

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Potravní neofobie u obratlovců:
mezidruhová variabilita, její příčiny a důsledky**

Bakalářská práce

Lukáš Sem

Školitel: doc. RNDr. Roman Fuchs CSc.

České Budějovice 2023

SEM, L., 2023. Potravní neofobie u obratlovců: mezidruhová variabilita, její příčiny a důsledky [Food Neophobia in Vertebrates: Interspecific Variability, its Causes and Consequences. Bc. Thesis, in Czech.] -35 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

The thesis summarizes existing knowledge about the phenomenon of food neophobia in vertebrates. It describes interspecies and intraspecies differences in the level of food neophobia, looks for evolutionary and ecological factors that influence the level of food neophobia. It introduces the role of sociality in the induction and suppression of food neophobia.

Key words: *food neophobia, food preference, food aversion*

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracoval pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích 4. 12. 2023

Lukáš Sem

Poděkování

Především bych chtěl poděkovat svému vedoucímu práce a zároveň konzultantovi doc. RNDr. Romanu Fuchsovi CSc. za jeho nekonečnou trpělivost a čas, který mi věnoval. Bez jeho pomoci bych práci bez pochyb nikdy nezvládl zhotovit do takovéto podoby a pravděpodobně bych ji ani neodevzdal.

Obsah

1 Úvod	1
1.1 Cíle práce	1
2 Definice	2
2.1 Co vyvolává neofobii.....	3
2.2 Funkce neofobie	4
2.3 Typy neofobie	5
2.4 Potravní konzervatismus.....	7
2.5 Neofilie	8
3 Měření neofobie	10
4 Mezdruhové a vnitrodruhové rozdíly v neofobii	13
5 Vlastnosti objektů ovlivňující neofobii	18
5.1 Chuť	18
5.2 Barva	20
5.3 Pachy	22
6 Význam sociality při potlačování neofobie.....	24
Závěr	29
Seznam použité literatury	30
Seznam obrázků v dokumentu	35

1 Úvod

V úvodu bych rád nastínil historii výzkumu neofobie. Daniel Ellis Berlyne byl britsko-kanadský psycholog, jehož celoživotní práce se zaměřovala především na výzkum toho, proč živočichové vykazují zvědavost, prozkoumávají okolí, a proč vyhledávají informace. Zaměřoval se na vlastnosti podnětů působících na organismy a na důležitost těchto vlastností (novost, složitost, překvapení, nesourodost...). Klíčový fenomén, který popsal ve stejnojmenné kapitole své publikace v roce 1950, byl „importance of novelty“, tedy důležitost novosti (Berlyne, 1950).

Novost může být podle Berlyneho (1950) klíčem k porozumění složitějším principům motivace. Novost je vlastností, která dává podnětu moc přilákat pozornost pozorovatele. Tímto dal Berlyne impulz k dlouhému a komplexnímu zkoumání fenoménu novosti podnětu, ze kterého se později zrodil pojem neofobie.

1.1 Cíle práce

Cílem mé práce je shrnout literaturu věnovanou potravní neofobii u obratlovců, se speciálním zaměřením na ptáky. Rešerše popisuje faktory způsobující mezidruhové a vnitrodruhové v neofobii. Dále se v práci zabývám způsoby měření neofobie a působením sociality směřujícím k potlačení či posílení neofobie.

2 Definice

Pro přežití zvířat v přírodě je potřeba, aby co nejúčelněji reagovala na podněty, se kterými se střetnou. Některé podněty jsou známé a reakce na ně již zažité. Více či méně často však dochází k setkání s novou potravou, dalšími objekty a prostředím. V konfrontaci s těmito novými podněty, které jsou v různém stupni odlišné od známých podnětů, se zvíře musí rozhodnout, jak bude reagovat (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001).

„Nový“ a „známý“ jsou základní kategorie, na jejichž základě obratlovci klasifikují podnět (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001). Rozeznání nového od známého je kognitivní proces založený na zkušenostech jedince. Nový podnět aktivuje v mozku rozsáhlou oblast, která zvyšuje pozornost. Při opakovanému vystavování novému podnětu se nervová aktivita snižuje (Ranganath, Rainer, 2003).

Neofobie je strach z nového. Projevuje se váhavostí při přibližování se nebo úplným vyhýbáním se novému podnětu (Crane et al., 2019); (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001). Neofobie se zřejmě obecně vyskytuje u všech druhů savců a ptáků a možná i u mnoha dalších obratlovců (Corey, 1978). To naznačuje, že neofobie musí mít velmi obecnou funkci, která slouží širokému spektru živočichů. Reakce na nové se může pohybovat na škále od intenzivního prozkoumávání až k úplnému vyhýbání se novému objektu. Při vystavení novému podnětu živočichové běžně vykazují známky strachu, který hodnotíme jako projev neofobie (Greenberg, 2003).

Neofobie je důležitá reakce, díky které jedinec může předejít fyzickému poškození. Je jedním z faktorů, které určují, zdali se jedinec k novému podnětu přiblíží nebo se ho bude zcela stranit (Crane et al., 2019) (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001).

Při střetu s novým podnětem mohou nastat v zásadě čtyři typy reakcí. Dvě reakce jsou správné (interakce s neškodným a vyhnutí se nebezpečnému podnětu) a dvě chybné (vyhnutí se neškodnému a interakce s nebezpečným podnětem) (Lima, Dill, 1990). Pokud se jedinec vyhne skutečně nebezpečnému podnětu, může uniknout poškození. Důsledky chybných reakcí jsou dosti rozdílné. Při vystavení se nebezpečí může jedinec zaplatit vysokou cenu ve formě poškození, a dokonce i smrti. Naopak vyhýbání se neškodnému podnětu krátkodobě způsobí

pouze ztrátu příležitosti jej využít. Při dlouhodobém vyhýbavém chování se však ztráty příležitostí sčítají a v závislosti na situaci, prostředí a vlastnostech jedince může být cena vysoká. Pro minimalizaci ceny je vhodné, aby odpověď na nový podnět nebyla rigidní, ale reagovala na situaci a prostředí (Crane, Ferrari, 2017) (Crane et al., 2019).

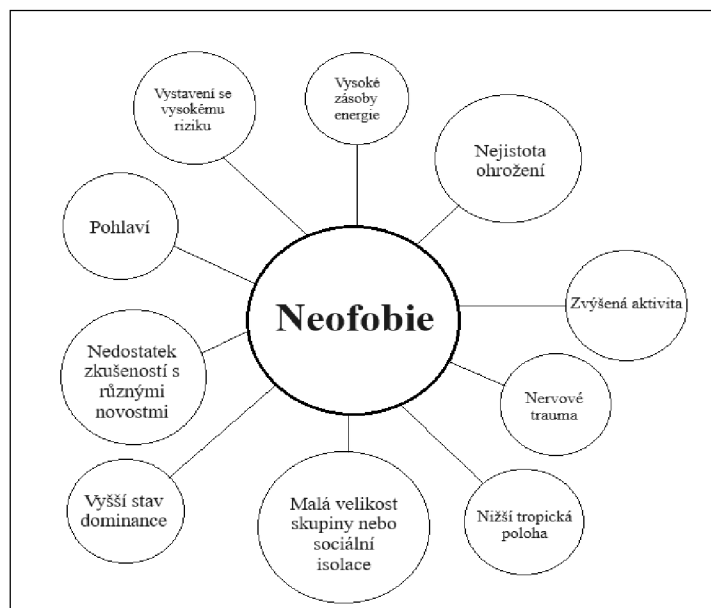
2.1 Co vyvolává neofobii

Je známo, že neofobie je ovlivňována selekcí a její intenzita má geneticky daný základ (Mettke-Hofmann, 2017). To lze demonstrovat na studiích, z nichž vychází tato práce. Například testování zvířat odchovaných v zajetí poskytuje poznatky o mezidruhových rozdílech ve vrozené neofobii odrážejících jejich evoluční historii (Crane et al., 2019).

Míra neofobie může být ovlivněna i v ontogenezi a lišit se mezi jedinci určitého druhu. Pozorovaná neofobie je tedy výsledkem společného působení vrozené genetické predispozice a vlivu prostředí na konkrétního jedince (Crane et al., 2019).

Hlavními spouštěči neofobie jsou především dvě situace. První je konstantní přítomnost vysokého rizika. Jinými slovy taková situace, kdy je živočich vystaven prostředí, ve kterém mu trvale hrozí nebezpečí. V takovémto prostředí je pro živočicha primárním zájmem vlastní ochrana proti nebezpečí, což vede k neofobii. Příkladem takového prostředí může být častý výskyt toxických látek v prostředí, zraněných nebo nemocných jedinců a také hojný predátorů či kompetitorů (Crane et al., 2019) (Domjan, Gillan, 1975).

V druhém případě se jedná o situaci, kdy se živočich vyskytuje v prostředí, ve kterém si nemůže být mírou hrozícího rizika jist. To se projevuje především v prostředích, s měnícími se podmínkami. Tyto hrozby mohou mít mnoho neprediktabilních forem. Od měnícího se klima, přes malé množství potravních zdrojů, úkrytů nebo partnerů, až po nepravidelnou přítomnost kompetitorů a predátorů (Crane et al., 2019). Přehled činitelů vyvolávajících neofobii je shrnut na Obr. 1.



Obr. 1: Příklady spouštěčů neofobie (Crane et al., 2019)

2.2 Funkce neofobie

Neofobie byla prokázána u savců, ptáků a mnoha dalších obratlovců (Corey, 1978). To nasvědčuje tomu, že neofobické reakce jim musí přinášet užitek. (Greenberg, 2003). Podle (Greenberg, 2003) však žádná dosavadní hypotéza, která měla za cíl vysvětlit adaptivní význam neofobie nebyla příliš úspěšná. Proto je hledání faktorů ovlivňujících hladinu neofobie doposud hlavním předmětem k bádání.

Z obecného hlediska lze v reakci zvířete na nový podmět brát jako projev nejistoty, zdali nový objekt přinese spíše zisk nebo spíše ztrátu. Pro objasnění adaptivní výhody neofobie byly navrženy dvě teorie.

První teorií je „The neophobia threshold hypothesis“ neboli hypotéza prahu neofobie (Greenberg, 2003). Tato hypotéza popisuje vztah mezi neofobií a ekologickou přizpůsobivostí. Předpokládá, že úroveň averze vůči novým věcem ovlivňuje

pravděpodobnost, že nový zdroj bude představovat kvalitní zdroj. Specializovaní ptáci proto projevují větší neofobii, zatímco generalisté menší. Z hypotézy tedy vyplývá, že úroveň neofobie je výrazně geneticky podmíněna a podléhá selekci, což umožňuje evoluční přenos neofobie v různých populacích nebo druzích.

