

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Magdalena Bělová

Vliv rané zkušenosti na potravní preference

Effect of early experience on food preferences

Bakalářská práce

Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.

Praha 2016

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 18. 8. 2016

Podpis

Poděkování

Ráda bych poděkovala své školitelce, Alici Exnerové, za čas strávený nad touto prací, za komentáře a připomínky, které mi mou práci pomohly usměrnit.

Abstrakt

Zkušenost ovlivňuje potravní preference, u některých druhů má raná zkušenost větší vliv než jiné faktory. Tento vliv se vyskytuje u různých druhů napříč taxony. Je často vázán na senzitivní periodu, což nasvědčuje tomu, že by se mohlo jednat o potravní imprinting. V některých případech se imprinting špatně odlišuje od neofobie či od asociačního učení. I z těchto důvodů pak mnozí autoři používají termín *primacy effect* nebo mluví pouze o efektu rané zkušenosti. Imprintované podněty se v jednotlivých experimentech liší, mohou být chuťové, vizuální, olfaktorické a taktilní. Všechny tyto podněty pak mohou mít vliv na pozdější potravní preference. Mezi druhy se liší intenzita a perzistence imprintované preference, srovnání ale komplikuje různá metodika pokusů. Na potravní preference mláďat může mít vliv i sociální přenos, kde jde ale ve většině případů spíše o deaktivaci neofobie.

Klíčová slova: raná zkušenost, potravní preference, potravní imprinting, primacy effect, sociální přenos potravních preferencí, sociální učení

Abstract

Experience influence food preferences, in some species early experience influence food preference more than other factors. This influence was found in different species from different taxons. It's linked to a sensitive period which suggest that it might be food imprinting. In some cases it is difficult to distinguish imprinting from neophobia or associative learning. That is one of the reasons why autors often use the term primacy effect or just early experience. In different experiments different stimuli are imprinted. There are taste stimuli, visual stimuli, olfactoric stimuli and tactile stimuli. All of them can influence the later food preferences. Intensity and persistence differs in various species. Diverse metedics complicates comparison of these phenomena. Social transmission also influences food preferences of youngs in some species, but in the most cases it's more about deactivation of neophobia.

Key words: early experience, food preferences, food imprinting, primacy effect, social transmission of food preferences, social learning

Obsah

1 Úvod	1
2 Základní teoretické koncepce a termíny	2
2.1 Raná zkušenost a imprinting	2
2.2 Sociální přenos potravních preferencí	4
3 Metodika.....	5
4 Výskyt potravního imprintingu	6
4.1 Hlavonožci (Cephalopoda).....	6
4.2 Pavoukovci (Arachnida).....	9
4.3 Hmyz (Hexapoda)	10
4.5 Želvy (Testudines).....	12
4.6 Šupinatí (Squamata)	12
4.7 Ptáci (Aves)	13
4.7.1 Hrabaví (Galliformes)	13
4.7.2 Pěvci (Passeriformes).....	15
4.8 Savci (Mammalia)	16
4.8.1 Šelmy (Carnivora)	16
4.8.2 Sudokopytníci (Artiodactyla)	18
4.8.3 Zajícovití (Lagomorpha)	21
4.8.4 Hlodavci (Rodentia)	21
5 Imprintované podněty.....	22
5.1 Chuťové podněty	22
5.2 Vizuální podněty.....	22
5.3 Olfaktorické podněty	22
5.4 Taktilní podněty.....	23
5.5 Podněty vnímané skrze dělohu nebo mateřské mléko.....	23
6 Senzitivní perioda.....	23
6.1 Určení senzitivní periody	23
6.2 Počet senzitivních period potravního imprintingu.....	24
6.3 Načasování senzitivní periody.....	25
6.4 Komplikace při určování senzitivní periody	25

7 Intenzita imprintované preference	26
8 Persistence imprintované preference	28
9 Vliv sociálního přenosu na potravní preference	28
9.1 Načasování sociálního přenosu	28
9.2 Výskyt sociálního přenosu potravních preferencí	29
9.3 Formy sociálního přenosu potravních preferencí	29
9.4 Demonstrátoři	29
9.5 Efekt sociálního přenosu potravních preferencí	30
10 Závěr.....	32

1 Úvod

Pokud mají na výběr, zvířata často preferují potravu, se kterou již někdy měla zkušenost. V mnoha případech nejvíc preferují tu potravu, kterou konzumovala v nedávné době a naopak nejméně preferují potravu, se kterou nikdy zkušenost neměla. Některé druhy ale preferují potravu, se kterou měly zkušenost na začátku života. Tato zkušenost u nich má větší vliv než ty pozdější, dokonce i než ta poslední.

Účelem této práce vytvořit souborné review experimentů zaměřených na vliv rané zkušenosti na potravní preference. Cílem práce je zjistit, u jakých taxonů má raná zkušenost vliv a s jakými ekologickými aspekty souvisí. Dále to, zda je vázaná na konkrétní senzitivní periodu, nebo jestli má spíše vliv první konzumovaná potrava. Dalším cílem je zjistit, jaké podněty jsou potřebné k vytvoření preference, zda je nutné, aby byla potrava konzumována, nebo jestli stačí, když s ní má zvíře pouze vizuální nebo olfaktorický kontakt. Budu zabývat i intenzitou této získané preference, jak je silná a jestli je možná reverze, a její perzistencí, jak dlouho přetrvává, jestli a případně kdy dochází k zapomínání.

Na preference mláďat mají vliv také jiní jedinci, hlavně jejich matka, ale také otec. Pokud žijí ve skupině, ovlivňují je i ostatní členové. Proto mezi cíle této práce patří zjistit, jak potravní preference mláďat ovlivňuje sociální přenos. Budu se věnovat pouze vertikálnímu přenosu, kdy mají na mládě vliv rodiče, případně starší jedinci.

2 Základní teoretické koncepce a termíny

2.1 Raná zkušenost a imprinting

Raná zkušenost ovlivňuje pozdější chování živočichů. Má vliv na společenské a filiální chování, reprodukci, emoce a temperament jedince i na jeho schopnost učení (Beach & Jaynes, 1954). Období, kdy je zvíře zvláště citlivé na určité zkušenosti, je nazýváno kritická nebo také senzitivní perioda. Objevuje se na počátku života. Během této doby je zvíře zkušeností ovlivněno mnohonásobně víc než v jiné fázi vývoje. Efekt zkušenosti nemusí být stejný po celou dobu trvání senzitivní periody. Roste postupně, když dosáhne vrcholu, je vliv zkušenosti nejefektivnější. Délka senzitivní periody i jejího vrcholu se liší u různých druhů, ale v rámci jednoho druhu není příliš variabilní. (Beach & Jaynes, 1954; Colombo, 1982; Immelmann, 1975).

Efekt, kdy raná zkušenost ovlivňuje pozdější chování, nazval rakouský etolog Konrad Lorenz imprintingem. Pozoroval socializaci čerstvě vylíhlých hus (*Anser anser*). První věc, kterou po vylíhnutí house vidělo, považovalo za svou matku. Jedna skupina housat pak následovala svou skutečnou matku a druhá samotného Lorenze (Lorenz 1935 ex Hess 1958).

Lorenz (1935) určil čtyři kritéria imprintingu. Jsou jimi přítomnost senzitivní periody, ireversibilita, druhově specifický a supra-individuální charakter a to, že imprinting ovlivňuje chování, které se objevuje až v pozdější fázi života. Klaus Immelmann (1975) ale ve své review omezuje tato kritéria na dvě, existenci senzitivní periody a následnou stabilitu výsledku zkušenosti získané během této doby. Immelmann také zdůrazňuje, že ireversibilita, jako jeden ze znaků imprintingu, bývá špatně chápána. Její význam není absolutní, ve většině případů jde spíše o velmi dlouho přetrvávající vliv. Například při filiálním imprintingu trvá krátkou dobu, u sexuálního celý život. Stupeň persistence se liší u různých druhů a u různých typů imprintingu. Například u potravního imprintingu by byla absolutní ireversibilita nevhodná, na rozdíl od sexuálního či hostitelského imprintingu (Immelmann, 1975).

Z počátku byl nejvíc studován imprinting filiální a sexuální, ale můžeme ho pozorovat i v nesociálním kontextu, pak mu říkáme ekologický imprinting. Patří sem např. potravní imprinting, habitatová preference nebo výběr hostitelů u hnízdních parazitů (Immelmann, 1975). Potravní imprinting byl poprvé zjištěn u kajmanky (*Chelydra serpentina*) (Burghardt & Hess, 1966), poté byl zjištěn i u jiných živočišných druhů, např. u sépie (*Sepia officinalis*), paslíd'áka (*Oxyopes salticus*, Oxyopidae) (Punzo, 2002) či u fretky (*Mustela putorius f. furo*) (Apfelbach, 1986).

Někteří autoři považují imprinting za druh asociačního učení, kdy je daná zkušenost s podnětem spojená s odměnou, v případě potravního imprintingu by to byla potrava (Moore, 2004). Tradičně je ale imprinting chápán jako forma neasociačního učení (Lorenz, 1937; Schausberger et al., 2010). Zastánci tradičního pohledu vidí rozdíly mezi imprintingem a asociačním učením hlavně v načasování. Asociační učení není vázané na žádnou kritickou periodu, recentní zkušenost zde má větší vliv než ta raná. Na rozdíl od imprintingu je reversibilní a velkou roli hraje posilování (Bernays & Weiss, 1996; Hess, 1964).

V některých experimentech není termín potravní imprinting vůbec zmíněn. Je nahrazen termínem *primacy effect*, případně je pouze popisován jako vliv rané zkušenosti. *Primacy effect* je vliv první konzumované potravy na pozdější potravní preference (Stasiak, 2002). Někteří autoři tento jev nazývají imprintingem, přestože se neváže na žádnou konkrétní senzitivní periodu (Burghardt, 1967; Punzo, 2002). Jiní termín imprinting používají až tehdy, když zvíře imprintovanou kořist během senzitivní periody nekonzumují, mají s ní pouze vizuální či olfaktorický kontakt (Darmaillacq et al., 2006a).

Já tyto termíny používám často jinak než samotní autoři experimentů. Pokud neuvádím jinak, pak potravním imprintingem nazývám ty případy, ve kterých byla zkušenost vázána na senzitivní periodu. Pokud měla vliv první konzumovaná potrava, tudíž není jisté, zda daný druh nějakou senzitivní periodu má, nazývám to *primacy effect*. V případě, že vystavení potravě trvalo dlouho, nebo že efektem zkušenosti byl pouze mírný posun preferencí, nepoužívám speciální označení a mluvím o vlivu rané zkušenosti.

U některých druhů se objevuje tzv. *novelty effect*, což je preference pro novou potravu. Tento jev se objevuje například u koček (*Felis silvestris* f. *catus*) (Mugford, 1977). Opačný jev, neofobie, se projevuje tak, že zvíře odmítá potravu, se kterou do té doby neměl žádnou zkušenost, případně jí konzumuje pouze malé množství (Greenberg, 2003). Tento jev komplikuje rozpoznání potravního imprintingu. Někteří autoři to řeší tak, že ještě před testováním preferencí vystaví na nějakou dobu testované zvíře druhé variantě potravy. Pak si vybírá mezi potravou, se kterou mělo zkušenost během senzitivní periody, a potravou se kterou v době senzitivní periody nekonzumovalo, ale není pro něj úplně nová (např. Nolte & Provenza, 1992).

2.2 Sociální přenos potravních preferencí

V poslední kapitole této práce se budu věnovat sociálnímu přenosu potravních preferencí. Sociální přenos potravních preferencí může probíhat celý život. Byl sledován u ptáků (např. Klopfer, 1961) a savců (např. Galef, 1993). Sociální přenos chování se může vyskytovat i u soliterně žijících živočichů. I oni mají v mládí sociální vztah s matkou, která může mít značný efekt na získání nového chování (Previde & Poll, 1996). Pro tuto práci je důležitá raná fáze života, proto se zabývám vlivem rodičů a helperů na potravní preference mláďat.

Sociální přenos potravních preferencí souvisí se sociálním učením. Je to učení, při kterém je potřebná sociální interakce s jiným jedincem. Díky této interakci získá zvíře novou informaci či nové chování. Mezi procesy sociálního učení *local* a *stimulus enhancement*, při kterém zkušený demonstrátor přitahuje pozornost nezkušeného pozorovatele k podnětům, se kterými demonstrátor interagoval (Thorpe, 1956 ex Heyes, 1994), případně demonstrátorovo chování zvyšuje pravděpodobnost vystavení pozorovatele určitému podnětu. Nejde pouze o ten konkrétní podnět, ale o podněty, které vypadají stejně jako ten, se kterým demonstrátor interagoval (Spence, 1937 ex Heyes, 1994). Dalším procesem je observační podmiňování, kdy si pozorovatel asociuje reakci demonstrátora s novým (podmiňovaným) podnětem a při dalším setkání na ten podnět sám reaguje stejným chováním, kterým reagoval demonstrátor. Chování demonstrátora tady tak má funkci nepodmíněného podnětu. (Cook et al., 1985 ex Heyes, 1994). Mezi procesy sociálního učení patří ještě imitace, je to pozorování demonstrátora a přesná nápodoba jeho chování (Galef, 1988 ex Heyes, 1994). Dalším procesem je emulace. Na rozdíl od imitace se jedná o napodobení výsledku demonstrátorovy činnosti, konkrétní postup se může od toho, který demonstrátor předvádí lišit (Tomasello, 1994).

Při sociálním učením má demonstrátor pasivní roli, aktivní roli má při vyučování. Dlouho se myslelo, že aktivní vyučování je výsadou lidí. Vyskytuje se ale i u jiných živočichů a to napříč taxony. Aktivně vyučují například mravenci (*Temnothorax albipennis*) (Franks & Richardson, 2006), timálie stračí (*Turdoides bicolor*, Timaliidae) (Raihani et al., 2008) či surikaty (*Suricata suricatta*) (Thornton et al., 2008).

