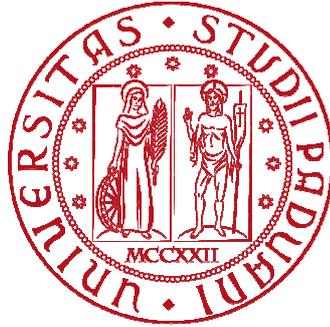


UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

DIPARTIMENTO DI BIOLOGIA

Corso di Laurea in Biologia



ELABORATO DI LAUREA

**TRA INTELLIGENZA SOCIALE E ADATTAMENTO ECOLOGICO: LE
CAPACITA' COGNITIVE DEI CORVIDI NEL CONTESTO DEL
FORAGGIAMENTO E DELLA VITA SOCIALE**

Tutor: Prof. Andrea Augusto Pilastro

Laureando: Federico Sartori

**ANNO ACCADEMICO
2023/2024**

INDICE:

ABSTRACT	2
1. INTRODUZIONE	2
2. PROBLEMATICHE ECOLOGICHE	3
2.1. Strategie di ottimizzazione nel recupero del cibo	3
3. FORAGGIAMENTO SOCIALE	5
3.1. Gruppi di foraggiamento: struttura e dinamiche	5
3.2. Vantaggi del foraggiamento sociale: risk shift	10
4. SFIDE DEL FORAGGIAMENTO SOCIALE: COMPETIZIONE INTRASPECIFICA	11
4.1. Strategie di protezioni delle scorte	11
4.2. Sensibilità all'osservazione	14
4.3. Prima del <i>caching</i> : scelta tra consumazione in loco e trasporto	16
4.4. L'altra faccia della medaglia: strategie di ottimizzazione del saccheggio	17
5. ABILITA' RISCONTRATE IN DIVERSI DOMINI COGNITIVI	19
5.1. L'inferenza statistica	19
5.2. Il mirror self recognition	20
5.3. Capacità di ragionamento su scambi futuri	22
5.4. Evoluzione della fabbricazione ed utilizzo di strumenti: il caso di <i>Corvus moneduloides</i>	23
6. POSSIBILI FATTORI LEGATI ALLO SVILUPPO DELLE CAPACITA' COGNITIVE	24
7. CONCLUSIONI	26
BIBLIOGRAFIA	28

ABSTRACT

Nel dibattito sull'intelligenza nel regno animale, definita come l'abilità di ottenere, immagazzinare ed utilizzare informazioni per risolvere problemi (Griffin, 1992), l'attenzione è spesso stata concentrata sui primati, date le loro ben documentate capacità cognitive, definite come i processi mentali che permettono di ottenere, processare, immagazzinare e agire sulle informazioni ricavate dall'ambiente (Bekoff e Allen, 1997). Tuttavia, negli ultimi decenni si è notato un crescente interesse verso i corvidi, una famiglia di uccelli storicamente descritta come intelligenti ma scarsamente indagata scientificamente. Studi condotti sia sul campo che in laboratorio, hanno dimostrato le notevoli capacità cognitive dei corvidi, paragonabili a quelle dei primati. Data la distanza filogenetica tra primati e corvidi, è possibile affermare che l'intelligenza dei corvidi si sia sviluppata in modo indipendente, ulteriori studi sui corvidi potrebbero fornire dati di particolare valore per capire meglio i meccanismi che portano lo sviluppo dell'intelligenza. Questo elaborato si propone di descrivere le caratteristiche ecologiche (ricerca del cibo) e sociali dei corvidi, i problemi cognitivi che i corvidi affrontano in questi due contesti, le diverse capacità cognitive necessarie per risolvere questi problemi e le teorie che spiegano l'evoluzione di tali capacità in un gruppo filogeneticamente distante dai primati.

1) INTRODUZIONE

I corvidi sono una famiglia di uccelli appartenenti all'ordine dei passeriformi che includono, tra gli altri, corvi e cornacchie (gen. *Corvus*) ghiandaie (gen. *Garrulus*), gazze (gen. *Pica*) e nocciolaie (gen. *Nucifraga*). Caratterizzati da una dieta onnivora ed opportunistica, la maggior parte dei corvidi adotta una tecnica di foraggiamento nota come "food caching" durante la quale nascondono parte del cibo procurato in nascondigli chiamati "cache" per garantirsi una scorta nei momenti in cui il cibo scarseggia (Grodzinski e Clayton, 2010). Questo comportamento implica una serie di sfide cognitive relative al posizionamento e all'utilizzazione delle scorte legate alla degradazione del tipo di cibo nascosto, al substrato in cui viene posizionata la scorta e alla riduzione del rischio che le proprie scorte vengano sfruttate dai conspecifici (Grodzinski e Clayton, 2010). Inoltre, molte specie vivono in strutture sociali complesse solitamente diverse nella fase non riproduttiva durante la quale gli individui si aggregano in gruppi di foraggiamento strutturati con complesse relazioni sociali e gerarchie, rispetto alla fase riproduttiva, durante la quale si formano coppie territoriali (Grodzinski e Clayton, 2010). Le dinamiche sociali ed ecologiche sono strettamente interconnesse nel contesto del foraggiamento sociale, dove i membri del gruppo devono non solo trovare e difendere il proprio cibo ma anche essere in grado di sapersi relazionare con gli altri membri formando alleanze e rivalità. Si ritiene che le sfide ecologiche e sociali, trattate nei successivi capitoli, siano i principali motori per l'evoluzione e sviluppo di abilità cognitive, in linea con l'ipotesi

ecologica (Harvey e Krebs, 1978) e l'ipotesi sociale (Humphrey, 1976; Dunbar, 1992), le quali teorizzano la necessità di sviluppare abilità cognitive per far fronte alla complessità dell'ambiente e del sistema sociale in cui l'animale è inserito.

2) PROBLEMATICHE ECOLOGICHE

Come precedentemente introdotto, la maggior parte dei corvidi adotta la strategia del *food caching*, che presenta degli indubbi vantaggi dal punto di vista dello sfruttamento delle risorse di cibo nell'ambiente nei periodi di grande disponibilità a favore dei periodi di scarsità. Il *food caching*, tuttavia, richiede capacità cognitive particolarmente sviluppate. Tra queste, vi è la capacità di ricordare la posizione esatta di decine di nascondigli diversi e ciò che è stato nascosto in ognuno di essi, considerando che tipi di cibo diversi hanno tempi di deterioramento diversi (Grodzinski e Clayton, 2010). Ad influenzare i tempi di deterioramento, oltre al tipo di cibo, contribuiscono anche fattori come il tipo di substrato in cui si è stato nascosto il cibo e le condizioni meteorologiche, poiché elementi come la pioggia possono alterare i tempi di deterioramento del cibo nascosto e richiedere un recupero tempestivo per evitare che la scorta diventi non commestibile (Grodzinski e Clayton, 2010). Le variabili che influiscono sulle decisioni relative al posizionamento di una scorta alimentare e al momento nel quale la scorta dovrebbe essere utilizzata sono quindi numerose e complesse. Un altro fattore che un individuo dovrebbe guidare la strategia di *food caching* è rappresentato dal rischio che altri individui, prevalentemente conspecifici, localizzino e sfruttino queste riserve di cibo. Questa problematica sarà discussa in modo approfondito nel capitolo 3.

Riassumendo, la strategia di *food caching* richiede la capacità di valutare quando e quanto cibo deve essere conservato per il futuro in relazione al cibo disponibile in ogni momento (capacità previsionale), una memoria episodica per tenere traccia degli eventi passati (dove e quando sono stati posizionati i nascondigli e cosa contengono), e valutare i tempi di deterioramento del cibo al variare delle condizioni e il rischio di depredazione delle scorte di cibo da parte dei conspecifici (Grodzinski e Clayton, 2010).

2.1) STRATEGIE DI OTTIMIZZAZIONE NEL RECUPERO DEL CIBO

La strategia di nascondere il cibo è soggetta a molte variabili imprevedibili. Pertanto, affinché sia vantaggioso, il numero di scorte recuperate con successo deve essere tale da giustificare il tempo e le energie impiegate. Per raggiungere questo obiettivo, i corvidi hanno sviluppato diverse strategie con il fine di adattarsi alle condizioni ambientali variabili. Oltre alla memoria spaziale, necessaria per ritrovare i nascondigli, è necessario tenere traccia di cosa e quando è stato nascosto il cibo (Grodzinski e Clayton, 2010). Ogni nascondiglio è sempre soggetto alla possibilità di essere scoperto e sfruttato da conspecifici e quindi di perdere il proprio valore. Questo implica che più tempo passa dall'evento di

caching di una particolare scorta, maggiore è la probabilità che essa venga saccheggiata. Questa informazione viene utilizzata dai corvidi per ottimizzare il tempo di recupero, dando priorità alle scorte più vecchie riducendo la probabilità che vengano saccheggate, inoltre nel caso in cui si trovi un nascondiglio vuoto dopo poco tempo l'evento di *caching*, tale punto di nascondiglio sarà in futuro scartato come possibile luogo per nascondere cibo, in quanto rivelato inaffidabile (Grodzinski e Clayton, 2010). In aggiunta, l'informazione temporale è necessaria per le specie che nascondono cibi di tipo diverso, tale informazione viene integrata con quelle riguardanti il "cosa" e "in cosa" è stato nascosto il cibo (Grodzinski e Clayton, 2010). Alimenti come gli invertebrati diventano non commestibili molto più rapidamente rispetto alla frutta secca come le noci, ed è dunque cruciale recuperare prima il cibo con minore capacità di conservazione. Questo comportamento è stato osservato in diverse specie, come in gazze (*Pica pica*) e ghiandaie (*Aphelocoma coerulescens* e *Garrulus glandarius*) che preferiscono nascondere cibi resistenti alla degradazione (Grodzinski e Clayton, 2010). Nei casi in cui si sia nascosto sia cibo ad alta degradabilità sia cibo a bassa degradabilità, si nota nelle ghiandaie una preferenza a recuperare prima quelli facilmente degradabili (Grodzinski e Clayton, 2010). Queste osservazioni suggeriscono che vengano attribuite nozioni differenti ai vari tipi di cibo, permettendo un recupero ottimale.

