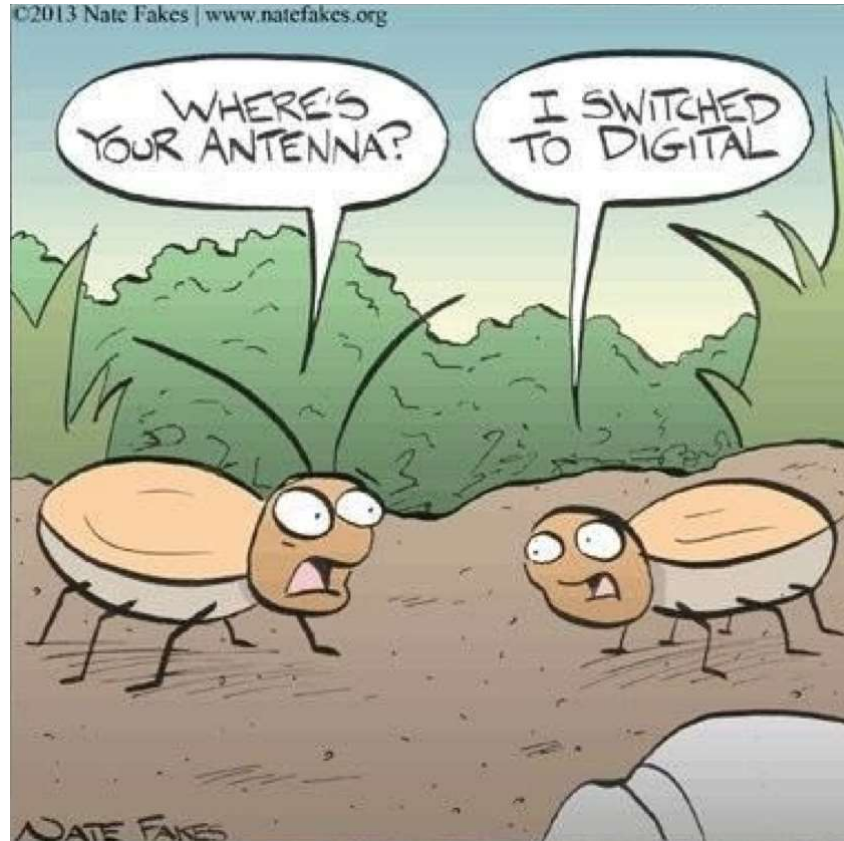


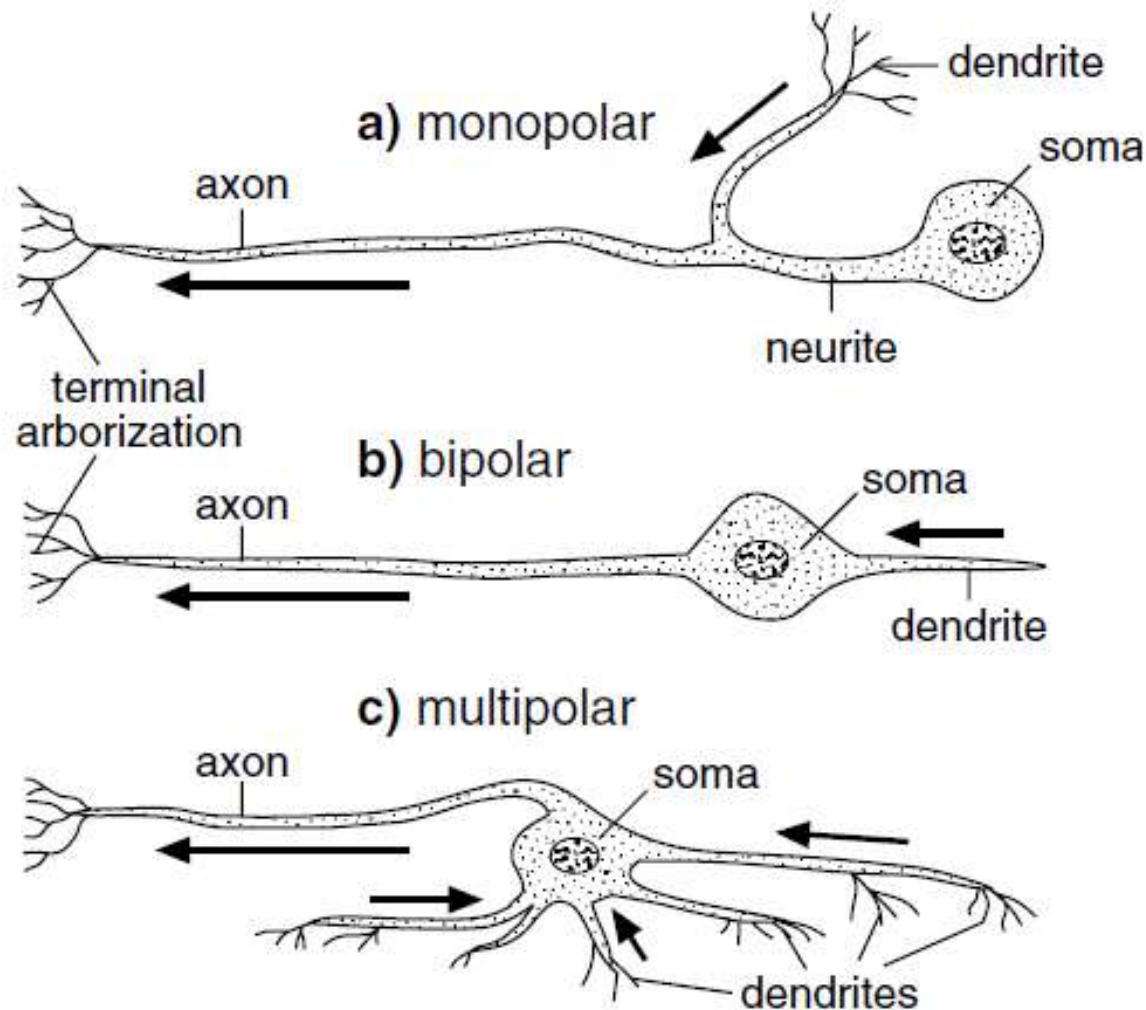
Bi6760 Základy entomologie

7. Nervová soustava a smyslové orgány



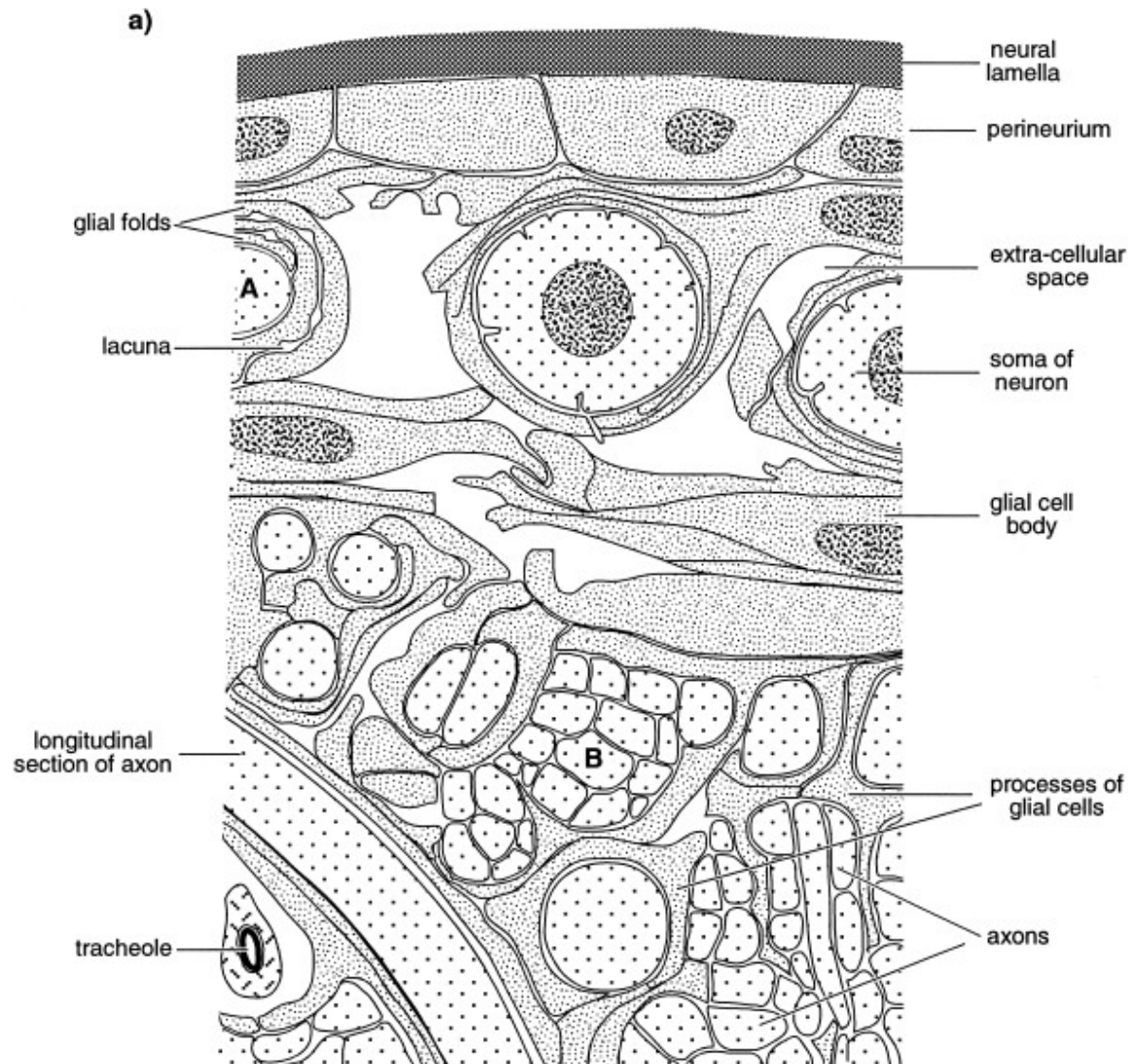
Andrea Tóthová, Igor Malenovský
D31-108, tothova@sci.muni.cz

Základní jednotka: neuron



- většina neuronů
- periferní smyslové neurony
- neurony v gangliích a proprioreceptorech

Podpůrné (gliové) buňky



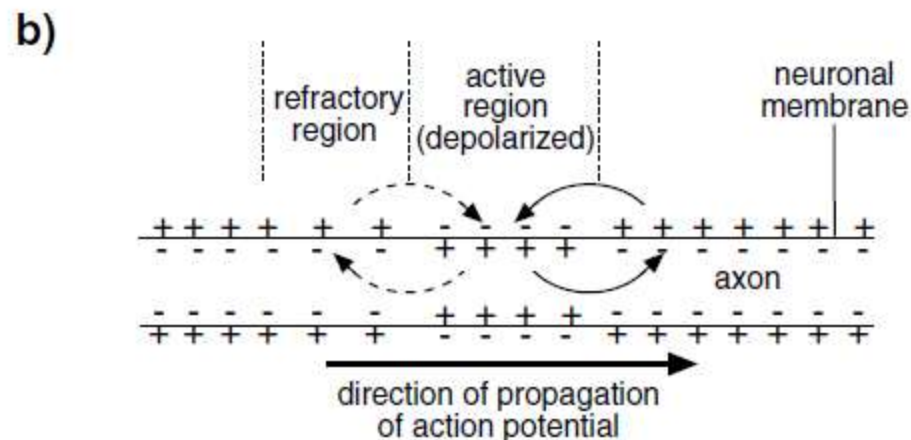
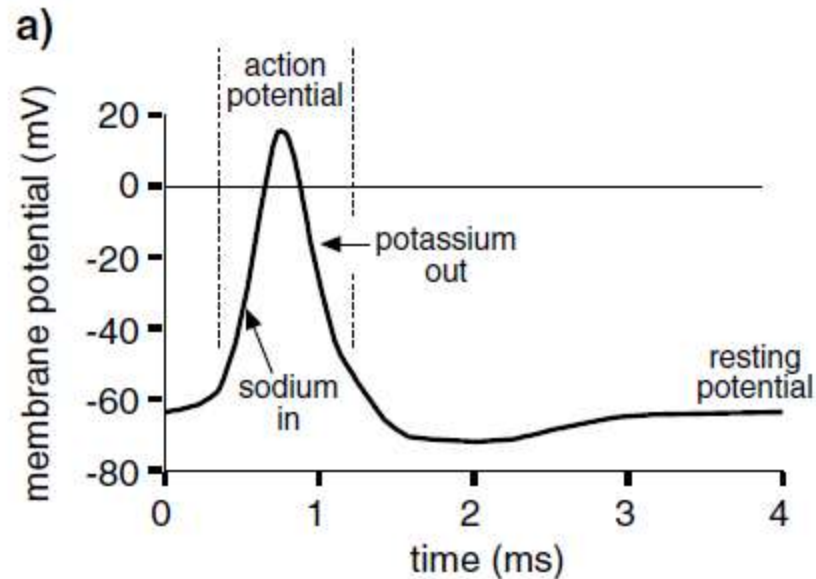
Chapman 2013

- v CNS početnější než neurony, nejsou v místě synapsí
- obal somat a axonů, výživa a zásoba energie (glykogen), regenerace
- extracelulární prostory vyplněné tekutinou – vodivé vlastnosti
- perineurium: obal celého CNS a hlavních nervů – **hematoencefalická bariéra** mezi hemolymfou a nervovým systémem – selektivní propouštění látek – konstantní prostředí
- amorfni neurální lamela (mukopolysacharidy) – mechanická podpora CNS

Přenos signálu – 3 procesy:

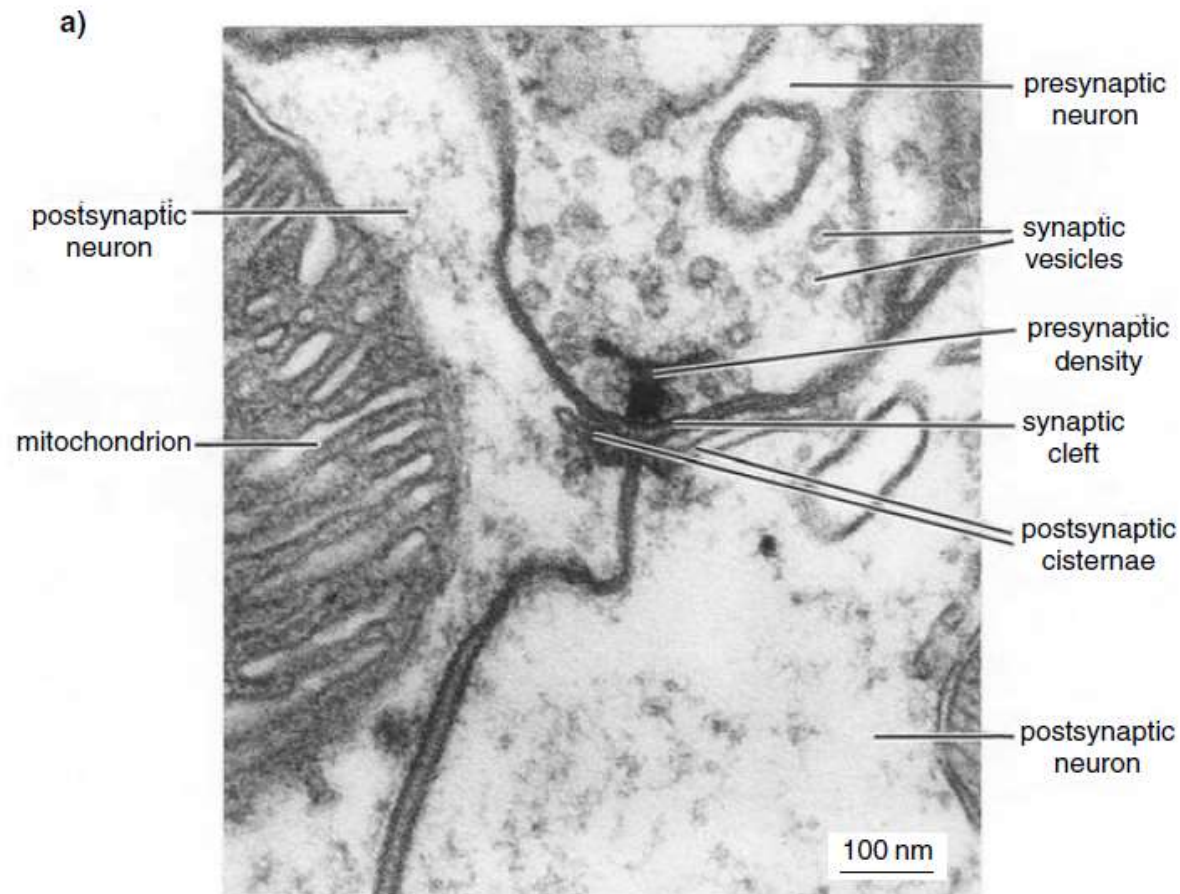
1. transdukce – konverze přicház. signálu na el. energii
2. vedení elektr. signálu podél axonu
3. konverze elektr. signálu na chemický – přenos informace na další buňku

Přenos signálu: akční potenciál



- aktivita sodíkových a draslíkových kanálů v membráně – 2 fáze
- rychlost šíření 1,5–7 m/s
- vznik po stimulaci nebo spontánně

- spojení 2 neuronů = synapse:
chemický přenos: Ca^{++} ionty, neurotransmitery,
neuromodulátory, neurohormony; více než 100 substancí
tvořené v somatech nebo v termin. částech axonů
elektrický přenos: přes mezeru (3,5 nm): *gap junction*



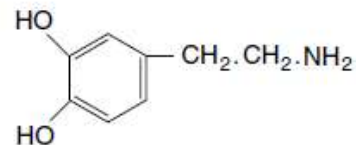
Neurotransmitery u hmyzu

- **acetylcholin** – nejčastější, zj. mezi čichovými a mechanoreceptory a interneurony
- **serotonin** – chordotonální orgány, neuromodulátor
- **histamin** – sítnice složených očí i oceli
- **dopamin** – aktivace slinných žláz, učení
- **glutamát** – spojení mezi nervy a svaly
- **kyselina gama-aminomáselná (GABA)** – inhibitor v CNS i na svalech
- **oktopamin** – častý neuromodulátor aktivity pohybových svalů, neurohormon
- **Neuropeptidy** – prolín

