

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Tadeja ŠUŠTAR

**FREKVENČNE LASTNOSTI ODZIVA FILIFORMNE  
SENZILE T<sub>2</sub> PRI ŠUŠTARJU (*Pyrrhocoris apterus*)**

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij - 2. stopnja

Ljubljana, 2016

UNIVERZA V LJUBLJANI  
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Tadeja ŠUŠTAR

**FREKVENČNE LASTNOSTI ODZIVA FILIFORMNE SENZILE TIPA  
T<sub>2</sub> PRI ŠUŠTARJU (*Pyrrhocoris apterus*)**

MAGISTRSKO DELO

Magistrski študij - 2. stopnja

**FREQUENCY CHARACTERISTICS OF THE RESPONSE OF  
T<sub>2</sub> TYPE FILIFORM SENSILLUM  
IN THE FIREBUG (*Pyrrhocoris apterus*)**

M. SC. THESIS

Master Study Programmes

Ljubljana, 2016

Magistrsko delo je zaključek Univerzitetnega študija II. Bolonjske stopnje Strukturna in funkcionalna biologija. Opravljeno je bilo na Katedri za fiziologijo, antropologijo in etologijo Oddelka za biologijo, Biotehniške fakultete, Univerze v Ljubljani.

Komisija za študij 1. in 2. stopnje oziroma Senat oddelka je dne 21. 2. 2014 odobrila naslov magistrske naloge. Za mentorja magistrskega dela je bil imenovan doc. dr. Gregor Belušič, za somentorja asist. dr. Aleš Škorjanc, za recenzenta pa prof. dr. Marko Kreft.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik:           izr. prof. dr. Rudi VEROVNIK  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član:                   asist. dr. Aleš ŠKORJANC  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član:                   doc. dr. Gregor BELUŠIČ  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član:                   prof. dr. Marko KREFT  
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Datum zagovora: 23. 12. 2016

Podpisana izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Tadeja Šuštar

## KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Du2
DK	UDK 591.1(043.2)=163.6
KG	<i>Pyrrhocoris apterus</i> /mehanorecepcija/filiformne senzile /frekvenčne lastnosti/beli šum/prenosna funkcija/sinusni dražljaj
AV	ŠUŠTAR, Tadeja, diplomirana biologinja (UN)
SA	BELUŠIČ, Gregor (mentor)/ŠKORJANC, Aleš (somentor)/KREFT, Marko (recenzent)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Študij strukturne in funkcionalne biologije
LI	2016
IN	FREKVENČNE LASTNOSTI ODZIVA FILIFORMNE SENZILE TIP A T <sub>2</sub> PRI ŠUŠTARJU ( <i>Pyrrhocoris apterus</i> )
TD	Magistrsko delo (Magistrski študij – 2. stopnja)
OP	VII, 52 str., 21 sl., 68 vir.
IJ	Sl
Jl	sl/en
AI	Določili smo frekvenčne lastnosti odziva filiformne senzile T <sub>2</sub> pri šuštarju ( <i>Pyrrhocoris apterus</i> ) in jih primerjali z lastnostmi odziva senzile T <sub>1</sub> . S piezo-keramičnim aktuatorjem smo s frekvenčno omejenim belim šumom in sinusnimi dražljaji neposredno odklanjali čutilni lasek senzila ter izmerili odziv čutilne celice. Pričakovali smo, da bo odziv T <sub>2</sub> zaradi krajšega laska uglašen na višje frekvence dražljaja kot odziv T <sub>1</sub> . V nasprotju s tem je bilo ojačenje odziva obeh tipov senzila, izračunano iz njune prenosne funkcije, pri nizkih amplitudah dražljaja največje pri frekvenci 40-50 Hz. Pri visokih amplitudah je bil vrh ojačenja odziva T <sub>2</sub> pri 150 Hz, vrh T <sub>1</sub> pa pri 200 Hz. Poleg tega je bil odziv T <sub>2</sub> bolj stohastičen, njegova amplituda pa je bila dvakrat manjša. Na sinusni dražljaj s frekvenco <50 Hz se je senzila T <sub>2</sub> odzivala z modulacijo frekvence živčnih impulzov, ki je sledila časovnemu poteku amplitude dražljaja. V območju 30-400 Hz je bil odziv sklopljen z dražljajem en impulz na en sinusni val. Pri nižjih frekvencah je sklopitev nastopila po čutilni adaptaciji in je trajala večji del dražljaja. Pri višjih frekvencah je nastopila pred adaptacijo, po adaptaciji pa odziv ni več sledil dražljaju. V fazi sklopitve je bila ponovljivost odziva visoka, kar omogoča natančno kodiranje frekvence dražljaja.

## KEY WORDS DOCUMENTATION

DN	Du2
DC	UDC 591.1(043.2)
CX	<i>Pyrrhocoris apterus</i> /mechanoreception/filiform sensilla/frequency response function/white noise/sine stimulus
AU	ŠUŠTAR, Tadeja
AA	BELUŠIČ, Gregor (supervisor)/ŠKORJANC, Aleš (co-advisor) KREFT, Marko (reviewer)
PP	SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
PB	University of Ljubljani, Biotechnical Faculty, Study of Structural and Functional Biology
PY	2016
TI	FREQUENCY CHARACTERISTICS OF THE RESPONSE OF T <sub>2</sub> TYPE FILIFORM SENSILLUM IN THE FIREBUG ( <i>Pyrrhocoris apterus</i> )
DT	M. Sc. Thesis (Master Study Programmes)
NO	VII, 52 p., 21 fig., 68 ref.
LA	sl
AL	sl/en
AB	We determined the frequency characteristics of the response of T <sub>2</sub> filiform sensillum in <i>Pyrrhocoris apterus</i> , and compared them to the response characteristics of T <sub>1</sub> . We stimulated sensilla with white noise and sine stimuli using bender actuator, and measured the response of the sensory cell. We expected T <sub>2</sub> to be tuned to higher frequencies than T <sub>1</sub> , since its hair is two times shorter than that of T <sub>1</sub> . However, the amplitude gain in both sensilla, calculated from the response function, peaked at stimulus frequencies 40-50 Hz for low amplitude stimuli. At high stimulus amplitudes the peak of T <sub>2</sub> was at 150 Hz and the peak of T <sub>1</sub> at 200 Hz. In addition, the response of T <sub>2</sub> was more stochastic and its amplitude was two times smaller compared to T <sub>1</sub> . T <sub>2</sub> responded to sine stimuli with frequencies <50 Hz with modulation of nerve impulse frequency, which followed the temporal modulation of the stimulus amplitude. In the range 30-400 Hz the response was coupled to the stimulus one impulse per one sine wave. At lower frequencies, the coupling occurred after sensory adaptation. At higher frequencies, it occurred before the adaptation. After the adaptation, the response did not follow the stimulus. Linear coupling and high reproducibility of the response enabled precise encoding of stimulus frequency.

## KAZALO VSEBINE

<b>KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA .....</b>	<b>II</b>
<b>KEY WORDS DOCUMENTATION .....</b>	<b>III</b>
<b>KAZALO VSEBINE .....</b>	<b>IV</b>
<b>KAZALO SLIK .....</b>	<b>VI</b>
<b>1 UVOD.....</b>	<b>1</b>
<b>2 PREGLED OBJAV .....</b>	<b>2</b>
2.1 FILIFORMNA SENZILA .....	2
2.1.1 Zgradba filiformne senzile .....	3
2.1.2 Prenos in transdukcija dražljaja .....	4
2.1.3 Pomen dolžine čutilnega laska za detekcijo dražljaja .....	5
2.1.4 Frekvenčne lastnosti fiziološkega odziva čutilne celice .....	6
2.2 FILIFORMNE SENZILE STENIC .....	8
2.2.1 Filiformne senzile šuštarja ( <i>Pyrrhocoris apterus</i> ).....	8
2.2.1.1 Uglasitev frekvenčnih lastnosti mehanskega in fiziološkega odziva senzile T <sub>1</sub> .....	11
<b>3 MATERIAL IN METODE .....</b>	<b>15</b>
3.1 ŽIVALI .....	15
3.2 ELEKTROFIZIOLOŠKE MERITVE .....	15
3.2.1 Priprava živali .....	15
3.2.2 Registracija živčnih impulzov .....	15
3.3 DRAŽENJE SENZIL .....	16
3.3.1 Beli šum.....	16
3.3.2 Sinusni dražljaj .....	17
3.3.3 Piezo-keramični aktuator .....	17
3.4 ANALIZA PODATKOV .....	19
3.4.1 Prenosna funkcija .....	19
3.4.2 Odziv na sinusni dražljaj .....	20
<b>4 REZULTATI.....</b>	<b>22</b>

4.1	ODZIV SENZIL T <sub>2</sub> IN T <sub>1</sub> NA BELI ŠUM .....	22
4.2	ODZIV SENZILE T <sub>2</sub> NA SINUSNI DRAŽLJAJ .....	31
<b>5</b>	<b>RAZPRAVA .....</b>	<b>40</b>
<b>6</b>	<b>SKLEPI.....</b>	<b>45</b>
<b>7</b>	<b>POVZETEK .....</b>	<b>46</b>
<b>8</b>	<b>VIRI .....</b>	<b>47</b>
	<b>ZAHVALA</b>	

## KAZALO SLIK

Slika 1:	Poenostavljena zgradba mehansko občutljive senzile žuželk.....	4
Slika 2:	Razporeditev filiformnih senzil na zadku šuštarja.....	8
Slika 3:	Odziv senzile T <sub>1</sub> na sinusni odklon čutilnega laska.....	9
Slika 4:	Odziv senzile T <sub>2</sub> na sinusni odklon čutilnega laska.....	10
Slika 5:	Mejna plast zraka ob zadku šuštarja .....	12
Slika 6:	Vpliv mejne plasti zraka in mehanskih lastnosti čutilnega laska senzile T <sub>1</sub> na sklopitev laska z zračnim tokom.....	13
Slika 7:	Ojačenje odziva senzile T <sub>1</sub> pri frekvencah dražljaja od 0 do 400 Hz.....	14
Slika 8:	Frekvenčni spekter naključnega dražljaja .....	18
Slika 9:	Prikaz draženja senzile in registracije živčnih impulzov .....	19
Slika 10:	Povprečno ojačenje odziva senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> .....	23
Slika 11:	Odvisnost parametrov ojačenja odziva senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> od amplitude dražljaja ..	24
Slika 12:	Povprečna koherenca med dražljajem in odzivom senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> .....	26
Slika 13:	Odvisnosti posameznih parametrov koherence med dražljajem in odzivom senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> od amplitude dražljaja .....	27
Slika 14:	Povprečna koherenca odziv-odziv senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> .....	29
Slika 15:	Odvisnosti posameznih parametrov koherence odziv-odziv senzil T <sub>1</sub> in T <sub>2</sub> od amplitude dražljaja.....	30
Slika 16:	Odziv senzile T <sub>2</sub> na sinusne dražljaje z amplitudo 1° .....	32
Slika 17:	Odziv senzile T <sub>2</sub> na sinusne dražljaje z amplitudo 16°.....	33
Slika 18:	Povprečna frekvenca živčnih impulzov senzile T <sub>2</sub> v odvisnosti od frekvence in amplitude sinusnega dražljaja .....	35
Slika 19:	Standardna deviacija trenutne frekvence živčnih impulzov senzile T <sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja .....	36



Slika 20: Jakost sklopitve dražljaja in odziva 1-na-1 senzile T <sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja .....	38
Slika 21: Ponovljivost oziroma podobnost odzivov senzile T <sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja .....	39

## 1 UVOD

Filiformne senzile so preprosti mehanoreceptorji, ki se odzovejo na tok oziroma oscilacije medija. Gradi jih tanek čutilni lasek, ena ali nekaj čutilnih celic in nekaj spremljevalnih celic. Filiformne senzile najdemo pri številnih vrstah členonožcev. Njihova funkcija je bila najbolje preučena pri nekaterih pajkih in ravnokrilcih, ki lahko s filiformnimi senzilami zaznajo oddaljenost, smer približevanja, hitrost in v nekaterih primerih celo identiteto plena oziroma plenilca. Izkazalo se je, da sta za zaznavo kompleksnih prostorsko-časovnih vzorcev zračnih tokov najpomembnejši razporeditev senzila na telesu in dolžina čutilnega laska. Slednja določa frekvenčne lastnosti sklopitve laska z zračnim tokom. Daljši laski so uglašeni z nižjimi frekvencami toka, krajši laski pa z višjimi. Čeprav je v literaturi veliko podatkov o mehanskih lastnostih senzila in njihovi sklopitvi z zračnim tokom, je zelo malo znanega o frekvenčnih lastnostih pretvorbe odklona laska v živčne impulze, ki informacijo o dražljaju prenesejo v centralno živčevje. Namen magistrske naloge je bil zato določiti frekvenčne lastnosti pretvorbe odklona laska v živčne impulze pri senzili tipa T<sub>2</sub> stenice *Pyrrhocoris apterus* (šuštar) ter jih primerjati s frekvenčnimi lastnostmi pri tipu T<sub>1</sub>, ki ima dvakrat daljši čutilni lasek.

Šuštar ima na zadku 28 filiformnih senzila, ki jih glede na fiziološke in strukturne lastnosti delimo v tri tipe. Senzila T<sub>2</sub> ima lasek dolg 150-180 µm, senzila T<sub>1</sub> 330-360 µm, senzila T<sub>3</sub> pa ima najkrajši lasek – približno 80 µm. Preliminarne meritve so pokazale, da je odklon laska T<sub>1</sub> zmanjšan pri nizkih frekvencah zračnega toka ter začne slediti premikanju zračnih delcev šele pri frekvenci okoli 200 Hz. Podobno frekvenčno odvisnost ima tudi fiziološki odziv senzile. Ojačenje signala, izračunano iz prenosne funkcije med odklonom laska in vlakom živčnih impulzov senzile, ima pri srednjih in visokih amplitudah dražljaja vrh pri frekvenci med 200 in 250 Hz. To kaže na uglašenos fiziološkega odziva senzile T<sub>1</sub> s frekvenčno odvisnostjo odklona čutilnega laska. Na osnovi te ugotovitve smo domnevali, da je tudi fiziološki odziv senzile T<sub>2</sub> uglašen s frekvenčnimi lastnostmi odklona čutilnega laska. Postavili smo hipotezo, da bo uglasitev pomaknjena k višjim frekvencam, saj je lasek senzile T<sub>2</sub> za polovico krajši od laska T<sub>1</sub>. Da bi določili frekvenčne lastnosti odziva senzile T<sub>2</sub> in testirali postavljeno hipotezo, smo izmerili njen odziv na beli šum in sinusni dražljaj ter ga primerjali z odzivom senzile T<sub>1</sub>. Hkrati smo želeli s poznavanjem frekvenčnih lastnosti odziva ugotoviti, katere dražljaje senzila lahko zazna, ter se tako približati odgovoru na vprašanje o funkciji filiformnih senzila, ki v primeru stenic ostaja nepojasnjena.

## 2 PREGLED OBJAV

Kutikula žuželk in drugih členonožcev zaradi svoje togosti predstavlja oviro za zaznavanje mehanskih dražljajev. Kljub temu so členonožci sposobni zaznati številne vrste mehanskih dražljajev, kot so dotik, zračni tok, zvok, vibracija podlage, gravitacija, položaj telesa, itd.

Receptorje žuželk za mehanske dražljaje lahko razdelimo v dve skupini: senzile in prosti multipolarni nevroni (Gewecke, 1995). Za senzile je značilno, da jih gradi majhno število celic, ki se razvijejo iz skupne zarodne epitelne celice, čutilna celica pa ima bolj ali manj modificirano čutilno cilijo, kjer poteče transdukcija dražljaja (Keil, 1997; Keil, 2012). Glede na strukturo cilije in kutikularnega aparata, ki transformira in prenese dražljaj do čutilne celice, delimo senzile v štiri osnovne tipe: filiformne senzile, ščetine, kampaniformne senzile in skolopidije. Filiformne senzile imajo tanek čutilni lasek, ki je gibljivo vpet v kutikulo. Lasek odkloni že neznamenit tok oziroma vibracija medija (Keil, 1997). Ščetine so najpreprostejši mehanoreceptorji, ki se odzovejo na neposreden dotik in se nahajajo na različnih delih telesa: na glavi, oprsju, vratni regiji, medočesni regiji in na območju kril. Ščetine lahko na primer nadzorujejo telesno lego (dlakava vratna regija čebel in muh). Sestavljene so iz debele hitinske ščetine, ki jih s kutikulo povezuje debela elastična sklepna membrana (Keil, 1997). Kampaniformne senzile imajo namesto čutilnega laska kupolo, ki je z elastično membrano vpet v kutikulo. Odzovejo se na deformacijo kutikule, ki nastane zaradi zunanjih dražljajev (eksterorecepcija) ali dražljajev, ki nastanejo zaradi mišične aktivnosti (propiorecepcija) (Grünert in sod., 1987; Keil, 1997). Skolopidiji so pomaknjeni v telo živali in nimajo vidne zunanje strukture. Imajo različno število čutilnih celic (2-3), ki se odzovejo na raztezanje. Skolopidiji so čutilni del hordotonalnih organov, ki so vključeni v detekcijo položaja posameznih delov telesa, zvoka (Johnstonov organ, timpanalni organ) ter vibracij podlage (npr. subgenualni organ) (Boo in Richards, 1975; Keil, 1997).

### 2.1 FILIFORMNA SENZILA

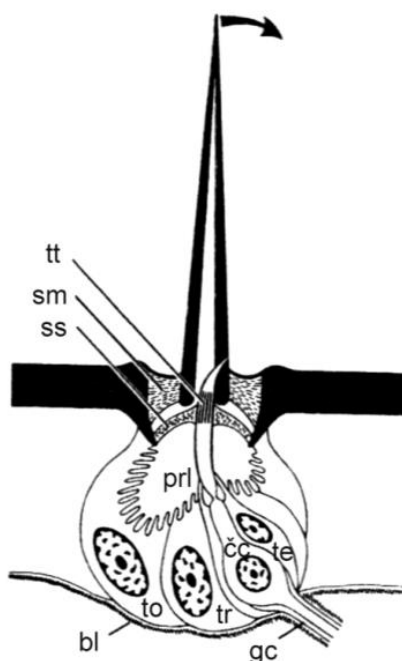
Filiformna senzila ima tanek kutikularni lasek, eno ali nekaj čutilnih celic in nekaj spremljevalnih celic. Lasek je s tanko in elastično sklepno membrano vpet v kutikulo. Zaradi nežnega in gibljivega vpetja se lasek odkloni že ob neznatnih tokovih oziroma vibracijah medija (Markl in Tautz, 1975; Shimosawa in Kanou, 1984a; Barth in sod., 1999).

Filiformne senzile so bile opisane pri številnih skupinah živali: na cerkih ščurkov (Gnatzy, 1976; Camhi, 1980), ravnokrilcev (Gnatzy in Tautz, 1980), pri primitivnih ščetinorepkah (Berg, 1994), pri metuljih in gosenicah (Markl in Tautz, 1975; Tautz, 1977), stenicah (Drašlar, 1973; Gaffal, 1976), pajkih (Görner, 1965; Görner in Andrews, 1969; Christian, 1971) in drugih pajkovcih (Hoffman, 1967; Messlinger, 1987), ter pri nekaterih drugih členonožcih (Haupt, 1970; Bareth in Juberthie-Jupeau, 1986; Casas in Dangles, 2010).

Funkcija filiformnih senzil je bila opredeljena le pri nekaj vrstah, najbolj natančno pri pajku *Cupiennius salei* (Barth, 2002). Pri pajkih se filiformne senzile imenujejo trihobotriji. Večinoma se nahajajo na nogah in pedipalpih, njihovo število in razporeditev pa sta vrstno specifična (Barth, 2002). Pri vrsti *C. salei* trihobotriji tvorijo kompleksen čutilni sistem, s katerim pajek lahko prepozna specifične zračne tokove, ki jih ustvarja muha med letom, ter oceni njen položaj ter smer in hitrost približevanja. To mu omogoča natančen skok ter ulov muhe v letu na razdalji nekaj centimetrov (Klopsch, 2013). Veliko študij je bilo narejenih tudi na cerkalnih filiformnih senzilah ščurkov in ravnokrilcev. Njihova glavna funkcija je detekcija plenilcev (Camhi in sod., 1978; Gnatzy in Heuslein, 1986). Pri ščurku *Periplaneta americana* so pokazali, da so cerkalne filiformne senzile pomembne tudi za stabilizacijo leta (Fraser, 1977), medtem ko kobilice *Schistocerca gregaria* stabilizirajo let s pomočjo filiformnih senzil, ki so nameščene na dorzalni strani glave (Camhi, 1969).

### 2.1.1 Zgradba filiformne senzile

Čutilni lasek senzile pri žuželkah oživčuje ena primarna čutilna celica, ki leži neposredno pod kutikulo (Keil, 1997; Thurm, 2001; Škorjanc, 2008). Čutilna celica je na lasek pritrjena s čutilnim dendritom, ki je modificirana cilija (Keil, 2012). Čutilni dendrit je predeljen s fibrilarnim telesom, ki je sestavljeno iz devetih parov koncentrično urejenih mikrotubulov brez osrednjega para (9x2+0) (Smith, 1969) na zunanji in notranji segment. V notranjem segmentu se nahaja par centriolov. V zunanjem segmentu je tubularno telo, ki je sestavljeno iz nekaj 100 do 1000 kratkih mikrotubulov. Na tubularno telo je s strukturami MIC (ang: membrane integrated cones) pripeta celična membrana (Thurm in sod., 1983). Celična membrana je s tankimi vlakni pripeta tudi na ovojnico, ki z zunanje strani obdaja zunanji segment dendrita. Telo čutilne celice in notranji segment dendrita ovija tekogena celica, ki na mestu fibrilarnega telesa omejuje notranji prostor receptorske limfe. Tekogeno in čutilno celico pa ovijata trihogena in tormogena celica. Ti dve omejujeta zunanji prostor receptorske limfe. Na bazi laska se v osi laska odpira centralni kanal, ob katerem je levitveni kanal. V levitveni kanal vstopa čutilni dendrit. Pri stenici *P. apterus* lasek s kutikulo povezujejo sklepna membrana in pripenjalna vlakna. Iz baze laska izrašča asimetrična nožnica v čašo, ki je pod laskom. Na bazi čaše se pritrja na vsadiščni pretin, ki ločuje čašo od prostora receptorske limfe. Nožnica predstavlja nesimetričnost prenašalnega aparata, ki sovпада s smerno občutljivostjo senzile. Nožnica obdaja čutilni dendrit na ekscitacijski strani. Na mestu vstopa dendrita v bazo laska nožnica tvori rob, ki bi bil lahko analog stimulacijskemu robu filiformne senzile ortopterskega tipa, lahko pa bi upogib nožnice uravnaval upogib dendrita oziroma razteg ter posledično stopnjo depolarizacije (Škorjanc, 2008).



Slika 1: Poenostavljena zgradba mehansko občutljive senzile žuželk. Čutilni lasek je s sklepno membrano (sm) vpet v kutikulo. Nanj se z dendritom pripenja čutilna celica (čc). Dendrit je podprt z vsadiščnim pretinom t.i. »socket septum« (ss), na mestu, kjer prihaja do transdukcije dražljaja, pa se nahaja tubularno telo (tt). Zunanji segment dendrita je obdan z zunanjim prostorom receptorske limfe (prl). Akson čutilne celice obdaja glia celica (gc), telo čutilne celice pa obdajajo tekogena (te), tormogena (to) in trihogena (tr) celica (Keil in Steinbrecht, 1984).

