

Česká zemědělská univerzita v Praze
Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů
Katedra etologie a zájmových chovů



**Fakulta agrobiologie,
potravinových a přírodních zdrojů**

Kognitivní schopnosti psa v rané fázi ontogeneze

Bakalářská práce

Adéla Novotná

Chov zájmových zvířat-Kynologie

Ing. Milena Santariová, Ph.D.

© 2024 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Kognitivní schopnosti psa v rané fázi ontogeneze" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušila autorská práva třetích osob.

V Praze dne 28.04.2024

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Mileně Santariové, Ph.D. za odborný dohled nad tvorbou mé bakalářské práce a dále bych chtěla poděkovat své rodině a příteli za podporu během celého studia.

Kognitivní schopnosti psa v rané fázi ontogeneze

Souhrn

Tato bakalářská práce zpracovává dosavadní poznatky týkající se specifík vývoje kognitivních schopností psa domácího v průběhu raných fází ontogeneze. Těmito fázemi jsou myšlena období od narození do dovršení pohlavní dospělosti a bývají označovány jako období neonatální, tranzitivní, socializační a juvenilní. Kognitivní schopnosti je poněkud složité uceleně charakterizovat. Nejčastěji bývají označovány jako funkce poznávací, mezi které patří učení, paměť, pozornost či schopnost komunikace.

Je prokázáno, že určité kognitivní schopnosti jsou pozorovatelné již u vyvíjejícího se plodu v těle matky, nicméně štěně se rodí s výrazně nezralou nervovou soustavou a k intenzivnímu rozvoji kognitivních schopností dochází až v průběhu prvních týdnů až měsíců života. Postnatální vývoj je rozdělen do několika period, z nichž některé jsou označovány jako takzvané senzitivní periody. Mezi ně patří zejména období primární a sekundární socializace. V průběhu těchto období dochází k nejvýrazněji pozorovatelným změnám na úrovni kognice. Štěně v tomto období ochotně interaguje s ostatními jedinci jak vlastního druhu, tak i jiného druhu, člověka nevyjímaje. Učí se sociálním dovednostem a také se adaptovat se na různé životní situace. Expozice podnětů z vnějšího prostředí značně ovlivňuje rozvoj kognitivních schopností štěněte. Z tohoto důvodu je nezbytné, aby jim bylo štěně zejména v senzitivních periodách, co nejvíce vystavováno. Vzhledem k tomu, že mozek štěněte je ve fázi rychlého vývoje, jeho schopnosti zpracovávat a ukládat informace, učit se a komunikovat se velmi rychle vyvíjejí a nabývají na kvalitě i kvantitě.

Ke specifickým kognitivním schopnostem psů patří genetická predispozice k sociálně kognitivním dovednostem. Tato genetická predispozice je zřejmě výsledkem procesu domestikace a evoluce, během kterého byli psi vybíráni pro určité vlastnosti, díky kterým se stali vhodnými společníky lidí. Během společného života s lidmi si psi vyvinuli specifické schopnosti porozumět lidským komunikačním signálům.

Ve velké míře jsou kognitivní schopnosti psa odrazem postupně nabytých zkušeností, které získává v průběhu svého vývoje. Schopnosti pamatovat si a učit se, či komunikovat, představují pro jedince biologickou výbavu, která mu umožňuje lépe a rychleji se přizpůsobit prostředí, ve kterém žije a které přináší neustálé změny, na které je třeba reagovat.

Klíčová slova: Ontogeneze, pes, kognice, perioda, socializace

Cognitive abilities of a dog in the early periods of ontogenesis

Summary

This bachelor's thesis elaborates the current findings regarding the specifics of the development of the domestic dog's cognitive abilities during the early stages of ontogenesis. These phases mean the period from birth to the completion of sexual maturity and are referred to as the neonatal, transitive, socialization and juvenile periods. Cognitive abilities are somewhat difficult to comprehensively characterize. They are most often referred to as cognitive functions, which include learning, memory, attention and communication skills.

It is proven that certain cognitive abilities are already observable in the developing fetus in the mother's body, however, the puppy is born with a significantly immature nervous system and the intensive development of cognitive abilities occurs only during the first weeks to months of life. Postnatal development is divided into several periods, some of them are referred to as so-called sensitive periods. These include, in particular, the period of primary and secondary socialization. During these periods, the most markedly observable changes occur at the level of cognition. During this period, the puppy willingly interacts with other individuals of both its own species and other species, including humans. They learn social skills and also adapt to different life situations. Exposure to stimuli from the external environment greatly affects the development of the puppy's cognitive abilities. For this reason, it is essential that the puppy is exposed to them as much as possible, especially in sensitive periods. Since the puppy's brain is in a stage of rapid development, his abilities to process and store information, learn and communicate develop very quickly and increase in quality and quantity.

The specifics of dogs' cognitive abilities include a genetic predisposition to social cognitive skills. This genetic predisposition is apparently the result of a process of domestication and evolution during which dogs were selected for certain characteristics that made them suitable companions for humans. During their life together with humans, dogs have developed specific abilities to understand human communication signals.

To a large extent, a dog's cognitive abilities are a reflection of the gradually acquired experiences it acquires during its development. The ability to remember and learn or communicate is a biological equipment for an individual that allows it to adapt better and faster to the habitat where it lives and which brings constant changes it must react to.

Keywords: Ontogeny, dog, cognition, period, socialization

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Cíl práce.....	9
3	Kognitivní vlastnosti psa v rámci ontogeneze	10
3.1	Paměť	12
3.1.1	Typy paměti	13
3.2	Učení.....	14
3.2.1	Asociativní učení	14
3.2.1.1	Klasické podmiňování.....	14
3.2.1.2	Operantní podmiňování.....	15
3.2.2	Neasociativní učení.....	15
3.2.2.1	Habituační	16
3.2.2.2	Dishabituační.....	16
3.2.2.3	Senzitizační.....	17
3.2.3	Sociální učení	17
3.2.3.1	Imprinting.....	18
3.2.3.2	Imitace.....	18
3.2.3.3	Sociální facilitace	19
3.2.3.4	Sociální odkazování	19
3.3	Hra.....	20
3.4	Komunikace	20
3.4.1.1	Vizuální komunikace.....	21
3.4.1.2	Olfaktorická komunikace.....	21
3.4.1.3	Akustická komunikace.....	22
3.4.1.4	Taktilní komunikace	22
4	Kognitivní vývoj v průběhu neonatální periody	22
4.1	Reflexy novorozených štěňat	24
4.2	Motorická aktivita	24
4.3	Senzorická percepce v průběhu neonatální kapitoly.....	25
4.4	Schopnost neonatálního učení.....	25
5	Přechodná perioda	26
5.1	Senzorická percepce v průběhu přechodné periody	26
5.2	Rozvoj sociálního učení.....	27
5.3	Motorická aktivita	28
6	Vývoj kognitivních vlastností v období socializace	28

6.1 Primární socializace	30
6.1.1 Rozvoj herního chování.....	30
6.2 Sekundární socializace	30
6.2.1 Vývoj interspecifické komunikace mezi štěnětem a člověkem	31
7 Juvenilní perioda.....	32
8 Dospělost.....	33
9 Závěr	35
10 Literatura.....	36

1 Úvod

Kognitivní schopnosti zahrnují širokou škálu procesů, které umožňují živočichům poznávat, porozumět a interagovat se svým prostředím. Mezi tyto procesy se řadí učení, paměť a poznávání (Baltes 1987; Pearce 2008). Učení umožňuje formovat psí chování v závislosti na určité zkušenosti (Lindsay 2000). Jedná se o procesy, jejichž prostřednictvím zvíře získává, uchovává a později využívá informace. Pes má již od narození určité množství vrozených schopností, které jsou v průběhu života rozvíjeny procesem učení (Galef 2006). Kognitivní schopnosti psům umožňují adaptovat se na změny ve svém prostředí, vyhledávat potravu, vyhýbat se nebezpečí a komunikovat s ostatními jedinci (Hanggi & Ingersoll 2008). Kombinace genetické predispozice, domestikace a interakce s lidmi v průběhu ontogeneze jsou klíčové faktory, které přispívají k vysoké sociální kognici domácích psů (Coppinger & Coppinger 2002). Právě během domestikace si pes vyvinul komunikační schopnosti s lidmi, které mu pomáhají v řešení různě obtížných úkolů (McConnell & Baylis 1985). Komunikace probíhá mezi jedinci jiných druhů, jako je komunikace mezi psem a člověkem a mezi příslušníky stejného druhu (Elgier et al. 2009).

Psi jsou jedním z nejbližších společníků lidí a jejich chování je předmětem dlouhodobého zájmu vědců. Jedním z hlavních aspektů studia psího chování je porozumění jejich kognitivním schopnostem, zejména v raných fázích jejich života (Bray et al. 2021). Ontogeneze zahrnuje celkový proces vývoje jedince od narození až po smrt. Během tohoto procesu dochází k postupnému fyzickému, behaviorálnímu a kognitivnímu vývoji jedince (Scott & Fuller 1965). V rané ontogenezi psa se silně formují kognitivní vlastnosti, které mají značný vliv na budoucí chování a adaptaci psa k jeho prostředí (Richards et al. 1999).

2 Cíl práce

Cílem práce je rešeršní formou zpracovat dosavadní poznatky týkající se specifík vývoje kognitivních schopností psa domácího v průběhu raných fází ontogeneze.

3 Kognitivní vlastnosti psa v rámci ontogeneze

Ontogeneze zahrnuje postupný vývoj jedince, který začíná narozením a končí smrtí. Raná ontogeneze je brána jako nejdůležitější fáze života, co se týče formování povahových vlastností a chování psa domácího a je rozhodující pro chování dospělých psů. Dochází k důležitým změnám chování, na které má vliv vnější prostředí (Richards et al. 1999). Kognitivní funkce můžeme nazvat také jako funkce poznávací, které jsou řazeny mezi základní mechanismy učení. To psům umožňuje rozpoznávat svět okolo a správně reagovat na přicházející podněty (Švingalová 2005; Klucká & Volfová 2009). Kognice je typicky spojena se všemi procesy, které se podílejí na získávání, ukládání a používání informací z prostředí (Shettleworth 2013). Zahrnuje také mentální procesy, jako je vnímání, učení a paměť. Učení a paměť jsou základní procesy nezbytné pro získávání dovedností. Umožňují jedinci využívat dovednosti v nových situacích prostřednictvím logického uvažování. Tyto základní kognitivní vlastnosti se v průběhu života silně mění. Rychle narůstají ve štěněčím období a ustálí se v době dospělosti (Baltes 1987; Pearce 2008).

Psi vykazují velkou vnitrodruhovou fenotypovou rozmanitost. Právě proto slouží jako ideální srovnávací model pro zkoumání toho, jak se kognitivní vlastnosti související s věkem mění v průběhu života (Watowich et al. 2020). Psi jsou od narození ovlivňováni různými sensorickými podněty (zvuky, pachy, doteky). Během ontogeneze se jejich schopnost vnímat a reagovat na tyto podněty postupně vyvíjí. Ovlivnění sensorickými podněty je důležitým prvkem ve vývoji psiho chování. Poskytování různých pozitivních sensorických podnětů během ontogeneze může pomoci posílit sensorické schopnosti štěněte. S přibývajícím věkem se štěněti dostává větší množství sensorických podnětů ke zpracování a dochází také ke zrání a zlepšení kognitivních funkcí (Campbell & Campbell 1962). Prostorové kognitivní schopnosti, inhibiční kontrola a schopnost koncentrace je s přibývajícím věkem lepší (Lazarowski et al. 2020). Prostorová kognice zahrnuje schopnost vnímat, porozumět a orientovat se v prostoru (Doré et al. 1996). Inhibiční kontrola znamená schopnost potlačit nežádoucí chování, jako například skákání na lidi nebo štěkání na ostatní psy. Místo toho jsou psi schopni poslouchat pokyny svého majitele a reagovat na ně (Diamond 2013).

První postnatální týdny u štěňat jsou zásadní pro další utváření chování. U pracovních psů mohou mít rané zkušenosti silný dopad na jejich budoucí pracovní schopnosti (Foyer et al. 2014). Správná raná socializace u pracovních psů zvyšuje žádoucí a snižuje nežádoucí chování v jejich budoucím výcviku (Pfaffenberger & Scott 1959). Mírné dávky stresu v raném věku mohou mít dlouhodobé dopady na chování a fyziologii psa v pozdějším životě. Ze štěňat, která zažila mírně stresující zkušenosti v rané ontogenezi, vyrostou dospělí jedinci, kteří budou lépe odolávat fyzickému stresu. Mimo jiné mohou být méně nachylní k emočním poruchám a lépe se přizpůsobí novým situacím (Fox & Stelzner 1966). Avšak rané zkušenosti mohou ovlivnit učení i negativně. Příliš mnoho stresu může způsobit špatné návyky spojené fyzickými nebo psychickými nedostatky (Denenberg 1964).

Rané zkušenosti mohou ovlivnit kognitivní schopnosti jedinců (Lindsay 2000). Rané učení je klíčovým procesem pro vývoj percepčních a motorických dovedností a může být základem pro rozvoj percepčních dovedností, jako je schopnost vnímat různé podněty ve svém prostředí (Hebb 1949). Jedinec získává podněty z vnějšího okolí a tím se učí, jak správně reagovat na nastalou situaci (Faria & Júnior 2017). Ke každé změně chování dochází v reakci na vnitřní

nebo vnější podnět. Vnitřní podněty vznikají v těle (například bolest nebo hlad), kdežto vnější podněty přicházejí z vnějšího prostředí (například zvuky a kontakt) (Rediers 2020). Určitý typ chování je omezen smyslovými a lokomotorickými schopnostmi jedince. Když psi získávají nové schopnosti a dovednosti prostřednictvím učení, může to vést k nástupu nových typů chování. Takové nové chování může být pro psa přínosné, protože mu umožňuje lépe se přizpůsobovat různým situacím (Scott 1958).

Domácí psi mají dobrou schopnost sociální kognice. Jsou geneticky predisponováni mít sociálně kognitivní dovednosti. Dále mohli být pro takové schopnosti vybráni během domestikace. A v poslední řadě tyto schopnosti získali během ontogeneze neustálou interakcí s lidmi, kteří jim pomáhali rozvinout důležité dovednosti, což spadá do oblasti sociální kognice. Tato schopnost je výsledkem dlouhého společného života s lidmi a procesu domestikace. Avšak mohli ztratit dovednosti, které se týkají porozumění svému fyzickému prostředí – fyzické poznání. Také během evoluce se chování psů změnilo tak, že byli úspěšní v lidském sociálním prostředí (Coppinger & Coppinger 2002). Pes se díky domestikaci přizpůsobil lidskému prostředí a pravděpodobně si osvojil další dovednosti v učení a výcviku, které přispívají k dalšímu úspěchu při budování vztahů s lidmi (Serpell 2017).

Během procesu domestikace se psi odlišili od svých divokých předků, vlků, v mnoha ohledech, včetně jejich ochoty přijmout lidskou společnost (Coppinger & Coppinger, 2002). Z hlediska sociální kognice jsou psi zvláště citliví na lidské komunikační podněty (Kaminski & Marshall-Pescini 2014). Je pravděpodobné, že selekční tlaky během domestikace ovlivnily schopnost psů komunikovat s lidmi. Psi komunikační schopnosti lze také zlepšit správnou socializací (Hare et al. 2002; Udell et al. 2010). Komunikace má mnoho různých funkcí, jako je rozpoznávání lidských gest, varování, upevňování sociálních vazeb, omezování agresivního chování a tak dále. Pes je dobře uzpůsoben ke komunikaci s lidmi pomocí neverbálních signálů (jako jsou pohyby těla a obličej), ale i pomocí zvuků a lidské specifické řeči. (Rediers 2020). Psi jsou také schopni vyřešit různé problémy, které jsou závislé na jejich společném vztahu s majitelem. To naznačuje, že psi chovaní v bytě častěji žádají své majitele o pomoc při řešení problému než psi žijící venku (Miklósi et al. 2004). Navzdory výbornému psímu čichu, psi častěji používají lidská komunikační gesta k nalezení potravy více než samotné čichové schopnosti (Szetei et al. 2003). Ontogenetické faktory, jako je každodenní život s lidmi, hrají důležitou roli ve schopnosti samostatného učení. Nedostává se jim dost příležitostí k individuálnímu řešení problémů. To naznačuje, že psi, kteří žijí sami nezávisle bez lidí, by si mohli vést lépe v řešení konkrétních úkolů. (Müller et al. 2016; Udell et al. 2010).

Štěňata se učí a získávají informace v několika obdobích, které se dělí na neonatální období (od narození do 13 dnů), přechodné období (od 14. dne do 20.–22. dne), období socializace (od 21. dne do 12. týdne), období juvenilní, dospělost a stáří (Alberghina et al. 2021). Některá tato období zahrnují dobu, kdy je neurální organizace dostatečně rozvinutá, aby umožnila percepční interakci, adaptaci na prostředí a navázání primárních sociálních vztahů. Během těchto period si štěně vytvoří trvalá emocionální a kognitivní schémata sociálního a fyzického prostředí. Naučí se totiž více dovedností než ve zbývajícím průběhu svého života (Scott & Fuller 1965; Fox 1971). V určitých obdobích postnatálního vývoje je štěně zvláště citlivé na změny, které následně ovlivňují vzorce chování (Fox 1966). Socializační perioda je klíčová pro učení a formování sociálních dovedností. V této době jsou vhodné stimulační kontakty a zkušenosti. Stimulační kontakty a zkušenosti v době socializace by měly zahrnovat pozitivní a bezpečné

interakce. To může mít pozitivní dopad na chování štěněte v dospělosti. Socializační perioda se označuje za primární citlivé období ve vývoji psa. Během tohoto období jsou štěňata velmi otevřená k učení a mají vysokou schopnost adaptace na nové podněty (Serpell & Jagoe 1995). Během této doby se také vyvíjejí vzorce sociálního, dominantního, submisivního a agonistického chování (Pal 2003).

Vývojová omezení štěňat v různých periodách ovlivní jejich schopnost soustředit se na trénink v sociálních kognitivních úkolech. Udržet pozornost štěněte může být obtížnější, než udržet pozornost dospělého psa (Scott & Fuller 1965). Citlivá období během ontogeneze zahrnují nevratné procesy, které se odrážejí v růstu a chování (Scott 1962).

3.1 Paměť

Paměť je nepřetržitý proces, který probíhá během celého života a slouží k získávání, zpracování, kódování a ukládání informací do vnitřního systému jedince (Kandel et al. 2013). Celý proces paměti lze rozdělit na tři části, kterými jsou vštěpování, uchování a zpracování informací (Melton 1963). Všechny tyto procesy jsou ovlivněny předchozími zkušenostmi, věkem a emočními prožitky, protože tyto faktory mohou ovlivnit, jak jsou informace vnímány, zpracovány a uchovány v paměti (Davidson et al. 2006). Každou zkušeností v životě si pes vytváří paměťovou stopu. Paměťové stopy mohou být oslabeny, pokud se vzpomínky neopakují, což vede k postupnému ztrátě informací. Na druhou stranu se paměťové stopy mohou upevňovat opakovaným vystavováním podnětům, což vede k lepší retenci informací a posílení paměti. (Nadel & Moscovitch 1997). Tvorba paměti se skládá ze dvou fází. A to z rané fáze nezávislé na syntéze proteinů – krátkodobá paměť a z fáze závislé na syntéze proteinů – dlouhodobá paměť (Knowlton et al. 1996; Hernandez & Abel 2008; Santini et al. 2014).

