

**Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Zoologie
Studijní zaměření: Ekologie a etologie



Bc. Kateřina Englerová

Stálost objektu jako metoda pro výzkum vyšších kognitivních funkcí
primátů

Object permanence as a method to study higher cognitive functions of
primates

Diplomová práce

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

Praha, 2014

Prohlášení

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

V Praze dne 13.8.2014

.....

podpis

Ráda bych zde poděkovala své školitelce RNDr. PhDr. Tereze Nekovářové, PhD. za její nezměrnou trpělivost a cenné rady i připomínky v průběhu celého procesu vzniku mé diplomové práce. Můj dík patří všem členům „opičího týmu“, kteří mi pomáhali s realizací experimentů, dále také MUDr. Danielu Klementovi, PhD. a Doc. RNDr. Danielu Fryntovi, PhD. za pomoc se statistickým zpracováním dat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat za podporu všem blízkým, kteří mě v průběhu studia podporovali.

Práce byla finančně podporována z grantu GA UK 1508414 .

Abstrakt

Stálost objektu je kognitivní schopnost, která umožňuje uvědomovat si existenci objektu, který není bezprostředně přístupný našim smyslům. Tato schopnost je nezbytnou podmínkou pro úspěšné zvládnutí složitějších kognitivních operací. Stálost objektu se kvalitativně mění v průběhu vývoje dítěte a ani u různých druhů zvířat není vyvinuta na stejné úrovni. Cílem práce je prokázat úroveň této schopnosti u naivních jedinců druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*), neboť o míře rozvoje schopnosti stálosti objektu u makaků se dosud diskutuje. Výsledky ukazují, že naivní jedinci druhu makak rhesus nemají schopnost stálosti objektu rozvinutou na nejvyšší úrovni (a nevyužívají tzv. reprezentační strategii pro řešení úloh), další výsledky našeho týmu naznačují, že zkušenější jedinci však nejvyššího stádia jsou schopni za určitých okolností dosáhnout.

Ukazujeme, že metodiku použitou pro testování stálosti objektu, je možné v modifikované formě použít i pro testování jiných kognitivních schopností. V této práci představujeme testování preference makaků vůči neznámým nepotravním stimulům. Různé druhy zvířat se vůči novým objektům mohou projevovat velmi variabilně. Jejich reakce se velmi často liší v závislosti na tom, zda se jedná o potravní či nepotravní stimul, významné rozdíly jsou způsobeny ekologií a etologií druhů. Rozdílné reakce můžeme v závislosti na věku, pohlaví a osobitě často sledovat i mezi jedinci stejného druhu. V naší studii jsme se rozhodli využít metodiku odlišnou od té, která bývá pro zjišťování reakcí vůči novým objektům běžně využívána. Pozorovali jsme určitou tendenci k neofobnímu chování. Také jsme zaznamenali rozdíly v chování u jednotlivých opic a určitou preferenci pro jednotlivé objekty.

Klíčová slova: primáti, makak rhesus, kognitivní funkce, stálost objektu, preference nových objektů, neofobie, neofilie

Abstract

Object permanence is a cognitive ability, which allows individual to realize the existence of an object even it is not directly accessible to its senses. This ability is essential for successful using of complex cognitive operations. Object permanence is qualitatively and gradually change throughout the development of a child. Congruently, it is not developed to the same level in various species of animals. The aim of this study is to study object permanence in naive rhesus monkeys (*Macaca mulatta*), because there is still some uncertainty about the development of this ability in macaques. Our results show that the naive subjects do not have the highest stage of object permanence (and they do not use representative strategy to solve the tasks), however, other results of our team suggest that more experienced individuals are able to achieve the highest stage under certain circumstances.

We show that experimental design used to test object permanence can be modified and used also for studying of other cognitive abilities. We test the preferences of macaque monkeys toward novel non-food stimuli. The reactions of different species of animals can vary. The reactions depend on the type of stimuli (food or non-food), but also on the ecology and ethology of the species. Age, sex and personality of the individual can also affect reaction of an individual. In our study we used methodology differing from those commonly used. We observed neophobic tendency in tested monkeys. We also noted some differences between monkeys and a preference for some objects.

Key words: primates, rhesus macaque, cognitive functions, object permanence, novel object preference, neophobia, neophilia

Obsah

Úvod.....	8
TEORETICKÝ PŘEHLED.....	10
1 STÁLOST OBJEKTU.....	10
1.1 Lidé	10
1.2 Primáti	12
1.2.1 Poloopice (<i>Strepsirrhini</i>).....	13
1.2.2 Vyšší primáti (<i>Haplorrhini</i>)	13
2 PREFERENCE NOVÝCH OBJEKTŮ	18
2.1 Neofobie a neofilie	18
3 Přehled studií preference nových objektů	20
3.1 Potravní preference a averze	20
3.1.1 Ptáci.....	21
3.1.2 Ostatní savci	22
3.1.3 Primáti	30
3.1.4 Lidé	43
3.2 Objekty	46
3.2.1 Ptáci.....	48
3.2.2 Ostatní savci	50
3.2.3 Primáti	54
3.2.4 Lidé	60
EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST.....	61
4 Cíle práce	61
5 Stálost objektu.....	62
5.1 Metodika	62
5.1.1 Testované subjekty.....	62
5.1.2 Aparatura.....	63
5.1.3 Behaviorální procedura	63
5.2 Výsledky	69
5.3 Diskuze.....	78
6 Preference nových objektů.....	84
6.1 Metodika	84
6.1.1 Testované subjekty.....	84
6.1.2 Aparatura.....	84
6.1.3 Behaviorální procedura	87
6.2 Výsledky	89

6.3	Diskuze.....	108
7	Závěr	113
8	Seznam použité literatury.....	115

Úvod

Zvířata, stejně jako lidé, disponují různými kognitivními dovednostmi, které jim pomáhají orientovat se v každodenním životě. Jednou z těchto dovedností je i schopnost stálosti objektu, která nám umožňuje vnímat existenci předmětů, přestože nejsou bezprostředně přístupné našim smyslům. Přestože nám tato schopnost v současnosti připadá zcela samozřejmá, nebylo tomu tak vždy. Jako malé děti jsme skryté objekty považovali za navždy ztracené, případně jsme jejich přítomnost zcela přestali vnímat. K jejímu rozvoji dochází u dítěte postupně, což dobře dokumentuje Jean Piaget, průkopník celé teorie, ve svém popisu jednotlivých stádií (Piaget, 1952, 1954).

Stejně jako se tato schopnost u lidí vyvíjí postupně v průběhu dětství, není ani u všech druhů zvířat vyvinuta na stejné úrovni. S rostoucím zájmem o kognitivní schopnosti zvířat docházelo k jejich testování, aby bylo možné určit, v jaké míře je tato schopnost u jednotlivých druhů rozvinuta. Dosud tak bylo s různými výsledky otestováno větší množství druhů ptáků a savců. Aby bylo možné tuto kognitivní schopnost mezidruhově srovnávat, museli biologové začít používat relativně sjednocenou metodiku experimentů. K tomu využili různé modifikace Piagetových úloh. Piaget s jejich využitím zkoumal postupný rozvoj schopnosti u dětí. Následně byla vytvořena i další stupnice úloh, vycházející z Piagetovy škály (Užgiris a Hunt, 1975), která je u zvířat v různých úpravách také využívána.

Schopnost stálosti objektu byla dosud poměrně intenzivně zkoumána u primátů. Porozumění rozvoji této schopnosti u jednotlivých skupin a druhů primátů nám může pomoci objasnit postupný vývoj nejen této schopnosti, ale i celkových kognitivních dovedností.

Celou situaci poněkud komplikuje fakt, že dosavadní výsledky jsou u některých druhů primátů dosud poměrně nejasné a rozporuplné. Jedním z druhů, u kterých nejsou výsledky experimentů zkoumajících stálost objektu jednoznačné, je makak rhesus. Zatímco některé práce ukazují, že makak má tuto schopnost rozvinutou na nejvyšší možné úrovni (Wise et al., 1974), jiní autoři tento fakt nepřijímají a argumentují při tom nedostatky v metodice práce (Natale et al., 1986, Shino et al., 1990). Právě tito autoři se následně sami pokoušeli experimenty revidovat, ale 6. stádium neprokázali. Právě tato dosavadní nejasnost ohledně stálosti objektu u makaků nás inspirovala k realizaci našeho experimentu.

Metodiku, kterou jsme vyvinuli pro testování stálosti objektu, jsme následně v modifikované podobě použili pro vytvoření designu experimentu, který testuje reakce makaků vůči nepotravním objektům, jejich neofobii a neofilii.

Neofobie je strachová reakce na cokoli nového a neznámého, ať už se jedná o prostředí, předmět či potravu. Neofilie je definována jako zvýšený zájem o vše nové. Někdy bývají chápány jako zcela komplementární vlastnosti. Ve skutečnosti jsou však na sobě tyto reakce nezávislé a často se mohou projevovat v jednu chvíli společně. To, která reakce převáží, je dáno jejich intenzitou. Různé, často i příbuzné, druhy zvířat mohou na neznámé podněty reagovat velmi rozdílně. To je zpravidla dáno jejich rozdílnou ekologií a etologií. Rozdíly v neofobním a neofilním chování můžeme ovšem často pozorovat i uvnitř druhu. Rozdíly v reakcích na nové objekty tak můžeme sledovat například v souvislosti s pohlavím, věkem, ale i personalitou daného jedince.

Primáti, zvláště ti chovaní v zajetí, projevují většinou vůči novým potravním i nepotravním stimulům spíše neofilii (např. Visalberghi, 1988, Platt a Novak, 1999, Hardie a Buchanan-Smith, 2000). Výzkum se však dosud soustředil zejména na behaviorální odpověď opic, které se mohly k novým objektům přibližovat v takovém tempu, které jim samotným při exploraci vyhovovalo. Metodika našeho experimentu je však jiná, neboť opice staví do pozice, kdy musí celý rozhodovací proces provést během krátké chvíle. Naším cílem je ověřit, zda se opice i v této situaci budou chovat neofilně, nebo zda převáží spíše neofobní reakce. Zajímá nás také vliv věku, předchozích zkušeností a personalitty na reakce vůči novým objektům.

TEORETICKÝ PŘEHLED

1 STÁLOST OBJEKTU

Stálost objektu (object permanence) je kognitivní schopnost, která nám umožňuje uvědomovat si existenci objektu, který není bezprostředně přístupný našim smyslům. Podobnými slovy tuto mentální schopnost poprvé popsal a definoval Jean Piaget (1954), známý švýcarský filosof a vývojový psycholog, ve své knize *The Construction of Reality in the Child*. Díky této schopnosti jsme schopni tvořit mentální reprezentace objektů, přestože od nás mohou být na hony vzdálené.

Schopnost stálosti objektu, jak už Piagetovo profesní zaměření napovídá, byla nejprve zkoumána vývojovými psychology u dětí. Tento koncept byl brzy převzat etology a kognitivními biology, kteří začali stálost objektu testovat u různých druhů zvířat. Tyto studie nejsou samoúčelné a kromě samotného zjištění, jak rozvinutou tuto schopnost jednotlivé druhy mají, nám umožňují také lépe porozumět fylogenetickému hledisku problému.

Tématem stálosti objektu u dětí i u zvířat se v úvodu své diplomové práce zabýval Michal Gálik (2014), který toto téma zpracoval velmi podrobně. Já jsem se v úvodu své práce zaměřila spíše na teoretický přehled druhé části tématu práce – Neofobii a neofilii, proto zde bude stálost objektu zmíněna jen velmi stručně se zaměřením na studie provedené na primátech. Čtenáře, kterého by tato tematika více zaujala, proto odkazuji na diplomovou práci Michala Gálíka s názvem *Test stálosti objektu u primátů*.

1.1 Lidé

Lidé se se schopností stálosti objektu nerodí, nýbrž ji postupně získávají v průběhu raného dětství. Tohoto faktu si všiml i Piaget, otec tří dětí, který jejich kognitivní vývoj pečlivě sledoval a testoval, a rozhodl se jednotlivé fáze vývoje této schopnosti popsat a časově zařadit. K tomuto zařazení využil kategorie, které používal i pro popis jiných kognitivních schopností, proto jejich názvy se schopností stálosti objektu přímo nespojují.

Piaget v rámci své teorie kognitivního vývoje dítěte rozlišuje několik delších časových období, která následně dále dělí do určitých podobdobi (Piaget, 1952, 1954). Pro nás je v tuto chvíli podstatné pouze období první, senzomotorické, ve kterém se dítě nachází od narození do zhruba dvou let života (přesněji do 18 – 24 měsíců). Z názvu tohoto stádia vyplývá, že dítě, které se v něm nachází, si v první fázi uvědomuje jen určité vnější i vnitřní podněty, které jsou však vnímány izolovaně; dítě je dosud neumí propojit. V této fázi tedy vnímá svět

jen jako jednotlivé obrazy, které se dosud nespojují do většího celku. To může souviset i s faktem, že i zrak potřebuje k dozrání „svůj čas“. Dítě v počátcích života nevidí tak jasně a ostře jako starší děti a dospělí lidé, je pro ně obtížnější přeostrřit z jednoho objektu na druhý. S přibývajícím věkem se děti ve schopnosti vnímat okolí zlepšují, děti mají tendenci si tyto nově nabyté schopnosti testovat, proto si rády hrají s pohyblivými předměty, prohlížejí si ruce... V konečné fázi tohoto období už se více rozvíjejí i složitější mentální schopnosti dítěte a dochází i ke konečnému rozvoji schopnosti stálosti objektu. Ve věku dvou let by tedy dítě mělo mít tuto schopnost rozvinutou ve stejné míře, jako jakákoli starší osoba.

Piaget (1954, 1966) sensomotorické období dále dělí na několik dalších stádií.

- 1) Prvním z nich je *Reflexní stádium*, ve které dítě setrvává zhruba měsíc od narození. Dítě doposud využívá pouze reflexní vzorce chování, například sání mléka, teprve později se reflexy mění ve zvyky. V tomto období ještě u dítěte není schopnost stálosti objektu vůbec rozvinuta, neboť dítě si ještě plně neuvědomuje existenci objektů.
- 2) Dále následuje *Stádium primární kruhové reakce*, které trvá od jednoho do čtyř měsíců věku dítěte. V tomto období se dítě zaměřuje na pohyby vlastního těla, které ještě bývají nevědomé. Tyto nevědomé pohyby se následně snaží opakovat. Z hlediska stálosti objektu se v tomto období objevuje tendence sledovat objekty a následovat jejich pohyb, ať už pohledem, nebo pohybem rukou.
- 3) Ve věku čtyř až osmi měsíců u dítěte rozlišujeme *Stádium sekundární kruhové reakce*. V tomto období se zájem dítěte zaměřuje od vlastního těla spíše na okolní předměty. Dítě se již nebaví samotnou aktivitou (primární reakce), ale spíše tím, co tato aktivita vyvolá, např. reakce rodičů (sekundární reakce). V tomto období je dítě schopné získat částečně ukrytý předmět, zcela ukrytý předmět je dosud nezajímá.
- 4) Další úroveň je *Stádium koordinace sekundární kruhové reakce*, které se objevuje v osmi měsících a trvá do dvanácti měsíců věku dítěte. V tomto věku se u dítěte začíná objevovat činnost mající určitý záměr a směřující k určitému cíli. Z hlediska stálosti objektu je toto období důležité, neboť děti již chápou existenci objektu, který je zcela zakrytý.
- 5) Mezi dvanáctým a osmnáctým měsícem rozlišujeme u dítěte *Stádium terciární kruhové reakce*. V tomto období je dítě neobyčejně zvědavé, zajímá se o nové objekty a objevuje nové možnosti využití těch starých. Chování dítěte v tomto věku jednoznačně směřuje k určitému cíli, dítě se k cíli přibližuje se zapojením kreativního myšlení. Z hlediska stálosti objektu je dítě schopno nalézt plně zakrytý předmět, který byl postupně viditelně přemístěn mezi několika úkryty.
- 6) Ve věku mezi osmnáctým a dvacátým čtvrtým měsícem života u dítěte rozlišujeme poslední úroveň senzomotorického období – *Stádium mentální kombinace*. V tomto období je

dítě schopné symbolického myšlení, zvládá tvořit mentální reprezentace, chápe příčinnost. V této fázi je dítě také schopno vnímat pohyb skrytého objektu pouze na základě nepřímých ukazatelů.

1.2 Primáti

S tím, jak se existence stálosti objektu dostávala do povědomí širší vědecké veřejnosti, začala některé badatele zajímat míra rozvoje této schopnosti u jednotlivých zvířecích druhů a také její fylogeneze. Studie provedené na zvířatech se začaly objevovat na počátku 70. let 20. století a již v roce 1975 se Užgiris a Hunt pokusili vytvořit standardizovanou metodu, která by byla využitelná pro testování stálosti objektu napříč různými druhy zvířat (Užgiris a Hunt, 1975). Při její tvorbě vycházeli z Piagetových stádií, které však po dlouhém výzkumu a ověřování na dětech přetvořili do univerzálně použitelné metody. Výhoda této standardizované metody, která byla následně u mnoha druhů zvířat k testování skutečně využita, spočívá v možnosti srovnávat výsledky jednotlivých druhů.

Série úloh podle Užgiris a Hunt má celkem patnáct úrovní, které odpovídají druhému až šestému stádiu stálosti objektu podle Piageta. První tři úlohy odpovídají druhému a třetímu Piagetovu stádiu a testovaný subjekt v nich sleduje dráhu viditelného a posléze částečně zakrytého objektu. Ve třetí úloze má subjekt za úkol nalézt částečně ukrytý objekt. Tyto fáze se v praxi využívají při testování malých dětí, juvenilních primátů a druhů zvířat s méně rozvinutou schopností stálosti objektu. Pro naše využití nejsou důležité.

Následující úlohy jsme s modifikacemi využili i v našich experimentech. Jedná se o úlohy, ve kterých je nejprve objekt kompletně ukryt (úloha 4), později dochází nejprve k viditelnému přemístění objektu (úlohy 5 – 9) a následně k neviditelnému přemístění objektu (úlohy 10 – 15). V úlohách na viditelné přemístění je objekt nejprve opakovaně ukryt za jednu ze tří zástěn, později je v různých modifikacích postupně viditelně ukryt pod každou zástěnu. V úlohách na neviditelné přemístění je objekt nejprve vložen do neprůhledné nádoby, následně je v ní přemístěn za jednu ze zástěn a tam je ponechán. Nádoba je testovanému subjektu ukázána prázdná a subjekt by měl za pomoci nepřímých vodítek hledat objekt za zástěnou, kam i s nádobou zmizel. V dalších fázích je úloha zesložitována. Na rozdíl od původní metodiky jsme v našem experimentu stejně jako i jiní autoři namísto zástěn využili pohyblivé plastové kalíšky, které nám umožnily větší variabilitu úloh.

Jednou ze skupin, u které byla schopnost stálosti objektu zkoumána nejpodrobněji, jsou primáti. Výzkum kognitivních funkcí primátů je velmi důležitý nejen sám o sobě, ale umožňuje nám také lépe porozumět fylogenezi těchto schopností napříč druhy. Vzhledem

k rozsahu práce se ostatními skupinami zvířat nebudu zabývat a čtenáře odkáži na již zmíněnou diplomovou práci Michala Gálíka.

1.2.1 Poloopice (*Strepsirrhini*)

- **Lemurové (*Lemuroidea*)**

Výzkum stálosti objektu u poloopic je teprve poměrně nedávnou záležitostí. Dosud byly na toto téma publikovány pouze tři práce (Deppe et al., 2009, Mallavarapu, 2009, Mallavarapu et al., 2013).

V první studii testovali Deppe et al. (2009) jedince druhů lemur bělohlavý (*Eulemur fulvus*), lemur mongoz (*Eulemur mongoz*), lemur kata (*Lemur catta*) a lemur šedý (*Hapalemur griseus*). Série úloh testovala viditelné a neviditelné přemístění objektu. Z výsledků studie vyplývá, že všechny testované druhy lemurů zvládají řešit úlohy na viditelné přemístění objektu (5. stádium dle Piageta), žádný z nich však nedokázal vyřešit úlohy testující 6. stádium, tedy neviditelné přemístění objektu. Autoři k tomu dodávají, že vzhledem ke způsobu života lemuři vyšší stádium schopnosti stálosti objektu ani nepotřebují.

Výsledky druhé studie by vypovídaly o tom, že další z lemurů, lemur vari (*Varecia variegata*), disponuje 6. stádiem stálosti objektu, kdyby autoři neprovedli také sérii kontrolních úloh (Mallavarapu, 2009, Mallavarapu et al., 2013). Ty prokázaly, že ač byla úspěšnost lemurů v úlohách na neviditelné přemístění signifikantně vysoká, neřídili se v nich strategií mentální reprezentace objektu. Tato studie tedy 6. stádium stálosti objektu u lemurů nepotvrzuje.

Kontrolní úlohy jsou v experimentech testujících stálost objektu nezbytné, neboť pomáhají dokázat, zda se testovaní jedinci neřídili jinou, jednodušší strategií, než je mentální reprezentace objektu. Ne vždy si však autoři jejich důležitost uvědomují a mnohé práce tak zbytečně ztrácejí na věrohodnosti.

1.2.2 Vyšší primáti (*Haplorrhini*)

- **Ploskonosí (*Platyrrhini*)**

První prací, která zkoumala stálost objektu u novosvětských opic, byla srovnávací studie Mathieu et al. (1976) na malpách kapucínských (*Cebus capucinus*), chápanech hnědých (*Lagothrix flavicauda*) a šimpanzech učenlivých (*Pan troglodytes*). V experimentu byl testován jeden jedinec od každého druhu. Opice byly testovány metodami, které používal Piaget při testování dětí, což v tomto případě zahrnovalo aparaturu s odklápěcími boxy, do

kterých experimentátor ukryl objekt, který mohla opice směnit za potravu. Všechny opice byly testovány na viditelné i neviditelné přemístění. Výsledky ukazují, že malpa a šimpanz jsou schopni úspěšně řešit viditelné i neviditelné přemístění, dosahují tedy 6. stádia schopnosti stálosti objektu. Chápan zvládl vyřešit úlohy na viditelné přemístění, nikoli však na přemístění neviditelné, dosáhl tedy 5. stádia stálosti objektu. V pozdějších pracích věnujících se stálosti objektu se vyskytly výhrady vůči metodice použité v experimentu (Natale et al., 1986), proto zřejmě tyto výsledky nemůžeme považovat za zcela přesvědčivé.

6. stádium schopnosti stálosti objektu u malpy hnědé (*Cebus apella*) prokázali za pomoci modifikovaných Piagetových úloh také Schino et al. (1990). V jejich experimentu dokázal úlohy na neviditelné přemístění vyřešit jeden ze dvou jedinců. Stálost objektu u malp kapucínských zkoumala i jedna z dalších studií (Dumas a Brunet, 1994), ve které však opice úlohy na neviditelné přemístění nedokázaly vyřešit. Můžeme tedy předpokládat, že malpy mohou mít kognitivní kapacitu pro zvládnutí 6. stádia stálosti objektu, ne všichni jedinci jsou však schopni úlohy tyto úlohy řešit.

Z novosvětských opic byl na stálost objektu dále testován kotul veverovitý (*Saimiri sciureus*) (Vaughter, et al., 1972, de Blois et al., 1998). Vaughter a kol. (1972) sice ve své studii u kotulů existenci 6. stádia prokázali, de Blois et al. (1998) nicméně připomínají, že v dřívější studii nebyla využita zcela vhodná metodika, čímž popírají, že by studie 6. stádium skutečně prokázala. Obě práce se shodují, že kotul zvládá řešit úlohy na viditelné přemístění objektu, tedy na 5. stádium stálosti objektu.

U tamarínů pinčích (*Saguinus oedipus*) byla stálost objektu klasickým způsobem testována pouze v jedné studii (Neiworth et al., 2003). Výsledky ukazují, že viditelné přemístění, tedy úlohy na 5. stádium stálosti objektu, dokázali vyřešit všichni testovaní jedinci, většina z nich si pak poradila i s neviditelným přemístěním. Tamaríni tedy disponují 6. stádiem schopnosti stálosti objektu.

Posledním druhem, který byl mezi novosvětskými opicemi testován, je kosman bělovousý (*Callithrix jacchus*) (Mendes a Huber, 2004). Z výsledků studie vyplývá velká variabilita mezi jednotlivými testovanými jedinci. Několik z nich dokázalo vyřešit pouze 4. stádium stálosti objektu, většina úspěšně vyřešila úlohy na viditelné přemístění (5. stádium) a malá část jedinců zdárně vyřešila i úlohy na neviditelné přemístění, čímž u kosmanů prokázala existenci 6. stádia. Můžeme tedy konstatovat, že kosmani mají kognitivní kapacitu pro zvládnutí 6. stádia stálosti objektu, ne všichni jedinci ji však v praxi zvládají využít.

- **Úzkonosí (*Catarrhini*)**

Většina prací, testujících stálost objektu u starosvětských opic, byla dosud provedena na makacích a lidoopech. Jak bude popsáno dále, hominidé dosahují, stejně jako člověk, 6. stádia stálosti objektu, zatímco u ostatních starosvětských opic není situace zcela jasná a jednotliví autoři se ve svých výsledcích rozcházejí. Například mandril rýholící (*Mandrillus sphinx*) jednoznačně zvládá řešit úlohy na viditelné přemístění, tedy na 5. stádium stálosti objektu (Gabel et al., 2009), na 6. stádium dosud nebyl vhodně testovaný.

Vzhledem k zaměření práce jsou pro náš výzkum klíčové práce, které byly dosud provedeny na makacích (*Macaca*), zejména pak na druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*). Výsledky dosavadních studií jsou velmi nejednotné. Část autorů se přiklání k možnosti, že makaci disponují 6. stádiem stálosti objektu, což jiné výzkumné týmy zpochybňují a odkazují se na nevhodně zvolenou metodiku některých experimentů.

První studie z roku 1974 testovala makaky již od juvenilního věku s použitím Piagetovy struktury experimentů a potvrdila schopnost řešit neviditelné přemístění, tedy 6. stádium stálosti objektu (Wise et al., 1974). Hned v následující práci ale autoři přišli s námitkou, že opice byly na 6. stádium postupně natrénovány, neboť tyto úlohy zvládaly řešit vždy až po několika opakováních. První studii bylo dále vyčítáno, že při ní nebyly provedeny žádné kontroly, které by vylučovaly možnost, že se opice řídily jinými kognitivními strategiemi, než mentální reprezentací (Natale et al., 1986). Natale et al. (1986) ve své práci potvrzují schopnost makaků řešit úlohy na viditelné přemístění (5. stádium), neviditelné přemístění dle nich makakové nezvládají řešit.

Vzhledem k těmto nejasnostem se tématu stálosti objektu u makaků věnovali i další autoři. Shino et al. (1990) se pokoušeli prokázat 6. stádium stálosti objektu za pomoci modifikovaných Piagetových úloh, stejně jako v předchozí práci však makakové při neviditelném přemístění objektu selhali. Autoři tak potvrzují jen 5. stádium. Ani v další studii, využívající pro testování klasickou metodiku, se 6. stádium stálosti objektu nepodařilo prokázat (de Blois a Novak, 1994).

Jinou metodu pro testování neviditelného přemístění použil Hauser (2001) při testování polodivokých makaků rhesus (*Macaca mulatta*). Autor využil metodiku, při které byla použita aparatura sestávající ze stolku, na kterém a pod kterým byly pod sebou umístěny dvě krabice. Opice měly v této úloze hledat potravu, která padá po trajektorii vedoucí do vrchní krabice. Pokud opice viděly pouze začátek pohybu objektu, hledaly jej ve spodní krabici, přestože do ní nemohl dopadnout, neboť mu v cestě stál stolec. Pokud byl stolec odstraněn a krabice byly umístěny vedle sebe, opice dokázaly úlohu vyřešit.

V pozdějších experimentech se autoři rozhodli přistoupit k otázce stálosti objektu u makaků zcela odlišným způsobem, a to za využití počítače a sledování pohybu očí. V první studii makakové sledovali objekt pohybující se na monitoru počítače a za pomoci joysticku ovládali pohyb kurzoru tak, aby byl vždy v místě, kde se objekt nachází (Filion et al., 1996). Na monitoru byla zobrazena zástěna, za kterou pohybující se objekt zmizel. Opice byly schopny jeho pohyb kurzorem sledovat i v této situaci. Ve druhé části úlohy měly opice za pomoci joysticku na pohybující se objekt „střílet“. Opice opět dokázaly ohadnout trajektorii pohybu i v případě, kdy objekt zmizel za zástěnou.

V poslední studii měli makakové také sledovat pohyb objektu po monitoru počítače, tentokrát v roli pasivního diváka (Churchland et al., 2003). Test měl dvě varianty průběhu – při první z nich objekt na obrazovce na chvíli zcela zmizel, ve druhé byl na monitoru nalepený papír a objekt zmizel za ním. Za pomoci sledování pohybu očí opic se ukázalo, že následují trajektorii pohybu objektu pouze v případě, kdy je zmizení objektu přirozené, tedy ve chvíli, kdy objekt zmizí za překážkou. Pokud objekt zmizel bez této příčiny, opice jeho trajektorii přestaly sledovat.

Na základě těchto výsledků autoři posledních dvou zmíněných studií předpokládají, že makakové jsou schopni zvládnout neviditelné přemístění objektu. Rozdíl mezi původními a počítačovými úlohami je podle de Blois et al. (1998) v tom, že při počítačových úlohách dochází k mentální reprezentaci v reálném čase, opice nemusí řešit pohyb objektu zpětně. Právě to by mohl být rozdíl, kvůli kterému makakové v jednom typu úloh selhávají, zatímco v jiném byl zaznamenán úspěch.

Dvě studie byly provedeny taktéž na několika druzích gibbonů (*Hylobatidae*) (Fedor et al., 2008, Anderson, 2012). V první práci autoři testovali schopnost různých druhů gibbonů řešit viditelné, neviditelné a dvojité neviditelné přemístění. Při dvojitěm přemístění byla odměna ukryta nejprve v ruce experimentátora, ze které byla neviditelně přemístěna do boxu, který byl následně umístěn do dřevěné krabice a již bez odměny byl testovanému jedinci ukázán prázdný. Giboni zvládali řešit viditelné i neviditelné přemístění, jeden subjekt vyřešil i úlohy na dvojité neviditelné přemístění. To znamená, že giboni dosahují 6. stádia stálosti objektu a mají kapacitu pro zvládnutí všech typů úloh na neviditelné přemístění, tak jako lidoopi a člověk. Druhá studie prokázala přítomnost 5. stádia stálosti objektu, pro testování 6. stádia však autoři použili metodu, která neodpovídá testování neviditelného přemístění. Experimentátor dměnu schoval pod jeden ze tří kalíšků, který následně prohodil s druhým kalíškem. Tato úloha testuje pouze 5. stádium stálosti objektu a odpovídá úrovni Tři misky – pohyb z našeho experimentu (viz metodika kapitoly Stálost objektu).

U všech lidoopů byla schopnost stálosti objektu prokázána na nejvyšší 6. úrovni bez výrazných pochybností odborné veřejnosti, proto se jednotlivými studii nebudu podrobně zabývat. Nejvyšší stádium stálosti objektu bylo prokázáno u orangutanů (*Pongo*) (Call a Tomasello, 1996, Call, 2001, Barth a Call, 2006), a to i v případě, kdy byla metodika pozměněna a namísto pohybu boxu, případně kalíšků, experimentátor rotoval celou pracovní desku (Albiach-Serrano et al., 2010). Úspěšně byly testovány také gorily (*Gorilla gorilla*), u kterých stálost objektu v klasickém testu prokázali již Natale et al. (1986). Také Barth et al. (2006) ve své srovnávací studii popsali přítomnost 6. stádia stálosti objektu u goril. Stejně jako orangutani i gorily zvládnou vyřešit i úlohu, při které dochází k rotaci celé aparatury (Albiach-Serrano et al., 2010). Šimpanzi učeníví (*Pan troglodytes*) byli na schopnost řešit neviditelné přemístění úspěšně testováni již v roce 1976 v experimentu, který prokázal 6. stádium také u malp (Mathieu et al., 1976). Následně bylo 6. stádium u šimpanzů prokázáno také v několika dalších studiích (např. Call a Tomasello, 1996, Call, 2001, Collier-Baker et al., 2006). Také šimpanzi jsou schopni vyřešit úlohy s rotací celé aparatury, stejně jako gorily a orangutani (Albiach-Serrano et al., 2010). V této úloze byli dále testováni i bonobové (*Pan paniscus*), a to také úspěšně. Oba druhy šimpanzů pak uspěli i ve srovnávací studii autorů Barth a Call (2006). Lidoopi tedy dokáží řešit úlohy týkající se neviditelného přemístění objektu na velmi podobné úrovni jako dvouleté děti, se kterými byli v některých ze studií také přímo srovnáváni. Některé studie uvádějí, že šimpanzi a bonobové mají schopnost stálosti objektu rozvinutou přeci jen o něco více než gorily a orangutani.

Na základě dosud provedených studií můžeme říci, že všechny testované druhy primátů mají schopnost řešit úlohy na viditelné přemístění objektu, které odpovídají 5. stádiu dle Piageta. Lidoopi a některé novosvětské opice úspěšně vyřešily i sérii úloh na neviditelné přemístění objektu, disponují tedy 6. stádiem stálosti objektu. U ostatních skupin starosvětských opic se dosud existenci 6. stádia nepodařilo dokázat a jejich další výzkum bude velmi zajímavý, neboť pomůže odhalit okolnosti kolem vzniku nejvyššího stádia stálosti objektu u primátů.

2 PREFERENCE NOVÝCH OBJEKTŮ

2.1 Neofobie a neofilie

Lidé i zvířata jsou neustále konfrontováni s novými, neznámými předměty, potravou a situacemi. Jejich reakce se však mohou velmi různit, a to nejen mezidruhově, ale také v rámci jednoho druhu. Někteří jedinci jsou podezřívaví a bojácní, zatímco jiní vyhledávají a zkoumají vše neznámé. Tyto rozdíly mohou být ovlivněny rozdílnou ekologií a etologií druhů, ale také pohlavím nebo stářím jedinců. Ani tentýž jedinec nemusí na konkrétní podnět zareagovat vždy stejně. Z vlastní zkušenosti víme, jak naše chování může ovlivnit předchozí zkušenost, ale i pouhá změna nálady.

Konkrétním druhům i jedincům je vlastní různá míra ochoty riskovat a objevovat nové a neznámé. Takovéto chování bychom tedy mohli popsat jako více či méně neofobní či neofilní. V psychologii je neofobie obecně definována jako přetrvávající abnormální strach z něčeho nového. Neofilie je naopak vnímána jako touha po čemkoli novém, jako spontánní zájem o nové objekty, prostředí a potravu.

Na první pohled by tyto pojmy bylo možné zařadit na opačné spektrum téže osy chování a považovat je tak za opozita. Russell (1973) například ve svém review uvádí dvě možné teorie vysvětlující vztah neofobie a neofilie. První z nich, Halliday-Lester teorii, považuje on sám za méně přesvědčivou. Tato teorie předpokládá, že nový objekt vzbuzuje v jedinci strach, který jej při nízké míře strachu nutí objekt prozkoumat, zatímco při vysoké míře strachu způsobí, že se daný jedinec objektu vyhýbá. Zájem o objekt tedy nevyvolává objekt samotný, ale určitá míra strachu. Neofobní i neofilní reakce je tedy podle tohoto modelu způsobena jedním faktorem, pouze v různé intenzitě. Druhá teorie, kterou Russell nazývá dvoufaktorová teorie (two-factor theory), vychází z předpokladu, že nový objekt způsobuje v jednom okamžiku jak zvědavost, tak strach a nedůvěru. Působí tedy na jemu vystaveného jedince ambivalentně, neofobní i neofilní pocity se zde mísí a výsledek závisí na tom, který z pocitů převládne. Sama se na základě vlastních pozorování také přiklání k této variantě.

Na základě tohoto modelu je možné rozdělit druhy zvířat do čtyř skupin podle míry jejich neofobie a neofilie (Greenberg, 2003). Jsou to druhy 1) slabě neofobní i slabě neofilní, 2) slabě neofobní a silně neofilní, 3) silně neofobní a slabě neofilní, 4) silně neofobní i neofilní. Greenberg udává jako příklady typy ptáků 1) například holubi, 2) ostrovní kolonizátoři, 3) specializované druhy tropických lesů, 4) krkavcovití a někteří papoušci.

Neofobie a neofilie může být testována v mnoha nejrozličnějších typech behaviorálních úloh. Bývá zkoumána z různých úhlů a v různých kontextech. Při jejím testování je možné využít rozdílné situace, ale také rozdílnou motivaci testovaného jedince. Jinak se bude zkoumaný subjekt chovat vůči neznámé potravě, jinak vůči neznámému nepotravnímu objektu. Někteří autoři tyto rozdílné motivace využívají a potravní i nepotravní stimuly zvířatům prezentují současně, například ve formě familiární potraviny a neznámého objektu.

Protože preference objektů může s neofobií a neofilií úzce souviset, pokusím se v následujících kapitolách tuto problematiku blíže nastínit z různých úhlů pohledu.

3 Přehled studií preference nových objektů

V následující kapitole se budu blíže zabývat konkrétními studiemi provedenými u jednotlivých druhů zvířat. Většina z dosud provedených prací se zabývá potravní preferencí, další pak zkoumají reakce zvířat na nové prostředí, neznámé jedince stejného druhu a předměty. Některé studie pak zmíněné varianty kombinují, případně využívají několika typů úloh zároveň. Pro větší přehlednost je proto kapitola členěna do oddílů právě podle využití metodiky. Zároveň je text členěn také podle druhu zvířat, který byl v experimentech studován.

Většina prací se zabývá preferencemi savců a ptáků, ostatní skupiny zvířat jsou zastoupeny minimálně a nebudou zde příliš zmiňovány. Mezi savci jsou intenzivně studováni zejména laboratorní hlodavci a primáti. Typ výzkumu a využívaná metodika se u obou skupin významně liší a budou zmíněny v následujících podkapitolách.

Jednou z mála publikací, která se přímo zabývá preferencí nového u jiné skupiny živočichů, než jsou obratlovci, je loňská práce, kterou provedl Anselme (2013) na stínce obecné (*Porcellio scaber*). Zabývá se v ní habituací na nový typ podkladu a jeho preferencí. Autor prokázal, že u stínek dochází k habituaci na nové prostředí, které zvířata rozlišují na základě taktilních vjemů. Se vzrůstající dobou expozice se u stínek snižovala pohybová aktivita. Ve druhé části experimentu měly stínky možnost pohybovat se volně na známém i neznámém povrchu. Studování jedinci se signifikantně více zdržovali na novém typu podkladu bez ohledu na to, o jaký povrch se jednalo, i zda byla přítomna odměna. V přítomnosti odměny se pak na novém podkladu pohybovali rychleji. Po vyloučení několika alternativních hypotéz (např. snaha stínek dostat se pryč ze suboptimálního prostředí) autor tvrdí, že by se u stínek mohla vyskytovat velmi jednoduchá forma chování spojeného se zvědavostí. Dodává však, že bude zapotřebí dalšího výzkumu, aby bylo možné tuto hypotézu definitivně potvrdit.

3.1 Potravní preference a averze

Zvířata ani lidé nekonzumují potravu jen na základě její dostupnosti, ale vybírají si jí. Otázkou zůstává, jaké pohnutky je k tomu vedou. U některých druhů může hrát důležitou roli množství energie v potravě (Johnson, 2007), ale také obsah jednotlivých látek, například různých rostlinných metabolitů v listech. Glander a Rabin (1983) například testovali preference lemurů bělohavých (*Eulemur fulvus*) vůči různým předkládaným druhům rostlin. Ukázalo se, že lemuři rozlišují jednotlivé druhy rostlin i stáří jejich listů pouhým čichem a že se při jejich výběru řídí právě rozdílným obsahem sekundárních metabolitů. Zvířata takto byla schopna odlišit i potenciálně nebezpečné druhy rostlin, které striktně odmítala. V jiných

případech se zvířata mohou rozhodovat na základě potravních preferencí ostatních členů skupiny (např. Hikami et al., 1990, Visalberghi a Fragaszy, 1995, Addessi et al., 2007), ale i vlastních zkušeností, rozdílných povahových vlastností nebo na základě rozdílného postavení ve skupině.

Experimenty, věnující se tématu potravní averze jsou prováděny ve velkém množství a v mnoha různých modifikacích. Protože se experimentální část práce potravní preferencí přímo nezabývá, ani zde nebudou vyčerpávajícím způsobem představeny všechny práce, které se dané tématice věnují, ale pouze jejich výběr zaměřený spíše na práce provedené na primátech. Některá úzce související témata, například vnímání aposematické kořisti, nebudou v práci zmíněna vůbec, neboť překračují rozsah této práce.

Práce, věnující se potravním preferencím a averzi u zvířat můžeme dělit do více kategorií podle jejich cílů a metodického přístupu. Jedním z významných rozdílů je fakt, zda byl výzkum prováděn na divokých zvířatech ve volné přírodě (např. Itani, 1958, Chapman a Fedigan, 1990, Addessi et al., 2007), nebo na zcela habituovaných zvířatech ve výzkumných zařízeních (např. Weiskrantz a Cowey, 1963, Visalberghi et al., 2002). Divoká zvířata se vůči nové potravě chovají mnohem podezřívavěji, než jedinci stejných druhů chovaných v lidské péči.

Dále se studie zaměřují na sociální aspekty působící při reakcích na nový objekt. Někdy autoři sledují rozdílné reakce izolovaného jedince a jedinců ve skupině, jindy je zajímavá, jaký vliv bude mít na přijímání potravy přítomnost jedince, který danou potravu běžně přijímá (např. Visalberghi et al., 1998, Visalberghi a Addessi, 2000). Výrazné rozdíly mohou být pozorovány také u jedinců rozdílného věku a v některých případech i pohlaví (např. Itani, 1958, Fragaszy et al., 1997, Visalberghi et al., 2003)

3.1.1 Ptáci

Jak jsem již naznačila v úvodu kapitoly, různé druhy zvířat, ptáky nevyjímaje, se vůči novým objektům i potravě chovají odlišně. Greenberg (2003) ptáky rozděluje na základě jejich rozdílné ekologie. Různá míra neofobie a neofilie je pro jednotlivé druhy evolučně výhodná. Zatímco potravní specialisté bývají obecně spíše neofobní a naopak neprojevují neofilií, například ostrovní kolonizátoři si takovouto reakci nemohli dovolit. Jejich habitat se totiž velmi často mění a oni musí být schopni na tyto změny reagovat a začleňovat do svého jídelníčku dosud neznámé druhy potravy. V souvislosti s neofobií vůči potravě, spíše však s neofobií vůči objektům v blízkosti potravy, bylo dosud provedeno mnoho, zejména ekologicky zaměřených prací. Vzhledem k rozsahu práce se jimi nebudu blíže zabývat.

Katzir (1983) testoval chování kavek obecných (*Corvus monedula*) vůči nové potravě. Ptáci byli testováni ve skupinách. Ukázalo se, že se v každé skupině nachází několik aktivních jedinců, kteří se vůči nové potravě chovají neofilně. Tito jedinci byli hierarchicky spíše níže postavení. Sociálně nejvýše postavení jedinci kontakt s novou potravou nikdy neiniciovali. Stejně výsledky autor získal i z předchozí studie, ve které kavky testoval na reakce vůči neznámému prostředí (Katzir, 1982).

