjemce). Pták 1 byl testován se dvěma dalšími jedinci, aby se zjistilo, zda jeho ochota spolupracovat závisí na individuálním jedinci, se kterým interaguje. V této fázi se neprokázal rozdíl ve volbách krkavců v přítomnosti a nepřítomnosti partnera. Žádný z nich nezvolil možnost odměny pro oba

(1/1) signifikantně častěji v přítomnosti partnera, než když na druhé straně neměl žádného příjemce.

V poslední páté fázi byly možnosti volby stejné jako ve čtvrté fázi s tím rozdílem, že boxy přístupné z příjemcovy strany byly naplněny odměnami a příjemce měl stejné dvě možnosti jako aktér. Příjemce byl tentokrát člověk, který se přizpůsoboval strategii krkavců. Krkavci neprokázali signifikantní preference mezi dvěma možnostmi (1/1 nebo 1/0).

Výsledky experimentu s *Corvus corax* jsou v souladu s hypotézou, která tvrdí, že kompetice o potravu vede k potlačení prosociálního chování.

c) Prosociální chování bylo testováno také u kavky obecné (*Corvus monedula*) (Schwab *et al.*, 2012). Cílem studie bylo zjistit, zdali u kavky ochotu kooperovat podmiňuje interagující jedinec. Příjemci byli sourozenci testovaných ptáků a ptáci nepříbuzní. Do experimentu bylo zapojeno sedm ptáků. Pro vytvoření podmínek k testování experimentátoři použili boxy. Každý box byl rozdělen do dvou částí, z nichž byla jedna přístupná aktérovi a druhá část byla přístupná příjemci. Aktér mohl volit jeden ze dvou boxů jak při testování a) prosociálního chování, tak i b) altruismu (Obr. 8).



Obrázek 8: Boxy s odměnou pro testování a) prosociálního chování, b) altruismu. A: strana boxu přístupná aktérovi; P: strana boxu přístupná příjemci (pozměněno dle Schwab *et al.*, 2012).

Při testování prosociálního chování mohl aktér volit mezi boxem s odměnou pro sebe i příjemce (1/1) a boxem, v němž se nacházela odměna pouze pro něho samotného (1/0). Při testování altruismu byla v jednom boxu odměna pouze na straně aktéra (1/0) a v druhém boxu byla odměna pouze na straně příjemce (0/1). Během testování obou podmínek interagovali aktéři s kavkami příbuznými i nepříbuznými.

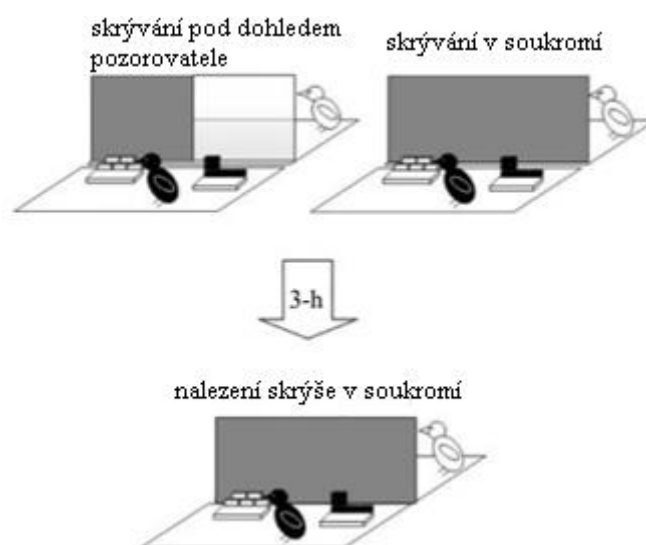
Kavky, které byly nejprve v pozici aktérů, preferovaly sobeckou volbu (1/0) před volbou odměny pro obě strany (1/1). Na druhou stranu se míra jejich prosociálních voleb zvýšila, když příjemce na aktéra svými projevy naléhal. Kavky, které byly nejprve v pozici příjemce, později v pozici aktéra volily převážně odměnu pro obě strany (1/1). Výsledky tedy ovlivnila role (aktéra nebo příjemce), v jaké byl jedinec na počátku experimentu. U samic se prosociální chování projevilo častěji než u samců. Při testování altruismu aktéři, kteří byli nejprve příjemci, kooperovali více s jedincem opačného pohlaví. Altruistické chování (0/1) bylo časté při testování dvojic s rozdílným pohlavím. Ukázalo se, že příjemce ovlivňuje aktérovu ochotu kooperovat nebo se chovat altruisticky.

6.2 Kompetiční experimenty

6.2.1 Studie zabývající se strategiemi ptáků ukrývajících si potravu

6.2.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae)

a) Studie zabývající se strategií ptáků ukrývajících si potravu (*food-storing birds*) byla prováděna u sojky západní (*Aphelocoma californica*) (Clayton *et al.*, 2007). Ze všech strategií ptáků skrývajících svou potravu před zloději (tzv. „skrývačů“), je patrné, že se snaží, aby případný zloděj obdržel co nejméně vizuálních vodítek o tom, kde by se skrytá potrava mohla nacházet. Pozorovatel byl umístěn proti kleci skrývače tak, aby jej mohl snadno pozorovat. Ptáci měli možnost si svou potravu skrýt za dvou podmínek a) pod dohledem pozorovatele b) v soukromí (Obr. 10).



Obrázek 10: Design studie strategií ptáků skrývajících svou potravu (pozměněno dle Clayton *et al.*, 2007).

Výsledky ukázaly, že skrývač v přítomnosti pozorovatele preferoval ukrytí potravy za bariéru tak, aby byl z dohledu pozorovatele. V případě, že si skrývač svou potravu ukrýval v soukromí bez pozorovatele, uschování za bariéru nepreferoval.

Dále autoři studovali, zda je skrývač schopen rozlišovat mezi vlastní a cizí vizuální perspektivou a rozpoznat tak možné stupně vizuálního přístupu pozorovatele (*The „out of sight, out of mind“ hypothesis*). K vypořádání, jestli skrývač využije stranu, která bude pro pozorovatele špatně viditelná, byla jedna strana skrýše stinná a druhá strana byla osvětlená. Design experimentu vypadal jako na Obr. 10 s tím rozdílem, že k jednomu ze dvou tácků pro skrytí potravy byla umístěna lampa, která zajišťovala přímé osvětlení. Druhý tácek byl ve stínu. Skrývač preferoval stinnou stranu, čímž případnému zloději redukoval množství vizuálních informací o skryté potravě. V případě přítomnosti pozorovatele byla míra preferencí pro stinnou stranu ještě vyšší.

V dalším experimentu autoři zkoumali využití vzdálenosti jako ochranné strategie. Ptáci měli pro své skrýše k dispozici dva tácky. Jeden z tácků byl blíže ke kleci pozorovatele než ten druhý. Experiment byl prováděn za již zmíněných podmínek. Ptáci pro skrytí potravy preferovali v přítomnosti pozorovatele tácek, který byl od pozorovatele vzdálenější. V nepřítomnosti pozorovatele byly volby ptáků vyrovnané.

Strategii ochrany skrývané potravy může také ovlivňovat dominance konkurenta. Zpravidla dominantní ptáci jsou schopni ubránit svou potravu v přímé konfrontaci se zlodějem. Aby skrývači minimalizovali riziko agresivní interakce se zlodějem, při které by riskovali vážné zranění nebo smrt, využívají protektivní strategie. Protektivní chování ptáků je tedy mj. ovlivňováno vztahem mezi skrývačem a pozorovatelem. Z důvodu ověření hypotézy vlivu dominance, byl proveden experiment (Emery a Clayton, 2007), ve kterém byl skrývač pozorován jeho partnerem, dominantním či nedominantním ptákem nebo nebyl pozorován nikým. Design experimentu se jinak nelišil od těch předešlých. V soukromí byly volby lokací skrýší vyrovnané. Přítomnost svého sexuálního partnera skrývač nevnímal jako hrozbu, a tak byly jeho volby rovněž vyrovnané. V případě dominantního i nedominantního jedince volil skrývač k ukrytí své potravy častěji vzdálenější tácek.