Tuto hypotézu potvrzuje studie (Webster, Lefebvre, 2000) na banakitech jamajských (*Coereba flaveola*), jakožto potravních specialistech, a kněžících menších (*Loxigilla noctis*), potravních generalistech. Experiment spočíval v pozorování jedinců obou druhů během krmení na krmítku, v jehož blízkosti byl umístěn neznámý předmět. Potravních generalisté projeví menší averzi přístupu ke krmítku s novým objektem než potravní specialisté. (Mettke-Hofmann et al., 2002) na základě svých pokusů prováděných na různých druzích chycených papoušků dospěl k závěru, že zásadní význam na intenzitu neofobie má komplexnost prostředí. Druhy žijící v rozmanitějším habitatu byly mnohem méně neofobické než ty žijící v habitatu jednoduchém. Kupříkladu papoušci ze savan byli pomalejší v přístupu k novým objektům v porovnání s papoušky obývajícími více habitatů najednou. Významný rozdíl se projevil i mezi druhy ostrovními a pevninskými, kdy ostrovní podléhaly výrazně nižší neofobii (Mettke-Hofmann et al., 2002).

Druhá teorie nazvaná „The dangerous niche hypothesis“ volně přeloženo jako „hypotéza nebezpečné niky“ předpokládá, že hlavní funkcí neofobie je chránit zvířata před potenciálním nebezpečím spojeným s novostí, spíše než udržovat specializaci ve vyhledávání potravy (Greenberg, 2003). Predikuje, že zvířata setkávající se s více novými zdroji a objekty potřebují zvýšenou opatrnost, zejména v prostředí s toxickými zdroji potravy a nebezpečnými predátory. Tato hypotéza by mohla vysvětlit výsledky studií (Barnett, 1958) a (Heinrich, 1988) ve kterých oportunisti jako například krysy nebo havrani projevovali vysoké úrovně neofobie. I přestože právě tyto druhy jsou vysoce adaptabilní, velmi pečlivě a opatrně zkoumají nové zdroje a možnosti (Greenberg, 2003). Tuto hypotézu však netestoval dostatečný počet studií v nelaboratorním prostředí, proto nelze hypotézu podrobit detailnímu porovnání (Greenberg, 2003).

2.3 Typy neofobie

Termín neofobie je používán k pojmenování reakce projevující se strachem vůči novosti podnětu nehledě na jeho formu. Neofobická reakce se může projevit vůči novým

předmětům, místům, zvuků a dalším parametrům prostředí. Pokud je zdrojem nového podnětu potrava mluvíme o potravní neofobii „*food neophobia*“. Primární, projevem potravní neofobie je konstantní odmítání danou potravu pozřít. To vedlo k tomu, že se v mnoha studiích vžil termín „*ingestional neofobia*“ popisující především konkrétní potlačení příjmu nového požitelného zdroje potravy (Reilly, 2018).

Různá potrava vykazuje také různé spektrum vlastností jako jsou chuť, zápach, teplota, textura, barva či tvar, vůči kterým se neofobie může projevit jednotlivě. Odmítavá reakce na novost, která se týká především chuti potravy se nazývá „*taste neofobia*“ tedy chuťová neofobie. Termínem používaným v širším měřítku zahrnující novost chuti a pachu je „*flavor neofobia*“ (Reilly, 2018).

V prvotních experimentech práci (Hankins et al., 1973) na laboratorních potkanech se ukázala důležitost propojení čichového a chuťového smyslu ve spojitosti s neofobickou reakcí. Když bylo potkanům podáno jisté množství pro ně neznámé jablečné šťávy (která emitovala zápach), neofobická reakce se u nich neprojevila. Následně jim byl však podán roztok sacharinu (bez západu) a neofobická reakce proběhla v obvyklé míře. Vzhledem k tomu, že jablečná šťáva má sladko-kyselou chuť a sacharin spíše hořkou, je možné, že právě díky spojitosti těchto dvou smyslů, lze pro živočichy s vyvinutějšími čichovými receptory na základě pachu zcela přesně určit následnou chuť potravy (Hankins et al., 1973). Nepoživatelnost je v přírodě nejčastěji spojen s hořkou chutí, a proto lze předpokládat vyhýbavé chování po vstřebání molekul takovéto substance (Corey, 1978).

Dalším pojmem spojeným s potravní neofobií je tzv. „*container neophobia*“. Již dříve byl tento fenomén pozorován především v laboratorním prostředí, kdy zkoumaní jedinci, v tomto případě opět laboratorní potkani, byli ovlivněni novostí při podání známé potravy v neznámé misce (Barnett, 1958), (Chitty, Shorten, 1946), (Cowan, 1976). Od toho název „*container*“ neboli nádoba. Studie prokázaly, že přítomnost nového objektu, tedy misky, produkuje dočasnou neochotu přijmout potravu trvající až tři dny. Také se v doprovodném experimentu ukázalo, že pokud je známá potrava podávána současně v známé a neznámé misce, zvíře bude konzumovat většinu potravy pouze z té známé (Barnett, 1958), (Cowan, 1976).

2.4 Potravní konzervatismus

Pro porozumění potravní neofobii je důležitý také pojem potravní konzervatismus. Je jím označován mechanismus, kterým predátor dlouhodobě reaguje na určitý typ nové potravy a odmítá jí zařadit do svého jídelníčku. Tato potrava však může být zcela požitelná a neškodná (Marples et al., 2007). Na rozdíl od potravní neofobie není tento mechanismus založen čistě na strachu z nové potravy, ale mnohem více na neochotě se danému zdroji potravy přizpůsobit.

Neofobie a potravní konzervatismus se tedy liší délkou odmítání nové potravy. Pokud se jedná o potravní neofobii, jedinec vykazuje dočasnou neochotu přiblížit se k nové potravě, přičemž u potravního konzervatismu tato neochota přetrvává dlouhodobě, a to i přes skutečnost, že potrava je již známá a jedincem prověřená (Beranová, 2012).

Dalším rozdílem mezi potravní neofobií a potravním konzervatismem spočívá v možnosti deaktivace tohoto mechanismu. Potravní neofobie je lehce „vypnutelná“ po získání relativně malé zkušenosti. To se ukázalo ve studii (Schlenoff, 1984), kdy jedna skupina sojek chocholatých (*Cyanocitta cristata*) byla v tréninku krmena červenými semeny, druhá modrými. Poté byla jedné polovině obou skupin podávána požitelná a druhá nepožitelná žlutá semena. Poslední krok spočíval v podání modrých požitelných semen skupině, která před tím dostávala červené a naopak. Skupiny, které v mezikroku dostaly nepožitelná žlutá semena vykazovaly mnohem pomalejší přístup k nové potravě než skupiny, které dostaly požitelná žlutá semena (Schlenoff, 1984). Další podporu přinášejí výsledky studie (Jones, 1987), který testoval reakci kuřat (*Gallus gallus domesticus*) na zkušenosti s barvou. Jednu skupinu před samotným experimentem krmil klasickou stravou a druhou skupinu směsí stravy obarvené (červená, zelená, žlutá). Během experimentu oběma skupinám podal úplně novou barvu, načež kuřata bez předchozí zkušenosti potravu odmítala mnohem více, než ta s předchozí zkušeností (Jones, 1987).

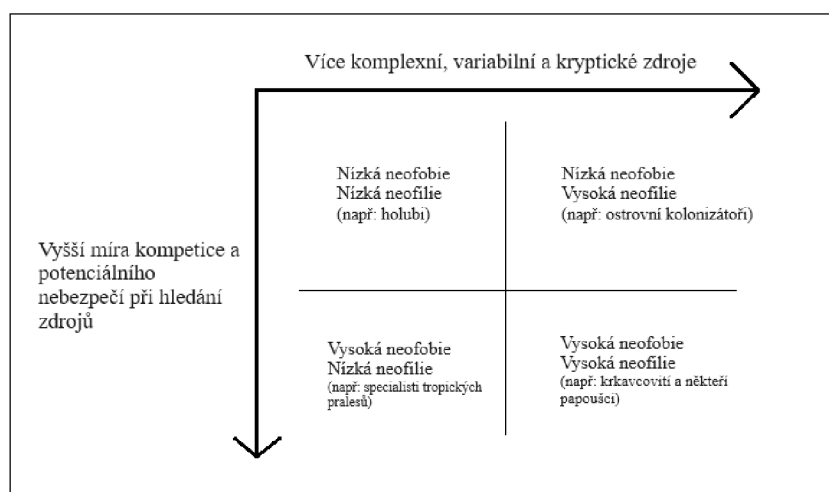
Deaktivace potravního konzervatismu je proces delší a složitější, přičemž probíhá v několika fázích. Zahrnuje: 1. vizuální posouzení, 2. občasné vyzkoušení nebo přijetí (pokud známá potrava není k mání), 3. přijetí jakožto poslední možnosti, poté, co je známá potrava sněžená, 4. plné přijetí jakožto známé potravy (Marples, Kelly, 1999).

2.5 Neofilie

Neofilie je popisována jako pozornost, kterou zvíře projevuje vůči objektu pouze proto, že je neznámý. Studie neofilie u ptáků jsou založeny především na rychlosti a frekvenci spontánního přistupování a manipulace s novými objekty. Zajímavé je, že ornitologové neobjevili mnoho případů, kdy by se neofilie projevovala u dospělých ptáků v přírodě. Tento jev je tedy buďto obecně neobvyklý u většiny druhů ptáků, nebo je obtížně zjiřitelný (Greenberg, 2003).

Porovnávání neofobie a neofilie je složité už z důvodu, že při výzkumech jsou považovány jako dvě rozdílné reakce na nový objekt. Na jednu stránku je toto tvrzení pravdivé, avšak v procesu habituace neboli zvykání si na novou situaci/podnět (v tomto případě potravu) tvoří neofilická reakce společně s tou neofobickou komplexní proces, jehož výsledkem je akceptování nového. Většinou tento proces bývá vyjádřen averzivním chováním následovaným chováním exploračním (Greenberg, 2003).

