

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Barbora Křístková

Faktory ovlivňující vznik a trvání potravních averzí

Factors affecting formation and persistence of dietary aversions

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Alice Exnerová Ph.D.

Praha 2016

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 12.5.2016

Podpis: _____

Poděkování

Ráda bych poděkovala své školitelce, Alici Exnerové, za velikou trpělivost a cenné rady.

Abstrakt

Vznik potravních averzí je specifickým typem asociačního učení. Od klasického podmiňování se odlišuje hlavně výrazně delším intervalem mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem při vzniku potravních averzí bývá nejčastěji použito stopové podmiňování, při kterém je podmíněný podnět následován podnětem nepodmíněným po určitém časovém intervalu. Potravní averze většinou vzniká už po prvním kole podmiňování. Nepodmíněným podnětem může být nevolnost způsobená celou řadou chemických látek. Jako nepodmíněný podnět může působit i nevolnost způsobená radiací, nuceným anebo dobrovolným pohybem, rotací,... Nejčastěji používaným nepodmíněným podnětem je chlorid litný. Potravní averze byla prokázána jak u bezobratlých živočichů, tak i u obratlovců. Potravní averze nebyla prokázána u obojživelníků.

Klíčová slova: potravní averze, chuťové averze, nevolností podmíněná averze, podmiňování potravní averze

Abstract

Taste aversion conditioning is a specific type of associative learning. Long delay between conditioned and unconditioned stimulus is the main difference from classical learning. Trace conditioning is the most common type of conditioning, used in this type of learning. Conditioned stimulus is followed by unconditioned stimulus. Taste aversion is usually formed after one trial conditioning. Unconditioned stimulus may be nausea caused by a variety of chemicals. As an unconditioned stimulus may also be used nausea caused by radiation, forced or voluntary movement, rotation, ... The most commonly used unconditioned stimulus is lithium chloride. Food aversion was demonstrated in both invertebrates and vertebrates. Food aversion has not been demonstrated in amphibians.

Key words: Taste aversion, dietary aversion, sickness-conditioned aversion, taste aversion conditioning

Obsah

Abstrakt.....	3
Abstract.....	4
Úvod.....	1
Základní teoretické koncepce a definice termínů.....	2
Klasické podmiňování	2
Metodika pokusů	3
Podmíněný podnět (CS)	4
Nepodmíněný podnět (US)	10
CS-US interval.....	15
Druh zvířete.....	19
Bezobratlí	19
Obratlovci.....	22
Ryby.....	22
Obojživelníci	22
Plazi	23
Ptáci.....	25
Savci	26
Extinkce (vyhasínání) chuťové averze	29
Závěr	33
Bibliografie	35

Úvod

Schopnost vzniku potravních averzí můžeme pozorovat u mnoha živočišných druhů. Vznik potravní averze byl potvrzen u obratlovců i bezobratlých živočichů. Na příklad u slimáka největšího (*Limax maximus*), sépie obecné (*sepia officinalis*). Zdá se, že by to mohla být velmi důležitá evoluční výhoda, umožňující přežití. Nejčastěji používaným modelovým druhem je potkan (*Rattus norvegicus*). Toto asociační učení se vyznačuje hlavně dlouhým podnětem mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem. Podmíněný podnět může fungovat na různých úrovních. U ptáků je nejčastěji při manipulaci s potravou využíván zrak a čich. (Barber et al. 1998; Marples & Roper 1996) Potravní averze může být vytvořena i na základě teploty vody. V tomto experimentu byla vytvořena averze vůči vodě o teplotě 43 stupňů a konzumace vody o pokojové teplotě nebyla nijak ovlivněna (Nachman 1970) Experimenty zabývající se potravní averzí se hodně liší použitou metodikou, což komplikuje porovnání jednotlivých výsledků.

V této práci bych se chtěla věnovat hlavně jednotlivým faktorům ovlivňujícím vznik potravních averzí, použitým metodickým postupům a faktorům ovlivňujícím extinkci a perzistenci potravní averze.

Základní teoretické koncepce a definice termínů

Klasické podmiňování

Klasické podmiňování a jeho mechanismy byly objeveny na přelomu 19. a 20. století ruským fyziologem Ivanem Petrovičem Pavlovem. Klasické podmiňování je forma asociativního učení, při kterém dochází k vytvoření asociace mezi původně neutrálním podnětem, který přirozeně žádnou reakci nevyvolává a podnětem, který určitou reakci vyvolává. Subjekt se učí rozpoznávat souvislost mezi podněty a na jejím základě by mělo docházet ke změnám v chování. **Nepodmíněný podnět** (US) není podmíněn předchozím učením. Nepodmíněný podnět vyvolává **nepodmíněnou reakci**, tedy reakci na daný podnět, která je nenaučená a vrozená. Z neutrálního podnětu, tedy podnětu, který žádnou reakci nevyvolává, se pomocí podmiňování může stát **podnět podmíněný** (CS). Tento je schopný vyvolávat **podmíněnou reakci**. Notoricky známým příkladem klasického podmiňování jsou právě pokusy s Pavlovovi psi. Podmíněným podnětem bylo tikání metronomu, které bylo po pár vteřinách následováno prezentací potravy, která sloužila jako nepodmíněný podnět. Potrava u hladových psů vyvolává slinění, tedy nepodmíněnou reakci. Po asociaci těchto podnětů vznikla podmíněná reakce, kdy psi slinili už při tikání metronomu. Jako nepodmíněný podnět může sloužit i bolest. U králíků bylo vyvoláno mrkání při zaznění určitého tónu, kvůli přechozímu podmiňování. Během podmiňování byl prezentován podmíněný podnět, krátký zvuk, který byl následován slabým elektrickým šokem do tváře. Po několika opakováních došlo k vytvoření asociace mezi tónem a bolestí. Zvuk začal vyvolávat podmíněnou reakci, tedy mrkání. (Plháková, 2004) (Pearce, 2008)

Podmíněná reakce nemusí být vyvolána pouze přesně jedním podmíněným podnětem. Reakci je schopen vyvolat i podnět podobný tomu podmíněnému, tomuto jevu se říká **generalizace** neboli zobecňování. Se zmenšující se podobností mezi oběma podněty dochází ke snižování intenzity reakce. K vytvoření podmíněné reakce může docházet i při prezentaci podmíněného a nepodmíněného stimulu, nezávisle na tom, co subjekt právě dělá. Takovému procesu se říká „**autoshaping**“. Tento jev byl nejlépe prozkoumán na holubech. Hladový holub je umístěn do speciální klece s panelem, na kterém je světýlko a krmítko. Během daného intervalu se panel rozsvítí a následně je prezentována potrava. Nejprve nedochází k žádné reakci. Po pár kolech ovšem dochází ke klovaní už během rozsvícení panelu. Dochází tedy k vyvolání podmíněné reakce. Může docházet i k **potlačení podmíněné reakce**. Pokud je následně po podmiňování, kdy se subjekt naučil, že určitá činnost je odměněna (jídlo následuje zmáčknutí páčky), odměna nahrazena trestem (slabým elektrickým šokem), dochází po několika kolech k supresi dané reakce. Pokud je podmíněný podnět, původně asociovaný s podnětem nepodmíněným, nadále prezentován sám, dochází k **extinkci** (vyhasínání) naučené reakce. K vyhasínání dochází postupně. Během extinkce pravděpodobně

nedochází k oslabování naučené asociace, ale k vytváření nové. Díky tomu, může být reakce opět během pár hodin obnovena, tomuto jevu se říká spontánní obnovení podmíněné reakce.

Podmíněný podnět může být spojen i s nepodmíněným podnětem, který je nepříjemný. Způsobující bolest nebo nevolnost. Při takové asociaci dochází k vytvoření averze a následnému vyhýbání se dané situaci. Toto učení je v mnoha ohledech specifické a je důležité z evolučního hlediska. Tato práce se zabývá právě tímto typem učení.

Metodika pokusů

Nejčastěji používaným typem podmiňování je stopové podmiňování (trace conditioning). Podmíněný podnět je následován podnětem nepodmíněným s určitou časovou prodlevou. (Barber et al. 1998; Kalat & Rozin 1973; Arzuffi et al. 2000) V různých experimentech jsou používány různé CS-US intervaly. Tyto intervaly se liší v délce, kdy jsou ještě efektivní při tvorbě potravní averze, hlavně z důvodů různé účinnosti různých nepodmíněných podnětů. (Smith & Roll 1967; Kalat & Rozin 1973) Potravní averze jsou specifické také tím, že oproti klasickému podmiňování, lze vytvořit asociaci i při delším CS-US intervalu.

Často používaným postupem, je prezentace CS, následována po určitém časovém intervalu US. Poté je po určité době proveden paměťový test. Můžou následovat i další, extinkční testy. (Kalat & Rozin 1973)

Dalším typem podmiňování je zpáteční podmiňování, kdy je nejprve prezentován podnět nepodmíněný a až následně podnět podmíněný. Tento postup ale bývá používán zřídka. U tohoto typu podmiňování velmi záleží, jaký nepodmíněný podnět je vybrán. Při asociaci podmíněného podnětu s LiCl nedošlo k vytvoření potravní averze. Pokud je použita radiace jako nepodmíněný podnět, je možné i tímto typem podmiňování vytvořit potravní averzi. (Barker & Smith 1974)

Při současném podmiňování je podmíněný podnět prezentován současně s nepodmíněným podnětem. Tento typ podmiňování bývá také použit při tvorbě potravních averzí. Návada, podmíněný podnět, může být napuštěna LiCl. (Price-Rees et al. 2013)

Důležitým specifickým jevem potravních averzí, je počet kol nutných jejich vytvoření. Ve většině případů, dochází k vytvoření silné potravní averze už po prvním kole. (Kalat & Rozin 1973; Nachman 1970)

V naprosté většině prací, jsou subjekty na začátku experimentu vystaveny nejprve úplné absenci tekutin a následně pitnému režimu, kdy dostávají přístup k tekutinám pouze jednou denně na určitou dobu. Tento postup je volen proto, aby při prezentaci podmíněného podnětu,

pokud je jím tekutina, určitě došlo ke konzumaci. Bohužel tento postup zakrývá další vlivy, které je možné pozorovat, pokud nejsou subjekty vystaveny deprivaci od tekutin. (Chambers & Sengstake 1976) V této studii bylo dokázáno, že při přísném pitném režimu se vůbec neprojeví sexuální dimorfismus. Ačkoliv je potravní averze u samců, vlivem testosteronu, odolnější vůči extinkci, při tomto zacházení nelze pozorovat rozdíl v rychlosti extinkce mezi samicí a samcem. (Chambers & Sengstake 1976)

Výsledky pokusu může ovlivnit i druh použitého paměťového testu. Pokud je použit test, při kterém je na výběr mezi dvěma látkami, potom je extinkce potravní averze pomalejší, než při testech, kdy je testována pouze látka, asociovaná s nepodmíněným podnětem. Tento problém patrně souvisí právě s pitným režimem. Pokud jsou subjekty vystaveny deprivaci od tekutin, pak je pravděpodobnější, že dojde ke zvýšení konzumace látky, vůči které byla vytvořena potravní averze. (Kalat & Rozin 1973)

Metodika pokusů je velmi variabilní při tvorbě chuťových averzí. Liší se u jednotlivých druhů. Velmi různé jsou použité intervaly mezi podmiňováním a paměťovým testem, mezi jednotlivými extinkčními testy, pokud jsou součástí studie,... Proto je velmi komplikované porovnávat jednotlivé výsledky různých experimentů.

Podmíněný podnět (CS)

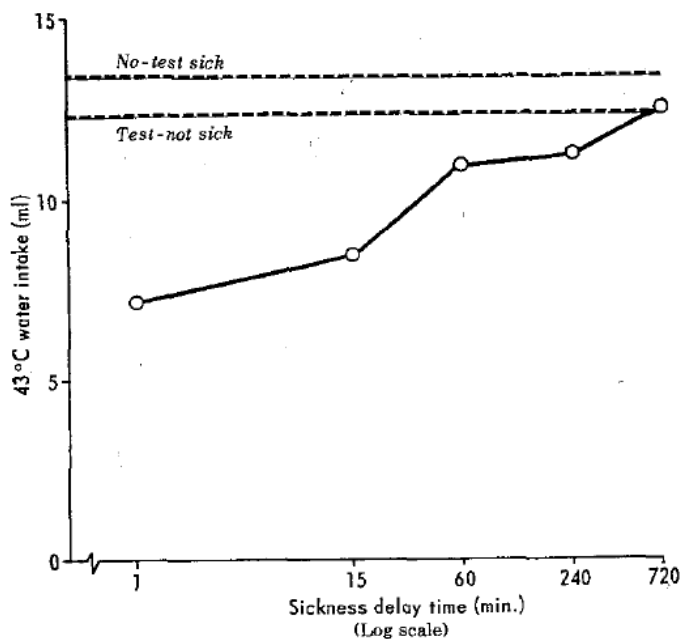
Podmíněný podnět vzniká pomocí podmiňování z podnětů neutrálního, který původně žádnou reakci nevyvolával. Je schopný vyvolávat vrozenou, nepodmíněnou reakci. Podmíněná reakce vzniká z reakce nepodmíněné, která je vyvolána podmíněným podnětem.

Při experimentech zaměřujících se na vznik potravních averzí lze jako podmíněný podnět použít tekutinu i potravu. Jako tekutina bývá nejčastěji použit cukerný roztok nebo sacharínový roztok různých koncentrací. Sacharín je mnohem sladší než sacharóza a při větších dávkách zanechává hořkou chuť (Kalat & Rozin 1973; Garcia & Koelling 1966) (www.bezpecnostpotravin.cz/az/termin/92135.aspx),... Další tekutiny používané jako podmíněný podnět jsou solný roztok a hydrolyzát kaseinu. Jak ukázali (Kalat & Rozin 1973), používající potkany jako modelový druh, mezi těmito podmíněnými podněty není velký rozdíl v efektivitě při tvorbě chuťové averze s krátkým (30 min) intervalem mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem. Při použití delšího CS-US intervalu (24 h) se začaly objevovat rozdíly a proto další srovnání bude popisovat právě tuto část experimentu. Srovnávám vždy hydrolyzát kaseinu buď s cukerným anebo solným roztokem, protože hydrolyzát kaseinu byl testován jak single-bottle tak i two-bottle testem, kdežto cukerný roztok byl testován pouze single-bottle testem a při testování solného roztoku byl

použit pouze two-bottle test. Když srovnám příjem hydrolyzátu kaseinu při různých testech, tak je zřejmé, že při použití testu s pouze jedním roztokem, je jeho konzumace vyšší, než pokud měl subjekt na výběr mezi hydrolyzátem a vodou. Byla zjištěna slabší potravní averze vůči solnému roztoku, než proti hydrolyzátu sodnému. Oproti tomu při srovnání h. kaseinu s cukerným roztokem, vytvořil cukerný roztok významně silnější potravní averzi.