Učení a paměť jsou zprostředkovány změnami v intenzitě synapsí. Nervová aktivita během učení vede k dlouhodobým změnám synaptické síly, což umožňuje ukládat vzpomínky a později si je vybavovat (Martin et al. 2000). Učení na buněčné a molekulární úrovni je definováno jako buněčné a receptorové změny, které jsou výsledkem stimulace neuronů a tvorby nových proteinů. Tyto nové proteiny pak mění způsob, jakým buňka při další stimulaci reaguje. Neurochemický trakt a interakce s jinými buňkami rozhodují o stanovení odpovědi (Overall 2011). Učení u štěňat na buněčné a molekulární úrovni se odehrává v různých oblastech nervového systému.

správné fungování paměti vyžaduje aktivaci a spolupráci několika různých oblastí mozku. Mozek se skládá z mnoha specializovaných oblastí, které mají různé úkoly a funkce (Squire & Dede 2015). Hippocampus a corpus striatum jsou sídlem paměti a místem spojování podnětu s odpovědí (Mattfeld & Stark 2015). Hippocampus, část mozku zodpovědná za učení a paměť, prochází významným anatomickým vývojem během nejranějších fází života. Vývoj hippocampu začíná již během embryonálního období a pokračuje během raného období života (Mulally & Maguire 2014). To bývá základem pro vznik hippocampálních paměťových funkcí, jako je například prostorová kognice v brzkém období věku (Langston et al. 2010; Wills et al. 2010). Pamatování je komplexní proces, který zahrnuje interakci mezi hippocampem a předním hřebenem striatu. Pokud se podnět podobá již zapamatované situaci, dochází k procesu, který se podobá asociativnímu učení. Hippocampus hraje důležitou roli v tomto procesu. Když se nový podnět shoduje s již existujícími paměťovými stopami, hippocampus pomáhá vytvořit asociace mezi těmito různými podněty. Tento proces zahrnuje rozpoznávání podobnosti mezi novými a starými informacemi a následné spojování těchto informací dohromady. Hippocampus umožňuje upevnění těchto asociací v paměti, což vede k lepšímu uchování a využití těchto informací v budoucnosti (Mattfeld & Stark 2015). Některé vzpomínky, které se vytvoří v raném věku, navzdory rychlému zapomenutí, přetrvávají v hippocampu až do

dospělosti. Tyto vzpomínky mohou být oživeny přímou stimulací hippocampálních engramů (Guskjolen et al. 2018).

Amygdala je stejně jako hippocampus, hluboce uložena ve spánkovém laloku. Aktivuje se při formování pozitivních vlastností a spojuje informace z vnějšího prostředí s emocemi jedince (Kelly & Stefanacci 2009). Kromě toho se amygdala aktivuje i při pocitech agrese, strachu a v rámci sexuálního chování (Lindsay 2000). V místě laterální amygdaly se vytvářejí vzpomínky na podmíněný (naučený) strach (Davis 1997; Schafe 2001). Podmíněný strach je forma asociativního učení, ve kterém se zvíře učí spojovat podnět s nebezpečím. Umožňuje tedy zvířatům předvídat a vyhýbat se nebezpečným situacím (LeDoux 1994). Perineuronální sítě způsobují, že strach je obtížné vymazat (Gogolla et al. 2009). Tento systém není přítomen při narození (Overall 2011). Zatímco různé druhy odměn u štěňat mohou aktivovat různé oblasti mozku, včetně částí kůry, černé substance a limbického systému. Tyto oblasti jsou zapojeny do procesů zpracování odměn a emocí (Davis 1997; Schafe 2001). Požadované chování se posílí, pokud je pokaždé odměněno. Na buněčné úrovni zajišťuje opakované posilování lepší a efektivnější spojení mezi neurony (Carter et al. 2002; Wittenberg & Tsien 2002).

3.1.1 Typy paměti

Existují odlišné paměťové systémy odpovědné za dlouhodobé a krátkodobé ukládání. Patří sem senzorická, krátkodobá, dlouhodobá (Craik & Lockhart 1972) a pracovní paměť (Baddeley & Hitch 1974). Všechny informace jsou nejdříve ukládány do krátkodobé paměti, která zahrnuje paměť pracovní a operační. Opakováním a trénováním lze krátkodobou paměť přeměnit v dlouhodobou sekundární paměť (Craik & Lockhart 1972), která může trvat od několika hodin až po mnoho let, v závislosti na konkrétní situaci (Cowan 2008). Krátkodobá paměť slouží jako dočasné úložiště a vyjadřuje velmi krátký okamžik, kterého je zapotřebí ke kódování vstupní informace. Jedinec je schopen naučit se během určité doby pouze dané množství informací (Samuel 2002). Jsou zde ukládány informace, které jsou aktivně vnímané a sensoricky zpracovávány za účasti ostatních center mozku (Atkinson & Shiffrin 1968).

Smyslovou paměť si lze představit jako jakési pokračování skutečné události (Crowder & Surprenant 2000). Jde o paměť smyslových vjemů na krátkou dobu neboli na jejich moment zpracování. Sluchové podněty vedou k sluchovým smyslovým vzpomínkám, hmatové podněty vytvářejí hmatové smyslové vzpomínky a tak dále (Nairne & Neath 2012).

Pracovní paměť je typ paměti, která psům slouží pro krátkodobé uchovávání informací potřebných pro okamžité úkoly. Jedná se o dočasnou schopnost, která umožňuje zpracovávat a používat informace k dosažení určitého cíle. Pracovní paměť je klíčová při výcviku. Umožňuje psům rychle reagovat na nové situace. Trénink, který se zaměřuje na rozvoj pracovní paměti, může posílit kognitivní schopnosti psa (Olsen 2018). Pracovní paměť je rozdělena na několik subsystémů, které spolu úzce spolupracují. Pracovní paměť se dělí na fonologickou smyčku a optickoprostorový náčrtník. Fonologická smyčka se týká verbálních informací a je zodpovědná za udržování slov nebo zvuků v krátkodobé paměti. Opticko-prostorový náčrtník se zabývá vizuálními a prostorovými informacemi. Pomáhá udržovat a manipulovat s vizuálními obrazy a informacemi o prostoru. (Baddeley 2000). Nadřazenou jednotku tvoří centrální exekutiva, která řídí aktivity ostatních subsystémů. Je zodpovědná za udržování pozornosti a řešení problémů (Baddeley & Hitch 1974). Později byl k těmto subsystémům přiřazen epizodický buffer, který slouží k dočasnému ukládání integrovaných informací z různých zdrojů paměti, což umožňuje spojení mezi různými typy informací. Všechny tyto jednotky spolu navzájem spolupracují (Baddeley 2000).

Dlouhodobá paměť slouží jako obrovské úložiště znalostí z předchozích událostí (Cowan 2008). Dělí se na explicitní (deklarativní) a implicitní (nedeklarativní) paměť (Lynch 2004). Explicitní paměť zahrnuje schopnost pamatovat si a získávat informace o událostech, faktech a místech. Umožňuje jedincům vědomě přistupovat k informacím, na rozdíl od implicitní paměti,

kteřá ovlivňuje nevědomé chování a automatické procesy. Do implicitní paměti patří učení dovedností či klasické podmiňování (Graf & Schacter 1985; Buckner et al. 1995). Čím starší je štěně, tím je funkce dlouhodobé paměti lepší (Campbell & Campbell 1962). Dlouhodobá paměť se zvyšuje až do 5 či 6 roku života a poté pozvolna klesá (Brickman & Stern 2010). Dlouhodobá paměť slouží také k ukládání informací, jako jsou pozitivní a negativní podněty při diskriminačním učení nebo označení nového předmětu při tréninku psa (Borella et al 2008). Psi mají dlouhodobou paměť jak na sociální informace (členové rodiny), tak na nesociální informace (různé předměty). Uvádí se také, že psi mladší 24 měsíců měli nejkratší dobu paměti. Z toho vyplývá, že paměť u psů podléhá vývojovým změnám a liší se v průběhu ontogeneze (Pongrácz et al. 2012).

3.2 Učení

Chování psů je velmi ovlivněno učením a dá se charakterizovat jako změna chování na základě zkušeností. Umožňuje psům adaptovat se na své prostředí, reagovat na různé situace a zlepšovat své chování v průběhu času. Získáváním informací z okolí je zvířeti umožněno vhodně reagovat na určitou situaci. Učení může být ovlivněno mnoha faktory, jako jsou genetické predispozice, vnější prostředí, motivace a zkušenosti. Proces učení je dynamický a může být ovlivněn mnoha různými podněty v různých situacích. (Lindsay 2000). Pokud se jedinec adaptuje na prostředí, lépe přežije a bude se moci rozmnožovat (De Houwer et al. 2013). Pro proces učení je velmi důležitá paměť. Pomáhá jim ukládat informace, které získají interakcí s okolním prostředím, a později je využívat pro řešení problémů (Nakonečný 2003).

Stejně jako paměť i učení se dělí na explicitní a implicitní (Stadler 1997). Při explicitním učení se jedinec snaží získat nové dovednosti a je si vědom procesu učení. Cíleně se snaží porozumět daným informacím. Implicitní učení naopak probíhá nevědomě (Nakonečný 2003).

Učení můžeme rozdělit podle toho, zda jde o utváření či neutváření asociací mezi různými podněty. Jedním z hlavních typů učení je asociativní učení, které se zaměřuje na vytváření spojení mezi dříve nesouvisejícími podněty. Zatímco u operantního podmiňování dochází k asociaci mezi chováním a důsledkem. Naopak u neasociativního učení jde o reakci na nepodmíněný podnět (Schausberger & Peneder 2017).

3.2.1 Asociativní učení

Asociativní učení u psů se často projevuje prostřednictvím různých forem podmiňování, které zahrnují klasické a operantní podmiňování. Představuje takovou formu učení, která psům umožňuje předpovídat události a vhodně na ně reagovat (Pearce 2013; Bouton 2008). Je to proces, při kterém si jedinec vytváří spojení mezi dvěma nebo více událostmi. Základním principem asociativního učení je to, že jedinec se učí, jaký vztah existuje mezi těmito událostmi a jaký vliv mají na sebe navzájem (Pearce 2008; Gallistel & Balsam 2014). Avšak je považováno do značné míry za omezený typ učení, kdy nedochází k naučení se složitějšího typu chování, jako je například obranné chování nebo hledání potravy (Tomasello & Call 1997; Osvath & Osvath 2008). Mladší jedinci vykazují výrazně lepší asociativní učení než dospělí (Braun & Geiselhart 1959).

3.2.1.1 Klasické podmiňování

Klasické podmiňování hraje v učení psů klíčovou roli. Tento proces spočívá v asociaci mezi neutrálními stimuly a biologicky relevantními podněty, jako je jídlo nebo voda. Když jsou tyto neutrální stimuly opakovaně spojovány s biologicky relevantními podněty, dochází k vytvoření asociace. Tato asociace vede k tomu, že pes začne reagovat na neutrální stimuly stejným způsobem, jako by reagoval na biologicky relevantní podněty. Klasické podmiňování také

vysvětluje, jak neutrální stimuly mohou samy o sobě kontrolovat a vyvolávat různá chování (Chance 2013; McSweeney & Murphy 2014). Podmíněné podněty u netrévaného zvířete nevyvolávají odezvu, zatímco nepodmíněné podněty jsou předem definované a vždy vedou k nějakému reflexnímu chování (Hall et al. 2021). Nejznámější experiment klasického podmiňování provedl fyziolog I. P. Pavlov. Klasické podmiňování objevil náhodně během svých pokusů. Když psovi předložil jídlo (nepodmíněný podnět), pes začal slintat (nepodmíněná reakce). Před podáním jídla byl pokaždé slyšet tón, se kterým si pes jídlo spojil. Po několika zkouškách pes po zaslechnutí tónu začal slintat (Jensen 2002). Bez posilování podnětu dochází k postupnému vyhasínání podmíněné reakce. Pokud však je daný podnět posilován, může naopak dojít k zobecnění podnětu. To je proces, kdy se podnět, který byl původně spojen s určitou reakcí, začne spojovat i s podobnými podněty a vyvolává podobné reakce (Veselovský 2005).

Ke klasickému podmiňování dochází v několika běžných událostech v psím životě, například při zazvonění zvonku. V prvních případech zazvonění to v psovi vyvolá pouze určitou zvědavost. Po několika opakováních, kdy po zazvonění zvonku nastává příchod někoho ke dveřím, pes očekává návštěvu u dveří a vzrušeně vrtí ocasem. Mechanismy tohoto typu učení hrají také důležitou roli ve vývoji úzkosti a strachu. Kdy se například strach spojí s návštěvou na veterinární klinice. Psi obvykle vykazují známky strachu, jakmile vstoupí na známé parkoviště kliniky (Lindsay 2000). U psů klasického podmiňování vyvolává reflexní reakce, jako je slintání, hlad, žízeň, třes, lapání po dechu, mrkání. Často se také využívá při psím tréninku při odbourávání úzkosti a strachu. Avšak méně účinné je to při dobrovolném chování, jako je například štekání či skákání (Simple 2016).

3.2.1.2 Operantní podmiňování

Oproti klasickému podmiňování vyžaduje operantní podmiňování aktivní zapojení jedince a lze považovat za dobrovolný typ učení. Pokud jsou důsledky chování pozitivní (například odměna) je pravděpodobné, že se chování opakuje. Naopak, pokud jsou důsledky negativní (například fyzický trest), je pravděpodobné, že se chování sníží nebo vyhasne. (Kirsch et al. 2004). Zvíře se učí metodou pokus a omyl, a to mu pomůže přijít na následky svého chování, které v případě pozitivního výsledku upevní. Tímto způsobem jedinec postupně dojde k požadovanému cíli. Mezi dva základní důsledky tohoto chování patří posílení a trest. (Blackman 1991) Posílení je jakákoli událost, která posiluje chování, které následuje. Rozlišujeme dva druhy těchto posilovačů. První je pozitivní posílení, kdy reakce nebo chování je posíleno něčím příjemným (například pochvala nebo odměna). Druhé negativní posílení nastává, pokud je reakce posílena odstraněním něčeho, co je považováno za nepříjemné. Trest zahrnuje nepříjemnou událost, která způsobí následný pokles nežádoucího chování. Rozlišujeme taktéž dva druhy trestů. Pozitivní trest znamená přidání nepříjemného podnětu. To způsobí, že se tomu jedinec bude snažit vyhnout a chování se potlačí (fyzický trest). Negativní trest znamená odstranění něčeho příznivého, pro co jedinec pracuje. Skinner zjistil, že načasování a frekvence posilování mají významný vliv na rychlost a sílu akvizice chování. Načasování a frekvence posilování ovlivnily, jak se nové chování naučí a jak se upraví staré chování (Cherry 2019).

Mezi různé tréninkové metody operantního podmiňování patří například shaping, kdy necháme na psovi, aby na námi požadované chování přišel postupně sám. My mu pomocí zvuku klikru pomáháme označit, co dělá správně. Klikr tady funguje jako podmíněné posilování. Jídlo jakožto odměna slouží jako primární posílení (Veeder et al. 2009).

3.2.2 Neasociativní učení

Neasociativní učení je forma učení, která se odehrává bez vytváření spojení mezi různými podněty (Pearce 2008; Gallistel & Balsam 2014). Během neasociativního typu učení dochází

ke změnám v chování jedince v důsledku opakované expozice na určité podněty, na rozdíl od asociativního učení, kde se vytvářejí spojení mezi různými podněty (Pereira & van der Kooy 2013).

3.2.2.1 Habituaace

Habituaace je neasociativní forma učení. Je popisována také jako nejjednodušší forma učení (Rankin et al. 2009) a charakterizuje ji pokles odpovědi na opakující se podnět. Zvíře se naučí, že tento opakující se podnět pro něj ztratil svůj biologický význam a začne ho ignorovat. (Haris 1943). Pokles odpovědi by neměl být důsledkem nových podnětů, se kterými se jedinec setkává v souvislosti s reakcí (Harlow & Zimmerman 1959). Pokles odpovědi může trvat minuty až hodiny v závislosti na typu stimulu (Marcus et al. 1988). Význam vlivů prostředí na projev chování by u psů neměl být podceňovaný. Habituaace neboli proces přivykání na opakované podněty, může hrát klíčovou roli v minimalizaci problémového chování u psů v budoucnosti. Když jsou psi vystaveni opakovaně neutrálním podnětům a postupně se jim přizpůsobují, může to mít několik pozitivních důsledků pro jejich chování (Scott & Fuller 1965; Rooney et al 2016). Zejména typ prostředí, ve kterém je umístěna matka se štěňaty během raného vývoje, může mít vliv na učení a podněty, která štěňata dostávají (Goleman 2010). Habituaace tvoří základ pro jiné, složitější formy učení (Rankin et al. 2009).

K habituaci dochází například pokud psi slyší hlasitý, podivný zvuk. U většiny to vyvolá štěkání. Pokud se však zvuk víckrát opakuje, psi se ho naučí ignorovat. Postupem času psi přijdou na to, že jejich původní reakce není nutná, zvuk pro ně není důležitý a může být bezpečně ignorován (Lindsay 2000). Habituaci můžeme také využít u štěňat při přivykání na různé hlasité zvuky, jako je například městský ruch, střelba či zvonek u dveří (Pullen et al. 2012).

Pokud se štěněti dostane množství vhodných hraček a předmětů, které v něm vyvolají hru, vede to k pozitivnímu posílení tohoto chování (Line et al. 1991; Tarou & Bashaw 2007). Nové hračky jsou pro psy zajímavé a mají tendenci si s nimi hrát naopak od těch starých, o které nejeví už takový zájem (Kaulfuß & Mills 2008).

Habituální učení by mohlo vyvolat tvorbu krátkodobých i dlouhodobých vzpomínek pomocí interstimulačních intervalů a správného výcvikového procesu. Správné interstimulační intervaly (časový interval mezi opakovanými stimuly) mohou pomoci k efektivní habituaci. Krátké intervaly mezi stimuly mohou vést k rychlejší habituaci, zatímco delší intervaly mohou vést k pomalejší habituaci. Správně řízené intervaly mohou pomoci k vytvoření lepších vzpomínek na opakované podněty (Rankin et al. 2009; Thompson 2009; Uribe-Bahamonde et al. 2019).

3.2.2.2 Dishabituaace

Dishabituaace je v podstatě obrácený stav habituace. Jedná se o obnovení behaviorální reakce, která může být menší nebo stejná jako ta, která byla pozorována před habituací (Thompson 2009). Dochází k reakci na podnět, která se dá opětovně vyvolat posílením podnětu. Po habituaci na určitý podnět dochází k jeho následné ignoraci. Avšak opětovným zesílením podnětu pro zvíře získá biologický význam, a tudíž na něj začne opět reagovat (Pullen et al. 2012). Dishabituaace umožňuje štěňatům udržet si citlivost na různé podněty a prostředí, což jim pomáhá lépe se přizpůsobovat novým situacím. Ale také může být důležitá při schopnosti přizpůsobit se změnám v jejich prostředí. Některé studie tvrdí, že dishabituaace není narušení habituace, ale spíše nezávislým procesem senzibilizace (Thompson 2009).

3.2.2.3 Senzitizace

Senzitizace je typ učení, který se vyznačuje zesílením reakce na opakující se podnět bez jakéhokoli přímého posílení. Tento proces vede k tomu, že jedinec začne reagovat na podnět silněji nebo citlivěji s každým opakováním (Overmier 2002). Senzitizace u psů může být vyvolaná velmi hlasitými podněty, jako je například ohňostroj nebo zvuk hromu (Rahn et al. 2013). Avšak senzitizace nemusí být vyvolaná pouze ze strachových událostí. Pozitivní senzitizace nastává, pokud se zvyšuje vnímavost organismu k jiným stimulům. Správná vystavení štěňat různým podnětům a situacím může pomoci minimalizovat negativní senzitizaci a podpořit pozitivní adaptaci na okolní svět (Dykman et al. 1997).

3.2.3 Sociální učení

Je to proces, kterým se jednotlivci učí od druhých prostřednictvím určité zkušenosti. Sociální učení bylo prokázáno u široké řady druhů (Heyes 2012). Vertikální přenos informací (od rodičů k potomkům) je považován za nejdůležitější fázi sociálního učení u štěňat, na které do značné míry závisí kulturní evoluce (Cavalli-Sforza & Feldman 1981; Pulliam 1983).

Schopnosti sociálního učení získali psi pravděpodobně od svých nejbližších příbuzných – vlků, kteří jsou dobře známi pro jejich sofistikované sociální systémy, jako například společný lov nebo výchova mláďat (Huber et al. 2014). Sociální chování se u štěňat začíná vyvíjet od 3. týdne života (Markwell & Thorne 1986), kdy začínají přicházet do kontaktu s ostatními sourozenci. Dále se rozvíjí v období socializace, kdy štěňata už mezi sebou komunikují pomocí vokalizace a různých gest (Scott & Fuller 1965; Campbell 1975; Fox & Bekoff 1975; Fox 1978). Pokud vyrůstají mezi lidmi, matka se o štěňata stará kratší dobu. Lidé do mateřské péče od začátku zasahují, a proto se stávají nejvýznamnějšími sociálními partnery v životě psů (Kubinyi et al. 2009). Tato socializace v rámci individuální ontogeneze psů pozitivně formuluje jejich kognitivní schopnosti (Miklósi et al. 2004). Štěňata proto vykazují sociální učení jak u jedinců stejného druhu, tak u lidí (Akins 2018). Sociální izolace může mít závažné dlouhodobé důsledky na chování a schopnost navazovat vztahy. Pokud je štěně izolováno od ostatních psů a lidí, nemá příležitost se naučit určitým dovednostem. To může vést k bázlivosti, strachu nebo agresivitě vůči ostatním jedincům. Důsledky sociální izolace mohou být také spojeny s omezenými schopnostmi učení a řešení problémů (Lindsay 2000). U štěňat, která byla chovaná v částečné sociální izolaci ve věku od 4 do 16 týdnů, se rozvinul „syndrom izolace“. Tito jedinci vykazovali extrémní omezení od sociálních kontaktů a měli snížené manipulativní chování (Fuller 1964).

