

Bi6760 Základy entomologie

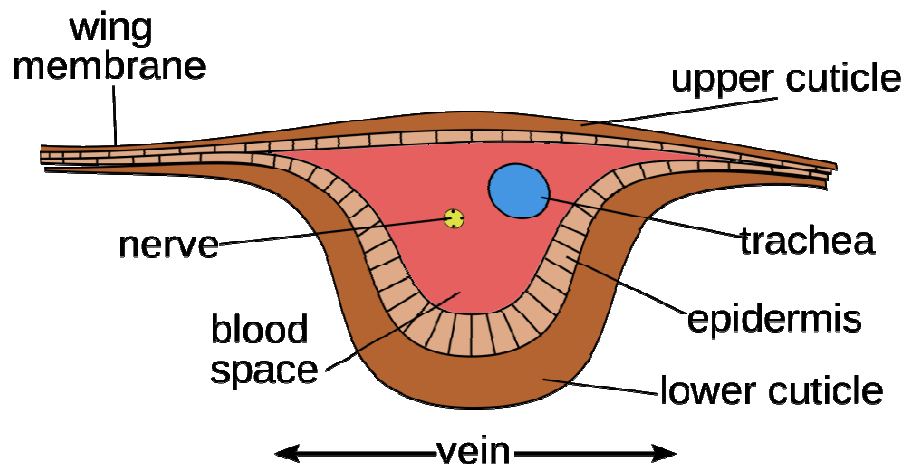
4. Křídlo



Andrea Tóthová, Igor Malenovský
A31-111, tothova@sci.muni.cz

Křídlo (*ala*, *wing*)

- vyvinuté pouze u dospělců (a subimág jepic), u larev pouze jako vnější pochvy nebo vnitřní disky (Holometabola)
- ploché výběžky, tvořené přilehlou dorzální a ventrální epidermální vrstvou (kutikulou), které splývají (**membrána**), a vyztužené trubicovitými sklerotizovanými **žilkami** (*venae*) – podélnými a příčnými
- hlavní žilky obsahují vzdušnice, nervy a proudí jimi hemolymfa
- extrémně odolná struktura, která dobře fosilizuje



Struktura křídelní membrány

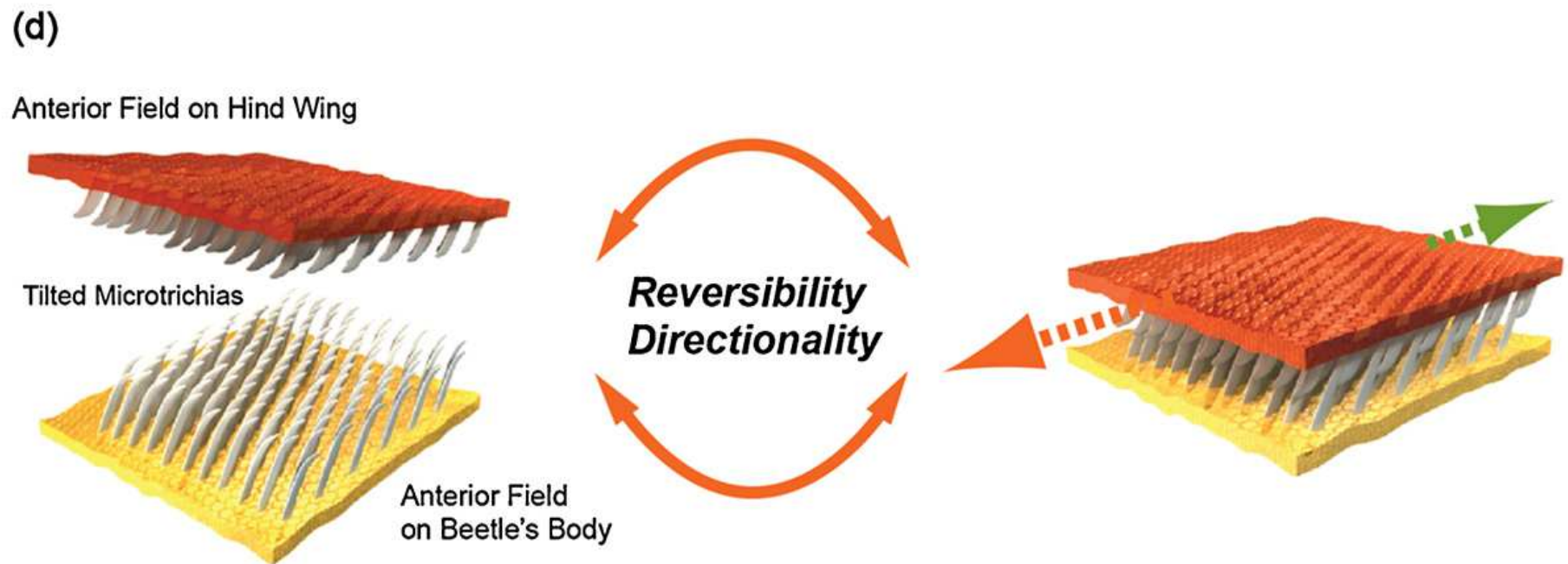
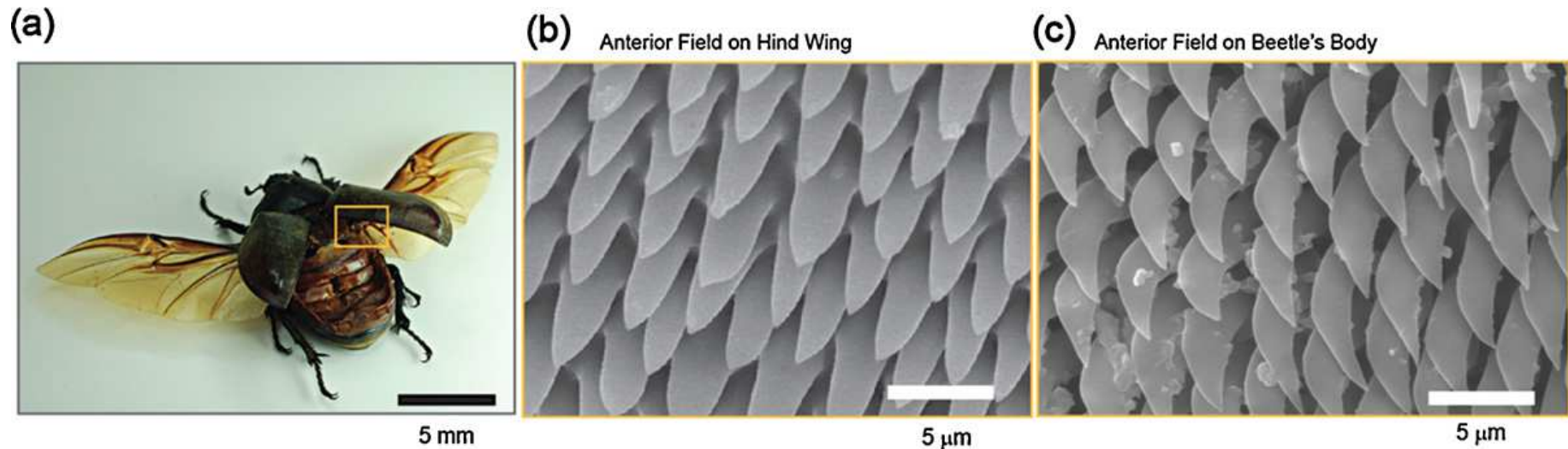
- většinou poloprůhledná, může ale obsahovat pigmenty (např. Mecoptera: Panorpidae, Diptera: Tephritidae, Coleoptera, Orthoptera)
- povrch často pokryt mikrotrichiemi (malé ostny kutikuly)
- u některých skupin s makrotrichiemi (Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Psocodea) – zbarvení (fyzikální, pigmenty), žlázy, zlepšení obtékání vzduchu, tepelná izolace, s výjimkou smyslových set ale chybí inervace





Diptera: Muscidae

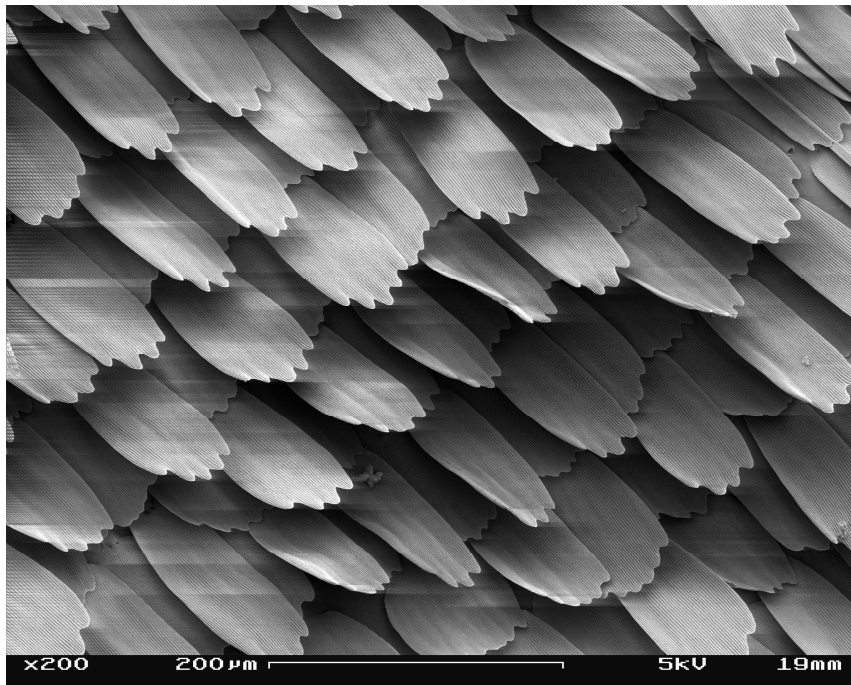
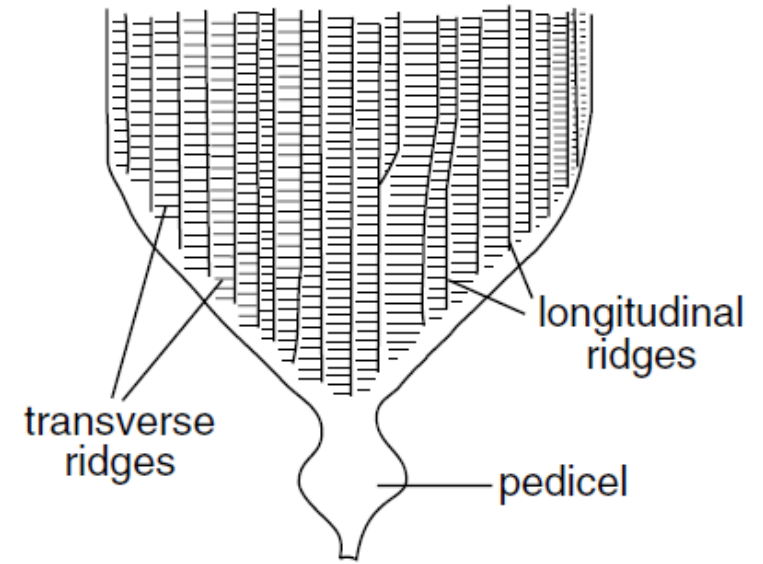