Efektivní při tvorbě chuťové averze byla i voda. (Nachman 1970) Jako subjekty byli použiti potkani od malička chovaní na cukerném roztoku, tudíž pro ně voda byla

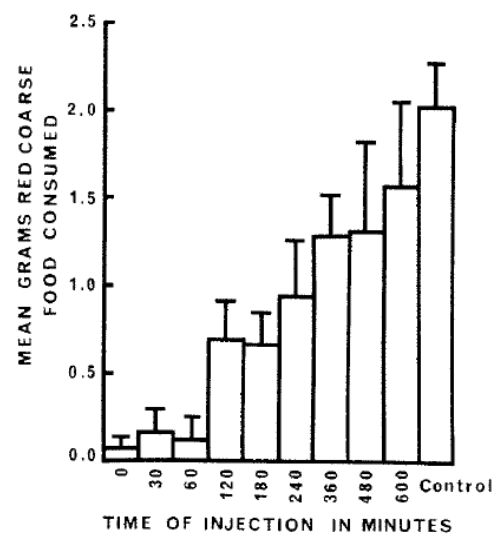
nová tekutina. V experimentu byla použita jak voda destilovaná tak voda kohoutková. (Nachman 1970) (více viz. Délka CS-US intervalu) Jako podmíněný podnět lze použít i teplotu vody. Pro tento experiment byla místo kohoutkové vody potkanům podávána pouze voda destilovaná, která měla pokojovou teplotu (25 °C). Během podmiňování byla potkanům podána, na 10 min., voda o teplotě 43 °C a poté jim byl v různých časových intervalech (1 min., 15 min., 60 min., 4 h., 12 h.) aplikován chlorid litný. Pro účely experimentu byly použity také dvě skupiny potkanů, sloužících jako kontrola. Jedna skupina dostala po prezentaci horké vody injekčně pouze fyziologický roztok, druhá skupina dostala pouze injekci chloridu lithného. U potkanů byla úspěšně vytvořena potravní averze vůči vodě o 43 °C. Příjem horké vody se oproti kontrole signifikantně lišil u skupin, které dostali injekci LiCl po 1 minutě a po 15 minutách. (Graf 1) (Nachman 1970)



Graf 1 Příjem vody o 43 °C. Plná čára znázorňuje skupiny, které dostali po vypití horké vody injekci LiCl v různých intervalech. Přerušovanou čarou jsou znázorněny kontrolní skupiny. Test-not sick skupině dostala pouze horkou vodu, bez LiCl. No-test sick skupina dostala pouze injekci LiCl. (Nachman 1970)

Dalším typem používaných podmíněných podnětů je potrava. Tento typ podnětů je používán hlavně v experimentech zaměřených na vznik chuťové averze u různých modelových druhů, mimo potkany. Jedním typem experimentů jsou pokusy prováděné v laboratoři. Tyto experimenty většinou slouží ke zjištění, zda je vůbec možno u daného druhu vytvořit chuťovou averzi.

Podmíněným podnětem může být i potrava, která působí po vizuální stránce. Zrakem se, mimo jiné, při výběru potravy často řídí ptáci. Vizuálním podnětem může být barva, nebo i struktura potravy. (Martin & Bellingham 1979) Modelovým druhem této studie byla kuřata kura domácího (*Gallus gallus*). Známostou potravou pro ně byla potrava béžové barvy, s jemnou strukturou. Nejprve byla jako podmíněný podnět prezentována červená potrava s hrubou strukturou, se kterou se kuřata předtím nikdy nesečkala. V různých časových intervalech (0, 30, 60, 120, 180, 240, 360, 480, 600 min.) jim byl aplikován LiCl. Došlo k vytvoření silné chuťové averze. (Graf 2) Další experiment měl zjistit, zda za vytvořením averze stojí pouze jedna z vlastností potravy, nebo lze averzi vytvořit na základě každé z nich. Byly tedy vytvořeny dvě skupiny subjektů. První skupině byla, jako podmíněný podnět, prezentována červená, jemná potrava a druhé skupině béžová, hrubá potrava. Opět byly testovány i rozdílné intervaly mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem. Skupina s červenou potravou dostala injekci LiCl po 60, 240, 420 a 600 minutách. Skupině, která dostala potravu s hrubou texturou, byla aplikována injekce LiCl po 60, 180, 300, 420, 540 a 660 minutách. Pro obě předkládané potraviny byla vytvořena i kontrolní skupina, která dostala injekci fyziologického roztoku. Při porovnání výsledků můžeme vidět, že struktura potravy, jako podmíněný podnět, vytvořila potravní averzi i po delším intervalu mezi podmíněným a nepodmíněným stimulem, než barva potravy. Při použití neznámé struktury je možné vytvořit potravní averzi při nejdelším intervalu 420 minut. U barvy potravy to bylo pouze 240 min. (Martin & Bellingham 1979) Ovšem nejsilnější potravní averzi vytvořila potrava, která kombinovala oba podněty, tedy novou strukturu i barvu. (Graf 2) (Martin & Bellingham 1979)



Graf 2 Příjem červené, hrubé potravy (v gramech) během testového dne u skupin s různým intervalem aplikovaným mezi CS-US. Control značí kontrolní skupinu, které byl aplikován místo LiCl fyziologický roztok. Osa Y značí objem zkonsumované potravy, osa X značí jaký CS-US interval byl použit. (Martin & Bellingham 1979)

Potravní averze může být vytvořena i proti objektům, které pouze imitují potravu a ke skutečnému požití nedochází. Takovým podnětem byly kovové kuličky použité ve studii Teresy Barber. Modelovým druhem byla opět kuřata. (Barber et al. 1998) Po klovnání do chromových kuliček

byla aplikována dávka LiCl. V následných testech se projevila potravní averze právě vůči chromovým kuličkám, kdežto proti dalším nabízeným, zlatým, kuličkám se nic takového neprojevilo. (Barber et al. 1998) (podrobněji je experiment rozebrán v kapitole CS-US interval)

Jako podmíněný podnět může být použita i obvyklá potrava, která je napuštěna nějakým aroma. Tento postup byl použit při vzniku potravní averze u karase zlatého (*Carassius auratus*). Látkami použitými pro tyto účely byl vanilin a 2-fenyletanol, kterými byly napuštěny pelety, používané jako běžná potrava. Vanilin je látka sladké chuti a květinovou vůní.

(<https://cs.wikipedia.org/wiki/Vanilin>) 2-fenyletanol je látka s květinovou vůní.

(https://en.wikipedia.org/wiki/Phenethyl_alcohol) Napuštění pelet aroma neovlivnilo jejich strukturu ani barvu. Během testu se ukázalo, že i vůči známé potravě, která byla ovšem pozměněna aromatickou látkou, lze vytvořit silnou potravní averzi. (Martín et al. 2011)

Pro srovnání různých podmíněných podnětů je důležité, zda se subjekt s danou chutí již setkal, nebo je zcela nová. **Neofobie** je jev, který můžeme pozorovat u subjektů při prvním setkání s novým podnětem. Je to vrozená nedůvěra vůči neznámé potravě. Dochází k nižší konzumaci, hlavně v prvních 10 minutách. (Carroll et al. 1975) Podle teorie „learned safety“ dochází po ochutnání nové látky, k postupnému ukládání chuti do paměti, jako bezpečné. Tento experiment využíval jako modelový druh potkany. (Kalat & Rozin 1973)

Tabulka 1 Rozvrh podávaných roztoků daných skupin. Příjem dané tekutiny v ml (závorky) během normálního dne, podmiňování a testového dne. Skupiny Rad-Sacc a Rad-H₂O byly vystaveny radiaci po požití vody, nebo sacharinového roztoku. Kontrolní skupiny, Con-Sacc a Con- H₂O nebyly vystaveny radiaci, pouze vloženy do radiačního aparátu. (Carroll et al. 1975)

SOLUTIONS AVAILABLE TO RATS ON BASELINE, TREATMENT, AND TEST DAYS AND MEAN 10-MIN INTAKE (IN ML.) FOR EACH GROUP

Group	Baseline (Day 3)	Treatment (Day 4)	Test (Day 5)
Rad-Sacc	H ₂ O (14.2)	Sacc (10.2)	Sacc (4.3)
Rad-H ₂ O	H ₂ O (14.9)	H ₂ O (14.2)	Sacc (8.7)
Con-Sacc	H ₂ O (15.2)	Sacc (13.1)	Sacc (17.9)
Con-H ₂ O	H ₂ O (14.8)	H ₂ O (15.1)	Sacc (13.8)

Note. Abbreviations: Rad = radiation; Sacc = saccharin; Con = control.

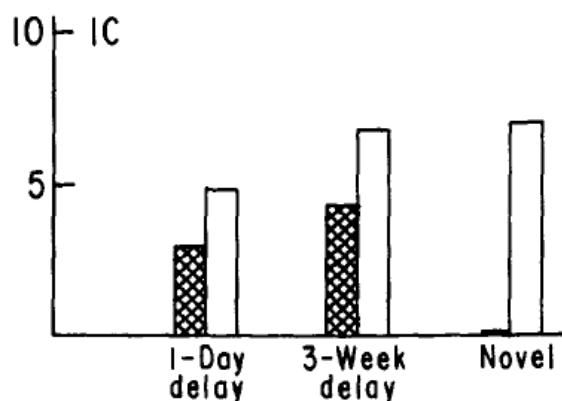
Zesílená neofobie (enhanced neophobia) vzniká, pokud je subjekt vystaven nějakému nepodmíněnému podnětu (radiace, otrava) a následně je mu prezentována nějaká nová potrava. Dochází k výraznému snížení konzumace, oproti normální potravě. Tento jev je krátkodobý, dochází k rychlé extinkci. Experiment ukázal, že neofobie a zesílená neofobie, je pouze krátkodobý jev. (Carroll et al. 1975)

V tabulce (Tabulka 1) vidíme u první skupiny (Rad-sacc) nejprve neofobii, kdy během 4. dne poprvé dostávají sacharinový roztok, který je následován radiací, a proto při testovacím dni je patrná potravní averze, kdy je konzumace sacharinového roztoku na minimu. Neofobii vidíme také u kontrolních skupin během čtvrtého a testovacího dne. U druhé skupiny (Rad-H₂O) byla vyvolána zesílená neofobie pomocí radiace během 4. dne a nová tekutina (cukerný roztok) jim byl podáván až další den.

Aby potkani bral danou látku jako dobře známou, stačí, aby se s ní setkali pouze jednou, a poté může docházet ke vzniku tzv. latentní inhibice. Ve studii (Kalat & Rozin 1973) byl potkanům samostatně prezentován hydrolyzát kaseinu po dobu 20 minut. Dalších 20 dní dostávali pouze vodu a to 20 min každý den. Další testovanou skupinou byli potkani, kterým byl hydrolyzát kaseinu prezentována s

jednodenním prodlením mezi „předtréninkem“ a podmiňovacím dnem. Během podmiňování byl hydrolyzát kaseinu u obou skupin asociován s nevolností způsobenou injekcí LiCl. Pro porovnání byla testována i skupina, která se během podmiňování s hydrolyzátem kaseinu, tedy s daným podmíněným podnětem, setkala úplně poprvé. Jak můžeme vidět na grafu znázorňujícím výsledky tohoto experimentu (Graf 3), i přes 3- týdenní prodlení mezi první prezentací určité látky a podmiňováním, si subjekty látku pamatovali. Dokonce můžeme vidět, že delší interval, který uplyne od prvního setkání s danou látkou, způsobuje vyšší odolnost vůči vytvoření chuťové averze. Díky kontrolní skupině (novel) víme, že k inhibici vytvoření averze nedošlo v důsledku manipulace, použité látky ani metodiky pokusu. Při prezentaci nové chuti a následné aplikaci nepodmíněného podnětu došlo k vytvoření silné chuťové averze. (Kalat & Rozin 1973)

Vliv na příjem nové potravy může mít druh zvířete, stejně jako i personalita jednotlivých jedinců. Například u kosa černého (*Turdus merula*) existuje mezi jedinci variabilita příjmu nové potravy. (Marples et al. 1998)



Graf 3 Objem hydrolyzát kaseinu zkonsumovaného různými experimentálními skupinami během testu. Osa Y znázorňuje objem vypité tekutiny. Osa X znázorňuje jednotlivé skupiny. 1-day delay = skupina, které byl hydrolyzát prezentován den před podmiňováním, 3-week delay = skupina, které byl hydrolyzát prezentován 3 týdny před podmiňováním; novel = skupina, která dostala hydrolyzát až v den podmiňování (Kalat & Rozin 1973)

Látka, použitá jako podmíněný podnět nemusí být podána pouze orálně, aby došlo k vytvoření potravní averze. Při podávání cukerného roztoku intraperitoneálně a následné injekci LiCl, jakožto nepodmíněného podnětu, byla vytvořena potravní averze. (Ionescu & Buresova 1977)

Nepodmíněný podnět (US)

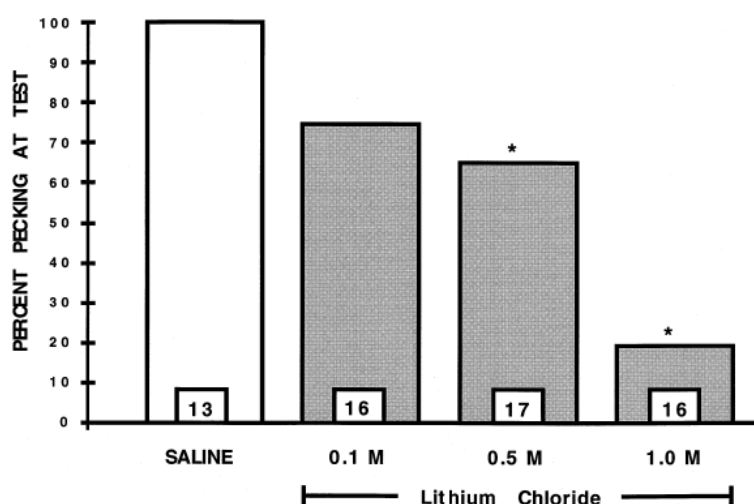
Nepodmíněný podnět je podnět, který vyvolává reakci přirozeně, bez předchozího učení.

Nejčastěji používaným nepodmíněným podnětem při averzivním učení je chlorid litný (dále chlorid litný, nebo LiCl). Chlorid litný se snadno podává, buď orálně anebo intraperitoneálně. Účinkuje velice rychle. Symptomy se objevují během 5-10 minut. Produkuje omezený toxický efekt, který relativně rychle odezní. Mezi symptomy, značící otravu LiCl patří snížená aktivita, průjem a močení u potkanů. (Nachman 1970) Symptomy i míra jejich projevu je závislá na druhu zvířete. U kuřat se po aplikaci LiCl objevují symptomy do 15 minut a způsobují průjem a letargii. Nevolnost odezní po zhruba hodině a půl. (Barber et al. 1998) Nevolnost a zvracení lze pozorovat u koťů (*Canis latrans*) po aplikaci LiCl. (Gustavson et al. 1974) U Karase zlatého (*Carassius auratus*) způsobuje chlorid litný sníženou pohybovou aktivitu a stahy dorzální ploutve. Symptomy odeznívají asi po 20 minutách. (Martín et al. 2011) Symptomy způsobené LiCl u raka poustevníka (*Pagurus granosimanus*) jsou třes končetin, nekontrolované pohyby a periody nehybnosti, kdy jedinci leží na zádech. Tyto odezněly během

dvou až tří hodin. (Wight et al. 1990) Velmi podobně na chlorid litný reaguje jiný druh korýše, rak červený (*Procambarus clarkii*). Hlavními symptomy jsou třes končetin, nekontrolované pohyby a nehybnost, které odezní během dvou hodin. (Arzuffi et

al. 2000) V mnoha studiích bylo dokázáno, že chlorid litný je spolehlivým nepodmíněným podnětem při tvorbě chuťových averzí. (Barber et al.

