

JULITA KORCZYŃSKA, EWA J. GODZIŃSKA, MARIA KIERUZEL i ANNA SZCZUKA

Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii

Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN

Pasteura 3, 02-093 Warszawa

e-mail: j.korczynska@nencki.gov.pl

e.godzinska@nencki.gov.pl

m.kieruzel@nencki.gov.pl

a.szczuka@nencki.gov.pl

WPLYW WARUNKÓW OŚWIETLENIA I STYMULACJI WZROKOWEJ NA STRUKTURĘ UKŁADU WZROKOWEGO I MÓZGU ORAZ NA FIZJOLOGIĘ I ZACHOWANIE SIĘ OWADÓW

WSTĘP

Wpływ warunków oświetlenia oraz stymulacji wzrokowej na fizjologię i zachowanie się owadów już od wielu lat stanowi przedmiot licznych badań fizjologów i etologów. Nasz obecny artykuł omawia przede wszystkim zjawiska o charakterze plastyczności rozwojowej, a w szczególności modyfikacje behawioralne oraz stosunkowo trwałe zmiany strukturalne w obrębie narządów wzroku i centralnego układu nerwowego, powstające w wyniku ekspozycji na określone warunki oświetlenia mającej miejsce we wczesnym okresie życia owada. W przypadku owadów przechodzących przeobrażenie zupełne, takich jak muchówki (Diptera), czy też błonkówki (Hymenoptera), okresem tym są pierwsze dni ży-

cia imaginalnego, czyli pierwsze dni po wykluciu się postaci dojrzałej (imago) z poczwarki. Natomiast w przypadku owadów przechodzących przeobrażenie niezupełne, takich jak prostoskrzydłe (Orthoptera), których larwy już w pierwszym stadium przypominają miniaturki osobników dorosłych, okresem tym są pierwsze dni po wykluciu się larwy z jaja. Przedstawimy też wybrane dane dotyczące krótkotrwałych, przejściowych efektów warunków oświetlenia na zachowanie się i stan fizjologiczny owada. Szczególną uwagę poświęcimy zjawisku habituacji, czyli przywykania, oraz zjawisku adaptacji sensorycznej zachodzącej w odpowiedzi na aktualnie panujące warunki oświetlenia.

MODYFIKACJE BEHAVIORALNE O CHARAKTERZE ZMIAN PLASTYCZNYCH INDUKOWANE PRZEZ WARUNKI OŚWIETLENIA PANUJĄCE WE WCZESNYM OKRESIE ŻYCIA OWADA

Wpływ warunków oświetlenia panujących w początkowym okresie życia na późniejsze zachowanie się owada jest udokumentowany przez liczne prace, w których badano owady należące do wielu różnych grup systematycznych. Szczególnie dobrze poznany został wpływ tego czynnika na mechanizmy orienta-

cji przestrzennej owadów. Jednym z takich mechanizmów jest fototaksja, czyli ruch ukierunkowany względem kierunku padania światła. Fototaksja pozytywna wiąże się z ruchem ku światłu, negatywna – z ruchem w przeciwnym kierunku (HEYMER 1977). Należy jednak wspomnieć, że w ujęciu niektórych badaczy każda

taksja, a więc także i fototaksja, to tylko pozytywna reakcja organizmu, czyli zorientowanie osi ciała pod określonym kątem w stosunku do kierunku działania bodźca. Tak rozumianej taksi może, oczywiście, towarzyszyć lokomocja w kierunku bodźca bądź też w kierunku przeciwnym, ale należy wtedy mówić o tzw. zachowaniu się taktycznym lub o elazji (m. in. KÜHN 1919; JANDER 1963; CHMURZYŃSKI 1968, 1973a, b; SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989).

Jak się wydaje, deprywacja świetlna we wczesnym okresie życia nie zaburza u owadów zdolności do wykazywania fototaksji. Efektu takiego nie zaobserwowano ani u much z gatunku *Boettcherisca peregrina*, przebywających w stałej ciemności podczas pierwszych 4 - 6 dni życia imaginalnego (MIMURA 1986), ani też u muszek owocowych z gatunku *Drosophila melanogaster* (wywilżna karłowata), hodowanych w stałej ciemności podczas pierwszych 4 dni po wykluciu z poczwarki (HIRSCH i współaut. 1990). Natomiast u świerszczy z gatunku *Gryllus bimaculatus*, owadów przechodzących przeobrażenie niezupełne, ekspozycja na stałą ciemność podczas pierwszych dni po wykluciu się z jaja nie zaburza, co prawda, zdolności do wykazywania fototaksji, opóźnia jednak moment pojawienia się jej w rozwoju ontogenetycznym osobnika (MEILLE i współaut. 1994).

W przeciwieństwie do ogólnej zdolności do wykazywania fototaksji, zdolność do wykazywania fototaksji w odpowiedzi na światło o określonej długości fali może w bardzo silny sposób zależeć od wczesnego doświadczenia badanych osobników. U robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*), wyhodowanych w warunkach deprywacji od światła o krótkiej długości fali, zaobserwowano osłabienie reakcji fototaktycznej wykazywanej w odpowiedzi na takie właśnie światło ultrafioletowe podczas testów w labiryncie Y, w którym jedno ramię prowadziło do źródła światła, a drugie znajdowało się w ciemności. Osłabienie reakcji fototaktycznej na światło ultrafioletowe zaobserwowano również u starszych robotnic schwytych w terenie już po osiągnięciu przez nie stadium rozwojowego zbieraczki i przez 10 następnych dni hodowanych w warunkach deprywacji od światła o krótkiej długości fali. Efekt ten był jednak znacznie słabszy niż w przypadku pszczoł poddawanych takiej deprywacji począwszy od pierwszych dni życia imaginalnego. Stwierdzono też, że zmiany zachowania badanych pszczoł nie były sko-

relowane z istotnymi zmianami wrażliwości siatkówki ich oczu na ultrafiolet (HERTEL 1982).

Nieco inne skutki pociąga za sobą deprywacja pszczoł od światła o długiej długości fali. U pszczoł wyhodowanych w warunkach ekspozycji na światło ultrafioletowe zaobserwowano modyfikacje zachowania analogiczne do tych, jakie opisano w przypadku pszczoł wyhodowanych w warunkach deprywacji od światła ultrafioletowego, a mianowicie osłabienie wrażliwości na światło zielone podczas testów w labiryncie Y. Tym razem jednak efektem behawioralnym towarzyszył również wybiórczy spadek liczby synaps pomiędzy fotoreceptorami siatkówki odbierającymi światło zielone i komórkami monopolarnymi płytki lamina w płatach wzrokowych mózgu, a także wynikająca z tego redukcja aktywności elektrofizjologicznej komórek monopolarnych wykazywanej w odpowiedzi na światło zielone (HERTEL 1983).

Deprywacja świetlna we wczesnym okresie życia imaginalnego może pociągać za sobą nie tylko zmiany elementarnych odpowiedzi owadów na światło, ale również modyfikacje ich odpowiedzi na wzorce wzrokowe. U much z gatunku *Boettcherisca peregrina* rozwój zdolności do rozróżniania wzorców wzrokowych przebiega w sposób prawidłowy jedynie wtedy, jeżeli podczas pierwszych 5 dni życia imaginalnego są one eksponowane na światło oraz przebywają w środowisku bogatym w różnorodne wzorce wzrokowe (MIMURA 1986, 1987a, b). Podobnie, u muszki owocowej *Drosophila melanogaster* deprywacja świetlna podczas pierwszych czterech dni życia imaginalnego powoduje zmianę preferencji wykazywanych podczas testów wyboru wzorców wzrokowych (różnych układów czarnych pionowych pasków na jasnym tle). Osobniki wyhodowane w stałej ciemności wybierają paski szersze. Efektu tego nie obserwuje się u osobników deprywowanych w wieku późniejszym, od 4 do 10 dnia życia imaginalnego (HIRSCH i współaut. 1990).

U muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*) warunki oświetlenia panujące podczas pierwszych czterech dni życia imaginalnego mają też bardzo istotny wpływ na późniejsze zachowania rozrodcze. Samce, które w tym okresie przebywały w stałej ciemności przegrywają podczas konkurencji o samice z samcami hodowanymi w warunkach dobowego cyklu światła i ciemności (12 godz. światła i 12 godz.

ciemności, LD 12:12). Stwierdzono też, że muszki wyhodowane w określonych warunkach oświetlenia (stałe światło, stała ciemność lub LD 12:12) preferują jako partnerów seksualnych osobniki wyhodowane w takich samych jak one warunkach. Efekt ten wynika ze złożonych modyfikacji behawioralnych występujących zarówno u samców, jak i u samic. Co ciekawe, samce wyhodowane w warunkach LD 12:12 odnoszą wyższy sukces kopulacyjny niż samce wyhodowane w stałej ciemności nie tylko wtedy, gdy kojarzą się z samicami w warunkach ekspozycji na światło, ale również wtedy, gdy ich zachowania godowe mają miejsce w stałej ciemności. Przewaga samców wyhodowanych w warunkach LD 12:12 musi mieć więc związek z zachowaniami nie wymagającymi udziału procesów wzrokowych (BARTH i współaut. 1997a). Być może istotną rolę odgrywa tu węch. Okazuje się bowiem, że reakcje *Drosophila melanogaster* na bodźce węchowe mogą zależeć od warunków oświetlenia, w jakich muszki zostały wyhodowane. Muszki wyhodowane w warunkach LD 12:12 reagują na octan etylu oraz benzaldehyd wzrostem amplitudy EAG (elektroantenogramu) w bardzo wyraźnym rytmie okołodobowym. Rytmiczność odpowiedzi na te bodźce zanika jednak w czwartym dniu ekspozycji na stałe światło (KRISHNAN i współaut. 1999). Nie jest jednak do końca jasne, czy efekt ten ma charakter plastycznej zmiany zachowania, gdyż stałe światło znane jest z tego, że wywiera na rytmy owadów desynchronizujący wpływ nie mający charakteru plastycznych zmian rozwojowych (patrz „Habitucja do światła i wpływ stałego oświetlenia na fizjologię i zachowanie owadów”).

U świerszczy z gatunku *Gryllus bimaculatus* hodowanych w stałej ciemności począwszy od stadium jaja zaobserwowano również zaburzenia tzw. skototaksji, czyli tendencji do podążania w kierunku ciemnych wzorców na jasnym tle. Świerszcze wyhodowane w warunkach LD 12:12 z reguły (w 85%) wykazują zdolność do orientacji opartej na skototaksji już w pierwszym stadium larwalnym. Natomiast tylko 20% świerszczy wyhodowanych w stałej ciemności wykazuje skototaksję po osiągnięciu tego wieku. Osobniki wyhodowane w stałej ciemności oraz w warunkach LD 12:12 upodabniają się do siebie pod tym względem dopiero po osiągnięciu piątego stadium larwalnego. Nawet w tym stadium u świerszczy wyhodowanych w stałej ciemności obserwuje się

jednak trwale zaburzenia zachowania eksplozacyjnego i mechanizmów fiksacji wzrokowej. Osobniki takie wykazują, co prawda, zdolność do podążania w kierunku wzorców wzrokowych składających się z ciemnych pionowych pasków na jasnym tle, ale znacznie wolniej dochodzą do celu (LAMBIN i współaut. 1990, MEILLE i współaut. 1994). Stwierdzono również, że orientacja świerszczy z gatunku *G. bimaculatus* jest tym bardziej zaburzona, im wcześniej miała miejsce ich ekspozycja na warunki stałej ciemności. Najsilniejsze efekty pociąga za sobą ekspozycja na stałą ciemność mająca miejsce począwszy od stadium jaja. Natomiast zachowanie świerszczy umieszczonych w ciemności dopiero w wieku 1-2 dni od chwili wyklucia się z jaja jest zbliżone do zachowania osobników wyhodowanych w warunkach LD 12:12 (LAMBIN i CHARII 1991).

Wpływ warunków oświetlenia panujących we wczesnym okresie życia imaginalnego na dalszy rozwój behawioralny osobnika był badany także u mrówek. Robotnice pospolitej rudej mrówki leśnej, mrówki ćmawej (*Formica polyctena*), mają w zasadzie aktywność dzienną, choć mogą opuszczać gniazdo także w nocy (ROSENGREN 1977a, b). Doświadczenie, podczas którego mrówki z tego gatunku pobrane z mrowiska w stadium poczwarki przetrzymywano w gniazdach sztucznych przez pierwsze sześć miesięcy życia imaginalnego w stałej ciemności lub w naturalnym rytmie oświetlenia dziennego wykazało, że osobniki te wyraźnie preferują przebywanie w ciemności, niezależnie od tego, w jakich warunkach oświetlenia zostały wyhodowane. Jednakże robotnice hodowane przez pierwsze pół roku w warunkach naturalnego rytmu oświetlenia dziennego unikały światła w mniejszym stopniu niż mrówki przetrzymywane podczas tego okresu w stałej ciemności. Ekspozycja na światło w okresie pierwszych sześciu miesięcy życia imaginalnego wywołała więc u robotnic *F. polyctena* osłabienie wrodzonej preferencji ciemności (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 1992).

W kolejnej serii eksperymentów poświęconych temu zagadnieniu zbadano wpływ warunków oświetlenia panujących we wczesnym okresie życia imaginalnego na późniejsze zachowania robotnic afrykańskiej mrówki gmachówki, *Camponotus melanocnemis* (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 1995, 2000; KORCZYŃSKA 2001). Mrówki z tego gatunku są najczęściej aktywne tylko w nocy, chociaż niektó-

re osobniki mogą przechodzić także na aktywność dzienną (Déjean, informacja ustna). W doświadczeniach badano robotnice minor (czyli robotnice o stosunkowo niewielkich rozmiarach ciała i małej głowie) oraz tzw. nanitiki (czyli szczególnie małe robotnice minor z pierwszej kohorty wiekowej potomstwa królowej-założycielki).

Doświadczenia te pozwoliły na ustalenie, że robotnice *C. melanocnemis* wykazują silną preferencję ciemności niezależnie od warunków oświetlenia, w jakich były hodowane we wczesnym okresie życia imaginalnego. Jednakże ekspozycja na rytm oświetlenia LD 12:12 podczas pierwszego miesiąca życia imaginalnego powoduje u nich istotne osłabienie spontanicznej preferencji do przebywania w ciemności. Efekt ten jest trwały, gdyż utrzymuje się po miesiącu spędzonym przez mrówki w stałej ciemności. Natomiast ekspozycja na LD 12:12 w drugim miesiącu życia imaginalnego nie wywołuje u tych mrówek zmian preferencji warunków oświetlenia. A więc, w rozwoju ontogenetycznym robotnic *C. melanocnemis* istnieje tzw. faza wrażliwa, podczas której pod wpływem warunków środowiskowych mogą zachodzić trwałe modyfikacje wrodzonych preferencji warunków oświetlenia (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 1995, KORCZYŃSKA 2001).