Dále se experimentátoři zaměřili na to, jak může probíhat strategie na ochranu potravy potom, co pozorovatel objevil skrýš. Experimentátoři předpokládali, že skrývač svou potravu přemístil do jiného úkrytu, když pozorovatel spatřil úkryt. Pomocí této

strategie skrývač sníží riziko krádeže potravy, protože pokud se pozorovatel bude spoléhat na svou paměť, bude při krádeži neúspěšný. V přirozených podmínkách ptáci zpravidla nemívají možnost ukrytí potravy v soukromí jako v předchozích experimentech, takže byla studována hypotéza, zdali si pamatují pozorovatele, který je při ukrývání potravy na dané místo sledoval. Bylo prokázáno, že jsou vnímaví vůči tomu, jaký pozorovatel viděl jejich skrýš, protože v přítomnosti pozorovatele, který během předešlých pokusů viděl umístění potravy, ji opakovaně měnili. Mimo jiné se při rozhodování, zda skrýš změnit nebo ne, rozhodovali i na základě pozorování chování testovaných pozorovatelů. Při opětovném ukrývání potravy do nových skrýší byla zkušenost ptáků považována za neméně důležitou. Ptáci, kteří měli zkušenost se zloději, hledali nové skrýše velmi často, kdežto ptáci bez zkušenosti se zloději své skrýše i přes jejich odhalení neměnili.

Z experimentů je zřejmé, že ptáci byli schopni pro své skrýše využívat variability okolního prostředí, přičemž se prokázalo, že se snaží potenciálnímu pozorovateli redukovat množství informací o skrýši. V konečném výsledku studie experimentátoři prokázali, že zástupci čeledi Corvidae jsou schopni porozumět vzorům chování ostatních jedinců na základě analogií svých vlastních zkušeností (Clayton *et al.*, 2007). Jedná se o prvky komplexní sociální kognice, které se během evoluce nezávisle vyvinuly také u primátů (Emery a Clayton, 2007).

b) Novější studie zabývající se strategiemi ptáků ukrývajících svou potravu prováděná u sojky západní (*Aphelocoma californica*) ověřovala hypotézu, že by strategie těchto ptáků mohly být ovlivňovány předchozí zkušeností s vlastním okrádáním druhých (Dally *et al.*, 2010). To znamená, že jsou ptáci schopni mentální simulace situace z jiného nežli svého úhlu pohledu na věc, tudíž u nich v praxi funguje teorie mysli. Tato studie byla koncipována podobně jako předchozí, přibyla však další podmínka, při které ptáci ukrývali svou potravu před zrcadlem a pozorovali přitom tak svůj obraz. Tato podmínka sloužila ke kontrole, zdali jsou ptáci schopni rozlišit svůj odraz v zrcadle od skutečného pozorovatele. Ve výsledku bylo prokázáno, že ptáci hledají nové skrýše pro svou potravu nejčastěji, pokud je sleduje skutečný pozorovatel. V případě vlastního odrazu v zrcadle potravu přemísťovali méně často, ale v případě naprostého soukromí téměř vůbec. Ve volné přírodě bývá pozice pozorovatele nepředvídatelná, proto se tento fakt experimentátoři pokusili nasimulovat v dalších testech.

Testy byly prováděny za dvou podmínek. První podmínka byla obdoba testů s bariérou, kdy je jeden z tácků na dohled pozorovatele a druhý nikoliv. V rámci druhé podmínky byla bariéra umístěna jen na pravou nebo levou stranu pozorovatelovy klece. Skrývači preferovali schovávání potravy v momentě, kdy byl pozorovatel mimo dohled. Stále ale experiment neprobíhal tak, jak by modelovaná situace vypadala ve volné přírodě, kdy má pozorovatel volný přístup ke skrývači. Experimentátoři proto umístili do každé voliéry sedm ptáků a spolu s nimi moučné červy. Dominantní ptáci využívali agrese k zastrašování zlodějů. Ptáci, kteří vůči sobě měli partnerský vztah, červy společně schovávali a přemísťovali. Navíc partneři agresivně bránili úlovek svého druha, čímž se prokázalo, že partneři těchto ptáků skutečně nevnímají jeden druhého jako ohrožení pro svou potravu.

c) Krkavci (*Corvus corax*) pátrají po potravě ve skupinách, nicméně i to má svá úskalí, protože poté o objevenou potravu často soupeří nebo vykrádají potravní skrýše ostatních krkavců. Bugnyar a Kotrschal se ve své studii (2002) zabývali taktikami krádeží a vlivem observačního učení na samotné taktiky. Experimentátoři ověřovali hypotézu, zda vykrádání skrýší u krkavců vychází ze zkušeností získaných sociálním učním a pozorováním krádeží ostatních. Byli testováni čtyři krkavci.

V první části testování byl experiment koncipován tak, aby se zjistilo, zda zloději odhalí skrýš s potravou s větší mírou přesnosti, když skrývače pozorují přímo při ukrývání potravy. Skrývač si uschoval svou potravu a ostatní jej pozorovali, nejprve pouze při manipulování s potravou, později až do fáze samotného skrývání potravy. Poté experimentátoři sledovali, jak pozorovatelé kradou potravu ze skrýší. Při fázi, kdy skrývač s jídlem pouze manipuloval, byli přítomni všichni, při uschovávání jen část z nich a při finální skrýši nebyl přítomen nikdo.

Výsledky ukázaly, že pozorovatelé odhalili pouze ty skrýše, u kterých spatřili skrývače při procesu ukrývání potravy. To prokázalo, že vizuální informace o skrýši a prostorová paměť jsou pro úspěšnou loupež nepostradatelné. Další fáze experimentu se zabývala manipulací pozornosti druhých jedinců, a proto ji popisují dále v manipulačních experimentech.

d) Další studie sledující skrývání potravy u krkavců velkých (*Corvus corax*) se zabývala vlivem konkurentů na samotné ukrývání (Heinrich a Pepper, 1998). V rámci

studie proběhlo několik experimentů v rozsáhlém komplexu voliér. Byli testováni čtyři krkavci.

Experiment 1 se zabýval tím, zdali by mohl být proces skrývání ovlivněn přítomností potenciálních konkurentů, a tedy případnou krádeží potravy. Proces skrývání potravy probíhal nejprve u všech čtyř jedinců současně a poté soliterně. Během soliterního skrývání byli ostatní jedinci ve vedlejší voliére, do které měl skrývač přístup. V praxi to vypadalo tak, že na začátku každého pokusu bylo na zem položeno 15 menších kousků mraženého masa a jeden několikanásobně větší. Všechny kousky masa byly dost velké na to, aby to ptákovi zabránilo v okamžitém polknutí masa, a tak musel volit mezi uschováním masa anebo jeho natrháním, aby jej následně mohl pozřít. Kousků masa bylo tolik, aby se všech nemohl zmocnit pouze jeden pták. V okamžiku, kdy bylo maso připravené, ptáci slétli na zem a začali o kousky masa soupeřit a skrývat je. Bylo zaznamenáváno časové rozmezí mezi každým novým skrýváním potravy. Když měli ptáci k dispozici menší kousky masa, započal první proces skrývání dříve než v případě jednoho velkého kousku masa, a to za obou podmínek, kdy skrývali všichni současně anebo samostatně. Rychleji ptáci začali hledat skrýše, když byli přítomni i ostatní jedinci. Přítomnost ostatních ptáků také ovlivnila kvalitu skrýší a jejich úspěšnost. Dále také v přítomnosti ostatních ptáci využívali k ukrývání dostupné přidružené voliéry, vyhýbali se skrývání v původní voliére, ve které jim bylo maso poskytnuto.

