

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Ekologická a evoluční biologie



Veronika Rudolfová

**Potravní neofobie a potravní preference u hlodavců
(Rodentia), vliv sociálního učení**

**Food neophobia and food preference in rodents (Rodentia) and its
interaction with social learning**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Eva Landová, Ph.D.

Konzultanti: RNDr. et PhDr. Tereza Nekovářová, Ph.D.

doc. RNDr. Daniel Frynta, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování:

Ráda bych poděkovala své školitelce, RNDr. Evě Landové, Ph.D. za čas strávený nad mou prací, za připomínky a myšlenky týkající se tématu i obsahu mé bakalářské práce. Dále bych chtěla poděkovat RNDr. et PhDr. Tereze Nekovářové, Ph.D. za podporu i dobré rady a doc. RNDr. Danielu Fryntovi, Ph.D. za to, že nám pomohl pochopit to, v čem jsme se nebyly schopné vyznat. Můj dík patří také Báře za její ochotu a pomoc.

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 13.5.2015

Podpis

Obsah

| | |
|--|----|
| Abstrakt | 4 |
| Abstract | 5 |
| 1 Úvod | 6 |
| 2 Potravní chování | 7 |
| 2.1 Potravní neofobie | 8 |
| 2.1.1 Variabilita v míře neofobie | 9 |
| 2.1.2 Neofobie jako faktor osobnostního typu | 10 |
| 2.1.3 Metodika | 11 |
| 2.2 Potravní averze | 12 |
| 2.3 Potravní preference | 12 |
| 2.3.1 Ontogeneze potravních preferencí | 13 |
| 2.3.2 Fyziologické vlivy | 14 |
| 2.3.3 Metodika | 14 |
| 2.4 Existuje vzájemná interakce potravní neofobie a potravní preference? | 15 |
| 3 Vzájemný vztah neofobie a potravních preferencí u vybraných druhů hlodavců | 16 |
| 3.1 Potkan (<i>Rattus norvegicus</i>) | 16 |
| 3.1.1 Laboratorní kmeny potkanů | 17 |
| 3.2 Krysa (<i>Rattus rattus</i>) | 17 |
| 3.3 Další zástupci řádu Rodentia | 18 |
| 3.3.1 Křeček zlatý (<i>Mesocricetus auratus</i>) | 18 |
| 3.3.2 Křečík Campbellův (<i>Phodopus campbelli</i>) | 19 |
| 3.3.3 Myš domácí (<i>Mus musculus</i>) | 19 |
| 3.3.4 Myšice křovinná (<i>Apodemus sylvaticus</i>) | 19 |
| 4 Individuální učení | 20 |
| 5 Sociální učení | 20 |
| 5.1 Interakce sociálního učení s individuálním učení | 21 |
| 5.2 Vliv sociálního učení na potravní preference | 23 |
| 5.2.1 Metodika | 23 |
| 5.2.2 Přenos potravních preferencí | 24 |
| 5.2.3 Vliv skupiny | 24 |
| 5.2.4 Vliv matky | 25 |

| | | |
|-------|--|----|
| 5.2.5 | Vliv dalších jedinců v kolonii..... | 25 |
| 5.2.6 | Další způsoby ovlivňování potravního chování | 26 |
| 5.2.7 | Diskuze | 27 |
| 6 | Závěr..... | 28 |
| 7 | Použitá literatura..... | 30 |
| 8 | Přílohy | 38 |

Abstrakt

Neofobie (strach z neznámého) je první ochranou hlodavců před pozřením nebezpečné potravy. Po překonání prvotního strachu začne jedinec novou potravu samplovat (brát si malé kousky). Na základě zkušeností s jednotlivými typy potravy si zvíře vytváří averze pro nebezpečnou potravu a potravní preference pro potravu bezpečnou a nutričně výhodnou. Tyto mechanismy potravního chování se může jedinec naučit individuálně, ale potravní chování jedinců ovlivňují také další jedinci, obzvláště u sociálně žijících druhů. To, jestli se jedinec bude učit podle svých zkušeností, nebo podle jiných jedinců, záleží na situaci a prostředí, ve kterém se zvíře nachází.

Klíčová slova: potravní neofobie, potravní preference, sociální učení, individuální učení, Rodentia, *Rattus*

Abstract

Neophobia (fear of novelty) is first protection from ingesting potentially dangerous food in rodents. After overcoming the fear an animal begins to sample the food (take small parts). The animal then forms an aversion to dangerous food and preference for safe and nutritionally favourable food on the grounds of its experience with its ingestion. These mechanisms of behaviour towards food can be learned individually but an individual's behaviour is also influenced by other animals, especially in social animals. Whether an individual will act on its own experiences and therefore learn or if it will learn from others, depends on the situation and the environment in which the animal currently is.

Key words: food neophobia, food preferences, social learning, individual learning, Rodentia, *Rattus*

1 Úvod

Když živočich najde novou potravu, jak se rozhodne, zda ji zařadit do svého potravního repertoáru, nebo ne? První reakcí hlodavců na tuto potravu je neofobie, kdy se jedinec bojí neznámou potravu sežrat. Po chvíli začne vykazovat sampling, což je ochutnávání malých kousků této potravy. Pokud u něj ochutnání vyvolá nauseu (pocit na zvracení), nebo jiný podobný stav, vytvoří si vůči této potravě averzi a v budoucnu se jí bude vyhýbat. Když ale zjistí, že je tato potrava bezpečná, může ji do svého potravního repertoáru zařadit, nebo ji dokonce začít preferovat oproti jiným typům potravy. Dá se tedy říci, že neofobie je jakousi první bariérou, která zvíře ochraňuje před sežráním nebezpečné potravy. Vykazování potravních preferencí je naopak způsob pamatování si bezpečné a nutričně výhodné potravy.

Účelem mé práce je zaměřit se na potravní chování hlodavců, především na potravní neofobii (strach z neznámé potravy), potravní preference a jejich vzájemnou interakci. Soustředit bych se chtěla na to, k čemu tyto mechanismy hlodavcům slouží, proč jsou pro ně výhodné a jak se pokusně testují. Dále bych se chtěla podívat na vliv sociálního učení na tyto mechanismy a zjistit, kdy se je pro zvíře výhodné učit se individuálně a kdy sociálně.

Cíle této bakalářské práce tedy jsou (i) kriticky zhodnotit pokusy s tématikou potravní preference a potravní neofobie, (ii) zaměřit se na metodiku těchto pokusů a na interpretaci jejich výsledků (iii) zjistit, zda a jak neofobie a potravní preference interagují navzájem a (iv) jaká je souvislost těchto procesů s individuálním a sociálním učením.

2 Potravní chování

Existuje mnoho modelů, jak by si měl živočich ideálně vybírat potravu. Obecně by zvířata měla optimalizovat svůj potravní výběr podle dostupnosti potravy. To znamená chovat se spíše jako generalisté, pokud je potravy nedostatek a více jako potravní specialisté pokud je potravy přebytek (Emlen 1966). Původně se počítalo s tím, že živočich by se měl snažit vytěžit z potravy co nejvíce energie v co nejkratším čase. Na tomto základě stojí kvantitativní optimalitní modely (Charnov 1976). Začalo se však ukazovat, že předpoklady těchto modelů nedokážou vysvětlit všechno pozorované chování potravních generalistů. Uvažovalo se tedy o tom, že nějaký typ potravy nemůže být zcela ekvivalentně nahrazen jinou potravou, nýbrž že se jednotlivé typy potravy více či méně nutričně doplňují (Rapport 1980). Živočich si proto musí sestavit potravu tak, aby si zajistil přísun všech potřebných nutričních prvků. Proto byly vytvořeny nové modely, zohledňující nutriční hodnoty potravy.

Na potravní chování můžeme nahlížet nejen z pohledu ekologického či fyziologického (nutriční hodnoty), ale uplatňuje se zde i řada faktorů čistě etologických, zejména u vysoce sociálního druhů hlodavců, jako jsou potkani či krysy. Jak u nich potravní chování po etologické stránce vypadá? Divocí potkani i divoké krysy jsou nejvíce aktivní kolem západu slunce a svítání (Galef & Aleen 1995). Barnett a Spencer (1951) vyzorovali, že se západem slunce začínají potkani žrát a většina krmení se odehrává v noci. Přitom v průběhu dní se objevoval týž pattern v chování, kdy se nejdřív objevila hlava jednoho jedince ve vchodu do hnízda, který tak několik minut zůstal a číchal, než se vydal k misce s potravou. Tento „pionýr“ byl v rámci kolonie stále jeden a též.

I v dalších aspektech potravního chování je určitý pattern, například ve foragingu. Samice vykonají mnoho krátkých návštěv, kdežto samci přijdou jen několikrát a žerou delší dobu (Hegab et al. 2013; Inglis et al. 1996), Barnett a Spencer (1951) ale pozorovali opačný trend.

Potravu, která sestává z malých částíček, většinou žerou potkani rovnou na místě, kdežto velké kusy potravy divocí potkani obvykle odtáhnou stranou (často do hnízda), kde potravu ve většině případů rovnou zkonzumují, méně často ji uschovají (Barnett & Spencer 1951; Barnett 1956). S jedinci, kteří se navrátili po žraní k hnízdu, obvykle interagují jiní jedinci. Olizují jim přední tlapy a tlamu (Barnett 1956), v případě že mají kus potravy, snaží se jim ho ukrást (Barnett & Spencer 1951; Galef et al. 2001). Přinesení potravy do hnízda obecně způsobí zvýšenou aktivitu ostatních jedinců (Barnett & Spencer 1951).

V potravním chování je velice důležitá explorace, která sestává z (i) pohybování se, (ii) čichání a (iii) samplingu (Barnett 1956). Sampling znamená, že si zvíře nevezme velký kus potravy, ale jen jakoby ochutná. Tento jev je velice rozšířený (Barnett 1956; Clark 1982; Melcer & Alberts 1989) a umožňuje rychle rozpoznat nutriční hodnoty potravy (viz kapitola Potravní preference) a olivnit budoucí rozhodování o tom, jakou potravu preferovat (Barnett 1956; Melcer & Alberts 1989). Pokud jsou potkani nebo krysy vystaveni neznámému jídlu, nejdříve takto okusí všechny nabízené typy potravy. Ačkoliv při samplingu věnovali stejný čas všem typům potravy, po několika minutách nebo hodinách až dnech začnou určitý typ potravy preferovat (Barnett 1956; Melcer & Alberts 1989). Se sampligem a schopností vyhodnotit nutriční přínos konkrétní potravy souvisí schopnost těchto zvířat rychle změnit typ konzumované potravy (Clark 1981). Explorace a sampling jsou častými prvky chování již u juvenilních zvířat v době otvírání očí (tzn. starých přibližně 17 dní) (Barnett 1956; Melcer & Alberts 1989).

2.1 Potravní neofobie

Neofobie doslova znamená strach z nového (Barnett 1958). Je to vrozený mechanismus (Lin et al. 2014) charakterizovaný váhavostí, vyhýbavostí nebo obezřetností ve vztahu k neznámému (Hegab et al. 2013).

