

SVEU ILIŠTE U ZAGREBU

PIRODOSLOVNO- MATEMATI KI FAKULTET

Biološki odsjek

Rooseveltov trg 6

10000 Zagreb

Završni seminar:

Imprint- tip u enja kod ptica

Imprinting- tipe of learning in birds

Studentica: **Josipa Mi i**

Smjer: **Znanosti o okolišu; Enviromental sciences**

Nastavnik- mentor: **prof. dr. sc. Milorad Mrakov i**

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ:

1. UVOD U IMPRINT.....	str 1
1.1 FILIALNI IMPRINT.....	str 2
1.2 SEKSUALNI IMPRIN.....	str 8
2. ZAKLJU AK.....	str 14
3. LITERATURA.....	str 15
4. SAŽETAK.....	str 16
4.1. SUMMARY.....	str 16

1. UVOD U IMPRINT

Imprint možemo opisati kao u enje neke životinjske jedinke da reagira na neki stimulans samo ako mu je izložena u odre enom osjetljivom periodu života, esto zadržavaju i usvojene reakcije tijekom cijelog života.(Edward M. Barrows,2001.) Pojam „osjetljivi period“ uvodi Konrad Lorenz koji ga definira kao kratak, vremenski striktno odre en, period u životu životinje, za vrijeme kojega izlaganje jedinke odre enom stimulansu rezultira ireverzibilnim promijenama u njezinom kasnijem ponašanju. U kasnijim radovima mnogih autora pojavljuje se i naziv „kritični period“, te se po etna definicija „osjetljivog perioda“ znatno mjenja. Fenomen imprinta, ili specifi an na in u enja prisutan je na gotovo svim razinama specifi nih aktivnosti kod nekih sisavaca npr. jelen, koza, ovca, bizon, i ime se ovaj rad posebice bavi, ptica . Tako možemo govoriti o filialnom, tj. djetinjem, seksualnom, objektnom imprintu, ili imprintu kao na inu usvajanja pjeva u ptica. Kako bismo primjerima ušli dublje u razumijevanje fenomena imprinta objasniti emo ukratko neke navedene i ujedno reprezentativne oblike. Kod filialnog imprinta u nekih vrsta sisavaca i ptica mlado se inprinta na roditelja, ili zamjenskog roditelja, tj. na figuru koju je prvu vidio, te posljedni no tome shvatio kao roditelja. Kod objektnog imprinta mlado može razviti vezu sa neživim, biološki neadekvatnim objektom ako je u datom osjetljivom periodu to bio dominantan objekt kojemu je bilo izloženo. Bitno je istaknuti da ptice mnogo ja e reagiraju na vizualne i auditorne stimulanse, dok je dominantan stimulans kod sisavaca miris.

U enje imprintom je zaista fenomen o kojemu se malo toga može konstatirati a da se ne bi moglo izazvati i preispitivati. Tako je od po etne dominantne pretpostavke da je u enje imprintom ireverzibilno nizom pokusa dokazano da je proces reverzibilan barem u odre enoj mjeri, a McFarland smatra da se imprint ne može promatrati kao isključivo zaseban proces u enja bez komponenti ostalih vrsta u enja. Drugi autori (Immelmann i Beer, 1989.) pak ističu da danas granice između imprinta i ostalih vrsta u enja nisu više tako vrste i isključive.

1.1. FILIALNI IMPRINT

Proces imprinta je fundamentalan u razvoju ponašanja mnogih ptica. U ranom osjetljivom periodu mlade nidifugne ptice razvijaju koncept roditelja koji je kasnije presudan za njihovo preživljavanje. Ubrzo nakon izljetanja one moraju naučiti razlikovati svoje roditelje od drugih, neprikladnih objekata. Npr. pa i i se najja e imprintaju na pokretne objkte i objekte koji proizvode zvuk 13 do 16 sati nakon izljetanja.

U inci ranih iskustava mogu po svojoj prirodi biti vrlo op eniti, te u budu nosti utjecati na mnoge aspekte ponašanja, dok u odre enim uvjetima neko iskustvo može dati precizno definirane u inke na ponašanje. Da li emo u inke odre enog iskustva na kasnije ponašanje shvatiti kao generalne ili specifi ne ovisi u velikoj mjeri i o tome koliko detaljno tražimo u inke, jer je relativno lako ozna iti neki efekt kao specifi an produkt odre enog iskustva ako promatramo samo nekoliko izdvojenih aspekata ponašanja. Ipak, postoje zanimljivi primjeri koji govore u prilog tome da neko iskustvo može doista imati specifi an u inak na samo jedan aspekt ponašanja. Na primjer, puštanje audio snimke mladoj ptici može imati o it utjecaj na njezinu pjesmu kada postane spolno zrela, a da pritom, koliko je poznato, ni jedan drugi aspekt ponašanja nije promijenjen tim iskustvom.

