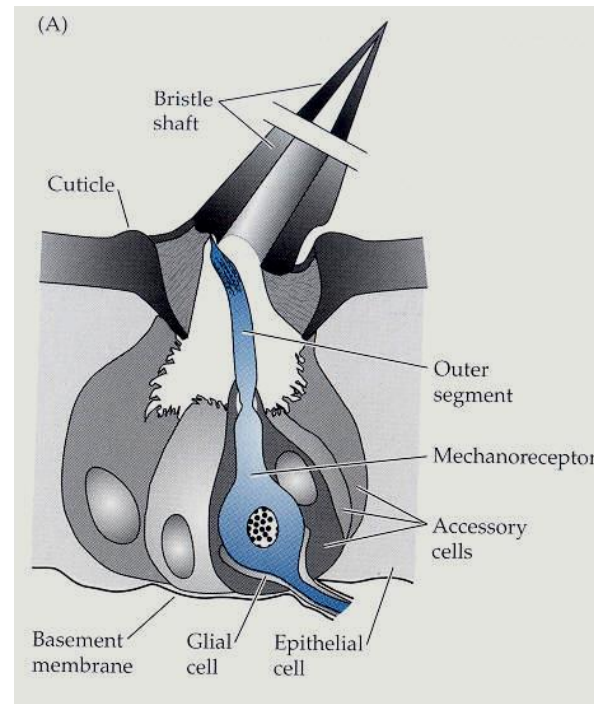


Smysly a chování



Mechanorecepce

Mechanoreceptory reagují na působení síly. To umožňuje reagovat na celou řadu **modalit** – smyslových kvalit – hmat, propriorecepce, statokinetické vnímání, sluch, vibrace podkladu, odvozeně snad i elektro a magnetorecepce. Stavbou se liší od nejjednodušších holých nervových zakončení (receptory tlaku) přes vláskové sensily nebo hmatová tělíska po vysoce organizované struktury jako jsou tykadla. Obecně jsou mechanorecepční buňky vybaveny většinou brvou (**cilium**) nebo brvami s cytoskeletální výztuží. Ta může spolupracovat s externí strukturou převádějící sílu na membránu.

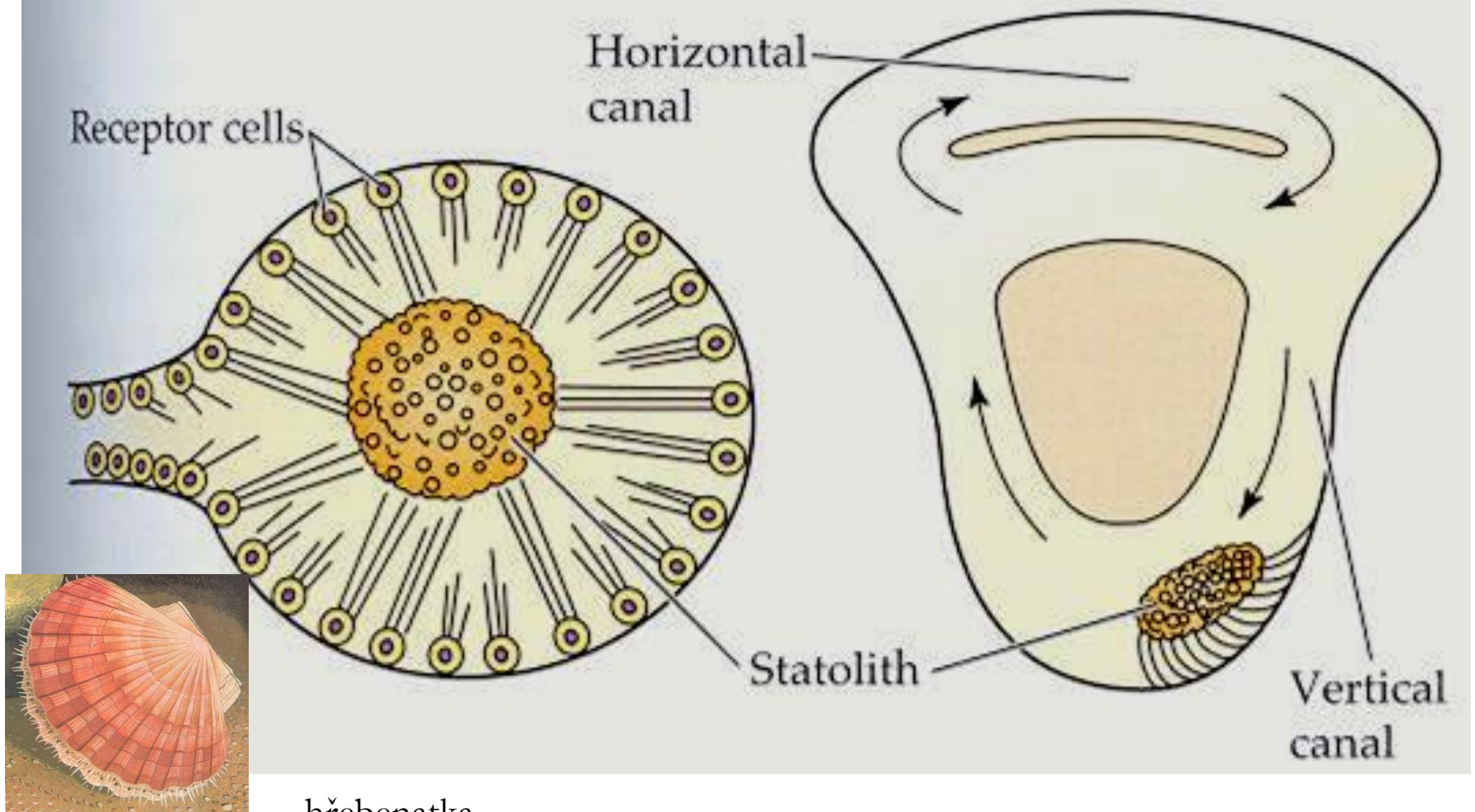


Mechanorecepce

- obrvené neuroepiteliální rheoreceptory ploštěnců
- obrvené buňky ve statocystě měkkýšů, členovců

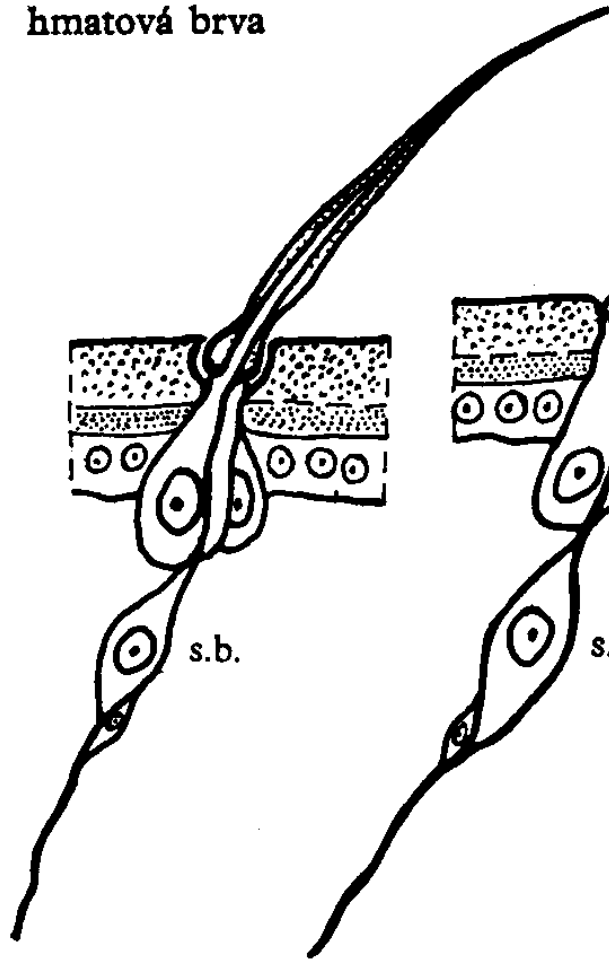
(a) Statocyst of a scallop (*Pecten*)

(b) Statocyst of a crab

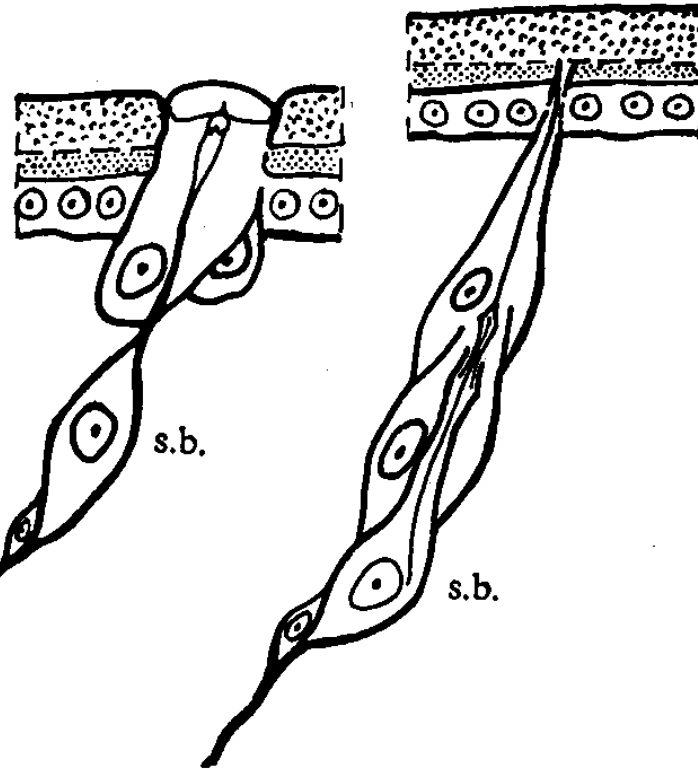


Mechanorecepce hmyzu

hmatová brva



chordotonální vlákénko



zvonečková sensila

Tři typy mechanoreceptorů. Hmatová brva je kloubem spojena s povrchem kutikuly a její pohyb citlivě vnímá smyslová buňka (s. b.). Zvonečková sensila se napětím kutikuly deformuje, a to je rovněž vnímáno smyslovou buňkou. Součástí chordotonálního vlákénka je opět smyslová buňka citlivě reagující na napětí.

Mechanorecepce hmyzu

A) Sensila – smyslová buňka
Dendrit s tubulárním tělískem napojený
na kutikulu. Pohyblivé rameno.

B) Campaniformní sensila
Deformace a pnutí kutikuly

C) Chordotonální vlákno (scolopidium)
Vnitřní cítí napětí a pohybů mezi
dvěma kutikulárními stěnami

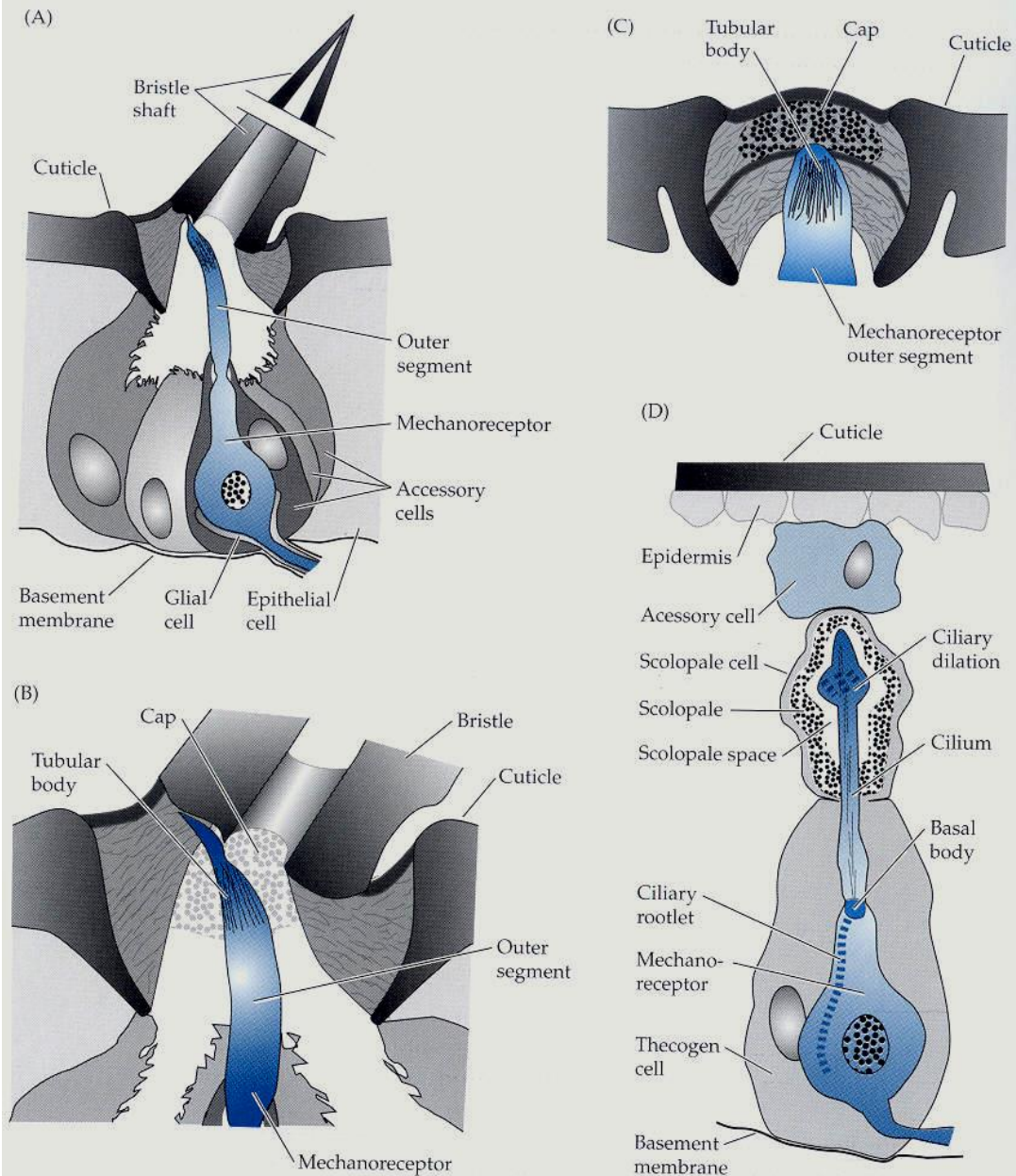
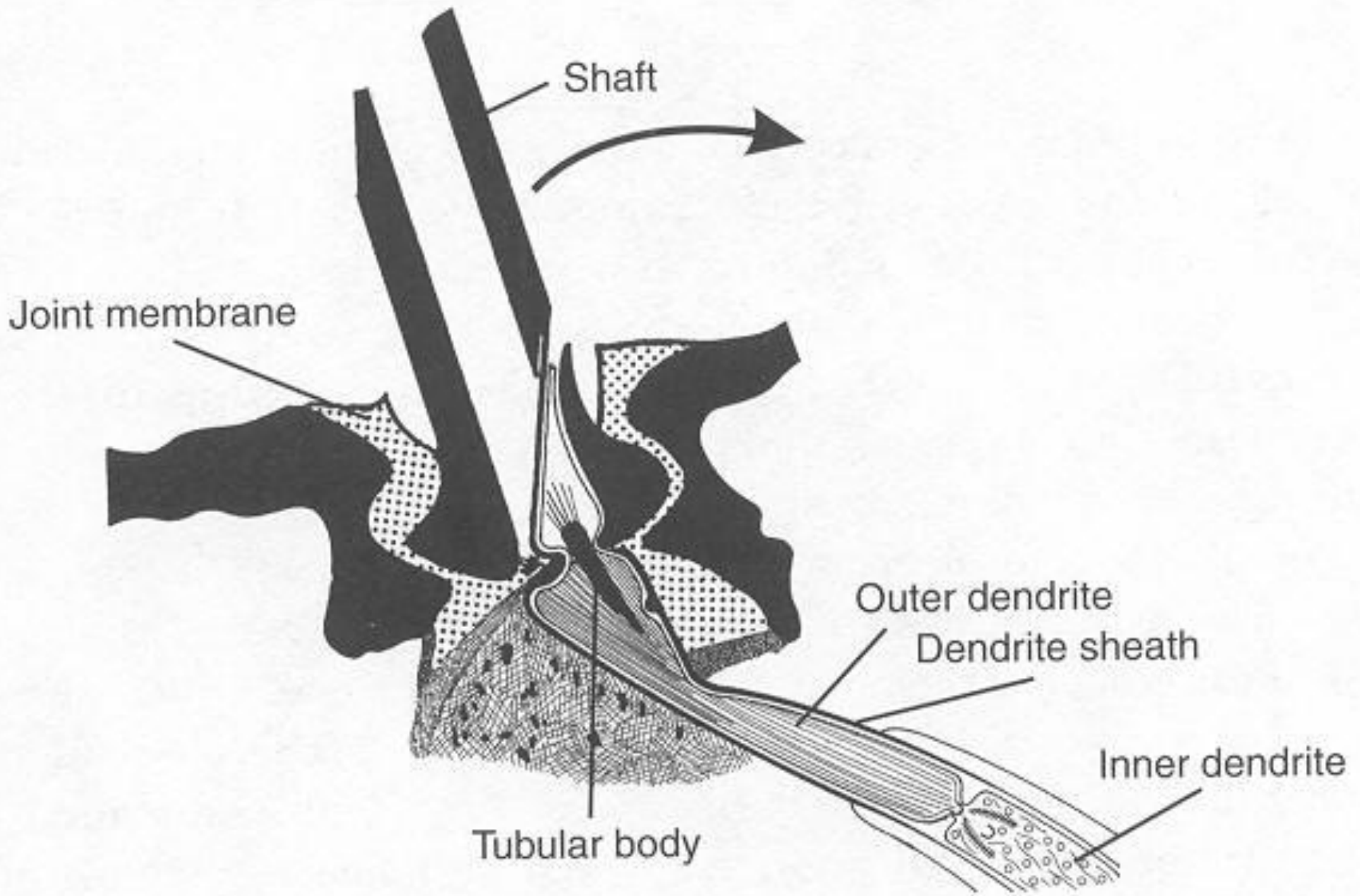


Figure 5.11
Anatomy of insect mechanoreceptive organs Schematic drawings of major morphological classes of touch sensilla. (A) Hair plate (bristle) sensillum. (B) Magnified view of hair plate sensillum. (C) Campaniform sensillum. (D) Scolopidial organ. The thecogen cell is a type of supporting cell. (After Thurm, 1964; Bullock and Horridge, 1965; Keil, 1997.)

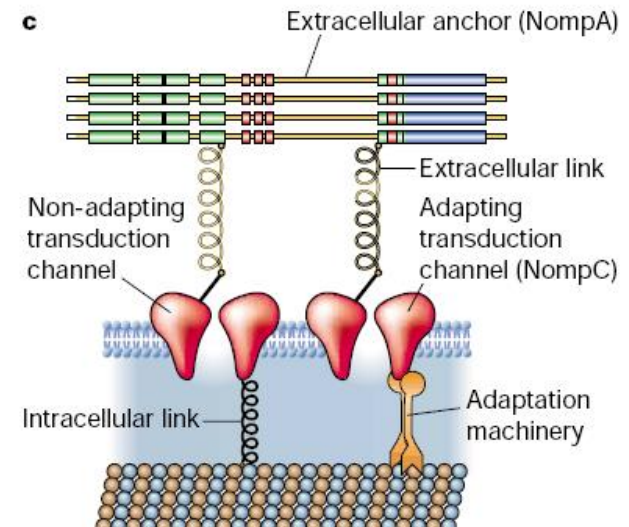
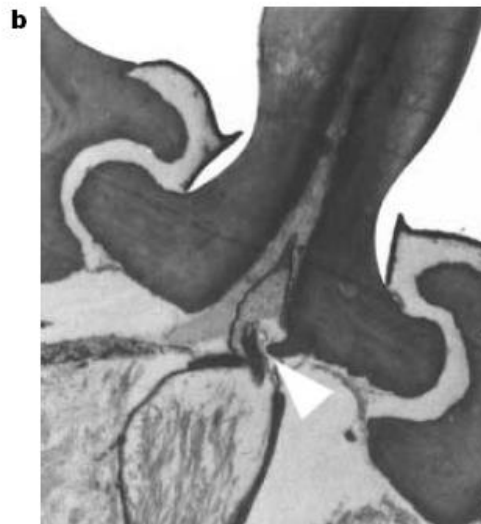
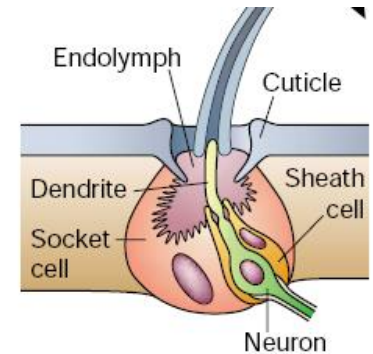
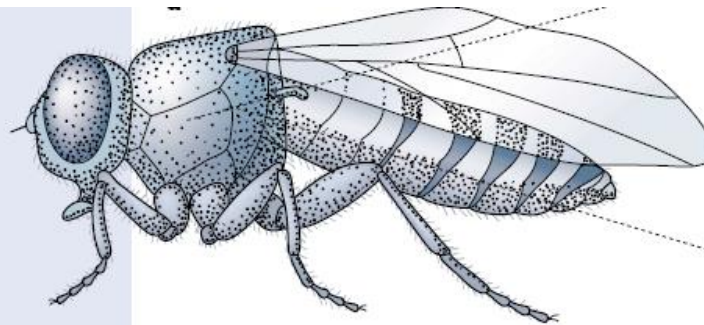
Mechanorecepce hmyzu



Drosophila – model pro molekulární podstatu mechanorecepce

Figure 3 *Drosophila* bristle-receptor model.

a, Lateral view of *D. melanogaster* showing the hundreds of bristles that cover the fly's cuticle. The expanded view of a single bristle indicates the locations of the stereotypical set of cells and structures associated with each mechanosensory organ. Movement of the bristle towards the cuticle of the fly (arrow) displaces the dendrite and elicits an excitatory response in the mechanosensory neuron. **b**, Transmission electron micrograph of an insect mechanosensory bristle showing the insertion of the dendrite at the base of the bristle. The bristle contacts the dendrite (arrowhead) so that movement of the shaft of the bristle will be detected by the neuron. **c**, Proposed molecular model of transduction for ciliated insect mechanoreceptors, with the locations of NompC and NompA indicated.

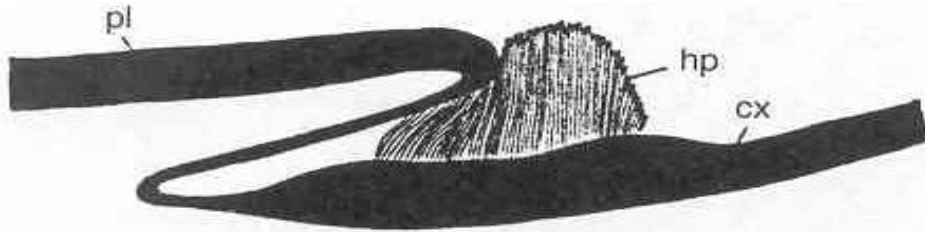


Mechanorecepce je využita i u propriorecepce

Kterýkoliv z mechanoreceptorů může být podrážděn mechanickým podnětem z vnějšího prostředí. Mohou však na ně působit i podněty z vnitřku těla. Štětinky nebo chloupky na některých místech těla, která jsou jimi porostlá, mohou na základě mechanického podráždění, vznikajícího při ohýbání těchto částí těla (např. hrudních segmentů, končetin apod.) podávat zprávu o stupni ohnutí těchto částí. Nazývají se „polohové“ chlupy (štětinky). **Plošky porostlé chlupy** tohoto typu **mezi hlavou a hrudí a mezi hrudí a zadečkem** jsou např. u včely hlavními smyslovými orgány zemské tíže.

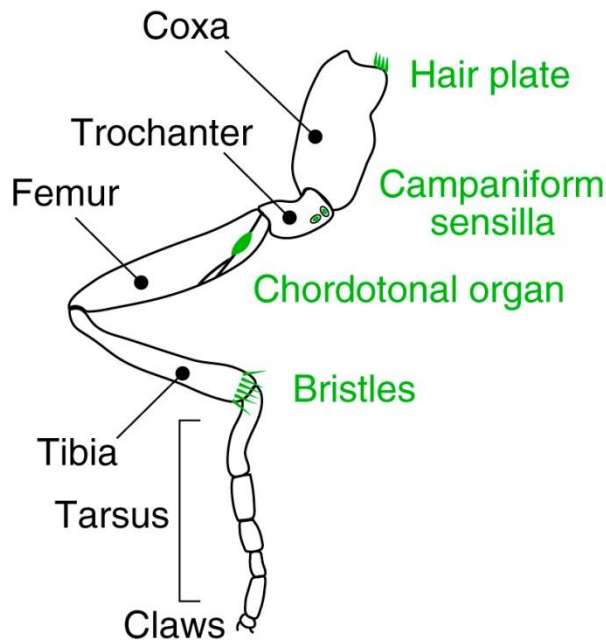
Chordotonální orgány mohou podávat informace o tlaku vznikajícím při práci svalů v kterékoli části těla. Velmi důležité jsou především **campaniformní sensily** uložené v integumentu, které reagují na tlaky vznikající v pokožce. Všechny pravděpodobně spolupracují při zjišťování rozdělení tlaků v končetinách způsobených tíží, čímž slouží i jako smyslové orgány rovnováhy a umožňují hmyzu orientovat své pohyby proti směru tíže (negativní geotaxe).

Mechanorecepce je využita i u propriorecepce

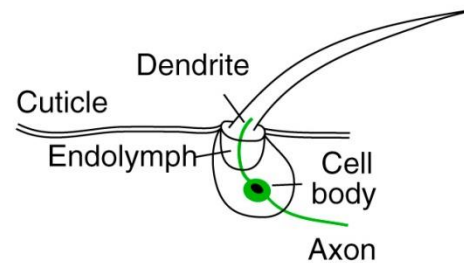


Políčka vláskových sensil švába a všechny typy receptorů v noze mouchy.

Figure 6.3 (a) The figure shows the brushwork of sensilla at the articulation of the second leg of the cockroach, *Periplaneta americana*. The thick cuticle of the pleuron (pl) thins to a delicate articular membrane and then thickens again to form the cuticle surrounding the coxa (cx), the first segment of the leg. The brush of sensilla forms a hairplate (hp). From Pringle, 1938

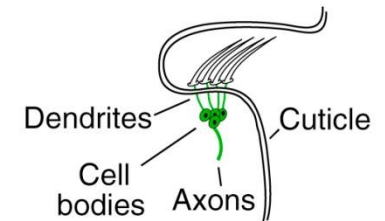


Bristle

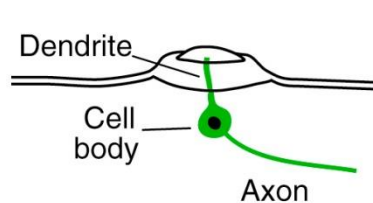


C

Hair plate

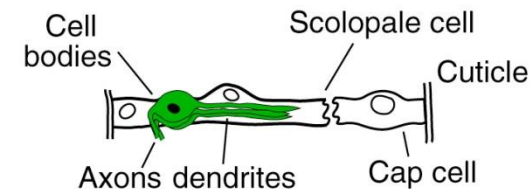


D Campaniform sensillum

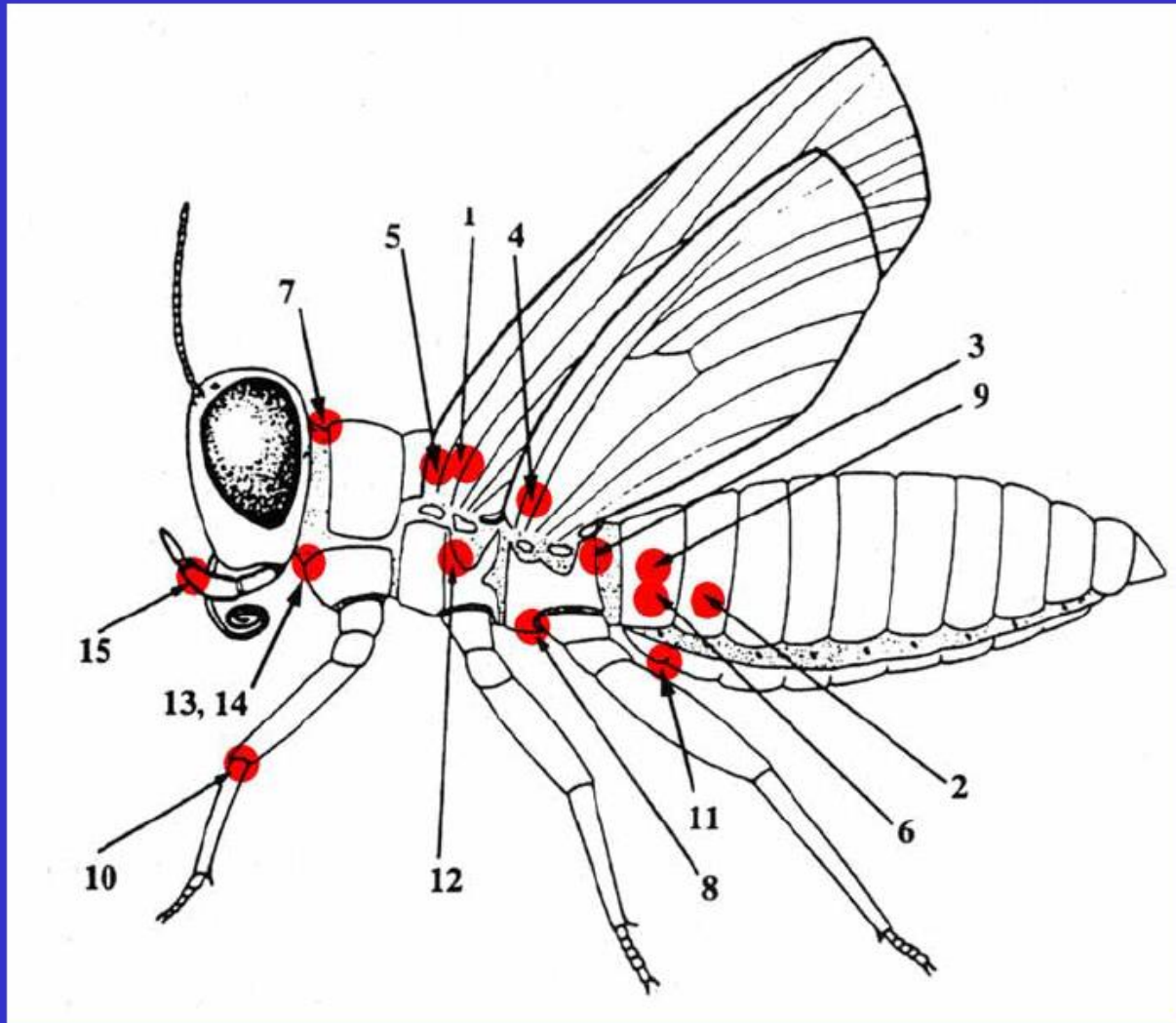


E

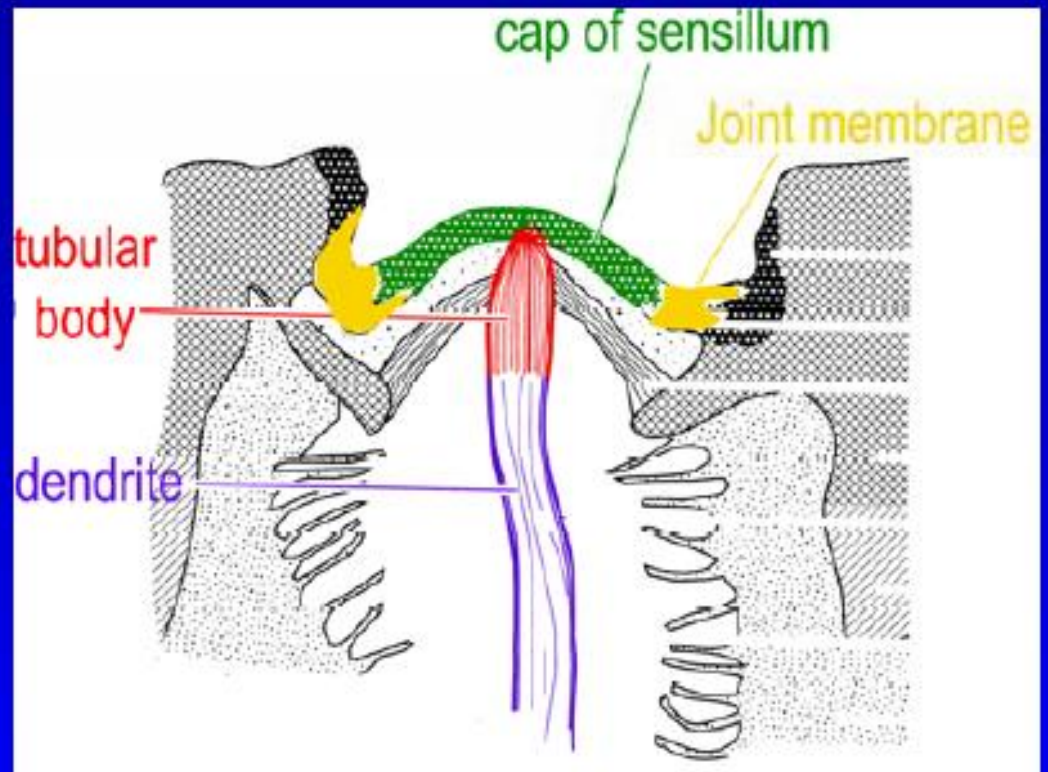
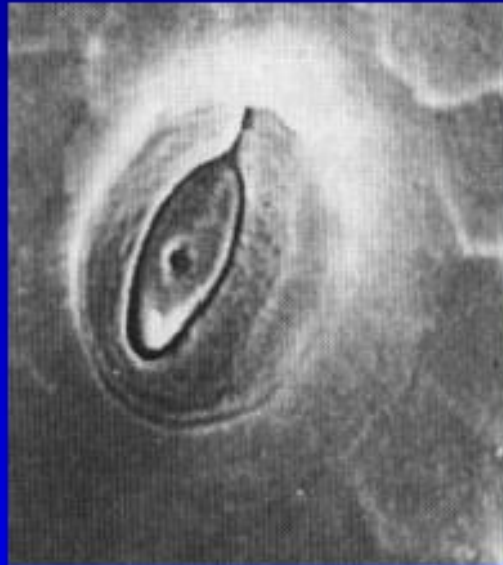
Chordotonal organ

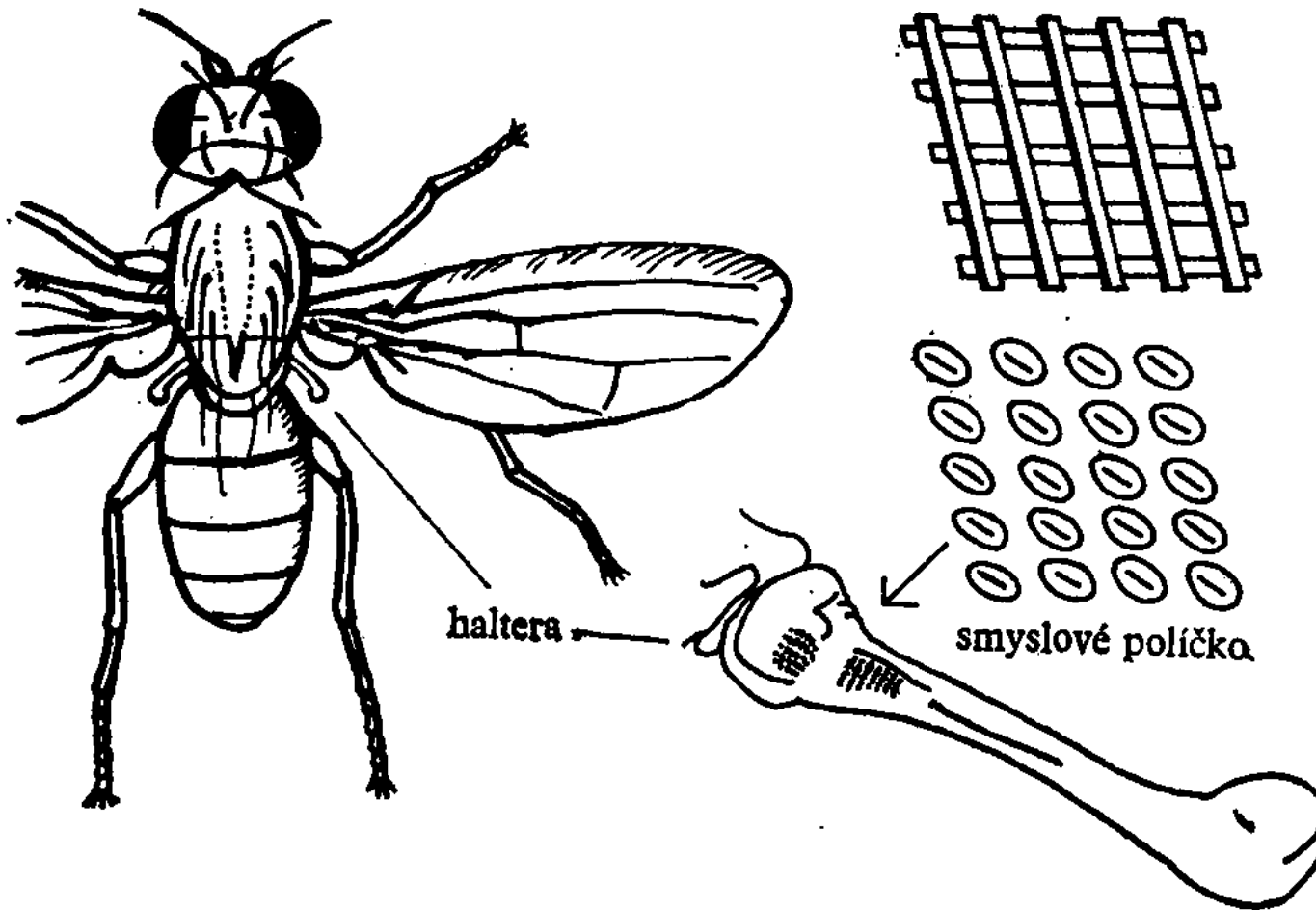


Where do insects have ears?



Campaniform sensilla

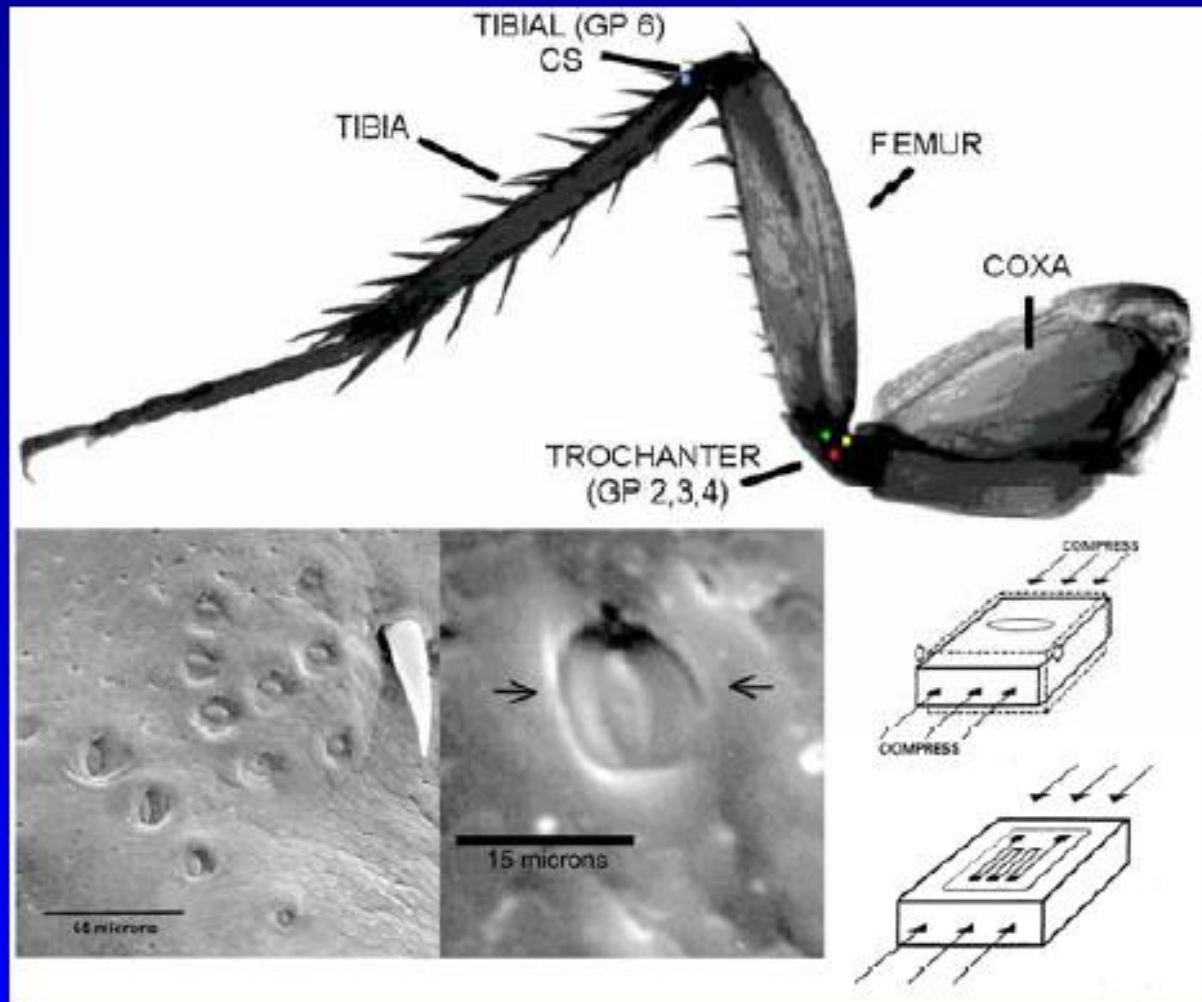




Haltery jsou zakrnělá a přeměněná zadní křídla much. Fungují jako letový gyroskop. Poblíž tělního kloubu jsou políčka pravidelně v řadách uspořádaných zvonečkových sensil, které se napětím deformují podobně jako laťová mřížka.