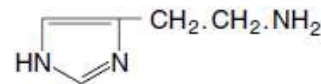
Neurohormony – vyluč.přímo do haemolymfy z neurosekretorických buněk CNS

biogenic amines

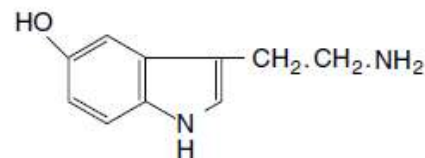
dopamine



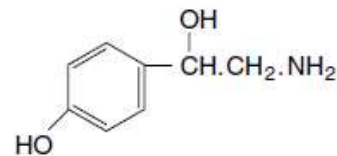
histamine



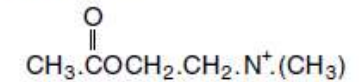
5-hydroxytryptamine



octopamine

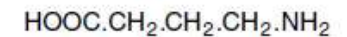


acetylcholine

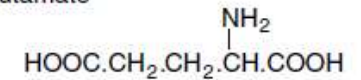


amino acids

γ-aminobutyric acid



glutamate



peptides

FMRFamide

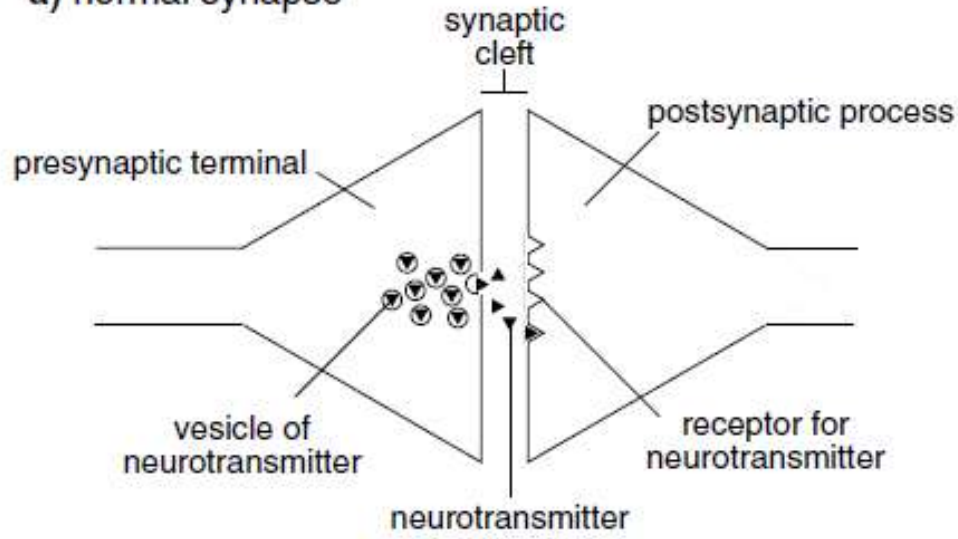


proctolin

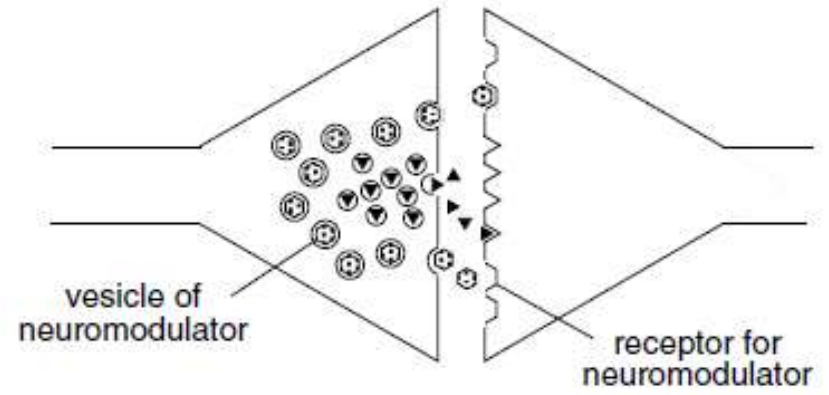


see Fig. 21.3 for key to amino acids

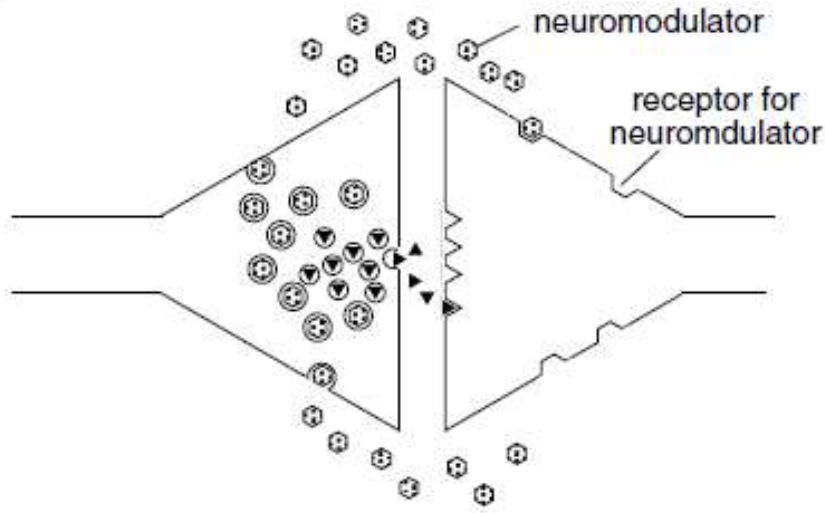
a) normal synapse



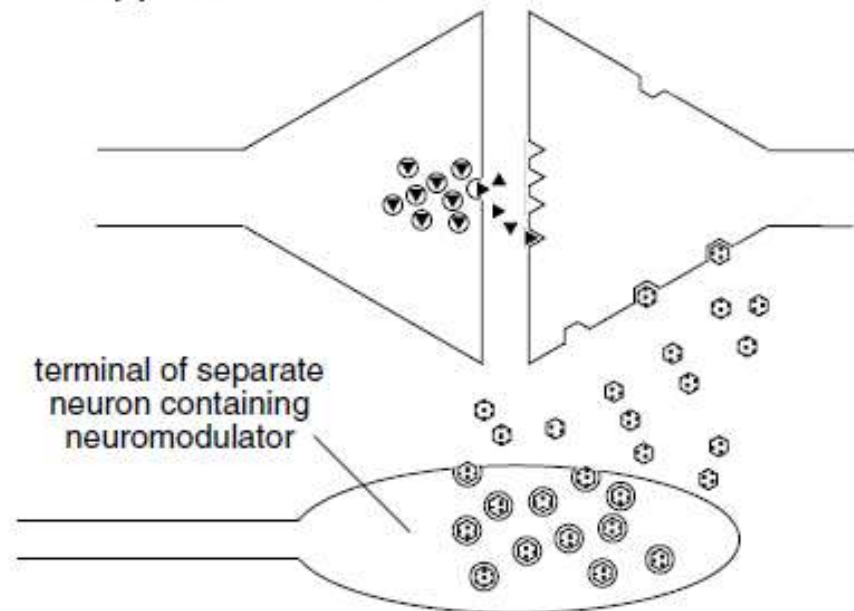
b) parasynaptic secretion



c) paracrine secretion

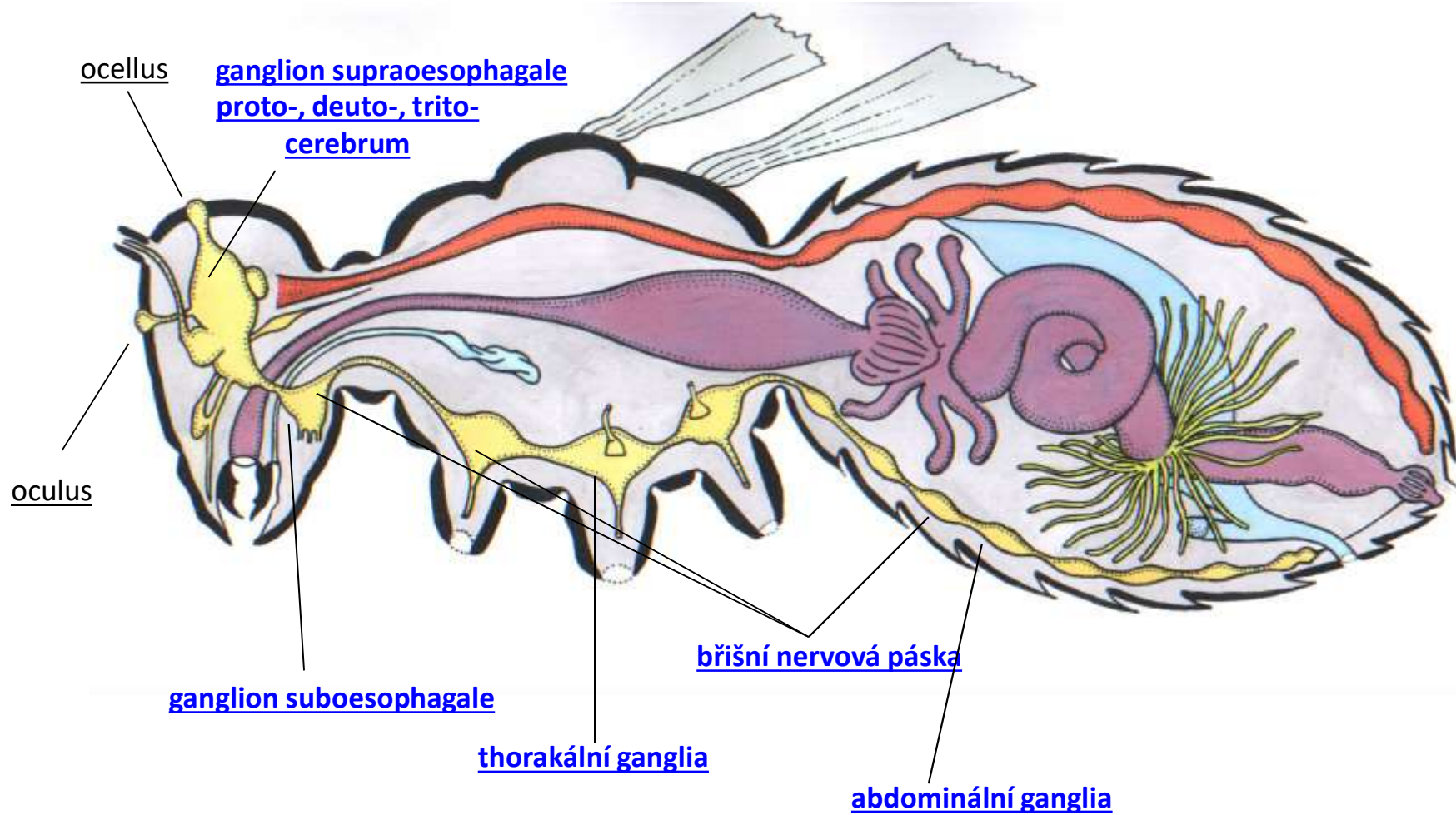


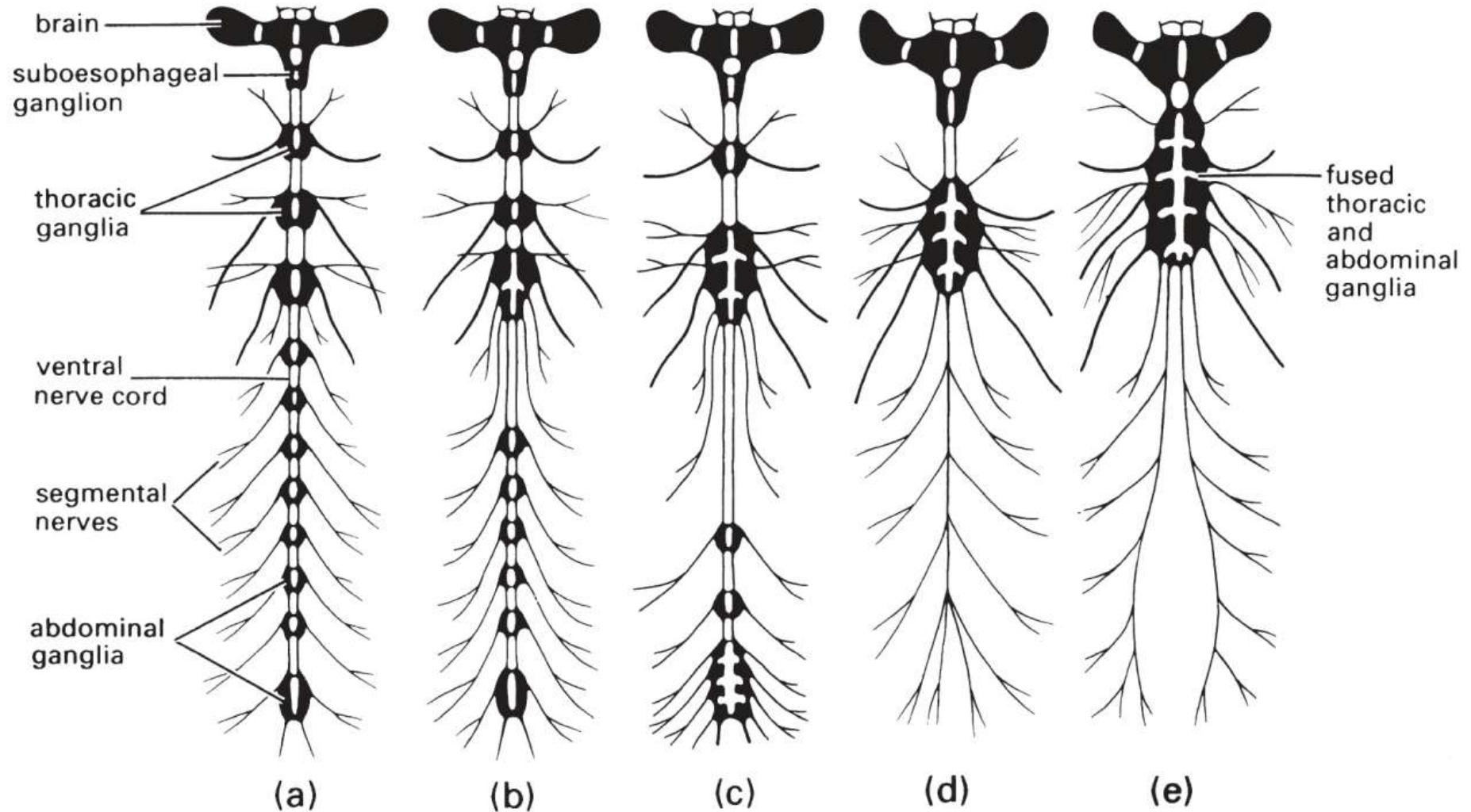
d) paracrine secretion



Anatomie nervového systému

- původně 1 pár ganglií ventrálně v každém článku





(a) Coleoptera: Lycidae
Siphonaptera, Zygentoma, larva

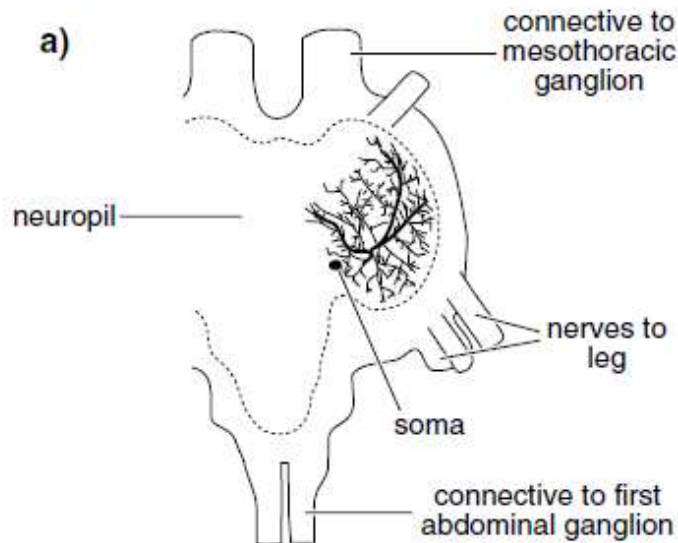
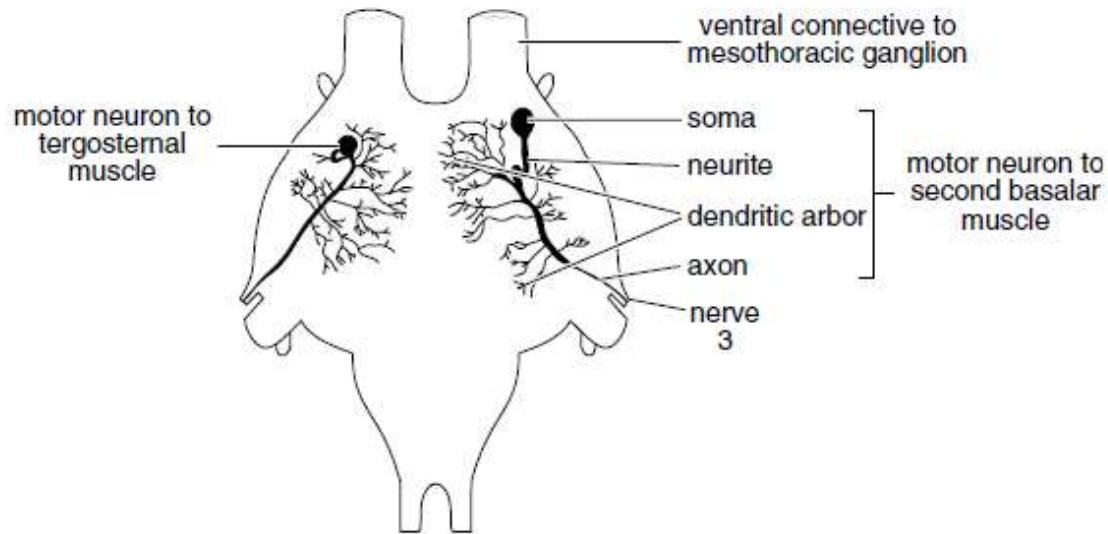
(b) Hymenoptera:
Crabronidae, Apidae