Rané sociální učení a získávání dovedností u štěňat odráží vyvíjející se chování. Na rozdíl od tradičního odstavu štěňat pracovních psů ve věku 6-8 týdnů, bylo prokázáno, že mohou získat několik zkušeností od své matky, která prochází tréninkem (Slabbert & Rasa 1997). Tyto výsledky vedly v roce 1990 v Jihoafrickém policejním centru pro chov psů k rozhodnutí ponechat štěňata u matky do věku 12 týdnů (Slabbert & Odendaal 1999). Držení vrhu pohromadě po delší dobu s matkou snížilo separační stres, který mohl způsobit vyšší náchylnost k onemocněním (Slabbert & Rasa 1997).

Adler & Adler (1977) se zabývali studií o schopnosti štěňat získávat sociální učení v raném věku. Štěňata byla testována ve věku 21, 28, 38 a 60 dní a měla za úkol tahat vozík s jídlem pomocí stuhy k oknu. Správná reakce spočívala v tom, že štěně zkopírovalo chování dospělého psa a naučilo se táhnout vozík za pomocí stuh. Vědci dospěli k závěru, že štěňata ve třech nejstarších skupinách byla schopna zkopírovat správnou reakci, zatímco štěňata ve skupině 21 dní nedokázala reakci provést. Z tohoto vyplývá, že sociální učení je možné již v raném věku štěňat, a to i přesto, že jejich nervový systém ještě není plně vyvinutý.

3.2.3.1 Imprinting

Imprinting neboli vtiskávání je proces učení, který se vyznačuje časově omezeným obdobím a vede k dlouhodobým a trvalým změnám chování. Je to instinkt, kterým se štěně sociálně naváže na svoji matku nebo na jiný sociální objekt (Lorenz 1970) a vytvoří si se svou matkou sociální vazby. Dochází k němu i v situaci, kdy si štěňata začnou hlídat a chránit své nové členy rodiny (Horn 1986). Imprinting se nejvíce vyskytuje u ptáků. Mláďata jsou schopna se naučit identifikovat svého rodiče a následovat ho hned po vylíhnutí. To jim pomáhá přežít a získat nezbytné dovednosti pro život. Vtiskávání se ale vykytuje i u některých druhů savců. Tedy tam, kde jsou mláďata aktivní téměř okamžitě po narození (Gottlieb 1963). Pravý imprinting u psů nebyl zcela prokázán. Důvodem je to, že psi procházejí citlivými periodami a nemají kritické periody. Při citlivých periodách u nich dochází spíše k socializaci než k imprintingu (Scott & Fuller 1965).

Imprinting je důležitý pro sociální a behaviorální vývoj štěňat a může ovlivnit jejich budoucí vztahy s lidmi a jinými zvířaty. Proto je důležité, aby byla štěňata vystavena lidem, kteří budou milí a trpěliví, což jim pomůže budovat pozitivní vazby s nimi. Kromě kontaktu s lidmi je také důležité, aby štěňata měla možnost poznat i jiné psy. Díky tomu se naučí lépe komunikovat a rozvíjet sociální chování (Lindsay 2000). Při narození nemá štěně vrozené rozpoznávání ostatních příslušníků svého druhu. Jednoduše řečeno o sobě neví, že je pes. Štěně je schopno prostřednictvím druhové identifikace rozpoznat své rodiče – filiální imprinting. Dochází k rozvíjení vnitrodruhových sociálních vztahů – bratrský imprinting, a vztahů, které jsou zodpovědné za přežití druhu – sexuální imprinting. Štěně, které se špatně otiskne, vykazuje určité ztráty při dalším vývoji. Druhová identifikace se u štěňat vyvine v rozmezí mezi 3. až 17. týdnem, kdy nevykazují takový zájem o hru s ostatními psy, jako tomu bylo dříve a začínají si chránit svou lidskou skupinu (Dehasse 1994). První známky napodobování budoucího sexuálního chování se objevují po 3 až 4 týdnech života. Je možné, že jde právě o sexuální imprinting, ale to ještě nebylo zcela prokázáno (Scott & Fuller 1965).

Lorenz (1935) se ve své studii zaměřil na imprinting v raném věku a jeho vliv na pozdější vývoj jedince. Upozornil na to, že existují rozdíly mezi otiskáváním, podmiňováním a jinými formami zážitků, které se objevují v raném věku. Ty se uskutečňují velmi rychle a přinášejí výsledky, které jsou trvalé.

Pro proces učení během imprintingu byla zjištěna oblast předního mozku, jako místo uložení informací vizuálního podnětu, kterému se štěně otisklo (Reiner et al. 2004). Imprinting způsobuje rychlý přítok hormonu štítné žlázy do mozku. Tyto hormony určují začátek citlivého období imprintingu a připravují štěně na následující učení (Hess 1959; Matsushima et al. 2003). Informace, které si v této době jedinec otiskne, se zapisují do paměti. Tento typ paměti je označován jako dlouhodobý a je obzvlášť odolný vůči vymazání. Může také pomoci s utvářením sociálních vazeb a s rozvojem raných kognitivních a emocionálních procesů (Kang et al. 1997; Yamada & Nabeshima 2003).

3.2.3.2 Imitace

Psi odjakživa žijí v sociálních skupinách (Bekoff 1995). Psi si vyvinuli kognitivní vlastnosti, které se podobají lidem. Mezi tyto vlastnosti patří právě imitace neboli napodobování. Při imitaci pozorovatel sleduje jiného jedince, jak provádí určité chování, a poté takové chování zopakuje (Zentall 1996). Pozorovatel často chápe vztah mezi svým vlastním chováním a chováním, které provádí demonstrátor (Piaget 1962).

Imitace může být rozdělena do dvou hlavních typů, které jsou kontextová a produkční imitace. Kontextová imitace se zaměřuje na opakování již známých dovedností nebo chování. Jedinec se učí imitovat či používat dovednosti, které již má naučeny, v nových situacích. Na rozdíl od

kontextové imitace, produkční imitace se zaměřuje na učení se zcela nových dovedností nebo chování, které jedinec dosud neovládá (Byrne 2002).

3.2.3.3 Sociální facilitace

Jde o takový typ chování, kdy přítomnost jedince a jeho chování vyprovokuje to samé chování u ostatních (Hamrick et al. 1971). Ostatní jedinci mají tendenci zvyšovat projevy jednoduchého chování, jako jsou například dobře naučené motorické reakce. Sociální facilitace vede k narušení komplexního chování, jako je učení se nějaké nové reakci (Zajonc 1965). Jednoduchým chováním může být například jedení štěnat ve skupině. Dá se očekávat, že za přítomnosti ostatních členů jedinec sní více potravy (Bayer 1929). Ve studii Jamese & Gilberta (1955), kdy psi byli krmeni společně a odděleně, bylo zjištěno, že u psů krmených společně byla od začátku experimentu přítomna sociální facilitace. U psů krmených odděleně ze začátku sociální facilitace nebyla přítomna a objevila se zhruba po 14 dnech skupinového krmení. Z toho vyplývá, že sociální facilitace je výsledkem naučeného sekundárního posílení (James & Gilbert 1955).

3.2.3.4 Sociální odkazování

Jedná se o schopnost štěněte, kdy se jedinec obrací na lidského společníka, nebo jiného psiho partnera pro pomoc v neznámých situacích. Štěně si v těchto situacích není jisté tím, co má dělat. Sociální odkazování může poskytnout výhody zejména nezkušeným štěňatům tím, že upřednostňuje vhodnou reakci na nové situace a vyhýbá se riziku učení metodou pokusů a omylů. Schopnost sociálního odkazování je u štěnat přítomna již v 8. týdnu věku (Fugazza et al. 2018). Dospělí psi citlivě reagují na emocionální signály od svých majitelů (Buttelmann & Tomasello 2013) a tato citlivost může být vytvořena a posílena během rané ontogeneze. Štěňata střídala svůj pohled mezi novým podnětem a sociálním partnerem (psím i lidským), když byla vystavena nové situaci a upravila své chování společně s emocionálními signály poskytovanými lidským sociálním partnerem. Štěňata, která zažívají novou situaci v přítomnosti člověka vykazujícího pozitivní emocionální signály, měla větší pravděpodobnost, že se k podnětu přiblíží a interagují s ním. Narozdíl od štěnat, která nové situaci čelí sama nebo s člověkem s neutrálním výrazem. Sociálně získané informace mají na štěňata trvalé vliv a ovlivní jejich chování později. Štěňata v přítomnosti své matky mnohem raději prozkoumala nový objekt než ta, která byla sama nebo v přítomnosti neznámého dospělého psa (Fugazza et al. 2018).

Aby se sociální odkazování objevilo, musí jedinec reagovat na emocionální signály ostatních. Toto chování zahrnuje dvě složky: referenční vzhled a behaviorální regulaci (Russell et al. 1997). Referenční pohled nastává při střídání pohledu mezi sociálním partnerem a novou situací. Toto chování je pravděpodobně zaměřeno na zjišťování nových informací. Když štěně používá referenční pohled, dívá se na určitý objekt s cílem získat informace nebo orientaci v dané situaci (Clyman et al. 1986). Behaviorální regulace u štěnat zahrnuje jejich schopnost regulovat své chování v souladu s emocionálními signály sociálního partnera (nejčastěji s jejich matkou) vůči novým objektům. Když štěně zaznamená nový objekt, může se cítit zmateně a začne hledat emocionální signály od své matky nebo jiných dospělých psů, aby posoudilo, zda je nový objekt bezpečný (Klennert et al. 1983; Morton 1977; Mumme et al. 1966).

Psi jsou schopni rozlišovat různé emoční signály mezi několika cizími osobami, s ohledem na některé emoční chování (štěstí, znechucení) (Buttelmann & Tomasello 2013). Tedy známost sociálního partnera a různé emocionální signály ovlivňují chování psů při interakci s novými podněty. Přesto je možné, že psi jsou schopni rozlišovat mezi různými emočními signály i od neznámého člověka (Nagasawa et al. 2011). Tyto signály používají jako podstatné informace hlavně tehdy, když pocházejí od jejich majitele (Fugazza et al. 2018).

3.3 Hra

Hra je důležitou součástí v chování psa. Neustále ovlivňuje jeho chování a sociální, kognitivní nebo fyzický vývoj po celý život (Bekoff 1972). Hra je důležitá v procesu učení, kdy jedinci získávají cenné informace jak o okolním prostředí, tak o ostatních jedincích (Trumler 1973). Usnadňuje učení se sociálním dovednostem (Biben 1998), nebo posilování sociálních vazeb s ostatními jedinci (Zahavi 1977; Pozis Francozis et al. 2004). Herní chování je ontogenetickým rysem mnoha druhů savců včetně psů a hraje důležitou roli při utváření chování dospělých jedinců. Herní chování se u štěňat vyvíjí ve třech po sobě jdoucích fázích: sociální hry, agonistické hry a sexuální hry (Lund & Vestergaard 1998).

Hra přispívá k utváření vztahů ve vrhu, štěňata si vytvářejí dominantní vztahy, a to snižuje vzájemný boj o jídlo nebo o místo odpočinku. Proto je důležité, aby se v období sekundární socializace zapojili alespoň do nějaké hry (Bekoff & Byers 1981). Při hře štěňata vykazují chování usmířování a zastrasování. Tato chování nevyžadují mnoho učení a poprvé se objevují ve společných zápasech se sourozenci (Lindsay 2000). Zápasení ve hře vede k lepším bojovým dovednostem. Ve většině utváření vzájemných vztahů ve věku 15 týdnů v rámci hry se samci stávají dominantnější nad samicemi (Scott & marston 1949). Samec z každého vrhu projevuje většinu agonistického chování uvnitř vrhu. Vůdčí role samce ve vrhu může přispět k vytvoření stabilního a sociálního prostředí uvnitř skupiny, což má za následek nižší úroveň agresivity (Scott & Fuller 1965; Bradshaw & Nott 1995). Agresivní jedinec se může naučit, že určité formy chování povedou k podřízenosti sourozenců z vrhu. Navíc se štěňata vystavená tvrdému zacházení během hry mohou naučit, komu by se měli vyhýbat. Proto výsledek hravých interakcí může ovlivnit agonistické chování a hra může často přerůst ve skutečné boje (Symons 1978). Hra závisí ve vysoké míře na vzájemné toleranci, náklonnosti a důvěře mezi štěňaty. Hravá interakce trvá do té doby, dokud jsou jedinci vůči sobě přátelští a sebevědomí.

Kromě toho, že hra motivuje štěňata ke zkoumání neznámých věcí, také ovlivňuje rozvoj mozku během raného vývoje. Hra poskytuje příležitost ke cvičení v motorických, sociálních a kognitivních dovednostech, což má za následek zdravý kognitivní a behaviorální vývoj. Hra podporuje nervový vývoj v místě mozečku, který je zodpovědný za kontrolu svalové činnosti (Byers & Walker 1995).

Pokud si se štěnětem člověk hraje již v mladém věku, pomůže to budovat správnou důvěru k lidem. Pomocí hry se štěně naučí ostatní věci, které by měl dobrý pes umět. Tyto rané zkušenosti připravují vyvíjející se štěňata na jejich dospělý život, během kterého jsou vystaveni podobným událostem (Lindsay 2000).

Hra se dá dobře využít při výcviku psa. Trénink se dá nazvat disciplinovanou hrou, kdy se pes učí pozitivně tak, aby ho to bavilo. Pokud ve výcviku hra zahrnutá není, většinu psů trénink nebude úplně bavit a nemusí pak dlouho a ochotně pracovat. Přesto je důležité, aby pes pochopil, kdy je čas na hru a kdy na výcvik. Správně použitá hra může usnadnit výcvik a posílení vztahu mezi psem a jeho majitelem (Hediger & Sircom 1968).

3.4 Komunikace

Komunikace je proces, kdy jedinec přenáší informace pomocí různých signálů s cílem ovlivnit chování, myšlení nebo stav jiného jedince (Landsberg et al. 2013). Ke komunikaci mezi zvířaty dochází tehdy, když pozorovatel zaznamená změny v chování jednoho z příjemců v reakci na určité signály od odesílatele (Wilson 1975). Komunikace u psů může probíhat jak mezi příslušníky stejného druhu (intraspecifická komunikace), tak mezi heterospecifickými jedinci, jako jsou domácí psi a lidé (interspecifická komunikace) (Elgier et al. 2009). Psi, kteří žijí v těsném kontaktu s lidmi po dobu kolem 30 000 let (Thalman et al. 2013), si vyvinuli specifické dovednosti pro komunikaci s lidmi (Kaminski & Nitzschner 2013). Schopnost porozumět

lidským ukazovacím gestům je u psů vrozená a ne naučená. Pes má schopnost vnímat různé signály lidské komunikace. Mezi ně patří vizuální signály, jako jsou gesta, pohyby a obličejová mimika, stejně jako intonace lidského hlasu a samotná slovní komunikace. Pes je schopen odvodit emoce člověka podle těchto faktorů. Naopak, lidé mohou odhadovat emoce psa pomocí jeho mimiky, tělesných signálů a hlasových projevů (Miklósi 2016). Štěňata ve věku 6, 8, 16 a 24 týdnů následovala lidská komunikační gesta, aby našla skrytou potravu. Výsledky ukázaly, že všechna štěňata porozuměla všem lidským gestům, což naznačuje, že se s touto schopností psi rodí (Riedel et al. 2008).

Ke komunikaci psi využívají celé tělo (Handelman 2012), avšak ne všechny signály jsou pod jejich kontrolou. Když pes prožívá emoční stav, například úzkost, uvolňuje do okolí specifický pach (Handelman 2012; Siniscalchi et al. 2016). Ten je pak přijímán jako komunikační signál jiným jedincem, protože je informován o vnitřním stavu odesílatele a může způsobit změny v chování příjemce (Handelman 2012).

Psi používají všechny druhy komunikace (Cools et al. 2008), kterými jsou: vizuální, olfaktorická, akustická a taktilní (Bradshaw & Nott 1995).

3.4.1.1 Vizuální komunikace

Změny pozic těla jsou pro psy důležitým komunikačním prostředkem. Ovládání svalů umožňuje psům předvádět širokou škálu tělesných póz, gest a výrazů obličeje, které předávají různé informace o jejich vnitřním stavu (Handelman 2012). Tyto formy zdědili psi po svých předcích (vlčích) (Fox 1970). Lidé po mnoho let způsobili postupným křížením změny v anatomii a morfologii psů, které snížily sociální signalizační kapacitu několika plemen. Například brachycefalictí psi mají často omezenou schopnost vyjadřovat různé výrazy obličeje v porovnání se psy s delšími nosy. Psi s trvale vztyčenými ušima nebo s velmi krátkým ocasem mají také horší behaviorální repertoár (Bradshaw et al. 2017).

Při setkání psů s jinými jedinci jsou velikost a postoj těla nejdůležitějšími vizuálními signály, které poskytují vůbec první informace o záměrech ostatních psů. Ocas psů hraje důležitou roli při vyjádření emocí. Přispívá k definování postojových projevů a jeho pohyby vyznačují určité signály. Zvednutý ocas obvykle vyjadřuje sebedůvěru a někdy také ochotu k interakci s jiným jedincem. Je to často pozorováno u sebevědomých psů. Naopak, strnulý ocas, zejména pokud je vztyčený nad hřbetem, může signalizovat hrozbu nebo napětí. To může být příznak agresivity nebo nepohodlí. Ocas držžený nízko mezi končetinami často naznačuje strach nebo úzkost (Bradshaw & Rooney 2016).

3.4.1.2 Olfaktorická komunikace

Olfaktorická komunikace je způsob komunikace prostřednictvím pachových signálů. U psů je olfaktorický smysl zvláště významný. Psi mají výjimečně citlivý čich a jsou schopni vnímat a rozlišovat širokou škálu pachů. Čich psům umožňuje zachytit pachy velmi přesně, což jim poskytuje důležité informace o světě kolem nich a o ostatních jedincích v okolním prostředí (Wells 2017).

Psi rozlišují různé pachy, včetně pachů produkovaných lidským tělem. Různé části lidského těla produkují různé pachy, které mohou obsahovat informace o jednotlivci, jeho stavu, emocích a zdravotním stavu (Bradshaw & Rooney 2016; Siniscalchi 2016). Psi mají určité části těla, které jsou obzvláště citlivé na vnímání pachů ostatních psů. Při vzájemném očíhávání projevují psi intenzivnější zájem především o tvář, krk a perianální oblast. V rámci komunikace používají psi také pachové značení. Při tomto druhu komunikace psi používají svou moč nebo trus k označení teritoria. Pachové značení pomocí moče a trusu je pro psy důležitým způsobem

komunikace. Toto chování je součástí psiho přirozeného komunikačního repertoáru a hraje klíčovou roli v jejich sociálním chování a interakci s ostatními jedinci (Siniscalchi et al. 2018). Při pachovém značení nemusí být interagující strany v komunikaci přítomny ve stejnou dobu na stejném místě. Psi mohou zanechat svůj pach v určitém prostoru a další psi později přijdou a detekují tento pach (Lisberg & Snowdon 2009; Siniscalchi 2018).

3.4.1.3 Akustická komunikace

Domácí psi mají široký hlasový repertoár (Yeon 2007). Jejich hlasové projevy jsou podobné jejich nejbližšímu příbuznému, vlkovi, avšak psi ve srovnání s vlky vokalizují v širší škále sociálních kontextů a tuto vlastnost si zachovávají i do dospělosti (Pongrácz et al. 2010). Obecně psi štěkají mnohem více než ostatní psovitě šelmy (Bradshaw & Nott 1995). Hlasové chování psů prošlo během procesu domestikace změnami, které jsou považovány za výsledek adaptace psů na lidské prostředí (Feddersen-Petersen 2000.).

Psi si vyvinuly nové formy již existujících vokalizací, které mají odlišné akustické i funkční vlastnosti, což jim usnadnilo komunikaci s lidmi. Mezi těmito novými formami vokalizací je například štěkot. Štěkot je jedním z nejtypičtějších hlasových signálů u psů. Různá plemena mohou vykazovat odlišné tendence ve štěkání. (Pongrácz et al. 2010). Štěkot se obecně používá v několika behaviorálních kontextech, jako je pozdrav, varování, snaha získat pozornost (Yeon 2007). Vokalizace, jako je vrčení a kňučení je vydávána hlavně během agonistických interakcí jako varovný signál nebo během hry (Yeon 2007).