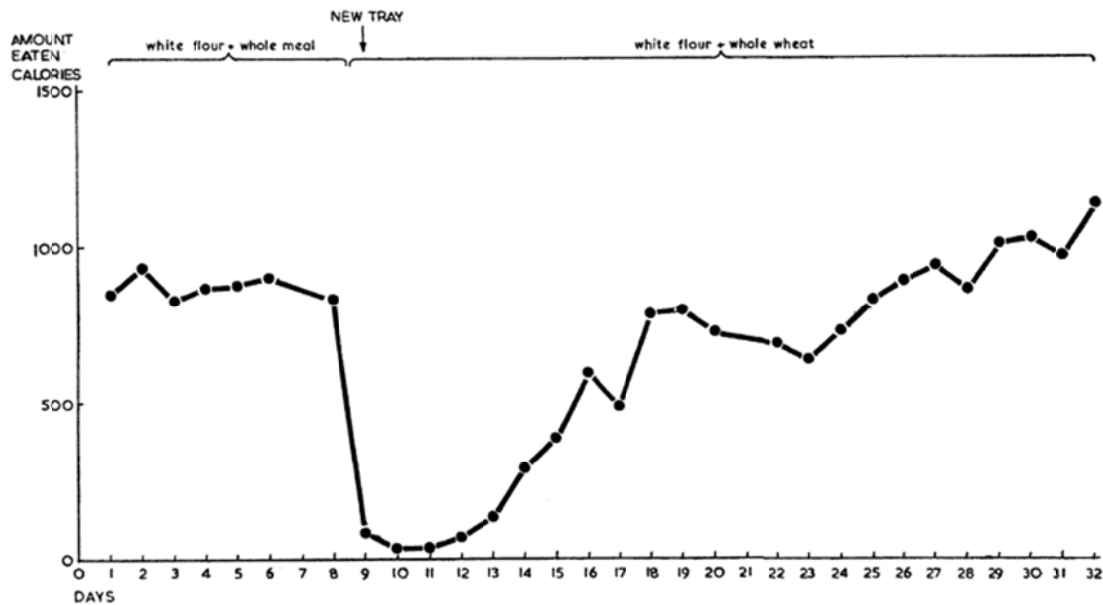
Hlodavci si, vzhledem ke své neschopnosti nebezpečnou či nechutnou potravu vyzvrátit, musí vybírat velmi pečlivě. Neofobie chrání jedince před konzumací potenciálně nebezpečné potravy a proto má z potravního hlediska důležitý evoluční význam (Demattè et al. 2014). Na druhou stranu je tu riziko, že se zvíře bude vyhýbat i bezpečné a nutričně výhodné potravě.

Neofobie způsobuje vyhýbání se neznámé potravě, ale jde o poměrně krátkodobý fenomén, který může zvíře poměrně jednoduše překonat (například sampligem). Tím se liší od potravního konservatismu. Ten je charakterizován dlouhodobým vyhýbáním se potravě a i když je po čase tato potrava přijata, na rozdíl od neofobie není u potravně konzervativních druhů nový typ potravy ještě dlouhou dobu konzumován v takové míře jako potrava původní, jak se ukázalo u ptáků (Marples & Kelly 1999).

Na neofobii se dá pohlížet jako na způsob plasticity fenotypu (kdy se chování a míra neofobie mění s tím, jak se podmínky přeměňují ze známých na neznámé), nebo jako na stálou charakteristiku reaktivního osobitního typu, viz kapitola Neofobie jako faktor

personalityního typu (Ensminger & Westneat 2012). Tyto dvě „podoby“ neofobie se nevyklučují, naopak obě existují současně (Ensminger & Westneat 2012). Pokud se prostředí změní, plasticita fenotypu umožní jedincům adaptovat své chování na tyto změny.

Neofobie sice chrání jedince před pozřením toxických substancí a je tudíž důležitá pro jeho přežití, ale Sol a jeho kolegové (2002) předpokládají, že nízký strach z ochutnávání nové potravy nebo změna foragingu mohou být v určité situaci výhodné, a to jako preadaptace k přežívání a reprodukci v novém prostředí.



Obr. 1: Snížení příjmu potravy po introdukci nové misky na potravu u divokých potkanů chovaných v pokusné aréně (Barnett & Spencer 1951).

2.1.1 Variabilita v míře neofobie

Při porovnávání 29 druhů ptáků se ukázalo, že míra neofobie je u specialistů vyšší, než u generalistů (Greenberg 1983). V míře neofobie je velká variabilita nejen u ptáků (Biondi et al. 2010; Ensminger & Westneat 2012), ale i u hlodavců (Southern et al. 1946). Tato variabilita je viditelná jak mezi domestikovanými a divokými jedinci, tak mezi jednotlivými kmeny.

U divokých potkanů je neofobie výraznější, než u jejich domestikovaných příbuzných, viz kapitola Vzájemný vztah neofobie a potravních preferencí u vybraných druhů hlodavců a příloha. Větší míra neofobie u volně žijících druhů (oproti jejich příbuzným domestikovaným

formám) se nevyskytuje jen u hlodavců, ale i u ptáků (Marples & Kelly 1999). Jakákoliv disturbance v prostředí divokých potkanů je viditelná na sníženém příjmu potravy (Barnett & Spencer 1951). Pokud je kolonie potkanů introdukována do nového prostředí, obvykle uplynou alespoň 2 dny, než zde její jedinci začnou žrát (Barnett & Spencer 1951). V případě, že divokým potkanům nehrozí vyhladovění, vyhýbají se nové potravě velmi dlouho (i 37 dní) (Mitchell 1976). Novému objektu v nepotravní situaci se divocí potkani také vyhýbají (Cowan 1977). Reakce na neznámé místo u nich, stejně jako u domestikovaných potkanů, není neofobní (Cowan 1977; Mitchell 1976).

Laboratorní potkani, stejně jako divocí, explorigují v novém prostředí (Cowan 1977; Mitchell 1976). Potkani kmene Long Evans jsou méně neofobičtí, než divocí potkani, nejméně neofobičtí jsou však potkani kmene Wistar, viz kapitola Vzájemný vztah neofobie a potravních preferencí u vybraných druhů hlodavců a příloha.

Obrovská variabilita v reakcích na novou potravu a nové nádoby na potravu, které se objeví v prostředí jim známém, existuje ale i mezi jedinci stejného kmene (Barnett & Spencer 1951; Inglis et al. 1996). Na míru neofobie má vliv i potravní deprivace. Čím jsou zvířata hladovější, tím rychleji překonají nejistotu ohledně neznámé potravy (Barnett & Spencer 1951). Míru neofobie ovlivňuje i handling mláďat, a to tak, že zvyšuje exploraci v neznámém prostředí, snižuje latenci do začátku žraní a zvyšuje čas, který jedinec stráví žráním (Ferré et al. 1995). Reakce na novou potravu může být ovlivněna také předchozími zkušenostmi s ochutnáváním neznámé potravy a to jak u hlodavců (Barnett & Spencer 1953; Morón & Gallo 2007), tak i u ryb (Frost et al. 2007). U ptáků je viditelná vyšší latence juvenilních jedinců do začátku krmení v nové situaci, než u dospělých jedinců (Biondi et al. 2010). Míra neofobie záleží také na vlastnostech potravy (Wong & McBride 1993).

2.1.2 Neofobie jako faktor personalitního typu

Personalita (nebo také coping styles nebo behaviorální syndromy) je chování, které je pro jedince typické a stabilní v čase i při měnících se podmínkách. V rámci personalitních testů se testuje i míra individuální neofobie zvířete.

Rozlišují se dva základní personalitní typy a to typ proaktivní, který je charakterizován vyšší mírou agresivity a vyšší explorativností neznámých objektů a prostředí (Drent et al. 1996), vyšší aktivitou a častějším riskováním (Sneddon et al. 2003), rychlejší schopností individuálně se učit (Boogert et al. 2006) a kratší latencí do ochutnání neznámé

potravy (Frost et al. 2007). Proaktivní jedinci bývají dominantní a neofiličtí (Sih et al. 2004). Druhým personalitním typem je typ reaktivní, pro který jsou typickými znaky nižší agresivita a explorativnost (Drent et al. 1996), delší latence, než vyleze z úkrytu (Ensminger & Westneat 2012). Pravděpodobně jsou více adaptivní a flexibilní, než jedinci s proaktivním typem personality (Koolhaas et al. 1999) a jsou obvykle submisivní a vykazují vyšší míru neofobie.

Chování jedince je ale dáno interakcí vlastností personalitního typu s motivací jedince a jeho schopnostmi. To znamená, že velmi hladoví jedinci se mohou zdát explorativnější, méně neofobičtí a více ochotni riskovat pro potravu (Reader & Laland 2003 ex Réale et al. 2007).

2.1.3 Metodika

Termín neofobie se používá obecně jako strach z neznámého. Způsobů, jak se testuje je ale více. Mezi nejpoužívanější patří (i) *new-object reaction* test (nový objekt ve známém prostředí)(Chitty 1954 ex Cowan 1977), (ii) *new-place reaction* (reakce na nově dostupné místo) (Archer 1973) a (iii) test neofobie vůči nové potravě (strach z nové potravy). Někteří autoři rozlišují ještě test hyponeophagie (neznámá potrava v neznámém prostředí), přičemž definice tohoto testu není mezi autory stabilní (Deacon 2011). Reakce zvířat v těchto testech jsou odlišné, navíc se v různých pokusech hodnotí různé behaviorální parametry, takže často nejsou porovnatelné mezi sebou, viz příloha. Mezi nejčastěji hodnocené behaviorální parametry neofobních testů patří (i) latence do začátku žraní, (ii) počet návštěv určitého místa a (iii) čas strávený na tomto místě. Dále se v testech potravní neofobie měří množství zkonsumované potravy.

Neznámý objekt v nepotravní situaci u potkanů silné neofobní reakce nevyvolává, během několika hodin se k němu začnou zvířata přibližovat (Cowan 1977), viz příloha. V potravní situaci ale neznámý objekt vyvolává silné neofobické reakce, obzvlášť když se jedná o misku na žrádlo. Když zvířata dostanou novou potravu ve známých nádobách, během několika minut ji začnou sápkovat (Barnett & Spencer 1951). Pokud není neznámá jen potrava, ale i miska, trvá potkanům déle, než začnou explarovat a sápkovat novou potravu (Barnett & Spencer 1951), viz kapitola Vzájemný vztah potravních preferencí u vybraných druhů hlodavců. V případě, že mají k dispozici i jinou potravu, trvá potkanům několik dní, než si na novou nádobu zvyknou (Inglis et al. 1996), viz příloha.

2.2 Potravní averze

Kromě neofobie, vrozeného mechanismu vyhýbání se neznámé potravě, mají živočichové ještě jeden mechanismus, který by je měl ochránit před potenciálně nebezpečnou potravou. Tím je podmíněná averze, což je naučený mechanismus, který na neofobii v podstatě navazuje (Lin et al. 2014). Pokud zvíře narazí na neznámou potravu, chvíli se jí bude vyhýbat, ale poté z ní malý kousek ochutná (viz kapitola Potravní chování), v případě, že je tato potrava bezpečná, možná ji časem začlení do svého potravního repertoáru. Pokud ale bezpečná není a zvířeti se v důsledku jejího sežrání udělá špatně, vytvoří si vůči této potravě podmíněnou averzi. To znamená, že se naučí, že tato potrava pro něj není chutná a nebude ji konzumovat (Lin et al. 2014).

