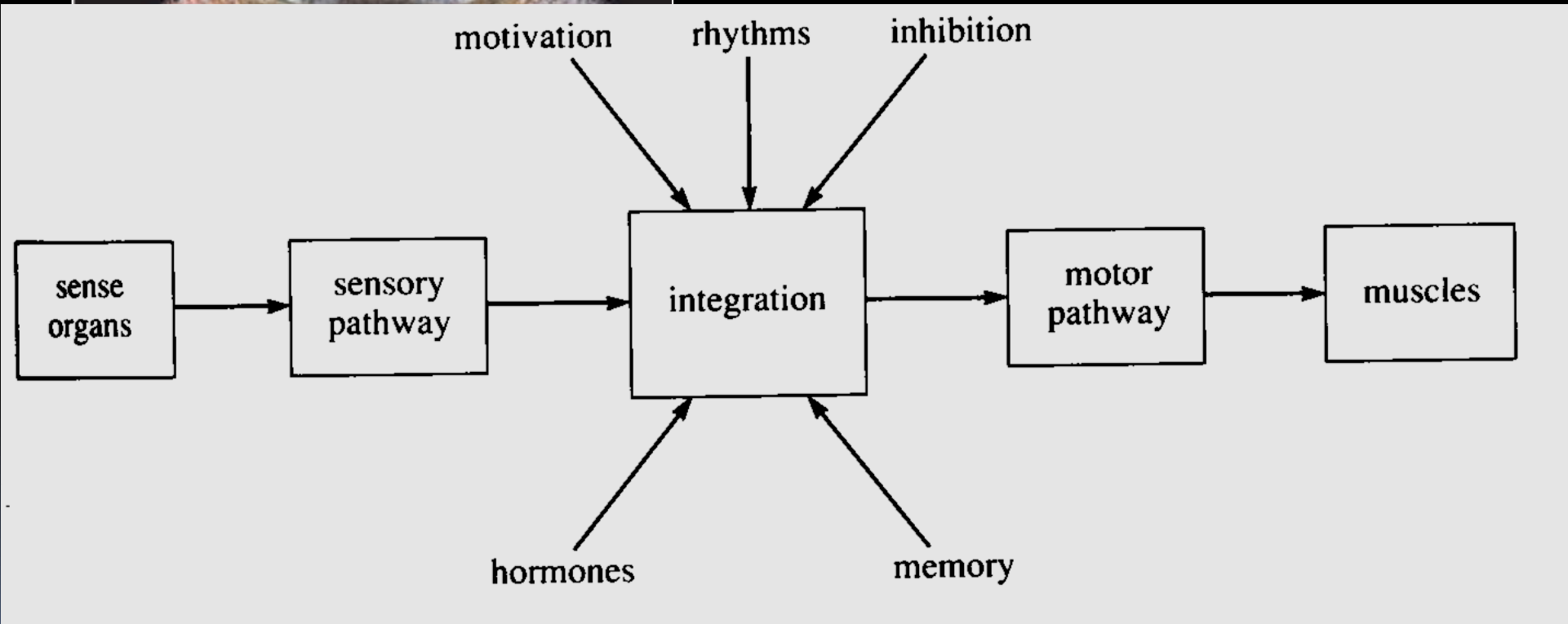


Smysly a chování



Smysly a chování



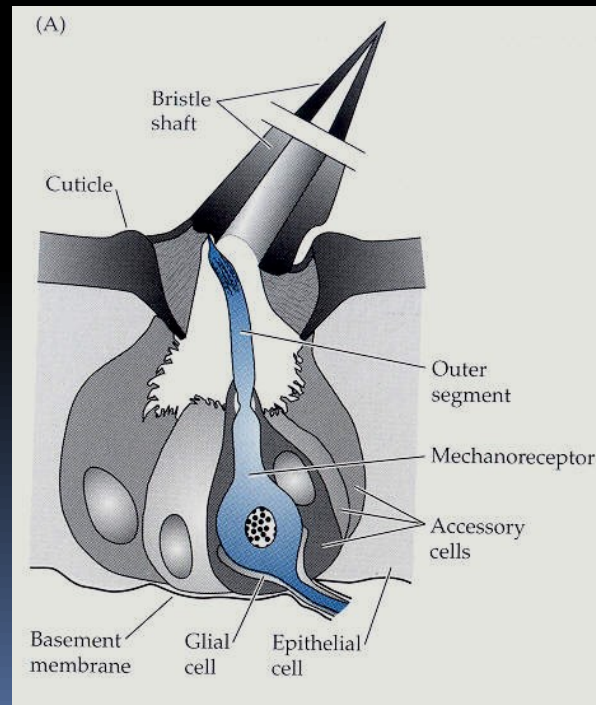
Kutikula hmyzu



Musí umožnit proniknutí molekul, fotonů, mechanické síle k neuronům smyslových buněk.

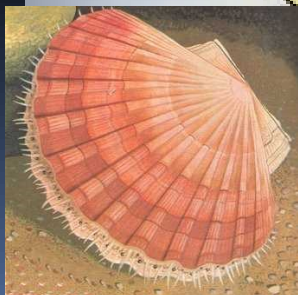
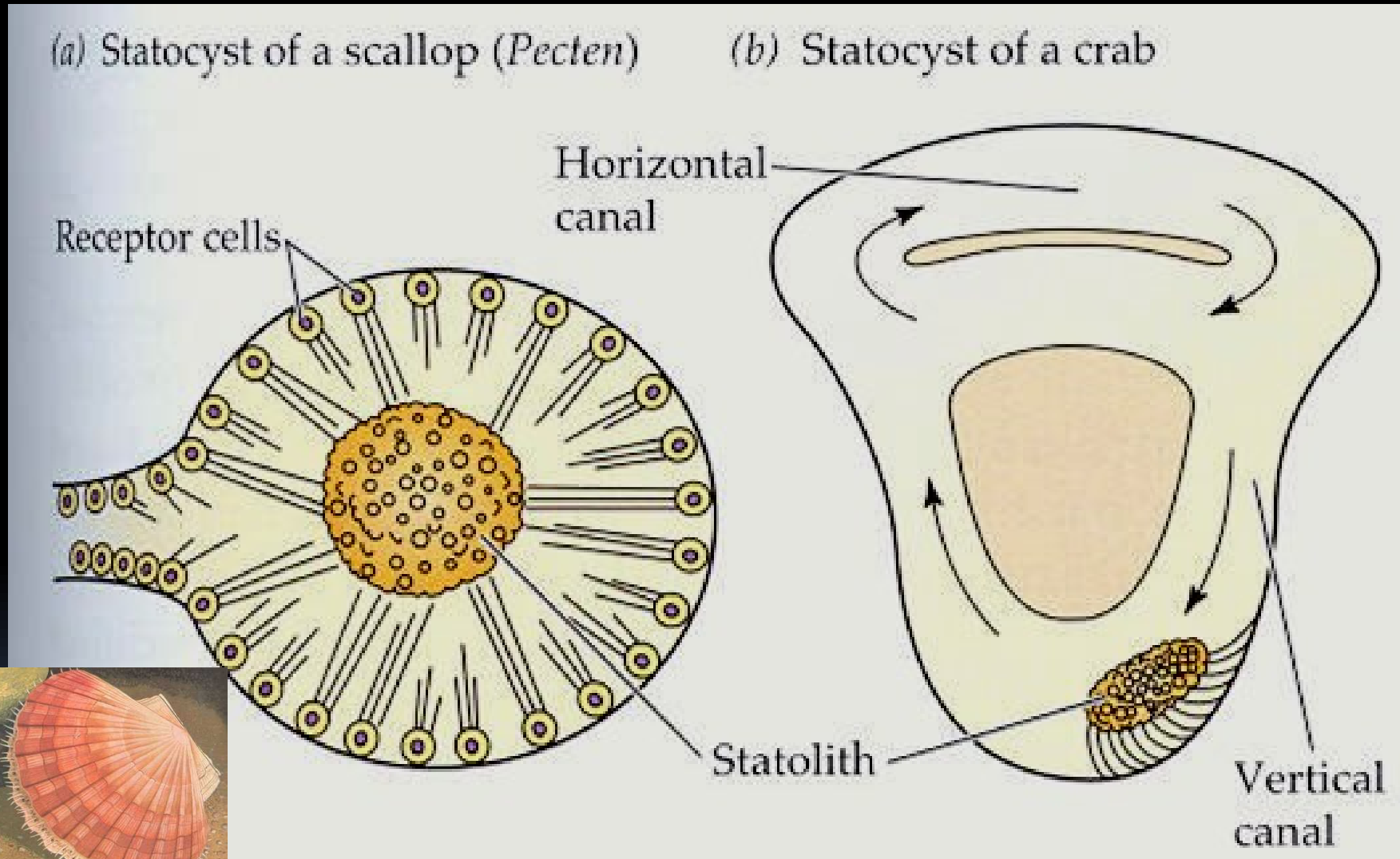
Mechanorecepce

Mechanoreceptory reagují na působení síly. To umožňuje reagovat na celou řadu modalit – smyslových kvalit – zprostředkuje hmat, propriorepcepci, statokinetické vnímání, sluch, vnímání vibrace podkladu, odvozeně snad i elektro a magnetorepcepci. 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) s cytoskeletální výztuží. Ta může spolupracovat s externí strukturou převádějící sílu na membránu.



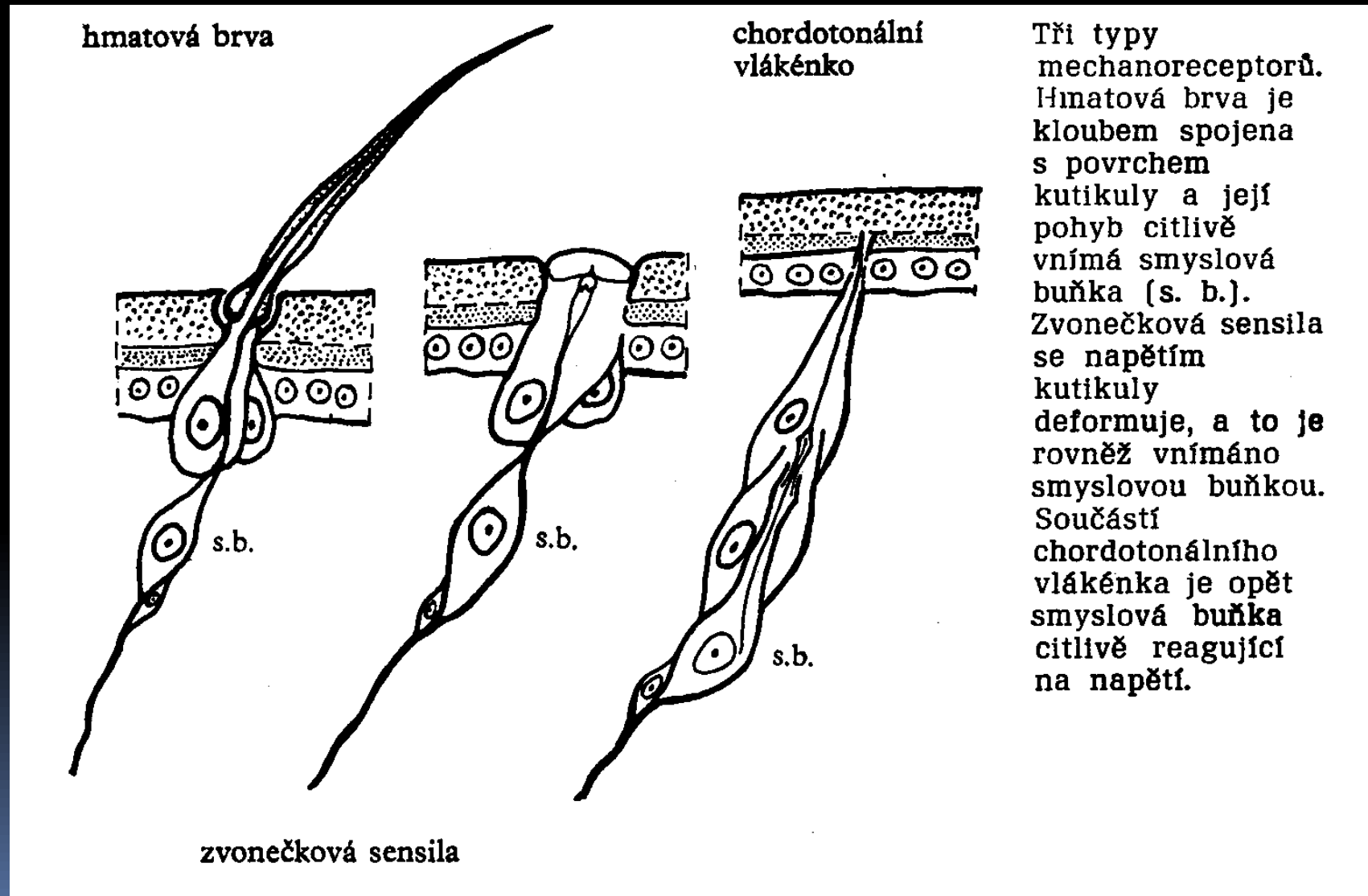
Mechanorecepce

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



hřebenatka

Mechanorecepce hmyzu



Mechanorecepce hmyzu

A, B) Sensila – smyslová buňka
Dendrit s tubulárním tělískem napojený na
kutikulární chlup. Pohyblivé rameno.

C) Campaniformní sensila
Deformace a pnutí kutikuly

D) Chordotonální vlákno (scolopidium)
Vnitřní čití napětí a pohybů mezi dvěma
kutikulárními stěnami. Využití sensorické brvy
(cilium).

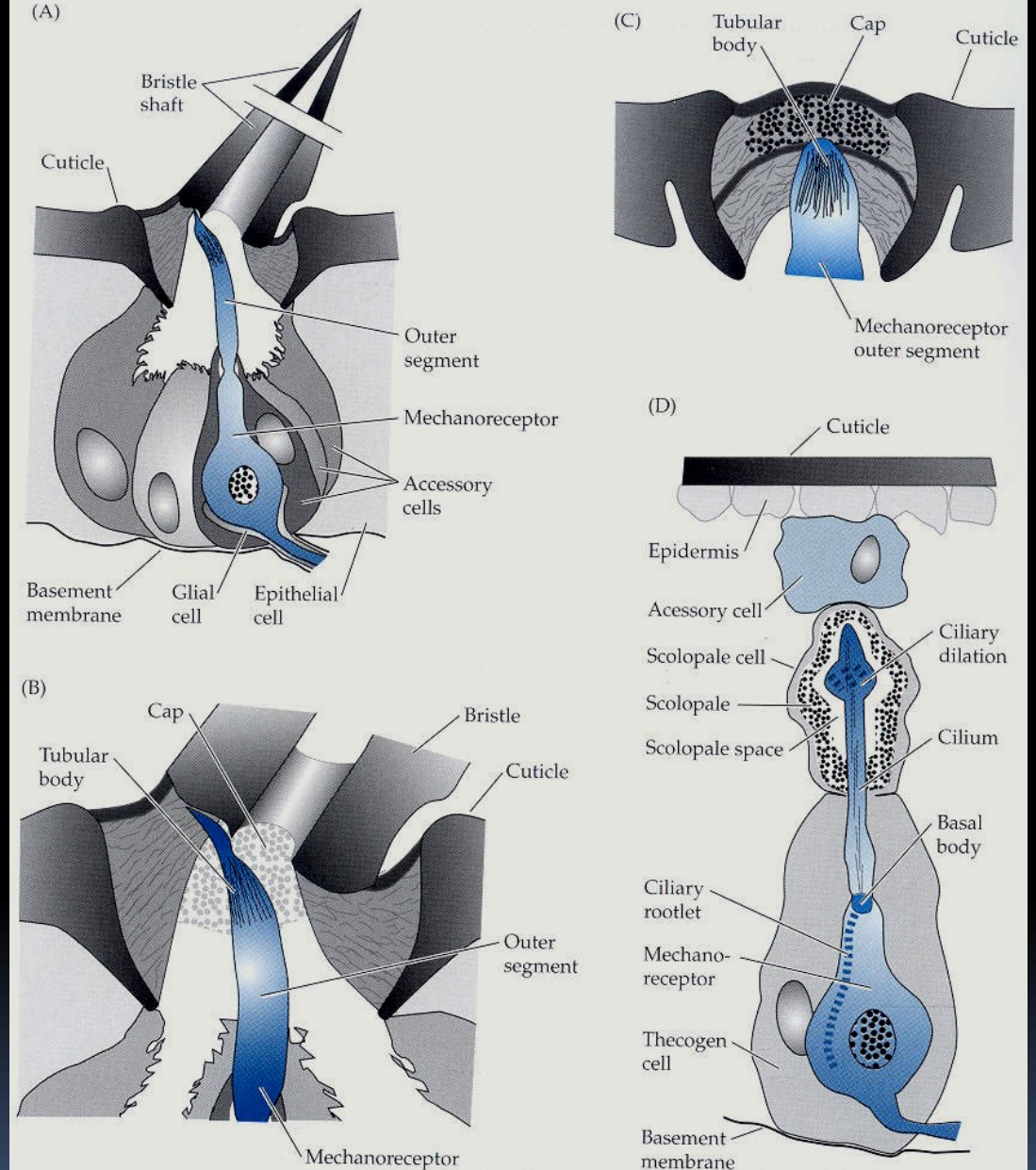
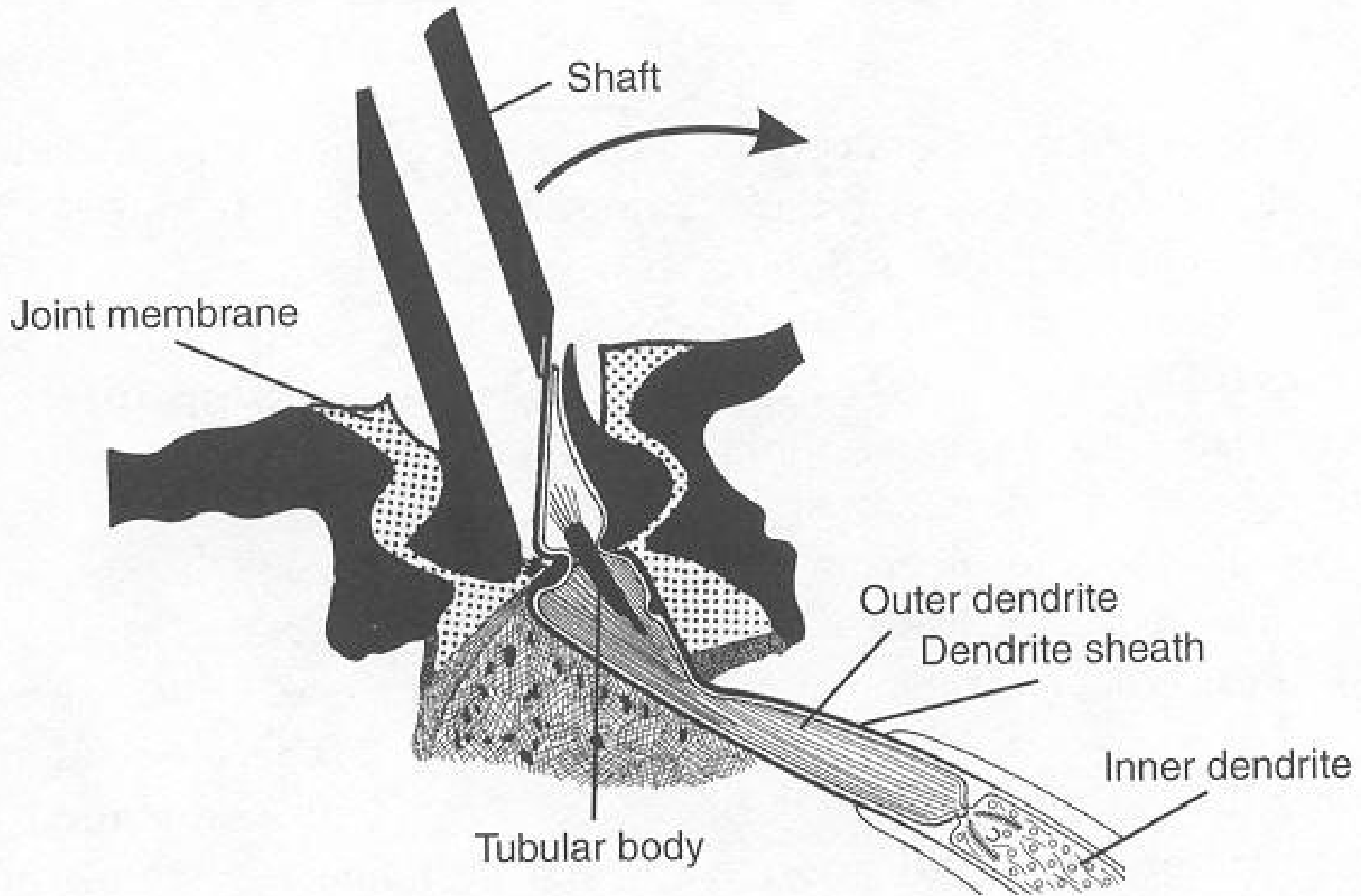


Figure 5.11

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.)

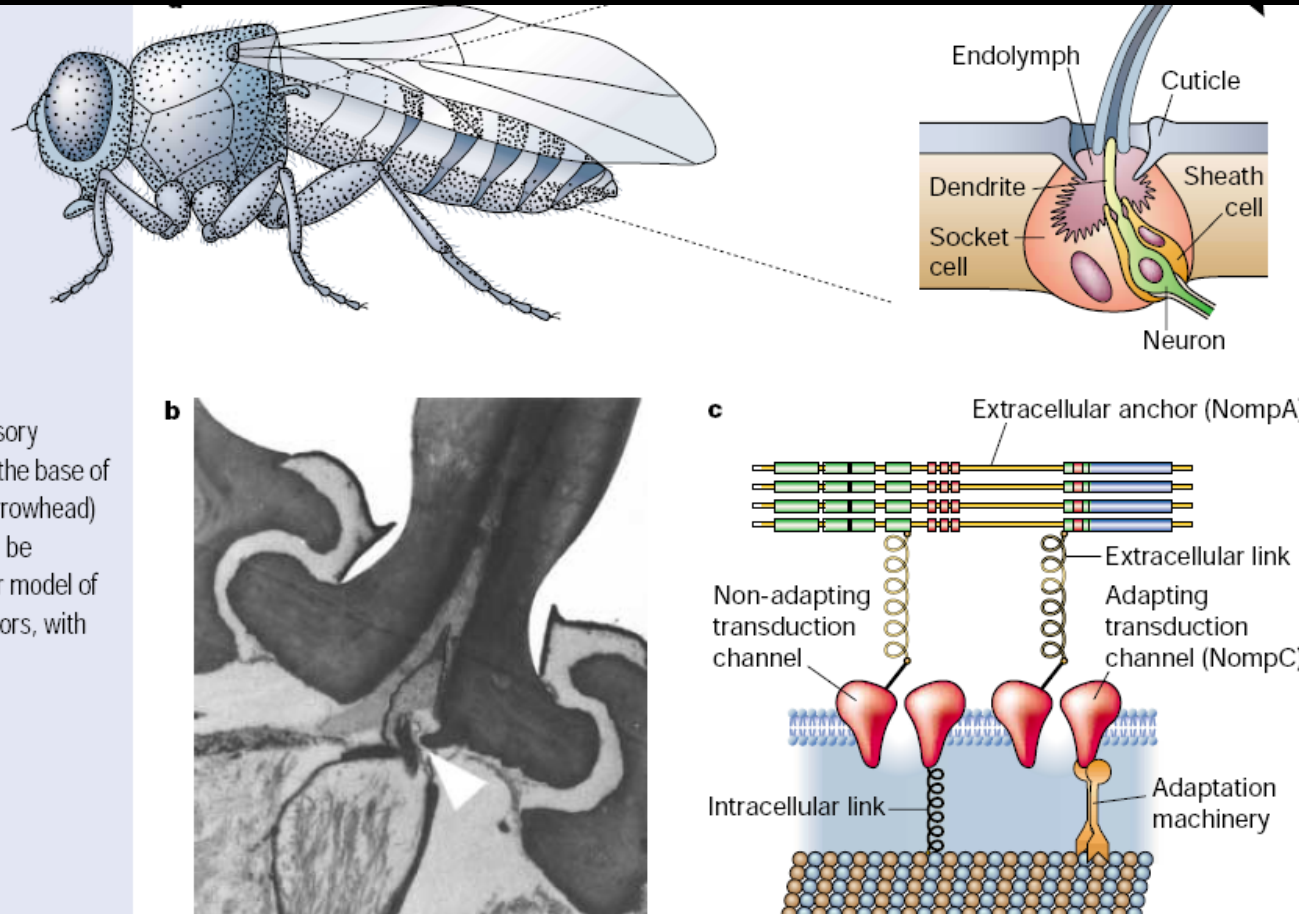
Mechanorecepce hmyzu



Drosophila – genetický model pro hledání molekulární podstaty 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 propriocepce

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 4 typy receptorů v noze mouchy: kutikulární chlup, políčko chlupů, kampaniformní sensila a chordotonální orgán.

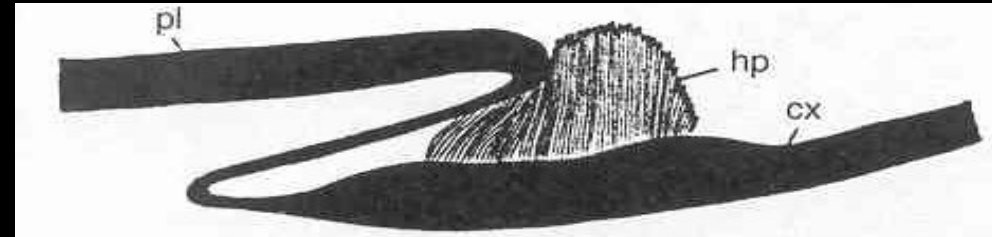
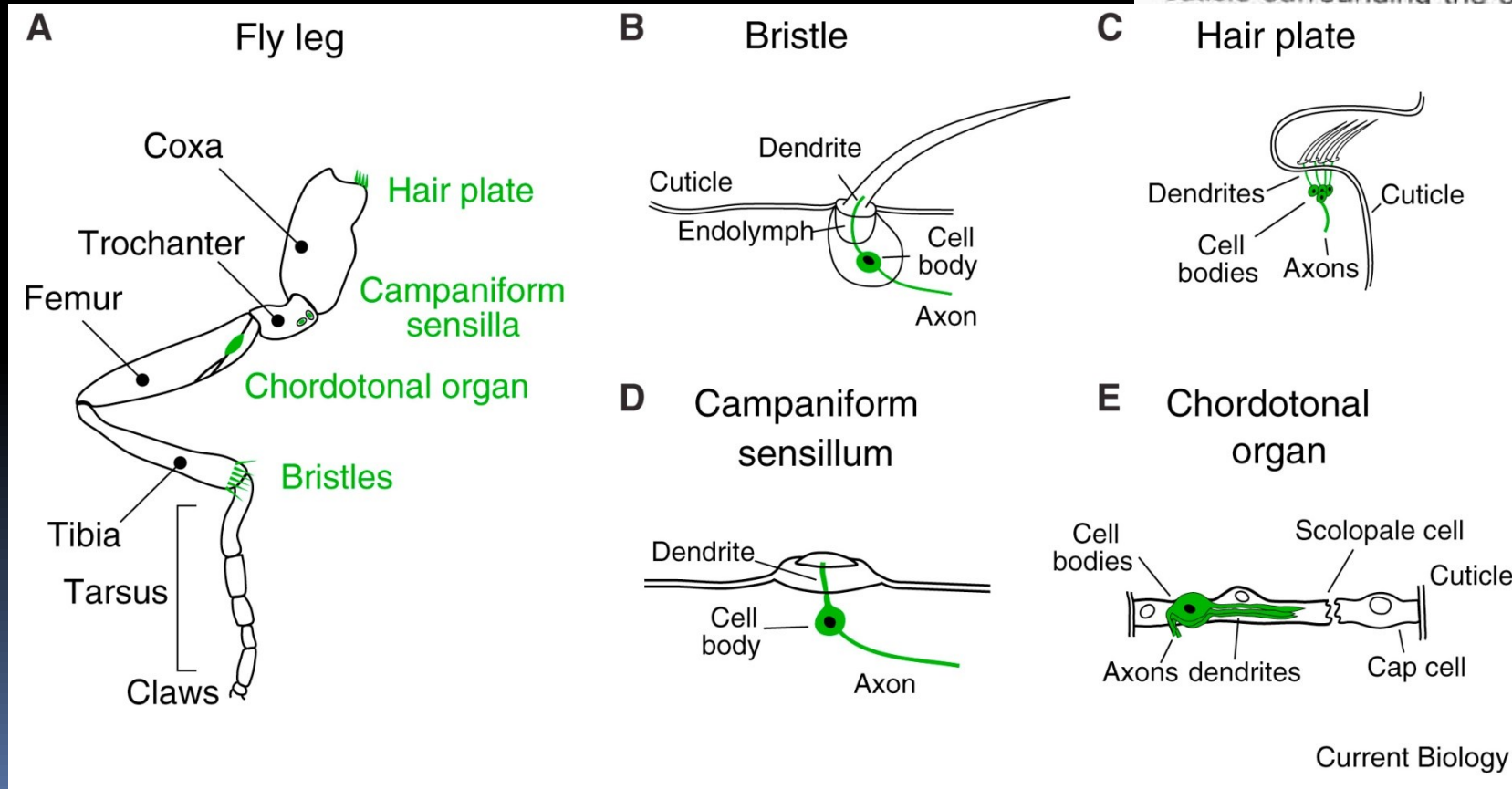
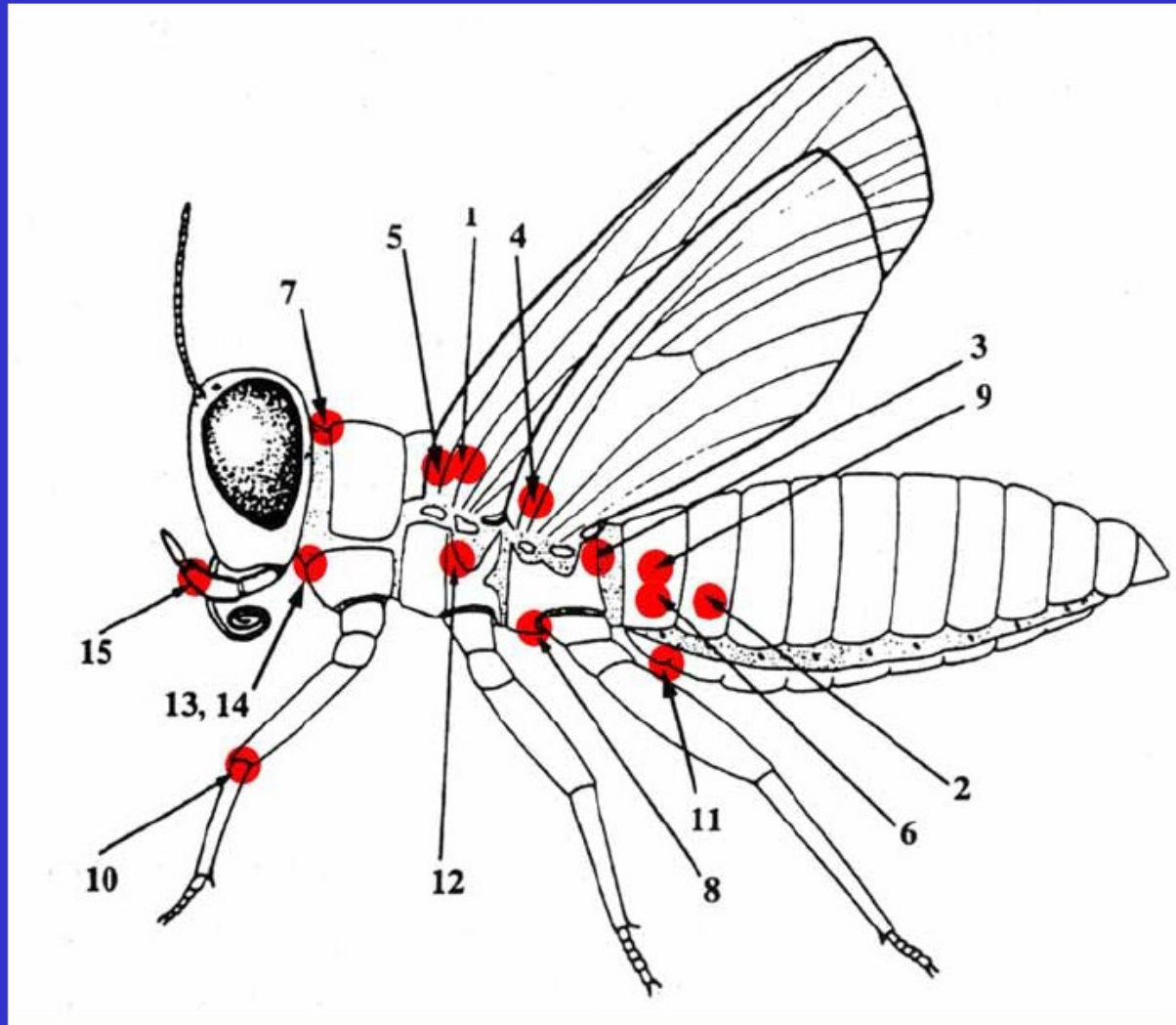


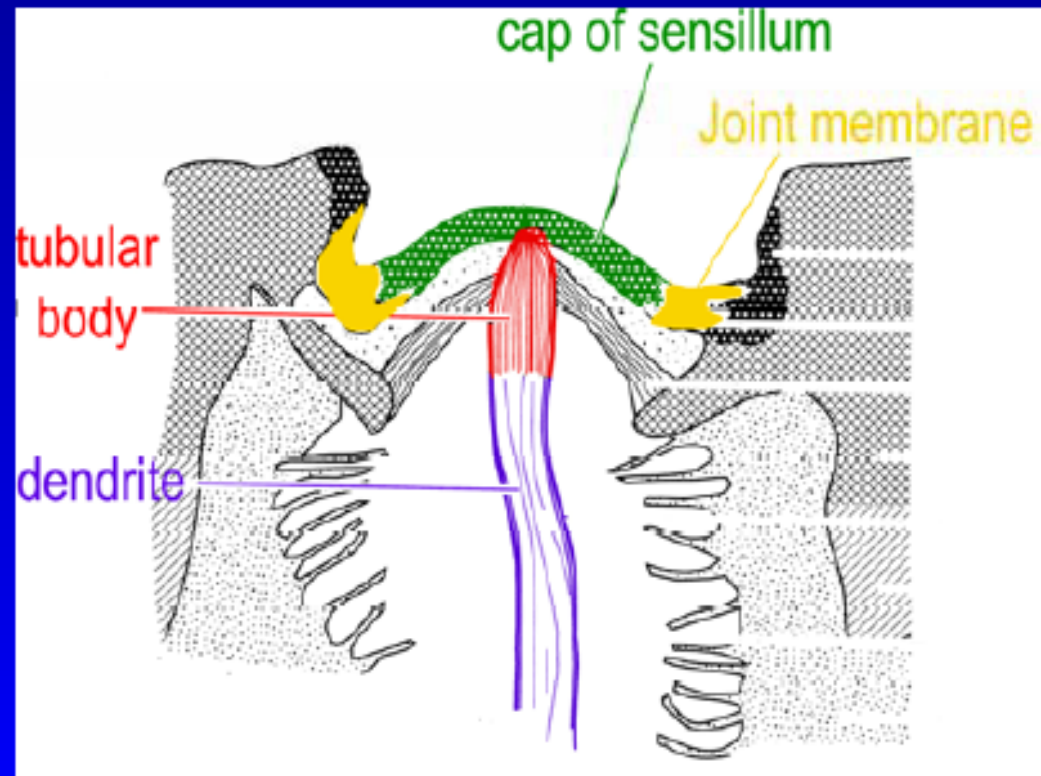
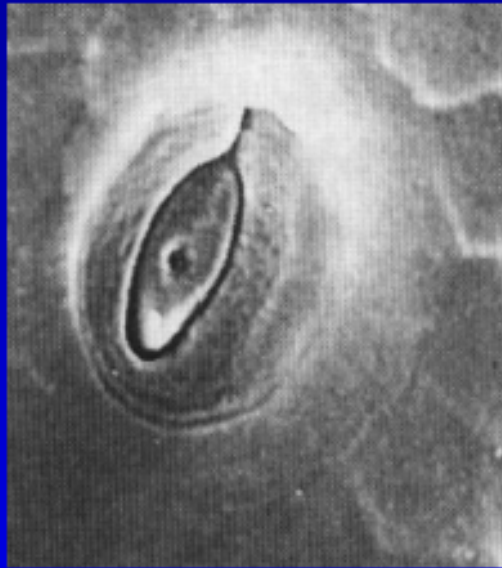
Figure 6.3 (a) The figure shows the brushwork of sensilla at the articulation of the second leg of the cockroach, *Periplaneta americana*. The thick cuticle of the pleuron (pl) thins to a delicate articular membrane and then thickens again to form the cuticle surrounding the coxa (cx), the first segment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



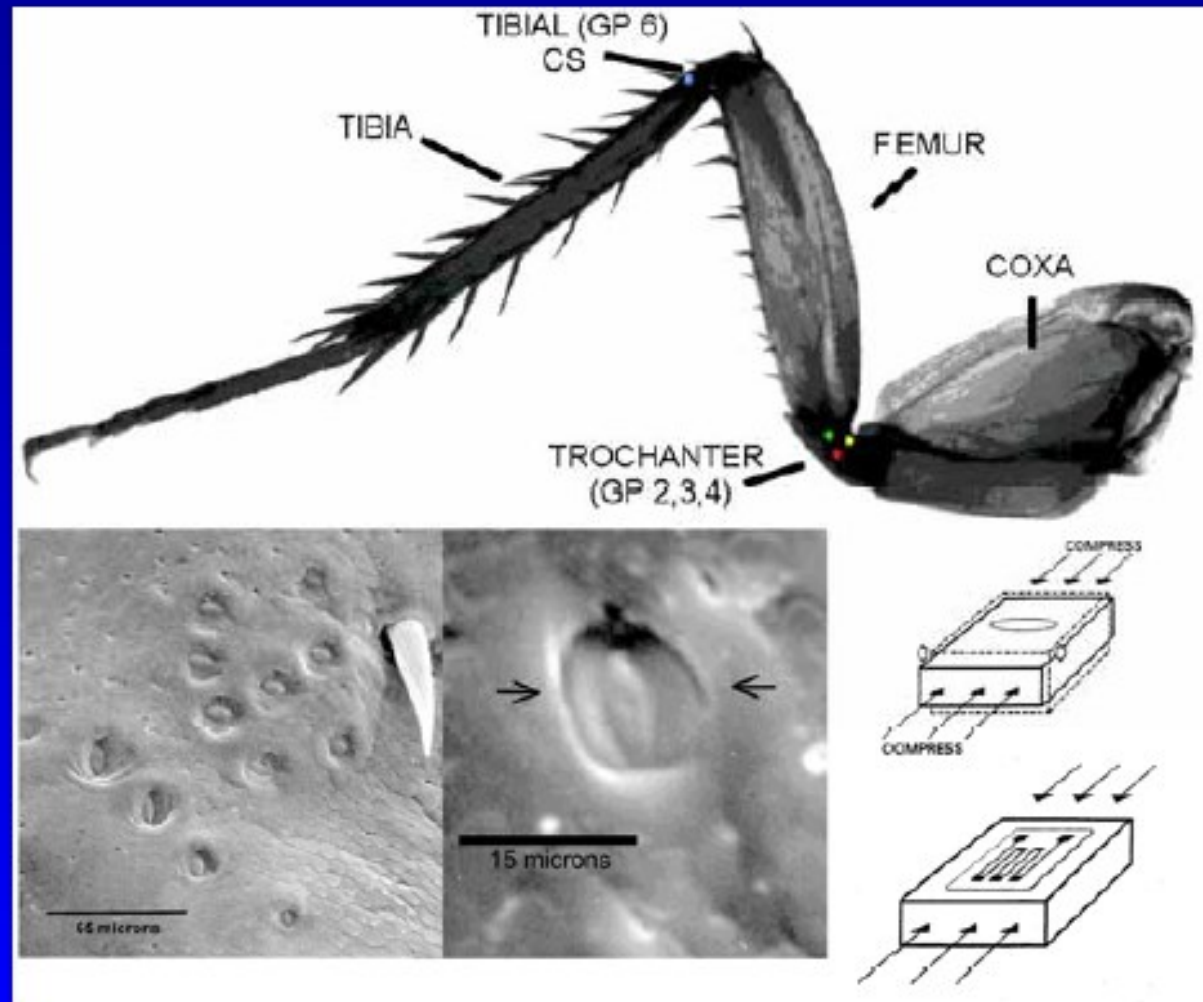
Where do insects have ears?