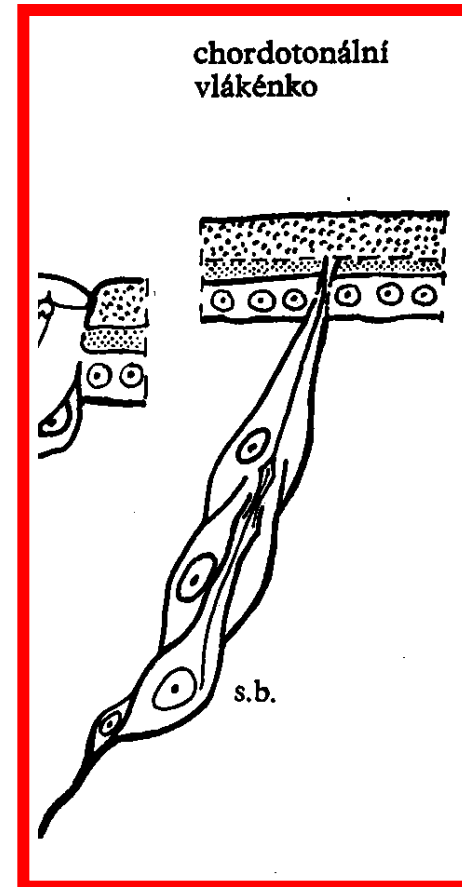
[Video haltery dvoukřídлых](#)

Campaniform sensilla act as proprioceptors on an insect's leg



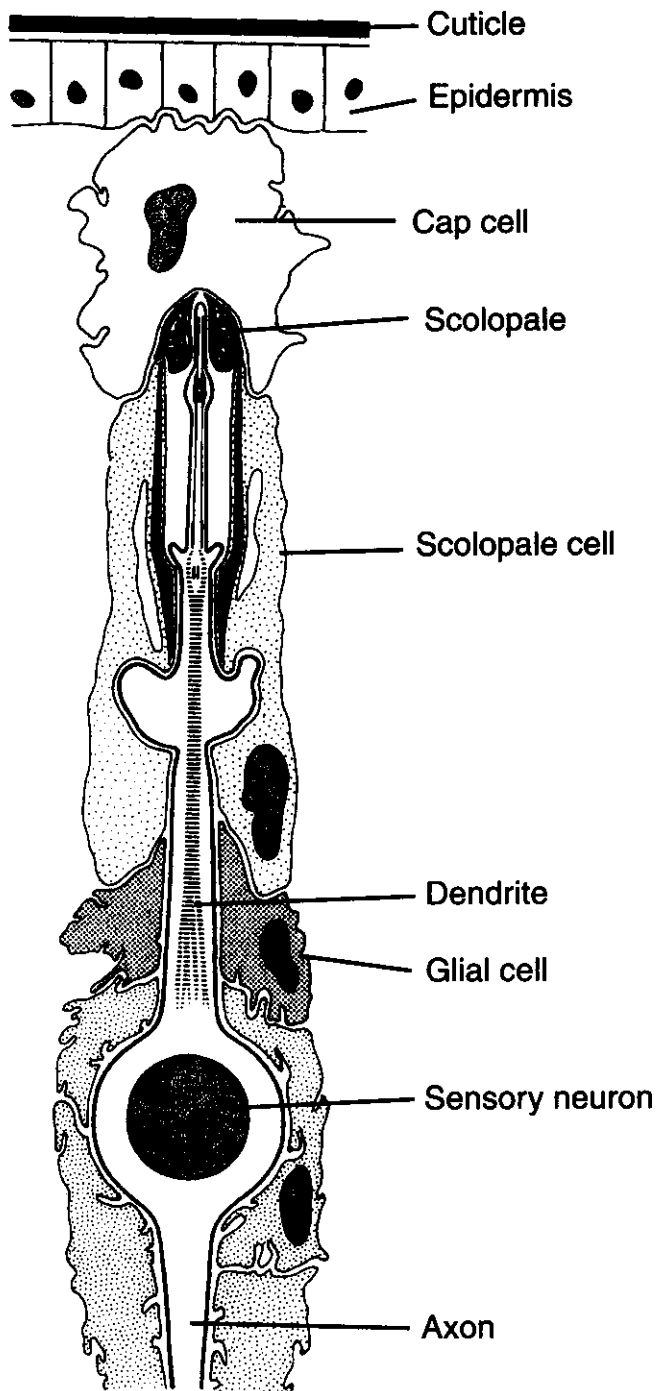
Chordotonální sensily tvoří:

- A) subgenuální orgán
- B) Johnstonův orgán
- C) tympanální orgán

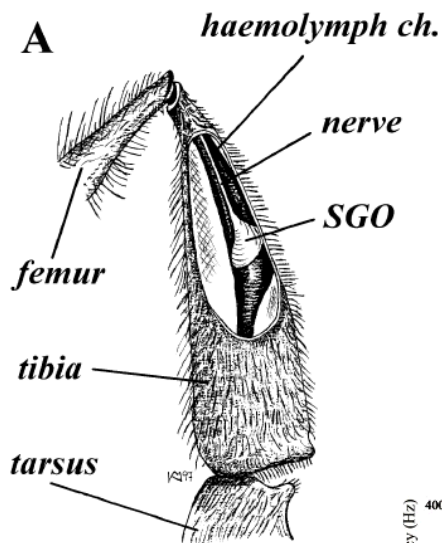


Tři typy mechanoreceptorů. Hmatová brva je kloubem spojena s povrchem kutikuly a její pohyb citlivě vnímá smyslová buňka (s. b.). Zvonečková sensila se napětím kutikuly deformuje, a to je rovněž vnímáno smyslovou buňkou. Součástí chordotonálního vlákénka je opět smyslová buňka citlivě reagující na napětí.

Často se setkáváme se zvláštní skupinou chordotonálních orgánů v tibií (holeni) nohy blízko kolene, kde tvoří **subgenuální orgán** (obecně kromě Dipter a Coleopter), který je kromě proprioreceptivní funkce citlivý na záchvěvy podkladu na němž hmyz stojí. Jedna strana vláček je upnutá na exoskelet. Jsou citlivé na vibrace už od 10^{-9} cm.



1) Subgenuální orgán – propriorecepce, vibrace podkladu, ale i sluch, 10^{-9} cm



včela

Neozara viridula

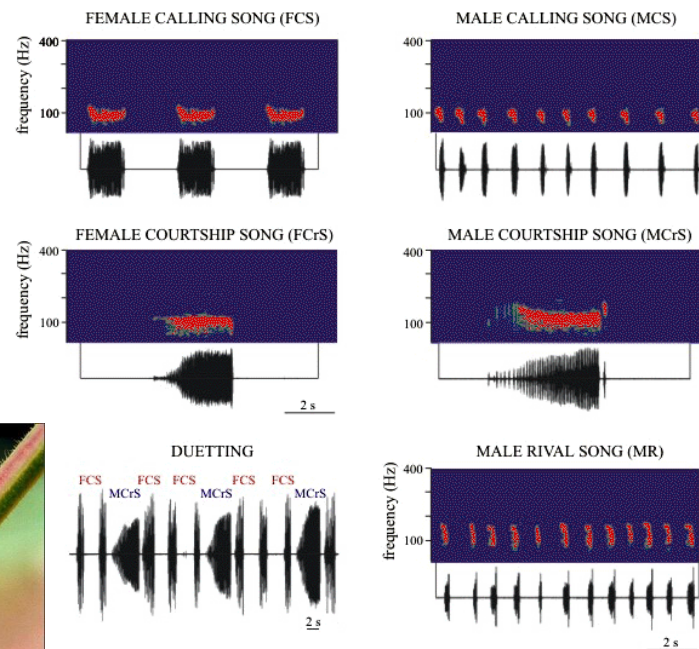
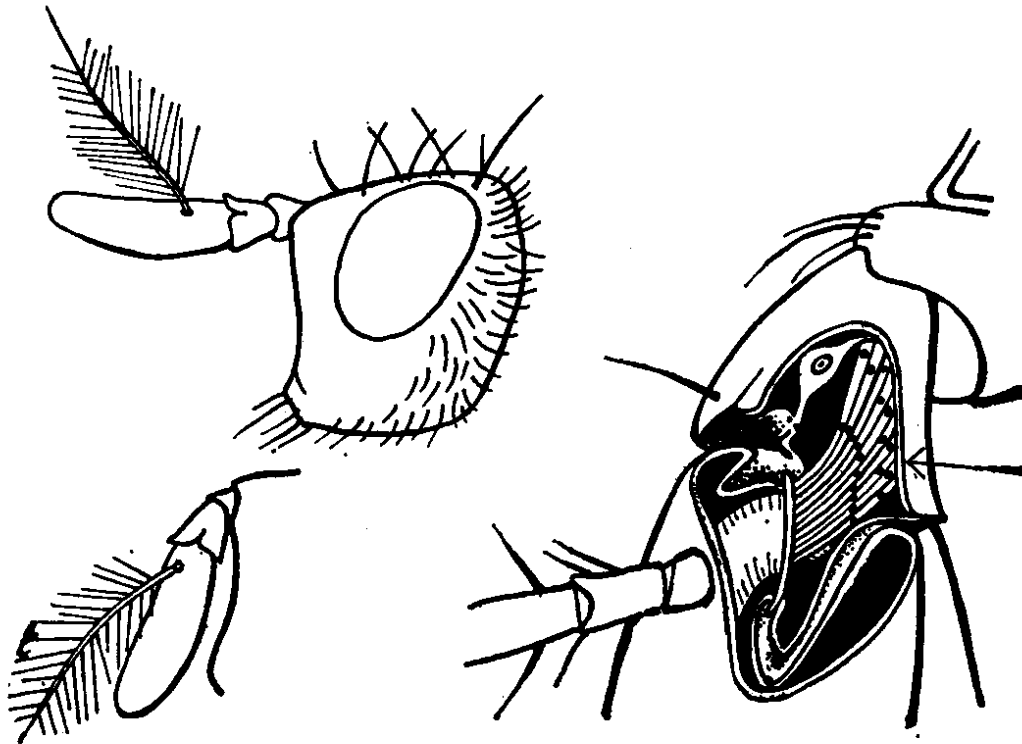


Figure 2. Oscillograms (below) and sonagrams (above) of the vibrational songs of *N. viridula*.

2) Johnstonův orgán.

Vždycky se vyskytuje skupina chordotonálních orgánů na **pedicellu** (2. antenálním článku) tykadel a vytváří Johnstonův orgán, který slouží jednak ke zjišťování pasivních pohybů tykadla vyvolaných prouděním vzduchu a zvuky, jednak ke zjišťování polohy tykadla vyvolané aktivní činností svalů, které tykadly pohybují

tykadlo za letu



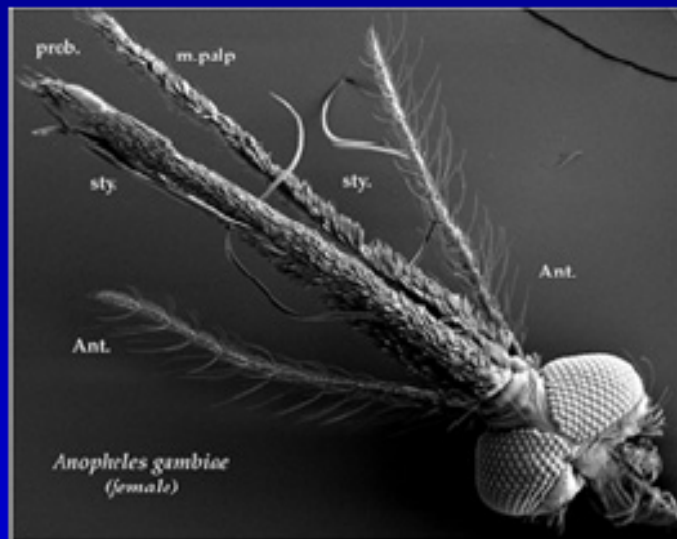
tykadlo v klidu

Muší tykadlo
směřuje za letu
kupředu a funguje
jako rychloměr.
Jeho ohyb
způsobený
proudem vzduchu
vnímají smyslové
buňky Johnstonova
orgánu
v základním
článku tykadla.

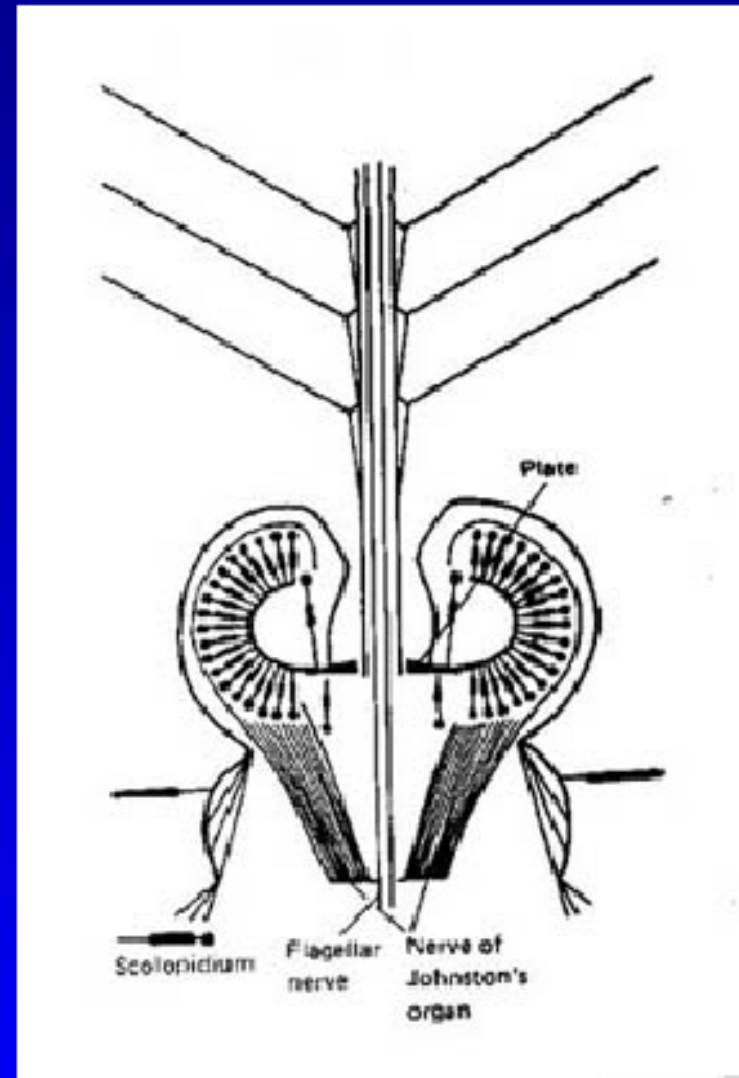
Johnstonův orgán

Sluch

Johnston's organ - the antennal chordotonal organ:
an auditory receptor



mosquito



3) Tympanální orgán – s bubínkem Cvrček – holeň (koleno) Saranče, motýl - zadeček

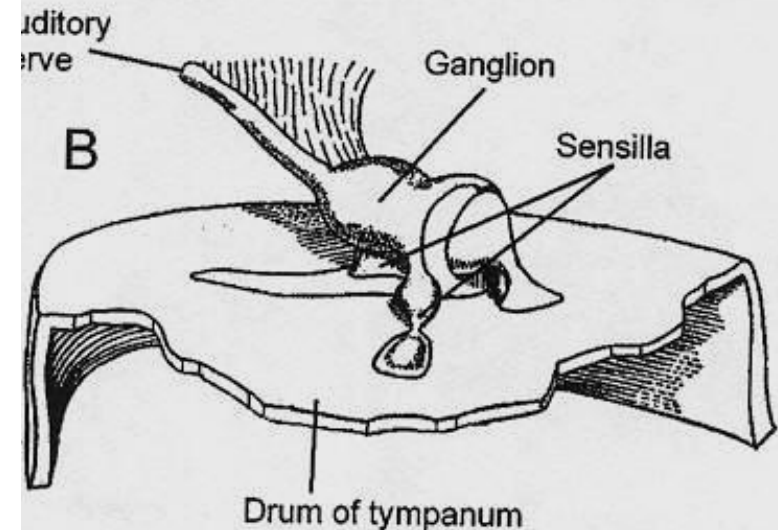
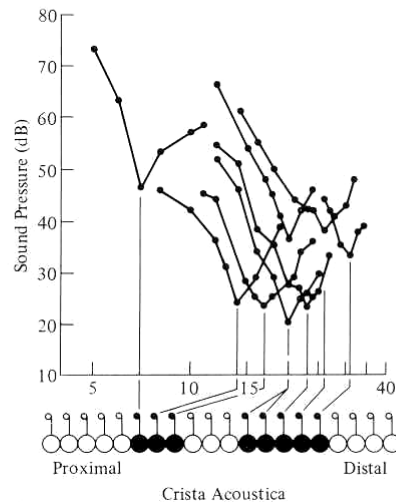
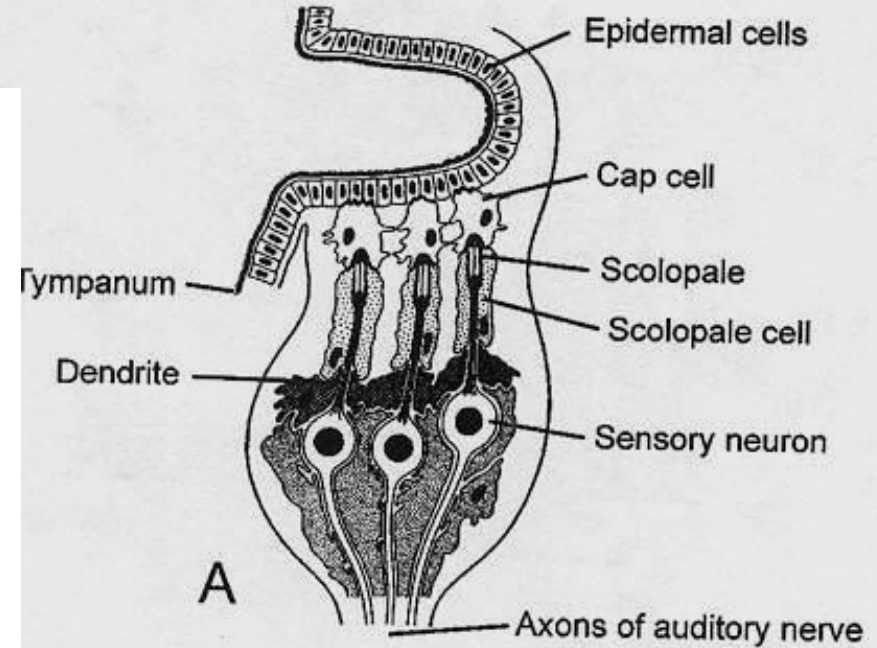
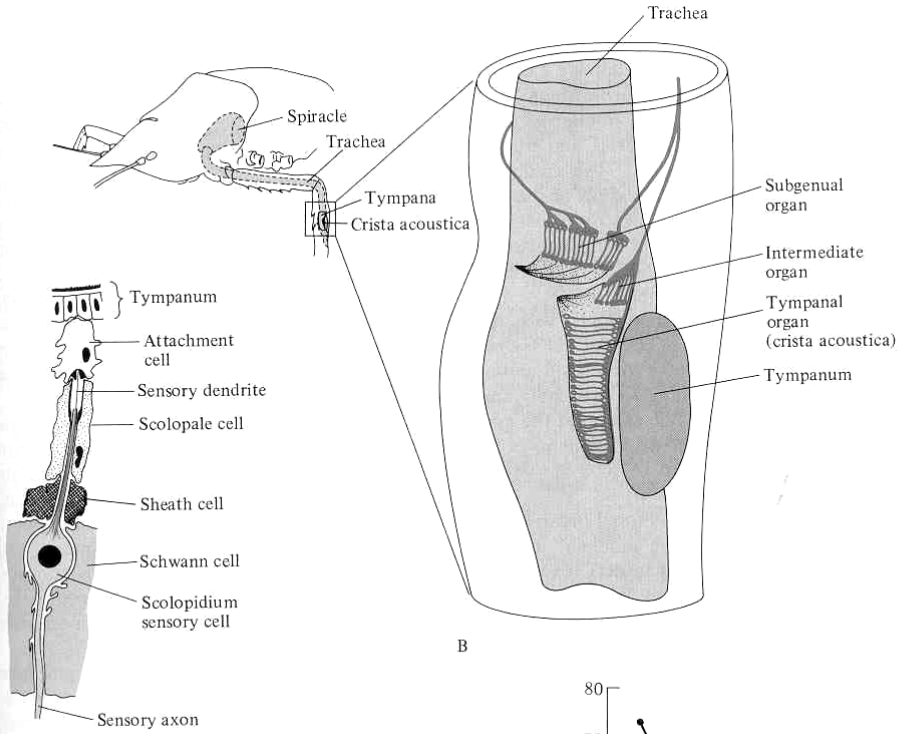


FIGURE 7-22 (A) A scolopidium of the locust auditory organ shows the complex structure of the sensory cells, their dendrite, and accessory scolopale and cap cells. (B) The tympanal organ of a bush cricket consists of a trachea and a complex group of sensory organs: the tympanal organ, the subgenual organ, and the intermediate organ. The crista acoustica of the tympanal organ contains numerous scolopidia. (C) The scolopodial receptors of the crista acoustica of the bush cricket respond preferentially to specific frequencies. (D) There is a tonotopic organization of the sensory receptive areas for audition in the nervous system (anterior ring tract) of the bush cricket. (Modified from Oldfield 1985; Lakes and Schikorski 1990; Romer 1985.)

Nejlépe vyvinuté sluchové orgány, s jakými se setkáváme u kobylek a cvrčků (holeň), sarančat (1. zadečkový článek), motýlů (metathorax) a pod., jsou **orgány tympanální**, v nichž celá skupina zvláště přizpůsobených skolopidií (tzv. **crista acustica**) je drážděna chvěním membranovitého bubínku. Bubínek (**tympanum**) je upnut v chitinovém rámečku a opírá se o měchýřkovitě rozšířenou tracheu.

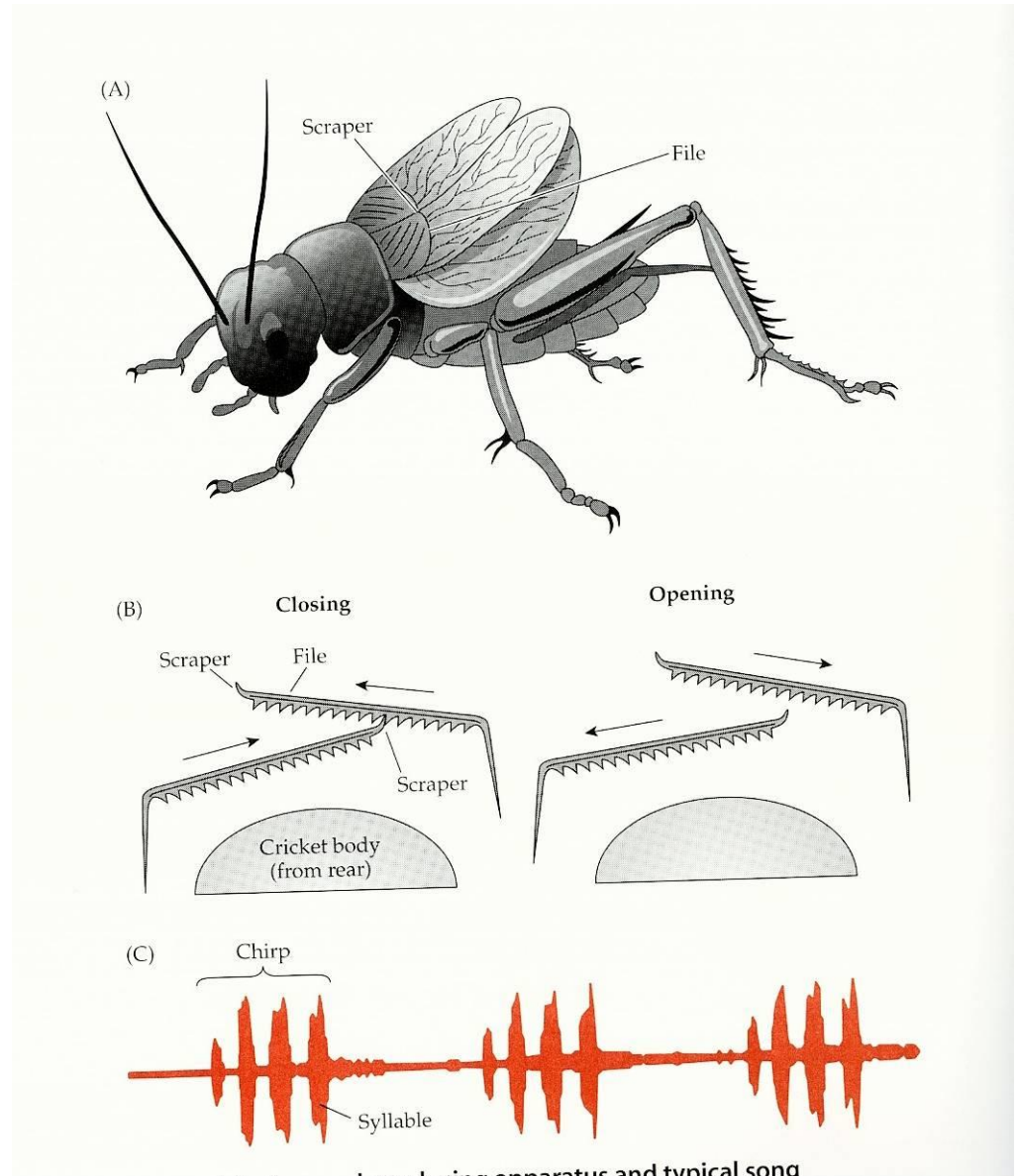
Celkově jsou tyto sluchové orgány citlivé ve velmi širokém rozsahu frekvencí, především však v oblasti frekvencí vyšších, než je sluchové optimum lidského ucha. Např. u cvrčka je maximální citlivost ucha kolem 8000 Hz, u kobylinky až přes 10kHz. Mají pozoruhodnou schopnost rozeznat zvuky vyluzované jedinci jejich vlastního druhu. Frekvence akčních potenciálů ze sluchového ústrojí nezávisí na frekvenci zvuku a zdá se, že hmyz nerozlišuje zvuky na základě výšky tónu, jak tomu je u člověka, ale podle frekvence modulace zvuku, tedy spíše podle jeho rytmu. Hmyz dovede rozlišovat též odkud zvuk přichází a rozdíly v intenzitě zvukových podnětů.

Tympanální orgány hmyzu se vyznačují velmi malou časovou konstantou, takže jsou schopné od sebe odlišit dva zvuky jdoucí po sobě v intervalech 0.01s, zatímco lidskému uchu splývají i zvuky o délce 0.1s. Sluchové ústrojí hmyzu je tudíž dobře přizpůsobeno rozlišovat různou rytmickou modulaci základní zvukové frekvence, která může být velmi druhově specifická. Noční motýli dovedou zachytit a rozlišit rychlé pulzy o ultrazvukové frekvenci vysílané lovcími netopýry.

Zvuková komunikace

Důležitý je rytmus

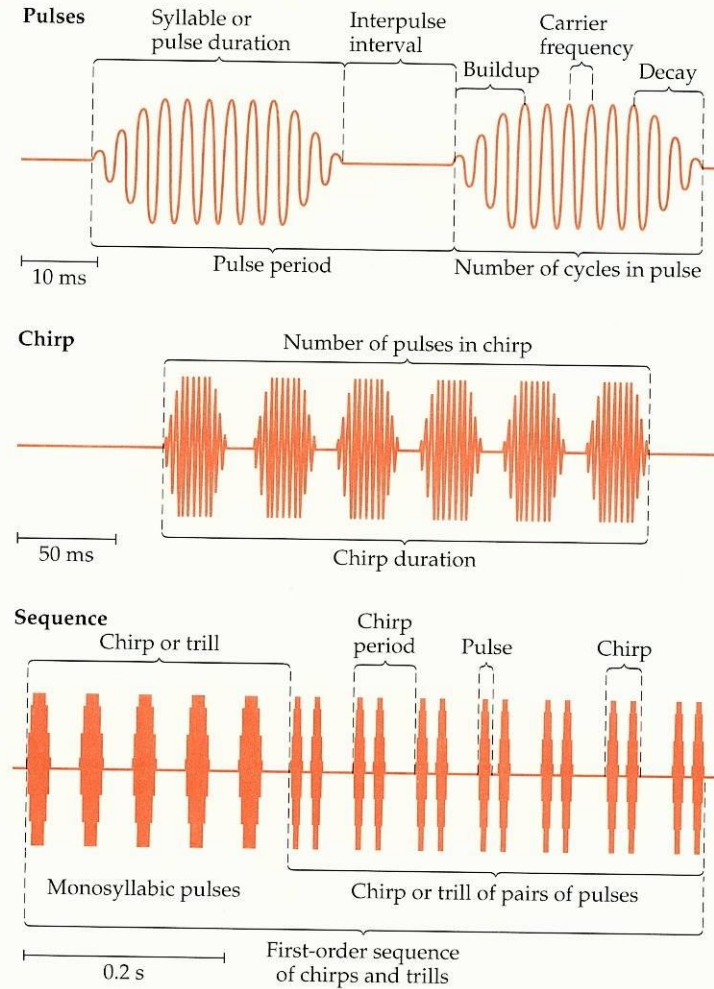
Volání – přitahování samic
Svatební – námluvy a páření
Agresivní – teritorium samce



Zvuková komunikace

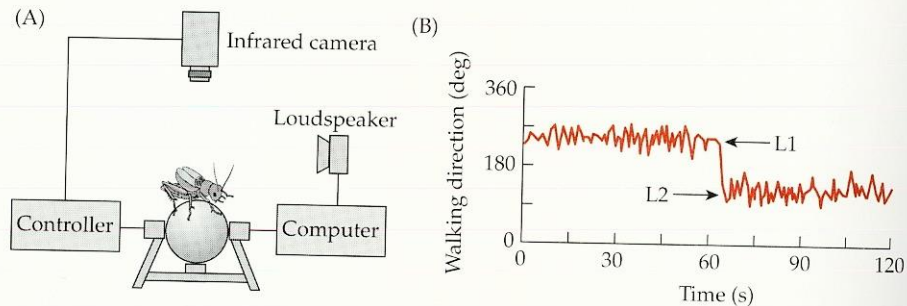
Důležitý je rytmus

Slabiky, cvrky, trylky modulují nosnou frekvenci 5kHz



5.2 Elements of a cricket song

Each syllable is a sound pulse; the interval between pulses determines the pulse rate. A chirp is composed of many pulses (syllables). Chirps can occur in a variety of temporal patterns. After Huber, Moore, and Loher 1989.

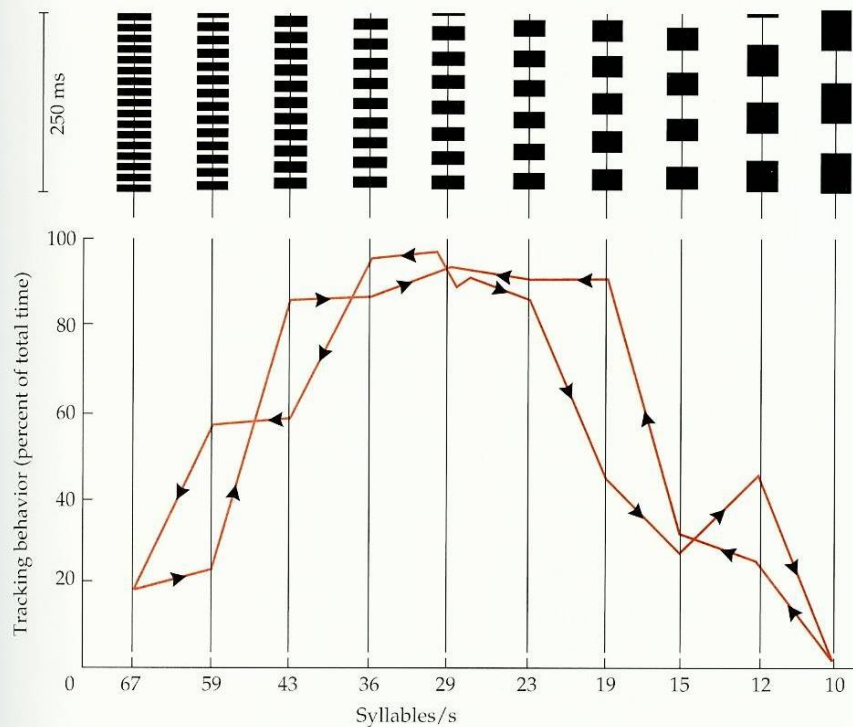


5.7 The female zigzags toward the male's song

A female's reaction to a male's song can be accurately measured in the laboratory. (A) The female cricket is placed on a lightweight ball so that she can walk (in place) and track the source of a song (played through a roving loudspeaker). (B) The female rapidly shifts direction when the sound source is moved from one side to the other (the transition between L1 and L2). Notice that she typically walks in a zigzag pattern. After Huber, Moore, and Loher 1989.

Ve sluchové dráze cvrčka jsou rytmus rozeznávající buňky stejně jako pozici zdroje.

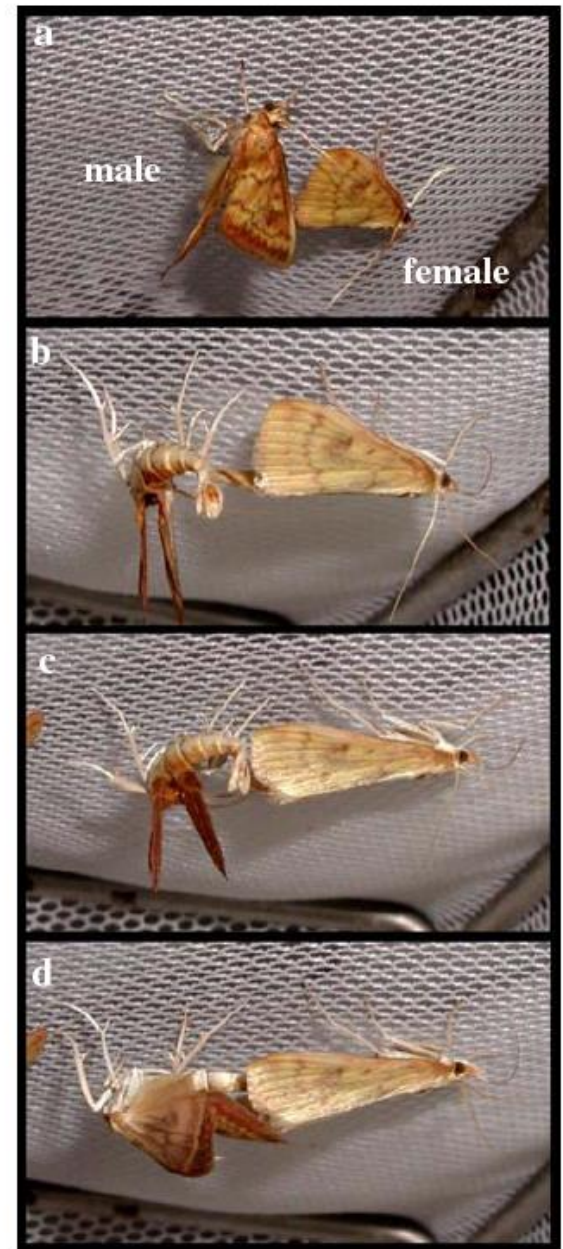
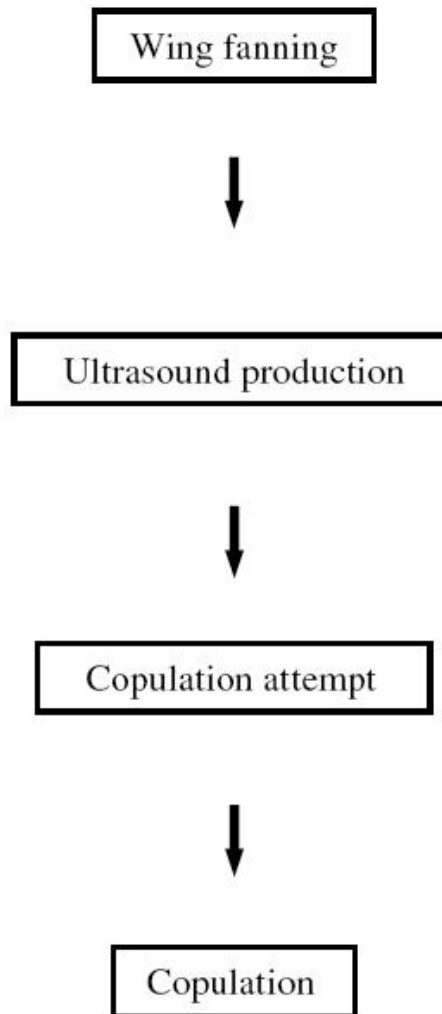
Samička si vybírá zdroj zvuku s určitým rytmem pulzů (asi 30/s).



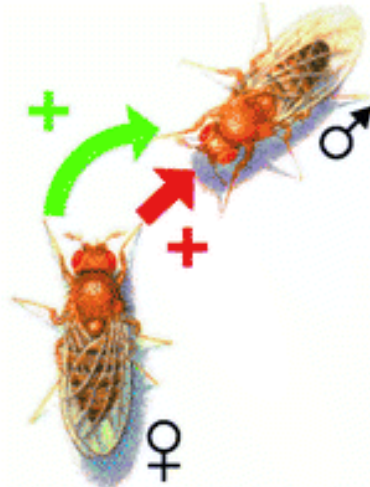
5.9 The female's tracking behavior

Females have a clear preference for a specific repetition rate. The graph depicts the tracking behavior of the female to artificial songs of different composition (shown at the top). The female shows the most tracking behavior when the syllable rate is about 30 per second. Note the band-pass pattern; tracking falls off sharply in response to either lower or higher repetition rates. After Huber and Thorson 1985.

Námluvy motýlů s pomocí ultrazvuků.



Námluvy octomilek zaměstnají kromě sluchu i ostatní smysly.