Conferme di queste abilità provengono dagli esperimenti su *A. coerulescens* condotti da Clayton e Dickinson (1999). Tra gli esperimenti condotti, uno è stato volto a confermare la formazione di memoria episodica degli eventi di *caching*, durante l'esperimento si è data la possibilità alle ghiandaie di nascondere due tipi diversi di cibo: noccioline e larve. Le prime sono molto durature nel tempo, mentre le seconde resistono molto meno. Dopo aver lasciato passare abbastanza tempo per permettere alle larve di diventare non commestibili, i ricercatori hanno permesso alle ghiandaie di recuperare il cibo dalle scorte. È stato osservato che le ghiandaie preferissero andare direttamente a recuperare nei nascondigli in cui avevano nascosto noccioline, le quali erano ancora perfettamente conservate, piuttosto che nei nascondigli in cui erano presenti le larve, ormai non più commestibili (Clayton e Dickinson, 1999). Inoltre, i ricercatori hanno notato la capacità di apprendere rapidamente il tempo che nuovi alimenti, mai visti prima dalle ghiandaie, impiegano per degradarsi, indicando un elevato livello di adattabilità necessario per poter sfruttare al meglio le risorse dell'ambiente e possibilmente nuovi alimenti (Clayton e Dickinson, 1999).

Ulteriori prove della flessibilità con la quale i corvidi applicano il *food caching* sono fornite dagli esperimenti condotti da Zinkivskay et al. (2009) in cui si è permesso a delle gazze (*Pica pica*) di nascondere dei pezzi di uova strapazzate colorate, differenziati in due gruppi in base a due colori diversi (rosso e blu). Il cibo nascosto poteva essere recuperato lo stesso giorno o il successivo. Successivamente, si è scambiato il cibo appartenente ad un gruppo con materiale

non commestibile di colore e dimensioni simili, rendendo dunque uno dei due gruppi di cibo non più commestibile. I colori che indicano i cibi edibili e non edibili sono stati scambiati durante varie prove (Zinkivskay et al., 2009). Dopo pochi tentativi, le gazze hanno mostrato di essere in grado di discriminare correttamente, a seconda della prova, il cibo edibile da quello non edibile e recuperare con successo il cibo corretto.

Oltre alla flessibilità con la quale le gazze applicano la strategia *food caching*, l'esperimento dimostra come le gazze non siano limitate a regole "naturali" ma siano in grado di adattarsi ad eventi arbitrari (Grodzinski e Clayton, 2010).

Si ritiene che la memoria che renda possibile il *food caching* nei corvidi sia strutturata e collegata secondo le dimensioni "cosa", "dove", "quando", in modo che durante il recupero delle scorte la vista del sito di *caching*, il "dove", evochi informazioni su "cosa" è nascosto in quel posto, le quali a loro volta evochino informazioni temporali su "quando" è avvenuto l'evento recuperando in questo modo tutte le informazioni su quella determinata scorta (Grodzinski e Clayton, 2010). Dal punto di vista evolutivo, questa struttura avrebbe senso poiché la memoria codificante l'informazione spaziale "dove" è la più primitiva ed è l'unica necessaria per poter recuperare con successo tutti i tipi di alimenti non degradabili, come la frutta secca (Grodzinski e Clayton, 2010). Probabilmente, in passato quando i corvidi hanno iniziato a creare scorte di cibo, la memoria spaziale era l'unica presente, col tempo la strategia del *food caching* si è raffinata aggiungendo le informazioni codificanti il "cosa" e "quando", permettendo così di poter sfruttare alimenti con tempi di degradazione diversi (Grodzinski e Clayton, 2010). L'alto livello di plasticità della memoria episodica si è probabilmente evoluta nei corvidi per far fronte a problemi ecologici, tra i quali, la degradazione del cibo, permettendo di sfruttare al meglio le risorse fornite dall'ambiente in cui vivono.

3) FORAGGIAMENTO SOCIALE

I problemi esposti fino ad ora sono legati al meccanismo basilare del *food caching* senza prendere in considerazione la complessa componente sociale dei corvidi. Il comportamento di foraggiamento dei corvidi può essere definito come foraggiamento sociale in quanto gli esemplari si riuniscono in gruppi dinamici durante la ricerca di cibo. Questa strategia porta indubbiamente vantaggi per il singolo ma introduce anche una nuova problematica, la presenza di conspecifici.

3.1) GRUPPI DI FORAGGIAMENTO: STRUTTURA E DINAMICHE

I gruppi di foraggiamento sono formati da esemplari in fase non riproduttiva. In questa categoria rientrano principalmente giovani individui e una bassa percentuale di adulti che hanno perso il territorio o il partner (Bugnyar, 2023). Per capire le dinamiche sociali dei corvidi, è innanzitutto necessario comprendere il

funzionamento e la struttura di tali gruppi di foraggiamento per poi analizzare le interazioni e i comportamenti specifici tra singoli individui all'interno del gruppo. In primo luogo, è necessario confermare alcune assunzioni, ovvero la ridondanza con i quali individui diversi si incontrano, la capacità dei corvidi di attribuire informazioni a conspecifici ed infine la capacità di formare alleanze o rivalità (Bugnyar, 2023).

Come supportato dall'articolo pubblicato da Bugnyar (2023) il quale utilizza *Corvus corax* come modello, il gruppo di foraggiamento formato non è stabile, ma piuttosto è un gruppo aperto in cui gli individui che lo compongono cambiano continuamente, pur mantenendo le relazioni sociali che i singoli membri creano con i conspecifici all'interno del gruppo (Bugnyar, 2023). L'assunzione da confermare è che, se gli individui si incontrano in modo ridondante nello stesso gruppo, essi possano attribuire informazioni sociali, legate ad esperienze positive o negative, agli altri membri. Se il gruppo di foraggiamento ha una struttura basata su relazioni sociali, possono emergere diverse interazioni tra gli individui come alleanze o rivalità, le quali, secondo l'ipotesi sociale, sono essenziali per sviluppare complesse capacità cognitive (Bugnyar, 2023).

La caratteristica del gruppo aperto è stata confermata tramite uno studio basato su osservazioni e monitoraggi giornalieri in un parco zoologico (Bugnyar, 2023). I risultati di tale esperimento mostrano che, sebbene esista un gruppo che si ritrova in determinati luoghi, la dimensione di tale gruppo è estremamente variabile tra giorni e stagioni (Bugnyar, 2023). Sono osservati netti cambiamenti nei numeri di individui formanti il gruppo in giorni specifici. Ciò potrebbe essere spiegato da un uso opportunistico di una fonte di cibo secondaria, come delle carcasse, mentre il cambio stagionale è il risultato della ridotta accessibilità del cibo dovuta alla pressione posta dalle coppie territoriali, e dalla mancanza del cibo solitamente portato dai turisti (chiusura stagionale del parco zoologico) (Bugnyar, 2023). Normalmente esistono diversi siti prediletti dagli individui, che possono essere distanti tra loro anche molti chilometri (come riportato in figura 1). La scelta del sito da utilizzare sembra essere dettata dalle preferenze degli individui (Bugnyar, 2023). Si può attribuire un grado di "fusione-fissione" a ciascun individuo basandosi sul tempo che trascorrono in un gruppo di foraggiamento, gli esemplari con un basso grado di fusione-fissione per un gruppo sono gli esemplari locali, maggiormente presenti in quel determinato gruppo (Bugnyar, 2023).

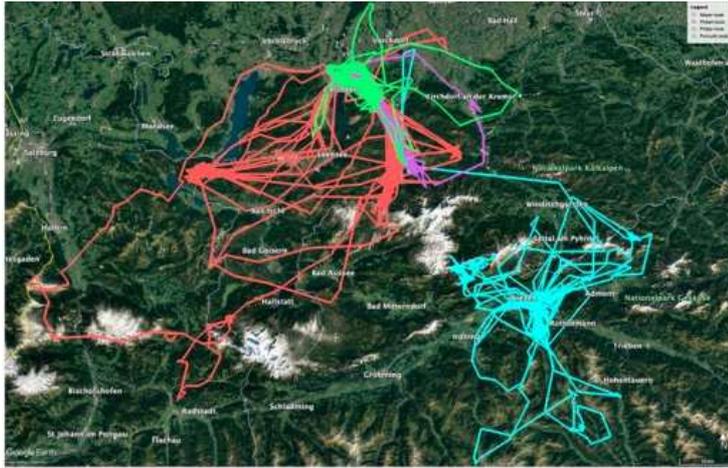


Fig.1: Percorsi tracciati mediante GPS da 4 esemplari di C. corax in 3 mesi di monitoraggio. L'immagine mostra la presenza di diversi siti di foraggiamento utilizzati a frequenze diverse tra gli esemplari. (Tratto da Bugnyar, 2023)

Confermata la ridondanza degli incontri tra gli individui nei gruppi di foraggiamento, si può investigare se i gruppi siano strutturati basandosi sulle relazioni sociali dei membri, le quali differiscono in relazioni agonistiche, caratterizzate dall'uso di minacce e forza fisica, o relazioni prosociali, in cui gli individui costruiscono un legame sociale positivo (Bugnyar, 2023). I risultati ottenuti (dati non riportati) tramite esperimenti in cattività indicano che gli esemplari ingaggiano in rapporti agonistici molto più frequentemente rispetto ai rapporti prosociali (Bugnyar, 2023). Questi ultimi, sebbene possano avvenire tra individui dello stesso genere o di diverse classi di età, tendono a verificarsi tra individui di sesso opposto, in linea con l'idea di testare i possibili partner per formare una coppia stabile (Bugnyar, 2023).

