

*Entomologický ústav Akademie věd České republiky
a
Biologická fakulta, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích*

FYZIOLOGIE HMYZU UČEBNÍ TEXTY

Dalibor Kodrík

České Budějovice

prosinec 2004

Předmluva

Tyto učební texty mají sloužit jako pomůcka pro vysokoškolské studenty zaměřené na studium fyziologie živočichů či studium obecné entomologie. Cílem textů je podat základní informace z oboru hmyzí fyziologie a upozornit na některé zvláštnosti funkční anatomie, se kterými se u hmyzu setkáváme.

Texty si nekladou za cíl co největší sumarizaci poznatků, ale mají sloužit jako výchozí soubor údajů pro studium speciálních oblastí hmyzí fyziologie, ke kterým existuje příslušná literatura. Studium textů předpokládá určitý stupeň znalosti základních principů obecné fyziologie živočichů, na které texty přímo navazují.

Učebnice neprošla žádným recenzním řízením, a proto si je autor vědom, že může obsahovat některé nedostatky. Bude tedy vděčný všem čtenářům za jakékoliv kritické připomínky, které by napomohly k vylepšení učebního textu. Připomínky prosím zasílejte na adresu: D.K., Entomologický ústav AVČR, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice; E-mail: kodrik@entu.cas.cz.

Tyto učební texty byly vydány v omezeném nákladu pro vnitřní potřeby Biologické fakulty Jihočeské Univerzity v Českých Budějovicích.

Dalibor Kodrík

FYZIOLOGIE HMYZU - UČEBNÍ TEXTY

Dalibor Kodrík

OBSAH	strana
Úvod.....	6
1. Růst a pohyb.....	7
1.1. Růst a ekdyse.....	7
1.1.1. Stavba integumentu.....	7
1.1.2. Zbarvení těla.....	15
1.1.3. Tvorba a odlučování kutikuly.....	18
1.1.4. Exoskelet.....	24
1.2. Pohyb.....	24
1.2.1. Činnost skeletálních svalů.....	26
1.2.1.1. Struktura a činnost skeletálních svalů.....	26
1.2.1.2. Typy hmyzí lokomoce.....	33
1.2.1.2.1. Pohyb po zemi.....	34
1.2.1.2.2. Let.....	36
1.2.2. Činnost viscerálních svalů.....	46
2. Trávení živin.....	47
2.1. Stavba trávicí soustavy hmyzu.....	47
2.1.1. Funkční anatomie trávicí soustavy.....	49
2.1.2. Filtrační komora.....	57
2.2. Trávení potravy.....	59
2.3. Trávení a mikroorganismy.....	60
2.4. Tukové těleso.....	61
3. Dýchání.....	65
3.1. Tracheální orgány a dýchání u suchozemských druhů hmyzu.....	68
3.1.1. Mechanismus výměny plynů.....	72
3.2. Tracheální orgány a dýchání vodních druhů hmyzu.....	76
3.2.1. Dýchání u hmyzu přijímajícího kyslík z vody.....	77
3.2.2. Dýchání u vodního hmyzu přijímajícího atmosférický kyslík.....	79
4. Osmoregulace a exkrece toxických produktů metabolismu.....	82
4.1. Exkrece odpadních látek.....	82
4.2. Kryptonefrický systém.....	87
4.3. Produkce moči a osmoregulace u suchozemských, sladkovodních a slanovodních druhů hmyzu.....	87
5. Oběh tělních tekutin.....	93
5.1. Hemolymfa hmyzu.....	93
5.1.1. Funkce hemolymfy.....	95
5.1.2. Složení hemolymfy.....	95
5.1.3. Cytologie hemolymfy.....	98
5.2. Cirkulace hemolymfy.....	102

5.3. Obranná funkce hemolymfy a hmyzí imunitní systém.....	104
6. Bioluminiscence - svítivé orgány.....	108
7. Vnější faktory ovlivňující fyziologické děje.....	112
7.1. Teplota těla a termoregulace.....	112
7.2. Fotoperioda a diapauza.....	120
7.3. Vlhkost.....	121
7.4. Biotické faktory.....	122
8. Nervová činnost.....	123
8.1. Stavební jednotky hmyzí nervové soustavy.....	123
8.2. Základní funkce hmyzí nervové soustavy.....	126
8.2.1. Vedení vzruchu.....	126
8.2.2. Synapse.....	129
8.2.3. Mediátory.....	129
8.3. Funkční anatomie hmyzí nervové soustavy.....	132
8.3.1. CNS - ganglia a břišní nervová páska.....	134
8.3.2. CNS - mozek.....	135
8.3.3. Viscerální nervová soustava.....	138
8.3.4. Periferní nervová soustava.....	138
8.4. Činnost mozku.....	138
8.4.1. Rytmičké chování.....	139
9. Fyziologie smyslové soustavy.....	144
9.1. Mechanoreceptory.....	144
9.2. Termoreceptory.....	151
9.3. Chemoreceptory - chuť a čich.....	151
9.4. Fotoreceptory - zraková ústrojí.....	153
10. Endokrinní soustava.....	162
10.1. Endokrinní soustava koryšů.....	168
10.2. Endokrinní soustava hmyzu.....	170
10.2.1. Ekdysteroidy.....	172
10.2.2. Juvenilní hormony.....	180
10.2.2.1. Juvenoidy.....	185
10.2.3. Peptidické neurohormony.....	185
10.2.3.1. Hormony řídící metabolismus a homeostázu.....	190
10.2.3.2. Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst.....	193
10.2.3.2.1. Hormonální řízení ekdyse.....	196
10.2.3.3. Hormony řídící pohlavní funkce (gonádotropní peptidy).....	199
10.2.3.4. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy).....	200
10.2.3.5. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny).....	200
10.2.4. Feromony.....	201
11. Činnost pohlavních orgánů a rozmnožování.....	204
11.1. Samičí pohlavní systém.....	204
11.2. Samčí pohlavní žlázy.....	204
11.3. Kopulace a fertilizace.....	207
11.4. Kladení vajíček.....	207

11.5. Fyziologická kontrola reprodukce.....	209
11.6. Vitellogeneze.....	212
11.6.1. Řízení procesu vitellogeneze.....	212
12. Hmyzí produkty využitelné člověkem.....	216
13. Literatura.....	220

Úvod

Fyziologie hmyzu - historie

- starověk - Aristoteles - znal a popsal fenomén hmyzí metamorfózy
- 17. a 18. století - zakladatelé mikroskopických technik Robert Hook, Marcello Malpighi, Anton van Leeuwenhoek, René de Réaumur, Pieter Lyonet - často používali hmyz jako pokusný objekt - začíná se poznávat struktura a funkce jednotlivých hmyzích orgánů
- 18. a 19. století - Claude Bernard, John Lubbock, Henri Fabre - provádějí první funkční analýzy hmyzu, i když hlavní zájem je soustředěn na morfologii a systematiku
- 20. století 1917-22 - Polák Stephan Kopeč - zakladatel hmyzí endokrinologie a objevitel existence hmyzích hormonů, prováděl operace a extirpace mozků a studoval jejich vliv na metamorfózu. Zavedl metodu ligatury, která se používá dodnes.
- 1934 - Angličan V.B. Wigglesworth - zakladatel hmyzí fyziologie jako samostatného oboru vydává v tomto roce knihu hmyzí fyziologie "Insect Physiology" a v roce 1947 základní dílo "Principles of Insect Physiology", které se od té doby dočkalo mnoha renovací a reedicí
- 40. a 50. léta 20. století (a dále) - obrovský rozvoj biochemie a jejích metod znamená vznik a rozvoj biochemie hmyzu (Butenandt, Fraenkel, Fukuda, Piepho, Scharrer, Snodgrass, Williams)
- 60. léta - Němec Peter Karlson a kolektiv - objevují steroidní hormony ekdysteroidy a naznačují mechanismus jejich působení na úrovni genu
 - Čech Karel Sláma - objevuje při své stáži v USA analogy juvenilního hormonu - juvenoidy (paper factor)
- 70. léta - začínají se provádět sekvenace hmyzích peptidů - jako první je sekvenován adipokinetický hormon I ze saranče stěhovavé (*Locusta migratoria*) (Locmi-AKH-I).
- 80. a 90. léta - obrovský rozvoj molekulární biologie, biochemie a chemie organických látek vede k poznání molekulární podstaty řady biologických procesů v hmyzím těle včetně metamorfózy

1. Růst a pohyb

1.1. Růst a ekdyse

Růst chápeme jako ireversibilní zvětšování velikosti těla. U hmyzu má tento proces některé zvláštnosti, protože je díky pevnému integumentu omezen a může probíhat pouze více či méně periodicky. Hmyzí integument slouží díky své struktuře a pevnosti jako vnější kostra neboli exoskelet. Je tvořen jednovrstevnou - epidermis (u obratlovců je jí odpovídající škára vícevrstevná) a jí vylučovanou - kutikulou (je neživá, u obratlovců je pokožka živá). Epidermis se u hmyzu často označuje jako hypodermis, protože se nachází relativně hluboko pod povrchem těla. Hmyzí kutikula se nevyskytuje jen na povrchu těla, ale vystýlá i všechny vstupní otvory zažívacího, dýchacího, pohlavního i žláзовého systému, takže povrch buněk není nikde vystaven přímým účinkům atmosféry. Obecně kutikula kryje orgány ektodermální-ho původu:

1. tracheální soustava
2. stomodeum, proctodeum
3. vývod pohlavních orgánů

1.1.1. Stavba integumentu:

1. Hypodermis - (obr. 1) je stavěna celkem jednoduše, je jednovrstevná a na spodní straně je ohraničena - bazální membránou, která se vytváří ze spodních výběžků epidermálních buněk. Na bazální membránu zesponu přisedají krevní buňky - hemocyty. Buňky hypodermis mají šestiboký tvar a jejich výška se mění s růstem těla. U mladých stádií jsou buňky pravidelné, sloupečkovité nebo kónické, u dospělců jsou ploché a více či méně degenerované. Rozdíly jsou patrné i během larválního vývoje: před svlékáním jsou epidermální buňky vysoké cylindrické a ostře ohraničené, v mezisvlékačím období jsou nezřetelné a mění na dlaždicový epitel. Jsou v nich uloženy různé pigmenty a epidermis vytváří také celou kutikulární vrstvu.

2. Kutikula - (obr. 2 a 3) její tloušťka se zpravidla pohybuje od několika μm do asi 200 μm - to závisí především na jejím umístění, ale i na velikosti těla a daném druhu hmyzu - např. v trachejích je velmi tenká, protože v ní chybí její tuhé vnitřní vrstvy, velmi silná je naopak kutikula na povrchu těla; v místech ohybu těla - jako jsou klouby - je kutikula ztenčena. Velmi silná je kutikula např. u brouků.

Histologicky se kutikula dělí na 3 vrstvy - epi-, exo- a endokutikulu:

2a. Epikutikula (obr. 2 a 3) - tvoří nejsvrchnější tenoučkou vrstvičku, která je bezbarvá, jen někdy obsahuje pigmenty; je odolná proti kyselinám. Její síla je asi 1 - 4 μm a její stavbu a složení lze pozorovat pomocí elektronového mikroskopu. Neobsahuje chitin a chemickým složením je to směs vosků, parafinů, proteinů a fenolických látek. Na příčném řezu lze na ní

Obr. 1

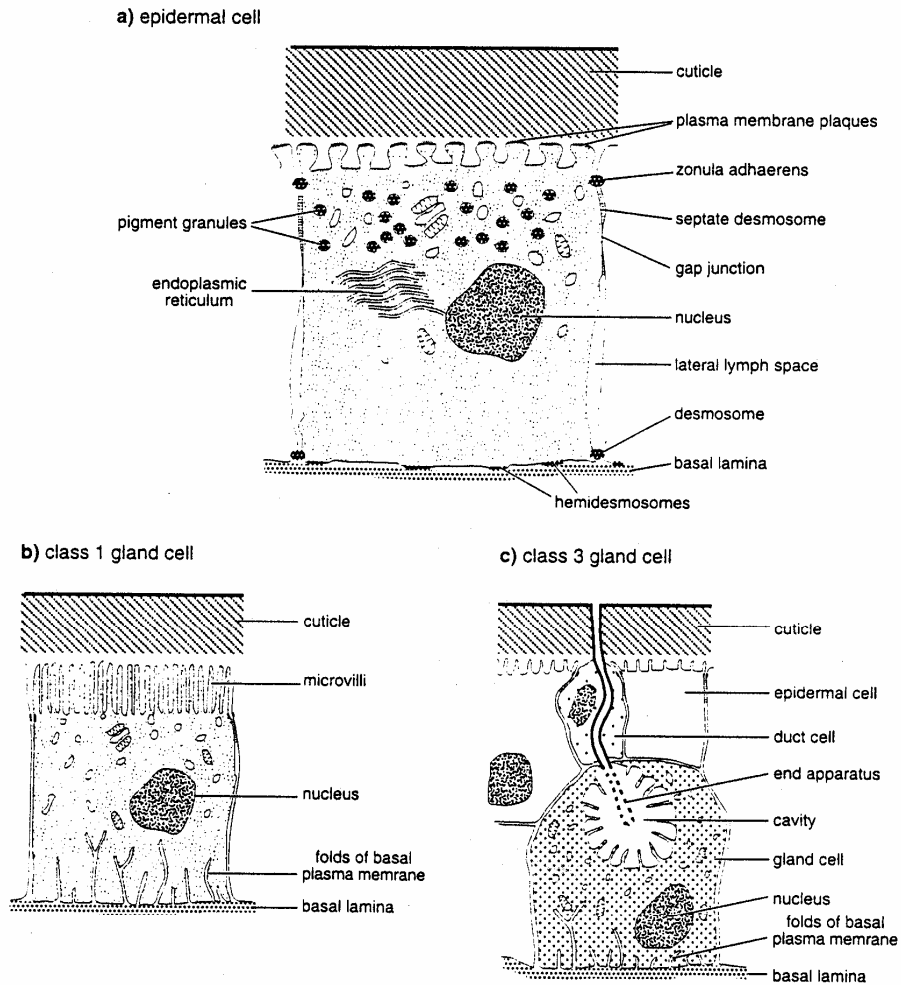
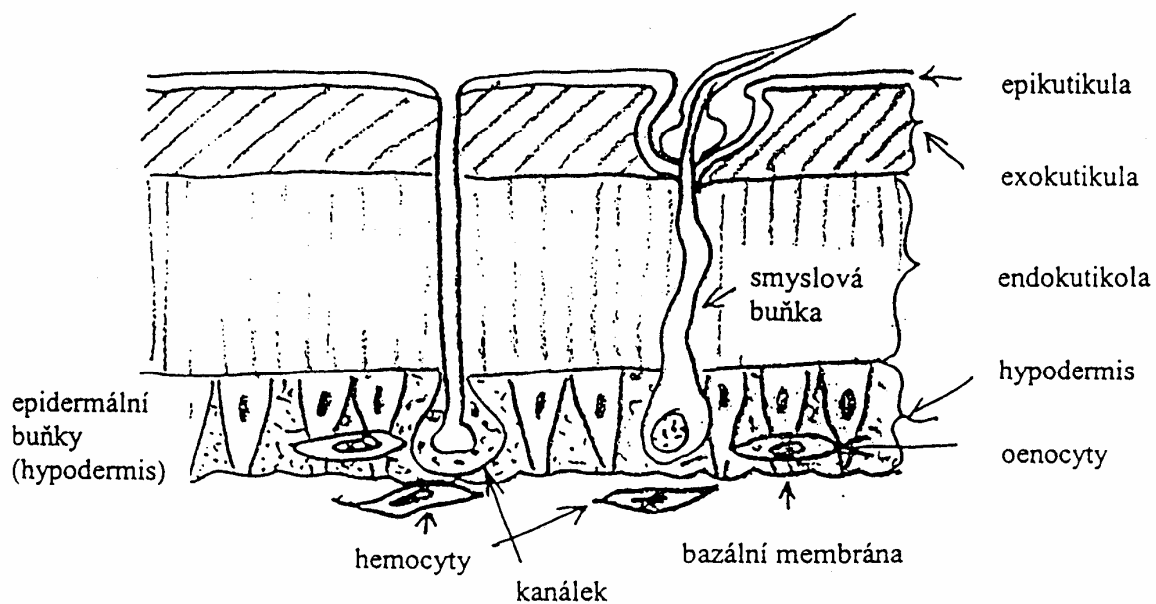


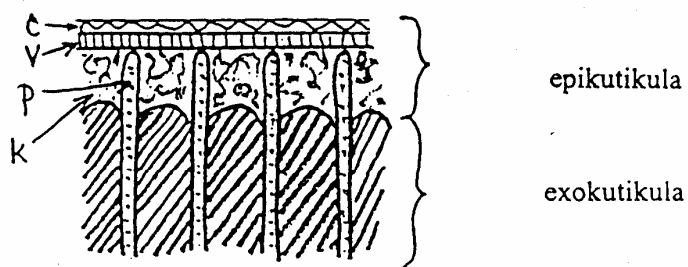
Fig. 16.1. Epidermal cells. (a) Principal features of an epidermal cell during the intermolt period. (b) Class 1 gland cell with no duct to the exterior (based on Noirod & Quennedey, 1974). (c) Class 3 glandular unit (based on Noirod & Quennedey, 1974).

Obr. 2

Jednotlivé části hmyzí kutikuly

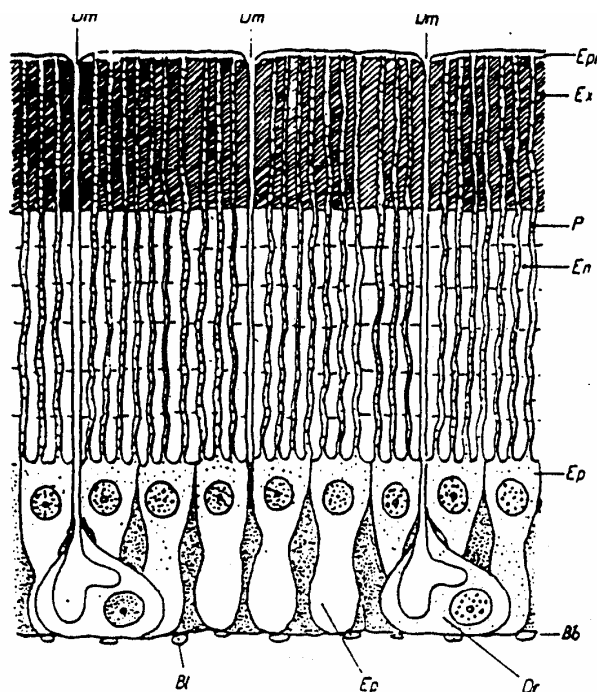


Průřez epikutikulou a exokutikulou

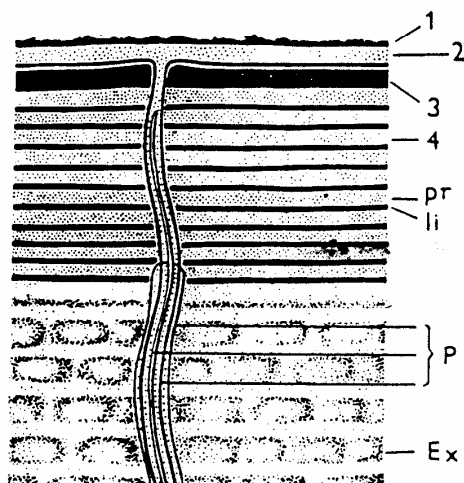


c - cementová vrstvička, v - vosková vrstvička, p - pórový kanálek, k - kutikulínová vrstvička

Obr. 3



Obr.75.Schematický řez tělní stěnou hmyzu (Epi-epikutikula, Ex - exokutikula, En - endokutikula, Ep - epidermis, epidermální buňky, Bb - basální blána, Bl - krevní tělíska, Dr - epidermální buňka přeměněná v kožní žlázu, Dm - vývod kožní žlázy, P - pórový kanálek).



Obr.76.Schematický řez epikutikulou (1 - vrstvička cementová, 2 - vosková, 3 - kutikulínová, 4 - sklerotinová, pr, li - vrstevnaté uložené proteiny a lipoidy, P - pórový kanálek uložený v kanálku voskovém, Ex - exokutikula).

zpravidla rozlišit 4 vrstvičky - cementovou, voskovou, kutikulínovou (polyfenolovou) a sklerotinovou.

- cementová vrstvička - je velmi jemná, houbovitá. Tvoří ji proteiny prostoupené rozmanitými látkami zvanými - cement. Cement je tvořen sekretem dermálních žlázek, u některých druhů obsahuje šelak, který je rozpustný v alkoholu (dříve se používal jako lak). Je směsí lipidů a lakózy. Cementová vrstvička může obsahovat i sklerotizované bílkoviny.

- vosková vrstvička - je tvořena různými druhy voskových esterů, vyššími alkoholy a tukovými látkami (obr. 4). Je biologicky velmi významná, protože zabraňuje odpařování vody z těla a naopak zase jejímu pronikání dovnitř (u vodních druhů, při dlouhotrvajícím dešti atd.) Bylo zjištěno, že vosková vrstvička se obnovuje prostřednictvím komponentů pocházejících z polyfenolové vrstvičky za spoluúčasti enzymů.

- kutikulínová (polyfenolová) vrstvička - je složena z - kutikulínu (obr. 2 a 3) - silně světlolomného proteinu obsahujícího lipoidy silně prostoupené chinony. Je hlavní složkou epikutikuly. Kutikulínová vrstvička je velmi pevná, elastická a tím odolná proti mechanickým vlivům.

- sklerotinová vrstvička - je složena z vrstevnatě uložených proteinů a lipoidů.

Neporušenost epikutikuly hraje důležitou roli při styku hmyzu s insekticidy. Mladí, neotřetí jedinci zpravidla lépe vzdorují insekticidům než staří, protože jejich epikutikula je dosud neporušena a pronikání kontaktně působících látek je ztíženo. Proto se také insekticidy míchají s práškovitými přísadami, jejichž částice mechanicky porušují epikutikulu, a tím usnadňují pronikání vlastní účinné látky. Některé pesticidy např. chlorované uhlovodíky se zase rozpouští v lipoidních substancích epikutikuly, zejména v její voskové vrstvičce a pórovými kanálky pronikají k epidermálním buňkám.

2b. Exokutikula - nazývá se také jako pigmentová vrstva, nachází se pod epikutikulou a na spodní ploše má často "otištěn" 6-boký vzorek jako zbytek po epidermálních buňkách, které ji vytvářely. Je tvrdá jako sklovina a má vrstevnatou skladbu. Obsahuje bílkoviny, menší množství chitinu a pigmenty. Je odpovědná za pigmentové i fyzikální zbarvení kutikuly. V některých případech exokutikula téměř chybí nebo je vytvořena jen ostrůvkovitě.

Hlavní bílkovinou exokutikuly je - sklerotin - lze ho srovnat s rohovinou neboli keratinem obratlovců. Keratin je však "vulkanizovaná" bílkovina, kde jsou jednotlivé řetězce spojeny S-S můstky. Sklerotin je "tvrzená" bílkovina (tanned protein), vzniká z prekursoru - arthropodinu - za účasti chinonů, které se v kutikule tvoří z aminokyseliny tyrozinu přes dvojsytné fenoly, které se následně oxidují pomocí fenoloxidáz na chinony. Chinony pak reagují s volnými aminoskupinami bílkovinných řetězců a pevně je vážou. Chinony jsou však prekursorem několika alternativních reakcí, z nichž některé vedou k syntéze melaninu, běžného pigmentu kutikuly. Také sklerotin se může podílet na zbarvení kutikuly - jantarové a tmavé zbarvení kutikuly je podmíněno právě buď barevnou formou sklerotinu nebo přítomností pigmentů (viz kap. 1.1.2.).

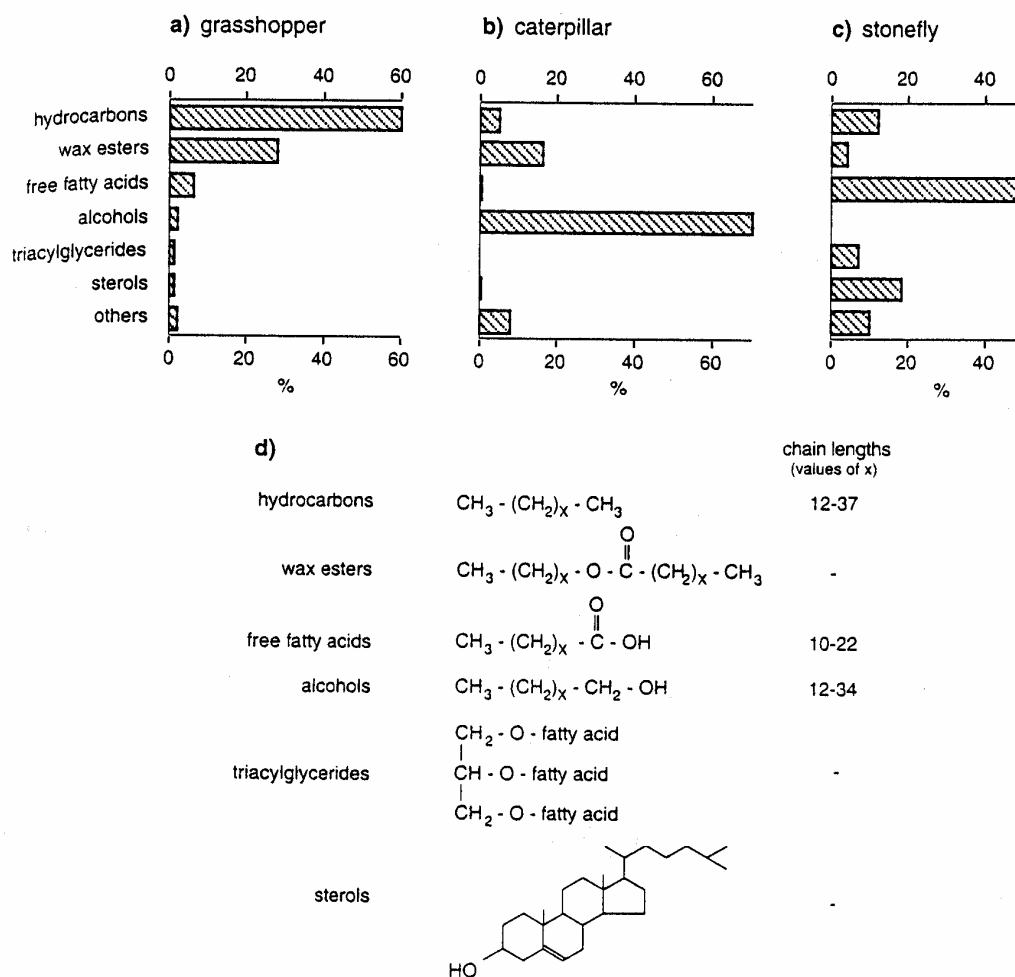


Fig. 16.5. The main groups of compounds occurring in epicuticular wax shown as percentages of the total wax: (a) a grasshopper – hydrocarbons predominate; (b) a caterpillar – alcohols predominate; (c) an adult stonefly – free fatty acids predominate; (d) the structures of the main types of compound. Chain lengths are shown in the final column, where appropriate. These values refer to X in the previous column.

Další bílkovina přítomná v exokutikule je - resilin, který není tvrdý, ale pružný a svou elasticitou předčí gumu. Tvoří 3-rozměrnou síťovinu, do které se ukládají chitinové lamely. Resilin bývá přítomen na exponovaných a velmi pohyblivých místech těla, nachází se také v kutikule kloubů křídel a končetin, ve spojovacích místech zadečkových tergítů a sternitů, kde umožňuje opětné roztažení článků po kontrakci svalů při dýchacích pohybech (obr. 5) nebo tvoří elastické úpony pro létací svalovinu.

Podstatnou složkou exokutikuly je - chitin - který má strukturu podobnou celulóze. Základní jednotkou tohoto dusíkatého polysacharidu je N-acetylglukosamin. Tvoří dlouhé řetězcové molekuly zvané - micely. Ty jsou uloženy ve vrstvách, které jsou rovnoběžné s povrchem kutikuly a prostoupené navázanými bílkovinami (sklerotinem). Tuto kompaktní, jantarově zbarvenou hmotu můžeme přirovnat ke stavební hmotě rostlin - celulóze a ligninu. Celulóze odpovídají chitinové lamely, ligninu zase sklerotin. Chitin je nerozpustný ve vodě, éteru, lihu, slabých kyselinách, slabých i koncentrovaných zásadách. Rozpouští se v koncentrovaných minerálních kyselinách a ledová kyselina octová způsobuje jeho změkčení. V kutikule je chitin rozmístěn velmi nestejně (v epikutikule chybí úplně). Také u jednotlivých druhů hmyzu není množství chitinu stejné. Všeobecně lze říci, že jeho množství kolísá od 25 do 40%, výjimečně dosahuje hodnot i nad 50%. Tak např. v kutikule larvy mouchy bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*) bylo zjištěno 55% chitinu - nejvíce ze všech zkoumaných případů. Krovky chrousta obecného (*Melolontha melolontha*) obsahují naproti tomu chitinu jen 34%.

2c. Endokutikula - má obdobné chemické složení i stavbu jako exokutikula, ale na rozdíl od ní je značně pružná. Je bezbarvá, zřetelně vrstevnatá, skládá se z lamel nebo trámečků. Tvoří nejsilnější a nejpodstatnější část celé kutikuly, zajišťuje ohebnost těla. Její hlavní složkou je chitin.

Celá kutikula je prostoupena velkým množstvím tenkých - kanálků - které začínají v endokutikule a zasahují až do vnitřní epikutikuly. Jejich spodní část má podobu dlouhé, úzké nálevky, do které pronikají plasmatické výběžky epidermálních buněk. V horní části bývají kanálky spirálně vinuté (obr. 2 a 3). Kanálky mají velký význam při svlékání a při tvorbě nové kutikuly. V této době jimi vystupují látky produkované epidermálními buňkami a vytváří novou kutikulu. Množství kanálků je druhově specifické. Např. u ploštic je jich na 1mm^2 kutikuly průměrně 2,75 milionu, u švába 1,2 milionu a u blech se nevyskytují vůbec.

Kutikulární povrch těla hmyzu není téměř nikdy hladký, ale bývá pokryt rozmanitými výrůstky - vlásky, chloupky, štětinkami, brvami, zrněčky, jamkami atd. - často spojenými se smyslovými orgány (viz kap. 9.1.)

Nejdůležitější vlastností celé kutikuly je tvrdost, pevnost a pružnost, dále pak nepropustnost pro vodu. To vše zajišťuje ideální ochranu proti faktorům vnějšího prostředí.

Obr. 5

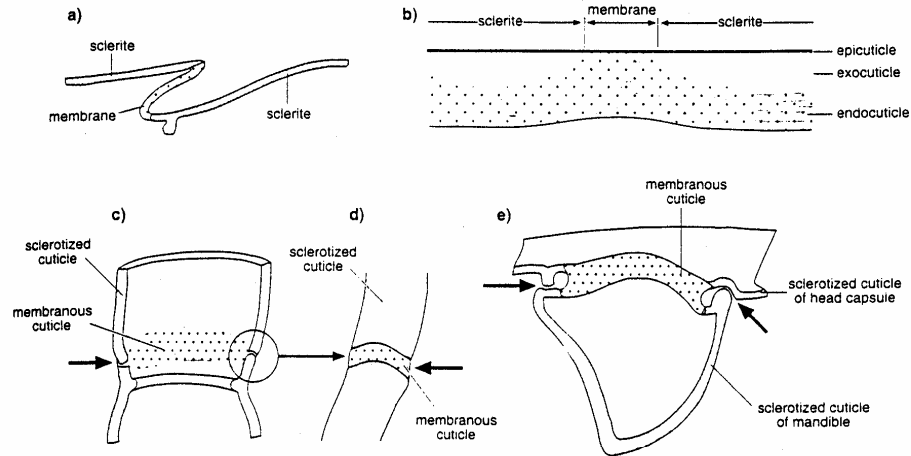


Fig. 16.10. Flexibility of the cuticle. Arrows show points of articulation at which the two sclerotized regions meet and are free to move relative to each other (partly after Snodgrass, 1935). (a) Intersegmental membrane. Extensive membrane with no articulation between sclerites. (b) Diagrammatic representation of a membranous connection similar to that in (a). (c) An intrinsic articulation where the points of articulation are within the membrane, as in most leg joints. (d) Detail of one of the articulations in (c). (e) Extrinsic articulations where the sclerotized parts meet outside the membrane.

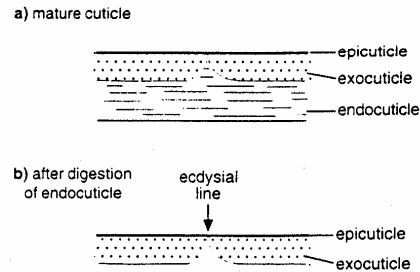
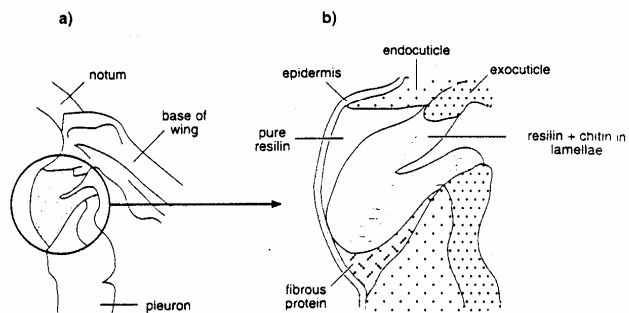


Fig. 16.11. Ecdysial cleavage line: (a) mature cuticle; (b) after digestion of the endocuticle, only the epicuticle holds the cuticle together along the cleavage line.

Fig. 16.12. Elastic cuticle (modified after Andersen & Weis-Fogh, 1964). (a) Transverse section through the thoracic wall and wing base of a grasshopper showing the position of the wing hinge. (b) The hinge enlarged showing the resilin pad.



Funkce hmyzího integumentu:

Vytvoření dokonalého integumentu krytého kutikulou se hrálo v evoluci hmyzu významnou úlohu a je jedním z mnoha důvodů evoluční úspěšnosti hmyzu. Integument má u hmyzu následující funkce:

1. Ochrana těla proti vnějším vlivům (mechanickým, fyzikálním, chemickým, biologickým)
2. Vylučovací funkce a povrchové zbarvení - ukládání odpadních produktů metabolismu, ukládání pigmentů
3. Nositel drobných orgánů - žlázy jedové, hlenové, zápašné, smyslové orgány, pomocná zařízení pohybu a obrany
4. Oporná a pohybová funkce - kombinace oporné a pohybové soustavy zajišťuje efektivní pohyb s minimem svaloviny
5. Ochrana těla před nadměrnými ztrátami vody - což hraje roli u suchozemského hmyzu (hlavně u druhů žijících v extrémně suchém prostředí), ale i u vodního hmyzu - sladko- i slánovodního - který bojuje se ztrátami solí (sladkovodní) i se ztrátami vody (slánovodní).

1.1.2. Zbarvení těla

Zbarvení těla je způsobeno interakcí světla s kutikulou nebo hypodermis případně s tělními tekutinami. Ve zbarvení těla se uplatňují 2 mechanismy - fyzikální a chemické zbarvení (oba typy se často kombinují):

1. Fyzikální (strukturální) zbarvení - barvy vznikají fyzikálními principy jako je interference světelného záření nebo rozklad světla

- interferenční zbarvení - je produkováno refrakcí (lomem) světla na různě uspořádaných, blízko položených reflexních vrstvách s obsahem mikrofibril - vyskytuje se převážně v exokutikule (u některých brouků však i v epikutikule). Může být produkováno i difrakcí (ohybem) světla - na pravidelně texturovaném povrchu.

- rozkladné zbarvení - rozklad světla vzniká na nepravidelném povrchu a závisí na velikosti povrchových nepravidelností ve vztahu k vlnové délce světla.

2. Chemické zbarvení - chemické zbarvení je zajištěno přítomností - pigmentů - které absorbují viditelné světlo (obr. 6). Hmyzí pigmenty jsou trojího původu - a) syntetizují se v těle jako produkty metabolismu, b) přesunují se z rostlinného materiálu potravou, c) (vzácně) vznikají činností mikrobiálních endosymbiontů.

a. Syntetické pigmenty:

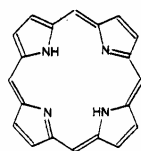
- melaniny - tmavé polymerní pigmenty vyskytující se u velké většiny hmyzu.
- pteriny - jsou to dusíkaté sloučeniny odvozené od purinu. Mají funkci nejen jako pigmenty, ale i jako kofaktory enzymů uplatňujících se při růstu a hlavně diferenciaci. Jsou

Obr. 6

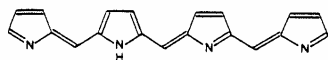
Table 25.1. Some of the principal causes of colors in different insects

Color	Taxon	Cause of color
Black *	Homoptera, Aphididae	Aphins
	Coleoptera	Melanin
	Diptera	Melanin
	Lepidoptera (larvae)	Melanin
Red	Odonata	Ommochromes
	Hemiptera, Heteroptera	Pterins and carotenoids
	Hemiptera, Coccoidea	Anthraquinones
	Coleoptera, Coccinellidae	Carotenoids
	Diptera, Chironomidae (larvae)	Porphyrin
	Lepidoptera	Ommochromes
Brown *	Lepidoptera	Ommochromes
	many orders – eye colors	Ommochromes + pterins
Orange	Hemiptera, Heteroptera	Pterins
Yellow	Orthoptera, Acrididae	Carotenoids, flavonoids
	Hymenoptera	Pterins
	Lepidoptera, Papilionidae	Papiliochromes
Brassy yellow	Lepidoptera	Interference color
Bronze	Coleoptera, Scarabaeidae	Interference color
Gold	Coleoptera, Cassidinae	Interference color
	Lepidoptera, Danaidae (pupae)	Interference color
Green	Orthoptera	Insectoverdin (carotenoid + bilin)
	Lepidoptera (caterpillars)	Insectoverdin
	Lepidoptera, Zygaenidae	Interference color
	Diptera, Chironomidae (adults)	Bilin
Blue	Odonata	Tyndall scattering
	Lepidoptera	Interference color
	Orthoptera, Acrididae	Carotenoids
Ultraviolet	Lepidoptera, Pieridae	Interference color
White	Hemiptera, Heteroptera	Uric acid
	Lepidoptera, Pieridae	Scattering + pterins
	Lepidoptera, Satyridae	Flavonoids
Silver	Lepidoptera, Danaidae (pupae)	Interference color
Iridescence	Coleoptera	Diffraction
	Coleoptera, Scarabaeidae	Interference colors

a) porphyrin



b) bilin



Note:

* Darkening may result from sclerotization.

Fig. 25.7. Tetrapyrroles: (a) porphyrin skeleton; (b) bilin skeleton.

bílé, žluté (xantoprotein) a červené (erythropterin). Vyskytují se hlavně na křídlech a v očích, kde zřejmě mají i jiné funkce, které zatím nejsou zcela jasné.

- omochromy - jsou odvozeny od tryptofanu přes kynurenin. U drosofilů se syntetizují v tukovém tělese a v Malpighických trubicích, odkud jsou pak hemolymfou transportovány pomocí speciálních nosičů. Produkce omochromů slouží jako cesta detoxikace tryptofanu, který je ve velkých koncentracích toxický. Velké množství omochromů se nachází v - mekoniu, odpadní tekutině nahromaděné ve střevě kukel, kterou vylučuje čerstvě vylíhlé imago. Omochromy jsou žluté, červené a hnědé pigmenty představující granule vázané na proteiny. Nachází se v očích (někdy přímo v retinule), ale i v epidermis.

- tetrapyroly - do této skupiny patří porfyriny a biliny (obr. 6). Porfyriny mají klasickou tetrapyrolovou strukturu s centrálním atomem železa, biliny pak lineární tetrapyrolovou strukturu vázanou na protein. Porfyriny jsou červené až hnědé pigmenty nacházející se ve svalech a u některých druhů v hemolymfě (Chironomus). Biliny jsou zpravidla vázány na jiné pigmenty a mohou se podílet na modrém zbarvení.

- papiliochromy - žluto-červeno-hnědé pigmenty nacházející se u některých motýlů. Jsou odvozené od dusíkatých sloučenin.

- chinonové pigmenty - nachází se vzácně u Homopter, hlavně u mšic, a způsobují červené nebo žluté zbarvení.

b. Přesun z rostlinného materiálu:

- karotenoidy - jsou to pigmenty rozpustné v tucích, neobsahují dusík. Dělí se na dvě základní skupiny - karoteny a xantofyly. Jejich význam u hmyzu není zcela jasný. Často se nachází v kombinaci s pigmenty, které se u hmyzu syntetizují a vytváří s nimi celou škálu barev.

- flavonoidy - jsou odvozeny od heterocyklických sloučenin a nachází se hlavně u lepidopter.

Pigmenty se u hmyzu vyskytují v kutikule, epidermis, hemolymfě nebo tukovém tělese. U hmyzu je velmi běžné tmavé zbarvení kutikuly spojené se sklerotizací (tedy ne s pigmentací), za které je zodpovědná tmavá forma bílkoviny sklerotinu. Ukládání výše popsaných pigmentů způsobuje následující zbarvení těla:

- černé, hnědé, žluté nebo červené zbarvení - je způsobeno pigmentem melaninem.
- žluté až červené zbarvení - je spojeno s karotenoidy, omochromy, papiliochromy, pteridiny.
- žluté zbarvení - flavonoidy
- červenavé, zelenavé a modravé zbarvení - tetrapyroly

Je zřejmé, že výsledné zbarvení je často výsledkem kombinace celé řady pigmentů.

Funkce pigmentů - přestože jsou pigmenty často odpadní látky, mají celou řadu biologických funkcí - ochranné zbarvení, výstražné zbarvení, barvoměna, sexuální význam - pohlavní dimorfismus a s tím spojené vyhledávání partnera. Melanin má také funkci v ochraně proti záření, v přeměně světelného záření v tepelné a ve vychytávání volných radikálů.

1.1.3. Tvorba a odlučování kutikuly

Tvorba nové a odlučování staré kutikuly (obr. 7) je složitý, hormonálně řízený proces, kdy se stará těsná kutikula odvrhuje resp. svlékající se jedinec z ní vyleze. Mezitím se tvoří kutikula nová, která je v ranných fázích svého vzniku měkká.

1. Tvorba kutikuly

Svlékač proces je zahájen změnami v samotných buňkách hypodermis. Jejich počet se zpravidla zvětšuje intenzivním mitotickým dělením v době před apolýzou a je provázen také změnou tvaru buněk. V období svlékání se ploché dlaždicovité buňky protahují a vytváří vysoké cylindrické šestiboké hranoly (obr. 8). Při zahájení vlastního svlékání nejprve dochází k oddělení hypodermis a staré kutikuly, čímž vzniká - exuviální štěrbin. Do ní se vylučuje - ekdysiální tekutina - která obsahuje enzymy (proteázy, chitinázy) a rozpuštěné bílkoviny. Jejím úkolem je odbourat složky staré endokutikuly, resorbovat je a spolu s rezervami z tukového tělesa využít na tvorbu nové kutikuly. Odbourávání - apolýza - neprobíhá v celém těle současně, nejdříve v thoraxu, pak i na ostatních částech těla. V ekdysiální štěrbině se pak formuje - ekdysiální membrána - která začne oddělovat starou a nově se tvořící kutikulu.

Pod ekdysiální membránou se začne formovat nová kutikula. Proces je zahájen tvorbou kutikulínové vrstvy epikutikuly a zpravidla se vytváří také vnitřní epikutikula - tj. vrstevnatě uspořádaná sklerotinová část epikutikuly tvořená proteiny a lipoidními látkami. Pak se tvoří - preekdysiální prokutikula - budoucí endo- a exokutikula, která se mění na postekdysiální exo- a endokutikulu až po odvržení exuvie. Po vytvoření preekdysiální endo- a exokutikuly se dotváří epikutikula. Kanálky v epikutikule proudí polyfenoly, které se podílí na tvorbě voskové vrstvičky. Cementová vrstva se tvoří před nebo po svlékání, kdy žláznaté epidermální buňky vylejí svůj obsah prostřednictvím kanálků na povrch voskové vrstvy. Celý proces je provázen intenzivním transportem zásob glykogenu a proteinů z tukového tělesa k epidermis. Nová kutikula je měkká, většinou bělavá, bezbarvá nebo nažloutlá, není melanizovaná ani sklerotizovaná a svojí plasticitou umožňuje tvarování a zvětšení objemu těla. Ztmavne a ztvdne během několika hodin.

Mechanismus tmavnutí a tvrdnutí kutikuly má shodné úvodní kroky tvorby určitých meziproductů (obr. 9 a 10), jinak ale tyto procesy nejsou korelovány tj. jeden nemusí podmiňovat druhý. Celá kaskáda syntetických reakcí je zahájena přeměnou tyrozinu za katalytického působení tyrozinázy (což je fenoloxidáza) na DOPA (dihydroxyfenylalanin) a

Obr. 7

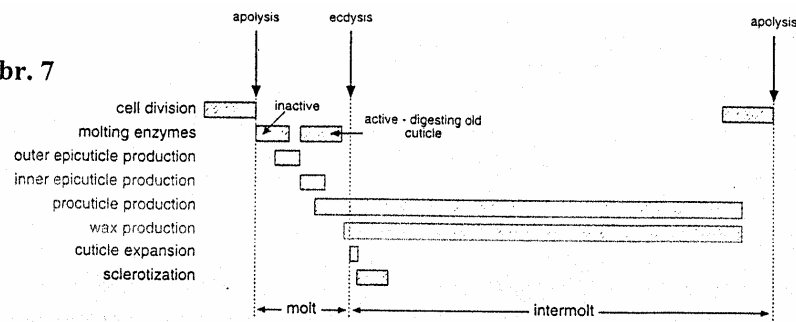


Fig. 16.14. The sequence of events involved in cuticle production. The timing of apolysis and the degree of overlap between procuticle production and cell division vary from species to species.

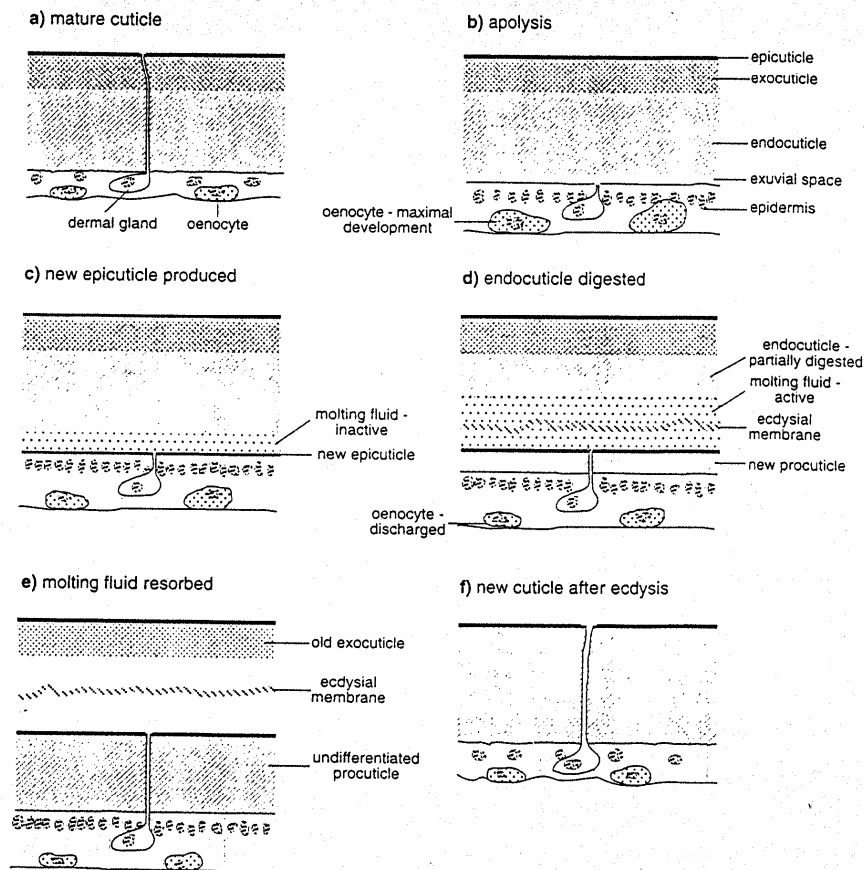


Fig. 16.17. Changes in the integument over a molt. (a) Mature cuticle. (b) Apolysis follows cell division and the change in cell shape. (c) Molting fluid is produced. At first, the enzymes it contains are inactive. The new outer and inner epicuticles are produced. (d) The enzymes in the molting fluid are activated and start to digest the old endocuticle. At the same time new procuticle is laid down. (e) All the old endocuticle is digested and resorbed. New procuticle becomes thicker. (f) After ecdysis the new cuticle expands and the epidermal cells change shape. The procuticle is still undifferentiated.

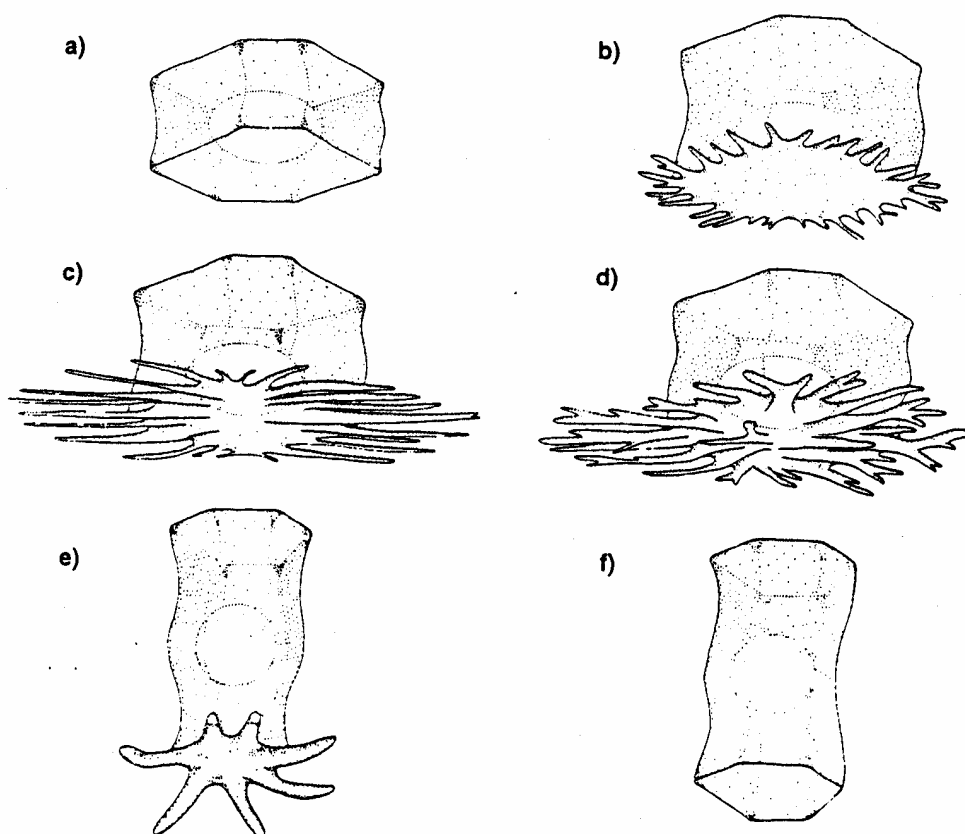
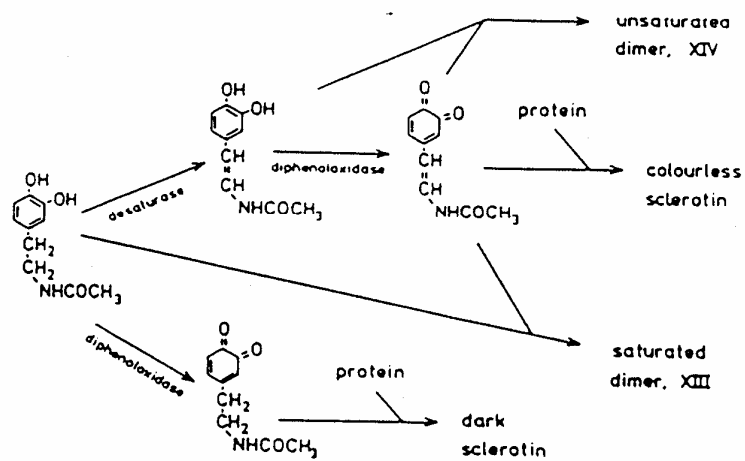
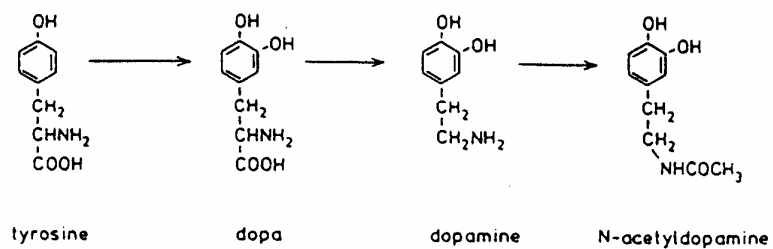


Fig. 16.16. Changes in the shape of epidermal cells during the final larval stage of *Calpodex* (Lepidoptera) (after Locke, 1985b): (a) 36 hours after ecdysis from the fourth stage; (b) 72 hours after ecdysis. Cell growth keeps pace with the increasing size of the larva; (c) the larva has reached its maximum size and the cell has extensive feet; (d) the feet begin to shorten as the larva shortens in the period before pupation; (e) cell area and the extent of feet is greatly reduced as shortening continues, but cell depth increases as the cells become crowded; (f) about 20 hours before ecdysis to the pupa.

Obr. 9



Mechanismus hlavních kroků vedoucích k tvorbě tmavých (melanin) a tvrdých (sklerotin) součástí hmyzí kutikuly

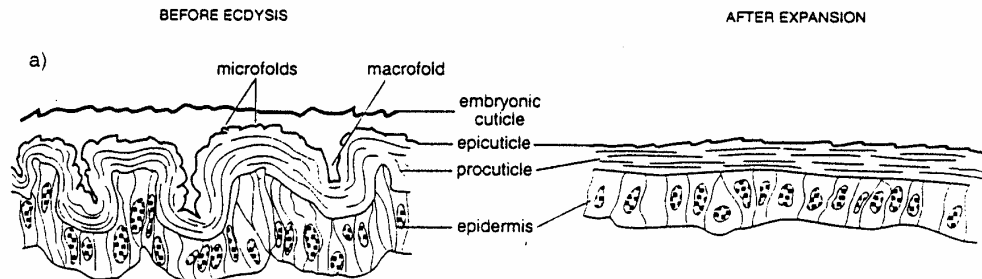
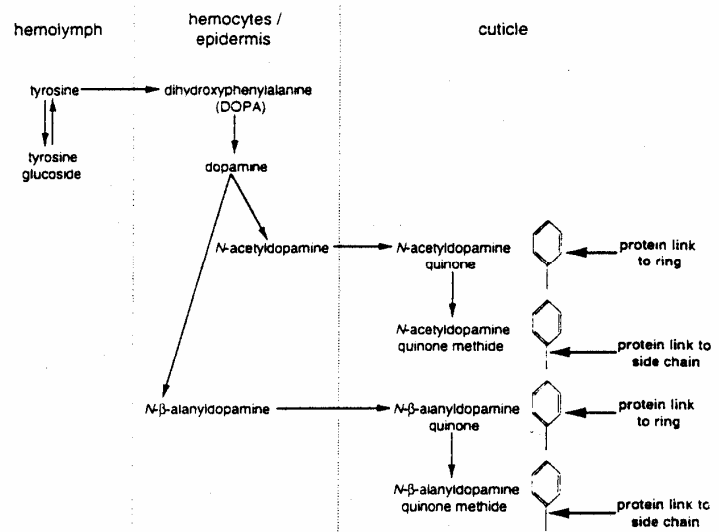


Fig. 16.22. Expansion of the new cuticle in a first stage larva of a grasshopper immediately after hatching. Similar changes occur at subsequent molts. Left: before ecdysis of the embryonic cuticle, the larval cuticle exhibits both macro- and micro-folds; right: after expansion, about 30 minutes later, but before sclerotization is evident. The cuticle is flat without macrofolds and microfolds have almost disappeared. Outlines of the underlying epidermal cells producing each patch of cuticle are clearly seen (after Bernays, 1972 and courtesy Dr E.A. Bernays). (a) Diagrammatic sections through the integument.

Fig. 16.20. Diagram illustrating the synthesis of catecholamines from tyrosine and their roles in sclerotization. Only major pathways are shown (based on Hopkins & Kramer, 1992).



dále na dopamin a N-acetyldopamin. Ten je výchozím bodem několika alternativních reakcí - v zásadě se však dále oxiduje na chinony (dopachinony). Potom dochází buď k tvorbě pigmentu - melaninu - přes dopachrom, který je nestálý a rozpadá se na indolchinon, který polymerizuje na tmavý až černý melanin; poslední reakční kroky probíhají bez přítomnosti enzymů. Nebo alternativně může docházet k tvorbě pevné bílkoviny - sklerotinu (viz kap. 1.1.1.), tedy složky odpovědné za tvrdost kutikuly. Mechanismus jeho syntézy spočívá v reakci chinonů s prekursorovými bílkovinami.

2. Odvržení kutikuly - ekdyse

Předchozími procesy je nová kutikula již připravena plnit své funkce, a tak se stará kutikula může odloučit, vzniká tak - exuvie (svlečka) - což je stará exo- a epikutikula. K odvržení exuvie je třeba uvnitř těla zvýšit tlak - děje se tak polykáním vzduchu nebo vody a specifickými kontrakcemi svaloviny. V určitých oblastech těla, nejčastěji na hlavě a hrudi, se vytvoří - švy - místa se ztenčenou exokutikulou, která drží pohromadě jen díky epikutikule. Švy praskají zpravidla ve tvaru písmene - T. Hmyz pak vyleze a nová kutikula, která je měkká a bílá nebo nažloutlá postupně tmavne a tvrdne. Nová kutikula bývá zřasena v záhyby, což vytváří rezervy růstu (obr. 10), polykaným vzduchem se pak může napnout a tím je umožněn částečný růst i během instaru. V období po svlečení je hmyz snadno zranitelný a také zaznamenává velké ztráty vody.

Celý svlékáci proces je řízen hormonálně (viz kap. 10.2.3.2.). Klíčovou roli hraje - ekdyson - hormon prothorakálních žláz, který přímo působí na epidermální buňky, kde aktivuje na chromozomech příslušné geny odpovědné za spuštění a řízení ekdyse. Tvorba a vylučování ekdysonu je řízena z mozku pomocí - PTTH (prothoracikotropní hormon) (viz kap. 10.2.3.2.) - jehož výdej je řízen vnitřními a vnějšími stimuly. Na ekdysi se podílí také další neurohormony - burzikon, ekložní hormon a ETH (ecdysis triggering hormone) - a nepřímo i juvenilní hormon. Hormonální řízení celého procesu je podrobně popsáno v kap. 10.2.3.2.

Vlastní růst - jak již bylo několikrát uvedeno, růst je u hmyzu zpravidla omezen jen na dobu, kdy je kutikula měkká a pružná tj. na krátké období těsně po ekdysi. Jinak k růstu dochází jen výjimečně tam, kde byly v kutikule vytvořeny prostorové rezervy, v měkkých částech těla nebo v určitých vývojových stádiích některých druhů (larvy Lepidopter, Dipter). Naopak v tvrdých částech těla jako je hrud' u brouků nebo hlavová schránka je růst těla přísně diskontinuální. S určitým omezením zde platí následující růstová pravidla:

- Dyarův koeficient - lineární rozměry tvrdých částí těla se mezi instary zvětšují v určitém poměru. Např. šířka hlavy určitého instaru dělena šířkou hlavy následujícího instaru je konstantní číslo. Platnost Dyarova koeficientu není obecná, typický je pro Lepidoptera.

- Przybramovo pravidlo - hmotnost těla se mezi jednotlivými instary asi zdvojnásobuje a lineární rozměry (délka tykadel, končetin) vzrůstají asi 1.26 krát (třetí odmocnina ze dvou). Toto pravidlo má však jen omezenou platnost na některé druhy Orthopter.

1.1.4. Exoskelet

Integument slouží u hmyzu i jako oporná soustava - exoskelet. Každý tělní článek je kryt hřbetním útvarem - tergum, břišním - sternum a postranními - pleury (obr. 11). Mezi články jsou intersegmentální membrány. Integument končetin je tvořen sklerotizovanými “trubicemi,” které tvoří oporu a ochranu v nich umístěných svalech. Na hlavě je vyvinut mimořádně masivní exoskelet - hlavová schránka - který slouží jednak jako opora ústního ústrojí a smyslovým orgánům a jednak jako struktura chránící mozek. Obdobný masivní exoskelet je na hrudi, kde se upíná létací svalovina. Na hlavě a hrudi však díky přítomnosti zmíněné svaloviny samotná povrchová kostra nestačí. Proto dochází na těchto místech k vchlipování integumentu dovnitř těla a vytváření - endoskeletálních kutikulárních útvarů (obr. 11). Existují 3 hlavní endoskeletální útvary - tentorium, které slouží jako vnitřní kostra hlavy, a furca a fragma v hrudi. Endoskeletální funkci zmíněných struktur doplňují také - apodemy (obr. 11) - jakési vnitřní přepážky nebo vlákna, která hrají roli speciálních útvarů pro úpon skeletální svaloviny.

Některé druhy hmyzu mají měkkou jemnou kutikulu a měkké tělo, které je vyztuženo - hydrostatickým skeletem. Jde vlastně o měkké tkáně zpevněné přetlakem vnitřní tekutiny.

1.2. Pohyb

Úspěšnost hmyzu ve fylogenetickém vývoji má úzký vztah ke schopnosti pohybovat se - a především létat. Schopnost létat se utvářela asi před 300 miliony let a představovala obrovský evoluční pokrok. Přes tuto schopnost se u hmyzu velmi dobře vyvinuly i různé způsoby pohybu po zemi (terestrická lokomoce) i ve vodě (akvatická lokomoce).

Funkce pohybové soustavy souvisí s aktivním způsobem života a vytvořením hlavového konce (cephalizace). Pohybová soustava - zajišťuje přeměnu chemické energie na mechanickou. Výsledkem je pak zkracování a prodlužování svalů, čímž je zajištěna lokomoce, udržování postavení, pohyby vnitřních orgánů a peristaltické pohyby.

U hmyzu se jako u všech členovců vyvíjí dokonalá svalová soustava.

Hmyzí svaly se dělí na:

- skeletální - zajišťují pohyb skeletu, udržování postavení a všechny druhy lokomoce - je pro ně charakteristické napojení na integument oběma svými konci

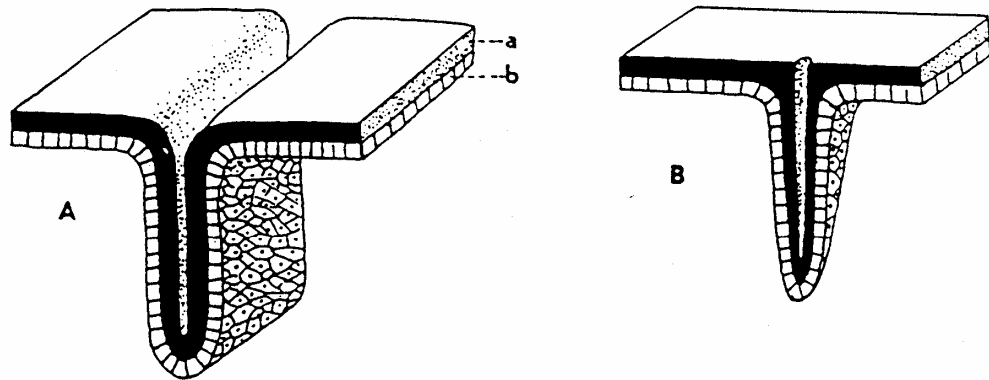
- viscerální - umožňují pohyb vnitřních orgánů - zažívací trubice, ovarií, Malpighických trubic. Viscerální svaly se napojují na tělní stěnu jen jedním úponem, často však vůbec ne - pak se na sebe mohou navzájem napojovat nebo tvořit kruhové svaly kolem vnitřních orgánů.

Obr. 11



Schéma exoskeletu hmyzu

a = tergum, b = intersegmentální membrána, c = sternum, d = končetinový článek, e = hlavová schránka



Endoskeletní útvary hmyzu

A - endoskeletní lišta, B - apodema; a = kutikula, b = epidermis

Oba typy svalů jsou příčně pruhované.

1.2.1. Činnost skeletálních svalů

U obratlovců se svaly upínají na vnitřní kostru a tahem proti kostem se realizuje pohyb. U hmyzu se svalová kontrakce realizuje na základě stejných principů jako je tomu u obratlovců s tím, že se svaly upínají na exoskelet. U druhů s měkkým tělem hraje roli ve svalové kontrakci - hydrostatický skelet. Zde se svalová kontrakce realizuje oproti turgoru tělní stěny, který je zajištěn tekutinou hemocelu. Tím vzniká opora pro kontrahující se svaly. Jestliže dojde k perforaci hemocelu a tím k úniku hemocelární tekutiny, ztrácí takový jedinec oporu pro své svaly a stává se nepohyblivým.

Na vnitřní povrch exoskeletu (integumentu) se svaly napojují pomocí - myokutikulárních úponů (obr. 12 a 13). Typickým myokutikulárním úponem je - tonofibrila - jde o mikrotubulární útvar produkovaný speciálními (epidermálními) buňkami, který zajišťuje spojení mezi svalovými myofibrilami a kutikulou. Vývojový význam tonofibrily spočívá v tom, že svalovina je mezodermálního původu a exoskelet původu ektodermálního - tonofibrila představuje místo jejich spojení. Během svlékání jsou tonofibrily zpravidla odvrhovány spolu s exuvií a musí se proto obnovovat. Některé epidermálně-kutikulární spoje jsou však rezistentní ke svlékací tekutině a zachovávají si funkčnost i během apolýzy a ekdyse.

Připojení svalu na exoskelet se realizuje buď přímo na tělní stěnu (hypodermis i kutikulu) nebo na apodemu (obr. 12). Zvláštním případem apodemy je - apophýza, kdy se v místě připojení svalu tvoří zvláštní prodloužený úpon. Kromě tonofibril fungují jako svalové úpony - desmozomy (obecně spojení mezi buňkami zajištěné plazmatickými filamenty a asociujícími proteiny) a hemidesmozomy (napojení buněk na extracelulární matrix zajištěné plazmatickými filamenty a asociujícími proteiny), kdy fibrilární úpony probíhají přes póry kanálků do epikutikuly (obr. 13). Jindy se svalová vlákna připojují přímo na nespecializované buňky hypodermis.

Svaly dělíme na (obr. 14) - interní, kdy úpony i vlastní svalové vlákno probíhají v rámci jednoho článku a - externí, kdy úpony i svalové vlákno probíhají přes několik článků.

1.2.1.1. Struktura a činnost skeletálních svalů

Jak už bylo řečeno, všechny hmyzí svaly jsou příčně pruhované, pruhy jsou však různorodé, odlišně uspořádané, někdy těžko rozlišitelné. Základní stavební a funkční jednotkou svalu je svalové vlákno, které představuje svalovou buňku. Svalové vlákno obsahuje velký počet jader, protože vzniká fúzí velkého počtu buněk. U hmyzu rozeznáváme několik typů svalových vláken lišících se v počtu a umístění jader ve vláknu.

Obr. 12

Figure 3.18 Skeletal muscle attachments (a) Muscle attached directly to epidermal cells (b-d) Muscles attached to cut by means of tonofibrillae. (c) Muscle attached to apodeme
Redrawn from Richards, 1951

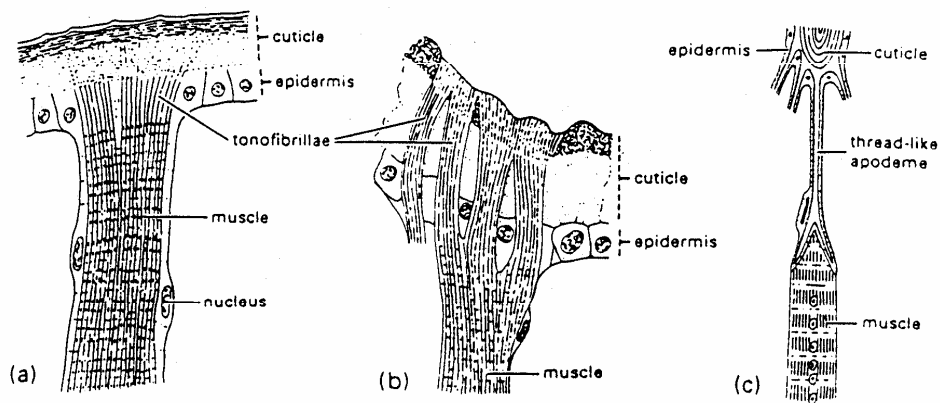
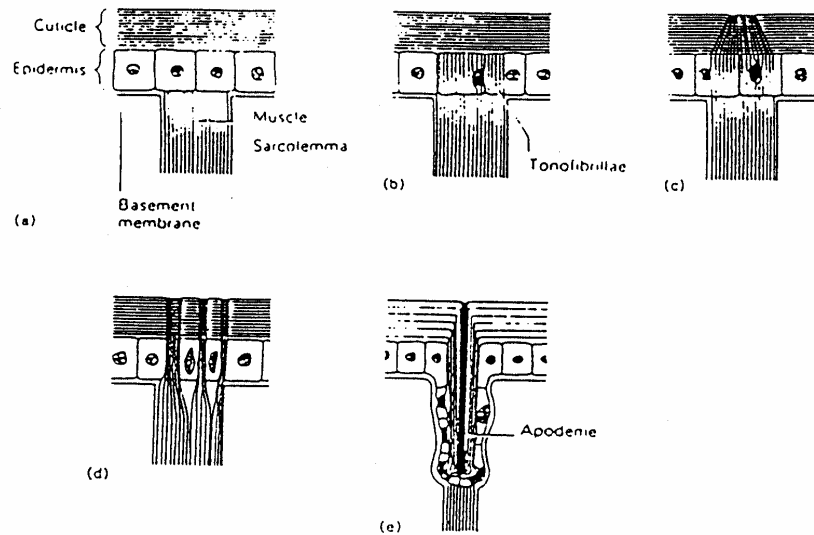
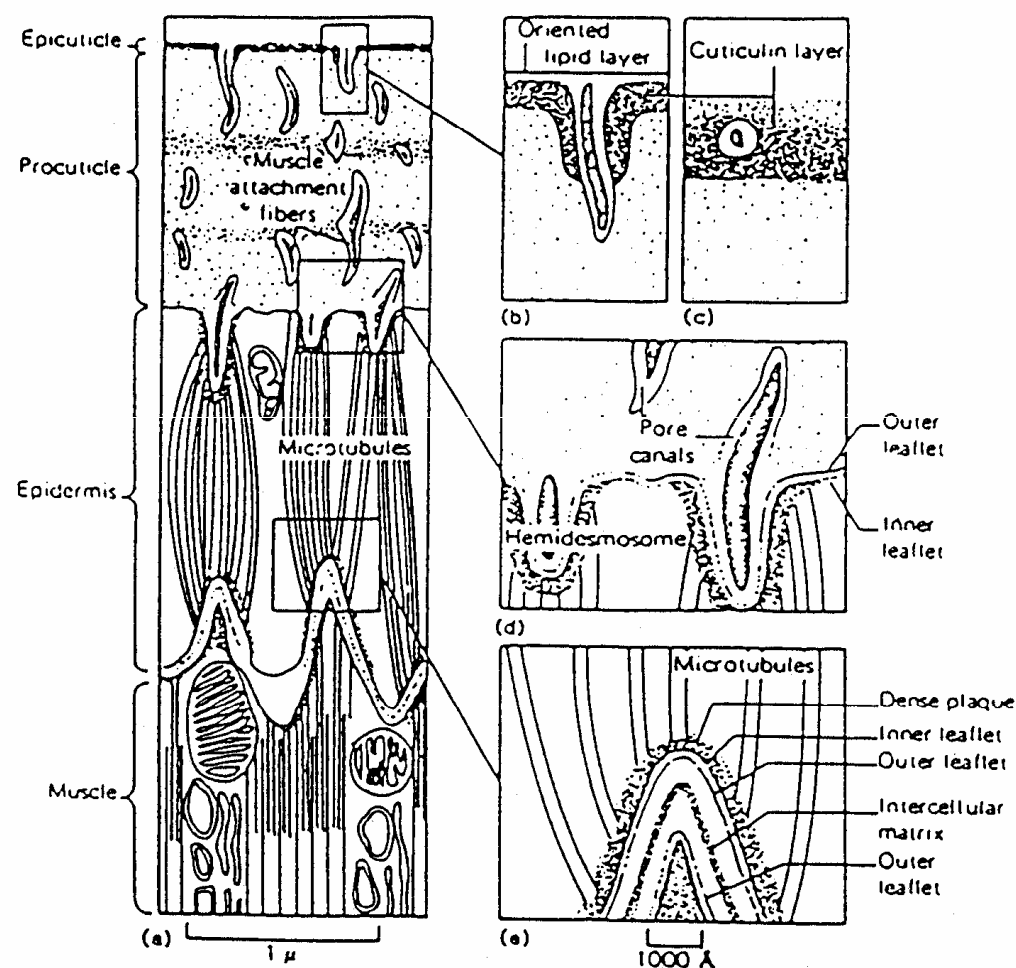


Fig. 3.2 Muscle attachments to body wall: (a) tonofibrillae traversing the epidermis from the muscle to the cuticle; (b) a muscle attachment in an adult beetle of *Chrysobothrus femorata* (Coleoptera: Buprestidae); (c) a multicellular apodeme with a muscle attached to one of its thread-like, cuticular 'tendons'. (After Snodgrass, 1935.)

Figure 3.19 Diagram showing ultrastructural details of muscle attachment to cuticle (in Apterygota). (b-e) Represent specific regions in (a). The parts of a desmosome are identified in (e).
 Redrawn from Caveney, 1969



Obr. 14

intrinsic muscles

extrinsic muscles

(a)

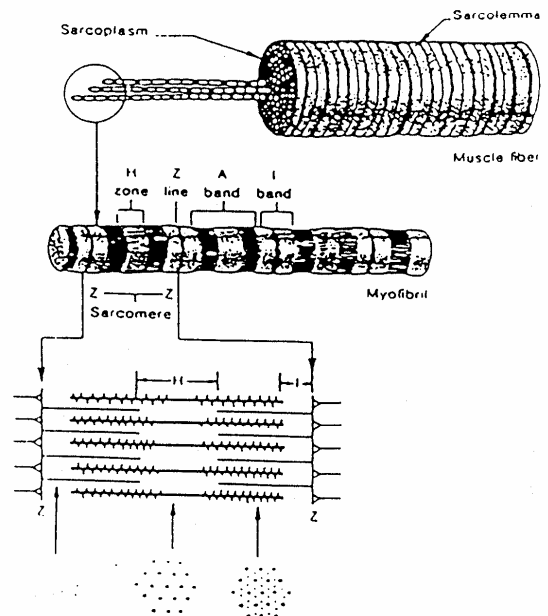
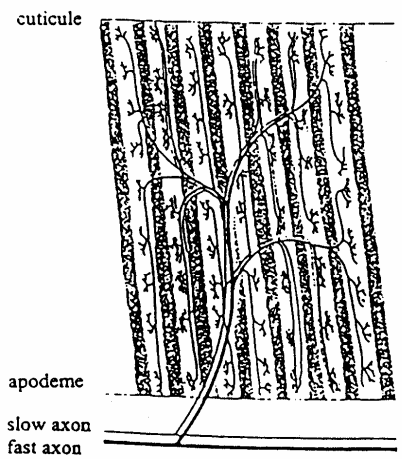
extrinsic muscles

intrinsic muscles

(b)

Structure of a generalized muscle fiber (diagrammatic)

Innervation of a typical muscle unit showing fast and slow axons and multiterminal endings



Hmyzí svaly jsou bezbarvé, bílé až našedlé - někdy žluté až oranžové pro vysoký obsah cytochromů (létací svaly). Zdá se že hmyz má relativně málo svalů, ale ve skutečnosti je to naopak, u hmyzu se nachází 2-3x (u housenek až řádově) více svalů než u člověka.

Svalové vlákno

Svalové vlákno se skládá ze - sarkolemy (buněčná membrána) a sarkoplazmy (cytoplazma), která obsahuje vysoký počet mitochondrií zvaných - sarkozómy. Uvnitř sarkoplazmy jsou - myofibrily - drobná kontraktilní vlákenka o 1 μm a četnosti 4 - 20 myofibril/vlákno. Sarkoplazma dále obsahuje endoplazmatické (sarkoplazmatické) retikulum a velké množství buněčných jader. Ultrastruktura hmyzí a obratlovčí myofibrily je podobná: myofibrila je složená z kontraktilních bílkovin aktinu a myozinu (obr. 14), přičemž aktinová filamenta jsou v myofibrile četnější než myozinová. U hmyzích létacích svalů je poměr aktinu a myozinu 6 : 1, u končetin 9-12 : 1. Myofibrila obsahuje dále bílkoviny troponin a tropomyozin, které se také, i když nepřímo, podílí na svalové kontrakci:

- aktin - aktinová filamenta se skládají ze dvou polymerů aktinových molekul, které se vzájemně helikálně obtáčí a tvoří tak jedno vlákno

- myozin - myozinové filamenty tvoří na jednom svém konci podlouhlé silnější vlákno, zatímco na druhém konci se vytváří globulární hlavová (přesněji dvouhlavá) oblast, která je schopna reagovat s aktinem za vzniku tzv. můstků

- troponin a tropomyozin - bílkoviny, které v klidovém svalu blokují vazbu aktin-myozin, a které v přítomnosti Ca^{++} iontů mění konformaci a přestávají reakci aktinu s myozinem blokovat.

Na myofibrile můžeme rozeznat následující struktury (obr. 14):

- A-pruhy - anizotropní, dvojlomné pruhy tvořené myozinem
- I-pruhy - izotropní, jednolomné pruhy tvořené aktinem
- H-meromyozin- příčné myozinové můstky tvořené nejtěžší složkou myozinu, nachází se uprostřed myozinového A-pruhu. Jejich konce tvoří hlavice obsahující ATP-ázu zajišťující štěpení ATP a tím energetické krytí svalového stahu
- Z-linie - oblast ve středu aktinového pruhu, kde se aktinová vlákna ukotvují na -aktinin
- sarkomera - základní morfologicko-funkční jednotka myofibrily v rámci které se realizuje stah myofibrily. Je složená z do sebe se zasouvajících úseků aktinu a myozinu, u hmyzu měří 2,5-9,0 μm. Jinak řečeno je to oblast mezi dvěma Z-liniemi, přičemž aktinová filamenta nedosahují středu sarkomery a myozinová filamenta uložená ve střední části sarkomery nedosahují k Z-liniím

Svalová vlákna se organizují do svalových jednotek - ty obsahují 10-20 svalových vláken a jsou obaleny tracheolizovanou membránou a inervovány jedním větveným axonem (viz kap. 8.1.) (obr. 14). Velké svaly - jsou sestaveny z několika svalových jednotek, malé svaly jsou tvořeny jednou jednotkou.

Strukturu svalu můžeme schematicky shrnout takto:

- hmyzí sval svalová jednotka (1 nebo více) svalové vlákno myofibrila aktin + myozin (obr. 14).
- sval obratlovce svaly tvořeny velkým množstvím svalových jednotek.

Svaly reprezentují motor pohybu, pro který je nutné palivo a kyslík. V evoluci byly svaly pod dvěma protichůdnými tlaky. Prvním byla tendence zvětšovat relativní tloušťku - tedy mohutnost svalů a zajistit tak jejich větší efektivnost. Druhým pak snadná dostupnost svalů pro kyslík a efektivnost depolarizačního efektu. Zvětšující se velikost svalu však znamená jeho ztížené zásobování kyslíkem a malou efektivnost depolarizace membrány. Tento rozpor vedl k vytvoření 2 systémů řešících tento problém - T-systému a tracheolárního systému.

- T - systém - transverze tubular system - představuje hlubokou invaginaci sarkolemy do svalů a zajišťuje tak snadnou depolarizaci resp. přenos podráždění hluboko do svalu.

- tracheolární systém - představuje hlubokou invaginaci tracheol do svalů a zajišťuje tak dobrou výměnu plynů, a tím možnost vysokého metabolismu.