1998; Kalat & Rozin 1973; Nachman 1970; Wight et al. 1990)... Koncentrace roztoku závisí na druhu zvířete a na daném experimentu. Určením správné dávky LiCl pro kuřata se zabýval první experiment ve studii (Barber et al. 1998). Byly vytvořeny čtyři testovací skupiny, jedna kontrolní, které byl podán solný roztok a tři, které dostaly tři různé dávky LiCl, tedy 0,1 M, 0,5 M a 1,0 M. Jak můžeme vidět na grafu (Graf 4), 0,1 M roztok měl pouze 25% úspěšnost při tvorbě averze. 0,5 M dávka už měla signifikantně rozdílný výsledek oproti kontrole. Nejeftektivnější byla dávka 0,1 M chloridu litného.



Graf 4 Efektivita jednotlivých dávek chloridu lithného při testu chuťové averze, testované na míře klování do kovových kuliček. Srovnání s kontrolní skupinou, které byl podán pouze solný roztok. * označuje dávky, které prokázaly signifikantní rozdíl ($p < 0,5$) v klování oproti kontrole. Čísla na začátku každého sloupce značí počet testovaných subjektů v dané skupině.

Tato dávka byla dostatečně účinná při tvorbě averze a přitom nezpůsobovala žádné vedlejší účinky, které by ovlivňovaly chování, které se vyskytovaly u vyšších dávek. Tato dávka způsobila u kuřat průjem během 15 minut od podání a kuřata upadla do letargie, trvající 1,5 hodiny. (Barber et al. 1998)

Experiment pro určení správné dávky chloridu lithného byl proveden i v případě raka červeného (*Procambarus clarkii*). V průběhu experimentu byla zaznamenávána mortalita. (Tabulka 2)

Během podmiňování bylo jako podmíněný podnět použito kuřecí maso.

Tabulka 2 Testované dávky chloridu lithného v miligramech na kilo tělesné váhy. Konzumace kuřecího masa, které bylo asociováno s LiCl (Food intake of chicken). Konzumace pstruha, který nebyl asociován s LiCl (Food intake of trout). Úmrtnost po aplikaci jednotlivých dávek LiCl. (Arzuffi et al. 2000)

Jako neúčinnější dávka bylo vybráno	LiCl mg/kg bw	Food intake of chicken (%)	Food intake of trout (%)	Mortality (%)
500 mg/kg tělesné váhy, která neprodukovala příliš velkou mortalitu a	50	99	1	0
	100	92	8	0
	250	69	31	0
	400	60	40	20
	500	20	80	20
	750	0	0	100

byla účinná při tvorbě chuťové averze. V tabulce můžeme vidět, že potravní averze byla vytvořena vůči kuřecímu masu a příjem ostatní potravy (pstruh) neovlivnila. (Arzuffi et al. 2000)

Apomorfín hydrochlorid je další používanou látkou při experimentech zaměřujících se na chuťové averze. Tato látka způsobuje nevolnost a zvracení. Apomorfín není tak účinný, jako LiCl. Při jeho použití, jako nepodmíněného podnětu, byl nejdelší efektivní CS-US interval pouze 75 minut. Potravní averze se projevila, až po druhém kole podmiňování. (Garcia et al. 1966)

Chinin je alkaloid, vyznačující se hořkou chutí. Ve větším množství může být pro lidi nebezpečný (10 g už může být smrtelná dávka). (www.bezpecnostpotravin.cz/ch.aspx) Tato látka může být použita jako nepodmíněný podnět při vzniku potravních averzí. Při studii, využívající sépii obecnou (*Sepia officinalis*), byl chinin asociován s kořistí a došlo ke vzniku potravní averze. (více viz. Bezobratlí)

Jako efektivní nepodmíněný podnět, způsobující nevolnost a následně tvorbu averzivního chování, se používá ionizující ozáření. Ozáření způsobuje nevolnost a zažívací problémy. Síla vytvořené potravní averze závisí na dávce ozáření. Čím vyšší dávka je podána, tím silnější averze je vytvořena. Potkani byli po 7 hodinách od podmíněného podnětu, vystaveni radiaci o dávkách 50-r., 150-r. a 250-r. Všechny skupiny, krom 50-r., prokázaly signifikantně nižší preferenci pro cukerný roztok oproti kontrolní skupině (ta byla vystavena pouze radiaci). (Revusky 1968) Ve srovnání s LiCl ozáření, jako nepodmíněný podnět tvoří mnohem silnější averzi při dávkách 100-r. ozáření a 0,15 M

2 % tělesné váhy LiCl. (Barker & Smith 1974) Ozáření lze použít i při zpátečním podmiňování, tedy kdy je nepodmíněný podnět následován podmíněným (US-CS). Při tomto typu podmiňování není LiCl, jako nepodmíněný podnět, účinný.

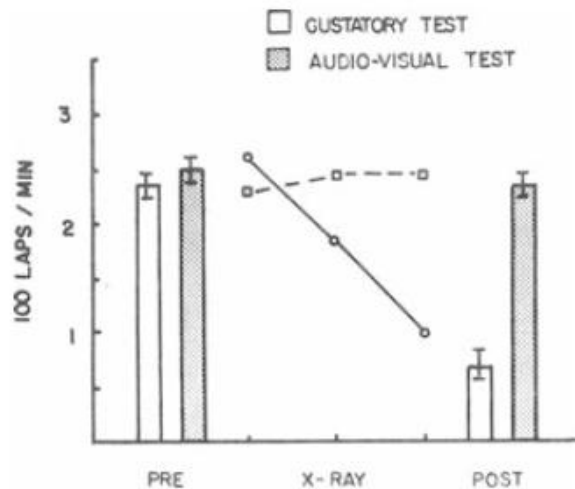
Byla provedena zajímavá studie (Garcia & Koelling 1966) srovnávající efektivitu jednotlivých nepodmíněných podnětů používaných při experimentech zaměřených na vznik averzí.

Použitými nepodmíněnými podněty byl chlorid litný, radiace, okamžitý a opožděný elektrický šok. Tyto nepodmíněné podněty byly spojovány se dvěma typy podmíněných podnětů. Prvním typem byla voda doprovázená světlem a cvakáním, tedy podnět působící audio-vizuálně. Druhým typem byla voda oslazená, působící na základě chuti.

Každý nepodmíněný podnět byl asociován s oběma podněty podmíněnými. V experimentu bylo použito vícekolové podmiňování. Počet kol se u jednotlivých nepodmíněných podnětů lišil. Radiace

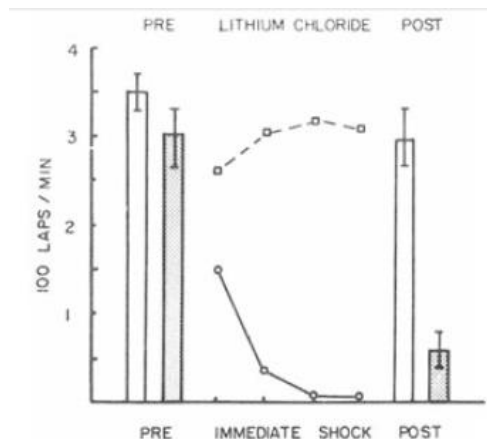
byla spojená se třemi koly podmiňování, okamžitý šok se čtyřmi a chlorid litný spolu s opožděným šokem s pěti koly. Stejně tak byl použit rozdílný podmíněný podnět, radiace byla asociována se sladkou vodou, chlorid litný s vodou slanou, aby byla zakryta chuť chloridu lithného, který byl oproti většině ostatních experimentů podáván orálně (většinou je podáván intraperitoneálně (Barber et al. 1998; Quintero et al. 2011; Arzuffi et al. 2000),...). Opožděný šok byl stejně jako chlorid litný asociován se slanou vodou (netoxickou).

Z výsledků je zřejmé, že dochází k rozdílným asociacím mezi určitými nepodmíněnými podněty a že velmi záleží na tom, zda je podmíněný podnět charakteristický chutí anebo je rozpoznáván audio-vizuálně. (Graf 5) ukazuje, že při použití radiace dochází k tvorbě chuťové averze pouze s takovým podmíněným podnětem, který je rozpoznáván podle chuti. K vytvoření averze vůči audiovizuálnímu podmíněnému podnětu nedochází. Podobný výsledek můžeme vidět na výsledcích pokusu, při kterém byl použit LiCl. (Graf 7) Opět dochází k vytvoření averze pouze vůči ochucené vodě. Vytvoření averze při použití elektrického šoku dochází pouze při asociaci s audio-vizuálním podnětem. Averze byla silnější při prezentaci nepodmíněného podnětu (šoku) ihned po konzumaci tekutiny, než při delším intervalu mezi CS-US. (Garcia & Koelling 1966)

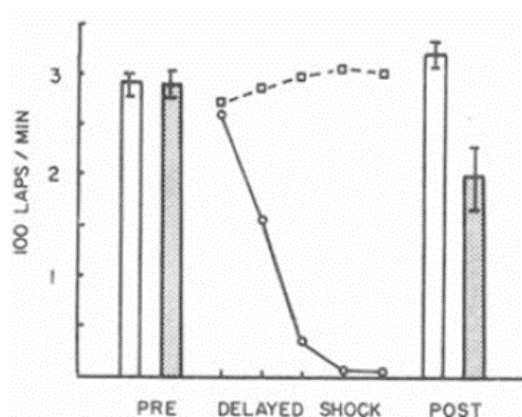


Graf 5 Příjem vody před, během a po podmiňování spojeného s radiací. Bílý sloupec značí příjem oslazené vody. Tmavý sloupec značí příjem vody doprovázené světlem a hlukem. (Garcia & Koelling 1966)

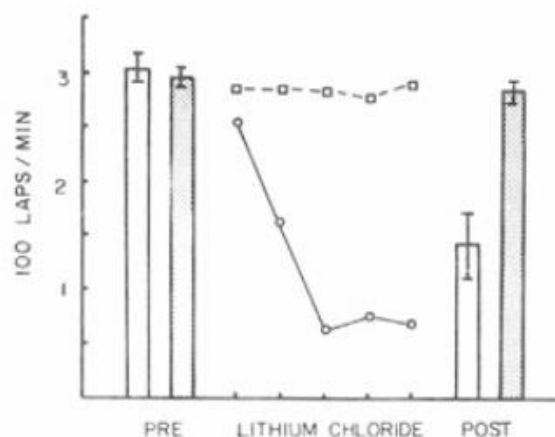
Z výsledků vyplývá, že použití radiace je při tvorbě chuťové averze efektivnější. Tento jev ovšem může být způsoben různým dávkováním. (Garcia & Koelling 1966) Na rozdíl od podnětů způsobujících nevolnost a zažívací problémy, jsou podněty způsobující bolest úspěšně asociovány s audiovizuálními podněty. (Graf 6, Graf 8) Z těchto grafů je zřejmé, že při podmiňování, kdy nepodmíněným podnětem je šok (bolest) je efektivnější kratší časový interval mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem. Jako možné vysvětlení tohoto jevu autor uvádí teorii, kdy je přírodním výběrem favorizován mechanismus, při němž jsou chuťové a olfaktorické podněty spojeny s nevolností (internal discomfort). Chemoreceptory zkoumají, co má být pozřeno a následně se má dostat do vnitřního prostředí. (Garcia & Koelling 1966)



Graf 6 Příjem vody před, během a po podmiňování spojeného s okamžitým šokem. Bílý sloupec značí příjem ochucené vody. Tmavý sloupec značí příjem vody doprovázené světlem a hlukem.



Graf 8 Příjem vody před, během a po podmiňování spojeného s opožděným šokem. Bílý sloupec značí příjem ochucené vody. Tmavý sloupec značí příjem vody doprovázené světlem a hlukem. (Garcia & Koelling 1966)

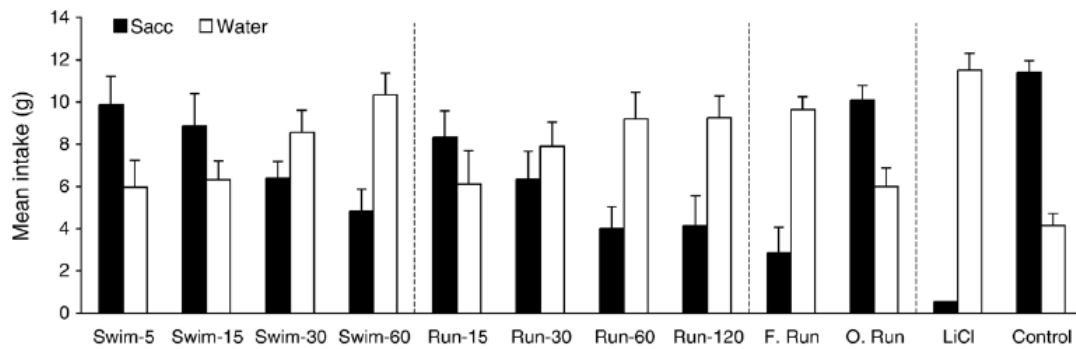


Graf 7 Příjem vody před, během a po podmiňování spojeného s chloridem litným. Bílý sloupec značí příjem ochucené vody. Tmavý sloupec značí příjem vody doprovázené světlem a hlukem. (Garcia & Koelling 1966)

K podobným výsledkům došli i (Domjan, Michael and Wilson 1972). Při použití dvou podmíněných podnětů, chuťového (cukerný roztok) a zvukového (bzučák), došlo po asociaci s LiCl ke tvorbě potravní averze pouze vůči cukernému roztoku, nikoliv proti vodě doprovázené zvukem

bzučáku. Pokud ovšem tyto dva podmíněné podněty byly asociovány s elektrickým šokem, došlo k vytvoření averze vůči vodě, doprovázené zvukem a ne vůči cukernému roztoku. (Domjan, Michael and Wilson 1972)

S pohybem spojená chuťová averze může vznikat i při dobrovolném, nebo nuceném pohybu, který následuje prezentaci podmíněného podnětu. Zajímavým výsledkem je, že dobrovolné běhání



Graf 9 Příjem cukerného roztoku (černé sloupce) a vody (bílé sloupce) ve dvou testových dnech, následujících podmiňování. Skupiny Swim označují příjem tekutin skupinou, která byla nucena plavat. Číslo naznačuje počet minut. Skupina Run označuje skupinu, která mohla běhat a číslo označuje počet minut, kdy byly potkani zavřeni v aparátu. F. Run označuje skupinu nucenou běhat v motorizovaném kole. O. Run je skupina, která měla přístup i mimo běhací kolo. LiCl je skupina, které byl podán chlorid litný jako nepodmíněný podnět. Control je kontrolní skupina, které byl prezentován pouze podmíněný podnět, cukerný roztok. (Masaki & Nakajima 2006)

v kole po prezentaci ochuceného roztoku, jako podmíněného podnětu, vytvořilo silnější chuťovou averzi, než běhání, které bylo vynucené. (pomocí motorizovaného kola) (Forristall et al. 2007)

V další studii byla srovnána účinnost dalších nepodmíněných podnětů a to, nucené plavání, běhání a LiCl u potkanů. (Masaki & Nakajima 2006) Běhání bylo rozděleno na tři skupiny, nucené běhání v motorizovaném kole, dobrovolné běhání (ovšem potkani byli zavřeni pouze v běhacím kole) a skupina, která měla přístup jak ke kolu, tak i k volnému prostoru (skupina O. Run) Všem skupinám byl prezentován cukerný roztok na 15 minut, po kterém následovaly jednotlivé podněty. Nejsilnější potravní averzi vytvořil chlorid litný. (Graf 9) Averze vzniklé běháním a plaváním se výrazně nelišily. U skupiny, která měla přístup i mimo běhací aparát nevznikla žádná potravní averze.