Výzkum podmíněné potravní averze začal v 50. letech 20. století v laboratoři Garcii a jeho kolegů. Ti zjistili, že pokud po pozření potravy zvíře ozáří ionizačním gama zářením, asociuje si tento jedinec nauseu (vyvolanou zářením) s potravou, kterou v té době žral (Garcia et al. 1961, 1955). Později se ve studiu potravních averzí začal používat LiCl (Nachman 1970) a v menší míře i další látky způsobující nevolnost. Pro chuťové averze se používá terminologie klasického podmiňování, kdy chuť slouží jako podmíněný podnět a nausea jako podnět nepodmiňovaný (Garcia et al. 1972 ex Logue 1979).

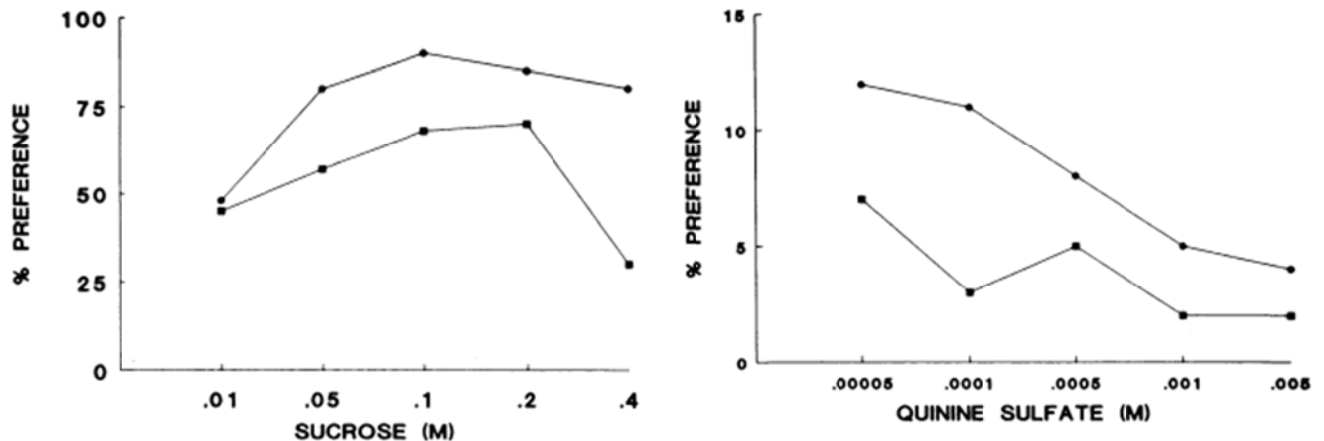
Potravní averze jsou robustním fenoménem. Pro jejich vznik stačí jedna současná expozice potravě a látce vyvolávající nevolnost (Garcia et al. 1955), mezi vystavením potravě a LiCl může být i dlouhý časový odstup (Nachman 1970). Pokud zvíře před vyvoláním nausey žere známou i neznámou potravu, vytvoří si podmíněnou chuťovou averzi vůči potravě neznámé, nikoliv vůči potravě známé (Revusky & Bedarf 1967).

2.3 Potravní preference

Nejběžnější metoda kvantifikace potravních preferencí je poměr hmotnosti určité potravy zkonzumované za určitý čas vzhledem k hmotnosti potravy dostupné v prostředí (Murdoch & Oaten 1975 ex Rapport 1980).

Preference záleží na mnoha faktorech a může být popsána pouze s ohledem na (i) abundanci všech potenciálních typů potravy, (ii) riziko typů potravy a (iii) proporcii každého typu potravy v dietě jedince (Emlen 1966).

Zvířata mají určité potravní preference vrozené, to znamená, že nejsou naučené a můžeme je u nich objevit ihned po narození (Galef 1996). Galef (1996) uvedl hypotézu, že vrozené preference pro sladké, tučné a slané mohly být užitečné předkům v prostředí, kde se tyto substance nacházely zřídka. Preference pro sladké chutě a vyhýbání se hořké a kyselé potravě jsou silné a nacházíme je u mnoha druhů (Barnett & Spencer 1953; Drucker et al. 1994; Galef 1996; Kolodiy et al. 1993).



Obr.2, obr.3: Vrozená preference pro sladké (obrázek vlevo) a hořké (obrázek vpravo) u potkanů (puntíky) a myši bodlinatých (čtverečky) podle koncentrace sacharózy nebo chininu v tekutině (Kolodiy et al. 1993).

Během několika minut po samplingu si zvíře asociuje chuť potravy a zažívací důsledky (Melcer & Alberts 1989; Warwick & Weingarten 1994). Chutné a kaloricky výživné typy potravy pak jedinec zařadí do svého potravního repertoáru a může vzniknout až potravní preference (Drucker et al. 1994; Galef & Whiskin 2000a; Rozin & Rodgers 1967; Warwick & Weingarten 1994). Potravní preference tak vznikají rychle (Barnett 1956), jsou silné (Warwick & Weingarten 1994) a extinkci podléhají pomalu, to znamená, že jsou viditelné i po deseti dnech (Drucker et al. 1994; Melcer & Alberts 1989).

Poté, co se potkani nažerou, se obvykle ještě věnují samplingu, což umožňuje posilování potravních preferencí (Barnett 1956).

2.3.1 Ontogeneze potravních preferencí

U různě starých jedinců se liší nutriční potřeby a podle toho potom vypadají i potravní preference (Clark 1980, 1981). Například mladé krysy žerou více živočišné potravy

(pravděpodobně aby měly dostatek proteinů), také na rozdíl od dospělých jedinců konzumují jen určité části plodů (ze stejných důvodů) (Clark 1980). Rozmnožující se samice mají stejně jako mláďata vyšší potřebu proteinů (Clark 1980, 1981).

2.3.2 Fyziologické vlivy

Generalisté žerou mnoho typů potravy, které nejsou zcela zastupitelné, tito živočichové tudíž musí sestavovat svůj jídelníček podle komplementarity zdrojů (Rapport 1980), kdy každý typ potravy přináší jedinci určitý díl nutričních hodnot. Vzhledem k tomu, že to je základní podmínkou pro přežití, je u nich velmi dobře vyvinuta schopnost vyhýbat se nutričně deficientním typům potravy, zato vyhledávat to, co organismu chybí (Freeland & Janzen 1974). Pro generalisty jsou, vzhledem k nutnosti sestavovat vyváženou dietu z mnoha zdrojů, typické částečné preference (v anglické literatuře pod názvem *partial preferences*), kdy sežerou jen určitý podíl preferované potravy (Rapport 1980) a tu doplňují jinými typy potravy. Mohou být tudíž limitováni potravou, ačkoliv se v jejich okolí běžně vyskytují typy potravy, které by dokázali strávit (Clark 1980). U generalistů je také nesmírně důležitá již zmíněná opatrnost ve vztahu k nové potravě (Freeland & Janzen 1974).

Potkani deficientní v některém nutričním prvku (ať se jedná o cukr, nebo vitamín) vykazují silné a dlouho přetrvávající preference pro novou, nutričně vyváženou potravu (Rozin & Rodgers 1967) a selektivně zvyšují příjem některých nutričních prvků (DiBattista 1987) nebo určité potravy (Drucker et al. 1994). Stejně tak zvířata, která byla dlouho vystavena určité potravě, dávají v preferenčních testech přednost druhé nabízené potravě, ačkoliv je pro ně neznámá (Galef & Whiskin 2003a, 2005). Rozin a Rodgers (1967) dokonce spekulují, že nedostatek příjmu vitamínů může u původně neofobních druhů způsobit aktivní neofilii, kdy jedinec aktivně vyhledává a okamžitě konzumuje neznámou potravu.

2.3.3 Metodika

V rámci pokusů se potravní preference vypočítává jako hmotnost určité potravy zkonsumované za jednotku času a vyjadřuje se v procentech celkové hmotnosti zkonsumované potravy (Inglis et al. 1996). Barnett a Spencer (1953) počítají potravní preference ještě dalším způsobem, a to jako kalorický přínos zkonsumované potravy. V rámci studií potravních preferencí se obvykle nehodnotí žádné behaviorální parametry.

Ve většině pokusů se používá dvouvýběrový preferenční test (v anglické literatuře *two-choice preference test*), kdy zvíře dostane dvě misky s různými druhy potravy (Galef & Whiskin 2003a, 2005), viz příloha. Dříve se používala i ochucená voda, ale výsledky těchto pokusů byly často diskutabilní (Kolodiy et al. 1993). V některých pokusech zvíře nevybírá ze dvou, ale z více typů potravy (Barnett & Spencer 1953). Dalším způsobem zjišťování potravních preferencí u hlodavců je analýza obsahu jejich žaludků (Clark 1981, 1982). Této metody se využívá při vyhodnocování potravních preferencí divokých hlodavců.

2.4 Existuje vzájemná interakce potravní neofobie a potravní preference?

Naší hypotézou bylo, že se vlastně jedná o pojmenování dvou „opačných pólů“ chování zvířat vůči potravě. Přednostně konzumují potravu známou a bezpečnou (stav označovaný jako preference), zato se vyhýbají potravě neznámé, v její blízkosti vyjadřují váhavost, dokonce se u nich projevuje přeskokové chování (Barnett & Spencer 1951) (stav označovaný jako neofobie).

V průběhu psaní této práce jsem ale zjistila, že se spíše jedná o dva extrémy ve vztahu k potravě. Z pohledu zvířete v přírodě (obzvláště třeba potkana, na kterého jsou líceny všemožné jedy) je logické, že bude žrát potravu známou (potravní preference) a naopak se vyhýbat potravě potenciálně nebezpečné (potravní neofobie). Pokud však z nějakých důvodů novou potravu vyzkouší (nedostatek určitých výživových hodnot, nízká abundance obvyklé potravy apod.), bude vykazovat *sampling* a na základě toho se poté rozhodne, zda ji zařadí do svého potravního repertoáru, nebo se jí bude vyhýbat. Pro potravu, která u něj vyvolá nauseu, si vytvoří averzi. Bezpečnou a výživově hodnotnou potravu může zařadit do svého repertoáru, nebo ji dokonce začít preferovat.

Potravní neofobie je poměrně rigidní. Handling, zkušenosti a hlad sice míru neofobie poněkud sníží, ale zvíře přesto zůstane vůči neznámé potravě nedůvěřivé (Ferré et al. 1995; Morón & Gallo 2007). Potravní preference, oproti neofobii, umožňují jak stabilitu, tak i flexibilitu. Extrémně stabilní jsou vrozené potravní preference pro sladké a slané (Kolodiy et al. 1993), naučené potravní preference jsou poměrně hodně stabilní, ale nejsou neměnné.

Pokusy, kde experimentátoři testovali jak potravní neofobii, tak potravní preference bohužel neexistují, takže vztah těchto dvou fenoménů můžeme zkoumat jen pomocí studia testů neofobie a testů potravních preferencí, které byly prováděny nezávisle na sobě.