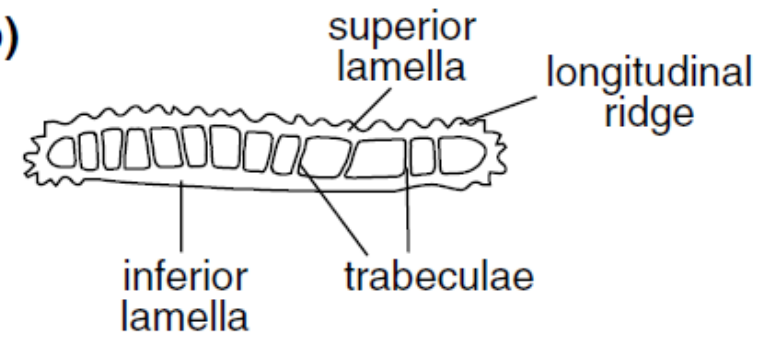
Struktura šupiny motýla (Lepidoptera)

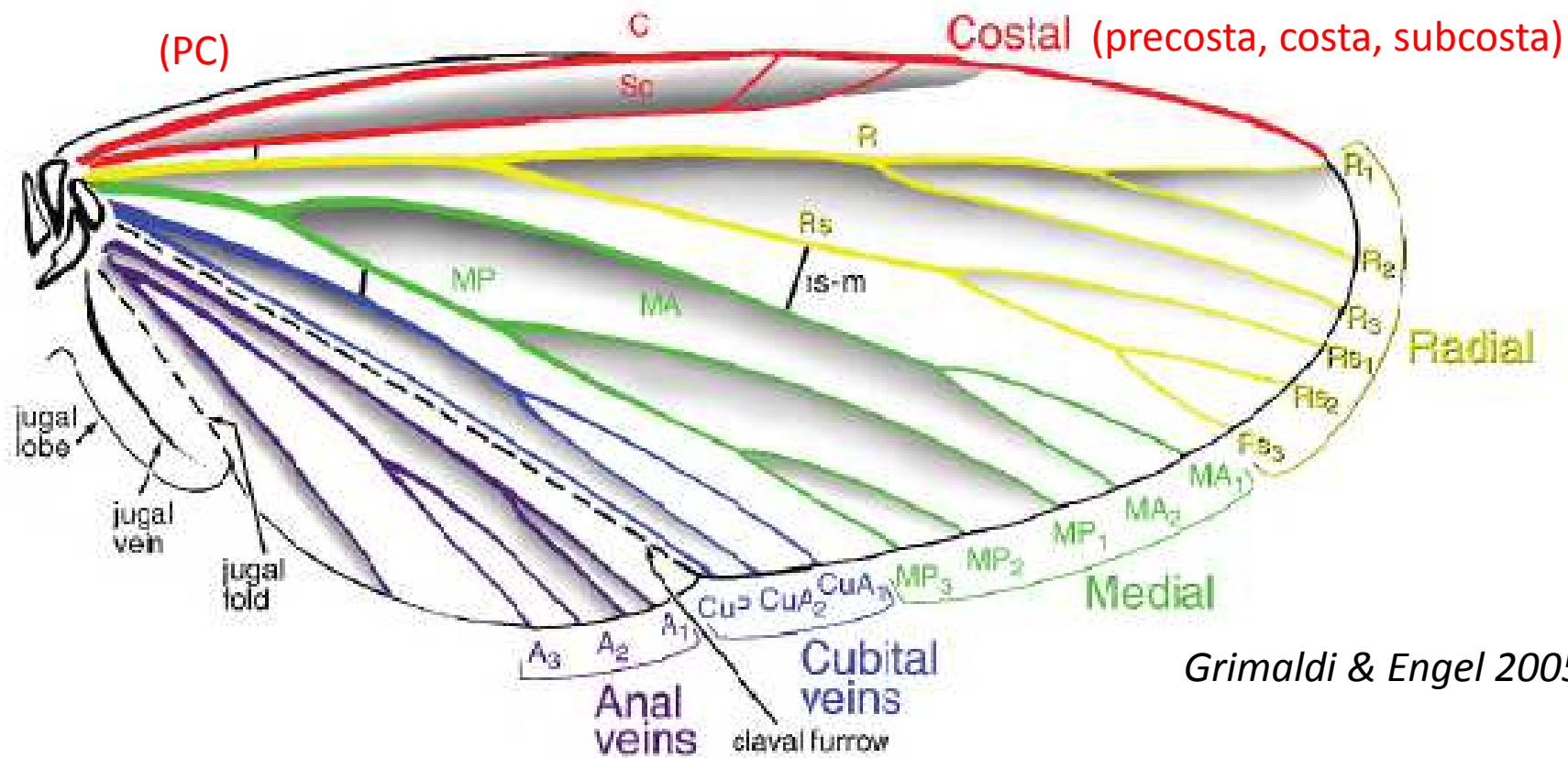


a)



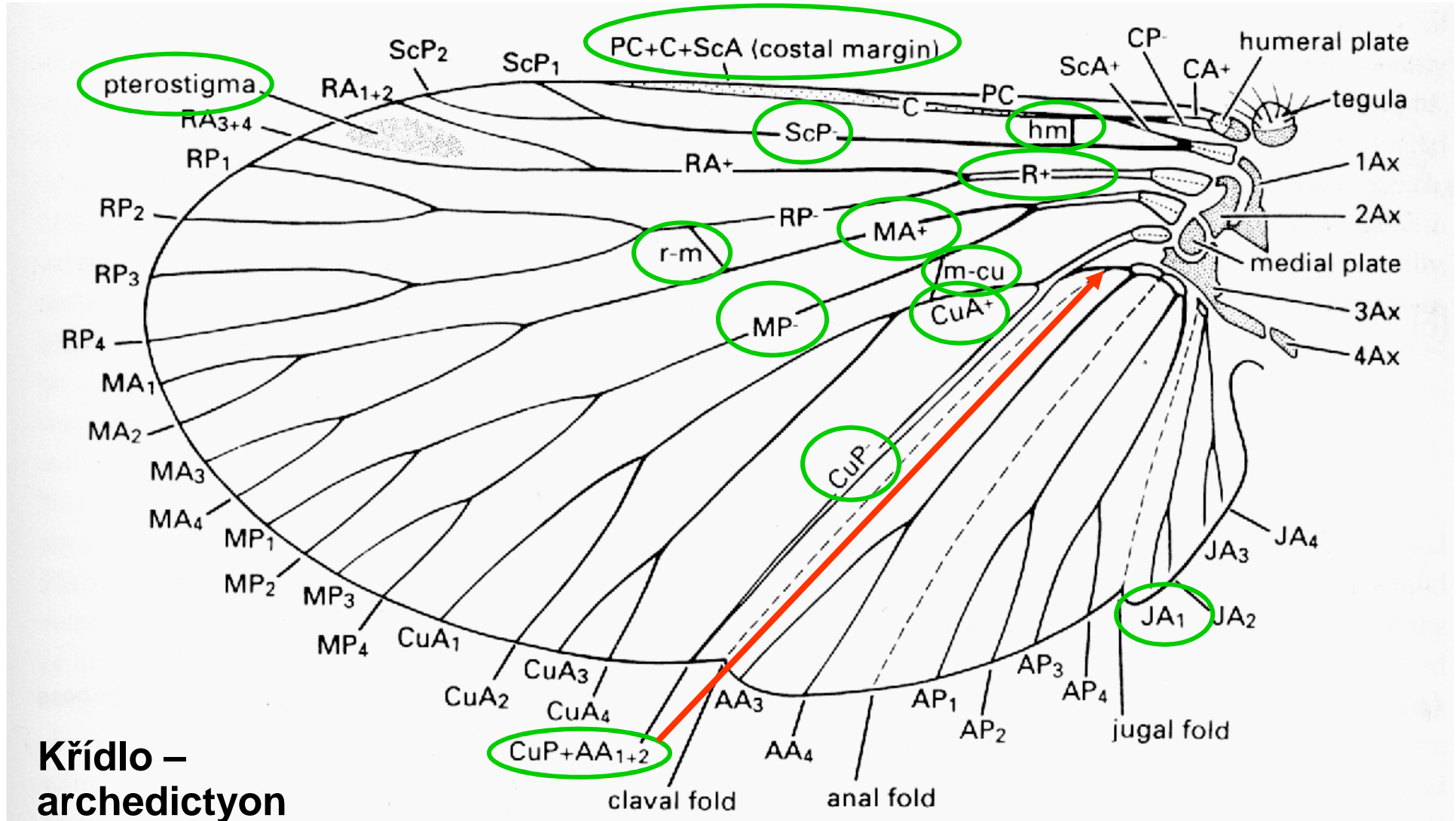
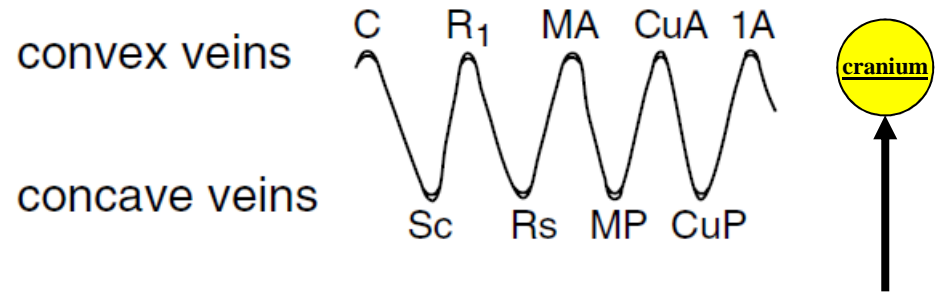
b)