Orientation



Tapping



Wing vibration



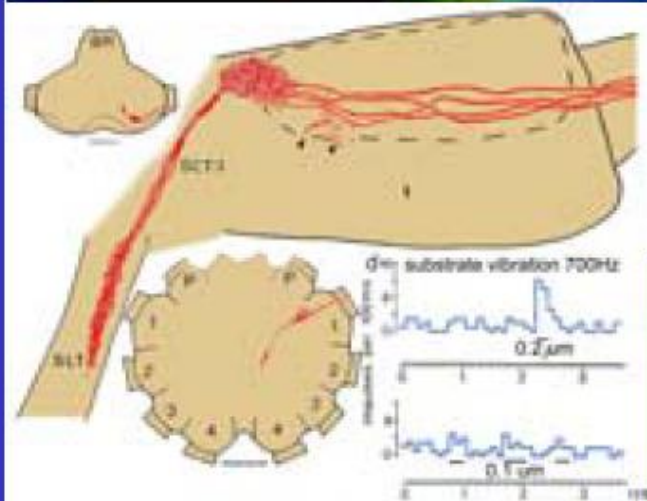
Licking



Attempted copulation

	Audition
	Olfaction
	Taste
	Vision

spider mechanosensory receptors



lyriform organ

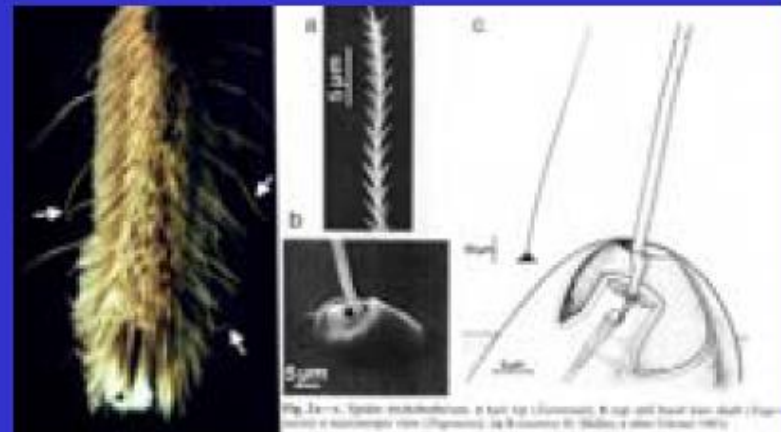
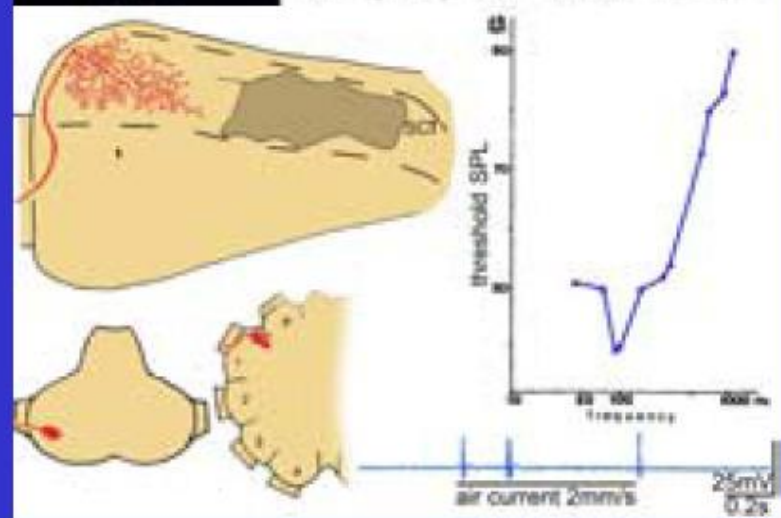
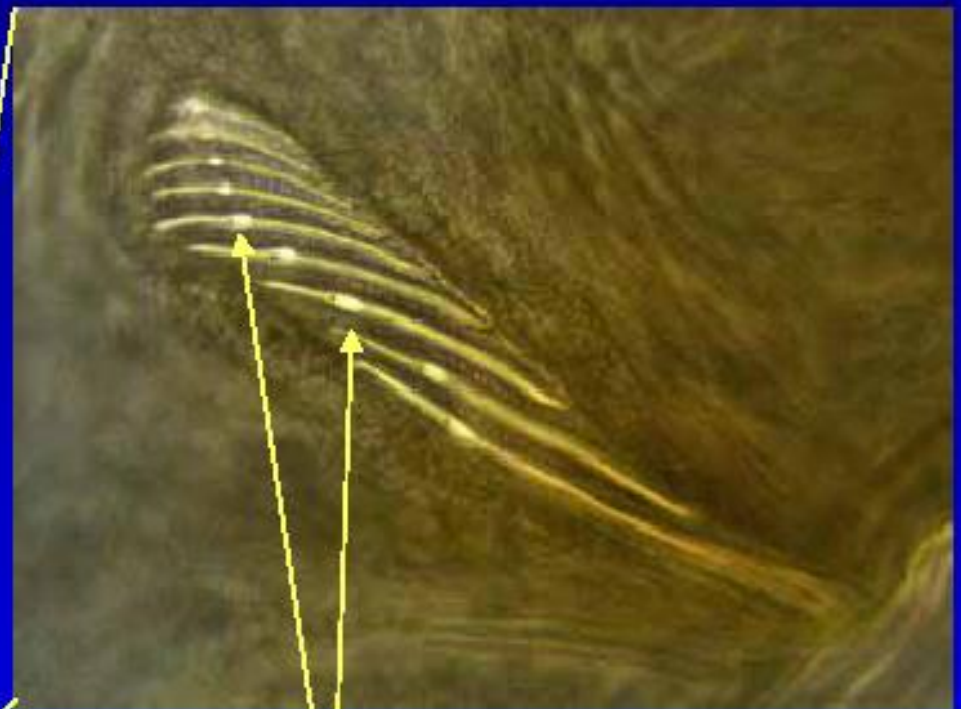
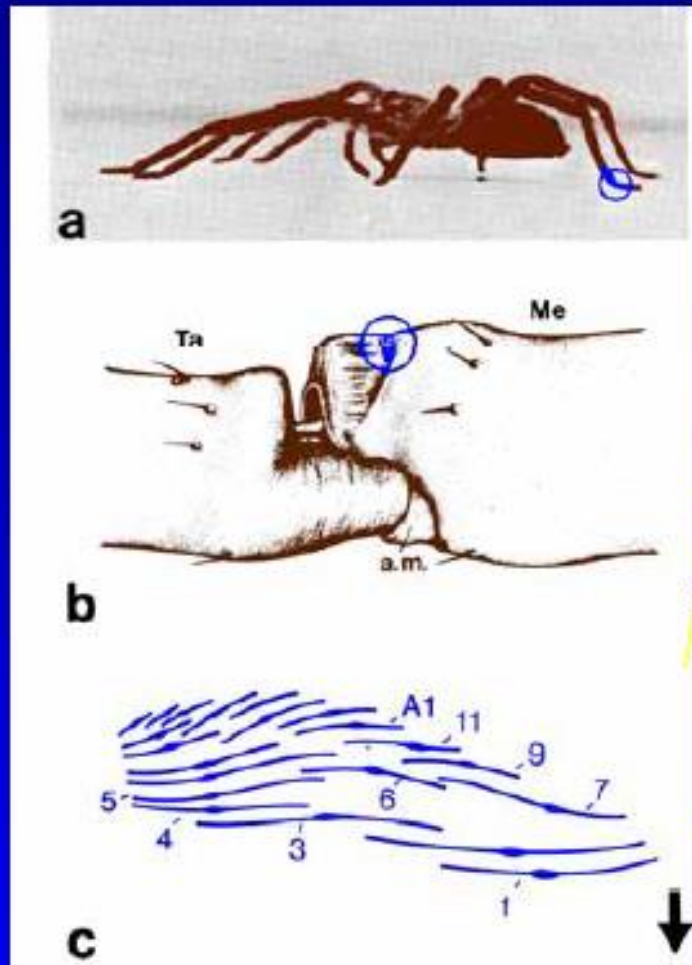


Fig. 2. Trichobothria. a) Spine (mechanoreceptor) at tip of leg (dorsally). b) Top and basal view (distal tip) of trichobothrium. c) Neural connections of trichobothrium. (a) & (b) courtesy of M. R. Jackson; (c) courtesy of M. R. Jackson.



trichobothria

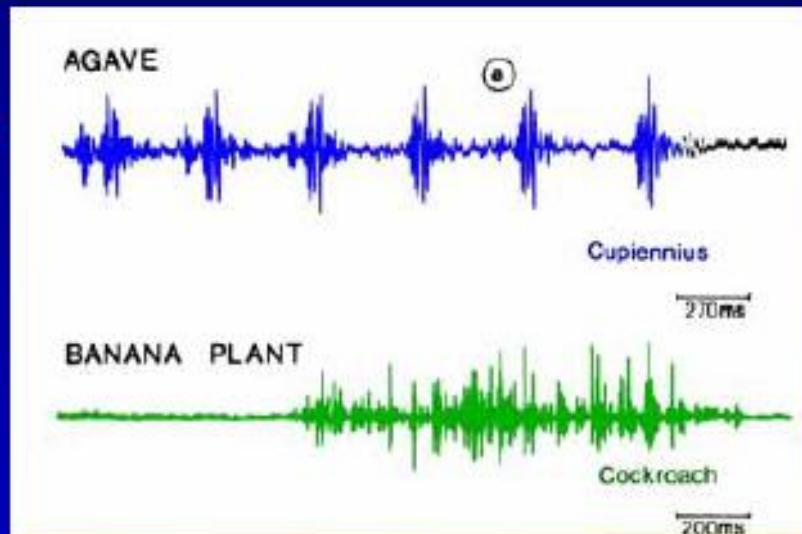
Slit sensilla in spiders: positional and vibrational sensors



Dendritic endings

Female spiders must distinguish many different vibrational signals to respond appropriately

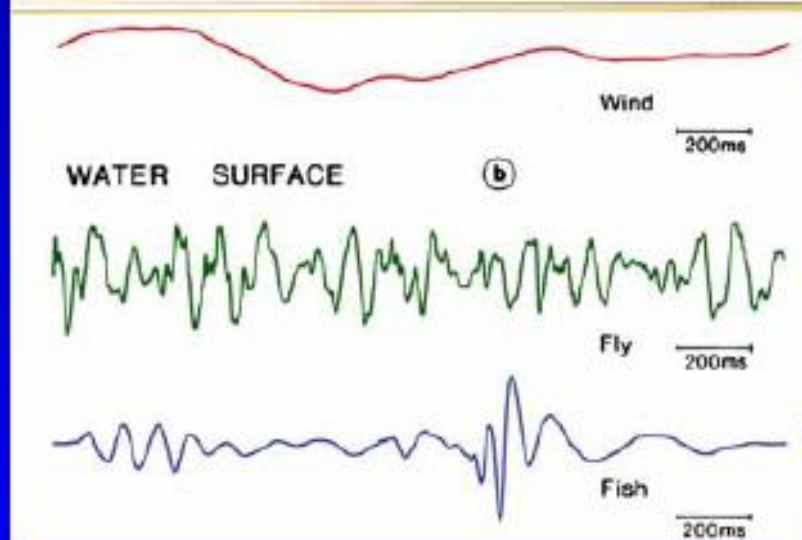
Plants



← Male courtship signal

← Prey signal

Water

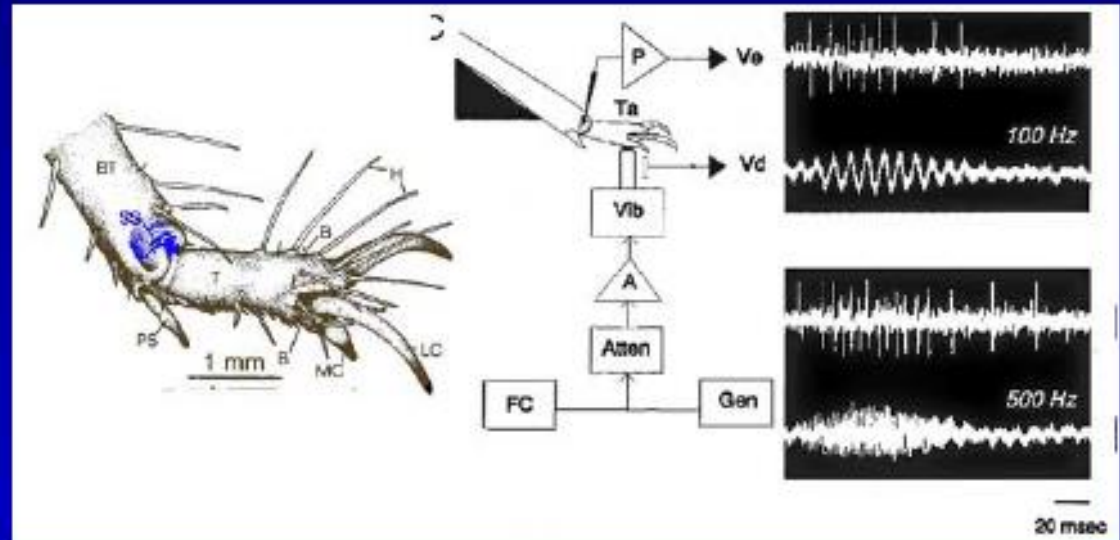


← Wind (background)

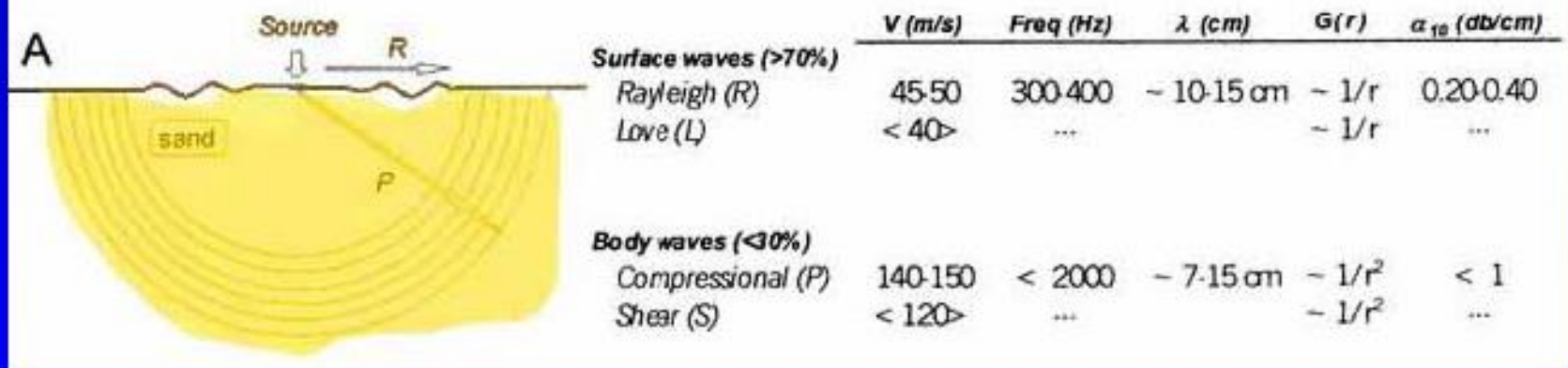
← Prey signal (fly)

← Predator signal (fish)

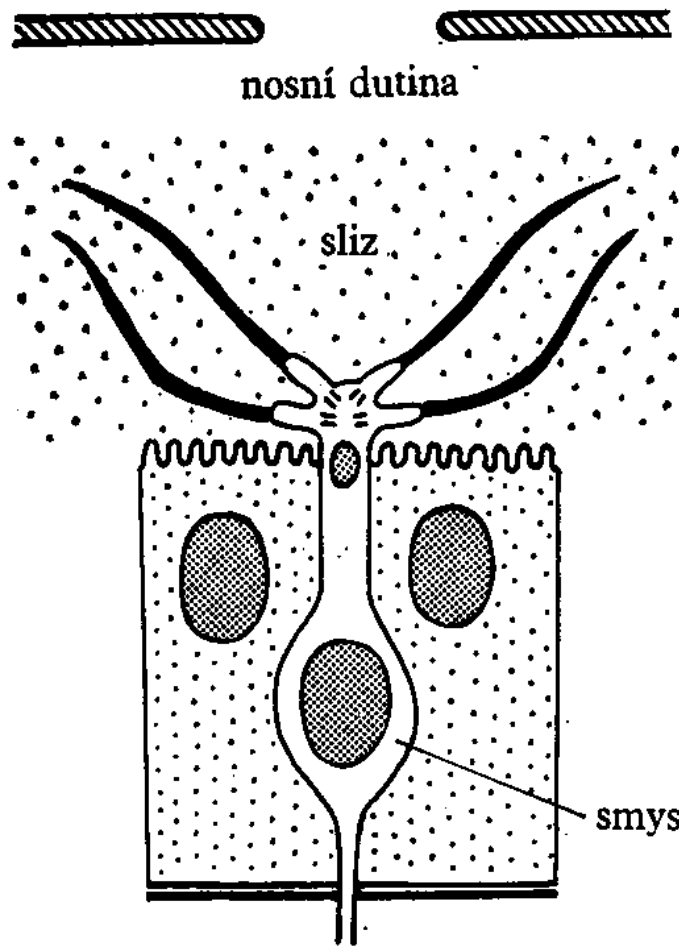
Scorpion prey detection using waves in sand



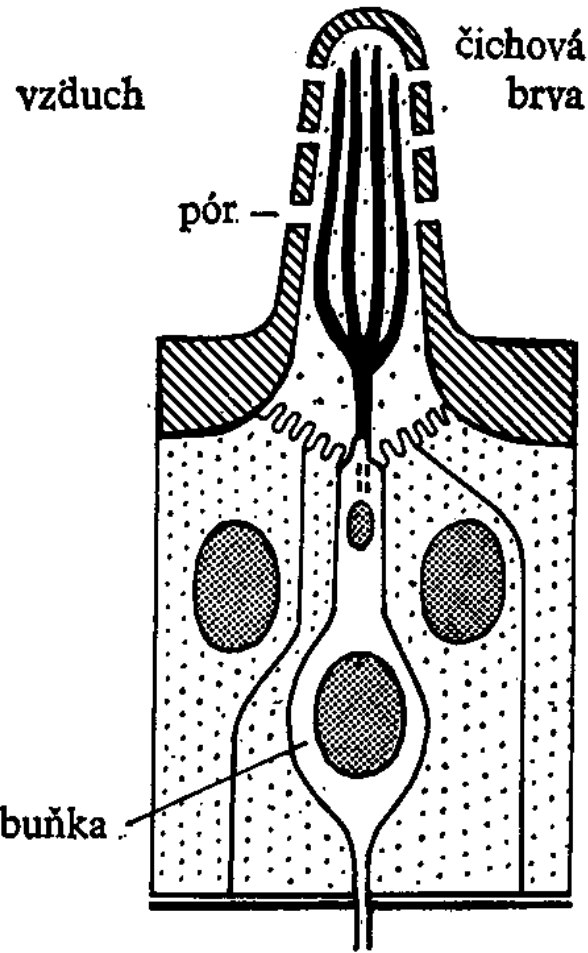
Vibrational wave transmission in sand



Chemorecepce



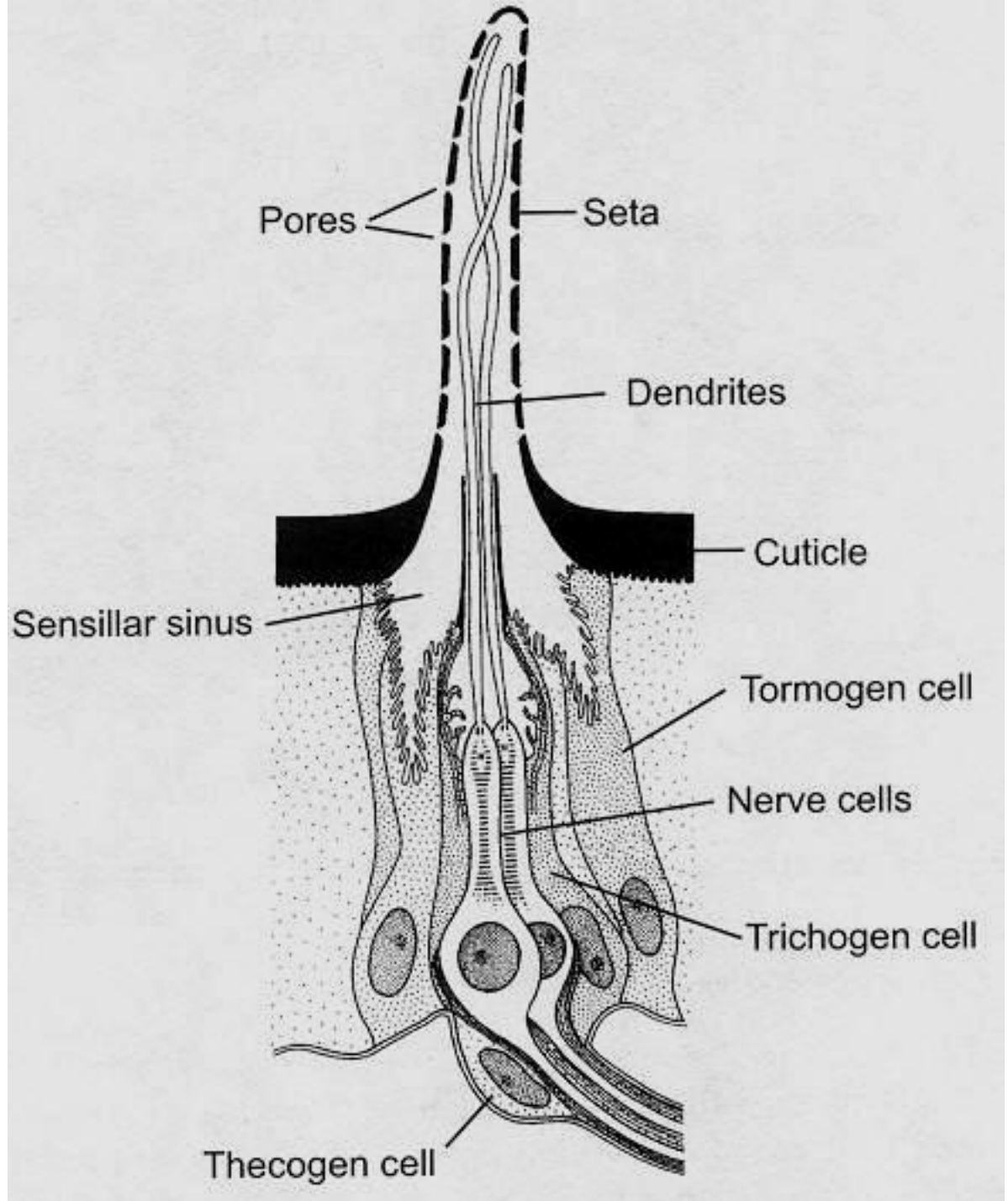
obratlovec



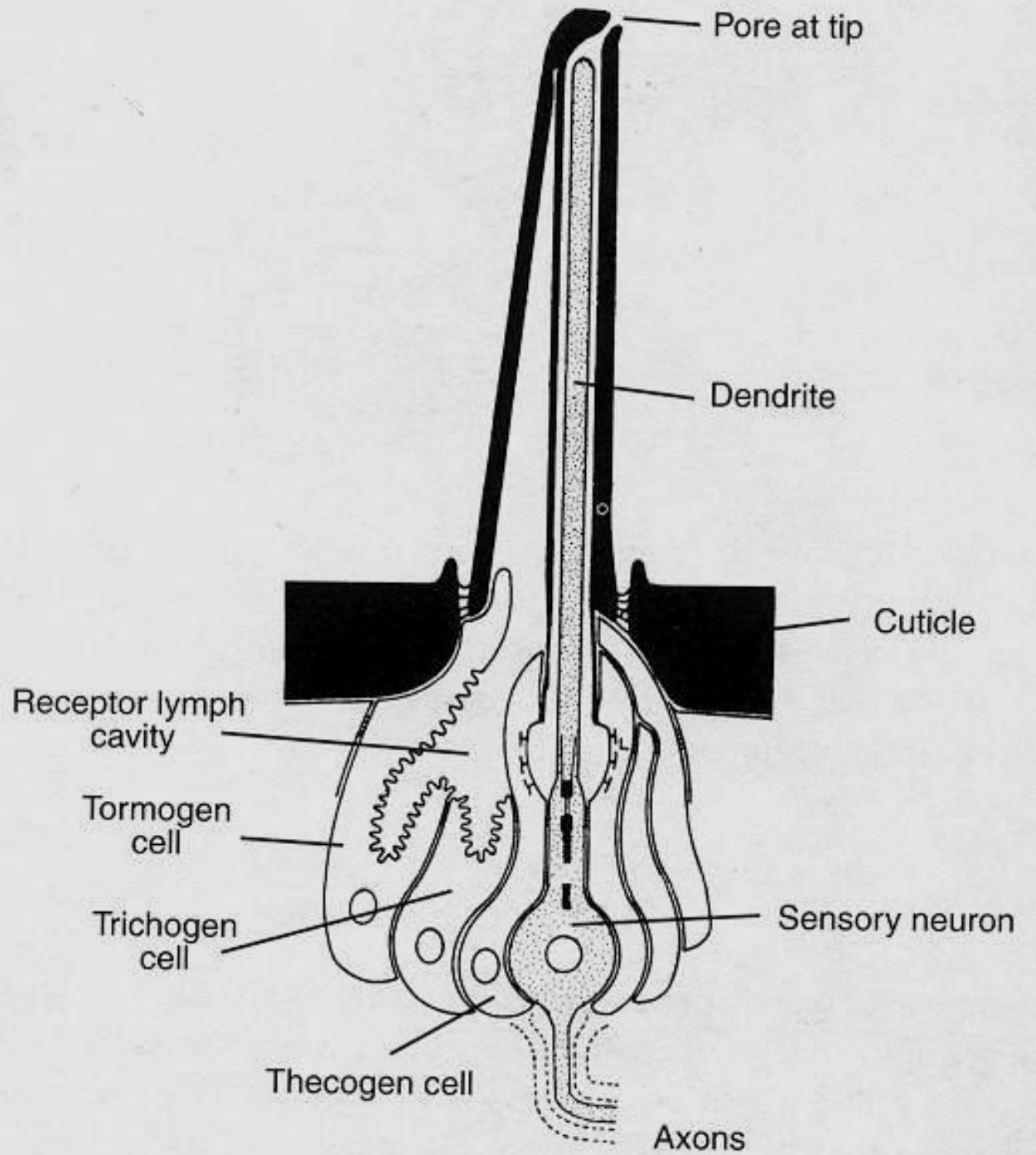
hmyz

Diagramatické znázornění čichové sensily obratlovce a hmyzu představuje analogické struktury obou smyslových orgánů

Chemorecepce



Sensila čich



Sensilla cut'

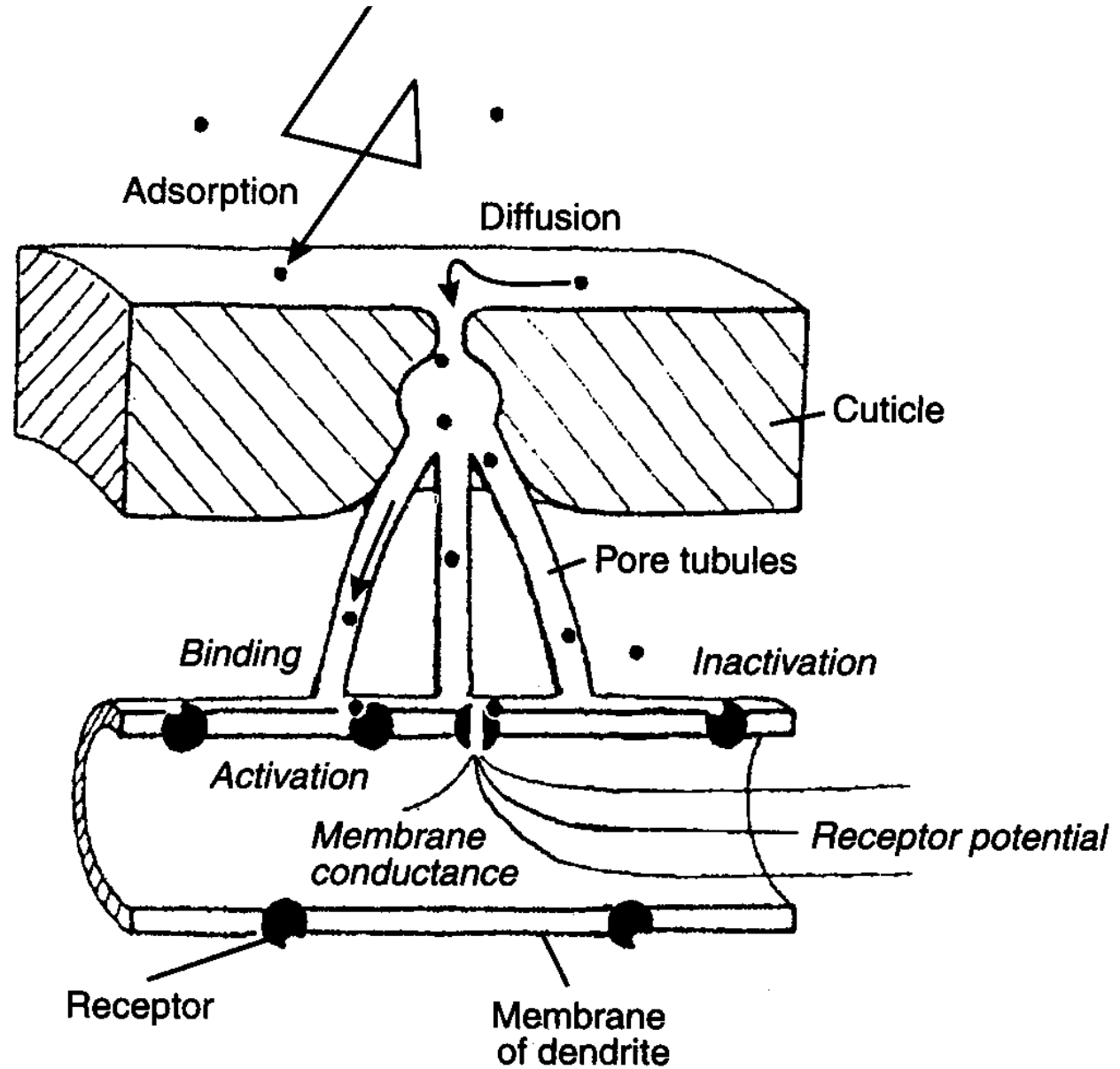
Antennal morphology diversity



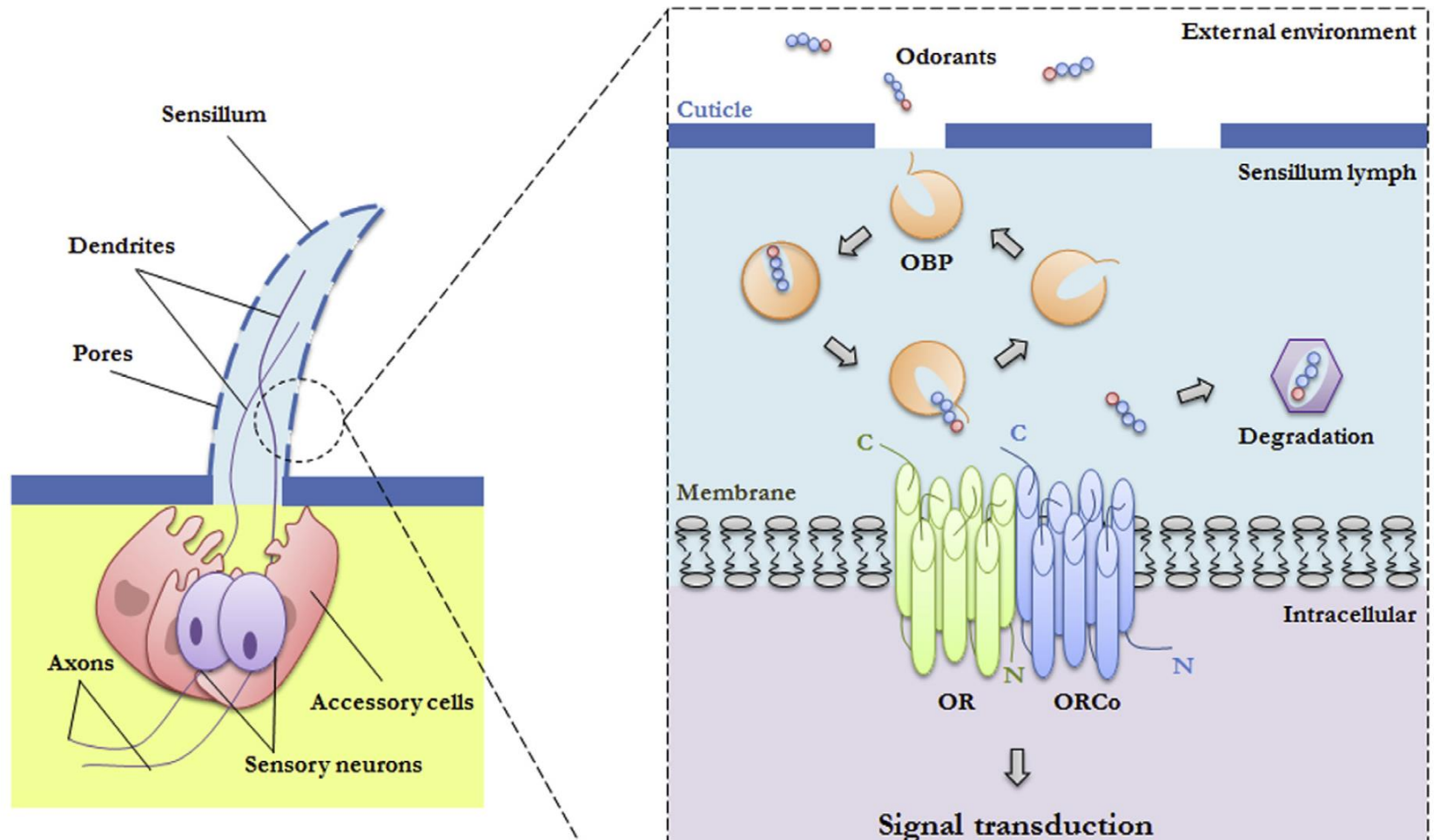
Anatomy of an antennal sensilla



Molekulární mechanismus transdukce – extracelulární strana



Molekulární mechanismus

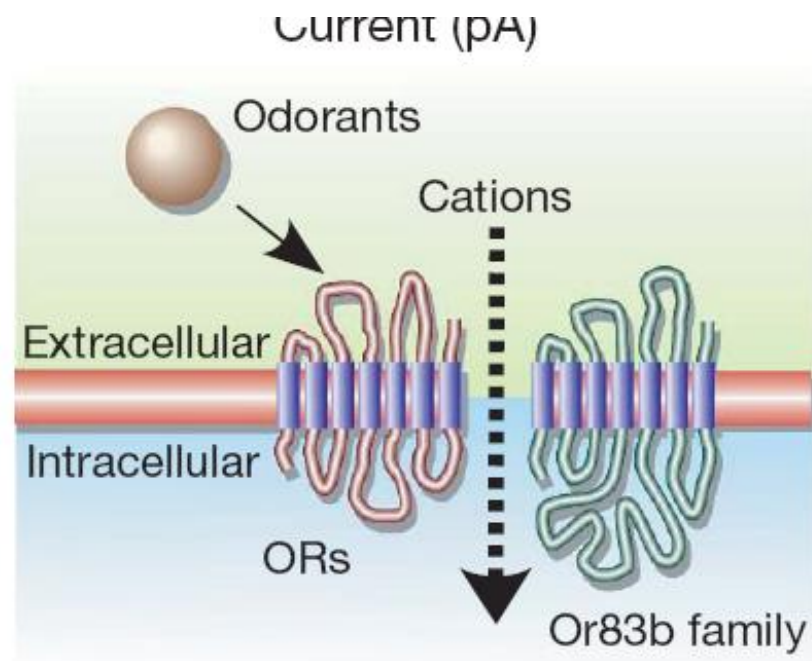


Odoranty se vážou na OBP, čímž se stanou solubilními. Po navázání na receptor jsou rychle degradovány. Odorant-binding proteins (OBPs), odorant receptors (ORs), ORs are usually part of a heteromeric complex comprising at least two subunits: a ligand-specific OR and a highly conserved co-receptor (ORCo). Molecules specifically bind the OR, so the ORCo is not directly involved in odorant recognition. Heteromeric ORCo complexes form ion channels induced by odorant binding to the OR, which leads to signal transduction.

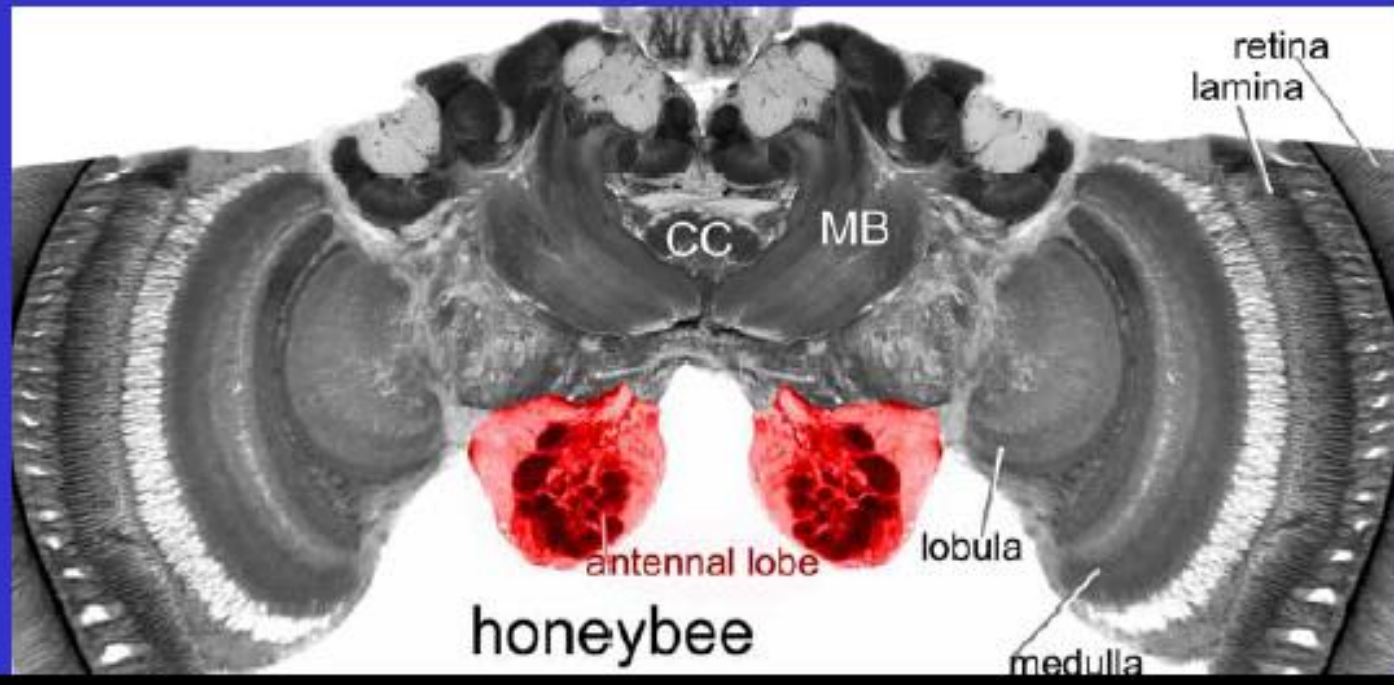
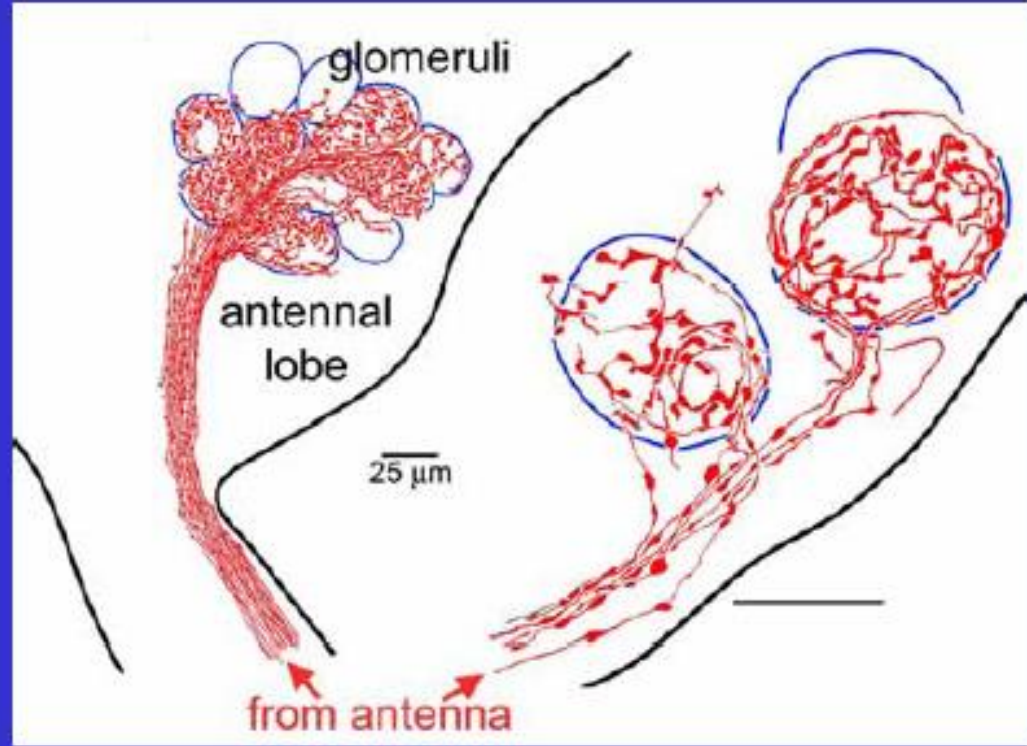
Molekulární mechanismus transdukce intracelulární strana –

Známa je i G-proteinová signalizace, ale přinejmenším některé receptory jsou ligandem řízené kanály – ionotropní signalizace – unikátní konstrukce čichového receptoru

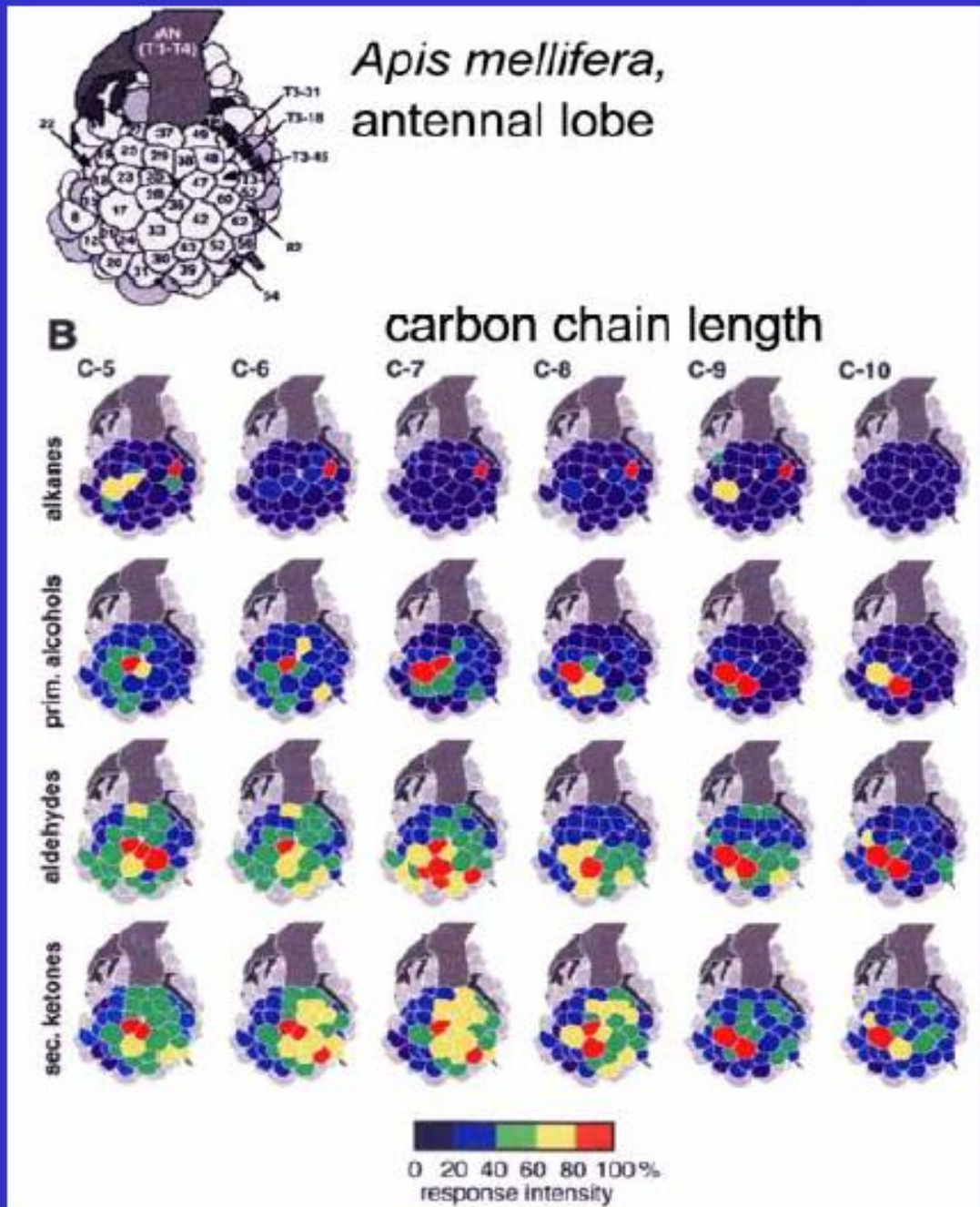
The OR consists of a seven transmembrane domain protein which is not homologous to vertebrate GPCR receptors. Insect ORs adopt an inverse membrane topology when compared to classical GPCRs, with the N-terminal region located intracellularly



Antennal
olfactory receptor
neurons terminate
in antennal lobe
glomeruli



Glomeruli responses reflect odorants' structural properties (chain length, residues, polarity etc.):
odor map