Doświadczenia te wykazały również, że percepcja bodźców chemicznych pozostawianych przez mrówki w strefach znanych kolonii zmniejsza tendencję robotnic *C. melanocnemis* do unikania stref oświetlonych. Efekt ten jest przy tym silniejszy w przypadku robotnic minor wyhodowanych w stałej ciemności niż w przypadku robotnic minor, które podczas

pierwszego miesiąca życia imaginalnego przebywały w warunkach LD 12:12, natomiast w ogóle nie występuje u nanitików wyhodowanych w stałej ciemności. Warunki oświetlenia, w jakich przebywały mrówki we wczesnym okresie życia imaginalnego, mogą więc wpływać również na odpowiedzi mrówek na bodźce chemiczne sygnalizujące strefę znaną kolonii, i to w odmienny sposób u różnych kohort wiekowych (KORCZYŃSKA i GODZIŃSKA 2000, KORCZYŃSKA 2001).

Wykazano też, że u robotnic *C. melanocnemis* w okresie poprzedzającym śmierć rośnie tendencja do przebywania w strefach oświetlonych. Efekt ten występuje nieco wcześniej u mrówek, które we wczesnym okresie życia imaginalnego były hodowane w warunkach LD 12:12, niż u osobników wyhodowanych w warunkach stałej ciemności, i to niezależnie od tego, czy ekspozycja na światło miała miejsce w pierwszym, czy w drugim miesiącu życia imaginalnego (KORCZYŃSKA 2001).

Na marginesie, chcielibyśmy podkreślić, że w literaturze poświęconej ontogenezie zachowania się i układu nerwowego owadów specyficzny okres, w czasie którego zachodzą zmiany rozwojowe o charakterze plastyczności behawioralnej i strukturalnej, określa się nie tylko użytym przez nas terminem „faza wrażliwa”, lecz również jako „okres krytyczny” (m. in. CNAANI i współaut. 2000, PYZA 2002) lub „okres wrażliwy” (np. DJIÉTO-LORDON i DÉJEAN 1999). Najszerszym pojęciem na określenie specyficznego okresu, podczas którego mogą zachodzić określone procesy biologiczne (nie tylko wpajanie) jest pojęcie „okna czasowego” (m. in. MC CLUSKEY 1992, BLOCH i HEFETZ 1999, STRASSMANN 2001).

ZMIANY STRUKTURALNE W FOTORECEPTORACH INDUKOWANE PRZEZ WARUNKI OŚWIETLANIA PANUJĄCE WE WCZESNYM OKRESIE ŻYCIA OWADA

Warunki oświetlenia mogą indukować u owadów nie tylko modyfikacje behawioralne, lecz również poważne i nieodwracalne (plastyczne) zmiany strukturalne w fotoreceptorach. Zmiany takie są obserwowane zarówno w fotoreceptorach oczu złożonych, jak i przyoczek. I tak, u afrykańskiej szarańczy pustynnej, *Schistocerca gregaria*, długotrwała (ośmiotygodniowa) deprywacja świetlna, zastosowana począwszy od pierwszego stadium larwalnego, pociąga za sobą zarówno odwracalne zmiany w strukturze mikrovilli rabdomu (czyli pręcika wzrokowego usytuowanego centralnie wew-

nątrz ommatidium i utworzonego ze ściśle przylegających do siebie tzw. rabdomerów stanowiących światłoczułe części komórek siatkówki), jak i nieodwracalne zmiany prowadzące do trwałego obniżenia wrażliwości oka na światło, obejmujące dezorganizację struktury rabdomu oraz wzrost liczby ommatidiów posiadających zredukowaną liczbę komórek siatkówki tworzących rabdom (BLOOM i ATWOOD 1981). Natomiast u świerszczy z gatunku *Gryllus bimaculatus* hodowanych przez cały okres rozwoju zarodkowego i larwalnego w stałej ciemności również występują zaburze-

nia struktury rabdomu, lecz jednocześnie zwiększa się liczba ommatidiów w oku i poszerza się pole widzenia, co umożliwia zwierzęciu lepsze wykorzystanie dostępnego światła (DERUNTZ i współaut. 1994). Trwałe podwyższenie wrażliwości oka na światło i na kontrast świetlny opisano również u much z gatunku

Musca domestica hodowanych w warunkach stałej ciemności podczas pierwszych 5 dni życia imaginalnego. W przypadku samców tego gatunku dla wywołania tego efektu wystarczy tylko 1-2 dniowa deprywacja świetlna w okresie tuż po wyjściu z poczwarki (DEIMEL i KRAL 1992).

TRWAŁE ZMIANY NEUROANATOMICZNE ZACHODZĄCE W MÓZGU OWADÓW POD WPŁYWEM WARUNKÓW OŚWIEPLENIA PANUJĄCYCH WE Wczesnym OKRESIE ŻYCIA

Warunki oświetlenia panujące we wczesnym okresie życia wywierają również istotny wpływ na procesy rozwojowe zachodzące w mózgu owadów. Istotne efekty zaobserwowano przede wszystkim na poziomie protocerebrum, a w szczególności w obrębie płatów wzrokowych (bocznej, parzystej części protocerebrum, połączonej z jednej strony z oczami złożonymi, a z drugiej strony tworzącej połączenia z ciałem centralnym i ciałem grzybkowatym), w ciele centralnym (wewnętrznej części protocerebrum) oraz w różnych rejonach ciała grzybkowatego (części protocerebrum odgrywającej kluczową rolę w procesach uczenia się i pamięci oraz integracji różnych rodzajów bodźców sensorycznych).

Wpływ warunków oświetlenia na rozwój płatów wzrokowych przebadano przede wszystkim u różnych muchówek. Badania te wykazały, że u muszki owocowej, wzrost objętości zewnętrznych płytek płatów wzrokowych (tzw. płytek lamina) zachodzi głównie w pierwszym dniu życia imaginalnego, niezależnie od doświadczeń wzrokowych osobnika. Deprywacja świetlna podczas pierwszych czterech dni po wykluciu się z poczwarki powoduje jednak trwałe zmniejszenie się objętości płatów wzrokowych, a szczególnie płytki lamina i płytki lobularnej, a także skrócenie się zakończeń aksonów komórek siatkówki. Co ciekawe, trwałe efekty pociąga za sobą już sześciogodzinna deprywacja świetlna podczas tego okresu (BARTH i współaut. 1997b). U muchy domowej, *Musca domestica*, w pierwszym dniu życia imaginalnego zwiększa się liczba tzw. synaps zwrotnych w płytce lamina, ale następnie w okresie do ósmego dnia życia imaginalnego ich liczba znacznie spada. Efekty te występują niezależnie od warunków oświetlenia zastosowanych w tym okresie, ale u much eksponowanych podczas pierwszych czterech dni życia imaginalnego na światło ciągłe lub migoczące selektywny spadek liczby synaps zwrotnych jest znacznie silniejszy niż w przy-

padku osobników, które podczas tego okresu przebywały w ciemności. W rezultacie, przebywanie w stałej ciemności podczas pierwszych dni życia imaginalnego prowadzi do wzrostu liczby synaps zwrotnych w porównaniu z osobnikami, które podczas tego okresu były hodowane w warunkach ekspozycji na światło ciągłe lub migoczące (KRAL i MEINERTZHAGEN 1989).

U muchy *Boettcherisca peregrina* jednooczna deprywacja świetlna przez co najmniej pięć pierwszych dni życia imaginalnego powoduje spadek aktywności neuronalnej w siatkówce i płacie wzrokowym po stronie deprywowanej, rozpoczynający się pomiędzy 6 a 10 dniem deprywacji. Efekt ten występuje również wtedy, jeśli jednooczna deprywacja świetlna ma miejsce w okresie późniejszym (począwszy od szóstego dnia), choć jest wtedy znacznie przesunięty w czasie i ujawnia się dopiero pomiędzy 21 a 25 dniem życia imaginalnego (MIMURA 1988).

