

突出自我：鸟类中的个体和自我认知

Parting self from others: Individual and self-recognition in birds

Katharina F. Brecht^{1,*}, Andreas Nieder¹

¹*Animal Physiology Unit, Institute of Neurobiology, University
of Tübingen, 72076 Tübingen, Germany*

**Corresponding author.*

Accepted: 5 June 2020 by Neuroscience and Biobehavioral Reviews

(translated by zang jie)

强调:

- 个体认知 (IR) 是区分特定对象的能力
- 对鸟类的听觉和视觉领域的 IR 已经进行了测试
- 在鸣禽中, 听觉 IR 在行为和神经方面得到了很好的研究
- 目前对视觉 IR 的特征和神经基础了解较少
- 鸟类中的自我认知仍存在争议

摘要: 个体认知是基于特定个体的特征区分特定个体的能力。它构成了许多复杂的沟通和社会行为的基础。在这里, 我们回顾了研究在鸟类的听觉和视觉领域中对个体认知的研究。众所周知, 许多鸟类使用听觉信号来区分种类。在鸣禽中, 支持听觉认知的神经元结构与鸟鸣系统相关。视觉领域的个体认知主要是在鸡和鸽子中进行的, 个体们对此了解较少。目前尚不清楚哪种视觉提示是鸟用于认知物种的, 以及它们是否具有专门用于处理单个特征的皮质区域。而且, 如镜像的自我认知所证明的那样, 鸟类是否可以在视觉上认知自己, 仍然存在争议。在听觉领域, 鸟鸣系统中神经元的反应显示了对鸟对自身鸟鸣的认知。被调查的行为和神经发现可以为鸟类和其他物种的个体认知的更可控制的调查提供框架。

关键词: 个体认知; 自我认知; 鸟类; 禽类认知

1、引言

个体认知被广泛定义为基于个体特征(Dale 等, 2001; Tibbetts 和 Dale, 2007)以及在不同情况下(例如 Bee 和 Gerhardt, 2002)来区分不同个体的能力。它被认为是沟通与合作的基石,并且可以有利于复杂的社会行为,例如统治等级制度或父母的照顾(Mateo, 2004; Tibbetts 和 Dale, 2007)。例如,松树鸦(*Gymnorhinus cyanocephalus*)可以通过观察其与熟悉的个体的相互作用来推断其相对于陌生个体的等级地位(Paz-y-MiñoC 等, 2004):在这里,认识到个体可以使松鸦避免潜在的与未知但占主导地位的特定物种的高额交流。另一个例子是帝企鹅

(*Aptenodytes forsteri*)的繁殖行为。帝企鹅没有巢,因此交配的伴侣无法使用地形线索找到彼此,而是可以认知彼此的呼唤。为此,他们使用了两个语音系统,该系统允许他们通过距离和障碍物传达身份信息(Aubin 等, 2000)。因此,帝企鹅的父母照料依靠父母的相互认知。

如上例所示,通常会在观察到一个体与所有其他个体相比受到特殊待遇时推断出伴侣认知。但是,这种行为方式并不一定反映出真正的个体认知。有个体认为,这样的伴侣认知实际上可能反映了阶级认同,即区分“伴侣”和“非伴侣”的能力(Thomand Hurst, 2004)。根据这一论点,只有在观察到一个以上个体之间的差异反应时,才能推断出真正的个体认知。因此,例如认知配偶或亲属的声音是否构成“真正的”个体认知,一直存在争议(Tibbetts 等, 2008)。

认知个体特异性似乎是表面上的优势,但这是以认知需求的形式付出的代价(Yorzinski, 2017)。首先,动物必须首先感知并注意外观上非常相似的不同个体特定物种的特征。其次,动物必须结合并记住这些特征,以便在以后的某个时间点认知该个体(Leopold 和 Rhodes, 2010)。此外,这些功能需要推广到许多不同的环境条件。这种记忆过程构成适应性成本(Burns 等, 2010; Mery 和 Kawecki, 2003),并可能增加捕食风险(Dukas, 1999)。但是,总的来说,由于收益的普遍存在,个体认知被认为具有适应性价值,因此受到选择压力的影响(Wiley, 2013)。

个体认知的需求有望在大脑的专业领域得到体现。例如,在灵长类动物与他们所依赖的多个不同个体频繁互动和合作的情况下(Adolphs, 2003; Tomasello, 2014),社交性要求对个体进行快速评估。有人提出,非个体类和个体类灵长类动物已经进化出专用的神经元结构,使它们能够做到这一点(Tibbetts 和 Dale, 2007 年),例如,猴子颞叶的面部系统(Tsao 等个体, 2006 年)和梭形面部区域,对个体的面部尤其敏感(Kanwisher 和 Yovel, 2006 年)。至少在灵长类动物中,认知个体重要性体现在大脑中。

在动物界中，个体认知是普遍存在的，并且在许多动物类群中都可以找到——从不同的脊椎动物到节肢动物（e.g., D'Ettorre 和 Heinze, 2005; Falls, 1982; Höjesjö et al., 1998; Myrberg 和 Riggio, 1985; Proops et al., 2009; Snowden 和 Cleveland, 1980; Tibbetts 和 Dale, 2007; Wiley, 2013）。在这篇评论中，我们专注于鸟类。鸟类由于其丰富的行为表述和一些鸟类代表（例如 corvids）的令个体印象深刻的认知能力而在神经行为学中受到了广泛关注（Ditz 和 Nieder, 2016 年; Emery 和 Clayton, 2004 年; Nieder, 2017 年; Smirnova 等人, 2015 年）。我们解决了以下问题：鸟类相互认知时会利用哪些感觉功能，以及哪些神经元机制正在起作用以支持这种功能。沿着这条线，我们探索了鸟类个体认知的假定行为特征和神经基础。

2、鸟类个体认知的例子

许多报告显示了鸟类个体认知能力。例如，廷伯根（Tinbergen）讲述了鲱鸥在众多同名物种中辨认其伴侣的能力（1953 年）。此外，在研究社会认知能力的研究中可以找到更多间接的例子。为了展示这些能力，鸟类需要认知个体。例如，加州 scrub-jays（*Aphelocoma californica*）可以保护其储存的食品免遭同种的窃取（Dally 等, 2006a）。在一项研究中，当 scrub-jays 储存时，被两个特定个体 A 和 B 依次观察到。当被个体 A 观察时，它们只能储存在纸盘 1 中，而第二个纸盘 2 存在但无法访问。相反，当被个体 B 观察到时，情况恰恰相反。后来，当他们有机会在任一竞争者（例如个体 A）在场的情况下将食品恢复安全时，他们更有可能以前回收在个体 A 存在的情况下储存食物，而忽略在个体 B 存在的情况下储存的食物。似乎 scrub-jays 将观察者 A 视为对其已知缓存的威胁。这项研究表明，scrub-jays 可以区分个体 A 和 B。scrub-jays 在面对两个不同的个体时表现出不同，这两个体都是他们所知道的，并且不是两个固有的类别（例如，雌雄，已知-未知或亲属非亲属）。

在竞争较弱的情况下，个体认知的重要性也显而易见：乌鸦（*Corvus corax*）根据个体身份调整与伴侣合作的意愿（Massen, Ritter, & Bugnyar, 2015）。在这里，乌鸦似乎考虑到了以前与不同个体合作互动的结果。在后来的试验中，他们与某些个体的合作较少：这些个体在第一次实验中垄断了食物奖励。因此，乌鸦能够区分特定个体，并可能将相互作用的结果与特定个体联系起来。

3、个体认知的不同感觉方式

鸟类用来认知物种的线索是什么？可以从不同的感觉方式中获得一系列潜在线索。由于鸟类通常依赖听觉和视觉刺激，因此我们在这里着重于视觉和听觉以及跨模式认知。

3.1 听觉认知

3.1.1 行为研究

在许多不同的情况下，基于听觉提示的个体认知对于鸟类至关重要。例如，乌鸦似乎记得他们与团体成员之间的关系，他们仅凭发声就能认出他们（Boeckle and Bugnyar, 2012）。因此，鸟类的个体语音认知已经引起了很多关注（例如，参见 Brooks and Falls, 1975; Weary and Krebs, 1992）。

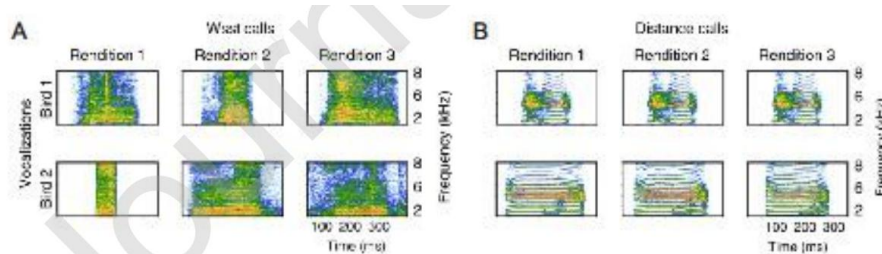


图 1. 斑马雀科叫声中的声音变异性。两种斑马雀科雄性的近距离（A）和远距离（B）的三种表达形式（在 Elie & Theunissen 的许可下，2018 年改编）。