3 Vzájemný vztah neofobie a potravních preferencí u vybraných druhů hlodavců

3.1 Potkan (*Rattus norvegicus*)

Potkan je jeden z největších omnivorů na planetě Zemi, to znamená, že sežere v podstatě cokoli (Clapperton 2006). Navíc je tento druh extrémním oportunistou a velmi jednoduše přizpůsobuje potravní nabídce v daný okamžik (Traweger & Slotta-Bachmayr 2005). Tyto vlastnosti a pravděpodobně i další jeho schopnosti mu umožnily jednoduché šíření, takže je dnes rozšířen prakticky po celém světě, s největším rozšířením v temperátním pásu (Nowak & Walker 1991 ex Feng & Himsworth 2014). Přičemž v dnešní době je ve volné přírodě k vidění málokdy, většinou se nachází synantropně (Aplin et al. 2003 ex Feng & Himsworth 2014).

Divocí potkani obvykle obývají nory nebo jiné uzavřené prostředí a jsou aktivní zejména v noci (Barnett & Spencer 1951; Feng & Himsworth 2014; Hegab et al. 2013), vyhýbají se otevřeným prostorám a žerou většinou poblíž úkrytu (Barnett & Spencer 1951). Preferují obilí, ale jídelníček si rádi zpestří téměř jakoukoliv jinou potravou, v malé míře konzumují také cukr (Barnett & Spencer 1951; Hegab et al. 2013). Ačkoliv jednotliví jedinci konzumují různé typy potravy, udržují si konstantní příjem kalorií (Barnett & Spencer 1953).

U divokých potkanů je neofobie výraznější, než u jejich domestikovaných příbuzných, obzvláště výrazné jsou neofobní reakce v potravním kontextu (Cowan 1977). Když zvířata dostanou novou potravu ve známých nádobách, během několika minut ji začnou samlpovat (Barnett & Spencer 1951). Neofobie k novým nádobám na potravu je u divokých potkanů dokonce silnější. Pokud jsou i nádoby neznámé, zůstávají jedinci na druhém konci klece, vykazují přeskokové chování (čištění se, stereotypické pohyby), teprve po přibližně hodinovém intervalu začnou explorovat a samlpovat novou potravu (Barnett & Spencer 1951). Novému objektu v nepotravní situaci se divocí potkani vyhýbají řádově několik dní (Cowan 1977), pokud je tímto objektem miska na potravu, 5 dní z ní téměř vůbec nežerou a i po 10 dnech mají tendenci žrát ze známé misky (Inglis et al. 1996). Když mají divocí potkani k dispozici známou potravu a nemusí tudíž hladovět, nežerou novou potravu i 37 dní (Mitchell 1976). Zato na reakce na neznámé místo u divokých potkanů neofobní není (Cowan 1977).

3.1.1 Laboratorní kmeny potkanů

Potkani kmene Long Evans jsou méně neofobičtí, než jejich divocí příbuzní. Z nové misky začnou žrát za 9 dní se stejnou měrou, jako ze známé misky (Mitchell 1976) a novému objektu se vyhýbají jen několik hodin (Cowan 1977).

Laboratorní potkani kmene Wistar jsou v pokusech nejméně neofobičtí. V neznámé situaci vykazují vysokou míru explorační (Barnett 1956) a trvá u nich jen 5 dní, než začnou žrát z nové misky (Mitchell 1976). Pokud jsou potkani kmene Wistar hladoví, nejsou vůči neznámé potravě neofobní a začnou ji potravu žrát okamžitě (Barnett & Spencer 1951).

3.2 Krysa (*Rattus rattus*)

Krysy jsou, stejně jako potkani, rozšířené po celém světě (Aplin et al. 2003 ex Feng & Himsworth 2014), ale na rozdíl od potkanů bychom je našli nejčastěji v tropech (Nowak & Walker 1991 ex Feng & Himsworth 2014) nebo při pobřeží (Bonney et al. 2008 ex Feng & Himsworth 2014). Divoké krysy jsou potravní generalisté, jejich potravu tvoří hlavně části rostlin (semena, plody, listy, stonky a kořínky tvoří přibližně 80% celkové potravy nalezené žaludcích), dále houby a množství bezobratlých živočichů, ale i obratlovců (Clark 1981, 1982). Stejně jako potkani jsou to potravní oportunisté (Traweger & Slotka-Bachmayr 2005). Jejich potravní repertoár je možná zčásti ovlivněn tím, že byly vytlačeny potkany ze zemského povrchu do vyšších míst (na vegetaci, popřípadě vyšší patra budov nebo konstrukcí). Tuto hypotézu podporuje fakt, že krysy často šplhají do výšky, žijí v podkrovní domů (kde si vytváří hnízda z nepřírodních materiálů) a v korunách stromů, které rostou poblíž budov (Cavia et al. 2009; Worth 1950). V mediteránu žijí populace vyloženě přizpůsobené životu na stromech (Landová et al. 2006).

Krysy si vybírají pouze některé části konzumovaných rostlin (preferují reprodukční části)(Clark 1981). Naprostá většina jedinců skládá své jídlo ze 4 a více typů potravy, při čemž jeden typ obvykle dominuje, (i krysy vykazují částečné preference (Rapport 1980). To znamená, že i přes svůj potenciál nasytit jedince není dominující potrava nikdy samotným typem potravy v žaludku), důležité jsou ale s největší pravděpodobností i typy potravy nacházející se v žaludcích ve stopovém množství (88% žaludků obsahovalo alespoň jeden typ

doplňkové potraviny, 74% více než jeden)(Clark 1982). Stopové množství různých typů potravy v žaludku ukazuje na častý sampling při vyhledávání potravy u divokých krys (Clark 1982). Ve vyhledávání potravy krys je určitá stereotypie, pozorovatelná (i) vysokým procentem jedinců, kteří sdílí stejnou hlavní složku potravy, (ii) některé typy potravy se nacházely téměř ve všech, nebo dokonce úplně ve všech žaludcích, lišilo se jen množství, ve kterém se tam objevovaly (Clark 1982). Průměrný počet stopových typů potravy v žaludku silně negativně koreluje s velikostí populace, jedinci v populacích s nižší populační hustotou měli tudíž pravděpodobně větší tendenci k samplování potravy (Clark 1982). To by mohlo souviset se sociálním přenosem preferencí. Čím více je jedinců v kolonii, tím větší je šance získat informace o potravě pomocí sociálního učení. Jedinec potkává druhy z kolonie s větší frekvencí, tudíž může častěji docházet k interakci v potravních i nepotravních situacích (a v nich se může přenést informace o potravě).

U krys možná získávají potravní preference pomocí sociálního učení pouze mláďata (Chou et al. 2000). Neofobie nebyla u tohoto druhu zkoumána.

3.3 Další zástupci řádu Rodentia

3.3.1 Křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*)

Křečkové zlatí žijí soliterně (Lupfer et al. 2003), živí se rostlinným materiálem (semeny a nadzemními i podzemními částmi rostlin) (Gaisler & Zima 2007).

Zlatí křečci získávají potravní preference pomocí sociálního učení od svých matek, ale ne od jedinců ze stejného vrhu, ani od nepříbuzných dospělých jedinců stejného druhu (Lupfer et al. 2003).

Křečci vykazují silné preference pro chuť asociovanou s potravou obsahující hodně kalorií, tato tendence se v průběhu pokusu zesilovala a byla zachována i v prvních třech třicetiminutových extinkčních testech (DiBattista & Mercier 1999a). Jedinci, kteří jsou podrobena potravní deprivaci, selektivně zvyšují množství přijímaných kalorií (DiBattista 1987), dokonce preferují neznámou potravu, která je stejně ochucená, jako potrava s vysokým obsahem proteinů (DiBattista & Mercier 1999b).

3.3.2 Křečík Campbellův (*Phodopus campbelli*)

Tento druh křečíka není sice koloniální, ale sdílí hnízda s dalšími jedinci a spolu vychovávají mláďata (Lupfer et al. 2003), což ovlivňuje i schopnost tohoto druhu učit se potravní preference sociálně.

Křečící stejně jako křeček zlatý získávají potravní preference pomocí sociálního učení od svých matek a nezískávají je od jedinců ze stejného vrhu. Na rozdíl od křečka zlatého ale křečící Campbellovi po návratu do klece demonstrátora následují a nepřestávají číchat k jeho obličejí. Pomocí sociálního učení tak získávají potravní preference i od nepříbuzných dospělých jedinců stejného druhu (Lupfer et al. 2003).

3.3.3 Myš domácí (*Mus musculus*)

Myš domácí je celosvětově rozšířený druh s převážně noční aktivitou, žijící většinou synantropně. Je to všežravec, ale živí se hlavně rostlinnou potravou (semena, ale i jiné části rostlin) (Dungel & Gaisler 2002; Gaisler & Zima 2007).

Myši se snaží vyhýbat shlukování poblíž místa krmení (Londei & Leone 1995) a jejich potravní výběr je pravděpodobně ovlivňován abundancí potravy (Greenwood et al. 1984). Při výběru potravy se ale orientují i podle stop zanechaných jinými jedinci (Londei & Leone 1995).

Potravní preference divokých myší jsou také ovlivněny potravou jejich matky. Mláďata matky, jejíž potrava byla ochucena, vykazovala od prvního dne krmení na pevné potravě preferenci pro potravu se stejnou příchutí, jako žrala jejich matka (Valsecchi et al. 1993). Po návratu matky mláďata očíhávají její tlamu (Valsecchi et al. 1993) a získávají tak informace o potravě, kterou žrala.

3.3.4 Myšice křovinná (*Apodemus sylvaticus*)

Tento druh je rozšířený takřka po celé Evropě, je to velmi pohyblivé zvíře s noční aktivitou, které dobře šplhá. Živí se především semeny, hmyzem a jinými drobnými živočichy (Dungel & Gaisler 2002; Gaisler & Zima 2007).

Myšice křovinné jsou, stejně jako potkani, nejvíce aktivní po setmění a před východem slunce. Podle toho vypadá i jejich potravní chování, žerou tedy především večer a

ráno, přičemž večer si vybírají potravu s vyšším obsahem cukru. V jejich výběru potravy jsou vidět potravní preference a vyhýbání se toxické potravě (Jensen 1993).

4 Individuální učení

Individuální, nebo také asociální učení, označuje proces, kdy se jedinec učí bez přítomnosti sociální interakce (Heyes 1994). Získávání informací pomocí individuálního učení je nákladné a nebezpečné, ale zato jsou takto získané informace spolehlivé. Obecně se rozlišují tři zkušenosti jedince s prostředím, ze kterých se živočich učí (i) podnět, to znamená objekt nebo událost v okolí jedince, (ii) vztah mezi dvěma podněty (v anglické literatuře označovaný jako *S-S conditioning*), což je vlastně asociativní učení pomocí klasického podmiňování a (iii) vztah mezi stimulem a reakcí jedince (v anglické literatuře *S-R conditioning*), což je podmiňování operantní (Heyes 1994).