Svalová kontrakce - spřažení excitace a kontrakce

Svalová kontrakce probíhá na základě stejného principu jako u obratlovců, kde dochází ke zkracování sarkomer vzájemným zasouváním aktinových a myozinových vláken do sebe, přičemž délka samotných vláken se stahem nemění. Kontrakce je spuštěna nervovým impulsem (z motoneuronu), který vede k uvolnění neurotransmitoru (u hmyzu pravděpodobně L-glutamátu) v místě nervosvalové ploténky. Tím dojde k porušení klidového potenciálu (který má hodnotu -40 - -60 mV) a vzniká postsynaptický potenciál. Ten se rychle šíří po membráně a díky T-systému i hluboko do svalu. Podráždění vyvolá uvolňování Ca⁺⁺ iontů ze sarkoplasmatického retikula, což je impulsem k vyvolání kaskády reakcí vedoucích ke stažení svalu: Ca⁺⁺ ionty se váží na troponin a tropomyozin a ty přestávají blokovat reakci aktin-myozin. Myozinová hlavice se připojí k aktinu, dojde v ní ke štěpení ATP a uvolnění energie, což vede ke změně její konformace a změně úhlu pod kterým je hlavice k aktinu připojena. Tak dojde k posunutí aktinového vlákna (směrem do centra sarkomery). Vzápětí se spojení aktinu a myozinu přeruší, hlavice se narovná a připojí v dalším bodě - tak dochází k dalšímu posunu aktinového vlákna. Tato interakce se mnohokrát opakuje, což vede ke svalové kontrakci. Relaxace svalu je zajištěna odstraněním Ca⁺⁺ iontů zpět do sarkoplasmatického retikula, čímž se obnoví inhibiční roli troponinu a tropomyozinu, a také blokováním ATPázy.

Energie pro svalovou práci

Svalová práce je zajištěna energií dodávanou ve formě ATP. Biochemické procesy vedoucí k produkci ATP probíhají v mitochondriích a cytozolu svalových buněk. Fosfát je u hmyzu dodáván těmito reakcím ve formě - arginin fosfátu, u obratlovců je to kreatin fosfát. Energie je dodávána spalováním především cukrů, často tuků (sarančata), někdy proteinů (tse-tse mouchy) a aminokyselin (někteří brouci).

Inervace a kontrakce

U hmyzu se setkáváme z tzv. polyneuronální inervací. Takové uspořádání znamená, že axon se větví a nasedá na svalové vlákno na řadě míst (na rozdíl od obratlovců, kde je místo jen jedno) a navíc jeden axon inervuje více svalových vláken (=svalová jednotka) (obr. 14). Ve většině případů existují 2 typy axonů - pomalé a rychlé:

- pomalý axon - běžný typ axonu, kde jeden impuls vyvolá jeden stah. Stah je však slabší, ale odpověď na jednotlivé impulsy se sčítá, takže rychlý sled impulsů vyvolá graduovanou odpověď. Tím lze regulovat a kontrolovat velikost a přesnost svalového stahu. Obratlovci ovlivňují přesnost pohybu změnou počtu stimulovaných svalových jednotek v rámci svalu. Pomalý axon zajišťuje pomalé přesně kontrolované pohyby a udržování svalového tonu, a tím i udržování postavení těla.

- rychlý (obří) axon (viz kap. 8.2.1.) - jeden impuls vyvolá konstantní a rychlý stah svalu. Rychlý sled impulsů vyvolává tetanus, který brzy odezní. Slouží k aktivitám jako jsou skoky, únikové reakce, atd., tam kde je nutnost rychlé kontrakce.

Dále existuje ještě třetí typ axonu - inhibiční. Jako neurotransmitor zde funguje - kyselina aminomáselná a inhibice svalu je zajištěna hyperpolarizací membrány.

Svalová síla

Svalová síla se mění logicky v závislosti na průměru svalu - tenčí sval je slabší a naopak. Se zmenšující se velikostí těla jedince však roste relativní síla svalů - je to proto, že svalová síla roste úměrně se zvyšující se plochou svalového průřezu (tedy s druhou mocninou), ale objem těla roste se třetí mocninou, a tak u většího těla jsou svaly relativně slabší. Proto je hmyzí sval relativně silnější než sval obratlovců, takže některé druhy hmyzu dovedou zvednout podstatně těžší těleso, než je jejich vlastní hmotnost (viz Ferda Mravenec - díl II. V cizích službách). Absolutní svalová síla - maximální síla na cm² svalu - je u hmyzu a obratlovců srovnatelná.

Fyziologické typy hmyzích skeletálních svalů:

1. Synchronní (nerezonující) - běžný typ svalu, kde nervová stimulace vyvolá svalový stah.
2. Asynchronní (rezonující) - typ svalu, kde jeden impuls vyvolá více antagonistických svalových kontrakcí neboli kde frekvence svalových stahů je vyšší než frekvence nervových

impulsů. Asynchronní svaly se nachází v létací svalovině Thysanoptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Coleoptera a Diptera, a u zvuky produkujících mechanismů u Cicadidae. Asynchronní svaly jsou charakterizovány většími fibrilami - co do délky i průměru. Srovnáme-li tedy počet fibril u obou typů svalů na jednotku plochy (průřezu), je tento počet díky větší velikosti fibril u asynchronních svalů nižší.

V jednotlivých částech těla zajišťují skupiny skeletálních svalů tyto pohyby:

- a/ Hlava - pohyb hlavy, ústního ústrojí a tykadel
- b/ Hrud' - létací svalovina - let, svalovina končetin - pohyb po zemi nebo ve vodě
- c/ Zadeček - pohyby zadečku prostřednictvím podélné (longitudiální) nebo příčné (dorzoventrální neboli tergosternální) svaloviny.

1.2.1.2. Typy hmyzí lokomoce

1.2.1.2.1. Pohyb po zemi

a. Udržování polohy

Základní klidový stav je udržován pomocí - protrahovaného svalového tonu čili protrahované kontraktury. Např. u švába stojícího na podložce jsou z tarsálních článků pomalými nervovými vlákny přiváděny vzruchy k depresorům, což zajišťuje dlouhodobou tonickou kontrakci. Tomuto základnímu stavu jsou nadřazeny vzruchy, které vyvolávají svalové kontrakce vedoucí k lokomočním pohybům.

b. Plazení

Larvy s měkkým povrchem těla a hydrostatickým skeletem se pohybují plazením (obr. 15). Zajišťuje je svalová kontrakce v určité části těla, na kterou navazuje uvolnění v jiné části těla. U apodních larev (Diptera) probíhají peristaltické vlny svalové kontrakce od hlavy k zadní části těla, ty jsou doplněny laterálními pohyby využívajícími tření o podklad. Tření napomáhají různé výstupky, háčky, adhezivní polštářky atd.

Larvy s thorakálními panožkami a abdominálními nožkami (housenky) vytváří vlny svalové kontrakce turgorových svalů (udržují tvar těla) - lze pozorovat až 3 běžící vlny současně. Činnost těchto svalů je koordinována s činností vlastních svalů končetin.

c. Chůze

Zástupci s tvrdým exoskeletem se pohybují na základě svalové kontrakce a relaxace párů agonistických a antagonistických svalů spojených s kutikulou. Na rozdíl od koryšů nebo myriapod má hmyz menší počet nohou, což mu umožňuje lepší kontrolu chůze a její vyšší efektivnost. Tělo se při chůzi opírá o podložku ve třech bodech prostřednictvím trojice nohou. Tyto nohy se střídají s druhou trojicí noh, čímž vzniká klátivá chůze (obr. 16). Těžiště je při chůzi uprostřed těla, čímž je zajištěna vyšší stabilita. Chůze je zajištěna činností

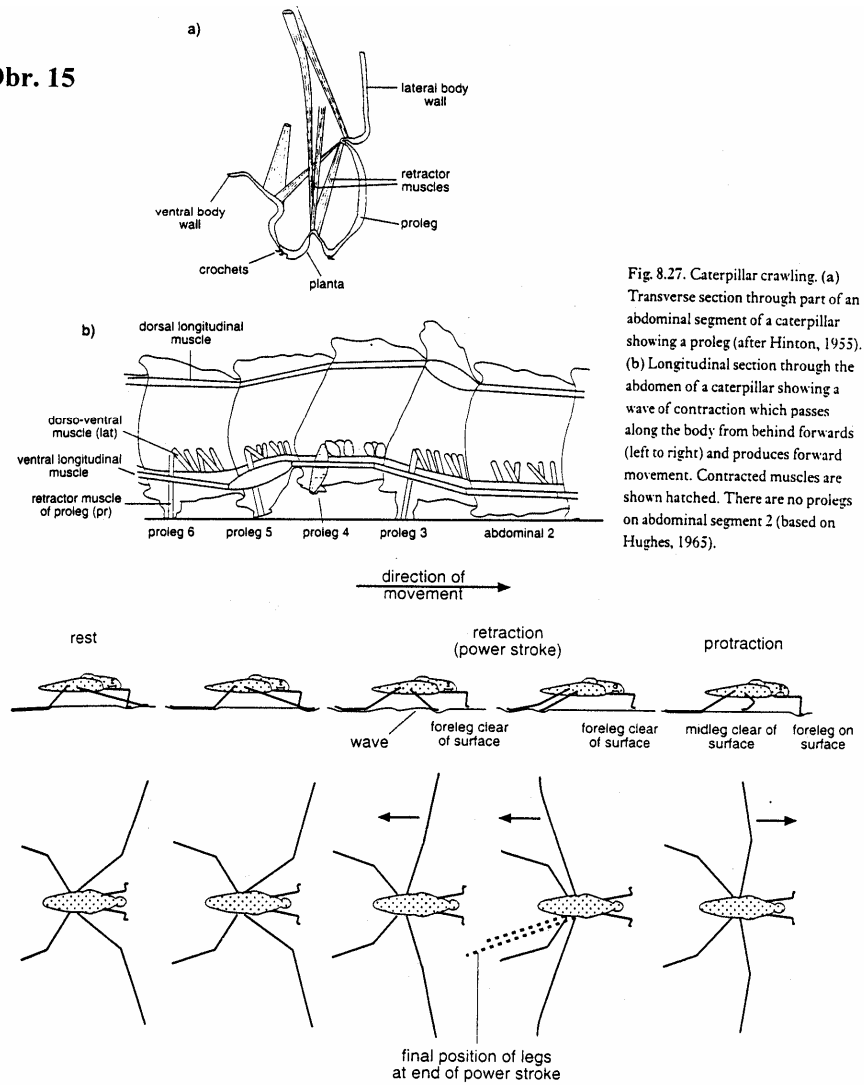


Fig. 8.27. Caterpillar crawling. (a) Transverse section through part of an abdominal segment of a caterpillar showing a proleg (after Hinton, 1955). (b) Longitudinal section through the abdomen of a caterpillar showing a wave of contraction which passes along the body from behind forwards (left to right) and produces forward movement. Contracted muscles are shown hatched. There are no prolegs on abdominal segment 2 (based on Hughes, 1965).

Fig. 8.29. Movement on the water surface. Positions of the legs of *Gerris*. Arrows show the directions of movement of the legs relative to the body; insect moving from left to right (after Nachtigall, 1974).

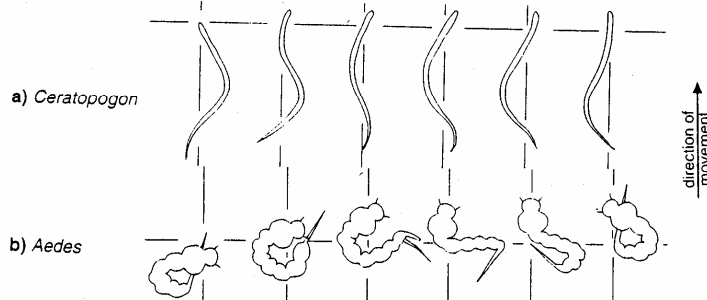


Fig. 8.36. Swimming by larval Diptera (a) *Ceratopogon*, (b) *Aedes*.

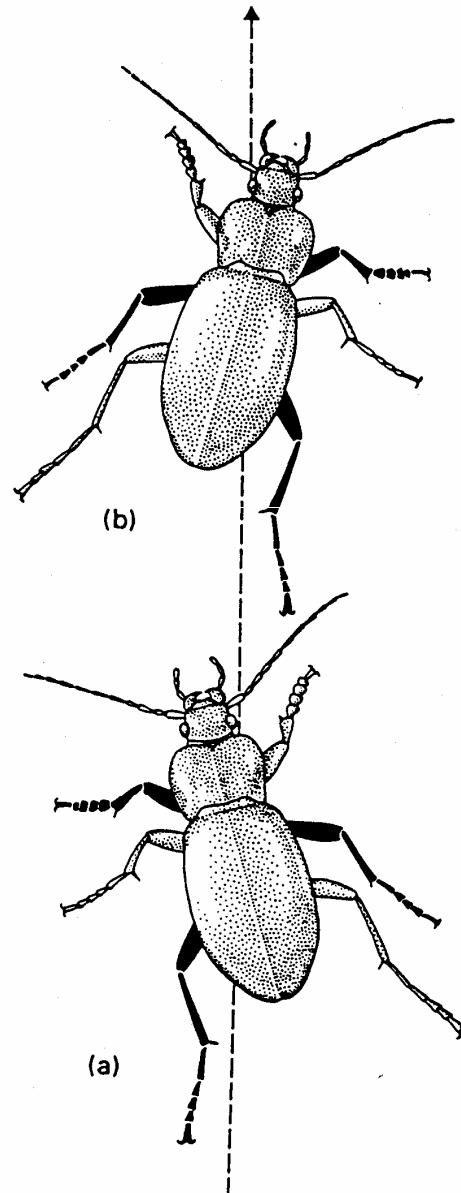


Fig. 3.3 A ground beetle (Coleoptera: Carabidae: *Carabus*) walking in the direction of the broken line. The three blackened legs are those in contact with the ground in the two positions illustrated – (a) is followed by (b). (After Wigglesworth, 1972.)

hrudních svalů, které se upínají na bazální části končetin. Pohybu dopředu je dosaženo svalovým tahem nohou opřených o podložku dozadu - retrakce - a současným přesunem volných nohou dopředu - protrakce. Chůze je obecně usnadněna tarsálními chloupky nebo adhezivními polštářky, které využívají molekulárních sil za přítomnosti malého množství tekutiny nebo podtlaku. Adhezivní polštářky umožňují pohyb na hladké ploše (sklo) nebo i hlavou dolů. Např. moucha Calliphora má asi 42 000 adhezivních polštářků o průměru asi 1μm a výšce 9-15μm.

Mnoho druhů hmyzu skáče - používá k tomu uzpůsobený zadní pár nohou. Svalové napětí zde roste postupně a uvolnění je impulsivní, což vede k vystřelení hmyzu do vzduchu.

Ve svalech specializovaných na určitou pohybovou činnost např. chůze, skok, ale i let (viz kap. 1.2.1.2.2.) atd. se vyskytují rozdíly v poměru zastoupení jednotlivých organel svalových buněk - myofibril, mitochondrií a sarkoplazmatického retikula (obr. 17).

d. Plavání

U plovoucího hmyzu je končetina v kontaktu s vodou i v době protrakce. Aby došlo k efektivnímu pohybu dopředu, musí se měnit profil končetiny tak, aby se překonával odpor vody při protrakci. Je toho dosaženo změnou profilu končetiny (což je vlastně princip plavání) - děje se tak nakláněním končetiny, pomocí chlupů, trnů atd. Některé druhy plavou pomocí svalových kontrakcí proti hydrostatickému skeletu. Jiné druhy ve vodě kráčí.

Některé druhy se pohybují po vodní hladině na povrchové blance - využívají povrchového napětí vody (obr. 15). Je to zajištěno pomocí hydrofobních chlupů, kutikuly atd.

1.2.1.2.2. Let

Znamenal pro hmyz obrovskou výhodu a umožnil mu obrovskou diverzitu spojenou s novými potravními zdroji, obsazováním nových nik, přístupem ke kvetoucím rostlinám. Zajistil hmyzu nebývalou evoluční úspěšnost. Zcela vyvinutá křídla se vyskytují pouze u imag (přestože mnohé nymfy mají zřetelné základy křídel). Obvykle se vytváří jeden pár předních křídel na druhém hrudním článku a jeden pár na třetím hrudním článku.

1. Primitivní řády - (Odonata, Neuroptera, Orthoptera) mají většinou přímé létací svaly (obr. 18 a 19), které jsou synchronního typu a křídla přední a zadní pracují více méně nezávisle na sobě. Přímé létací svaly pohybují křídlem směrem nahoru a dolů přímo přes křídelní sklerity - napojují se tedy na bázi křídel.

2. Pokročilejší druhy - (Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera) mají nepřímé létací svaly (obr. 18 a 19), které jsou asynchronního typu a dochází zde ke koordinaci práce křídel. Nepřímé létací svaly - nepohybují křídlem přímo, ale upevňují se na stěnu thoraxu, který deformují a vyvolávají tím pohyb křídel.

Nepřímé létací svaly se dělí na:

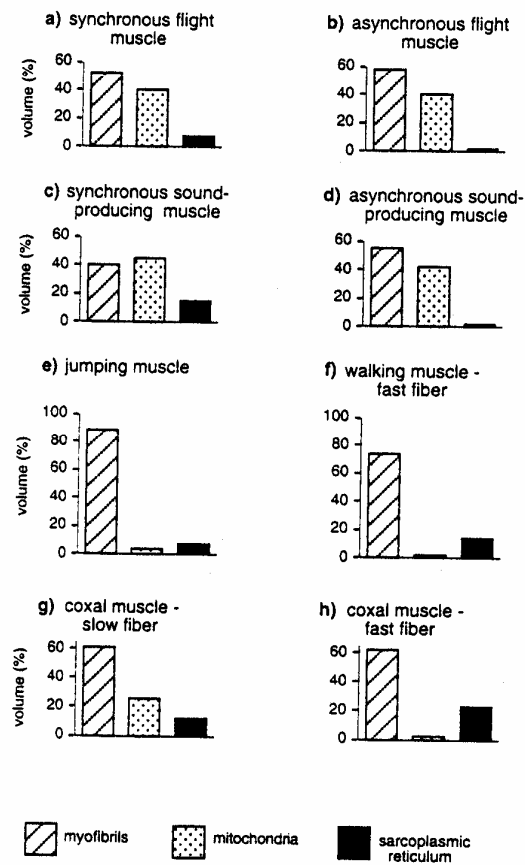
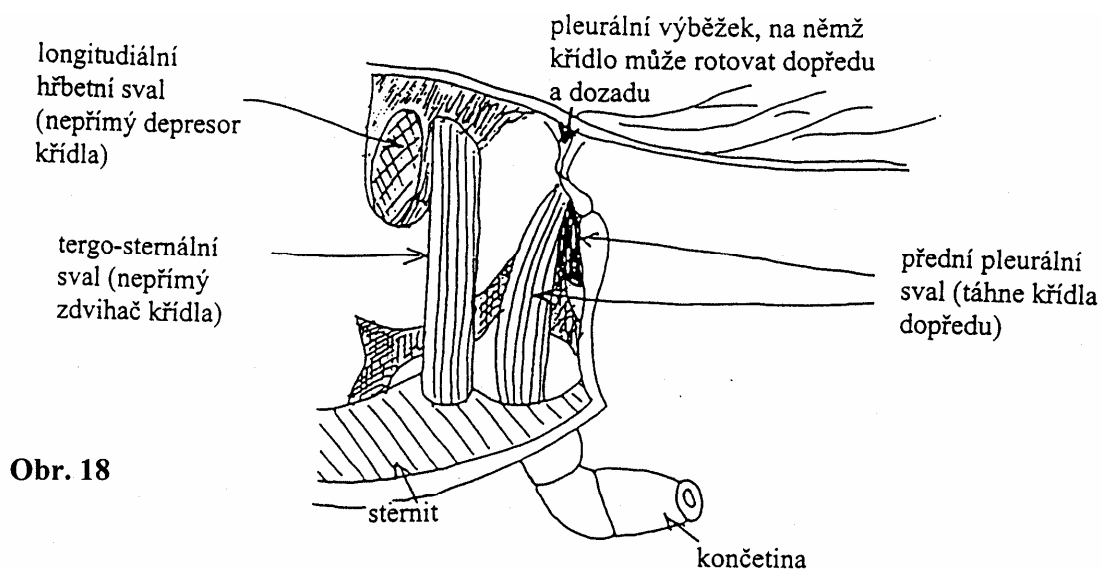


Fig. 10.3. Proportions of the muscle volume occupied by the different major components, myofibrils, mitochondria and sarcoplasmic reticulum, in different types of muscle: (a) synchronous flight muscle; (b) asynchronous flight muscle (c) synchronous sound-producing muscle; (d) asynchronous sound-producing muscle; (e) jumping muscle (extensor tibiae of locust); (f) skeletal muscle with fast fibers; (g) skeletal muscle with slow fibers; (h) skeletal muscle with fast fibers.



Obr. 18

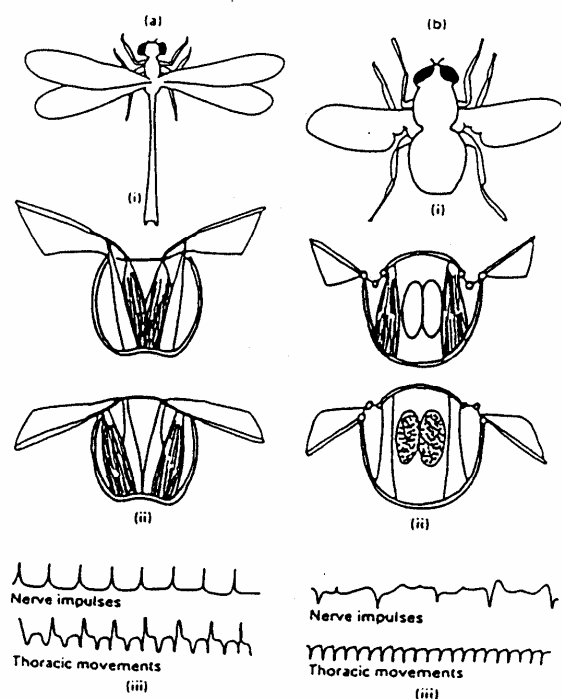


Fig. 10.29 Structural and neuromuscular adaptations for flight in insects. (a) Direct flight musculature, e.g. Odonata: (i) a representative dragonfly; (ii) cross-section of the thorax of a dragonfly showing the direct flight muscles attaching to the wing bases; (iii) traces of the synchronous nerve impulses and thoracic movements recorded in insects of this type. (b) Indirect flight musculature, e.g. Diptera: (i) a representative fly; (ii) cross-section of the thorax showing the main antagonistic flight muscles; (iii) traces of the asynchronous nerve impulses and thoracic movements recorded in insects of this type. (After Pringle, 1975)

Obr. 19

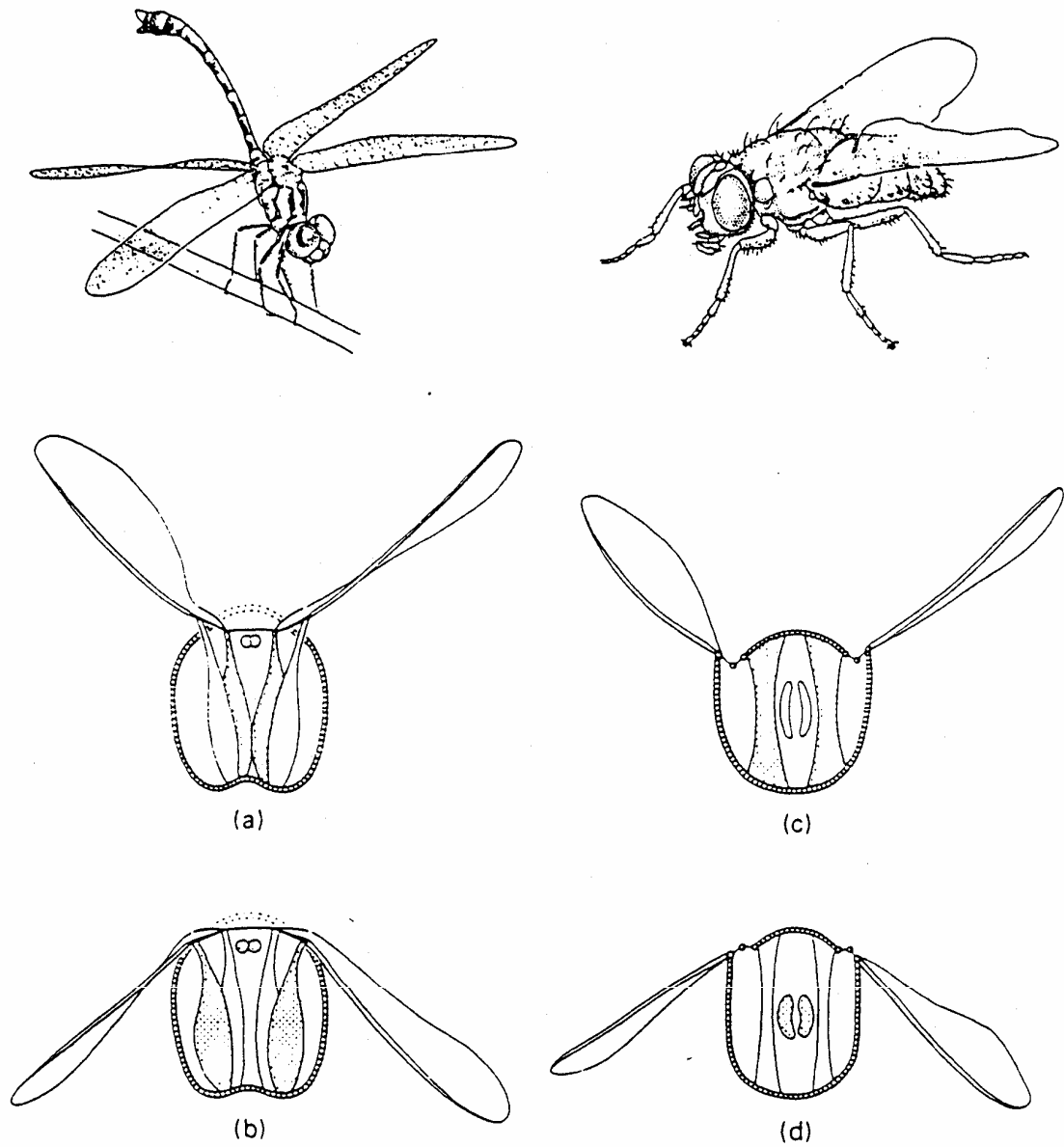


Fig. 3.4 Direct ((a),(b)) and indirect ((c),(d)) flight mechanisms. Dragonfly thorax during (a) upstroke and (b) downstroke of the wings. House-fly thorax during (c) upstroke and (d) downstroke of wings. Stippled muscles are those contracting in each illustration. (After Blaney, 1976.)

- a) Vertikální (tergo-sternální, dorsoventrální) - nepřímý zdvihač křídla (obr. 20) - při jeho kontrakci dojde ke zvednutí křídla.
- b) Longitudiální (podélné, horizontální, hřbetní) - při kontrakci dojde ke stlačení křídel směrem dolů (obr. 20).

Na letu se podílí ještě svaly - pleurální (obr. 18), které se upínají se přes pleurální výběžek přímo na křídlo - umožňují ovládat rotační pohyby křídel v podélné ose (dozadu a dopředu), rozevření a složení křídel.

Frekvence úderů křídel - křídla hmyzu kmitají rychlostí od několika jednotlivých kmitů až po několik set kmitů za sekundu (obr. 21): např. motýl - 5, čmelák - 100-200, včela - 250, komár - 300, moucha - 150-200. Některé druhy jsou schopny až neuvěřitelných 1000 mávnutí/sekundu.

Každý úder křídla nemůže být u nepřímých létacích svalů vyvolán akčním potenciálem, protože by nezbyl čas na relaxaci svalu. Ve skutečnosti frekvenci 120 úderů/sec odpovídají pouze asi 3 vzruchy. Vypreparovaný létací sval se chová jako každý jiný sval - tj. reaguje na podnět kontrakcí a při zvyšování frekvence podnětů nad určitou hranici dojde ke svalovému tetanu - např. u čmeláka je to již při frekvenci 40-60 podnětů/sec. Za fyziologických podmínek je však funkce křídla pracujícího s vysokou frekvencí zajištěna speciálním mechanismem zvaným - klikový mechanismus - který byl poprvé popsán u Dipter.

Práce klikového mechanismu - klikový mechanismus umožňuje svalovou kontrakci nepřímé létací svaloviny s frekvencí vyšší než je frekvence nervových impulsů přicházejících do těchto svalů. Je to umožněno speciálním uspořádáním svaloviny a konstrukcí hrudního skeletu, především pak postavením hrudních skleritů s jejich pružností. Takové uspořádání umožňuje, že kontrakce agonistů (svalů působících v jednom směru) je impulsem pro následnou kontrakci antagonistů (svalů působících v opačném směru).

Nervový impuls vyvolá ve svalů stah. Narůstající svalové síle je na počátku stahu kladen odpor pružnými sklerity (dorsálními a laterálními). Jakmile je dosaženo kritické hodnoty, sklerity povolí a křídlo vkloubené mezi ně se pohne. To umožní napnutí antagonistických svalů, takže jakmile dojde k relaxaci agonistů, antagonistické svaly se kontrahují, sklerity se vrátí do původní polohy a křídlo se pohybuje opačným směrem. To vyvolá opět zvýšení tonu agonistů a celý cyklus se opakuje. Popsanému mechanismu ve velké míře napomáhá pružnost stěn thoraxu, čímž se velká část energie nutná pro pohyb křídla dolů uchová pro pohyb křídla nahoru. Vzájemná stimulace agonistických a antagonistických svalů ovšem nastává s určitým zpožděním, takže je zapotřebí přivádět v určitých intervalech vzruchy, které činnost svalů udržují v chodu.

Stavba a uložení hmyzích křídel umožňuje jejich velký rozkmit - u vosy je to až 150°. Létací svalovina je u dobrých letců mohutná a zabírá až čtvrtinu hmotnosti těla.

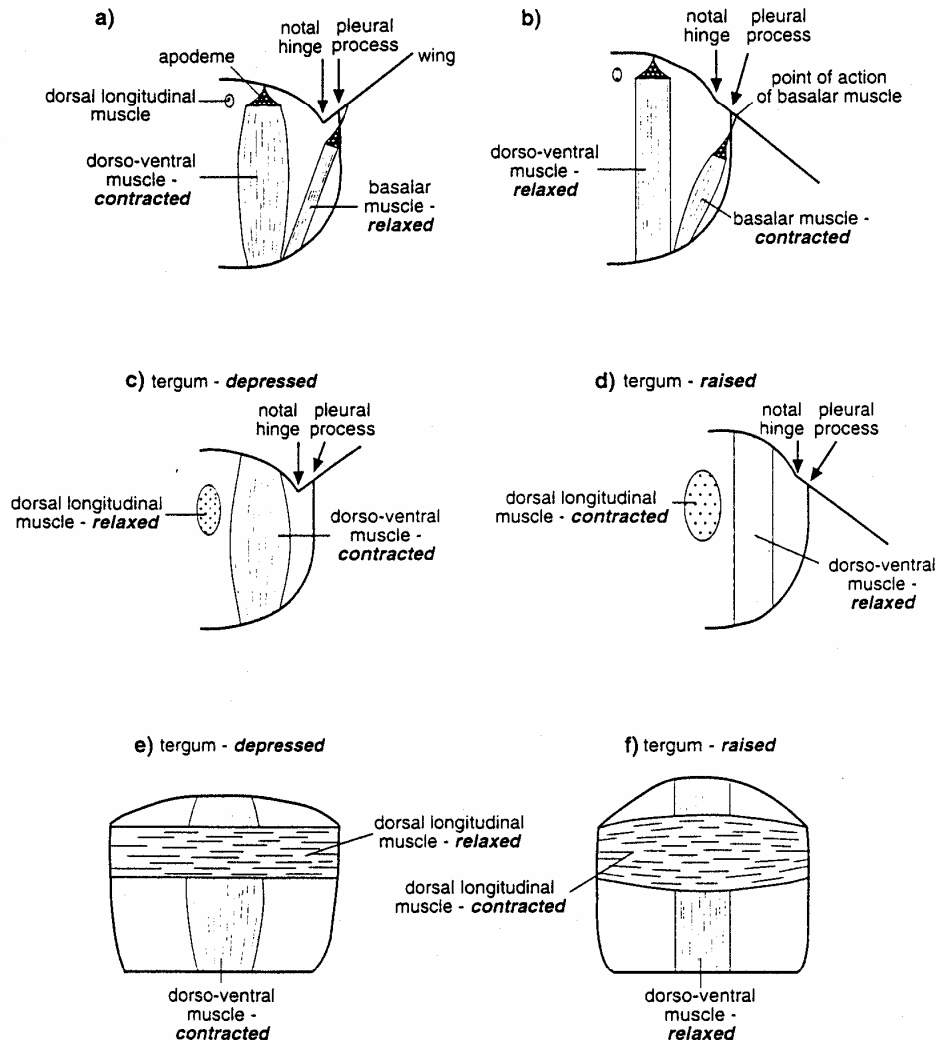


Fig. 9.17. Muscular basis of wing movements. (a), (b) In an insect, such as a dragonfly, in which the direct wing muscles cause depression of the wings. (a) Indirect dorso-ventral muscles cause wing elevation. (b) Direct dorso-ventral muscles cause depression. (c)–(f) In an insect, such as a fly, in which both up and down movements of the wing are produced by indirect muscles. (c), (d) Cross-sections of the thorax. (e) and (f) Sagittal sections of the wing-bearing segment from the inside corresponding with (c) and (d), respectively. In (f), contraction of the dorsal longitudinal muscles raises the tergum (as seen in cross-section in d) and the wing flaps down.

Fig. 9.21. Wingbeat frequencies. Horizontal lines show the ranges of frequencies at which insects in different orders flap their wings (after Brodsky, 1964).

Obr. 21

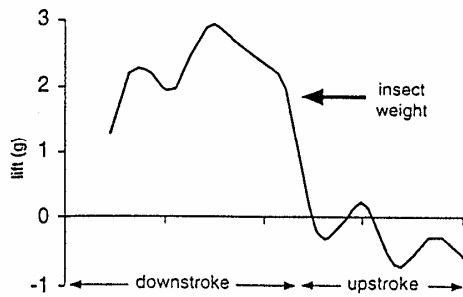
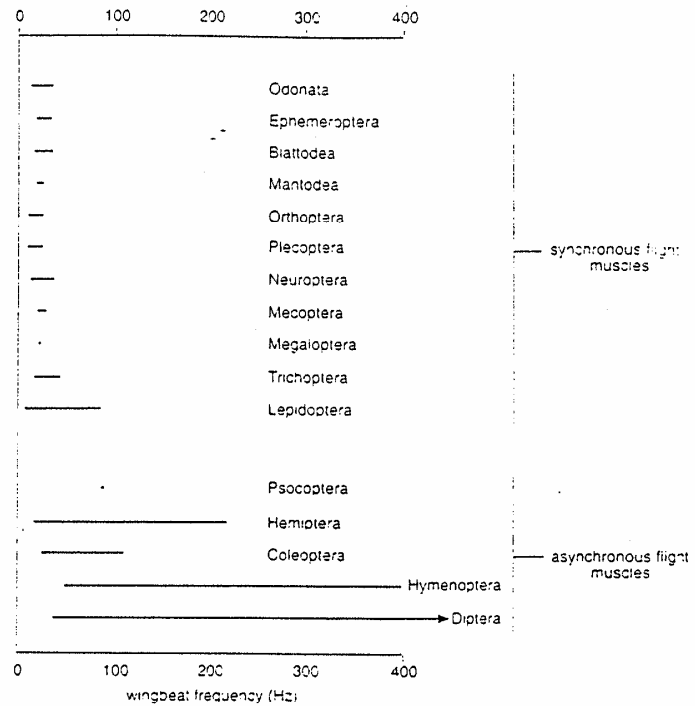


Fig. 9.28. Variation in lift in the course of a wing stroke of the locust (*Orthoptera, Schistocerca*). The movements of the hindwings are shown. The forewings begin their strokes about 0.1 of a wingbeat later (see Fig. 9.32) (after Cloupeau *et al.*, 1979).

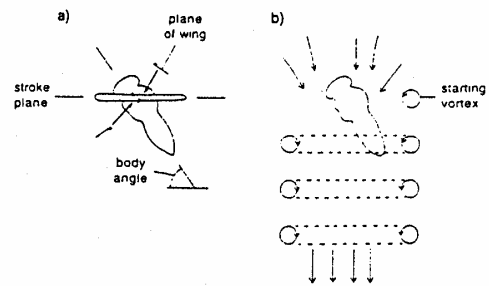


Fig. 9.29. Hovering. (a) Diagram showing positions of the body and the stroke plane adopted by many insects when they hover. On the anatomical downstroke, the wing is strongly pronated (leading edge of morphological upper side indicated by a triangle). On the anatomical upstroke, the wing is strongly supinated. Rapid rotations at the end of each half stroke create the vortex rings shown in (b). (b) Diagram of the airflow round a hovering insect. The vortex rings (shown in section) are thrown off below and behind the insect (compare Fig. 9.27). The vortices draw air downwards as indicated by the arrows. An equal and opposite reaction supports the mass of the insect (after Ellington, 1984d).

Aerodynamické síly hmyzího letu

Křídlo během letu vykonává složitý pohyb - kmitá nahoru a dolů, dopředu a dozadu a díky své pružnosti se vlní od náletové hrany směrem dozadu. Všechny tři složky pohybu jsou hladce sladěny dohromady a výsledkem je plynulý klouzavý pohyb. Každé křídlo tedy funguje jako vrtule - žene vzduch dolů a dozadu. Tím se vytváří zóna nižšího tlaku vzduchu před a nad tělem, což je jedna z podmínek úspěšného letu.

Výsledkem všech aerodynamických sil, které se na letu podílí, musí být zajištěn - zdvih, který je zodpovědný za udržení letícího jedince ve vzduchu. Při mávání křídel se velikost zdvihu mění (obr. 21). V době, kdy jde křídlo nahoru může být zdvih i negativní. Celkový průměrný zdvih je ovšem pozitivní a umožňuje vlastní let - tedy tah dopředu a nahoru. Důležitý je ukazatelem zdvihu je vztlakový úhel, jehož velikost je významná vzhledem k tomu, aby relativní proud vzduchu udržoval letící hmyz ve vzduchu. U letadel dosahuje vztlakový úhel hodnot asi 20° , u hmyzu to bývá $30 - 50^{\circ}$.

Řada druhů hmyzu umí využívat aerodynamických sil ke vznášení a plachtění.

Vznášení

Při vznášení jde o let na místě spojený s příjmem potravy (motýli *Macroglossum*), pářením, letem v hejnech (mouchy) nebo přistáním, kdy je pečlivě vybíráno místo přistání. Při vznášení stojí často podélná osa těla téměř kolmo (nebo pod velkým úhlem) k zemi (obr. 21), zatímco rovina kmitu křídel je téměř horizontální. Tím vznikají rotační proudy vzduchu, které umožňují vznášení. Některé druhy např. mouchy však udržují při vznášení podobnou polohu těla jako při letu a využívají tak jiných aerodynamických sil.

Plachtění

Hmyz příležitostně plachtí s roztaženými křídly bez pohybu (*Odonata*, *Lepidoptera*, *Orthoptera*). Za plachtění považujeme situaci, kdy mezi jednotlivými mávnutími křídel uplyne doba od jedné do několika sekund. Při plachtění je opět důležitý vztlakový úhel, na jehož udržení závisí schopnost hmyzu plachtit. Např. u *Lepidopter* je tento úhel při plachtění asi $5 - 15^{\circ}$. Plachtění je pro hmyz energeticky velmi výhodné, proto se např. neschopnost vážek skládat křídla vysvětluje jako sekundární adaptace k plachtění. U sarančat je známa schopnost "uzamknout" křídla v určité poloze, což jim plachtění velmi usnadňuje.

Kontrola mávání křídel a stabilita za letu

Při kontaktu tarsálních článků s podkladem je pohyb hmyzích křídel inhibován drážděním příslušných tarsálních senzil. Když však hmyz vyskočí do vzduchu, dochází ke ztrátě dráždění těchto senzil, což je pro většinu druhů hmyzu impulsem k mávání křídel. Aktivace mávání křídel je složitý proces hlavně u druhů s asynchronními létacími svaly, které musí přejít na vysokofrekvenční oscilaci. U včel je aktivace těchto svalů zajištěna speciálním

synchronním svalem, jehož podráždění a aktivace vede ke spuštění klikového mechanismu. U sarančat, ale pravděpodobně i u jiných druhů hmyzu, je důležitým stimulačním prvkem působení - octopaminu - jehož titr v hemolymfě rychle narůstá ze začátku letu. Octopamin má přímý stimulační účinek na aktivitu interneuronů řídících mávání křídel a na dráždění příslušných receptorů křídel. To má za následek spuštění celého řídicího mechanismu letu včetně jeho energetického zajištění uvolněním adipokinetického hormonu (viz kap. 10.2.3.1.) z corpora cardiaca a mobilizací zdrojů energie z tukového tělesa.

Poté, co se hmyz vznesl, je činnost křídel udržována impulsy vznikajícími drážděním tykadelních článků pohybem vzduchu podél hlavy (obr. 22). V celém procesu hraje důležitou roli Johnstonův orgán, který slouží jako gyroskopický smysl (viz kap. 9.1.). Nohy jsou během letu zpravidla těsně připojeny k tělu, aby neporušovaly aerodynamičnost pohybu, takže jejich receptory již nejsou stimulovány.

U hmyzu se synchronními létacími svaly (např. sarančata) je mávání křídel regulováno přímo motorickými neurony: základní vzorec svalové kontrakce může běžet i bez vstupu signálů z receptorů a je závislý pouze na impulsech z komplexu interneuronů, které kontrolují příslušné motorické neurony. Tento centrálně generovaný rytmus je ovšem pomalejší než vyžaduje normální let, proto do hry vstupují signály z receptorů (externích smyslových orgánů i proprioreceptorů). Zásadní roli hrají proprioreceptory na bázi křídel, jejichž informace jsou zpracovávány v thorakálních gangliích (obr. 22).

Při přistání pak dochází na základě zpravidla vizuálních stimulů k narovnání (odklopení) nohou a přistání.

Stabilita za letu je zásadní pro úspěšné řízení a koordinované pohyby. Jejich cílem je vyhnout se všem vlivům rotace (ve všech rovinách) a zajistit tak stabilní let.

Energetické krytí letu

Let je pro hmyz energeticky velmi náročný v neposlední řadě také proto, že efektivita svalové práce je relativně malá: asi 80% energie produkované létací svalovinou je spotřebováno na tepelné ztráty a ze zbytku je asi jen jedna polovina aerodynamicky využitelná. Tedy jen 5 - 10% energie produkované létacím svalem je využito na let. Proto se intenzita metabolismu u letícího a v klidu se nacházejícího jedince liší 50 až 100krát.

Energetické krytí letu je zajištěno příslušnými živinami, které se u různých druhů hmyzu liší (obr. 22). Většina druhů spaluje přednostně glycidy, některé druhy však využívají hlavně tuky (sarančata, mšice, migrační motýli), i když glycidy spalují také, zpravidla však pouze během krátkých letů nebo v počáteční fázi letu, dříve než se jejich metabolismus přepne na spalování tuků. Někteří zástupci Diptera a Coleoptera využívají energii aminokyselin, obzvláště prolinu, který spalují na alanin.

Nejvhodnějším zdrojem energie je tuk, který obsahuje 2krát více energie než glycidy (39 kJ/g resp. 17 kJ/g). Navíc glykogen, nejběžnější formy glycidové rezervy, je silně

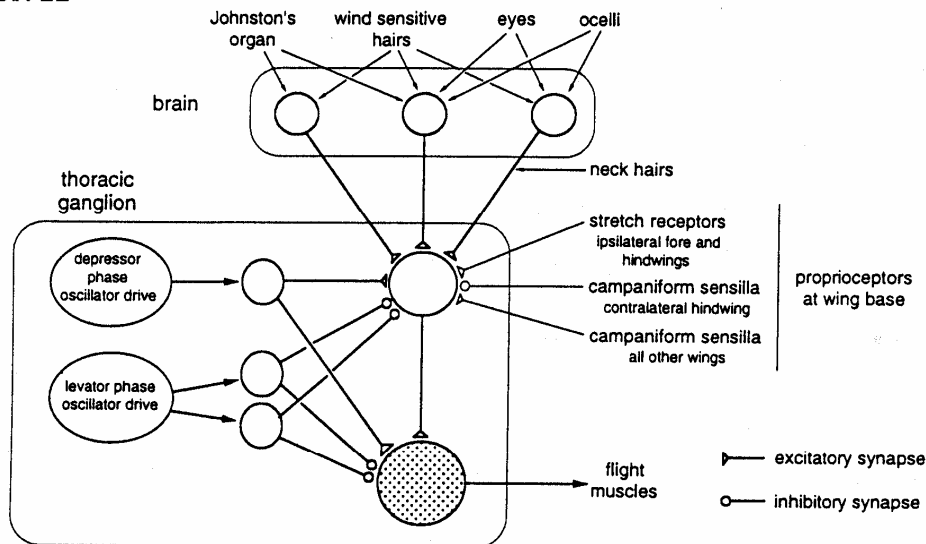
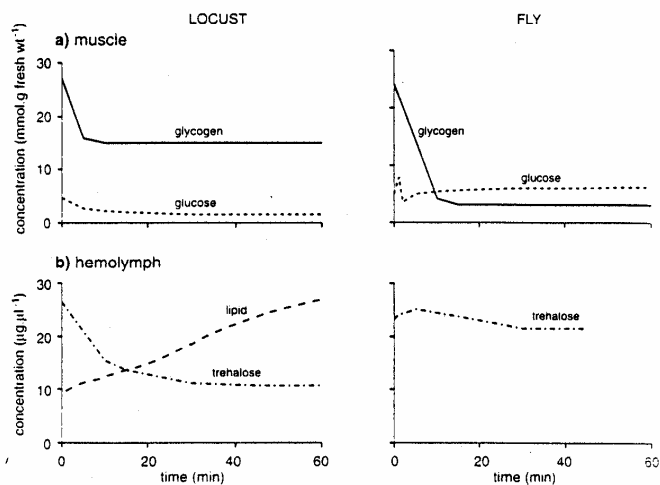


Fig. 9.31. Neural control of wingbeat in an insect with synchronous flight muscles. Sensory inputs from the sense organs of the head and neck affect the activity of interneurons in the brain (open circles), which vary in the selectivity of their responses. These interneurons have axons extending (descending) as far as the anterior abdominal neuromeres. In each ganglion (only one is shown) of the flight system, these descending neurons synapse with a premotor interneuron (large open circle) which also receives input from the proprioceptors at the wing bases. These different inputs modulate the activity of the premotor interneuron, which is driven or inhibited by the outputs from the pattern generating systems. The premotor interneuron activates the appropriate motor neuron (stippled) controlling a flight muscle (after Rowell & Reichert, 1991).

Fig. 9.38. Fuel consumption in flight. Changes in the concentrations of fuels during the first hour of flight in the migratory locust and the blowfly. (a) Glycogen and glucose in flight muscle. (b) Trehalose and lipid in the hemolymph.



hydratován, takže je 8krát těžší než izokalorické množství tuku. Proto je např. u sarančat 85% energetických zásob uloženo ve formě tuků.

Mobilizace energetických zásob a jejich spalování v létacím svalu je složitá činnost řízená nervově, hormonálně i zpětnovazebně. Nervovým impulsem způsobujícím kontrakci svalového vlákna se aktivují enzymy vedoucí k zahájení procesu spalování živin přímo v samotném svalu. Po vyčerpání vlastních zásob svalových buněk vzniká potřeba mobilizace energetických zdrojů z tukového tělesa. Tento proces je dobře popsán u sarančat, motýlů a much. U sarančat je proces aktivace glykogenu řízen adipokinetickým hormonem (AKH), který je zodpovědný za aktivaci glykogen fosforylázy. U Manduca (Lepidoptera) je však aktivace glykogen fosforyláza regulována hladinou trehalózy v hemolymfě - pokles hladiny trehalózy jako výsledek jejího využití letací svalovinou stimuluje aktivaci enzymu.

Zpětná vazba se projevuje i u sarančat a dalších druhů hmyzu. Přestože uvolnění AKH z corpora cardiaca je řízeno z mozku, je celý proces inhibován, jestliže je v hemolymfě vysoká koncentrace glycidů.

AKH je však zodpovědný především za mobilizaci tuků z tukového tělesa aktivací lipázy, což vede ke štěpení tuků na diacylglycerol v tukovém tělese a jejich transport hemolymfou do svalů. Celý proces je klasickým příkladem hormonálně řízeného metabolického procesu a je podrobně popsán v kapitole 10.2.3.1. U sarančat dochází k uvolnění diacylglycerolu do hemolymfy asi po 5 minutách letu. Jak již bylo zmíněno, v celém procesu hraje aktivační roli také octopamin.

1.2.2. Činnost viscerálních svalů

Viscerální svaly jsou spojeny s vnitřními orgány, dělí se na dva typy - externí a interní. Externí - napojují se na integument a příslušný orgán.

Interní - obklopují daný orgán.

Některé viscerální svaly nejsou histologicky odlišitelné od skeletálních, jiné se liší. U těch pak není kontraktilní materiál seskupen do myofibril, ale vyplňuje svalové vlákno (přesto obsahuje myozin i aktin a patří mezi příčně pruhované svaly). Tyto svaly vykazují poměr aktinových a myozinových filamentů obdobný jako u letací svaloviny - 10, 11 až 12 : 1. T-systém je pravidelný nebo nepravidelný. Některé neurony inervující viscerální svaly jsou neurosekretorické a jejich sekrety jsou uvolňovány přímo do svalů, tedy ne do hemolymfy.

U viscerálních svalů byly popsány tři skupiny neurotransmiterů:

1. Aminokyseliny - jsou pravděpodobně nejrozšířenější - L-glutamát, kyselina - aminomáselná (GABA)
2. Monoaminy - serotonin, 5-hydroxytryptamin = 5-HT
3. Peptidy a hormony - proctolin, crustacean cardioaccelerating hormone (CCAP), myotropní hormony (viz kap. 8.2.3. a kap. 10.2.3.4.)

2. Trávení živin

Hlavní funkcí trávicí soustavy je zachytit potravu, chemicky a mechanicky ji zpracovat a živiny předat cévní soustavě. Nestrávitelné zbytky potravy jsou vyvrhovány zpět do vnějšího prostředí. Hlavní tkáň trávicí soustavy jsou - resorpční a žlázné epitely; vedlejší tkáň pak svalovina, pojiva a nervová tkáň. Rozmělněná potrava je chemicky zpracována buď v dutině trávicího ústrojí - extracelulární trávení - nebo jsou její částičky fagocytovány a teprve v cytoplasmě zpracovávány - intracelulární trávení.

Hlavní rozdíly mezi trávením bezobratlých a obratlovců:

1. U bezobratlých se setkáváme také s intracelulárním trávením, u obratlovců tento typ trávení chybí.
2. Secernující oddíly bezobratlých nejsou zpravidla odlišeny od resorpčních. U obratlovců se vytváří zvláštní secernující orgány slinivka či játra, které nemají schopnost resorpce.
3. U bezobratlých se celý proces trávení odehrává zpravidla v jedné trávicí šňávě obsahující všechny potřebné enzymy. U obratlovců jsou oddíly funkčně odděleny.
4. U bezobratlých neprobíhá trávení bílkovin v kyselém prostředí a nevyskytuje se u nich proteolytický enzym obdobný pepsinu obratlovců.

2.1. Stavba trávicí soustavy hmyzu

Potrava a tedy i trávicí soustava hmyzu je velmi rozmanitá (polyfágové, oligofágové, monofágové). Někdy hmyz konzumuje i neobvyklou potravu jako je obsah rostlinného xylému (některé ploštice, cikády), obratlovčí krev (ploštice, samice komárů), suché dřevo (termity), bakterie a řasy (larvy chrostíků) a tkáň jiných druhů hmyzu (larvy endoparazitických vos).

Tomu se přizpůsobuje jednak ústní ústrojí a jednak struktura, charakter a funkce trávicí soustavy. Hmyz má poměrně složité ústní ústrojí v podobě článkovitých přívěšků. Základní typ - kousací ústrojí (šváb) je často modifikován - běžně se setkáváme s ústním ústrojím bodavě sacím (komár, mšice, ploštice), lízacím (moucha) nebo lízavě sacím (motýli).

Z hlediska původu a charakteru můžeme rozdělit potravu hmyzu do 4 kategorií:

Zdroj potravy - rostlinný	Charakter potravy - pevný
- živočišný	- tekutý

Jednotlivé druhy hmyzu se specializují na jednu skupinu nebo se dvě a více skupin kombinuje (obr. 23), případně se může skupina během vývoje změnit (housenka - pevná potrava x motýl - tekutá potrava).

Způsob trávení i morfologická stavba střeva závisí na povaze potravy. Hmyz přijímající tuhou potravu má široké, přímé a krátké střevo se silnou svalovinou, a to je dobře chráněno proti mechanickému poškození (housenky). Druhy přijímající tekutou potravu (krev,

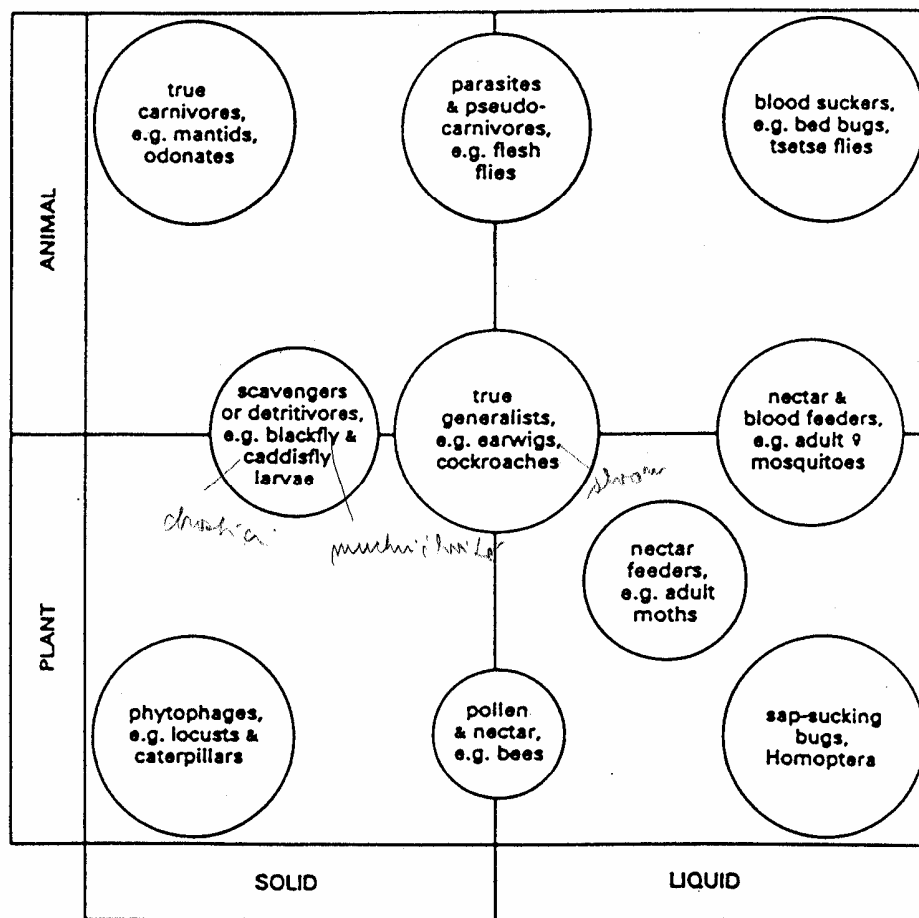


Fig. 3.12 The four major categories of insect feeding specialization. Many insects are typical of one category, but others cross two categories (or more, as in generalist cockroaches). (After Dow, 1986.)

rostlinné šťávy, nektar) mají střevo dlouhé, úzké a klikaté, tak aby byl zajištěn maximální kontakt střevní stěny s tekutou potravou. Ochrana stěny proti poškození není nutná. Často se setkáváme s nutností odstranit přebytečnou vodu, aby se získané živiny zkoncentrovaly před vlastním trávením. Typickým příkladem je - filtrační komora - Homopter (viz kap. 2.1.2.).

Z výživného hlediska dochází u hmyzu k zajímavému uspořádání střeva. Přestože je rostlinná potrava zpravidla chudá na živiny, bývá jí obvykle k dispozici dostatečné množství a střevo je tedy krátké, bez míst, kde by se potrava ukládala. U masožravců je potrava velmi bohatá na živiny a z výživného hlediska dobře vyvážená, ale je k dispozici jen občas (jen když se podaří ulovit kořist). Střevo má proto obvykle velkou kapacitu.

2.1.1. Funkční anatomie trávicí soustvy

Hmyz má stejně jako všichni členovci trávicí trubici (obr. 24 a 25) rozdělenou na tři části:

1. Stomodeum - přední střevo
2. Mesenteron - střední střevo
3. Proctodeum - zadní střevo

Stomodeum a proctodeum jsou ektodermálního původu a mají proto kutikulu zvanou - intima; mesenteron je entodermálního původu.

1. Stomodeum (přední střevo) - jeho úkolem je přijmout potravu, případně ji mechanicky zpracovat a připravit na chemické trávení. Stomodeum se skládá se z následujících částí - dutina ústní, pharynx (hltan), oesophagus (jícen), ingluvies (vole) a proventriculus (žvýkací žaludek) (obr. 24, 25 a 26), který se vytváří především u druhů přijímajících tuhou potravu - v typické podobě je u např. švábů, termitů a cvrčků.

Buňky stomodea jsou ploché, nediferencované a nemají sekreční ani vstřebávací funkci. Kryje je intima, blána homologická kutikule, která bývá zpravidla nesklerotizovaná, skládá se pouze z epi- a endokutikuly.

Dutina ústní - je často rozdělena na horní část - cibarium a spodní část - salivarium. Nachází se zde - slinné žlázy. Často jsou modifikovány a mohou produkovat např. antikoagulační látky nebo se mění ve snovací žlázy, které produkují hedvábní; slinné žlázy u ploštic sajících rostlinné šťávy produkují látky tvořící filtr, který brání ucpání sosačky. Slinné žlázy nebo jejich modifikované ekvivalenty dělíme podle jejich umístění na několik typů:

a. Mandibulární, hypofaryngeální a maxilární žlázy - nachází se u mnoha řádů.

Mandibulární žlázy u Lepidopter slouží jako slinné žlázy u housenek, ale chybí u dospělců. Důležité jsou u sociálních Hymenopter, protože produkují feromony sloužící ke komunikaci jedinců. Sekrety hypofaryngeálních a mandibulárních žláz včelích dělnic jsou využívány pro krmení larev a regulaci jejich vývoje směrem do královny nebo do dělnic. O směru vývoje rozhoduje poměr sekretů obou žláz spolu s kvalitou potravy: obecně řečeno jsou larvy, ze kterých vyroste královna krmeny lépe, a tedy rostou více než je tomu u larev dělnic. Zdá se,

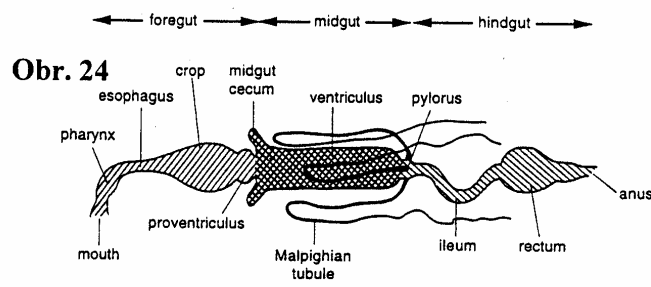


Fig. 3.1. Alimentary canal. Diagram showing the major subdivisions in a generalized insect.

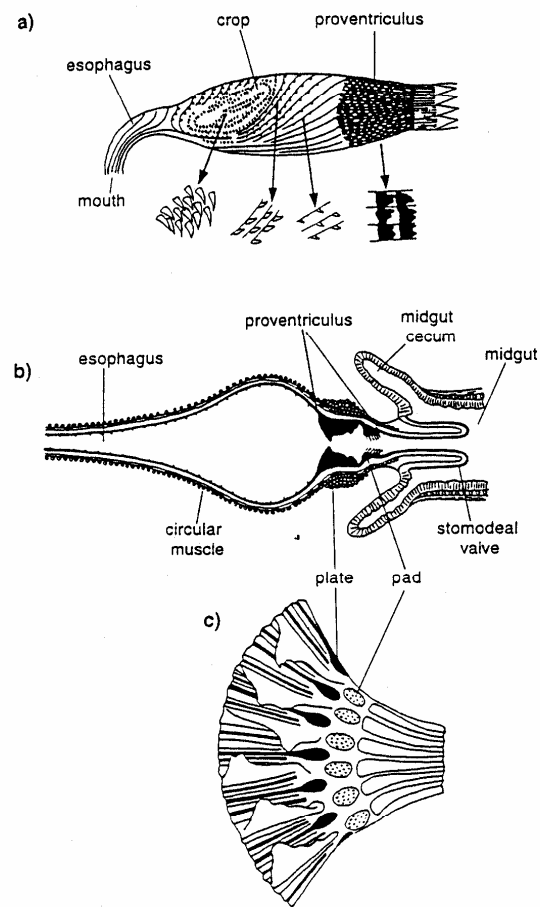
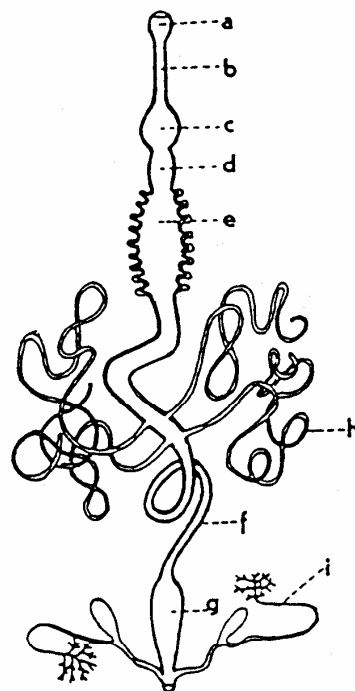
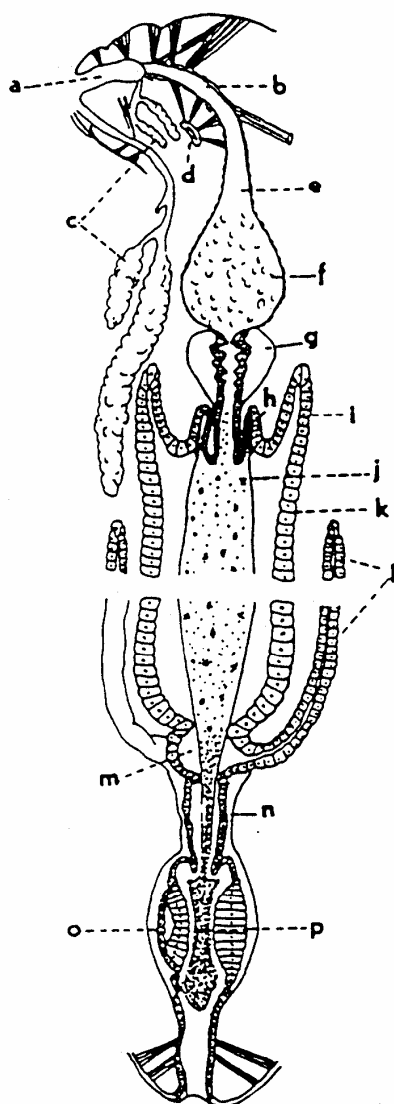


Fig. 3.2. Foregut armature. (a) Sagittal section through the foregut of a locust showing the pattern of cuticular spines on the intima. Enlargements show details of the spines. In the proventriculus, the spines are replaced by larger sclerotized plates with backwardly directed teeth at the posterior edges (after Williams, 1954). (b) Longitudinal section of the foregut of *Periplaneta* showing the development of the proventriculus to form a grinding apparatus (after Snodgrass, 1935). (c) Proventriculus of a cockroach slit open and laid flat showing the hexaradial symmetry (after Miller and Fisk, 1971).



Trávicí soustava
hmyzu (střevlík)

a = dutina ústní, b = jícen,
c = vole, d = žvýkací žalu-
dek, e = žlaznatý žaludek,
f = střevo, g = kloaka, h =
Malpighiovy žlázy, i = anál-
ní žlázy

Obecné schéma trávicí soustavy hmyzu

a = dutina ústní (cibarium), b = hltan, c = slinné žlázy,
d = tentorium, e = jícen, f = vole, g = žvýkací žaludek,
h = valvula cardiaca, i = slepé střevo, j = peritrofická mem-
brána, k = mesenteron (žlaznatý žaludek nebo střední oddíl
střeva), l = Malpighiova trubice, m = pylorus (tlusté střevo),
n = rovné nebo tenké střevo, o = rektální papila, p = konečník

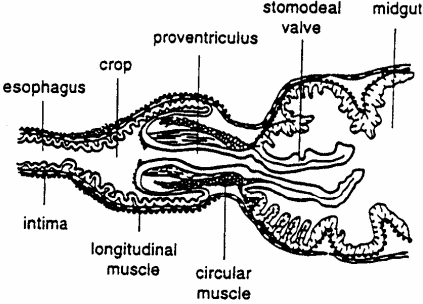


Fig. 3.4. Foregut of a worker honeybee in longitudinal section showing the development of the proventriculus. The anteriorly directed part enables the insect to extract pollen grains from nectar in the crop; the posterior part, projecting into the midgut, forms a valve (after Snodgrass, 1956).

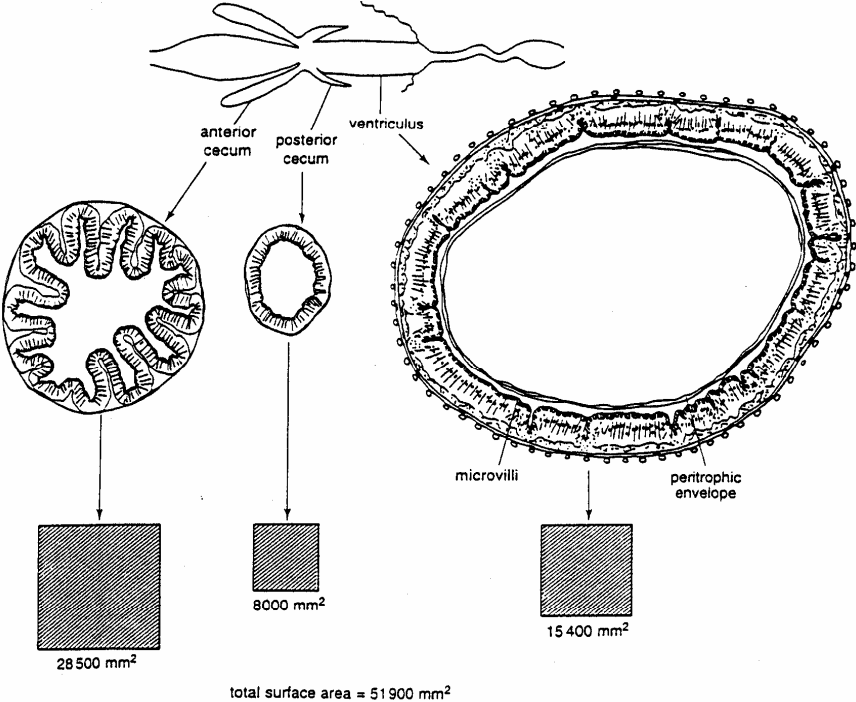


Fig. 3.6. Midgut surface area of a grasshopper. Outline of gut about twice natural size. Sections, all to same scale, through various parts of the midgut showing the extent of folding of the epithelium. The cells of all parts of the midgut have microvilli apically and so have very large surface areas. The boxes below show, to scale, the surface area of each part including the area produced by the microvilli.

že potrava je primárním impulsem, který startuje další alternativní vývoj, který je řízen především hormony. Všechny tři uvedené typy žláz jsou zpravidla tubulární.

b. Labiální žlázy - nacházíme je u většiny hmyzích řádů s výjimkou Coleopter. Fungují převážně jako slinné žlázy - zvlhčují potravu a umožňují její hladké polykání. Často již obsahují enzymy zahajující trávení potravy. Nejčastěji obsahují amylázy trávící škrob na cukr a invertázy trávící sacharózu na glukózu a fruktózu.

Ingluvies (vole) - slouží k ukládání potravy před jejím zpracováním. Jeho stěny jsou složeny v záhyby, které se při naplnění roztahují a zvětšují tak kapacitu vole. U švába *Periplaneta americana* je prázdné vole naplněno vzduchem.

Proventriculus (žvýkací žaludek) - je velmi variabilních tvarů, často obsahuje kutikulární výběžky (zuby), které slouží k drcení potravy (obr. 24).

2. Mesenteron (střední střevo) - z funkčního hlediska představuje nejdůležitější část trávící soustavy, protože zde dochází k chemickému trávení přijaté potravy a vstřebávání živin. Mesenteron se skládá z trubicovitého - ventricula a často obsahuje slepé výběžky (caeca) (obr. 24 a 25). Epiteliální výstelka bývá zřasena v záhyby (obr. 26). Smyslem jak slepých výběžků, tak záhybů ventrikula je zvětšit plochu epitelu a posílit tak trávící a vstřebávací funkci. Epiteliální buňky střevní sliznice zvané - hlavní buňky jsou protáhlé, sloupečkovité a membrána na jejich povrchu je tvořena - mikrovilli (obr. 27), které se také efektivně podílí na zvětšení plochy střeva. Mikrovilli bývají kryty vrstvou - glykoproteinů a mukopolysacharidů. Hlavní buňky produkují enzymy a jsou charakteristické vysokým obsahem endoplasmatického retikula a Golgiho aparátu. Syntéza enzymů je v nich zpravidla zahájena krátce po příjmu potravy a enzymy jsou pak průběžně sekretovány do lumenu střeva. Vlastní sekrece probíhá několika způsoby:

- exocytózou - membránově vázané vesikuly obsahující enzymy se posouvají periferálně, fúzí s membránou a uvolňují svůj obsah do lumenu

- apokrinní sekrecí - distální část buňky se oddělí do lumenu a tam vypouští svůj obsah

- uvolněním ("vypučením") vesikulů přímo z mikrovillů, kdy se vytlačí jejich obsah přes membránu do lumenu

Hlavní buňky mají omezenou životnost a jsou nahrazovány z - regenerativních buněk, které se nachází v bazální části epitelu (obr. 27). Často zde tvoří skupiny zvané - nidi, které se nachází ve vnořených útvarech - kryptech (např. u brouků).

U housenek Lepidoptera (ale i u Ephemeroptera, Plecoptera) se vyskytují - pohárkové buňky (goblet cells), které produkují sekret o vysoké koncentraci K^+ iontů. Tvorba takového sekretu je energeticky velmi náročná (velká spotřeba ATP) a její mechanismus spočívá v tom, že protonová pumpa pumpuje H^+ kationty do lumenu střeva, ty se zase vrací zpět a antiportem exportují K^+ ionty do lumenu. Draselný sekret je využit na vytvoření vhodného elektrochemického gradientu využívaného pro vstřebávání dalších iontů.

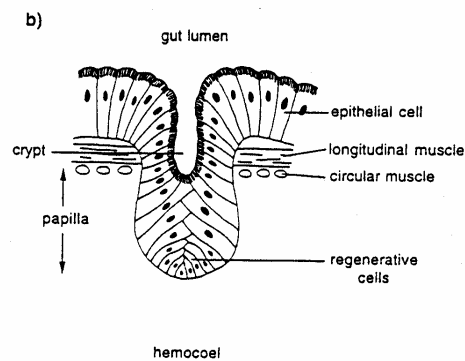
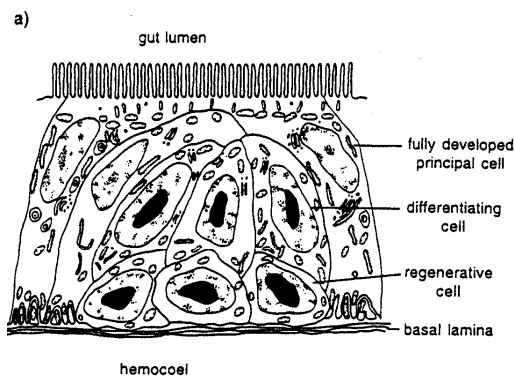


Fig. 3.7. Regenerative cells of the midgut. (a) Diagram of a nidus at the base of the midgut epithelium showing the differentiation of principal cells (after Fain-Maurel, Cassier & Alibert, 1973). (b) Diagram of a midgut crypt in a beetle extending through the muscle layer to form a papilla (after Snodgrass, 1955).

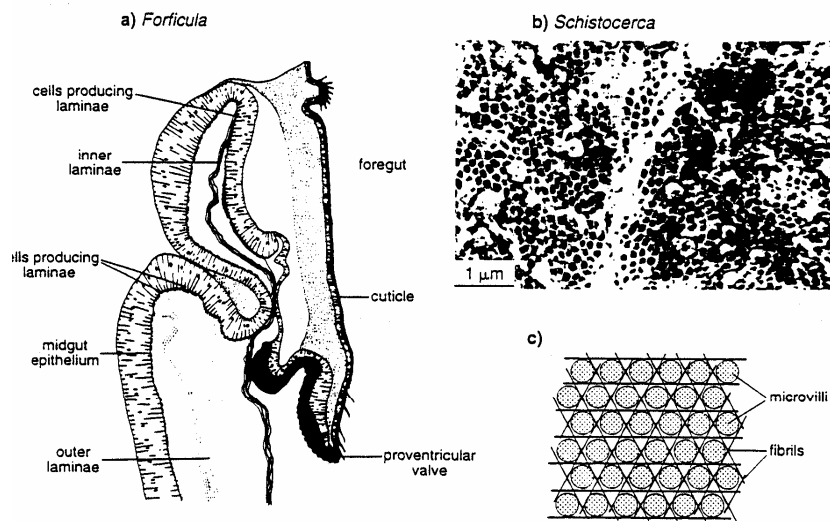


Fig. 3.10. Peritrophic envelope. (a) Diagram showing the origin of the peritrophic envelope in cells at the anterior end of the midgut of *Forficula* (after Peters *et al.*, 1979). (b) Scanning electron micrograph of the peritrophic envelope of *Schistocerca*. The envelope has been washed so that only the chitinous lattice remains (after Chapman, 1985a). (c) Diagram showing how the fibers which will form the lattice of the peritrophic envelope are laid down round the microvilli.

Některé buňky středního střeva mají endokrinní funkce. Předpokládá se, že produkované hormony slouží k regulaci sekrece a činnosti trávicích enzymů.

Na rozhraní předního a zadního střeva se tvoří - peritrofická membrána (obr. 27 a 28), která obaluje zpracovávanou potravu a zamezuje tak jejímu přímému kontaktu se sliznicí středního střeva. Peritrofická membrána hraje významnou roli při trávicím procesu, protože chrání buňky epitelu před působením enzymů, ale i mechanicky. Je to jemná blána, která má podobné složení jako kutikula - obsahuje chitin, bílkoviny a glykoproteiny. Peritrofická membrána je perforována drobnými póry, kterými prochází malé molekuly, zatímco velké molekuly, bakterie a částčky potravy zůstávají ve střevě. Většina trávicího procesu probíhá uvnitř prostoru vymezeného membránou čili v - endoperitrofickém prostoru. U některých druhů je zde však trávení pouze zahájeno a jeho větší část probíhá vně (mezi peritrofickou membránou a sliznicí) - čili v ektoperitrofickém prostoru. Finální fáze trávení probíhá zpravidla na povrchu střevních mikrovillů, kde se enzymy nachází buď v mukopolysacharido-vé vrstvě nebo v buněčné membráně. Peritrofická membrána vytváří permeabilní bariéru a odděluje jednotlivé fáze trávení.

Trávenina obsahující molekuly natrávené potravy a trávicí enzymy cirkuluje ve středním střevě tj. proudí posteriorním směrem v endoperitrofickém prostoru a anteriorním zase v ektoperitrofickém oddíle (obr. 28). Tato cirkulace usnadňuje trávení přesunem molekul do míst konečného rozkladu a absorpce. Šetří také enzymy jejich přesunem z potravní masy před tím, než se tato dostává do zadního střeva.

Ve středním střevě se často nachází - mycetomy a fermentační komory - které obsahují symbiotické mikroorganismy podílející se na trávení hůře rozložitelných živin.

Na rozhraní středního a zadního střeva ústí do trávicí soustavy - Malpighické trubice (viz kap. 4.1.)

3. Proctodeum (zadní střevo) - se zpravidla dělí na ileum, colon a rectum (obr. 28). Buňky proctodea jsou kryty kutikulou a mají zřasené apikální konce, ve kterých se nachází větší množství mitochondrií. U některých druhů hmyzu se zde nachází - fermentační komory, které dokončují trávení těžce stravitelné potravy. Proctodeum je různě utvářené a slouží resorpci vody nebo solí (anální papily - viz kap. 4.1.). Ústí řitním otvorem ven z těla.

Jednotlivé části trávicí trubice jsou odděleny - valvami, které zabraňují zpětnému pohybu potravy. Jsou to vlastně jakési chlopnovité vchlípeniny končícího oddílu do oddílu následujícího. Mezi stomodeem a mesenteronem se vytváří - stomodeální (proventrikulární) valva a mezi mesenteronem a proctodeem - pylorická valva (někdy se tato oblast označuje jako pylorus).

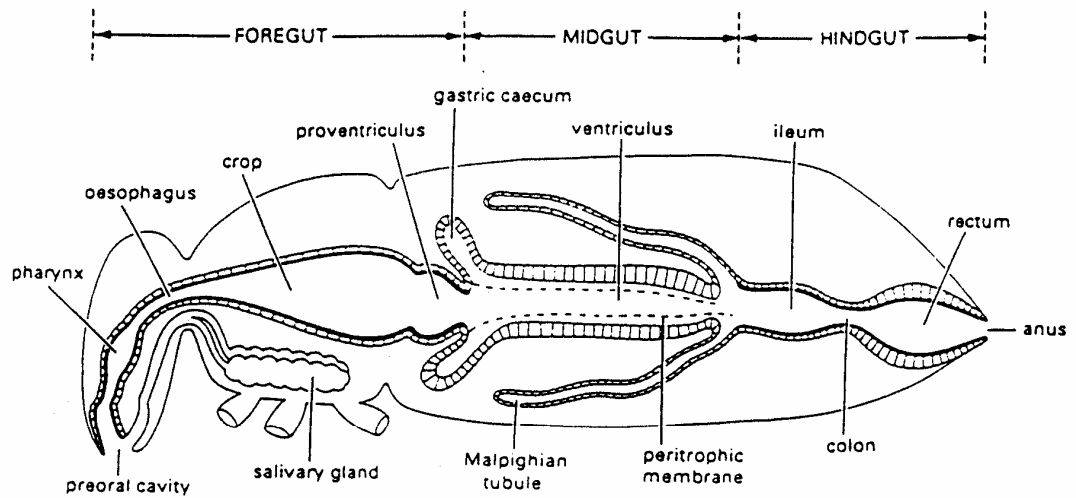


Fig. 3.13 Generalized insect alimentary canal showing division into three regions. The cuticular lining of the foregut and hindgut are indicated by thicker black lines. (After Dow, 1986.)

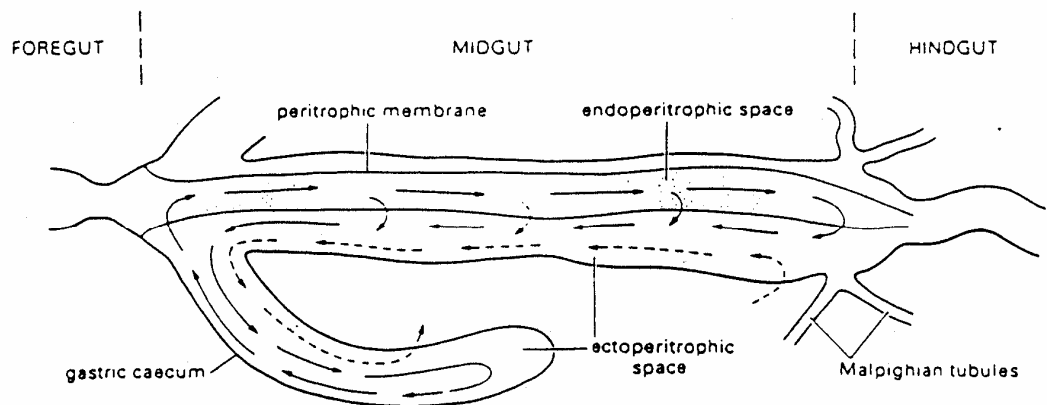


Fig. 3.16 Generalized scheme of the endo-ectoperitrophic circulation of digestive enzymes in the midgut. (After Terra and Ferreira, 1981.)