Na krkavcovitých byla provedena i další studie, tentokrát na krkavcích velkých (*Corvus corax*) (Heinrich, 1988). Krkavci testovaní v této práci se vůči neznámé potravě (celým mršinám velkých zvířat) chovali spíše odmítavě, přestože tuto potravu krkavci žerou. Autoři se domnívají, že neofobie vůči tomuto typu potravy může být způsobena dlouhodobým soužitím krkavců s lidmi, kteří se je za pomoci otrávených návnad často pokoušeli likvidovat. Druhým vysvětlením by mohlo být, že ptáci na dálku nerozliší, zda se skutečně jedná o mrtvé zvíře. Pokud by se spletli, mohlo by to pro ně být nebezpečné.

Většina studií na ptácích však byla metodicky založena spíše na předkládání familiární potravy spolu s známým objektem. V takovém případě rychleji reagují generalistické druhy než druhy potravně selektivní (např. Greenberg, 1984a, Webster a Lefebvre, 2000).

3.1.2 Ostatní savci

V této kapitole budou diskutovány studie zabývající se potravní averzí a preferencí u savců s výjimkou primátů, jímž bude vzhledem k zaměření celé práce věnována samostatná kapitola.

V úvodu kapitoly stručně zmíním rozdílné smyslové vnímání potravy u jednotlivých skupin, které budou v dalším textu zmíněny. Savci tvoří velmi rozrůzněnou skupinu obratlovců, a to jak morfologicky, tak ekologicky. Není překvapující, že se jednotlivé typy savců výrazně liší i svým jídelníčkem. Tato rozmanitost s sebou nese i velkou rozrůzněnost sensorického vnímání potravy.

Potrava herbivorů (dále budou v textu zmiňováni zejména kopytníci) nebývá na první pohled příliš vizuálně rozdílná. Kopytníci vhodnou rostlinnou potravu rozlišují spíše na základě olfaktorických a chuťových vjemů. Podle Krueger et al. (1974) je pro potravní preferenci ovcí nejdůležitější smyslovou modalitou chuť, která je ovšem podporována i dalšími smysly. Nicméně i ovce se zcela inhibovaným zrakem, čichem, chutí i hmatem projevovaly určité, leč velmi omezené, potravní preference. Pro základní představu potravního vnímání kopytníků a pro následné lepší pochopení designu dále popisovaných experimentů je však dostačující informace, že se kopytníci při výběru potravy řídí především chutí.

Naopak masožravci, živící se aktivním lovem, si přílišnou vybíravost podmíněnou chutí nemohou z energetického hlediska dovolit. Výběr vhodné potravy u nich probíhá dříve než její pozření, zpravidla ještě před začátkem samotného lovu. V této fázi získávání potravy je tedy ovlivněn zejména zrakem a čichem. Také chuťové vjemy jsou vnímány jinak než u herbivorů. Jak shrnuje Bradshaw (1991, 2006), psi, ale zvláště pak kočky například příliš dobře nevnímají slanost ani sladkost. Na druhou stranu poměrně výrazně vnímají aminokyseliny a dále také karboxylové a fosforečné kyseliny, nukleotidy, nebo třeba histidin. U psovitých šelem je v malé míře vnímána i ovocitá chuť a některými chuťovými pohárky i sladkost. Ta není u koček vnímána vůbec.

3.1.2.1 Kopytníci

Mezi savci se ve výzkumu potravních preferencí dostávají do popředí hospodářsky významné druhy, a to zejména kopytníci. Tento výzkum může přispět k lepším životním podmínkám chovaných zvířat, ale také k jejich lepší hospodářské využitelnosti. Kopytníci, stejně jako ostatní savci a ptáci, projevují při vystavení novému druhu potravy nedůvěru a obezřetnost, která je u nich až extrémně vysoká.

- **Ovce domácí (*Ovis ammon f. aries*)**

Ovcím, chovaným volně na pastvině, trvá i více než dva týdny, než do svého jídelníčku začlení nový druh traviny, a to i přesto, že jej mají k dispozici nepřetržitě po celou dobu. Jelikož se, jak bylo zmíněno, kopytníci při rozlišení potravy řídí zejména jejími chuťovými vlastnostmi, ochutnávají zvířata zpočátku novou potravu jen po velmi malých dávkách, což jim umožňuje vyhnout se případné otravě či zažívacím potížím. U herbivorů je tato strategie výhodná a zvyšuje jejich šanci na přežití, neboť rostlinná potrava často obsahuje velké množství potenciálně nebezpečných látek (např. Provenza a Balph, 1988). Ovcím chovaným v ohradách trvá čtrnáct dní, než sežerou více než 30g nového krmení, pokud jej dostávají v nádobách, které neznají. Pokud jsou jim nádoby s potravou předem známé, podaří se tím zkrátit příslušný interval na polovinu (Chapple et al., 1987 cit. dle Provenza et al., 1995, s. 84). To značně komplikuje možnost dokrmování ovcí v nepříznivých ročních obdobích.

Provenza a Mirza spolu se svou výzkumnou skupinou prezentovali v sérii několika článků výsledky týkající se ovlivnění potravní averze a potravní preference u jehňat v závislosti na preferenci jejich matek (Mirza a Provenza, 1990, 1992, 1994). Dospělé ovce byly vždy před počátkem samotného experimentu za pomoci negativního podmiňování

nauceny vyhýbat se jednomu druhu potravy. Toho autoři dosáhli tím, že jim potravu asociovali s nevolností navozenou uměle za pomoci chloridu lithného. Následně autoři vystavili jehně s matkou tomuto „nejedlému“ druhu potravy na pouhých pět minut denně po dobu pěti dnů. I takto krátká expozice jehňatům stačila k zafixování informace, která rostlina je a která není vhodná ke konzumaci. V jedné z prací autoři dále upozorňují na skutečnost, že mladší jehňata jsou potravní preferencí svých matek ovlivněna více a dlouhodoběji než starší jehňata (Mirza a Provenza, 1990).

V práci z roku 1994 autoři diskutují další variantu, jak omezit konzumaci určité rostliny (Mirza a Provenza, 1994). Jehňata nemusí nutně vidět svou matku, jak se potravě vyhýbá. Stejný výsledek má, pokud nejsou této rostlině vůbec vystavena. V takovém případě totiž reagují neofobně a preferují známou potravu před tou neznámou, přestože ta může být také vhodná ke konzumaci.

Autoři si dále pokládají otázku, zda a jak by bylo možné urychlit zařazení neznámé potravy do ovčeho jídelníčku. Zjišťují, že významným pomocníkem může být přidání známé příchutě do nově zařazované potravy. V experimentu s osiřelými jehňaty nejprve nechali zvířata přivyknout na cibulovou či česnekovou příchut' v mléce. Po odstavení dali jehňatům na výběr mezi potravou se známou a neznámou vůní a chutí. Jehňata dávala přednost potravě se stejnou příchutí, kterou měla asociováno z doby umělého odchovu na mléce (Nolte a Provenza, 1992). K ovlivnění chuťových preferencí mláďat tedy dochází již v době kojení a tento efekt je zřejmě mezi savci poměrně rozšířený.

Zmírnění potravní neofobie je možné i u starších zvířat. Stačí, pokud si navyknou na příchut' ve známé potravě. Její přidání do nového krmení u ovcí urychlilo jeho zařazení do jídelníčku (Launchbaugh et al., 1997). Familiarizace je tedy vhodnou metodou, která může neofobii u zvířat zmírnit. Podobný efekt autoři zjistili, i pokud mají zvířata dřívější dobré zkušenosti s příjmem neznámé potravy (Launchbaugh et al., 1997). Ovce, mající v mládí přístup k rozmanitým typům potravy, přijímají neznámé krmení mnohem snáze než ty, které byly krmeny monotónně (Villalba et al., 2012). S usnadněním příjmu nové potravy tedy může pomoci, pokud jsou zvířata s novými typy potravy konfrontována pravidelně, a to zejména v mládí.

- **Tur domácí (*Bos primigenius f. taurus*)**

Dalším hospodářsky velmi významným problémem je vznik a šíření „závislosti“ skotu, koní, ovcí, nebo například prasat na rostlině *Astragalus mollissimus* (kozinec, čeled' bobovité (*Fabaceae*) a dalších příbuzných druzích. Tato rostlina, ač pro zvířata není příliš chutná, způsobuje každoročně zejména na západě USA ztráty dobytka a tím i výrazné ztráty

ekonomické (Ralphs et al., 1993, Cook et al., 2009). Příbuzné rostliny s podobným působením se vyskytují také i v Jižní Americe, Austrálii a Asii. Toxin, způsobující zvířatům problémy, nese název swainsonin a je uvnitř rostlin produkován endofytickou houbou. Inhibicí enzymu mannosidázy v konečném důsledku způsobuje poškození reprodukční, nervové, endokrinní, ale i imunitní soustavy (Cook et al., 2009). Podle Cooka patří mezi charakteristické prvotní příznaky otravy zvláštní pomalá chůze, zdrsňelý chlupový pokryv, pohled upřený do prázdna, vyhublost nastupující i po požívání nízkých dávek a také extrémní nervozita, při které zvířata přehnaně reagují na sebemenší podněty.

Bez sociálního kontextu reaguje dobytek na nové doposud neochutnané plodiny neofobně, u zvířat je patrné konfliktní chování (Herskin et al., 2004). Přestože se zvířata za normálních okolností kozinci spíše vyhýbají, v důsledku stačí, aby se jej naučilo konzumovat jediné zvíře ve stádě. Ukazuje se, že sociální přenos hraje u kopytníků významnou roli nejen mezi matkou a mládětem, ale i mezi dospělými jedinci. Kopytníci většinou začnou *Astragalus* konzumovat v období nedostatku jiné potravy, tzn. v zimě a brzy na jaře. Ti jedinci, kteří zařadili kozinec do svého jídelníčku, však v jeho konzumaci ve větší míře pokračují i v hojnějších ročních obdobích (Ralphs et al., 1993).

V dalším experimentu autoři zjišťovali, zda má na zvířata silnější vliv sociální přenos, nebo naučená averze (Ralphs et al., 1994). Pro experiment využili tři skupiny krav. První skupinou byla naivní zvířata bez předchozí zkušenosti s kozincem, druhou skupinu tvořila zvířata, která kozinec přijímala. Třetí skupina prošla před experimentem fází averzivního učení, při které se naučila kozinci vyhýbat. Jak autoři předpokládali, naivní zvířata a zvířata s averzí kozinec sama od sebe nežrala. Pokud k nim však byla přidána kráva kozinec běžně konzumující, brzy jej požírala všechna zvířata včetně těch, která prošla averzivním učením. Studie prokázala, že sociální přenos hraje v případě potravních preferencí větší roli, než naučená averze. Pro zvířata je tedy v tomto případě důležitější chování ostatních jedinců ve skupině, než jejich vlastní zkušenost.

3.1.2.2 Šelmy

- **Kočka domácí (*Felis silvestris f. catus*)**

První experiment týkající se potravní preference koček ukázal, že domácí kočky preferují spíše nový typ potravy oproti tomu, kterým jsou krmeny běžně (Hegsted et al., 1956 cit. dle Stasiak, 2002, s. 222). Odlišné výsledky získal Bradshaw et al. (2000). V jeho studii kočky chované lidmi naopak nový typ potravy (v tomto případě syrové hovězí maso) odmítaly.

Obecně se však spíše zdá, že u koček převládá potravní strategie, při které dávají přednost nové, případně dlouho chybějící potravě (Church et al., 1994, 1996, Bradshaw et al., 2000). Tento typ selekce je nazýván také selekcí anti-apostatickou a na rozdíl od apostatického typu je v přírodě rozšířen jen málo. Jeho výhoda tkví v intuitivním doplňování živin, které by v běžně dostupné stravě mohly chybět. Toulavé kočky, které se během života musely zaobírat sháněním nutričně rozmanité stravy, mají tento typ preference velmi významně rozvinutý (Church et al., 1994, 1996). Naopak kočky chované jako mazlíčci, kterým byla po celý život předkládána nutričně vyvážená strava a které nebyly nuceny potravu samy vyhledávat, vykazují tento trend jen velmi slabě (Church et al., 1996). Stejně výsledky ohledně divoce žijících koček z farem získal i již zmiňovaný Bradshaw et al. (2000). Preference koček – mazlíčků se od preferencí koček z farem odlišovaly více než preference koček z jednotlivých vzdálených farem mezi sebou. Kočky z farem se ve svých preferencích lišily na základě rozdílné potravy, kterou je na přilepšenou dokrmovali lidé. V této studii se pak domácí kočky chovaly spíše neofobně, jak jsem již psala výše. Jak Church podotýká, tato flexibilita ve výběru potravy může být jedním z faktorů, ovlivňujících úspěšné rozšíření ferálních populací koček v urbanizované krajině.

3.1.2.3 Hlodavci a zajícovití

- **Křeček zlatý (*Mesocricetus aureus*) a křeček Campbellův (*Phodopus campbelli*)**

Zajímavé a zcela odlišné výsledky oproti ostatním herbivorům přinesl výzkum potravních preferencí křečků zlatých (*Mesocricetus aureus*). Tento semenožravý hlodavec se na základě výsledků dosavadních studií zdá být vůči potravě velmi neofilním (Turpin a Johnston, 1991, DiBattista, 2002). Turpin a Johnston se ve své práci pokusili zjistit, zda křečci při získávání potravy využívají „optimal foraging theory“. Předpokládali, že pokud ano, budou si křečci z nabízených pelet různých velikostí přednostně vybírat ty nejprofitabilnější (v tomto případě podle autorů největší pelety). Ukázalo se však, že křečci zcela důsledně volí pelety ve velikosti co nejrozdílnější oproti těm, kterými byli krmeni doposud. Z výsledků tedy vyplynula zvláštní neofobie vůči velikosti nabízené potravy. Naopak v chuťové preferenci potravy se v tomto experimentu křečci chovali ve srovnání s ostatními druhy standardně, tedy neofobně. Tato nekonzistence v preferenci potravy na základě různých parametrů se zdá být poměrně zářející.

Potravní neofobie křečků však byla v jedné z následujících studií zpochybněna. DiBattista (2002) ve svém experimentu také zkoumal potravní preferenci, jeho výsledky však byly naprosto odlišné. Křečci v jeho studii projevovali silnou tendenci vybírat si potravu

s novou, neznámou chutí. Pro tento jev se také využívá termín „novelty effect“ – efekt novosti.

Autor si položil otázku, v čem se obě studie s protichůdnými výsledky navzájem metodicky lišily. Ve studii Turpin a Johnston (1991) byly celé vrhy křečků od narození vychovávány s matkou, první typ ochucené potravu dostávala celá skupina společně. Mladí jedinci se tedy mohli preferenci příchutě potravu naučit sociálním přenosem od matky či sourozenců. Sociální přenos je, jak jsem již dříve popisovala např. u ovcí a krav, pro zvířata velmi důležitý, a může naprosto přepsat dřívější vlastní zkušenost či jinak typické chování (Mirza a Provenza, 1990, 1992, 1994, Ralphs et al., 1994). Vzhledem k tomu, že ochucenou potravu začala matka dostávat ještě v době kojení, mohlo dojít k přenosu preference i touto cestou, stejně jako u ovcí (Nolte a Provenza, 1992). Ve druhé práci byli využiti dospělí křečci, kteří byli chováni samostatně, čímž se případnému sociálnímu přenosu zabránilo (DiBattista, 2002). Druhým DiBattistovým argumentem je, že ve studii z roku 1991 byli křečci před samotným experimentem vyhladověni. Množství potravu, které při experimentu zmizelo z misek, bylo desetkrát vyšší, než kolik mohou křečci naráz přijmout. Výsledky se tak podle DiBattisty nedají považovat přímo za potravní preferenci. Sám při experimentu křečky krmil ad libitum běžnou potravou, aby zamezil „křečkování“.

Proč se však potravní neofilie vyskytla právě v těchto experimentech? Jednou z možností je, že se u křečků neprojevuje „learned safety“, tzn. bezpečnost naučená u konkrétních známých podnětů. Tuto variantu DiBattista nepovažuje za pravděpodobnou. Upřednostňuje teorii, podle které by vyhledávání nových podnětů pouze dorovnávalo hladinu „vzrušení“ (arousal) na optimální úroveň. Křečci chovaní samostatně v holých chovných zařízeních, umístěných v klidné místnosti, kteří byli v experimentu zkoumáni, by zřejmě mohli mít nízkou hladinu „vzrušení“. To by znamenalo, že zvířata chovaná v podmínkách s dostatkem podnětů by potravní neofilii vykazovat neměla.

Také na křečcích byla udělána studie týkající se sociálního přenosu chuťových preferencí (Lupfer et al., 2003). Zvláštností je, že studie byla provedena na dvou druzích. Prvním druhem byl již zmíněný křeček zlatý (*Mesocricetus aureus*). Tento druh, jak autoři popisují, se nezajímá o signály související s potravou, které vydávají kospecifiční jedinci. Je zde pravděpodobná souvislost se způsobem života, který křeček zlatý ve volné přírodě vede. Jedinci tohoto druhu jsou extrémně teritoriální, solitérní a agresivní vůči sobě navzájem. V přírodě se mimo dobu páření prakticky nestýkají. Druhým druhem, který autoři ve své studii využili, je křeček Campbellův (*Phodopus campbelli*). Tento druh na potravní signály kospecifičních jedinců reaguje. Také v přírodě je křeček Campbellův k jedincům svého

druhu mnohem přátelštější, domovské okrsky samců a samic se běžně překrývají a jedinci opačného pohlaví spolu mohou i sdílet nory. Také na péči o mláďata se podílejí oba partneři.

Lupfer et al. (2003) se s přihlédnutím k těmto mezidruhovým rozdílům rozhodli otestovat sociální přenos mezi jedinci i s různými obměnami mezi jednotlivými částmi experimentu.¹ Zatímco křeček Campbellův se v základní verzi tohoto experimentu potravní preferenci naučil (jedinci v 85 % případů zvolili známou potravu), u křečka zlatého se efekt učení nepodařilo prokázat ani při kontaktu dvou jedinců ze stejného vrhu. Zdá se, že jediný moment, kdy křeček zlatý přejímá chuťové preference od jiného jedince, je rané období života, kdy mláďata získávají chuťové preference podle potravy matky. Tento jev byl zaznamenán u obou druhů.

Mechanismus učení potravní preference probíhá u dospělých křečků na základě ochutnání části potravy vyvržené z toreb demonstrátora. Křečci Campbellovi za tímto účelem demonstrátora provázejí do té doby, než potravu vyvrhne. U křečků zlatých toto chování pozorováno nebylo. Další experimenty prokázaly, že se zde však nejedná o efekt familiarizace potravy. Ta samotná totiž žádnou preferenci nezpůsobuje.

Je jasné, že tato problematika bude vyžadovat další pozornost, a že další výsledky mohou být zajímavé pro konečné porozumnění nezvyklé potravní neofilii, která se u ostatních zvířat nevyskytuje.

- **Potkan (*Rattus norvegicus*)**

Jedním z nejvíce zkoumaných savců je dozajista laboratorní potkan. Nejinak je tomu v případě kognitivních a behaviorálních experimentů. Prakticky každý typ experimentů, týkajících se potravní neofobie a preference, byl na potkanech proveden také. Vzhledem k velké šíři prací, které byly v souvislosti s potravní neofobií a preferencí potkanů dosud provedeny, se zde zaměřím jen na některé z nich. Toto téma by, stejně jako potravní neofobie u ptáků, bohatě stačilo na sepsání celé teoretické rešerše, proto jej zde zmíním jen velmi stručně.

Potkani patří, stejně jako mnozí primáti a člověk, mezi potravní generalisty a oportunisty. Stejně jako ostatní podobně se živící zvířata musí i potkani neustále řešit dilema, zda riskovat a ochutnávat neznámé zdroje potravy, nebo žít jen s velmi omezeným

¹ Využili při něm metodiku poprvé použitou na potkanech Galefem (1984), při které má pozorovaný jedinec možnost kontaktu s demonstrátorem, který krátce předtím zkonzumoval ochucenou potravu. Následně dostane zkoumané zvíře na výběr ze dvou variant potravy, z nichž jedna má stejnou chuť jako ta, kterou konzumoval demonstrátor. Zvíře, které se preferenci naučilo, volí potravu známou od demonstrátora.

jídelníčkem a mít problém se sháněním potravy. Jak píše Rozin (1976), u potkanů můžeme sledovat konflikt chování, při němž zvířata na jednu stranu zcela zřetelně chtějí explorovat, zároveň se u nich ale projevuje silný strach z čehokoli nového. Potkani jsou obecně vůči nové potravě spíše neofobní, a to poměrně striktně (např. Richter, 1953, Mitchell, 1976). Obecně známé je využití mladých samců jako ochutnávačů neznámé potravy. V souvislosti s neofobií jsou u potkanů často zkoumány rozdíly mezi divoce žijícími a laboratorními zvířaty (ty se od sebe svými reakcemi často liší i mezi jednotlivými kmeny) (např. Mitchell, 1976). Potravní neofobii je možné zesílit, pokud po konzumaci nové potravy zvířeti způsobíme zdravotní problémy, např. nevolnost (Caroll et al., 1975, Best a Batson, 1977). Potkan si totiž snadno asociuje potravní podnět s následným nepříjemným stavem, což je pro potravního generalistu evolučně velmi výhodné.

Neofobii vůči potravě je naopak možné zeslabit, například nuceným pitím vody se stejnou příchutí, jakou má nová potrava (Cheney a Miller, 1997). Stejně jako u jiných druhů zvířat dochází i u potkanů k přenosu potravní preference, která může usnadnit příjem neznámé potravy (Galef, 1993). Pravděpodobnost, že bude potkan žrát neznámou potravu, se zvýší, pokud má možnost pozorovat demonstrátora, který tuto potravu sám žere. Preferenci potravy, kterou žere demonstrátor, prokázali i Galef et al. (1984).

Většina experimentů na potkanech byla provedena v laboratorních podmínkách, kde byla jednotlivá zvířata testována odděleně. Inglis et al. (1996) jako jedni z mála testovali chování kolonie potkanů v kontaktu s novou potravou a novými nádobami na potravu. Zajímavá jsou zjištění, že přestože samice i samci sežerou stejné množství potravy, samice zdroj potravy navštěvují častěji a potravu žerou po menších dávkách než samci. Autoři dále zjistili, že neofobie vůči objektům (nádobu na krmení) je silnější, než neofobie vůči potravě.

- **Králík domácí (*Oryctolagus cuniculus f. domesticus*)**

Králík je dalším druhem, u kterého byl zkoumán vliv potravy matky na budoucí potravní preference mláďat. Na rozdíl od hlodavců, kteří se většinou péčí o mladá věnují s velkou intenzitou, se králíci o svá mláďata starají jen minimálně. Je to zapříčiněno jejich antipredační strategií, při které jsou králíčata po porodu zanechána v předem vyhrabané noře, kam za nimi samice přichází jen zhruba na pět minut denně. Během této krátké chvíle je nakojí a v noře zanechá fekální pelety, které mohou mláďata žrát v době její nepřítomnosti (Bilkó et al., 1994).

Vznik preference byl zkoumán z různých hledisek – zkoumal se vliv uterinní expozice příchuti na mláďata později odchovaná náhradní matkou krměnou neochucenou potravou, dále byl testován vliv fekálních pelet a konečně také vliv kontaktu s matkou (Bilkó et al.,

1994). Ukázalo se, že všechny tři složky ovlivňují preference mláďat stejně významně. Králíčata preferují potravu, kterou přijímala jejich matka, dokonce i tehdy, kdy negativně ovlivňuje jejich zdravotní stav a způsobuje nárůst mortality ve vrhu (Altbäcker et al., 1995).

3.1.3 Primáti

Protože je téma celé diplomové práce zaměřeno na kognitivní schopnosti primátů, budou i kapitoly teoretického úvodu týkající se primátů obsáhlejší než kapitoly o ostatních skupinách živočichů. Také výčet prací zde zmíněný by měl být ucelenější, než v ostatních kapitolách. Potravní preference se pokusím rozebrat se zřetelem na fylogenetické členění primátů, tedy zvlášť opice novosvětské, ploskonosé (*Platyrrhini*) a starosvětské, úzkonosé (*Catarrhini*).

Primáti jsou jako skupina poměrně výrazně rozrůzněni, a to i v případě potravních strategií. Společní předci všech primátů byli na rozdíl od většiny dnešních druhů více či méně insektivní. Tato strategie se v různé míře vyskytuje i u dnešních primátů, ve větší míře potom například u některých poloopic (*Strepsirrhini*). Jediní striktně masožraví primáti jsou nártouni (*Tarsiiformes*), kteří běžně požírají i menší obratlovce. Z ostatních potravních strategií nalezneme mezi primáty striktně herbivorní druhy, živící se prakticky jen listím stromů (folivorie). Takto se živí například zástupci čeledi *Colobinae*, hulmani, guerézy, languři a kahauové. Na svou potravní specializaci jsou dobře vybaveni. Jako jediní z primátů mají k tomuto typu stravování velmi dobře přizpůsobenou trávicí soustavu, odpovídající spíše trávicí soustavě přežvýkavých kopytníků (Milton, 2006). Také jejich zuby jsou pozměněné – stoličky mají lišty usnadňující rozměňování rostlinné potravy. Mezi folivorní druhy dále můžeme zařadit i gorily a dželady, které však ve výběru potravy nejsou tak striktní. Například gorily do svého jídelníčku zařazují i ovoce. Frugivorie představuje další potravní strategii, která se mezi primáty vyskytuje. Výrazně frugivorní jsou z novosvětských opic například chápani. Velká část opic je pak více či méně omnivorní. Typicky všežravé jsou například malpy a tamaríni, ale také mnohé starosvětské druhy.

Rozrůzněnost potravních strategií spolu s různým sociálním uspořádáním tvoří ideální podhoubí pro celou řadu odlišných potravních preferencí a pro výskyt rozdílné míry neofobie a neofilie vůči potravě.

S rozdílným výběrem potravy jde ruku v ruce i rozdílná vnímavost vůči určitým nutričním složkám potravy. Potravní preference tedy může být ovlivněna nutričním složením nabízených potravin. Laska (2001) ve srovnávací studii sledoval rozdílné potravní preference právě na základě nutričního složení potravy. Jako zkoumané druhy zvolil kotula veverovitého (*Saimiri sciureus*) a makaka vepřího (*Macaca nemestrina*). Tyto druhy se liší ve složení

potravu, kterou běžně přijímají, proto jsou pro tento experiment vhodné. Jak autor předestírá, makak vepří je z velké části frugivorním druhem a je vysoce senzitivní vůči potravě s vysokým obsahem cukrů, kterou s oblibou vyhledává. Dále je citlivý na obsah organických kyselin, jako je například kyselina askorbová. Kotul veverovitý naopak preferuje živočišnou složku potravy. Laska předpokládá, že zatímco makakové budou preferovat potravu bohatou na sacharidy, kotulové budou vyhledávat spíše proteinově bohatou stravu. Výběrový test, při kterém byly opicím předkládány dvojice různých druhů ovoce a zeleniny, prokázal, že makakové opravdu preferují potravu s vysokým podílem sacharidů, zejména pak fruktózy. Kotulové však nepreferovali vysoce proteinovou stravu, jak autor předpokládal. Dávali přednost té potravě, která měla nejvyšší obsah energie bez ohledu na nutriční složení. Laska předpokládá, že se kotulové jakožto oportunistický druh pokoušejí vždy maximalizovat energetický zisk, zatímco makakové se snaží více vyhovět svým metabolickým nárokům, proto pro ně nejvyšší energetický zisk není hlavním cílem.

3.1.3.1 Poloopice (*Strepsirhini*)

- **Lemurové (*Lemuroidea*)**

Jedna ze studií věnující se potravní preferenci a neofobii u lemurů byla již v textu dříve zmíněna. Autoři v ní testovali potravní preferenci lemurů bělohlavých (*Eulemur fulvus*) vůči endemickým americkým rostlinám (Glander a Rabin, 1983). Prvním poznatkem je, že se lemuři vůči nové potravě chovali spíše neofobně. Většinu předkládaných vzorků pouze očichali, případně pozřeli jen malý kousek. Některé vzorky starších částí rostlin lemuři spíše jen ochutnávali, ale nepolykali, zatímco jiné pozřeli bez dlouhého testování chuti. Ukázalo se, že lemuři dokáží na základě chuťových a čichových vjemů rozlišit množství sekundárních metabolitů v rostlinách a těm, které obsahují velké množství alkaloidů, se vyhýbají. Tato schopnost jim umožňuje účinně se vyhýbat potenciálně nebezpečným druhům rostlin. Naopak zraková informace je pro lemury zřejmě při výběru nepodstatná, neboť slepý jedinec dosahoval v testovacích sezeních stejných výsledků jako ostatní zvířata. Dále je zřejmé, že primáti dokáží rozlišit vhodnou potravu bez ohledu na společnou evoluční historii s příslušnými rostlinami. U této schopnosti tedy není vyžadována společná koevoluce a rozlišení vlastností rostlin je pouze sensorické.

Druhý experiment se týká sociálního přenosu potravního chování u lemurů tmavých (*Eulemur macaco*) (Gosset a Roeder, 2001). Autoři sledovali vliv přítomnosti a nepřítomnosti dominantní samice na chování vůči známým a neznámým typům potravy. U lemurů, jak podotýkají, je běžné, že jedinec chvíli sleduje svého žeroucího druhá, než se sám do

konzumace potravy pustí. I v této studii autoři prokázali potravní neofobii vůči některým předkládaným druhům zeleniny. Pokud novou potravu odmítala konzumovat vůdčí samice, nežral ji ani žádný jiný jedinec ze skupiny.

Pokud byla lemurům předložena kvalitní, vysoce ceněná potrava (ovoce), nebyla přítomnost vůdčí samice důležitá a ostatní členové tlupy začali potravu ochutnávat a následně konzumovat sami od sebe. Vliv vůdčí samice byl naopak zřetelný při předložení méně oblíbeného typu krmení (zelenina), zvláště u nových druhů. U nových druhů méně hodnotné potravy se neofobie projevila naplno a členové skupiny se o ni nezajímali. Pokud však později začala vůdčí samice tuto potravu žrát, připojili se k ní v některých případech i ostatní jedinci. Lemuři tedy jsou schopni zhodnotit jedlost daných druhů ovoce a zeleniny sami, k této metodě se však odhodlávají pouze v případě, že je pro ně potrava velmi zajímavá. V opačném případě raději počkají na rozhodnutí vůdčího jedince.

3.1.3.2 Vyšší primáti (*Haplorrhini*)

- **Ploskonosí (*Platyrrhini*)**

Jedním z nejkoumanějších druhů novosvětských opic je zajisté malpa hnědá (*Cebus apella*). Tato středně velká opice je aktivní přes den, žije sociálně ve skupinách zhruba po osmi až patnácti jedincích, které vede dominantní samec. Jejich výskyt není vázán na konkrétní habitat, proto se i jednotlivé složky jejich jídelníčku s místem výskytu odlišují. Jedná se o typicky omnivorní druh. V jejich jídelníčku převládá ovoce a ořechy, podstatnou složku však tvoří také hmyz a jeho larvy. Malpy nepohrdnou ani malými obratlovci, jako jsou někteří ještěři, obojživelníci a ptáci, vyhledávají a konzumují také jejich vejce. Malpu hnědou je tedy možné charakterizovat jako oportunistického generalistu. Vzhledem k předchozímu popisu druhu je možné předpokládat, že (nejen) potravní neofobie by u tohoto měla být poměrně nízká, aby opice mohly úspěšně migrovat mezi habitaty a nebyla tím ohrožena rozmanitost jejich potravních zdrojů.

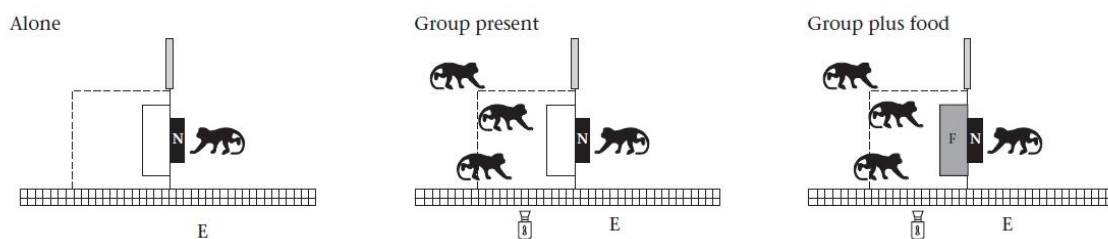
Přestože jsou malpy oproti jiným druhům primátů poměrně méně neofobické, i u nich se jistá opatrnost při předložení neznámé potravy objevuje (Visalberghi a Fragaszy, 1995). Jelikož jsou malpy sociální zvířata, autorky dále zkoumaly právě vliv přítomnosti dalšího jedince na příjem známé a neznámé potravy. Zatímco konzumace familiární potravy nebyla přítomností další známé opice nijak ovlivněna, konzumace nové potravy se v takovém případě zvýšila, přestože potravu ani jedna z opic neznala. V přítomnosti i v nepřítomnosti známého jedince však opice vždy ve větší míře konzumovaly již dříve známou potravu. Autorky tedy

prokázaly přítomnost sociální facilitace příjmu potravy, ke které však dochází pouze v případě předložení neznámých druhů jídla.

Kolektiv stejných autorů si dále kladl za cíl zjistit, zda se reakce na neznámou potravu bude u malp lišit na základě věku (Fragaszy et al., 1997). Otestovali mláďata ve věku čtyř až dvanácti měsíců a získali údaje zcela odlišné od adultních a preadultních zvířat. Ukázalo se, že mláďata malp naopak nové pochutiny vyhledávají a zajímají se o ně výrazně více než o známou potravu. Také potravu v rukách jiného jedince je zajímá podstatně více, je-li mláděti neznámá. Potravní neofilie u nich převládá v přítomnosti ostatních jedinců, stejně jako v případě, kdy jsou mláďata o samotě. Autoři tuto skutečnost vysvětlují tím, že si mláďata ještě nedokáží obstarávat potravu tak efektivně jako dospělá zvířata, nemohou si proto přílišnou vybíravost dovolit z důvodu, aby nehladověla. Zájem o potravu v rukách jiného jedince se u mláďat zvyšovala s věkem, což může souviset se zvyšující se nutností živit se sám.

V další studii autoři zjišťovali, jak probíhá proces „přeměny“ potravy z nové na familiární (Visalberghi et al., 1998). Zajímalo je, zda je tento proces postupný, tedy zda probíhá v krocích nová – nefamiliární – familiární potravu, nebo zda je tento proces jednorázový a nová potravu se stává familiární po první expozici. Vše testovali za přítomnosti a nepřítomnosti dalšího jedince, stejně jako v předchozích experimentech. Rozdíl v množství zkonsumované potravy se v přítomnosti a nepřítomnosti druhého jedince lišil během prvních pěti dnů, kdy malpy žraly více nové potravy v přítomnosti známé opice. V následujících sezeních už rozdíly zaznamenány nebyly, potravu se tedy zřejmě postupně stala familiární (u familiární potravy, jak jsem již psala, sociální facilitace zaznamenána nebyla). Při opakování experimentu po šesti měsících byla potravu také vnímána jako familiární.

Visalberghi a Addessi (2000) se v dalších letech zabývaly také otázkou, zda k navýšení příjmu neznámé potravy postačuje pouhá přítomnost ostatních členů skupiny, nebo zda musí ostatní opice taktéž nějakou (ne však nutně novou) potravu konzumovat, aby se efekt dostavil. V experimentu byla využita metodika, při které byla zkoumanému subjektu nová potravu předkládána v různých sociálních podmínkách. Jedinec byl v době experimentu sám, případně byly ve vedlejší kleci umístěny další opice, a to s nebo bez přístupu k potravě (viz Obrázek 1). Podle očekávání byl příjem nové potravy nejnížší v nepřítomnosti ostatních jedinců. Jejich přítomnost pak konzumaci neznámé potravy zvyšovala, nejvíce v těch případech, kdy sami také průběžně žrali.



Obrázek 1: Schématické znázornění tří variant experimentu. Pravá část obrázku představuje klec se zkoumaným subjektem, v levé části mohou být přítomni ostatní jedinci. V levém schématu (Alone) je nová potrava (N) prezentována v nepřítomnosti ostatních opic, v prostředním schématu (Group present) je nová potrava prezentována v přítomnosti dalších jedinců, v pravém schématu (Group plus food) je nová potrava prezentována v přítomnosti dalších opic, které mají k dispozici familiární potravu (F). (převzato z Visalberghi a Addessi, 2000)

Dále se autoři snažili zjistit význam sociální facilitace při příjmu nové potravy (Visalberghi a Addessi, 2001). Zjišťovali, zda slouží k získávání konkrétních znalostí o potravě od zkušenějších jedinců, nebo zda je jejím účelem pouze zvýšit příjem nové potravy jako takový, bez ohledu na její bezpečnost, případně, není-li jejím cílem pouze synchronizace přijímání potravy ve skupině. Metodika spočívala v předkládání potravy stejné a odlišné barvy jakou měla potrava ostatních členů skupiny. Ukázalo se, že přestože malpy tráví více času žráním potravy se stejnou barvou, kterou měly možnost pozorovat u ostatních členů skupiny, množství skutečně snědené potravy se nijak neliší ani v případě, kdy mají na výběr z obou barevných variant. Zdá se tedy, že sociální facilitace má u malp zajistit synchronizaci příjmu potravy a zvýšení příjmu nového jídla. Nemá zajistit, že se méně zkušený jedinec od zkušenějšího naučí konzumovat konkrétní osvědčené druhy potravy.

Všechny výše popsané experimenty byly provedeny v laboratorních podmínkách na zvířatech dlouhodobě chovaných v zajetí. Mnohé autory však zajímala míra potravní neofobie a její možné ovlivnění u divoce žijících skupin malp. Toto téma může být poměrně zajímavé, neboť se jídelníček malp, jak zjistili Chapman a Fedigan (1990), může velmi lišit, přestože žijí na prakticky stejném území. Autoři k tomuto zjištění dospěli po několikaletém sledování tří sousedních skupin malp, jejichž domovské okrsky se vzájemně překrývaly, proto měly přístup ke stejným zdrojům potravy. Jídelníčky jednotlivých skupin se výrazně lišily v zastoupení ovoce a hmyzu. Jak tvrdí autoři, tyto rozdíly mohou být způsobeny jednak předáváním potravních preferencí a vznikem tradice, ale také nerovnoměrným zastoupením jednotlivých zdrojů. Tím by se, dle mého názoru, daly vysvětlit rozdíly v zastoupení jednotlivých rostlinných druhů, méně pak samotné zastoupení rostlinné a živočišné složky.

Reakce volně žijících opic sledovala jedna skupina odborníků na dvou rozdílných tlupách opic (Visalberghi et al., 2003, Sabbatini et al., 2007). Jedno pozorování bylo provedeno v argentinském národním parku Iguazú, kde malpy přicházely do styku s lidmi jen zřídka. Druhá pozorovaná skupina pak byla zkoumána v národním parku Brazílie, kde naopak vládne čilý turistický ruch. Malpy jsou zde zvyklé nejen na samotnou přítomnost lidí, kterých se nebojí, lidé pro ně naopak představují vhodný zdroj potravy – opice zde vybírají zbytky z odpadkových košů a jídlo dokonce i kradou.

V prvním z těchto experimentů předkládali Visalberghi et al. (2003) skupině argentinských malp různé neznámé druhy potravy na dřevěnou platformu, ze které si byly již dříve zvyklé brát potravu. Následně pro každého jedince zaznamenávali skóre behaviorálních reakcí. Oproti reakcím opic chovaných v zajetí se tyto volně žijící malpy chovaly výrazně neofobněji. Stejně jako v laboratorních experimentech se i zde ukázalo, že jsou mladá zvířata vůči nové potravě mnohem vnímavější než dospělí jedinci. Visalberghi tento fakt vysvětluje tím, že pro mladé jedince je vlastně celé okolní prostředí nové a neznámé, a proto, pokud o něm chtějí získat dostatek informací, musí být otevřenější vůči čemukoli novému. Dalším důvodem může být, jak jsem již zmiňovala dříve, menší úspěšnost juvenilů v obstarávání potravy. Proto, aby netrpěli hladem, musí v tomto ohledu více riskovat a ochutnávat například nové rostliny, které dospělí jedinci ze skupiny nekonzumují. Mladí jedinci ale zároveň zvláště u rostlinné potravy nekonzumují tak velká množství od každého druhu, čímž, jak si myslím, snižují i následky případné otravy.

Z experimentu dále vyplývá, že přestože neofobie nebyla přímo ovlivněna pohlavím jedinců, samci se zkoumání nové potravy věnují intenzivněji a vytrvaleji než samice. Také vliv sociálního postavení ve skupině nebyl zcela prokazatelný. Z výsledků je však patrné, že pro v hierarchii níže postavená zvířata je obeznámení se s neznámou potravou potenciálně prospěšnější, věnují se mu tedy intenzivněji, než výše postavení jedinci. Předpokládám, že pro níže postavená zvířata může být výhodné naučit se konzumovat novou potravu, o kterou nebudou muset kompetovat s ostatními členy skupiny. Kompetice o neznámou potravu se totiž ukázala být velmi nízká v porovnání se známou potravou, zvláště tou velmi preferovanou.

Ve druhé studii, která byla provedena na skupině malp zvyklých na lidi a na nové zdroje potravy, se autoři pokoušeli ověřit nejen míru samotné potravní neofobie, ale také to, jaký vliv na ni má přítomnost neznámých objektů (Sabbatini et al., 2007). Stejně jako u všech přechozích experimentů se i zde prokázala větší preference familiárních druhů potravy, které si navíc často nárokoval některý z dominantních jedinců, který k nim ostatní členy skupiny nenechal přiblížit. K nové potravě se opice přibližovaly stejně rychle jako k familiární, a to

bez ohledu na přítomnost neznámých objektů v její blízkosti, čímž se značně lišily od argentinské skupiny. U obou skupin se však lišilo množství zkonsumované potravy, které bylo u té neznámé vždy výrazně nižší. Při opakovaných expozicích opice ochutnávaly stále větší množství až do chvíle, kdy novou potravu začaly vnímat jako familiární. Na rozdíl od argentinské skupiny nebyl u brazilské tlupy prokázán vliv věku, což však, jak diskutují autoři, mohlo být způsobeno malým množstvím zkoumaných zvířat. Obecně se tedy dá říci, že opice z prostředí bohatého na novinky, které jsou zvyklé na pravidelné změny, reagují na nové potravní stimuly rychleji a méně neofobně než jedinci ze stabilního, lidmi neovlivněného habitatu.

U ostatních druhů novosvětských opic byly spíše zkoumány potravní preference jako takové, případně vliv věku a pohlaví na jejich rozdíly a také na nárokování si potravy. Ukázalo se tak například, že si chápan středoamerický (*Ateles geoffroyi*) vybírá potravu na základě její celkové energetické hodnoty bez ohledu na zastoupení jednotlivých složek (Laska et al., 2000). Tento výsledek považuji za poněkud překvapivý, neboť u vysoce frugivorního druhu, kterým chápan je, bych očekávala výsledek podobný tomu, který jsem v úvodu kapitoly popisovala u makaka vepřího (Laska, 2001). Makak vepří, taktéž frugivorní primát, preferoval potravu bohatou na sacharidy, hlavně na fruktózu. Chápan se v tomto experimentu svými preferencemi přibližoval spíše kotulovi veverovitému, který jakožto oportunista preferoval potravu s co nejvyšším energetickým ziskem.