3 Metodika

Zvíře je v určitém věku vystaveno danému typu potravy a po nějaké době je pak testována míra potravní preference. Ta je testována několika různými způsoby. Základní rozdíl mezi nimi je v tom, zda má testované zvíře na výběr z několika typů potravy nebo zda je přítomný pouze jeden typ. Metodika závisí i na druhu podnětu, který je testován, pouze olfaktorický či vizuální je testován jinak než chuťový podnět.

Jednovýběrový test (Single-choice test)

Tento test se používá při zjišťování, zda raná zkušenost s určitou potravou ovlivňuje to, jak rychle začne zvíře tuto potravu požírat nebo jaké množství jí zkonsumuje. Zvíře zde nemá na výběr z více možností. Zaznamenává se množství snědené potravy, čas, kdy s ní měl jedinec poprvé kontakt, pokud je to kořist, tak kdy ji začal lovit a kdy ji začal požírat. Tato data se srovnají s daty od nezkušených jedinců, a pokud se liší, tak raná zkušenost měla vliv (např. Nolte & Provenza, 1992; Schausberger et al., 2010).

Vícevýběrový test (Multiple-choice test)

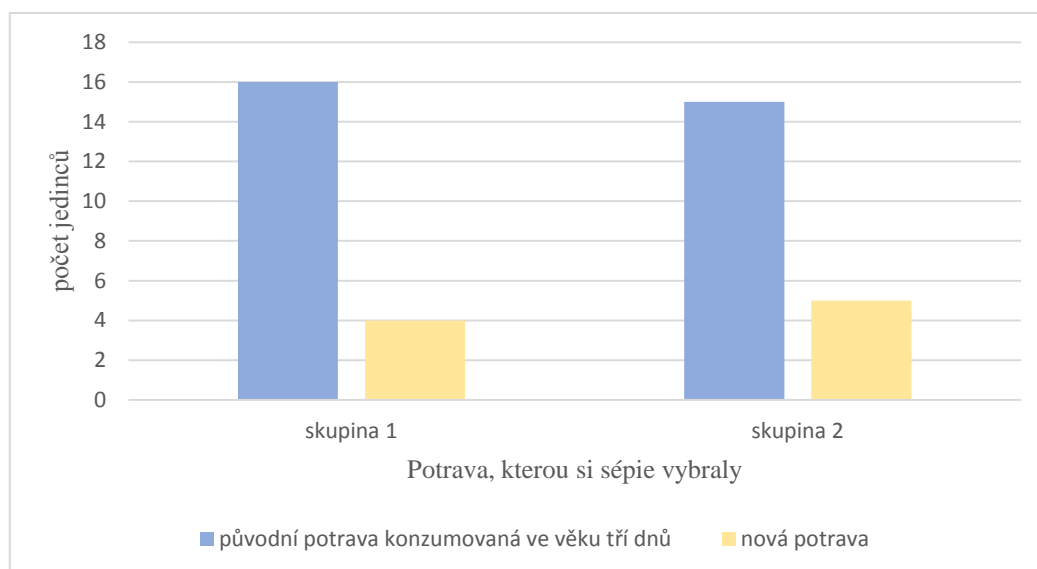
V tomto typu testu má testovaný jedinec možnost volby mezi několika typy potravy. Jedním z nich je potrava, kterou byl krmen či jí byl jinak vystaven v době senzitivní periody. Potom tam může být potrava, kterou konzumoval v jiné fázi života nebo i potrava, se kterou do té doby neměl žádnou zkušenost. Nejčastěji se hodnotí poměr zkonsumované imprintované potravy vůči ostatním (např. Spanò et al., 1986). Někteří autoři zaznamenávají první, případně i druhou volbu testovaného zvířete (Punzo, 2002). Porovnají se výsledky zkušených a nezkušených jedinců, a pokud se významně liší, má raná zkušenost opět vliv.

Většinou testovaná zvířata nabízenou potravu konzumují. V některých experimentech ale autoři zkoumají pouze vizuální či olfaktorické preference. Olfaktorické preference autoři testují dvěma základními způsoby. Buď je v testující aréně několik zdrojů pachů (většinou jde o tampónky napuštěné roztokem s danou chemickou látkou) a je zaznamenáváno, u kterého zdroje tráví jedinec nejvíc času, nebo je tam pouze jeden zdroj, většinou ventilátor vhánějící do arény vzduch, který postupně obsahuje různé pachy. Autoři pak zkoumají reakce na tyto pachy, jestli jsou výraznější u pachu té kořisti, se kterou měla zvířata ranou zkušenost. Vizuální preference se testují tak, že testovaný jedinec potravu pouze vidí. Většinou jde o kořist, která je ve skleněné nádobce a testované zvíře se k ní tudíž nemůže dostat. Jakmile potravu uvidí a začne na ni reagovat, zaznamená se jeho volba a většinou je mu dovoleno danou potravu sníst (Guibé et al., 2010).

4 Výskyt potravního imprintingu

4.1 Hlavonožci (Cephalopoda)

Z hlavonožců byl vliv rané zkušenosti zkoumán hlavně u sépie obecné (*Sepia officinalis*). Sépie je po svém vylíhnutí zcela nezávislá na rodičovské péči. Nemá žádné planktonní nebo larvální stádium, mláďata vypadají jako zmenšené verze dospělých. První tři dny svého života má ještě žloutkové zásoby, třetí den většinou začíná lovit. Živí se hlavně kraby, garnáty a rybami. Z těchto tří druhů kořisti preferují až do věku 30 dnů garnáty (*Crangon crangon*), pak žádnou signifikantní preferenci nevykazují (Darmaillacq et al. 2004). V následujícím pokusu se autoři snažili zjistit, jaký mechanismus za preferencí stojí. Testovali dvě skupiny sépií, obě poprvé nakrmili třetí den. První skupina dostala pouze kraby (*Carcinus* sp.), druhá skupina jen garnáty. Sépie potom nebyly krmeny až do sedmého dne, kdy proběhlo testování volby mezi krabem a garnátem, zaznamenával se první útok. Byl pozorován *primacy effect*, sépie preferovaly svou první kořist (viz Graf 1). Tento experiment ukázal, že sépie preferují kořist, kterou byly nakrmeny třetí den po vylíhnutí. Když třetí den postnatálního života dostaly přirozeně nepreferovanou potravu, kraba, ve věku sedmi dnů tuto kořist preferovaly nad přirozeně preferovanou kořistí (Darmaillacq et al., 2004). V tomto případě zde mohlo hrát roli pozitivní posilování. To, že třídenní sépie kraba ulovila a konzumovala, mohlo být vnímáno jako odměna, a mohla tak být ovlivněna jejich dlouhodobá paměť, která měla větší efekt než přirozený sklon lovit garnáty. Kdyby se jednalo o imprinting, pak by zvířatům měla stačit zkušenost, bez možnosti kořist ulovit (Darmaillacq et al., 2004).



Graf 1 Potravní preference sedmidenních sépií, které byly ve věku tří dnů krmeny přirozeně nepreferovanými kraby (skupina 1) nebo přirozeně preferovanými garnáty (skupina 2). (Data použita z Darmaillacq, 2004)

Darmaillacq et al. (2006a) proto provedli další experiment, kdy sépie ihned po vylíhnutí vystavili vizuálně nebo vizuálně a chemicky jejich budoucí kořisti. Toto vystavení začalo týden před vylíhnutím a trvalo až do pěti hodin po vylíhnutí, v této době sépie získávají živiny ze svých žloutkových rezerv, tudíž kořist nelovily. První skupina sépií byla vystavená krabům přímo, jak vizuálně, tak i olfaktoricky. Sépie druhé skupiny byly zavřeny ve skleněném válci, imprintovaný podnět tak byl pouze vizuální. Třetí, kontrolní skupina krabům vůbec vystavena nebyla. Třídenní sépie pak byly testovány. Byla zjištěna signifikantní preference pro kraby, pokud byly sépie při líhnutí krabům vystaveny a to jak vizuálně, tak vizuálně i olfaktoricky. Vizuální vystavení kořisti ihned po vylíhnutí stačí, aby byla ovlivněna pozdější preference. Mohlo by tedy jít o formu potravního imprintingu (Darmaillacq et al., 2006a).

Další série experimentů, které prováděli Darmaillacq et al. (2006b), zjišťovala, zda u sépie záleží na délce rané zkušenosti s potenciální kořistí a kdy je senzitivní perioda. V prvním experimentu zjišťovali dobu potřebnou k vybudování preference. Sépie postupně vylíhnuté přes noc byly ráno sesbírány, každé sépii bylo do nádrže přidáno pět krabů. Doba vystavení krabům se u jednotlivých skupin lišila (15, 30, 60, 90 nebo 120 minut). Ve věku tří dnů byly testovány, vybíraly si mezi kraby a garnáty. Pokud byly sépie krabům vystaveny 60 a méně minut, pak signifikantně preferovaly garnáty, pokud 90 minut, žádnou signifikantní preferenci nevykazovaly. Pokud jim byly vystaveny 120 minut, pak signifikantně preferovaly kraby. Ve druhém experimentu se zjišťovalo, jaký vliv má množství kořisti na vytvoření

potravní preference. Při tomto experimentu na vytvoření preference stačilo 60 minut, pokud byly vystaveny 20 krabům. Třetí experiment zkoumal, zda je důležitější kořist viděná v den vylíhnutí nebo první konzumovaná kořist. V den vylíhnutí byla každá sépie první skupiny vystavena krabům, potom byla ve stáří tří dnů nakrmena garnátem. Kontrolní skupina krabům vystavena nebyla, garnáta dostala ve stejné době. Sedmý den po vylíhnutí byla testována preference. Sépie první skupiny signifikantně preferovaly kraby, kontrolní sépie preferovaly garnáty. Je třeba, aby vystavení budoucí kořisti trvalo nějakou dobu, vliv má ale i intenzita zkušenosti, pokud je vyšší, stačí pro vybudování preference kratší doba.

Potravní preference u sépie ovlivňuje nejen raná postnatální, ale i prenatalní zkušenost. Darmaillacq et al. (2008) rozdělili sépií vajíčka do tří skupin. Vystavení krabům probíhalo během posledního týdne před vylíhnutím, kdy embrya už mají vyvinuté oči a jsou schopná vizuálně vnímat svou budoucí kořist. První skupina embryí kraby pouze viděla, nevnímala žádné chemické látky produkované kraby. Druhá skupina byla v propustném krytu, tudíž měla s kraby vizuální i olfaktorický kontakt a třetí byla kontrolní, bez kontaktu s kraby. Vystavení trvalo týden. Když se sépie vylíhly, přestaly mít kontakt s kraby (propadly do spodní části nádrže, kde už krabi nebyli). Až do stáří sedmi dnů nejedly, ani neměly kontakt s žádnou kořistí, tehdy byly testovány. Kontrolní skupina preferovala garnáty, obě zbývající skupiny signifikantně preferovaly kraby, jímž byly během prenatalního vývoje vystaveny. Senzitivní perioda potravního imprintingu u sépie obecné může tedy být už během prenatalního vývoje a pro vytvoření potravní preference stačí vizuální podnět.

Další experimenty se zaměřovaly na olfaktorické vnímání sépiích embryí a na to, jak ovlivňují pozdější vizuální preference. Embrya byla rozdělena do čtyř skupin, každá skupina byla vystavena jinému pachu, první skupina přirozeně preferované kořisti, garnátům, druhá skupina přirozeně nepreferovaným krabům, třetí skupina měkkýši (*Mytilus edulis*), kterého přirozeně vůbec neloví a čtvrtá byla kontrolní skupina, ta žádnému olfaktorickému podnětu vystavena nebyla. Sedmý den po vylíhnutí probíhalo testování vizuální preference mezi kraby a garnáty. Při testování neměly sépie žádný olfaktorický kontakt s kořistí. Výsledky ukázaly, že předchozí vystavení pachu kořisti mělo velký vliv na pozdější vizuální preferenci. Sépie kontrolní a druhé skupiny, která byla vystavena krabímu pachu, preferovaly jako svou kořist garnáty. Třetí skupina vystavená pachu měkkýše nevykazovala žádnou vizuální preferenci. A první skupina, která byla během prenatalního vývoje vystavena pachu garnáta, vykazovala preferenci pro kraby. Tímto experimentem bylo dokázáno, že sépie během svého prenatalního vývoje olfaktoricky vnímají a že to ovlivňuje jejich pozdější vizuální preferenci kořisti. Pokud

s kořistí mají pouze olfaktorickou zkušenost během embryonálního vývoje, může se vytvořit averze a vizuálně pak preferují druhý typ kořisti. Autoři tento překvapivý výsledek vysvětlují tak, že vizuální i olfaktorické informace se v mozku sbíhají a můžou se tak vzájemně ovlivňovat (Guibé et al., 2010).

Sépie obecná je tedy živočich, u kterého byla potvrzena kritéria potravního imprintingu. Jde o sensitivní periodu, která začíná už během prenatalního vývoje a končí první den po vyklubání, je zde absence pozitivního posilování a raná zkušenost má zde nadřazený efekt nad pozdějšími zkušenostmi (Darmaillacq et al., 2006). Sépií embrya jsou schopna vnímat vizuální i olfaktorické vlastnosti své budoucí kořisti a v postnatálním životě preferují ten typ kořisti, se kterou měli embryonální zkušenost. Pouze olfaktorický podnět u embryí ale způsobuje pozdější vizuální preferenci pro druhý typ kořisti (Darmaillacq et al., 2008; Guibé et al., 2010).

Dalším hlavonožcem, u kterého byl testován vliv rané zkušenosti na jeho pozdější potravní preference je chobotnice *Octopus maya*. U ní ale její přirozené preference pro kraby (*Pachygrapsus* sp.) nelze modifikovat zkušenostmi. Chobotnice byly v době cca 48 h před a 48 h po vylíhnutí vizuálně a olfaktoricky vystaveny krevetám. Potom až do věku sedmi dnů nebyly krmeny a žily pouze ze svých žloutkových zásob. Sedmidenní chobotnice byly testovány. Když měly na výběr mezi kraby a krevetami, signifikantně víc si vybíraly kraby, přestože vizuální a olfaktorickou zkušenost měly s krevetami. Pokud ale měly v testovací nádrže pouze krevety a nemohly si tudíž vybírat, lovil ve stejné míře, jako když tam měly pouze kraby. Ve druhém experimentu byly chobotnicím krevety nabízeny od prvního do 14. dne po vylíhnutí, od čtvrtého dne je začaly lovit a konzumovat. Ve věku šestnácti dnů byly testovány preference. Preference byly stejné jako u prvního experimentu, chobotnice preferovaly kraby. U chobotnice *Octopus maya* tedy nelze potravní preference ranou zkušeností modifikovat (Portela et al., 2014).