Nepodmíněným podnětem může být i hormon estradiol. Ačkoliv hraje tento hormon významnou roli při extinkci naučené reakce (viz. dále), může sloužit také jako averzivní látka. Samicím potkana, kterým byly odebrány vaječníky, byla implantována kapsle s estradiolem poté, co jim byl předložen cukerný roztok. Jako nepodmíněný podnět byl estradiol účinný, pokud byl přítomen během 18 hodin po požití nové potravy. Konzumace cukerného roztoku byla u samic, které dostaly kapsli s estradiolem signifikantně nižší, než při podmiňování. Prokazatelně nižší byla i

v porovnání s kontrolní skupinou, které byla implantována pouze prázdná kapsle. (David L Yuan & Chambers 1999)

Jako nepodmíněný podnět může sloužit i nevolnost způsobená rotací, podobně jako známe nevolnost způsobenou u lidí v dopravních prostředcích (tzv. „motion sickness“). (Ossenkopp & Ossenkopp 1990) (viz. Hlodavci)

CS-US interval

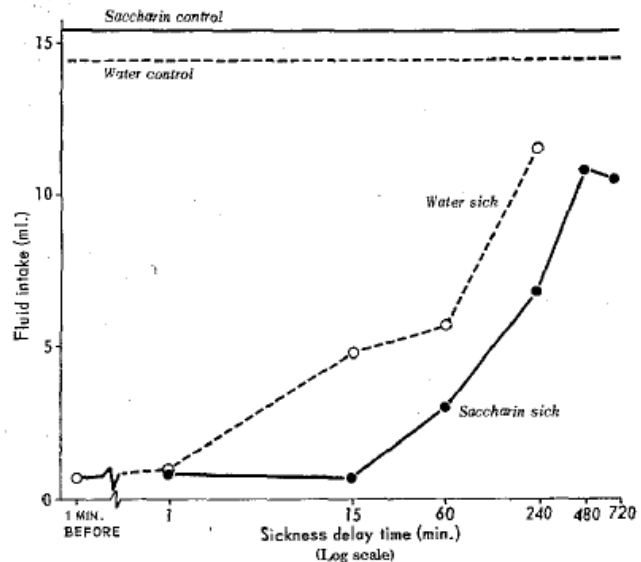
Při klasickém podmiňování se využívá různých načasování podmíněného a nepodmíněného podnětu. Při současném podmiňování (simultaneous conditioning) se aplikuje podmíněný i nepodmíněný podnět souběžně a jsou ukončeny ve stejnou dobu. (Burkhardt & Ayres, 1977) Pokud je podmíněný podnět ukončen před prezentací nepodmíněného podnětu, jedná se o podmiňování stopové (trace conditioning). Podobné stopovému podmiňování je podmiňování opožděné (delay conditioning), kdy je prezentován nejprve podmíněný podnět, následován podnětem nepodmíněným, kdy mohou nějakou dobu působit současně. (Plháková, 2004) Hlavním rozdílem mezi stopovým a opožděným podmiňováním je tedy časová prodleva u stopového podmiňování. Například, je nejprve nabídnut cukerný roztok, jako podnět podmíněný, následně je aplikován podnět nepodmíněný, v případě chuťových averzí nejčastěji LiCl. Interval mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem může být několik sekund, až několik hodin. Stopové podmiňování je nejčastější u případů chuťových averzí. (Kalat & Rozin 1973) Oproti jiným typům experimentů, může být podmiňování, i přes dlouhý interval, účinné. Dalším typem podmiňování, které může být využito během podmiňování potravních averzí, je podmiňování zpáteční (backward conditioning). V takovém případě je nejprve prezentován nepodmíněný podnět a po časovém intervalu, který může být různě dlouhý, je prezentován podnět podmíněný. Kupříkladu studie (Carroll et al. 1975) využívá zpátečního podmiňování, při kterém byli potkani vystaveni radiaci a následně jim byl umožněn přístup ke zdroji vody, nebo cukerného roztoku. Tento typ podmiňování ovšem oproti ostatním nebude pro subjekty přirozeným. (Plháková, 2004)

V experimentech podmiňování potravních averzí je možné použít velmi dlouhý interval mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem, na rozdíl od ostatních experimentů klasického podmiňování. (Kalat & Rozin 1973) Nejjednodušším vysvětlením by mohla být tzv. „aftertaste-theory“, neboli teorie pachuti. Podle které, by pachutí, nebo chuť v žaludku nebo krvi „zkracovala“ skutečné prodlení mezi podněty. Kalat & Rozin (1973) dochází k závěru, že CS-US opoždění slouží

jako učící proces, spíše než zapomínací. Během intervalu by mělo docházet k učení, že daná chuť je bezpečná. Podle následující zmiňované studie je nepravděpodobné, že by pachutí hrála roli při dlouhých CS-US intervalech u vzniku potravních averzí.

Nachman (1970) měl dvě pokusné skupiny potkanů. Jedna skupina byla chována od narození na sacharinovém roztoku, tak aby neměla předchozí zkušenost s vodou.

Potkani ve druhé skupině byli chováni na vodě a sacharinový roztok byl tedy novou tekutinou. U první skupiny byla voda následně použita jako podmíněný podnět. sacharinový roztok sloužil jako podmíněný podnět pro druhou skupinu. Následně byl v různých časových intervalech (1 min, 15 min, 1 hod, 4 hod) aplikován nepodmíněný podnět, tedy LiCl (2 % tělesné váhy 0,15 M). Při aplikaci nepodmíněného podnětu 1 minutu po požití podmíněného podnětu, byla potravní averze stejně silná u obou skupin.

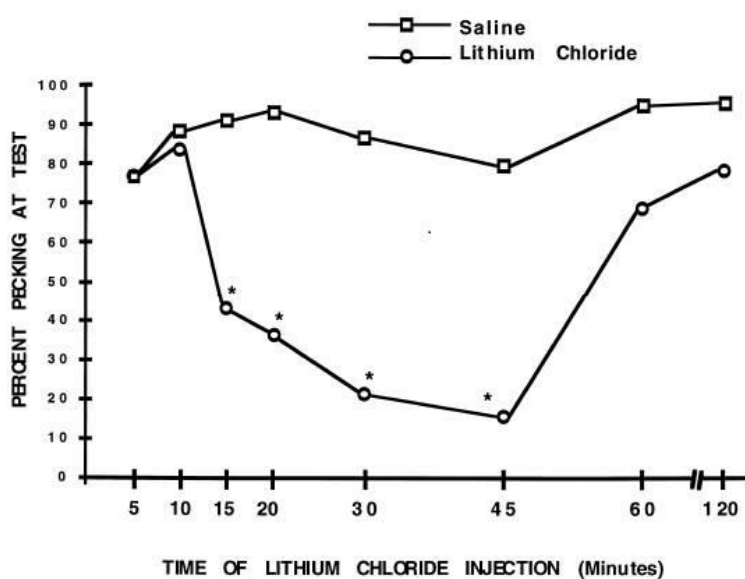


Graf 10 Příjem vody a sacharinového roztoku během testovacího dne. Na ose Y je znázorněn objem zkonsumované tekutiny. Osa X znázorňuje různé CS-US intervaly. Sacch. sick = sach. roztok + LiCl; water sick = voda + LiCl; Sacch. Control = sach. roztok + NaCl; water control = voda + NaCl (Nachman 1970)

(Chyba! Nenalezen zdroj odkazů.). Při pokusu byla použita pouze kohoutková voda, nicméně při jiných laboratorních pokusech (nepublikované práce ze stejné laboratoře) byla použita i voda destilovaná, která dosahovala stejných výsledků. Voda kohoutková, natož voda destilovaná by neměla zanechávat žádnou pachutí. Navíc v průběhu CS-US intervalu potkani konzumovali suchou potravu. Vysvětlením může být fakt, že sacharinový roztok je zcela nová chuť pro potkany chované na vodě, kdežto voda, ačkoliv skupina potkanů byla chována pouze na sacharinovém roztoku, může být podobná chuti slin. Vytvořená potravní averze byla při delším intervalu mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem slabší, než při stejných časových intervalech u skupiny, která byla chována na vodě a jako podmíněný podnět sloužil sacharinový. U všech skupin, které dostali jako podmíněný podnět sacharinový roztok, došlo k významnému poklesu konzumace tohoto roztoku oproti kontrolní skupině, která místo injekce toxické látky LiCl, dostala injekci netoxického NaCl. (Nachman 1970)

Délkou a efektivitou intervalu mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem se také zabývala studie (Barber et al. 1998). Jednodenním kuřatům byly nejprve během předtréninku

prezentovány perlové kuličky (2 mm v průměru) po dobu 30-s, aby bylo vyvoláno klování. 98 % kuřat do nich klovalo. Následně jim byly, během podmiňovací fáze, prezentovány chromové kuličky o průměru 3 mm (suché, nebyly doprovázeny žádnou chutí), 91 % kuřat do nich klovalo. Poté byla kontrolní skupině aplikována injekce 1ml 0,9% roztoku NaCl a testované skupině aplikována injekce 1,0 M LiCl. Injekce byly aplikovány po 5, 10, 15, 20, 30, 45, 60 a 120 minutách po ukončení podmiňovací fáze. Při následném paměťovém testu, byly kuřatům předloženy dva druhy kuliček. Chromové, jako při podmiňování, a zlaté, se kterými se ještě nesetkala. Kontrolní skupina, které byl injekčně aplikován roztok NaCl, při paměťovém testu klovala do kuliček ve stejné míře, jako při podmiňování. Ani u skupiny, již byl nepodmíněný podnět aplikován 5 a 10 minut po podmiňování, nevznikla potravní averze. Žádný signifikantní rozdíl od kontrolní skupiny nebyl zaznamenán ani u kuřat, kterým byl chlorid litný aplikován po 60 a 120 minutách. Nejsilnější averzivní chování bylo zaznamenáno u skupin, kterým byl podnět aplikován po 15, 20, 30 a 45 minutách. (Graf 11)



Graf 11 Vliv délky CS-US intervalu (osa X) na % klování (osa Y) v testové fázi. * značí výsledek se signifikantním rozdílem ($p < 0,05$) oproti kontrolní skupině. Saline = kontrolní skupina, které byl aplikován roztok NaCl, Lithium chloride = skupina, které byl aplikován LiCl (Barber et al. 1998)

Efektivita CS-US intervalu může být prodloužena, jak dokazuje studie (Rozin & Ree 1972). Jako modelový druh byly použiti potkani (*Rattus norvegicus*). Podmíněným podnětem byly dva roztoky, 5% hydrolyzát kaseinu a 10% cukerný roztok. Během podmiňovací fáze dostali jednotlivé skupiny potkanů daný podmíněný podnět (cukerný roztok, nebo hydrolyzát). Poté byli potkani uspáni halotanem (anestetikum). Potkani byli drženi pod anestézií devět hodin. Když se potkani po probuzení dostali do stavu alespoň trochu koordinované chůze, byli intubováni 0,15 M LiCl. Po dvou dnech byl proveden paměťový test (two bottle test). Jako kontrola sloužili potkani, kteří byli buď

pouze otrávení anebo pouze vystavení halotanu. Výsledkem této studie je zjištění, že tak dlouhého intervalu (9 hodin) mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem, aby byl stále efektivní, lze dosáhnout pouze, pokud jsou potkani během tohoto intervalu pod anestézií. Tento postup ovšem způsoboval vysokou úmrtnost zvířat, která dosahovala skoro 50 %.

Délka CS-US intervalu může být ovlivněna použitým podmíněným podnětem. Smith & Roll (1967) zkoumali rozdíl mezi cukerným roztokem a sacharínovým roztokem. Sacharin je 300 sladší než sacharóza. Ve vyšších koncentracích má nepříjemnou hořkou a kovovou pachutí.

(www.bezpecnostpotravin.cz/az/termin/92135.aspx)

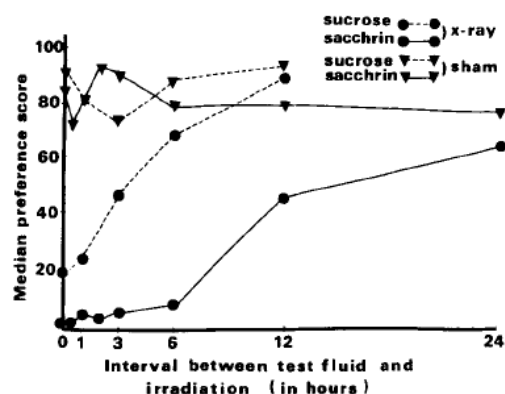
Sacharóza je běžný cukr (disacharid glukózy).

(www.wikiskripta.eu/index.php/Sacharóza) Modelovým druhem byl potkan. Při asociaci těchto dvou roztoků s radiací, v dávce 100-r., vznikla potravní averze. Signifikantní rozdíl mezi roztoky byl v délce CS-US intervalu, kdy ještě bylo možno potravní averzi vytvořit. Nejdelší CS-US interval, který byl stále efektivní při tvorbě potravní averze, byl u sacharózy 6 hodin, u sacharínu až 12 hodin (I po 24 hodinách se projevuje určitá averze). (Graf 12)(Smith & Roll 1967)

Délka CS-US intervalu je dlouhá, pokud se použije radiace jako nepodmíněný podnět. Stejně jako Smith & Roll (1967), i Revusky (1968) potvrdil, že díky radiaci lze použít velmi dlouhý CS-US interval. Radiace v dávce 50-r. při asociaci s cukerným roztokem vytvořila potravní averzi i po 6,5 hodinách od podání podmíněného podnětu. Dávka použitá v této studii byla poloviční oproti dávce použité ve studii (Smith & Roll 1967), přesto došli k podobnému závěru.

Oproti radiaci, je schopen apomorfin vytvořit potravní averzi pouze při výrazně kratším intervalu. Potkanům byl prezentován podmíněný podnět, roztok sacharínu. Ten byl následně asociován s apomorfinem v různých intervalech (30, 45, 75, 120 a 180 min.). Podmiňování proběhlo celkově v pěti kolech, ale už po druhém kole byl signifikantně nižší příjem sacharínového roztoku, oproti kontrolní skupině. Nejdelším CS-US interval, který byl stále efektivní, bylo 75 minut. (Garcia et al. 1966)

Efektivní délka intervalu mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem se liší jak mezi druhy, tak i vnitrodruhově. Efektivita může být ovlivněna použitým podmíněným, nebo nepodmíněným podnětem, nebo také metodikou pokusu.



Graf 12 Preferenční skóre (osa Y) pro jednotlivé skupiny v daných CS-US intervalech (osa X).
 přerušovaná čára s puntíky = sacharóza + radiace;
 přerušovaná čára s trojúhelníky = sacharóza + falešná radiace, plná čára s puntíky = sacharín + radiace; plná čára s trojúhelníky = sacharín + falešná radiace (Smith & Roll 1967)

Druh zvířete

Bezobratlí

Kmenem bezobratlých, u kterých byla chuťová averze opakovaně zjištěna, jsou měkkýši (Mollusca).

Zástupcem dravých bezobratlých, na kterém se prováděli pokusy vzniku potravních averzí, je **sépie obecná** (*Sepia officinalis*). Je to predátor s preferencí pro určitou živou kořist a v jejím

potravním chování hraje velkou roli učení.