为了实现个体认知，个体发声的差异要比个体差异小。据报道，鸣鸟物种的声音特征存在个体差异，例如 pied babbler (*Turdoides bicolor*; Humphries 等, 2016)，白嘴鸦 (*Corvus frugilegus*; Benti 等, 2019)，斑马雀 (*Taeniopygia guttata*; Elie 和 Theunissen, 2018; 见图 1) 或尖叫的琵琶 (*Lipaugus vociferans*; Fitzsimmons 等个体, 2008)。由于 Corvids 可以有意产生声音 (Brecht 等, 2019)，因此个体们可能会期望某些鸣鸟也可以通过认知来控制其声音输出的声学特征，以服务于个体认知。还描述了雀形目外鸟类的发声个体间差异，例如更大的草原鸡 (*Tympanuchus cupido*; Hale 等个体, 2014)，peahens (Yorzinski, 2014) 或鸚鵡 (*Melopsittacus undulatus*; Dooling 等, 1992)。当然，发声总是有可能受到影响声音的环境因素 (Forrest, 1994; Patricelli and Blickley, 2006) 或发件个体的情绪状态 (Soula 等人, 2019) 影响的风险。但是，这些噪声源似乎没有有害影响。至少在斑马雀科中，个体差异可以抵抗距离传播 (Mouterde 等, 2014)。因此，个体之间的发声差异似乎大于个体内部发生的差异。

重要的是，这种声音差异不仅会产生，而且还可以被感知到：在操作性的 go/no-go 任务中，丛林乌鸦 (*Corvus macrorhynchos*) 学会了区分不同个体的叫

声并将其转移到新的叫声（Kondo 等等个体，2010 年）。同样，虎皮鹦鹉可以被训练来区分其同种异体，也可以区分其异种即金丝雀的叫声（Park and Dooling, 1985）。该结果表明鸟类的听力系统对区分个体所必需的细微声学差异敏感。

因此，毫不奇怪，在鸟类中已经很好地利用了来自先天的呼唤的听觉信息来认知配偶或亲属（Dhondt and Lambrechts, 1992）。例如，美国金翅雀（*Spinus tristis*）雌性将响应伴侣的飞行呼叫，而不响应对照雄性的飞行（Mundinger, 1970）。Roskaft 和 Espmark（1984）发现，与亲戚无关的同伴相比，即使在分离 10 个月 after，白嘴鸦雏鸟对同胞的回叫的反应也较少。当与相关成年个体的呼唤一起出现时，Pinyon jays 表现出更多的请求行为（McArthur, 1986），并认识到他们的伴侣的接近呼唤（Marzluff, 1988）。最近的一项实验室研究对斑马雀（*Taeniopygia guttata*）进行了操作条件任务的培训，其中雀科从不同的个体那里学到了交流的奖励价值。雀科不仅能够概括呼叫的不同形式，而且能够概括来自一个呼叫者的不同呼叫类型。这一发现表明，斑马雀可以区分个体，而无论他们听到的是哪种呼叫类型，例如警报或联系呼叫（Elie and Theunissen, 2018）。作为该规则的一个例外，斑马雀科的父母似乎无法认知其后代与其他不相关的幼年个体的远距离鸣叫（Reers 等，2011）。总体而言，在鸟类中，声音信号对配偶和亲属的认知已很成熟。

鸣鸟还可以认知其物种的叫声（例如 Goldman, 1973），亲戚（例如 Miller, 1979b），伴侣（Blumenrath 等，2007）或邻居（例如 Stoddard 等，1991）。例如，白喉麻雀会接近播放其邻居叫声的且在邻居附近的扬声器，而当扬声器在相反方向则不会出现这种现象（Falls 和 Brooks, 1975；Stoddard 等，1991）。这一发现表明，麻雀将单个邻居的鸣叫与特定位置相关联，而不仅仅是区分邻居和陌生个体。

注意，通常假设具有较大鸟鸣库的鸣鸟对个体鸣叫的认知较差，因为它们面对的是增加的存储负荷，同时每种鸣叫类型的相对暴露程度也有所降低（Falls, 1982）。例如，由于它们的鸣叫可塑性和灵活使用性，已证明分类器难以根据较长时间跨度的鸣叫来认知 Chiffchaffs（*Phylloscopus collybita*）。因此，对个体语音认知的研究通常集中在叫声简短而相对简单的鸣禽上（Fox, 2008）。

综上所述，许多鸟类能够根据听觉特征来区分个体。但是，应该指出的是，并非所有此类报告都必然意味着真正的个体认知。暗示单个邻居认知的行为表现出将特定呼叫与特定位置关联的能力。同样，例如在亲属认知的背景下，重要的是要探究所涉鸟类是否可以区分亲属 A 和亲属 B，或者它们是否可以简单区分其后代和所有其他同种动物。

鸣禽亚目以外的鸟类对听觉认知的研究较少。与其他同种动物相比，Budgerigars 是一种鹦鹉，它们更有可能对伴侣的呼唤做出反应（Ali 等个体，1993），而 peahens 顺序区分了不同个体的反捕食者呼唤（Nichols 和 Yorzinski, 2016 年）。相比之下，雄性大草原土鸡（*Tympanuchus cupido*）不能区分来自不同个体的声音，尽管它们的声音在个体之间是不同的（Hale et al., 2014）。听觉认知中特定顺序差异的原因有待进一步研究。

3.1.2 听觉认知的神经基础

支持听觉认知的神经元结构在鸣禽物种中得到了很好的确立（见图 2）。禽类大脑的第一个听觉投影区是 L 场。但是，L 场的神经元并不能区分特定个体鸣叫，教师鸣叫和鸟类自己的鸣叫（BOS; Meliza & Margoliash, 2012, Hauber, Woolley, Cassey 和 Theunissen, 2013）；这种区别只在后来的听觉通路上，即在鼻中部鼻甲（NCM）中出现。例如，对继发性听觉前脑区域即内侧中枢神经区（NCM）的损害会导致家庭教师鸣叫相对于新颖鸣叫的偏好降低，这表明家庭教师鸣叫以 NCM 表示。同时，NCM 病变并不影响声音辨别能力，有趣的是，女性与男性区别对待（Gobes 和 Bolhuis, 2007 年），这表明神经底物之间存在解离，从而更普遍地用于听觉认知和认知。特别是辅导老师的叫声。此外，来自 NCM 的单细胞录音显示，与不熟悉的鸣叫相比，熟悉的同种鸣叫会引起较弱的神经反应，从而反映了鸣叫认知所涉及的联想学习过程（Thompson 和 Gentner, 2010）。

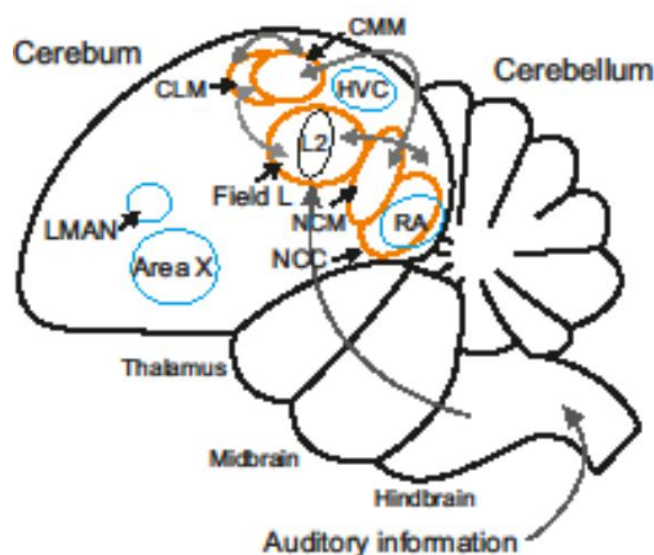


图 2. 鸣禽大脑的示意图以及经典歌曲核的近似位置（蓝色）以及涉及听觉感知的大脑区域（橙色）。改编自 Berwick 等（2012）。

NCM 直接连接到另一个继发性听觉前脑区尾内侧中皮层（CMM）。与其他复杂刺激相比，CMM 中的神经元对同种鸣叫有选择性的响应（例如 Chew 等，1996；Theunissen 等，2004）。与异种鸣叫相反，斑马雀 CMM 的病变降低了它们对同种鸣叫的偏爱（Gobes 和 Bolhuis，2007）。此外，一项早期基因表达研究表明，NCM 和 CMM 都参与了认知鸣叫的任务，以认知熟悉的鸣叫以及了解欧洲 star 鸟的新分化（Gentner 等，2004）。另一个候选结构是 HVC，它从听觉系统接收输入，但还表现出运动前特性。HVC 被认为是鸣叫系统中主要的感觉运动中心。接受过认知个别鸣叫认知的 star 鸟的 HVC 病灶提示，HVC 并非在区分个别鸣叫时发挥作用，而是在鸣叫与某些参照对象之间的关联形成中起作用（Gentner 等，2000）。鸣叫认知既需要声学特征的认知，又需要这些特征与特定歌手的关联，HVC 对于后者的处理似乎很重要。

一类特殊的鸣叫是雄性鸣鸟在与雌性打交道时唱歌的那些。这种女性主导的鸣叫似乎出现在特定的大脑区域，即左半球的 NCC（伪中央鼻 do）。通过对患有不同类型鸣叫的麻醉女性进行功能磁共振成像（fMRI），NCC 显示出女性定向鸣叫的血流选择性增加（VanRuijssevelt 等，2018）。此外，在同一研究中探索的即刻早期基因表达支持在 NCC 中播放女性指导鸣叫期间更高的神经元活动。因此，NCM，CMM，NCC 和 HVC 似乎都参与了鸣叫认知和关联的不同方面，这也使它们成为单个鸣叫认知的候选者。