Svalovina střeva - je složena z příčně pruhovaných svalů. Svalovina je dvojího typu (viz kap. 1.2.2.) - externí (sval se napojuje na střevo a integument) a interní (sval je spojen jen se střevem). Externí svalovina se nachází ve stomodeu a proctodeu a má ve střevě dilatační funkci. Interní svalovina zahrnuje kruhové a podélné svaly okolo střeva. Je dobře vyvinuta okolo hltanu a žvýkacího žaludku, kde se podílí na činnosti valv a drcení potravy. Interní svalovina se nachází také ve středním střevě, kde je podélná svalovina uložena vně kruhové. Nachází se také v proctodeu, kde se podílí na činnosti valvy a posouvání nestrávených zbytků potravy do rekta.

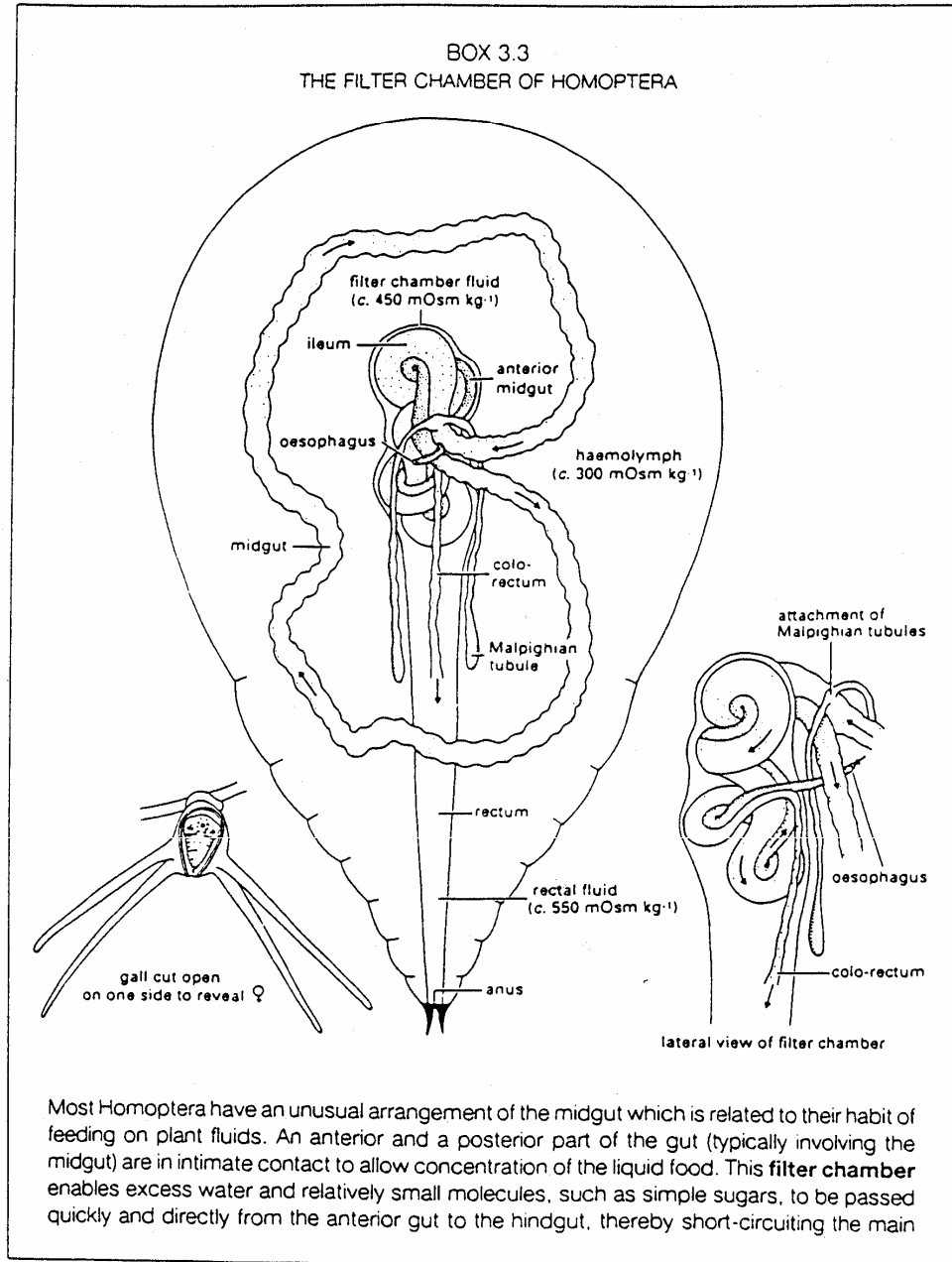
Svalovina stomodea a mesenteronu je inervována a činnost střeva řízena stomatogastrickým nervovým systémem z frontálního ganglia (viz. kap. 8.3.3). Proctodeum je kontrolováno z terminálního abdominálního ganglia.

2.1.2. Filtrační komora

Výše uvedené uspořádání trávicí soustavy může být různým způsobem modifikováno, aby morfologicky a funkčně odpovídalo nároků daného organismu a charakteru přijímané potravy. Velmi specifickou modifikací trávicí soustavy je - filtrační komora - Homopter (obr. 29). Toto uspořádání se vyvinulo u druhů, které přijímají tekutou rostlinnou potravu relativně velmi bohatou na cukry nebo minerální látky. Naopak ostatní živiny, především pak organické dusíkaté látky, jsou v něm velmi zředěné.

Princip filtrační komory spočívá v tom, že přední část střeva je v těsném kontaktu se zadní částí střeva. Zpravidla je začátek středního střeva zanořen do zadního střeva nebo je kličkami zadního střeva obtočen, toto uspořádání umožňuje filtraci vody a malých molekul, hlavně cukrů, které pak procházejí rychle jako odpad přímo do zadního střeva aniž by se podrobovaly trávení. Zachyceny jsou tak především cenné dusíkaté látky, které jsou v koncentrované podobě vystaveny vlastnímu trávení. To probíhá v další části středního střeva, které zpravidla tvoří velkou smyčku volně uloženou v těle a omývanou hemolymfou - zde také dochází k intenzivní absorpci živin. Malpighické trubice se napojují na střední střevo ještě před filtrační komorou a odpadní látky se tak filtrují přímo do zadního střeva. Někdy dochází k takovému uspořádání kliček středního a zadního střeva, že pohyb tekutin je v trubicích, které se vzájemně dotýkají protisměrně (detail obr. 29) - to zvyšuje rychlost a účinnost filtrace.

Filtrační komora je charakteristická pro druhy sající na xylémové části rostlin (cikády), ale nachází i u druhů sajících na floémové části rostlin (opět některé druhy cikád, křísi). První skupina hmyzu saje rostlinné šťávy bohaté na ionty a chudé na organické látky - musí se proto zbavovat hlavně přebytečných solí a vody. Zástupci druhé skupiny se živí naopak šťávami bohatými na výživné látky, hlavně pak na cukry a musí se vyrovnat s vysokým osmotickým tlakem potravy. Filtrační komora takových druhů transportuje cukry (zřejmě aktivně) a vodu (pasivně) přímo do rekta, odkud se především cukry eliminují jako –



medovice (podstatná součást tmavého medu). Zajímavé jsou zde osmotické hodnoty - v medovici, která je složena z 80% z cukrů je osmotický tlak asi 550 mOsm/kg. Ve filtrační komoře je jeho hodnota asi 450 a v hemolymfě dokonce jen 300 mOsm/kg. Existence takových osmotických rozdílů je zřejmě zajištěna neprostupností rektální stěny.

2.2. Trávení potravy

Trávení potravy je zahájeno slinami, které jsou uvolňovány ze slinných žláz. Sliny potravu zvlhčují a upravují její pH (častá je produkce alkalických látek) a vytváří vhodné prostředí pro činnost enzymů. Jejich zastoupení závisí na druhu přijímané potravy. Zvláště významná je činnost slin u druhů s extraintestinálním trávením (některé druhy Hemipter) - trávící enzymy jsou zde transportovány do potravy, která je tak ztekucována a pak nasávána zpět.

Podstatná část trávení se odehrává ve středním střevě, kde epitelální buňky produkují trávící enzymy a také absorbují základní živiny. Činností enzymů dochází k rozkladu polymerů (nejčastěji cukerných a bílkovinných) na malé monomery. pH je ve střevě více méně neutrální 6 - 7,5, velmi často však zásadité pH 9-12, a to hlavně u býložravých druhů, u některých Dipter je kyselé. U masožravců obecně převládá kyselé pH v důsledku bakteriálního kvašení, někdy je přítomna kyselina fosforečná. Vyšší pH u býložravců brání vazbě taninů na potravní bílkoviny, u druhů s nižším pH je tvorba komplexu tanin - bílkovina omezena přítomností detergentů.

Obecně platí, že enzymatická výbava střeva odpovídá typu přijímané potravy. Např. moucha tse-tse (Glossina), která se živí jen krví obratlovců, vykazuje velkou aktivitu proteolytických enzymů. Naproti tomu u motýlů, jejichž imága se živí nektarem tyto enzymy zcela chybí. Rozdílná enzymatická výbava se vyskytuje u larev a imág Holometabol, pokud se obě vývojová stádia liší v typu přijímané potravy.

Trávení základních živin

- trávení bílkovin - je zajištěno endo- a exopeptidázami, štěpící peptidické vazby bílkovin. Základními a nejčastějšími peptidázami jsou serinové proteázy trypsin a chymotrypsin, které obsahují na svém aktivním místě molekulu serinu. U mnohých brouků a krevsajících Hemipter jsou hlavními proteázami - cathepsiny - endopeptidázy s cysteinem nebo kyselinou asparágovou na aktivním místě. Neobvyklým enzymem je - kolagenáza - která se nachází u larvy mouchy Lucilia, a která umožňuje trávení kolagenu.

Zajímavé je také trávení keratinu (vlasy, vlasy, peří), který obsahuje 8 - 16% cysteinu ("vulkanizovaná" bílkovina) a je tedy velmi stabilní. Přesto ho mohou některé druhy hmyzu trávit - např. mol šatní nebo kožojedi. Děje se tak pomocí kokteilu proteolytických enzymů v čele s cystein-desulhydrázou štěpící cysteinové můstky.

- trávení glycidů - je poměrně jednoduché v případě trávení jednoduchých cukrů, škrobu a glykogenu. Tyto látky jsou tráveny endo- a exoamylázami.

Složitější je trávení celulózy, hlavního stavebního komponentu zelených rostlin. Trávení celulózy je schopno jen malé množství hmyzu, a i tak je téměř ve všech případech závislé na symbiotických organismech. To je typické např. pro termity - některé druhy tráví celulózu pomocí bičíkatých prvoků. Hmotnost těchto symbiontů může představovat až 25% hmotnosti těla. Jiní termiti tráví celulózu pomocí hub. Houby pěstují ve speciálních „zahrádkách“ na výkalech tvořených rozkousanými a jen částečně natrávenými rostlinnými zbytky. Živí se pak houbami, které tráví celulózu a dostávají tak do těla nejen potravu, ale i vlastní enzym - celulázu. Jiné skupiny hmyzu živíci se rostlinami tráví celulózu pomocí bakterií - např. brouci, cvrčci, švábi. Zdá se, že někteří termiti čeledi Termitidae mohou produkovat i vlastní celulázu, ale není to bezezbytku prokázáno.

- trávení tuků - je u hmyzu málo prozkoumáno. Ví se, že některé buňky středního střeva produkují esterázy, které mají substrátovou specifitu. Jiné buňky produkují hydrolázy. Velmi složité je trávení vosků, které bylo prokázáno u zavíječe voskového *Galleria mellonella* (Lepidoptera).

2.3. Trávení a mikroorganismy

U hmyzu se často setkáváme s intra- nebo extracelulárními mikroorganismy (symbionty), kteří se podílí na metabolismu živin nebo zajišťují produkci vitamínů, sterolů (význam pro syntézu svlékacích hormonů) aminokyselin nebo glycidů. Symbionty mohou být bakterie, kvasinky, jednobuněčné houby a prvoci. Se symbionty se ve velké míře setkáváme u býložravých a všežravých druhů - Homoptera, Heteroptera, některé druhy brouků, motýlů, švábi, termiti, někteří mravenci atd. U masožravců se vyskytují symbionti ve velmi omezené míře nebo jen vzácně. Z toho plyne, že mikroorganismy jsou nezbytnou součástí metabolismu u těch druhů hmyzu, které mají „nedostatečnou“ tj. značně jednostranně zaměřenou dietu. Jsou to obecně druhy, kterým chybí esenciální látky nebo tráví substance (lignin, celulóza), na které vlastní enzymatická výbava nestačí.

Přenos symbiontů na čerstvě vylíhnuté jedince se děje v zásadě dvěma způsoby:

1. Orální přenos - je typický pro střevní symbionty. Tento typ symbiontů je obsažen ve výkalech, které kontaminují potravu a dostávají se tak do střeva mladých jedinců při příjmu potravy. U některých ploštic čerstvě vylíhlí jedinci žerou speciální kapsule, které obsahují symbionty - tyto kapsule jsou součástí vajíčka. Typičtí extracelulární symbionti se nachází v lumen středního nebo zadního střeva (např. bakterie a bičíkovci, kteří tráví celulózu u termitů). Intracelulární symbionti se mohou vyskytovat v buňkách střevního epitelu.

2. Transovariální přenos - přenos symbiontů z ovaríí matky do vajíčka nebo embrya před vykladením. Tento způsob se vyskytuje u Homopter, švábů a dalších. Takoví symbionti se pak nachází v buňkách - mycetocytech - v tělní dutině nejčastěji v tukovém tělese, střevě nebo gonádách. Někdy se mycetocyty agregují a tvoří orgány zvané - mycetomy.

Jak už bylo zmíněno v souvislosti s trávením celulózy je zvláštním případem existence symbiontů u hmyzu udržování symbiotických hub (mimo tělo), které některé druhy mnohdy značně důmyslně pěstují na dřevěném substrátu, který je tak převáděn do požitelné formy. Vyskytuje se u mravenců, termitů a některých dřevokazných vos a brouků.

2.4. Tukové těleso

Důležitou roli v intermediárním metabolismu hmyzu hraje - tukové těleso - funkční analog jater, kde probíhají všechny důležité metabolické děje. Tukové těleso vyplňuje abdomen i thorax a zasahuje i do hlavy a končetin. Je obvykle bílé, nažloutlé nebo zelenavé barvy a lalokovité nebo pruhovité struktury. Toto uspořádání naznačuje metabolicky aktivní orgán, protože zajišťuje velkou styčnou plochu s hemolymfou a také umožňuje značnou tracheizaci. Výměna metabolitů je tak snadnější a rychlejší.

Tukové těleso se zpravidla dělí na 2 části - svým umístěním, ale i funkčně (obr. 30):

- a) periviscerální tukové těleso - obklopuje zažívací trakt
- b) periferální tukové těleso - leží pod kutikulou

Tukové těleso obsahuje několik typů buněk:

- trofocyty (adipocyty) - jsou odpovědné za většinu metabolických procesů, slouží také k ukládání živin. Zvětšují se během postembryonálního vývoje, dochází v nich k akumulaci živin - tuků, bílkovin, glykogenu. Ke konci vývoje jsou to jedny z největších buněk v organismu.

- mycetocyty - jsou v nich soustředěny intracelulární bakterie, pomáhají trávení některých složitě rozložitelných živin.

- chromatocyty - ovlivňují zbarvení tukového tělesa, obsahují granule pigmentů.

- oenocyty - vysoce specializované buňky ektodermálního původu. Vyskytují se buď segmentálně nebo jsou řídce rozptýleny. Jejich funkce není zcela jasná (jsou i v jiných částech těla), prodělávají cyklické změny během svlékání a mají vztah k tvorbě a sekreci lipoproteinových látek pro novou epikutikulu - resp. její kutikulínovou část. In vitro kultivované oenocyty produkují - ekdysteroidy.

- urátové buňky (urocyty) - shromažďují některé odpadní produkty metabolismu (kyselina močová).

Metabolické pochody probíhající v tukovém tělese (podobně jako sekrece, zastoupení i množství zásobních látek) závisí na mnoha faktorech - svlékání, stres, výživa, reprodukce, diapauza. Úlohy tukového tělesa v intermediárním metabolismu můžeme rozdělit zhruba do dvou kategorií, mezi nimiž však není ostrá hranice:

1. Syntéza a sekrece - v tukovém tělese se syntetizuje celá řada významných látek. Mezi nejdůležitější patří:

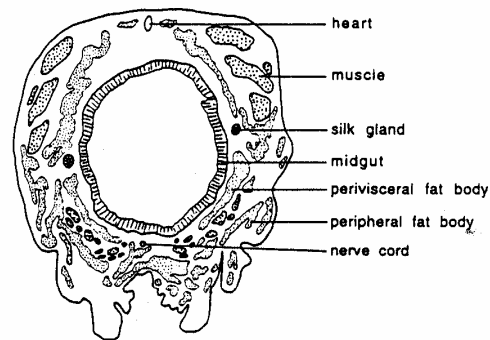


Fig. 6.1. Distribution of fat body in a caterpillar in transverse section of the abdomen.

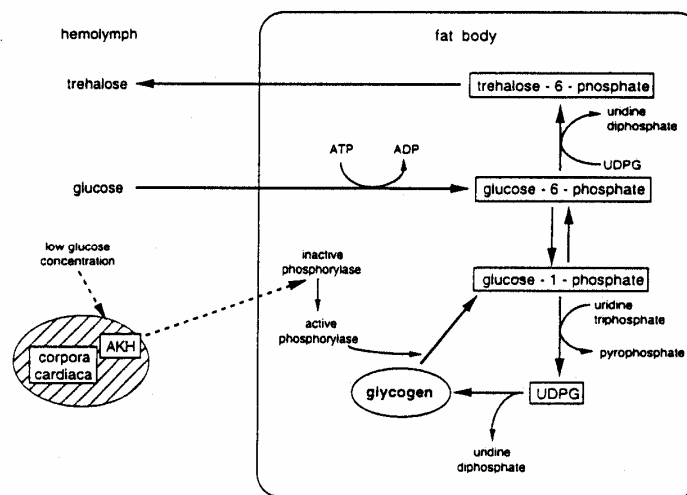


Fig. 6.8. Diagram showing the production and regulation of hemolymph trehalose from glycogen in the fat body of *Manduca* larva.

AKH = adipokinetic hormone

UDPG = uridine diphosphate glucose

- zásobní proteiny (storage proteins) - velká skupina larválních proteinů, které se v případě potřeby syntetizují v tukovém tělese a hromadí v hemolymfě (jejich funkce jsou podrobně popsány v kapitole 5.1.2.). Dělí se na - arylphoriny, což jsou proteiny bohaté na aromatické aminokyseliny, kterých je v molekule až 18 - 26% (např. calliphorin - v posledním larválním instaru mouchy *Calliphora erythrocephala* představuje až 75% proteinů hemolymfy), methionin bohaté proteiny (methionine-rich storage proteins) a ostatní zásobní proteiny, kam patří proteiny, které se některými svými vlastnostmi odlišují od uvedených skupin.

- vitellogenin - samičí glykolipoprotein transportovaný hemolymfou do ovárií, kde se v oocytech hromadí jako vitellin (podstatná součást žloutku) a vyživuje vyvíjející se embryo (viz kap. 11.).

- lipoproteiny a lipophoriny - nejčastěji zastoupené proteiny vyskytující se někdy ve velké koncentraci, tvoří nejednotnou a variabilní skupinu. Jejich hlavní funkcí je transport hydrofobních i jiných molekul hemolymfou (viz kap. 5.1.2.).

- juvenile hormone binding proteins - proteiny podílející se na transportu juvenilních hormonů (viz kap. 10.2.2.) v hemolymfě (patří mezi lipophoriny).

- hemoglobin - u larev *Chironomus* (Diptera) - jde pravděpodobně také o zásobní protein s funkcí přenosu kyslíku (viz kap. 3.2.1.).

- diapauzní proteiny - jsou syntetizovány v období diapauzy (viz kap. 7.2.), mají zpravidla zásobní funkci.

2. Mobilizace a ukládání rezerv - které se užívají jako prekursory pro metabolismus v jiných tkáních: lipidy, glykogen a bílkoviny.

Tukové těleso hraje důležitou roli také v metabolismu cukrů (obr. 30 a 31). Hlavním hmyzím cukrem je neredukující disacharid - trehalóza (-D-glukopyranosyl- -D-glukopyranosid). Fyziologický význam trehalózy spočívá v její transportní funkci, protože umožňuje usnadněný transport glukózy ze střeva do hemolymfy tím, že udržuje v hemolymfě difúzní gradient nutný pro tento přechod. Jde o cyklus glukózy, která je přeměňována na trehalózu v tukovém tělese (částečně i v jiných tkáních) a trehalóza na glukózu opět ve střevě. Významnou roli zde hraje střevní trehaláza, která zabraňuje ztrátě trehalózy exkrecí.

Hlavní úlohou tukového tělesa larev je syntetizovat a ukládat rezervy pro růst a svlékání, pro období vývoje kukly a někdy i pro rozmnožování. Imaginální tukové těleso slouží hlavně jako místo syntézy materiálu nutného pro reprodukci a let.

Metabolismus je v tukovém tělese řízen neuroendokrinně s pomocí juvenilního hormonu a ekdysonu. Ekdysen ovlivňuje celkovou syntézu bílkovin, zatímco juvenilní hormon, buď sám nebo spolu s ekdysonem ovlivňuje produkci vitelogeninů.

Obr. 31

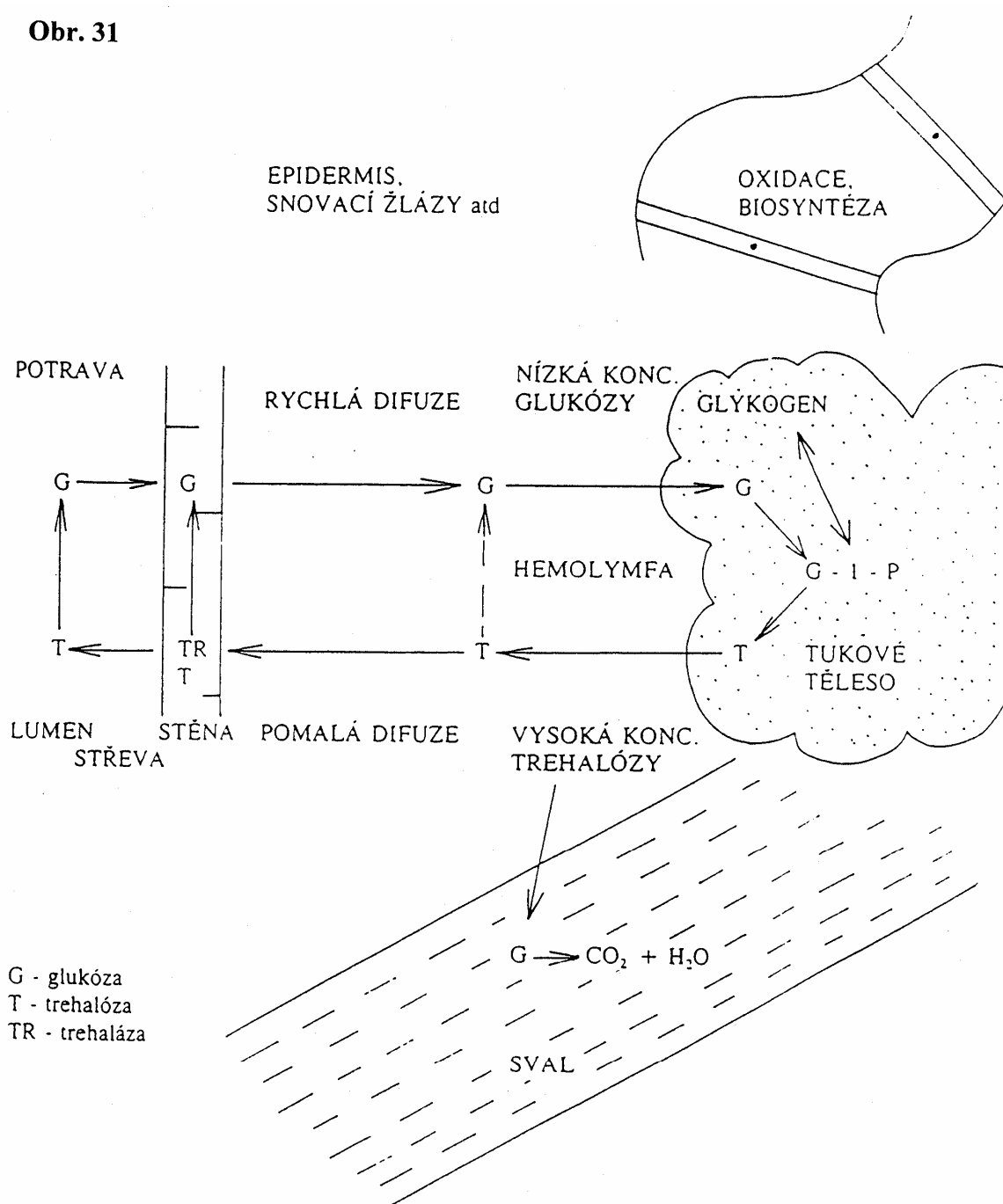


Schéma vstřebávání cukrů u hmyzu pomocí cyklu glukóza-trehalóza

3. Dýchání

Dýchací proces zásobuje organismus kyslíkem a zajišťuje tak průběh biochemických procesů, při kterých dochází k oxidaci látek za uvolnění energie, která se chemicky konzervuje ve formě makroergických sloučenin ATP a využívá podle potřeby na zajištění životních funkcí organismu. Odpadními produkty aerobního metabolismu jsou voda a oxid uhličitý případně (u bílkovin) amoniak. Menší část energie se uvolňuje, a tedy menší počet molekul ATP se produkuje i v anaerobní části metabolismu během anaerobní glykolýzy, která aerobním procesům předchází a jejímž výsledkem je produkce kyseliny pyrohroznové, která představuje podstatnou část vázané energie uvolňované až při oxidační dekarboxylaci (vznik acetyl-koenzymu A) a následně pak v citrátovém cyklu (obr. 32).

Enzymatická výbava zajišťující hmyzí anaerobní biochemické procesy se částečně odlišuje od klasického pojetí známého u obratlovců. U obratlovců dochází ve svalech za nedostatku kyslíku k redukci pyruvátu na laktát, děj je katalyzován laktátdehydrogenázou. Děje se tak proto, aby se regeneroval (oksidoval) nikotinamidadenindinukleotid: NADH_2 NAD a byl tak k dispozici v dostatečném množství pro transport vodíku. U bezobratlých však zpravidla laktátdehydrogenáza chybí, a proto je zmíněná reakce nahrazena jinou reakcí - redukcí dihydroxyacetonfosfátu na -glycerofosfát za katalytického působení glycerofosfát-dehydrogenázou (obr. 33). Smyslem této reakce je stejně jako u obratlovců produkce volného nosiče H^+ kationtů - koenzymu NAD.

Primárním dýchacím orgánem všech živočichů je - integument. U hmyzu je však tato funkce integumentu značně komplikována jeho stavbou a především přítomností pro plyny značně nepropustnou kutikulou. Difúze plynů přes ni je proto zvláště u suchozemského vzduchu zanedbatelná a ve většině případů naprosto nedostatečná pro zásobování těla kyslíkem. Proto se v průběhu evoluce hmyzu vytvořilo několik mechanismů zajišťujících efektivní zvýšení výměny plynů a umožňujících aktivní způsob života i určité zvětšování velikosti těla:

- zvětšení dýchacího povrchu - vzniká tracheální dýchací soustava, jejíž složitá stavba zajišťuje velké zvětšení dýchacího povrchu
- posílení mechanismu difúze - cílená difúze kyslíku tracheální soustavou je velmi efektivní, protože kyslík se dostává přímo na místo určení a cesta tkáňové difúze (viz kap. 3.1.1.) je velmi krátká
- udržování vysokého koncentračního spádu - výměna vzduchu v tracheální soustavě se uskutečňuje ventilačními pohyby, které zajišťují udržování vysokého koncentračního gradientu kyslíku mezi tkáněmi a okolním vzduchem

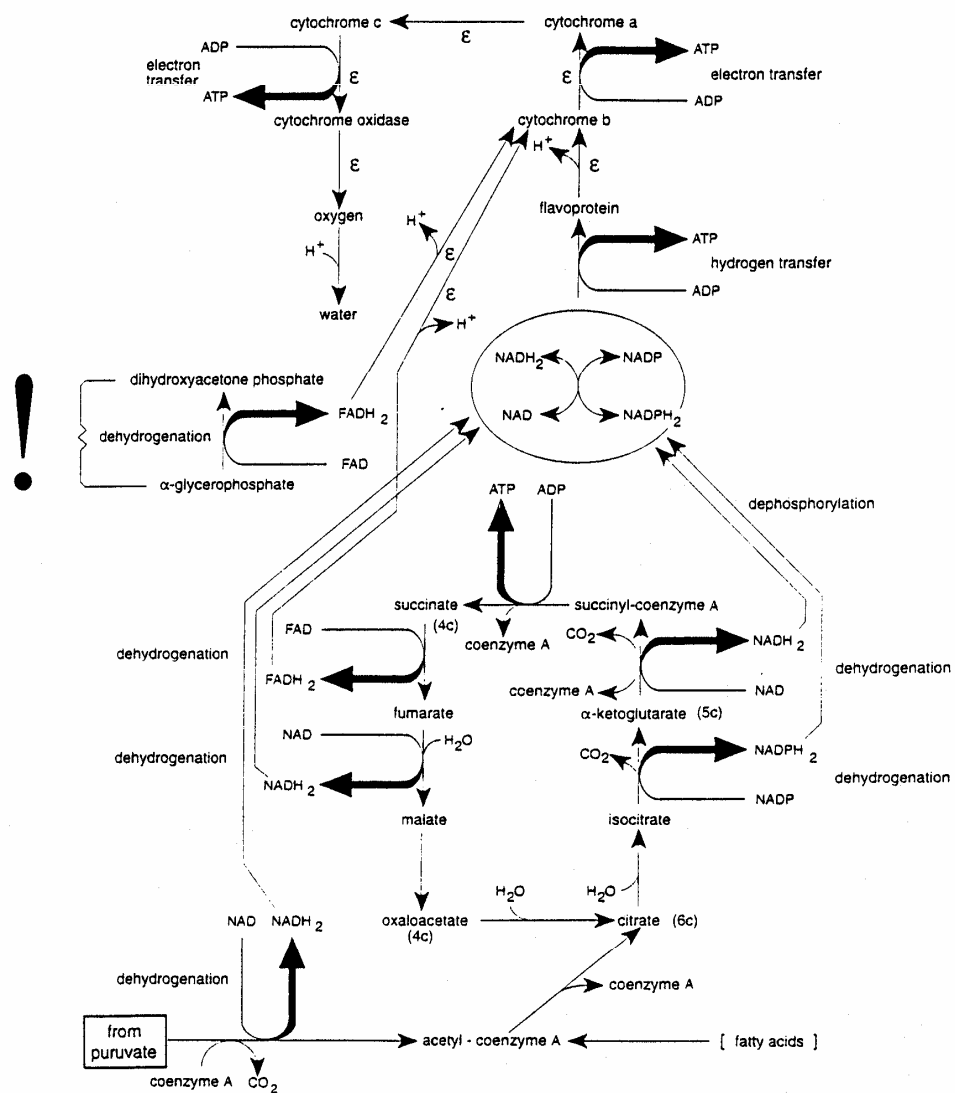


Fig. 9.39. The citric acid cycle and terminal oxidation in the mitochondria. Notice how the glycerol phosphate shuttle, which channels virtually all carbohydrate metabolism via puruvate (see Fig. 9.40), results in the greatest production of ATP. Bold, curved arrows show energy conserving steps. Fatty acids are introduced into the citric acid cycle via acetyl-coenzyme A.

U hmyzu se jako u zástupců vzdušnicovců vytváří dokonalá soustava trubic zasahující do všech částí těla, zvaná tracheální dýchací soustava (obr. 34), která zajišťuje zásobování těla kyslíkem přímo, bez účasti tělních tekutin. V klasické podobě se vytváří u suchozemského a některých skupin vodního hmyzu, u jiných skupin vodního hmyzu doznává různých modifikací a přizpůsobení.

3.1. Tracheální orgány a dýchání u suchozemských druhů hmyzu

Tracheální soustava představuje systém otevřených trubic - trachejí neboli vzdušnic, složitě rozvětvených v těle (obr. 34 a 35). S vnějším prostředím komunikují tracheje otvory - průduchy - stigmaty neboli spirakuly a uvnitř těla se postupně větví a do tkání vstupují v podobě velmi jemných chodbiček - tracheol.

- stigma - je uzavíratelné a uzávěr funguje jako filtr nebo regulátor ventilace. Primitivní druhy hmyzu mají větší počet stigmat, obecně pár na každý postcephalický článek. Největší počet je však 10 párů (2 thorakální a 8 abdominálních), ale většinou se setkáváme s 8-9 páry, u Dipter s jedním párem a u řady larev vodního hmyzu stigmata chybí úplně, pak mluvíme o - apneustických larvách (obr. 34). Neznamená to však, že zde není tracheální soustava vyvinuta, ale pouze to, že se tracheje neotevírají do vnějšího prostoru. Stigma se skládá z - atria a mechanické zátky neboli valvy, která je ovládána svalstvem odpovědným za otvírání a zavírání stigmat (obr. 35). Obvod stigmatu bývá silně chitinizován a od ostatní kutikuly je někdy kloubnatě oddělen. Atrium je často opatřeno různými zařízeními, která vdechovaný vzduch filtrují a zamezují vniknutí cizího tělesa do vzdušnice.

- tracheje - jsou to vchlípeniny kutikuly, které vedou vzduch přes silné - tracheální kmeny až do tracheol ve tkáních. Stavba tracheje (obr. 35) je obdobná jako u integumentu. Nacházíme zde ploché buňky tvořící epiteliální matrix, která je na vnější straně obalena bazální membránou. Směrem dovnitř epiteliální buňky vylučují kutikulu, která je stejně jako povrchová kutikula rozdělena na epi-, exo- a endokutikulu. Celá kutikulární vrstva je jemná a nazývá se - tracheální intima. Vrstva exokutikuly má ve vzdušnicích zcela zvláštní tvar a funkci: netvoří zde souvislou vrstvu, ale je vyvinuta v podobě šroubovitě vinutého, velmi pevného a pružného vlákna, které udržuje vzdušnici ve stavu stálé napnutosti. Toto vlákno se nazývá - taenidium. Mezi vytvořenými závití taenidiem zpevněné vzdušnice se nachází pouze intima, kterou mohou difundovat plyny.

- tracheoly - během svého průběhu v těle se vzdušnice větví až do nejtenších tracheálních trubiček, které pronikají do orgánů a jejich tkání (obr. 35 a 36). Na koncích těchto nejtenších vzdušnicových větévek, které ještě mají taenidium, se nachází hvězdčité tracheální buňky. Z výběžků těchto buněk vybíhají kapilární trubičky zvané - tracheoly, které mají velmi jemnou kutikulu, jsou bez taenidia a jsou propustné jak pro plyny, tak pro kapaliny. Jejich průměr se pohybuje okolo 1 μm . Tracheoly pronikají mezi buňky jednotlivých orgánů a

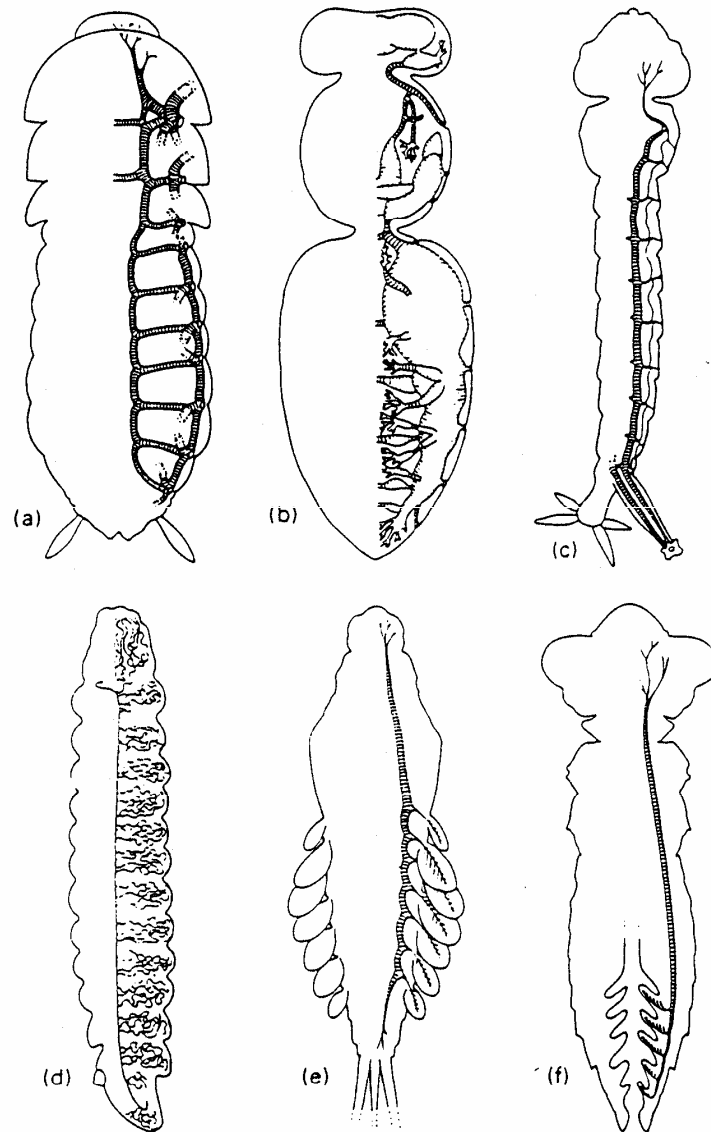


Fig. 3.11 Some basic variations in the ((a)–(c)) open and ((d)–(f)) closed tracheal systems of insects: (a) simple tracheae with valved spiracles, as in cockroaches; (b) tracheae with mechanically ventilated air-sacs, as in honey bees; (c) metapneustic system with only terminal spiracles functional, as in mosquito larvae; (d) entirely closed tracheal system with cutaneous gas exchange, as in most endoparasitic larvae; (e) closed tracheal system with abdominal tracheal gills, as in mayfly nymphs; (f) closed tracheal system with rectal tracheal gills, as in dragonfly nymphs. (After Wigglesworth, 1972; details in (a) after Richards and Davies, 1977; (b) after Snodgrass, 1956; (c) after Snodgrass, 1935; (d) after Wigglesworth, 1972.)

Obr. 35

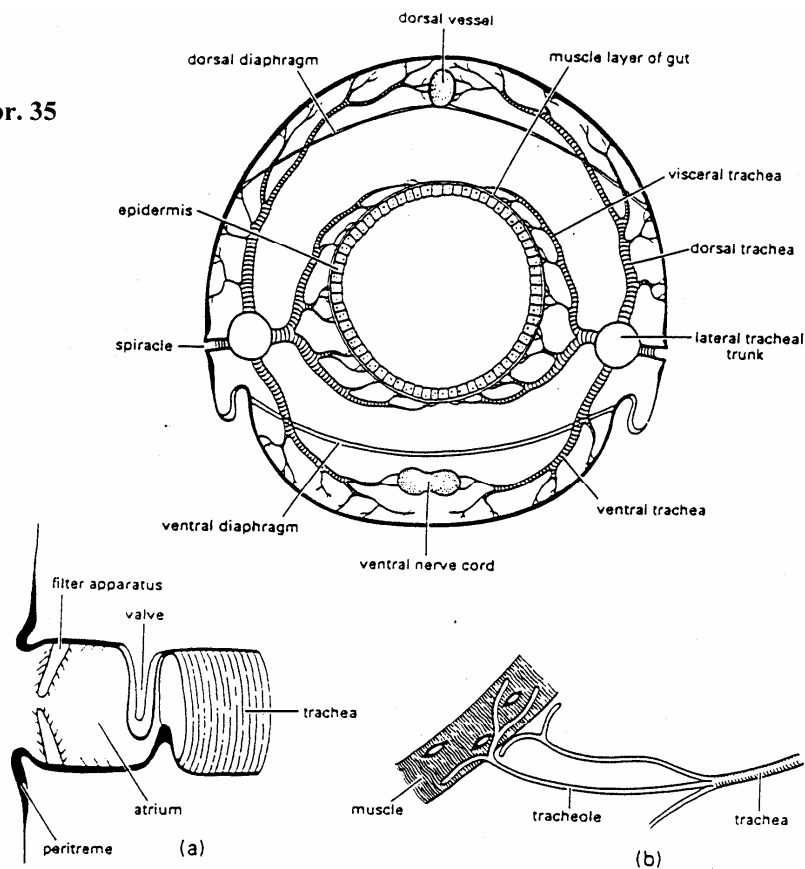
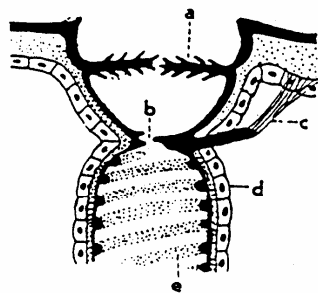
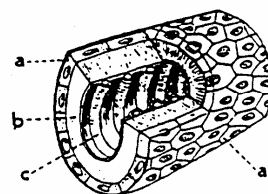


Fig. 3.10 Schematic diagram of a generalized tracheal system seen in a transverse section of the body at the level of a pair of abdominal spiracles. Enlargements show: (a) an atriopore spiracle with closing valve at inner end of atrium; (b) tracheoles running to a muscle fibre. (After Snodgrass, 1935.)



Stavba průduchu

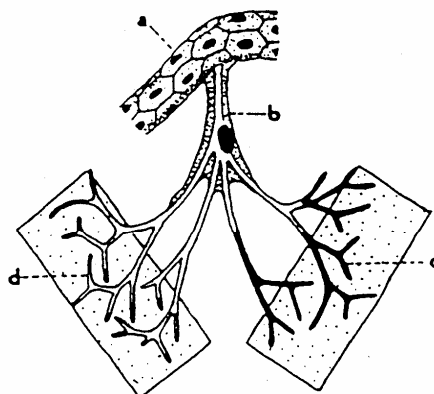
a = filtrační ústrojí, b = uzavíratelný otvor průduchu, c = otevírací sval, d = tracheální epitel, e = taenidium



Stavba vzdušnice

a = buňky tracheálního epitelu, b = intima, c = taenidium

Obr. 36

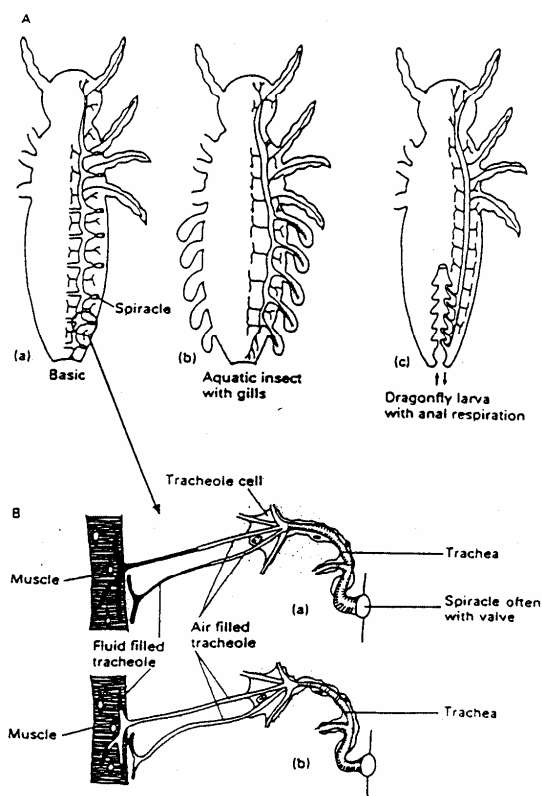


Stavba a funkce tracheol

a = koncová větévka trachee, b = tracheální buňka rozvětvená v tracheoly, c = tracheoly vyplněné krvomizou v nečinné tkáni, d = tracheoly bez krvomízy, rozvětvené ve tkáni, která spotřebovává kyslík

Fig. 11.6 A Tracheal systems: (a) basic; (b) aquatic insect with gills; (c) dragonfly naiad with anal respiration.

B Enlargement of tracheal system (enlarged from A (a)) - air enters through spiracles, which in most insects have valves. Large tubes (tracheae) lead to small (tracheoles). The latter can contain fluid (a) but during active metabolism the osmotic pressure of surrounding tissues increases and the fluid is withdrawn (b). Air is then drawn into the tracheoles, and passes by diffusion through their walls into the tissues. (Redrawn from various sources.)



vytvářejí v nich - tracheolární síť. Úkolem tracheol je přivádět kyslík až do nitra jednotlivých tkání.

Objem tracheální soustavy se pohybuje mezi 5 - 50% tělního objemu, což ale závisí na vývojovém stadiu i druhově. Je zřejmé, že pohybově aktivnější druhy mají objemnější, a tedy výkonnější tracheální soustavu. U některých druhů se tracheje rozšiřují a vytváří tak prostor pro zásoby vzduchu. Někdy je rozšíření natolik velké, že se útvar nazývá - vzdušný vak (včela, kruhošví - Diptera). Vzdušný vak kromě dýchací funkce také zlepšuje letové vlastnosti. Vzdušné vaky mají zpravidla velmi tenké taenidium, to někdy může i chybět. Někdy se vzdušné vaky během vývoje redukuje růstem okolních tkání.

3.1.1. Mechanismus výměny plynů

Kyslík vstupuje do tracheální soustavy stigmaty a postupuje trachejemi do tracheol jednak na základě - difúze umožněné existencí koncentračního gradientu, který je zajištěn vysokým obsahem kyslíku ve vzduchu a nízkým obsahem ve tkáních a jednak na základě - ventilace. Z tracheol pak vstupuje kyslík přímo do tkání. Do tracheol se zároveň z tkání uvolňuje oxid uhličitý, který spolu s vodními parami postupuje tracheálním soustavou ven z těla.

Difúze

Difúze má v tracheální soustavě dvě fáze. První fází je transport kyslíku trachejemi neboli vzdušná difúze a druhou fází je transport kyslíku v cytoplazmě neboli tkáňová difúze. Rychlost difúze závisí na několika faktorech - molekulové hmotnosti, takže kyslík difunduje rychleji než oxid uhličitý, koncentračním spádem a propustnosti systému (vzduch v trachejích). Výsledkem těchto faktorů je skutečnost, že kyslík difunduje ve vzduchu 100 000krát rychleji než ve vodě či tkáních, takže pro proces difúze kyslíku je limitující spíše cesta z konečků tracheol do mitochondrií tkáně než ze stigmat do tracheol. Délka tkáňové difúze je tak hlavním limitujícím faktorem velikosti tkání, obzvláště u létacích svalů, které mají vysoké požadavky na spotřebu kyslíku. Druhotně se tento fakt promítne i do možností velikosti celého hmyzího těla.

Přestože má oxid uhličitý vyšší molekulovou hmotnost než kyslík proniká díky vyšší rozpustnosti ve vodě tkáněmi 36krát rychleji než kyslík, takže limitující difúzní možnosti jsou dány kyslíkem nikoliv oxidem uhličitým. Ten se navíc díky své rozpustnosti může snadněji hromadit ve tkáních nebo v hemolymfě.

Malé množství kyslíku přijímá hmyz také difúzí přes kutikulu a integument, zpravidla je to však jen velmi malé procento. Většího významu tento způsob nabývá u endoparazitických a vodních druhů hmyzu, kde je spojen s apneustickou tracheální soustavou. Určitý význam může mít také u malých druhů s příznivým poměrem povrchu a objemu těla.

Předpokládá se, že difúze se uplatňuje jako výlučný mechanismus výměny plynů hlavně u malých druhů hmyzu nebo během abiotických stavů (např. kviescence).

Ventilace

K ventilaci tracheální soustavy dochází změnami jejího objemu. Tento proces však není tak jednoduchý, protože většina trachejí je kruhového průřezu a navíc vystužena taenidiem, což činí celý systém odolný proti změnám tlaku okolních tkání. Nicméně např. tracheální kmeny jsou schopny měnit objem a při stlačení vypuzují vzduch ven, zatímco při roztažení ho nasávají zpět. Mnohem efektivnější je však činnost vzdušných vaků, kde jsou vdechové a výdechové objemy mnohem větší. Tato činnost je ve velké míře závislá na změnách tlaku hemolymfy, kterých je dosaženo snížením objemu abdomenu a přesunem hemolymfy mezi různými částmi těla. Toho je dosaženo především rytmickými dýchacími pohyby, které dělíme na - dorsoventrální zplošťování a rozepínání zadečku a teleskopické zasouvání a vysouvání tělních článků (obr. 37).

Vstup kyslíku do tkání

Do tkání se kyslík dostává přímo z koncové tracheální hvězdicovité buňky přes tracheoly (obr. 38). V základním klidovém stavu jsou tracheoly vyplněny - serózní tekutinou. Obsah tekutiny v tracheolách je výsledkem rovnováhy mezi kapilárními silami, které udržují tekutinu v tracheolách a mezi bobtnací osmotickou silou koloidálních látek v cytoplazmě zásobované tkáně, která vysává tekutinu z tracheol. V době klidu kdy je osmotický tlak nízký, převládají kapilární síly, a proto jsou tracheoly vyplněny tekutinou. V době zvyšujícího se metabolismu, např. u pracujícího svalu, dochází ke štěpení glykogenu na glukózu, což má za následek růst osmotického tlaku, který převáží nad kapilaritou a tekutina je nasáta do tkáně. Vzduch postupující za tekutinou se tak dostává do přímého styku s tkání (svalem) a kyslík tak může být osmoticky odebírán buňkami přímo z konečků tracheol. Oxidačním procesem v tkáni pak dojde k poklesu osmotického tlaku a tekutina je kapilaritou nasávána zase zpět do tracheol. Potom se celý proces opakuje a probíhá stále dokola.

Řízení výměny plynů

Plynová výměna je u hmyzu pečlivě kontrolována nejen z důvodů zásobování tkání kyslíkem a nutností odstraňování oxidu uhličitého, ale přistupuje zde další, u hmyzu velmi významný faktor, a to je ztráta vody během dýchacího procesu. Zvláště u suchozemských druhů hmyzu je intenzita dýchání vždy výsledkem kompromisu mezi potřebou kyslíku ve tkáních a ztrátou vody vydechovaným vzduchem. V období klidu (bez pohybu) jsou většinou stigmata zavřena a otevírají se pouze periodicky, aby se co nejvíce omezily ztráty vody. U druhů dobře přizpůsobených suchému podnebí nacházíme stigmata velmi malá, hluboko

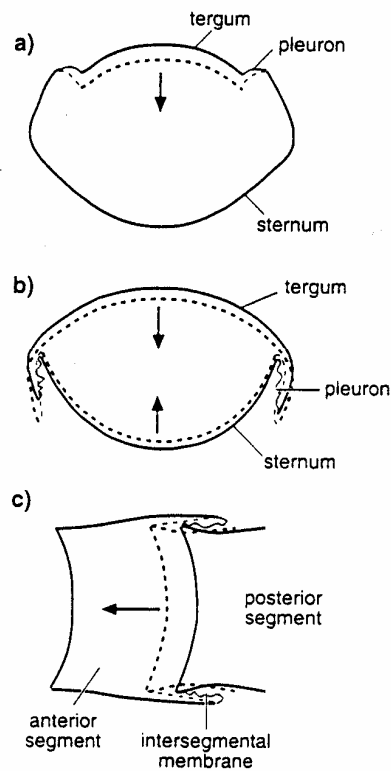
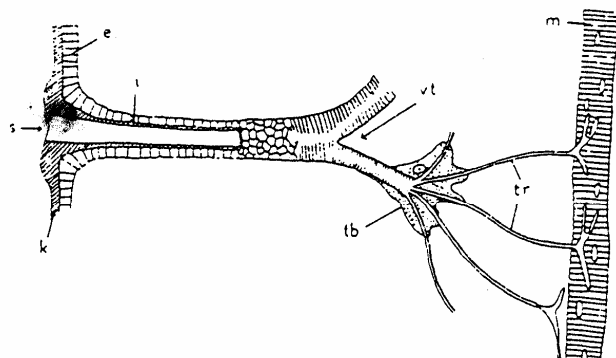
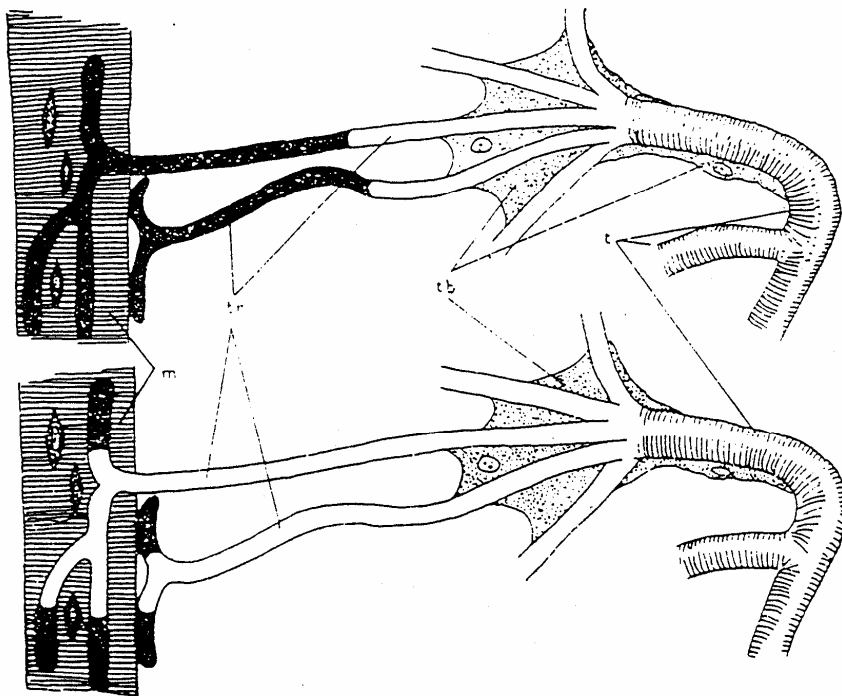


Fig. 17.14. Ventilatory movements of the abdomen. Dashed lines represent the contracted position, compressing the abdominal airsacs and causing expiration. Arrows indicate directions of movement in the compression phase (from Snodgrass, 1935). (a) Dorso-ventral compression involving tergal depression, transverse section. (b) Dorso-ventral compression involving both tergum and sternum, transverse section. (c) Longitudinal compression by telescoping one segment within another anterior to it, horizontal section.

Obr. 38



Obr.131.Schéma jednotlivých částí vzdušnice. (k - kutikula povrchu těla, s - dýchací otvor, e - epitel, i - tracheální intima, vt - větvení tracheí na stále tenčí trubice ..., tb - tracheální buňka, tr - tracheoly zásobující orgány kyslíkem, m - sval).



Obr.132.Schéma vysvětlující přívod kyslíku do svalu. (t - trachea, tb- tracheální buňka, tr - tracheoly; bílé: partie obsahující vzduch, černá: konečná partie tracheol obsahující serosní tekutinu a spojené přímo se svačem, m - sval). - Nahoře: Stav klidu. Vzduch je vysoko stoupající tekutinou daleko odloučen od svalu. - Dole: Sval v činnosti. Unavující se sval vtahuje do sebe tekutinu z konců tracheol a tato je absorbována svačem do té míry, že vzduch se dostává přímo do styku s unaveným svačem, který nyní potřebuje oxidaci a je svačem přímo osmoticky odebírán z konečků tracheol.

zapaštěná do kutikuly a opatřená složitými kutikulárními výrůstky, které ztráty vody snižují na minimum.

Řízení výměny plynů je zajištěno jednak otevíráním a zavíráním stigmat a jednak řízením dýchacích pohybů. Práce obou mechanismů je pečlivě koordinována. Tato koordinace umožňuje jednosměrný tok plynů v tracheálním systému - anteriorní stigmata tak zpravidla slouží k nádechu a posteriorní k výdechu plynů.

- činnost záklopky stigmatu - je kontrolována svaly inervovanými motoneurony z ganglií stejného nebo nejbližšího předního segmentu. Frekvence motorických impulsů závisí na všech třech faktorech - (a) potřebě kyslíku, (b) hromadění oxidu uhličitého i (c) množství vody v organismu.

- řízení ventilačních pohybů - je zajištěno abdominálními ganglii, jejichž motoneurony produkují rytmické impulsy s vysokou automacií. Tomu je nadřazeno centrum v metathorakálním gangliu. Spuštění ventilačních pohybů je ovlivněno především akumulací oxidu uhličitého a v menší míře také nedostatkem kyslíku v tracheální soustavě.

3.2. Tracheální orgány a dýchání vodních druhů hmyzu

Vlastnosti kyslíku - obsah kyslíku ve vzduchu je 200 000 ppm (parts per million), ale ve vodě maximálně pouze 15 ppm (ve studené, kyslíkem nasycené vodě). Přesto musí vodní hmyz kyslík z vody získávat, i když některé druhy mohou vydržet i delší dobu v anoxických podmínkách. Anaerobní respirace však obecně funguje jen na buněčné úrovni a poskytuje pouze 19x méně energie než aerobní respirace.

Obsah kyslíku ve vodě závisí na řadě faktorů - jako jsou teplota, salinita, parciální tlak. Ve stojatých vodách se při sycení vody kyslíkem uplatňuje především difúze, což je mechanismus značně pomalý. Navíc je zde kyslík spotřebováván bakteriemi a rostlinami, což vede až k - bentické anoxii. Změny obsahu kyslíku v takové vodě jsou spíše sezónního charakteru.

Obsah kyslíku v tekoucí vodě je relativně vysoký, zvláště pak ve vodě studené. Kolísá však značně činností zelených organismů, které ve dne kyslík produkují a v noci spotřebovávají. Změny obsahu kyslíku v takové vodě jsou spíše circadiálního charakteru.

Výměna plynů ve vodě - přestože je hmyzí kutikula pro kyslík značně nepropustná, tak se určité malé množství kyslíku do těla difúzí neustále dostává i ve vodě. Efektivnost tohoto mechanismu je však značně malá, množství takto získaného kyslíku může stačit jen nejmenšímu vodnímu hmyzu jako jsou počáteční instary některých Dipter a Trichopter. Větší druhy musí získávat kyslík aktivně. Setkáváme se zde se dvěma strategiemi - příjem kyslíku z vody a příjem atmosférického kyslíku ze vzduchu. Obě metody mají velkou řadu modifikací, rozmanité způsoby realizace a někdy se rozdíl mezi nimi stírá.

3.2.1. Dýchání u hmyzu přijímajícího kyslík z vody

Vodní druhy hmyzu, které zvolily tuto strategii mají - uzavřený tracheální systém, což znamená, že jejich stigmata jsou nefunkční - hovoříme o apneustických druzích hmyzu. Patří sem např. larvy jepic, pošvatek, chrostíků, vážek, některých vodních brouků atd. Kyslík se u těchto druhů hmyzu dostává do těla prostřednictvím - tracheálních žáber (obr. 39). Jsou to lamelární, členité útvary kryté velmi tenkou kutikulou a jsou uspořádané tak, aby vytvářely co největší povrch a zásobovaly tak snadněji tělo kyslíkem. Jsou protkány normálními vzdušnicemi. V žábrách je kyslík zachycován dýchacím epitelem, odkud difunduje do tracheol žáber a dále se šíří v plynném stavu vzdušnicemi do tkání, kde se předává stejným způsobem jako je tomu u suchozemského hmyzu. Žábry jsou zpravidla abdominální nebo kaudální, ale mohou být i na bázi nohou, maxilách, anusu nebo dokonce v rektu, kde se nazývají - střevní tracheální žábry. Nacházíme je u vážek, kde je síť tracheol rozvětvena v rozšířené stěně konečníku (obr. 39). Kyslík se do nich dostává z vody nasávané a vypuzované rektem. Žábry často kmitají, jsou v blízkosti pohybových orgánů nebo jsou zvláště pak u druhů z rychle tekoucích vod omývány dobře okysličenou vodou. Cílem je zajistit rychlou výměnu a přísun čerstvé vody do blízkosti žáber.

U některých zástupců vodního hmyzu (pakomáři - Chironomidae, některé ploštice a mouchy) se v zásobování tkání kyslíkem uplatňuje krevní barvivo hemoglobin - tyto druhy tedy používají takového způsobu přenosu kyslíku, který je běžný u obratlovců (obr. 39). Hmyzí hemoglobin se však některými vlastnostmi liší od obratlovčího. Obratlovčí hemoglobin má relativně nízkou afinitu ke kyslíku, váže ho ze vzduchu, tedy z prostředí, kde je kyslíku relativní nadbytek. Hmyzí hemoglobin se setkává jen z nízkým tlakem kyslíku, a aby ho mohl vůbec navázat, musí mít pro něj vysokou afinitu. Např. hemoglobin larev Chironomidů má molekulovou hmotnost 31,4 kDa, což je jen asi polovina hmoty hemoglobinu obratlovců a vyznačuje se přítomností pouze dvou hemových skupin. Jeho velká afinita ke kyslíku se projevuje tím, že je nasycen z 50 % již při parciálním tlaku 100 Pa - ke stejnému nasycení je u obratlovčího hemoglobinu třeba tlaku 3000 Pa. Larvy Chironomidů sytí svůj hemoglobin kyslíkem tak, že kmitají tělem v okysličené vodě a urychlují tak pronikání kyslíku přes kutikulu a jeho vazbu na hemoglobin. Kyslík se z takového hemoglobinu uvolňuje, když pohyby ustanou nebo když to vyžaduje potřeba kyslíku ve tkáních třeba po anaerobní respiraci. Funkce hemoglobinu zde tedy nespočívá v zajištění normálního dýchání, ale spíše v zajištění zásobování kyslíkem v situacích, které vyžadují rychlý přesun kyslíku do určitých tkání, tedy především k určitým svalům. Tím je zabezpečena jejich aerobní činnost, i když pouze na omezenou dobu.

Uzavřený tracheální systém mají i někteří parazité - výměna plynů se děje přes kutikulu.

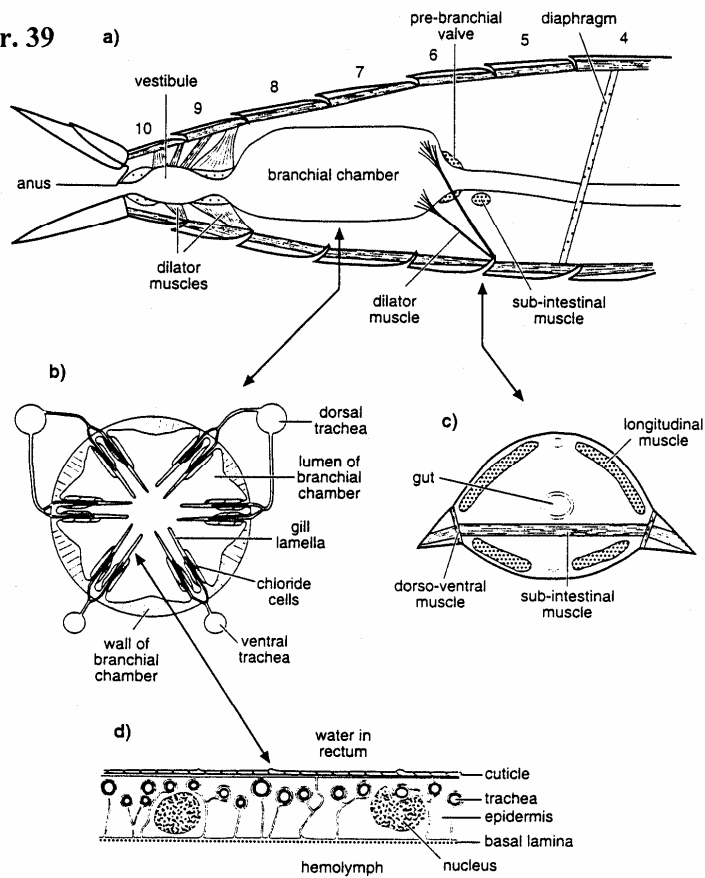


Fig. 17.29. Tracheal gills in the rectum of a dragonfly larva (after Mill & Pickard, 1972; Tillyard, 1917). (a) Longitudinal section through the abdomen. Numbers indicate abdominal segments. (b) Transverse section through the branchial chamber (c) Transverse section through abdominal segment 6 showing the subintestinal muscle. (d) Detail of gill epithelium showing the tracheae close beneath the cuticle (after Schmitz & Kornich, 1976).

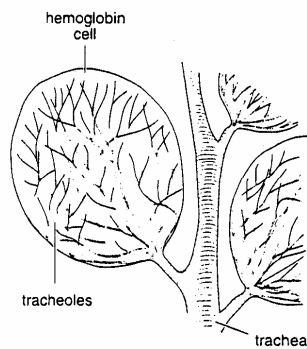


Fig. 17.36. Hemoglobin occurs in hemoglobin cells of the larva of the bot fly, *Gasterophilus* (after Keilin, 1944).

3.2.2. Dýchání u vodního hmyzu přijímajícího atmosférický kyslík

Některé druhy vodního hmyzu se chodí pravidelně nadechovat k hladině a jsou zcela nezávislé na obsahu kyslíku ve vodě (např. některé druhy Dipter). Jiné druhy mají značně neobvyklý zdroj kyslíku - mohou ho přijímat z vaskulárního systému kořenů nebo stonků vodních rostlin. Obecně platí, že zástupci vodního hmyzu získávající atmosférický kyslík mohou žít i ve značně znečištěných tůních nebo dokonce v ropných jezírkách. Druhy s touto strategií si často vytváří zásoby vzduchu ve formě bublin pod křídly, kutikulárními výběžky, chlupy atd. Do bubliny proniká aktivně kyslík z vody, takže jde vlastně o určitý typ - fyzikálních žaber, protože se nejedná o pouhou zásobárnu vzduchu, ale o funkční “tracheální žábry”. Do bubliny ústí klasické spirakulum, kterým proudí vzduch do tracheálního systému.

Princip bubliny fungující na způsobu fyzikálních žaber spočívá v tom, že poskytuje organismu více kyslíku, než kolik je ho obsaženo v bublině při jejím vytvoření (obr. 40). Tehdy bublina zpravidla obsahuje 21 % kyslíku a 78 % dusíku. Během dýchání se však poměr obou plynů mění, jednak spotřebou kyslíku a vydechováním oxidu uhličitého a jednak difúzí uvedených plynů z bubliny do vody a naopak. Oxid uhličitý je velmi dobře rozpustný ve vodě, proto velmi rychle z bubliny difunduje a nikdy ho v ní není příliš mnoho. Kyslíku v bublině pochopitelně rychle ubývá jeho utilizací v těle, což vede ke snížení jeho parciálního tlaku a naopak ke zvýšení parciálního tlaku dusíku. To má za následek difúzi kyslíku z vody do bubliny a naopak zvýšenou difúzi dusíku z bubliny do vody. Tak je vzduch v bublině obohacován o nový kyslík, který může být organismem dále využíván. Celý proces je o to účinnější, že kyslík se dostává do bubliny 3krát rychleji než dusík z bubliny do vody. Výsledným efektem celého systému je tedy značné prodloužení životnosti bubliny jako zdroje kyslíku, a tedy její přiblížení funkci opravdových žaber.

Bublinu je však nutno čas od času přece jen vyměnit, nejen z důvodů obnovy kyslíku, ale i obnovy dusíku. Ten je totiž nezbytný pro udržení bubliny jako takové, a tím zajištění její žaberní funkce. Bez dusíku by totiž nemohlo docházet ke změnám parciálních tlaků během spotřeby kyslíku organismem a bublina by sloužila jako prostá zásobárna vzduchu - nikoliv jako žábry. Z tohoto důvodu také hmyz s experimentální bublinou tvořenou čistým kyslíkem a i ve vodě kyslíkem nasyceným, nepřežívá tak dlouho jako s bublinou obsahující dusík.

Četnost výměny vzduchu v bublině, a tedy její životnost záleží na aktivitě daného druhu hmyzu a především na teplotě vody: nižší teplota vody zpomaluje metabolismus, snižuje spotřebu kyslíku a zvyšuje jeho obsah ve vodě a tím zásobování bubliny. U vyšší teploty je to naopak. Např. brouk rodu Hydrous může být v zimním období ponořen i několik měsíců bez vynoření. Aktivní hmyz musí obsah bubliny obnovovat mnohem častěji. Při teplotě vody nad 15°C účinnost celého systému velmi rychle klesá.

U některých druhů vodního hmyzu se netvoří bublina, ale na hydrofobních chlupcích se vytváří vzduchový film - plastron (obr. 40). Plastron pak funguje jako typické fyzikální žábry a kryje spotřebu těla kyslíkem, který proniká do plastronu difúzí. Mluvíme pak o –

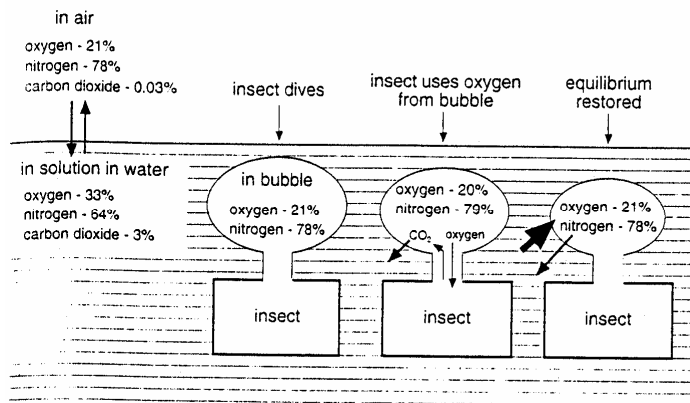
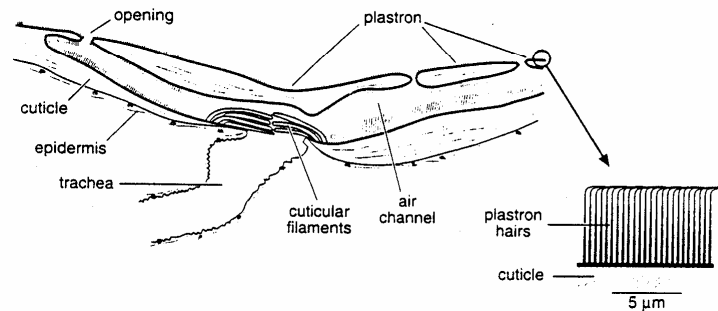
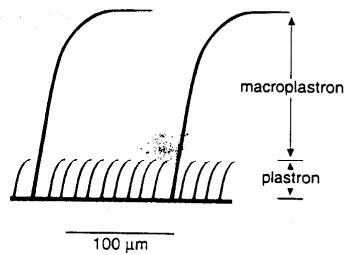


Fig. 17.26. Diagram of an air bubble acting as a physical gill. As the insect dives, the gases in the bubble are in equilibrium with those dissolved in the water. As the insect uses oxygen, the equilibrium is perturbed. It is restored by the inward movement of oxygen and the outward movement of nitrogen. This is a continuous process; it is shown as two separate steps for clarity. Note that carbon dioxide produced by the insect is immediately dissolved in the water. Oxygen comes out of solution faster than nitrogen goes in. The bubble shrinks continuously as nitrogen goes into solution.

a) *Aphelocheirus*



b) *Hydrophilus*



c) *Elmis*

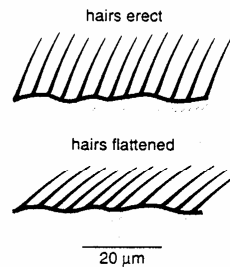


Fig. 17.31. Plastron. (a) Plastron of *Aphelocheirus* (Hemiptera). Section through a spiracular rosette showing the junction of a trachea with a system of channels in the cuticle connecting with the plastron. Below right, detail of the plastron (after Thorpe & Crisp, 1947a). (b) Macroplastron of *Hydrophilus* (Coleoptera) (after Thorpe & Crisp, 1949). (c) Macroplastron of *Elmis* (Coleoptera) showing the hairs erect, forming a macroplastron (above) and with the hairs compressed so that only the true plastron remains (after Thorpe & Crisp, 1949).

plastronovém dýchání. Většina objemu plastronu je tvořena dusíkem, což umožňuje udržování efektivního kyslíkového gradientu. Tloušťka plastronu je zpravidla dána délkou hydrofobních chlupů, které umožňují její tvorbu. U rodu Aphelocheirus (Hemiptera) je plastron držen chloupky dlouhými 5-6 μm o průměru 0,2 μm s hustotou 2,5 milionu/ mm^2 - takové chloupky jsou schopny vydržet tlak až 400 kN/m^2 .

Vzduchové rezervy mají kromě dýchací funkce i - hydrostatickou funkci.

4. Osmoregulace a exkrece toxických produktů metabolismu

Během metabolismu živin vznikají v organismu odpadní látky. Nejvýznamnější jsou - oxid uhličitý, voda a odpadní dusík. Oxid uhličitý a voda se odstraňují dýcháním nebo tělním povrchem, případně výkaly. Odstranění odpadního dusíku vyžaduje přítomnost speciálních vylučovacích orgánů. Odpadní dusík vzniká v organismu ve formě - amoniaku, což je velmi toxická látka, která zpravidla prodělavá detoxikaci nejčastěji na močovinu nebo kyselinu močovou.

Podle formy vylučovaného odpadního dusíku (obr. 41) dělíme živočichy na:

1. Amonotelní - vylučují amoniak spolu s velkým množstvím vody, aby se naředěním snížila toxicita amoniaku; zpravidla vylučují i malé množství kyseliny močové (většina vodních bezobratlých, vodní hmyz)
2. Urikotelní - vylučují špatně rozpustnou kyselinu močovou s malým množstvím vody (např. suchozemský hmyz, plži - obecně živočichové, kteří žijí v suchém prostředí a musí s vodou šetřit)
3. Ureotelní - vylučují dobře rozpustnou močovinu spolu s větším množstvím vody (např. korýši, většina měkkýšů, ostnokožci, savci)

4.1. Exkrece odpadních látek

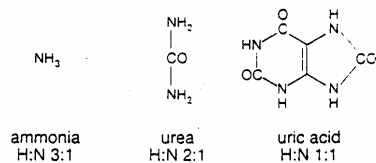
Hlavním vylučovacím orgánem hmyzu jsou - Malpighické trubice (obr. 42). Jsou to jednoduché trubicovité žlázy, které ústí do zažívacího traktu zpravidla na rozhraní mezenteronu a proctodea. Jsou ektodermálního původu, nemají však kutikulu ani jí homologickou intimu. Malpighické trubice zpravidla volně plavou v hemocélu podél proctodea a jejich počet kolísá od několika kusů (ploštice) po asi 200 (saranče); chybí u mšic. Někdy jsou spojeny anastomózami. Jejich připojení na zažívací trakt zpravidla označuje hranici mezi středním a zadním střevem (obr. 42). Jsou tvořeny jednovrstevným epitelem s velkými buňkami v podobě plástu, na kterých se nachází tyčinkovité nebo kartáčekovité útvary - mikroklky, mikrovilli. Buňky Malpighických tubic obsahují velké množství mitochondrií, protože jsou metabolicky velmi aktivní. Na povrchu tubic může být slabá vrstva svaloviny zajišťující pohyb.

U některých druhů hmyzu (Neuroptera) jsou Malpighické trubice modifikovány na snovací žlázy a produkují hedvábí.

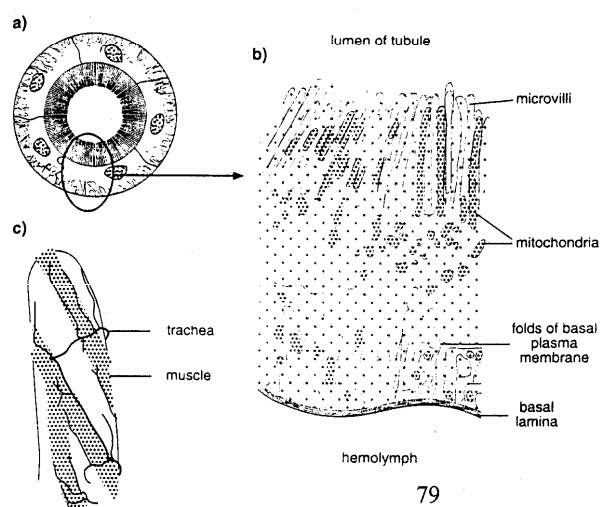
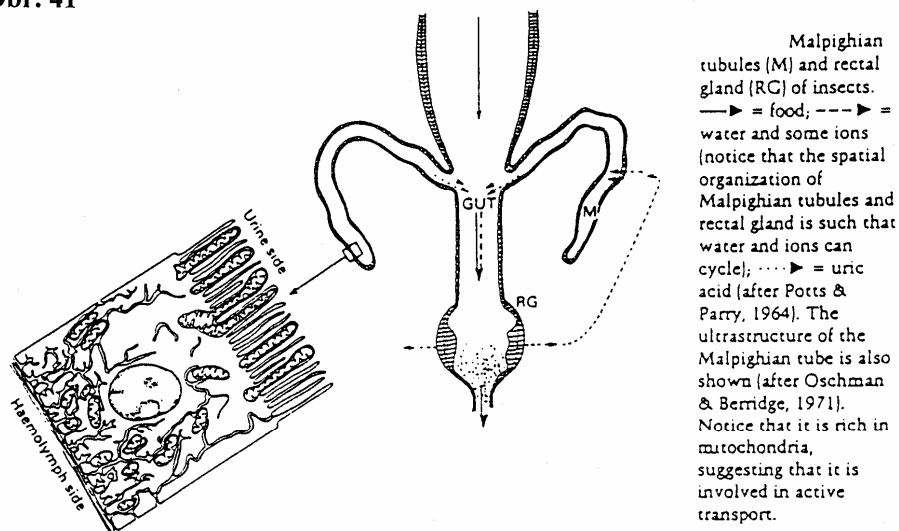
Proces tvorby moči

Každá Malpighická trubice se skládá z horního, distálního (průsvitného) konce a dolního proximálního (neprůsvitného) konce (obr. 42). Do distální části se z hemolymfy dostává voda s rozpuštěnými odpadními látkami (proto je úsek průsvitný) a vzniká zde - primární moč,

Molekuly tří nejběžnějších dusíkatých exkrementních produktů - amoniaku, močoviny a kyseliny močové. Nízký poměr H:N pro kyselinu močovou znamená, že na její syntézu bylo spotřebováno méně vody než u močoviny nebo amoniaku (vodíkový atom pochází z vody).



Obr. 41



Obr. 42

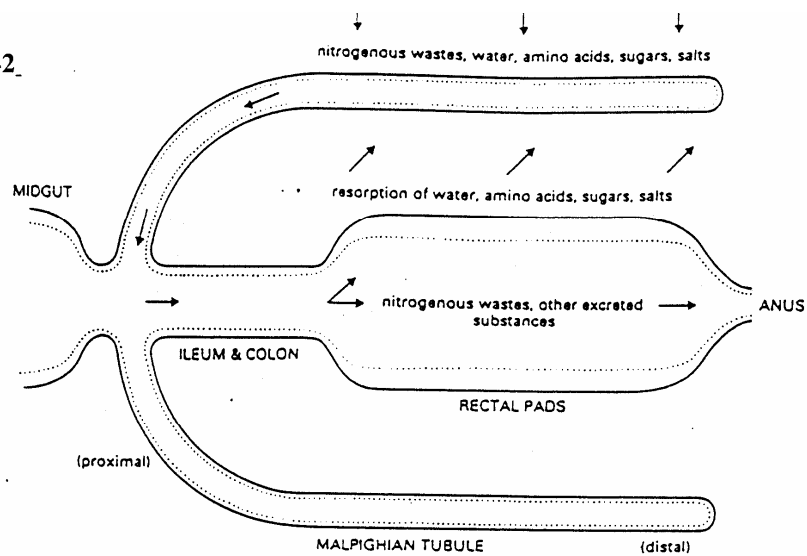


Fig. 3.17 Schematic diagram of a generalized excretory system showing the path of elimination of wastes. (After Daly *et al.*, 1978.)

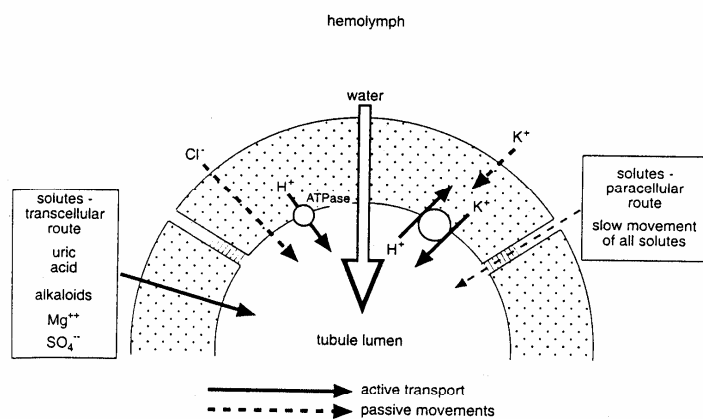
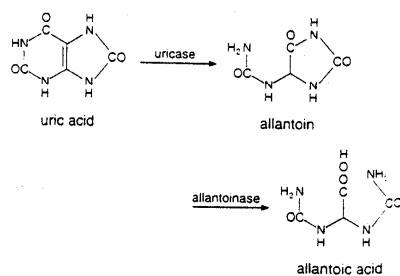


Fig. 18.5. Production of primary urine. Representation of the processes involved in the movement of water into the tubule and associated transcellular and paracellular movements of solutes (based on Maddrell & O'Donnell, 1992; Phillips, 1981).



