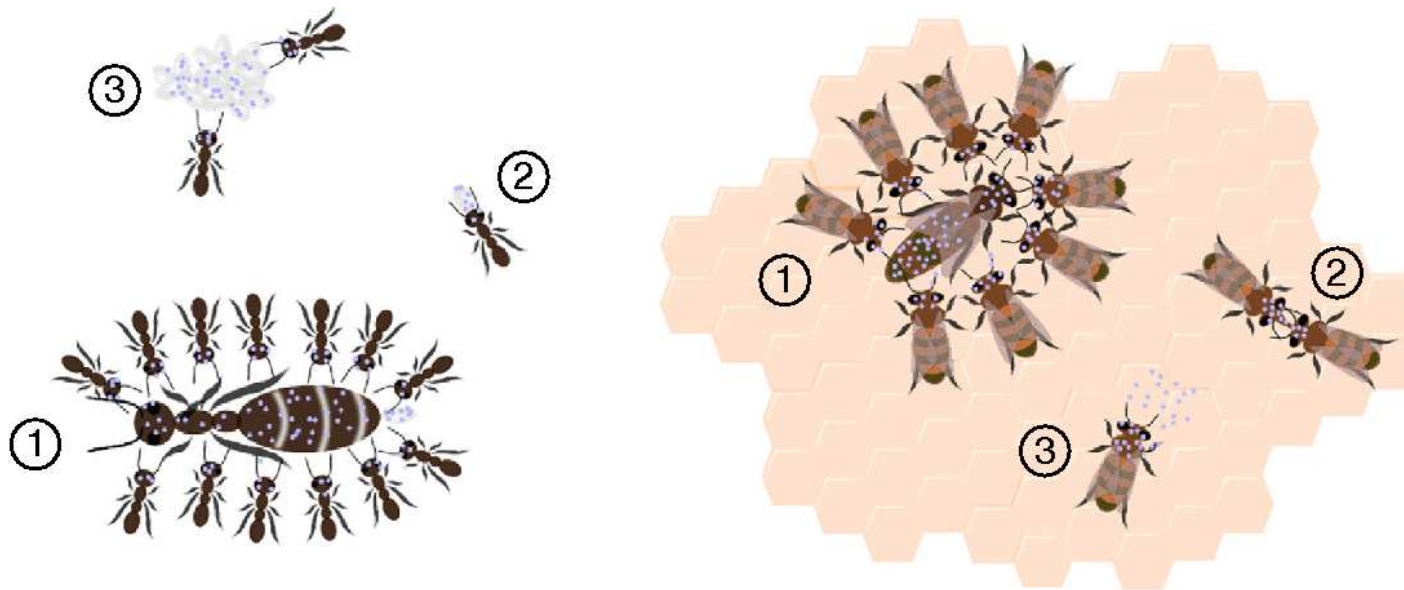


Bi6760 Základy entomologie

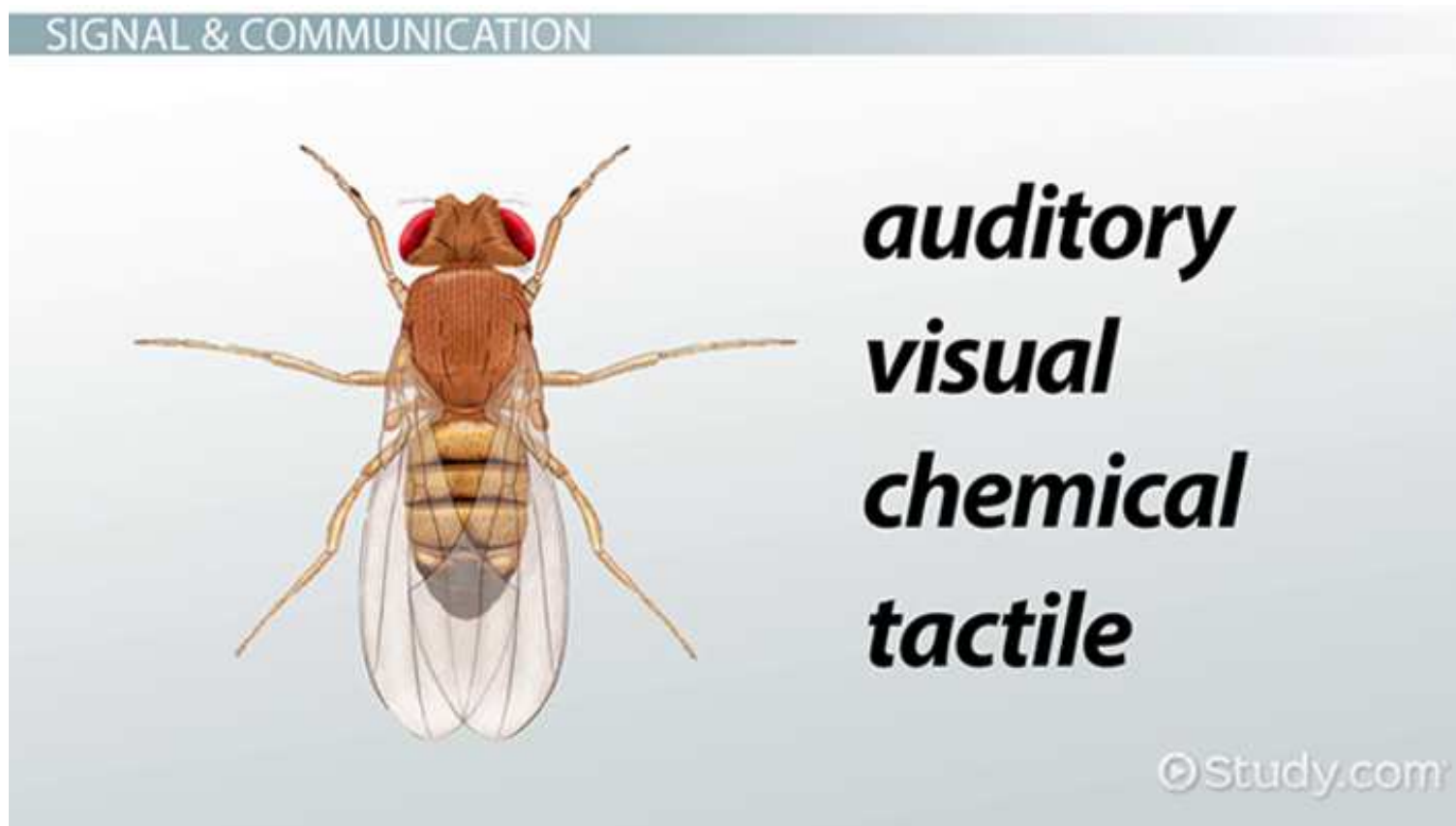
8. Komunikace a chování hmyzu



Andrea Tóthová, Igor Malenovský
A31-111, tothova@sci.muni.cz

Typy komunikace

Vstupní informace - zvuk, vizuální stimul, chemické látky



Zvuk jakožto metoda komunikace u hmyzu

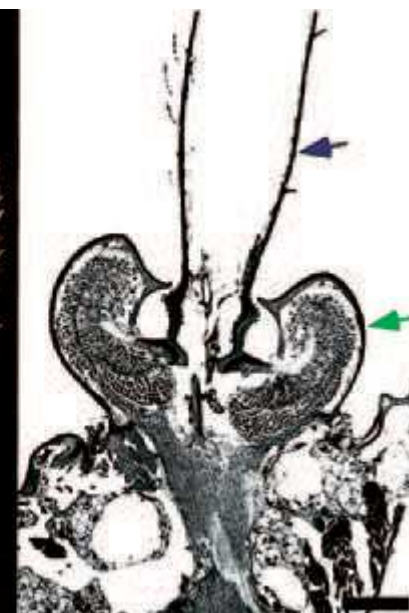
- jednoduché šíření, odolnost vůči zkreslení, potenciál k vytvoření repertoáru s různými významy
- okamžitý a nepřetrávající způsob předání informace (malé riziko zneužití predátory – ale např. gekoni a cvrčci)
- produkce zvuku často nelimituje ostatní aktivity, lze ji s nimi vykonávat simultánně
- nezávislý na denní době, hustotě vegetace/kalnosti vody
- šíří se na relativně velké vzdálenosti (větší než vizuální a menší než chemické signály)
- limity – malá velikost těla hmyzu:
 - zvuk o vysoké frekvenci se rychleji zeslabí a degraduje (řešení: využití rostlin, pozic z výšky, zesilovací nory, morfologické adaptace)
 - energeticky náročný způsob (nutné mohutné kontrakce svalů; řešení: bubnování, využití substrátu)
 - obtížnost lokalizovat zdroj (řešení: anatomické adaptace)

Způsoby vytváření zvuku

- obrovská morfologická rozmanitost zvukotvorných orgánů (všechny možné části těla)
- základní mechanismy:

1) vedlejší projev jiné aktivity/chvění části těla (*tremulation*)

- žír tesaříků (oddálení jedinců)
- líhnutí samiček lumků rodu *Megarhyssa* (páření)
- let: udržování agregací u stěhovavých sarančí, páření u komárů a *Drosophila*



Cvrčci – alární stridulace - tegminy proti sobě – zvednou o 15-40° - prostor mezi nimi je rezonátor, pouze samci

Kobylky – alární stridulace - tegminy se překrývají – tření proti sobě – větší rozsah frekvencí, i samičky, ale méně

Saranče – femoro-alární stridulace – zadní femury proti tegmině, zvuk tvořen v obou směrech pohybu, i samičky

Hemiptera – ventr. č. abdomenu proti končetině, křídlo proti dorz. straně
- u vodních druhů je bublina vzduchu ve funkci rezonátoru

Coleoptera – většinou elytrae proti zadnímu femuru (Carabidae, Scarabaeidae, Tenebrionidae, Curculionidae, Dytiscidae, Hydrophilidae)

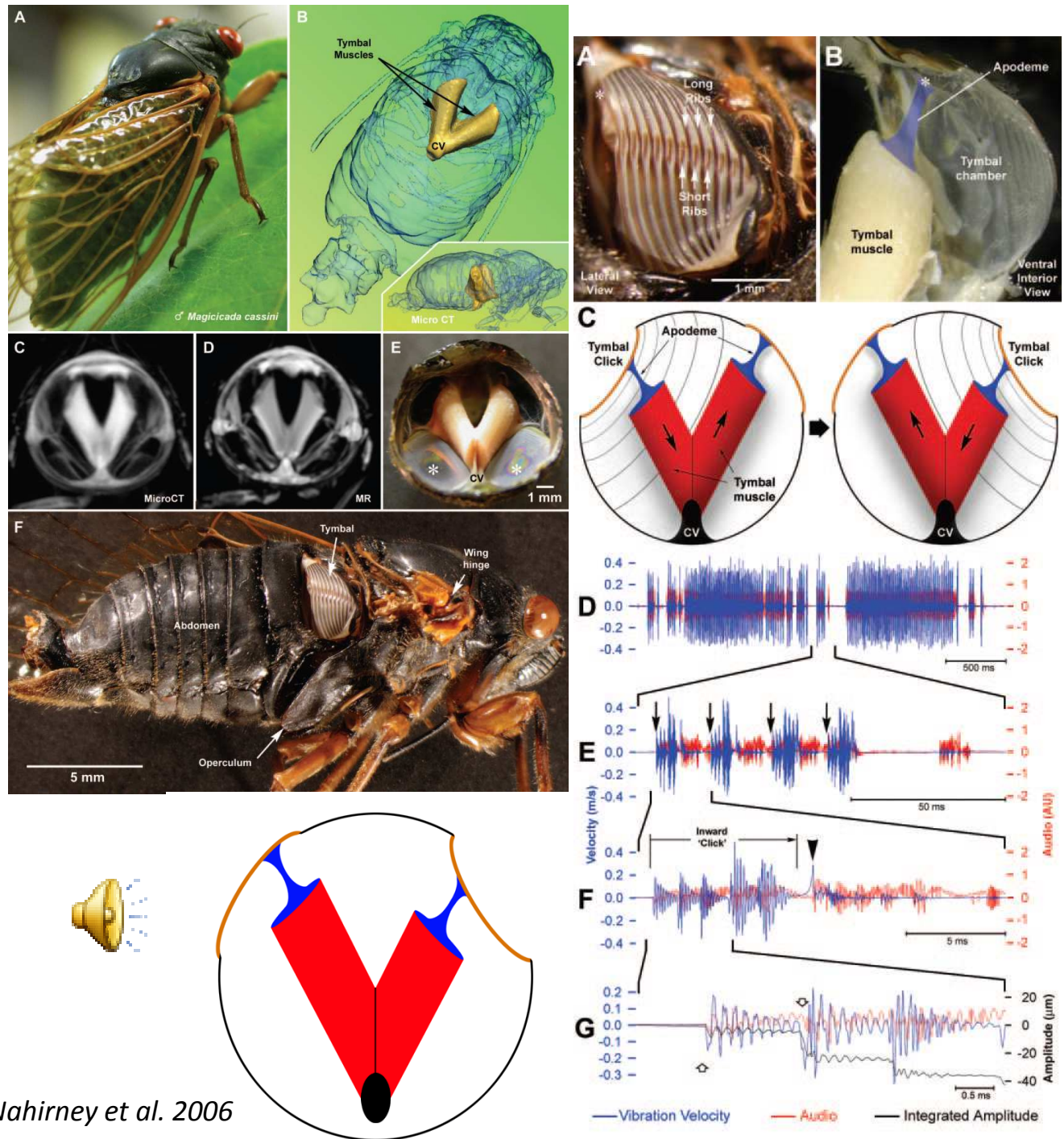
Lepidoptera – larvy a kukly Lycaenidae a Riodinidae – abdominální segmenty – asociace s mravenci



Způsoby vytváření zvuku

3) vibrace membrány
(**tymbálu**) pomocí
kontraktí svalů
(*clicking*)

- sexuální a
agresivní chování,
agregace,
aposematismus,
např. u
Auchenorrhyncha,
Heteroptera:
Pentatomidae,
Lepidoptera:
Arctiidae a další
- nejsilněji
Brevisana brevis:
106 dB



Způsoby vytváření zvuku

4) údery částí těla do substrátu (bubnování, *percussion*)

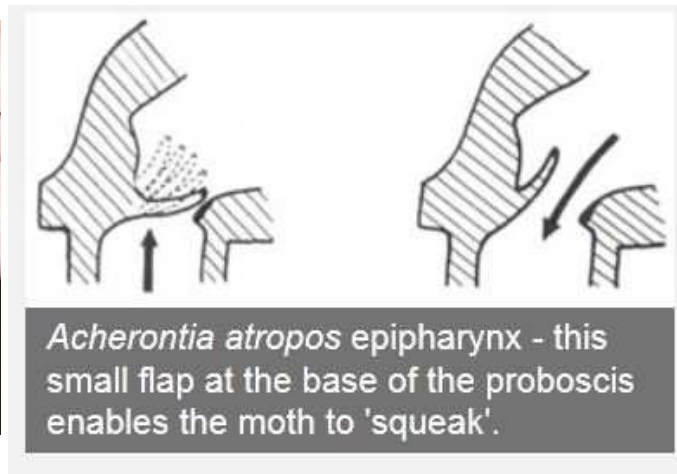
- sexuální chování (např. Plecoptera, Coleoptera: Anobiidae, Orthoptera: *Meconema*, Psocoptera), poplach (např. u termitů a mravenců rodu *Camponotus*), Noctuidae – tření špiček křídel o sebe při letu



Způsoby vytváření zvuku

5) vypuzováním vzduchu (*air expulsion*)

- obrana/mimikry (vzácně: *Acherontia atropos*: zvuk při nasávání a vypouštění vzduchu s epifaryngu při bázi sosáku), obrana+páření (švábi z rodu *Gromphadorhina*: zvuk ze spirakul)

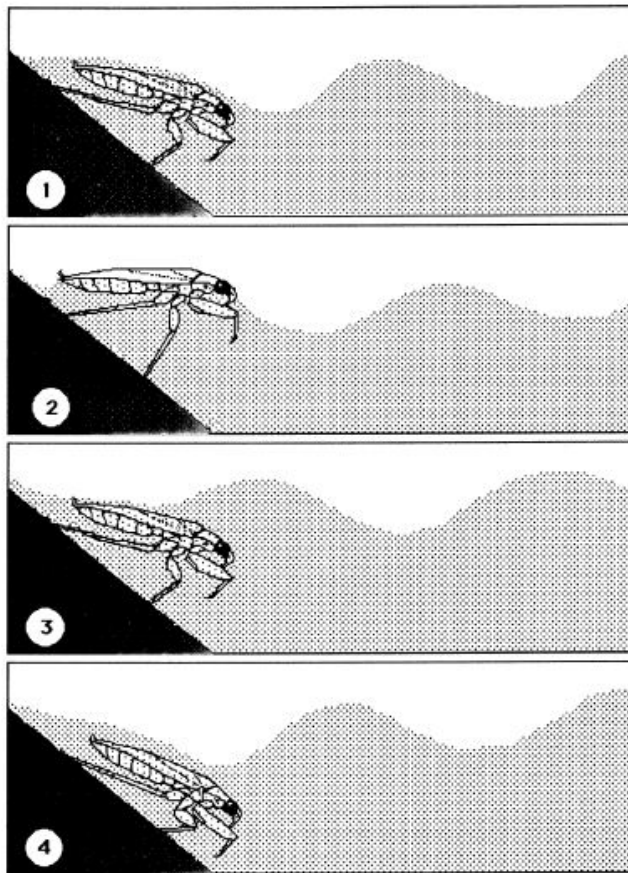


http://www.rodeland.de/lepiwiki/sounds/thomas_ziebarth/erregungslaute_acherontia_atropos.mp3