Dále se ukázalo, že podobně jako u malp hnědých, kde si potravu nárokuje dominantní samec, u tamarinů a kosmanů mají přístup k potravě první zajištěn samice, zejména ty rozmnožující se (Box et al., 1999). U těchto druhů většinou o osudu skupiny rozhoduje právě rozmnožující se samice a vzhledem k tomu, že kosmanovití jako jediní primáti pravidelně rodí dvojčata, je přednostní přístup samic k potravě pochopitelný, neboť péče o mláďata je u těchto drobných opic nezvykle náročná.

Stejná skupina etologů, kteří prováděli většinu zmiňovaných experimentů na malpách hnědých, se zaměřila i na neofobní potravní chování u kosmanů bělovousých (*Callithrix jacchus*) a tamarinů skákavých (kalimiko, *Callimico goeldii*) (Addessi et al., 2007). Sledované druhy se liší svou ekologií. Areál rozšíření kosmana bělovouseho najdeme pouze v severních oblastech jižní Ameriky u atlantického pobřeží, kde můžeme nalézt zbytky pobřežních lesů a další ostrůvkovité lesní porosty. Dále se vyskytuje v severní Brazílii, kde je vázán na prales v oblasti vodních toků. Kalimiko je jako druh rozšířen hojněji. Také jejich jídelníček se výrazně liší. Zatímco kosmani do něj zařazují širokou škálu pochutin, například hmyz, malé obratlovce, ovoce, semena a jiné části rostlin, zejména pak rostlinné šťávy a mízu, jídelníček tamarinů je chudší. Zahrnuje sice také ovoce a hmyz, v suchých částech roku jsou však

kalimikové jako jediné opice závislí na konzumaci hub. Houby jsou však v prostředí rozptýleny nepravidelně, jejich zdroje jsou malé a nepredikovatelné, proto musí mít kalimikové mnohonásobně větší domovské okrsky než kosmani, jejichž zdroje jsou rovnoměrně rozmístěny a jsou poměrně stálé (100 – 150 ha vs. 0,5 – 0,6 ha). Autoři dále píší, že kalimiko je jako druh mnohem bojácnější a opatrnější než kosman.

Podobně jako u malp se autoři zajímali nejen o samotnou neofobii, ale také o to, jaký vliv na ni mají sociální interakce. Metodika se podobala té, která byla s různými obměnami využita při experimentech na malpách. Neznámá potrava byla opicím předkládána za rozdílných podmínek: v přítomnosti ostatních členů skupiny, kteří neměli přístup k potravě; v přítomnosti členů skupiny, kteří měli k dispozici familiární potravu jiné barvy, než byla neznámá potrava testovaného jedince; a naposledy v přítomnosti ostatních opic, které měly k dispozici familiární potravu stejné barvy, jakou měla potrava zkoumaného jedince. Výsledky ukázaly, že se oba druhy velmi liší mírou projevované neofobie. Jak autoři předpokládali, kalimikové se vůči neznámé potravě chovali mnohem podezřívavěji než kosmani. Zatímco většina kosmanů nabízenou potravu začala žrát, nebo ji minimálně ochutnala, žádný z kalimiků se k její konzumaci neodhodlal. Zdá se tedy, že kosmani, kteří jsou zvyklí využívat širokou škálu potravních zdrojů, jsou lépe predisponováni pro zařazování nových jídel do svého jídelníčku. U obou druhů opic byl patrný zájem testovaného jedince o ostatní členy skupiny, zejména pokud požírali potravu stejné barvy. Sociální facilitace však byla zaznamenána pouze u kalimiků, u kosmanů se příjem potravy v přítomnosti ostatních jedinců nijak nezměnil. Ani u kalimiků, stejně jako u malp, nedošlo ke zvýšení konzumace nové potravy, pokud měla potrava ostatních jedinců stejnou barvu. Jejich reakce byla nespecifická a netýkala se konkrétních vlastností předkládaného jídla. Sociální facilitace zde zřejmě neslouží k posílení konzumace nejedovaté potravy.

Další práce se zabývají srovnávacími experimenty na větším počtu druhů drápkatých opic (kosmanovití, *Callitrichidae*) a byly provedeny jedním výzkumným týmem (Day et al., 2003, Kendal et al., 2005). Ve starší z nich se autoři zabývají otázkou neofilie, ale také inovací a sociálního učení. Srovnávají tři rody kosmanovitých, a to lvíčky (*Leontopithecus*), tamaríny (*Saguinus*) a kosmany (*Callithrix*). Kosmani se v této studii ukázali být nejvíce neofilními. Tento výsledek je zvláštní, neboť jsou ve srovnání se zbylými rody potravně specializovanější, což by mělo vést spíše k vyšší míře neofobie. Ve druhé studii autoři sledovali vliv věku na neofilii, žádný významný rozdíl však nezaznamenali.

- **Úzkonosí (*Catarrhini*)**

Experimenty testující potravní preference a neofobii byly u ze starosvětských primátů prováděny zejména na makacích. Dále byli testováni také šimpanzi, bonobové a orangutani. Stejně jako u novosvětských opic můžeme i zde najít studie, v nichž byly opice testovány v laboratorních podmínkách stejně jako ty, ve kterých autoři sledovali polodivoce a divoce žijící tlupy.

Jednu z prvních studií, která se zabývá potravními preferencemi a jejími změnami, byla provedena na makacích červenolících (japonských, *Macaca fuscata*) (Itani, 1958). Autor v ní popisuje postupné zařazování nové potravy do jídelníčku divoce žijící skupiny makaků, která se musela adaptovat na změnu prostředí a kontakt s lidmi. Opice byly zpočátku lidmi naučeny žrát batáty, ale nekonzumovaly jablka a buráky, jejichž zařazení do jídelníčku trvalo celé skupině vždy několik měsíců. Všechny přírodní typy potravy byly dříve či později akceptovány, zatímco u „umělých“ potravin (vařená rýže, sušenky, chléb, bonbóny) zůstávaly opice nedůvěřivé dlouhou dobu. I po více než pěti letech nebyly tyto potraviny opicemi zcela přijímány.

Autor zmiňuje také vliv věku a sociálního postavení na chování vůči neznámé potravě. Nejvíce se o ni vždy zajímala mláďata, od kterých se preference přenášela na jejich matky a na další dospělá zvířata, která o mláďata pečovala. Přenos někdy probíhal také mezi dospělými samci a samicemi, zejména pak v době páření, případně mezi příbuznými jedinci. Obecně je možné konstatovat, že u mláďat potravní neofobie nebyla příliš silná, mláďata spontánně ochutnávala náhodně objevenou novou potravu, ale dospělí jedinci se učili přijímat novou potravu spíše imitací ostatních.

V další studii z této doby popisuje Kawai (1960, cit. dle Johnson, 2000b, s. 46- 47) poněkud jinou reakci makaků červenolících na přemístění, tentokrát v rámci Japonska. Tato skupina opic byla vytvořena uměle z pochytaných divokých zvířat. Opice téměř odmítaly žrát neznámé rostliny v místě vypuštění, hladověly a ožiraly jen mech a lišejníky. Jak podotýká Johnson (2000b), jedná se zřejmě o první popis explicitní potravní neofobie u nehumánních primátů.

Další z důkazů potravní neofobie u makaků rhesus (*Macaca mulatta*) podali Weiskrantz a Cowey (1963). Autoři v laboratorním experimentu makakům opakovaně předkládali neznámou potravu (džus) a měřili jednak její zkonsumované množství a jednak latenci manuální reakce na potravu. Z výsledků studie vyplývá, že makakové konzumují v prvotní fázi experimentu pouze velmi malé množství předložené potravy. Teprve po několikátýdenní expozici začnou potravu konzumovat ve velkém množství. Stejně jako v experimentech provedených na malpách se i zde prokázal vliv přítomnosti dalších jedinců,

kteří potravu přijímají. Za takových podmínek makakové novou potravu přijmou snáze a i jedinec, který novou potravu vůbec nepřijímal, ji může začít konzumovat.

Na makacích červenolících byla provedena také studie týkající se sociálního přenosu potravních preferencí mezi matkou a mládětem (Hikami et al., 1990). Nejprve byli oba jedinci v páru matka – mládě pomocí negativního podmiňování naučeni přijímat a nepřijímat rozdílné typy potravy (rozinky x popkorn, mandle x marshmallows). Následně byla potrava nabízena vždy oběma jedincům společně. Výsledkem je, že obě opice i nadále žraly potravu, kterou do té doby konzumovaly obě. Potravu, kterou přijímala jen jedna z opic, začal konzumovat i druhý jedinec, zatímco potravu, kterou nepřijímala ani jedna z nich, zůstala ignorována i nadále.

Potravními preferencemi makaků červenolících se částečně věnuje i zajímavý experiment, při kterém byla skupina opic přemístěna z Japonska do Texasu poté, co jejich počet v původním domově příliš vzrostl (Fedigan a Asquith, 1991). Skupina byla sledována a studována již v Japonsku, s čímž souviselo i dokrmování opic, které se v příznivých podmínkách rychle množily. Skupina se následně rozdělila na několik menších a právě jedna z těchto menších odštěpených podskupin byla vybrána pro transport. V místě pobytu byly opice nejprve umístěny v oploceném prostoru. Skupina byla příkrmována jen částečně, proto do svého jídelníčku poměrně rychle zařadila i dosud neznámé druhy rostlin, které by, jak si myslím, ve svém původním prostředí ochutnávala jen velmi pozvolna. Tyto výsledky jsou tedy v rozporu s výsledky ostatních studií provedených na divoce žijících makacích, kteří se obecně zdají být vůči nové potravě neofobní.

V experimentu z roku 2000 se autorka zaměřila na případné změny v míře neofobie v závislosti na množství dostupných potravních zdrojů (Johnson, 2000a). Studie byla provedena na polodivoké skupině opic druhu makak rhesus, která byla za normálních okolností příkrmována. Pro účely tohoto experimentu byly opicím příkrmy odebrány, aby bylo možné porovnat rozdílné reakce na novou potravu. Autorka nejprve prokázala, že makaci jsou schopni rozlišit neznámou potravu od té familiární. Opice věnovaly průzkumu nové potravy výrazně více času než té již známé, více ji očichávaly a manipulovaly s ní. V experimentu se však neprokázal předpoklad, že hladové opice nebudou v konzumaci potravy tak odmítavé, jako v období příkrmování. Přestože se makaci o neznámou potravu zajímali, příliš ji nekonzumovali, a to ani v případě, kdy byli vyhladovělí. Autorka konstatuje, že potravní neofobie může být zřejmě u divoce žijících makaků opravdu velmi silně zakořeněná. Připouští však i možnost, že opicím k zahánění hladu stačily okolní rostliny, které jim byly dobře známé, případně že si opice z dřívějšíka pamatovaly, že jim bude zdroj potravy znovu navrácen.

Autorka výzkum potravní neofobie zpracovala i ve své disertační práci (Johnson, 2000b). Zabývá se v ní otázkou, zda existuje rozdíl v míře neofobie mezi volně žijícími opicemi a jedinci chovanými v zajetí. Dále ve své práci sleduje vliv způsobu, jakým opice potravu získá (od člověka v rámci příkrmu vs. volně v habitatu), vliv věku a v neposlední řadě vztah mezi chutností potravy a neofobií. Očekávaným výsledkem je fakt, že volně žijící makakové reagují neofobněji než jedinci chovaní v zajetí. Míra jejich neofobie vzrůstá se vzrůstající „novostí“ potravy. Naopak opice z výběhů nejenže nereagují neofobně, naopak se zdá, že novou potravu vyhledávají a preferují, což se projevuje například tím, že nové potravu sežerou více než té již známé. Přítomnosti člověka významně snižuje míru neofobie u volně žijících makaků zvyklých na příkrm. Pokud je opicím nová potrava podána člověkem, pravděpodobnost, že ji opice sežere, se výrazně zvýší. Autorka tento jev dává do souvislosti s možným naučeným pocitem bezpečí (learned safety) a vysvětluje tak nepřítomnost neofobie u opic ze zajetí, které od člověka vždy dostávaly požitelnou a výživnou potravu.

Studie naopak na rozdíl od výsledků experimentu s malpami (Fragaszy et al., 1997) u makaků neprokázala předpokládanou menší míru neofobie u mláďat. Ta novou potravu odmítala stejně jako jedinci z ostatních věkových skupin. Oproti autorčině předchozí studii se nepodařilo prokázat delší manipulaci s neznámou potravou. V současných experimentech manipulovaly opice stejně dlouhou dobu se známým i neznámým jídlem. Posledním výsledkem studie je fakt, že se neofobie neprojevila u potravy s vysokým obsahem cukru, kterou opice preferují před nesladkou potravou. S nesladkou potravou opice v prvních sezeních manipulovaly výrazně déle než při pozdějších expozicích, navíc potravu zpočátku spíše odmítaly. V případě sladké potravy byla manipulace s ní od prvního sezení stejně dlouhá jako v pozdějších fázích. Jak autorka podrobněji popisuje ve své další práci (Johnson, 2007), vysoký obsah cukru tedy u makaků snižuje neofobickou reakci, což může být způsobeno předchozími pozitivními zkušenostmi se sladkou potravou. Cukr by tak mohl fungovat jako spouštěč pocitu naučeného bezpečí (learned safety). Dalším souvisejícím důvodem mohou být pozitivní účinky cukru, které si opice pamatuje z předchozích expozic jakékoli sladké potravě. Jelikož primáti mají pro sladkou potravu přirozenou preferenci (Glaser et al., 1996), je také možné, že je tento efekt jednoduše silnější než samotná neofobie.

Překvapivě málo experimentů týkajících se potravní neofobie bylo dosud provedeno na šimpanzích učenílivých (*Pan troglodytes*). Jedna z mála takovýchto studií vznikla na základě výsledků skupiny vědců, z nichž někteří se podíleli na již zmíněných experimentech zkoumajících reakce malp na novou potravu. Autoři v ní testovali reakci šimpanzů na 16 druhů běžných lidských potravin, které však byly pro opice dosud neznámé (Visalberghi

et al., 2002). Potravu šimpanzům nabízela známá či neznámá osoba ve dvou opakováních, mezi kterými člověk nabízenou potravu před šimpanzi zraký sám pozřel. Přítomnost lidského demonstrátora měla v experimentu plnit stejnou funkci jako přítomnost jiných opic v případě dříve zmíněných studií. Ukázalo se však, že rozdíl v přítomnosti známého a neznámého člověka není dostatečně přirozeným sociálním podnětem, neboť reakce opic se v obou případech nelišila. Opice demonstrátora při konzumaci jídla vždy sledovaly a zajímaly se o něj, nijak to však nezvýšilo příjem potravy jimi samotnými. Je však možné, že pokud by byl demonstrátorem namísto člověka jiný známý jedinec ze skupiny, konzumace potravy by se mohla zvýšit. Ostatní výsledky jsou velmi variabilní jak mezi jednotlivými jidly, tak i mezi testovanými jedinci. Některé potraviny byly bez problémů přijaty všemi jedinci, zatímco jiné byly zásadně odmítány. Výrazné rozdíly autoři zaznamenali také mezi konkrétními jedinci – ti se pohybovali na škále od téměř totální neofobie po bezproblémové přijetí téměř veškerých nových pochutin.

Další studie provedená na šimpanzích sleduje reakce juvenilních jedinců na neznámou potravu (Ueno a Matsuzawa, 2005). Dvě mláďata byla vždy testována v přítomnosti matek a autory zajímaly mimo jiné i jejich vzájemné interakce. Pokud byla opům předložena zároveň familiární a neznámá potravina, věnovali mladí jedinci vždy více pozornosti té nové, aniž by ji však začali okamžitě žrát. Zároveň se zvýšeným zájmem o novou potravu se při jejím prvním předložení objevovaly i prvky neofobního chování, například váhavost. Mladí šimpanzi měli tendenci sledovat své matky, pouze v případě, kdy měli k dispozici novou potravu. Tento výsledek odpovídá výsledku experimentu na malpách, který byl popsán dříve, ve kterém mladé malpy věnovaly více pozornosti druhým jedincům v případě, že ti žrali novou potravu (Fragaszy et al., 1997). Jak autoři popisují, mladí šimpanzi se, narozdíl od mladých malp, na chování svých matek soustředí dříve, než sami novou potravu začnou žrát. Malpy svou pozornost na druhé jedince upínaly stejně tak před i po vlastní konzumaci předložené nové potravy. Výběr nové potravy, který oba šimpanzi v páru matka – mládě zkonzumovali, byl prakticky totožný. Je tedy možné, že se mladí jedinci pozorováním svých matek učí potravním preferencím.

V experimentu z následujícího roku se Addessi a Visalberghi (2006) vracejí k otázce sociální facilitace při konzumaci neznámé potravy. Jelikož v jejich předchozím experimentu (Visalberghi et al., 2002) se sociální facilitaci nepodařilo potvrdit, rozhodly se autorky zvolit přirozenější podmínky testování. V prvním experimentu byla testována reakce šimpanze na konzumaci jídla lidským demonstrátorem. Tentokrát se rozhodly testovat reakce na konspecifické jedince. Testovanému subjektu byly vždy předloženy dvě alternativy stejného nového rozmixovaného jídla (konzervovaný hrášek, luštěniny) v různých barevných

variantách, demonstrátorovi byla předložena dávka rozmixovaného oblíbeného jídla, které bylo v některých případech obarveno stejnými barvami jako neznámá potrava testovaného jedince. Na rozdíl od malp nejsou šimpanzi vůbec ovlivněni přítomností jiného žeroucího jedince, roli nehraje ani barevnost potravy demonstrátora a testovaného jedince. Tento překvapivý výsledek je v rozporu s výsledky prací stejné výzkumné skupiny u ostatních primátů (malpy, Visalberghi a Frigaszy, 1995, Frigaszy et al., 1997, Visalberghi a Addessi, 2000) a také u dětí (Addessi et al., 2005).

Studie, která se zabývá potravní neofobií byla provedena taktéž na orangutanech bornejských (*Pongo pygmeus*) chovaných v zajetí (Gustafsson et al., 2011). Práce se zabývala neofobií a sociálním učením v souvislosti s farmakologicky účinnými rostlinami. Autoři předpokládali, že orangutani nebudou vůči neznámé potravě příliš neofobičtí, neboť se v přírodě vyskytují v prostředí bohatém na rostlinné druhy a jejich jídelníček tvoří velké a velmi rozrůzněné množství energeticky chudé rostlinné potravy. Proto si se svou tělesnou velikostí nemohou dovolit přílišnou vybíravost, aby se vůbec nasýtí. Vzhledem k jejich semisolitárnímu způsobu života autoři neočekávali přílišný vliv sociální facilitace. Sociální ovlivnění u nich bude zřejmě probíhat zejména v mládí v období před odstavem, v dospělosti již bude minimální.

Výsledky opravdu potvrdily poměrně nízkou míru neofobie. Devět z dvanácti testovaných druhů rostlin bylo ochutnáno alespoň jednou z opic, zbylé dva druhy nežral žádný z jedinců. Autoři zaznamenali individuální rozdíly v chování zvířat. Nejmladší samice byla oproti ostatním jedincům nejméně opatrná a zároveň byla nejzvědavější. Naopak nejstarší samice byla nejbezpečnější a zvědavost projevovala v nejmenší míře. Reakce samců se na této škále pohybovaly zhruba uprostřed. V té části experimentu, při které byla zvířata testována pohromadě, docházelo nejen k četným pozorováním ostatních žeroucích zvířat, ale i ke sdílení konzumované potravy. Tento výsledek se však neukázal být natolik skvělým, jak bychom mohli očekávat. Orangutani sice s ostatními jedinci potravu sdíleli, druhým jedincům však téměř vždy předávali jen nepoživatelné a nepříliš chutné části rostlin, které byly většinou příjemcem odmítnuty. Role aktivního předávání nově nalezené potravy mezi jedinci tedy pravděpodobně nepatří k častému způsobu předávání potravní preference. Při konzumaci potravy potom ostatní jedinci nejvíce sledovali nejstarší samici, nejméně pak nejmladší samici. Posledním zjištěním, které studie přinesla, je fakt, že se orangutani (a podle autorů snad i ostatní primáti) při výběru potravy řídí převážně čichem. Osobně si myslím, že čich bude hrát významnou rozhodovací roli zejména v případě těch rostlinných částí, které jsou ostatními smysly hůře rozlišitelné (např. listy), zatímco při výběru jiné potravy může hrát stejně významnou roli i zrak. Jak jsem zmínila v předchozím odstavci, všichni testovaní

orangutani byli chováni v zajetí od narození či raného mládí. Je velmi pravděpodobné, že nízká míra neofobie bude touto skutečností ovlivněna stejně, jako tomu tak je u jiných druhů, a že u divoce žijících orangutanů bude zřetelně vyšší.

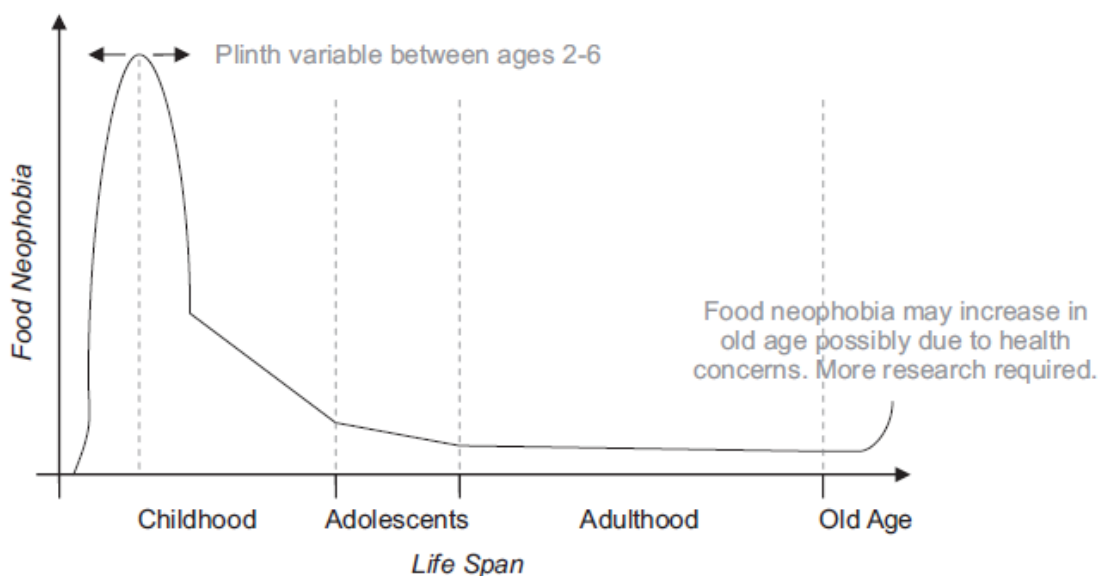
3.1.4 Lidé

Rozin (1976) se zamýšlí nad otázkou výběru jídla u zvířat i u lidí. Jednotlivé druhy primárně dělí na potravní specialisty a generalisty, neboli omnivory. Člověk, stejně jako někteří jiní primáti, ale třeba také potkan, je řazen do kategorie generalistů. To nám přináší jak značné výhody, tak i nevýhody, které specializované druhy nemusí vůbec řešit. Jedním z těchto věčných dilemat je právě rozhodovací proces při výběru potravy. Generalismus nám na jednu stranu umožňuje přizpůsobit se změnám prostředí bez velkého strádání a hladovění, přináší však riziko ve formě jedovaté potravy, jejíž nebezpečnost nemusí být na první pohled rozpoznatelná. Proto se i mezi lidmi setkáváme s různě vyvinutou potravní neofobií, která se v průběhu života mění.

Z hlediska potravní neofobie je v životě člověka nejzajímavější a nejdůležitější dětství (pro shrnutí viz Addessi et al., 2004, Dovey et al., 2008). V jeho průběhu se totiž mění potravní preference a dítě se učí přijímat nové potraviny. Krátce po narození je dítě zcela odkázáno na péči matky, a to i v případě přijímání potravy. V prvních měsících života pokrývá kojení energetické nároky novorozence dostatečně, jak však dítě roste, je nutné je postupně navykat na příkrmy, které zpravidla předcházejí úplnému odstavení od mateřského mléka. Mléko jako jediný zdroj potravy dítěti přestane stačit zhruba v období druhé poloviny prvního roku života (Birch, 1998). V tomto období jsou pro dítě veškeré předkládané potraviny nové, dítě se dosud s žádnou z nich přímo neseťkalo.

Děti jsou při příjmu nového jídla velmi podezřívavé (Birch, 1983, cit. dle Addessi et al., 2004, s. 3, Birch et al., 1998), často jsou ale vybíravé i v případě známé potravy (Dovey et al., 2008). Je prokázáno, že u kojenců ve věku čtyř až sedmi měsíců je neofobie nízká. Nejvyšší míry naopak dosahuje zhruba mezi druhým a pátým rokem života (Addessi et al., 2005). Podle Birch et al. (1998) je tento rozdíl výhodný, neboť v prvních měsících až letech života je dítě potravně závislé na rodičích, kteří pro ně vybírají vhodnou potravu, neofobie by tedy nebyla vhodnou reakcí. Ve věku, kdy se již dítě více batolí a začíná pomalu objevovat okolí, reálně hrozí nebezpečí, že přijde do styku s nepoživatelnými objekty a nevhodnými potravinami, které však dosud nezná, proto je naopak neofobie jako funkční odpověď vhodná a žádoucí. Později, když už má dítě základní představu o tom, co je vhodné jíst a co nikoliv, neofobie z velké míry zase vymizí. Tento fakt je také velmi důležitý, neboť člověk jakožto všežravec potřebuje do svého jídelníčku zařazovat nové a dosud neochutnané potraviny. Ve

věku rané dospělosti už bývá míra neofobie ustálena a přetrvává na stejné úrovni po většinu dospělého života (Koivisto a Sjöden, 1996). Zvyšující se míra neofobie byla kromě dětského věku zaznamenána také u starších lidí (Tuorila et al., 2001). Dovey et al. (2008) se nad tímto jevem dále zamýšlí a nachází dvě možná vysvětlení. Jedno adaptivní, které spočívá v tom, že starší lidé jsou náchylnější k infekcím a také trávicím obtížím, proto pro ně není výhodné riskovat konzumací neznámých potravin, které by jim mohly způsobit zdravotní problémy. Druhé vysvětlení vychází z neustálých změn lidské společnosti. Stávající generace je oproti předchozím generacím mnohem častěji konfrontována s různými změnami a novými věcmi (včetně jídla). Podle autorů je tedy možné, že příslušný rozdíl v neofobii nemusí být způsoben věkem, jako spíš mezigeneračními rozdíly. Změny potravní neofobie během života jsou zobrazeny na Obrázku 2.



Obrázek 2: Graf zobrazující změny v úrovni potravní neofobie během života člověka. Na ose y je vyznačena míra neofobie, osa x zachycuje jednotlivá stádia lidského života: „Childhood“ – dětství, „Adolescents“ – adolescence, „Adulthood“ - dospělost, „Old age“ – stáří. Vrchol v dětském věku se může objevit variabilně mezi druhým až šestým rokem věku dítěte. (převzato z Dovey et al., 2008)

U lidí, stejně jako u jiných savců, dochází k ovlivnění budoucích potravních preferencí již v prenatálním a brzkém postnatálním období (Mennella a Beauchamp, 1991, 1993, pro shrnutí Mennella a Beauchamp, 1998). Tyto studie ukazují, že kojenci z prsu matky sají déle a s větší intenzitou, pokud žena sní několik hodin před kojením kapsli s česnekovou příchutí. Děti tuto novou skutečnost vnímají zřejmě pozitivně, navíc i při pozdějším krmení pevnou stravou dávají přednost pokrmu s příslušnou příchutí. Získávání chuťových preferencí

z mateřského mléka je velmi důležité i z hlediska budoucích neofobních reakcí dětí. Kojené děti mají totiž oproti dětem krmeným umělou výživou zkušenosti s mnoha různými potravinami zprostředkované právě mateřským mlékem. Vzhledem k tomu, že častá expozice novým stimulům snižuje neofobii, jsou kojené děti méně náchylné k odmítání nového jídla (Sullivan a Birch, 1994).

Sullivan a Birch (1994) ukázali, že přestože prvotní reakce kojenců na pevnou stravu (zeleninové pyré) může být odmítavá bez ohledu na předchozí kojení, při opakované expozici již kojené děti novou stravu přijímají mnohem ochotněji než děti krmené umělou stravou. Matka a všechny další osoby žijící s dítětem, mohou potravní neofobii dítěte ovlivňovat i v pozdějším věku. I zde totiž platí, že čím bohatší je škála potravin, se kterou se dítě setkává, tím spíše bude nová jídla přijímat bez větších problémů (Howard et al., 2012). Studie dále prokázala, že neofobii dítěte ovlivňují i preference matky. Pokud matka některé druhy potravin odmítá, bude je pravděpodobně odmítat i její potomek. Nevhodná skladba potravy a její nedostatečná pestrost neovlivňuje vztah k neznámému jídlu pouze u batolat, ale také u starších dětí (Falciglia et al., 2000). Jídelníček dětí školního věku, které se oproti svým vrstevníkům chovají v jídle neofobněji, obsahuje větší množství nasycených tuků a jeho skladba je oproti ostatním méně pestrá. Nedostatečná a nepříliš častá expozice nových jídel následně dětem ztěžuje vyrovnávání se s neznámými potravinami.

Neofobii dále snižuje také opakovaná expozice určitého typu jídla (Birch et al., 1998). V experimentu bylo dvěma skupinám dětí podáváno zeleninové či ovocné pyré. Skupina se zkušeností se zeleninou bez problémů konzumovala i ostatní druhy zeleniny a naopak. Pokud však dětem bylo předloženo jídlo z opačné kategorie, jeho konzumace se nezvýšila. Při opakovaném předkládání dané potraviny tedy nedochází pouze ke zvyšování konzumace této konkrétní potraviny, ale také všech jídel spadajících do stejné kategorie, můžeme tedy říci, že generalizace snižuje neofobii. Zdá se, že výsledky uvedených studií jsou konzistentní s výsledky podobných prací provedených na ostatních druzích savců.

Nepřekvapujícím, přesto zajímavým výsledkem je také fakt, že z různých kategorií potravin je dětmi ve věku dvou až šesti let nejvíce odmítána zelenina, následována ovocem a masem (Cooke et al., 2003, 2006, Russel a Worsley, 2008). Tyto kategorie jsou ze zdravotního hlediska nejrizikovější, neboť rostlinny poměrně často obsahují toxické látky, zatímco maso, pokud je kontaminované, může obsahovat pro člověka nebezpečné bakterie. Výsledky této studie potvrzují představu, že potravní neofobie je u pomalu se osamostatňujících se dětí spíše výhodnou adaptací, nežli zbytečným jevem. Cooke et al. (2006) se dále přiklání k názoru, že dva pojmy spojované s dětským odmítáním jídla, totiž neofobie a vybíravost v případě známých potravin, spolu zřejmě souvisí. Z jejich studie

vyplývá, že děti s neofobní reakcí na nové jídlo byly i více vybíravé, přičemž ze známých potravin odmítaly zejména ty méně chutné. Výsledek potvrzuje i dlouhodobá studie Mascoly et al. (2010), během které byly sledovány od dvou až do jedenácti let. Souvislost mezi neofobií a vybíravostí podporuje i fakt, že se oba jevy u dětí objevují i mizí v podobném věku.

Stejně jako u některých opic hraje i u člověka významnou roli sociální facilitace. Pokud dětem jídlo nabízela dospělá osoba, bylo pravděpodobnější, že její děti snědí, pokud je konzumoval i onen dospělý (Harper a Sanders, 1975). Nejvíce jídla pak děti snědly, pokud byla osobou demonstrátora jejich matka, v její nepřítomnosti však ke zvýšení ochutnávání neznámého jídla postačila i jakákoli jiná osoba. Addressi et al. (2005) se rozhodli zjistit, zda je sociální ovlivnění příjmu potravy specifické, tzn., zda musí demonstrátor jíst stejnou potravu jako testovaný jedinec, nebo nespecifické, při kterém je důležitý pouze fakt, že demonstrátor jí, bez ohledu na typ potravy. Ve své studii použili podobný experimentální design jako v experimentech provedených na malpách. Jídlo bylo dětem předkládáno a) v přítomnosti demonstrátora, který sám nejí, b) v přítomnosti demonstrátora, který jí jinak barevné jídlo, c) v přítomnosti demonstrátora, který konzumuje jídlo stejné barvy, jako má neznámé jídlo testovaného dítěte. U malp se konzumace potravy zvýšila vždy, když druzí jedinci také jedli, a to bez ohledu na barvu potravy. Naopak u dětí se konzumace potravy nejvíce zvýšila právě v případech, kdy se barva konzumované potravy u demonstrátora i testovaného jedince shodovala. U dětí je tedy důležitý nejen fakt, že druhý jedinec sám jí, jejich reakce je navíc na rozdíl od malp specifická.

Velmi zajímavý a zároveň elegantně jednoduchý mi přijde postup, který ke zmírnění potravní neofobie zejména vůči ovoci a zelenině využili Heath et al. (2011). Ti ve své studii testovali vliv pouhé vizuální zkušenosti s dosud nekonzumovaným jídlem způsobem, při kterém si děti osvojovaly informace o neznámých druzích ovoce a zeleniny za pomoci prohlížení a čtení obrázkových knih s dospělými. Z výsledků se zdá, že by tato jednoduchá metoda mohla mít úspěch, a to paradoxně nikoliv jen u dětí, ale také u samotných rodičů, kteří autorům přiznali, že v období čtení knih s dětmi sami zvýšili konzumaci těch druhů ovoce a zeleniny, které byly v knihách zmiňovány.

3.2 Objekty

V této kapitole se zaměřím na reakce zvířat na nové nepotravní objekty. Zatímco potravní neofobii a neofilii byla vždy věnována velká pozornost, reakcím na ostatní objekty se dosud věnovalo podstatně méně prostoru. Metodika většiny studií dosud provedených na toto téma spočívá většinou v pozorování chování zvířete, kterému byl do známého prostředí vložen nový objekt. Reakce na nové objekty bývají mnohdy součástí komplexních

personalitních testů, mnohdy se spolu s jinými metodami využívají při zjišťování míry anxiety a stresu. Ve své práci se zaměřuji spíše na studie, které se zabývají reakcemi na nové podněty jako takové.

První prací, kterou bych zde ráda zmínila je co do počtu testovaných druhů velmi obsáhlá studie, kterou provedli Glickman a Sroges (1966) v zoologických zahradách na více než 200 druzích savců a plazů. Nevýhodou práce je fakt, že z každého druhu byl testován vždy maximálně jeden pár zvířat. Zvířata byla testována samostatně pokud možno v denní době, kdy jsou aktivní. Jako stimuly byly využity dřevěné kvádry, kovové řetězy, dřevěné kolíky, gumové hadice a zmačkaný papír. Velikost objektů byla vždy přizpůsobena velikosti daného testovaného druhu. Vzhledem k obrovskému vzorku testovaných druhů byly výsledky vyhodnoceny v rámci skupin (plazi, primáti, masožravci, hlodavci a „primitivní“ savci – tato skupina dle tehdejší taxonomie zahrnovala chudozubé (*Edentata*), hmyzožravce (*Insectivora*) a luskouny (*Pholidota*)).

Z výsledků vyplývá, že nejreaktivněji, tzn. nejvíce neofilně, se vůči novým objektům chovali primáti následováni masožravci, hlodavci a ostatními savci, nejméně si pak objektů všímali plazi. Mezi primáty se pak ze starosvětských opic jeví jako nejreaktivnější paviáni a makaci, zatímco folivorní guerézy o objekty naopak mnoho zájmu neprojevovaly. Ze skupiny novosvětských opic nebyl k dispozici dostatečný vzorek dat, autoři tak jen konstatují, že malpy jsou reaktivnější než kotulové. Zajímavý je také rozdílný přístup jednotlivých skupin a druhů k novým objektům. Zatímco lemurové věnovali nejvíce času očíhávání objektu, se kterým však příliš nemanipulovali, paviáni a makaci věnovali naopak nejvíce času právě manuálnímu prozkoumávání. Mezi masožravci nejvíce převažovalo hravé chování, při kterém zvířata předměty očíhávala, žvýkala a manipulovala s nimi za použití předních tlap. Mezi hlodavci se reakce lišila v závislosti na systematické příslušnosti, hystrikomorfní hlodavci (např. aguti, dikobraz) byli nejreaktivnější, po nich následovali sciuromorfní hlodavci (např. veverky), nejméně reaktivní pak byli myomorfní hlodavci (např. myši).

Tato práce svojí komplexností, co se počtu testovaných druhů týká, předznamenává velký problém, kterým vidím v nemožnosti objektivně srovnávat a hodnotit reakce zvířat mezi různými skupinami. Vzhledem k rozdílným reakcím zvířat na nové objekty předpokládám, že při testování reakcí na nové objekty nebude možné posuzovat všechny druhy podle stejných měřítek, neboť jejich reakce mohou být na první pohled velmi odlišné, přestože mohou odpovídat stejnému vnitřnímu vyladění jedinců. Neofilie a neofobie, ač budou zřejmě v určité míře přítomny u všech zvířat, se tak bude různě projevovat například u primátů a jinak u hlodavců. Možná že i z tohoto důvodu nebylo dosud na toto téma provedeno velké množství prací.

3.2.1 Ptáci

Ptáci vždy patřili a stále patří k poměrně oblíbeným testovaným organismům etologů a kognitivních biologů. Nejinak je tomu i v případě testování neofobie. V této kapitole se pokusím stručně nastínit výsledky některých zajímavých a významných studií na toto téma.

- **Papoušci (*Psittaciformes*)**

Chování papoušků vůči novému objektu studovali Mettke-Hofmann et al. (2002). Ve své práci testovali celkem 61 druhů papoušků s rozdílnými potravními a habitatovými nároky. Předpokládali, že pokud explorační chování a míra neofobie souvisí s ekologickými faktory, na jejich vzorku se tento fakt projeví rozdílnými reakcemi jednotlivých druhů. Samotné testování probíhalo tak, že papouškům byl nejprve do voliéry přidán dřevěný kroužek a v následujících dnech jim výzkumníci pokládali nové objekty do blízkosti nádob s krmením. V obou případech sledovali latenci přiblížení se k novým objektům a délku exploračního chování.

Autoři před započítím experimentu formulovali několik hypotéz:

- 1) Hypotéza týkající se potravního spektra: Druhy, jejichž potrava se těžko hledá (hmyz, nektar), začnou nové objekty zkoumat dříve než druhy, které se živí snadno rozeznatelnou potravou (listy, semena trav). Druhy, které v přírodě musí s potravou manipulovat (ořechy), budou nové objekty zkoumat déle než druhy, pro které je získání potravy chvilkovou záležitostí. Potravní generalisté budou při exploraci nových objektů rychlejší, než potravní specialisté.
- 2) Hypotéza týkající se habitatu: Druhy, které obývají komplexní habitat a které se tak častěji setkávají s novými objekty a situacemi budou mít kratší latenci přiblížení než druhy z monotónních habitatů. Ty budou naopak neofobnější.
- 3) Ostatní hypotézy: Ostrovní druhy budou méně neofobní a budou více explorovat, neboť na ostrovech je často nižší míra predace než na pevnině.

Nejkratší latenci přiblížení se k novému objektu měly ty druhy, které se vyskytují v komplexních habitatech s velkým množstvím různých podnětů, případně ostrovní druhy, nejdelší latence se prokázala u semenožravých a rostlinožravých druhů, jejichž potrava má velmi jednotný vzhled, který se v čase nijak nemění. Nejdelší explorace pak byla zaznamenána u ořechožravých ptáků a ostrovních druhů, nejkratší explorace pak byla pozorována u semenožravých druhů. Explorace a neofobie tedy úzce souvisí s ekologickými aspekty a hypotézy autorů se potvrdily.

- **Pěvci (*Passeriformes*) - Krkavcovití (*Corvidae*)**

V další ze starších prací Katzir (1982) zjišťoval, jak hierarchie a sociální postavení kavek obecných (*Corvus monedula*) v hejnu ovlivňuje jejich reakci na nové prostředí ve formě nové voliéry. Ukázalo se, že první novou voliéru zkoumali a následně do ní vletěli spíše níže postavení ptáci. Tento výsledek nevypovídá tolik o neofobii a neofilii jednotlivých ptáků. Míra neofobie se zřejmě mění spolu s případnými změnami postavení jedinců v hejnu. Výsledek naznačuje spíše rozdílnou motivaci ptáků k riskantnímu chování. V hierarchii výše postaveným jedincům se nevyplatí riskovat – současná situace je pro ně vyhovující, naopak nejnižší postavení jedinci mohou svým riskantním chováním a malou mírou neofobie jedineč získat. Tento jev má obecnou platnost a můžeme ho pozorovat i u jiných skupin zvířat.

Další z experimentů se zaměřuje na neofilní chování mladých krkavců velkých (*Corvus corax*) vůči novým objektům (Heinrich, 1995). Ptáci byli chováni v polopřirodních podmínkách a jako nové objekty jim byly předkládány různé jedlé i nejedlé objekty. Mladí ptáci reagovali na nové objekty vyloženě neofilně, nejvíce preferovali ty, které viděli opravdu poprvé. Nejedlé objekty se však pro ně brzy stávaly nezajímavými, ptáci je začali ignorovat a více pozornosti nadále věnovali již jen jedlým objektům. Starší krkavci reagovali jen na některé nové objekty a jejich reakce byla výraznější, pokud byli hladoví. Výrazná neofilie má zřejmě souvislost s velmi širokou škálou habitatů, které krkavci běžně obývají, a také s širokou škálou různých druhů potravy, které žerou. Jsou to generalisté a oportunisté - pro takové druhy je neofilie evolučně výhodná, neboť jim dovoluje šířit se do nových habitatů a zařazovat do svého jídelníčku nové položky. Navíc pokud krkavci často zkoumají své okolí a nové podněty v něm, snadněji pak odhalí nový zdroj potravy, neboť jej snadno mezi známými objekty snadno rozliší. Neofilie s sebou samozřejmě nese i velká rizika, proto musí být havrani zároveň i velmi opatrní. Jak autor tvrdí, žádné jiné zvíře zřejmě není zároveň tak zvědavé i opatrné jako krkavec.

Stöwe et al. (2006) se ve své studii soustředí na otázku sociálních vztahů a sociální facilitace při kontaktu s novými objekty. Dále autoři sledují, jak se explorační chování jedinců bude měnit v průběhu věku (testováno ve třech a šesti měsících). Autoři předpokládají, že explorační chování bude nezávislé na věku a ostatních podmínkách a že bude odpovídat osobitě zvířat. V případě sociálního kontaktu pak očekávají rozdílné výsledky podle kvality vztahu testovaných dvojic ptáků.