Elektroantennogram

Air source

Stimulus molecules
contained on paper

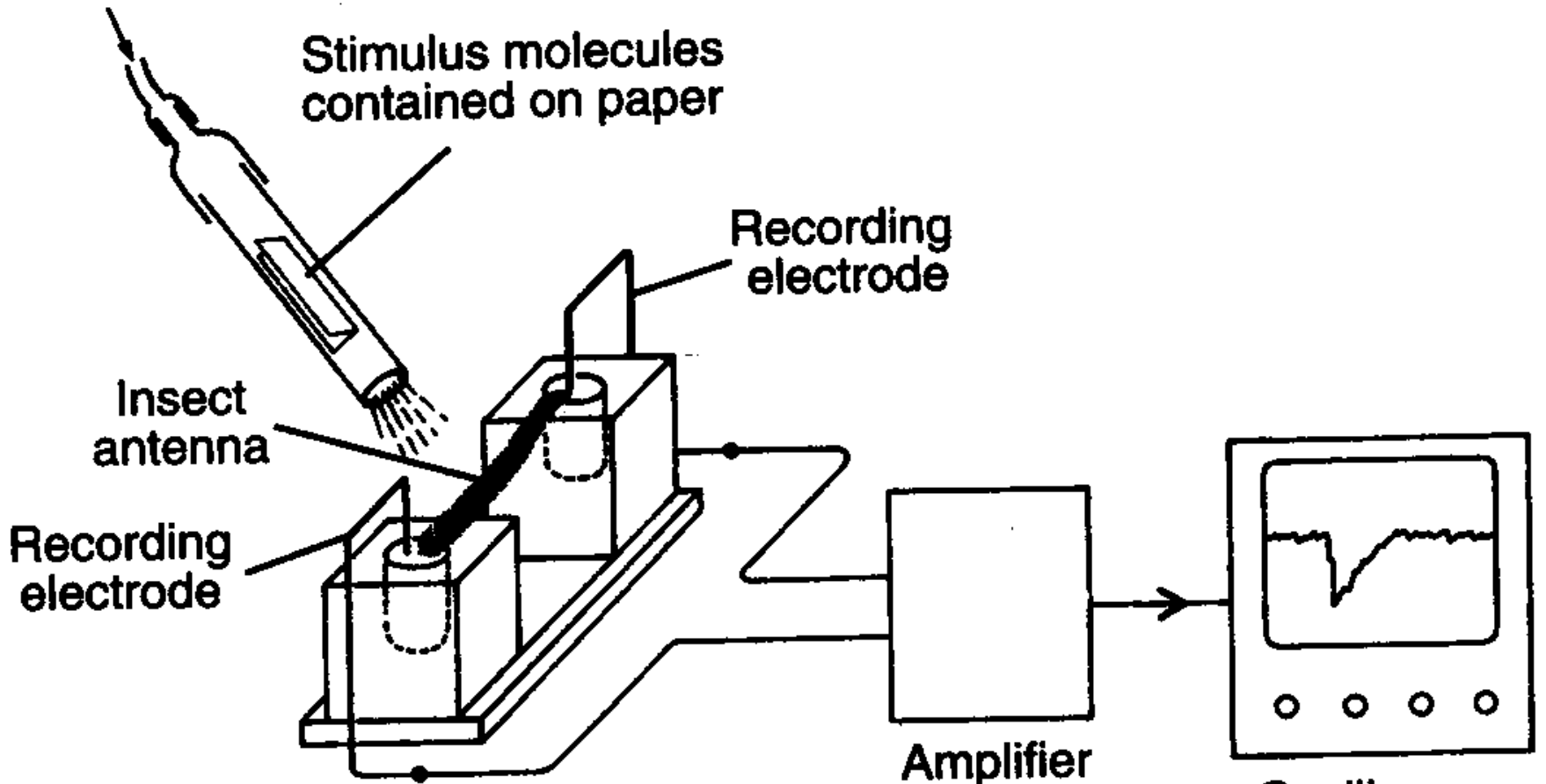
Recording
electrode

Insect
antenna

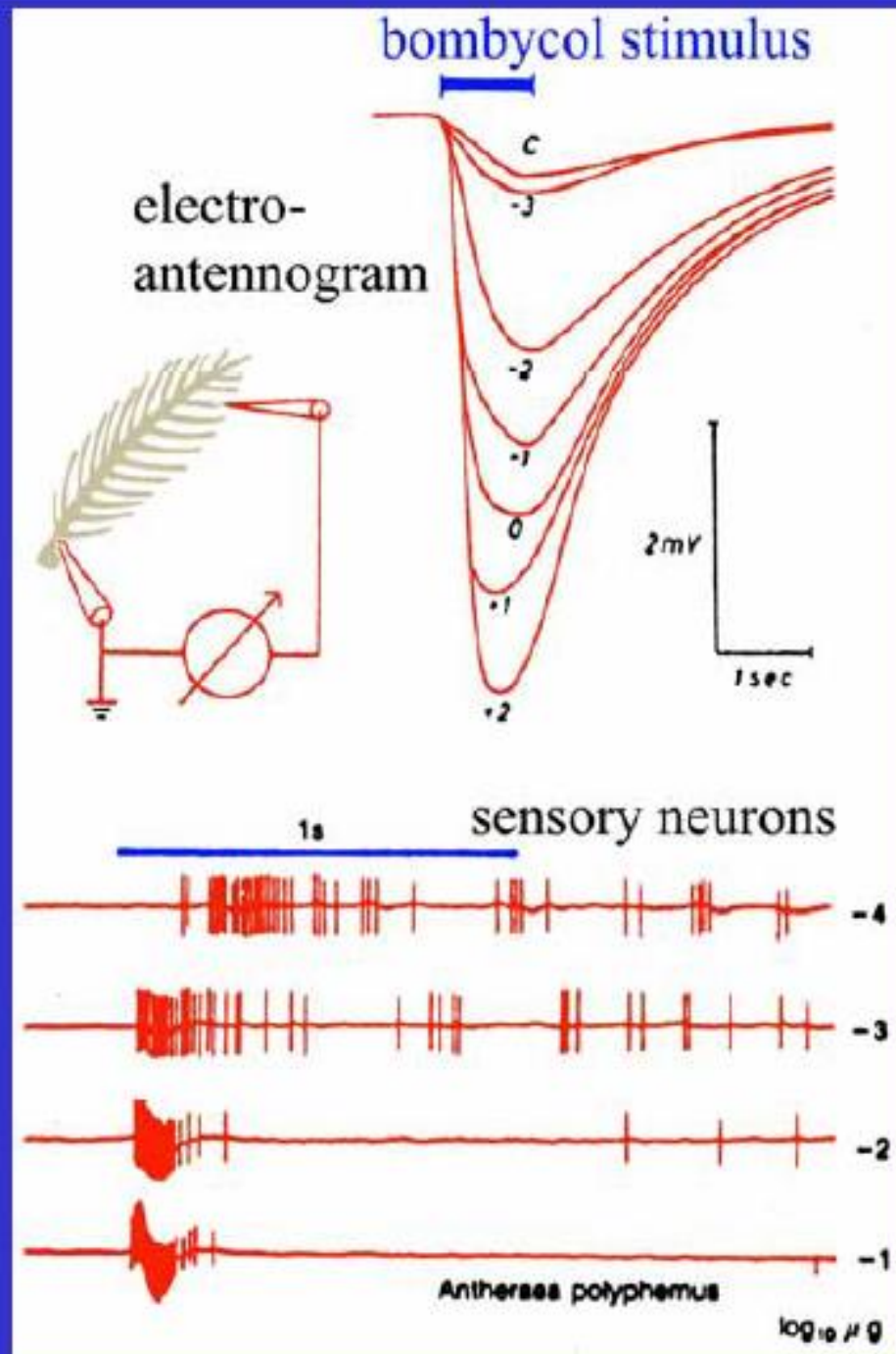
Recording
electrode

Amplifier

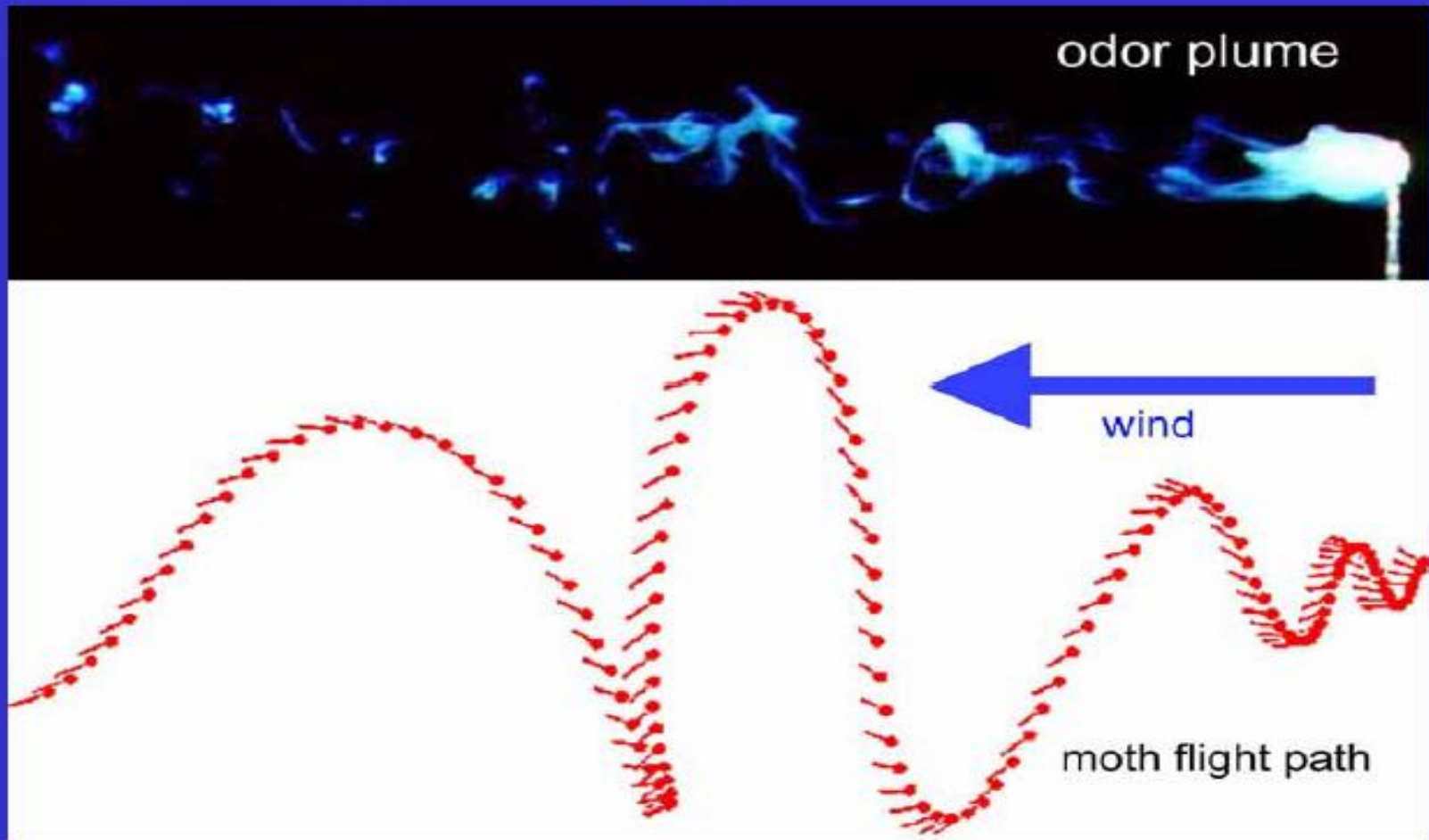
Oscilloscope



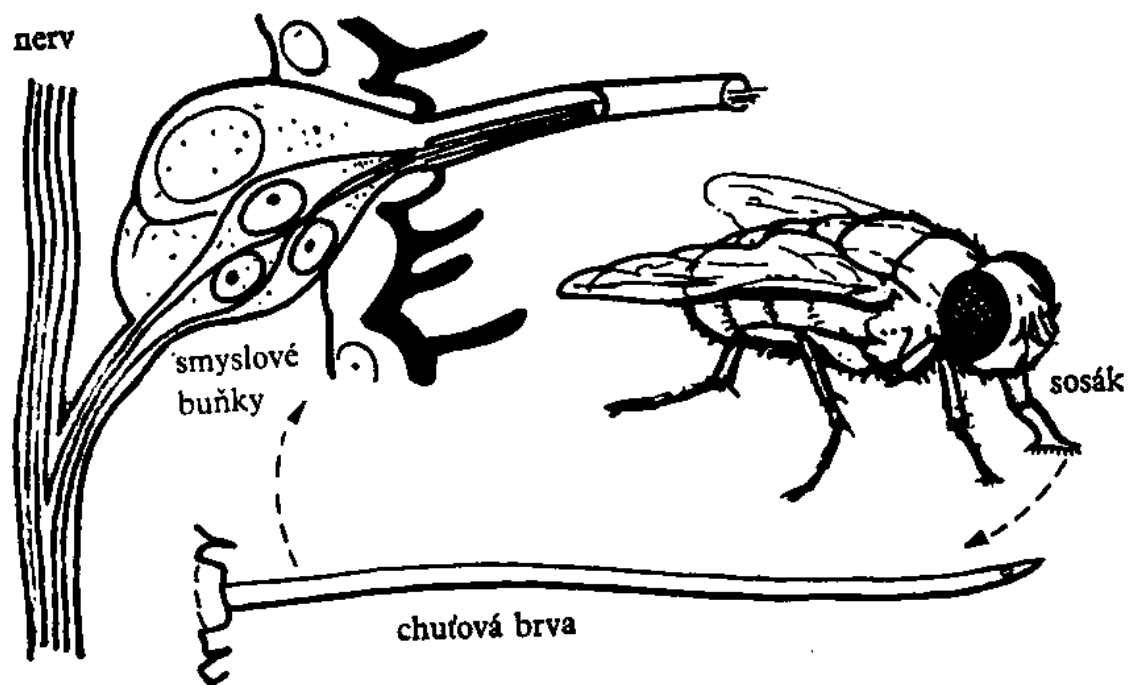
Olfactory receptor neurons respond to odorants



Odor is discontinuously distributed in air



Chuť



Chuťové sensily z konce mušního sosáku jsou dlouhé brvy s otvůrkem na konci. Teprve mikroskopický řez odhalí tři smyslové buňky v základu brvy, jejichž citlivé výběžky zasahují až ke špičce.

Hygrorecepce

Komár rodu *Culex* nebo larvy kovaříků (drátovci) mohou rozlišit odchylku už 1% relativní vlhkosti vzduchu.

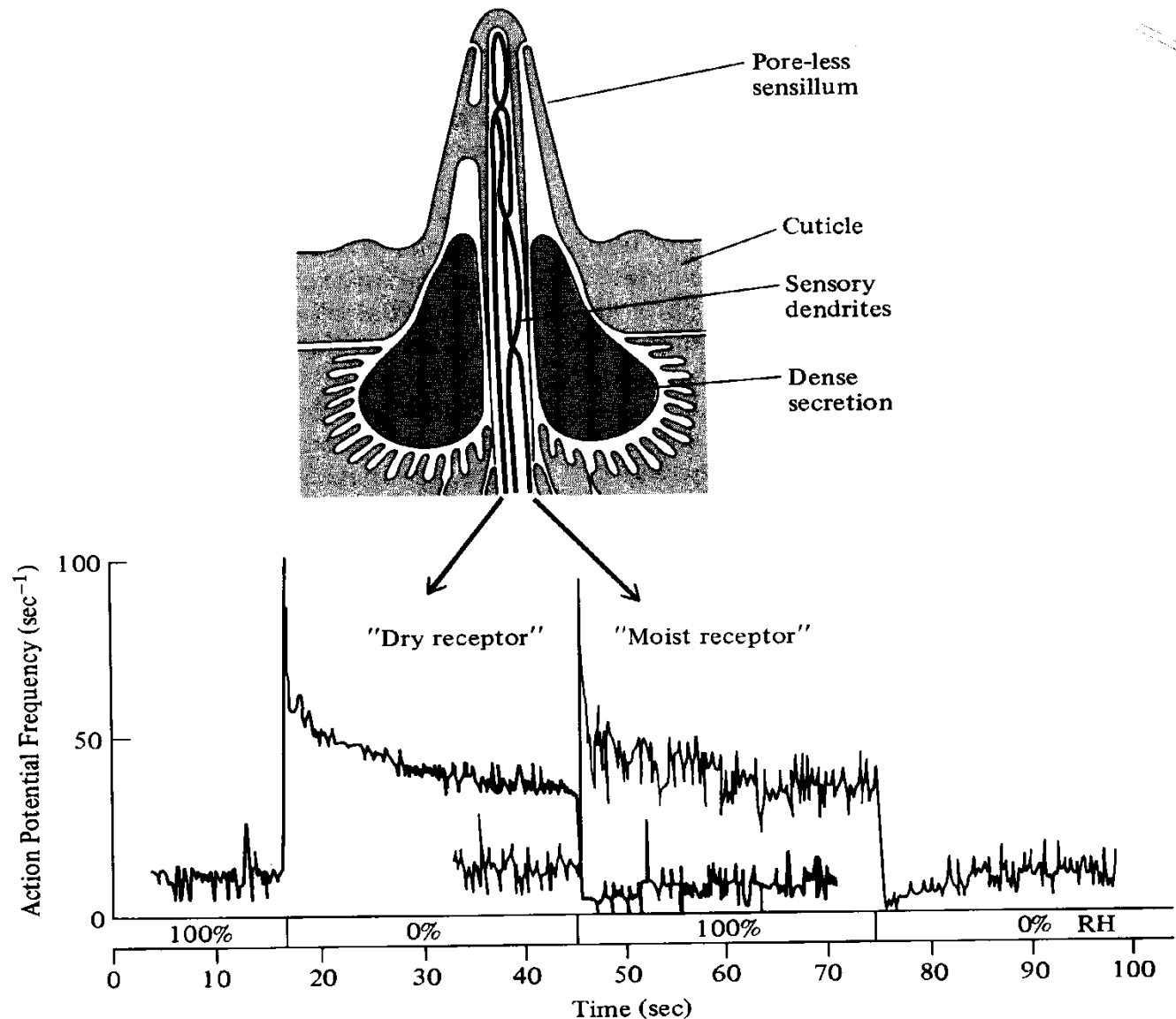
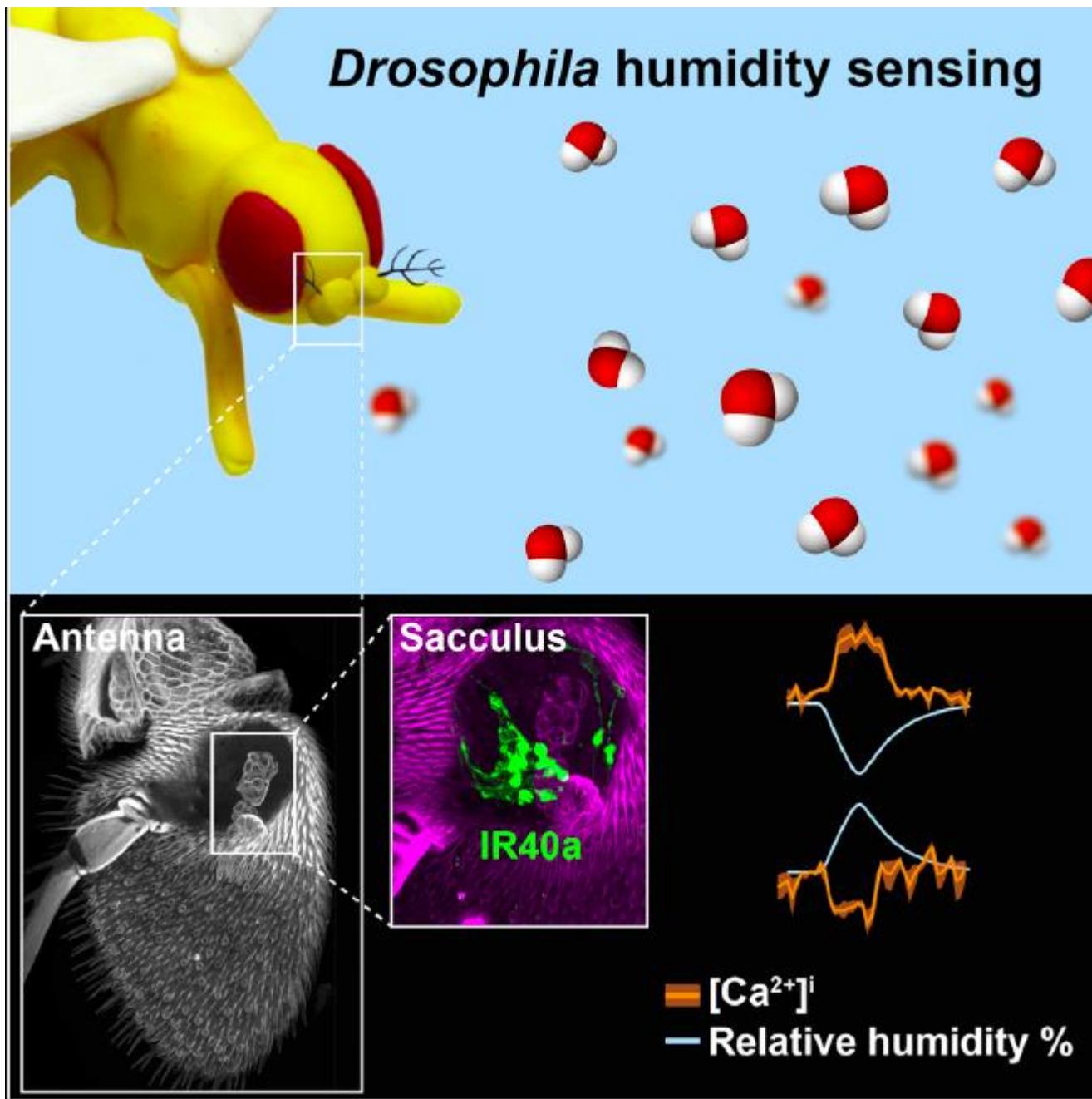


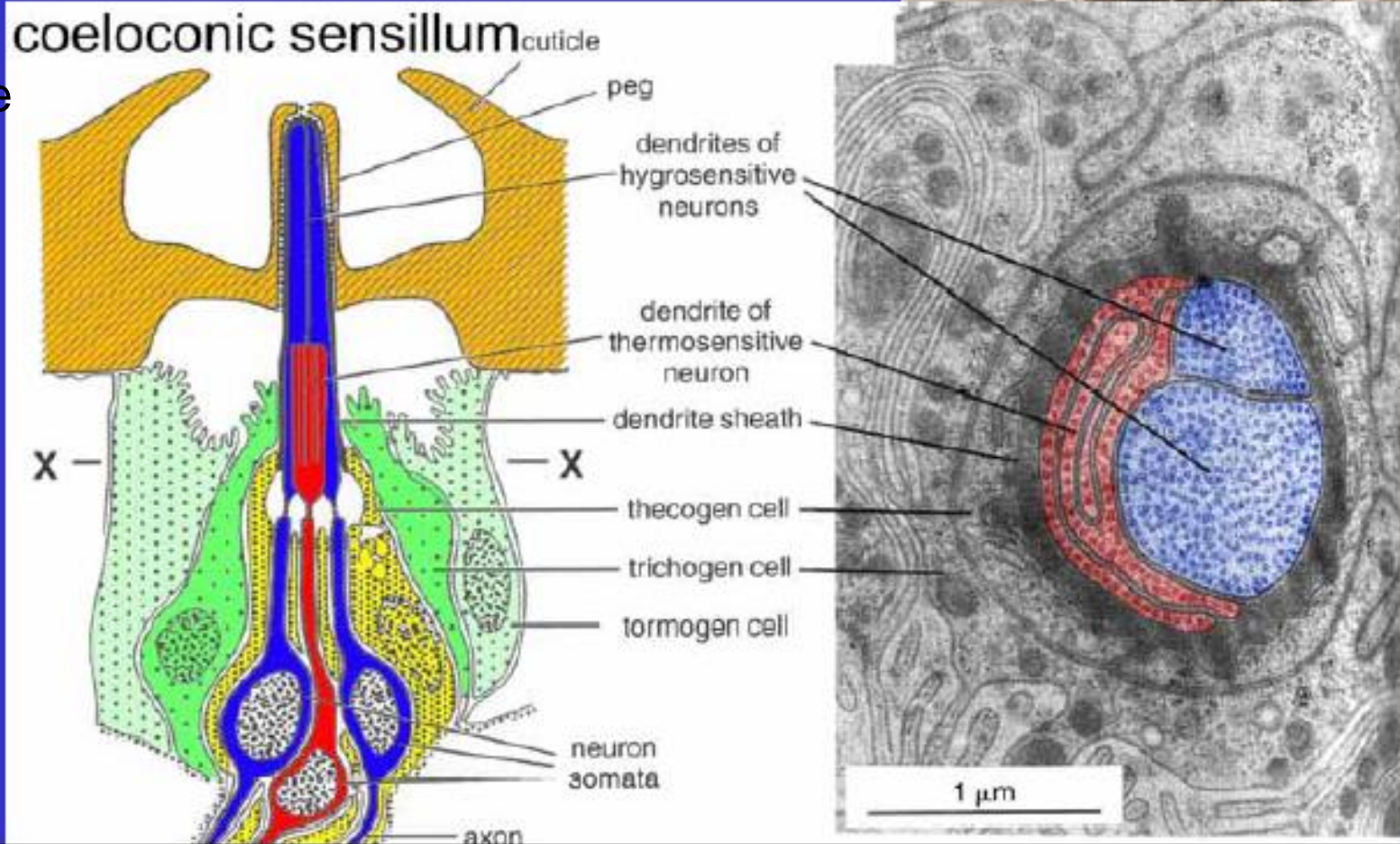
FIGURE 7-18 The “cold-moist-dry” triad sensory sensillum of the cockroach contains three bipolar sensory neurons; one neuron of the hygroreceptor responds to high humidity (“moist” receptor) and one to low humidity (“dry” receptor). The receptor cavity of the poreless sensillum is filled with a dense secretion. (Modified from Yokohari and Tateda 1976; Schaller 1978.)



Thermoreceptors are often associated with hygroreceptors in sensilla embedded within the cuticle



Thermoreceptor



Some beetles can detect forest fires



IR recepce

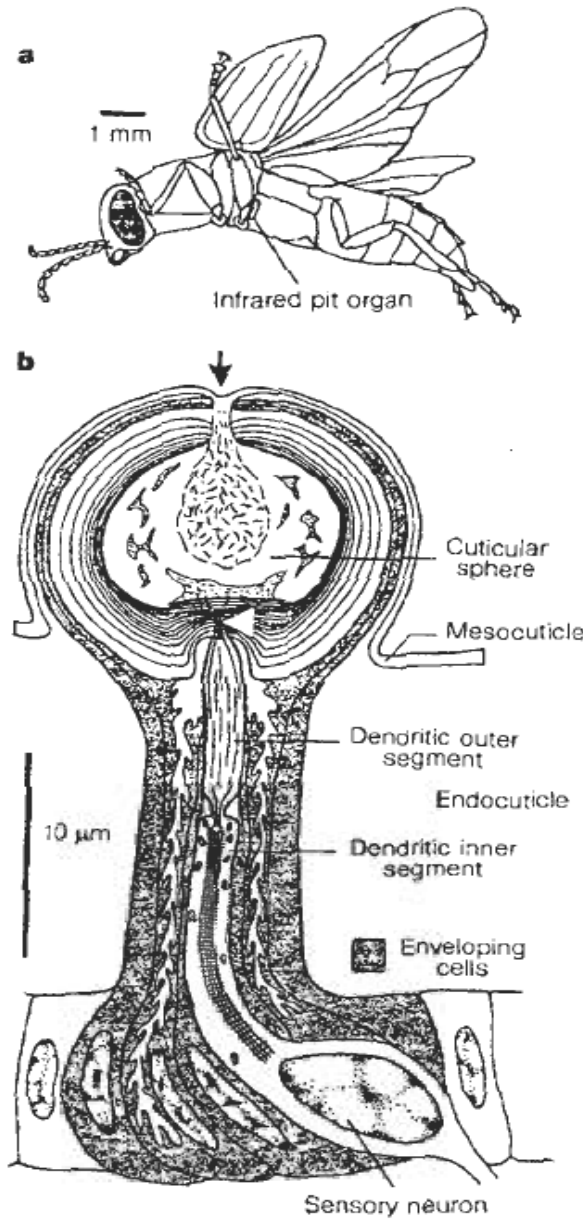


Figure 1 a, Diagram of *Melanophila* (body length 10 mm). The infrared pit organs, situated next to the coxae of the middle legs, are completely exposed during flight. b, An infrared sensillum, redrawn from ref. 3.

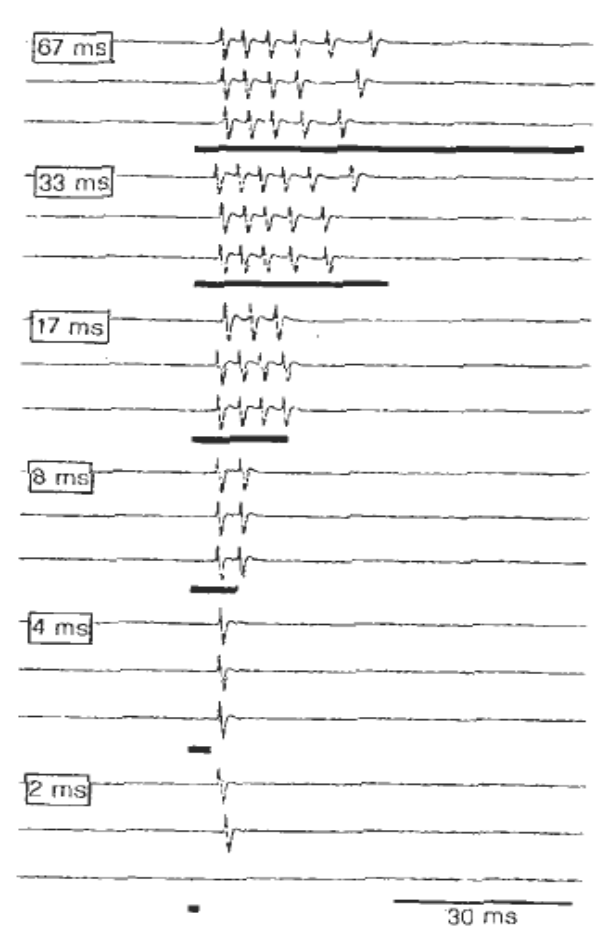
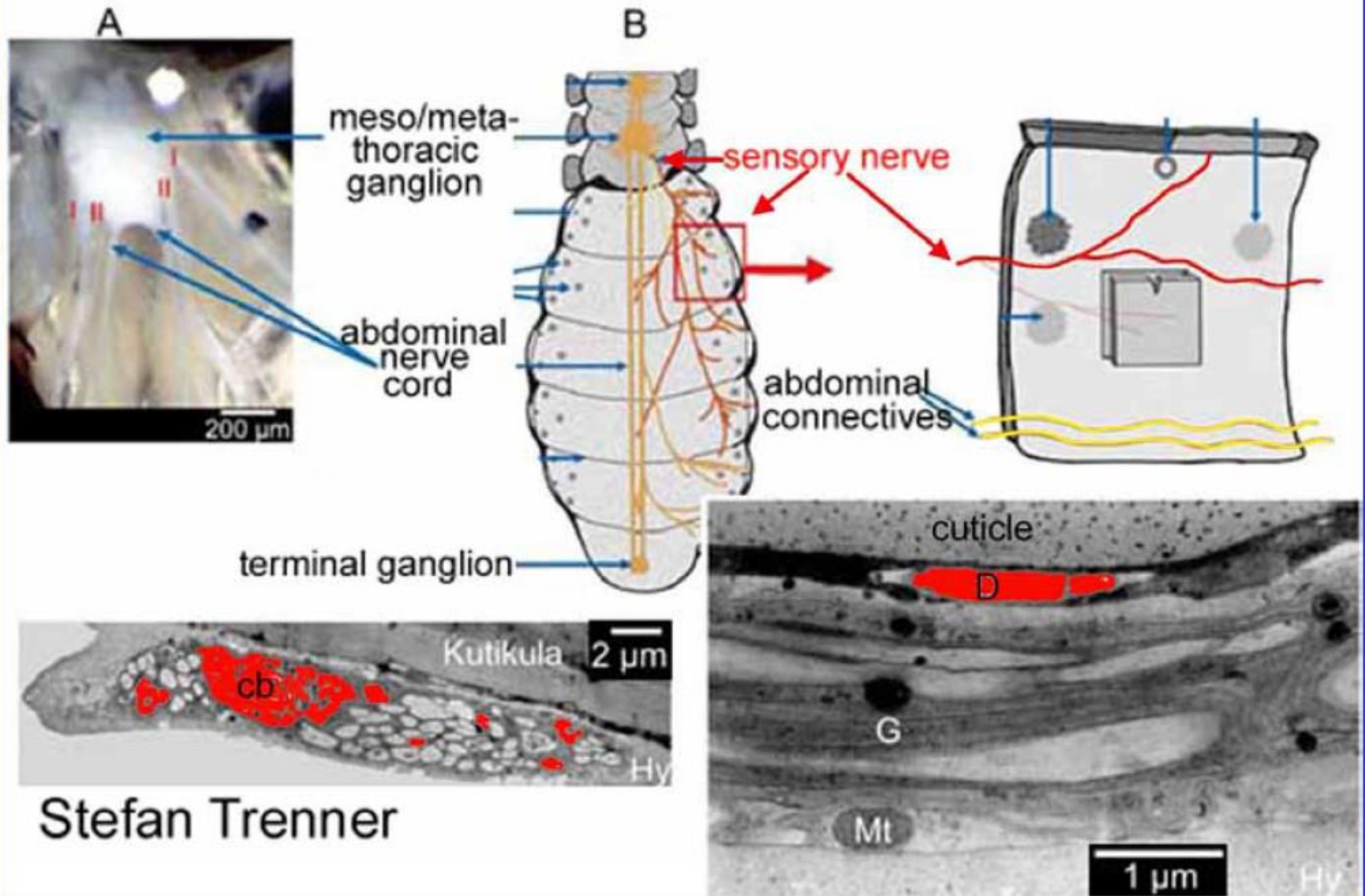


Figure 2 The responses of a neuron, recorded from the pit organ, to various infrared stimuli. Each trace shows the original response to one stimulus. Horizontal bars indicate exposure times. Each trial was repeated three times. The number of action potentials decreases with decreasing stimulus duration; 2 ms was sufficient to generate a response. If the mirror was covered, no response was recorded at any of the infrared intensities and shutter speeds tested.

pass infrared filter (50% cut-on at 1.8 μm) and neutral-density filters. At a radiation intensity of 24 mW cm⁻² single neurons

Warm stimuli are probably perceived by non-specialized dendrites in the body-wall of *Rhodnius*



Stefan Trenner

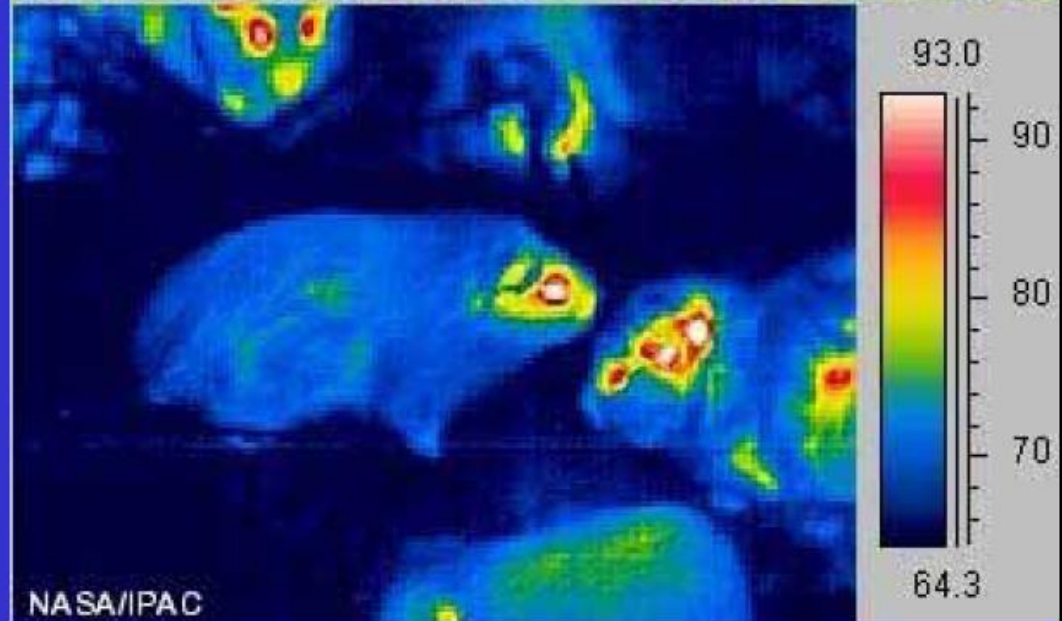
Infrared receptors are modified hair sensors that originally detected subtle movements. So how do the insects convert heat into mechanical stimuli? Schmitz explains that the receptors contain fluid that he suspects expands as it heats up and presses against a motion-sensitive nerve cell deep in the receptor; ‘the beetles could be described as hearing heat,’ says Schmitz. But for the mechanism to work, the fluid must be contained in a pressure vessel that does not expand when heated.

Melanophila



Muller, M., Olek, M., Giersig, M. and Schmitz, H. (2008). Micromechanical properties of consecutive layers in specialized insect cuticle: the gula of *Pachnoda marginata* (Coleoptera, Scarabaeidae) and the infrared sensilla of *Melanophila acuminata* (Coleoptera, Buprestidae). *J. Exp. Biol.* **211**, 2576-2583. Doi: 10.1242/jeb.022947

Warm-blooded animals emit infrared radiation ('heat')



Infrared
photograph:

reflected 'light'
(ca. 800-1200
nm)



Thermograph:
'heat'

(ca. 3000 -
14000 nm)

Fotorecepce a zrak

Světlo ovlivňuje řadu i ne senzoričkových buněk a dokonce i cytoplasmu. Citlivost povrchu těla na světlo – dermální citlivost byla popsána u všech živočišných kmenů. Umožňuje vnímat pouze difúzní přítomnost světla a tím tedy střídání noci a dne a jeho délku, případně stín predátora. Je patrně detekováno volnými nervovými zakončeními v kůži asi prostřednictvím fotosensitivních pigmentů jako jsou karotenoidy.

Specializovanější fotorecepční orgány přinášejí větší informaci také o tvaru pozorovaného předmětu, intenzitě a barvě světla. Z **fotosensitivních skvrn** např. prvoků se stávají vchlípené **váčkovité** struktury mnohobuněčných vybavené pomocnými strukturami: **světlolomným aparátem** – čočkou zaostřujícími obraz na vrstvu fotoreceptorů – sítnici a dalšími **pigmentovými stínícími vrstvami**. Další možností jsou **konvexní oči** některých kroužkovců, měkkýšů a členovců. Jednotlivá **omatidia** – individuální fotorecepční jednotky – uspořádané radiálně mají každé svou vlastní čočku, stínící pigment a fotorecepční buňky

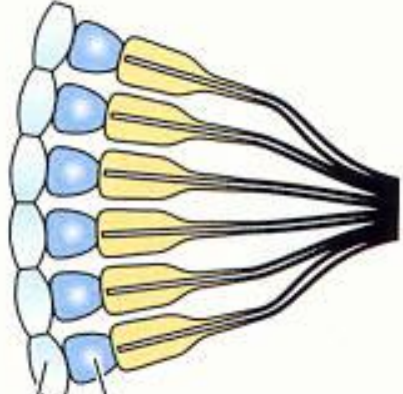
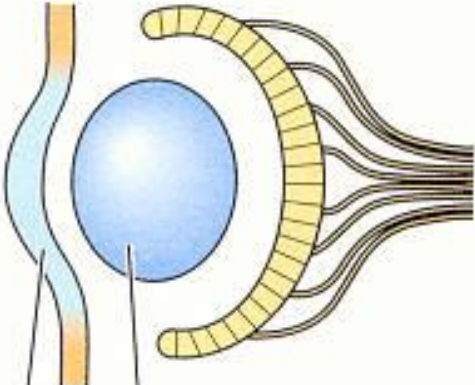
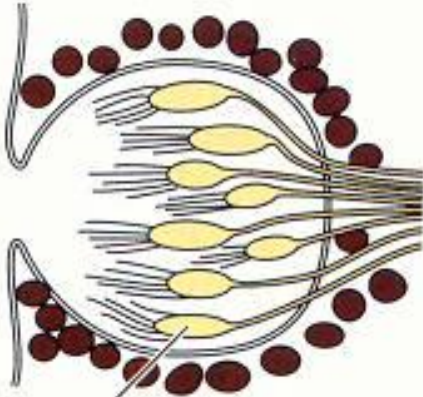
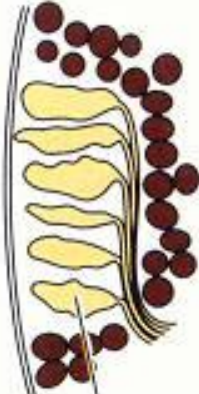
Fotorecepce

(a) Retinal plate

(b) Eyecup

(c) Camera eye

(d) Compound eye



Photoreceptors

Cornea

Lens

Cornea

Lens

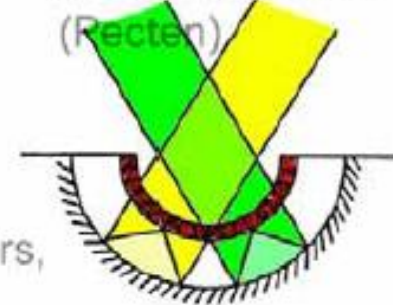
pit eye
(planarians, annelids, molluscs)



aquatic lens eye
(fish, cephalopod molluscs)



single eye with concave mirror
(Pecten)

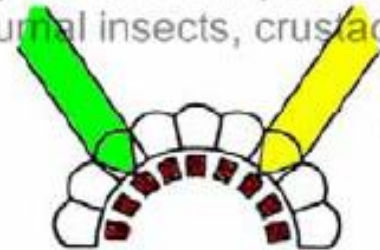


corneal lens eye
(terrestrial vertebrates, spiders, some insect larvae)



Vývojové typy

apposition compound eye
(diurnal insects, crustaceans)



basic compound eye
(only a few bivalve molluscs)



reflecting superposition eye
(decapod shrimp and lobsters)

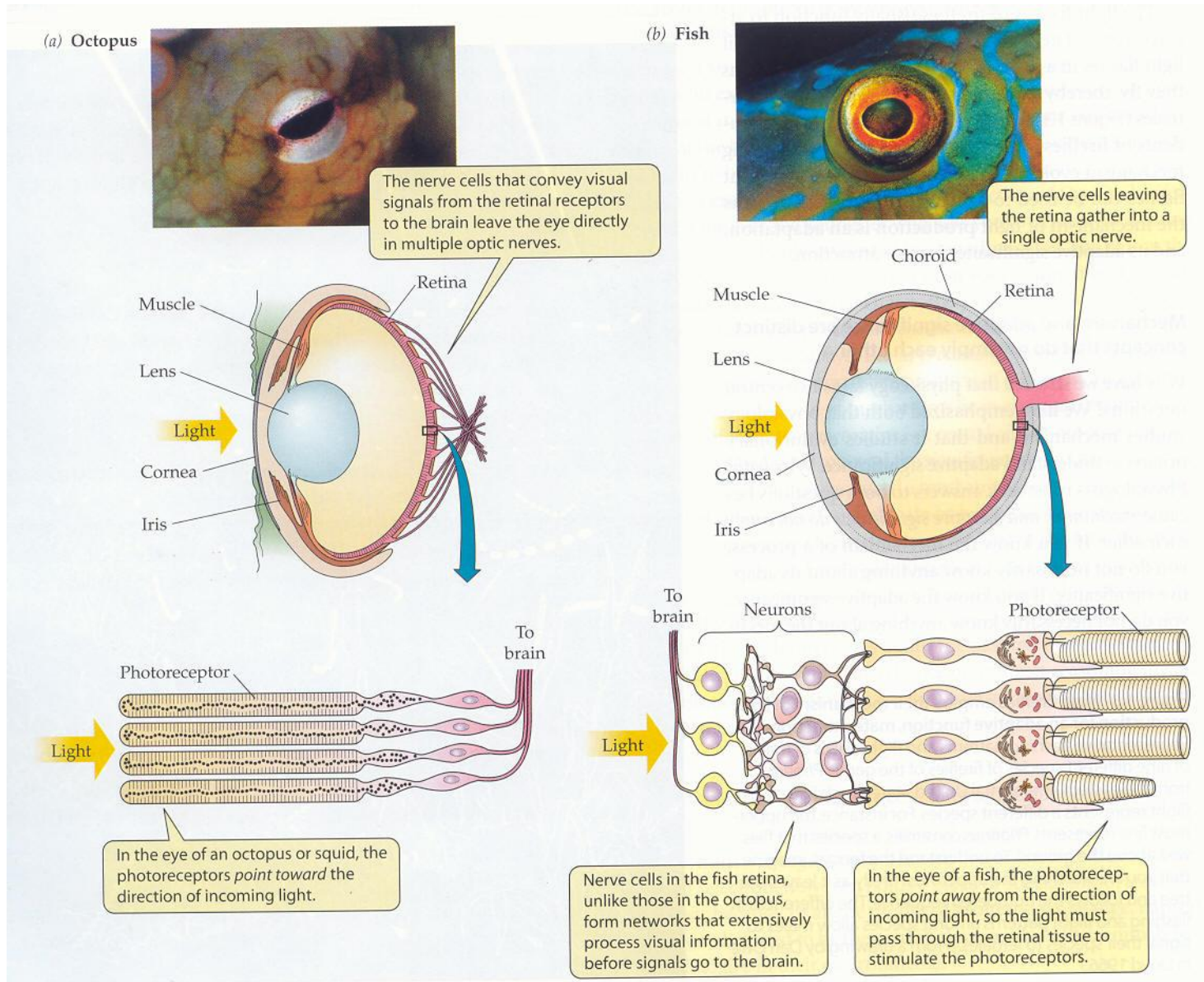


refracting superposition eye
(dim environment eg. moth, krill)



(Land, Nilsson 2002)

Komorové oko chobotnice analogické oku obratlovců. Inverzní proti everznímu.