5 Sociální učení

Pro jedince v novém prostředí (to znamená například mláďata, která začínají být samostatná) je nezbytně důležité naučit se co nejrychleji chovat v tomto prostředí tak, aby přežili. To znamená, že musí především zjistit, kde a co mohou sežrat, kde najdou vodu a nutně se musí naučit rozpoznat, odkud jim hrozí predace. Všechny tyto věci se mohou jedinci v novém prostředí naučit sami, ale to je velice riskantní a trvá velmi dlouho, než se zvíře naučí rozpoznávat a správně využívat každý neznámý objekt. Další způsob, jak mohou zvířata získat tyto informace, je pomocí sociálního učení. Sociální učení je také učení o prostředí, ale toto učení je zprostředkováno jiným jedincem. Získávání informací pomocí sociálního učení je méně nákladné a nebezpečné, ale takto získané informace nemusí být důvěryhodné.

Rozdělení sociálního učení na různé typy je sice důležité z hlediska interpretace chování zvířat, problém je ale v tom, že nejen klasifikace učení, ale i samotné definice jednotlivých typů sociálního učení jsou často rozdílně interpretovány a používány. Proto raději uvádím, že v této práci budu prezentovat klasifikaci podle Cecilie Heyes (1994), která rozděluje sociální učení na (i) *local enhancement*, kdy demonstrátor nebo stopy jím zanechané přitahují pozornost pozorovatele k podnětu, se kterým demonstrátor interagoval (Thorpe 1956 ex Heyes 1994), (ii) *stimulus enhancement*, kdy chování demonstrátora zvyšuje pravděpodobnost, že pozorovatel bude vystaven určitému podnětu (tímto podnětem se

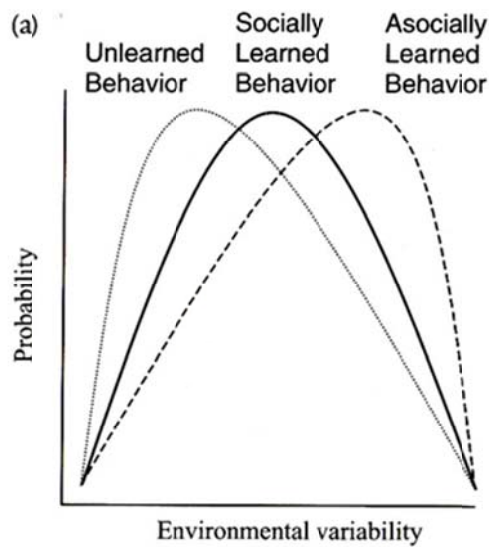
nemyslí jeden konkrétní objekt, ale všechny objekty stejného typu) (Spence 1937 ex Heyes 1994), (iii) observační podmiňování, což je vlastně Pavlovovské podmiňování v sociálním kontextu, kdy nepodmíněná reakce demonstrátora slouží jako nepodmíněný podnět vyvolávající stejnou reakci u pozorovatele, když pak pozorovatel zažije nepodmíněný podnět, reaguje na něj stejně jako demonstrátor (Cook & Mineka 1989 ex Heyes 1994), (iv) imitace, při které dojde k získání nové reakce pomocí pozorování demonstrátora, který takto reaguje, imitace obsahuje snahu dosáhnout určitého cíle (Galef 1988 ex Heyes 1994). Jiní autoři rozeznávají i jiné typy sociálního učení, například (i) využívání veřejných informací, kdy se jedinci snaží získat informaci o množství potravy na dané lokalitě pomocí pozorování jiných jedinců (Giraldeau et al. 2002; Laland et al. 2005; Valone & Templeton 2002), (ii) emulace, kdy pozorovatel usiluje o dosažení stejného cíle jako demonstrátor, ale jiným způsobem. Někteří autoři rozeznávají ještě další typy sociálního učení, například observační učení, což je ale zase pro někoho synonymum k imitaci nebo sociálnímu učení.

5.1 Interakce sociálního učení s individuálním učení

Živočichové žijící koloniálně mohou získávat informace jak pomocí individuálního učení, tak pomocí sociálního učení. Ačkoliv by bylo jednodušší i rychlejší získávat informace pouze pomocí sociálního učení a vyhnout se tak rizikům vlastního samplování (Krebs & Inman 1992), bez individuálního učení by nebyly informace, které by se daly předat. To způsobuje koexistenci těchto dvou způsobů získávání informací a živočich se musí rozhodnout, kdy jaké informace využít. Hlavním účelem sociálního učení je přinesení nějakého chování do repertoáru zvířete, pomocí sociálního a individuálního učení tak jedinec shromažďuje informace a sám se potom musí rozhodnout, co udělá a jak tyto informace použije (Heyes 1993).

To, jestli se zvíře bude učit sociálně nebo individuálně záleží na prostředí, v němž se nachází (Boyd & Richerson 1985 ex Kendal et al. 2005; Coolen et al. 2003). Boyd a Richerdson (1985) vytvořili optimalitní model o tom, kdy je pro zvíře výhodnější učit se individuálně a kdy sociálně. V nejjednodušší (dvourozměrné) verzi záleží na proměnlivosti prostředí. Ve stabilním prostředí je výhodnější učit se sociálně, zatímco v rychle se měnícím prostředí mohou mít ostatní zastaralé informace a tudíž je výhodnější učit se individuálně (Boyd & Richerson 1985 ex Kendal et al. 2005). Pokud se ale prostředí mění až příliš rychle,

nebo se nemění vůbec, nevyplatí se zvířeti učit se a měl by spoléhat spíše na své vrozené preference, což pokusně dokázali například Galef a Whiskin (2004).



Obr.4: Graf interakce vrozených potravních preferencí, sociálního učení a individuálního učení podle proměnlivosti prostředí (Fragaszy & Perry 2003, kapitola 1).

Dalšími rozměry v interakci sociálního a individuálního učení jsou (i) homogenita prostředí, kdy v heterogenním prostředí je výhodnější získávat informace pomocí individuálního učení, protože ostatní mohou mít jiné zkušenosti (Boyd & Richerson 1985; Kendal et al. 2005) a (ii) riziko, jak ukázali Coolen a kolegové (2003) na koljuškách, kdy se zranitelnější koljušky devítiostné krmí přednostně ve skupinách a získávají informace pomocí sociálního učení. Na druhou stranu riziko predace možná snižuje vybíravost (co se týče potravy) a tudíž i ochotu učit se sociálně (Galef Jr. & Whiskin 2006; Galef & Yarkovsky 2009).

Dále je pro zvířata výhodné učit se sociálně, pokud si něčím nejsou jisti (Boyd & Richerson 1985 ex Kendal et al. 2005; Coolen et al. 2003; Galef et al. 2008) a naopak se učit individuálně pokud mají spolehlivé informace, které nejsou zastaralé (Kendal et al. 2005).

Pokud zvíře získá informaci o potravě pomocí sociálního učení a chová se podle ní, tak v průběhu času od ní může upustit (Galef & Whiskin 2001), když třeba pomocí samplingu (individuální učení) zjistí, že ostatní typy dostupné potravy jsou též bezpečné a nutričně výživné, nebo se podle informace získané pomocí sociálního učení nemusí vůbec chovat (Galef & Aleen 1995).

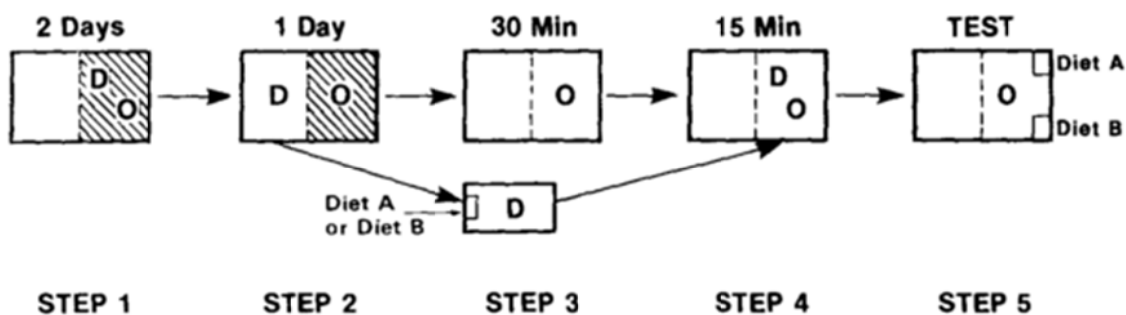
5.2 Vliv sociálního učení na potravní preference

Je mnoho různých vlivů sociálního chování na potravní chování a jejich studiem se zabývaly experimentální týmy už od 70. let 20. století. V současné době se práce na téma sociální učení orientují spíše na proximální příčiny sociálního učení a snaží se lokalizovat v mozku jednotlivé mechanismy, které se na sociálním učení podílí. Z rozsáhlé dostupné literatury tedy uvádím přehled sociálních vlivů na potravní chování hlodavců, především u silně sociálního a z tohoto pohledu prozkoumaného druhu hlodavce, kterým je potkan.

Sociální učení v potravním kontextu je učení o prostředí (stimulech, objektech a událostech) pomocí pozorování jedince stejného druhu a má nezanedbatelný potenciál pro přenos chování a informací (Heyes 1993). Předávání informací o potravě je z hlediska demonstrátora pasivní (Galef et al. 2005), to znamená, že aniž by nějak cíleně měnil své chování k snazšímu učení pozorovatele, jeho každodenní aktivity mohou mít pro jiné jedince informační charakter (Galef & Giraldeau 2001). Sociální přenos informací je tedy aktivní pouze ze strany pozorovatele. Galef (1993) formuloval hypotézu, že primární funkcí sociálního učení potravních preferencí u potkanů je přivedení jedinců k rozšíření jejich potravních repertoárů. Ekologie jedince totiž určuje, jaká potrava je v jeho okolí dostupná, ale to, kterou konkrétní potravu ze všech možných dostupných typů potravy si organismus pro pozření vybere, ovlivňuje především sociální učení (Galef 1996). Dá se tudíž říci, že přenos potravních preferencí pomocí sociálního učení je antagonistický proces k potravní neofobii. Galefova hypotéza je podpořena také výsledky jeho pokusů, kdy zjistil, že potravní preference potkanů jsou ovlivněny především neznámými prvky v potravě demonstrátora (Galef, JR 1993).

5.2.1 Metodika

Design pokusů, které se používají pro vyhodnocování vlivu sociálního učení na potravní preference je následující: pokusně naivní pozorovatel interaguje s demonstrátorem (který měl krátce předtím přístup k potravě) a následně je pozorovatel vystaven dvouvýběrovému preferenčnímu testu. Pokud má pozorovatel výběr z více druhů potravy, má v pokusné aparatuře misky s těmito potravy a v určitých intervalech se vyhodnocuje, kolik které potravy sežral.



Obr.5: Typické schéma pokusů přenosu potravních preferencí pomocí sociálního učení B.G.Galefa (D označuje demonstrátora, O pozorovatele) (Galef 1985).

5.2.2 Přenos potravních preferencí

K sociálnímu přenosu potravních preferencí je potřeba současné vystavení pachy potravy (Galef et al. 1985) a CS₂, což je látka, která se nachází v dechu demonstrátora (Galef et al. 1988), viz příloha. K přenosu dochází i několik hodin po pozření potravy demonstrátorem (Galef & Kennett 1985; Galef & Wigmore 1983). Získávání preferencí pro potravu, kterou žral demonstrátor poměrně dlouhou dobu předtím, než potkal pozorovatele, ukazují na schopnost potkanů předávat si informace i o vzdálené potravě.