Přeměna močoviny na allantoin a kyselinu alantoovou.

kteřá je izotonická s hemolymfou, ale iontové složení je jiné. Kromě hlavního exkrečního produktu - kyseliny močové - obsahuje primární moč také malé množství močoviny, různé anorganické ionty Cl^- , PO_4^{3-} , Na^+ , K^+ , Ca^{++} , barviva (urochromy), pteridiny, aminokyseliny, cukry, látky odvozené od kyseliny močové jako allantoin, kyselinu alantoovou (např. u Heteropter) (obr. 42), hypoxantin a samozřejmě vodu. Samotná kyselina močová se vylučuje jako taková nebo ve formě solí (draselných, sodných).

Primární moč má vysoký obsah K^+ a hlavně Cl^- iontů, naopak obsah Na^+ je relativně nižší. Některé látky se do lumenu Malpighických trubic dostávají aktivním transportem (obr. 42) za spotřeby energie z ATP - jsou to kyselina močová, K^+ ionty, které pak zajišťují gradient osmotického tlaku odpovědný za pasivní přesun vody, dále pak prolin (později se využívá jako energetický zdroj v rektálních buňkách), nemetabolizovatelné a toxické látky. Naopak Cl^- ionty, cukry a aminokyseliny jsou filtrovány pasivně. Jak pasivní, tak i aktivní transport se děje buď transcelulární dráhou přes buňky nebo paracelulární dráhou mezi buňkami Malpighických trubic. Paracelulární cesta je pomalejší, protože jednotlivé buňky jsou spojeny desmozomy, které významně snižují permeabilitu, a také proto, že celková plocha buněk je daleko větší než plocha jejich spojů.

Primární moč postupuje směrem do proximální části Malpighických trubic a cestou se dále modifikuje odčerpáváním vody, iontů (především draselných a sodných, které se resorbují jako hydrogenuhličitan) a cukrů. Vzniká tak zakalená suspenze - definitivní moč. Urát je v ní vysrážen (neprůsvitná část) a postupuje dále do zadního střeva. Zde se obsah Malpighických trubic mísí se střevním obsahem, ze kterého je opět odčerpávána voda a značný podíl zbývajících iontů. Ionty se vychytávají prostřednictvím tzv. chloridových buněk (obr. 43), které jsou navzdory svému jménu schopny transportovat i jiné ionty než chloridové. Chloridové buňky jsou schopny tyto ionty vychytávat i při velmi nízké koncentraci proti koncentračnímu spádu, ovšem za značné spotřeby energie ATP. U sladkovodního hmyzu se však chloridové buňky mohou nacházet nejen ve střevě, ale i v epidermis, a to buď izolovaně nebo ve skupinách (obr. 43). Pro chloridové buňky jsou charakteristické hluboce vnořené útvary plasmatické membrány a velké množství mitochondrií někdy na tyto membrány navázaných. Kutikula na povrchu buňky bývá perforována nebo např. u jepic kryta pouze epikutikulou o tloušťce 0,5 μm .

U Trichopter se chloridové buňky shlukují dohromady a vytváří - chloridové epitelium umístěné na dorsálním povrchu některých abdominálních segmentů. U larev komárů tvoří epitelium struktury zvané anální papily (obr. 43). Jejich velikost značně kolísá v nepřímé závislosti na koncentraci iontů ve vodě. Pokud např. chováme larvy komára Culex ve vodovodní vodě, která má obecně velmi nízký obsah chloridových a sodných iontů (pod 6 ‰), tak dojde ke zvětšení těchto papil a ty jsou schopny svou zvýšenou činností udržet koncentraci těchto iontů v hemolymfě na odpovídající úrovni. Teprve po přemístění pokusných larev do destilované vody dojde k poklesu iontů v hemolymfě.

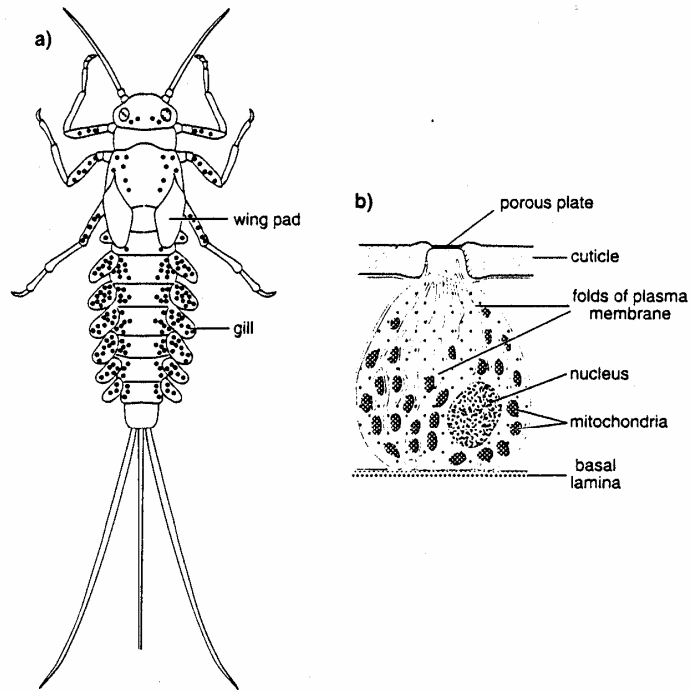


Fig. 18.2. Chloride cells in a mayfly larva (after Komnick, 1977). (a) Dorsal view of larva. Dots show positions of the chloride cells. Their size is greatly exaggerated. (b) Diagrammatic section through a chloride cell. In some chloride cells, the basal plasma membrane, rather than the apical membrane, is infolded.

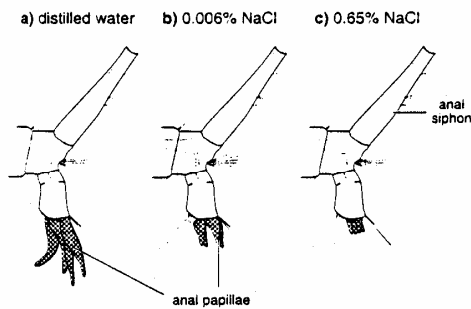


Fig. 18.3. Chloride epithelium. Posterior end of a mosquito larva showing the anal papillae (shaded), which contain the chloride epithelium. Their size is reduced in larvae reared in water containing higher salt concentrations (after Wigglesworth, 1965).

Řízení exkrece a osmoregulace

Přesuny odpadních látek včetně vody a solí mají podstatný vliv na udržování homeostázy v těle, proto jsou tyto procesy velmi pečlivě regulovány osmoregulačními mechanismy.

Vlastní diuréza je řízena hormonálně - diuretickým hormonem z corpora cardiaca (viz kap. 10.2.3.1.), který stimuluje produkci moči. Kromě něho bylo popsáno několik dalších diuretických a nebo antidiuretických peptidických faktorů z nervové soustavy nebo přímo z corpora cardiaca. Diuretický účinek mají také - leukokininy a cardioaccelerating peptides (viz kap. 10.2.3.4.). Naproti tomu činnost chloridových buněk a přesuny iontů v zadním střevě obecně jsou stimulovány dvěma neurohormony z corpora cardiaca - ion transport peptide, který řídí tuto činnost v ileu a chloride transport stimulating hormone, který je aktivní v rektu.

Odpadní produkty hmyzího metabolismu, především pak dusíkaté odpadní látky se mohou v těle hromadit a získávat druhotně nějakou biologickou funkci. Příkladem jsou - dusíkaté pigmenty (viz kap. 1.1.2.). Tyto látky pak mají funkci ochranného zbarvení, obranných mechanismů, mimiker atd. Jindy se odpadní látky hromadí v tukovém tělese v urátových buňkách (viz kap. 2.4.), které akumulují kyselinu močovou. Např. švábi *Periplaneta americana* neexkretují kyselinu močovou, ale ukládají uráty ve velkém množství v těle. Produkují také značné množství amoniaku, kterého se zbavují výkaly.

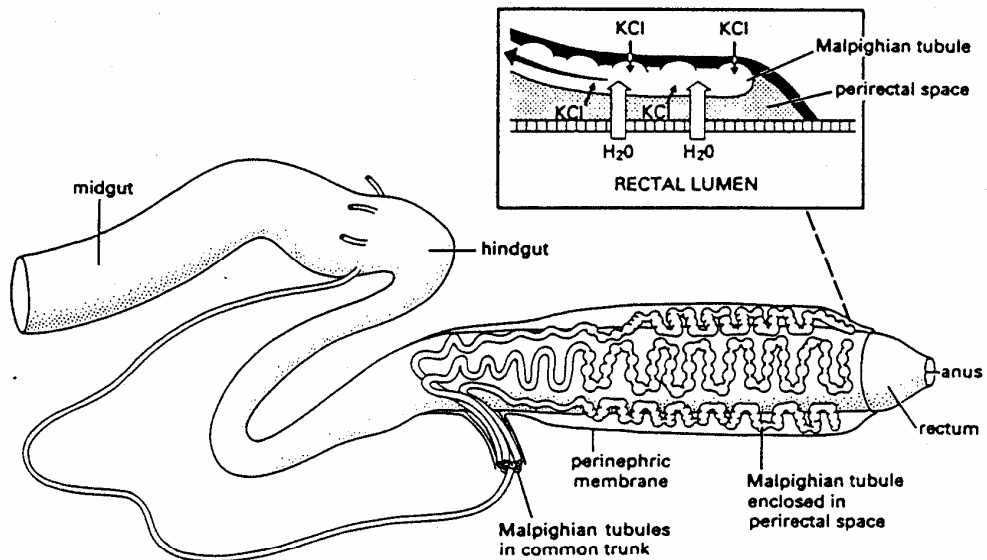
4.2. Kryptonefrický systém

U některých zástupců Coleopter, Lepidopter a Hymenopter se vytváří exkrekčně osmotické zařízení zvané - kryptonefrický systém (obr. 44), který zajišťuje téměř úplnou dehydrataci a iontovou reabsorpci výkalů a umožňuje přežití těchto zástupců v extrémně suchých podmínkách (zrniny uložené v silu, vysušené kůže atd). Tento systém dokonce umožňuje využívat vodu ze vzdušné vlhkosti v rektu, což je nejlépe prozkoumáno u larev potemníka *Tenebrio molitor* (obr. 45). Mechanismus funkce kryptonefrického systému spočívá v tom, že distální konce Malpighických tubic jsou v kontaktu s rektální stěnou prostřednictvím - perinefrické membrány. Toto spojení umožňuje transport iontů - převážně KCl - a jejich akumulaci v Malpighických tubicích, což vytváří silný osmotický gradient, který vychytává vodu z perinefrického prostoru i samotného rekta. Takto získaná tekutina pak prochází do proximální části Malpighických tubic, kde se dostává do hemolymfy nebo se recykluje v rektu.

4.3. Produkce moči a osmoregulace u suchozemských, sladkovodních a slanovodních druhů hmyzu

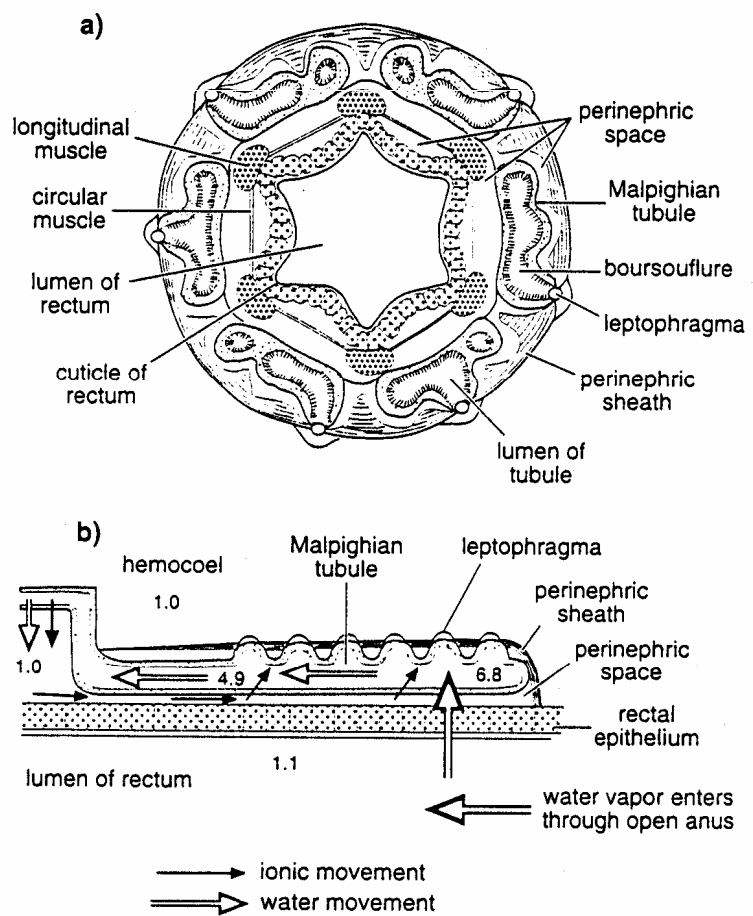
- suchozemský hmyz - (obr. 46) produkce primární moči závisí na aktivním transportu draselných (někdy i sodných) iontů do Malpighických tubic následovaném pasivním pohybem aniontů, převážně chloridových, z důvodů ustavení elektrické rovnováhy. Přímá exkrece takové moči by však znamenala obrovské ztráty uvedených iontů, tomu je však

BOX 3.4
CRYPTONEPHRIC SYSTEMS



Many larval and adult Coleoptera, larval Lepidoptera and some larval Symphyta have a modified arrangement of the excretory system which is concerned either with efficient dehydration of faeces before their elimination (in beetles) or ionic regulation (in plant-feeding caterpillars). These insects have a **cryptonephric system** in which the distal ends of the Malpighian tubules are held in contact with the rectal wall by the perinephric membrane. Such an arrangement allows some beetles that live on a very dry diet, such as stored grain or dry carcasses, to be extraordinarily efficient in their conservation of water. Water may even be extracted from the humid air in the rectum. In the cryptonephric system of the mealworm *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), shown here, ions (principally potassium chloride, KCl) are transported into and concentrated in the six Malpighian tubules creating an osmotic gradient that draws water from the surrounding perirectal space and the rectal lumen. The tubule fluid is then transported forwards to the free portion of each tubule, from which it is passed to the haemolymph or recycled in the rectum. (After Grimstone *et al.*, 1968; Bradley, 1985.)

Fig. 18.14. Absorption of water vapor from the rectum of a beetle larva (*Tenebrio*). (a) Transverse section of the cryptonephridial complex (after O'Donnell & Machin, 1991). (b) Diagrammatic representation of ionic and water movements. It is assumed that ions are pumped into the Malpighian tubules from the hemolymph, but not via the leptophragmata, whose function is unknown. Numbers show the osmotic pressure in Osmol kg^{-1} . Note the very high levels in the Malpighian tubule (based on Machin, 1983; O'Donnell & Machin, 1991).



Obr. 46

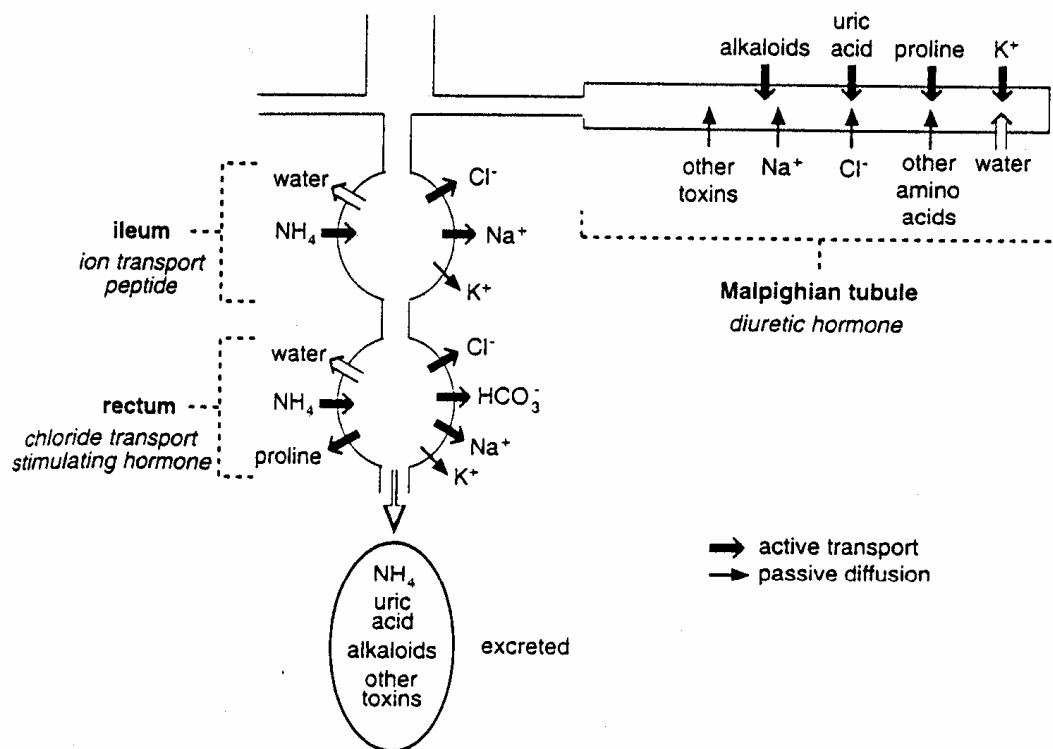


Fig. 18.7. Urine production and modification in a terrestrial insect (*Schistocerca*). Active transport of potassium into the Malpighian tubule leads to the osmotic movement of water and most other solutes follow passively. Many of the solutes are recovered as the urine moves through the hindgut, but ammonia is actively secreted into it. The hormones regulating the processes are shown in italics (partly based on Phillips & Audsley, 1995).

zabráněno jejich zpětným vychytáváním ve střevě a v rektu. Chloridové a sodné ionty jsou transportovány aktivně a draselné ionty se přesouvají pasivně díky elektrickému gradientu vytvořenému aktivním transportem. Tak může být vychytáno až 95 % sodných a 80 % draselných iontů z primární moči. Obdobně se zpětně vychytávají některé organické látky (glukóza, aminokyseliny).

- sladkovodní hmyz - (obr. 47) má tendenci ztrácet soli z těla do hypotonického prostředí přes permeabilní kutikulu. Sodné, draselné a chloridové ionty jsou reabsorbovány v rektu, voda se vylučuje. Výsledkem je pak hypotonická moč. Sůl je získávána potravou a také vychytáváním análními papilami.

- slanovodní hmyz - (obr. 47) žije v hypertonickém prostředí (ve slaných jezerech někdy v silně hypertonickém), musí tedy čelit ztrátám vody osmotickou cestou a nadměrnému příjmu solí, které získává jak s vodou, tak i s potravou. Tomu čelí produkcí hypertonické moči s vysokým obsahem sodných, draselných, hořečnatých i chloridových iontů.

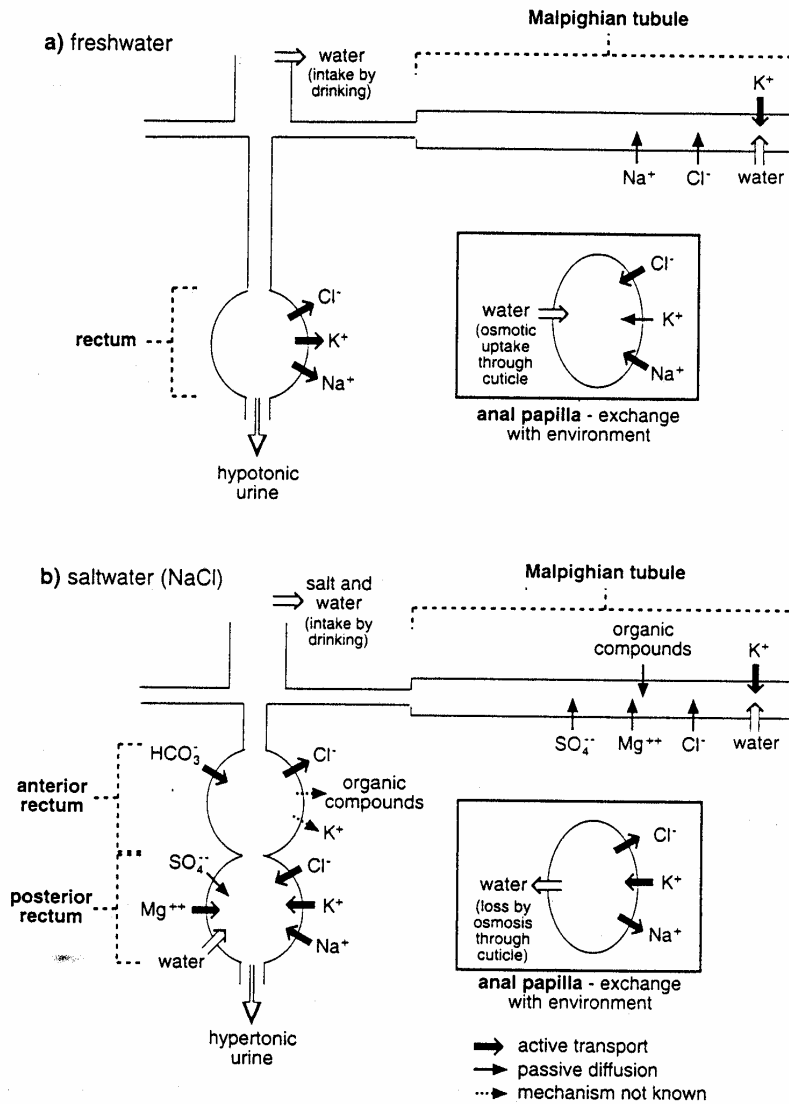


Fig. 18.8. Urine production and modification in aquatic insects (mosquito larvae). Nitrogenous excretory products not shown. (a) A freshwater insect, such as *Aedes aegypti*. The larva gains water by drinking and through the permeable cuticle of the anal papillae; excess water is removed as urine. (b) A saltwater insect, such as *Aedes campestris*. The gain of water due to drinking is greater than osmotic loss through the cuticle. Further water is lost in the urine. Note that although water is moved into the posterior rectum, the fluid produced there is hypertonic to the hemolymph and the medium (partly based on Bradley & Phillips, 1977b).

5. Oběh tělních tekutin

Aby mohly tělní tekutiny plnit své funkce, musí v organismu obíhat - v tomto stavu je udržují různé typy cévních soustav. Cévní soustava je složitý trubicovitý systém cév, ve kterých kolují tělní tekutiny - krev, míza nebo krvomíza - hemolymfa. Některé cévy - tepny - jsou schopny peristaltickými pohyby měnit svůj průměr a uvádět tak tekutinu do pohybu. Často se některá z hlavních tepen mění v dutý svalnatý orgán - srdce. Jiné cévy - žily - slouží jako potrubí, kterým tekutina jen protéká.

Rozlišujeme 2 typy cévních soustav:

1. Otevřená cévní soustava - tělní tekutinou je hemolymfa, která je vedena ze srdce krátkými cévami do tělních dutin, kde se rozlévá mezi orgány, které tak zaplavuje přímo (obr. 48). Určité látky se z ní vstřebávají, jiné se do ní zase vylučují. Jinými cévami se hemolymfa nasává zase zpět do srdce. Výměna látek se tak děje difúzí mezi buňkami, tkáňovým mokem v mezibuněčných prostorech a hemolymfou.

2. Uzavřená cévní soustava - tělní tekutinou je krev, která koluje v uzavřených trubicích nebo míza, která se nachází v dutinách nebo má vlastní oběh (obratlovci). Krev je vedena ze srdce tepny do drobných cévek - krevních vlásečnic (kapilár), které hustě prostupují všechny orgány. Ve směru toku krve se síť krevních vlásečnic zjednodušují, kapiláry se spojují ve větší cévky, které ústí do žil, které odvádí krev zpět do srdce. Krev tedy po celou dobu oběhu neopouští cévní soustavu. Výměna látek mezi buňkami a krví se děje přes stěny vlásečnic a tkáňový mok.

5.1. Hemolymfa hmyzu

U hmyzu se setkáváme s otevřenou cévní soustavou, ve které koluje - hemolymfa. Hemolymfa cirkuluje v dutině zvané - hemocél a omývá hmyzí orgány. Směr a rychlost jejího toku jsou regulovány vnitřními orgány. Hlavní roli hraje - dorsální céva - někdy nazývaná také srdce, která funguje jako peristaltická pumpa a rozhání hemolymfu do těla. Tomu napomáhá svalová kontrakce a pohyb dalších orgánů. Hemolymfa omývá vnitřní orgány, ale není v přímém kontaktu s jejich buňkami díky tomu, že jsou kryty bazální membránou, která může ovlivňovat výměnu materiálu mezi hemolymfou a vlastními orgány. Je zřejmé, že otevřený cévní systém má jen několik málo cév nebo kompartmentů (viz kap. 5.2.), které ovlivňují tok hemolymfy.

U druhů s měkkým povrchem těla (např. housenky motýlů), kde tělní tekutiny hrají roli hydrostatického skeletu, představuje obsah hemolymfy asi 20 - 40% hmotnosti těla. U druhů s pevným vnějším skeletem (imaga, nymfy) je to méně než 20%.

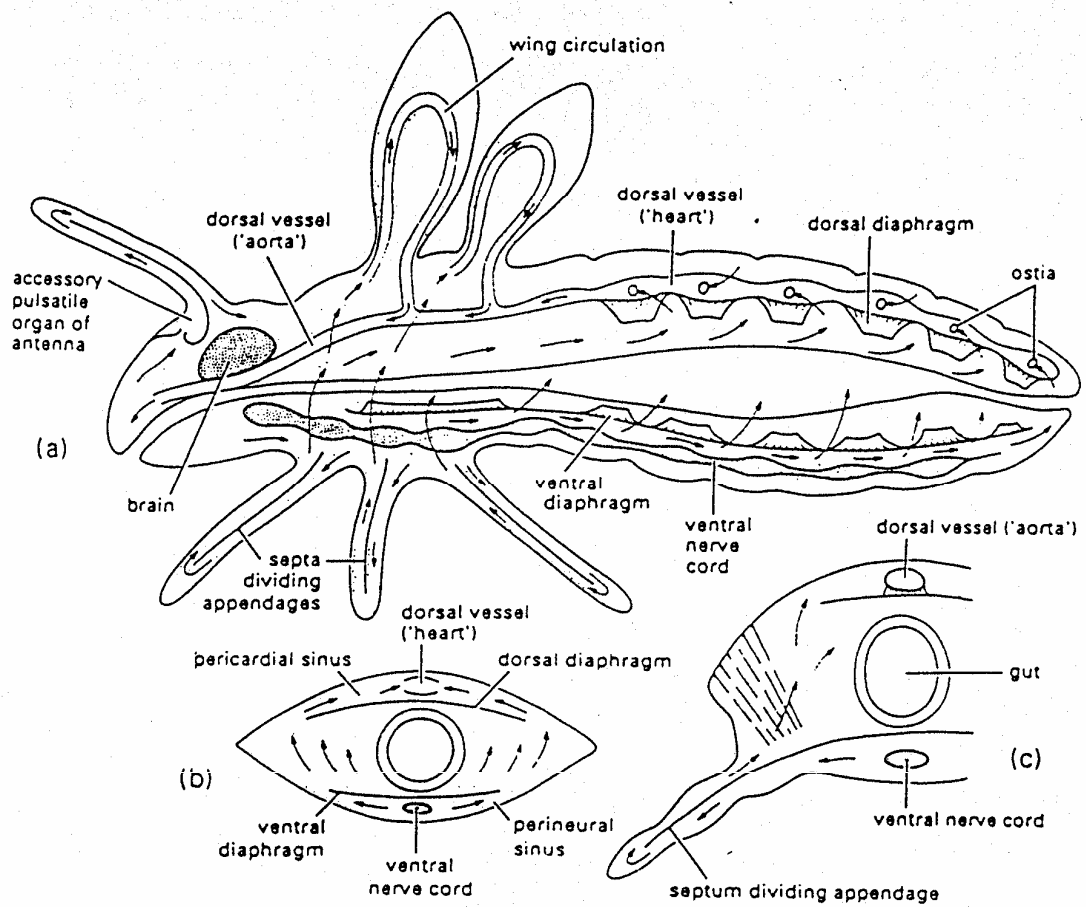


Fig. 3.9 Schematic diagram of a well-developed circulatory system: (a) longitudinal section through body; (b) transverse section of the abdomen; (c) transverse section of the thorax. Arrows indicate directions of haemolymph flow. (After Wigglesworth, 1972.)

5.1.1. Funkce hemolymfy

Hmyzí hemolymfa plní v organismu několik základních funkcí:

1. Transport - transport živin do tkání a zplodin metabolismu do exkretčních orgánů, transport hormonů, obranných látek a vyjimečně kyslíku na barvivech nebo fyzikálně rozpuštěného.

2. Mechanická funkce - u druhů s měkkým tělním povrchem (housenky motýlů) se hemolymfa podílí na celkovém tvaru těla (viz hydrostatický skelet - kap. 1.1.4.), zajišťuje změny tlaku při líhnutí a svlékání (odstranění staré a roztahování nové kutikuly). Lokálními změnami tlaku se hemolymfa podílí na ventilaci tracheálního systému a rozpínání křídel.

3. Zástava krvácení - při mechanickém poranění tělní stěny vzniká melaninová zátka (přeměnou tyrozinu na polyfenoly a melaniny), na kterou se nabalují krevní buňky a která ucpává vzniklou ránu a zabraňuje dalšímu krvácení.

4. Obranná funkce - fagocytóza cizorodých látek krevními buňkami, enkapsulace, produkce obranných látek lysozymů, lytických proteinů, lektinů atd. (viz kap. 5.3.)

5. Rezerva vody pro organismus - plazma hemolymfy je vodný roztok, který může podle potřeby „pufrovat“ nedostatek vody v organismu.

6. Termoregulace - u některých druhů hmyzu se cirkulující hemolymfa podílí na termoregulaci (viz kap. 7.1.).

5.1.2. Složení hemolymfy

Hemolymfa je vodnatá tekutina obsahující ionty, molekuly a buňky. Může být čirá a bezbarvá, ale často je pigmentována a je nažloutlá, zelenavá, modrá nebo hnědá; vzácně může být také červená (u některých nedospělých stádií vodních nebo parazitických Dipter) z důvodů přítomnosti hemoglobinu. pH hemolymfy je - slabě kyselé - 6,4 až 6,8. Koncentrace solí dosahuje hodnot 1,5 - 2,1% (obratlovci 0,9%), vysoký je také obsah aminokyselin (20 až 30 krát vyšší než u obratlovců) i peptidů. Hemolymfa obsahuje též steroidní látky a hormony. Ze sacharidů je nejdůležitější trehalóza - transportní disacharid složený ze dvou molekul glukózy (viz kap. 2.4.) Jeho hladina může značně kolísat bez následků v rozmezí 4 - 20 mg/ml. Slouží také jako kryoprotektant. V hemolymfě je také řada dalších cukrů - glukóza, sacharóza, fruktóza, galaktóza, ribóza atd. - mají však minoritní funkci.

Hmyzí hemolymfa obsahuje mnoho různých proteinů s různou funkcí. Jejich obsah v hemolymfě je druhově specifický a závisí především na vývojovém stádiu. Běžná koncentrace proteinů dosahuje hodnot okolo 6% (podobně jako u obratlovců). Někdy jsou však tyto hodnoty podstatně překročeny: nejvyšších koncentrací proteinů v hemolymfě bývá dosaženo koncem posledního larválního instaru u Dipter a Lepidopter, kdy hodnoty dosahují až 20%.

Nejvýznamnější proteiny hmyzí hemolymfy:

1. Zásobní (storage) proteiny - velká skupina larválních zásobních bílkovin (např. arylphoriny a methionin bohaté proteiny - viz kap. 2.4.) o molekulové hmotnosti zpravidla okolo 500 kDa, které se v určitých obdobích vývoje stávají abundantní a dosahují v hemolymfě značné koncentrace. Hlavním místem syntézy zásobních proteinů je - tukové těleso (Lepidoptera). Ukazuje se však, že se syntetizují i v jiných tkáních - epidermis, střevo a perikardiální buňky. Zásobní proteiny se skládají z 6 podjednotek a proto se nazývají - hexamery. Mají několik funkcí - slouží jako:

- zásobárna aminokyselin - akumulace zásobních proteinů v hemolymfě posledního instaru napovídá, že tyto proteiny slouží jako aminokyselinová rezerva pro produkci strukturních imaginálních proteinů.

- komponenty kutikuly - předpokládá se, že jsou zdrojem komponentů pro syntézu nové kutikuly. Tomu odpovídá změna jejich titru sladěná se svlékacím cyklem. Využívají se jak jednotlivé aminokyseliny vznikající degradací proteinů, tak proteiny samotné. Celé molekuly bílkovin jsou součástí endokutikuly, kde se sklerotizují pomocí chinonů odvozených z N-acetyl-DOPA.

- zajišťují transport ligandů - v malém množství mohou transportovat lipidy, ekdysteroidy, insekticidy.

Utilizace zásobních proteinů - zásobní proteiny koncem larválního vývoje z hemolymfy rychle mizí. Ukládají se do tukového tělesa, kde podmiňují tvorbu granulí. Tento proces je zpravidla ukončen začátkem kuklového vývoje. V mnoha případech obsahují zásobní proteiny kovalentně vázané - oligosacharidy. Lze je detekovat např. pomocí lektinů.

2. Lipophoriny - jsou to lipoproteiny hmyzí hemolymfy, které představují multifunkční prostředek pro transport širokého spektra lipidů mezi hmyzími orgány (obr. 49). Z hlediska jejich transportní funkce je dělíme na - HDLp (high density lipophorin) a LDLp (low density lipophorin). Přičemž rozdíl je pouze formální - HDLp představuje "prázdný" bílkovinný nosič, zatímco LDLp molekulu nosiče s navázanou molekulou lipidu:



Lipophoriny obecně transportují lipidy z místa absorpce ze střeva do tukového tělesa nebo z tukového tělesa do místa spotřeby - pracujícího svalu, rostoucí tkáň atd. Lipophoriny jsou charakteristické polyfunkčností - transportují nejen diacylglycerol a fosfolipidy, ale i triacylglycerol, cukerné složky kutikuly nebo cholesterol, který v prothorakálních žlázách slouží k syntéze ekdysteroidů. HDLp váže xenobiotika, takže má pravděpodobně detoxikační efekt. Mezi lipophoriny patří také JHBP (juvenile hormone binding protein - viz kap. 10.2.2.), který transportuje juvenilní hormon. Lipophoriny se podílí i na srážení hemolymfy. Nejvýznamnější je však jejich podíl na transportu diacylglycerolů do místa spotřeby energie.

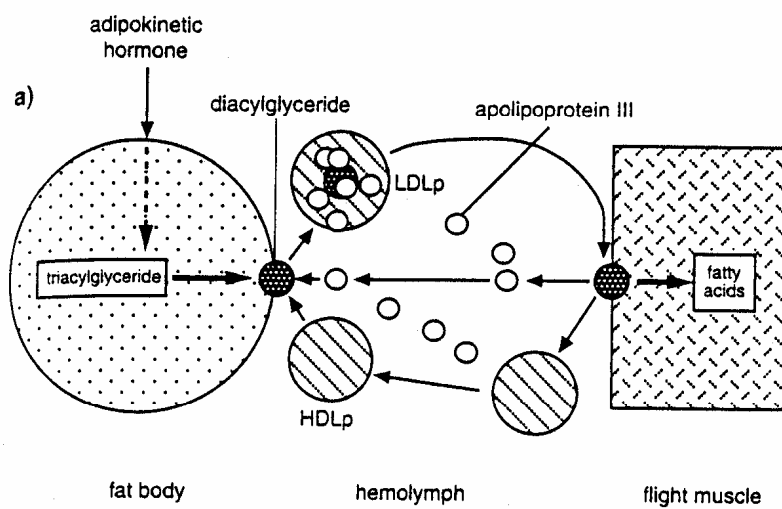
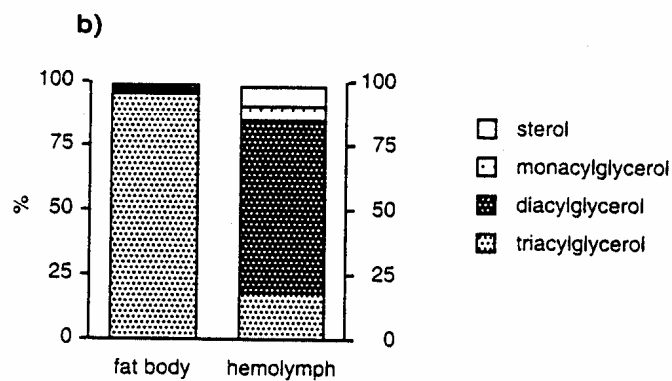


Fig. 5.21. Lipid in the hemolymph. (a) Diagrammatic representation of the movement of lipids from the fat body to flight muscles in *Manduca* by the formation of low density lipophorin (LDLp) (based on Shapiro *et al.*, 1988). (b) Proportions of major lipid components in the fat body and hemolymph of the pupa of *Hyalophora*. Most lipid is stored as triacylglycerol, but it is transported as diacylglycerol (data from Gilbert, 1967).



Lipophoriny mají komplikovanou strukturu. HDLp se skládá z - apolipoproteinu I a II (ApoLp-I, ApoLp-II). U některých druhů existuje ještě apolipoprotein III (ApoLp-III), který zvyšuje kapacitu lipophorinu připojením na HDLp, čímž zvětšuje jeho povrch. To se uplatňuje především v transportu lipidů kryjících energeticky náročnou lokomoci - především let. Po připojení transportovaného lipidů na takový nosič vzniká LDLp, který s vysokou efektivitou transportuje lipidy do létacích svalů. Celý proces je řízen prostřednictvím adipokinetického hormonu.

Dynamický charakter lipophorinů - mezi mechanismem fungování hmyzích lipophorinů a jim analogických savčích lipoproteinů (LDL - low density lipoprotein) je několik rozdílů. Hlavním rozdílem je kyvadlový systém přepravy diacylglycerolu u hmyzích lipophorinů tj. mechanismus (obr. 49), kdy samotné lipophoriny na rozdíl od savčích lipoproteinů nevstupují přímo do buněk a diacylglycerol si pouze předávají v hemolymfě. Přesto však lipophoriny v době, kdy molekulu diacylglycerolu přebírají z tukového tělesa nebo ji předávají do svalu, musí nějak interagovat s buněčným povrchem. To je zajištěno přítomností lipophorinového receptoru jak v tukovém tělese, tak i ve svalech - tím je zajištěno obousměrné předávání diacylglycerolu. Ve svalech je potom diacylglycerol hydrolyzován na glycerol a mastné kyseliny příslušnou lipázou na membráně buňky svalu. LDLp se předáním diacylglycerolu a uvolněním ApoLp-III mění na HDLp, čímž je jeho funkce naplněna a prázdný nosič se může účastnit přepravy další molekuly.

3. Další proteiny - enzymy (běžné jsou fenoloxidázy), inhibitory proteáz, proteiny imunitní reakce (viz kap. 5.3.), atd.

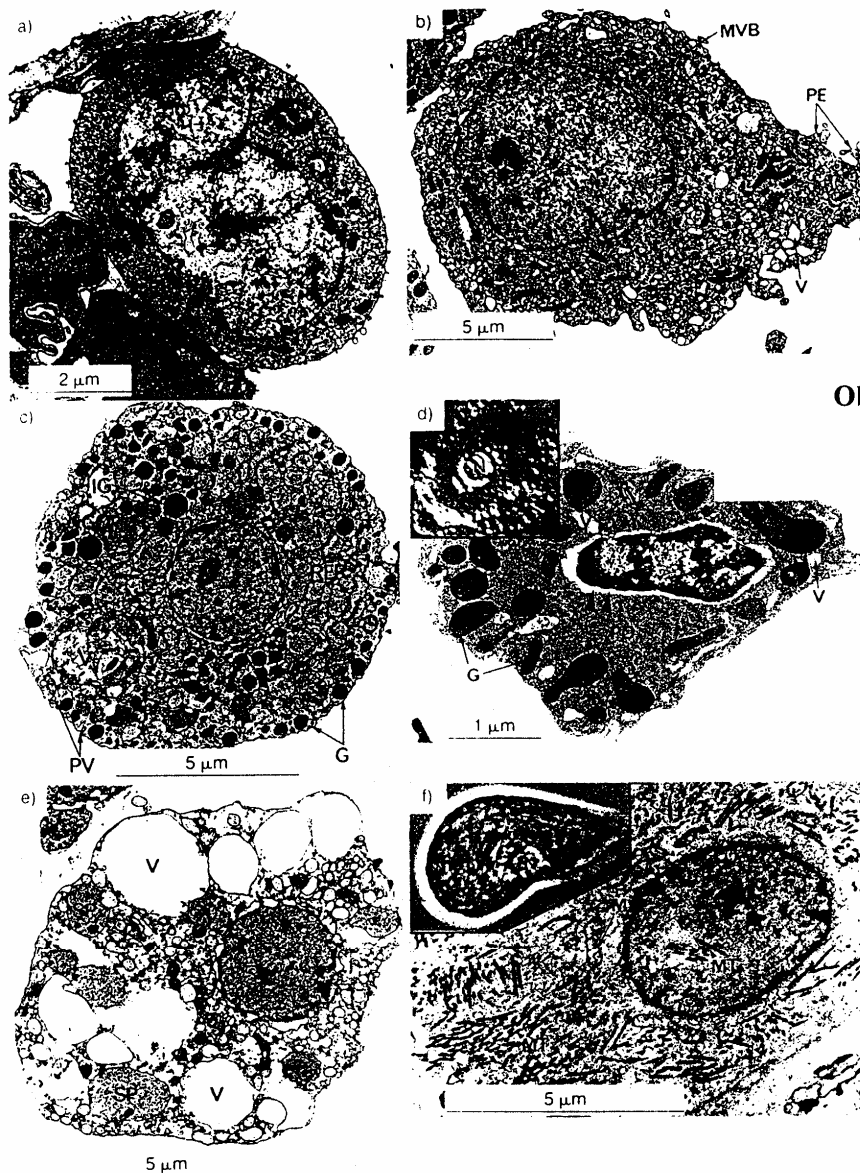
5.1.3. Cytologie hemolymfy

Hmyzí hemocyty jsou tvarově velmi proměnlivé, vznikají v hemopoetických orgánech a vyznačují se tím, že všechny typy mají jádra (obr. 50). Dělí se na:

1. prohemocyty - (obr. 50a) jsou charakteristické kulovitým tvarem, velkým jádrem a absencí organel, odvozují se od nich ostatní hemocyty. Jsou relativně malé, mají schopnost se dělit, ale nejsou schopny fagocytózy

2. plasmatocyty - (obr. 50b) jsou velmi variabilního tvaru, obsahují množství RER (drsného endoplasmatického retikula) a Golgiho aparátu a mohou obsahovat granule. Jsou to nejběžnější hemocyty hemolymfy, jejich hlavní funkcí je fagocytóza a enkapsulace mikroorganismů a parazitů

3. granulocyty - (obr. 50c) obsahují množství ER a Golgiho aparátu. Vyznačují se velkým množstvím membránově vázaných granulí, které se mohou povrchově vyměňovat v souvislosti s obrannou funkcí organismu. Hrají roli při koagulaci hemolymfy a tvorbě nodulů (viz kap. 5.3.). Jsou v hemolymfě hojně zastoupeny.



Obr. 50

Fig. 5.25. Different types of hemocyte (a) after Chiang, Gupta & Han, 1988; others after Rowley and Ratcliffe, 1981): (a) prohemocyte of *Blattella*; (b) plasmatocyte of larval *Galleria*; (c) granulocyte of larval *Galleria*; (d) granulocyte (cystocyte) of *Clitumnus*. Arrowheads indicate swollen perinuclear cisterna; (e) spherule cell of larval *Galleria*. The large open areas, looking like vacuoles (and labelled V), are probably caused by extraction of spherules during preparation; (f) oenocytoid from larval *Galleria*. Inset shows size of nucleus relative to whole cell.

Abbreviations: G, granules; GO, Golgi complex; IG, developing granules; M, mitochondria; MT, microtubules; MVB, multivesicular body; N, nucleus; PE, protoplasmic extensions; PO, ribosomes; PV, pinocytotic vesicles; R, ribosomes; RER, distended cisternae of rough endoplasmic reticulum; SP, spherules; V, vacuole.

4. cystocyty (granulocyty) - (obr. 50d) typ granulocytů, ve kterých je syntéza granulí ukončena, syntetický aparát je tedy redukován, mají relativně velké jádro. U některých řádů chybí.

5. spherulární buňky - (obr. 50e) obsahují velké množství spherulí, nejsou zcela běžné a jejich funkce je neznámá.

6. adipocyty - obsahují tukové kapénky, mají malé jádro a vyvinuté ER a Golgiho aparát

7. oenocyty - (obr. 50f) velké buňky, které se nachází v hemocélu, tukovém tělese (viz kap. 2.4.) i epidermis. Jejich funkce je nejasná, zdá se, že produkují látky nutné pro tvorbu kutikuly, ale i ekdysteroidy; u chironomidů produkují hemoglobin.

8. nefrocyty (perikardiální buňky) - (obr. 51) objevují se blízko dorzální cévy a zřejmě fungují jako žláznatý orgán, který vylučuje určité látky, které pak metabolizuje pro další použití.

Hemocyty jsou odvozeny z embryotického mezodermu. Nové hemocyty vznikají dělením existujících hemocytů nebo z nediferencovaných prohemocytů v - hemopoetických orgánech. Tyto orgány jsou u různých druhů různé, u některých ploštic dokonce chybí. Zpravidla jsou to struktury nacházející se v oblasti srdce (obr. 52) nebo jsou s ním přímo spojeny.

Počet hemocytů - v hemolymfě kolísá, závisí na vývojovém stádiu a roste během metamorfozy, protože se zvyšuje nutnost fagocytózy řady částic nebo velkých molekul. Obecně platí, že malé druhy hmyzu mají méně hemocytů než velké: např. dospělci komárů mají v těle asi 10.000 hemocytů, švábi *Periplaneta americana* více než 9 milionů. Totéž platí i v rámci druhu - u *Galleria mellonella* je na začátku posledního instaru asi 2,2 milionu hemocytů, tento počet se zvětšuje asi na 4 miliony před zahájením svlékání.

Hemocyty mají 4 základní funkce:

1. Fagocytóza - pohlcování malých partikulí a substancí (metabolitů). Fagocytující buňky jsou vřetenovitého tvaru - putují hemolymfou, často se přilepují k povrchu tkání a vytváří hvězdčovitě úvary. Při shluku většího množství buněk vznikají - fagocytární orgány - vytvářející váčky - kapsuly - kolem cizorodých částic nebo bakterií.

2. Enkapsulace parazitů a dalšího cizorodého materiálu větších rozměrů.

3. Koagulace - hemocyty se podílí na tvorbě zátky, která ucpává poranění a zabraňuje tak dalšímu krvácení.

4. Některé hemocyty - adipocyty (obsahují tukové kapénky, vosk) - slouží jako zásobárna a podílí se na distribuci živin. Jiné obsahují mukopolysacharidy a hrají tak významnou role při svlékání.

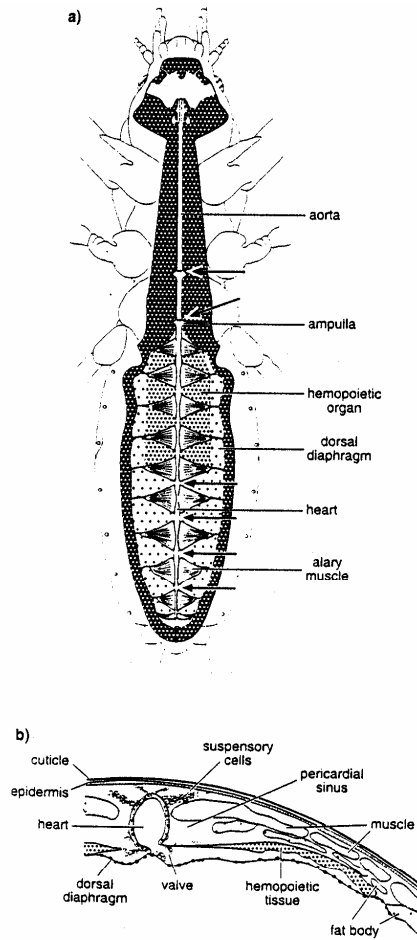


Fig. 5.2. Dorsal vessel and hemopoietic organs of the mole cricket, *Gryllotalpa* (after Nutting, 1951). (a) Ventral dissection. The dorsal diaphragm is continuous over the ventral wall of the heart, but is omitted from the drawing for clarity. Arrows show positions of incurrent ostia. (b) Transverse section through the pericardial sinus in the abdomen. Pericardial cells form supporting elements (suspensory cells) for the heart dorsally.

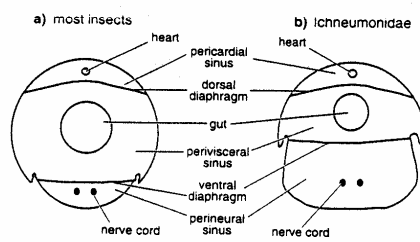


Fig. 5.1. Main sinuses of the hemocoel shown in diagrammatic cross-sections (after Richards, 1963).

5.2. Cirkulace hemolymfy

Cirkulace hemolymfy je u hmyzu zajištěna systémem svalových pump, které ženou hemolymfu tělními kompartmenty vzájemně oddělenými fibromuskulárními septy neboli diafragmami (obr. 52). U většiny druhů hmyzu se nachází dvě hlavní diafragmy - dorsální diafragma a ventrální diafragma, které podélně dělí tělo na tři části (siny) (obr. 52):

1. Perikardiální sinus - nachází se v dorsální části těla a leží v něm dorsální céva
2. Periviscerální sinus - nachází se v centrální části těla a leží v něm trávící soustava
3. Perineurální sinus - nachází se ve ventrální části těla a leží v něm břišní nervová páska

Diafragmy jsou perforované, ale svou polohou a svými pohyby usměrňují tok hemolymfy. Podobné útvary (přepážky) usměrňující tok hemolymfy jsou i v končetinách a tykadlech (obr. 53).

Hlavní pumpou umožňující tok hemolymfy je - dorsální céva, jejíž přední část se nazývá - aorta, zadní část pak - srdce (termíny nejsou ale exaktně vymezeny). Dorsální céva je jednoduchá trubice, složená z jedné vrstvy myokardiálních buněk a opatřena segmentálně uspořádanými otvory - ostii. Ostie umožňují jednosměrný tok hemolymfy do cévy díky chlopním zabraňujícím zpětnému toku. U hmyzu zpravidla nacházíme 3 páry thorakálních a 9 párů abdominálních ostií - s tendencí redukce jejich počtu. Dorsální céva leží v perikardiálním sinu, který se nachází nad dorsální diafragmou tvořenou zmíněnými fibromuskulárními konektivami a segmentálně uspořádanými páry - alárních (křídlatých) svalů (název nepochází od spojení s křídlem, ale sval má tvar připomínající křídlo). Alární svalovina podpírá dorsální cévu, a podílí se na jejích pohybech.

Hemolymfa přitéká do perikardiálního sinu přes segmentálně uspořádané otvory v dorsální diafragmě nebo ze zadní části těla a vstupuje do srdce ostiemi. Vlna kontrakce, která postupuje cévou odzadu dopředu žene hemolymfu do aorty a tou pak do hlavy. V hlavě se hemolymfa dostává do hlavových přívěšků a postupuje dále posteriorventrálně. K tomu napomáhá ventrální diafragma, která svými peristaltickými pohyby usměrňuje tok hemolymfy dozadu perineurálním i periviscerálním sinem. Důležitou funkcí ventrální diafragmy je nejen usměrnit tok hemolymfy, ale usnadnit i rychlou výměnu látek mezi hemolymfou a nervovou páskou. Rychlý pohyb hemolymfy je také důležitý pro hmyz, který využívá cirkulaci k termoregulaci (Odonata, Diptera, Lepidoptera, Hymenoptera) (viz kap. 7.1.).

Zvláštním způsobem je zajištěna cirkulace hemolymfy v končetinách, křídlech, tykadlech a dalších výběžcích. Existují zde svalové - akcesorické pulsační orgány, které pomocí sept, chlopní a trubic tyto tělní výběžky zásobují. Navíc antenální pulsační orgány uvolňují neuropeptidy, které ovlivňují antenální čichové senzory. Křídla mají také významnou, i když variabilní cirkulaci; cirkulaci zde napomáhá také tlak vzduchu, který vzniká při letu.

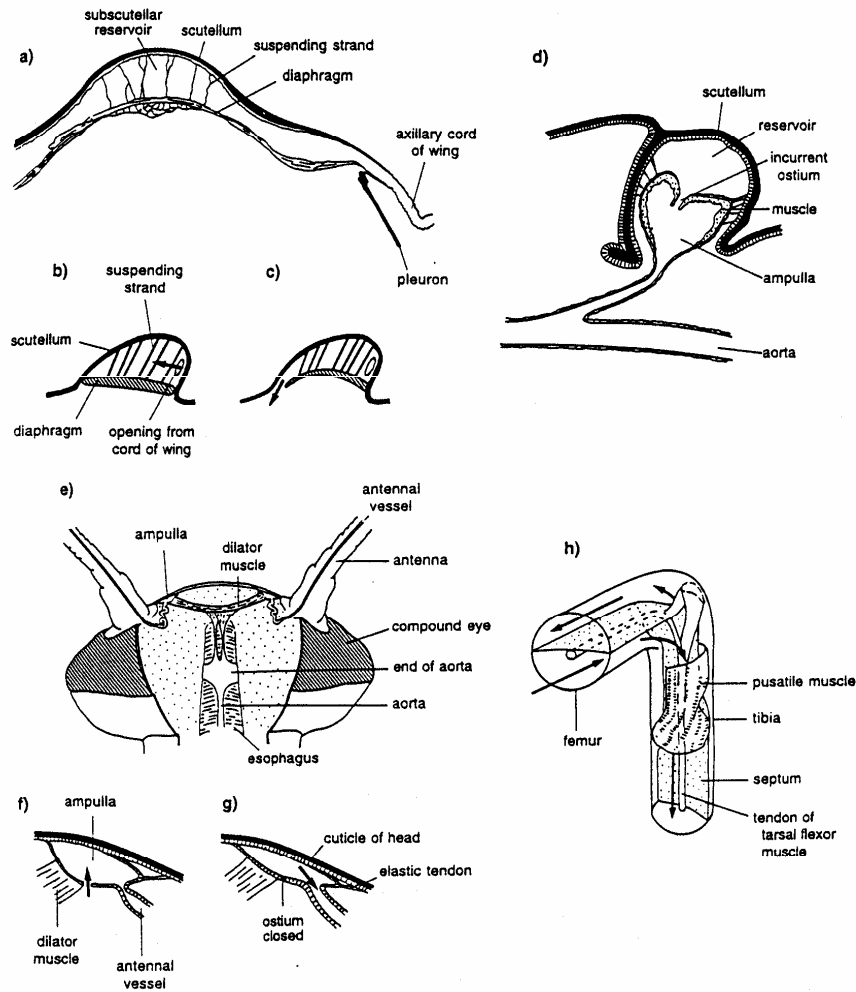


Fig. 5.6. Accessory pulsatile organs. In all diagrams, arrows indicate the direction of blood flow. (a)–(c) Wing heart not connected to the aorta, such as occurs in most holometabolous insects. (a) Transverse section through the thorax showing the connection of the subcuticular reservoir to the axillary cord of the wing. (b), (c) Diagrammatic longitudinal section, anterior to left. When muscles of the diaphragm contract (b), the diaphragm is flattened and blood is drawn in from the wing. When the muscles relax (c), elastic suspensory elements draw the diaphragm up and force blood out anteriorly (after Krenn & Pass, 1993). (d) Wing heart connected to the aorta as in most hemimetabolous insects. Longitudinal section of the thorax. The subcuticular reservoir connects with the axillary cord of the wing on either side (modified after Whedon, 1938). (e)–(g) Antennal pulsatile organ of cockroach. (e) General arrangement as seen from above. Top of head cut away and brain removed. (f) Dilator muscle contracts, enlarging lumen of ampulla so that blood is drawn in from the hemocoel in the head. Lowered pressure causes constriction at the origin of the antennal vessel so that the backflow of blood from the antenna is restricted. (g) the muscle relaxes and the ampulla is flattened by the elasticity of its inner wall and the pull of the tendon. The ostium is closed by a valve and blood forced into the antennal vessel (after Pass, 1985). (h) Leg pulsatile organ of *Triatoma*. Contraction of the muscle compresses the blood sinus on one side of the septum and enlarges that on the other so that blood flows down the leg on one side of the septum and up on the other (after Kaufman & Davey, 1971).

Činnost srdce

Činnost srdce se skládá podobně jako u obratlovců ze systoly a diastoly. Diastola srdce je aktivní a zajišťuje ji hlavně srdeční křídlatá svalovina. Ta srdce roztáhne, čímž vzniká podtlak a srdce nasává hemolymfu. Tomu dále napomáhá její pružnost i pružnost dorsální diafragmy. Ochabnutím svaloviny vzniká přetlak - systola - ostie se uzavřou a hemolymfa je hnána dopředu. Systola hmyzího srdce je tedy více méně pasivní. Tokem hemolymfy aortou pomáhá peristaltika její svaloviny.

Tlak hemolymfy - je u různých druhů různý. Obecně platí, že u druhů s tvrdou kutikulou je nižší než atmosférický, zatímco u druhů s měkkou kutikulou je vyšší než atmosférický tlak. Tlak hemolymfy hraje důležitou roli při ventilaci, svlékání, rozpínání křídel, líhnutí atd.

Frekvence srdeční činnosti a její kontrola - frekvence srdeční činnosti je druhově závislá a závisí také na vývojovém stadiu jedince. Obecně je frekvence vyšší u mladších a nižší u starších stádií. Např. u bource morušového klesá z 80 tepů za minutu u druhého instaru na 50 tepů u pátého instaru; u kukly dosahuje 10 - 20 tepů za minutu. U některých kukel (např. *Anopheles*) však není srdeční činnost vůbec zaznamenána. Frekvence srdeční činnosti závisí také na vnějších faktorech, hlavně na teplotě - za normálních okolností se téměř zastavuje při teplotách nad 45 - 50° C a pod 1 - 5° C.

Pro srdeční činnost je typické, že se často na několik sekund až několik desítek sekund zastaví, u některých druhů zase dochází k "reverzní" aktivitě - vlny kontrakce běží na dorsální cévě opačně, tedy odpředu dozadu.

Aktivita pulsačních orgánů je nezávislá na aktivitě srdce - např. u *Periplaneta americana* pulzuje antenální pulsační orgán rychlostí 28 tepů za minutu.

Srdeční aktivita je v zásadě myogenního původu, ale může být modulována nervově i humorálně. Srdce je bohatě inervováno, ale díky myogenní aktivitě je schopno autonomních rytmických kontrakcí i po přetnutí nervů, kterými je inervováno. V humorální kontrole srdeční činnosti se uplatňuje serotonin, acetylcholin a peptidy na bázi FMRF-amidu a dále některé neurohormony (viz kap. 10.2.3.) - proctolin, CCAP (crustacean cardioactive peptide) a AKH (adipokinetický hormon).

Hmyzí cirkulační systém je příkladem koordinace mezi činnostmi dorzální cévy, fibro-muskulárních sept a akcesorických pump. Tyto orgány jsou řízeny nervově i neurohumorálně. Neurohumorální regulace se pak realizuje neurosekrety roznášenými hemolymfou.

5.3. Obranná funkce hemolymfy a hmyzí imunitní systém

Hmyzí imunitní systém se značně liší od obratlovčího, ale přesto je schopen zmobilizovat odpověď, která je zaměřena na likvidaci původce nákazy a která zajistí zvýšenou rezistenci vůči ní. Tento imunitní systém je mnohem složitější než se donedávna myslelo.

Hmyzí imunitní systém zajišťuje obranu organismu před mikroorganismy, parazity, cizorodými částicemi, zraněním a někdy i predátory. V posledním případě obsahuje hemolymfa antifeedanty, tj. látky, které odpuzují predátory. Zranění vyvolá v hemolymfě koagulační proces, který zahrnuje plasmatickou reakci - jedná se o aktivaci profenoloxidáz (jejichž výsledkem je vznik melaninu (viz kap. 1.1.3.) a tvorba melaninové zátky) a účast hemocytů. Výsledná sraženina ucpe ránu a zabraňuje dalším ztrátám hemolymfy a vniknutí infekce. Jestliže dojde k infekci, spouští se imunitní odpověď - ta zahrnuje buněčnou i humorální reakci.

Základem spuštění imunitní reakce je schopnost těla rozeznat vniknutí cizorodých částic na základě fyziologických nebo chemických vlastností jejich povrchů. Důležitou roli při tomto procesu hrají hmyzí - lektiny - dříve zvané hemaglutiny. Obecně jsou to látky bílkovinné povahy (glykoproteiny), schopné rozeznat glycidy obsažené ve stěnách bakterií nebo parazitických hub (této skutečnosti se využívá v praxi k biochemickému průkazu glycidové složky v molekulách např. glykoproteinů). Tato reakce pak spustí buněčnou odpověď (fagocytózu) nebo profenoloxidázovou odpověď.

1. Buněčná odpověď

Buněčná odpověď se dělí na několik typů:

a. fygocytóza - malé bakterie, spóry hub nebo prvoci jsou fagocytovány plasmatocyty. Na procesu se asi podílí i proteiny produkované fagocytárními buňkami. Fagocytóza je mechanismus, který se podílí i na likvidaci zbytků tkání během metamorfózy.

b. tvorba nodulů - (obr. 54) uplatňují se při masivnější invazi spór nebo bakterií. Cizorodý objekt je přitom obklopen koagulátem tvořeným velkým počtem granulocytů. Tento proces je velmi rychlý, trvá řádově minuty a je následován melanizací nekrotických granulocytů a koagulátu. Později je celý útvar obklopen plasmatocyty. Obecně platí, že patogenní organismy indukují rychlejší a silnější odpověď než nepatogenní.

c. enkapsulace - rozvíjí se při invazi velkých objektů např. parazitoidů nebo larev nematodů, které jsou obklopeny velkým počtem hemocytů. Hemocyty - plasmatocyty i granulocyty vytváří několik vrstev a celý objekt obsahuje i melanin, produkt působení profenoloxidáz. Jde tedy o komplexní proces, jehož výsledkem je nekrotizace celé kapsule.

2. Humorální odpověď

Ta spočívá v tvorbě a reakci bílkovinných látek na bázi imunoglobulinů. V hemolymfě se nachází malé množství proteinu zvaného - hemolin. Ten je při infekci aktivován a pravděpodobně iniciuje syntézu dalších proteinů, které řadíme do dvou skupin - cecropiny a attaciny. Syntetizují se v tukovém tělese nebo v hemocytech a svým účinkem působí baktericidně. Jinou skupinou látek indukovaných infekcí u hmyzu jsou enzymy - lysozymy, které doplňují uvedenou humorální reakci organismu.

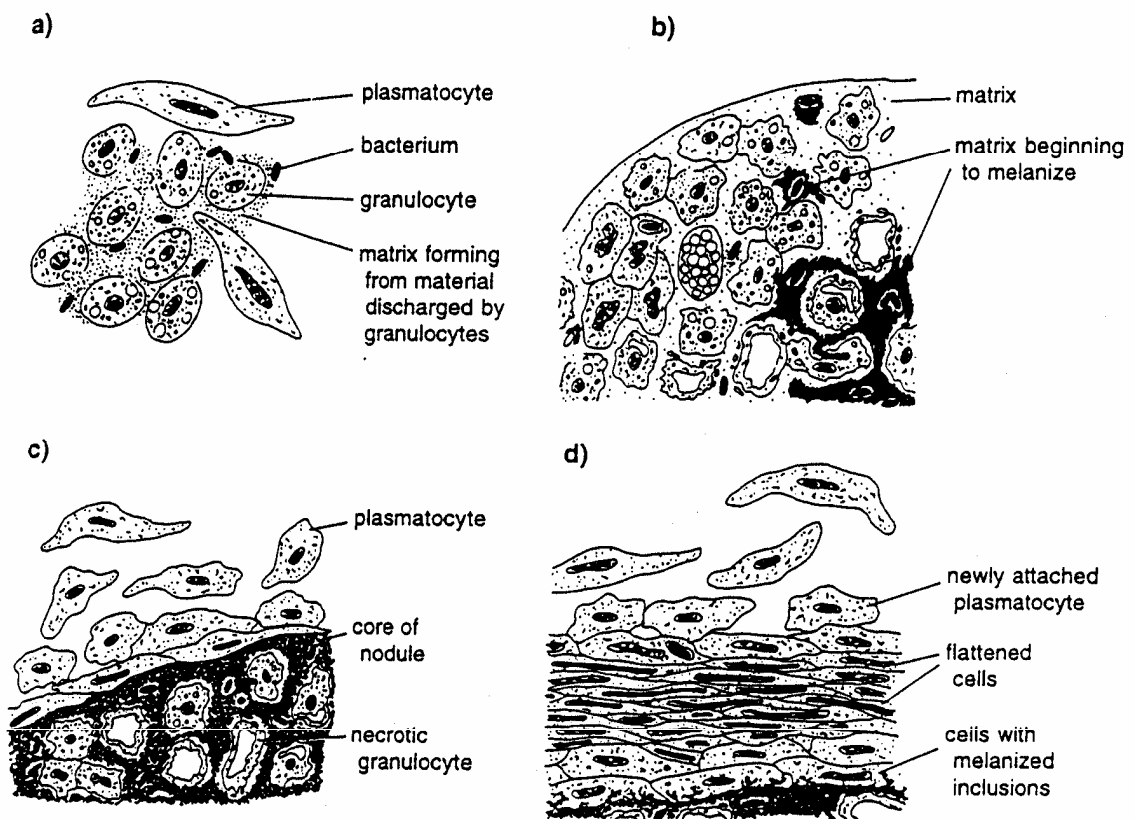


Fig. 5.33. Nodule formation (after Ratcliffe & Gagen, 1977). (a) One minute after injection of bacteria. Granulocytes have degranulated and bacteria are trapped in the flocculent material produced by the cells. (b) Thirty minutes after injection. The clumps of granulocytes and bacteria have compacted, and melanization of the matrix is beginning. (c) Plasmatocytes arrive at the nodule and melanization of the matrix is advanced. (d) Twenty-four hours after injection. Nodulation is complete. Three regions are recognizable in the layers of plasmatocytes.

Oba typy reakcí - buněčná i humorální se často doplňují a kombinují.

6. Bioluminescence - svítivé orgány

Bioluminescence úzce souvisí se soustavami látkové přeměny a jde o jev, který se vyskytuje poměrně vzácně. Svítivé orgány se nachází v různých částech těla. Někdy se setkáváme se světélkováním celého těla (*Onychiurus armatus* - Collembola), častěji jsou však svítivé orgány kompaktní a velmi často se nachází na ventrální straně abdomenu. Svítivé orgány jsou zpravidla odvozeny z tukového tělesa, ale u některých Dipter jsou tvořeny zvětšenými konci Malpighických trubic. Svítivé orgány jsou obecně tvořeny - žláznatými buňkami zvanými - fotocyty (obr. 55) a zpravidla se nachází mezi epidermis a vrstvou zvanou - dorzální buněčná vrstva. Kutikula nad orgánem je transparentní. Fotocyty tvoří řadu cylindrických útvarů, které jsou umístěny kolmo na rovinu kutikuly a mezi nimiž probíhají nervy a tracheje. Z každé tracheje pak vybíhají do fotocytu tracheoly, které zajišťují bohatý přísun kyslíku do těchto metabolicky velmi aktivních orgánů. Předpokládá se, že vlastní produkce světla probíhá ve - fotocytárních granulech - které jsou dutým krčkem propojeny s cytoplasmou buňky. Celá buňka obsahuje mnoho mitochondrií. Dorzální buněčná vrstva obsahuje také granule označované jako - urátové (odpadní) granule, o kterých se předpokládá, že slouží jako reflexní vrstva.

Mechanismus produkce světla je založen na tom, že buňky produkují tukovitou látku - luciferin, a enzym - luciferázu, která za přítomnosti kyslíku a energetického zdroje ve formě ATP zprostředkovává oxidaci luciferinu na - oxyluciferin, oxid uhličitý a chladné krátkovlnné světlo - bílé, modravé, zelenavé, červené nebo žluté - zpravidla o vlnové délce mezi 520 - 650 nm. Změny v uvolňování ATP zajišťují blikání světla, změny v pH mohou ovlivnit frekvenci (tedy barvu) světla. Světlo může být zesíleno optickým aparátem. Např. u Lampyridae (Coleoptera), kde je mechanismus svítivého orgánu nejlépe prostudován (obr. 56) je v čočku přeměněna část kutikuly. Činnost celého orgánu je řízena nervově. Rozzáření a zhasnutí závisí na vnějších podnětech. Svítivé orgány mají etologický význam např. pářící chování, signál pro predátory jako identifikace kořisti atd.

Zajímavé etologické chování se vyvinulo u brouků rodu Photuris. Samičky tohoto brouka lákají samečky k páření určitým vzorem blikání svých svítivých orgánů. Po spáření se však vzorec blikání mění a samičky začnou napodobovat blikání samiček jiných druhů. To vede k nalákání samečků cizího druhu, kteří jsou takto oklamáni nepravými samičkami a jsou jimi uloveni a sežráni.

Bioluminescence se dělí na:

- primární - živočich vytváří světlo sám. Tento typ je hojně rozšířen u Collembola, dále pak u Hemiptera, Diptera, Coleoptera
- sekundární - světlo se tvoří pomocí symbiotických organismů - bakterií nebo hub

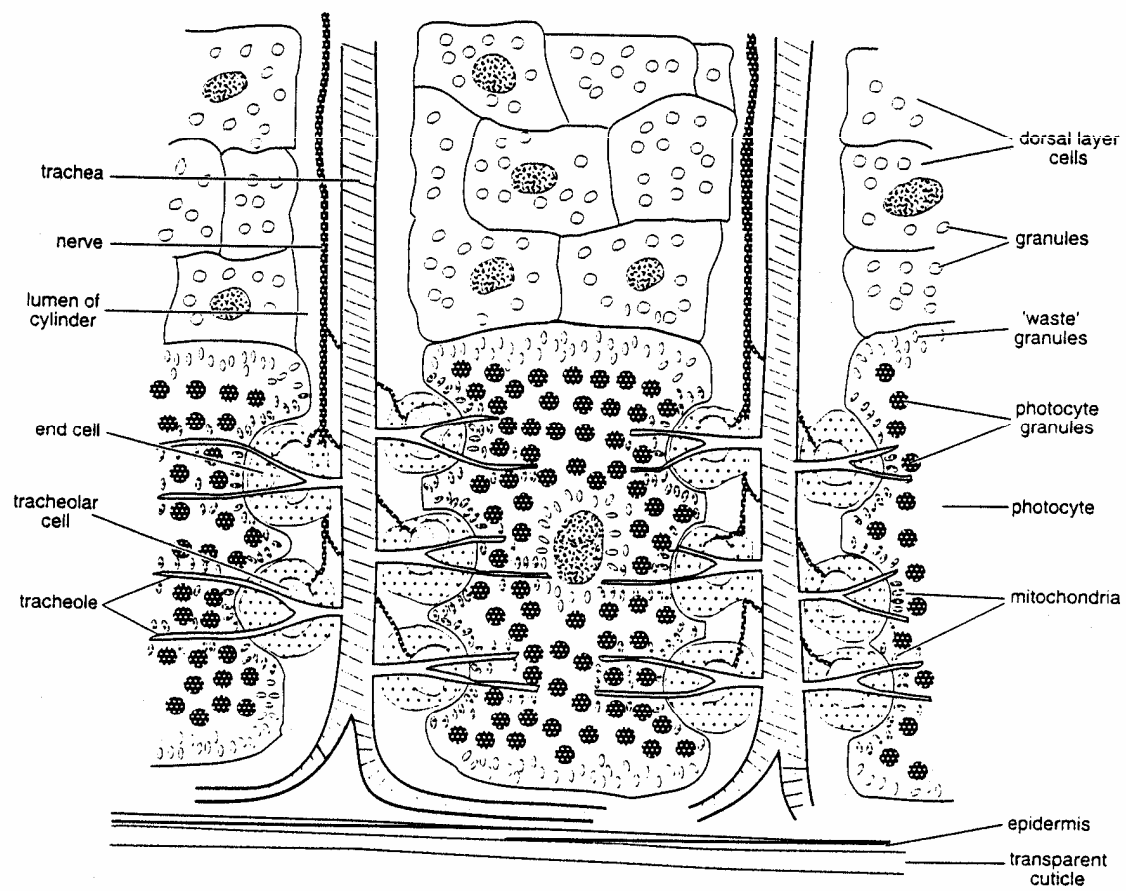
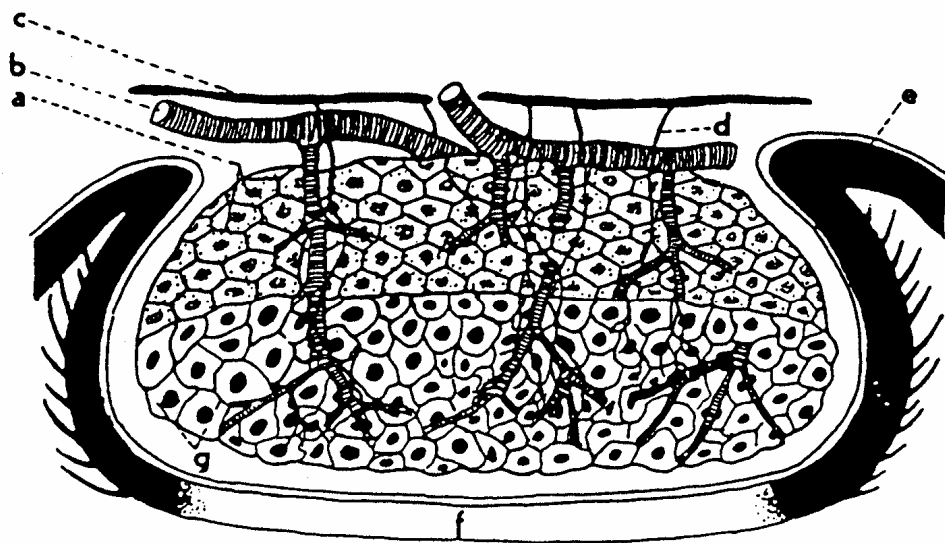


Fig. 25.16. Diagrammatic section through part of the light organ on the ventral side of an adult *Photuris*. The tracheoles pass between the photocytes, but do not penetrate into the cells (based on Smith, 1963).

Obr. 56



Průřez světélkujícím orgánem světlušky
Phausis splendidula (Coleoptera)

a = vrstva neprůhledných, bíle zbarvených buněk, které slouží jako reflexní vrstva - urátová vrstva, b = trachea, c = nerv, d = neurit, e = kutikula, f = průhledná vrstva kutikuly, která propouští světlo navenek, g = světelná vrstva, která vydává krátkovlnné světlo

Účinnost bioluminiscence - jde o přeměnu chemické energie na světelnou s 95% i vyšší účinností. Jen nepatrná část se ztrácí jako teplo (žárovka má účinnost asi 4%!).

7. Vnější faktory ovlivňující fyziologické děje

Fyziologické děje v hmyzím organismu ovlivňuje řada vnějších faktorů jako je teplota, dostupnost potravy, fotoperioda, vlhkost prostředí, mutageny, toxiny nebo živé organismy tj. zástupci stejného nebo jiných druhů.

7.1. Teplota těla a termoregulace

Bezobratlí jsou - ektotermní, poikilotermní - organismy. Nejsou schopny automaticky řídit a kontrolovat svoji teplotu, jsou závislí na teplotě vnějšího prostředí. To přináší řadu nevýhod, ale i některé výhody:

- nevýhoda - nejsou schopni zajistit životní funkce při extrémních teplotách a upadají do abiotických stavů.
- výhoda - zajištění energetických funkcí je méně energeticky náročné, protože homoiotermové musí převážnou část energie věnovat na uchování stálé teploty těla.

Teplota je tedy významným činitelem, který podstatně ovlivňuje činnost hmyzu. Všechny změny, ke kterým dochází v organismu v důsledku změn teploty vnějšího prostředí se projevují na - intenzitě metabolismu. Intenzita metabolismu se pak projeví v celé řadě biologických projevů jako je aktivita jedince, intenzita růstu těla, délka vývoje, plodnost atd. Přestože hmyz patří mezi poikilotermní živočichy, může určitým způsobem, i když jen na omezenou dobu, regulovat svou teplotu. V této regulaci se uplatňují dva mechanismy - behaviorální termoregulace (založená na fyzikálních mechanismech a na využití externího tepla) a fyziologická termoregulace (založená na tvorbě a využití metabolického tepla).

a) Behaviorální termoregulace

Mechanismus zahrnuje získávání tepla ze substrátu nebo přímo ze slunečního záření expozicí maximální plochy těla ke zdroji tepla, a tím zvýšení jeho absorpce. Ochlazení je naopak zajištěno vyhledáváním stínu, chladnějších míst apod. Existuje komplexní vztah mezi regulací teploty a hmyzím zbarvením příp. uspořádáním povrchu těla. Příkladem může být chování pouštních brouků z čeledi Tenebrionidae. Tmavěji zbarvení jedinci jsou aktivnější v době nižších teplot (nejvíce zrána), zatímco u světlejších jedinců je největší aktivita zaznamenávána až při zvýšené teplotě. Efekt lze zvýraznit nabarvením tmavých jedinců bílou barvou, která způsobí, že se brouci zahřívají pomaleji, a tím jsou i později aktivnější.

Další důkaz významu zbarvení existuje u dvoubarevných cikád (*Cacama valvata*), které nastavují slunci tmavou nebo světlejší část těla podle toho, zda se potřebují zahřívát více nebo méně.

U vodního hmyzu nejsou behaviorální mechanismy regulace teploty známy, kromě přesunu jedinců do míst s teplejší resp. chladnější vodou. Jinak teplota těla vodního hmyzu odpovídá teplotě vody.

Někdy se můžeme setkat se schopností hrubé regulace teploty okolního prostředí, a tím nepřímo i těla. Tento mechanismus je dobře prostudován u sociálního hmyzu - jako jsou včely, mravenci, všekazi. Např. v úlu mohou včely regulovat teplotu:

- snižovat - větráním úlu nebo rozstřikováním vody v úlu, kdy se jejím odpařováním spotřebovává skupenské teplo a klesá teplota
- zvyšovat - intenzivním máváním křídel dochází ke svalové práci a tím k produkci tepla, které se uvolňuje. Dalším způsobem zvýšení teploty je shlukování jedinců, kdy se metabolické teplo konzervuje uvnitř skupiny, která se tak chová jako jeden organismus.

b) Fyziologická termoregulace

Některé druhy hmyzu se mohou chovat jako endotermní díky mohutné létací svalovině, která je schopna produkovat metabolické teplo. To se děje především během letu, kdy se jedinec musí vyrovnávat se dvěma protichůdnými tendencemi - uchováním tepla, které je nutné pro činnost svaloviny a jeho ztrátou, která zabraňuje přehřátí. Uchování tepla je zajištěno izolací hrudi pomocí kutikulárních útvarů - šupin, vlásků, chlupů atd. Zabránění přehřátí svaloviny je zajištěno buď tím, že letící jedinec kombinuje aktivní let s plachtěním (Lepidoptera, Orthoptera) nebo se ochlazuje zrychlením cirkulace hemolymfy a jejím odvodem do neizolovaných částí těla, kde se teplo uvolňuje do vnějšího prostředí (včely, čmeláci, někteří zástupci Lepidoptera) (obr. 57).

Létací svalovina některých druhů hmyzu může plně fungovat jen po zahřátí na určitou hodnotu. Proto takové druhy předtím než vzlétnou uvedou do činnosti létací svaly (zpravidla přitom nepohybují křídly) a teprve po zahřátí na určitou teplotu jsou schopny letu (obr. 58). Např. lišaj (Sphingidae) musí zvýšit teplotu svaloviny asi na 30° C, teprve pak může letět. Při letu dosahuje teplota svaloviny až 40° C.