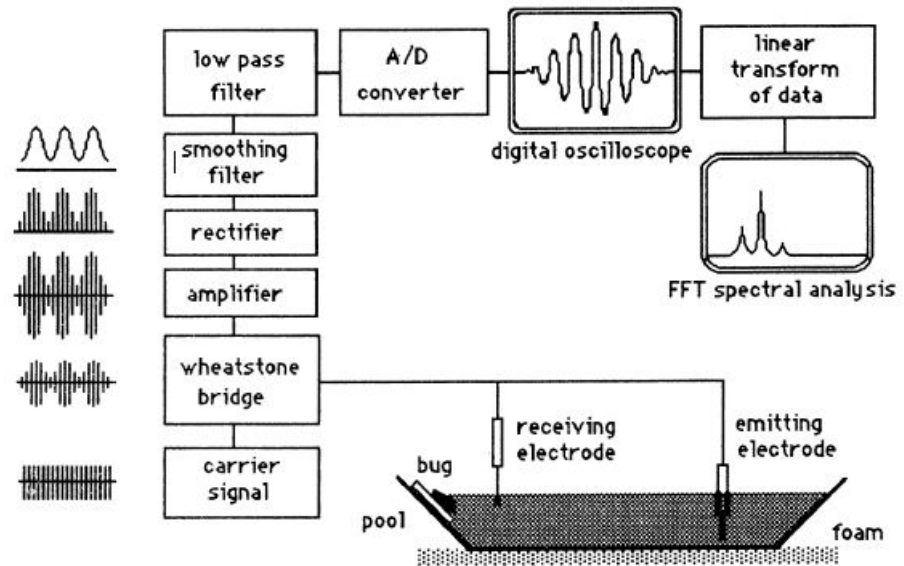
<http://www.nhm.ac.uk/nature-online/species-of-the-day/evolution/acherontia-atropos/behaviour/index.html>

Komunikace vlnami na vodní hladině

- vodní ploštice: Belostomatidae, Gerridae a brouci: Gyrinidae
- funkce: rozpoznání pohlaví jedince na dálku, dvoření, odpuzování jiných samců, oznamování vhodných míst ke kladení vajíček, hledání kořisti

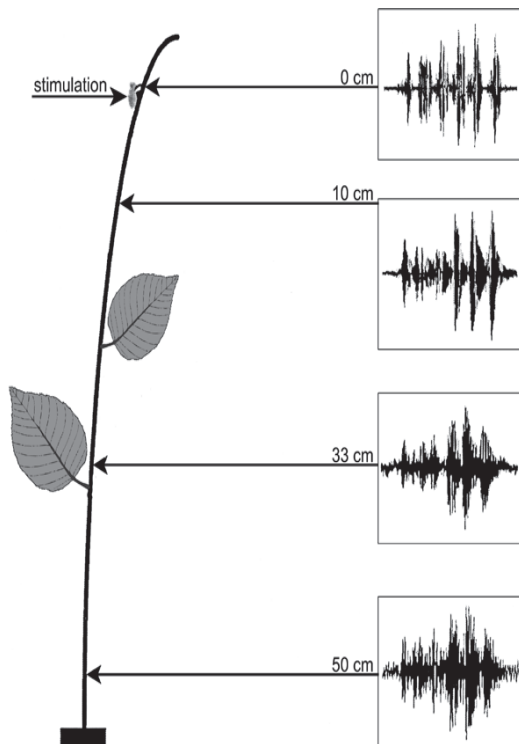


Abedus indentatus : Kraus 1989

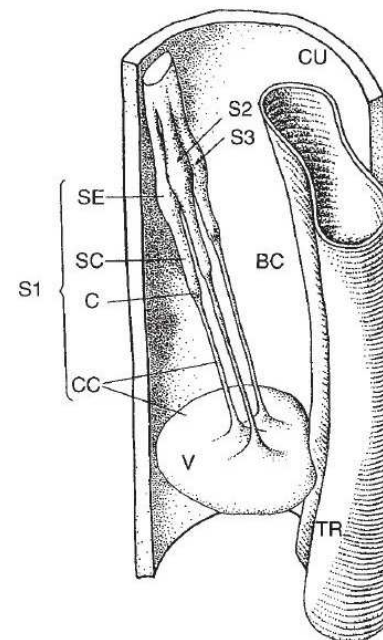


Substrátové vibrace – v půdě několik cm, na vegetaci několik m

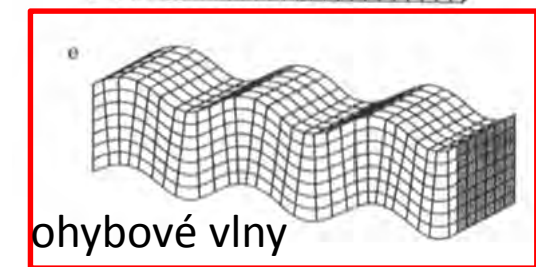
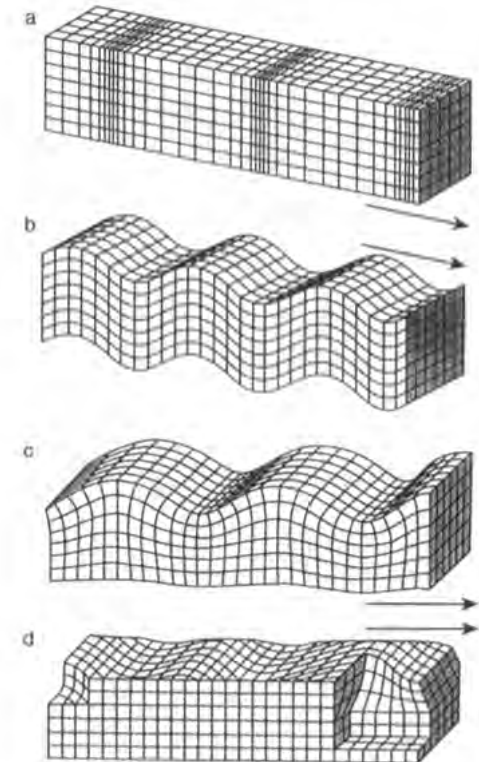
- seismická komunikace pomocí ohybových vln, zejména stonky rostlin – ideálně okolo 100 Hz, vnímáno chordotonálními sensilami v nohou: subgenuálním orgánem, smyslovými setami na chodidlech



Miklas et al. 2001



kompresní vlny (zvuk)



ohybové vlny

Aicher & Tautz 1990

Cocroft et al. 2000

Čokl & Virant-Doberlet 2009

Intraspecifické vibrace - reprodukční izolace sympatrických, morf. podobných druhů

- přivolávání opačného pohlaví – phonotaxie
- v průběhu námluv (pouze samci)
- teritoriální chování – agresivní stridulace

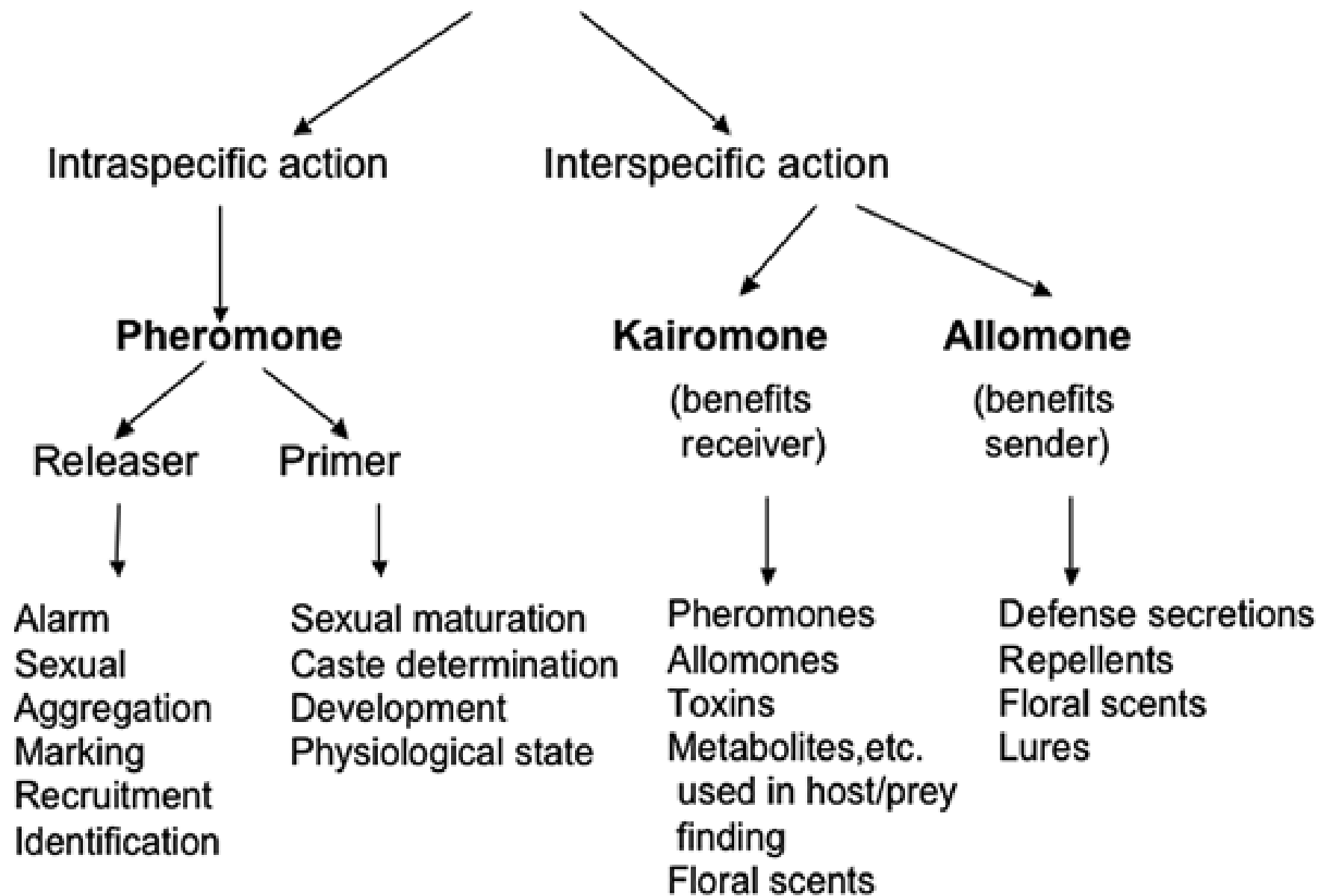
Interspecifické vibrace - proti predátorům

- nemívají specifický pattern, produkují samci, samice i larvy
- součinnost s aposematickým zbarvením

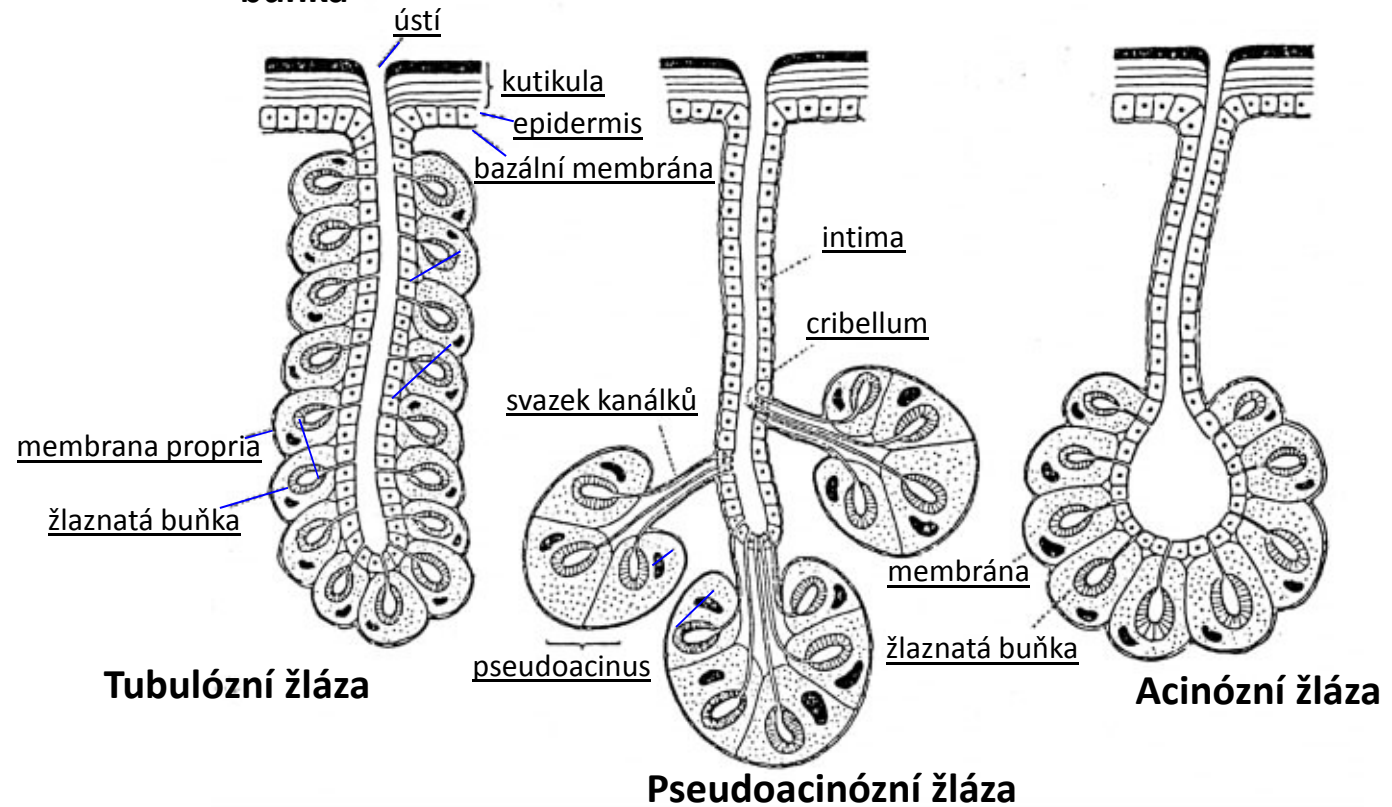
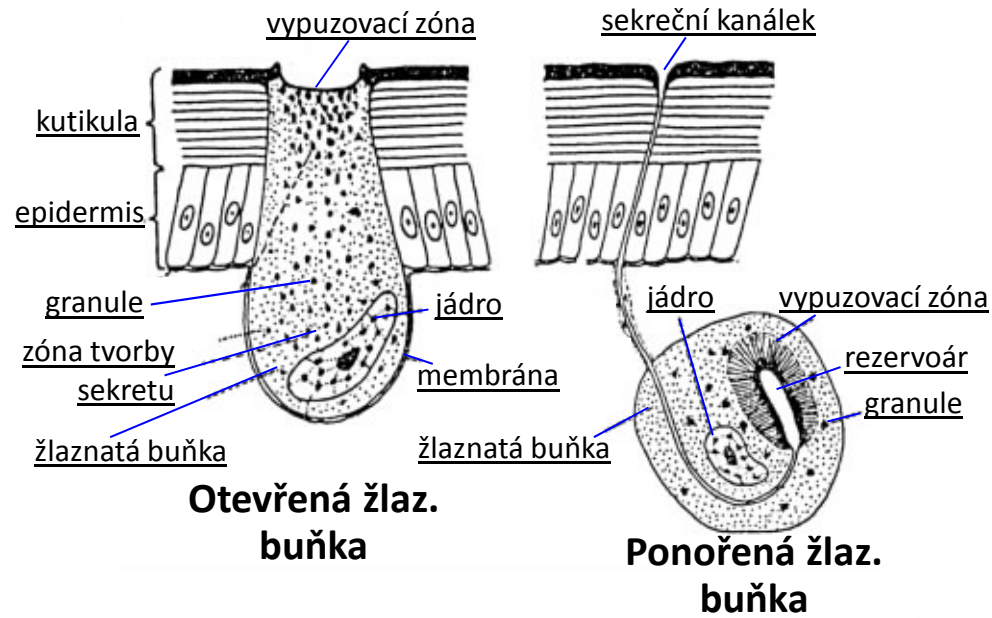
Chemická komunikace