3.2 视觉认知

3.2.1 行为研究

鸟类是非常视觉化的动物（例如 Clark 和 Colombo，2020；Thorpe，1968）。然而，令个体惊讶的是，在视觉领域探索鸟类认知能力的尝试明显减少。现有的少量研究主要研究了雀形目以外的其他物种，例如鸡形目（鸡）（D'Eath 和 Stone，1999；Guhl 和 Ortman，1953；Ryan 和 Lea，1994）以及哥伦比目（鸽子）。

（Jitsumori et al，1999；Shimizu，1998）。例如，母鸡通过视觉提示来区分熟悉和不熟悉的物种：当它们在白光下而不是红光或蓝光下观察时，它们往往会更紧密地贴近一群同伴（D'Eath and Stone，1999）。因此，依赖于光照的视觉提示对于鸡类物种的认知非常重要。

在鸣禽中，基于视觉提示的个体认知研究较少。例如，发现白嘴鸦（*Corvus frugilegus*）比不配对的同种动物更自发地观看对方的视频（Bird and Emery，2008）。因此，由于这些视频中没有声音提示，因此他们只能通过视觉提示来区分自己的伴侣。然而，目前尚不清楚哪个功能使得他们这样做（Brecht et al，2018）。因为当刺激以静态图片的形式出现时并没有发现看对方的偏好，所以区分可能是

基于对电影中出现的对方特定个体的运动模式或行为的认知，而不是静态的视觉认知图片中的“脸”等特征。

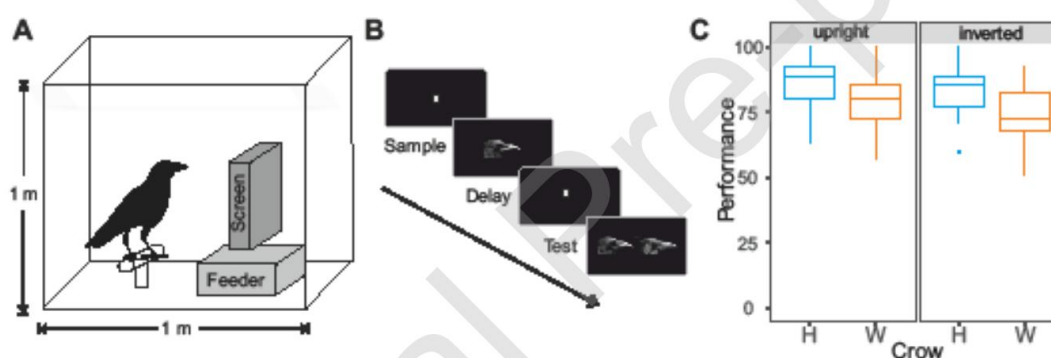


图 3. 腐肉乌鸦的面部倒立。用于测试乌鸦的设置示意图 (A)。样品匹配任务显示在触摸屏上，乌鸦必须啄食与样品匹配的测试刺激物 (B)。箱须图显示了在辨别乌鸦轮廓 (C) 时，“与样品匹配”任务中两只乌鸦的表现 (乌鸦 H = 蓝色，乌鸦 W = 橙色)。框表示上四分位和下四分位；中位数由水平线表示。当照片竖立显示 (左图) 和倒立显示 (右图) 时，两只乌鸦的表现都大大超出了平均。乌鸦没有表现出面部倒立效果，因为性能不受所呈现图片方向的影响。经 Brecht 等人许可使用。(2017)。

那么，哪些视觉提示对于视觉领域的个体认知很重要？许多特征可能是相关的，例如“脸部”和步态，还有身体形状或羽毛颜色。虎皮鹦鹉可以学会从单独的图片中认知同种动物，主要是利用头部的各个特征 (Brown and Dooling, 1992; Trillmich, 1976)。在与样品匹配的任务中，腐肉乌鸦 (*Corvus corone*) 学会了认知乌鸦“面部”轮廓的照片 (图 3) (Brecht 等人, 2017)。在鸟类自发性行为中也发现头部区域的重要性：鸽子 (*Columba livia*) 对雌鸽的“脸”与其身体相对的视频表现出更多的求爱行为 (Shimizu, 1998)，并且可以学会辨别物种表面的照片 (Watanabe and Ito, 1990 年)。但是，也有证据表明，对于鸟类而言，特征的配置不如对哺乳动物重要：与个体类相比 (Carey 和 Diamond, 1977; Diamond 和 Carey, 1986)，绵羊 (*Ovis aries*) (Kendrick 等人, 1996 年) 和黑猩猩 (*Pan troglodytes*; Dahl et al., 2013)，腐肉乌鸦并没有表现出面部倒立的效果，也就是说，它们很容易认知直立和倒立的面孔。结果表明，他们似乎并没有以专门的整体方式来处理特定对象的头像 (Brecht 等个体, 2017)；(见图 3C)。同样，雄鸽也没有区别完整的正常个体脸和局部特征在空间上重新排列的个体 (Patton 等, 2010)。然而，与非面部样的示意性刺激相反，没有面部视觉体验的小鸡倾向于以三角形的面部样布置趋向于接近刺激 (Rosa-Salva 等, 2010)。这一发现支持了雏鸡，甚至可能是一般鸟类中潜在的先天性面部特异性机制的存在。早熟鸡的“面部”构型与雌鸽和乌鸦之间的明显相关性之间的明显差异可能

与生态和发育的差异有关,这反过来又可能以不同的方式表现出对外界刺激的处理方式(Ryan 和 Lea1994 年)。

面部的某些特征也可能比其他特征更重要。与操纵眼睛相比,在鸽子中改变或去除喙对配偶的选择有更大的影响(Patton 等, 2010)。同样, Kondo 和 Izawa (2014) 表明, 丛林乌鸦喙的形状足够多样, 可以让分类器认知出单个乌鸦。乌鸦实际使用此功能的情况未知。

紫外线反射的羽毛在鸟类中很常见(Eaton 和 Lanyon, 2003 年), 并且可能提供视觉认知的另一个来源。有个体提出, 对于某些鸟类来说, 羽毛的紫罗兰色可能是相关的, 例如在选择配偶时(Rajchard, 2009 年)。大多数鸟类还具有四种视锥类型(Smith 等, 2002), 这表明包括紫外线视在内的四色视力(Burkhardt, 1996; Finger 和 Burkhardt, 1994)。这对许多雀形目鸣禽种类也是如此, 例如斑马雀科(Bowmaker 等, 1997), starling (*Sturnus vulgaris*, Smith 等, 2002), Pekin robin (*Leiothrix lutea*, Maier 和 Bowmaker, 1993), 以及鸚鵡(Odeen and Hastad, 2003)。但是, 并非所有鸟类都对紫外线敏感: Corvidae 和 Tyrannidae 家族的鸟类以及猛禽的视觉系统都偏向于紫光(Odeen and Hastad, 2003)。因此, 尽管紫外线着色是一个重要的信号, 但尚不清楚是否使用羽毛中的紫外线差异来认知个体, 如果可以, 则认知该特征的广泛性。

3.2.2 视觉识别的神经基础

涉及识别面部和其他熟悉刺激的任务激活了非人类灵长类动物的面部选择区域(“patches”)系统(Bruce 等, 1981; Kendrick 和 Baldwin, 1987; Tsao 等, 2006)。在这些颞叶区域中, 几乎所有的视觉反应神经元都具有强烈的面部选择性, 这意味着它们对任何复杂的视觉刺激都没有反应, 而是专门处理面部。这种神经元选择性表明存在一个专用的皮质区域来支持灵长类动物的面部处理。同样, 位于 occipito-temporal border 的 fusiform gyrus 中的所谓 fusiform 面部区域是代表人脸特征的关键区域(有关综述, 请参见 Kanwisher 和 Yovel, 2006)。因此, 假设禽脑也可以表现出这种专用的面部表情。但是, 目前尚缺乏这种预测的证据。

一项对美国乌鸦的研究使用正电子发射断层扫描(PET), 并探索了脑血流作为间接的大脑信号, 以探索面部表情的神经相关性。在这项研究中, 野生乌鸦熟悉“威胁”(与威胁情况有关)和“关怀”(与关心情况有关)人脸面具。在进行 PET 测量之前, 乌鸦被注射了放射性标记的葡萄糖(已知该葡萄糖会与局部脑部活动成比例地积聚在大脑中), 并被显示“威胁”, “关爱”或没有显示。在葡萄糖摄取期之后, 将乌鸦麻醉并成像。在不同的乌鸦群中获得的区域活动模式的对比表明, 至少对于人脸而言, rostral nidopallium 可能是重要的(Marzluff

等, 2012)。但是, 应注意, 乌鸦可能未将面具分类为人脸。由于缺少了非面部控制, 因此报告的激活模式可以简单地反映与乌鸦先前与正面或负面后果相关的任何明显刺激有关的一般大脑信号。

直接电生理学记录的单个神经元的神经元活动无法确认禽脑中的面部选择性。一项针对鸽子的单神经元记录研究未能在不同的高阶大脑区域发现面部选择神经元 (Clark 等人, 2019)。在鸽子执行一项要求他们区分包括鸽子脸部图像的两组刺激的任务时, 对鸽子的单个单位活动进行了测量。记录是从四肢视神经通路的四个视觉前脑结构中取样的: 额叶上皮, 中侧腹侧中叶, 鼻侧额中皮层和颞枕后枕区。在这两个区域中的任何一个区域, 没有神经元选择性地仅向面部发射 (Clark 等人, 2019)。Scarf 等人 (2016) 报道了鸽子的 *nidopallium*, *hippocampus*, *entopallium* and *arcopallium* 缺乏特定种的神经元反应。类似地, 乌鸦的 *nidopallium caudolaterale* (NCL) 的神经元也不存在面部选择性, 该延迟执行与人脸和鸟头作为样本刺激的延迟的样本匹配任务 (Veit 等人 2014)。缺少脸部选择性神经元表明, 鸟类对个体识别挑战的解决方案可能与哺乳动物在机械上有所不同, 但也可以通过鸟类视觉生理和视觉辨别任务中行为的差异来解释 (Clark 等, 2019)。