(c) Hemiptera: Hydrometridae
Coleoptera: Scarabaeidae

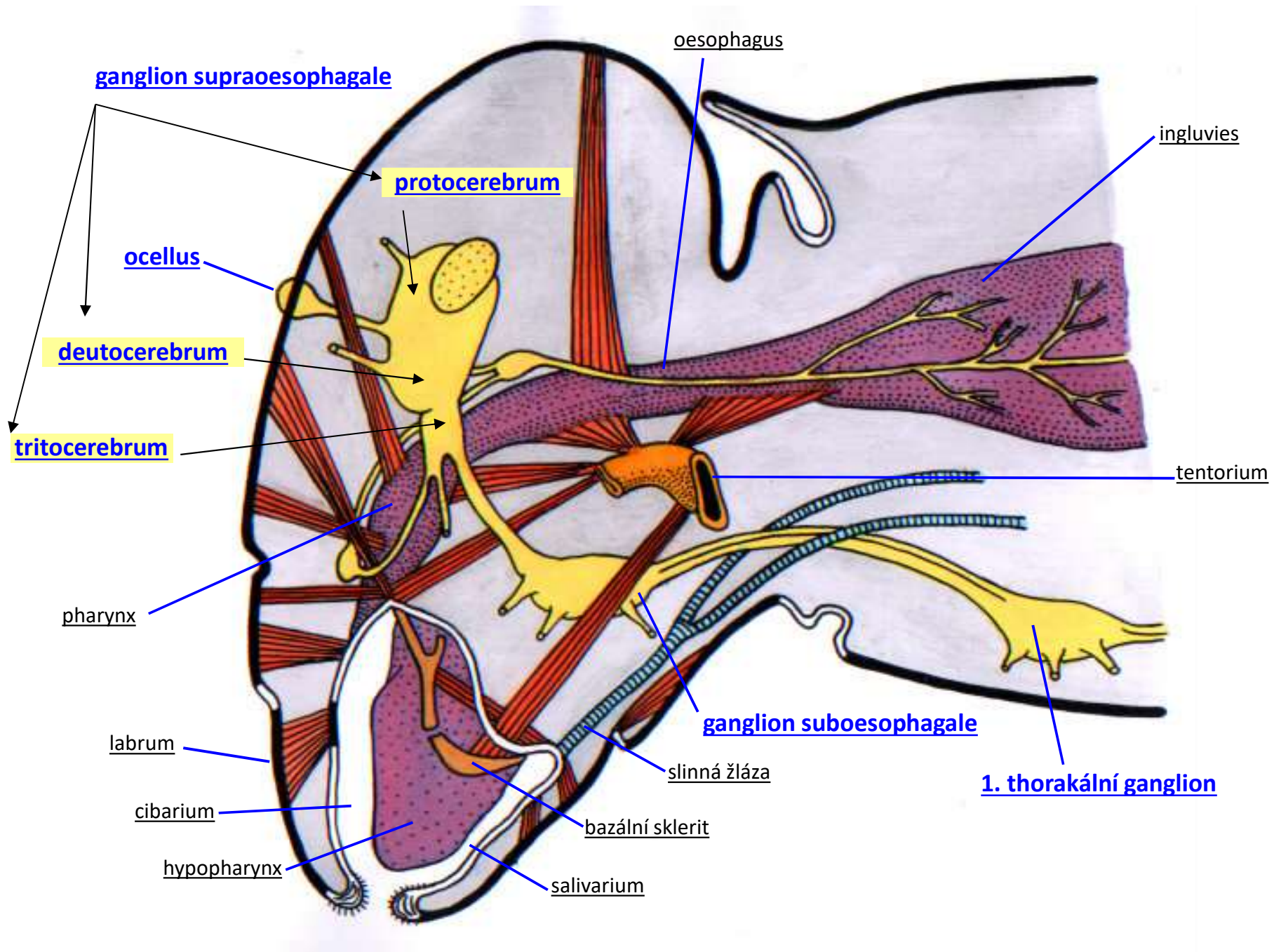
(d) Blattodea
Diptera: Chironomidae

(e) Diptera:
Muscidae, Calliphoridae

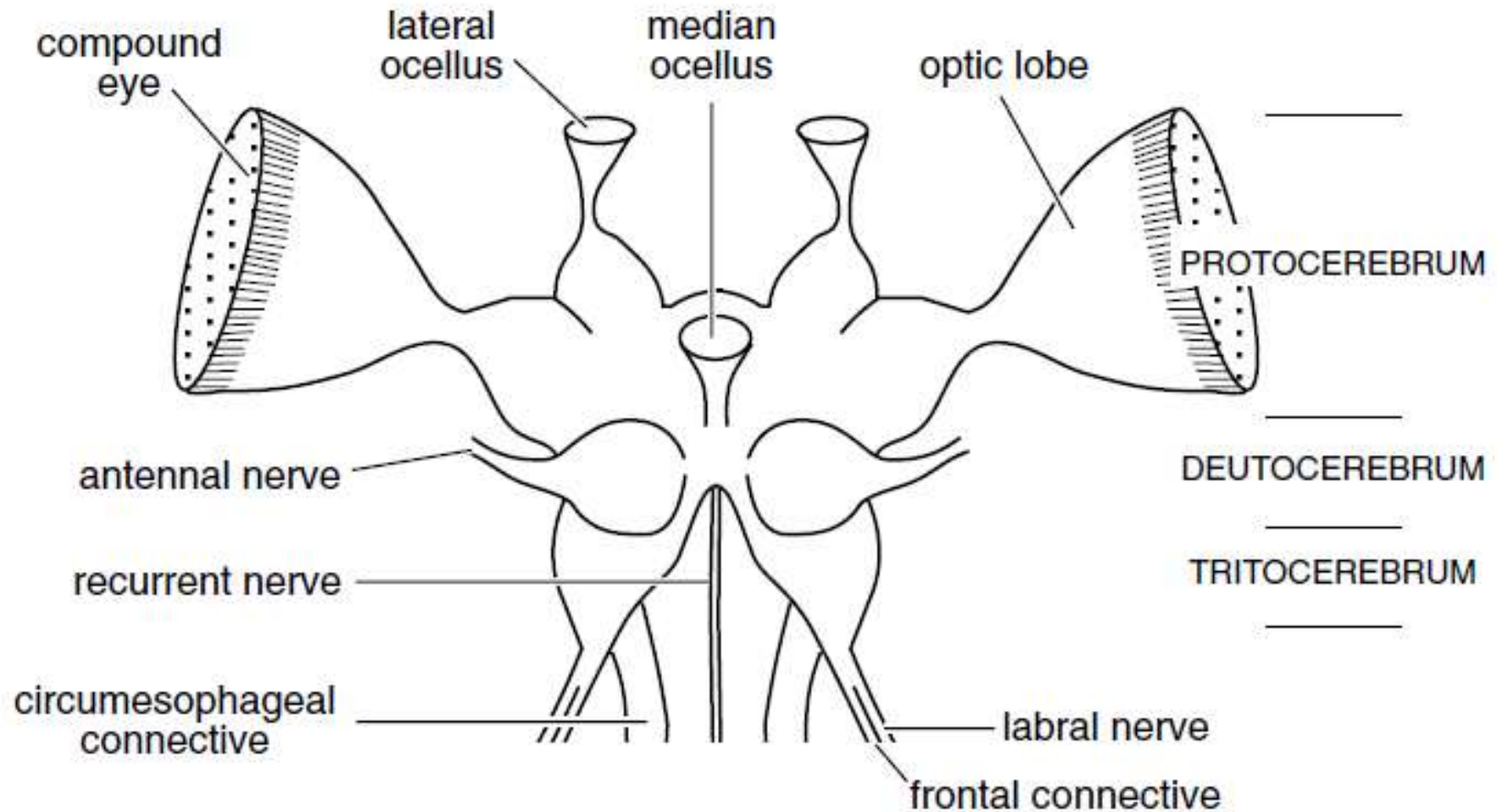
Struktura ganglií a nervů



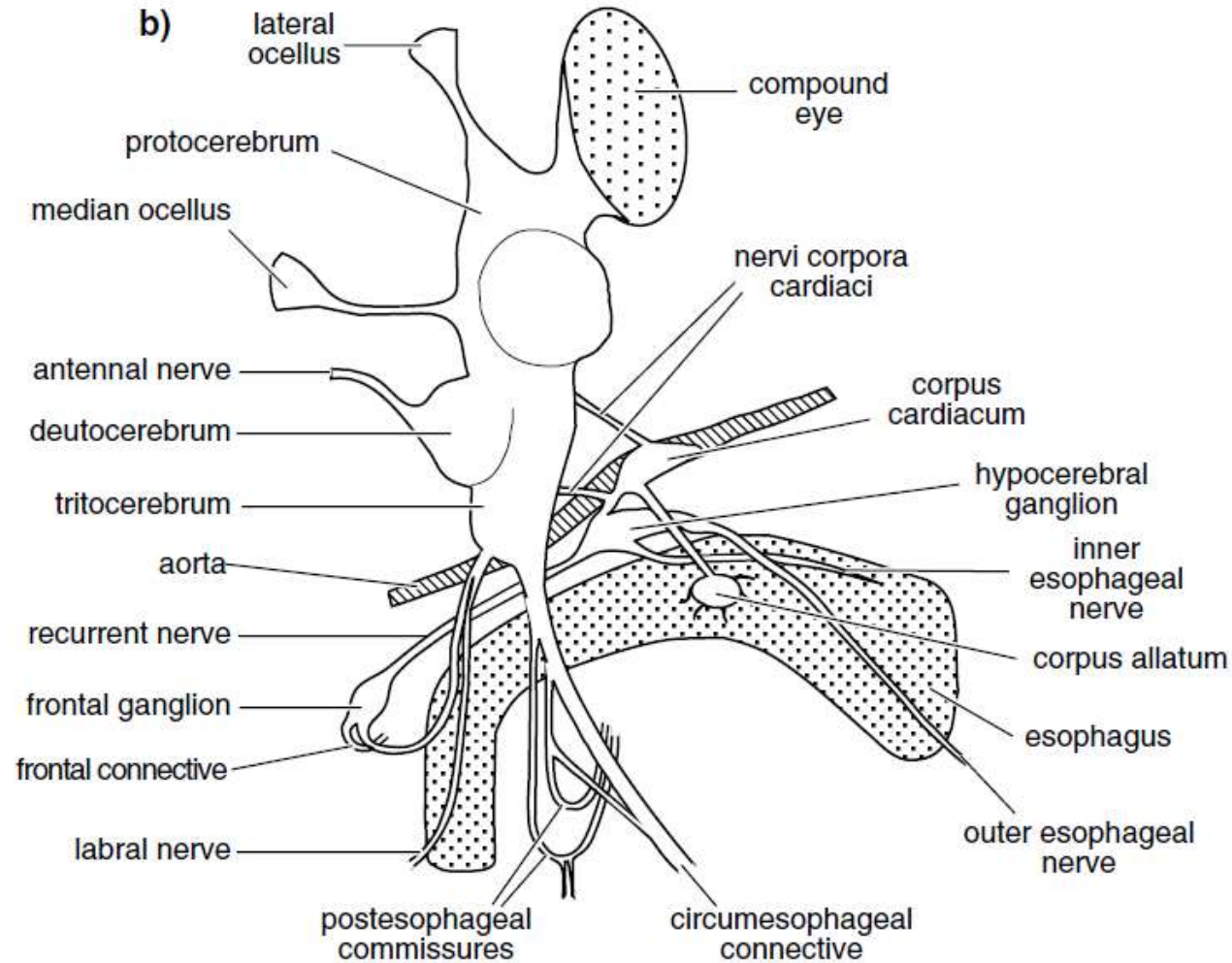
- ganglia obsahují těla motorických neuronů (max. 500, 2-11/ sval) a interneuronů (několik set až tisíc, intra- a intergangliové – ascending – do anterior.č. , descending – do posterior. č.), jejich rozvětvené výběžky a velké množství synapsí (neuropile)
- periferní nervy obsahují pouze axony, netvoří větve ani synapse; afferentní (od sensorů do ganglií) a efferentní – z ganglií
- V břišní pásce – obří interneurony – rychlý přenos signálu na dlouhé vzdálenosti

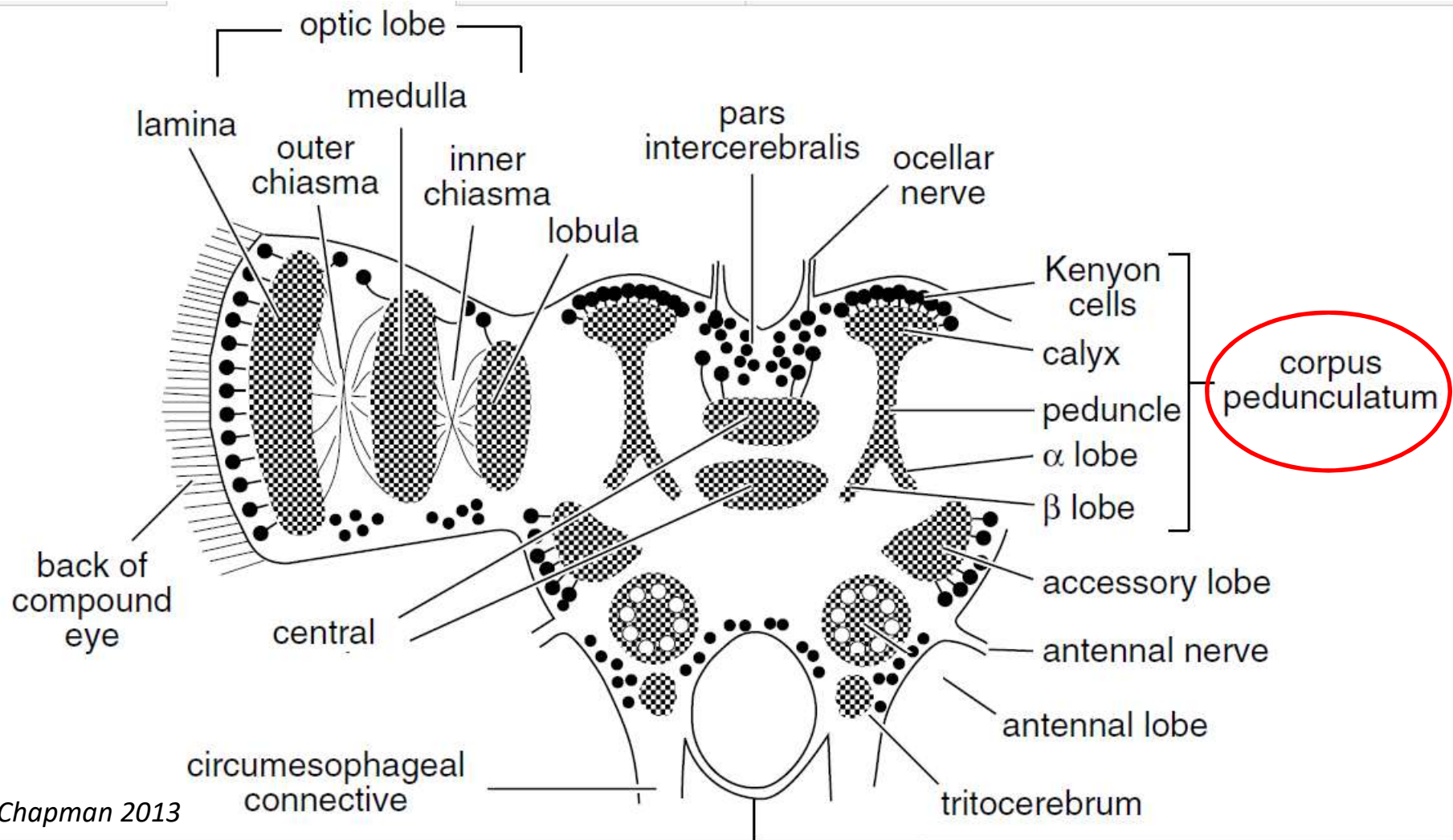


Mozek – nadjícnové ganglium (dorzálně)

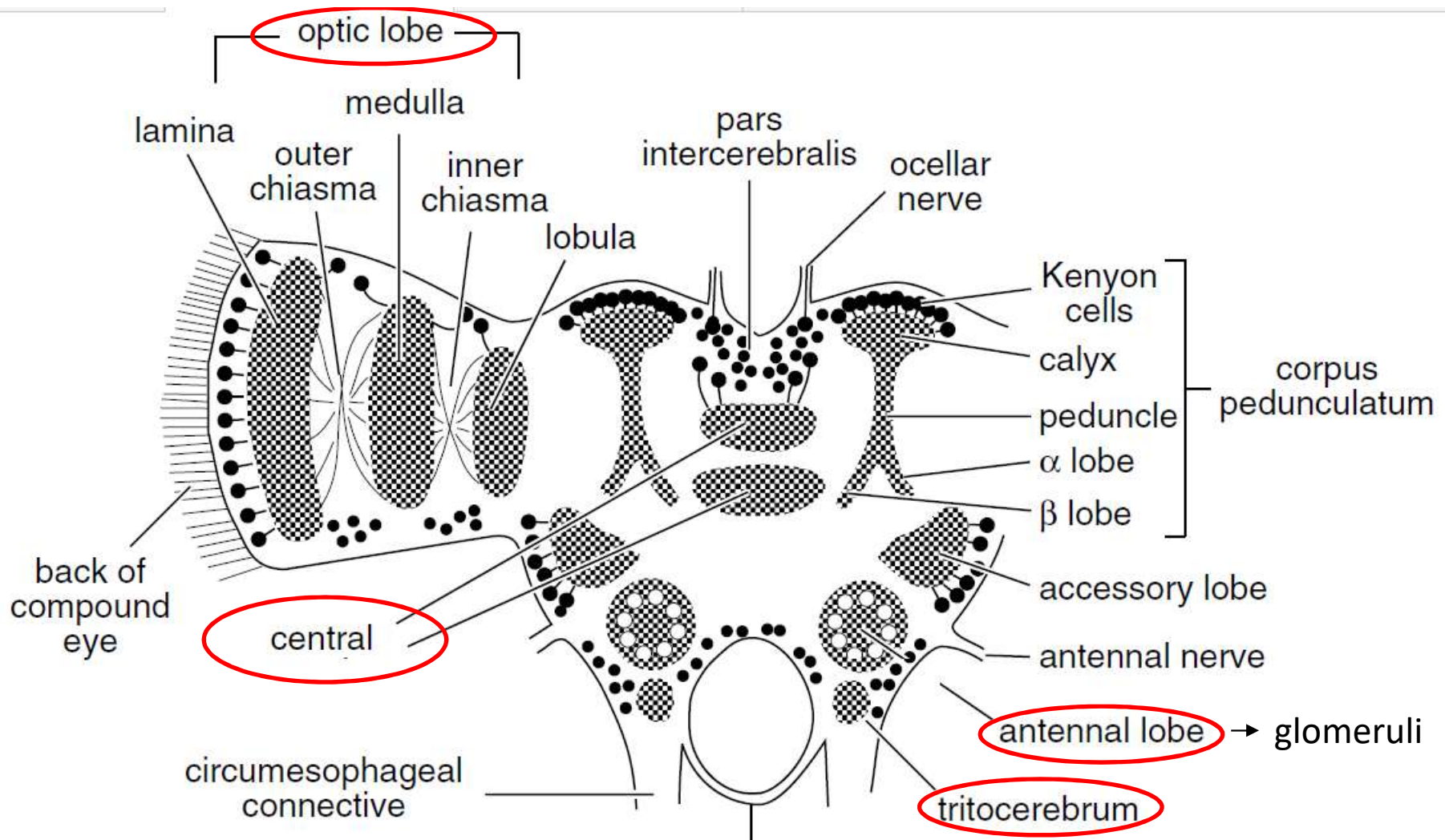


Mozek – nadjícnové ganglium (laterálně)





- **houbovitá tělesa (*corpora pedunculata*)** v protocerebru: zpracování čichové informace, kontrola koordinace lokomoční aktivity, orientace a paměť (nejlépe vyvinuté u sociálního hmyzu – včela medonosná: 170.000 neuronů = 40 % mozku)



Chapman 2013

- **centrální komplex** - zpracování informace z dorsální části složených očí citlivých na polarizované světlo, organizace základních motorických vzorců, integrace informací z P a L části

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*



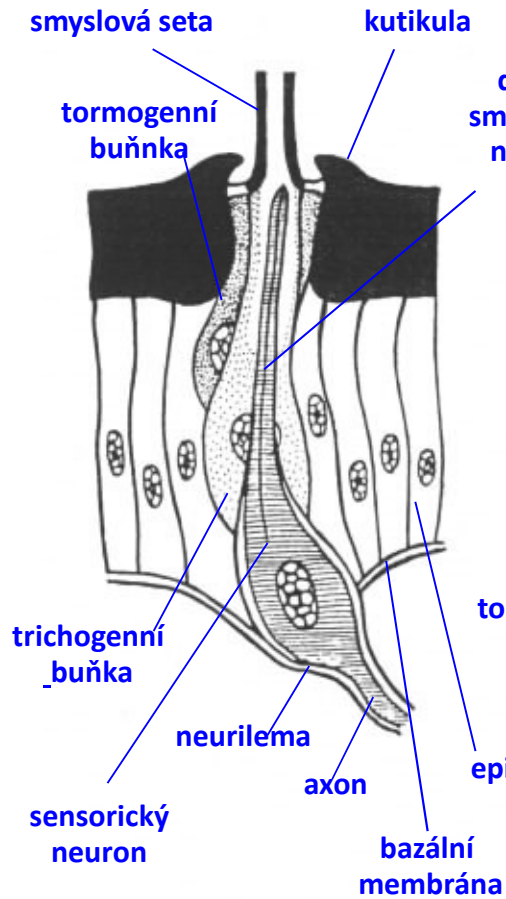
Vrozené vs. naučené chování



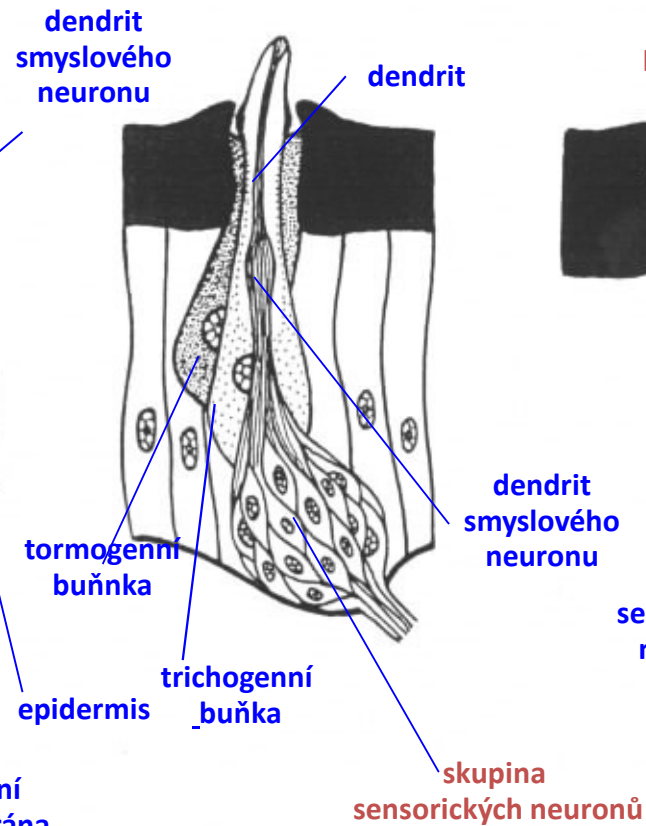
- oba typy se u hmyzu uplatňují a prolínají (např. hrabalka *Pepsis formosa* – první lov pavouka nezkušeným jedincem trvá 252 min, po zkušenosti s 8 pavouky jen 160 min)
- vyšší podíl učení lze očekávat u déle žijících taxonů v nepředvídatelném nebo proměnlivém prostředí (např. generalisté a polyfágové)
- 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