Osservando il comportamento dei corvi in natura, presso le zone di foraggiamento, si nota una gerarchia di dominanza all'interno dei gruppi di foraggiamento (Bugnyar, 2023). La posizione sociale può essere determinata da sesso, forza fisica ed esperienza, in quanto i maschi tendono a superare di grado le femmine e, a parità di sesso, l'individuo fisicamente più forte occupa un posto più alto nella gerarchia, inoltre l'esperienza di combattimento avvantaggia gli esemplari più anziani rispetto a quelli giovani (Bugnyar, 2023). Inoltre, è stato notato che il rango può essere ottenuto tramite un aiuto sociale ripetuto, fornito da altri individui, sotto forma di supporto attivo, ossia assistenza all'aggressore nell'attaccare la vittima designata, o assistenza alla vittima contro l'aggressore, anche se quest'ultimo caso avviene con circa la metà della frequenza rispetto all'assistenza in aggressione, in quanto rappresenta un rischio maggiore per l'esemplare che fornisce assistenza (Bugnyar, 2023). E' presente anche il supporto passivo, in cui la sola presenza di un individuo alleato agisce da deterrente evitando l'inizio di un combattimento (Bugnyar, 2023). La determinazione dello status tramite aiuti sociali, a differenza degli altri metodi, non è comune in natura

ed è considerato un comportamento per il quale sia necessario sviluppare intelligenza sociale (Bugnyar, 2023). L'aiuto fornito può essere occasionale oppure ripetuto nel tempo, quest'ultimo caso non è ristretto solamente alle coppie, ma anche a individui non in coppia che godono di una qualità relazionale alta (Bugnyar, 2023).

E' stato dunque stabilito che i corvi appartenenti ai gruppi di foraggiamento si incontrano spesso e che la struttura dei gruppi sia basata sui legami sociali. L'ultima assunzione da confermare riguarda la capacità dei corvidi nel memorizzare e riconoscere gli individui specifici, e ricordare le loro relazioni sociali. Questa tematica è stata indagata tramite una tecnica di riproduzione sonora delle loro chiamate, registrate precedentemente, e osservando le risposte comportamentali (Bugnyar, 2023). Le chiamate possono essere utilizzate in diversi contesti, tra i quali, per indicare la presenza di predatori o la presenza di cibo. Inoltre, la chiamata ha in se informazioni intrinseche di chi l'ha emessa come il sesso e la classe di età (Bugnyar, 2023). In cattività, si è notato che gli individui che in passato facevano parte dello stesso gruppo di foraggiamento rispondono in modo migliore alla chiamata di contatto emessa da un conspecifico facente parte dello stesso gruppo, mentre se sottoposti a una chiamata di un esemplare sconosciuto ma con lo stesso sesso ed età (condizione di controllo), la risposta emessa ha minor intensità (Bugnyar, 2023). Inoltre, la chiamata di risposta viene modulata in base al fatto se l'individuo in passato era un alleato o un nemico (Bugnyar, 2023). I dati ottenuti indicano come i corvidi siano in grado di attribuire conoscenza sociale ad altri conspecifici durante il tempo trascorso nella fase non riproduttiva e ricordare tali attribuzioni per molto tempo, la lunga durata di queste informazioni è in linea con le dinamiche di fusione-fissione e risulta necessaria per poter interagire in modo vantaggioso con i conspecifici (Bugnyar, 2023).

In oltre, risultati sul campo dimostrano la capacità dei corvi nel saper discriminare tra varie situazioni sociali in cui si trovano e modulare la chiamata in base alle informazioni di cui sono in possesso (Bugnyar, 2023). La chiamata per indicare la presenza di cibo è attivamente modulata sia dalla presenza o meno di coppie stabili che detengono quel territorio, sia dalle caratteristiche degli individui presenti nei dintorni, come età, sesso e gerarchia (Bugnyar, 2023). La modulazione delle chiamate a seconda dei contesti suggerisce che i corvi siano capaci di riconoscere il contesto sociale in cui si trovano, infatti, non sarebbe vantaggioso emettere forti chiamate di foraggiamento in presenza di coppie territoriali o individui di rango superiore, poiché verrebbero allertati, aumentando il rischio di conflitti sfavorevoli (Bugnyar, 2023). E' stato inoltre notato che i corvi maschi si avvicinano più spesso agli altoparlanti che riproducono una chiamata femminile, ma solo se si tratta di femmine locali e quindi familiari (Bugnyar, 2023). Per quanto riguarda l'emissione di chiamate, si è notato che una

femmina adulta è incline a chiamare per cibo quando è da sola nei siti di foraggiamento, per informare il proprio partner di raggiungerla (Bugnyar, 2023).

Per confermare l'assunzione che i corvidi siano in grado di tracciare le relazioni di altri membri del gruppo, si è simulato, con audio in playback, un conflitto tra due esemplari in cui il risultato di tale conflitto fosse in violazione della gerarchia attuale, e dunque il sottomesso vicesse (Bugnyar, 2023). Si è osservato che la risposta a questi conflitti da parte di individui spettatori è nettamente più forte nel caso in cui il risultato fosse uno scambio di rango, suggerendo un interessamento nei cambi all'interno dei gruppi, in quanto l'informazione ottenuta può risultare utile in decisioni future (Bugnyar, 2023).

Osservando i conflitti, si nota che l'individuo sfidato da un dominante emette una chiamata di sottomissione con due scopi principali: calmare l'aggressore e richiamare l'attenzione di individui vicini (Bugnyar, 2023). Come le chiamate di foraggiamento, anche le chiamate di sottomissione cambiano notevolmente a seconda dei contesti (Bugnyar, 2023). La chiamata è infatti modulata in base agli individui nelle vicinanze: è aumentata nel caso in cui siano presenti alleati per poter richiedere assistenza, mentre nel caso in cui ci siano alleati dell'aggressore, questa chiamata viene diminuita di intensità per evitare di attirare l'attenzione degli alleati dell'aggressore, i quali potrebbero intervenire fornendo supporto attivo all'aggressore (Bugnyar, 2023). Questa modulazione indica che gli individui sono in grado di riconoscere sia le proprie relazioni sia quelle degli altri individui, e decidere le proprie azioni in base a queste informazioni e al contesto sociale in cui si trovano (Bugnyar, 2023). Inoltre è stato notato un comportamento di interferenza da parte di esemplari dominanti nei confronti dei rapporti di affiliazione tra individui subordinati (Bugnyar, 2023). Tenendo a mente che rapporti di alleanza portano a vantaggi in termini di gerarchia per un individuo, si è notato che esemplari dominanti tendono ad influire negativamente sulle prime fasi di legame tra individui subordinati in modo da evitare un possibile problema futuro (Bugnyar, 2023).

Riassumendo, i corvi nella fase non riproduttiva si riuniscono in diversi punti di interesse dove formano gruppi di foraggiamento le cui caratteristiche e struttura sociale variano da gruppo a gruppo (Bugnyar, 2023). Tali gruppi non sono stabili, ma composti da individui con un grado più o meno alto di fusione-fissione, determinato dalle preferenze dei singoli individui (Bugnyar, 2023). Sebbene variabili in numero, questi gruppi sono strutturati da specifiche gerarchie e legami sociali tra i membri del gruppo. È stato inoltre confermata la capacità dei corvi nel saper riconoscere le identità dei propri simili, attribuire loro informazioni riguardanti il proprio legame sociale (alleato o nemico) e sui legami tra altri individui (alleati o nemici di un altro individuo) (Bugnyar, 2023). I corvi sono in grado di prendere decisioni ponderate tenendo a mente le proprie caratteristiche

sociali, quelle degli altri individui e il contesto sociale in cui sono inseriti (Bugnyar, 2023). Inoltre, i legami sociali possono essere sfruttati per ottenere status più elevati all'interno della gerarchia mediante supporto passivo o attivo fornito dagli alleati. Indubbiamente, le dinamiche sociali all'interno dei gruppi di foraggiamento sono complesse e sono in linea con l'ipotesi sociale (Bugnyar, 2023).

3.2) VANTAGGI DEL FORAGGIAMENTO SOCIALE: RISK SHIFT

I gruppi di foraggiamento forniscono numerosi vantaggi per i propri membri, tra i quali la riduzione del rischio di predazione, l'utilizzo di conspecifici per ottenere informazioni sull'ambiente e possibilmente scoprire nuove fonti di cibo (Rachael Miller et al., 2014). Inoltre, la presenza di conspecifici induce il fenomeno denominato *risk shift*, definito come la riduzione del rischio percepito nei confronti di oggetti e luoghi da parte di un individuo, quando si trova in un contesto con altri conspecifici (Rachael Miller et al., 2014). Questo fenomeno induce una maggior propensione nell'esplorare nuovi luoghi ed interagire maggiormente con oggetti sconosciuti, favorendo dunque la scoperta di nuove possibili fonti di cibo. (Rachael Miller et al., 2014)

Alcuni dei benefici del foraggiamento sociale sono stati confermati da uno studio condotto da Rachael Miller et al. (2014) su *Corvus corone corone*, *C.c. cornix* e specie ibride che vivono e si nutrono nei pressi dello zoo di Vienna (Tiergarten Schönbrunn). Lo studio ha osservato e analizzato i comportamenti degli esemplari sopraccitati all'interno dei gruppi di foraggiamento formati all'interno dello zoo, mediante 115 esemplari marcati e l'analisi di 2222 registrazioni (Rachael Miller et al., 2014).

Per indagare se il grado di interazione delle cornacchie con oggetti familiari fosse influenzata dal contesto sociale, in particolare dalla presenza di conspecifici, sono stati forniti agli esemplari degli oggetti familiari e comunemente trovati nello zoo, come cannuce o tappi di bottiglia, e si è osservato il loro comportamento in relazione alla presenza o meno di conspecifici nelle vicinanze (Rachael Miller et al., 2014). Si è osservato quante volte l'oggetto venisse avvicinato o effettivamente toccato e manipolato. I risultati ottenuti (dati non riportati) indicano che nel 90% dei casi in cui l'oggetto veniva solo avvicinato era presente un unico esemplare, mentre nel 58,3% dei casi in cui l'oggetto veniva toccato e manipolato, erano presenti più individui sul posto (Rachael Miller et al., 2014). Questi dati indicano che il potenziale rischio rappresentato da un oggetto inesplorato viene percepito come minore in contesti in cui siano presenti conspecifici, promovendo l'interazione con gli oggetti (Rachael Miller et al., 2014).

Un altro comportamento influenzato dalla presenza di conspecifici osservato riguarda la predazione dei corvidi nei confronti di altre specie presenti nello zoo di Vienna (Rachael Miller et al., 2014). Gli animali ospiti del parco possono essere divisi in due categorie: potenzialmente letali per i corvidi *Peccari tajacu* e non letali come *Macropus parma* o *Anas platyrhynchos*. E' stato notato (dati non riportati) che nel 66,6% eventi di predazione sui pecari erano presenti più corvidi, mentre negli eventi legati agli ospiti non letali, solo nel 11% dei casi documentati era presente più di un corvo (Rachael Miller et al., 2014). Interpretando questi dati, si può intuire che la pericolosità degli animali bersaglio della predazione sia un fattore cruciale nelle decisioni dei corvi, in quanto solo con il supporto di altri individui sono disposti ad accettare il rischio di una predazione potenzialmente letale (Rachael Miller et al., 2014).