5.2.3 Vliv skupiny

Potravní výběr sociálních hlodavců je silně ovlivněn jinými jedinci. Ačkoliv se jedinci v rámci kolonie nijak výrazně neshlukují a pokud se setkají, je jejich chování často spíše agresivní, než že by spolu nějak prospěšně interagovali (Barnett & Spencer 1951), přece jen je chování kolonie do určité míry koordinované v čase a prostoru. Koordinace chování umožňuje jedincům být ve stejné době na stejném místě a vykonávat ty samé aktivity, podporuje tedy sociální učení (Coussi-Korbel & Frigaszy 1995).

Mláďata chovaná v izolaci začínají žrát pevnou potravu průměrně v 25,4 dni věku, zatímco mláďata žijící v kolonii s dospělými jedinci ji začínají žrát už v 19,9 dnech věku (Galef & Clark 1972) a jsou úspěšnější v sestavování nutričně adekvátní diety (Galef & Wright 1995). Sociální simulace navíc zvyšuje čas, který mládě věnuje potravě (Gerrish & Alberts 1995). Velikost kolonie má velký význam na přenos potravních preferencí. S rostoucím počtem jedinců se zvyšuje pravděpodobnost, že někdo ochutná neznámou potravu a zjistí, že je bezpečná. Jedinci ve větší kolonii začnou žrát původně aversivní potravu dříve (Galef & Whiskin 1997). Stabilita potravních preferencí je ale závislá především na

době přístupu jedinců k potravě (to znamená době, kdy mohou neznámou nebo původně aversivní potravu samlouvat a vyhodnotit tak její vlastnosti)(Galef & Whiskin 1997), viz příloha.

Přítomnost jedinců u misky také může ovlivnit frekvence přibližování mladých k misce, stimulovat žraní a ovlivnit tak budoucí potravní výběr jedince. U potkanů přítomnost dospělých jedinců i jiných mláďat zvyšuje pravděpodobnost, že se mládě přiblíží k misce (Galef & Clark 1971a; Gerrish & Alberts 1995), zatímco myši mají tendenci vyhýbat se shlukování poblíž místa krmení (Londei & Leone 1995).

5.2.4 Vliv matky

Potravní preference mláďat jsou ovlivňované už v neonatálním vývoji. Po narození vykazují mláďata preferenci pro potravu, kterou žrala jejich matka (Galef & Henderson 1972; Galef & Sherry 1973; Valsecchi et al. 1993), viz příloha. Klíčové stimuly, které způsobí, že mláďata po narození preferují potravu matky, se přenáší mateřským mlékem (Galef & Henderson 1972; Galef & Sherry 1973).

U mnoha druhů malých savců je běžné následování dospělých jedinců mláďaty (tzv. *caravanning*)(Tsuji & Ishikawa 1984). Některé druhy hlodavců se chovají podobně. Několik prvních dnů, kdy se začínají krmit na pevné potravě, mají laboratorní potkani tendenci následovat dospělé, schovávají se pod nimi (pod břichem, těsně před zadníma nohama) a odtud se poté pohybují směrem k potravě (jejich první potravou dokonce často bývají kousky, které odpadnou dospělým při krmení)(Galef & Clark 1971a). Divocí potkani se takto nechovají, ale mláďata mají tendenci pohybovat se ke své matce (Barnett 1956) a své první krmení vykonávají ve stejné době a na stejném místě, jako jejich rodiče (Galef & Clark 1971b).

5.2.5 Vliv dalších jedinců v kolonii

Vlastnosti jedince, jako například věk, pohlaví nebo příbuznost, mohou ovlivnit pravděpodobnost, s jakou se bude přenášet potravní preference prostřednictvím sociálního učení. Potravní výběr juvenilních hlodavců je silně ovlivňován matkou, viz kapitola Vliv matky. Zato pokud je dospělý demonstrátor nepřibuzný dospělému pozorovateli, je to složitější. Například u krys nemá rozhodnutí nepřibuzného jedince na potravní výběr vliv

(Chou et al. 2000), ale u potkanů na totožnosti dospělého demonstrátora nezáleží a potravní preference se tak přenáší pomocí sociálního učení i mezi nepříbuznými jedinci (Galef et al. 1998). Mladí potkani konzumují stejnou potravu, jako dospělí jedinci v jejich kolonii a k jiné potravě se přibližují málokdy (Galef & Clark 1971a), takto to funguje dokonce i když mezi nimi nedošlo k žádné interakci v potravní situaci (Galef & Clark 1972). Potravní preference získané pomocí sociálního učení jsou u mláďat viditelné ještě 8-9 dní po přesunutí mimo mateřskou kolonii (Galef & Clark 1971a).

U potkanů nebyl nalezen rozdíl v efektivnosti přenosu potravních preferencí od různě starých demonstrátorů (Galef & Whiskin 2004), zato u krys možná existuje limitní věk pro sociální učení potravních preferencí, takže se takto mohou učit pouze mláďata (Chou et al. 2000).

5.2.6 Další způsoby ovlivňování potravního chování

Exploraci odstavených mláďat také ovlivňují pobytové známky dospělců (pachové stopy, exkrementy). Mláďata více explorigují v místech, kde se exkrementy nachází, pobytové známky navíc lákají mláďata k místu potravy a čas, který mláďata věnují žraní na tomto místě, se zvyšuje (Galef & Heiber 1976). Tendence přibližovat se k exkrementům přetrvává u potkanů do dospělosti (Galef & Heiber 1976; Laland & Plotkin 1993). Značení místa, kde se nachází potrava, pomocí exkrementů může být způsob, jak předávat informace o potravě (Galef & Heiber 1976). Ačkoliv bez interakce s demonstrátorem nejsou exkrementy dostačující pro přenos potravních preferencí (Laland & Plotkin 1993), ovlivňují exploraci jedinců, kteří přijdou na stejné místo později (Galef & Buckley 1996). Navíc jsou vylučovány pouze při cestě od nalezené potravy zpět (Galef & Buckley 1996), takže později příchozímu jedinci jakoby ukazují, kde se potrava nacházela.

Sociálním učením o potravě může být také kradení potravy. Kradení potravy je časté (Barnett & Spencer 1951; Galef et al. 2001), kradou obzvláště mladí a hladoví jedinci (Galef et al. 2001). Po ukořistění žrádla vykazují jedinci preferenci pro tento typ potravy (Galef et al. 2001). Pokud je potrava neznámá, je větší pravděpodobnost, že se ji budou snažit ukrást (Galef et al. 2001).

5.2.7 Diskuze

Pokud jsou podmínky v prostředí víceméně stabilní, prostředí je poměrně homogenní nebo je vysoké riziko predace, vyplatí se zvířatům učit se sociálně. Podle hypotézy o informačních centrech (Ward & Zahavi 1973 ex Galef 1991; Zahavi 1995) využívají druhy žijící v koloniích agregovanosti na určitých místech (obvykle sloužících k odpočinku a spánku) a získávají zde informace o potravě (často i poměrně vzdálené). Ovlivňování explorační exkrementy, tendence žrát na stejném místě jako dospělí jedinci z kolonie, poměrně dlouhá doba, během níž je z dechu potkana cítit co žral, dokonce i kradení potravy, to vše tuto hypotézu podporuje.

V přírodě se dá očekávat velké množství interakcí mezi jedinci, z čehož plyne, že v přírodních podmínkách mohou být efekty sociálního ovlivnění potravních preferencí ještě silnější, než v laboratorních podmínkách (Galef & Whiskin 2000b). Pro tuto hypotézu svědčí hned několik experimentálních výsledků: (i) potravní preference získané pomocí sociálního učení jsou detekovatelné několik týdnů po jediné interakci (Galef & Whiskin 2003b), (ii) potkani na sociální ovlivnění potravních preferencí reagují opakovaně (Galef 1989; Galef & Whiskin 2000b), (iii) dokáží potravní preference přenášet přes několik generací (Galef & Aleen 1995; Galef & Whiskin 1997), viz příloha, (iv) v opakované interakci s demonstrátory, kdy jsou pozorovatelé vystaveni několika novým potravám, stále dovedou v preferenčním testu vybrat potravu (nebo více typů potravy), se kterou se dostali do kontaktu pomocí dechu demonstrátora a preferovat ji (Galef & Whiskin 2003b).

Sociální ovlivnění potravních preferencí ale závisí i na vnitřním nastavení potravního chování jedince. Vliv sociálního učení je stabilnější, pokud posiluje vrozenou preferenci (Galef & Whiskin 1998; Laland & Plotkin 1993). Zvyšující se koncentrace nechutného nebo špatně stravitelného v potravě, nebo naopak chutného a energeticky výživného snižuje vliv demonstrátora na potravní preference (Galef & Whiskin 1998).

6 Závěr

Práci, které se zabývají potravním chováním jsou stovky (obzvláště co se týče role sociálního učení v potravních preferencích), ale přetrvává zde problém nestejně metodiky pokusů. Experimentátoři se často musí přizpůsobovat potřebám jednotlivých druhů a není tudíž jednoduché vymyslet metodiku, která by se hodila pro všechny, nebo alespoň pro většinu zvířat. Navíc u každého druhu byly dělané pouze některé typy experimentů. V žádném pokusu experimentátoři nevyhodnocovali vývoj potravních neofobií, jejich přechod k samplingu a následně podmíněné averzi, nebo potravní preferenci. Tento typ pokusu (nebo spíše dlouhodobého pozorování) by byl nesmírně zajímavý, ale na druhou stranu velmi časově a finančně náročný. Vzhledem k těmto mezerám není jednoduché sledovat vztah potravní neofobie a potravních preferencí a jeho ovlivnění sociálním a individuálním učením.

Metodika pokusů potravní neofobie a potravních preferencí se velmi liší. Zatímco v prvně zmiňovaných pokusech se hodnotí množství spotřebované potravy a řada behaviorálních parametrů (latence do začátku žraní, počet návštěv místa krmení, čas zde strávený apod.), potravní preference se stanovují jako množství určité potravy, zkonsumované v určitém čase (vyjadřují se většinou v procentech) a behaviorální parametry se v těchto pokusech nehodnotí.

Neofobie hlodavcům slouží jako první obranný štít vůči nebezpečné potravě. Nové objekty u nich vyvolávají strach a vyhýbavé reakce. U divokých potkanů stačí jakákoliv malá disturbance, laboratorní kmeny jsou méně neofobické (Barnett 1956; Cowan 1977; Mitchell 1976). Velmi silné neofobní reakce divokých potkanů můžeme vidět například při přidání nové misky s potravou, kdy divocí potkani déle než měsíc žerou přednostně ze staré misky. Laboratorní potkani novou misku přijali mnohem dříve (Mitchell 1976).