Experiment 2 ověřoval, zda jsou krkavci schopni nalézt skrýše, které udělali oni sami nebo jiný jedinec, s různými časovými odstupy od vytvoření skrýše. Bylo testováno 10 krkavců. Testování probíhalo současně u dvou až čtyř krkavců a porovnávalo se objevování skrýší ostatních ptáků a skrýší vlastních. Výsledky experimentu byly takové, že ptáci neodhalili žádnou ze 40 skrýší, které byly uměle vytvořeny experimentátory. Odhalili však nějaké své vlastní skrýše nebo skrýše ostatních ptáků. Z 85 skrýší jich den poté objevili 58 (68% úspěšnost). 15 z těchto objevených skrýší bylo objeveno jiným ptákem než tím, který skrýš vytvořil a byl přítomen při skrývání. Dále byla z 13 skrýší, ke kterým byli ptáci vpuštěni po 28 dnech, objevena pouze jedna z nich. Po 14 nebo 28 dnech neobjevil žádný z ptáků skrýš jiného ptáka, pouze svou, jestli vůbec nějakou objevil.

Experiment 3 se zaměřoval na to, zda krkavci pozorují ostatní jedince při vytváření svých skrýší. Experiment 3 byl prováděn v rámci Experimentu 2. Ke čtyřem

krkavcům byl do voliéry umístěn jedinec odchycený z volné přírody. Všichni tito krkavci pozorovali skrývače z Experimentu 2 při schovávání potravy. Po prvním pozorování odhalil divoký krkavec téměř polovinu skrýší. V následujících dnech tento krkavec již nemohl odhalovat další skrýše, protože byl soustavně napadán domovskými krkavci.

Výsledky všech tří experimentů prokázaly, že krkavci využívají prostorovou paměť k zapamatování lokací skrýší vlastních i skrýší ostatních ptáků. Dále je prokazatelné, že krkavci potravu skrývají mnohem rychleji, když čelí konkurentům, než když své skrýše vytváří soliterně.

e) Studie u krkavce velkého (*Corvus corax*) se zabývala hypotézou, zda jsou krkavci schopni přisuzovat ostatním jedincům mentální stavy (Bugnyar a Heinrich, 2005). Konkrétně se jednalo o to, zda jsou schopni určit, jestli ostatní jedinci, jakožto potenciální konkurenti, vědí o lokaci jejich skrýše s potravou či nikoliv. Studie se zaměřovala na interakce mezi skrývači a potenciálními zloději a byla rozdělena na dva experimenty. Experiment 1 se hypotézou zabýval z hlediska skrývače, Experiment 2 z hlediska potenciálního zloděje. Bylo testováno sedm krkavců.

Před zahájením Experimentu 1 si skrývači ukryli svou potravu v rámci komplexu voliér. Během experimentu mohli znovunalezat své skrýše za několika podmínek a) v soukromí, b) v přítomnosti konkurenta, který je však v rámci hierarchického postavení na nižším stupni než skrývač a pozoroval proces samotného skrývání, c) v přítomnosti konkurenta, který je v rámci hierarchického postavení na nižším stupni než skrývač a nepozoroval proces samotného skrývání. Voliéra byla rozdělena na tři části. Mezi dřevěnými stěnami jedné z nich byla zabudována okna se závěsy, takže bylo možné manipulovat s vizuálním přístupem z jedné části do druhé atd.

Každé testování sestávalo z procesu ukrývání potravy (tři kousky masa) a jejího následného znovuzískání. Během každého procesu skrývání byl přítomen jeden pozorovatel a jeden krkavec, který přes vizuální bariéru proces skrývání pozorovat nemohl. Pokus vypadal tak, že skrývač svou potravu ukryl a po několika minutách ji hledal. Hledání potravy probíhalo za již zmíněných tří podmínek. Podmínky se během experimentu střídaly v náhodném pořadí. Jak experimentátoři předpokládali, skrývači si vybírali svou skrytou potravu ze skrýší ve větší míře v přítomnosti konkurenta, který mohl pozorovat celý proces skrývání, čímž získal informace o umístění potravy. Tím, že si skrývači svou potravu vybrali, zabránili jejímu ukradení. Pták, který proces skrývání

nepozoroval, nebyl pro skrývače hrozbou. Dále hledali skrýše pozorovatelé v případě, že k nim byli umístěni ptáci, kteří lokaci skrýše neznali, tzn. nepozorovali skrývače při ukrývání potravy. V případě, že k nim experimentátoři přidali i skrývače, aktivita pozorovatelů a těch, co nepozorovali, se nelišila. Výsledky Experimentu 1 ukázaly, že krkavci odkrývají své skrýše v závislosti na tom, zda přítomní jedinci mohli pozorovat proces skrývání či nikoliv.

V rámci Experimentu 2 autoři ověřovali hypotézu, zda si krkavci uvědomují, co druzí jedinci vidí a co nikoliv. Experimentátoři se zaměřili na interakce mezi potenciálními zloději. Předpokládali, že taktika zlodějů se bude lišit v závislosti na tom, jestli ostatní potenciální zloději měli možnost spatřit proces ukrývání potravy. Následkem toho by mohli skrýše odhalit a potravu ukrást nebo je naopak ignorovat. Potenciální zloději mohli proces skrývání pozorovat za tří podmínek a) v soukromí, b) v přítomnosti dalšího pozorovatele, c) v přítomnosti krkavce, který proces skrývání pozorovat nemohl. Během skrývání skrývač viděl na všechny své pozorovatele, i na krkavce, kteří jej pozorovat nemohli. Tím se kontrolovala možnost, zdali pozorovatel při odhalování/ignorování skrýší jedná na základě vlastní vzpomínky z procesu skrývání. Během krádeží se experimentátoři zaměřovali na to, jaký krkavec se ke skrýši začal přibližovat jako první, jaký krkavec byl u skrýše jako první a jaký krkavec získal skrytou potravu. Testování probíhalo jako v Experimentu 1.

V porovnání s odhalováním skrýší v soukromí, potenciální zloději v přítomnosti dominantních krkavců, kteří nepozorovali proces skrývání, samotné odhalení skrýší velmi oddalovali a zdráhali se. Ale v přítomnosti potenciálního zloděje, po jehož boku pozorovali proces ukrývání potravy, šli přímo pro skrytou potravu. Krádež častěji zahajoval submisivní jedinec. Většinou však byl dominantním jedincem dohnán a předstihnut. Výsledky ukázaly, že krkavci posuzují své konkurenty v závislosti na tom, zda viděli místo, kde je skrýš s potravou či nikoliv. V případě, že konkurenti znali umístění skrýše s potravou, krkavci si pro ni šli přímo. Pokud konkurenti umístění skrýše s potravou neznali, o kořist se neobávali a její odhalení bez obav pozdrželi. Vliv na toto rozhodování měla také míra dominance jednotlivých krkavců.

Studie prokázala, že krkavci jsou schopni regulovat projevy svého chování na základě chování svých konkurentů a rizika, jaké pro jejich kořist představují.

f) Studie sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus*) se zabývala sociálním aspektem skrývání potravy a jejího nacházení (Balda a Bednekoff, 1996). Studie byla rozdělena na tři experimenty. Před zahájením experimentů experimentátoři provedli pokusy ke zjištění dominance u ptáků. Bylo testováno 12 jedinců.

Během Experimentu 1 byli ptáci testováni za tří podmínek a) o samotě, b) v páru s dominantním jedincem, c) v páru se submisivním jedincem. Některé díry v zemi byly zasypány pískem, většina děr byla zakryta špunty ze dřeva. U skrýší byly vizuální podněty pro lepší prostorové rozpoznávání. Tyto podněty měly ptákům usnadnit lokalizování umístění skrýší. Když bylo vše takto připraveno, ptákům bylo umožněno skrývat si svou potravu za tří již zmíněných podmínek. V rámci všech podmínek ptáci odkrývali své skrýše o týden později pouze o samotě.