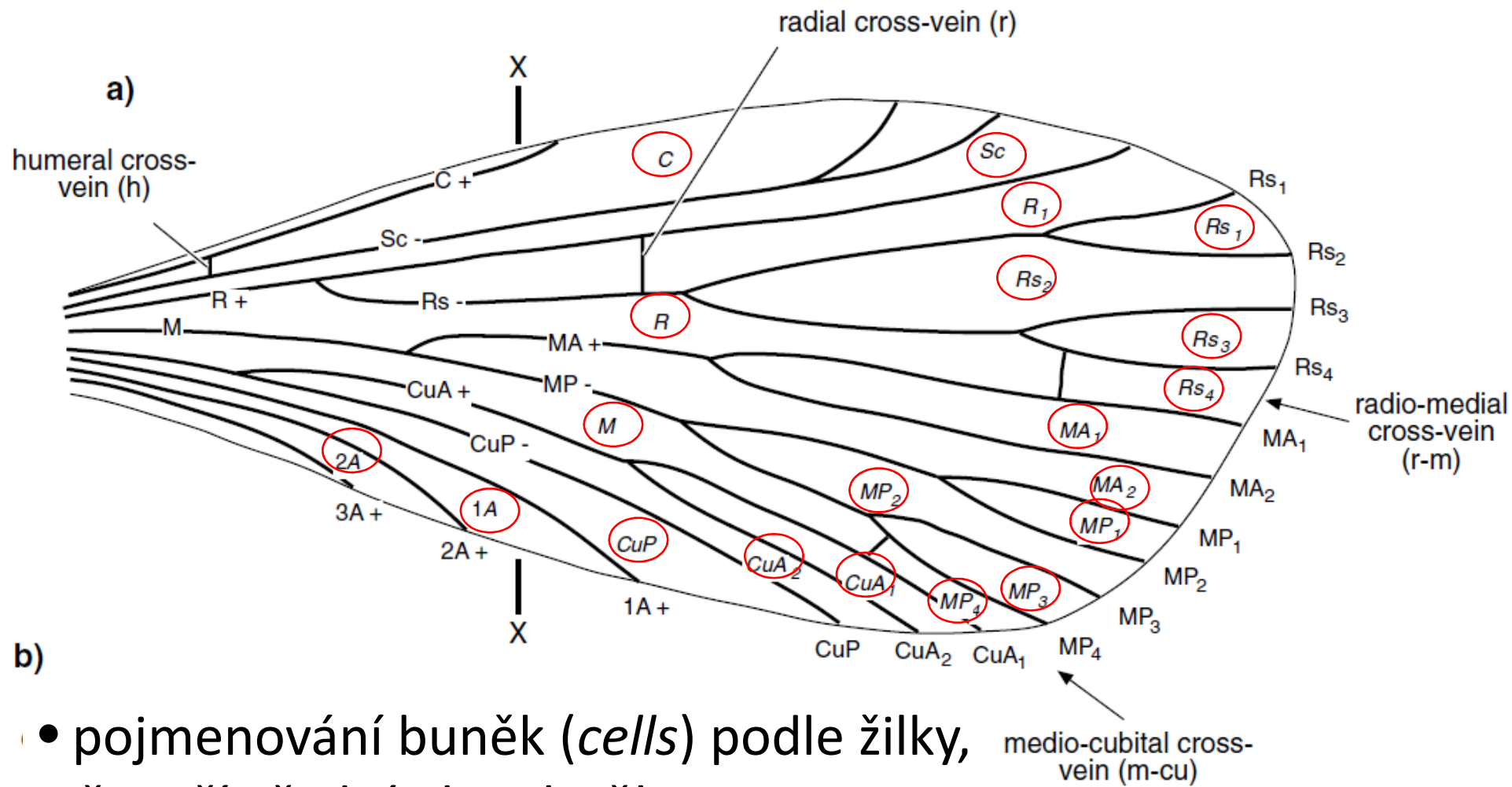


- generalizované křídlo (**archedictyon**) se znázorněnými hlavními žilkami a jejich konvenční nomenklaturou (Comstock & Needham 1898, 1899, modifikováno)
- precosta (PC – u současného hmyzu splynulá s C), costa (C), subcosta (Sc), radius (R, + radiální sektor Rs), media (M: anteriorní MA a posteriorní MP), cubitus (Cu: anteriorní CuA, posteriorní CuP), anální žilky (A), jugální žilky (J – většinou redukované)

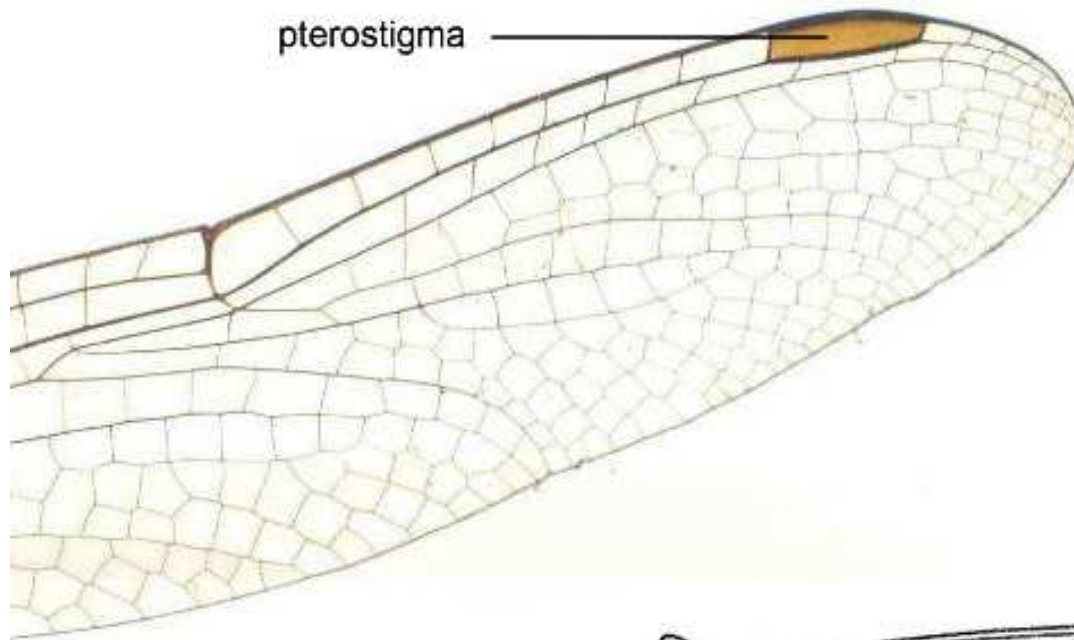
- každá žilka má anteriorní konvexní (+) a posteriorní konkávní (-) větev



**Křídlo –
archedictyon**

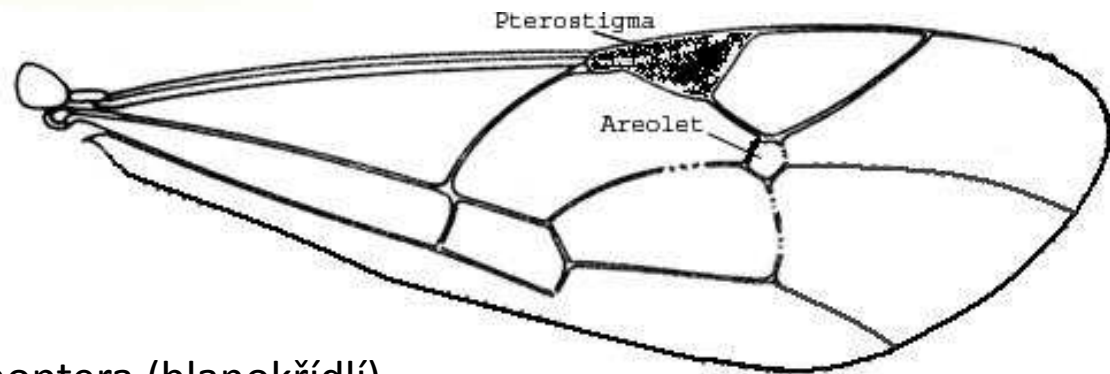
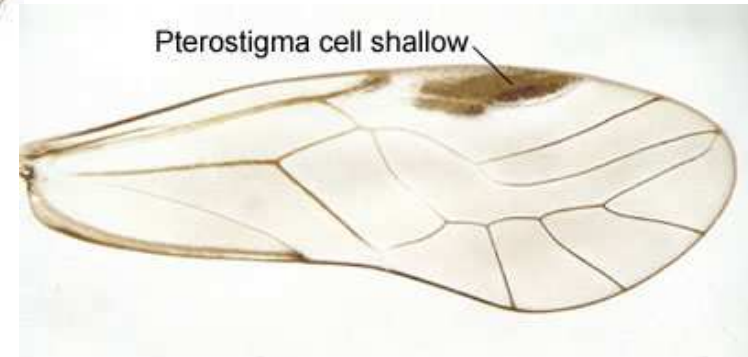


- pojmenování buněk (*cells*) podle žilky, jež tvoří přední okraj buňky
- buňky otevřené (dotýkají se okraje křídla) nebo uzavřené (ze všech stran žilkami)



Odonata (vážky)

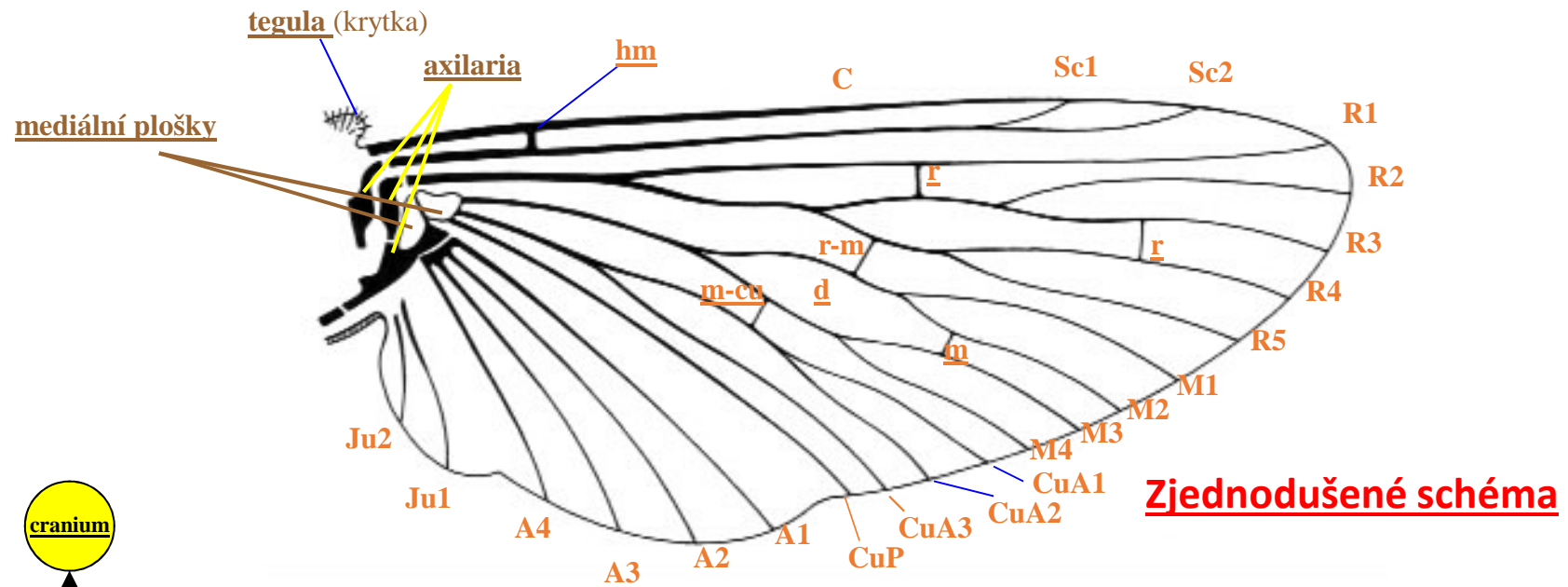
Psocodea (pisivky)