Drosophila jako užitečný model zrakové (a i jiné) transdukce:

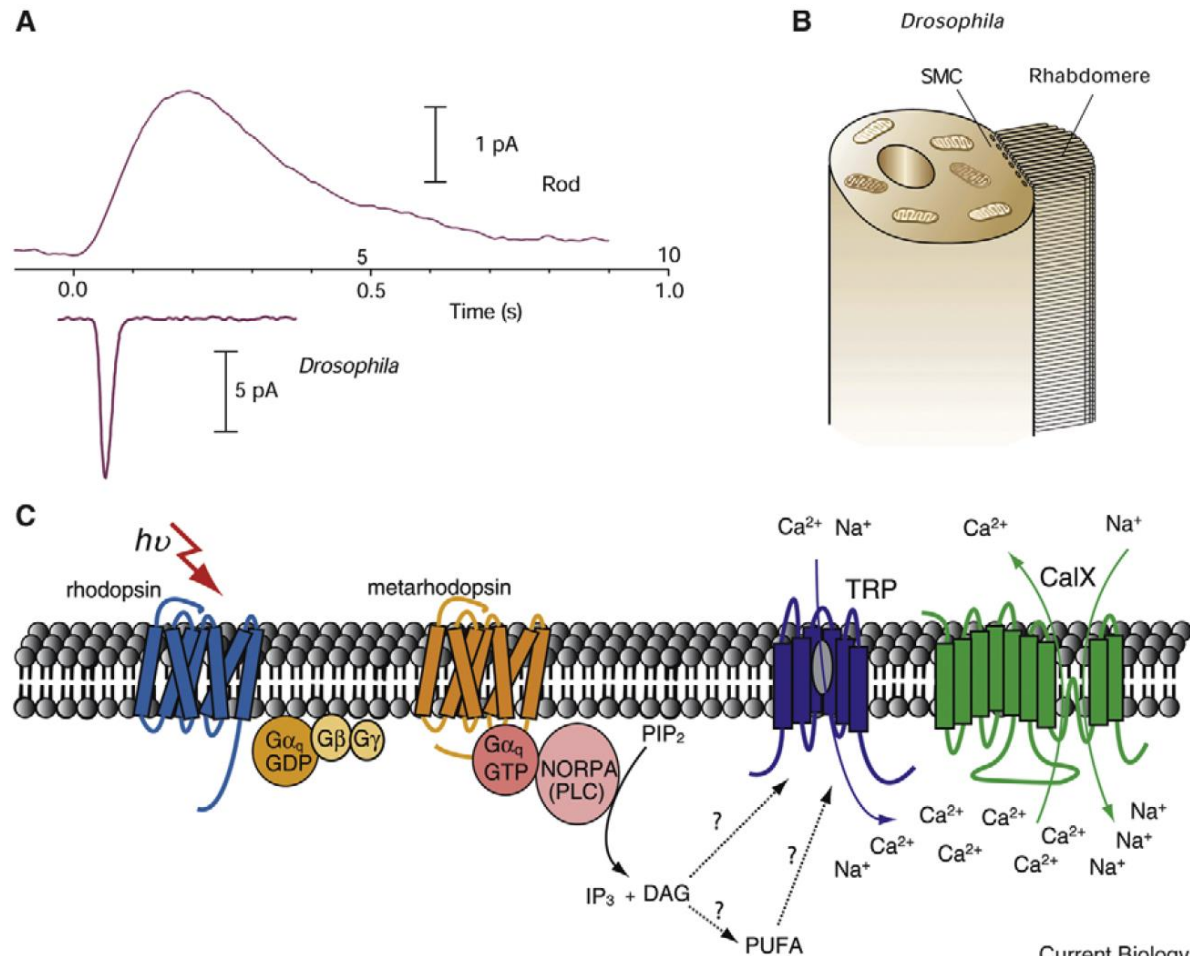
Mimořádné zesílení – reakce na jediný foton

Nízký šum ve tmě (spontánní termální izomerizace)

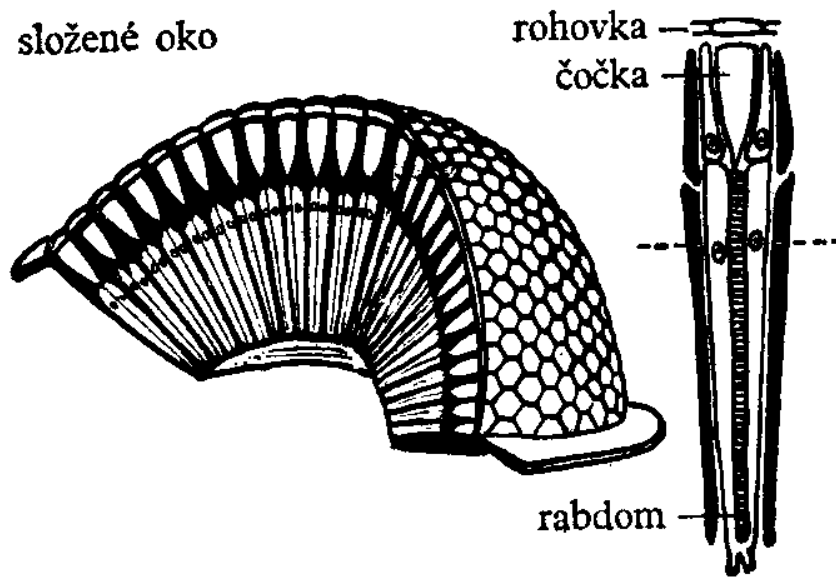
Široká adaptace – rozsah až 10^6 (arrestin, Ca)

Rychlá terminace odpovědi – včela rozliší 100Hz, člověk 15-20Hz

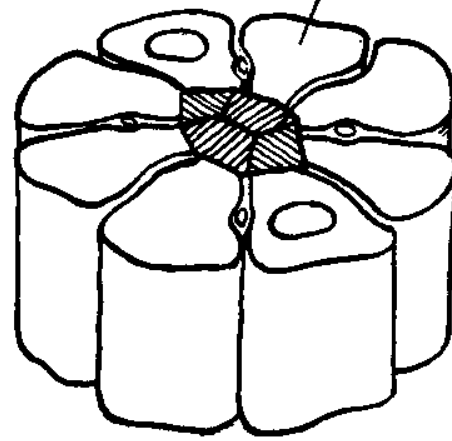
Nejrychlejší známá G signální dráha – 10x než obratlovci (10Hz u člověka)



složené oko



sítňicové buňky



Složené oko hmyzu se skládá z mnoha omatidií, oddělených od sebe pigmentem. Každé omatidium má vlastní rohovku, čočku a síťnicovou tyčinku (rabdomy) tvořenou osmi síťnicovými buňkami, jež přecházejí v nerv.

Složené oči hmyzu se skládají z tyčinkovitých útvarů - **omatidií**, které jsou radiálně uspořádány. Oči jsou v těsném spojení s předním mozkem (protorecebrem) prostřednictvím optických laloků. Každé omatidium se skládá ze zevního průhledného šestibokého políčka **rohovky**, pod ní ležícího **krystalického kužele**, plnícího funkci čočky. Pod kuželem jsou podlouhlé buňky **sítnice** - retinuly, obklopující síťnicovou tyčinku - **rabdomy**, kterou na svém styku vytvářejí. Každá síťnicová buňka vysílá do rabdomy svazečky trubičkovitých mikrovilí jako hřebínek. Hlavním světlolomným aparátem omatidia je krystalický kužel bez schopnosti akomodace. Obraz je rozložený do mnoha buněk retinuly a silně zkreslený rabdomy, takže i výsledný tvar je silně zkreslen.

Od jednoduchého
oka larvy ke
složenému oku

obr. 77

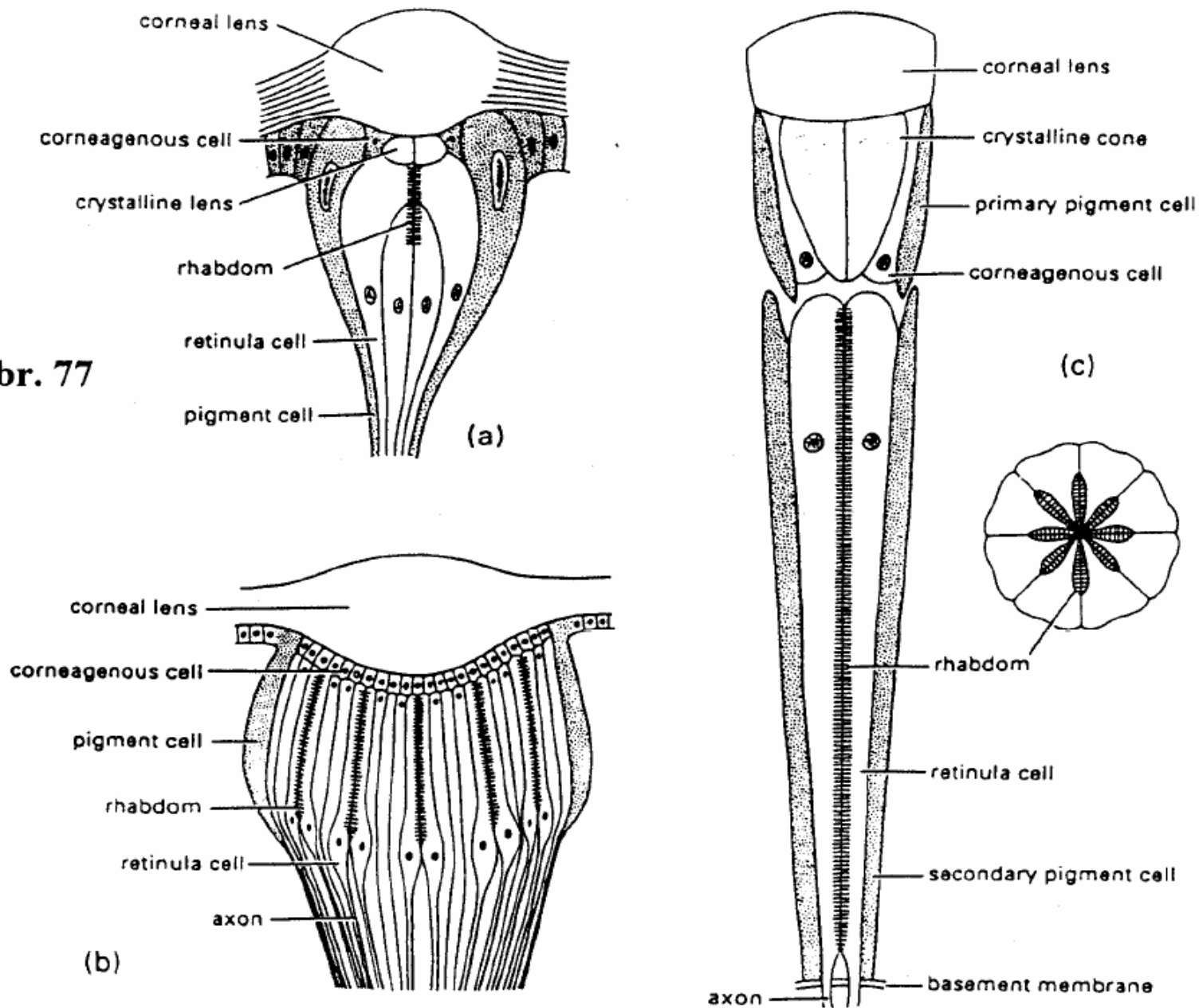
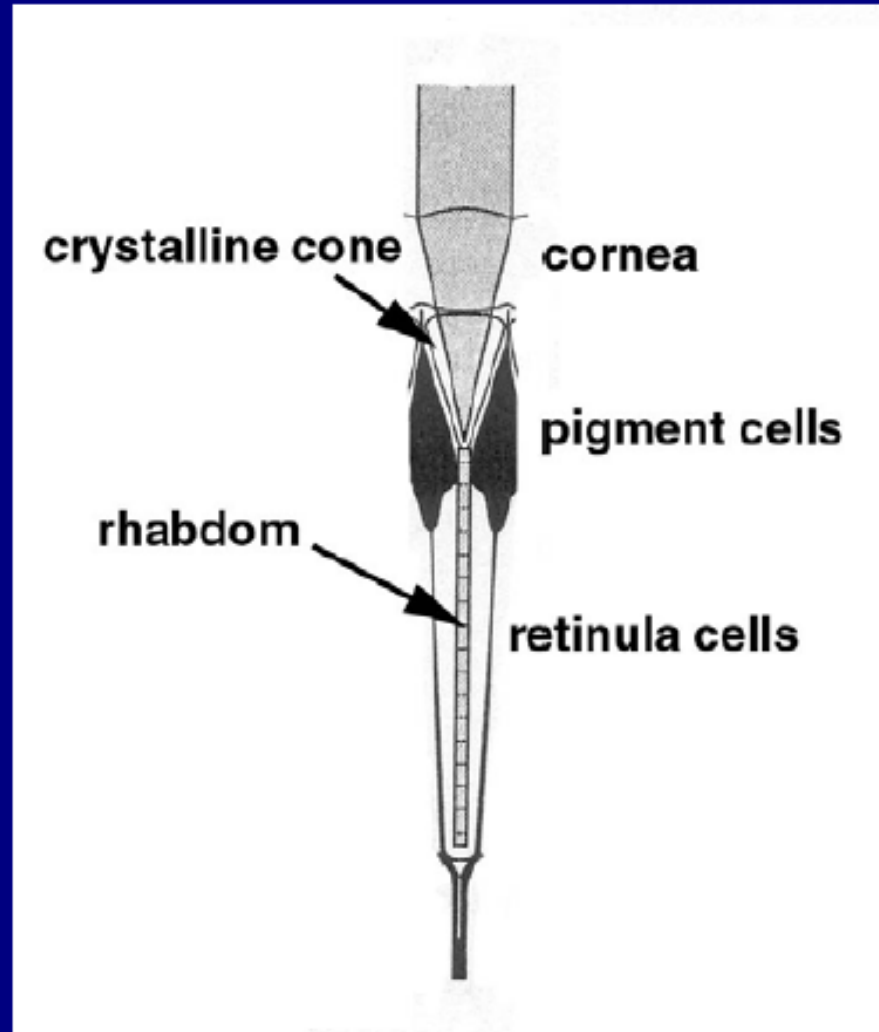
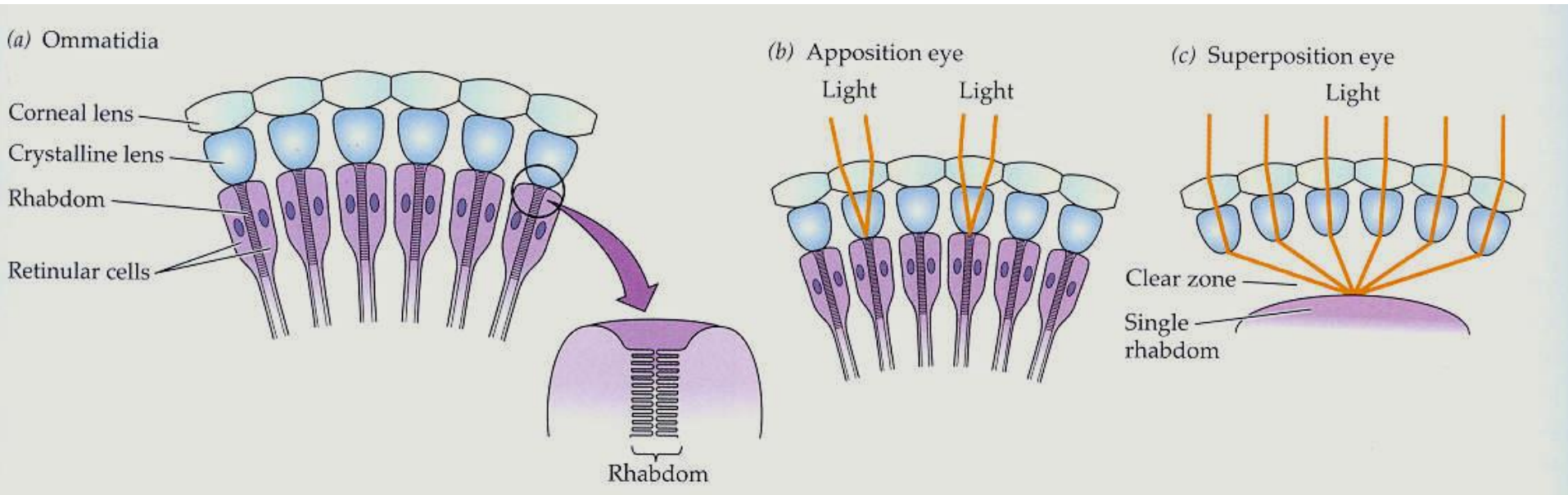


Fig. 4.10 Longitudinal sections through the rhabdoms in simple and compound eyes: (a) a simple stemma of a lepidopteran larva; (b) dorsal ocellus of an adult bug; (c) an ommatidium from a compound eye, with enlargement showing a transverse section. ((a) After Snodgrass, 1935; (b) after Link, 1909; (c) after CSIRO, 1970.)



In all types of compound eyes facets are constructed from the same components which are organized into long and narrow channels each with 8-10 photoreceptors.

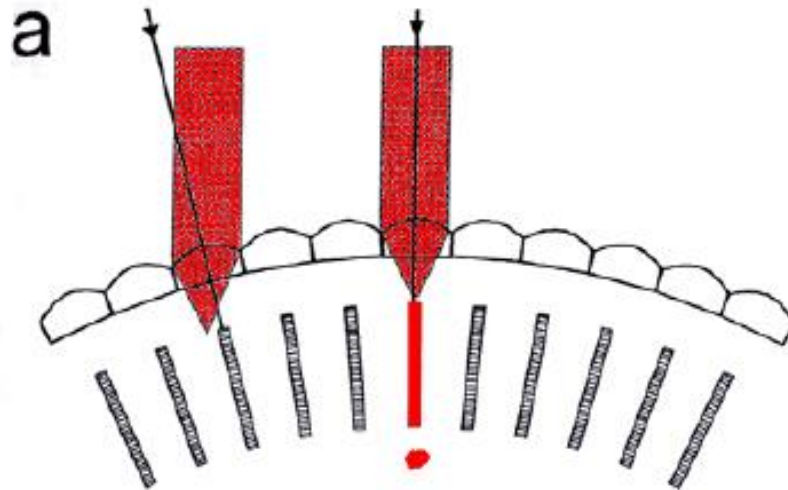
Apoziční vs. Superpoziční oko



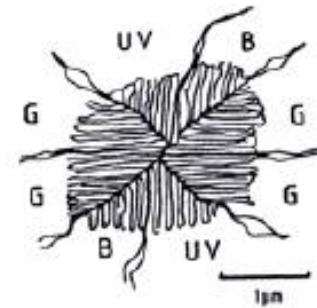
1. OČI APOZIČNÍ se vyskytují u denních druhů hmyzu. Ohnisková vzdálenost světlolomné soustavy se rovná délce ommatidia a paprsky se sbíhají na rhabdomu. Pigmentové buňky uložené po celé délce ommatidia zabraňují pronikání světelných paprsků ze sousedních ommatidií. Tím je zajištěno poměrně ostré vidění.

2. OČI SUPERPOZIČNÍ jsou u nočních druhů hmyzu (můry, světlušky). Ohnisková vzdálenost světlolomné soustavy se rovná polovině ommatidia. Rhabdom je uložen hlouběji pod krystalovým kuželem. Pigment je soustředěn pouze kolem světlolomné soustavy, spodní části ommatidií jsou jen slabě opticky navzájem izolovány. Následkem toho je, že paprsek proniká i do sousedních ommatidií, čímž se koncentrují paprsky až ze 30 ommatidií na jeden rhabdom. Dochází tak k překrývání - **superpozici** obrazu. Tím se zvyšuje jas obrazu a tedy i citlivost oka, ale klesá rozlišovací schopnost - ostrost vidění. Při pobytu na světle však může pigment v pigmentových buňkách migrovat k bázi ommatidií a ostrost obrazu se dočasně zvyšuje.

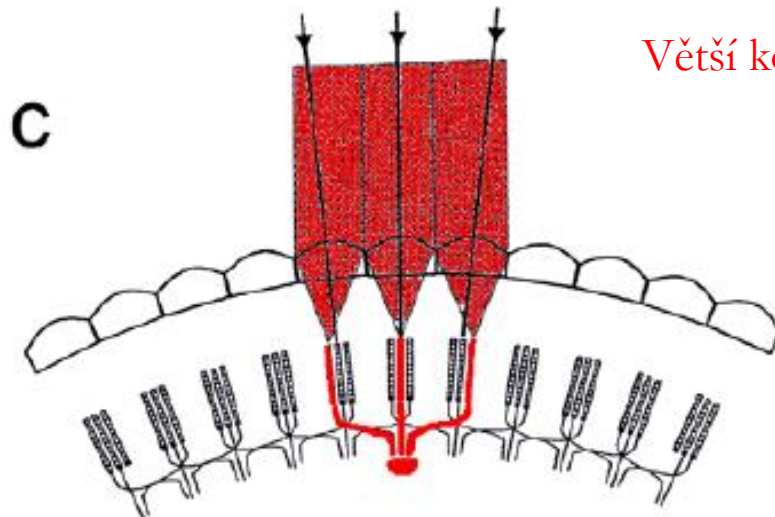
apposition



b

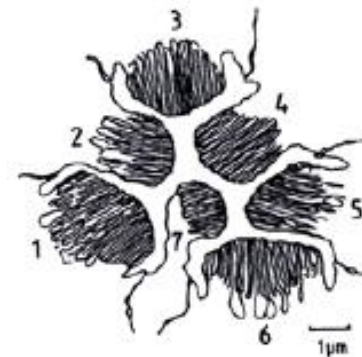


neural superposition

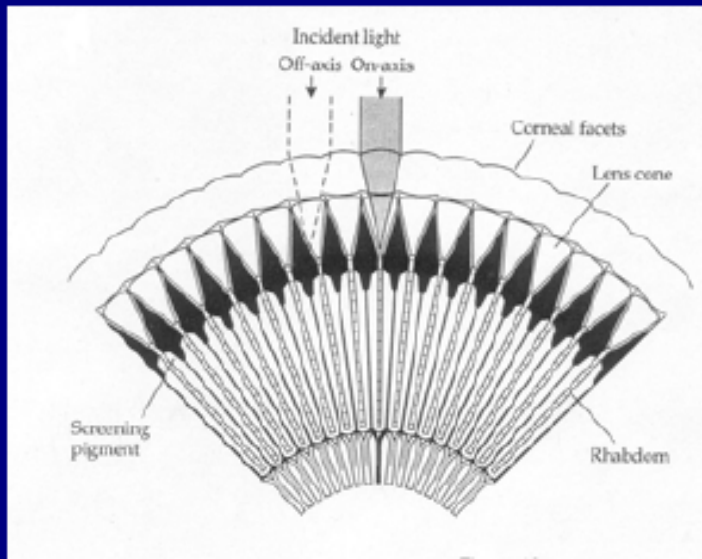


Větší konvergence – neurální superpozice

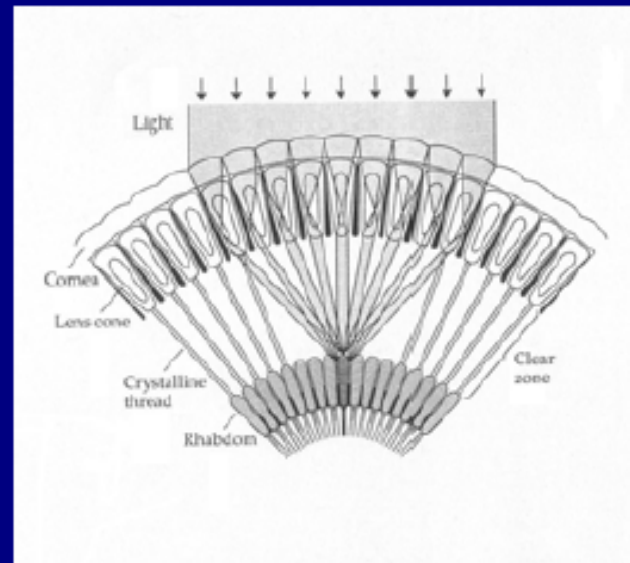
d



Insect eye diversity



**Focal Apposition Eye
(Honeybee)**



**Refracting Superposition Eye
(Firefly)**

Adult insects have many eye types (e.g. apposition, superposition, neural superposition etc). These are all types of compound eyes and their image resolution is never higher than the number of facets.

BEE BRAINS RECOGNISE HUMAN FACES



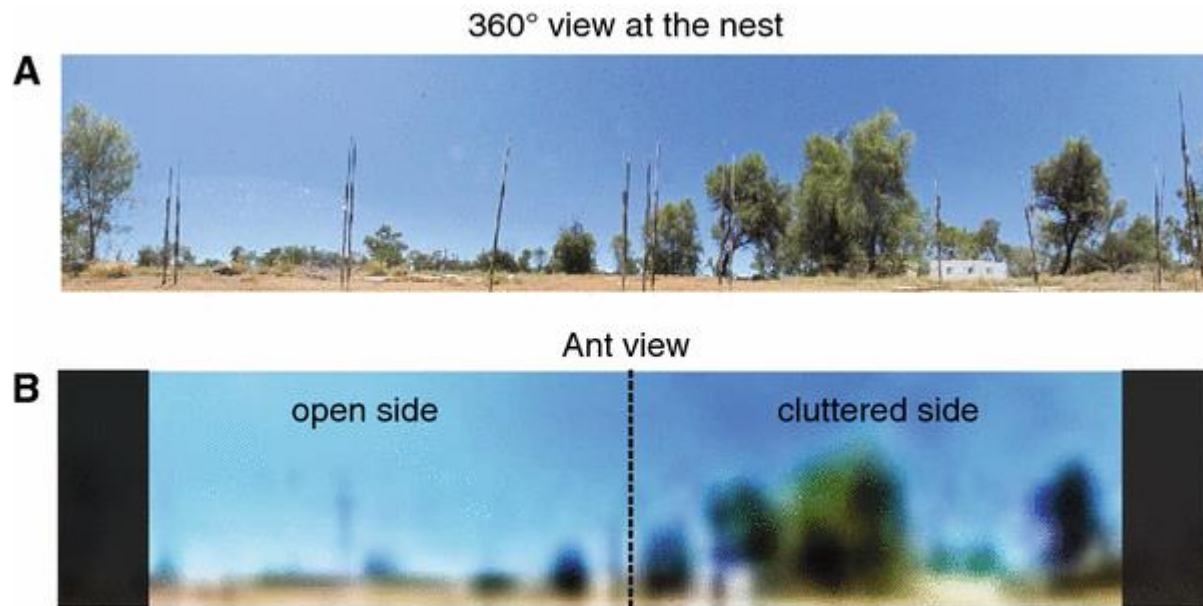
Počet omatidií kolísá od 1 omatidia po 10.000 u vážky.

Vidění je zřejmě jen mozaikové - obratlovčí fotoreceptor zachytí prostorový úhel přibližně $0,02^\circ$, zatímco hmyzí hruběji: $2-3^\circ$

Jakýkoliv pohyb v zorném poli vyvolá při mozaikovém vidění změnu v mozaice a hmyz se obrátí ihned směrem k pohybujícímu se předmětu tak, aby byly obrazem drážděny odpovídající body obou sítnic. Čím je vzdálenost mezi pozorovaným objektem a hmyzem větší, tím blíže jsou odpovídající body střední ose. Na základě toho pak může hmyz přesně zjistit vzdálenost předmětů, i když rozlišovací schopnost je malá.

U dospělých vážek a včel je tvarové vidění dokonalejší a rozeznávají řadu předmětů. Podobně lyšajové (Sphingidae) se pokouší sát nektar z namalovaných květin nebo z modelů květů.

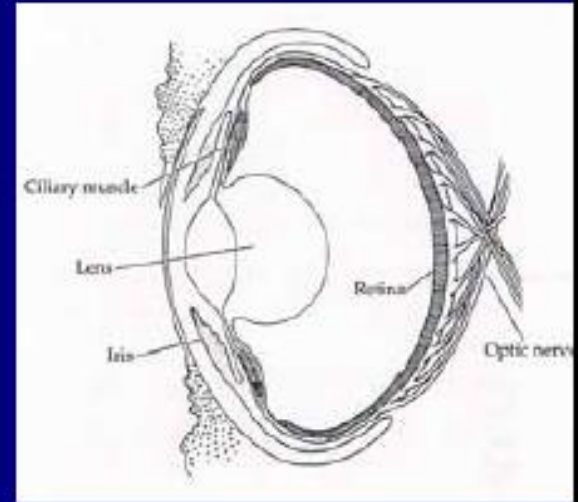
Včely i jiné druhy blanokřídlých najdou cestu zpět do úlu na vzdálenost více kilometrů podle význačných bodů krajiny a poznají také vchod do vlastního úlu nebo hnízda na základě vizuální paměti.





Due to the diffraction limit the lens diameter in compound eyes can not be decreased below a certain value.

Single lens eyes are problematic if you are small

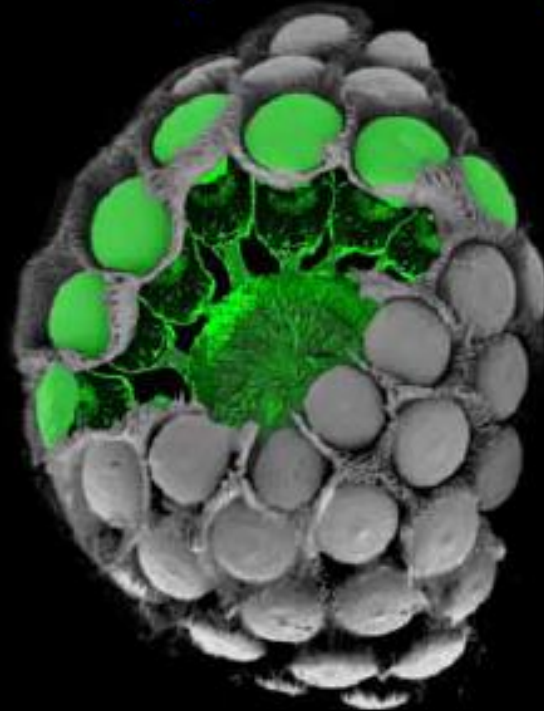


A man with a compound eye whose resolving power is the same as that of the human eye. Each "facet" represents 10⁶ actual facets. Further details in the text. (KIRSCHFELD, 1976)

(after Kirschfeld 1976)

The compound lens eye

Pro:
high
resolution
despite of
small space



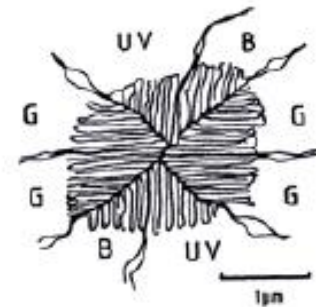
Small optics are of no advantage as they are unable to focus the light into small enough points. Lenses only work above a certain size

Contra:
irregular
sampling
between
lenses

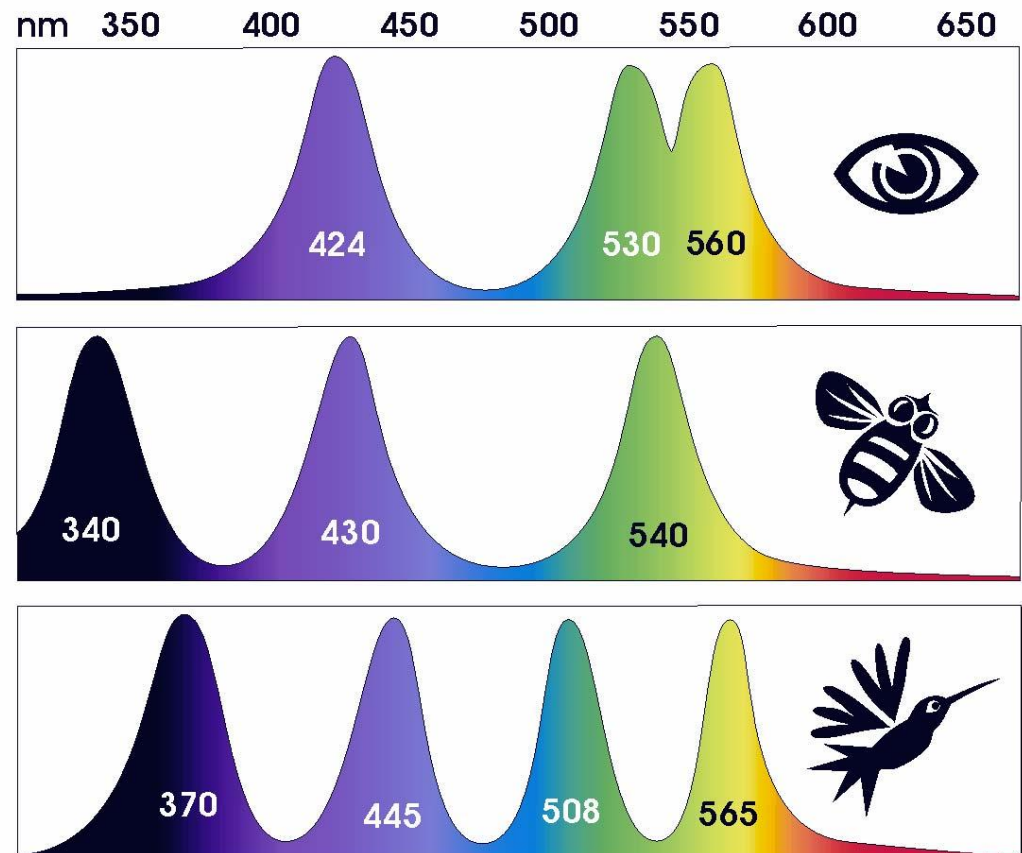
Spektrální citlivost a barevné vidění

Barevné vidění předpokládá více pigmentů s různými maximy absorpce vln. délek.

Bylo zjištěno, že většina druhů hmyzu má dobře vyvinuté barevné vidění, zvláště hmyz navštěvující barevné květy. Jen některé noční druhy nerozeznávají barvy (*Dixippus morosus*). Histologické doklady svědčí o tom, že různé rhabdomery (různých sítnicových bb.) jednoho rabdomu mohou obsahovat různé zrakové pigmenty a reagují na různé vlnové délky světla, takže jeden element sítnice pod jednou facetou by mohl rozlišovat určité pásmo barev.



Mezi různými druhy existují také rozdíly ve spektrální citlivosti. Některé druhy hmyzu téměř nevnímají červenou barvu, mohou však vidět světlo z ultrafialové oblasti. Celkově je vnímání u hmyzu *posunuto právě do UV konce spektra*, což umožňuje např. získat více informací o květech a obsahu nektaru v nich. Některé druhy však červenou vnímají velmi dobře např. (Bělásek - Pieridae).

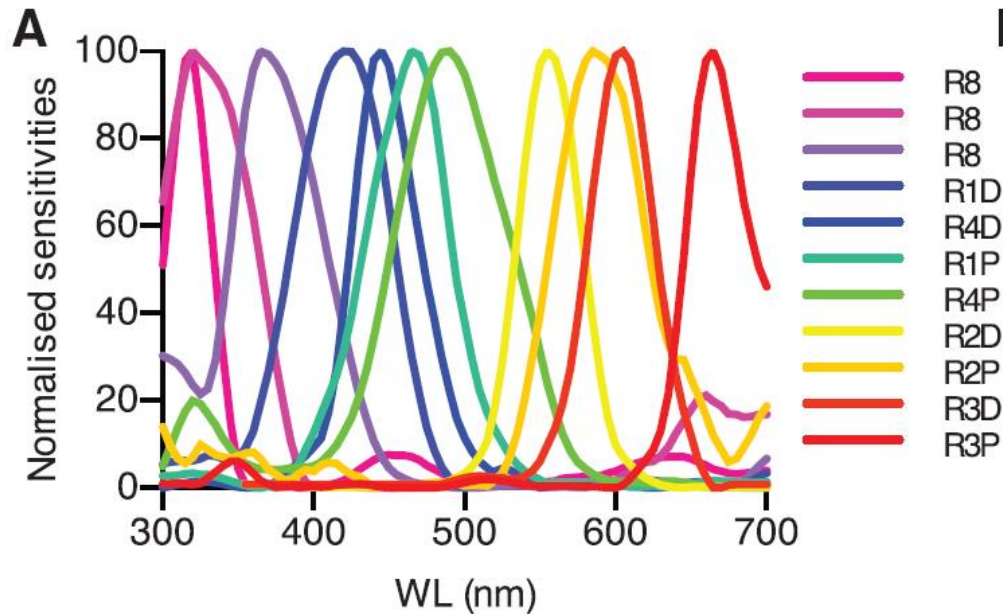


Barevné vidění

Jen počet receptorů nestačí

Mantis shrimp – 12 různých fotoreceptorů, ale rozeznání barev minimální. Spíše jen detekce než diskriminace barev.

Video



B

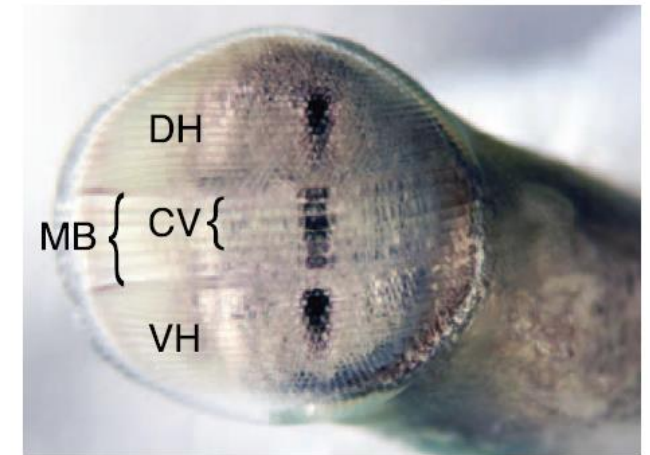


Fig. 1. (A) Spectral sensitivities of *H. trispinosa*. Spectral sensitivity curves obtained from intracellular electrophysiological recordings. The figure shows smoothed data (four neighbors on each side, second-order polynomial), normalized to 100% (see table S1). **(B) Eye of *H. trispinosa*.** Showing the dorsal hemisphere (DH) and ventral hemisphere (VH), divided by the midband (MB) containing the color receptors in the four top rows (CV).

Posunutá spektrální
citlivost = jiný pohled.

Neznamená nutně barevné
vidění

The ability to detect ultraviolet light



Human's view.



**Insect's view (simulated
through UV film.**

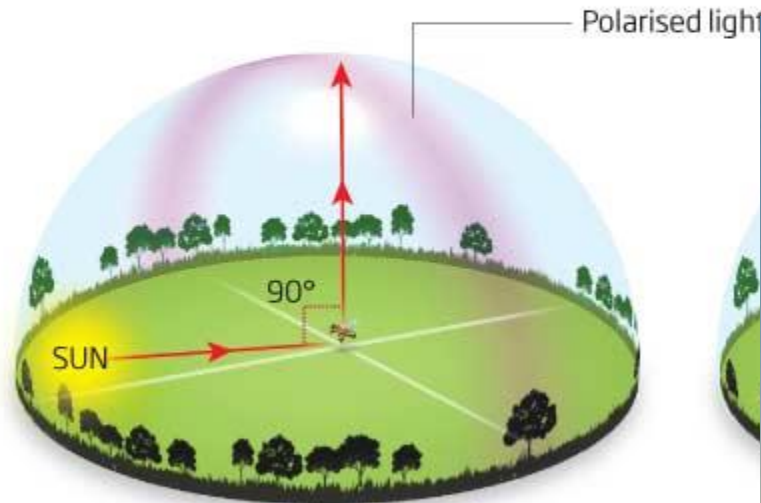
Vnímání roviny polarizace světla

Jinou charakteristickou vlastností oka hmyzu je jeho schopnost zjistit rovinu polarizovaného světla. Světlo přicházející z modré oblohy jeví charakteristickou polarizaci související s polohou slunce. Včely se na základě toho mohou orientovat, i když slunce není zrovna vidět, stačí jim k tomu alespoň část modré oblohy. I jiné druhy jsou toho schopny a to nejen složenými očima ale i stemmaty (např. housenky). Příčina je v jednosměrném uspořádání molekul rhodopsinu.