Z výsledků studie opravdu vyplývá, že explorační chování zůstává neměnné vzhledem k věku i ostatním podmínkám. Personalita krkavců odpovídá typům rychlý a pomalý (fast a slow). Krkavci jsou vůči novým objektům vnímavější ve věku šesti měsíců, nejvíce neofilně se chovají zejména v přítomnosti prvního nového objektu, v jehož blízkosti tráví výrazně více

času než při expozicích následujících nových objektů. Je možné, že zde dochází k habitaci na nové objekty jako takové. Pokud byli ptáci testováni ve dvojicích, jejich reakce byla více neofobní a krkavcům trvalo déle, než se vůbec k objektům přiblížili. Autoři konstatují, že neofobie se zřejmě mezi zvířaty „přenáší“ snáze než neofilie. Je také možné, že oba jedinci ve dvojici vyčkávali, až na sebe nebezpečnou roli objevitele vezme druhý pták, proto se reakce na nový objekt u obou zpomalila. Zajímavé je, že dominantní samci se k objektu přiblížili jako první, pokud byli testováni ve dvojici se samicí, nikoli však, pokud byl druhým testovaným subjektem také samec. Stejně jako v práci Katzira (1982) se zde dá říci, že chování ptáků není ovlivněno pouze stupněm jejich neofobního a neofilního chování vzhledem k personalitě, ale také jejich momentálním rozhodnutím. Proto se samci chovají jinak v kontaktu se samicemi než při kontaktu s dalšími samci.

- **Pěvci (*Passeriformes*)**

Mnoho studií bylo dosud provedeno také na ostatních skupinách pěvců. Většina z nich se zabývá zejména souvislostmi mezi ekologií zkoumaného druhu a neofobií či neofilii, dále vlivem věku a sociálního postavení. Tyto práce se zde pokusím pouze stručně shrnout na základě myšlenek autora, který tuto tematiku dlouhodobě studuje.

Dlouhodobě se tématem ekologické plasticity v souvislosti s neofobií zabývá Greenberg (např. 1983, 1984a, b, 1990, 1999). Na základě svých pozorování předložil tzv. hypotézu neofobie (neofobia hypothesis), která říká, že ptáci často na nové stimuly reagují akutním stresem, který často způsobí vyhýbání se objektu a rozčilení. Zvědavost a strach způsobují vnitřní napětí, které ptáci mohou vyřešit habitací na nový stimulus, nebo naopak vyhýbáním se mu. Čím méně nových habitatů a stimulů pták prozkoumává, tím méně nové potraviny objeví. Jeho jídelníček se tím ochudí a zmenší se i ekologická plasticita zvířete. Neofobie vyskytující se u mladých zvířat je výhodnou adaptací, neboť pro mladá zvířata je důležité získat zkušenosti s různými habitaty i potravou. U druhů, kde mladí jedinci nejsou příliš neofilní, závisí jejich úspěch na péči rodičů, kteří musí mláďata připravit na různé možnosti pozdějšího života.

3.2.2 Ostatní savci

3.2.2.1 Vačnatci (*Marsupialia*)

Jedna ze starších prací se zabývá reakcemi různých druhů vačnatců na nové objekty podobné těm, které byly popsány na začátku kapitoly u experimentu Glickmana a Srogese (Russel a Pearce, 1971). Při této studii byly testovány dva druhy vačic, bandikut, kusu a dva

druhy klokanů. Autoři u zvířat zaznamenávali pohled směrem k testovanému objektu, přiblížení se a očíhávání objektu a také manipulaci s ním. Nejvyšší aktivita vůči novému objektu byla zaznamenána u masožravých zástupců kunovcovitých (*Dasyuridae*), nejmenší zájem o objekt pak byl zaznamenán u klokanů, kteří jsou naopak herbivorní. Z výsledků můžeme usuzovat, že rozdílné ekologické role jednotlivých druhů hrají při reakci na nové podněty významnou roli. Způsob provedení nám však neumožňuje vyvozovat závěry ohledně neofobie a neofilie, neboť malý zájem o objekt může být způsoben pouhým nezájmem o objekt, nikoli strachem z něj.

V novějších experimentech, které se zabývají neofobií u vačnatců, je porovnáváno chování vačice krysí (*Monodelphis domestica*) s laboratorním potkanem (Wesierska et al., 2003, Pisula et al., 2012). Přestože ze starších studií vyplývá, že vačnatci nevěnují prohledávání okolí a novým objektům takovou pozornost, jako jiné skupiny savců, Wasierska v úvodu práce uvádí, že vačice na rozdíl od potkanů při testech ve vyvýšeném bludišti strávily výrazně více času v neohrazené střední části. To je vnímáno jako chování, při kterém zvíře zvažuje rizika, což je v tomto případě dáváno do souvislosti s exploračí prostředí. Autorka si klade otázku, zda je vyšší míra explorační u vačice oproti potkanovi normálním jevem, nebo zda je specifická pouze pro vyvýšené bludiště. Proto se autorka v prvním z experimentů zaměřila na reakci obou druhů zvířat na nový objekt během open field testu (Wesierska et al., 2003) Výsledky této studie potvrzují fakt, že vačice opravdu exploruje více než potkan a že je vůči novému objektu v aréně na rozdíl od potkanů poměrně neofilní. Autorka tyto rozdíly v chování obou druhů připisuje jejich rozdílné ekologii. Vačice se v přírodě živí především malou živou kořistí. Proto je pro ni výhodné ve velké míře explarovat a na objekty v okolí reagovat rychle, neboť si tak zvyšuje šanci na úspěch při lovu. Tato strategie je ale zároveň nevýhodná v tom, že na sebe vačice svou velkou aktivitou neustále upozorňuje potenciální predátory. Potkan na rozdíl od vačice využívá strategii, při které riskuje jen málo, vyhýbá se neznámému otevřenému prostoru a také neznámým objektům. Potkan si tuto strategii může dovolit spíše než vačice, neboť jeho potravní zdroje jsou stálejší a nepohybují se jako kořist vačice.

Stejná skupina vědců v další srovnávací studii testovala vliv nového prostředí a nových objektů na chování vačice, laboratorního potkana (kmen Wistar) a divokého potkana (Pisula et al., 2012). Vačice při umístění do neznámého prostředí vykazovala anxiozní chování po nejkratší dobu, nejkratší dobu také zkoumala okolí a zvykala si na něj. Delší sekvence tohoto chování se prokázaly u laboratorních potkanů, nejdelší pak u potkanů divokých. Při kontaktu s novým objektem se o něj jak vačice, tak laboratorní potkan zajímali a trávili čas v jeho blízkosti, zatímco divoký potkan se objektu spíše vyhýbal. Tyto výsledky

souhlasí se závěry z předchozí studie; rozdíly zřejmě souvisí s různou ekologií obou druhů. Laboratorní potkan pak vykazuje menší míru neofobní reakce než potkan divoký, což odpovídá pozorovaným rozdílům v neofobii mezi volně žijícími a v zajetí chovanými zvířaty.

3.2.2.2 Kopytníci

Stejně jako u potravních preferencí je i v případě reakcí na nové objekty část zájmu věnována hospodářsky významným druhům, například kopytníkům.

Hemsworth et al. (1996) si klade za cíl snížit strachové reakce prasat domácích (*Sus scrofa f. domestica*) a turů domácích (*Bos primigenius f. taurus*) v přítomnosti člověka a nových podnětů. Tyto reakce jsou totiž z hospodářského hlediska nevýhodné, neboť snižují produktivitu zvířat. V experimentu se rozhodli zvířata na člověka a nové objekty habituovat tím, že u nich byl člověk resp. nový objekt přítomen po dobu pěti minut po pět dnů. Habituační opravdu přispěla k tomu, že se zvířata experimentátora méně bála a více se k němu přibližovala beze známek strachu. Prasata se, na rozdíl od krav, rychleji a s větším zájmem přibližovala i k neznámým objektům, pokud předtím měla možnost kontaktu s jinými novými objekty. Autoři předpokládají, že větší zájem o nové objekty a o člověka ze strany prasat může být způsoben jednak tím, že byla na rozdíl od krav zvyklá na každodenní kontakt s člověkem prakticky od narození, druhým důvodem by mohla být nízká komplexita prostředí, ve kterém prasata na rozdíl od krav žila. Jakýkoli nový stimulus by jim umožnil zvýšit míru vnitřního vzrušení, což by krávy z pastviny neměly zapotřebí. (Tento jev byl diskutován v kapitole o Potravních preferencích u křečků.) Osobně si myslím, že rozdíly mezi kravami a prasaty mohou být opět způsobeny ekologickými rozdílnostmi obou druhů, kdy prase jako všežravec musí explarovat a zajímat se o nové podněty více než velcí pasoucí se herbivoři.

Nové stimuly u krav zpravidla vyvolávají negativní strachové reakce, zvířata jsou tedy spíše neofobní (Boissy a Bouissou, 1995). Krávy reagují na nové potravní a nepotravní stimuly rozdílně a s různou mírou strachu (Herskin et al., 2004). Zatímco na novou potravu reagují jejím očicháváním a projevují zájem, byť smíšený se strachovou reakcí, na nový nepotravní podnět reagují tím, že dlouhou dobu stojí na místě a věnují se čištění srsti, což lze vnímat jako konfliktní a přeskokové chování. Autoři se dále snažili zjistit určitou míru konzistence v chování jednotlivých krav, tu se ale nepodařilo prokázat. Konzistenci chování vůči novým stimulům v podobě objektů a osob se pokoušeli prokázat také Gibbons et al. (2009). Jistou konzistenci v chování bylo možno pozorovat u jednotlivých testů (např. reakce na člověka), ani v této studii se však nepodařilo prokázat celkovou konzistenci, která by ukazovala na vliv temperamentu na chování zvířat.

3.2.2.3 Hlodavci

- **Potkan (*Rattus norvegicus*)**

Stejně jako u potravní neofobie bylo i v rámci neofobie vůči objektům mnoho prací provedeno na potkanech, ve stručnosti zde budou popsány jen některé z nich, neboť toto téma by vydalo na samostatnou literární rešerši. Některé dřívější práce tvrdí, že potkani jsou vůči novým objektům spíše neofobní, alespoň zpočátku (např. Mitchell, 1976). Jak však zmiňují Bindra a Spinner (1958), situace je komplikovanější a reakce potkanů na nové objekty je výrazně komplexnější, než aby se dalo s jistotou tvrdit, jaká reakce u nich převažuje. Jednou z dřívějších studií je Barnettova práce (1958), ve které se, stejně jako v případě potravní neofobie, prokázala vyšší míra neofobie u divokých potkanů. V jeho studii byl potkanům do klece blízko zdroje potravy vložen neznámý předmět. Divocí potkani se mu úplně vyhýbali a nepřijímali potravu, která byla umístěna blízko. Chování laboratorních potkanů v této úloze prakticky narušeno nebylo. Cowan (1977) ve své studii došel k závěru, že neofobní je pouze divoký potkan, který už jako druh po mnoho generací žije komenzálně. Laboratorní potkani, ale ani jiné druhy divoce žijících nekomenzálních potkanů příliš neofobní nebyli, někteří se chovali spíše neofilně. Je tedy možné, že neofobie je u potkana obecného pouze druhotným přízpůsobením se složitým podmínkám lidských sídel, kde potkani nikdy nebyli příliš vítáni a lidé se je vždy snažili spíše hubit.

Ve srovnávací studii vačice, divokého a laboratorního potkana reagoval laboratorní potkan neofilně, zatímco u divokého potkana se projevila snaha vyhýbat se neznámým objektům, což koresponduje s výše popsanými výsledky (Pisula et al., 2012).

Této přirozené neofilie vůči novým objektům a tendence tyto objekty explorovat bývá využíváno k testování mnoha různých kognitivních schopností potkanů. Často bývá v této souvislosti používána metoda rozeznávání nového objektu (novel object recognition). Tuto metodu vyvinuli Ennaceur a Delacour (1988). Ve své studii ukázali, že potkani nejen že jsou schopni rozlišovat nový objekt od starého, ale že zřetelně preferují nový objekt, který více explorují. Za pomoci této metody je možné zkoumat nejen preference vůči novým objektům, ale také paměť zvířat, či schopnost učení. Často je využíván také pro farmakologické experimenty, ve kterých je sledována míra narušení kognitivních schopností zvířat po podání určitých psychoticky aktivních látek (viz review Antunes a Biala, 2012).

U potkanů byl dále sledován například vliv komplexity prostředí na reakce vůči novým objektům (Zimmermann et al., 2001). V čím komplexnějším prostředí s vyšším počtem objektů potkan žije, tím více bude v případě předložení nového objektu explorovat a bude neofilnější.

3.2.3 Primáti

3.2.3.1 Poloopice (*Strepsirrhini*)

Reakce na nové objekty byla zkoumána u dvou druhů poloopic, a to komby velké (*Otolemur crassicaudatus*) a outloně váhavého (*Nycticebus coucang*), a dále mirikiny obecné (*Aotus trivirgatus*) (Ehrlich, 1970). Mirikina je zástupcem vyšších primátů, jedná se o druh novosvětské opice, která je však sekundárně noční. Jako nové objekty autorka zvolila míč, zátku od vany a vypínač, které umístila na zem v nové kleci, a dále „chrástítko“ z plastových disků, řetěz a objímku na žárovku, které pověsila ze stropu. Objekty byly umístěny v prostoru sousedícím s domovskou klecí. U jednotlivých zvířat autorka sledovala tendenci ke vstupu do druhé klece, latenci přiblížení k objektům a kontakt s nimi. Nejaktivnějšími a nejméně bojácnými se ukázaly být komby, které se vůči objektům chovaly neofilně. U zbylých dvou druhů nebyl prokázán přílišný zájem o nové objekty. Mirikiny se většinu času zdržovaly v domovské kleci a nejevily o nové prostředí zájem, autorka je popsala jako bojácné, dalo by se tedy říci, že jsou silně neofobní. Outloni se o novou klec zajímali, nejevili však zájem o nové objekty, vůči kterým byli neteční. Nejednalo se však o neofobii.

Reakce na nové objekty byla sledována také u komby Garnettovy (*Otolemur garnettii*) (Watson a Ward, 1996). Komby byly testovány v novém prostředí v open field testu, případně v open field aréně (místnosti) v přítomnosti neznámého objektu (zrcadla, gumová figurka opice...). V tomto experimentu bylo testováno celkem 46 jedinců obou pohlaví. Zvědavost a neofobie/neofilie se u jednotlivých zvířat velmi lišila. Autoři zaznamenali souvislost mezi mírou neofilie a schopností řešit jednoduché úlohy. Vysoce neofilní jedinci patřili v řešení problémů k těm nejlepším.

3.2.3.2 Vyšší primáti (*Haplorrhini*)

- **Ploskonosí (*Platyrrhini*)**

Fragaszy a Mason (1978) zkoumali vliv sociálního kontextu při reakcích na nové objekty u kotulů (*Saimiri*) a titů (*Callicebus*), kteří byli chováni v párech. V první části experimentu byla reakce na nové objekty zkoumána ve dvou podmínkách - v přítomnosti druhého jedince a bez ní. Striktně monogamní titové, kteří tráví většinu času v bezprostřední blízkosti svého partnera (často spolu sedávají se vzájemně omotanými ocasy), byli odloučením zasaženi opravdu výrazně a jejich zájem o nový objekt se v nepřítomnosti partnera znatelně snížil. U kotulů, kteří v přírodě žijí ve velkých smíšených tlupách bez

pevných vazeb, se naopak zájem o objekt v nepřítomnosti druhého jedince zvýšil. Rozdílná sociální struktura a zásahy do ní tedy u primátů ovlivňují explorační chování a míru úzkosti.

U stejných druhů bylo dále zjištěno, že míra „novosti“ prostředí koreluje s hladinou kortizolu v krevní plazmě, jinak řečeno, že jsou opice stresovány tím více, čím novější je prostředí (Hennessy et al., 1995). Opice byly opět testovány v přítomnosti i nepřítomnosti partnera. U titiů byla stresová reakce na nové prostředí v nepřítomnosti partnera výraznější než u kotulů. K vyvolání stresové reakce u titiů při individuálním testování stačila nižší míra novosti, tento druh také citlivěji rozlišoval míru novosti prostředí. Při testování v páru se míra stresové reakce a neofobie u titiů snížila, u kotulů rozdíl zaznamenán nebyl.

Stejně jako potravní neofobie byla i reakce vůči objektům zkoumána u malp. V prvním experimentu Visalberghi (1988) zjišťovala, jakým způsobem se budou reakce malp hnědých (*Cebus apella*) lišit v závislosti na věku, pohlaví a hierarchickém postavení jedinců. Ukázalo se, že samci se o nové objekty zajímají více a aktivněji než samice. Také věk hraje při reakcích na nové objekty roli. Mladé opice na ně reagují více, dá se tedy říci, že jsou neofilnější. Naopak s přibývajícím věkem zájem o objekty klesá. Hierarchické postavení jedinců zřejmě na neofilii nemá vliv. Autorka dále konstatuje, že malpy jsou ve srovnání s jinými druhy primátů reaktivnější a neofilnější. To může být dáno jejich výrazným generalismem a oportunistem ve výběru potravy.

Vliv věku a pohlaví na chování malp sledovali také Byrne a Suomi (1996). I oni zjistili, že mladší jedinci s novými objekty manipulují více. Vliv pohlaví v této studii prokázán nebyl.

V další studii, která již byla zmíněna v souvislosti s reakcemi na novou potravu, byly s novými objekty konfrontovány divoce žijící malpy hnědé (Visalberghi et al., 2003). Těm byly nové objekty (a také nová potrava) předkládány na plošinu, ke které byly opice naučeny chodit. Z výsledků je patrný velmi výrazný rozdíl v chování divokých a v zajetí chovaných opic. Zatímco opice v zajetí reagují na nové objekty většinou neofilně, divoce žijící jedinci jsou výrazně opatrnější, neofobní. V této studii nebyly v souvislosti s reakcí na objekty zaznamenány žádné rozdíly mezi oběma pohlavími ani mezi různě starými jedinci. Neofobie však byla výraznější u nepotravních objektů. Tento výsledek potvrdila stejná výzkumná skupina i na malpách pruhohřbetých (*Cebus libidinosus*) (Sabbatini et al., 2007). Tato studie byla také popsána v kapitole o potravních preferencích. Autoři v ní divoce žijícím opicím předkládali familiární a novou potravu mimo jiné i spolu s novým objektem. Latence přiblížení nebyla přítomností nového objektu či potravy ovlivněna. Autoři tuto skutečnost vysvětlují tím, že testovaná skupina opic žije v prostředí s velkou mírou nových objektů

a situací, neboť žijí v národním parku, do kterého přichází velké množství turistů, kteří s sebou přinášejí mnoho pro opice nových objektů a potravin.

Již v roce 1979 byla neofobie testována také u tamarinů sedlových (*Saguinus fuscicollis*) (Menzel a Menzel, 1979). V tomto experimentu však autoři testovali spíše rozeznávání nových objektů od familiárních, než samotnou neofobii a neofilii. Na nové objekty nejméně reagovali adultní jedinci, naopak byla zaznamenána výrazná reakce ze strany starších opic. Tento fakt autoři zdůvodňují tím, že adultní jedinci mohou mít lepší schopnost shromažďovat informace o svém okolí a tím pádem lépe a rychleji rozliší nové objekty, aniž by je potřebovali blíže zkoumat.

Různé druhy tamarinů testovali také Hardie a Buchanan-Smith (2000). Jednalo se opět o tamaríny sedlové (*Saguinus fuscicollis*), testováni byli také tamariní bělohubí (*Saguinus labiatus*). V této studii nebyly opice testovány jednotlivě, autory zajímalo chování skupin v „přirozených“ podmínkách. Nové objekty proto byly umístěny ve výbězích opic, a to v různé výšce. Opice na nové objekty reagovaly neofilně, oba druhy se lišily v rychlosti reakce na objekty umístěné v různé výšce. Tyto rozdíly jsou způsobeny stylem života opic. Tamarinbělohubý se v přírodě pohybuje ve vyšších patrech vegetace a v experimentu reagoval rychleji na objekty v horní části voliéry, tamarin sedlový rychleji nacházel níže umístěné objekty. Tamarin sedlový reagoval na nové objekty celkově rychleji než tamarin bělohubý, což autoři přičítají rozdílnému způsobu sběru potravy. Ve smíšených skupinách se celkový reakční čas obou druhů zkrátil, chování jedinců tedy může být ovlivněno i mezidruhově.

- **Úzkonosí (*Catarrhini*)**

Ze starosvětských opic byla reakce na nové objekty nejvíce zkoumána u šimpanzů a makaků. Jedním z dalších testovaných druhů byl pavián guinejský (*Papio papio*). Joubert a Vauclair (1986) zjišťovali, jak bude na nové objekty ve známém prostředí reagovat tlupa paviánů jako celek, dále je zajímal vliv věku a pohlaví na explorativní chování vůči novým objektům. Opice byly chovány ve velkém venkovním výběhu. Jako nové objekty autoři opicím předkládali jednak přírodní objekty (skořápka kokosového ořechu, kost, kámen...), jednak umělé předměty (tenisový míček, gumovou kost, řetěz...). Tlupa vždy nový objekt objevila během krátké chvíle, bez ohledu na to, zda se jednalo o přírodní nebo umělý předmět. Na detekování předmětů se podíleli zejména juvenilní a někteří dospělí samci. Opice s novými objekty manipulovaly a chovaly se vůči nim neofilně, při vícenásobné expozici se již spíše ujišťovaly, o který předmět se jedná. Mladí samci s objekty manipulovali intenzivněji a častěji než dospělí jedinci. Juvenilní paviáni tedy mohou být neofilnější než dospělí jedinci.

Je však také možné, že dospělé opice mají lepší schopnost rozlišovat a klasifikovat objekty, tudíž nepotřebují novým objektům věnovat tolik času.

Taktéž v přírodních podmínkách byl formou srovnávací studie proveden i další experiment, tentokrát na paviánech čakma (*Papio ursinus*) a dželadách (*Theropithecus gelada*) (Bergman a Kitchen, 2009). Tyto druhy jsou si fylogeneticky velmi blízké, výrazně se však liší svou ekologií a sociální tolerancí. Paviáni jsou potravní generalisté, kteří reagují agresivně na jedince nepatřící do jejich tlupy. Dželady jsou jedinými „spásáči“ mezi primáty – živí se téměř výhradně trávou, na nové jedince pak reagují pozitivně a se zaujetím. Studie ukázala, že paviáni reagují na nové objekty výrazněji a projevují vůči nim neofilii. Dželady na nové objekty příliš nereagují, zároveň se však nezdá, že by vůči nim byly neofobní. Rozdíly v chování autoři přičítají právě rozdílné ekologii. Paviáni při získávání potravy potřebují prozkoumat každý nový, potenciálně jedlý objekt, zatímco dželady jakožto potravní specialisté nové zdroje zkoumat nemusí. Mladí jedinci se opět ukázali být v prozkoumávání nových objektů aktivnější.

Reakce na nové stimuly byla testována také u divoce žijících langurů čínských (*Rhinopithecus Roxellana*), a to způsobem, kdy byl nový nepotravní stimulus prezentován společně s potravou (Fu et al., 2013). Opice při kontaktu s novými objekty projevovaly zároveň prvky neofobního i neofilního chování, přítomnost familiární potravy opicím kontakt s neznámými objekty ulehčila. Stejně jako v jiných pracích, i zde se jako nejvíce neofilní ukázali být juvenilní jedinci s výjimkou malých mláďat, která naopak na nové objekty reagovala nejméně. To mohlo být způsobeno tím, že tato mláďata byla většinu času nošena matkou.

Dalšími testovanými druhy byli zástupci rodu makak (*Macaca*). Menzel (1966) sledoval reakce tlupy volně žijících makaků na různé objekty. Autor umísťoval objekty na vyvýšená místa a na místa, kterými tlupa běžně procházela. Největší reakci však vyvolalo vypuštění heliem naplněného balónku, který mezi opicemi způsobil paniku a úlek. Podobně na opice působilo také otevření deštníku. Nové objekty u opic vzbuzovaly spíše strach, opice se chovaly neofobně. Pokud už však došlo k manipulaci s objektem, opice si jej nosily s sebou a nechtěly si jej nechat vzít. S novými objekty nejvíce manipulovali mladí jedinci, zejména mláďata. Manipulace s novými objekty byla častější u podřízených jedinců. U divokých makaků se tedy projevuje jak neofobní, tak i neofilní reakce, nicméně převažuje spíše neofobní složka.

Reakci skupiny makaků na nové stimuly testovala také Drea (1998). Tentokrát se jednalo o opice žijící v zajetí. Autorka skupinu makaků naučila rozdělit se na dvě poloviny podle hierarchického postavení zvířat. Získala tak skupinu dominantních a podřízených zvířat.

Reakce na nové stimuly, kovové krabice s potravou uvnitř, sledovala jednak u každé skupiny zvlášť, jednak u celé skupiny společně. Na rozdíl od výsledků Menzela (1966) z této studie vyplývá, že podřízené jedinci nejsou vůči novým objektům neofilnější než jedinci dominantní. Submisivní opice na nové objekty reagovaly stejně, případně dokonce méně než dominantní zvířata. Autorka dále zjistila že, přestože nejdominantnější jedinci bývají spíše konzervativní a o nové objekty se příliš nezajímají, v jí zkoumané skupině neplatí ani toto pravidlo. Dominantní jedinci naopak kontakt s novými objekty často iniciovali. Zvláštní je, že submisivní jedinci neměli problém manipulovat s novými objekty v přítomnosti dominantních zvířat, jakmile však byli odděleni, chovali se neofobně. Submisivní zvířata zřejmě na dominantních jedincích určitým způsobem závisejí, za normálních okolností mají tendenci sledovat jejich chování a tím se řídit. To by vysvětlovalo, proč po oddělení došlo ke změně v chování u podřízené, ale nikoliv u nadřízené skupiny. Samotná nepřítomnost dominantních jedinců je pro podřízené opice natolik nenormální a potenciálně nebezpečnou situací, že i tento fakt může jejich chování ovlivnit.

Konzervativnost dominantních zvířat způsobuje odtažitost vůči objektům pouze v případě, kdy jsou objekty naprosto neznámé (Chamove, 1983). Pokud se však jedná o objekty, které se od těch známých liší jen mírně, dominantní jedinci naopak kontakt iniciují. Ze studie dále vyplývá, že ve skupině opic existuje určité pořadí, ve kterém kontakt s objekty probíhá, a že ve skupině existuje jedinec, který kontakt s objekty většinou zahajuje.

Vliv sociálního uspořádání, ale také agrese studovali u makaků také Kinnally et al. (2008). Zjistili, že opatrnější jedinci jsou méně agresivní v různých známých i neznámých sociálních situacích. Neofilnější jedinci se pak chovají sociálněji ve známých sociálních situacích.

Platt a Novak (1999) se ve své práci zabývaly schopností makaků detekovat změny v uspořádání známých objektů a schopností rozlišit ve známém prostředí nové objekty. Opice všechny změny detekovaly velmi rychle. Snadno rozlišily nahrazení starého objektu novým, změnu lokace známého objektu i výměnu pozic dvou objektů mezi sebou. Na všechny tyto změny reagovaly zvýšenou explorační a chovaly se neofilně. Stejně jako v některých předchozích studiích, i zde autorky zaznamenaly větší míru neofilie u mladších jedinců. V experimentu byly testovány opice ze dvou různých primatologických center. V jedné z nich zvířata běžně přicházela do styku s mnoha různými předměty, zatímco ve druhé byl přístup k objektům omezený. Zvířata z bohatšího prostředí by měla podle autorek na nové objekty reagovat více, výrazněji se však v chování opic projevovaly věkové rozdíly.

Další studie se věnovala vlivu prenatálního stresu na reakce mladých makaků na nové prostředí (Schneider, 1992). Výsledky studie ukazují, že se chování stresované a kontrolní

skupiny opic v neznámém prostředí výrazně liší. Mláďata z kontrolní skupiny vykazovala značnou míru explorativního chování, zatímco u stresovaných mláďat bylo toto běžné chování narušeno. Tito jedinci v průběhu expozice dokonce usínali a o nové prostředí se zajímali jen málo.

Také další studie se věnovaly vlivu průběhu raného života, tentokrát postnatálního, na reakce makaků vůči novým objektům (Röder et al., 1989, Vochteloo et al., 1991). Obě práce byly provedeny jedním výzkumným týmem a zybývají se rozdíly v chování mezi uměle a přirozeně odchovanými opicemi. Ukazují, že zatímco mláďata odchovaná skutečnou živou matkou se projevují neofilně a mají o nové objekty zájem, mláďata, která měla k dispozici pouze umělou náhradu matky, se vůči novým objektům (v tomto případě velká papírová taška) chovají nepřiměřeně bázlivě, až fobicky (Röder et al., 1989). Mezi oběma skupinami samozřejmě existují i výjimky, není jich však mnoho. Fobické chování u opic přetrvává i v pozdějším věku, ale je zaměřené pouze na velké objekty (původní podnět byl také velký). Vůči malým objektům se tito jedinci chovají stejně jako kontrolní skupina (Vochteloo et al., 1991). Vliv míry sociálního kontaktu na změny v motorické aktivitě i v míře exploračního chování prokázal již dříve také Sackett (1972). Sociálně i sensoricky izolovaná zvířata vykazovala nejmenší míru exploračního a neofilního chování, nejvíce naopak explorovala mláďata vychovávaná s matkou a dalším dospělým jedincem.

Není překvapující, že reakce na nové objekty byla zkoumána také u šimpanzů učenlivých (*Pan troglodytes*). Studie se zde, stejně jako v případě humánních studií, zaměřují zejména na chování mladých jedinců. V první práci popisují Menzel et al. (1961) neofilní reakci mladých šimpanzů na nové objekty. Přestože se šimpanzi o nové objekty zajímali, tato preference nebyla okamžitá a při prvotní expozici byli testovaní jedinci ostražití. Při postupném předkádání dalších nových objektů šimpanzi na tuto „novost“ zvykli a na objekty již reagovali okamžitě. Habituační na obecnou novotu šimpanzi reagovali i na postupně se zvyšující počet nových objektů ve venkovním výběhu (Menzel, 1971).

V dalším experimentu Menzel (1963) sledoval vliv přibývajících zkušeností na reakce v izolaci uměle odchovaných mláďat. Ta bývají zpravidla neofobní (stejně jako u makaků) a bylo tomu tak i v této studii. Během necelého měsíce bylo mláďatům postupně předloženo 75 nových předmětů. V průběhu této doby se reakce šimpanzů zcela změnila. Na počátku experimentu se mláďata předložených objektů odmítala jakkoli dotknout, zatímco ke konci experimentu trávila mláďata kontaktem s objekty většinu času. Postupně naopak vymizely dosavadní „autistické“ reakce a stereotypie.

Miller et al. (1986) zkoumali vliv přítomnosti experimentátora na mladé šimpanze při expozici novému prostředí. Podle autorů působí odloučení na mladé šimpanze velmi

negativně, stejně jako na malé děti, oběma skupinám způsobuje samota znatelný stres. V přítomnosti známého experimentátora však žádné známky silného stresu pozorované nebyly. Přítomnost experimentátora při individuálním testování mladých šimpanzů v novém prostředí či v přítomnosti nových stimulů může mláděti stresovou situaci ulehčit.

3.2.4 Lidé

U lidí, respektive dětí, není možné jednoznačně konstatovat, zda jsou spíše neofobní či neofilní. Stejně jako u jiných druhů je chování dětí ovlivněno osobností jedince, což u lidí platí zřejmě více, než u zvířat. Toto téma shrnuje například Kagan (1997). Tvrdí, že existuje menší část dětí, které jsou v batolecím věku vůči novým objektům a situacím vyloženě neofobní. Nové objekty v nich vzbuzují stres a často je uvedou v pláč. Kagan tyto děti označuje jako reaktivní. Větší část dětí se při expozici nového objektu takto extrémně nechová. V pozdějším věku tyto reakce u většiny dětí vymizí a objevují se již pouze v ojedinělých případech.

Na závěr tedy mohu konstatovat, že se jednotlivé druhy zvířat ve svých reakcích na nové potravní a nepotravní stimuly výrazně liší. Tento rozdíl je zpravidla dán rozdílnou ekologií a etologií druhu – generalistické druhy si nemohou přílišnou neofobii vůči potravě ani objektům dovolit, pro specialisty, například kopytníky, je naopak neofobie evolučně výhodná. Proto specialisté například na novou potravu reagují neofobněji než generalisté a její začlenění do jídelníčku trvá výrazně déle. I v rámci jednoho druhu můžeme pozorovat značné rozdíly v chování jednotlivců. Ty mohou být způsobeny věkem zvířat, jejich pohlavím, sociálním statutem, ale také jejich momentální motivací.

EXPERIMENTÁLNÍ ČÁST

4 Cíle práce

1. Zjistit, zda jsou naivní jedinci druhu makak rhesus, dosud netrénovaní v žádných kognitivních úlohách, schopni dosáhnout nejvyššího stádia schopnosti stálosti objektu (6. stádium dle Piageta) za využití mentální reprezentace objektu. Výsledky této části tvoří jeden kohezivní celek s výsledky diplomové práce Michala Gálíka, který ve srovnatelných úlohách zkoumal dospělé jedince druhu makak rhesus, kteří prošli předchozím extenzivním kognitivním tréninkem.
2. Modifikovat metodiku vyvinutou pro experimenty na stálost objektu v úlohách testujících preferenci opic vůči novým objektům.
3. Studovat, zda makaci na nové objekty reagují neofobně, neofilně, případně kombinací obojího. Zjistit, jaký vliv má případně na preferenci objektů hierarchické postavení jedince a jeho věk.

5 Stálost objektu

5.1 Metodika

5.1.1 Testované subjekty

V této úloze jsme testovali dva naivní samce druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*), kterým byly v době započetí experimentu čtyři roky. Pro přehlednost budu dále v textu uvádět jejich jména – Dante a Vergilius. Již dříve byli ve stejné úloze testováni dva zcela dospělí samci – Attila a Puck. Ti měli již za sebou dlouholetý kognitivní trénink, při kterém byli testováni především v prostorových úlohách, včetně využití abstraktních vizuálních stimulů, a to zejména s využitím dotykové obrazovky a „dotykového panelu“. Dante s Vergiliem nebyli před začátkem tohoto experimentu testováni v žádném jiném kognitivním experimentu a s využitím pozitivního tréninku byli pouze navykáni na kontakt s člověkem (do fáze, kdy přijímají nabízenou odměnu z ruky experimentátora). Proto je v této úloze považujeme za naivní subjekty.

Oba mladší jedinci se v průběhu experimentu nacházeli v prepubertálním až pubertálním období. Na rozdíl od starších samců u nich ještě nebyla plně rozvinuta jasná hierarchie. Postupem času se začala také ustanovovat, dosud však nedosáhla takového stavu, který můžeme pozorovat u Attily s Puckem. To může být důsledkem toho, že role dominantního samce je již obsazena.² Nyní se zdá, že je Vergilius dominantnější než Dante. Tento fakt se však projevuje pouze ve vzájemných interakcích, vůči člověku je Vergilius velmi bázlivý a často využívá výrazové prostředky značící pasivní hrozbu. V samotném experimentu se pak Vergilius chová zbrkle, je nepozorný a od úlohy stále odbíhá, přestože je u něj na druhou stranu patrný zájem úlohu řešit. Dante je oproti Vergiliovi mnohem klidnější a vyrovnanější, přestože se jedná o submisivního jedince. Při řešení úloh je ochotný a pracuje s velkou motivací i v případě častějších neúspěchů.

Experimenty probíhají v registrovaném chovném zařízení na půdě Ústavu normální, patologické a klinické fyziologie 3. lékařské fakulty Univerzity Karlovy, zařízení je autorizované Ústřední komisí pro ochranu zvířat Ministerstva zemědělství ČR, licence 20744/2007-10001. Všechny subjekty jsou chovány v jedné místnosti, ve které také probíhají experimenty. Opice jsou ve voliérách umístěny ve dvojicích, a to společně Attila s Puckem a Dante s Vergiliem. Všem jedincům je umožněn vzájemný vizuální a akustický kontakt, přímý fyzický kontakt je možný jen v rámci dvojic. Opice jsou každodenně krmeny

² Pro charakteristiku starších samců viz Testované subjekty v kapitole preference nových objektů.

standardizovanou krmnou směsí pro primáty ve formě pelet. Krmná dávka je navíc obohacena o ovoce a zeleninu.

5.1.2 Aparatura

Aparatura zvolená pro testování stálosti objektu u makaků má jednoduchý design. Jedná se o dřevotřískovou desku, která má po třech stranách zvýšené okraje. Na čtvrté straně jsou k desce přišroubovány dva háky, kterými je aparatura připevněna ke kleci v průběhu experimentálního sezení. Na aparatuře je dále umístěn cyklistický zvonek, jehož zvuk byl v úloze využíván jako signál, že opice provedla volbu. Pro tuto úlohu byl zvukový signál nepodstatný, jednalo se pouze o trénink pro budoucí experimenty.

Místo zástěn používaných v jiných experimentech byly v našem experimentu nejprve využity dvě papírové krabičky s odstřiženým dnem. V pozdějších fázích krabičky nahradily plastové kalíšky (dva až tři dle obtížnosti úlohy), a to dvě kalíšky s průměrem 8 cm v cihlové a tmavě hnědé barvě a dále menší černá miska o průměru 5,5 cm. Jako ukryvané objekty nám sloužily malé kousky potravy, nejčastěji kousky ovoce, zeleniny a oříšky. Pro lepší udržení pozornosti byly občas jako odměny zařazovány i preferovanější pochutiny, například sušené ovoce, lentilky a jiné sladkosti.

Průběh experimentu byl vždy nahráván na kameru pro další analýzu. Průběh experimentu byl zaznamenáván také na předem připravené záznamové archy (včetně předem připraveného pořadí a manipulace s objekty).

5.1.3 Behaviorální procedura

Testování probíhalo v období od března 2013 do září 2013, v posledních měsících jsme již prováděli spíše kontrolní úlohy. Na rozdíl od starších, kognitivně trénovaných jedinců, bylo nutné naivní opice nejprve navyknout na samotnou manipulaci s objekty. Protože se nám zpočátku nedařilo přimět opice zvedat plastové kalíšky, přistoupili jsme k variantě papírových krabiček, které opice mohly jednoduše shodit. K použití plastových kalíšků jsme přešli teprve po navyknutí opic na manuální princip úlohy a ve chvíli, kdy již opice zcela rozuměly principu úlohy a odměňování (tzn. byly motivovány se pod kalíšek jakýmkoli způsobem dostat).

Samotné testování jsme prováděli vždy na stejném místě v jedné z klecí, přičemž opice byly, pokud to podmínky dovolovaly, během samotných úloh oddělené, aby nedocházelo ke vzájemnému narušování experimentu. V chovné místnosti, ve které byl experiment prováděn, se však vždy nacházely i zbývající tři opice. Během úlohy byla na vnější straně klece umístěna experimentální aparatura v místě, kde mohly opice pohodlně

sedět na dřevěné houpačce. Před začátkem sezení bylo vždy nejprve nutné upoutat pozornost testované opice a vyčkat, dokud se neusadí na určeném místě. To mnohdy vyžadovalo delší čas, neboť opice neměly vždy ideální vnitřní motivaci úlohu provádět.

Jedno sezení se skládalo z průměrně 20 opakování (počet kolísal podle pozornosti testovaného jedince), délka se pohybovala v rozmezí 10 – 30 minut podle náročnosti konkrétní úlohy a motivace testovaného subjektu. Na testování se v prvotních fázích experimentu podíleli dva experimentátoři, později jsem s opicemi pracovala téměř výhradně já. Na začátku každého opakování jsme opici ukázali odměnu, tu jsme následně ukryli pod jeden z kalíšků, provedli s kalíšky příslušnou manipulaci - pokud to úloha vyžadovala - a následně jsme kalíšky přisunuli do dosahu opice. Metodika experimentu předpokládala, že opice provede v průběhu jednoho opakování právě jednu volbu. Poté, co opice provedla volbu, jsme vydali zvukový signál pomocí cyklistického zvonku a všechny kalíšky jsme odstranili z dosahu opice. To bylo nutné zejména v případě, kdy opice neodpověděla správně a mohla by tedy mít tendenci otáčet zbývající kalíšky a hledat odměnu znovu. Zvukový signál byl do metodiky experimentu začleněn z důvodu jeho využití v plánovaných experimentech, zabývajících se sociální kognicí.

Vzhledem k rozdílným dosaženým výsledkům obou opic jak mezi sebou, tak zejména ve srovnání se zbylými dvěma jedinci, nebyly všechny úlohy testovány u obou z nich. Také počet sezení nutných pro jednotlivé fáze u obou (resp. u všech čtyřech) jedinců kolísal podle rozdílné rychlosti postupu. Počet opakování provedených u obou opic v jednotlivých fázích testování je znázorněn v Tabulce 1. U Danteho probíhala celá série experimentů pouze jednou. Vergilia jsme se v experimentu rozhodli testovat jako kontrolu, při které jsme u něj postupovali rychleji s úplným vynecháním jednotlivých úloh. Celou sérii jsme u něj zopakovali celkem dvakrát. Kontrolní úlohy jsme provedli pouze u Danteho, některé další kontroly byly provedeny pouze na starších opicích a nevyžadovaly další opakování.

Tabulka 1: Počet sezení, která byla provedena pro každou fázi testování schopnosti stálosti objektu.

FÁZE	POČET SEZENÍ	
	Dante	Vergilius
Úlohy testující 5. stádium stálosti objektu		
Dvě misky - stabilní	10 (+2) ³	10 (+1)
Dvě misky - pohyb	7 (+2)	3 + 3 ⁴
Tři misky - stabilní	1	-
Tři misky - pohyb	6 (+6)	2 + 2
Úlohy testující 6. stádium stálosti objektu		
Jednoduché neviditelné přemístění	8	1 + 3
Postupné neviditelné přemístění	3	-
Kontrolní úlohy		
Tři stejné misky - pohyb	1	-
Postupné neviditelné přemístění - 2x stejná miska	2	-
Tři misky - pohyb - pachová kontrola	1	-
Jednoduché neviditelné přemístění - misky s otvory	1	-
Tři misky - pohyb - brýle	1	-
Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky	3	-
Tři misky – pohyb (jiný experimentátor)	2	-
Jednoduché neviditelné přemístění (jiný experimentátor)	2	-
Jedn. nev. přemístění - bez zvednutí misky (jiný exp.)	1	-

³ Čísla v závorce značí sezení, která byla provedena mimo dobu testování konkrétní fáze úlohy. Většinou byla využívána pro zvýšení pozornosti opice v případě, že se na těžší variantu úlohy přestávala soustředit.

⁴ Více číselných údajů mimo závorku značí, že byla daná fáze experimentu opakována vícekrát ve dvou nezávislých sekvencích. Více viz text.

Na následujících stránkách jsou popsány jednotlivé fáze experimentu i s různými variacemi jejich provedení:

Úlohy testující 5. stádium stálosti objektu

- **Dvě misky – stabilní**

Při této úloze je odměna ukryta pod jeden ze dvou kalíšků (tmavý a světlý). S kalíšky se dále nemanipuluje.

- **Dvě misky – pohyb**

Odměna je ukryta pod jeden ze dvou kalíšků (tmavý a světlý). Kalíšky jsou následně promíchány (většinou jednou až dvakrát).