Sensily receptorů

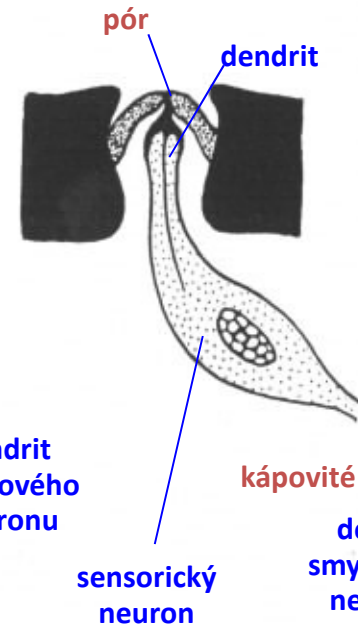
doteková senzila



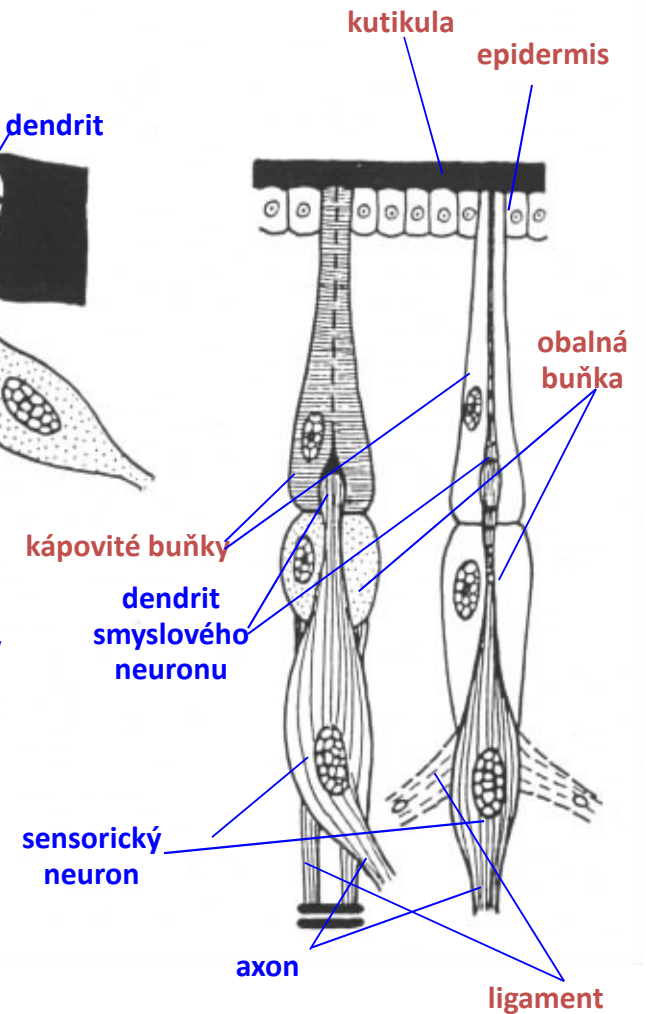
hmatový kužel



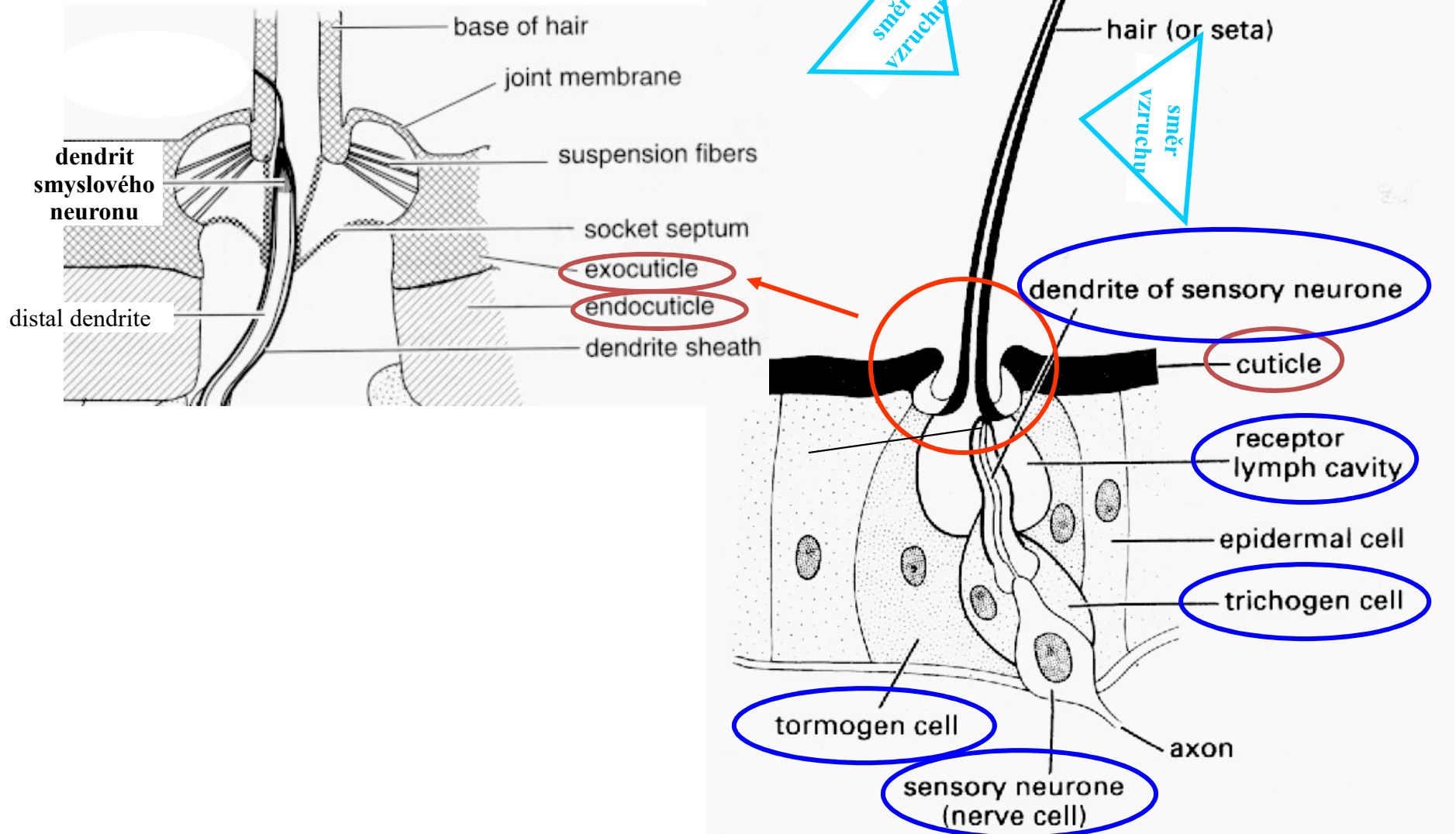
čichový kužel (jamka)



scolopidium



Dotekové mechanoreceptory, štětina - trichoidní sensila, na povrchu těla, registrují pohyb i jemné vibrace vzduchu (zvuk), taxonomicky využitelná chaetotaxie



Exteroreceptory

Poskytují fyzickou odpověď

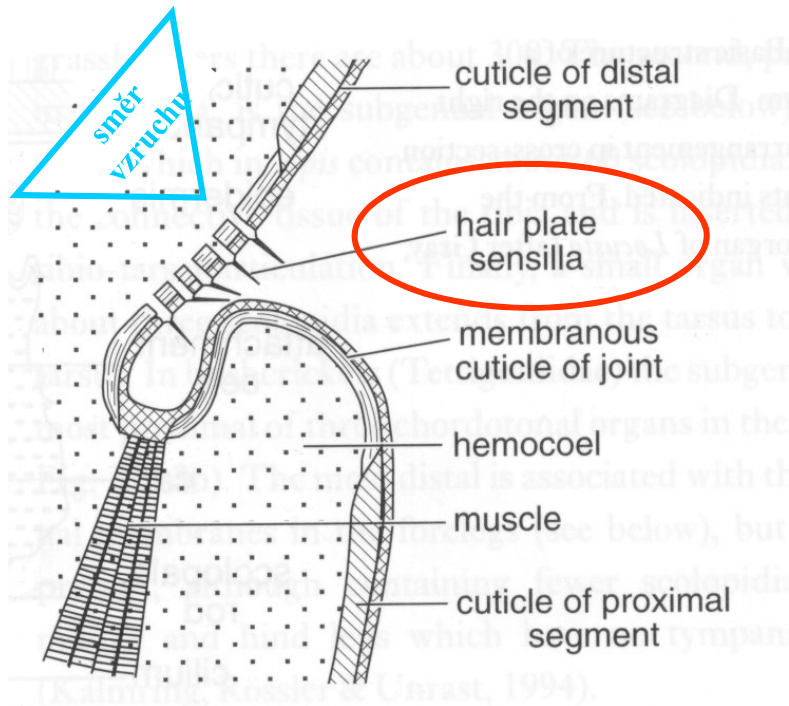
- Dotykové chlupy
- Senzory pohybu vzduchu - na hlavě
můžou vnímat i zvuk
na cerkách – směr
- reakce – únik
- Receptory tlaku ve vodě
- Orientace s ohledem na gravitaci

Proprioreceptory – registrují relativní pozici částí těla

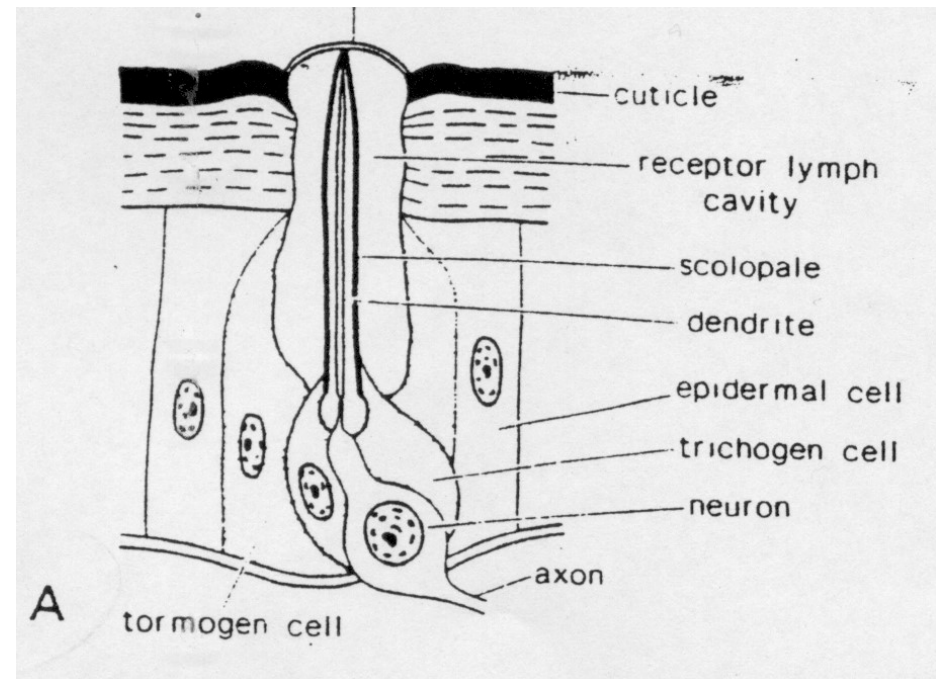
Vnitřní (stretch receptor) - mnohočetné výběžky multipolárních neuronů ve svalech (např. v zadečce a okolo trávicí trubice), v epitelech, u měkkých larev dipter

trichoidní pole: např. mezi 1. cervicaliem a prothoraxem kudlanky, registruje nasměrování těla a zachování jeho stability

campaniformní sensila: na bázi křídel a halter, kloubech nohou a na ústním ústrojí: citlivé na deformaci

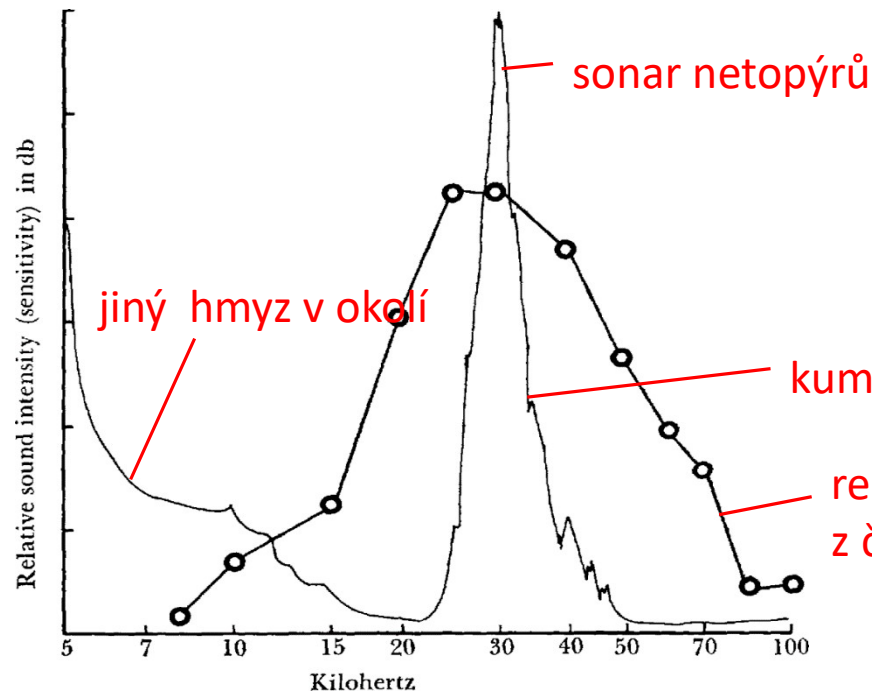


tenká vyklenulá část kutikuly



Sluchové orgány

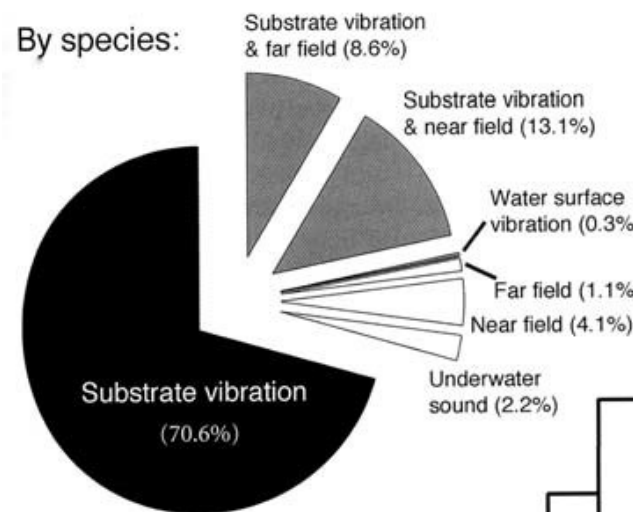
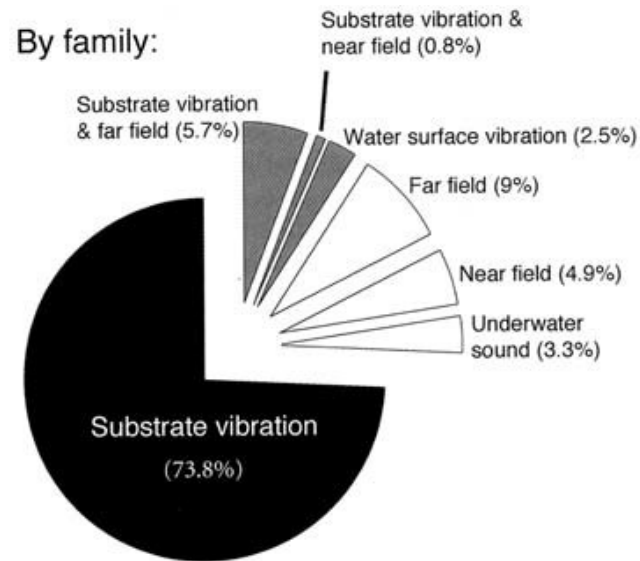
- hmyz vnímá vibrace od 1 Hz po ultrazvuk 100 kHz (člověk: ca. 20-20.000 Hz), sensorické orgány jsou ale často „vyladěny“ pouze na frekvence, které mají pro konkrétní druh nějaký význam – vnitrodruhová komunikace mezi pohlavními partnery, detekce predátorů (netopýrů)
- kontinuum od vnímání substrátových vibrací (plesiomorfie), vibrací vzduchu na krátkou vzdálenost až po vnímání zvuku na velkou vzdálenost



- např. reakce na sonar netopýrů u některých skupin (6 řádů, např. Mantodea, Neuroptera, ale zejména Lepidoptera: Noctuidae, Notodontidae, Arctiidae) tympanální orgány s optimálním příjmem frekvencí ultrazvuku v rozsahu vysílaném netopýry

Mechanická komunikace

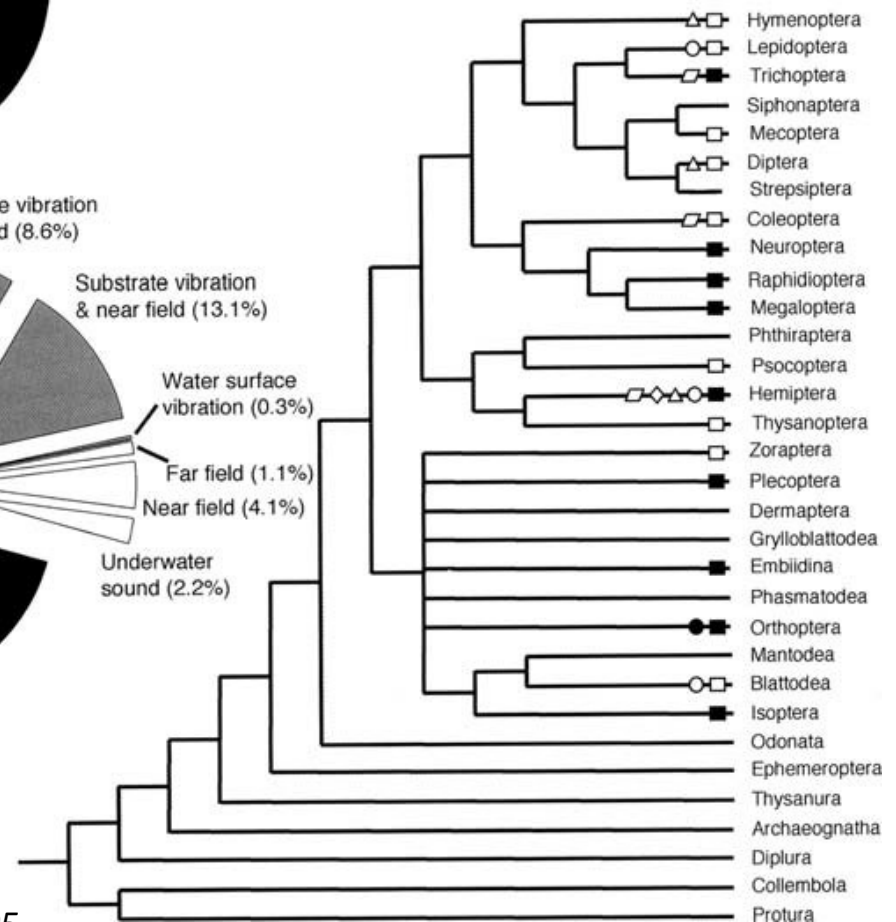
- vibrace ke komunikaci používá odhadem více než 195 tisíc druhů
- zvuk přenášený vzduchem/pod vodou
- vibrace přenášené substrátem
- vlny na vodní hladině
- doteková (taktilní) komunikace



Phylogenetic distribution:

- Substrate vibration
- Far field
- △ Near field
- ◇ Water surface vibration
- ▧ Underwater sound