Imprint se ne može precizno definirati. Za predstavljanje teme imprinta znanstvenim krugovima najzaslužniji je Konrad Lorenz (1960-ih) sa svojim eksperimentima sa tek izlegnutim guskama, kojima je usadio da ga prate i doživljavaju kao majku.

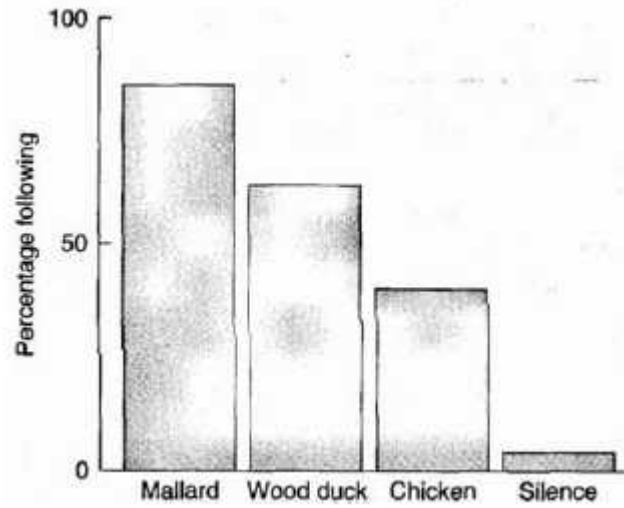


Slika 1. (Konrad Lorenz).

Velik dio eksperimenata pri istraživanju imprinta rađen je na guskama, patkama, pili i mačkama. Mladi se ptice rađaju sposobni da se hrane i hodaju, te ne ostaju u gnjezdu. Lorenz je opisao imprint kao jedinstveni oblik učenja koji je, za razliku od drugih oblika, ireverzibilan, i do kojeg može doći i samo u kratkom, kritičnom periodu nakon izljetanja (A. Manning, M. Stamp Dawkins, 1998.). Zbog vremenskog perioda u kojem dolazi do imprinta, na samom početku života i prije nego što je moglo doći do bilo kojeg drugog oblika učenja, lako ga je uočiti i izdvojiti, kao i njegove posljedice. Iz tog razloga imprint može biti izuzetno koristan kod proučavanja procesa učenja i pamćenja. Izgleda da ne postoje nikakva ograničenja u varijacijama predmeta na koje se mlado može imprintati. Ptice se mogu imprintati na kartonske kutije veličine ovjeka, na kocke, balone ili kutije šibica pri čemu su oblici i boje nevažni.

Auditorni stimulansi su također vrlo privlačni mnogim mladim pticama, i to estetske pojava i privrženost objektima koji se nalaze blizu izvora zvuka. Kod vizualnih i auditornih stimulansa kretanje objekta pomaže pri privlačenju pažnje mladih ptica, ali nije nužno pod uvjetom da se objekt jasno ističe i razlikuje od okoline. Tako je primjerice nepomična svjetiljka vrlo privlačna, čak do te mjere da će pilići i stari samo jedan dan u nekoliko minuta naučiti stati na prekidač kako bi upalili svjetiljku, kojoj tada prilaze. Iz ovako jake privlačnosti prema svjetiljci u prvim trenucima možemo zaključiti da je ta privlačnost prema svjetlu prisutna odmah po rođenju, tj. urođena.

Ipak, ako se mladim pticama po izljetanju uz razne objekte u blizini navede i prava majka oni će pristupiti upravo njoj bez obzira na privlačna svojstva koja drugi objekti imaju. Mladi će pa i isto tako pokazati najveću privlačnost prema zovu vlastite vrste, veći od privlačnosti prema zovu ptaka drugih vrsta, i kada prije nisu bili izloženi nikakvom zvuku prema kojem bi mogli razviti preferenciju (Susan D. Healy, T. Andrew Hurly, 2004.).



Slika 2.