(Darmaillacq et al. 2004) V experimentu

byly použiti adultní a subadultní jedinci

obou pohlaví. Nejprve byla zjištěna

preferovaná kořist, pomocí jednoduchého

testu. Dvě návnady, krab a garnát, byly

pověšeny na držák ve tvaru T a

prezentovány 20 min/denně 2 až 5 dní

každé sépii. Preference pro určitou kořist

nebyly stejné, ačkoliv všechny subjekty

pocházely ze stejné oblasti. Při podmiňování

byla použita právě ta kořist, která byla u dané sépie oblíbená. Nepodmíněným podnětem byl chinin

rozpuštěný v bezbarvém laku na nehty a ten byl aplikován na kořist. Lak byl pravděpodobně použit

proto, aby se chinin neuvolnil do vody. Sépie jsou

schopné rozpoznávat chemikálie ve vodě. Díky

provedenému testu bylo zjištěno, že sépie nejsou

schopny detekovat chinin rozpuštěný v laku.

(Darmaillacq et al. 2004) Chinin není jedovatý

v malém množství, ale má nepříjemnou, hořkou chuť.

Chinin jako nepodmíněný podnět působí na

chemoreceptory a nepůsobí nevolnost. Podmiňování

bylo vícekolové. Subjektům byla kořist prezentována

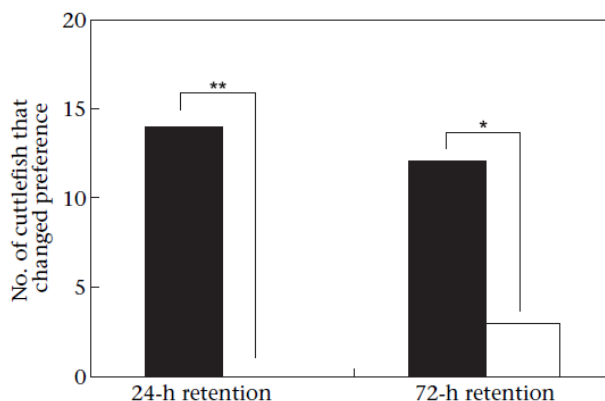
každé kolo na 2 minuty. Podmiňování skončilo, až

když subjekt na kořist nezaútočil během dvou za sebou

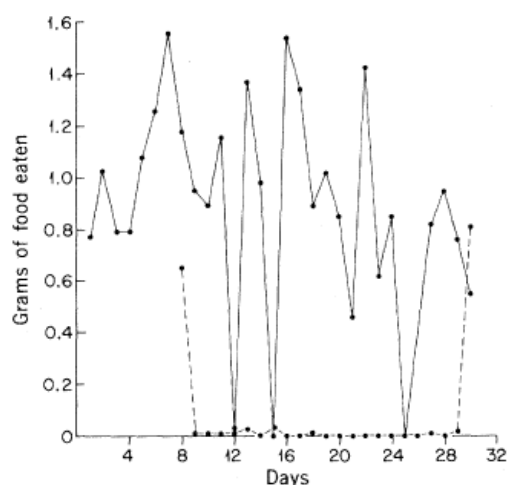
jdoucích kolech. Test byl proveden po uplynutí 24 hod a

72 hod. Pro 72 h interval bylo nutné podat jiný, třetí typ

kořisti, protože interval byl moc dlouhý na to nechat subjekty bez potravy. Třetí kořisti byl slizoun



Graf 14 Počet subjektů které změnilu svou potravní preferenci. Černé sloupce značí experimentální skupinu a bílý sloupec skupinu kontrolní. (Darmaillacq et al. 2004)



Graf 13 Příjem brambor (klasická potrava) a hub (CS) jednoho jedince. Příjem brambor značí plná čára, příjem hub je naznačen čarou přerušovanou. (Gelperin 1975)

skvrnitý (*Blennius pholis*; Actinopterygii). Paměťové testy dokázaly, že došlo k vytvoření chuťové averze, nehledě na to, zda byl preferovanou kořistí krab nebo garnát. (Graf 14)

Dalším druhem bezobratlého živočicha, u kterého byla zkoumána schopnost vzniku potravní averze je **slimák největší** (*Limax maximus*). Jeho potravní strategií je herbivorie. (Gelperin 1975) Část subjektů bylo získáno z volné přírody, část z chovů. Pomocí vícekolového podmiňování bylo možné snížit příjem potravy asociované s nepříjemnou zkušeností. Podmíněným podnětem byla nová potrava, pečárka polní

(*Agaricus campestris*). Jako nepodmíněný podnět sloužila otrava oxidem uhličitým. Někteří slimáci se dokázali potravní averzi naučit během prvního kola a 3 týdny, se houbám vyhýbali. Na grafu můžeme vidět příjem potravy jedince během experimentu.

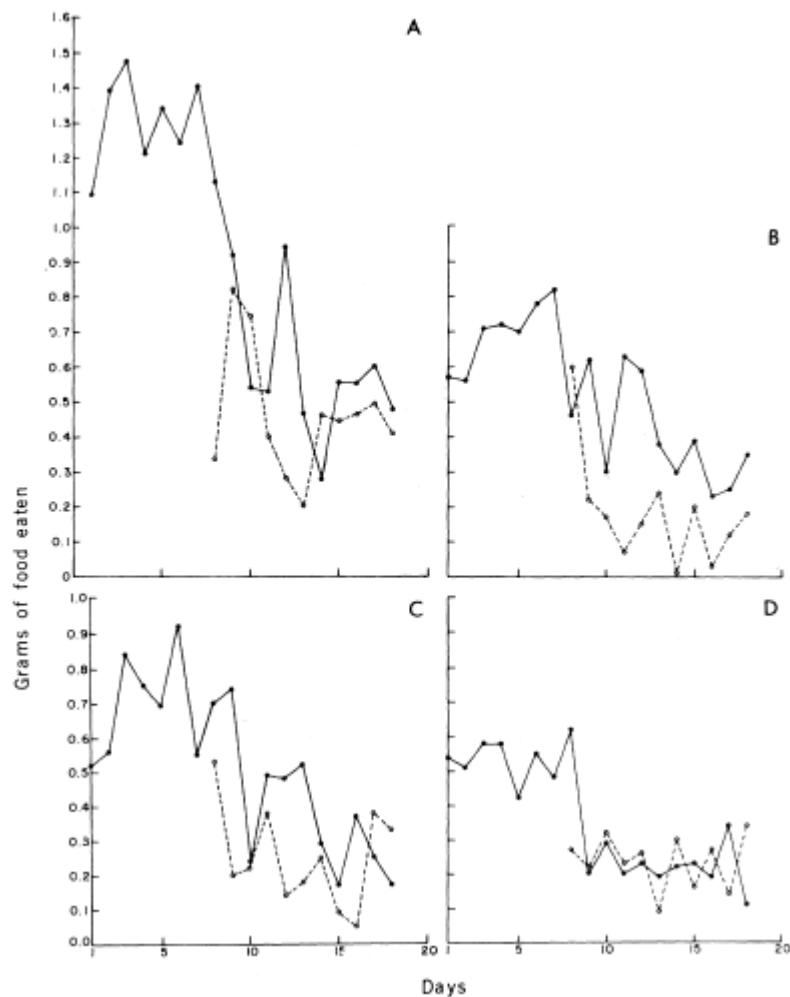
(Graf 13) Tento jedinec odmítl přijímat nebezpečnou potravu po druhém kole. (Gelperin 1975) Důležitým faktorem byla délka intervalu mezi podmíněným a nepodmíněným podnětem.

V experimentu byly použity tři intervaly, okamžité podání, 1 hodina, 3 hodiny. (Graf 15)

Nejúčinnější byla aplikace oxidu uhličitého ihned po konzumaci

potravy. Mezi kontrolní skupinou a

skupinou s 3-hodinovým zpožděním US nebyl signifikantní rozdíl, stejně tak nebyl signifikantní rozdíl mezi skupinami, které byly vystaveny nepodmíněnému podnětu okamžitě a se zpožděním jedné hodiny. (Gelperin 1975)



Graf 15 Průměrný denní příjem brambor (plná čára) a hub (přerušovaná čára). Příjem hub je měřen 4 hodiny po konzumaci brambor. A = kontrolní skupina, bez CO₂ B = CO₂ bez prodlení, C = CO₂ s CS-US intervalem 1 hodina, D = CO₂ s CS-US intervalem 3 hodiny (Gelperin 1975)

Rak poustevníček (*Pagurus granosimanus*, Crustacea; Decapoda) je omnivorní živočich.

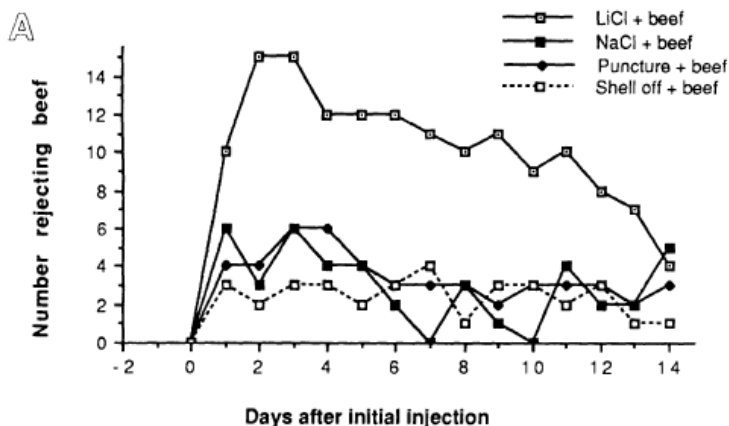
Vzhledem ke své potravní strategii se během života musí často potkávat s toxickými látkami, a proto by měl být schopen se jim vyhýbat. (Wight et al. 1990) Při pokusu byli použiti jedinci nasbíraní ve volné přírodě. Jako běžná potrava byla podávána ryba. Novou potravou bylo sekané hovězí maso. Pokusní jedinci byli rozděleni do několika experimentálních skupin. První čtyři skupiny dostali v den podmiňování sekané hovězí maso. U všech skupin byl CS-US interval 1 hodina. Jedna skupina dostala s injekčně dávkou LiCl, druhá dávku

NaCl, třetí pouze píchnutí jehlou a čtvrtá byla vyhnána z ulity a nedostala žádnou injekci. Další dvě skupiny dostali jako podmíněný podmět místo hovězího rybu, tedy známou potravu. Jedné skupině byla aplikována dávka LiCl a druhé dávka NaCl. Pro aplikaci injekcí bylo potřeba vyhnat raky z ulit. V druhém

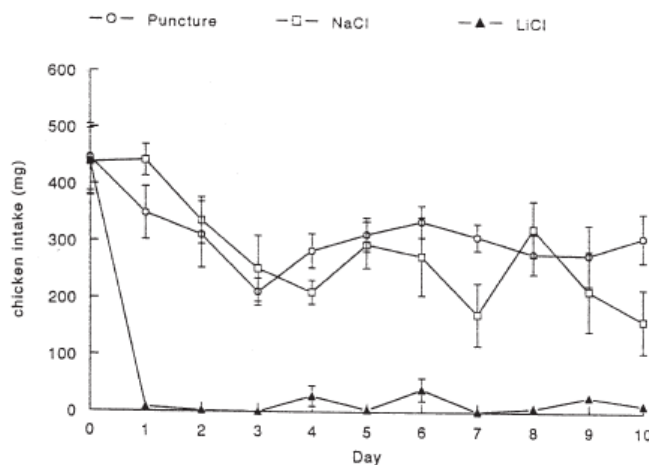
kole byli použiti pouze jedinci, kteří neprojevili známky vytvoření chuťové averze v testu, který následoval první kolo. Raci byli testováni dvakrát denně po 11 dní následujících podmiňování. Ráno jim byla podávána ryba, večer hovězí.

Výsledky můžeme vidět v grafu. (Graf 17) Došlo k vytvoření silné averze, která trvala přibližně týden. Vůči známe potravě (rybě), nebyla vytvořena žádná averze. (Wight et al. 1990)

Dalším studovaným druhem korýšů je **rak červený** (*Procambarus clarkii*). Rak červený je dalším zástupcem bezobratlých, u něž byla zkoumána schopnost tvorby potravních averzí. Jako běžná strava byl rakům podáván pstruh (*Oncorhynchus mykiss nelsoni*). Nová potrava, kuřecí maso bylo prezentováno 30 minut a následně bylo asociováno s nevolností, způsobenou injekcí chloridu litného. Experiment prokázal vznik chuťové averze u tohoto druhu. Averze byla silná i po 10 dnech od podmiňování. (Arzuffi et al. 2000)



Graf 17 Počet jedinců, kteří odmítali konzumovat hovězí v závislosti na dnech následujících podmiňování.. (Wight et al. 1990)



Graf 16 Míra konzumace kuřecího masa (osa Y), po asociaci s nevolností. Na ose X můžeme vidět průběh konzumace během jednotlivých dní. (Arzuffi et al. 2000)

Obratlovci

Obratlovci jsou vývojově nejpokročilejší linií strunatců. Vyhledávání potravy je řízeno dobře vyvinutými smyslovými orgány a pokročilou nervovou soustavou.

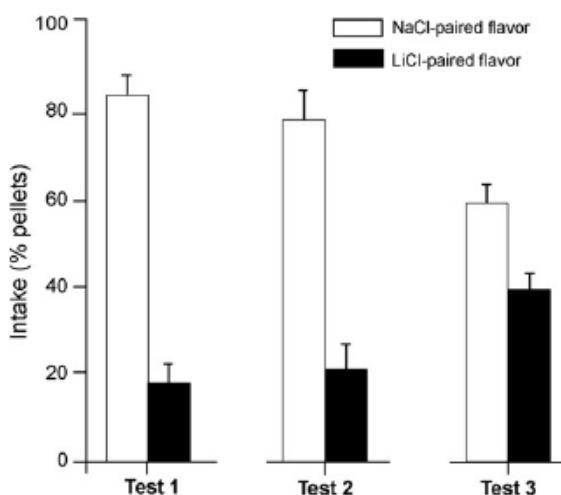
Ryby

Karas zlatý (*Carassius auratus*) Pro pokus byli použiti jedinci z chovů. Použitým podmíněným podnětem byla suchá potrava (pelety), kterou ryby dostávali pravidelně. (Martín et al. 2011) Pro účely experimentu byly pelety namočené do roztoku vanilinu nebo do roztoku 2-fenyletanolu. Podmiňování bylo rozvrženo do dvou dnů. Během prvního dne ryby dostaly pelety s jednou příchutí (rovnoměrně rozděleno) a následně jim byl injekčně aplikován fyziologický roztok. Po uplynutí 48 hodin byla prezentována potrava druhé příchuti, následována po 10 minutách injekcí

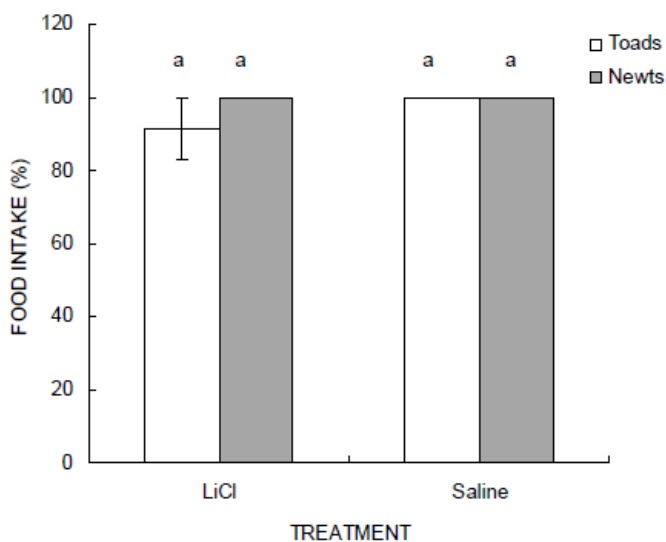
chloridu litného. Během testových dní byly prezentovány oba chuťové podněty najednou.. Mezi dnem, kdy byla potrava asociována s jedem, dnem kdy probíhal první test a mezi druhým testem uplynulo vždy 48 hodin. Poslední, tedy třetí test, dělilo od druhého testu 7 dní. Jak můžeme vidět na grafu (Graf 19) byla chuťová averze úspěšně vytvořena nehlédě na to, která příchutí byla použita. Lze pozorovat významný pokles chuťové averze při posledním paměťovém testu. (Martín et al. 2011)