- **semiochemikálie** (*semion*=signál) – jakákoliv chemická látka produkovaná organismem schopná vyvolat reakci u jiného organismu
- u hmyzu evolučně nejstarší a nejrozšířenější způsob komunikace:
 - Feromony – intraspecif. komunikace
 - Allelochemikálie – interspecific. komunikace

Semiochemicals

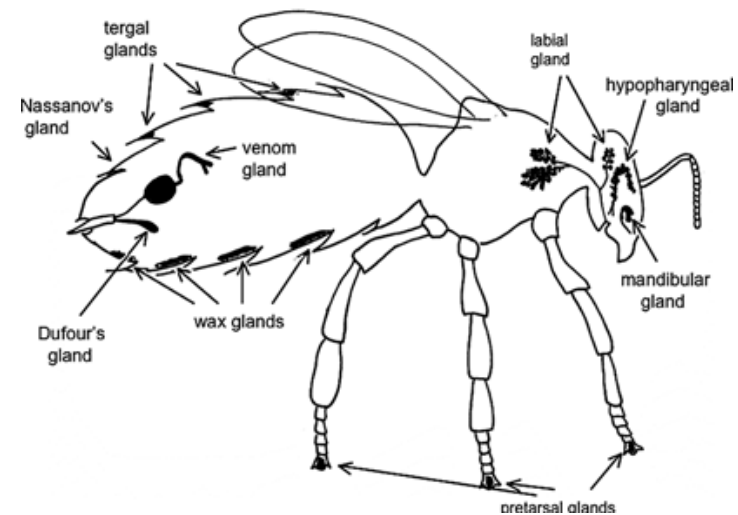
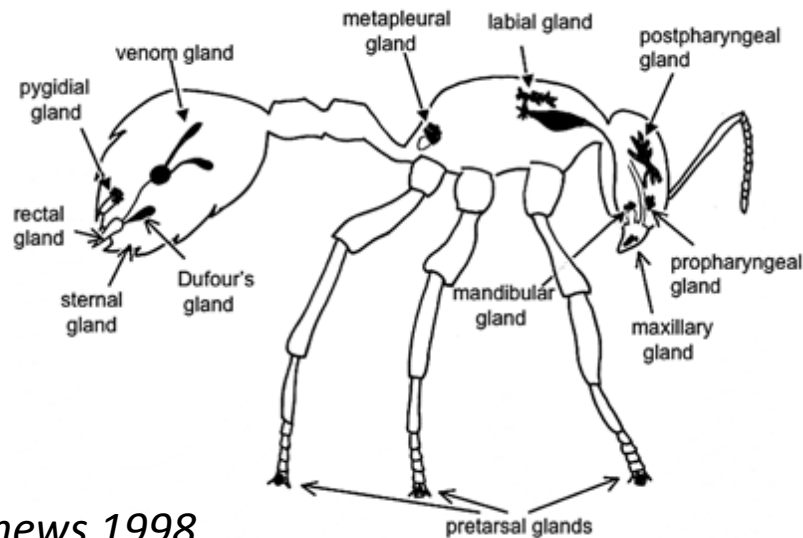
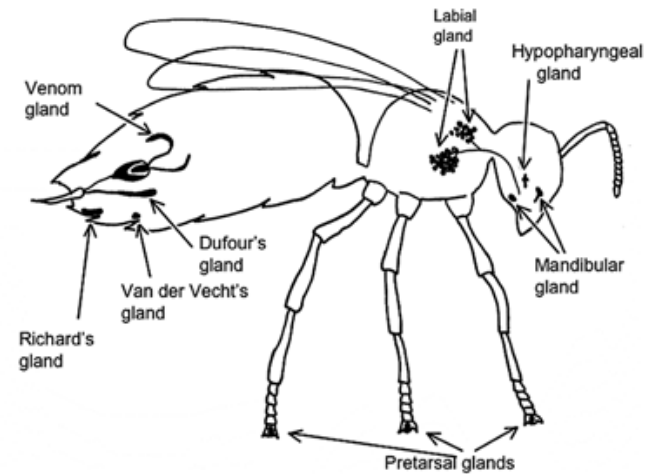
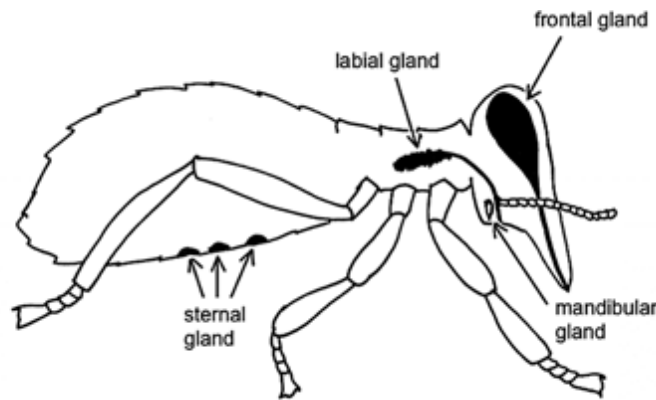


Exokrinní žlázy



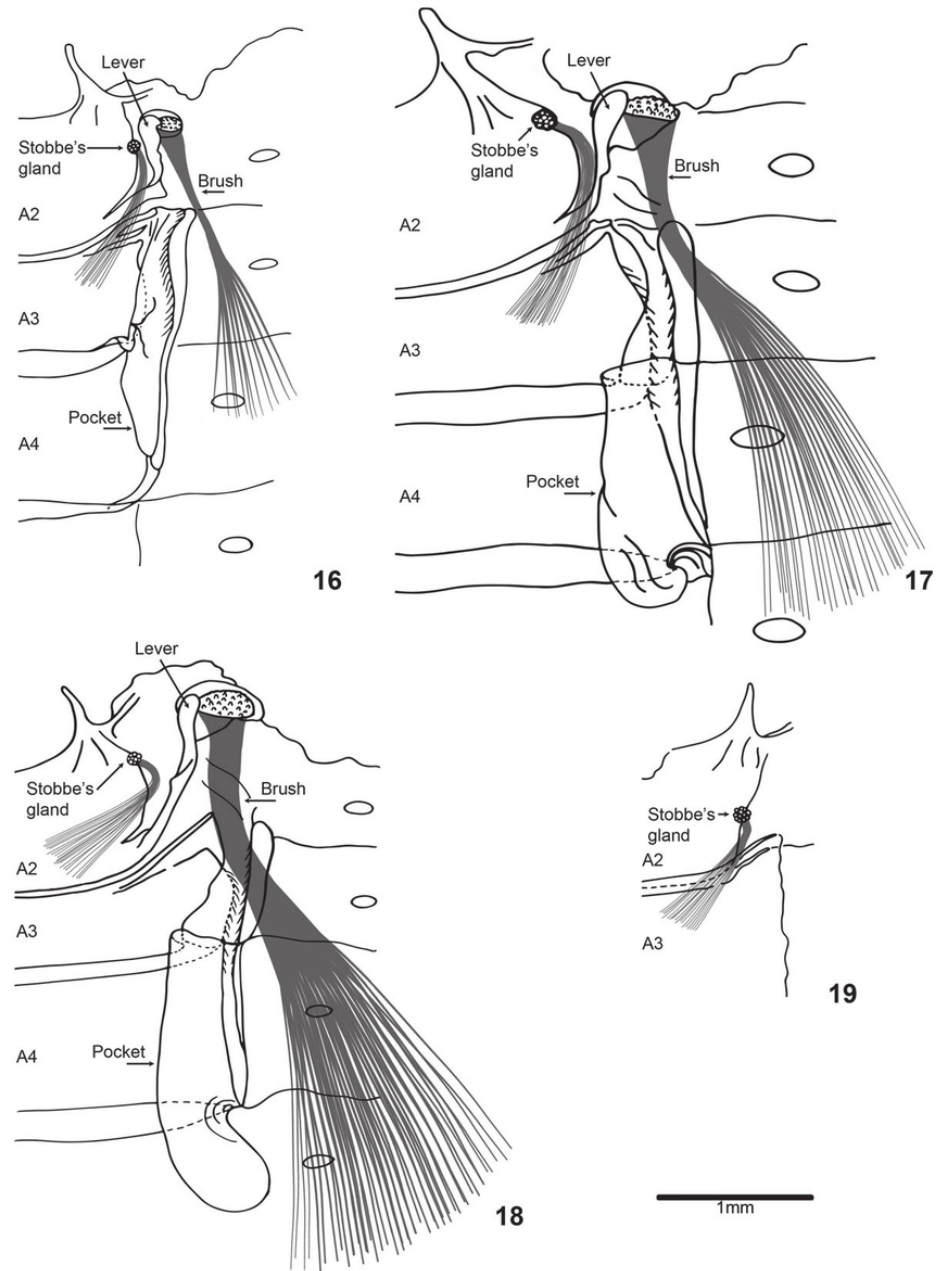
Produkce chemických signálních látek

- exokrinní žlázy na různých místech těla, většinou směsi látek (proudy tekutiny, kapky, filmy, aerosoly, plyny)
- kutikulární uhlovodíky produkované oenocyty a zabudovávané do kutikuly



Produkce chemických signálních látek

Lepidoptera –
Stobbeho žláza –
na 2. abdominálním
čl.

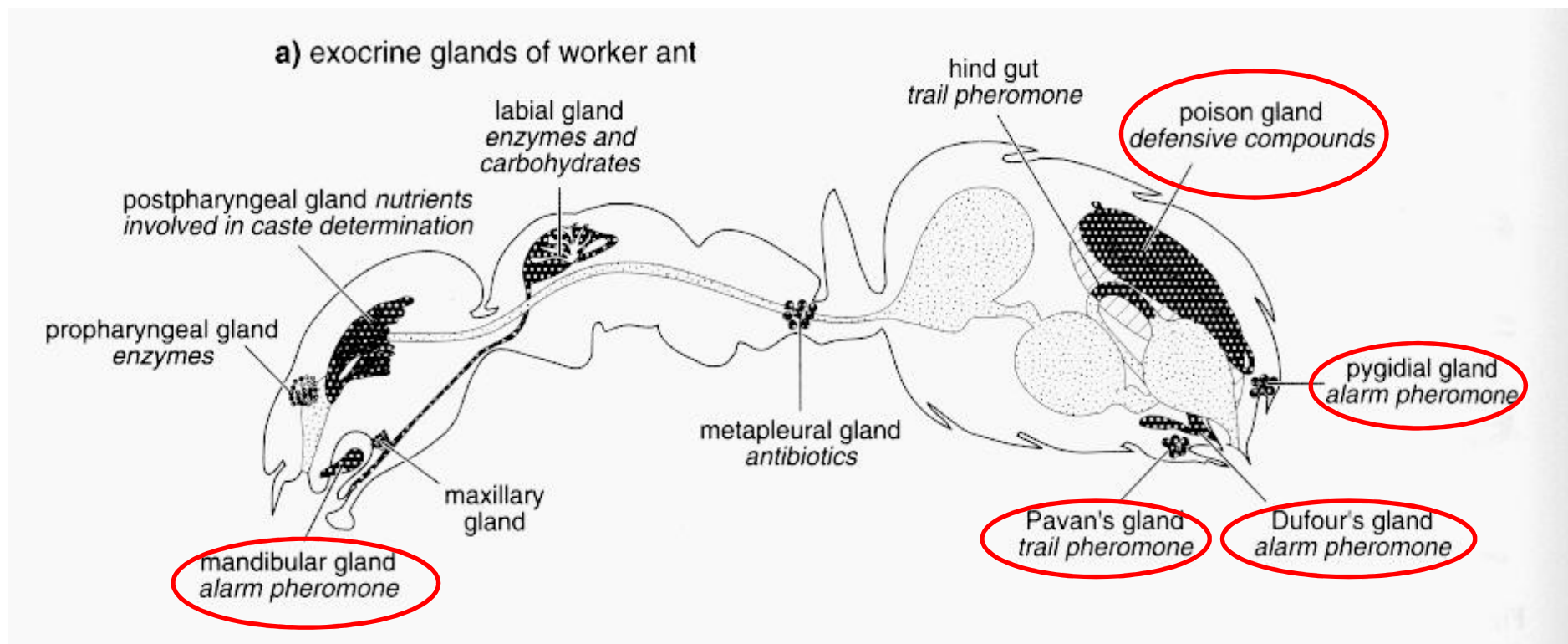


Produkce chemických signálních látek

- někdy speciální struktury napomáhající uvolnění: např. coremata na zadečku dospělých samců Lepidoptera: Arctiidae



Chemická komunikace mravenců



Dělnice včel – Nasonova žláza – pod 6. abdomin. čl. – cca 500 žlaznatých buněk ústí ductem na povrch kutikuly

Původ , úschova a disperze feromonů

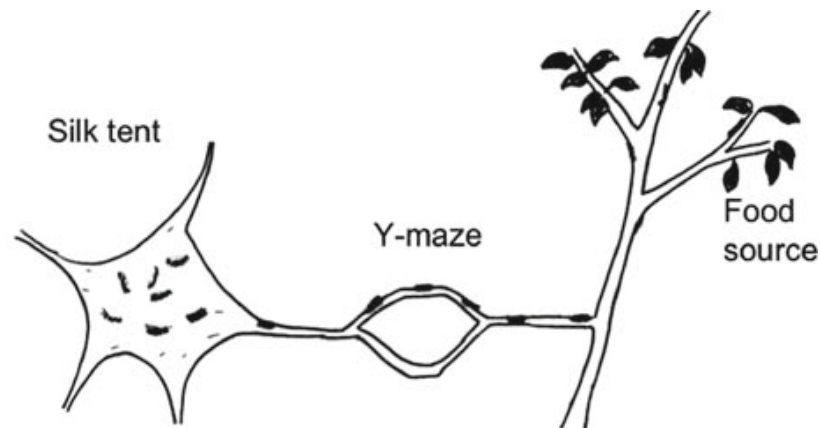
- Syntéza *de novo*, sekvestrace ze živné rostliny, symbionti; kontinuálně nebo jen v určité části dne
- Úschova - rezervoár
- Disperze – speciální chování, kutikulární struktury – androkónie, coremata, modifikované žahadlo (mravenci)

Funkce feromonů

1. Ovlivňování chování – **sex attractant** – nalákání opačného pohlaví na velké vzdálenosti
Courtship feromon – afrodiziakální f.
Značkovací feromony – u nesoc. druhů označuje místo snůšky, vysokou hustotu výskytu
- u soc. druhů – **trail feromony, alarm feromony**
2. Ovlivňování fyziologie - *Schistocerca* – samec urychlí dospívání mladších samců v okolí
- *Tenebrio* – urychluje oogenezi
3. Feromony sociálního hmyzu – queen substance, rozpoznání sourozenců, polosourozenců – na základě kutikulárních hydrouhličitanů

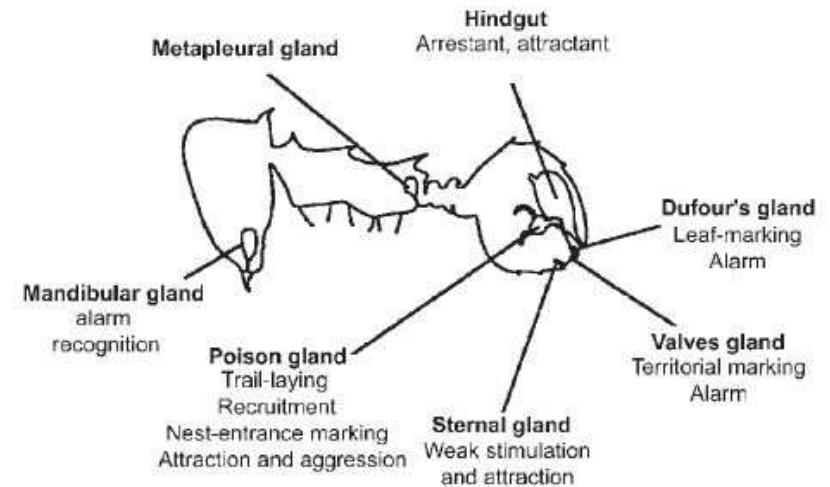
Značkovací (*trail-marking*) feromony

- těkavé látky mizící z prostředí po několika hodinách až dnech – pachový tunel, při vydatnosti zdroje obnovovaný dalšími jedinci – důležitá je kvalita i kvantita signálu (masová komunikace)
- často odpadní produkty metabolismu, u sociálních blanokřídlých vylučované jedovou (Dufourovou) žlázou nebo na končetinách, u housenek bourovcovitých motýlů (Lasiocampidae) na hedvábných vláknech
- obecně „rekrutování“ (*recruitment*) – např. včelí tance