Vliv teploty na životní projevy hmyzu

Rozmezí teploty, ve které může daný druh hmyzu žít, bývá různé a souvisí se schopností adaptace určitého druhu nebo vývojového stadia na teplotní podněty vnějšího prostředí. Značnou schopnost adaptace mají - eurytermní druhy (obecně euryvalentní druhy). Mají značnou schopnost se přizpůsobit, protože žijí v širokém rozmezí teplot, mají tedy širokou vitální zónu. Naopak - stenotermní druhy (obecně stenovalentní druhy) mají úzkou vitální zónu, těžko se přizpůsobují. Horní hranice vitální zóny se nazývá - kritická tepelná zóna. Spodní hranice vitální zóny se nazývá - kritická chladová zóna.

V těchto zónách, v oblasti chladové i tepelné, jsou životní procesy již narušeny a jestliže dojde k podstatnější odchylce od vitální zóny, tak dochází ke smrti chladem nebo teplem.

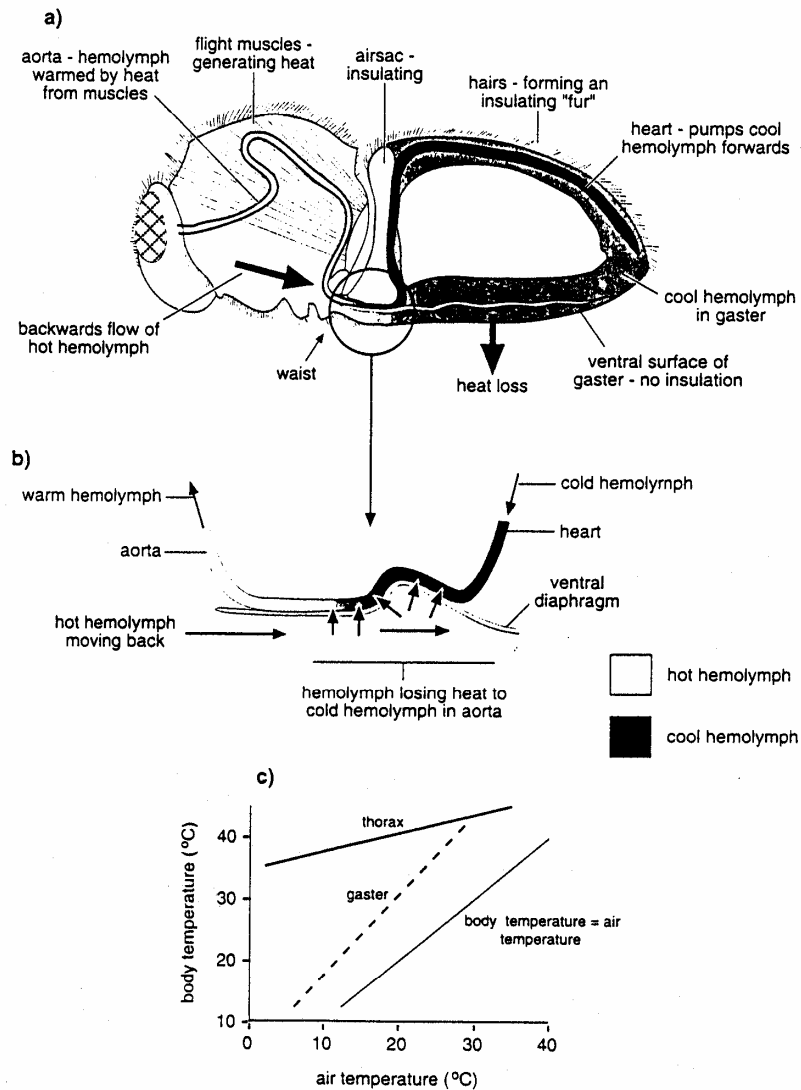


Fig. 19.3. Thermoregulation in a bumblebee (*Bombus*). (a) Sagittal section of a bee showing the features involved in regulating thoracic temperature (after Heinrich, 1976). (b) Detail of the heat exchange system in the waist region. As hot hemolymph flows back under the ventral diaphragm it loses heat to the cool, forwardly flowing hemolymph in the aorta (after Heinrich, 1976). (c) Temperature of the thorax and gaster of bumblebees in flight. As air temperature rises, the gaster gets markedly hotter. The insect cannot fly without overheating when thoracic temperature exceeds 45 °C. (after Heinrich, 1973).

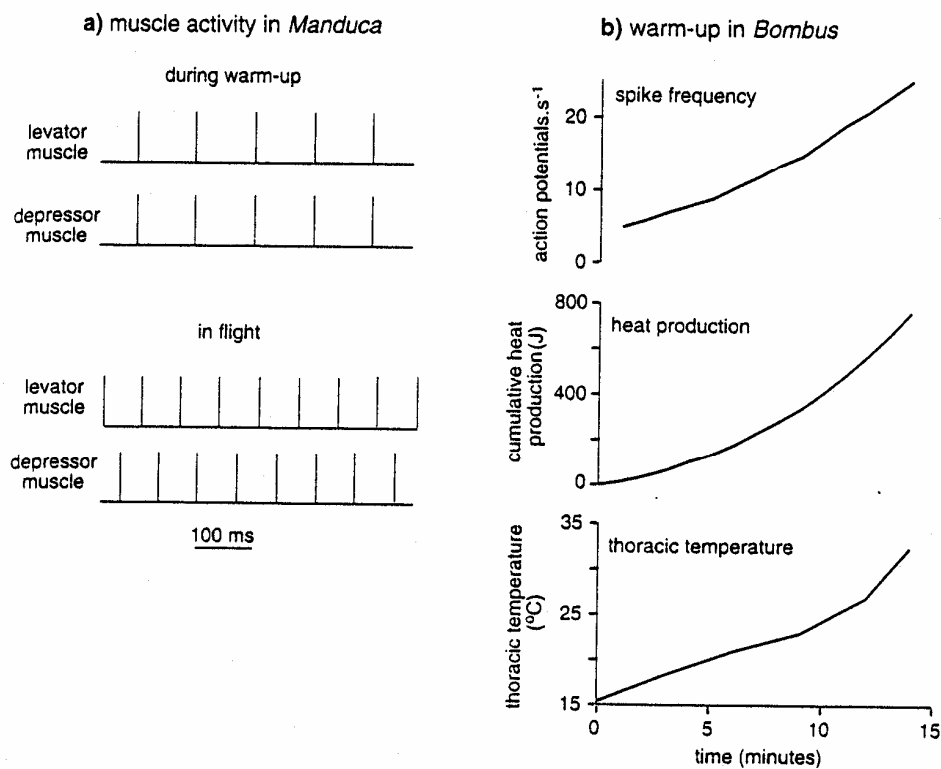
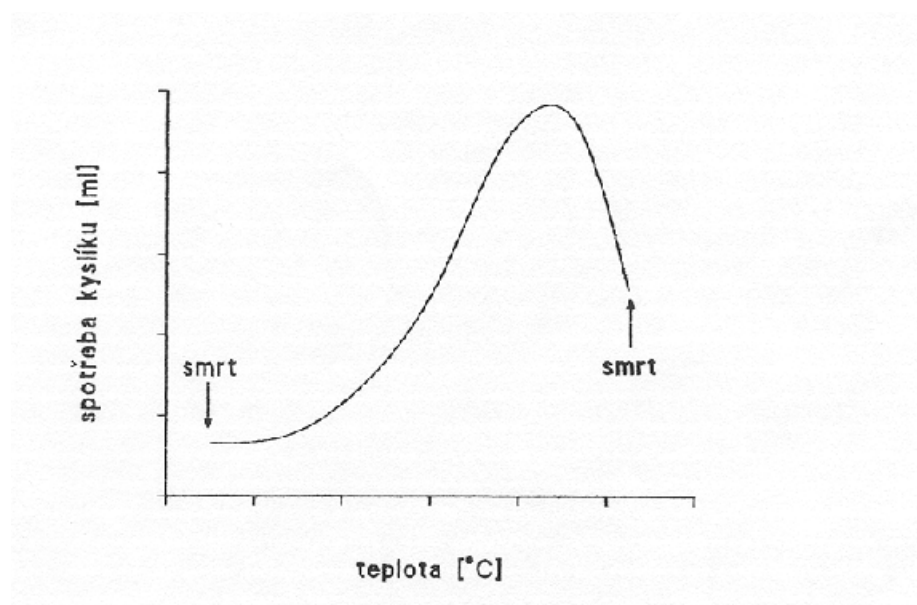


Fig. 19.2. Heat production during warm-up. (a) Activity of the flight muscles of a moth (*Manduca*). During warm-up, levator and depressor muscles contract at the same time; during flight they are in antiphase. (b) Warm-up in a bumblebee (*Bombus*). Time 0 is the start of warm-up behavior. Muscle activity (shown as spike frequency) increases over time as the thorax warms up. Notice that the total amount of heat produced, about 800 joules, is sufficient to raise the thoracic temperature by about $200^{\circ}C$; it does not do so because more heat is lost as the difference between thoracic and air temperature increases. Air temperature in this experiment was $11^{\circ}C$. The thorax was already hotter than this at the beginning of the experiment (after Heinrich & Kammer, 1973).

Pesné vymezení teplotní vitální zóny pro daný druh je těžké, protože se zde kromě teploty uplatňují také další faktory jako je vlhkost vzduchu, odolnost jedince, adaptace atd. Uvnitř vitální zóny leží pásmo - optimální teploty, které se nachází obvykle uprostřed této zóny a je charakterizováno optimálním průběhem fyziologických procesů. Kritériem stanovení optimální teploty může být délka vývoje, plodnost samic, mortalita nebo přímo průběh metabolických procesů.

Jak již bylo řečeno teplota ovlivňuje organismus řízením intenzity metabolismu. To spočívá v ovlivnění rychlosti chemických reakcí na úrovni buněk a tkání. Obecně platí, že se stoupající teplotou se intenzita metabolismu, a tím i spotřeba kyslíku zvyšuje až dosáhne maxima, které již organismus není schopen překonat. Pokud se teplota dále zvyšuje dochází k hroucení buněčných procesů i struktur, což se projeví mírným poklesem spotřeby kyslíku a



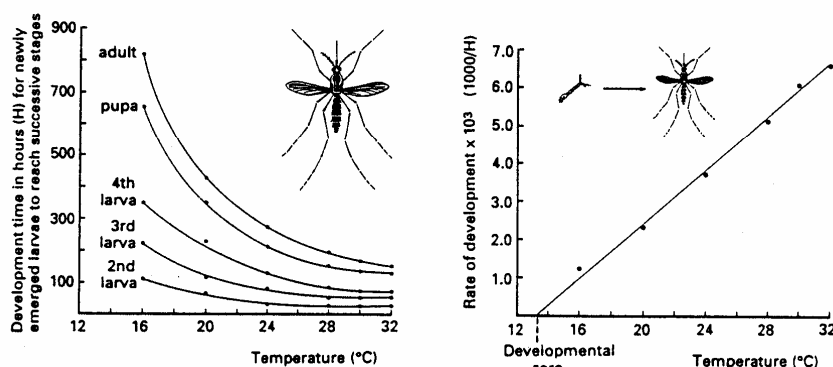
následnou smrtí organismu. K obdobným destrukčním procesům dochází i při snižující se teplotě po překonání kritické chladové zóny:

Důležitým kritériem, které charakterizuje intenzitu metabolických procesů prostřednictvím spotřeby kyslíku je - kyslíková suma - tedy spotřeba kyslíku v čase. Jejím sledováním lze zjistit respirační kvocient (RQ) a tím i intenzitu a druh odbourávaných živin ($RQ = CO_2/O_2$; RQ pro glycidy = 1,0; RQ pro bílkoviny = 0,8 a RQ pro tuky = 0,7). Pomocí kyslíkové sumy lze také sledovat a odhadnout např. u kukel motýlů stupeň jejich vývoje.

Dalším kritériem hovořícím o vztahu fyziologických procesů a teploty je - fyziologický čas, který udává vztah mezi teplotou a dobou vývoje, která je charakteristická pro daný druh hmyzu (obr. 59). Fyziologický čas je tedy kumulativní veličina, kdy čas (v hodinách nebo dnech) nutný k vývoji je násoben teplotou (ve $^{\circ}C$), která převyšuje - teplotní vývojový práh. Teplotní vývojový práh je teplota, pod kterou ustává vývoj. Fyziologický čas je v praxi

Obr. 59

BOX 6.1 CALCULATION OF DAY-DEGREES



An outline of a simple method to estimate day-degrees (after Daly *et al.*, 1978) is exemplified by data on the relationship between temperature and development in the yellow fever mosquito, *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae) (after Bar-Zeev, 1958).

1. In the laboratory, establish the average time required for each stage to develop at different constant temperatures. The graph on left shows the time in hours (H) for newly hatched larvae of *Ae. aegypti* to reach successive stages of development when incubated at various temperatures.

2. Plot the reciprocal of development time (1/H), the development rate, against temperature to obtain a sigmoid curve with the middle part of the curve approximately linear. The graph on the right shows the linear part of this relationship for the total development of *Ae. aegypti* from the newly hatched larva to the adult stage. A straight line would not be obtained if extreme development temperatures (e.g. higher than 32 °C or lower than 16 °C) had been included.

3. Fit a linear regression line to the points and calculate the slope of this line. The slope represents the amount in hours by which development rates are increased for each one degree of increased temperature. Hence the reciprocal of the slope gives the number of hour-degrees, above threshold, required to complete development.

4. To estimate the developmental threshold, the regression line is projected to the x-axis (abscissa) to give the developmental zero, which in the case of *Ae. aegypti* is 13.3 °C. This zero value may differ slightly from the actual developmental threshold determined experimentally, probably because at low (or high) temperatures the temperature-development relationship is rarely linear. For *Ae. aegypti*, the developmental threshold actually lies between 9 and 10 °C.

5. The equation of the regression line is $1/H = k(T^\circ - T')$, where H = development period, T° = temperature, T' = development threshold temperature, and k = slope of line.

Thus the physiological time for development is $H(T^\circ - T') = 1/k$ hour-degrees; or $H(T^\circ - T')/24 = 1/k = K$ day-degrees, where K = thermal constant or K-value.

By inserting the values of H, T° and T' for the data from *Ae. aegypti* in the equation given above, the value of K can be calculated for each of the experimental temperatures from 14–36 °C:

Temp.(°C)	14	16	20	24	28	30	32	34	36
K	1008	2211	2834	2921	2866	2755	2861	3415	3882

Thus the K-value for *Ae. aegypti* is approximately independent of temperature, except at extremes (14 and 34–36 °C), and averages about 2740 hour-degrees or 114 day-degrees between 16 and 32 °C.

důležitým ukazatelem např. pro předpověď výskytu škůdců, vhodnou dobu aplikace insekticidu atd.

Přežívání extrémních teplot

Nezávisle na fyziologické regulaci teploty těla se u hmyzu setkáváme s adaptačními mechanismy na extrémní teploty nebo na změny teploty, které se projevují druhově i individuálně (u různých jedinců v rámci druhu).

1. Nízké teploty - mnohé druhy jsou schopny žít za velmi nízké teploty - např. *Grylloblatta* (z hor Severní Ameriky) žijí v rozmezí -2,5 - 11,5° C a teplota 20° C je již pro ně vysoká a může způsobit i smrt.

U hmyzu rozeznáváme 2 druhy strategií umožňující přežívání nízkých teplot (obr. 60):

a. Druhy tolerující zmrznutí (freezing - tolerance) - dochází u nich k rychlému zmrznutí mezibuněčných tekutin tak, že nedojde k poškození buněčných struktur.

b. Druhy vyhýbající se zmrznutí (freezing - avoidance) - dochází u nich k nahromadění kryoprotektantů (tj. látek zabraňujících zmrznutí) v hemolymfě. Tím se zvyšuje odolnost proti chladu, protože se snižuje teplotní bod, kdy dojde ke zmrznutí tělních tekutin. Jako kryoprotektant slouží především - glycerol, ale i další vyšší alkoholy obecně zvané polyoly jako je např. sorbitol. Dalšími známými kryoprotektanty jsou trehalóza a aminokyseliny, může však dojít i k navýšení koncentrace solí. Obsah polyolů v hemolymfě může dosáhnout hodnoty až 10% a někdy i více.

Glycerol se syntetizuje za účasti příslušných enzymů z glykogenových zásob (obr. 60). Jeho syntéza je stimulována nižší teplotou, která inhibuje konverzi glykogen fosforylázy z aktivní na neaktivní formu, a tím stimuluje štěpení glykogenu na glukózo-1-fosfát. Nízká teplota také inhibuje glykogen syntetázu, takže nic nebrání tomu, aby glukózo-1-fosfát prodělal kaskádu reakcí vedoucích k produkci glycerolu.

Vhodnou adaptací lze i u jedince vybudovat odolnost proti teplotním rozdílům (extrémům): chováme-li dlouhodobě švába při teplotě 30° C, pak je schopen se jí přizpůsobit. Jestliže mu pak snížíme teplotu na 9° C, nastane u něj - chladový šok a šváb upadá do stavu strnulosti chladem. Jestliže však švába chováme v nižší teplotě nebo původního švába přeneseme na několik hodin do teploty 15° C, tak potom se odolnost proti chladovému šoku zvýší a šok nastane až při 2° C.

2. Vysoké teploty - pro většinu druhů hmyzu je letální i relativně krátké vystavení teplotě 40 - 50° C. Vysokou teplotu dobře snáší *Thermobia* (Thysanura), pro kterou je letální až teplota 51° C. Snad nejodolnějšími druhy hmyzu vůči vysoké teplotě jsou larvy některých zástupců Chironomidae, které žijí v horkých pramenech ve 49 - 51° C.

Krátkodobá aklimace k vysokým teplotám je zajištěna produkcí - heat shock proteinů (HSP). Ty byly popsány u řady druhů hmyzu - např. *Drosophila* a *Locusta* produkují šest

Obr. 60

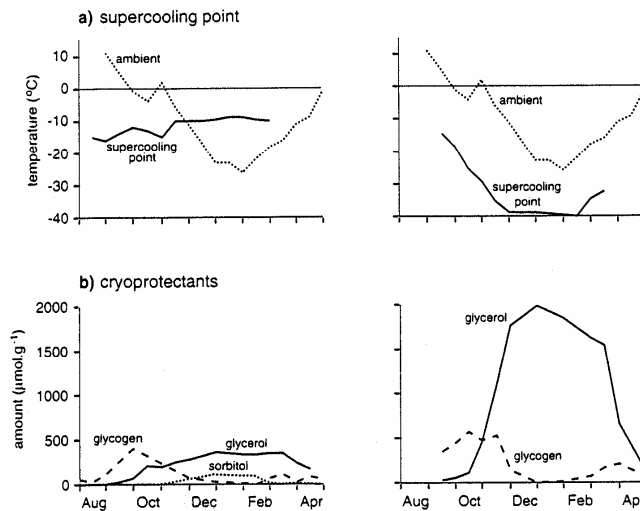


Fig. 19.12. Supercooling points and cryoprotectants of two insects that use different strategies to survive low temperatures during the winter. *Eurosta* is a gall fly that tolerates freezing. *Epiblema* is a gall moth that is freeze susceptible, but has a low supercooling point. Both species overwinter in the last larval stage in galls on the host plant, and both may occur on the same plant. Data in the figure relates primarily to insects overwintering near Ottawa, Canada. (a) Variation in supercooling points over the winter. Ambient temperatures are the minima occurring over a two-week period in one year. Notice that minimum temperatures are below the supercooling point of *Eurosta* for several months; the supercooling point of *Epiblema* is always well below the environmental minima (based on Morrissey & Baust, 1976; Rickards, Kelleher & Storey, 1987). (b) Seasonal changes in glycogen and the cryoprotectants, glycerol and sorbitol, that are derived from it. Notice that glycerol levels in the freeze susceptible insects reach levels five times higher than in the freeze tolerant insect. *Epiblema* produces very little sorbitol. Amounts are expressed in relation to the wet weights of the insects (based on Rickards, Kelleher & Storey, 1987; Storey & Storey, 1986).

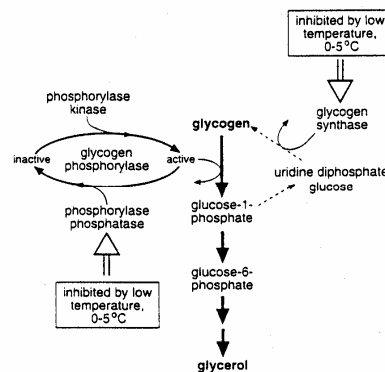


Fig. 19.13. Synthesis of glycerol from glycogen. At low temperatures, the conversion of glycogen phosphorylase from the active to the inactive form is inhibited; the production of the active form continues. As a result, the proportion of this enzyme in the active form is greatly increased so glycogen is metabolized to glucose-6-phosphate. Other enzymes (not shown) then lead to the synthesis of glycerol or sorbitol. Reconversion of glucose-1-phosphate to glycogen does not occur because the activity of glycogen synthase is inhibited by low temperature.

druhů HSP. Tyto proteiny patří ke třem rozdílným proteinovým rodinám a mají různou molekulovou hmotnost. Jejich funkce spočívá v tom, že za vysokých teplot zabráňují denuraci a agregaci běžných bílkovin. Některé HSP se vyskytují i při normální teplotě a také jako ochrana proti nízkým teplotám a dokonce proti toxickým chemikáliím. Jejich výskyt je tedy podmíněn působením stresu. HSP se exprimují během několika sekund po vystavení stresoru a působí v organismu po dobu několika hodin.

3. Kryptobioza - jedná se o stav, kdy živý organismus nevykazuje žádné známky života ani žádnou metabolickou aktivitu. U hmyzu je kryptobioza popsána u larvy Polypedilum (Chironomidae, Diptera), který žije ve vysychajících tůních v Nigérii, kde teplota povrchu dosahuje při vysušení až 70° C. Aktivní larvy hynou již při teplotě 43° C, ale jsou-li vysušeny na 8% obsahu vody v těle, mohou přežít zmíněnou teplotu po dlouhou dobu. Experimentálně bylo prokázáno, že přežijí i vystavení teplotě 102° C po dobu jedné minuty nebo působení tekutého dusíku (-190° C) po dobu několika dní. Za pokojové teploty tyto larvy přežijí úplnou dehydrataci po dobu 3 let a jisté známky života jeví i po 10 letech.

7. 2. Fotoperioda a diapauza

Délka světelné části dne značně ovlivňuje řadu fyziologických dějů a je rozhodujícím faktorem, který má vliv na vývoj jedince a především na hibernační stavy jako je diapauza a kviescence. Proto je záznam délky dne nebo noci pro hmyzí vývoj velmi důležitý. Řada druhů hmyzu je proto schopna tyto veličiny měřit a pokud překročí určitý kritický práh přizpůsobovat jim své fyziologické děje, chování nebo vývoj, spuštěním příslušného programu. Většina druhů hmyzu se jeví jako druhy dlouhodenní - rostou a rozmnožují se v létě a jsou v klidovém stadiu v zimě. Jiné druhy jsou krátkodenní - ty jsou aktivní zpravidla na podzim a na jaře, zatímco v létě a pochopitelně v zimě mají období klidu. Někdy se fotoperiodou spouští děje značně časově vzdálené. Např. u bource morušového má fotoperioda u mateřské generace vliv na výskyt diapauzy u potomků další generace (viz kap. 10.2.3.2.). Schopnost hmyzu zaznamenávat čas se děje prostřednictvím biologických hodin, které jsou poháněny endo- nebo exogenními denními cykly - zvanými cirkadiánní rytmy (viz také kap. 8.4.).

Diapauza

Vývojové procesy mezi vajíčkem a imagem jsou často přerušovány obdobím klidu neboli dormance. Je to časté především pro temperátní oblasti (mírné zeměpisné pásmo), kde se střídají teplá a studená období nebo období sucha a organismus musí tyto nepříznivé podmínky přežít. Dormance může představovat - kviescenci, což je zpomalení nebo zastavení vývoje jako reakce na nepříznivé podmínky. Kviescence odezní ihned, jakmile se podmínky zlepší. Diapauza - naproti tomu představuje hlubší přerušení vývoje spojené s fyziologickými

změnami, které mohou dále pokračovat, i když nepříznivé podmínky odezněly. Mezi oběma jevy však není ostrá hranice. Diapauza se dělí na:

- obligatorní diapauzu - objevuje se v určitém období roku, bez ohledu na podmínky. Je běžná u univoltinních (monovoltinních) druhů (= mají jednu generaci za rok), které tak prodlužují vývoj, aby se tento koordinoval s ročním cyklem.

- fakultativní diapauza - vyskytuje se v jedné generaci u bi- nebo multivoltinních druhů, aby bylo možno přečkat nepříznivé podmínky.

Délka diapauzy - je u různých druhů různě dlouhá, řádově trvá dny až měsíce a vyskytuje se u všech vývojových stádiích. Diapauza je nejběžnější u těch stádií, která jsou primárně odolnější, tedy u vajíček a kukel, ale vyskytuje se i u larev a dospělců.

Signálem pro spuštění diapauzy je nejčastěji fotoperioda, ale roli hrají i další faktory - teplota, kvalita nebo nedostatek potravy, změny ve vlhkosti, pH, obsahu kyslíku (ve vodě) atd. Význam fotoperiody spočívá v tom, že je to nejspolehlivější indikátor sezónních změn. Teplota a další vlivy jsou pak až druhotné, mění se v závislosti na fotoperiodě. Změny v délce dne je hmyz schopen a i nucen velmi pečlivě zaznamenávat přes mozkové fotoreceptory spíše než prostřednictvím očí a ocell. V mozku je také uložen diapauzní program, což lze prokázat např. transplantací mozku z diapauzující kukly do kukly normální, což vyvolá diapauzu u příjemce mozku.

Diapauza je řízena hormonálně, existují ale podstatné druhové rozdíly v jejím řízení a svou roli hraje i stádium, ve kterém diapauza probíhá. Obecně pak platí, že svlékáci hormon ekdyson spouští a juvenilní hormon (JH) ukončuje diapauzu. Navíc platí, že pro ukončení kuklové diapauzy je nutná i zvýšená hladina ekdysonu. JH je zase důležitý pro řízení imaginální diapauzy, zatímco pro nedospělá stadia není jediným řídicím faktorem. U bource morušového je popsán diapauzní hormon uvolňovaný z neurosekretorických buněk suboesophageálního ganglia, který se podílí na řízení diapauzy spolu s JH. Dospělá samice produkuje diapauzní vajíčka, pokud jsou její ovariooly v době kuklového vývoje pod vlivem diapauzního hormonu, zatímco normální vajíčka se vyvíjí při absenci tohoto hormonu a přítomnosti JH.

7.3. Vlhkost

Vlhkost vzduchu, která je pro terestrický hmyz nepřímo úměrná ztrátám vody z organismu, je dalším kritickým faktorem ovlivňujícím metabolické děje v organismu. Relativní vlhkost vzduchu je procento maximálního nasycení vzduchu vodními parami při dané teplotě. Relativní vlhkost vzduchu může ovlivňovat fyziologický čas (viz kap. 7.2.) a má tudíž značný vliv na vývojové děje v organismu.

Znalosti o mechanismech zajišťujících vnímání vlhkosti u hmyzu jsou velmi kusé. Předpokládá se, že smyslové orgány umožňující vnímání vlhkosti jsou spojeny s termoreceptory (viz kap. 9.2.).

7.4. Biotické faktory

Mezi biotické faktory patří - dostupnost potravy. Dostatečné množství a kvalita potravy má zásadní vliv na růst a postembryonální vývoj jedince. U většiny druhů hmyzu je velikost těla dána geneticky a je přesně determinována. Např. u Lepidopter je velikost imag relativně konstantní a nedostatek potravy má za následek spíše prodloužení vývoje než snížení velikosti těla. Z toho také plyne, že počet vývojových larválních instarů není primárně konstantní, ale je ovlivněn dostupností potravy a následnou registrací velikosti těla. Pokud jsou ovšem potravní zdroje optimální, potom vývoj probíhá pravidelně a počet instarů u jedinců daného druhu je stejný. Tato pravidla ovšem neplatí obecně a u některých much a komárů má nedostatek potravy a přehustěná populace larev vliv na velikost těla jedinců.

Vliv hustoty populace na vývoj je dobře prostudován u sarančat, kde existuje - fázový dimorfismus, kdy se vytváří solitární a gregarinní fáze, které se liší morfologicky, fyziologicky, zbarvením i svým chováním. Nízká denzita populace vede k solitárnímu vývoji s charakteristickým světlým uniformním zbarvením a zvětšením velikosti těla dospělců. Naopak vyšší denzita má za následek tvorbu gregarinních jedinců charakteristických tmavým zbarvením a snížením velikosti těla. Podstatnější je však rozdíl v jejich chování - gregarinní jedinci mohou vytvářet typická hejna, schopná překonávat často ohromné vzdálenosti - desítky až sta kilometrů a objevovat se nečekaně na nových místech, kde jsou schopna napáchat ohromné škody na vegetaci.

Jednoduchým pokusem lze dokázat, že hustota populace má rozhodující vliv na alternativní vývoj do dané fáze. Držíme-li část potomků snůšky od jedné samice pohromadě, vyvíjejí se jako gregarinní jedinci, jestliže však druhou část rozdělíme na jednotlivé jedince bez možnosti komunikace mezi sebou (hlavně zrakové), vyvíjí se jako solitární jedinci. Mechanismus tohoto fenoménu je značně složitý a podílí se na něm feromony a hormony. Důležitou roli hraje juvenilní hormon, jehož titr je obecně vyšší u solitární než u gregarinní fáze.

8. Nervová činnost

Nervová soustava zajišťuje vedení informací ze vstupních kanálů a jejich vzájemné srovnání a zpracování. Na základě této činnosti je pak vypracován příkaz, jehož cílem je koordinace efektorových orgánů, jako odpověď na dané informace.

Základním funkčním prvkem nervové soustavy je - reflexní oblouk (obr. 61). Vstupem celého mechanismu je smyslový orgán - receptor. Ten zachytí signál, zakóduje ho a dále vyšle jako signál fyzikálně chemický (akční potenciál) dostředivými dráhami do centra. Vzniká - nervový vzruch, který putuje přes nervové synapse do nervového ústředí, kde je zpracován a srovnán s jinými informacemi. Ústředí pak vydá příkaz, který se šíří odstředivými dráhami k výkonnému orgánu - efektoru, který je představován svailem nebo žlázou. Efektor pak provede potřebný úkon. Díky tomu se může organismus vyrovnávat s různými překážkami a reagovat na vnější podněty.

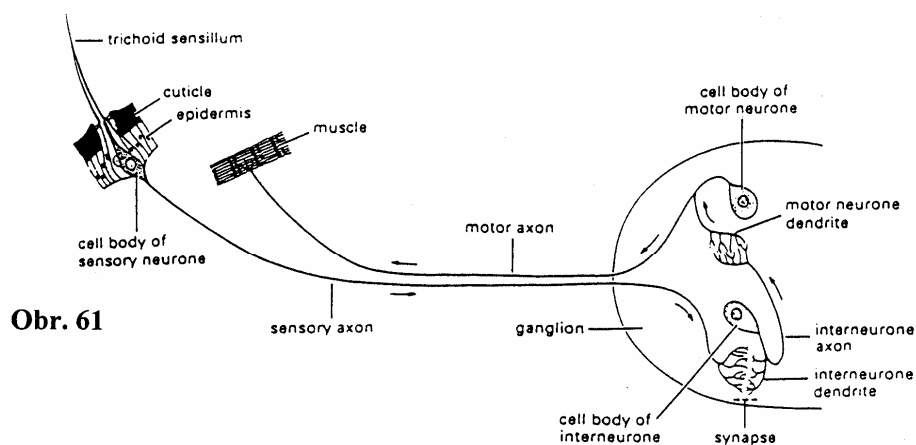
8.1. Stavební jednotky hmyzí nervové soustavy

Základní stavební jednotkou nervové soustavy je nervová buňka - neuron. Skládá se z těla a výběžků. Tělo neuronu - soma neboli perikaryon obsahuje velké množství mitochondrií, Golgiho komplexů a drsného endoplasmatického retikula (RER).

Výběžky neuronu se dělí na - dendrity a axony (neurity). Dendrity vedou vzruchy od receptorů do těl neuronů. Klasické dendrity se vstupem přímo do těla neuronu se však u hmyzu vyskytují jen zřídka (viz dále). Axon vede vzruch od těla neuronu a je mnohem delší než dendrit. V CNS se oba typ výběžků bohatě větví. Ve výběžcích chybí jak Golgiho komplexy, tak RER, bohatě jsou však zastoupeny mikrotubuly, sloužící k transportu materiálu z těla neuronu.

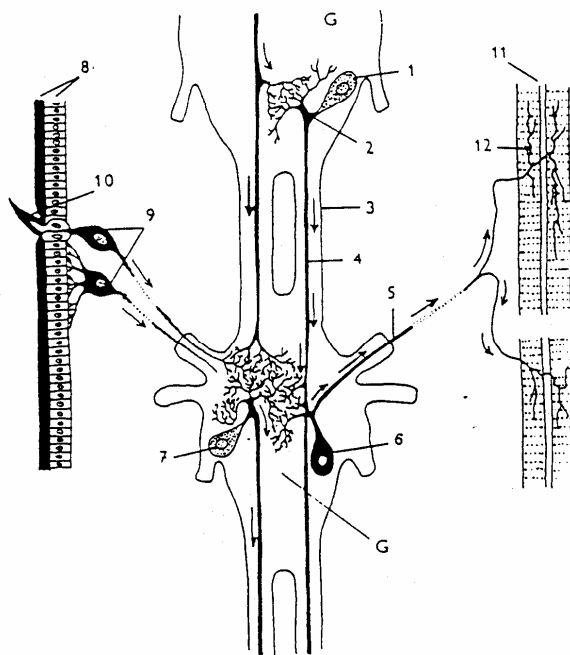
Hmyzí neurony jsou většinou - monopolární (obr. 62) s jedním výběžkem od těla neuronu, který se pak v určité vzdálenosti dělí na dendrit a axon. Periferní smyslové buňky jsou u hmyzu zpravidla - bipolární s krátkým, nevětveným distálním dendritem a dlouhým proximálním axonem zasahujícím do ganglia. V gangliích se nacházejí i multipolární neurony, které se bohatě větví a představují typ neuronu známého u obratlovců. Místa spojení jednotlivých neuronů se nazývají synapse a informace se na nich přenášejí pomocí chemických látek - neurotransmiterů (mediátorů). Ty jsou uloženy v synaptických uzlíčcích (váčcích), odkud se vylévají do synaptické štěrbiny a přenáší informaci na postsynaptickou membránu sousední buňky. Uvolnění mediátoru do synaptické štěrbiny se děje prostřednictvím exocytózy.

Některé neurony se spojují - elektrickou synapsí. V takovém případě jsou membrány obou sousedících neuronů odděleny štěrbinou až 10krát užší než u klasické synapse. Štěrbínou navíc probíhají cytoplasmatické spoje, kterými probíhají iontové kanály. Tento typ spojení se nazývá - gap junction.



Obr. 61

Fig. 3.5 Diagram of simple reflex mechanism of an insect. The arrows show the paths of nerve impulses along nerve fibres (axons and dendrites). (After Richards and Davies, 1959.)



Obr.142.Schéma histologické stavby nervového systému hmyzu. Šipky udávají směr vedení podráždění. - (G - ganglion, 1 - asociální buňka, 2 - dendrit, 3 - konektiv či nervová spojka dvou zauzlin, 4 - axon, výběžek, 5 - axon motorické buňky, 6 - motorická buňka, 7 - asociální buňka, 8 - epidermis a kutikula, 9 - senzitivní buňky, 10 - sensilla, 11 - svalové vlákno, 12 - motorická nervová zakončení).

Obr. 62

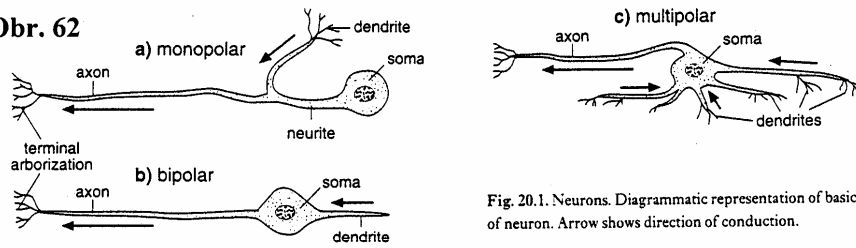


Fig. 20.1. Neurons. Diagrammatic representation of basic types of neuron. Arrow shows direction of conduction.

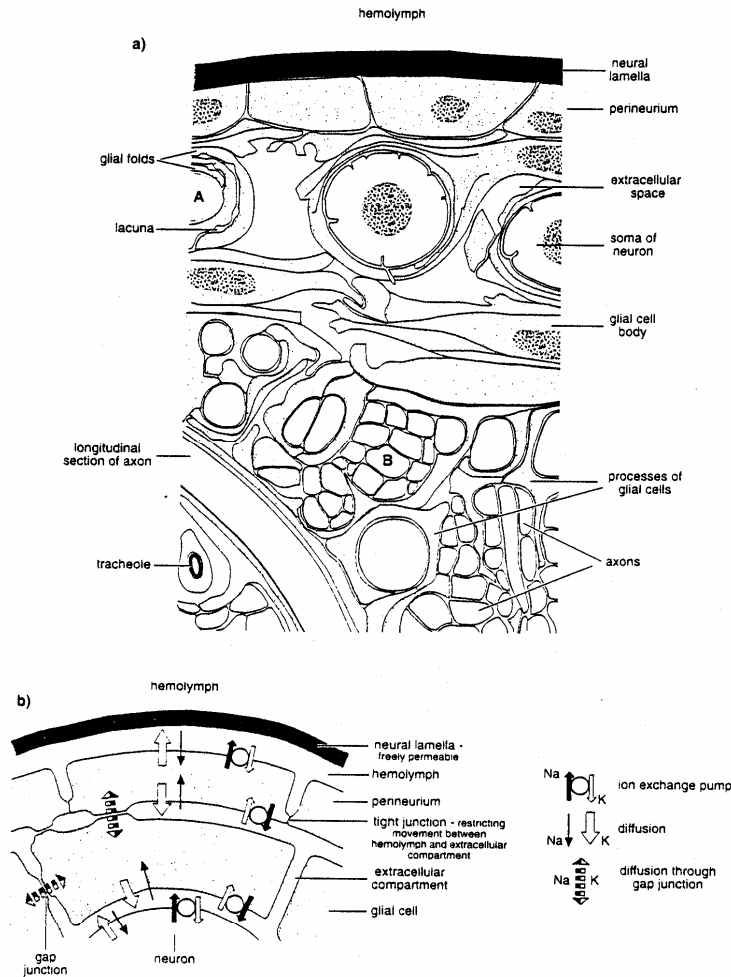


Fig. 20.3. Glia. (a) Diagrammatic section of part of an abdominal ganglion showing glial cells (light shading) that play different roles. Axons A and B are referred to in the text (after Smith & Treherne, 1963). (b) Representation of the role of glial cells in maintaining a constant ionic composition of the fluid bathing the neurons in a ganglion. The extracellular compartment is shown hatched to emphasize its isolation from the hemocoel. The pumps maintain a high concentration of sodium and low potassium in this compartment despite the diffusive movements of the ions. Broad open arrows indicate greater permeability to potassium than to sodium ions (after Treherne & Schofield, 1981).

Další důležitou stavební jednotkou nervové soustavy jsou - gliální buňky. Ty obalují neurony jednou nebo několika vrstvami. Zpravidla platí, že čím větší neuron, tím více obalů tvořených gliálními buňkami. Mezi gliálními buňkami se nachází extracelulární prostory. Ty jsou rozsáhlejší na povrchu ganglií, ale mnohem omezenější uvnitř, kde vytváří velmi úzké prostory, které se nazývají - lakuny (obr. 62) a jsou typické pro hmyzí nervovou soustavu. Mezibuněčné prostory nervových buněk jsou vyplněny tekutinou, která omývá přímo neurony a má tedy velký význam v determinaci jejich elektrických vlastností.

Funkce gliálních buněk - základní funkcí gliálních buněk je výživa neuronů, proto tyto buňky často obsahují zásoby glykogenu. Další jejich funkcí je vytvářet obaly neuronů a udržovat tak v jejich blízkosti vhodné a relativně stálé iontové prostředí, které umožňuje činnost nervové soustavy navzdory značným rozdílům ve složení iontů v nervových buňkách a v hemolymfě. Obal nacházející se na vnější straně nervové soustavy se nazývá - perineurium (obr. 62). Jeho buňky na sebe navazují spojením - tight junction (velmi těsné a nepropustné spojení, kde splývají membrány sousedících buněk) a desmozomy. Perineurium se nachází v CNS a na větších periferních nervech, chybí na drobných větvích periferních nervů, kde jsou axony obaleny jen individuálními gliálními buňkami. Perineurium tvoří bariéru, která dovoluje pronikání pouze specifických látek z hemolymfy do prostředí nervových buněk (obr. 62). Gliální buňky mají význam také při vývoji CNS a i při velmi omezené regeneraci nervové soustavy.

Vně perineuria se nachází tlustá bazální lamina zvaná - neurální lamela. Jde o amorfní vrstvu mukopolysachridů a mukoproteinů s výskytem kolagenních fibril. Neurální lamela vzniká pravděpodobně činností buněk perineuria a poskytuje mechanickou oporu nervové soustavě a zajišťuje její potřebnou flexibilitu, která je nutná především při pohybu.

8.2. Základní funkce hmyzí nervové soustavy

Princip činnosti nervové soustavy zcela závisí na iontovém složení všech zúčastněných struktur. Na základě nerovnoměrného rozložení iontů uvnitř a vně neuronu se vytváří - elektrický membránový potenciál, jehož klidová hodnota je - -70mV . Na jeho tvorbě se podílí především K^+ , Na^+ a Cl^- ionty a jejich membránové vlastnosti. U klidového neuronu je buněčná membrána více permeabilní pro K^+ ionty než pro Na^+ ionty; navíc membránové sodno-draslíkové pumpy čerpají Na^+ ionty ven z nervové buňky a K^+ ionty dovnitř buňky v poměru - $\text{Na}^+ : \text{K}^+, 3 : 2$, tedy ve prospěch Na^+ (obr. 62). Výsledkem je pak vysoká koncentrace K^+ iontů uvnitř buňky a nízká mimo buňku. Pro Na^+ a Cl^- platí opačný poměr - vysoká koncentrace vně a nízká uvnitř buňky.

8.2.1. Vedení vzruchu

Základní funkcí nervové soustavy je vedení vzruchu. Celý proces se skládá ze tří částí:

- zachycení vnějšího signálu - vizuálního, chemického nebo mechanického prostřednictvím receptoru a vznik receptorového (u smyslové buňky) nebo postsynaptického (na synapsi) potenciálu

- vedení elektrického signálu po výběžcích ve formě - akčního potenciálu

- přeměna elektrického signálu na chemický při synapsi

Akční potenciál (obr. 63) - vedení vzruchu nervovými buňkami je zajištěno prostřednictvím akčního potenciálu, který vzniká jako důsledek podráždění nervové soustavy. Akční potenciál má konstantní amplitudu. Jeho první fází je malé zvýšení permeability buněčné membrány pro Na^+ ionty. Jejich přesun dovnitř přes membránu axonu způsobí malou depolarizaci membrány, což má za následek otevření sodných kanálů, rychlé proudění Na^+ iontů dovnitř a následnou změnu elektrického potenciálu o 80 - 100 mV (naměřeno u švábů). Tento děj probíhá v době zvyšování akčního potenciálu (obr. 63), je velmi krátký a je ukončen uzavřením sodných kanálů. K aktivaci draselných kanálů dochází pomaleji, proto se otvírají až v době, kdy se již sodné kanály zavírají. Výsledkem je pak proudění K^+ iontů ven z axonu, což vede k obnovení převahy negativního náboje uvnitř axonu. Tato fáze probíhá při poklesu akčního potenciálu. Celý děj je velmi rychlý a trvá 2 - 3 ms.

Vznik akčních potenciálů a vedení nervového vzruchu se může realizovat pouze za určitých konstantních iontových poměrů. Hemolymfa hmyzu se však svým složením často odlišuje od potřeb nervové soustavy. Její zvláštností je, že obsah K^+ iontů je u některých druhů hmyzu (býložravci) značně vysoký, někdy dokonce vyšší než Na^+ iontů:

- hmyz $\text{Na}^+ : \text{K}^+ - 20 : 1$ až $1 : 10$

- obratlovci $\text{Na}^+ : \text{K}^+ - 20 : 1$

Za takových okolností by činnost nervové soustavy u hmyzu byla vyloučena. Vhodné prostředí, které umožňuje její činnost, je zajištěno aktivitou gliálních buněk. Především - tight junction spoje perineurálních buněk poskytují efektivní bariéru iontovým tokům a iontové pumpy udržují složení tekutiny bezprostředně obklopující neurony na odpovídajícím složení. Díky tomuto systému nebrání odlišné složení iontů v extracelulární tekutině nervové soustavy a v hemolymfě vedení vzruchů a funkčnosti nervů.

Akční potenciál resp. membránové přesuny iontů, které jsou jeho příčinou, se šíří podél nervového vlákna, a to pouze jedním směrem. Je tomu tak díky - refrakterní periodě, která následuje akční potenciál, a která spočívá v inaktivaci sodného kanálu (obr. 63) a v blokování průchodu iontů přes membránu. Doba po kterou není možný axon dráždit resp. kdy axon neodpovídá na žádné, ani velmi silné podněty, se nazývá - absolutní refrakterní perioda a trvá asi 2 - 3 ms. Po jejím odeznění není ještě axon schopen normálního dráždění a akční potenciál je vyvolán jen silným podnětem. Tato doba, kdy ještě nedošlo k úplnému obnovení funkčnosti axonu, se nazývá - relativní refrakterní perioda a trvá 10 - 15 ms.

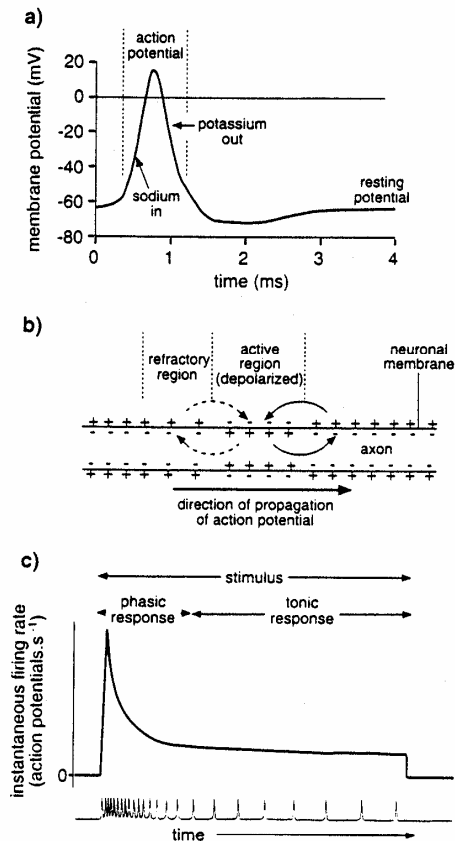


Fig. 20.4. Action potential. (a) Changes in the membrane potential associated the production of an action potential. (b) Diagram showing the electrical charge across the axonal membrane and propagation of the action potential. At the extreme ends, the membrane is polarized; the inside is negatively charged with respect to the outside. The action potential results from depolarization, the inside of the membrane becoming less negatively charged and even becoming positive. This depolarization spreads passively along the membrane (shown by arrows). In the region through which it has recently passed (the refractory region), the outward flow of potassium offsets the build up of positive charge. Consequently, the membrane repolarizes in this region, but becomes depolarized in the previously resting membrane (to the right of center in the diagram). (c) Below: a train of action potentials from a peripheral sensory neuron showing the phasic and tonic periods; above: the same information shown as the instantaneous firing rate.

Table 20.2. Substances secreted by neurons in the central nervous system and their principal functions

Chemical	Neurotransmitter	Neuromodulator	Neurohormone
<i>Acetylcholine</i>	+++ (excitatory in CNS)		
<i>Biogenic amines</i>			
Dopamine	+	+	
Histamine	+		
Serotonin (5-hydroxytryptamine)		++	+
Octopamine	+	+++	+
<i>Amino acids</i>			
γ -aminobutyric acid (GABA)	+++ (inhibitory)		
Glutamate	+++ (excitatory at muscles)		
<i>Peptides</i>			
Adipokinetic hormone			+++
Allatotropin		+	+
Allatostatin		+	+
Cardioactive peptide			+++
Diuretic peptide			+++
FMRFamide		+	
Leucokinin		-	
Pheromone biosynthesis (PBAN)		+	++
Proctolin	+	+++	+
Prothoracicotropic hormone			+++

Note:

+++ , major function; + , occasional function.

Jednotlivé akční potenciály mají stejnou amplitudu, proto je informace o velikosti podnětu zakódována v počtu a frekvenci akčních potenciálů. Frekvence je pak limitována refrakterními periodami, ve kterých je axon bezprostředně inaktivován.

Schopnost neuronu vytvářet rychlou sérii následných akčních potenciálů se mění v čase. První akční potenciály jsou produkovány velmi rychle za sebou, ale rychle dochází ke snižování jejich frekvence, a tedy k prodlužování doby mezi jejich vznikem, hovoříme o fázické odpovědi. Poté dojde k poklesu jejich frekvence na jakousi konstantní úroveň nebo úroveň, která klesá jen velmi zvolna - v tom případě hovoříme o tonické odpovědi (obr. 63).

Rychlost vedení akčních potenciálů závisí především na tloušťce axonu - zvyšuje se z jeho průměrem. Obří axony s průměrem 8 - 50 μm vedou akční potenciál rychlostí 3 - 7 m/s, běžné axony o průměru 5 μm pak asi 1,5 - 2,3 m/s. Rychlost vedení ovlivňuje i teplota.

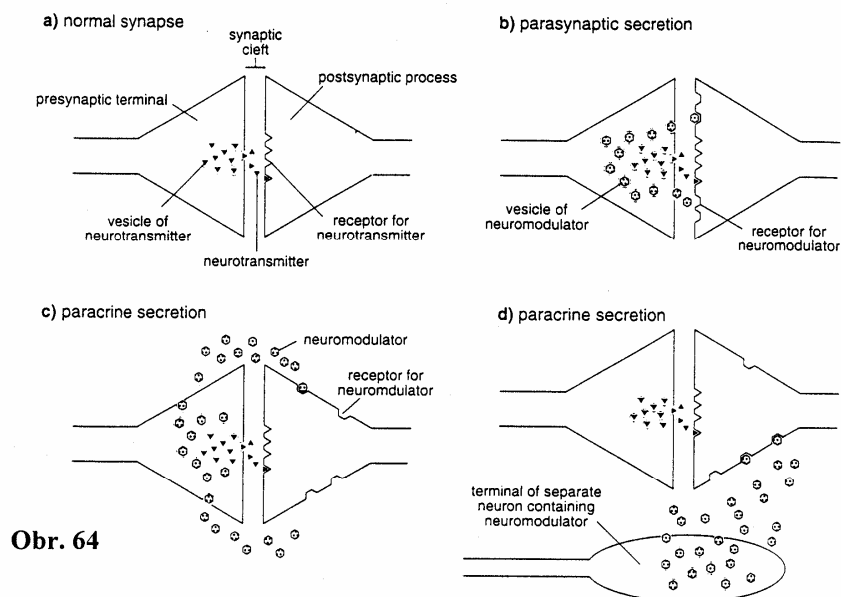
8.2.2. Synapse

K synapsi dochází při přenosu akčního potenciálu z jednoho neuronu na druhý (obr. 64). Děje se tak pomocí neurotransmitoru (mediátoru). Akční potenciál na své cestě podél axonu doběhne do synaptického uzlíku, kde otevře kanály uvolňující proudění Ca^{++} iontů do neuronu. Ca^{++} ionty aktivují fúzi synaptických vesikulů s presynaptickou membránou a vylití v nich obsaženého mediátoru do synaptické šterbiny. Vyšší frekvence akčních potenciálů umožní vstup většího množství Ca^{++} iontů do buňky a vylití většího množství mediátoru. Mediátor ovlivňuje permeabilitu postsynaptické membrány buď přímo otvíráním kanálů nebo nepřímo vazbou na membránové receptory. Postsynaptické změny na membráně označujeme jako - depolarizaci nebo hyperpolarizaci. Depolarizace je klasická reakce, kdy Na^+ a Ca^{++} ionty proudí dovnitř buňky rychleji než K^+ ionty ven, což má za následek snížení záporného náboje uvnitř buňky - hovoříme pak o excitační synapsi (obr. 64). Hyperpolarizace zapříčiňuje proudění Cl^- iontů do buňky a zvyšování záporného náboje v buňce, čili nedojde k vytvoření postsynaptického akčního potenciálu - hovoříme pak o inhibiční synapsi.

Velikost postsynaptického potenciálu závisí na množství mediátoru vylitého z jednotlivých presynaptických akčních potenciálů. K přeměně tohoto postsynaptického potenciálu na akční postsynaptický potenciál dojde až po dosažení určité prahové hodnoty. Spuštění postsynaptického akčního potenciálu nezávisí na jednotlivé synapsi, ale na sumaci všech postsynaptických potenciálů vyskytujících se na neuronu. Tato sumace může být - časová nebo prostorová.

8.2.3. Mediátory

U hmyzu existuje řada chemických látek sloužících jako mediátory. Můžeme je rozdělit do 4 skupin - acetylcholin, biogenní aminy (dopamin, histamin, serotonin, octopamin), aminokyseliny (GABA, glutamát), a peptidy (obr. 63). Velkou skupinou jsou především neuropeptidy (dodnes jich bylo identifikováno asi 100 - v mnoha případech je však jejich



Obr. 64

Fig. 20.7. Neuromodulation at a synapse. Diagrammatic representation of different pathways by which neuromodulators may affect the postsynaptic element. Transmitter compound is shown as black triangles; neuromodulator as shaded hexagons. (a) A synapse with no neuromodulators. (b) Parasympaptic secretion. The neuromodulator co-occurs with the transmitter and acts close to the synapse. (c) Paracrine secretion. The neuromodulator co-occurs with the transmitter but is released round the area of the synapse. It may affect other neurons in the vicinity. (d) Paracrine secretion. The neuromodulator is produced by a separate neuron and affects the general environment around the synapse.

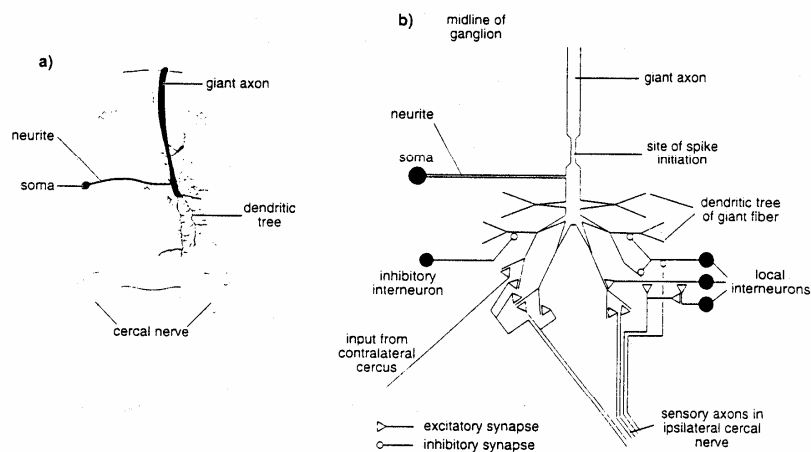


Fig. 20.14 Integration at synapses. A giant fiber in the terminal abdominal ganglion of *Periplaneta* (after Callee, 1985). (a) Diagram showing the dendritic arbor and contralateral position of the soma. (b) The neuron with the giant axon receives direct input on to its dendritic branches from sensory neurons in both the ipsilateral and contralateral cerci as well as from local interneurons. Inputs are both excitatory and inhibitory.

funkce neznámá), které se syntetizují v těle neuronu a jsou transportovány axonem do místa svého působení. Ostatní mediátory jsou zpravidla syntetizovány v místě synapse.

Podle svého působení se mediátory dělí na:

1. Neurotransmitory - uvolňují se do synaptické štěrby a mají přímý vliv na vznik akčního potenciálu na postsynaptické membráně. Po splnění své funkce jsou enzymaticky degradovány (např. acetylcholin pomocí acetylcholinesterázy) nebo absorbovány do presynaptického uzlíku.

2. Neuromodulátory - jsou uvolňovány do okolí synapse a modifikují přenos informace přes synapsi. Jejich účinek je relativně pomalý a dlouhodobý. Specifická degradace není známa.

3. Neurohormony - jsou syntetizovány v neurosekretorických buňkách převážně CNS jako peptidické látky a do hemolymfy jsou uvolňovány prostřednictvím neurohemálních orgánů a fungují jako hormony (viz kap. 10.2.3.)

Jeden neuron je schopen produkovat více typů chemických mediátorů. O tom, který typ mediátoru se uvolní, rozhoduje elektrická aktivita neuronu. Někdy může dojít k vyjití např. neurotransmitoru i neuromodulátoru společně, zpravidla se však neuromodulátory uvolňují až při vyšší elektrické aktivitě neuronů.

Neurotransmitor se uvolňuje jen do synaptické štěrby, zatímco neuromodulátor zasahuje širší oblast. Pokud je však tato oblast limitována presynaptickou membránou hovoříme o - parasynaptické sekreci (obr. 64). Pokud se neuromodulátor uvolňuje do větší nespecifikované oblasti a má širší účinek (např. ovlivňuje transmisi většího počtu synapsí) hovoříme o - parakrinní sekreci (obr. 64).

1. Neurotransmitory - nejběžnějším neurotransmitorem u hmyzu je stejně jako u obratlovců - acetylcholin - excitační neurotransmitor olfaktorických a mechanosenzorických neuronů a interneuronů. Dalšími neurotransmitory jsou - serotonin, který se vyskytuje u chordotónálních a multipolárních neuronů, histamin - transmitor buněk retinuly a ocell, octopamin - transmitor světelných orgánů a dopamin - transmitor slinných žláz. Roli excitačního transmitoru u hmyzí nervosvalové ploténky hraje - glutamát. Inhibičním transmitorem je obecně u hmyzu kyselina -amino máselná (GABA).

2. Neuromodulátory - neuromodulátory působí na nervo-nervové i nervo-svalové synapsi. Neuromodulátor může působit jak presynapticky - ovlivněním vesikulů a uvolňováním jejich obsahu, tak postsynapticky - ovlivněním postsynaptické membrány množstvím uvolněného neurotransmitoru. Tento účinek je zajištěn modifikací iontové permeability pre- i postsynaptických buněk. Neuromodulátor může také soutěžit s neurotransmitorem o obsazení receptorových míst na postsynaptické membráně.

Roli neuromodulátorů hrají hlavně biogenní aminy a neuropeptidy, Nejrozšířenější je - octopamin - nachází se u skeletální svaloviny, ale i u senzorických neuronů a interneuronů. Jeho modulační role je dobře popsána u létacích svalů sarančat. Je přenášen i hemolymfou, takže splňuje také roli neurohormonu. Dalším známým hmyzím neuromodulátorem je - serotonin. Modulační roli v nervové soustavě hrají i neuropeptidy, ale jejich funkce není zcela jasná (ovšem s výjimkou neurohormonů). Známa je neuromodulační role neurohormonu proctolinu (viz kap. 10.2.3.4.) ve viscerální a skeletální svalovině.

3. Neurohormony - neurohormony jsou produkovány neurosekretorickými buňkami a jejich funkce jsou podrobně popsány v kap. 10.2.3.

8.3. Funkční anatomie hmyzí nervové soustavy

U hmyzu se vytváří typická - gangliová nervová soustava - nervové buňky jsou soustředěny v uzlinách - gangliích - představujících CNS, výběžky buněk tvoří obvodové nervstvo. Nervová soustava je původu ektoblastového.

Vznik CNS souvisí se vznikem aktivního pohybu směrem dopředu a utvářením hlavy (cephalizace) a soustředěním smyslových orgánů do ní. Do hlavy se proto soustřeďuje převážná část gangliových buněk a tvoří se hlavní zauzlina - mozek. Vedle mozku se vytváří řada podružnějších uzlin na břišní straně těla.

U bezobratlých obecně můžeme během fylogenetického vývoje pozorovat tendenci ke koncentraci CNS, což si vynutil složitější způsob života i komplikovanější tělní organizace. Tím vznikla nutnost zpracovávat stále složitější podněty a vypracovávat na ně složitější odpovědi. U hmyzu se gangliová soustava vytváří ve formě typické - břišní nervové pásky. U některých skupin dochází v důsledku redukce a splývání tělních článků ke koncentraci buněk pásky do několika nebo jen jedné tělní uzliny a vzniká tak - koncentrovaná gangliová soustava (obr. 65) (ploštice Rhodnius, kruhošvé mouchy Cyclorhapha)

V nervové soustavě hmyzu nacházíme 4 typy nervových buněk:

1. senzorické (aférentní) - buněčné tělo mají uloženo blízko tělní periferie
2. motorické (eferentní) - tělo uloženo v CNS
3. interneurony (asociační) - celá buňka leží v CNS, zajišťují spojení neuronů v rámci CNS
4. neuroendokrinní buňky

Nervová soustava hmyzu se dělí na:

- a. CNS - mozek, suboesophageální ganglion, břišní nervová páska složená z thorakálních a abdominálních ganglií.
- b. Viscerální nervová soustava - představující útrobní (viscerální) nervstvo.

Obr. 65

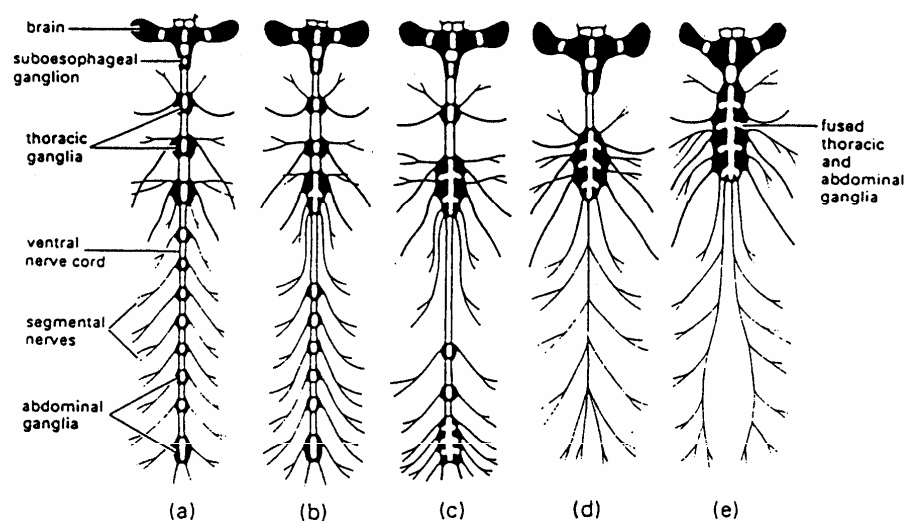
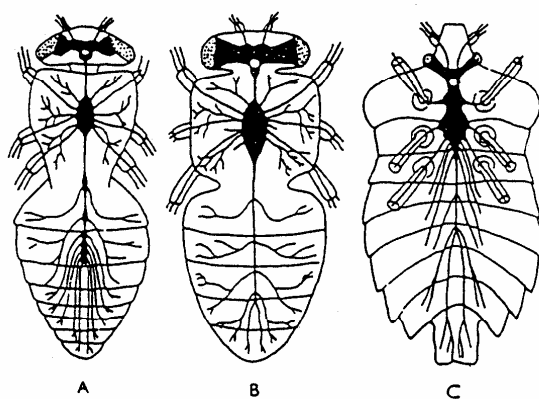


Fig. 3.6 The central nervous system of various insects showing the diversity of arrangement of ganglia in the ventral nerve cord. Varying degrees of fusion of ganglia occur from the least to the most specialized: (a) three separate thoracic and eight abdominal ganglia, as in *Dictyopterus* (Coleoptera: Lycidae) and *Pulex* (Siphonaptera: Pulicidae); (b) three thoracic and six abdominal ganglia, as in *Blattia* (Blattodea: Blattellidae) and *Chironomus* (Diptera: Chironomidae); (c) two thoracic and considerable abdominal fusion of ganglia, as in *Crabro* and *Eucera* (Hymenoptera: Sphecidae and Anthophorinae); (d) highly fused with one thoracic and no abdominal ganglia, as in *Musca*, *Calliphora* and *Lucilia* (Diptera: Muscidae, Calliphoridae); (e) extreme fusion with no separate subesophageal ganglion, as in *Hydrometra* (Hemiptera: Hydrometridae) and *Rhizotrogus* (Scarabaeidae). (After Horridge, 1965.)



Obr.143. Příklad různých stupňů koncentrace centrálního nervového systému hmyzu: A - u střečka hovězího (*Tabanus bovinus*, Diptera), B - u masafky (*Sarcophaga* sp., Diptera), C - u kněžíce (*Pentatoma* sp., Heteroptera).

c. Periferní nervová soustava - představující obvodové somatické nervstvo (inervace smyslů, svalů) - zajišťuje spojení jednotlivých částí těla prostřednictvím nervů.

8.3.1. CNS - ganglia a břišní nervová páska

Ganglia jsou tvořena agregací interneuronů a motorických neuronů. Každé ganglium je organizováno tak, že vlastní těla neuronů jsou umístěna periferně, zatímco centrum ganglia je tvořeno terminály axonů senzorických neuronů, dendrity motorických neuronů a axony interneuronů. Tato centrální změť nervových výběžků a jejich synapsí se nazývá - neuropile. V rámci ganglií se realizují všechny nervo-nervové synapse hmyzího těla - vně ganglia se nachází pouze nervo-svalové synapse.

U hmyzu ganglia vytváří - břišní nervovou pásku - ta se nachází, jak plyne už z jejího názvu, na břišní straně těla. U obratlovců je CNS naopak umístěna na dorzální straně těla. Prvním gangliem břišní nervové pásky je - suboesophageální ganglium (SOG). Jde o složené ganglium vznikající fúzí ganglií mandibul, maxil a labiálních segmentů, proto také SOG tyto články inervuje. Dále se vytváří 3 thorakální ganglia, pokud ovšem nedochází k jejich splynutí. Někdy se setkáváme také s tendencí splynutí metathorakálního ganglia s anteriorními abdominálními ganglii. Funkcí thorakálních ganglií je inervace svaloviny thoraxu, tedy především létací svaloviny a svaloviny končetin; inervují i thorakální senzily.

Následují - abdominální ganglia, která se vývojově zakládají v každém abdominálním článku. Největší počet abdominálních ganglií, ať už u larev nebo dospělců, je však 8, protože poslední je složené ganglium odvozené ze 4 posledních abdominálních článků. Abdominální ganglia jsou menší než thorakální a inervují jednotlivé články zadečku. Ve většině případů jsou svaly daného segmentu inervovány z ganglia tohoto segmentu, někdy však dochází k jejich inervaci z ganglií sousedního segmentu.

Jednotlivé segmenty mají velkou schopnost - automacie, což se týká hlavně reflexních činností. Příkladem je třeba lokální regulace ventilace, kdy každé ganglium ovládá svaly stigmatu svého článku. Existují však samozřejmě nadřazená mozková centra.

Neurony CNS - ganglia obsahují především dva typy neuronů - motorické neurony a interneurony. Přestože se někdy setkáváme s monosynaptickými nervovými cestami tj. synapsí mezi senzorickými a motorickými neurony, je tento případ spíše vzácný. Mnohem častěji jsou oba typy neuronů spojeny - interneurony. Ty se dělí na - lokální neboli intragangliové, které jsou uloženy v rámci jednoho ganglia, a - intersegmentální neboli intergangliové, které spojují více ganglií a vedou informace podél břišní nervové pásky, a tak se podílí na koordinaci funkcí celého těla hmyzu.

Některé intersegmentální interneurony jsou mnohem větší a silnější než ostatní (až 10krát) a nazývají se - obří neurony (obří vlákna). Nachází se především u švábů, ale i zástupců Orthoptera a Diptera (Drosophila). Umožňují rychlé vedení informací na velkou vzdálenost

(bez synapsí) a podílí se na rychlých stereotypních reakcích - rychlá lokomoce, únikové reakce atd.

8.3.2. CNS - mozek

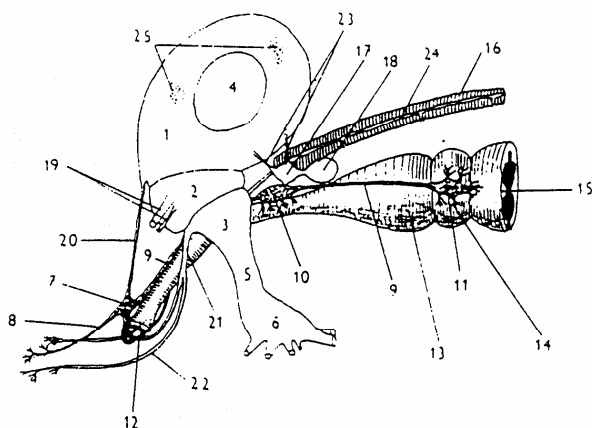
Mozek, největší a nejdůležitější ganglium, je u hmyzu dokonale vyvinut a představuje základní asociační centrum těla (obr. 66 a 67). Sbíhají se zde informace ze smyslových orgánů hlavy a přes interneurony i z ostatních ganglií. Po zpracování těchto informací je z mozku řízena činnost celého těla včetně složitého hmyzího chování. Hmyzí mozek se dělí na 3 části - proto-, deuto- a tritocerebrum.

a. Protocerebrum

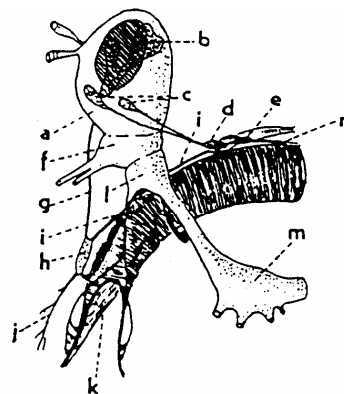
Protocerebrum vytváří dva laloky (hemisféry), které jsou laterálně spojeny s - optickými laloky vedoucími ke složeným očím (obr. 67). Protocerebrum se nachází na dorzální straně mozku (hlavy) a podobně jako u jiných ganglií jsou v něm somata neuronů umístěna periferně, zatímco střed je tvořen - neuropilem. Na anteriodorzální straně v oblasti zvané - pars intercerebralis - se však některá somata nachází i v centrální části. V pars intercerebralis jsou umístěny neurosekretorické buňky, které se před svým výstupem z mozku kříží a pak pokračují do neurohemálního orgánu - corpora cardiaca (viz kap.10.2.). Do protocerebra ústí také nervy z ocell. Po stranách pars intercerebralis se nachází párová asociační centra zvaná - houbovitá tělesa (corpora pedunculata) (obr. 67). Každé se skládá z - kalichu (calyx) a dvou, někdy tří - laloků (lobů) označovaných - $\underline{\quad}$, $\underline{\quad}$ příp. $\underline{\quad}$. Houbovitá tělesa jsou tvořena interneurony zvanými - Kenyonovy buňky. Relativní velikost houbovitých těles je úměrná složitosti hmyzího chování. Dosahují malých velikostí u primitivního hmyzu nebo u hmyzu bez sociálních prvků, naopak největší jsou u sociálního hmyzu - termitů, včel, vos atd. Např. u včelí dělnice se nachází asi 170 000 Kenyonových buněk (v houbovitých tělesech), které představují asi 40 % neuronů mozku, u mouchy Calliphora je to asi 21 000 Kenyonových buněk, což představuje 12 % neuronů. Houbovitá tělesa se zvětšují také s věkem hmyzu a s přibýváním "životních zkušeností", a to nejen u sociálního hmyzu, ale např. i u drozofily.

Další součástí protocerebra je - centrální těleso (obr. 67), tvořené opět interneurony. Většina z nich obsahuje neuropeptidy využívané zde pravděpodobně jako neurotransmitory; nachází se zde také tlumivý neurotransmitor GABA (kyselina -amino máselná).

Na laterálních stranách je protocerebrum prodlouženo - optickými laloky (obr. 67). Každý lalok se skládá ze tří neuropilů zvaných - lamina, medula a lobula. Mezi nimi probíhají optické nervy, které se 2krát kříží (chiasma opticum) (3 neuropily = 2 prostory mezi nimi = dvojnásobné křížení - viz obr. 67). Zmíněné neuropily mají zásadní význam pro vnímání světla a obrazu a s tím spojeného chování (např. navigace při letu).



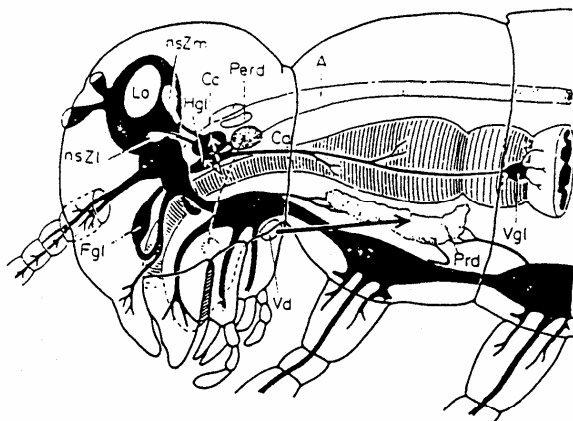
Obr.144. Schéma mozku a stomatogastrického systému hmyzu - pohled z boku. (1 - protocerebrum, 2 - deutocerebrum, 3 - tritocerebrum, 4 - oční lalok, 5 - obloukovitá spojka mozku a podjícnového ganglia, 6 - podjícnové ganglion, 7 - čelní ganglion, 8 - nervus procurrrens, 9 - nervus recurrens, 10 - hypocerebrální ganglion, 11 - ventrikulární ganglion, 12 - jícen, 13 - vole, 14 - žvýkací žaludek, 15 - střední střeva, 16 - sorta, 17 - corpora cardiaca, 18 - corpora allata, 19 - motorická a sensitivní větev tykadlového nervu, 20 - nervus connectivus, 21 - čelní konektiv, 22 - pyskový nerv, 23 - nervus corporis cardiaci, 24 - boční srdeční nerv, 25 - skupiny neurosekretorických buněk).



Mozek hmyzu

a = protocerebrální lalok, b = houbovitě těleso, c = neurosekreční bunky mozku, d = corpora cardiaca, e = corpora allata, f = deutocerebrum, g = nervus connectivus, h = frontální uzlina, i = nervus recurrens, j = nervus procurrrens, k = cibarium, l = tritocerebrum, m = podjícnová (subesofageální) uzlina, (g, h, i, j) = součásti stomatogastrického vegetativního nervstva, n = viscerální nerv

Obr. 66



Obr.145. Schéma přední části těla larvy s nervovým systémem (vyznačen černě) a s inkretorickými orgány, jejichž ontogenetický původ je naznačen šipkami. (A - sorta, Ca - corpora allata, Cc - corpora cardiaca, Fgl - čelní ganglion, Hgl - hypocerebrální ganglion, Lo - oční lalok, Nr - nervus recurrens, nsZl+nsZm - skupiny neurosekretorických buněk v mozku, Oes - jícen, Perd - perikardiální žláza, Prd - prothorakální žláza, Tr - vzdušnice, Uszl - podjícnové ganglion, Vd - ventrální žláza, Vgl - ventrikulární ganglion).

Fig. 20.16. Brain. Diagrammatic representations (*Locusta*) (after Albrecht, 1953): (a) anterior view; (b) lateral view which also shows the major ganglia of the stomodeal nervous system.

Obr. 67

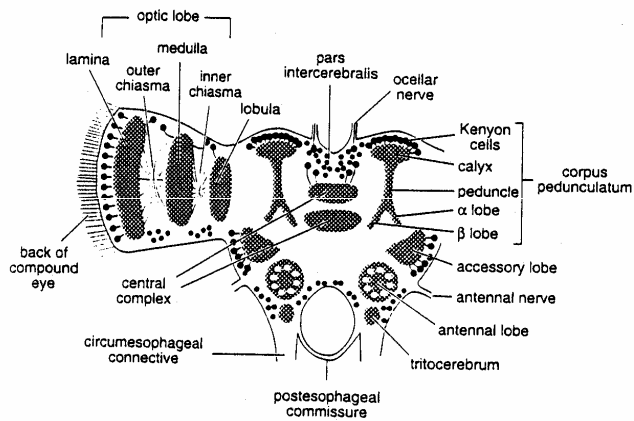
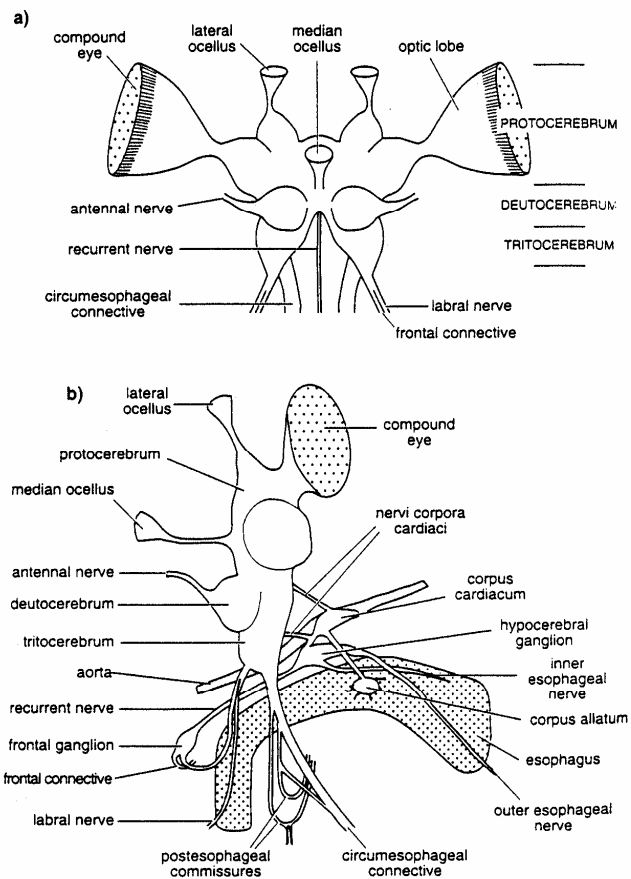


Fig. 20.17. Brain. The main regions of organized neuropil (shaded). The distribution of somata is indicated by the black dots.

b. Deutocerebrum

Deutocerebrum (obr. 66 a 67) obsahuje - antenální olfaktorické laloky, antenální mechano-senzory a motorická centra, je tedy zřejmé, že do něj ústí čichové nervy z tykadel. Antenální laloky představují oblasti neuropilů obklopených u některých druhů hmyzu gliálními buňkami. Celý takový komplex se nazývá - glomerulus.

c. Tritocerebrum

Tritocerebrum (obr. 66 a 67) je malá část mozku sloužící k inervaci čela a svrchního pysku (labrum). Přes - frontální ganglium ovládá stomatogastrickou nervovou soustavu. Konektivy je tritocerebrum spojeno se suboesophageálním gangliem.

8.3.3. Viscerální nervová soustava

Inervuje přední a zadní střevo, endokrinní soustavu, reprodukční orgány a tracheální soustavu včetně spirakulí. Někdy se dělí na 3 subsystémy:

- a) stomatogastrický systém - zahrnuje i své nadřazené centrum - frontální ganglium
- b) ventrální viscerální systém
- c) kaudální systém

8.3.4. Periferní nervová soustava

Periferní nervy jsou tvořeny velkým množstvím axonů. Axony jsou však v nervech nezávislé a nevětví se a ani netvoří synapse. Axony vedoucí informace do ganglia se nazývají - senzorické (aférentní) a axony vedoucí informace z ganglia se nazývají - motorické (eferentní). Většina nervů obsahuje oba typy axonů, ale např. antenální nervy obsahují pouze axony senzorické.

8.4. Činnost mozku

Kromě běžných řídicích funkcí zajišťuje hmyzí mozek řízení složitého instinktivního chování (viz corpora pedunculata) a reflexní činnost. Instinkty představují řadu nepodmíněných reflexů, které probíhají stále stejně. Mozek obecně tyto reflexy tlumí a jeho odstraněním se reakce mohou stát přehnanými (někdy mohou vést až k smrti vyčerpáním) nebo mohou být vyvolány i velmi slabými podněty či aktivita může přetrvávat po relativně delší dobu. Např. dělnice včely vykonává po odstranění mozku čistící pohyby (čištění hlavy předním párem končetin) celé hodiny; po odstranění poloviny mozku se jedinec může pohybovat neustále v kruhu, jehož střed je na téže straně jako odstraněná část mozku (dochází k eliminaci tlumivých nervových drah, které se kříží a které vyřazené z činnosti nemohou tlumit svalovou kontrakci na této části těla).