先前的行为研究还研究了社会认知中大脑半球可能的侧向化。在雏鸡和鹌鹑中, 当有新的外界刺激时, 会使用右眼 (认为是左半球控制)。熟悉后, 鸟儿转向左眼 (认为是右半球控制), 然后又用来区分种属 (Vallortigara 和 Andrew, 1994, 1991)。对一种鸣禽物种澳大利亚 (*Gymnorhina tibicen*) 的研究发现, *magpies lateralised eye* 的使用与雏鸡相似 (Koboroff 等, 2008)。这就开辟了这样的可能性, 即诸如小鸡这样的早熟物种的结果可能会被推广到其他鸟类。

3.3、行为研究

3.3.1 行为研究

在许多情况下, 动物可以使用不止一种方式。视觉提示通常辅以听觉或嗅觉提示, 这可能允许跨模式的认知转移。此外, 使用来自不同方式的刺激为“真正的”个体认知提供了一个很好的检验 (Yorzinski, 2017)。例如, “违反预期”协议允许直接测试个体认知, 而不是类别认知。在这样的测试中, 动物首先要面对来自一种模态的个体的信号, 然后再面对来自另一种模态的相同 (一致的情况) 或不同的个体 (不一致的情况) 的信号。假设是受试者希望这两个线索都指的是同一个体 (一致)。如果违反了对受试者的这种期望, 则受试者会感到惊讶, 因此会更长久地观察不一致的结果。

目前, 对鸟类中的跨模式认知的唯一研究来自丛林乌鸦 (Kondo 等, 2012)。在这项研究中, 向丛林乌鸦展示了来自小组成员以及外界的视觉和听觉线索。乌鸦首先可以看到一个特定的物种 (例如, 个体 A), 然后在看不见的地方听到一

个叫声。叫声要么与刚刚可见的个体匹配（一致）（例如，来自个体 A 的叫声），要么不匹配（不一致）（例如，来自个体 B 的叫声）。乌鸦只有一个很小的开口，可以看到装有鸣叫物种的相邻笼子。当鸣叫者的身份和刚刚可见的个体的身份不匹配时，乌鸦会更快地接近开口。重要的是，当用来刺激的鸟类不被它们所熟悉时，不会有这种现象。该发现已被解释为测试对象希望在看到个体 A 之后听到个体 A 的呼叫，而不是个体 B 的呼叫。这种违反期望的情况导致他们看起来更好奇（Kondo 等，2012）。这一结果代表了丛林乌鸦可以认知其群中个体的证据，并且是鸟类中真实个体认知的一个例子。

3.3.2 跨模型认知的神经元基础

与单模型认知现象相比，对跨模型个体认知的假定神经元关联的研究甚至更少。已知参与关联学习的一个高级禽类脑内区域是 *nidopallium caudolaterale*（NCL），这将是学习跨模式个体认知的良好候选者。乌鸦 NCL 中的神经元可以被训练为关联任意刺激（Veit 等人，2015），并且还被证明可以跨时间间隙将来自不同（视觉和听觉）方式的刺激关联起来（Moll 和 Nieder，2015）。如果 NCL 不仅编码无生命的刺激关联，还编码有生命的媒介关联，那么这个大脑区域在这种社会认知中也可能起重要作用。

4、对自我的认知

鸟类可以认出它们的种族。但是，他们还能认出自己吗？灵长类之外的视觉自我认知的一个早期实例来自鸟类，即 magpie（*Pica pica*；（Prior 等，2008）。在这里，我们回顾了鸟类视觉和听觉自我认知的现状。

4.1 视觉自我认知

最著名的是，自我认知已通过盖洛普（Gallup Jr., 1969）开发的镜像测试进行了研究。在动物身上很难或看不见的地方用油漆或不干胶标签标记动物。然后用镜子照在动物身上。如果他们在镜子里认出自己，那么他们应该尝试达到并去除贴纸或油漆标记（“标记指示的行为”）。引入了伪造标记以及无镜控制（即标记了动物，但没有镜子可用来检查标记），以排除与标记过程中的线索或处理有关的解释。除了大猩猩和一些哺乳动物以外，magpies 和印度乌鸦（*Corvus splendens*）是仅有的带有镜子时自发表现出标记定向行为的鸟类（Buniyaadi 等人，2019；Prior 等人，2008）。有趣的是，寒鸦（*Corvus monedula*；Soler, Pérez-Contreras, 和 Peralta-Sánchez, 2014）和腐肉乌鸦（Brecht 等人，2020；Vanhooland 等个体，2019）等其他 corvid 物种也未通过镜像测试。对于其他 corvid 物种，结果则好坏参半。Clary and Kelly (2016) 展示了 Clark's nutcrackers (*Nucifraga*

columbiana) 的镜标记测试经过改进: 这些鸟面临着模糊的 (仅提供运动意外事件信息) 以及透明的镜子 (提供身份和运动意外事件信息)。在这里, 有些个体在模糊的镜子条件下表现出标记导向的行为增加。作者认为, 模糊的镜子可能反映了 nutcrackers 的自然经历, 而不是“完美”的镜子, 因为在自然界中, 反射常常会失真。模糊的镜子会过滤身份信息, 并可能使鸟类有机会关注其运动信息 (Clary & Kelly, 2016)。

镜像检验在非灵长类动物上的适用性已有争议 (DeVeer 和 vandenBos, 1999)。因此已经开发了其他协议。为此目的, 已经利用了弯腰的个体保护他们的快取食品免受同种异动的动机, 询问他们是否会保护自己的快取不受其镜像的影响。克拉克的胡桃夹子既可以单独存放, 也可以存有特定的种子, 也可以放在镜子前 (模糊和不模糊)。当胡桃夹子被某个特定物种观察到或面对自己清晰的镜面反射时, 它们便会阻止缓存。然而, 在模糊的镜子条件下, 他们像独自一个个体一样进行缓存, 这表明他们了解模糊的镜子图像对他们没有好处 (Clary & Kelly, 2016)。在加利福尼亚州的灌木丛鸟中, 也已使用缓存来测试镜像认知 (Clary 等, 2019; Dally 等, 2010)。在这两项研究中, 当面对 (透明镜子) 时, 灌木丛鸦都像独自一个个体一样被缓存, 这表明他们并不认为镜子是同种的。然而, 他们是否了解镜像本身还是非威胁性 (例如, 下属或熟悉的) 特定物种仍然不清楚, 因为先前的研究表明, 松鸦参与观察性特定物种的行为 (Ostojic 等个体, 2017)。因此, 可以更简单地解释镜子前面没有缓存保护的问题: 鸟类可能已经将自己的镜像视为与自己的缓存有关的无威胁的特定物种。根据这一建议, 丛林乌鸦对自己的镜像有攻击性, 表明他们认为镜像是同种的, 而不是镜面反射 (Kusayama et al., 2000)。

在非 corvid 的鸟类中, 结果并不理想。对大山雀 (Parus major) 镜像认知的广泛研究发现, 没有个体通过镜像标记测试 (Kraft et al., 2017)。此外, keas (Nestor notabilis) 和 Goffin 的美冠鹦鹉 (Cacatuas goffiniana) 均未通过镜像标记测试 (van Buuren et al., 2018)。同样, 较小的火烈鸟 (小火烈鸟) 在摆放镜子时也会对其做出反应 (Pickering 和 Duverge, 1992), 这表明他们将其视为同种动物, 并且不了解镜子的反射。但是请注意, 可以训练鸽子注意其镜像 (Epstein 等, 1981; Uchino 和 Watanabe, 2014)。因此, 在鸟类中镜像自我认知的问题仍然存在争议。

4.2 听觉自我认知

由于对鸟类的声音, 尤其是鸣鸟的声音进行了很好的研究, 因此我们对鸟类如何响应自己的声音 (被称为鸟自己的鸣叫 BOS) 了解得更多。有人提出, BOS 代表听特定鸣叫时的自发参考 (Hinde, 1958; Margoliash, 1986), 从而

有助于鸣叫学习。因此，BOS 尤其重要，因为作为真正的声音学习者，鸣鸟必须从特定的教师（通常是父亲）那里学习鸣叫。

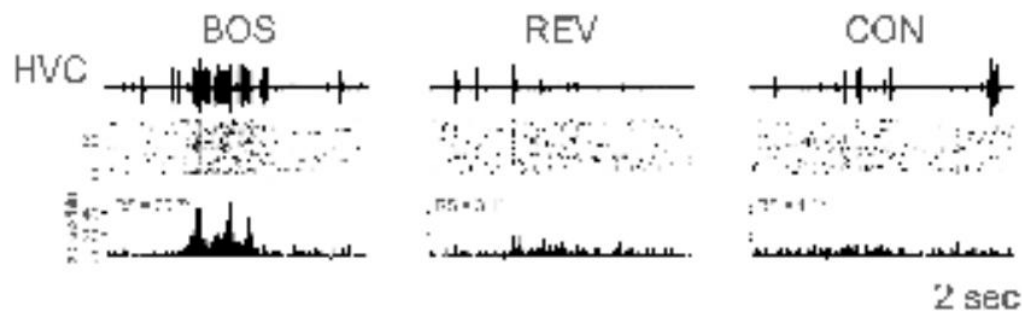


图 4：响应于鸟类自身歌曲（BOS），反向 BOS（REV）和同种歌曲（CON）的回放，麻醉的斑马雀科 HVC 的细胞外电物理记录。上排显示每首歌曲的单次播放的原始数据，中排显示每首歌曲重复 30 次的活动的栅格图，下排显示每首歌曲的累积响应的刺激时间直方图（PSTH）（拍摄）经 Williams 等人的许可（2012 年）。