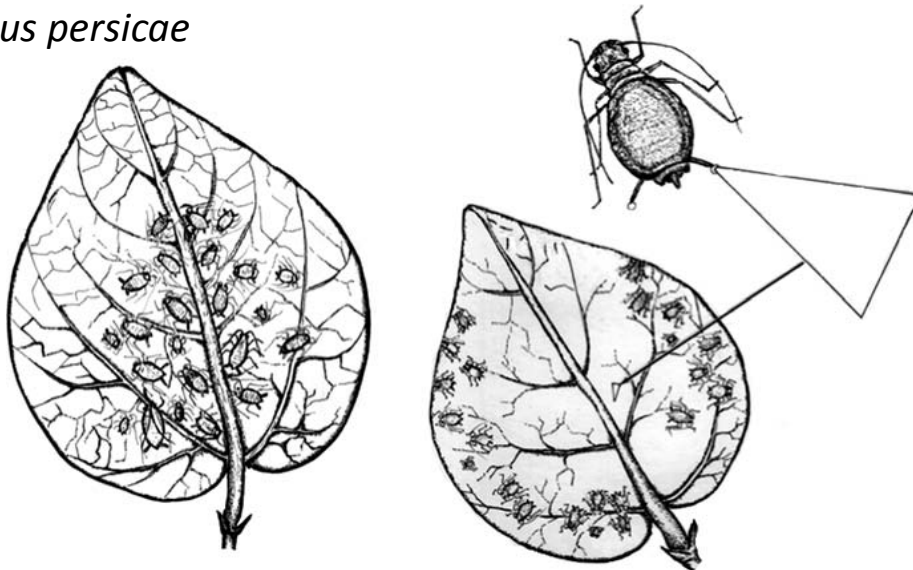
Poplašné (*alarm*) a výstražné (*alert*) feromony

- uvolňované v bezprostředním nebo potenciálním nebezpečí
- různý účinek: agregace a obrana (včely, někteří mravenci), nebo naopak disperze (mravenci rodu *Lasius*, mšice, ostnohřbetky, štěnice), může záviset na koncentraci (mravenci: *pheromonal parsimony*)
- zejména u hromadně žijících druhů



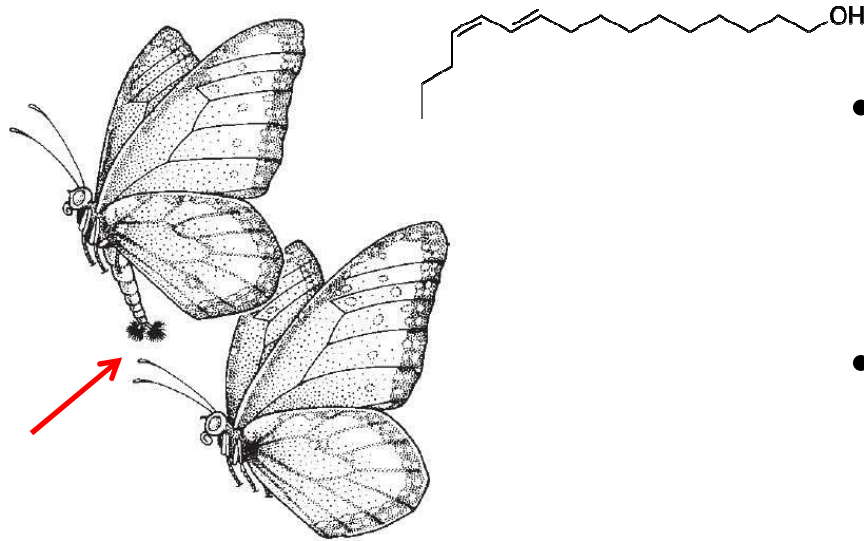
Apis cerana japonica vs. *Vespa mandarina japonica*

Myzus persicae



Matthews & Matthews 2010

Pohlavní feromony



Gullan & Cranston 2010

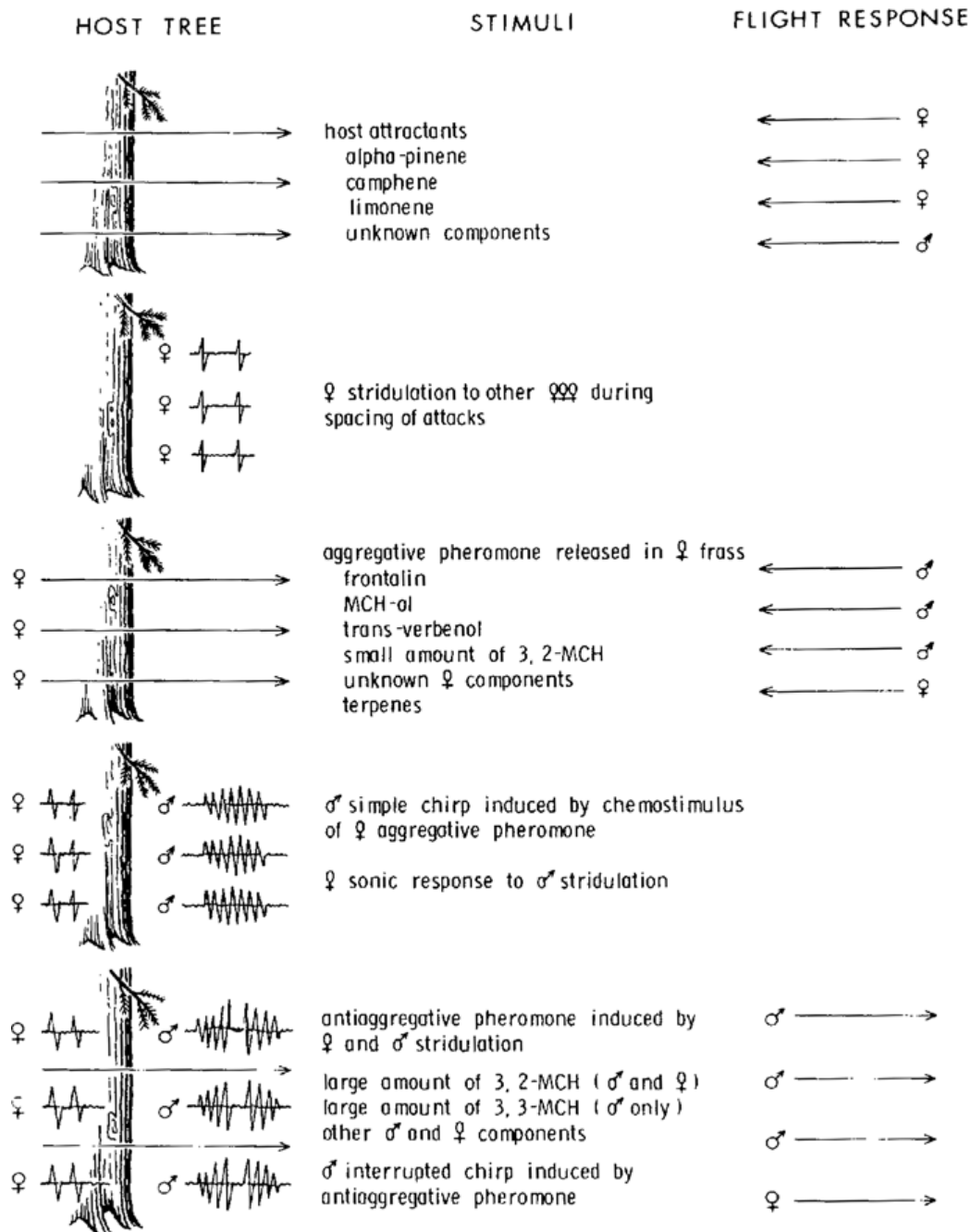
Matthews & Matthews 2010

- první izolovaný feromon – bombykol (Butenandt et al. 1959): (10E,12Z)-hexadeca-10,12-dien-1-ol
- často synergicky působící směsi několika látek (prekursory např. v hostitelských rostlinách), druhově specifický je poměr jejich koncentrací – reprodukčně izolační mechanismus
- funkce (stejná látka v různých koncentracích nebo různé látky):
 - 1) přilákat druhé pohlaví z dálky (*sex attraction pheromones*): většinou vysílá samice (snad menší riziko), vzácněji samci (Coleoptera, Diptera: Tephritidae, Hymenoptera: Anthophoridae, Formicidae, Vespidae – pářící roje – *lek* nebo signalizace vhodného místa např. pro ovipozici, hostitelské rostliny apod.)
 - 2) dvoření (*courtship pheromones*): připravit jedince na páření (často vysílají samci, např. denní motýli a švábi - *seducin*), případně dotekové rozpoznání konspicivního jedince (kutikulární uhlovodíky, např. u *Drosophila melanogaster*)

Agregační feromony



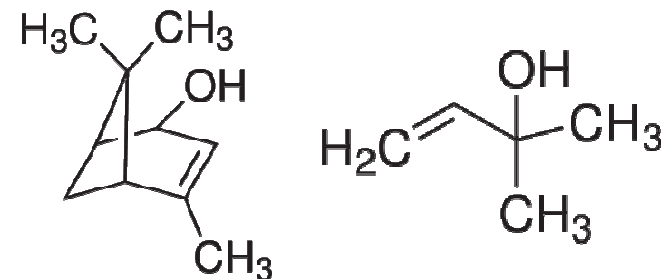
- přitahují obě pohlaví
- více funkcí:
 - větší šance k páření
 - bezpečnost před predátory (aposematické druhy, např. slunéčka)
 - lepší využití vzácného zdroje
 - překonání rezistence hostitelské rostliny (kůrovci, larvy hřebenují – Diprionidae na jehličnanech)
 - soudržnost kolonií u sociálního hmyzu
- známo u 6 řádů hmyzu (Coleoptera, Hymenoptera, Blattodea, Hemiptera, Diptera: Tephritidae, Trichoptera) – chemicky rozmanité, produkováné různými žlázami
- např. homovanillyl alcohol (HVA) a další 4 látky produkováné mandibulární žlázou matky včely medonosné (permanenční čistící hlouček okolo královny)



Ryker 1984

Agregační feromony

- kůrovci: komplexní souhra několika semiochemikálií, zahrnující i anti-agregační (epideiktické/disperzní feromony a u některých druhů i akustické signály (*Dendroctonus pseudotsugae*))
- *Ips typographus* – polygynní druh, strom první kolonizuje samec, láká další samice i samce: (S)-cis-verbenol a 2-methyl-3-buten-2-ol
- poté anti-agregační verbenol a ipsenol regulující denzitu



Kontaktní feromony

- feromonové značky na hostitelích, do nichž parazitoid/fytofág nakladl svá vajíčka – snížení vnitrodruhové kompetice a auto-superparazitismu: nezávislý vznik u mnoha skupin (potvrzeno u více než 200 druhů vosiček a lumků a 30 fytofágních druhů v 8 čeledích Diptera, Coleoptera a Lepidoptera)



Trissolcus basalus (Hymenoptera: Scelionidae)

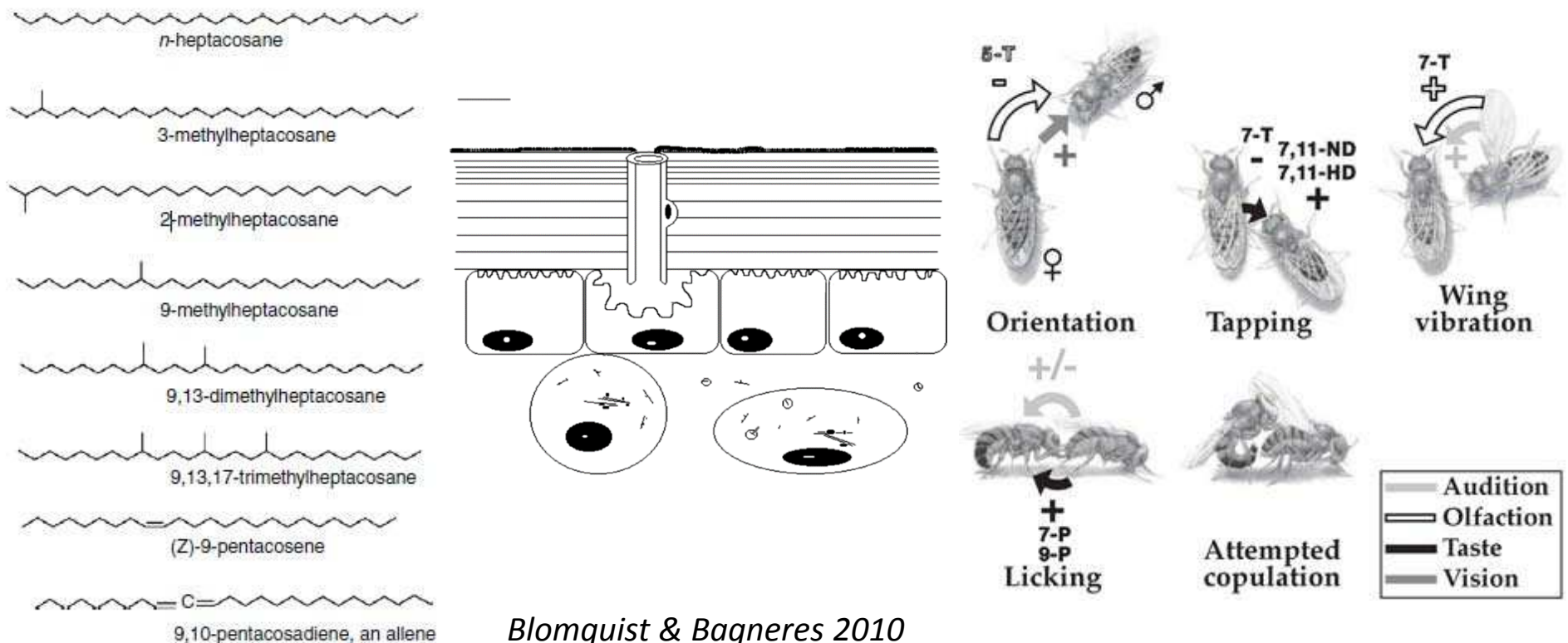


Ceratitidis capitata (Diptera: Tephritidae)

- teritoriální značky v trusu některých mravenců (*Oecophylla* spp.)

Kontaktní feromony

- kutikulární uhlovodíky – individuální „otisky prstů“, často jedinečná kombinace druhově/pohlavně specifických látek a látek z prostředí
- rozpoznání pohlavního partnera (např. hrobařici, tesařici, octomilky, cvrčci)
- sociální hmyz: rozpoznání jedince ze stejné kolonie (učení u mladých dospělců krátce po vylíhnutí z kukly), kasty, stádia, dominance apod.



Blomquist & Bagnères 2010

Kontaktní feromony

- kutikulární uhlovodíky – individuální „otisky prstů“, často jedinečná kombinace druhově/pohlavně specifických látek a látek z prostředí
- rozpoznání pohlavního partnera (např. hrobařici, tesařici, octomilky, cvrčci)
- sociální hmyz: rozpoznání jedince ze stejné kolonie (učení u mladých dospělců krátce po vylíhnutí z kukly), kasty, stádia, dominance apod.