Ve studii (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001) autoři představují tabulku kombinací míry neofobie a neofilie (Obr. 2), kde demonstrují odlišnosti mezi nejvíce a nejméně inovativními druhy ptáků v neofilické a neofobické reakci vůči novým situacím. Inovativní druhy jsou závislé na zkoumání nových situací, přičemž při tomto zkoumání vykazují vysokou úroveň strachu a vzrušení, čímž se chrání před potenciálně neznámým nebezpečím spojeným s novostmi. Navíc autoři přičítají motivaci obou procesů jiným selekčním tlakům. Neofilie je



Obr.2: Odlišnosti neofilické a neofobické reakci u různých druhů ptáků (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001)

motivována především přínosem potenciální výhody ze zdroje a neofobie je spojená se strachem z predačního nebezpečí (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001).

Neofilie se se ukazuje být mnohem více rozvinutá u mladých ptáků, což může být způsobeno nezkušeností jedinců. Po narození je klíčové zjistit, co je pro jedince kvalitním zdrojem a bez účasti učitele může právě neofilie být nástrojem motivujícím k učení. (Heinrich, 1995) pozoroval reakce mladých havranů vůči novým předmětům, zjistil, že intenzita a ochota zkoumat nové (v tomto případě lesklé) předměty je daná věkem, kdy neofilie klesá se stoupajícím věkem. (Heinrich, 1995) interpretoval neofilii jako průzkumnou fázi učícího se procesu. Stejně jako u neofobie, i u neofilie lze předpokládat, že se jedná o mechanismus mezidruhově vysoce ovlivněný geneticky.

3 Měření neofobie

Měření neofobie se vyvíjelo během posledních 70 let stejně, jako pohled na neofobii samotnou. Při měření „průzkumného“ chování živočicha je klíčovým objektem stimul – tedy určitý podnět vybraný cíleně tak, aby ovlivnil konkrétní smysl živočicha.

Podnět může u zkoumaného subjektu (živočicha) vykazovat různé stupně familiárnosti, což je u neofobie stěžejní měřítko. Může se jednat o podnět zcela neznámý (nový), přičemž postupným vystavováním objektu se subjekt s jeho vlastnostmi seznamuje – probíhá proces poznávání a zvykání si na něj (Corey, 1978).

Dalším podnětem může být tzv. rozporuplný objekt. Ten je charakterizovaný jako objekt, jenž je z předchozí zkušenosti subjektu méně či více povědomý/známý (Corey, 1978).

Pro doplnění lze zmínit i efekt tzv. nepřítomného podnětu. V tomto případě se jedná o objekt již známý, ale po určitou dobu odstraněný z života (vědomí) živočicha. Po daném období nepřítomnosti objektu dochází k vytěsnění a zapomenutí na něj. Neofobické chování subjektu bývá často kompletně anebo alespoň do jisté míry obnoveno (Corey, 1978).

Stav zkoumaného subjektu (zvířete) je při studiích neofobie další klíčovou proměnou. Nejvíce posuzované parametry při výběru vhodného subjektu jsou především: věk zvířete, prostředí, ve kterém žije a životní strategie.

V případě, že vybraný jedinec je chycen v přírodě, musíme uvažovat, že během svého života získal jisté zkušenosti. To se následně může projevit v míře neofobické reakce vůči podnětům. Jelikož živočichové umí vytvářet zobecnění, kterým rozdělují podněty do kategorií, tak vjem novosti musí splňovat stupeň nepodobnosti a nesouvislosti, aby byl posouzen jako nový (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001).

Rozdíly ve výsledcích závisí také na prostředí, ve kterém je experiment prováděn. Pokud se jedná o laboratorní experiment s jedinci, kteří jsou odchováni v zajetí a neznají jiné podmínky, lze zcela jednoduše manipulovat s podněty, které jsou pro ně nové. Reakce tedy bude ve vysoké míře autentická a prokazatelná. Pokud však experiment probíhá v přirozeném prostředí jedince, musíme počítat s jistými nevysvětlitelnými odchylkami ovlivněnými právě

prostředím. Jednat se může o predační tlak, sociální poměry, teritorialitu, sezónnost atd. (Crane et al., 2019).

V neposlední řadě je potřeba brát v úvahu životní strategii jedince. Ta po většinou zasahuje do mnoha aspektů jeho chování a stravování. Zdali je jedinec samotář nebo žije ve skupinách, zdali je potravní generalista či specialista, anebo jestli se jedná o synantropní druh.

V případě zkoumání neofobie nejsou vědecké postupy v měření odlišné od výzkumu jiných jevů. To, co se liší je povaha dat, které jsou známá předem, z těchto dat se individuálně vytvoří hypotéza – tedy předpoklad pro odhadovaný výsledek výzkumu. Základní měrné postupy jsou dva.

Manipulativní experimenty jsou velmi efektivním způsobem, jak na základní úrovni určit vztah subjektu vůči objektu. Pozorovatel položí otázku (předpoklad/hypotézu) a jelikož on je tím, kdo manipuluje pozorovaným systémem, šance, že něco jiného než jím nastavené podmínky, ovlivní výzkum, je mizivá (Schaffer, Johnson, 2008). Také se snižují příležitosti složitějších interakcí, jelikož pozorovatel ovlivňuje každý aspekt zkoumaného systému. Tudiž subjekt vystavený takovým podmínkám podléhá pouze konkrétnímu souboru podnětů, a to těm klíčovým (Schaffer, Johnson, 2008).

Experimenty pozorováním naproti tomu postrádají jeden nebo více kritických nástrojů pozorovatele, a ačkoliv se zdá, že mohou být analyzovány totožně jako manipulativní pokusy, pozorovatel si je méně jistý tím, zdali výsledek výzkumu vychází z jeho předpokladu nebo je ovlivněn jiným aspektem např. prostředím (Schaffer, Johnson, 2008).

Příkladem manipulativního experimentu byl jeden z prvních výzkumů neofobie na laboratorních potkanech. Potkani byli naučeni na novou potravu. Tou bylo mléko a sacharózový roztok. Následně skupině naučené na mléko nabídli jako novou potravu sacharózový roztok a té druhé naopak. Polovině jedinců po pozření vyvolali nevolnost pomocí ozáření. Poté všem nabídli jak známou, tak novou potravu. Výsledky ukázaly, že ozáření jedinci vykazovali nižší preferenci k nové potravě než ti kontrolní (neozáření). Experiment prokázal, že si potkani spojili nevolnost s předchozím příjmem nové potraviny. Tudiž závěrem šlo potvrdit hypotézu, že neofobie může být ovlivněna předchozí zkušeností (Revusky, Bedarf, 1967).

Příkladem pozorování je například studie chování havranů vůči kořisti, kde je autor pozorovatelem v přírodě. Je zde samozřejmě částečný vliv na experiment, ale okolnosti ovlivnit nemůže. Do otevřeného pole byly položeny mrtvoly zvířat, přičemž cílem bylo vypořádat odlišnost přístupu havranů ke kořisti na rozdíl od ostatních ptáků. Havrani vykazovali mnohem bázlivější přístup zahrnující několik obranných strategií oproti ostatním ptákům. Díky srovnání s laboratorními experimenty, kdy i odchovaná mláďata v zajetí se projevovala stejně lze říci, že takovéto chování může být adaptivní a že neofobie jakožto mechanismus evoluce může hrát roli (Heinrich, 1988).

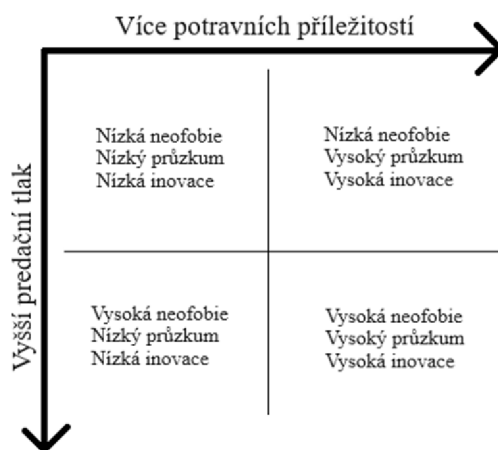
4 Mezidruhové a vnitrodruhové rozdíly v neofobii

Vnímání nových objektů je základní a životně důležitou situací, se kterou se živočišné setkávají od svého narození až do konce života. Klíčovým pro vznik rozdílů v reakci na nové podněty je prostředí, ve kterém se živočich vyskytuje. Výskyt jednotlivých druhů v odlišných podmínkách nabízí jedincům rozmanité možnosti využívat konkrétní biotop. Ať už se jedná o zprostředkování úkrytu nebo potravy (Miller, Holzman, 1981).

Každý druh vykazuje určitou míru strachu vůči novým stimulům. Hodnota reakce na podněty se však mezi druhy liší v závislosti na tom, jakou niku obývají a o jaký druh se jedná. To pak může maximalizovat jejich příležitosti ve využití zdroje sousledně s podstatně nižším rizikem, otravy (jedná-li se o potravu), nákazy či smrti (Miller, Holzman, 1981). Lze tedy spekulovat, že spektrum rozdílnosti u každého druhu vychází z kombinace adaptivní schopnosti (vrozené a dědičné přenosnosti mechanismu) nebo získané schopnosti (naučeného mechanismu odvíjejícího se od života v konkrétním habitatu).

Mezidruhové rozdíly v potravní neofobii vznikají jako výsledek procesu založeného na rozporu mezi „zkoušením“ a „vyhýbáním se“ novým potravním zdrojům. Vztah množství potravních příležitostí a míry predačního tlaku na neofobii je znázorněn na Obr. 3. Hranice toho, kdy je bezpečné bezhlavě zkoušet neznámé zdroje, které mohou být toxické, anebo se naopak až příliš všemu novému vyhýbat a riskovat nedostatečnou výživu a hladovění, je klíčová (Sol et al., 2011).

V prostředích, kde se jedinec potýká s neznámými zdroji a je konstantně ohrožován místními predátory, by se měl živočich logicky spíše uchýlovat k vyhýbání se. Naopak v prostředí, kde se nachází mnoho nových a na první pohled všedních potravních příležitostí, přičemž predační tlak není příliš vysoký, vede jedince k prozkoumávání a zkoušení nových zdrojů (Sol et al., 2008).



Obr. 3: Vztah množství potravních příležitostí a míry predačního tlaku na neofobii (Sol et al., 2011)

Novější studie se zabývají právě problematikou důležitosti vlivu prostředí na vnitrodruhové i mezidruhové rozdíly v potravní neofobii. První ze studií, které jsem našel, byla práce prověřující vnitrodruhovou odlišnost neofobie dvou populací majn obecných (*Acridotheres tristis*), vysoce přizpůsobivého druhu ptáka, který byl introdukován do Austrálie. První populace žila v prostředí s vysokou úrovní urbanizace (městská) a druhá populace naopak na okraji města s nízkou úrovní urbanizace (předměstská) (Sol et al., 2011).