4) SFIDE DEL FORAGGIAMENTO SOCIALE: COMPETIZIONE INTRASPECIFICA

I punti esposti nei paragrafi precedenti indicano indubbi vantaggi per gli esemplari nel formare gruppi di foraggiamento. Tuttavia, questi vantaggi comportano anche un costo rappresentato dalla competizione con i conspecifici. In quanto se per esempio un corvo è in grado di utilizzare il proprio vasto repertorio cognitivo per affrontare diverse sfide presentate da contesti sociali ed ecologici, un suo simile sarà un grande competitore per le stesse ragioni. In particolare nella dinamica della creazione di scorte in cui i possessori soffrono di un elevato grado di cleptoparassitismo, ovvero il saccheggio e sfruttamento delle proprie scorte da parte di conspecifici (Emery et al., 2003).

4.1) STRATEGIE DI PROTEZIONE DELLE SCORTE

Come discusso precedentemente, il successo di foraggiamento nei corvidi dipende dal successo con il quale si recuperano le scorte create in precedenza, risulta necessario proteggere il cibo procurato e nascosto. Nel caso dei corvidi, i quali utilizzano la strategia del foraggiamento sociale, il pericolo maggiore è rappresentato dai conspecifici (Gallego-Abenza et al., 2019).

Si individuano due momenti cruciali nella protezione del cibo. Il primo momento si verifica quando l'individuo entra in contatto per la prima volta con il cibo e deve scegliere se consumarlo immediatamente o portarlo via con l'intento di nascondere, rischiando però un inseguimento da parte dei conspecifici presenti. Il secondo momento avviene nella fase in cui si nasconde il cibo (Gallego-Abenza et al., 2019). La presenza di scorte nascoste rappresenta per i conspecifici un'opportunità in quanto implica la presenza di cibo di alta qualità facilmente reperibile (Bugnyar, 2023). Questa dinamica di protezione – saccheggio ha permesso una coevoluzione di entrambe le strategie secondo una corsa alle armi

evoluzionistica (Bugnyar, 2023). I luoghi in cui vengono immagazzinate le scorte possono essere scoperti in due modi, il primo, meno affidabile, si basa sul trovarle casualmente esplorando il terreno, mentre il secondo consiste nell'osservare l'individuo durante l'evento di *caching* senza farsi vedere, memorizzando la posizione e saccheggiare la scorta quando il possessore è assente (Bugnyar, 2023). Sebbene esista una rivalità tra gli individui che nascondono e gli individui che saccheggiano, i corvidi rientrano in entrambi i ruoli, trasferendo le esperienze tratte in un ruolo all'altro migliorando di conseguenza le prestazioni individuali sia da saccheggiatore che da protettore (Bugnyar, 2023).

Alcuni dei meccanismi di protezione osservati in *C. corax* includono il ritardo nell'azione di nascondere il cibo nel momento in cui sono presenti conspecifici nelle vicinanze, aspettando che questi ultimi si distraggano o abbandonino il luogo per poter riprendere l'attività di *caching*, la creazione di falsi nascondigli che rendono più complicato per l'osservatore ricordare la posizione esatta (Emery et al., 2003). Oppure, come osservato in *P. pica*, la densità dei nascondigli viene regolata a seconda che si sia osservati o meno, creando scorte più distanti tra loro quando sono presenti conspecifici aumentando la difficoltà di localizzazione di tutte le scorte (Emery et al., 2003). Infine, molti corvidi attuano la strategia di *re-caching*, ovvero tornano nel luogo in cui hanno nascosto il cibo mentre erano in presenza di conspecifici e ne cambiano la posizione, invalidando l'informazione dei possibili saccheggiatori (Emery et al., 2003).

Diversi studi condotti in cattività su *Aphelocoma californica* da Emery et al., (2003) dimostrano l'importanza dell'esperienza nei meccanismi di difesa delle *cache*. Le ghiandaie con esperienza personale pregressa di furto ritornano al sito in cui hanno inizialmente creato una scorta modificandone la posizione quando si accorgono di essere osservati da conspecifici, mentre le ghiandaie senza esperienza di furto non mostrano questo comportamento (Emery et al., 2003). Questo suggerisce che gli individui che hanno precedentemente svolto il ruolo di ladri riescano ad immaginare altri individui compiere lo stesso gesto con le proprie scorte ed agire di conseguenza implementando strategie difensive aggiuntive. Uno studio condotto da Emery, et al. (2003) su *A. californica* ha approfondito questo comportamento. Utilizzando 16 ghiandaie allevate a mano con sessi misti e tenute in gabbie separate, avendo la caratteristica che metà di esse aveva esperienza pregressa come ladri, mentre l'altra metà non ne aveva (Emery et al., 2003). Alle ghiandaie con esperienza è stato permesso di nascondere cibo nella condizione in cui erano osservate e nella condizione in cui erano sole, e il loro comportamento è stato successivamente analizzato.

I risultati (dati non riportati) hanno mostrato che nelle prove in cui le ghiandaie erano osservate durante l'evento di *caching*, tendevano a nascondere più cibo rispetto alle prove in cui erano sole, indicando una consapevolezza che le scorte

erano a rischio di furto (Emery et al., 2003). È stato notato anche un aumento significativo di *re - caching* delle scorte nelle prove in cui erano osservate, con la creazione di nuovi siti e una preferenza per nascondigli più sicuri all'interno della propria gabbia, un luogo facilmente difendibile (Emery et al., 2003). Inoltre, una volta che i nasconditori hanno osservato un conspecifico rubare da un determinato sito, hanno modificato il loro comportamento, escludendo quel sito come opzione per nascondere cibo in futuro, apprendendo come quel luogo non fosse più affidabile (Emery et al., 2003). In aggiunta, durante la fase di recupero delle scorte, le ghiandaie hanno preferito consumare una maggiore quantità di cibo sul momento dopo aver imparato che le loro scorte erano state saccheggiate, implicando che per il momento nascondere il cibo risultasse meno vantaggioso che consumarlo in loco (Emery et al., 2003). Questo rapido cambiamento nel comportamento suggerisce una notevole plasticità comportamentale nelle ghiandaie in risposta al contesto sociale, poiché sono in grado di anticipare il rischio di furto da parte di conspecifici se osservate durante gli eventi di *caching* (Emery et al., 2003). Queste affermazioni valgono solo per gli esemplari con esperienza di furto pregressa, in quanto queste strategie di difesa non vengono riscontrate in individui che non hanno mai ingaggiato in comportamenti di saccheggio (Emery et al., 2003).

Le strategie descritte hanno come obiettivo quello di limitare le informazioni in possesso dei saccheggiatori, sia dal punto di vista qualitativo che quantitativo (Emery et al., 2003). Oltre a spostare il luogo delle scorte sono state notate anche diverse precauzioni nella scelta del sito ideale per la creazione della scorta in funzione alla presenza o meno di conspecifici, generalmente gli individui hanno la preferenza di posizionare il cibo all'ombra anziché in luoghi ben illuminati, scegliere nascondigli più distanti dagli osservatori e possibilmente dietro ad oggetti che ostruiscono il campo visivo dei possibili saccheggiatori o addirittura vengono creati nascondigli "falsi" spostando ripetutamente il cibo o formando nascondigli vuoti muovendo oggetti con il becco dando l'impressione di star nascondendo qualcosa (Emery et al., 2003). Queste strategie vengono messe in atto sia durante la prima fase di *caching*, sia nel momento del recupero nel caso in cui siano presenti conspecifici sul luogo. Tuttavia, tali precauzioni non vengono adottate quando l'evento di *caching* avviene in privato, indicando che le ghiandaie siano in grado di valutare il rischio di furto durante l'evento di *caching*, infatti sarebbe poco vantaggioso impiegare strategie costose in termini di tempo ed energie quando non c'è bisogno (Emery et al., 2003). Questo suggerisce che i corvidi rientrano tra gli animali in grado di utilizzare la "teoria della mente" ovvero la capacità di attribuire stati di conoscenza ad altri individui ed agire in base ad essi, (Grodzinski e Clayton, 2010) questa capacità è scarsamente riscontrata in natura ed è limitata a sole specie che godono di elevate abilità cognitive.

4.2) SENSIBILITA' ALL'OSSERVAZIONE

Le conferme delle strategie appena discusse e della sensibilità dei corvidi a chi sta osservando durante gli eventi di *caching* sono fornite dagli esperimenti condotti da Clayton et al. (2007) utilizzando *A. californica* come modello, in cui hanno approfondito la sensibilità alle osservazioni in contesti diversi tramite esperimenti di barriera, un modello simile a quello utilizzato negli esperimenti sui primati. In questi test, due individui sono posti in gabbie separate, divise parzialmente da una barriera (mostrato dallo schema in figura 2). Nell'esperimento viene permesso ad un individuo di nascondere il cibo, sia nella condizione in presenza di un con specifico sia in sua assenza, dopo 3 ore viene permesso il recupero in privato in ogni caso. I risultati (dati non riportati) mostrano una preferenza per nascondere il cibo nella parte non visibile quando è presente l'osservatore, circa il 75%, mentre non è riscontrata una preferenza quando si è in condizione privata. (Clayton et al., 2007)

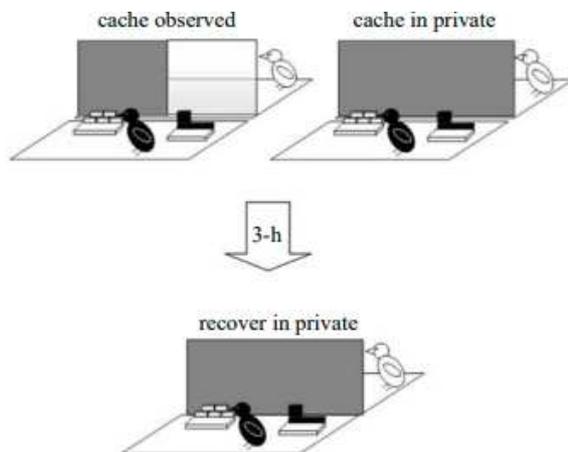


Fig 2, Schema base dell'esperimento di barriera. Due individui sono separati fisicamente da una barriera che può oscurare del tutto o in parte lo spazio personale degli individui. (Tratto da Clayton et al., 2007)