3.4.1.4 Taktilní komunikace

Taktilní komunikace u psů se odehrává prostřednictvím dotyku nebo fyzického kontaktu mezi jednotlivci. Je pro psy důležitým prostředkem komunikace a posilování vztahů jak mezi jednotlivci stejného druhu, tak i s lidmi. Dotek bývá pro psy velmi uklidňující a může posilovat jejich pocit bezpečí a pohodlí ve svém sociálním prostředí (Handelman 2012). Jsou psi, kteří projevují nepříjemné pocity během všech blízkých fyzických interakcí (Luescher & Reisner 2008). Jejich chování závisí na tom, na jaké části těla je zrovna saháno. Psi nemají například rádi, pokud se lidé dotýkají jejich zadních nohou, tlap nebo temene hlavy (Keuster et al. 2006).

4 Kognitivní vývoj v průběhu neonatální periody

Neonatální perioda je od narození štěněte až po dobu, kdy štěně dosáhne 12 dnů věku. Po narození jsou štěňata hluchá a slepá, vidět začínají ke konci tohoto období (Ried 2007). Novorozená štěňata mají vyvinutou chuť, čich, vnímání tlaku, teploty (tepla a chladu) a bolesti (Fox 1971). Většinu času štěňata tráví hlavně spánkem a sáním mléka od matky. Dostatek spánku je důležitý pro jejich růst a vývoj. Štěňata také díky spánku získají energii potřebnou pro další fyziologické procesy. Kromě spánku jsou štěňata v tomto období aktivně krmena matkou. Kojení slouží jako hlavní způsob, jak štěňata získávají výživu a energii pro svůj růst. Většina štěňat se díky pomoci matky dostane ihned po narození ke struku a začne sát během první hodiny po narození (Wells 2017). Matka hraje také důležitou roli v přežití štěňat během prvních hodin po porodu. Krátce po narození matka olizuje hlavu a ústa štěněte a stimuluje jeho dýchání (Bleicher 1962; Santos et al. 2020).

Štěňata mají po narození obvykle nižší tělesnou teplotu než dospělí psi. Jejich termoregulace není ještě úplně vyvinutá, a proto jsou závislá na teplotě poskytovaném matkou a ostatními sourozenci. Pokud se štěňata vzdálí od matky a sourozenců v době 5 až 10 dnů života, jejich teplota klesne pod normální hodnotu. Štěňata bývají přitisknutá k sobě, ať je či není matka přítomná a jsou na ní a na svých sourozencích naprosto závislá. Při narození nejsou schopna kontrolovat svou stálou tělesnou teplotu. Jsou totiž velmi citlivá na změny teplot v okolním

prostředí (Fox 1972; Welker 1959). Výsledkem teplotních změn, které štěňata v téhle době zažívají, byly intenzivní tísňové vokalizace neboli stres, který zažívala, když byla oddělena od sourozenců a umístěna na studený povrch (Fredericson et al. 1956).

Neurosenzorická soustava štěňat je v době narození a během prvních týdnů života ještě neúplně vyvinutá. Jejich schopnost vnímat a interpretovat senzorické podněty, jako jsou zvuky, pachy a doteky, je omezená. Navíc procesy jako paměť a učení jsou v tomto raném období také omezené. U štěňat probíhá pouze asociativní učení, avšak toto učení je ještě velmi omezené a štěňata mají tendenci zapomenout nebo se snadno odnaučit určité reakce. S rozvojem jejich neurosenzorické soustavy a schopnosti učení si později lépe zapamatují naučené dovednosti a zkušenosti (Bacon & Stanley 1970).

Během 3. a 10. dne dochází také k vývoji podmíněné apetitivní a vyhýbavé reakce (Stanley et al. 1963). U novorozeneckého učení existují jedinečné vlastnosti, které zvyšují pravděpodobnost, že se u štěňat vyvinou preference pachů nezbytné pro vytvoření mateřské vazby. To naznačuje, že inhibiční podmiňování a pasivní vyhýbání se objeví až po narození kolem 10. nebo 11. dne (Goldman & Tobach 1967). Jakmile matka začne štěňata po porodu olizovat, začne se na jejich těla ukládat matčin pach, který si zapamatují. Toto chování může štěněti poskytnout dobrou orientaci a lokalizaci bradavky díky známému pachu (Christiansen 1994).

Štěňata se rodí s různou hmotností, menší váha znamená jisté oslabení a tito jedinci jsou více ohroženi na životě. Hmotnost má vliv na zdraví štěněte (Weeth 2016), ale také na určitá hlediska pozdějšího chování. Přičemž těžší štěňata vykazují větší aktivitu a jsou zvědavější než jejich menší protějšky (Wilsson & Sundgren 1998). Míra přežití v tomto období závisí na schopnosti novorozence přizpůsobit se životu mimo dělohu. Novorozená štěňata jsou vystavena různým imunitním a nutričním systémům, jakmile je kardiorespirační systém schopen přejít z placentárního na vzdušné zásobování kyslíkem. Když se štěně narodí, ztrácí přístup k imunitním faktorům poskytovaným matčiným tělem a musí spoléhat na svůj vlastní imunitní systém, aby se ochránilo před nemocemi. Po narození má štěně velmi nízkou imunitu, kterou si posílí sáním mléka od matky (Poffenbarger et al. 1991; Bouchard et al. 1992; Chastant-Maillard et al. 2012; Mila et al. 2014). Imunitní systémy psů se začínají vyvíjet již ve fázi plodu. Jejich vrozené a adaptivní reakce jsou však horší ve srovnání s dospělými (Firth et al. 2005; Chastant & Mila 2019).

Manipulace se štěňaty tzv. early handling v neonatální periodě hraje důležitou roli ve vývoji štěněte. Rané manipulace a interakce se štěňaty mohou mít vliv na jejich emoční vývoj, pohodu a přispívají k lepšímu psychosociálnímu vývoji. Chovatel by měl s novorozeným štěnětem do určité míry manipulovat, tím se myslí například změna polohy jeho těla a teploty prostředí. To mu pomůže lépe zvládat budoucí stresové situace, vyvine si rezistenci proti onemocnění, sníží se u něj emoční reaktivita či se zlepší schopnost učení a řešení problémů (Denenberg 1964).

Zkušenosti v raném věku, mohou mít silné účinky na neuropsychický vývoj v dospívání. Dopad těchto zážitků může trvat po celý život (Campbell & Spear 1972). Novorozenecký vývoj závisí do značné míry na vzájemném působení štěněte a jeho prostředí. Navzdory tomu, že je štěně ještě zcela hluché a slepé, získává v tomto věku dlouhodobý prospěch z vhodného zacházení od lidí a jejich matky. Interakce, které se s ním dějí před a po narození, značně ovlivňují vývoj pozdějšího chování. To může být ovlivněno pozitivně nebo negativně. Špatná péče matky může ovlivnit fyzický stres, poruchy trávení a také negativní vývoj neuronů (Chapillon et al. 2002). Tyto stimuly zvyšují buněčnou apoptózu v mozku a poškozují neurony. To má za následek zvýšenou úzkost, stresové poruchy, špatnou pozornost a větší citlivost na bolest (Anand & Scalzo 2000). Novorozená štěňata jsou zranitelná a citlivá vůči stresu. Je důležité, aby se s nimi zacházelo s velkou opatrností. Chovatelé by jim měli vytvářet klidné a odpovídající prostředí. Štěňata například v socializační periodě mohou reagovat na stresory různými způsoby. Jejich reakce je ovlivněna temperamentem, sociálními zkušenostmi a předchozími interakcemi.

Některé z reakcí štěnat na stresory mohou zahrnovat například boj nebo útek. Stresor může být vnitřní nebo vnější, přičemž vždy hraje důležitou roli předvídatelnost, ovladatelnost a zotavení (Rediers 2020). Několik studií prokázalo, že štěnata bez jakékoliv manipulace byla emocionálně reaktivnější (Denenberg 1964). V dospělosti měli více problémů s chováním (Fox & Stelzner 1966; Morton 1968).

Naopak včasná manipulace, obohacení prostředí a mírně stresující situace pozitivně změni jejich chování v budoucím životě. Pokud k manipulaci v neonatálním období došlo, štěnata se lépe vyrovnávala s enviromentálními a psychologickými stresory (Plotsky & Meaney 1993). Zvýšila se jejich odolnost, emocionalita a schopnost učit se, lépe řešit problémy a chápat úkoly. Pokud jsou novorozená štěnata vystavena časnému stimulačnímu cvičení, dospívají rychleji a fungují obecně lépe v určitých úkolech při řešení problémů než nestimulovaní sourozenci. Stimulační cvičení zahrnuje podporu jejich fyziologického a neurologického vývoje (Fox 1971). Tato cvičení slouží ke stimulaci smyslových orgánů, jsou tedy nezbytná pro normální zdraví růst a vývoj. Pokud na počátku života se štěněti nedostane tolik takové stimulace, může to vést k degeneraci receptorů a aferentních drah spolu s deficitem ve vývoji chování (Riesen 1961).

Například štěnata, se kterými se v této době zacházelo každý den jemně, se chovala ve věku 8. týdnů klidněji než štěnata, se kterými se nemanipulovalo (Gazzano et al. 2008). V dospělosti jsou psi, kteří prošli včasnou manipulací v neonatální periodě, psychicky vyrovnanější, odolnější vůči stresu i nemocem a do budoucna lépe trénovatelní při výcviku (Lindsay 2000). Včasná manipulace může urychlovat také zrání nervových struktur a dřívější otevření očí. (Meier 1961).

Bylo prokázáno, že jedna hodina intenzivní denní stimulace (hmatová, optická, tepelná, akustická) podstatně mění chování štěnat. Manipulovaní jedinci byli více společenští k lidem, velmi aktivní a seběvědomí při hře s ostatními štěňaty. Lépe řešili problémy a měli větší emoční stabilitu v testech chování (Fox & Stelzner 1996).

Zkušenosti v raném věku mohou mít silné účinky na neuropsychický vývoj v dospívání. Zatímco dopad těchto zážitků může trvat po celý život, mohou slábnout jejich paměťové stopy.

4.1 Reflexy novorozených štěnat

Při narození mají vyvinuté senzory i behaviorální reflexy a systémy, které jsou přítomny od narození a které jim pomáhají přežít a přizpůsobit se prostředí. Mezi ně patří například reflex sání, který jim umožňuje krmení a pomáhá udržovat kontakt s matkou (Fox 1971). Štěnata sají téměř každých 30 minut. Tento interval se udržuje až do 5. týdne života. Avšak doba sání se s přibývajícím věkem snižuje (Pal 2005). U štěnat v neonatální periodě je přítomen také rooting reflex. Jde o základní mechanismus pro hledání a přijímání potravy u štěnat. Když je oblast kolem úst nebo nosu štěněte lehce podrážděna, štěně automaticky otočí hlavu směrem k doteku. V momentě, kdy se hlava štěněte otočí směrem k podráždění, štěně začne hledat mateřské mléko (Houpt 2011). Dále mají štěnata vyvinuté polykání neboli swallowing reflex. Polykání jim pomáhá přijímat potravu a tekutiny a udržuje je naživu (Reix et al. 2007). Mezi další reflexy patří Palmar a Plantar reflex. Palmar reflex se projevuje, když se štěněti dostane lehká tlaková stimulace do dlaně. To způsobí, že štěně automaticky stiskne prsty do pěsti. Plantar reflex způsobí to samé, ale u zadní končetiny (Lenard et al. 1968).

4.2 Motorická aktivita

Novorozená štěnata jsou schopna reagovat na určité podněty s omezenou motorickou aktivitou. Reakce podpory předních končetin byly poprvé pozorovány mezi 6. a 10. dnem. Navzdory tomu, že jejich smysly ještě nejsou plně vyvinuté, vnímají a reagují na dotek a pohyb (Dunbar

1985; Fox 1964). Novorozená štěňata vykazují náhodné motorické pohyby a záškuby, které jsou často spojeny s nezralostí jejich nervového systému a snaží se koordinovat a ovládat svoje tělo. Tyto náhodné motorické pohyby a záškuby se nazývají hyperkineze. Většina reakcí novorozence je silná a neměnná. Centrální inhibice v důsledku strachových reakcí se u štěněte nevyskytuje. Tyto složitější emoční procesy (a mozková kůra) jsou v této době ještě špatně vyvinuty (Fox 1964).

4.3 Senzorická percepce v průběhu neonatální kapitoly

Senzorická percepce novorozených štěňat je zpočátku omezená, protože jejich smyslové orgány ještě nejsou plně vyvinuty. Nicméně štěňata mají určitou citlivost na své smysly již od narození. V době narození štěněte nejsou sluchová nervová propojení ani sluchové ústrojí ještě zcela vyvinutá. Vytvářejí se postupně až v postnatálním období (Pujol & Hilding 1973). Olfaktorické učení u novorozených štěňat začíná téměř okamžitě po narození. Čichový smysl je u psů jedním z nejvyvinutějších smyslů. Čichové informace (chemosenzorické podněty) se u štěňat formulují už v době před narozením (Hepper 1995). Avšak funkčním se považuje až v době mezi 8. a 13. dnem (Scott et al. 1974). Čichové schopnosti umožňují štěňatům reagovat na různé pachy ve svém okolí. Již v prvních dnech života používají své čichové schopnosti k nalezení mateřského mléka, k identifikaci matky a sourozenců a k orientaci ve svém prostředí. Po porodu je čich silně ovlivněn mateřskou stravou. Tímto způsobem štěně získává důležité informace týkající se chemoenzorických stimulů před narozením (Hepper et al. 1988). Reakce na chemosenzorické podněty jsou s největší pravděpodobností závislé na chuti. To je důvodem, proč štěňata mladší týden nejsou schopna najít svou matku bez tepelného hmatu (Scott & Marston 1950; James 1952; Fox et al. 1968). Prostřednictvím potravy, kterou matka přijímá v době březosti, si štěňata po narození vytvoří preference pro určitou potravu. Chuť stravy, kterou matka přijímá během březosti, je přenášena plodovou vodou k plodu. Narozená štěňata si takovou chuť osvojí během sání mléka, do kterého se daná chuť dostala (Mennela et al. 2001). Vystavení anýzu prostřednictvím matčiny stravy má vliv na pozdější chování štěňat při přijímání potravy po odstavení. Štěňata, která byla vystavena anýzu perinatálně (během prenatálního a postnatálního období), projevovala větší preferenci k potravě obsahující anýz ve srovnání se štěňaty, která byla anýzu vystavena pouze prenatálně. Tento výzkum naznačuje, že expozice látkám během klíčových období vývoje může ovlivnit pozdější chování. Kombinace prenatální a postnatální expozice anýzu měla větší vliv na pozdější preference potravy než pouhá prenatální expozice. Čichový systém je v neonatální periodě tak dobře vyvinutý, že je schopen rozpoznávat tyto stimuly v okolním prostředí (Hepper & Wells 2006).

4.4 Schopnost neonatálního učení

Vývoj paměti u štěňat začíná velmi brzy po narození. V průběhu prvních týdnů života štěňata začínají rozpoznávat vůně své matky a sourozenců, což naznačuje začátky vývoje paměti (Lindsay 2000). Nervový systém hraje klíčovou roli v kognitivních vlastnostech novorozených štěňat (Zimen 1987; Serpell & Jargoe 1995). Neurologický vývoj u rostoucích psů je ovlivněn genetickou predispozicí, prostředím, výživou a zdravotním stavem (Fanjiang & Kleinman 2007). Neurologické zrání nastává dříve, než mohou být vyvinuty senzorické a motorické schopnosti (Fox 1964). Štěně se rodí nervovým systémem, který není ještě zcela vyvinutý. Během prenatálního vývoje se nervová soustava štěňat začíná formovat a vyvíjet. Největší rozvoj nervové soustavy probíhá po narození a během prvních týdnů a měsíců života. Nervový systém se rychle rozvíjí pomocí synaptogeneze, což je proces tvorby nových synapsí mezi nervovými buňkami v mozku. Synaptogeneze hraje také klíčovou roli při spojování podnětů klidu a relaxace (Pluijmakers et al. 2003). Vnější stimulace štěňat může být ovlivňována

synaptogenezi. Štěňatům se díky vystavení různým podnětům vytvářejí aktivované synapse, určující vývoj nervové soustavy (Overall 1997). Mozek štěňat je citlivý na změny emočního stresu, svalového napětí, změny kyslíku a dýchání. Pokud byla mláďata vystavena časným stimulačním cvičením, dospívala rychleji a dosahovala lepších výsledků v testech při řešení problémů než nestimulovaní sourozenci (Fox 1971)

Novorozená štěňata mají poze 10 % své dospělé mozkové hmoty. Během prvních tří měsíců života dochází ke značnému růstu mozkové hmoty (Beynen 2017). Růst pokračuje do 6. nebo 7. týdne, kdy vývoj náhle výrazně polevuje. Mozek je velmi citlivý na změny vzrušení, emoční stres, svalovou práci a na změny dýchání. Při narození je mozek zcela nemyelinizovaný, kromě trojklaného nervu a neakustické části sluchového nervu, které jsou zodpovědné za orientační reflexy novorozeného štěněte. Počet mozkových buněk a jejich myelinizace se úplně vyvine až kolem 4. týdne (Fox 1971 & Werboff et al. 1968; Scott & Fuller 1965).

Mezi dvě základní části mozku patří motorická a okcipitální kůra, které hrají klíčovou roli při řízení pohybu a zpracovávání vizuálních informací. Motorická kůra je při narození vyvinutější a okcipitální kůra roste rychleji. Také obsahuje nezralé neuroblasty, které se úplně vyvinou až kolem 3. týdne věku (Fox 1965). Mozek psů je stejně jako u jiných savců rozdělen na levou a pravou hemisféru. Každá hemisféra má své specifické funkce. Levá hemisféra je spojována s se zpracováním zvukových informací, včetně interpretace lidského hlasu a psích vokálních signálů. Levá hemisféra může být také spojena s učením se naučených vzorců a rutin. Kdežto pravá hemisféra je obvykle spojována s vizuální percepční a prostorovou schopností a emocionálním zpracováním. U psů může pravá hemisféra hrát klíčovou roli v rozpoznávání prostorových vzorců a navigaci v prostoru. Pravá hemisféra může být také spojena s emocionálními reakcemi a interpretací emocí u lidí a dalších psů. Obě hemisféry jsou také propojeny nervovými spojeními, které umožňují komunikaci prostřednictvím mechanismů aktivace-inhibice za přítomnosti afektivních nebo emocionálních procesů (Denenberg 1981).

5 Přechodná perioda

Přechodná perioda probíhá od 12 do 21 dní věku psa a ke konci tohoto období se začínají objevovat strachové reakce v důsledku větších interakcí s okolím. Strachové reakce mohou být způsobeny nejistotou nebo nedostatkem zkušeností s novými situacemi (Case 2013). Toto období se vyznačuje obrovskými změnami a rozvojem. Během této fáze štěňata vykazují rychlé změny chování, smyslových schopností a fyziologických adaptací. Štěňata v této době začínají otevírat nejdříve oči a později i zvukovody. Jak se vyvíjejí jejich smyslové orgány, začínají postupně reagovat na mnoho nových podnětů a jejich schopnost vnímat vnější svět se zvyšuje. Štěňata aktivně zkoumají své okolí a začínají objevovat různé povrchy, předměty a zvuky. (Haupt 2018). Během přechodné periody dochází k učení základních dovedností, jako je čištění se, chůze a začínají první sociální interakce s ostatními jedinci (Lindsay 2000).

Vyvíjí se u nich reflex vylučování, který je přítomný již při porodu a k jeho produkci dochází, když matka olízne srst štěněte. Avšak za funkční se považuje až kolem 2 až 3 týdnů. Od 3. týdne reflex mizí a štěně má tendenci se vyvenčit mimo pelech. (Dehasse 1994).