4.2 Pavoukovci (Arachnida)

Vliv rané zkušenosti byl testován u dvou pavoukoců, u paslíd'áka amerického (*Oxyopes salticus*) (Punzo, 2002) a u roztoče (*Neoseiulus californicus*) (Schausberger et al., 2010). Punzo (2002) provedl experiment zkoumající vliv rané zkušenosti u paslíd'áka amerického. Rozdělil právě vylíhlé pavouky do tří skupin, jednu skupinu krmil pouze nymfami krtonožek (*Gryllotalpa hexadactyla*), druhou pouze nymfami molice (*Dialeurodes citrifoli*) a třetí skupinu pouze sarančaty (*Microcentrum rhombifolium*). Pavouci byli takto krmeni sedm dní, pak dva dny nedostali žádnou potravu. Poté autoři testovali preference.

Pavouci měli na výběr mezi všemi třemi zmiňovanými druhy kořistí. Zaznamenávala se jejich první a druhá volba. Pavouci signifikantně preferovali svou původní potravu. Po tomto testování následovalo dalších sedm dnů krmení pouze jedním typem kořisti, tentokrát ale první skupina dostala molice, druhá sarančata a třetí krtonožky. Druhé testování preferencí probíhalo stejně jako první. Skoro 70 % pavouků stále preferovalo kořist, kterou dostávali v prvním týdnu života. Tento experiment dokázal, že u paslídáka amerického se vyskytuje *primacy effect*, první konzumovaná potrava ovlivňuje jeho pozdější potravní preference, tato zkušenost má větší vliv než zkušenosti pozdější (Punzo, 2002).

Druhým pavoukovcem je roztoč *Neoseiulus californicus*. Tento příslušník čeledi Phytoseiidae má 5 vývojových stádií, vajíčko, larvu, protonymfu, deutonymfu a dospělce. Larva je stádium, které už dokáže přijímat potravu, ale až protonymfa potravu potřebuje pro dokončení svého vývoje. *Neoseiulus* má redukované oči, kořist vyhledává olfaktoricky nebo pomocí mechanosenzorů. Za svou kořist přirozeně preferuje herbivorní roztoče svilušky (Tetranychidae), alternativní kořistí pro něj může být třásněnka západní (*Frankliniella occidentalis*). Část testovaných roztočů byla od larválního stádia do dospělosti krmena pouze sviluškami. Druhá skupina byla během larválního a raného protonymfálního stádia (24 hodin) vystavena alternativní kořisti, prvnímu larválnímu instaru třásněnky. Měli s nimi kontakt, ale nepožírali je, protonymfy se je neúspěšně snažily ulovit. Zbytek svého juvenilního vývoje byli krmeni sviluškami. Po čtyřech až šesti dech dosáhli dospělosti, pak byly oběma skupinám po sedm dní nabízeny třásněnky. Zaznamenávala se čas predace a množství zkonsumovaných třásněnek. Roztoči s předchozí zkušeností s třásněnkami útočili dřív než ti krmení sviluškami, zkonsumovali jich větší množství. Posilování zde nehrálo roli, protože juvenilní stádia třásněnky nekonsumovala. To naznačuje tomu, že by se mohlo jednat se imprinting, imprintovaný podnět byl olfaktorický nebo taktilní, protože *Neoseiulus californicus* je slepý (Schausberger et al., 2010).

4.3 Hmyz (Hexapoda)

Z hmyzu byl vliv rané zkušenosti na potravní preference zkoumán u jednoho druhu blanokřídlých (Hymenoptera), kde byl tento vliv pozorován (Dobson, Ayasse, O'Neal, & Jacka, 2012) a u dvou druhů motýlů (Lepidoptera), u kterých měla recentní zkušenost větší efekt (De Boer, 2004; Ting et al., 2002). Lišilo se však vývojové stádium, jehož stádium bylo testováno. U blanokřídlých byl zkoumán vliv na preference v dospělosti, u motýlů vliv na preference posledního larválního instaru.

Raná zkušenost ovlivňuje preference solitérní včely *Osmia bicornis*. Larvy byly krmeny pylem a nektarem řepky olejné (*Brassica napus*) nebo vičence (*Onobrychis viciifolia*). Kontrolní skupinu tvořili jedinci nachytaní v přírodě, kde se živili pylem a nektarem více druhů rostlin. Jednotliví dospělci pak byli testováni, v prvním experimentu měly včely na výběr mezi devíti druhy rostlin včetně řepky, ve druhém bylo osm rostlin včetně vičence. Hodnotil se počet návštěv, kdy se včely krmily, počet návštěv, kdy se nekrmily, jejich délka a první tři volby. Včely byly srovnávány s naivními včelami. Řepka byla velmi atraktivní pro naivní i zkušené včely, včely na ní chované vykazovaly mírně zvýšenou preferenci. Pokud jde o první tři volby, tyto včely řepku signifikantně preferovaly. Včel chovaných na vičenci bylo bohužel málo na to, aby byly výsledky signifikantní, ale ty, které byly testovány vičencem navštěvovaly více než naivní. Výsledky těchto experimentů nepotvrzují ani nevyvracejí hypotézu, že preference včely *Osmia bicornis* mohou být modifikovány ranou zkušeností skrze imprinting. Řepku totiž preferovaly i naivní včely a včel chovaných na vičenci bylo málo. Lze ale říci, že potravní preference včel *Osmia bicornis* může alespoň mírně ovlivňovat jejich raná zkušenost (Dobson et al., 2012).

Vliv rané zkušenosti na potravní preference byl zkoumán u motýlů (Lepidoptera). Nebyl zde testován vliv na preference dospělců, ale vliv na preference posledního instaru larev. Larvy *Chlosyne lacinia* (Nymphalidea) byly krmeny buď slunečnicí roční (*Helianthus annuus*), nebo ambrozií trojklanou (*Ambrosia trifida*). Pokud byly krmeny během prvních čtyř instarů jedním druhem rostliny, pak tuto rostlinu v pátém instaru preferovaly. Pokud ale autoři během vývoje změnily potravu, změnila se i preference. Nebyla zde nalezena ani senzitivní perioda. Pokud byly larvy krmeny celou dobu jednou rostlinou a jen během jedno instaru, který se u jednotlivých skupin larev měnil, rostlinou druhou, pak při testování na začátku pátého instaru bylo směrodatné to, čím se larvy živily ve čtvrtém instaru (Ting et al., 2002).

Podobně u larvev motýla *Manduca sexta* (Sphingidae) není žádná senzitivní perioda a největší efekt má poslední konzumovaná potrava. Stejně jako u *Chlosyne lacinia* je indukovaná preference snadno změnitelná zpět. Pokud je larva během prvního a druhého instaru krmena listy lilku rajčete (*Lycopersicon esculentum*), ve třetím instaru listy vigny čínské (*Vigna unguiculata*) a ve čtvrtém opět rajčetem, pak v pátém instaru preferuje rajče (De Boer, 2004).

4.5 Želvy (Testudines)

Želvy mají prekociální mláďata, podobně jako sépie (viz výše) vůbec nejsou závislé na rodičích, po vylíhnutí nemusejí několik dní přijímat potravu, živiny čerpají ze žloutkových zásob, ale po této době si potravu musejí samy shánět (Burghardt & Hess, 1966).

Kajmanka dravá (*Chelydra serpentina*) je vůbec první druh, u kterého autoři mluví o potravním imprintingu. Dvacet želvích mláďat rozdělili do tří skupin. Většina byla stará 10 dnů. První skupina byla jednou denně krmena pouze koňským masem, druhá živoročkami (*Poecilia reticulata*) a třetí skupina žížalami (*Eisenia foetida*). Po 12 dnech následovalo testování preferencí, zaznamenávala se první a druhá volba. Želvy preferovaly potravu, kterou byly krmeny. Pak následovalo 12 dnů, kdy byly krmeny jinou potravou. První a druhá skupina dostávala žížaly a třetí skupina koňské maso. Druhé testování probíhalo stejně jako první, želvy velmi preferovaly potravu, kterou dostávaly na začátku experimentu. Tím se dokázalo, že raná zkušenost u kajmanek má větší vliv než recentní zkušenost (Burghardt & Hess, 1966). Burghardt (1967) pak s tímto druhem želvy provedl ještě jeden experiment. Želvy do stáří 16 dnů nebyly krmeny. Pak jim byly jednou nakrmeny buď masem, nebo žížalou. O sedm dní později byly znovu nakrmeny, tentokrát druhým typem potravy. O dalších sedm dní později byl proveden test preferencí. Želvy opět preferovaly svou první potravu, skupina původně krmená masem ho preferovala celá, několik málo želv z druhé skupiny ho preferovalo také, ale většina si vybrala žížalu. Byl zde dokázán *primacy effect*. Věk podání se od prvního experimentu (Burghardt & Hess, 1966) lišil, proto je otázkou, zda zde existuje senzitivní perioda. Buď existuje a trvá několik dní, nebo je možné, že si želvy zafixují svou první potravu a nezáleží na tom, kdy ji dostanou (Burghardt, 1967).

4.6 Šupinatí (Squamata)

Užovka proužkovaná (*Thamnophis sirtalis*) je vejcoživorodý had, u kterého byl vliv rané zkušenosti na potravní preference zkoumán dvakrát. Fuchs a Burghardt (1971) zkoumali vliv zkušenosti na reakce vůči potravním chemikáliím. Užovky staré deset dnů krmili jednou za čtyři dny. První série krmení trvala 32 dní. První skupina užovek byla krmena žížalou hnojní (*Eisenia foetida*), druhá skupina živoročkou duhovou (*Poecilia reticulata*). Po této sérii krmení proběhlo testování olfaktorických preferencí. Hodnotil se počet kmitů jazyka a případně i útok vůči tampónu s pachem. Užovkám se zvýšila preference pro pach kořisti, kterou byly krmeny. Potom proběhla druhá, stejně dlouhá, série krmení, kdy užovky dostávaly druhý druh kořisti. I po této sérii proběhlo testování preferencí. Ty se změnily, zvýšily se pro potravu, kterou užovky konzumovaly ve druhé sérii krmení. Pach potravy

z první série preferovaly méně. Tento experiment ukázal, že zkušenost sice ovlivňuje potravní preference, kvůli snadné reversibilitě ale nejde o imprinting (Fuchs & Burghardt, 1971). Arnold (1978) navíc ukázal, zkušenost ovlivňuje preference pouze u některých druhů potravy. Autor krmil užovky pouze rybou gambusií komáří (*Gambusia affinis*) nebo pouze rosničkami (*Hyla regilla* a *H. cadaverina*). Zkušenost s rybou sice preference pro tuto kořist zvýšila, na rosničky ale zkušené užovky reagovaly ve stejné míře jako užovky, které je před tím nikdy nekonzumovaly (Arnold, 1978).

4.7 Ptáci (Aves)

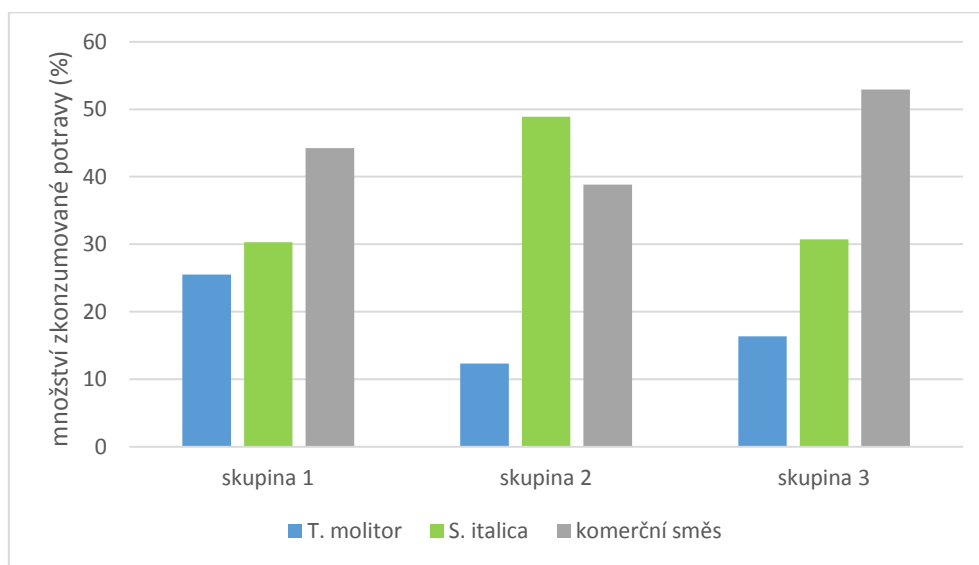
Raná zkušenost má na pozdější potravní preference vliv jak u ptáků s prekociálními, nekrmovými, mládřaty (např. Burghardt 1969), tak u ptáků s altriciálními, krmivými, mládřaty (např. Rabinowitch 1968). Liší se načasováním senzitivní periody. Zatímco u prekociálních ptáků je během několika dnů po vylíhnutí (Burghardt, 1969), u altriciálních je to později (Avery, 1996; Rabinowitch, 1968).