Tali risultati suggeriscono che i nasconditori siano sensibili a ciò che l'osservatore sia in grado di vedere (Clayton et al., 2007). Per eliminare la possibilità che tale comportamento non sia dovuto alla consapevolezza della presenza di un competitore ma che sia in risposta a ciò che il nasconditore vede (considerando che dietro la barriera nemmeno i nasconditori sono in grado di vedere l'osservatore, e dunque potrebbero non percepire la presenza di un possibile competitore), si è investigato se fosse presente una preferenza per nascondere il cibo in luoghi ombreggiati, più difficili da osservare, rispetto a nascondere in luoghi luminosi (dai quali si possono ottenere migliori informazioni) (Clayton et al., 2007). Nell'esperimento si è diviso lo spazio concesso al nasconditore in zone buie e illuminate per poi eseguire test in due condizioni: osservati e in privato. I risultati (dati non riportati) mostrano una preferenza dell'80% nel nascondere il

cibo in zone ombreggiate quando si è osservati, mentre non si è riscontrata preferenza quando l'evento di *caching* avviene in privato (Clayton et al., 2007). Indicando dunque che la sensibilità non è basata a ciò che il nasconditore vede ma alla sua consapevolezza della presenza di un possibile competitore (Clayton et al., 2007). Mediante un esperimento simile, si è osservata una tendenza a nascondere il cibo più lontano dall'osservatore quando si è osservati, indicando come gli individui tengano in considerazione anche la distanza per proteggere le proprie scorte (Clayton et al., 2007).

E' stato inoltre esplorato se le strategie di protezione venissero utilizzate a prescindere da chi osserva o se nel caso fosse presente il partner queste non venissero messe in atto, in quanto le scorte vengono condivise nelle coppie, e dunque la presenza del partner non rappresenta una minaccia (Clayton et al., 2007). Attraverso un esperimento di barriera condotto in quattro istanze diverse, utilizzando come osservatore un individuo dominante, uno subordinato, il partner e in privato, si è ripetuto l'esperimento della distanza, precedentemente citato (Clayton et al., 2007). I risultati (dati non riportati) confermano che il partner non viene sentito come minaccia, poiché sia nel caso del dominante che del subordinato il numero di scorte create in lontananza (rispetto all'osservatore) è nettamente superiore a quelle create vicine. Mentre nell'istanza in cui si è utilizzato il partner come osservatore o in cui l'evento di *caching* è avvenuto in privato, il numero di scorte create a distanza non è stato significativo (dati non riportati). Ciò indica che è l'identità dell'individuo ad essere percepita come minaccia e non la presenza generale di un conspecifico (Clayton et al., 2007).

È importante ricordare che questi esperimenti sono condotti in cattività, mentre in natura è improbabile che siano disponibili luoghi totalmente ostruiti alla vista di un possibile osservatore, considerando anche che tale osservatore è mobile. Pertanto, sebbene queste strategie siano messe in atto, la loro efficacia in natura è limitata. Sono presenti però altre strategie di protezione, ad esempio, come discusso precedentemente, è comune per le *A. californica* tornare sul luogo di *caching* e spostare le scorte che sono state osservate in nuovi siti, così da invalidare le informazioni possedute dei ladri (Clayton et al., 2007).

Tutti gli esperimenti esposti finora hanno indagato le strategie di protezione delle scorte e la loro modulazione in presenza di conspecifici generali. Tuttavia, i corvidi potrebbero essere in grado di modulare le proprie azioni in base all'identità del conspecifico presente, e dunque attribuire informazioni ai singoli individui. Per indagare questa tematica, Clayton et al., (2007) hanno ideato un esperimento di barriera in cui è stato permesso ad una ghiandaia di nascondere cibo mentre veniva osservata da un conspecifico. Successivamente, la fase di recupero è stata condotta in tre condizioni diverse (dati non riportati). Nella prima condizione, il recupero avveniva in privato, come già evidenziato negli studi

esposti precedentemente, le ghiandaie sono inclini a spostare i loro nascondigli. Nella seconda condizione, il recupero è stato effettuato con la presenza di un osservatore che aveva precedentemente visto l'azione di *caching*, in questo caso le scorte sono state spostate ripetutamente per invalidare le informazioni dell'osservatore (Clayton et al., 2007). Nella terza condizione l'evento di recupero è stato osservato da un conspecifico che non aveva assistito all'evento di *caching*. In questo caso, un numero limitato di scorte sono state spostate, poiché la loro riposizione avrebbe dato informazioni sulla presenza di scorte alla ghiandaia osservatrice, la quale fino a quel momento era ignara di tale possibilità (Clayton et al., 2007). Successivamente, è stato condotto lo stesso esperimento con la condizione di controllo in cui entrambi gli uccelli hanno assistito all'evento di *caching*. In tale condizione, le scorte di cibo sono state cambiate di posto in egual misura (Clayton et al., 2007).

Questi risultati confermano la capacità delle ghiandaie di discriminare i singoli individui e attribuire diverse informazioni ad essi. Sugerendo nuovamente che i corvidi rientrano tra le specie in grado di utilizzare la “teoria della mente”(Clayton et al., 2007).

Inoltre come accaduto in esperimenti precedenti, è emerso che non tutti gli individui manifestavano la strategia di *re-caching*, ma solo coloro che avevano precedentemente partecipato ad eventi di saccheggio di altre scorte. Questo riconferma il ruolo che l'esperienza gioca nelle strategie di protezione implementate dai corvidi (Clayton et al., 2007).

Riassumendo, i risultati riportati mostrano come le ghiandaie siano in grado di agire tenendo conto del futuro, anticipando un eventuale saccheggiatore e attuando contromisure adeguate. Questo comportamento di pianificazione e adattamento a situazioni diverse, suggerisce nuovamente una complessa cognizione sociale in grado di permettere un ragionamento basato sulle informazioni ottenute sui conspecifici ed una capacità di proiezione mentale nel futuro (Clayton et al., 2007).

4.3) PRIMA DEL *CACHING*: SCELTA TRA CONSUMAZIONE IN LOCO E TRASPORTO

Gli individui subordinati sono particolarmente vulnerabili al cleptoparassitismo, poiché sono considerati dei bersagli facili dagli individui dominanti (Gallego-Abenza et al., 2019). Precedentemente, si è discusso delle strategie attuate dai corvidi durante la fase di *caching* per limitare lo sfruttamento delle proprie scorte da parte dei conspecifici. Lo studio condotto da Gallego-Abenza et al. (2019) utilizzando *C. corax* come modello, si propone di esplorare le strategie vengono

impiegate prima dell'evento di *caching*, concentrandosi sulla scelta tra consumare il cibo sul posto o tentare di portarlo via e nascondere per il futuro.

La capacità di fare la scelta corretta è direttamente correlata alla sopravvivenza degli individui (Gallego-Abenza et al., 2019), si è infatti osservata un'alta mortalità nei giovani corvi (1 anno di età), suggerendo la presenza di una pressione selettiva relativa alla capacità di scegliere correttamente, in cui l'esperienza gioca un ruolo fondamentale. E' atteso che gli individui subadulti (dai 2 ai 3 anni) e gli adulti (oltre 3 anni) siano più efficienti nel scegliere tra consumare il cibo sul posto e portarlo via con l'intento di nascondere (Gallego-Abenza et al., 2019). Analizzando la decisione di consumare in loco il cibo, si è osservato che il successo è correlato al tempo impiegato dall'individuo per prendere questa decisione e raggiungere il cibo e la distanza tra l'individuo e i conspecifici presenti al momento dell'azione (Gallego-Abenza et al., 2019). Suggerendo la necessità di saper riconoscere ed aspettare il momento opportuno per agire. Età e sesso sembrano influenzare il successo, ma la loro rilevanza è trascurabile (Gallego-Abenza et al., 2019).

Analizzando il successo nella decisione di trasportare il cibo fuori dal sito con l'intento di nascondere, si è riscontrato un legame positivo con il numero di individui presenti, più individui sono presenti più è probabile che il cibo venga trasportato e nascosto piuttosto che consumato in loco (Gallego-Abenza et al., 2019). Gli adulti e i subadulti mostrano una maggiore propensione a trasportare il cibo rispetto ai giovani, il che può essere spiegato in quanto individui giovani sarebbero più facilmente inseguiti e privati del cibo (Gallego-Abenza et al., 2019). Il sesso è anche un fattore determinante, con le femmine che ricevono più inseguimenti rispetto ai maschi (Gallego-Abenza et al., 2019).

Riassumendo, i giovani corvidi sono svantaggiati nel trasportare il cibo rispetto agli individui adulti e ai subadulti, i quali subiscono meno inseguimenti (Gallego-Abenza et al., 2019). Tuttavia, l'età ha meno impatto sulla scelta di consumare direttamente il cibo sul posto, dove abilità cognitive, come la capacità di valutare il momento opportuno per raccogliere il cibo basandosi sulle informazioni a disposizione, risultano più decisive (Gallego-Abenza et al., 2019).