A polarised view

©NewScientist

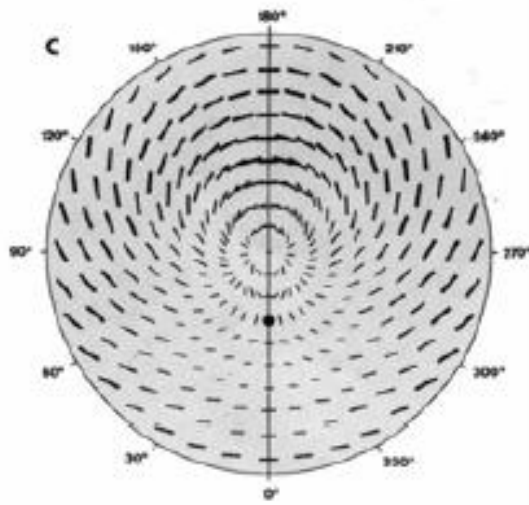
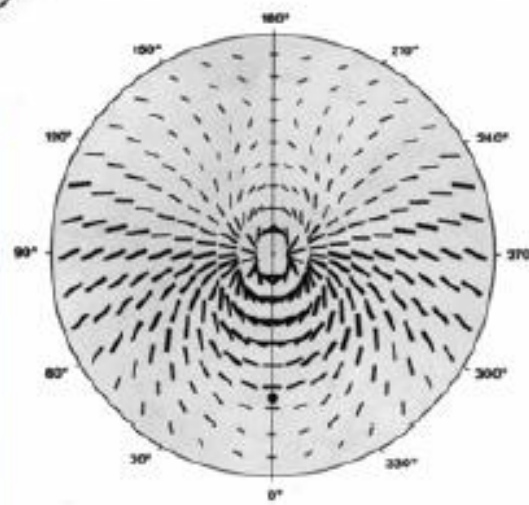
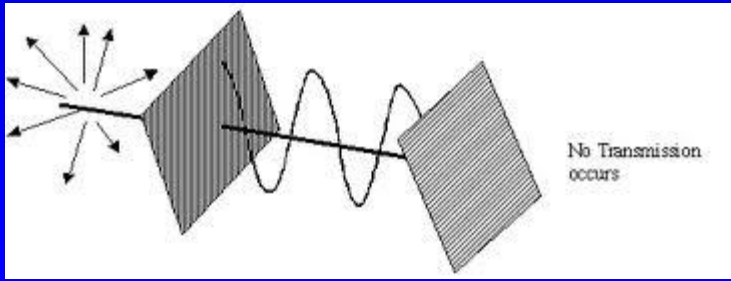
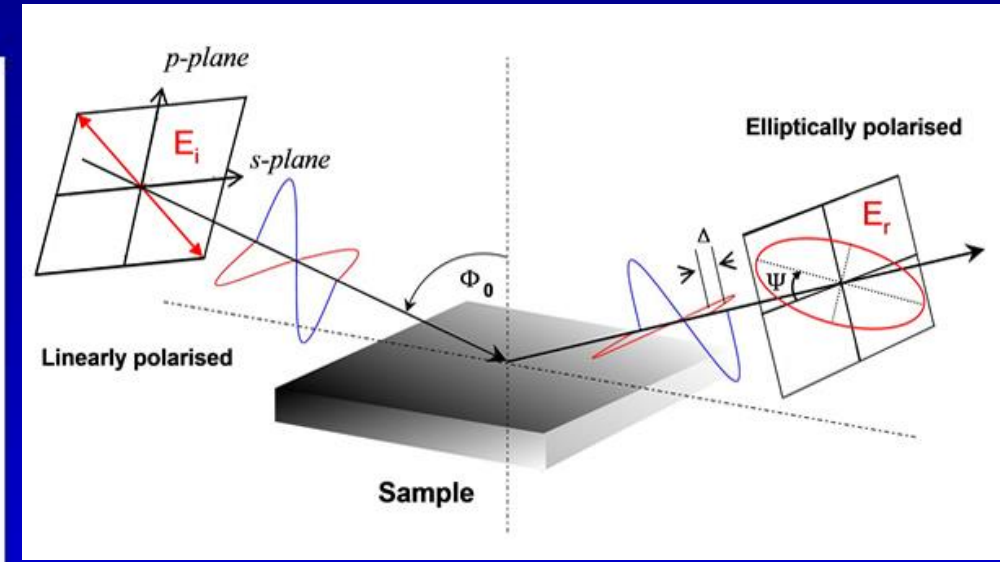
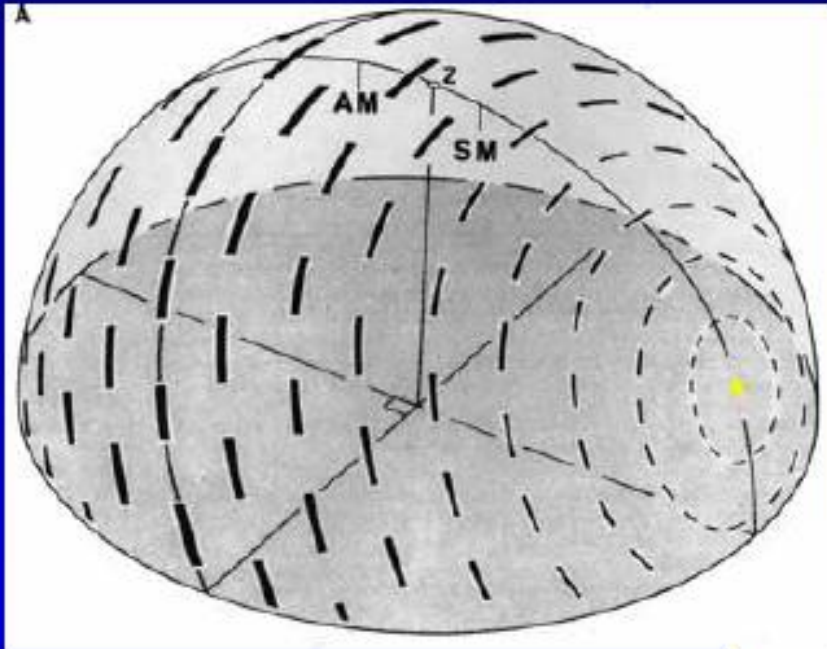
Air molecules in the atmosphere scatter photons to create a circle of strongly polarised light at 90° to the sun. This band moves with the sun throughout the day, allowing bees to use this information to navigate, even when the sun is obscured



THE HORIZON FROM
BEE'S PERSPECT



Polarized light patterns in the sky



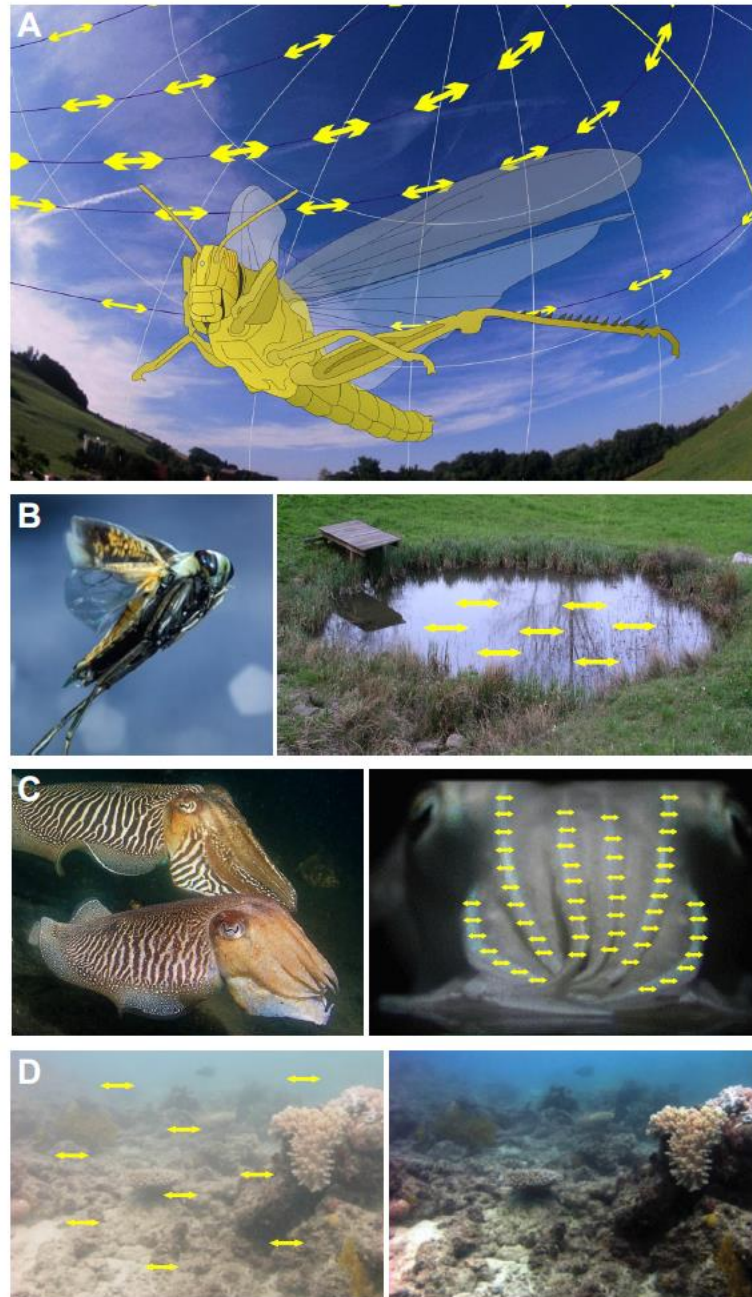
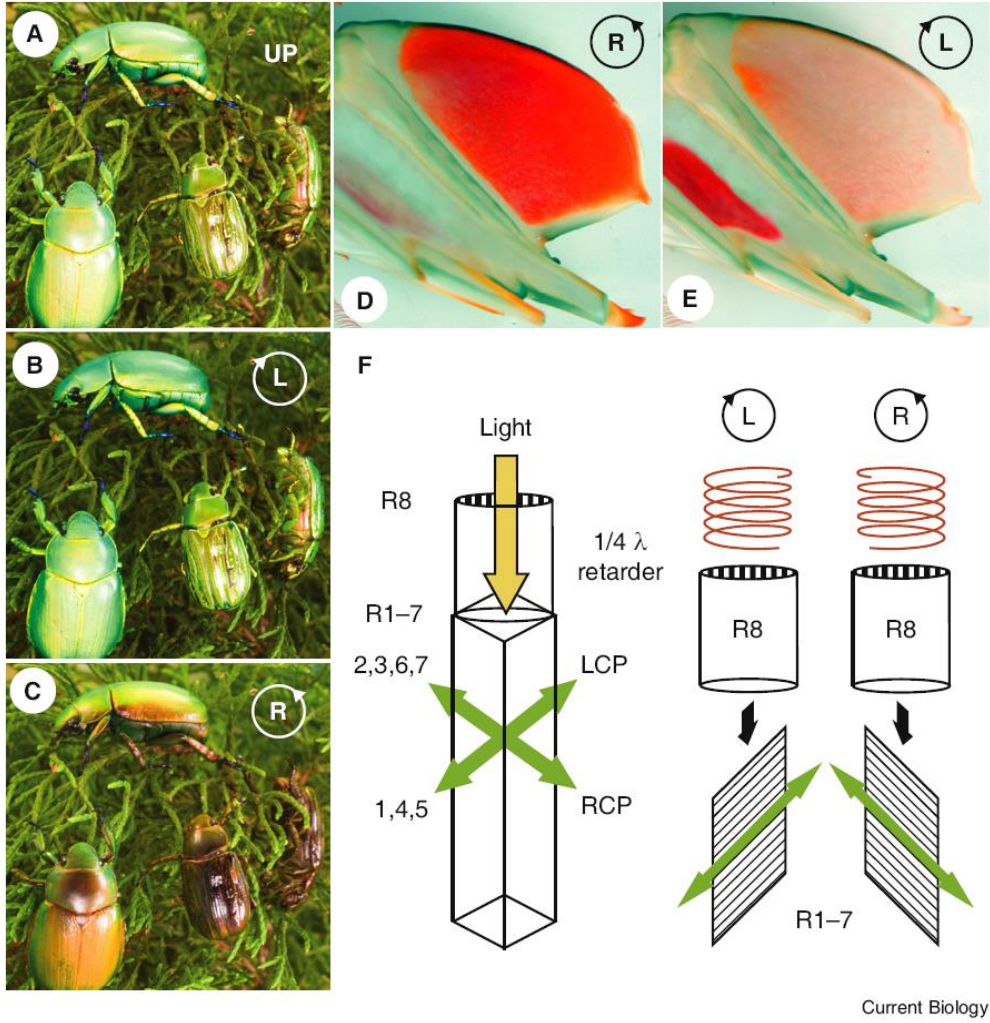


Fig. 1. Examples of the main functions of polarization vision in

Polarizace je další kvalitou zrakové informace.

Dorsální lem sarančete



Current Biology

Figure 1. The production and detection of circularly polarised light in arthropods. (A–C) The jewel scarabs *Chrysina gloriosa* (smaller beetles) and *Chrysina woodi* (larger beetles) seen against juniper branches in natural unpolarised (UP) light (A), and through left-handed (B) and right-handed (C) circularly polarising filters (L and R, respectively). (Photographs courtesy of John C. Abbott.) (D,E) The telson keel (ca. 5 mm long) of the male stomatopod *Odontodactylus cultrifer* seen through right-handed (D) and left-handed (E) circularly polarising filters (R and L, respectively). (Photographs courtesy of Roy Caldwell, adapted with permission from [4].) (F) A schematic diagram of a rhabdom from a row 6 ommatidium in the midband of the compound eye of the stomatopod *Odontodactylus* (left), showing the distal placement of the R8 rhabdomere that acts as a quarter wave retarder that converts circularly polarised light (red spirals) into linear polarised light that is detected by the underlying rhabdomeres R1–7 (right). The handedness of the underlying R1–7 cells is determined by their microvillar orientations in the rhabdom (green arrows). (Adapted with permission from [4].)

Oko Drosophily

- 6 sítnicových buněk
- 7. tenčí v centru
- 8. ještě pod ní

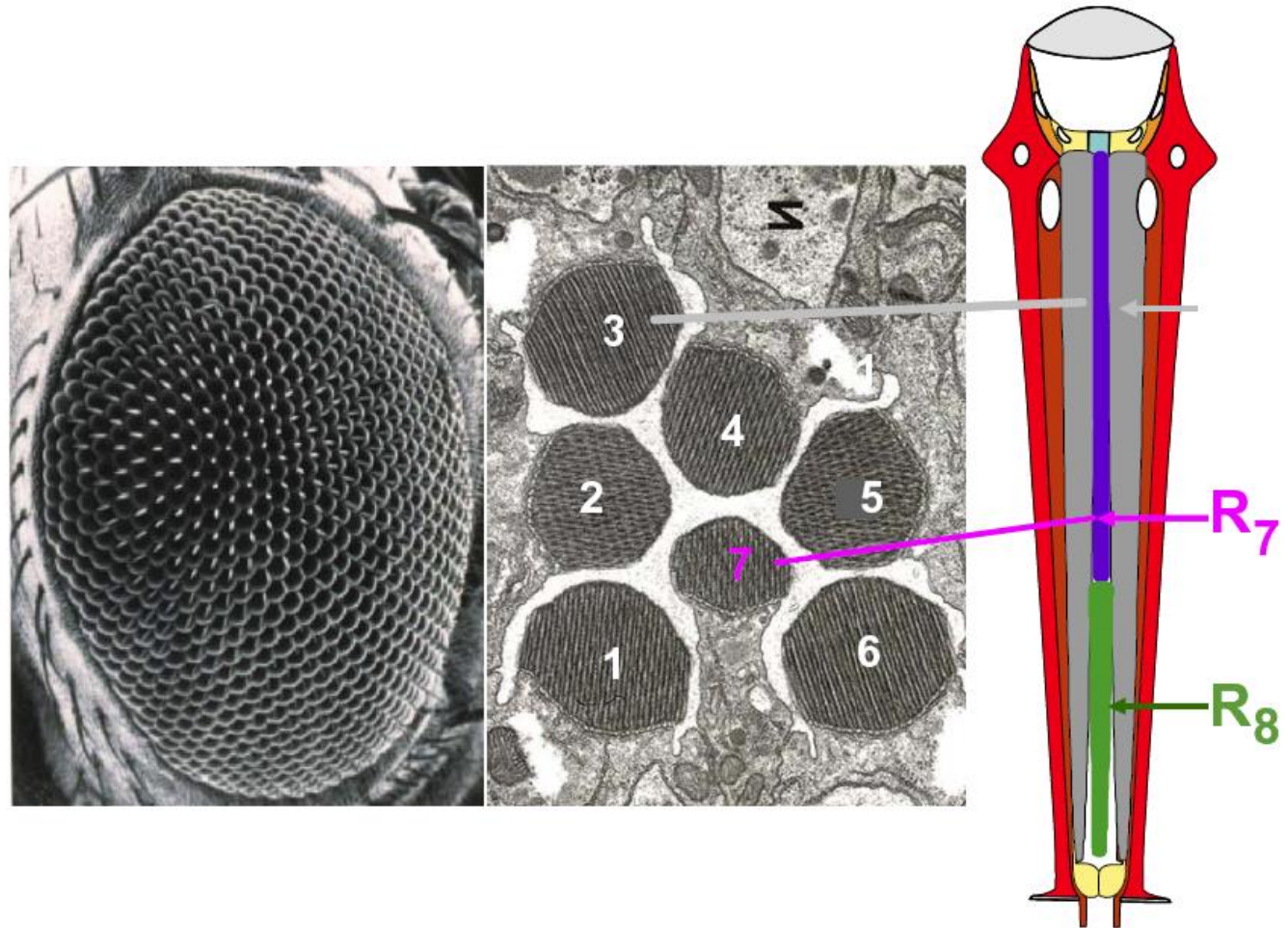


Fig 2 The *Drosophila* compound eye

(A) Scanning electron micrograph of an adult *Drosophila* eye, composed of ~800 unit eyes (ommatidia).

(B) Cross section through an adult *Drosophila* ommatidium. The light gathering structures (rhabdomeres) of seven photoreceptors are visible (R8 is below focal plane). The Rhabdomere diameter is larger for outer photoreceptors (R1-R6) which are aligned as a chiral trapezoid. R7 has a smaller rhabdomere diameter and is located in the center of the trapezoid.

(C) Schematic representation of an adult ommatidium. In the center of the ommatidium, R7 (blue) is located distally on top of R8 (green) in the same path of light. Outer photoreceptors (grey) span the entire retina from the apical to the basal side. Pigment cells (red) shield the ommatidium from light received by neighboring ommatidia, while cone cells (yellow) secrete the lens.

Omatidia dorsálního lemu
 Drosophily citlivá na
 polarizované světlo.
 Pouze R7 a R8 mají ortogonálně
 (pravoúhle) orientované
 mikrovili a jsou ideální analyzátor
 polarizace.

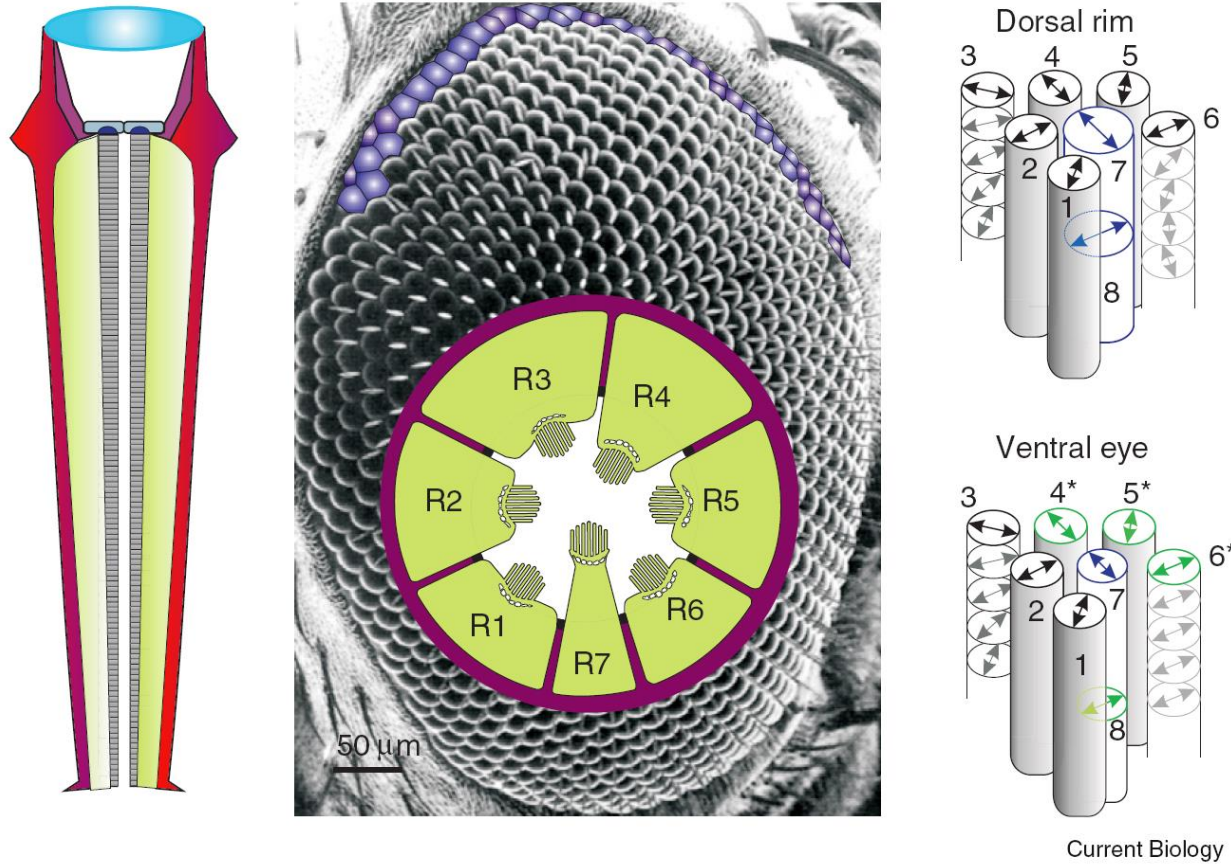


Figure 2. Retinal substrates for polarization vision.
 Left panel: schematic longitudinal section through a fly ommatidium showing two photoreceptors (green) with microvillar rhabdomeres beneath the facet lens (blue). Centre panel: scanning EM of *Drosophila* compound eye, with the specialized dorsal rim facets colored purple. Inset: cross-section through an ommatidium: each R1–6 and R7 cell has its own distinct microvillar orientation. Right panel: rhabdomeres implicated in dorsal rim and ventral eye polarotaxis; microvillar orientation indicated by arrows. In dorsal rim ommatidia the central tiered rhabdomere formed by R7 distally and R8 proximally is enlarged. Both cells are UV-sensitive and have non-twisting, orthogonally arranged microvilli, forming an ideal ‘crossed polaroid’ dichroic analyser. The microvilli in R1–6 twist (shown for R3 and R6), degrading polarization sensitivity, as is the case for R1–6 and R7/8 over most of the eye. In the ventral eye, Wernet *et al.* [4] found clusters of specialized ommatidia where R4–6 (starred), R7 (UV-sensitive) and R8 (blue/green sensitive) rhabdomeres showed little twist. Rhabdomeres R1–3 still twist even in these ommatidia. R7 and R8 microvilli orientations are orthogonal to each other, but parallel to R4 and R6, respectively.

Dorzální jednoduché oči - **dorzální očka** dospělého hmyzu (někdy i larev, pokud mají složené oči) jsou neschopné zprostředkovat vnímání jakéhokoli obrazu, protože mají jen malý počet světločivných elementů sítnice a obraz, který jsou čočky schopny vytvářet, dopadá až daleko za sítnici. Předpokládá se, že ocelli mají pouze funkci stimulujícího orgánu. Vzruchy přicházející z ocelli zvyšují citlivost (vnímavost) mozku pro světelné podněty přijímané prostřednictvím složených očí. Tak např. začerníme-li ocelli *Drosophily*, dojde ke zpomalení fototaktické reakce. Včela (dělnice) se začerněnými ocelli začíná ráno vyletovat později a večer se dříve vrací.



Zrak hraje důležitou úlohu při prostorové orientaci denních druhů - mravenci



Figure 1. Human and ant perspectives. The two images are taken from the same location close to an experimental set-up, which includes a large black object. The upper image represents a human perspective and the lower image represents an ant's perspective. The ant's perspective is achieved by taking a panoramic image with lowered resolution to match the visual acuity of ants. The vertical black lines in the ant's perspective image delimit the field of view of the 'human' picture.

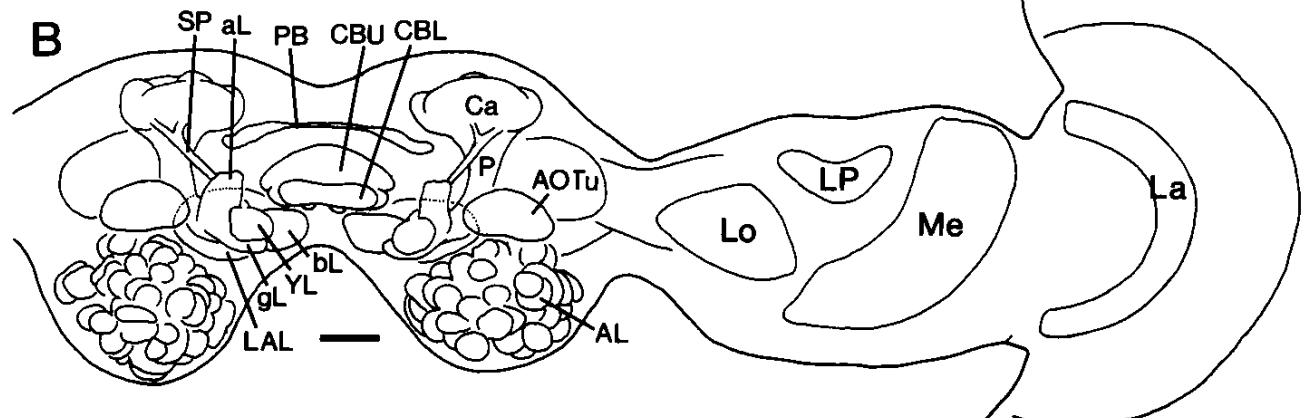
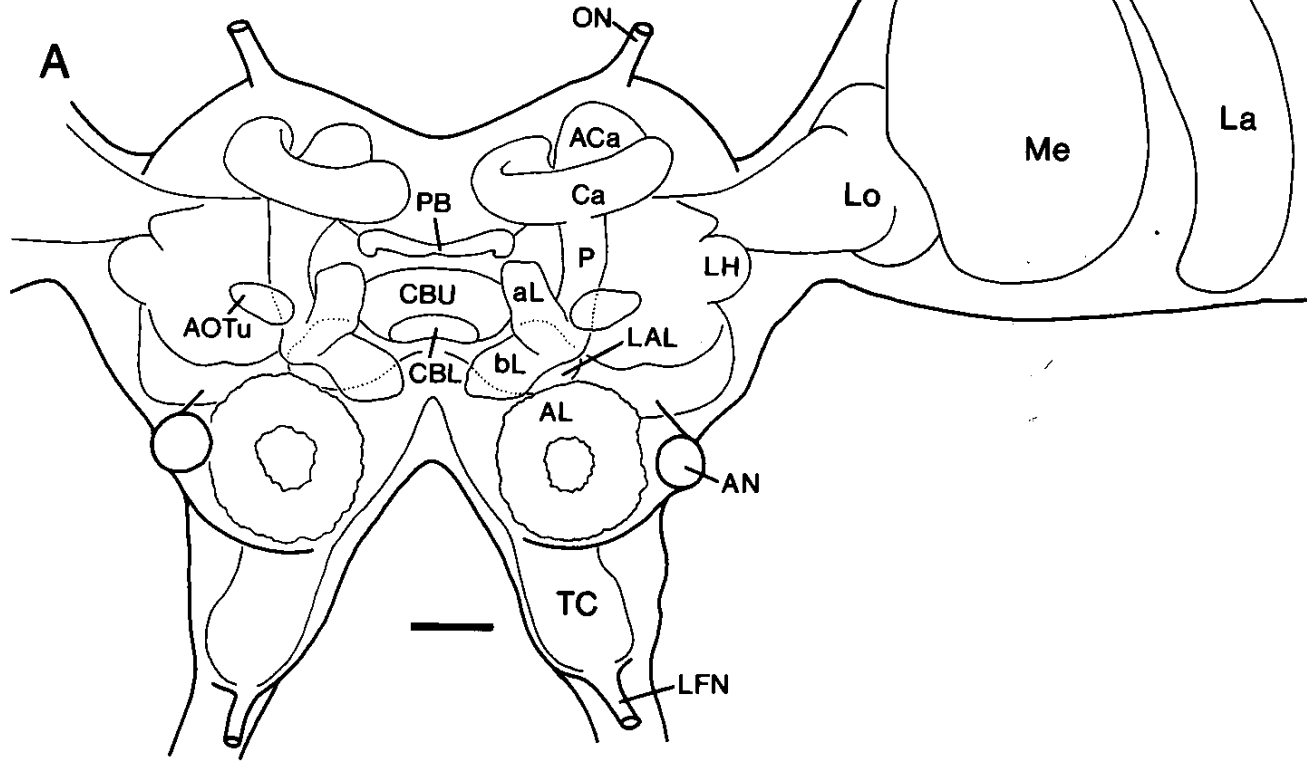
Zraková dráha je přímo součástí mozku.

3 neuropile:

Lamina - La

Medula - Me

Lobula - Lo



Chování - limity

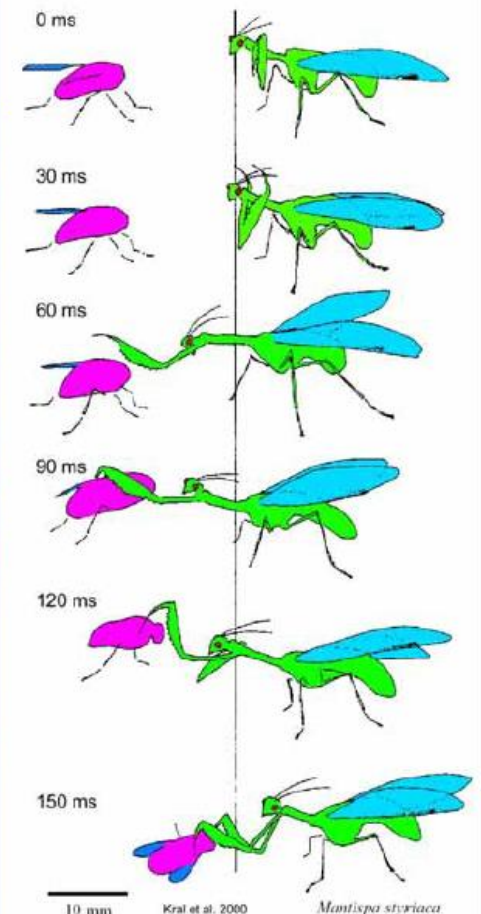
Kompromis mezi rychlostí pohybů, stavbou NS limitovanou malým počtem stavebních elementů a potřebou zpětné vazby může být hlavní charakteristikou hmyzího chování.

Mantis:

exquisite visual resolution; responds to movement as slow as $0.25^\circ/\text{min}$.

The final strike is very fast (ca. 30 ms) and open loop.

The same is true for the (smaller) mantisflies



Pozorujeme-li hmyzí chování, může se nám zdát jako řada stereotypních odpovědí na určité podněty. Měníme-li ovšem intenzitu dráždivých podnětů, zjistíme překvapivé rozdíly v behaviorální odpovědi, svědčící o tom, že na vyvolání určitého chování se významně podílí i CNS modifikující reflexní reakci.

Odpovědi se tedy nevyskytují jako fixní reakce bez ohledu na ostatní okolnosti situace v níž hmyz je, jsou vždy modifikovány, v případě že jiné vstupy jsou v konfliktu s plánovanou odpovědí. Původně rozšířený mechanistický přístup popisující chování hmyzu jako komplex stereotypních reflexů spouštěných určitým tlačítkem - specifickým podnětem je opouštěn dokonce i u těch nejjednodušších behaviorálních projevů jako je reflexní ucuknutí nohy švába. Existuje totiž kontinuální řada odpovědí od tzv. fixních akčních vzorců, které se skutečně vyskytují v téměř konstantní formě bez ohledu na sílu podnětu (prostě po překročení prahové hodnoty) po vysoce citlivé a složité odpovědi jejichž velikost a i kvalita je závislá na intenzitě podráždění.

Adultní ekloze je příkladem prvního typu chování: jakmile je jednou stimulována délkou světelného dne nebo interními cirkadiánními hodinami hmyzu, je spuštěno chování vedoucí vždy k líhnutí. Reflexní reakce při krmení mouchy bzučivky je druhým extrémem, protože množství nasátého cukerného roztoku je závislé na jeho koncentraci.

Chování hmyzu je ve srovnání se savci opravdu mnohem stereotypnější a učení hraje mnohem menší úlohu. V motorických vzorcích se často projevuje takový automatismus, že chování připomíná chování robota. Charakteristickým rysem vyplývajícím ze stavby celého NS hmyzu může být **malá zpětná vazba** hmyzí motoriky. Hmyz má totiž obecně velmi malé tělo a mnoho jeho motorických reakcí probíhá s neobyčejnou rychlostí- 30ms výpad kudlanky na kořist apod. Zároveň však hmyzí neurony nejsou myelinizovány, takže jejich rychlost vedení je malá. Potřebná vysoká rychlost vedení může být dosažena větším průměrem nervů (**obřími axony**), ale jejich počet musí být limitován kvůli malým tělesným rozměrům. Hmyz tedy musí extrémně šetřit počtem nervových vláken, což je asi příčina nedostatečného počtu zpětnovazebných spojů a informací o chování.

Zdá se tedy, že u mnoha druhů by byla případná zpětná vazba a následná korekce pohybu stejně neúčinná, protože pohybový vzorec by už byl vykonán v okamžiku, kdy by zpětně informace o jeho průběhu dorazila do CNS. Pohybové vzorce jsou tedy poměrně pevně a neměnně geneticky fixovány a opakují se dosti stereotypně: Moucha si například čistí amputovaná neexistující křídla, aniž by přišla na to, že je nemá. Dále, jakmile se líhnoucí se mouše osvobodí nohy z puparia, pocit volných nohou způsobí, že zanechá líhnutí a puparium s vystrčenými nožičkami běhá a čistí si nevylíhlou neexistující hlavu a křídla jako vylíhlé imágo. Naopak: jestliže již vylíhlé dospělé mouše fixují nohy, pocit omezeného pohybu nohou vyvolá pumpovací pulzace typické pro líhnutí z pupária.

Kompromis mezi rychlostí pohybů, stavbou NS limitovanou malým počtem stavebních elementů a potřebou zpětné vazby může být hlavní charakteristikou hmyzího chování.

Chování hmyzu je do jisté míry organizováno segmentálně. Šváb zbavený hlavy, může více méně koordinovaně chodit, dokonce zůstane-li ze švába jen hrud' s nohama a příslušnými ganglii, můžeme dosáhnout toho, že se toto torzo po mnoha nepříjemných elektrošocích naučí vyhýbat se elektrickým ranám a snaží se udržet nohy nad podložkou.

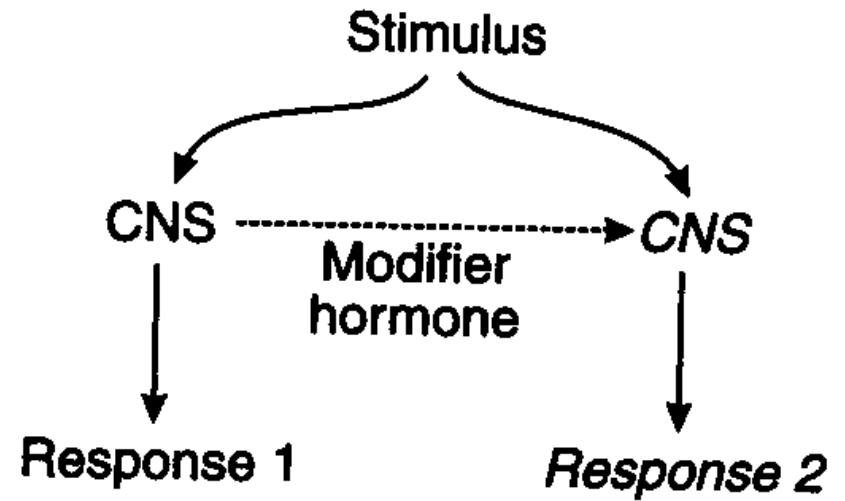
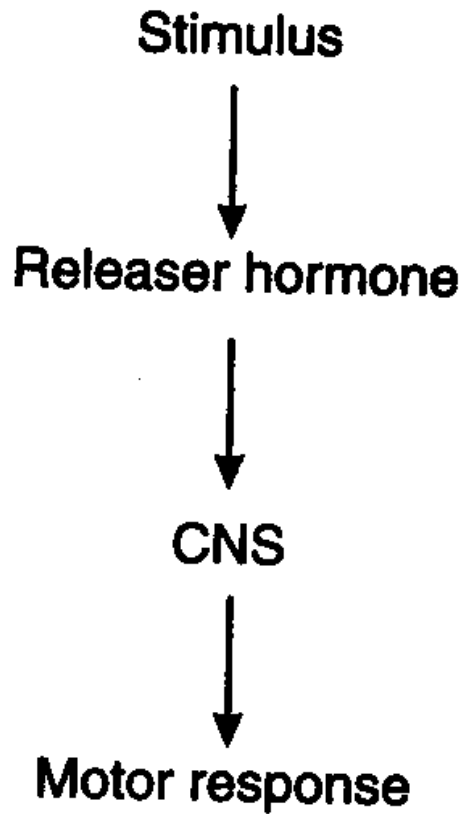
Podobně neuromuskulární koordinace letu, chůze, dýchání, kopulace a krmení jsou řízeny samostatně nebo součinností segmentálních ganglií. Úloha mozku spočívá hlavně v integraci protichůdných reflexů v závislosti na informacích přicházejících ze smyslových orgánů a podle celkového fyziologického stavu a předchozí zkušenosti individua.

Z hlediska chování existuje **prostorová sumace**, kdy podněty přicházející zároveň z většího počtu sensorů mohou vyvolat odpověď, zatímco stimulace jediného místa zůstala bez odezvy a **časové sumace**, kdy se teprve opakovaným a déletrvajícím drážděním můžeme dosáhnout behaviorální odpovědi, zatímco krátkodobé dráždění bylo bez účinku.

Těmto jednoduchým procesům majícím základ přímo na několika málo synapsích lze přisoudit význam v chování hmyzu. Slabé a nevýznamné podněty jsou ponechány bez odezvy a jak stoupá intenzita podnětu, latence se zkracuje a odpověď na silný podnět může nastoupit okamžitě. Je-li muší chodidlo ponořeno do roztoku 0,2M NaCl sosáček se zatáhne za 100ms, je-li koncentrace 0,5M trvá to už jen 60ms. To je vysvětlitelné časovou sumací.

Příkladem prostorové sumace může být reakce mouchy na cukerný roztok. Sosáček se vysune při koncentraci 0,42M je-li drážděn pouze jeden receptor na makadle, 0,06M stačí pro dráždění dvou a 0,03M tří receptorů. Biologický význam je jasný: malé částice potravy jsou pro hmyz zajímavé jen tehdy, mají-li dostatečnou energetickou hodnotu.

Hormonální regulace chování



Hormony spouštěcí – odstartují chování

Hormony modifikátory – změní jeden typ chování ve druhý

Feromony

vábění opačného pohlaví a spuštění sexuálního chování
vábění obou pohlaví dohromady
poplach
rozptýlení po okolí
tah

- sexuální feromony
- agregační feromony
- poplachové feromony
- disperzní feromony
- migrační feromony

synchronizace vývoje (akcelerace nebo inhibice)
inhibice ovárií

- maturační feromony
- substance královny

určení kast (u larev termitů) nebo změny v chování

včelích dělnic z úlových včel - kojiček-3, stavitelek-4, čističek-1, krmičky-2, stražkyně5
na létavky-6.

- modifikátory kast

Exokrinní žlázy hmyzu

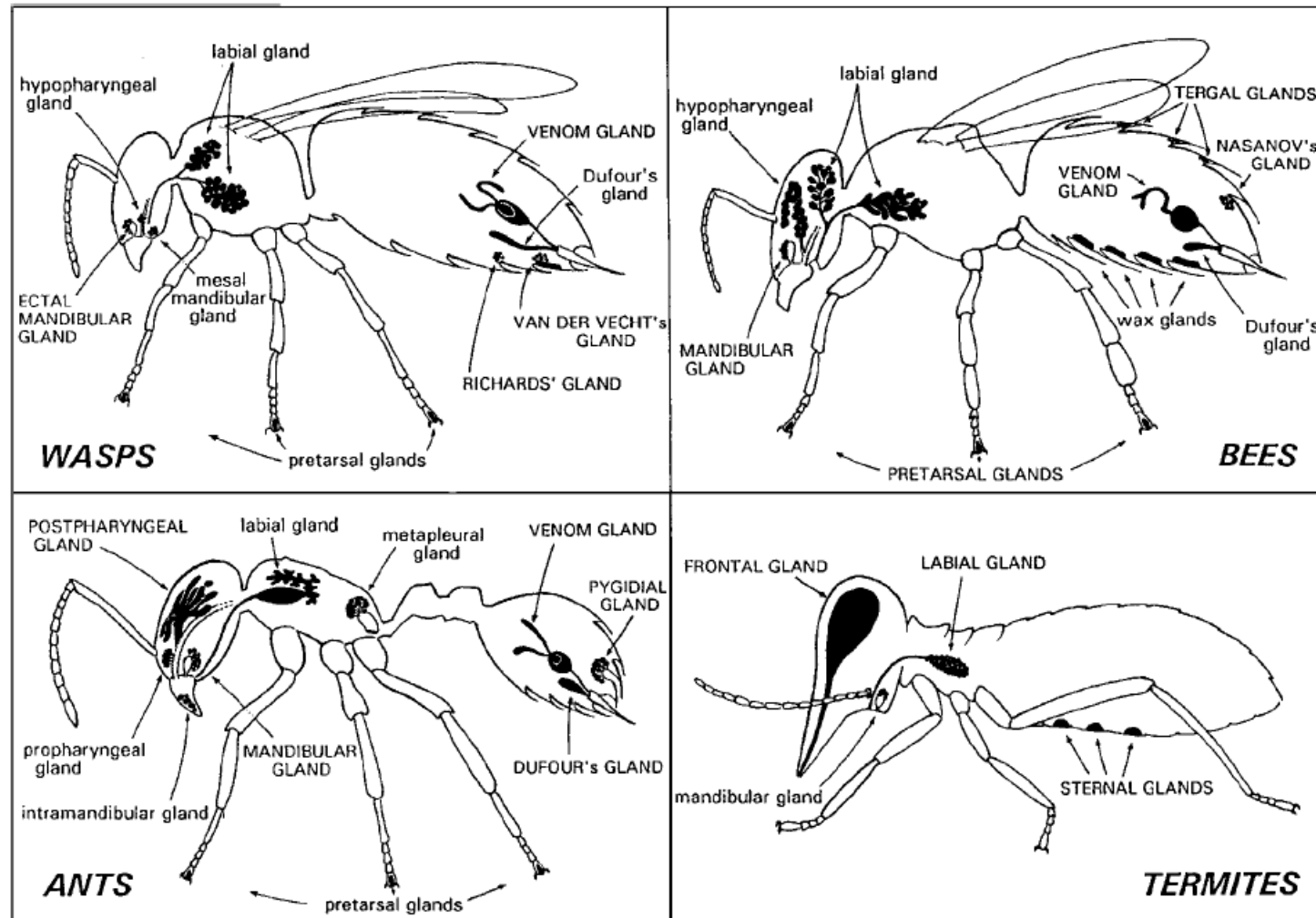


Fig. 1.6. Schematic profile drawings of the commonly found exocrine glands in wasps, bees, ants, and termites. Glands with a pheromonal function are given capital lettering. Pheromones may be identified in future from other glands. Figure from Billen & Morgan (1998).