5.1 Senzorická percepce v průběhu přechodné periody

Oči se začínají otevírat kolem 13. dne věku. Avšak zrak je prvních několik týdnů ještě slabý. Na základě EEG a histologických studií sítnice je pravděpodobné, že jejich zrakové schopnosti budou plně vyvinuty až kolem 7. či 8. týdne věku (Scott 1963). Štěňata mezi sebou vykazují odlišné načasování. K otevření očí došlo u fen dříve než u psů. Pohlavní rozdíly jsou přítomny v několika aspektech zraku štěňat. U fen obecně zrání zrakové ostrosti předchází psům

(Makrides et al. 2001). Tyto rané rozdíly mezi pohlavími ve zrání zrakových procesů jsou přechodné a nemají žádné dlouhodobé důsledky pro chování (Alexander & Wilcox 2012). Vizualní komunikace se přirozeně rozvíjí do 3. týdne života. V tuto dobu jsou štěňata schopna reagovat i na jiné předměty než na matku a sourozence (Serpell & Jagoe 1995). Slyšet začínají v období mezi 18 až 21 dny po narození, kdy se začíná otevírat sluchový kanál (Strain et al. 1991). Během této periody dochází k vývoji akustického reflexu. Akustický reflex zahrnuje reakci na hlasité zvuky a hraje důležitou roli při ochraně sluchu před poškozením způsobeným nadměrným hlukem. Má také adaptační funkci, protože připravuje jedince na pohotový stav ve vztahu k neočekávaným událostem. Jak štěňata dospívají a zvyknou si na různé zvuky, může akustický reflex mírně oslabovat (Hansen & Wei 2014). Mezi 18 až 28 dny se začaly objevovat pozitivní orientační reakce na zrakové a sluchové podněty, které byly silné ve 25 dnech věku a později jako u dospělých (Fox 1964). Různé skupiny psů vykazují značné rozdíly ve sluchových dovednostech. Například člověkem odchovaná štěňata se méně orientovala na zvuk ve 3 týdnech než štěňata odchovaná matkou. Ručně odchovaná štěňata zažila díky krmení z lahve více kontaktu s lidmi před svým 3. týdnem věku než štěňata odchovaná matkou. Z toho vyplývá, že více kontaktu s lidmi snižuje reaktivitu u štěňat (Fox & Stelzner 1966; Gazzano et al. 2008). Je důležité, aby štěňata byla vystavena různým podnětům a situacím, které stimulují jejich smysly. Tento proces je důležitý pro jejich vývoj a adaptaci na okolní prostředí. Proto nedostatek smyslové expozice v této době může mít za následek sníženou smyslovou kapacitu (Bateson 1979). Modifikace vzorců postnatálních smyslových zkušeností mohou mít významný vliv na raný růst a vývoj mozku (King & Carlile 1993).

5.2 Rozvoj sociálního učení

V přechodné periodě jsou schopnosti učení ještě stále omezené a naučené podmíněné reakce nejsou stabilní. Avšak podněty, kterým jsou štěňata v této přechodné fázi vystavena, mají klíčový vliv na jejich další vývoj. Postupné vyvíjení smyslových orgánů jim umožňuje stále více vnímat a chápat svět kolem sebe. Tato zkušenost s podněty vytváří základ pro jejich schopnost zpracovávat informace a reagovat na ně. Jejich schopnost vnímat vnější svět a se silně zvyšuje. Během prvních 2 až 3 týdnů života se matka štěňat výhradně soustředí na kojení a čištění po jejich vyprazdňování. Po této době je začne nechávat o samotě asi hodinu až dvě denně. Štěňata sají od své matky první 3 až 4 týdny života, poté matka štěňata odstrkuje od struků, aby podpořila jejich samostatnost (Wells 2017). Ke konci přechodné periody se štěňata začínají více zaměřovat na rozvíjení sociálních vztahů se svými sourozenci. Dochází ke stálému zlepšování lokomočních schopností neurologického vývoje. To štěňatům umožňuje rozvíjet komunikaci, hry a sociální interakce s ostatními jedinci. U štěňat dochází k prořezávání zubů a v důsledku toho se navzájem kousou a začínají se objevovat prvky hry provázené vrčením a kousáním (Haupt 2018). Štěňata se aktivně zapojují do sociálních her se sourozenci, a to nejdříve ve věku 2 až 3 týdnů. Ve stejném věku jsou pozorovány také první známky agonistického chování. Sociální hra a agonistické chování může představovat ideální adaptaci pro štěně, aby dosáhlo určitých fyzických zkušeností ve svém životě (Scott & Fuller 1965).

Vrtění ocasem a vokalizace se stávají variabilnějšími a vznikají v reakci na širokou škálu podnětů. Toto chování štěňatům pomáhá vyjádřit různé pocity a reakce na prostředí kolem nich. (Miklósi 2015). Štěňata si začínají tvořit pevné vazby mezi sebou a ke konci této periody si utvářejí kladné vztahy s lidmi a na krátkou dobu opouštějí vrh i matku (Scott 1958). Štěňata jsou schopná se učit navzájem jeden od druhého při řešení konkrétních problémů. Jakmile štěňata otevrou oči a jsou schopna se fyzicky vidět, je pravděpodobné, že se navzájem budou učit. Kromě fyzických rozdílů štěňat ve vrhu je třeba vzít v úvahu rozdíly mezi plemeny. U některých plemen (foxteriéri) se reakce na hluk vyvine dříve než zrak (Miklosi 2008; Scott & Fuller 1965).

Štěňata mohou být ovlivňována prostřednictvím asociativního učení, kdy se naučí spojovat určité podněty s určitými důsledky (Lindsay 2000). Scott & Fuller (1965) došli k závěru, že mezi 18 až 21 dnem jsou štěňata schopná podmíněných reakcí. Ale jejich vložka asociativního učení obvykle nedosahuje úrovně jako v dospělosti.

5.3 Motorická aktivita

S růstem se zvyšují smyslové schopnosti, svaly se stávají silnějšími a funkčnějšími a dozrává centrální nervový systém. To znamená, že dochází ke zlepšování motorických reakcí a chování se stává složitějším. Zvýšená behaviorální aktivita stimuluje vývoj nových synapsí a tím posiluje nervové dráhy (Garland & Howard 2009). Štěňata zkoušejí koordinovat svoje tělo a začínají projevovat větší aktivitu. Mezi 11. a 15. dnem se začínají podpírat na zadní končetiny. Chůze v tomto věku je ještě nemotorná a zadní končetiny vykazují patrný třes, což naznačuje ještě jejich slabost. Pohybují se dopředu i dozadu a chůze je doprovázena kýváním hlavy pro lepší koordinaci. Tento kývavý pohyb hlavy časem zmizí. Vzpřímené sezení na předních končetinách bylo pozorováno ve 20 dnech a postupně přecházelo ke stání, které se objevilo ve 21 dnech věku (Fox 1964). Poloha ve stoje přináší štěněti mnoho výhod. Štěňata, která se plazí, mají jiný úhel pohledu než ta, která stojí, kdy se celá místnost snese do zorného pole (Kretch et al. 2014). Stání je předehrou k chůzi, díky které mohou štěňata začít zkoumat okolní prostředí. Chůze poskytuje štěňatům nové příležitosti pro sociální interakce (Adolph & Tamis-LeMonda 2014).

6 Vývoj kognitivních vlastností v období socializace

Socializace zahrnuje vývojové období od tří do dvanácti týdnů věku (Fox 1968). Během období socializace si štěňata postupně zvykají na své prostředí a začínají se adaptovat na různé podněty, situace a lidi kolem sebe. Tato doba je velkým zájmem badatelů v oblasti etologie (Uzunova et al. 2007). Socializace se považuje za nejdůležitější období psiho vývoje. Chování, které si štěně osvojí během období socializace a které se zde formuje, má zásadní vliv na jeho chování v dospělosti (Fox 1968). Během prvních osmi týdnů života je štěně schopno těžit ze stimulace způsobem, které mu pomůže začít rozvíjet některé z jeho dospělého chování (Scott & Fuller 1965). Je to období, kdy malé množství zkušeností bude mít velký vliv na pozdější chování. Obecně se dá charakterizovat jako epigenetický proces a zahrnuje proces učení, který musí všechna štěňata podstoupit, aby získala klíčové životní dovednosti. V souvislosti s vývojem, je to velice důležitý a nevratný proces.

Učí se vyrovnávat se svým okolím a komunikovat v rámci své sociální skupiny, která zahrnuje matku, sourozence a další psy ve vrhu. Tyto jedince se štěně učí rozpoznávat a zároveň se sebevědomě zapojuje do sociálních skupin. Přestože rodiče hrají důležitou roli v socializaci, neméně důležité je také zajistit kontakt s ostatními jedinci stejného nebo jiného druhu. (Miklósi 2014; Manning & Dawkins 2012). Je klíčové, aby během této periody štěňata zažila některé stresové situace, aby zkoumala různé typy prostředí a zapojila se do úkolů při řešení různých problémů (Battaglia 2009; Foyer et al. 2016).

Za nejcitlivější období se v tomto ohledu považuje doba mezi 4. až 8. týdnem věku (Jensen 2007), kdy je celková nervová organizace na vyšších úrovních. To znamená, že štěňata jsou schopna komplexnějších sociálních interakcí, učení se a zapamatování si informací. Jejich nervový systém je připraven k absorbování a zpracování široké škály podnětů (Fox 1966). Lidská manipulace a kontakt jsou velmi důležité pro štěňata během období socializace. Lidé hrají klíčovou roli v podpoře sociálního vývoje a adaptace štěňat na jejich prostředí. Pokud s mláďaty v tomto období lidé dostatečně nemanipulují, může být později velmi obtížné jejich vzájemné soužití (Jensen 2007). Nedostatek vhodné socializace během tohoto citlivého

období hraje velkou roli v tom, zda se u psa vyvinou problémy s chováním či nikoli. Štěňata mají zvýšenou schopnost přijímat interakce od lidí a poznávat nové podněty. Proto nedostatek vhodného kontaktu může vést k problematickému chování, jako je nežádoucí agresivita a strach. Je důležité, aby štěně zažilo co nejvíce různých situací s lidmi, zvířaty a v různém prostředí. Vystavení jedince takovým situacím by mělo být pozitivní a neměl by se u něj vytvářet stres nebo strach. Štěně se naučí, že jsou tyto věci normální a běžné v jeho budoucím životě. Dobře socializované štěně se stane přátelským a společenským psem, u kterého se s menší pravděpodobností budou projevovat problémy s chováním v budoucnosti (Battaglia 2009; Serpell 2017). Pokud jsou štěňata chovaná společně bez lidského kontaktu do doby 12 týdnů věku, zcela se vyhýbají lidem a vykazují vůči nim velký strach. Naopak štěňata, kterým se kontakt s člověkem dostal během 4 až 10 týdnů, si vyvinou pozitivní sociální odezvu vůči svému psododovi a ostatním lidem (Freedman et al 1961). V období socializace taky hraje velkou roli místo, kde jsou štěňata vychovávána. U štěňat chovaných ve venkovním chovu probíhá zcela jiný proces učení než u štěňat chovaných doma ve společnosti lidí. I když štěňata z venkovního chovu zažila širokou škálu podnětů, ta v domácím chovu zažila prostředí typické pro jejich budoucí život a budou více sebevědomější (Pluijmakers et al. 2010).

Ve věku jednoho až dvou měsíců štěňata začínají vykazovat synchronizační chování s lidmi. Tím se myslí, že jejich aktivita po boku pohybujících se lidí je výrazně delší ve srovnání s tím, když se lidé nepohybují. S přibývajícím věkem se tato synchronizace ustálí. Dvouměsíční štěňata se naopak pohybují pomalu, pokud člověk chodí pravidelným tempem, a rychleji, když se člověk pohybuje rychle (Duranton et al. 2022).

Ve věku tří týdnů dochází k rozsáhlému utváření sociálních vztahů mezi sourozenci ve vrhu. Štěňata už nejsou zcela fixovaná na svou matku a ta už pomalu začne na krátkou dobu opouštět svůj vrh (Scott 1958). Dochází k intenzivní hře mezi sourozenci, která je v této době velmi důležitá. Hra jim usnadňuje naučit se sociální dovednosti (Biben 1998), nebo posilovat sociální vazby jako trénink kognitivního rozvoje (Bekoff 1984; Spinka et al. 2001). Štěňata mezi sebou běhají ve skupinách a následují se navzájem (Battaglia 2009; Scott & Fuller 1965).

Během období socializace se štěně, které interaguje s více jedinci stejného druhu, může vyvíjet jinak, než štěně s malým počtem jedinců nebo žádnými interakcemi. Faktory jako velikost vrhu, poměr pohlaví, rychlost růstu a období narození mohou významně ovlivnit chování (Foyer et al. 2013). V malém vrhu je možnost fyzického kontaktu mezi matkou a kterýmkoli sourozencem větší, což může mít několik pozitivních důsledků na jejich chování (Seitz 1954; D'Eath & Lawrence 2004).

Rozvíjí se také explorativní chování, které je spojené s prozkoumáváním a objevováním nových prostředí a předmětů. Období socializace je z velké části založeno na schopnosti zkoumat. Toto chování se vyskytuje v rané ontogenezi u mnoha druhů savců. Vystavení štěněte různým typům prostředí a situacím může posílit jejich zvědavost a touhu po objevování a vede to k dlouhodobému rozvoji sebejistoty a samostatnosti (Scott et al. 1974). Vývoj toho, co je již naučené a co je nové, tvoří základ pro budoucí průzkumné chování a rozpoznávání druhů. To může být ovlivněno také reprodukcí a vyhýbání se nebezpečným podnětům (Lord 2013).

Štěňata mají období zvýšené zvědavosti v období mezi 6 a 7 týdny věku, kdy jsou méně bojácná a více ochotná prozkoumávat nové prostředí. (Freedman et al. 1961). Později ve věku 9 až 10 týdnů, může u některých štěňat dojít k zesílení reakce na strach. To může být způsobeno jakýmkoli negativním zážitkem, který štěně zažilo, nebo přirozeným vývojem jeho nervového systému (Overall & Dyer 2005).

6.1 Primární socializace

Primární socializace zahrnuje období od 3 do 6 týdnů věku a probíhá během senzitivní fáze, která se podobá imprintingu. Ta se vyznačuje fází rychlého učení během krátkého vystavení jiným zvířecím druhům, chování a prostředí. Je to období, kdy se rozvíjejí smyslové i motorické schopnosti a objevuje se zájem o sociální interakce s ostatními. Začínají se objevovat vzájemné hry mezi sourozenci a mezi neživými předměty (Lindsay 2000; Scott & Fuller 1965). Tráví velké množství vzájemným okusováním, které vede k vývoji inhibice skusu, kdy si dávají pozor, aby nekousali příliš silně. Jedinci, kteří byli odstaveni příliš brzy, mohou kousat silněji a tvrději (Fox & Stelzner 1967).

Štěňata od 3. do 6. týdnů vykazují reflexní úlekovou reakci v důsledku přítomnosti náhlých zvuků. Po této reakci nastává rychlé, okamžité zotavení. Tímto se u nich začíná projevovat habituace. Jejich schopnost přivyknout si na různé podněty beze strachu, se kterými se setkávají denně v období socializace, je klíčová (Morrow et al. 2015). Důkladná habituace pomáhá štěňatům přizpůsobit se v prostředí a vede k nižší reaktivitě na různé podněty, se kterými se denně setkává. Proto je důležité vystavit štěně různým situacím, aby se vyvinulo do dobře přizpůsobeného psa (Glasser 1966).

Pokud jsou štěňata oddělena od matky a sourozenců, vykazují známky separační úzkosti. Ty se projevují zvýšenou vokalizací nebo větším fyzickým úsilím o kontakt s nimi. Tímto způsobem štěňata posilují vzájemný kontakt se sourozenci a v budoucnu si takto vytvoří vztah s jedinci stejného druhu (Scott 1967). To naznačuje, že dlouhá odloučení od matky mají negativní důsledky, zatímco krátké odloučení od matky mívá pozitivní důsledky (Lazzaretti et al. 2016). Graham et al. (2005) zkoumali vývoj smyslových systémů u štěňat ve věku mezi 26 a 39 dnů. Z této studie vyplývá, že v tomto období jsou smyslové systémy štěňat již dostatečně vyvinuté. To znamená, že štěňata jsou schopna rozpoznat a reagovat na zrakové a sluchové podněty, včetně těch, které pocházejí z videa.

6.1.1 Rozvoj herního chování

V primární socializaci štěňat se herní chování projevuje jako důležitá součást vývoje sociálních dovedností a komunikace mezi matkou a sourozenci. Hra je důležitá nejen z hlediska fyzického cvičení, ale také pomáhá rozvíjet dovednosti potřebné pro komunikaci a interakci s ostatními psy a lidmi. Štěňata si spolu začínají hrát kolem 3. týdne věku a tím se navzájem rozvíjí sociální hra (Lund & Vestergaard 1998). V rámci primární socializace se štěňata často zapojují do různých forem hry, včetně agonistické a sexuální hry. Agonistická hra (hraní většinou spojené se soupeřením) se vyvíjí do 5. týdne věku štěňat, zatímco sexuální chování se objevuje později, do 6. týdne věku. Tyto dva typy učení se častěji objevují u dospělých psů než u štěňat (Aldis 1975).

Herní chování v době primární socializace je doprovázeno známkami dravého chování, jako pronásledování a skákání. Štěňata si v rámci hry také mění pozici dominantního a podřízeného, avšak tyto role jsou ještě nestabilní a vzájemně si je mění (Lindsay 2000; Scott & Fuller 1965).

6.2 Sekundární socializace

Sekundární socializace zahrnuje období od 6 do 12 týdnů věku štěňat a vyznačuje se procesy, které jsou založeny na různých formách asociativního učení. Štěňata mají v této době mnohem větší kapacitu pro učení, ale menší kapacitu pro zapamatování (Cheslock et al. 2004). Učení a poznávání u štěňat začíná být nejvíce intenzivní v době vývoje, kdy začínají opouštět místo s matkou a setkávají se s novými pachy mimo bezpečnost tohoto místa. Tyto pachové preference, které si osvojí v tomto citlivém období, zůstávají zachovány i v dospělosti (Fillion

& Blass 1986). V této době některé studie považují chování za konzistentní. Určité rysy už se ustálí a zůstanou neměnné po zbytek života. Budoucí majitelé psů se tak na základě svých pozorování a interakcí se psem umístěným ještě u chovatele snaží pochopit jeho chování a na základě toho si vyberou požadované štěně (Fratkin et al. 2013). Štěňata ve věku 8 až 10 týdnů jsou schopna dobře vykonávat úkoly, při kterých zapojují zrak, sluch a čich. Dotykové vnímání a paměť jsou v tomto věku už přítomny, ale úplně se vyvinou až v dospělosti (Bray et al. 2014; Stewart et al. 2015).

Během tohoto krátkého období lze dosáhnout také nejvhodnější doby pro socializaci, kdy je štěně nejvíce vnímavé vůči novým stimulům (Scott & Fuller 1965). Na začátku tohoto období v době 6 týdnů je dokončen rychlý růst centrálního nervového systému (Fox 1964). Sekundární socializace zahrnuje odstav od matky a sourozenců a jejich život probíhá většinou již u nových majitelů (Scott & Fuller 1965).

O ideální době odstavu od matky se vedou spory, nejčastěji se však uvádí 7. týden věku štěňat (Freedman et al. 1961). Sociální interakce mezi matkou a mláďaty během odstavu má významný vliv na následné chování štěňat. Péče o štěňata ze strany matky není už tak intenzivní a dochází u ní ke snížení laktace. Ochota matky kojit štěňata klesá během období odstavu, a to hlavně kvůli ostrým zubů štěňat (Rheingold 1963; Wilsson 1985). Štěňata mají v době sekundární socializace velmi dobře vyvinuté učení od matky při jejím pozorování. Bylo prokázáno, že štěňata ve věku 9 až 12 týdnů vykazovala větší trénovatelnost při detekci narkotik, pokud jim bylo povoleno pozorovat svou matku, než ve věku 6 měsíců (Slabbert & Rasa 1997). Matka také může hrát v této době důležitou roli v regulaci agresivního chování. Štěňata mají méně zkušeností se svým prostředím a jsou zranitelnější než dospělí psi. Díky tomu více tíhnou k sociálnímu získávání informací od ostatních. Rané učení prostřednictvím pozorování může mít významný vliv na rozvoj jejich dovedností (Terkel 1996). Štěňata si ustálí svou pozici ve skupině sourozenců a interakce mezi nimi už dosáhly vrcholu. Dovednosti, které se naučí během vzájemné hry se sourozenci, jim usnadní budoucí adaptaci na rodinný život (Bekoff 1972).