- **Tři misky – stabilní**

Odměna je ukryta pod jeden ze tří kalíšků (tmavý, světlý, malý černý), s kalíšky není dále manipulováno.

- **Tři misky – pohyb**

Odměna je ukryta pod jeden ze tří kalíšků (tmavý, světlý, malý černý), následně jsou všechny kalíšky promíchány.

Úlohy testující 6. stádium stálosti objektu

- **Jednoduché neviditelné přemístění**

Odměna je ukryta pod jeden ze tří kalíšků (tmavý, světlý, malý černý), následně je malý kalíšek ukryt pod jedním z velkých kalíšků.

1) Odměna je na začátku ukryta pod malý kalíšek, ten je vložen do jednoho z velkých kalíšků.

a. Odměna zůstává pod malým kalíškem, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je malý kalíšek.

b. Odměna je z malého kalíšku přesunuta pod jeden z velkých kalíšků, malý kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je ten velký kalíšek, pod který byla odměna přesunuta zpod malého.

2) Odměna je na začátku ukryta pod jedním z velkých kalíšků, následně je pod tento kalíšek podsunut malý kalíšek.

a. Odměna zůstává pod velkým kalíškem, malý kalíšek je opici ukázán jako prázdný. Správnou volbou je ten velký kalíšek, pod který byla odměna na začátku schována.

b. Odměna je z velkého kalíšku přesunuta pod malý, velký kalíšek je následně opici ukázán prázdný. Správnou volbou je malý kalíšek.

- **Postupné neviditelné přemístění**

Při této úloze je odměna ukryta pod jedním ze tří kalíšků (tmavý, světlý, malý černý), následně je malý kalíšek ukryt pod jedním z velkých kalíšků, a to dvakrát po sobě.

1) Odměna je na začátku ukryta pod malý kalíšek, ten je vložen do jednoho z velkých kalíšků.

a. Odměna zůstává pod malým kalíškem, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek. Odměna znovu zůstává pod malým kalíškem, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je malý kalíšek.

b. Odměna zůstává pod malým kalíškem, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek. Odměna se přesune pod velký kalíšek, malý kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je velký kalíšek, pod který byl malý kalíšek ukryt jako pod druhý.

c. Odměna se z malého kalíšku přesouvá pod jeden z velkých, malý kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek a jeden z nich je opici ukázán jako prázdný (nezáleží na tom, který z nich to je, prázdné jsou oba). Správnou volbou je velký kalíšek, pod který byl malý kalíšek ukryt první.

2) Odměna je na začátku ukryta pod jedním z velkých kalíšků, následně je pod tento kalíšek podsunut malý kalíšek.

a. Odměna zůstává pod prvním velkým kalíškem, malý kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek a jeden z nich je opici ukázán jako prázdný (nezáleží na tom, který z nich to je, prázdné jsou oba). Správnou volbou je velký kalíšek, pod který byla odměna ukryta na začátku.

b. Odměna se z velkého kalíšku přesouvá pod malý, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek. Odměna znovu zůstává pod malým kalíškem, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je malý kalíšek.

c. Odměna se z velkého kalíšku přesouvá pod malý, velký kalíšek je opici ukázán prázdný. Následně je malý kalíšek ukryt pod druhý velký kalíšek. Odměna se přesune pod velký kalíšek, malý kalíšek je opici ukázán prázdný. Správnou volbou je velký kalíšek, pod který byl malý kalíšek ukryt jako pod druhý.

Kontrolní úlohy

- **Postupné neviditelné přemístění - 2x stejná miska**

Princip úlohy je stejný jako v případě **Postupného neviditelného přemístění**, malý kalíšek je však ukryt dvakrát pod stejnou velkou miskou. V této kontrolní úloze zjišťujeme, zda se opice neřídí podle pravidla, že je odměna pod tím kalíškem, který jako jediný nebyl ukázán prázdný.

- **Tři misky - pohyb - pachová kontrola**

Odměna je ukryta pod jeden ze tří kalíšků stejně jako v úloze **Tři misky – pohyb**. Jednotlivé kalíšky jsou označeny pachem používané odměny, následně jsou všechny kalíšky promíchány. Kontrola má prokázat, zda se opice neřídí pachem odměny.

- **Jednoduché neviditelné přemístění - misky s otvory**

Princip úlohy je stejný jako v případě **Jednoduchého neviditelného přemístění**. Velké misky mají z jedné strany vyřezané otvory, dostatečně velké, aby se jimi dal malý kalíšek posunout dovnitř bez nutnosti nadzvednout velký kalíšek. Kontrola zjišťuje, zda opice při manipulaci s kalíšky není schopna zahlédnout pohyb odměny.

- **Tři misky - pohyb – brýle**

Odměna je ukryta pod jeden ze tří kalíšků stejně jako v úloze **Tři misky – pohyb**, následně jsou všechny kalíšky promíchány. Experimentátor má po dobu trvání úlohy na očích tmavé brýle. Kontrola má prokázat, zda se opice neřídí podle směru pohledu experimentátora.⁵

- **Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky**

Princip úlohy je stejný jako v případě **Jednoduchého neviditelného přemístění**. Opici však není ukázána prázdná zvednutá miska, nemá tedy k dispozici dostatek informací pro správné vyřešení úlohy při použití reprezentační strategie. Kontrola testuje, zda opice v úlohách na jednoduché neviditelné přemístění využívá strategii mentální reprezentace objektu, nebo zda se řídí jiným pravidlem, například nevědomými pohyby experimentátora.

⁵ Při práci se staršími jedinci měl experimentátor brýle v průběhu všech provedených sezení, tato kontrola u nich tedy nebyla provedena.

5.2 Výsledky

Chování opic bylo zaznamenáváno jednak přímo během experimentu, jednak bylo nahráváno na kameru k pozdější analýze. Jako parametr výkonu byla použita procentuální úspěšnost v jednotlivých sezeních (poměr správných odpovědí vůči celkovému počtu opakování v každém sezení). Tyto údaje jsou zaznamenány v Tabulkách 2 a 3 a také v Grafech 3 a 4. Výsledky jsou vyhodnocovány pro každou opici zvlášť, neboť se jejich výsledky výrazně liší.

Dante v experimentu prošel klasickou sérií úloh stejně jako dříve testovaní starší jedinci. Jeho úspěšnost značně kolísala, zřejmě také v závislosti na občasných změnách experimentátora, ale také vzhledem k dalším vlivům, jako je například rušení dominantním jedincem v průběhu jednotlivých sezení. Tréninková fáze, ve které byl Dante testován na schopnost viditelného přemístění, sestávala z 26 sezení. Tento údaj je téměř totožný s počtem tréninkových sezení u Attily, u kterého se jednalo o 25 sezení.

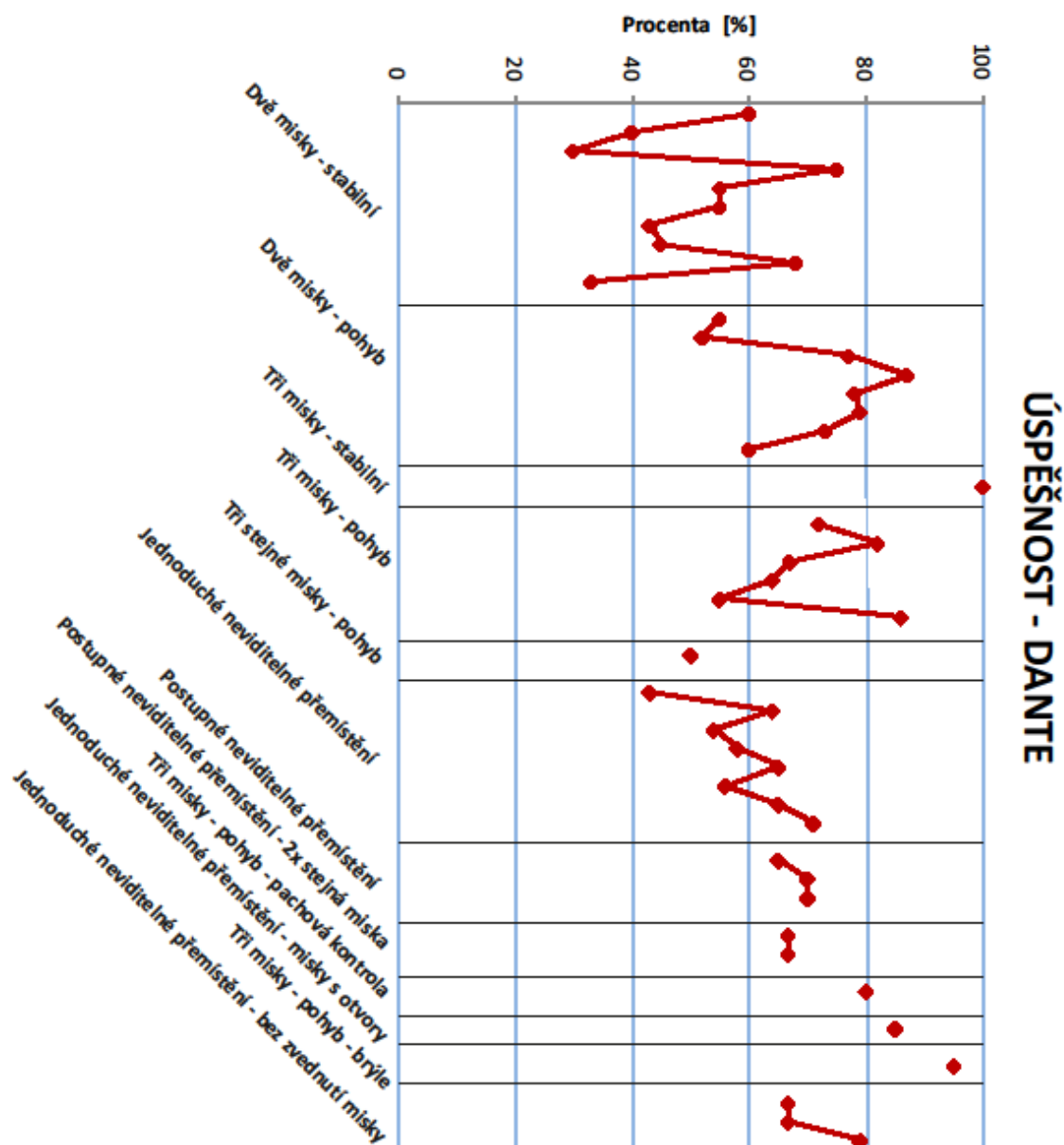
Vergilius, jak už jsem zmiňovala dříve, byl do experimentu zařazen jako kontrolní jedinec, u kterého jsme se před úlohami na neviditelné ukrytí snažili zařadit co nejmenší počet předchozích sezení. Tato zkrácená série u něj byla provedena dvakrát, což je znázorněno v grafech i tabulce. Tréninková fáze u něj při první sérii úloh sestávala pouze ze 13 sezení, ve druhé sérii se pak jednalo jen o 5 sezení. Tento zkrácený kontrolní postup však nestačil, aby si naivní opice dokázala osvojit metodiku experimentu. Poté, co jsme přešli z fáze Dvě misky – pohyb přímo na Jednoduché neviditelné ukrytí, ve kterém jsou využívány tři kalíšky a jes nimi složitě manipulováno, se ukázalo, že Vergilius při svých odpovědích ignoruje nově přidaný kalíšek, neboť jej zřejmě nemá s odměnou asociovaný. Vergilius dále často sklouzával k alternativním neefektivním strategiím, jako je například volba fixní pozice. Jindy naopak kalíšek v jedné určité pozici nevolil vůbec.

DANTE

Tabulka 2: Tabulka zobrazující úspěšnost Danteho v jednotlivých sezeních pro všechny fáze úlohy. Úspěšnost je uvedena v procentech a také jako poměr správných odpovědí vůči celkovému počtu opakování. Tečky označují opakování, která byla zařazena při testování v pozdějších fázích úloh. Tato opakování sloužila k udržení pozornosti testovaného jedince. V posledním sloupci je zaznamenáno střídání experimentátorů.

DANTE		
FÁZE	ÚSPĚŠNOST	EXPERIMENTÁTOR
Úlohy testující 5. stádium stálosti objektu		
Dvě misky - stabilní	60% (6/10)	Z
	40% (4/10)	Z
	30% (3/10)	Z
	75% (15/20)	Z
	55% (11/20)	Z
	55% (12/22)	K
	43% (6/14)	K
	45% (5/11)	Z
	68% (15/22)	K
	63% (5/8)•	K
	33% (10/30)	Z
	67% (4/6)•	K
Dvě misky - pohyb	55% (5/9)	K
	52% (13/25)	K
	77% (14/18)	K
	87% (27/31)	K
	78% (18/23)	K
	79% (23/29)	K
	73% (13/20)	Z
	80% (4/5)•	K
	60% (12/20)	Z
Tři misky - stabilní	100% (5/5)•	K
Tři misky - pohyb	72% (18/25)	K
	82% (23/28)	K
	67% (16/24)	K
	64% (9/14)	Z
	55% (10/18)	K
	86% (19/22)	K
	64% (9/14)•	K
	67% (6/9)•	K
	100% (5/5)•	K
	57% (4/7)•	K
100% (9/9)•	K	

	50% (2/4)•	K
Úlohy testující 6. stádium stálosti objektu		
Jednoduché neviditelné přemístění	43% (6/14)	K
	64% (16/25)	K
	54% (15/28)	K
	58% (11/19)	K
	65% (13/20)	K
	56% (13/23)	K
	65% (13/20)	K
	71% (15/21)	K
Postupné neviditelné přemístění	65% (13/20)	K
	70% (14/20)	K
	70% (15/20)	K
Postupné neviditelné přemístění - 2x stejná miska	66,7% (4/6)	K
Kontrolní úlohy		
Tři misky - pohyb - pachová kontrola	80% (16/20)	K
Jednoduché neviditelné přemístění - misky s otvory	85% (17/20)	K
Tři misky - pohyb - brýle	95% (19/20)	K
Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky	66,7%(14/21)	K
	66,7%(16/24)	K
	79% (19/24)	K
Tři misky - pohyb (jiný experimentátor)	100% (20/20)	P
	80% (16/20)	P
Jednoduché neviditelné přemístění (jiný experimentátor)	52% (11/21)	P
	31% (4/13)	P
Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky (jiný experimentátor)	43% (9/21)	P



Graf 3: Graf zobrazující úspěšnost Danteho v jednotlivých sezeních v průběhu celého experimentu.

Dante v průběhu experimentu reagoval s výraznými výkyvy. Ty byly způsobeny zejména rušením ze strany ostatních jedinců. Toto rušení nebylo možné odfiltrovat. I přes to, že Dante většinou úlohy řešil bez velkých problémů, občas se u něj objevila ztráta motivace. To je v Tabulce 2 patrné z různého počtu opakování proběhlého během jednoho sezení. Menší počet opakování byl zařazen právě v případě malé pozornosti testovaného jedince v rámci sezení.

U Danteho bylo vzhledem k propadům úspěšnosti obtížné určit jednotné kritérium pro postup do další fáze testování.

V tréninkové fázi *Dvě misky – stabilní* Danteho úspěšnost kolísala mezi 30% a 75%. Pohyboval se tedy mezi úspěšnostmi na úrovni náhody a naopak úspěšností signifikantně vysokou. Ve fázi *Dvě misky – pohyb* úspěšnost nikdy neklesla pod 52%, většinou ale dosahovala výrazně vyšších hodnot. Ve fázi *Tři misky – stabilní* byla Danteho úspěšnost 100%.

V poslední fázi úloh na 5. stádium, tzn. při úlohách *Tři misky – pohyb* dosáhl Dante signifikantně vysoké úspěšnosti. V posledním sezení dosáhl úspěšnosti 86%, tato hodnota se významně liší od situace, kdy by mezi třemi miskami volil náhodně (Fisherův exaktní test, $p < 0005$).

Při přechodu z úlohy *Tři misky – pohyb* na úlohu *Jednoduché neviditelné ukrytí* došlo u Danteho k signifikantnímu poklesu úspěšnosti na 43% (Chi^2 ($p = 0,0456$)). Mezi prvním a posledním sezením *Jednoduchého neviditelného přemístění* se úspěšnost signifikantně nezměnila (Fisherův exaktní test, $p = 0,3040$).

Při kontrolní úloze, ve které měl experimentátor nasazené brýle, aby neovlivňoval volbu opice svým pohledem, nedošlo k signifikantnímu poklesu, výsledky byly totožné jako v úloze *Tři misky – pohyb* (Fisherův exaktní test, $p = 1$). Nelišily se ani výsledky mezi kontrolou, která zjišťovala, zda se opice neřídí pachem odměny, a úlohou *Tři misky pohyb* (Fisherův exaktní test, $p = 1$).

Mezi posledním sezením *Jednoduchého neviditelného přemístění* (71%) a prvním sezením *Postupného neviditelného přemístění* se úspěšnost signifikantně nezměnila (Fisherův exaktní test, $p = 0,7442$).

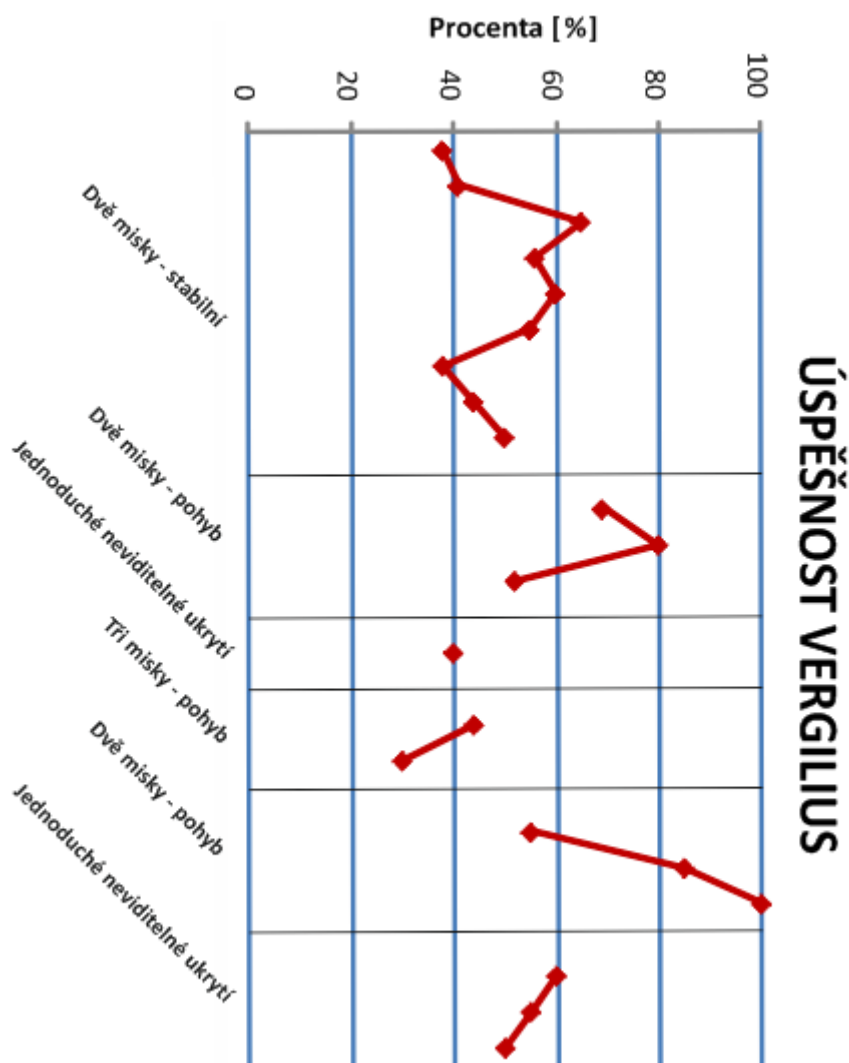
Úspěšnost se však nelišila ani mezi posledním sezením *Jednoduchého neviditelného ukrytí* a *Jednoduchým neviditelným přemístěním - bez zvednutí misky*, při kterém by při v případě, že opice využívá strategii mentální reprezentace mělo dojít k poklesu (Fisherův exaktní test, $p = 1$).

Vzhledem k těmto okolnostem jsme některá sezení zopakovali s novým experimentátorem. V úlohách *Tři misky – pohyb* byla Danteho úspěšnost oproti náhodě signifikantně vysoká (Chi^2 ($p = 0,000$)). V úlohách *Jednoduché neviditelné ukrytí* jeho úspěšnost s novým experimentátorem klesla na 52 a 31%. V kontrole *Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky* byla jeho úspěšnost s novým experimentátorem 43%.

VERGILIUS

Tabulka 3: Tabulka zobrazující úspěšnost Vergilia v jednotlivých sezeních pro všechny fáze úlohy. Úspěšnost je uvedena v procentech a také jako poměr správných odpovědí vůči celkovému počtu opakování. Tečky označují opakování, která byla zařazena při testování v pozdějších fázích úloh. Tato opakování sloužila k udržení pozornosti testovaného jedince. V posledním sloupci je zaznamenané střídání experimentátorů.

VERGILIUS		
FÁZE	ÚSPĚŠNOST	EXPERIMENTÁTOR
Úlohy testující 5. stádium stálosti objektu		
Dvě misky - stabilní	38% (6/16)	Z
	41% (9/22)	Z
	65% (13/20)	Z
	56% (10/18)	M
	60% (6/10)	Z
	55% (11/20)	Z
	55% (11/20)	Z
	38% (3/8)	K
	44% (8/18)	K
	50% (7/14)	K
40% (2/5)•	K	
Dvě misky - pohyb	69% (9/13)	K
	80% (4/5)	K
	52% (11/21)	Z
Úlohy testující 6. stádium stálosti objektu		
Jednoduché neviditelné přemístění	40% (4/10)	K
Úlohy testující 5. stádium stálosti objektu		
Tři misky - pohyb	44% (7/16)	K
	30% (6/20)	K
Dvě misky - pohyb	55% (11/20)	K
	85% (17/20)	K
	100% (10/10)	K
Úlohy testující 6. stádium stálosti objektu		
Jednoduché neviditelné přemístění	60% (9/15)	K
	55% (11/20)	K
	50% (10/20)	K



Graf 4: Graf zobrazující úspěšnost Vergilia v jednotlivých sezeních v průběhu celého experimentu.

Vergilius byl vybrán pro účely kontroly, která zjišťovala, nakolik nezbytné jsou v úlohách na stálost objektu tréninkové fáze. Na rozdíl od ostatních opic jsme u něj k úlohám na 6. stádium přešli přímo po absolvování fáze *Dvě misky – pohyb*.

Vergilius v průběhu první série nevykazoval přílišnou úspěšnost ani v úlohách na 5. stádium stálosti objektu. V následujícím krátkém sezení testujícím *Jednoduché neviditelné přemístění* nebyl k experimentu příliš motivován a jeho úspěšnost byla nízká, téměř na úrovni náhody.

Ve druhé sérii jsme se proto rozhodli nejprve zařadit dvě sezení fáze *Tři misky – pohyb*. V těchto sezeních Vergilius také nedosáhl přesvědčivých výsledků, což bude podrobněji rozepsáno v diskuzi. V následující jednodušší úloze *Dvě misky – pohyb* dosáhla jeho úspěšnost při třetím sezení 100%. Proto jsme se pokusili znovu otestovat *Jednoduché*

neviditelné přemístění, ve kterém však Vergilius ani tentokrát nedosahoval signifikantně vysoké úspěšnosti.

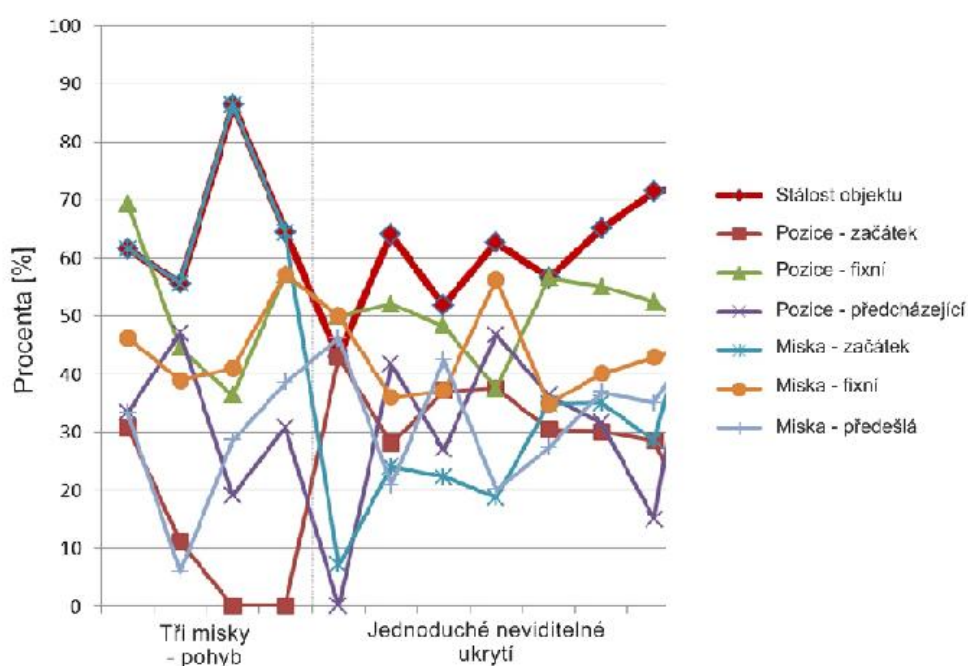
Při prvním sezení testujícím 6. stádium stálosti objektu byla Vergiliova úspěšnost pouhých 40%, tato úspěšnost se signifikantně nelišila od situace, kdy by volil náhodně (Fisherův exaktní test, $p = 1$). Ani v druhé sérii se při prvním sezení v úloze *Jednoduché neviditelné přemístění* úspěšnost příliš nezvýšila, dosáhla 60% (Fisherův exaktní test, $p = 0,2723$, vůči náhodě). Tento výsledek se jeví poměrně odlišný od toho, kdy by opice mezi třemi miskami volila náhodně, jedná se však spíše o náhodný výkyv, neboť v dalších sezeních úspěšnost opět klesala.

- **Zastoupení alternativních strategií**

Abychom mohli porovnat, zda opice k řešení úloh na stálost objektu skutečně využívají strategie mentální reprezentace, vytvořili jsme grafy, které porovnávají úspěšnost opic v některých vybraných sezeních s jednoduchými asociačními strategiemi, např. volit stále stejnou misku. Strategie stálost objektu ukazuje zároveň reálnou úspěšnost testovaného jedince, ostatní strategie ukazují pravděpodobnost, s jakou se subjekt řídil podle nich.

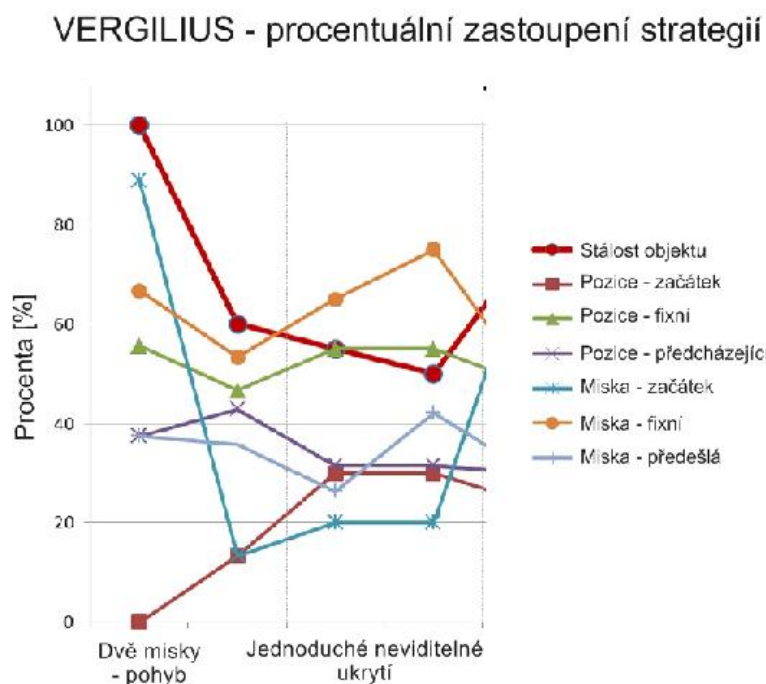
V Grafech 5 a 6 jsou vyznačeny tyto alternativní strategie: *Pozice – začátek* – volba pozice, ve které byla odměna před manipulací s kalíšky, *Pozice – fixní* – volba jedné pozice, *Pozice – předcházející* – volba pozice, kde byla odměna při předcházející expezi. Stejně strategie jsou vyznačeny i pro misky.

DANTE - procentuální zastoupení strategií



Graf 5: Procentuální zastoupení alternativních strategií v rámci některých sezení u Danteho.

Z Grafu 5 je patrné, že ve fázi *Tři misky – pohyb* je u Danteho ve většině sezení nejvýhodnější strategie stálost objektu. Tato strategie splývá se strategií *Miska – začátek*, neboť odměna se mezi kalíšky nijak nepřesouvala a zůstávala tak vždy pod kalíškem, pod který byla na začátku ukryta. Ve fázi *Jednoduché neviditelné ukrytí* se jeví, že opice používala strategii mentální reprezentace, nicméně, jak ukázalo kontrolní sezení, opice zřejmě využívala jinou jednoduchou asociační strategii, kterou v grafu nebylo možné zohlednit, protože mimetizuje strategii mentální reprezentace, což bude diskutováno později.



Graf 6: Procentuální zastoupení alternativních strategií v rámci některých sezení u Vergilia.

Z Grafu 6 je patrné, že Vergilius za pomoci stálosti objektu dokáže řešit úlohu *Dvě misky – pohyb*. V následující fázi testování 6. stádia stálosti objektu (*Jednoduché neviditelné přemístění*) Vergilius sklouzl k využití strategie, při které volil jen jeden z kalíšků.

Výsledky ukazují, že obě opice dokáží řešit alespoň některou z úloh testujících 5. stádium stálosti objektu. Výsledky ukazují, že Vergilius neřešil úlohu neviditelného přemístění, a náš experimentální design tedy u něj neprokázal nejvyšší stádium stálosti objektu a reprezentační strategii. U Danteho jsou výsledky poněkud hůře interpretovatelné a budou diskutovány dále v textu.

5.3 Diskuze

V první části práce jsem se zaměřila na otázku, jak rozvinutou schopnost stálosti objektu mají naivní jedinci druhu makak rhesus. V dosavadní literatuře se výsledky různí. První provedená práce Wise et al. (1974) u makaků potvrdila existenci 6. stádia, což by znamenalo, že makaci mají stálost objektu rozvinutou na stejné úrovni jako lidoopi a lidé. Autoři následujících prací ale přišli s kritikou metodiky experimentu, která byla navržena tak, že opicím umožňovala řídit se jednodušší alternativní strategií (Natale et al., 1986, Schino et al., 1990). V žádné z následujících prací, které k testování stálosti objektu u makaků přistupovaly klasickým způsobem za využití modifikovaných Piagetových úloh, se již 6. stádium prokázat nepodařilo. Nemusí to však znamenat, že makaci 6. stádiem nemohou disponovat, nýbrž pouze to, že se je zatím nepodařilo prokázat. Všichni autoři se shodují, že makaci rozhodně dosahují 5. stádia stálosti objektu (Natale et al., 1986, Shino et al., 1990, de Blois a Novak, 1994).

Jiným autorům se s využitím zcela rozdílných metod používajících počítačepodařilo prokázat, že opice za určitých okolností mohou chápat princip neviditelného přemístění objektu, tedy že 6. stádiem stálosti objektu disponují (Filion et al., 1996, Churchland et al., 2003). Podle Blois et al. (1998) je rozdíl mezi původními modifikovanými Piagetovými úlohami a moderními počítačovými testy mezi tím, že v počítačových úlohách je opice často sama hybatelem věcí, na řešení se podílí vědomě. Úlohy navíc probíhají v reálném čase, testovaný jedinec si tedy manipulaci s objekty nemusí vybavovat retrospektivně, nýbrž situaci řeší okamžitě. Právě nutnost zpětně rekonstruovat pohyb objektů může být pro makaky překážkou, kvůli které při využití původního designu experimentů selhávají.

Právě z důvodu těchto dosavadních nejasností jsme se i my rozhodli stálost objektu u makaků testovat. K dispozici jsme měli celkem čtyři jedince, z nichž dva testoval v rámci své diplomové práce Michal Gálik (2014) a dva jsem testovala já. V této práci se primárně zabývám daty získanými od mnou testovaných jedinců, zde v diskuzi ale budu výsledky všech čtyř opic porovnávat, neboť naše data jsou cenná zejména tehdy, je-li na ně nahlíženo jako na jeden celek.

Ve svém experimentu jsem testovala schopnost stálosti objektu u dvou mladých, naivních jedinců druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*), kteří nikdy nebyli součástí žádného jiného kognitivního experimentu.

V první fázi experimentu jsme oba jedince testovali na přítomnost 5. stádia stálosti objektu. Vergilius v prvních sezeních neměl vysokou úspěšnost, v průběhu experimentu se však jeho úspěšnost v některých úlohách na 5. stádium zvýšila. Vergilius tedy tuto úlohu na

začátku experimentu neuměl řešit, což ale nemusí znamenat, že 5. stádiem stálosti objektu nedisponuje. Problémem mohla být např. manipulace s objekty nebo dostatek pozornosti, nikoliv nezbytně nedostatečně rozvinutá schopnost stálosti objektu. Dante v prvním sezení testujícím 5. stádium (*Dvě misky – stabilní*) neprokázal schopnost řešit tuto úlohu nad hranicí náhody. V následujících sezeních jeho úspěšnost zřetelně kolísala, to však mohlo být způsobeno jeho menší soustředěností, neboť ostatní opice experiment často narušovaly vzájemnými agresivními projevy. Dante si také musel přivyknout na experiment samotný, neboť na rozdíl od starších opic neměl žádné dřívější zkušenosti s jakoukoli formou testování. Při přechodu mezi jednotlivými úlohami v rámci 5. stádia stálosti objektu u Danteho nedocházelo k výrazným poklesům úspěšnosti, nové úlohy tedy zvládal řešit bez nutnosti jejich následného výrazného učení. Naopak u Vergilia v průběhu experimentu během pátého stádia k učení docházelo, Dante prokázal v průběhu experimentu vysokou výkonnost při řešení úloh pátého stupně stálosti objektu, a to i s novým experimentátorem. To ukazuje na to, že má rozvinuté páté stádium stálosti objektu a nepoužívá alternativní strategii „sledování experimentátora“.

Po zvládnutí úloh testujících 5. stádium jsme u obou jedinců přešli na úlohy sledující 6. stádium stálosti objektu.

U Danteho situace nebyla na první pohled nepříliš jasná. Přestože v některých sezeních testujících neviditelné přemístění dosahoval vysoké úspěšnosti, tuto vysokou úspěšnost nevykazoval hned od prvního sezení, ve kterém volil náhodně. Jeho úspěšnost v úloze dále rostla, což jsme zprvu přičítali vlivu učení. Následně jsme však provedli kontrolní sezení *Jednoduché neviditelné přemístění - bez zvednutí misky*. Při této kontrole neměl testovaný jedinec k dispozici informaci o tom, který ze splynutých kalíšků zůstal prázdný, nemohl se tedy řídit strategií mentální reprezentace. V této úloze je teoreticky možné dosáhnout úspěšnosti maximálně 50%, pokud opice volí vždy jeden z kalíšků, které během úlohy „splynuly“ a byly vloženy jeden do druhého. Tímto pravidlem se při této kontrole řídil Attila, jeden ze starších testovaných jedinců, u kterého výkonnost v kontrolním sezení signifikantně poklesla.. Dante však v této kontrole dosahoval stejných výsledků, jako v úloze na neviditelné přemístění (*Jednoduché neviditelné ukrytí*), jeho úspěšnost převyšovala zmíněných 50%, ovšem nikoli statisticky signifikantně. Je zřejmé, že se v kontrole neřídí strategií mentální reprezentace, která zde není použitelná. Zjevně však zvolil jinou, alespoň částečně efektivní strategii. Teoreticky mohl, stejně jako Attila, volit jeden ze dvou splynutých kalíšků, nebo používat ještě jinou alternativní strategii, např. používat jako vodítko některé neuvědomělé signály od experimentátora.

Abychom ověřili, že se Dante neřídí alternativní strategií i v případě úloh na neviditelné přemístění a dřívějších úloh na 5. stádium, zopakovali jsme poslední úlohu na 5. stádium, úlohu na 6. stádium i tuto kontrolu s novým experimentátorem. V úlohách na 5. stádium dosahoval Dante i s novým experimentátorem vysoké úspěšnosti. V této úloze tedy zřejmě ještě alternativní strategii nevyužíval, neboť úlohu dokázal vyřešit využitím stálosti objektu. V úloze na *Jednoduché neviditelné ukrytí* a v kontrolní úloze úspěšnost klesla na hranici náhody. Ukázalo se tak, že Dante tyto úlohy neřeší za využití mentální reprezentace. Je možné, že alternativní strategii „čtení“ experimentátora si osvojil proto, že nedokázal použít „reprezentační strategii“ v úloze neviditelného přemístění. Jinou možností může být to, že pro něj bylo „sledování experimentátora“ jednodušší a tato alternativní strategie potom určitým způsobem „inhibovala“ osvojení si reprezentační strategie, protože to jednoduše nebylo nutné. Prvnímu výkladu by nasvědčoval rozdíl mezi Attilou, u kterého nedošlo k poklesu výkonnosti mezi úlohami pátého a šestého stádia (a který tedy zjevně disponoval reprezentační strategií v předchozích fázích), a Dantem, který se zjevně řešení šesté úlohy učil až přímo v průběhu tréninku s úlohami šestého stádia. Řešení, které si však osvojil, bylo zjevně jiné, než vytvoření mentální reprezentace skrytého objektu a manipulace s touto reprezentací. Tyto výsledky ovšem ukazují, že situaci v určité fázi tréninku, není zřejmé, zda by reprezentační strategie nedosáhl např. při jiném kognitivním tréninku – například při častém střídání experimentátorů, což by mu zabránilo úspěšně analyzovat jejich chování

Předchozí odstavce demonstrují nutnost zařazovat při testování stálosti objektu kontrolní úlohy. Bez námi provedené kontroly bez zvednutí prázdného kalíšku bychom vzniklý problém nebyli schopni identifikovat a mohlo by tak dojít k chybné interpretaci dat.

Vzhledem k dřívějším častým výtkám vůči nedostatku kontrolních sezení v předchozích studiích jsme se snažili tomuto problému vyvarovat a do experimentu jsme zařadili i kontrolní úlohy na 5. stádium. Kontrolní úlohy při testování 5. stádia prokázaly, že Dante k řešení problému nevyužívá žádné vnější signály, jako je například pach odměny či pohled experimentátora.

Vergilius byl na začátku experimentu zvolen jako kontrolní subjekt, u kterého jsme zjišťovali, jaký vliv bude mít maximálně zkrácená tréninková fáze s vynechanými úlohami z 5. stádia na jeho schopnost řešit neviditelné přemístění objektu. Tento problém se u žádného jiného jedince nevyskytnul, neboť u nich byl třetí kalíšek přidán ještě během jednodušších úloh na 5. stádium stálosti objektu. V případě Vergilia však při přechodu z úlohy se dvěma miskami rovnou na neviditelné přemístění zřejmě došlo k nakumulování mnoha změn najednou a opice se s nimi nemusela dokázat. Výsledkem bylo, že Vergilius v následujících sezeních novou misku nevolil vůbec a navíc se začal vyhýbat i volbě jedné z pozic. Tato

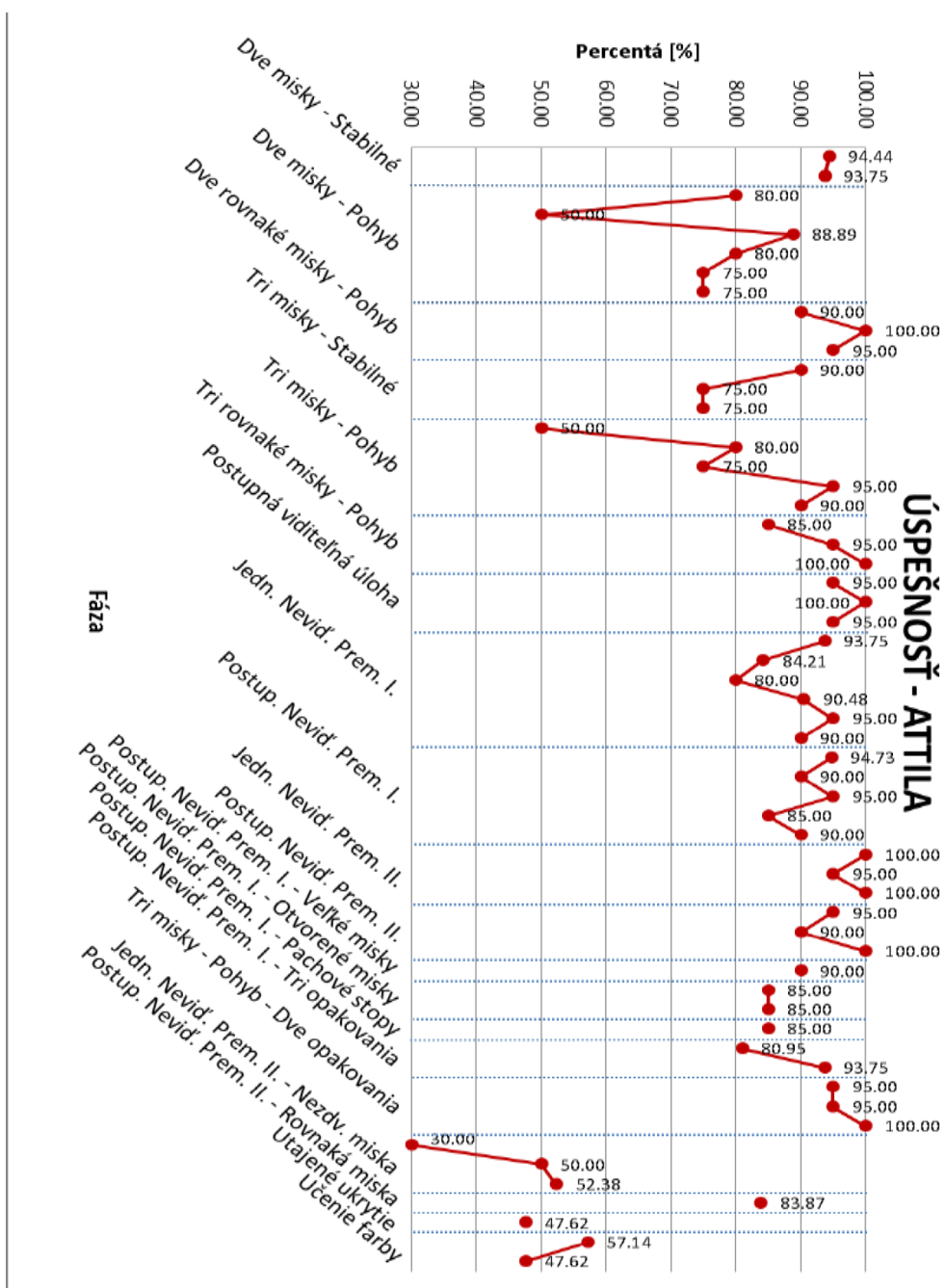
strategie u něj přetrvala do konce experimentu. Je možné, že starším a kognitivně zkušenějším jedincům by takováto náhlá velká změna problém nedělala, zdá se však, že je lepší k novým úlohám přecházet po menších krocích, aby se takovýmto problémům předcházelo. Vergiliovy výsledky tedy ukazují, že minimálně u kognitivně netrénovaných makaků není možné dosáhnout vysoké úrovně v úlohách na 6. stádium stálosti objektu bez předchozího tréninku při jednodušších úlohách.