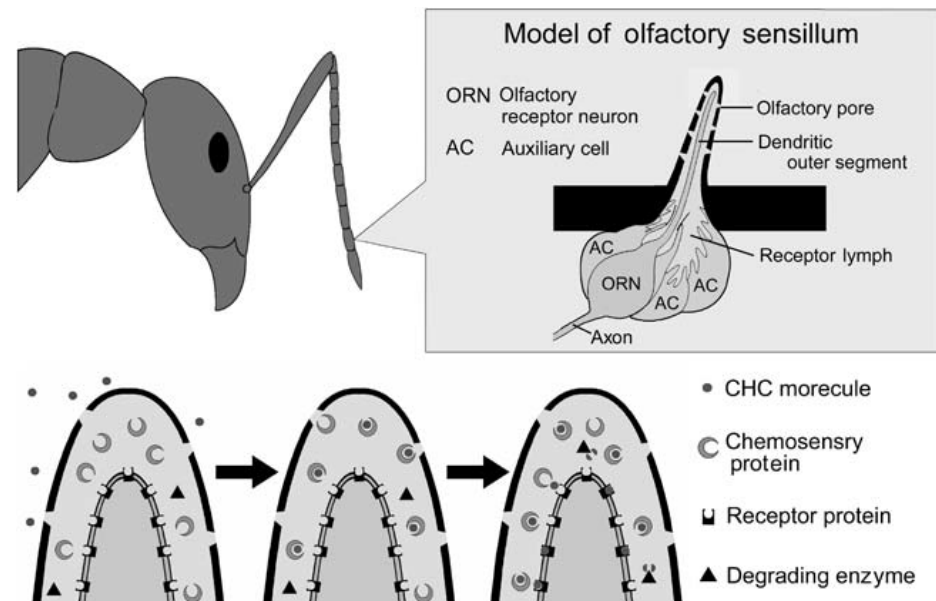
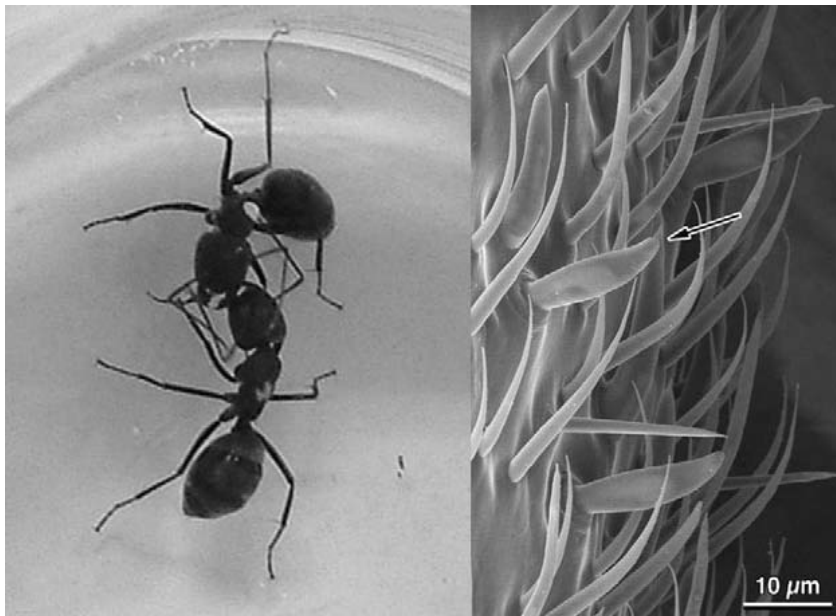
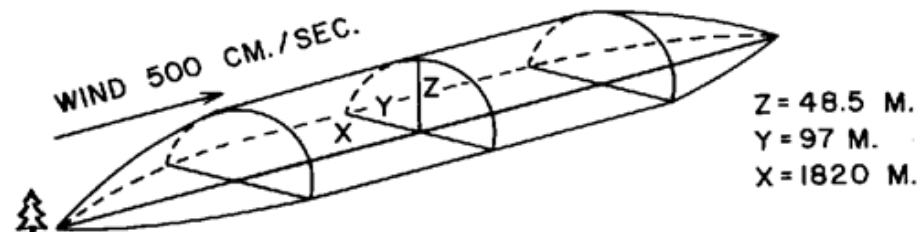
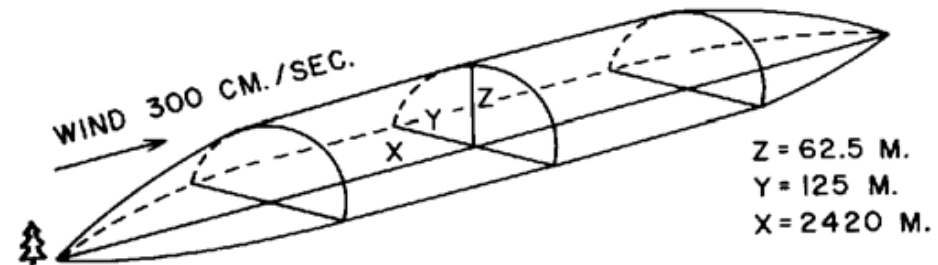
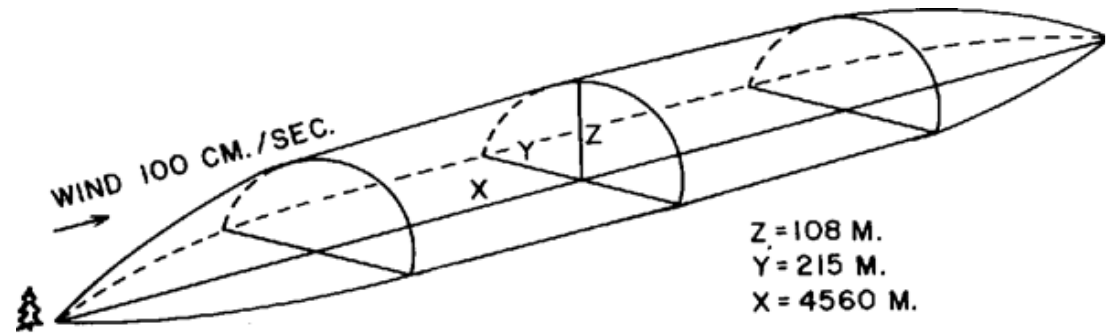


Table 6.2 Major recognition functions of insect cuticular hydrocarbons (CH)

Implied question	Selected examples and mode of action
Are you a member of my species?	Beetles: <i>Conophthorus</i> , 8 species recognize each other through CH profiles.
Are you the same gender as I am?	Flies: <i>Drosophila</i> , sexes recognize each other by relative abundance in same CH set; <i>Glossina</i> , distinctive CH set in each sex.
Are you a member of my colony?	Ants: <i>Leptothorax</i> , queen-produced CH;
To which caste do you belong?	Termites: <i>Reticulitermes</i> castes differ in relative abundance of CH components.
What is your dominance status?	Ants: <i>Dinoponera</i> , dominance recognized by relative quantity of one CH out of 80+; <i>Harpegnathos</i> , dominance recognized by variations in CH correlated with oogenesis in both queens and workers.
Do you want me to do some task?	Ants: <i>Pogonomyrmex</i> , tasks determined by CH proportions, with appropriate environmental input.
Are you closely related kin?	Bees: <i>Apis</i> , CH profile plus exposure to hydrocarbons in comb wax.
Can you recognize that I am alien?	Beetles: <i>Zyras</i> , <i>Diaritiger</i> , CH mimics that of host ant <i>Lasius</i> . Parasitoid wasp: <i>Lysiphlebus</i> , CH mimics that of host aphids. Social wasps: <i>Polistes sulcifer</i> , a social parasite, changes its CH to that of closely related host after nest takeover.

Vlastnosti feromonových systémů

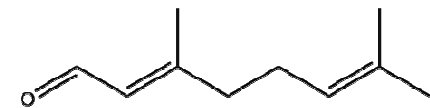
- těkavý feromon vytváří po vypuštění do prostředí aktivní prostor ve tvaru ideálního semielipsoidu – zóna, kde má dostatečnou koncentraci k vyvolání biologické odpovědi
- systém lze charakterizovat poměrem Q/K , kde Q je počet molekul vypuštěných za jednotku času a K prahová hodnota účinnosti feromonu
- vysoké Q/K : velká vzdálenost, dlouhotrvající účinek (např. pohlavní feromony motýlů)
- nízké Q/K : malý aktivní prostor, rychlé vyvanutí (např. poplachový feromon mravenců)



Wilson & Bassert 1963

Feromony a evoluce

- počet chemických látek, které hmyz může syntetizovat je omezený (limity – energetická náročnost syntézy, fyzikální vlastnosti – např. těkavost látky):
 - stejný feromon může mít vícero různých účinků v závislosti na koncentraci (*pheromonal parsimony*)
 - konvergence – stejné látky u nepříbuzných taxonů (např. citral: u včel rodu *Trigona* k označování cest k potravě, u mravenců rodu *Acanthomyops* poplachový feromon)
 - nespecifičnost v chemii v rámci příbuzných druhů/rodů je vyvážená rozdíly v sezónních a denních cyklech, použití feromonových směsí v unikátní kombinaci koncentrací (např. Dufourova žláza mravence *Camponotus ligniperda* produkuje až 50 těkavých látek) a kombinaci s jinými signály



Limitní chemické vlastnosti feromonů přenášených vzduchem

Molecular diversity	Olfactory efficiency	Energy expense to produce	Volatility	Other considerations
<i>Carbon number < 5, molecular weight < 80</i>				
Very limited	Low	Low	Very high	Possible difficulty in glandular storage
<i>Carbon number 5-20, molecular weight 80-300</i>				
Increasing exponentially; great number of unique compounds possible	Increasing steeply	Intermediate	Intermediate	Differences in diffusion coefficient in this range do not cause much change in properties of active space
<i>Carbon number > 20, molecular weight > 300</i>				
Astronomical	Further increases probably confer little or no further advantage	Great expense required to synthesize and transport large molecules	Low	May lead to difficulty in maintaining adequate active space

Výhody a nevýhody chemické komunikace

- obecně výhodná kvůli všestrannosti a velké citlivosti
- signál setrvává nějakou dobu v prostředí (není nutná simultánní koordinace vysílače a příjemce)
- signál může beze změny překonat prostorové bariéry
- cena za spolehlivost: časté použití („rozšifrování“) signálu predátorem/parazitem (např. mravenci otrokáři, myrmekofilní druhy apod.)



Polyergus rufescens



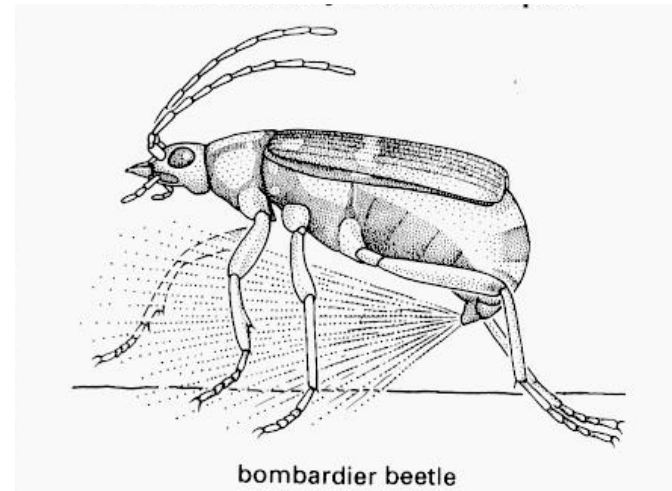
Claviger testaceus

Interspecifická chemická komunikace

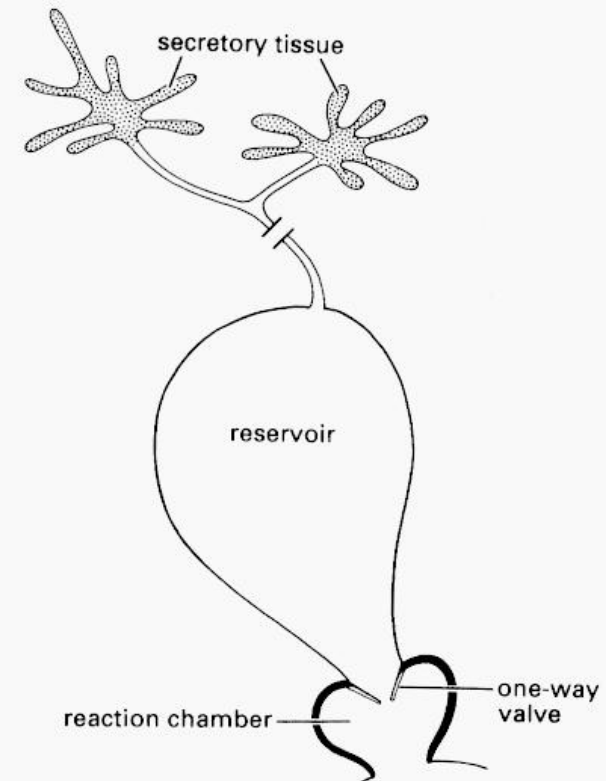
- Ovlivňuje se chování a fyziol. procesy jiných druhů
- Obranná funkce

Exokrinné žl. s rezervoárem – sekret použit jen při kontaktu (ne-everzibilné – např. frontální žl. termitů, pygidiální žl. Coleoptera, etc; everzibilné – osmetéria larev Papilionidae, larvy Chrysomelidae –meso-metathor. žl., *Stenus* – po stranách anusu)

Obrana - jedová žláza prskavce (*Brachinus*)



bombardier beetle



Allelochemikálie

- **kairomony:** např. terpeny uvolňované jehličnatými stromy po ataku kůrovci, α -kubeben produkovaný houbou *Ceratocystis ulmi* přitahující lýkohuby z rodu *Scolytus*, feromony hostitelských druhů hmyzu atraktivní pro specializované parazitoidy
- **allomony:** repelentní látky naznačující predátorům nechutnost/jedovatost (např. alkylypyraziny u Lycidae, ploštice), orchideje z rodu *Ophrys* lákající opylovače pohlavními paraferomony
- **synomony:** prospěšné pro vysílače i příjemce (záleží na kontextu, např. terpeny jehličnanů po napadení kůrovci lákají jejich parazitoidy a predátory)



Původ , úschova a disperze allelochemikálií

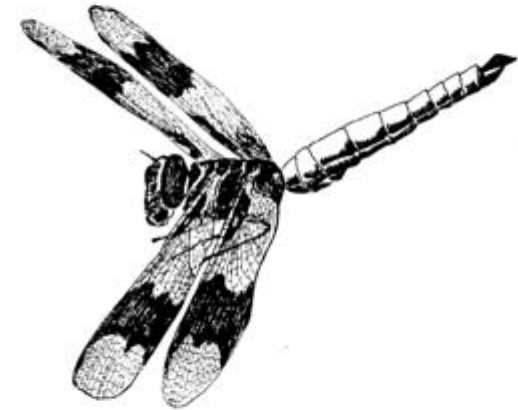
- Syntéza *de novo*, sekvestrace ze živné rostliny (zajištěn stupeň imunity vůči toxicitě)
- Depozit v integumentu (kutikul. dutiny, subepidermálně), v hemolymfě, ve vajíčkách
- Disperze – svaly ovládaný ductus rezervoáru, reflexní krvácení – v místech tenké membranózní kutikuly (klouby)
- Funkce – odpuzení parazita/predátora, ulovení kořisti, ochrana vůči mikroorganismům, chemické mimikry, pomoc při mutualistických vztazích (larvy motýlů – sladké sekrety – lákají mravence)

Vizuální komunikace

- obecně výhodná, zejména na malou vzdálenost: téměř nekonečně možností variací jednoduchých základních signálů (barva, tvar, pozice, pohyb, načasování)
- interspecifický kontext: krypse, odstrašující chování, mimikry, opylování
- intraspecifický kontext: zejména v souvislosti s rozmnožováním
- na druhou stranu u hmyzu relativně méně významná než chemická a akustická komunikace:
 - risk prozrazení před predátorem
 - nepoužitelná v noci a tmavém prostředí (s výjimkou bioluminescence)
 - neúčinná na velké vzdálenosti
 - fyziologické limity hmyzího oka – krátká dohlednost a omezená schopnost vnímat detail

Příklady vizuální komunikace u hmyzu

- obhajoba teritoria u vážek (Odonata) - zrak je dominantní smysl (dohled téměř 40 m)
- např. *Plathemis lydia* (S. Amerika): ritualizované souboje, kdy samci na sebe nalétávají a ukazují lesklou stříbřitou plochu na zadečku



Příklady vizuální komunikace u hmyzu

- poplašná /obranná reakce u vosíků rodu *Polistes* (malé otevřené hnízdo)



Matthews & Matthews
2010

P. exclamans



P. dominulus

Bioluminescence

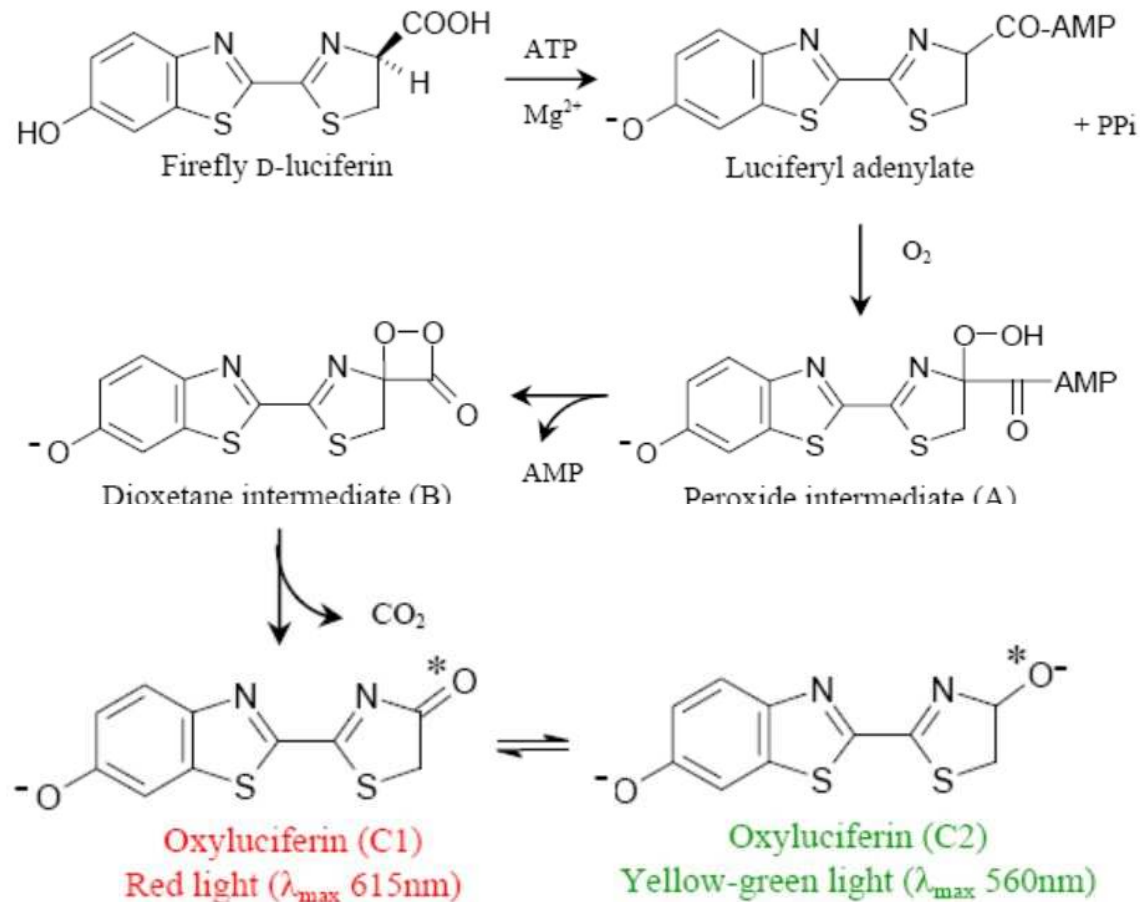
- široce rozšířený jev nejenom mezi živočichy, včetně členovců (Crustacea, Myriapoda, Pycnogonida), zřejmě různá biochemická podstata
- v rámci hmyzu:
 - snad u Collembola (Poduridae, Onychiuridae, Neanuridae) a Blattodea
 - Diptera: Keroplatidae (Arachnocampinae, Keroplatinae, Macrocerinae)
 - Coleoptera

