

Značajke imprinta kod kralježnjaka

Milković, Ana

Undergraduate thesis / Završni rad

2010

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:004238>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-03-12**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

ZNAČAJKE IMPRINTA KOD KRALJEŽNJAKA
CHARACTERISTICS OF IMPRINTING IN VERTEBRATES

SEMINARSKI RAD

Ana Milković

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: prof. dr. sc. Milorad Mrakov i

Zagreb, 2010.

Sadržaj:

1. Uvod	2
2. Osjetljivi period	4
3. Filijalni imprint.....	6
3.1. Primjer eksperimenta	9
4. Seksualni imprint	11
5. Zaključak	15
6. Literatura.....	16
7. Sažetak	18
7.1. Summary	19

1. Uvod

Fenomen koji u nekih vrsta osigurava da mlado ne e biti izgubljeno ili odvojeno od svojih roditelja, da e ih prepoznati ak i u velikom jatu ili stadu sli njih jedinki najbolje je opisao austrijski zoolog Konrad Lorenz. Upravo zbog njegovih istraživanja i recenzija posljednjih godina je došlo do pove anog interesa za ovo podru je u životinjskom svijetu. Model za istraživanja bile su mu guske, a ovaj oblik u enja u kojem vrlo mlade životinje usmjeravaju svoju pozornost na prvi objekt s kojim dožive vizualno, taktilno ili auditivno iskustvo a nakon toga ga i slijede nazvao je imprint. Istraživanja je po eo provoditi zaintrigiran injenicom da mlade ptice ne prepoznaju instinktivno lana svoje vrste – instinkt ih navodi samo da slijede prvu pokretnu stvar koju susretnu. To je naj eš e majka, ponekad neki drugi lan vrste, a nekada je to uop e nije pripadnik iste vrste kao mladi pti . Kada je to mlado neko vrijeme izloženo majci, ili nekom drugom s kim je ostvario prvi kontakt, ostaje trajno vezan uz njega i nastavlja ga slijediti. Tada kažemo da se mlado imprintalo na tu jedinku. Iako je ovaj fenomen prvi prou avao Englez Douglas Spalding u 19. st, uz imprint se u najve oj mjeri povezuje ime K. Lorenza koji je svojim istraživanjima prou avao njegov dublji smisao. Osim što je ovaj specijalizirani tip u enja koji se pojavljuje kod mnogih vrsta ptica ali i nekih drugih životinja prvi imenovao, Lorenz je taj koji je istaknuo važnost tzv. kriti nog perioda. Naime, ovo je u enje temeljeno na iskustvu i nije svejedno kada je životinja izložena kontaktu. Postoji period u životu mlade životinje u kojem je imprint izražen i kada do njega može do i. Iako kriti ni period nije bitan samo kod imprinta, upravo je kod ovog fenomena najbolje istražen. Imprint se smatra posebnim tipom u enja životinja, specijaliziranim u enjem kao i migracije i u enje pjeva kod ptica, a sam Lorenz navodi kriti ni period, koji se danas naziva osjetljivim periodom ili osjetljivom fazom, kao prvu razliku izme u imprinta i normalnog u enja. Nadalje, kada kriti ni period završi, mlado smatra da je objekt na koji se imprintalo njegova vrsta i to se ne može zaboraviti. Kako ovaj fenomen još nije u potpunosti istražen, ne može se sa sigurnoš u re i, ali prema mnogim autorima, kao i prema samom Lorenzu, imprint je nepovratan. Iako je i u mnogih uobi ajenih nau enih stvari prisutna ta ireverzibilnost, npr. kod ljudi jednom ste ene vještine poput plivanja ili vožnje bicikla ne mogu se zaboraviti, princip je druga iji. Naime, životinje se ovdje ne ponašaju po principu pokušaja i pogreške, niti su vo ene nagradom i kaznom, ve sama izloženost podražaju u odre enom vremenu, bez ikakve vježbe, odre uje njihovo budu e ponašanje.

Iako je imprint uglavnom istraživani i opisivan na pticama, javlja se i kod kukaca, riba i nekih sisavaca. Što se sisavaca tiče, ograničen je na one vrste koje imaju nerazvijene mlade kojima je potrebna roditeljska skrb. Primijećen je kod ovaca, koza, jelena i bizona, ali istraživanja na ovim životinjama nisu bila provedena u kontroliranim uvjetima, niti su toliko poznata i objavljivanja kao ona na pticama. Izuzetak je proučavanje zamoraca provedeno 60-ih godina prošlog stoljeća kojim se htjelo potvrditi hipotezu da ovaj proces u njima postoji kod sisavaca (Eckhard H. Hess, 1958).

Danas se javljaju autori koji zaključuju da Konrada Lorenza i mnogih njegovih istomišljenika ne smatraju samo nepotpunim, već i netočnim. Oni, naime, smatraju kako imprint nije ni toliko brz proces niti nepovratan, barem ne u potpunosti. Osim toga, smatraju kako nije ograničen samo na kratki osjetljivi period, te da je u većoj mjeri povezan sa uobičajenim učenjem nego je Lorenz tvrdio (Howard S. Hoffman, 1996).