Po shrnutí našich výsledků můžeme tvrdit, že jedna ze dvou testovaných opic (Dante) disponuje 5. stádiem schopnosti stálosti objektu bez nutnosti ji na tuto schopnost natrénovat. Při úlohách na 5. stádium se Dante řídil stálostí objektu. Druhý jedinec se po krátkém tréninku naučil v omezené míře řešit jednodušší úlohy 5. stádia, nezvládal je však řešit při první expozici. Námítka, že se zvířata určité stádium této schopnosti naučila tréninkem, je v některých předchozích pracích zmiňována (např. Fedor et al., 2008), proto jsme se na tento fakt u námi testovaných subjektů zaměřili a sledovali jsme úspěšnost v prvním sezení nově zařazovaných úloh. Po řadě kontrolních sezení dále ukazujeme, že experiment u námi testovaných naivních opic neprokázal 6. stádium stálosti objektu a že je na tuto úroveň nebylo možno natrénovat, aniž by se při řešení neuchylovali k jiným alternativním strategiím. K alternativním strategiím se však opice dle mého názoru přiklánějí až v momentě, kdy jsou pro ně úlohy příliš mentálně náročné. Do té doby úlohy řeší s využitím stálosti objektu. Také je však možné, že opice začnou náповědu od experimentátora využívat okamžitě, jakmile ji objeví (v tomto případě při *Jednoduchém neviditelném přemístění*).

Pokud srovnáme získané výsledky z výsledky dříve testovaných starších jedinců (Gálik, 2014), zjistíme zde výrazné rozdíly v úspěšnosti i ve využití alternativních strategií. Na rozdíl od mou testovaných subjektů se u jedné ze dvou starších opic podařilo prokázat přítomnost 6. stádia schopnosti stálosti objektu bez výrazných pochyb, u druhého jedince se pak dá schopnost 6. stádia také předpokládat, nicméně výsledky již nejsou tak jednoznačné.

Graf na další straně umožňuje lepší srovnání výsledků získaných od různých opic. Na grafu je vidět, že Attila, u kterého je prokázána schopnost 6. stádia stálosti objektu si ve většině sezení udržoval výrazně vyšší úspěšnost než obě mladší opice. Při přechodu z úloh 5. stádia na úlohy 6. stádia u něj nedošlo k poklesu úspěšnosti. To nám spolu s analýzou alternativních strategií a výsledky mnoha kontrolních sezení umožnilo předpokládat, že tento subjekt opravdu řeší neviditelné přemístění objektu za využití mentální reprezentace objektu.

Graf 7: Úspěšnost Attily ve všech testovaných fázích (převzato z Gálik, 2014).



Na základě srovnání všech testovaných jedinců tedy předpokládáme, že makak rhesus má kognitivní kapacitu pro zvládnutí 6. stádia stálosti objektu. Ne u všech testovaných opic se však tato schopnost projevila. Jedním z možných vysvětlení může být, že schopnost stálosti objektu v nejvyšším stádiu nemusí být vlastní všem příslušníkům tohoto druhu, je možné, že se mezi opicemi vyskytují různé kognitivně zdatní jedinci. Podobné výsledky ostatně můžeme

pozorovat i u jiných studií, ve kterých bylo 6. stádium také prokázáno pouze u některých jedinců (Schino, 1990, Call a Tomasello, 1996, Fedor, 2008, Mendes a Huber, 2004).

Dalším vysvětlením rozdílných výsledků může být různé stáří testovaných jedinců. Tento fakt ve své práci jako důvod k rozdílným výsledkům diskutuje Schino et al. (1990). Zatímco Attilovi a Puckovi bylo v době testování devět až deset let, Vergilius s Dantem byli výrazně mladší (čtyři až pět let). Samci u druhu makak rhesus dospívají mezi třetím a čtvrtým rokem života (Mann et al., 1998), mnou testovaní jedinci tedy byli na přelomu puberty a rané dospělosti.

Po zvážení všech variant se však přikláníme spíše k názoru, že za výrazné rozdíly ve výsledcích všech čtyř jedinců je zodpovědný předchozí kognitivní trénink obou starších zvířat. Attila s Puckem byli před testováním stálosti objektu delší dobu využíváni v experimentech na prostorovou kognici, což sice nesouvisí přímo s námi testovaným problémem, nicméně u nich tyto dřívější procedury iniciovaly rozvoj kognitivních schopností, které ovlivnily i stálost objektu.

Předpokládáme, že schopnost řešit neviditelné přemístění se projeví po dostatečně intenzivním kognitivním tréninku - vzhledem k metodice experimentu nemůžeme s jistotou tvrdit, že by makakové zvládli vyřešit úlohy na neviditelné přemístění i bez předchozích fází na 5. stádium.

6 Preference nových objektů

6.1 Metodika

6.1.1 Testované subjekty

Ve druhém experimentu byli testováni již dříve zmínění mladší naivní samci, Dante s Vergiliem (pro jejich charakteristiku viz Metodiku z kapitoly Stálost objektu. Kromě těchto jedinců byly v experimentu využity i obě starší opice, Attila s Puckem. Starším samcům bylo v době provádění experimentu 10 - 11 let, mladším samcům 4 – 5 let.

Attila s Puckem byli před započítím tohoto experimentu dlouhodobě využíváni pro testování prostorové kognice, zejména pak úloh zabývajících se mentální rotací. Opice byly zvyklé manipulovat s různými objekty, například s odpověďovým panelem, na kterém prováděly volbu sáhnutím do některého z vyřezaných otvorů. V dalších úlohách se naučily odpovídat také za pomoci dotykové obrazovky. Proto pro ně nebyl problém osvojit si princip úloh zjišťujících schopnost stálosti objektu, ale ani této. V době testování preference nových objektů již uměly s kališky bez větších problémů manipulovat i obě mladší opice.

Na rozdíl od mladších jedinců byla u Attily s Puckem už dlouho před započítím experimentu ustanovena přísná hierarchie. Attila je ze všech čtyř opic nejdominantnější, je mu podřízen nejen Puck, se kterým sdílí stejnou klec, ale teoreticky také oba mladší jedinci, přestože spolu nejsou v přímém kontaktu. Attila si svou pozici dominantního samce žárlivě brání a nesnese jakékoli narušení „řádu“. Pokud opice dostávají odměnu, Attila ji vždy musí získat jako první a následně je odměněn také za to, že „dovolí“, aby odměnu dostal i Puck a oba mladí samci. Přesto je často těžké motivovat Pucka, aby potravu přijal, zvláště, jedná-li se o hodnotnější potravu. Tento fakt jsme museli zohlednit i v průběhu experimentu.

Puck je oproti Attilovi mírný a bojácný, má však velkou chuť pracovat, neboť pro něj experiment představuje vhodný způsob, jak se dostat k odměně. Vzhledem ke strachu z Attily bývá ale občas problém Pucka přimět, aby se experimentu zúčastnil. Také Vergilius velmi často odmítá pracovat, proto musel být z některých částí experimentu vynechán.

Experiment byl prováděn ve stejných prostorách a za stejných podmínek, které byly popsány v „Metodice“ kapitoly „Stálost objektu“. Pokud byly v jeden den testovány všechny čtyři subjekty, pak v pořadí Attila, Puck a následně mladší opice bez pevně daného pořadí.

6.1.2 Aparatura

Pro testování preference nových objektů jsme využili aparaturu popsanou v Metodice předešlé kapitoly. Pro testování obou dvojic byly vyrobeny dvě různé aparatury tak, aby byly

použitelné na konkrétních místech klecí, kde byl experiment prováděn. Stejně jako u úloh na stálost objektu jsme i zde používali cyklistický zvonek k signalizaci provedené volby.

Jako objekty jsme v experimentu zvolili různě upravené kalíšky z předchozích pokusů (průměr 8 cm) a dále také upravené papírové tuby (viz Obrázek 8).

Odměna ukryvaná pod kalíšky odpovídala odměnám využívaným v úlohách testujících schopnost stálosti objektu, tzn. například kousky ovoce, zeleniny, rozinky a oříšky. I v tomto experimentu byly pro zvýšení motivace zařazovány i preferovanější odměny, například sušené ovoce (datle, brusinky), lentilky, nebo želatinové bonbóny. Vzhledem k metodice úlohy jsme odměny připravovali jako dvojice se stejnými parametry (odpovídající velikost a tvar).

Stejně jako při testování stálosti objektu byl i zde průběh experimentu nahráván na kameru, abychom jej mohli později vyhodnotit. Volby opic jsme zaznamenávali také do předem předtištěných tabulek s přesně daným znáhodněným rozložením objektů pro konkrétní sezení.

Obrázek 8: Fotografická dokumentace objektů využitých pro experiment preference nových objektů (autor: RNDr. et PhDr. Tereza Nekovářová, PhD.)



Objekt č. 1



Objekt č. 2



Objekt č. 3



Objekt č. 4



Objekt č. 5



Objekt č. 6



Objekt č. 7



Objekt č. 8



Objekt č. 9



Objekt č. 10



Objekt č. 11



Objekt č. 12



Objekt č. 13



Objekt č. 14

Objekty využité pro testování preference nových objektů

Objekt č. 1: Původní kalíšek (květináč o průměru 8 cm), který byl používán v experimentech na stálost objektu. Tento objekt byl již před začátkem experimentu pro opice zcela familiární.

Objekt č. 2: Květináč polepený aluminiovou fólií.

Objekt č. 3: Papírová tuba (rolička) polepená vínovou látkou.

- Objekt č. 4: Papírová krabička s průstříhy, uvnitř vlepená papírová rolička.
- Objekt č. 5: Papírová tuba obalená větším množstvím plastové potravinové fólie.
- Objekt č. 6: Gumová rukavice nasazená na papírové roličce.
- Objekt č. 7: Papírová tuba s plasticky naaranžovanou gázou.
- Objekt č. 8: Květináč polepený novinovým papírem.
- Objekt č. 9: Papírová rolička polepená barevnými výstřížky z časopisů.
- Objekt č. 10: Papírová rolička polepená vínovou látkou a bublinkovou fólií.
- Objekt č. 11: Papírová tuba polepená částí modré gumové rukavice.
- Objekt č. 12: Papírová tuba s plastickým vzorem vytvořeným z plastové vnitřní části krabice od bonboniéry.
- Objekt č. 13: Květináč omotaný sisalovým provazem.
- Objekt č. 14: Květináč polepený barevným alobalem. (Tento objekt nebyl při experimentu využit u všech opic).

6.1.3 Behaviorální procedura

Testování opic na preferenci nových objektů jsme prováděli v období od ledna 2014 do srpna 2014. Pokud to okolnosti dovozovaly, snažili jsme se vždy testovat všechny čtyři jedince. V některých případech to ale vzhledem k chování opic nebylo možné. Experiment byl rozdělen do dvou částí. V první z nich jsme všechny opice testovali na preferenci objektů v přesně daném pořadí. V této části experimentu jsme sledovali zejména přítomnost neofobní a neofilní reakce a dále také konzistenci voleb jednotlivých opic v rámci jednotlivých sezení. Ve druhé části experimentu bylo pořadí, v jakém byly objekty opicím předkládány, obráceno. Tento krok byl zařazen z důvodu zjištění případných preferencí pro konkrétní objekty, nikoli pro objekty nové či staré.

Testování jsme prováděli za využití stejné aparatury jako v experimentu na stálost objektu na vhodném místě v jedné z klecí. V době testování Attily zůstával Puck přítomen ve stejné kleci, neboť z jeho strany nedocházelo k sebemenšímu narušování experimentu. Ostatní opice byly během testování v kleci samy, aby nedocházelo k narušování experimentu. Stejně jako v předchozí úloze byly i při testování preference nových objektů v místnosti, kde docházelo k testování, přítomny všechny opice. Toto uspořádání není pro průběh experimentů příliš šťastné, v současné době však nemáme možnost lepšího řešení. V průběhu testování byla na vnější straně klece umístěna experimentální aparatura na takovém místě, ze kterého mohly opice bez obtíží manipulovat s objekty, aniž by jim to způsobovalo jakýkoli

diskomfort. Před začátkem sezení bylo i v této úloze vždy nejprve nutné upoutat pozornost testované opice a vyčkat, dokud se neusadí na určeném místě.

V průběhu experimentu bylo každé opici postupně v různém časovém období (podle míry spolupráce daného jedince) předloženo dvanáct dvojic objektů ve dvou sériích po šesti.⁶ Při každé ze dvou sérií s opicemi pracoval jiný experimentátor, abychom mohli ověřit, jaký vliv bude mít na reakci opic změna podmínek. Jedno sezení se vždy skládalo z dvanácti opakování. Pokud sezení nenásledovala bezprostředně po sobě, předložili jsme opicím nejprve dvakrát po sobě předcházející dvojici objektů, aby si je opice připomněly. Během jednoho dne jsme s jednou opicí nikdy neprovedli více než dvě sezení. Během sezení měl vždy jeden objekt v roli familiárního předmětu, druhý byl pro opici zcela nový. V následujícím sezení se nový objekt z předcházejícího sezení stal objektem familiárním. Každou sérii po šesti sezeních vždy zahajoval objekt, se kterým byly opice seznámeny již v úlohách na stálost objektu. Objekty byly v rámci sezení náhodně prostřídány v obou pozicích (levá, pravá), což bylo zajištěno předem připravenými archy s pevně daným pořadím objektů.

Na začátku každé expozice (jedno opakování) jsme opicím ukázali dva kousky identické odměny. Tu jsme ukryli pod oběma objekty (kalíšky) a pro lepší udržení pozornosti opice jsme s objekty zmanipulovali a několikrát změnili jejich pozice. V tomto experimentu nebyla takováto manipulace s objekty vysloveně nutná, v testovacím sezení s Attilou se však ukázala být vhodným prostředkem pro zvýšení pozornosti opic. Následně jsme oba objekty přisunuly k okraji aparatury tak, aby na ně opice dosáhla a mohla provést volbu. Opice byly z předchozích experimentů zvyklé provést vždy jen jednu volbu. Stejně jako při testování stálosti objektu jsme i do této úlohy zařadili zvukový signál, který značil, že opice provedla volbu. Zvukový signál měl i zde formu zazvonění na cyklistický zvonek. Poté, co opice provedla volbu, jsme urychleně odstranili zbylý objekt z jejího dosahu, neboť opice si byly velmi dobře vědomy faktu, že se odměna nachází i pod druhým objektem. I přes naši bleskovou reakci se opicím občas podařilo otočit či shodit oba objekty a získaly tak oba kousky odměny.

Po ukončení obou dvou sérií jsme po pauze s opicemi celý experiment se stejnými objekty zopakovali, tentokrát však v opačném pořadí. Chtěli jsme tím ověřit konzistenci voleb a preferenci opic pro jednotlivé objekty. Podobně jako v první části experimentu se i zde vystřídali dva experimentátoři.

⁶ V případě Pucka 13 dvojic.

Před provedením této série byl jeden z objektů nenávratně zničen a nebylo jej možné nahradit. Jednalo se o objekt č. 14, který byl v první fázi experimentu využit u Attily místo objektu č. 2, neboť ten byl u něj využit při testovacím sezení. Objekt č. 14 byl využit také u Pucka, kde byl zařazen navíc za objekt č. 2. Objekt č. 14 jsme tedy z této fáze experimentu vyřadili, u Attily jsme místo něj využili objekt č. 2 a u Pucka nahrazen nebyl, čímž se u něj počet sezení srovnal s ostatními subjekty.

6.2 Výsledky

• První část experimentu

V této části experimentu jsme všem čtyřem opicím postupně v rámci jednoho sezení předložili 12 (resp. 13) dvojic objektů, z nichž jeden byl familiární a druhý zcela nový. Sledovali jsme, zda se u opic projevívá sklon k neofobii či neofilii.

Všechna sezení byla zaznamenávána na video, abychom záznam mohli zpětně analyzovat. Data byla následně statisticky zpracována.

Ze získaných dat jsme vyhodnocovali tyto parametry:

1. neofobie/neofilie v prvních volbách na samém začátku experimentu (jedna hodnota pro každý subjekt)
2. neofobie/neofilie během první expozice každého nového objektu během celého experimentu (12(13) hodnot pro každý subjekt)
3. počet neofobních/neofilních reakcí během celého experimentu (144(156) hodnot pro každý subjekt)
4. poměry voleb v jednotlivých sezeních i v celém experimentu

Výsledky u jednotlivých opic se od sebe výrazně liší, budu je proto hodnotit pro každý testovaný subjekt zvlášť. Tyto rozdíly jsou zřejmě způsobeny věkem, hierarchickým postavením jedince a také personalitou, jak bude zmíněno dále.

Jako zásadní parametr pro neofobii/neofilii jsme zvolili, jak budou opice reagovat na první expozici nového objektu. To je ukázáno na grafech 9-12. Mezi sezeními 6 a 7 (resp. 7 a 8 u Pucka) byl změněn experimentátor. Z výsledků je patrné, že mladší opice byly, co se prvních voleb týče, mírně neofobnější, než starší jedinci. Dante i Vergilius volili v osmi ze dvanácti případů při první volbě familiární objekt. Attila volil při první volbě familiární objekt sedmkrát z dvanácti sezení, Puck dokonce jen čtyřikrát ze třinácti sezení.

Zdá se, že se zde projevuje tendence Pucka jakožto submisivního jedince inklinovat k novým neznámým objektům více, než ostatní jedinci. Tento výsledek odpovídá výsledku studie Katzira (1982) provedené na kavkách, ve které do nového habitatu pronikali nejprve

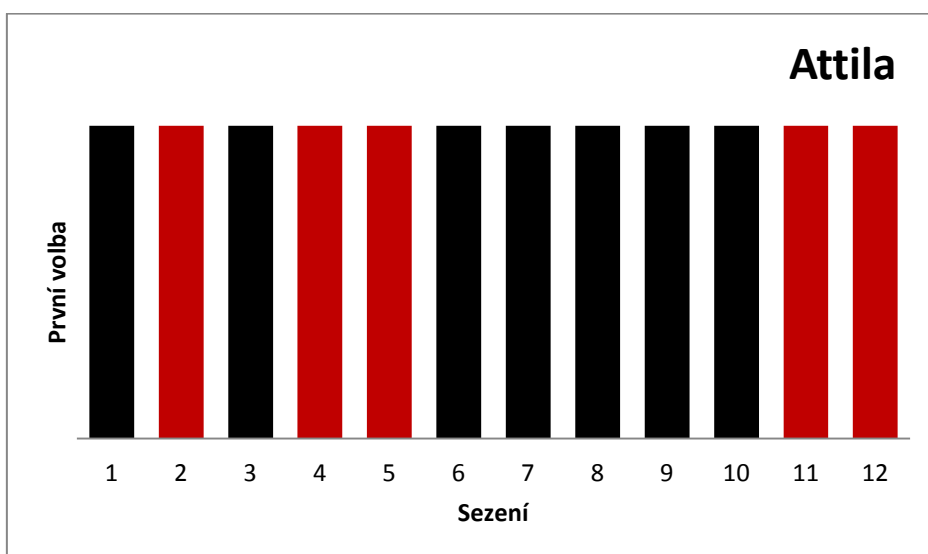
submisivní jedinci, neboť se jim na rozdíl od dominantních jedinců vyplatilo riskovat. Pokud vezmeme v úvahu sedm prvních sezení před změnou experimentátora, je Puckova tendence volit v první volbě neznámý objekt na hranici signifikance (test binomického rozdělení, $p = 0,0625$).

Výsledky dále naznačují, že na počátku experimentu (a některé opice i po změně experimentátora) při první volbě preferovaly familiární objekt. Změna podmínek tedy může způsobit zvýšení neofobie.

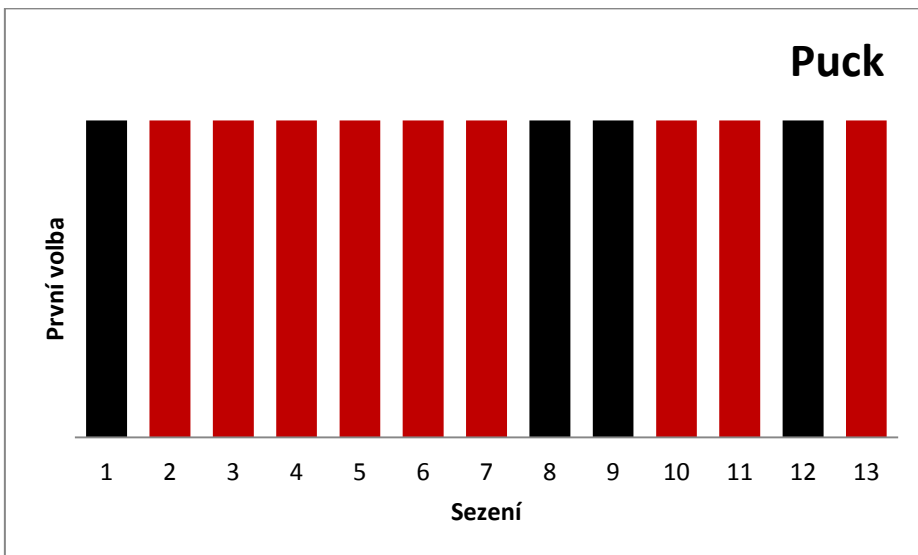
Pokud ovšem analyzujeme veškeré volby v experimentu, statistická analýza s využitím testu binomického rozdělení ukáže, že u všech opic kromě Attily je pravděpodobnost voleb signifikantně vychýlená ve prospěch familiárního objektu, v případě Vergilia pak zcela zřetelně (Puck: $p = 0,046$, Dante: $p = 0,0184$, Vergilius: $p < 0,0001$, Attila: $p = 0,3364$). Analýza všech odpovědí během první fáze experimentu, kdy byly testováni všichni jedinci dohromady, ukázala signifikantní rozdíl v odpovědích u Vergilia (GLM model, binomické rozdělení, subjekt Vergilius: $p = 0.00443$; nebyl signifikantně prokázán rozdíl vliv jiného subjektu jako vysvětlující faktor, ani vliv jednotlivého sezení).

S ohledem na ne zcela kongruentní výsledek Pucka při analýze všech voleb v experimentu a prvních voleb v každém sezení, je třeba zvážit, nakolik je analýza všech voleb v experimentu vypovídající. V průběhu jednotlivých sezení jsme předpokládali, že dojde k habituaci na původně nový objekt, aby v dalším sezení mohl být prezentován jako familiární. Efekt „novosti“ se tedy může postupně vytrácet. Je otázkou, kolik voleb v každém sezení je možno pokládat za vypovídající.

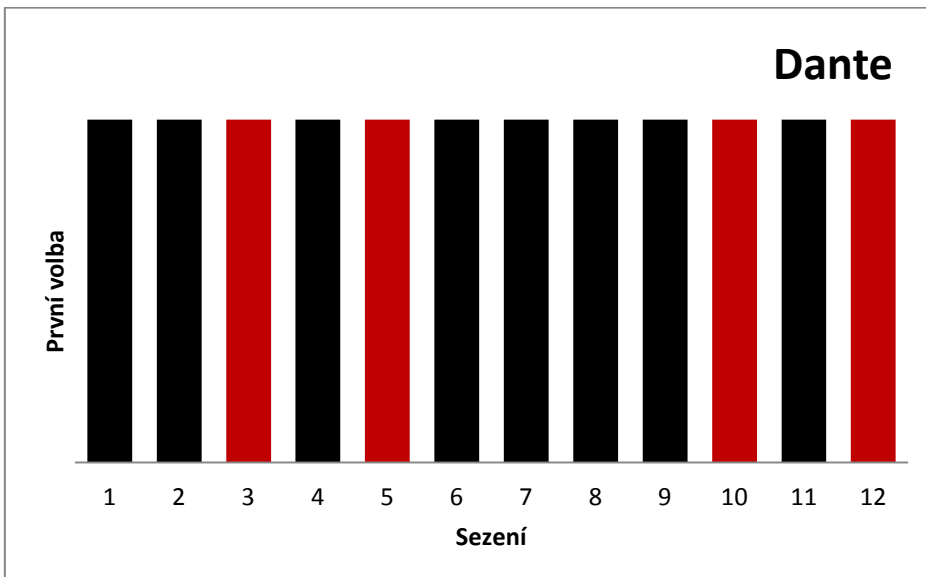
Grafy 9 - 12: Grafy zobrazují první volby všech opic v každém sezení (1 – 12). Černá barva - familiární objekt, červená barva – nový objekt.



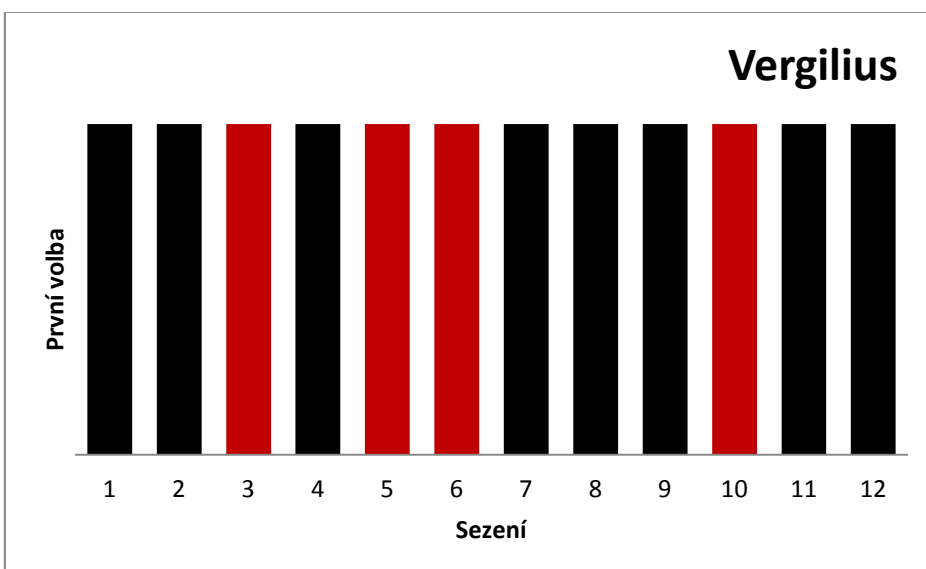
Graf 9



Graf 10



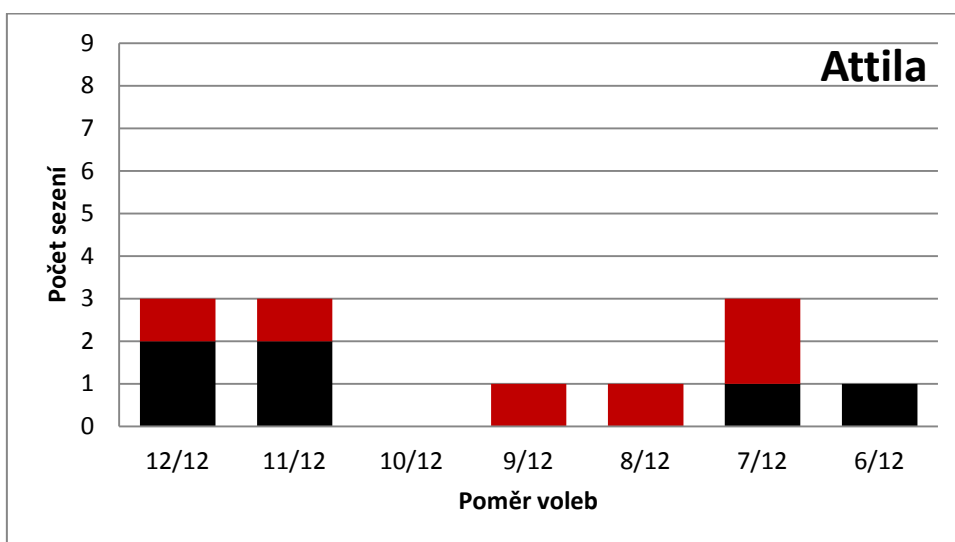
Graf 11



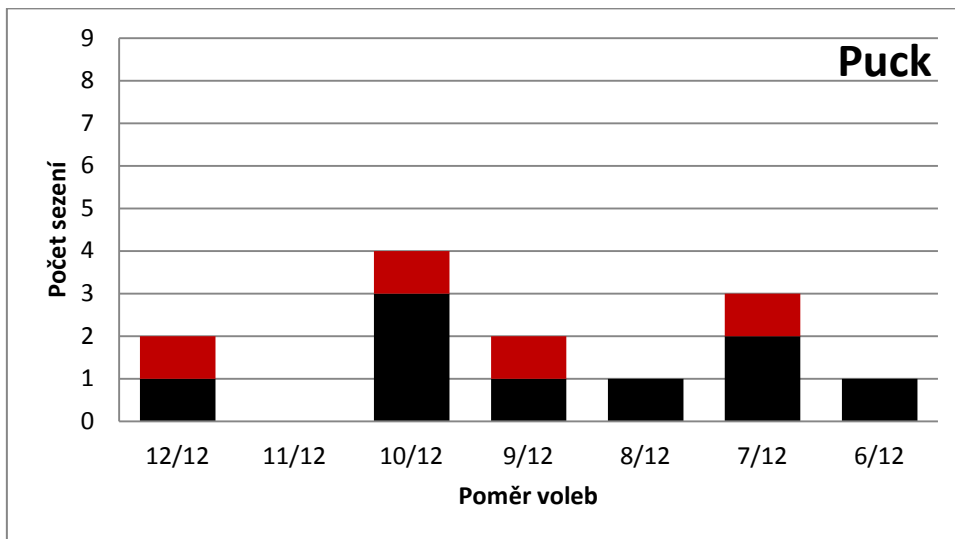
Graf 12

Dále jsem si kladla otázku, zda budou volby opic v jednotlivých sezeních konzistentní či nikoli. Konzistence může svědčit čistě o preferenci daného objektu nebo o behaviorálních rozdílech jedinců. Z grafů 13 – 16 je patrné, že konzistence jednotlivých opic velmi kolísá. Vergilius oproti všem ostatním opicím volil v rámci většiny sezení po celou dobu sezení stejný objekt (sloupec 12/12). V průběhu experimentu byl nervózní, často nechtěl volbu objektu provést vůbec, neboť se obou objektů bál. Pokud už se ale pro jeden z objektů rozhodl, svou volbu již většinou nezměnil. Z grafu 16 dále vyplývá, že Vergilius projevoval po celou dobu testování poměrně silnou neofobii. V devíti z dvanácti sezení volil spíše familiární objekty, v polovině všech případů pak volil pouze familiární objekt. U ostatních opic není konzistence tolik patrná) Graf 17 je zajisté zásadně ovlivněn výsledky Vergilia, přesto ukazuje jistou tendenci striktně volit konzistentně jeden objekt.

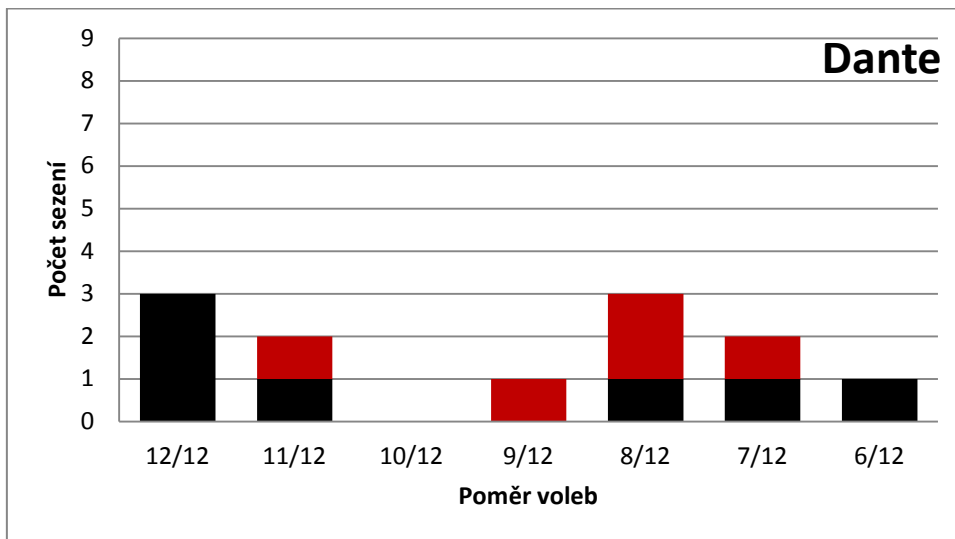
Grafy 13 - 17: Grafy zobrazují konzistenci voleb každé z opic a pro všechny opice dohromady pro jednotlivá sezení. Konzistence je vyjádřena jako poměr odpovědí v jednom sezení (např. 12/12 znamená, že opice v rámci sezení zvolila dvanáctkrát stejný objekt.) Histogram ukazuje počet sezení s daným poměrem voleb (konzistencí) Černá barva - familiární objekt, červená barva – nový objekt.



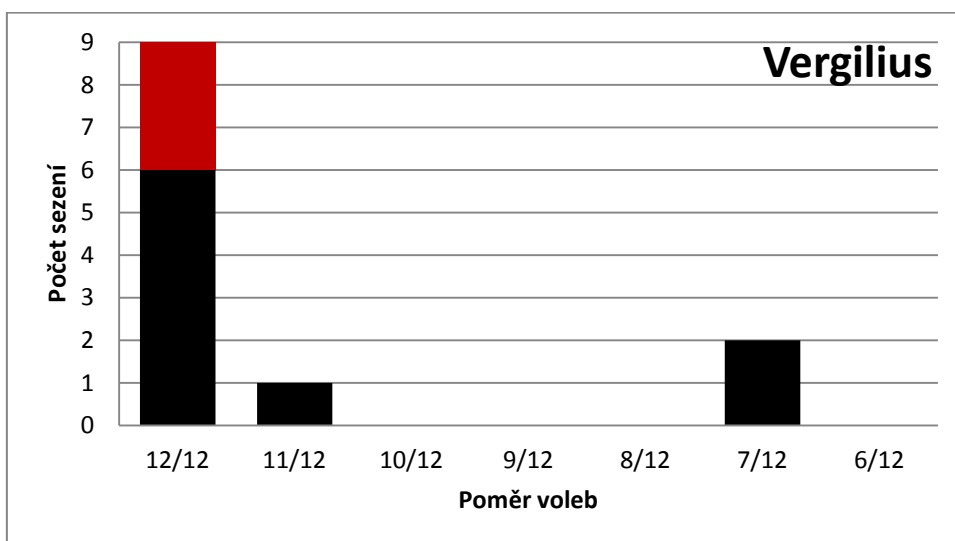
Graf 13



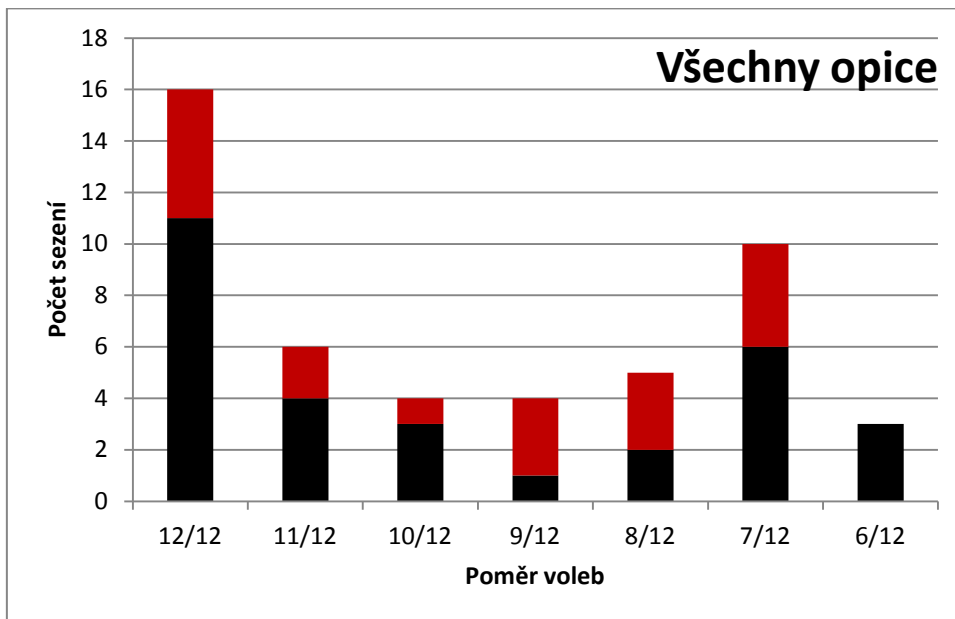
Graf 14



Graf 15



Graf 16

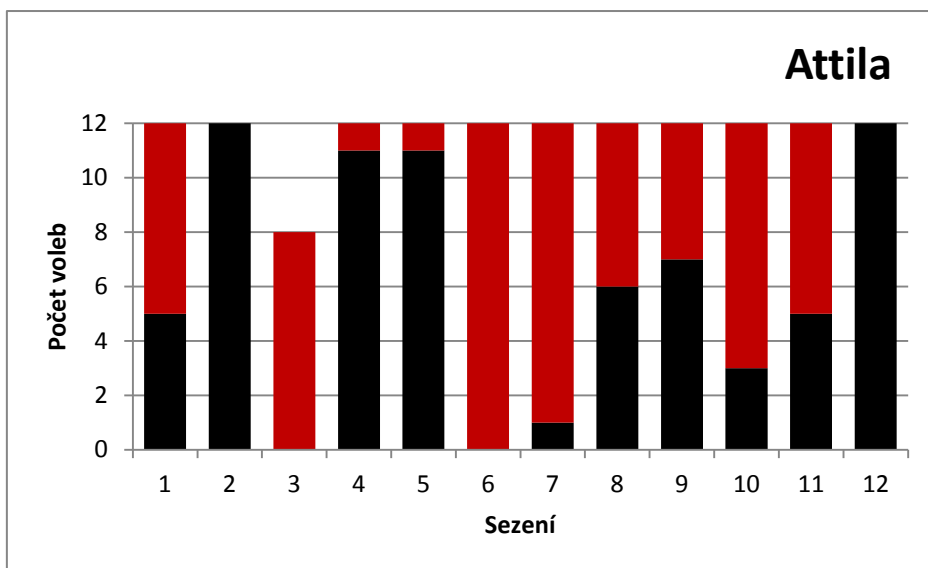


Graf 17

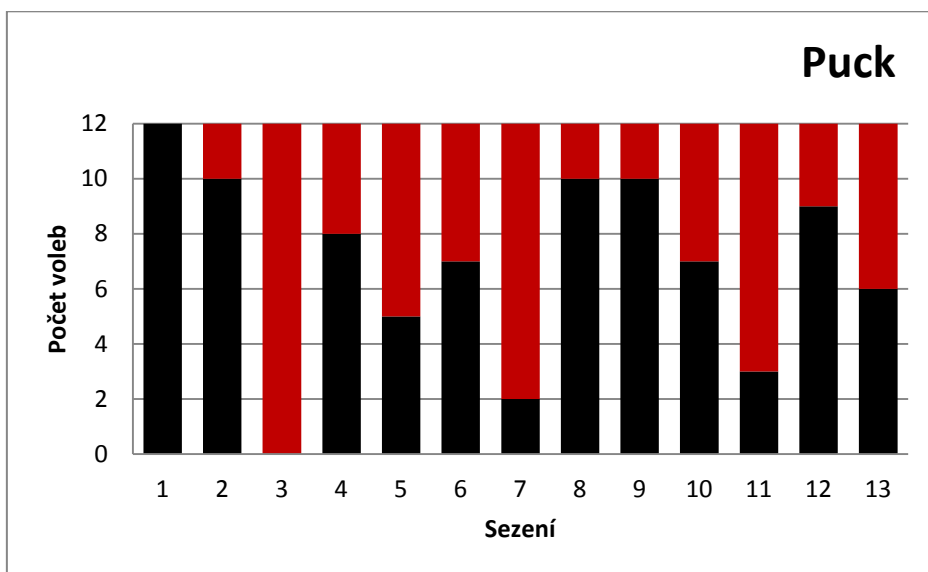
Konzistence může svědčit o preferenci určitého objektu nebo o behaviorálních charakteristikách daného jedince. Bylo proto zajímavé sledovat, jak se poměr voleb nového a starého objektu mění v čase, tedy s přibývajícím počtem sezení. To ukazují grafy 18 – 21. V grafech je zaznamenán poměr voleb v každém sezení (1 – 12). Mezi sezením 6 a 7 (u Pucka 7 a 8) došlo k cílené výměně experimentátora. Z grafů je patrné, že opice na samotném počátku experimentu volily spíše familiární objekty, následně se jejich volba začala vyrovnávat, aby se po změně experimentátora opět vrátili k volbě familiárního objektu, nicméně tyto změny jsou značně subtilní. Nejpatrnější je tento fakt na výsledcích Pucka, kde můžeme jasně pozorovat pokles počtu voleb familiárních objektů od 1. do 7. sezení a následně znovu od 8. do 13. Sezení, zatímco např. u Attily tento trend takřka není pozorovatelný.

Můžeme tedy konstatovat, že v průběhu experimentu u opic docházelo k habituaci na nové objekty jako takové. Změna podmínek (změna experimentátora) však tuto habituaci mohla odvrátit.

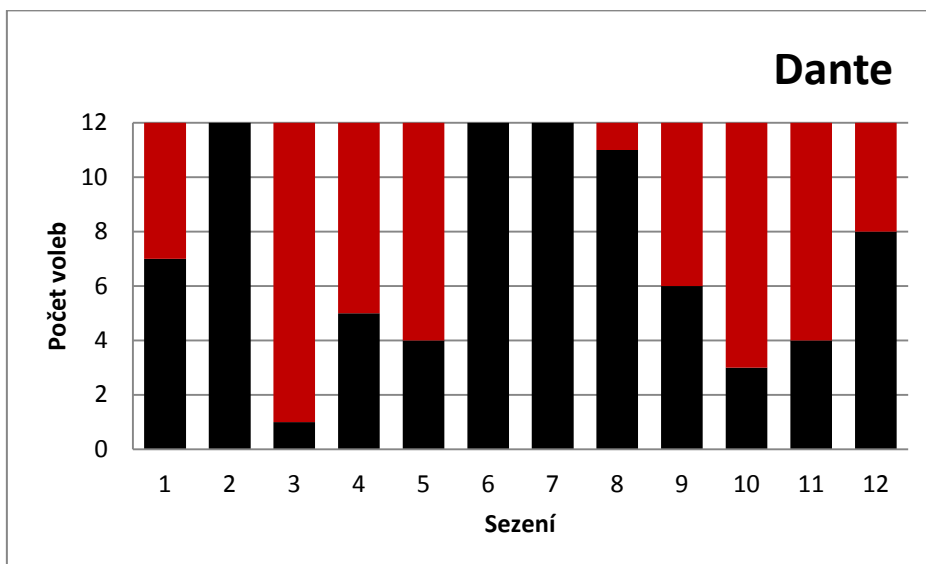
Grafy 18 - 21: Grafy zobrazují preferenci pro nový či familiární objekt v každém sezení v průběhu celého experimentu. Černá barva - familiární objekt, červená barva – nový objekt.