Vliv sociálního aspektu na chování ptáků byl prošetřován tím, že pták mohl skrývat potravu sám anebo s dalším jedincem. Během skrývání v páru bylo zřetelné, který z ptáků je dominantní, nejen z hlediska dominantních postojů a projevů, ale také z větší míry agresivních interakcí. Konečné výsledky této studie ukázaly, že socialita a hierarchické postavení ve skupině, nemají signifikantní efekt na projevy chování během skrývání potravy u sojky modré. Před zahájením skrývání snědly sojky více potravy o samotě než ve dvojici. V případě skrývání ve dvojici začal proces samotného skrývání mnohem dříve než o samotě, především tedy se submisivním jedincem. Sojky se vrátily k přesným umístěním skrýší, které samy vytvořily, v případě skrýší, které vytvořil jiný jedinec, přesné nebyly, ale i po týdnu si pamatovaly jejich přibližné umístění.

Experiment 2 sestával ze skrývání a odkrývání potravy. V první fázi se pozorovatel pouze díval na skrývače při skrývání semínek. Během druhé fáze byla semínka umístěna na stoličku, na jejímž vyvýšeném vrcholu byl pozorovatel, a tak se na skrývače při skrývání semínek díval z jiného úhlu pohledu než v první fázi. Díry využívané v první fázi byly ucpané. Den poté nastal proces odkrývání, kdy každý pták hledal potravu o samotě. Výsledky Experimentu 2 byly takové, že pozorovatelé nacházeli skrýše se semínky přesněji než samotní skrývači bez ohledu na to, z jakého úhlu pohledu proces skrývání pozorovali. To autoři vysvětlují přesnější detekcí skrýší s potravou u ptáků, kteří skrývání pozorovali z odlišné perspektivy (z protějšího vrcholu stoličky), než u samotných skrývačů.

Během Experimentu 3 se pozorovatelé, tentokrát umístění v klecích, dívali na skrývače při ukryvání své potravy a další den byly obě skupiny ptáků (skrývači i pozorovatelé) separátně vpuštěny do části voliéry, ve které byla ukrytá semínka z předchozího dne. Skrývači i pozorovatelé měli stejně přesné výsledky s hledáním schované potravy, čímž se prokázalo, že si sojky modré dokázaly zapamatovat umístění potravy, jež si schovali jiní ptáci. Informaci o přesném umístění skrýše si zapamatovaly po dobu dvou dnů, o jejím přibližném umístění až jeden týden. Dále výsledky poukazují na fakt, že prostorová paměť sojky modré není jen prosté přiřazování si symetrických uskupení děr dle jejich pořadí apod., protože pozorovatelé byli umístěni z jiného úhlu pohledu, než jaký měl skrývač.

6.2.2 Komparativní studie

Balda a Kamil se v rámci komparativní studie (1989) zabývali znovuzískáním ukryté potravy u tří druhů čeledi Corvidae: ořešník americký (*Nucifraga cotumbiana*), sojka modrá (*Gymnorhinus cyanocephalus*) a sojka křovinná (*Aphelocoma coerulescens*). Experimentátoři mezi testovanými druhy ptáků předpokládali behaviorální rozdíly, které by mohly souviset se sociální strukturou druhu.

Během prvního období, kdy si ptáci vytvářeli skrýše s potravou, měli k dispozici semena v krmítku a několik náhodných děr v podlaze. Další díry v podlaze již byly symetricky uspořádány. Před opětovným objevováním skrýší byli ptáci sedm dní v jiné voliéře a experimentátoři spočítali počty uschovaných semen.

Sojka modrá preferovala zásoby skryté v dírách, které byly poblíž sebe, kdežto ostatní druhy nikoliv. Autoři předpokládají, že by tato preference mohla souviset s jejich sociální strukturou a chováním. Z testovaných druhů žijí pouze sojky modré v hejnech po celý rok. Když si zástupce sojky modré ukrývá potravu, ostatní členové hejna svou potravu ukrývají do stejné oblasti. Dále také pouze sojky modré znovunalézají svou potravu spolu s ostatními členy hejna, ostatní testované druhy individuálně nebo s partnerem. Míru přesnosti v objevování vlastních zásob měli ořešník americký a sojka modrá vyšší než sojka křovinná. To podpořilo ekologickou hypotézu, která tvrdí, že ořešník americký a sojka modrá jsou druhy ptáků závislejší na svých skrýších více než sojka křovinná, a proto se jim pro přežití přesnost v hledání skryté potravy vyplatí.

6.3 Manipulační experimenty (podvádění a klamání)

6.3.1 Studie zabývající se manipulací ptáků s ostatními jedinci

6.3.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae)

a) Studie zaměřená na strategii ptáků skrývajících svou potravu byla provedena u krkavce velkého (*Corvus corax*) a ověřovala hypotézu, zda jsou krkavci v roli zlodějů schopni selektivně ovládat své chování v závislosti na tom, zdali se snaží okrást dominantního či nedominantního jedince, a také to, zda jsou schopni pomocí klamání manipulovat s chováním ostatních jedinců (Bugnyar a Heinrich, 2006).

Bylo testováno sedm krkavců. Voliéra byla rozdělena na tři části pomocí sítě, skrz kterou mohli ptáci bez problému nahlížet z jedné sekce do druhé atd. Při pokusu obdržel skrývač tři kousky masa, které si mohl uschovat v prostoru celé sekce, kde probíhalo testování. Když bylo všechno jídlo uschováno, což trvalo přibližně pět minut, byl skrývač pomocí odměny naveden do sekce potenciálních zlodějů. Po pěti minutách mohl potenciální zloděj vyhledat uschovanou potravu. V této fázi pokusu byly stanoveny různé podmínky v tomto pořadí: 1) zloděj mohl krást potravu v soukromí, 2) byl přítomen skrývač, 3) byl u krádeže přítomen jiný jedinec. Všichni tito ptáci byli vůči zloději dominantní.

Chování skrývače bylo v dalších fázích ovlivněno tím, co se s jeho uschovanou potravou stalo, zdali byla ukradena, objevena nebo nedotčena. Výsledky ukazovaly rozdíly v tom, kdy ptáci provedli svůj první pokus o krádež. Především ptáci, kteří měli okrást dominantního jedince, se velmi zdráhali. Tyto výsledky se však nijak výrazně nelišily od krádeží v soukromí, kdy se potravu dominantního jedince také zdráhali ukrást. Pokud byli zloději pozorováni dominantním skrývačem, trávili spoustu času hledáním potravy daleko od jejího skutečného umístění. Když byli pozorováni dominantním ptákem, jemuž ale ukrytá potrava nepatřila, pokaždé ihned zamířili k místu, kde byla potrava skryta a ukradli ji. Studie potvrdila tvrzení, že zloději manipulují se skrývači pomocí klamání a poskytování nepravdivých informací. Potravu se pokusí ukrást v případě, že přítomnému dominantnímu jedinci nepatří. V případě, že mu potrava patří, se zloději chovají, jako když její umístění neznají, přestože znají.

b) Další studie se u krkavce velkého (*Corvus corax*) zabývala tím, zdali je skrývač schopen manipulovat s pozorností svých pozorovatelů (Bugnyar a Kotrschal, 2002). Experimentátoři očekávali projevy manipulace u skrývačů i potenciálních zlodějů.

Experimentátoři vyhodnocovali pozici skrývačů a potenciálních zlodějů, zdali byly skrýše vytvořeny mimo dohled pozorovatelů, jaké byly přítomny vizuální bariéry atd.

Jak experimentátoři předpokládali, skrývači se straní pozorovatelů, které vnímají jako potenciální zloděje. Při skrývání potravy byly mezi ptáky naměřeny větší vzdálenosti než při jiných činnostech. Pokud se pozorovatel přiblížil, pták proces ukrývání potravy přerušil. Skrývači si pro své skrýše vybírají místa s velkými vizuálními podněty (velký kámen, strom, pařez). Pozorovatelé jakožto potenciální zloději často měnili svou polohu vůči skrývačům. Potenciální zloději vyčkávali, než skrývač opustí svou skrýš, v opačném případě čelili agresivnímu pronásledování, proto se jim vyplatilo vyčkat na správnou chvíli. Když skrývač přestal s ukrýváním, zloději měnili polohu svého těla, např. otočením se, aby falešně demonstrovali, že skrývače vlastně nepozorují, a tak ho zmanipulovali.