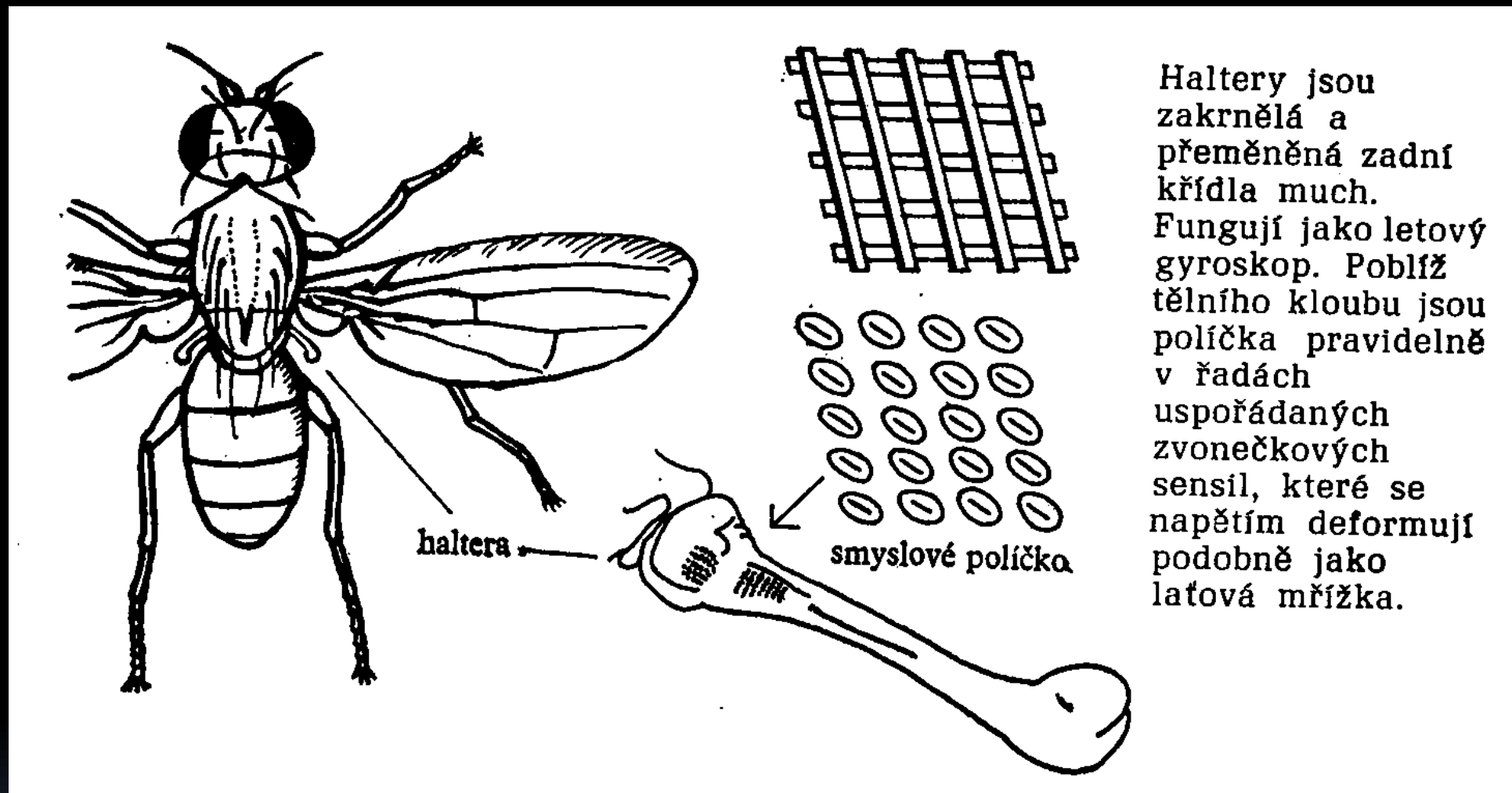


Campaniform sensilla



Campaniform sensilla act as proprioceptors on an insect's leg

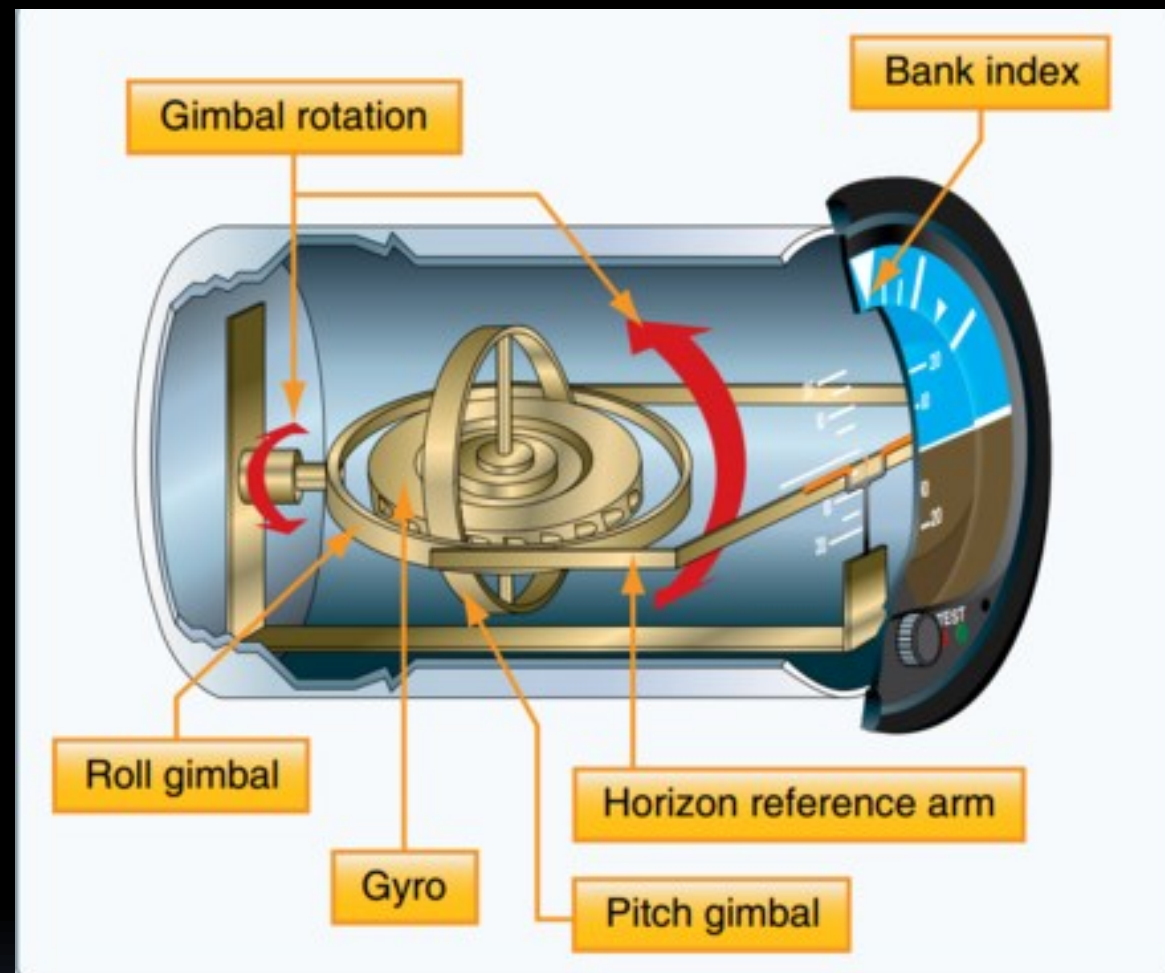




Haltery fungují na principu dětské „káči“ podobně jako umělý horizont letadel (gyroskop). Gravitace udržuje rovinu rotace, resp. kmitání v jedné pozici. Proto hmyz stále ví, kde je směr k zemi. Pouhá statocysta by reagovala na odstředivé síly a vibrace za letu.

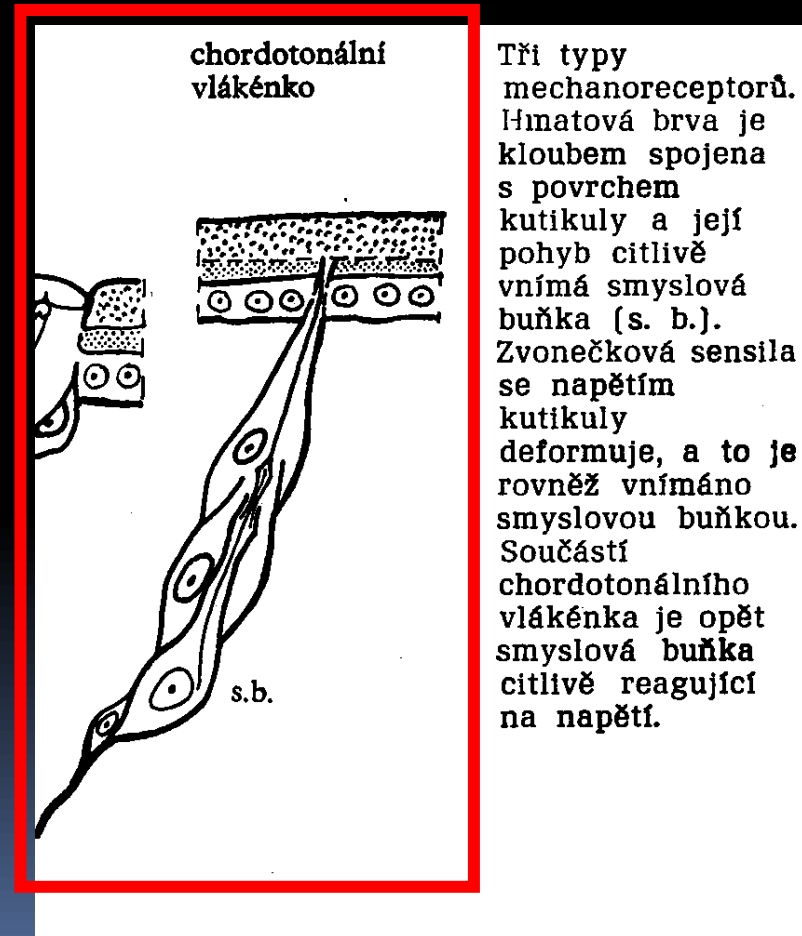
[Video haltery dvoukřídлых](#)

Umělý horizont - Gyroskop



Chordotonální sensily tvoří:

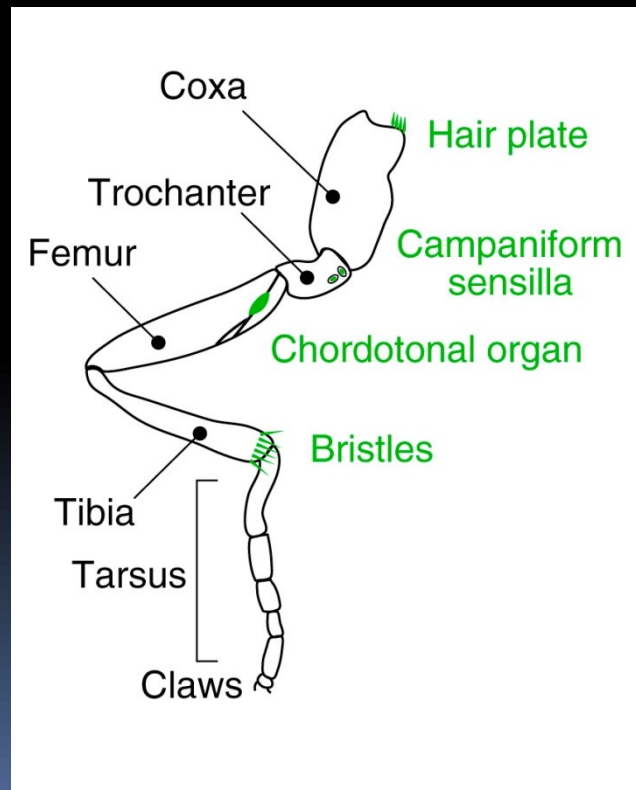
- A) subgenuální orgán
- B) Johnstonův orgán
- C) tympanální orgán



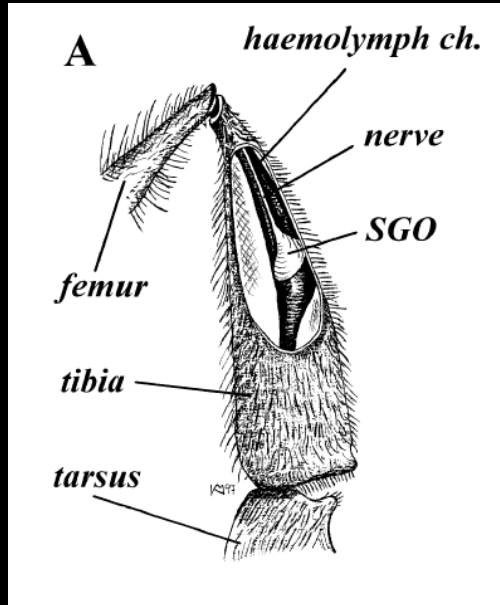
Tři typy mechanoreceptorů. Himatová brva je kloubem spojena s povrchem kutikuly a její pohyb citlivě vnímá smyslová buňka (s. b.). Zvonečková sensila se napětím kutikuly deformuje, a to je rovněž vnímáno smyslovou buňkou. Součástí chordotonálního vlákénka je opět smyslová buňka citlivě reagující na napětí.

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

Často se setkáváme se zvláštní skupinou chordotonálních orgánů v tibia (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 pm.



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



včela

Nezara viridula

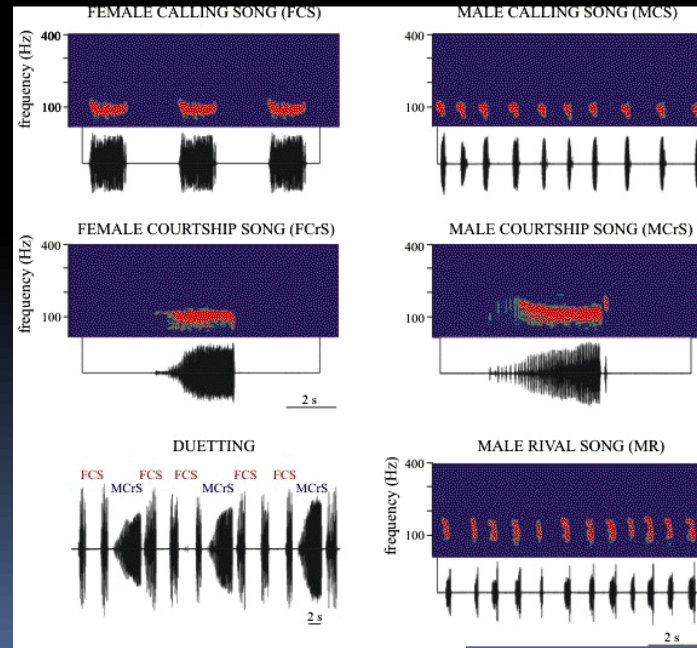
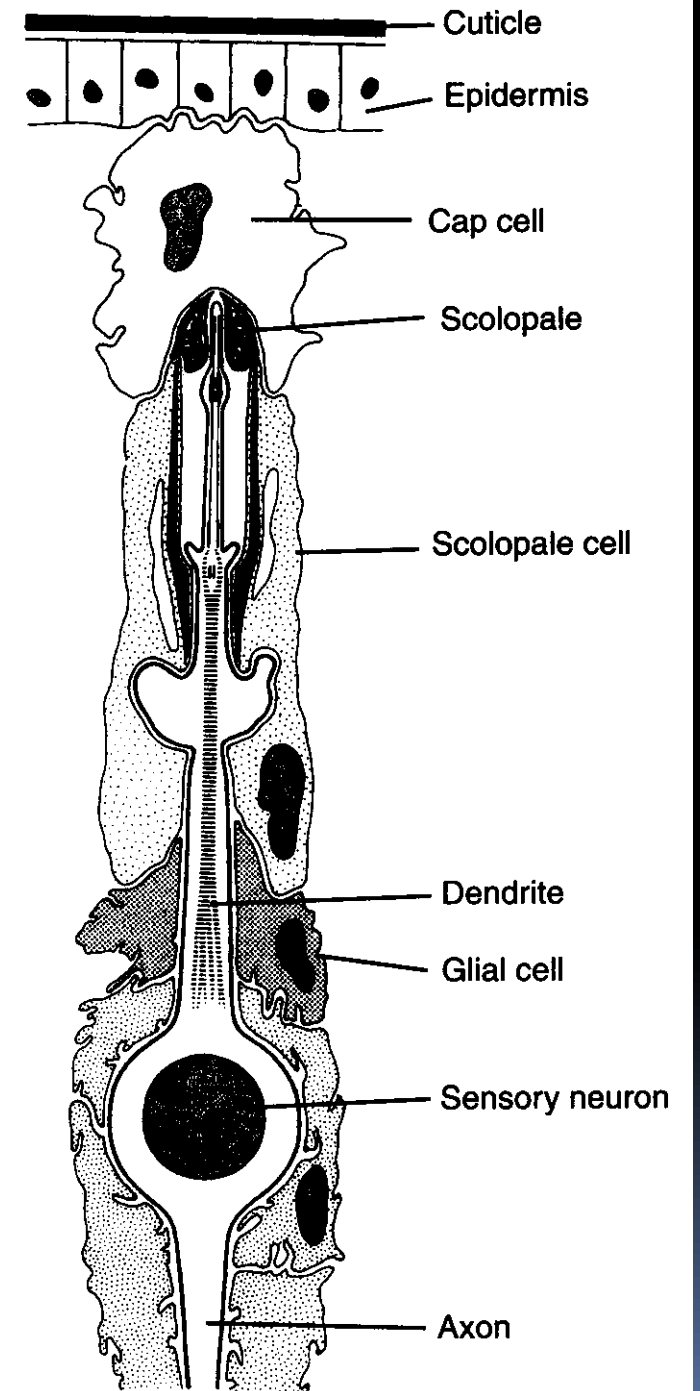


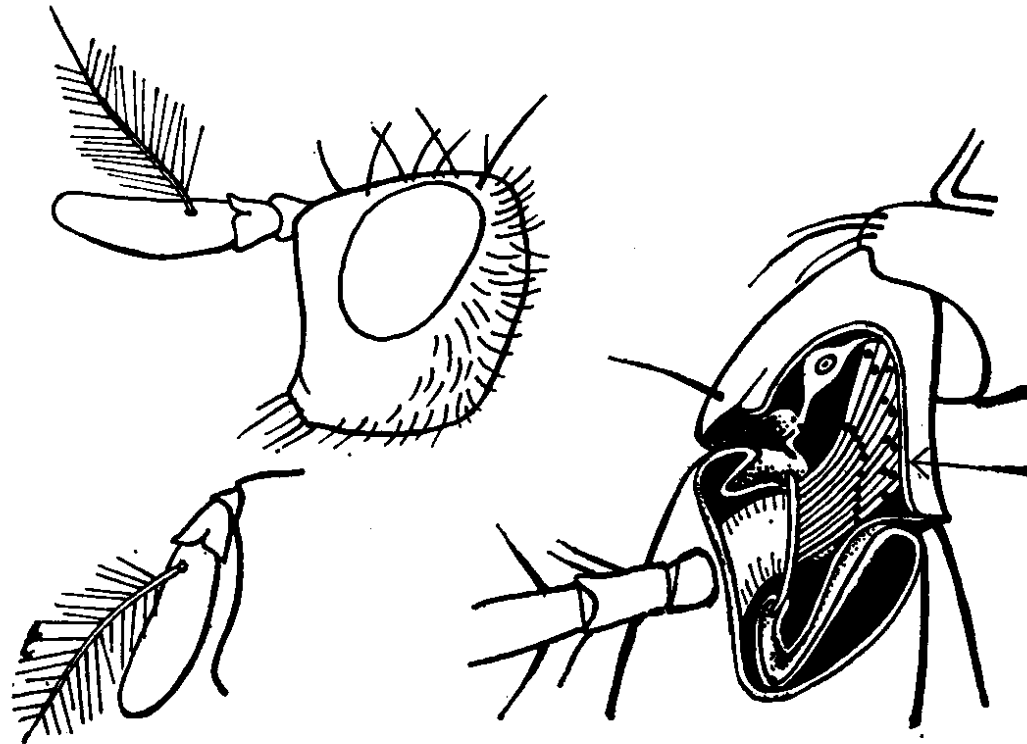
Figure 2. Oscillograms (below) and sonograms (above) of the vibrational songs of *N. viridula*.



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 činnostmi svalů, které tykadly pohybují

tykadlo za letu



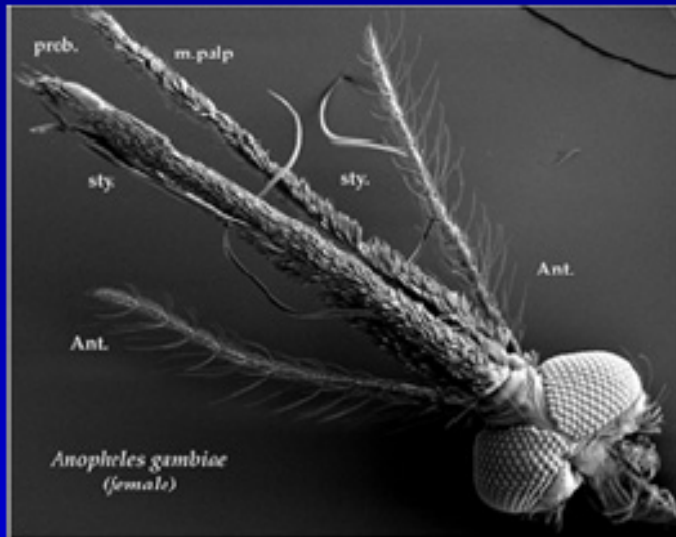
Muší tykadlo směřuje za letu kupředu a funguje jako rychloměr. Jeho ohyb způsobený proudem vzduchu vnímají smyslové buňky Johnstonova orgánu v základním článku tykadla.

Johnstonův orgán

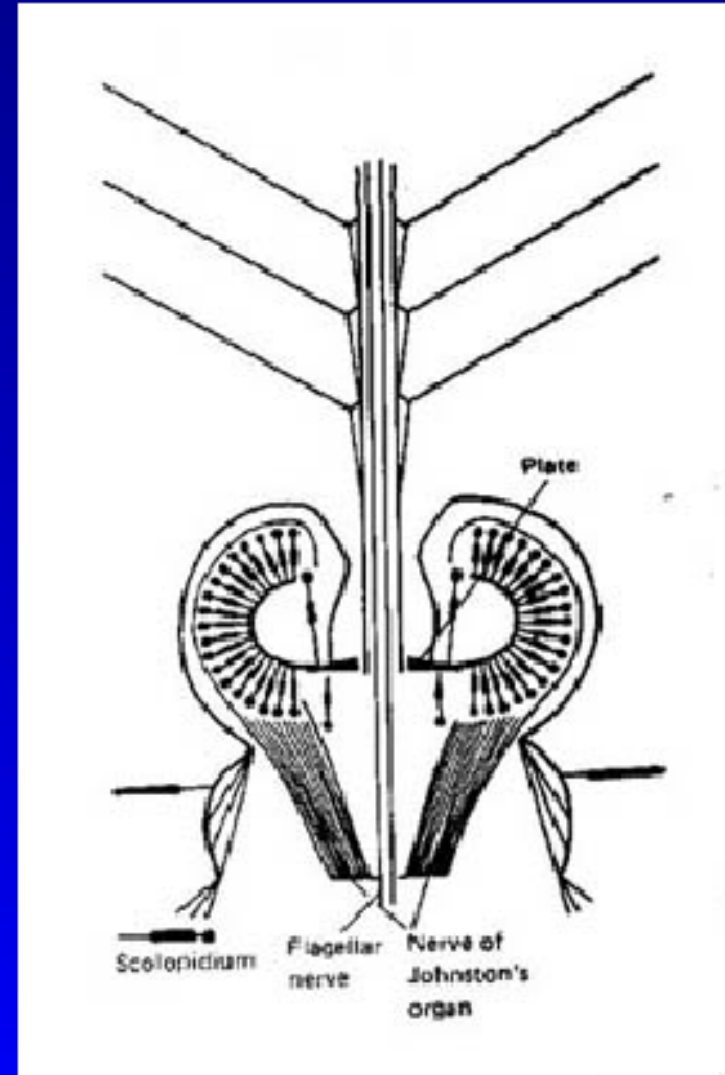
tykadlo v klidu

Sluch

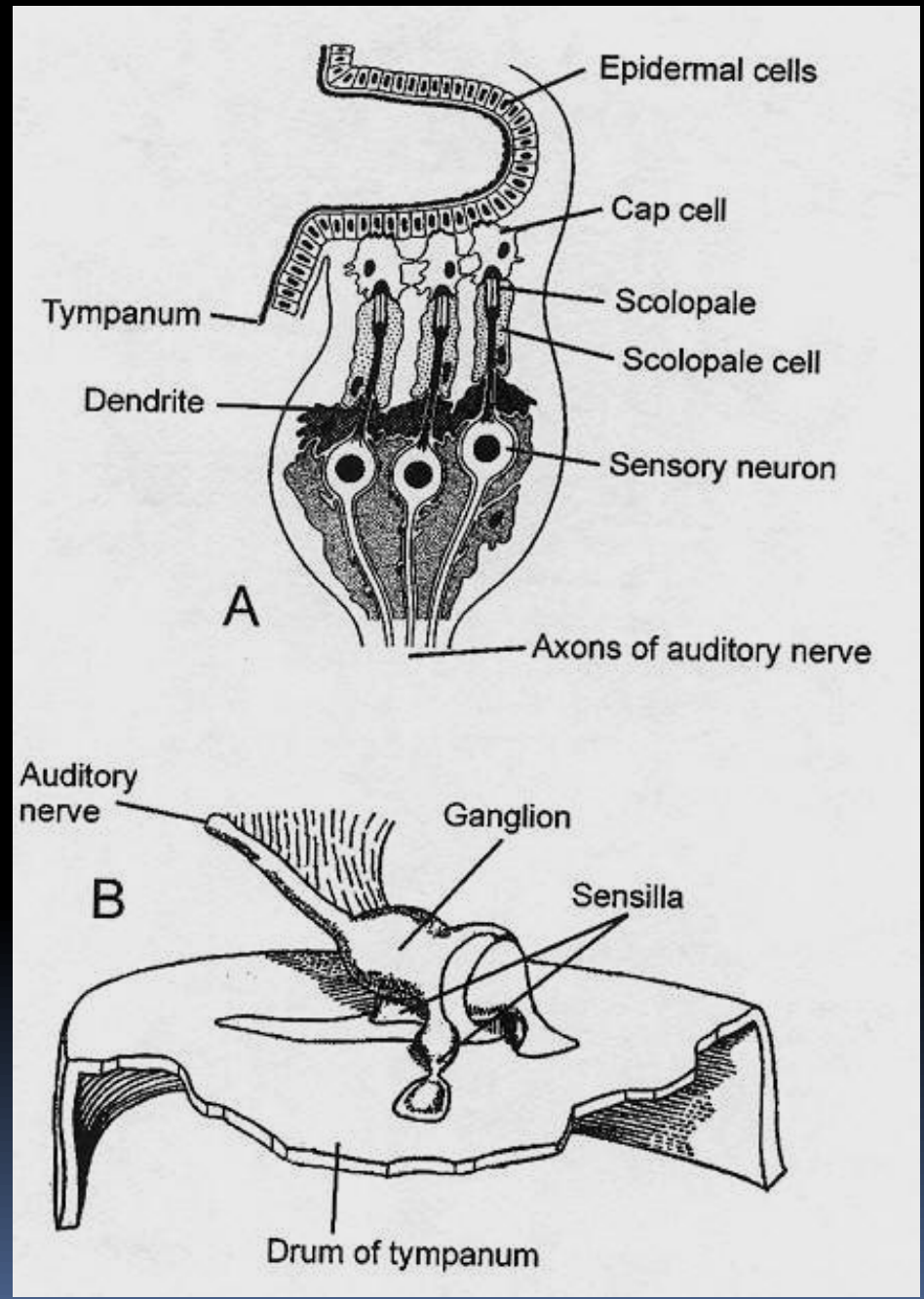
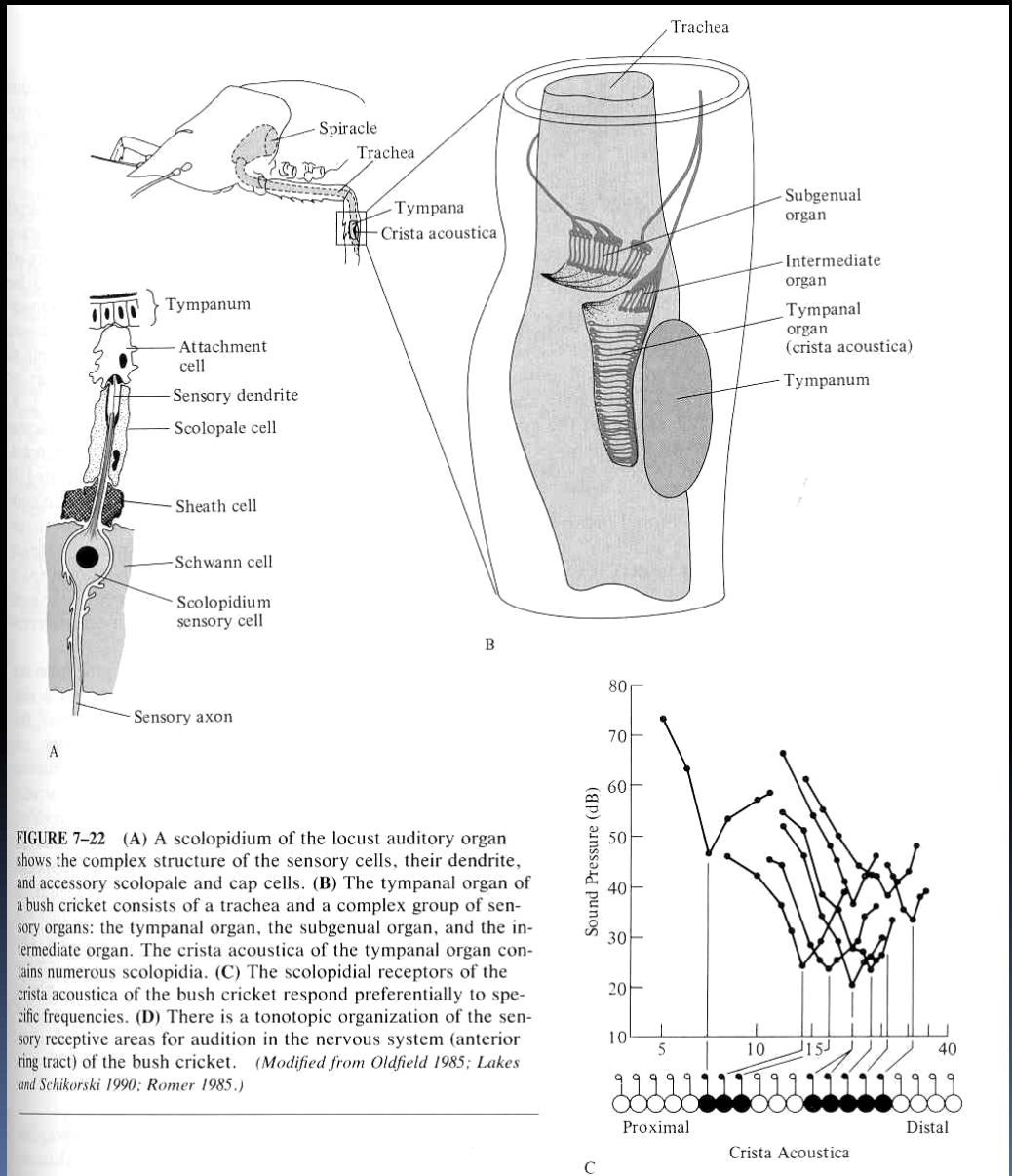
Johnston's organ - the antennal chordotonal organ:
an auditory receptor



mosquito



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



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.