Graf prikazuje postotak Mallard pa i a koji e privu i zov njihove vrste, kao i ostalih vrsta koje proizvodi objekt, u ovom slu aju umjetna patka , a da do tog trenutka nisu bili izloženi niti jednom od tih zvukova.



Slika 3. (Imitacija majke kod hranjenja kako bi se izbjeglo pretjerano imprintanje na ljude).

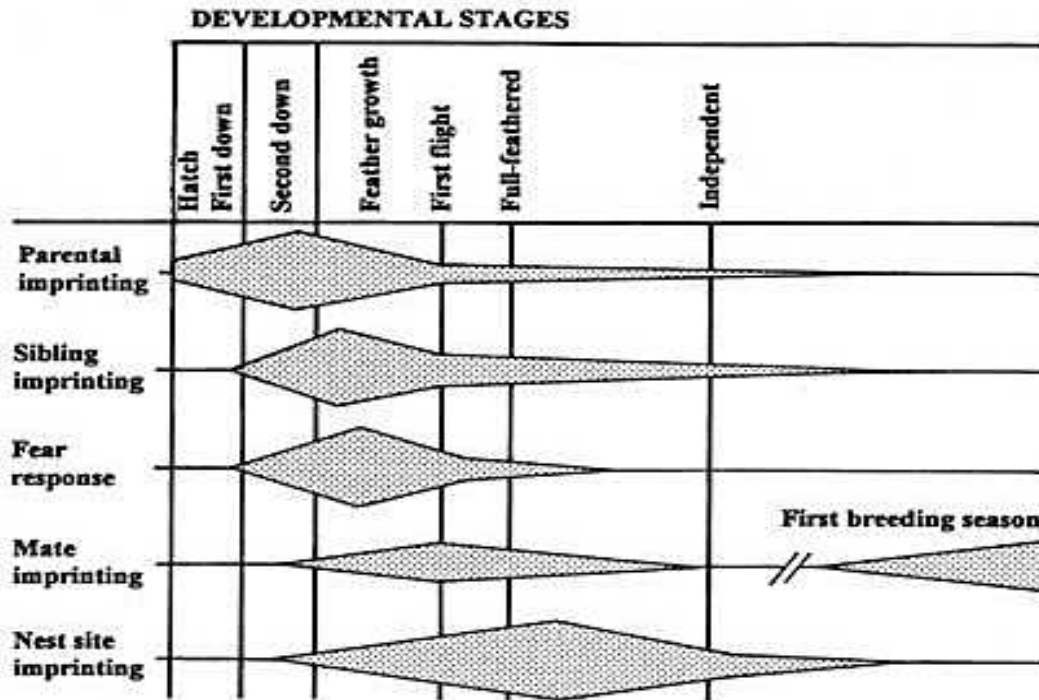
Oba kriterija na temelju kojih Lorenz smatra imprint jedinstvenim oblikom u enja, zna i ireverzibilnost i ograni enje na kratak kritični period, kasnije su bila izazvana. Ireverzibilnost kod imprinta, bila bi jedinstven slučaj kod u enja u sisavaca, jer ni jedan drugi oblik u enja nije ireverzibilan.

Eksperimentima je dokazano da imprint nije potpuno ireverzibilan (Bolhuis i Bateson 1990.). Pili i su držani pojedinačno u malim kavezima u koje su stavili jarko obojane objekte. Jedan je objekt bila plava kugla sa uzorcima kvadrata, a drugi plavi stožasti valjak sa bijelim crtama. Nakon tri dana pili i su pokazivali snažnu preferenciju prema predmetu kojem su bili izloženi. Tada su bili izloženi drugom, ne preferiranom objektu, ponekad isto vrijeme (3 dana) a ponekad kraće. Nije uočena bitna razlika u inkubaciji s obzirom na vrijeme izlaganja. Nakon takvog izlaganja svi su pili i pokazali smanjenje preferencije prema prvom objektu i zamjetno povećanje privlačnosti prema objektu kojem su kasnije bili izloženi. Dakle, pili i definitivno nisu pokazali potpunu ireverzibilnost. U završnoj fazi eksperimenta pili i su držani u izolaciji bez ijednog od navedenih objekata, ili su pak u njihov kavez stavljena oba objekta. Pri završnom testu preferencija, svi su pili i pokazali jasnu preferenciju prema objektu kojemu su prvom bili izloženi, ali smanjenog intenziteta.