Plod označený vosičkou už je pro další samici nezajímavý.

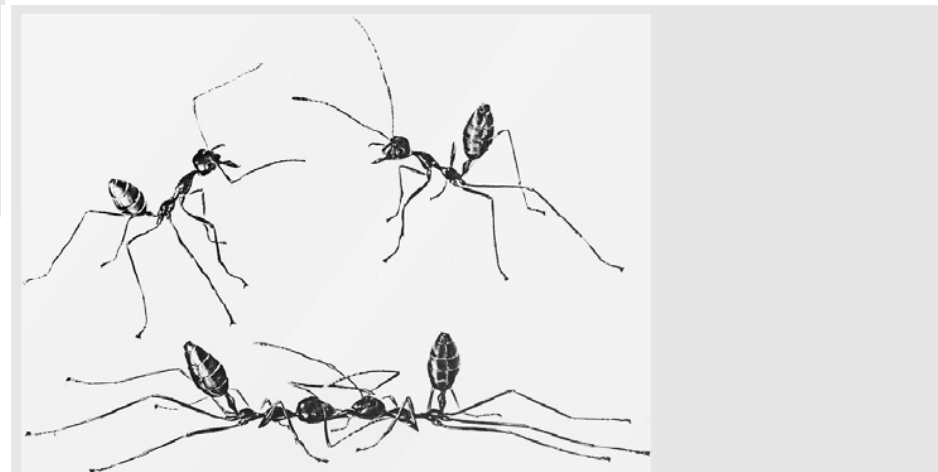
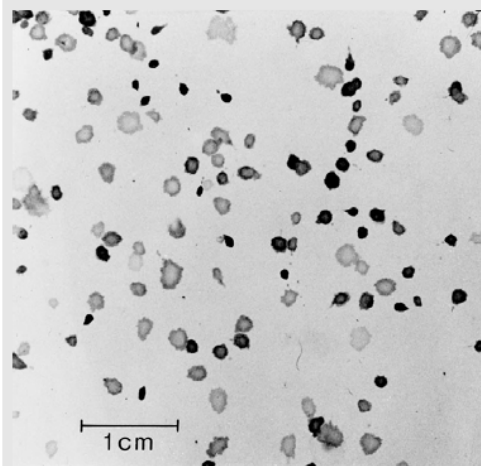


Fig. 4.3. (Left) After an apple maggot fly (*Rhagoletis pomonella*) female has laid a single egg in a fruit, she deposits host-marking pheromone before leaving. Later, conspecific females walking on the fruit detect the pheromone and often, but not always, leave without laying eggs. Although *R. pomonella* is now a pest of apples, the original host was the hawthorn *Crataegus mollis*, whose small berries offer only enough resource for one larva each, so that larvae from later eggs rarely survive (Averill & Prokopy 1987). Photograph by R. Prokopy.

(Right) An adult female parasitoid wasp (*Trichogramma pretiosum*) in the process of parasitising an egg of the brown-tail moth. After laying her egg inside, she will mark the host egg with pheromone. Figure from Howard & Fiske (1911).

Box 5.1 | Social insect territories

Many ant species fiercely defend foraging territories (Traniello & Robson 1995). Recruitment of major workers by alarm pheromones (Chapter 8) during territorial disputes is important in most species, but few ant species use pheromones to mark the territory boundaries in the way that vertebrates do (Hölldobler & Wilson 1990). African weaver ants (*Oecophylla longinoda*) are an exception as they mark their territory with colony-specific pheromones in faecal material (see figure below) (Hölldobler & Wilson 1978). When new 'territory' was offered to nests of *O. longinoda* in the laboratory, workers rapidly moved in and defecated systematically over the area (500 marks were made in the first hour in an area of 71 by 142 cm). When contests between two ant colonies were staged on arenas marked by one or neither of the colonies, ants walking over an arena already marked with their own colony's defecations were bolder; won more contests and took over



(Top) Chemical territorial marking by weaver ants (*Oecophylla longinoda*) shown by anal spots on a paper surface in a laboratory foraging arena. Experiments have shown that the spots contain a true territorial pheromone.

(Bottom) Two workers from different colonies in combat conducted by rearing up on their legs and mandibles in a threat display (above), dodging each other, and seizing one another with their mandibles (below). The ant fighting on an area marked by her own colony enjoys an 'owner advantage' typical in such cases. Figures from Hölldobler & Wilson (1978). Painting at bottom by Turid Hölldobler.

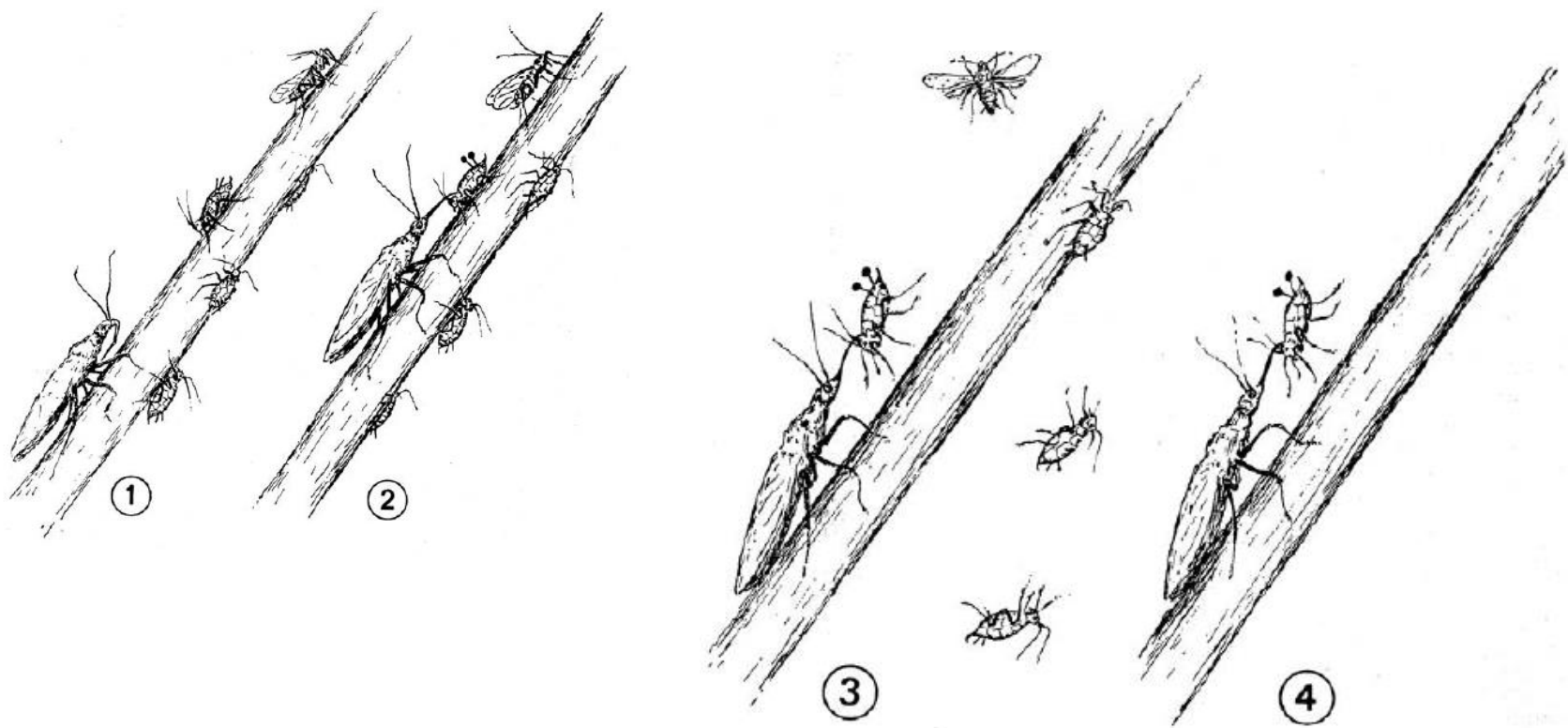


Fig. 8.2. Drawing shows step-by-step occurrences as a predatory insect (nabid) attacks a colony of aphids feeding on a plant stem. (Top) The nabid has seized its prey and the aphid has released the alarm pheromone from its cornicles. (Bottom) Other aphids detect the alarm pheromone and scatter by flying or dropping off the plant. Although the nabid continues to devour its original captive, other aphids in the vicinity have departed. Figure from Nault (1973).

Poplachový feromon

Plošticí napadená mšice varuje ostatní

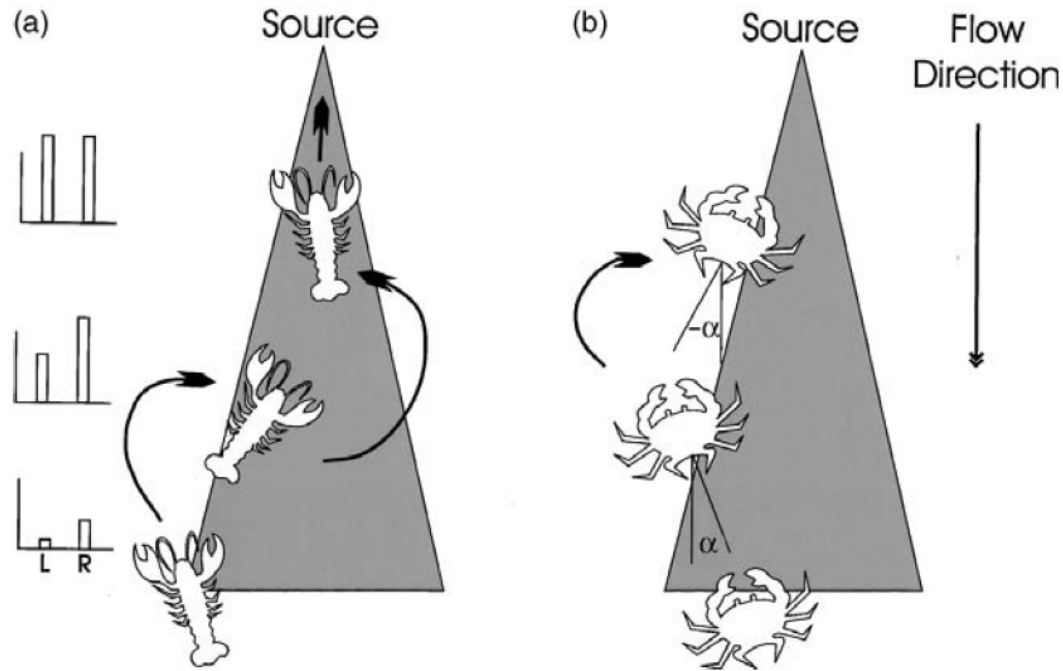


Fig. 10.11. Lobsters in turbulent environments, and estuarine crabs in smooth-flowing creeks, use different mechanisms to orient up odour plumes (shaded) to find the source. Lobsters (a) use tropotaxis, simultaneous bilateral comparisons of odour intensity to turn into the plume, and sequential comparison of odour intensity, klinotaxis, to progress towards the source within the plume. Bar diagrams show the outputs of left and right sensors at each position. The plume is supposed to be more like the turbulent plume in Fig. 10.7. An estuarine crab (b) shows positive rheotaxis to the flow and uses a binary comparison of odour presence–absence to determine that it has left the plume. The crab judges its exit angle (α) relative to the flow direction and uses this information to re-enter the plume at the same angle at which it exited the plume. Figure from Weissburg (1997).

Znalost cizího signálu
se vyplácí



Fig. 11.7. Bolas spiders (*Mastophora bisaccata* is shown here) aggressively mimic the sex pheromone blends of their moth prey. When an attracted male moth approaches within striking distance, the spider draws back the sticky ball of glue, the bolas, which is suspended on a short thread, and swings it at the moth. Photograph by K. F. Haynes and K. V. Yeargan.

Znalost cizího signálu se vyplácí

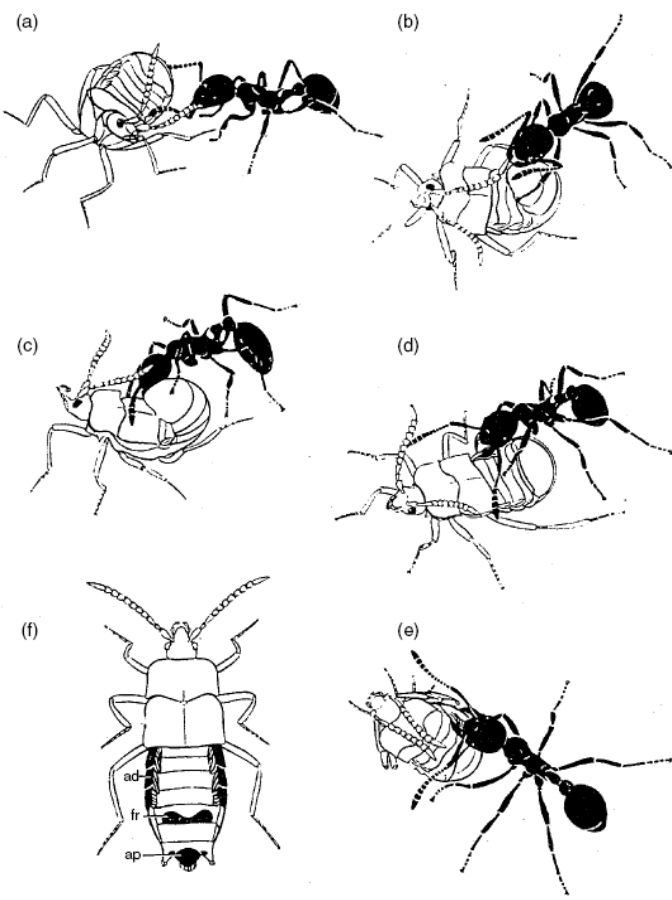


Fig. 11.10. The staphylinid beetle *Atemeles pubicollis* (f) is a social parasite that uses chemical signals to gain entry into colonies of its host, the ant *Myrmica*. In (a) the beetle taps an ant with its antennae and then in (b) offers the ant the tip of its abdomen. A secretion is produced from the beetle's 'appeasement glands' (ap), which the ant licks; this seems to suppress the normal aggressive response of the ant to intruders. In (c), the ant tries to reach the tergal rim/plate of the beetle. In (d) the beetle stretches out its bent abdomen, and in (e) the ant is prompted to pick up the beetle and carry it into the brood chamber by a host-specific attractant secreted from the 'adoption glands' (ad) in the tergal rim/plate. The secretion from the 'fright gland' (fr) is only used for defence against an unfriendly ant. Figure from Hölldobler 1970. Drawing by Turid Hölldobler.

Olfactory released behaviors in a social insect colony

Sociální chování



There is an enormous diversity of glands and gland products in social insects (Fig 1.6). Different castes in the same species may produce different pheromones from the same gland, as for example in the mandibular gland in worker and queen honeybees and ants such as *Atta* (see figure earlier in box). Worker honeybee mandibular gland secretions have 10-HDA instead of the queen's 9-HDA, but produced by enzyme pathways that they largely share (see Pettis *et al.* 1999). Clues to the evolution of sociality and queen-worker signalling may come if we can deduce which pathway was primitive (Gadagkar 1997). Different responses to pheromones depending on the caste of the receiver, combined with context-specific responses, create an enormously complex chemical signal environment inside and outside the nest (see figure below). We are just beginning to decode these messages.

Multiple effects are common. For example in honeybees, the queen mandibular pheromone is a sex pheromone for reproductives and affects worker reproduction. It also has many other effects on worker behaviour; probably by affecting juvenile hormone levels. These include influences on swarming, stimulation of foraging behaviour; and an increase in the age workers start to move from working in the hive to foraging outside (see figure below) (Robinson & Huang 1998; Winston & Slessor 1998; Pettis *et al.* 1999). Many bee pheromones are now being exploited commercially (Chapter 12).

In honeybees, pheromones produced by the brood (eggs, larvae and pupae) help to coordinate activity to match the needs of the whole colony. Brood pheromones stimulate

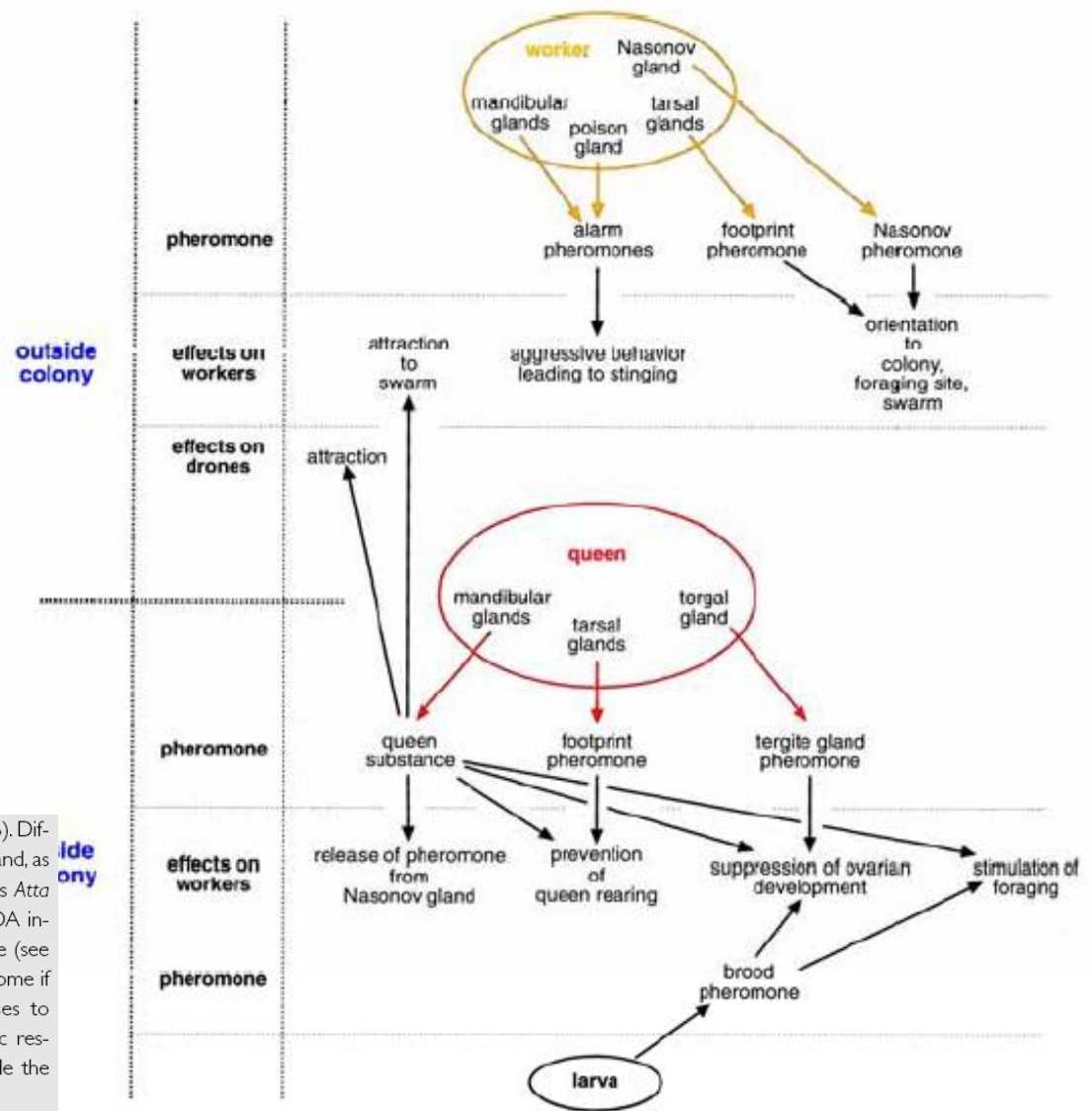
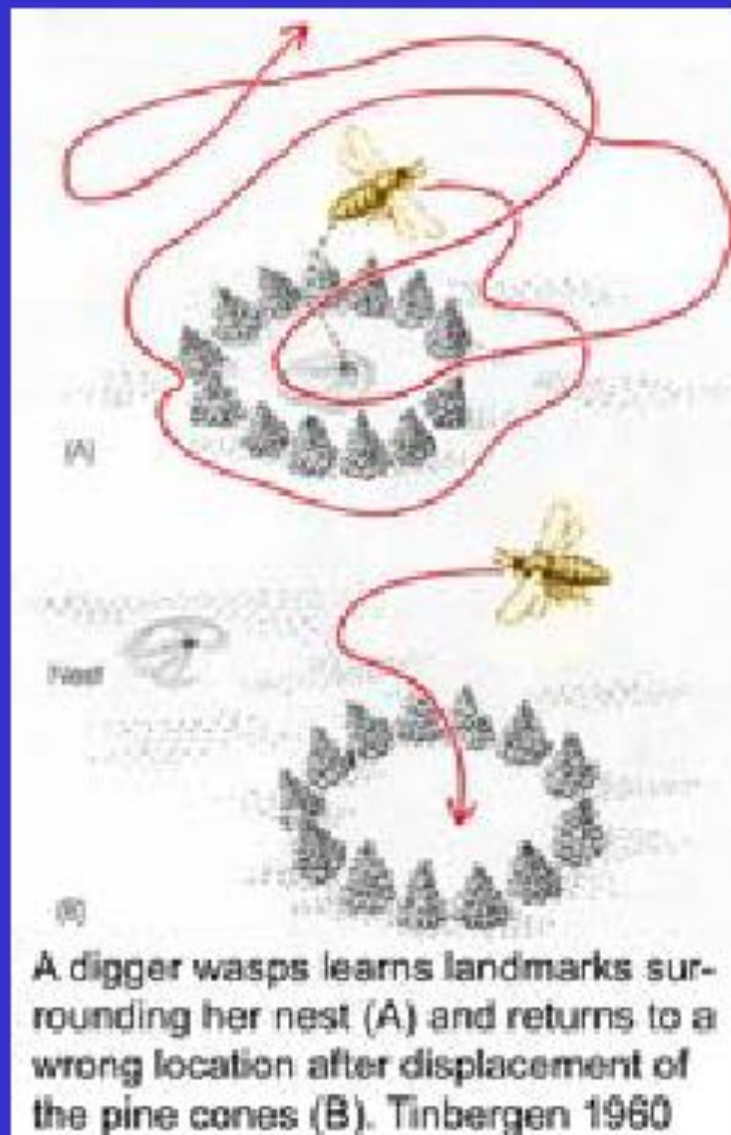


Fig. 27.14. Pheromones of the honeybee, *Apis*.

Learning and memory



Ivan Pavlov (1927)



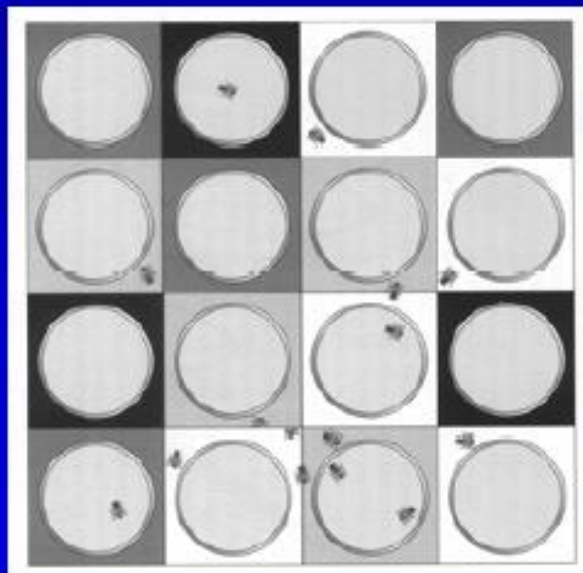
spontaneous



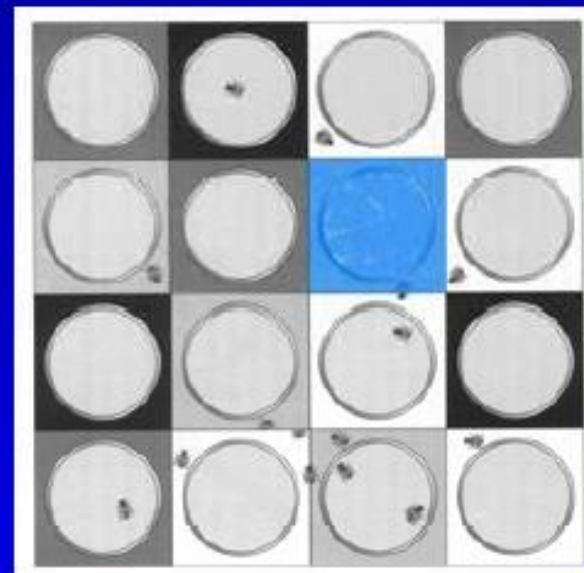
1. Train bees with sugar water on colored background



2. Test bees with variety of shades, one color



What the bee sees
(no color vision)



What the bee sees
(color vision)

Honey bees can learn visual cues associated with nectar rewards

- Colors



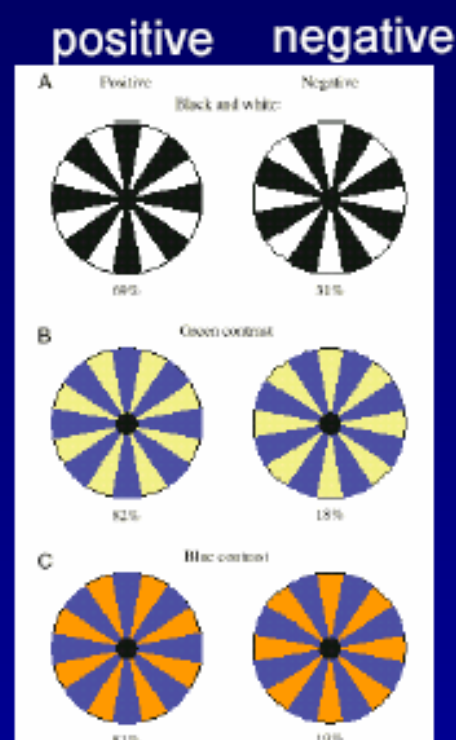
- Shapes



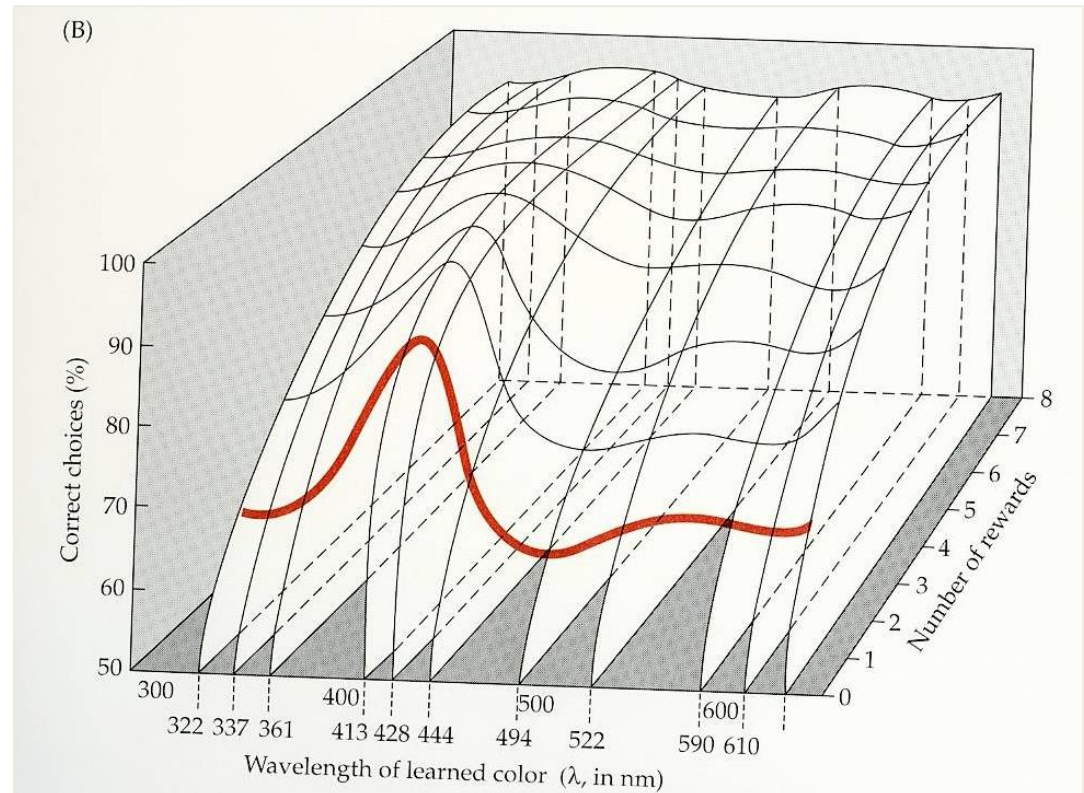
- Symmetry



- Complex patterns



Nejrychleji se včela učí rozeznat fialovou, nejpomaleji modrozelenou



9.3 Testing the bee's ability to associate color with reward

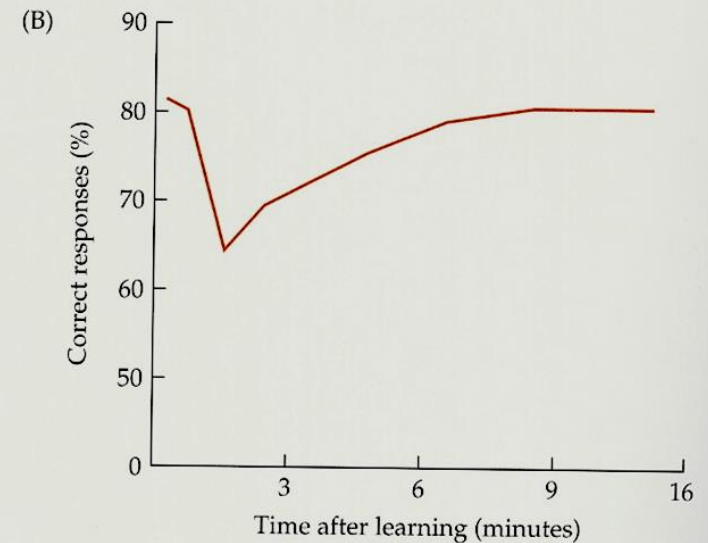
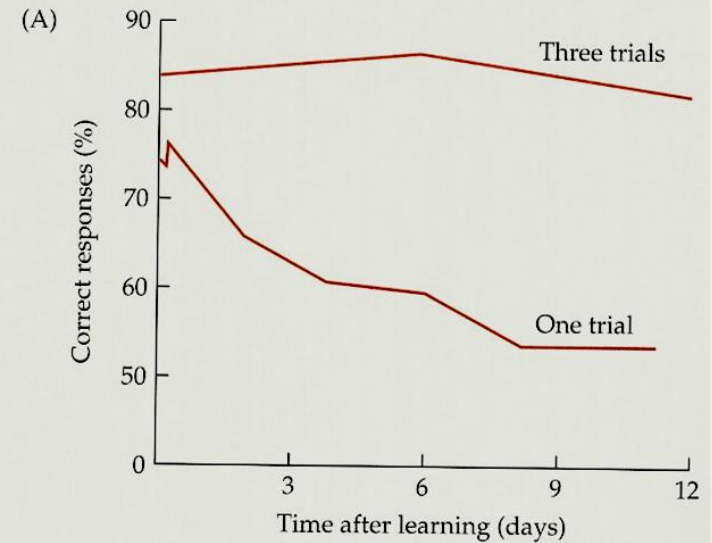
Bees can learn to associate color with reward in a two-choice test. (A) Bees were first trained to drink sugar water in a central location on a table (left). Then, in a series of trials, bees were assessed for particular color preferences (right). Once the color stimuli were balanced for innate preference, colors of different wavelengths were paired with a sucrose reward. (B) Learning curves are shown for different color stimuli. The bees learned fastest for violet (408–418 nm) and slowest for blue-green (494 nm). The thick line shows that bees acquired approximately 90% accuracy to violet in a single trial. A after Menzel and Erber 1978; B after Gould 1984; data from Menzel, Erber, and Masuhr 1974.

Tři tréninky stačí naporád.

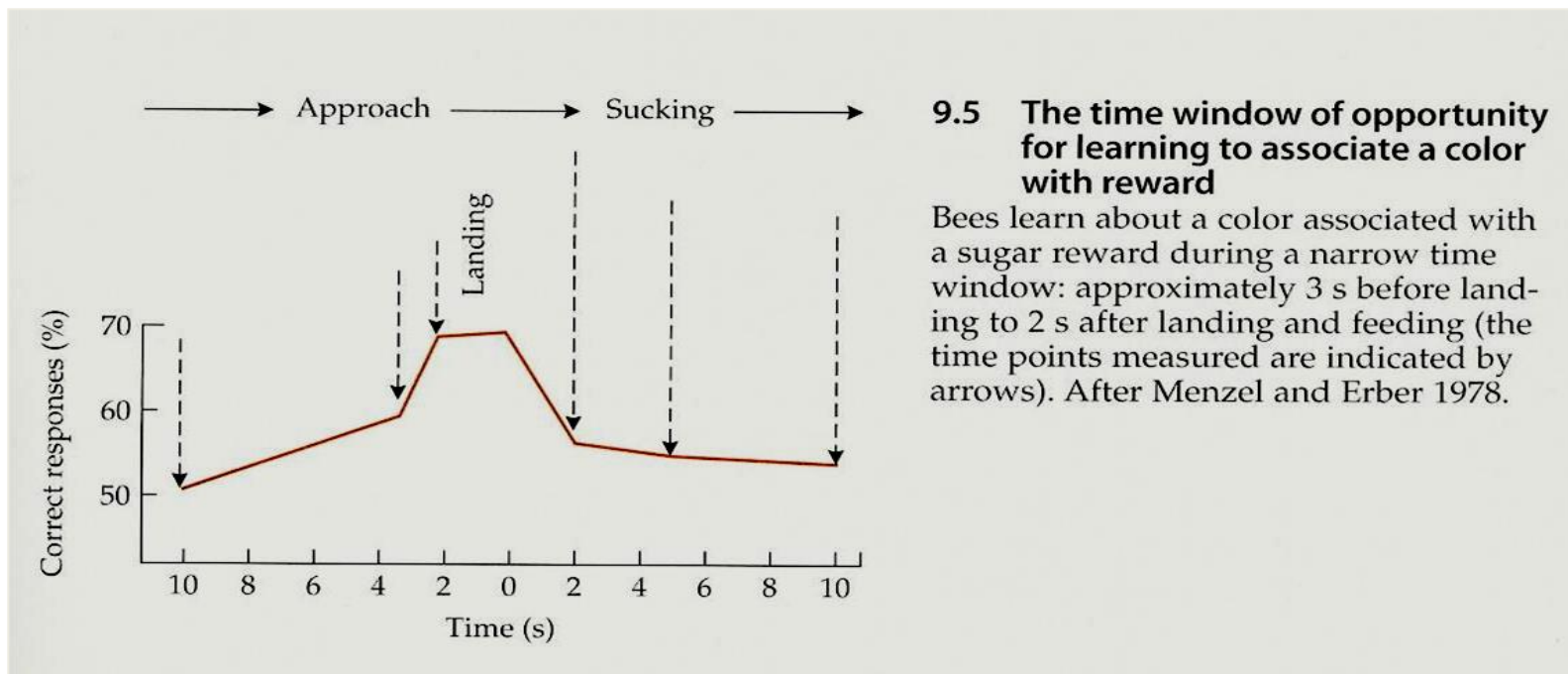
Paměť musí „vyzrát“

9.4 Temporal dynamics of memories for rewarded colors

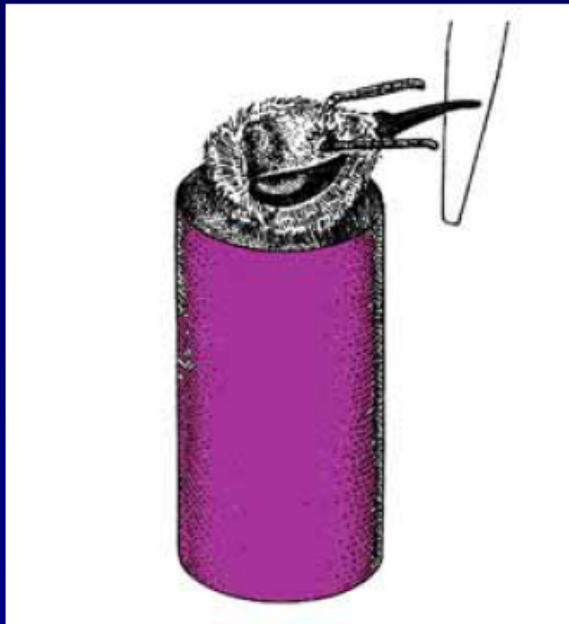
(A) One trial gives rise to a memory that lasts several days, whereas three trials give rise to a permanent memory. (B) The strength of a memory differs with time. Immediately after training, bees show a high percentage of correct choices, followed by a period of poorer memory (at about 3 minutes), followed by a third phase of greater performance. After Menzel and Erber 1978.



Barevný signál musí být včele prezentován v časovém okně 3s před přistáním a 2s po něm. Jakmile na něm už delší dobu stojí, ignorují ho.



Classical Conditioning: Honey bee Proboscis Extension Reflex (PER)



Conditioned stimulus (CS)

Odor

Unconditioned stimulus (US)

Sugar water

Unconditioned stimulus

Proboscis extension (PER)

Conditioned Response (CR)

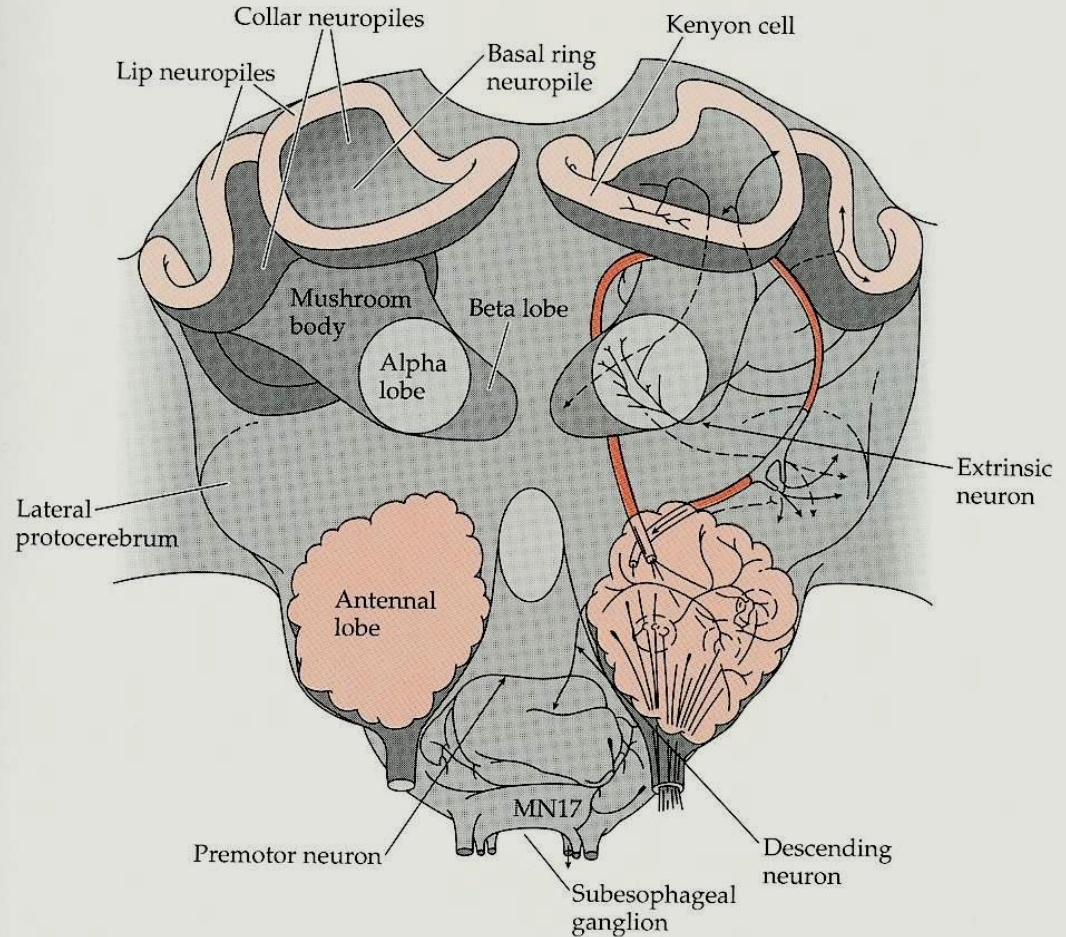
PER with CS

Neurální analýza PER podmiňování – kam je lokalizováno?

950.000 neuronů, ale hledání usnadňuje kompartmentace hmyzího mozku

CS-čichové centrum - antennal lobe
Odsud dvě vzestupné dráhy: do h. těles (multisensorická centra) a laterálního protocerebra (motorická oblast).