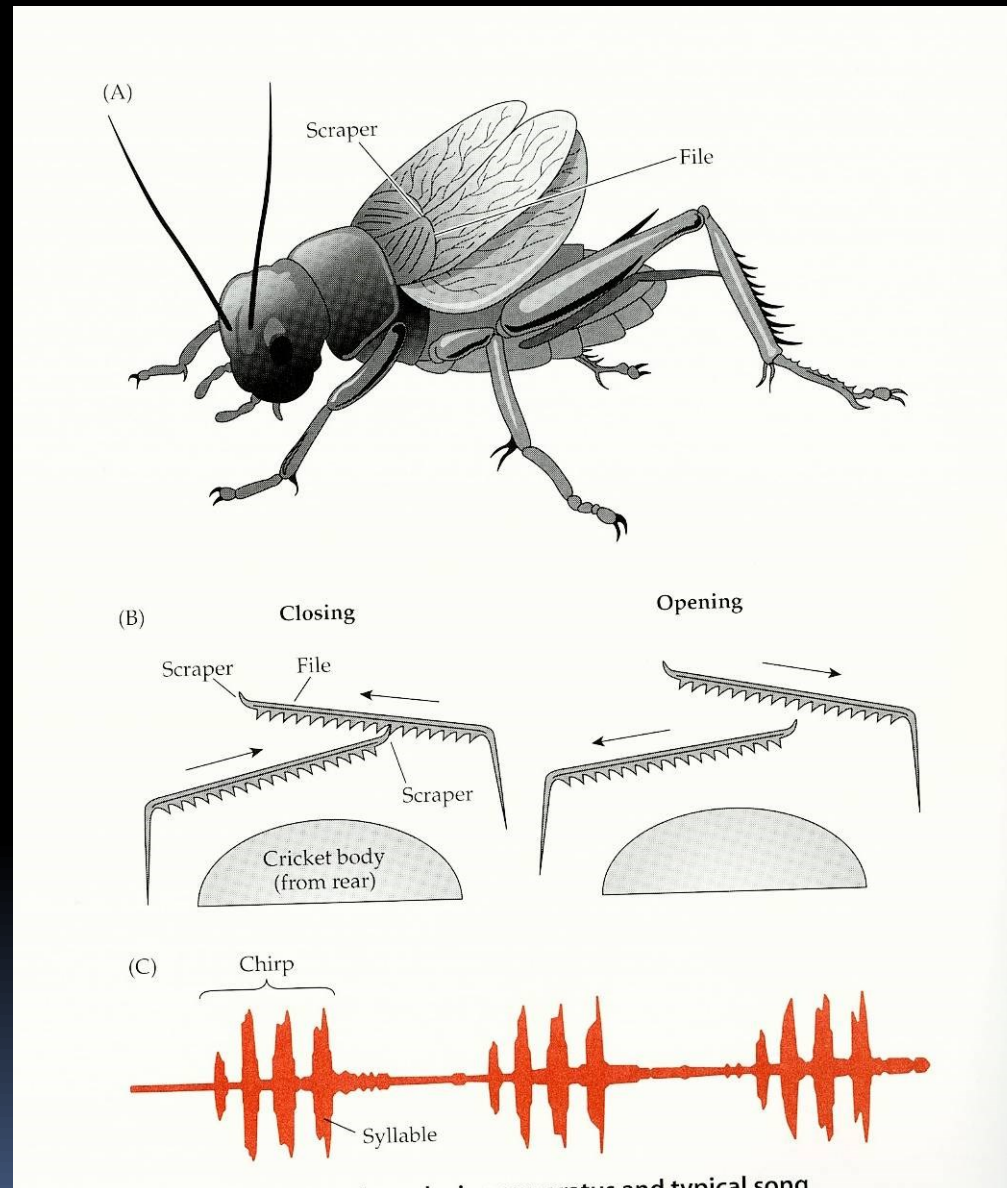
Celkově jsou tyto sluchové orgány citlivé ve velmi širokém rozsahu frekvencí, především však v oblasti frekvencí vyšších, než je sluchové optimum lidského ucha. Např. u cvrčka je maximální citlivost ucha kolem 8000 Hz, u kobyly až přes 10kHz. Mají pozoruhodnou schopnost rozeznat zvuky vyluzované jedinci 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

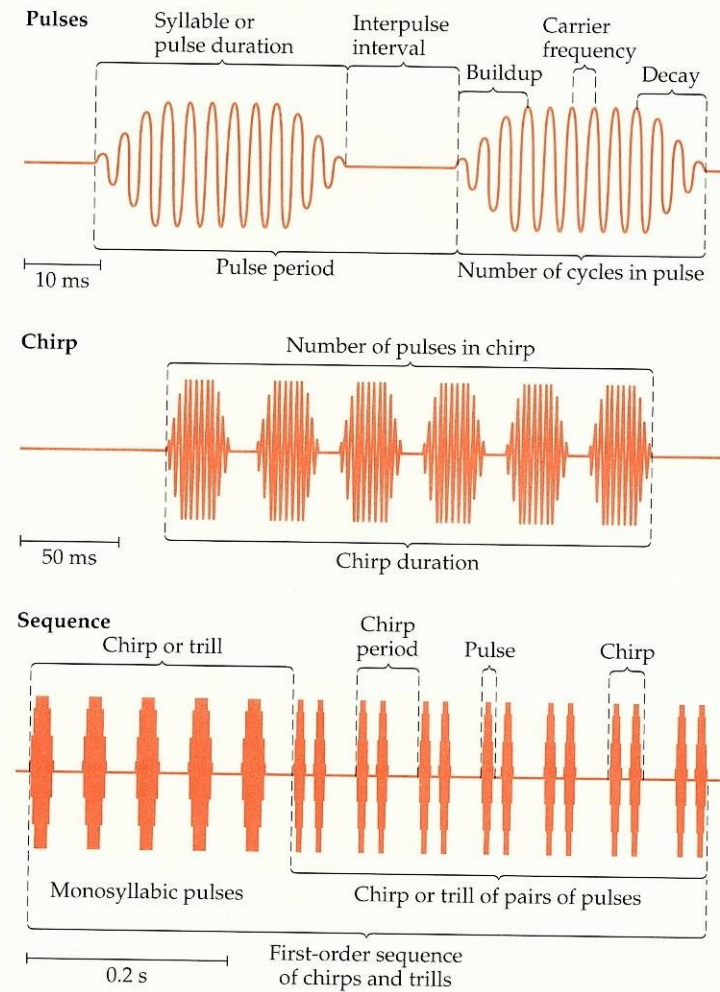
Volání – přitahování samic
Svatební – námluvy a páření
Agresivní – teritorium samce



Zvuková komunikace

Důležitý je rytmus

Slabiky, cvrky, trylky moduluji nosnou frekvenci 5kHz



5.2 Elements of a cricket song

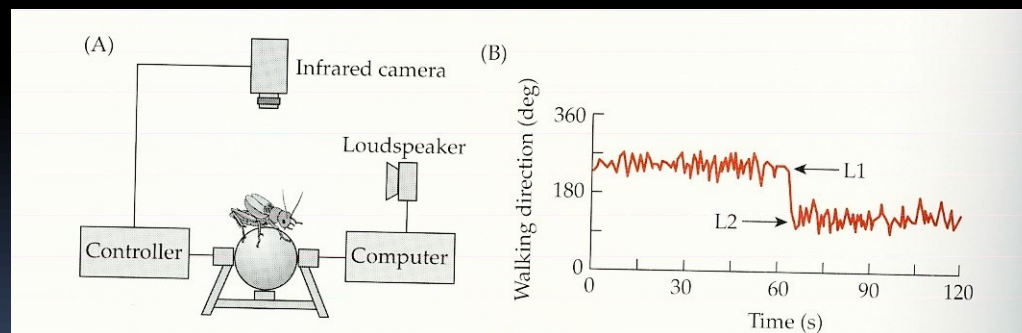
Each syllable is a sound pulse; the interval between pulses determines the pulse rate. A chirp is composed of many pulses (syllables). Chirps can occur in a variety of temporal patterns. After Huber, Moore, and Loher 1989.

Zvuková komunikace

Důležitý je rytmus

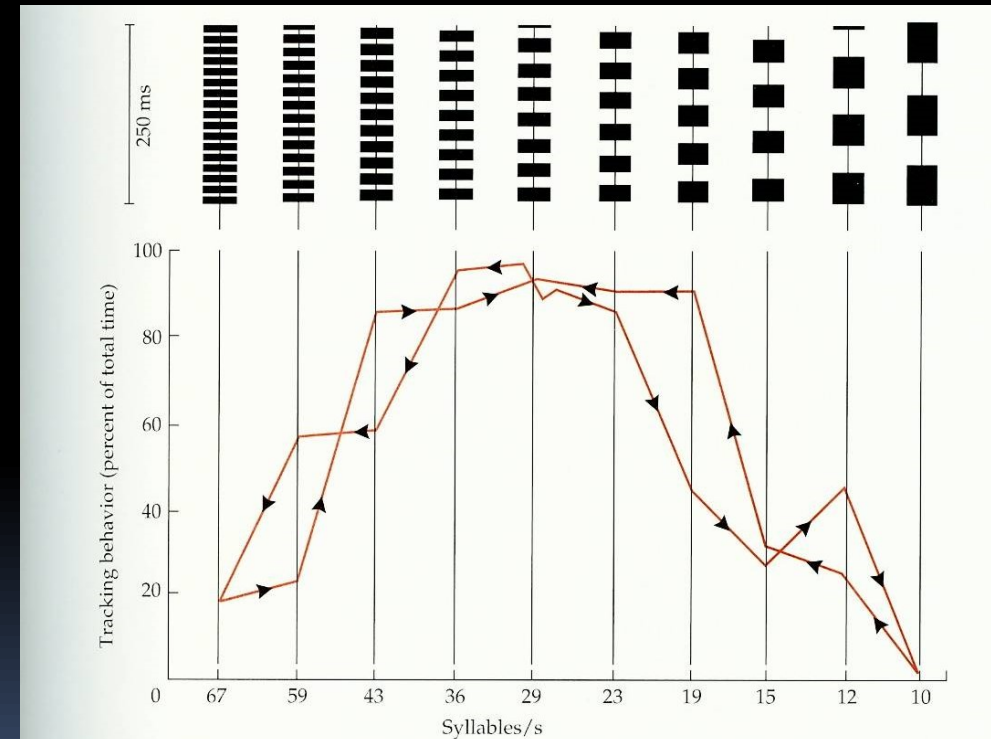
Ve sluchové dráze cvrčka jsou buňky rozeznávající rytmus, stejně jako pozici zdroje.

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



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.



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.

Wing fanning



Ultrasound production



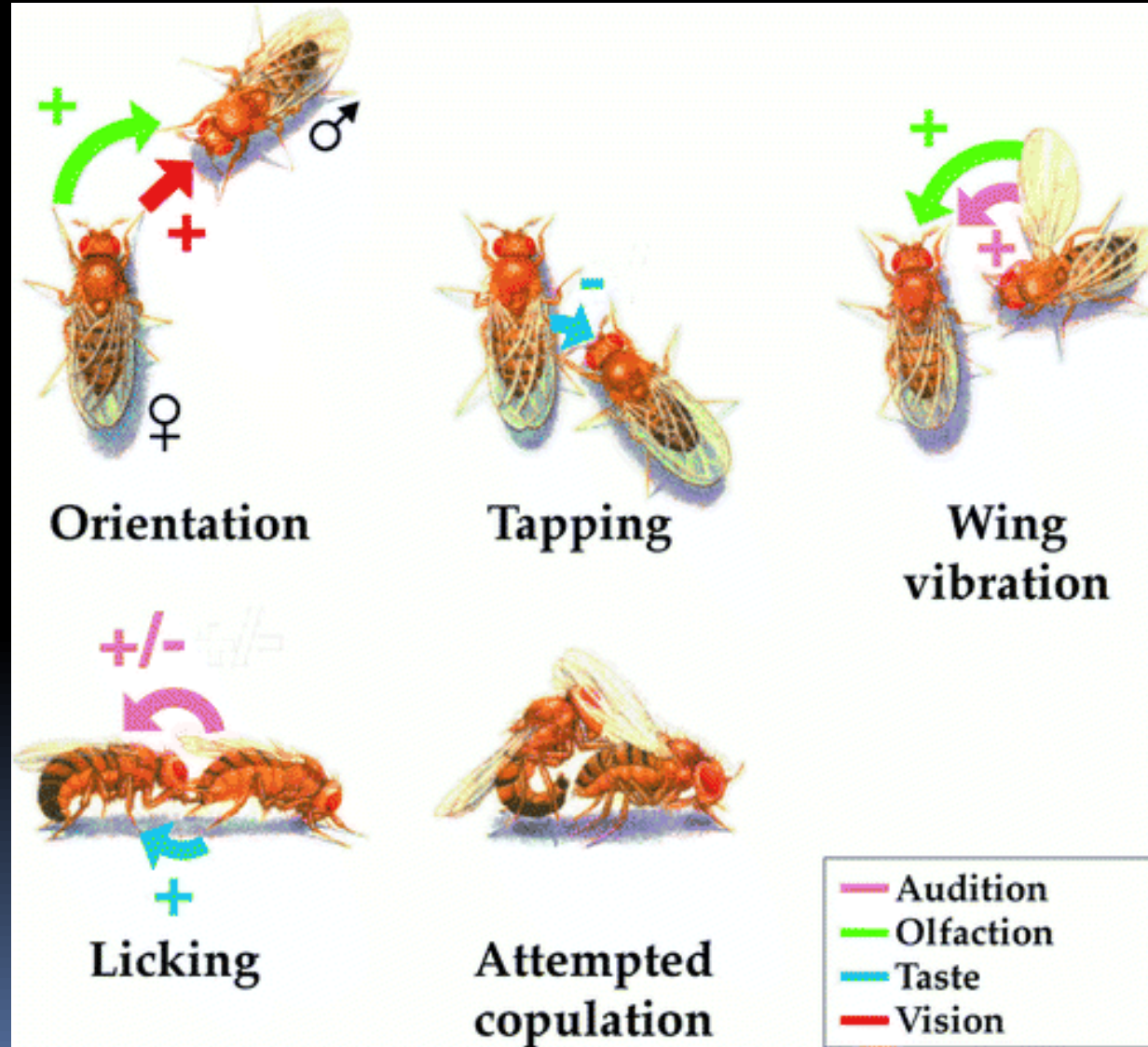
Copulation attempt



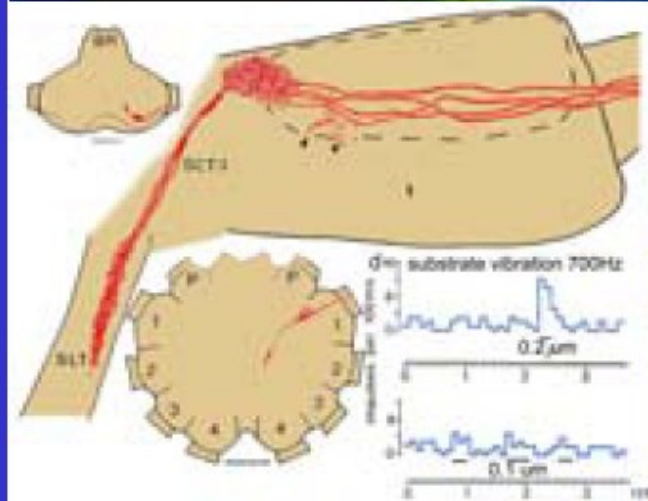
Copulation



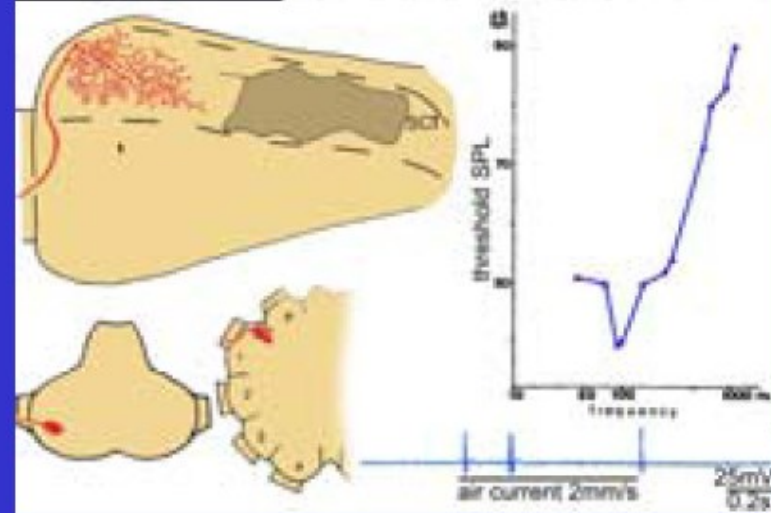
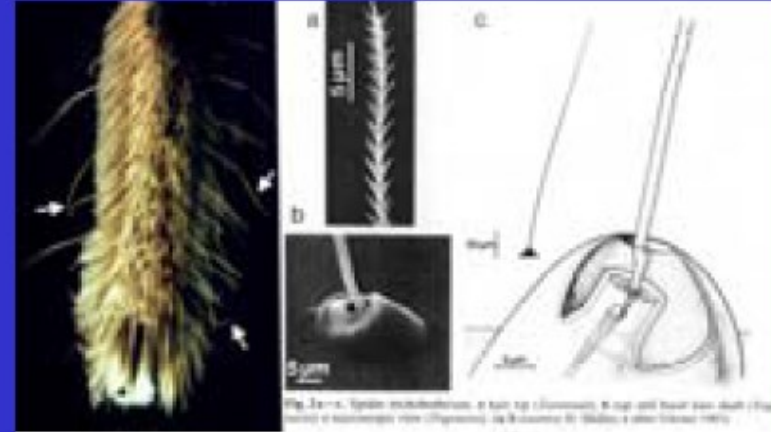
Námluvy octomilek zaměstnají kromě sluchu i ostatní smysly.



spider mechanosensory receptors



lyriform organ

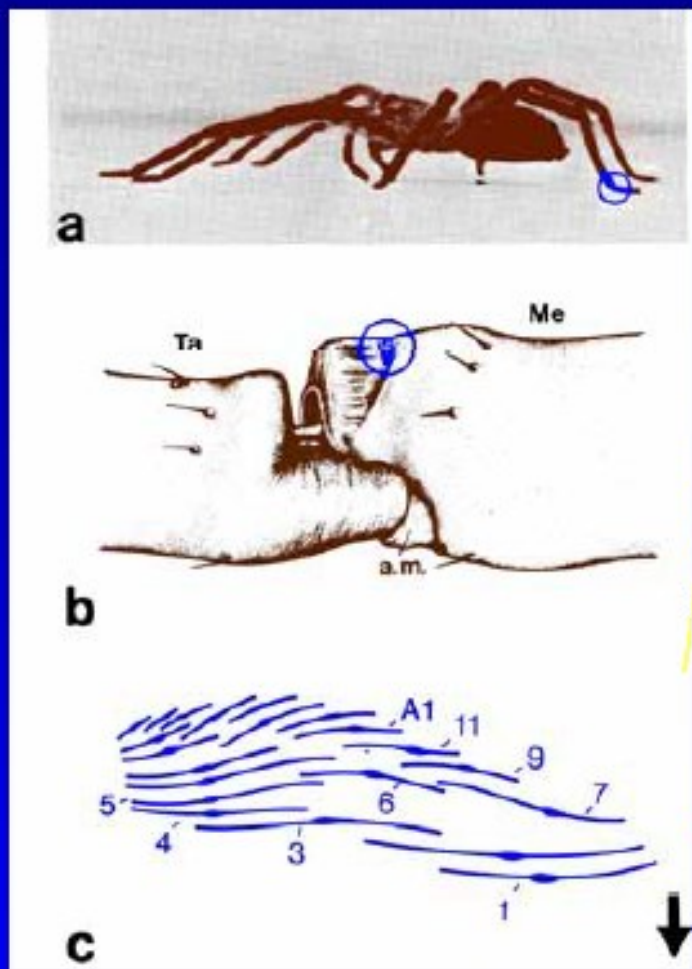


trichobothria

Lyriformní orgán (slit organ) – analogie kampaniformních sensil hmyzu

Trichobothria – sluchové receptory na nohách
Vibrace vzduchu

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

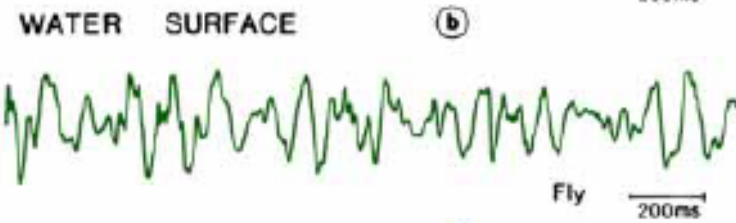


← Prey signal

Water



← Wind (background)

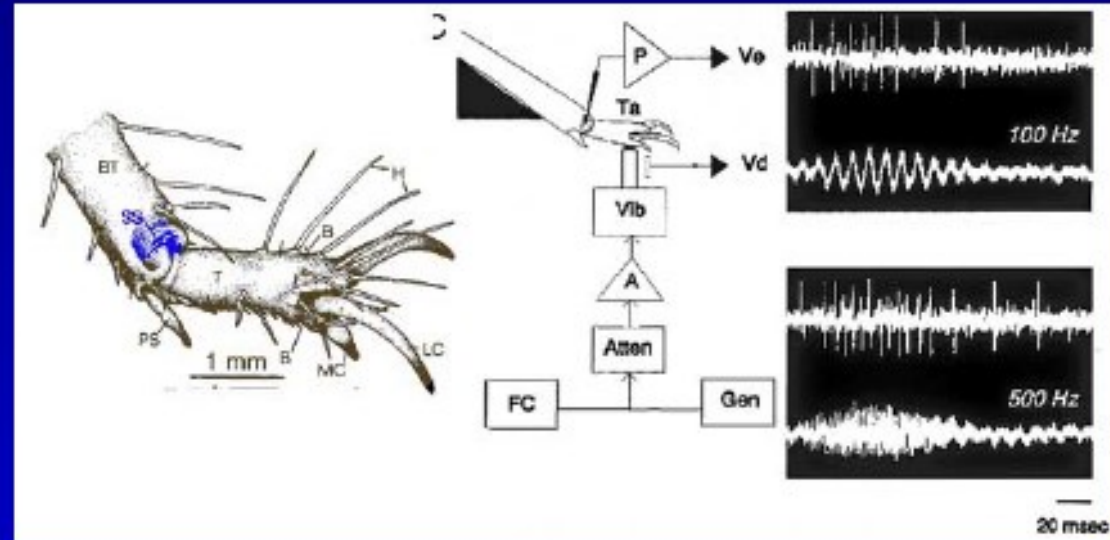


← Prey signal (fly)

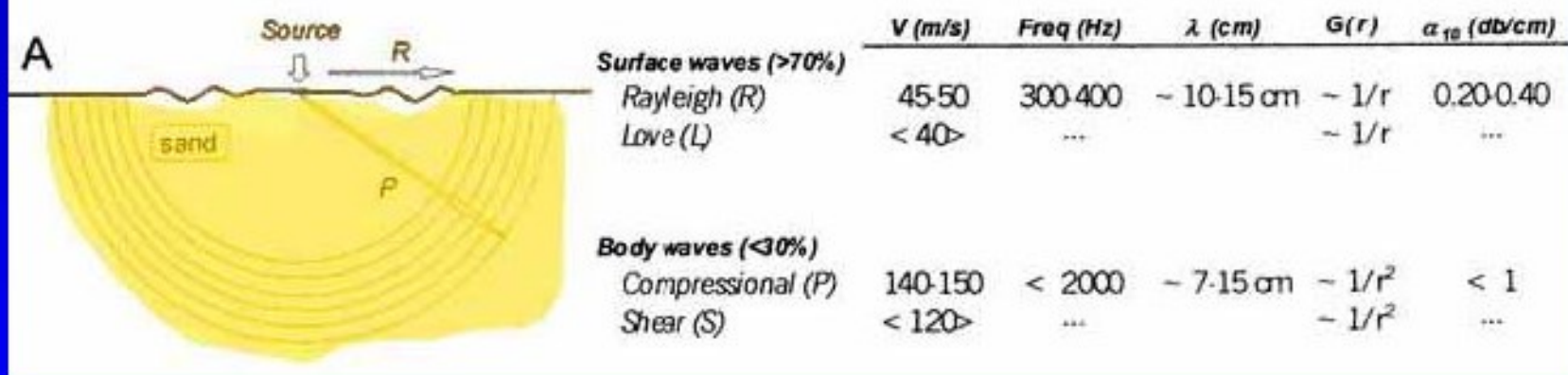


← Predator signal (fish)

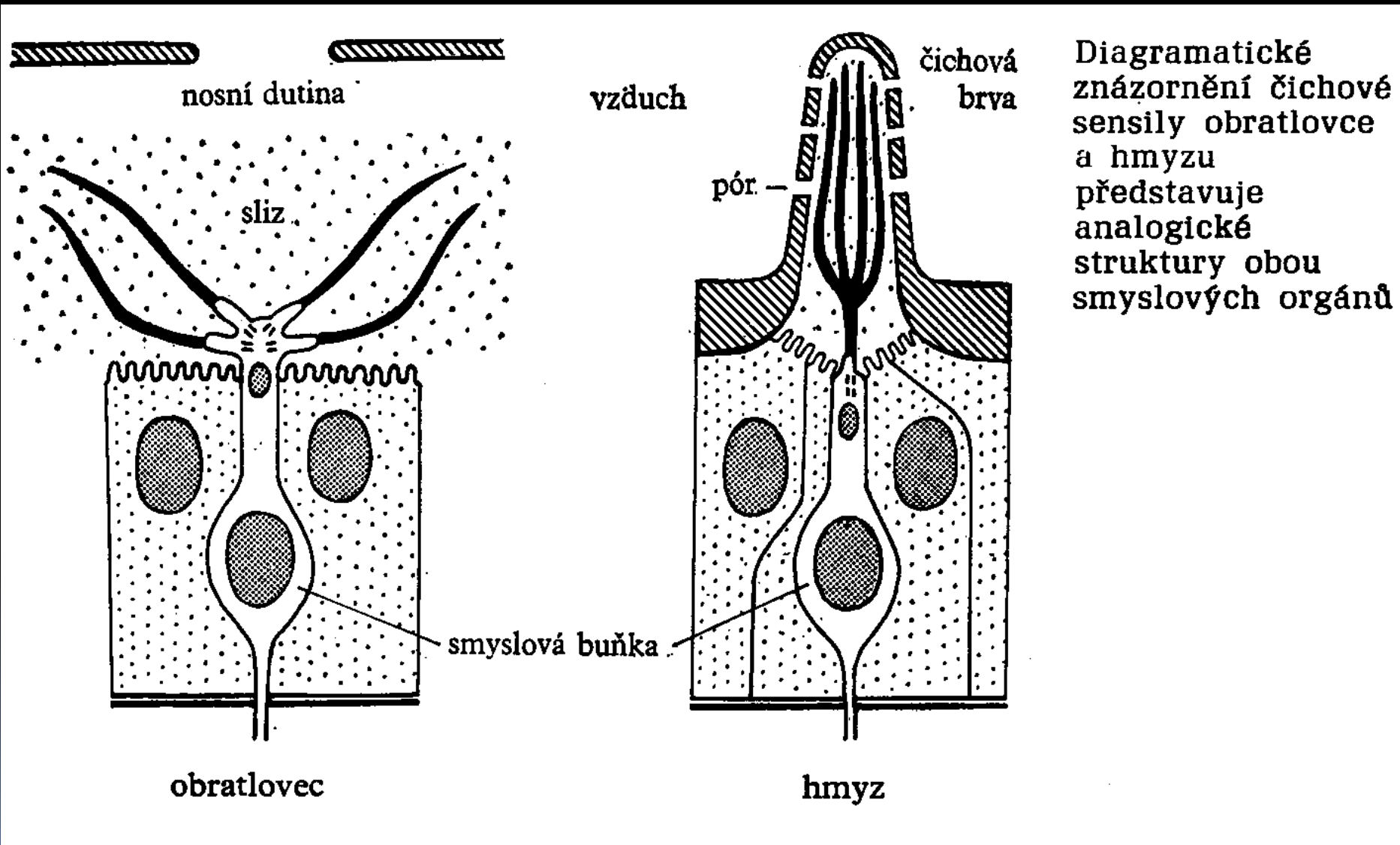
Scorpion prey detection using waves in sand



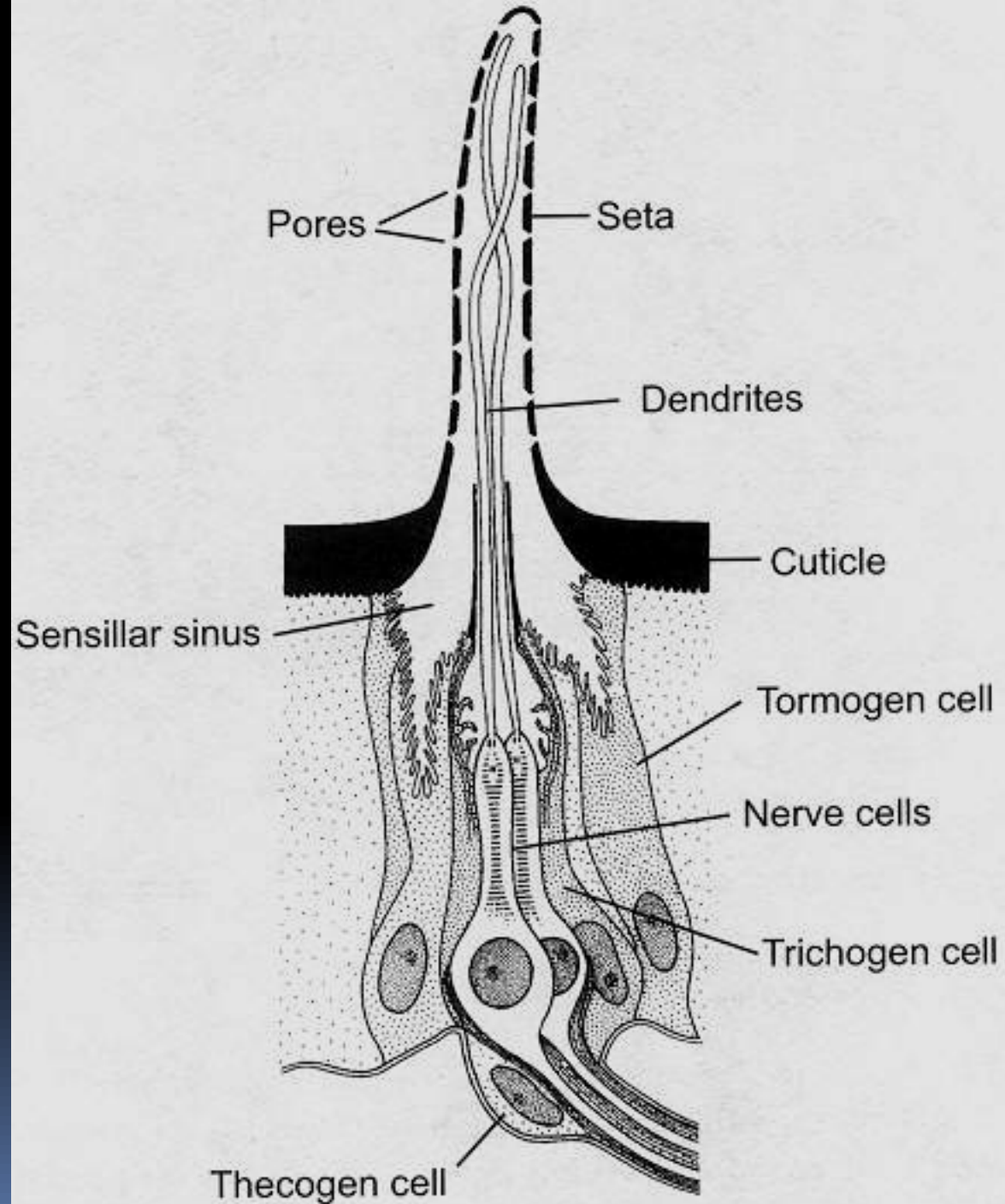
Vibrational wave transmission in sand



Chemorecepce

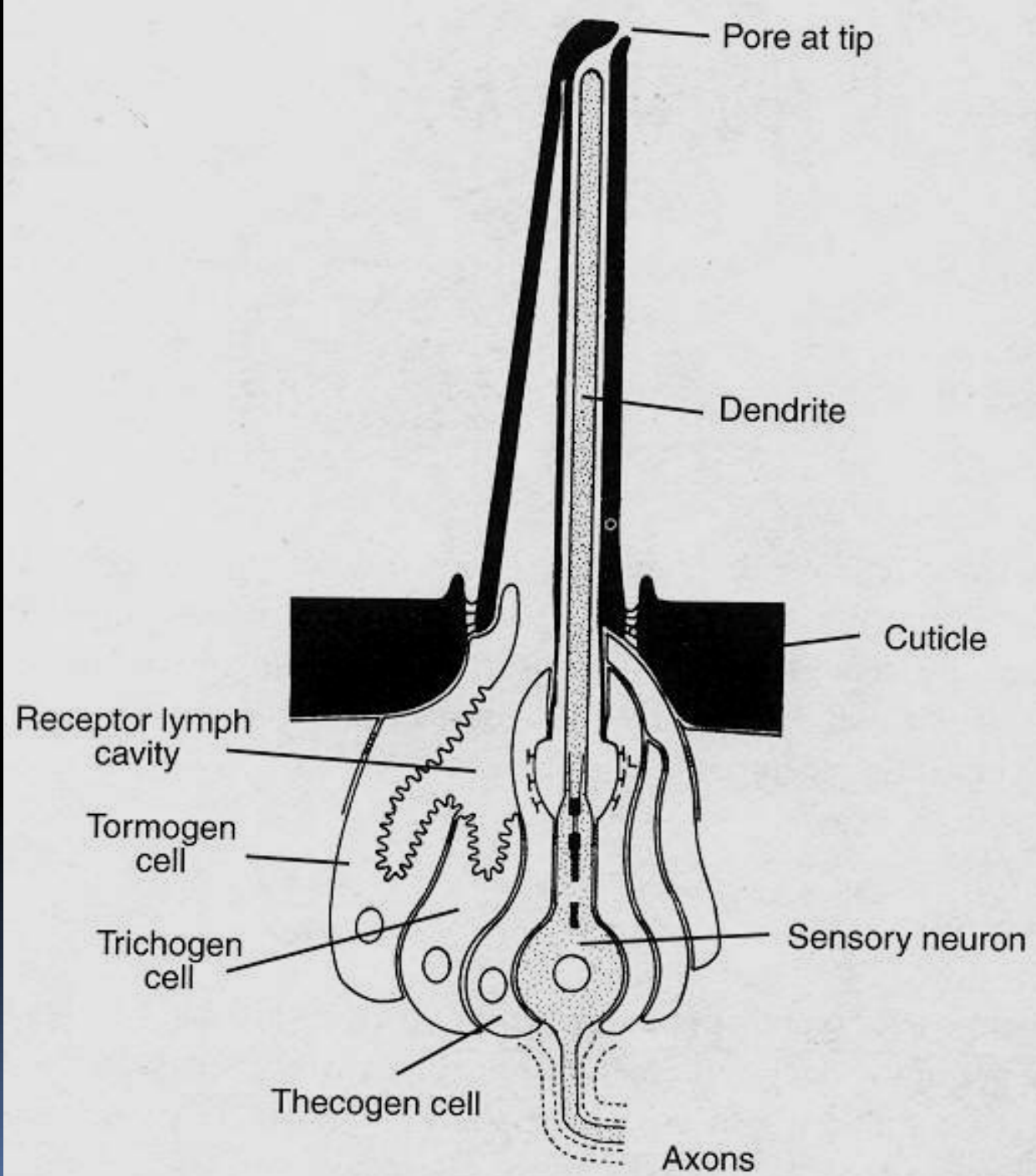


Chemorecepce



Sensila čich

Chemoreception

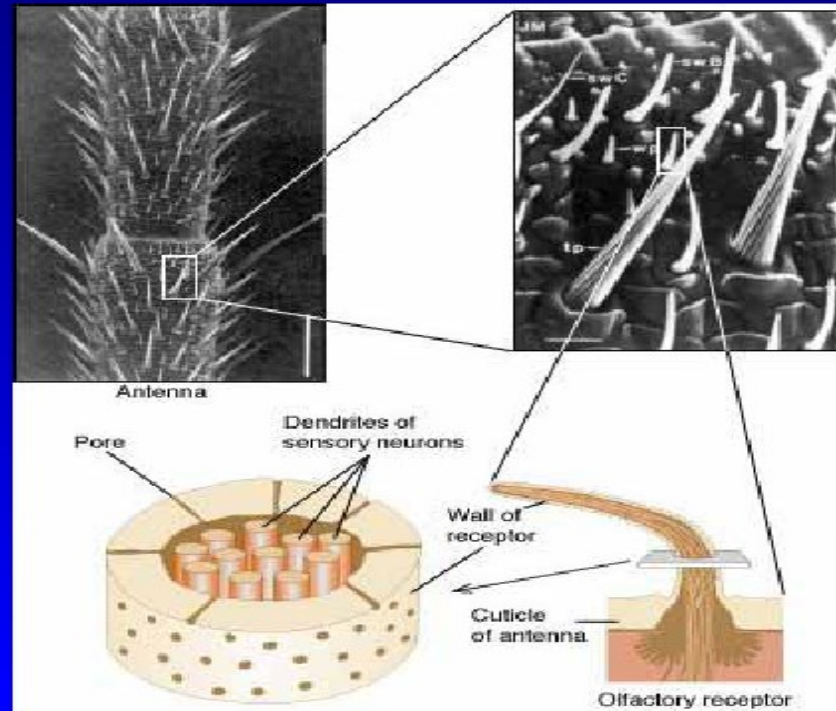


Sensilla cut'