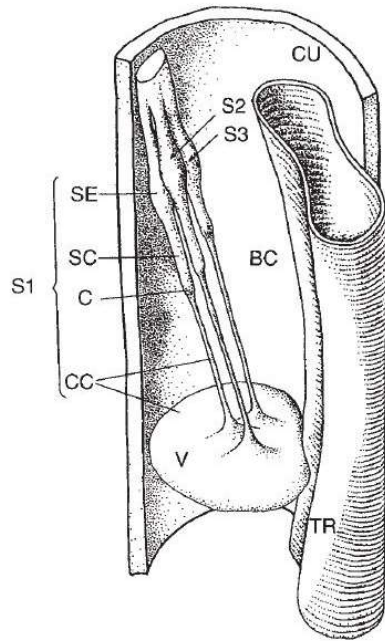
Filled symbols indicate widespread use of modality



Cocroft & Rodriguez 2005

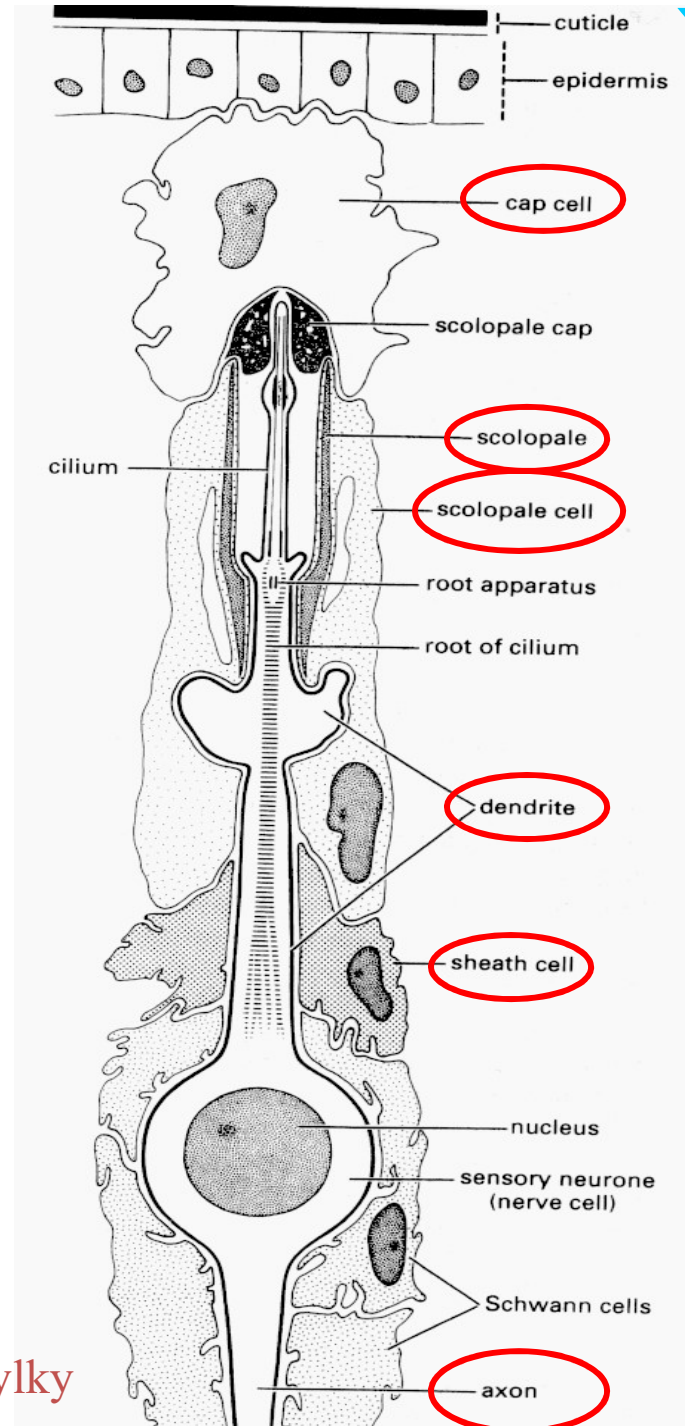
Mechanoreceptory sluchové

- dlouhé jemné **trichoidní sensily** (např. na povrchu těla housenek, cercách švábů a cvrčků, na chodidlech)
- **chordotonální orgány** složené z jednoho až mnoha **skolopidií**



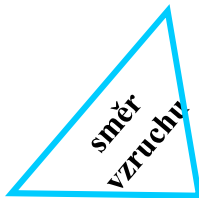
subgenuální orgán v nohou: vnímání substrátových vibrací

scolopidium chordotonálního orgánu kobylinky

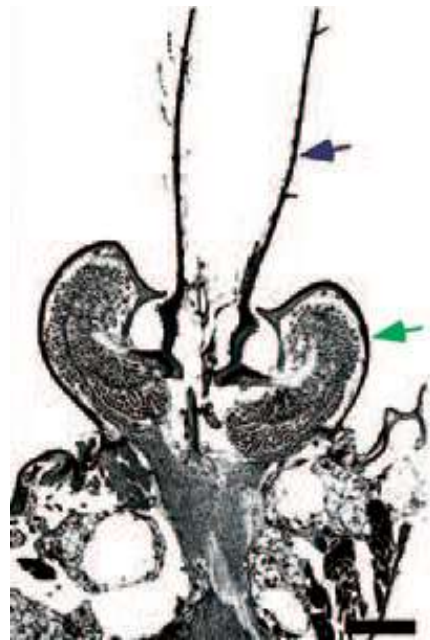


směr
vzruchu

Johnstonův orgán - chordotonální orgán v 2. článku tykadel registrující pohyb bičíku tykadla



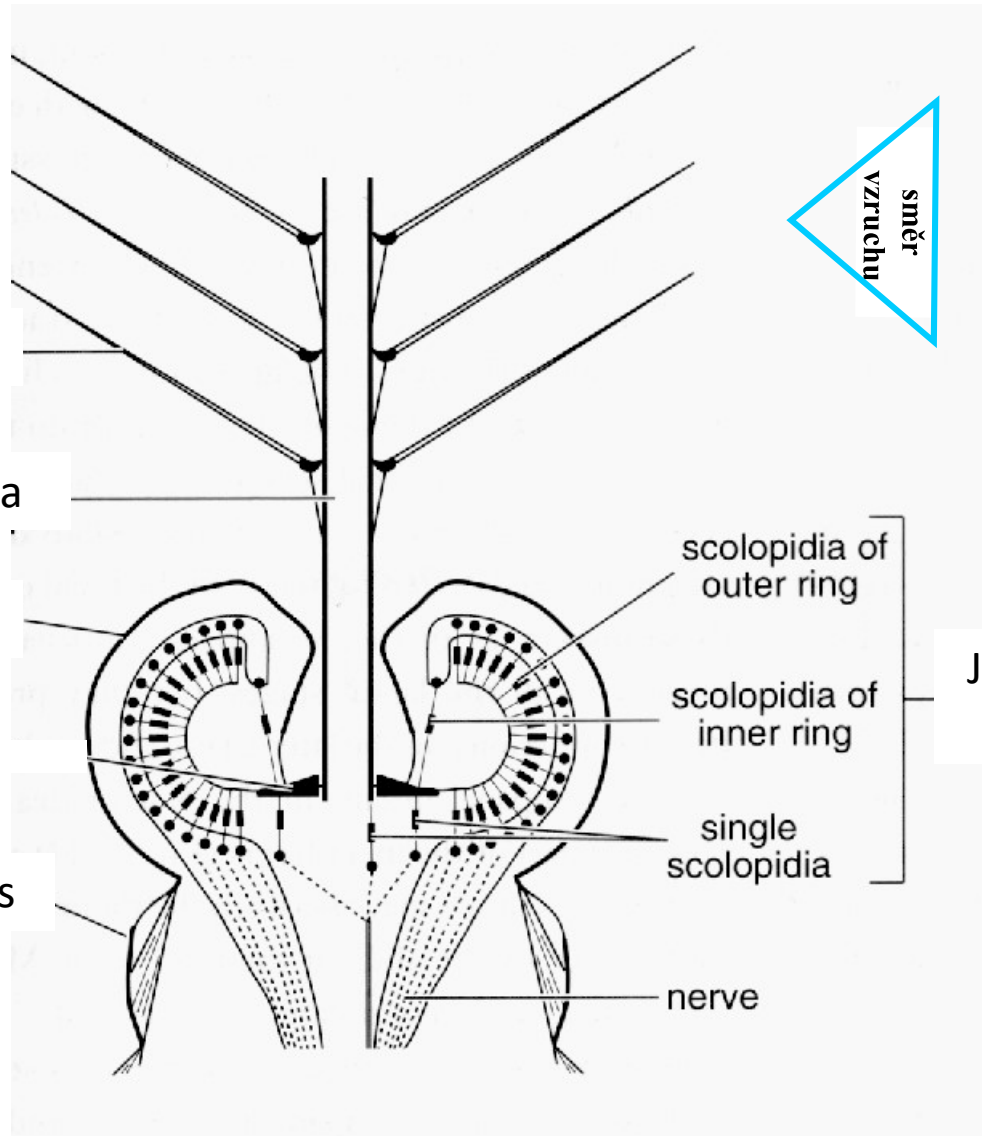
plumózní tykadlo



báze flagella

pedicelus

scapus



Johnstonův orgán

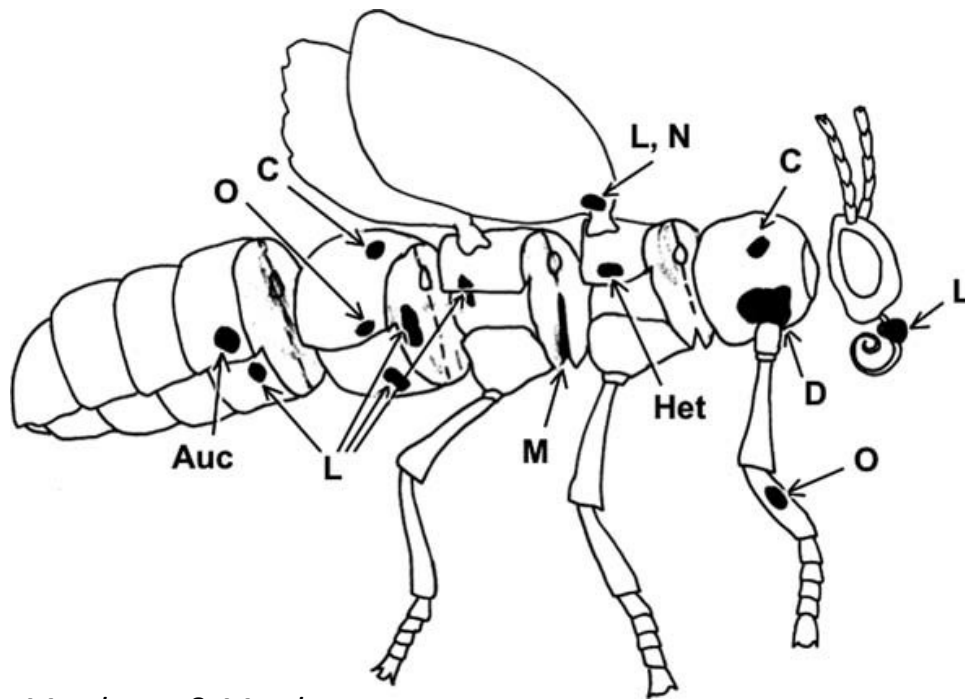
scolopidia of outer ring

scolopidia of inner ring

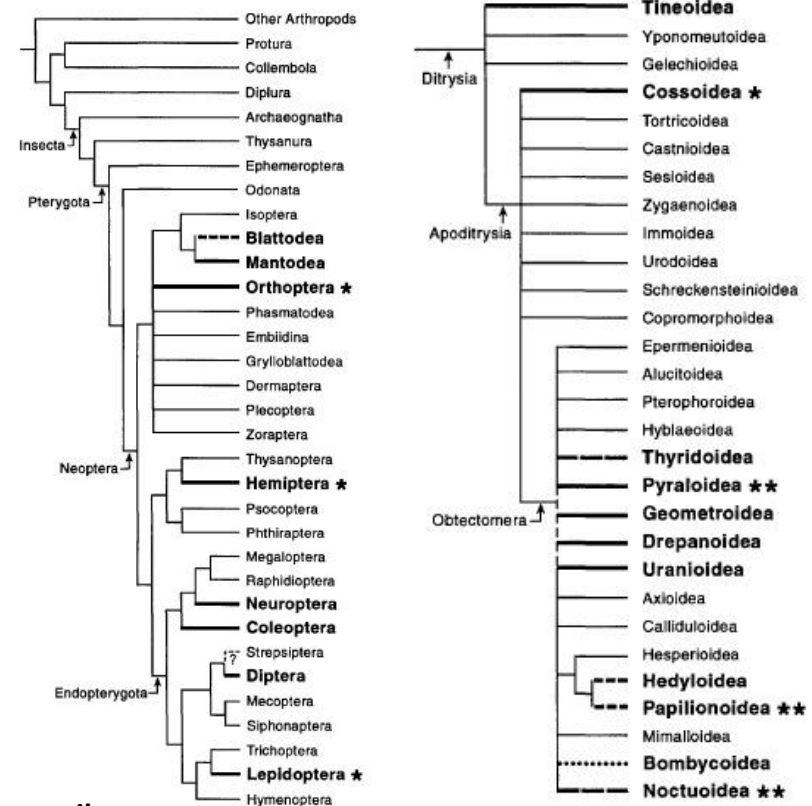
single scolopidia

nerve

- **Tympanální orgány:** registrují zvukové vlny na větší vzdálenost (sluch) prostřednictvím membrány – *tympanum* napojené na chordotonální orgán (1 až 2000 skolopidií: Lepidoptera: Notodontidae vs. některé saranče) a obvykle i tracheu
- u 7 řádů, zejména Orthoptera, Lepidoptera, Hemiptera a Mantodea, méně Coleoptera (Cicindelinae, Dynastinae), Neuroptera (Chrysopidae) a Diptera, zcela chybí u Hymenoptera
- na různých místech těla: poměrně jednoduchý vnik z proprioreceptorů (v rámci Insecta nejméně 20x nezávisle, často na hrudi a zadečku – ochrana, max. prostorová vzdálenost mezi receptory)

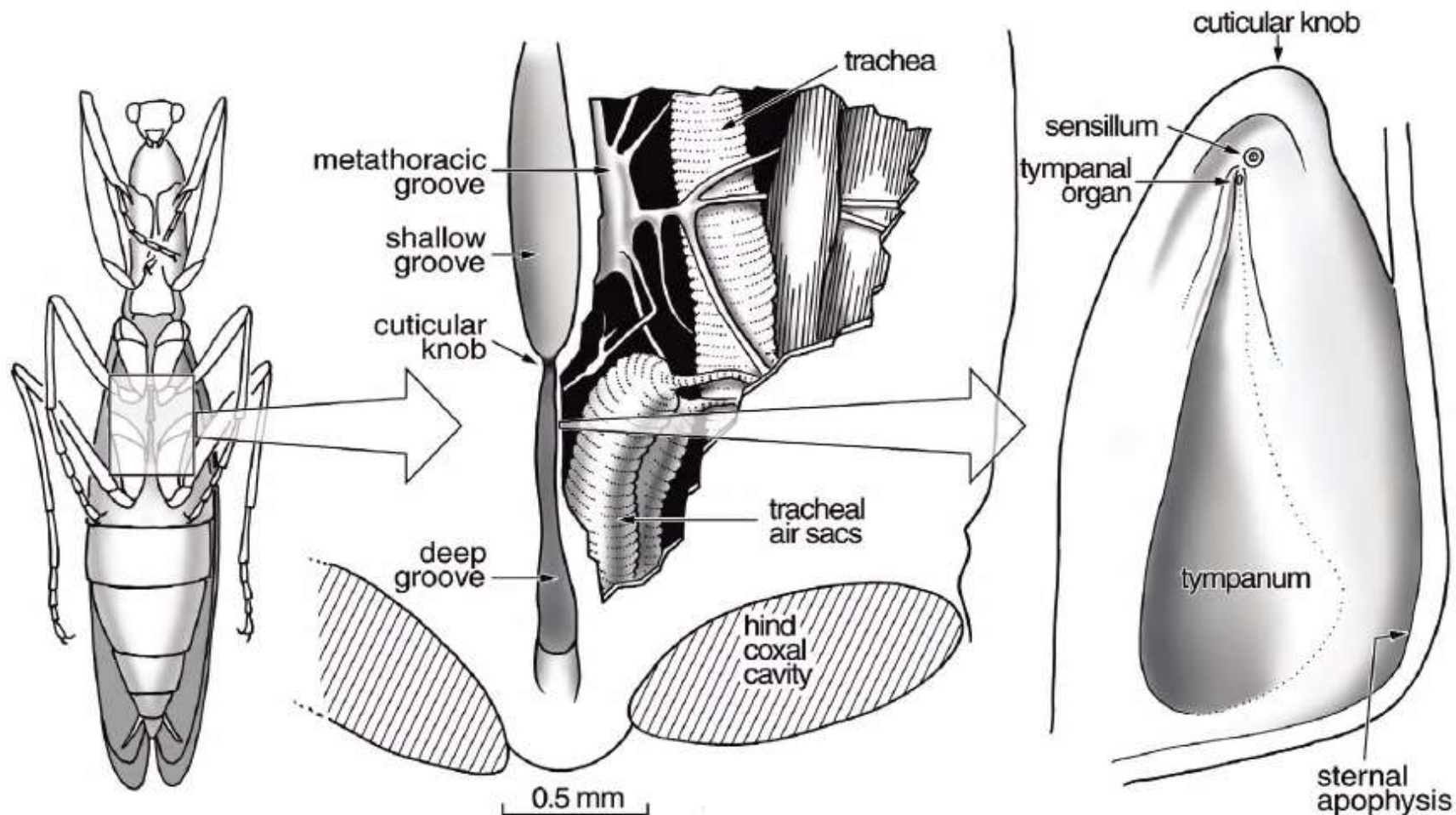


Matthews & Matthews
2010



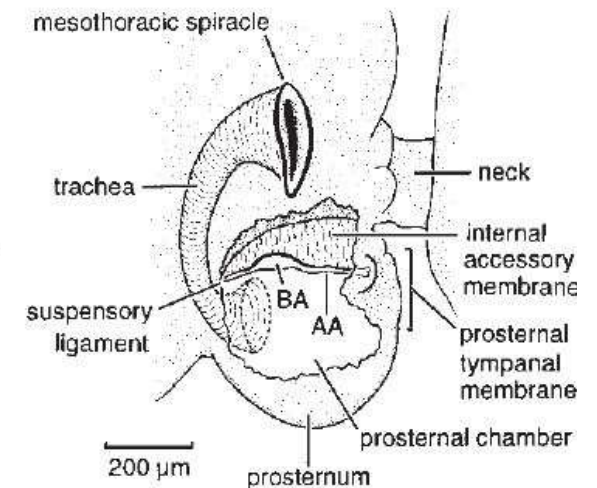
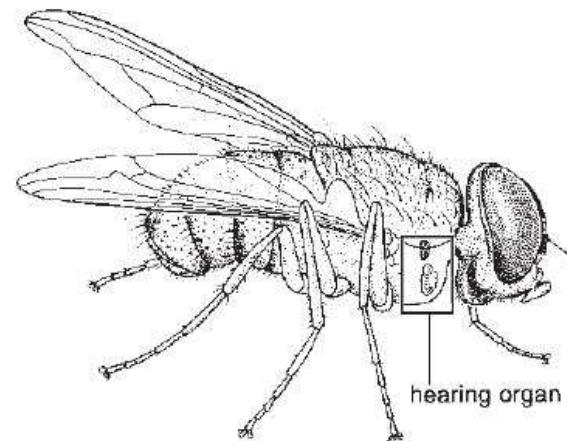
* akustická komunikace

- např. kudlanky (Mantodea): v rámci hmyzu unikátní nepárový sluchový orgán na ventrální straně zadohrudi těsně před zadními kyčlemi, nerozeznává frekvenci ani směr zvuku, vnímá rozpětí 20-50 kHz (ultrazvukový sonar netopýrů – především samci kudlanek létají v noci)