Výsledky studie potvrdily, že krkavci jsou schopni manipulovat s pozorností ostatních jedinců stejného druhu (Bugnyar a Kotrschal, 2002). Navíc je z výsledků studie zřejmé, že pro takové záměrné manipulativní chování je nutné, aby si krkavci uvědomovali, co další jedinci (potenciální zloději) vidí nebo naopak nevidí. Tyto schopnosti si vykládáme konceptem teorie mysli (Premack a Woodruff, 1978).

6.4 Sociální učení

6.4.1 Studie zabývající se sociálním učení u ptáků

6.4.1.1 Čeleď krkavcovití (Corvidae)

a) Studie zabývající se sociálním učení probíhala u sojky modré (*Gymnorhinus cyanocephalus*) a ořešníka amerického (*Nucifraga columbiana*) (Templeton *et al.*, 1999). Probíhala za dvou testovacích podmínek a) ptáci se učili individuálně, b) ptáci se učili pomocí sociálního učení od ostatních jedinců. Experimentátoři předpokládali, že sociální učení je adaptivní specializace pro vytvoření sociálního způsobu života. Uvažovali o tom, že pro sociální druhy je výhodnější učit se pomocí sociálního učení od ostatních jedinců než individuálně. Dalším předpokladem bylo, že druhy, které nežijí sociálním životem, by neměly v rámci experimentu za sociálních podmínek vykazovat obdobné výsledky jako sociální druhy. Polovina testovaných ptáků se tedy učila individuálně, druhá polovina pomocí sociálního učení.

Bylo studováno šest ořešníků amerických a šest sojek modrých. Aparatura 1 byla složena z provrtané šterbiny ve dřevě a víčka, které ji zakrývalo. Na dně šterbiny byla

umístěna borovicová semínka. Když pták víčko odejmul, dosáhl na odměnu. Aparatura 2 sestávala ze dvou provrtaných děr do dřeva a dvou víček. Klec demonstrátora se nacházela přímo proti klecím pozorovatelů. Demonstrátor byl stejného druhu jako jeho pozorovatelé. Studii předcházela tréninková fáze, při které se demonstrátoři učili sezobnout víčko z aparatury. Dále následovaly tři fáze samotné studie.

Během první fáze ptáci pouze vyzobávali odměnu ze štěrbin ve dřevě. Zatím nemanipulovali s víčkem, to chybělo. Demonstrátor byl v této fázi přítomen, ale byl skryt za vizuální bariérou. Ptáci se učili individuálně. Museli sami, bez názorného chování, pochopit, jak docílit zisku.

Během druhé fáze ptáci pozorovali demonstrátora při získávání odměny. V této fázi demonstrátor odstraňoval zobákem víčko ze štěrbin a snědl odměnu. Následně měl pozorující pták prostor pro získání odměny stejně jako demonstrátor, který již nebyl přítomen.

Ve třetí fázi měli ptáci na výběr ze dvou víček, z nichž pouze jedno obsahovalo odměnu. Nejprve demonstrátor předvedl pozorovatelům svoji volbu. Demonstrátorovo víčko s odměnou bylo označeno černou nálepkou, kterou mohl vidět pouze demonstrátor, pozorovatelé nikoliv. Všichni demonstrátoři zvolili správné víčko do několika sekund od zahájení pokusu. Po předvedených volbách demonstrátora byla mezi něj a pozorovatele umístěna vizuální bariéra. Poté volili víčka pozorovatelé, a to již bez černých nálepek, pouze na základě pozorování demonstrátora.

V rámci první fáze trvalo sojkám mnohem déle zmocnit se odměny než ořešníkům. Bylo to tím, že sojky byly oproti ořešníkům více neofobické a méně motivované oříšky. Ačkoliv během druhé fáze opět trvalo sojce v roli demonstrátora déle, než se zmocnila odměny, nebyly výsledné rozdíly signifikantní. V chování demonstrátorů těchto druhů nebyly dále žádné behaviorální rozdíly. Pouze dvě sojky se naučily odkrývat víčko bez vizuálního návodu od demonstrátora a oproti tomu se to naučilo všech šest pozorujících sojek pomocí sociálního učení od demonstrátora. U ořešníků byly výsledky jiné, pět ze šesti ořešníků se naučilo víčko odkrývat bez názorné předlohy demonstrátora a čtyři ze šesti ořešníků se to naučili s vizuální předlohou. Sojka se naučila řešit úlohu prostřednictvím sociálního učení mnohem rychleji než ořešník. Ořešník vykazoval lepší výsledky v individuálním učení. Výsledky studie se shodují s tvrzením,

že sociální učení je adaptivní specializace pro vytvoření sociálního způsobu života u sojky modré.

6.4.1.2 Čeleď sýkorovití (Paridae)

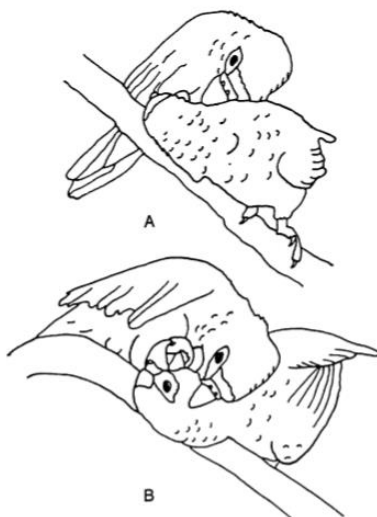
a) Experimentální studie vlivu sociálního učení u ptáků na formování potravní niky byla prováděna v laboratoři a také v terénu (Slagsvold a Wiebe, 2011). Experimentátoři se pokoušeli o rozšíření chování vzorového jedince mezi další ptáky. Metodika spočívala především ve srovnání chování ptáka, jemuž bylo umožněno pozorovat demonstrátora, s chováním ptáka, jemuž to umožněno nebylo. Stejná metodika byla praktikována mimo jiné také u ryb a savců (Whiten a Mesoudi, 2008). Tímto a podobnými experimenty bylo prokázáno, jaké chování je ovlivnitelné. Jednalo se o projevy chování, jakými jsou např. poplašné volání, vokalizace a hledání potravy.

Do experimentu bylo zapojeno 110 sýkor modřinek (*Cyanistes caeruleus*) a 80 sýkor koňader (*Parus major*). Ptáci hnízdili v budkách, ve kterých byly kamery. Kamery zaznamenávaly přidělené či biologické rodiče mláďat a potravu, kterou pro ně přinesli. Zpravidla se jednalo o larvy hmyzu z čeledi dvoukřídlých (*Diptera*) nebo motýlů (*Lepidoptera*). Experimentátoři porovnávali kořist sýkor ulovenou přidělenými rodiči s biologickými rodiči ptáčat. Byla vyhodnocována délka a šířka každé ulovené kořisti a bylo prokázáno, že délka kořisti je polovinou délky zobáku lovcího ptáka. V případě sýkory modřinky poskytovali náhradní rodiče (zástupci druhu sýkora koňadra) mláďatům větší larvy než biologičtí rodiče stejného druhu. U sýkory koňadry tomu bylo přesně naopak. Pomocí studie bylo prokázáno, že sociální učení za účelem hledání potravy neprobíhá jen v kruhu mláďat, ale že i náhradní rodiče byli schopni přizpůsobit se vyhledávání potravy pro jiný druh mláďat. Navíc bylo popsáno, že odpověď sýkory koňadry na péči o mláďata sýkory modřinky byla jakožto potravního generalisty mnohem silnější, protože není omezena specializovanou potravní nikou, jako je tomu u sýkory modřinky. Autoři této studie došli k závěru, že sociální učení probíhá v rámci jedince doživotně a není otázkou pouze časného vývoje mláďete.