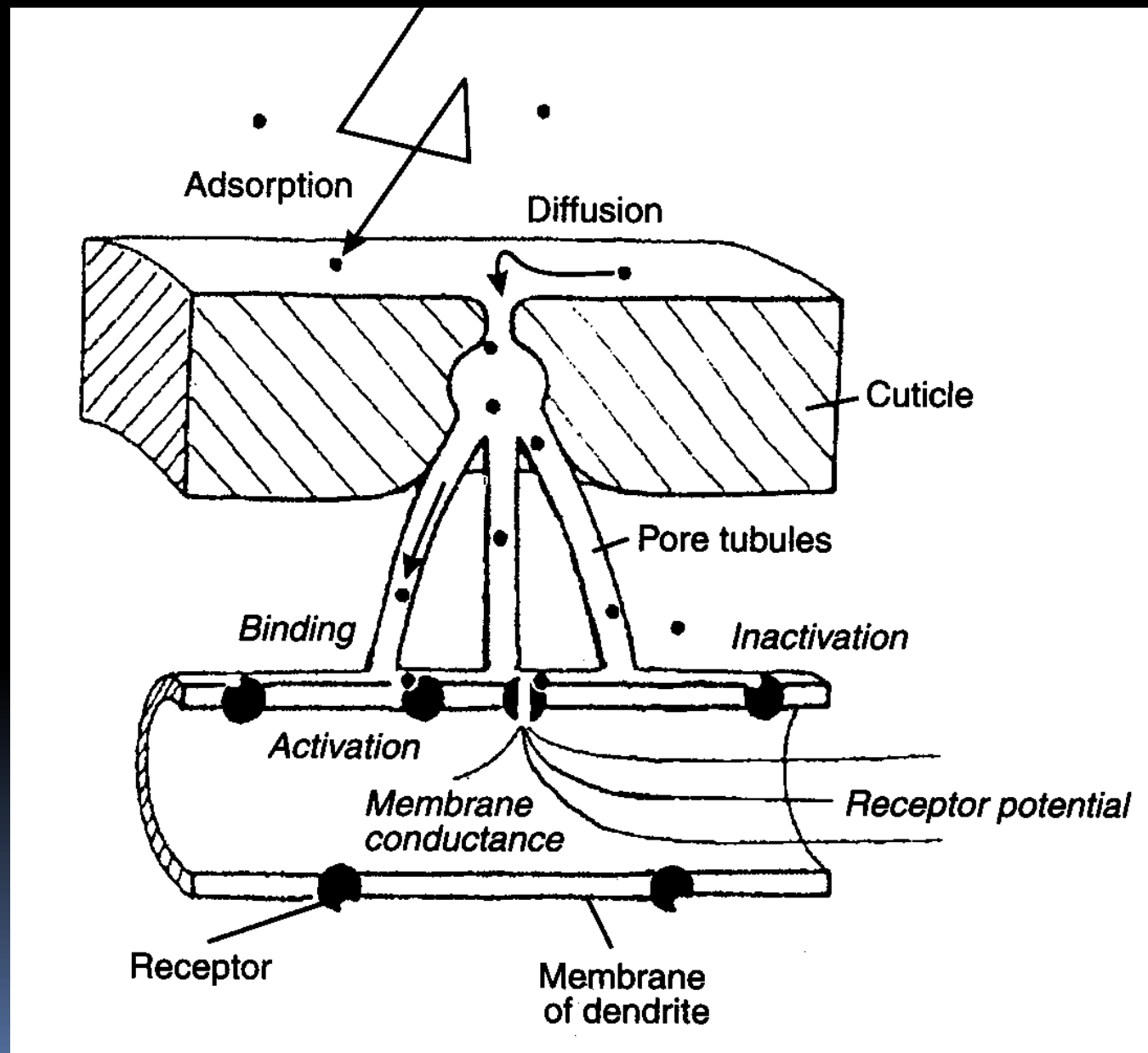
Antennal morphology diversity



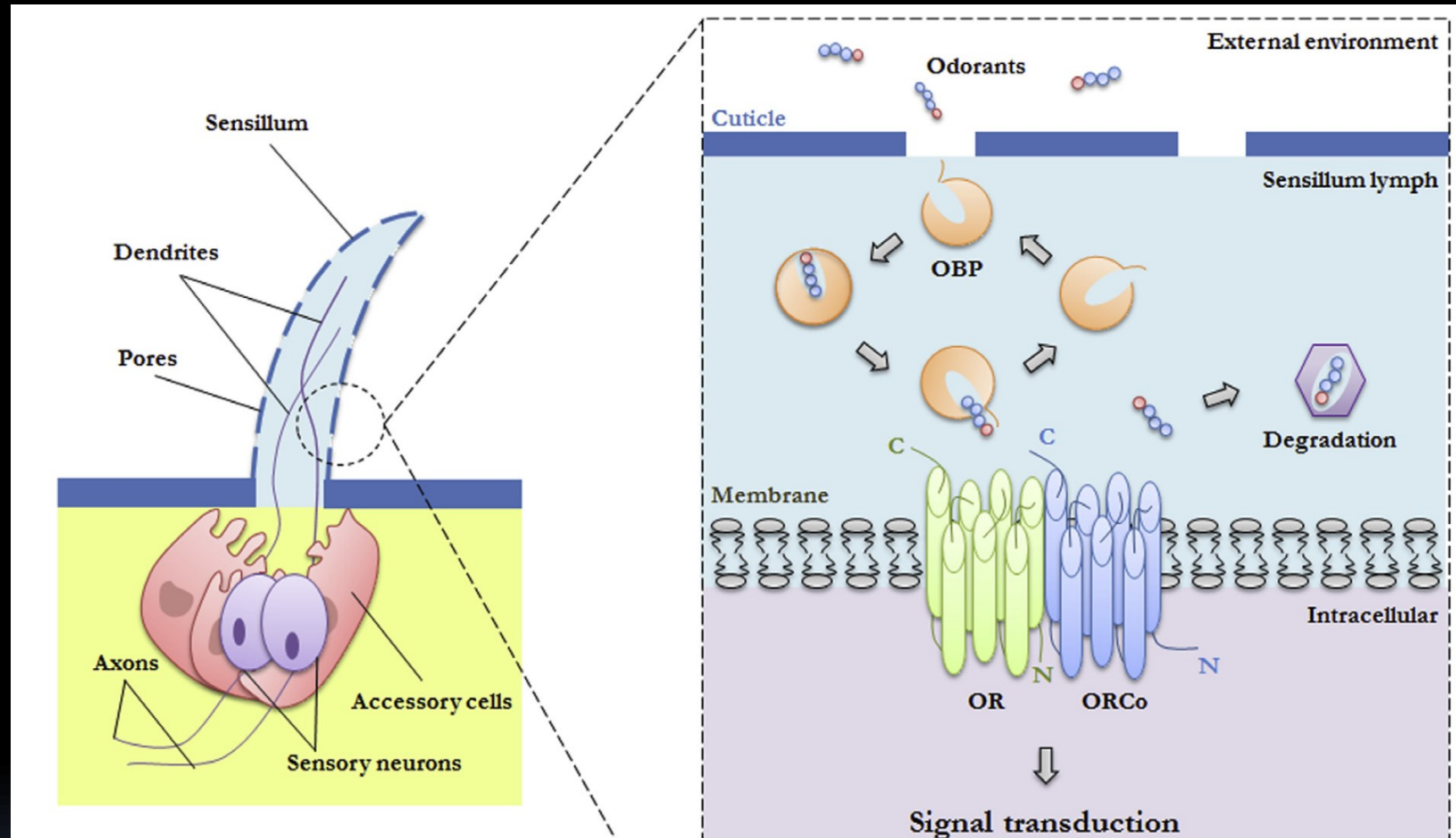
Anatomy of an antennal sensilla



Molekulární mechanismus transdukce – extracelulární strana



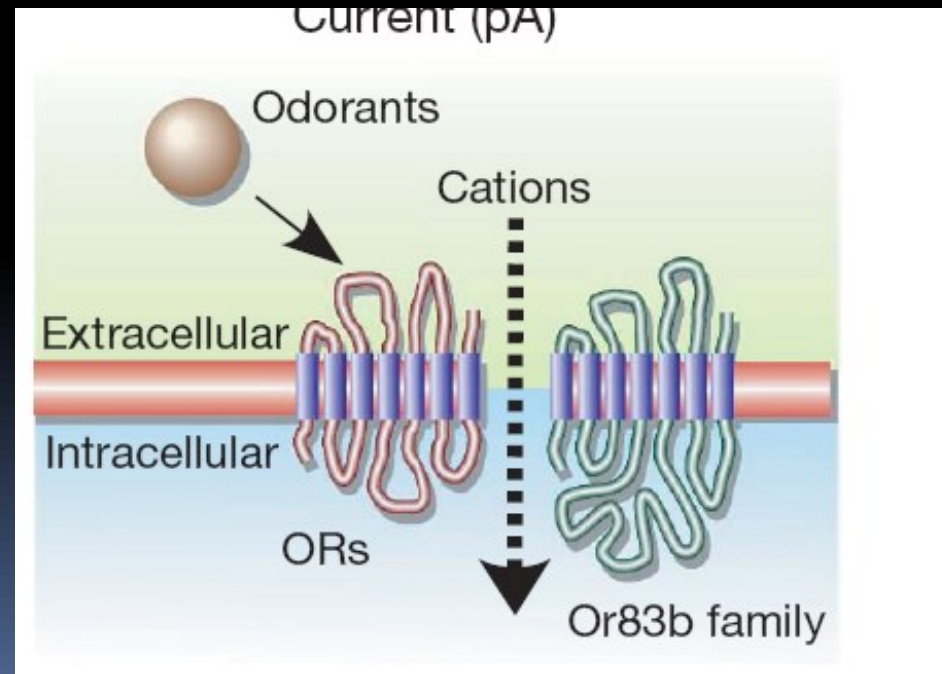
Molekulární mechanismus



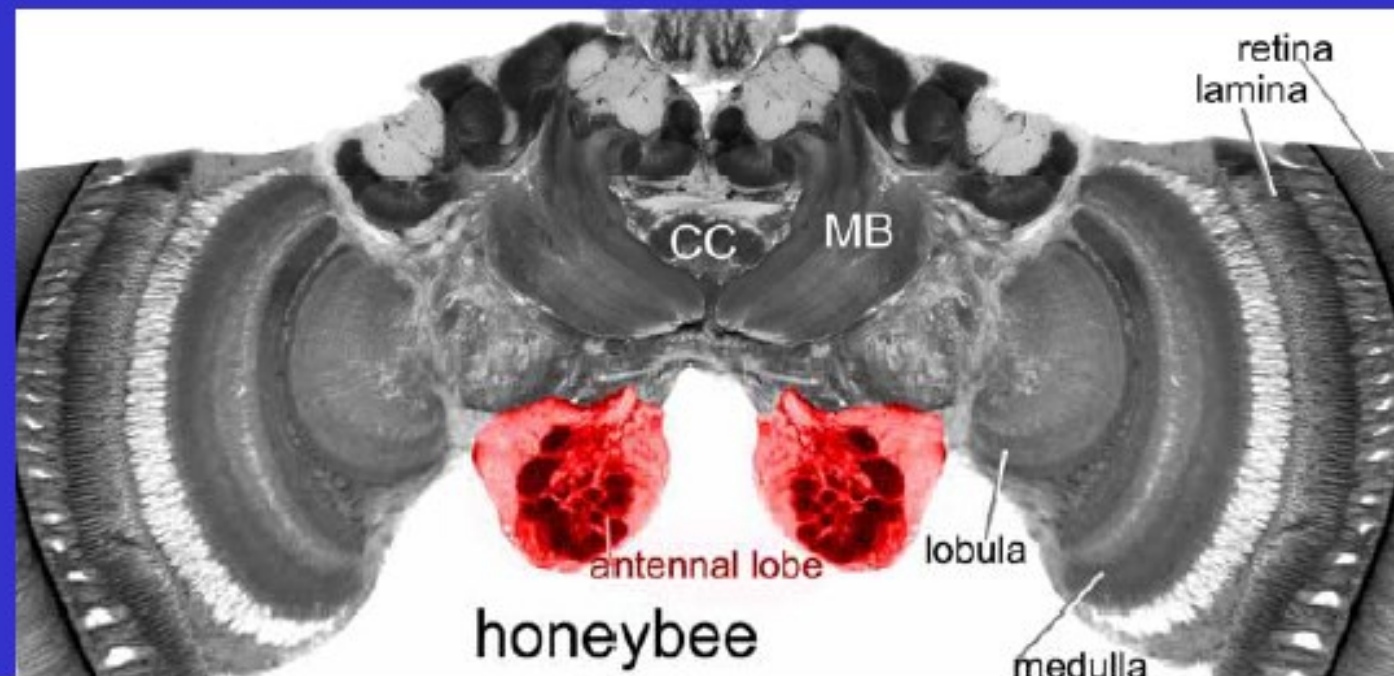
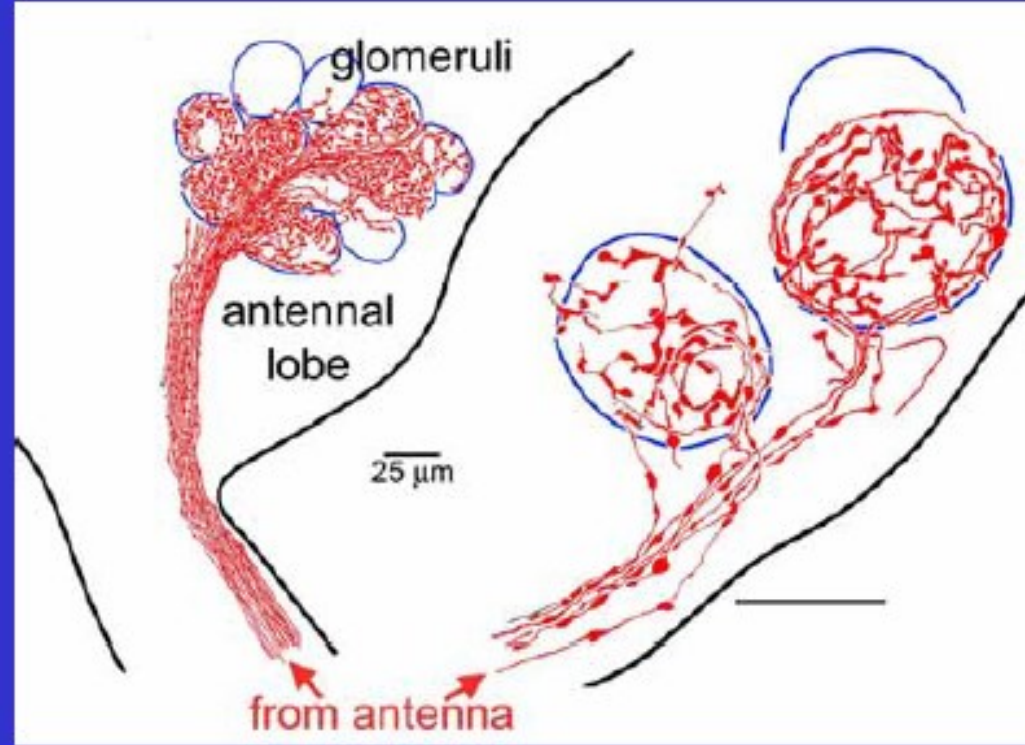
Odoranty se vážou na OBP (Proteiny vázající odoranty), čímž se stanou solubilními. Po navázání na receptor (OR) jsou rychle degradovány. OR jsou obvykle součástí heteromerního komplexu, který se skládá nejméně ze dvou podjednotek: ligandově specifického OR a vysoce konzervovaného Co-receptoru (ORCo). Heteromerní komplexy ORCo tvoří iontové kanály indukované vazbou odorantu na OR, což vede k přenosu signálu.

Molekulární mechanismus transdukce intracelulární strana

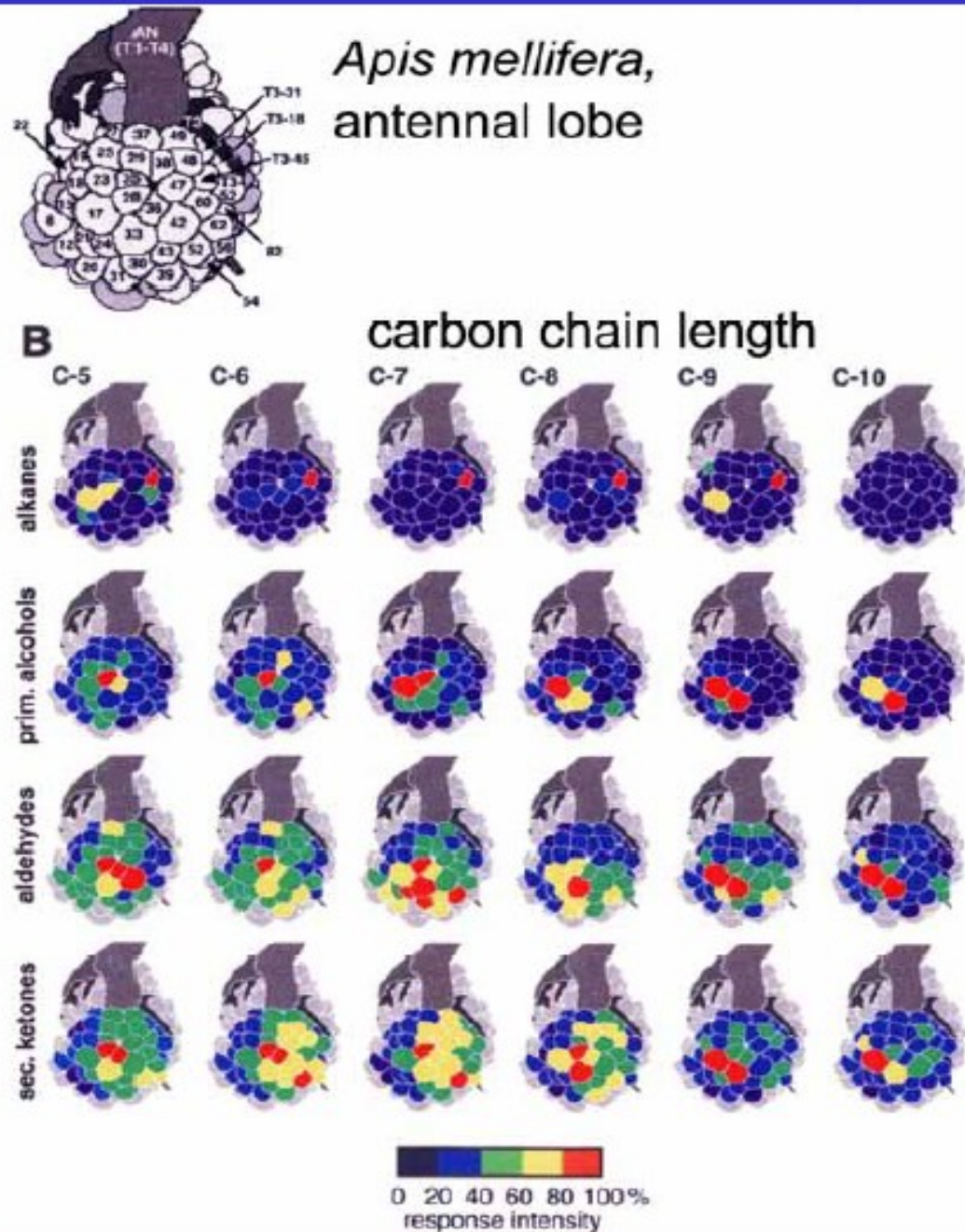
Známa je i G-proteinová signalizace, ale přinejmenším některé receptory jsou ligandem řízené kanály – ionotropní signalizace – unikátní konstrukce čichového receptoru OR se skládá z proteinu se sedmi transmembránovými doménami, který není homologní s receptory GPCR obratlovců. Ve srovnání s klasickými GPCR mají hmyzí OR inverzní membránovou topologii, přičemž N-koncová oblast je umístěna intracelulárně.



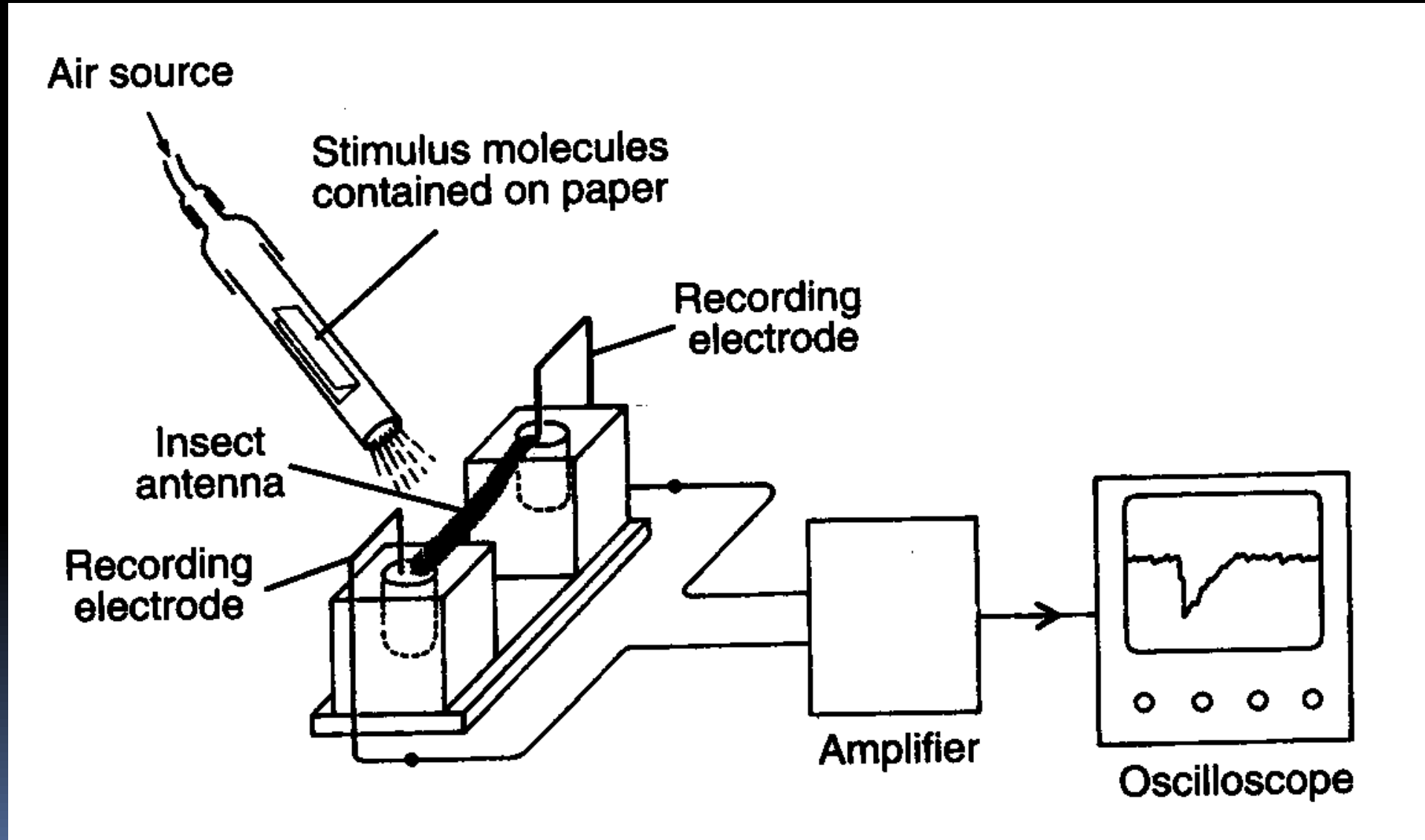
Antennal
olfactory receptor
neurons terminate
in antennal lobe
glomeruli



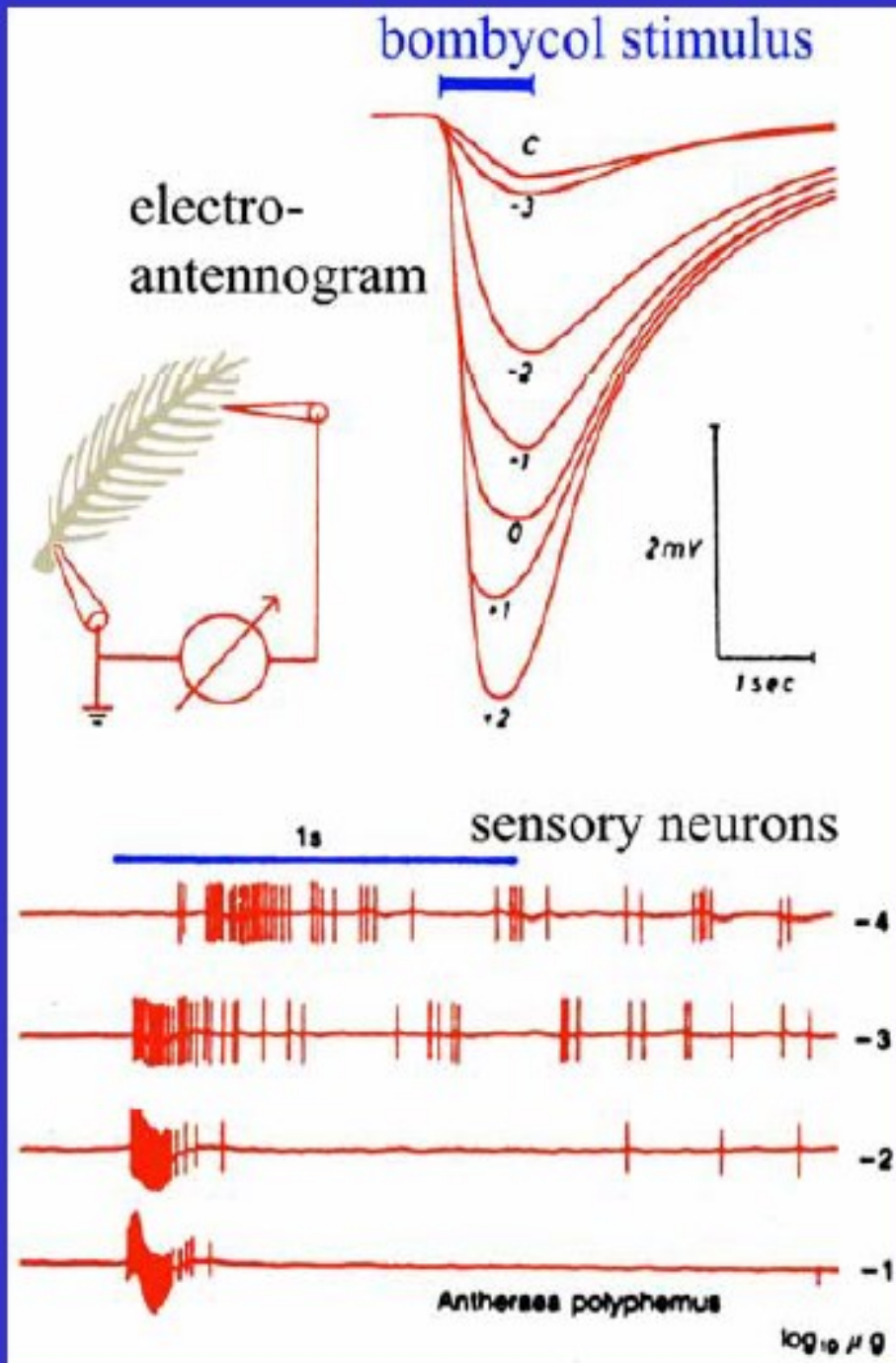
Glomeruli
responses
reflect
odorants'
structural
properties
(chain length,
residues,
polarity etc.):
odor map



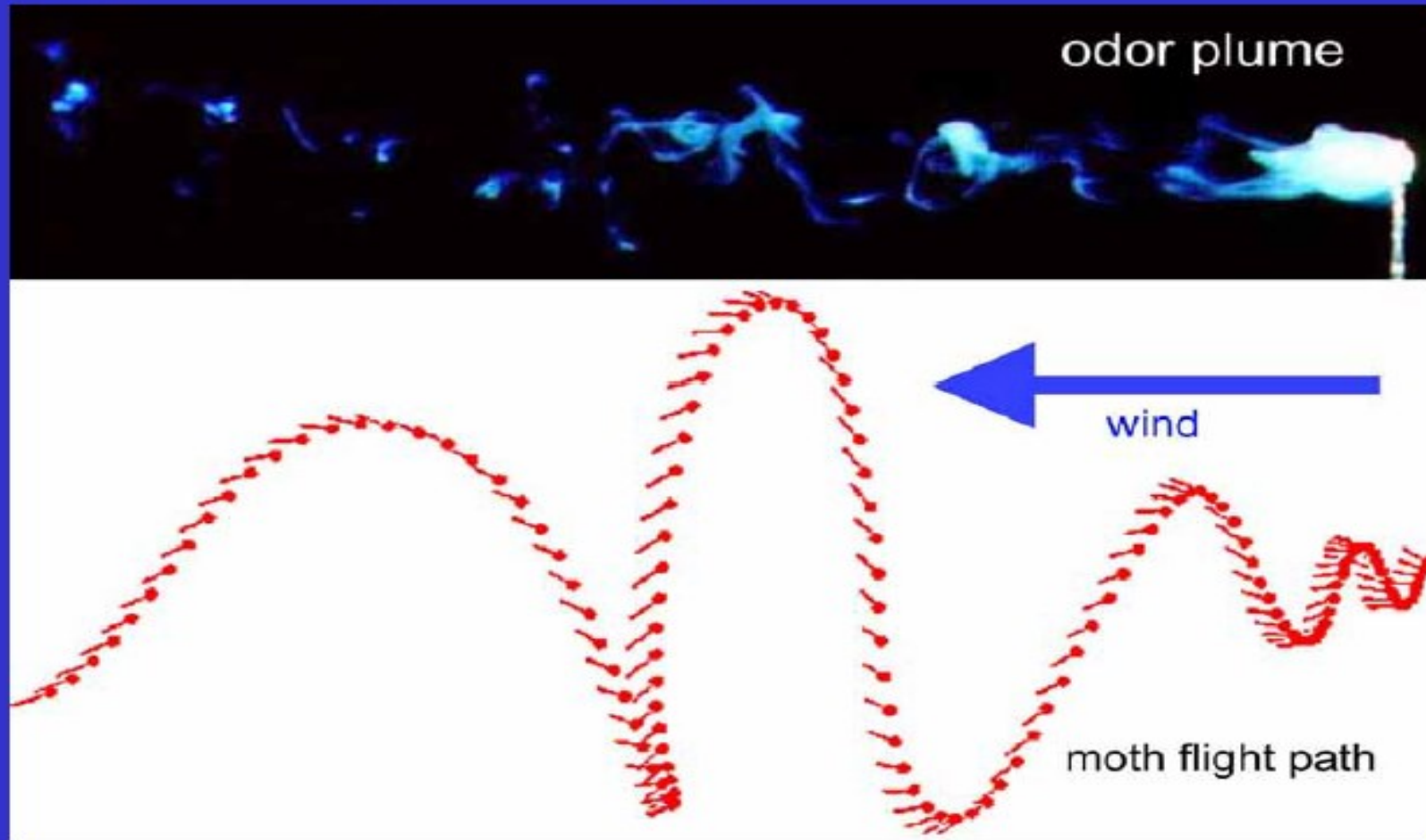
Elektroantenogam – relativně jednoduchá metoda



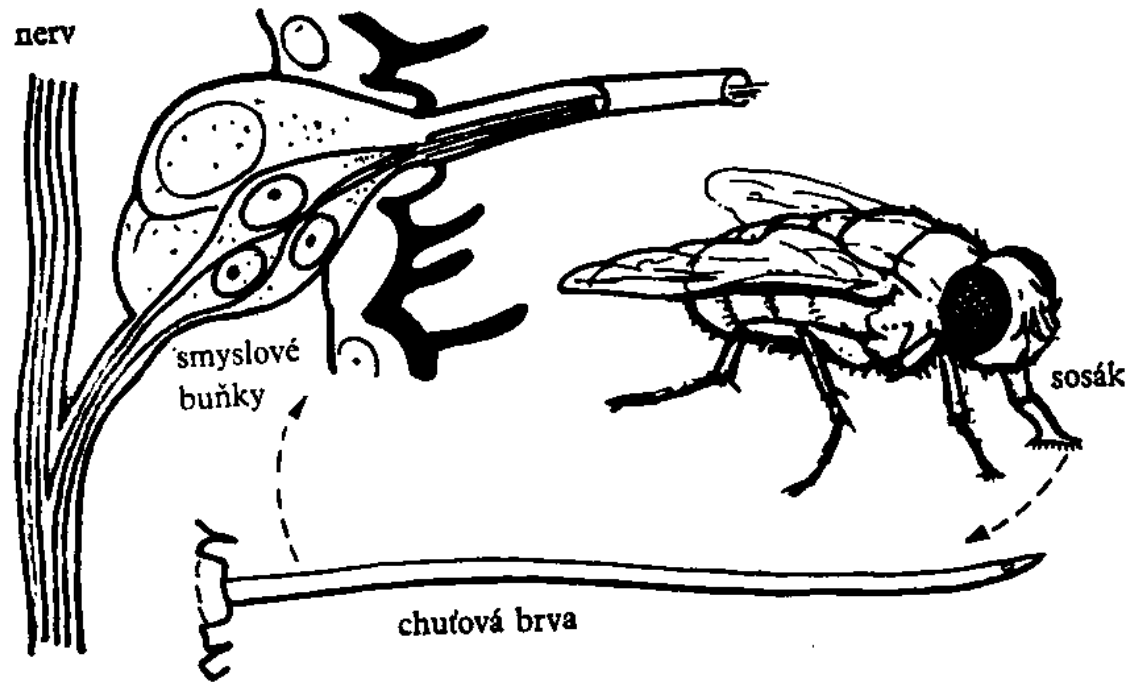
Olfactory receptor neurons respond to odorants



Odor is discontinuously distributed in air



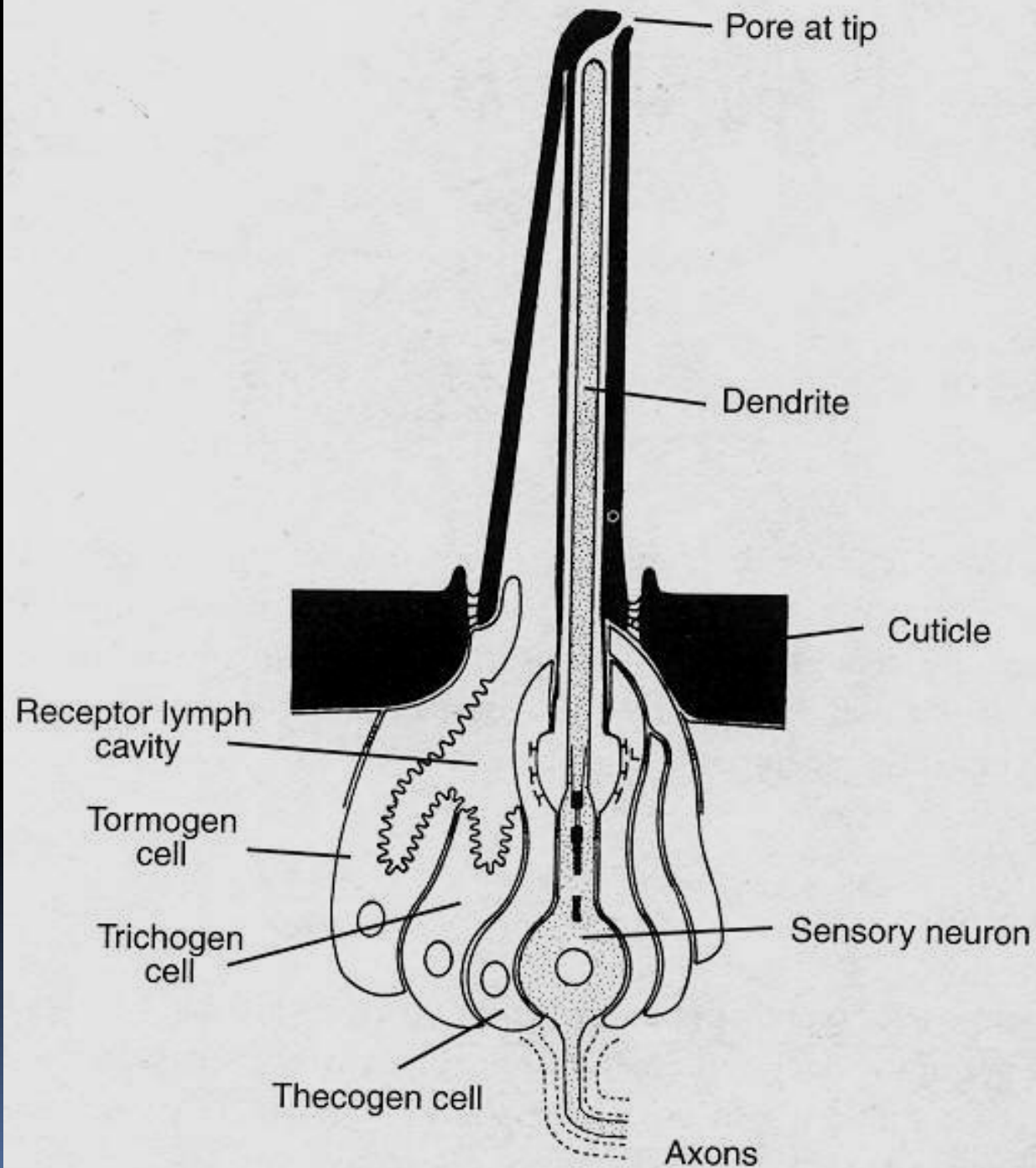
Chuť



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.