Po překonání strachu z nové potravy ji zvíře začne samplovat (ochutnávat malé kousky). Když u něj tato potrava vyvolá nauseu, vytvoří si pro ni podmíněnou averzi. Pokud ale zjistí, že je potrava bezpečná, zařadí ji do svého potravního repertoáru. V případě, že je potrava chutná a kaloricky výživná, může ji jedinec začít preferovat (to znamená konzumovat ve velkém množství). Vytváření potravních preferencí tudíž umožňuje přednostní konzumování bezpečných a kaloricky výživných typů potravy.

Potravní preference se zvíře může učit individuálně, kdy zkusí ochutnat každou neznámou potravu a vyhodnotí, zda je bezpečná, nebo ne. To je sice časově náročné a riskantní, ale zato si jedinec může být takto získanými informacemi jist. Další způsob

získávání potravních preferencí je sociální učení, které hraje důležitou roli především u sociálně žijících druhů, ale nacházíme ho i u druhů, které sociálně nežijí (Lupfer et al. 2003). Získávání informací pomocí sociálního učení je rychlejší a méně riskantní, ale není výhodné v rychle se měnících podmínkách, nebo v heterogenním prostředí (Boyd & Richerson 1985 ex Kendal et al. 2005).

7 Použitá literatura

* označuje sekundární citace

- *APLIN, K. P., CHESSER, T., & TEN HAVE, J. 2003. *Rats, mice and people: rodent biology and management*. (G. R. Singleton, L. A. Hinds, C. J. Krebs, & D. M. Spratt, Eds.). Canberra: ACIAR.
- ARCHER, J. 1973. Tests for emotionality in rats and mice: a review. *Animal behaviour*, 21: 205–235.
- BARNETT, S. A. 1956. Behaviour Components in the Feeding of Wild and Laboratory Rats. *Behaviour*, 9: 24–43.
- BARNETT, S. A. 1958. Experiments on “neophobia” in wild and laboratory rats. *British Journal of Psychology*, 49: 195–201.
- BARNETT, S., & SPENCER, M. 1951. Feeding, Social Behaviour and Interspecific Competition in Wild Rats. *Behaviour*, 3: 229–242.
- BARNETT, S., & SPENCER, M. 1953. Experiments on the food preferences of wild rats (*Rattus norvegicus* Berkenhout). *The Journal of hygiene*, 51: 16–34.
- BIONDI, L. M., BÓ, M. S., & VASSALLO, A. I. 2010. Inter-individual and age differences in exploration, neophobia and problem-solving ability in a Neotropical raptor (*Milvago chimango*). *Animal Cognition*, 13: 701–710.
- *BONNEFOY, X., KAMPEN, H., & SWEENEY, K. 2008. *Public health significance of urban pests*. Copenhagen: World Health Organization.
- BOOGERT, N. J., READER, S. M., & LALAND, K. N. 2006. The relation between social rank, neophobia and individual learning in starlings. *Animal Behaviour*, 72: 1229–1239.
- *BOYD, R., & RICHERSON, P. J. 1985. *Culture and the Evolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- CAVIA, R., CUETO, G. R., & SUÁREZ, O. V. 2009. Changes in rodent communities according to the landscape structure in an urban ecosystem. *Landscape and Urban Planning*, 90: 11–19.
- CLAPPERTON, B. K. 2006. A review of the current knowledge of rodent behaviour in relation to control devices. *Science for Conservation*, 1–55.
- CLARK, D. A. 1980. Age- and Sex-Dependent Foraging Strategies of a Small Mammalian Omnivore. *Journal of Animal Ecology*, 49: 549–563.
- CLARK, D. A. 1981. Foraging Patterns of Black Rats across a Desert-Montane Forest Gradient in the Galapagos-Islands. *Biotropica*, 13: 182–194.
- CLARK, D. A. 1982. Foraging behavior of a vertebrate omnivore (*Rattus rattus*): meal structure, sampling, and diet breadth. *Ecology*, 63: 763–772.

- *COOK, M., & MINEKA, S. 1989. Second-order conditioning and overshadowing in the observational conditioning of fear in monkeys. *Journal of Abnormal Psychology*, 93: 355–372.
- COOLEN, I., VAN BERGEN, Y., DAY, R. L., & LALAND, K. N. 2003. Species difference in adaptive use of public information in sticklebacks. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 270: 2413–2419.
- COUSSI-KORBEL, S., & FRAGASZY, D. M. 1995. On the relation between social dynamics and social learning. *Animal Behaviour*, 50: 1441–1453.
- COWAN, P. E. 1977. Neophobia and neophilia: New-object and new-place reactions of three *Rattus* species. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91: 63–71.
- DEACON, R. M. J. 2011. Hyponeophagia: a measure of anxiety in the mouse. *Journal of visualized experiments : JoVE*, 2–5.
- DEMATTÈ, M. L., ENDRIZZI, I., & GASPERI, F. 2014. Food neophobia and its relation with olfaction. *Frontiers in Psychology*, 5: 1–6.
- DIBATTISTA, D. 1987. Dietary self-selection of golden hamsters in response to acute food deprivation and chronic food restriction. *Behavioral neuroscience*, 101: 568–575.
- DIBATTISTA, D., & MERCIER, S. 1999a. Flavor-calorie learning in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, 113: 81–84.
- DIBATTISTA, D., & MERCIER, S. 1999b. Role of Learning in the Selection of Dietary Protein in the Golden Hamster (*Mesocricetus auratus*). *Behavioral neuroscience*, 113: 574–586.
- DRENT, P. J., BOON, A., & VERBEEK, M. E. M. 1996. Exploration, Aggressive Behaviour and Dominance in Pair-Wise Confrontations of Juvenile Male Great Tits. *Behaviour*, 133: 945–963.
- DRUCKER, D. B., ACKROFF, K., & SCLAFANI, A. 1994. Nutrient-conditioned flavor preference and acceptance in rats: effects of deprivation state and nonreinforcement. *Physiology & behavior*, 56: 701–707.
- DUNGEL, J., & GAISLER, J. 2002. *Atlas savců České a Slovenské republiky*. Praha: Academia.
- EMLÉN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. *Am Nat*, 100: 611–617.
- ENSMINGER, A. L., & WESTNEAT, D. F. 2012. Individual and Sex Differences in Habituation and Neophobia in House Sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology*, 118: 1085–1095.
- FENG, A. Y. T., & HIMSWORTH, C. G. 2014. The secret life of the city rat: A review of the ecology of urban Norway and black rats (*Rattus norvegicus* and *Rattus rattus*). *Urban Ecosystems*, 17: 149–162.
- FERRÉ, P., NÚÑEZ, J. F., GARCÍA, E., TOBEÑA, A., ESCORIHUELA, R. M., & FERNÁNDEZ-TERUEL, A. 1995. Postnatal handling reduces anxiety as measured by emotionality rating and hyponeophagia tests in female rats. *Pharmacology, biochemistry, and behavior*, 51: 199–203.

- FRAGASZY, D. M., & PERRY, S. 2003. *The Biology of Traditions: Models and Evidence*. Cambridge University Press.
- FREELAND, W., & JANZEN, D. 1974. Strategies in Herbivory by Mammals: The Role of Plant Secondary Compounds. *The American Naturalist*, 108: 269–289.
- FROST, A. J., WINROW-GIFFEN, A., ASHLEY, P. J., & SNEDDON, L. U. 2007. Plasticity in animal personality traits: does prior experience alter the degree of boldness? *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 274: 333–339.
- GAISLER, J., & ZIMA, J. 2007. *Zoologie obratlovců*. Praha: Academia.
- GALEF JR., & WHISKIN, E. E. 2006. Increased reliance on socially acquired information while foraging in risky situations? *Animal Behaviour*, 72: 1169–1176.
- GALEF, B. G. 1985. Direct and indirect behavioral pathways to the social transmission of food avoidance. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 443: 203–215.
- *GALEF, B. G. 1988. *Imitation in animals: history, definition and interpretation of data from the psychological laboratory*. (T. R. Zentall & B. G. Galef, Eds.). Hillsdale: Erlbaum.
- GALEF, B. G. 1989. Enduring social enhancement of rats' preferences for the palatable and the piquant. *Appetite*, 13: 81–92.
- GALEF, B. G. 1996. Food selection: problems in understanding how we choose foods to eat. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 20: 67–73.
- GALEF, B. G., & ALEEN, C. 1995. A new model system for studying behavioural traditions in animals. *Animal Behaviour*, 50: 705–717.
- GALEF, B. G., & BUCKLEY, L. L. 1996. Use of foraging trails by Norway rats. *Animal Behaviour*, 51: 765–771.
- GALEF, B. G., & CLARK, M. M. 1971a. Social factors in the poison avoidance and feeding behavior of wild and domesticated rat pups. *Journal of comparative and physiological psychology*, 75: 341–357.
- GALEF, B. G., & CLARK, M. M. 1971b. Parent-Offspring Interactions Determine Time and Place of First Ingestion of Solid Food by Wild Rat Pups. *Psychonomic Science*, 25: 15–16.
- GALEF, B. G., & CLARK, M. M. 1972. Mother's milk and adult presence: two factors determining initial dietary selection by weanling rats. *Journal of comparative and physiological psychology*, 78: 220–225.
- GALEF, B. G., DUDLEY, K. E., & WHISKIN, E. E. 2008. Social learning of food preferences in “dissatisfied” and “uncertain” Norway rats. *Animal Behaviour*, 75: 631–637.
- GALEF, B. G., & GIRALDEAU, L.-A. 2001. Social influences on foraging in vertebrates: causal mechanisms and adaptive functions. *Animal behaviour*, 61: 3–15.

- GALEF, B. G., & HEIBER, L. 1976. Role of Residual Olfactory Cues in the Determination of Feeding Site Selection and Exploration Patterns of Domestic Rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 90: 727–739.
- GALEF, B. G., & HENDERSON, P. W. 1972. Mother's milk: a determinant of the feeding preferences of weaning rat pups. *Journal of comparative and physiological psychology*, 78: 213–219.
- GALEF, B. G., & KENNETT, D. J. 1985. Delays after eating: Effects on transmission of diet preferences and aversions. *Animal Learning & Behavior*, 13: 39–43.
- GALEF, B. G., MARCZINSKI, C. A, MURRAY, K. A, & WHISKIN, E. E. 2001. Food stealing by young Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of comparative psychology*, 115: 16–21.
- GALEF, B. G., MASON, J. R., PRETI, G., & BEAN, N. J. 1988. Carbon disulfide: a semiochemical mediating socially-induced diet choice in rats. *Physiology & behavior*, 42: 119–124.
- GALEF, B. G., RUDOLF, B., WHISKIN, E. E., CHOLERIS, E., MAINARDI, M., & VALSECCHI, P. 1998. Familiarity and relatedness: Effects on social learning about foods by Norway rats and Mongolian gerbils. *Animal Learning & Behavior*, 26: 448–454.
- GALEF, B. G., & SHERRY, D. F. 1973. Mother's milk: a medium for transmission of cues reflecting the flavor of mother's diet. *Journal of comparative and physiological psychology*, 83: 374–378.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 1997. Effects of social and asocial learning on longevity of food- preference traditions. *Animal Behaviour*, 53: 1313–1322.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 2000a. Demonstration of a socially transmitted flavor aversion in rats? Kuan and Colwill (1997) revisited. *Psychonomic bulletin & review*, 7: 631–635.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 2003a. Preference for novel flavors in adult Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of comparative psychology*, 117: 96–100.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 2003b. Socially transmitted food preferences can be used to study long-term memory in rats. *Learning & behavior : a Psychonomic Society publication*, 31: 160–164.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 2004. Effects of environmental stability and demonstrator age on social learning of food preferences by young Norway rats. *Animal Behaviour*, 68: 897–902.
- GALEF, B. G., & WHISKIN, E. E. 2005. Differences between golden hamsters (*Mesocricetus auratus*) and Norway rats (*Rattus norvegicus*) in preference for the sole diet that they are eating. *Journal of comparative psychology*, 119: 8–13.
- GALEF, B. G., WHISKIN, E. E., & DEWAR, G. 2005. A new way to study teaching in animals: Despite demonstrable benefits, rat dams do not teach their young what to eat. *Animal Behaviour*, 70: 91–96.