4.4) L'ALTRA FACCIA DELLA MEDAGLIA: STRATEGIE PER OTTIMIZZARE IL SACCHEGGIO

Fin'ora si sono discusse le problematiche affrontate dai corvidi dall'ottica dei possessori delle scorte, come accennato precedentemente gli esemplari non sono ristretti ad un unico ruolo ma agiscono sia da saccheggiatori che da nasconditori. Oltre alle strategie di protezione, sono presenti anche strategie che aumentano il successo nello sfruttare una scorta di un conspecifico (Grodzinski e Clayton,

2010). Dall'ottica dei saccheggiatori, la strategia di nascondere il cibo offre l'opportunità di accedere a cibo di alta qualità nascosto nell'ambiente (Grodzinski e Clayton, 2010). Di conseguenza, risulta vantaggioso sviluppare strategie per individuare tali nascondigli più facilmente. La strategia più primitiva consiste nell'esplorare casualmente cavità nell'ambiente sperando di scoprire una scorta, ma questa strategia si rivela particolarmente inefficace poiché tramite l'informazione derivata dalla memoria spaziale, i nasconditori sono nettamente avvantaggiati (Grodzinski e Clayton, 2010). Una strategia più raffinata è rappresentata dal seguire gli individui intenti a volare via con cibo e rubarlo con l'utilizzo della forza fisica nel momento in cui la vittima tenta di nascondere, tuttavia questa strategia è accessibile soltanto agli individui dominanti in quanto richiede l'impiego di forza fisica (Grodzinski e Clayton, 2010). Una strategia più efficace, ed accessibile anche agli individui non dominanti, è seguire l'individuo ed osservarlo durante l'evento di *caching* memorizzando la posizione della scorta per poi tornare in un secondo momento quando il proprietario ha lasciato il luogo e saccheggiare la scorta indisturbato (Grodzinski e Clayton, 2010).

La strategia appena descritta, utilizzata dai saccheggiatori, ha un carattere plastico ed è modificata a seconda del contesto e in base agli individui presenti (Grodzinski e Clayton, 2010). Se l'individuo che sta assistendo all'evento di *caching* è un subordinato e sul sito è presente anche un individuo dominante, il quale ha anche lui assistito all'evento di *caching*, i saccheggiatori subordinati tendono ad agire appena possibile, piuttosto che aspettare lunghi periodi di tempo, nel tentativo di superare l'individuo dominante nelle tempistiche (Grodzinski e Clayton, 2010). È stato inoltre osservato che i saccheggiatori tendono a osservare da postazioni che celano la propria presenza, tra i benefici che questo comportamento porta al saccheggiatore si ha la percezione da parte dei nasconditori di essere in un contesto privato, quindi meno propensi ad attuare complesse strategie di protezione, rendendo più facile lo sfruttamento della scorta (Grodzinski e Clayton, 2010). Inoltre è stato osservato che le ghiandaie sono in grado di ricordarsi chi le abbia osservate durante gli eventi di *caching* (Grodzinski e Clayton, 2010). Nel caso in cui trovassero le proprie scorte depredate, le ghiandaie mostrano comportamenti aggressivi indirizzati all'individuo che era presente al momento di quel particolare evento di *caching*. Per i saccheggiatori, osservare da una posizione nascosta risulta vantaggioso anche per evitare possibili aggressioni future (Grodzinski e Clayton, 2010).

I risultati degli esperimenti esposti finora evidenziano come diverse specie di corvidi siano capaci di adottare una vasta gamma di strategie per ottimizzare il proprio successo nel foraggiamento. Inoltre quotidianamente, i corvidi devono affrontare complesse sfide di natura sociale, rappresentate dai conspecifici in quanto devono sapersi relazionare all'interno dei gruppi di foraggiamento.

L'ipotesi sociale (Humphrey, 1976; Dunbar, 1992) suggerisce che lo sviluppo di abilità cognitive sia promosso da un complesso sistema sociale, poiché gli individui necessitano soluzioni per affrontare le complicate sfide sociali rappresentate dai conspecifici. D'altra parte, l'ipotesi ecologica (Harvey e Krebs, 1978) propone che la difficoltà nel reperire cibo dall'ambiente rappresenti una spinta per lo sviluppo di abilità cognitive, poiché più è difficile ottenere cibo, più è necessario investire in strategie complesse per migliorare l'efficacia del foraggiamento. Dai risultati presentati, emerge che i corvidi si collocano all'interno di entrambe le ipotesi, suggerendo che sia la pressione sociale che quella ecologica favoriscano lo sviluppo delle loro abilità cognitive.

5) ABILITA' RISCONTRATE IN DIVERSI DOMINI COGNITIVI

Fin'ora sono stati esposti studi in cui si sono esplorate le capacità cognitive dei corvidi in tematiche sociali (interazioni con i conspecifici) e tematiche ecologiche (ricerca e protezione cibo). Diversi studi si sono posti come obiettivo quello di indagare le capacità cognitive dei corvidi in altri domini cognitivi.

5.1) INFERENZA STATISTICA

L'inferenza statistica è definita come l'abilità di trarre conclusioni sulla probabilità di avvenimento di un evento avendo a disposizione un numero limitato di informazioni. Tale abilità si basa sull'utilizzo della statistica relativa anziché assoluta. Questa capacità si rivela particolarmente utile in situazioni incerte ed è stata osservata finora in alcuni primati. Tuttavia, studi condotti da Johnston et. al. (2023) utilizzando come modello *C. corone*, suggeriscono che anche i corvidi, possano possedere questa capacità.

Per testare questa ipotesi, è stato condotto un esperimento utilizzando esemplari di *C. corone*, in cui due cornacchie sono state addestrate ad associare nove stimoli diversi a nove diverse probabilità di ricevere una ricompensa, variando progressivamente dal 10% al 100%. Successivamente, mediante un esperimento di forzatura di scelta, alle cornacchie è stato imposto di selezionare uno stimolo tra due proposti. (La figura 4 mostra lo schema dell'esperimento).

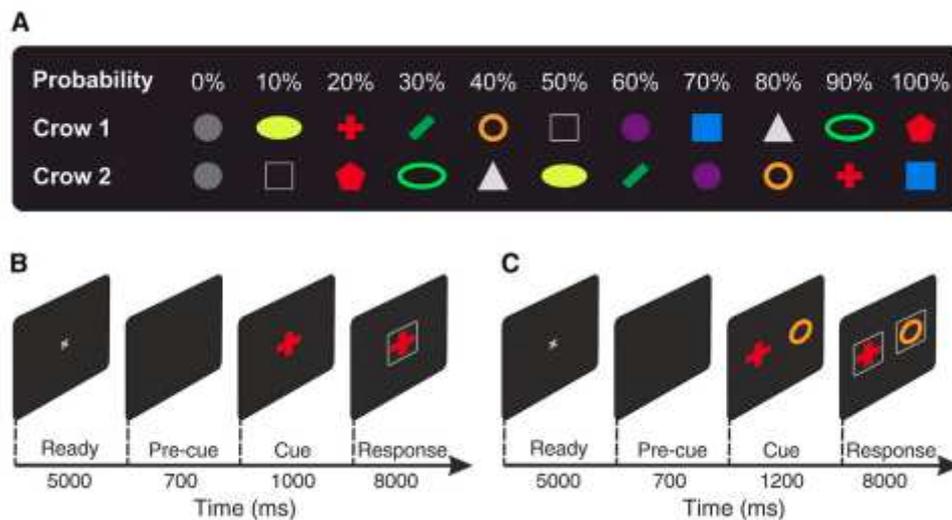


Fig. 4. Schema dell'esperimento utilizzato, diversi stimoli sono associati a probabilità crescenti aumentando progressivamente del 10% la probabilità di ricevere una ricompensa. (Tratto da Johnston et al., 2023)

I risultati (dati non riportati) hanno mostrato che entrambe le cornacchie hanno scelto correttamente lo stimolo a cui era associata la probabilità più alta di ricevere una ricompensa il 76% delle volte, un tasso troppo elevato per essere attribuito al caso. (Johnston et al., 2023). L'esperimento è stato poi riproposto dopo un mese, durante il quale le cornacchie non sono state esposte all'esperimento, ed è stato notato che il successo con il quale le cornacchie compivano la scelta corretta è stato mantenuto, indicando la capacità delle cornacchie di apprendere e applicare inferenza statistica basandosi sulle esperienze passate (Johnston et al., 2023).

Un esperimento di controllo (dati non riportati) è stato condotto per valutare se le cornacchie utilizzassero la frequenza assoluta o relativa (Johnston et al., 2023). In questo caso, le cornacchie sono state addestrate con due nuovi stimoli, uno con una probabilità dell'80% di ricompensa e uno con una probabilità del 40%, quest'ultimo stimolo è stato presentato il doppio delle volte. Durante la fase di test, entrambe le cornacchie hanno scelto correttamente lo stimolo più probabile oltre il 50% delle volte, confermando l'uso della statistica relativa anziché assoluta (Johnston et al., 2023).

5.2) MIRROR SELF RECOGNITION

Il mirror self recognition (MSR) è un test utilizzato per valutare la consapevolezza di sé negli animali, una capacità che rappresenta il pinnacolo delle abilità cognitive. Questo test prevede di marcare l'animale senza che esso se ne accorga e successivamente di consentire all'animale di osservare il proprio riflesso allo specchio. Se l'animale mostra segni di riconoscimento di sé stesso cercando di

rimuovere il marchio, si ritiene che abbia riconosciuto e compreso la propria immagine riflessa, superando il test (Vanhooland et al., 2023).

Fino alla data dello studio (2023), soltanto due specie di corvidi, la gazza euroasiatica (*P. pica*) e la cornacchia delle case (*Corvus splendens*) hanno superato il test. Lo studio condotto da Vanhooland et al. (2023) utilizzando il corvo imperiale (*C. corax*) e la gazza aliazurre (*Cyanopica cyanus*) come modelli, si è proposto di ripetere il MSR. L'esperimento è stato condotto mediante l'utilizzo tre tipi di apparati aventi una cornice di legno in comune, ma con diversi contenuti: una lastra di legno, un foglio di argento (condizioni di controllo) e uno specchio (condizione di test). Prima del test effettivo, si è permesso agli individui di entrambe le specie di familiarizzare con gli apparati in condizioni sia di gruppo che singolarmente. Inoltre, per agevolare la fase di marchio, gli animali sono stati addestrati a partecipare volontariamente assicurandosi che non notassero il marchio (Vanhooland et al., 2023).

Sono stati osservati i comportamenti degli individui di entrambe le specie quando esposti ai tre tipi di apparati. I risultati dei test (dati non riportati) mostrano che i corvi hanno trascorso significativamente più tempo davanti agli apparati contenenti lo specchio rispetto alle condizioni di controllo. Al contrario, per quanto riguarda le gazze, non sono state osservate differenze significative tra le condizioni di specchio e quelle di controllo (Vanhooland et al., 2023). Inoltre, i comportamenti dei corvi davanti allo specchio hanno evidenziato un maggiore coinvolgimento sociale rispetto alle condizioni di controllo, ma non sono state riscontrate differenze significative tra specchio e legno. Le gazze, invece, hanno mostrato una tendenza a vocalizzare quasi esclusivamente davanti allo specchio (Vanhooland et al., 2023).