Chemorecepce

Sensila chuť
Jeden pór na vrcholku



Hygrorecepce

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

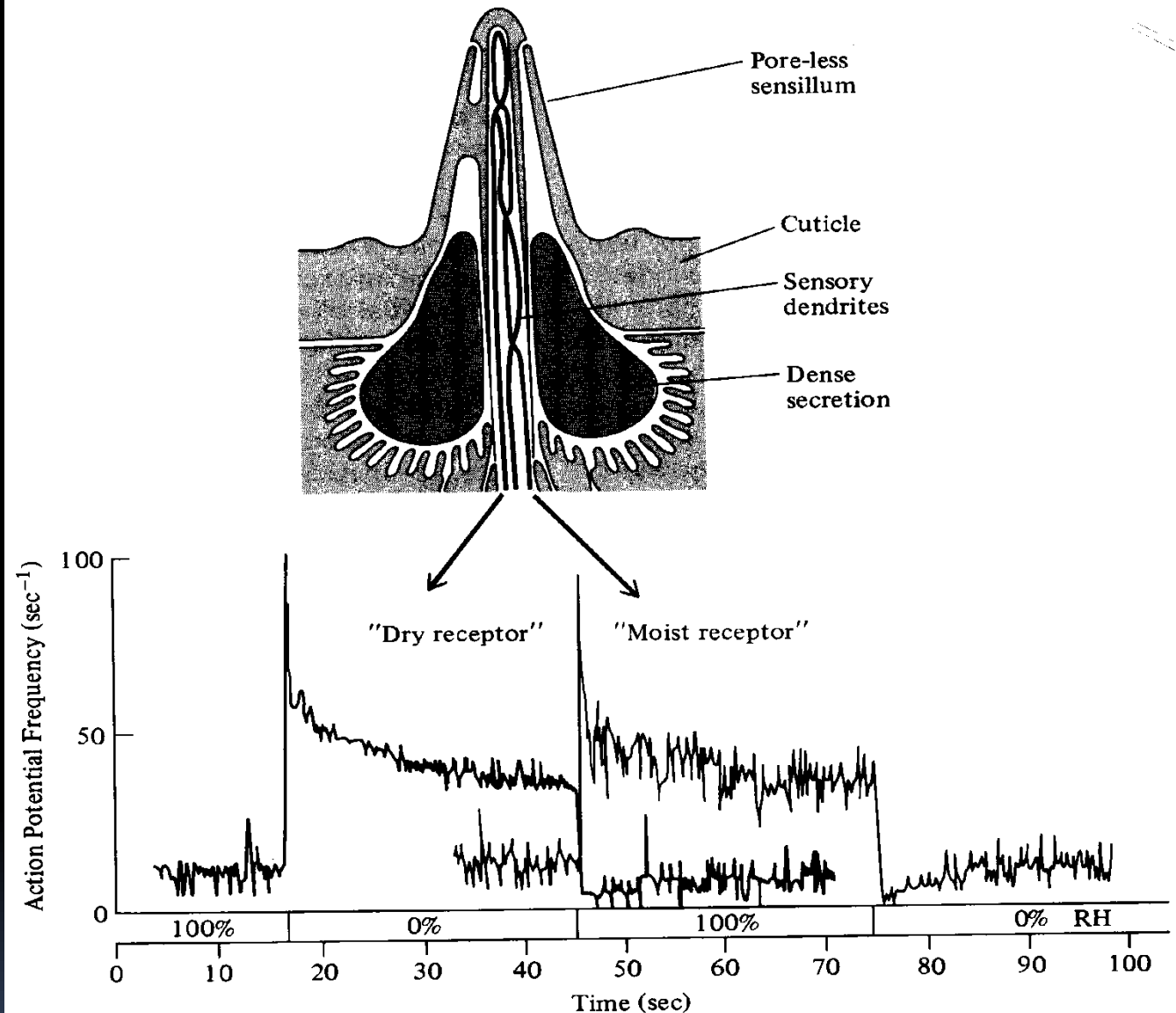
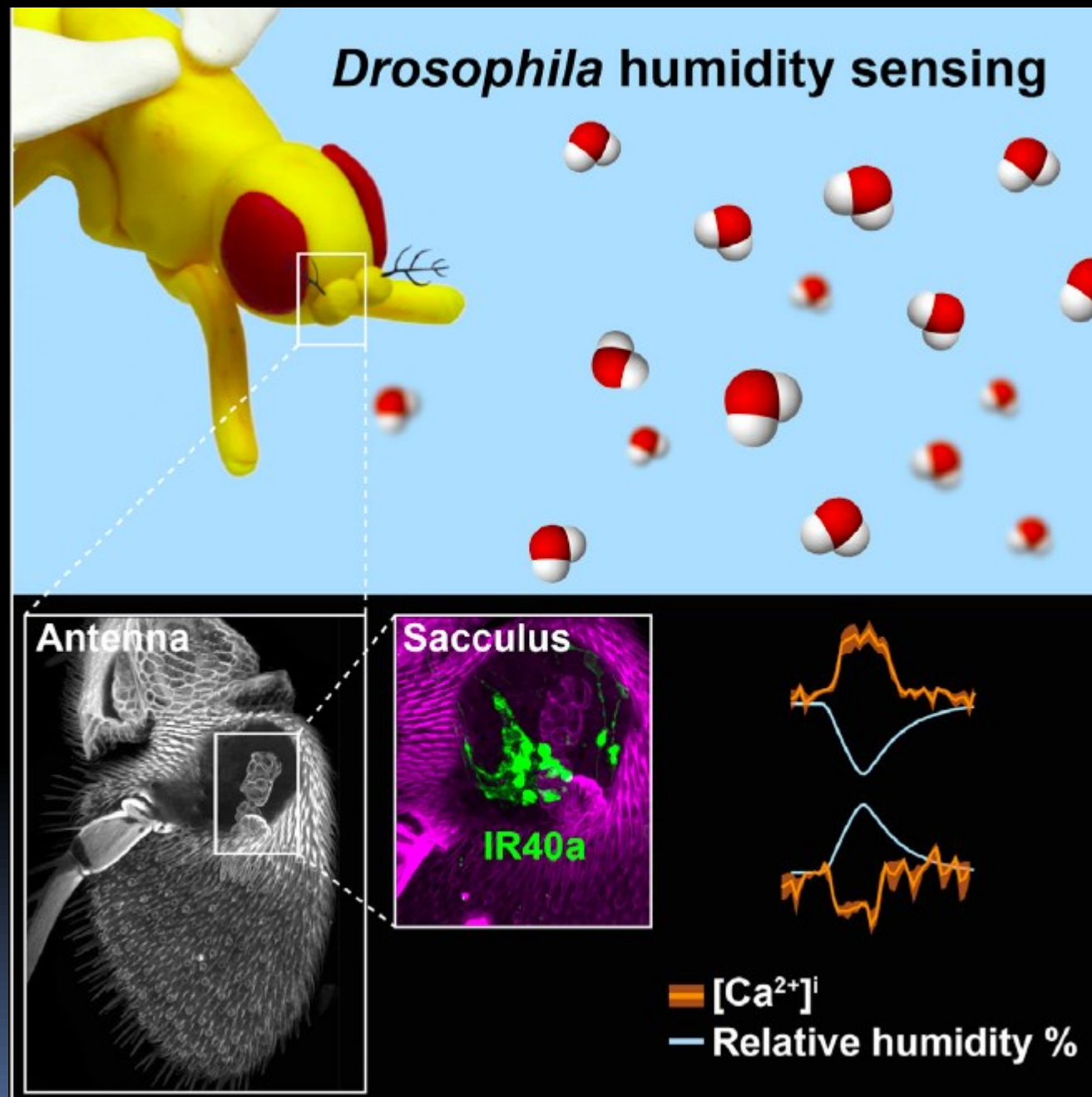


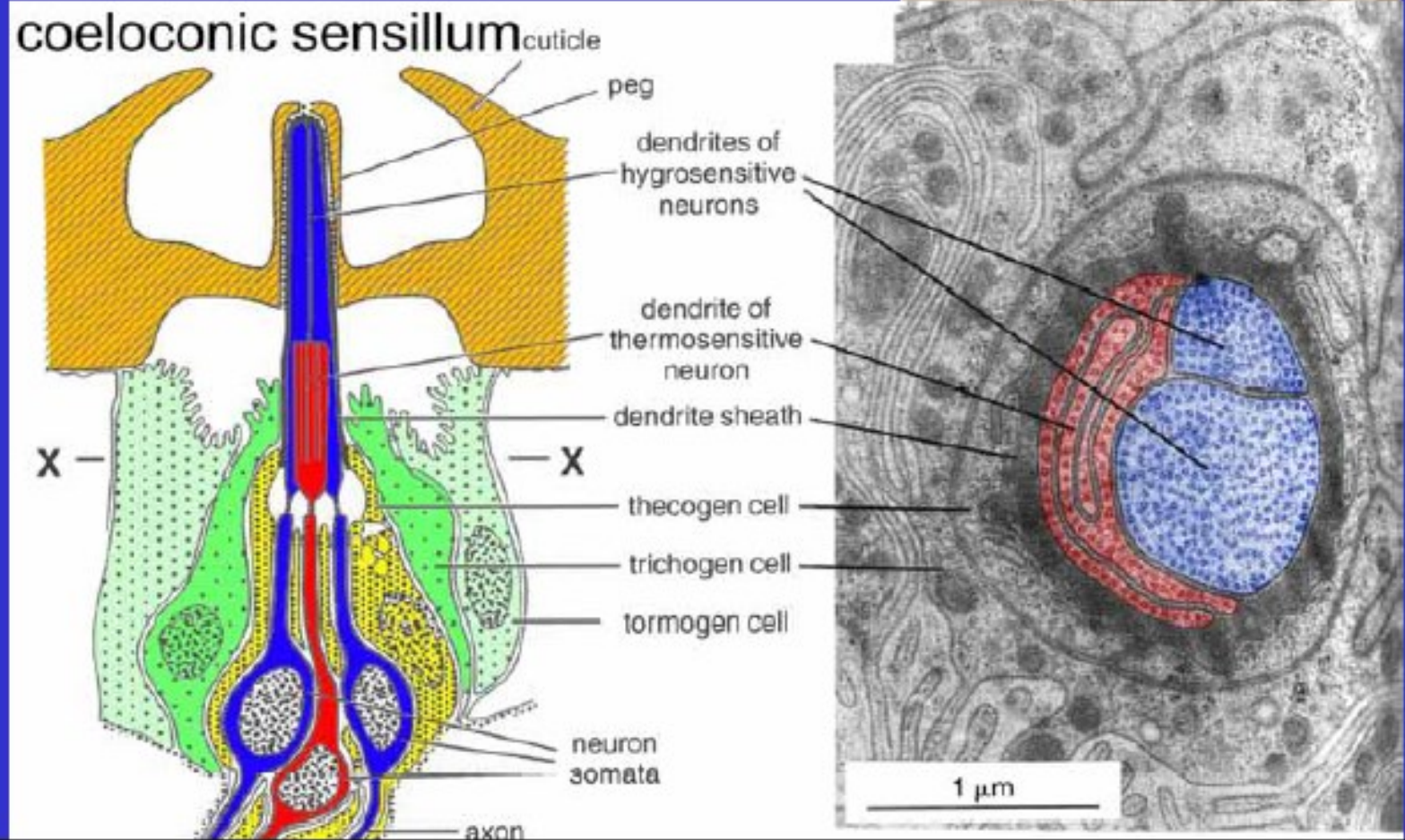
FIGURE 7-18 The “cold-moist-dry” triad sensory sensillum of the cockroach contains three bipolar sensory neurons; one neuron of the hygrometric receptor responds to high humidity (“moist” receptor) and one to low humidity (“dry” receptor). The receptor cavity of the poreless sensillum is filled with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

Hygrorecepce

V tykadle Drosophily



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



Termorecepce

IR recepce

Some beetles can detect forest fires



Merimna atrata

Infračervené receptory jsou upravené vlasové senzory, které původně detekovaly jemné pohyby. Jak tedy hmyz přeměňuje teplo na mechanické podněty? Receptory obsahují tekutinu, která se podle něj při zahřátí rozpíná a tlačí na nervovou buňku citlivou na pohyb hluboko v receptoru; Schmitz: "brouci by se dali popsat jako slyšící teplo,". Aby však mechanismus fungoval, musí být tekutina obsažena v tlakové nádobě, která se při zahřátí nerozpíná. *Melanophila*



Picture by Helmut Schmitz

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

IR recepce

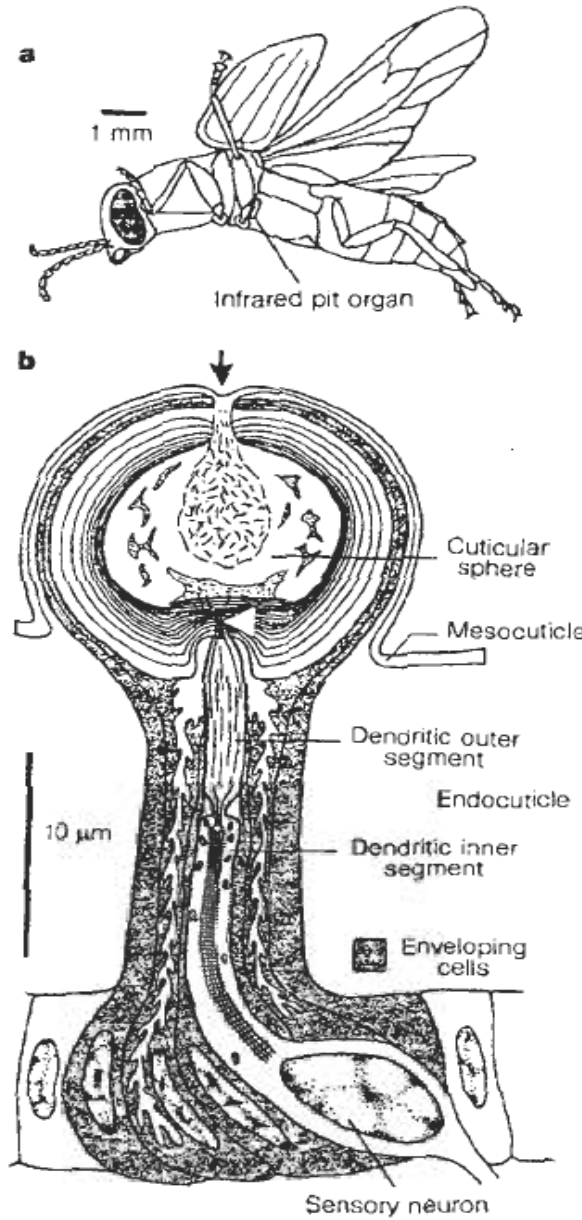


Figure 1 a, Diagram of *Melanophila* (body length 10 mm). The infrared pit organs, situated next to the coxae of the middle legs, are completely exposed during flight. b, An infrared sensillum, redrawn from ref. 3.

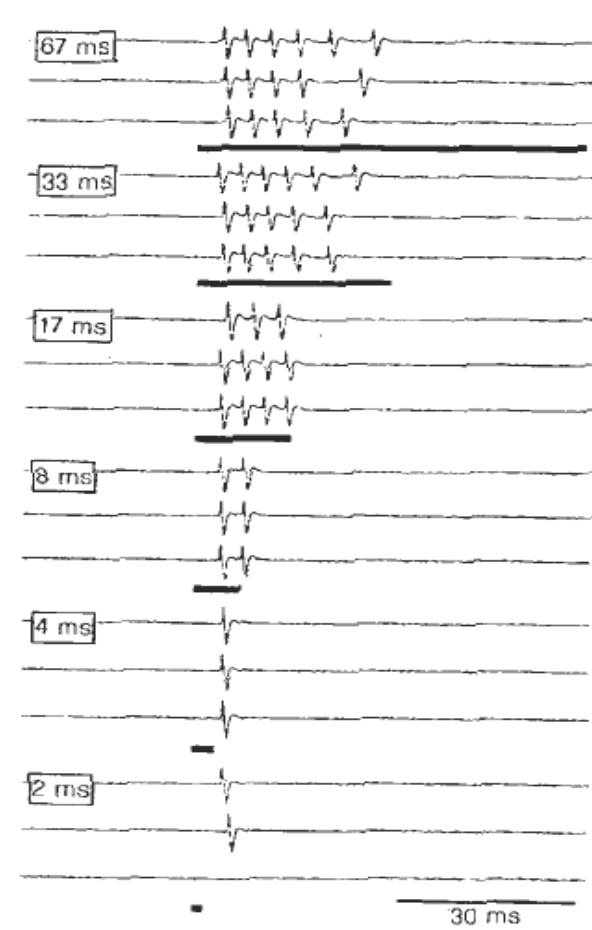


Figure 2 The responses of a neuron, recorded from the pit organ, to various infrared stimuli. Each trace shows the original response to one stimulus. Horizontal bars indicate exposure times. Each trial was repeated three times. The number of action potentials decreases with decreasing stimulus duration; 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.

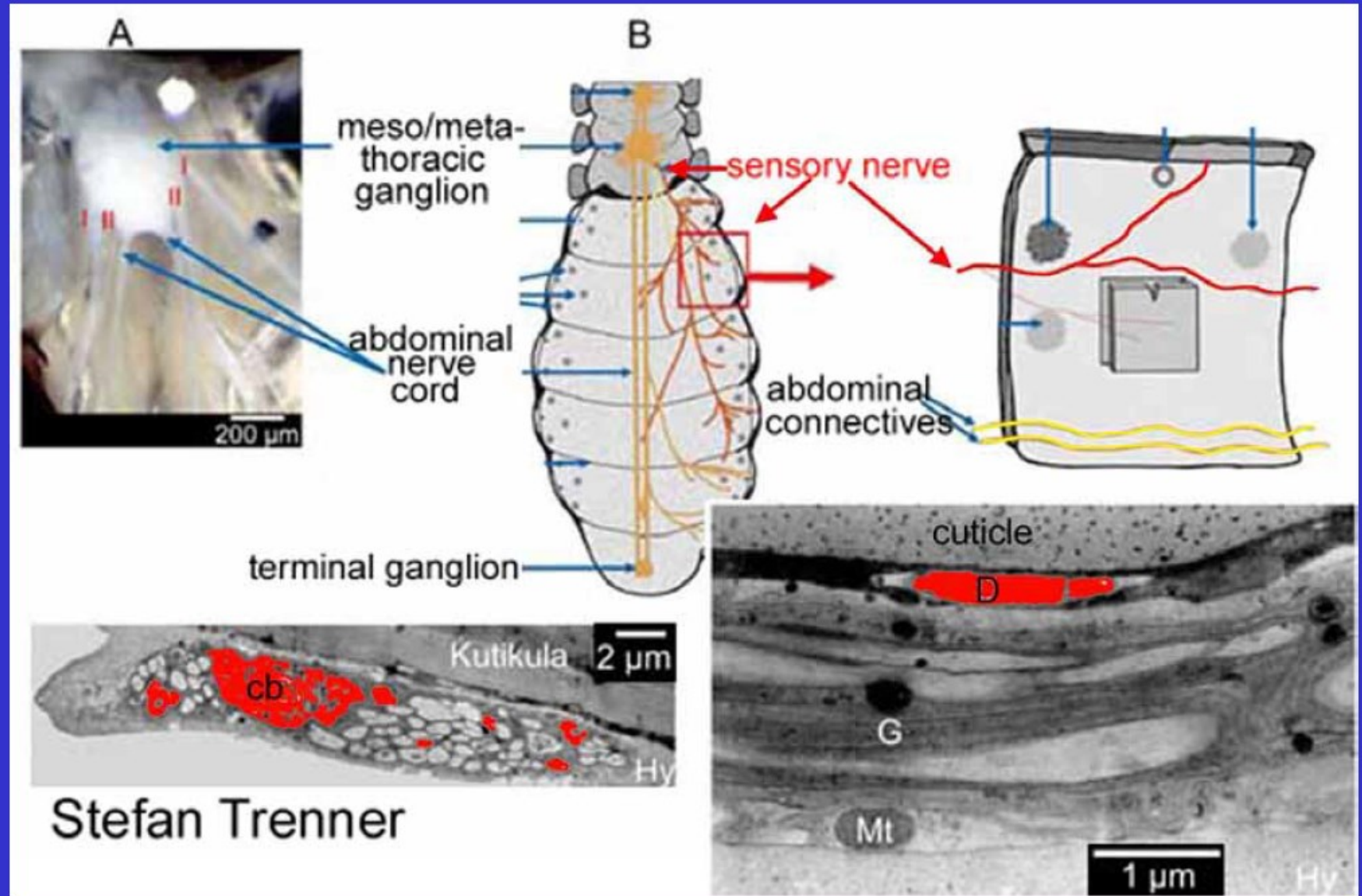
pass infrared filter (50% cut-on at 1.8 μm) and neutral-density filters. At a radiation intensity of 24 mW cm⁻² single neurons

IR recepce

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



Hodí se i na lokalizaci hostitele

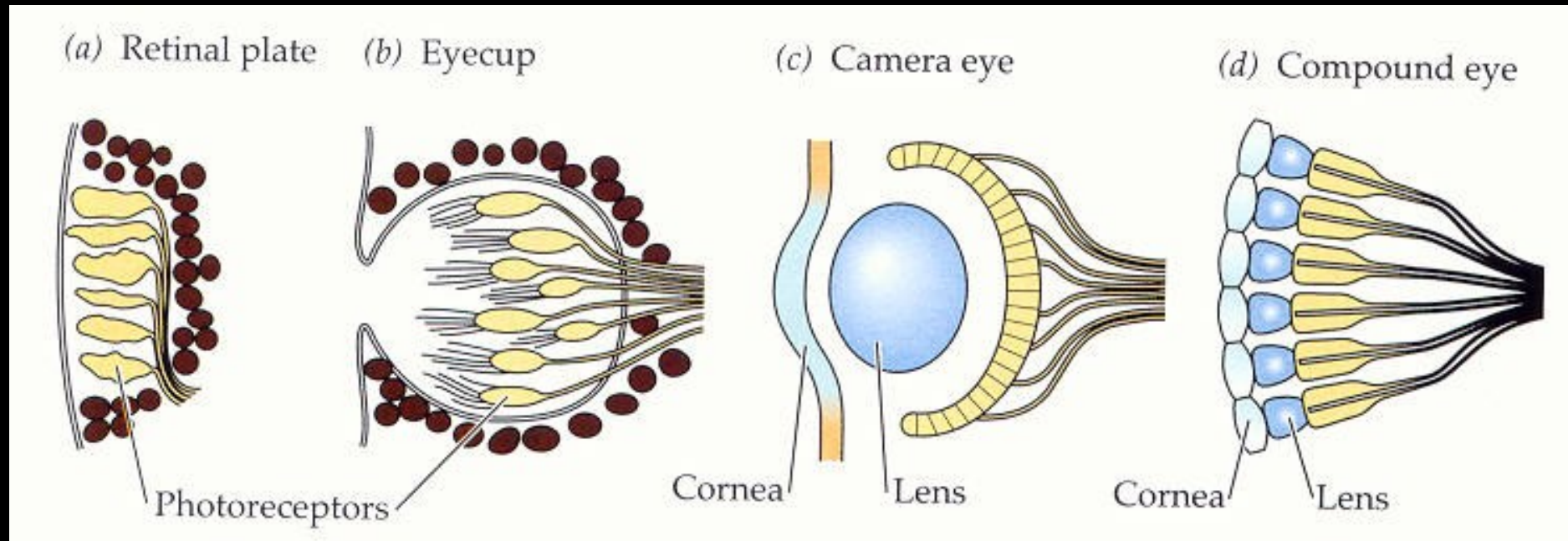


Fotorecepce a zrak

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

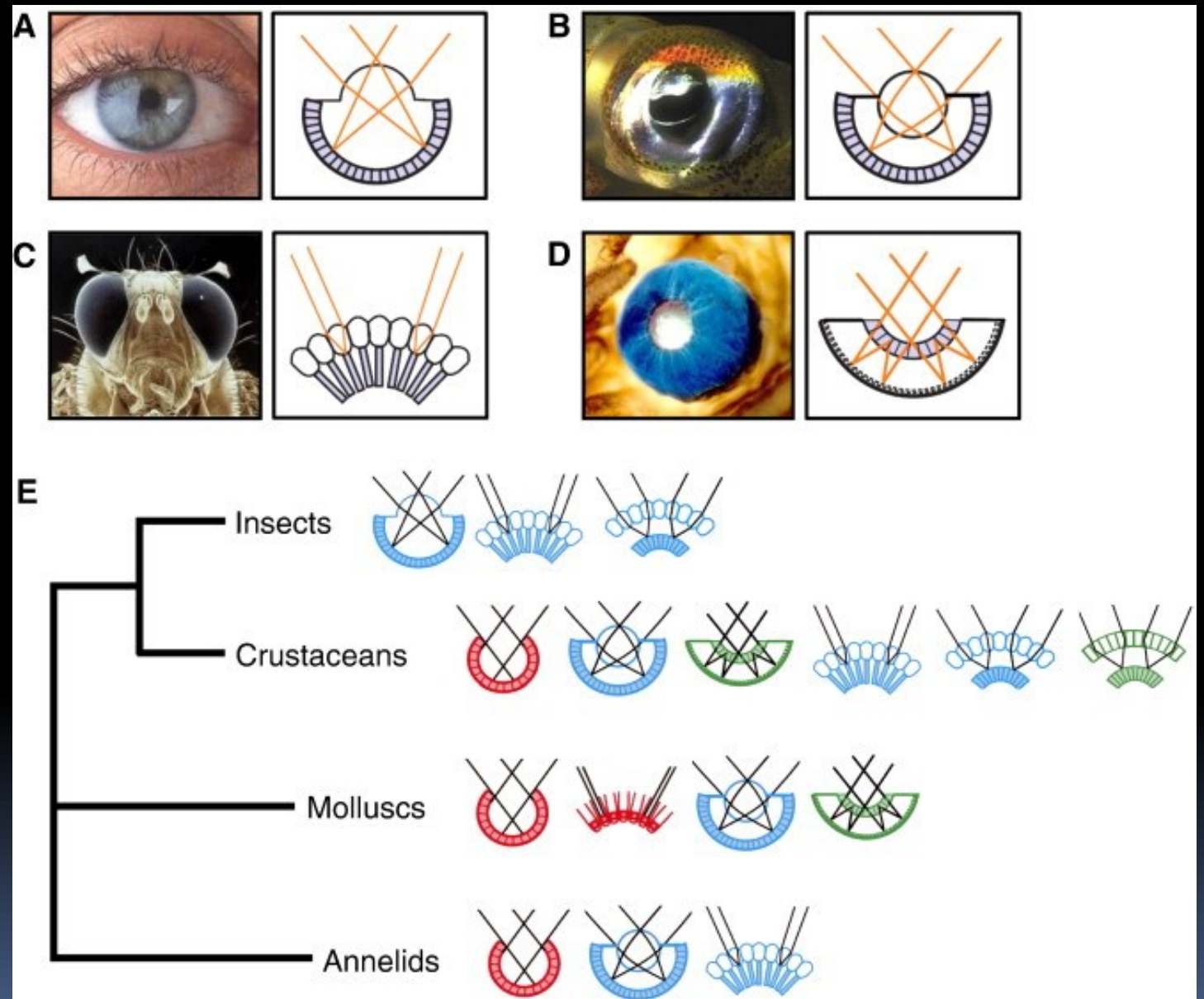
Fotorecepce



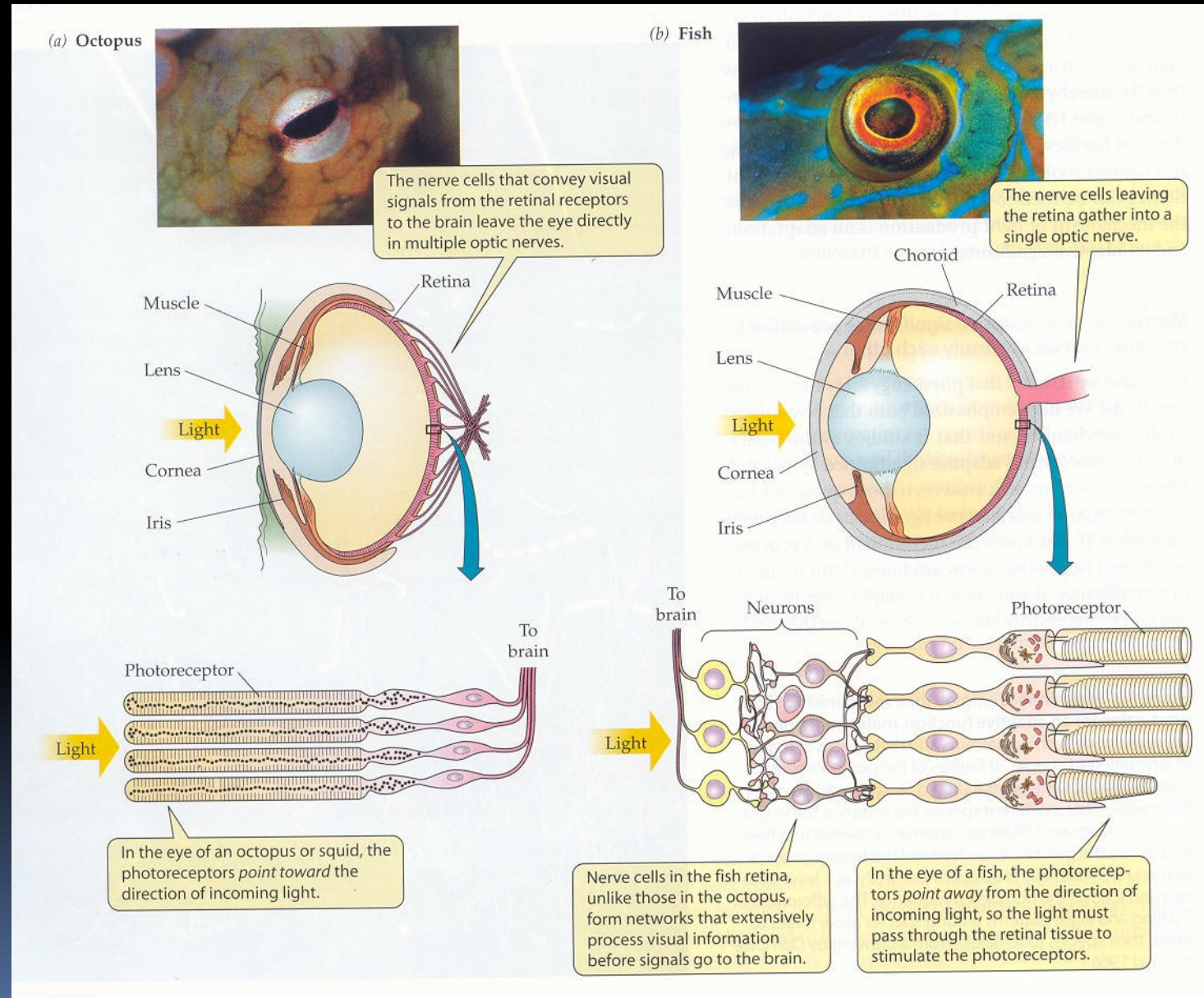
Oko v konvergentní evoluci

(A) Komorové oko obratlovce. (B) Komorové oko hlavonožce se sférickou čočkou - příklad konvergentní evoluce. (C) Složené apoziční oko hmyzu s. (D) Komorové oko s odrazným konkávním zrcadlem (hřebenatka). (E) Složené typy očí u vybraných prvoústých. Více typů očí v každé větvi a podobných typů ve vzdálených větvích.

Barva obrysu každého typu oka odráží použitý mechanismus tvorby obrazu; červená barva je pro stíny, modrá pro lom (čočky a rohovky) a zelená pro odraz (zrcadla).



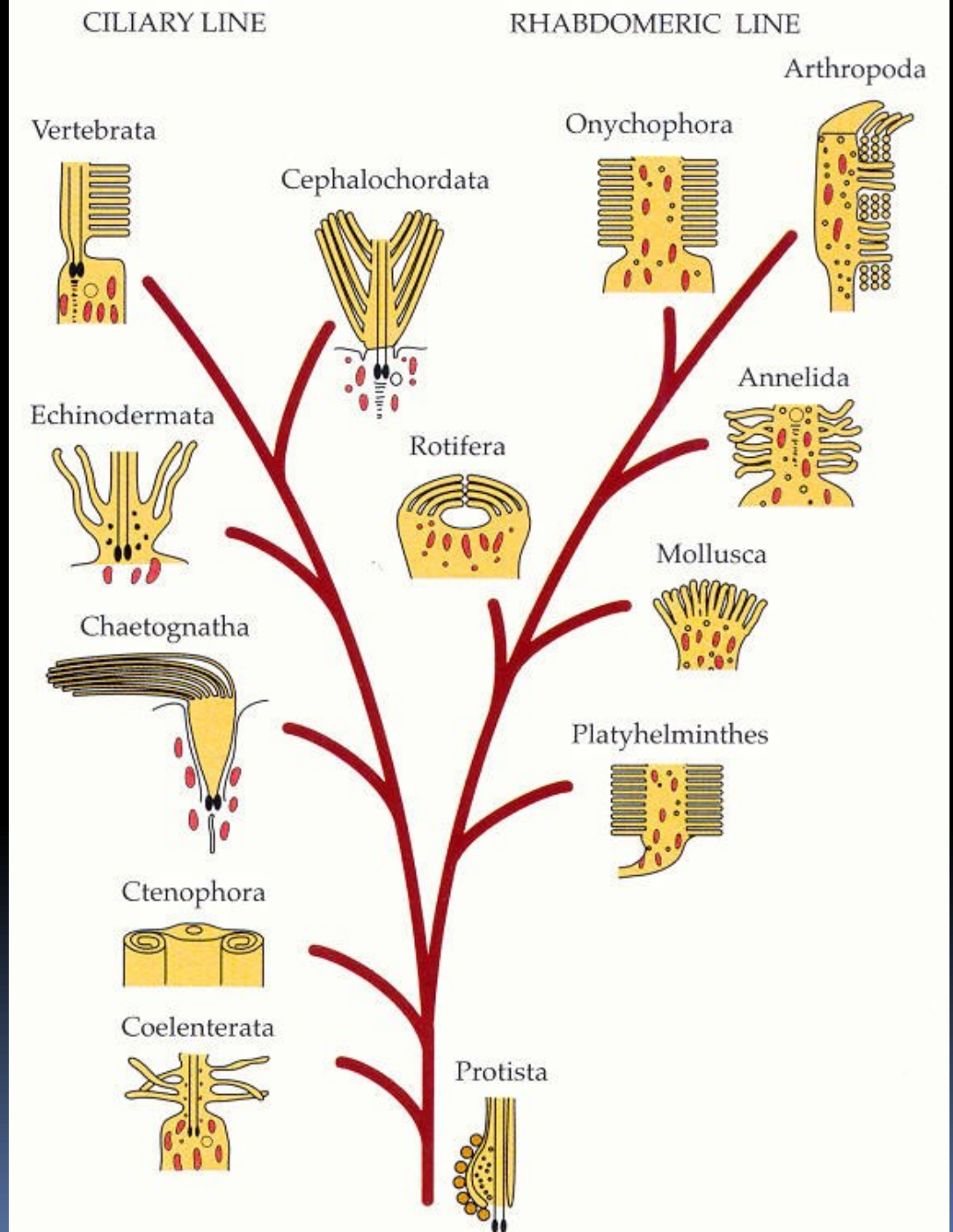
Komorové oko chobotnice analogické oku obratlovců. Inverzní proti everznímu.



Variabilita i ve stavbě fotosensitivních buněk

Ciliární fotoreceptor – jediná brva s mikrotubulární výztuží a naskládanou membránou

Rhabdomerní (mikrovilární) fotoreceptor – vnější záhyby vyztuženy aktinovými filamenty.



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

Mimořádné zesílení – reakce na jediný foton

Nízký šum ve tmě (spontánní termální izomerizace)

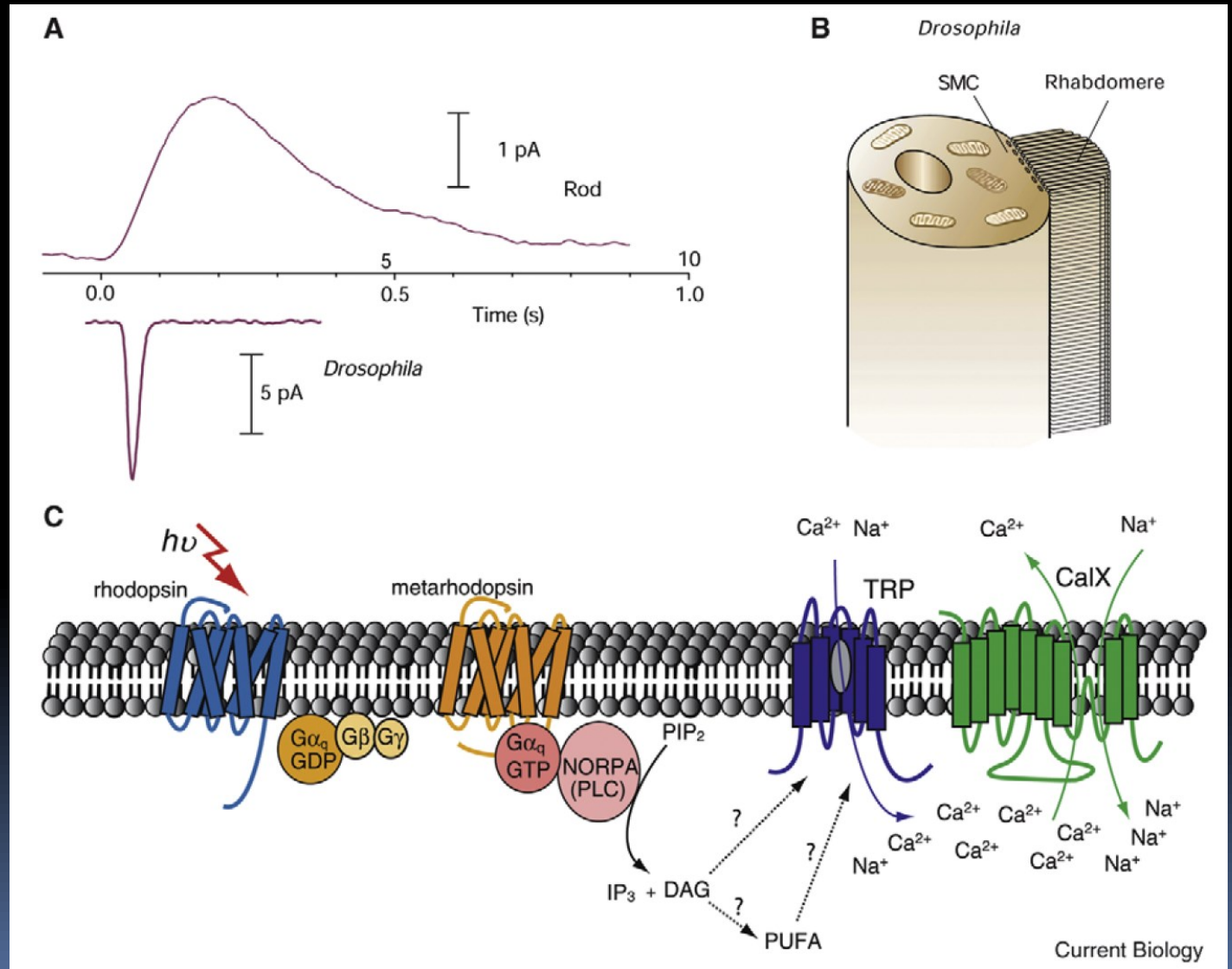
Široká adaptace – rozsah až 10^6

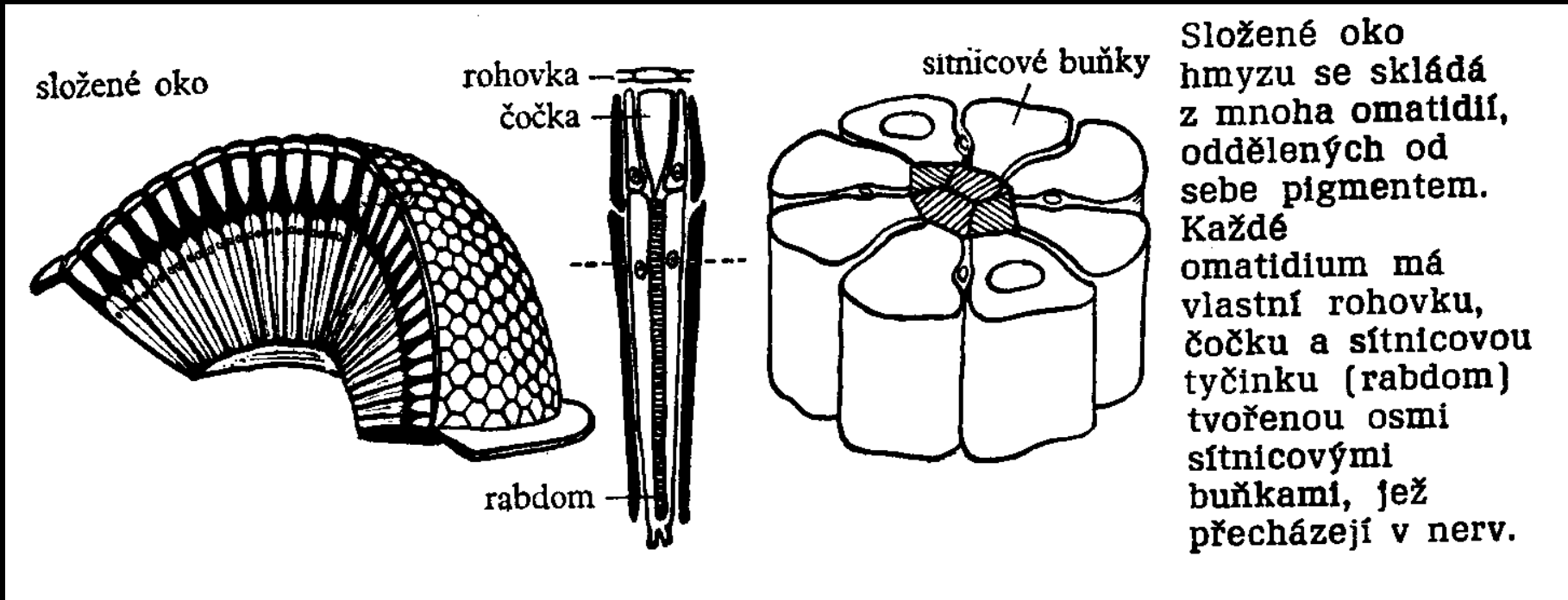
Rychlá terminace odpovědi

– rozliší 100Hz, člověk jen 15-20Hz

Nejrychlejší známá G signální dráha

– 10x než obratlovci





Složené oči hmyzu se skládají z tyčinkovitých útvarů - omatidií, které jsou radiálně uspořádány. Oči jsou v těsném spojení s předním mozkem (protocerebrem) 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 sítnicovou tyčinku - rabdom, kterou na svém styku vytvářejí. Každá sítnicová buňka vysílá do rabdomu svazičky trubičkovitých mikrovili jako hřebínek. Hlavním světlolomným aparátom omatidia je krystalický kužel bez schopnosti akomodace. Obraz je rozložený do mnoha buněk retinuly a silně zkreslený rabdomem, takže i výsledný tvar je silně zkreslen.