4.7.1 Hrabaví (Galliformes)

Imprinting byl zkoumán na kuru domácím *Gallus gallus*. Burghardt (1969) krmil tři dny stará kuřata buď semeny lesknice kanárské (*Phalaris canariensis*), nebo semeny řepky olejné (*Brassica napus*). Další den byla kuřata nakrmena druhým typem semen. Od pátého do 12. dne jim byly nabízeny oba druhy semen. Kuřata nejdříve preferovala potravu, kterou byla nakrmena ve stáří tří dnů, později se preference přesouvala u obou skupin směrem k semenům řepky, která mají víc živin. Prokázal se vliv rané zkušenosti, ale také vliv metabolické zpětné vazby, která pravděpodobně způsobila postupný přesun preference směrem k řepce (Burghardt, 1969). Později se zjistilo, že potravní preference kura jsou ovlivňovány i olfaktoricky během prenatalního života (Bertin et al., 2010; Sneddon et al., 1998). Sneddon et al. (1998) vystavili 15denní embrya pachu (*Fragaria* sp.) jahody, vystavení bylo u končeno po pěti dnech. Kuřata se vylíhla po dalším jednom až dvou dnech. Pak je autoři testovali ve stáří dvou dnů na olfaktorické preference a ve stáří čtyř dnů na chuťové preference. Ukázalo se, že kuřata, která byla jako embrya vystavena pachu jahody, strávila více času na straně klece s tampóny napuštěnými tímto pachem, kontrolní skupina kuřat se zde zdržovala méně. Zkušená kuřata také pila vodu ochucenou jahodami více než kuřata naivní (Sneddon et al., 1998). Bertin et al. (2010) zjišťovali, jestli záleží na koncentraci pachů. Vystavili 12denní embrya směsi buď 37%, nebo 0,37% směsi vanilinu a pomerančového (*Citrus sinensis*) esenciálního oleje. Toto vystavení trvalo osm dní. Kuřata vystavena menší koncentraci trávila více času konzumováním potravy s přidaným známým pachem než kontrolní skupina. Kuřata

vystavena vyšší koncentraci konzumovala této potraviny méně než kontrolní skupina. Prokázala se tak hypotéza, potravní preference či averze závisí na koncentraci pachů, kterým jsou vystavena embrya (Bertin et al., 2010). Kur domácí (*Gallus gallus*) je tedy druh, u kterého byl potvrzen vliv rané zkušenosti na pozdější potravní preference a to jak zkušenosti postnatální (Burghardt, 1969), tak prenatální (Bertin et al., 2010; Sneddon et al., 1998).

Další hrabavým ptákem vykazujícím vliv rané zkušenosti na potravní preference je orebice rudá (*Alectoris rufa*) z čeledi bažantovitých (Phasianidae). Od vylíhnutí do věku 10 dnů byla kuřata krmena buď larvami potměníka moučného (*Tenebrio molitor*), nebo semeny bėru italského (*Setaria italica*, Poaceae). Obě dvě skupiny dostávaly ještě komerční směs, pouze směs dostávala kontrolní skupina orebic. Testování preferencí probíhalo ve věku tři měsíců, do té doby byly všechny orebice krmené peletami. Při testování měly orebice přístup ke všem třem původním potravám. Zaznamenávalo se množství a druh potraviny, kterou konzumovaly. Preference byly mírně ovlivněny ranou zkušeností. Byl zde vidět určitý posun v preferencích (viz Graf 2). Ptáci konzumovali svou původní potravu o něco víc než kontrolní skupina. Například orebice, které byly na začátku života krmeny larvami potměníka, ho sice zkonsumovaly víc než kontrolní skupina, pořád to ale byla jejich nejméně preferovaná potravina (Spanò et al., 1986).



Graf 2 Procentuální množství snědené potraviny orebicemi testovanými ve věku tři měsíců. Skupina 1 byla prvních deset dnů života krmena larvami *T. molitor*, skupina 2 semeny *S. italica* a skupina 3 komerční směsí. (Použita data z Spanò et al., 1986).

4.7.2 Pěvci (Passeriformes)

Raná zkušenost ovlivňuje potravní preference pěvců. Od hrabavých se liší například tím, že mají altriciální mláďata. Na rozdíl od prekociálních ptáků, ty altriciální ovlivňuje zkušenost s potravou, kterou získali těsně před nebo během tzv. doby vzletnosti. Je to doba po opuštění hnízda, kdy se mláďata postupně osamostatňují a učí si sami shánět potravu. Rodiče je ještě stále dokrmují (Avery, 1996; Rabinowitch, 1968). Jedním z nich je zebříčka pestrá australská (*Taeniopygia guttata castanotis*). Mláďata tohoto ptáka rodiče devět až dvanáct dní po vyklubání krmí v hnízdě. Doba vzletnosti zebříček trvá přibližně dva týdny a je senzitivní periodou potravního imprintingu (Rabinowitch 1968). Na zebříčkách byla provedena série experimentů. Testovala se preference pro červené a bílé proso seté (*Panicum miliaceum*) a pro semena chrastice kanárské (*Phalaris canariensis*). Přirozeně preferují proso nad chrasticí. Zebříčky kmené první čtyři týdny života jedním typem semen, potom vykazovaly preference pro tuto potravu a to i pro tu, kterou přirozeně preferují nejméně. Když byly potom do věku 21 až 22 týdnů krmeny směsí, preference u zebříček kmených prosem přetrvala. Preference u zebříček kmených přirozeně nepreferovanou chrasticí se změnila (Rabinowitch 1968).

Raná zkušenost ovlivňuje potravní preferenci i u kanára (*Serinus canaria*). Doherty & Cowie (1994) kanáry ve věku od čtyř do 12 týdnů krmily jedním ze čtyř druhů semen, se kterými se do té doby nesečkali. Šlo o proso seté (*Panicum millaceum*), konopí seté (*Cannabis sativa*), len setý (*Linum usitatissimum*) a mastňák habešský (*Guizotia abyssinica*). Kontrolní skupina kanárů dostávala všechny čtyři druhy semen. Poté byli dalších 15 týdnů krmeni komerční směsí různých semen. První testování probíhalo ve věku 27 – 29 týdnů. Kanáři si vybírali z výše zmiňovaných čtyřech druhů semen. Preferovali ten druh, kterým byli původně krmeni. Testování autoři zopakovali po dalších 23 týdnech, tehdy se už ale preference podobaly preferencím kontrolní skupiny. Raná zkušenost má tedy u kanárů vliv na potravní preference ve věku cca 29 týdnů, na pozdější preference mají ale větší vliv jiné faktory než jen raná zkušenost.

Dalším ptákem, jehož potravní preference ovlivňuje raná zkušenost, je hýl mexický (*Carpodacus mexicanus*). Mláďata byla rozdělena do šesti skupin. Tři skupiny byly krmeny ovsem (*Avena* sp.) v různých fázích života, tři skupiny jím krmeny nebyly. Preference byly testovány ve věku 10 – 12 týdnů, ve 20 – 22 týdnech a ve 35 – 38 týdnech, testování ptáci měli na výběr mezi ovsem a chrasticí kanárskou (*Phalaris canariensis*). Mláďata kmená ovšem první týden života nevykazovala jinou preferenci než mláďata v tomto věku ovsem

nekrmená. Ovlivněná ale byla mláďata krmená ovsem buď ve druhém, nebo ve třetím týdnu života, tedy v době těsně před a po opuštění hnízda. Tato mláďata zkonsumovala větší množství ovsa než mláďata ovsem nekrmená a to během všech tří testování. Potravní preference hýla mexického můžou být modifikovány zkušeností získanou během druhého a třetího týdne života, tyto preference pak přetrvávají minimálně 36 týdnů (Avery, 1996).

4.8 Savci (Mammalia)

Vliv rané zkušenosti byl dokázán u různých savců. U této skupiny živočichů je speciální vztah mezi matkou a jejími potomky, matky jsou s mláďaty ve stálém kontaktu během březosti. Unikátní pro savce je i způsob krmení mláďat, kojení. Proto zde nalézáme velký vliv matčiny stravy při prenatalním vývoji mláďat a také při sání mateřského mléka (Becques et al., 2009; Bilkó et al., 1994; B G Galef & Henderson, 1972; Simitzis et al., 2008).

4.8.1 Šelmy (Carnivora)

4.8.1.1 Lasicovití (Mustelidae)

Apfelbach (1973) testoval vliv rané zkušenosti na olfaktorické preference u tchoře tmavého (*Putorius putorius*). Mláďata krmil kuřaty (*Gallus gallus*), v různém věku jim potravu změnil na myši (*Mus* sp.) a krysy (*Rattus* sp.). Olfaktorické preference testoval ve čtyřech, osmi a 12 měsících. Olfaktorické preference pro myši nejsou vrozené, ale ovlivněné zkušeností, kterou získala ve věku dvou až tři měsíců. Preference, získané v této sensitivní periodě byly signifikantní i při testování v jednom roce. Tchoři krmení myšmi a krysami později, vždy víc preferovali pach kuřete. Podobný pokus provedl Apfelbach (1978) s fretkou domácí (*Mustela putorius* f. *furo*). Jednu skupinu frettek krmil pouze myšmi, druhou krmil 12 měsíců kuřaty, poté šest měsíců jen myšmi a poté opět kuřaty. Třetí skupina byla krmena kuřaty, pouze během třetího měsíce života byla krmena myšmi. Testování olfaktorických preferencí probíhalo několikrát od věku dvou měsíců do dvou let. Byla zaznamenávána reakce na čtyři typy pachů, na kuřata, myši, geraniol a methyacetát. Fretky vždy reagovaly více na pachy, které znaly. Fretky, které dostávaly myši pouze ve třetím měsíci života, tedy během senzitivní periody, preferovaly v dalším životě myši. Fretky, které dostávaly myši ve věku od 12 do 18 měsíců, preferovaly víc kuřata. I v tomto případě tedy jde o imprinting vázaný na senzitivní periodu.

Další lasicovitou šelmou, u které byl dokázán potravní imprinting, je tchoř černonohý (*Mustela nigripes*). Ve věku 60 – 90 dní byli tchoři krmení psouny (*Cynomys* sp.), a to buď každý den, nebo třikrát týdně. Testování probíhalo ve věku pěti měsíců, tchoři si vybírali

mezi běžnou potravou, kterou byli většinu života krmeni, mrtvými psouny a mrtvými kuřaty. Psouny signifikantně preferovali pouze ti tchoři, kteří jimi byli krmeni každý den. Preference pro psouny u tchořů, kteří jimi byli krmeni méně často, nebyly statisticky významné. V žádném případě nebyla preferována nová potrava, kuřata (Vargas & Anderson, 1996).

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

Experimenty zkoumající vliv rané zkušenosti na potravní preference byly prováděny i u kočky domácí (*Felis silvestris f. catus*). Někteří autoři se ve svých výsledcích rozcházejí. Kuo (1967) ex Stasiak (2001) tvrdí, že potravní preference ovlivňuje raná zkušenost, zatímco Mugford (1977) tvrdí, že kočky preferují novou potravu nad již známou. Postnatální vliv na preference nebyl zjištěn ani při experimentu, který provedl Hamper (2012). Kočky, které byly ve stáří devíti až 20 týdnů krmeny čerstvým či konzervovaným masem, nepreferovaly v dospělosti tuto potravu více než kočky krmené celý život granulemi, obě skupiny velmi preferovaly granule. Stasiak (2001) dosavadní poznatky o potravních preferencích u koček shrnuje tak, že se zde vyskytuje jak primacy effect, kdy preference závisí na vlivu rané zkušenosti, tak novelty effect, kdy zvířata preferují novou potravu, s níž ještě zkušenosti nemají.

Becques et al. (2009) zjistili, že olfaktorické a potravní preference koček ovlivňuje jejich prenatální i postnatální vystavení chuti potravy. Všechna kořata, jejichž matka dostávala během březosti potravu ochucenou sýrem, se po narození orientovala směrem k pachu sýra. Kořata vystavená chuti sýru od 25. týdne před do 23. dne po narození po odstavení preferovala kuřecí maso ochucené sýrem před masem neochuceným, které preferovala kontrolní skupina. Hepper et al. (2012) provedli experiment zjišťující, zda má na potravní preference koček větší vliv prenatální nebo postnatální zkušenost. Kořata vystavili vanilinu nebo 4-ethylguaiacolu, obě tyto látky ovlivňují pach i chuť potravy. Vystavení probíhalo skrze matčinu potravu buď během březosti, nebo skrze mléko. Jednu skupinu kořat těmto látkám vystavili pouze prenatálně, od doby, kdy byla zjištěna březost až do porodu. Druhou skupinu vystavili pouze postnatálně, od druhého dne po porodu do věku 28 dní. Třetí skupina byla vystavena perinatálně, během postnatálního i prenatálního vývoje. Čtvrtá skupina byla kontrolní, kořata těmto látkám vůbec vystavena nebyla. Testování preferencí probíhalo u novorozených kořat, první až druhý den po porodu, testovaly se olfaktorické preference mezi tampónkem se známým pachem a tampónkem bez pachu. Kořata prenatálně vystavená pachu se k němu orientovala signifikantně častěji než kontrolní kořata. Druhé testování preferencí probíhalo ve věku devíti až deseti týdnů. Kořata dostala

na výběr dva pamlsky, jeden ochucen vanilinem či 4-ethylguaiacolem, druhý neochucen. Koťata, která měla s danou látkou zkušenost, preferovala ochucený pamlsek. Kontrolní koťata bez zkušenosti preferovala neochucený pamlsek. Poslední testování probíhalo ve věku šesti měsíců. Kočky měly na výběr dvě misky potravy, ochucenou a neochucenou. Zkušené kočky opět preferovaly ochucenou potravu, nezkušené kočky potravu neochucenou. Když se preference porovnály, zjistilo se, že nejmenší vliv má samotná postnatální zkušenost, o něco větší vliv má samotná prenatalní zkušenost a nejvíce ovlivněny byly kočky vystavené daným látkám perinatálně. Matka těmto koťatům zprostředkovala chemické látky během březosti i laktací a koťata jim tak byla vystavena nejdéle.