Reflexní činnost hmyzu - představuje soubor jednoduchých i složitějších pohybových reakcí řízených reflexně, probíhajících tedy automaticky a stále stejně na základě určitého podnětu:

- obracecí reflex - vyvolává se u jedince po jeho obrácení na hřbetní stranu těla
- únikové reakce - jsou řízeny obřími axony (šváb), vyvolají u jedince pocit nebezpečí a spustí příslušnou pohybovou reakci
- thanatóze (stavění se mrtvým) - jde o reflexní vybavení akineze
- orientace v prostoru - usměrněné pohyby na základě vnějších podnětů (světlo, poloha slunce na obloze atd.).

8.4.1. Rytmičké chování

Mnoho druhů hmyzu, podobně jako jiných organismů, vykazuje rytmičké změny chování nebo svých fyziologických aktivit. Tyto pravidelně se opakující procesy označujeme jako biologické rytmy, jejichž řízení zahrnujeme do činnosti nervové soustavy resp. mozku v širším slova smyslu. Biologické rytmy se dělí na:

1. Ultradiánní - rytmy s periodou několika sekund (tep srdce, otvírání a zavírání spirakulí, atd.)
2. Cirkadiánní - rytmy s periodou přibližně 24 hodin (viz níže)
3. Infradiánní - rytmy s periodou delší než 24 hodin (sezonní rytmy známé především u obratlovců)

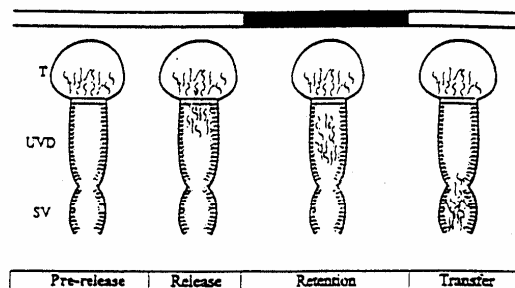
Cirkadiánní rytmy

Cirkadiánní rytmy se vyskytují na úrovni jednotlivce - pak se označují jako individuální rytmy nebo na úrovni populací - pak mluvíme o populačních rytmech.

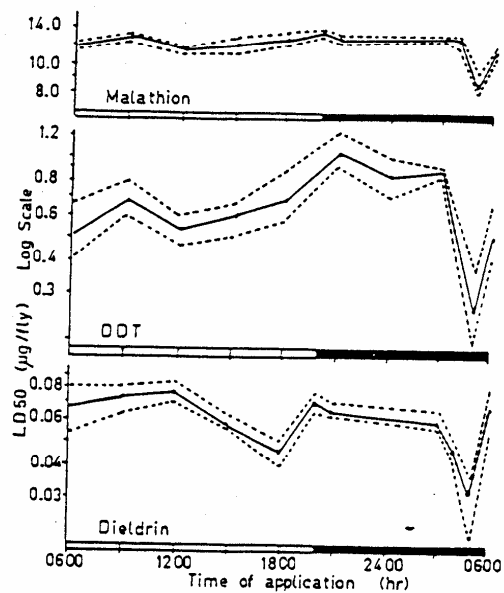
1. Individuální rytmy - projevují se v různých oblastech:
 - a) chování - nejběžnějším dějem vykazujícím rytmicitu je pohybová aktivita, např. šváb je aktivní v noci, drozofila během dne.
 - b) reprodukce - je spojena s celou řadou rytmů: uvolňování feromonů (motýli), stridulace (cvrčci), páření, ovipozice, tvorba spermatoforu, uvolňování svazků spermií z testes (u motýlů je známo uvolňování spermií z testes do spermiduktu na začátku noci, kde zůstávají až do rána a pak přecházejí do vesicula seminalis - viz kap. 11.2.) (obr. 68).
 - c) fyziologické a metabolické rytmy - do této skupiny řadíme: rytmus spotřeby kyslíku, bioluminiscenci, růst kutikuly, citlivost k insekticidům, pohyb chromatoforů, oscilaci látek v hemolymfě, uvolňování hormonů a změny v nervové soustavě. Příkladem může být rytmický růst endokutikuly, zjištěný u brouků i u dalších řádů hmyzu; u sarančete je lamelární chitin ukládán do kutikuly pouze během noci, nelamelární pouze během dne. U mouchy domácí je známa denní rytmická změna citlivosti k insekticidům (vyjadřuje se jako LD₅₀, což je dávka, při které je 50% mortalita) (obr. 68). Rytmicitu vykazuje i hladina řady hormonů v hmyzím

Obr. 68

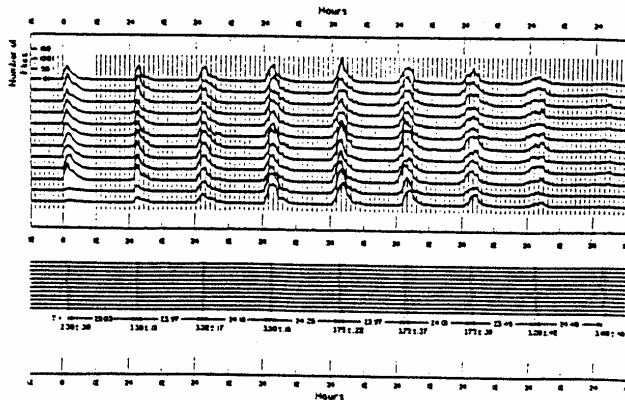
A) Schématické znázornění reprezentující denní cyklus uvolňování spermií z testis bekyně velkohlavé ve světelném režimu LD 16:8. (bílý horizontální obdelník představuje světelnou fázi, černý tmu). Čtyři fáze cyklu uvolňování spermií.



B) Průměrná LD_{50} (v $\mu\text{g}/\text{jedince}$) jako funkce doby aplikace; ve světelném režimu světla/tmy LD 14:10, sítání v 6 hodin.



C) Rytmus líhnutí imág z kulek u octomilky *Drosophila pseudo-obscura*. Horní část grafu představuje počet vylíhlých jedinců jako funkci času pro dvanáct populací nastavených na LD 12:12 a přenesených do konstantní tmy. Spodní část grafu znázorňuje mediány pro každé maximum svlékání dvanácti populací.



organismu - prothoracikotropní hormon, ekdysteroidy, PBAN - pheromone biosynthesis activating neuropeptide (viz kap. 10.2.).

2. Populační rytmy - vyskytují se u dějů, které probíhají jednou za život - líhnutí larev z vajíček, larvální svlékání, líhnutí imag z kukel atd. Během dne existuje určitá doba zvaná - časové okno, kdy pravidelně probíhá daný děj: např. líhnutí imag *Drosophila* z kukel probíhá v určitou denní dobu (zpravidla ráno) - pokud však někteří jedinci nejsou připraveni k líhnutí v tuto dobu, musí čekat na stejnou dobu do následujícího dne (obr. 68).

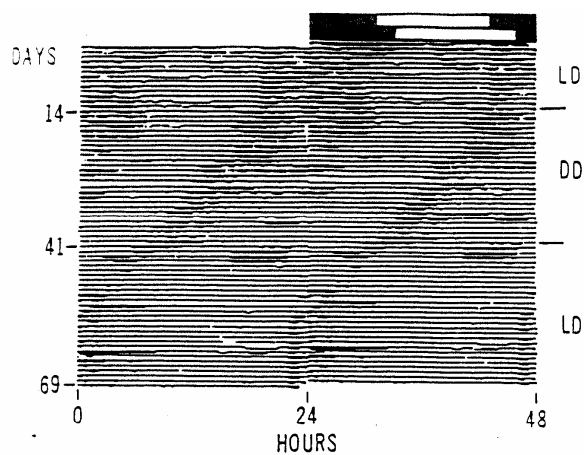
Uvedené cirkadiánní rytmy jsou pod kontrolou - biologických hodin, které jsou schopny registrovat chod času a synchronizovat fyziologické procesy a chování s periodickými změnami prostředí. Pro cirkadiánní rytmy je charakteristické, že přetrvávají po určitou dobu i v experimentálně navozených podmínkách (např. v konstantní tmě), mají tedy endogenní charakter, dále jsou závislé na teplotě (jsou teplotně kompenzovány) a jsou sladěny s lokálním časem (jsou entrainovány). V podmínkách střídání dne a noci mají cirkadiánní rytmy periodu 24 hodin, při změně periody se však může vytvořit tzv. - vnitřní perioda (označovaná) (obr. 69). Vnitřní perioda je geneticky podmíněna a částečně ji mohou ovlivnit vnější i vnitřní podmínky (třeba postembryonální vývoj) např. u motýla makadlovky *Pectinophora gossypiella* je u rytmu líhnutí larev z vajíček vnitřní perioda 24 hodin, u líhnutí imag z kukel a ovipozice je to 22,5 hodin.

Biologické hodiny jsou teplotně kompenzovány, což znamená, že vnitřní perioda je konstantní ve fyziologickém rozsahu teplot (obr. 69) - mimo tento rozsah (např. při nízkých teplotách) dochází k poruchám v periodě. Biologické hodiny umožňují organismu předvídat příchod dne nebo noci. Protože se během roku mění délka dne a noci, musí se biologické hodiny nastavovat k lokálnímu času (entrainovat) (obr. 69). Nejsilnějším podnětem schopným nastavovat biologické hodiny je - světlo, dále jsou to teplota, potrava, sociální interakce atd.

Centrem biologických hodin je především - mozek. Další podružná centra jsou i v jiných částech těla - v Malpighických trubicích, slinných žlázách, prothorakální žláze, tykadlech, epidermálních buňkách, testes. Tato centra jsou na mozku různou mírou závislá, ale např. centra v testes či epidermis je na mozku zcela nezávislá.

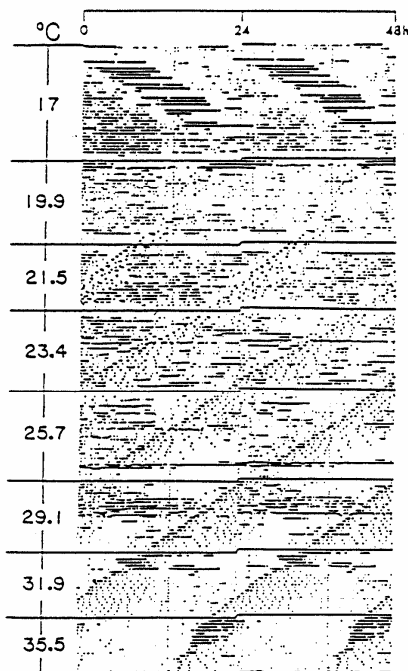
V mozku jsou hodiny kontrolující rytmus líhnutí dospělců u motýlů i u drozofily lokalizovány v protocerebru, kde jsou umístěny i fotoreceptory nutné pro nastavení hodin - pouhá přítomnost očí není pro nastavení biologických hodin dostatečná. Regulace některých zmíněných rytmů je humorální (svlékání) nebo nervová (pohybová aktivita), u řady dalších však mechanismus regulace není zatím znám.

Obr. 69



A) Záznam pohybové aktivity švába.

Na levé straně grafu je znázorněn počet dní,
na pravé straně světelné režimy, nad grafem schéma
světelných režimů. Prvních 14 dní byla zaznamenávána
pohybová aktivita v prvním světelném režimu LD.
Pak pokračuje v podmínkách konstantní tmy DD do 41. dne.
Po něm je znázorněno nastavení (entrainment)
na nový světelný režim.



B) Teplotní kompenzace pohybové aktivity švába

v podmínkách konstantní tmy DD.

Aktivita byla zaznamenávána v DD za různých teplot,
vyznačených na levé straně záznamu.

Mechanismus působení biologických hodin - řídícími články biologických hodin jsou nervové buňky označované jako - pacemarkery, ve kterých se exprimuje gen - period (per), kódující protein - PER, který se syntetizuje pouze ve světelné části dne. PER protein pak za světla působí na geny regulující různé fyziologické aktivity. Syntéza proteinu PER je řízena zpětnovazebně, kdy po vstupu do buněčného jádra tento protein inhibuje transkripci své vlastní mRNA. Celý proces je dále regulován dalším genem zvaným - timeless (tim), resp. jeho proteinem - TIM, který reguluje akumulaci proteinu PER v jádře tím, že se k proteinu PER připojí a umožní jeho vstup do jádra. TIM protein je však také časově ovlivněn, neboť se rozkládá světlem a ve dne se vyskytuje pouze v nízké koncentraci a neumožňuje tedy vstup proteinu PER do jádra. Naopak v noci, kdy je koncentrace proteinu TIM vysoká, se protein PER do jádra snadno dostane a realizuje tam svou inhibiční roli.

9. Fyziologie smyslové soustavy

Smyslová soustava má úzký vztah k nervové soustavě a spolu s ní tvoří - dráždivou soustavu. Smysly představují vstupní kanál nervové soustavy. Úkolem smyslové soustavy je zachycovat vnější podněty, převádět je na elektrochemické signály a umožnit tak jejich vedení a zpracování nervovou soustavou.

Podle druhu podnětu dělíme receptory na:

1. Mechanoreceptory - informují ústředí o pohybu hmot v okolí těla - smysl hmatový, polohový, sluch
2. Termoreceptory - vnímají chlad a teplo
3. Chemoreceptory - vnímají fyzikálně chemické vlastnosti látek: čich (vnímání pachů) a chuť
4. Fotoreceptory - vnímají světlo

Smyslové orgány dělíme na všeobecné smysly (většina mechanoreceptorů, termoreceptorů), které jsou na těle rozptýleny a na speciální smysly (sluch, zrak, chuť, čich), které jsou soustředěny do určitých míst na těle.

9.1. Mechanoreceptory

Jsou drážděny mechanicky z vnějšího prostředí nebo pohybem svalů zevnitř při pohybu, tlaku, vibracích a gravitaci. Mezi mechanoreceptory bezobratlých počítáme - dotykové, poziční a sluchové receptory.

1. Dotykové mechanoreceptory - povrch těla je u hmyzu kryt kutikulou, což do značné míry eliminuje vnímání mechanických podnětů vnějšího prostředí. To je prakticky umožněno prostřednictvím specializovaných struktur uzpůsobených k vnímání těchto podnětů. Základním typem takové struktury je - trichoidní senzila (obr. 70 a 71), která se skládá ze smyslového kutikulárního chlupu, vlásku, septa nebo podobného útvaru, který je spojen se senzorickým neuronem, konkrétně jeho dendritickým výběžkem. Okolo této struktury dále nalézáme - trichogenní a tormogenní buňky. Funkce trichoidní senzily spočívá v tom, že mechanickým drážděním chlupu (nebo jemu odpovídajícímu útvaru) dochází k podráždění nervových výběžků sensorického neuronu a vzniku vzruchu o frekvenci, která odpovídá intenzitě podráždění. Na tomto procesu se podílí i pomocné struktury, trichogenní a tormogenní buňky, které zpravidla vytváří v místě dotyku chlupu a výběžku neuronu dutinu vyplněnou tekutinou. Tím dochází k snadnějšímu přenosu signálů. Celá struktura je obklopena epidermálními buňkami.

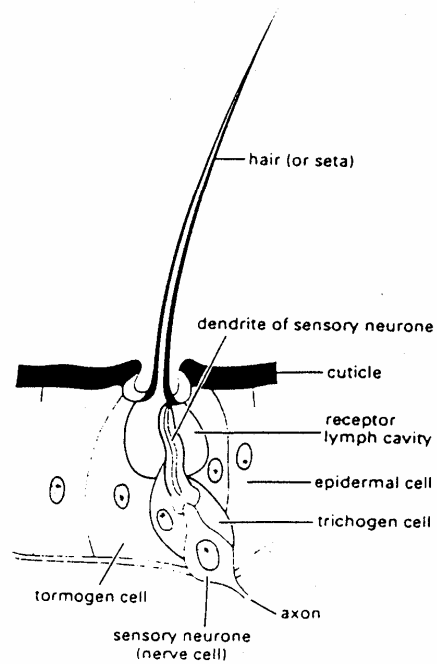


Fig. 4.1 Longitudinal section of a trichoid sensillum showing the arrangement of the three associated cells. (After Chapman, 1991.)

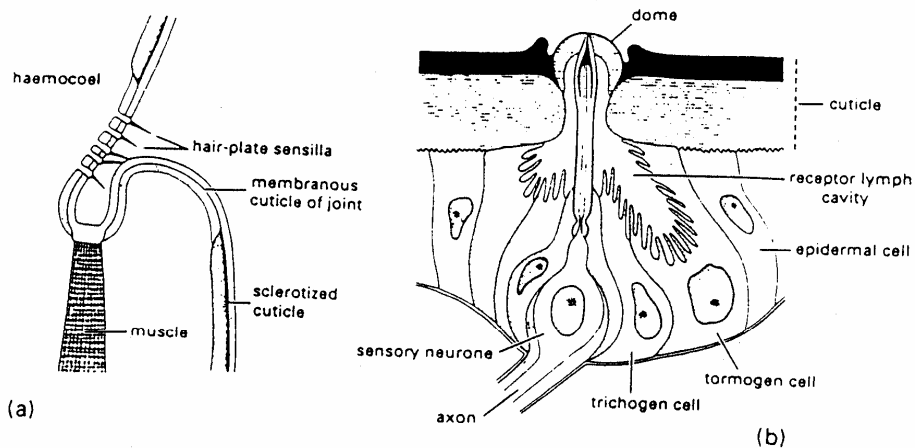
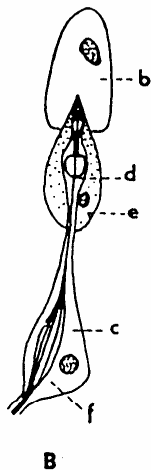
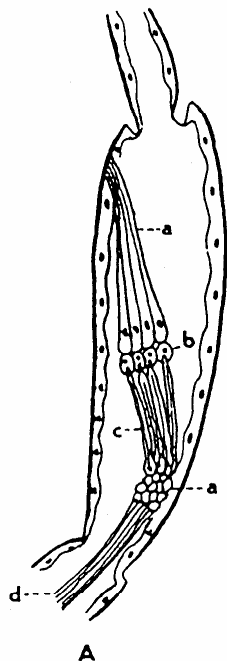
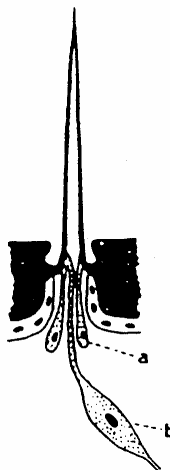


Fig. 4.2 Proprioceptors: (a) sensilla of a hair plate located at a joint, showing how the hairs are stimulated by contacting adjacent cuticle; (b) campaniform sensillum on the haltere of a fly. ((a) After Chapman, 1982; (b) after Snodgrass, 1935; McIver, 1985.)



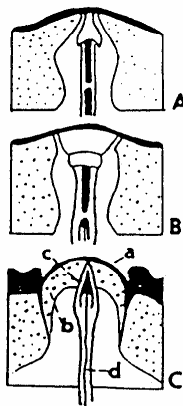
Chordotonální ústrojí hmyzu

A - chordotonální orgán zavěšený v dutině holeně hmyzu,
B - scolopophor z tympanálního orgánu sarančete
a = upevňovací buňky, b = krycí buňky, c = smyslové buňky s čípky, d = čípek smyslové buňky, e = obalová buňka, f = neurofibrily



Hmatový chlup hmyzu

a = epiteliální buňky, které vylučují štětinu,
b = smyslová buňka



Companuliformní sensilli

A - s úzkým zakončením kutikulárního spoje,
B - se širokým zakončením kutikulárního spoje,
C - obecné schéma

a = vnější lamella stříšky, b = vnitřní lamella stříšky, c = artikulární přípojka, d = distální výběžek smyslové buňky

2. Poziční mechanoreceptory - hmyz musí neustále registrovat polohu svého těla včetně končetin a hlavy v prostoru a vůči zemské gravitaci. Vnímání této informace se označuje jako - propriorecepce. Propriorecepce slouží k informaci nervového ústředí o změnách polohy celého těla nebo jeho částí a slouží tak k udržování tělesné rovnováhy. Podnětem na tyto receptory je gravitace a pohyb těla. Základním typem proprioreceptoru je pozměněná trichoidní senzila (obr. 70), kdy vlastní čivá část (chlup), je změněna na řadu drobných chloupků nebo malou plošku, která je v kontaktu s kutikulou. Stupeň ohnutí kutikuly zajišťuje různou intenzitu dráždění senzoru, a tím monitorování relativní polohy dané části těla.

Druhým typem proprioreceptoru je - tlakový receptor, který má na rozdíl od předchozího typu spojení se svalovými vlákny, jejichž pohyby je drážděn. Tlakový receptor monitoruje takové tělesné funkce jako jsou abdominální nebo střevní pohyby a tlaky nebo ventilační pohyby.

Třetím typem je pak - campanuliformní senzila - (obr. 70 a 71). Je to plochý útvar, který je opatřen čepičkou obklopenou zvýšeným valem z kutikuly. Tyto senzily jsou umístěny ve spojení nohou a křídel, případně na dalších místech spojení dvou článků, jejichž vzájemným pohybem jsou drážděny. Byly identifikovány i v halterách Dipter, kde slouží jako gyroskopický smysl.

3. Sluchové receptory - zvuk je tlakové vlnění šířící se prostorem (vzduchem nebo vodou) prostřednictvím vln. Zvuková frekvence, kterou jsme schopni vnímat je 20 - 20 000 Hz (1 Hz znamená jeden cyklus za sekundu). Hmyz je však na vnímání zvukových vln mnohem citlivější - je schopen vnímat vibrace od velmi nízkých hodnot 1 - 2 Hz až po ultrazvuk do hodnoty 100 kHz. Hmyz vnímá zvuk speciálními sluchovými receptory, které se značně liší od sluchového ústrojí savců. Zvuky hmyz používá k akustické komunikaci, která je často druhově specifická a která má etologický význam související hlavně s pářícím chováním a rozmnožováním vůbec. Dále je schopnost vnímat zvuky využívána k identifikaci predátorů jako jsou např. netopýři. Mnohé druhy Orthopter a Lepidopter jsou schopny vnímat ultrazvukový radar netopýra a vyhnout se tak svému zaměření.

Hmyz je schopen vnímat zvuky v zásadě dvěma způsoby:

a) netympanální recepcce - je to primitivní forma vnímání zvuků pomocí trichoidních senzil, které jsou schopny vnímat vibrace způsobené zvuky. Patří sem např. thorakální chlupy housenek (dlouhé 0,5 mm, vnímají zvuky o frekvenci asi 150 Hz). Tento systém funguje u suchozemských druhů pouze na krátké vzdálenosti. U vodního hmyzu ve viskóznějším prostředí je taková senzila drážděna uvedenými nízkofrekvenčními zvuky (vodní plošnice) i na delší vzdálenosti.

Specializované subkutikulární útvary schopné dobře vnímat zvuky se nazývají - chordotonální orgány (obr. 71 a 72). Jsou to strunovité útvary napnuté napříč tělními dutinami, které jsou svými konci připevněny na vnitřní plochy ohebných částí kutikuly. Kromě vlastních smyslových buněk obsahují řadu podpůrných a krycích buněk, které zajišťují a zefektivňují činnost ústrojí. Celou strukturu takového ústrojí označujeme jako - skolopidium (obr. 72). To se v základní formě skládá ze tří typů lineárně uspořádaných buněk: subtypální buňky umístěné na skolopální buňce spojené s dendrity nervové senzorické buňky. Toto základní schéma je však často modifikováno. Chordotonální orgány se nejčastěji vyskytují v člancích tykadel, končetin nebo u báze křídel.

Všechna imága mají modifikované chordotonální ústrojí ve formě Johnstonova orgánu, který leží v druhém tykadelním článku (pedicelus) a slouží ke zjišťování pasivních pohybů tykadel (při letu) - tedy jako gyroskopický smysl. Po určité modifikaci může Johnstonův orgán sloužit i ke vnímání zvuku (komáři: Culicidae, pakomáři: Chironomidae).

Vnímání vibrací substrátu umožňuje - subgemální orgán, což je to chordotonální orgán umístěný v holení nohy u většiny druhů hmyzu vyjma Coleopter a Dipter. Obsahuje řadu sensorických buněk spojených s kutikulou holeně a procházejících tracheou. Je uzpůsoben především ke vnímání vibrací substrátu.

b) tympanální recepcce - je zajištěna specializovanými orgány dobře přizpůsobenými ke vnímání zvuků, které se nazývají - tympanální orgány (obr. 73). Vyskytují se v hrudi, holeních předního páru nohou, abdomenu, křídlech. Skládají se z bubínku, rezonátoru a sluchových buněk. Bubínek je vyvinut v podobě tenké blány napnuté na chitinovém rámečku umístěném na dně krátké chodby. Rezonátor představuje vakovitě rozšířená vzdušnice, na kterou bubínek naléhá. Mezi bubínkem a rezonátorem jsou hřebenovitě uspořádané smyslové buňky - crista acustica. Zvuk prochází otvorem k tympanálnímu orgánu, rozechvívá bubínek a jeho chvění dráždí smyslové buňky. Tympanální orgány se vyskytují u hmyzu, který má schopnost vyluzovat nějaké zvuky - nachází se hlavně u Orthopter .

Produkce zvuku

Nejběžnější způsob produkce zvuku je stridulace, která vzniká pomocí tzv. - stridulačních orgánů, kdy se zvuk vyluzuje třením částí těla o sebe. Produkce zvuku stridulací se vyskytuje u mnoha řádů, nejdokonalejší je však u Orthopter. U kobyly se tak děje třením hran předního páru křídel, u sarančat třením předních křídel o pilovité hrany na femurech předního páru nohou atd. Vydávání zvuků a jejich sluchové vnímání souvisí u hmyzu většinou s pohlavním životem. Zvuky vyluzované samci slouží k vábení samic.

Některé druhy hmyzu jsou schopny produkovat nízkofrekvenční zvuky vibrací substrátu - dřeva, půdy nebo rostlin. Tato vibrace se přenáší na tělo příjemce a umožňuje tak akustickou

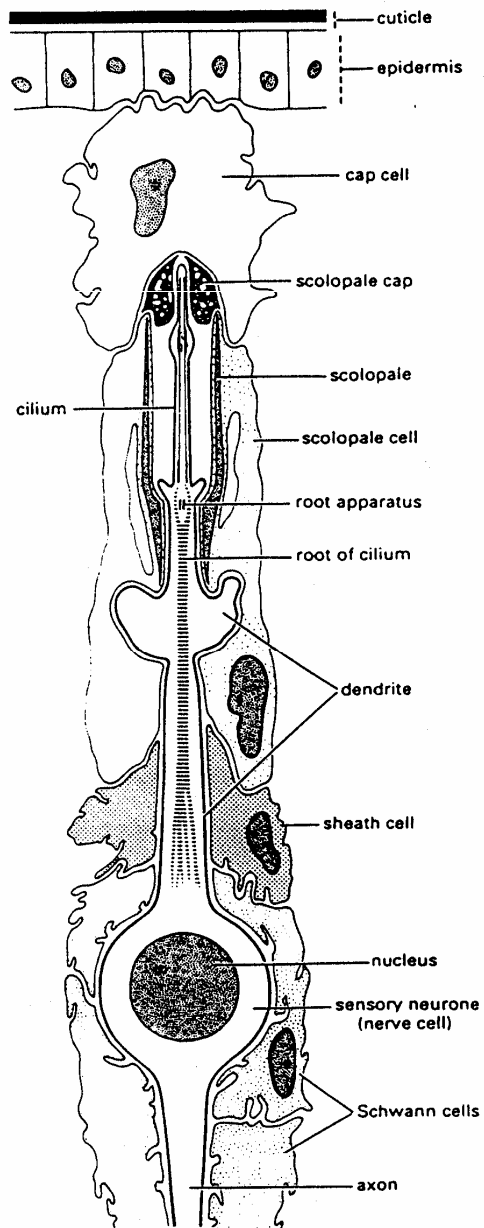
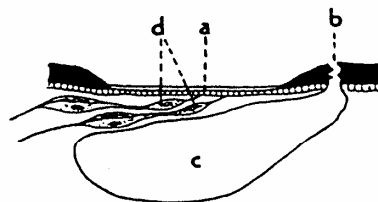


Fig. 4.3 Longitudinal section of a scolopidium, the basic unit of a chordotonal organ. (After Gray, 1960.)



Tympanální ústrojí
hmyzu (saranče)

a = bubínek, b = stigma vzdušnice, c = rezonátor (váček nadmuté vzdušnice), d = smyslové bunky (crista acustica)

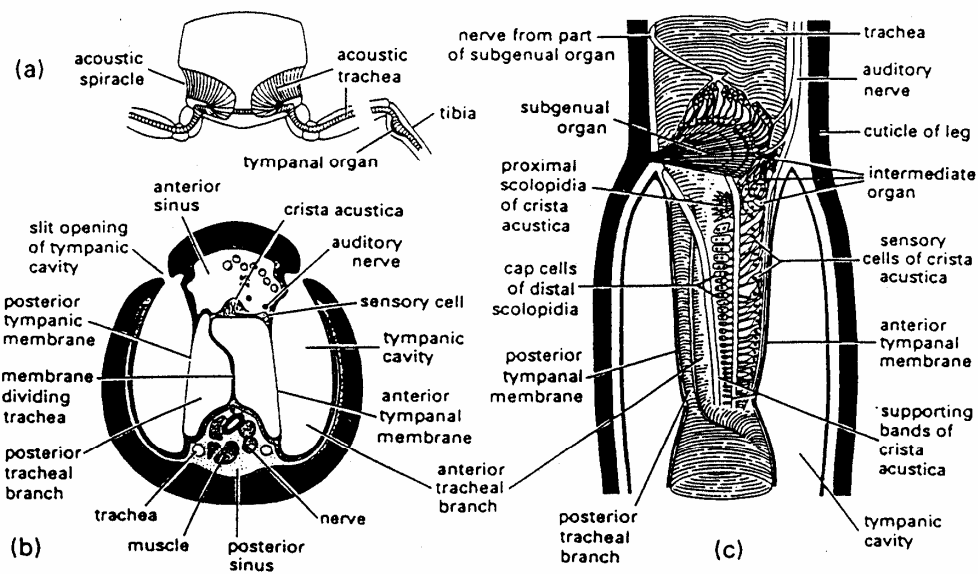


Fig. 4.4 Tympanal organs of a katydid, *Decticus* (Orthoptera: Tettigoniidae): (a) transverse section through the fore legs and prothorax to show the acoustic spiracles and tracheae; (b) transverse section through the base of the fore tibia; (c) longitudinal break-away view of the fore tibia. (After Schwabe, 1906, in Michelsen and Larsen, 1985.)

signalizaci nebo komunikaci. Vibrace jsou o značně nízké frekvenci 1 - 5000 Hz a většinou slouží ke komunikaci mezi pohlavími.

Jiný způsob produkce zvuků používají cikády (tuto schopnost mají jen samci). Spočívá v alternativním smršťování a uvolňování specifických svalů spojených s elastickým kutikulárním útvarem rezonanční destičkou („tymbal“) - za produkce modulovatelných pulsů zvuku o frekvenci 4000 - 7000 Hz. Produkce zvuku zde funguje na stejném principu jako je vydávání zvuku např. promačkáváním víčka plechovky od konzervy. Rezonanční destičku ovládají svaly, které pracují na principu klikového mechanismu (viz kap. 1.2.1.2.2.). Takto produkované zvuky cikád (druhově specifické) jsou slyšitelné na vzdálenost i přes 1 km a jsou vnímány oběma pohlavími.

Zvuk produkují také některé druhy letícího hmyzu např. komáři nebo pakomáři. Je způsoben úderem křídel a je druhově specifický. Samci zpravidla produkují vyšší tóny než samice.

9.2. Termoreceptory

Hmyz je schopen vnímat teplotu nebo její změny. Informace z této oblasti jsou však velmi omezené a často nejsou zcela jasné principy a ani rozmístění receptorů. Receptory pro vnímání teploty jsou často spojeny s hygroreceptory (obr. 74) a tyto kombinované senzily se nachází na povrchu tykadel. U některých druhů hmyzu (např. u švábů) byly zjištěny termoreceptory na tarsálních člancích.

9.3. Chemoreceptory - chuť a čich

Na rozdíl od obratlovců je u hmyzu použití chemických látek ke komunikaci mnohem rozšířenější, a to především ke komunikaci mezi jedinci téhož druhu. K tomuto účelu slouží především feromony (viz. kap. 10.2.4.). Nejvíce je takový způsob komunikace rozšířen u sociálního hmyzu. Díky tomu je i funkce příslušných receptorů zvláště významná a funguje na vysoké úrovni. Chemické smysly můžeme s jistými výhradami rozdělit na chuťové (kontaktní) a čichové (dálkové). U vodního hmyzu se tento rozdíl do značné míry stírá.

Chuťové chemoreceptory musí zachytit a rozpoznat molekulu určité látky a zajistit, aby tato molekula byla schopna depolarizovat membránu nervové buňky a spustit nervový impuls. Chuťové receptory se nachází nejčastěji okolo úst, ale i na jiných místech těla - na kladélku, kde se využijí při hledání vhodného substrátu pro kladení vajíček, na tykadlech, která jsou opatřena celou řadou chemo- i mechanoreceptorů, na nohách - zvláště tarsálních člancích, která jsou v kontaktu se substrátem. U motýlů např. stimulace tarsálních chuťových buněk cukrem způsobuje reflexní rozvinutí sosáku. Podobná reakce se vyskytuje i některých much.

Typický hmyzí chemoreceptor je - čichová senzila, která je opatřena jedním nebo častěji velkým množstvím otvorů - pórů. Senzila bývá různého tvaru, ale je vždy uspořádána tak,

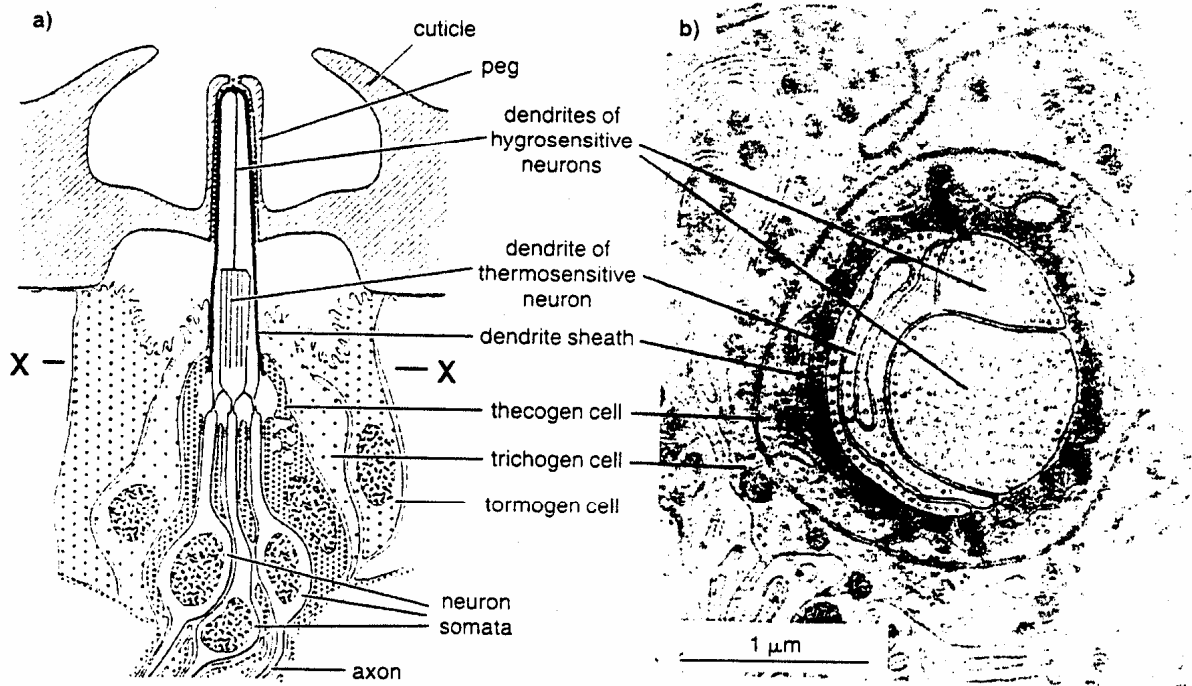


Fig. 19.15. Thermohygroreceptor. (a) Diagrammatic longitudinal section through a coeloconic sensillum. (b) Electron micrograph of a transverse section of a thermohygroreceptor at the level of X-X in (a). Notice the dendrites of two hygroresponsive neurons and folds of the dendrite of a thermosensitive neuron completely occupying the space in the dendrite sheath (*Bombix*) (after Steinbrecht *et al.*, 1989).

aby byly póry snadno permeabilní pro příslušné chemické látky. Póry ústí do vnější komůrky zpravidla vyplněné tekutinou, která navazuje na dendritickou komůrku obsahující dendrity nervové buňky (obr. 75). Čichové senzily se nachází především na tykadlech (obr. 76), někdy v obrovské koncentraci, což ohromně zvyšuje množství zachycené látky a tím i citlivost vnímání. Např. každý samec bource morušového má asi 17 000 čichových senzil, každou až s 3 000 póry o průměru 10 - 15 nm. To dává výsledek neuvěřitelných 45 - 50 miliónů pórů na jednoho jedince. Takový orgán stačí pak zaregistrovat třeba i několik molekul feromonu.

9.4. Fotoreceptory - zraková ústrojí

S výjimkou relativně malého počtu podzemních a endoparazitických druhů je většina druhů hmyzu schopna vidění, protože se u nich utváří dobře vyvinutý systém vnímání světla. Základem schopnosti vidění je přítomnost hlavního funkčního útvaru zrakového ústrojí - čivých výběžků zrakových buněk. Neméně důležitá je přítomnost dioptrického aparátu, a to především čočky, která je schopna promítat světelný obraz na buňky obsahující světločivné chemikálie a zajistit tak interpretaci vizuální informace. Ostatní součásti oka představují pomocné struktury.

Světlo je u hmyzu vnímáno několika způsoby - prostřednictvím dermální detekce, stemat, ocell a složených očí:

1. Dermální vidění - některé druhy hmyzu jsou schopny detekovat světlo přes povrch svého těla bez přítomnosti specializovaných orgánů prostřednictvím receptorů v kutikule. Způsob jejich spojení s mozkem, a tedy způsob vnímání světla jejich prostřednictvím není dosud znám, ale jejich existence je spolehlivě prokázána z pokusů se „slepými“ druhy hmyzu nebo s druhy schopnými vnímat světlo složenými očima, které byly vyřazeny z funkce. Přesto jsou takoví jedinci schopni reagovat na světelné podněty nebo zaznamenávat fotoperiodu.

2. Stemata - (obr. 77) jsou světločivé orgány larev holometabolního hmyzu. Nachází se na hlavě a jsou velmi různorodé - od jednoduchých pigmentových skvrn na každé straně hlavy až po 6 a více větších statem s množstvím nervových buněk. U jednoduchých statem kryje vnější kutikulární čočka vnitřní krystalinní čočku sekretovanou třemi specializovanými buňkami. Paprsek usměrněný těmito strukturami dopadá na rhabdom(y) - centrální fotosenzitivní strukturu tvořenou několika retinulovými buňkami. Rhabdom je opatřen mikrovilli, které obsahují vizuální pigment. Vnímání „obrazu“ se realizuje jako sumace vjemů ze všech statem, z nichž každé zobrazuje jinou část světelného obrazu - obraz je mozaikový. Protože statemata nezajišťují kompletní světelný obraz, je vnímání roztrženo podle počtu statem. Pohybem hlavy je pak zajištěno „skanování“ okolí, čímž je umožněno

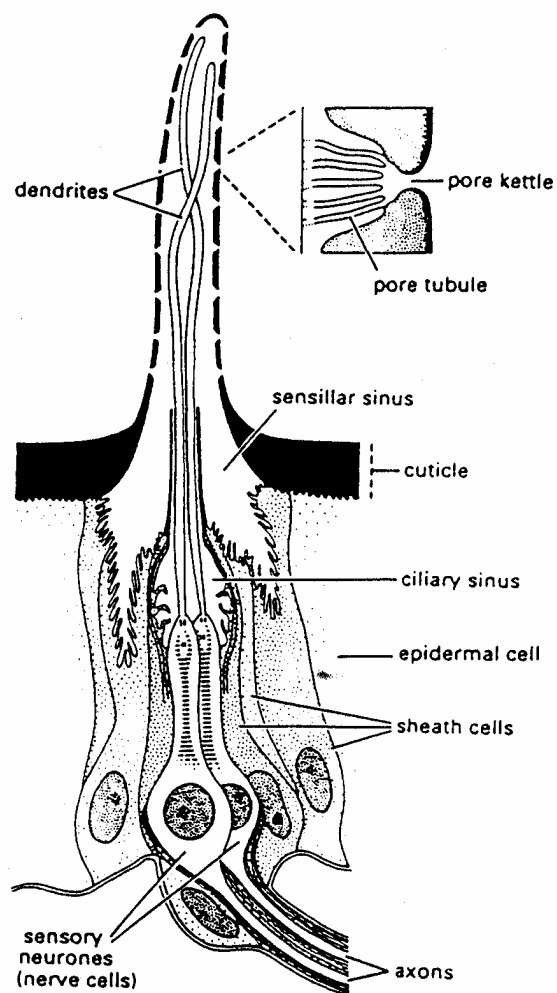
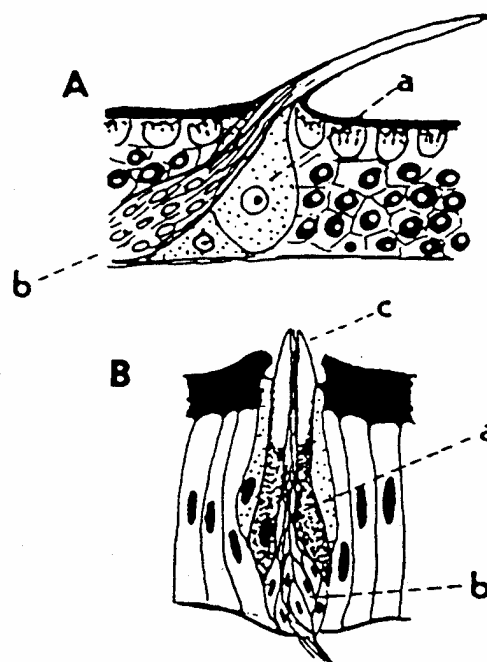


Fig. 4.6 Longitudinal section through a multi-porous olfactory sensillum. (After Birch and Haynes, 1982; Zacharuk, 1985.)



Čichové senzily hmyzu

A - čichová brva

B - čichový kužel

a = trichogenní buňky

b = smyslové buňky

c = čichová tyčinka

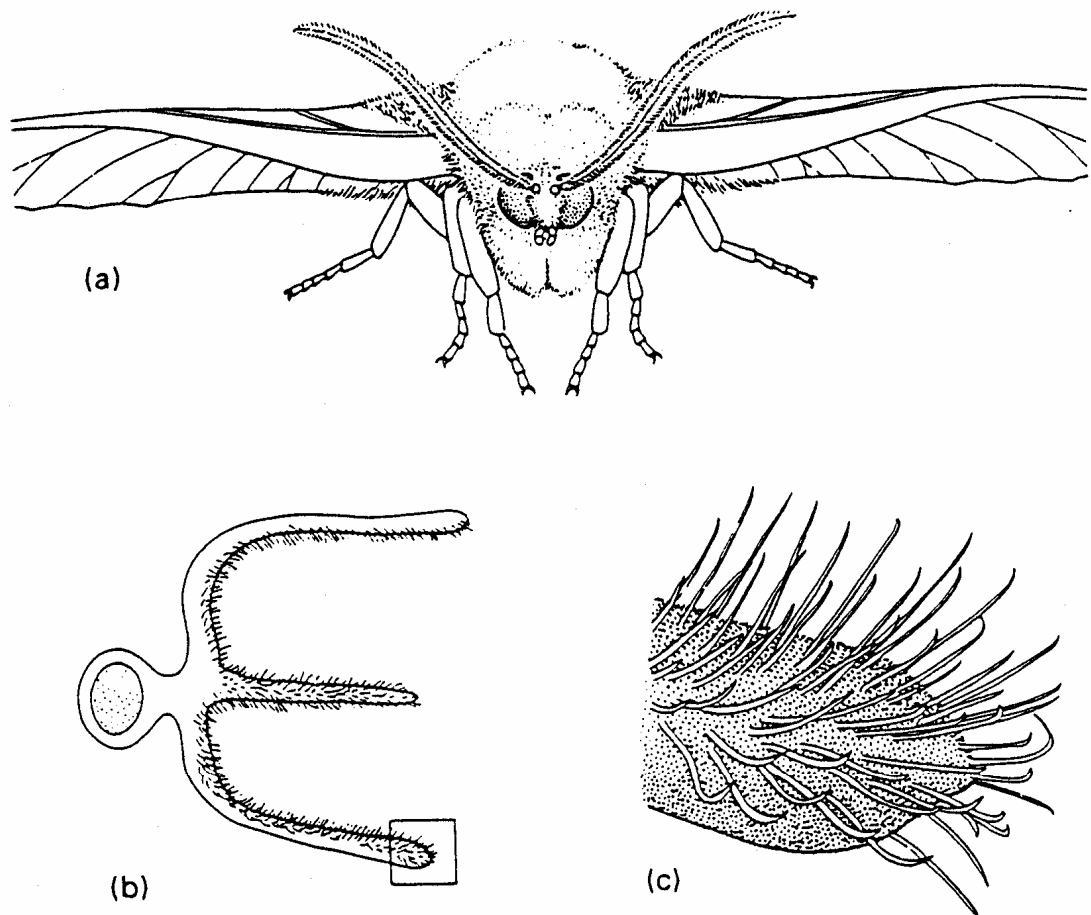


Fig. 4.7 The antennae of a male moth of *Trictena atripalpis* (Lepidoptera: Hepialidae): (a) anterior view of head showing tripectinate antennae of this species; (b) cross-section through the antenna showing the three branches; (c) enlargement of tip of outer branch of one pectination showing olfactory sensilla.

Obr. 77

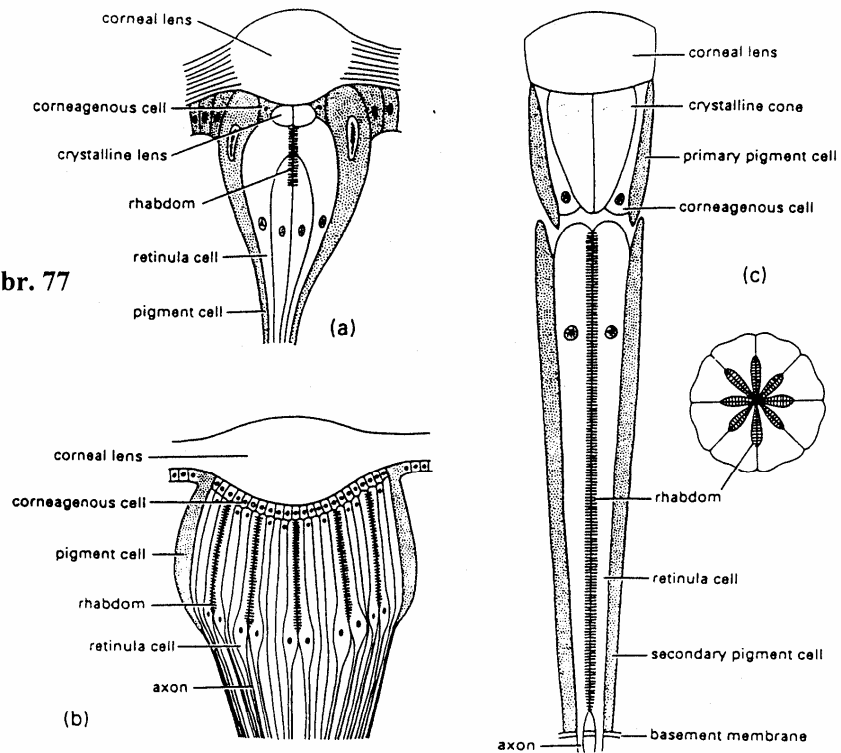
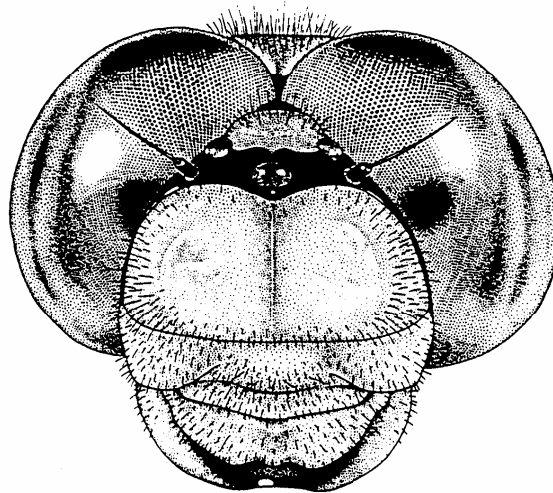


Fig. 4.10 Longitudinal sections through the rhabdome in simple and compound eyes: (a) a simple stemma of a lepidopteran larva; (b) dorsal ocellus of an adult bug; (c) an ommatidium from a compound eye, with enlargement showing a transverse section. ((a) After Snodgrass, 1935; (b) after Link, 1909; (c)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



Head of a dragonfly showing enormous compound eyes

vnímání tvarů a snad i vzdáleností a velikostí. Celkový obraz je ale primitivní i proto, že čočky nejsou schopny řádně soustředit světlo na zrakové buňky.

3. Ocelli - (obr. 77) mnoho larev hemimetabolního hmyzu, ale především dospělců většiny druhů hmyzu má kromě složených očí i dorzální ocelli. Ve většině případů je to trojice orgánů, ležících na dorzální straně hlavy. Zdá se, že zvyšují schopnost vnímat světlo složenýma očima a mají schopnost registrovat cyklické změny v jeho intenzitě a podílí se tak na registraci cirkadiánních rytmů.

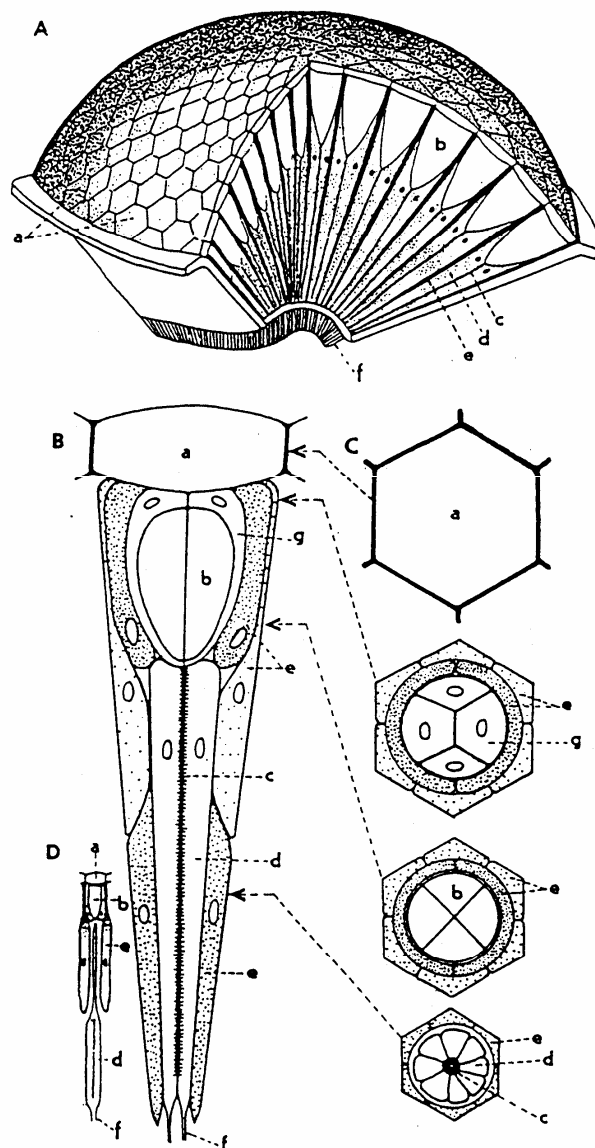
Ocellární čočka představuje průhlednou kutikulu překrývající transparentní epidermální buňky, takže světlo může přicházet do skupiny retikulárních buněk, které zpravidla tvoří větší množství rhabdomů. Ocelli neumožňují vidění v pravém slova smyslu, ale jsou citlivé na změny intenzity světla.

4. Složené (facetové) oči - (obr. 77 a 78) představují nejdokonalejší typ hmyzího vizuálního orgánu. Nachází se u všech hmyzích dospělců a u nymf hemimetabolního hmyzu. Skládají se z desítek až tisíců omatidií, které představují základní stavební a funkční jednotku složeného oka. Omatidia jsou kuželovitého tvaru zevně přikryta 5 až 6 bokým terčkem z průhledné kutikuly zvaným - faceta, která plní funkci rohovky. Faceta je tvořena pevnou průhlednou hmotou a jejím úkolem je ochrana vnitřních částí oka. Hraje také roli v optickém aparátu omatidia, protože se podílí na koncentraci světla na smyslové buňky. Pod ní jsou 4 křišťálové buňky, které vytváří ve středu omatidia - křišťálový kužel, který plní funkci čočky o stálé ohniskové vzdálenosti. Je obalen dvěma vrstvami pigmentových buněk, které plní funkci clony - propouští jen světlo vhodné intenzity a pod správným úhlem směřují paprsek na smyslové buňky. Pod křišťálovými buňkami jsou soustředěny 4 až 8 buněk zrakových, které vylučují silně světlolomná vlákna tvořící tyčinkovitý útvar opatřený mikrovilli - rhabdom - obsahující oční pigmenty. Ten se spolu se zrakovými buňkami označuje jako - sítnička (retinula). Z báze buněk sítničky vybíhají dostředivá nervová vlákna napojená na - zrakový nerv.

Stavba očí umožňuje hmyzu obrazové vidění - obraz je však mozaikový tj. roztržitý na drobná políčka představující obraz jednoho omatidia. Ve srovnání s okem obratlovce je rozlišovací schopnost hmyzího oka mnohem nižší. Avšak přítomnost mnoha omatidií umožňuje velmi dobrou percepci především při pohybu hlavy, což je důležité hlavně při letu. Pár složených očí umožňuje značně dokonalé binokulární vnímání vzdáleností, což je nepostradatelné hlavně u predátorů při lovu kořisti.

Hmyz je schopen dobře vnímat také barvy. Tato schopnost je vyvinuta především u opylovačů květin. Schopnost vnímání barev je zajištěna přítomností různých očních pigmentů, které odpovídají různým vlnovým délkám světla (a tedy barvám). Obecně platí, že hmyz hůře vnímá červený konec spektra, kdežto dobře barvy směrem k UV oblasti. Mnoho

Obr. 78



Složené oči členovců

- A - celkový pohled na složené oko,
 B - detailní stavba apozicičního omatidia na podélném řezu,
 C - na příčných řezech v úrovních označených šipkami,
 D - superpoziční omatidium při malém zvětšení
 a = faceta, b = křišťálový kužel, c = rhabdom, d = zra-
 ková buňka (primární buňka smyslová), e = pigmentová
 buňka, f = nervové výběžky zrakových buněk, g = křišťá-
 lotvorná buňka

rostlin, zvláště pak rostlin opylovaných hmyzem, vyzařuje UV světlo, kterým jsou opylovači lákáni. Světlo přicházející z oblohy je polarizované. Některé druhy hmyzu mohou detekovat rovinu polarizovaného světla a využívat toho při navigaci. Na polarizované světlo jsou citlivé hlavně mikrovilli rhabdomu, které fungují jako polarizační filtry.

Složené oko není schopno akomodace, proto se u některých druhů vyskytují 2 typy omatidií různých velikostí: makroomatidia, která zajišťují vidění do dálky a mikroomatidia, která zajišťují vidění na blízko.

Podle dioptrického aparátu, a tím ostrosti vidění dělíme omatidia na:

1. Apoziční - sítnička a celý dioptrický aparát je izolován pigmentovými buňkami, ve kterých jsou pigmentová zrna rovnoměrně rozptýlena. Do omatidia může pronikat jen světlo kolmé či mírně šikmé, ostatní je pohlceno pigmentem. Toto světlo je však ostré. Tento typ je charakteristický pro denní hmyz, protože umožňuje ostré vidění za jasného světla, při setmění za šera však není schopno světlo vnímat.

2. Superpoziční - pigmentová zrna jsou pohyblivá a při snížené viditelnosti se soustřeďují jen v okolí dioptrického aparátu. Tím jsou pigmentové buňky propustné pro paprsky směřující k sítničce i jiných facet. Takové uspořádání umožňuje vnímat i světlo nízké intenzity, což je typické pro noční hmyz, kdy ke vnímání obrazu stačí málo světla. Ve dne může dojít k rovnoměrnému rozptýlení pigmentu a omatidium pak funguje jako apoziční.

Podle dokonalosti křišťálového kužele rozeznáváme omatidia:

1. eukonní - vyvinut typický křišťálový kužel
2. pseudokonní - křišťálové buňky vylučují průhlednou tekutinu
3. akonní - funkci křišťálového kužele tvoří průhledné buňky

Princip vnímání světla

Vnímání světla je zprostředkováno očním pigmentem, který zajišťuje přeměnu energie fotonu na elektrickou energii nervové soustavy. Oční pigment je chromoprotein zvaný - rhodopsin, který se skládá z - retinalu, aldehydu vitamínu A (což je alkohol retinol), konjugovaného s proteinem - opsinem (obr. 79). Opsin je transmembránový protein obsažený v mikrotubulech rhabdomu. 11-cis izomer retinalu je nestabilní a jeho interakce s fotonem způsobuje strukturní změny vedoucí k tvorbě - metarhodopsinu. Ten aktivuje - G protein a iniciuje tak kaskádu druhého posla vedoucí ke změně membránového potenciálu na buňkách retinuly, která vede k vyvolání depolarizace na zrakových nervových buňkách. Tyto buňky vysílají své axony do optických laloků. V prvním neuropilu (lamina) je signál převeden synapsí na interneurony prostřednictvím neurotransmitoru - histaminu a odtud pokračuje do protocerebra (viz kap. 8.3.2.).

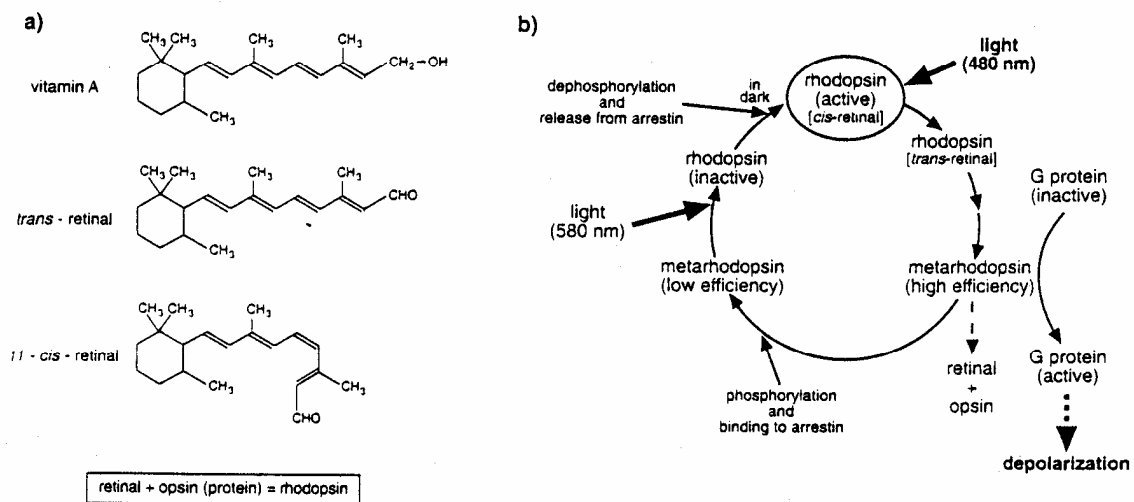


Fig. 22.8. Signal transduction: changing the energy of light to electrical energy. (a) Vitamin A and retinal. 11-*cis*-retinal is unstable and is reconverted to *trans*-retinal by the energy of light. (b) The pathway by which light at one wavelength leads to depolarization and then, at a different wavelength, to the regeneration of rhodopsin. The wavelengths shown are the absorption maxima for a blue-sensitive rhodopsin (480 nm) and the metarhodopsin (580 nm) to which it is transformed. In the active rhodopsin molecule, retinal is in the unstable *cis* form. Light with a wavelength of 480 nm produces isomerization to the *trans* form, and, in a series of steps, this is converted to a form of metarhodopsin which activates G proteins with high efficiency and leads to depolarization of the cell membrane. The metarhodopsin is unstable and is mostly transformed to a form with low efficiency for activating G proteins, but some decays to retinal and opsin, especially at high light intensities. Rhodopsin is regenerated, in an inactive form, from metarhodopsin by light of 580 nm wavelength. Active rhodopsin is slowly produced from the inactive form in the dark. Rhodopsins with different absorption maxima produce metarhodopsins absorbing maximally in different ranges from that shown (based on Kiselev & Subramaniam, 1994).

Metarhodopsin je pak inaktivován fosforylací a vazbou na další bílkovinu - arrestin. Tento komplex je opět fotosenzitivní (ale na jinou vlnovou délku než rhodopsin) a působením světla dává vznik inaktivnímu rhodopsinu. Ten se aktivuje defosforylací a uvolněním z arrestinu, čímž vzniká aktivní molekula rhodopsinu schopná absorbovat světlo.

10. Endokrinní soustava

Mnohobuněční živočichové byli nuceni vyvinout systém sloužící ke komunikaci mezi buňkami, tkáněmi a orgány, aby mohli koordinovat odpovědi na vnitřní i vnější stimuly a regulovat biochemické a fyziologické procesy. Proto se vyvinula nervová a endokrinní soustava. Zatímco nervová soustava se využívá při rychlé a pružné regulaci, endokrinní soustava funguje relativně pomalu a jím řízené procesy mají dlouhodobější charakter. Je známo, že obě soustavy nefungují izolovaně, ale naopak tvoří integrovaný funkční systém. Nejlepším příkladem pro tento model jsou neurosekretorické buňky, které syntetizují a uvolňují specifické chemické látky - neurohormony.

Látková regulace se uplatňuje již u nejprimitivnějších organismů. Buňky zde vylučují látky, které se šíří difúzí a jsou schopny působit na pochody v sousedních buňkách. U vývojově dokonalejších skupin je tento mechanismus zachován ve formě tzv. - tkáňových hormonů. Později vznikají dokonalejší mechanismy regulace a vzniká soustava žláz s vnitřní sekrecí - endokrinní žlázy, které vylučují do krevního oběhu - hormony. Nejdokonalejší soustava žláz s vnitřní sekrecí mezi bezobratlými se vyvinula u korýšů a u hmyzu.

Jak už bylo naznačeno, evoluce endokrinní soustavy je úzce spojena s rozvojem nervové soustavy. Nejstarší hormony vznikaly v nervových buňkách. Žlázy nezávislé na nervové soustavě jsou z vývojového hlediska podstatně mladší. Funkční spojení obou soustav lze pozorovat i na látkové úrovni - mezi neurohormony jako představiteli endokrinní soustavy a neurotransmitory jako zástupci nervové soustavy můžeme pozorovat přechodné typy (viz kap. 8.1.3.) (obr. 80):

- neurohormon - je hormon vylučovaný neurosekretorickými buňkami nervové soustavy, je roznášen po celém těle hemolymfou či krví, působí i na velkou vzdálenost, působí relativně pomalu - udržuje se aktivní minuty až hodiny
- lokální neurohormon - je uvolňován neurosekretorickými buňkami, působí však jen v okolí svého vzniku
- neuromodulátor - je spojovacím článkem funkce klasických a neurosekretorických neuronů, může modulovat signál daný nervovým vzruchem a přes synapsi ovlivňovat nervovou nebo svalovou aktivitu.
- neurotransmitor - zajišťuje synapse neuronů, působí rychle (milisekundy) a rychle se enzymaticky rozkládá.

Mechanismus působení hormonů

Úkolem hormonů je zasahovat do nitrobuněčných dějů a regulovat je. Hormony ovlivňují prakticky všechny pochody v organismu - vývoj a růst, metamorfózu, svlékání, metabolismus látek, vylučování vody a osmoregulaci, pohlavní funkce, chování, barvoměnu. Mechanismus účinku hormonů spočívá v tom, že buď hormony aktivují již existující enzymy nebo

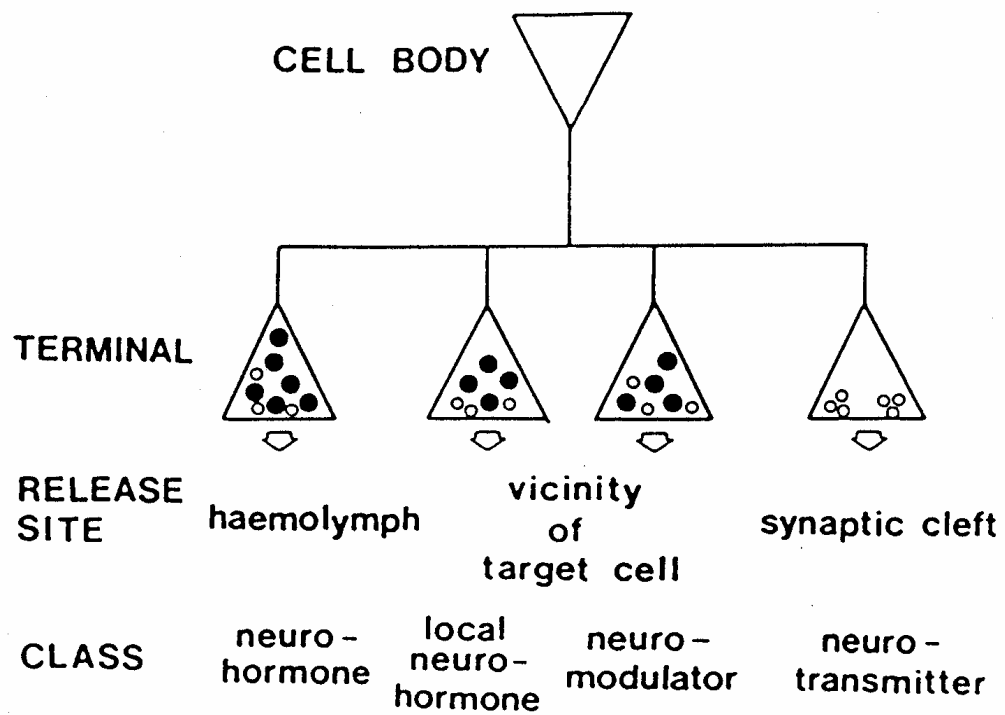


Diagram to illustrate the principle of a continuously graded series between the extremes of neurohormone and neurotransmitter.

vyvolávají syntézu nových enzymů. Enzymy pak ovlivňují specifické reakce v buňce a realizují tak roli příslušného hormonu.

Hormony dělíme podle vlastností, chemického složení a podle mechanismu působení v zásadě do dvou skupin:

1. Hydrofilní nesteroidní hormony - patří sem především hormony bílkovinného charakteru, (ale i hormony odvozené od aminokyselin), které se nemohou dostávat přes membránu, protože nejsou rozpustné v tucích, a tak svůj účinek realizují prostřednictvím specifických membránových receptorů.

2. Lipofilní steroidní hormony - patří sem především ekdysteroidy, ale i terpenoidy (JH), které díky své rozpustnosti v tucích snadno pronikají přes membránu do buňky a nepotřebují tedy specifický membránový receptor.

Z těchto vlastností pak odvozujeme dva mechanismy jejich působení:

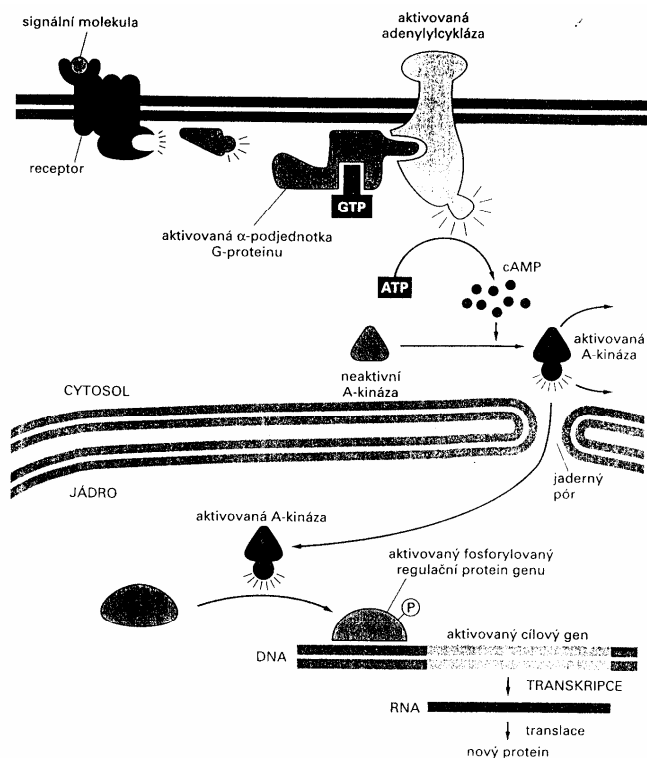
1. Hydrofilní nesteroidní hormony - aktivace i syntéza nových enzymů

Tyto hormony působí na membránu cílových buněk, kde prostřednictvím specifických receptorů spouští kaskádu reakcí vedoucích k aktivaci již syntetizovaných enzymů nebo k syntéze nových enzymů. Řada receptorů těchto hormonů je spojena s G-proteiny. Receptory G proteinů mají podobnou strukturu - jediný polypeptidový řetězec, který sedmkrát prostupuje lipidovou dvojvrstvou tam a zpět. Když se příslušný hormon váže k tomuto receptoru, podstupuje receptorový protein konformační změnu, která mu umožní interagovat s G-proteinem na cytosolové straně membrány. Všechny G-proteiny mají podobnou obecnou strukturu - jsou složeny ze tří podjednotek α , β a γ . Po aktivaci receptoru hormonem dojde k rozpadu G-proteinu na dvě části: α podjednotku spojenou s GTP a společnou $\beta+\gamma$ podjednotku. Tyto dvě samostatné molekuly mohou difundovat podél membrány, dostávat se k cíli svého určení a spouštět tak další reakce.

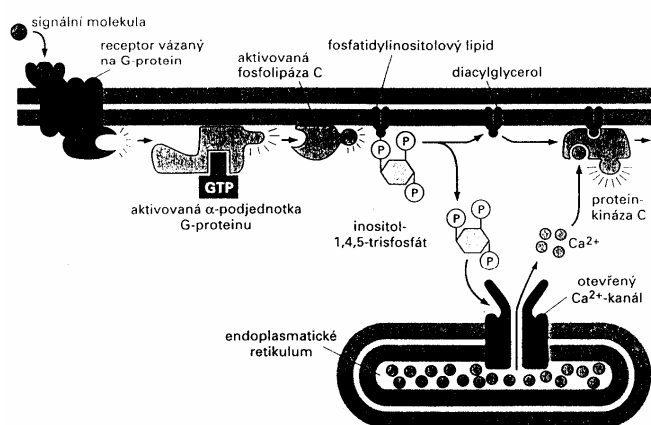
1a. Dráha cyklického AMP (obr. 81-1)

V tomto případě aktivovaná podjednotka G-proteinu (α podjednotka + GTP) mění koncentraci druhého posla-cAMP tak, že zapne enzym adenylátcyklázu, která produkuje cAMP štěpením ATP. cAMP je rozpustný ve vodě, a tak snadno přenáší signál dále cytolem. Své účinky realizuje aktivací cAMP-dependentní proteinkinázy - A-kinázy. Tato kináza pak katalyzuje fosforylaci a tedy aktivaci cílových enzymů, jejichž výběr je v různých typech buněk různý, což zaručuje specifitu účinku hormonu. A-kináza se však může přesouvat i do jádra, kde fosforyluje genový regulační protein, který je schopen vyvolat transkripci cílových genů, tedy příslušných enzymů.

Obr. 81-1



Obrázek 15-22 Aktivace transkripce genu při zvýšení koncentrace cyklického AMP. Navázání hormonu nebo nervového mediátoru na příslušný receptor spojený s G-proteinem vede k aktivaci adenylátcyklázy a vzrůstu hladiny cyklického AMP. Cyklický AMP aktivuje A-kinázu v cytosolu a ta se potom přesouvá do jádra, kde fosforyluje genový regulační protein. Fosforylovaný regulační protein je schopen vyvolat transkripci celého souboru cílových genů. Tato signální dráha řídí celou řadu dějů v buňkách, od syntézy hormonů v endokrinních buňkách až po tvorbu proteinů v mozku potřebných pro dlouhodobou paměť.



Obrázek 15-23 Signální dráhy aktivované fosfolipázou C. Při hydrolyze membránového inositolfosfolipidu aktivovanou fosfolipázou C vznikají dvě molekuly intracelulárních posílů. Inositol-1,4,5-trisfosfát (IP₃) difunduje cytosolem a uvolňuje Ca²⁺ z endoplasmatického retikula tak, že se naváže na Ca²⁺-kanály v membráně ER a otevře je. Velký gradient elektrochemického potenciálu Ca²⁺ způsobí výték Ca²⁺ do cytosolu. Diacylglycerol zůstává v plasmatické membráně a společně s Ca²⁺ pomáhá aktivovat enzym proteinkinázu C, která se shromažďuje z cytosolu na cytoplasmatické straně plasmatické membrány.

1b. Dráha přes fosfolipázu C (obr. 81-1)

Některé hormonální signály využívají jinou aktivační dráhu, při které se prostřednictvím G-proteinu aktivuje jiný membránový enzym - fosfolipáza C (C - název od calcium). Ta působí na membránový inositolový fosfolipid, který se štěpí na inositol-1,4,5-trisfosfát (IP₃) a diacylglycerol (DAG). IP₃ difunduje cytosolem a uvolňuje vápenaté ionty z endoplazmatického retikula tak, že se naváže na Ca²⁺ kanály v membráně ER a otevře je. Velký gradient elektrochemického potenciálu Ca²⁺ způsobí výtok Ca²⁺ do cytosolu. DAG zůstává v plasmatické membráně a společně s Ca²⁺ pomáhá aktivovat proteinkinázu C, která se shromažďuje z cytosolu na cytoplazmatické straně plasmatické membrány. Aktivovaná proteinkináza C pak aktivuje další cílové enzymy, jejichž výběr podobně jako u předchozí dráhy závisí na typu buňky; i další principy účinku C-kinázy jsou stejné jako u A-kinázy, ačkoliv se většina cílových enzymů liší.

2. Lipofilní steroidní hormony - syntéza nových enzymů (obr. 81-2)

Steroidní hormony jsou rozpustné v tucích, proto snadno pronikají membránou dovnitř do buňky, kde v cytoplazmě reagují se specifickými bílkovinami - hormonálními receptory. Vzniklý komplex přechází do jádra buňky, kde reaguje s kyselou (nehistonovou) částí chromatinu. Pak dojde k disociaci komplexu na dvě podjednotky: jedna zůstane vázána na bílkovinu a druhá reaguje s DNA, kde tvoří iniciační místo pro - RNA polymerázu. Tak dojde k transkripci příslušného genu a vzniklá mRNA přejde do cytoplazmy, kde se na ribozomech syntetizuje příslušná bílkovina - enzym.

Srovnání endokrinní soustavy bezobratlých a obratlovců

1. rozdíly - u bezobratlých se vyskytuje relativně mnoho neurohormonů - u obratlovců jsou prakticky jen dva - oxytocin a vasopresin.

- bezobratlých je málo pravých hormonů - u obratlovců většina.

2. shodné rysy - u obou soustav je hodně peptidických hormonů a některé jsou dokonce stejné např. inzulin je u obratlovců i bezobratlých; U obou skupin však může mít i jiné funkce.

- základní stavební jednotky hormonů obou soustav jsou stejně a známé; jsou to deriváty aminokyselin, peptidy, bílkoviny, terpenoidy, steroidy.

- řada stejných látek má stejný účinek - např. katecholaminy, neuraminy, prostaglandiny. Řada bezobratlých a hlavně hmyz může sloužit jako model pro studium savčích hormonů. Hormony bezobratlých či jejich analogy mohou mít vliv i na člověka.

Obr. 81-2

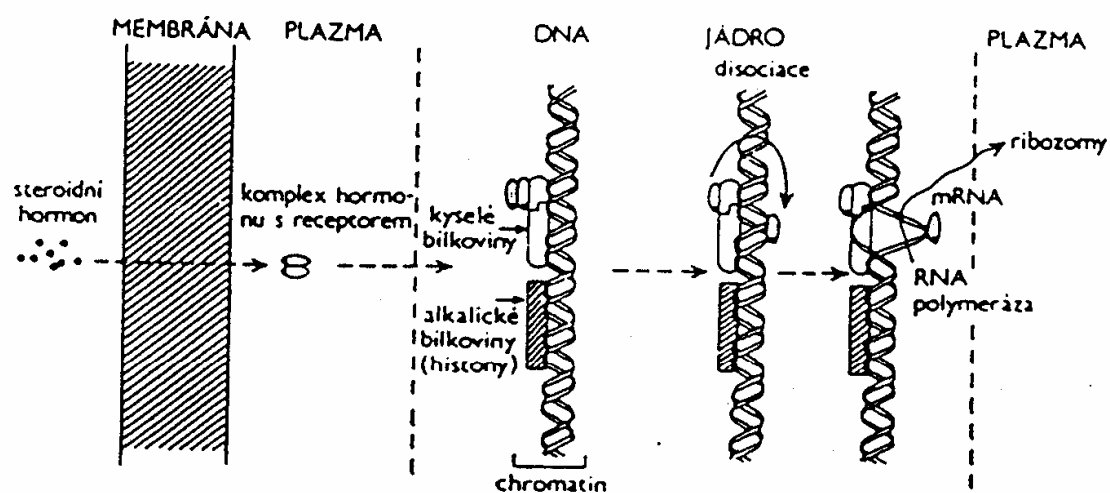


Schéma interakce lipofilních steroidních hormonů a juvenilních hormonů s receptory v plazmě cílových buněk a s chromatinovým aparátem uvnitř jádra

Rozdělení hormonů podle místa syntézy

1. neurohormony jsou syntetizovány v neurosekretorických buňkách. Jejich uvolňování se děje dvěma způsoby: buď se dostávají do oběhové soustavy v místě syntézy nebo jsou napřed transportovány axony do neurohemálních orgánů (např. corpora cardiaca) a do hemolymfy jsou uvolňovány z nich.

2. pravé hormony se syntetizují v endokrinních žlázách, odkud se v případě potřeby uvolňují do hemolymfy, kterou jsou transportovány k cílovým buňkám

10.1. Endokrinní soustava korýšů

Endokrinní soustava korýšů je relativně dobře prozkoumána, hormony zde řídí celou řadu funkcí jako je svlékání, vývoj a metamorfózu, barvoměnu, pohlavní funkce, hospodaření s vodou, metabolismus živin atd. U dekapodních korýšů je základem endokrinní soustavy (1) neurosekreční komplex očního stvolu (obr. 82). Neurosekreční buňky se soustřeďují především do tzv. - X-orgánu, odkud se hormony transportují nervovými dráhami do neurohemálního orgánu - sinusové (splavové) žlázy. Zde se sekrety hromadí a vylučují do hemolymfy.

(2) Dalším komplexem je - suboesophageální - postkomisurální soustava. Hormony neurokrinních buněk suboesophageálního ganglia jsou vedeny vlákny do postkomisurální žlázy, která slouží jako neurohemální orgán.

(3) Další soustavou je perikardiální soustava, která je umístěna v osrdečníku, a která vylučuje přes neurohemální perikardiální orgán látky, které ovlivňují srdeční tep.

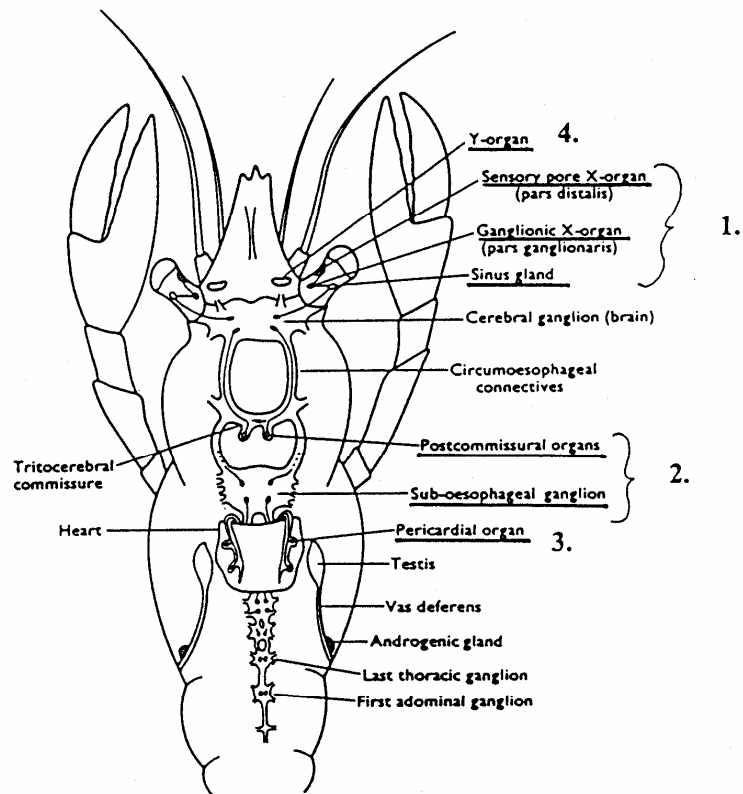
(4) V hlavě je dále umístěn párový - Y-orgán, který funguje jako epiteliální endokrinní žláza analogická prothorakálním žlázám hmyzu, a který vylučuje steroidní svlékáci hormon (20-hydroxyekdyson)

U samců se ještě v blízkosti spermiduktů vyskytuje - androgenní žláza.