Od jednoduchého oka larvy ke složenému oku

Pozice sítnicových buněk
rhabdomu

br. 77

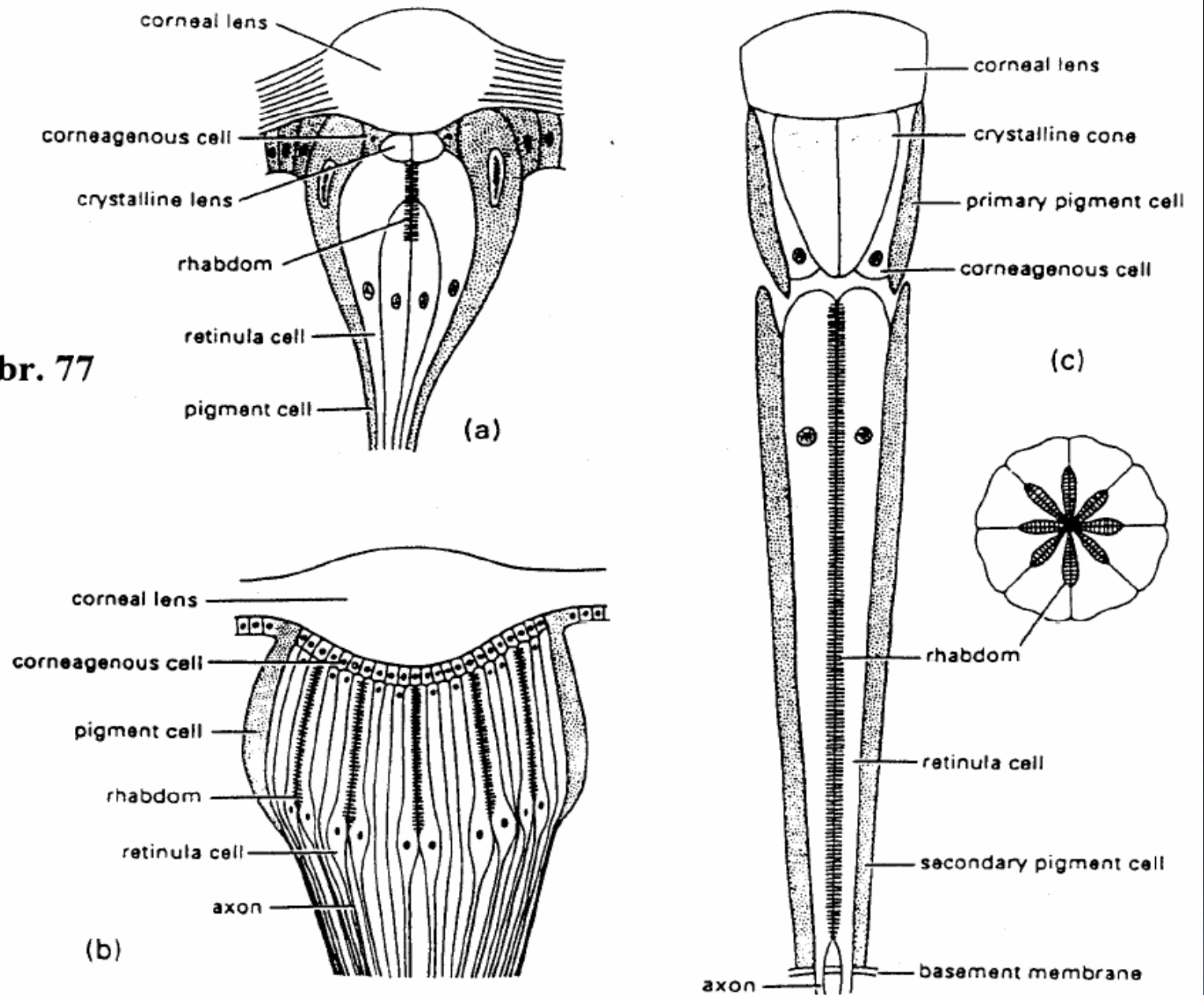
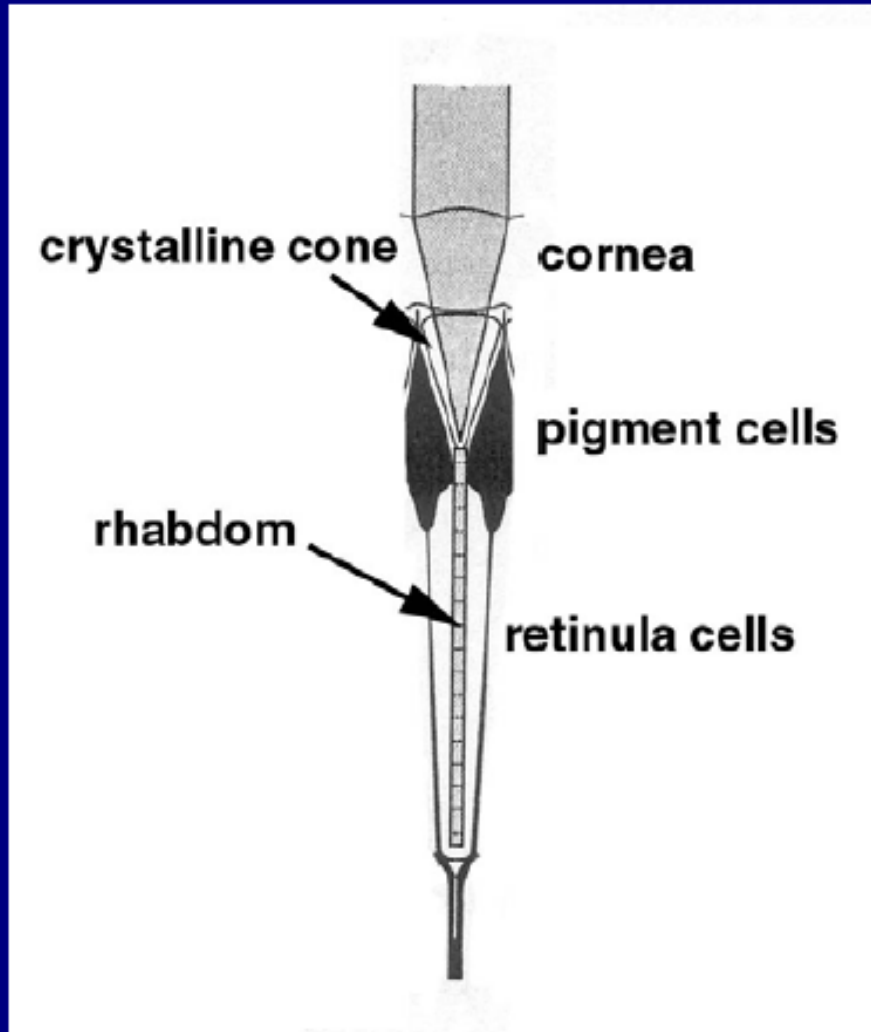


Fig. 4.10 Longitudinal sections through the rhabdoms in simple and compound eyes: (a) a simple stemma of a lepidopteran larva; (b) dorsal ocellus of an adult bug; (c) an ommatidium from a compound eye, with enlargement showing a transverse section. ((a) After Snodgrass, 1935; (b) after Link, 1909; (c)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

Oko Drosophily

800 omatidií

Každé má:

6 sítnicových buněk

R1-6

R7 tenčí v centru

R8 ještě pod ní

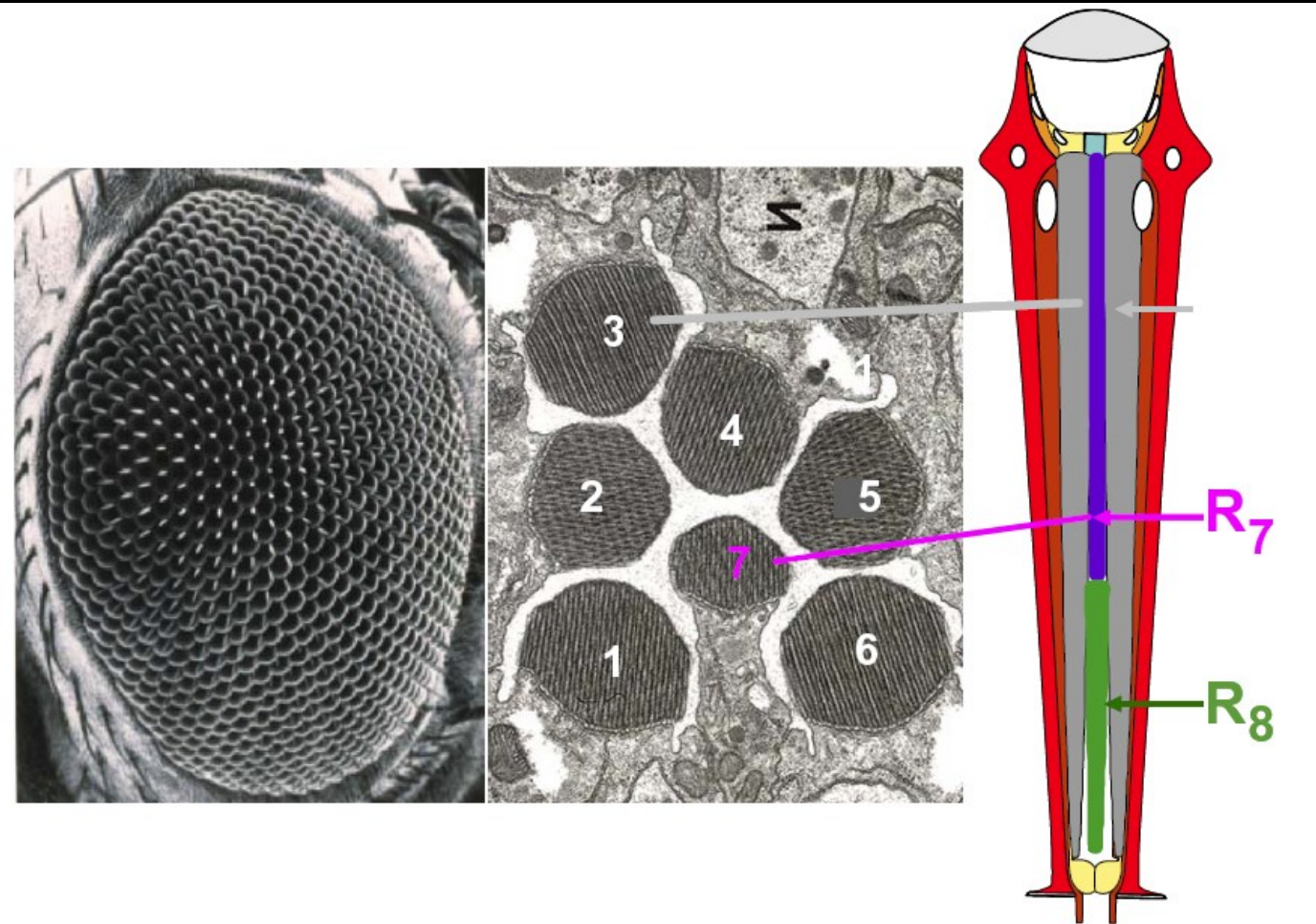


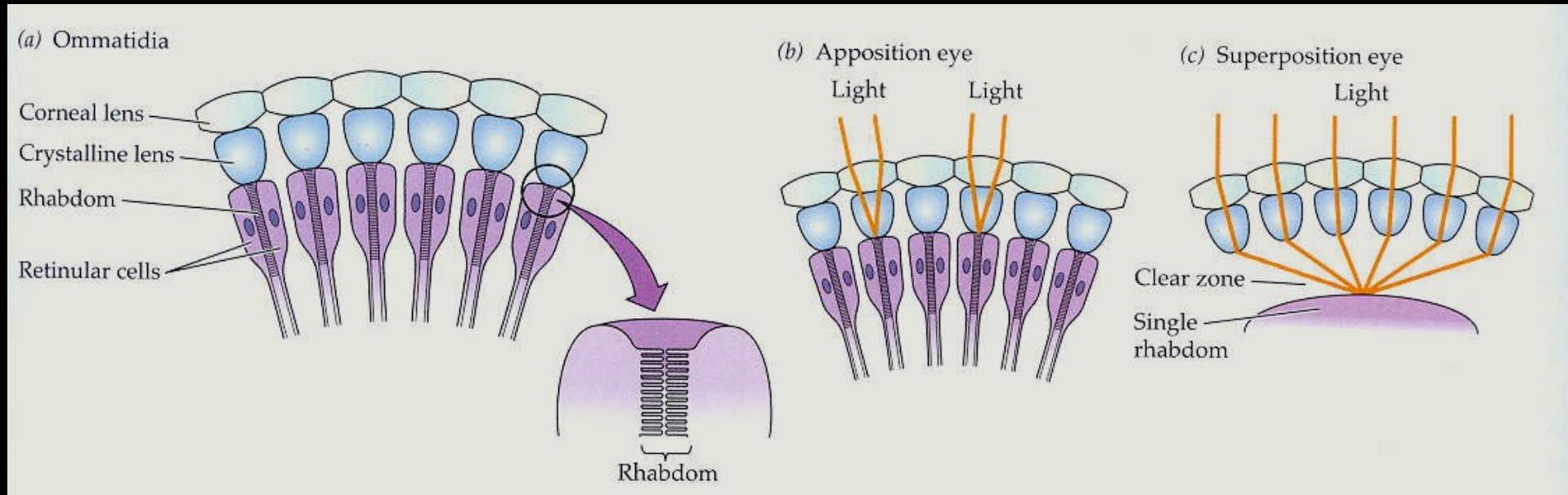
Fig 2 The *Drosophila* compound eye

(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.

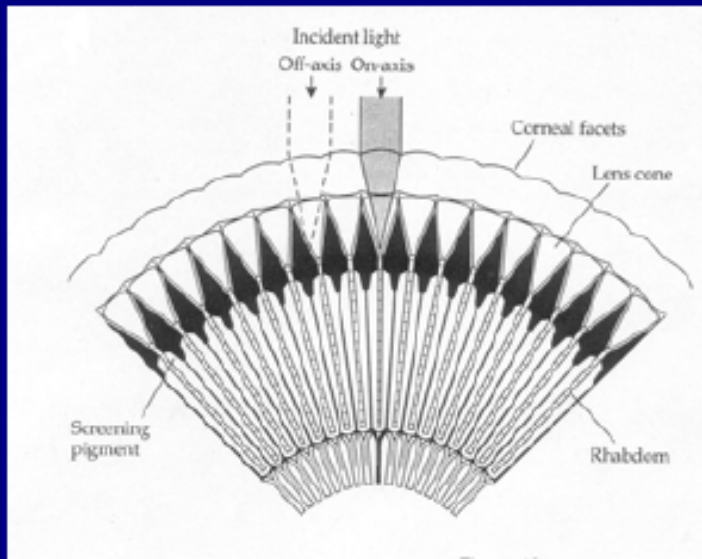
(C) Schematic representation of an adult ommatidium. In the center of the ommatidium, R7 (blue) is located distally on top of R8 (green) in the same path of light. Outer photoreceptors (grey) span the entire retina from the apical to the basal side. Pigment cells (red) shield the ommatidium from light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

Apoziční vs. Superpoziční oko

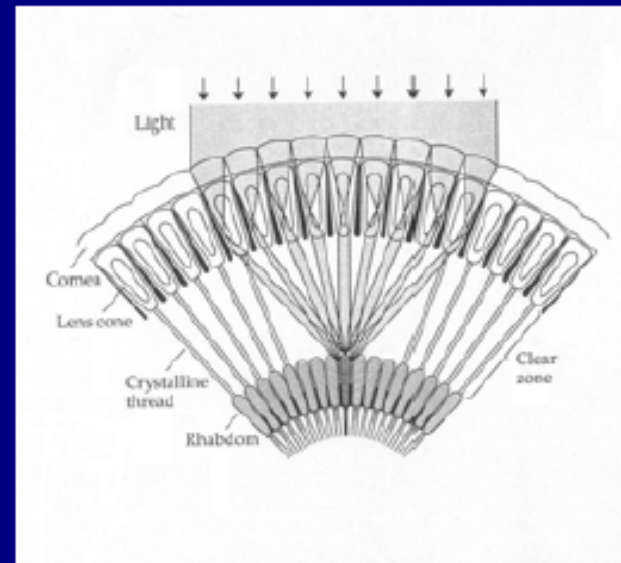


1. Oči apoziční u denních druhů hmyzu. Ohnisková vzdálenost světločné soustavy se rovná délce ommatidia a paprsky se sbíhají na rhabdomu. Pigmentové buňky po celé délce ommatidia zabraňují pronikání paprsků ze sousedních ommatidií. Tím je zajištěno ostré vidění.
2. Oči superpoziční jsou u nočních druhů hmyzu. Ohnisková vzdálenost světločné soustavy se rovná polovině ommatidia. Jediný rhabdom uložen hlouběji. Pigment soustředěn pouze kolem světločné 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.

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.

Pouze mozaikové vidění

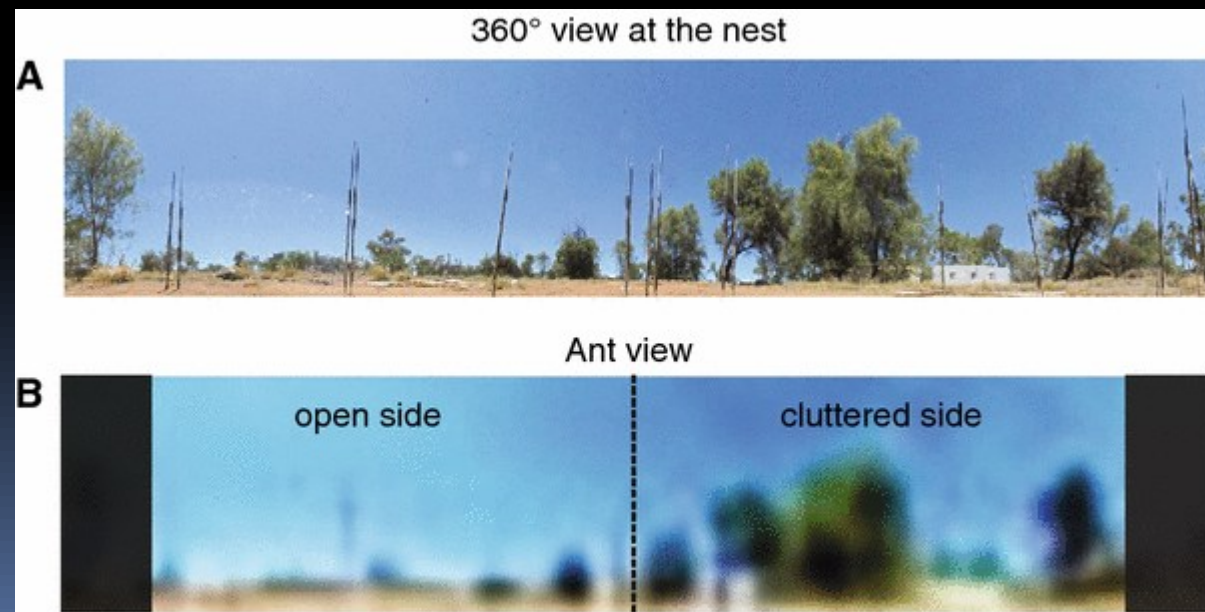


Počet omatidií kolísá od 1 omatidia po 10.000 u vážky.
Vidění je zřejmě jen mozaikové - obratlovčí fotoreceptor zachytí prostorový úhel
přibližně $0,02^\circ$, zatímco hmyzí hruběji: $2-3^\circ$

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.

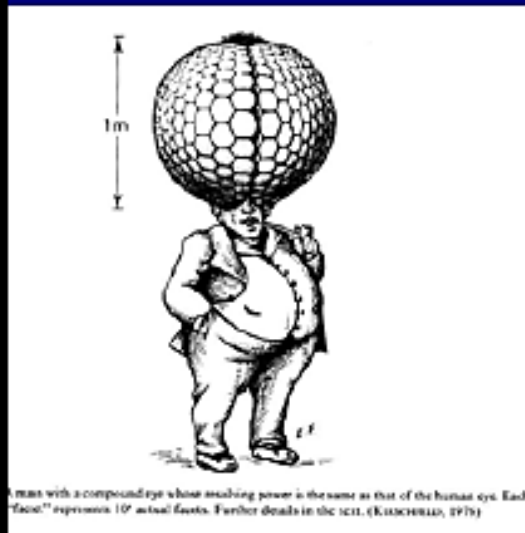


Srovnání s komorovým

Pokud jste malí, jediná čočka nefunguje dobře.

Malá optika není výhodná, protože nedokáže zaostřit světlo do dostatečně malých bodů. Čočky fungují pouze od určité velikosti.

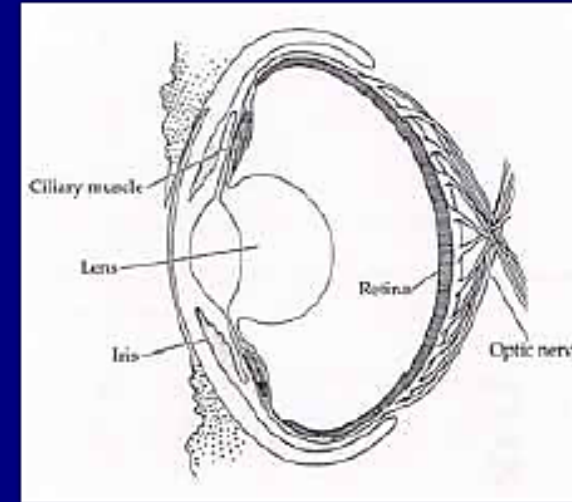
Tedy: dobré řešení pro malé oči.



(after Kirschfeld 1976)

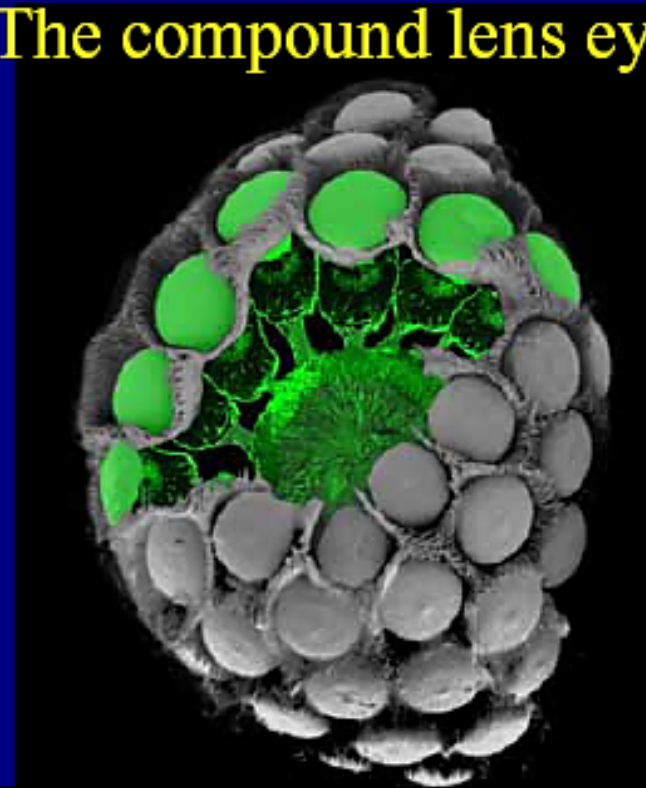
Due to the diffraction limit the lens diameter in compound eyes can not be decreased below a certain value.

Single lens eyes are problematic if you are small



The compound lens eye

Pro:
high resolution despite of small space



Contra:
irregular sampling between lenses

Srovnání s komorovým

Kvůli difrakčnímu limitu nemůže být průměr čočky zmenšen pod určitou hranici aby čočka stále vytvářela ostrý obraz. Aby mělo složené oko stejné rozlišení jako lidské oko, muselo by být obrovské.

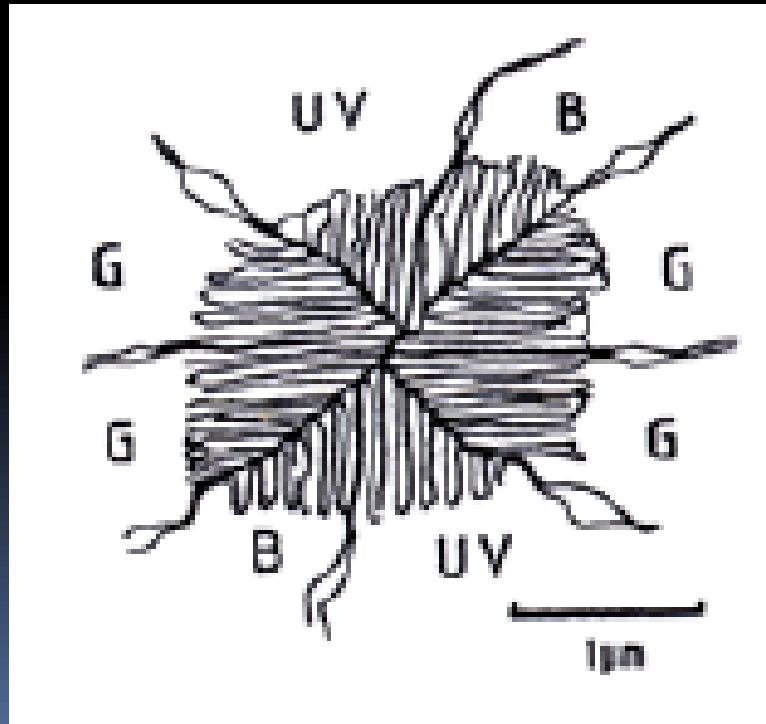
Na druhou stranu, miniaturní čočka neposkytne dostatečně ostrý obraz, a tak má-li být oko malé, je lépe je poskládat je z mnoha malých oček.

Sice se obraz rozbije do více plošek a přechody mezi nimi za pohybu nebudu plynulé, ale obraz bude mít víc bodů a tedy větší rozlišení.

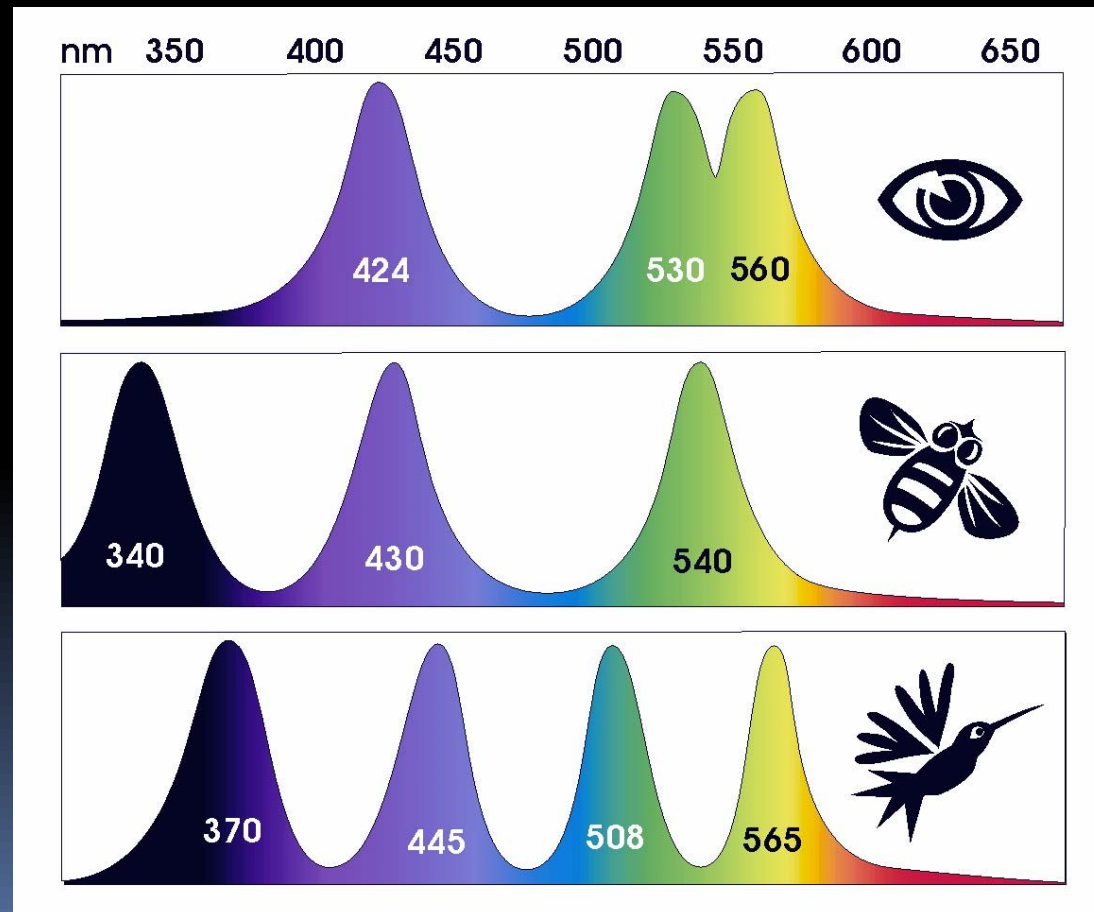
Spektrální citlivost a barevné vidění

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

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 zrkové 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 (strašek) – 12 různých fotoreceptorů, ale rozeznání barev minimální. Spíše jen detekce než diskriminace barev.



Video

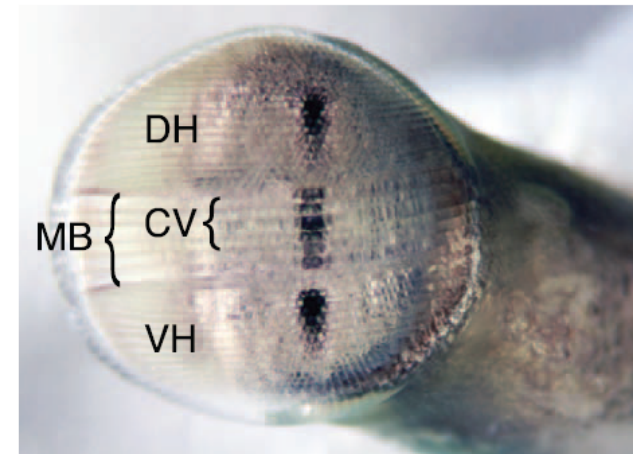
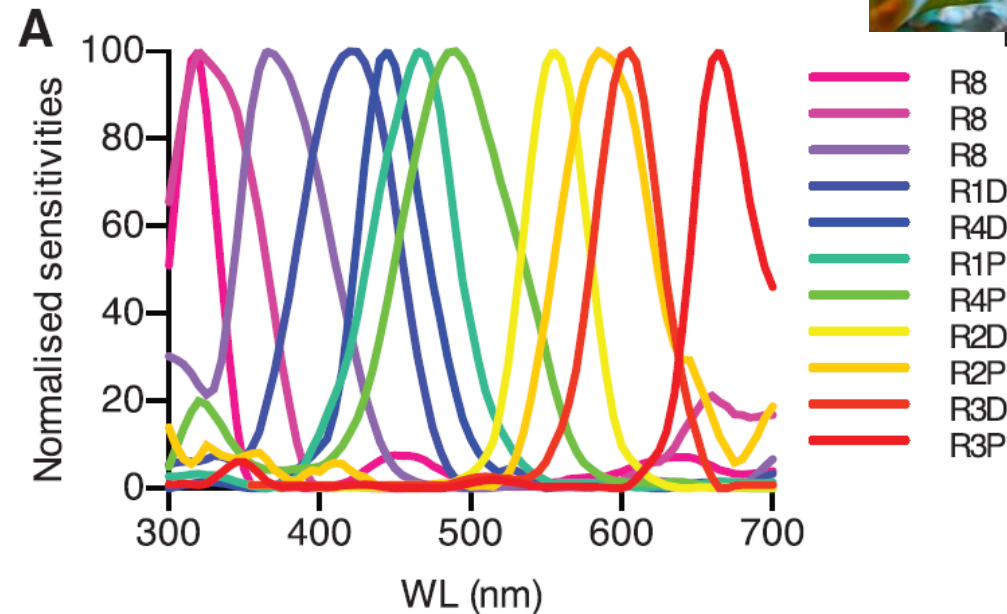


Fig. 1. (A) Spectral sensitivities of *H. trispinosa*. Spectral sensitivity curves obtained from intracellular electrophysiological recordings. The figure shows smoothed data (four neighbors on each side, second-order polynomial), normalized to 100% (see table S1). **(B) Eye of *H. trispinosa*.** Showing 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 hmyzu = jiný pohled.

Neznamená nutně barevné
vidění

The ability to detect ultraviolet light



Human's view.



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

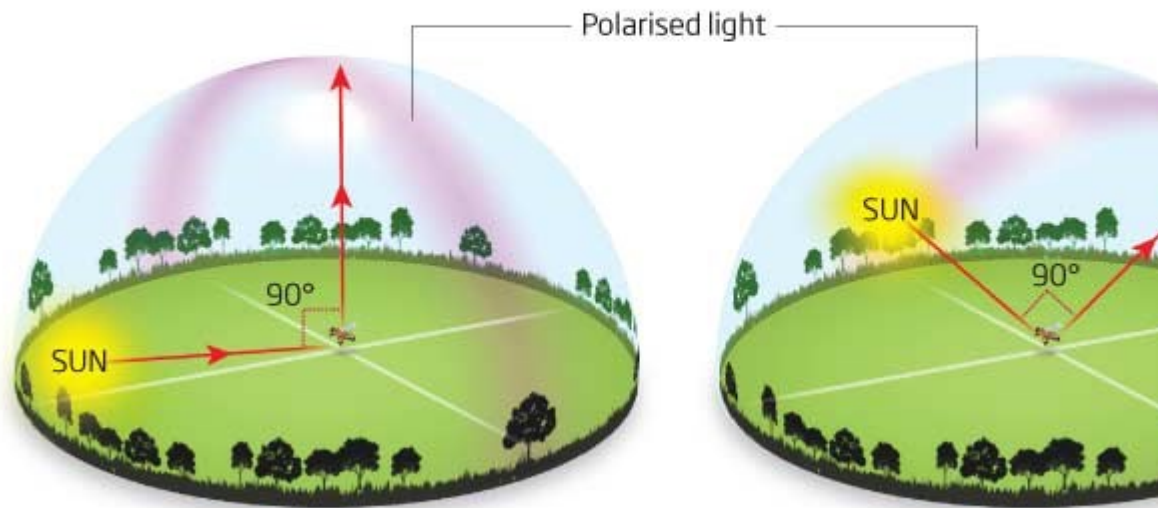
Vnímání roviny polarizace světla

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).