Experiment u obou populací probíhal pomocí krmítek, v jejichž okolí byl umístěn neznámý předmět nebo do krmítka neznámá potrava. Jedinci pocházející z předměstských oblastí přistupovali k potravě (za přítomnosti nového předmětu i k novému druhu potravy) s mnohem větší latencí než ti městští, kteří se ukázali být mnohem inovativnější v adaptaci na novost (Sol et al., 2011).

Podle autora (Sol et al., 2011) může být jedním z proximálních faktorů způsobujících rozdíly mezi populacemi motivace jedince. Ve městech se může vyskytovat velký počet druhů soupeřících o stejné zdroje. Čím vyšší je kompetice o zdroj, který ptáci využívají, tím více

může stoupat motivace a odhodlanost zkoumat a zkoušet nové zdroje. Dalším faktorem je již zmiňovaná predace. Majny jsou velice citlivé na predační tlak a ve vysoce urbanizovaných oblastech se vyskytuje méně přirozených predátorů (dravců), než v odlehlých předměstských čtvrtích. Proto je možné, že jedinci z předměstských oblastí vykazují větší míru neofobie. Jsou zvyklejší žít pod větším predačním tlakem než městští jedinci. Tomu také nasvědčuje úkaz, že zkoumaní jedinci reagují na hrozbu jinak podle toho, z jaké oblasti pochází. Jedinci z města reagují krátkým poodlétnutím od hrozby, zatímco ti z předměstí mají tendenci odletět z dohledu (Sol et al., 2011).

Vlivem synantropizace na neofobii se zabývá také (Greggor et al., 2016). Jedná se ale o mezidruhové srovnání krkavcovitých ptáků. Na základě předchozích studií (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001) (Marzluff, Heinrich, 1991) předpokládá, že neofobie je u této skupiny vyšší než u jiných skupin ptáků a že neofobie klesá v urbánním prostředí.

(Greggor et al., 2016) testovala následující hypotézy: 1) krkavcovití vykazují vyšší míru neofobie vůči novému objektu na stanovišti než jiné nekrkavcovité druhy. 2) u obou skupin druhů (krkavcovití vs nekrkavcovití) dochází ke snížení neofobického chování v městských oblastech vůči objektům, které pro tyto oblasti nenesou až takovou míru novosti, jako v přírodních oblastech. Například se bude jednat o odpadky, které jsou ve městě častější než na venkově a v přírodě). 3) Jedinci jsou ochotnější přiblížit se k objektu, pokud viděli příbuzného jedince udělat to samé.

Pozorování probíhalo obdobně, jako u předchozí popisované studie. Bylo vytvořeno několik krmících stanovišť, z nichž část byla ve vysoce urbanizované (městské) oblasti a část v oblasti venkovské. Výzkum se soustředil především na krkavcovité ptáky, ale ve výsledcích z pozorování byli zohledněni všechny druhy, které na stanoviště přilétly. Po několikadenní prodlevě, kdy si jedinci zvykli na krmicí stanoviště a potravu (buráky), byl na kraj každého stolu umístěn nový předmět – buď běžný městský odpadek, objekt složený z několika umělémi předměty nebo objekt vytvořený z přírodní materiálů) viz Obr. 4.



Obr. 4: Předměty použité ve studii (Greggor et al., 2016). (první zleva – přírodní materiál, ve prostřed – směs městských odpadků, napravo – výtvar z dětských hraček a předmětů používaných lidmi)

Následující pozorování přineslo přilétajících ptáků hned několik klíčových poznatků. Krkavcovití reagovali zcela odlišně od ostatních ptačích druhů. Rychlost přiletu byla u krkavcovitých pomalejší. U krkavcovitých se ochota navštívit krmicí stanoviště poté, co pozorovali přilet jiného konspecifického jedince, zvyšovala méně než u ostatních druhů (sýkory, kosi, holubi ...). Jinými slovy přes to, že byli svědky jiného krkavcovitého krmícího se na zdroji, neměli 100 % důvěru ke zdroji jako ostatní druhy. V širším zobecnění na všechny druhy se ukázalo, že ptáci přilétali rychleji v městských než ve venkovských oblastech, ale pouze když na stole byl přítomen odpadek jako neznámý objekt. To může být způsobeno poklesem v neofobii, vůči předmětům, které mohou potenciálně přinášet nějaký benefit (odpadky ve městě mohou představovat zdroj potravy).

(Seferta et al., 2001) zkoumali přístup k potravě v přítomnosti nového objektu u soliterně žijících venkovských a městských hrdliček a skupinově žijících městských holubů. V jedné variantě byl přítom u krmítka člověk, v druhé nikoliv. V případě že hrdličky měly čelit novému předmětu, reakce byla rychlejší než u těch městských. Nicméně ve srovnání s holuby byly obě populace hrdliček pomalejší. Při přítomnosti pozorovatele se všichni ptáci žijící ve městech chovali ostražitěji. Podle autorů (Seferta et al., 2001) experiment ukázal, že ostražitost vůči predátorům ovlivňuje rychlost učení, které vede k překonání neofobie. Jedinec, na kterého působí větší predační tlak, je pomalejší v přístupu k novým objektům, a proto je pomalejší v procesu učení.

Otázkou stále zůstává, proč se lišily reakce městských holubů a hrdliček, na které působí stejné prostředí. Autoři (Seferta et al., 2001) hledají odpověď v odlišném vrozeném

prahu neofobie obou druhů. Podle mého názoru to nicméně může být způsobeno tím, že u sociálně žijících holubů snižuje neofobii vnitrodruhová kompetice.

(Jarjour, 2019) zkoumal rychlost poklesu neofobie u sýkor černohlavých žijících ve městech a na venkově. Experiment zahrnoval pozorování chování sýkor v několika situacích: vůči nové potravě ve známém krmítku, vůči známé potravě v neznámém krmítku, vůči známé potravě ve známém krmítku v přítomnosti cizího neznámého předmětu a v poslední řadě vůči přítomnosti známého typu krmítka umístěného do blízkosti původního (Jarjour, 2019).

Výsledky opět potvrdily větší zdrženlivost venkovských jedinců vůči neznámým podnětům, přičemž rychlost adaptace městských jedinců na všechny nové situace byla průkazně rychlejší. Autor (Jarjour, 2019) byl schopen u pozorovaných sýkor rozlišit věk a mohli tedy porovnat chování tohoročních a starších jedinců. Předpokládal, že starší jedinci budou méně neofobičtí, jelikož jí během života zažili novost mnohokrát. Závěrem lze tedy říct, že vývojové podmínky prostředí, ve kterých jedinci žijí vedou k vyšší a komplexnější schopnosti učení a zobecňování novosti podnětů, což se u druhů vázaných na člověka potvrdilo. Samozřejmě se nabízí zohlednit právě důležitost věku, to se však nepotvrdilo, jelikož věk jedinců v chování na krmítcích nehrál roli. Podle autora (Jarjour, 2019) je intenzita neofobické reakce dána vrozenou lokální adaptací.

Výše uvedené studie se vcelku shodují ve svých závěrech. Městské prostředí snižuje míru neofobie na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni. Vedle většího množství podnětů, které nabízí se ovšem mohou uplatňovat i jiné faktory, jako je absence predátorů či zvýšená kompetice. V mezidruhových rozdílech také zůstává zachován efekt vrozené genetické predispozice.

5 Vlastnosti objektů ovlivňující neofobii

Nový podnět, v tomto případě potrava, skýtá mnoho vlastností, které mají zásadní vliv na reakci vůči němu. Lze uvažovat nad základními charakteristikami, jak je barva, pach chuť, ale i nad komplexnějšími vlastnostmi jako jsou textura, tvar či kontrast. Tento soubor vlastností tvoří komplexní vodítko, na základě, kterého živočich reaguje na daný typ potravy.

Abychom si byli jisti, že se jedná o neofobii, musí odmítnutá potrava být komplexně nová (Smith, 1980). Každý faktor, který indikuje pocit, že dané jídlo je bezpečné a požitelné nebo přinese pozitivní následky snižuje potravní neofobii (Pliner, Salvy, 2006)

Důležitou otázkou, kterou se vědci začali zabývat bylo, jaký mechanismus je zodpovědný za neofobickou reakci u ptáků vůči novému objektu: učení nebo vrozený instinkt? Starší studie ukázaly, že schopnost predátorů vytvořit si spojitost mezi škodlivými vlastnostmi kořisti a jejím varovným vzhledem existuje. Tyto studie svou historií sahají až do doby H. W. Batese, jenž se zabýval ochranným/výstražným zbarvením, přes C. L. Morgana, který vznesl otázku, zdali mohou být vlohy a návyky děditelné, až po recentní výzkumy prováděné od poloviny 20. století (Coppinger, 1970). Čím více je potrava známá, tím se zvyšuje její příjem, což poukazuje na výsledek, že neofobie byla na počátku zodpovědná za odmítání a potlačení příjmu (Reilly, 2018).

5.1 Chuť

První z vlastností ovlivňujícím potravní neofobickou reakci živočichů je chuť, byť někteří autoři argumentují tím, že chuť jako taková je již předstupněm procesu potravního konzervatismu (viz kapitola Definice – Potravní konzervatismus). V případě, že přistupujeme k potravní neofobii jako k procesu založeném na získávání zkušeností pomocí učení, je však nutné tuto stránku rozebrat.

Prvotní výzkumy na potkanech ukázaly, že jedinci si dokážou vytvořit potravní averzi vůči potravě a její potenciální toxicitě na základě chuti. Byl tak zaveden pojem „*flavour neophobia*“, tedy spojitost chuti s následky po stravení (Rozin, 1976). Tyto pokusy byly především manipulativního rázu, kdy potkanům prezentovali neznámou, nicméně zdánlivě požitelnou potravu, po jejímž pozření u nich vyvolali zažívací potíže (Revusky, Bedarf,

1967). Vycházeli z prostého pozorování synantropních hlodavců (krys, potkanů, myši). Tyto druhy během svého života pojídají velké množství různorodé potravy, která je z většiny nepřímo poskytována člověkem – tedy neobvyklá/neznámá. Musí tedy existovat mechanismus, kterým si dokážou spojit nepoživatelné (otrávené) jídlo s následkem otravy. Jinak by tito hlodavci již pravděpodobně vymřeli (Revusky, Bedarf, 1967).