Pokud dojde k předčasnému odstavu štěňat (před 6. týdnem), hrozí u nich riziko s přizpůsobením v novém domově a úroveň úzkosti, onemocnění a úmrtnosti je u nich vyšší (Slabbert & Rasa 1993). Štěně by nikdy nemělo být odstaveno od matky dříve než v 7 týdnech. Důvodem je interakce, která probíhá ve vrhu právě v těchto týdnech a vliv matky ještě stále hraje důležitou roli. Předčasné odebrání štěňat z vrhu může vést také k emoční nestabilitě (Luescher 2017). Psi, kteří opustí vrh před 12. týdnem věku, jsou popisováni jako klidnější, cvičitelnější, sociálnější a odvážnější než psi, kteří opustí vrh později (Bennett & Rohlf 2007). Pokud naopak opustí vrh příliš pozdě (po 12. týdnem), zvýší se u nich strachová reakce na nové podněty (Lindsay 2000). Štěňata ve věku 7 týdnů jsou nejvíce vnímavá k socializaci s lidmi. Dobře chápou lidské komunikační signály, a proto je vhodné, aby se jim v této době takový kontakt dostal (Freedman et al. 1961). Později se u štěňat začíná zesilovat bázlivost a sociální přístup k člověku je menší. Štěně by mělo být od matky odstaveno před dosažením 12 týdnů věku. Psi jsou potom mnohem snadněji socializováni v tzv. senzitivním období mezi 8. a 12. týdnem věku (Scott & Fuller 1965).

6.2.1 Vývoj interspecifické komunikace mezi štěnětem a člověkem

Štěňata mají přirozenou tendenci hledat oční kontakt s lidmi, což jim pomáhá budovat vazby a porozumění. Oční kontakt jsou schopni navazovat již v mladém věku jako prostředek pro usnadnění mezidruhové komunikace (Gácsi et al. 2009; Miklosi et al. 2003). Individuální rozdíly ve zrakových schopnostech jsou velmi důležité. Mají vliv na jejich výkon v jakémkoli řešení problému. Ovlivní to jejich plnění úkolů od lidí, při kterých pozorují lidský oční kontakt (Adler & Adler 1977). Štěňata už také disponují sociálně komunikativními dovednostmi, které se také úplně vyvinou až v dospělosti. Jedinci vyhledávají lidský oční kontakt méně než dospělí

psi, avšak pokud si člověk vyžádal pomocí řeči vzájemné zírání do očí, byl oční kontakt zřetelnější (Ben-Aderet et al. 2017). Bylo prokázáno, že pohledy zaměřené na člověka se objevují u štěňat v zájmovém chovu dříve než u budoucích detekčních štěňat. Pracovní psi, kteří jsou chováni v kotcích, mohou mít snížené dovednosti o učení komunikace s lidmi (Passalacqua et al. 2011). Na druhou stranu psi mají tendenci ignorovat náznaky chování, když jim daný úkol není specificky určený prostřednictvím očního kontaktu (Kaminski et al. 2012). Bylo prokázáno, že psi věnují více pozornosti lidem, se kterými mají blízký vztah než cizím lidem. Vyhledávají také oční kontakt s osobou, se kterou mají kladný vztah, když se setkávají s novými předměty. Očividně kvůli získání informací než kvůli emoční podpoře. Z výzkumu bylo zjištěno, že psi berou v úvahu chování jiných lidí, aby mohli posoudit jaký je úmysl dané osoby. Avšak není dosud známo, jaké kognitivní nebo emocionální procesy jsou za tímto chováním ukryty (Serpell 2017).

Štěňata v období socializace jsou schopna chápat a reagovat na komunikační signály od lidí. Během této klíčové fáze ve vývoji štěňat se učí rozpoznávat lidská gesta, hlasové signály a další komunikační prostředky. Ve věku 8 týdnů jsou štěňata schopna plnit úkoly s velmi dobrým výsledkem, pokud jsou jim poskytnuty komunikační signály od lidí (například ukazování ruky) (Gácsi et al. 2009).

7 Juvenilní perioda

Juvenilní perioda začíná ve věku 12 týdnů a trvá do dosažení pohlavní dospělosti. Na rozdíl od ostatních vývojových období zahrnuje delší období, během kterého štěně dospívá a postupuje až ke konečnému stádiu dospělosti. Domácí psi obvykle procházejí pohlavní zralostí mezi 6. a 9. měsícem. Feny začnou hárat a psi značkovat. S tím jsou spojené hormonální změny, které mohou ovlivnit jejich chování. Například u štěňat, která vstupují do puberty, se mohou objevit změny na stresové nebo sexuální úrovni. Během puberty dochází k výraznému hormonálnímu posunu a u štěňat mohou nastat hormonální změny, které zvýší jejich reaktivitu na stresové situace (Overall 2013). Přestože je juvenilní období definováno končící pohlavní dospělostí, většina studií považuje psy mladší než 1 rok za štěňata a psy starší než 1 rok za dospělé (Fratkin et al. 2013). Štěně rychle roste a jeho růstové křivky se začínají vyrovnávat. Smyslové orgány, jako jsou zrak, sluch, čich, chuť a hmat, jsou již dobře vyvinuty a pes je schopen je plně využívat pro své každodenní aktivity. Kolem šestnáctého týdne se začíná částečně objevovat trvalý chrup, což znamená, že se začínají objevovat trvalé zuby a mléčné zuby začínají postupně vypadávat. Tento proces obvykle pokračuje až do šesti měsíců věku, kdy je mléčný chrup zcela nahrazen trvalým chrupem (Scott & Fuller 1965). Vývojové schopnosti jako je inhibiční kontrola, pozornost a paměť dozrávají během prvního roku vývoje. Zatímco komplexnější vlastnosti, jako je například vizualizace sledování, tedy schopnost soustředit pozornost na vizuální podněty a sledovat je, může být během juvenilního období omezená v rámci ontogenetického vývoje (Lazarowski et al. 2020).

Období se považuje za nejproměnlivější fázi v rámci ontogeneze. Avšak v současné době je nejméně prozkoumaným stádiem ve vývoji štěněte. Většina toho, co je známo o neurálním a behaviorálním vývoji u psa, se zaměřuje na prvních 8 až 12 týdnů života (Scott & Fuller 1965). Jen málo je známo o tom, jaké další změny mohou nastat po 12 týdnech (Overall 2013). Přesto různé studie na lidech a potkanech naznačují, že savčí neuronová síť pokračuje v růstu a vývoji i během dospívání (McCrae et al. 2000; Sisk & Zehr 2005; Crone 2009; McCormick & Mathews 2010). Ke změně struktury centrálního nervového systému dochází během puberty (Romeo 2003). V této fázi vývoje jsou mozky štěňat stále mimořádně plastické a náchylné k vlivu prostředí a vlivu sociálních zkušeností (Schulz et al. 2009). Faktory vnějšího prostředí (například nedostatek socializace v městském prostředí) ve věku 3 až 6 měsíců jsou spojeny s agresivním a vyhýbavým chováním u psů (Appleby et al. 2002). Štěňata mohou zažívat několik pozitivních zážitků, které mají velký účinek na jejich chování. Zážitky obvykle zahrnují několik

zajímavých, nových a vzrušujících podnětů, kdy mohou svobodně zkoumat a komunikovat s lidmi a dalšími druhy. Dalo by se říct, že juvenilní perioda je prodloužením socializace (Denenberg & Bell 1960; Hubrecht 1995; Boxall et al. 2004).

V této době by měl majitel naučit dospívajícího psa vhodnému chování. Tím se myslí místo vyměšování, doba krmení, chování, které je vhodné a které naopak není a zabránit separační úzkosti. Ta se projevuje hlasitou, vytrvalou vokalizací a destruktivním chováním, když je pes ponechán o samotě (Cannas et al. 2010).

Dlouhodobé setkávání štěňat během juvenilního období s jinými psy a lidmi může posilovat jejich sociální dovednosti, zvyšovat jejich pohodu a vést k vyváženějšímu chování v dospělosti. (Hubrecht 1995; Boxall et al. 2004). Začnou také chápat, co je pro ně nebezpečné a co naopak není, takže nevykazují silné strachové reakce. Pokud v předchozím období získali vhodné pozitivní socializační zkušenosti, jsou v juvenilní periodě méně stresováni neznámými podněty a dokážou se dobře vyrovnat s novými zkušenostmi.

Goddard a Beilharz (1986) ve své studii zjistili, že strach může být častou vlastností vodících psů a že je možné předpovídat strach u štěňat již v relativně mladém věku. Zjištění ukazuje, že předvídací hodnota testování strachu se může zlepšovat s věkem štěňat. Testování strachu ve věku 12 týdnů poskytuje určitou předpovědní hodnotu, ale přesnější výsledky lze dosáhnout, když jsou štěňata testována ve věku 6 měsíců. Tento časový rozdíl může být spojen s tím, že se štěňata dále vyvíjejí a získávají více zkušeností se svým prostředím a sociálními interakcemi.

Agnett et al. (2000) testoval štěňata ve věku 4 měsíců a zaměřil se na jejich schopnost používat lidský kontakt k nalezení skrytého předmětu. V této studii bylo prokázáno, že štěňata ve věku 4 měsíců byla schopna úspěšně využít lidský kontakt k řešení úkolu, což naznačuje, že porozumění lidským signálům a spolupráce s lidmi je v této době již relativně vyvinutá.

Zkušenosti a chování psů do doby jejich prvního roku života jsou rozhodující pro jejich pozdější chování a temperament. To je jeden z hlavních důvodů, proč švédští vojenští psi jsou vybíráni do výcviku až v době, kdy dosáhli 15. až 18. měsíce. V této době už je zcela jasné chování psa, které se v průběhu života nebude už nijak zásadně měnit (Foyer et al. 2014).

8 Dospělost

Dospělost je nejstálejší periodou v životě psů, kdy vývoj už bývá dokončen. Začíná dosažením pohlavní dospělosti u psů i fen, tedy od zhruba 12. měsíce věku, do 7 až 9 let věku. Behaviorální a sociální zralost se považuje za dosaženou od období 12 do 24 měsíců věku v závislosti na plemeni. Avšak u psů a u fen doba behaviorální zralosti není stejná (Overall 2013). Je to poměrně stálé období, kdy psi nejsou vystaveni velkým změnám. Za konec dospělosti se považuje doba, kdy percepční, kognitivní a motorické schopnosti začnou klesat. Tento pokles není náhlý, což ztěžuje rozpoznání stárnutí (Miklósi 2015).

Chování a povaha dospělých psů se odráží od toho, jakým způsobem se vyvíjeli během dospívání. Rané vzorce chování, které si pes vybudoval v raném období, formulují řešení každodenních situací v dospělém životě. Avšak při změně životních podmínek může jedinec změnit i své dřívější chování. Na změnu chování může mít vliv například prostředí, ve kterém pes žije, sociální interakce a předchozí způsob tréninku (Gácsi et al. 2001).

Gfrerer et al. (2018) zkoumali vliv socializace u dospělých psů, konkrétně u švýcarských vojenských psů, kteří byli chováni jednotlivě. Tito psi byli vystaveni kontaktu s ostatními psi po dobu tří hodin týdně po dobu osmi týdnů. Výsledky studie ukázaly, že tato socializace vedla ke snížení útočného i obranného chování u dospělých psů vůči neživým předmětům a neznámým psům. To naznačuje, že i u dospělých psů může socializace mít pozitivní vliv na jejich chování a interakce s prostředím a ostatními psy.

Majitelé psů obecně uvádějí, že starší psi jsou klidnější, méně trénovatelní, méně společenší a méně odvážní než mladší psi. Klid je ovlivněn hlavně věkem, kastrací a výcvikem. Nejméně

klidní psi byli po prvních 12 týdnech věku, kastrování a mladší než 2,5 roku. Naopak nejkľidnější psi byli starší 6 až 9 let (Bennett & Rohlf 2007; Wilsson & Sundgren 1997; Kobelt et al. 2003). U starších psů dochází k poklesu učení, paměti a kognitivních funkcí (Adams et al. 2000; Tapp et al. 2003; Szabó et al. 2016; Wallis et al. 2016). Starší psi mívají větší variabilitu v rozsahu kognitivního poklesu s věkem (Adams et al. 2000). Tato variabilita se dá zlepšit celoživotním behaviorálním tréninkem. S takovými psy je výcvik snažší díky větší trvalé pozornosti. Lépe se soustředí na určité povely, protože mohou mít již nějaké zkušenosti získané během života a lépe chápou příkazy od svých majitelů. (Chapagain et al. 2017). Reverzní učení je také vysoce citlivé na vyšší věk. U reverzního učení pes mění své chování, aby se vyhnul nežádoucím následkům nebo situacím. Na rozdíl od tradičního učení, kde pes získává nové dovednosti prostřednictvím pozitivních posilovačů (Studzinski et al. 2006; Tapp et al. 2003). Ke zhoršení těchto výkonů dochází dříve než například ke zhoršení vizuoprostorového učení, které psům umožňuje porozumět a reagovat na vizuální podněty ve fyzickém prostoru kolem nich (Christie et al. 2005). Psí kognitivní pokles je chronický, neurodegenerativní stav s behaviorálními a patologickými příznaky (Hunter 2023). Krátkodobé poruchy pracovní paměti se u psů objevují již ve věku kolem šesti let (Studzinski et al. 2006).

9 Závěr

Cílem práce bylo sjednotit základní poznatky o kognitivních schopnostech psů během raných fází ontogeneze. Důraz byl kladen na popis různých druhů učení, paměti a komunikaci, které souvisejí právě s kognitivními vlastnostmi. Práce se také zabírala teoretickým základem postnatálních period s důrazem na rané periody. Byla popsána vývojová specifika těchto period včetně kognitivního, behaviorálního, sociálního, motorického vývoje a rozvoje senzorických vlastností.

Za přenos a zpracování kognitivních informací je zodpovědná nervová soustava, které psům umožňuje vnímat, učit se, pamatovat si a reagovat na své prostředí. Mezi klíčové struktury nervové soustavy pro rozvoj kognitivních schopností patří hippocampus a amygdala. Hippokampus je hlavní strukturou pro paměť a učení. Vytváří nové paměťové stopy a má vliv na rozvoj kognitivních schopností. Amygdala hraje klíčovou roli v procesu regulace emocí a chování. Pomáhá psům ukládat emocionálně významné události do paměti a tvořit asociace mezi určitými situacemi.

V práci byly porovnávány vývojové rozdíly štěňat. V každé periodě se pes učil a vyvíjel se jinak. Zpočátku po narození jsou kognitivní schopnosti jen velmi omezené a štěně je závislé především na stimulaci poskytované matkou. Jak štěňata rostou a vyvíjejí se, stále se více osamostatňují od matky a začínají prozkoumávat své prostředí. Zjistilo se, že později v období socializace je štěně nejvíce připravené přijímat podněty z vnějšího okolí. Důležitost socializace spočívá v tom, že během tohoto období se formují základy chování, které štěněti zůstanou do období dospělosti. Proto je důležité, aby majitelé věnovali štěněti během této fáze dostatek pozornosti a poskytli mu tak pozitivní zkušenosti s různými lidmi, zvířaty a prostředími.

V období sekundární socializace a později, v juvenilním období, již v domově u nových majitelů, by se dospívající štěně mělo motivovat, k tomu, aby se posílilo pozitivní chování a potlačilo nežádoucí chování. Jsou vhodné jisté tréninkové metody a prostředí, které podporují jejich kognitivní vývoj a sociální interakce. Do výcviku štěněte by mělo být zahrnuto pozitivní posílení, které odměňuje jedince za požadované chování. Vzhledem k tomu, že štěňata mají kratší dobu pro zapamatování, mělo by se cvičit se štěnětem v krátkých a opakovaných tréninkových dobách.

10 Literatura

- Adams B, Chan A, Callahan H, Milgram NW. 2000. The canine as a model of human cognitive aging. *Prog Neuro Psychopharmacol Biol Psychiat* 24:675–692.
- Adler LL, Adler HE. 1977. Ontogeny of observational learning in the dog (*Canis familiaris*). *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology* 10:267-271.
- Adolph KE, Tamis-LeMonda CS. 2014. The costs and benefits of development: The transition from crawling to walking. *Child development perspectives* 8:187-192.
- Agnetta B, Hare B, Tomasello M. 2000. Cues to food location that domestic dogs (*Canis familiaris*) of different ages do and do not use. *Animal cognition* 3:107-112.
- Akins CK. 2018. Novel flexibility of social learning in dog puppies. *Learning & Behavior* 46:331-332.
- Atkinson RC, Shiffrin RM. 1968. Human Memory: A Proposed System and its Control Processes. Pages 89–195 in K. W. Spence and J. T. Spence, editors. *Psychology of Learning and Motivation*. Academic Press.
- Alberghina D, Gioè M, Quartuccio M, Majolino G, Liotta L. 2021. Puppy growth rate during early periods of labrador retriever development: role of litter size and photoperiod of birth. *Italian Journal of Animal Science* 20: 26-32.
- Aldis O. 1975. *Play Fighting*. Academic Press New York.
- Alexander GM, Wilcox T. 2012. Sex differences in early infancy. *Child Development Perspectives* 6:400-406.
- Anand KJS, Scalzo FM. 2000. Can adverse neonatal experiences alter brain development and subsequent behavior? *Neonatology* 77:69-82.
- Appleby DL, Bradshaw JW, Casey RA. 2002. Relationship between aggressive and avoidance behaviour by dogs and their experience in the first six months of life. *Veterinary Record* 150:434-438.
- Bacon WE, Stanley WC. 1970. Reversal learning in neonatal dogs. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 70:344–350.
- Baddeley AD, Hitch G. 1974. Working Memory. Pages 47–89 in G. H. Bower, editor. *Psychology of Learning and Motivation*. Academic Press.
- Baddeley A. 2000. The episodic buffer: a new component of working memory? *Trends in Cognitive Sciences* 4:417–423.
- Baltes PB. 1987. Theoretical propositions of life-span developmental psychology: on the dynamics between growth and decline 23:611–626.

- Bateson P. 1979. How do sensitive periods arise and what are they for? *Animal Behaviour* 27:470-486
- Battaglia CL. 2009. Periods of early development and the effects of stimulation and social experiences in the canine. *Journal of Veterinary Behavior* 4:203-210.
- Bayer E. 1929. Beitrage zur Zweikomponententheorie des hungers. *Zeitschr Psychol* 112:1-54.
- Bekoff M. 1995. Play signals as punctuation: the structure of social play in canids. *Behaviour* 132:419-429.
- Bekoff M. 1972. The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals: An ethological perspective. *The Quarterly Review of Biology* 47:412-434.
- Bekoff M. 1981. A critical reanalysis of the ontogeny and phylogeny of mammalian social and locomotory play: an ethological hornet's nest. *Behavioral development*.
- Bekoff, M. 1984. Social play behavior. *Bioscience* 34:228-233.
- Spinka M, Newberry RC, Bekoff M. 2001. Mammalian play: training for the unexpected. *The Quarterly review of biology* 76:141-168.
- Ben-Aderet, Gallego-Abenza M., Reby D, Mathevon N. 2017. Dog-directed speech: Why do we use it and do dogs pay attention to it? *Proceedings of the Royal Society* 284:20162429.
- Bennett PC, Rohlf VI. 2007. Owner-companion dog interactions: Relationships between demographic variables, potentially problematic behaviours, training engagement and shared activities. *Applied Animal Behaviour Science* 102:65-84.
- Biben M. 1998. Squirrel monkey play fighting: Making the case for a cognitive training function for play.
- Blackman DE. 1991. BF Skinner and GH Mead: On biological science and social science.
- Bleicher N. 1962. Behavior of the bitch during parturition. *Journal of the American Veterinary Medical Association* 140:1076-1082.
- Borella E, Carretti B, De Beni R. 2008. Working memory and inhibition across the adult life-span. *Acta Psychol* 128:33-44.
- Bouchard G, Plata-Madrid H, Youngquist RS, Buening GM, Ganjam VK, Krause GF, Paine AL. 1992. Absorption of an alternate source of immunoglobulin in pups. *American Journal of Veterinary Research* 53:230-233.
- Bouton ME. 2016. *Learning and behavior: a modern synthesis*. Sinauer, Sunderland, MA, 2.
- Boxall J, Heath S, Bate S, Brautigam J. 2004. Modern concepts of socialisation for dogs: implications for their behaviour, welfare and use in scientific procedures. *Alternatives to Laboratory Animals* 32:81-93.