Dakle, zaključujemo da kod imprinta vremenska primarnost izlaganja nekom stimulansu ima veći i utjecaj od kasnijeg, nedavnog izlaganja, ali ne apsolutan. Guiton je pak dokazao da vrijeme trajanja osjetljivog perioda nije neovisno o vanjskim faktorima: pili i koji su se nalazili u grupama prestali su pratiti pomični objekt nakon tri dana dok su oni držani u izolaciji mnogo duže reagirali na stimulans i pratili objekt. Ovdje je vidljivo da pili i koji odrastaju u socijalizaciji sa drugim pili ima, razvijaju međusobni imprint. Ovo je bitno u prirodnim situacijama što ćemo približiti na primjeru pa i a divlje patke. Oni napuštaju gnjezdo tek drugog dana nakon izljetanja kada je vrhunac osjetljivog perioda već prošao. Tokom vremena provedenog u gnjezdu pa i i se imprintaju jedni na druge, pa kada vide majku, ako samo nekolicina pa i a prepozna majku i prati je dok ih vodi do vode, ostali će pratiti ovu nekolicinu iako sami ne bi krenuli za majkom. Osjetljivi period vidljivo završava, kada mlado nauči razlikovati poznate od nepoznatih objekata, te počinje reagirati sa strahom a ne privlačnošću prema nepoznatom. Kod pa i a taj period završava kada su stari izmeću u 16 i 20 sati. (Eckhard H. Hess, 1958.)

Kod mladih se sisavaca nastoje razlikovati promjene u ponašanju i reagiranju koje nastaju kao rezultat nekog ranijeg iskustva, od onih do kojih bi u svakom slučaju došlo prirodno kroz proces odrastanja. Studija tih promjena izvedena je detaljno proučavajući pse (Scott, Fuller 1965.). Iz tih su proučavanja se saznalo da psi formiraju socijalne kontakte u vremenu između trećeg i desetog tjedna života. Ako je psi izoliran duže od 14 tjedana od rođenja njegove reakcije i ponašanje postaju očigledno abnormalne. Ipak, dovoljan je samo kratak kontakt s ljudima za vrijeme tog osjetljivog perioda da se između ovjeka i psa razvije normalan odnos.

Kada uzmemo u obzir različite životni vijek primjerice pilića i pasa, kao i različito trajanje osjetljivog perioda, vidjet ćemo koliko to utječe na poimanje imprinta kao ireverzibilnog. Kod životinja koje kratko žive i brzo odrastaju te postaju spolno zrele za samo nekoliko mjeseci, cijeli proces razvoja ponašanja traje vrlo kratko, pa se i u imprintu mogu uočiti apsolutnima i ireverzibilnima. Ali odrastanje sisavaca, npr. Majmuna, koje je puno dugotrajniji proces koji traje čak godinama, te su promjene u ponašanju izazvane iskustvom vidljive u svim fazama života, ali nisu potpuno ireverzibilne jer ostaje dovoljno vremena da kasnija iskustva promijene smjer razvoja (Audrey Manning, Marian Stamp Dawkins, 1998.).

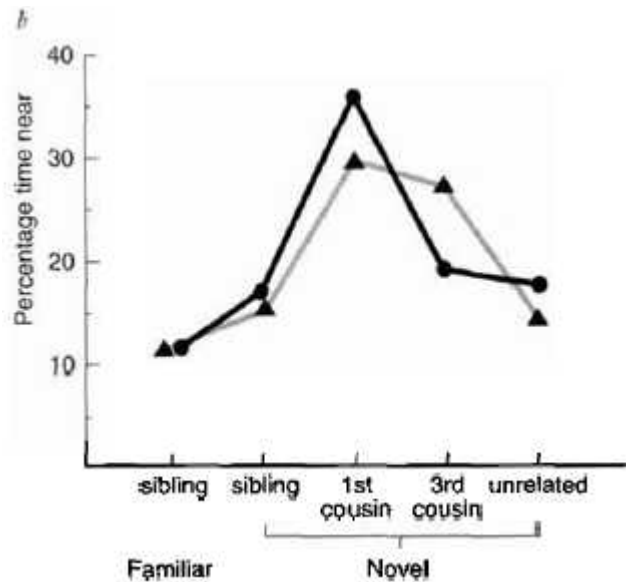


Slika 4. Prikaz vremena nastupanja „osjetljivih perioda“ za pojedine vrste imprinta, kroz
tijek odrastanja.