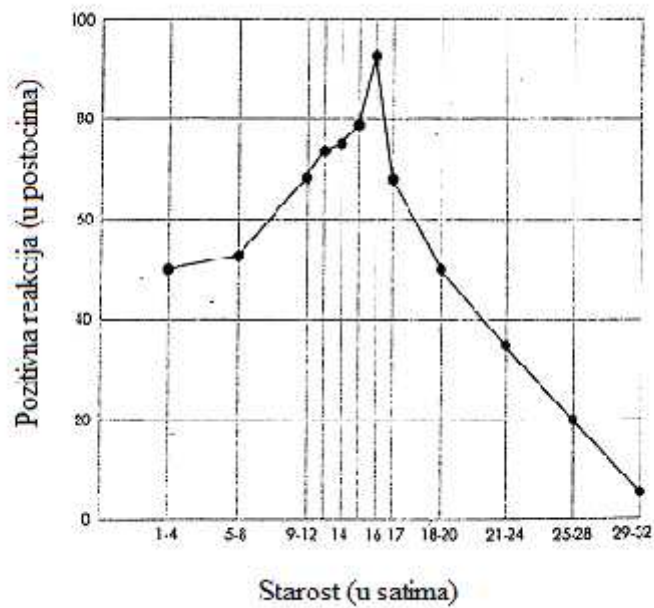
2. Osjetljivi period

Kritični period kako ga je nazivao Lorenz, a danas osjetljivi period ili osjetljiva faza je ograničeni vremenski period u kojemu se životinjska jedinka može imprintati na nešto (Edward M. Barrows, 2001.). U tom razdoblju životinja se može imprintati na svoju majku, kao prvo što vidi, neku drugu jedinku svoje vrste, ili čak predstavnika neke druge vrste. Osim toga, mlade životinje se u tom periodu mogu imprintati na svoju braću, ili čak ovdjeka a kod eksperimentalnih uvjeta na nevjerojatne predmete kao što je npr. zelena kutija u kojoj je sat (Eckhard H. Hess, 1958).

Upravo ovo razdoblje u životu je važno za razvoj budućeg ponašanja. Dokazi nam govore da tijekom razvoja životinje postoje periodi povećane osjetljivosti na vanjske doživljaje, nakon kojih slijede razdoblja smanjene osjetljivosti (Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Giraldeau, 2005.). Vrijeme kada nastupa period u kojemu postoji najviše mogućnosti da dođe do imprinta je uglavnom nedugo nakon što se mlada ptica izlegla ili mlado rodilo. Ipak, to vrijeme, kao i vrijeme trajanja osjetljivog perioda, razlikuje se od vrste do vrste. Primjerice, domaće pilići se slijediti samo majku koju su vidjeli unutar tri dana nakon lijevanja, te se ne mogu imprintati ni na što viđeno poslije trećeg dana života (Mark Ridley, 1995.). S druge strane, mlado divlje patke (slika 1.) može se imprintati odmah nakon što izađe iz jajeta, ipak – maksimalni učinak postiže se samo kod patki i anki koji su bili izloženi objektu imprinta 13 do 16 sati nakon što su se izlegli (Eckhard H. Hess, 1958). Za razliku od nastupa osjetljivog perioda kod filijalnog imprinta, kod seksualnog je taj period mnogo kasnije u životu jedinke, u vrijeme parenja, kada je životinja spolno zrela (Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Giraldeau, 2005.). Osim toga, kod ove vrste imprinta, osjetljivi period dulje traje. Neki autori navode kako mlade ptice prije osjetljivog perioda mnogo spavaju a kada su budne njihovi pokreti nisu dobro koordinirani, te po etak tog razdoblja može biti ograničen razvojnim faktorima, uključujući i lokomotornu nezrelost i pospanost u prvim satima života (Gabriel Horn, 1985.).

Drugi tip imprinta od onoga koji omogućuje mladim pticama da prepoznaju prvo što vide kao svoju majku, povezuje se sa lososima. Naime, lososi su poznati po svojoj sposobnosti da se vrate na mjesto gdje su se izvaljali kao ličinke na razmnožavanje i to svojstvo je tijekom godina dobro proučeno. Kao smjernice za navigaciju koje im omogućuju je predloženo mnogo elemenata – sunce kao kompas, polarizirano svjetlo, oceanske struje, temperatura, njuh, te osjet električnih i magnetskih podražaja. Iako sve navedeno može igrati ulogu, primarni je njuh. Mnogi istraživači su se bavili ovim pitanjem i terenskim istraživanjima dokazali da se lososi koriste olfaktornim imprintom. Na temelju

terenskih istraživanja i provedenih eksperimenata došlo se do zaključka da se anje na izvorni potok ili rijeku gdje su započeli život nije nasljedno, te da je navo enje prema tom mjestu povezano s razdobljem brzog i nepovratnog u enja, odnosno imprintom (A.D. Hasler i A.T. Scholz, 1983.). Kod njih osjetljivi period traje desetak dana.



Slika 1.

(Prilago eno na temelju Eckhard H. Hess, 1958.)

Slika prikazuje osjetljivi period kod divlje patke (*Anas platyrhynchos*). Svaka crna točka na krivulji predstavlja postotak patki koji su imprintani u odre enom vremenu nakon što su se izlegli.