由于它对鸣禽的重要性，因此将 BOS 是否视为“自我”一直是一个长期的问题（Derégnaucourt 和 Bovet，2016 年）。通常通过将鸣叫播放回焦点个体来研究这个问题。在这样的研究中，麻雀面临着他们的 BOS，以及相似程度不同的鸣叫，同时他们对不同鸣叫的地域响应也进行了测量。鸣叫与 BOS 的异同性增强了区域响应的强度（McArthur，1986）。这一发现表明，BOS 被认为与同名鸣叫是分开的，并且已经被解释为表示“自我”的听觉概念（但请参见 Suarez 和 Gallup，1987）。然而，在研究和物种之间，鸣禽对自己鸣叫的反应差异很大，并且尚无定论：有些研究报告说其自我反应强烈（Searcy 等，1981），其他则根本没有（Searcy 等，1981；Stoddard 等。（1992 年）。因此，关于鸣禽如何听自己的鸣叫的反应的预测并不简单；关注的个体可能会激动，习惯或漠不关心自己的鸣叫。此外，与其他同名鸣叫相比，主题对其 BOS 呈现方式的歧视性响应并不一定意味着将这首歌理解为“自我”，而是可以从听到的鸣叫磁带中反映出对鸣叫失真的惊讶或不满（Derégnaucourt 和 Bovet，2016）。

已经在鸣禽鸣叫系统的鸣叫脑核中探索了声音自我认知的神经表示。早期的主要候选者之一是鸣叫核 HVC，它在鸣叫的感觉运动层次的最高点起作用（Nieder 和 Mooney，2019）。HVC 神经元既编码鸣叫元素的运动产生（LongandFee，2008；McCasland，1987），但在清醒的鸣鸟听到鸣叫时也做出反应（Dave 等，1998；George 等，2005；Margoliash，1986；McCasland 和 Konishi，1981 年），因此有助于确定特定物种的鸣叫的感知度（Brenowitz，1991 年）。因此，HVC 具有运动前和听觉功能。有趣的是，听觉反应可能是非常特定的，清醒的鸣禽中的某些 HVC 神经元主要对 BOS 的回放表现做出反应（McCasland

和 Konishi, 1981; 另请参见图 4)。当然, 对 BOS 的反应由于对鸣叫学习过程中的更高的熟悉度和重要性而感到困惑。尽管如此, 对 BOS 敏感的神经元的反应仍可以构成鸟的特征神经元, 从而认知出自己的鸣叫, 从而在听觉上将自己与其他个体区分开。

值得注意的是, 其中一些神经元还在 BOS 的感知(听力)和表达(鸣叫)表示之间切换。自由行为的鸣禽中的记录表明, 在唱歌和 BOS 播放期间, 特定类别的 HVC 神经元的子集(那些投射到 X 核的神经核)具有相似的活性(Fujimoto 等, 2011; Prather 等, 2008)。不管记录的鸟是在唱歌还是在听鸣叫的播放, 这些神经元都会在鸣叫播放的同一时间激发神经元的冲动。对照实验表明, 这些反应不能用唱歌过程中鸟的听觉反馈来解释。相反, 随着鸟儿从听自己的歌声转变为鸣叫时, 神经元已从 BOS 的听觉方面转换为纯粹的运动相关活动。换句话说, 它们反映了 BOS 的感知和生产。在 HVC 中, 这些听觉发声的“镜像神经元”可能有助于鸣叫, 因此有助于个体认知。它们是在个体自己的曲目库中实现鸣叫认知的理想候选个体(Mooney, 2014 年)。

5、结论

个体认知特定物种会带来认知成本, 但也有许多优势。在这里, 我们回顾了研究在听觉和视觉领域对鸟类个体认知的研究。众所周知, 鸟类可以根据自己的声音来认知个体, 例如, 它们会将鸣叫与所在地区 A 上的邻居区别开来, 并将其区别于边境 B 上的邻居。但是, 并非所有发现都暗示了真正的个体认知, 而只是表明了自己的更一般地区分听觉信号的能力, 例如注意到不同寄宿生之间鸣叫差异的能力。因此, 有必要进一步研究以区分个体认知和阶级认知(例如, 亲属与非亲属)。

在听觉方式中, 鸟类通常使用鸣叫来区分许多不同情况下的同种异体, 有些物种甚至可以利用声学特征来获取等级和长期的关系信息。特别是 Corvid 鸣禽利用声学特征来推导个体的身份和等级。与听力和鸣禽中产生鸣叫相关的神经元结构已经与听觉个体认知相关。鸣叫系统负责听力的部分中神经元的响应特性非常适合区分特定鸣叫, 伴侣, 家庭教师和鸟儿自己的鸣叫。选定的鸣叫核涉及鸣叫认知的不同方面, 并与不同的行为环境相关联, 使它们成为可能的单个鸣叫认知的神经元候选结构。

视觉领域的个体认知研究较少, 主要集中在鸡和鸽子身上。这种不平衡提出了一个问题, 即使用语音认知的物种是否也可以在视觉上相互认知。例如, 企鹅通过声音认知配偶, 但不能通过视觉认知它们(Jouventin, 1982)。此外, 我们发现没有研究询问在区分特定物种时哪些视觉提示是相关的。此外, 还不清楚鸟类是否具有专门用于处理此类线索的皮质区域, 类似于在哺乳动物中发现的区域。

如上文所述，鸟类可以认出自己的种族，但不清楚是否能认出自己。到目前为止，只有 *corvid* 家族的两种鸟类，*magpie* 和印度家鸦显示出自我认知的迹象。然而，我们注意到这种最初的发现在 *magpies* 中缺乏重复性，更普遍的是在其他 *corvid* 物种中有很多模棱两可甚至有时相互矛盾的发现。听觉自我认知已经在鸣禽物种中得到了特别的探索，特别是对鸟类自身鸣叫，BOS 及其神经元相关性的反应。

资金

这项工作得到了 Deutsche Forschungsgesellschaft 的支持[授权号 BR508/1-1 和 NI618/7-1]。

利益声明

无。

6、参考文献

- [1] Adolphs, R., 2003. Cognitive neuroscience of human social behaviour. *Nat. Rev. Neurosci.* 4, 165–178. <https://doi.org/10.1038/nrn1056>
- [2] Ali, N.J., Farabaugh, S., Dooling, R., 1993. Recognition of contact calls by the budgerigar (*Melopsittacus undulatus*). *Bull. Psychon. Soc.* 31, 468–470. <https://doi.org/10.3758/BF03334965>
- [3] Aubin, T., Jouventin, P., Hildebrand, C., 2000. Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 267, 1081–1087. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1112>
- [4] Bee, M.A., Gerhardt, H.C., 2002. Individual voice recognition in a territorial frog (*Rana catesbeiana*). *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269, 1443–1448. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2041>
- [5] Benti, B., Curé, C., Dufour, V., 2019. Individual signature in the most common and context-independent call of the Rook (*Corvus frugilegus*). *Wilson J. Ornithol.* 131, 373–381. <https://doi.org/10.1676/18-41>
- [6] Berwick, R.C., Beckers, G.J.L., Okanoya, K., Bolhuis, J.J., 2012. A bird's eye view of human language evolution. *Front. Evol. Neurosci.* 4. <https://doi.org/10.3389/fnevo.2012.00005>
- [7] Bird, C.D., Emery, N.J., 2008. Using video playback to investigate the social preferences of rooks, *Corvus frugilegus*. *Anim. Behav.* 76, 679–687. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.04.014>

- [8] Blumenrath, S.H., Dabelsteen, T., Pedersen, S.B., 2007. Vocal neighbour–mate discrimination in female great tits despite high song similarity. *Anim. Behav.* 73, 789–796. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.07.011>
- [9] Boeckle, M., Bugnyar, T., 2012. Long-term memory for affiliates in ravens. *Curr. Biol.* 22, 801–806. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.03.023>
- [10] Bowmaker, J.K., Heath, L.A., Wilkie, S.E., Hunt, D.M., 1997. Visual pigments and oil droplets from six classes of photoreceptor in the retinas of birds. *Vision Res.* 37, 2183–2194. [https://doi.org/10.1016/S0042-6989\(97\)00026-6](https://doi.org/10.1016/S0042-6989(97)00026-6)
- [11] Brecht, K.F., Hage, S.R., Gavrilov, N., Nieder, A., 2019. Volitional control of vocalizations in corvid songbirds. *PLOS Biol.* 17, e3000375. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3000375>
- [12] Brecht, K.F., Mueller, J., Nieder, A., 2020. Carrion crows (*Corvus corone corone*) fail the mirror mark test yet again. *J. Comp. Psychol.* <https://doi.org/10.1037/com0000231>
- [13] Brecht, K.F., Ostojić, L., Legg, E.W., Clayton, N.S., 2018. Difficulties when using video playback to investigate social cognition in California scrub-jays (*Aphelocoma californica*). *PeerJ* 6, e4451. <https://doi.org/10.7717/peerj.4451>
- [14] Brecht, K.F., Wagener, L., Ostojić, L., Clayton, N.S., Nieder, A., 2017. Comparing the face inversion effect in crows and humans. *J. Comp. Physiol. A.* <https://doi.org/10.1007/s00359-017-1211-7>
- [15] Brenowitz, E.A., 1991. Altered perception of species-specific song by female birds after lesions of a forebrain nucleus. *Science* 18, 303–305.
- [16] Brooks, R.J., Falls, J.B., 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows.III. Song features used in individual recognition. *Can. J. Zool.* 53, 1749–1761. <https://doi.org/10.1139/z75-210>
- [17] Brown, S.D., Dooling, R.J., 1992. Perception of conspecific faces by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*): I. Natural faces. *J. Comp. Psychol.* 106, 203–216. <https://doi.org/10.1037//0735-7036.106.3.203>
- [18] Bruce, C., Desimone, R., Gross, C.G., 1981. Visual properties of neurons in a polysensory area in superior temporal sulcus of the macaque. *J. Neurophysiol.* 46, 369–384. <https://doi.org/10.1152/jn.1981.46.2.369>
- [19] Buniyaadi, A., Taufique, S.K.T., Kumar, V., 2019. Self-recognition in corvids: evidence from the mirror-mark test in Indian house crows (*Corvus splendens*). *J. Ornithol.* <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01730-2>