1.2 SEKSUALNI IMPRINT

Mnoge životinje nisu monogamne. Često je slučaj da se ženka pari s više partnera pri čemu dolazi do mješanja sperme, te dominantno sjeme sudjeluje u oplodnji. Kod mnogih vrsta mužjaci odlaze nakon oplodnje, dok se ženka sama podi i mlado. Do znanja seksualnog imprinta dolazimo kod pitanja kako, primjerice, mlada ženka, koja je odrastala bez prisutnosti oca nauči prepoznati potencijalne partnere. Mlada ženka nauči prepoznati buduće potencijalne partner promatrajući i susjede ili vlastitu braću.

Seksualni imprint je generalan, što znači da se, primjerice ženka, ne imprinta na individualne jedinke i njihove osobine, već samo na općenita obilježja vrste. Generalnost seksualnog imprinta je važna kako se mlada ženka ne bi imprintala na vlastitog brata, što bi dovelo do inbreedinga. Ovakav, generalni seksualni imprint omogućuje prepoznavanje adekvatnog partnera unutar vlastite vrste, a izbjegava mogućnost inbreedinga.



Slika 5.

Slika prikazuje preferencije japanskog galeba pri traženju partnera, kreću se s lijeva na desno od preferencije prema članovima legla, dakle „bratima i sestrama“ do preferencije prema jedinkama s kojima nije u nikakvom srodstvu.

Japanski galeb preferira partnera koji je sličan članovima njegove obitelji, ali ipak malo različit. Kao što graf prikazuje, optimalan izbor između sličnog i različitog jest prvi rođak („brat ili sestra“).

Postoje mnogi primjeri kada se potomci odgojeni od zamjenskih roditelja druge vrste rade pare sa pripadnicima vrste svojih zamjenskih roditelja, nego sa vlastitom vrstom. Primjer toga su guske koje, odgojene od ljudi, više seksualno privlači ljudska ruka od drugih gusaka. Mlado hranjeno i njegovano rukom uvijek u odrasloj dobi prepoznaje oblik ruke kao seksualnog partnera te ejakulira na nju što se spretno primjenjuje kod prikupljanja sjemena za uzgoj i zaštitu ugroženih vrsta. Kod sisavaca takav primjer imamo kod koza koje su odgojile ovce koje preferiraju ovce kao seksualnog partnera, i obrnuto slučaj.

Kod ptica je postojanje seksualnog imprinta gotovo pravilo, ali se još uvijek malo zna o utjecaju drugih vrsta učenja i gena pri oblikovanju seksualnih preferencija, te u tom kontekstu i specifičnostima među vrstama. Seksualni imprint se odvija u 2 faze: ranija faza usvajanja kada se formira preferencija, te kasnija faza konsolidacije u kojoj se ranije

ste ene preferencije povezuju sa seksualnim ponašanjem i stabiliziraju. To znaci da do seksualnog imprinta može do i kroz normalnu socijalizaciju.

Proces seksualnog imprinta kod mladih zapo inje sa usvajanjem osobina roditelja, vizualnih i auditornih – pjev, te rezultira odbijanjem potencijalnih partnera koji ne posjeduju te osobine. Jasan primjer seksualnog imprinta ostvaren je kod eksperimenta sa crnim i bijelim snježnim guskama. Razli ita boja perja ima jednostavnu genetsku bazu. Crno perje je rezultat dominantnog alelea, dok je bijelo perje rezultat para recesivnih alela u homozigota. U prirodnom stanju, crne se guske uvijek pare sa crnima, a bijele sa bijelima. Ipak, kroz eksperiment je dokazano, da seksualne preferencije odre uje boja porodice, osobito roditelja, te da nisu uro ene. Bez obzira na vlastitu boju, guske bijelih roditelja biraju bijele partnere, guske crnih roditelja biraju crne partnere, dok guske miješanih roditelja mogu izabrati i crnog i bijelog partnera (Frank B. Gill, 2006.). Od sekundarne je važnosti pri odabiru partnera boja ostalih potomaka u obitelji, osobito kada crni roditelji heterozigoti imaju bijelo potomstvo, tada potomci znaju izabrati bijelog partnera što je suprotno boji roditelja.