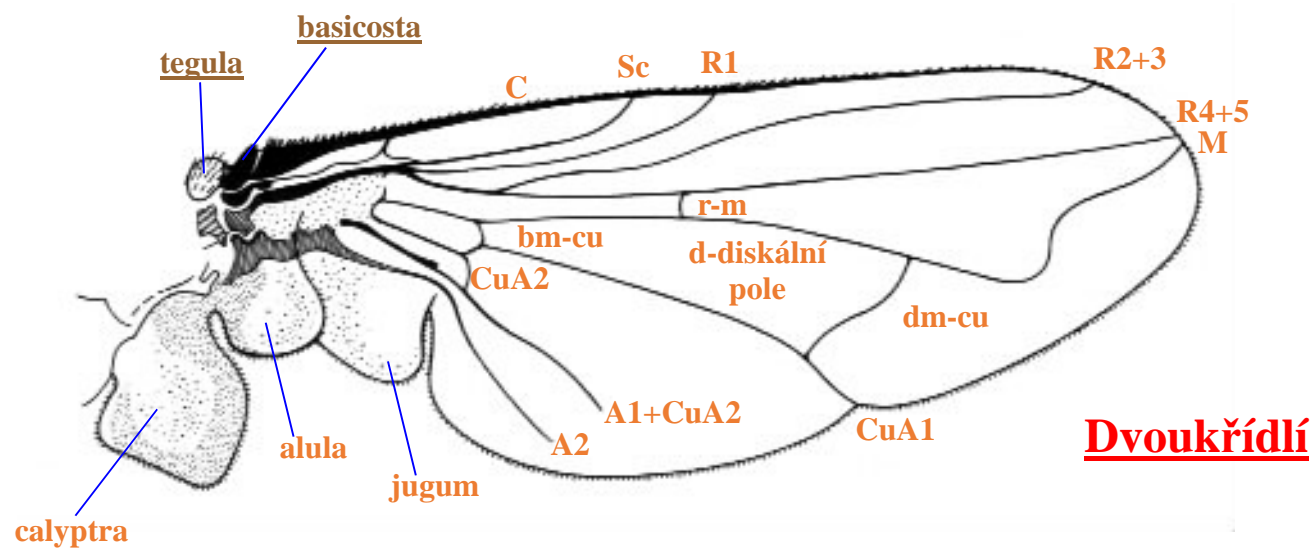
Hymenoptera (blanokřídlí)

- **pterostigma (plamka):** pigmentovaná/sklerotizovaná buňka na předním okraji křídla (Odonata, Hymenoptera, Psocodea, Hemiptera, Megaloptera, Mecoptera) – snižuje chvění křídla při letu

Křídlo



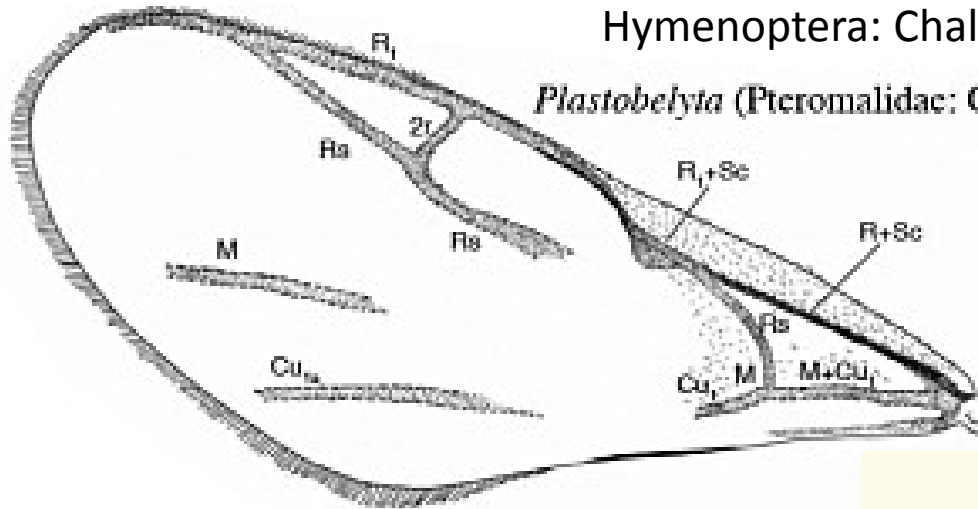
cranium



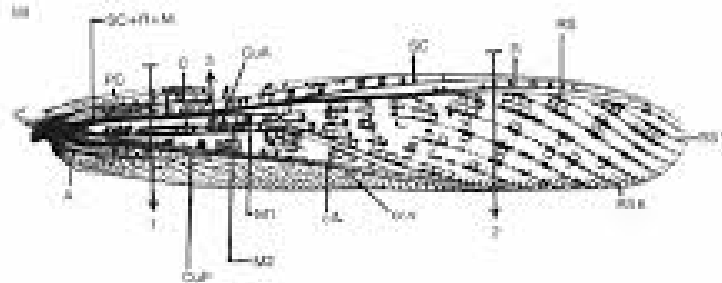
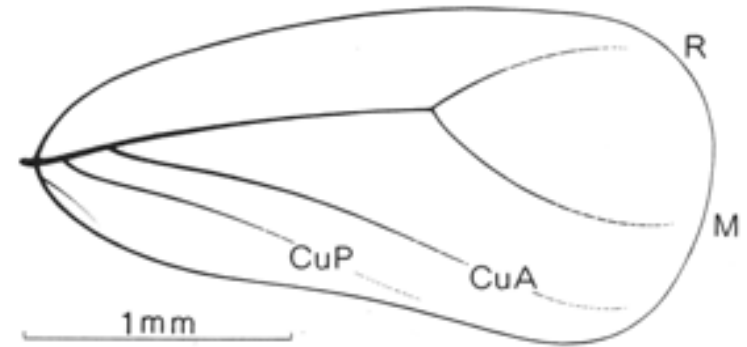
Odvozené podoby žilnatiny

Hymenoptera: Chalcidoidea

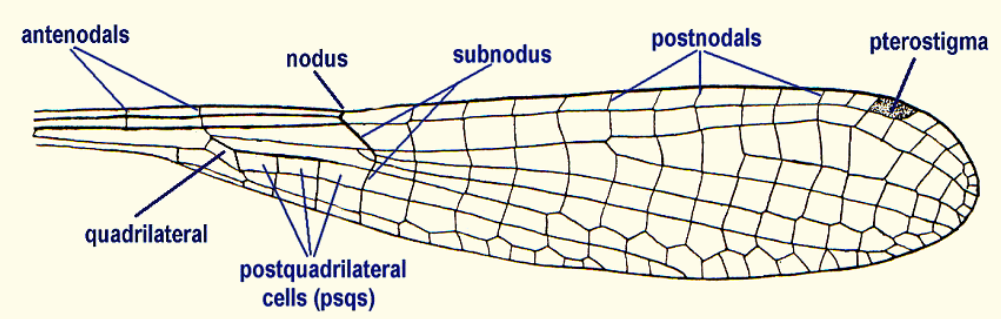
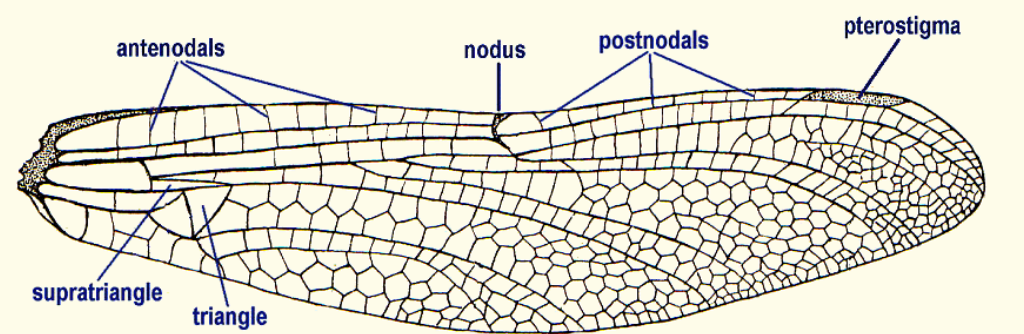
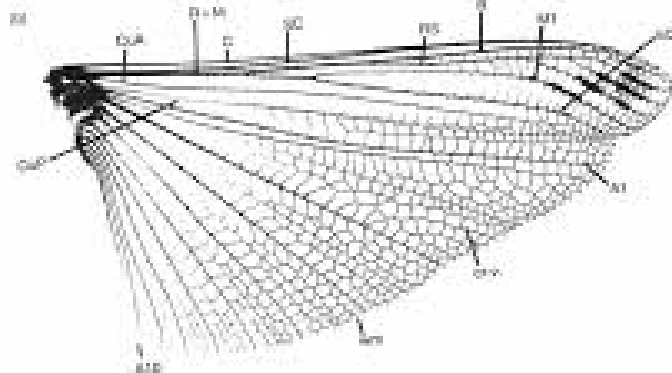
Plastobelyta (Pteromalidae: Ormocerinae)



Hemiptera: Aleyrodomorpha

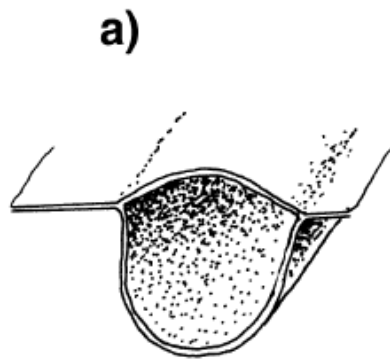


Orthoptera

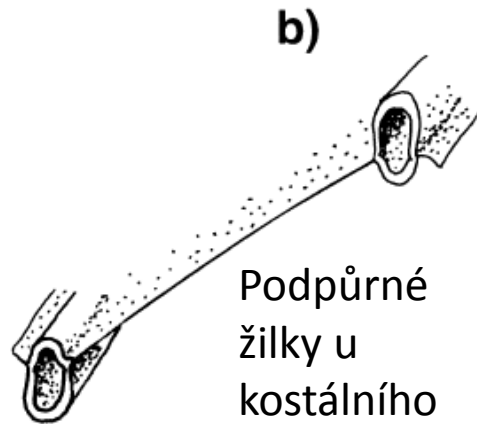


Typical wings of Odonata, indicating principal features used in descriptions and keys. Anisoptera (Dragonflies, above), and Zygoptera (Damselflies, below)