3. Filijalni imprint

Mlada životinja je u svom ranom životu kao i kada odraste biti okružena neprijateljima, predatorima i konkurentima i samo jednim ili rijetko s dva roditelja koji je se za nju brinu. Upravo zbog tih uvjeta važno je da od najranije dobi dobro zna koga je pratiti ako želi preživjeti. Iako se tip imprinta kod kojega mlado u ranom stadiju života prepoznaje svoju majku javlja i kod drugih životinja, uglavnom je proučavan na vrstama ptica. Mlado dakle u osjetljivom periodu svog života ne prepoznaje svoju vrstu, već samo svoju majku, koju slijedi i uz nju u životu. Filijalni imprint poznat je dugo vremena i prvi put opisan u djelu *Utopia* Sir Thomasa Morea još 1518. godine. Unatoč tome, eksperimentalna istraživanja ovog fenomena krenula su mnogo godina kasnije prvo od strane Britanca Douglasa Spaldinga, 1873. godine, a nakon njega istraživanja je provodio i Nijemac Oskar Heinroth (1911.), (Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Giraldeau, 2005.). Najdetaljnija istraživanja ove pojave provodio je, kako je već prije spomenuto, Konrad Lorenz koji je u svom izvornom eksperimentu imprintao leglo divljih guski (*Anser anser*) na sebe.

Kroz godine istraživanja, razni znanstvenici i istraživači i mlade su ptice "natjerali" da slijede kartonsku kutiju iz koje se čuje kucanje sata, upaljenu svjetiljku, da svojom majkom smatraju gumenu loptu, da budu privrženi drvenoj patki kao vlastitoj majci. Ovisno o tome u kom periodu su bili izloženi u osjetljivom periodu, mlade životinje imaju nevjerojatno neobične "majke". Nije samo osjetljivi period opisan u prethodnom poglavlju dovoljan za tako nešto. Potrebno je istovremeno uzeti u obzir duljinu izlaganja mamcu koji predstavlja roditelja, tip stimulansa kao i stanje životinje. Što se tiče duljine izlaganja mlade životinje, najčešće su ptice, objektu na koji se imprintati, ona je različita od vrste do vrste. Osim uz istraživanu vrstu, to vrijeme je različito i u ovisnosti o objektu. Naime, pokazalo se da samo par minuta izloženosti upadljivom predmetu unutar prvog ili prava dva dana života ima jednak učinak kao nekoliko dana izlaganja jedinke iste vrste ne tako upadljivom, stacionarnom predmetu (Sara J. Shettleworth, 1998.). U davno provedenom eksperimentu s divljim papigama (*Anas platyrhynchos*), da bi vidjeli koliko dugo izloženost predmetu na koji se mlado imprintati mora trajati da bi bio najbolji učinak, istraživači su mijenjali i vrijeme ali i udaljenost koju je papiga prešao slijedeći lažnu majku (Eckhard H. Hess, 1958.). Grupe promatranih divljih patki bile su izložene drvenom mužjaku svoje vrste deset minuta, te su ga sve to vrijeme slijedile ali za svaku grupu se drveni mamac se na kružnoj traci kretao različitim brzinama. Na taj način su različite grupe papiga u istom vremenskom periodu hodajućim za mamcem prošle različite udaljenosti. Svi su se mladi imprintali između dvanaestog i sedamnaestog sata nakon što su se

izlegli ali oni koji su prešli duži put pokušavaju i do i do majke, pokazali su ja i imprint. U sljede o j fazi eksperimenta, vrijeme je bilo smanjeno sa deset minuta na dvije minute za novu grupu pa i a, te pove ano na trideset minuta za idu u grupu. Pokazalo se da vrijeme nije važno za snagu imprinta ve samo trud koji je životinja uložila u tom vremenu. Eckhard H. Hess i A. O. Ramsay, koji su proveli ova istraživanja na posljjetku su došli do zaklju ka kako mogu napisati formulu imprinta. Prema njihovoj formuli, ja ina imprinta jednaka je logaritmu truda koji je životinja uložila u odre enom vremenu (Eckhard H. Hess, 1958.). Efektivnost stimulansa varira – primije eno je da pa i i prilaze, te slijede predmete ve e od kutije šibica, dok one manje ključaju. S druge strane, kod pili a crveni i plavi predmeti pokazuju bolje uinke od žutih i zelenih (Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Giraldeau, 2005.). Dakle, iako je mogu e da se povežu sa jedinkama druge vrste, pa i ovjekom, ali i najrazli itijim neživim predmetima, mnoge vrste ipak imaju neke kriterije. Tako je Pat Bateson otkrio da pili i ako mogu birati preferiraju lampu crvenog svjetla u odnosu na žuto, ali nije jasno zašto je to tako. Ipak, ako ih se imprinta na žuto, preferirat e ga u odnosu na crveno (M. Ridley, 1995.). Iako su vizualni podražaji najvažniji, pokreti, svjetlost, kontrast i zvuk pove avaju zanimanje za vi eni objekt. Tako kretnje pomažu u privla enju pozornosti ali nisu neophodne, a stacionarni predmeti koji su u kontrastu s pozadinom e privu i mlade kao i trepere e svijetlo. Majka ima posebno glasanje kojim doziva svoje mlade, te se stoga zvuk specifi an za vrstu tako er smatra bitnim ali ne kao objekt imprinta nego kao i npr. kretnje, za privla enje pozornosti na "majku". Pokazalo se da je kod divljih pataka zvuk izuzetno bitan za imprint. Kada se uz drveni model patke koja predstavlja majku pusti zvuk njenog glasanja kojim doziva mlade, mladi joj žele pri i i prije nego ju vide. Kada je mlada ptica u blizini objekta kojeg smatra svojom majkom, pokušat e mu se približiti, priljubiti se uz njega, te povremeno cvrkatati. Bateson i Reese (1969.) su ak pokazali kako e jedan dan star pili koji upaljenu svjetiljku smatra svojom majkom, za samo nekoliko minuta nau iti stati na prekida kako bi upalio tu svjetiljku, te joj tada prilazi (A. Manning, M. Stamp Dawkins, 1998.). S druge strane, kada se predmet na koji se mlada ptica imprintala ukloni, pti ica postaje nemirna i ispušta kreštave zvukove.