- [20] Burkhardt, D., 1996. Ultraviolet perception by bird eyes and some implications. *Naturwissenschaften* 83, 492–497.
- [21] Burns, J.G., Foucaud, J., Mery, F., 2010. Costs of memory: lessons from ‘mini’ brains. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 278.
- [22] Carey, S., Diamond, R., 1977. From piecemeal to configurational representation of faces. *Science* 195, 312–314. <https://doi.org/10.1126/science.831281>
- [23] Chew, S.J., Vicario, D.S., Nottebohm, F., 1996. A large-capacity memory system that recognizes the calls and songs of individual birds. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 93, 1950–5. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.5.1950>
- [24] Clark, W.J., Colombo, M., 2020. The functional architecture, receptive field characteristics, and representation of objects in the visual network of the pigeon brain. *Prog. Neurobiol.* 101781. <https://doi.org/10.1016/j.pneurobio.2020.101781>
- [25] Clark, W.J., Porter, B., Colombo, M., 2019. Searching for face-category representation in the avian visual forebrain. *Front. Physiol.* 10, 140. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00140>
- [26] Clary, D., Kelly, D.M., 2016. Graded mirror self-recognition by Clark’s nutcrackers. *Sci. Rep.* 6, 36459. <https://doi.org/10.1038/srep36459>
- [27] Clary, D., Stow, M.K., Vernouillet, A., Kelly, D.M., 2019. Mirror-mediated responses of California scrub jays (*Aphelocoma californica*) during a caching task and the mark test. *Ethology*. <https://doi.org/10.1111/eth.12954>
- [28] Dahl, C.D., Rasch, M.J., Tomonaga, M., Adachi, I., 2013. The face inversion effect in non-human primates revisited - an investigation in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Sci. Rep.* 3, 2504. <https://doi.org/10.1038/srep02504>
- [29] Dale, J.R., Lank, D.B., Reeve, H.K., 2001. Signaling individual identity versus quality: a model and case studies with ruffs, queleas, and house finches. *Am. Nat.* 158, 75–86. <https://doi.org/10.1086/320861>
- [30] Dally, J.M., Clayton, N.S., Emery, N.J., 2006a. The behaviour and evolution of cache protection and pilferage. *Anim. Behav.* 72, 13–23. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.08.020>
- [31] 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*). *Eur. J. Dev. Psychol.* 7, 17–37. <https://doi.org/10.1080/17405620802571711>
- [32] Dally, J.M., Emery, N.J., Clayton, N.S., 2006b. Food-caching Western scrub-jays keep track of who was watching When. *Science* 312, 1662–1665.

- [33] Dave, A.S., Yu, A.C., Margoliash, D., 1998. Behavioral state modulation of auditory activity in a vocal motor system. *Science* 282, 2250–2254.
<https://doi.org/10.1126/science.282.5397.2250>
- [34] De Veer, M.W., van den Bos, R., 1999. A critical review of methodology and interpretation of mirror self-recognition research in nonhuman primates. *Anim. Behav.* 58, 459–468. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1166>
- [35] D'Eath, R.B., Stone, R.J., 1999. Chickens use visual cues in social discrimination: An experiment with coloured lighting. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 62, 233–242.
[https://doi.org/10.1016/S0168-1591\(98\)00216-0](https://doi.org/10.1016/S0168-1591(98)00216-0)
- [36] Derégnaucourt, S., Bovet, D., 2016. The perception of self in birds. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 69, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2016.06.039>
- [37] D'Ettorre, P., Heinze, J., 2005. Individual recognition in ant queens. *Curr. Biol.* 15, 2170–2174. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2005.10.067>
- [38] Dhondt, A.A., Lambrechts, M.M., 1992. Individual voice recognition in birds. *Trends Ecol. Evol.* 7, 178–179. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(92\)90068-M](https://doi.org/10.1016/0169-5347(92)90068-M)
- [39] Diamond, R., Carey, S., 1986. Why faces are and are not special: an effect of expertise. *J. Exp. Psychol. Gen.* 115, 107–117. <https://doi.org/10.1037/0096-3445.115.2.107>
- [40] Ditz, H.M., Nieder, A., 2016. Numerosity representations in crows obey the Weber–Fechner law. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 283, 20160083. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.0083>
- [41] Dooling, R.J., Brown, S.D., Klump, G.M., Okanoya, K., 1992. Auditory perception of conspecific and heterospecific vocalizations in birds: evidence for special processes. *J. Comp. Psychol.* 106, 20–28. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.106.1.20>
- [42] Dukas, R., 1999. Costs of memory: Ideas and predictions. *J. Theor. Biol.* 197, 41–50.
<https://doi.org/10.1006/jtbi.1998.0856>
- [43] Eaton, M.D., Lanyon, S.M., 2003. The ubiquity of avian ultraviolet plumage reflectance. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 1721–1726. <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2431>
- [44] Elie, J.E., Theunissen, F.E., 2018. Zebra finches identify individuals using vocal signatures unique to each call type. *Nat. Commun.* 9, 4026.
<https://doi.org/10.1038/s41467-018-06394-9>
- [45] Emery, N.J., Clayton, N., 2004. The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science* 306, 1903–1907.
<https://doi.org/10.1126/science.1098410>
- [46] Epstein, R., Lanza, R.P., Skinner, B.F., 1981. “Self-awareness” in the pigeon. *Science* 212, 695–696.

- [47] Falls, J.B., 1982. Individual recognition by sound in birds., in: Kroodsma, D.E., Miller, E.H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds*, Vol. 2. Academic Press, New York, N.Y., pp. 237–278.
- [48] Falls, J.B., Brooks, R.J., 1975. Individual recognition by song in white-throated sparrows.II. Effects of location. *Can. J. Zool.* 53, 1412–1420. <https://doi.org/10.1139/z75-170>
- [49] Finger, E., Burkhardt, D., 1994. Biological aspects of bird colouration and avian colour vision including ultraviolet range. *Vision Res.* 34, 1509–1514.
- [50] Fitzsimmons, L.P., Barker, N.K., Mennill, D.J., 2008. Individual variation and lek-based vocal distinctiveness in songs of the screaming piha (*Lipaugus vociferans*), a suboscine songbird. *The Auk* 125, 908–914. <https://doi.org/10.1525/auk.2008.07128>
- [51] Forrest, T.G., 1994. From sender to receiver: Propagation and environmental effects on acoustic signals. *Integr. Comp. Biol.* 34, 644–654.
- [52] Fox, E.J.S., 2008. A new perspective on acoustic individual recognition in animals with limited call sharing or changing repertoires. *Anim. Behav.* 75, 1187–1194. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2007.11.003>
- [53] Fujimoto, H., Hasegawa, T., Watanabe, D., 2011. Neural coding of syntactic structure in learned vocalizations in the songbird. *J. Neurosci.* 31, 10023–10033. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1606-11.2011>
- [54] Gallup Jr., G.G., 1969. Chimpanzees: Self-recognition. *Science* 167, 86–87. <https://doi.org/10.1126/science.167.3914.86>
- [55] Gentner, T.Q., Hulse, S.H., Ball, G.F., 2004. Functional differences in forebrain auditory regions during learned vocal recognition in songbirds. *J. Comp. Physiol. A* 190, 1001–1010. <https://doi.org/10.1007/s00359-004-0556-x>
- [56] Gentner, T.Q., Hulse, S.H., Bentley, G.E., Ball, G.F., 2000. Individual vocal recognition and the effect of partial lesions to HVC on discrimination, learning, and categorization of conspecific song in adult songbirds. *J. Neurobiol.* 117–133.
- [57] George, I., Cousillas, H., Richard, J.-P., Hausberger, M., 2005. New insights into the auditory processing of communicative signals in the HVC of awake songbirds. *Neuroscience* 136, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.neuroscience.2005.08.001>
- [58] Gobes, S.M.H., Bolhuis, J.J., 2007. Birdsong memory: A neural dissociation between song recognition and production. *Curr. Biol.* 17, 789–793. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.03.059>
- [59] Goldman, P., 1973. Song recognition by field sparrows. *The Auk* 90, 106–113. <https://doi.org/10.1152/jn.00885.2009>