Warunki oświetlenia mogą również wpływać na przebieg rozwoju ontogenetycznego ciała centralnego w mózgu owadów. Objętość ciała centralnego muszki *Drosophila melanogaster* zwiększa się w ciągu pierwszych 48 godzin po wyjściu z poczwarki niezależnie od zastosowanych warunków oświetlenia. W warunkach ekspozycji na stałe światło proces ten jest jednak szybszy niż w warunkach stałej ciemności (BARTH i HEISENBERG 1997). U muchy *Boettcherisca peregrina* jednooczna deprywacja świetlna, wywołująca zmiany aktywności neuronalnej w obrębie siatkówki i płata wzrokowego, nie powoduje jednak istotnych zmian w obrębie centralnej części mózgu (MIMURA 1988).

Podczas rozwoju ontogenetycznego centralnego układu nerwowego owadów obserwuje się również daleko idące zmiany w strukturze ciała grzybkowatego. Zmiany rozwojowe zachodzące w obrębie stadium imago zależą od dwóch czynników: procesów dojrzewania

związanych z wiekiem oraz indywidualnych doświadczeń osobniczych (DURST i współaut. 1994, FAHRBACH i współaut. 1998). I tak, muszki owocowe przetrzymywane w stałym świetle przez pierwsze cztery dni życia imaginalnego mają większą objętość tzw. kielichów ciała grzybkowatego niż osobniki hodowane w tym samym czasie w stałej ciemności. Efekt taki można też zaobserwować u much deprywowanych jednoocześnie w ipsilateralnym kielichu ich ciała grzybkowatego (czyli w kielichu znajdującym się po tej samej stronie co oko, które było deprywowane). Efekt ten ma więc związek z aktywacją dróg wzrokowych, a nie jest indukowany przez hormony, gdyż w tym ostatnim przypadku nie powinien się ograniczać jedynie do kielicha ipsilateralnego. Związek tego efektu z aktywacją dróg wzrokowych potwierdza również i to, że nie obserwuje się go u ślepych mutantów *D. melanogaster* (BARTH i HEISENBERG 1997).

W ciałach grzybkowatych mózgu *D. melanogaster* zachodzą jednak również zmiany związane wyłącznie z dojrzewaniem i niezależne od wczesnego doświadczenia osobnika. Jak to stwierdzili BARTH i HEISENBERG (1997), w ciągu pierwszych sześciu godzin życia imaginalnego wzrost objętości kielichów ciała grzybkowatego zachodzi zarówno u much eksponowanych na stałe światło, jak i u osobników hodowanych w warunkach stałej ciemności. Podobne zjawisko współlistnienia zmian struktury ciała grzybkowatego indukowanych przez doświadczenia osobnicze oraz pojawiających się jako funkcja wieku opisano też u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). U owadów tych występuje zjawisko tzw. polietyzmu wiekowego, czyli podziału pracy opartego na różnicach wiekowych pomiędzy osobnikami (OSTER i WILSON 1978). Młode robotnice uczestniczą wprawdzie w pracach wewnątrz gniazda, a dopiero następnie przechodzą do aktywności na zewnątrz gniazda; przejście to znane jest też jako tzw. zmiana statusu behawioralnego (FÉNERON i JAISSON 1995, FAHRBACH i współaut. 1998). Towarzyszy mu cały szereg zmian fizjologicznych a nawet anatomicznych, obejmujących, między innymi, modyfikacje aktywności licznych gruczołów wydzielania zewnętrznego, masy ciała, metabolizmu w czasie lotu, poziomu hormonów (w szczególności, hormonu juvenilnego) i percepcji niektórych bodźców zewnętrznych, a także pojawienie się okołodobowej rytmiki aktywności lokomotorycznej oraz zmiany neurochemiczne i neuro-

anatomiczne w obrębie centralnego układu nerwowego (ROBINSON 2002). Te ostatnie zmiany obejmują przede wszystkim wzrost objętości kielichów ciała grzybkowatych (określany też często jako wzrost objętości neuropilu ciała grzybkowatych), wynikający ze zwiększenia liczby rozgałęzień dendrytycznych i połączony ze zmniejszeniem objętości zajmowanej przez ciała neuronów, tzw. komórek Kenyona (WITHERS i współaut. 1993, DURST i współaut. 1994, ROBINSON i współaut. 1997, FARRIS i współaut. 2001, ROBINSON 2002).

Wpływ doświadczenia osobniczego oraz kontekstu społecznego na zmiany struktury ciała grzybkowatego towarzyszące zmianie statusu behawioralnego osobnika badano u pszczoły miodnej posługując się metodą tzw. kolonii składających się z pojedynczej kohorty wiekowej (ROBINSON i współaut. 1989, 1997). W takiej kolonii, zawierającej tylko młode robotnice w tym samym wieku, część pszczół zostaje zbieraczkami już w trzecim dniu życia, a nie po upływie trzech tygodni, jak to ma miejsce w normalnej kolonii. Gdy takie zbieraczki, po osiągnięciu przez nie wieku 11 dni, porównano z opiekunkami w tym samym wieku, stwierdzono u nich wzrost objętości zarówno tzw. wargi (ang. lip), części kielicha ciała grzybkowatego odbierającej informację pochodzącą z płatów czułkowych, jak i tzw. kołnierzyka (ang. collar), części kielicha ciała grzybkowatego odbierającej informację pochodzącą z płatów wzrokowych. Jak się wydaje, przyczyną tych zmian jest więc doświadczenie nabywane przez zbieraczki w środowisku znacznie bogatszym, zwłaszcza w bodźce wzrokowe, niż warunki panujące we wnętrzu ula (DURST i współaut. 1994).

O tym, że zmiany struktury ciała grzybkowatych są związane nie tylko z nabywaniem doświadczenia, lecz także z wiekiem owada świadczy z kolei fakt, że u robotnic, u których doświadczalnie wymuszono pełnienie funkcji opiekunki jeszcze w wieku 21 dni (w którym w warunkach normalnych pszczoły takie powinny już przejść do funkcji zbieraczek pokarmu pracujących na zewnątrz gniazda) objętość neuropilu ciała grzybkowatego była większa niż u opiekunek w wieku normalnym, a więc w ósmym dniu ich życia imaginalnego (WITHERS i współaut. 1995). Dane te dowodzą jednoznacznie, że wzrost objętości neuropilu ciała grzybkowatego nie wymaga przejścia od aktywności wewnątrz gniazda do prac na zewnątrz gniazda, lecz jest także funkcją wieku pszczoły. Aby

zjawisko to mogło zajść, nie jest również niezbędna ani ekspozycja pszczoły na światło ani jej kontakty z innymi robotnicami. Wzrost objętości neuropilu ciała grzybkowatego (w porównaniu ze stanem obserwowanym u pszczoł świeżo po wykluciu z poczwarki) zaobserwowano bowiem także u robotnic, które przez pierwszych siedem dni życia imaginalnego hodowano w warunkach stałej ciemności i pozbawiono kontaktów społecznych. W ciałach grzybkowatych takich pszczoł wzrosła nie tylko objętość wargi i kołnierzyka kielichów, lecz

także tzw. łodyżki (ang. peduncle), części ciała grzybkowatego wysyłającej impulsy do innych struktur mózgu. U robotnic, które przez pierwszych siedem dni życia imaginalnego hodowano w warunkach deprywacji świetlnej i deprywacji od wszelkich kontaktów społecznych, rozrostowi neuropilu nie towarzyszyła jednak redukcja objętości ciał komórek Kenyona (FAHRBACH i współaut. 1998), mająca z reguły miejsce podczas przechodzenia pszczoły od aktywności wewnątrz gniazda do pełnienia roli zbieraczki (WITHERS i współaut. 1993).