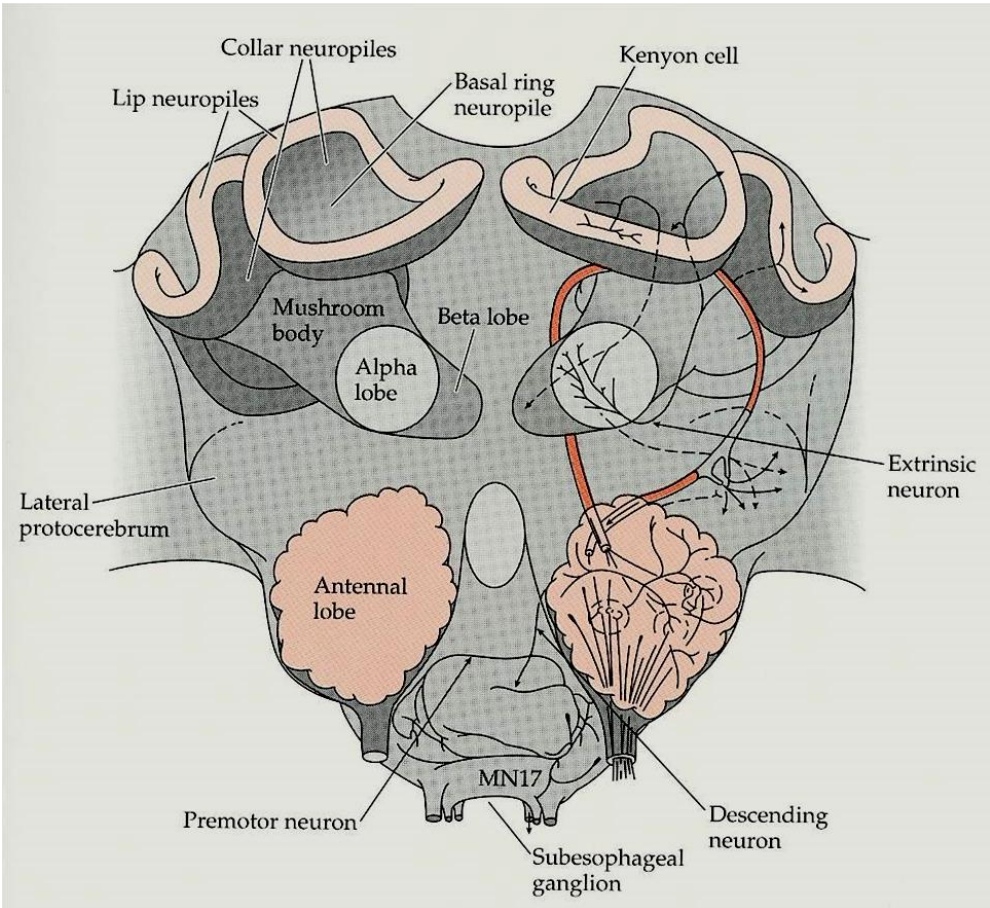
US-chuť – ze sosáčku do podjícnového g. To je spojeno s laterálním protocerebrem.



9.11 Diagrammatic view of the bee brain

After Hammer 1993.

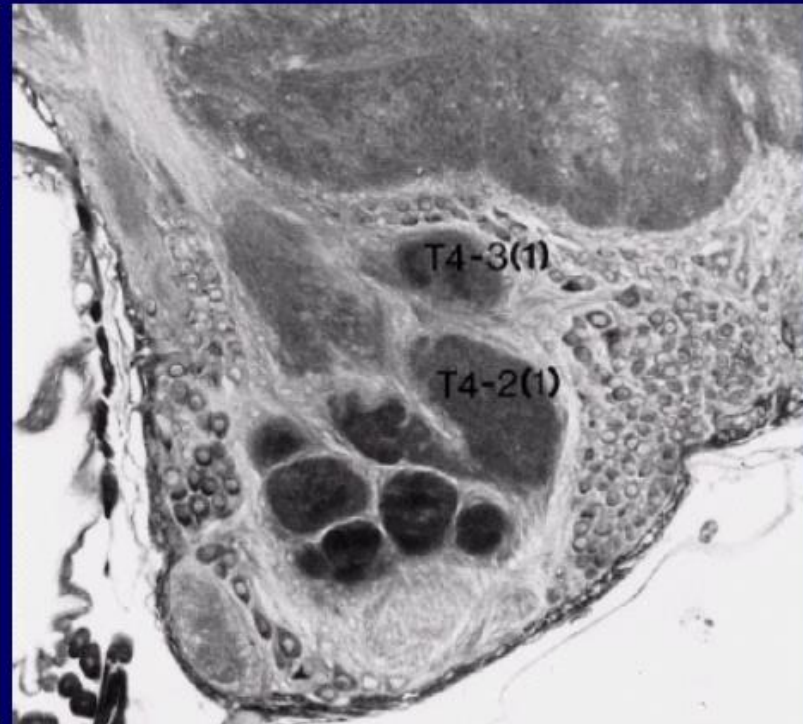
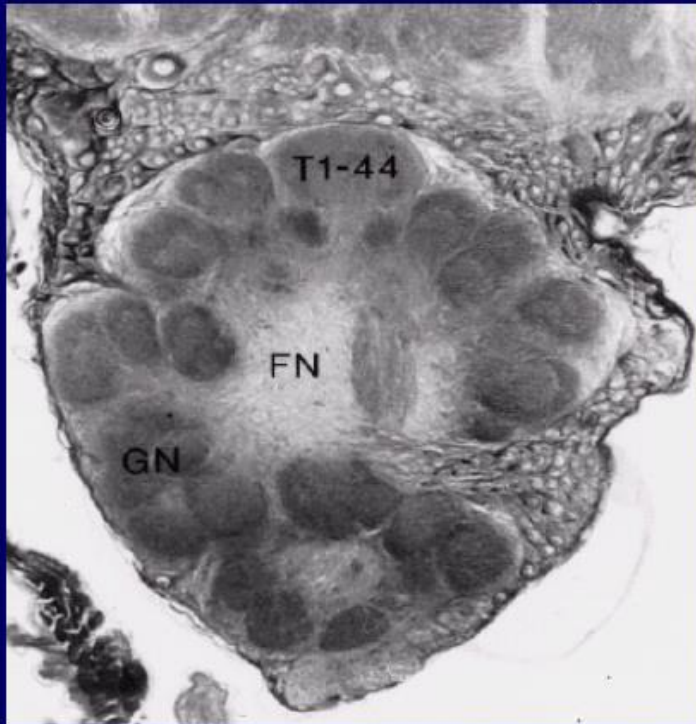
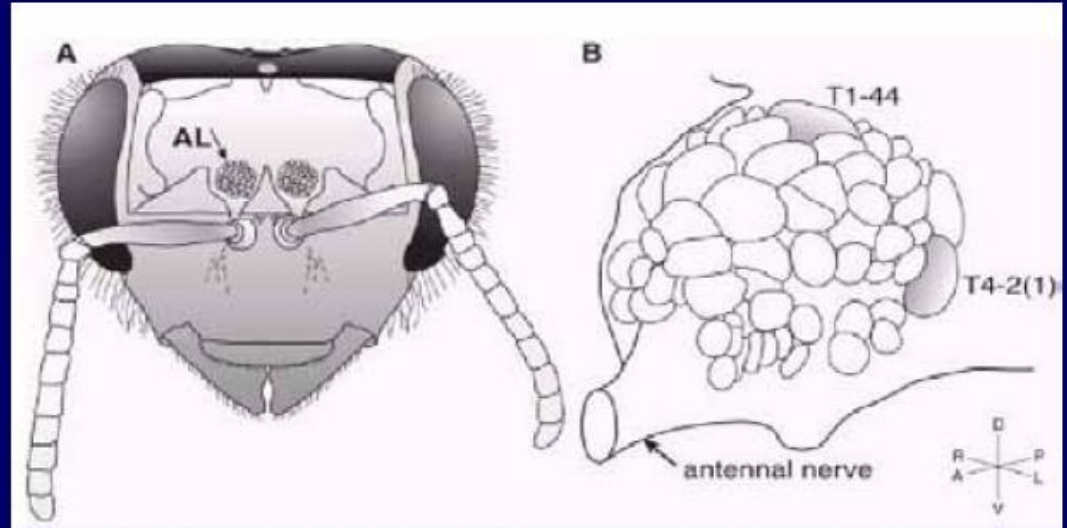
Každé houbové těleso je složeno ze 4 oblastí : vstupní oblast, kalich na vrcholu, a dvě výstupní oblasti (alfa a beta lalok) ve stopce. Jsou tvořeny hustě natlačenými Kenyonovými bb. Jejich dendrity arborizují v kalichu, který sám je rozdělen na neuropile: ret, límec a bazální prstenec. Každá z nich je specializována na vstup určité sensorické modality. Ret pro čich, límec pro zrak, bazální prstenec pro mechano a chemorecepci. Kenyonovy bb jsou axony propojeny se stopkou a jejími alfa beta laloky. Výstupní neurony pak projikují m.j. do laterálního protocerebra a do h.těl. na druhé straně mozku.

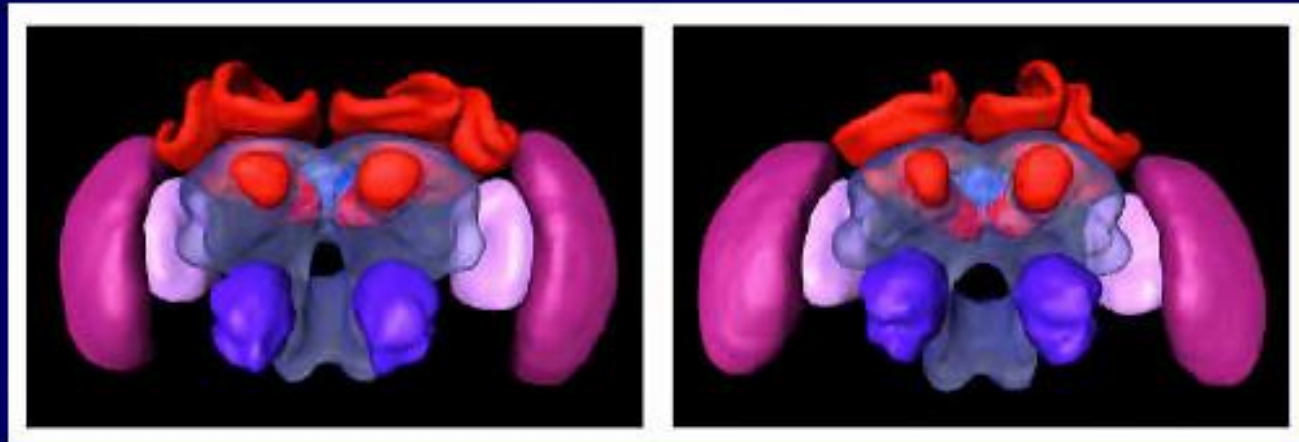


Changes in antennal lobes in the honey bee

The glomeruli under investigation:

- easy identification
- not close together
- unique pattern of growth





- **Insect brains are variable**
- **They mature with age**
- **They are modulated by experience**

Čichová dráha včely

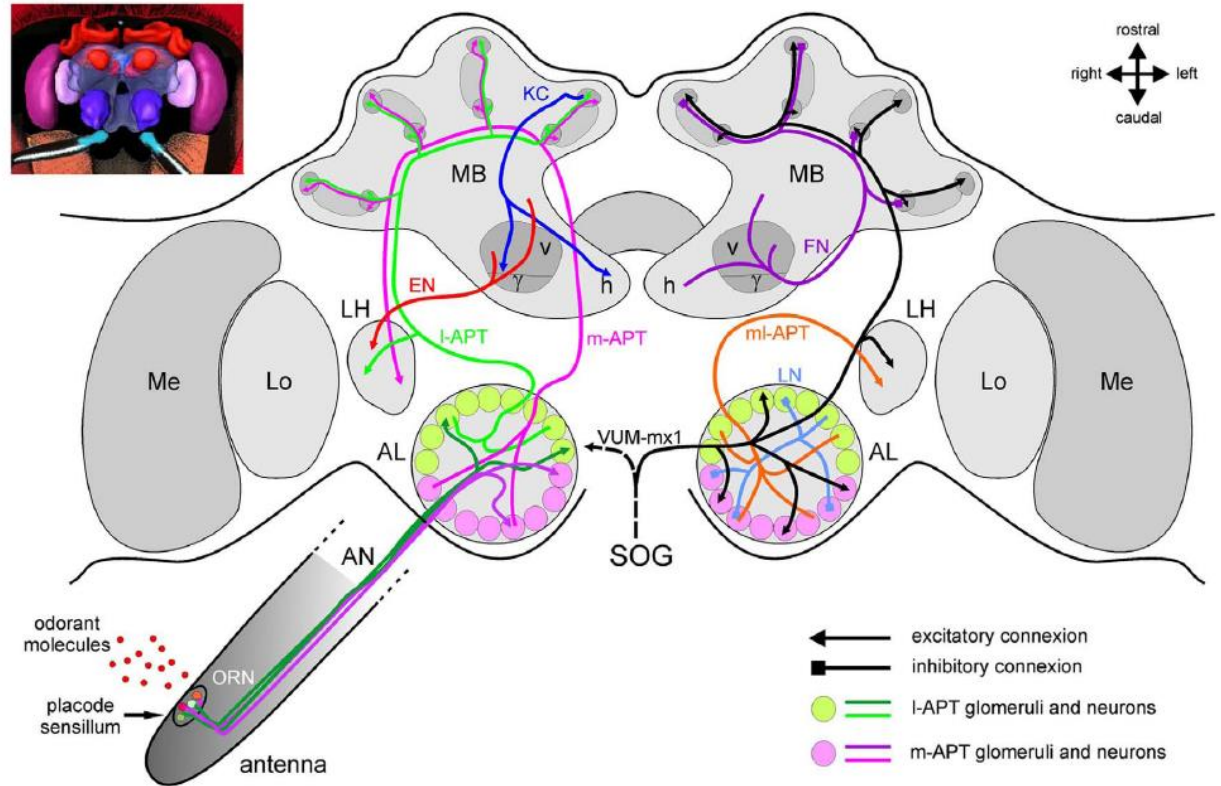


FIGURE 2 | The honeybee brain and the olfactory pathway. For clarity, different neuron types have been presented separately in the two brain hemispheres. On the left, major excitatory pathways involved in the transmission of olfactory information in the brain are shown. On the right, mostly inhibitory connections and modulatory neurons are presented. The antennal lobe, first-order olfactory neuropil, receives input from ~60,000 olfactory receptor neurons (ORNs) which detect odorants within placode sensilla on the antenna. Within the ALs anatomical and functional units, the 165 glomeruli, ORNs contact ~4000 inhibitory local neurons (LNs) which carry out local computations, and ~800 projection neurons which further convey processed information via different tracts. The lateral antenno-cerebral tract (l-APT) projects first to the lateral horn (LH) and then to the mushroom body (MB) calyces (lips and basal ring), while the medial tract (m-APT) projects to the same structures, but in the reverse order. Both tracts are uniglomerular, each neuron taking information within a single glomerulus. They form two parallel, mostly independent olfactory subsystems (in green and in magenta), from the periphery until higher-order centers, where they

project in non-overlapping regions. Multiglomerular projection neurons form a medio-lateral tract (ml-APT) which conveys information directly to the medial protocerebrum and to the LH. The dendrites of the Kenyon cells (KCs), the mushroom bodies' 170,000 intrinsic neurons, form the calyces, while their axons form the pedunculus. The output regions of the MB are the vertical and horizontal lobes, formed by two collaterals of each KC axon. Within the MBs, feedback neurons (FN) project from the pedunculus and lobes back to the calyces, providing inhibitory feedback to the MB input regions. Extrinsic neurons (ENs) take information from the pedunculus and the lobes and project to different parts of the protocerebrum and most conspicuously to the LH. It is thought that descending neurons from these areas are then involved in the control of olfactory behavior. The figure also presents a single identified octopaminergic neuron, VUM-mx1, which was shown to represent reinforcement during appetitive conditioning. This neuron projects from the subesophageal ganglion (SOG), where it gets gustatory input from sucrose receptors, to the brain and converges with the olfactory pathway in three areas, the AL, the MB calyces, and the LH.

Zobrazení čichové aktivity v mozku včely.

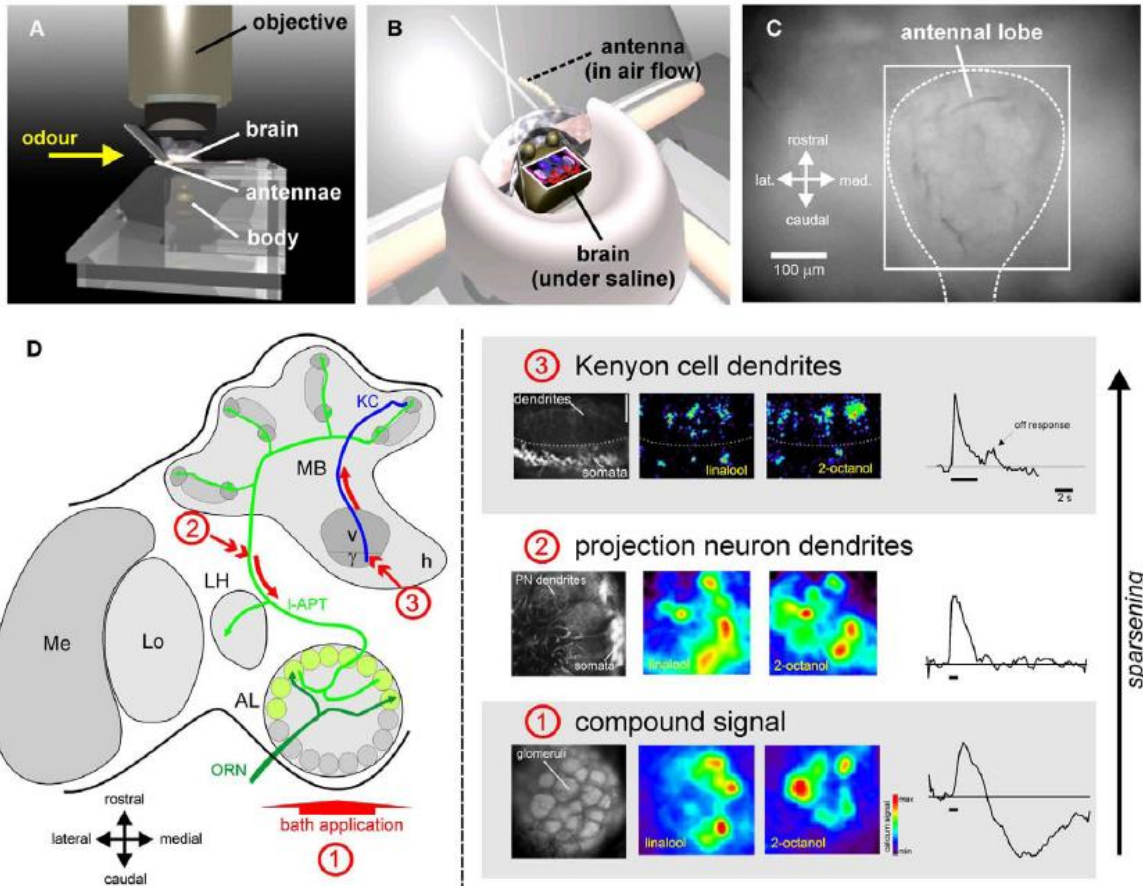
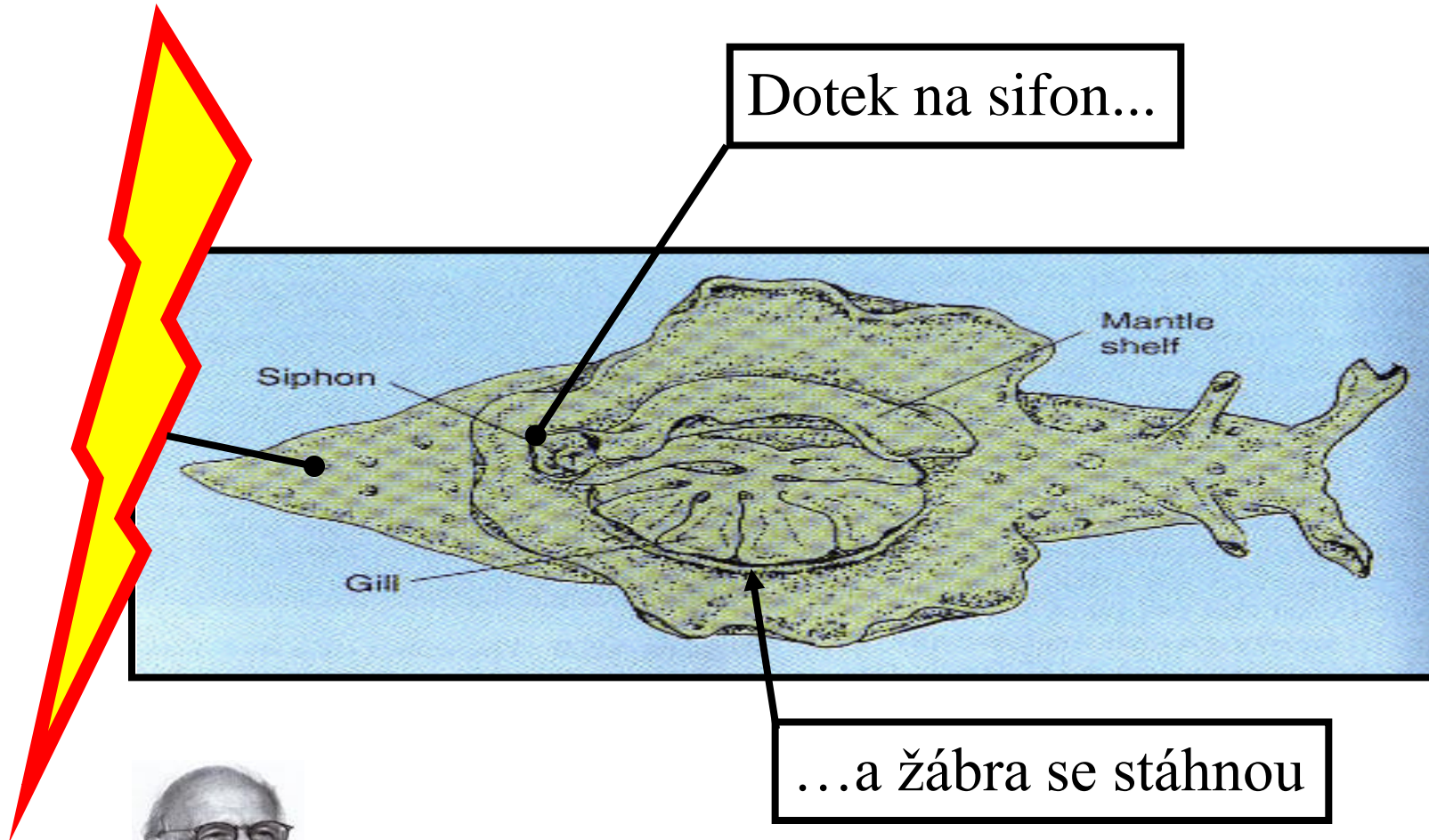


FIGURE 3 | Optical imaging of odor representations in the bee brain. Thanks to *in vivo* calcium imaging, odor representation can be recorded in the bee brain. (A) Bees are placed under an epifluorescence microscope in front of an odor-delivery device delivering a permanent airflow. (B) Their head capsule is opened revealing the brain, which is then kept under saline solution at all times, while the antennae are maintained in the airflow. (C) Example view of the brain surface after bath-application of a calcium dye (method 1, below). The recording can be restrained to the region corresponding to the antennal lobe (square). (D) Using different staining techniques, odor representation was recorded at different levels of olfactory processing. On the left the staining technique and the imaged neuronal population are shown, while on the right, activity maps evoked by two sample odorants (1-hexanol and linalool) as well as an exemplary time course are presented. (1) Using bath-application of a calcium-sensitive dye (Calcium-Green 2-AM), a compound signal can be recorded in the antennal lobe in response to odors (Joerges et al., 1997). This signal is thought to represent mostly olfactory input from the ORN population

(see text). Different odors induce different, but overlapping, multiglomerular activity patterns. Bath application signals are temporally slow and biphasic. (2) Using retrograde staining with a migrating dye (Fura-2 dextran), projection neurons can be selectively stained (Sachse and Galizia, 2002). A dye-coated electrode is inserted into the PNs axon tract (arrow number 2). The dye is taken up by the neurons and migrates back to their dendrites in AL glomeruli. Such staining allows the selective recording of AL output information sent to higher-order centers. Odors also induce multiglomerular activity patterns, but these are sparser (less glomeruli are activated) and more contrasted than the compound signals. The time course is mostly phasic-tonic, but also presents some complex temporal patterns and inhibitions. (3) Inserting the dye-coated electrode into the ventral part of the vertical lobe allowed recording activity from Kenyon cell dendrites and somata (Szyszka et al., 2005). Olfactory representation becomes even sparser in the MBs as few KCs respond to each odorant. Responses are phasic and often present off-responses at stimulus offset. (Recordings 1 and 2 from Deisig et al., 2006, 2010 – Recordings 3 from Szyszka et al., 2005).

Zež *Aplysia* klasický model neasociativního a asociativního učení.



Eric Candel, Nobelova c. 2000

Orientace, navigace

Hmyz běžící po zemi zřejmě monitoruje pohyby končetin k odhadu jak daleko a kam došel (idiosynkraticky, path integration), zatímco létající hmyz monitoruje „optický tok“.

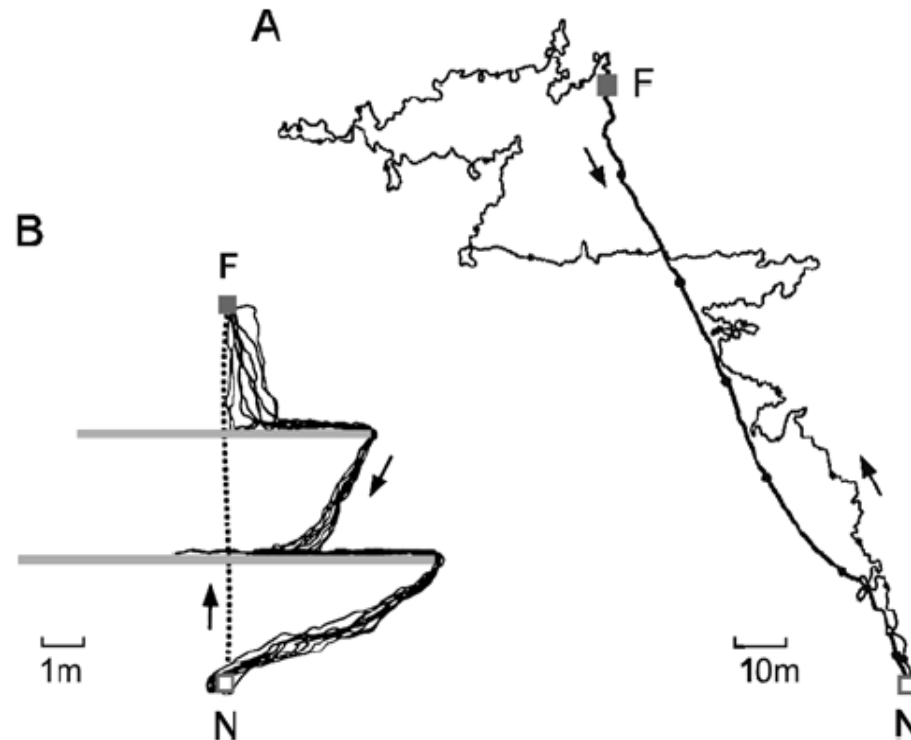
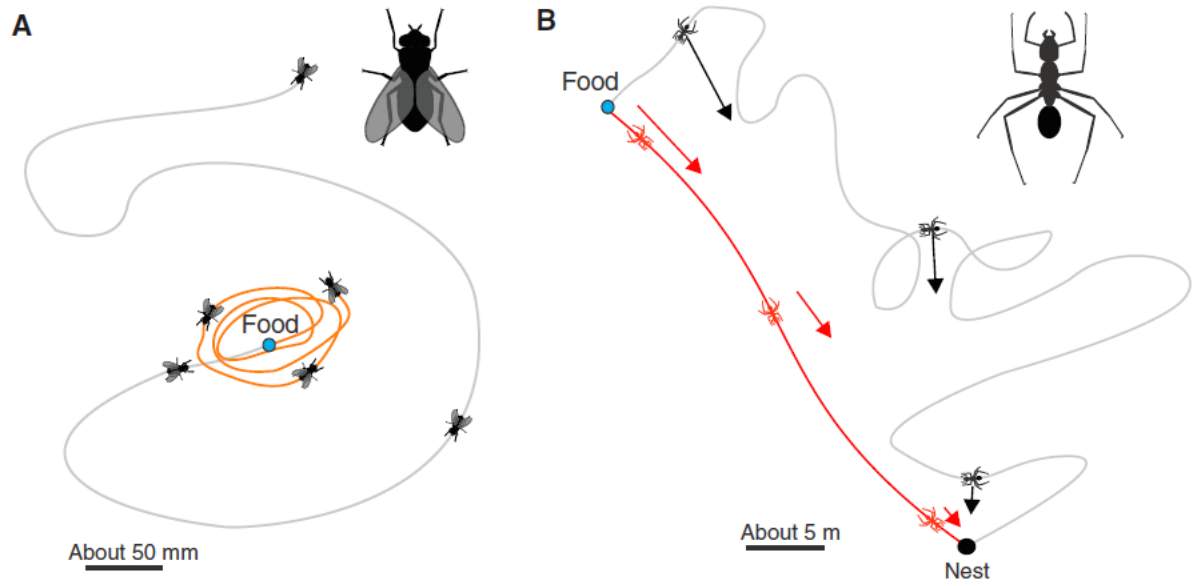
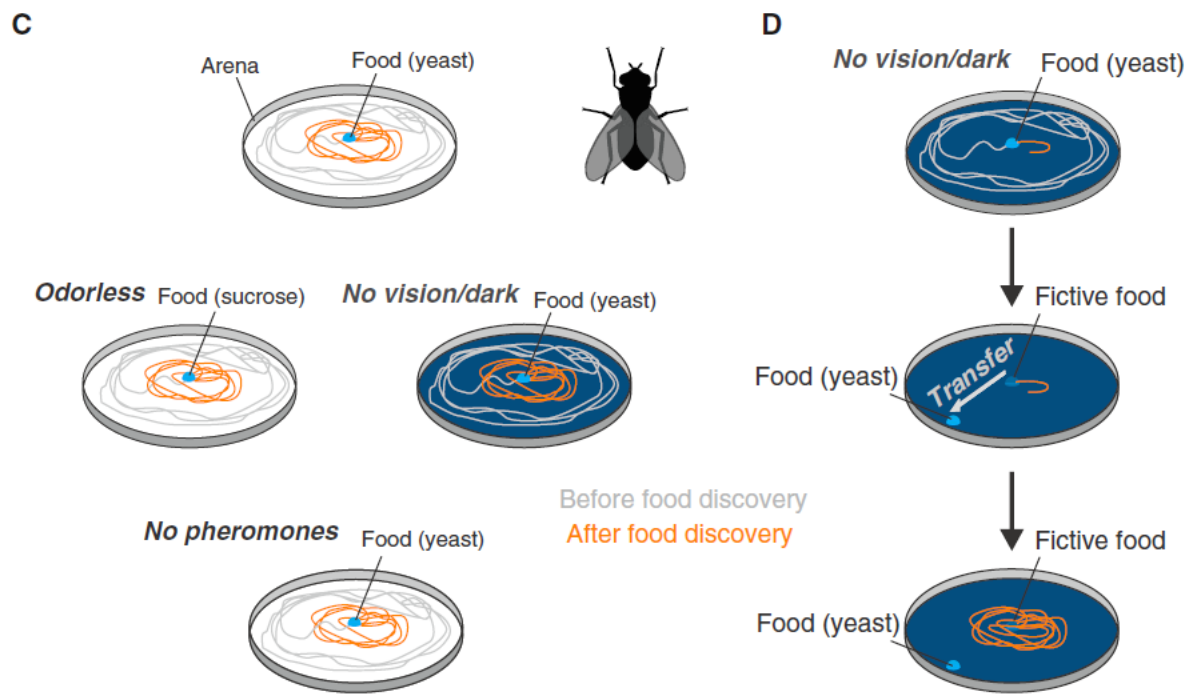


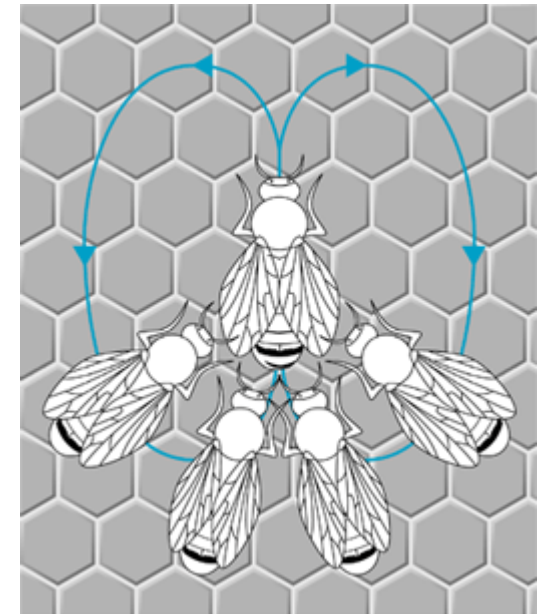
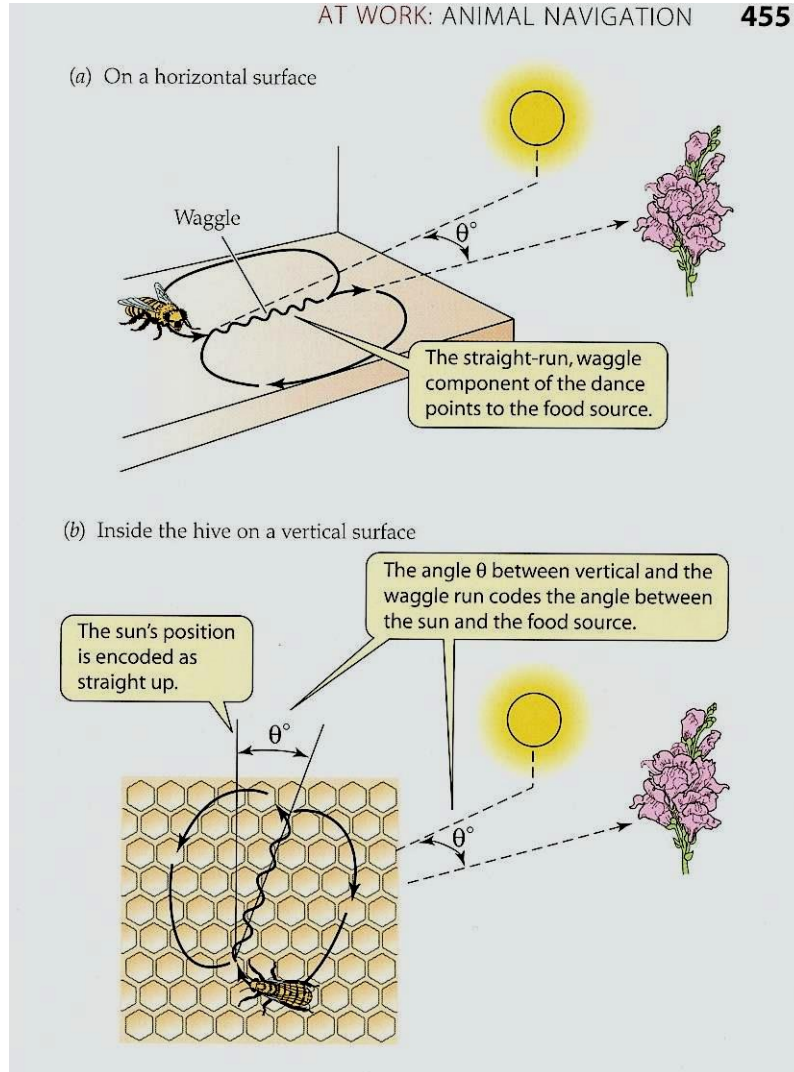
Fig. 2A, B Path integration (vector navigation) in *Cataglyphis fortis*. **A** An ant's tortuous outward (foraging) and straight homeward path recorded in a featureless salt pan. **B** Straight outward paths indicated by the dotted line and multi-leg homeward paths caused by experimental barriers (grey bars), which the ant could pass on its way out (from N to F) but not on its way in. Nine successive runs of one ant. F feeding site, N nest. **A** from Wehner and Wehner (1990), **B** from D. Andel and R. Wehner (unpublished observations)



Path integration mouchy



Navigace včel spojená s komunikací

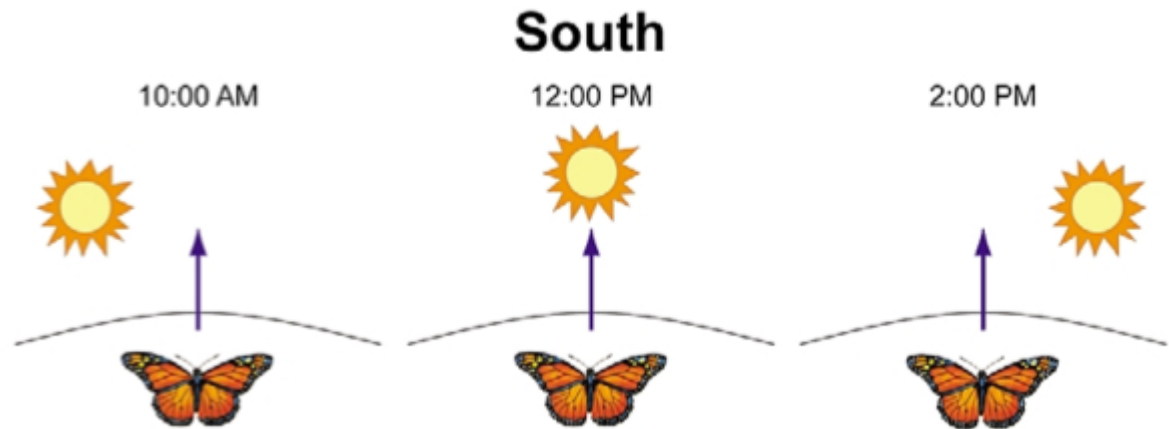
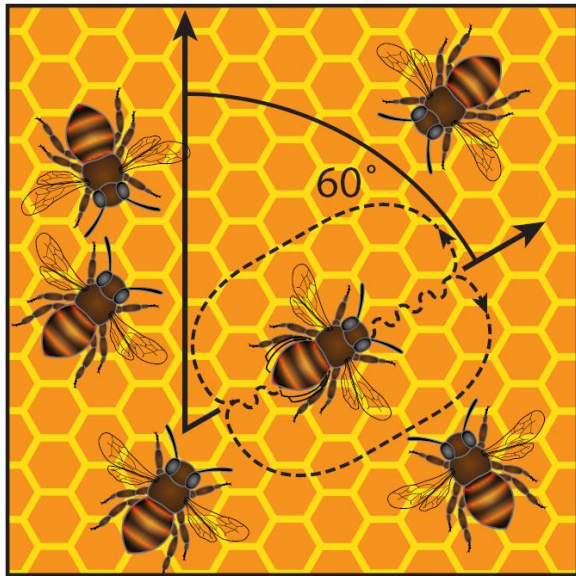
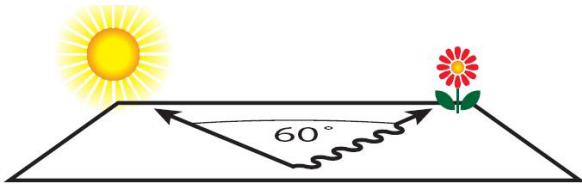


Hodiny a rytmicita

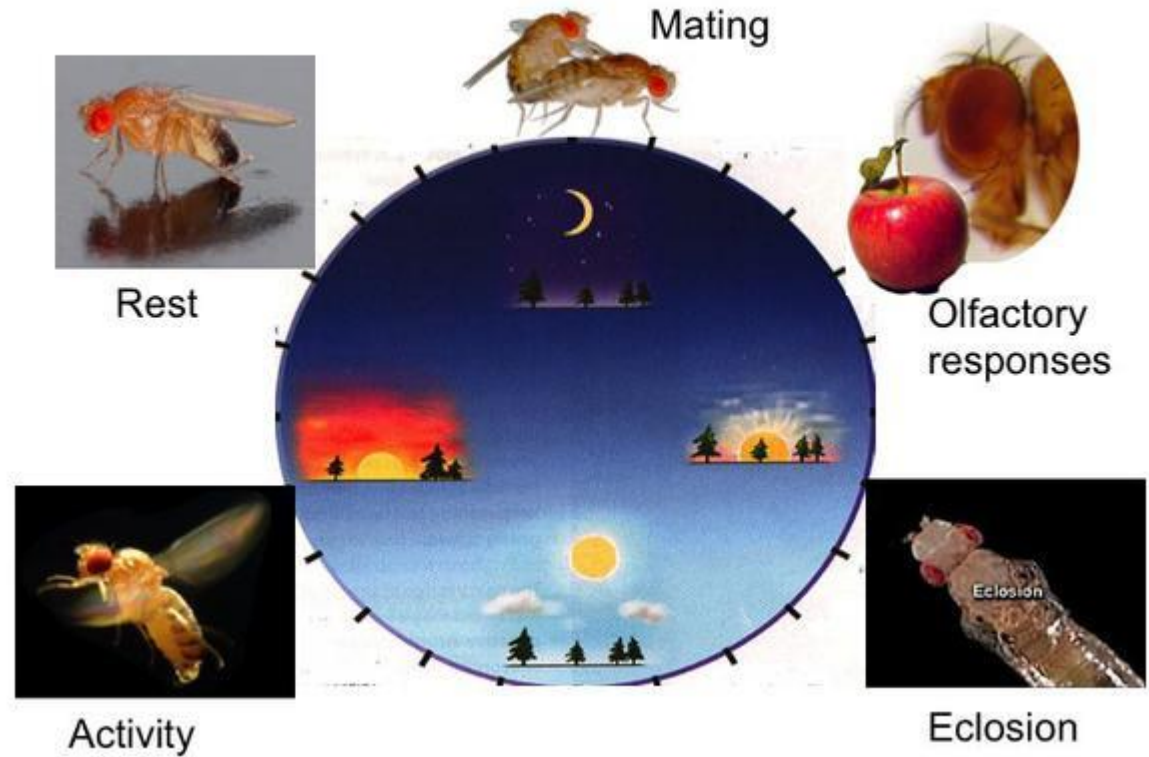
Orientovat se podle Slunce, znamená znát přesný čas.

Solární kompas využívali mořeplavci a využívají živočichové

Čas učení a čas vybavování se u švába shodují. V jinou denní dobu si „nevzpomene“.



Drosophila Circadian rhythms



Aktogram před a po zhasnutí světla – bez vnějšího zeitgeberu (časovače) se hodiny začnou opožďovat.

Molekulární hodiny a zpětnovazebná smyčka synchronizovaná světlem.

Cyc-Clock dimer aktivuje transkripci *per* a *tim*. TIM PER dimer tlumí transkripci *per* a *tim*. Tím je uzavřena smyčka negativní zpětné vazby vedoucí k oscilaci.

Světlo rozbíjí TIM PER dimer prostřednictvím fotosensitivního CRY1 a synchronizuje hodiny se světelným režimem.

DROSOPHILA - model