6.5 Sociální aspekt hry

Hra je v rámci ontogeneze papoušků (Psittacidae) důležitou součástí jejich sociálního vývoje. Během hry dochází k řadě projevů protichůdného chování, kdy se objevuje pozitivní vyladění jedinců (vzájemné probírání peří, kontakt zobáky, pseudo-kopulace) a negativní vyladění jedinců (vzájemné napadání se, okrádání se o potravu).

Prostřednictvím tohoto chování se papoušci socializují, začleňují se tak do svého společenství a utváří si mezi sebou vztahy. Hra může probíhat i individuálně, kdy si jedinec hraje pouze sám, to se však tematicky vymyká této práci. Já se dále zaměřím na hru probíhající mezi jedinci, která je odrazem jejich sociálních interakcí (Skeate, 1985).



Obrázek 9: Amazoňani běločelí (*Amazona albifrons*) při hře. A: pták vpravo kouše druhého jedince do nohy; B: pták vlevo se probírá peřím na krku druhého jedince („maintenance behaviour“ viz kap. 4.4) (převzato ze Skeate, 1985).

Protože mi rozsah práce nedovoluje zaměřit se na všechny druhy, u nichž byly tyto projevy chování pozorovány, popíšu podrobněji jednu ze studií zaměřující se na hru u papouška amazoňana běločelého (*Amazona albifrons*) a poté vyjmenuji příklady několika dalších druhů s odkazy na konkrétní studie.

Skeate (1985) pozoroval projevy sociálního chování při hrách u dvou juvenilů amazoňanů běločelých (*Amazona albifrons*). Problémem této studie je, že je obtížné rozpoznat, které aktivity lze považovat za projevy hraní a které nikoliv. Autor se o to však během svého pozorování pokusil.

Autor pozoroval devět amazoňanů umístěných ve voliére po dobu 185 hodin. Hra mezi jedinci byla pozorována pouze mezi dvěma juvenilními samicemi, ostatní ptáci byli adultní a hra mezi nimi pozorována nebyla. Hra zahrnovala fyzický kontakt, variaci různých postojů a řeč těla a další projevy pozitivního i negativního vyladění jedinců. To vše však v rámci hry. Jedinec, který si chtěl hru vyžádat, se ji snažil započít postrkováním tohoto druhého jedince do hlavy a jeho postoj vypadal tak, že byl příkrčený, aby se jevil jako menší. Hlavním projevem hry mezi amazoňany bylo kousání druhého.

Dále bylo pozorováno, že v případě vysoké intenzity hry, se míra agresivních projevů vzájemně snížila.

Nejčastějším jevem pozorovaným při hře amazoňanů byl hraný boj. Když je pro druhého ptáka míra agrese už neúnosná, zaměří se na kousání druhého do nohou a sníží svůj postoj, čímž se sníží i míra agrese. Autor na základě svého pozorování vyvozuje, že hra je důležitým faktorem ve formování vztahů mezi jedinci a že přispívá k socializaci jednotlivců.

Další studie zabývající se sociálním aspektem hry u ptáků se v rámci čeledi papouškovití (Psittacidae) zaměřují na druhy jako je např. nestor kea (*Nestor notabilis*) (Diamond a Bond, 1991, 1999, 2002), ara zelenokřídlý (*Ara chloropterus*) (Deckert, 1982, 1991), papoušek mniší (*Myiopsitta monachus*) (Shepherd, 1968). V rámci čeledi krkavcovití (Corvidae) se jedná o druhy jako krkavec velký (*Corvus corax*) (Eklow, 1988; Heinrich a Smolker, 1998), straka obecná (*Pica pica*) (Deckert, 1991) atd. Hra bývá pozorována i u dalších čeledí: zoborožcovití (Bucerotidae) (Moreau a Moreau, 1944), pěnicovití (Silviidae) (Gaston, 1977).

Pouze zástupci čeledi Psittacidae a Corvidae poskytují dostatečné množství behaviorálních projevů, díky kterým mohou autoři vyvozovat závěry o sociálním aspektu hry (Diamond a Bond, 2003). Obě čeledi mají poměrově větší velikost mozku než ostatní ptačí druhy. Výskyt hry u ptáků je spojován s existencí rodičovské péče a sociálního chování (Ortega a Bekoff, 1987). Způsoby a projevy hry se však mezi čeleděmi Psittacidae a Corvidae liší. Mezi papoušky je hra velmi rozšířená. Často si hrají s dalšími jedinci, často se houpou na větvích, převracejí vzhůru nohama na bidle, ozobávají se, třepají křídly atd. Zástupci krkavcovitých jsou velmi inovativní při hledání potravy, často využívají různé objekty a předměty, se kterými si hrají (Diamond a Bond, 2003).

7 Závěr

Zhruba do poloviny 70. let 20. století byly při experimentech hojně využívány Skinnerovy boxy, v kterých vědci studovali z říše ptáků (Aves) především holuby. Pozdější výzkumy kognitivních schopností u čeledí Corvidae a Psittacidae ukázaly, že některé druhy ptáků disponují obdobnými vyššími kognitivními schopnostmi jako některé druhy primátů. Všechny tyto živočichy spojuje komplexita jejich sociálního života (Olkowicz *et al.*, 2016; Humprey, 1980). Zástupci čeledí Corvidae a Psittacidae mají různě složitou sociální strukturu, pokusila jsem se ji u jednotlivých čeledí popsat ve druhé a třetí kapitole. Dále jsem stručně popsala druhy ptáků, kterými se ve své práci zabývám.

Sociální kognice je fenomén, který je silně spjatý s kognicí v širším slova smyslu, což jsem pozorovala ve všech zmíněných studiích. Ptáci ve studiích si byli schopni zapamatovat různé informace (o skrýších, partnerech), udržet pozornost, komunikovat a orientovat se v prostoru. Dalším důležitým faktorem jsou specifické kognitivní nároky, které na jedince klade jeho sociální prostředí. Tyto nároky jsou řešeny mechanismy sociální kognice. Jedním z modulů sociální kognice, je koncept teorie mysli, což je schopnost přisuzovat a interpretovat mentální a emoční stavy jak své, tak i ostatních jedinců (Premack a Woodruff, 1978). Přítomnost konceptu teorie mysli u druhů studovaných v mé práci je důležitou součástí jejich sociálně-kognitivních procesů. Experimenty jsem dělila dle typu sociálních interakcí, zda mezi jedinci proběhla kooperace, kompetice nebo podvádění a klamání.

V rámci kooperace jsem experimenty dále dělila na experimenty zabývající se řešením problému prostřednictvím kooperace; sdílením a reciprocitou.

	Papoušek šedý	Nestor kea	Havran polní	Krkavec velký	Kavka obecná	Ořešník americký
A	+	+	+	+		
B	+			+	+	+

Tabulka 2: Přehled druhů ptáků, u kterých byla studována kooperace. A: experimenty zaměřené na řešení problémů pomocí kooperace; B: experimenty zaměřené na sdílení.

Tabulka 2 shrnuje druhy, u kterých bylo pozorováno kooperační chování. Ptáci řešili problémy pomocí vzájemné spolupráce nejčastěji simultánním taháním za provázek a stlačováním páček. Autoři ve většině studií potvrdili, že na pravděpodobnost uskutečnění spolupráce mají vliv sociální vazby, vztahy mezi ptáky a míra jejich

dominance (Péron *et al.*, 2011, Tebbich *et al.*, 1996). U krkavců velkých však autoři nepozorovali žádné preference v kooperaci s konkrétními jedinci, což odpovídá „*fission-fusion*“ struktuře společenství krkavců (Asakawa-Haas *et al.*, 2016). Di Lascio *et al.* (2013) navíc uvádí, že kompetice o potravu, která je mezi krkavci přítomna ve velké míře, vede k potlačení prosociálního chování. V rámci experimentů zaměřených na sdílení autoři prokázali, že ke sdílení s ostatními tíhnou spíše dominantní jedinci (Péron *et al.*, 2013). Ptáci si také jsou schopni po dobu přibližně jednoho měsíce zapamatovat, kdo s nimi potravu sdílel a kdo nikoliv (Müller *et al.*, 2017).