- struktura žilek ovlivňuje mechanickou pevnost křídla



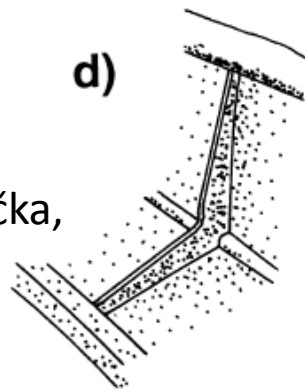
Sc u Lepidoptera



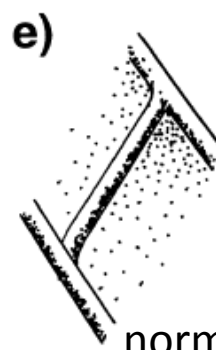
Podpůrné žilky u kostálního okraje u Odonata



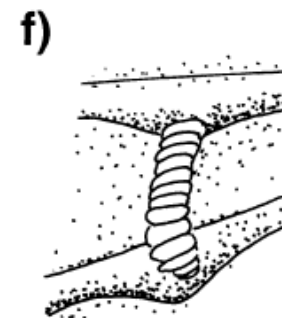
zadní křídlo Orthoptera: pevný okraj + flexibilita pro skládání



pevná příčka, Odonata



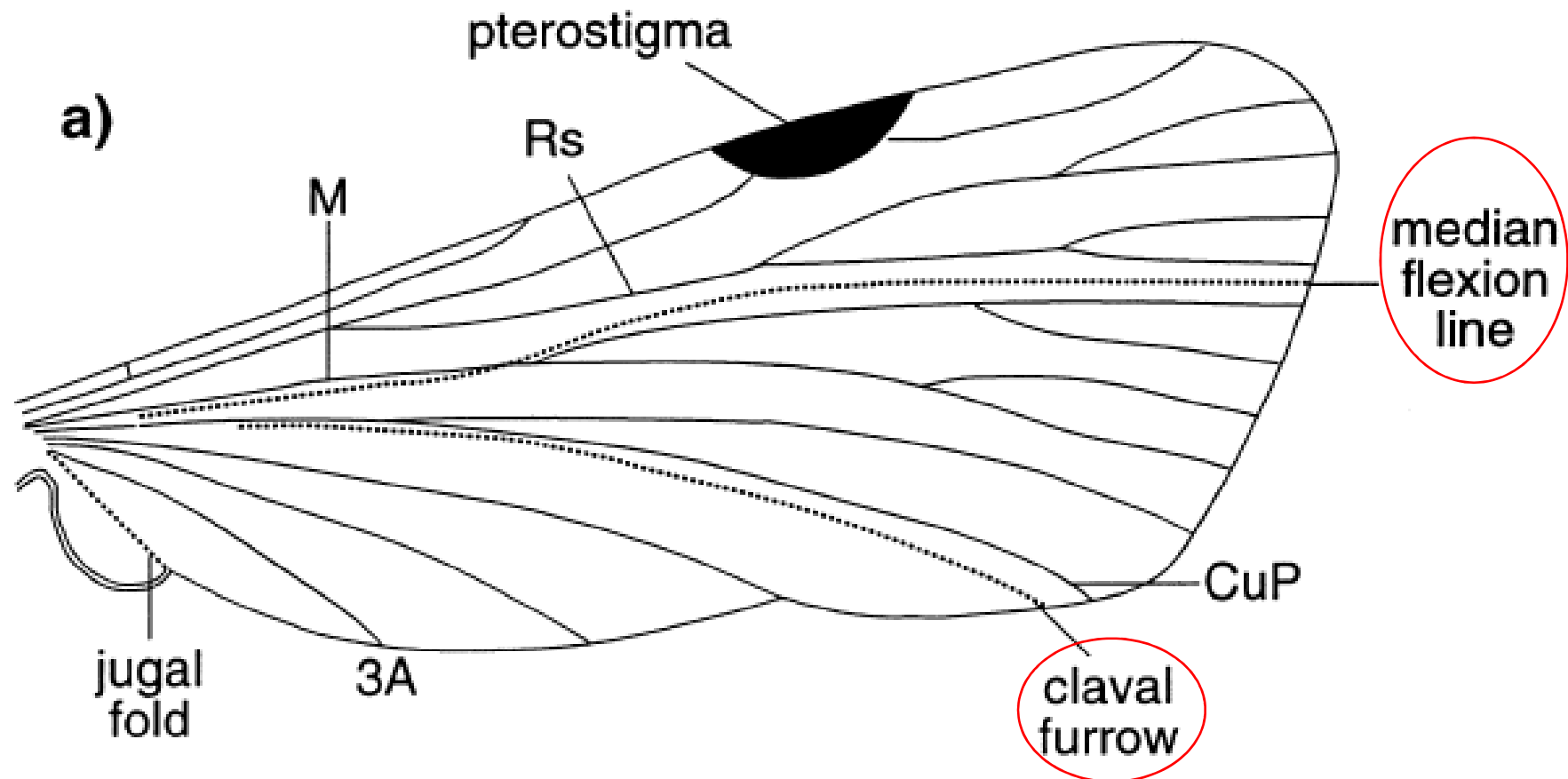
normální příčka, Odonata

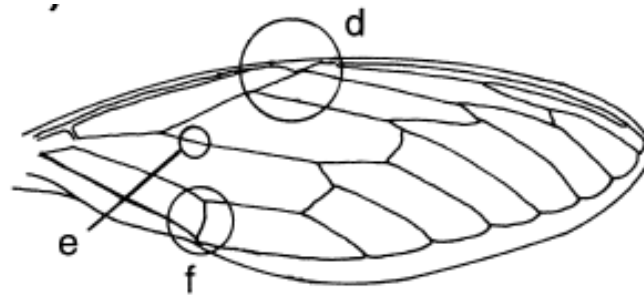
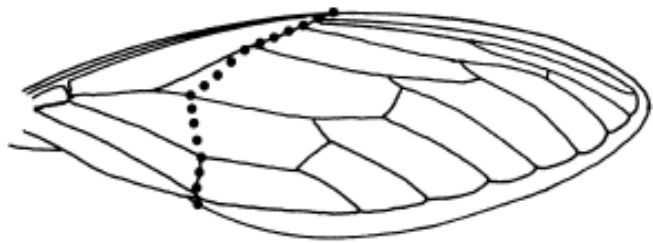


flexibilní příčka, Diptera

Linie ohybu křídla (*flexion lines*) - podélné

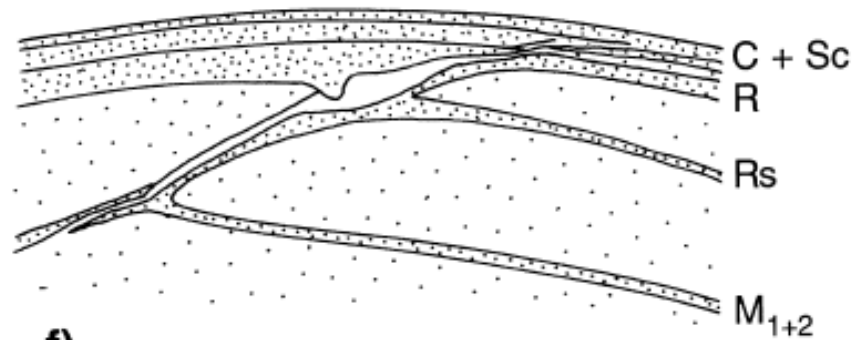
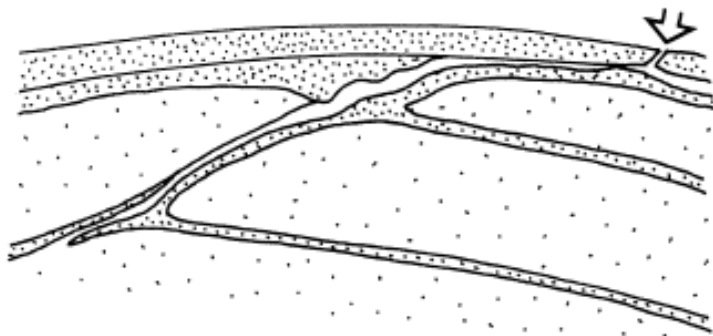
- nutná je pevnost při pohybu dolů, ale zároveň flexibilita při pohybu nahoru





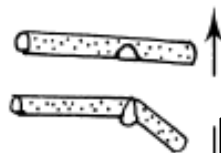
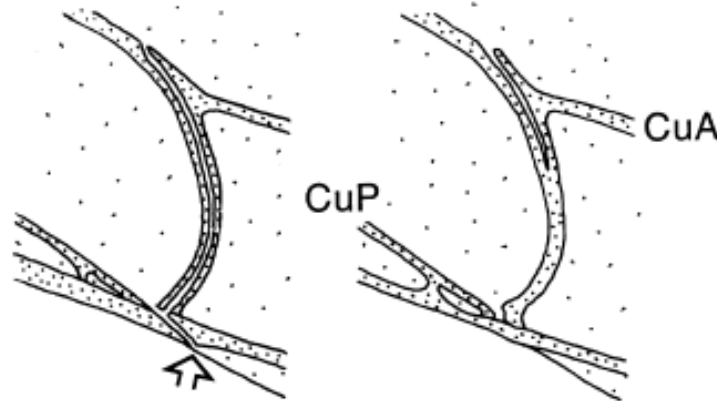
d) ventral