Obojživelníci

Ve studii testující vznik chuťové averze u obojživelníků, byl použit zástupci jak ocasatých obojživelníků – **čolek** (*Pachytriton breviceps*; Salamandridae), tak i zástupce žab – **ropucha zelenobřichá** (*Bufo paracnemis*). Podmíněný podnět



Graf 19 Konzumace potravy během jednotlivých testů. Černé sloupečky značí příjem potravy asociované s jedem. Bílé sloupečky značí příjem potravy spojené s fyziologickým roztokem. (Martín et al. 2011)



Graf 18 Konzumace nové potravy po asociaci s LiCl. Výsledky u ropuchy jsou zaznamenány bílým sloupečkem, výsledky čolků sloupečkem šedým. (Paradis & Cabanac 2004)

prezentovaný subjektům se lišil podle druhu zvířete. Živé žížaly a larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) sloužily jako podmíněný podnět pro ropuchu a sekané hovězí maso s filetem z kambaly pro čolka. Nová potrava byla vybírána tak, aby byla jistota, že se s ní subjekty nikdy neseťkaly a zároveň musela být velmi odlišná od běžné potravy. Třicet minut po prezentaci podmíněného podnětu byl subjektům aplikován buď LiCl nebo fyziologický roztok. V rozmezí tří týdnů, bylo provedeno další podmiňování, kdy byl po konzumaci druhé, nové potravy injekčně podán opět buď LiCl nebo fyziologický roztok. Každý jedinec dostal jedno podmiňování s LiCl a jedno s fyziologickým roztokem, takže všechny subjekty tedy sami sobě sloužily jako kontroly. Pořadí podnětů bylo náhodné. Z výsledků (Graf 18) je jasně vidět, že k vytvoření potravní averze nedošlo ani u jednoho druhu. Ropuchy dokonce na potravu útočily v kratším čase než při podmiňování. Nevzniknutí potravní averze u obojživelníků by nemělo být způsobeno selháním vytvoření nevolnosti LiCl, nebo jeho špatnou dávkou. Přestože plazi neprojeví větší míru nevolnosti, že obojživelníci, došlo u nich k vytvoření potravní averze (viz Plazi). Při zdvojení dávky LiCl došlo k úmrtí všech testovaných jedinců, tedy původní dávka už musela být toxická. Možné vysvětlení by mohla být fylogenetické. Prvními živočichy, u kterých se objevila schopnost učení potravní averze, byli až plazi. (Paradis & Cabanac 2004)

Plazi

Bazilišek páskovaný (*Basiliscus vittatus*), **bazilišek americký** (*Basiliscus basiliscus*), **scink dlouhonohý** (*Eumeces schneideri*), **mabuja východní** (*Mabuia multifasciata*) byli součástí jednoho

experimentu zabývajícího se vznikem

chuťových averzí. (Paradis & Cabanac 2004)

Podmíněnými podněty byly živé housenky

(neznámého druhu), larvy potemníka

moučného a sekané hovězí maso. Po 30

minutách, kdy byla nová potrava

prezentována, byla asociována s chloridem

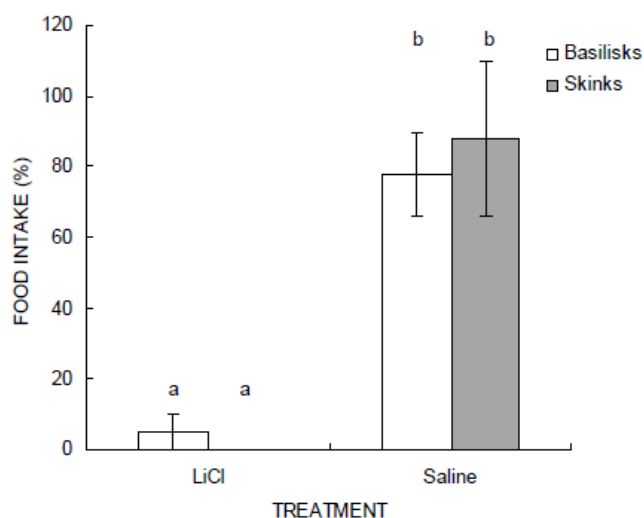
litným a došlo k vytvoření potravní averze.

Nebyl prokázán žádný signifikantní rozdíl

v konzumaci nové potravy mezi druhy.

(Paradis & Cabanac 2004) Na grafu můžeme

vidět, že došlo k vytvoření silné averze, kdy

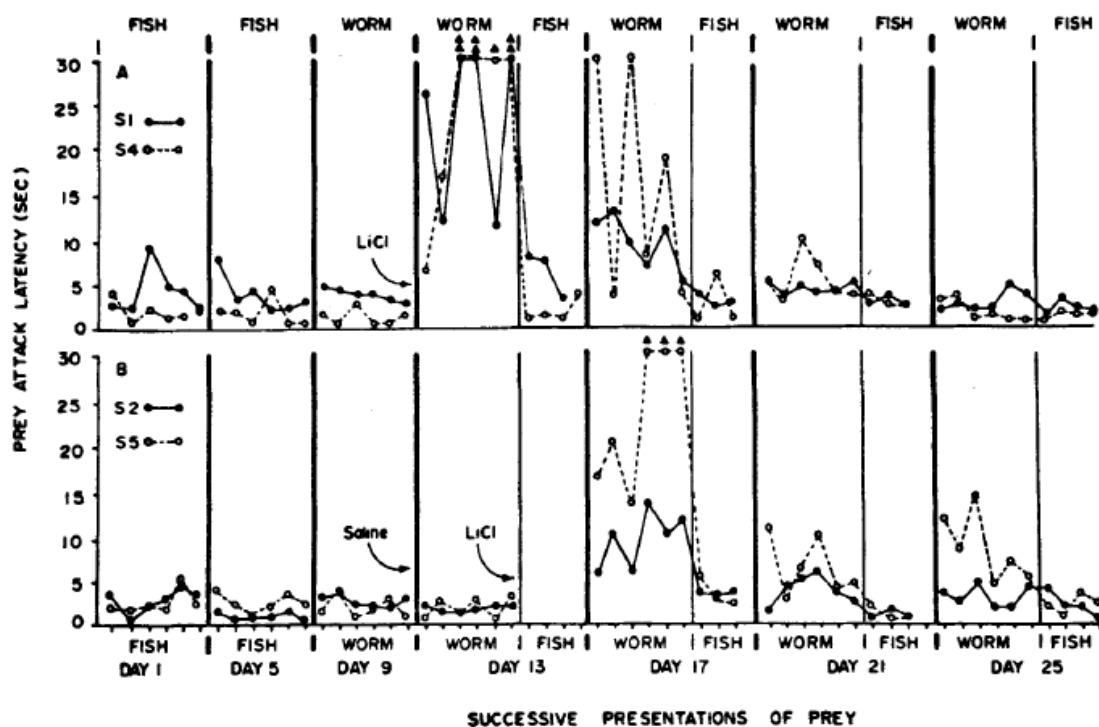


Graf 20 Příjem nové potravy po asociaci s chloridem litným. Bílý sloupeček značí výsledky pro bazilišky, šedý pro scinky. (Paradis & Cabanac 2004)

došlo k téměř úplné redukci konzumace dané potravy. Extinkce byla zkoumána pouze u scinků a trvala 35 dní. (Graf 20)

Dalším studovaným plazem byla **tilikva** (*Tiliqua scincoides intermedia*), scink, žijící v Austrálii. Její výskyt je ohrožen invazí ropuchy obrovské (*Bufo marinus*). Byla introdukována do teplých oblastí, aby hubila škůdce, způsobující ekonomické ztráty. V oblastech, kde byla vysazena, nemá žádného přirozeného nepřítele. Velké škody nezpůsobuje pouze díky velké konkurenceschopnosti vůči původním druhům, ale i díky silnému jedu, kterým je chráněna. Po jejím požití dochází u tilikvy k rychlému úmrtí. (Price-Rees et al. 2013) Z tohoto důvodu byla snaha u scinků vytvořit potravní averzi vůči ropušímu masu, aby nedocházelo k dalším ztrátám těchto plazů. Experiment byl prováděn na jedincích nachytaných ve volné přírodě. Jako podmíněný podnět byly použity návnady vyrobené z mletého ropušího masa i s kůží, které bylo napřed opláchnuto, aby byla minimalizována toxicita. Každá nástraha byla před podáním otírána o předem usmrcenou ropuchu. Tento postup byl zvolen z toho důvodu, že scinkové používají k identifikaci a lokaci oběti chemoreceptory. Návnady byly napuštěny LiCl. Nejprve byla zvolena dávka 0,8 mg/kg 8 M LiCl. Po této dávce ovšem plazi neprojevili žádné viditelné známky nevolnosti. Další skupina byla vystavena vyšší dávce, 1,2 mg/kg 8 M LiCl, která u scinků vyvolala nevolnost a zvracení. Po vytvoření asociace byly tilikvy, opatřené sledovacím zařízením (SirTrack μ GPS data logger), opět vypuštěny do volné přírody. Všech 9 scinků, kteří dostali vysokou dávku LiCl po požití ropušího masa, přežilo ve volné přírodě po dobu, kdy byli sledováni (141 dní). Tři jedinci z kontrolní skupiny a 4 jedinci ze skupiny, která dostala pouze malou dávku chloridu lithného uhynuli na otravu ropuším jedem. Vytvoření chuťové averze vůči ropušímu masu zvýšilo šanci na přežití volně žijících tilikev. (Price-Rees et al. 2013)

Vznik chuťové averze byl testován i u hadů. Testovaným druhem byla **užovka proužkovaná** (*Thamnophis sirtalis*). Jedinci použité v experimentu byli chyceni na Floridě ve volné přírodě. Jejich běžnou potravou byl jeleček velkohlavý (*Pimephales promelas*). Podmíněným podnětem byla nová potrava, žížala obecná (*Lumbricus terrestris*). Experimentu se účastnili čtyři jedinci. Jako averzivní látka byl použit chlorid litný, který byl aplikován 30 minut po požití nové



Graf 21 Reakční čas útoku na kořist. Výsledky čtyř subjektů (S1,2,4,5). Trojúhelníček značí, že potrava nebyla přijata ani po 30 s. Kolonka fish značí konzumaci ryb, kolonka worm značí konzumaci žížal. Latenci útoku značí osa Y. Osa X značí dny. (Burghardt et al. 1973)

potravu. Dva jedinci, S1 a S4, dostali injekci LiCl. Jedinci, S2 a S5, dostali nejprve injekci NaCl a sloužili tedy jako kontrolní skupina, ale 13. den u nich také byly žížaly asociovány s LiCl. Potravní averze se u této skupiny projevila, ačkoliv byl CS asociován se známou potravou. Učení bylo provedeno pouze v jednom kole. Krom testů, které byly prováděny přímo s kořistí, byly udělány testy i za pomoci extraktů z jednotlivých kořistí. Zvýšená latence i vůči extraktům, prezentovaným na kousku vaty, dokazuje, že by potravní averze u hadů mohla být zprostředkována chemickými podněty skrze Jacobsonův orgán. Z výsledku (Graf 21) je jasně vidět, že došlo k úspěšnému vytvoření potravní averze po jediné aplikaci LiCl. K rychlé extinkci naučeného chování u jedinců S1 a S4 došlo 21. den, 25. den už byla extinkce úplná. Ačkoliv u jedince S2 došlo k extinkci 21. den, u jedince S5 byla zvýšená latence vůči dané potravě stále vyšší během 25. dne. (Burghardt et al. 1973)

Ptáci

Ptáci se ohledně potravy řídí hlavně zrakem, chutí a čichem. Pokud je nová potrava doprovázena pachem pyrazinu, dochází ke zvýšení opatrnosti vůči této potravě. (Marples & Roper

1996) Důvodem, proč pyrazin ovlivňuje míru neofobie, bude nejspíš přítomnost pyrazinu v mnoha druzích toxického hmyzu. Podobného efektu lze dosáhnout, pokud je nová potrava doprovázena vůní mandlí (v experimentu byl použit přírodní, hořký mandlový olej). Možným vysvětlením by mohl být fakt, že kyselina kyanovodíková, prudce jedovatá látka, voní po hořkých mandlích. Proto by mohla být asociována s toxickými rostlinami. (Marples & Roper 1996)

Potravní averze může být vytvořena také na základě zrakového vjemu, jakožto podmíněného podnětu. (Barber et al. 1998) Jednodenní kuřata (*Gallus gallus*) projevovala chuťovou averzi, vůči určité barvě železných kuliček, do kterých klovala, než jim byla podána averzivní látka, tedy chlorid litný. Kuličky nebyly prezentovány společně s žádným pachem ani chutí. Během testu dokázala odlišit kuličky stříbrné, které byly asociovány s nevolností od kuliček zlaté barvy, vůči kterým neprojevovala žádnou averzi, tudíž byla averze asociována s barvou a nikoliv s objektem samotným. U jednodenních kuřat byl nejúčinnější CS-US interval 45 minut. Po aplikaci LiCl až 2 hodiny po podmíněném podnětu již nedošlo k vytvoření žádné chuťové averze. Při srovnání s efektivní délkou CS-US intervalu s jinými druhy, například potkanem, je délka intervalu u kuřat výrazně kratší. Potkani i po intervalu 4 hodin (při stejném nepodmíněném podnětu - LiCl) projevili alespoň nějakou chuťovou averzi. (Nachman 1970) Bylo by zajímavé zjistit, zda je hlavním důvodem této odlišnosti druh testovaného zvířete, nebo druh použitého podmíněného podnětu, tedy vizuální oproti chuťovému.

Savci

Hlodavci

Vůbec nejvíce studovaným druhem, v učení chuťových averzí, je potkan (*Rattus norvegicus*). Je chován v mnoha liniích. Vznik a extinkce chuťových averzí se může lišit i mezi jednotlivými formami. (Dragoin 1971) U potkanů bylo dokázáno, že je možné vytvořit chuťovou averzi za použití různých nepodmíněných podnětů. Pokud je nepodmíněným podnětem radiace, je možné použít i velmi dlouhý CS-US interval. Při dávce 50-r. je vytvořena potravní averze vůči cukernému roztoku i po 6,5 hodinách. (Revusky 1968) Při použití vyšší dávky ozáření (100-r.) a sacharínového roztoku jako podmíněného podnětu, lze vytvořit potravní averzi i s CS-US intervalem 12 hodin. (Smith & Roll 1967) Při použití injekcí chloridu litného lze při asociaci s cukerným roztokem vytvořit potravní averzi i se zpožděním US 4 hodin od podání CS. Nevolnosti vyvolané rotováním nebo za použití nuceného nebo dobrovolného pohybu, jako averzivního stimulu. (Garcia et al. 1966; Kalat & Rozin 1973; Forristall et al. 2007) U potkanů nemůžeme pozorovat zvracení, jako známku nevolnosti, jako u ostatních druhů, například po aplikaci apomorfínu. Je to způsobeno zvláštní anatomíí trávicí

soustavy, kde se nachází silná bariéra mezi žaludkem a jícnem.