HABITUACJA DO ŚWIATŁA I WPŁYW STAŁEGO OŚWIETLENIA NA FIZJOLOGIĘ I ZACHOWANIE OWADÓW

Wpływ warunków oświetlenia na zachowanie się owadów nie ma wyłącznie charakteru trwałych, plastycznych zmian rozwojowych: odpowiedzi owadów na światło mogą się zmieniać również w sposób nietrwały. Do takich odwracalnych zmian należy, między innymi, habituacja do określonych warunków oświetlenia. Habituacja (przywykanie) bywa definiowana różnie przez różnych autorów zajmujących się tym zagadnieniem. Jedną z najczęściej przyjmowanych definicji habituacji mówi, że jest to proces stopniowego zmniejszania się i zaniku reakcji na często i wielokrotnie powtarzający się bodziec nie mający istotnego znaczenia dla zwierzęcia. Efekty habituacji nie są trwałe: przerwa w działaniu bodźca prowadzi do dyshabituacji, to znaczy odnowy uprzednio wygaszonej reakcji. Habituację uważa się za prostą formę uczenia (SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989, KUPFERMANN 1991, IMMELMANN i BEER 1992), choć niektórzy autorzy zaliczają ją raczej do przejawów elastyczności behawioralnej (HAMMER i MENZEL 1994).

Zjawisko habituacji do określonego rodzaju bodźca świetlnego lub wzrokowego jest u owadów powszechnie obserwowane w warunkach hodowli laboratoryjnych. I tak, na przykład wiadomo już od dawna, że gdy w laboratorium gniazdo mrówek jest ekspozowane na światło, większość robotnic przyzwyczaja się do takich warunków i po pewnym czasie zachowuje się normalnie (WHEELER 1910, DOBRZAŃSKA 1959, HÖLLDOBLER i WILSON 1990). Jednakże nawet pomimo habituacji do światła mrówki mogą zachować preferencję ciemności (SKAIFE 1961, AYRE 1971).

Ekspozycja na stałe światło może prowadzić do habituacji, lecz mimo wszystko często wywiera niekorzystny wpływ na stan fizjolo-

giczny i zachowanie owadów. U wielu gatunków owadów opisano desynchronizujący wpływ ekspozycji na stałe światło na rytmy biologiczne (CYMBOROWSKI 1987, 1998). Zaburzenia rytmiki aktywności ruchowej występujące w odpowiedzi na przedłużoną, kilkudniową ekspozycję na światło stałe opisano, między innymi, u muchy *Calliphora vicina* (HONG i SAUNDERS 1994) oraz u larwy motyla *Spodoptera littoralis* (WĘSIERSKI 2000). Przedłużona ekspozycja na stałe światło przycmione (o bardzo niskim natężeniu) powoduje natomiast wydłużenie okresu rytmu aktywności u much z gatunków *Calliphora vicina* (HONG i SAUNDERS 1994) i *Delia antiqua* (WATARI i ARAI 1999). U mrówek-gmachówek z gatunku *Camponotus rufipes* zużycie tlenu wykazuje wyraźną rytmikę okołodobową w warunkach stałej ciemności oraz LD 12:12, ale nie wykazuje rytmicznych oscylacji w warunkach ekspozycji na światło stałe (TAKAHASHI-DEL-BIANCO i współaut. 1992). Robotnice rudych mrówek leśnych z rodzaju *Formica rufa* również wykazują wyraźne okołodobowe rytmy aktywności lokomotorycznej w warunkach LD 12:12 lub LD 18:6, ale w stałym świetle rytmika aktywności jest u nich słabo wyrażona, a najczęściej wręcz zanika. Podobne efekty obserwuje się u robotnic tego gatunku również w stałej ciemności, co wskazuje na egzogeny charakter ich rytmów aktywności (ROSENGREN 1977b; ROSENGREN i FORTELIUS 1986; NORTH 1987, 1993).

U mrówek z gatunków *C. rufipes* i *F. rufa* ekspozycja na stałe światło wywiera ogólny hamujący wpływ na aktywność i na zużycie tlenu (ROSENGREN 1977b, TAKAHASHI-DEL-BIANCO i współaut. 1992). Analogiczne stresogenne efekty ekspozycji na stałe światło znane

są również u innych owadów: karalucha *Periplaneta americana* i świerszcza *Acheta domestica* (HIRASHIMA i ETO 1993, GERM i KRAL 1995).

Ekspozycja na stałą ciemność stwarza z kolei warunki deprywacji wzrokowej i w związku z tym może wpływać na zachowanie owadów poprzez zmiany fizjologiczne w obrębie układu wzrokowego. Na przykład, zarówno kilkudniowa ekspozycja na warunki stałej ciem-

ności, jak i ekspozycja na stałe światło powoduje wzrost poziomu dopaminy i serotoniny w oczach oraz płatach wzrokowych świerszcza domowego, *Acheta domestica*. Pierwszy z tych efektów autorzy zinterpretowali jednak jako rezultat deprywacji wzrokowej, a drugi powiązali raczej ze stresogennym oddziaływaniem ekspozycji na stałe oświetlenie (GERM i KRAL 1995).

ADAPTACJA SENSORYCZNA ZACHODZĄCA NA POZIOMIE FOTORECEPTORÓW

Modyfikacje odpowiedzi owadów na światło mogą też wynikać ze zjawiska adaptacji sensorycznej, czyli przejściowych adaptacyjnych zmian w obrębie układu wzrokowego pojawiających się w odpowiedzi na aktualnie panujące warunki oświetlenia (HEYMER 1977, SADOWSKI i CHMURZYŃSKI 1989). Badania procesów adaptacji wzrokowej zachodzących w fotoreceptorach oczu złożonych mrówek wykazały, że u gmachówek z rodzaju *Camponotus* oraz u grzybiarek, *Atta sexdens*, komórki siatkówki w ommatidiach oka złożonego po okresie adaptacji do ciemności wykazują większą wrażliwość na światło niż komórki adaptowane do światła (VENTURA i współaut. 1976, MENZI 1987). Zmiany te są stosunkowo szybkie, gdyż u *Atta sexdens* oko jest w pełni przystosowane do widzenia w ciemności już po 10 minutach.

U wielu gatunków mrówek stwierdzono również przemieszczanie się ziaren pigmentu ekranującego w komórkach siatkówki zachodzące w wyniku adaptacji oka do warunków oświetlenia. W ommatidiach oka przystosowanego do ciemności rabdom, tzw. pręcik wzrokowy, otoczony jest przez duże wakuole, natomiast ziarna pigmentu rozmieszczone są równomiernie w pozostałej części cytoplazmy komórki. Ekspozycja oka na światło powoduje natomiast podział dużych wakuoli na mniejsze i przemieszczanie się ich do wnętrza komórki siatkówki, a także koncentrację ziaren pigmentu wokół rabdomu (MENZEL i LANGE 1971, MENZEL 1972, MENZEL i KNAUT 1973, HERRLING 1975).

U mrówek z rodzaju *Camponotus* prowadzących przynajmniej częściowo nocny tryb życia procesy adaptacji wzrokowej obejmują również adaptacyjne zmiany aparatu dioptrycznego oczu złożonych. Pod wpływem ekspozycji na światło stożek krystaliczny

ommatidium wydłuża się tworząc przewężenie w części dośrodkowej, natomiast rabdom skraca się i jednocześnie zwiększa się powierzchnia jego przekroju poprzecznego. Zmiany te są również stosunkowo szybkie: aparat dioptryczny jest w pełni przystosowany do aktualnie panujących warunków oświetlenia już w dwie godziny po ich zmianie (MENZI 1987).