### 2.1.2 Prenos in transdukcija dražljaja

Zračni tok, zvok ali pa dotik premaknejo čutilni lasek senzile iz ravnovesne lege. Temu sledi premik baze laska, ki povzroči deformacijo čutilnega dendrita. Pride do transdukcije dražljaja in nastanka receptorskega potenciala. Receptorski potencial se prevede v vlak živčnih impulzov, ki po aksonu čutilne celice potuje v centralni živčni sistem. Senzile se na dražljaj odzovejo s kratko latenco nekaj 10  $\mu$ s, kar kaže na to, da v transdukcijo ni vključena encimska kaskada, ampak mehanski dražljaj deluje neposredno na ionske kanale. Prenos sile na kanale verjetno poteka prek MIC, saj se nahajajo v predelu stika med dendritom in bazo laska (Thurm, 2001).

Identiteta transdukcijskih kanalov pri večini senzil ni poznana. Glede na raziskave hordotonalnih organov vinske mušice je najverjetnejši kandidat TRP kanal NOMPC (»no mechanoreceptor potential C«) (Walker in sod., 2000; Gong in sod., 2013). Poleg tega kanala pri transdukciji sodelujejo še kanali NANCHUNG in INACTIVE, vendar njihova natančna vloga v transdukciji ni jasna (Zhang in sod., 2013). Prav tako ni pojasnjen mehanizem prenosa sile na transdukcijske kanale. Prenos sile bi bil mogoč direktno preko fosfolipidnega

sloja (Kung, 2005) ali pa preko vzmeti, ki bi povezovala kanale z zunajceličnimi in znotrajceličnimi strukturami (»gating-spring« model). Ankirinske ponovitve, ki so del kanala NOMPC in se v nativnem stanju oblikujejo v vzmet, govorijo v prid drugi hipotezi (Zhang in sod., 2015).

Zaradi velike prevodnosti kanalov (Thurm, 2001) in velike gonilne napetosti, ki poganja receptorski tok (Küppers, 1974; Küppers in Thurm, 1974; Thurm, 1974; Thurm in Wessel, 1979), za spremembo receptorskega potenciala zadostuje že zelo majhen odklon laska iz ravnovesne lege. Pri cvrčku (*Acheta domestica*) je prazni kot odklona laska 0,05° (Gödde, 1983; Thurm in sod., 1983), pri pajku *C. salei* 0,01° (Barth in Höller, 1999), pri murnu (*Gryllus bimaculatus*) pa so senzile še občutljivejše, saj je prag pri 0,002° odklona (Shimozawa in Kanou, 1984b). Majhen prazni kot odklona in pa rahlo vpetje laska v kutikulo zagotavljata izjemno občutljivost filiformnih senzil. Energija praznega dražljaja, ki izzove nastanek akcijskega potenciala, naj bi bila po nekaterih ocenah  $4 \times 10^{-21}$  J (Shimozawa in sod., 1998; Barth, 2000), kar uvršča filiformne senzile med vsemi živalskimi receptorji na sam vrh občutljivosti.

Večina filiformnih senzil žuželk je spontano aktivna in smerno občutljiva. Spontana aktivnost pomeni, da prožijo živčne impulze, ko je lasek v ravnovesni legi (Nicklaus, 1965; Drašlar, 1973; Schaefer, 1975; Westin, 1979; Drašlar, 1980; Buno in sod., 1981; Dagan in Volman, 1982; Shimozawa in Kanou, 1984a; Hamon in Guillet, 1994; Landolfi in Miller, 1995). Odklon laska v eno smer povzroči povečanje frekvence impulzov nad nivo spontane aktivnosti, odklon v nasprotno smer pa zmanjšanje frekvence pod nivo spontane aktivnosti. Izjema so senzile s kratkim čutilnim laskom, ki niso spontano aktivne in nimajo smerne občutljivosti (Shimozawa in Kanou, 1984a). Prav tako niso spontano aktivne senzile pajkov in škorpionov, ki generirajo impulze le, če se lasek odkloni iz ravnovesne lege. Vendar pa imajo te senzile več čutilnih celic, kar omogoča kodiranje smeri dražljaja v odsotnosti spontane aktivnosti (Barth, 2002). Vir spontane aktivnosti so transdukcijski ionski kanali, ki zaradi termične energije prehajajo iz zaprtega v odprto stanje in obratno tudi v odsotnosti dražljaja. Posledično je del kanalov odprt, kar povzroči depolarizacijo membrane in spontano prožneje impulzov (Thurm, 2001). Pri stenici *P. apterus* je v primeru senzile tipa T<sub>1</sub> poleg transdukcijskih kanalov vir spontane aktivnosti dodaten mehanizem, ki še ni bil identificiran (Škorjanc 2008; Škorjanc in sod., 2009)

### 2.1.3 Pomen dolžine čutilnega laska za detekcijo dražljaja

Filiformne senzile na površini živali tvorijo kompleksen čutilni sistem, ki omogoča prostorsko-časovno analizo amplitude, smeri in frekvence zračnega toka. Študije mehanskih lastnosti senzil so pokazale, da so le-te uglašene z lastnostmi ključnih naravnih dražljajev.

Pri tem je najpomembnejša uglasitev z njihovimi frekvenčnimi lastnostmi, ki pa je v največji meri pogojena z dolžino čutilnega laska (Barth, 2002).

Tok zračnih delcev zaradi viskoznosti deluje na lasek s silo, ki je sorazmerna s hitrostjo toka. Posledica je navor, ki povzroči odklon laska. Na odklon poleg viskozne sile vplivajo vztrajnostni moment laska, ki je funkcija mase laska in njene razporeditve, ter mehanske lastnosti vpetja laska v kutikulo. V oscilirajočem zračnem toku lasek deluje kot nihalo s specifično resonančno frekvenco, ki pa zaradi kritičnega dušenja ni izrazita (Bathellier in sod., 2012). Pri nizkih frekvencah toka poleg lastnosti laska na njegovo nihanje ključno vpliva mejna plast zraka. Gre za tanek sloj zraka ob površini objekta, kjer je hitrost toka zaradi viskoznosti upočasnjena. Bolj kot se oddaljujemo od površine, hitreje je premikanje zračnih delcev. Debelina mejne plasti je definirana kot razdalja med površino objekta in točko, kjer hitrost zračnih delcev doseže 99 % hitrosti v daljnem polju zračnega toka (Prandtl in Tietjens, 1934). Ob višjih frekvencah se mejna plast oži, ob zelo visokih frekvencah pa mejne plasti skoraj ni več (Humphrey in sod., 1993; Barth in sod., 1993; Devarakonda in sod., 1996; Humphrey in sod., 2003a; Humphrey in sod., 2003b; Cummins in sod., 2007). Pri nižjih frekvencah toka se krajši laski ne odklanjajo, saj ne sežejo preko mejne plasti, medtem ko se daljši laski začnejo odklanjati že pri nižjih frekvencah. Po drugi strani daljši laski zaradi večjega vztrajnostnega momenta ne morejo slediti hitrim premikom zračnih delcev ob visokih frekvencah dražljaja tako kot kratki laski. Posledično so laski uglaseni na različne frekvence toka, in sicer daljši laski na nižje frekvence, krajši laski pa na višje frekvence. Hkrati so dolgi laski bolj učinkoviti detektorji hitrosti toka, medtem ko so kratki laski učinkoviti detektorji tako hitrosti kot tudi pospeška toka (Barth in sod., 1993). Polje senzila z različno dolgimi čutilnimi laski omogoča analizo frekvenčnega spektra dražljaja. Širina spektra in natančnost analize sta odvisni od razpona dolžine laskov in števila laskov z različno dolžino.

#### **2.1.4 Frekvenčne lastnosti fiziološkega odziva čutilne celice**

Čutilna celica transformira premike čutilnega laska v akcijske potenciale, ki informacijo o dražljaju prenesejo v centralno živčevje. Pri tem čutilna celica deluje kot frekvenčni filter, ki prenese določene komponente dražljaja bolj učinkovito kot druge. Filtriranje se pojavi tako na nivoju vzdražnega praga celice kot tudi na nivoju njenega odziva na nadpražni dražljaj.

Pri pajku *Cupiennius salei* so z neposrednim draženjem trihobotrijev s sinusnim dražljajem ocenili pražni kot odklona čutilnega laska v frekvenčnem območju med 10 in 500 Hz. V celotnem območju je bil kot manjši od 1°, medtem ko je bil v območju med 50 in 100 Hz kot med 0,1° in 0,01°. Prag se med trihobotriji z različno dolgimi čutilnimi laski ni razlikoval (Barth in Höller, 1999). Shimosawa in Kanou (1984b) sta pri murnu *Gryllus bimaculatus* v

območju med 2 in 100 Hz določila pražno hitrost zračnega toka. Ugotovila sta, da je pri daljših laskih pražna hitrost nižja in manj odvisna od frekvence dražljaja, medtem ko je pri krajših laskih višja in bolj odvisna od frekvence. To pomeni, da čutilne celice senzila z dolgimi laski delujejo kot hitrostni receptorji, celice senzila s kratkimi laski pa bolj kot pospeškovni, kar se ujema z mehanskim odzivom laskov. Iz pražne hitrosti zračnega toka in ločene meritve kota odklona laska pri različnih frekvencah in hitrostih toka sta Shimozawa in Kanou (1984a) posredno določila tudi pražni kot odklona laska. Ugotovila sta, da je pri senzilah z daljšimi laski prag nižji, nista pa uporabila dovolj širokega frekvenčnega območja, da bi našla minimalno vrednost praga.

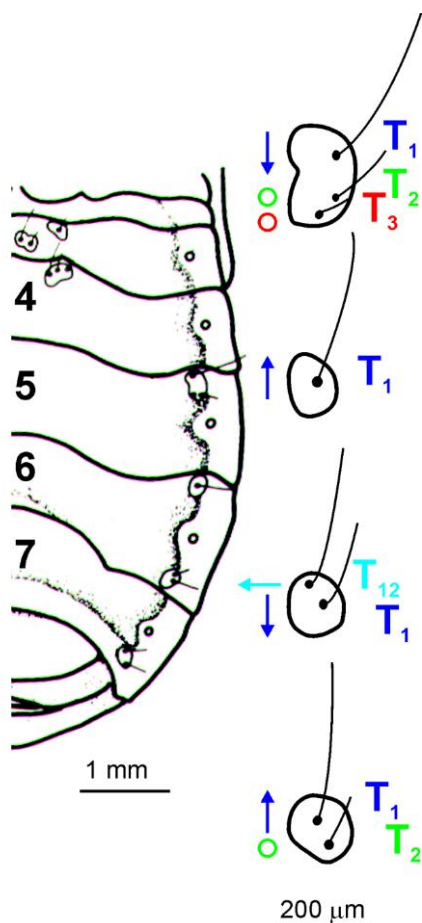
Najpreprostejši dražljaj za testiranje nadpražnega odziva senzile je pravokotni oziroma trapezasti dražljaj. Pri tem tipu dražljaja lasek senzile s konstantno hitrostjo odklonimo do neke definirane lege, ga držimo nekaj časa v končni legi in ga nato povrnemo v izhodiščno lego. Odziv večine senzila na takšen dražljaj je fazičen (Buno in sod., 1981). To pomeni, da je odziv senzile maksimalen med odklonom, ko sta pospešek oziroma hitrost odklona maksimalna, medtem ko se v statičnem delu dražljaja frekvenca živčnih impulzov v celoti povrne na mirovni nivo. Če je adaptacija delna in se frekvenca impulzov v statičnem delu dražljaja ne povrne na mirovni nivo, kar je značilno za nekatere senzile z dolgim laskom in visoko stopnjo spontane aktivnosti, govorimo o fazično-toničnem odzivu (Škorjanc, 2008). Zaradi fazičnega odziva senzile bolj učinkovito kodirajo dinamične, hitre dražljaje kot statične dražljaje, kar pomeni, da delujejo kot visokofrekvenčni filter.

Bolj natančno je mogoče opredeliti frekvenčne lastnosti odziva na nadpražni dražljaj s sinusnim dražljajem. Odvisnost frekvence živčnih impulzov v odvisnosti od frekvence dražljaja pri pajku *C. salei* je na primer pokazala, da čutilna celica trihobotrija, ki ima 500 µm dolg lasek, deluje kot pasovni filter, ki je uglašen na frekvence med 50 in 120 Hz (Barth in Höller, 1999). V študiji niso primerjali trihobotrijev z različno dolgimi čutilnimi laski.



## 2.2 FILIFORMNE SENZILE STENIC

Stenice imajo urejen sistem filiformnih senzil. Njihova namestitev je vrstno specifična in se lahko uporablja kot znak za določanje vrst (Schaefer, 1975). Čeprav so filiformne senzile prisotne pri številnih vrstah stenic, njihova funkcija še ni pojasnjena.



Slika 2: Razporeditev filiformnih senzil na zadku šuštarja. Šuštar ima 28 senzil, ki se nahajajo na ventralni strani zadka (številke prikazujejo zaporedni segment zadka). Na 3. in 4. segmentu so mediano, na 5., 6. in 7. segmentu pa lateralno. Ob desni strani so natančneje prikazane lateralne skupine senzil. Senzile pri šuštarju delimo v tri osnovne tipe: T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> in T<sub>3</sub>. Senzile T<sub>1</sub> so smerno občutljive. Smer maksimalnega povečanja frekvence živčnih impulzov je prikazana s smerjo puščice. Odklon laska v nasprotni smeri povzroči maksimalno zmanjšanje frekvence impulzov. Senzile T<sub>2</sub> in T<sub>3</sub> niso smerno občutljive in se na odklon laska v katerokoli smer odzovejo s povečanjem frekvence impulzov (prikazano s krogom). Na 6. segmentu se blizu 7. segmenta nahajata senzila T<sub>12</sub>, ki ima lastnosti tako tipa T<sub>1</sub> kot T<sub>2</sub>. Senzila je smerno občutljiva, smer maksimalnega odziva pa je pravokotna na smer senzila T<sub>1</sub>. Shema je prirejena iz Škorjanc, 2008.

### 2.2.1 Filiformne senzile šuštarja (*Pyrrhocoris apterus*)

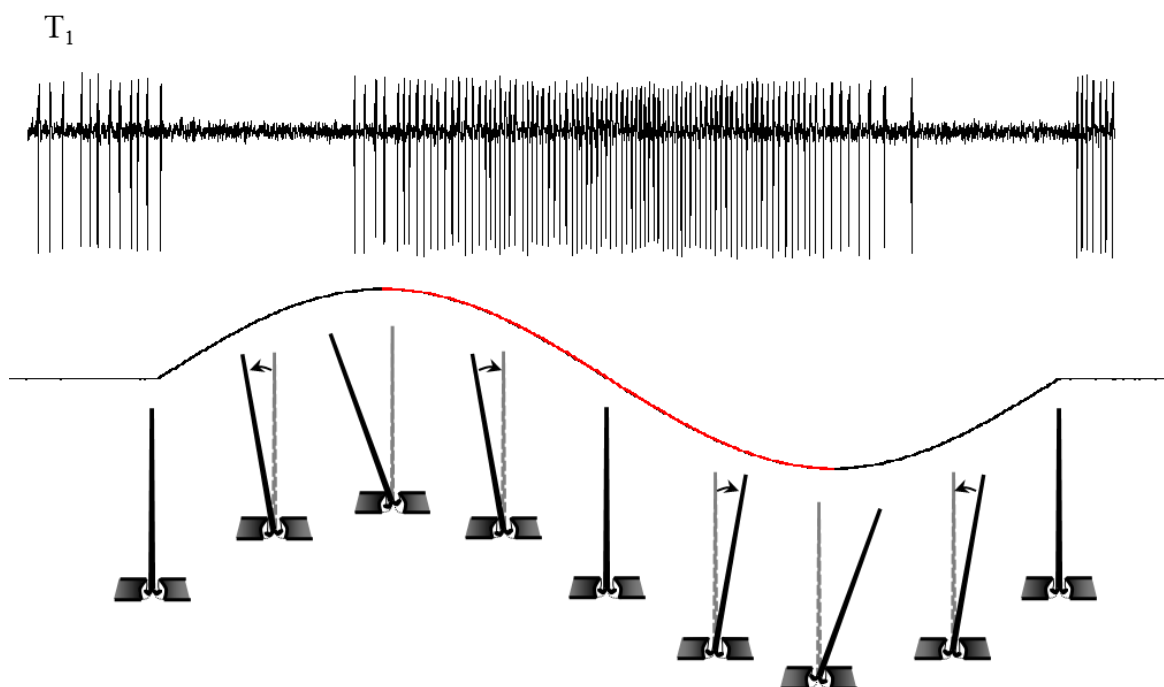
Šuštar ima 28 filiformnih senzil, ki so razporejene simetrično na zadku. Na tretjem in četrtem segmentu se nahajajo mediano, na petem, šestem in sedmem segmentu pa so lateralno ob robu vsakega segmenta. Razporejene so po skupinah z dvema ali tremi senzilami, le na tretjem in šestem segmentu najdemo dve samostojni senzili.

Filiformne senzile pri šuštarju delimo na tri tipe T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> in T<sub>3</sub> glede na velikost laska, spontano aktivnost, smerno občutljivost in adaptacijske lastnosti odziva (Drašlar, 1973; 1980).

Vsi trije tipi filiformnih senzil pri šuštarju imajo prisotno spontano aktivnost, ki se razlikuje glede na tip senzile. Senzila T<sub>1</sub> ima najvišjo povprečno spontano aktivnost 57 imp/s, senzila T<sub>2</sub> 3,3 imp/s, najkrajša senzila T<sub>3</sub> pa 0,5 imp/s (Škorjanc in sod., 2009).

### Tip T<sub>1</sub>

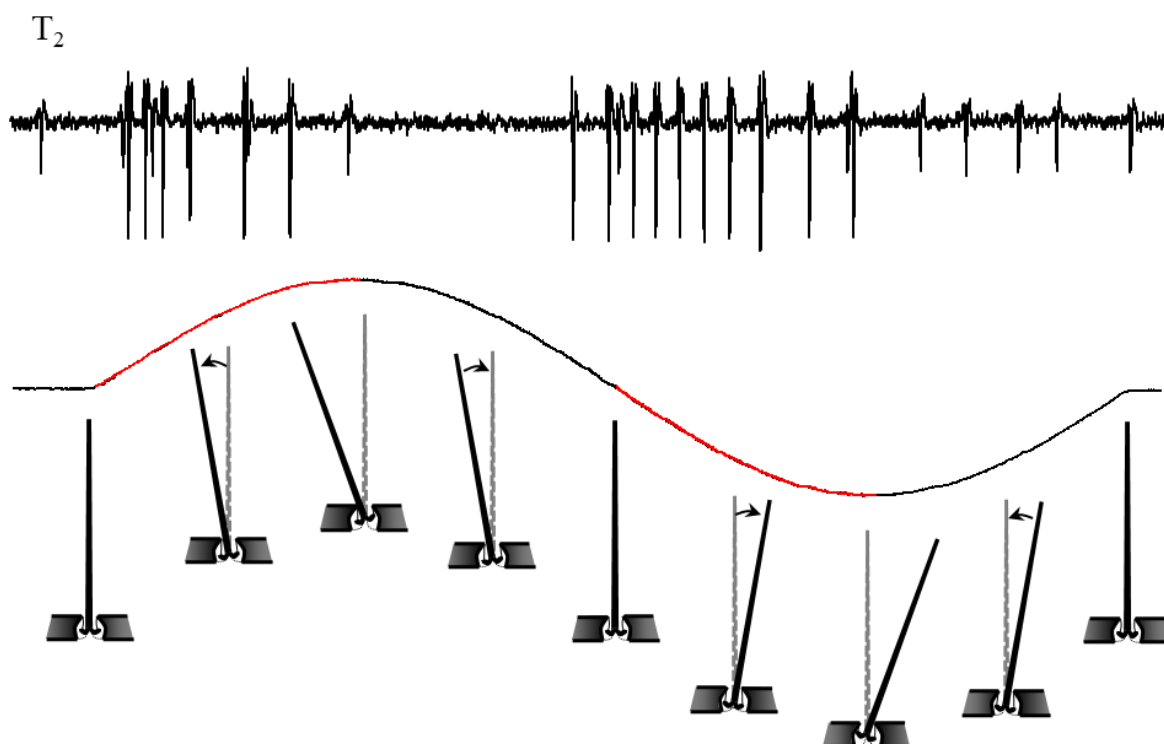
Čutilni lasek tipa T<sub>1</sub> je dolg od 330 do 360 μm. Filiformne senzile tipa T<sub>1</sub> so smerno občutljive (Slika 3). Preferenčna ravnina odklona čutilnega laska je vzporedna s frontalno ravnino telesa. Odklon pravokotno glede na preferenčno ravnino izzove minimalno spremembo frekvence impulzov, ki ni smerno specifična (Drašlar, 1980). Za senzilo T<sub>1</sub> je značilen fazično-toničen tip odziva. Premik senzile iz ravnovesne lege v ekscitacijsko smer izzove najprej fazični del odziva: hiter skok frekvence in hitra adaptacija. Sledi tonični del, kjer se frekvenca ustali na nivoju, višjem od mirovnega. Premik senzile v inhibicijsko smer povzroči, da frekvenca najprej strmo upade v fazičnem delu, v toničnem pa se ustali na nižjem nivoju od spontane aktivnosti (Škorjanc, 2008).



Slika 3: Odziv senzile T<sub>1</sub> na sinusni odklon čutilnega laska. Odziv senzile T<sub>1</sub> je smerno specifičen. Senzila se na odklon laska v eno smer odzove s povečanjem frekvence živčnih impulzov (rdeča krivulja), na odklon v nasprotno smer pa z zmanjšanjem frekvence (črna krivulja).

## Tip T<sub>2</sub>

Lasek tipa T<sub>2</sub> je dolg 150-180  $\mu\text{m}$ , senzila pa ima tako kot T<sub>1</sub> fazično-tonični tip odziva (Škorjanc, 2008). V nasprotju s tipom T<sub>1</sub> tip T<sub>2</sub> ni smerno občutljiv (Slika 4). Senzila se odzove s povečanjem frekvence živčnih impulzov na odklon laska v katerokoli smer iz ravnovesne lege. Na odklon laska iz katerekoli smeri proti ravnovesni legi pa se odzove z zmanjšanjem frekvence. Jakost odgovora narašča z večjim odklonom laska (Drašlar, 1980).



Slika 4: Odziv senzile T<sub>2</sub> na sinusni odklon čutilnega laska. Odziv senzile T<sub>2</sub> ni smerno specifičen. Senzila se odzove s povečanjem frekvence živčnih impulzov na odklon laska v katerokoli smer iz ravnovesne lege (rdeča krivulja). Na odklon laska iz katerekoli smeri proti ravnovesni legi pa se odzove z zmanjšanjem frekvence (črna krivulja).