4.8.1.3 Pes domácí (*Canis lupus f. familiaris*)

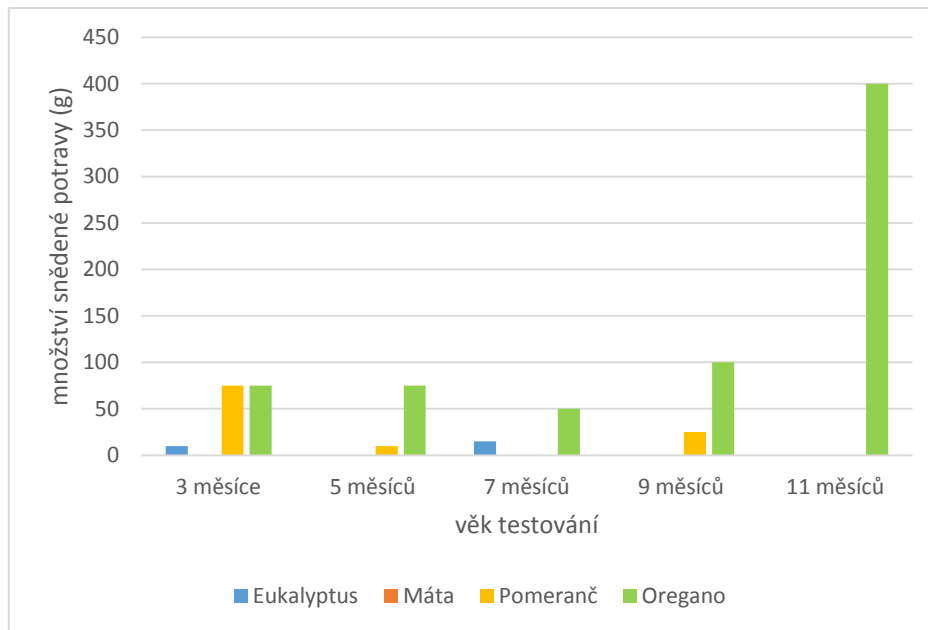
Podobný experiment byl proveden na psech (*Canis lupus f. familiaris*). I zde byla mláďata rozdělena do čtyř skupin. První byla vystavena anýzu (*Pimpinella anisum*) prenatalně, posledních 20 dní embryonálního vývoje. Druhá skupina byla anýzu vystavena postnatálně, prvních 20 dní po porodu. Třetí skupina štěňat byla anýzu vystavena perinatálně, měla tedy prenatalní i postnatální zkušenost. Štěňata čtvrté skupiny anýzu vystavená nebyla. Ve věku deseti týdnů byla štěňata testována. Vybírali si mezi neochuceným pamlskem a pamlskem ochuceným anýzem. I zde měla největší vliv perinatální zkušenost. Další tři skupiny se ale mezi sebou signifikantně nelišily. Je možné, že prenatalní vystavení psa chemické látce může instruovat jeho chemosenzorický systém, aby zvýšil vnímavost k této látce i během raného postnatálního vývoje. Kvůli tomu je pak k vytvoření preference u psů pro danou látku potřebná jak prenatalní, tak postnatální zkušenost s touto látkou (Hepper & Wells, 2006).

4.8.2 Sudokopytníci (*Artiodactyla*)

Vliv rané zkušenosti na potravní preference byl zkoumán u ovcí (*Ovis aries*). Squibb et al. (1990) testoval jejich preference pro oháňkovník (*Cercocarpus montanus*, Rosaceae). První skupinu jehňat jím krmil během prvních pěti týdnů života, druhou skupinu od čtvrtého do osmého týdne, třetí skupinu od osmého do dvanáctého týdne a čtvrtou skupinu od 17. do 21. týdne. Preference testoval u ovcí starých 17 týdnů, hodnotil množství snědeného oháňkovníku, mohly při tom jíst i běžné pelety. Nejvíce oháňkovníku zkonzumovaly ovce, které s ním měly zkušenost od čtvrtého do osmého týdně. Když potom ovce druhé a čtvrté skupiny ve věku 60 – 64 týdnů porovnali s naivními ovcemi bez zkušenosti s oháňkovníkem, obě zkušené skupiny ho zkonzumovaly signifikantně víc. Mezi sebou se už ale signifikantně nelišily. Raná preference ovcí tedy ovlivňuje potravní preference, pro ovce ve věku 17 týdnů

je nejvlivnější zkušenost, kterou získaly ve věku mezi čtvrtým a osmým týdnem. Pro ovce staré 60 – 64 týdnů má sice zkušenost také vliv, ale nezáleží už tolik na to, kdy přesně ji získaly.

Nolte a Provenza (1992) testovali, jestli raná zkušenost s chutí cibule (*Allium cepa*) a česneku (*Allium sativum*) ovlivňuje pozdější preference pro tyto chutě. Ovce byly krmeny potravou ochucenou česnekem nebo cibulí ve věku 30 – 110 dní. Preferenci testovali, když bylo ovcím 135 dní. Před tímto testem ovce několik dní jedly potravu ochucenou druhou chutí, ovce původně krmené cibulí jedly česnek a obráceně. Tím se zamezilo vlivu neofobie. Proběhly dva typy testování. Během prvního si ovce vybíraly mezi potravou ochucenou česnekem a potravou ochucenou cibulí. Tehdy preferovaly chuť, které byly původně vystavené. Při druhém testování, kdy si vybíraly mezi ochucenou a neochucenou potravou, signifikantně víc preferovaly potravu neochucenou. Když pak byly ovce ve věku 14 měsíců otestovány znovu, preference pro původní chuť už nevykazovaly. Preference vydržela do dospělosti při jiném experimentu, který provedli Simitzis et al. (2008a). Ti krmili ovce staré 15 – 55 dní potravou ochucenou oreganem (*Origanum vulgare*). Testování preferencí probíhalo ve třech, pěti, sedmi, devíti a jedenácti měsících. Ovce si při něm vybíraly z potravy ochucené čtyřmi chutěmi, které kontrolní ovce preferovaly v následujícím pořadí: nejvíce pomeranč (*Citrus sinensis*), pak eukalyptus (*Eucalyptus* sp.), dále oregano a nejméně mátu (*Mentha piperita*). Již od prvního testování měly zkušené ovce tendenci preferovat oregano, signifikantní tato preference ale byla až od stáří devíti měsíců (viz Graf 3). Na potravní preference ovcí tedy má vliv i prenatální zkušenost. Potomci ovcí během březosti krmených potravou ochucenou oreganem, preferovali oregano při testování ve třech, čtyřech, šesti i sedmi měsících. (Simitzis et al., 2008b).



Graf 3 Výsledky testů preference pro různě ochucenou potravu u ovcí, které ve věku 15 - 55 dní konzumovaly potravu ochucenou oreganem. (Data převzata od Simitzis, 2008)

Koza domácí (*Capra aegagrus* f. *hircus*) je dalším sudokopytníkem, u kterého má raná zkušenost vliv na potravní preference. Když v 6 – 26 týdnech konzumovaly *Coleogyne ramosissima* (Rosaceae), pak při testování ihned po tomto období zkonsumovaly signifikantně větší množství než kozy, které s touto rostlinou neměly zkušenost. Když se testování zopakovalo po 9 měsících od vystavení, zkušené kozy zkonsumovaly pořád větší množství *C. ramosissima* než nezkušené, rozdíl už ale nebyl tak velký (Distel & Provenza, 1991). Potravní preference kozy ovlivňuje i potrava, kterou se živila matka během březosti. Když konzumovala od druhého měsíce do 135. dne březosti listy rostliny *Chromonaela odorata* (Asteraceae), mělo to vliv na preference jejích kůzlat po odstavení, ve věku tří měsíců. Tato kůzlata zkonsumovala větší množství *Ch. odorata* než kůzlata, která s ní během svého prenatalního vývoje zkušenost neměla (Hai et al., 2012). Hai et al. (2013) tento experiment zopakovali a navíc ještě testovali, jestli má nějaký vliv mateřské mléko koz konzumujících *Ch. odorata*. Někteří kůzlata po porodu vyměnili a vznikly tak čtyři skupiny. První skupina měla zkušenost s *Ch. odorata* během prenatalního i postnatalního vývoje, druhá skupina pouze během prenatalního, třetí pouze skrze mléko a čtvrtá skupina neměla s *Ch. odorata* žádnou zkušenost. Kůzlata první a druhé skupiny, čili ta s prenatalní zkušeností konzumovala po odstavení větší množství než kůzlata třetí a čtvrté skupiny. Laktace tedy u kůzlat neovlivňuje pozdější preferenci pro *Ch. odorata*.

4.8.3 Zajícovití (Lagomorpha)

Prenatální i raná postnatální zkušenost ovlivňuje potravní preference králíka divokého (*Oryctolagus cuniculus*). Králičí samice dostávaly od 15. dne březosti až do 28. dne po porodu sušené jalovcové bobule (*Juniperus* sp.). Jejich mláďata pak byla rozdělena do šesti skupin. První skupina nebyla jalovci vůbec vystavená. Druhá skupina byla jalovci vystavená pouze skrze fekální pelety samice. Třetí skupina byla jalovci vystavená během prenatálního vývoje a skrze laktaci. Čtvrtá pouze prenatálně, pátá pouze skrze laktaci. Šestá skupina byla jalovci vystavená prenatálně, laktací i kontaktem s fekálními peletami samice. Ve věku 28 dní byla mláďata odebrána od vlastních i náhradních matek. Během dalších 24 hodin byly testovány jejich potravní preference, králíci si vybírali mezi třemi typy potravy, mezi nimiž byl i jalovec. Hodnotila se první volba a celkové množství snědeného jalovce. Všechny tři způsoby vystavení jalovci měly na preferenci podobný vliv, a to jak samostatně, tak v kombinaci. Králíci se zkušeností s jalovcem ho preferovali víc než králíci bez této zkušenosti (Bilkó et al., 1994).

4.8.4 Hlodavci (Rodentia)

U potkanů (*Rattus norvegicus*) byly také studovány potravní preference. Neprokázal se zde vliv prvně konzumované potravy. Potkani, kteří byli krmeni ve věku 16 – 25 dnů želatinovými kapsulemi a potom až do testování ve 48 dnech konzumovali pelety, nevykazovali jiné preference než potkani krmeni kapsulemi ve věku 34 – 43 dnů. Stejně tak potkani krmení buď pouze peletami, nebo pouze kaší s vinným octem nevykazovali ve 48 dnech preference pro svou původní potravu (Bronson, 1966). Vliv má ale matčina potrava, se kterou má mládě zkušenosti skrze mateřské mléko. Březí samice byly krmeny jedním z dvou druhů potravy (Purina nebo Turtox). Po porodu pak mláďata byla rozdělena a polovina jich byla vychovávána náhradními matkami. Tak vznikly čtyři skupiny mláďat. První byla vystavena Purině během prenatálního i postnatálního života. Druhá a třetí skupina měla během postnatálního a prenatálního života odlišnou potravu. Čtvrtá skupina byla celou dobu vystavena Turtoxu. Testování preferencí mezi Purinou a Turtoxem probíhalo ve věku 17 – 23 dní. Potkani preferovali tu potravu, kterou byla krmena samice, která je kojila. Protože by zde ale mohly hrát roli i jiné faktory než mateřské mléko (fekální pelety, pach apod.), byla mláďata ještě vždy na několik hodin denně dávána k jiným samicím, které vykazovaly stejné mateřské chování, ale nekojily. Vliv na preference tyto samice neměly (Galef & Henderson, 1972).

5 Imprintované podněty

5.1 Chut'ové podněty

Tento imprintovaný podnět se vyskytuje velmi často napříč taxony, například u hlavonožců (Darmaillacq et al., 2004), u želv (Burghardt, 1967), u pavoukoců (Punzo, 2002), u ptáků (Burghardt, 1969) a u savců (Vargas & Anderson, 1996). Jeho imprinting se obtížně určuje, protože se tento podnět prezentuje tak, že zvíře potravu konzumuje. Někteří autoři tvrdí, že pokud zvíře potravu pozře, vytvoří si asociaci této potravy s pocitem sytosti. Potom by se jednalo asociální učení, ne o imprinting (Darmaillacq et al., 2004). Proto v tomto případě častěji užívají termín raná zkušenost (Rabinowitch, 1968) nebo *primacy effect*, pokud jde o úplně první potravu, kterou zvíře konzumuje (Stasiak, 2001). Jiní autoři nazývají i tuto situaci imprintingem (Punzo, 2002).

5.2 Vizuální podněty

Jedná se o podnět, který je zvířetem pouze viděn. Není s ním v jiném kontaktu. Toto vizuální vystavení kořisti během sensitivní periody stačilo, aby byla vybudována pozdější preference u sépie (*Sepia officinalis*). Vizuální podnět byl imprintován jak u vylíhnutých mláďat (Darmaillacq et al., 2006), tak u embryí (Darmaillacq et al., 2008).

Vizuální podněty měly vliv i tam, kde se netestovaly primárně ony. Například semena, kterými byli krmeni kanáři (*Serinus canaria*) či zebřičky (*Taeniopygia gattata castanotis*), měla jinou barvu a tvar (Doherty & Cowie, 1994; Rabinowitch, 1968). Paslídák (*Oxyopes salticus*) svou kořist také viděl (Punzo, 2002). V těchto a jim podobným případech sice nebyly testované izolované vizuální podněty, vliv na pozdější preferenci ale měly.

5.3 Olfaktorické podněty

Olfaktorický neboli čichový podnět je takový stimul, kdy zvíře vnímá chemické látky ze vzduchu, případně z vody kolem něj. Tento imprintovaný podnět byl dokázán u roztoče *Neoseiulus californicus* (Schausberger et al., 2010) nebo u embryí kura domácího (*Gallus gallus*) (Sneddon et al., 1998). U kuřat bylo zjištěno, že záleží i na koncentraci olfaktorického podnětu. Nižší koncentrace způsobovala potravní preferenci, vyšší způsobovala averzi (Bertin et al., 2010). Stejně jako vizuální, i olfaktorické podněty měli vliv při experimentech, které netestovaly pouze vliv izolovaných podnětů. Například když Nolte & Provenza (1992) testovali vliv cibulové a česnekové chutě na potravní preference ovcí (*Ovis aries*), ovce česnek a cibuli i cítily. Dobře patrný vliv olfaktorického podnětu je u tchoře tmavého

(*Putorius putorius*), kdy byla mláďata kořistí krmena, pak ale autor testoval pouze olfaktorické preference (Apfelbach, 1973).