- Bradshaw J, Nott H. 1995. Social and Communication Behaviour of Companion Dog. Pages 115–130 in Serpell J, editor. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw J, Rooney N. 2016. Dog Social Behavior and Communication. Pages 133-159 in Serpell J, editor. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw J, Rooney N, Serpell J. 2017. Dog social behavior and communication. *The domestic dog: Its evolution, behavior and interactions with people* 133-159.
- Braun HW, Geiselsart R. 1959. Age differences in the acquisition and extinction of the conditioned eyelid response. *Journal of Experimental Psychology* 57:386-388.
- Bray EE, MacLean EL, Hare B. 2014. Context specificity of inhibitory control in dogs. *Animal Cognition* 17:15-31.
- Bray EE, Gruen ME, Gnanadesikan GE, Horschler DJ, Levy KM, Kennedy BS, MacLean EL. 2021. Dog cognitive development: a longitudinal study across the first 2 years of life. *Animal cognition* 24:311-328.
- Brickman AM, Stern Y. 2010. Aging and memory in humans. *Encyclopedia of Neuroscience* 175-180.
- Buckner RL, Petersen SE, Ojemann JG, Miezin FM, Squire LR, Raichle M. 1995. Functional anatomical studies of explicit and implicit memory retrieval tasks. *Journal of Neuroscience* 15:12–29.
- Buttelmann D, Tomasello M. 2013. Can domestic dogs (*Canis familiaris*) use referential emotional expressions to locate hidden food? *Animal cognition* 16:137-145.
- Byers JA, Walker C. 1995. Refining the Motor Training Hypothesis for the Evolution of Play. *The American Naturalist* 146:25–40.
- Byrne RW. 2002. Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean? Pages 77–105 in *Advances in the Study of Behavior*. Elsevier.
- Campbell BA, Campbell EH. 1962. Retention and extinction of learned fear in infant and adult rats. *Journal of comparative and physiological psychology* 55:1.
- Campbell BA, Spear NE. 1972. Ontogeny of memory. *Psychological review* 79:215.
- Campbell WE. 1975. *Behaviour Problems in Dogs*. Santa Barbara, CA.
- Cannas S, Frank D, Minero M, Godbout M, Palestrini C. 2010. Puppy behavior when left home alone: Changes during the first few months after adoption. *Journal of Veterinary Behavior* 5:94–100
- Carter AP, Chen C, Schwartz PM. 2002. Brain-derived neurotrophic factor modulates cerebellar plasticity and synaptic ultra-structure. *J Neurosci* 22:1316-1327.

- Case LP. 2013. Developmental Behavior: Puppy to Adult. In: Blackwell Publishing, The dog: Its behavior, nutrition, and health. Second Edition. Chapter 7. Iowa State University Press
- Cavalli-Sforza LL, Feldman MW. 1981. Cultural transmission and evolution: A quantitative approach (No. 16). Princeton University Press.
- Clyman RB, Emde RN, Kempe JE, Harmon RJ. 1986. Social referencing and social looking among twelve-month-old infants.
- Cools A, Van Hout A, Nelissen M. 2008. Canine Reconciliation and Third-Party-Initiated Postconflict Affiliation: Do Peacemaking Social Mechanisms in Dogs Rival Those of Higher Primates? *Ethology* 114:53-63.
- Coppinger R, Coppinger L. 2002. Dogs: a new understanding of canine origin, behavior and evolution. University of Chicago Press.
- Cowan N. 2008. What are the differences between long-term, short-term, and working memory? *Progress in brain research* 169:323-338.
- Craik FI, Lockhart RS. 1972. Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of verbal learning and verbal behavior* 11:671-684.
- Crone EA. 2009. Executive functions in adolescence: inferences from brain and behavior. *Developmental science* 12:825-830.
- Crowder RG, Surprenant AM. 2000. Sensory memory. *Encyclopedia of psychology* 7:227-229.
- Davidson PSR, McFarland CP, Glisky EL. 2006. Effects of emotion on item and source memory in young and older adults. *Cognitive, affective and behavioural neuroscience* 6:306-322.
- Davis M. 1997. Neurobiology of fear responses: the role of the amygdala. *J Neuropsychiatry Clin* 9:382-402.
- D'Eath RB, Lawrence AB. 2004. Early life predictors of the development of aggressive behaviour in the domestic pig. *Animal Behaviour* 67:501-509.
- Dehasse J. 1994. Sensory, emotional and social development of the young dog. *Bull. Vet. Clin. Ethol* 2:6-29.
- De Houwer J., Barnes-Holmes D., Moors A. 2013. What is learning? On the nature and merits of a functional definition of learning. *Psychonomic Bulletin and Review* 20:631-642.
- Denenberg VH, Bell RW. 1960. Critical periods for the effects of infantile experience on adult learning. *Science* 131:227-228.
- Denenberg VH. 1964. Critical periods, stimulus input, and emotional reactivity: A theory of infantile stimulation. *Psychological review* 71:335-351.

- Denenberg VH. 1981. Hemispheric laterality in animals and the effects of early experience. *Behavioral and Brain Sciences* 4:1-21.
- Diamond A. 2013. Executive functions. *Annual review of psychology* 64:135-168.
- Doré FY, Fiset S, Goulet S, Dumas MC, Gagnon S. 1996. Search behavior in cats and dogs: interspecific differences in working memory and spatial cognition. *Animal Learning & Behavior* 24:142-149.
- Dunbar I. 1985. *Socialization*, Center for Applied Animal Behavior. Berkeley California.
- Duranton C, Courby-Betremieux C, Gaunet F. 2022. One-and Two-Month-Old Dog Puppies Exhibit Behavioural Synchronization with Humans Independently of Familiarity. *Animals* 12:3356.
- Dykman RA, Ackerman PT, Newton JE. 1997. Posttraumatic stress disorder: a sensitization reaction. *Integrative Physiological and Behavioral Science* 32:9-18.
- Elgier AM, Jakovcevic A, Barrera G, Mustaca AE, Bentosela M. 2009. Communication between domestic dogs (*Canis familiaris*) and humans: dogs are good learners. *Behavioural processes* 81:402-408.
- Fanjiang G, Kleinman RE. 2007. Nutrition and performance in children. *Current Opinion in Clinical Nutrition & Metabolic Care* 10:342-347.
- Faria NC, Júnior CAM. 2017. Aprendizagem: Uma Abordagem Psicofisiológica. *Revista Ciências Humanas* 10:99-107.
- Feddersen-Petersen DU. 2000. Vocalization of European wolves (*Canis lupus lupus* L.) and various dog breeds (*Canis lupus f. fam.*). *Archives animal breeding* 43:387-398.
- Fillion TJ, Blass EM. 1986. Infantile experience with suckling odors determined adult sexual behavior in male rats. *Science* 231:729-731.
- Firth MA, Shewen PE, Hodgins DC. 2005. Passive and active components of neonatal innate immune defenses. *Animal health research reviews* 6:143-158.
- Fox MW. 1964. The ontogeny of behaviour and neurologic responses in the dog. *Animal Behaviour* 12:301-310.
- Fox MW. 1966. Neuro-behavioral ontogeny: A synthesis of ethological and neurophysiological concepts. *Brain Research* 2:3-20.
- Fox MW. 1965. *Canine Behavior*. Springfield Ill: Charles C Thomas Publ.
- Fox MW, Stelzner D. 1966. Approach/withdrawal variables in the development of social behaviour in the dog. *Animal behaviour* 14:362-366.
- Fox MW, Stelzner D. 1966. Behavioural effects of differential early experience in the dog. *Animal behaviour* 14:273-281.

- Fox MW, Stelzner D 1967. The effects of early experience on the development of interand intraspecific social relationships in the dog. *Animal Behaviour* 15:377–386
- Fox MW, Inman O, Glisson S. 1968. Age differences in central nervous effects of visual deprivation in the dog. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology* 1:48-54.
- Fox MW. 1968. *Abnormal Behavior in Animals*, 332–355. Philadelphia: WB Saunders.
- Fox M. 1970. A Comparative Study of the Development of Facial Expressions in Canids; Wolf, Coyote and Foxes. *Behaviour* 36:49-73.
- Fox MW. 1971. *Integrative Development of Brain and Behavior in the Dog*. University of Chicago Press.
- Fox MW. 1972. *Understanding Your Dog*. Coward, McCann and Geoghegan. Inc, New York.
- Fox MW, Bekoff M. 1975. The behaviour of dogs. *The Behaviour of Domestic Animals*. Bailliere Tindall, London 370–409.
- Fox MW. 1978. *The Dog: Its Domestication and Behaviour*. Garland STPM Press New York.
- Foyer P, Wilsson E, Wright D, Jensen P. 2013. Early experiences modulate stress coping in a population of German shepherd dogs. *Applied animal behaviour science* 146:79-87.
- Foyer P, Bjällerhag N, Wilsson E, Jensen P. 2014. Behaviour and experiences of dogs during the first year of life predict the outcome in a later temperament test. *Applied Animal Behaviour Science* 155:93-100.
- Foyer P, Wilsson E, Jensen P. 2016. Levels of maternal care in dogs affect adult offspring temperament. *Scientific reports* 6:19253.
- Fratkin JL, Sinn DL, Patall EA, Gosling SD. 2013. Personality consistency in dogs: a meta-analysis 8:E54907.
- Fredericson E, Gurney N, Dubois E. 1956. The relationship between environmental temperature and behavior in neonatal puppies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 49: 278–280.
- Freedman DG, King JA, Eliot O. 1961. Critical period in the social development of dogs. *Science* 133:1016-1017.
- Freyburger L, Marcheteau E, Thoumire S, Ravier J, Reynaud K, Chastant-Maillard S. 2012. Timing of the Intestinal Barrier Closure in Puppies. *Reprod. Domest. Anim* 47:190-193.
- Fugazza C, Moesta A, Pogány Á, Miklósi Á. 2018. Social learning from conspecifics and humans in dog puppies. *Scientific Reports* 8 (e9257) DOI:10.1038/s41598-018-27654-0.

- Fuller JL. 1964. Effects of experimental deprivation upon behaviour in animals.
- Gácsi M, Topál J, Miklósi Á, Dóka A, Csányi V. 2001. Attachment behavior of adult dogs (*Canis familiaris*) living at rescue centers: Forming new bonds. *Journal of Comparative Psychology* 115:423–431.
- Gácsi M, Kara, E, Belenyi B, Topal J, Miklosi A. 2009. The effect of development and individual differences in pointing comprehension of dogs. *Animal Cognition* 12:471-479.
- Galef BG. 2006. Social Learning in Animals. *Encyclopedia of Cognitive Science*.
- Gallistel CR, Balsam PD. 2014. Time to rethink the neuronal mechanisms of learning and memory. *Neurobiol Learn Mem* 108:136–44.
- Garland E, Howard MO. 2009. Neuroplasticity, Psychosocial genomics, and the biopsychosocial paradigm in the 21st century. *Health & Social Work* 34:191–199.
- Gazzano A, Mariti C, Notari L, Sighieri C, McBride EA. 2008. Effects of early gentling and early environment on emotional development of puppies. *Applied Animal Behaviour Science* 110:294-304.
- Glaser EM. 1966. *Physiological basis of habituation*. Oxford: Oxford University Press.
- Goddard ME, Beilharz RG. 1986. Early prediction of adult behaviour in potential guide dogs. *Applied Animal Behaviour Science* 15:247-260.
- Gogolla N, Caroni P, Lüthi A, Herry C. 2009. Perineuronal nets protect fear memories from erasure. *science* 325:1258-1261.
- Goldman PS, Tobach E. 1967. Behavior modification in infant rats. *Animal Behavior* 15:559-562.
- Goleman M. 2010. Impact of sex, age and raising place on puppies' aptitude test results. *Rocz Nauk Pol Towarz Zootechnicznego* 6:37-43.
- Gottlieb G. 1963. "Imprinting" in Nature. *Science* 139:497–498
- Gottlieb G. 1963. "Imprinting" in Nature. *Science* 139:497–498.
- Graf P, Schacter DL. 1985. Implicit and explicit memory for new associations in normal and amnesic subjects. *Journal of Experimental Psychology: Learning, memory, and cognition* 11:501.
- Graham L, Wells DL, Hepper PG. 2005. The influence of visual stimulation on the behaviour of dogs housed in a rescue shelter. *Animal Welfare* 14:143-148.
- Guskjolen A, Kenney JW, de la Parra J, Yeung BRA, Josselyn SA, Frankland PW. 2018. Recovery of "lost" infant memories in mice. *Current Biology* 28:2283-2290.
- Hall N, Johnston A, Bray E, Otto C, MacLean E, Udell M. 2021. Working Dog Training for the Twenty-First Century. *Frontiers in Veterinary Science*. 8.DOI:10.3389/fvets.2021.646022. ISSN: 2297-1769.

- Handelman B. 2012. Canine behavior: a photo illustrated handbook. Dogwise Publishing.
- Hanggi E, Ingersoll JF. 2008. Long-term memory for categories and concepts in horses, *Equus caballus*. *Animal Cognition* 12:451-462
- Hansen A, Wei S. 2014. Acoustic startle response affected by aging and cholinergic neurotransmitters. *Journal of Otology* 9:73-80.
- Hare B, Brown M, Williamson C, Tomasello M. 2002. The domestication of social cognition in dogs. *Science* 298:1634-1636.
- Harlow FH, Zimmerman RR. 1959. Affectional responses in the infant monkey. *Science NY* 130:421-32.
- Harris JD. 1943. Habituation response decrement in the intact Organism. *Psychological Bulletin* 40:385-422.
- Hebb DO. 1949. The first stage of perception: growth of the assembly. *The Organization of Behavior* 4:78-60.
- Hediger H, Sircom G. 1968. The psychology and behaviour of animals in zoos and circuses.
- Hepper PG. 1995. Human fetal "olfactory" learning. *International Journal of Prenatal and Perinatal Psychology and Medicine* 7:147-151.
- Hepper PG. 1988. Adaptive fetal learning: prenatal exposure to garlic affects postnatal preferences. *Animal Behaviour* 36:935-936.
- Hepper PG, Wells DB. 2006. Perinatal Olfactory Learning in the Domestic Dog. *Chemical Senses* 31:207-212.
- Hernandez PJ, Abel T. 2008. The role of protein synthesis in memory consolidation: progress amid decades of debate. *Neurobiology of learning and memory*, 89:293-311.
- Hess EH. 1959. Imprinting: an effect of early experience, imprinting determines later social behavior in animals. *Science* 130:133-141.
- Heyes C. 2012. What's social about social learning? *Journal of comparative psychology* 126:193.
- Horn G. 1986. Imprinting, Learning, and Memory. *Behavioral Neuroscience* 100:825-832.
- Houpt KA. 2011. Domestic animal behavior for veterinarians and animal scientists.
- Houpt KA. 2018. Domestic Animal Behavior for Veterinarians and Animal Scientists. Fifth Edition. Wiley-Blackwell, New Jersey.
- Huber L, Range F, Virányi Z. 2014. Dog Imitation and Its Possible Origins. Pages 79

100 in Horowitz A, editor. *Domestic Dog Cognition and Behavior*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg.

Hubrecht RC. 1995. Enrichment in puppyhood and its effects on later behavior of dogs. *Laboratory Animal Science* 45:70-75.

Hunter RP, Ehrenzweig J, Hainsworth A, Crawford A, Dagan A, Sage J, Araujo J. 2023. One-health approach to canine cognitive decline: Dogs Overcoming Geriatric Memory and Aging Initiative for early detection of cognitive decline. *American Journal of Veterinary Research* 84.

Chapagain D, Virányi Z, Wallis LJ. 2017. Aging of attentiveness in border collies and other pet dog breeds: the protective benefits of lifelong training. *Front Aging Neurosci* 9:1–14.

Chapillon P, Patin V, Roy V, Vincent A, Caston J. 2002. Effects of pre-and postnatal stimulation on developmental, emotional, and cognitive aspects in rodents: A review. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology* 41:373-387.

Chastant S, Mila H. 2019. Passive immune transfer in puppies. *Animal Reproduction Science* 207:162-170.

Cherry K. 2019. What is operant conditioning and how does it work. How reinforcement and punishment modify behavior. *Verywell Mind*.

Cheslock SJF, Sanders SK, Spear NE. 2004. Learning during the newborn's first meal: Special resistance to retroactive interference. *Developmental Science* 7:581-598.

Christiansen IJ. 1994. *Reproduction in dogs and cats*. Jordbrugsforlaget.

Christie LA, Studzinski CM, Araujo JA, Leung CS, Ikeda-Douglas CJ, Head E, Milgram NW. 2005. A comparison of egocentric and allocentric age-dependent spatial learning in the beagle dog. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry* 29:361-369.

James WT. 1952. Observations on the behavior of new-born puppies: II. Summary of movements involved in group orientation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 45:329.

James WT, Gilbert TF. 1955. The effect of social facilitation on food intake of puppies fed separately and together for the first 90 days of life. *The British Journal of Animal Behaviour* 3:131-133.

Jensen P. 2002. *The ethology of domestic animals: an introductory text*. CABI Publishing, King's Lynn.

Jensen P. 2007. *The behavioral biology of dogs*. Cromwell Press, Trowbridge.

Kaminski J, Marshall-Pescini. 2014. *The Social Dog: Behaviour and Cognition*. Academic Press.

- Kaminski J, Nitzschner M. 2013. Do dogs get the point? A review of dog–human communication ability. *Learning and Motivation* 44:294-302.
- Kaminski J, Schulz L, Tomasello M. 2012. How dogs know when communication is intended for them. *Developmental science* 15:222-232.
- Kandel E, Schwartz J, Jessel TM, Siegelbaum ST, Hudspeth A. 2013. *The Principles of Neural Science*, 5 ed. McGraw-Hill Companies, New York.
- Kang H, Welcher AA, Shelton D, Schuman EM. 1997. Neurotrophins and time: different roles for TrkB signaling in hippocampal long-term potentiation. *Neuron* 19:653-664.
- Kaulfuß P, Mills DS. 2008. Neophilia in domestic dogs (*Canis familiaris*) and its implication for studies of dog cognition. *Animal Cognition* 11:553-556.
- Kelly R, Stefanacci L. 2009. Amygdala: Structure and Circuitry in Primates. Pages 341–345 in L. R. Squire, editor. *Encyclopedia of Neuroscience*. Academic Press, Oxford.
- Keuster T, Lamoureux J, Kahn A. 2006. Epidemiology of Dog Bites: A Belgian Experience of Canine Behaviour and Public Health Concerns. *The Veterinary Journal* 172:482-487.
- King AJ, Carlile S. 1993. Changes induced in the representation of auditory space in the superior colliculus by rearing ferrets with binocular eyelid suture. *Experimental Brain Research* 94:444-455.
- Kirsch I., Lynn S. J., Vigorito M., Miller R. R. 2004. The role of cognition in classical and operant conditioning. *Journal of Clinical Psychology* 60:369–392.
- Klennert MD, Campos JJ, Sorce JF, Emde RN, Svejda MARILYN. 1983. Emotions as behavior regulators: Social referencing in infancy. In *Emotions in early development*. Academic Press 57-86.
- Klucká J, Volfová P. 2009. *Kognitivní trénink v praxi*. 1. vydání, Grada Publishing a. s. Praha. ISBN: 978-80-247-2608-3
- Knowlton BJ, Mangels JA, Squire LR. 1996. A neostriatal habit learning system in humans. *Science New York* 273:1399–1402.
- Kobelt AJ, Hemsworth PH, Barnett JL, Coleman GJ. 2003. A survey of dog ownership in suburban Australia—conditions and behaviour problems. *Applied Animal Behaviour Science* 82:137-148.
- Kretch KS, Franchak JM, Adolph KE. 2014. Crawling and walking infants see the world differently. *Child development* 85:1503-1518.
- Kubinyi E, Pongrácz P, Miklósi Á. 2009. Dog as a model for studying conspecific and heterospecific social learning. *Journal of Veterinary Behavior* 4:31–41.
- Lazarowski L, Krichbaum S, Waggoner LP, Katz JS. 2020. The development of problem-solving abilities in a population of candidate detection dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* 23:755-768

- Landsberg G, Hunthause W, Ackerman L. 2013. Behaviour Problems of the Dog and Cat. Saunders Elsevier, St. Louis.
- Langston RF, Ainge JA, Couey JJ, Canto CB, Bjerknes TL, Witter MP, Moser MB. 2010. Development of the spatial representation system in the rat. *Science* 328:1576-1580.
- Lazzaretti C, Kincheski GC, Pandolfo P, Krolow R, Toniazzi AP, Arcego DM, Dalmaz C. 2016. Neonatal handling causes impulsive behavior and decreased pharmacological response to methylphenidate in male adult wistar rats. *Journal of Integrative Neuroscience* 15:81-95.
- LeDoux JE. 1994. Emotion, memory and the brain. *Scientific American* 270:50-57.
- Lenard HG, Von Bernuth H, Precht HFR. 1968. Reflexes and their relationship to behavioural state in the newborn. *Acta Paediatrica* 57:177-185.
- Lindsay S. 2000. Handbook of applied dog behavior and training: volume one, adaptation and learning. Iowa State University Press.
- Line SW, Morgan KN, Markowitz H. 1991. Simple toys do not alter the behavior of aged rhesus monkeys. *Zoo Biology* 10:473-484.
- Lisberg AE, Snowdon CHT. 2009. The effects of sex, gonadectomy and status on investigation patterns of unfamiliar conspecific urine in domestic dogs, *Canis familiaris*. *Animal Behaviour* 77:1147-1154.
- Lord K. 2013. A comparison of the sensory development of wolves (*Canis lupus lupus*) and dogs (*Canis lupus familiaris*). *Ethology* 119:110-120.
- Lorenz K. 1935. Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. Der Artgenosse als auslösendes Moment sozialer Verhaltensweisen. *Journal für Ornithologie. Beiblatt Leipzig*.
- Lorenz K. 1970. *Studies in Animal and Human Behavior, Vol 1*. Cambridge: Harvard University Press.
- Luescher AU. 2017. Canine behavior and development. In *Canine and Feline Behavior for Veterinary Technicians and Nurses* 30-50
- Luescher A, Reisner I. 2008. Canine Aggression Toward Familiar People: A New Look at an Old Problem. *Veterinary Clinics of North America: Small Animal Practice* 38:1107-1130.
- Lund JD, Vestergaard KS. 1998. Development of social behaviour in four litters of dogs (*Canis familiaris*). *Acta Veterinaria Scandinavica* 9:183-193.
- Lynch MA. 2004. Long-term potentiation and memory. *Physiological reviews* 84:87-136.
- Russell CL, Bard KA, Adamson LB. 1997. Social referencing by young chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of comparative psychology* 111:185.
- Makrides M, Neumann MA, Gibson RA. 2001. Perinatal characteristics may influence the outcome of visual acuity. *Lipids* 36:897-900.