Arachnocampa flava (Keroplatidae)

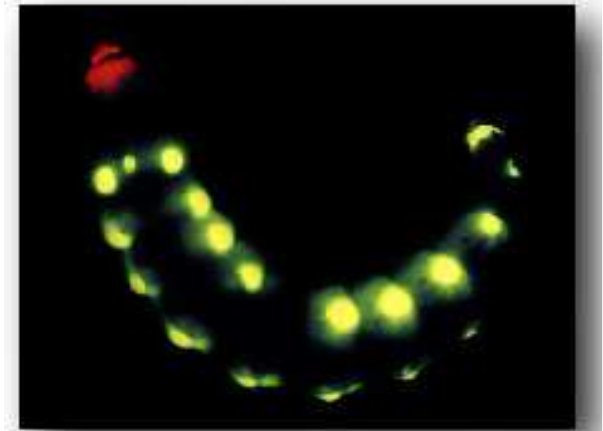
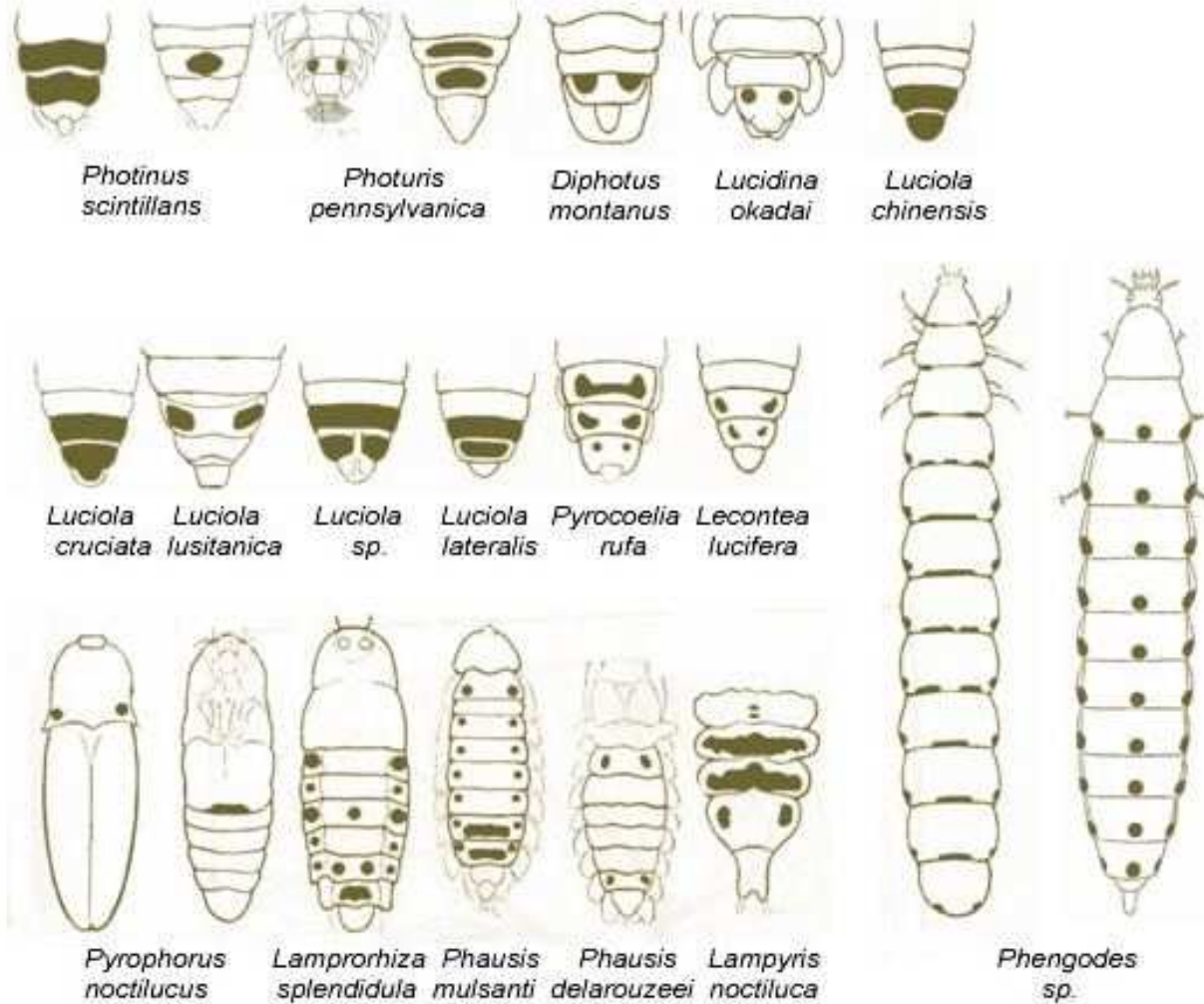


Bioluminescence u Coleoptera

- luciferin a luciferáza jsou jen obecné pojmy zahrnující různé látky
- broučí luciferin má jednotnou strukturu a zřejmě se vyskytuje jen u bioluminescentních brouků, luciferázy jsou mírně odlišné - jiná vlnová délka světla

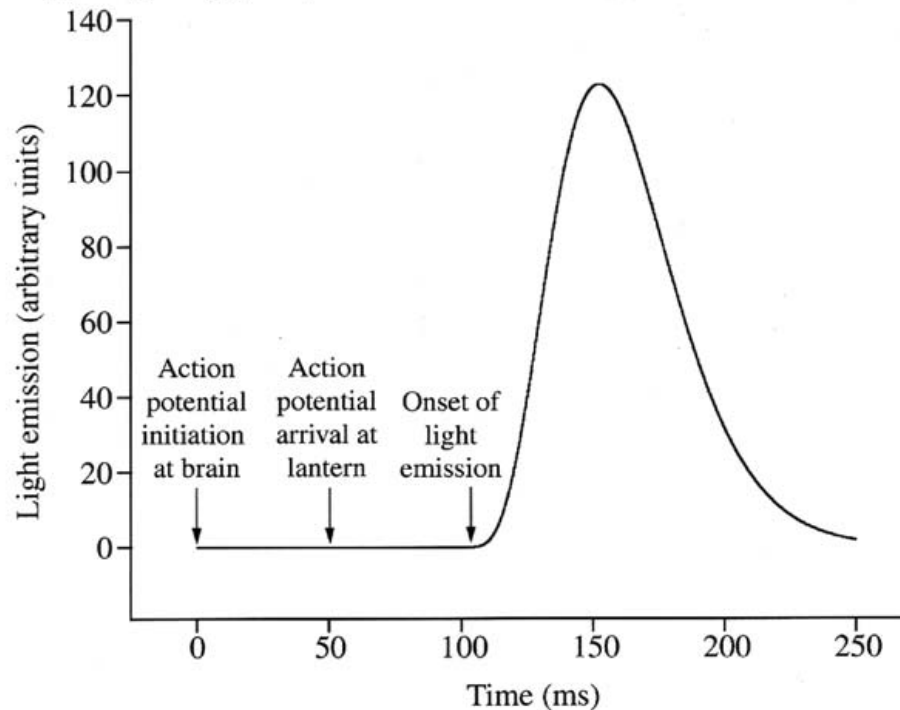
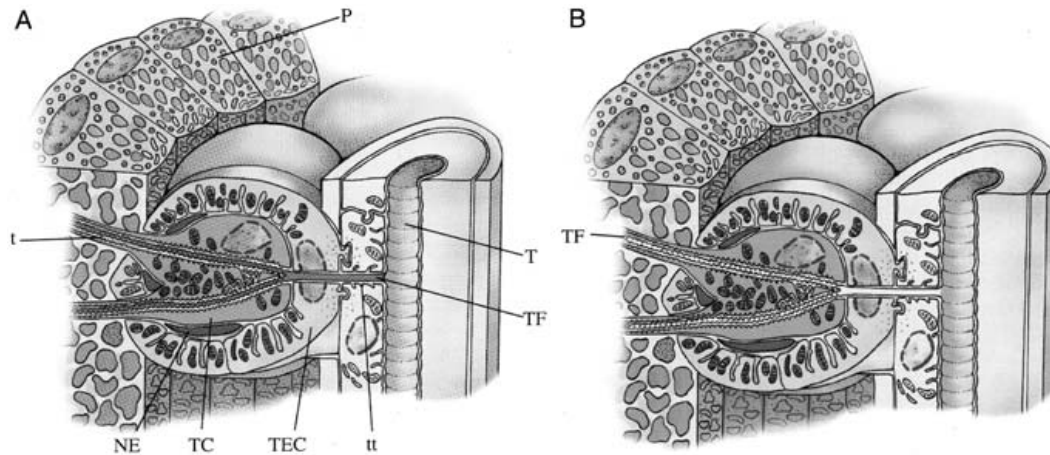


Bioluminescence u Coleoptera



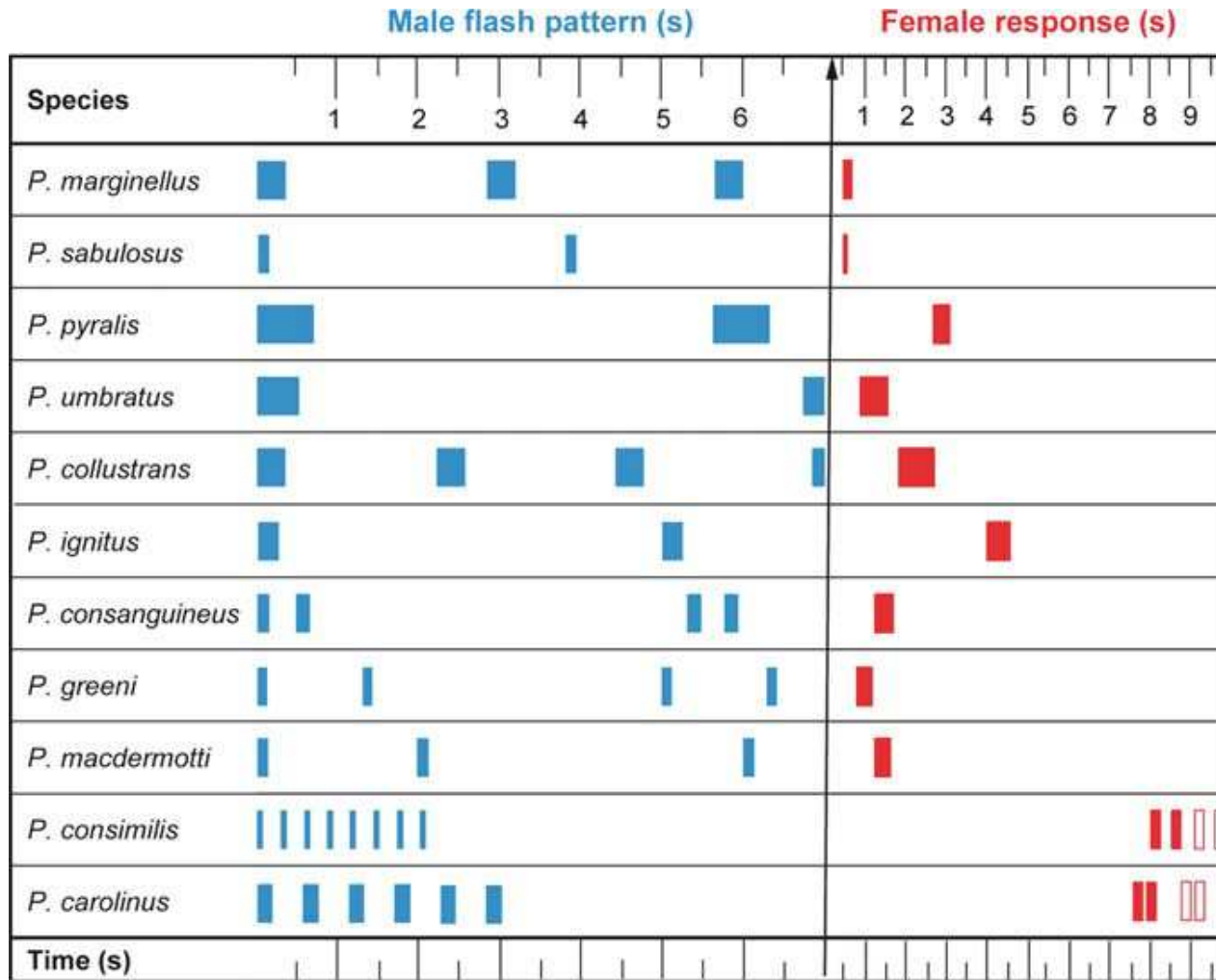
Diversity of lantern morphology in bioluminescent beetles. Lanterns are shown as dark areas. Modified from Buck 1948.

Bioluminescence u Coleoptera



- mechanismus kontroly záblesku: regulace přívodu kyslíku do tracheolárních buněk na základě nervového impulsu
- zpoždění jen 40-60 ms

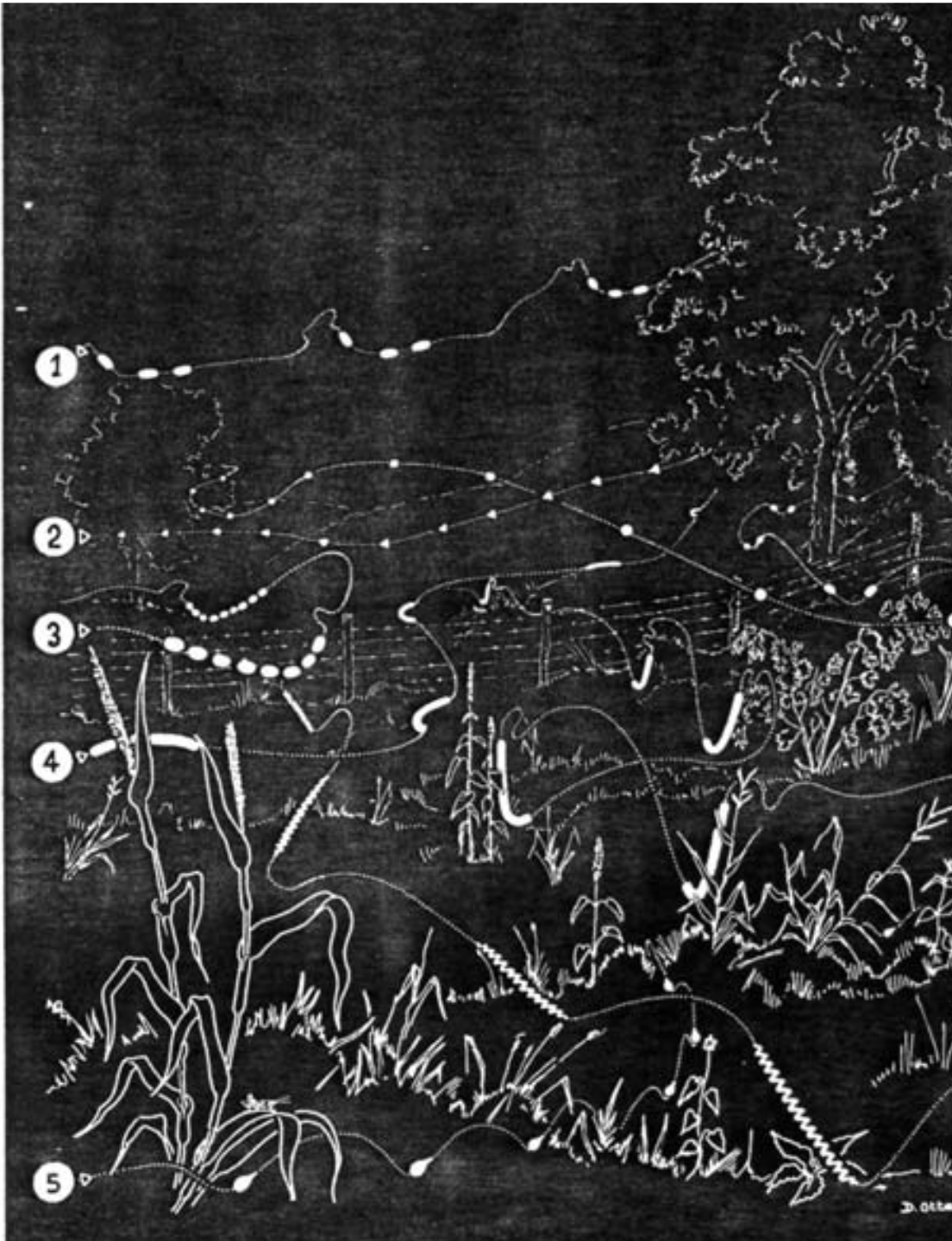
Bioluminescence u Coleoptera



- sympatrické druhy rodu *Photinus*: rozdíly v počtu, délce a intervalu pulsů samců a zpoždění odpovědi samice