Obdobné pokusy byly později (Freeland, Janzen, 1974) provedeny i na velkých herbivorech (ovce, kozy). Z přechozích studií bylo známo, že výběr potravy se odvíjí od obsahu určitých látek v rostlinných pletivech. Autoři předpokládali, že: 1) herbivoři dokážou rozeznat potravu na základě její toxicity, 2) mají jistý smysl pro únosnou hodnotu dávky, při které se potrava stává toxickou, 3) dokážou regulovat složení jídelníčku, tak aby hodnota toxických látek nebyla přes hranici otravy.

V experimentu testovali několik jedinců ovcí. Ty prošly přípravným procesem, kdy jim byla podána kapsle s chloridem lithným (LiCl). Každá ovce dostala kapsli s jiným množstvím látky, včetně kontrolní kapsle s nulovým obsahem. Následně byli nakrmeni neznámým druhem granulí. Po několikadenní lhůtě testovali reakci na ty stejné granule. Výsledky ukázali, že podání chloridu a následné zažívací potíže opravdu vyvolávaly podmíněnou potravní averzi, kdy se stupeň averze vůči potravě vytvořil na základě množství podaného chloridu. Jedinci, kteří dostali dávku chloridu do 3 g snědli jen o něco méně granulí, než kontrolní (kapsle bez LiCl). Jedinci, kteří dostali 5 g chloridu a více se granulí téměř ani nedotkli (Freeland, Janzen, 1974).

Tento test prokázal averzi vytvořenou vůči potravě spojené s negativním zážitkem. Vedle toho byl proveden ještě doprovodný experiment testující, jak tato averze zapůsobí na zcela novou potravu (neofobie). Ukázalo se, že negativní zkušenost s pozřením nové potravy a následně vzniklá averze vyvolala nejistotu v konzumaci jakékoliv nové potravy.

Příjem neznámé potravy je problematický hned z několika důvodů. Pokud je konzumována okamžitě, je zde riziko, že může být škodlivá nebo méně zisková oproti té známé. Pokud je odmítnuta, mohou být ztraceny cenné živiny. Jedním způsobem, jak snížit riziko spojené s rozšiřováním jídelníčku, je začít postupně zkoušet a začleňovat malé množství potravy postupně. To umožňuje hodnotit kvalitu potravy a zároveň minimalizovat riziko požití velkého množství škodlivých látek (Marples et al., 1998) (Marples et al., 2007).

U predátorů bylo pozorováno, že při konfrontaci s populací nové kořisti zahrnující jedince rozdílných velikostí se predátoři rozhodnou napřed konzumovat menší jedince, zejména pokud je kořist prezentována společně s dalšími signály (výstražná barva, zápach) naznačujícími, že může být toxická (Thomas et al., 2003).

(Skelhorn, 2015) testoval kuřata (*Gallus gallus domesticus*) jako predátory a barevné pečivo ve tvaru housenek jako kořist. Atrapy housenek (zelené a oranžové) byli prezentovány naivním kuřatům ve třech velikostech po předchozím podání chininu (hořký toxin). Výsledky ukázaly, že se ptáci po prožití hořké chuti uchylují spíše k menším kořistem (housenkám) i přestože ani jedna velikost atrapy během experimentu nebyla pozměněna (všechny byly chutné). Tyto výsledky se projeví však pouze v případě, pokud kořist byla vizuálně nová (Skelhorn, 2015).

Toto chování podtrhuje důležitost chuti, v případě, že jedinec má předchozí zkušenost s nepoživatelnou kořistí. Výběr menší kořisti je prospěšný predátorovi ve dvou směrech. Jednak předejde výběru toxické kořisti v prostředích, kde toxicita stoupá s velikostí kořisti a v prostředích, kde velikost kořisti nekoreluje s mírou její toxicity, si predátor nevybere jako první kořist, jejíž dávka toxinu by byla smrtelná (Skelhorn, 2015).

5.2 Barva

Barva je pro vizuálně orientující se živočichy klíčovou vlastností potravy a má podstatný vliv na neofobickou reakci. Již od konce 19. století se spojitost barvy a potravy stala předmětem výzkumů. Morgan (1896) ex. (Schuler, Roper, 1992) testoval preferenci uměle inkubovaných a naivních kuřat (*Callus gallus domesticus*). U těch pozoroval klovaní a pozření hnědých housenek, zatímco u černožlutě zbarvených housenek k pozření vůbec nedošlo).

Na základě tohoto experimentu a výsledku proběhlo v následujících letech několik studií zabývajících se právě problematikou varovného zbarvení. Hlavní pozornost si udržovala kombinace barev žluté a černé (tedy časté zbarvení bodavých blanokřídých). Na základě Morganových výsledků Morgan (1896) ex. (Schuler, Roper, 1992) byla testována hypotéza, že averze vůči této výstražné kombinaci je pravděpodobně vrozená (Schuler, Roper, 1992).

(Mostlera, 1935) podával naivním pěvcům pestřenky zbarvené jako vosa, ale neškodné). Zjistil, že naivní ptáci pozřou i nebezpečně vypadající kořist do doby, než nabydou zkušenosti s opravdu nebezpečným varovně zbarveným jedincem (vosou). Výsledky tedy ukázaly, že averze vůči černožlutému zbarvení nemusí být vrozená u všech živočichů a mohou ji získávat zkušeností. V takovém případě je funkcí varovného zbarvení usnadnit vyhýbavé učení predátorů (Schuler, Roper, 1992). Vzhledem k tomu, že predátor je schopen naučit se vyhýbat varovně zbarvené nepoživatelné kořisti rychleji než stejně nepoživatelné kořisti, ale krypticky zbarvené, lze předpokládat, že adaptivní hodnota reakce na výstražné zbarvení je obecná (Schuler, Roper, 1992).

(Mastrota, Mench, 1995) ve studii na severoamerických křepelech virginských (*Colinus virginianus*) zkoumali vrozenou averzi vůči určitým barvám potravy. Experiment byl poprvé proveden u jednodenních kuřat a pokračoval následujících 31 týdnů. V prvním variantě jim byla prezentována obarvená strava, přičemž preference klesala od kryptických po aposematické – modrá <zelená <žlutá <červená. Druhý experiment měl prověřit jakou potravu si jedinci vyberou, pokud jim bude nabídnuta potrava neobarvená současně se všemi typy potravy obarvené. Výsledky ukázaly podobnou tendenci, jako v experimentu prvním, nicméně v tomto případě červená potrava byla úplně ignorována a potrava neobarvená společně s modrou byla preferována nejvíce. V následném testování se ukázalo, že během růstu nedochází k žádné změně v averzi vůči barvám. Rozdíly nebyly nalezeny ani mezi samci a samicemi. Takovéto chování naznačuje možnou široce pojatou adaptaci vedoucí k vyhýbání se výrazně zbarveným, potenciálně nebezpečným kořistem s důrazem na červenou barvu, jakožto nejčastější varovnou barvu hmyzu (Mastrota, Mench, 1995). (Gittleman et al., 1980) testovali reakci naivních kuřata na kontrast potravy s pozadím. Kuřatům byly podávány kousky potravy kontrastní nebo splývající s podkladem, na kterém byly umístěny. Potrava byla obarvená na modro nebo na zeleno a ochucená směsí chininu a hořčice pro navození dojmu nepoživatelnosti. Byly provedeny 4 měření vždy s jinou barvou (zelená/kontrast, zelená/zelený podklad, modrá/kontrast, modrá/modrý podklad). Pro kuřata bylo jednodušší detekovat a konzumovat kontrastní potravu, nicméně dalšími měřeními se preference pro kontrastní potravu rapidně snížila až klesla na nulovou hodnotu. Také tento experiment podporuje hypotézu, že obratlovci predátoři se mohou naučit vyhýbat podezřelé nepoživatelné (výstražné) kořisti efektivněji než kryptické nepoživatelné kořisti (Gittleman et al., 1980).

V pozdějších studiích replikujících experiment (Gittleman et al., 1980), byly jejich výsledky doplněny o poznatek, že kontrast je hlavním faktorem zodpovědným za rozdíly v intenzitě naučené averze (Roper, Redston, 1987).

V experimentu (Willson et al., 1990) byly testovány tři druhy severoamerických ptáků (drozdec černohlavý – *Dumetella carolinensi*, drozd malý – *Catharus ustulatu* a drozd rezavoocasý – *Catharus guttatus*). Na základě pozorování bylo zjištěno, že tito ptáci vykazují častou preferenci vůči barvám plodů, ve chvílích, kdy jsou faktory jako chuť, výživnost a dostupnost potravy vyrovnány. Překvapivě byla mezi těmito ptáky pozorována malá tendence upřednostňovat častěji barvy červenou a černou, přičemž se zároveň ukázala slabá tendence odmítat žlutou. Původní záměr studie byl popsat možnou společnou koevoluci barvy ovoce a preference zralých plodů u ptáků v závislosti na lepší strategii šíření semen (Willson et al., 1990).

Nicméně výsledky v preferenci mohou být přínosné také v kontextu potravní neofobie. Pokud porovnáme hodnotu averze vůči aposematickým kořistem s preferencí zralých plodů stejné barvy, ukazuje se, že barva červená je v jednom kontextu vysoce odmítaná (výstražné zbarvení) a v druhém kontextu zároveň preferovaná (zralost ovoce). Ani jeden z testovaných druhů přitom není čistě plodožravý. Jejich potrava je obdobná jako u našich drozdovitých. Červená barva plodů jim proto mohla přinášet rozpornou informaci.

5.3 Pachy

Zdali je pach vedle barvy dalším nástrojem usnadňujícím predátorům naučit se vyhýbat chemicky bráněné kořisti, bylo předmětem studie (Marples, Roper, 1996). Zkoumala, zdali pachy pyrazinů ovlivňují reakci ptáků na nově vypadající kořist. Naivní kuřata byla vystavena potravě a vodě, které měli neznámý vzhled (voda obarvená na modro a potrava na zeleno). Zároveň byly opatřeny určitým pachem (dvěma typy pyrazinů vyskytujících se v přírodě, mandlovou esencí, vanilkovou esencí a thiazolem).