Wykazano też istnienie ścisłych związków pomiędzy charakterem procesów adaptacji wzrokowej zachodzących w oku złożonym, a typem aktywności dobowej badanego gatunku. U mrówek z gatunku *Myrmecia gulosa*, posiadających bardzo dobrze rozwinięty układ wzrokowy, nie stwierdzono występowania adaptacyjnych zmian ultrastruktury światłoczułych błon w fotoreceptorach (NICKEL i MENZEL 1976). W ommatidiach mrówek z gatunku *Cataglyphis bicolor*, prowadzących wyłącznie dzienny tryb życia, jedynym mechanizmem adaptacji wzrokowej jest migracja pigmentu ekranującego w komórkach wzrokowych. U mrówek tych nie stwierdzono natomiast występowania adaptacyjnych zmian wrażliwości na światło komórek siatkówki, ani też zmian długości i kształtu rabdomu i stożka krystalicznego, odgrywających ważną rolę w procesie adaptacji wzrokowej u gatunków mrówek prowadzących przynajmniej częściowo nocny tryb życia (MENZI 1987).

Zjawiska adaptacji wzrokowej są też znane u innych owadów. Migracje ziaren pigmentu w komórkach wzrokowych zachodzące pod wpływem zmian warunków oświetlenia opisano, między innymi, u muchówki *Arachnocampa luminosa* (MEYER-ROCHOW i WALDVOGEL 1979), w przyoczkach osy *Paravespula germanica* (PABST i KRAL 1989) oraz w układzie wzrokowym muchy domowej *Musca domestica* (PYZA i MEINERTZHAGEN 1997, PYZA 1998). Ad-

aptacyjne zmiany morfologiczne aparatu dioptrycznego opisano też u innych owadów. U muchówki *Arachnocampa luminosa* stożek kryształiczny wydłuża się pod wpływem światła, a skraca w ciemności (MEYER-ROCHOW i WALDVOGEL 1979). Wzrost średnicy rabdomu w oku przystosowanym do ciemności wykazano u świerszcza *Gryllus bimaculatus* (HOFF 1984), a wzrost objętości rabdomu w oku muchówki *Arachnocampa luminosa* (MEYER-ROCHOW i WALDVOGEL 1979) oraz w oku

złożonym larwy (WHITE 1967), przyoczku larwy (WHITE i LORD 1975) i oku postaci dojrzałej (BRAMMER i współaut. 1978) komara *Aedes aegypti*. U os z gatunku *Paravespula germanica* szesnastogodzinna ekspozycja na słabe światło zielone prowadzi do stosunkowo nieznacznego, lecz istotnego powiększenia średnicy rabdomu przyoczek w porównaniu z osobnikami hodowanymi przez taki sam okres czasu w stałej ciemności lub w warunkach ekspozycji na słabe światło ultrafioletowe (PABST i KRAL 1989).

PROCESY ADAPTACJI ZACHODZĄCE W NEURONACH UKŁADU WZROKOWEGO OWADÓW

Procesy adaptacji do warunków oświetlenia zachodzą również w neuronach układu wzrokowego owadów. Zjawiska te zostały szczegółowo zbadane na przykładzie muchy domowej (*Musca domestica*). Szczególnie interesujące okazały się tu procesy dynamicznych zmian strukturalnych różnych typów połączeń synaptycznych występujących w obrębie płytki lamina, pierwszego neuropilu płatów wzrokowych mózgu, leżącego bezpośrednio pod siatkówką. Dwa najważniejsze typy połączeń synaptycznych występujące w obrębie tej płytki to tzw. synapsy tetradyczne oraz tzw. synapsy zwrotne. Dzięki synapsom tetradycznym bodźce wzrokowe zarejestrowane przez fotoreceptory siatkówki przekazywane są do interneuronów płytki lamina, komórek monopolarnych L1 i L2. Komórki monopolarne L2 tworzą z kolei synapsy zwrotne z fotoreceptorami siatkówki (R1-R6), przekazując pobudzenie wstecz na zasadzie sprzężenia zwrotnego.

Warunki oświetlenia (światło *versus* ciemność) wywierają przeciwny wpływ na synapsy tetradyczne i synapsy zwrotne. Jak już wspomniano, u osobników wyhodowanych w stałej ciemności podczas pierwszych czterech dni po wykluciu się z poczwarki obserwuje się istotny wzrost liczby synaps zwrotnych w płytce lamina w porównaniu z osobnikami wyhodowanymi w warunkach ekspozycji na światło ciągłe lub migoczące (KRAL i MEINERTZHAGEN 1989). Natomiast już pod wpływem kilkudniowej ekspozycji na stałe światło u osobników dorosłych tego gatunku

wzrasta liczba synaps tetradycznych. Zwiększa się u nich również objętość komórek monopolarnych L1 i L2 oraz liczba ziaren pigmentu ekranującego w fotoreceptorach (PYZA i MEINERTZHAGEN 1995, 1996, 1997; PYZA 1998). Wzrost liczby synaps tetradycznych w płytce lamina w układzie wzrokowym muchy domowej może wystąpić w odpowiedzi na bardzo krótki puls światła po adaptacji do ciemności: jednogodzinny (PYZA i MEINERTZHAGEN 1993a, b), a nawet zaledwie pięciominutowy (RYBAK i MEINERTZHAGEN 1997). Tak niezwykle szybki proces tworzenia się synaps nawet po tak krótkotrwałym pulsie światła nasuwa przypuszczenie, że proces ten wiąże się z procesami polimeryzacji już istniejących białek i nie wymaga zachodzenia procesów transkrypcji. Co ciekawe, jednogodzinny puls światła nie ma wpływu na liczbę synaps zwrotnych (PYZA i MEINERTZHAGEN 1993a, PYZA 2002).

Liczba i rozmiary synaps tetradycznych i zwrotnych w płytce lamina układu wzrokowego muchy domowej podlegają też daleko idącym zmianom w ciągu doby. Liczba i wielkość synaps tetradycznych osiąga maksimum na początku dnia, zaś liczba i wielkość synaps zwrotnych – na początku nocy (PYZA i MEINERTZHAGEN 1993a; PYZA 1998, 2002).

Wyczerpujący przegląd literatury dotyczącej plastyczności synaptycznej obserwowanej w układzie wzrokowym owadów można odnaleźć w pracy habilitacyjnej PYZY (1998) oraz jej najnowszym artykule przeglądowym na ten temat (PYZA 2002).

PODSUMOWANIE

Jak widać z przedstawionego powyżej przeglądu danych literaturowych, warunki oświetlenia wywierają bardzo istotny wpływ

na zachowanie i stan fizjologiczny owadów. Wpływ ten obejmuje całe spektrum zjawisk i procesów o różnym stopniu odwracalności i

może przybierać nawet tak nieoczekiwane, zaskakujące formy, jak wpływ warunków oświetlenia panujących we wczesnym okresie życia imaginalnego na zachowania godowe i sukces kopulacyjny samców muszki *Drosophila*. Szczególnie istotne znaczenie dla dalszego rozwoju owada mają warunki oświetlenia pa-

nujące w ciągu faz wrażliwych mających miejsce podczas kilku pierwszych dni po wykluciu się z jaja (w przypadku owadów przechodzących przeobrażenie niezupełne) lub z poczwarki (w przypadku owadów przechodzących przeobrażenie zupełne).

THE INFLUENCE OF ILLUMINATION CONDITIONS AND VISUAL STIMULATION ON VISUAL SYSTEM AND BRAIN STRUCTURE AND ON PHYSIOLOGY AND BEHAVIOUR OF INSECTS

S u m m a r y

The paper provides a review of literature data concerning effects of illumination conditions and visual stimulation on behaviour and physiological state of various insects. It is focused on behavioural modifications and permanent structural changes in the visual system and in the central nervous system, induced as a result of exposition to specific illumination conditions during the sensitive phase occurring in the first

few days of imaginal life (in the case of holometabolous insects), or during the first few days after eclosion from an egg (in the case of hemimetabolous insects). There are presented also some data on transitory, reversible effects of illumination conditions on behaviour and physiological state of insects, such as habituation and various forms of sensory adaptation.