Dále jsem experimenty rozlišovala dle toho, zda mezi ptáky proběhla kompetice nebo manipulace. Tyto projevy chování jsou však velmi provázané.

	Krkavec velký	Sojka západní	Sojka modrá	Sojka křovinná	Ořešník americký
C	+	+	+	+	+
D	+				

Tabulka 3: Přehled druhů ptáků, u kterých byla studována kompetice a manipulace. C: experimenty zaměřené na kompetici; D: experimenty zaměřené na manipulaci.

Kompetici mezi ptáky studovali autoři při ukrývání potravy před ostatními jedinci (*food-storing*). Ptáci ke skrývání potravy využívají variability okolního prostředí a potenciálním zlodějům se snaží poskytnout co nejméně vizuálních informací o skrýších (Emery a Clayton, 2007). Ve všech studiích byla zdůrazňována prostorová orientace a paměť ptáků, jež jsou při skrývání potravy nepostradatelné. Zástupci čeledi Corvidae jsou schopni porozumět vzorům chování ostatních jedinců na základě analogií svých vlastních zkušeností (Balda a Bednekoff, 1996; Clayton *et al.*, 2007). Na míru kompetice mají vliv sociální vazby mezi jedinci (Dally *et al.*, 2010). Manipulativní chování bylo pozorováno mezi krkavci, kdy potenciální zloději v roli pozorovatelů poskytovali nepravdivé informace o svých záměrech. Cíleně se vyhýbali skrýším, když byl skrývač poblíž, a v případě jeho nepozornosti potravu ze skrýše ukradli (Bugnyar a Heinrich, 2006). Stejně tak skrývač v jiné studii (Bugnyar a Kotrschal, 2002) při přiblížení potenciálního zloděje proces skrývání přerušil a choval se, jako by žádnou potravu nevlastnil a neskrýval.

Dále jsem ve své práci zmínila experimenty zaměřené na sociální učení u ptáků a sociální aspekt hry. Tyto experimenty nelze s přesností zařadit do kategorií dle předchozího dělení, proto jsem se rozhodla je vymezit samostatně. Mezi ptáky probíhá

sociální učení, které je adaptací na život v sociálních skupinách a probíhá po celý život jedince (Templeton *et al.*, 1999; Slagsvold a Wiebe, 2011). Hra byla pozorována téměř u všech zástupců čeledí Psittacidae a Corvidae. Je však zajímavé, že obě čeledi mají při hře rozdílné behaviorální projevy. Papoušci si často hrají s dalšími jedinci, zatímco zástupci krkavcovitých si hrají spíše manipulací s předměty (Diamond a Bond, 2003).

Na základě experimentů, které jsem četla, zhodnotím, jestli jsou pro testování sociální kognice vhodnější kooperační či kompetiční experimenty. Myslím si, že vhodné zvolení daného experimentu závisí na druhu živočicha, kterého testujeme, a především na jeho sociální struktuře. Pro čeleď Psittacidae se pro testování sociální kognice uplatnily kooperační experimenty. Kompetiční a manipulační experimenty byly prováděny pouze u zástupců čeledi Corvidae, u kterých je považuji za vhodně zvolené pro testování sociální kognice. Kooperační experimenty byly u čeledi Corvidae prováděny také, nicméně ochota jednotlivců spolupracovat je u jednotlivých druhů provázána s uspořádáním jejich sociální struktury.

8 Použitá literatura

- Amodio, D. M., & Frith, C. D. (2006).** Meeting of minds: the medial frontal cortex and social cognition. *Nature Reviews Neuroscience*, 7(4), 268–277.
- Asakawa-Haas, K., Schiestl, M., Bugnyar, T., & Massen, J. J. M. (2016).** Partner Choice in Raven (*Corvus corax*) Cooperation. *PLOS ONE*, 11(6), e0156962.
- Balda, R. P., & Kamil, A. C. (1989).** A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, 38(3), 486–495.
- Balda, R. P., & Bednekoff, P. A. (1996).** Social Caching and Observational Spatial Memory in Pinyon Jays. *Behaviour*, 133(11), 807–826.
- Blanco, G., Hiraldo, F., Rojas, A., Dénes, F. V., & Tella, J. L. (2015).** Parrots as key multilinkers in ecosystem structure and functioning. *Ecology and Evolution*, 5(18), 4141–4160.
- Brosnan, S. F., & Bshary, R. (2010).** Cooperation and deception: from evolution to mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1553), 2593–2598.
- Brothers L. (1990).** The social brain: a project for integrating primate behavior and neurophysiology in a new domain. *Concepts Neu-rosci* 1990; 1:27–51.
- Brown, J.L. (1974).** Alternative routes to sociality in jays - with a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Am. Zool.* 14, 63–80.
- Burns, J. (2006).** The social brain hypothesis of schizophrenia. *World Psychiatry: Official Journal of the World Psychiatric Association (WPA)*, 5(2), 77–81.
- Bugnyar, T., & Heinrich, B. (2005).** Ravens, *Corvus corax*, differentiate between knowledgeable and ignorant competitors. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1573), 1641–1646.
- Bugnyar, T., & Heinrich, B. (2006).** Pilfering ravens, *Corvus corax*, adjust their behaviour to social context and identity of competitors. *Animal Cognition*, 9(4), 369–376.
- Bugnyar, T., & Kotrschal, K. (2002).** Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: is it ‘tactical’ deception? *Animal Behaviour*, 64(2), 185–195.
- Canestrari, D., Marcos, J. M. & Baglione, V. (2004).** False feedings at the nests of carrion crows *Corvus corone corone*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 55, 477–483.
- Clayton, N. S., Dally, J. M., & Emery, N. J. (2007).** Social cognition by food-caching corvids. The western scrub-jay as a natural psychologist. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1480), 507–522.
- Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2007).** The social life of corvids. *Current Biology*, 17(16), R652–R656.
- Clayton, N. S., & Krebs, J. R. (1994).** Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology A*, 174(3), 371–379.
- Cockburn A. (2006).** Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc R Soc B* 273(1592):1375–1383.
- Curry, R. L., Townsend Peterson, A., & Langen, T. A. (2002).** Western scrub-jay. In A. Poole & F. Gill (Eds.), *The birds of North America* (No. 712, pp. 1–36). Washington DC: American Ornithologists’ Union.
- Dally, J. M., Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2010).** Avian Theory of Mind and counter espionage by food-caching western scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *European Journal of Developmental Psychology*, 7(1), 17–37.
- De Waal FBM, Suchak M (2010).** Prosocial primates: selfish and unselfish motivations. *Phil Trans R Soc B* 365:2711–2722.
- Deckert, G. and Deckert, K. (1982).** Spielverhalten und Komfortbewegungen beim Grünflügelara (*Ara chloroptera* G. R. Gray). *Bonn. Zool. Beitr.* 33(2-4), pp. 269–281.
- Deckert, G. (1991).** Spielverhalten bei Elstern, *Pica pica* (L.), und Grünflügelaras, *Ara chloroptera* G. R. Gray. *Mitt. Zool. Mus. Berl.* 67 Suppl.: Ann. Orn. 15, pp. 55–64.
- Diamond, J. and Bond, A. B. (1991).** Social behavior and the ontogeny of foraging in the kea (*Nestor notabilis*). *Ethology* 88, pp. 128–144.
- Diamond, J. and Bond, A. B. (1999).** Kea, bird of paradox, the evolution and behavior of a New Zealand parrot. University of California Press, Berkeley, CA.
- Diamond, J. and Bond, A. B. (2002).** Play in parrots. *Interpretive Birding* 3, pp. 56–57.
- Diamond, J., & Bond, A. B. (2003).** A Comparative Analysis of Social Play in Birds. *Behaviour*, Volume 140 (8), 1091–1115.
- Di Lascio, F., Nyffeler, F., Bshary, R., & Bugnyar, T. (2013).** Ravens (*Corvus corax*) are indifferent to the gains of conspecific recipients or human partners in experimental tasks. *Animal Cognition*, 16(1), 35–43.
- Dunbar, R. I. M., & Shultz, S. (2007).** Evolution in the Social Brain. *Science*, 317(5843), 1344–1347.