Neofobie byla vůči nově obarvené potravě a vodě zvýšená u pyrazinů (oba se vyskytují u řady jedovatých zástupců hmyzu). Ten samý efekt se ukázal i u pachu mandlí. Vzhledem k tomu, že jediné pachy, které zvýšili latenci k potravě a vodě u kuřat byly pyraziny a

mandlová esence, ukazuje to na možnost, že neofobická reakce stoupá u pachů, které jsou spojené s chemickou obranou (Marples, Roper, 1996).

V pozdější podobné studii (Jetz et al., 2001) se autoři soustředili na komplexnost varovných signálů vzbuzující neofobii u predátorů. Hlavním otázkou bylo tedy zda podněty multimodální, zde odpudivý pach a výstražný vzhled působící současně vzbuzují silnější neofobii. Hlavním cílem studie bylo určit, zdali reakce predátora na tyto signály je spíše výsledkem působení adaptací kořisti ovlivňující predátorovu mysl a vzbuzující v něm strach (neofobii), anebo zda se jedná o evolučně vzniklou odpověď ptáků spočívající v posílení jejich vrozeného instinktu vyhýbat se nepoživatelné kořisti.

Testování probíhalo opět na naivních kuřatech (*Gallus gallus domesticus*), kdy byl zkoumán vliv rozdílných pachů (pyrazin, salicylát a ethyl acetát) u potravy nové barvy nebo barvy spojené s varovným zbarvením (žluté). Z výsledků je patrné že ne pouze pyrazin, ale i jiné neznámé pachy (methyl salicylát a ethyl acetát), které se v přírodě nevyskytují mohou vyvolat averzi vůči novým i typicky aposematickým barvám potravy. Když probíhalo testování vlivu pachu a barvy samostatně, ukázalo se, že známým barvám se predátor nevyhýbá i za přítomnosti nového pachu. A novým i aposematickým barvám se jedinec nevyhýbá, pokud je přítomný pach známý. Studie tedy ukazuje, že výstražné a nové pachy spouštějí stejný stupeň averze proti novým barvám, bez ohledu na to, zda jsou spojeny s aposematismem nebo nikoliv. Výsledek tedy podporuje hypotézu, že varovné pachy se vyvinuly v reakci na již existující zaujatost predátorů vůči novým pachům, spíše, než by se u predátorů vyvinula schopnost reagovat na konkrétní varovné pachové signály spojené s nepoživatelnou kořistí (Jetz et al., 2001).

6 Význam sociality při potlačování neofobie

Zvířata se musí přizpůsobovat měnícímu se prostředí. K tomu jim slouží učení. Každý živočich se učí z vlastní zkušenosti, a přestože je toto učení základním principem získávání informací o okolním prostředí, je to spojeno s rizikem chyby, jež může být život ohrožující (Reilly, 2018).

Pro druhy, které žijí ve skupinách se tedy nejefektivnější strategií stává učení od ostatních (zkušenějších) členů skupiny. Tato strategie jednak zmenšuje riziko spojené s pozřením neznámé potravy a také zkracuje čas, který by byl vynaložen k získávání informací o nové potravě. (Laland, 2008). Socialita však zároveň zvyšuje kompetenci o zdroje potravy ve skupině. Jedinec, který je „učitelem“ se nalézá v situaci, kdy sdílí informaci o přístupnosti a požitelnosti zdroje, který sám využívá. Tudiž čím je skupina navzájem se učící a využívající jeden zdroj potravy větší, tím rychleji se snižuje jeho dostupnost (Laland, 2008).

Klíčovým faktorem určující význam sociálního učení je, zda u daného druhu existuje rozvinutá rodičovská péče o mláďata. Pokud ano, tak u početné skupiny živočichů s rodičovskou péčí je rodič, obvykle matka, ta, která poskytuje prvotní znalost a nachází se v roli „učitele“. Zatímco ostatní jedinci nebo členové skupiny se stávají důležitým zdrojem informací během pozdějšího vývoje jedince (Melcer, Alberts, 1989).

Důležitost role matky vzniká už ve chvíli, kdy mládě od krmení matkou přechází na potravu pevnou (Thorhallsdottir et al., 1990). Potravní preference matky nejen snižuje potravní neofobii u mláďat, ale její význam je tak velký, že je může přimět k pozření a strávení potravy, kterou by za normálních podmínek pravděpodobně nepozřela (Wyrwicka, 1978). To se prokázalo hned v několika studiích.

Tento efekt byl prokázán u koček. Dospělé samice byly naučeny na konzumaci banánů (potrava neobvyklá pro kočky). Když jejich mláďata pozorovala matku jíst banán, vyvolalo to u nich imitační reakce a začala banány taktéž pojídat. Několik z nich přijímalo banán i ve vyšším věku (Wyrwicka, 1978).

U přežvýkavců se ukázalo, že když jehňata nechali vybrat si mezi keřem, který okusovala jejich matka a keřem, kterému se jejich matka vyhýbala, jehňata si vybrala ten

preferovaný matkou a tomu druhému se vyhýbala stejně jako matka. Proces byl založen na podmiňování matky (chemicky jí vytvořili averzi vůči konkrétnímu keři) a následně podmiňování jehňat matkou (tedy jakou míru učení si jehňata osvojí po pozorování matky jeden keř preferovat a druhému se vyhýbat) (Mirza, Provenza, 1994).

Následně byla otestována jehňata bez přítomnosti matky. První skupině jehňat dali na výběr mezi potravou preferovanou matkou a potravou odmítanou matkou. Přičemž jehňata prokazatelně preferovala stejný typ potravy jako jejich matka. V druhé skupině (kontrolní) byla jehňata vystavena potravě preferované matkou a potravě úplně neznámé, přičemž opět upřednostnila známou a preferovanou potravu matkou (Mirza, Provenza, 1994). Výsledky tedy ukázaly, že vyhýbání se určitému druhu potravy pramení spíše z neznalosti dané potravy, než z naučené averze se jí vyhýbat. Potvrzuje to platnost hypotézy (Galef, Clark, 1971), že mladí jedinci se neučí od ostatních, kterému jídlu se vyhýbat, nýbrž jaké jídlo preferovat. Jako výsledek jedinec preferuje potravu, kterou se naučil konzumovat.

Ukazuje to roli potravní neofobie ve smyslu adaptivním. Jehňata si nevybrala neznámou potravu i přes to, že nebyla od matky naučená ji odmítat/preferovat. Znamenalo by to tedy, že v případě, kdy mládě čelí neznámému zdroji potravy a není ovlivněno jiným jedincem, automaticky si spíše vybere potravu nepozřít, jakožto vnitřní mechanismus sebeobrany = neofobie.

U savců je role matky v prvních fázích života mláďat vcelku uniformní. U ptáků, kteří o svá mláďata po vylíhnutí pečují různou intenzitou, je problematika sociálního faktoru složitější. Je třeba brát v úvahu rozdíly mezi ptáky, kteří mají mláďata prekociální (tedy ta, která se rodí plně vyvinutá a jsou schopna se pohybovat a shánět si potravu) nebo altriciální (ta, která jsou po narození plně závislá na rodičích). U skupin s altriciálními mláďaty péče rodičů končí v momentě, kdy mladý jedinec je schopen vylétnout z hnízda a hledat si potravu sám. To však přináší velkou škálu neznámých a nových situací i podnětů, se kterými se v bezpečí hnízda nesetkali (viz kapitola výše: Mezidruhové rozdíly v neofobii).

Vývojová větev *Galloanserae* tvořená ptáky, pro nás obecně známými jako drůbež, je skupinou, u které je sociální faktor a role matky jakožto „učitele“ velmi podstatná. U domestikované drůbeže hraje chování matky rozhodující roli v preferenci kuřat. Pokud matka najde vhodný zdroj potravy, přiláká k sobě kuřata, která pozorujíc matku napodobují její

chování. Tento typ chování si spojí i s konkrétním typem potravy vybraným matkou (Wauters, Richard-Yris, 2002).

Vokalizace je důležitým nástrojem pro přenos informace o potravě uvnitř skupiny. Samice kura domácího (*Gallus gallus*), jak již bylo zmíněno, používají velmi specifické hlasové projevy, aby přilákaly kuřata k zdroji potravy (Wauters, Richard-Yris, 2002). U divokého předka, kura bankivského (*Gallus gallus spaedicus*) je spektrum těchto hlasů širší. Slepice lákají své mladé k potravnímu zdroji pomocí mnohem intenzivnějších a delších zvuků, pokud se jedná o zdroj vysoké kvality. To má pak za následek i rychlejší příchod kuřat (Moffatt, Hogan, 1992).

Cílené učení mláďat se zřejmě vyskytuje u téměř všech hrabavých. To však neznamená, že neofobie u této skupiny zcela zmizela. Její hodnota byla zdá se u různých druhů potlačena na optimální hladinu, podle jejich potřeb. To potvrzuje i studie (Göth, Evans, 2005), kde autoři porovnávají dříve zmiňované chování druhů *Galloanserae* (především pak *Gallus gallus* a *Gallus gallus spaedicus*) s chováním tabonů lesních (*Alectura lathami*) (Göth, Evans, 2005).

Tabonovití (*Megapodiidae*) jsou nevelkou skupinou čítající 6 rodů a 22 druhů, vyskytující se v oblasti Indo-Pacifických ostrovů. Jejich význam pro vědecký výzkum je však zásadní hlavně díky jejich jedinečnému způsobu inkubace vajec. Anglické jméno „*Mound Builders*“, napovídá, že se jedná o způsob inkubace, při něm rodiče, nasbírají materiál pro stavbu umělé líhně. Do takto připravené kopky (*mound*) poté samice naklade vejce a dále se o snůšku nestará (Jones et al., 1995). Taboní mláďata proto musí být po narození plně vyvinutá a schopná se o sebe starat sama (Göth, Jones, 2003).

Experiment probíhal čerstvě narozenými kuřaty tabona lesního. Naivní kuřata byla vystavena aréně s dvěma druhy neznámých misek s krmením (2 modré, 2 červené). V aréně byl u každého testovaného jedince přítomný klovací robot, náhodně přiřazený k jedné barvě misky. Kuřata bezprostředně po experimentu preferovala misku stejné barvy jako robot. Avšak když pokus opakovali na druhý den, preference se již neukázala. Toto chování se neukázalo v případě, kdy robot nebyl aktivní. Přestože u tabonů zcela chybí po vylíhnutí rodičovská péče. Mláďata projevila sociálně ovlivněnou preferenci při tréninku, avšak tento efekt byl pomíjivý a neměl evidentně učící hodnotu. Tyto výsledky jsou v rozporu s výsledky

u jiných hrabavých (slepice), kteří projevují dlouhodobě trvající potravní preferenci po pozorování chování matky. Lze tedy předpokládat, že mladí taboni jsou adaptováni na strategii pokus omyl v kontextu hledání potravy (Göth, Evans, 2005).