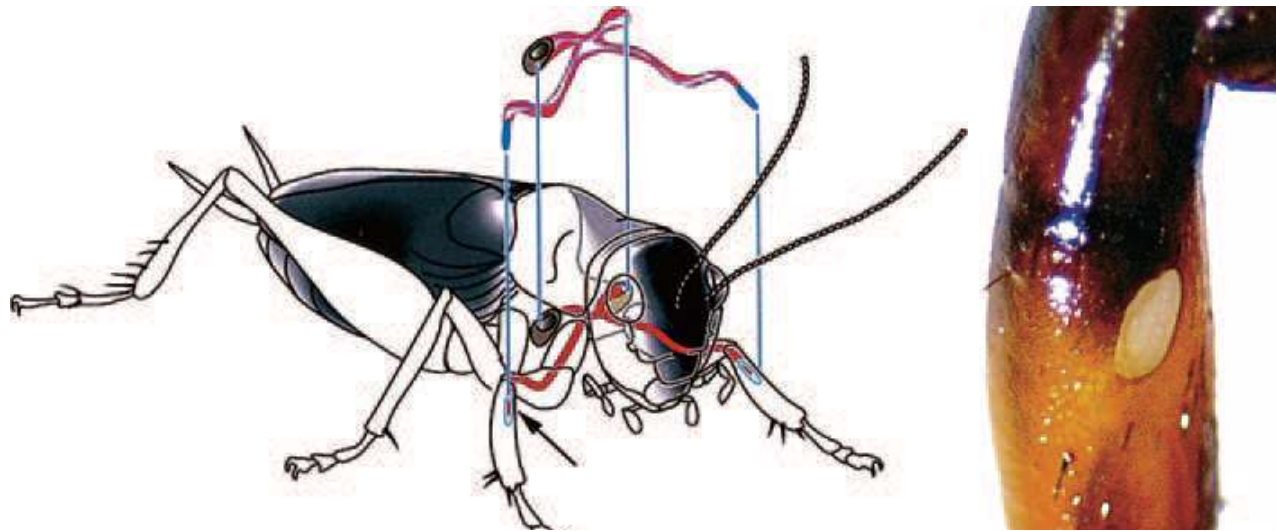


Grimaldi & Engel 2005

- tympanální orgány jsou většinou párové (většinou 1 pár):
umožňují vnímat směr, odkud zvuk přichází - rozdíl v intenzitě
mezi stranami těla, v tlaku mezi vnější a vnitřní membránou
nebo zpomalením přenosu vibrací uvnitř těla (Diptera:
Tachinidae: Ormiini, Sarcophagidae)



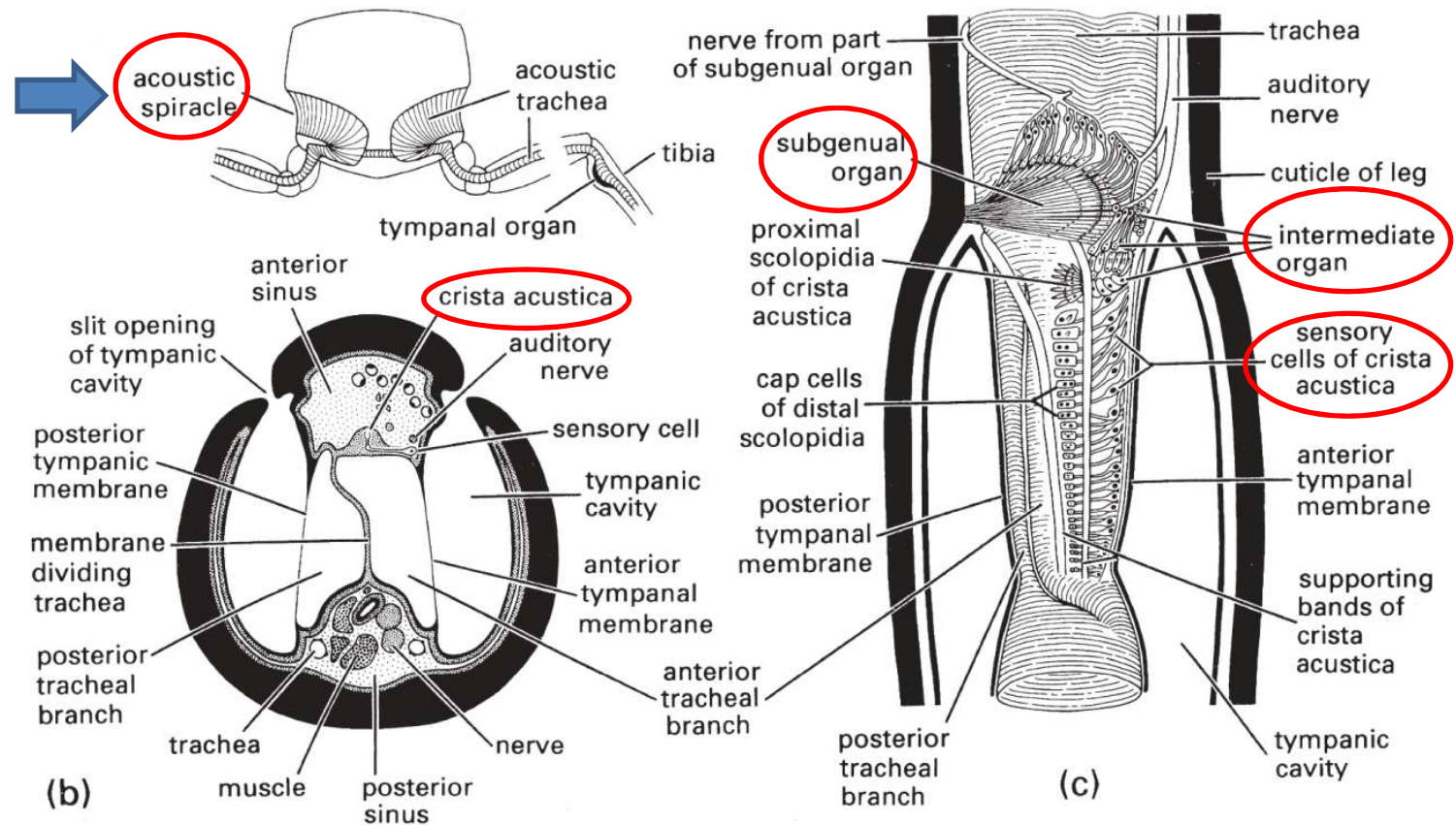
AA = auditory apodeme BA = bulbae acusticae



**Sluchový
(tympanální)
orgán
Orthoptera:
Ensifera**

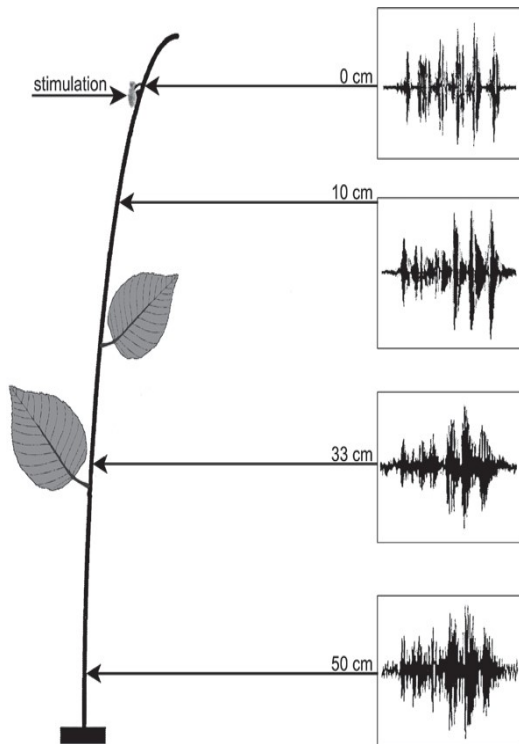
Gullan & Cranston 2014

Hoy & Yack 2009

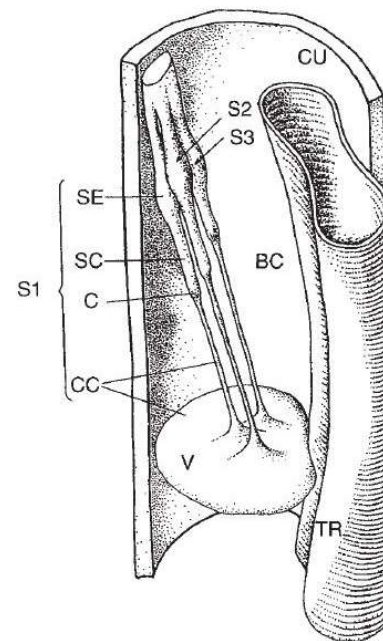


Substrátové vibrace

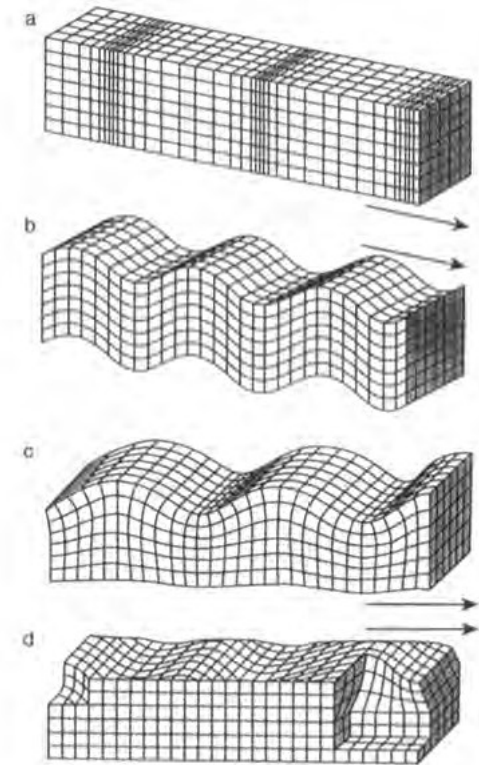
- seismická komunikace pomocí ohybových vln, zejména stonky rostlin – ideálně okolo 100 Hz, vnímáno chordotonálními sensilami v nohou: subgenuálním orgánem, smyslovými setami na chodidlech



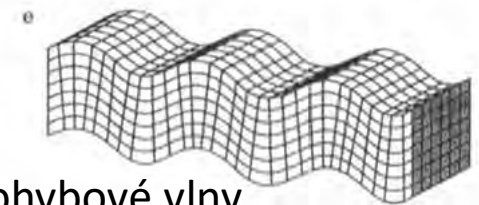
Miklas et al. 2001



kompresní vlny (zvuk)



ohybové vlny



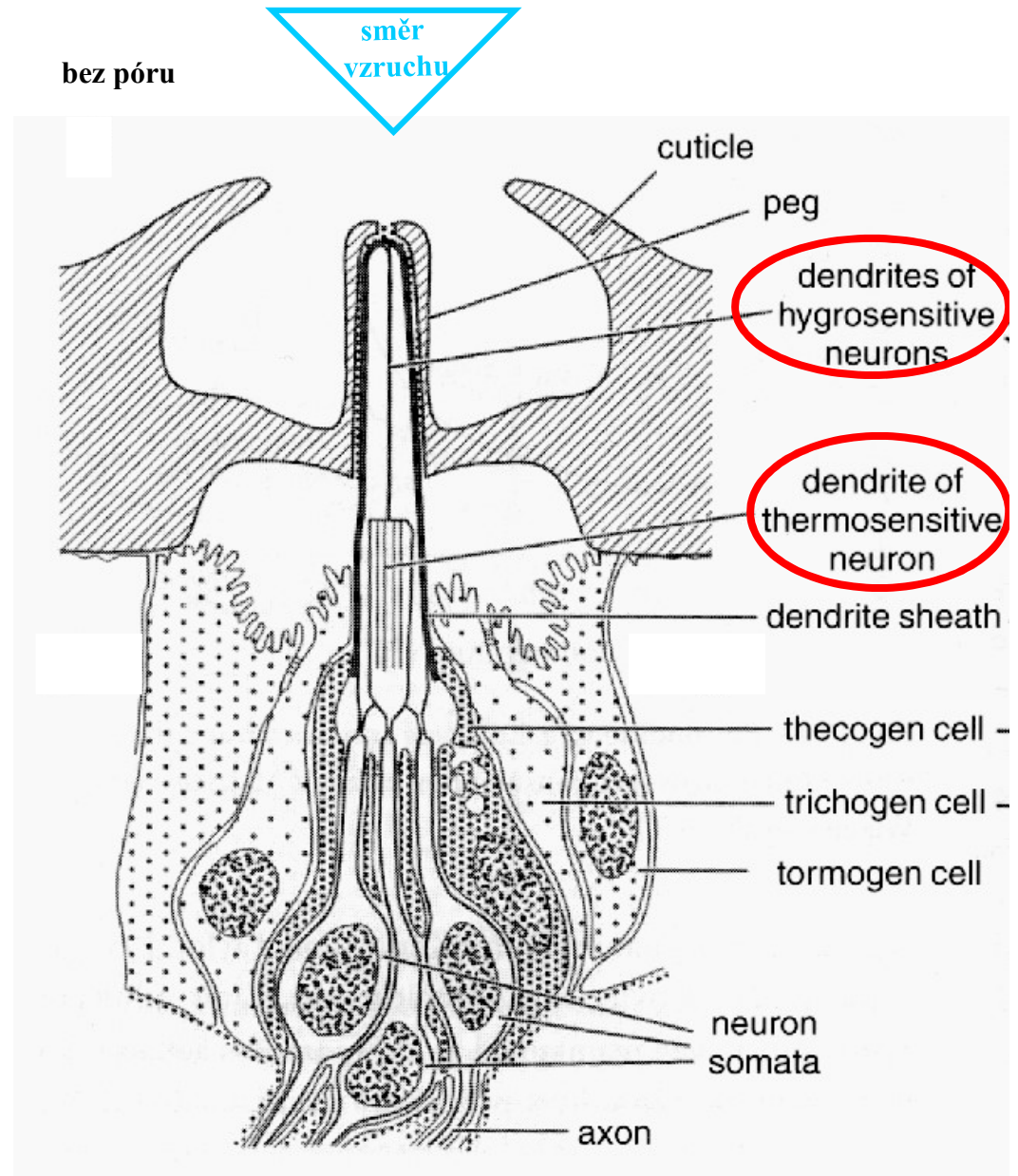
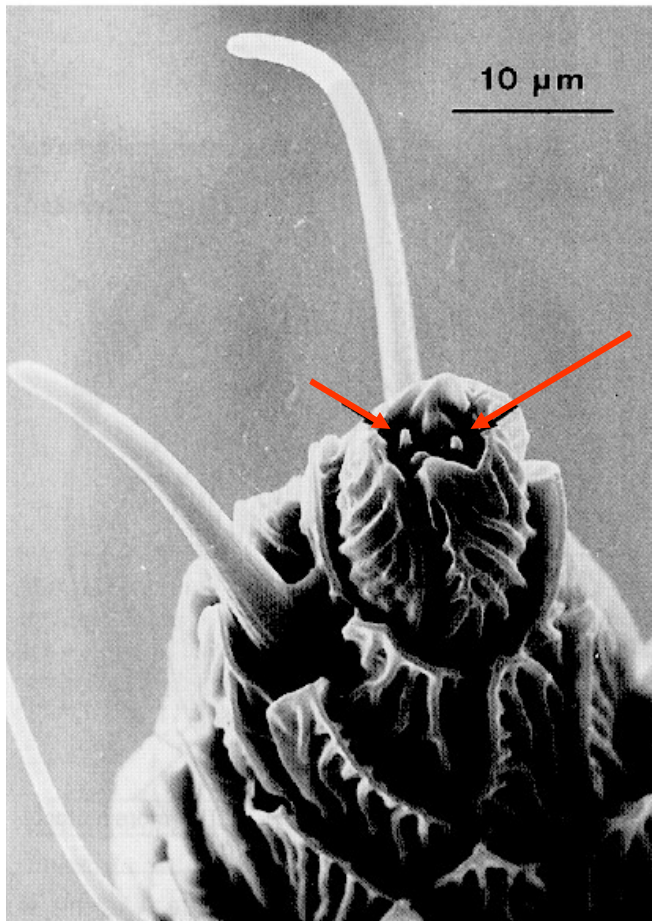
Aicher & Tautz 1990

Cocroft et al. 2000

Čokl & Virant-Doberlet 2009

Thermo-hygroreceptory

- často v malém počtu na konci tykadel nebo nohou (arolia, kyčle) či zadečku
- sensilla coeloconica





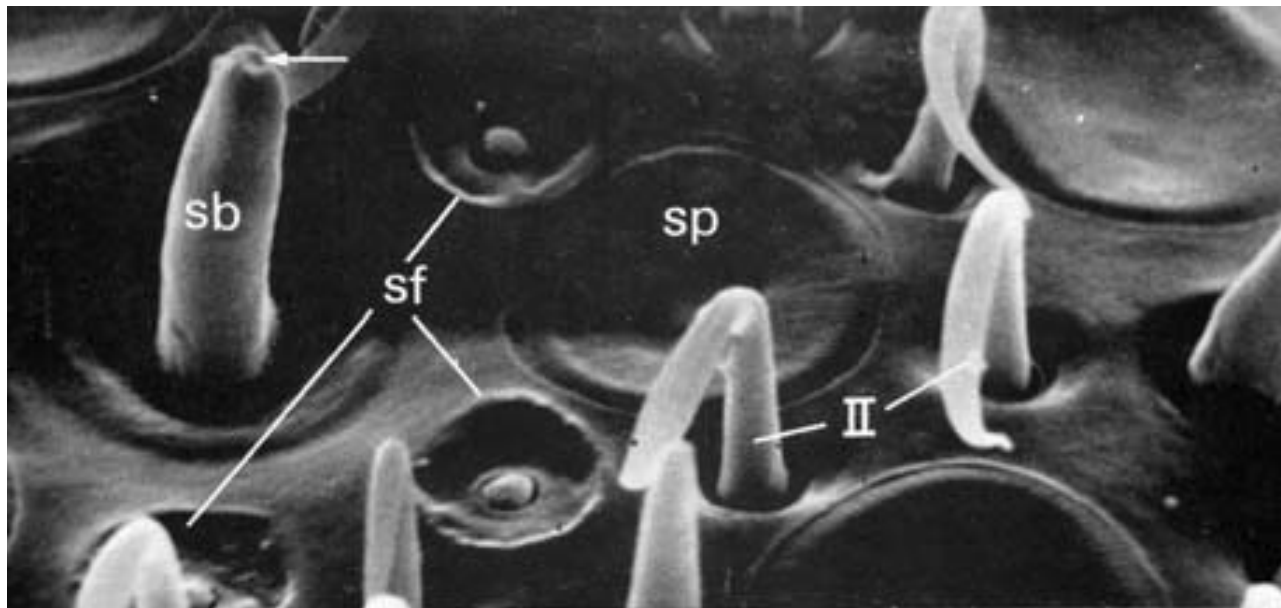
Merimna atrata
(Coleoptera:
Buprestidae) –
dokáže lokalizovat
zdroj
infračerveného
záření až na 12 km



Leptoglossus occidentalis
(Heteroptera: Coreidae) – přitahován
IR zářením ze šišek – až o 15°C tepleji
než okolí