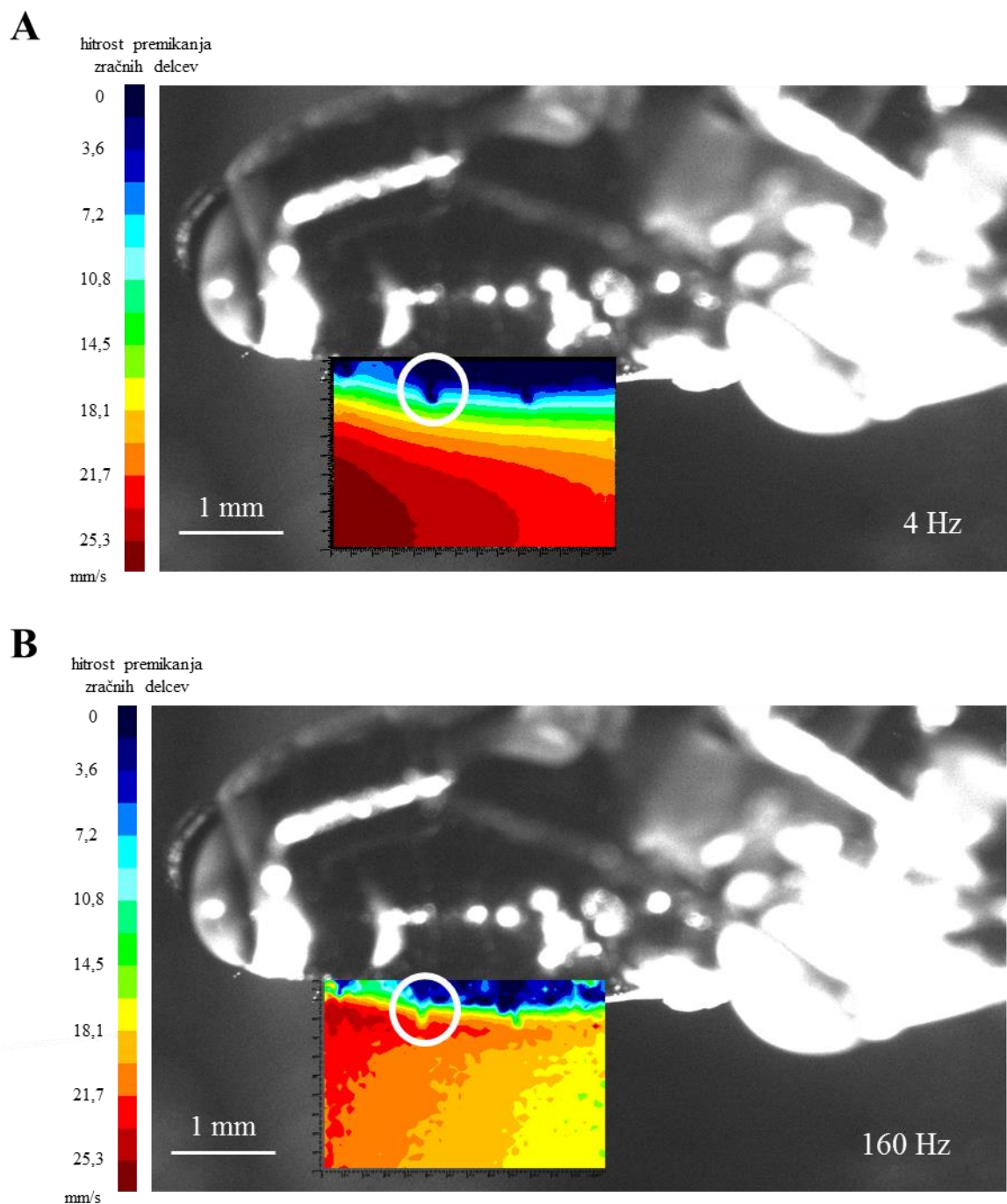
## Tip T<sub>3</sub>

Tip T<sub>3</sub> ima najkrajši lasek, ki meri približno 80  $\mu\text{m}$ . Spontana aktivnost ni prisotna pri vseh senzilah, nivo pa je v povprečju 0,5 imp/s (Škorjanc, 2008). Pri tem tipu je odziv fazičen ter tako kot T<sub>2</sub> nima smerne občutljivosti (Drašlar, 1980).

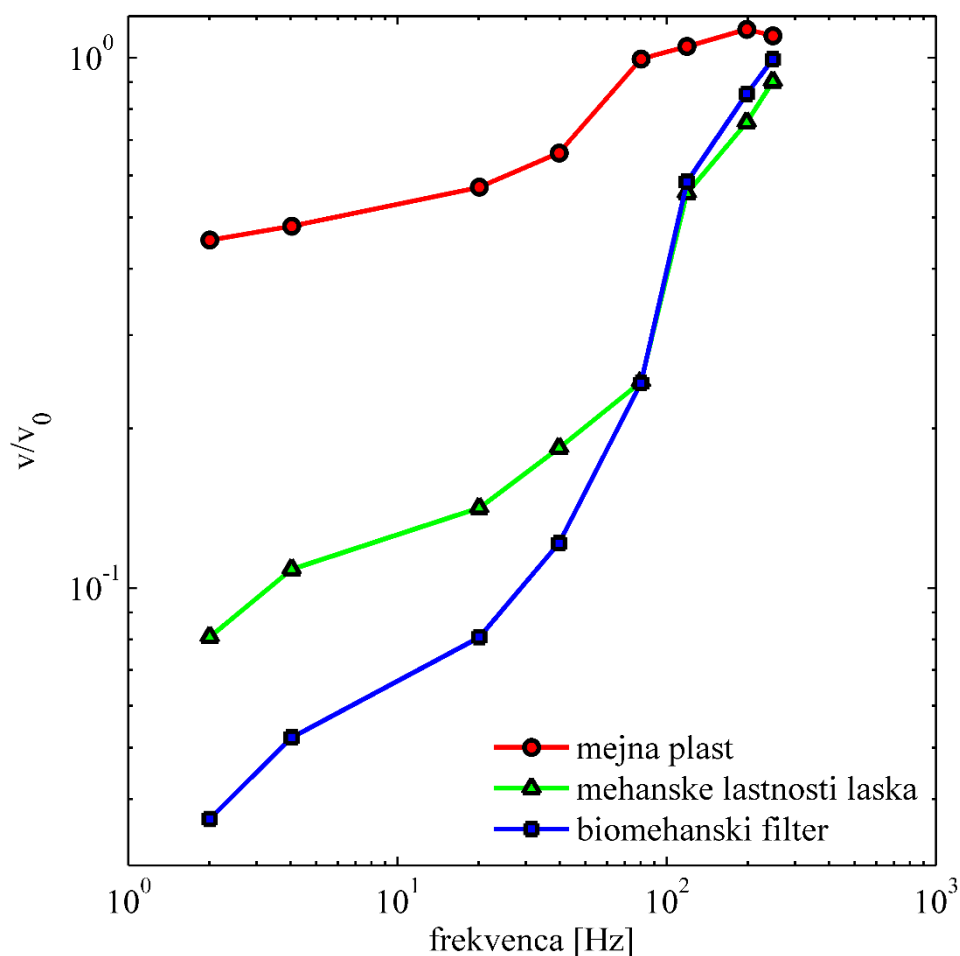
### 2.2.1.1 Uglasitev frekvenčnih lastnosti mehanskega in fiziološkega odziva senzile T<sub>1</sub>

Zaradi svojih mehanskih lastnosti ter mejne plasti zraka čutilni lasek senzile T<sub>1</sub> deluje kot visokofrekvenčni filter med dražljajem in čutilno celico. Debelina mejne plasti zraka ob zadku šuštarja je odvisna od frekvence zračnega toka: pri nizkih frekvencah je mejna plast debelejša kot pri visokih (Slika 5). Pri visokih frekvencah je v plasti neposredno ob površini telesa hitrost zračnih delcev celo večja kot v daljnem polju. Poleg učinka mejne plasti na odklon laska vplivajo tudi mehanske lastnosti samega laska. Pri nizkih frekvencah lasek ne sledi gibanju zračnih delcev tik ob svoji površini, pri višjih frekvencah pa je hitrost konice laska enaka hitrosti delcev. Mejna plast v kombinaciji z mehanskimi lastnostmi laska deluje kot biomehanski filter, ki bistveno zmanjša odklon laska na nizke frekvence dražljaja (Slika 6). Šele pri frekvenci 200 Hz je hitrost konice laska enaka hitrosti zračnih delcev (Škorjanc, Steinmann, Casas, neobjavljeni podatki).

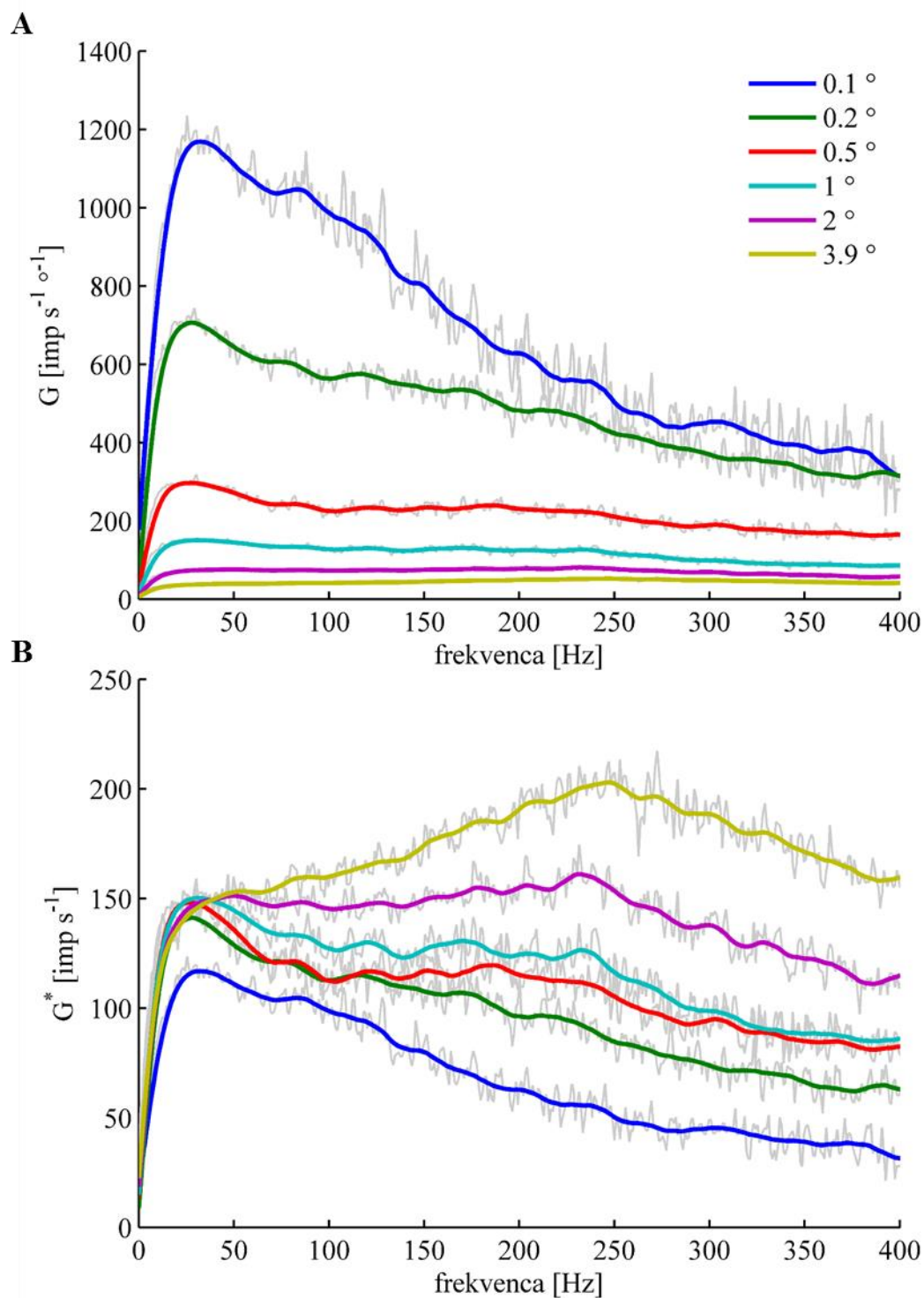
Fiziološki odziv čutilne celice ima lastnosti pasovnega filtra. Pri nizkih amplitudah odklona je ojačenje odziva (razmerje med amplitudo odziva in dražljaja), izračunano iz prenosne funkcije odziva, največje v območju med 30 in 50 Hz, pri višjih amplitudah pa se vrh pomakne proti 250 Hz (Slika 7). To pomeni, da je fiziološki odziv senzile pri višjih amplitudah dražljaja uglašen na podobne frekvence kot mehanski odziv. Glede na te rezultate smo predvidevali, da bo senzila T<sub>2</sub> uglašena na dražljaje višjih frekvenc, saj je njen lasek več kot za polovico krajši od laska senzile T<sub>1</sub> in je zato uglašen na višje frekvence zračnega toka.



Slika 5: Mejna plast zraka ob zadku šuštarja. Hitrostni profil oscilirajočega zračnega toka pri frekvenci 4 Hz (A) in 160 Hz (B). V oscilirajočem toku je zaradi viskoznosti hitrost zračnih delcev tik ob površini zadka upočasnjena, z oddaljenostjo od površine pa se povečuje. Plasti zraka med površino zadka in točko, kjer hitrost zračnih delcev doseže 99 % hitrosti v daljnem polju, pravimo mejna plast. Pri nizki frekvenci oscilacije zračnega toka je mejna plast debela, zato se lasek senzile T<sub>1</sub> (v sredini kroga) nahaja globoko v plasti (A). Ker se delci v okolici laska gibljejo počasi, je odklon laska majhen. Pri večji frekvenci oscilacije je mejna plast tanjša, zato je hitrost zračnih delcev ob lasku večja, posledično pa je večja tudi amplituda njegovega odklona (B) (Škorjanc, Steinmann, Casas, neobjavljeni podatki).



Slika 6: Vpliv mejne plasti zraka in mehanskih lastnosti čutilnega laska senzile T<sub>1</sub> na sklopitev laska z zračnim tokom. Z naraščajočo frekvenco zračnega toka se hitrost zračnih delcev ob lasku senzile povečuje (mejna plast se tanjša) in pri 100 Hz doseže oziroma celo preseže hitrost delcev v daljnem polju (**rdeča črta** prikazuje razmerje med hitrostjo zračnih delcev na višini konice laska senzile T<sub>1</sub> in hitrostjo delcev v daljnem polju). Zaradi mehanskih lastnosti laska in njegovega vpetja v kutikulo lasek pri nizkih frekvencah ne sledi gibanju zračnih delcev. Šele pri frekvencah nad 200 Hz pride do tesne sklopitve med gibanjem laska in zračnih delcev (**zelená črta** prikazuje razmerje med hitrostjo konice laska T<sub>1</sub> in hitrostjo zračnih delcev na višini konice laska). Skupni učinek mejne plasti zraka in mehanskih lastnosti laska deluje kot visokofrekvenčni biomehanski filter, ki močno zmanjša odklon laska pri nizkih frekvencah zračnega toka (**modra črta** prikazuje razmerje med hitrostjo odklona konice laska T<sub>1</sub> in hitrostjo zračnih delcev v daljnem polju) (Škorjanc, Steinmann, Casas, neobjavljeni podatki).



Slika 7: Ojačenje odziva senzile T<sub>1</sub> ( $G$ ) pri frekvencah dražljaja od 0 do 400 Hz. Ojačenje je definirano kot absolutna vrednost prenosne funkcije odziva senzile. **A** Ojačenje pri različnih amplitudah dražljaja. **B** Ojačenje, pomnoženo z amplitudo dražljaja zaradi lažje primerjave frekvenčne odvisnosti odzivov. Z naraščajočo amplitudo se ojačenje zmanjšuje, vrh ojačenja pa se pomakne s 30 na 250 Hz (Škorjanc, neobjavljeni podatki).

### **3 MATERIAL IN METODE**

#### **3.1 ŽIVALI**

V poskusih smo uporabili odrasle samce šuštarja (*Pyrrhocoris apterus*, Linnaeus, 1758, Insecta: Heteroptera). Živali smo nabirali v lipovem drevoredu pri gradu Bogenšperk v občini Šmartno pri Litiji in v lipovem drevoredu na Rodici pri Domžalah. Pred poskusom smo jih vsaj en teden hranili v laboratoriju v steklenih posodah, kjer so imele na voljo vodo, lipova semena in mokaerje.

#### **3.2 ELEKTROFIZIOLOŠKE MERITVE**

Vse meritve smo izvedli na senzilah tipa T<sub>2</sub> in T<sub>1</sub>, ki se nahajata na petem segmentu zadka (Slika 2). Frekvenčne lastnosti njunega odziva smo ovrednotili na osnovi živčnih impulzov, ki sta jih senzili generirali med draženjem. Impulze smo registrirali zunajcelično s kovinskimi mikroelektrodami. V nadaljevanju sledi kratek opis metode registracije impulzov. Za natančnejši opis registracije impulzov in termostatiranja preparata glej Škorjanc (2008) in Škorjanc in sod. (2009).

##### **3.2.1 Priprava živali**

Šuštarju smo odstranili noge, ga s hrbtno stranjo položili na samolepilni bakreni trak in dodatno pritrdili z voskom. Nato smo mu odstranili oprsje in glavo, s čimer smo odstranili električne motnje, ki jih povzroča krčenje mišic v oprsju, ter preprečili morebiten vpliv centralnega živčnega sistema na odziv senzil. Na rano smo nanесли silikonski kit (Kwik-Sil, WPI, Sarasota, ZDA), ki je preprečil izsuševanje preparata. Bakreni trak s preparatom smo prenesli na termostatiran nosilec. Vpliv elektromagnetnih motenj in zračnih tokov iz okolice smo zmanjšali s Faradayevo kletko, ki je bila obložena z zvočno-izolativno peno.

##### **3.2.2 Registracija živčnih impulzov**

Elektrode smo pripravili z elektrolitskim jedkanjem volframove žice (Goodfellow, Cambridge, VB) v nasičeni raztopini NaNO<sub>3</sub>. Referenčno elektrodo (premer 250 μm) smo zabodli v zadnji segment zadka vzdolž telesne osi, registracijsko elektrodo (premer 125 μm) pa v peti segment zadka (Slika 9). S takšno namestitvijo elektrod smo zajeli signal, ki je



vseboval impulze vseh treh senzil, ki se nahajajo na petem segmentu (Slika 2). Signal smo na 1. stopnji ojačili s predojačevalnikom AI402 (Molecular Devices, ZDA), na 2. stopnji pa smo ga filtrirali in dodatno ojačili z ojačevalnikom Cyber-Amp 320 (Molecular Devices, ZDA). Za digitalizacijo in zapis signala na trdi disk osebnega računalnika smo uporabili laboratorijski vmesnik Power1401 (CED, Cambridge, VB) ter program Spike2 v6 (CED, Cambridge, VB). Impulze posameznih senzil smo glede na njihovo amplitudo in obliko ločili s programom Spike2. Čase impulzov senzile, ki smo jo dražili, smo izvozili v program Matlab r.2007b (TheMathWorks, Natick, MA, ZDA), kjer smo analizirali njen odziv. Celotna meritev je potekala pri regulirani temperaturi preparata 20°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ).

### 3.3 DRAŽENJE SENZIL

Frekvenčne lastnosti odziva senzile smo ocenili iz odziva senzil T<sub>2</sub> in T<sub>1</sub> na Gaussov beli šum in odziva senzile T<sub>2</sub> na sinusni dražljaj. Podatke za senzilo T<sub>1</sub> smo združili s podatki iz preliminarnih poskusov, ki jih je opravil Aleš Škorjanc. Celoten protokol draženja in snemanja odziva smo avtomatizirali s pomočjo programa Spike2 in vmesnika Power1401. Šum smo sintetizirali v programu Matlab ter ga nato uvozili v program Spike2, sinusni signal pa smo sintetizirali neposredno v programu Spike2.

#### 3.3.1 Beli šum

Prenosno funkcijo odziva ter koherenco dražljaj-odziv in odziv-odziv smo ocenili iz odziva senzile na dražljaj, ki je imel lastnosti frekvenčno omejenega Gaussovega belega šuma. Gostota jakostnega spektra dražljaja je bila konstantna v frekvenčnem območju med 0 in 400 Hz, porazdelitev amplitud odklona pa je bila Gaussova. Odziv smo testirali pri dražljajih z različno amplitudo, ki smo jo definirali kot standardno deviacijo kota odklona čutilnega laska. Posamezen dražljaj je trajal 100 sekund, med dražljaji pa je bila pavza, ki je zagotovila, da je spontana aktivnost dosegla nivo pred draženjem. Pri višjih amplitudah dražljaja je bila pavza daljša kot pri nižjih amplitudah. Pri začetnih meritvah smo isti dražljaj ponovili trikrat. Na osnovi teh meritev smo lahko izračunali koherenco med odzivi. Po drugi strani pa je bila zaradi ponovitve istega dražljaja ocena povprečne prenosne funkcije senzile in koherence med dražljajem in odzivom slabša. V nadaljevanju smo zato testirali odziv senzile na pet različnih dražljajev z istimi frekvenčnimi lastnostmi, kar je omogočilo boljšo oceno povprečne prenosne funkcije in koherence med dražljajem in odzivom.

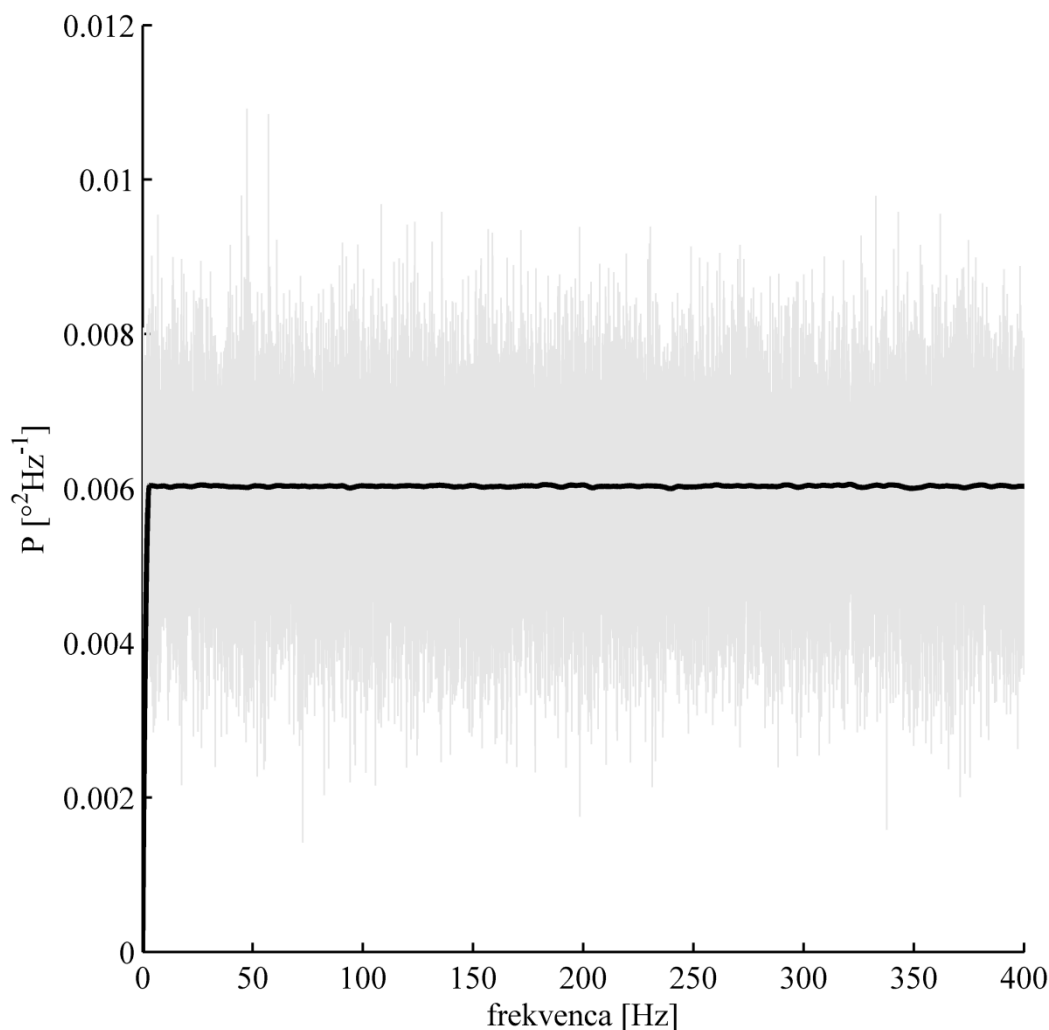
### 3.3.2 Sinusni dražljaj

Sinusni dražljaj smo definirali kot neprekinjeno sinusno odklanjanje laska s konstantno frekvenco. Posamezen dražljaj je trajal šest sekund, razen pri nizkih frekvencah, kjer je bil dolg vsaj pet sinusnih valov. Dražljaj smo ponovili osemkrat, med vsako ponovitvijo pa so bile štiri sekunde pavze. Odziv senzile smo testirali pri različnih frekvencah odklona laska v območju med 0.5 Hz in 400 Hz. Amplitudo dražljaja smo definirali s kotom odklona laska od ene do druge skrajne lege.