- [60] Guhl, A., Ortman, L., 1953. Visual patterns in the recognition of individuals among chickens. *The Condor* 55, 287–298. <https://doi.org/10.2307/1365008>
- [61] Hale, J.A., Nelson, D.A., Augustine, J.K., 2014. Are vocal signals used to recognize individuals during male–male competition in greater prairie-chickens (*Tympanuchus cupido*)? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 68, 1441–1449. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1751-6>
- [62] Hauber, M.E., Woolley, S.M.N., Cassey, P., Theunissen, F.E., 2013. Experience dependence of neural responses to different classes of male songs in the primary auditory forebrain of female songbirds. *Behav. Brain Res.* 243, 184–190. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2013.01.007>
- [63] Hinde, R.A., 1958. Alternative motor patterns in chaffinch song. *Anim. Behav.* 6, 211–218. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(58\)90053-8](https://doi.org/10.1016/0003-3472(58)90053-8)
- [64] Höjesjö, J., Johnsson, J.I., Petersson, E., Järvi, T., 1998. The importance of being familiar: individual recognition and social behavior in sea trout (*Salmo trutta*). *Behav. Ecol.* 9, 445–451. <https://doi.org/10.1093/beheco/9.5.445>
- [65] Humphries, D.J., Finch, F.M., Bell, M.B.V., Ridley, A.R., 2016. Vocal cues to identity: Pied babblers produce individually distinct but not stable loud calls. *Ethology* 122, 609–619. <https://doi.org/10.1111/eth.12508>
- [66] Jitsumori, M., Natori, M., Okuyama, K., 1999. Recognition of moving video images of conspecifics by pigeons: Effects of individuals, static and dynamic motion cues, and movement. *Anim. Learn. Behav.* 27, 303–315. <https://doi.org/10.3758/BF03199729>
- [67] Jouventin, P., 1982. Visual and vocal signals in penguins, their evolution and adaptive characters. *Adv. Ethol.* 24, 1–149.
- [68] Kanwisher, N., Yovel, G., 2006. The fusiform face area: a cortical region specialized for the perception of faces. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 361, 2109–28. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1934>
- [69] Kendrick, K.M., Atkins, K., Hinton, M.R., Heavens, P., Keverne, B., 1996. Are faces special for sheep? Evidence from facial and object discrimination learning tests showing effects of inversion and social familiarity. *Behav. Processes* 38, 19–35. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(96\)00006-X](https://doi.org/10.1016/0376-6357(96)00006-X)
- [70] Kendrick, K.M., Baldwin, B., 1987. Cells in temporal cortex of conscious sheep can respond preferentially to the sight of faces. *Science* 236, 448–450. <https://doi.org/10.1126/science.3563521>

- [71] Koboroff, A., Kaplan, G., Rogers, L.J., 2008. Hemispheric specialization in Australian magpies (*Gymnorhina tibicen*) shown as eye preferences during response to a predator. *Brain Res. Bull.* 76, 304–306. <https://doi.org/10.1016/j.brainresbull.2008.02.015>
- [72] Kondo, N., Izawa, E., 2014. Individual differences in facial configuration in large-billed crows. *Acta Ethologica* 17, 37–45. <https://doi.org/10.1007/s10211-013-0156-2>
- [73] Kondo, N., Izawa, E.-I., Watanabe, S., 2012. Crows cross-modally recognize group members but not non-group members. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279, 1937–1942. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.2419>
- [74] Kondo, N., Izawa, E.I., Watanabe, S., 2010. Perceptual mechanism for vocal individual recognition in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): contact call signature and discrimination. *Behaviour* 147, 1051–1072. <https://doi.org/10.1163/000579510X505427>
- [75] Kraft, F.-L., Forštová, T., Utku Urhan, A., Exnerová, A., Brodin, A., 2017. No evidence for self-recognition in a small passerine, the great tit (*Parus major*) judged from the mark/mirror test. *Anim. Cogn.* 20, 1049–1057. <https://doi.org/10.1007/s10071-017-1121-7>
- [76] Kusayama, T., Bischof, H.-J., Watanabe, S., 2000. Responses to mirror-image stimulation in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*). *Anim. Cogn.* 3, 61–64. <https://doi.org/10.1007/s100710050051>
- [77] Leopold, D.A., Rhodes, G., 2010. A comparative view of face perception. *J. Comp. Psychol.* 124, 233–251. <https://doi.org/10.1037/a0019460>
- [78] Long, M.A., Fee, M.S., 2008. Using temperature to analyse temporal dynamics in the songbird motor pathway. *Nature* 456, 189–194. <https://doi.org/10.1038/nature07448>
- [79] Maier, E.J., Bowmaker, J.K., 1993. Colour vision in the passeriform bird, *Leiothrix lutea*: correlation of visual pigment absorbance and oil droplet transmission with spectral sensitivity. *J. Comp. Physiol. A* 172, 295–301. <https://doi.org/10.1007/BF00216611>
- [80] Margoliash, D., 1986. Preference for autogenous song by auditory neurons in a song system nucleus of the white-crowned sparrow. *J. Neurosci.* 6, 1643–1661. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.06-06-01643.1986>
- [81] Marzluff, J.M., 1988. Vocal recognition of mates by breeding pinyon jays, *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Anim. Behav.* 36, 296–298. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(88\)80275-6](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(88)80275-6)
- [82] Marzluff, J.M., Miyaoka, R., Minoshima, S., Cross, D.J., 2012. Brain imaging reveals neuronal circuitry underlying the crow's perception of human faces. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 109, 15912–15917. <https://doi.org/10.1073/pnas.1206109109/-/DCSupplemental>. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1206109109

- [83] Mateo, J.M., 2004. Recognition systems and biological organization: The perception component of social recognition. *Ann. Zool. Fenn.* 41, 729–745.
- [84] McArthur, P.D., 1986. Similarity of playback songs to self song as a determinant of response strength in song sparrows (*Melospiza melodia*). *Anim. Behav.* 34, 199–207.
[https://doi.org/10.1016/0003-3472\(86\)90024-2](https://doi.org/10.1016/0003-3472(86)90024-2)
- [85] McCasland, J.S., 1987. Neuronal control of bird song production. *J. Neurosci.* 7, 23–39.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.07-01-00023.1987>
- [86] McCasland, J.S., Konishi, M., 1981. Interaction between auditory and motor activities in an avian song control nucleus. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 78, 7815–7819.
<https://doi.org/10.1073/pnas.78.12.7815>
- [87] Meliza, C.D., Margoliash, D., 2012. Emergence of selectivity and tolerance in the avian auditory cortex. *J. Neurosci. Off. J. Soc. Neurosci.* 32, 15158–15168.
<https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0845-12.2012>
- [88] Mery, F., Kawecki, T.J., 2003. A fitness cost of learning ability in *Drosophila melanogaster*. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270, 2465–2469.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2548>
- [89] Miller, D.B., 1979. Long-term recognition of father's song by female zebra finches. *Nature* 280, 389–391. <https://doi.org/10.1038/280389a0>
- [90] Moll, F.W., Nieder, A., 2015. Cross-modal associative mnemonic signals in crow endbrain neurons. *Curr. Biol.* 25, 2196–2201. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.07.013>
- [91] Mooney, R., 2014. Auditory–vocal mirroring in songbirds. *Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci.* 369, 20130179. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0179>
- [92] Mousterde, S.C., Theunissen, F.E., Elie, J.E., Vignal, C., Mathevon, N., 2014. Acoustic communication and sound degradation: How do the individual signatures of male and female zebra finch calls transmit over distance? *PLoS ONE* 9, e102842.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102842>
- [93] Mundinger, P.C., 1970. Vocal imitation and individual recognition of funch calls. *Science* 168, 480–482. <https://doi.org/10.1126/science.168.3930.480>
- [94] Myrberg, A.A., Riggio, R.J., 1985. Acoustically mediated individual recognition by a coral reef fish (*Pomacentrus partitus*). *Anim. Behav.* 33, 411–416.
[https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(85\)80065-8](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(85)80065-8)
- [95] Nichols, M.R., Yorzinski, J.L., 2016. Peahens can differentiate between the antipredator calls of individual conspecifics. *Anim. Behav.* 112, 23–27.

- [96] Nieder, A., 2017. Inside the corvid brain - probing the physiology of cognition in crows. *Curr. Opin. Behav. Sci.* 16, 8–14. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.02.005>
- [97] Nieder, A., Mooney, R., 2019. The neurobiology of innate, volitional and learned vocalizations in mammals and birds. *Philos. Trans. R. Soc. B* 375, 20190054.
- [98] Odeen, A., Hastad, O., 2003. Complex distribution of avian color vision systems revealed by sequencing the SWS1 opsin from total DNA. *Mol. Biol. Evol.* 20, 855–861. <https://doi.org/10.1093/molbev/msg108>
- [99] Ostojić, L., Legg, E.W., Brecht, K.F., Lange, F., Deininger, C., Mendl, M., Clayton, N.S., 2017. Current desires of conspecific observers affect cache-protection strategies in California scrub-jays and Eurasian jays. *Curr. Biol.* 27, R51–R53. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.11.020>
- [100] Park, T.J., Dooling, R.J., 1985. Perception of species-specific contact calls by budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *J. Comp. Psychol.* 99, 391–402. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.99.4.391>
- [101] Patricelli, G.L., Blickley, J.L., 2006. Avian communication in urban noise: Causes and consequences of vocal adjustment. *The Auk* 123, 639–649. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2006\)123\[639:ACIUNC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2006)123[639:ACIUNC]2.0.CO;2)
- [102] Patton, T.B., Szafranski, G., Shimizu, T., 2010. Male pigeons react differentially to altered facial features of female pigeons. *Behaviour* 147, 757–773. <https://doi.org/10.1163/000579510X491090>
- [103] Paz-y-Miño C, G., Bond, A.B., Kamil, A.C., Balda, R.P., 2004. Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance. *Nature* 430, 778–781. <https://doi.org/10.1038/nature02723>
- [104] Pickering, S., Duverge, L., 1992. The influence of visual stimuli provided by mirrors on the marching displays of lesser flamingos, *Phoeniconais minor*. *Anim. Behav.* 43, 1048–1050. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80279-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80279-2)
- [105] Poesel, A., Dabelsteen, T., Darden, S.-K., Delhey, K., Peters, A., 2007. Territorial responses of male blue tits, *Cyanistes caeruleus*, to UV-manipulated neighbours. *J. Ornithol.* 148, 179–187. <https://doi.org/10.1007/s10336-006-0117-x>
- [106] Prather, J.F., Peters, S., Nowicki, S., Mooney, R., 2008. Precise auditory-vocal mirroring in neurons for learned vocal communication. *Nature* 451, 305–310. <https://doi.org/10.1038/nature06492>