Chemorecepce u hmyzu

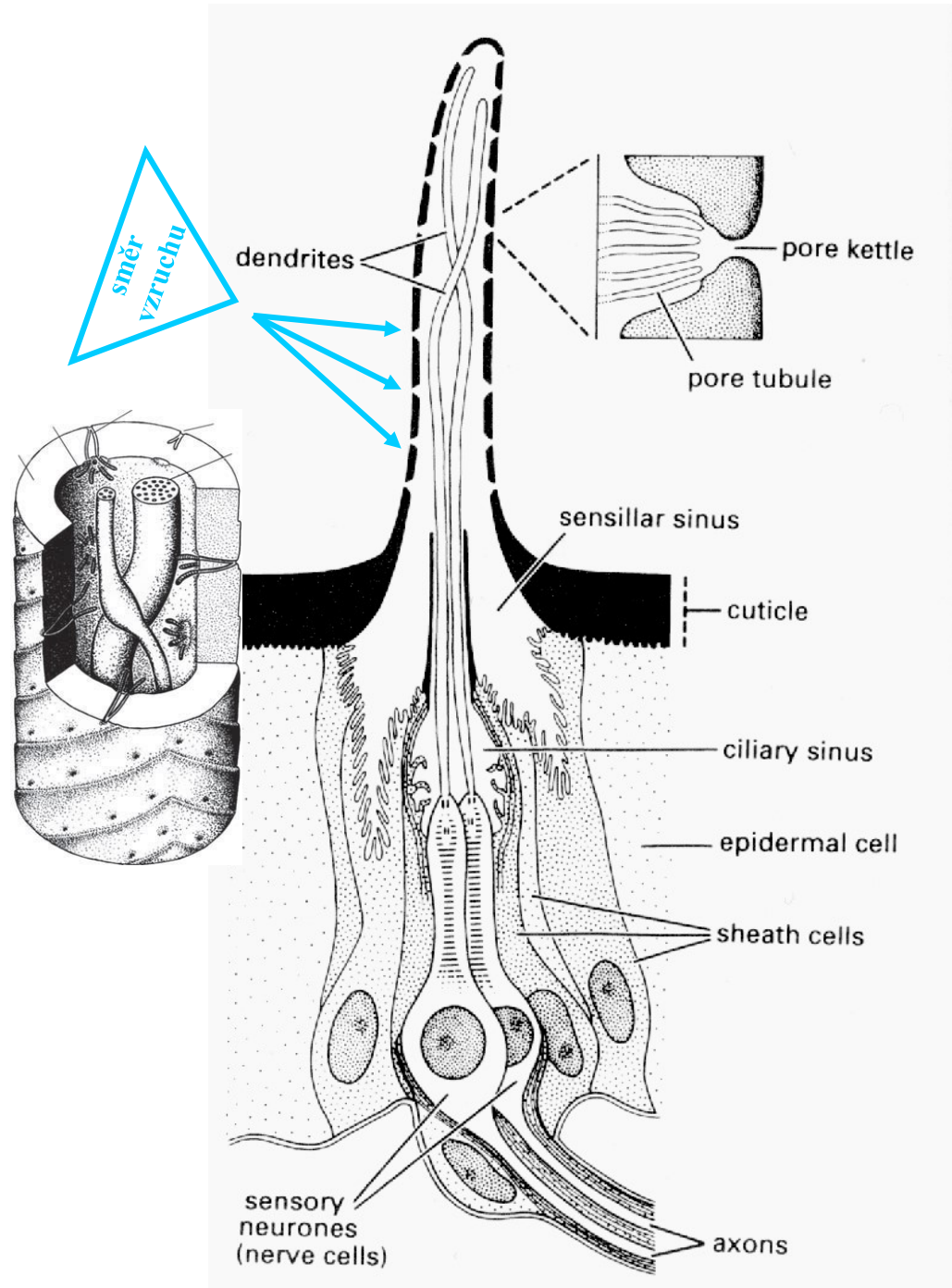
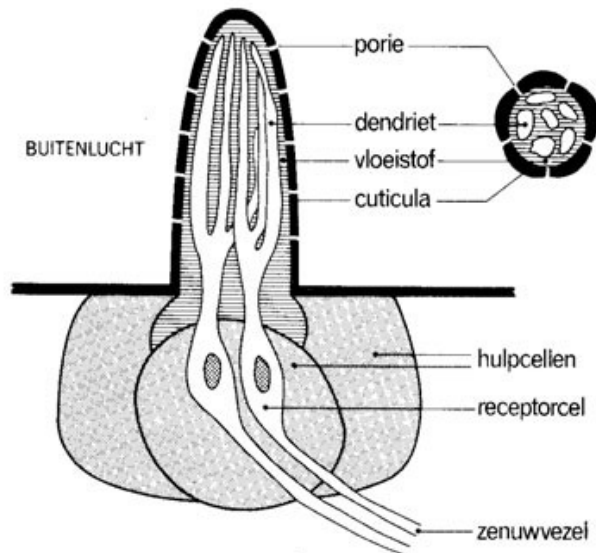
- různé typy sensil, zj. na tykadlech, ústním ústrojí (palpy), nohách a kladélku
- u larev Holometabola jen velmi málo sensil (10-100), u dospělých motýlů až 177.000 na jednom tykadle



tykadlo včely medonosné: sb – *sensilla basiconica*, sf – *s. campaniformia*, sp – *s. placodea*, II – *s. trichodea*

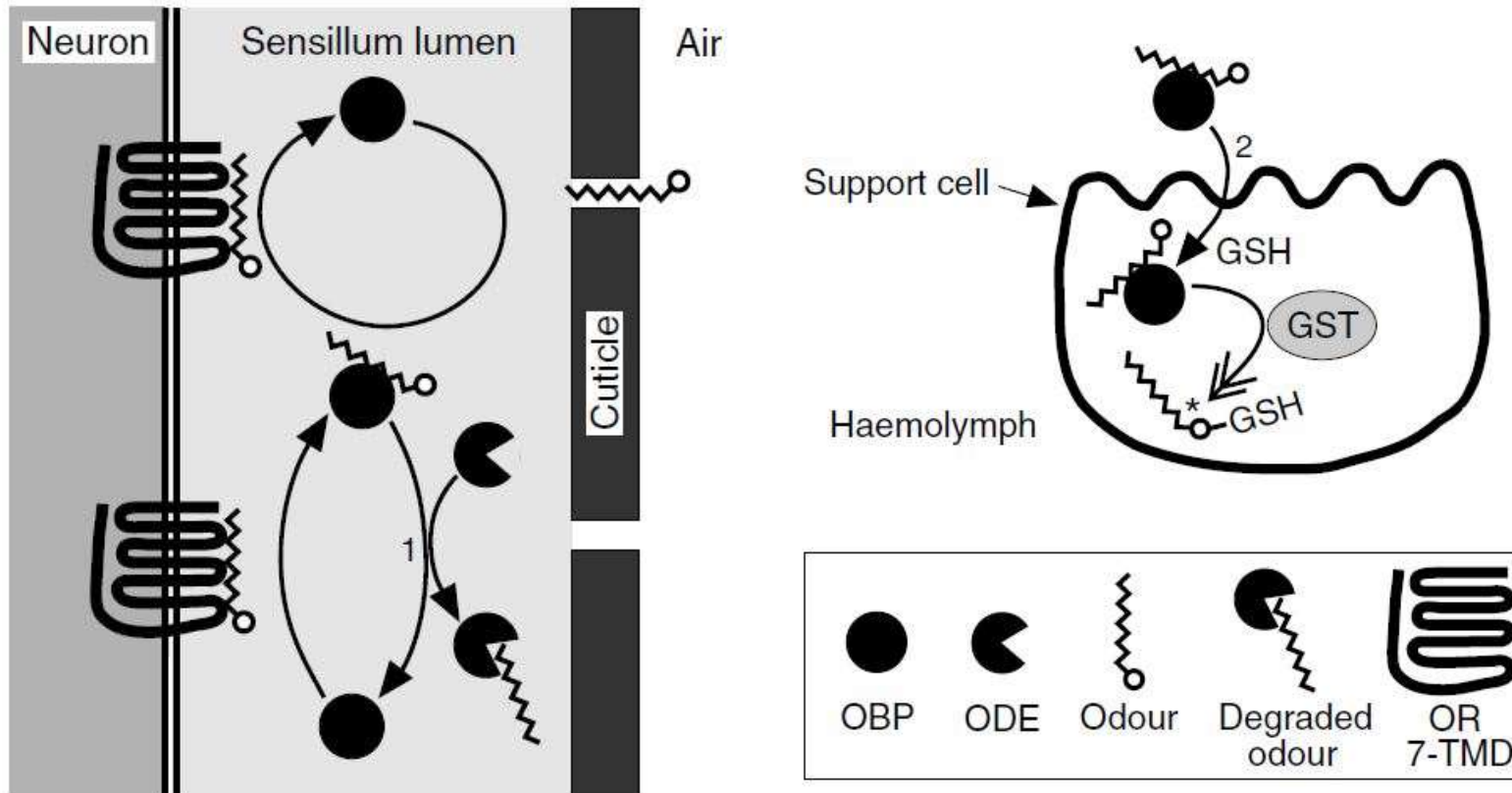
Čichová sensila

- s mnoha póry (až 3.000), 10-15 nm (někdy ještě modifikovaná vnořením vlasu pod kutikulu), rozvětvené dendrity
- tykadla většiny hmyzu, čelistní a pysková makadla, genitálie
- obvykle 2-5 neuronů/sensilla (ale až 50 u stěhovavých sarančí)



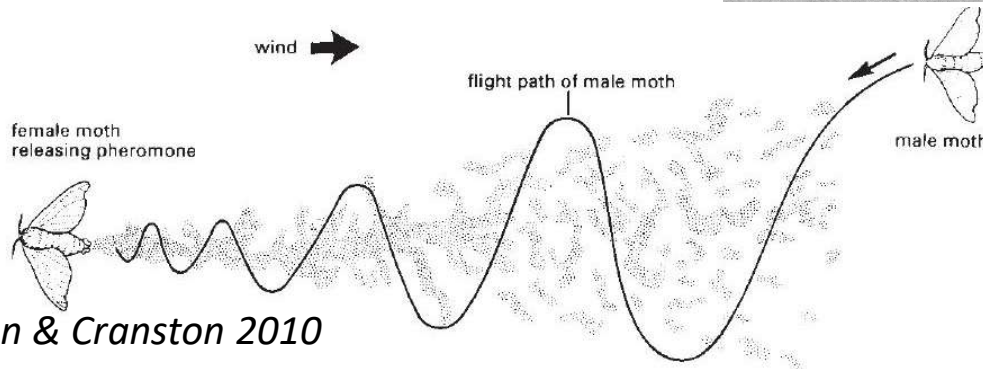
Chemorecepce u hmyzu

- hydrofobní molekula pachu pronikne pórem dovnitř sensilly, kde je navázána hydrofilním transportním proteinem (OBP – odour binding protein), pomocí receptorového G-proteinu (OR) projde 7x membránou dendritu, vyvolá otevření iontových kanálů a depolarizaci a pak je velmi rychle (řádově ms) degradována enzymy v lumenu sensilly nebo nespecifickou glutathion-S-transferázou (GST) v podpůrných nervových buňkách

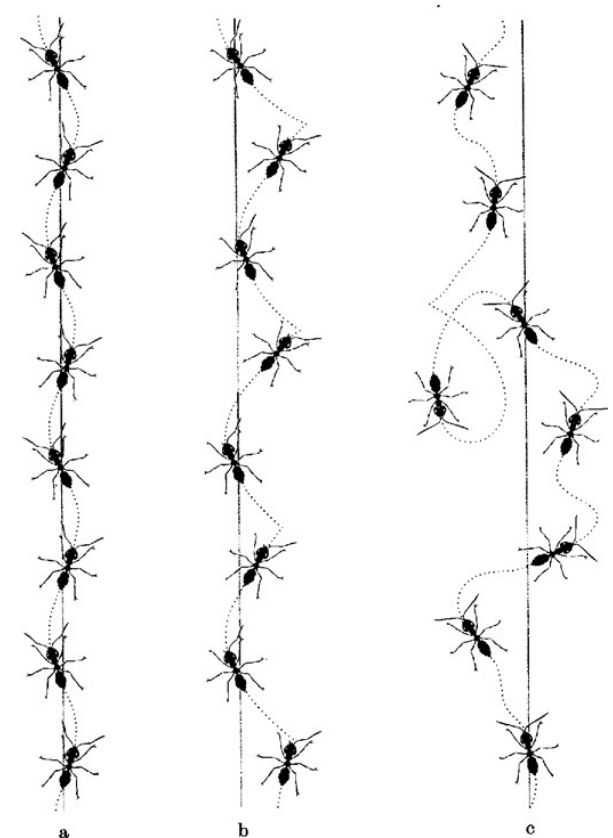


Chemorecepce u hmyzu

- smyslová buňka může vnímat až 33 pachových pulsů za sekundu
- díky střídavě krátkodobé excitaci sensil na obou tykadlech a vyrovnávání pohybu hmyz může sledovat pachovou stopu (tropotaxe)
- Receptory pro pohlavní feromony mají vysokou specifitu, pro ostatní chem. l. nižší
- Senzitivita ovlivněna fyziologickým stavem – neplatí pro pohl. feromony

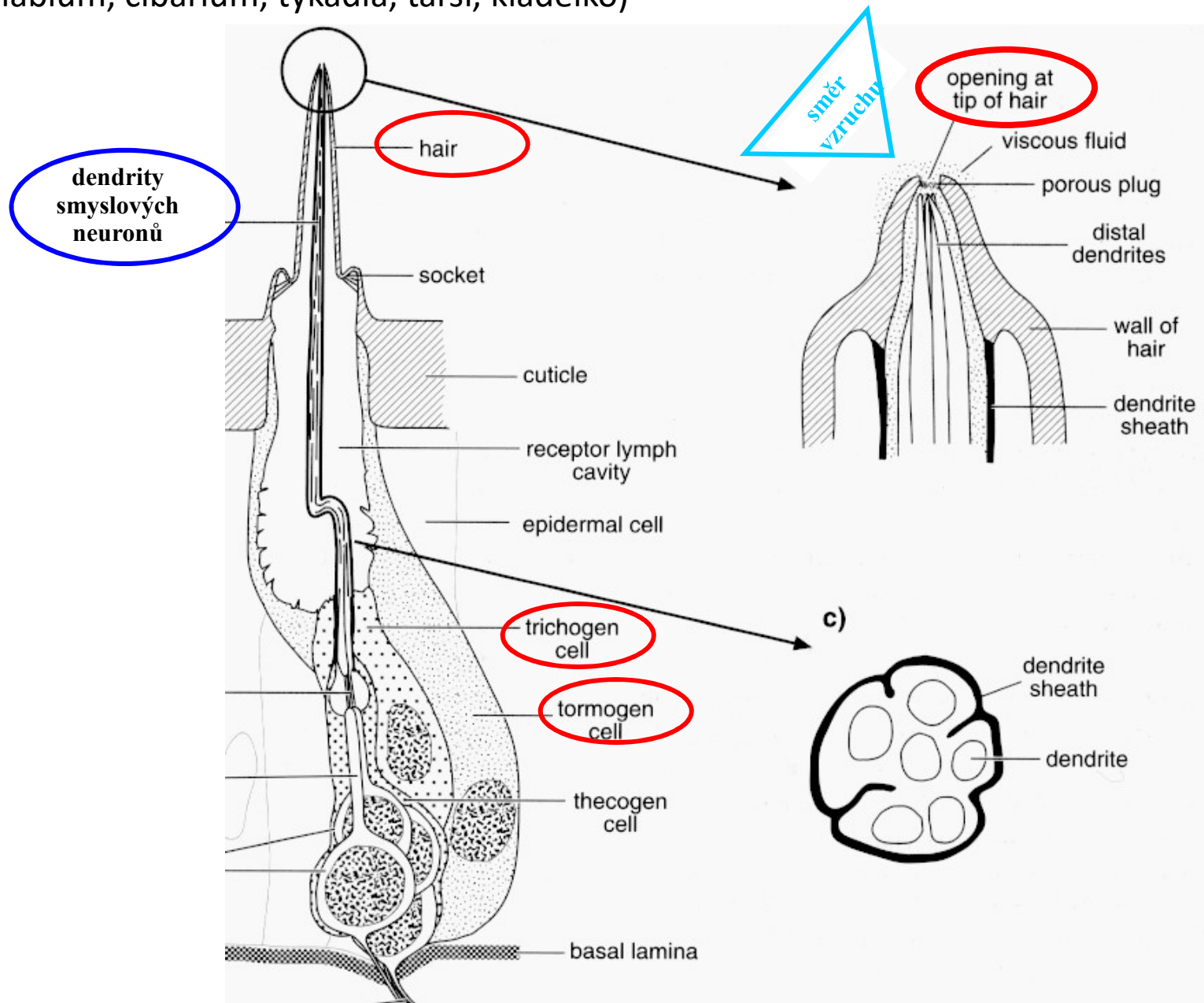


Gullan & Cranston 2010



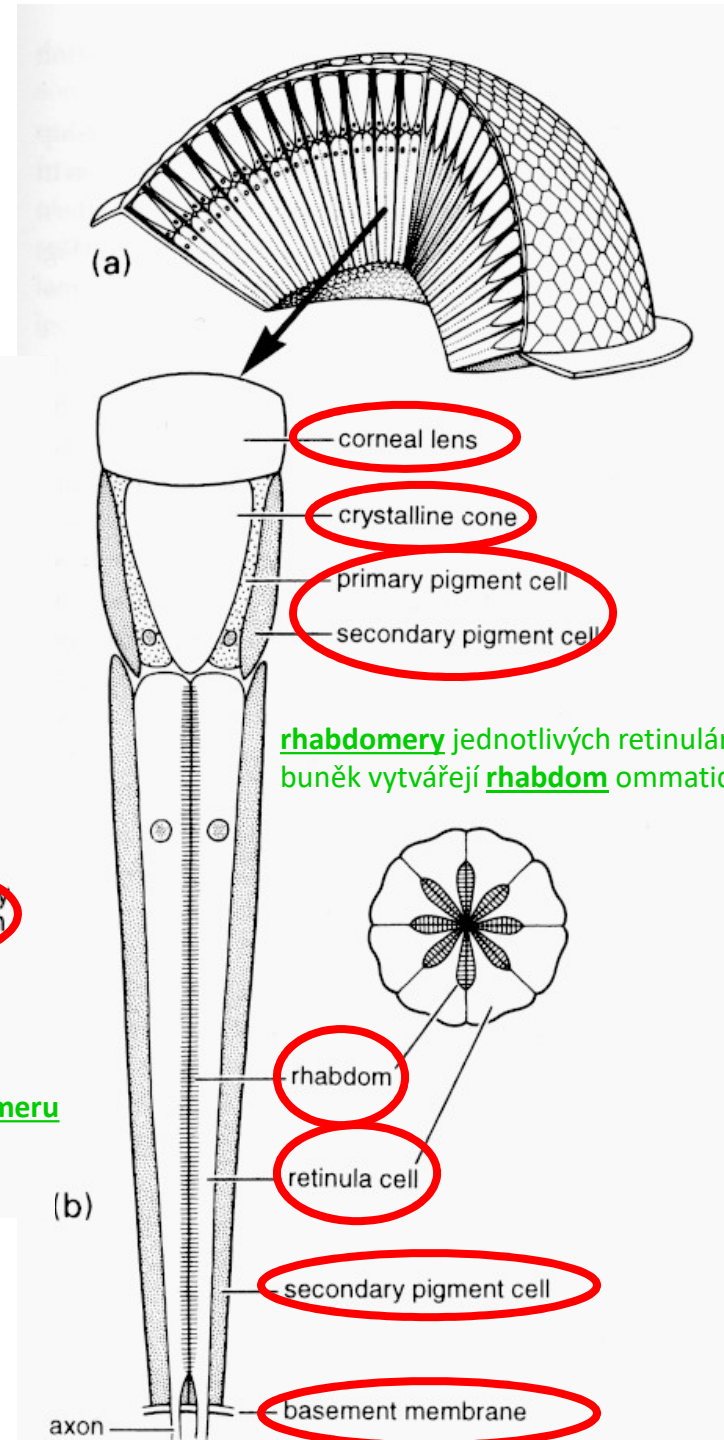
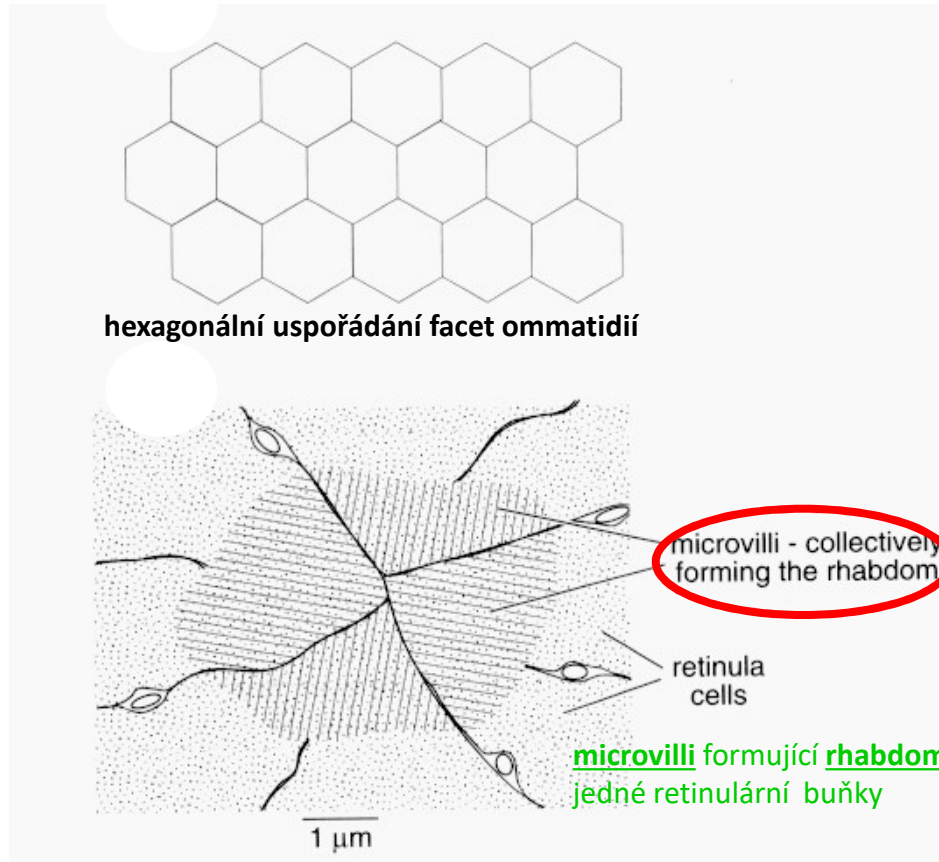
Matthews & Matthews 2010