### 3.3.3 Piezo-keramični aktuator

Za draženje senzila smo uporabili piezo-keramična upogibna aktuatorja P-871.112 in PL112 (Physik Instrumente, Nemčija). Odklon aktuatorja smo kontrolirali s signalom iz vmesnika Power1401, ki smo ga ojačili z ojačevalnikoma P-651.1S in P-650.00 (Physik Instrumente, Nemčija). Dražljaje smo aplicirali neposredno na lasek senzile s pravokotno ukrivljeno iglo, ki je bila pritrjena na aktuator. Aktuator smo približali senzilu z mikromanipulatorjem tako, da se je navpični del igle dotikal laska v eni sami točki, in sicer 100 µm distalno od baze (Slika 9). Pravokotna postavitev igle glede na os laska je omogočala rotacijo laska okoli igle. Prosta rotacija laska in pa kratka ročica vzvoda sta zmanjšala deformacijo laska in njegove baze med odklanjanjem. Lasek smo odklanjali vedno vzdolž glavne telesne osi, ki sovpada z osjo največjega fiziološkega odziva (Drašlar, 1980).

Aktuator P-871.112 smo uporabili v načinu brez povratne zanke. Na keramično ploščico aktuatorja P-871.112 je pritrjen uporovni listič, ki meri odklon ploščice ter v kombinaciji z ojačevalnikom P-651.1S omogoča natančno nastavitvev odklona ploščice z uporabo zaprte povratne zanke (način »closed-loop«). Ker pa slednja povzroči izrazito zmanjšanje amplitude odklona pri visokih frekvencah dražljaja, smo aktuator uporabljali brez povratne zanke (način »open-loop«), signal iz uporovnega lističa pa smo skupaj z odzivom senzile posneli kot referenčni signal. Frekvenčne lastnosti signala smo preverili z laserskim vibrometrom (PDV-100, Polytech, GmbH, Waldbronn, Nemčija). Aktuator smo odklanjali s sinusnim signalom in Gaussovimi belimi šumi v območju med 0 in 400 Hz, medtem ko smo z vibrometrom merili premik roba keramične ploščice aktuatorja. Razlika med premikom ploščice in signalom iz uporovnega lističa je bila zanemarljiva, zato smo slednjega v nadaljnji analizi definirali kot dražljaj.

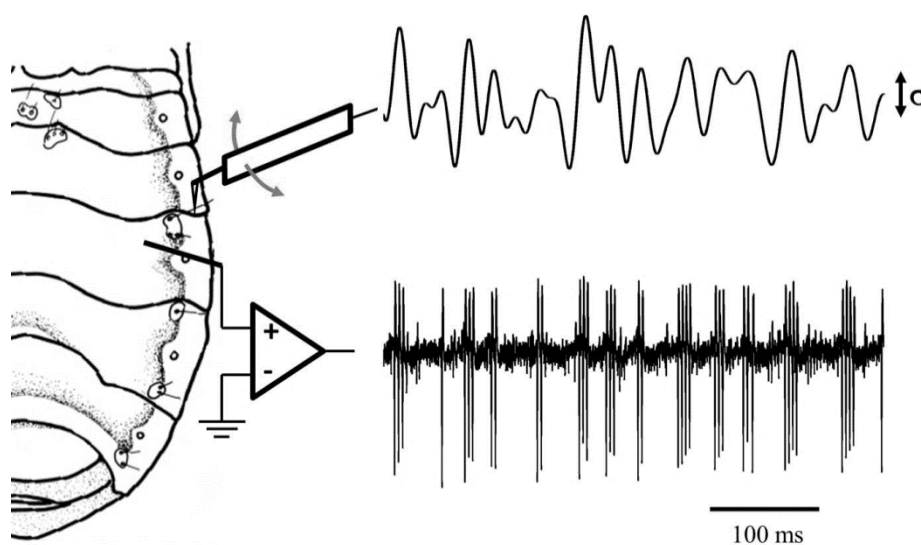


Slika 8: Frekvenčni spekter naključnega dražljaja. Za oceno prenosne funkcije senzile in koherence dražljaj-odziv ter odziv-odziv smo uporabili dražljaj, ki je imel lastnosti Gaussovega belega šuma, frekvenčno omejenega na območje od 0 do 400 Hz. Frekvenčni spekter dražljaja je imel konstantno gostoto jakosti ter Gaussovo porazdelitev amplitud odklona.

Čeprav ima aktuator P-871.112 brez uporabe povratne zanke boljše frekvenčne lastnosti, pa tudi v tem načinu deluje kot nizkofrekvenčni filter, ki zmanjša amplitudo odklona pri višjih frekvencah dražljaja. Zato smo modificirali kontrolni signal, ki je poganjal aktuator, tako da smo dosegli željen odklon aktuatorja. S sinusnim generatorjem Agilent 33220a (Agilent Technologies, ZDA) smo testirali odklon aktuatorja pri nekaj različnih frekvencah v območju med 0.1 in 400 Hz, pri čemer smo amplitudo kontrolnega signala nastavili tako, da je bila amplituda odklona aktuatorja konstantna. Na ta način smo določili odvisnost amplitude kontrolnega signala od frekvence dražljaja, ki smo jo v nadaljevanju upoštevali pri generiranju sinusnih dražljajev. Uporabili smo jo tudi za generiranje šuma. V programu Matlab smo z metodo inverzne Fourierove transformacije naredili Gaussov šum, ki je imel

enak frekvenčni spekter kot izmerjena frekvenčna odvisnost kontrolnega signala. Takšen signal je proizvedel odklon aktuatorja, ki je imel vse lastnosti frekvenčno omejenega Gaussovega belega šuma v območju med 0 in 400 Hz.

Piezo-keramični aktuator PL112 nima uporabnega lističa in ne omogoča uporabe povratne zanke niti spremljanja odklona aktuatorja. Z laserskim vibrometrom smo zato testirali pretvorbo kontrolnega signala, ki je poganjal aktuator, v odklon aktuatorja v frekvenčnem območju med 0.1 in 400 Hz. Ugotovili smo, da poteka pretvorba brez frekvenčnih popačenj, zato je pri analizi odziva senzile dražljaj predstavljal kar kontrolni signal. Ker med odzivom senzil na draženje z aktuatorjema P-871.112 in PL112 nismo opazili razlik, smo vse podatke v nadaljnji analizi združili.



Slika 9: Prikaz draženja senzile in registracije živčnih impulzov. S piezo-keramičnim aktuatorjem smo neposredno odklanjali čutilni lasek senzile. Zgoraj je prikazan dražljaj z lastnostmi frekvenčno omejenega Gaussovega belega šuma. Amplitudo dražljaja smo definirali kot standardno deviacijo kota odklona laska ( $\sigma$ ). Odziv senzile smo ovrednotili na osnovi živčnih impulzov, ki smo jih registrirali zunajcelično (spodnji signal).

### 3.4 ANALIZA PODATKOV

#### 3.4.1 Prenosna funkcija

Iz odziva senzile na beli šum smo izračunali prenosno funkcijo senzile  $T_{xy}$  in koherenco dražljaj-odziv ter dražljaj-dražljaj. Čase živčnih impulzov in časovni potek dražljaja smo

izvozili v Matlab. Kot vhodni vektor  $x$  smo definirali amplitudo dražljaja v vsaki vzorčni točki, pri čemer je bil časovni interval med točkami določen s frekvenco vzorčenja signala. Izhodni vektor  $y$  smo dobili tako, da smo naredili vektor ničel z enako dolžino kot vektor  $x$ . Na mestih, ki so časovno ustrezala časom registriranih živčnih impulzov, smo ničle nadomestili s številom 1. Vektor  $y$  smo nato konvolirali s funkcijo sinc

$$\text{sinc}(y) = N \frac{\sin(Ay)}{Ay}$$

ter dobili nov vektor  $y$ , v katerem so bili živčni impulzi nadomeščeni s funkcijo sinc. Slednja ima enakomerno gostoto jakostnega spektra od 0 Hz do zgornje frekvenčne meje, ki je določena s širino funkcije. S parametrom  $A$  smo širino funkcije nastavili tako, da je bila njena zgornja frekvenčna meja veliko višja od 400 Hz, z  $N$  pa smo jo normalizirali, da je bil njen integral od  $-\infty$  do  $+\infty$  enak 1.  $T_{xy}$  smo izračunali kot

$$T_{xy} = \frac{P_{yx}(f)}{P_{xx}(f)},$$

kjer je  $P_{yx}$  gostota jakostnega spektra navzkrižne korelacije med  $x$  in  $y$  in  $P_{xx}$  gostota jakostnega spektra avtokorelacije  $x$ . Koherenco med dvema signaloma smo izračunali kot

$$C(f) = \frac{|P_{xy}(f)|^2}{P_{xx}(f)P_{yy}(f)}.$$

Iz prenosne funkcije smo izračunali ojačenje odziva (ang: gain; definiran kot absolutna vrednost  $T_{xy}$ ) v odvisnosti od frekvence dražljaja v območju med 0 in 400 Hz. Ojačenje odziva v primeru linearnega sistema ustreza razmerju med amplitudo odziva in dražljaja pri posamezni frekvenci, pri čemer sta oba signala sinusni funkciji z isto frekvenco. Če pa je odziv vlak živčnih impulzov, je amplituda odziva primerljiva z amplitudo modulacije, tj. standardne deviacije, PSTH (ang: peri stimulus time histogram). PSTH je histogram odziva, ki ga dobimo tako, da čas odziva razdelimo na enakomerne časovne intervale in preštujemo število impulzov v posameznem intervalu. Faznega zamika med odzivom in dražljajem nismo analizirali, ker faza dražljaja ni bila dovolj natančno določena.

### 3.4.2 Odziv na sinusni dražljaj

Odziv senzile na sinusni dražljaj smo analizirali tako, da smo za vsak interval  $T_0$  med dvema impulzoma izračunali trenutno frekvenco impulzov, definirano kot

$$f_0 = \frac{1}{T_0}.$$

Čas med začetkom in koncem dražljaja smo razdelili na  $N$  enakomernih časovnih intervalov ( $\Delta t = 1$  ms) in naredili vektor  $y$ , katerega dolžina je ustrezala  $N$ . Vrednosti vektorja, ki so

ležale znotraj posameznega intervala T<sub>0</sub>, smo nadomestili s f<sub>0</sub>. Tako smo dobili interpolirano trenutno frekvenco živčnih impulzov, ki je omogočala izračun povprečnega odziva iz odzivov senzile na večkratno draženje (Slika 16). Iz interpolirane frekvence smo izračunali tudi povprečno vrednost in standardno deviacijo frekvence impulzov znotraj dražljaja.

Za maksimalno sklopitev odziva senzile z dražljajem (ang: phase lock-in) smo privzeli situacijo 1-na-1, ko se je na vsak sinusni val dražljaja senzila odzvala z natančno enim impulzom. Sklopitev smo ovrednotili tako, da smo izračunali relativno število sinusnih valov znotraj celotnega dražljaja z natančno enim impulzom ter nato povprečno vrednost iz vseh ponovitev dražljaja.

Natančnost kodiranja dražljaja oz. ponovljivost odziva smo definirali kot verjetnost, da se pri vsaki ponovitvi dražljaja živčni impulz pojavi ob točno določenem času. Čas od začetka do konca dražljaja smo pri vseh ponovitvah dražljaja razdelili na enakomerne intervale ( $\Delta t = 1$  ms). Nato smo poiskali vse intervale, v katerih se je vsaj pri eni ponovitvi dražljaja pojavil impulz. Za vse intervale z vsaj enim impulzom smo izračunali relativno število ponovitev dražljaja, pri katerih se je znotraj tega intervala pojavil impulz. Če se torej pri vseh ponovitvah dražljaja vsi impulzi pojavijo ob istem času (znotraj 1 ms), je natančnost kodiranja 1.

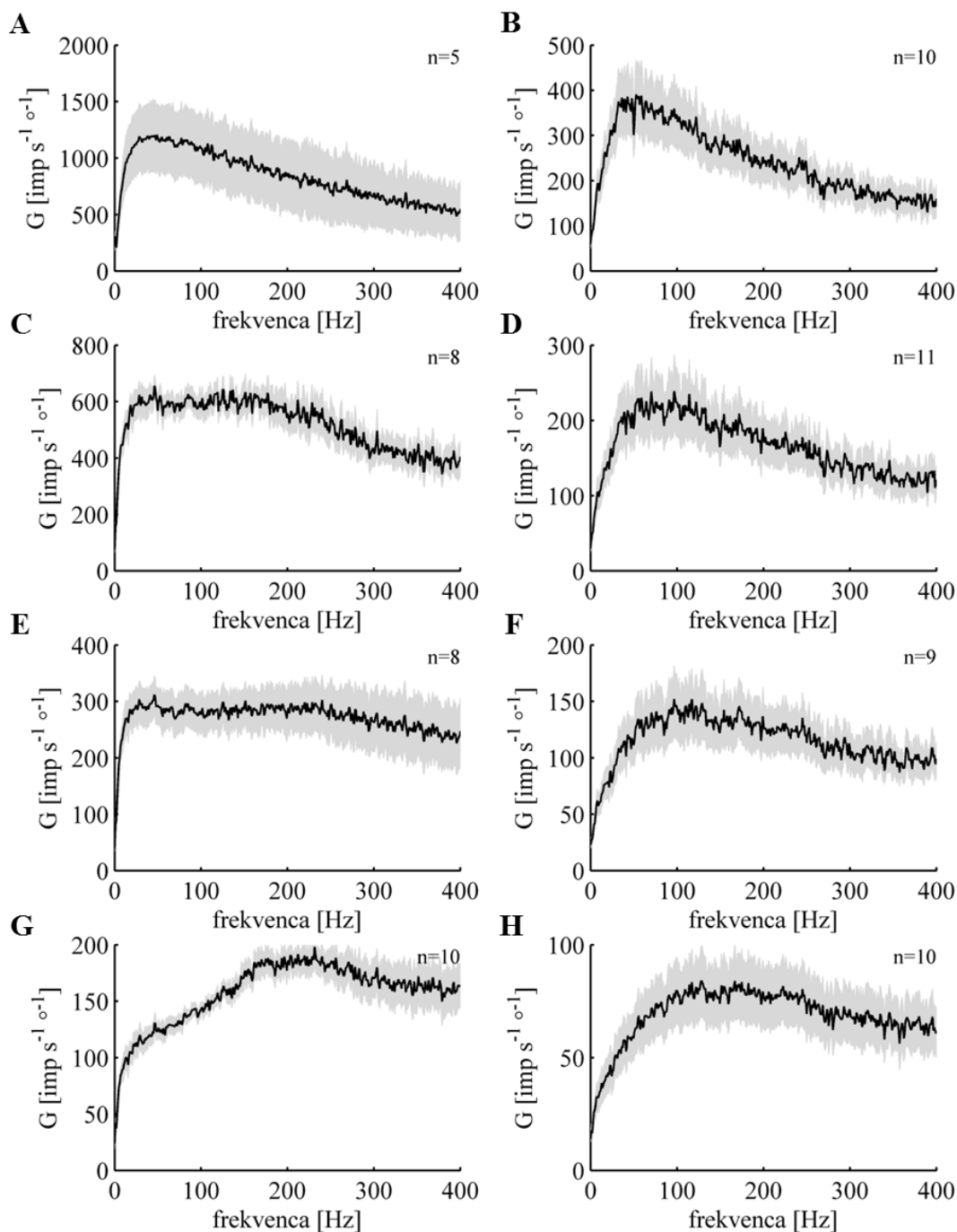
## 4 REZULTATI

### 4.1 ODZIV SENZIL T<sub>2</sub> IN T<sub>1</sub> NA BELI ŠUM

Frekvenčne lastnosti odziva senzile T<sub>2</sub> smo ovrednotili na osnovi njene prenosne funkcije in jih primerjali z lastnostmi senzile T<sub>1</sub>. Prenosno funkcijo smo določili iz odziva senzile na beli šum ter nato iz funkcije izračunali ojačenje izhodnega signala (odziva) glede na amplitudo vhodnega signala (dražljaja) v frekvenčnem območju med 0 in 400 Hz. Ojačenje odziva smo izmerili pri različnih intenzitetah šuma (standardna deviacija odklona laska od 0.1° do 1.6°). Poleg ojačenja smo izračunali tudi koherenco med dražljajem in odzivom ter koherenco med odzivi senzile na isti dražljaj. Zaradi relativno majhnega števila meritev na različnih živalih pri isti amplitudi dražljaja in nenatančnosti nastavitve kota odklona laska smo pri izračunu povprečnih vrednosti ojačenja in koherence podatke združili v štiri razrede glede na amplitudo dražljaja: 0.1-0.2°, 0.2-0.4°, 0.4-0.8° in 0.8-1.6°.

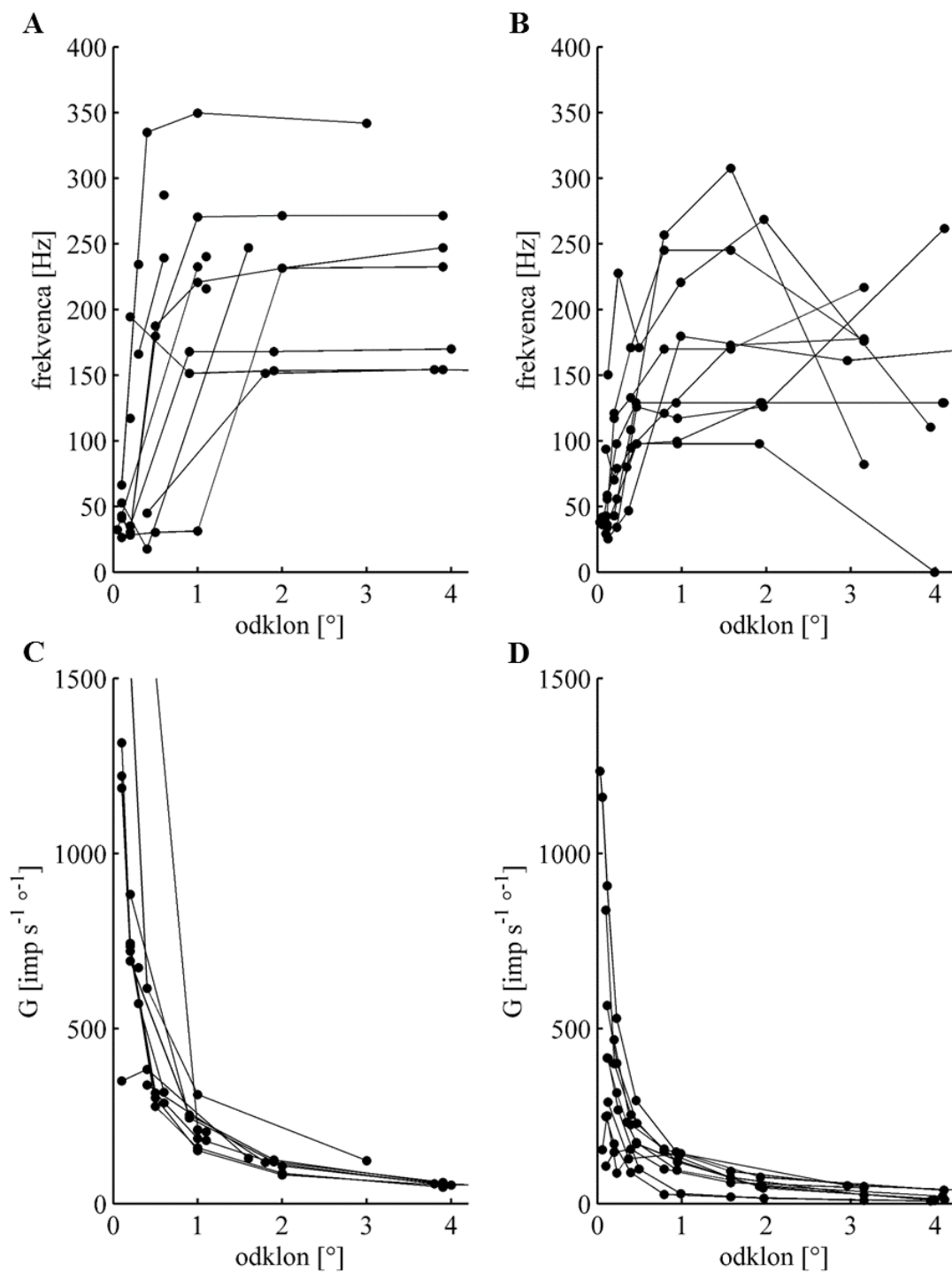
V celotnem amplitudnem območju dražljaja je bil odziv senzile T<sub>2</sub> manjši od odziva senzile T<sub>1</sub>. Pri obeh senzilah je bilo povprečno ojačenje odziva največje pri nizki amplitudi dražljaja ter je z naraščanjem amplitude dražljaja upadalo (Slika 10). Odnos med amplitudo dražljaja in maksimalnim ojačenjem je bil pri obeh senzilah eksponenten (Slika 11 C in D), vendar pa je bilo ojačenje v primeru senzile T<sub>2</sub> manjše, kar pomeni, da je senzila T<sub>2</sub> manj občutljiva od senzile T<sub>1</sub>.

V nasprotju s pričakovanji odziv senzile T<sub>2</sub> v primerjavi z odzivom senzile T<sub>1</sub> ni bil uglašen z višjimi frekvencami dražljaja. Pri nizki amplitudi dražljaja je bilo pri obeh senzilah ojačenje odziva največje pri 40-50 Hz. Pri srednjih amplitudah dražljaja se je pri senzili T<sub>1</sub> pojavil drugi vrh (Slika 10 C in E). Prvi vrh (40-50 Hz) se je s povečanjem dražljaja zmanjševal glede na drugi vrh, vendar je ostajal v istem frekvenčnem območju. Drugi vrh je naraščal in se pomikal proti višjim frekvencam, in sicer od 150 Hz proti 200 Hz. Pri amplitudah odklona med 0,4° in 0,8° je videti, kot da je ojačenje doseglo plato, vendar je to le posledica dveh vrhov. Senzila T<sub>2</sub> je imela prisoten samo en vrh, ki je bil pri nizkih amplitudah bolj izrazit kot pri višjih. Pri višjih amplitudah se je vrh pomaknil proti višjim frekvencam in se razširil. Pri najvišji amplitudi dražljaja je bil vrh pri približno 150 Hz.



Slika 10: Povprečno ojačenje odziva senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub>. Levi grafi prikazujejo ojačenje odziva (G) senzila T<sub>1</sub>, desni grafi pa senzila T<sub>2</sub>. Odebeljena črta je povprečje povprečnih ojačenj posameznih senzila pri naslednjih amplitudah dražljaja: 0,1-0,2° (A, B), 0,2-0,4° (C, D), 0,4-0,8° (E, F) in 0,8-1,6° (G, H). Sivo območje predstavlja standardno napako povprečne vrednosti. V nasprotju s pričakovanji senzila T<sub>2</sub> ni uglašena z višjimi frekvencami dražljaja v primerjavi s senzilo T<sub>1</sub>. Pri nizkih amplitudah dražljaja imata obe senzili vrh ojačenja pri 40-50 Hz. Pri višjih amplitudah se pri T<sub>1</sub> pojavi drugi vrh, ki se z naraščajočo amplitudo dražljaja pomakne s 150 Hz na 200 Hz. T<sub>2</sub> ima samo en vrh, ki se pomakne s 50 na 150 Hz.