Mnogo je složenija uloga imprinta kod parazitskih ptica poput kukavice i kravlje ptice. Mlade parazitske ptice imitiraju pjesmu svojih zamjenskih roditelja (doma ina). Imitacija pjesme doma ina omogu uje ženki da prepozna partnera svoje vrste, ali koji je imao istu vrstu doma ina, te da iznese jaja u pravo gnjezdo, gnjezdo vrste vlastitih zamjenskih roditelja. Ipak, ptice paraziti moraju razviti afinitete prema vlastitoj vrsti kako bi se ona nastavila. Kroz pomno je pro avanje otkriveno da jedan zov - „poziv“ služi kao potvrda identiteta i klju za ulazak u zajednicu kravljih ptica (Mark Hauber, 2001.). Taj je zov uro en, spontan i nepromjenjiv dio pjeva kod kravljih ptica. Kada se ujedine sa drugim pripadnicima svoje vrste, privu ene tim zovom, mlade kravlje ptice zapo inju socijalizaciju sa lanovima jata, u e i i utvr uju i svoj pjev, dijalekte, kulturu, i na kraju svoje seksualne preferencije.

U jednom eksperimentu pijetlovi su uspješno seksualno imprintani na kartonsku kutiju koju su tada pokušavali zajašiti i ostvariti parenje. Ovo je eksperiment nakon kojeg se svakako pitamo postoje li uop e granice imprinta.

Vrlo ilustrativan pokus napravljen je kada je jedno jaje vrste *Taeniopygia guttata* stavljeno u me u jaja *Uroloncha domestica*, te su *Uroloncha domestica* odgojili cijelo

leglo. S vremenom su mužjaci *Taeniopygia guttata* izolirani sve dok nisu postali spolno zreli. Ti su mužjaci tada stavljeni u kavez razdvojen sa prozirnim rešetkama na 3 djela. S jedne strane stavljena je ženka njihove vrste – *Taeniopygia guttata*, a s druge strane ženka *Uroloncha domestica* – vrste zamjenskih roditelja mužjaka. Rezultati su bili zapanjujući: Mužjak *Taeniopygia guttata* usmjerio je svo svoje udvaranje ženki *Uroloncha domestica*, makar ga je ona do ekivala sa izbjegavanjem i odbijanjem, a nije pokazivao interes za ženku svoje vrste koja mu se približila i pokazivala sve znakove spremnosti za parenje. Kako bi se ovo dalje proučilo, mužjak je stavljen u kavez samo sa ženkom svoje vrste, te je u nedostatku izbora ipak došlo do parenja. Nakon što je mužjak imao 2 legla sa ženkom svoje vrste, ponovno su testirane njegove preferencije. Na novo iznenađenje, mužjak je jednako snažno bio privučen ženki *Uroloncha domestica*, napuštajući i ženku svoje vrste s kojom je imao mlade.

U trećoj situaciji mužjak je stavljen u kavez sa ženkom svoje vrste bez da je prije toga imao bilo kakav kontakt sa ženkom *Uroloncha domestica*, i došlo je do parenja. U tom je, zadnjem slučaju, uvelike smanjena ili čak eliminirana privlačnost mužjaka prema ženki vrste *Uroloncha domestica* koje su i njegovi roditelji. Dakle o čemu je tek trenutak kontakta sa ženkom *Uroloncha domestica* presudan u formiranju trajne preferencije.

U sljedećem su eksperimentu (T. Slagsvold, B. T. Hansen, L. E. Johannessen, J. T. Lifjeld 2002.) zamjenjeni su roditelji trima vrstama ptica. Veljoj sjenici (*Parus major*) i plavetnoj sjenici (*Parus caeruleus*) su međusobno zamjenjeni roditelji, te plavetnoj sjenici i crnoglavoj muharici (*Ficedula hypoleuca*). Eksperiment je pokazao da je zamjena roditelja mnogo jače utjecala na promjenu ponašanja velike sjenice. Velike sjenice su bili mnogo jače imprintani na svoje domaćine, te su imali lošiji uspjeh kod pokušaja parenja. Bili su snažno imprintani na svoje domaćine, plavetne sjenice, te su se pokušavali pariti s njima, ali bez uspjeha. Nailazili su istodobno i na neuspjeh kod vlastite vrste, ali je ostalo neutvrđeno da li su oni sami odbijali parenje sa vlastitom vrstom, ili su odbijeni jer je njihovo ponašanje bilo preuzeto od domaćina, i neadekvatno. Istovremeno, zamjena domaćina nije snažno utjecala na plavetne sjenice koji su i dalje imali visok uspjeh kod parenja. Jedini poznati slučaj parenja između ove dvije vrste je između mužjaka velike sjenice i ženke plavetne sjenice, kada su oboje odrastali kod roditelja suprotne vrste, ali i

ovaj slučaj nije est. Moguće objašnjenje leži i činjenici da ženke rađaju i biraju veće i snažnijeg partnera, a vrsta velika sjenica je gotovo 2 puta veća od palvetne sjenice.