5.4 Taktilní podněty

Dotykový podnět byl imprintován u roztoče (*Neoseiulus californicus*), který nemá oči, tudíž nemohl potenciaální kořist vidět. Kořisti byl vystaven během larválního stádia, kdy nelovil, a během raného protonymfálního stádia, kdy sice lovil, ale neúspěšně. Proto bylo vystavení pouze taktilní a olfaktorické (Schausberger et al., 2010). Je možné, že tento podnět má vliv i v jiných případech, ale jinde než u *N. californicus* nebyl studován.

5.5 Podněty vnímané skrze dělohu nebo mateřské mléko

Jak už je psáno výše, embrya jsou schopná vnímat a jejich zkušenost ovlivňuje pozdější výběr potravy. Savčí embrya pak velmi ovlivňuje matčina potrava. Látky z ní se dostávají do amniové tekutiny a embryo je polyká (Mennella et al., 2001). Vliv na potravní preference má např. u kočky (*Felis silvestris* f. *catus*) (Becques et al., 2009), ovce (Simitzis, Deligeorgis, et al., 2008), kozy (*Capra aegagrus* f. *hircus*) (Hai et al., 2012) a králíka (*Oryctolagus cuniculus*) (Bilkó et al., 1994).

Některé chutě z matčiny potravy se dostávají i do jejího mléka. Skrze to pak můžou být ovlivněny pozdější potravní preference mláďat (Mennella et al., 2001). Tento vliv byl zjištěn např. u kočky (Hepper et al., 2012), u králíka (Bilkó et al., 1994) či potkana (*Rattus norvegicus*) (Galef & Henderson, 1972).

6 Senzitivní perioda

6.1 Určení senzitivní periody

Přesné vymezení senzitivní periody bylo experimentálně určeno jen u několika druhů. Určuje se například tak, že se různým skupinám podává nová potrava v různém věku. Zjistí se, které skupině se vytvořila preference a tím se určí senzitivní perioda potravního imprintingu tohoto druhu. Tímto způsobem Squibb et al. (1990) rozřadili jehňata (*Ovis aries*) do čtyř skupin. Každou krmily oháňkovníkem (*Cercocarpus montanus*, Rosaceae) v jiném věku. První skupinu krmili od prvního do pátého týdne, druhou od čtvrtého do osmého, třetí od osmého dodvanáctého a čtvrtou od 17. do 21. týdne. Testování probíhalo 17. týden a hodnotilo se množství snědeného keře. Nejvíce oháňkovníku snědla mláďata druhé skupiny, která jí byla krmena ve věku mezi čtyřmi a osmi týdny.

Jiným způsobem, jak zjistit senzitivní periodu, je krmit zvířata po nějakou dobu jedním typem potravy a v jinou dobu druhým typem. Tímto způsobem určil Burghardt (1969) senzitivní periodu potravního imprintingu kura domácího (*Gallus gallus*). Kuřata rozdělil do dvou skupin, jedna byla třetí den po vylíhnutí krmena semeny chrastice kanárské (*Phalaris canariensis*, Poaceae) a druhá semeny brukve řepky (*Brassica napus*), čtvrtý den dostávaly druhý typ semen a potom až do dne testování ve 12 dnech byla kuřata krmena směsí. Kuřata preferovala potravu, kterou dostávala třetí den (Burghardt, 1969).

Někteří autoři senzitivní periodu sami neurčují, ale odvozují ji od příbuzných druhů. Vargas a Anderson (1996) tak tchoře černonohého (*Mustela nigripes*) krmili psouny (*Cynomys ludovicianus*) mezi 60 a 90 dny podle načasování senzitivní periody u fretky (Apfelbach, 1978). U orebice rudé (*Alectoris rufa*) zase Spanò et al. (1986) odvodili senzitivní periodu od kuřat, která ji mají 3. den života (Burghardt, 1969). Neznali ale přesné načasování, proto zkoumanou potravu podávali celých 10 dní.

Stejně tak i jiné autory zajímalo spíše, jestli u daného druhu raná zkušenost má nějaký vliv, než kdy přesně mají senzitivní periodu. Vystavovali tak mláďata imprintované potravě poměrně dlouho. Distel & Provenza (1991) krmili kůzlata 20 týdnů. Roztoči *Neoseiulus californicus* měli kontakt se svou budoucí kořistí během stádia larvy i raného protonymfálního stádia (Schausberger et al., 2010). Nolte a Provenza (1992) přidávali jehňatům do potravy chutě cibule nebo česneku celých 80 dní. Ve všech těchto případech zkušenost vliv měla, není ale jisté, zda by byla stejná, kdyby vystavení trvalo kratší dobu.

6.2 Počet senzitivních period potravního imprintingu

Otázkou je, zda při potravním imprintingu hraje roli pouze jedna senzitivní perioda. U některých druhů byl totiž zjištěn i vliv prenatalní zkušenosti. A to i u druhů, u nichž už byla senzitivní perioda zjištěna v raném postnatálním životě. Takovým případem je sépie obecná (*Sepia officinalis*), u níž se prokázal vliv prvního dne po vylíhnutí (Darmaillacq et al., 2006) a zároveň několik dnů před vylíhnutím (Darmaillacq et al., 2006). U sépie se nabízí odpověď, že senzitivní perioda je jedna. Začíná během embryonálního vývoje a končí první den po vylíhnutí. Jinak je to ale u druhů, u kterých byl zjištěn vliv embryonální zkušenosti a zároveň byla určena senzitivní perioda začínající až několik dní po narození či vylíhnutí. Takový druhem je například kur domácí (*Gallus gallus*), u nějž měla vliv olfaktorická zkušenost získaná během embryonálního vývoje ve věku 15 – 20 dní od oplození a také potrava konzumovaná ve věku 3 dnů od vylíhnutí. (Bertin et al., 2010; Burghardt, 1969). Dalším takovým druhem je ovce domácí (*Ovis aries*), ovce ovlivnily zkušenosti získané skrze

matčinu potravu, oreganem (*Origanum vulgare*) byla krmena od 50. do 130. dne březosti. Ovlivnily je pak i postnatální zkušenosti získané ve věku 15 – 55 dnů (Simitzis et al. 2008a; Simitzis et al. 2008b).

6.3 Načasování senzitivní periody

Načasování senzitivní periody je u některých druhů ještě před tím, než začnou přijímat potravu. Sépie (*Sepia officinalis*) žijí první tři dny ze žlutkových zásob, tudíž neloví. V této době byla vystavena své budoucí kořisti a později ji preferovala (Darmaillacq et al., 2004). Stejně tak většina larválních a raných protonymfálních stádií roztoče *Neoseiulus californicus* nelovila a pokud lovila, tak neúspěšně. Přesto zkušenosti získané v této době signifikantně ovlivnily pozdější potravní preference (Schausberger et al., 2010).

Hrabaví ptáci mají senzitivní periodu pro potravní imprinting během prvních dnů života. Pro kura domácího (*Gallus gallus*) je to věk tří dnů (Burghardt, 1969), u orebice (*Alectoris rufa*) měla vliv zkušenost získaná během prvních 10 dnů po vylíhnutí (Spanò et al., 1986). U pěvců je senzitivní dobou pro získání potravních preferencí období okolo doby vzletnosti. To je fáze života, kdy už ptáče vyletí z hnízda a učí se hledat si samo potravu, rodiče ho stále dokrmují. U zebříček tato doba nastává přibližně 14. den po vylíhnutí a trvá dva týdny (Rabinowitch, 1968). Potravní preference hýla mexického (*Carpodacus mexicanus*) ovlivňují zkušenosti získané těsně před a po opuštění hnízda, tedy ve dvou a třech týdnech života.

Tchoři (*Putorius spp.*) a fretka domácí (*Mustela putorius f. furo*) mají senzitivní periodu ve věku tří měsíců. V tomto věku už mláďata explorují a některá jsou i schopná ulovit menší kořist. Později preferují pach potravy, kterou byly krmeny v tomto věku (Apfelbach, 1973; Apfelbach, 1978). Načasování senzitivní periody pro olfaktorický imprinting fretky souvisí s vývojem nervové soustavy, s maturací čichového bulbu v mozku. Ve věku tří měsíců je zde maximální počet synapsí (Apfelbach, 1986).

6.4 Komplikace při určování senzitivní periody

Komplikací při určování senzitivní periody potravního imprintingu je tzv. *primacy effect*. Při některých experimentech byla imprintovaná potrava vůbec první potravou, kterou zvíře jedlo. Týká se to např. kajmanky dravé (*Chelydra serpentina*) (Burghardt & Hess, 1966) či paslídáka (*Oxyopes salticus*) (Punzo, 2002). Nedá se tedy určit, zda šlo o vliv první potravy či o senzitivní periodu. Jde o druhy, kteří podobně jako sépie (viz výše) prvních několik dní života nemusejí konzumovat žádnou potravu. Bylo by dobré udělat další experimenty s těmito

druhy, kdy by imprintované podněty byly pouze vizuální, olfaktorické či taktilní a zvířata jim byla vystavena v době těsně po vylíhnutí.

7 Intenzita imprintované preference

Porovnání síly imprintovaných preferencí komplikuje různá metodika jejího testování. Někteří autoři ji určují podle toho, jaké množství bylo dané potravy zkonsumováno či kolik procent z celkového množství imprintovaná potrava tvoří (např. Spanò et al., 1986). Jiní autoři sledují první volbu zvířete (Punzo, 2002). Rozhodně se ale intenzita u různých druhů liší. Například u orebice (*Alectoris rufa*) je poměrně nízká. Někteří autoři u ní právě kvůli nízké intenzitě nemluví o imprintingu. Larev potemníka moučného (*Tenebrio molitor*), které byly u všech jedinců málo preferované, snědly orebice, které s nimi měli během prvních 10 dnů života zkušenost, sice více než ostatní orebice, pořád jich ale snědly méně než nové potravy. Přesto tam ale vliv rané zkušenosti vidět je. Pokud byly orebice krmeny v době senzitivní periody larvami potemníka, tvořily ve třech měsících 25 % zkonsumované potravy. U kontrolní skupiny krmené pouze krmnou směsí to bylo pouze 16 %. O něco více se zvýšil příjem přirozeně preferovanějších semen bérů italského (*Setaria italica*). U zkušených orebic tvořila 48 % potravy, u kontrolní skupiny to bylo 30 % (Spanò et al., 1986). Nízkou intenzitu vykazovaly preference ovcí pro cibulovou (*Allium cepa*) a česnekovou (*Allium sativum*) chuť. Pokud si měly vybrat mezi potravou ochucenou chutí, které byly vystaveny ve věku 30 až 110 dnů, a potravou ochucenou druhou chutí, které byly vystaveny pouze několik dní před testováním, vybraly si původní. Pokud si ale vybíraly mezi ochucenou a stejnou, ale neochucenou potravou, vždy preferovaly signifikantně víc tu neochucenou (Nolte & Provenza, 1992).

Příliš vysoká intenzita imprintované preference by nebyla moc výhodná. Extrémní případ zaznamenali Fuchs & Burghardt (1971), když dvě užovky proužkované (*Thamnophis sirtalis*) odmítaly novou potravu tak dlouho, až vyhladověly k smrti. Vysokou intenzitu měly imprintované preference u sépie (*Sepia officinalis*) či kajmanky (*Chelydra serpentina*). U nich si až 80 % jedinců vybíralo tu potravu, se kterou měli v době senzitivní periody zkušenost (Burghardt & Hess, 1966; Darmaillacq et al., 2004; Darmaillacq et al., 2006a). Poměrně vysoká byla intenzita potravní preference u paslídáka amerického (*Oxyopes salticus*), kdy si při testování preferencí 70 % jedinců vybralo za svou první kořist tu, které byli vystaveni

během senzitivní periody. Sledoval se i výběr druhé kořisti, kdy si opět mohli vybrat i tu původní, což udělalo 63 % z nich (Punzo, 2002).

Zajímavým případem je včela *Osmia bicornis*. Když byly larvy krmené pouze pylem a nektarem řepky (*Brassica napus*), pak to v dospělosti ovlivnilo nejen preferenci pro tuto rostlinu, ale i pro jiné rostliny, například hadinec obecný (*Echium vulgare*) preferovaly signifikantně víc než kontrolní včely pochytané v přírodě, naopak jetel luční (*Trifolium pratense*) preferovaly méně (Dobson et al., 2012).

Intenzita imprintované preference v některých případech souvisí s časem uplynulým od senzitivní periody. U zebříček (*Taeniopygia guttata castanotis*) krmených v době senzitivní periody jedním typem semen, se od prvního testování ve věku čtyř týdnů do věku 22 týdnů preference snižovaly, preference pro nejméně preferovaný druh dokonce zmizela úplně (Rabinowitch, 1968). U kozy (*Capra aegagrus*) se intenzita preference pro listy *Coleogyne ramosissima* devět měsíců po vystavení této rostlině také snižovala (Distel & Provenza, 1991). Naopak u jehňat (*Ovis aries*), která byla ve věku 15 až 55 dnů vystavena oreganu (*Origanum vulgare*), intenzita stoupala. Testování probíhalo ve třech, pěti, sedmi, devíti a jedenácti měsících. Ovce měly tendenci preferovat oregano od začátku, ale signifikantně ho preferovaly až od věku devíti měsíců (Simitzis et al., 2008).

Intenzita souvisí i s mírou zkušeností. Tchoři černonozí (*Mustela nigripes*) museli být psouny (*Cynomys* sp.) v době senzitivní periody krmeni každý den, aby byla pozdější preference signifikantní. Pokud jimi byli krmeni pouze třikrát týdně, měli tendenci je později preferovat také, ale tato preference už nebyla signifikantní (Vargas & Anderson, 1996). U embryí kura domácího (*Gallus gallus*) zase záleželo na koncentraci chemické látky, které byla embrya vystavena. Ta byla buď 37% nebo 0,37%. Nižší preference způsobila, že tento pach pak kuřata preferovala víc než kuřata s ním nemající zkušenost. Vysoká koncentrace naopak snížila preferenci pro tuto látku (Bertin et al., 2010). U sépie obecné (*Sepia officinalis*) vystavení většímu počtu krabů (*Carcinus* sp.) snížilo dobu potřebnou k vytvoření preference. Když byly v době senzitivní periody vystaveny pěti krabům, musely jim být vystaveny alespoň 120 minut, aby je později preferovaly. Pokud krabů bylo 20, na vytvoření preference stačilo 60 minut (Darmaillacq et al., 2006b).