Učení se od jiných jedinců, ať už se jedná o rodiče nebo nepříbuzné jedince v hejnech či stádech je vždy spojeno s pozorováním „demostrátora“. (Coleman, Mellgren, 1994) se hypotézu efektu vizuálního kontaktu s demonstrátorem pokusili testovat. Pokusnými subjekty byly zebříčky (*Taeniopygia castanotis*), které rozděleny do několika skupin po třech jedincích, ve kterých se musely následně krmit z nově instalované komory v jejich kleci. Komora byla přístupná bez omezení, avšak z hlavní klece nebylo možné pozorovat její vnitřek, tudíž jedinec, který do ní vletěl nemohl demonstrovat ostatním bezpečnost zdroje v ní. Zbývající dvě zebříčky skutečně „průzkumníka“ bezprostředně nenásledovaly. Avšak po jeho návratu k ostatním proběhla mezi všemi ptáky hlasitá komunikace, načež se ostatní okamžitě přesunuli do krmné komory také. Podle autorů (Coleman, Mellgren, 1994) je výsledek důkazem, že ve vlivu jedince na skupinu nemá hlavní roli jen vizuální stránka, ale také hlasová komunikace.

Pach potravy(kořisti) je zkoumán nejčastěji v souvislosti se studiem chemické obrany a její signalizace. Pachové stopy potravy na místech krmení, na stezkách k zdrojům potravy nebo vydávané zvířaty samotnými jsou důležitým sociálním informačním zdrojem o potravě. Mohou to být výkaly, srst, tělní tekutiny atd. Pachy potravy jsou přenášeny také na zvířecí srsti, končetinách a tlamě. Mohou se taktéž vylučovat z jejich trávicího traktu nebo skrz kůži. Tento typ přenosu informací o potravě je zvláště důležitý pro druhy, u kterých je čich dominantním smyslem (Reilly, 2018).

V případě sociálně žijících hlodavců se důležitost pachové stopy ukázala již ve studii (Galef, Beck, 1985), která ukázala, že potrava podávaná potkanům na podnose označeném exkrementy jiného člena skupiny je dostačujícím podnětem k nabytí důvěry vůči prezentované potravě. Kontakt s novým jídlem, které je označené konspicivními pachovými signály vede ke snížení neofobie ve srovnání s potravou bez pachové stopy (Galef, Beck, 1985). I přestože je toto skvělá strategie, která je užitečná jak pro mladé nezkušené jedince, tak pro ostatní členy society, předpokládá se, že zvířata danou potravu neoznačují účelně ale je to proces náhodný. (Galef, Allen, 1995).

Dalším úkazem je efekt pachu neseného na samotném těle živočicha. Studie na potkanech (Galef et al., 1994) vybrala jednoho potkana jakožto demonstrátora, který pozřel potravu s příchutí skořice. Následně byl umístěn do prázdného boxu s dalším potkanem (pozorovatelem), který nikdy do styku se skořicí nepřišel. Když bylo „pozorovateli“ předloženo krmítko obsahující několik druhů neznámé potravy, subjekt si vybral ten druh, jenž voněl po skořici. Výsledek byl překvapivý, avšak skutečnost, že potkani získali důvěru k pachu skořice od jiného jedince, neznamenal, že zmizela neofobie vůči skořici jako takové.

V poslední řadě je žádoucí se vrátit zpět k významu pachové stopy, která působí v sociální rovině u hlodavců i jako indikátor bezpečnosti. Studie (Galef, 1986) (Galef, 1987) ukázaly, že pokud jedinec potkana, který přišel současně do kontaktu s dvěma novými typy potravy, ze kterých měl zdravotní problémy a přijde do styku s jiným jedincem svého druhu, který je v pořádku a páchne pouze po jednom z těchto dvou pachů, tak následně prokáže averzi pouze vůči potravě, kterou druhý jedinec nepáchnul. Jinými slovy, pokud jedinec pozře dva nové typy potravy, přičemž intoxikaci vyvolal pouze jeden z nich, je schopen určit jakému se v budoucnosti vyhýbat na základě interakce s jiným jedincem svého druhu, který intoxikován není a páchne pouze po jednom z těchto zdrojů. Sociální učení není nástroj pro potlačení potravních averzí. Snižuje sice potravní neofobii nicméně pouze kvůli skupinovému efektu preference. (žerou to všichni, žeru to já) (Galef, Beck, 1985).

Závěr

Neofobie je přítomná jakožto reakce na potenciální riziko vůči jakémukoliv novému prvku životního prostředí, s nímž se živočich setkává. Obstarání potravy je spolu s vyhnutím se predaci nejdůležitějším „úkolem“ každého živočicha. Potravní neofobie je výsledkem rozporu mezi nutností potravu získat a nutností vyhnout se riziku s neznámou potravou spojenému. Evolučním výsledkem tohoto rozporu je vrozená základní úroveň neofobie, která charakterizuje každý živočišný druh. Odráží se v ní mimo jiné míra a podoba jeho potravní specializace. Specifická pozornost byla při studiu neofobie věnována vrozenému efektu výstražné signalizace.

Individuální míru neofobie ale ovlivňují zkušenosti, které jedinec získává v průběhu života. Ovlivňují ji pestrost potravní nabídky, přítomnost predátorů i kompetitorů. Individuální míru neofobie ovlivňuje podstatně sociální informace. Ta je u ptáků a savců primárně předávána rodičem či rodiči. Naučená preference potlačuje projev vrozené neofobie, jinými slovy, pokud se živočich soustavně učí přijímat potravu od spolehlivého zdroje, automaticky klesá riziko spojené s vlastním výběrem potravy. U těchto zvířat je pak vrozená neofobie potlačena na minimum. Tento fenomén byl zkoumán především na kuru domácím (*Gallus gallus domesticus*). U sociálně žijících živočichů poskytují informaci o potravě i další konspecifičtí jedinci, kteří ovlivňují aktuální míru neofobie. To bylo studováno především na potkanech, kdy pouhá konzumace nové potravy dalšími jedinci odstraňuje averzi vůči ní.

Stávající výzkum neofobie se soustředil především na některá témata. V případě vlivu prostředí především na efekt urbanizace. Vrozené a naučené potravní averze, respektive preference byly zkoumány především v souvislosti s výstražnou signalizací. Sociální informace ovlivňující potravní neofobii jsou popsány především u potkanů.

V případě vlivu prostředí by bylo žádoucí studovat pomocí srovnávacích studií další potenciální faktory, například komplexitu prostředí, ohrožení predací, v případě samotných živočichů pak potravní specializace. Studium vrozených potravních averzí, respektive preferencí by bylo možné rozšířit o další parametry potravy a provozovat je na dalších modelových zvířatech, nejen na granivorním kuru domácím.

Seznam použité literatury

BARNETT, S. A., 1958. Experiments on 'Neophobia' in Wild and Laboratory Rats. s. 197-201.

BERANOVÁ, Eliška, 2012. *Explorace, neofobie a potravní konzervatismus u sýkor: Exploration, neophobia and dietary conservatism in tits*. Diplomová práce, vedoucí doc. Alice Exnerová, Ph.D. Praha: Univerzita Karlova v Praze.

BERLYNE, D. E., 1950. The importance of novelty. In: *Novelty and curiosity as determinants of exploratory behaviour*. University of St. Andrews, s. 68-69.

COLEMAN, Scott L. a MELLGREN, Roger L., 1994. Neophobia when Feeding Alone or in Flocks in Zebra finches, *Taeniopygia guttata*. *Animal Behaviour*. roč. 48, s. 903-907.

COPPINGER, Raymond P., 1970. The Effect of Experience and Novelty on Avian Feeding Behavior with Reference to the Evolution of Warning Coloration in Butterflies. II. Reaction of Naive Birds to Novel Insects: REACTIONS OF NAIVE BIRDS TO NOVEL INSECTS. *The American Naturalist*. roč. 104, č. 938, s. 12.

COREY, David T., 1978. The Determinants of Exploration and Neophobia. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. roč. 2, č. 2, s. 235-253.

COWAN, P. E., 1976. The New Object Reaction of *Rattus rattus* L.: The Relative Importance of Various Cues. *Behavioral Biology*. roč. 16, s. 31-44.

CRANE, Adam L.; BROWN, Grant E.; CHIVERS, Douglas P. a FERRARI, Maud C. O., 2019. *An ecological framework of neophobia: from cells to organisms to populations*. Review. Kanada: Concordia University a University of Saskatchewan.

CRANE, Adam L. a FERRARI, Maud C. O., 2017. Patterns of Predator Neophobia: a Meta-analytic Review. *Royal Society Publishing*. č. 284, s. 1-10.

DOMJAN, Michael a GILLAN, Douglas, 1975. Role of Novelty in the Aversion for Increasingly Concentrated Saccharin Solutions. *Physiology & Behavior*. roč. 16, č. 527-542, s. 1-6.

FREELAND, W. J. a JANZEN, Danial H., 1974. Strategies in Herbivory by Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds. *The American Naturalist*. roč. 108, č. 961, s. 269-289.

GALEF, B. G., 1986. Social interaction modifies learned aversions, sodium appetite, and both palatability and handling-time induced dietary preference in rats. *Journal of Comparative Psychology*. roč. 100, č. 4, s. 432.

GALEF, B. G., 1987. Social influences on the identification of toxic foods by Norway rats. *Animal Learning Behavior*. roč. 15, č. 3, s. 327-332.