A polarised view

©NewScientist

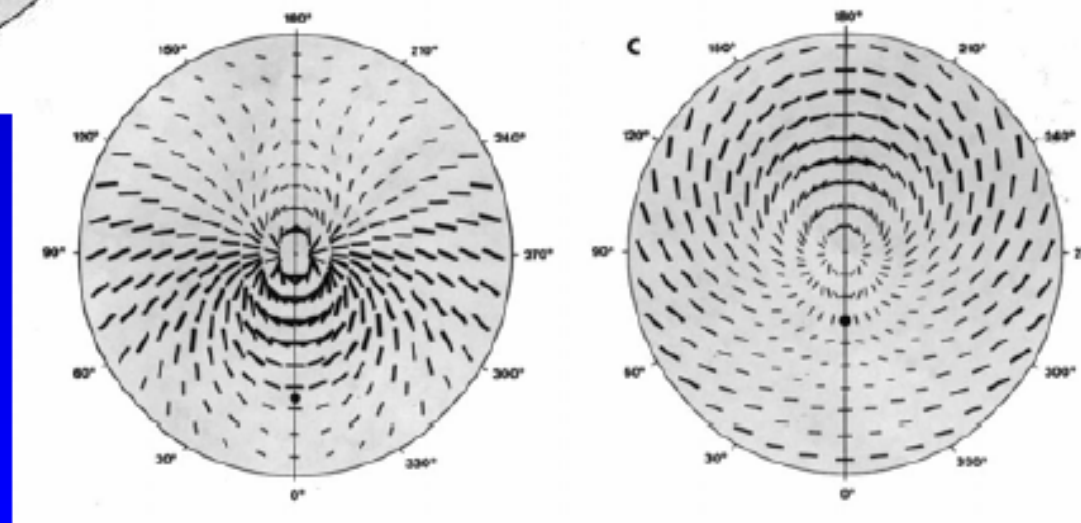
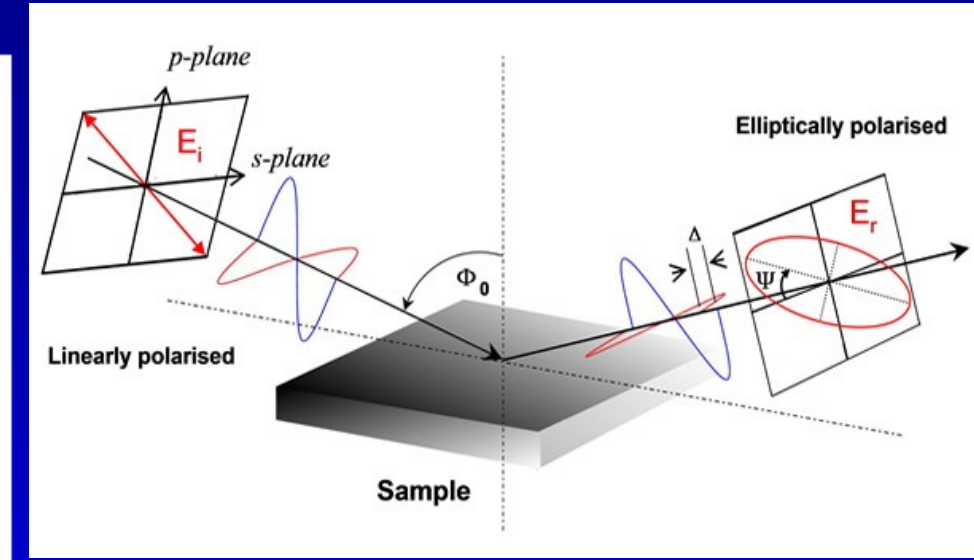
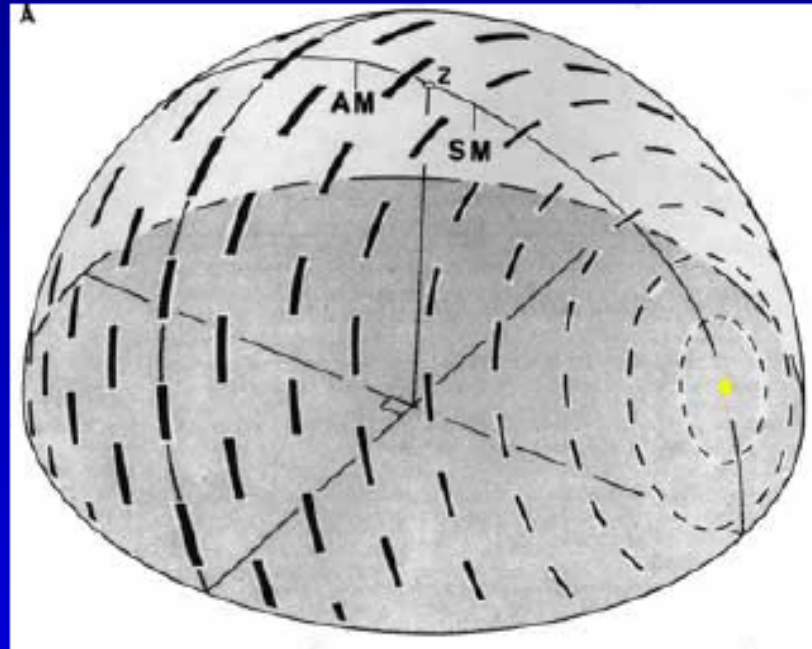
Air molecules in the atmosphere scatter photons to create a circle of strongly polarised light at 90° to the sun. This band moves with the sun throughout the day, allowing bees to use this information to navigate, even when the sun is obscured



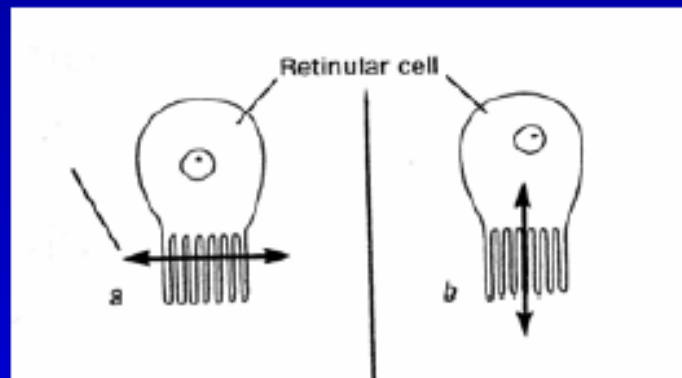
THE HORIZON FROM THE BEE'S PERSPECTIVE



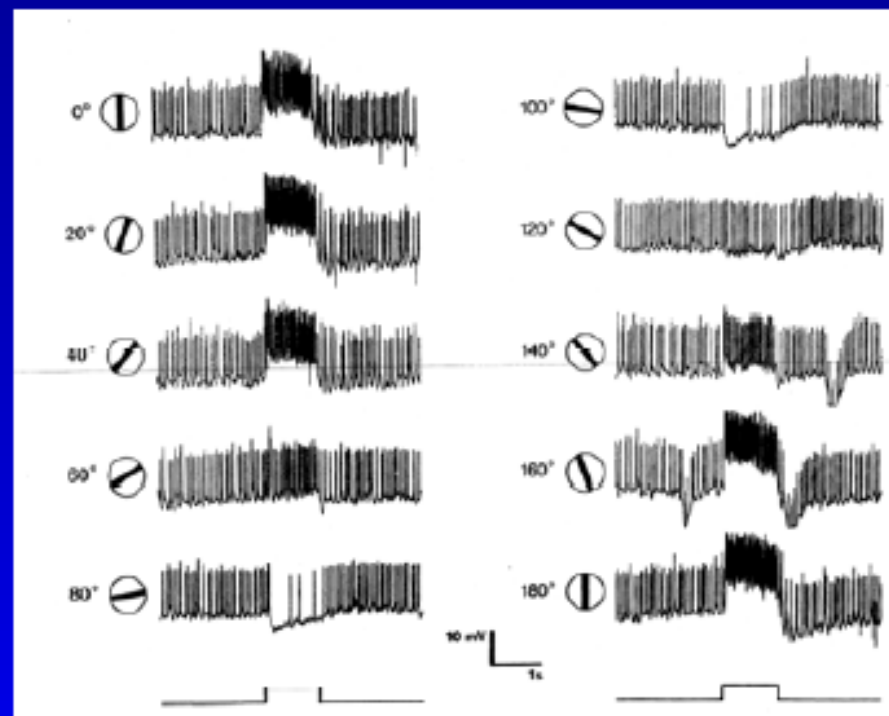
Polarized light patterns in the sky



Příčina je v jednosměrném uspořádání molekul rhodopsinu.



Cricket



(Wehner 1989)

Polarizace je další kvalitou
zřakové informace.

Odstraňuje nechtěné odlesky

Informuje o poloze slunce

Zvýrazňuje kresbu na těle

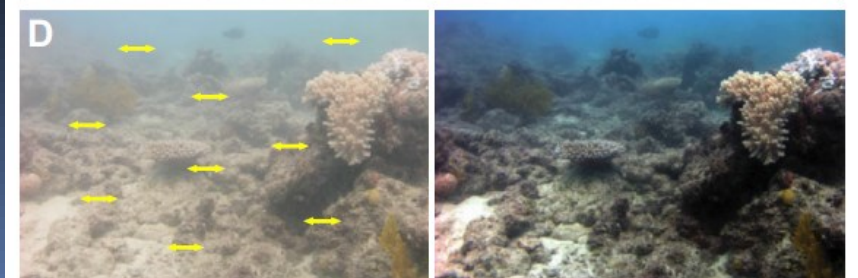
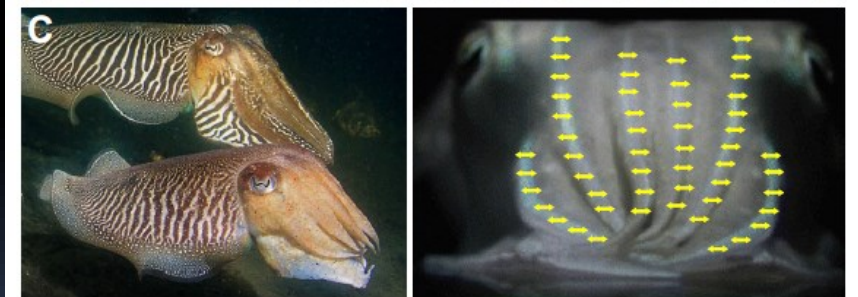
Rozezná vodní hladinu

Odfiltrovává opar ve vzduchu nebo

i vodě



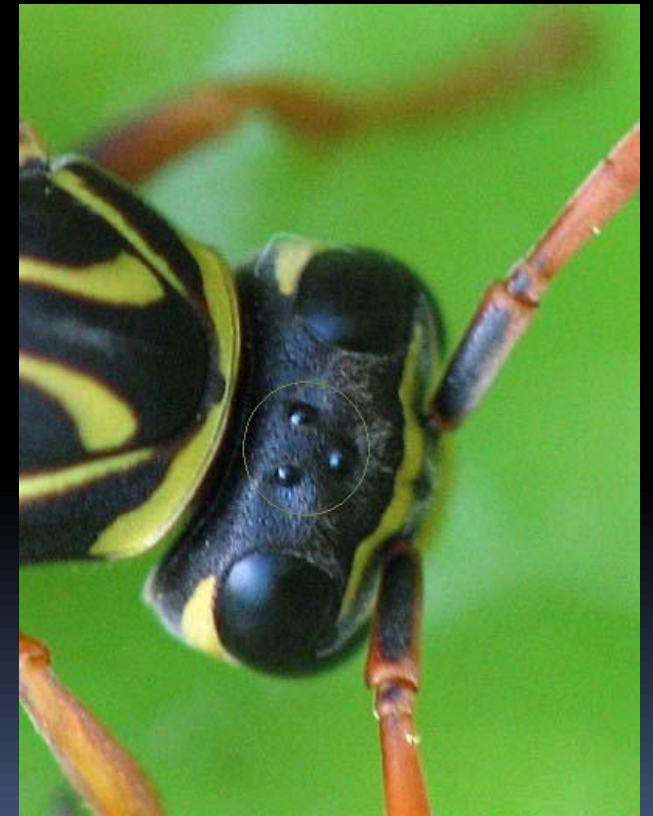
Dorsální lem oka sarančete je tvořen
receptory pro polarizované světlo



Dorzální jednoduché oči (stemmata)

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.



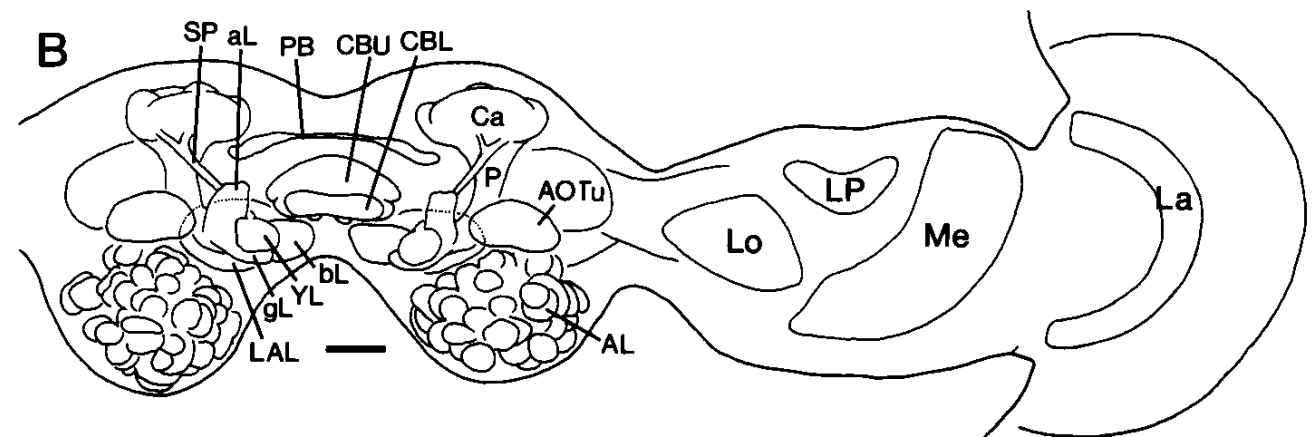
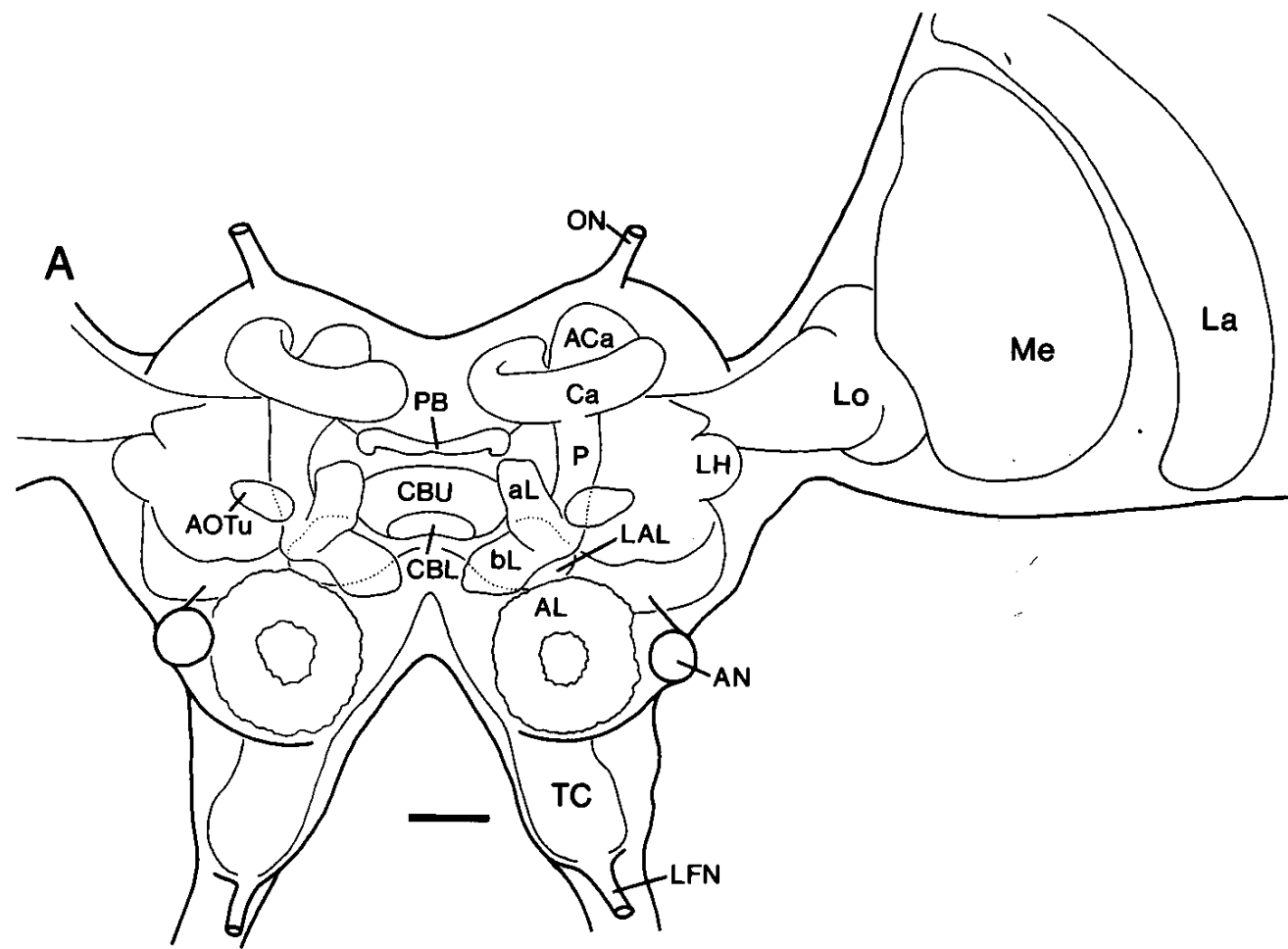
Zrak hraje důležitou úlohu při prostorové orientaci denních druhů – mravenci

Pohled mravence je proti lidskému panoramatický s mnohem menším rozlišením.



Zraková dráha je přímo součástí mozku.

3 neuropile:
Lamina - La
Medula - Me
Lobula - Lo



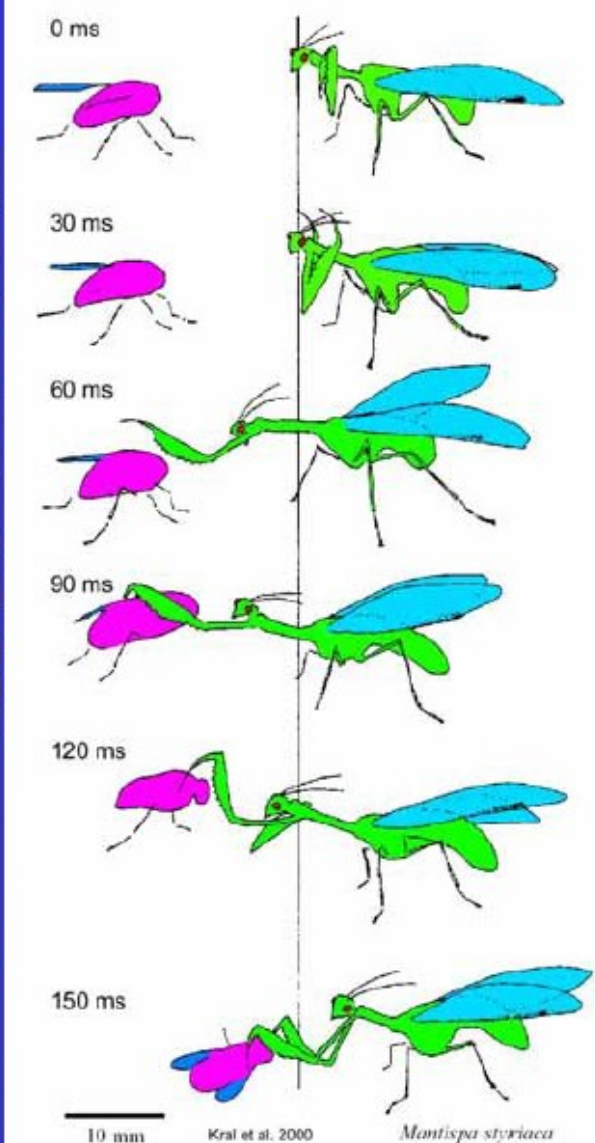
Chování - limity

Kompromis mezi rychlostí pohybů, stavbou NS limitovanou malým počtem neuronů 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 byl mechanistický přístup popisující chování hmyzu jako komplex stereotypních reflexů spouštěných určitým tlačítkem - specifickým podnětem. Nyní je opuštěn 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.

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.

Učení hmyzu

Ačkoli bylo prokázáno, že se na učení podílejí houbová tělíska mozku, jiná ganglia než mozková jsou schopné se učit. Učení bylo prokázáno i u dekapitovaných švábů! Pokud je šváb bez hlavy napojen tak, že jedna z jeho nohou dostane při spuštění elektrický šok, naučí se vyhýbat šokům tím, že bude mít nohu zvednutou. Hrudní ganglia jsou zodpovědná za řízení pohybu nohou a naučí se novému chování. Švábi dávají přednost tmě, pokud mají na výběr mezi osvětlenou polovinou a osvětlenou polovinou komory a tmavou polovinou. Pokud však dostanou v zatemněné polovině elektrické šoky, naučí se volit, vyhnout tmavé polovině a zůstat na světle. I izolovaná noha švába vykazuje další jev související s učením - smyslovou habituaci.

Mravenci a švábi jsou schopni se naučit trasu v bludišti, pokud východ vede k odměně nebo pokud se útekem z bludiště vyhnou trestu. Šváb se bude orientovat z bludiště k domovu, kde cítí švábí pach. Při dalších pokusech dosáhne svého s rostoucí lehkostí, jak se postupně učí trasu. Ve srovnání s krysami se mravenci učí bludiště o polovinu rychleji: krysa zvládne bludiště asi po 15 pokusech, mravenec asi po 30 pokusech, i když mravenci stále dělají několik chyb.

Pokud se však v bludišti provede nějaká změna, krysy se naučí "nové" bludiště rychleji než předtím, protože rozpoznají podobnost vzorů a přenesou své předchozí poznatky do nového bludiště (přenos učení). Naproti tomu mravenec začíná znovu od začátku a považuje bludiště za zcela nové. Mravenci nejsou schopni použít to, co se naučili, na jinou situaci.

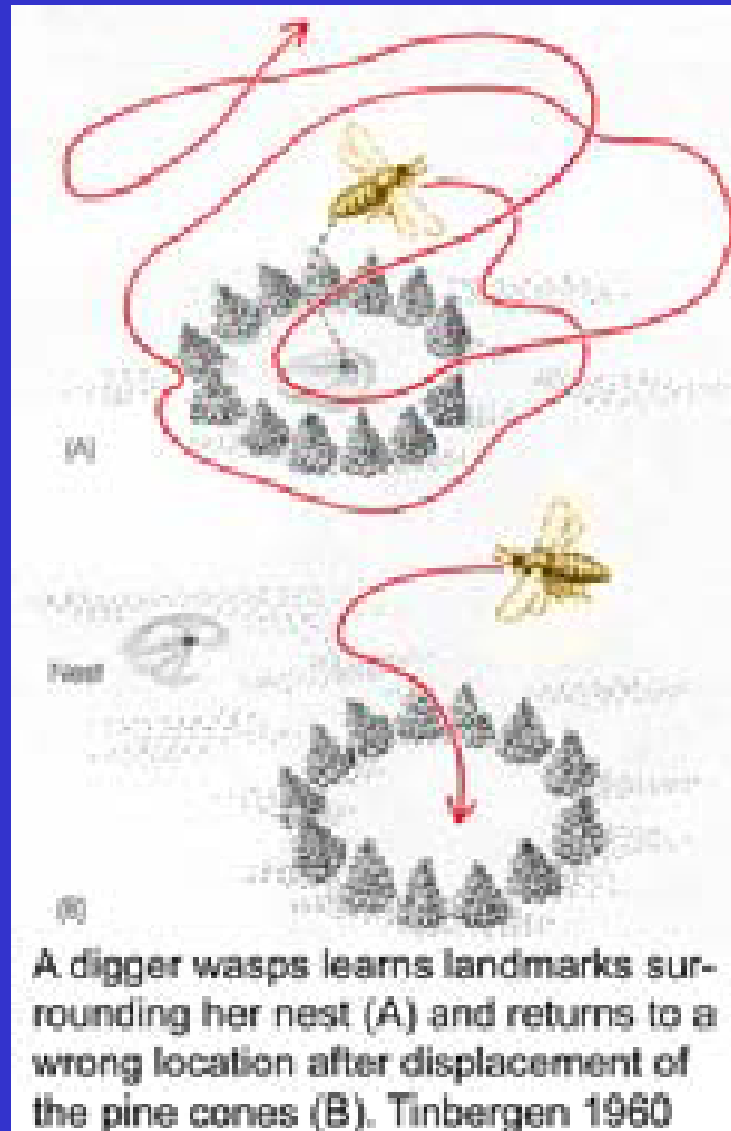
Kromě učení se trasám dokáže hmyz rozpoznat lokalitu, ve které se nachází hnízdo nebo potrava. Jedná se o průzkumné učení - hmyz se učí po opuštění hnízda - obvykle chvíli létá, velmi rychle se naučí polohu mnoha orientačních bodů a pak hnízdo opustí. To je tzv. latentní učení, což znamená, že mezi učením a odměnou uplyne určitá doba. Odměna nastává, když se hmyz vrátí domů a najde své hnízdo.

Například v klasických pokusech na vosičce *Philanthus triangulum*, která přináší potravu svým vyvíjejícím se mláďatům v hnízdě. Naučí se rozpoznávat kruh šišek umístěných kolem vchodu do hnízda, když ve středu tohoto kruhu je hnízdní jamka. Pokud se však šišky při odletu vosy posunou o několik centimetrů, vrátí se zpět do středu kruhu šišek.

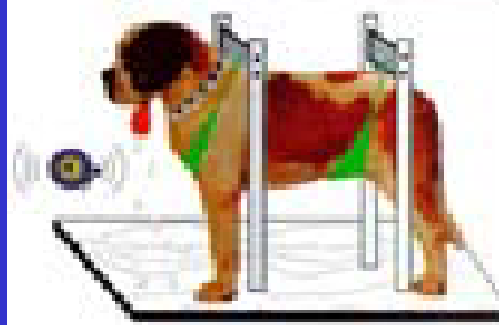
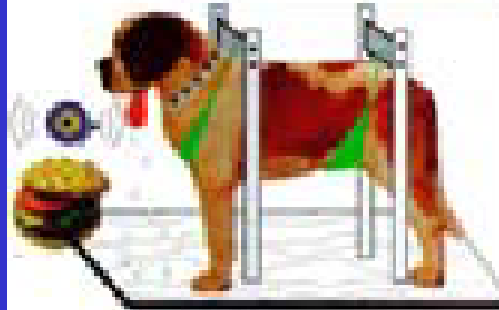
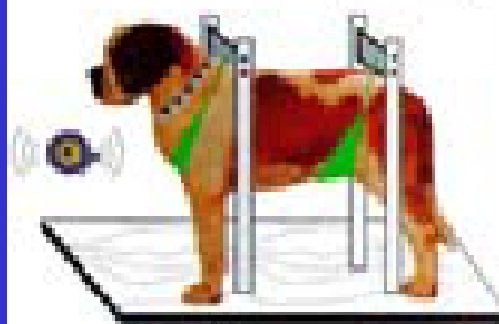
K asociativnímu učení dochází tehdy, když se podnět, který je sám o sobě irelevantní, stane relevantním tím, že se spojí s něčím významným, jako je potravní odměna, a zvíře se naučí ztotožňovat dosud neasociovaný podnět s potravou.

Například šváb může být odměněn tím, že dostane potravu, když je mu předložen určitý, ale nesouvisející pach. Pak se naučí spojovat tento pach s potravou a bude k němu přitahován při shánění potravy. Včely lze naučit spojovat si určitou barvu nebo vzor s určitým motivem.

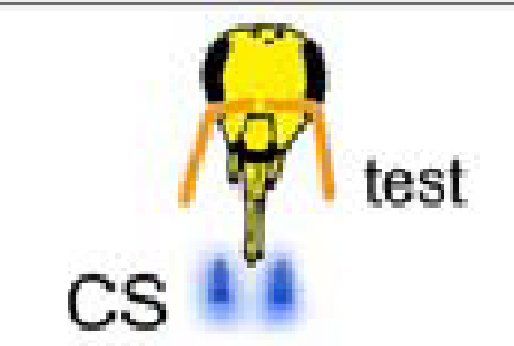
Learning and memory



Ivan Pavlov (1927)



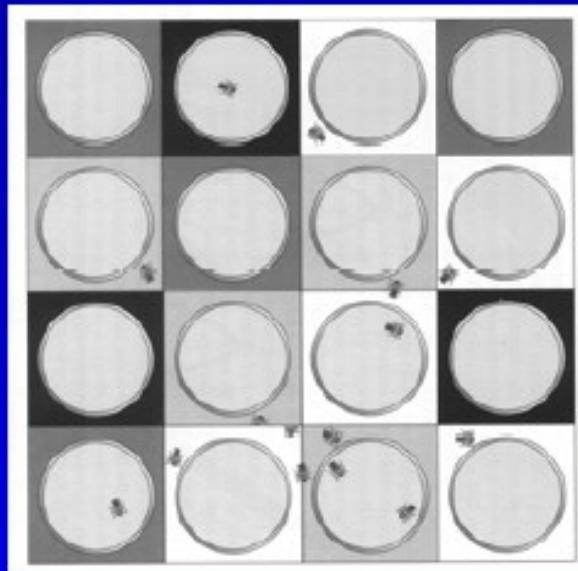
spontaneous



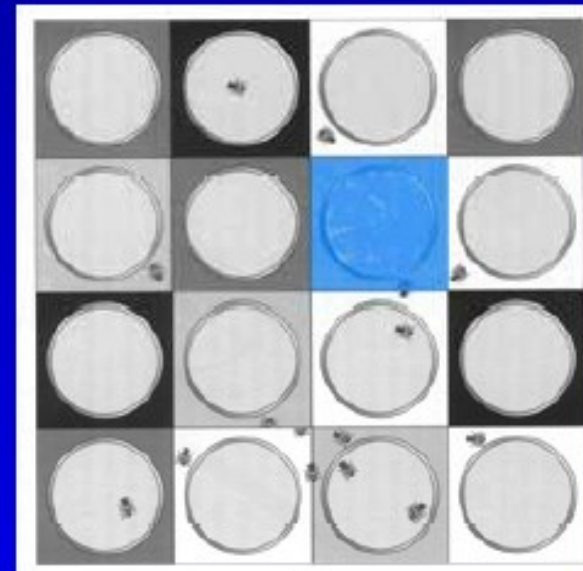
1. Train bees with sugar water on colored background



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



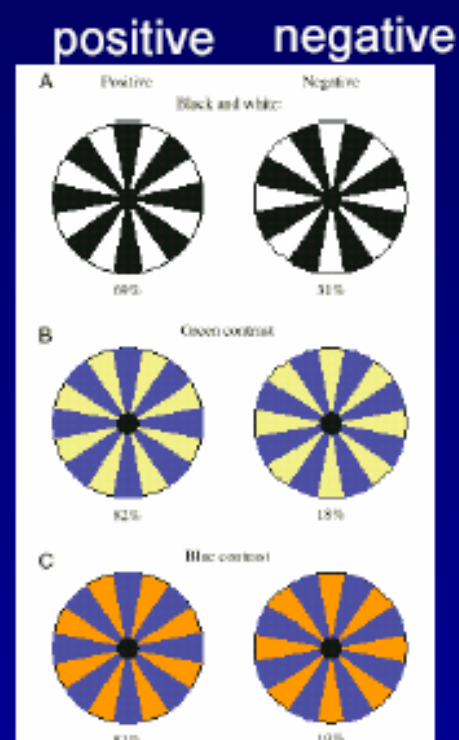
- Shapes



- Symmetry



- Complex patterns



Krátkodobá a dlouhodobá paměť.

Když hmyz dokončí úkol, naučené se zruší, pokud se bezprostředně objeví nový úkol.

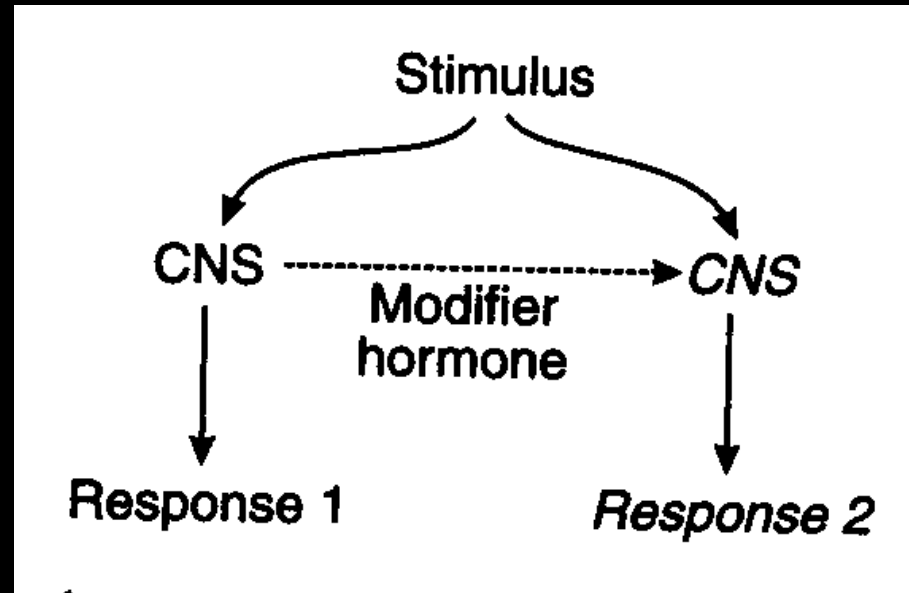
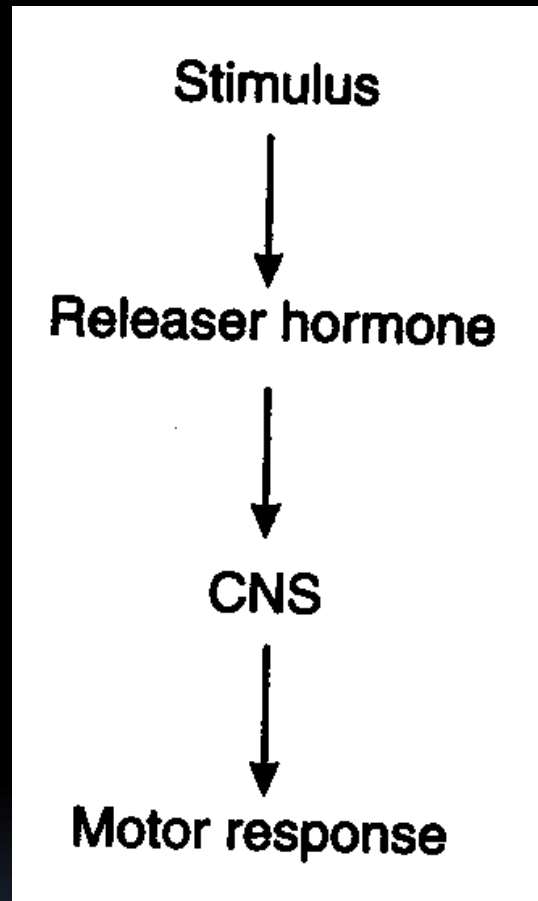
Trvalejší učení vyžaduje období odpočinku mezi jednotlivými činnostmi. Do jisté míry platí totéž u lidí. Právě během odpočinku mozek zpracovává informace a v mozku probíhají nervové procesy jako syntézy proteinů a jsou posilovány synapse a příslušné nervové dráhy.

To lze vysvětlit existencí krátkodobé paměti (STM) a dlouhodobé paměti (LTM). Nervový systém potřebuje čas, aby zpracoval informace v krátkodobé paměti, dal jim smysl a vyřadil informace, které nepovažuje za důležité. U hmyzu LTM obvykle uchovává informace po dobu několik dní.

Spí hmyz?

Hmyz určitě vykazuje cirkadiální cykly. Hmyz se dostává do klidového nebo polospánkového stavu, když se ochladí. V noci může hmyz zaujmout určitý postoj. Například včely se mohou pevně sevřenými čelistmi držet vegetace. Mohou se také vrátit do na stejné místo odpočinku každou noc. Během těchto klidových stavů klesá tělesná teplota a šetří se energie. Předpokládá se, že spánek plní dvě hlavní funkce: uchovávání energie a tvorbu paměti.

Hormonální regulace chování



Hormony spouštěcí – odstartují chování

Hormony modifikátory – změní jeden typ chování ve druhý

Feromony

vábění opačného pohlaví a spuštění sexuálního chování	- sexuální feromony
vábění obou pohlaví dohromady	- agregační feromony
poplach	- poplachové feromony
rozptýlení po okolí	- disperzní feromony
tah	- migrační feromony
synchronizace vývoje (akcelerace nebo inhibice)	- maturační feromony
inhibice ovárií	- 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

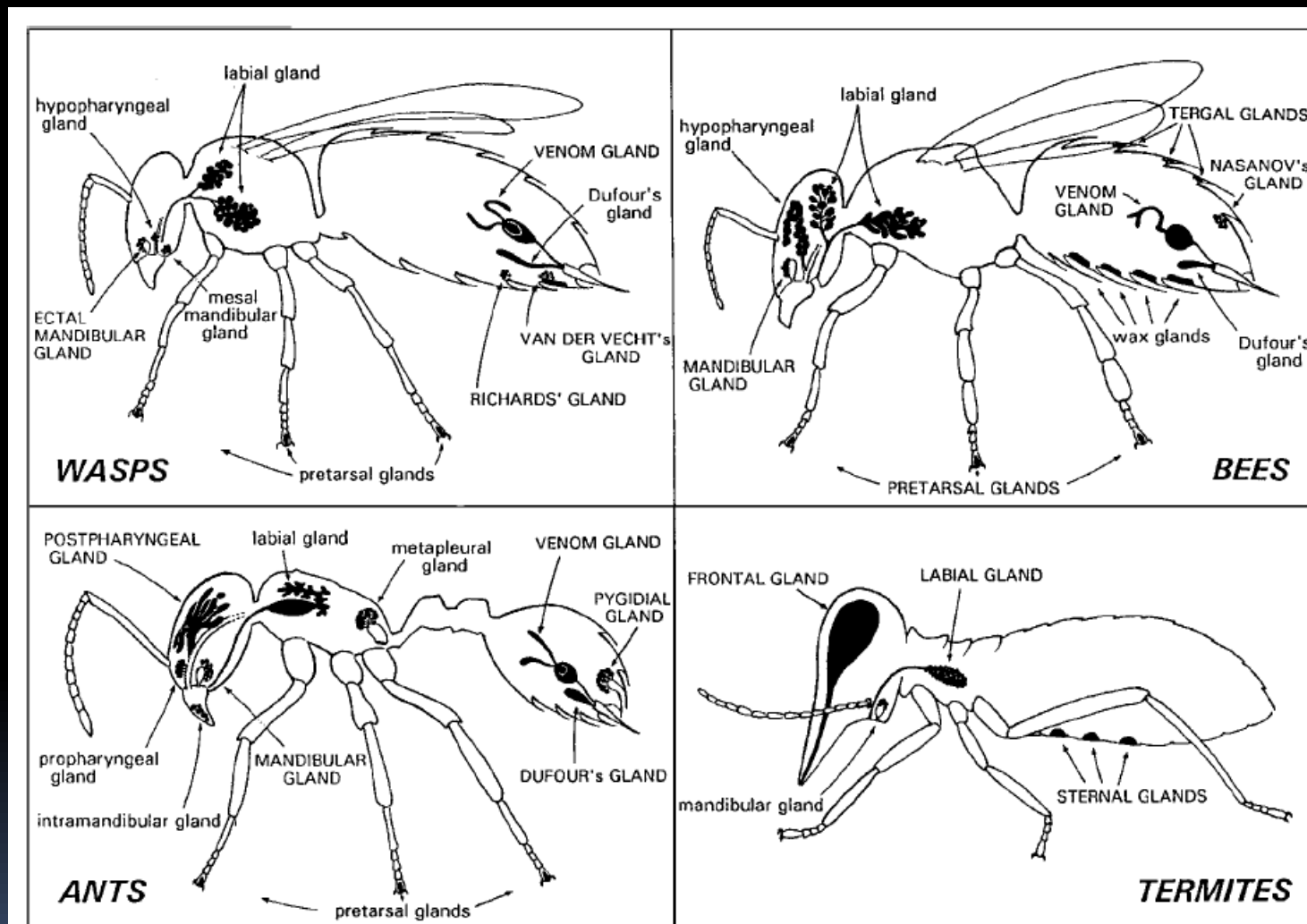


Fig. 1.6. Schematic profile drawings of the commonly found exocrine glands in wasps, bees, ants, and termites. Glands with a pheromonal function are given capital lettering. Pheromones may be identified in future from other glands. Figure from Billen & Morgan (1998).