8 Persistence imprintované preference

Většina autorů testuje preference jednou, po krátké době od vystavení zvířete podnětu. Tak ale nezjistí, jestli preference pro tuto potravu přetrvá i v dalším životě. Někteří autoři testování zopakují a díky tomu zjistí, jakou má preference persistenci. Například Apfelbach (1978) zjistil, že imprinted preference fretky (*Mustela putorius f. furo*) pro myší pach (*Mus* sp.) je signifikantní i ve věku jednoho roku, kdy jsou fretky dospělé a projevují známky sexuálního chování. Koza domácí (*Capra aegagrus*) zkonsumuje větší množství potravy, se kterou měla zkušenost během senzitivní periody, než kontrolní skupina bez zkušenosti s touto potravou. Preferenci vykazuje i po devíti měsících od vystavení (Distel & Provenza, 1991). Vliv prenatalní zkušenosti ovce domácí s oreganem je patrný i ve věku 7,5 měsíce (Simitzis et al., 2008b). Pokud mají ovce domácí zkušenost s oreganem ve věku mezi 15 a 55 dnů, preference zůstává i v 11 měsících (Simitzis et al., 2008a). Hýlové mexičtí (*Carpodacus mexicanus*) vykazovali preference pro potravu, kterou byli krmeni ve druhém nebo třetím týdnu po vylíhnutí. Tyto preference byly signifikantní i ve věku 35 – 38 týdnů (Avery, 1996).

Ne u všech druhů ale preference přetrvává. Sépie (*Sepia officinalis*) má vrozenou preferenci pro garnáty (*Crangon crangon*) pouze do věku 30 dnů, potom žádnou preferenci nevykazuje (Darmaillacq et al., 2004). Kuřata (*Gallus gallus*) byla krmena ve věku tří dnů semeny chrastice kanárské (*Phalaris canariensis*), další den pouze řepkou (*Brassica napus*) a od pátého do 12. dne oběma typy semen. Nejdříve preferovala chrastici, ale postupně se jejich preference přesouvala k řepce, která má víc živin. Podobně i u kanára (*Serinus canaria*) preference pro druh potravy, kterou dostával ve věku od čtyř do 12 týdnů, byla signifikantní ve věku 27 – 29 týdnů. Po dalších 23 týdnech ji už ale kanáři nevykazovali.

9 Vliv sociálního přenosu na potravní preference

9.1 Načasování sociálního přenosu

Sociální přenos potravních preferencí může probíhat celý život. Pro tuto práci je ale důležitá raná zkušenost. Ta hraje při sociálního přenosu velkou roli. Preference získané v mladém věku mají totiž větší perzistenci. Například u potkanů (*Ratus norvegicus*) měla zkušenost získaná díky sociálnímu přenosu u mladých i starších jedinců podobný vliv na začátku testování, po dvou dnech ale starší jedinci začali tuto preferenci zapomínat. Mladší jedinci ji zapomínali později a méně rapidně (Countryman & Gold, 2007).

9.2 Výskyt sociálního přenosu potravních preferencí

Sociální přenos potravních preferencí v rané fázi života byl popsán u ptáků, u hrabavých (Allen & Clarke, 2005; Clarke, 2010; Moffatt & Hogan, 1992) a pěvců (Truskanov & Lotem, 2015), a u savců, hlavně u hlodavců (Countryman & Gold, 2007; McFadyen-Ketchum & Porter, 1989; Peacock & Jenkins, 1988) a primátů (Rapaport, 1999; Roush & Snowdon, 2001; Voelkl, et al., 2006), ale také u letounů (Ganesh et al., 2016) a šelem (Thornton, 2008).

9.3 Formy sociálního přenosu potravních preferencí

Existuje několik způsobů předání potravních preferencí sociálním přenosem. Základní dělení je na aktivní a pasivní přenos. Při pasivním sociálním přenosu se uplatňuje sociální učení. Mládě zkušeného jedince pouze sleduje, například mláděta kočkodana obecného (*Chlorocebus aethiops*) sledovala matku a pak si vybírala barevné varianty potravy jako ona (van de Waal et al., 2013), případně je mláděti dovolováno brát si od demonstrátora potravu nebo ho olizovat či očichávat. Toto chování se vyskytuje u myši bodlinaté (*Acomys cahirinus*), mláděta očichávala matčina ústa, získávala tím informace o nové potravě (McFadyen-Ketchum & Porter, 1989).

Při aktivním přenosu se uplatňuje vyučování (Hoppitt et al., 2008). Zkušený jedinec mládě krmí nebo může vydávat tzv. food calls. Tyto zvuky vydávají matky hrabavých ptáků (Galliformes) (Allen & Clarke, 2005; Clarke, 2010; Moffatt & Hogan, 1992) či matky a helpři u kosmanovitých primátů (Callitrichidae) (Roush & Snowdon, 2001). Existuje několik typů food calls, některé označují kvalitní, preferovanější potravu, jiné značí potravu ne tak kvalitní, a proto méně preferovanou (Moffatt & Hogan, 1992). Reakce na tyto zvuky je např. u bělokura běloocasého (*Lagopus leucurus*) taková, že se kuřata okamžitě rozběhnou k matce a začnou jíst potravu, kterou právě požívá (Allen & Clarke, 2005; Clarke, 2010). Mláděta mají vrozenou tendenci reagovat na zvuky označující výživnější potravu, lze ji ale modifikovat zkušeností. Když se kuřatům kura domácího (*Gallus gallus*) pouštěly food calls označující kvalitní a nekvalitní potravu obráceně, trvalo jim dva dny, než se naučila správně reagovat (Moffatt & Hogan, 1992).

9.4 Demonstrátoři

Demonstrátoři jsou ti zkušení jedinci, kteří interagují s mláděty. Bývají jimi nejčastěji rodiče, ale také ostatní členové skupiny, tzv. helpři. Mohlo by se zdát, že na mláděta budou mít starší jedinci větší vliv než ti mladí, Galef & Whiskin (2004) ale zjistili, že věk demonstrátorů u potkaních mláděat nehraje žádnou roli.

Jak už bylo řečeno v předchozích kapitolách, matka má na potravní preference svých mláďat velký vliv. Podněty zprostředkovává během březosti i při laktaci, své potomky také velmi ovlivňuje skrze sociální přenos. Může být pasivním mediátorem i aktivně předávat potravní preference. U myši bodlinatých (*Acomys cahirinus*) byl pozorován pasivní přenos potravních preferencí tak, že mláďata očichávala a olizovala matčina ústa (McFadyen-Ketchum & Porter, 1989). Matka u kaloňů krátkonosých (*Cynopterus sphinx*) ovlivňuje to, jak rychle se naučí jíst novou potravu. V tomto případě šlo o překonání neofobie. Mláďata trénovaná bez matky se tuto potravu nakonec naučila jíst taky, ale trvalo jim to déle (Ganesh et al., 2016).

Vliv na potravní preference má i otec. Tento vliv byl sledován u myši čtyřpruhé (*Rhabdomys pumilio*). Byli odchyceni jedinci z dvou různých oblastí, v každé z nich mají myši jiný způsob života. Mláďata byla rozdělena do několika skupin podle oblasti, ze které pocházela, a podle toho, jestli byl jeden z rodičů na chvíli odebrán a vystaven nové potravě (vejci). Testovaly se reakce odstavených mláďat na vejce. Matčín vliv byl velký u obou populací. Pokud měla s vejcem zkušenost, její potomci na něj reagovaly výrazněji a začali ho konzumovat po kratší době než mláďata z kontrolních skupin, ve kterých rodiče s vejcem neměli zkušenost. Otec měl signifikantně větší vliv u mláďat z populace žijící v pouštních oblastech, kdy se samci běžně o mláďata starají. U populace z travnatých oblastí, kde tyto myši žijí soliterně a samci se o mláďata starají pouze v zajetí, měl vliv menší (Rymer et al. 2008).

Potravní přenos ovlivňují i tzv. helpři. Často se jedná o starší sourozence vychovávaných mláďat, ale v některých situacích mohou být helpery i nepřibuzní jedinci (Skutch, 1961). Skupiny surikat (*Suricata suricatta*) jsou tvořeny dominantním párem, mláďaty mladšími tří měsíců a zbytek skupiny tvoří právě helpři. Je u nich variabilní věk i pohlaví. Pomáhají při výchově mláďat, která aktivně vyučují lovit kořist (Thornton & Mcauliffe, 2006). Ovlivňují potravní preference mláďat ještě například u lvičků (*Leontopithecus rosalia*) (Rapaport, 1999).

9.5 Efekt sociálního přenosu potravních preferencí

Sociální přenos má vliv na preferenci barevného typu potravy u kočkodanů obecných (*Chlorocebus aethiops*). Když samice odmítaly jíst jednu barevnou variantu kukuřice, jejich mláďata tuto variantu také nekonzumovala a preferovala variantu druhou. A to přesto, že obě barevné varianty chutnaly stejně. Tato preference zůstávala i po dalších šesti měsících (van de Waal et al., 2013).

Sociální přenos ale hlavně souvisí s příjmem nové potravy. Mláďata bývají často neofóbní a přítomnost zkušených rodičů či helperů jim může pomoci strach z nové potravy překonat. Reakce na novou potravu se zkoumala u kosmanů bělovousých (*Callithrix jacchus*). Mláďata testovaná bez dospělců zkoumala novou potravu déle, ochutnala ji později a snědla jí menší množství než mláďata ze skupiny se zkušenými dospělými jedinci (Voelkl et al., 2006). Přítomnost helperů u surikat (*Suricata suricatta*) významně zvýšila pravděpodobnost, že mláďata budou jíst novou potravu (Thornton, 2008). Helpeři lvíčků (*Leontopithecus rosalia*) mláďata aktivně krmí hlavně novou potravou, přestože samotná mláďata žadoní stejně o potravu jim známou i neznámou. Dospělí lvíci se dělí o potravu i s jinými dospělci, zde ale novost potravy nehraje žádnou roli (Rapaport, 1999). Jiné chování dospělců lvíčků sledoval Price and Feishers (1993). Helpeři zde mláďata krmili novou potravou mnohem méně než známou. Rapaport (1999) udává několik vysvětlení. Jednak mají tito autoři jinou definici nové potravy, u Rapaporta je to ta potrava, se kterou neměl žádný jedinec skupiny zkušenost. U Price a Feishers s ní ale někteří dospělci zkušenost měli. Dalším rozdílem je věk mláďat. Rapaport testuje mláďata již odstavená, Price a Feishers mláďata mladší, která mají větší úspěšnost při žadonění o jakoukoliv potravu.

10 Závěr

Vliv rané zkušenosti na potravní preference se vyskytuje u mnoha druhů napříč různými taxony. Komplikací při uceleném pohledu na problematiku je nestejná metodika u experimentů a hlavně nesjednocené používání termínů. Celá řada autorů používá termín potravní imprinting i tam, kde se ho jiní autoři používat zdráhají. Lze se setkat i s termínem *primacy effect*, který označuje vliv první konzumované potravy. V některých případech autoři používají oba termíny zároveň, jinde jen jeden z nich a mnoho autorů mluví pouze o vlivu rané zkušenosti a konkrétněji už ho nenazývají. Další komplikací je odlišení vytvoření preference od odbourávání neofobie. To lze vyřešit jednoduše, vystavením jedince nové potravě někdy mimo senzitivní periodu ještě před testováním (Nolte & Provenza, 1992). Ne všichni autoři to tak ale dělají, jedinec si pak vybírá mezi známou a novou potravou a nelze přesně říct, zda jde o vytvoření potravní preference.

Vliv rané zkušenosti se většinou váže na senzitivní periodu, která je různě dlouhá u různých druhů a její načasování závisí na typu ontogeneze druhu. U prekociálních druhů bývá senzitivní perioda během prvních několika dnů života, u altriciálních bývá později. U některých druhů byl zjištěn i vliv embryonální zkušenosti, ty druhy pak mají buď jednu senzitivní periodu, která trvá od embryonálního vývoje do prvních několika dnů po porodu či vylíhnutí, nebo mohou mít senzitivní periody dvě, jednu během prenatalního a druhou během postnatalního vývoje. Imprintované podněty mohou být různé, v některých případech zvířata potravu konzumovala, v jiných případech s ní měla pouze vizuální, olfaktorický nebo taktilní kontakt. Savci mohou mít zkušenost skrze matčinu potravu během březosti nebo laktace. I tyto zkušenosti pak mohou zvýšit pozdější preferenci pro danou chuť nebo pach. Intenzita získané preference se v experimentech testuje různými způsoby a je složité ji srovnávat, určité se ale liší u různých druhů a souvisí i s intenzitou zkušenosti a s dobou uplynulou od jejího získání. Stejně složité je i srovnání perzistence preferencí u různých druhů, autoři totiž zvířata testují po různě dlouhých dobách, v některých případech pouze několik dnů od získání preference, v jiných případech po několika měsících i letech. Rozhodně ale preference u některých druhů přetrvávají déle než u jiných.

Vliv na potravní preference má i sociální přenos, ovlivňují ho rodiče a helpři. Například se zvýšila preference pro barevnou variantu potravy, kterou víc konzumovala matka (van de Waal et al., 2013). V naprosté většině experimentů ale spíš šlo o překonání neofobie, případně byla mláďata vyučována, jak lovit či jinak získávat potravu (Thornton, 2008).