Pokušaj objašnjenja jačeg utjecaja imprinta na velike nego na plavetne sjenice bazirao se na tvrdnji da se kod velikih sjenica razvio jači seksualni imprint na drugu vrstu jer su oni u prirodi socijalno dominantni. Da bi se to potvrdilo pokušalo se plavetne sjenice seksualno imprintati na vrstu crnoglave muharice koji su pak njima socijalno podređeni, ali taj pokušaj nije uspio.

Područje seksualnog imprinta još uvijek ostaje nedovoljno istraženo, a primjeri koji bi mogli biti najilustrativniji ostavljaju mnoga otvorena pitanja. Sigurno je da ovaj fenomen nije jednostavno objašnjiv i da na njega utječu mnogi odvojeni elementi, kao i činjenica da različite vrste ptica potpuno drugačije reagiraju u istim uvjetima, te je teško donositi generalne zaključke. Na ovaj složeni fenomen utječu velika ptica, socijalna podređenost ili nadređenost vrste, količina brige koju zamjenski roditelji pružaju, snaga socijalne interakcije u leglu i jatuu, razvijenost selektivnih mehanizama, te detaljnost sa kojom se mužjaci ili ženke neke vrste proučavaju potencijalnog partnera...i mnogi drugi faktori. Iz prije navedenih primjera vidljivo je da je seksualni imprint u ptica uspostavljiv, premda utjecaj varira od vrste do vrste, kao i to da nije potpuno ireverzibilan, makar to kod nekih vrsta i odgovarajućeg imprinta gotovo i jest slučaj.

Primjer imprinta na kojem nastaje svojevrsna suradnja između imprintednog i kasnije naučenog je učenje pjeva kod ptica. Ptice svoj pjev uče slušajući druge u jatuu te tako uče i oponašajući i kombinirajući tu pjesmu, stvaraju svoj vlastiti pjev. Ptice koje su odrasle u izolaciji kasnije u prirodi mogu proizvesti pjev, ali on se uvelike razlikuje i zaostaje za pjevom ostalih u jatuu. Iz ovoga zaključujemo da pjev u svojem finalnom i uobičajenom obliku nije urođen pticama, te ga one ne mogu i postići ako izostane socijalizacija (Etienne Danchin, Luc-Alain Giraldeau, Frank Cezilly, 2008.).

Fenomen imprinta kod pjeva ptica doista je zanimljiv. Mlada ptica kojoj je puštana audio snimka kod odrastanja, taj će zvuk uklopiti u svoju pjesmu mnogo kasnije, kada postane spolno zrela. Vidljivo je da imprint u ranoj dobi ne smeta kasnijem utjecaju

socijalizacije pri razvijanju pjeva, ali isto tako, zvuk koji se jednom utisnuo u pamćenje, ne može izbrisati ništa kasnije naučeno.

2. ZAKLJUČAK

Imprint je specifičan na in u enja do kojega dolazi kada živoinjsku jedinku u odre enom osjetljivom periodu izložimo nekom stimulansu, izazivaju i kao reakciju promjene u ponašanju koje mogu, ali ne moraju biti ireverzibilne. Osjetljivi period je odre en period u životu jedinke kada je ona podložna imprintu. Izvan tog perioda jedinka se ne može imprintati, ili su promjene izazvane imprintom znatno slabijeg intenziteta. Vrijeme nastupanja, kao i trajanje osjetljivog perioda razlikuje se me u vrstama, a isto tako razli ite vrste imprinta, npr. filijalni i seksualni, imaju kod jedne vrste razli ito trajanje i vrijeme nastupanja osjetljivog perioda. Filijalni i seksualni imprint najbitnije su vrste i primjeri imprinta, od kojih prvi odre uje vezanje za figuru roditelja, što je ključno za egzistenciju, dok drugi, seksualni imprint, utje e na izbor partnera i reprodukciju.