Osim kod ptica, fenomen kod kojeg mlada životinja prepoznaje i pamti svoju majku, javlja se kod nekih sisavaca, npr. kod antilopa ili ovaca. Bez obzira radi li se o pticama ili sisavcima, sve vrste kod kojih se javlja ovaj fenomen imaju izraženu roditeljsku skrb. Janje e se imprintati na bilo koga tko ga hrani. Ako ga ne hrani majka nego ovjek na bo icu, janje e razviti privrženost prema bilo kome tko drži bo icu. Kada se janje odvojeno od drugih jedinki svoje vrste i odgojeno od ovjeka pridruži stadu ovaca, zapamtit e ruku koja ga je hranila.

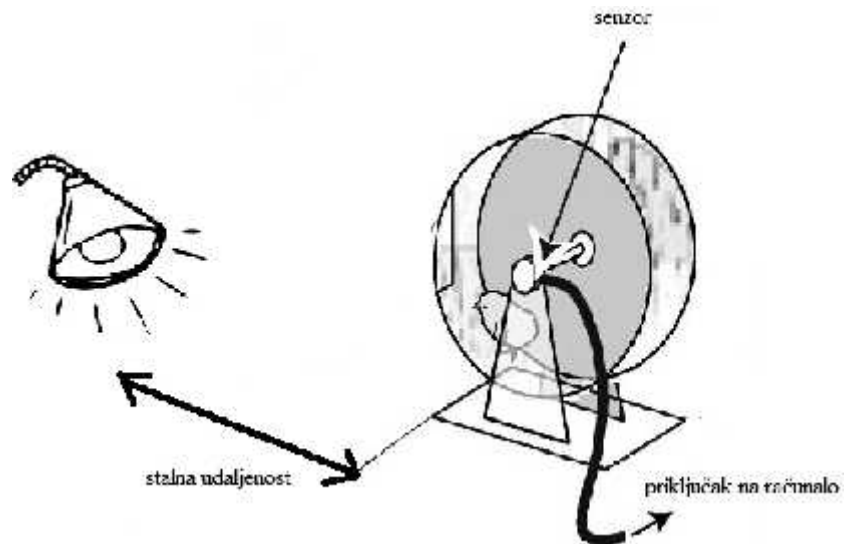
Ako ovjek koji je hranio i uz kojega je janje odraslo dođe u blizinu stada ovaca u kojem se ono sada nalazi, ostaviće stado i do i ovjeku (M. Ridley, 1995.).

Unatoč zanimanju koje pokazuju za različite predmete koje vide u osjetljivom periodu nedugo nakon što su se izlegli, po završetku tog razdoblja, mogućnost imprinta znatno opada. Primijećeno je da mlado divlje patke razvija svoj prvi emocionalni odgovor kada je staro između šestnaest i dvadeset sati. Reakcija koju tada pokazuje je upravo suprotna njegovom ponašanju u osjetljivom periodu. Naime, mladi nasuprot velikom zanimanju, a poslije i privrženosti različitim mobilnim predmetima u osjetljivom razdoblju, tada pokazuju strah od njih te ih izbjegavaju (Eckhard H. Hess, 1958.).

3.1. Primjer eksperimenta

Testovi u svrhu proučavanja fenomena filijalnog imprinta razlikuju se s obzirom na metodu koju istraživači koriste. Što se samih eksperimenata tiče, u različitim istraživanjima, upotrebljavani su različiti, ponekad nevjerojatni objekti na koje su životinje, najčešće mlade ptice trebale imprintati.

Standardni model laboratorijskih istraživanja uključuje dva potencijalna stimulansa. U osjetljivom periodu su neke životinje izložene prvom (A), a druga grupa životinja drugom stimulansu (B), a nakon toga im se daje izbor između ta dva. Bateson i Jackel 1976. god. provodili su istraživanja na mladim pilićima koje su postavili u kolut okrenut prema žutom ili crvenom svjetlu svjetiljke (Sara J. Shettleworth, 2009.). Sami koluti u kojima su se pilići nalazili su bili stacionarni, dakle bez obzira na to koliko pilići trčali u njima "prema svjetiljci", ne bi dolazili ništa bliže predmetu imprinta (slika 2.). Nakon nekog vremena izloženosti jednom ili drugom stimulansu (A ili B), pilići su prebačeni na drugi dio testa koji je uključivao drugi kolut, ovaj puta postavljen na traci na jednom kraju žuto a na suprotnom crveno svjetlo. Dakle, pile se u tom slučaju nalazilo između oba, onoga kojemu je bilo izloženo i onoga kojemu nije. Kada bi pile trčale prema jednom od stimulansa, one prema kojemu je razvilo privrženost u prvom dijelu pokusa, traka bi ga odvlačila u suprotnu stranu. Ipak, bez obzira na to što ga zbog uložene truda traka odvođi dalje od mjesta kamo želi ići, ovisno o tome koliko preferira objekt na drugoj strani, pile je nastavljalo trčati "prema" njemu. Preferencija, tj. snaga imprinta je bila proporcionalna okretu kola u jednom smjeru. U drugim testovima snaga imprinta se mjeri na mnoge načine, npr. vremenom provedenim u blizini majke ili onoga što predstavlja majku, pažnjom koja se prikazuje, kašnjenjem u pristupu, vremenom provedenim slijedeći majku dok se kreće (A. Manning, M. Stamp Dawkins, 1998.).