- Dunbar, R. I. M. (1992).** Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution*, 22(6), 469–493.
- Dunbar, R. I. M. (1998).** The Social Brain Hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, 178–190.
- Eberhard, J. R. (1998).** Breeding biology of the Monk Parakeet. *Wilson Bulletin* 110:463–473.
- Eklow, A. (1988).** The behaviour of ravens *Corvus corax*, Var-Fagelvarld 47, pp. 89-90.
- Emery, N. J. & Clayton, N. S. (2004).** The mentality of crows. Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 306, 1903–1907.
- Emery, N. J., Seed, A. M., von Bayern, A. M. & Clayton, N. S. (2007).** Cognitive adaptations of social bonding in birds. *Phil. Trans. R. Soc. B* 362, 489–505.
- Gaston A. J. (1977).** Social behavior within groups of jungle babblers (*Turdoides striatus*). *Anim. Behav.* 25, pp. 828-848.
- Goodwin, D. (1986).** Crows of the world. Bury St Edmunds, UK: British Museum (Natural History).
- Güntürkün, O., & Bugnyar, T. (2016).** Cognition without Cortex. *Trends in Cognitive Sciences*, 20(4), 291–303.
- Heinrich, B., & Pepper, J. W. (1998).** Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 56(5), 1083–1090.
- Heinrich, B. and Smolker, R. (1998).** Play in common ravens (*Corvus corax*). In: *Animal play: Evolutionary, comparative and ecological perspectives* (M. Bekoff and J. A. Byers, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 27-44.
- Heyes, C. M. (1994).** Social learning in animals: Categories and mechanisms. *Biological Reviews*, 69(2), 207–231.
- Hobson, E. A., Avery, M. L., & Wright, T. F. (2014).** The socioecology of Monk Parakeets: Insights into parrot social complexity. *The Auk*, 131(4), 756–775.
- Humphrey, N. K. (1980).** Nature's psychologists. In *Consciousness and the physical world* (eds B. D. Josephson & V. S. Ramachandran), pp. 57–80. Oxford, UK: Pergamon Press.
- Hutchins M. (2002).** Grzimek's Animal Life Encyclopedia, 2nd edition. Volumes 8–11, Birds I–IV, Farmington Hills, MI: Gale Group.
- Chapman, C. A., Chapman, L. J., & Lefebvre, L. (1989).** Variability in Parrot Flock Size: Possible Functions of Communal Roosts. *The Condor*, 91(4), 842.
- Krebs, E. A. (2002).** Sibling Competition and Parental Control: Patterns of Begging in Parrots. In *The Evolution of Begging* (pp. 319–336). Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Luescher A. U. (2006).** Manual of Parrot Behaviour, 1st edition: Blackwell publishing.
- Massen, J. J. M., Lambert, M., Schiestl, M., & Bugnyar, T. (2015).** Subadult ravens generally don't transfer valuable tokens to conspecifics when there is nothing to gain for themselves. *Frontiers in Psychology*, 6, 885.
- Marzluff, J. M., & Balda, R. P. (1992).** The pinyon jay: Behavioral ecology of a colonial and cooperative corvid. London: Academic Press.
- Menzel, E. W., Jr., and Juno, C. (1985).** Social foraging in marmoset monkeys and the question of intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B* 308: 145-158.
- Müller, J. J. A., Massen, J. J. M., Bugnyar, T., & Osvath, M. (2017).** Ravens remember the nature of a single reciprocal interaction sequence over 2 days and even after a month. *Animal Behaviour*, 128, 69–78.
- Nieder, A. (2016).** The neuronal code for number. *Nature Reviews Neuroscience*, 17(6), 366–382.
- Noë, R. (2006).** Cooperation experiments: coordination through communication versus acting apart together. *Animal Behaviour*, 71(1), 1–18.
- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano Houzel, S., & Němec, P. (2016).** Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(26), 7255–60.
- Ortega, J.C. & Bekoff, M. (1987).** Avian play: comparative evolutionary and developmental trends. *Auk* 104, p. 338-341.
- Seed, A. M., Clayton, N. S., & Emery, N. J. (2008).** Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1641), 1421–1429.
- Shepherd, P. (1968).** Some notes on the breeding of the Quaker parakeet (*Myiopsitta monachus*). *Avicult. Mag.* 74, pp. 210-211.
- Slagsvold, T., & Wiebe, K. L. (2011).** Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1567), 969–977.
- Speer B. Normal and Abnormal Parrot Behavior. (2014).** *Journal of Exotic Pet Medicine*, 23(3), 230–233.
- Pepperberg, I. M. (1981).** Functional vocalizations by an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 55: 139-160.

- Pepperberg, I. M. (1990).** Some Cognitive Capacities of an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*) (pp. 357–409).
- Péron, F., John, M., Sapowicz, S., Bovet, D., & Pepperberg, I. M. (2013).** A study of sharing and reciprocity in grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 16(2), 197–210.
- Péron, F., Rat-Fischer, L., Lalot, M., Nagle, L., & Bovet, D. (2011).** Cooperative problem solving in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 14(4), 545–553.
- Premack, D., & Woodruff, G. (1978).** Does the chimpanzee have a theory of mind? *Behavioral and Brain Sciences*, 1(4), 515.
- Ricklefs, R. E. (2004).** The cognitive face of avian life histories: The 2003 Margaret Morse Nice Lecture. *The Wilson Bulletin*, 116(2), 119–133.
- Schwab, C., Swoboda, R., Kotrschal, K., & Bugnyar, T. (2012).** Recipients affect prosocial and altruistic choices in jackdaws, *Corvus monedula*. *PloS One*, 7(4), e34922.
- Skeate, S. T., (1985).** Social Play Behaviour in Captive White-fronted Amazon Parrots *Amazona albifrons*. Department of Zoology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611, USA: *Birds Behaviour* 6: 46-48.
- Slagsvold, T., & Wiebe, K. L. (2011).** Social learning in birds and its role in shaping a foraging niche. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 366(1567), 969–977.
- Tebbich, S., Taborsky, M., & Winkler, H. (1996).** Social manipulation causes cooperation in keas. *Animal Behaviour*, 52(1), 1–10.
- Templeton, J. J., Kamil, A., Balda, R. P., & -Lincoln Templeton, N. (1999).** Sociality and Social Learning in Two Species of Corvids: The Pinyon Jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*) and the Clark's Nutcracker (*Nucifraga columbiana*).
- Trivers, R. L. (1971).** The Evolution of Reciprocal Altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35–57.
- Vander Wall, S. B. (1982).** An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Anim. Behav.* 30: 84-94.
- Waite, R. K. (1985).** Food caching and recovery by farmland corvids. *Bird Study*, 32, 45–49.
- Weatherhead, P. J., & Robertson, R. J. (1980).** Altruism in the Savannah sparrow? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6(3), 185–186.
- Wiltschko, W., & Balda, R. P. (1989).** Sun compass orientation in seed-caching scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Comparative Physiology A*, 164(6), 717–721.
- Whiten, A. & Byrne, R. W. (1988).** Tactical deception in primates. *Behaviour and Brain Sciences*, 11, 233–273.
- Whiten, A. & Mesoudi, A. (2008).** Establishing an experimental science of culture: animal social diffusion experiments. *Phil. Trans. R. Soc. B* 363, 3477–3488.
- Sekundární citace dle Pepperberg, I. M. (1990).** Some Cognitive Capacities of an African Grey Parrot (*Psittacus erithacus*) (pp. 357–409).:
- Koehler, O. (1953).** Thinking without words. *Proceedings of the XIVth International Congress of Zoology*: 75-88.
- Premack, D. (1978).** On the abstractness of human concepts: Why it would be difficult to talk to a pigeon. In *Cognitive processes in animal behavior*. (1978). ed. H. Hulse, H. Fowler, and W.K. Honig, pp. 421-451. Hillsdale, NJ: Erlbaum.