Osservando i risultati del mark test (dati non riportati), nei corvi è stato osservato un aumento significativo del tempo trascorso davanti agli apparati contenenti lo specchio nelle condizioni in cui gli animali erano marcati rispetto alla condizione non marcata, ma non sono stati riportati comportamenti diretti a rimuovere il marchio. Mentre nelle gazze non sono state riscontrate differenze significative (Vanhooland et al., 2023).

In conclusione, sebbene i corvi abbiano trascorso più tempo davanti allo specchio nella condizione di marcati rispetto alla condizione normale, non sono stati osservati comportamenti diretti alla rimozione del marchio, contrariamente a quanto rilevato nelle condizioni di controllo in cui il marchio è stato posizionato in una regione visibile senza specchio, dove gli esemplari hanno rimosso il marchio. Questo indica un fallimento del test di MSR sia per i corvi che per le gazze (Vanhooland et al., 2023). Tuttavia, l'incremento del tempo trascorso davanti allo specchio potrebbe suggerire una percezione di cambiamento

nell'immagine riflessa, ma non necessariamente una consapevolezza di sé completa (Vanhooland et al., 2023). Infine, è necessario considerare che il MSR potrebbe non essere totalmente adatto per valutare la consapevolezza del sé negli uccelli in quanto stato ideato per i primati, ulteriori studi e test comparativi sono necessari per approfondire questo tema (Vanhooland et al., 2023).

5.3) CAPACITA' DI RAGIONAMENTO SU SCAMBI FUTURI.

L'abilità di saper rimandare una gratificazione immediata per una futura ricompensa migliore richiede la capacità di ragionare basandosi sulla qualità della ricompensa e il tempo di attesa per ottenerla, decidendo infine se è conveniente compiere la scelta (Dufour et al., 2012). Lo studio condotto da Dufour et al. (2012) ha approfondito questa abilità nei corvidi, utilizzando come modelli *C. corax* e *C.c. corone*.

Nell'esperimento condotto, i ricercatori hanno adottato un metodo simile a quello comunemente utilizzato per valutare la capacità di scelta futura nei primati. Un ricercatore, posto davanti alla voliera del soggetto, fornisce un pezzo di cibo iniziale di scarsa qualità e, contemporaneamente, mostra una ricompensa di qualità superiore nella seconda mano. Dopo aver fornito il primo pezzo di cibo, la mano che conteneva il pezzo di cibo iniziale viene chiusa a pugno per un periodo di tempo determinato per poi essere riaperta dando la possibilità all'uccello di restituire il cibo iniziale, solo i soggetti che restituiscono il cibo con successo dopo il tempo prestabilito hanno accesso alla ricompensa migliore. L'esperimento termina quando gli esemplari restituiscono il cibo iniziale, nel caso lo restituiscano prima che sia trascorso il tempo prestabilito, la prova è considerata fallita (Dufour et al., 2012).

I risultati (dati non riportati) hanno dimostrato una chiara capacità nei corvidi di saper decidere se tollerare il ritardo della gratificazione, basandosi sia sul tempo di attesa sia sulla qualità dello scambio (Dufour et al., 2012). Si è notato che alcuni esemplari hanno rinunciato immediatamente piuttosto che nel mezzo della prova, suggerendo una valutazione anticipata della convenienza dello scambio (Dufour et al., 2012). Il successo nel rinviare la gratificazione immediata diminuisce all'aumentare del tempo di attesa, con il massimo registrato di 320 secondi.

Questo risultato è significativo, poiché è paragonabile a quanto osservato in alcuni primati, come *Cebus apella*, che può rinviare la gratificazione per un massimo di un minuto (Dufour et al., 2012). Nei corvidi, il successo nel rinviare la gratificazione a tempi più lunghi è spesso associato al comportamento di lasciare il cibo a terra o nascondarlo per poi recuperarlo successivamente, ovvero strategie che aiutano a ridurre la tentazione e rendono il processo di attesa meno impegnativo (Dufour et al., 2012).

5.4) EVOLUZIONE DELLA FABBRICAZIONE ED UTILIZZO DI STRUMENTI: IL CASO DI *Corvus moneduloides*

La fabbricazione e l'utilizzo di strumenti per procurarsi cibo sono abilità che richiedono complesse capacità cognitive, come quelle di essere in grado di pianificare per eventi futuri sia per quanto riguarda la fabbricazione degli strumenti (in quanto bisogna avere in mente la forma finale da raggiungere), sia per il loro utilizzo (in quanto è necessario visualizzare l'azione che necessita la creazione di tale strumento) (Rutz e St Clair, 2012). Precedentemente era considerata un'abilità esclusiva di alcuni primati. Tuttavia sono presenti episodi documentati in cui diversi corvidi utilizzano utensili ad uso occasionale (Rutz e St Clair, 2012). *C. moneduloides* è una specie che si è specializzata nella manifattura ed utilizzo di utensili. Questi corvi utilizzano una varietà di strumenti caratterizzati da livelli complessità di fabbricazione e ruoli diversi. Si distinguono tre categorie principali: legni non uncinati, legni uncinati e "*pandanus tools*", ottenuti dalle foglie del pino *Pandanus spp.* (Rutz e St Clair, 2012). Inoltre, sono stati osservati usi opportunistici di penne, piume e oggetti di origine antropica indicando che probabilmente siano in grado di utilizzare un ventaglio più ampio di strumenti (Rutz e St Clair, 2012).

L'utilizzo più documentato di questi strumenti è nella pesca delle larve di coleottero (*Agrianome fairmairei*), solitamente nascoste all'interno di alberi caduti (Rutz e St Clair, 2012). I corvi stuzzicano le larve con un ramoscello fino a quando non scatta una risposta difensiva nella larva facendola mordere il legnetto, in quel momento i corvi estraggono lo strumento dalla cavità e catturano la larva (Rutz e St Clair, 2012). Questo comportamento ricorda la pesca di termiti ampiamente utilizzata da alcuni primati. Lo sviluppo di questa abilità in *C. monoduloides* è sostenuto da diversi fattori ecologici, tra i quali vi è la ricompensa di alta qualità rappresentata dalle larve di coleottero, la mancanza di competitori e la bassa predazione sui corvi (Rutz e St Clair, 2012). In particolare, la pressione predatoria rilassata può aver favorito lo sviluppo dei tratti cognitivi legati all'utilizzo di strumenti in due maniere: la prima riguarda una selezione rilassata per tratti legati alla vigilanza, volti ad evitare la predazione. Tratti come la continua sorveglianza ai propri dintorni possono essere stati attenuati alleggerendo il carico cognitivo e permettendo lo sviluppo di altre capacità (Rutz e St Clair, 2012). Questo aspetto è particolarmente importante considerando che durante l'azione di fabbricazione e di utilizzo l'animale è estremamente concentrato nel processo, in quanto richiede precisione per la corretta riuscita, dover prestare continuamente attenzione intorno a sé sarebbe deleterio per il successo dell'azione (Rutz e St Clair, 2012). In secondo luogo, la bassa predazione può permettere tempi di cure parentali più lunghi, necessari a far imparare al giovane esemplare l'utilizzo corretto delle tecniche di manipolazione degli strumenti, infatti quando si osservano i tempi di cure parentali, *C.*

moneduloides presenta tempi lunghi fino a 2 anni, superando di molto la media dei corvidi (Rutz e St Clair, 2012).

Inoltre, si ritiene che l'insorgere dell'utilizzo degli strumenti possa essere predisposto nei corvidi (Rutz e St Clair, 2012). Come dimostrano diverse documentazioni, specie di corvidi che non utilizzano abitualmente strumenti, sono in grado farne uso occasionalmente se vengono forniti con strumenti già utilizzabili e motivati ad utilizzarli, per ottenere una ricompensa (Rutz e St Clair, 2012). Inoltre, l'uso di strumenti presenta similitudini con la strategia del *food caching*, in quanto entrambi i comportamenti sono legati al cibo, presentano inserimento di materiali in cavità e forniscono agli uccelli la consapevolezza della presenza di luoghi nascosti in cui è presente cibo, spronandoli ad esplorare cavità (Rutz e St Clair, 2012). Queste associazioni suggeriscono che l'uso degli strumenti possa derivare da comportamenti preesistenti legati al *food caching* (Rutz e St Clair, 2012).

6) POSSIBILI FATTORI LEGATI ALLO SVILUPPO DELLE CAPACITA' COGNITIVE

Gli argomenti trattati e gli esperimenti esposti nei capitoli precedenti mostrano indubbiamente che i corvidi posseggano elevate capacità cognitive, in grado di essere comparate a quelle dei primati.

Negli ultimi tempi molta attenzione stata posta nel cercare di spiegare le motivazioni e le modalità di sviluppo delle abilità cognitive dei corvidi, le quali si sono evolute in modo convergente a quelle dei primati (Güntürkün et al., 2023). Il cervello degli uccelli non è strutturato come quello dei mammiferi, dunque le ipotesi, una volta largamente accettate, che prevedono la necessità di un cervello di grandi dimensioni e la presenza di una isocorteccia per sviluppare elevate abilità cognitive, sono sfidate dal cervello dei corvidi, il quale non solo manca di corteccia ma ha anche una dimensione 15 volte inferiore rispetto al cervello dei primati, eppure dimostrano abilità cognitive comparabili (Güntürkün et al., 2023).