Použitá literatura

- Allen, T., & Clarke, J. A. (2005). Social learning of food preferences by white-tailed ptarmigan chicks. *Animal Behaviour*, 70(2), 305-310.
- Apfelbach, R. (1973). Olfactory Sign Stimulus for Prey Selection in Polecats (*Putorius putorius* L.) 1. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 33(3-4), 270-273.
- Apfelbach, R. (1978). Sensitive Phase For Development of Olfactory Preference in Ferrets (*Mustela-Putorius F Furo* L.). *Zeitschrift Fur Saugetierkunde-International Journal Of Mammalian Biology*, 43(5), 289-295.
- Apfelbach, R. (1986). Imprinting on prey odours in ferrets (*Mustela putorius f. furo* L.) and its neural correlates. *Behavioural processes*, 12(4), 363-381.
- Arnold, S. J. (1978). Some effects of early experience on feeding responses in the common garter snake, *Thamnophis sirtalis*. *Animal Behaviour*, 26, 455-462.
- Avery, M. L. (1996). Food avoidance by adult house finches, *Carpodacus mexicanus*, affects seed preferences of offspring. *Animal Behaviour*, 51(6), 1279-1283.
- Beach, F. A., & Jaynes, J. (1954). Effects of early experience upon the behavior of animals. *Psychological Bulletin*, 51(3), 239.
- Becques, A., Larose, C., Gouat, P., & Serra, J. (2009). Effects of pre-and postnatal olfactogustatory experience on early preferences at birth and dietary selection at weaning in kittens. *Chemical Senses*, 35, 41-45
- Bernays, E. A., & Weiss, M. R. (1996). Induced food preferences in caterpillars: the need to identify mechanisms. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 78(1), 1-8.
- Bertin, A., Calandreau, L., Arnould, C., Nowak, R., Levy, F., Noirot, V., ... & Leterrier, C. (2010). In Ovo Olfactory Experience Influences Post-hatch Feeding Behaviour in Young Chickens. *Ethology*, 116(11), 1027-1037.
- Bilkó, Á., Altbäcker, V., & Hudson, R. (1994). Transmission of food preference in the rabbit: the means of information transfer. *Physiology & Behavior*, 56(5), 907-912.
- Bronson, G. (1966). Evidence of the lack of influence of early diet on adult food preferences in rats. *Journal of comparative and physiological psychology*, 62(1), 162.
- Burghardt, G. M. (1967). The primacy effect of the first feeding experience in the snapping turtle. *Psychonomic Science*, 7(11), 383-384.
- Burghardt, G. M. (1969). Effects of early experience on food preference in chicks. *Psychonomic Science*, 14(1), 7-8.
- Burghardt, G. M., & Hess, E. H. (1966). Food imprinting in the snapping turtle, *Chelydra serpentina*. *Science*, 151(3706), 108-109.
- Clarke, J. A. (2010). White-tailed ptarmigan food calls enhance chick diet choice: learning nutritional wisdom?. *Animal Behaviour*, 79(1), 25-30.
- Colombo, J. (1982). The critical period concept: research, methodology, and theoretical issues. *Psychological bulletin*, 91(2), 260.
- * Cook, M., Mineka, S., Wolkenstein, B., & Laitsch, K. (1985). Observational conditioning of snake fear in unrelated rhesus monkeys. *Journal of abnormal psychology*, 94(4), 591.

- Countryman, R. A., & Gold, P. E. (2007). Rapid forgetting of social transmission of food preferences in aged rats: relationship to hippocampal CREB activation. *Learning & memory*, 14(5), 350-358.
- Darmaillacq, A. S., Chichery, R., Poirier, R., & Dickel, L. (2004). Effect of early feeding experience on subsequent prey preference by cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Developmental psychobiology*, 45(4), 239-244.
- Darmaillacq, A. S., Chichery, R., Shashar, N., & Dickel, L. (2006). Early familiarization overrides innate prey preference in newly hatched *Sepia officinalis* cuttlefish. *Animal Behaviour*, 71(3), 511-514.
- Darmaillacq, A. S., Chichery, R., & Dickel, L. (2006). Food imprinting, new evidence from the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Biology letters*, 2(3), 345-347.
- Darmaillacq, A. S., Lesimple, C., & Dickel, L. (2008). Embryonic visual learning in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 76(1), 131-134.
- De Boer, G. (2004). Temporal and developmental aspects of diet-induced food preferences in larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *Entomologia experimentalis et applicata*, 113(3), 197-204.
- Distel, R. A., & Provenza, F. D. (1991). Experience early in life affects voluntary intake of blackbrush by goats. *Journal of Chemical Ecology*, 17(2), 431-450.
- Dobson, H. E., Ayasse, M., O'Neal, K. A., & Jacka, J. A. (2012). Is flower selection influenced by chemical imprinting to larval food provisions in the generalist bee *Osmia bicornis* (Megachilidae)? *Apidologie*, 43(6), 698-714.
- Doherty, S., & Cowie, R. J. (1994). The Effects of Early Feeding Experience on Long-term Seed Choice by Canaries (*Serinus canaria*). *Ethology*, 97(3), 177-189.
- Franks, N. R., & Richardson, T. (2006). Teaching in tandem-running ants. *Nature*, 439(7073), 153-153.
- Fuchs, J. L., & Burghardt, G. M. (1971). Effects of early feeding experience on the responses of garter snakes to food chemicals. *Learning and Motivation*, 2(3), 271-279.
- Galef, B. G. (1993). Functions of social learning about food: a causal analysis of effects of diet novelty on preference transmission. *Animal Behaviour*, 46(2), 257-265.
- 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(2), 213.
- * Galef, B. G. (1988). Imitation in animals: history, definition, and interpretation of data from the psychological laboratory. *Social learning: Psychological and biological perspectives*, 28.
- 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(4), 897-902.
- Ganesh, A., Mukilan, M., Marimuthu, G., & Rajan, K. E. (2016). A Novel Food Preference in the Greater Short-Nosed Fruit Bat, *Cynopterus sphinx*: Mother-Pup Interaction a Strategy for Learning. *Acta Chiropterologica*, 18(1), 193-198.

- Greenberg, R. (2003). The role of neophobia and neophilia in the development of innovative behaviour of birds.
- Guibé, M., Boal, J. G., & Dickel, L. (2010). Early exposure to odors changes later visual prey preferences in cuttlefish. *Developmental psychobiology*, 52(8), 833-837.
- Hai, P. V., Everts, H., Van Tien, D., Schonewille, J. T., & Hendriks, W. H. (2012). Feeding *Chromonaela odorata* during pregnancy to goat dams affects acceptance of this feedstuff by their offspring. *Applied Animal Behaviour Science*, 137(1), 30-35.
- Hai, P. V., Schonewille, J. T., Van Tien, D., Everts, H., & Hendriks, W. H. (2013). Improved acceptance of *Chromonaela odorata* by goat kids after weaning is triggered by in utero exposure but not consumption of milk. *Applied Animal Behaviour Science*, 146(1), 66-71.
- Hamper, B. A., Rohrbach, B., Kirk, C. A., Lusby, A., & Bartges, J. (2012). Effects of early experience on food acceptance in a colony of adult research cats: A preliminary study. *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research*, 7(1), 27-32.
- Hepper, P. G., & Wells, D. L. (2006). Perinatal olfactory learning in the domestic dog. *Chemical senses*, 31(3), 207-212.
- Hepper, P. G., Wells, D. L., Millsopp, S., Kraehenbuehl, K., Lyn, S. A., & Mauroux, O. (2012). Prenatal and early sucking influences on dietary preference in newborn, weaning, and young adult cats. *Chemical senses*, 37(8), 755-766.
- Hess, E. H. (1958). *Imprinting in animals*. publisher not identified.
- Hess, E. H. (1964). Imprinting in birds. *Science*, 146(3648), 1128-1139.
- Heyes, C. M. (1994). Social learning in animals: categories and mechanisms. *Biological Reviews*, 69(2), 207-231.
- Hoppitt, W. J., Brown, G. R., Kendal, R., Rendell, L., Thornton, A., Webster, M. M., & Laland, K. N. (2008). Lessons from animal teaching. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(9), 486-493.
- Immelmann, K. (1975). Ecological significance of imprinting and early learning. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15-37.
- Klopfer, P. H. (1961). Observational learning in birds: the establishment of behavioral modes. *Behaviour*, 17(1), 71-80.
- * Kuo, Z. Y. (1967). *The Dynamics of Behavior Development, An Epigenetic view*, Random house. New York.
- Lorenz, Konrad Z. "The companion in the bird's world." *The Auk* 54.3 (1937): 245-273.
- * Lorenz, K. (1935). Der kumpan in der umwelt des vogels. *Journal of Ornithology*, 83(3), 289-413.
- McFadyen-Ketchum, S. A., & Porter, R. H. (1989). Transmission of food preferences in spiny mice (*Acomys cahirinus*) via nose-mouth interaction between mothers and weanlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 59-62.
- Mennella, J. A., Jagnow, C. P., & Beauchamp, G. K. (2001). Prenatal and postnatal flavor learning by human infants. *Pediatrics*, 107(6), e88-e88.

- Moffatt, C. A., & Hogan, J. A. (1992). Ontogeny of chick responses to maternal food calls in the Burmese red junglefowl (*Gallus gallus spadiceus*). *Journal of Comparative Psychology*, *106*(1), 92.
- Moore, B. R. (2004). The evolution of learning. *Biological Reviews*, *79*(02), 301-335.
- Mugford, R. A. (1977). Feeding of Carnivores. *The chemical senses and nutrition*, 25.
- Nolte, D. L., & Provenza, F. D. (1992). Food preferences in lambs after exposure to flavors in solid foods. *Applied Animal Behaviour Science*, *32*(4), 337-347.
- Parker, S. T., & Gibson, K. R. (1994). *'Language' and Intelligence in Monkeys and Apes: Comparative Developmental Perspectives*. Cambridge University Press.
- Peacock, M. M., & Jenkins, S. H. (1988). Development of food preferences: social learning by Belding's ground squirrels *Spermophilus beldingi*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *22*(6), 393-399.
- Portela, E., Simões, N., Rosas, C., & Mascaró, M. (2014). Can preference for crabs in juvenile *Octopus maya* be modified through early experience with alternative prey?. *Behaviour*, *151*(11), 1597-1616.
- Previde, E. P., & Poli, M. D. (1996). Social learning in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *Journal of Comparative Psychology*, *110*(2), 203.
- Price, E. C., & Feistner, A. T. (1993). Food sharing in lion tamarins: tests of three hypotheses. *American Journal of Primatology*, *31*(3), 211-221.
- Punzo, F. (2002). Food imprinting and subsequent prey preference in the lynx spider, *Oxyopes salticus* (Araneae: Oxyopidae). *Behavioural processes*, *58*(3), 177-181.
- Rabinowitch, V. (1969). The role of experience in the development and retention of seed preferences in zebra finches. *Behaviour*, *33*(3), 222-235.
- Raihani, N. J., & Ridley, A. R. (2008). Experimental evidence for teaching in wild pied babblers. *Animal Behaviour*, *75*(1), 3-11.
- Rapaport, L. G. (1999). Provisioning of young in golden lion tamarins (*Callitrichidae*, *Leontopithecus rosalia*): a test of the information hypothesis. *Ethology*, *105*(7), 619-636.
- Roush, R. S., & Snowdon, C. T. (2001). Food transfer and development of feeding behavior and food-associated vocalizations in cotton-top tamarins. *Ethology*, *107*(5), 415-429.
- Rymer, T., Schradin, C., & Pillay, N. (2008). Social transmission of information about novel food in two populations of the African striped mouse, *Rhabdomys pumilio*. *Animal Behaviour*, *76*(4), 1297-1304.
- Schausberger, P., Walzer, A., Hoffmann, D., & Rahmani, H. (2010). Food imprinting revisited: early learning in foraging predatory mites. *Behaviour*, *147*(7), 883-897.
- Simitzis, P. E., Bizelis, J. A., Deligeorgis, S. G., & Feggeros, K. (2008). Effect of early dietary experiences on the development of feeding preferences in semi-intensive sheep farming systems—a brief note. *Applied Animal Behaviour Science*, *111*(3), 391-395.
- Simitzis, P. E., Deligeorgis, S. G., Bizelis, J. A., & Fegeros, K. (2008). Feeding preferences in lambs influenced by prenatal flavour exposure. *Physiology & Behavior*, *93*(3), 529-536.
- Skutch, A. F. (1961). Helpers among birds. *The Condor*, *63*(3), 198-226.

- Sneddon, H., Hadden, R., & Hepper, P. G. (1998). Chemosensory learning in the chicken embryo. *Physiology & Behavior*, 64(2), 133-139.
- Spanò, S., Csermely, D., & Mainardi, D. (1986). Early food experience and later preferences in young red-legged partridges. *Italian Journal of Zoology*, 53(4), 365-367.
- * Spence, K. W. (1937). Experimental studies of learning and the higher mental processes in infra-human primates. *Psychological Bulletin*, 34(10), 806.
- Squibb, R. C., Provenza, F. D., & Balph, D. F. (1990). Effect of age of exposure on consumption of a shrub by sheep. *Journal of animal science*, 68(4), 987-997.
- Stasiak, M. (2001). The effect of early specific feeding on food conditioning in cats. *Developmental psychobiology*, 39(3), 207-215.
- Stasiak, M. (2002). The development of food preferences in cats: the new direction. *Nutritional neuroscience*, 5(4), 221-228.
- Thornton, A. (2008). Social learning about novel foods in young meerkats. *Animal Behaviour*, 76(4), 1411-1421.
- Thornton, A., & McAuliffe, K. (2006). Teaching in wild meerkats. *Science*, 313(5784), 227-229.
- Ting, A., Ma, X., & Hanson, F. E. (2002). Induction of feeding preference in larvae of the patch butterfly, *Chlosyne lacinia*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 48(suppl 1), 281-295.
- Tomasello, M. (1994). 10 Cultural transmission in the tool use and communicatory signaling of chimpanzees?. *'Language' and Intelligence in Monkeys and Apes: Comparative Developmental Perspectives*, 274.
- Truskanov, N., & Lotem, A. (2015). The importance of active search for effective social learning: an experimental test in young passerines. *Animal Behaviour*, 108, 165-173.
- van de Waal, E., Borgeaud, C., & Whiten, A. (2013). Potent social learning and conformity shape a wild primate's foraging decisions. *Science*, 340(6131), 483-485.
- Vargas, A., & Anderson, S. H. (1996). Effects of diet on captive black-footed ferret (*Mustela nigripes*) food preference. *Zoo Biology*, 15(2), 105-113.
- Voelkl, B., Schrauf, C., & Huber, L. (2006). Social contact influences the response of infant marmosets towards novel food. *Animal Behaviour*, 72(2), 365-372

Přejaté citace jsou značeny hvězdičkou.