dorsal



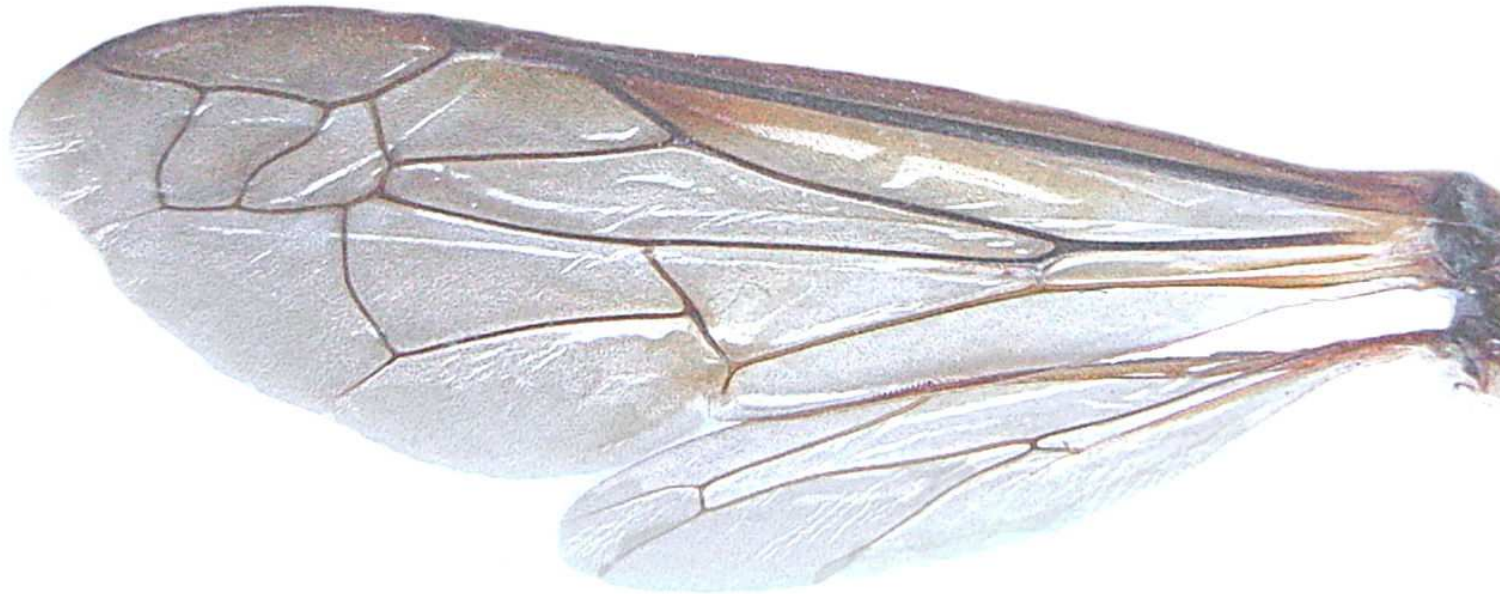
e) ventral dorsal

f) ventral dorsal



Linie ohybu křídla – příčná – ohnutí dist. části dolů při pohybu nahoru

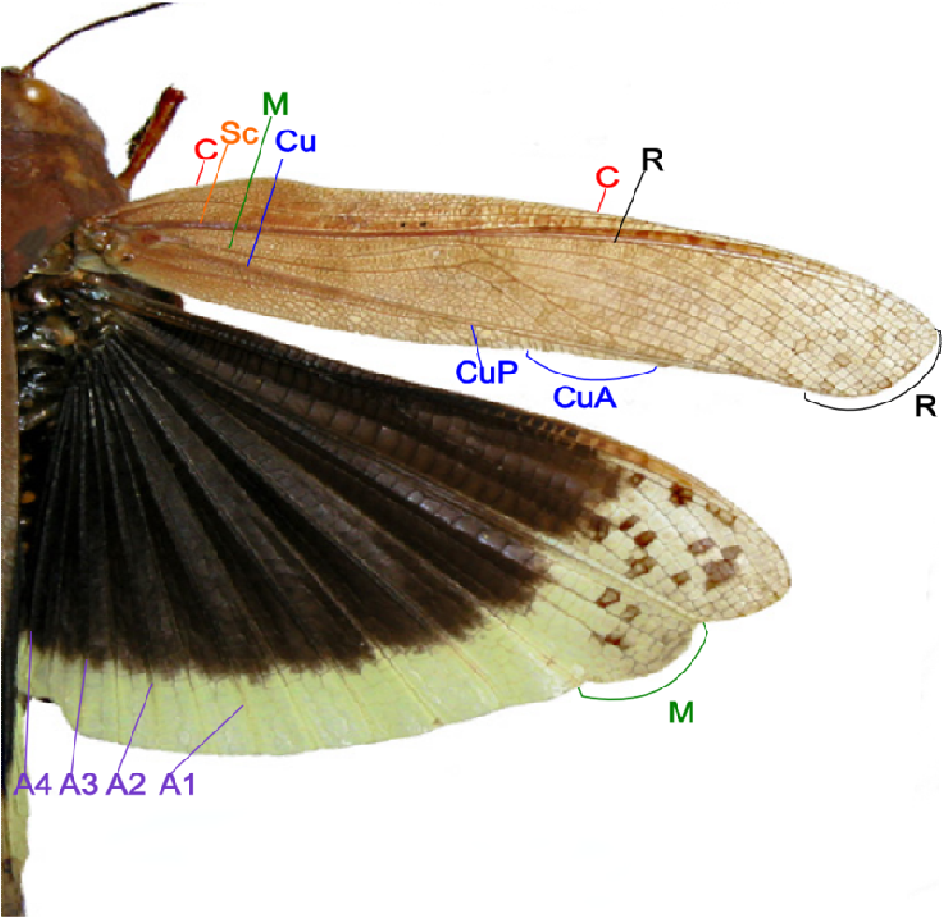
Sklady křídla (*folding lines*)



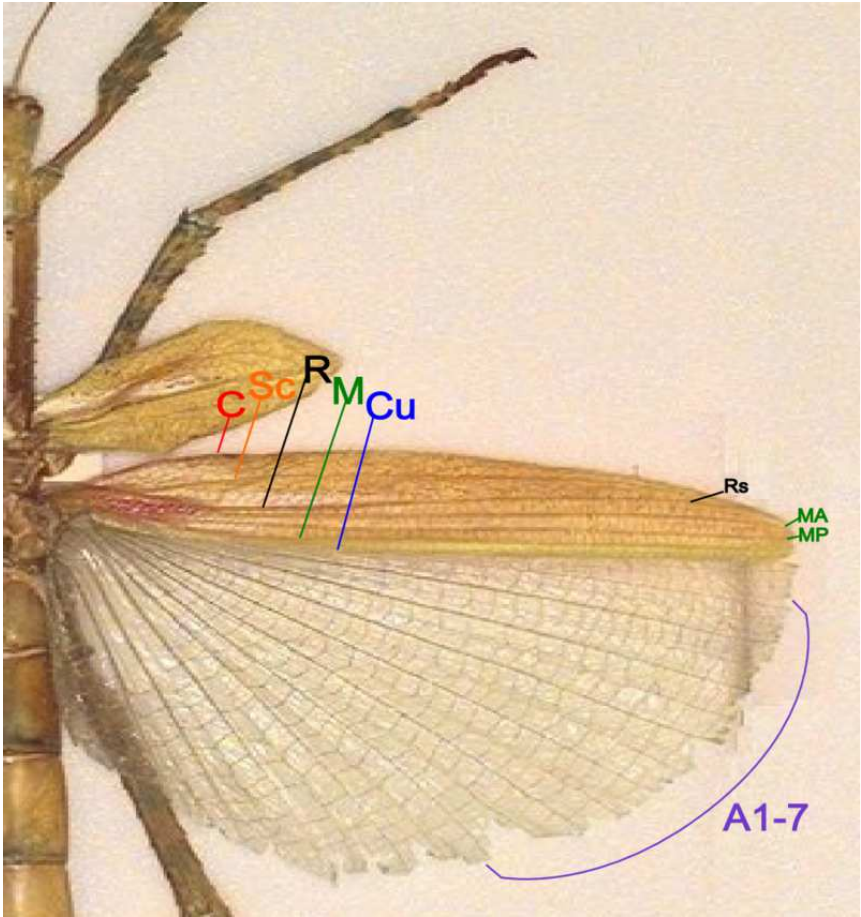
Hymenoptera: Vespidae – podélné skládání