Slika 2.

Slika prikazuje model koluta za prvi dio eksperimenta Batesona i Jackela. Udaljenost od predmeta imprinta je uvijek jednaka jer se kolo ne pomiće unatoč rotaciji pileta.

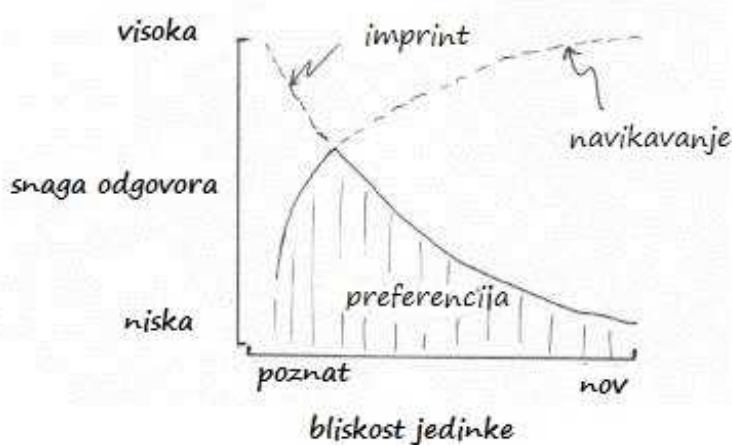
4. Seksualni imprint

Ve ina životinja nije monogamna. U mnogih vrsta mužjaci nakon parenja odlaze a ženka podiže potomstvo, a kod velikog broja vrsta uopće ne postoji briga za mlade. U slučaju kada mlado odgaja majka, bez oca u blizini, ono u i kako bi potencijalni partner trebao izgledati prema karakteristikama "rodbine", tj. prema osobinama članova zajednice u kojoj odrasta (SparkNotes Editors, 2010.). K. Lorenz je kao glavnu posljedicu imprinta u ranom stadiju života, do sada opisanog filijalnog imprinta, isticao budući i izbor reproduktivnog partnera. Ipak, danas se zna da su te dvije pojave međusobno odvojene, iako postoje djelomični preklapanja (Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Gilardeau, 2005.). Seksualni imprint dokazano postoji u više od polovice redova ptica, a slični procesi postoje i kod drugih svojiti. Ovaj tip imprinta u divljini osigurava da će spolno zrela životinja razviti sklonosti prema pravoj, svojoj vrsti. Naime, promatranje vlastitih roditelja, sasvim je dobra metoda da se nauče osobine vlastite vrste. Međutim, kada pojedinac ne odrasta okružen vlastitom vrstom, upravo zbog imprinta može i pogrešne preferencije. Istarživanja su pokazala da se ptice najlakše imprintaju na vlastitu vrstu, relativno lako na srodne vrste, a iako teško, moguće je da se imprintaju i na veoma različite vrste (Mark Ridley, 1995.).

Filijalni i seksualni imprint odvojeni su vremenski, a u eksperimentu sa domaćim pijetlovima, Vidal je to i dokazao (Sara J. Shettleworth, 2009.). Unatoč tome, filijalni imprint može utjecati na budući izbor partnera imprintane životinje. Za razliku od filijalnog imprinta, važnost i uopće pojava seksualnog imprinta može se razlikovati ovisno o spolu unutar iste vrste. Mužjak divlje patke, odgajan od zamjenskih roditelja druge vrste, kao odrastao i spolno zreo pušten je u jezero u kojemu su se nalazile različite vrste pataka i gusaka, te se pokušao pariti sa ženkama koje pripadaju upravo onoj vrsti s kojom je odrastao. Ova pojava je bila čak i više izražena kod pataka (Christopher J. Barnard, 1983.). To se pokušalo objasniti time što su ženke mnogih pataka jednolično obojane, te ih je veoma teško razlikovati. Mužjaci tada trebaju jasno pravilo za identifikaciju vrste, a za to se pobrinuo imprint. S druge strane, ženke pataka traže mužjaka međusobno i različito obojenim jedinkama koji se izgled veoma razlikuje od vrste do vrste. Zbog toga, kod ženki seksualni imprint, koji im u spolnoj zrelosti omogućuje prepoznavanje potencijalnog partnera, nije toliko bitan. S druge strane, kod golubova kod kojih su uglavnom sivo obojana oba spola, i mužjaci i ženke stječu seksualne sklonosti kroz imprint.