LITERATURA

- AYRE G. L., 1971. *Preliminary studies on the foraging and nesting habits of Myrmica americana Weber (Hymenoptera: Formicidae) in Eastern Canada*. Z. Angew. Entomol. 68, 295–299.
- BARTH M., HEISENBERG M., 1997. *Vision affects mushroom bodies and central complex in Drosophila melanogaster*. Learn. Mem. 4, 219–229.
- BARTH M., HIRSCH H. V. B., HEISENBERG M., 1997a. *Rearing in different light regimes affects courtship behaviour in Drosophila melanogaster*. Anim. Behav. 53, 25–38.
- BARTH M., HIRSCH H. V. B., MEINERTZHAGEN I. A., HEISENBERG M., 1997b. *Experience-dependent developmental plasticity in the optic lobe of Drosophila melanogaster*. J. Neurosci. 17, 1493–1504.
- BLOCH G., HEFETZ A., 1999. *Regulation of reproduction by dominant workers in bumblebee (Bombus terrestris) queenright colonies*. Behav. Ecol. Sociobiol. 45, 125–135.
- BLOOM J. W., ATWOOD H. L., 1981. *Reversible ultrastructural changes in the rhabdom of the locust eye are induced by long term light deprivation*. J. Comp. Physiol. A 144, 357–365.
- BRAMMER J. D., STEIN P. J., ANDERSON R. A., 1978. *Effect of light and dark adaptation upon the rhabdom in the compound eye of the mosquito*. J. Exp. Zool. 206, 151–156.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1968. *Taksje*. [W:] *Wielka Encyklopedia Powszechna*. PWN, Warszawa, 11, 372.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1973a. *Reakcje fotyczne u much. Rozprawa habilitacyjna*. Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Warszawa.
- CHMURZYŃSKI J. A., 1973b. *Etologia a zoopsychologia*. [W:] *Powstawanie nowych dyscyplin naukowych*. GEBLEWICZ E. (red.), Ossolineum, Wrocław-Gdańsk, 17–66.
- CNAANI J., ROBINSON G. E., HEFETZ A., 2000. *The critical period for caste determination in Bombus terrestris and its juvenile hormone correlates*. J. Comp. Physiol. A, 186, 1089–1094.
- CYMBOROWSKI B., 1987. *Zegary biologiczne*. PWN, Warszawa.
- CYMBOROWSKI B., 1998. *Serotonin modulates a photic response in circadian locomotor rhythmicity of adults of the blow fly*. Physiol. Entomol. 23, 25–32.
- DEIMEL E., KRAL K., 1992. *Long-term sensitivity adjustment of the compound eyes of the housefly Musca domestica during early adult life*. J. Insect Physiol. 38, 425–430.
- DERUNTZ P., PALÉVODY C., LAMBIN M., 1994. *Effect of dark rearing on the eye of Gryllus bimaculatus crickets*. J. Exp. Zool. 268, 421–427.
- DJIÉTO-LORDON C., DÉJEAN A., 1999. *Tropical arboreal ant mosaics: innate attraction and imprinting determine nest site selection in dominant ants*. Behav. Ecol. Sociobiol. 45, 219–225.
- DOBRAŃSKA J., 1959. *Studies on the division of labour in ants genus Formica*. Acta Biol. Exp. 19, 57–81.
- DURST C., EICHMÜLLER S., MENZEL R., 1994. *Development and experience lead to increased volume of subcompartments of the honeybee mushroom body*. Behav. Neural. Biol. 62, 259–263.
- FAHRBACH S. E., MOORE D., CAPALDI E. A., FARRIS S. M., ROBINSON G. E., 1998. *Experience-expectant plasticity in the mushroom bodies of the honeybee*. Learn. Mem. 5, 115–123.
- FARRIS S. M., ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., 2001. *Experience- and age-related outgrowth of intrinsic neurons in the mushroom bodies of the adult worker honeybee*. J. Neurosci. 21, 6395–6404.
- FÉNERON R., JAISSON P., 1995. *Ontogeny of nestmate brood recognition in a primitive ant, Ectatomma*

- tuberculatum* Olivier (Ponerinae). Anim. Behav. 50, 9–14.
- GERM M., KRAL K., 1995. Influence of visual deprivation on levels of dopamine and serotonin in the visual system of house crickets, *Acheta domesticus*. J. Insect Physiol. 41, 57–63.
- HAMMER M., MENZEL R., 1994. Neuromodulation, instruction, and behavioral plasticity. [W:] *Flexibility and constraints in behavioral systems*. GREENSPAN R. J., KYRIACOU C. P. (red.). John Wiley, Chichester, 109–118.
- HERRLING P. L., 1975. *Topographische Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der Retina von Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Praca doktorska. Universität Zürich.
- HERTEL H., 1982. The effect of spectral light deprivation on the spectral sensitivity of the honey bee. J. Comp. Physiol. A, 147, 365–369.
- HERTEL H., 1983. Change of synapse frequency in certain photoreceptors of the honeybee after chromatic deprivation. J. Comp. Physiol. A 151, 477–482.
- HEYMER A., 1977. *Ethological Wörterbuch. Ethological dictionary. Vocabulaire ethologique*. Paul Parey, Berlin and Hamburg.
- HIRASHIMA A., ETO M., 1993. Effect of stress on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the American cockroach (*Periplaneta americana* L.). Comp. Biochem. Physiol. 105, 279–284.
- HIRSCH H. V. B., POTTER D., ZAWIERUCHA D., CHOUDHURI T., GLASSER A., MURPHEY R. K., BYERS D., 1990. Rearing in darkness changes visually-guided choice behavior in *Drosophila*. Visual Neurosci. 5, 281–289.
- HOFF R., 1984. Diurnal ultrastructural changes in the compound eye of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera, Grylloidea); in particular the dorsal rim area. Zool. Beitr. 29, 87–102.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- HONG S.-F., SAUNDERS D. S., 1994. Effect of constant light on the rhythm of adult locomotor activity in the blowfly, *Calliphora vicina*. Physiol. Entomol. 19, 319–324.
- IMMELMANN K., BEER C., 1992. *A dictionary of ethology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- JANDER R., 1963. Insect orientation. Annu. Rev. Entomol. 8, 95–114.
- KORCZYŃSKA J., 2001. Czynniki wpływające na preferencje warunków oświetlenia u mrówek. Praca doktorska. Instytut Biologii Doświadczalnej PAN, Warszawa.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1992. The role of acquired factors in determining illumination preferences in the wood ant *Formica polyctena* Först. I International Congress of the Polish Neuroscience Society. Abstracts. Acta Neurobiol. Exp. 52, 186.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 1995. Effect of early illumination conditions on illumination preferences in the ant. Acta Neurobiol. Exp. 55, 222.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., 2000. Effects of chemical cues left by nestmates in familiar areas on illumination preferences of the ant *Camponotus melanocnemis* Santschi. Biol. Bull. Poznań. 37, 129–138.
- KRAL K., MEINERTZHAGEN I. A., 1989. Anatomical plasticity of synapses in the lamina of the optic lobe of the fly. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B, Biol. Sci. 323, 155–183.
- KRISHNAN B., DRYER S. E., HARDIN P. E., 1999. Circadian rhythms in olfactory responses of *Drosophila melanogaster*. Nature 400, 375–378.
- KUPFERMANN I., 1991. *Learning and memory*. [W:] *Principles of neural science*. Wyd. 3. KANDEL E. R., SCHWARTZ J. H., JESSEL T. M. (red.). New York, Elsevier, 997–1008.
- KÜHN A., 1919. *Die Orientierung der Tiere im Raum*. G. Fisher, Jena.
- LAMBIN M., CHARII F., 1991. Effets d'une expérience visuelle restreinte sur le développement du comportement d'orientation visuo-guidée chez un grillon. Bulletin S.F.E.C.A. 6, 49–55.
- LAMBIN M., CHARII F., MEILLE O., CAMPAN R., 1990. Effets de la privation précoce de lumière sur l'orientation visuo-guidée chez un grillon *Gryllus bimaculatus*. Behav. Proc. 22, 165–176.
- MC CLUSKEY E. S., 1992. Periodicity and diversity in ant mating flights. Comp. Biochem. Physiol. 103A, 241–243.
- MEILLE O., CAMPAN R., LAMBIN M., 1994. Effects of light deprivation on visually guided behavior early in the life of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: Gryllidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 87, 133–142.
- MENZEL R., 1972. The fine structure of the compound eye of *Formica polyctena* – functional morphology of a hymenopteran eye. [W:] *Information processing in the visual systems of arthropods*. WEHNER R. (red.). Springer, Berlin-Heidelberg-New York, 37–47.
- MENZEL R., KNAUT R., 1973. Pigment movement during light and chromatic adaptation in the retinula cells of *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). J. Comp. Physiol. 86, 125–138.
- MENZEL R., LANGE G., 1971. Änderungen der Feinstruktur im Komplexauge von *Formica polyctena* bei der Helladaptation. Z. Naturforsch. 26b, 357–359.
- MENZI U., 1987. Visual adaptation in nocturnal and diurnal ants. J. Comp. Physiol. A 160, 11–21.
- MEYER-ROCHOW V. B., WALDVOGEL H., 1979. Visual behaviour and the structure of dark and light-adapted larval and adult eyes of the New Zealand glow-worm *Arachnocampa luminosa* (Mycetophilidae: Diptera). J. Insect Physiol. 25, 601–613.
- MIMURA K., 1986. Development of visual pattern discrimination in the fly depends on light experience. Science 232, 83–85.
- MIMURA K., 1987a. Persistence and extinction of the effect of visual pattern deprivation in the fly. Exp. Biol. 46, 155–162.
- MIMURA K., 1987b. The effect of partial covering of the eye on the results of selective deprivation of visual pattern in the fly. Brain Res. 437, 97–102.
- MIMURA K., 1988. Cytochrome oxidase histochemistry in the effect of light deprivation on the fly visual system. Brain Res. 445, 228–233.