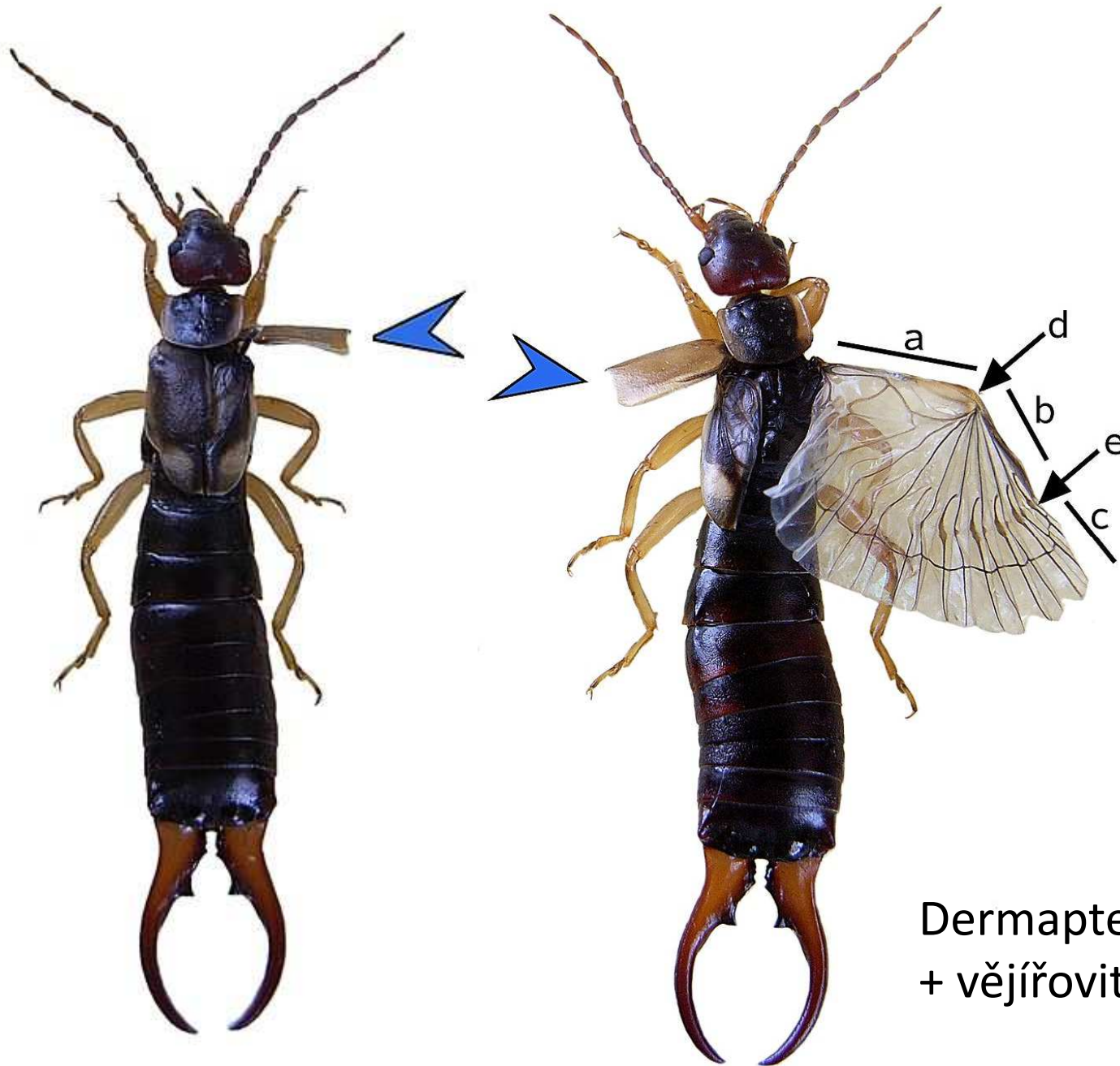
Polyneoptera – vejířovité skládání



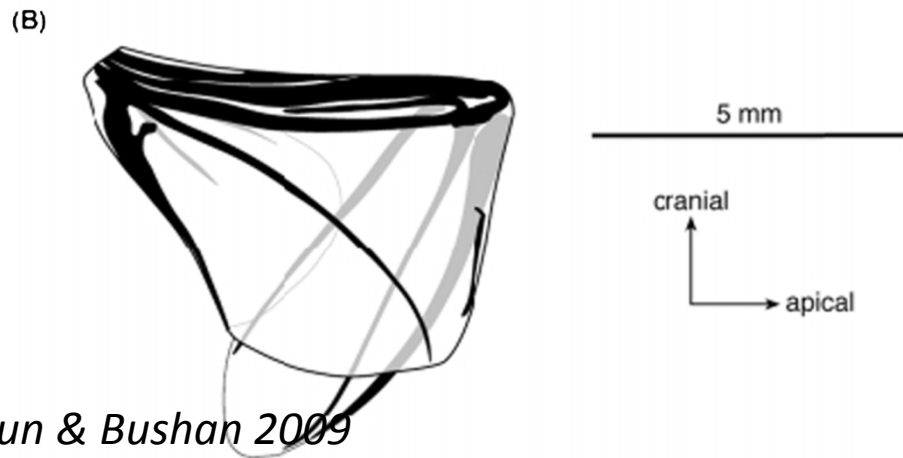
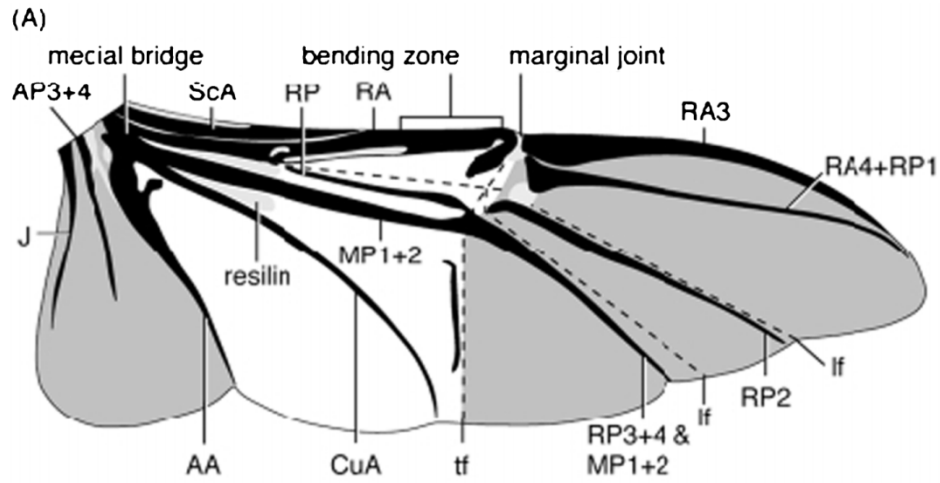
Orthoptera



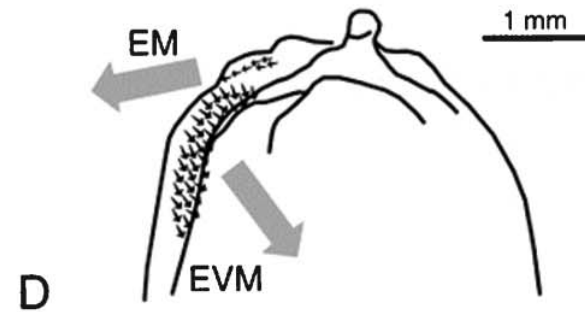
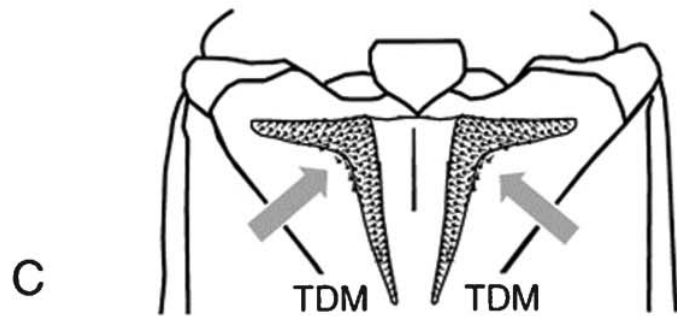
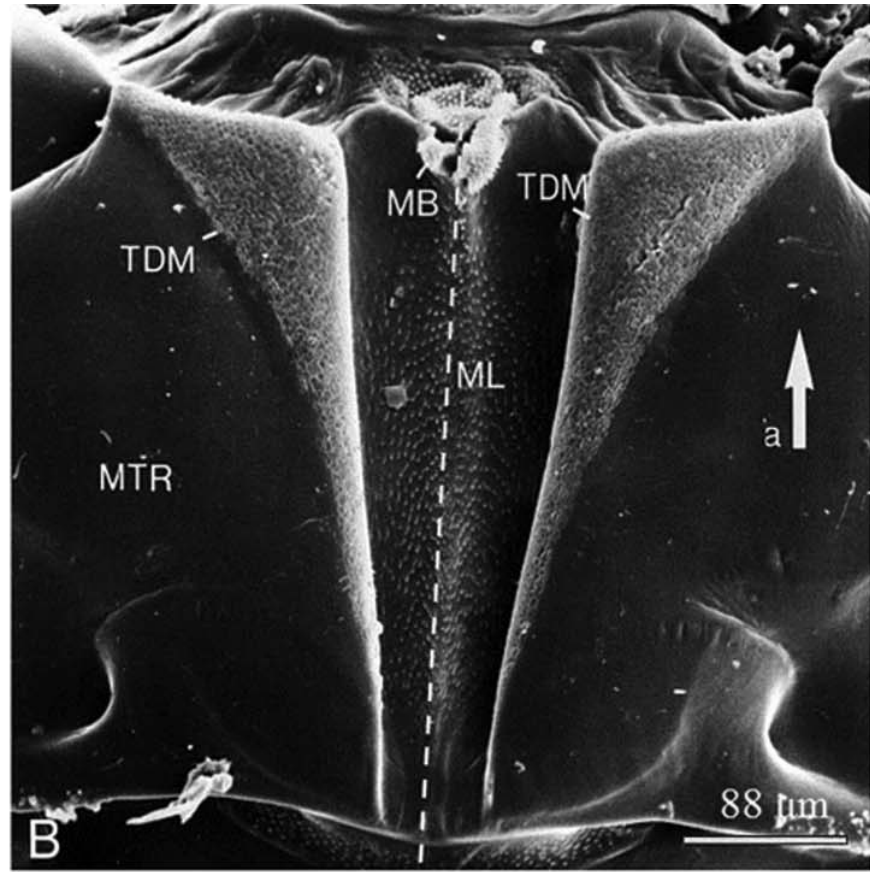
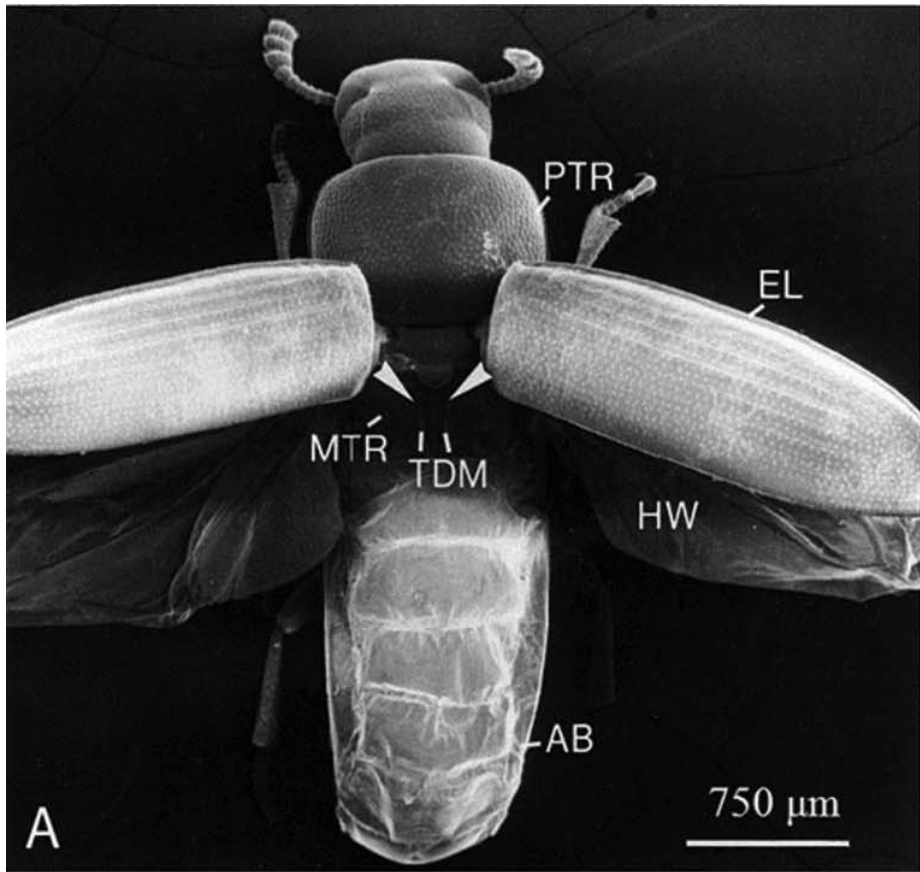
Phasmatodea