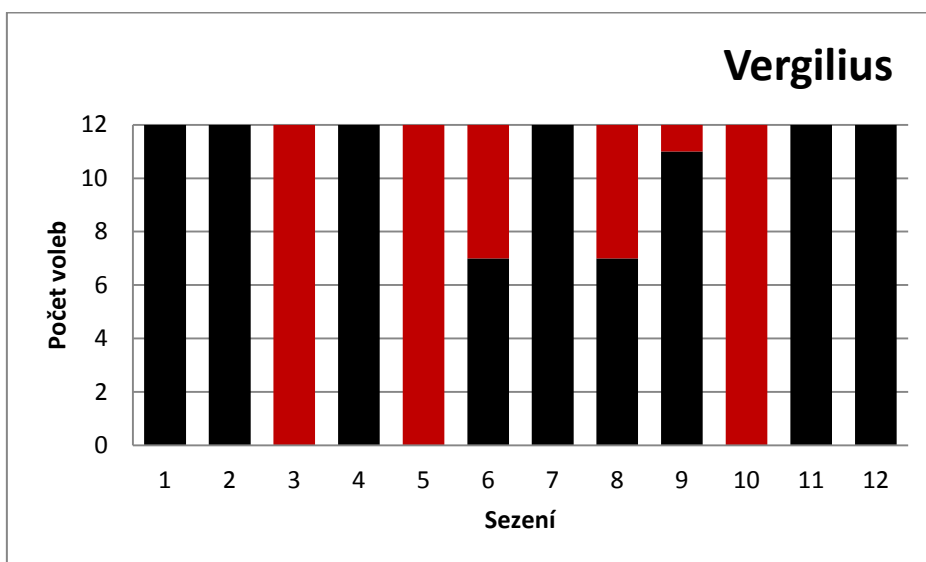
Graf 18



Graf 19



Graf 20

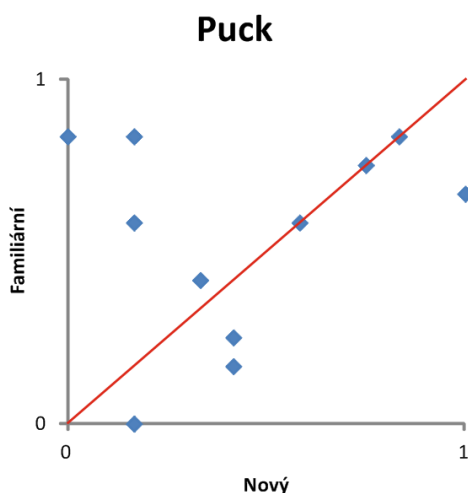


Graf 21

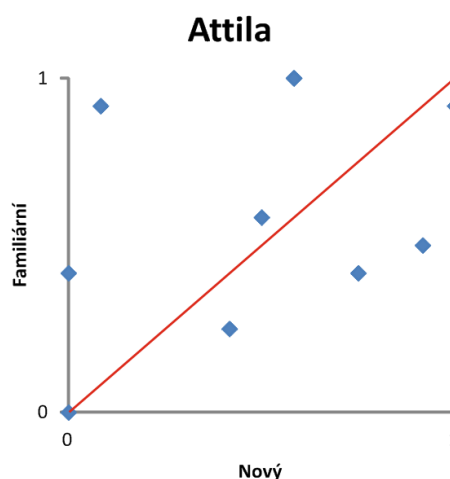
Jak bylo zmíněno výše, provedli jsme dvě experimentální fáze, přičemž ve druhé fázi byly objekty testovány v opačném pořadí. To nám umožnilo porovnávat, jak se opice chovaly k objektu, když byl v roli „nového“ a „familiárního“. Na následujících Grafech 22 až 26 je vyjádřena pravděpodobnost, s jakou bude každý objekt zvolen, pokud bude v roli nového či starého objektu. Objekty, které leží na červené ose, byly voleny se stejnou pravděpodobností v obou případech, což znamená, že byly preferovány tyto objekty jako takové, nebyla u nich žádná neofobní a neofilní. Objekty, které byly voleny více, pokud byly v sezení prezentovány jako familiární, jsou zobrazeny v levém horním sektoru. Naopak objekty, které byly voleny spíše tehdy, kdy byly opicím prezentovány jako nové, jsou zobrazeny v pravém dolním sektoru. Na ose se pak vyskytují objekty, pro něž nebyla patrná neofobní ani neofilní reakce. Tyto objekty byly pro opice za všech okolností oblíbené (pravý horní roh) či neoblíbené (levý

spodní roh). Pro lepší rozlišení bodů se stejnými hodnotami jsem k hodnotám těchto bodů přičetla náhodná malá čísla. Grafy ukazují určitou neofobní tendenci u Vergillia, který mírně preferoval familiární objekty. Statisticky jsou však rozdíly vzhledem k malému počtu hodnot neprůkazné (binomické rozdělení, Puck – $p = 0,6367$, Attila – $p = 0,6367$, Dante – $p = 0,5000$, Vergilius – $p = 0,3438$). Zajímavé je, že pravý spodní sektor grafů zůstává prázdný – opice tedy žádný z objektů nevolily pouze tehdy, kdy byl představen nově. Z grafů je tedy u některých opic patrný mírný neofobní trend, opice naopak nevolí příliš neofilně (při porovnání voleb jen ve familiární situaci – body na ose y – s volbami objektu čistě v nové situaci – osa x). Znamená to, že pokud byl objekt volen jako nový, byl volen někdy i jako familiární, což by mohlo naznačovat, že byl preferován tento objekt jako takový. Naopak, objekt mohl být volen jen ve familiární pozici, aniž byl kdy volen jako nový – což by mohlo naznačovat, že neofobní volba familiárního objektu převažuje preferenci objektu jako takového.

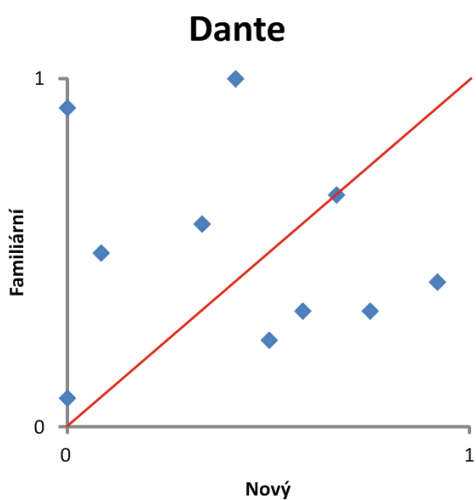
Grafy 22 - 26: Grafy zobrazují pravděpodobnost, s jakou byl objekt volen jakožto nový a starý. Každý bod na grafu znázorňuje jeden objekt. Osa x značí zvyšující se pravděpodobnost, že byl objekt zvolen v roli nového. Osa y značí zvyšující se pravděpodobnost, že byl objekt zvolen v roli familiárního.



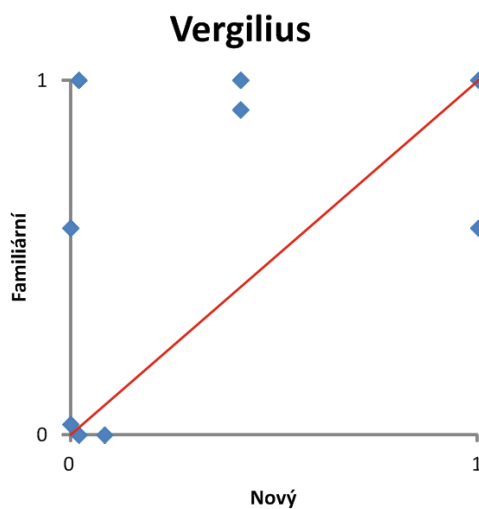
Graf 22



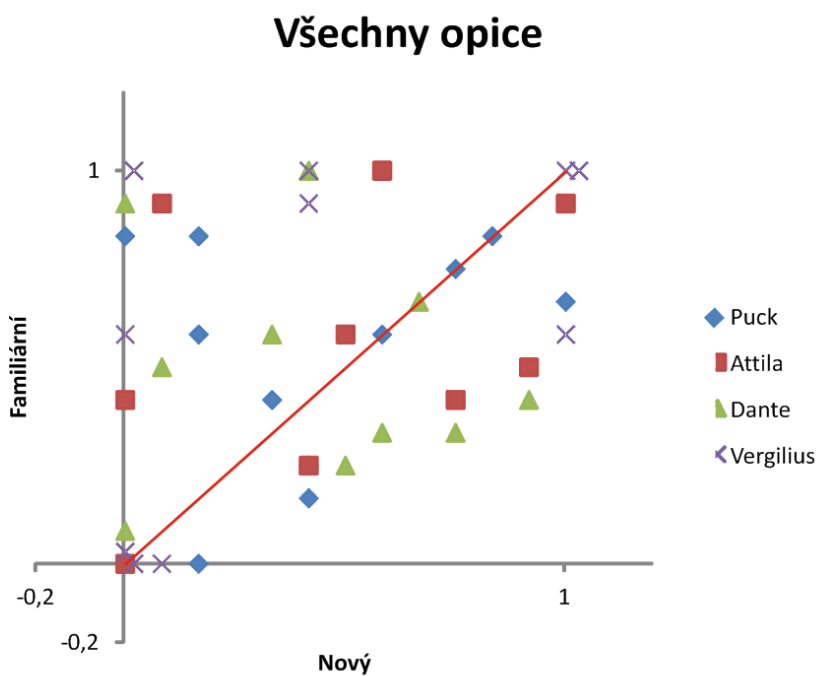
Graf 23



Graf 24



Graf 25



Graf 26

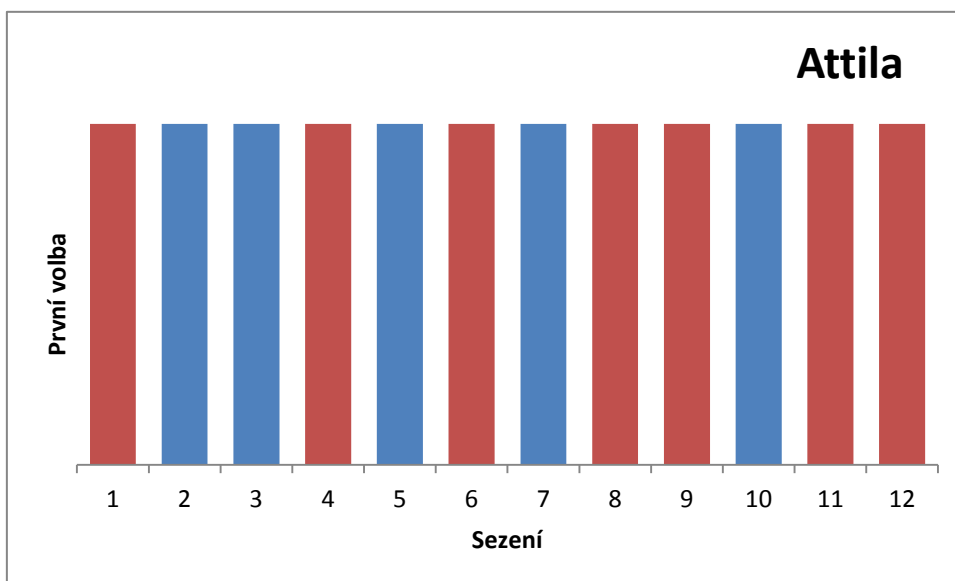
- **Druhá část experimentu**

Ve druhé části experimentu jsme opicím všechny dvojice objektů předložili znova, tentokrát však v opačném pořadí. Chtěli jsme tak ošetřit teoretickou situaci, že jsme v první sérii všechny více preferované objekty zařadili vždy jako familiární, nebo naopak jako nové. Také nás zajímalo, jaká bude konzistence výsledků v rámci obou částí experimentu, zda budou některé objekty výrazně preferované či naopak neoblíbené. Objekty v této fázi experimentu již nemůžeme vnímat zcela jako nové a neznámé, neboť se s nimi opice setkaly v první fázi experimentu. V této části práce jsme tedy nesledovali neofobii a neofilii, ale spíše volbu recentně známého či novějšího objektu. Výsledky jsme zpracovali stejným způsobem, jako v první části experimentu, navíc jsme vytvořili grafy, které zohledňují obě sezení zároveň. Výsledky jsou prezentované pouze pro tři ze čtyř opic testovaných v první fázi, neboť Vergilius zcela odmítl úlohy řešit.

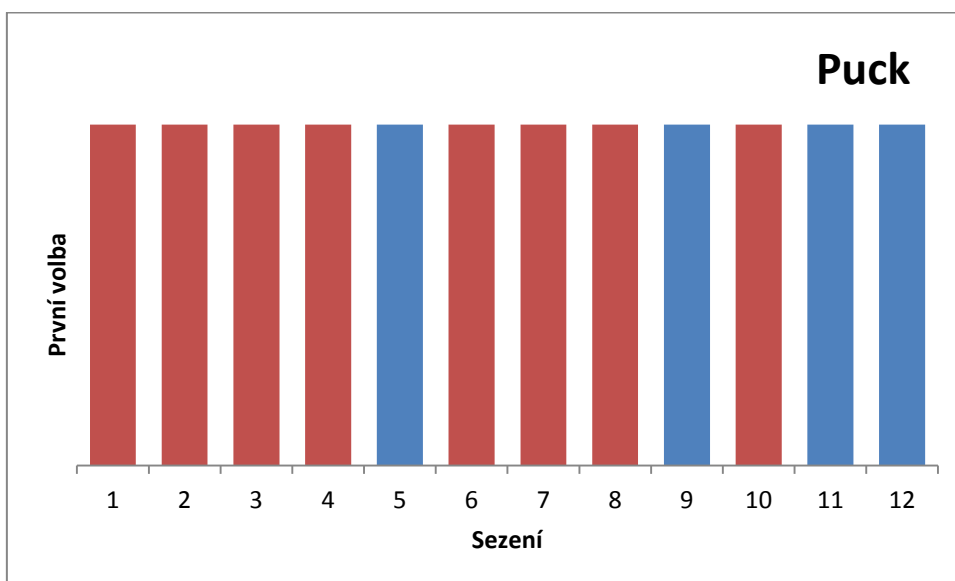
V první části experimentu bylo naší zásadní otázkou, zda opice reagují při první expozici nového objektu neofobně či neofilně. Proto jsme se rozhodli první volby opic zobrazit také pro druhou část experimentu. Jak je patrné z grafů 27 až 29, Puck oproti Dantemu i nyní častěji volil nově ukázaný objekt oproti tomu, který viděli v předchozím sezení. Dante dával naopak přednost objektu, který měl možnost vidět v blízké minulosti. Stejně jako v první části experimentu nové, respektive novější objekty při první expozici nejvíce preferoval Puck, nejsubmisivnější jedinec. Attila volil při první volbě prakticky náhodně.

Ve druhé části experimentu se při prvních volbách v jednotlivých sezeních neprojevovala změna experimentátora, přestože jsme se tento vliv pokusili ještě zesílit střídáním dvou experimentátorů ve druhé sérii (druhá šestice objektů).

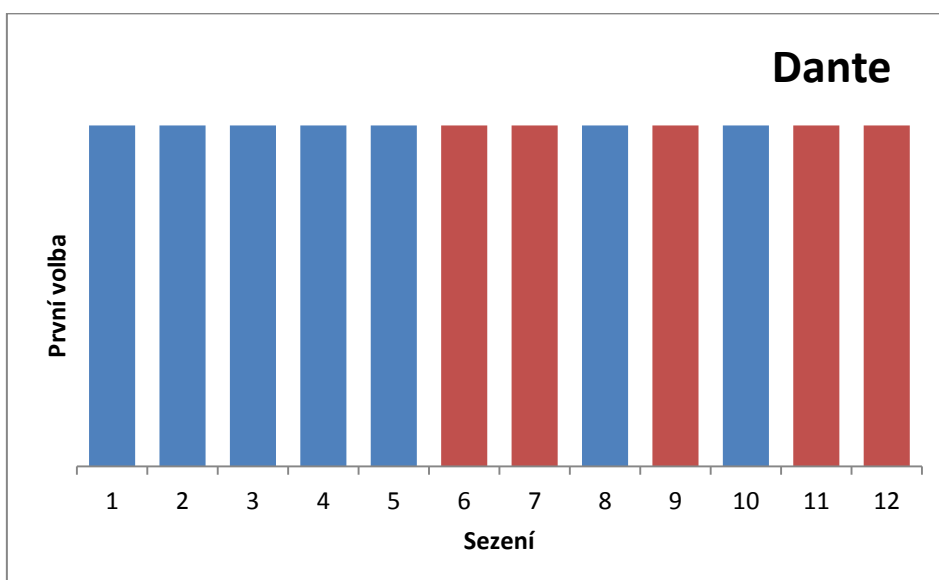
Grafy 27 - 29: Grafy zobrazují první volby všech opic v každém sezení (1 – 12). Modrá barva - recentně familiární objekt, červená barva – nový objekt.



Graf 27



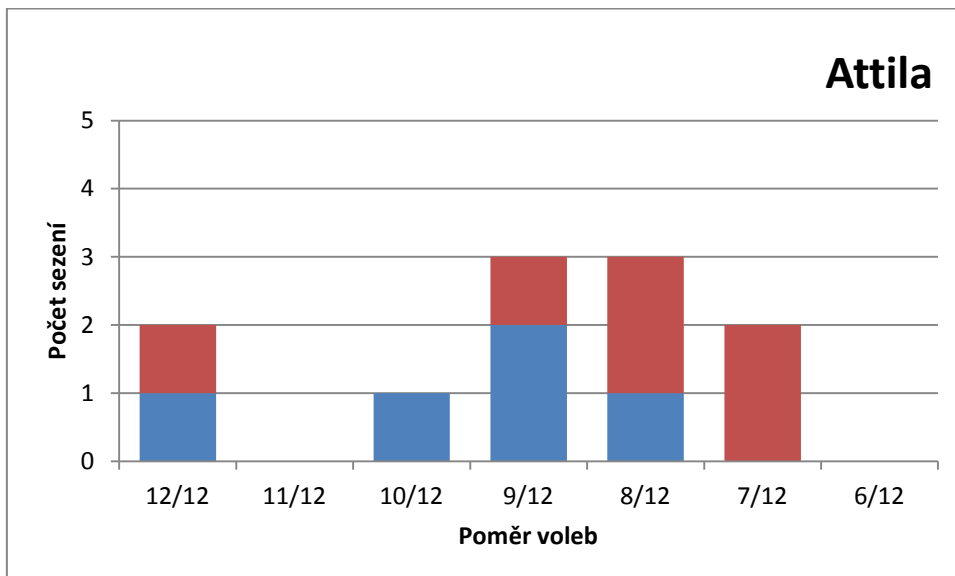
Graf 28



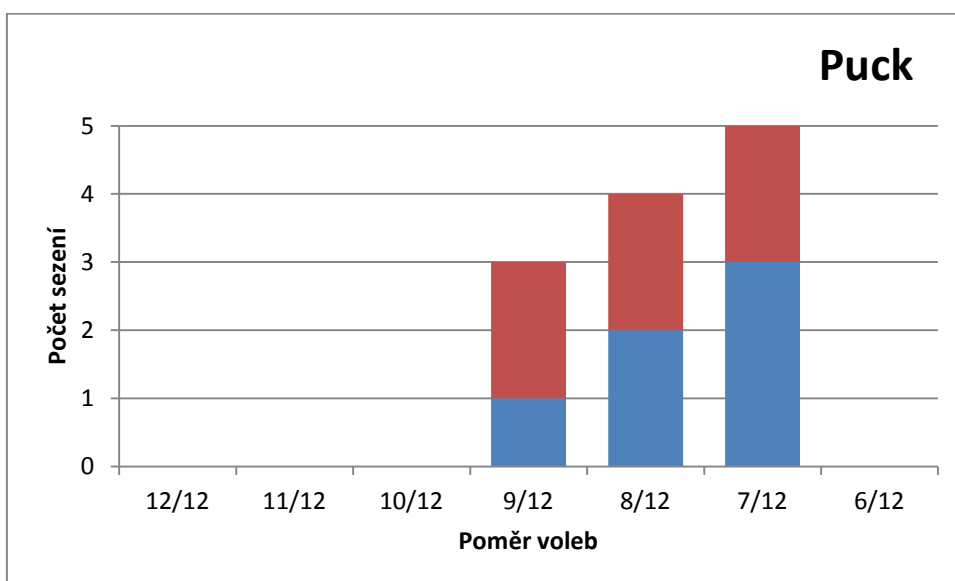
Graf 29

Dále jsme, stejně jako v první části experimentu, sledovali konzistenci voleb jednotlivých opic v rámci všech sezení. Výsledky jsou znázorněny na Grafech 30 až 33 na následujících stranách. Reakci Vergilia, který byl v předchozím experimentu extrémně konzistentní, bohužel nemohu posoudit, ostatní opice však volily náhodněji, než v předchozí části studie. Obzvláště patrný je tento trend u Pucka. Nenalezneme u něj jediné sezení, ve kterém by celou dobu volil pouze jediný objekt, ale ani sezení s jedenácti či deseti stejnými volbami. U Pucka tedy v této druhé části experimentu není přítomna konzistence vůči jednotlivým objektům. Ani zbývající opice nevolily příliš konzistentně.

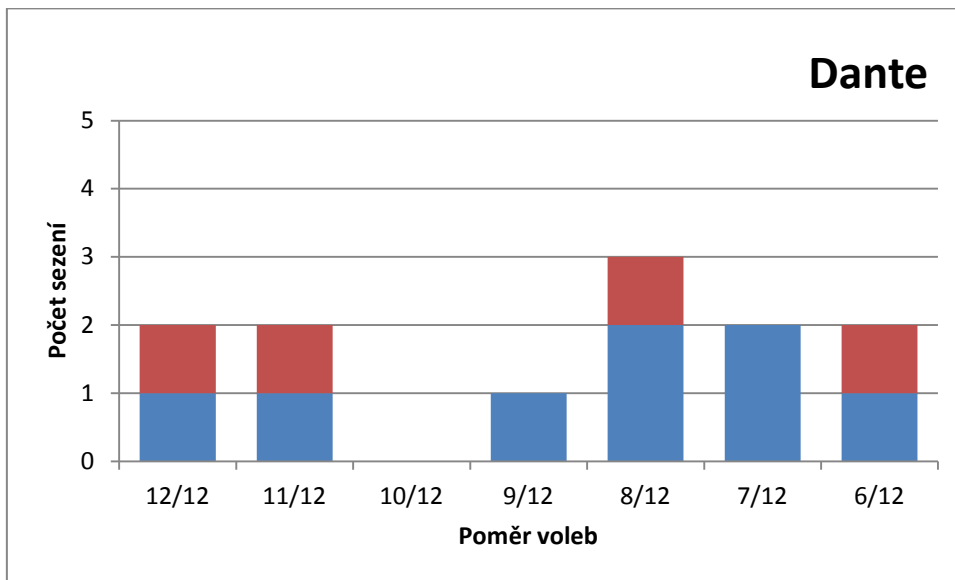
Grafy 30 - 33: Grafy zobrazují konzistenci voleb každé z opice a pro všechny opice dohromady pro jednotlivá sezení. Konzistence je vyjádřena jako poměr odpovědí v jednom sezení (např. 12/12 znamená, že opice v rámci sezení zvolila dvanáctkrát stejný objekt. Modrá barva - recentně familiární objekt, červená barva – nový objekt.



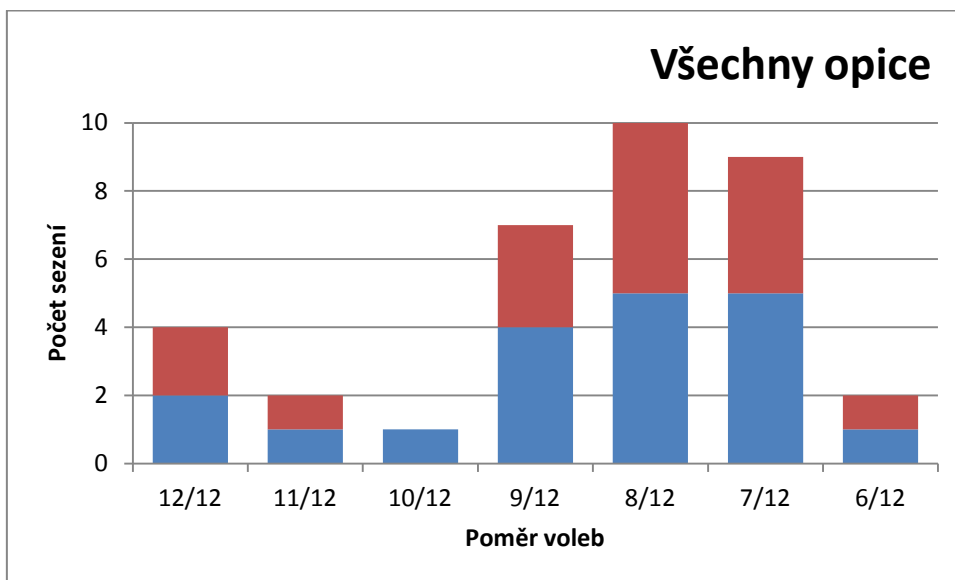
Graf 30



Graf 31



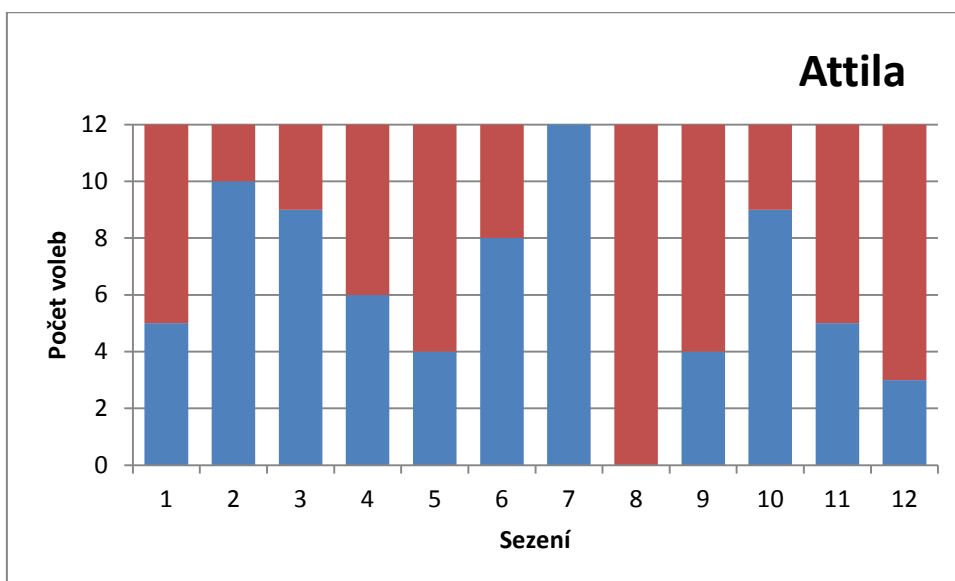
Graf 32



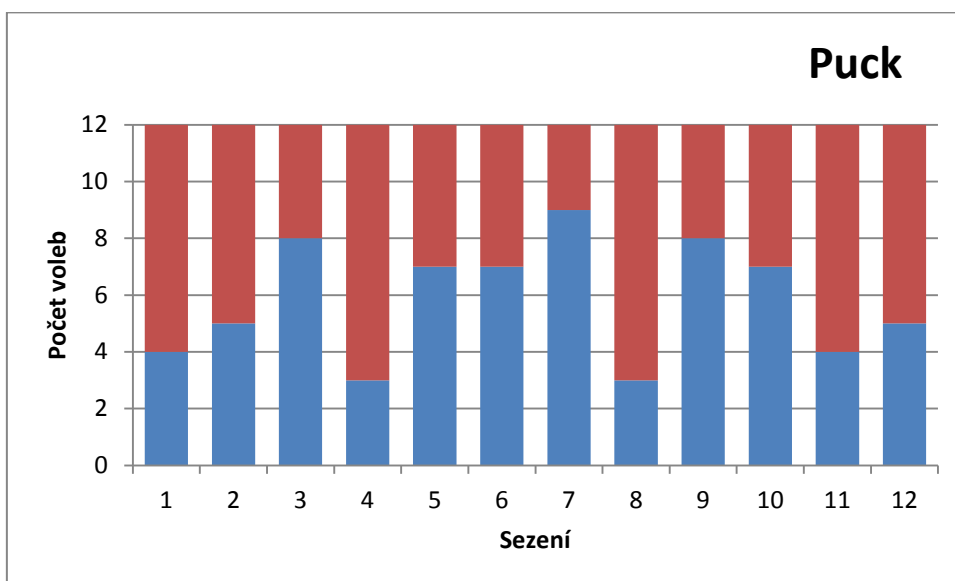
Graf 33

Sledovali jsme také vývoj voleb pro oba objekty v čase (Grafy 34 až 36). Zatímco v první části experimentu počet voleb nového objektu s přibývajícemi sezeními u některých opic rostl a následně klesl po změně experimentátora, nyní již tento trend není téměř patrný, zvláště pak u Pucka, který jej v první části vykazoval nejvíce. Poměr voleb byl nyní nezávislý na pořadí sezení, slabý trend bychom snad mohli pozorovat u Danteho a Attily v první sérii od druhého sezení. První sezení v tomto ohledu není relevantní, neboť opicím zde byly prezentovány dva stejně známé objekty, nikoli jeden velmi familiární jako v první půlce experimentu. U Pucka byl tento efekt ve velmi slabé míře přítomen naopak ve druhé sérii, ve které došlo k vícenásobné změně experimentátora.

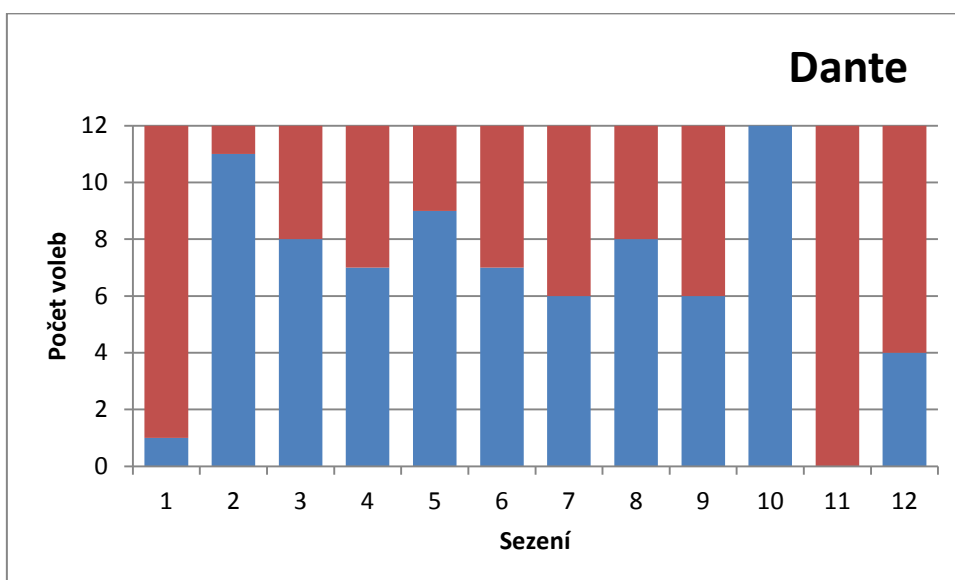
Grafy 34 - 36: Grafy zobrazují preferenci pro nový či recentně familiární objekt v každém sezení v průběhu celého experimentu. Modrá barva - recentně familiární objekt, červená barva – nový objekt.



Graf 34



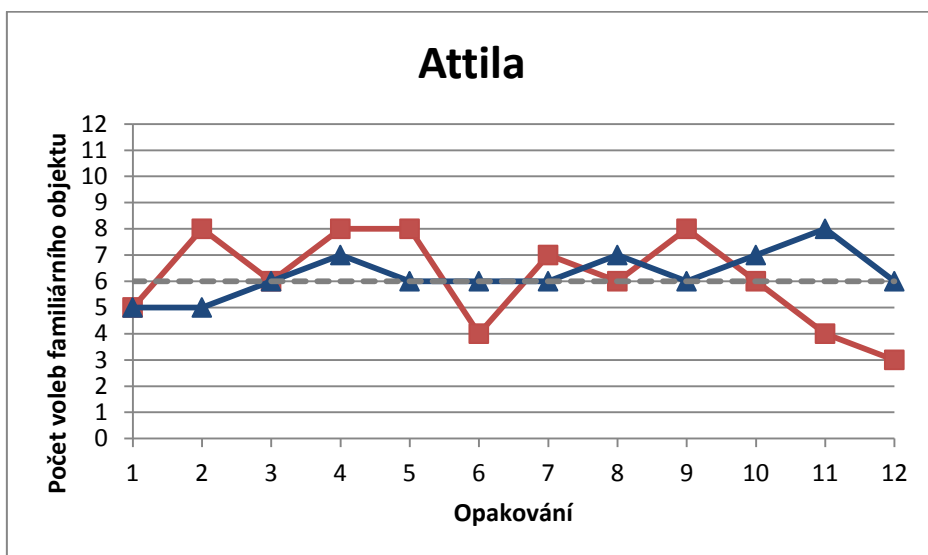
Graf 35



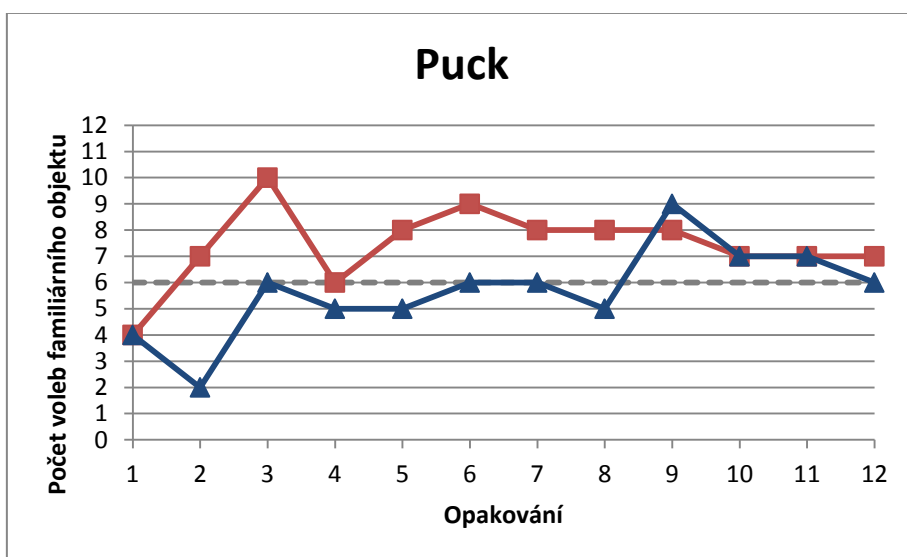
Graf 36

Zjišťovali jsme také, jaké bude rozložení odpovědí každé opice v jednotlivých opakováních (jedno sezení = dvanáct opakování). Grafy 37 až 40 naznačují, že v první fázi experimentu volily všechny opice s výjimkou Attily spíše neofobně (analyzujeme-li všechny volby v experimentu). Ve druhé fázi se počet voleb recentně familiárního objektu na základě údajů z grafů poněkud snížil. Z Grafu 38 je dále patrná tendence Pucka volit při první expozici nového objektu neofilně, zatímco v ostatních opakováních se projevuje spíše neofobně. Z Grafu 40 vyplývá tendence Vergilia volit ve většině opakování známé objekty. U ostatních tří opic není z grafů tendence na první pohled příliš patrná.

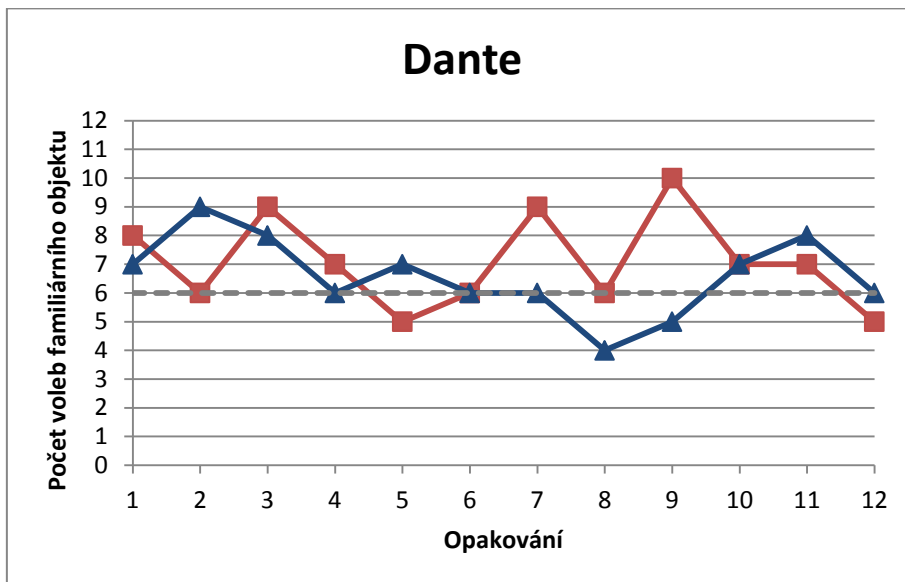
Grafy 37 - 40: Grafy zobrazují počet voleb starého objektu pro každé opakování uvnitř sezení pro všechna sezení dohromady. Šedá osa znázorňuje průměrné rozložení voleb, pokud by opice volila náhodně. Červená barva – 1. fáze experimentu, modrá barva – druhá fáze experimentu, při které bylo obráceno pořadí objektů. Data pro druhou fázi nejsou od Vergilia k dispozici.



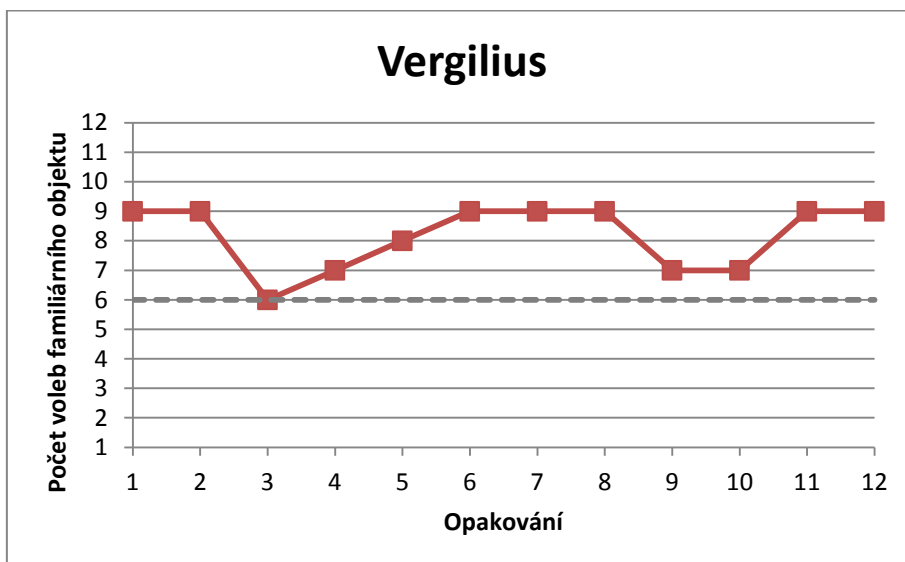
Graf 37



Graf 38



Graf 39



Graf 40

6.3 Diskuze

Zatímco potravní preference, neofobie a neofilie byla ve velké míře zkoumána u většího množství druhů zvířat, preference nepotravních objektů byla dosud spíše opomíjena. V pracích, které se preferencí objektů zabývají, bývá většinou využívána zcela rozílná metodika, než jakou jsme se v našem experimentu použili my. Design ostatních experimentů téměř vždy spočívá v pozorování behaviorálních reakcí na jeden či více nových objektů. Bývá zde sledována latence, délka manipulace s objektem a její typ a dále také různé behaviorální odpovědi (např. Ehrlich, 1970). Autoři se také často věnují tomu, jak se reakce opic liší v závislosti na sociálním kontextu (např. Fragaszy a Mason, 1978), věku, pohlaví a hierarchickém postavení (Visalberghi, 1988, Byrne a Suomi, 1996, Drea, 1998). Zkoumány a diskutovány jsou také rozdíly mezi divoce žijícími jedinci a jedinci z umělých chovů (Visalberghi et al., 2003). Sledovány bývají také reakce celých skupin (např. Menzel, 1966, Joubert a Vauclair, 1986, Hardie a Buchanan-Smith, 2000, Bergman a Kitchen, 2009, Fu et al., 2013).

Ze všech zmíněných studií mají k našemu experimentu zřejmě nejbližší Menzelovy studie, ve kterých mladým šimpanzům postupně předkládal sérii nových objektů a sledoval, jak se jejich reakce mění v čase (Menzel, 1961, 1963, 1971).

Výsledky naší studie naznačují, že v reakcích námi testovaných opic převládá mírný trend volit spíše familiární, než nové objekty. Tento výsledek je v rozporu s předchozími studii, ve kterých se v zajetí chované opice chovaly téměř vždy neofilně (Menzel, 1961, Joubert a Vauclair, 1986, Visalberghi, 1988, Platt a Novak, 1999, Hardie a Buchanan-Smith, 2000). Rozdíl by, dle mého názoru, mohl být způsoben tím, že ve zmíněných experimentech záleželo rozhodnutí, zda s novým objektem manipulovat, čistě na opicích. V našich laboratorních podmínkách byly opice z dřívějších experimentů naučeny rychle reagovat, ač k tomu nebyly nijak nuceny. Je možné, že za jiných okolností by se s jednotlivými novými objekty seznamovaly pomalu a zřejmě by o ně jevily zájem. Neofobie se při našem designu experimentu mohla objevit z důvodu nutnosti rychlého rozhodovacího procesu, který na opice mohl působit jako poněkud stresující faktor.

Střet motivací byl ostatně na opicích mnohdy na první pohled vidět. Tento rozhodovací proces byl častěji patrný u mladších jedinců, nejméně pak u Attily. Opice v takovém případě nový objekt se zřetelným zájmem pozorovaly, mnohdy k němu opakovaně natahovaly ruku, načež si rozhodnutí rozmyslely a zvolily „bezpečnější“ variantu.

Dalším neočekávaným výsledkem, který nekoresponduje s výsledky předchozích studií, je fakt, že námi testovaní mladší, sotva dospělí jedinci, projevovali větší míru neofobie

než dospělá zvířata. Ve většině studií zmíněných v teoretickém úvodu se mladí jedinci chovali výrazně neofilněji než dospělé opice (Menzel, 1966, Vauclair, 1986, Visalberghi, 1988, Byrne a Suomi, 1996, Platt a Novak, 1999, Bergman a Kitchen, 2009, Fu et al., 2013). Studie byly provedeny jak v přírodních, tak v umělých podmínkách, výsledky jsou konzistentní napříč různými druhy opic.

Nesoulad s předchozími výsledky si vysvětlujeme bohatšími zkušenostmi starších jedinců s různými novými situacemi a také objekty. Toto vysvětlení by korespondovalo s domněnkou autorek Platt a Novak (1999), které předpokládají, že jedinci z bohatšího prostředí, kteří měli větší možnost kontaktu s různými novými předměty, se vůči novým objektům chovají neofilněji než jedinci bez těchto předchozích zkušeností. Naše opice sice žijí ve stejném prostředí, vzhledem k rozdílnému věku však starší zvířata zažila mnohem více nových situací, než mladí jedinci. Jednalo by se tedy o jakousi habituaci na obecnou novost, kterou pozoroval například Menzel (1963, 1971).