- NICKEL E., MENZEL R., 1976. *Insect UV- and green-photoreceptor membranes studied by the freeze-fracture technique*. Cell Tissue Res. 175, 357–368.
- NORTH R. D., 1987. *Circadian rhythm of locomotor activity in individual workers of the wood ant Formica rufa*. Physiol. Entomol. 12, 445–454.
- NORTH R. D., 1993. *Entrainment of the circadian rhythm of locomotor activity in wood ants by temperature*. Anim. Behav. 45, 393–397.
- OSTER G. F., WILSON E. O. 1978. *Caste and ecology in the social insects*. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- PABST M. A., KRAL K. 1989. *Effects of green and UV light and darkness on the ultrastructure of ocellar photoreceptors in the wasp Paravespula germanica*. Z. Mikrosk.-Anat. Forschg. 103, 459–475.
- PYZA E., 1998. *Rytmu biologiczne i strukturalna plastyczność w układzie wzrokowym Musca domestica i Drosophila melanogaster*. Wydawnictwo PiT, Kraków.
- PYZA E., 2002. *Dynamic structural changes of synaptic contacts in the visual system of insects*. Microsc. Res. Tech. 58, 335–344.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1993a. *Daily and circadian rhythms of synaptic frequency in the first visual neuropile of the housefly's (Musca domestica L.) optic lobe*. Proc. R. Soc. Lond. B. 254, 97–105.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1993b. *A day in the life of a monopolar cell: daily structural changes in the lamina of the housefly, Musca domestica*. [W:] *Sensory Systems of Arthropods*. WIESE K., GRIBAKIN F. G., POPOV A. V., RENNINGER G. (red.). Birkhäuser Verlag, Basel, 42–53.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1995. *Monopolar cell axons in the first optic neuropil of the housefly, Musca domestica L., undergo daily fluctuations in diameter that have a circadian basis*. J. Neurosci. 15, 407–418.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1996. *Daily rhythms in cells of the fly's optic lobe: taking time out from the circadian clock*. TINS 19, 285–291.
- PYZA E., MEINERTZHAGEN I. A., 1997. *Circadian rhythms in screening pigment and invaginating organells in photoreceptor terminals of the housefly's first optic neuropile*. J. Neurobiol. 32, 517–529.
- ROBINSON G. E., 2002. *Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies*. Am. Nat. 160, 5160–5172.
- ROBINSON G. E., PAGE R. E., STRAMBI C., STRAMBI A., 1989. *Hormonal and genetic control of behavioral integration in honey bee colonies*. Science 246, 109–112.
- ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., WINSTON M. L., 1997. *Insect societies and the molecular biology of social behavior*. Bioessays 19, 1099–1108.
- ROSENGREN R., 1977a. *Foraging strategy of wood ants (Formica rufa group). I. Age polyethism and topographic traditions*. Acta Zool. Fenn. 149, 1–30.
- ROSENGREN R., 1977b. *Foraging strategy of wood ants (Formica rufa group). II. Nocturnal orientation and diel periodicity*. Acta Zool. Fenn. 150, 1–30.
- ROSENGREN R., FORTELIUS W., 1986. *Light:dark-induced activity rhythms in Formica ants (Hymenoptera: Formicidae)*. Entomol. Gen. 11, 221–228.
- RYBAK J., MEINERTZHAGEN I. A., 1997. *The effects of light reversals on photoreceptor synaptogenesis in the fly Musca domestica*. Eur. J. Neurosci. 9, 319–333.
- SADOWSKI B., CHMURZYŃSKI J. A., 1989. *Biologiczne mechanizmy zachowania*. PWN, Warszawa.
- SKAIFE S. H., 1961. *The study of ants*. Longmans, London.
- STRASSMAN J., 2001. *The rarity of multiple mating by females in the social Hymenoptera*. Insectes Soc. 48, 1–13.
- TAKAHASHI-DEL-BIANCO M., BENEDITO-SILVA A. A., HEBLING M. J. A., MARQUES N., MARQUES M. D., 1992. *Circadian oscillatory patterns of oxygen uptake in individual workers of the ant Camponotus rufipes*. Physiol. Entomol. 17, 377–383.
- VENTURA D. F., MARTINOYA C., BLOCH S., PUGLIA N. M., 1976. *Visual sensitivity and the state of adaptation in the ant Atta sexdens (Hymenoptera: Formicidae)*. J. Comp. Physiol. 110, 333–342.
- WATARI Y., ARAI T., 1999. *Effect of dim light on locomotor activity rhythm in the onion fly, Delia antiqua*. Zool. Sci. 16, 603–609.
- WĘSIERSKI M., 2000. *Wpływ warunków świetlnych na rozwój, aktywność lokomotoryczną i pokarmową larw Spodoptera littoralis Boisd*. Praca magisterska, Zakład Fizjologii Bezkręgowców Instytutu Zoologii UW.
- WHEELER W. M., 1910. *Ants, their structure, development and behaviour*. Columbia University Press, New York.
- WHITE R. H., 1967. *The effect of light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. II. The rhabdom*. J. Exp. Zool. 166, 405–426.
- WHITE R. H., LORD E., 1975. *Diminution and enlargement of the mosquito rhabdom in light and darkness*. J. General Physiol. 65, 583–598.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1993. *Selective neuroanatomical plasticity and division of labour in the honeybee*. Nature 364, 238–240.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1995. *Effects of experience and juvenile hormone on the organization of the mushroom bodies of honey bees*. J. Neurobiol. 26, 130–144.