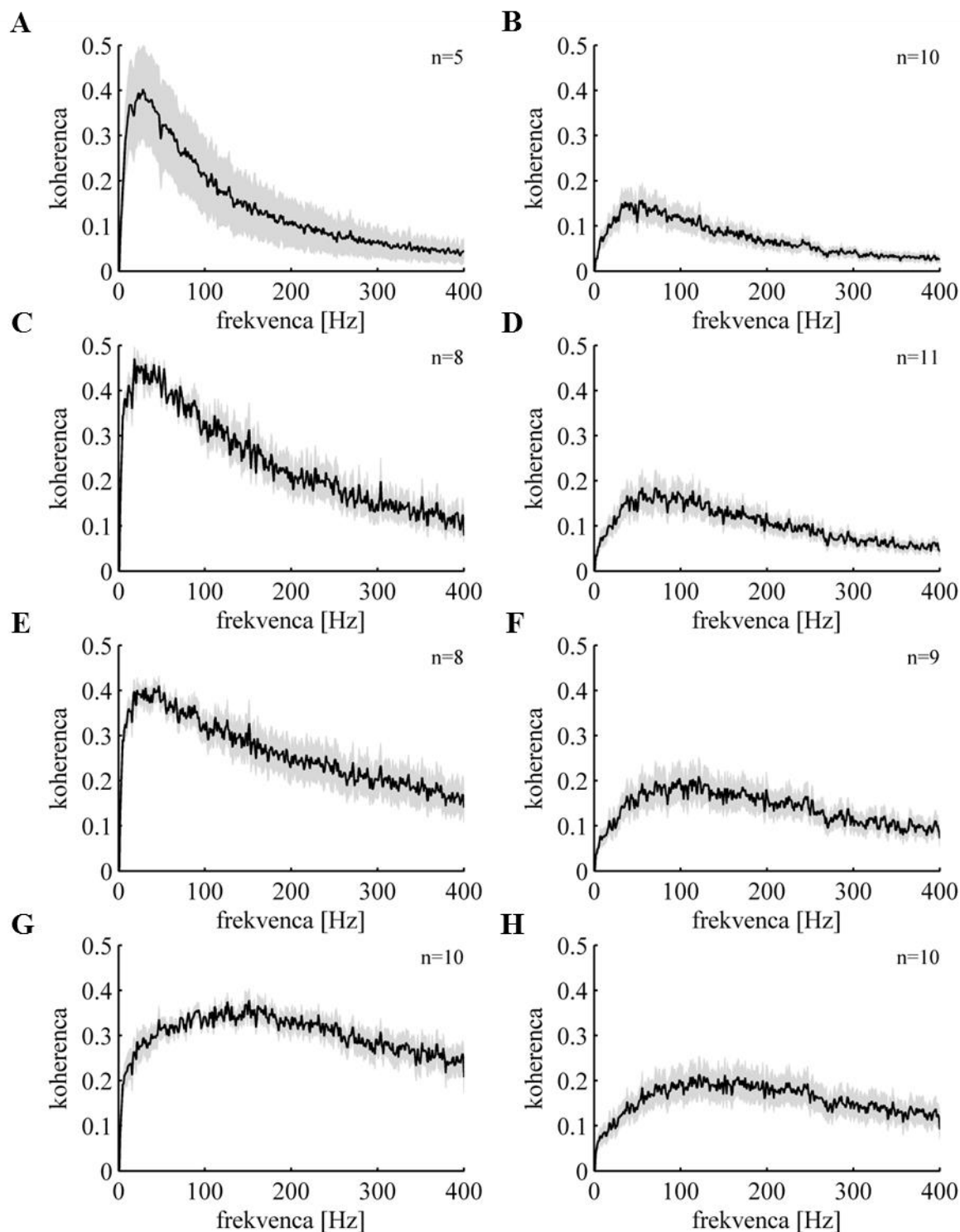
Slika 11: Odvisnost parametrov ojačenja odziva senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> od amplitude dražljaja. Grafa **A** in **B** prikazujeta odvisnost frekvenca dražljaja, pri kateri je ojačenje največje, grafa **C** in **D** pa odvisnost vrednosti maksimalnega ojačenja. Grafa **A** in **C** pripadata senzilam T<sub>1</sub>, grafa **B** in **D** pa senzilam T<sub>2</sub>. Krivulje predstavljajo povprečne vrednosti parametrov, izmerjenih pri posamezni senzili.

Povprečna maksimalna koherenca med dražljajem in odzivom senzile  $T_1$  je bila približno 0,4, koherenca  $T_2$  pa 0,2, kar kaže na izrazito nelinearnost odziva obeh senzil (Slika 12). Če je koherenca 1, je odziv oziroma sistem popolnoma linearen, če pa je manj kot 1, je sistem nelinearen, oziroma je odziv sistema stohastičen.

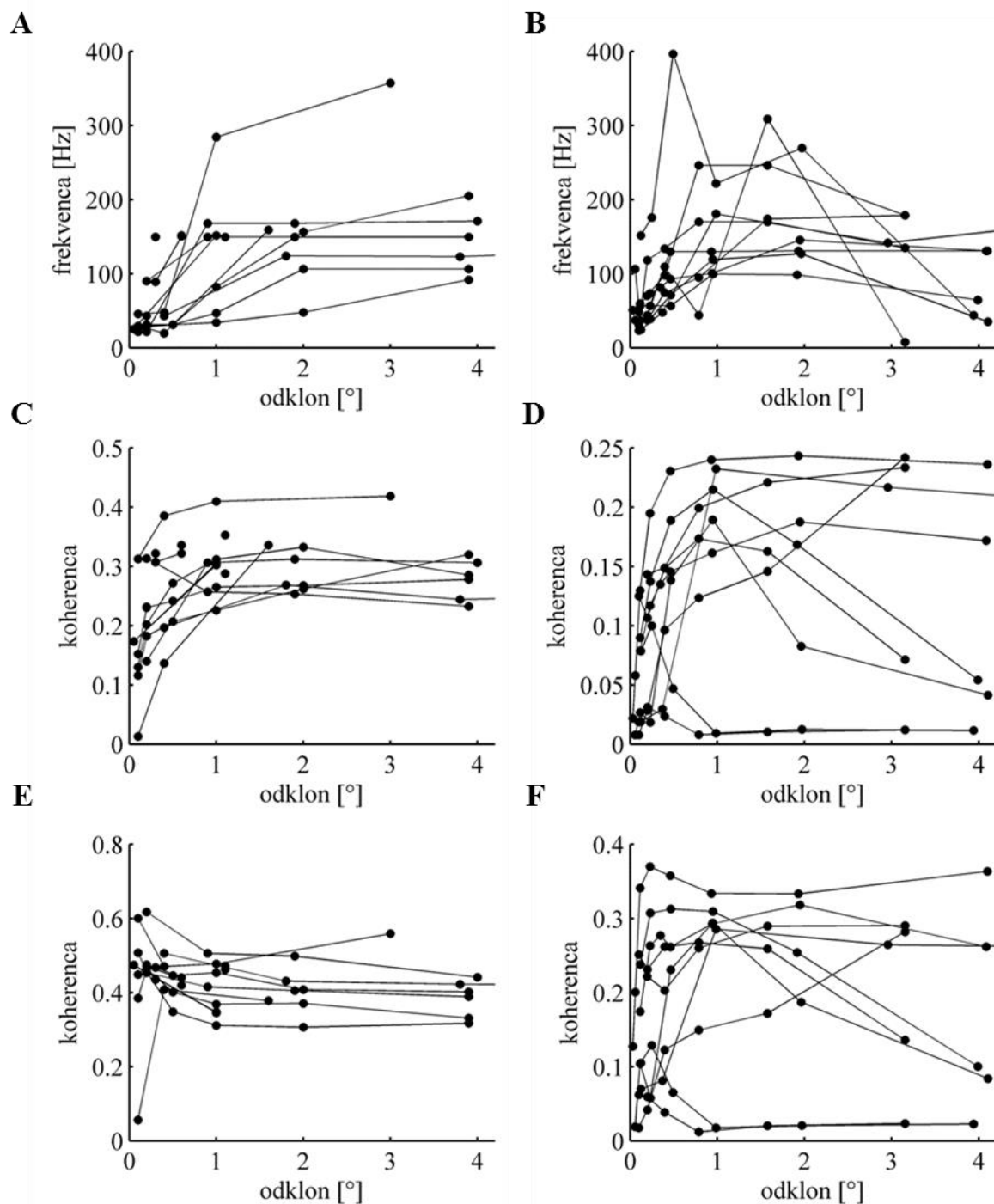
Maksimalna koherenca pri senzili  $T_1$  se ni bistveno spreminjala z naraščanjem amplitude dražljaja (Slika 13E). Po drugi strani je koherenca, povprečena za celotno frekvenčno območje dražljaja med 0 in 400 Hz, nekoliko narastla na račun povečanja koherence v območju visokih frekvenc dražljaja (Slika 12, Slika 13C).

Pri senzili  $T_2$  sta s povečevanjem amplitude dražljaja narastli tako maksimalna kot povprečna koherenca, pri čemer je bilo relativno povečanje koherence, tako kot pri senzili  $T_1$ , bistveno večje pri višjih frekvencah dražljaja.

Povprečna koherenca senzile  $T_1$  je imela pri nižjih amplitudah dražljaja vrh pri frekvenci približno 30 Hz, pri visokih amplitudah pa pri 130 Hz. Vrh koherence  $T_2$  se je z višanjem amplitude dražljaja nekoliko bolj postopoma pomaknil s 40 Hz na 120 Hz.



Slika 12: Povprečna koherenca med dražljajem in odzivom senzile T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub>. Levi grafi prikazujejo koherenco senzile T<sub>1</sub>, desni grafi pa senzile T<sub>2</sub>. Odebeljena črta je povprečje koherenc posameznih senzil pri naslednjih amplitudah dražljaja: 0,1-0,2° (A, B), 0,2-0,4° (C, D), 0,4-0,8° (E, F) in 0,8-1,6° (G, H). Sivo območje predstavlja standardno napako povprečne vrednosti. Koherenca senzile T<sub>2</sub> je bistveno manjša od koherence T<sub>1</sub>, kar je verjetno posledica večje nelinearnosti in stohastičnosti odziva senzile.



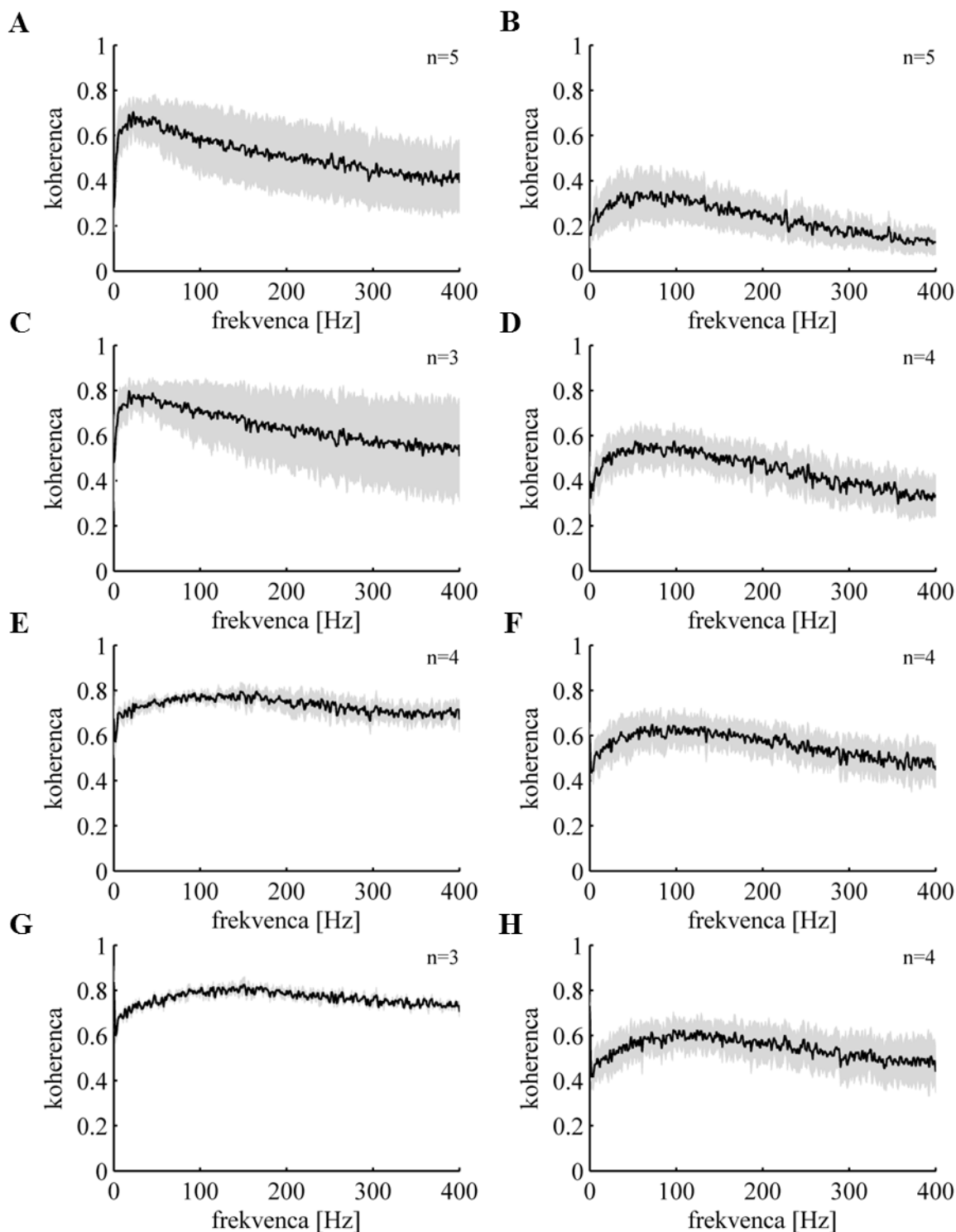
Slika 13: Odvisnosti posameznih parametrov koherence med dražljajem in odzivom senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> od amplitude dražljaja. Levi grafi pripadajo senzilam T<sub>1</sub>, desni grafi pa senzilam T<sub>2</sub>. Grafa A in B prikazujeta odvisnost frekvenca dražljaja, pri kateri je koherenca dosegla vrh, od amplitude dražljaja, grafa C in D odvisnost povprečne koherence v območju med 0 in 400 Hz, E in F pa odvisnost maksimalne vrednosti koherence. Krivulje predstavljajo povprečne vrednosti parametrov, izmerjenih pri posamezni senzili.

Poleg koherence med dražljajem in odzivom smo izračunali tudi koherenco med vsemi različnimi pari odziva senzila na isti dražljaj (Slika 15). S tem lahko ugotovimo, kako ponovljivi so odzivi senzila na isti dražljaj – višja kot je koherenca, bolj so odzivi ponovljivi. Če so odzivi identični, je koherenca 1.

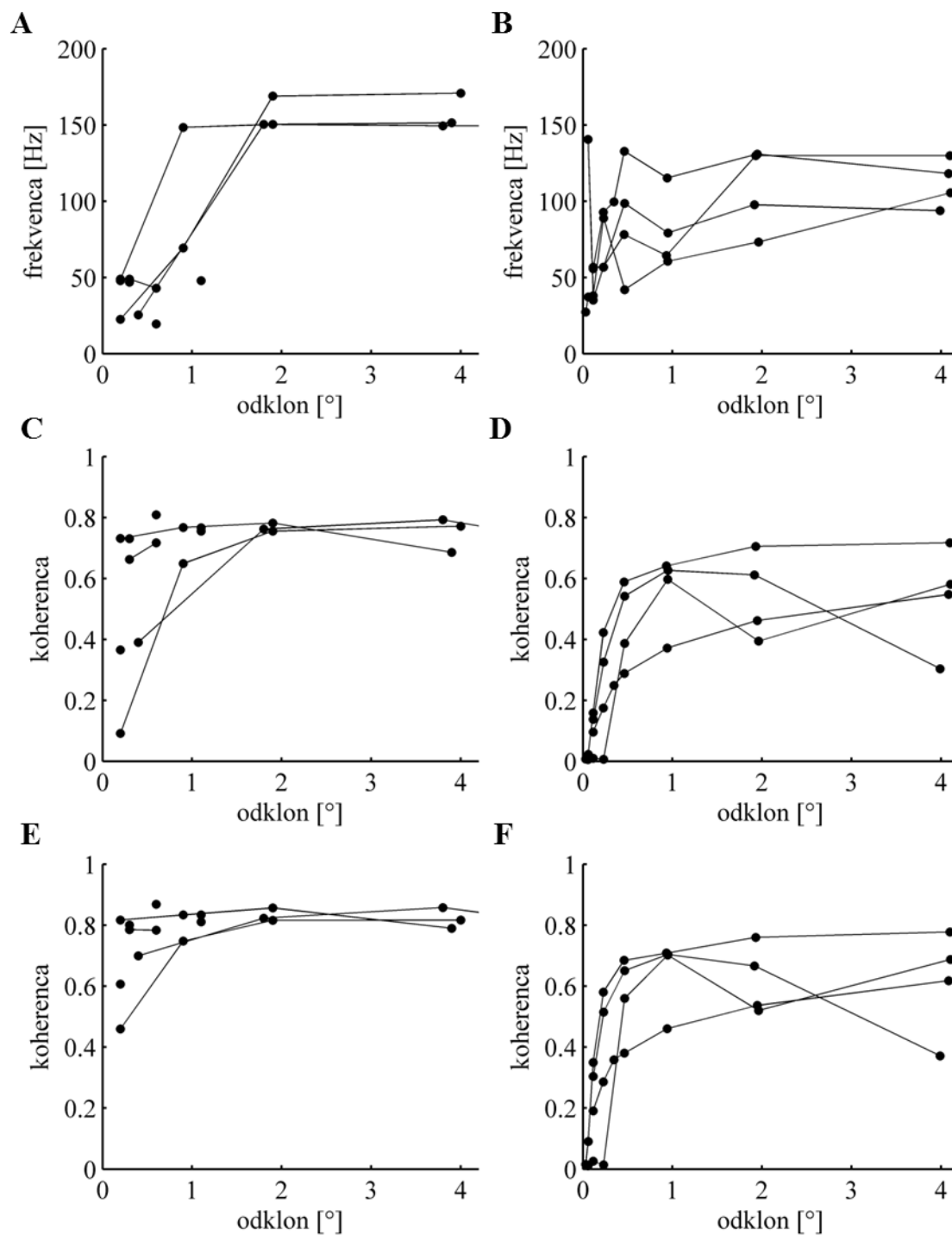
Maksimalna koherenca T<sub>1</sub> je bila pri vseh amplitudah dražljaja približno 0,8. Nekoliko nižja je bila le pri najnižjih amplitudah dražljaja. V nasprotju s tem je bila maksimalna koherenca T<sub>2</sub> pri nizkih amplitudah dražljaja zelo nizka, pri nekaterih preparatih celo 0 (Slika 15F), nato pa je s povečevanjem amplitude dražljaja postopoma naraščala do vrednosti 0,6.

Podobno dinamiko je imela tudi povprečna koherenca za celotno frekvenčno območje dražljaja, le da so bile vrednosti nekoliko nižje zaradi nižje koherence pri visokih frekvencah dražljaja.

Pri obeh senzilah se je z naraščanjem amplitude dražljaja vrh koherence pomikal proti višjim frekvencam dražljaja. Pri T<sub>1</sub> se je v povprečju pomaknil s 30 na 130 Hz, pri T<sub>2</sub> pa s 50 na 100 Hz, pri čemer je pri obeh tipih vrh postal izrazito širši pri višjih amplitudah.



Slika 14: Povprečna koherenca odziv-odziv senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub>. Levi grafi prikazujejo koherenco senzila T<sub>1</sub>, desni grafi pa senzila T<sub>2</sub>. Odebeljena črta je povprečje koherenc posameznih senzila pri naslednjih amplitudah dražljaja: 0,1-0,2° (A, B), 0,2-0,4° (C, D), 0,4-0,8° (E, F) in 0,8-1,6° (G, H). Sivo območje predstavlja standardno napako povprečne vrednosti. Koherenca je pri senzilu T<sub>2</sub> nižja. Z večanjem amplitude dražljaja se koherenca poveča, vrh pa se pri obeh senzilah pomakne k višjim frekvencam dražljaja in razširi.



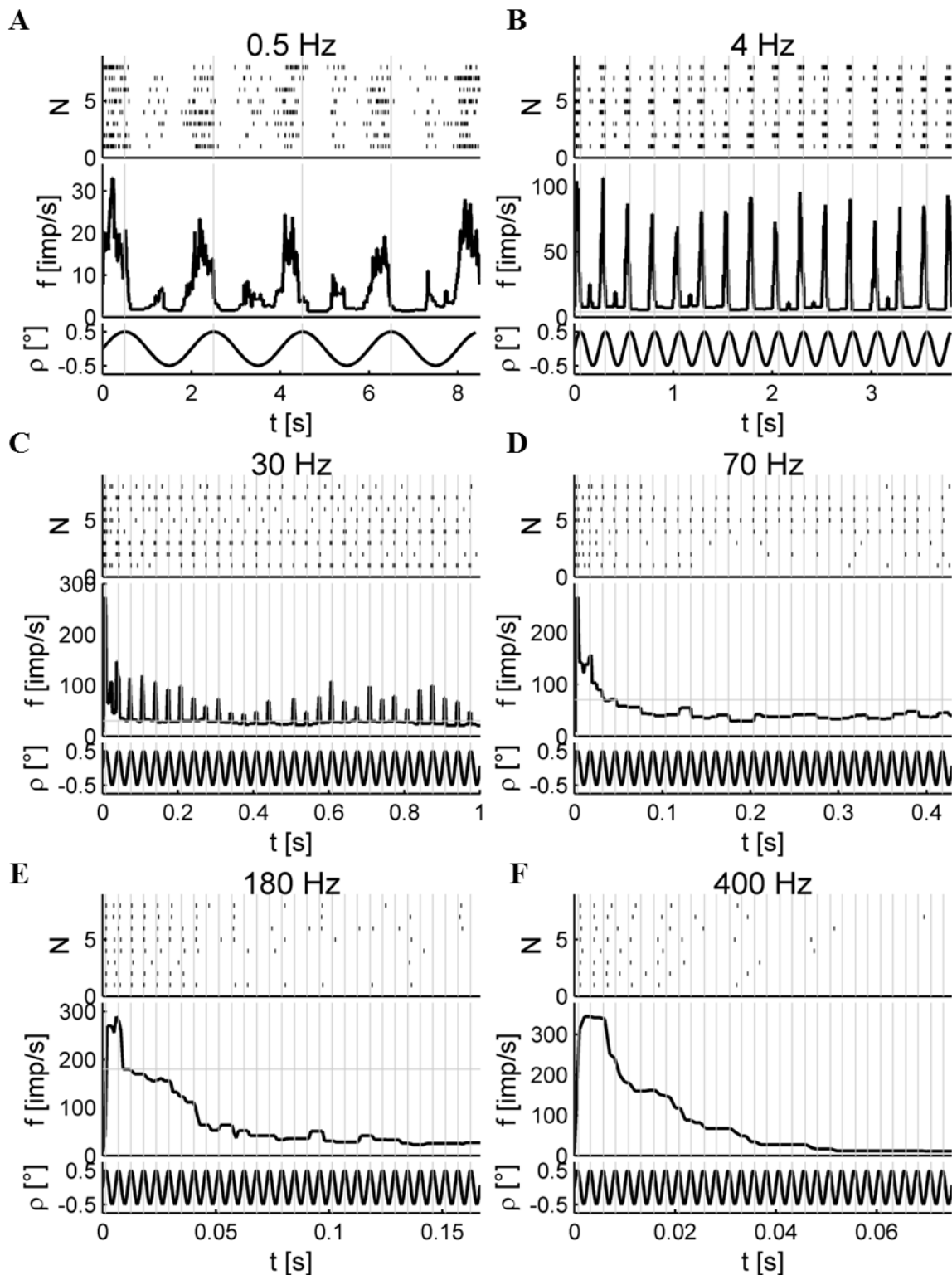
Slika 15: Odvisnosti posameznih parametrov koherence odziv-odziv senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> od amplitude dražljaja. Levi grafi pripadajo senzilam T<sub>1</sub>, desni grafi pa senzilam T<sub>2</sub>. Grafa A in B prikazujeta odvisnost frekvenca dražljaja, pri kateri je koherenca dosegla vrh, od amplitude dražljaja, grafa C in D odvisnost povprečne koherenca v območju med 0 in 400 Hz, E in F pa odvisnost maksimalne vrednosti koherenca. Krivulje predstavljajo povprečne vrednosti parametrov, izmerjenih pri posamezni senzili.