- Manning A, Dawkins MS. 1998. An introduction to animal behaviour. Cambridge University Press.
- Marcus EA, Nolen TG, Rankin CH, Carew TJ. 1988. Behavioral dissociation of dishabituation, sensitization, and inhibition in *Aplysia* 241:210–213.
- Markwell PJ, Thorne CJ. 1986. Early behavioural development of dogs. In: Proceedings of Waltham Symposium No.8 Canine Development Throughout Life. Queen' College Cambridge UK.
- Martin SJ, Grimwood PD, Morris RG. 2000. Synaptic plasticity and memory: an evaluation of the hypothesis. *Annual review of neuroscience*, 23:649-711.
- Matsushima T, Izawa EI, Aoki N, Yanagihara S. 2003. The mind through chick eyes: memory, cognition and anticipation. *Zoological Science* 20:395-408.
- Mattfeld AT, Stark CE. 2015. Functional contributions and interactions between the human hippocampus and subregions of the striatum during arbitrary associative learning and memory. *Hippocampus* 25:900-911.
- Mazur JE. 2015. Learning and behavior: Instructor's review copy. Psychology Press.
- McConnell PC, Baylis JR. 1985. Interspecific communication in cooperative herding: acoustic and visual signs from human shepherds and herding dogs. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 67:302–328.
- McCormick CM, Mathews IZ. 2010. Adolescent development, hypothalamic-pituitary-adrenal function, and programming of adult learning and memory. *Progress in Neuro-Psychopharmacology and Biological Psychiatry* 34:756-765.
- McCrae RR, Costa Jr PT, Ostendorf F, Angleitner A, Hřebíčková M, Avia MD, Smith, PB. 2000. Nature over nurture: temperament, personality, and life span development. *Journal of personality and social psychology* 78:173.
- McSweeney FK, Murphy ES. 2014. The Wiley Blackwell handbook of operant and classical conditioning. John Wiley & Sons, UK.
- Meier GW. 1961. Infantile handling and development in Siamese kittens. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*,54:3-284.
- Melton AW. 1963. Implications of short-term memory for a general theory of memory. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior* 2:1-21.
- Mennella JA, Jagnow CP, Beauchamp GK. 2001. Prenatal and Postnatal Flavor Learning by Human Infants. *Pediatrics*. 107: E88.
- Miklosi A. 2008. Dog behaviour, evolution, and cognition. Oxford University Press, New York, NY.

- Miklósi Á. 2014. Dog behaviour, evolution, and cognition. oUp Oxford.
- Miklósi Á. 2015. Dog behavior, evolution, and cognition. Second Edition. Oxford University Press, New York.
- Miklósi Á. 2016. Dogs in Anthropogenic Environments: Society and Family. Pages 47–66 in Miklósi Á, editor. Dog Behaviour, Evolution, and Cognition. University Press, Oxford.
- Miklósi Á, Kubinyi E, Topál J, Gácsi M, Virányi Z, Csányi V. 2003. A simple reason for a big difference: wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current biology* 13:763-766.
- Miklósi A, Topál J, Csanyi V. 2004. Comparative Social Cognition: What Can Dogs Teach Us? *Animal Behavior* 67:995-1004.
- Mila H, Feugier A, Grellet A, Anne J, Gonnier M, Martin M, Chastant-Maillard S. 2014. Inadequate passive immune transfer in puppies: definition, risk factors and prevention in a large multi-breed kennel. *Preventive veterinary medicine* 116:209-213.
- Morrow M, Ottobre J, Ottobre A, Neville P, St-Pierre N, Dreschel N, Pate JL. 2015. Breed-Dependent Differences in the Onset of Fear-Related Avoidance Behavior in Puppies. *Journal of Veterinary Behavior* 10:286-294.
- Morton ES. 1977. On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. *The American Naturalist* 111:855-869.
- Morton JRC. 1968. Effects of early experience “handling and gentling” in laboratory animals. *Abnormal behavior in animals* 261-292.
- Mullally SL, Maguire EA. 2014. Learning to remember: The early ontogeny of episodic memory. *Developmental cognitive neuroscience* 9:12-29.
- Mumme DL, Fernald A, Herrera C. 1996. Infants' responses to facial and vocal emotional signals in a social referencing paradigm. *Child development* 67:3219-3237.
- Müller CA, Riemer S, Virányi Z, Huber L, Range F. 2016. Inhibitory control, but not prolonged object-related experience appears to affect physical problem-solving performance of pet dogs. *PLoS One* 11:E0147753.
- Nadel L, Moscovitch M. 1997. Memory consolidation, retrograde amnesia and the hippocampal complex. *Current Opinion in Neurobiology* 7:217–227.
- Nagasawa M, Murai K, Mogi K, Kikusui T. 2011. Dogs can discriminate human smiling faces from blank expressions. *Animal cognition* 14:525-533.
- Nairne JS, Neath I. 2012. Sensory and working memory. *Handbook of Psychology Second Edition* 4.
- Nakonečný M., 2003. Úvod do psychologie. Praha. Akademia. ISBN: 80-200-0993-0.

- Olsen MR. 2018. A case for methodological overhaul and increased study of executive function in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*). *Animal cognition* 21:175-195.
- Osvath M, Osvath H. 2008. Chimpanzee (*Pan troglodytes*) and orangutan (*Pongo abelii*) forethought: self-control and pre-experience in the face of future tool use. *Animal cognition* 11:661-674.
- Overall KL. 1997. *Clinical behavioral medicine for small animals*. Mosby-Year Book Inc.
- Overall KL. 2011. That dog is smarter than you know: advances in understanding canine learning, memory, and cognition. *Topics in companion animal medicine* 26:2-9.
- Overall K. 2013. *Manual of Clinical Behavioral Medicine for Dogs and Cats-E-Book*. Elsevier Health Sciences.
- Overall KL, Dyer D. 2005. Enrichment strategies for laboratory animals from the viewpoint of clinical veterinary behavioral medicine: Emphasis on cats and dogs. *IJAR Journal* 46:202-216.
- Overmier JB. 2002. Sensitization, conditioning, and learning: Can they help us understand somatization and disability? *Scandinavian Journal of Psychology* 43:105–112.
- Pal SK. 2003. Urine marking by free-ranging dogs (*Canis familiaris*) in relation to sex, season, place and posture. *Applied Animal Behaviour Science* 80:45-59.
- Pal SK. 2005. Parental care in free-ranging dogs, *Canis familiaris*. *Applied Animal Behaviour Science* 90:31-47.
- Passalacqua C, Marshall-Pescini S, Barnard S, Lakatos G, Valsecchi P, Previde EP. 2011. Human-directed gazing behaviour in puppies and adult dogs, *Canis lupus familiaris*. *Animal Behaviour* 82:1043-1050.
- Pearce JM, Bouton ME. 2001. Theories of associative learning in animals. *Annual review of psychology* 52:111-139
- Pearce JM. 2008. *Animal learning and cognition: an introduction*. Psychology Press, New York
- Pearce JM. 2013. *Animal learning and cognition: an introduction*. Psychology press.
- Pereira S, van der Kooy D. 2013. Entwined engrams: the evolution of associative and non-associative learning. In *Worm* 9035-44.
- Pfaffenberger CJ, Scott JP. 1959. The relationship between delayed socialization and trainability in guide dogs. *The Journal of Genetic Psychology* 95:145-155.
- Piaget J. 1962. *Play, Dreams and Imitation in Childhood*. WW Norton New York.
- Plotsky PM, Meaney MJ. 1993. Early, postnatal experience alters hypothalamic corticotropinreleasing factor (CRF) mRNA, median eminence CRF content and stress-induced release in adult rats. *Molecular brain research* 18:195-200.

- Pluijmakers JJ, Appleby DL, Bradshaw JW. 2010. Exposure to video images between 3 and 5 weeks of age decreases neophobia in domestic dogs. *Applied animal behaviour science* 126:51-58.
- Poffenbarger EM, Olson PN, Chandler ML, Seim HB, Varman M. 1991. Use of adult dog serum as a substitute for colostrum in the neonatal dog. *American journal of veterinary research* 52:1221-1224.
- Pongrácz P, Benedek V, Enz S, Miklósi Á. 2012. The owners' assessment of "everyday dog memory": A questionnaire study. *Interaction Studies* 13:386-407.
- Pongrácz P, Molnár C, Miklósi Á. 2010. Barking in family dogs: an ethological approach. *The Veterinary Journal* 183:141-147.
- Pozis-Francois O, Zahavi A, Zahavi A. 2004. Social play in Arabian babblers. *Behaviour* 14:425-450.
- Pujol R, Hilding DA. 1973. Anatomy and physiology of the onset of auditory function. *Acta Otolaryng* 76:1-10.
- Pulliam HR. 1983. On the theory of gene-culture co-evolution in a variable environment. In *Advances in Psychology*. North-Holland 427-443.
- Rahn EJ, Guzman-Karlsson MC, David Sweatt J. 2013. Cellular, molecular, and epigenetic mechanisms in non-associative conditioning: Implications for pain and memory. *Neurobiology of Learning and Memory* 105:133–150.
- Rankin CH, Abrams T, Barry RJ, Bhatnagar S, Clayton DF, Colombo J, Thompson R. 2009. Habituation revisited: an updated and revised description of the behavioral characteristics of habituation. *Neurobiology of learning and memory* 92:135-138.
- Rediers I. 2020. Een vlekkeloos hondenleven. Antwerpen-Apeldoorn: Garant
- Reiner A, Perkel DJ, Bruce LL, Butler AB, Csillag A, Kuenzel W, Jarvis ED. 2004. Revised nomenclature for avian telencephalon and some related brainstem nuclei. *Journal of Comparative Neurology* 473:377-414.
- Reix P, St-Hilaire M, Praud JP. 2007. Laryngeal sensitivity in the neonatal period: from bench to bedside. *Pediatric pulmonology* 42:674-682.
- Rheingold HL. 1963. Maternal behavior in the dog. In *Maternal behavior in mammals* (169-202). Wiley New York.
- Ried P. 2007. in Jensen P. *The behavioral Biology of Dogs*. Trowbridge. CAB international. ISBN-10-1845931874.
- Riedel J., Schumann K., Kaminski J., Call J., Tomasello M. 2008. The early ontogeny of human-dog communication. *Animal Behaviour* 75:1003-1014.

- Riesen AH. 1961. Stimulation as a requirement for growth and function in behavioral development. *Functions of varied experience* 57-105.
- Richards M, Touchon RM, Ledesert B, Richie K. 1999. Cognitive decline in ageing: Are AAMI and AACD distinct entities? *International journal of geriatric psychiatry* 14: 534–540.
- Romeo RD. 2003. Puberty: a period of both organizational and activational effects of steroid hormones on neurobehavioural development. *Journal of neuroendocrinology* 15:1185-1192.
- Rooney NJ, Clark CCA, Casey RA. 2016. Minimizing fear and anxiety in working dogs: a review. *Journal of Veterinary Behavior* 16:53-64.
- Ross S, Ross JG. 1949. Social facilitation of feeding behavior in dogs: I. Group and solitary feeding. *The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology* 74:97-108.
- Samuel D. 2002. *Paměť: (jak ji používáme, ztrácíme a můžeme zlepšit)*. Grada. Praha.
- Santini E, Huynh TN, Klann E. 2014. Mechanisms of translation control underlying long-lasting synaptic plasticity and the consolidation of long-term memory. *Progress in molecular biology and translational science* 122:131-167.
- Santos NR, Beck A, Fontbonne A. 2020. A review of maternal behaviour in dogs and potential areas for further research. *Journal of Small Animal Practice* 61:85-92.
- Scott JP. 1958. Critical periods in the development of social behavior in puppies. *Psychosomatic medicine* 20:42-54.
- Scott JP. 1962. Critical Periods in Behavioral Development: Critical periods determine the direction of social, intellectual, and emotional development. *Science* 138:949-958.
- Scott JP. 1963. The process of primary socialization in canine and human infants. *Monographs of the Society for Research in Child Development* 28:1-47.
- Scott JP. 1967. The development of social motivation. In *Nebraska symposium on motivation*. University of Nebraska Press.
- Scott JP, Fuller JL. 1965. *Genetics and the Social Behavior of the Dog*. Chicago: University of Chicago Press
- Scott J P, Marston MV. 1949. The development of dominance in litters of puppies. *The Anatomical record* 101:696.
- Scott J, Marston MV. 1950. Critical periods affecting the development of normal and mal-adjustive social behavior of puppies. *The Pedagogical Seminary and Journal of Genetic Psychology* 77:25-60.
- Scott JP, Stewart JM, De Ghet VJ. 1974. Critical periods in the organization of systems. *Developmental Psychobiology: The Journal of the International Society for Developmental Psychobiology* 7:489-513.

- Seitz PF. 1954. The effects of infantile experiences upon adult behavior in animal subjects: I. Effects of litter size during infancy upon adult behavior in the rat. *American Journal of Psychiatry* 110:916-927.
- Serpell J. 1995. Early experience and the development of behaviour. *The domestic dog* 80-102.
- Serpell J. 2017. *The Domestic Dog. Its Evolution, Behavior and Interactions with People*. Cambridge University Press.
- Serpell J, Jagoe JA. 1995. Early experience and the development of behaviour. *The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour and Interactions with People*. Cambridge University Press 79–102.
- Shettleworth SJ. 2013. *Fundamentals of comparative cognition*.
- Schausberger P, Peneder S. 2017. Non-associative versus associative learning by foraging predatory mites. *BMC ecology* 17:1-8.
- Schrank M, Mollo A, Contiero B, Romagnoli S. 2019. Bodyweight at birth and growth rate during the neonatal period in three canine breeds. *Animals* 10-8.
- Schulz KM, Molenda-Figueira HA, Sisk CL. 2009. Back to the future: the organizational-activational hypothesis adapted to puberty and adolescence. *Hormones and behavior* 55:597-604.
- Simple M. 2016. *Learning theory*.
- Siniscalchi M. 2016. Olfaction and the canine brain. In *Canine Olfaction Science and Law Advances in Forensic Science, Medicine, Conservation, and Environmental Remediation*. CRC Press 2016.
- Siniscalchi M, d’Ingeo S, Quaranta A. 2016. The dog nose “KNOWS” fear: Asymmetric nostril use during sniffing at canine and human emotional stimuli. *Behavioural brain research* 304:34-41.
- Siniscalchi M, d’Ingeo S, Minunno M, Quaranta A. 2018. Communication in Dogs. *Animals*. 8.131. DOI: 10.3390/ani8080131
- Sisk CL, Zehr JL. 2005. Pubertal hormones organize the adolescent brain and behavior. *Frontiers in neuroendocrinology* 26:163-174.
- Slabbert J, Odendaal J. 1999. Early prediction of adult police dog efficiency: A longitudinal study. *Applied Animal Behaviour Science* 64:269-288
- Slabbert JM, Rasa OA. 1993. The effect of early separation from the mother on pups in bonding to humans and pup health. *Journal of the South African Veterinary Association* 64:4-8.
- Slabbert JM, Rasa OAE. 1997. Observational learning of an acquired maternal behaviour pattern by working dog pups: An alternative training method? *Applied Animal Behaviour Science* 53:309–316.

- Trumler E. 1973. *Your dog and you*. Seabury Press, New York.
- Udell MA, Dorey NR, Wynne CD. 2010. The performance of stray dogs (*Canis familiaris*) living in a shelter on human-guided object-choice tasks. *Animal Behaviour* 79:717-725.
- Udell MA, Dorey NR, Wynne CD. 2010. What did domestication do to dogs? A new account of dogs' sensitivity to human actions. *Biological reviews* 85:327-345.
- Uribe-Bahamonde YE, Becerra SA, Ponce FP, Vogel EH. 2019. A quantitative account of the behavioral characteristics of habituation: The sometimes opponent processes model of stimulus processing. *Frontiers in Psychology* 10:504.
- Uzunova K, Stoyanchev K, Semerdzhiev V, Rusenov A, Penchev I, Kostov D. 2007. Study on the behaviour of puppies with regard to their socialization. *Trakia Journal of Sciences* 5:12-15.
- Veeder CL, Bloomsmith MA, McMillan JL, Perlman JE, Martin AL. 2009. Positive reinforcement training to enhance the voluntary movement of group-housed sooty mangabeys (*Cercocebus atys atys*). *Journal of the American Association for Laboratory Animal Science* 48:192-195.
- Wallis PD. 1999. Fundamentals of neural network modeling: neuropsychology and cognitive neuroscience. *Brain* 122:2413-2416.
- Wallis LJ, Virányi Z, Müller CA. 2016. Aging effects on discrimination learning, logical reasoning and memory in pet dogs. *Age Omaha* 38:1–18.
- Watowich MM, MacLean EL, Hare B, Call J, Kaminski J, Miklósi Á, Snyder-Mackler N. 2020. Age influences domestic dog cognitive performance independent of average breed lifespan. *Animal cognition* 23:795-805.
- Weeth LP. 2016. Other risks/possible benefits of obesity. *Veterinary Clinics: Small Animal Practice* 46:843-853.
- Welker WI. 1959. Factors influencing aggregation of neonatal puppies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 52:376–380.
- Wells DL. 2017. Behaviour of dogs. *The ethology of domestic animals: an introductory text* 228-238.
- Werboff J, Anderson A, Haggett BN. 1968. Handling of pregnant mice: Gestational and postnatal behavioral effects. *Physiology & Behavior* 3:35-39.
- Whiten A, Ham R. 1992. Kingdom: reappraisal of a century of research. *Advances in the Study of Behavior* 21-239.
- Wills TJ, Cacucci F, Burgess N, O'Keefe J. 2010. Development of the hippocampal cognitive map in preweanling rats. *science* 328:1573-1576.
- Wilson E. 1975. *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press, Cambridge.

Wilsson E. 1984. The social interaction between mother and offspring during weaning in German shepherd dogs: individual differences between mothers and their effects on offspring. *Applied Animal Behaviour Science* 13:101-112.

Wilsson E, Sundgren PE. 1997. The use of a behaviour test for the selection of dogs for service and breeding, I: Method of testing and evaluating test results in the adult dog, demands on different kinds of service dogs, sex and breed differences. *Applied Animal Behaviour Science* 53:279-295.

Wilsson E, Sundgren PE. 1998. Effects of weight, litter size and parity of mother on the behaviour of the puppy and the adult dog. *Applied animal behaviour science* 56:245-254.

Wittenberg GM, Tsien JZ. 2002 An emerging molecular and cellular framework for memory processing by the hippocampus. *Trends Neurosci* 25:501-505.

Yamada K, Nabeshima T. 2003. Brain-derived neurotrophic factor/TrkB signaling in memory processes. *Journal of pharmacological sciences* 91:267-270.

Yeon SC. 2007. The vocal communication of canines. *Journal of Veterinary Behavior* 2:141-144.

Zahavi A. 1977. The testing of a bond. *Anim Behav* 25:246-247.

Zajonc RB. 1965. Social facilitation. *Science* 149:269-274.

Zentall TR. 1996. An analysis of imitative learning in animals. *Social Learning in Animals: The Roots of Culture*. Academic Press San Diego 221-243.

Zimen E. 1987. Ontogeny of approach and flight behavior towards humans in wolves, poodles and wolf-poodle hybrids. *Man and wolf: Advances, issues, and problems in captive wolf research* 275-292.