- [107] Prior, H., Schwarz, A., Güntürkün, O., 2008. Mirror-induced behavior in the magpie (*Pica pica*): Evidence of self-recognition. *PLOS Biol.* 6, e202. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0060202>
- [108] Proops, L., McComb, K., Reby, D., 2009. Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*). *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 947–951. <https://doi.org/10.1073/pnas.0809127105>
- [109] Průchová, A., Jaška, P., Linhart, P., 2017. Cues to individual identity in songs of songbirds: testing general song characteristics in Chiffchaffs *Phylloscopus collybita*. *J. Ornithol.* 158, 911–924. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1455-6>
- [110] Rajchard, J., 2009. Ultraviolet (UV) light perception by birds: A review. *Vet. Med. (Praha)* 54, 351–359.
- [111] Reers, H., Jacot, A., Forstmeier, W., 2011. Do zebra finch parents fail to recognise their own offspring? *PLoS ONE* 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0018466>
- [112] Rosa-Salva, O., Regolin, L., Vallortigara, G., 2010. Faces are special for newly hatched chicks: Evidence for inborn domain-specific mechanisms underlying spontaneous preferences for face-like stimuli. *Dev. Sci.* 13, 565–577. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7687.2009.00914.x>
- [113] Roskaft, E., Espmark, Y., 1984. Sibling recognition in the rook (*Corvus Frugilegus*). *Behav. Processes* 9, 223–230.
- [114] Ryan, C.M.E., 1982. Concept formation and individual recognition in the domestic chicken. *Behav. Anal. Lett.* 2, 213–220.
- [115] Ryan, C.M.E., Lea, S.E.G., 1994. Images of conspecifics as categories to be discriminated by pigeons and chickens: Slides, video tapes, stuffed birds and live birds. *Behav. Processes* 33, 155–175. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)90064-7](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)90064-7)
- [116] Searcy, W.A., McArthur, P.D., Peters, S.S., Marler, P., 1981. Response of male song and swamp sparrows to neighbour, stranger, and self songs. *Behaviour* 77, 152–163. <https://doi.org/10.1163/156853981X00202>
- [117] Shimizu, T., 1998. Conspecific recognition in pigeons (*Columba Livia*) using dynamic video images. *Behaviour* 135, 43–53. <https://doi.org/10.1163/156853998793066429>
- [118] Smirnova, A., Zorina, Z., Obozova, T., 2015. Crows Spontaneously Exhibit Analogical Reasoning. *Curr. Biol.* 25, 256–260. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.063>
- [119] Smith, E.L., Greenwood, V.J., Bennett, A.T.D., 2002. Ultraviolet colour perception in European starlings and Japanese quail. *J. Exp. Biol.* 205, 3299–3306.

- [120] Snowdon, C.T., Cleveland, J., 1980. Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Anim. Behav.* 28, 717–727. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80131-X](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80131-X)
- [121] Soler, M., Pérez-Contreras, T., Peralta-Sánchez, J.M., 2014. Mirror-mark tests performed on jackdaws reveal potential methodological problems in the use of stickers in avian mark-test studies. *PLoS ONE* 9, e86193. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0086193>
- [122] Soula, H.A., Carnino, D., Fernandez, M.S.A., Perez, E.C., Villain, A.S., Vignal, C., 2019. Stress-induced flexibility and individuality in female and male zebra finch distance calls. *Behav. Processes, Novel perspectives on avian vocal learning* 163, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2018.03.018>
- [123] Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Campbell, S.E., Horning, C.L., 1992. Song-type matching in the song sparrow. *Can. J. Zool.* 70, 1440–1444.
- [124] Stoddard, P.K., Beecher, M.D., Horning, C.L., Campbell, S.E., 1991. Recognition of individual neighbors by song in the song sparrow, a species with song repertoires. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29, 211–215.
- [125] Suarez, S.D., Gallup, G.G., 1987. The question of an auditory self-concept in song sparrows, *Melospiza melodia*. *Anim. Behav.* 35, 610–612. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(87\)80293-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(87)80293-2)
- [126] Theunissen, F.E., Amin, N., Shaevitz, S.S., Woolley, S.M.N., Fremouw, T., Hauber, M.E., 2004. Song selectivity in the song system and in the auditory forebrain. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1016, 222–245. <https://doi.org/10.1196/annals.1298.023>
- [127] Thom, M.D.F., Hurst, J., 2004. Individual recognition by scent. *Ann. Zool. Fenn.* 41, 765–787.
- [128] Thompson, J.V., Gentner, T.Q., 2010. Song recognition learning and stimulus-specific weakening of neural responses in the avian auditory forebrain. *J. Neurophysiol.* 103, 1785–1797. <https://doi.org/10.1152/jn.00885.2009>
- [129] Thorpe, W.H., 1968. Perceptual basis for group organization in social vertebrates, especially birds. *Nature* 220, 124–128. <https://doi.org/10.1038/220124a0>
- [130] Tibbetts, E.A., Dale, J., 2007. Individual recognition: it is good to be different. *Trends Ecol. Evol.* 22, 529–537. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.09.001>
- [131] Tinbergen, N., 1953. *The Herring Gull's World*. Collins, London, UK.
- [132] Tomasello, M., 2014. The ultra-social animal. *Eur. J. Soc. Psychol.* 44, 187–194. <https://doi.org/10.1002/ejsp.2015>

- [133] Trillmich, F., 1976. Learning experiments on individual recognition in budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). *Z. Für Tierpsychol.* <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00948.x>
- [134] Tsao, D.Y., Freiwald, W.A., Tootell, R.B.H., Livingstone, M.S., 2006. A cortical region consisting entirely of face-selective cells. *Science* 311, 670–674. <https://doi.org/10.1126/science.1119983>
- [135] Uchino, E., Watanabe, S., 2014. Self-recognition in pigeons revisited. *J. Exp. Anal. Behav.* 102, 327–334. <https://doi.org/10.1002/jeab.112>
- [136] Vallortigara, G., Andrew, R.J., 1994. Differential involvement of right and left hemisphere in individual recognition in the domestic chick. *Behav. Processes* 33, 41–57. [https://doi.org/10.1016/0376-6357\(94\)90059-0](https://doi.org/10.1016/0376-6357(94)90059-0)
- [137] Vallortigara, G., Andrew, R.J., 1991. Lateralization of response by chicks to change in a model partner. *Anim. Behav.* 41, 187–194. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80470-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80470-1)
- [138] van Buuren, M., Auersperg, A., Gajdon, G., Tebbich, S., von Bayern, A., 2018. No evidence of mirror self-recognition in keas and Goffin's cockatoos. *Behaviour*. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003514>
- [139] Van Ruijssevelt, L., Chen, Y., von Eugen, K., Hamaide, J., De Groof, G., Verhoye, M., Güntürkün, O., Woolley, S.C., Van der Linden, A., 2018. fMRI reveals a novel region for evaluating acoustic information for mate choice in a female Songbird. *Curr. Biol.* 28, 711–721.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.01.048>
- [140] Vanhooland, L.-C., Bugnyar, T., Massen, J.J.M., 2019. Crows (*Corvus corone* ssp.) check contingency in a mirror yet fail the mirror-mark test. *J. Comp. Psychol.*
- [141] Veit, L., Hartmann, K., Nieder, A., 2015. Spatially tuned neurons in corvid nidopallium caudolaterale signal target position during visual search. *Cereb. Cortex* 1103–1112. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhv299>
- [142] Watanabe, S., Ito, Y., 1990. Discrimination of individuals in pigeons. *Bird Behav.* 9, 20–29. <https://doi.org/10.3727/015613890791749136>
- [143] Weary, D.M., Krebs, J.R., 1992. Great tits classify songs by individual voice characteristics. *Anim. Behav.* 43, 283–287. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(05\)80223-4](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(05)80223-4)
- [144] Wiley, R.H., 2013. Specificity and multiplicity in the recognition of individuals: Implications for the evolution of social behaviour. *Biol. Rev.* 88, 179–195. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00246.x>

[145] Williams, S.M., Nast, A., Coleman, M.J., 2012. Characterization of synaptically connected nuclei in a potential sensorimotor feedback pathway in the zebra finch song system. PLOS ONE 7, e32178.

[146] Yorzinski, J.L., 2017. The cognitive basis of individual recognition. Curr. Opin. Behav.Sci. 16, 53–57. <https://doi.org/10.1016/j.cobeha.2017.03.009>

[147] Yorzinski, J.L., 2014. Peafowl antipredator calls encode information about signalers. J. Acoust. Soc. Am. 135, 942–952. <https://doi.org/10.1121/1.4861340>