Bioluminescence u Coleoptera

- sympatrické druhy rodu *Photinus*: rozdíly ve výšce, trajektorii a habitatu letu samců
- agresivní mimikry: samičky rodu *Photuris* mohou napodobit signály nejméně 4 druhů rodu *Photinus*



Matthews & Matthews 2010

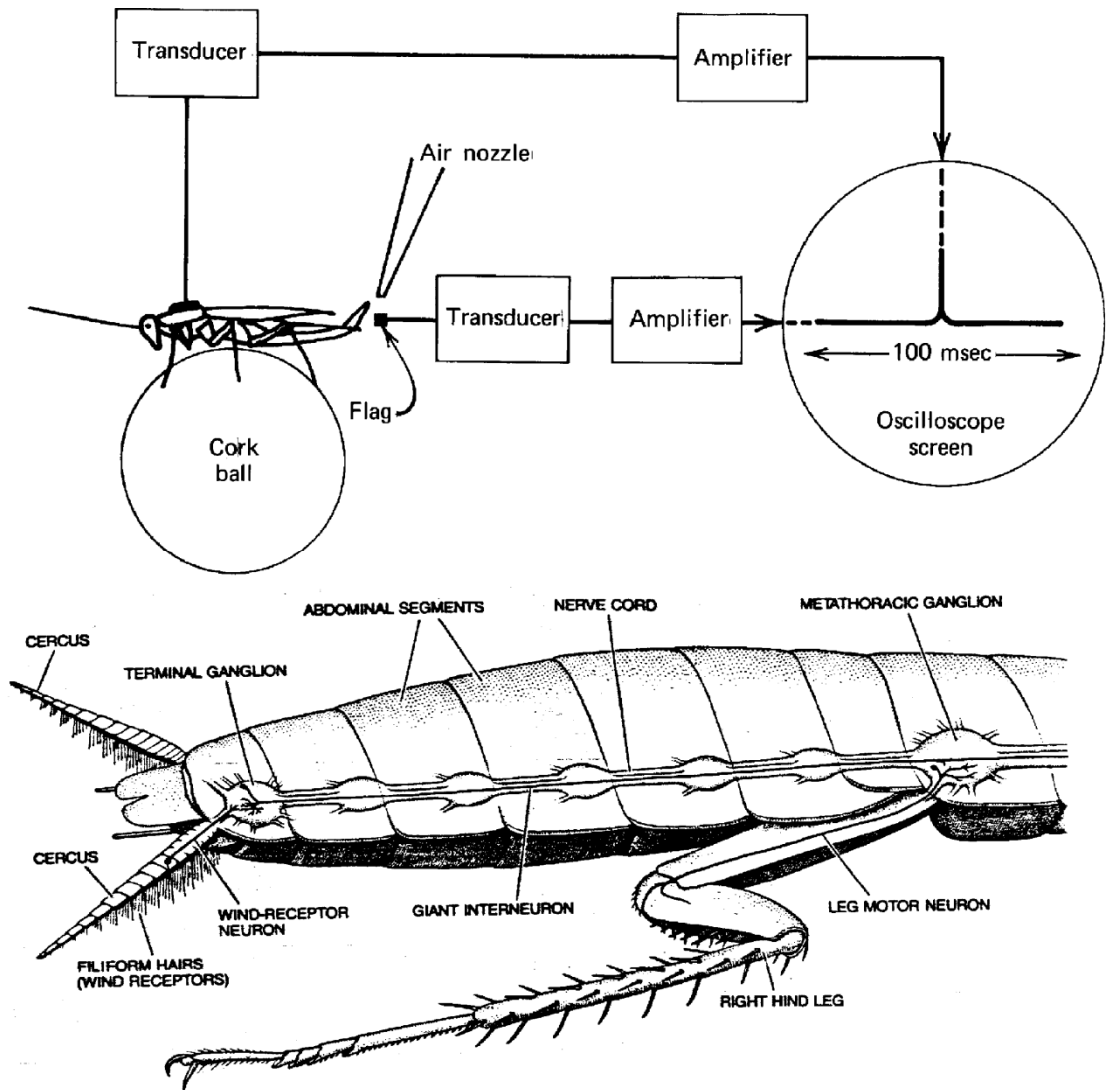
Ablační experimenty

- pro řadu stereotypních vzorců chování není mozek (hlava) potřeba
- vlastní průběh životních funkcí (např. dýchání, pozice těla, lokomoce, čištění a rozmnožování) je často spouštěn z vedlejších center
- neurální inhibice konfliktního chování: např. samec kudlanky s ukouslou hlavou vykonává pářící pohyby vyvolávané zadečkovými ganglii, normálně blokované podjícnovým gangliem



Jednoduché reflexy a motorické vzorce

- často krátká a velmi rychlá dráha
- např. útěková reakce švába *Periplaneta americana* (K. Roeder) na prudké zachvění vzduchu: 11 ms
- 9 řad smyslových set na ventrální straně cerců, ohebných v různých směrech, 14 obřích interneuronů v centrální nervové pásce, zadohrudní ganglion, motorické neurony v nohách

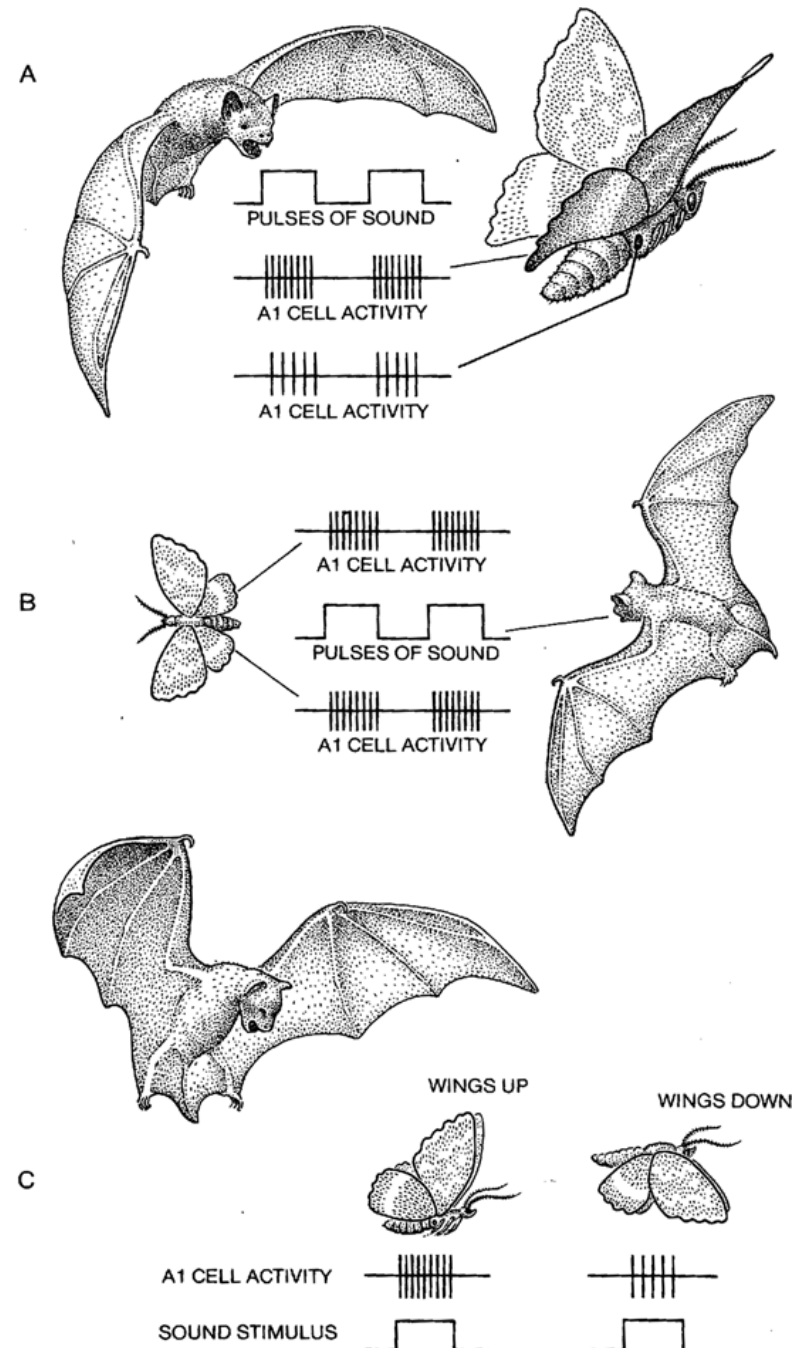


Fixní akční vzorce a vrozené spouštěcí mechanismy

- K. Lorenz & N. Tinbergen: mnoho komplexních vzorců chování u hmyzu se spontánně projevuje i u jedinců vychovaných v totální izolaci (tj. bez možnosti učení se od jiných jedinců stejného druhu)
- koncept „černé skříňky“: stereotypní odpověď v reakci na specifické spouštěcí stimuly (např. frekvence zvuku, chemická látka) nebo jejich celkovou konfiguraci („*Gestalt*“), u všech jedinců druhu, často bez pozitivní zpětné vazby – po spuštění doběhnou vždy do konce
- receptory vyladěné na specifické stimuly, filtrování signálu, při překročení určité prahové hodnoty se spouští řetězová reakce
- vysvětlení komplexity: vznik pravděpodobně působením intenzivního přírodního výběru (nefunkční vzorec je pro jedince fatální)

Příklad: Reakce nočních motýlů na echolokaci netopýrů

- Noctuidae: 2 smyslové buňky (A1, A2) s odlišným prahem citlivosti pod každým křídlem
- můra zachytí netopýra na větší vzdálenost než on ji a rozpozná směr - úhybný manévr
- závody ve zbrojení: netopýři mění frekvenci a zkracují signály, přástevník *Cycnia tenera* vydává aposematické/rušivé signály)



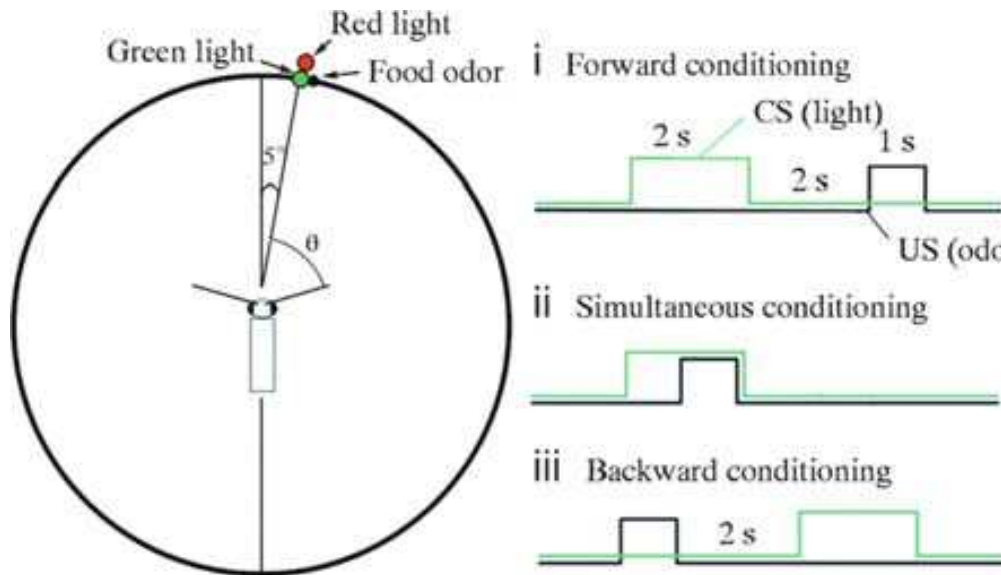
Alcock 1975

Učení u hmyzu

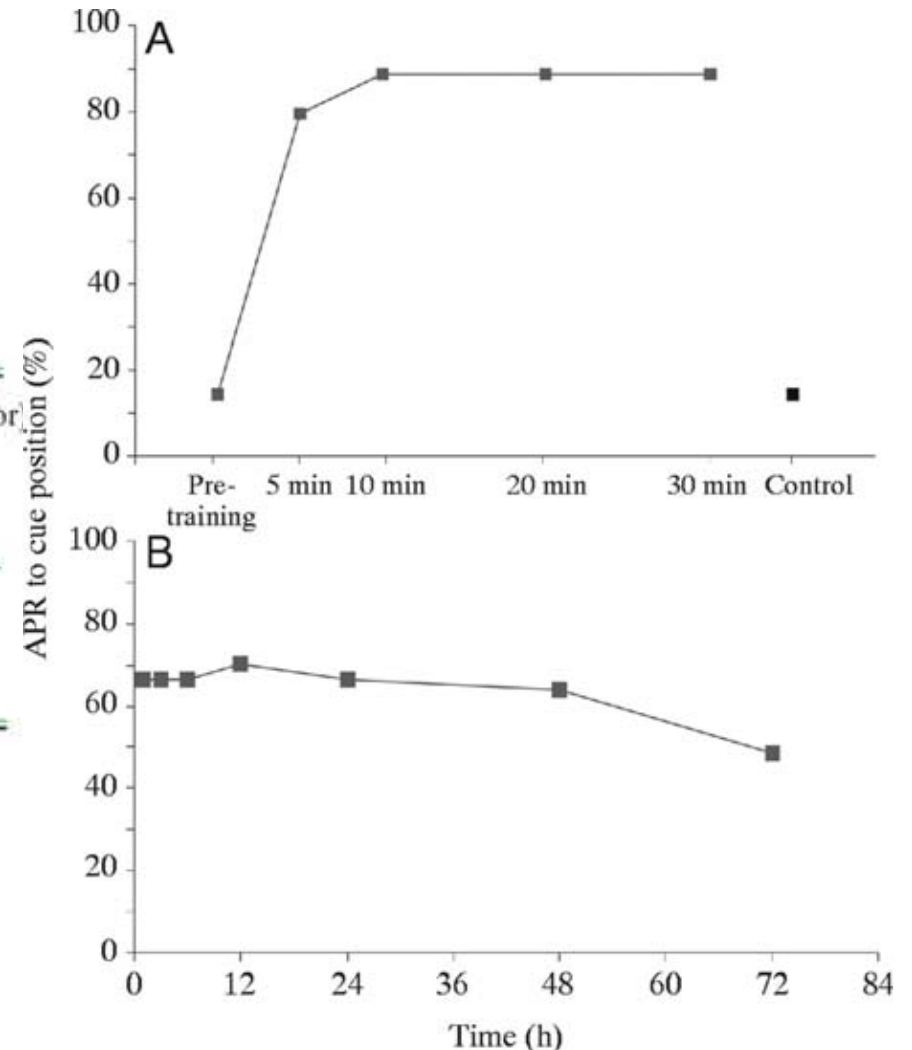
- učení – relativně stálá a většinou adaptivní změna chování jakožto výsledek zkušenosti jedince; lze dokázat jen nepřímo na základě změny chování (pokusy s kontrolou), nelze kvantifikovat
- předpokladem učení je paměť – schopnost ukládat informace: spojení podnětu s určitou situací (krátkodobá, dlouhodobá)
- neasociativní učení:
 - habituace – postupné vyznění odpovědi na podnět, který se na základě zkušenosti ukáže jako neškodný nebo nevyhnutelný (dráždění housenky)
 - sensitizace – opakovaný výskyt podnětu zesiluje odpověď
- asociativní učení = podmiňování: jedinec si spojí původně bezvýznamný podnět s podnětem, který pro něj má význam – způsob adaptace na změnu prostředí
- podmiňování je zřejmě široce rozšířené: důkazy např. u včely medonosné, octomilky, švábů, kudlanek, vážek a blanokřídlých