(<http://www.ratbehavior.org/vomit.htm>)

Pomocí nevolnosti vyvolané rotací bylo možné vytvořit chuťovou averzi i u dalšího zástupce hlodavců, morčete domácího (*Cavia porcellus*). Byly ustanoveny 3 skupiny. W-R skupina byla vystavována rotaci po prezentaci vody. Skupina S-R byla vystavena rotaci po prezentaci sacharínu. S-S skupina byla po prezentaci sacharínu vystavena pouze hluku a vibracím aparátu, který sloužil k rotování zvířat. Nejprve byl ustanoven pitný režim, kdy byla voda dostupná pouze na 30 minut denně (dny 1-11). Dva dny (den 12-14) před začátkem podmiňování byl příjem vody změřen. Ve dnech 15-22 byl střídavě předkládán sodno-sacharínový roztok, ve dnech lichých a kohoutková voda, ve dnech sudých. Prezentace sacharínového roztoku i vody, byla následována vystavením rotaci na 20 minut. Ve dnech 23-32 probíhaly extinkční testy. Výrazně nižší příjem sacharínového roztoku byl zaznamenán u skupiny S-R oproti ostatním dvěma skupinám. (Ossenkopp & Ossenkopp 1990)

Sudokopytníci

U ovce domácí (*Ovis ammon*) byla vytvořena chuťová averze vůči rostlině, *Mascagnia rigida* (Malpighiaceae). Je to toxická rostlina, rostoucí v Brazílii. (Pacífico da Silva & Soto-Blanco 2010) V experimentu byly ustanoveny dvě skupiny. První skupina dostala dávku LiCl, druhá skupina sloužila jako kontrolní, dostala pouze vodu. Listy rostliny byly prezentovány 15 minut a hned poté byl první skupině podán roztok LiCl (150 mg/kg tělesné váhy v 50% roztoku) pomocí stříkácí pistole přímo do tlamy. Druhé skupině byla stříknuta pouze voda. K naučení potravní averze, bylo nutné vícekolové podmiňování. Po druhém kole už byla evidentní silná chuťová averze. Paměťové testy byly dělány 10., 24., 40., 55., a 70. den. Ve všech dnech byla konzumace dané potravy úplně redukována. (Pacífico da Silva & Soto-Blanco 2010)

Stejně účinné bylo podmiňování u kozy domácí (*Capra aegagrus*). Stejně jako pro ovce, je *Mascagnia jedovatá* i pro kozy. (Barbosa et al. 2008) V tomto experimentu byla použita nižší dávka LiCl, pouze 100 mg/kg tělesné váhy. Listy rostliny byly prezentovány 15 minut, poté byl aplikován LiCl stejným způsobem, jako v předchozím experimentu. Paměťové testy byly dělány 10., 17., a 24. den. Stejně jako u ovcí, byla u koz konzumace redukována ve všech testovaných dnech. (Barbosa et al. 2008)

Potravní averze vznikají jak u druhů bezobratlých, tak i u obratlovců. Vznik potravní averze není závislý, ani na potravní strategii daného druhu. Potravní averze byla vytvořena jak u herbivorů (slimák největší, ovce domácí, koza domácí), tak i u omnivorních živočichů (rak poustevníček, potkan,...) Zajímavým výsledkem je nemožnost vytvoření potravní averze u obojživelníků. Ačkoliv mají široké spektrum přijímané potravy a tudíž by měli být schopni reagovat na případnou toxickou

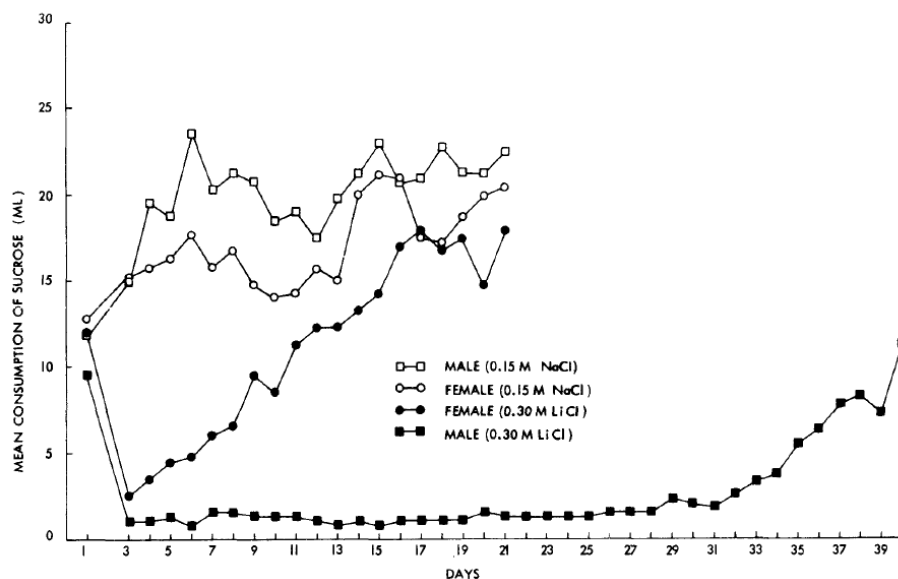
potravu a té se napříště vyhnout, není tomu tak. Nejvíce experimentů, zaměřujících se na potravní averze bylo uděláno na potkanech, jako modelovém druhu. U sépií, hadů a tilikev je důležitým smyslem chemorecepce, kterým se řídí při manipulaci s potravou. U ptáků je důležitý zrak, čich a chuť pokud jde o potravu. Nejdéle trvající extinkci můžeme pozorovat u ovcí a koz. Důležitou roli v extinkci u těchto druhů hraje sociální přenos, který nebyl u ostatních druhů zkoumán. Při kontaktu s jedinci, kteří nebyly součástí podmiňování a tudíž danou potravu konzumují, dochází k rychlému vymizení naučené potravní averze. (Barbosa et al. 2008)

Extinkce (vyhasínání) chuťové averze

Všechny následující studie využívají potkany, jako modelový druh.

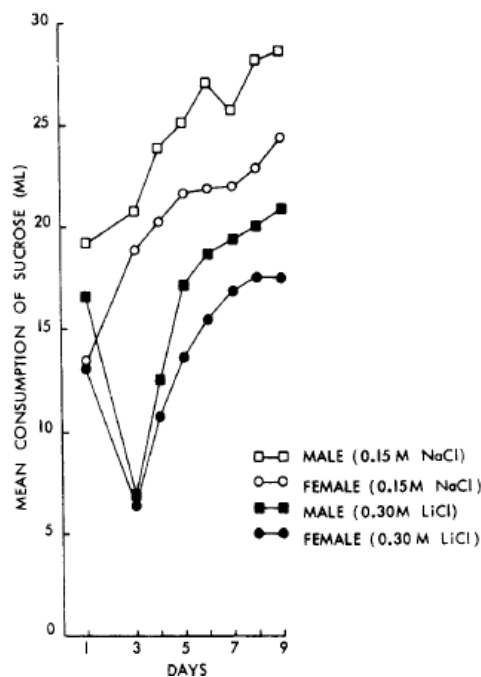
K extinkci naučeného chování dochází v případě, kdy podmíněný podnět není následován podnětem nepodmíněným, se kterým byl původně asociován. K vyhasínání podmíněné reakce dochází postupně. (Plháková, 2004)

182 CHAMBERS AND SENGSTAKE



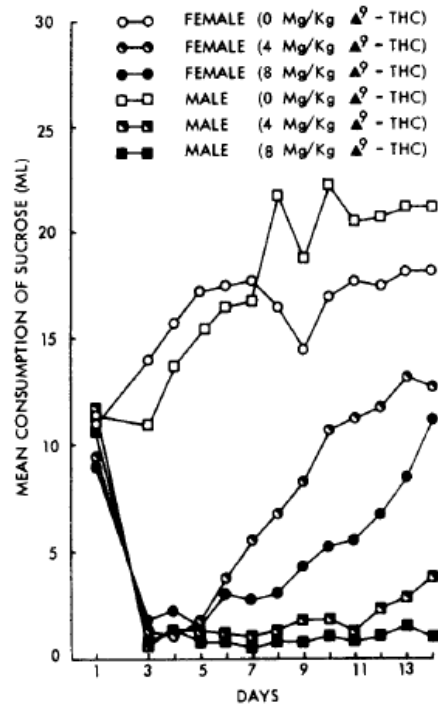
Graf 22 Konzumace cukerného roztoku skupinou potkanů, kteří měli volný přístup k tekutinám. K aplikaci nepodmíněného podnětu (i.p. LiCl) došlo ve druhém dni. (Chambers & Sengstake 1976)

Rychlost extinkce může být závislá na pohlaví testovaného subjektu. (Chambers & Sengstake 1976) Tato studie zkoumala rychlost extinkce nejprve u skupiny potkanů, kteří dostávali během celého experimentu, krom podmiňování, vodu a potravu ad libitum. Tento postup není moc běžný. Většina experimentů je prováděna na subjektech, kteří dostávali tekutinu pouze v určitou hodinu, jednou denně. Tento experiment byl následně srovnán s pokusem se stejnou metodikou, pouze subjekty neměly volný přístup k vodě. Právě u skupiny potkanů, kteří nebyli vystaveni deprivaci od tekutin, byl prokázán výrazný pohlavní dimorfismus při extinkci chuťové averze. Pro určení, kdy a do jaké míry dochází k extinkci, bylo použito porovnání příjmu cukerného roztoku během prvního dne a daného dne



Graf 23 Příjem cukerného roztoku u skupiny potkanů s pevným pitným režimem. K injekci chloridu lithného došlo druhý den. (Chambers & Sengstake 1976)

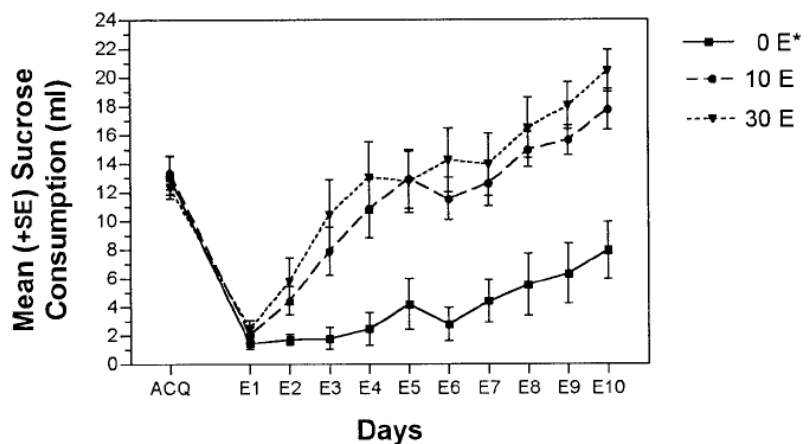
extinkčních testů. Tedy hlavními body, je dosažení 50 % a 100 % konzumace prvního dne. Na grafu (Graf 22) můžeme vidět výsledky experimentu. U samců, kterým byl aplikován chlorid litný jako averzivní látka, můžeme pozorovat silnou chuťovou averzi. Ke konzumaci stejného objemu cukerného roztoku, jako v první den, došlo až 40. den. U samic došlo k mnohem rychlejší extinkci naučeného chování. Úplné vymizení chuťové averze bylo pozorováno už 12. den. U druhého pokusu, kdy měli potkani přístup k tekutinám omezený, nebylo možné pozorovat žádný pohlavní dimorfismus. (Graf 23) Při této metodice dochází k celkově rychlejší extinkci. V dalším experimentu bylo zjištěno, že pohlavní dimorfismus, při extinkci chuťové averze, nemůže být způsoben jinou reakcí na určitou dávku jedu u samců a samic. Ve třetím experimentu byly opět subjekty vystaveny volnému režimu příjmu tekutin. Samcům byla aplikována poloviční dávka jedu než samicím. Tentokrát nebyl použit chlorid litný, ale extrakt z marihuany, aby bylo ověřeno, zda není pohlavní dimorfismus vázaný na druh použitého toxinu. Z výsledků (Graf 24) je jasně patrné, že ačkoliv samci dostali poloviční dávku jedu, než samice, chuťová averze trvala mnohem déle. Tudíž není možné, že by pohlavní dimorfismus byl způsoben větší citlivostí samců vůči dané dávce jedu. Zároveň bylo dokázáno, že pohlavní dimorfismus není závislý na použité averzivní látce. (Chambers & Sengstake 1976)



Graf 24 Konzumace cukerného roztoku při třetím pokusu. Rozdílné dávky jedu byly aplikovány samcům a samicím. (Chambers & Sengstake 1976)

Pohlavní dimorfismus

by mohl být způsoben rozdílným vlivem tří hormonů. Estradiolu, dihydrotestosteronu a testosteronu. Estradiol výrazně urychluje extinkci chuťové averze. (D L Yuan & Chambers 1999) Při podání dvou různých dávek estradiolu samicím potkana, které prošly



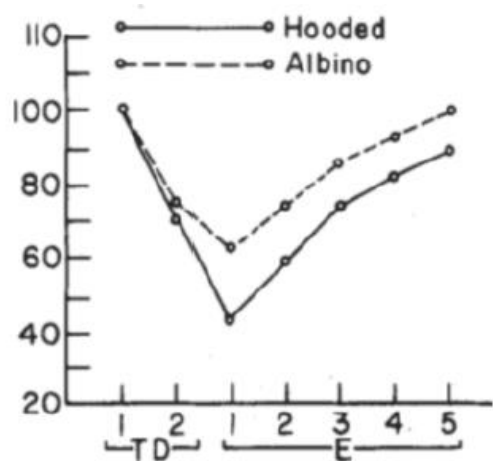
Graf 25 Příjem cukerného roztoku třemi skupinami samic potkanů. 0E = žádný estradiol; 10E = 10 mm kapsle estradiolu; 30E = 30 mm kapsle estradiolu (D L Yuan & Chambers 1999)

gonadektomií, se rychlost extinkce signifikantně nelišila. Za to se výrazně lišila rychlost extinkce u skupiny, která žádný estradiol nedostala. (Graf 25) Kapsle estradiolu byly subjektům implantovány 16 dní před podmiňováním. Když byly kapsle estradiolu implantovány gonadektomizovaným samcům, došlo ke stejnému výsledku. Extinkce byla urychlena. Aby měl estradiol účinek na extinkci naučené reakce, musí být podán před, nebo během podmiňování anebo před, nebo během extinkce. (D L Yuan & Chambers 1999)

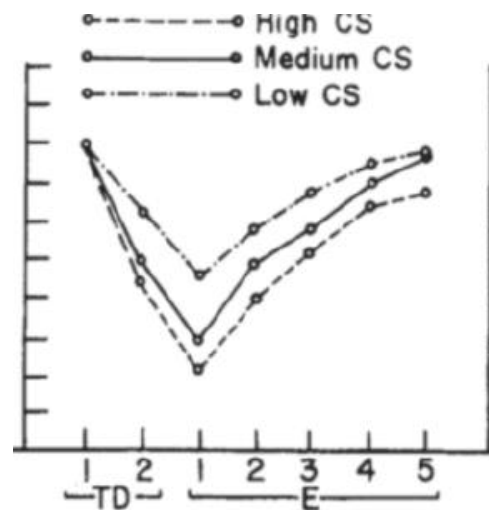
Na rychlost extinkce může mít vliv také linie daného druhu. Takovýto rozdíl můžeme pozorovat u potkanů Long-Evans hooded a Sprague-Dawley albínů. Long-Evans hooded projeví silnější a déle trvající chuťovou averzi, než albinotičtí potkani. (Graf 26) (Dragoin 1971)

Na efektivitu chuťové averze a její trvání má vliv i síla podmíněného podnětu. Touto problematikou se zabývala studie (Dragoin 1971). Modelovými organismy byly dvě linie potkanů – Long-Evans hooded a Sprague-Dawley albíni. Potkani obou skupin byli náhodně rozděleni do skupin. Na grafu (Graf 27) můžeme vidět, že účinek silného (high CS) a středního roztoku (medium CS) se příliš neliší. Ovšem signifikantní rozdíl v účinnosti můžeme najít mezi slabým (low CS) a dvěma silnějšími roztoky.