Una possibile spiegazione di questo fenomeno potrebbe risiedere nell'organizzazione cerebrale degli uccelli (Güntürkün et al., 2023). È noto che un cervello più grande comporta un maggior numero di neuroni, aumentando così le unità computazionali e potenzialmente consentendo lo sviluppo di abilità cognitive più complesse (Güntürkün et al., 2023). Tuttavia, studi incentrati sull'analisi comparativa cerebrale (dati non riportati), indicano che gli uccelli presentano il doppio dei neuroni per unità di volume cerebrale rispetto ai primati. In particolare, osservando i neuroni corticali, si individua che essi abbiano un ruolo cruciale legato alle capacità cognitive grazie alla loro flessibilità e capacità operativa (Güntürkün et al., 2023). Nei primati, i neuroni corticali costituiscono

circa il 19% dei neuroni, mentre nei corvi possono arrivare fino al 78% (Güntürkün et al., 2023). Tuttavia, la semplice quantità di neuroni corticali non basta a spiegare il livello simile di capacità cognitive tra primati e corvidi (Güntürkü et al., 2023). Osservando i numeri dei neuroni, un corvo può avere 1.2 miliardi di neuroni corticali, mentre uno scimpanzé ne ha 7.4 miliardi. Un altro fattore che incide sulle capacità cognitive, sono i neuroni associativi, i quali sembrano essere correlati allo sviluppo di abilità cognitive legate all'esperienza cognitiva. Rispetto ad altri uccelli, i corvidi presentano un elevato numero di questi neuroni nell'area associativa del palio (Güntürkün et al., 2023).

Infine, un altro aspetto da tenere presente è l'organizzazione della memoria di lavoro, ovvero l'area che mantiene pensieri attuali permettendo il ragionamento. Studi indicano che le strutture formanti la memoria di lavoro sono simili tra mammiferi e uccelli, suggerendo una possibile evoluzione convergente delle strutture che supportano lo sviluppo delle abilità cognitive (Güntürkün et al., 2023).

Un'altra teoria propone un legame tra lo sviluppo delle capacità cognitive e le cure parentali estese (Uomini et al., 2020). Si osserva che le specie con elevate capacità cognitive tendono ad avere cure parentali prolungate (Uomini et al., 2020). L'ambiente sicuro creato dai genitori durante il periodo di maturazione della prole potrebbe fungere da catalizzatore per lo sviluppo delle capacità cognitive, offrendo modelli tolleranti (rappresentati dagli adulti) ai giovani, i quali hanno così la possibilità di imparare e raffinare nuove abilità (Uomini et al., 2020).

Nei corvidi si nota un tempo di cure parentali significativamente superiore rispetto alle altre famiglie di uccelli appartenenti ai passeriformi (Uomini et al., 2020). Un esempio eclatante sono i corvi della Nuova Caledonia (*C. moeoduloides*), la cui prole trascorre fino a due anni insieme ai genitori (Uomini et al., 2020). Inoltre, questi corvi presentano la grandezza relativa del cervello più elevata quando comparati ad altri corvidi, con un particolare sviluppo delle aree legate all'apprendimento. I dati sembrerebbero supportare questa teoria in quanto l'abilità di fabbricazione ed utilizzo degli strumenti è probabilmente quella più cognitivamente richiedente (Uomini et al., 2020).

Per sfruttare al meglio l'investimento energetico delle cure parentali, si osservano comportamenti che favoriscono l'apprendimento nei giovani di queste specie. Ad esempio, i giovani di *C. moneduloides* seguono e imitano gli adulti del gruppo costantemente, rubano e utilizzano utensili già pronti tentando di replicare le azioni degli adulti, i quali mostrano una notevole tolleranza verso tali comportamenti, consentendo così ai giovani di apprendere il più possibile (Uomini et al., 2020).

7) CONCLUSIONI

Le tematiche discusse in questo elaborato dimostrano le elevate capacità cognitive dei corvidi, le quali si manifestano in contesti sociali, tramite interazione con i conspecifici, e in contesti di foraggiamento, tramite l'impiego di diverse strategie per aumentare il proprio successo nell'ottenere e proteggere il cibo. Inoltre, attraverso esperimenti di laboratorio sono state confermate notevoli abilità anche in altri domini cognitivi, tra i quali la capacità di utilizzare l'inferenza statistica e di ragionare su scambi futuri. Il test MSR ha prodotto risultati discrepanti in quanto, al contrario di *P. pica* e *C. splendens*, le due specie utilizzate, *C. corax* e *Cyanopica cyanus* non hanno superato il test, seppur i corvi imperiali hanno mostrato comportamenti che possono indicare una parziale coscienza di sé (Vanhooland et al., 2023). Il MSR potrebbe non essere il test più adeguato per constatare la consapevolezza di sé negli uccelli (Vanhooland et al., 2023), la progettazione di un test ad hoc e ulteriori analisi comparative sono necessarie per ottenere una comprensione migliore su questa tematica.

Livelli di capacità cognitive simili a quelle mostrate nei corvidi si sono riscontrate solo nei primati, un gruppo filogeneticamente molto distante rispetto ai corvidi, è dunque chiaro che l'intelligenza dei corvidi si sia evoluta indipendentemente da quella dei primati. Negli ultimi decenni si è cercato di spiegare come si siano evolute le abilità cognitive nei corvidi, l'ipotesi sociale ed ecologica sembrano essere le principali trainanti per lo sviluppo di abilità cognitive. Le sfide ecologiche legate al sistema di foraggiamento dei corvidi, caratterizzato da variabili complesse come i tempi di decadimento del cibo, implicano la necessità di un modello cognitivo plastico che si adatti alle continue situazioni variabili dell'ambiente. Mentre il complesso sistema sociale dei gruppi di foraggiamento rappresenta un ambiente ricco di sfide sociali, in quanto i membri per sopravvivere devono sapersi costantemente relazionare con i conspecifici, attribuendo loro informazioni e agendo basandosi su di esse.

Socialità e foraggiamento si incontrano nelle sfide riguardanti l'ottimizzazione del foraggiamento sociale. I corvidi si procurano il cibo a stretto contatto con i conspecifici, i quali rappresentano costantemente dei competitori in grado di sfruttare le scorte create dai loro simili. I corvidi sono dunque tenuti ad applicare una moltitudine di strategie per proteggere le proprie scorte di cibo, modulando le strategie in base al contesto specifico e agli individui presenti. Allo stesso tempo impiegano altrettante strategie per poter aumentare il proprio successo come saccheggiatori e sfruttare le scorte dei propri simili, inoltre, i corvidi sono in grado di utilizzare le esperienze ottenute come saccheggiatori per raffinare le strategie di protezione, e viceversa.

Oltre alla teoria sociale ed ecologica, le quali largamente accettate, le cure parentali estese potrebbero avere un ruolo nello sviluppo delle abilità cognitive. Il periodo di cure parentali fornisce alla prole un ambiente sicuro e ricco di stimoli in cui il giovane animale può sviluppare abilità cognitive complesse avendo gli adulti come modelli da imitare.

In conclusione, nel corso di questo elaborato, è stato accertato che i corvidi dispongono di abilità cognitive notevoli, comparabili a quelle dei primati. Data la distanza filogenetica tra primati e corvidi, le abilità cognitive dei due gruppi si sono evolute in modo indipendente. Pertanto, la famiglia dei corvidi rappresenta un importante gruppo esterno nello studio dell'intelligenza sui primati, ulteriori studi sui corvidi potrebbero fornire preziosi dati per ampliare l'attuale conoscenza dello sviluppo dell'intelligenza.

BIBLIOGRAFIA

1. Allen C. & Bekoff M. (1997). *Species of Mind: The Philosophy and Biology of Cognitive Ethology*, Bradford Books, Bradford.
2. Bugnyar T. (2023). Why are ravens smart? Exploring the social intelligence hypothesis. *Journal of Ornithology*, 165, 15–26.
3. Bugnyar T. (2014). Tolerance and Social Facilitation in the Foraging Behaviour of Free-Ranging Crows (*Corvus corone corone*; *C. c. cornix*). *Ethology*, 120(12), 1248–1255.
4. 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*, 362, 507–522.
5. Clayton N.S. & Dickinson A. (1999). Memory for the Content of Caches by Scrub Jays (*Aphelocoma coerulescens*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 82–91.
6. Dunbar R.I.M. (1992). Neocortex Size as a Constraint on Group Size in Primates. *Elsevier*, 22, 469 - 493.
7. Dufour V., Wascher C.A.F., Braun A., Miller R. & Bugnyar T. (2012). Corvids Can Decide if a Future Exchange Is Worth Waiting For. *Biology Letters*, 8, 201–204.
8. Emery N.J., Dally J.M. & Clayton N.S. (2003). Western Scrub-Jays (*Aphelocoma californica*) Use Cognitive Strategies to Protect Their Caches from Thieving Conspecifics. *Springer*, 7, 37–43.
9. Gallego-Abenza M., Loretto M-C. & Bugnyar T. (2019). Decision Time Modulates Social Foraging Success in Wild Common Ravens, *Corvus corax*. *Ethology*, 126, 413–422.
10. Griffin D.R. (1992). *Animal Minds: Beyond Cognition to Consciousness*. In: Beckoff M., Jamieson D. *Animal Minds*. University of Chicago Press, Chicago.
11. Güntürkün O., Pusch R. & Rose J. (2023). Why Birds Are Smart. *Trends in Cognitive Sciences*, 28(3), 197-209.

12. Harvey P.H. & Krebs J.R. (1978). Big Brains and Behaviour in Birds: Testing a Hypothesis. In: Krebs J.R., Davies N.B. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
13. Humphrey N. (1976). The Social Function of Intellect. In: Bateson P. & Hinde R.A. *Growing Points in Ethology*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 303 -317.
14. Johnston M., Brecht K. F. & Nieder A. (2023). Crows flexibly apply statistical inferences based on previous experience. *Current Biology*, 33, 3238–3243.
15. Miller R., Schiestl M., Whiten A., Schwab C. & Bugnyar T. (2014). Tolerance and Social Facilitation in the Foraging Behaviour of Free-Ranging Crows (*Corvus corone corone*; *C. c. cornix*). *Ethology*, 120(12), 1248–1255.
16. Rutz C. & St Clair J.J.H. (2012). The Evolutionary Origins and Ecological Context of Tool Use in New Caledonian Crows. *Elsevier* 89, 153 -165.
17. Uomini N., Fairlie J., Gray R.D. & Griessern M. (2020). Extended Parenting and the Evolution of Cognition. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 375, 20190495.
18. Vanhooland L.C., Szabó A., Bugnyar T. & J.J Massen. (2023). A comparative study of mirror self-recognition in three corvid species. *Springer*, 26, 229–248.
19. Zinkivskay A., Nazir F. & Smulders T.V. (2009). What-Where-When Memory in Magpies (*Pica pica*). *Springer*, 12, 119–125.