Seksualni imprint je nepovratan pa i se ptica koja je odrasla sa drugom vrstom, te razvila sklonosti prema toj vrsti, uvijek htjeti pariti sa pripadnicima upravo te vrste s kojom je odrasla. Ta i se ptica čak i ako se nekoliko godina parila sa pripadnikom svoje vrste, ako joj se pruži izbor, uvijek radije pariti sa vrstom koja ju je odgojila. Iako mladi kroz ovaj fenomen i ne prepoznati karakteristike svoje vrste, tj. potencijalnog partnera kroz obilježja svojih roditelja, kao spolno zreli za reprodukciju ne biraju jedinke jednake roditeljima (slika 3.). Naime, iako je važan oprez pri interpretaciji eksperimenata vezanih uz imprint ove vrste jer se ne prati u divljini nego u laboratorijskim uvjetima, oni pokazuju kako ptice kada odrastu preferiraju ženke sa sličnim ali ne jednakim obilježjima jedinki s kojima su odrasle. Tako i npr. mužjak japanske prepelice (*Coturnix japonica*) u vrijeme parenja prema jedinki koja mu je rođak pokazivati veći u sklonost nego prema stranoj ptici iste vrste, a razlika je i veća u odnosu na jedinku koja mu je u rodu i s kojom je odrastao. Rodbinska ženka tako predstavlja savršen omjer poznatih i novih karakteristika, dok se ona nepoznata i bez rodbinske veze previše razlikuje, a sestra je pak suviše slična (Judith Goodenough, Betty McGuire, Elizabeth Jakob, 2009.). Kao i kod filijalnog imprinta, teoretski nema toga na što se životinja ne može imprintati. Tako su ženke i mužjaci purana bili seksualno imprintani na ljude, kao što je i est sluga sa sisavcima u zoološkim vrtovima koje su odgajali ljudi, a pjetli i na kartonske kutije kojima su se udvarali te se pokušali pariti s njima (Aubrey Manning, Marian Stamp Dawkins, 1998.). Neke od ptica kod kojih se ovaj tip imprinta sigurno pojavljuje su golubovi, guske, patke, galebovi, te vjerojatno papige. S druge strane, seksualni imprint se nikada ne javlja kod parazitskih ptica ije mlade uvijek podižu zamjenski roditelji, pripadnici neke druge vrste (Aubrey Manning, Marian Stamp Dawkins, 1998.). Kod tih vrsta, npr. kukavica ili kravljih ptica, seksualne preferencije se moraju razviti na druge načine. Novija istraživanja na zebrastim zebama (*Taeniopygia guttata*) pokazala su kako se seksualni imprint odvija u dvije faze (Judith Goodenough, Betty McGuire, Elizabeth Jakob, 2009.). Prva faza nastupa oko deset dana nakon što mlado dođe na svijet, u ovom slučaju nakon što se zeba izlegla, a završava između tridesetog i šezdesetog dana starosti životinje. U ovom periodu mlado se povezuje sa svojim roditeljima i ti kontakti sa vlastitom vrstom u mladom životu ga na neki način usmjeravaju prema budućim partnerima. Naime, upravo kroz ove društvene veze sa svojim roditeljima, mlada ptica stvara preferencije prema obilježjima vlastite vrste, te ih one usmjeravaju u prvim pokušajima udvaranja. Sljedeća faza imprinta se javlja kada se ptica prvi puta udvara ženki, a tijekom tog udvaranja preferencije prema obilježjima roditeljske vrste i spolno ponašanje se ujediniuju. Ova faza se stoga i često naziva faza integracije ili faza stabilizacije, a kada završi, životinja više ne može razviti nove preferencije. Istraživanja koja

e sa sigurnoš u re i nakon koliko dana starosti nastupa ova faza te koliko traje tek se trebaju provesti, ali vjeruje se kako se radi o sedamdesetak dana starosti, kada mužjak postaje spolno zreo, a završava izme u stotog i sto pedesetog dana života (Judith Goodenough, Betty McGuire, Elizabeth Jakob, 2009.). Na obje ove faze utje u vanjski imbenici, ali na svaku neki drugi. Tako je u prvoj fazi važna koli ina hrane koje mladi mužjak dobiva od roditelja prema kojima e formirati budu e preferencije, a na idu u fazu glavni u inak ima stupanj pobu enosti mužjaka u vrijeme udvaranja (Sabine Oetting, Ekkehard Pröve i Hans-Joachim Bischof, 1995.).



Slika 3.

Slika prikazuje kombinaciju imprinta i navikavanja kao jednu od mogućnosti zašto spolno zrela jedinka za partnera ne bira jedinku jednaku roditeljskoj, već jedinku sa sličnim ali ne jednakim obilježjima onima s kojima je odrasla.

Iako su i za ovaj tip imprinta, kao što je i za filijalni bio slušaj, ptice najviše proučavane, on se javlja i kod sisavaca. Naime, Kendrick i suradnici (1998.) su zabilježili kako se seksualni imprint događa i u nekim vrstama sisavaca, barem kod mužjaka (Dario Maestripieri, Jill M. Mateo, 2009.). U njihovim istraživanjima nakon rođenja zamijenjeni su mladi ovce (*Ovis aries*) i koze (*Capra hircus*), te je tako mlado janje odraslo sa kozama, a

kozli sa ovcama kao roditeljima. Kada su odrasli, zamijenjeni mladi i jedne i druge vrste razvili su seksualne preferencije prema vrsti s kojom su odrasli. Ipak, rezultati se razlikuju ovisno o spolu. Tako je su kod mužjaka oni stabilni, te ostaju priklonjeni ženkama vrste koja ih je odgojila bez obzira što nije njihova. To su potvrdili čak i eksperimenti u kojima mužjaci nisu bili izloženi pravom predstavniku vrste već samo fotografijama pravih i zamjenskih roditelja. I ovnovi i jar evi i ovdje su pokazali naklonost vrsti koja ih je odgojila. Osim toga, u ovom tipu eksperimenta, ispitivani su i makaki majmuni (*Macaca mulatta*), koji su pokazali jednaki odgovor. S druge strane, kod ženki ova preferencija prema pogrešnoj vrsti slabi s vremenom, te unutar godinu ili dvije i nestaje. Dakle, što se tiče ženki sisavaca, ova pojava je kod onih kod kojih je istražena reverzibilna, te ženke mogu steći i naklonost prema "pravoj" vrsti.