## 4.2 ODZIV SENZILE T<sub>2</sub> NA SINUSNI DRAŽLJAJ

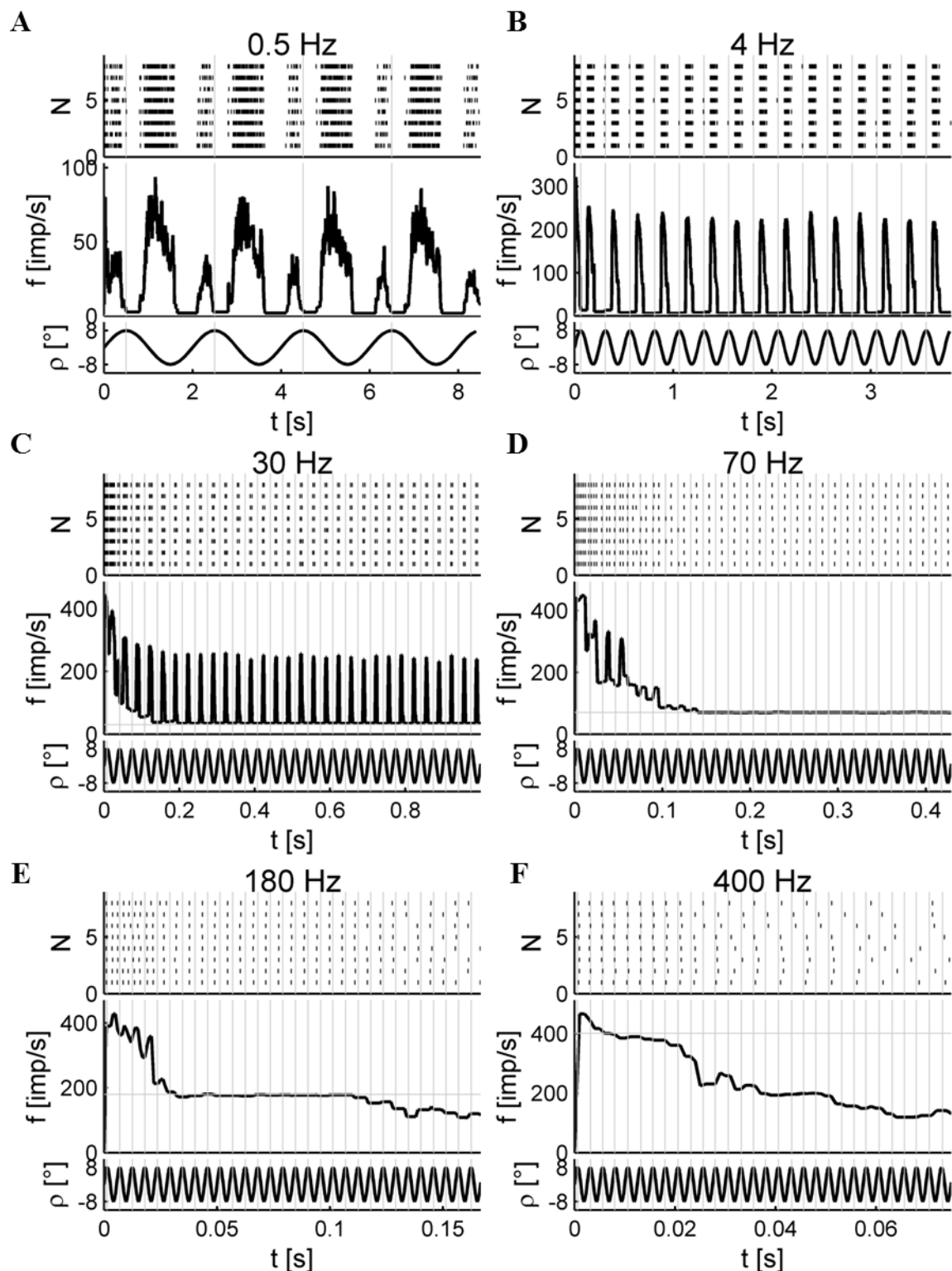
Nizka koherenca med odzivom in dražljajem je pokazala, da je odziv senzila T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> izrazito nelinearen oziroma stohastičen, kar pomeni, da prenosna funkcija ni popoln opis odziva senzile. Da bi dobili dodaten vpogled v frekvenčne lastnosti odziva senzile T<sub>2</sub>, smo zato izmerili njen odziv na sinusni dražljaj. Dražljaj smo tako kot v primeru belega šuma aplicirali neposredno na čutilni lasek. Spreminjali smo frekvenco in amplitudo dražljaja. Frekvenčno območje je segalo od 0,5-400 Hz, amplitudno območje pa od 0,05°-16°.

Pri nizki frekvenci dražljaja se je senzila odzvala s povečanjem frekvence impulzov pri odklonu laska iz ravnovesne lege v katerokoli smer. Znotraj enega sinusnega vala je imela zato trenutna frekvenca impulzov dva vrhova, in sicer je nastal en vrh pri odklonu laska v kaudalno smer, drug vrh pa pri odklonu v kranialno smer (Slika 16A in B). Takšen odziv je značilen za smerno neobčutljive senzile. Vendar pa je bil odziv izrazito nesimetričen. V eno smer odklona je bilo povečanje frekvence impulzov bistveno večje kot v drugo smer. Pri višji frekvenci dražljaja se je na en sinusni val ohranil le en vrh frekvence impulzov, število impulzov na val pa je upadlo. Pri amplitudi odklona 1° pri 30 Hz, na primer, sta se na en val pojavila eden do dva živčna impulza (Slika 16C), pri amplitudi 16° pa dva živčna impulza (Slika 17C). Pri višji frekvenci je postala izrazita tudi čutilna adaptacija, ki je potekla v nekaj 10 ms. Zaradi adaptacije je bil odziv na začetne sinusne valove večji od odziva na nadaljnje valove. Pri visokih frekvencah (180 in 400 Hz) se je senzila odzvala le na začetek dražljaja, preden je potekla adaptacija, nato pa je prišlo do izpada živčnih impulzov (Slika 16E in F), zaradi česar je frekvenca impulzov padla pod frekvenco dražljaja.





Slika 16: Odziv senzile T<sub>2</sub> na sinusne dražljaje z amplitudo 1°. Grafi A-F prikazujejo odziv senzile na dražljaje z različno frekvenco. Zgoraj so prikazani živčni impulzi posameznih odzivov na ponovitve dražljaja, na sredini povprečna trenutna frekvenca impulzov ter spodaj sinusni dražljaj. Siva vodoravna črta v srednjem delu vsakega grafa označuje frekvenco dražljaja. Pri nizkih frekvencah dražljaja je odziv senzile na vse sinusne valove enak, pri višjih frekvencah pa postane izrazita čutilna adaptacija.



Slika 17: Odziv senzile T<sub>2</sub> na sinusne dražljaje z amplitudo 16°. Grafi A-F prikazujejo odziv senzile na dražljaje z različno frekvenco. Zgoraj so prikazani živčni impulzi posameznih odzivov na ponovitve dražljaja, na sredini povprečna trenutna frekvenca impulzov ter spodaj sinusni dražljaj. Siva vodoravna črta v srednjem delu vsakega grafa označuje frekvenco dražljaja.

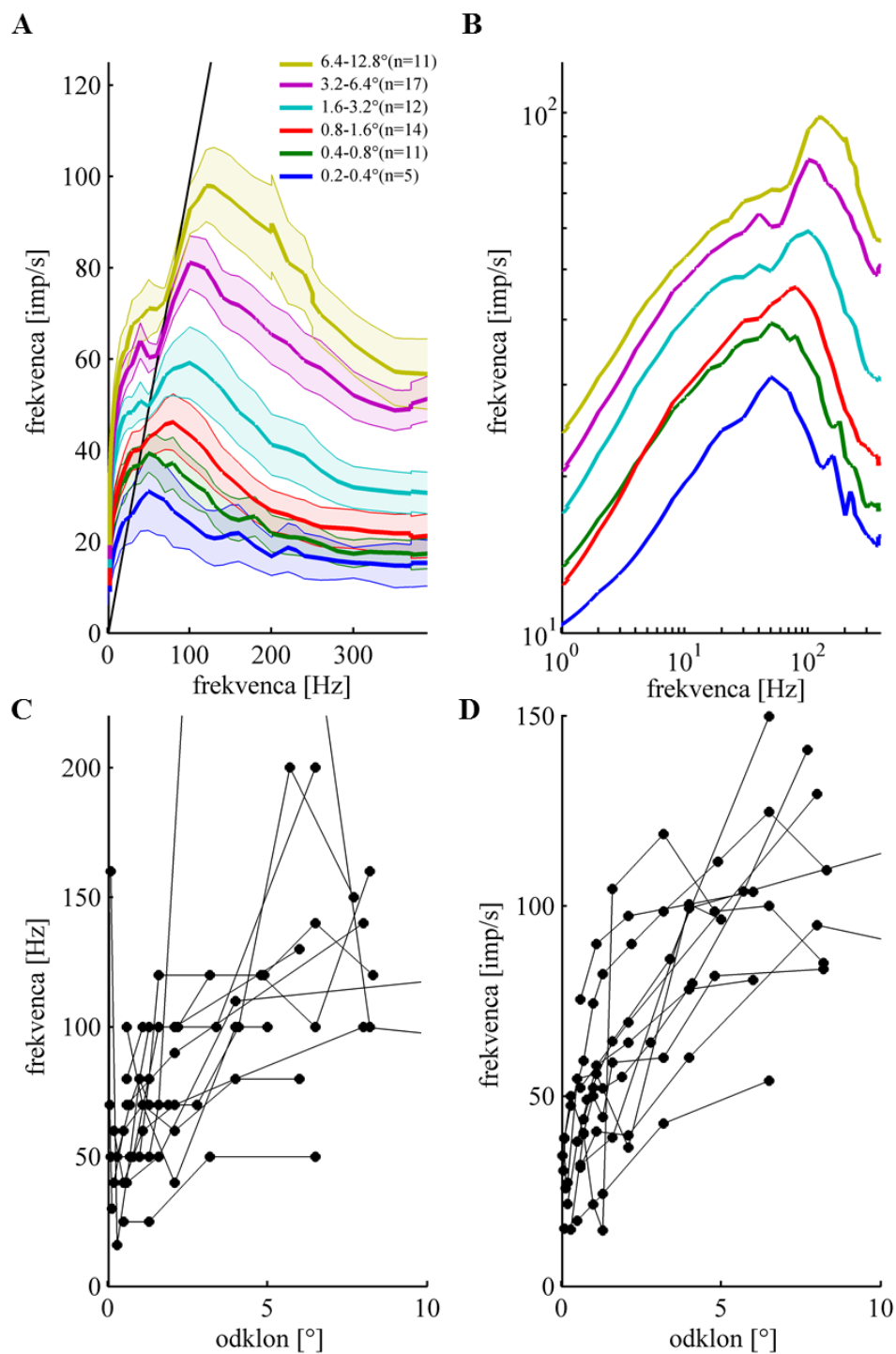
Povprečna frekvenca živčnih impulzov, izračunana za obdobje celotnega dražljaja, je naraščala s frekvenco dražljaja (Slika 18). V frekvenčnem območju, kjer so bili živčni impulzi sklopljeni z dražljajem 1-na-1 (na en sinusni val se je pojavil natančno en živčni impulz), je bil odnos med frekvenco dražljaja in impulzov linearen (poševna črta na Slika 18A). Pri določeni frekvenci dražljaja je odziv dosegel vrh ter nato začel upadati. Vrh je z amplitudo dražljaja v povprečju narastel s 30 imp/s pri najmanjši amplitudi na 100 imp/s pri največji amplitudi. Poleg tega se je postopoma pomikal proti višjim frekvencam dražljaja, in sicer od 50 Hz do 130 Hz.

Poleg glavnega vrha je bil prisoten tudi drugi – nižji vrh, in sicer pri nižjih frekvencah dražljaja. V ozkem frekvenčnem območju sta se na en sinusni val pojavila natančno dva impulza. V tem območju je frekvenca impulzov naraščala dvakrat hitreje kot frekvenca dražljaja. Pri določeni frekvenci odziv ni več sledil dražljaju, zato so se začeli pojavljati enojni impulzi. Posledično je frekvenca impulzov nekoliko upadla. S sklopitvijo 1-na-1 je frekvenca začela ponovno naraščati.

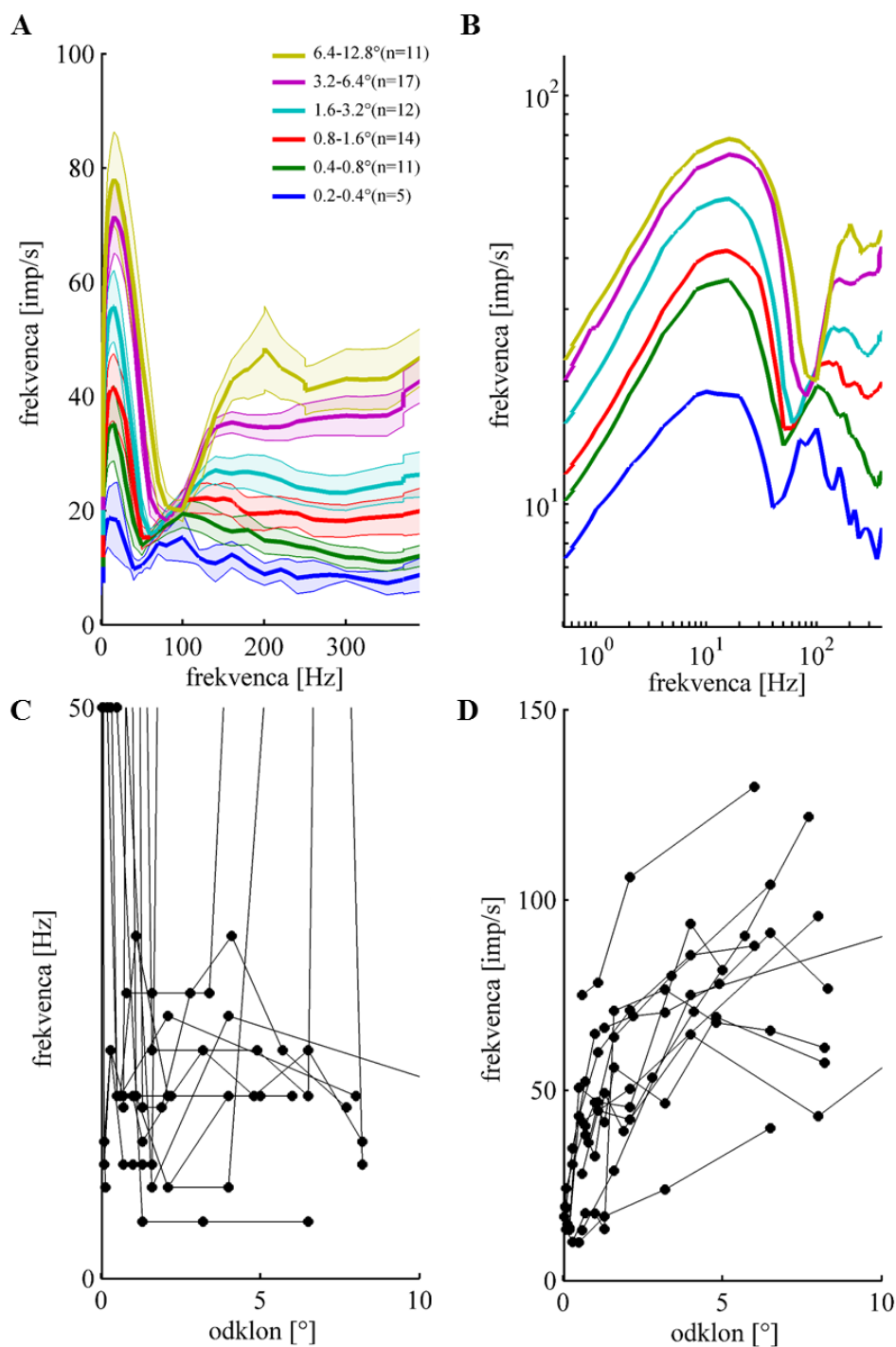
Modulacijo odziva senzile smo ocenili s standardno deviacijo (SD) trenutne frekvence živčnih impulzov. Najprej smo izračunali SD iz odziva na celoten dražljaj ter nato še povprečno vrednost iz vseh ponovitev dražljaja (Slika 19).

V frekvenčnem območju dražljaja, kjer se je trenutna frekvenca impulzov sinusno spreminjala (Slika 16 in 17), je bila vrednost SD visoka (Slika 19). Pri vseh amplitudah dražljaja je SD dosegla maksimalno vrednost pri približno 15 Hz, pri čemer je s povečevanjem amplitude dražljaja narastla s 20 imp/s na 80 imp/s. Pri majhnih dražljajih je bila zgornja frekvenčna meja modulacije frekvence impulzov okoli 30 Hz, pri velikih dražljajih pa 50 Hz.

V območju sklopitve impulzov in dražljaja 1-na-1 je bila trenutna frekvenca impulzov bolj ali manj konstantna, zato je bila v tem frekvenčnem območju dražljaja modulacija frekvence minimalna. Nad tem frekvenčnim območjem odziv ni več sledil dražljaju. Ker so se začeli pojavljati posamezni sinusni valovi, kjer odklon ni izzval impulza, je SD začela ponovno naraščati, vendar ni dosegla maksimalne vrednosti.



Slika 18: Povprečna frekvenca živčnih impulzov senzile T<sub>2</sub> v odvisnosti od frekvenca in amplitude sinusnega dražljaja. **A, B** Povprečna vrednost, izračunana iz odziva vseh senzil. Barvna obroba prikazuje standardno napako povprečne vrednosti. Daljica na grafu **A** označuje frekvenco sklopitve dražljaja in odziva 1-na-1. **C** Frekvenca dražljaja, ki izzove maksimalno frekvenco impulzov, v odvisnosti od amplitude dražljaja. **D** Maksimalna frekvenca živčnih impulzov v odvisnosti od amplitude dražljaja. Na grafih **C** in **D** so prikazani podatki vseh senzil.



Slika 19: Standardna deviacija trenutne frekvenca živčnih impulzov senzile T<sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja. **A**, **B** Povprečna standardna deviacija, izračunana iz odzivov vseh senzil. Barvna obroba prikazuje standardno napako povprečne vrednosti. Standardna deviacija je minimalna v frekvenčnem območju sklopitve dražljaja in odziva 1-na-1. **C** Frekvenca dražljaja, ki izzove maksimalno standardno deviacijo, v odvisnosti od amplitude dražljaja. **D** Maksimalna standardna deviacija v odvisnosti od amplitude dražljaja. Na grafih **C** in **D** so prikazani podatki vseh senzil.

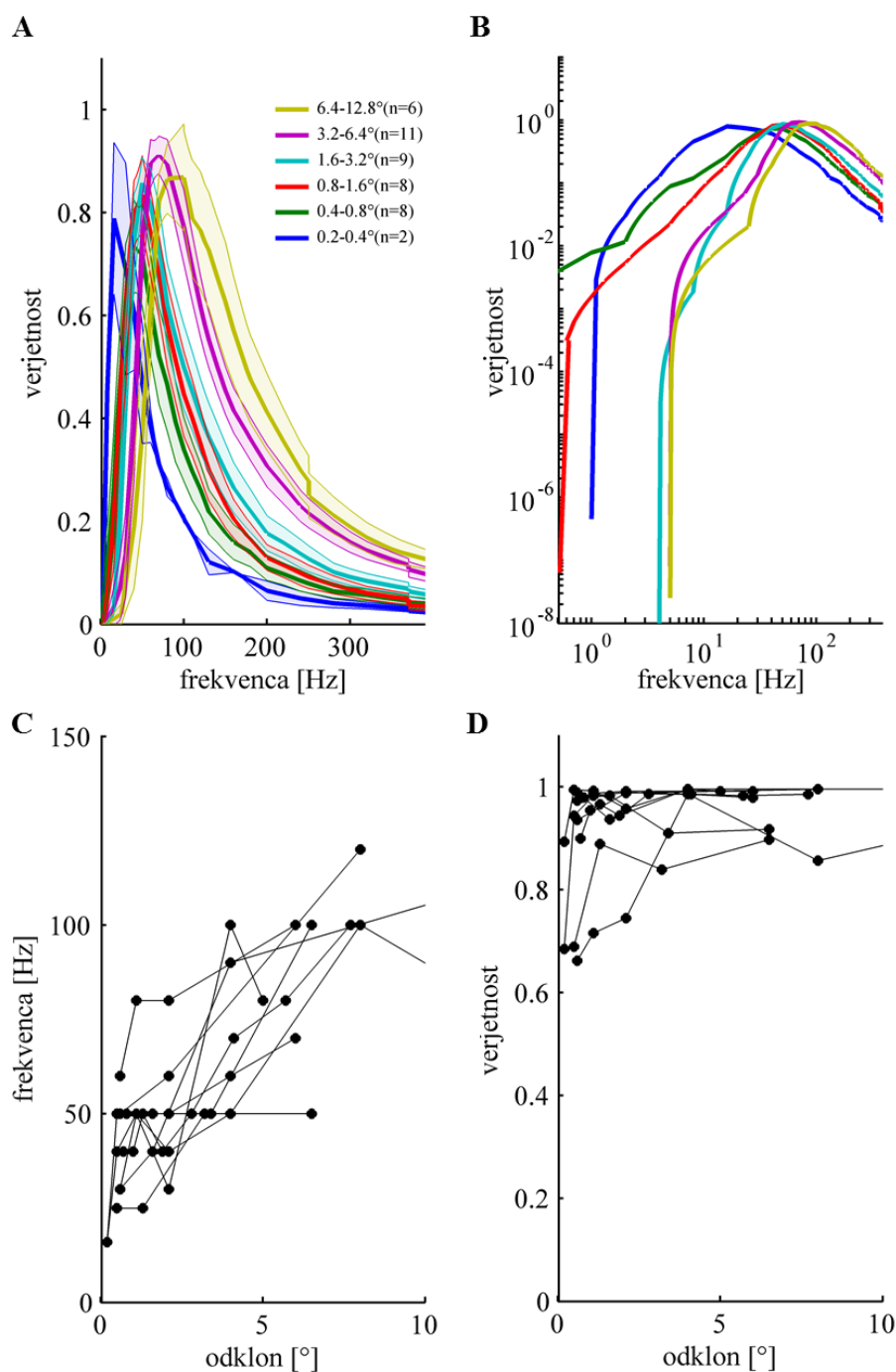
Za kodiranje frekvence dražljaja je še posebej zanimiva sklopitev dražljaja in odziva 1-na-1, ker je zaradi sklopitve frekvenca impulzov kar identična frekvenci dražljaja, pojavlja pa se v širokem frekvenčnem območju. Zato smo sklopitev dodatno analizirali.

Pri nizkih frekvencah dražljaja ni prišlo do sklopitve, ker se je na en val pojavil več kot en impulz. Pri višjih frekvencah je sklopitev nastopila po začetni adaptaciji (Slika 17D). Pri frekvencah, kjer odziv senzile po adaptaciji ni več sledil dražljaju, pa je do sklopitve prišlo pred popolno adaptacijo (Slika 17E in F). Pri nižjih amplitudah dražljaja je postala sklopitev očitna pri relativno nizkih frekvencah (približno 30 Hz). Pri višjih amplitudah je bila sklopitev močnejša, nastopila pa je pri višjih frekvencah (približno 50 Hz) in vztrajala do zelo visokih frekvenc. Pri odklonu laska 16° na primer je do sklopitve prišlo celo pri 400 Hz, vendar le v prvih 20 ms dražljaja.