Chemoreceptory kontaktní: jednopórová chuťová sensila (labrum, maxilla, labium, cibarium, tykadla, tarsi, kladélko)



Fotoreceptory – složené oko

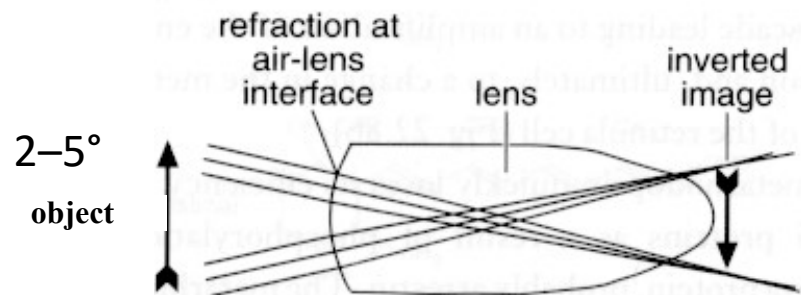
základní jednotka: **ommatidium**



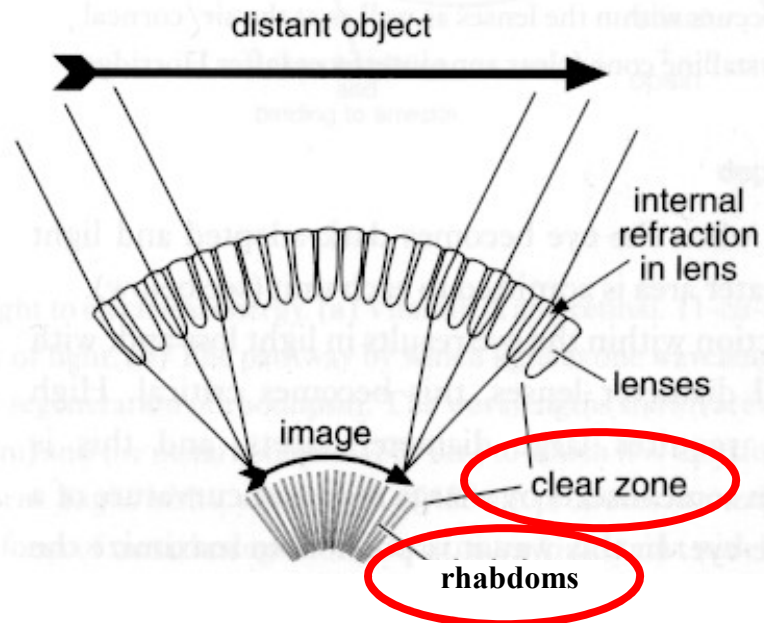
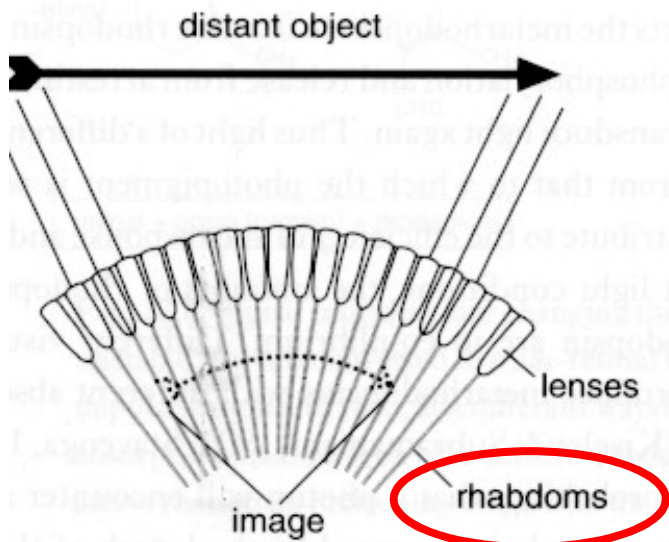
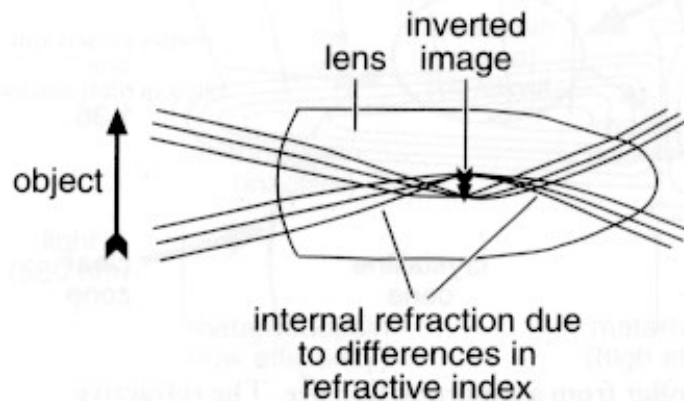
- mikrovilární struktura – vnímání rovin polarizovaného světla – orientace vůči slunci, měsíci (i při zatažené obloze) a vodní hladině

Složené oko **apoziční** a **superpoziční** (u nočních a soumravných druhů např. motýlů a brouků, omatidia nejsou vzájemně izolována – větší citlivost na světlo, ale méně ostrý obraz)

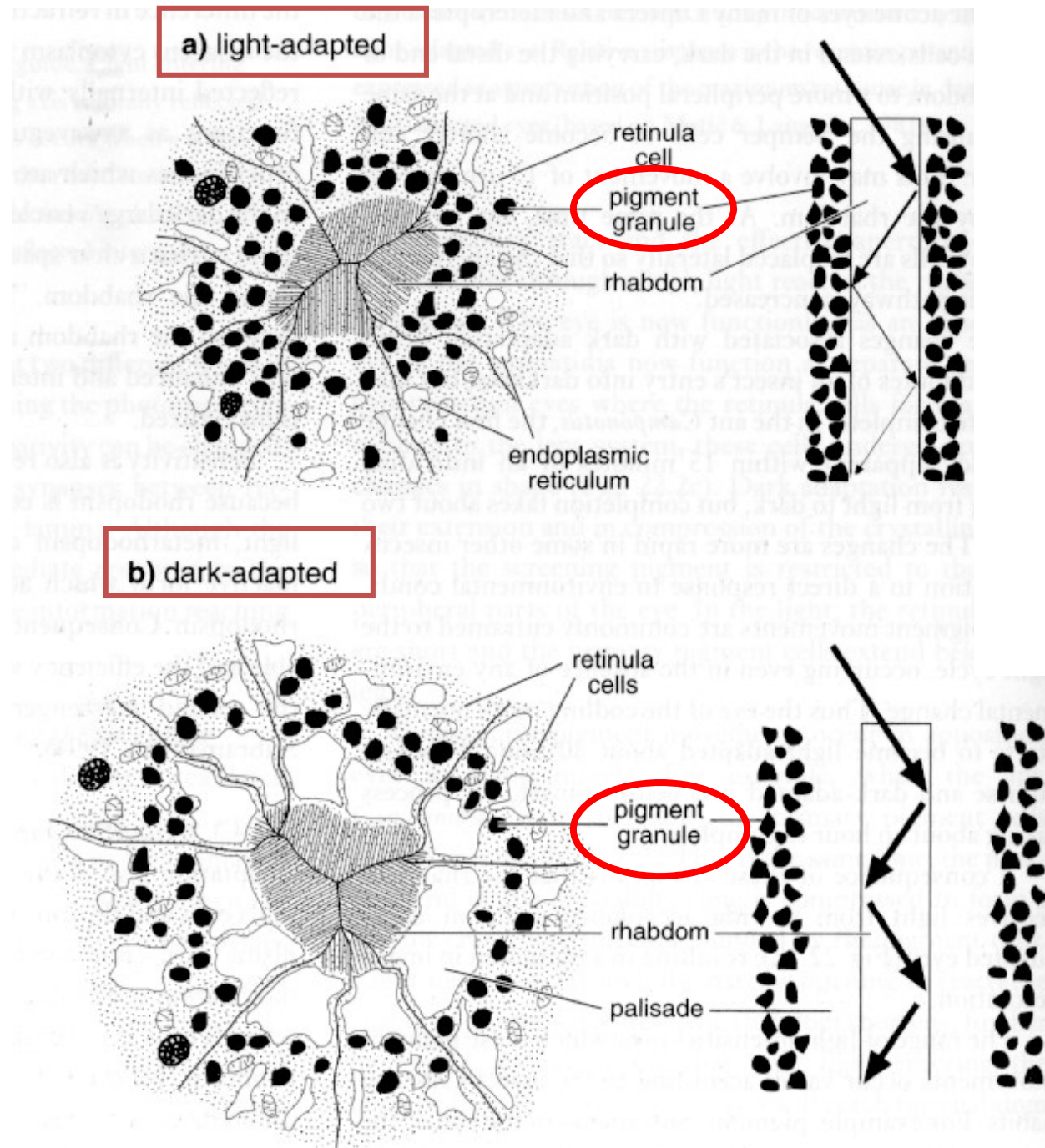
a) apposition eye



b) superposition eye

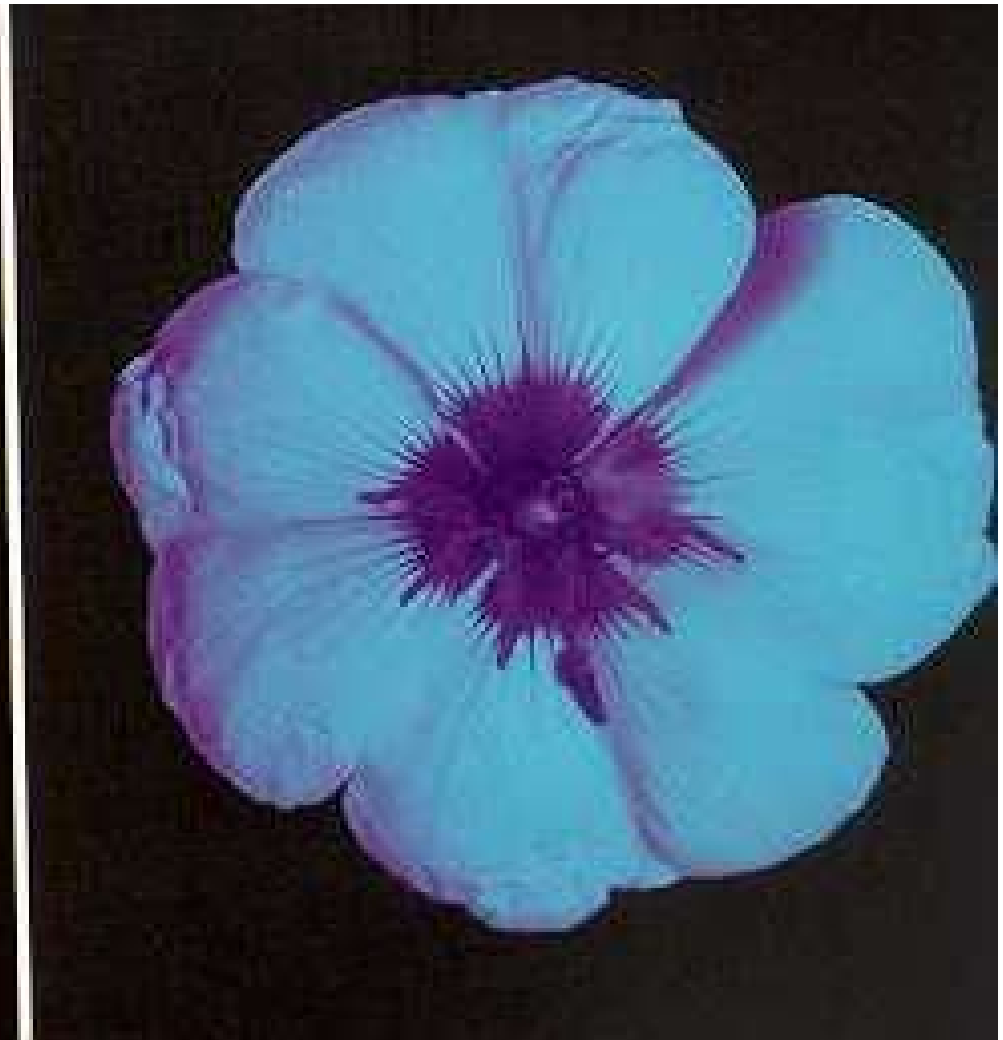


pohyb pigmentu
v sítnici
apozičního
složeného oka
při adaptaci na
světelné
podmínky



Vnímání barev hmyzem

- většinou 5 druhů receptorů citlivých na různé vlnové délky (člověk 2–3) včetně UV

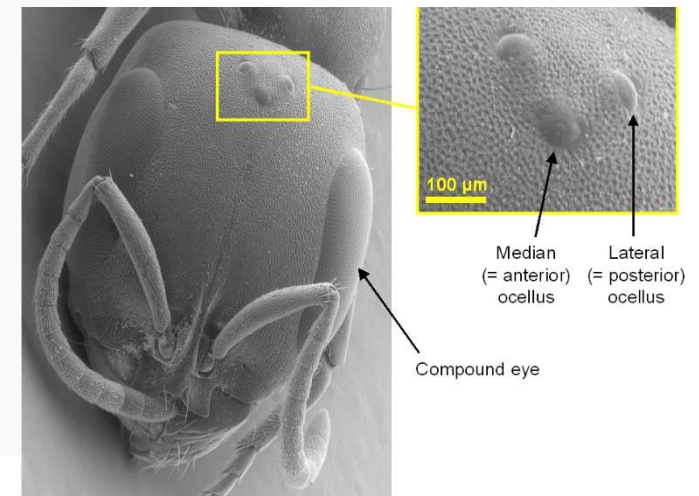
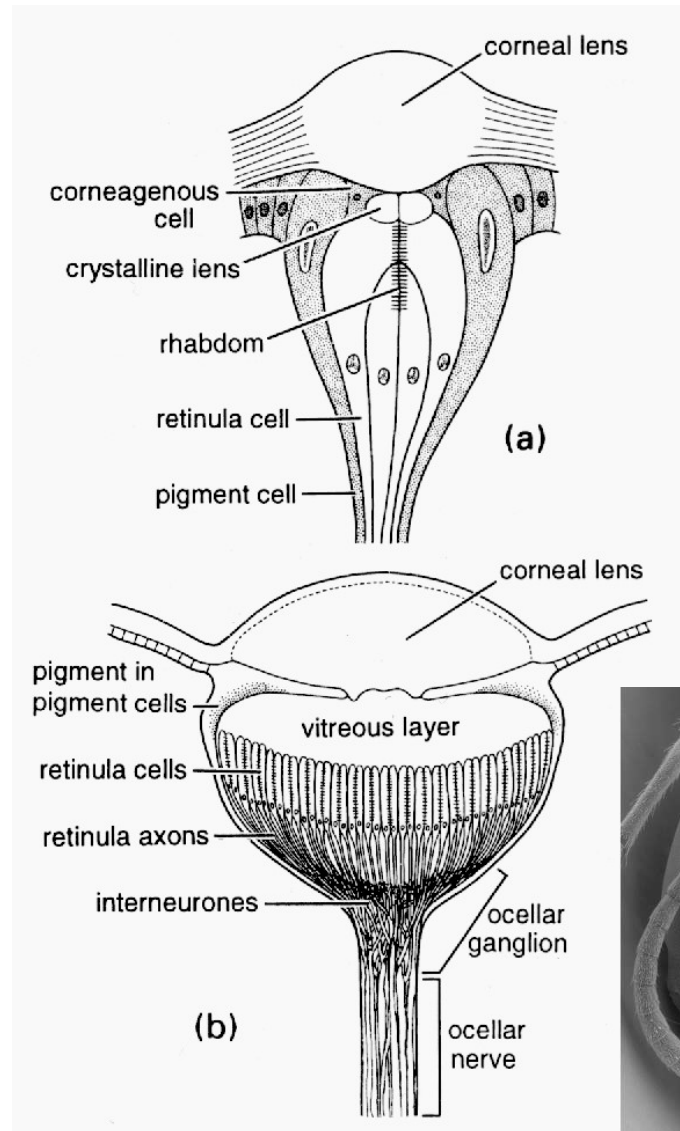


Další zrakové receptory

stemmata larev holometabolního hmyzu: 1–7 na hlavě – vysoká citlivost na světlo, ale malé rozlišení

ocellus/ocelli: 1–3 jednoduchá oka, mnoho rhabdomů pod společnou rohovkou, nezaostřený obraz, málo neuronů – integrace světla ze širokého pole, velmi citlivé na nízké intenzity světla a jemné změny – detektory horizontu u létajícího hmyzu a vnímání diurnálních rytmů

+ sensory pod kutikulou bez asociovaných optických struktur (švábi, housenky motýlů, slepé jeskynní druhy)



Výhody a úskalí vizuální komunikace

+ Všeobecně výhodná, hl. na malé vzdálenosti: možnosti variací základních signálů (barva, tvar, pozice, pohyb, načasování)

+ Mezidruhový dopad: krypse, odstrašující chování, mimikry, opylování

+ Vnitrodruhový dopad: v souvislosti s rozmnožováním

- na druhou stranu méně významná než chemická nebo akustická komunikace:

riziko odhalení před predátorem

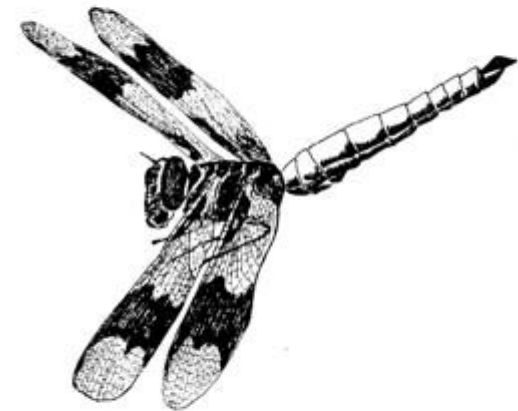
nepoužitelná ve tmě (s výjimkou bioluminescence)

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