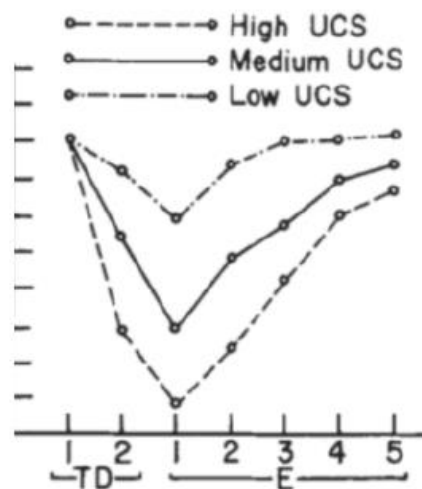
Dalším významným faktorem ovlivňujícím extinkci chuťové averze je síla nepodmíněného podnětu. (Dragoin 1971) Stejně jako u podmíněného podnětu, byly testovány tři různé síly daného podnětu. Tedy tři různé dávky cyklofosfamidů, který byl podáván injekčně. Oproti podmíněnému podnětu můžeme vidět signifikantní rozdíly mezi jednotlivými dávkami. (Graf 28)



Graf 26 Rozdíl v extinkci naučeného chování mezi dvěma liniemi potkanů (*Rattus norvegicus*) (Dragoin 1971)



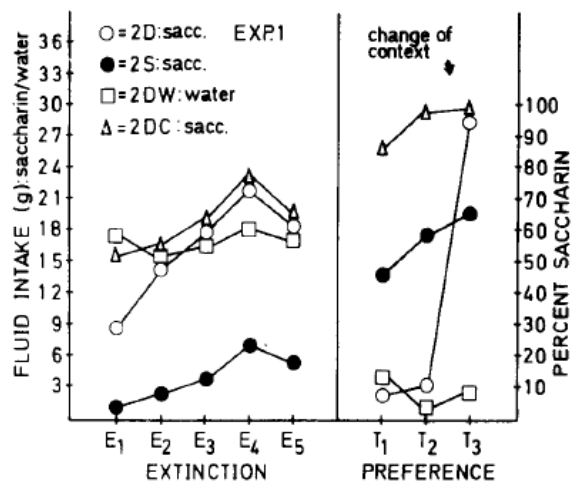
Graf 27 Účinnost různě koncentrovaných roztoků, sloužících jako CS. (roztok HCl). TD = podmiňování; E = extinkce (Dragoin 1971)



Graf 28 Účinnost různých dávek cyklofosfamidů, sloužících jako US TD = podmiňování; E = extinkce (Dragoin 1971)

Další studie (Archer et al. 1979) se zabývala vlivem okolností na efektivitu učení a extinkci. Podmíněný podnět byl během testování extinkce prezentován buď ve stejném prostředí jako při podmiňování anebo v rozdílném kontextu. Jedním kontextem, byla domácí klec, ve které pítko při pití nevydávalo žádné zvuky. Druhým kontextem byla jiná klec, ve které bylo pítko, které při pití vydávalo hluk. Tato studie dokázala, že pozadí, kontext, v jakém se podmiňování a extinkce chuťových averzí koná, je velice důležitým faktorem. „Kontext, v jakém byl cukerný roztok prezentován během extinkce,

do značné míry určuje sílu projevené chuťové averze během následujících preferenčních testů. Ve skutečnosti, když byl preferenční test prováděn ve stejném kontextu jako podmiňování, síla chuťové averze u skupiny, která měla přístup k sacharinovému roztoku během extinkční fáze v jiném kontextu než v tom během podmiňování (skupina 2D), se nelišila od chuťové averze skupiny, která dostávala pouze vodu (skupina 2DW) během extinkční fáze experimentu. Nicméně když byl preferenční test prováděn ve stejném kontextu, jako extinkce, skupina 2D neprojevila žádnou chuťovou averzi.“ (Graf 29) (Archer et al. 1979)



Graf 29 Příjem sacharinového roztoku během extinkční fáze a preferenčních testů. 2D = 2 kola podmiňování, rozdílné kontexty; 2S = 2 kola podmiňování, stejné kontexty; 2DW = 2 kola, rozdílné kontexty a během extinkční fáze voda; 2DC = kontrola (Archer et al. 1979)

Závěr

Nejčastěji používaným typem podmiňování při potravních averzích je stopové podmiňování. Tento typ podmiňování se dá použít skoro se všemi druhy podmíněného i nepodmíněného podnětu. Výsledky daných experimentů mohou být silně ovlivněny použitou metodikou. Paměťový test bývá často formou jedné volby, tedy subjekt má na výběr pouze látku, která byla asociována s nevolností. Vzhledem k tomu, že subjekty v naprosté většině experimentů, jsou deprivováni od tekutin a mají přísný pitný režim, dochází ke zrychlování extinkce. Navíc nedostatek tekutin může způsobovat, že se určité jevy neprojeví, například sexuální dimorfismus. Z těchto důvodů bych volila přístup k tekutinám ad-libitum v průběhu celého experimentu a paměťový test by měl obsahovat možnost volby, mezi dvěma látkami. Bylo by nutné zjistit, zda by volný pitný režim výrazně neovlivnil příjem podmíněného podnětu během podmiňovací fáze, čímž by mohlo dojít k ovlivnění vzniku potravní averze. Potravní averze většinou vznikají už po prvním kole podmiňování, což je u klasického podmiňování neobvyklé.

Podmíněným podnětem může být jak potrava, tak i tekutina. Aby došlo k vytvoření averze vůči určitému podnětu, nemusí dojít přímo k jeho pozření. Potravu imitující subjekty jsou také schopny vyvolat potravní averzi. V tomto případě bude působit podnět vizuální a nikoliv chuťový. Pokud by byl objekt doprovázen například nechutnou tekutinou, potom by mohl být podnět i chuťový (například kuličky namočené v nějaké látce). Důležitou vlastností podmíněného podnětu, je jeho známost či neznámost daným subjektům. Silnou potravní averzi lze vytvořit pouze vůči zcela nové látce.

Důležitým faktorem ovlivňujícím vznik potravních averzí je použitý nepodmíněný podnět. Jednotlivé používané látky tvoří různě silné potravní averze a záleží také na použité metodice pokusu a modelovém druhu. Nejčastěji používaným nepodmíněným podnětem je LiCl. Tato látka se snadno podává a spolehlivě vyvolává nevolnost, která ovšem relativně rychle odezní. LiCl nelze použít při zpátečním podmiňování. Dalšími nepodmíněnými podněty je také velmi často používaná radiace, která je účinná i při zpátečním podmiňování, rotací vyvolaná nevolnost, nevolnost vyvolaná dobrovolným nebo nuceným pohybem...

Zajímavou vlastností potravních averzí, je jejich vznik i při dlouhém CS-US intervalu. Tento interval se liší jak mezi použitými nepodmíněnými podněty, tak i mezi použitými modelovými druhy.

Potravní averze byla dokázána u bezobratlých, například sépie, slimák, koryši i u obratlovců (ryby, ptáci, savci). Zajímavým zjištěním, je fakt, že potravní averzi není možné vyvolat u žádných

obojživelníků, ani ocasatých, ani žab. Jako jediné rozumné vysvětlení autor této studie uvádí fylogenetický původ, tedy že potravní averze vznikla až u plazů.

Extinkce naučené reakce je závislá na druhu živočicha, metodice pokusu i typu podmíněného a nepodmíněného podnětu. Extinkce je dokonce závislá i na pohlaví jedinců, kde hrají důležitou roli hormony, jako testosteron a estradiol.

Bibliografie

- Archer, T. et al., 1979. Role of exteroceptive background context in taste-aversion conditioning and extinction. *Animal Learning & Behavior*, 7(1), pp.17–22.
- Arzuffi, R., Salinas-Loera, C. & Racotta, I.S., 2000. Food aversion learning induced by lithium chloride in the crayfish *Procambarus clarkii*. *Physiology and Behavior*, 68(5), pp.651–654.
- Barber, T.A. et al., 1998. A new look at an old task: Advantages and uses of sickness-conditioned learning in day-old chicks. *Pharmacology Biochemistry and Behavior*, 60(2), pp.423–430.
- Barbosa, R.R., Pacifico da Silva, I. & Soto-blanco, B., 2008. Development of conditioned taste aversion to *Mascagnia rigida* in goats. *Pesquisa Veteriária Brasileira*, 28(12), pp.571–574.
- Barker, L.M. & Smith, J.C., 1974. A comparison of taste aversions induced by radiation and lithium chloride in CS-US and US-CS paradigms. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 87(4), pp.644–654.
- Burghardt, G.M., Wilcoxon, H.C. & Czaplicki, J. a., 1973. Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. *Animal Learning & Behavior*, 1(4), pp.317–320.
- Carroll, M.E. et al., 1975. Demonstrations of neophobia and enhanced neophobia in the albino rat. *Journal of comparative and physiological psychology*, 89(5), pp.457–67. Available at: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1194452>.
- Darmaillacq, A.-S. et al., 2004. Rapid taste aversion learning in adult cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, 68(6), pp.1291–1298.
- Domjan, Michael and Wilson, N.E., 1972. Specificity of cue to consequence in aversion learning in the rat. *Psychonomic Science*, 26(3), pp.143–145.
- Dragoin, W., 1971. Conditioning and extinction of taste aversions with variations in intensity of the CS an UCS in two strains of rats * . , pp.303–305.
- Forrinstall, J.R., Hookey, B.L. & Grant, V.L., 2007. Conditioned taste avoidance induced by forced and voluntary wheel running in rats. *Behavioural Processes*, 74(3), pp.326–333.
- Garcia, J., Ervin, F. & Koelling, R., 1966. Learning with prolonged delay of reinforcement. *Psychonomic Science*, (3), pp.121–122. Available at: <http://psycnet.apa.org/psycinfo/1966-08639-001>.
- Garcia, J. & Koelling, R.A., 1966. Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic*

society, 4(1), pp.123–124.

Gelperin, A., 1975. Rapid Food-Aversion Learning by a Terrestrial Mollusk Author (s): Alan Gelperin
Published by : American Association for the Advancement of Science Stable URL :

<http://www.jstor.org/stable/1740988> REFERENCES Linked references are available on JSTOR
for t. , 189(4202), pp.567–570.

Gustavson, C.R. et al., 1974. Coyote Predation Control by Aversive Conditioning. , 184(4136),
pp.581–583.

Chambers, K.C. & Sengstake, C.B., 1976. Sexually dimorphic extinction of a conditioned taste
aversion in rats. *Anim Learn Behav*, 4(2), pp.181–185.

Ionescu, E. & Buresova, O., 1977. Effects of hypothermia on the acquisition of conditioned taste
aversion in rats. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 91(6), pp.1297–1307.

Kalat, J.W. & Rozin, P., 1973. “Learned safety” as a mechanism in long-delay taste-aversion learning
in rats. *Journal of comparative and physiological psychology*, 83(2), pp.198–207.

Marples, N.M. & Roper, T.J., 1996. Effects of novel colour and smell on the response of naive chicks
towards food and water. *Animal Behaviour*, 51(6), pp.1417–1424. Available at:
<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0003347296901451>.

Marples, N.M., Roper, T.J. & Harper, D.G.C., 1998. Responses of wild birds to novel prey : evidence of
dietary conservatism. *Oikos*, 83(1), pp.161–165.

Martin, G. & Bellingham, W., 1979. Learning of visual food aversions by chickens(*Gallus gallus*) over
long delays (1979).pdf. *Behavioral and neural biology*, pp.58–68.

Martín, I. et al., 2011. Dorsomedial pallium lesions impair taste aversion learning in goldfish.
Neurobiology of Learning and Memory, 96(2), pp.297–305.

Masaki, T. & Nakajima, S., 2006. Taste aversion in rats induced by forced swimming, voluntary
running, forced running, and lithium chloride injection treatments. *Physiology and Behavior*,
88(4-5), pp.411–416.

Nachman, M., 1970. Learned taste and temperature aversions due to lithium chloride sickness after
temporal delays. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 73(1), pp.22–30.

Ossenkopp, K.P. & Ossenkopp, M.D., 1990. Motion sickness in guinea pigs (*Cavia porcellus*) indexed
by body rotation-induced conditioned taste aversions. *Physiology and Behavior*, 47(3), pp.467–
470.

- Pacífico da Silva, I. & Soto-Blanco, B., 2010. Conditioning taste aversion to *Mascagnia rigida* (Malpighiaceae) in sheep. *Research in Veterinary Science*, 88(2), pp.239–241. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.rvsc.2009.08.012>.
- Paradis, S. & Cabanac, M., 2004. Flavor aversion learning induced by lithium chloride in reptiles but not in amphibians. *Behavioural Processes*, 67(1), pp.11–18.
- Price-Rees, S.J., Webb, J.K. & Shine, R., 2013. Reducing the impact of a toxic invader by inducing taste aversion in an imperilled native reptile predator. *Animal Conservation*, 16(4), pp.386–394.
- Quintero, E. et al., 2011. Effects of context novelty vs. familiarity on latent inhibition with a conditioned taste aversion procedure. *Behavioural Processes*, 86(2), pp.242–249. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.beproc.2010.12.011>.
- Revusky, S.H., 1968. Aversion to Sucrose Produced by Contingent X-Irradiation: Temporal and Dosage Parameter. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 65(1), pp.17–22. Available at: <http://content.apa.org/journals/com/65/1/17>.
- Rozin, P. & Ree, P., 1972. Long extension of effective CS-US interval by anesthesia between CS and US. *J Comp Physiol Psychol*, 80(1), pp.43–48.
- Smith, J.C. & Roll, D.L., 1967. Trace Conditioning with X-Rays as an Aversive Stimulus. *Psychonomic Science*, 9(1), pp.11–12.
- Wight, K., Francis, L. & Eldridge, D., 1990. Food aversion learning by the hermit crab *Pagurus granosimanus*. *Biological Bulletin*, 178(3), pp.205–209.
- Yuan, D.L. & Chambers, K.C., 1999. Estradiol accelerates extinction of a conditioned taste aversion in female and male rats. *Hormones and behavior*, 36(1), pp.1–16.
- Yuan, D.L. & Chambers, K.C., 1999. Estradiol Accelerates Extinction of Lithium Chloride-Induced Conditioned Taste Aversions Through Its Illness-Associated Properties. *Hormones and Behavior*, 36(3), pp.287–298. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0018506X99915519>.