Paměť a učení u švába *Periplaneta americana*

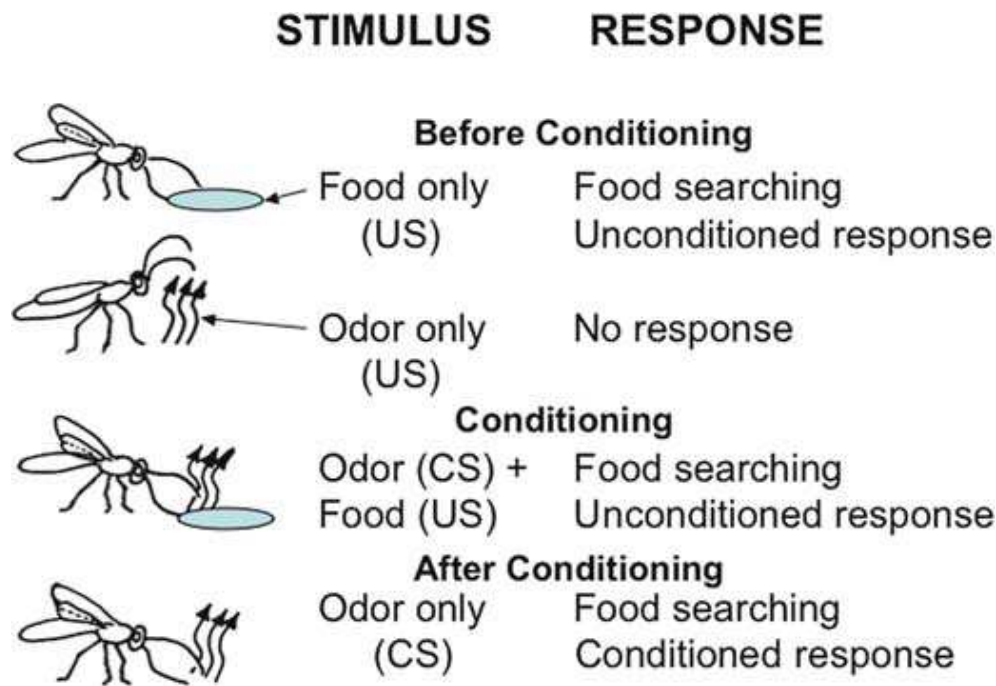
- reakce tykadel na závan vůně potravy, podmíněná zeleným světlem
- optimální výsledek při téměř současném spuštění podnětů



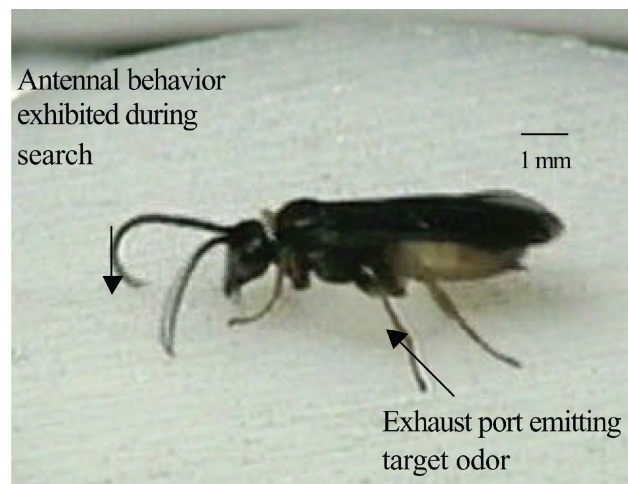
- po pouhých 5 pokusech se 90 % jedinců naučilo asociovat podnět
- polovina jedinců si to pamatuje i 72 hodin po skončení pokusu



Paměť a učení u lumčíka *Microplitis croceipes* (Braconidae)



- parazitoid můry *Helicoverpa zea* v USA
- housenky vyhledává na základě pachu jejich požerků
- podmiňování na jiný pach (např. 2,4-DNT – těkavá látka typická pro výbušniny) úspěšné již po jednom pokusu – perspektivní biosensor



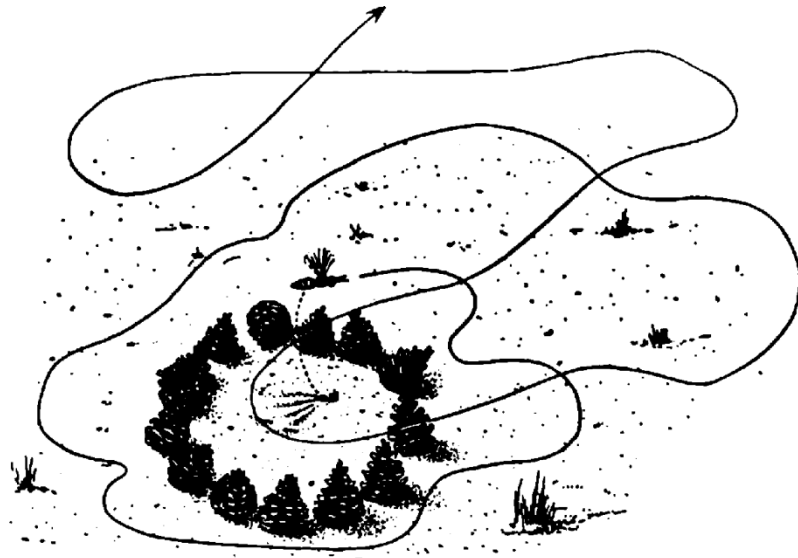
Tomberlin et al. 2005

Preimaginální učení u chalcidky *Hyssopus pallidus* (Eulophidae)



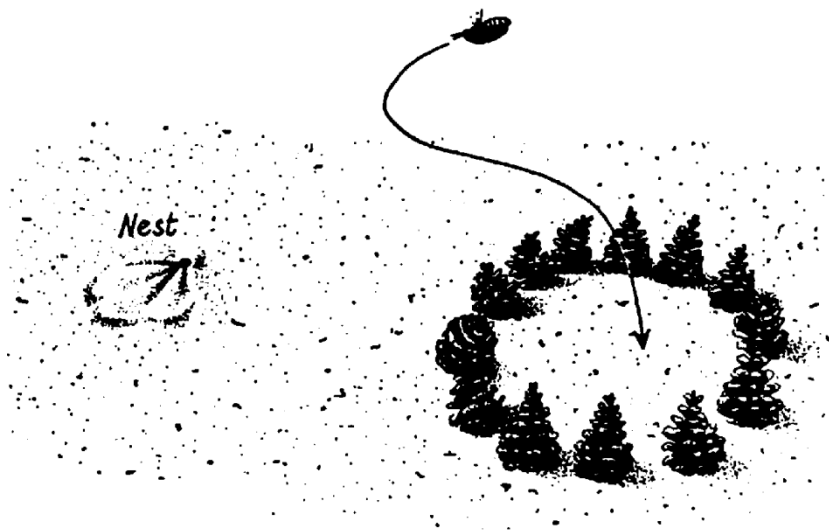
- parazitoid obaleče jablečného *Cydia pomonella*, napadá housenky uvnitř jablek
- housenky vyhledává na základě jejích požerků na povrchu jablka, nutný je ale k tomu i pachový vjem vůně jablka samotného, který se vosičky musí naučit rozpoznávat (není vrozeno)
- podmiňování vzniká již u mladých larev, ve stádiu kukly a v dospělosti je neúčinné
- paměť přetrvává metamorfózu
- lze naučit např. i na menthol
- podobně zřejmě i u jiných fytofágů a parazitoidů (Hopkinsovo pravidlo)

Paměť a učení u kutilek, včel a motýlů



a

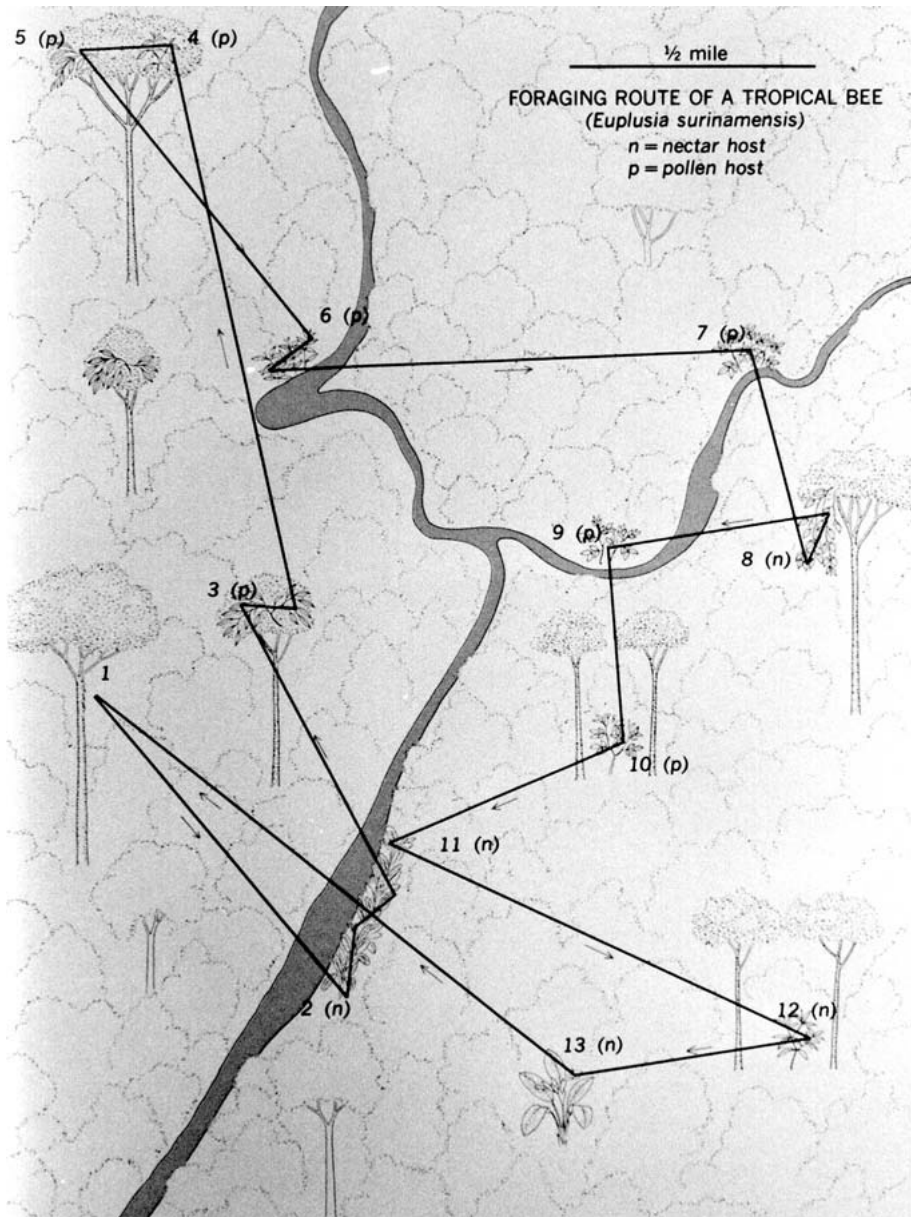
- prostorová paměť a učení: dospělá kutilka *Philanthus triangulum* si při orientačním letu zapamatuje pozici hnízda podle charakteristických bodů v krajině (např. kruh šišek)



b

Tinbergen 1951

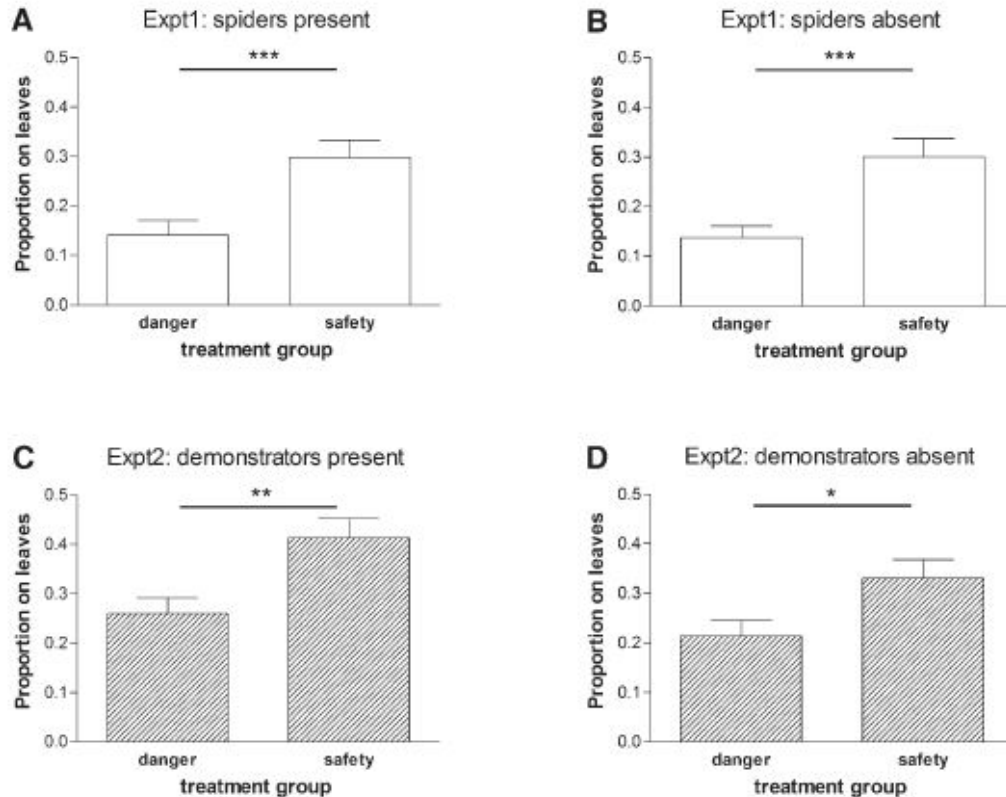
Paměť a učení u kutilek, včel a motýlů



Janzen 1974

- prostorová paměť a znalost „domovského okrsku“ např. i u včely medonosné a dalších včel (*Euplusia surinamensis*) a baboček rodu *Heliconius* – pamatují si polohu květů s nektarem, hostitelských rostlin pro larvy a vracejí se na stejné místo pro přenocování až po dobu 6 měsíců

Sociální učení



Coolen et al. 2005



- odpozorování určitého chování od jiných, zkušenějších jedinců
- známo u sociálního hmyzu (včelí tance, tandemový běh mravenců rodu *Temnothorax*, kopírování návštěv určitého typu květu u čmeláků), ale i u cvrčka *Nemobius sylvestris* v reakci na přítomnost predátora – slíďáka rodu *Pardosa*
- rychlejší než individuální učení, zvyšuje fitness

Hmyz a inteligence

- inteligence – schopnost zobecňovat naučené informace a dovednosti na jiné situace
- hmyz je schopen poměrně rychlého učení, včetně komplikovaných problémů, kde záleží na pořadí a rozeznání vícero (až 5) různých typů signálů (pokusy se včelami a mravenci v bludišti, jen 2x-3x pomalejší než krysy)
- schopnost učit se je však vždy omezena na specifické situace, vhléd (reorganizace vzpomínek k vytvoření zcela nové odpovědi na nový problém) nebyl prokázán
- např. pokusy s kutilkami *Liris nigra* a *Ammophila pubescens*



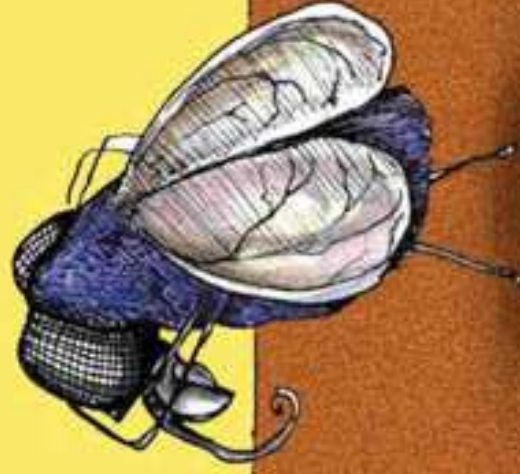
Vrozené vs. naučené chování



- oba typy se u hmyzu uplatňují a prolínají (např. hrabalka *Pepsis formosa* – první lov pavouka nezkušeným jedincem trvá 252 min, po zkušenosti s 8 pavouky jen 160 min)
- vyšší podíl učení lze očekávat u déle žijících taxonů v nepředvídatelném nebo proměnlivém prostředí (např. generalisté a polyfágové)
- ve stálém a předvídatelném prostředí jsou výhodnější vrozené vzorce – ušetření části energie na rozvoj nervového systému
- selekce upřednostňuje vrozené vzorce, pokud je vysoká cena počátečního omylu (např. netopýr sežere můru s nedokonalě vyvinutým systémem sluchu a únikové reakce)
- zřejmě podobné mechanismy (včetně neurochemie) jako u obratlovců

... and now if you
could close the other
650 eyes and read the
bottom line....

A	U	X	D	E	
V	G	M	B	A	C
F	Y	J	N	P	H
Q	I	K	O	E	R
D	I	N	Z	E	F



NICK

Fly hell