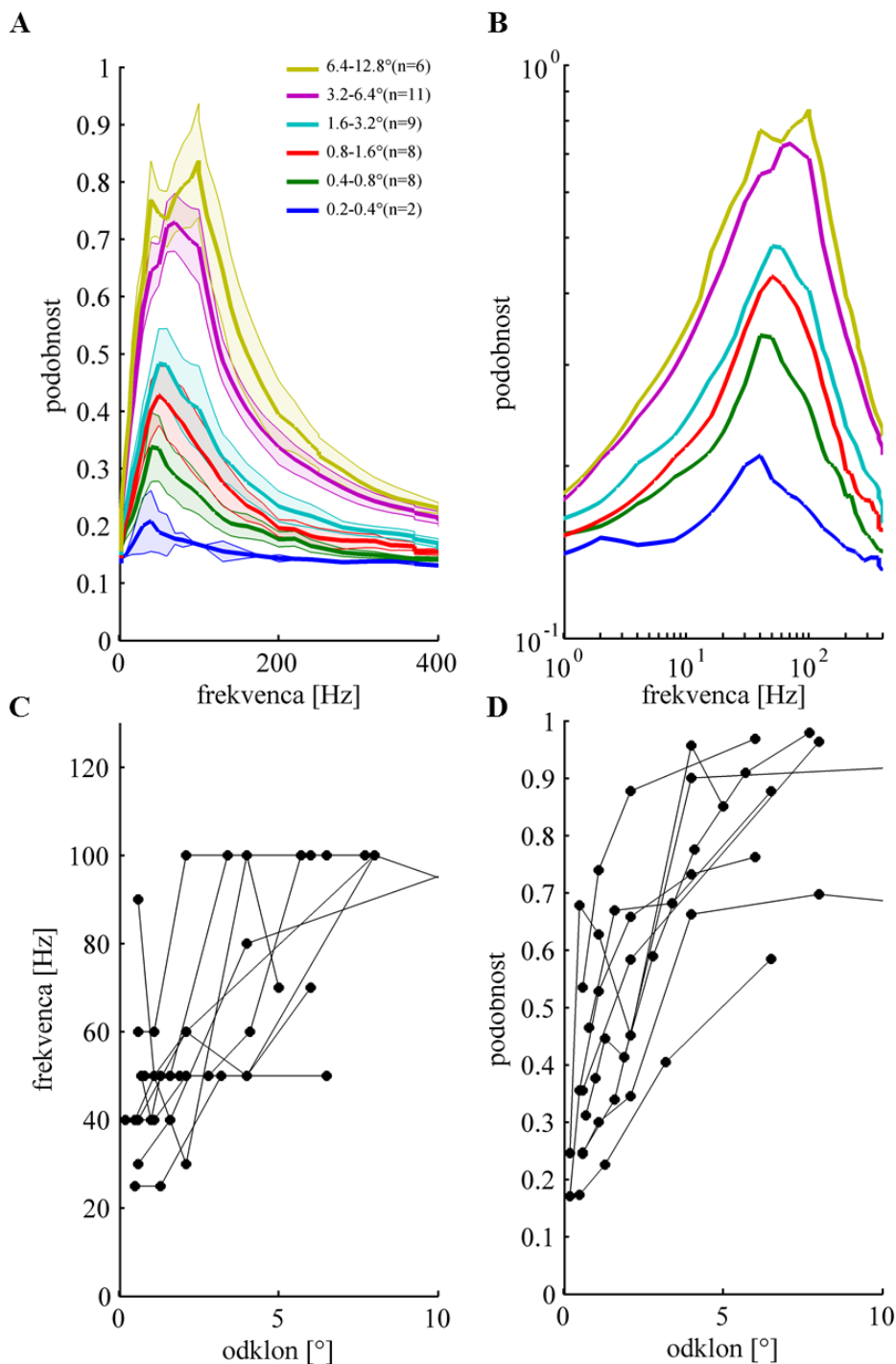
Povprečno stopnjo sklopitve 1-na-1 med odzivom in dražljajem smo ocenili tako, da smo iz vseh ponovitev dražljaja izračunali povprečno verjetnost, da sinusni val izzove natanko en impulz, in sicer za celoten sinusni dražljaj (Slika 20). Visoka povprečna vrednost torej pomeni, da sklopitev prevladuje v večjem delu odziva.

Povprečna stopnja sklopitve je bila najvišja (> 0.8) v frekvenčnem območju med 40 in 110 Hz (Slika 20A in B). Pri najnižji amplitudi dražljaja (0,2-0,4°) je bil vrh sklopitve sicer pri 15-20 Hz, vendar je bila sklopitev šibka. Pri ostalih amplitudah dražljaja je pri posamezni senzili vsaj pri eni frekvenci dražljaja stopnja sklopitve dosegla vrednost blizu 1 (Slika 20D). Maksimalna sklopitev je bila pri višjih amplitudah dražljaja pomaknjena k višjim frekvencam. Pri amplitudi dražljaja 0,4-0,8° je bila na primer stopnja višja od 0.8 v frekvenčnem območju dražljaja 40-60 Hz, pri amplitudi 6,4-12,8° pa v območju 70-110 Hz.

Poleg povprečne frekvence živčnih impulzov, modulacije trenutne frekvence impulzov in sklopitve odziva z dražljajem smo analizirali tudi podobnost odzivov oziroma ponovljivost, tako da smo izračunali verjetnost, da se pri vsaki ponovitvi dražljaja živčni impulz pojavi ob istem času glede na začetek dražljaja (Slika 21). Največja ponovljivost je bila v podobnem frekvenčnem območju dražljaja kot maksimalna sklopitev odziva in dražljaja 1-na-1. Z naraščanjem amplitude dražljaja je ponovljivost odziva naraščala. To je posledica povečevanja vpliva sinusnega dražljaja na odziv senzile v primerjavi z naključnim spontanim proženjem živčnih impulzov.



Slika 20: Jakost sklopitve dražljaja in odziva 1-na-1 senzile T<sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja. Jakost je definirana kot verjetnost, da se na en sinusni dražljaj pojavi natančno en živčni impulz za celoten sinusni dražljaj. **A**, **B** Povprečna jakost sklopitve, izračunana iz odzivov vseh senzil. Barvna obroba prikazuje standardno napako povprečne vrednosti. **C** Frekvenca dražljaja, ki izzove maksimalno jakost sklopitve, v odvisnosti od amplitude dražljaja. **D** Maksimalna jakost sklopitve v odvisnosti od amplitude dražljaja. Na grafih **C** in **D** so prikazani podatki vseh senzil.



Slika 21: Ponovljivost oziroma podobnost odzivov senzile T<sub>2</sub> pri različnih frekvencah in amplitudah sinusnega dražljaja. Ponovljivost je definirana kot verjetnost pojava živčnih impulzov ob istem času pri večkratni ponovitvi istega dražljaja. **A**, **B** Povprečna ponovljivost odziva, izračunana iz odzivov vseh senzil. Barvna obroba prikazuje standardno napako povprečne vrednosti. **C** Frekvenca dražljaja, pri kateri je ponovljivost odziva maksimalna, v odvisnosti od amplitude dražljaja. **D** Vrednost maksimalne ponovljivosti v odvisnosti od amplitude dražljaja. Na grafih **C** in **D** so prikazani podatki vseh senzil.



## 5 RAZPRAVA

Filiformne senzile zaznavajo šibke tokove oziroma vibracije medija s čutilnim laskom, ki je giblivo vpet v kutikulo, in eno ali nekaj čutilnimi celicami. Mehanske lastnosti čutilnega laska senzila, še posebej njegova frekvenčna uglasitev z zračnimi tokovi, so zelo dobro raziskane. V nasprotju s tem pa v literaturi skoraj ni podatkov o frekvenčnih lastnostih fiziološkega odziva čutilne celice ter njeni uglasitvi z mehanskim odzivom laska, čeprav leta ključno vpliva na prenos informacije o dražljaju v centralno živčevje. V tem magistrskem delu smo zato določili frekvenčne lastnosti fiziološkega odziva filiformne senzile tipa T<sub>2</sub> pri šuštarju.

Pomanjkljivo poznavanje frekvenčnih lastnosti odziva senzila je deloma posledica zahtevnosti elektrofizioloških meritev na čutilnih celicah senzila večine standardnih modelnih organizmov. Zaradi velikega števila senzila in njihove namestitve na telesu je težko kontrolirano dražiti posamezno senzilo in registrirati njen odziv. V primerjavi s številnimi drugimi skupinami členonožcev imajo stenice majhno število senzila, ki je konstantno in vrstno specifično. Prav tako sta konstantna in vrstno specifična položaj na zadku ter dolžina čutilnega laska posamezne senzile (Schaefer, 1975). Šuštar ima na zadku prisotne tri tipe senzila T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> in T<sub>3</sub>, ki se razlikujejo glede na dolžino čutilnega laska, smerno občutljivost, spontano aktivnost in adaptacijske lastnosti odziva (Drašlar, 1980; Škorjanc, 2008). Majhno število senzila in namestitve na zadku omogočata natančno in ponovljivo draženje in registracijo aktivnosti točno določene senzile pri različnih osebkih. Poleg tega različne in jasno definirane funkcionalne lastnosti posameznih tipov senzila omogočajo preučevanje vpliva le-teh na frekvenčne lastnosti odziva.

Izhodišče za naše meritve so bile meritve frekvenčnih lastnosti sklopitve čutilnega laska senzile T<sub>1</sub> z zračnim tokom ter preliminarne meritve frekvenčnih lastnosti njenega fiziološkega odziva. T<sub>1</sub> ima od vseh treh tipov najdaljši lasek (330-360 μm), spontano aktivnost okoli 60 imp/s, fazično-toničen odziv in smerno občutljivost. Meritve hitrosti zračnih delcev z metodo PIV (ang: particle image velocimetry) in meritve odklona čutilnega laska so pokazale, da deluje čutilni lasek zaradi efekta mejne plasti zraka in svojih mehanskih lastnosti kot visoko-frekvenčni filter. Hitrost odklona laska je pri nizkih frekvencah zračnega toka bistveno manjša od hitrosti zračnih delcev. Z naraščajočo frekvenco hitrost odklona narašča in pri približno 200 Hz doseže hitrost delcev. Frekvenčne lastnosti odziva čutilne celice so bile ocenjene na osnovi prenosne funkcije med Gaussovimi belim šumom in odzivom čutilne celice, t.j. vlakom živčnih impulzov, iz katere je bilo izračunano ojačenje odziva (ang: gain) v frekvenčnem območju med 0 in 400 Hz. Pri nizkih amplitudah dražljaja je bil vrh ojačenja pri 30-50 Hz, pri srednjih in velikih amplitudah pa pri približno 250 Hz. V tem amplitudnem območju dražljaja je frekvenčni odziv celice podoben mehanskemu odzivu laska, oziroma je uglasen z mehanskim odzivom do frekvence 200 Hz. Nad to frekvenco ojačenje odziva upade, ker odziv ne sledi več dražljaju.

Frekvenčne lastnosti odziva T<sub>1</sub> smo primerjali z odzivom senzile T<sub>2</sub>, ki ima drugačne funkcionalne lastnosti. Lasek senzile T<sub>2</sub> je dolg 150-180 µm, frekvenca spontane aktivnosti je okoli 5 imp/s, odziv pa je fazično-toničen, vendar je tonični del bistveno manjši kot pri T<sub>1</sub>. Odziv tudi ni smerno specifičen (Drašlar, 1980; Škorjanc, 2008).

V nasprotju s pričakovanji odziv senzile T<sub>2</sub> v primerjavi z odzivom senzile T<sub>1</sub> ni uglašen z višjimi frekvencami dražljaja. Pri T<sub>1</sub> ojačenje odziva pri nizkih amplitudah dražljaja doseže vrh pri frekvenci približno 50 Hz. Pri višjih frekvencah se pojavita dva vrhova. Prvi vztraja pri 50 Hz, drugi pa se z naraščanjem amplitude dražljaja pomakne s 150 Hz na 200 Hz. Frekvenca prvega vrha sovпада s frekvenco spontane aktivnosti, ki je pri T<sub>1</sub> približno 60 imp/s (Škorjanc in sod., 2009). Prvi vrh bi torej lahko bil posledica spontane aktivnosti. Odziv senzile je namreč le rahla modulacija spontane aktivnosti, če je dražljaj majhen. V tem območju je tudi koherenca med odzivi visoka, kar pomeni večjo ponovljivost oziroma primerljivost odzivov, in je posledica relativno enakomernega proženja impulzov. Drugi vrh je verjetno posledica fazične komponente odziva senzile. Senzila T<sub>1</sub> se na dinamičen del standardnega trapezastega dražljaja odzove s fazičnim odzivom, ki je pri maksimalnih amplitudah dražljaja za 6-7-krat večji od spontane aktivnosti in 3-5-krat večji od toničnega odziva. Fazični odziv je odvisen od pospeška in hitrosti odklona laska (Škorjanc, 2008), zato je v primeru sinusnega dražljaja večji pri višjih frekvencah. To se pri ojačenju odziva, izračunanem iz prenosne funkcije, odraža v večjem ojačenju pri višjih frekvencah. Temu nasprotuje nezmožnost proženja živčnih impulzov pri previsokih frekvencah, zato se začne nad določeno frekvenco ojačenje zmanjševati. Pri večjih amplitudah proženje impulzov sledi dražljaju do višjih frekvenc, zato se vrh pomakne k višjim frekvencam. Senzila T<sub>2</sub> ima podoben fazični odziv kot T<sub>1</sub>, vendar 20-krat nižjo spontano aktivnost. Posledično nima dveh vrhov, ampak le en vrh, ki se z naraščanjem amplitude dražljaja pomakne s 50 Hz na 150 Hz. Koherenca med odzivi je pri T<sub>2</sub> nižja kot pri T<sub>1</sub>, kar pomeni, da je proženje impulzov T<sub>2</sub> bolj naključno, kar je še posebej izrazito pri nizki amplitudi dražljaja. Pri višjih amplitudah je vpliv zunanjega dražljaja bistveno večji od intrinzičnih dejavnikov, kot je na primer šum, ki povečujejo stohastičnost odziva, in je zato koherenca višja, razlika med senzilama pa manjša.

Osnovna predpostavka hipoteze o različni frekvenčni uglašenosti odzivov senzil T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> je temeljila na različni dolžini čutilnih laskov. Zaradi mejne plasti zraka ob površini telesa, ki je tanjša pri višjih frekvencah, so daljši čutilni laski uglašeni na nižje frekvence dražljaja od krajših laskov. Hipotezo smo ovrgli, saj med senzilama ni značilnih razlik, vrhova frekvenčnega odziva sta široka in se deloma prekrivata, odziv T<sub>1</sub> pa sega celo k višjim frekvencam kot odziv T<sub>2</sub>. Čeprav so večinoma senzile z enako dolgimi laski pri isti živali uglašene na podobne frekvence zračnega toka, pa so pri pajkih našli tudi senzile z enako dolgimi laski, ki so uglašene na različne frekvence. Razlike v frekvenčni uglašenosti so posledica različnih mehanskih lastnosti vpetja (Barth in sod., 1993). To pomeni, da ne moremo *a priori* sklepati, da krajši lasek pri senzili T<sub>2</sub> pomeni tudi uglašenost laska z višjimi frekvencami zračnega toka, ampak bi bilo potrebno frekvenčne lastnosti sklopitve laska in

zračnega toka pomeriti. Po drugi strani pa ni podatkov, da bi med senzilami, ki so mehansko uglašene na različne frekvence, obstajale razlike v frekvenčni uglašeni fizioloških parametrov. Študija vzdražnega praga pri senzilah pajka *Cupiennius salei* je na primer pokazala, da frekvenca dražljaja, pri kateri je prag najnižji, ni odvisna od dolžine laska (Barth in Höller, 1999). Če sta torej senzili T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> uglašeni na različne frekvence dražljaja, je ta uglašenos posledica predvsem uglasitve samega čutilnega laska in ne fiziološkega odziva. Pri tem je potrebno poudariti, da je pri obeh senzilah vrh ojačenja zelo širok, kar pomeni, da ni velikih razlik v amplitudi fiziološkega odziva senzila v celotnem frekvenčnem območju.

Za razliko od frekvenčne uglašeni se senzili bistveno razlikujeta v občutljivosti. Ojačenje odziva senzile T<sub>2</sub> je dvakrat manjše od ojačenja odziva T<sub>1</sub>, kar pomeni, da je amplituda odziva dvakrat manjša. Ti rezultati se ujemajo z meritvami odziva senzila na trapezast dražljaj. Pri amplitudah dražljaja, ki ne nasiči odziva, je v fazičnem delu odziva frekvenca impulzov senzile T<sub>1</sub> dvakrat večja od frekvence impulzov T<sub>2</sub>. V toničnem delu odziva je razlika v frekvenci še večja (Škorjanc, 2008). Predvidevamo lahko, da je v primeru detekcije zračnih tokov občutljivost senzile T<sub>2</sub> dodatno zmanjšana zaradi krajšega čutilnega laska. Torej se senzili T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> razlikujeta predvsem v občutljivosti, ne v frekvenčni uglasitvi. Zanimivo je, da so živčni impulzi senzile T<sub>2</sub> pri vseh preparatih večji od impulzov T<sub>1</sub>, kar nakazuje na to, da je premer aksona čutilne celice T<sub>2</sub> večji od premera aksona T<sub>1</sub> (Drašlar, neobjavljeni podatki). Po debelejšem aksonu je praviloma prevajanje živčnih impulzov hitrejše, kar pomeni, da informacija o dražljaju hitreje doseže centralno živčevje in torej hitreje sproži odziv živali. Opazili smo, da se v naravnem okolju ob šibkem dražljaju živali zgolj rahlo premaknejo, če pa je dražljaj dovolj velik, se spustijo z drevesa. Vedenjski odziv živali na šibek dražljaj bi lahko bil torej posledica draženja senzila T<sub>1</sub>, medtem ko odziv senzila T<sub>2</sub> sporoča neposredno bližino vira dražljaja in torej nevarnost ter sproži beg.

Odziv senzila T<sub>2</sub> in T<sub>1</sub> je izrazito nelinearen in/ali stohastičen. Iz koherence med dražljajem in odzivom je moč oceniti, kako popoln opis sistema je prenosna funkcija. Če je koherenca 1, je odziv oziroma sistem popolnoma linearen. Le v tem primeru je prenosna funkcija popoln opis sistema. Če pa je koherenca manjša od 1, je sistem nelinearen. Nelinearnost je pri pretvorbi dražljaja v vlak živčnih impulzov posledica rektifikacije odziva in fazne sklopitve dražljaja in odziva ena-na-ena (French in sod., 1972). Koherenco lahko zmanjša tudi stohastičnost odziva, tj. prisotnost šuma v sistemu. Pri senzilu T<sub>1</sub> maksimalna koherenca ni presegla vrednosti 0,4, pri T<sub>2</sub> pa 0,2, kar kaže na visoko stopnjo nelinearnosti. Nižja koherenca pri T<sub>2</sub> je verjetno posledica dveh dejavnikov. Nižja spontana aktivnost pomeni večjo rektifikacijo odziva, saj se pri odklonu laska v inhibitorno smer frekvenca impulzov ne more več bistveno znižati. Poleg tega pa je odziv senzile T<sub>2</sub> bistveno bolj stohastičen, kar se odraža v nižji koherenci med odzivi na isti dražljaj. Kljub nizki koherenci med dražljajem in odzivom, ki je značilna za večino primerljivih sistemov, pa je opredelitev prenosne funkcije standarden način analize frekvenčnih lastnosti čutilnih in živčnih celic. Omogoča namreč hkratno testiranje odziva na vse frekvence dražljaja v določenem frekvenčnem območju naenkrat, s čimer se skrajša trajanje poskusa, ter izračun koherence med dražljajem

in odzivom (French in sod., 1972). V prid uporabi prenosne funkcije za analizo frekvenčnih lastnosti odziva senzila govori tudi primerljivost rezultatov s tistimi, pridobljenimi s sinusnimi dražljaji. Povprečna frekvenca živčnih impulzov senzile T<sub>2</sub>, sklopitev 1-na-1 ter ponovljivost odziva imajo namreč maksimalne vrednosti pri nizki amplitudi dražljaja pri frekvencah dražljaja med 30 in 50 Hz, pri višjih amplitudah pa med 100 in 130 Hz, kar sovпада s položajem vrhov ojačenja odziva. Kljub temu ta metoda ne omogoča vpogleda v različne vidike odziva senzile na dražljaj z določeno frekvenco. V nadaljevanju naloge smo zato testirali odziv senzile T<sub>2</sub> tudi na sinusni dražljaj.

Odziv senzile T<sub>2</sub> na sinusni dražljaj ima dva režima, ki sta odvisna od amplitude in frekvence dražljaja. Pri nizkih frekvencah dražljaja (pri nizkih amplitudah dražljaja do 30 Hz pri visokih pa do 50 Hz) se senzila odzove na sinusni dražljaj z več kot enim impulzom. Posledično prihaja do modulacije frekvence impulzov, ki je večja pri večjih amplitudah dražljaja. V tem območju torej časovni potek frekvence impulzov lahko kodira časovni potek amplitude dražljaja.

Pri frekvencah dražljaja do nekaj Hz se pri večini senzila T<sub>2</sub>, ne pa pri vseh, pojavita znotraj sinusnega vala dva vrhova frekvence impulzov, en pri odklonu laska kavalno in drugi pri odklonu kranialno iz ravnovesne lege. Takšen odziv je značilen za smerno nespecifične senzile. V nasprotju s tem se pri senzilu T<sub>1</sub> frekvenca impulzov poveča le pri odklonu laska v eno smer. Zanimivo je, da dražljaji z višjo frekvenco tudi pri T<sub>2</sub> izzovejo samo še en vrh. Senzila torej proži impulze le pri odklonu laska v eno smer. Razlika med smerno specifično in smerno nespecifično senzilo se izgubi. Zdi se, da ima smerna občutljivost funkcijo le pri zelo počasnih dražljajih. Lahko pa je razlika v smerni občutljivosti bolj subtilna in se ohrani le v faznem zamiku med dražljajem in impulzi, česar pa nismo testirali.

Režimu modulacije frekvence impulzov sledi odziv »en impulz na en sinusni val.« Pri nizkih amplitudah dražljaja je stopnja povprečne sklopitve 1-na-1 večja od 0.8 v frekvenčnem območju 40-60 Hz, pri visokih amplitudah v območju 70-110 Hz. Povprečna sklopitev je bila izračunana za celoten dražljaj, znotraj odziva na dražljaj pa lahko ločimo periode, ki se razlikujejo glede na režim odziva in so posledica čutilne adaptacije. Pri višjih amplitudah dražljaja in pri srednjih frekvencah dražljaja (nekaj 10 Hz) je na začetku odziva frekvenca impulzov modulirana, čemur sledi sklopitev 1-na-1, ki vztraja celoten dražljaj (Slika 17). Pri višjih frekvencah pride do sklopitve na začetku odziva, po adaptaciji pa odziv ne sledi več dražljaju. Nekaj 10 ali 100 ms po začetku odziva je prišlo do močne sklopitve 1-na-1 celo pri frekvenci dražljaja 400 Hz. V režimu sklopitve 1-na-1 je frekvenca impulzov identična frekvenci dražljaja, hkrati pa je v tem območju visoka stopnja ponovljivosti odziva na dražljaj, kar omogoča natančno kodiranje frekvence dražljaja. Pri tem se pojavlja vprašanje ločitve odziva senzile na zunanji dražljaj od spontane aktivnosti. Ločitev bi centralno živčevje lahko doseglo s primerjavo odziva vsaj dveh senzila. V primeru zunanjega dražljaja bo zaradi visoke stopnje sklopitve med dražljajem in odklonom čutilnega laska pri teh frekvencah stopnja sklopitve med odzivi posameznih senzila visoka. Ker je tudi ponovljivost

odzivov visoka, je visoka korelacija med živčnimi impulzi posameznih senzil dober indikator, da gre za zunanji dražljaj. Iz povprečne frekvence impulzov pa bi bilo nato mogoče določiti frekvenco dražljaja.