K rozdílnému množství zkušeností s novými objekty, ale zejména situacemi, zajisté přispělo i dřívější zapojení starších jedinců v různých odlišných kognitivních úlohách. Nové objekty je tedy nevyvedou z míry tolik, jako opice experimentálně méně zkušené (mladí jedinci byli před touto úlohou testováni pouze v experimentu na stálost objektu).

Nejvíce neofilně se vůči novým objektům podle některých parametrů choval Puck. Ten oproti ostatním jedincům zvolil nejvícekrát nový objekt v prvních volbách sezení. Pokud zohledníme pouze jeho první volby před změnou experimentátora, je tento rozdíl výrazný. V následujících volbách během jednotlivých sezení se naopak choval spíše neofobně. Puck sdílí chovný prostor s Attilou, jehož dominance je v rámci celé čtveřice nezpochybnitelná. Puck je naopak velmi submisivní, v Attilově přítomnosti se ani neodvážá vzít si nabízenou odměnu. Nejvýraznější neofilii právě u submisivních zvířat potvrdil ve své práci Menzel (1966), který zkoumal reakci tlupy volně žijících makaků na nové objekty umístěné v jejich teritoriu. Větší ochotu riskovat a explorovat nové prostředí popsal u níže hierarchicky postavených zvířat (kavek) také Katzir (1982). Submisivní zvířata projevují větší ochotu riskovat a zkoumat nové předměty a prostory, neboť na rozdíl od dominantních jedinců nemají tímto chováním tolik co ztratit. Tito jedinci tedy mají spíše větší motivaci projevovat neofilii, nemusí to ovšem znamenat, že jsou reálně neofilnější. Je tedy možné, že poté, co Puck v první volbě zvolí neznámý objekt, vrátí se k osvědčené volbě známého objektu. Z celkového počtu voleb nových a starých objektů se pak jako nejméně neofobní jeví Attila.

Neofobii a neofilii jsme se rozhodli ověřit na výsledcích prvních voleb v každém sezení první části experimentu. Při všech následujících opakováních již objekt není zcela nový, přestože si na něj opice zvykají postupně, jak bude popsáno dále. Vyšší míru

neofobních reakcí jsme zaznamenali na samotném počátku experimentu, tedy v době, kdy byl pro opice design experimentu zcela nový. V první expozici prvního nového objektu zvolily všechny opice shodně familiární objekt. Tento zcela první kontakt s jedním z nových objektů považujeme za velmi důležitý. Přihlédneme-li k prvním volbám prvních šesti sezení (před změnou experimentátora), můžeme pozorovat trend k neofilii u Pucka, u ostatních jedinců jsou volby vyrovnané.

V polovině prvního experimentu (tzn. po jedné sérii šesti objektů) došlo u všech jedinců ke změně experimentátora. Tímto krokem jsme chtěli ověřit, jak budou opice reagovat na změnu experimentálních podmínek. Jelikož jsme nemohli změnit experimentální prostor, uchýlili k této variantě. Z výsledků je patrný trend, že po změně experimentátora došlo u některých opic k nárůstu neofobie jak v prvních volbách, tak v celkovém poměru zvolených nových a familiárních objektů. Předpokládáme tedy, že narušení experimentálních podmínek skutečně může vést ke zvýšení míry neofobie. V následujících sezeních se neofobní reakce opět snižovala. To je podle mě způsobeno již popsanou habitací na obecnou novost, kterou zmínil například Menzel (1963, 1971). Tato reakce nebyla patrná ve druhé fázi experimentu, kde byl design experimentu i všechny objekty určitým způsobem už familiární.

Pokud vezmeme v úvahu pouze první volby opic ve všech sezeních z první části experimentu, můžeme zde pozorovat trend, že opice při jediném skutečně prvním kontaktu s novým objektem volí spíše familiární objekt. Na základě těchto voleb můžeme hodnotit reálnou tendenci opic k neofobii a neofilii, přičemž námi testovaní jedinci projevují tendenci volit spíše neofobně. I zde vycházejí ze srovnání mezi mladšími a staršími opicemi neofobněji mladší jedinci. Nejčastěji si v prvních volbách nové objekty vybíral Puck. Jedná se však pouze o hypotézu, které nejsou signifikantně podpořeny statistikou.

Dále jsme sledovali poměr volby nového a familiárního objektu v průběhu všech sezení. Jak jsem již naznačila, u některých opic je zde patrná tendence volit nejdříve spíše familiární objekty, v průběhu experimentu se pak poměr voleb vyrovná, aby po změně experimentátora opět začaly volit spíše familiární objekty (tento fakt není statisticky ověřen). Nejviditelnější je tento jev z výsledků Pucka (Graf 8). Graf 10 naznačuje, že zejména Vergilius má tendenci volit ve většině sezení konzistentně pouze jeden objekt. Tento fakt je dobře viditelný také na Grafech 2 - 6.

Ve druhé fázi experimentu jsme dvojice objektů opicím předkládali v opačném pořadí. Snažili jsme se tak ověřit, zda převáží preference určitého objektu nebo spíš sklon k neofobii/neofilii. Také nás zajímalo, zda bude i při opakované expozici objektů zachována konzistence voleb v rámci jednotlivých sezení. V této fázi experimentu jsme měli pro testování k dispozici pouze tři jedince, neboť Vergilius odmítl spolupracovat. To poměrně

výstižně vypovídá o jeho povaze. Vergilius je ze všech čtyř jedinců vůči vnějším vlivům a novým situacím, lidem i objektům skutečně nejbázlivější.

Z výsledků prvních voleb pro jednotlivá sezení vyplývá, že Dante, mladý jedinec, i při opakované expozici dává přednost recentně známým objektům, které měl možnost vidět v předchozím sezení. U starších jedinců byl poměr voleb novějšího a staršího objektu vyrovnaný.

Zajímavý, nikoli však příliš překvapivý, je fakt, že opice při opakované expozici objektů nevolí téměř vůbec konzistentně. Testování jedinci ve většině sezení volili mezi oběma objekty víceméně náhodně. Nejvíce je tato tendence patrná u Pucka, což by korespondovalo s našimi předchozími závěry. Puck se navíc v úlohách rozhodoval velmi rychle a vzhledem k tomu, že mu již byly všechny objekty známé, volil v průběhu sezení nejvíce náhodně.

U Pucka je tato náhodnost voleb patrná i z Grafu 23, který zobrazuje poměr voleb obou objektů v průběhu všech sezení. U zbývajících dvou jedinců je i při opakované expozici od druhého sezení opět patrný určitý pokles voleb recentně známého objektu, v tomto případě se však pohybujeme spíše v rovině spekulací.

V experimentu zkoumajícím preferenci nových objektů se nám tedy za využití netypické metodiky podařilo zjistit, že při první expozici nového objektu opice volí spíše známý familiární objekt, chovají se tedy neofobně. V průběhu prvních sezení opice familiární předmět preferovaly i z celkového hlediska. S přibývajícím počtem sezení tendence k neofobii klesala, opice začaly více volit i nové objekty. Po změně experimentálních podmínek neofobní reakce opět vzrostla, aby následně opět došlo k habituaci na nové objekty jako takové. Některé konkrétní objekty byly u opic preferované více, bez ohledu na to, zda byly v sezení předkládány v roli familiárního či nového objektu, jiné objekty byly naopak po celou dobu experimentu neoblíbené. Tyto preference pro konkrétní objekty byly u jednotlivých opic odlišné. Konzistence voleb v rámci sezení se u jednotlivých subjektů lišila. Jeden ze subjektů (Vergilius) však vykazoval opravdu velkou míru konzistence napříč všemi sezeními, byl také výrazně neofobnější než zbývající opice.

Výsledky jednotlivých opic se v určitých parametrech velmi lišily. Předpokládáme zde vliv věku, respektive spíše předchozích zkušeností různě starých jedinců s různými novými podněty, přičemž zkušenější zvířata projevují menší míru neofobie. Dále jsme pozorovali trend, kdy nejsubmisivnější jedinec projevovat největší míru neofilie. Výsledek nám ovšem v tomto případě nemusí nic říkat o skutečné neofilii zvířete, může pouze poukazovat na rozdílnou míru jednotlivých subjektů „riskovat“. V našem experimentu nebylo možné testovat

vliv pohlaví, jako v některých dřívějších pracích, neboť všechny testované subjekty jsou samci.

Náš experiment svým designem slouží ke zjišťování neofobie a neofilie zvířat pod určitým časovým tlakem. V naší úloze se opice musí rozhodovat rychle, je jim odepřena možnost postupné pomalejší reakce. Výsledky jsou oproti experimentům s volným průběhem odlišné, neboť obě metodiky testují poněkud odlišné chování.

Výsledky našeho současného experimentu nejsou vzhledem k malému počtu testovaných jedinců a malému počtu opakování statisticky průkazné. Analýza na různé úrovni ukazuje různé výsledky. Je proto zapotřebí velké opatrnosti při jejich interpretaci. Naše závěry tedy představují spíše určité pozorované tendence, které bude potřeba v následujícím časovém období doplnit a upřesnit.

7 Závěr

Ve své práci jsem testovala naivní jedince druhu makak rhesus v úlohách stálosti objektu. Ukazujeme, že metodika, kterou jsme vyvinuli pro testování stálosti objektu, může být s úspěchem využita i pro testování dalších kognitivních schopností primátů. Dosud jsme s jejím využitím testovali právě preferenci objektů, v budoucnu ji však využijeme i při dalších experimentech, ve kterých bychom chtěli sledovat mimo jiné i sociální kognici opic.

V první části práce jsem se zabývala schopností stálosti objektu u dvou naivních samců druhu makak rhesus (*Macaca mulatta*). Výsledky dřívějších studií jsou poněkud rozporuplné. Zatímco v jedné ze studií bylo u makaků prokázáno nejvyšší stádium stálosti objektu, tedy schopnost mentálně reprezentovat neviditelné přemístění objektu (6. stádium dle Piageta) (Wise et al., 1974), v následujících studiích byl zpochybněn metodický přístup, který byl v práci využit (Natale et al., 1986, Shino et al., 1990). Další studie již přítomnost 6. stádia u makaků nepotvrdily a přiklánějí se spíše k předpokladu, že makakové dosahují pouze 5. stádia schopnosti stálosti objektu, tedy že zvládají řešit viditelné přemístění objektu (Natale et al., 1986, Shino et al., 1990, de Blois a Novak, 1994), nicméně některé další práce používající jinou metodiku testování naznačují, že by makaci mohli mít šesté stádium rozvinuté (Filion et al., 1996, Hauser, 2001, Churchland et al., 2003). U mnou testovaných jedinců se přítomnost 6. stádia také nepodařilo potvrdit. Potvrdila jsem však dosavadní názor, že většina testovaných makaků má schopnost dosáhnout 5. stádia stálosti objektu. Tyto výsledky doplňují a podporují předchozí výsledky naší skupiny se staršími makaky, ve kterých tvrdíme, že makak rhesus plně rozvinutou schopností stálosti objektu za určitých podmínek disponuje. K jejímu rozvinutí je však zřejmě zapotřebí předchozí kognitivní trénink.

Ve druhé části diplomové práce jsem využila metodiku, kterou jsme vyvinuli pro testování stálosti objektu pro výzkum preferencí nových objektů. Preference objektů byly dosud testovány spíše metodou behaviorálního pozorování testovaných jedinců. V našem experimentu byly opice postaveny před situací, ve které musely volbu mezi familiárním a novým objektem provést v krátkém čase. Opice se oproti dřívějším pozorováním vůči neznámým objektům chovaly spíše neofobně, zejména při první expezi objektu. Dále jsme sledovali vliv věku a předchozích zkušeností na míru neofobie. Výsledky naznačují, že mladší, méně zkušené opice se vůči novým objektům chovají neofobněji než jedinci s předchozími rozsáhlejšími zkušenostmi s kognitivními experimenty. Diskutovala jsem také vliv hierarchie na rozhodnutí opic. Ukázalo se, že na základě některých parametrů na nové objekty nejvíce neofobně reaguje submisivní jedinec, pro kterého je, na rozdíl od dominantních

jedinců, výhodné zkoušet nové možnosti, neboť tak nemá příliš co ztratit. Z jiného úhlu pohledu je naopak nejméně neofobní zkušený dominantní samec.

Z obou experimentů vyplývá, jak je důležitý předchozí kognitivní trénink opic, byť ve zcela odlišných úlohách, pro úspěšné řešení složitějších mentálních operací. Kognitivní trénink a další zkušenosti pak mohou ovlivnit i další chování zvířat. Ve všech behaviorálních a kognitivních úlohách hraje velmi významnou roli také personalita jedinců.

8 Seznam použité literatury

1. Addessi, E., Galloway, A.T., Birch, L., Visalberghi, E., 2004. Taste perception and food choices in capuchin monkeys and human children. *Primatologie* 6, 101–128.
2. Addessi, E., Galloway, A.T., Visalberghi, E., Birch, L.L., 2005. Specific social influences on the acceptance of novel foods in 2–5-year-old children. *Appetite* 45, 264–271.
3. Addessi, E., Chiarotti, F., Visalberghi, E., Anzenberger, G., 2007. Response to novel food and the role of social influences in common marmosets (*Callithrix jacchus*) and Goeldi's monkeys (*Callimico goeldii*). *American Journal Of Primatology* 69, 1210–1222.
4. Addessi, E., Visalberghi, E., 2006. How Social Influences Affect Food Neophobia in Captive Chimpanzees: A Comparative Approach, in: Matsuzawa, T., Tomonaga, M., Tanaka, M. (Eds.), *Cognitive Development in Chimpanzees*. Springer Tokyo, 246–264.
5. Anselme, P., 2013. Sensitivity to tactile novelty in the terrestrial isopod, *Porcellio scaber*. *Behavioural Processes* 92, 52–59.
6. Antunes, M., Biala, G., 2012. The novel object recognition memory: neurobiology, test procedure, and its modifications. *Cogn Process* 13, 93–110.
7. Altbäcker, V., Hudson, R., Bilkó, Á., 1995. Rabbit-mothers' Diet Influences Pups' Later Food Choice. *Ethology* 99, 107–116.
8. Anderson, M.R., 2012. Comprehension of object permanence and single transposition in gibbons. *Behaviour* 149, 441–459.
9. Barnett, S.A., 1958. Experiments on “neophobia” in Wild and Laboratory Rats. *British Journal of Psychology* 49, 195–201.
10. Barnett, S.A., 1963. *The rat: A study in behaviour*. Aldine, Oxford, England.
11. Barth, J., Call, J., 2006. Tracking the displacement of objects: a series of tasks with great apes (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*, *Gorilla gorilla*, and *Pongo pygmaeus*) and young children (*Homo sapiens*). *J Exp Psychol Anim Behav Process* 32, 239–252.
12. Bergman, T.J., Kitchen, D.M., 2009. Comparing responses to novel objects in wild baboons (*Papio ursinus*) and geladas (*Theropithecus gelada*). *Anim Cogn* 12, 63–73.
13. Best, M.R., Batson, J.D., 1977. Enhancing the expression of flavor neophobia: some effects of the ingestion-illness contingency. *J Exp Psychol Anim Behav Process* 3, 132–143.
14. Bilkó, Á., Altbäcker, V., Hudson, R., 1994. Transmission of food preference in the rabbit: The means of information transfer. *Physiology & Behavior* 56, 907–912.

15. Bindra, D., Spinner, N., 1958. Response to different degrees of novelty: the incidence of various activities. *J Exp Anal Behav* 1, 341–350.
16. Birch, L.L., 1998. Citováno podle Addessi, E., Galloway, A.T., Birch, L., Visalberghi, E., 2004. Taste perception and food choices in capuchin monkeys and human children. *Primatologie* 6, 101–128.
17. Birch, L.L., Gunder, L., Grimm-Thomas, K., Laing, D.G., 1998. Infants' Consumption of a New Food Enhances Acceptance of Similar Foods. *Appetite* 30, 283–295.
18. Boissy, A., Bouissou, M.-F., 1995. Assessment of individual differences in behavioural reactions of heifers exposed to various fear-eliciting situations. *Applied Animal Behaviour Science* 46, 17–31.
19. Box, H., Yamamoto, M.E., Lopes, F.A., 1999. Gender differences in marmosets and tamarins: responses to food tasks. *International Journal of Comparative Psychology* 12.
20. Bradshaw, J.W.S., 1991. Sensory and experiential factors in the design of foods for domestic dogs and cats. *Proceedings of the Nutrition Society* 50, 99–106.
21. Bradshaw, J.W.S., 2006. The evolutionary basis for the feeding behavior of domestic dogs (*Canis familiaris*) and cats (*Felis catus*). *J. Nutr.* 136, 1927–1931.
22. Bradshaw, J.W.S., Goodwin, D., Legrand-Defréтин, V., Nott, H.M.R., 1996. Food selection by the domestic cat, an obligate carnivore. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 114, 205–209.
23. Bradshaw, J.W.S., Healey, L.M., Thorne, C.J., Macdonald, D.W., Arden-Clark, C., 2000. Differences in food preferences between individuals and populations of domestic cats *Felis silvestris catus*. *Applied Animal Behaviour Science* 68, 257–268.
24. Byrne, G., Suomi, S.J., 1996. Individual differences in object manipulation in a colony of tufted capuchins. *Journal of Human Evolution* 31, 259–267.
25. Call, J., 2001. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*), chimpanzees (*Pan troglodytes*), and children (*Homo sapiens*). *J Comp Psychol* 115, 159–171.
26. Call, J., Tomasello, M., 1996. Stage 6 object permanence in chimpanzees, orangutans, and 18-month-old human children. *Infant Behavior and Development* 19, 367.
27. Carroll, M.E., Dinc, H.I., Levy, C.J., Smith, J.C., 1975. Demonstrations of neophobia and enhanced neophobia in the albino rat. *J Comp Physiol Psychol* 89, 457–467.
28. Chamove, A.S., 1983. Role of dominance in macaque response to novel objects. *Motivation and Emotion* 7, 213–228.
29. Chapple, R.S., Tomaszewska, M., Lynch, J.J., 1987. Citováno podle Provenza, F.D., Lynch, J.J., Cheney, C.D., 1995. Effects of a flavor and food restriction on the response of sheep to novel foods. *Applied Animal Behaviour Science* 43, 83–93.

30. Chapman, C.A., Fedigan, L.M., 1990. Dietary differences between neighboring *Cebus capucinus* groups: local traditions, food availability or responses to food profitability? *Folia Primatol.* 54, 177–186.
31. Cheney, C.D., Miller, E.R., 1997. Effects of forced flavor exposure on food neophobia. *Applied Animal Behaviour Science* 53, 213–217.
32. Church, S.C., Allen, J.A., Bradshaw, J.W.S., 1994. Anti-apostatic food selection by the domestic cat. *Animal Behaviour* 48, 747–749.
33. Church, S.C., Allen, J.A., Bradshaw, J.W.S., 1996. Frequency-dependent Food Selection by Domestic Cats: A Comparative Study. *Ethology* 102, 495–509.
34. Churchland, M.M., Chou, I.-H., Lisberger, S.G., 2003. Evidence for object permanence in the smooth-pursuit eye movements of monkeys. *J. Neurophysiol.* 90, 2205–2218.
35. Day, R.L., Coe, R.L., Kendal, J.R., Laland, K.N., 2003. Neophilia, innovation and social learning: a study of intergeneric differences in callitrichid monkeys. *Animal Behaviour* 65, 559–571.
36. De Blois, S.T., Novak, M.A., Bond, M., 1998. Object permanence in orangutans (*Pongo pygmaeus*) and squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Journal of Comparative Psychology* 112, 137–152.
37. Deppe, A.M., Wright, P.C., Szelistowski, W.A., 2009. Object permanence in lemurs. *Anim Cogn* 12, 381–388.
38. DiBattista, D., 2002. Preference for novel flavors in adult golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology* 116, 63–72.
39. Dovey, T.M., Staples, P.A., Gibson, E.L., Halford, J.C.G., 2008. Food neophobia and “picky/fussy” eating in children: A review. *Appetite* 50, 181–193.
40. Drea, C.M., 1998. Status, age, and sex effects on performance of discrimination tasks in group-tested rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Comparative Psychology* 112, 170–182.
41. Dumas, C. & Brunet, C., 1994. [Object permanence in capuchin monkeys: A study of invisible displacements]. *Revue Canadienne de Psychologie Expérimentale*, 48, 341–357. [In French]
42. Ehrlich, A., 1970. Response to Novel Objects in Three Lower Primates: Greater Galago, Slow Loris, and Owl Monkey. *Behaviour* 37, 55–63.
43. Ennaceur, A., Delacour, J., 1988. A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. 1: Behavioral data. *Behav. Brain Res.* 31, 47–59.

44. Falciglia, G.A., Couch, S.C., Gribble, L.S., Pabst, S.M., Frank, R., 2000. Food Neophobia in Childhood Affects Dietary Variety. *Journal of the American Dietetic Association* 100, 1474–1481.
45. Fedigan, L.M., Asquith, P.J., 1991. *The Monkeys of Arashiyama: Thirty-five Years of Research in Japan and the West*. SUNY Press.
46. Fedor, A., Skollár, G., Szerencsy, N., Ujhelyi, M., 2008. Object permanence tests on gibbons (Hylobatidae). *J Comp Psychol* 122, 403–417.
47. Fillion, C.M., Washburn, D.A., Gulledge, J.P., 1996. Can monkeys (*Macaca mulatta*) represent invisible displacement? *Journal of Comparative Psychology* 110, 386.
48. Fragaszy, D.M., Mason, W.A., 1978. Response to novelty in *Saimiri* and *Callicebus*: Influence of social context. *Primates* 19, 311–331.
49. Fragaszy, D., Visalberghi, E., Galloway, A., 1997. Infant tufted capuchin monkeys' behaviour with novel foods: opportunism, not selectivity. *Anim Behav* 53, 1337–1343.
50. Fu, W., Zhao, D., Qi, X., Guo, S., Wei, W., Li, B., 2013. Free-ranging Sichuan snub-nosed monkeys *Rhinopithecus roxellana*: Neophobia, neophilia, or both? *Current Zoology* 59, 311–316.
51. Gabel, A., Lucass, C., Zimmer, S.M., Bietz, C., Schwenke, M., Wanker, R., 2009. Cognitive Understanding of Object Permanence in Mandrills (*Mandrillus sphinx*, L.). *Open Biology Journal* 2, 137–140.
52. Galef Jr., B.G., 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour* 46, 257–265.
53. Galef, B.G., Kennett, D.J., Wigmore, S.W., 1984. Transfer of information concerning distant foods in rats: A robust phenomenon. *Animal Learning & Behavior* 12, 292–296.
54. Gálik, M., 2014. Test stálosti objektu u primátov. Diplomová práce, Univerzita Karlova v Praze, Praha.
55. Gibbons, J., Lawrence, A., Haskell, M., 2009. Responsiveness of dairy cows to human approach and novel stimuli. *Applied Animal Behaviour Science* 116, 163–173.
56. Glander, K.E., Rabin, D.P., 1983. Food choice from endemic North Carolina tree species by captive prosimians (*Lemur fulvus*). *Am. J. Primatol.* 5, 221–229.
57. Glaser, D., Tinti, J.-M., Nofre, C., 1996. Gustatory responses of non-human primates to dipeptide derivatives or analogues, sweet in man. *Food Chemistry, Sweet Taste Chemoreception* 56, 313–321.
58. Glickman, S.E., Sroges, R.W., 1966. Curiosity in Zoo Animals. *Behaviour* 26, 151–188.
59. Gosset, D., Roeder, J.-J., 2001. Factors affecting feeding decisions in a group of black lemurs confronted with novel food. *Primates* 42, 175–182.

60. Greenberg, R., 1983. The Role of Neophobia in Determining the Degree of Foraging Specialization in Some Migrant Warblers. *The American Naturalist* 122, 444–453.
61. Greenberg, R., 1984a. Differences in feeding neophobia in the tropical migrant wood warblers *Dendroica castanea* and *D. pensylvanica*. *Journal of Comparative Psychology* 98, 131–136.
62. Greenberg, R., 1984b. Neophobia in the foraging-site selection of a neotropical migrant bird: An experimental study. *Proc Natl Acad Sci U S A* 81, 3778–3780.
63. Greenberg, R., 1990. Feeding neophobia and ecological plasticity: a test of the hypothesis with captive sparrows. *Animal Behaviour* 39, 375–379.
64. Greenberg, R. 1999. Relationships between juvenile object exploration and foraging specialisation in songbirds. in: Adams, N.J. & Slotow, R.H. (Eds.), *Proc. 22 Int. Ornithol. Congr., Durban. Johannesburg, BirdLife South Africa.* 868-877
65. Greenberg, R., 2003. The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds, in: Reader, S.M., Laland, K.N. (Eds.), *Animal Innovation.* Oxford University Press, New York, NY, US, 175–196.
66. Gustafsson, E., Krief, S., Saint Jalme, M., 2011. Neophobia and Learning Mechanisms: How Captive Orangutans Discover Medicinal Plants. *Folia Primatologica* 82, 45–55.
67. Hardie, S.M., Buchanan-Smith, H.M., 2000. Responses of Captive Single- and Mixed-Species Groups of *Saguinus* to Novel Nonthreatening Objects. *International Journal of Primatology* 21, 629–648.
68. Harper, L.V., Sanders, K.M., 1975. The effect of adults' eating on young children's acceptance of unfamiliar foods. *Journal of Experimental Child Psychology* 20, 206–214.
69. Hauser, M.D., 2001. Searching for food in the wild: a nonhuman primate's expectations about invisible displacement. *Developmental Science* 4, 84–93.
70. Heath, P., Houston-Price, C., Kennedy, O.B., 2011. Increasing food familiarity without the tears. A role for visual exposure? *Appetite, Feeding infants and young children: guidelines, research and practice* 57, 832–838.
71. Hegsted, D.M., Gershoff, S.N., Lentini, M.S., 1956. Citováno podle Stasiak, M., 2002. The Development of Food Preferences in Cats: The New Direction. *Nutritional Neuroscience* 5, 221–228.
72. Heinrich, B., 1988. Why Do Ravens Fear Their Food? *The Condor* 90, 950–952.
73. Heinrich, B., 1995. Neophilia and exploration in juvenile common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour* 50, 695–704.

74. Hemsworth, P.H., Price, E.O., Borgwardt, R., 1996. Behavioural responses of domestic pigs and cattle to humans and novel stimuli. *Applied Animal Behaviour Science* 50, 43–56.
75. Hennessy, M.B., Mendoza, S.P., Mason, W.A., Moberg, G.P., 1995. Endocrine sensitivity to novelty in squirrel monkeys and titi monkeys: Species differences in characteristic modes of responding to the environment. *Physiology & Behavior* 57, 331–338.
76. Herskin, M.S., Kristensen, A.-M., Munksgaard, L., 2004. Behavioural responses of dairy cows toward novel stimuli presented in the home environment. *Applied Animal Behaviour Science* 89, 27–40.
77. Hikami, K., Hasegawa, Y., Matsuzawa, T., 1990. Social transmission of food preferences in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) after mere exposure or aversion training. *Journal of Comparative Psychology* 104, 233–237.
78. Howard, A.J., Mallan, K.M., Byrne, R., Magarey, A., Daniels, L.A., 2012. Toddlers' food preferences. The impact of novel food exposure, maternal preferences and food neophobia. *Appetite* 59, 818–825.
79. Inglis, I.R., Shepherd, D.S., Smith, P., Haynes, P.J., Bull, D.S., Cowan, D.P., Whitehead, D., 1996. Foraging behaviour of wild rats (*Rattus norvegicus*) towards new foods and bait containers. *Applied Animal Behaviour Science* 47, 175–190.
80. Itani, J., 1958. On the acquisition and propagation of a new food habit in the natural group of the Japanese monkey at Takasaki - Yama. *Primates* 1, 84–98.
81. Johnson, E., 2000a. Food-neophobia in semi-free ranging rhesus macaques: effects of food limitation and food source. *Am. J. Primatol.* 50, 25–35.
82. Johnson, E., 2000b. Food neophobia in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Dizertační práce, University of Georgia, Athens.
83. Johnson, E.C., 2007. Rhesus macaques (*Macaca mulatta*) are not neophobic toward novel food with a high sugar content. *Am. J. Primatol.* 69, 591–596.
84. Joubert, A., Vauclair, J., 1986. Reaction to Novel Objects in a Troop of Guinea Baboons: Approach and Manipulation. *Behaviour* 96, 92–104.
85. Kagan, J., 1997. Temperament and the Reactions to Unfamiliarity. *Child Development* 68, 139–143. doi:10.1111/j.1467-8624.1997.tb01931.x
86. Katzir, G., 1982. Relationships between Social Structure and Response to Novelty in Captive Jackdaws, *Corvus monedula L.*, I. Response to Novel Space. *Behaviour* 81, 231–263.

87. Katzir, G., 1983. Relationships between Social Structure and Response to Novelty in Captive Jackdaws, *Corvus monedula* L. II. Response to Novel Palatable Food. Behaviour 87, 183–208.
88. Kawai, M., 1960. Citováno podle Johnson, E., 2000. Food neophobia in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). Dizertační práce, University of Georgia, Athens.
89. Kendal, R. I., Coe, R. I., Laland, K. N., 2005. Age differences in neophilia, exploration, and innovation in family groups of callitrichid monkeys. Am. J. Primatol. 66, 167–188.
90. Kinnally, E.L., Whiteman, H.J., Mason, W.A., Mendoza, S.P., Capitanio, J.P., 2008. Dimensions of response to novelty are associated with social engagement and aggression in adult male rhesus macaques (*Macaca mulatta*). J Comp Psychol 122, 195–203.
91. Koivisto, U.K., Sjöden, P.O., 1996. Food and General Neophobia in Swedish Families: Parent–Child Comparisons and Relationships with Serving Specific Foods. Appetite 26, 107–118.
92. Krueger, W.C., Laycock, W.A., Price, D.A., 1974. Relationships of Taste, Smell, Sight, and Touch to Forage Selection. Journal of Range Management 27, 258–262.
93. Laska, M., 2001. A comparison of food preferences and nutrient composition in captive squirrel monkeys, *Saimiri sciureus*, and pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. Physiology & Behavior 73, 111–120.
94. Laska, M., Salazar, L.T.H., Luna, E.R., 2000. Food Preferences and Nutrient Composition in Captive Spider Monkeys, *Ateles geoffroyi*. International Journal of Primatology 21, 671–683.
95. Launchbaugh, K.L., Provenza, F.D., Werkmeister, M.J., 1997. Overcoming food neophobia in domestic ruminants through addition of a familiar flavor and repeated exposure to novel foods. Applied Animal Behaviour Science 54, 327–334.
96. Lupfer, G., Frieman, J., Coonfield, D., 2003. Social Transmission of Flavor Preferences in Two Species of Hamsters (*Mesocricetus auratus* and *Phodopus campbelli*). Journal of Comparative Psychology 117, 449–455.
97. Mallavarapu, S., 2009. Object permanence in orangutans, gorillas and black-and-white ruffed lemurs. Georgia Institute of Technology. 1-109.
98. Mallavarapu, S., Perdue, B.M., Stoinski, T.S., Maple, T.L., 2013. Can Black-and-White Ruffed Lemurs (*Varecia variegata*) Solve Object Permanence Tasks? Am. J. Primatol. 75, 376–386.
99. Mascola, A.J., Bryson, S.W., Agras, W.S., 2010. Picky eating during childhood: A longitudinal study to age 11 years. Eating Behaviors 11, 253–257.

- 100.Mathieu, M., Bouchard, M.-A., Granger, L., Herscovitch, J., 1976. Piagetian object-permanence in *Cebus capucinus*, *Lagothrica flavicauda* and *Pan troglodytes*. *Animal Behaviour* 24, 585–588.
- 101.Mendes, N., Huber, L., 2004. Object permanence in common marmosets (*Callithrix jacchus*). *Journal of Comparative Psychology; Journal of Comparative Psychology* 118, 103.
- 102.Mennella, J.A., Beauchamp, G.K., 1991. Maternal Diet Alters the Sensory Qualities of Human Milk and the Nursling's Behavior. *Pediatrics* 88, 737.
- 103.Mennella, J.A., Beauchamp, G.K., 1993. The effects of repeated exposure to garlic-flavored milk on the nursling's behavior. *Pediatr. Res.* 34, 805–808.
- 104.Mennella, J.A., Beauchamp, G.K., 1998. Early Flavor Experiences: Research Update. *Nutrition Reviews* 56, 205–211.
- 105.Menzel, E.W., Jr., 1963. The Effects of Cumulative Experience on Responses to Novel Objects in Young Isolation-Reared Chimpanzees. *Behaviour* 21, 1–12.
- 106.Menzel, E.W., Jr., 1966. Responsiveness to Objects in Free-Ranging Japanese Monkeys. *Behaviour* 26, 130–150.
- 107.Menzel E.W., Jr., 1971. Group behavior in young chimpanzees: Responsiveness to cumulative novel changes in a large outdoor enclosure. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 74, 46–51.
- 108.Menzel, E.W., Jr., Davenport, R.K., Rogers, C.M., 1961. Some aspects of behavior toward novelty in young chimpanzees. *J Comp Physiol Psychol* 54, 16–19.
- 109.Menzel, E.W., Jr., Menzel, C.R., 1979. Cognitive, Developmental and Social Aspects of Responsiveness to Novel Objects in a Family Group of Marmosets (*Saguinus fuscicollis*). *Behaviour* 70, 251–279.
- 110.Mettke-Hofmann, C., Winkler, H., Leisler, B., 2002. The Significance of Ecological Factors for Exploration and Neophobia in Parrots. *Ethology* 108, 249–272.
- 111.Miller, L.C., Bard, K.A., Juno, C.J., Nadler, R.D., 1986. Behavioral responsiveness of young chimpanzees (*Pan troglodytes*) to a novel environment. *Folia Primatol.* 47, 128–142.
- 112.Milton, K., 2006. Diet and Primate Evolution. *Scientific American* 16, 22–29.
- 113.Mirza, S.N., Provenza, F.D., 1990. Preference of the mother affects selection and avoidance of foods by lambs differing in age. *Applied Animal Behaviour Science* 28, 255–263.

- 114.Mirza, S.N., Provenza, F.D., 1992. Effects of age and conditions of exposure on maternally mediated food selection by lambs. *Applied Animal Behaviour Science* 33, 35–42.
- 115.Mirza, S.N., Provenza, F.D., 1994. Socially induced food avoidance in lambs: direct or indirect maternal influence? *J. Anim. Sci.* 72, 899–902.
- 116.Mitchell, D., 1976. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: a reevaluation. *J Comp Physiol Psychol* 90, 190–197.
- 117.Natale, F., Antinucci, F., Spinozzi, G., Potí, P., 1986. Stage 6 object concept in nonhuman primate cognition: A comparison between gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) and Japanese macaque (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology* 100, 335–339. doi:10.1037/0735-7036.100.4.335
- 118.Neiworth, J.J., Steinmark, E., Basile, B.M., Wonders, R., Steely, F., DeHart, C., 2003. A test of object permanence in a new-world monkey species, cotton top tamarins (*Saguinus oedipus*). *Anim Cogn* 6, 27–37.
- 119.Nolte, D.L., Provenza, F.D., 1992. Food preferences in lambs after exposure to flavors in milk. *Applied Animal Behaviour Science* 32, 381–389.
- 120.Piaget, J., 1952. *The origins of intelligence in children*, New York: International Universities Press.
- 121.Piaget, J., 1954. *The construction of reality in the child*, Abington: Routledge.
- 122.Piaget, J., 1966. *Psychologie inteligence*, Praha: SPN.
- 123.Pisula, W., Turlejski, K., Stryjek, R., Nałęcz-Tolak, A., Grabiec, M., Djavadian, R.L., 2012. Response to novelty in the laboratory Wistar rat, wild-captive WWCPs rat, and the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*). *Behavioural Processes* 91, 145–151.
- 124.Platt, D.M., Novak, M.A., 1999. Perception of novel changes in a familiar environment by socially-housed rhesus monkeys. *Am. J. Primatol.* 47, 117–131.
- 125.Provenza, F., Balph, D., 1988. Development of Dietary Choice in Livestock on Rangelands and Its Implications for Management. *Journal of Animal Science* 66, 2356–2368.
- 126.Ralphs, M.H., Graham, D., James, L.F., 1994. Social Facilitation Influences Cattle to Graze Locoweeds. *Journal of Range Management* 47, 123–126.
- 127.Ralphs, M.H., Graham, D., Molyneux, R.J., James, L.F., 1993. Seasonal Grazing of Locoweeds by Cattle in Northeastern New Mexico. *Journal of Range Management* 46, 416.
- 128.Richter, C.P., 1953. Experimentally produced behavior reactions to food poisoning in wild and domesticated rats. *Annals of the New York Academy of Sciences* 56, 225–239.

- 129.Röder, E.L., Timmermans, P.J.A., Vossen, J.M.H., 1989. Effects of rearing and exposure condition upon the acquisition of phobic behaviour in cynomolgus monkeys. *Behaviour Research and Therapy* 27, 221–231.
- 130.Rozin, P., 1976. The Selection of Foods by Rats, Humans, and Other Animals, in: Jay S. Rosenblatt, R.A.H., Evelyn Shaw and Colin Beer (Ed.), *Advances in the Study of Behavior*. Academic Press, pp. 21–76.
- 131.Russell, C.G., Worsley, A., 2008. A population-based study of preschoolers' food neophobia and its associations with food preferences. *J Nutr Educ Behav* 40, 11–19.
- 132.Russell, E.M., Pearce, G.A., 1971. Exploration of Novel Objects by Marsupials. *Behaviour* 40, 312–322.
- 133.Russell, P.A., 1973. Relationships between exploratory behaviour and fear: a review. *British Journal Of Psychology* 64, 417–433.
- 134.Sabbatini, G., Stamatii, M., Tavares, M.C.H., Visalberghi, E., 2007. Response toward novel stimuli in a group of tufted capuchins (*Cebus libidinosus*) in Brasília National Park, Brazil. *Am. J. Primatol.* 69, 457–470.
- 135.Sackett, G.P., 1972. Exploratory behavior of rhesus monkeys as a function of rearing experiences and sex. *Developmental Psychology* 6, 260–270.
- 136.Schino, G., Spinozzi, G., Berlinguer, L., 1990. Object concept and mental representation in *Cebus apella* and *Macaca fascicularis*. *Primates* 31, 537–544. doi:10.1007/BF02382536
- 137.Schneider, M.L., 1992. Prenatal stress exposure alters postnatal behavioral expression under conditions of novelty challenge in rhesus monkey infants. *Developmental Psychobiology* 25, 529–540.
- 138.Stöwe, M., Bugnyar, T., Loretto, M.-C., Schloegl, C., Range, F., Kotrschal, K., 2006. Novel object exploration in ravens (*Corvus corax*): effects of social relationships. *Behav. Processes* 73, 68–75.
- 139.Sullivan, S.A., Birch, L.L., 1994. Infant Dietary Experience and Acceptance of Solid Foods. *Pediatrics* 93, 271–277.
- 140.Tuorila, H., Lähteenmäki, L., Pohjalainen, L., Lotti, L., 2001. Food neophobia among the Finns and related responses to familiar and unfamiliar foods. *Food Quality and Preference* 12, 29–37.
- 141.Turpin, B., Johnston, T.D., 1991. Paradoxical effects of experience with food size and flavour in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*. *Animal Behaviour* 42, 103–110.

142. Ueno, A., Matsuzawa, T., 2005. Response to novel food in infant chimpanzees: Do infants refer to mothers before ingesting food on their own? *Behavioural Processes* 68, 85–90.
143. Užgiris, I.Č., Hunt, J.M., 1975. Assessment in infancy: Ordinal scales of psychological development. University of Illinois Press, Champaign, IL, US.
144. Vaughter, R.M., Smotherman, W., Ordy, J.M., 1972. Development of object permanence in the infant squirrel monkey. *Developmental Psychology* 7, 34.
145. Villalba, J.J., Catanese, F., Provenza, F.D., Distel, R.A., 2012. Relationships between early experience to dietary diversity, acceptance of novel flavors, and open field behavior in sheep. *Physiology and Behavior* 105, 181–187.
146. Visalberghi E., 1988. Responsiveness to objects in two social groups of tufted capuchin monkeys *Cebus apella*. *Am. J. Primatol.* 15. 349-360.
147. Visalberghi, E., Addessi, E., 2000. Seeing group members eating a familiar food enhances the acceptance of novel foods in capuchin monkeys. *Animal Behaviour* 60, 69–76.
148. Visalberghi, E., Addessi, E., 2001. Acceptance of novel foods in capuchin monkeys: do specific social facilitation and visual stimulus enhancement play a role? *Animal Behaviour* 62, 567–576.
149. Visalberghi, E., Fragaszy, D., 1995. The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: the role of social context. *Animal Behaviour* 49, 1089–1095.
150. Visalberghi, E., Myowa Yamakoshi, M., Hirata, S., Matsuzawa, T., 2002. Responses to novel foods in captive chimpanzees. *Zoo Biol.* 21, 539–548.
151. Visalberghi, E., Sabbatini, G., Stammati, M., Addessi, E., 2003. Preferences towards novel foods in *Cebus apella*: the role of nutrients and social influences. *Physiology & Behavior* 80, 341–349.
152. Visalberghi, E., Valente, M., Fragaszy, D., 1998. Social context and consumption of unfamiliar foods by capuchin monkeys (*Cebus apella*) over repeated encounters. *Am. J. Primatol.* 45, 367–380.
153. Vochteloo, J.D., Timmermans, P.J.A., Duijghuisen, J.A.H., Vossen, J.M.H., 1991. Responses to novelty in phobic and non-phobic cynomolgus monkeys: The role of subject characteristics and object features. *Behaviour Research and Therapy* 29, 531–538.
154. Watson, S.L., Ward, J.P., 1996. Temperament and problem solving in the small-eared bushbaby (*Otolemur garnettii*). *Journal of Comparative Psychology* 110, 377–385.

155. Webster, S.J., Lefebvre, L., 2000. Neophobia by the Lesser-Antillean Bullfinch, a foraging generalist, and the Bananaquit, a nectar specialist. *The Wilson Bulletin* 424–427.
156. Weiskrantz, L., Cowey, A., 1963. The aetiology of food reward in monkeys. *Animal Behaviour* 11, 225–234. doi:10.1016/S0003-3472(63)80104-9
157. Wesierska, M., Walasek, G., Kilijanek, J., Djavadian, R.L., Turlejski, K., 2003. Behavior of the gray short-tailed opossum (*Monodelphis domestica*) in the open field and in response to a new object, in comparison with the rat. *Behav. Brain Res.* 143, 31–40.
158. Wise, K.L., Wise, L.A., Zimmermann, R.R., 1974. Piagetian object permanence in the infant rhesus monkey. *Developmental Psychology* 10, 429–437.
159. Zimmermann, A., Stauffacher, M., Langhans, W., Würbel, H., 2001. Enrichment-dependent differences in novelty exploration in rats can be explained by habituation. *Behavioural Brain Research* 121, 11–20.