- GALEF, Bennett G. a ALLEN, Craig, 1995. A new model system for studying behavioural traditions in animals. *Animal Behaviour*. roč. 50, s. 705-717.
- GALEF, Bennett G. a BECK, Matthew, 1985. Aversive and Attractive Marking of Toxic and Safe Foods by Norway Rats. *Behavioral and Neural Biology*. roč. 43, s. 298-310.
- GALEF, Bennett G. a CLARK, Mertice M., 1971. Social Factors in the Poison Avoidance and Feeding Behavior of Wild and Domesticated Rat Pups. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. roč. 75, č. 3, s. 341-357.
- GALEF, Bennett G.; ILIFFE, Carolyn P. a WHISKIN, Elaine E., 1994. Social Influences on Rats' (*Rattus norvegicus*) Preferences for Flavored Foods, Scented Nest Materials, and Odors Associated With Harborage Sites: Are Flavored Foods Special?. *Journal of Comparative Psychology*. roč. 108, č. 3, s. 266-273.
- GITTLEMAN, John L.; HARVEY, Paul H. a GREENWOOD, Paul J., 1980. The Evolution of Conspicuous Coloration: Some Experiments in Bad Taste. *Animal Behaviour*. roč. 28, s. 897-899.
- GÖTH, Ann a EVANS, Christopher S., 2005. Life History and Social Learning: Megapode Chicks Fail to Acquire Feeding Preferences From Conspecifics. *Journal of Comparative Psychology*. roč. 119, č. 4, s. 381-386.
- GÖTH, Ann a JONES, Darryl N., 2003. Ontogeny of Social Behavior in the Megapode Australian Brush-Turkey (*Alectura lathami*). *Journal of Comparative Psychology*. roč. 117, č. 1, s. 36-43.
- GREENBERG, Russell, 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds. In: *Animal Innovation*. Oxford: Oxford University Press, s. 175-196.
- GREENBERG, Russel a METTKE-HOFMANN, Claudia, 2001. Ecological Aspect of Neophobia and Neophilia in Birds: The Implications of Novelty Responses and Exploration: A Brief Overview. *Current Ornithology*. roč. 16, č. 1, s. 119-178.
- GREGGOR, Alison L.; CLAYTON, Nicola S.; FULFORD, Antony J. C. a THORNTON, Alex, 2016. Street smart: faster approach towards litter in urban areas by highly neophobic corvids and less fearful birds. *Animal Behaviour*. roč. 117, s. 123-133.
- HANKINS, W. G.; GARCIA, J. a RUSINIAK, K. W., 1973. Dissociation of odor and taste in baltshyness. *Behavioral Biology*. roč. 8, s. 407-419.
- HEINRICH, Bernd, 1988. Why Do Ravens Fear Their Food?. *The Condor*. roč. 90, č. 4, s. 950-952.
- HEINRICH, Bernd, 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*. roč. 50, s. 695-704.

- CHITTY, D. a SHORTEN, M., 1946. Techniques for the study of the Norway rat (*Rattus norvegicus*). *Journal of Mammalogy*. roč. 27, s. 63-78.
- JARJOUR, C., 2019. Effect of Urbanization on Neophobia in Black-Capped Chickadees (*Parus atricapillus*). *Universit'e d'Ottawa/University of Ottawa, Ottawa, Canada*.
- JETZ, Walter; ROWE, Candy a GUILFORD, Tim, 2001. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Behavioral Ecology*. roč. 12, č. 2, s. 134-139.
- JONES, D. N.; DEKKER, R. W. R. J. a ROSELAAR, C. S., 1995. The Megapodes. *Oxford University Press*.
- JONES, R. Bryan, 1987. Food Neophobia and Olfaction in Domestic Chicks. *Bird Behaviour*. roč. 7, s. 78-81.
- LALAND, Kevin N., 2008. Animal cultures. *Current Biology*. roč. 18, č. 9, s. 1-5.
- LIMA, Steven L. a DILL, Lawrence M., 1990. Behavioral Decisions Made under the Risk of Predation: a Review and Prospectus. *Canadian Journal of Zoology*. roč. 68, č. 6, s. 619-640.
- MARPLES, N. M. a KELLY, D. J., 1999. Neophobia and dietary conservatism: two distinct processes?. *Evolutionary Ecology*. roč. 13, s. 641-653.
- MARPLES, Nicola M.; QUINLAN, Michael; THOMAS, Robert J. a KELLY, David J., 2007. Deactivation of dietary wariness through experience of novel food. *Behavioral Ecology*. s. 804-810.
- MARPLES, Nicola M. a ROPER, Timothy J., 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks towards food and water. *Animal Behaviour*. roč. 51, s. 1417-1424.
- MARPLES, Nicola M.; ROPER, Timothy J. a HARPER, David G. C., 1998. Responses of Wild Birds to Novel Prey: Evidence of Dietary Conservatism. *Responses of Wild Birds to Novel Prey: Evidence of Dietary Conservatism*. roč. 83, č. 1, s. 161-165.
- MARZLUFF, J. M. a HEINRICH, B., 1991. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders – an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour*. roč. 42, s. 755-770.
- MASTROTA, F. Nicholas a MENCH, Joy A., 1995. Colour avoidance in northern bobwhites: effects of age, sex and previous experience. *Animal Behaviour*. roč. 50, s. 519-526.
- MELCER, Ted a ALBERTS, Jeffrey R., 1989. Recognition of Food by Individual, Food-Naive, Weaning Rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*. roč. 103, č. 3, s. 243-251.
- METTKE-HOFMANN, Claudia, 2017. Avian movements in a modern world: cognitive challenges. online. s. 1-10. Dostupné z: <https://doi.org/10.1007/s10071-016-1006-1>. [cit. 2023-12-03].

- METTKE-HOFMANN, Claudia; WINKLER, Hans a LEISER, Bernd, 2002. The Significance of Ecological Factors for Exploration and Neophobia in Parrots. *Blackwell Wissenschafts-Verlag*. roč. 108, s. 249-272.
- MILLER, Ralph R. a HOLZMAN, Arnold, 1981. Neophobia: Generality and Function. *Behavioral and Neural Biology*. roč. 33, s. 17-44.
- MIRZA, Sarwat N. a PROVENZA, Frederick, 1994. Socially Induced Food Avoidance in Lambs: Direct or Indirect Maternal Influence?. *Journal of Animal Science*. č. 4093, s. 899-902.
- MOFFATT, C. A. a HOGAN, J. A., 1992. Ontogeny of chick responses to maternal food calls in the Burmese red junglefowl. *Animal Behaviour*. roč. 46, s. 13-22.
- MOSTLER, Gerhard, 1935. Beobachtungen zur frage der wespenmimikry. *Zoomorphology*. roč. 29, s. 381-454.
- PLINER, P. a SALVY, S. J., 2006. Food neophobia in humans. In: *The psychology of food choice*. Kanada: Department of Psychology University of Toronto, s. 75-92.
- RANGANATH, Charan a RAINER, Gregor, 2003. Neural Mechanism for Detecting and Remembering Novel Events. *Nature*. roč. 4, s. 10.
- REILLY, Steve (ed.), 2018. *Food Neophobia: Behavioral and Biological Influences*. 1. The Officers' Mess Business Centre, Royston Road, Duxford, CB22 4QH, United Kingdom: Woodhead Publishing. ISBN 978-0-08-101932-0.
- REVUSKY, S. H. a BEDARF, E. W., 1967. Association of Illness with Prior Ingestion of Novel Foods. *Science*. roč. 155, č. 3759, s. 219-220.
- ROPER, T. J. a REDSTON, S., 1987. Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Animal Behaviour*. roč. 35, č. 3, s. 739-747.
- ROZIN, Paul, 1976. The Selection of Foods by Rats, Humans, and Other Animals. *Advances in the Study of Behavior*. roč. 6, s. 21-76.
- SEFERTA, Angela; GUAY, Patrick-Jean; MARZINOTTO, Erika a LEFEBVRE, Louis, 2001. Learning Differences between Feral Pigeons and Zenaida Doves: The Role of Neophobia and Human Proximity. *Ethology*. roč. 107, s. 281-293.
- SCHAFFER, Terry L. a JOHNSON, Douglas H., 2008. Ways of Learning: Observational Studies Versus Experiments. *Journal of Wildlife Management*. roč. 72, č. 1, s. 4-13.
- SCHLENOFF, D. H., 1984. Novelty: a basis for generalization in prey selection. *Animal Behaviour*. roč. 32, s. 919-921.
- SCHULER, W. a ROPER, T. J., 1992. Responses to Warning Coloration in Avian Predators. *Advances in the Study of Behavior*. roč. 21, s. 112-146.

- SKELHORN, John, 2015. Bitter tastes can influence birds' dietary expansion strategies. *Behavioral Ecology*. s. 1-6.
- SMITH, Susan M., 1980. Responses of Naive Temperate Birds to Warning Coloration. *The American Midland Naturalist*. roč. 103, č. 2, s. 346-352.
- SOL, Daniel; BACHER, Sven; READER, Simon M. a LEFEBVRE, Louis, 2008. Brain Size Predicts the Success of Mammal Species Introduced into Novel Environments. *The American Naturalist*. roč. 172, s. 63-71.
- SOL, Daniel; GRIFFIN, A. S.; BARTOMEUS, I. a BOYCE, H., 2011. Exploring or avoiding novel food resources? The novelty conflict in an invasive bird. *Plos One*. roč. 6.
- THOMAS, R. J.; MARPLES, N. M.; CUTHILL, I. C.; TAKAHASHI, M a GIBSON, E. A., 2003. Dietary conservatism may facilitate the initial evolution of aposematism. *Oikos*. roč. 101, s. 458-466.
- THORHALLSDOTTIR, A. G.; PROVENZA, F. D. a BALPH, D. F., 1990. Ability of Lambs to Learn About Novel Foods While Observing or Participating with Social Models. *Applied Animal Behaviour Science*,. roč. 25, s. 25-33.
- WAUTERS, A. M. a RICHARD-YRIS, M. A., 2002. Mutual Influence of the Maternal Hen's Food Calling and Feeding Behavior on the Behavior of Her Chicks. *Ethologie-Evolution-Ecologie*. s. 25-36.
- WEBSTER, Sandra J. a LEFEBVRE, Louis, 2000. Problem solving and neophobia in a columbiform–passeriform assemblage in Barbados. *Animal Behaviour*. roč. 62, s. 23-32.
- WILLSON, Mary F.; GRAFF, Daniel A. a WHELAN, Christopher J., 1990. Color Preferences of Frugivorous Birds in Relation to the Colors of Fleshy Fruits. *The Condor*. roč. 92, č. 3, s. 545-555.
- WYRWICKA, Wanda, 1978. Imitation of Mother's Inappropriate Food Preference in Weanling Kittens. *Journal of Biological Science*. roč. 13, č. 2, s. 55-72.

Seznam obrázků v dokumentu

Obr. 1 Příklady spouštěčů neofobie (Crane et al., 2019)

Obr.2: Odlišnosti neofilické a neofobické reakci u různých druhů ptáků (Greenberg, Mettke-Hofmann, 2001)

Obr. 3: Vztah množství potravních příležitostí a míry predačního tlaku na neofobii (Sol et al., 2011)

Obr. 4: Předměty použité ve studii (Greggor et al., 2016).