Kao što je navedeno, postoje neka podudaranja i povezanosti između u ova dva tipa imprinta kao što su npr. ovisnost odabira budućeg partnera o okruženju u kojem je životinja odrasla ili barem djelomično nepovratnosti kod oba. Isto tako, iako je kod filijalnog to mnogo lakše i češće, i kod seksualnog imprinta, iako teško, postoji mogućnost razvijanja sklonosti prema najrazličitijim modelima, od srodne vrste pa do neživih objekata. Unatoč svemu tome postoji osnovna razlika između u ova dva opisana fenomena. Naime, u prethodnom poglavlju opisan filijalni imprint je specifičan, u smislu da se mlado imprinta na pojedinačnu jedinku. S druge strane, seksualni imprint je općenit – mladi razvijaju sklonosti prema karakteristikama rodbine suprotnog spola, a ne prema pojedincu. Osim toga, dok se filijalni imprint javlja često kod životinjskih vrsta gdje su mladi u avci, kod seksualnog to nije slučaj. Naime, to je pojava koju možemo pratiti u jednakoj mjeri i kod vrsta sa potkućcima kao i sa u avcima.

5. Zaključak

U životu mladunčadi mnogih vrsta javlja se kratki period kada one stježu u naklonost prema svijetu koji ih okružuje. Bilo da je riječ o filijalnom ili seksualnom, imprint je izrazito važan fenomen u životinjskom svijetu. U najranijoj fazi svog života, najčešće se radi o prvim satima, mladunčad naučiti prepoznati svoju majku. Upravo filijalni imprint pomaže mladoj životinji da preživi najopasnije dane svog života u divljini. Mladunčad je najbolji i najlakši plijen za mnoge grabežljivce, pa je kod mnogih vrsta ključno da se u tom razdoblju svog života drže uz starije pripadnike svoje vrste, jedinke uz koje su sigurni, uz svoju majku. Filijalni imprint koji se javlja u osjetljivom periodu povećava tim životinjama šanse da prežive. Dok se u prirodi mlado uglavnom imprinta na vlastitu majku kao prvo što ugleda u osjetljivom periodu, pokazalo se kako su u eksperimentalnim uvjetima mogući i nevjerojatni – od pčela i a imprintanih na ljude, preko drvene "majke", pa čak do privrženosti gumenom lopti.

Za razliku od imprinta u najranijoj dobi, seksualni imprint javlja se kasnije u životu i omogućava životinjama, najčešće pticama da prepoznaju potencijalnog partnera. Iako se vrlo važna faza javlja kada jedinka dostigne spolnu zrelost, i u ovom slučaju važan je kontakt mladih sa svojom vrstom i upravo zbog toga, postoji mogućnost da se steknu preferencije prema pogrešnoj vrsti ako je jedinka s njom odrasla, posebice ako je riječ o srodnim vrstama. Primjerice srebrnasti galeb (*Larus argentatus*) i tamnole i galeb (*Larus fuscus*) su srodne vrste. Zbog zamijene jaja unutar gnijezda, tamnole i galeb, kojeg su podigli srebrnasti galebovi, seksualno će se imprintati na srebrnaste, te će se pokušati i pariti s njima. (Mark Ridley, 1995.). Iako se možda čini neobično kako svaka jedinka mora naučiti prepoznati budućeg partnera u ranoj dobi, kako to nije evolucijski najsigurnija strategija, te se nametnulo da nešto što je važno za nastavak vrste ne bi smjelo biti pod utjecajem ranih društvenih iskustava, kod vrsta sa seksualnim imprintom je upravo to slučaj, a o tome zašto je tako – može se zasada samo nagađati. Patrik Bateson je 1983. godine, na temelju saznanja o ovom fenomenu, dao teoriju koja bi mogla odgovoriti na to pitanje. Naime, mladi uče prepoznati potencijalnog partnera kroz socijalne veze sa roditeljskom vrstom, a u budućnosti biraju partnere slične ali ne identične roditeljima. Na taj način se osigurava ravnoteža između "inbreedinga", tj parenja blisko srodnih životinja i "outbreedinga" (nesrodno parenje) (Judith Goodenough, Betty McGuire, Elizabeth Jakob, 2009.). Već i samim time dobivamo odgovor na pitanje zašto je seksualni imprint važan u životinjskom svijetu.