Sistem filiformnih senzil pri stenica je precej drugačen od sistema senzil večine drugih žuželk, njegova funkcija pa ostaja neznana, čeprav gre za veliko in pomembno skupino žuželk. Senzile se pri stenica nahajajo na zadku, njihovo število pa je v primerjavi z ostalimi sistemi zelo reducirano in vrstno specifično. Zelo majhna variabilnost položaja senzil in dolžin čutilnih laskov med osebkami iste vrste kaže na prisotnost selekcijskega pritiska, ki je vodil razvoj takšnega sistema in torej na pomen le tega za preživetje stenic. Po prvotni hipotezi naj bi šuštarji s senzilami zaznavali konstanten veter. Raziskave narejene v vetrovniku, kjer je veter konstanten in laminaren, so pokazale, da se čutilni lasek senzile T<sub>1</sub> odklanja pri hitrosti vetra, ki ustreza hitrosti hoje (približno 0,5 m/s). Lasek senzile T<sub>2</sub> se odklanja pri hitrostih, ki so podobne hitrosti leta žuželk (od 0,3 do 1,5 m/s) (Drašlar, neobjavljeni podatki). Primerljiv sistem imajo kobilice, ki s senzilami na glavi zaznavajo veter in se z njihovo pomočjo med letom orientirajo (Camhi, 1969). Vendar smo s sinusnim odklanjanjem laska pokazali, da odziv senzile T<sub>2</sub> na dražljaj omogoča kodiranje bistveno bolj kompleksnih dražljajev, kot je konstanten odklon laska. V frekvenčnem območju do 50 Hz frekvenca živčnih impulzov sledi intenziteti dražljaja, kar omogoča kodiranje njegovega časovnega poteka. To frekvenčno območje ustreza na primer frekvenčnim lastnostim abiotskega vetra. Večina moči vetra je v frekvenčnem območju med 0 in 10 Hz, medtem ko lahko trki listov povzročajo signale s frekvencami nekaj 100 Hz. (Camhi, 1969; Barth in sod., 1988; Rinberg, 2003). Veter v podobnem frekvenčnem območju ustvarjajo tudi žuželke v svoji bližini med letom (Klopsch in sod., 2013). V frekvenčnem območju med 30 in 400 Hz lahko senzila zelo natančno kodira frekvenco dražljaja. To območje ustreza na primer frekvenci utripanja kril žuželk med letom, pri čemer nastaja zvok z enako frekvenco, ki pa ima zelo kratek doseg. Filiformne senzile lahko torej kljub svoji preprosti organizaciji kodirajo kompleksne dražljaje, kot so dražljaji, ki jih generirajo različni plenilci ali pa paraziti. Prav slednji bi lahko predstavljali pomemben selekcijski pritisk. Znano je na primer, da muha *Trichopoda pennipes* parazitira na stenici *Nezara viridula* (Groot in sod., 2007). Čeprav naše meritve kažejo, da senzile poleg detekcije hitrosti hoje in leta šuštarja ter abiotskega vetra vsaj na nivoju fiziološkega odziva omogočajo detekcijo bolj kompleksnih dražljajev, bodo za potrditev dejanske funkcije filiformnih senzil šuštarja ali pa celo širše skupine stenic potrebne nadaljnje vedenjske in ekološke raziskave.

## 6 SKLEPI

- Odziv senzile T<sub>2</sub> je v primerjavi z odzivom senzile T<sub>1</sub> uglašen z nekoliko nižjimi frekvencami dražljaja. Pri nizkih amplitudah dražljaja ojačenje odziva pri obeh senzilah doseže vrh pri frekvenci dražljaja 40-50 Hz. Pri visokih amplitudah je vrh T<sub>1</sub> pri 200 Hz, vrh T<sub>2</sub> pa pri 150 Hz.
- Ojačenje odziva senzile T<sub>2</sub> je dvakrat manjše od ojačenja senzile T<sub>1</sub>, kar pomeni, da je amplituda odziva dvakrat manjša oz. da je senzila T<sub>2</sub> manj občutljiva.
- Koherenca med odzivi je pri T<sub>2</sub> nižja kot pri T<sub>1</sub>, kar pomeni, da je proženje impulzov T<sub>2</sub> bolj naključno. To je še posebej izrazito pri nizki amplitudi dražljaja.
- Koherenca med dražljajem in odzivom je pri obeh tipih senzil nizka, kar kaže na nelinearnost njunega odziva oziroma prisotnost šuma v sistemu.
- Modulacija frekvence živčnih impulzov senzile T<sub>2</sub>, če sinusno odklanjamo čutilni lasek, je najvišja pri frekvencah dražljaja <50 Hz. V tem frekvenčnem območju frekvenca sledi časovnemu poteku amplitude dražljaja.
- V frekvenčnem območju med 30 in 400 Hz pride do sklopitve odziva in dražljaja en živčni impulz na en sinusni val, kar pomeni, da je frekvenca impulzov v tem območju linearno sorazmerna s frekvenco dražljaja. Poleg tega je ponovljivost odziva v tem območju največja, kar zagotavlja visoko natančnost kodiranja frekvence dražljaja.

## 7 POVZETEK

V magistrskem delu smo se osredotočili na frekvenčne lastnosti odziva filiformnih senzil pri šuštarju (*Pyrrhocoris apterus*). Šuštarji imajo na zadku 28 filiformnih senzil, ki jih delimo v tri tipe: T<sub>1</sub>, T<sub>2</sub> in T<sub>3</sub>. Zanimalo nas je, kakšne so frekvenčne lastnosti odziva čutilne celice na odklon laska, tj. pretvorbe odklona v živčne impulze, pri senzili T<sub>2</sub>. Lastnosti smo nato primerjali z lastnostmi senzile T<sub>1</sub>. Predvidevali smo, da bo senzila T<sub>2</sub> uglašena na višje frekvence od T<sub>1</sub>, saj ima T<sub>2</sub> krajši čutilni lasek.

S standardno metodo zunajcelične registracije živčnih impulzov smo na petem segmentu zadka, kjer se nahajata tako senzila T<sub>1</sub> kot T<sub>2</sub>, registrirali njun odziv na dva tipa dražljajev. Čutilni lasek smo s piezo-keramičnim aktuatorjem neposredno odklanjali z Gaussovimi belimi šumi, ki je bil frekvenčno omejen na območje od 0 do 400 Hz, in sinusnimi dražljaji. Spreminjali smo amplitudo dražljajev, v primeru sinusa pa tudi frekvenco. Iz odziva na beli šum smo določili prenosno funkcijo senzile in izračunali ojačenje odziva ter koherenco med dražljajem in odzivom ter med odzivi na večkratno ponovitev dražljaja.

Ojačenje odziva je pri nizkih amplitudah dražljaja pri obeh senzilah doseglo vrh pri frekvenci dražljaja 40-50 Hz. Pri T<sub>1</sub> sta se z višjimi amplitudami pojavila dva vrhova. Prvi je z višanjem amplitude vztrajal pri 50 Hz, drugi pa se je s 150 Hz pomaknil na 200 Hz. Ojačenje T<sub>2</sub> je imelo samo en vrh, ki se je s 40 Hz pomaknil na 150 Hz. S tem smo ovrgli hipotezo, da je senzila T<sub>2</sub> uglašena na višje frekvence kot T<sub>1</sub>. Senzila T<sub>2</sub> je bila manj občutljiva od T<sub>1</sub>, saj je za enak odziv potrebovala večjo amplitudo dražljaja. Senzili T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> se torej razlikujeta predvsem v občutljivosti in ne v frekvenčni uglasitvi. Odziv obeh tipov senzil je bil glede na nizko koherenco med dražljajem in odzivom nelinearen in/ali stohastičen, kar pomeni, da prenosna funkcija ni popoln opis njunega odziva. Po drugi strani so meritve odziva senzile T<sub>2</sub> na sinusni dražljaj pokazale primerljive frekvenčne lastnosti. Povprečna frekvenca živčnih impulzov, sklopitev 1-na-1 (en živčni impulz na en sinusni val) ter ponovljivost odziva so imele namreč maksimalne vrednosti pri nizki amplitudi dražljaja pri frekvencah dražljaja med 30 in 50 Hz, pri višjih amplitudah pa med 100 in 130 Hz.

Odziv na sinusni dražljaj je pokazal, da je modulacija frekvence živčnih impulzov senzile T<sub>2</sub> največja v frekvenčnem območju <50 Hz, kar pomeni, da frekvenca sproženja impulzov v tem območju sledi časovnemu poteku odklona laska in lahko kodira modulacijo hitrosti zračnega toka. Temu frekvenčnemu območju v naravi ustrezajo dražljaji, kot sta na primer abiotski veter in veter, ki ga med letom ustvarjajo na primer muhe, ki so potencialni paraziti. Pri frekvencah od 30 do 400 Hz je prišlo do sklopitve en impulz na en sinusni val. Pri nizkih frekvencah je sklopitev nastopila po čutilni adaptaciji, pri visokih pa na začetku odziva, pred adaptacijo. Zaradi sklopitve je frekvenca impulzov identična frekvenci dražljaja. Hkrati je bila v tem območju visoka stopnja ponovljivosti odziva na dražljaj, kar zagotavlja visoko zanesljivost kodiranja frekvence dražljaja.

## 8 VIRI

- Bareth C., Juberthie-Jupeau L. 1986. Ultrastructure des trichobothries de l'antenne de *Campodea kervillei* Denis et *Plusiocampa cognata* Conde (Apterygota: Diplura: Campodeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 15: 429–438
- Barth F.G. 2000. How to catch the wind: spider hairs specialized for sensing the movement of air. *Naturwissenschaften*, 87: 51–58
- Barth F.G. 2002. *A Spider's World: Senses and Behavior*. Berlin, Springer, B, IX: 85-109
- Barth F.G., Bleckmann H., Bohnenberger J., Seyfarth E. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae) - II. On the vibratory environment of a wandering spider. *Oecologia*, 77: 194–201
- Barth F.G., Höller A. 1999. Dynamics of arthropod filiform hairs. V. The response of spider trichobothria to natural stimuli. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 1: 83–192
- Barth F.G., Wastl U., Humphrey J.A.C., Devarakonda R. 1993. Dynamics of Arthropod Filiform Hairs. II. Mechanical Properties of Spider Trichobothria (*Cupiennius salei* Keys.). *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 340: 445–461
- Bathellier B., Steinmann T., Barth F.G., Casas J. 2012. Air motion sensing hairs of arthropods detect high frequencies at near-maximal mechanical efficiency. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 9: 1131–1143
- Berg J. 1994. *Feinstruktur und Häutung der Sensillen auf der Antennengeißel von Lepisma saccharina* Linnaeus (Zygentoma) und *Machilis spec.* (Archaeognatha). Dissertation, Karlsruhe, Universität Karlsruhe: 130 str.
- Boo K.S., Richards A.G. 1975. Fine structure of the scolopidia in the Johnston's organ of male *Aedes aegypti* (L.) (Diptera: Culicidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 4: 549–566
- Buno W., Monti-Bloch L., Mateos A., Handler P. 1981. Dynamic properties of cockroach »threadlike« hair sensilla. *Journal of Neurobiology*, 2: 123-141
- Camhi J.M. 1969. Locust wind receptors. I. Transducer mechanics and sensory response. *Journal of Experimental Biology*, 50: 335-348
- Camhi J.M. 1980. The escape system of the cockroach. *Scientific American*, 24: 144-156
- Camhi J.M., Tom W., Volman, S. 1978. The escape behaviour of cockroach *Periplaneta*



- americana*. II. Detection of natural predators by air displacement. *Journal of Comparative Physiology*, 128: 203-212
- Casas J., Dangles O. 2010. Physical ecology of fluid flow sensing in arthropods. *Annual review of entomology*, 55: 505–520
- Christian U. 1971. Zur Feinstruktur der Trichobothrien der Winkelspinne *Tegenaria derhami* (Scopoli), (Agelenidae, Araneae). *Cytobiologie*, 4:172–185
- Cummins B., Gedeon T., Klapper I., Cortez R. 2007. Interaction between arthropod filiform hairs in a fluid environment. *Journal of Theoretical Biology*, 247: 266–280
- Dagan D., Volman S. 1982. Sensory basis for directional wind detection in first instar cockroaches, *Periplaneta Americana*. *Journal of Comparative Physiology*, 147: 471–478
- Devarakonda R., Barth. F.G., Humphrey J.A.C. 1996. Dynamics of Arthropod Filiform Hairs. IV. Hair Motion in Air and Water. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 351: 933–946
- Drašlar K. 1973. Functional properties of trichobothria in the bug *Pyrrhocoris apterus* (L.). *Journal of Comparative Physiology*, 84: 175–184
- Drašlar K. 1980. Physiology of trichobothria in the bug *Pyrrhocoris apterus* (L.). *Academia Scientiarum et Artium Slovenica, Dissertationes XXII*, 5: 371–399
- Fraser P. 1977. Cercal ablation modifies tethered flight behaviour of cockroach. *Nature*, 268: 495–500
- French A.S., Holden A.V., Stein R.B. 1972. The estimation of the frequency response function of a mechanoreceptor. *Kybernetik*, 11: 15–23
- Gaffal K.P. 1976. The stimulus transmitting apparatus in the trichobothria of the bugs *Pyrrhocoris apterus* L. and *Dysdercus intermedius* (Dist.) and its influence on the dynamic of excitation in these sensilla. *Experientia*, 32: 166–168
- Gewecke M. 1995. *Motorik. V: Physiologie der Insekten*. Stuttgart, Gustav Fischer: 198-214
- Gnatzy W. 1976. The ultrastructure of the thread-hairs on the cerci of the cockroach *Periplaneta americana* L. The intermoult phase. *Journal of Ultrastructure Research*, 1: 124-134
- Gnatzy W., Heußlein R. 1986. Digger wasp against crickets. *Naturwissenschaften*, 73: 212–215
- Gnatzy W., Tautz J. 1980. Ultrastructure and mechanical properties of an insect mechanoreceptor: Stimulus-transmitting structures and sensory apparatus of the cercal filiform hairs of *Grillus*. *Cell Tissue Research*, 213: 441-463

- Gödde J. 1983. Energetik und Kinetik der mechanoelektrischen Transduktion epidermaler Mechanorezeptoren von Insekten. Dissertation. Munster, Westfälische Wilhelms Universität: 239 str.
- Gong J., Wang Q., Wang Z. 2013. NOMPC is likely a key component of *Drosophila* mechanotransduction channels. *European Journal of Neuroscience*, 38: 2057–2064
- Görner P. 1965. A proposed transducing mechanism for a multiplyinnervated mechanoreceptor (Trichobothrium) in spiders. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 30: 69–73
- Görner P., Andrews P. 1969. Trichobothrien, ein Ferntastsinnesorgan bei Webspinnen (Araneen). *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 64: 301–317
- Groot M. de, Virant-Doberlet M., Žunič A. 2007. *Trichopoda pennipes* F. (Diptera, Tachinidae): A new natural enemy of *Nezara viridula* (L.) in Slovenia - short communication. *Agricultura (Slovenia)* 1: 25-26
- Grünert U., Gnatzy W. 1987. Campaniform sensilla of *Caliphora vicina* (Insecta, Diptera). II. Typology Zoomorphology, 106: 320–328
- Hamon A., Guillet J.C. 1994. Some electrical properties of the cercal anemoreceptors of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Comparative Biochemistry and Physiology, A* 107: 357–368
- Haupt J. 1970. Beitrag zur Kenntnis der Sinnesorgane von Symphylen (Myriapoda). I. Elektronenmikroskopische Untersuchung des Trichobothriums von *Scutigera immaculata* Newport. *Zeitschrift für Zellforschung und Mikroskopische Anatomie*, 110: 588–599
- Hoffmann C. 1967. Bau und Funktion der Trichobothrien von *Euscorpius carpathicus* L. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 54: 290–352
- Humphrey J.A.C., Devarakonda R., Iglesias I., Barth F. G. 1993. Dynamics of arthropod filiform hairs. I. Mathematical modelling of the hair and air motions. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 340: 423-440
- Humphrey J.A.C., Barth F.G., Voss K. 2003a. The motion-sensing hairs of arthropods: using physics to understand sensory ecology and adaptive evolution. V: *Ecology of Sensing* F. G. Barth, A. Schmid (eds.). Berlin, Springer: 105-115
- Humphrey J.A.C., Barth F.G., Reed M., Spak A. 2003b. The physics of arthropod medium-flow sensitive hairs: biological models for artificial sensors. In *Sensors and Sensing in*

- Biology and Engineering Barth F.G., Humphrey J.A.C., Secomb T. (eds.). Berlin, Springer: 129-144
- Keil T.A. 1997. Functional morphology of insect mechanoreceptors. *Microscopy Research and Technique*, 39: 506–531
- Keil T.A. 2012. Sensory cilia in arthropods. *Arthropod Structure and Development*, 41: 515–534
- Keil T.A., Steinbrecht R.A. 1984. Mechanosensitive and olfactory sensilla of insects. V: *Insect Ultrastructure*. Vol. 2. King R.C., Akai H. (eds.). New York, Plenum Press: 477–516
- Klopsch C., Kuhlmann H.C., Barth F.G. 2013. Airflow elicits a spider's jump towards airborne prey. II. Flow characteristics guiding behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*, 10: 1-11
- Kung C. 2005. A possible unifying principle for mechanosensation. *Nature*, 436: 647–654
- Küppers J. 1974. Measurements on the Ionic Milieu of the Receptor Terminal in Mechanoreceptive Sensilla of Insects. V: *Mechanoreception*. Schwartzkopff J. (ur.) Bochum, *Abhandlungen der Rheinisch-Westfälischen Akademie der Wissenschaften*, 53: 387-394
- Küppers J., Thurm U. 1974. Active ion transport by a sensory epithelium. I. Transepithelial short circuit current, potential difference, and their dependence on metabolism. *Journal of Comparative Physiology*, 134: 131-136
- Landolf M.A., Miller J.P. 1995. Stimulus-response properties of cricket cercal filiform receptors. *Journal of Comparative Physiology, A* 177: 749–757
- Markl H., Tautz J. 1975. The sensitivity of hair receptors in caterpillars of *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae) to particle movement in a sound field. *Journal of Comparative Physiology A*, 99: 79–87
- Messlinger K. 1987. Fine structure of scorpion trichobothria. *Zoomorphologie*, 107:49–57
- Nicklaus R. 1965. Die Erregung einzelner Fadenhaare von *Periplaneta americana* in Abhängigkeit von der Größe und Richtung der Auslenkung. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie*, 50: 331–362
- Prandtl L., Tietjens G. 1934. *Applied of Hydro- and Aeromechanics*. New York, Dover Publication, IV: 58-80
- Rinberg D., Davidowitz H. 2003. Wind spectra and the response of the cercal system in the cockroach. *Journal of Comparative Physiology, Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 189: 867–876

- Schaefer C. W. 1975. Heteropteran Trichobothria. (Hemiptera: Heteroptera). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 4: 193-264
- Shimozawa T., Kanou M. 1984a. Varieties of filiform hairs: range fractionation by sensory afferents and cercal interneurons of a cricket. *Journal of Comparative Physiology*, 155: 485-493
- Shimozawa T., Kanou M. 1984b. The aerodynamics and sensory physiology of range fractionation in the cercal filiform sensilla of the cricket *Gryllus bimaculatus*. *Journal of Comparative Physiology A*, 155: 495-505
- Shimozawa T., Kumagai T., Baba Y. 1998. Structural scaling and functional design of the cercal wind-receptor hairs of cricket. *Journal of Comparative Physiology A: Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, 183: 171–186
- Smith D.S. 1969. The fine structure of haltere sensilla in the blowfly, *Calliphora erythrocephala* (Meig.), with scanning electron microscopic observations on the haltere surface. *Tissue Cell*, 1: 443–484
- Škorjanc A. 2008. Potek vzburjenja in adaptacije filiformnih senzil pri stenici *Pyrrhocoris apterus* (Heteroptera). Doktorska disertacija. Ljubljana, Univerza v Ljubljani: 131 str.
- Škorjanc A., Zupančič G., Drašlar K. 2009. Multiple mechanisms generate the resting activity of filiform sensilla in the firebug (*Pyrrhocoris apterus* L.; Heteroptera). *Journal of Comparative Physiology A*, 195: 651–661
- Tautz J. 1977. Reception of medium vibration by thoracal hairs of caterpillars of *Barathra brassicae* L. (Lepidoptera, Noctuidae). I. Mechanical properties of the receptor hairs. *Journal of Comparative Physiology A*, 118: 13–31
- Thurm U. 2001. *Mechanosenzorik. V: Neurowissenschaft: Vom Molekül zur Kognition.* Dudel J., Menzel R., Schmidt R. F. (eds.). Berlin, Springer: 331-338
- Thurm U. 1974. Basics of the generation of receptor potentials in epidermal mechanoreceptors of insects. V: *Mechanoreception.* Schwartzkopff J. (ed.). Bochum, *Abhandlungen der Rheinisch-Westfälischen Akademie der Wissenschaften*, 53: 355–385
- Thurm U., Erler G., Gödde J., Kastrup H., Keil T., Völker W., Vohwinkel B. 1983. Cilia specialized for mechanoreception. *Journal of submicroscopic cytology and pathology*, 15: 151–155
- Thurm U., Wessel G. 1979. Metabolism-dependent transepithelial potential differences at epidermal receptors of arthropods. *Journal of Comparative Physiology*, 134: 119–130
- Walker R.G., Willingham A.T., Zuker C.S. 2000. A *Drosophila* mechanosensory transduction channel. *Science*, 278: 2229-2234

Westin J. 1979. Response to wind recorded from the cercal nerve of the cockroach *Periplaneta americana*. *Journal of Comparative Physiology*, 133: 97–102

Zhang W., Cheng L.E., Kittelmann M., Jan L.Y., Li J., Petkovic M., Cheng T., Jin P., Guo Z., Göpfert M.C., Jan Y.N. 2015. Ankyrin Repeats Convey Force to Gate the NOMPC Mechanotransduction Channel. *Cell*, 162: 1391–1403

Zhang W., Yan Z., Jan L.Y. in Jan Y.N. 2013. Sound response mediated by the TRP channels NOMPC, NANCHUNG, and INACTIVE in chordotonal organs of *Drosophila* larvae. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110: 612–617

## ZAHVALA

Zahvaljujem se somentorju dr. Alešu Škorjancu za vso pomoč, spodbudo in iskanje rešitev pri pisanju magistrske naloge, za prostor v kabinetu, kjer je nastajalo to delo ter za sprotne razlage in odgovore na moja vprašanja. Še posebej hvala za podatke odziva senzile T<sub>1</sub>, ki sicer še niso bili objavljeni, a mi jih je za namen primerjave med senzilama T<sub>1</sub> in T<sub>2</sub> dovolil uporabiti.

Zahvaljujem se mentorju dr. Gregorju Belušiču za pomoč pri usmerjanju nastajanja magistrskega dela, recenzentu dr. Marku Kreftu ter ostalemu kolektivu katedre za antropologijo, fiziologijo in etologijo za prijetno delovno okolje.

Zahvaljujem se doc. dr. Meti Virant Doberlet, ki je posodila laserski vibrometer.

Zavala gre tudi prof. dr. Janu Bendi z Univerze v Tübingenu, ki mi je svetoval in pomagal pri analiziranju in interpretaciji rezultatov.

Hvala tudi moji družini, stricu Franciju in ostalim prijateljem, ki so me spodbujali in mi po svojih močeh pomagali, da sem študij uspešno dokončala.