- GALEF, B. G., & WRIGHT, T. J. 1995. Groups of Naive Rats Learn to Select Nutritionally Adequate Foods Faster Than Do Isolated Naive Rats. *Animal Behaviour*, 49: 403–409.
- GALEF, B. G., & YARKOVSKY, N. 2009. Further studies of reliance on socially acquired information when foraging in potentially risky situations. *Animal Behaviour*, 77: 1329–1335.
- GALEF, B., & WHISKIN, E. 2001. Interaction of social and individual learning in food preferences of Norway rats. *Animal Behaviour*, 62: 6.
- GALEF, B., & WHISKIN, E. 1998. Limits on social influence on food choices of Norway rats. *Animal behaviour*, 56: 1015–1020.
- GALEF, B., & WHISKIN, E. 2000b. Social exploitation of intermittently available foods and the social reinstatement of food preference. *Animal behaviour*, 60: 611–615.
- GALEF, G. B. 1991. Information centres of Norway rats: sites for information exchange and information parasitism. *Animal Behaviour*, 41: 295–301.
- GALEF, G. B., KENNETT, D. J., & STEIN, M. 1985. Demonstrator influence on observer diet preference: Effects of simple exposure and the presence of a demonstrator. *Animal Learning & Behavior*, 13: 25–30.
- GALEF, G. B., & WIGMORE, S. 1983. Transfer of information concerning distant foods: A laboratory investigation of the “information-centre” hypothesis. *Animal Behaviour*, 31: 748–758.
- GALEF, JR, G. B. 1993. Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour*, 46: 257–265.
- *GARCIA, J., HANKINS, W., ROBINSON, J., & VOGT, J. 1972. Bait shyness: Tests of CS-US mediation. *Physiology & behavior*, 8: 807–810.
- GARCIA, J., KIMELDORF, D. J., & HUNT, E. L. 1961. The use of ionizing radiation as a motivating stimulus. *Psychological review*, 68: 383–395.
- GARCIA, J., KIMELDORF, D., & KOELLINO, R. 1955. Conditioned Aversion to Saccharin Resulting from Exposure to Gamma Radiation. *Science*, 122: 157–158.
- GERRISH, C. J., & ALBERTS, J. R. 1995. Differential influence of adult and juvenile conspecifics on feeding by weanling rats (*Rattus norvegicus*): a size-related explanation. *Journal of comparative psychology*, 109: 61–67.
- GIRALDEAU, L.-A., VALONE, T. J., & TEMPLETON, J. J. 2002. Potential disadvantages of using socially acquired information. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357: 1559–1566.
- GREENBERG, R. 1983. The Role of Neophobia in Determining the Degree of Foraging Specialization in Some Migrant Warblers. *The American Naturalist*, 122: 444–453.
- GREENWOOD, J. J. D., BLOW, N. C., & THOMAS, G. E. 1984. More mice prefer rare food. *Biological Journal of the Linnean Society*, 23: 201–210.

- HEGAB, I. M., PAN, H., DONG, J., WANG, A., YIN, B., YANG, S., & WEI, W. 2013. Effects of physical attributes and chemical composition of novel foods on food selection by Norway rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Pest Science*, 87: 99–106.
- HEYES, C. M. 1993. Imitation, culture, cognition. *Animal Behaviour*.
- HEYES, C. M. 1994. Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 69: 207–231.
- CHARNOV, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical population biology*.
- *CHITTY, D. 1954. *Control of rats and mice: Rats (Vol.2)*. Oxford: Clarendon Press.
- CHOU, L., MARSH, R., & RICHESON, P. 2000. Constraints on social transmission of food selection by roof rats, *Rattus rattus*. *Acta Zoologica Taiwanica*, 11: 95–109.
- 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.
- JENSEN, S. P. 1993. Temporal Changes in Food Preferences of Wood Mice (*Apodemus sylvaticus* L.), 94: 76–82.
- KENDAL, R. L., COOLEN, I., VAN BERGEN, Y., & LALAND, K. N. 2005. Trade-Offs in the Adaptive Use of Social and Asocial Learning. *Advances in the Study of Behavior*, 35: 333–379.
- KOLODIY, N., BROSVIC, G. M., PAK, D., & LOEFFLER, S. 1993. Taste preference behavior in Long-Evans rats and Egyptian spiny mice. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 31: 307–310.
- KOOLHAAS, J. M., KORTE, S. M., DE BOER, S. F., VAN DER VEGT, B. J., VAN REENEN, C. G., HOPSTER, H., DE JONG, I. C., RUIS, M. A W., & BLOKHUIS, H. J. 1999. Coping styles in animals: Current status in behavior and stress- physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 23: 925–935.
- KREBS, J. R., & INMAN, A. J. 1992. Learning and Foraging: Individuals, Groups, and Populations. *The American Naturalist*, 140: S63–S84.
- LALAND, K. N., COOLEN, I., & KENDAL, R. 2005. Defining the concept of public information. *Science (New York, N.Y.)*, 308: 353–356.
- LALAND, K. N., & PLOTKIN, H. C. 1993. Social transmission of food preferences among Norway rats by marking of food sites and by gustatory contact. *Animal Learning & Behavior*, 21: 35–41.
- LANDOVÁ, E., HORÁČEK, I., & FRYNTA, D. 2006. Have Black Rats Evolved a Culturally-Transmitted Technique of Pinecone Opening Independently in Cyprus and Israel? *Israel Journal of Ecology and Evolution*, 52: 151–158.

- LIN, J.-Y., ARTHURS, J., & REILLY, S. 2014. Conditioned taste aversion, drugs of abuse and palatability. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 45: 1–18.
- LOGUE, A. W. 1979. Taste aversion and the generality of the laws of learning. *Psychological Bulletin*, 86: 276–296.
- LONDEI, T., & LEONE, V. G. 1995. Mouse pups discriminate food gnawed by conspecifics. *Behavioural Processes*, 34: 105–112.
- 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.
- MARPLES, N. M., & KELLY, D. J. 1999. Neophobia and dietary conservatism: Two distinct processes? *Evolutionary Ecology*, 13: 641–653.
- MELCER, T., & ALBERTS, J. R. 1989. Recognition of food by individual, food-naive, weaning rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of comparative psychology*, 103: 243–251.
- MITCHELL, D. 1976. Experiments on neophobia in wild and laboratory rats: a reevaluation. *Journal of comparative and physiological psychology*, 90: 190–197.
- MORÓN, I., & GALLO, M. 2007. Effect of previous taste experiences on taste neophobia in young-adult and aged rats. *Physiology and Behavior*, 90: 308–317.
- *MURDOCH, W. W., & OATEN, A. 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research*, 9: 2–131.
- NACHMAN, M. 1970. Learned taste and temperature aversions due to lithium chloride sickness after temporal delays. *Journal of comparative and physiological psychology*, 73: 22–30.
- *NOWAK, R. M., & WALKER, E. P. 1991. *Walker's mammals of the world*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- RAPPORT, D. J. 1980. Optimal Foraging for Complementary Resources. *The American Naturalist*, 116: 324–346.
- *READER, S. M., & LALAND, K. N. 2003. *Animal innovation*. Oxford: Oxford University Press.
- RÉALE, D., READER, S. M., SOL, D., MCDUGALL, P. T., & DINGEMANSE, N. J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*, 82: 291–318.
- REVUSKY, S. H., & BEDARF, E. W. 1967. Association of illness with prior ingestion of novel foods. *Science (New York, N.Y.)*, 155: 219–220.
- ROZIN, P., & RODGERS, W. 1967. Novel-diet preferences in vitamin-deficient rats and rats recovered from vitamin deficiency. *Journal of comparative and physiological psychology*, 63: 421–428.
- SIH, A., BELL, A., & JOHNSON, J. C. 2004. Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 372–378.

- SNEDDON, L. U., BRAITHWAITE, V. A., & GENTLE, M. J. 2003. Novel Object Test: Examining Nociception and Fear in the Rainbow Trout. *Journal of Pain*, 4: 431–440.
- SOL, D., TIMMERMANS, S., & LEFEBVRE, L. 2002. Behavioural flexibility and invasion success in birds. *Animal Behaviour*, 63: 495–502.
- SOUTHERN, H., WATSON, J., & CHITTY, D. 1946. Watching nocturnal animals by infra-red radiation. *The Journal of Animal Ecology*, 15: 198–202.
- *SPENCE, K. W. 1937. Experimental studies of learning and higher mental processes in infra-human primate. *Psychological Bulletin*, 34: 806–850.
- *THORPE, W. H. 1956. *Learning and Instinct in Animals*. London: Methuen.
- TRAWEGER, D., & SLOTTA-BACHMAYR, L. 2005. Introducing GIS-modelling into the management of a brown rat (*Rattus norvegicus* Berk.) (Mamm. Rodentia Muridae) population in an urban habitat. *Journal of Pest Science*, 78: 17–24.
- TSUJI, K., & ISHIKAWA, T. 1984. Some Observations of the Caravaning Behavior in the Musk Shrew (*Suncus murinus*). *Behaviour*, 90: 167–183.
- VALONE, T. J., & TEMPLETON, J. J. 2002. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 357: 1549–1557.
- VALSECCHI, P., MOLES, A., & MAINARDI, M. 1993. Does mother's diet affect food selection of weanling wild mice? *Animal Behaviour*, 46: 827–828.
- *WARD, P., & ZAHAVI, A. 1973. The importance of certain assemblages of birds as “information-centres” for foodfinding. *Ibis*, 115: 517–534.
- WARWICK, Z. S., & WEINGARTEN, H. P. 1994. Dissociation of palatability and calorie effects in learned flavor preferences. *Physiology and Behavior*, 55: 501–504.
- WONG, R., & MCBRIDE, C. B. 1993. Flavour neophobia in gerbils (*Meriones unguiculatus*) and hamsters (*Mesocricetus auratus*). *The Quarterly Journal of Experimental Psychology Section B*, 46: 129–143.
- WORTH, C. 1950. Field and Laboratory Observations on Roof Rats, *Rattus rattus* (Linnaeus), in Florida. *Journal of Mammalogy*, 31: 293–304.
- ZAHAVI, A. 1995. The evolution of communal roosts as information centers and the pitfall of group selection : a rejoinder to Richner and Heeb. *Behavioral Ecology*, 7: 1982–1983.