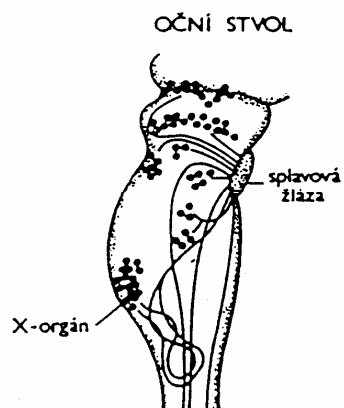
Hlavní úlohu v endokrinní soustavě hraje X-orgán očního stvolu. Řídí činnost epiteliálních endokrinních žláz - Y-orgánu a androgenní žlázy. Přes sinusovou žlázu vylučuje - moult inhibiting hormone (MIH), který inhibuje činnost Y-orgánu, který produkuje svlékáci hormon korýšů - 20-hydroxyekdyson. Ten je shodný se svlékáci hormonem hmyzu, jeho výdej je však na rozdíl od hmyzího spouštěcího hormonu PTTH (viz kap. 10.2.3.2.), nadřazeným hormonem inhibován. Odstranění tlumicí funkce MIH má za následek nekontrolovatelné svlékání (svlékání probíhá na rozdíl od hmyzu i ve stadiu imaga).

Dalším neurohormonem X-orgánu je - hormon inhibující androgenní žlázu. Tento hormon inhibuje spermatogenezi a vývoj sekundárních pohlavních znaků. Odstranění očního stvolu má za následek překotnou spermatogenezi.

Obr. 82



The endocrine system of a generalized male crustacean.



Další skupinou neurohormonů z očního stvolu i postkomisurální soustavy jsou hormony řídící barvoměnu - chromatoforotropiny. Řídí disperzi a shlukování pigmentů v chromatoforech a tím barevné změny těla korýšů.

Významným hormonem je také - red pigment concentrating hormone, který patří spolu s hmyzími adipokinetickými hormony (AKH) do jedné rodiny (RPCH/AKH family - viz kap. 10.2.3.1.). Řídí přesuny pigmentů v omatidiích složených očí korýšů.

10.2. Endokrinní soustava hmyzu

Endokrinní soustava hmyzu představuje mezi bezobratlými nejdokonalejší a i nejlépe probádaný systém. U hmyzu rozlišujeme v zásadě dvě hormonální soustavy (viz ad. 1 a 2), které fungují v těsné závislosti (obr. 83) a další 2 - 3 skupiny buněk (tkání) s endokrinní funkcí:

1. Retrocerebrální komplex - zahrnuje neurosekretorické buňky mozkových hemisfér, které jsou spojeny nervovými vlákny s corpora cardiaca (CC, kardiální tělíska). Tato tělíska jsou dalším párem nervů spojena s corpora allata (CA, přilehlá tělíska).

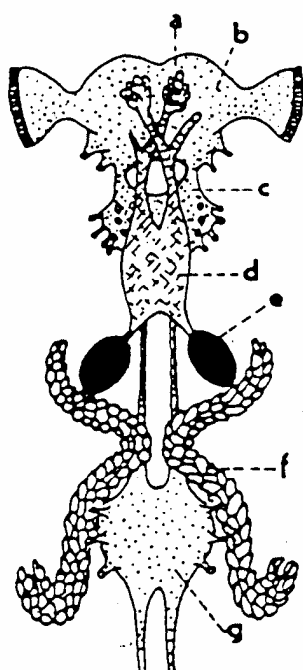
1a. Neurosekretorické buňky mozku - jsou to obecně monopolární neurony přizpůsobené sekreční činnosti. Jejich produkty jsou syntetizovány v těle neuronu, kde jsou asociovány s proteiny a tvoří typické membránově vázané granule (ty se dají snadno barvit a slouží jako důkaz neurosekrece). Dendrity neurosekretorických buněk se nachází v neuropile a axony pronikají přes nervově-krevní bariéru a uvolňují své produkty do hemolymfy exocytózou prostřednictvím struktur zvaných - synaptoidy, které jsou strukturně podobné synaptickému zakončení. Produkované hormony se mohou do hemolymfy uvolňovat v místě své syntézy nebo v neurohemálních orgánech - nejčastěji corpora cardiaca. V mozku se v každé hemisféře nachází dvě skupiny neurosekretorických buněk. Jedna je v pars intercerebralis (medialní neurosekretorické buňky), umístění druhé je variabilní, nachází se však více laterálně (latelární neurosekretorické buňky). Tyto buňky produkují neuropeptidy nebo biogenní aminy. Produkované neurohormony ovlivňují buď přímo efektorový orgán (např. působení AKH) nebo stimulují další endokrinní žlázy k produkci hormonů (PTTH).

1b. Corpora cardiaca - nachází se v blízkosti mozku, často nasedají na aortu a slouží jako neurohemální orgán pro mozkové neurohormony, protože sem ústí zakončení axonů jejich neurosekretorických buněk. Jsou zde syntetizovány i vlastní hormony - adipokinetické hormony a další neuropeptidy.

1c. Corpora allata - párová endokrinní žláza nacházející se v posteriorní oblasti hlavy v blízkosti hltanu, někdy splývá v jeden orgán (Diptera, Hemiptera). CA jsou ektodermálního původu, mají zpravidla oválný nebo vejčitý tvar a produkují juvenilní hormony. Velikost orgánu bývá srovnatelná s průměrem aorty, ale mění se v závislosti na věku, pohlaví,

polymorfismu a aktivitě tohoto orgánu. CA jsou inervována z mozku i suboesophageálního ganglia a jsou spojena s CC i se stomatogastrickou nervovou soustavou. Celý orgán je

Obr. 83



Endokrinní soustava hmyzu

a = neurosekreční buňky

b = mozek

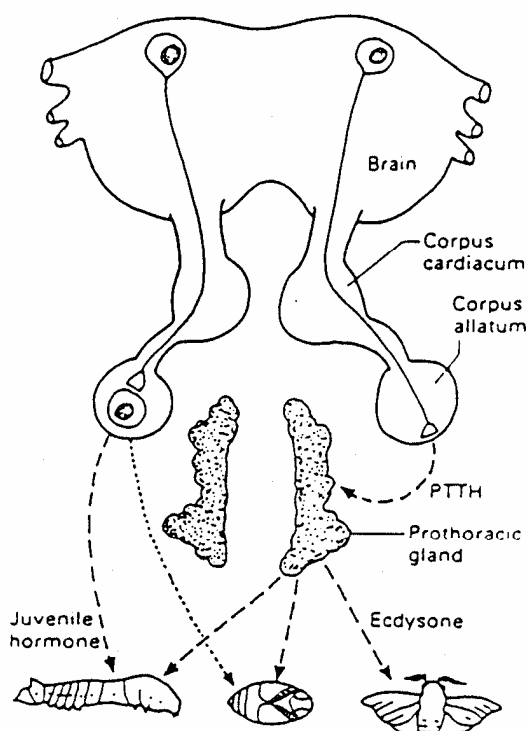
c = podjíciová uzlina

d = corpora cardiaca

e = corpora allata

f = prothorakální žláza

g = l. hrudní ganglion



Neuroendocrine control of development in the endopterygote insect *Manduca*.

Neurosecretory cells in the brain (one shown, right), with terminals in the corpus allatum, secrete the hormone PTTH which controls the prothoracic glands. Other neurones (one shown, left) control the gland cells of the corpus allatum by, at least in part, the local action of their secretory products. The progression larva-pupa-adult is controlled by ecdysone and juvenile hormone. (For further details, see Box 16.11.)

obklopen nebuněčnou bazální laminou a obsahuje pouze jeden typ buněk. Je pro ně charakteristická přítomnost hladkého endoplasmatického retikula, což je obecně typické pro buňky produkující cholesterol nebo terpenoidy ve velkém množství.

2. Prothorakální žlázy - (obr. 83 a 86) párové žláznaté orgány velmi nepravidelného tvaru, proměnlivé, nacházející se v prvním hrudním článku (prothoraxu - odtud jméno) a v hlavě. Produkují svlékáci steroidní hormony - ekdysteroidy. Nervově jsou většinou spojeny se suboesophageálním gangliem, ale někdy i s prothorakálním gangliem nebo mozkem (švábi). Buňky prothorakálních žláz jsou u hemimetabol malé, u holometabol naopak velké a polyploidní. Prothorakální žlázy chybí u imag a výjimkou Apterigota, které se svlékají po celý život. Existence prothorakálních žláz závisí na přítomnosti juvenilního hormonu; jejich absence u imag souvisí s nepřítomností tohoto hormonu u dospělých stadií.

U vyšších Dipter pak CC, CA i prothorakální žlázy splývají v jediný orgán - kruhovou (prstencovou) žlázu (ring gland).

3. Neurosekreторické buňky ostatních ganglií - (obr. 84) nachází se v gangliích břišní nervové pásky. Do hemolymfy se uvolňují většinou v perisympatických (periviscerálních) orgánech.

4. Endokrinní buňky střeva - epiteliální buňky středního střeva produkují peptidy s převážně neznámou funkcí. Předpokládá se, že ovlivňují trávicí procesy ve střevě. Existence těchto endokrinních buněk byla prokázána pouze imunohisto(cyto)chemicky a přímý důkaz zatím chybí.

5. Epitracheální buňky - skupiny buněk nasedajících na tracheu blízko spirakula, produkují ecdysis triggering hormone (ETH) (viz kap. 10.2.3.2.) podílející se na řízení svlékání.

Endokrinní soustava hmyzu vylučuje tři skupiny hormonů (tab.1)

1. Ekdysteroidy - ekdyson, 20-OH ekdyson, makisteron a další. Chemicky jde o steroidní hormony vylučované hlavně prothorakálními žlázami, ale i gonádami, epidermis, tukovým tělesem a snad i jinými tkáněmi.

2. Juvenilní hormony - jsou to terpenoidy vylučované corpora allata.

3. Peptidické neurohormony - vylučované mozkem, corpora cardiaca i dalšími neurosekreторickými buňkami v jiných částech CNS.

10.2.1. Ekdysteroidy

Ekdysteroidy jsou svlékáci hormony (moulting hormones) arthropod, ale byly nalezeny i u dalších bezobratlých, kde však mohou mít i jinou roli. U hmyzu řídí řadu biologických funkcí, které mají vztah ke svlékání embryí, larev a nymf a dále k reprodukci dospělců.

Nejznámější zástupce - ekdyson - je klasický steroidní hormon s obvyklým čtyřkruhovým jádrem (steran) odvozeným od cholesterolu (obr. 85). Pro ekdyson je typická ketoskupina na

Obr. 84

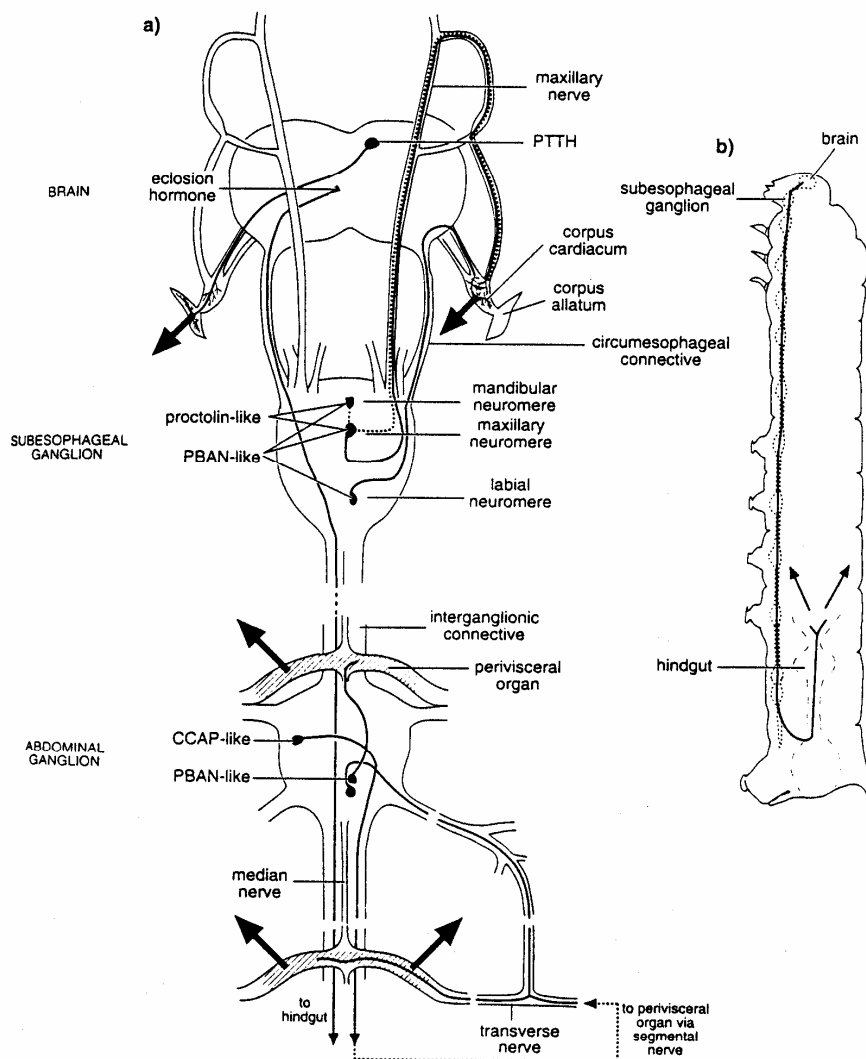


Fig. 21.7. Examples of neurosecretory cells and neurohemal organs in the larva of *Manduca*. (a) Connections of some neurosecretory cells with their neurohemal organs. Bold arrows indicate release of peptides into hemolymph. Only a few of the cells are shown. Note that, in most insects, the corpora cardiaca are the neurohemal organs for prothoracicotropic hormone (PTTH); the Lepidoptera are unusual in using the corpora allata for this purpose. It is important to note that the suffix 'like' on some labels indicates that the peptides in the labelled cell are similar to, but not necessarily the same as the named peptide. Their functions are generally unknown. Abbreviations: CCAP, crustacean cardioactive peptide; PBAN, pheromone biosynthesis activating neuropeptide (based largely on data of Dr. N.T.Davis). (b) Eclosion hormone is released from neurohemal areas on the hindgut. The position of the soma in the brain is shown in (a) (after Truman & Copenhaver, 1989).

Tabulka 1:

Přehled hmyzích hormonů	
1. Ekdysteroidy	- ekdyson, 20-hydroxyekdyson (20-E), makisteron A (=24-metyl-20E), 2-deoxyekdyson, 26-hydroxyekdyson a další
2. Juvenilní hormony	JH-I, JH-II, JH-III, JH-0, 4-metyl-JH-I, kyselina juvenilního hormonu
3. Peptidické neurohormony	I. Hormony řídící metabolismus a homeostázu 1. Adipokinetické hormony (AKH) a hypertrehalosemické hormony 2. Diuretické hormony 3. Antidiuretické hormony 4. Chloride transport stimulating hormone a ion transport peptide II. Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst 1. Prothoracikotropní hormon (PTTH) a bombyxin 2. prothoracikostatický hormon (PTSH) 3. Allatostatiny a allatotropin 4. PBAN I, II, III (pheromone biosynthesis activating neuropeptide) 5. Eklozní hormon a <i>ecdysis triggering hormone (ETH)</i> 6. Burzikon 7. Faktory regulující puparizaci much 8. Diapauzní hormon III. Hormony řídící pohlavní funkce 1. stimulační gonádotropní neurohormony (gonadotropiny): - ovary maturing parsin (OMP) - egg development neurohormone (EDNH) (=ovarian ecdysteroidogenic factor) 2. inhibiční neurohormony (antigonadotropiny, folikulostatiny): - neuroparsin - oostatické hormony a TMOF (trypsin-modulating oostatic factor) VI. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy) 1. Proctolin 2. Kardiostimulační hormony - crustacean cardioactive peptide (CCAP) 3. Skupiny myotropních neurohormonů - myokininy, sulfakininy, pyrokiny-ny, tachykininy, myoinhibiční peptidy, periviscerokininy, FMRF-amid V. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny) 1. PDF - pigment dispersing factor 2. MRCH - melanization and reddish coloratig hormone (identický s PBAN)

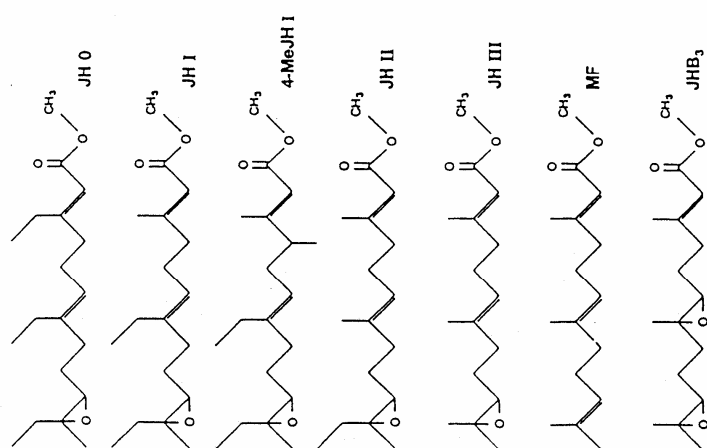


FIG. 1. Juvenile hormone homologs. JH 0-III, juvenile hormone 0-III; 4 MeJH I, 4-methyl JH I; JHB₃, JH I bisepoxide; MF, methyl farnesate

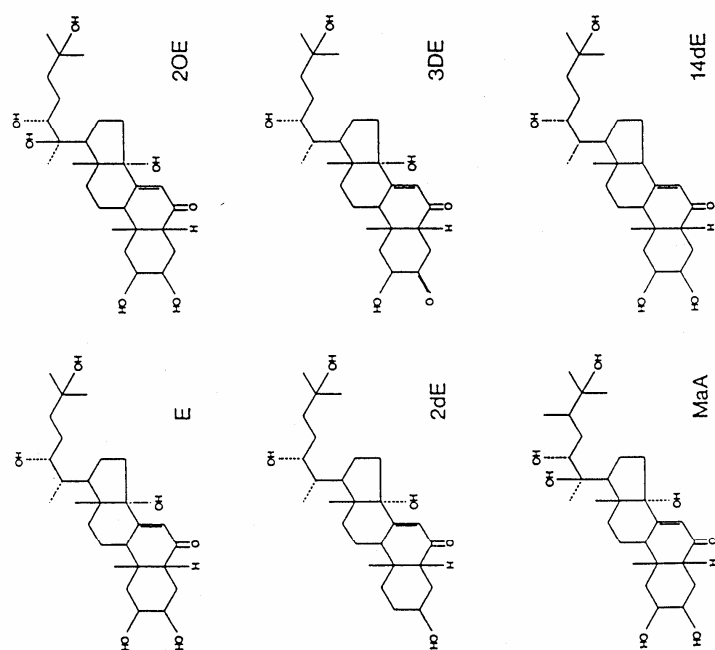


FIG. 2. Structural formulas of some major zoecdysteroids: E, ecdysone; 20E, 20-hydroxyecdysone; 2dE, 2-deoxyecdysone; 3dE, 3-dehydroecdysone; MaA, makisterone A (24Me20E); 14dE, 14-deoxyecdysone.

B kruhu a 5 hydroxylových skupin. Ekdyson je vlastně prohormon pravého svlékacího hormonu - 20-hydroxyekdysonu (20-OH-E). Některé skupiny hmyzu (např. Heteroptera, Hymenoptera, Diptera) mají další homolog ekdysonu - 24-metyl-20-hydroxyekdyson neboli makisteron A. U embryí se vyskytuje 2-deoxyekdyson a 26-hydroxyekdyson. Mimo to existují desítky dalších zoo- a fytoekdysteroidů, ne všechny jsou však aktivní. Fytoekdysteroidy slouží rostlinám jako ochrana proti herbivornímu hmyzu - jako toxiny nebo antifeedanty. Hmyz je však zpravidla může poměrně snadno měnit na neúčinné formy.

a) Syntéza - ekdysteroidy jsou primárně syntetizovány v prothorakálních žlázách (obr. 83 a 86), odkud jsou uvolňovány exocytózou do hemolymfy. Celý proces je řízen prostřednictvím prothoracicotropního hormonu (PTTH - viz kap. 10.2.3.2.) z mozku. Kromě prothorakálních žláz se ekdysteroidy syntetizují také v jiných orgánech - u imág, kde prothorakální žlázy chybí, jsou to ovária a testes. Zdá se, že zdrojem mohou být v určitých fázích vývoje i části epidermis. Ekdysteroidy se transportují buď navázané na transportní bílkovinu nebo i volně, protože jsou značně rozpustné ve vodných roztocích. Ekdyson se mění na 20-OH-E ve tkáních - nejčastěji v tukovém tělese, Malpighických trubicích a střevě.

Ekdysteroidy se syntetizují z cholesterolu, který si hmyz neumí vyrobit, musí ho proto přijímat v potravě přímo (zoofágové) nebo si ho musí připravit z rostlinných steroidů - sitosterolu, stigmasterolu nebo camposterolu (fytofágové) dealkylací. Hmyz, který není této reakce schopen, musí produkovat makisteron A jako hlavní svlékací hormon. U motýlů bylo zjištěno, že prothorakální žlázy produkují směs 2- a 3-dehydroekdysonu, která je rychle redukována na ekdyson v hemolymfě.

b) Mechanismus působení ekdysteroidů - ekdysteroidy působí jako steroidní hormony tj. aktivují syntézu nových enzymů na úrovni DNA (viz výše) tak, že vstupují do cílových buněk a dostávají se k jádru, kde se váží na příslušný receptor. Tento komplex pak interaguje s DNA a indukuje RNA transkripci. Ekdysteroidové receptory jsou proteiny o molekulové hmotnosti asi 100kDa a vyskytují se v buňkách v extrémně nízké koncentraci (asi 1000 molekul/buňku). U *Drosophila melanogaster* byl takový receptor charakterizován včetně svého genu. Dobře popsáním příkladem regulace genové exprese řízené ekdysteroidy je melanizace hmyzí kutikuly u larev *Manduca sexta*. Ekdysteroidy zde regulují expresi genu pro DOPA-dekarboxylázu, což vede k syntéze tohoto enzymu a spuštění kaskády syntetických reakcí na jejímž konci je melanin.

c) Řízení hladiny ekdysteroidů - syntéza ekdysteroidů je spouštěna na základě stimulů z mozku prostřednictvím prothoracicotropního hormonu. U některých druhů hmyzu byl popsán

i inhibiční hormon prothoracicostatin (PTSH). Koncentrace ekdysteroidů v hemolymfě je kontrolována kombinací biosyntézy, odbourávání (metabolismu) a exkrece. Poměr všech tří

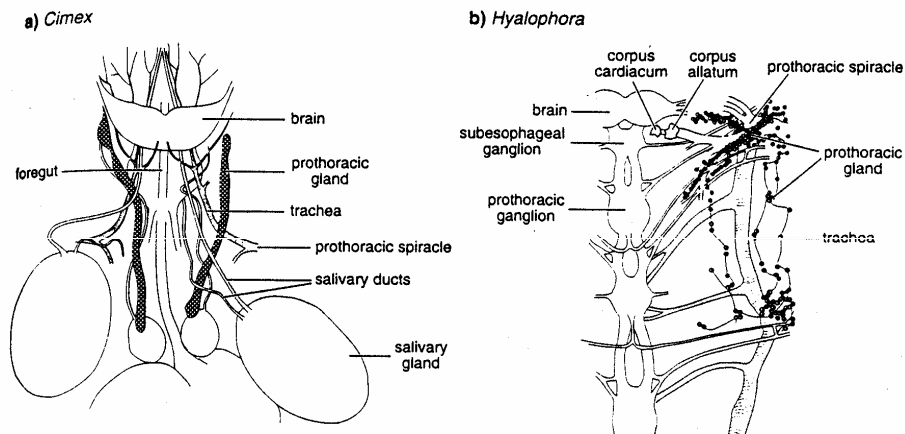


Fig. 21.4. Prothoracic glands shown by dark shading. General arrangement: (a) in larval bed bug, *Cimex* (after Wells, 1954); (b) in pupal silk moth, *Hyalophora* (after Herman & Gilbert, 1966).

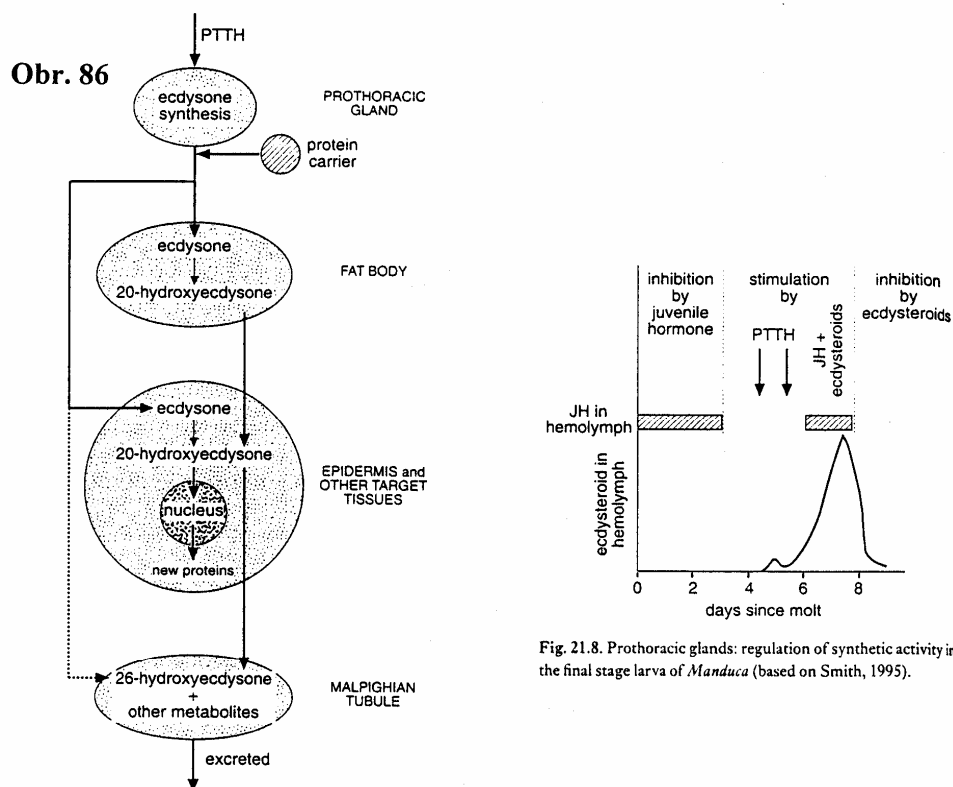


Fig. 21.8. Prothoracic glands: regulation of synthetic activity in the final stage larva of *Manduca* (based on Smith, 1995).

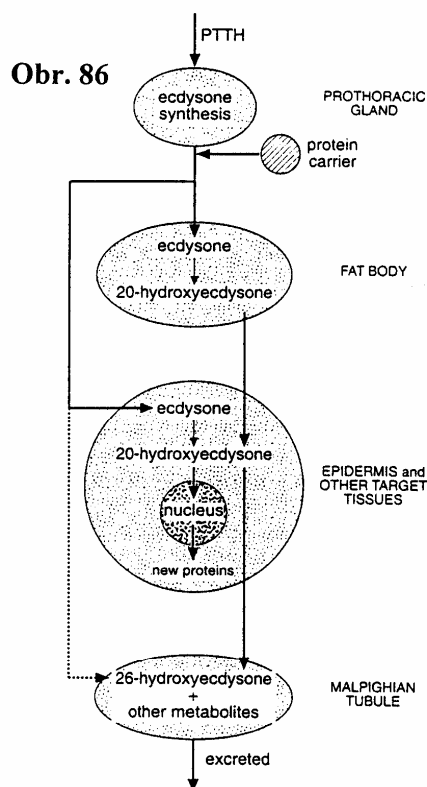


Fig. 21.9. Ecdysteroids. The principal stages in the production, activity and degradation of ecdysteroids.

procesů je koordinován a kolísá během vývoje. V době zvýšené syntézy jsou metabolismus a exkrece sníženy a naopak.

d) Metabolismus ekdysteroidů - (obr. 86) mnoho druhů hmyzu může metabolizovat ekdysteroidy v různých tkáních - nejčastěji v tukovém tělese, Malpighických trubicích, střevě či ováriích. Existuje zde tkáňově i časově specifická heterogenita. Vzhledem k relativní složitosti molekuly ekdysteroidů existuje řada specifických reakcí, kterým tyto látky podléhají (hydroxylace, oxidace, redukce, štěpení postranního řetězce, tvorba konjugátů a hydrolyza konjugátů). Dobře známá je tvorba - konjugátů, které se nachází především ve vajíčkách, kde jsou v této formě ekdysteroidy často ukládány (aby mohly být později zase uvolňovány). Vysoká aktivita příslušných ekdysteroidy odbourávajících enzymů ve střevě je důležitá pro fytofágy, kteří se tak chrání před fytosteroidy.

e) Funkce - ekdysteroidy patří spolu s juvenilními hormony k hlavním metamorfózním hormonům. V zásadě mají několik základních funkcí (řízení svlékání, růstu, metamorfózy a rozmnožování) a několik funkcí odvozených:

1. svlékání a metamorfóza - svlékání je kontrolováno ekdysteroidy během embryogeneze i během larválního vývoje. V tomto období dochází k velkému kolísání v titru ekdysteroidů v hemolymfě, což je časově korelováno se svlékacím procesem. U holo- i hemimetabol dochází k prudkému nárůstu titru ekdysteroidů na začátku každého larválního svlékání. Obecně platí, že titr ekdysteroidů roste před apolýzou staré kutikuly, dosahuje maxima v době nebo krátce po apolýze a pak padá dolů na nízkou až nedetekovatelnou úroveň po ekdysi. Hladina titru ekdysteroidů podléhá také circadiánním změnám, které souvisí s circadiánním uvolňováním PTTH.

U hemimetabol je larválně-imaginální přeměna (metamorfóza) indukována uvolněním jedné velké dávky ekdysteroidů. Naopak u většiny Lepidopter se ekdysteroidy vylévají koncem posledního instaru ve dvou dávkách (u některých zástupců je ale první dávka jen naznačena nebo chybí - Bombyx, Manduca) (obr. 86 a 87). První, menší dávka obsahuje jak ekdyson, tak 20-OH-E (v poměru 1:1) - její hlavní funkcí je reprogramace larválního vývoje na kuklový vývoj (viz též kap. 10.2.2.). Larva mění své chování - přestává žrát a hledá si vhodné místo ke kuklení. Druhá dávka je mnohem větší, poměr ekdysonu a 20-OH-E je asi 1:5, a spouští larválně-pupální svlékání. Je pravděpodobně analogická dávce ekdysteroidů, která se uvolňuje mezi larválními instary. Po zakuklení dochází k dalšímu výlevu velké dávky ekdysteroidů, což souvisí s imaginálním vývojem. Jestliže kukla prodělává diapauzu, tak je nárůst titru ekdysteroidů v hemolymfě pozdržen až do doby než diapauza odezní.

2. reprodukce - ecdysteroidy mají úzký vztah k rozmnožování; u mnoha druhů jsou produkovány ováriemi a odtud ukládány jako konjugáty do zrajících vajíček. Během embryogeneze se z konjugátů ecdysteroidy uvolňují a ovlivňují embryonální svlékání. 20-

Obr. 87

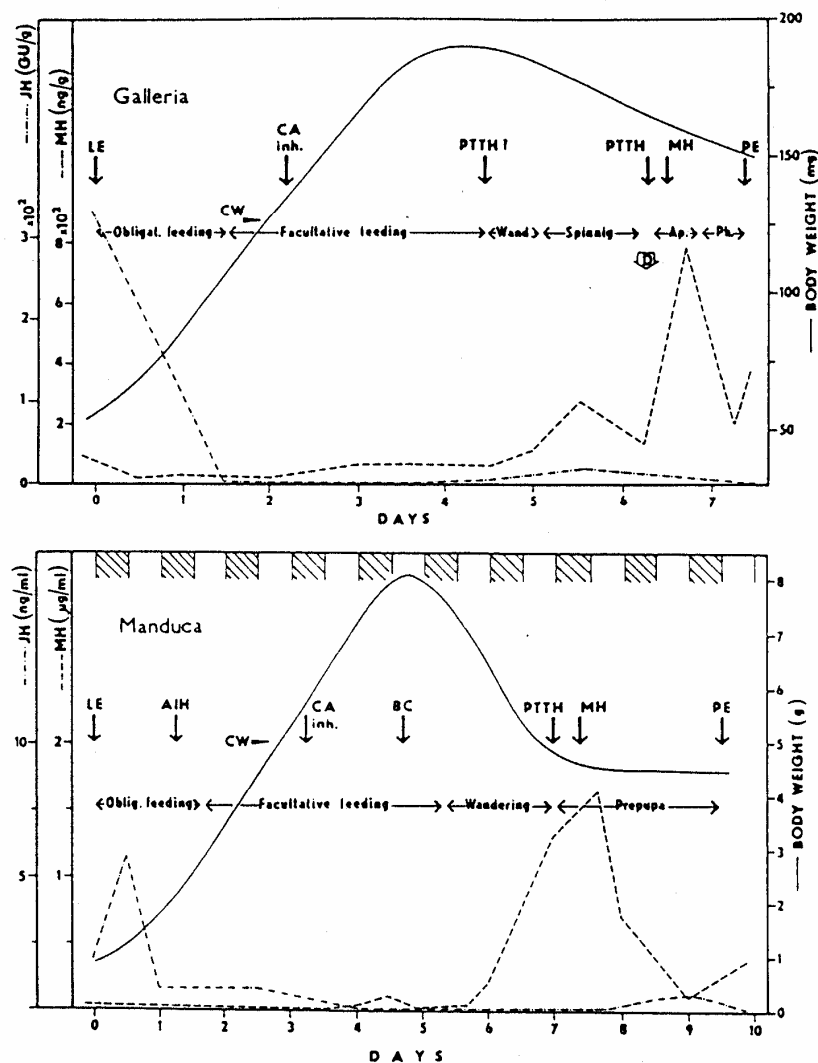


FIG. 20. The timing of crucial developmental events in the last larval instar of *Galleria mellonella* and *Manduca sexta* (Lepidoptera) in relation to body weight and hormone concentrations. Explanations from left to right: LE, last larval ecdysis; AIH-release of allatotribin; CW, critical weight (metamorphosis cannot be reversed to larval development any more); CA inh., inhibition of corpora allata; BC, brain critical period for several events (gut purge, exposure of dorsal vessel) which precede wandering in *Manduca*; PTTH?, - possible release of prothoracicotropic at the termination of feeding in *Galleria*; PTTH, brain (and presumably further PTTH secretion) becomes dispensable for pupal moult; MH, prothoracic glands (and presumably further ecdysone secretion) become dispensable; D, *Galleria* can enter diapause at this time; Ap., apolysis; Ph., pharate pupa, PE, pupal ecdysis. Many developmental events in *Manduca* are precisely synchronized with photoperiod (hatched intervals indicate scotophase). Concentration of juvenile hormone is expressed in equivalency of JH I in *Galleria* units or in ng ml⁻¹ haemolymph; concentration of ecdysteroids (MH) is expressed in equivalents of 20-hydroxyecdysone as ng g⁻¹ body weight or μg ml⁻¹ haemolymph. The chart for *Galleria* was compiled from Peferoen, M. and De Loof, A. (1980), Sehna, F. (1966b); Sehna, F. and Granger, N. (1975), and Sehna, F. et al. (1981); that for *Manduca* is based on the papers by Bhaskaran, G. (1981); Bollenbacher, W. et al. (1981); Riddiford, L. and Truman, J. (1978); Truman, J. and Riddiford, L. (1974) and Williams, C. (1976).

OH-E zvyšuje u některých druhů (především Diptera) také syntézu vitellogeninů v tukovém tělese (hlavní role zde však připadá juvenilnímu hormonu - viz kap. 11.6.1.) a jeho sekreci do hemolymfy. Ovariální ekdysteroidy pozitivně ovlivňují také zrání oocytů stimulací meiózy, jejich uvolňování z germária a ovipozici. Zdá se, že vliv ekdysteroidů na činnost pohlavního ústrojí samice je druhově specifický, protože zde existuje mnoho kontroverzních údajů, z nichž některé se do značné míry vylučují.

O vlivu ekdysteroidů na samčí pohlavní orgány existuje mnohem méně údajů - u samců je obecně nižší hladina ekdysteroidů než u samic, i když existují výjimky. Ekdysteroidy hrají u samců především úlohu ve spermatogenezi ovlivňují buňky testes i diferenciaci spermií. Podílí se také na tvorbě spermatoforu. Po kopulaci dochází zpravidla ke zvýšení hladiny ekdysteroidů, což je významné pro tvorbu nových spermií.

3. ekdysteroidy ovlivňují také metabolické procesy a diapauzu, stimulují proteosyntézu atd.; většinou jde o procesy, které přímo či nepřímo souvisí s výše uvedenými funkcemi.

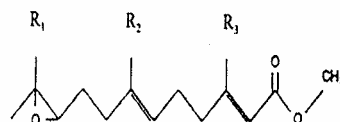
10.2.2. Juvenilní hormony

Juvenilní hormony jsou látky terpenoidní povahy (sesquiterpeny) odvozené od farnezu a ovlivňují téměř všechny aspekty hmyzího života jako je embryogeneze, larvální svlékání, metamorfóza, kastový systém sociálního hmyzu, syntéza vitellogeninu, vývoj ovárií, fázový dimorfismus sarančat a polymorfismus mšic, larvální a imaginální diapauza, zbarvení, polymorfismus a metabolické aspekty těchto funkcí.

a) Syntéza - juvenilní hormony (JH) jsou syntetizovány v corpora allata (CA). Nově nasyntetizované hormony se zde však neukládají, protože jsou přímo uvolňovány do hemolymfy mechanismem, který není zcela znám. JH jsou transportovány hemolymfou pomocí speciálního - bílkovinného nosiče JHBP (juvenile hormone binding protein, někdy se označuje jako JHCP - juvenile hormone carrier protein).

JH je chemicky neobvyklý sesquiterpenoid s epoxidovou skupinou blízko jednoho konce molekuly a metylesterovou skupinou na jejím druhém konci. Je známo několik juvenilních hormonů (JH) - označují se římskými číslicemi a liší se zastoupením - radikálů (viz také obr. 85):

JH-0	$R_1=R_2=R_3=C_2H$
JH-I	$R_1=R_2=C_2H_5$, $R_3=CH_3$
JH-II	$R_1=C_2H_5$, $R_2=R_3=CH_3$
JH-III	$R_1=R_2=R_3=CH_3$



JH-I a JH-II jsou jen u Lepidopter, kde se vyskytuje směs obou hormonů. JH-III - nejjednodušší JH, je obecně rozšířen u hmyzu; byl prokázán u Orthoptera, Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera. U vajíček *Manduca sexta* byl nalezen JH-0 a 4-metyl-JH-I. V prepupálním stadiu *Manduca sexta* a u některých samců Lepidopter byla prokázána produkce - kyseliny juvenilního hormonu. Tyto látky se pak metylují v imaginálních discích (což jsou ostrůvky embryotické tkáně, která zůstává nediferencovaná až do doby dospělosti, kdy dává vznik imaginálním strukturám - křídlům, končetinám, očím, genitáliím) nebo (u samců) v akcesorických žlázách.

U embryí švába *Nauphoeta cinerea* se vyskytují velká množství - metyl farnesoátu, který je pravděpodobně prohormonem JH. Tato látka srovnatelná s funkcí juvenilního hormonu se nachází u korýšů. U vyšších Dipter je znám - JH-III bisepoxid (obr. 85).

b) Regulace syntézy JH - se realizuje na několika úrovních (obr. 88):

1. hormonální - mozkové hormony allatotropin a allatostatin (viz kap. 10.2.3.2.) působí stimulačně resp. inhibičně na syntézu JH.

2. zpětná vazba - zvýšení titru JH v hemolymfě snižuje jeho syntézu a snížení naopak stimuluje.

3. přítomnost gonád - obecně stimuluje syntézu JH. Ovariectomie (odstranění ovárií) snižuje syntézu JH; u některých druhů stimuluje syntézu JH páření.

4. inervace, denervace CA - u různých druhů je situace různá např. u sarančete pustiného *Schistocerca gregaria* má denervace za následek pokles syntézy JH, zatímco u plošnice ruměnice pospolné *Pyrrhocoris apterus* je syntéza nervovými vlákny tlumena čili denervace stimuluje syntézu JH.

c) Transport JH - přítomnost transportního proteinu JHBP (juvenile hormone binding protein) je kritická pro distribuci JH v hemolymfě. JHBP, který patří mezi - lipophoriny, je u Lepidopter relativně nízkomolekulární, zatímco u ostatních řádů vysokomolekulární bílkovina. V navázaném stavu se transportuje téměř všechen JH (např. u *Locusta migratoria* je poměr JH vázaného na JHBP a JH volného v hemolymfě asi 2000 : 1), což zajišťuje jeho ochranu před esterázami hemolymfy. JHBP neovlivňuje uvolňování JH z CA, ale má inhibiční účinky na aktivitu esteráz. Zdá se však, že tento účinek je nepřímý a je zajištěn hlavně kompeticí pro substrát (tedy pro JH).

d) Molekulární mechanismus působení JH - předpokládá se, že mechanismus působení JH je obdobný jako u steroidních hormonů tj. spočívá v indukci specifické transkripce. Zásadní roli v modulaci buněčné aktivity kontrolované JH hrají - receptory. Vliv JH na určitou tkáň nezáleží jen na přítomnosti či koncentraci JH, ale také na citlivosti tkáně k JH. Citlivost se může změnit, když je nasyntetizován nový receptor. Přítomnost receptoru a období jeho

aktivity je dána geneticky. Receptory JH se dodnes nepodařilo na proteinové úrovni spolehlivě determinovat.

Obr. 88

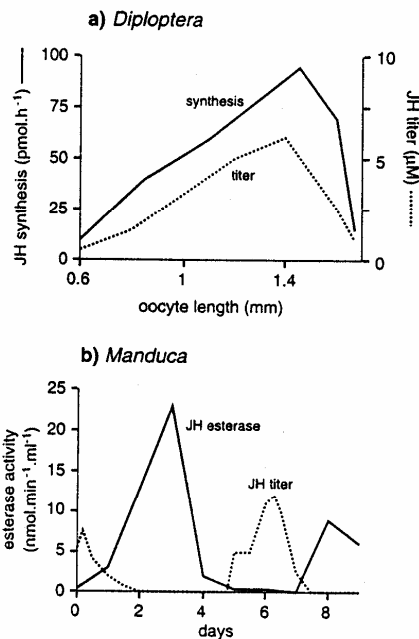


Fig. 21.10. Juvenile hormone: regulation of hemolymph titer. (a) Synthetic activity of the corpora allata and hemolymph titer of juvenile hormone during an ovarian cycle in the cockroach, *Diploptera* (after Tobe & Stay, 1985). (b) JH esterase activity and hemolymph titer of juvenile hormone throughout the final larval stage of *Manduca* (after Jesudason, Venkaresh & Roe, 1990).

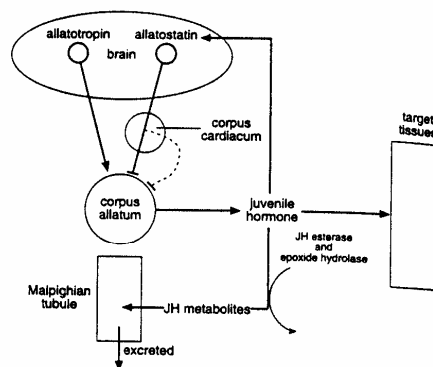


Fig. 21.11. Juvenile hormone. Regulation of hemolymph titer involves the balance between synthesis in the corpora allata and degradation and excretion by the Malpighian tubules.

e) Degradace JH - JH je degradován především aktivitou esterázy JH v hemolymfě (obr. 88), kdy se hydrolyzuje esterová vazba. Kromě této aktivity existuje několik dalších způsobů degradace - epoxidová hydratace, oxidace a konjugace molekul JH - tyto reakce probíhají ve tkáních. Řízení degradace spočívá v aktivaci genů kódujících JH esterázu. Aktivita JH esterázy může být ovlivněna řadou faktorů jako jsou fotoperioda, výživa, parazitismus, stres atd.

f) Funkce JH

1. metamorfóza - JH je jeden z hlavních metamorfózních hormonů. Jeho název pochází ze schopnosti udržovat jedince v larválním (juvenilním) stadiu a bránit nástupu metamorfózy larev. Zabránění metamorfózy spočívá v zabránění kritického kroku vedoucího k reprogramaci mozku, a tím spuštění metamorfózního programu. Buňky a tkáně, které tento krok již provedly, jsou již vůči JH necitlivé. Pouze experimentálně lze ještě dlouhodobým působením vysokých koncentrací JH provést v této době dediferenciaci.

Dříve se myslelo, že metamorfóza je (u Holometabol) závislá na postupném snižování titru JH v organismu: larva (vysoký titr) kukla (nízký titr) imago (žádný JH). Dnes víme, že tomu tak není, ale že podstatné je působení JH v určitých kritických obdobích. Obecně řečeno, pokud je JH v určitém období přítomen, nedochází k žádným vývojovým změnám. Jestliže JH přítomen není, mění se exprese příslušných genů a iniciuje se nová vývojová cesta. Skutečná hladina JH v daném období není důležitá, pokud je ovšem překročena jeho - nadprahová hodnota.

Metamorfóza je u hmyzu zahájena v posledním larválním instaru - ten je charakterizován nepřítomností JH; u Holometabol se však setkáváme s krátkým a malým zvýšením titru JH v kritické době těsně před kuklením (obr. 87). Tyto hormonální události jsou spojeny se dvěma kritickými obdobími senzitivity k JH. Jedno je v době, kdy je nepřítomností JH spouštěna larválně-kuklová přeměna a druhé v době, kdy se malým impulsem JH (u Holometabol) stabilizují imaginální disky, a kdy je zajištěno, že se ve vývoji objeví kuklové stadium a nevznikne přímo imago. To se realizuje zablokováním vývoje řady imaginálních struktur v těle (změny v nervové soustavě, tvorba imaginální kutikuly a tukového tělesa, vývoj létacích svalů, degenerace intersegmentálních svalů a především schopnost reprodukce).

Účinek JH na integument je autonomní tj. postihuje jen zasažené buňky. To se dá snadno dokázat - galleria JH testem, který spočívá v tom, že se JH topikálně aplikuje na kutikulu larev zavíječe voskového (*Galleria mellonella*) a metamorfóza je pak zablokována jen v ošetřených oblastech a nezasažené sousední buňky vstupují do normální metamorfózy.

JH jsou tedy spolu s ekdysteroidy hlavními výkonnými činiteli řídícími spuštění metamorfózy. Obecně platí, že jedinec je udržován ve stadiu larválního vývoje pomocí JH. Když dospěje do posledního larválního instaru, který je registrován nervově především velikostí těla, dojde k poklesu titru JH v těle a začíná se spouštět metamorfózní program. Ke konci instaru pak dochází k uvolnění PTTH a tím ke stimulaci produkce ekdysteroidů - nastává reprogramace mozku a spustí se metamorfózní program (viz kap. 10.2.3.2.1.)

2. reprodukce - jestliže JH v době před metamorfózou zabraňuje genové expresi, pak v době dospělosti se jeho účinek obrací a JH působí stimulačně na expresi genů nebo buněčných funkcí. U samic JH ovlivňuje produkci vajíček tím, že reguluje tvorbu vitellogeninů, jejich transport a vstup do oocytů (viz kap. 11.6.).

U samců stimuluje JH činnost přídatných pohlavních žláz a tvorbu feromonů. V přídatných žlázách ovlivňuje produkci spermatoforu a dalších sekretů, které jsou předávány při kopulaci do samice a ovlivňují její reprodukční chování a fyziologii.

3. sociální - kastový polymorfismus - JH ovlivňuje tvorbu kast u sociálního hmyzu (včel, mravenců, všekazů) za spolupůsobení ekdysteroidů a neurohormonů. Už dlouho je známo, že vyšší titr JH indukují vývoj dominantních jedinců (královny), ale poslední výzkumy zpochybňují majoritní roli JH v tomto vývoji. Jedná se spíše o kaskádu reakcí, která začíná trofickými stimuly, které působí na CA a zajišťují vyšší produkci JH během larválního vývoje. Vyšší titr JH může posilovat produkci ekdysteroidů z prothorakálních žláz, jejichž vyšší titr v prepupálním stadiu pravděpodobně stimuluje transkripci příslušných genů odpovědných za vývoj daného jedince na královnu.

4. fázový polymorfismus a barvoměna - polymorfismus se vyskytuje nejen u sociálního hmyzu, ale setkáváme se s ním také u sarančat a mšic. Je zpravidla spojen se sezónními a enviromentálními vlivy. U sarančat jsou známy solitární a gregarinní fáze (viz kap. 7.4.). Solitární sarančata - jsou charakteristická světlým bílým až zeleným zbarvením, velkými ováriemi, krátkými křídly a vyšším titrem JH. Gregarinní sarančata - jsou obecně tmavší hnědá nebo žlutá s malými ováriemi, velkými křídly a nízkým titrem JH. Experimenty ukázaly, že JH deficiencie má za následek zmizení světlého zbarvení, u ostatních charakteristik není situace zcela jasná. Je zřejmé, že fázový polymorfismus u sarančat je složitý proces, na kterém se JH pouze podílí.

U mšic hrají JH roli v determinaci parthenogenetických samic a regulaci jejich ovariálního vývoje.

5. diapauza - je primárně indukována krátkou fotoperiodou (viz kapitola 7.2.) a celý proces je řízen hormonálně. JH je pouze jeden z faktorů, který se zde uplatňuje a který je obecně odpovědný za ukončení diapauzy.

6. další účinky JH - ovlivnění metabolismu, syntéza specifických bílkovin, pigmentace, atd. povětšinou plynou z předchozích bodů nebo jsou jejich důsledkem.

Nejvýznamnější a nejlépe prozkoumány jsou účinky - 1. a 2.

Účinek JH může být nahrazen další skupinou sesquiterpenoidů - retinoidy, kterých bývá v hmyzím těle relativní nadbytek. Ty jsou kromě své zrakové funkce známy jako morfogeny. Je známo, že retinoidy stimulují tvorbu vitellogeninů stejně jako JH a jeho analogy.

10.2.2.1. Juvenoidy

Bioanalogy juvenilního hormonu, které mají i úplně odlišnou strukturu a chemické složení, ale stejné účinky jako juvenilní hormony nazýváme - juvenoidy. Chemie juvenoidů dnes registruje tisíce takových látek, které jsou izolované z přírodních zdrojů nebo připravené synteticky. Řada z nich je prodávána komerčně a využívají se především k hubení a kontrole populací hmyzích škůdců (methopren, hydropren, phenoxy carb), někdy však ke zcela specifickým účelům (zvýšení produkce hedvábí v komerčních chovech bource morušového - viz kap. 12.). Mechanismus kontroly hmyzích populací juvenoidy spočívá v tom, že juvenoidy zasahují do vyvážených a přesně řízených hormonálních poměrů v těle. Způsobují tak poruchy svlékání, vznik přechodných forem neschopných života, nadpočetných instarů, zasahují do reprodukce. To vše má za následek vysokou mortalitu.

Výhody juvenoidů spočívají v tom, že tyto látky jsou specifické nejen pro hmyz, ale i pro určitý druh nebo jeho stadium a rychle se v přírodě rozkládají.

10.2.3. Peptidické neurohormony

Neurohormony hmyzu jsou látky peptidické povahy, které jsou vylučovány neurosekretorickými buňkami mozku nebo jiných částí CNS. Do hemolymfy jsou uvolňovány přímo nebo prostřednictvím neurohemálních orgánů.

Velké množství peptidů produkovaných nervovými buňkami bylo izolováno a byla objasněna jejich primární struktura, takže je dnes popsáno asi 200 hmyzích neuropeptidů. Většinou byly charakterizovány v posledním desetiletí. Důvodem této velké exploze informací bylo převratné zlepšení technik proteinové chemie (HPLC, automatické sekvenace bílkovin, hmotnostní spektrometrie) a zavedení moderních technik molekulární biologie. Z praktických důvodů je stimulem výzkumu hmyzích neuropeptidů hledání alternativních metod kontroly hmyzích populací, protože použití klasických pesticidů stále více zatěžuje životní prostředí.

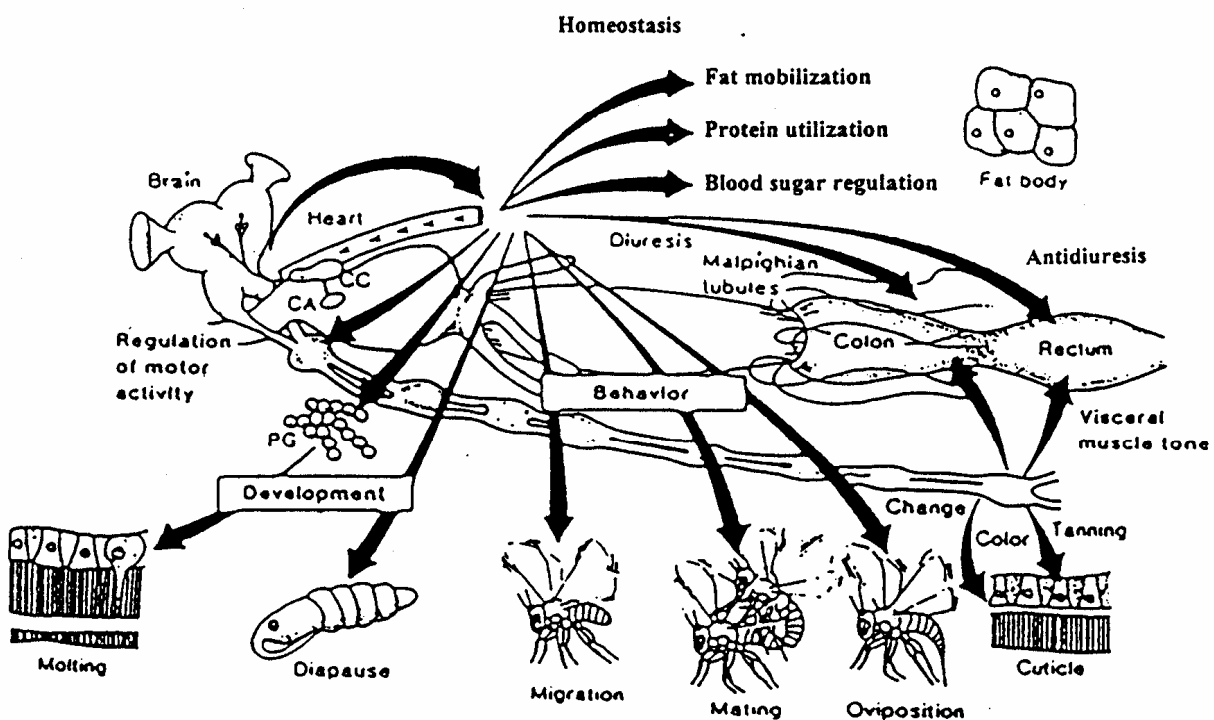
U většiny hormonů je znám - pleiotropní účinek tj. hormony mají více biologických funkcí často velmi odlišných. Ve většině případů není znám mechanismus a podstata tohoto jevu, a také jeho „filozofie“ je velmi nejasná. Kromě typicky hmyzích neurohormonů se v hmyzím těle nacházejí hormony známé u obratlovců - např. inzulin-like a řada dalších.

Neurohormony zasahují do celé řady procesů v těle (obr. 89), dělí se podle různých kritérií. Např. podle jejich účinku je můžeme rozdělit na - adenotropní (žlázy ovládající),

gonádotropní (řídící činnost pohlavních orgánů), morfogenetické (řídící metamorfózu a morfogenezu), chromotropní (řídící barvoměnu), metabolické (řídící metabolismu a

Obr. 89

Major physiological functions regulated by neurohormones in insects. Hormonal distribution is accomplished chiefly by release into the haemolymph, but localized secretion from nerves occur. CC = corpora cardiaca, CA=corpora allata, PG=prothoracic gland



homeostázu), myotropní (řídící různé druhy svalové kontrakce), etotropní (řídící různé typy chování) atd.

Názvosloví hmyzích neurohormonů - nárůst počtu hmyzích neuropeptidů a nutnost jejich klasifikace si vyžádala zavedení systematické nomenklatury, která nahradila neprůhledné triviální názvy. Postupem času se vžila jednoduchá nomenklatura vytvořená Rainem a Gädem (Insect Biochem., 1988, 18: 785-787), která vychází na jedné straně z rodového a druhového jména daného hmyzu a na druhé straně z jednoduchého popisu hormonu. První část jména je třípísmenná - první dvě písmena jsou totožná s prvními dvěma písmeny rodového jména a jako třetí písmeno je použito počáteční písmeno druhového jména. Druhá část jména je zpravidla zkratka popisu účinku hormonu.

Např.: adipokinetický hormon I z <i>Locusta migratoria</i>	Lom-AKH-I
diuretický hormon z <i>Bombyx mori</i>	Bom-DH
prothoracicotropní hormon z <i>Manduca sexta</i>	Mas-PTTH

Metody studia hmyzích neurohormonů

- Bioassay - přítomnost a aktivita daného neuropeptidu je v průběhu jeho izolace monitorována pomocí bioassaye. Ta spočívá v tom, že daný peptid (nebo směs látek, o které předpokládáme, že daný peptid obsahuje) je aplikován na pokusný hmyzí objekt a je sledována příslušná reakce, podle které usuzujeme na přítomnost nebo nepřítomnost daného peptidu:

- adipokinetická bioassay - monitoruje vliv adipokinetického hormonu nebo extraktů z corpora cardiaca, které způsobují mobilizaci lipidů z tukového tělesa do hemolymfy. V čase nula (tedy před aplikací daného agens) se odebere vzorek hemolymfy (1 μ l) a do pokusného zvířete se injikuje příslušné hormonální agens a nechá se působit 90 minut. Pak se opět odebere 1 μ l hemolymfy a v obou vzorcích se stanoví hladina lipidů pomocí sulfo-fosfovanilínového testu. Ze zvýšení hladiny lipidů mezi vzorkem před a po injekci usuzujeme na přítomnost substance s adipokinetickou aktivitou.

- myotropní bioassay - monitoruje vliv myotropních neuropeptidů nebo extraktů z corpora cardiaca, které stimulují spontánní kontraktilní aktivitu izolovaného svalu nebo svalnatého orgánu jako např. střeva. Vypreparované střevo zbavené okolní tkáně je zavěšeno na vlákno do komůrky vyplněné fyziologickým roztokem - vlákno je spojeno s oscilografem, schopným zaznamenávat svalový stah jako signál. Po počáteční ekvilibraci (asi 1 hodinu) jsou do roztoku přidávány testované látky a podle spontánní kontrakce je usuzováno na jejich aktivitu.

Při provádění bioassay je často nutné vyloučit vliv vlastního endogenního hormonu, abychom mohli monitorovat vliv hormonu aplikovaného. K tomu je třeba eliminovat příslušnou endokrinní žlázu. Děje se tak buď operací, která se označuje příponou -ektomie (např. allatektomie - odstranění corpora allata, ovariektomie - odstranění ovarii atd.) nebo tzv. ligaturou - což je zaškrcení části těla obsahující příslušnou endokrinní žlázu (nař. hlavy) pomocí jemné hedvábné nitě. Takový zásah může dlouhodobě přežít pouze živočich se značnou automácií částí svého těla nebo dokonce tělních článků (což právě hmyz splňuje). Při vyloučení hormonálního vlivu retrocerebrálního komplexu se provádí ligatura za hlavou

zpravidla přes prothorax - takovému jedinci je pochopitelně znemožněn příjem potravy, ale ve vhodných podmínkách může přežívat několik týdnů.

- Kapalinová chromatografie - zavedení HPLC (High Performance Liquid Chromatography) jako základní purifikační metody znamenalo obrovský pokrok v kvalitě a rychlosti izolace neuropeptidů. Kolony naplněné partikulemi o mikronové velikosti a vysoké mechanické tlaky umožňují rychlý průtok mobilní fáze a dávají spolehlivé výsledky. Základní modifikací je reverzní fáze RP HPLC, která dělí směs látek na základě různé hydrofobicity - zpravidla se používá gradient mobilní fáze, která je na začátku dělení polárnější než stacionární fáze - poměry se pak podle lineárního gradientu obrací. Jako náplň do kolon se nejčastěji používá křemičitý materiál, jehož silanové skupiny jsou chemicky derivatizovány organosilany - z nich nejrozšířenější je C-18 oktadecyl. Jako mobilní fáze RP HPLC se nejčastěji používají roztoky acetonitrilu (CH_3CN) doplněného iontově párujícími reagenty jako kyselina trifluorooctová (TFA) nebo kyselina heptafluorobutanová (HBTA).

- Edmanovo odbourávání - je postupné odbourávání aminokyselin z N-konce molekuly bílkoviny, které umožňuje identifikovat odbourané aminokyseliny a zjišťovat tak jejich sekvenci v molekule bílkoviny. Proces se skládá z několika kroků (obr. 90):

1. Navázání fenyliothiokyanátu (PITC) na -amino skupinu polypeptidu v bazickém prostředí
2. Odštěpení první peptidické vazby, uvolnění první navázané aminokyseliny a její cyklace v kyselém prostředí
3. Změna labilního anilinothioazolinonu na stabilnější fenylthiohydantoin (PTH); PTH s navázanými aminokyselinami se pak separují a identifikují pomocí RP HPLC.

N-terminální Edmanova degradace je použitelná pouze pro proteiny s volnými -amino skupinami, nedá se použít u proteinů s blokovanou aminoskupinou na první aminokyselině (u hmyzích hormonů je to často kyselina pyroglutámová p-Glu). Pokud chceme sekvenovat takovou zablokovanou bílkovinu, je nutno tuto aminokyselinu odštěpit a zpřístupnit tak molekulu reakci. Edmanovo odbourávání představuje sled reakcí, které nejsou kvantitativní, což znamená, že PTH signál klesá. Proto je možnost sekvenace pouze částečná, omezená na N-konec molekuly o velikosti 30 - 40 aminokyselin a klesá s délkou molekuly. To lze do určité míry obejít enzymatickou fragmentací molekuly a postupnou analýzou štěpů. Při použití vhodných enzymů tak lze identifikovat i celou molekulu.

Pro úspěšné sekvenování je důležitá čistota proteinu. Ta musí být minimálně 80%. Protein, který tvoří jeden "peak" na HPLC nebo jeden proužek na polyakrylamidové gelové elektroforéze (PAGE) ještě nemusí být čistý, naopak zpravidla obsahuje více frakcí. Proto je nutné separační techniky kombinovat. Pro rutinní sekvenování je třeba asi 50 - 100 pmol materiálu. Velmi citlivá je metoda mikrosekvence, kdy vzorek po dělení na polyakrylamidové gelové elektroforéze (PAGE) je přenesen ("oblotován") na polyvinyliden difluoridovou (PVDF) membránu, odkud je vyřezán a aplikován na sekvenaci. Tato metoda je méně přesná, ale zato velmi šetrná k vlastnímu vzorku a citlivá - pracuje v pmol množstvích.

- Hmotnostní spektrometrie - používá se pro přesné měření hmoty proteinů (peptidů), pro potvrzení výsledků sekvenace nebo přímo navazuje na Edmanovu degradaci a podílí se na objasnění primární struktury. Má mnoho modifikací. Často se používá FAB (Fast Atom Bombardment) - metoda jejímž základem je ionizace (protonace nebo deprotonace) molekuly bílkoviny paprskem argonu nebo xenonu. Dnes lze ionizovat molekuly do velikosti až 15 kDa. Pro extrémně přesné určení molekulové hmotnosti proteinu (zlomky Da) při použití velmi malého množství materiálu (1 pmol a méně) se používá metoda MALDI (Matrix-Assisted Laser Desorption/Ionization), která je schopna pracovat s biopolymery až do hmotnosti 300

kDa. Jedna z nejcitlivějších metod je elektrosprayová hmotnostní spektrometrie. Pracuje s proteiny do 100 kDa a množstvím podle materiálu na úrovni pmol až fmol.

Obr. 90

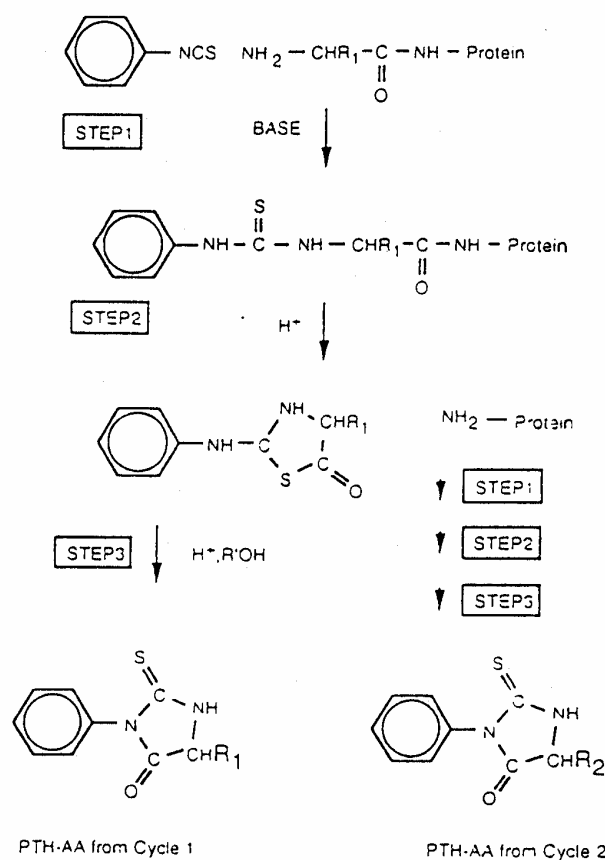


FIGURE 1 Chemistry of the PITC degradation of proteins from the N terminus. In step 1 of the degradation, the α -amino group of the protein reacts under basic conditions with the reagent (coupling). The resulting phenylthiocarbamyl peptide undergoes, in step 2, acid-catalyzed cyclization and concomitant cleavage of the anilinothiazolinone from the protein chain. In step 3, the derivatives are converted to the more stable PTH and analyzed by RP-HPLC to determine the identity of the amino acid.

- Imunologické techniky - jsou založené na reakci protilátka x antigen. Mezi nejdůležitější patří imunohisto(cyto)chemické metody, které kvalitativně detekují přítomnost hmyzích peptidických antigenů (immunoreactive „like“ materiál) ve tkáních nebo buňkách; blottingové metody (Western blotting), které semikvantitativně identifikují antigenní materiál v extraktech tkání a orgánů rozdělených na gelové elektroforéze; a dvojice kvantitativních metod - radioimunoassay (RIA) a enzyme-linked immunoabsorbent assay (ELISA), které selektivně měří minimální množství peptidových antigenů mezi ostatními bílkovinami v komplexních biologických vzorcích.

- Molekulárně biologické metody - nejintenzivněji se rozvíjející oblast, která znamenala velký pokrok v charakterizaci neuropeptidů a jejich genů. Sekvence aminokyselin v molekulách velkých peptidů nebo proteinů může být molekulárně biologickými metodami dedukována z příslušné DNA sekvence. K tomu je nutná znalost částečné N-terminální sekvence dané bílkovinné molekuly, aby bylo možno připravit oligonukleotidové próby pro skrínování komplementární DNA (cDNA) nebo genomové DNA knihovny. Pozitivní DNA klon se pak sekvenuje a ze získaných výsledků se dedukuje aminokyselinová sekvence proteinu.

Dalšími technikami lze zjistit aminokyselinové sekvence prekursorů hormonů; pomocí PCR (Polymerase Chain Reaction) lze připravit velké množství identických kopií daného segmentu DNA; specifických hmyzích virů - bakulovirů - jako rekombinantních vektorů může být využito pro produkci proteinů, které lze jinak velmi těžko chemicky syntetizovat (v praxi je tak syntetizován lidský růstový hormon, jehož gen byl pomocí bakulovirů vnesen do larev bource morušového, kde se exprimuje a produkuje do hemolymfy odkud se izoluje).

Metodami molekulární biologie se zjistilo, že geny hmyzích neurohormonů lze rozdělit do 3 skupin:

1. Preprohormony obsahují signální peptid a neuropeptid. Např. prekursory eklozního hormonu a neuroparsinu. Tento typ není u obratlovců znám.
2. Preprohormony obsahují signální peptid, neuropeptid a další strukturně nepříbuzné peptidy. Např. prekursory bombyxinu a adipokinetického hormonu.
3. Preprohormony obsahují signální peptid a řadu kopií stejného nebo podobného neuropeptidu (izoformy). Např. prekursory pro allatostatiny.

V následujícím textu jsou hmyzí neurohormony rozděleny do pěti základních skupin podle svého účinku v organismu. U hormonů s pleiotropním účinkem je takový zástupce zařazen do skupiny, která odpovídá jeho hlavnímu nebo nejlépe prostudovanému účinku.

1. Hormony řídící metabolismus a homeostázu
2. Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst
3. Hormony řídící pohlavní funkce (gonádotropní peptidy)
4. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy)
5. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny)

10.2.3.1. Hormony řídící metabolismus a homeostázu

1. Adipokinetické hormony (AKH) - patří do jedné z největších a nejlépe prozkoumaných peptidických skupin - RPCH/AKH family (red pigment concentrating hormone/adipokinetik

hormone family). Dnes je u této skupiny známo už přes 30 zástupců u hmyzu (téměř ze všech významných hmyzích řádů) a jeden zástupce u korýšů. U AKH jsou známy primární struktury (AKH-I z *Locusta migratoria* byl první sekvenovaný hmyzí peptid) a dobře jsou prozkoumány jejich metabolické účinky. Jde o hormony, které můžeme nazvat stresové, stimulují reakce vedoucí k uvolnění energie a inhibují syntetické reakce. Energeticky zajišťují především let a pohyb vůbec.

Syntetizují a uvolňují se v corpora cardiaca (CC). U sarančat se AKH syntetizují v buňkách tvořících - glandulární lobus CC, ukládány jsou v - zásobním lobu; malé množství AKH-I se syntetizuje i v mozku. Přestože jsou u sarančete stěhovavého známy tři AKH (AKH-I, AKH-II a AKH-III), zdá se, že jsou všechny syntetizovány ve stejných neurosekretorických buňkách a dokonce byly prokázány ve stejných sekretorických granulích. Každý z hormonů má specifickou mRNA, která je translatována do prekursoru pre-pro-AKH o složení: signální peptid + příslušná AKH sekvence + sekvence pro další peptid s neznámou funkcí.

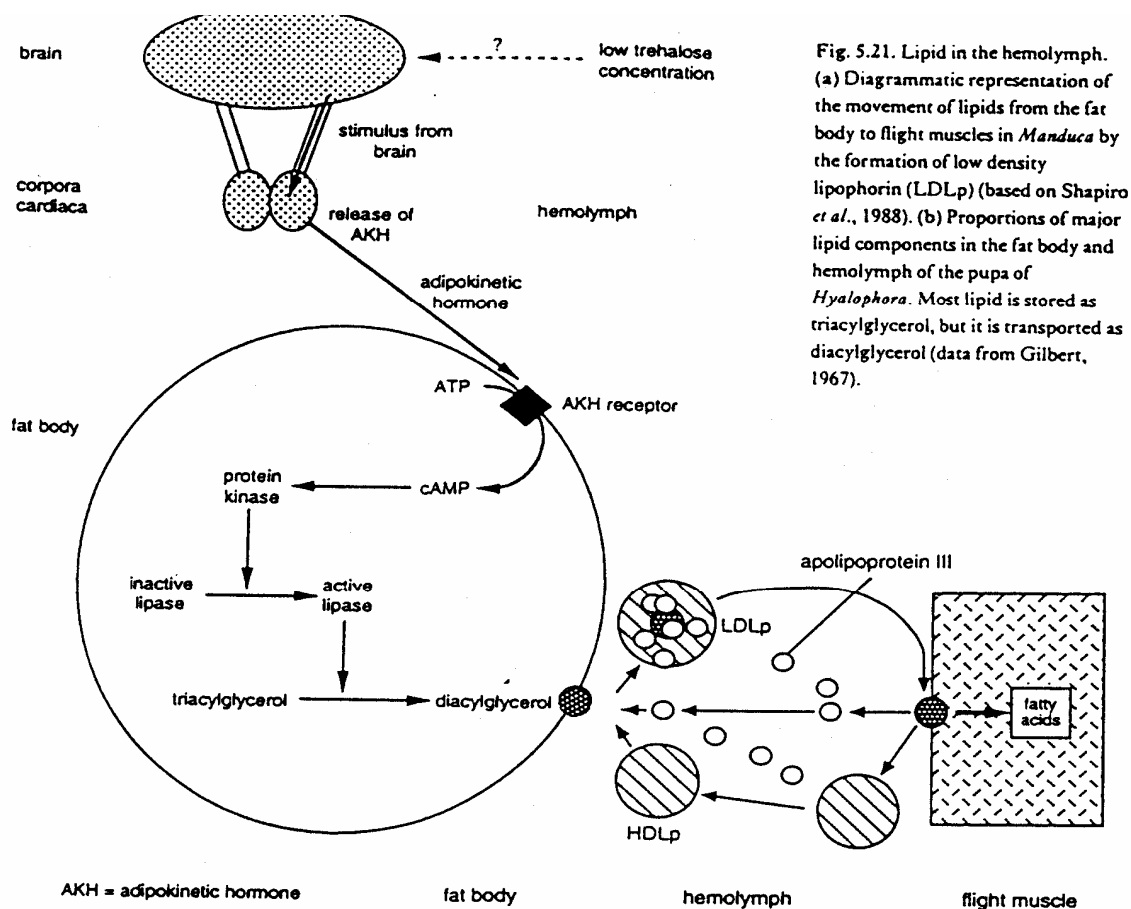
Primárním signálem pro uvolnění hormonu do hemolymfy je let či pohyb obecně a výdej hormonů je pečlivě kontrolován zpětnovazebně hladinou metabolitů. Inaktivace AKH po ukončení jeho působení je zajištěna membránově vázanými endopeptidázami.

Chemicky jsou AKH okta- až deka-peptidy s N-koncem blokováným p-Glu (kyselina pyroglutámová) a s C-koncem amidovaným.

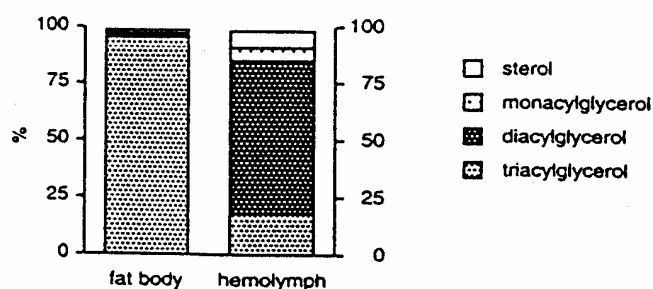
Funkce - primární funkcí AKH je mobilizace lipidů z tukového tělesa a jejich utilizace tkáněmi hlavně pak svalovinou během letu (kritický význam u sarančat během migračních letů). Je to také jejich poprvé zjištěná funkce, podle které dostaly svůj název.

Vlastní proces mobilizace lipidů je spuštěn uvolněním AKH z corpora cardiaca (obr. 91). Odtud se hormon dostává k buňkám tukového tělesa, kde je specifickým receptorem převeden na nitrobuněčný signál neboli aktivací adenylátcyklázy dochází k produkci cAMP - druhého posla. Ten v přítomnosti Ca⁺⁺ iontů spouští proteinkinázovou kaskádu, jejímž cílem je aktivovat lipázu ke štěpení triacylglycerolu na diacylglycerol - transportní formu tuků. Diacylglycerol je pak exponován na povrchu buněk tukového tělesa, odkud je prostřednictvím lipophorinů přebírán a transportován do místa spotřeby, tedy především do pracujícího svalu (viz také kap. 5.1.2.). Vlastní přenos se realizuje připojením diacylglycerolu na HDLp (high density lipophorin složený z apolipoproteinů ApoLp-I a II, někdy ještě za přítomnosti ApoLp-III), čímž vzniká transportní jednotka LDLp (low density lipophorin), která efektivně přepraví diacylglycerol ke svalům. Na membráně svalové buňky je diacylglycerol hydrolyzován na glycerol a mastné kyseliny pomocí lipázy - přenos na ni je zajištěn specifickým lipophorino-vým receptorem, jehož činnost je také stimulována AKH. Tím se lipophorin opět mění na HDLp (příp. se od něj ještě odpoutá ApoLp-III) a prázdný nosič se účastní přepravy další molekuly diacylglycerolu. Hovoříme tak o - kyvadlovém

systému přepravy diacylglycerolu. Mastné kyseliny jsou dále enzymaticky odbourávány a slouží jako zdroj energie.



Obr. 91



Z dalších funkcí AKH jsou známy - aktivace glykogen fosforylázy, stimulace vylučování trehalózy z tukového tělesa, stimulace srdeční činnosti, zvýšení svalového napětí a inhibice syntézy lipidů, bílkovin i RNA.

Kromě AKH patří do této skupiny řada příbuzných peptidů s podobnými účinky - hyper-trehalosemické hormony, ale mnohé AKH zvyšují hladinu cukrů v hemolymfě také.

Cílovými tkáněmi všech těchto hormonů jsou tukové těleso a svaly. Řízení hladiny cukrů v hmyzím těle je zajištěno podobně jako u obratlovců prostřednictvím hormonů. Toto řízení však není tak přesné jako u obratlovců - hmyz přežije i značné výkyvy hladiny cukrů v hemolymfě.

2. Diuretické hormony - hormony z corpora cardiaca, suboesophageálního ganglia i thorakálních ganglií, které stimulují zpětnou resorpci vody z Malpighických tubic a tím i diurézu, produkci moči. Diuretické hormony se dělí do dvou kategorií:

a) hormony homologní s obratlovčími CRF (corticotropin releasing factor)

b) hormony s kininovou aktivitou - myokininy (viz kap. 10.2.3.4.)

Diuretické hormony byly zjištěny u řady hmyzích zástupců. U některých motýlů stimulují posteklozní diurézu - vyloučení mekonie - odpadního produktu metabolismu během vývoje kukly, který vyloučí motýl krátce po vylíhnutí z kukly.

3. Antidiuretické hormony - jsou vylučovány z břišní nervové pásky, stimulují zpětnou resorpci vody ze střeva do hemolymfy a podílí se tak na hospodaření s vodou a ionty. Není dosud známa jejich primární struktura s výjimkou - neuroparsinu - antagonisty dopaminu (viz 10.2.3.3.) s antidiuretickými účinky.

4. Chloride transport stimulating hormone - neurohormon z corpora cardiaca, který stimuluje resorpci Cl⁻ i dalších iontů z rekta. Funkčně příbuzný je - ion transport peptide z corpora cardiaca, který stimuluje obdobný proces ve středním střevě.