6. Literatura

- 1) A. D. Hasler, A. T. Scholz, 1983. Olfactory Imprinting and Homing in Salmon; Berlin, New York: Springer-Verlag
- 2) Aubrey Manning, Marian Stamp Dawkins, 1998. An introduction to animal behaviour, Fifth edition; Cambridge University Press, UK
- 3) Christopher J. Barnard, 1983. Animal behaviour: ecology and evolution; Croom Helm Ltd., London
- 4) Dario Maestripieri, Jill M. Mateo, 2009. Maternal effects in mammals; The University of Chicago Press, USA
- 5) Darren E. Irwin, Trevor Price, 1999. Sexual imprinting, learning and speciation; *Heredity*, Vol. 82, 347–354
- 6) Eckhard H. Hess, 1958. "Imprinting" in Animals, *Scientific American*, Vol. 198, 81-90
- 7) Edward M. Barrows, 2001. Animal behavior desk reference: a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution, Second edition; CRC Press, USA
- 8) Gabriel Horn, 1985. Memory, imprinting, and the brain: an inquiry into mechanisms; Oxford University Press Inc. New York
- 9) Howard S. Hoffman, 1996. Amorous Turkeys and Addicted Ducklings - The Science of Social Bonding and Imprinting
- 10) Johan J. Bolhuis, Luc-Alain Giraldeau, 2005. The behavior of animals: mechanisms, function, and evolution; Blackwell Publishing Ltd, UK
- 11) Judith Goodenough, Betty McGuire, Elizabeth Jakob, 2009. Perspectives on Animal Behavior; John Wiley and Sons, USA
- 12) Mark Ridley, 1995. Animal behavior, second edition; Blackwell Publishing, USA
- 13) Richard Wellington Burkhardt, 2005., Patterns of behavior: Konrad Lorenz, Niko Tinbergen, and the founding of ethology; The University of Chicago Press, Ltd., London
- 14) Sabine Oetting, Ekkehard Pröve, Hans-Joachim Bischof, 1995. Sexual imprinting as a two-stage process: mechanisms of information storage and stabilization; *Animal behaviour*, Vol. 50, 393-403
- 15) Sara J. Shettleworth, 2009. Cognition, evolution, and behavior, second edition; Oxford University Press US
- 16) Wladyslaw Sluckin, 2007. Imprinting and early learning, Second edition; Transaction Publishers, USA
- 17) <http://www.nature.com/nature/journal/v273/n5664/abs/273659a0.html>

18) SparkNotes Editors. (n.d.). SparkNote on Animal Behavior: Learning. Retrieved June 2, 2010, from <http://www.sparknotes.com/biology/animalbehavior/learning/>

7. Sažetak

Imprint je specijalizirani tip učenja koji utječe na trajne, za mnoge autore i nepovratne promjene u ponašanju jedinke. Najbolje je istražen kod ptica, ali se pojavljuje i kod drugih životinja, a glavna mu je komponenta osjetljivi period. Iako se prvotno tvrdilo da je potpuno ireverzibilan, u novijoj literaturi se govori o barem djelomičnoj povratnosti. Osim nepovratnosti i osjetljivog perioda, razliku od uobičajenog učenja čini i sam princip. Naime, životinje se ovdje ne ponašaju po principu pokušaja i pogreške, niti su vođene nagradom i kaznom, već sama izloženost podražaju u određenom vremenu, određuje njihovo buduće ponašanje.

Najpoznatiji tipovi imprinta su filijalni, koji omogućuje mladom da pozna svoju majku, i seksualni imprint, kojime mlado prepoznaje potencijalne partnere. I jedan i drugi najbolje su istraženi kod različitih vrsta, a iako imaju neke zajedničke komponente, ova dva tipa imprinta razlikuju se prvenstveno po vremenu kada nastupa osjetljivi period. Osim toga, dok je karakteristika filijalnog imprinta naklonjenost mladunca jedinki koju smatra majkom, kod seksualnog se stvaraju preferencije prema obilježjima vrste, a ne prema određenoj jedinki.

Uzroci ovog fenomena ovise o mnogim čimbenicima, kao što su vrsta životinje, vrijeme i duljina trajanja izlaganja određenom stimulansu, pa čak i spol kod pojedinih vrsta. Unatoč svemu tome, imprint je u mnogo slučajeva nepovratno učenje, kao što se to od samog otkrića tvrdilo, a za potpuno razumijevanje potrebno je još mnogo istraživanja.

7.1. Summary

Imprint is a specialized type of learning that affects permanent, and according to many authors, irreversible changes in the behavior of individuals. It is best explored in birds, even though it occurs in other animals as well, and main component of this phenomenon is the sensitive period. Although it was initially claimed that it was irreversible, the recent literature claims there is at least partial reversibility. Besides irreversibility and the sensitive period, principle of learning also makes a difference between imprint and typical learning. In the case of imprint, animals do not behave according to the principle of trial and error, and are not guided by rewards and punishments; rather, the very exposure to stimuli in a given time determines their future behavior.

Filial imprinting, which allows a young to know its mother, and sexual, which enables it to recognize potential partners, are the two best-known types of imprinting. Both types are best explored in various bird species, and although they have some common characteristics, these two types of imprinting differ primarily with regard to the time when sensitive period appears. In addition, while the characteristic of filial imprinting is preferring individual that is considered to be its mother, in sexual imprinting, the animal creates preferences for features of species, and not particular individuals.

The effects of this phenomenon depend on many factors, such as species, time and duration of exposure to a particular stimulus, and in some species even gender. However, the imprinting is in many cases irreversible, as it is claimed in history of research, and complete understanding of it requires a lot of research.