Plod označený vosičkou, která zde kladla, už je pro další samici nezajímavý.

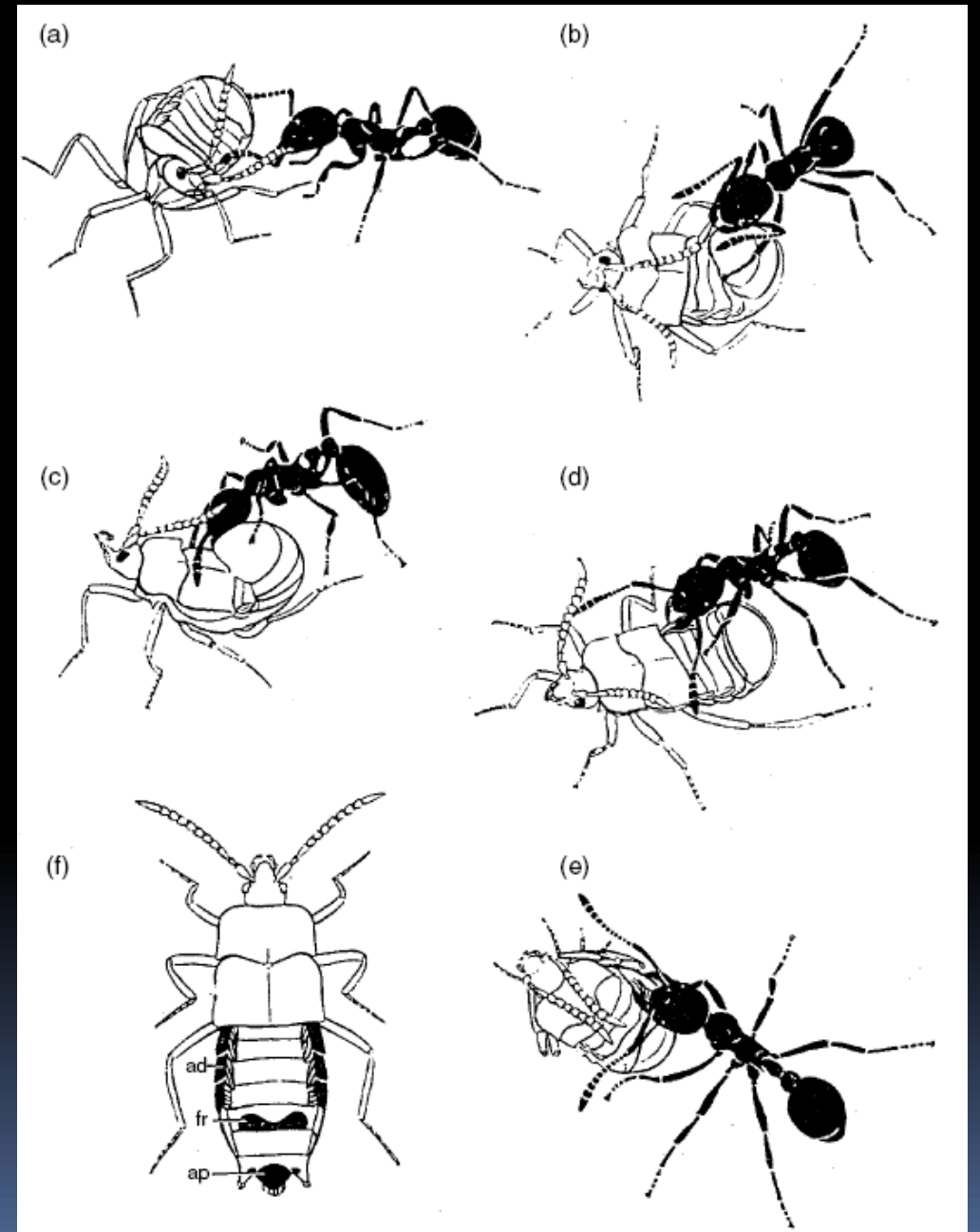


Fig. 4.3. (Left) After an apple maggot fly (*Rhagoletis pomonella*) female has laid a single egg in a fruit, she deposits host-marking pheromone before leaving. Later, conspecific females walking on the fruit detect the pheromone and often, but not always, leave without laying eggs. Although *R. pomonella* 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).

Znalost cizího signálu se vyplácí

Drabčík *Lomechusa* mravence, který jej napadá, uklidní a přiměje aby jej odnesl do hnízda a krmil jej.

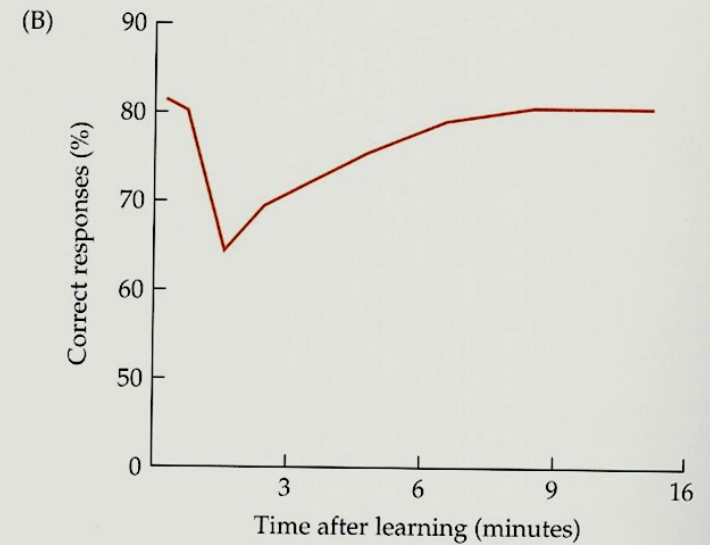
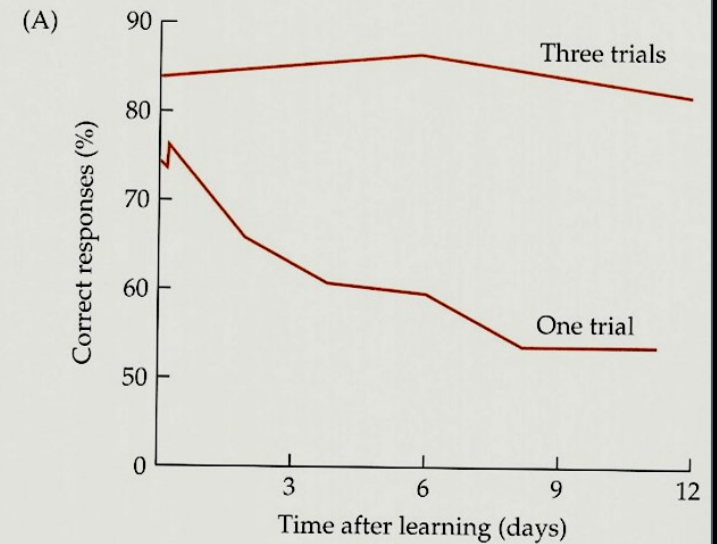


Tři tréninky stačí napořád.

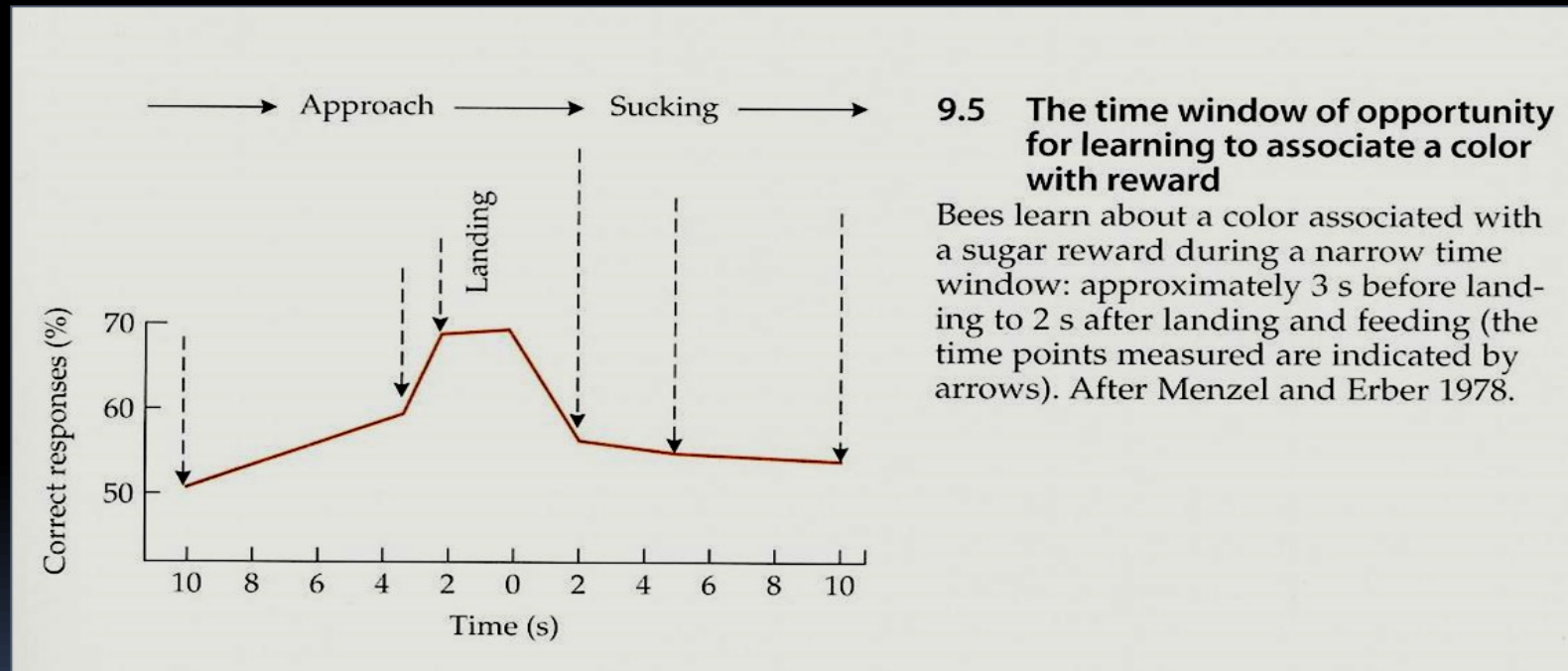
Paměť musí „vyzrát“

9.4 Temporal dynamics of memories for rewarded colors

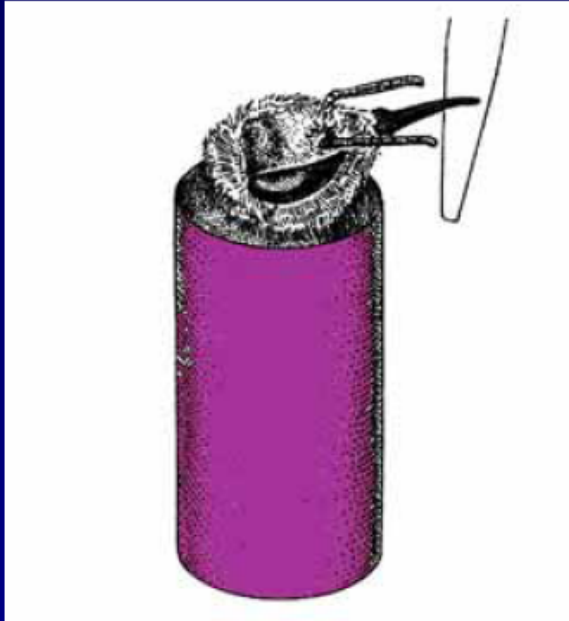
(A) One trial gives rise to a memory that lasts several days, whereas three trials give rise to a permanent memory. (B) The strength of a memory differs with time. Immediately after training, bees show a high percentage of correct choices, followed by a period of poorer memory (at about 3 minutes), followed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

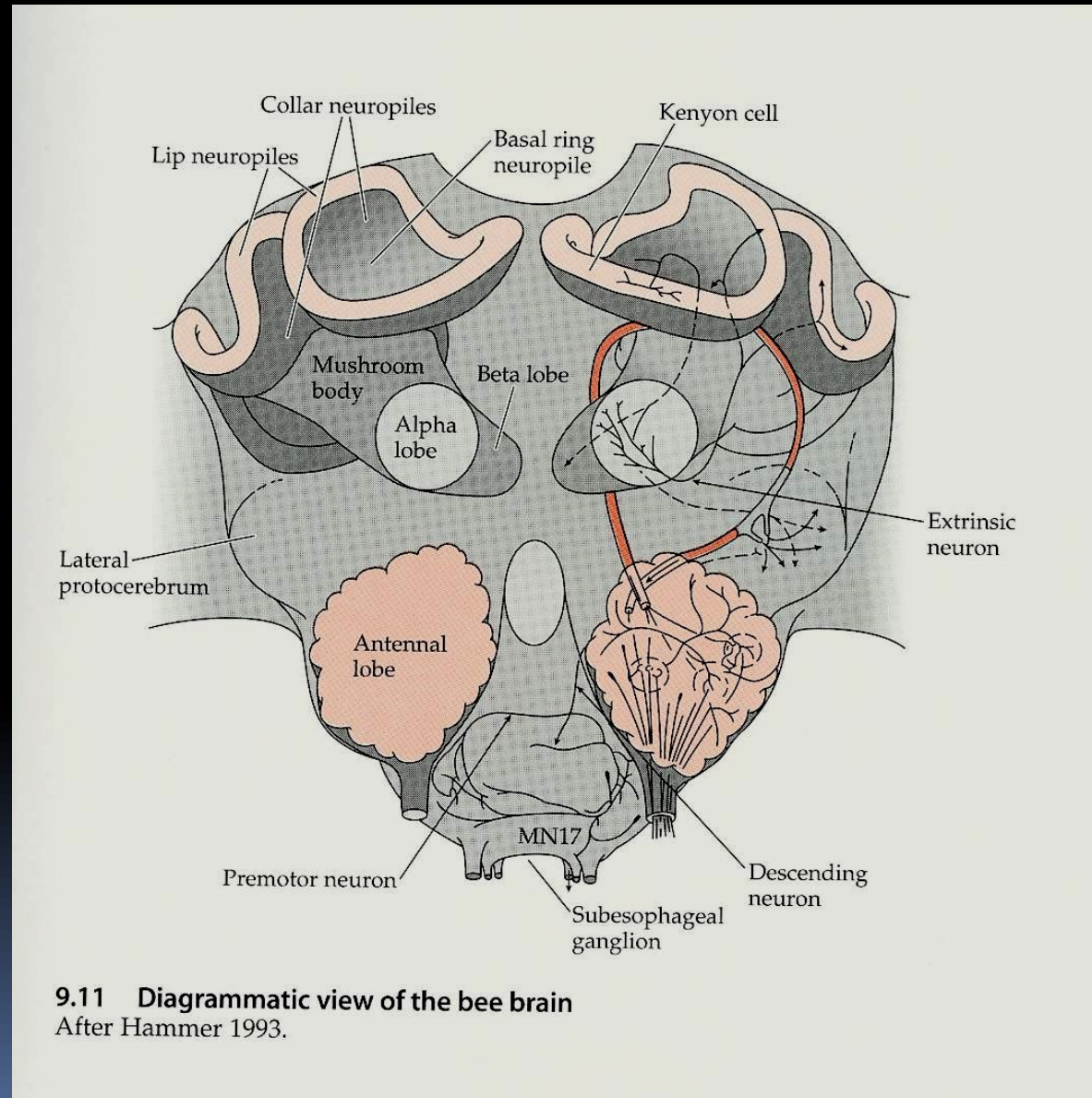
PER with CS

Neurální analýza PER podmiňování – kam je lokalizováno?

950.000 neuronů včely, ale hledání usnadňuje kompartmentace hmyzího mozku

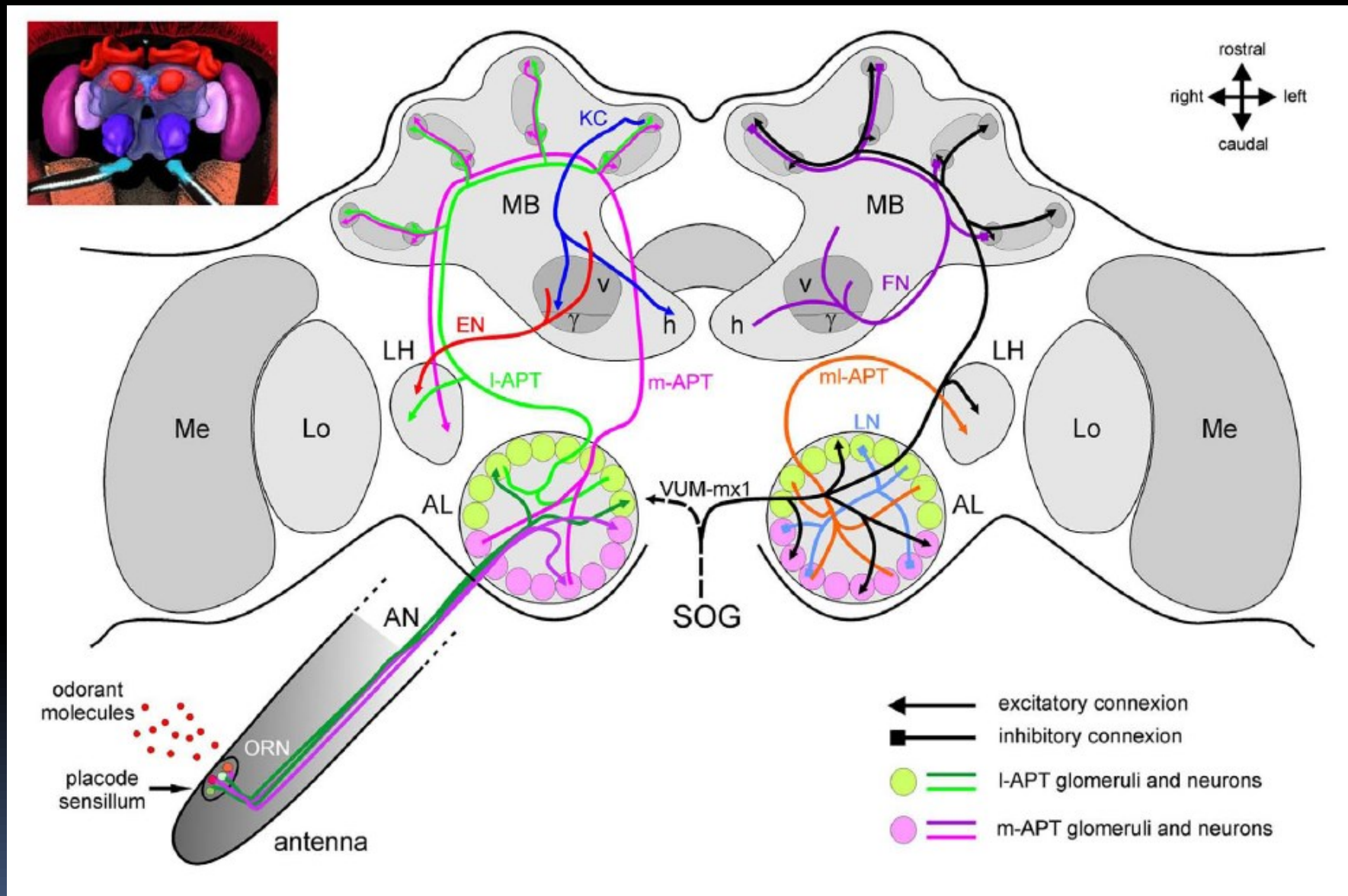
CS-čichové centrum - antennal lobe
Odsud dvě vzestupné dráhy: do houbových těles (multisensorická centra) a laterálního protocerebra (motorická oblast).

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



Čichová dráha včely.

Čich a chuť se potkají v houbových těliscích. Chuťový vstup z podjícnového ganglia



Zobrazení čichové aktivity v mozku včely.

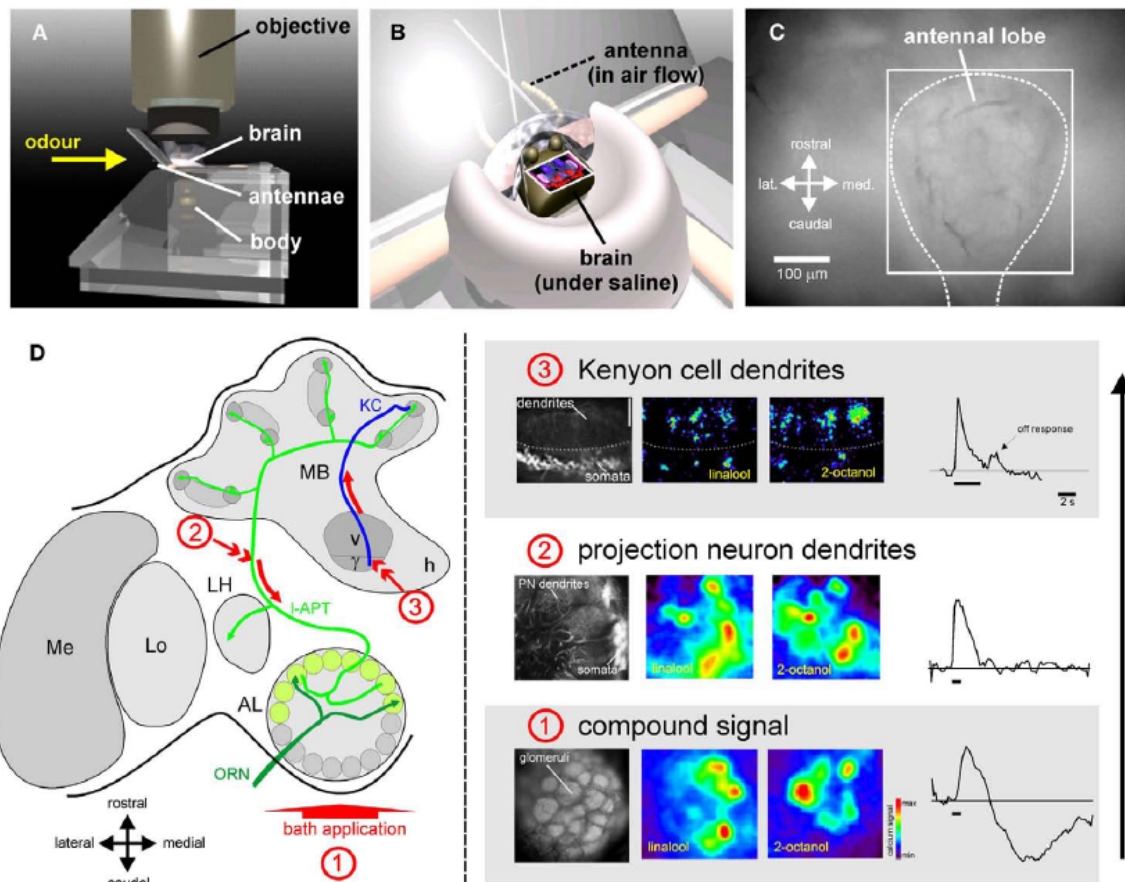
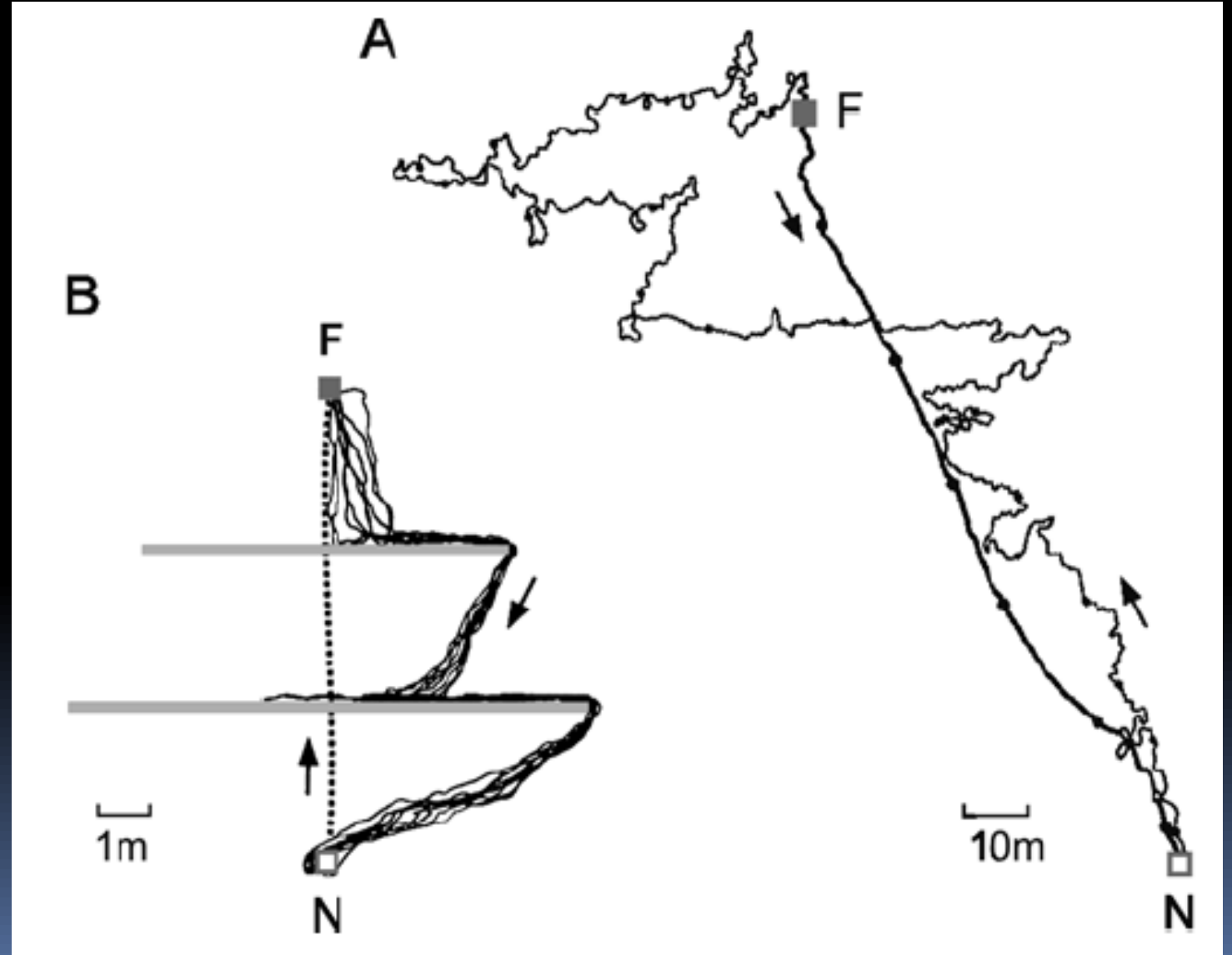


FIGURE 3 | Optical imaging of odor representations in the bee brain. Thanks to *in vivo* calcium imaging, odor representation can be recorded in the bee brain. (A) Bees are placed under an epifluorescence microscope in front of an odor-delivery device delivering a permanent airflow. (B) Their head capsule 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).

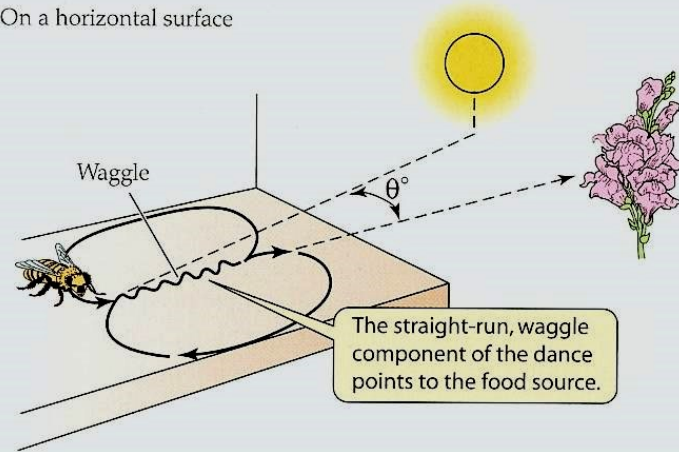
Orientace, navigace

Hmyz běžající po zemi zřejmě monitoruje pohyby končetin k odhadu jak daleko a kam došel (idiosynkraticky, path integration), zatímco létající hmyz monitoruje „optický tok“ – množství a pestrost vzorů zaznamenaných očima.

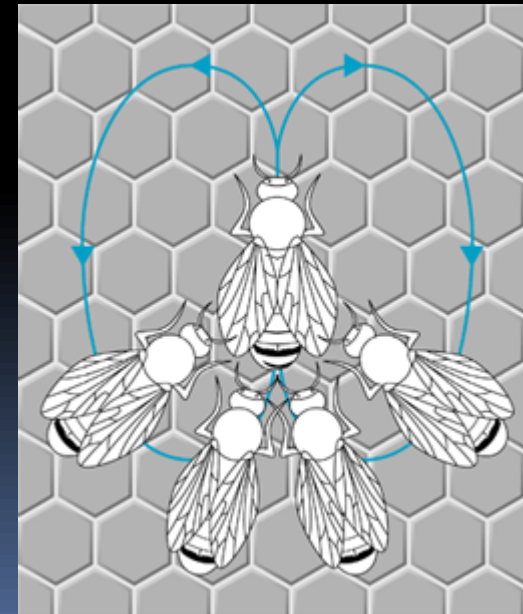
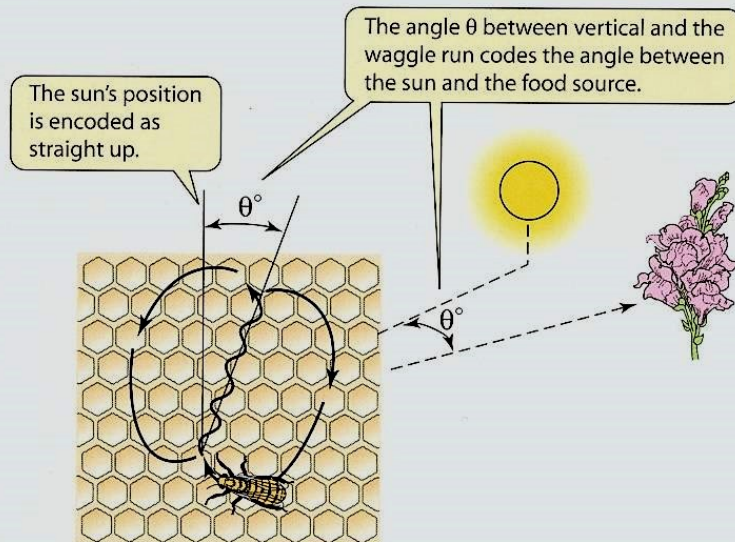


Navigace včel spojená s komunikací

(a) On a horizontal surface



(b) Inside the hive on a vertical surface

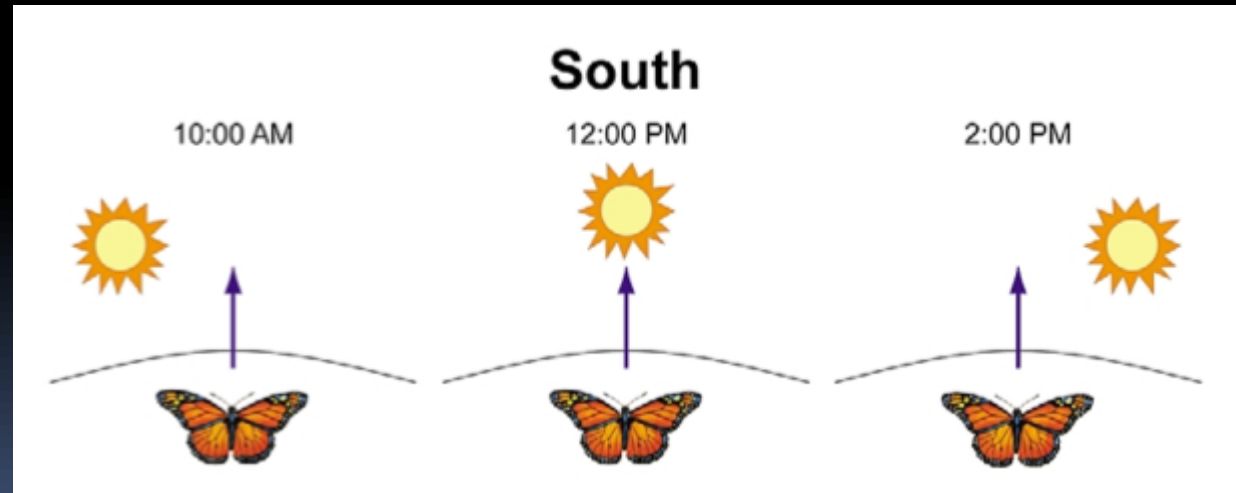
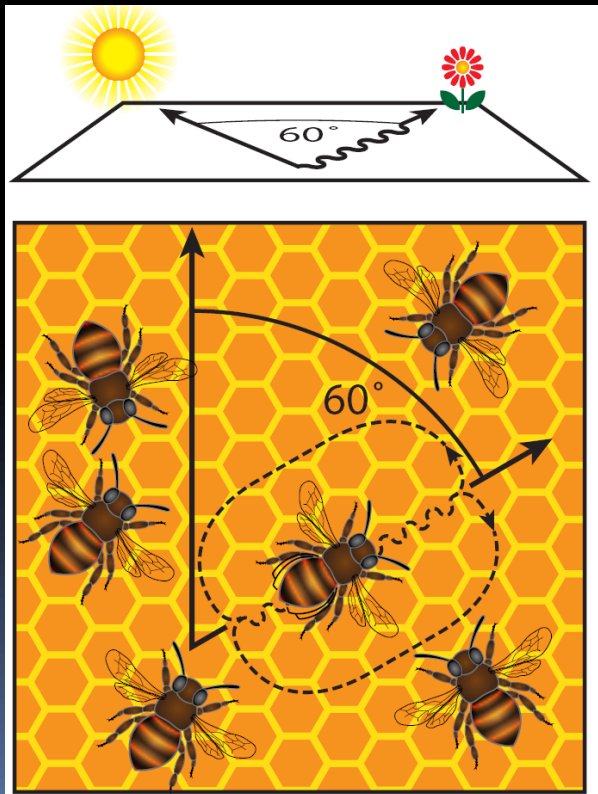


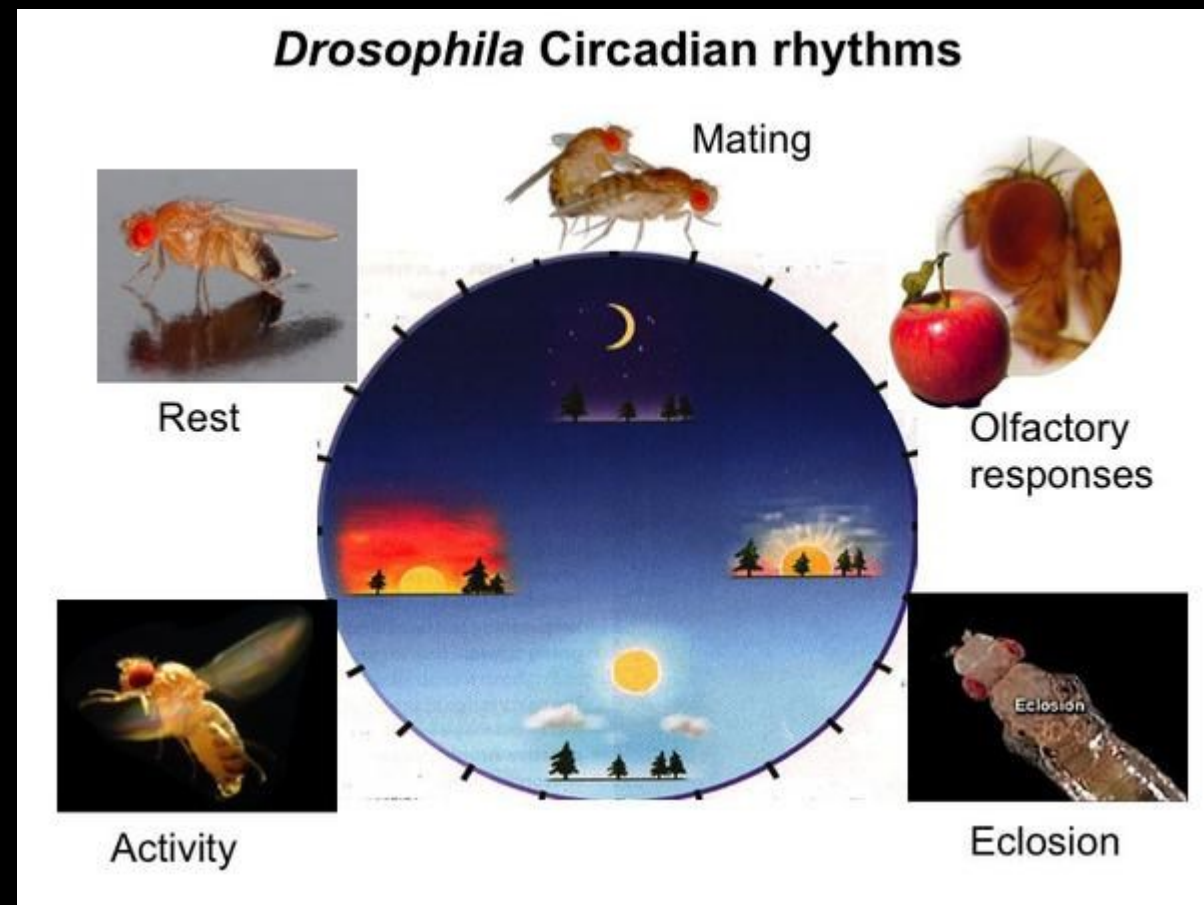
Hodiny a rytmicita

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“.





Aktogram před a po zhasnutí pravidelného světelného režimu – ocitne se bez vnějšího zeitgeberu (časovače) a ukáže se, že vnitřní hodiny se opožďují.

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