10.2.3.2. Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst

1. PTTH (prothoracikotropní hormon, prothoracikotropin, dříve zvaný aktivační hormon) - je základní metamorfózní neurohormon, jehož důsledky byly objeveny Polákem Kopečem již v roce 1921; vzniká v neurosekretorických buňkách protocerebra. Základní funkcí PTTH je aktivace prothorakálních žláz a stimulace syntézy a uvolňování ekdysteroidů. Kontroluje tak svlékácí procesy a zahajuje vlastní nástup metamorfózy. PTTH je produkován pouze v určité denní dobu, což pravděpodobně zajišťuje, aby ke svlékání v přírodních podmínkách

docházelo v noci. Neurohemální orgánem jsou corpora cardiaca, u některých Lepidopter i dalších druhů hmyzu to mohou být i corpora allata nebo přímo mozek. Primární struktura byla popsána u několika druhů motýlů. Nejvíce studií však bylo provedeno u *Bombyx mori* a *Manduca sexta*, kde byly popsány dva druhy PTTH:

- 22 - 30 kDa PTTH - velký ("big") PTTH
- 4 - 5 kDa PTTH bombyxin - malý ("small") PTTH

a) Velký PTTH - jeho primární funkcí je stimulace syntézy ekdysteroidů; experimentálně bylo prokázáno, že aktivuje vývoj decerebrovaných kukel (po odstranění vlastního mozku) a stimuluje in vitro produkci ekdysteroidů v prothorakálních žlázách u *B. mori*. Je zajímavé, že velký PTTH z bource je u *Samia cynthia* neaktivní. Po chemické stránce se jedná o - homodimer (dva stejné peptidické řetězce) (každá podjednotka 109 aminokyselin) s občasným výskytem mikroheterogenity. Obsahuje cukernou složku, je to tedy glykoprotein, ale ta ještě nebyla identifikována. Každá podjednotka obsahuje 7 cysteinů, které tvoří 1 interřetězcový a 3 intrařetězcové můstky. Gen pro PTTH obsahuje signální peptid, 2-kDa peptid, 6-kDa peptid a PTTH podjednotku. Southernová hybridizace ukázala, že u *B. mori* se nachází v haploidním genomu jedna kopie PTTH genu, který se zdá být příbuzný s genem obratlovčího růstového faktoru.

b) Malý PTTH - bombyxin - izolovaný z bource morušového je ve vlastním těle neaktivní, ale kupodivu je aktivní u *Samia cynthia* - jeho funkce u bource není zcela jasná. U *M. sexta* jsou obě vlastní formy PTTH (velký i malý) aktivní. Dodnes bylo izolováno pět druhů bombyxinů (I - V), které jsou si velmi podobné. Bombyxin je podobný inzulínu (40% homologie) - patří do tzv. insulin superfamily, skládá se ze dvou řetězců (A a B - tedy heterodimer), obsahuje cysteiny, které tvoří tři disulfidické můstky, které jsou uspořádány a umístěny stejně jako u inzulínu (jeden intrařetězcový můstek na A řetězci a dva interřetězcové můstky mezi A a B). Také terciární struktura je podobná inzulínu.

*Jednotlivé bombyxiny se na molekulární úrovni liší především v povrchových oblastech molekuly, protože sekvence aminokyselin, které tvoří v centru molekuly hydrofobní plášť, jsou velmi konzervované. To může vysvětlovat, proč je inzulín neaktivní v assay se *S. cynthia*. Bombyxin I je produkován 4 páry medialnědorsálních neurosekretorických buněk a je transportován do corpora allata. Obsah bombyxinu během vývoje v mozku kolísá, což naznačuje jeho úlohu, zatím neznámou, během vývoje. Ukazuje se, že by bombyxin mohl hrát roli v glycidovém metabolismu svým hypotrehalosemickým účinkem.*

Nukleotidová sekvenční analýza DNA kódující bombyxin ukázala, že preprobombyxinový gen je organizován stejně jako preproinzulínový gen. Biosyntéza obou hormonů je tedy organizována stejně. Na druhé straně však bombyxinový genom obsahuje větší množství bombyxinových genů, zatímco u obratlovců existuje inzulínový gen v jedné nebo dvou kopiích na haploidní genom.

Peptid o hmotnosti 5kDa, homologní s inzulínovou rodinou (superfamily) byl izolován také z *Locusta migratoria*, není však homologní s podobnými hmyzími peptidy.

Relativně nedávno byl identifikován také prothoracikostatický hormon (prothoracikostatin, PTSH), který inhibuje činnost prothorakálních žláz - byl zjištěn u vyšších much (Sarcophaga) a některých Lepidopter.

2. Allatostatiny a allatotropin - neuropeptidy z neurosekrečních buněk mozku inhibující resp. stimulující sekreci juvenilního hormonu (JH). Vyskytují se u celé řady hmyzu např. u motýlů, švábů, cvrčků.

- allatotropin - byl izolován u Manduca sexta, aktivuje syntézu JH u imág, ale u larev a kukel je neaktivní. Je zajímavé, že allatotropin byl zjištěn pouze v jedné formě u M. sexta, zatímco allatostatinů je známa celá řada. Synteticky připravený allatotropin byl u některých testovaných druhů aktivní, u jiných neaktivní, což naznačuje jeho druhovou specifitu.

- allatostatiny - existuje jich několik desítek a tvoří allatostatinovou rodinu. U Periplaneta americana jich bylo identifikováno 13, u cvrčka Gryllus bimaculatus byly izolovány dvě skupiny allatostatinů (A a B), vůči nimž jsou corpora allata daného cvrčka různě senzitivní.

Sensitivita corpora allata vůči allatostatinům závisí zřejmě na specifitě peptidů a vyskytuje se u nymf i imag. Allatostatiny mají amidován C-konec molekuly a přítomnost amidu je kritická pro aktivitu hormonu. Pokud je amid odstraněn aktivita se ztrácí. Pro zachování aktivity je důležitá také konzervovaná C-koncová pentapeptidová oblast, která je pravděpodobně zásadní pro rozpoznání receptoru.

Imunohistochemicky bylo zjištěno, že allatostatinové buňky se nachází prakticky v celé periferní nervové soustavě, takže allatostatiny budou mít i jiné funkce, než bylo dosud popsáno. Zdá se, že působí jako modulatory jiných peptidů např. proctolinu (vliv na srdeční činnost), je prokázán také jejich inhibiční účinek na svalovou kontrakci střeva.

3. Eklozní hormon a (ETH) ecdysis triggering hormone

Jde o hormony ovlivňující ekdysi a eklozní chování:

- eklozní hormon - je syntetizován v mozku a v břišní nervové pásce, stimuluje eklozi (líhnutí larev z vajíček a imag z kukel), svlékání larev, kukel a imag a přes CCAP (crustacean cardioactive peptide) spouští eklozní chování. Kromě toho působí na plasticitu kutikuly během svlékání a iniciuje programovou degeneraci intersegmentálních svalů, které chybí u dospělců. Primárním účinkem je však vliv na CNS. U bource morušového je znám gen, který byl syntetizován a exprimován v Escherichia coli, což vedlo k produkci biologicky aktivního eklozního hormonu mimo tělo bource. Eklozní hormon byl popsán u celé řady hmyzích zástupců.

- ETH (ecdysis triggering hormone) - hormon produkovaný epitacheálními žlázami (Inka buňkami těchto žláz - nejde tedy o neurohormon), které se nachází segmentálně u larev, kukel i imag (byly popsány např. u M. sexta). Žlázy jsou umístěny na ventrolaterální tracheální trubici v blízkosti spirakulí. Produkovaný peptid není strukturálně podobný ekloznímu hormonu, spolupůsobí s ním však na řízení ekdyse. ETH stimuluje produkci eklozního hormonu a přes nervovou pásku spouští pre-eklozní chování, dále se předpokládá, že ETH kontroluje poslední kroky odbourávání staré kutikuly před jejím svlečením.

4. Burzikon - hormon pocházející z břišní nervové pásky, který se podílí na kontrole svlékacích procesů na úrovni sklerotizace, plasticity a tmavnutí kutikuly larev. Jeden z nejdéle známých neurohormonů. Působí v součinnosti s ekdysteroidy, eklozním hormonem a ETH. Byl popsán u celé řady hmyzích zástupců.

5. Faktory regulující puparizaci much - skupina neurohormonů popsaná u Cyclorrhapha (vyšší mouchy). Řídí procesy puparizace - tmavnutí a tvrdnutí kutikuly pupária, mobilizaci a imobilizaci puparia, eklozní chování. Některé z těchto faktorů byly zjištěny i u jiných zástupců.

6. PBAN I, II, III (pheromone biosynthesis activating neuropeptides) - skupina neuropeptidů stimulujících syntézu a produkci feromonů u Lepidopter. Jsou syntetizovány v mozku a podjícnovém gangliu, neurohemálním orgánem jsou corpora cardiaca. Jednotlivé PBAN se částečně liší v sekvenci aminokyselin, PBAN III bude asi prekursorem I a II. Stimulace syntézy feromonů spočívá v aktivaci enzymů podílejících se na syntéze mastných kyselin - prekursorů biosyntézy feromonů. Kromě PBAN existuje několik dalších - feromonotropních faktorů.

7. Diapauzní hormon - je syntetizován v podjícnovém gangliu samic *B. mori* a stimuluje embryonální diapauzu ve vajíčkách nakladených aktivní samicí. Cílovým orgánem jsou ovária samic již v době konce kuklového vývoje, tedy ve stadiu farátního imaga (těsně před dosažením dospělosti matky). Diapauzní hormon ovlivňuje metabolismus cukrů, dochází ke zvýšené akumulaci glykogenu ve vyvíjejících se oocytech. Ovlivňuje také aktivitu trehalázy. Je zajímavé, že byl nalezen i u samců.

U bource morušového existují ve dvě formy diapauzního hormonu lišící se v jedné aminokyselině. Strukturálně je podobný PBANu, sám má také feromonotropní a myotropní účinky. Také opačně se zjistilo, že PBAN a některé myotropní peptidy vyvolávají diapauzu u hmyzu. Diapauza jako taková je kontrolována i PTTH, juvenilními hormony a ekdysteroidy (viz. kap. 7.2.)

*Vajíčka v diapauze u *B. mori* se dají uměle probudit jejich ponořením na vhodnou dobu do slabé HCl. Diapauzní hormon byl zjištěn i u jiných druhů.*

10.2.3.2.1. Hormonální řízení ekdyse

Hormonální řízení ekdyse je složitý komplexní proces zahrnující vliv - juvenilního hormonu (JH), ekdysonu (E) a několika neurohormonů (obr. 92 a 93). Celý proces je řízen z mozku, kde se registruje dosažení určité kritické velikosti těla, které je zásadní pro spuštění celého procesu. Jakmile je kritické velikosti dosaženo, je svlékání zahájeno poklesem hladiny JH (v posledním larválním instaru je JH při spouštění metamorfózy zcela nepřítomen - viz

kap. 10.2.2.) a produkci prothoracicotropního hormonu (PTTH) (obr. 92) z neurosekretorických buněk mozku. PTTH působí na prothorakální žlázy a stimuluje je k produkci ekdysonu, který se ve tkáních hydroxyluje na 20-OH ekdyson - aktivní formu svlékacího hormonu. 20-

Obr. 92

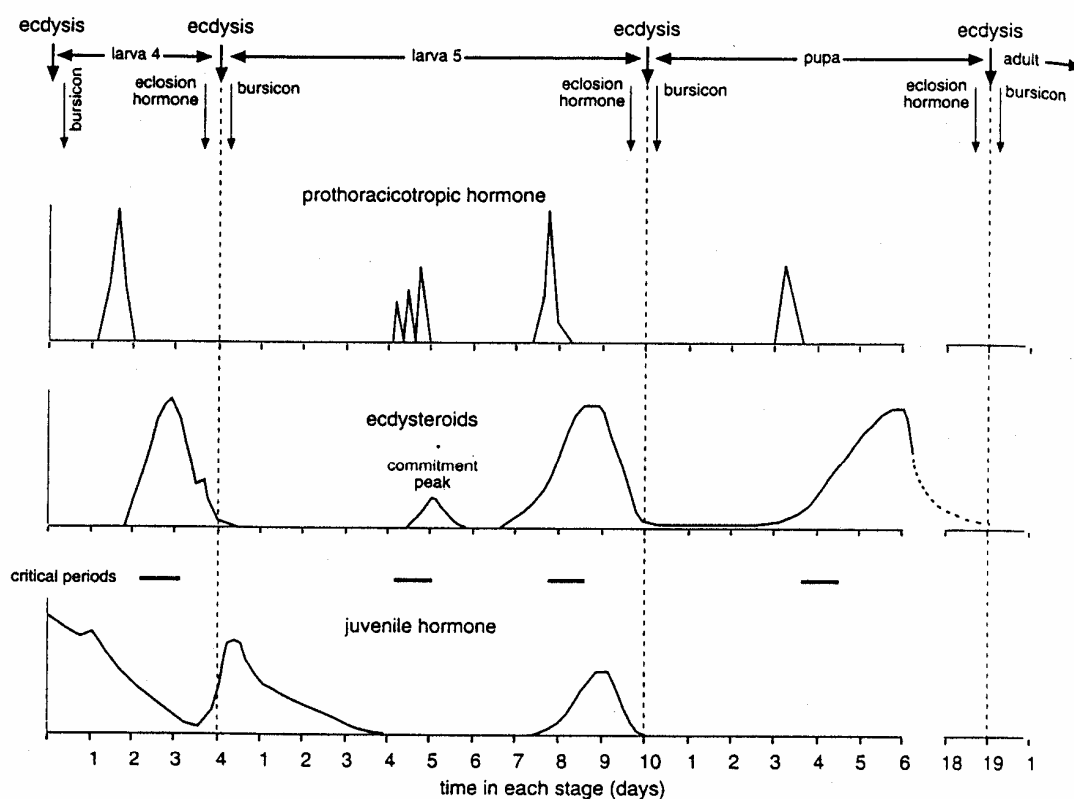
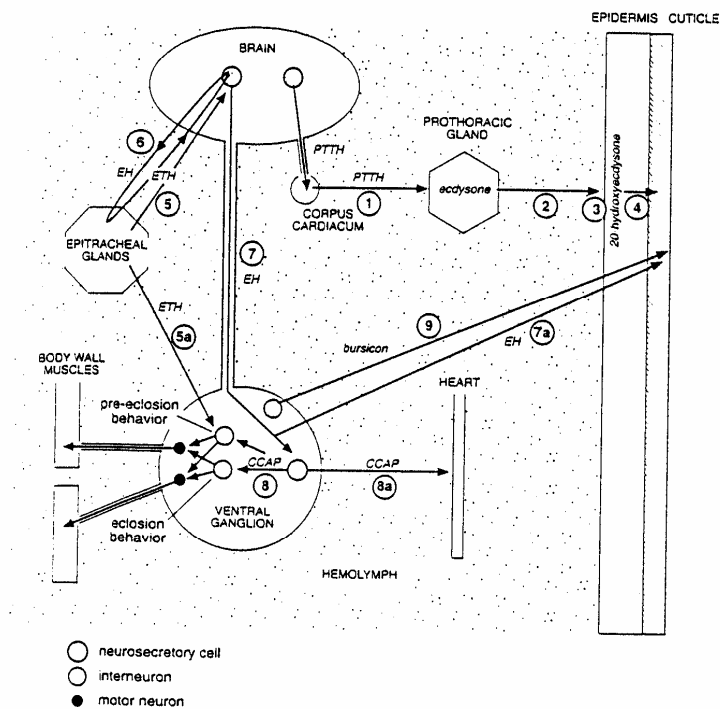


Fig. 15.30. Changes in hormone titers regulating molting and metamorphosis in a holometabolous insect. At the molt from larva to larva, juvenile hormone is present during the critical period; at the molt from larva to pupa, no juvenile hormone is present at the first critical period. The second critical period of sensitivity to juvenile hormone in the fifth stage larva regulates development of the imaginal discs. Ecdysion hormone and bursicon are produced for a brief period before and after each ecdysis (based on data for *Manduca*, Lepidoptera).



CONTROL OF APOLYSIS AND CUTICLE PRODUCTION

- 1 PTTH stimulates synthesis and release of ecdysone
- 2 ecdysone in hemolymph
- 3 ecdysone hydroxylated at tissues
- 4 20-hydroxyecdysone regulates genes producing cuticle

CONTROL OF ECDYSIS

- 5 eclosion triggering hormone causes release of eclosion hormone
- 5a eclosion triggering hormone switches on pre-eclosion behavior
- 6 positive feedback loop between ETH and EH results in massive release of EH
- 7 central release of EH causes release of CCAP
- 7a EH acting via hemolymph plasticizes cuticle
- 8 CCAP switches on eclosion behavior and switches off pre-eclosion behavior

CONTROL OF EXPANSION AND SCLEROTIZATION

- 8a CCAP acting via hemolymph increases heartbeat
- 9 bursicon first plasticizes cuticle, then switches on cuticular sclerotization

Fig. 15.31. The hormones involved in regulation of events at a molt. Juvenile hormone is not shown. Names of hormones are italicized. CCAP, crustacean cardioactive peptide; EH, eclosion hormone; ETH, eclosion triggering hormone; PTTH, prothoracicotropic hormone.

OH ekdyson reguluje genovou expresi v epidermálních buňkách, čímž spouští apolýzu staré a produkci nové kutikuly.

Na řízení dalších kroků svlékáčho procesu se podílí 4 neurohormony - ecdysis triggering hormone (ETH), eklozní hormon (EH), crustacean cardioactive peptide (CCAP) a burzikon (obr. 93). Signálem k jejich spuštění je pravděpodobně pokles titru ekdysteroidů spolu se zvýšením citlivosti cílových tkání pro EH. Proces je zahájen uvolněním ETH z epitracheálních buněk. ETH působí na nervovou pásku a spouští tak pre-eklozní chování, působí ale také na mozek a stimuluje tak produkci EH - mezi produkcí obou těchto hormonů se vytváří pozitivní zpětná vazba, kdy se oba hormony vzájemně posilují ve své produkci. EH je produkován do nervové soustavy i do hemolymfy, což vede k produkci CCAP z ventrálního ganglia. CCAP inhibuje pre-eklozní chování a spouští eklozní chování.

Program pre- a eklozního chování je kontrolován z abdominálních ganglií a spočívá v ovlivnění aktivit motorických neuronů. Pre-eklozní chování představuje specifické antifázní svalové kontrakce probíhající podél obou bočních stran abdomenu. Eklozní chování spočívá v synchronní aktivitě abdominální svaloviny, která produkuje vlny kontrakce probíhající přes celý abdomen. Cílem těchto aktivit je osvobodit abdomen od staré kutikuly. Celé toto chování je inhibováno vyššími centry CNS po ukončení svlékání.

Proces svlékání je ukončen produkcí burzikonu z abdominálních ganglií, jehož uvolnění je také iniciováno EH. Burzikon zvyšuje plasticitu kutikuly a iniciuje její tvrdnutí a tmavnutí. Produkce burzikonu je ukončena odvržením exuvie. V této fázi je ještě znovu uplatňuje CCAP, který stimuluje srdeční činnost. Cílem je zvýšit proudění hemolymfy a usnadnit tak její průtok do tělních výběžků (např. křídel).

10.2.3.3. Hormony řídící pohlavní funkce (gonádotropní peptidy)

Skupina neurohormonů převážně z mozku, které stimulují nebo inhibují pohlavní funkce - vývoj ovárií, vitelogenézu, transport zásobních látek z tukového tělesa do ovárií, syntézu ekdysteroidů, rozvoj testes. Klíčovou roli v řízení těchto pohlavních funkcí hrají epiteliální hormony - ekdysteroidy a juvenilní hormony, ale nezanedbatelná role připadá i neurohormonům. Podle účinku na pohlavní funkce dělíme gonádotropní neurohormony na dvě skupiny:

1. stimulační gonádotropní neurohormony (gonadotropiny):

- ovary maturing parsin (OMP) - peptid z mediálních neurosekretorických buněk mozku, který se podílí na produkci vitellogeninů, ale mechanismus účinku není zcela jasný. Působí také jako ekdyiotropní faktor - stimuluje sekreci ekdysteroidů z ovárií. Předpokládá se, že existuje ještě další faktor stimulující produkci ekdysteroidů z ovárií - follicle cell tropic hormone (FTCH), který se ale liší od OMP.

- egg development neurohormone (EDNH) - stimuluje vývoj vajíček v ováriích (viz také kap. 11.6.1.). Někdy se nazývá také - ovarian ecdysteroidogenic factor, protože jeho úkolem je stimulace ovariálních folikulárních buněk k sekreci ekdysonu. EDNH je produkován v mediálních neurosekretorických buňkách mozku a ukládán v CC. Jeho činnost může být eliminována oostatickými hormony.

- PTTH (viz kap. 10.2.3.2)

2. inhibiční neurohormony (antigonadotropiny) - inhibují vývoj vajíček v ovariálních folikulech. Tato inhibice zajišťuje, že pouze jedno nebo několik vajíček prodělá ovariální cyklus. Do této skupiny patří:

- neuroparsin - má inhibiční účinek na corpora allata a syntézu juvenilního hormonu. Dále má hypertrehalosemický a hyperlipaemický účinek, působí i antidiuretický.

- oostatické hormony a TMOF (trypsin-modulating oostatic factor) - inhibují transport vitellogeninů přes hemolymfu do ovárií hlavně působením na juvenilní hormon, modulují syntézu ovariálních ekdysteroidů, inhibují syntézu trypsinu a dalších proteolytických enzymů ve střevě (což je kritické pro krevsající hmyz a jeho rozmnožování) nebo uvolňování EDNH. Někdy se tato skupina hormonů označuje jako folikulostatin.

10.2.3.4. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy)

Velká skupina neurohormonů stimuluje svalovou činnost. Působí na aktivitu - srdce, svaloviny střev, ovárií i kosterní svalovinu, čímž stimuluje příslušné funkce. Často působí na více orgánů současně.

1. Proctolin - nejznámější zástupce a jeden s prvních hmyzích neurohormonů, které byly izolovány a strukturně definovány (byl izolován ze 125 kg celých těl švábů!). Vyskytuje se u mnoha hmyzích druhů i jiných arthropod. Stimuluje především rytmické kontrakce - srdce, dále pak střeva a oviduktů. Působí také jako neuromodulátor viscerální i skeletální svaloviny.

2. Kardiostimulační hormony - činnost srdce je kromě proctolinu stimulována také - crustacean cardioactive peptide (CCAP) - hormonem z ganglií břišní nervové pásky. Je to hormon podílející se na řízení procesu svlékání, kde spouští eklozní chování larev a stimuluje srdeční činnost. Jsou známy i další kardiostimulační peptidy, některé patří do AKH/RPCH rodiny a mají také hypertrehalosemické účinky.

3. Skupiny myotropních neurohormonů - myokininy, sulfakininy, pyrokininy, tachykininy, periviscerokininy, FMRF-amid - a myoinhibiční peptidy. Řada z nich má i další funkce - např. diuretickou aktivitu.

10.2.3.5. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny)

Skupina hormonů řídících barevné změny v kutikule i epidermálních buňkách, které souvisí s distribucí pigmentů. Patří sem např. PDF - pigment dispersing factor, MRCH -

melanization and reddish coloratig hormone (izolovaný z bource morušového a identický s PBAN). Některé chromatotropiny patří k AKH/RPCH rodině.

10.2.4. Feromony

Feromony se označují také jako - exohormony a můžeme je definovat jako látky, které zajišťují chemickou komunikaci mezi jedinci téhož druhu. Jsou vylučovány - exokrinními žlázami - zpravidla ve velmi malém množství do okolního prostředí mimo tělo. Látky jsou to převážně volatilní (např. terpeny), čímž může docházet k jejich snadnému šíření vzduchem. Někdy se však setkáváme i s kapalnými kontaktními feromony. Zpravidla působí již ve velmi nízké koncentraci a na velkou vzdálenost. Jedinec je tak schopen zachytit a reagovat již na množství několika molekul látky. Feromony po zachycení smyslovým orgánem spouští určitý typ chování nebo vyvolávají změny ve vývojových procesech.

Žláznaté buňky a orgány syntetizující feromony jsou lokalizovány na různých místech těla jak samců, tak i samic. Uvolňování feromonů ze žláz je řízeno jak nervově, tak i hormonálně (PBAN viz kap. 10.2.3.2.) - řada mechanismů však zůstává neobjasněna. Ve vzduchu je šíření feromonů ovlivněno - atmosférickými podmínkami, především však směrem větru (obr. 94). Cílový jedinec zachycuje molekuly feromonu čichovými orgány na tykadlech, kde feromon dochází do styku s - receptorem a způsobí depolarizaci receptorového neuronu. Tím je signál zachycen a dále zpracován v mozku, kde vzniká příslušná odpověď spouštějící určitý typ chování.

Izolace a následná identifikace feromonů je obtížná, protože feromony jsou produkovány a aktivně působí jen ve velmi malých množstvích. Na izolaci látky je pak třeba řádově 100.000 - 1.000.000 jedinců. V posledních letech, kdy došlo ke zvýšení citlivosti analytických separačních metod (chromatografické metody HPLC, GC atd.) se množství jedinců nutných na izolaci takových látek snižuje, ale stále je nutno nashromáždit značné množství materiálu. Dnes jsou již známy stovky látek s feromonovými účinky, velmi často se používají v praxi ke kontrole hmyzích populací - monitoringu stavu, početnosti výskytu škůdců, hubení spolu s insekticidy atd.

Feromony ovlivňují celou škálu hmyzího chování, podle typu tohoto chování rozlišujeme:

1. Sexuální feromony - tvoří největší skupinu. Většina sexuálních feromonů je sekretována samicemi a působí stimulačně na samce (v některých případech je tomu ale i opačně). Jestliže samec zachytí takový stimul, lokalizuje samici podle směru přicházejícího feromonu (zpravidla proti větru), spustí se v něm sexuální chování a následuje páření. Tato skupina feromonů vykazuje velmi silný - biologický efekt a hraje klíčovou roli ve spuštění předpářícího (pre-mating) chování.

2. Výstražné feromony - další velká skupina feromonů. Byly identifikovány u exo- i endopterygot. Zvláště běžné a typické jsou pro sociální hmyz - termity, mravence, včely. Zde

jsou základem chemické komunikace. Spouští agresivní chování vos nebo mravenčích a termitích vojáků. Nebyly identifikovány u čmeláků. Obecně zajišťují tyto feromony obrané chování a únikové reakce před predátory.

Obr. 94

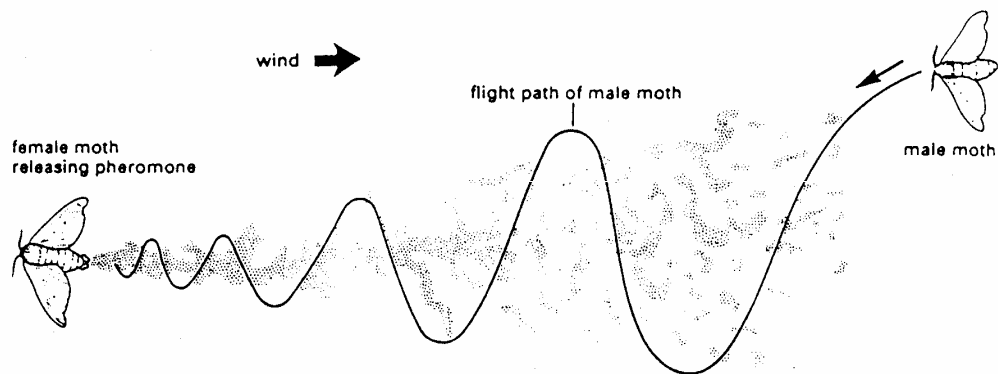


Fig. 4.8 Location of pheromone-emitting female by male moth tacking upwind. The pheromone trail forms a somewhat discontinuous plume because of turbulence, intermittent release and other factors. (After Haynes and Birch, 1985.)

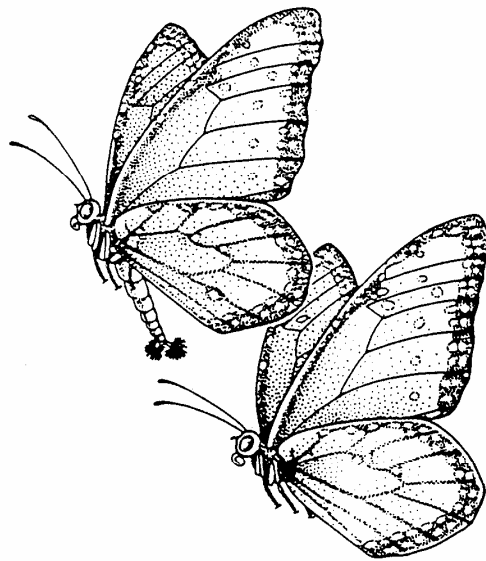


Fig. 4.9 A pair of queen butterflies, *Danaus gilippus* (Lepidoptera: Nymphalidae: Danainae), showing aerial 'hairpencil' by the male. The male (above) has splayed hairpencils (at his abdominal apex) and is applying pheromone to the female (below). (After Brower *et al.*, 1965.)

3. Agregační feromony - látky produkované jedním nebo oběma pohlavími daného druhu za účelem agregace jedinců. Od sexuálních feromonů se liší tím, že nepůsobí jen na jedince opačného pohlaví, ale obecně. Taková agregace se děje za účelem obrany, z potravních důvodů (shromáždění jedinců v místě zdroje potravy), reprodukce obecně nebo jejich kombinace. Jsou známy u více řádů hmyzu, ale nejrozšířenější jsou u brouků.

U některých druhů nacházíme také - anti-agregační feromony. Působí opačně - např. odpuzování od přeplněného zdroje potravy atd.

Existují další mnohé skupiny feromonů (např. stopovacích) - nejsou však tak známy jako předchozí skupiny.

Látky, které jsou sekretovány jedinci určitého druhu a působí na jedince jiného druhu, se obecně nazývají - allelochemikálie. Jako allelochemikálie mohou být využívány feromony nebo hormony. Toho využívá řada symbiotických nebo parazitických organismů - parazitoidi mohou produkovaný feromon zachytit jako signál k napadení hostitele, endoparazitoidi mohou produkcí hormonů synchronizovat vývoj hostitele s vývojem svým, případně mohou sami kontrolovat hostitelův endokrinní režim: např. někteří parazitoidi mohou vylučovat juvenilní hormon, kterým udržují hostitele v larválním stadiu, a tak si vytváří optimálnější podmínky pro svůj vývoj.

Podle svého účinku můžeme allelochemikálie rozdělit na:

- kairomony - látky, sloužící k užitku příjemcům, kteří je zachycují, ale přinášející nevýhody svému producentovi. Např. myrceny a další terpenoidy produkované jehličnatými stromy přitahují dřevokazné brouky, feromony hmyzu lákají parazitoidy atd.

- allomony - látky, které přináší užitek producentovi a jsou neutrální pro příjemce. Např. alkylpyraziny, obranné a repelentní chemikálie, které odrazují predátora od útoku - často jsou spojeny s určitými mimikrami (aposematické zbarvení).

- synomony - látky přinášející užitek producentovi i příjemci. Např. terpeny produkované jehličnany, které slouží jako kairomony pro dřevokazné brouky mohou být využity jako synomony parazitoidy uvedeného hmyzu.

11. Činnost pohlavních orgánů a rozmnožování

Reprodukční orgány hmyzu vykazují obrovskou tvarovou variabilitu, ale i přesto je možné určit jejich obecné základní části a vymezit jim odpovídající funkce.

11. 1. Samičí pohlavní systém

Hlavní funkcí samičích pohlavních orgánů je produkce vajíček včetně tvorby jejich ochranných struktur a skladování samčích spermií do doby, kdy jsou vajíčka připravena k oplodnění. Transport spermií do místa jejich uložení a jejich následné postupné uvolňování je zajištěno pohybovou aktivitou spermií, ale u mnohých samic se tomuto pohybu napomáhá svalovou kontrakcí reprodukčního traktu. Základními částmi samičí pohlavní soustavy (obr. 95) jsou - ovaria - skládající se z ovariol, které se spojují v místě zvaném - calyx a které ústí do laterálního oviduktu. Pár laterálních oviduktů tvoří dále - společný ovidukt, který ústí gonoporem do genitální komory často zvané burza copulatrix. Ta ústí ven vulvou, která může být velmi úzká a uzavírat tak genitální komoru. Mezi vulvou a komorou může být více či méně znatelná trubice zvaná - vagina. Do genitální komory ústí dva typy ektodermálních žláz. První z nich se nazývá - spermatheca a ukládají se v ní spermie do doby fertilizace. Do spermatheky často ústí - spermathekální žláza, která produkuje sekret sloužící k udržení a výživě spermií. Druhá žláza se nazývá - akcesorická (přídavná) a její sekret má řadu druhově závislých funkcí. Zpravidla však slouží k ochraně a přilepení vajíčka k substrátu (odtud se někdy nazývají - cementové žlázy). U Hymenopter jsou přeměněny v - jedové žlázy, u mouchy tse-tse (Glossina) se nazývají - mléčné žlázy, protože vyživují vyvíjející se larvy (adenotrofní viviparie).

Základní stavební a funkční jednotkou ovaria je ovariola, která se skládá z terminálního filamentu, germária (kde probíhají mitózy tvořící primární oocyty), vitellária (kde oocyty rostou akumulací žloutku procesem zvaným vitellogeneze) a pedicelu (stopka). Ovarioly obsahují vyvíjející se vajíčka, která jsou obklopena vrstvou folikulárních buněk tvořících epitel. Oocyt spolu s okolním epitelem vytváří útvar, který se nazývá - folikulus. Podle typu výživy vajíček dělíme ovarioly na meroistické, které obsahují - trofocyty - specializované nutritivní buňky a panoistické (atrofní) s nepřítomností těchto buněk (obr. 96). Meroistické ovarioly se dále dělí podle uspořádání trofocytů na telotrofní, kde jsou trofocyty nahloubeny v germariu a zůstávají spojeny s oocyty cytoplazmatickými můstky a - polytrofní, kdy trofocyty zůstávají přímo spojeny s oocyty a putují s nimi ovariolou. Typ ovarioly je řádově (podřádově) specifický.

11.2. Samčí pohlavní žlázy

Hlavní funkcí samčí pohlavní soustavy je produkovat a uchovávat spermie a zajistit jejich transport v životaschopném stavu do pohlavních orgánů samice. Hlavní částí samčí pohlavní

Obr. 95

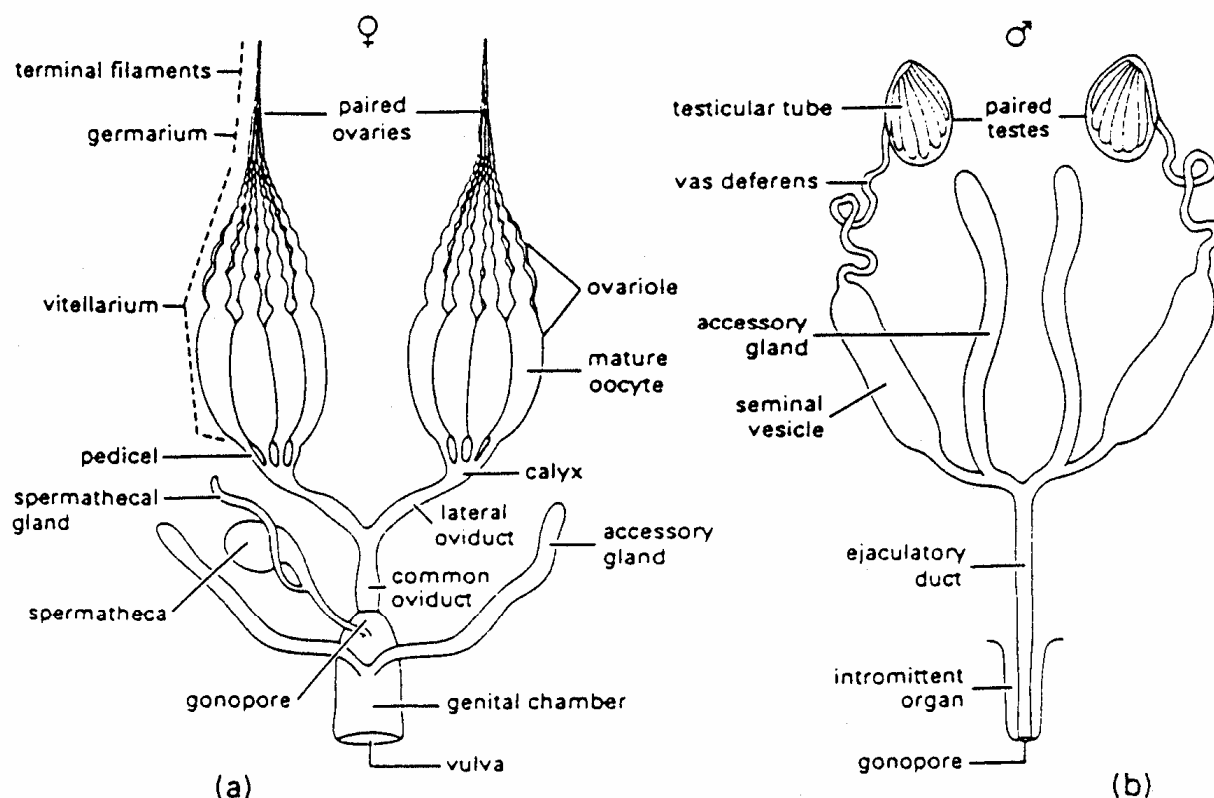


Fig. 3.20 Comparison of generalized (a) female and (b) male reproductive systems. (After Snodgrass, 1935.)

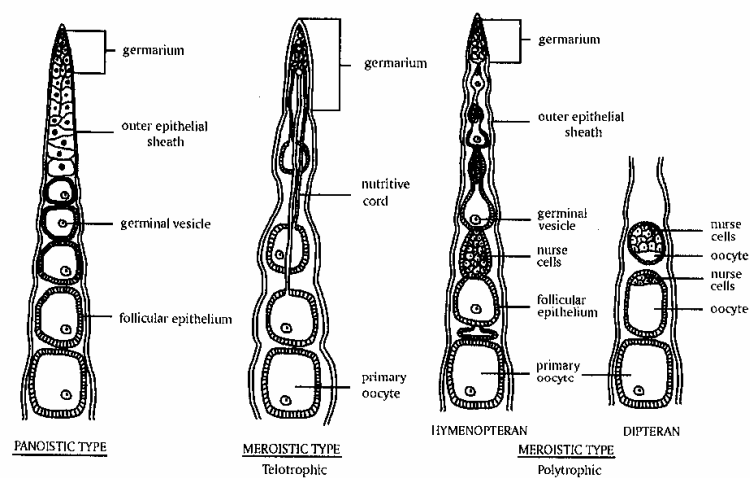


FIGURE 15.2 Major types of ovary structure in insects. The panoistic ovary is typical of Orthoptera and Dictyoptera with no nurse cells. Meroistic telotrophic ovaries have nurse cells in the germarial region and cytoplasmic strands extend to the developing oocytes. Coleoptera and Hemiptera have telotrophic ovaries. Meriostic ovaries may be polytrophic, as for example in Hymenoptera and higher Diptera. In polytrophic ovaries, the nurse cells occur in an adjacent follicle (Hymenoptera) or in the follicle with the developing oocyte (higher Diptera). In all cases, the nurse cells pass nutrients and gene products (mRNAs) to the developing oocyte.

soustavy (obr. 95) jsou - varlata (testes), která se skládají z testikulárních trubic neboli folikulů, které produkují samčí pohlavní buňky - spermie. Trubice ústí do - spermiduktů neboli chámovodů (vasa deferentia), které se zpravidla posteriorně rozšiřují a tvoří zásobní orgány - vesicula seminalis. Podobně jako u samic se zde tvoří - akcesorické (přídavné) žlázy. Jsou mezodermálního nebo jen vyjímečně ektodermálního původu. Funkcí těchto žláz je produkce - sekretů. Ty mohou vytvářet specializovaný útvar - spermatofor, který obklopuje, chrání a vyživuje shluky spermií během jejich transportu do samice. U těch druhů hmyzu, které produkují spermie samostatné, nenahloučené do spermatoforu (Heteroptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera), hraje tuto ochrannou funkci přímo sekretovaná tekutina. Sekret akcesorických žláz také usnadňuje páření a může ovlivňovat i samčí chování. Pár vývodů vasa deferentia ústí do - chámometu (ductus ejaculatorius) - trubice, která transportuje semeno přes - penis a jeho distální část zvanou - aedaegus do gonoporu.

11.3. Kopulace a fertilizace

Kopulace je výsledkem složitého behaviorálního procesu, který umožňuje setkání dvou jedinců jednoho druhu a opačného pohlaví. U primitivních druhů (Collembola, Diplura) dochází k tomu, že samec odkládá svůj spermatofor na substrát, odkud si ho samice sama bere a vkládá do pohlavního ústrojí. U Pterigot dochází k vlastní kopulaci, fyzickému spojení samce a samice, kdy se spermie (samostatné nebo nahloučené do spermatoforu) přesunují přes aedaegus do pohlavního ústrojí samice (obr. 97). Kopulaci předchází řada druhově specifických senzorických stimulů, které často pokračují během páření. Samec zpravidla mechanicky stimuluje nohy, tykadla, genitálie nebo jiné části těla samice, případně vyluzuje zvuky. Spermie jsou samcem předávány do samičí burza copulatrix nebo přímo do spermatheky či jejího vývodu. Páření je usnadněno vlhkým sekretem produkovaným akcesorickými žlázami, který se podílí také na finálním zrání spermií a jejich výživě nebo ovlivňuje samčí fyziologii. V některých případech mohou složky sekretu ovlivňovat ovipozici, a když se dostanou do hemolymfy, tak ovlivňují nervový a endokrinní systém samice. Spermie jsou v samičích reprodukčních orgánech uloženy ve spermathece (často i od různých samců), a tam přetrvávají někdy i velmi dlouho - u včel i 3 a více let. V tom případě jsou vyživovány sekretem spermathekální žlázy. Spermie jsou pak podle potřeby uvolňovány a oplozují vajíčka procházející oviduktem a vaginou. Do vajíčka se dostávají otvorem zvaným - micropyle. Celý proces je precizně řízen (orientace vajíček směrem k spermathece, počet uvolňovaných spermií atd.) tak, aby byl co nejekonomičtější.

11.4. Kladení vajíček

Téměř všechen hmyz je - oviparní tj. klade vajíčka. Obecně platí, že vajíčko je rychle po ovulaci (tj. po uvolnění z ovarioly) oplodněno a vykladeno. Ovulace je kontrolována nervově i hormonálně. Kladení pak představuje proces, kdy je vajíčko vypuzeno z genitálií ven (obr.

Obr. 97

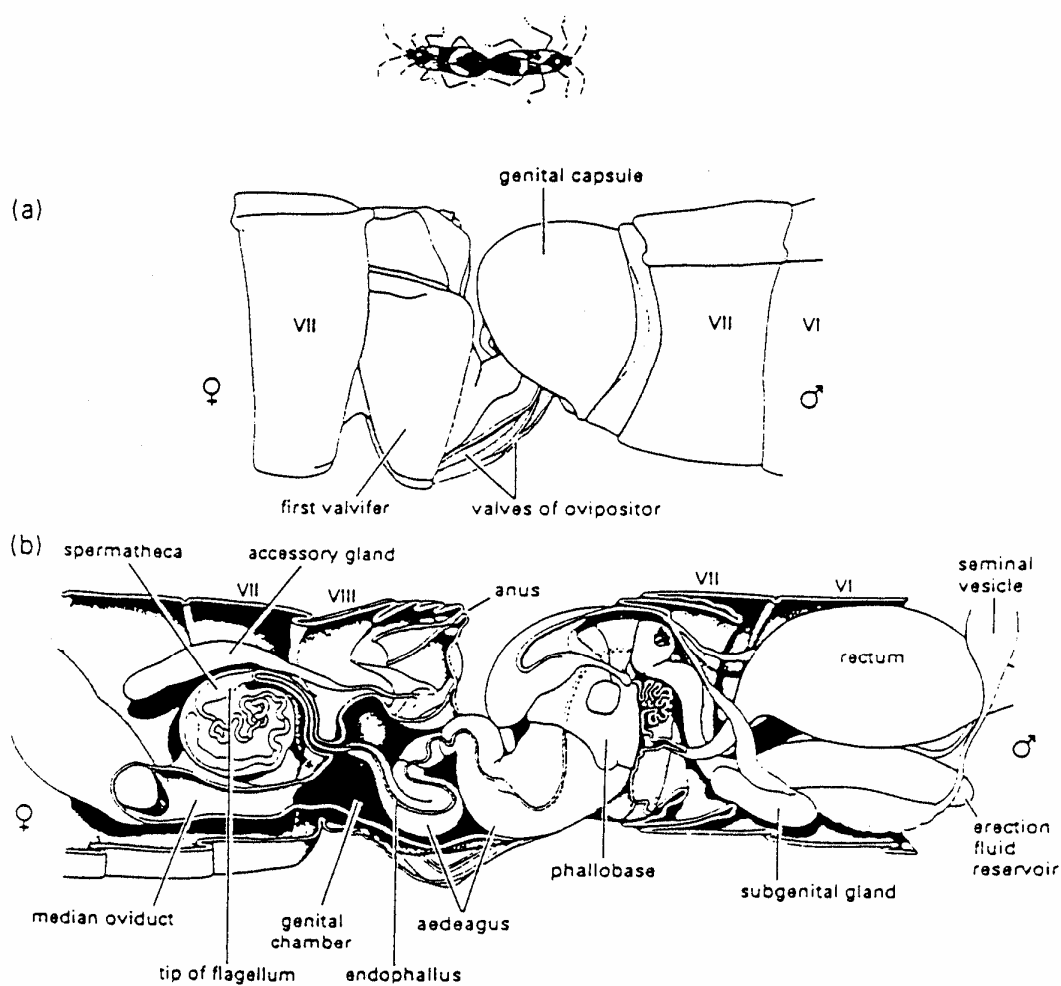


Fig. 5.2 Posterior ends of a pair of copulating milkweed bugs, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera: Lygaeidae). Mating commences with the pair facing in the same direction, then the male rotates his eighth abdominal segment (90°) and genital capsule (180°), erects the aedeagus and gains entry to the female's genital chamber, before he swings around to face in the opposite direction. The bugs may copulate for several hours, during which they walk around with the female leading and the male walking backwards. (a) Lateral view of the terminal segments, showing the valves of the female's ovipositor in the male genital chamber; (b) longitudinal section showing internal structures of reproductive system, with the tip of the male's aedeagus in the female's spermatheca. (After Bonhag and Wick, 1953.)

98), což je často spojeno s určitým typem chování jako je zahrabávání vajíček do substrátu, jejich kladení na substrát, do živočišných nebo rostlinných těl atd. Hmyzí vajíčko je považováno za zralé, i když se ještě nachází v ovariích, ale už je ukončena tvorba jeho obalů - membrana vitellina (primární obal - vzniká činností oocyty) a chorion (sekundární obal - vzniká činností folikulárních buněk). Chorion se může dále dělit na - voskovou vrstvu, endochorion a exochorion (obr. 98). Vaječné obaly mají několik funkcí - umožňují selektivní průnik spermií, svou elasticitou usnadňují ovipozici, chrání embryo a zajišťují mu vhodné prostředí jako je vlhkost, teplota, bariera mikrobiální infekce a umožňují také výměnu plynů - kyslíku a oxidu uhličitého. Vosková vrstvička je významná hlavně u druhů kladoucích vajíčka do suchého prostředí, protože zabraňuje ztrátám vody. Vajíčka jsou u hmyzu relativně velká - 0,2 až 20 mm.

Kromě uvedených vaječných obalů je mnoho vajíček opatřeno ještě terciárními obaly (bílkovinými, cementovými), které vznikají činností samičích akcesorických žláz, a které slouží k přilepení vajíček na substrát. U některých druhů bývá snůška vajíček s tenkými obaly obklopena - oothékou, která chrání vyvíjející se vajíčka před vysušením. U švábů je to kapsovitý, hnědě zbarvený útvar, u sarančat je oothéka pěnovitá atd.

U mnoha druhů hmyzu se vyvíjí speciální samičí orgán - ovipozitor (kladélko), které vzniká na 8. a 9. abdominálním článku, a které slouží ke kladení vajíček do vhodného substrátu (Thysanura, Odonata, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Orthoptera, Hemiptera atd.). Kladélko se často může teleskopicky vysouvat a pronikat na místo určení. Je opatřeno řadou senzil (obr. 98), které informují matku o vhodnosti substrátu pro kladení. U některých Hymenopter (vosy, včely, mravenci) ztratilo kladélko původní význam a přeměnilo se na jedem vybavené žihadlo.

11. 5. Fyziologická kontrola reprodukce

Reprodukce je ovlivněna řadou faktorů vnějšího i vnitřního prostředí. Jsou to teplota, vlhkost, dostupnost potravy a vhodných míst na kladení atd. Tyto vnější faktory mohou být doplněny fyziologicko-vývojovými faktory jako stupeň zralosti oocytů, výživné podmínky atd. Kopulace může spustit ovipozici a vývoj oocytů prostřednictvím enzymů nebo peptidů ze samčích přídatných žláz přenesených do těla samice. Oplození vajíčka pak spouští proces embryogeneze. Regulace reprodukce je komplexní záležitost zahrnující senzorické receptory, nervovou integraci podnětů v mozku i hormonální stimuly transportované nervovými axony nebo hemolymfou do cílových tkání nebo dalších endokrinních žláz. Na řízení reprodukce se podílí všechny tři skupiny hmyzích hormonů - ekdysteriody, juvenilní hormony (JH) i neurohormony (obr. 99). Obecně řečeno JH hrají úlohu ve funkci orgánů jako jsou ovaria

(řízení vitellogeneze - viz kap. 11.6.) nebo přídatné žlázy, ekdysteroidy ovlivňují spíše morfogenezu a neuropeptidy různá stádia rozmnožování - regulují další endokrinní funkce nebo přímo řídí ovulaci a ovipozici (viz kap. 10.2.3.3.).

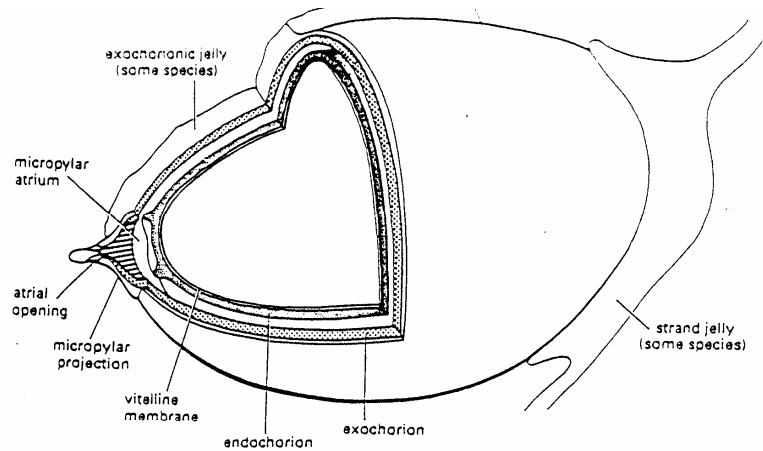


Fig. 5.7 The generalized structure of a libelluloid dragonfly egg (Odonata: Corduliidae, Libellulidae). Libelluloid dragonflies oviposit into freshwater but always exophytically (outside of plant tissues). The endochorionic and exochorionic layers of the eggshell are separated by a distinct gap in some species. A gelatinous matrix may be present on the exochorion or as connecting strands between eggs. (After Trueman, 1991.)

Obr. 98

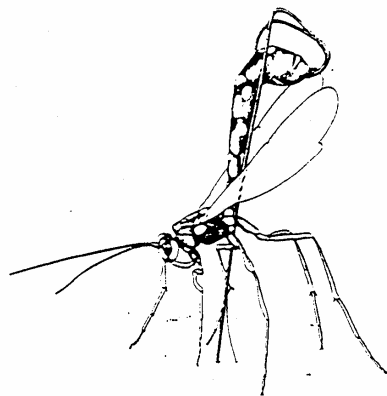


Fig. 5.8 A female of the parasitic wasp *Megarhyssa nortoni* (Hymenoptera: Ichneumonidae) probing a pine log with her very long ovipositor in search of a larva of the siren wood wasp, *Sirex noctilio* (Hymenoptera: Siricidae). If a larva is located, she stings and paralyzes it before laying an egg on it.

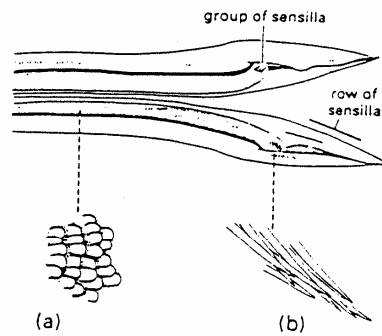


Fig. 5.9 Tip of the ovipositor of a female of the black field cricket, *Teleogryllus commodus* (Orthoptera: Gryllidae), split open to reveal the inside surface of the two halves of the ovipositor. Enlargements show: (a) posteriorly directed ovipositor scales; (b) distal group of sensilla. (After Austin and Browning, 1981.)

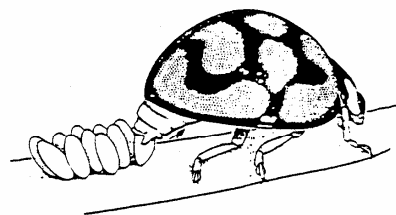


Fig. 5.6 Oviposition by a South African ladybird beetle, *Chilomenes lunulata* (Coleoptera: Coccinellidae). The eggs adhere to the leaf surface because of a sticky secretion applied to each egg. (After Blaney, 1976.)

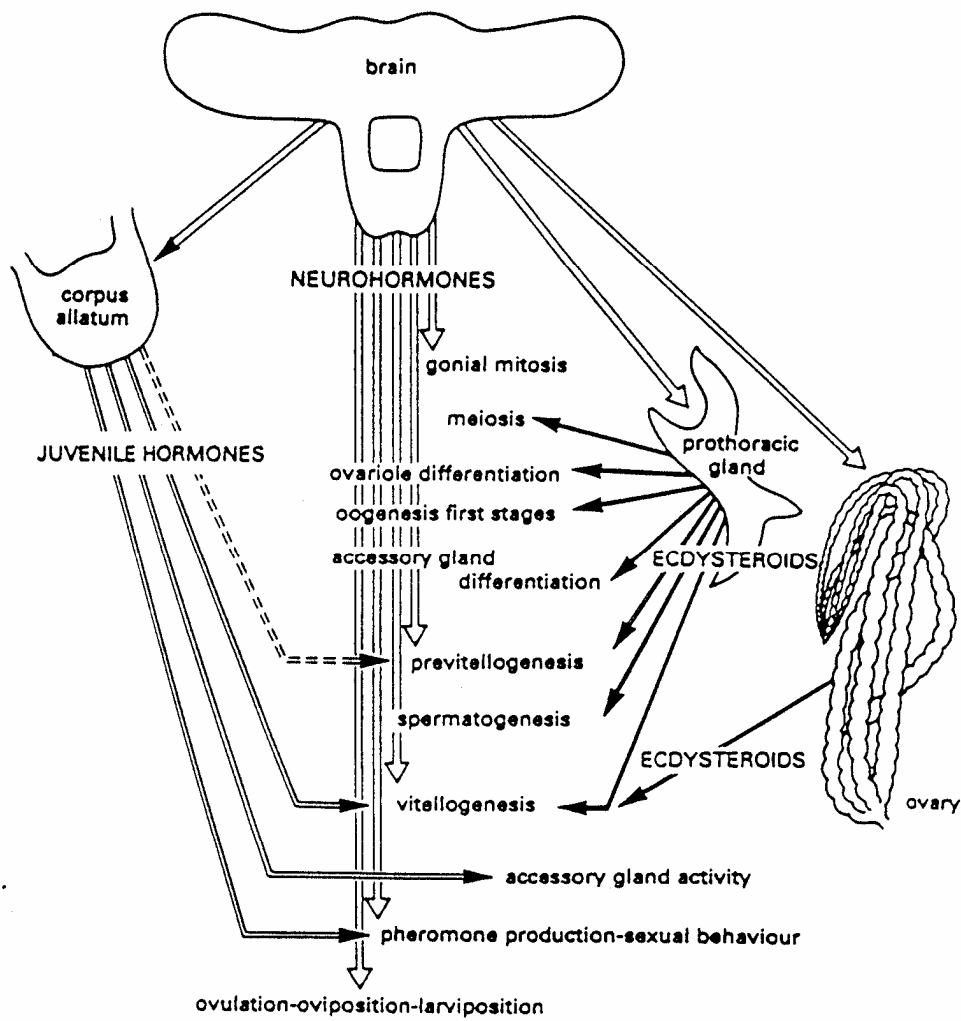


Fig. 5.10 A schematic diagram of the hormonal regulation of reproductive events in insects. (After Raabe, 1986.)

11.6. Vitellogeneze

Důležitým procesem probíhajícím ve vyvíjejících se oocytech je vitellogeneze. Je to proces, kdy se do oocytů dostávají energetické a výživné zásoby ve formě žloutku. Vitellogeneze zahrnuje produkci specifických samičích (fosfo)lipoglykoproteinů - vitellogeninů a jejich transport do oocytů. Vitellogeniny se skládají z podjednotek a jejich molekulová hmotnost je několik set kDa. Výsledkem vitellogeneze je produkce zralého oocyta. Je to proces, který je zahájen v době, kdy se vajíčko nachází v terminální části ovarioly, ale jeho hlavní část probíhá ve vitelláriu. Vitellogeniny jsou syntetizovány v trofocytech v tukovém tělese nebo vzácně také v ováriích (někteří brouci a vyšší dvoukřídlí). Trofocyty prodělávají během vitellogenézy značné cytologické změny. Tyto buňky normálně slouží k ukládání zásobních tuků a glykogenu, ale s nastupující vitellogenézou se mění na buňky s obrovskou proteinovou produkcí. Prodělávají tři vývojové fáze:

1. previtellogenní fáze - buňky obsahují velké tukové inkluze, glykogen a mají malé jádro
2. vitellogenní fáze - buňky mají velký obsah drsného endoplazmatického retikula (RER) a Golgiho aparátu, velké jádro a laločnatá jadérka

3. terminální fáze - buňky mají velký obsah lysozymů

Po vytvoření proteinového základu jsou molekuly vitellogeninů glykosilovány nebo fosforylovány a navazují se na nich tukové komponenty. Poté jsou vyloučeny do hemolymfy a transportovány do ovárií, kde vstupují endocytózou s pomocí specifických receptorů do oocytů. Místem vstupu jsou zpravidla specifické oblasti na bázi oocytárních mikrokvlů v místech krytých specifickou bílkovinou - klatrinem. Po vstupu se vitellogeniny oddělují od receptorů a vytváří proteiny zvané - vitelliny. Jejich chemické složení se může od vitellogeninů lišit. Vitelliny vytváří žloutková zrna, ve kterých jsou dlouhodobě uložena v krystalické formě. Do oocytů jsou během vitellogenézy transportovány také tukové kapénky pocházející z folikulárních buněk nebo z trofocytů z tukového tělesa.

Během embryonálního vývoje jsou vitelliny využívány a slouží jako hlavní výživný zdroj pro vyvíjející se embryo.

11.6.1. Řízení procesu vitellogeneze

Řízení procesu vitellogeneze je složitý nervově a hormonálně řízený proces, na kterém se podílí všechny skupiny hmyzích hormonů - JH, ekdysteroidy i neurohormony. U různých druhů hmyzu se v tomto procesu vyskytují určité odchylky - v zásadě však můžeme mechanismus řízení vitellogeneze rozdělit na dvě skupiny. U jedné skupiny, kam patří většina druhů hmyzu kromě Dipter, hraje hlavní roli v řízení syntézy vitellogeninu (Vg) v tukovém tělese juvenilní hormon (JH), u druhé skupiny reprezentované zástupci Dipter hrají tuto roli

ekdysteroidy. Neurohormony v tomto procesu hrají obecně vedlejší, i když také nezanedbatelné role:

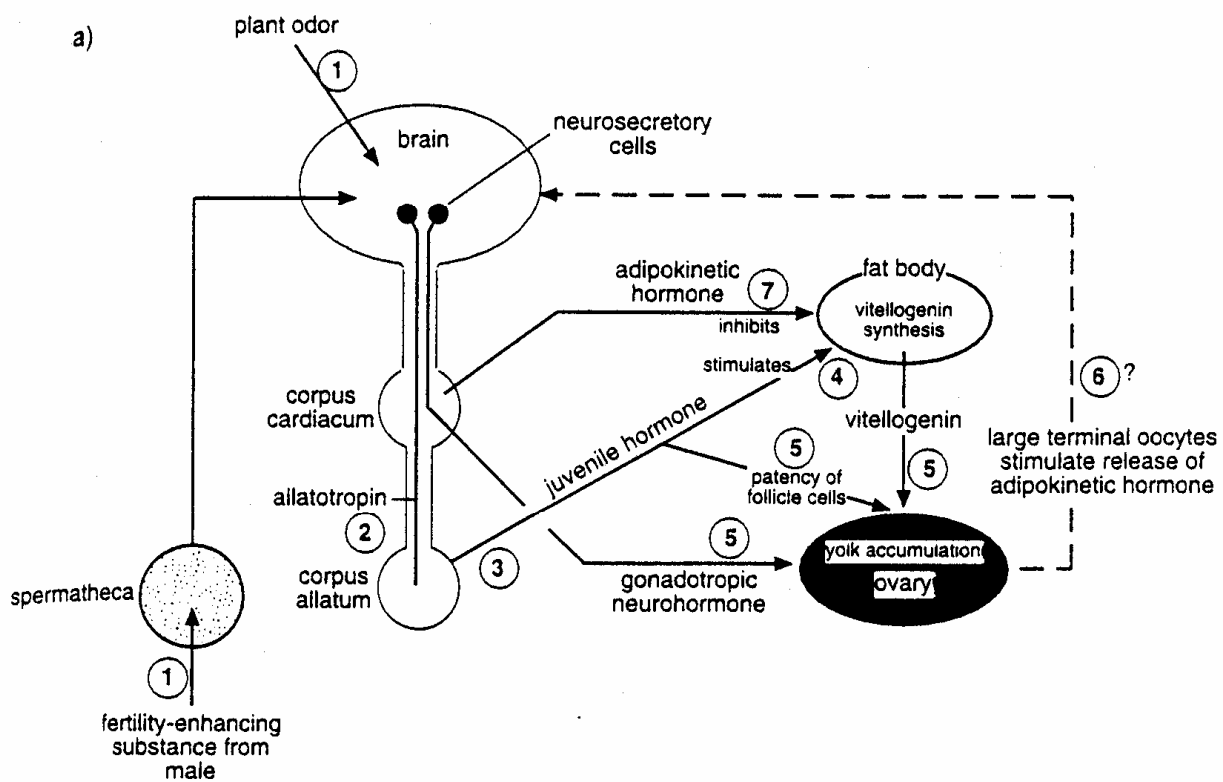
1. skupina - většina druhů hmyzu - (obr. 100) signálem pro spuštění syntézy Vg bývá přítomnost potravy (zpravidla postačuje její vůně) nebo také signály související s pářením. Tyto signály jsou registrovány mozkiem a vedou ke stimulaci produkce JH z corpora allata prostřednictvím adenotropního neurohormonu - allatotropinu. JH působí přímo na stimulaci syntézy Vg v trofocytech tukového tělesa tím, že ovlivňuje expresi příslušných genů. Syntéza Vg tak zahrnuje klasickou mašinerii typickou pro sekreční bílkoviny a představuje model hormonálně regulované genové exprese. Odtud je pak Vg transportován do vyvíjejících se oocytů. Vlastní vstup Vg do oocytů je zajištěn pomocí specifických receptorů, jejichž činnost je také řízena JH. Pouze oocyt ošetřený JH je schopen přijímat tento transportovaný Vg. Speciální faktor produkováný terminálním oocytem u většiny druhů hmyzu navíc zajišťuje, že pouze terminální oocyt akumuluje Vg, zatímco mladší oocyty jsou inhibovány. Ukončení syntézy Vg je zahájeno stimuly z terminálního oocytu, které iniciují produkci adipokinetického hormonu (AKH) z corpora cardiaca. AKH pak inhibuje produkci Vg přímo v tukovém tělese. Spuštění procesu mobilizace lipidů z tukového tělesa prostřednictvím AKH v tomto případě nehrozí, protože inhibice syntézy Vg je spuštěna již při 10% množství AKH nutného ke spuštění mobilizace lipidů.

Vitelogeneze je v širším slova smyslu stimulována nejen JH, ale i gonádotropními hormony - ovary maturing parsin (OMP) a egg development neurohormone (EDNH), které podobně jako u Dipter (viz níže) stimulují ovaria k produkci ekdysonu. OMP indukuje také expresi vitellogeninového genu, i když tento mechanismus není zcela jasný.

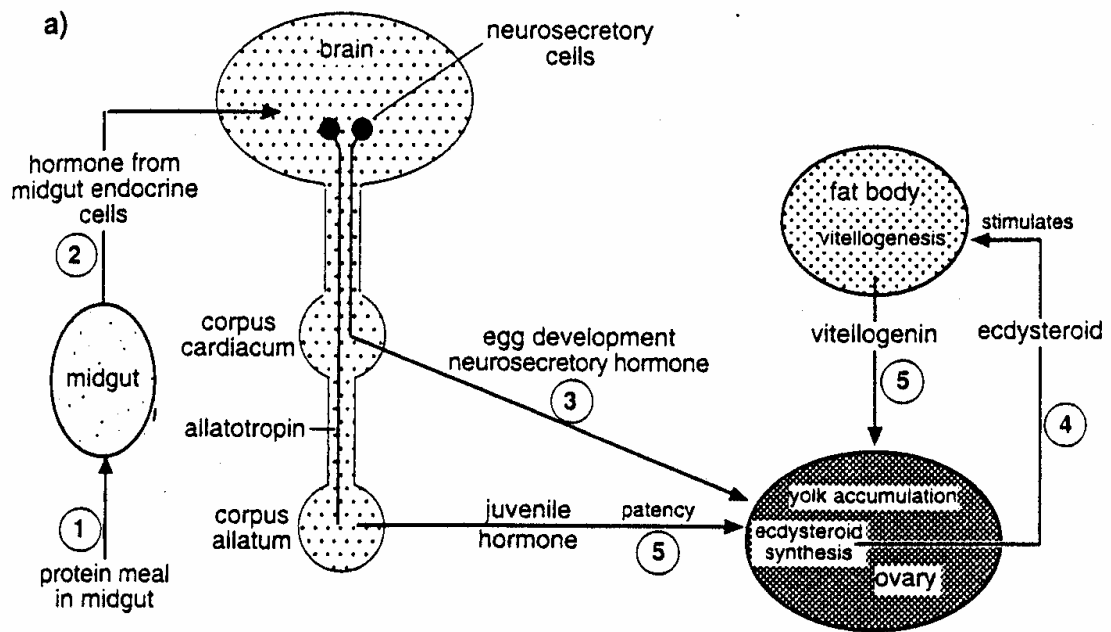
Vitellogeneze může být na druhé straně také inhibována - oostatickými hormony (viz kap. 10.2.3.3.)

2. skupina - Diptera - (obr. 101) jak již bylo naznačeno, v řízení procesu vitelogeneze u Dipter hraje důležitou roli ekdyson (E). Protože však prothorakální žlázy u imag chybí, je produkce E zajištěna přímo folikulárními buňkami ovariol. Tato produkce je spuštěna gonádotropním neurohormonem - EDNH (egg development neurohormone) uvolňovaným z mozkových neurosekretorických buněk. Uvolnění tohoto hormonu je stimulováno naplněním střeva krví, tedy příjmem potravy. Tento hormon je však schopen stimulovat k produkci E pouze takové folikulární buňky, které byly již dříve ošetřeny JH. JH se uplatňuje tedy i v tomto procesu řízení vitelogeneze, ale nehraje zde principiální roli. Ta připadá E, který se v tukovém tělese mění na 20-OH ekdyson, a který reguluje syntézu Vg v trofocytech. U Dipter (ale i některých brouků) jsou navíc Vg syntetizovány také v ovariálních buňkách - v tomto případě se Vg označuje jako - žloutkový protein (yolk protein). Ostatní kroky řízení vitelogeneze jsou u Dipter podobné výše popsanému procesu.

Obr. 100



Obr. 101



12. Hmyzí produkty využitelné člověkem

Hmyz vytváří celou řadu produktů, které mohou sloužit k užtku člověka. Mezi nejdůležitější patří hedvábí, med, vosky, laky a jedy. Člověk je na hmyzu také nepřímě závislý jako na opylovačích, v některých částech světa je hmyz také důležitou složkou lidské potravy; hmyz je důležitým modelovým objektem základního i aplikovaného výzkumu.

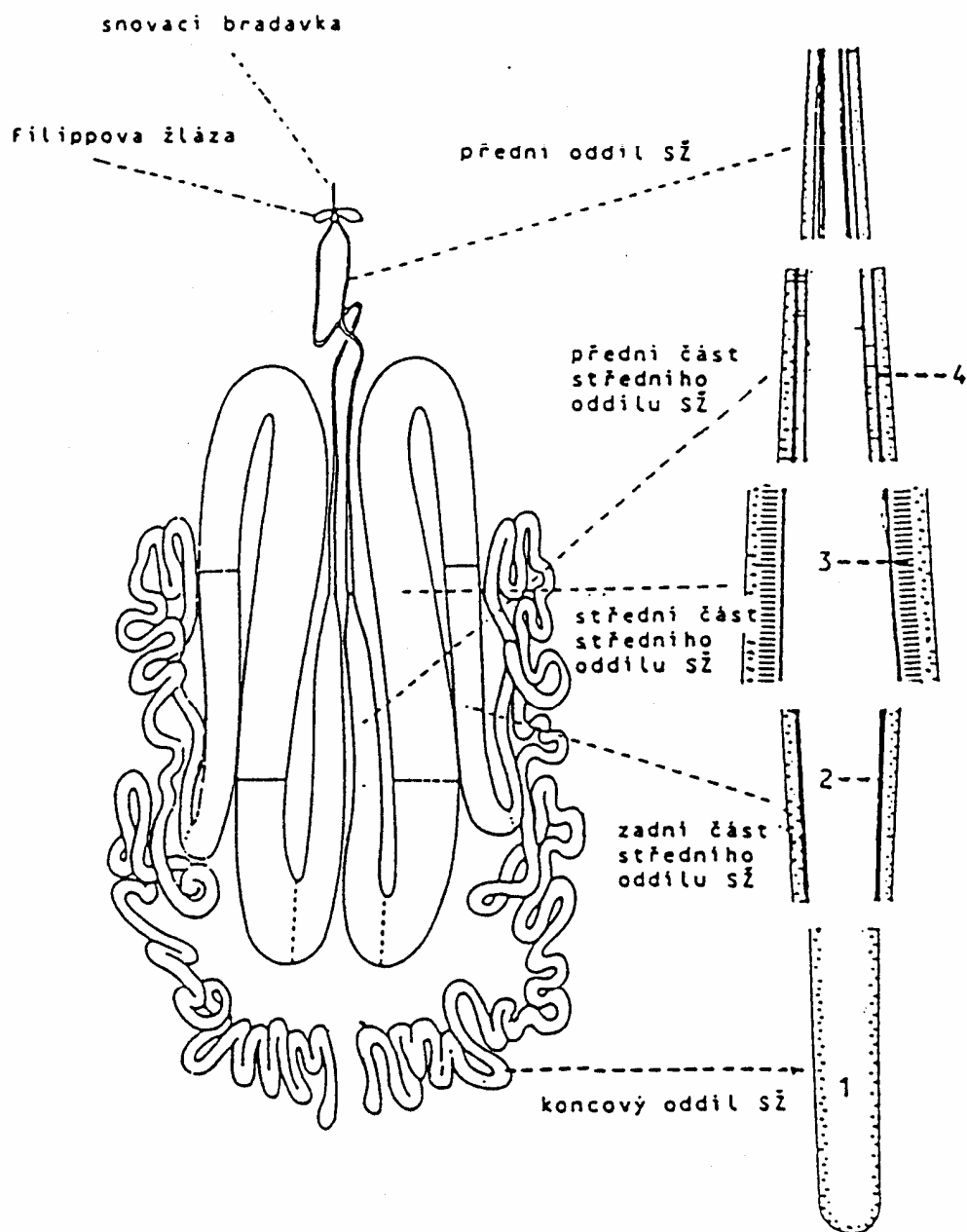
1. Hedvábí - je produktem u hmyzu relativně rozšířeným, produkovaným ve žlázách různého původu, ale nejčastěji se s ním setkáváme u larev chrostíků a motýlů. Nejznámějším zástupcem, který produkuje komerčně využitelné hedvábí je bourec morušový Bombyx mori. Hedvábí je u larev motýlů produkováno ve - snovacích žlázách (obr. 102) a je primárně využíváno na tvorbu kokonů, které chrání vyvíjející se kuklu. Snovací žlázy Lepidopter jsou přeměněné labiální žlázy a jsou dobře přizpůsobeny své funkci - mohutné syntéze a sekreci hedvábí. Z hlediska intenzity produkce, je to nejvýkonnější syntetický systém v celé živočišné říši. Snovací žlázy lze snadno morfologicky a funkčně rozdělit na tři oddíly - přední, střední a zadní oddíl. Chemicky je hedvábné vlákno složeno z několika druhů bílkovin. Základní složkou je mohutná bílkovina - fibroin - (molekulová hmotnost asi 360 kDa) sekretovaná v gelovité konzistenci zadním oddílem žláz. Fibroin má charakteristickou strukturu i aminokyselinové složení, které zajišťuje jeho obrovskou pevnost a pružnost. Kromě fibroinu se v zadním oddíle žláz syntetizuje několik bílkovin o malé molekulové hmotnosti, jejichž funkce není zcela jasná, zdá se, že hrají roli při přeměně tekutého fibroinu na pevné vlákno. Některé z těchto bílkovin vykazují aktivitu inhibitorů proteáz a pravděpodobně tak chrání hedvábí proti mikrobiálnímu rozkladu.

Další složkou hedvábí jsou bílkoviny - sericiny - syntetizované ve středním oddíle žláz. Jak název napovídá jsou bohaté na aminokyselinu serin a jsou rozpustné v horké vodě. Fungují jako tmel - postupně se nabalují na fibroin, který postupuje ze zadního do středního oddílu žláz, zpevňují ho a později se také podílí na stmelování fibroinových vláken z levé a pravé snovací žlázy. Rozpustnosti sericinů ve vodě se využívá při přípravě komerčního surového hedvábí - kokony se povaří ve vodě, sericiny se rozpustí a potom se odmotá vlákno, které se používá na výrobu hedvábné tkaniny. Surové hedvábí je prakticky čistý fibroin. Z jednoho kokonu bource morušového lze získat vlákno o délce 300 - 1200 m. Sericiny se používají při výrobě kosmetiky a regeneračních krémů.

Přední oddíl snovacích žláz nemá syntetickou funkci a slouží jako trubice, kterou postupuje vytvořené hedvábí. Přední oddíly pravé a levé snovací žlázy se spojují a ústí ven - snovací bradavkou. Ta funguje jako lis a vystřikuje hedvábí ven z těla, přičemž dochází k přeměně tekutého hedvábí na pevné vlákno mechanismem, který ještě není zcela objasněn.

Činnost snovacích žláz je řízena hormonálně. Uplatňují se zde juvenilní hormony, ekdysteroidy i neurohormony. S jistým zjednodušením se dá říci, že juvenilní hormony

Obr. 102



zvyšují produkci snovacích žláz. Po aplikaci juvenilního hormonu či juvenoidu dochází sice k primární inhibici snovacích žláz, ale aplikovaný hormon prodlouží larvální instar, a tedy i žír larev, snovací žlázy jsou déle udržovány v tzv. akumulační fázi, kdy hromadí více živin a po odeznění vlivu hormonu produkují větší larvy se zvětšenými snovacími žlázami více hedvábí. Ekdysteroidy na druhé straně způsobují regresi a degradaci žláz. Na řízení produkce hedvábí se podílí i neuropeptid (serikotropin) z mozku. Těchto poznatků se využívá v komerční produkci hedvábí, kdy jsou larvy vhodného stáří ve velkochovech ošetřeny juvenoidy, které zvyšují produkci hedvábí asi o 10%. Produkce hedvábí má několikatisíciletou tradici a v zemích, které patří k jeho tradičním producentům (Japonsko, Čína, Korea) je i přes existenci umělých vláken zcela nezastupitelné.

2. Med - je vysoce výživný a snadno stravitelný tekutý materiál připravovaný z nektaru květů nebo z medovice (exkretů fytofágního hmyzu) několika druhů včel a čmeláků. Je lepkavý, viskózní a podle svého původu bezbarvý, hnědý až černý. Skládá se hlavně z vody a několika druhů cukrů - převážně levulózy a dextrózy. Dále obsahuje mastné kyseliny, bílkoviny, vitamíny a minerální látky. Hlavním producentem medu je včela medonosná Apis mellifera, která je domestikována a chována člověkem v umělých úlech po tisíciletí. Med vzniká ve voleti včel smícháním nektaru nebo medovice se slinami. Sliny obsahují amylázy (invertázy) štěpící složitější cukry oligosacharidy na monosacharidy. Takto zpracovaný materiál je zahušťován, vyvrhován z volete a umístěn do plastových komůrek, kde slouží jako výživná, energeticky bohatá potrava včelím larvám. Jeden kg medu představuje asi 160 tisíc letů včelích dělnic.

3. Vosky - jsou produkovány hmyzem v různé formě - jako jemný prášek (nosatci), ve tvaru plátků (včela) nebo ve formě celistvých povlaků (červci). Chemicky jde o látky velmi složité - jedná se zpravidla o směsi alkoholů, uhlovodíků a kyselin. Nejznámější je včelí vosk - pevný materiál sekretovaný epidermálními žlázami mezi abdominálními sternity u včely medonosné. Je využíván na stavbu šestibokých buněk včelího plástu, v nichž včely ukládají pyl a med, a kde žijí vyvíjející se larvy. Včelí vosk je pro člověka znám asi od 6. století a dodnes je nezastupitelně používán v kosmetice, farmaceutickém průmyslu, při výrobě svíček, leštidel, zubního vosku atd.

4. Laky - jsou vyměšovány převážně červci. Po chemické stránce jsou to látky složené z pryskyřic, vosků, pigmentů a cukrů. Nejdůležitější lak je produkován červcem Laccifer lacca, který je nenahraditelnou surovinou při výrobě šelaku. Je to polymer tvořený laktony

odvozenými z různých hydroxykyselin. Šelak se používá na impregnaci látek a papíru, je součástí leštidel, barev, umělých vosků, pyrotechnických pomůcek, vlasových barviv atd.

5. Hmyzí jedy - jsou produkovány modifikovanými přídatnými pohlavními žlázami u některých Hymenopter. Jed se shromažďuje v jedovém váčku, který je spojen se žihadlem. Při bodnutí je pak vytlačen do žihadla a do místa vpichu. Vlastní jedové agens je nízkomolekulární protein s fosfolipázovou aktivitou, který hydrolyzuje lecithin na lyzolecithin, který pak disperguje lipoproteiny v cytosolových strukturách buněk. To vyvolává tvorbu histaminu, serotoninu a acetylcholinu. Tyto látky způsobují všechny symptomy doprovázející bodnutí žihadlem tj. bolest, zarudnutí a otok. Jedy dále obsahují velké množství dalších enzymů (hyaluronidázy, proteázy, lipázy, esterázy), které se podílejí na konečné reakci. Včely používají žihadla k obraně, vosy pak dále k paralýze a lovu kořisti. Včelí jed se prakticky používá ve farmaceutickém průmyslu k výrobě léků. Některé hmyzí jedy jsou používány primitivními národy k výrobě účinných jedů používaných při lovu.

13. Literatura

1. Barnes R.S.K., Calow P. and Olive P.J.W.: The Invertebrates: a new synthesis, Blackwell Scientific Publications, 1993
2. Barrington E.J.W.: Invertebrate Structure and Function, Houghton Mifflin Company, Boston, 1979
3. Calow P.: Invertebrate Biology. A functional Approach, John Wiley & Sons, Groom Helm London, 1981
4. Chapman N.F.: The Insects. Structure and Function. 4th edition, Cambridge University Press, Cambridge, 1998
5. Downer R.G.H. and H. Laufer: Invertebrate Endocrinology Vol 1. Endocrinology of Insects, Alan R. Liss, Inc., New York, 1986
6. Gäde G.: The Explosion of Structural Information on Insect Neuropeptides. In: Herz W., Kirby G.W., Moore R.E., Steglich W., Tamm Ch. (eds.), Progress in the Chemistry of Organic Natural Products, Springer Wien, 1-128 pp, 1997
7. Gäde G., Hoffmann K.H and Spring J.H.: Hormonal Regulation in Insect: Facts, Gaps, and Future Directions, Physiological Reviews, Vol. 77, No. 4, 963-1032 pp, 1997
8. Gullan P.J. and Cranston P.S.: The Insects: An Outline of Entomology, Chapman & Hall, London, 1995
9. Highman C.H. and Hill L.: The Comparative Endocrinology of the Invertebrates, Edward Arnold Ltd., 1969
10. Jánský L.: Fyziologie živočichů a člověka, Avicenum Praha, 1981
11. Kerkut G.A. and Gilbert L.I.: Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology, Pergamon Press, Oxford, 1985
12. Knoz J.: Obecná zoologie, skripta PřF UJEP Brno, SNP Praha, 1979
13. Nation J.L.: Insect Physiology and Biochemistry, CRC Press, Boca Raton, 2002
14. Romoser W.S. and Stoffolano J.G.Jr.: The Science of Entomology, WCB Wm. C. Brown Publisher, Dubuque Iowa, 1994
15. Štaifl J.: Ochrana rostlin I. Živočišní škůdci, skripta agronomické fakulty, VŠZ Praha, SPN Praha, 1981
16. Wigglesworth V.B.: The Principles of Insect Physiology, ed. 7, Chapman & Hall, London, 1972