Imprintom se pa i i mogu nau iti da slijede ljude i doživljavaju kao majku, te da u odrasloj dobi prema ljudskoj ruci usmjervaju spolni nagon. Pili i e, imprintani na pomi nu svjetiljku, sljediti svjetiljku kao majku, a pijetla se može imprintati do te mjere da pokušava oploditi kartonsku kutiju. Koze odgojene od ovaca, i imprintane na njih, preferiraju ovcu kao partnera. Ptice, koje su izložene nekom zvuku u osjetljivom periodu uklapaju ga u svoju pjesmu, te doživotno ostaje dio te pjesme, a neke pak, odgajane od zamjenskih roditelja druge vrste ptica, traže u toj roditeljskoj vrsti reproduktivnog partnera.

Imprint je i dalje gotovo nemogu e definirati u potpunosti, te postoje još mnoga nedovoljno istražena područja. Fenomen imprinta prisutan je kod nekih sisavaca i posebice kod ptica, ali njegov intenzitet, posljedice i druga obilježja variraju od vrste do vrste. Imprint je kompleksan proces iz kojeg se ne može isključiti prisustvo drugih vrsta u enja, a iako u nekim uvjetima djeluje ireverzibilno, dokazano je reverzibilan u razli itoj mjeri, zavisno o vrsti životinja, ali i o vrsti te snazi imprinta.

Ostaje još neutvr eno, gdje se to no nalaze granice fenomena koji može natjerati pijetla da se pari sa kartonskom kutijom, ptice da „zaborave“ koje su vrste, a pili e da prate „majku“ – svjetiljku.

3. LITERATURA:

- 1) Audrey Manning, Marian Stamp Dawkins, 1998. An introduction to animal behaviour, Cambridge University Press, Cambridge, UK
- 2) Edward M. Barrows, 2001. Animal behavior desk reference; a dictionary of animal behavior, ecology, and evolution, CRC Press, Boca Raton, Florida, USA
- 3) Etienne Danchin, Luc- Alain Giraldeau, Frank Cezilly, 2008. Behavioural Ecology, Oxford University Press, UK
- 4) Eckhard H. Hess, 1958. „Imprinting“ in Animals, *Scientific American* 198, 81- 90
- 5) Frank B. Gill, 2006. Ornithology Third Edition, W H Freeman & Co, New York, USA
- 6) Judith Goodenough, Betty McGuire, Robert Wallace, 1993., Perspectives on animal behavior, John Wiley & Sons, New York, USA
- 7) Peter R. Grant, 2001., Reconstructing the evolution of birds on islands: 100 years of research, *OIKOS* 92, 385- 403
- 8) Susan D. Healy, T. Andrew Hurly, 2004., Spatial Learning and Memory in Birds, *Brain, Behavior and Evolution* 63, 211- 220

4.1. SAŽETAK

Imprint je na in u enja koji nastupa kada životinjsku jedinku dok se nalazi u osjetljivom periodu izložimo odre enim stimulansima, izazivaju i kao reakciju trajne promjene ponašanja. Najprisutnije vrste imprinta su filijalni i seksualni imprint. Osjetljivi period u kojem je jedinku mogu e imprintati varira zavisno o vrsti životinje i vrsti samog imprinta.

Fenomen imprinta prisutan je kod nekih vrsta sisavaca, a posebno kod ptica. U inci mogu ostati prisutni tokom cijelog života jedinke, ali nisu uvijek potpuno ireverzibilni iako se isprva, u nekim slu ajevima mogu doimati takvima. Ireverzibilnost kao i drugi aspekti imprinta, ovisi o vrsti životinje koju se imprinta, trenutku u kojem se imprint odvija, intenzitetu postupka, te mnogim drugim imbenicima.

4.2. SUMMARY

Imprinting is an individual animal's learning to respond to a sign stimulus (releaser) only at a particular time (sensitive period) of it life and often retaining this response throughout its life. The most immanent are the sexual and filial imprinting. The duration, and timing of sensitive periods varies depending on the imprinting species and the nature of the imprinting (sexual, filial...). The phenomenon of imprinting is clearly present in the development of some mamals, and especially birds.

The affects of imprinting can be retained throughout entire life of an animal, but they are not completely irreversible. Irreversibility, as well as some other aspects of imprinting, depends on the imprinting species, the time period in which it's taking place, intensity, and many other factors.