Dermaptera: příčné
+ vějířovité skládání

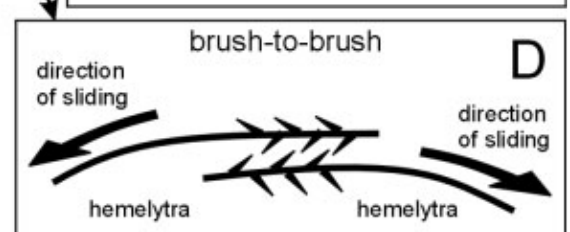
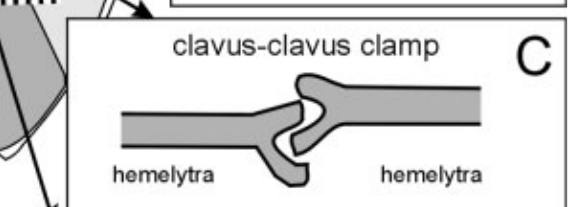
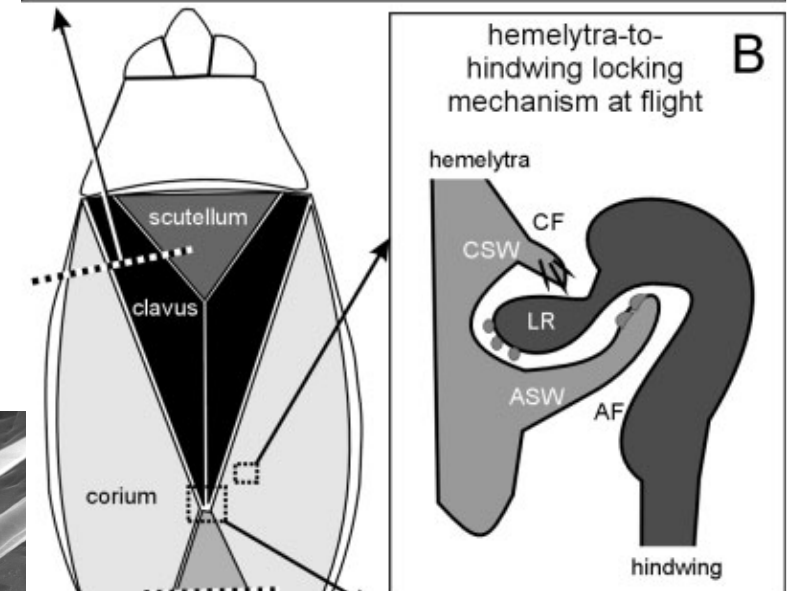
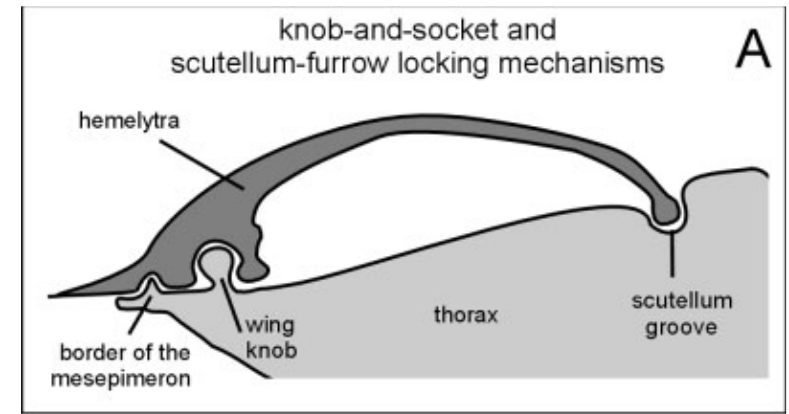
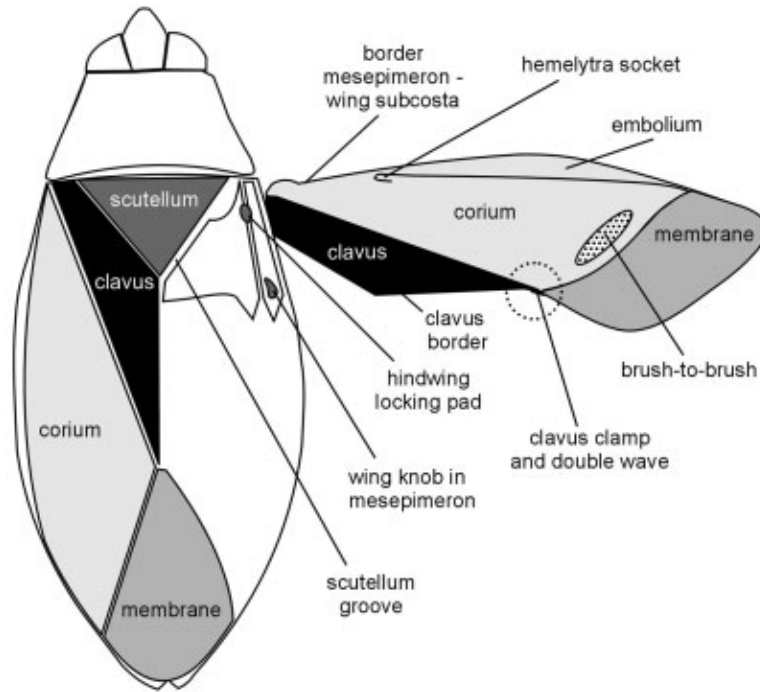


Coleoptera – příčné skládání

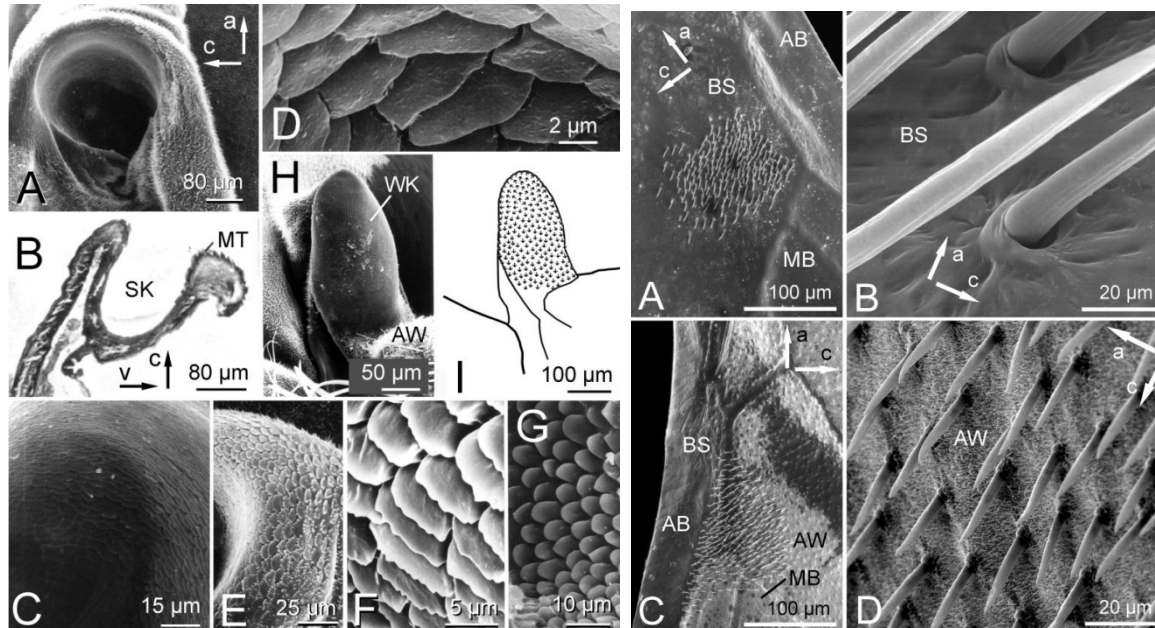


- zámkový mechanismus k upevnění křídel v klidu (pole mikrotrichií)

Hemiptera:
 Heteroptera:
 Nepomorpha

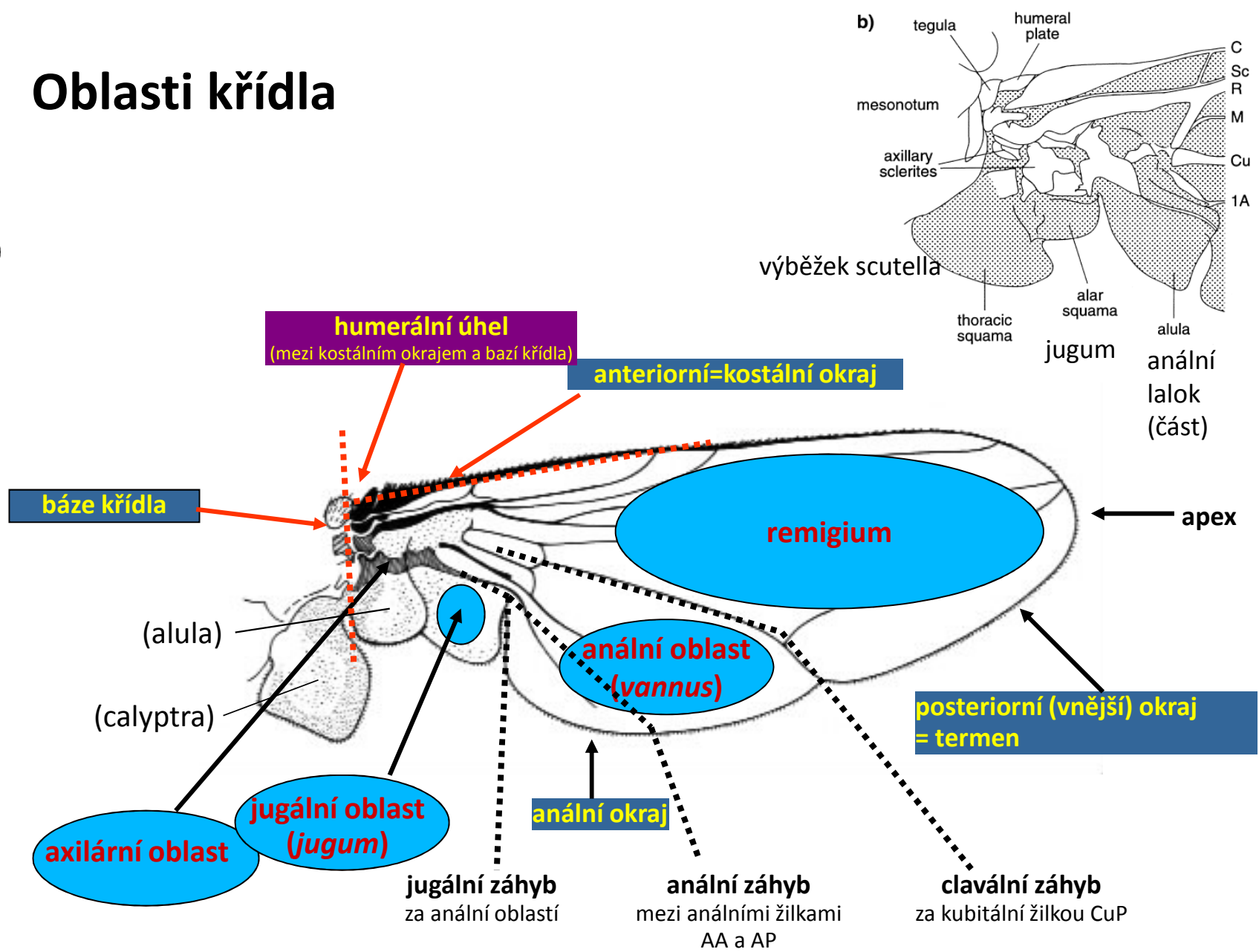


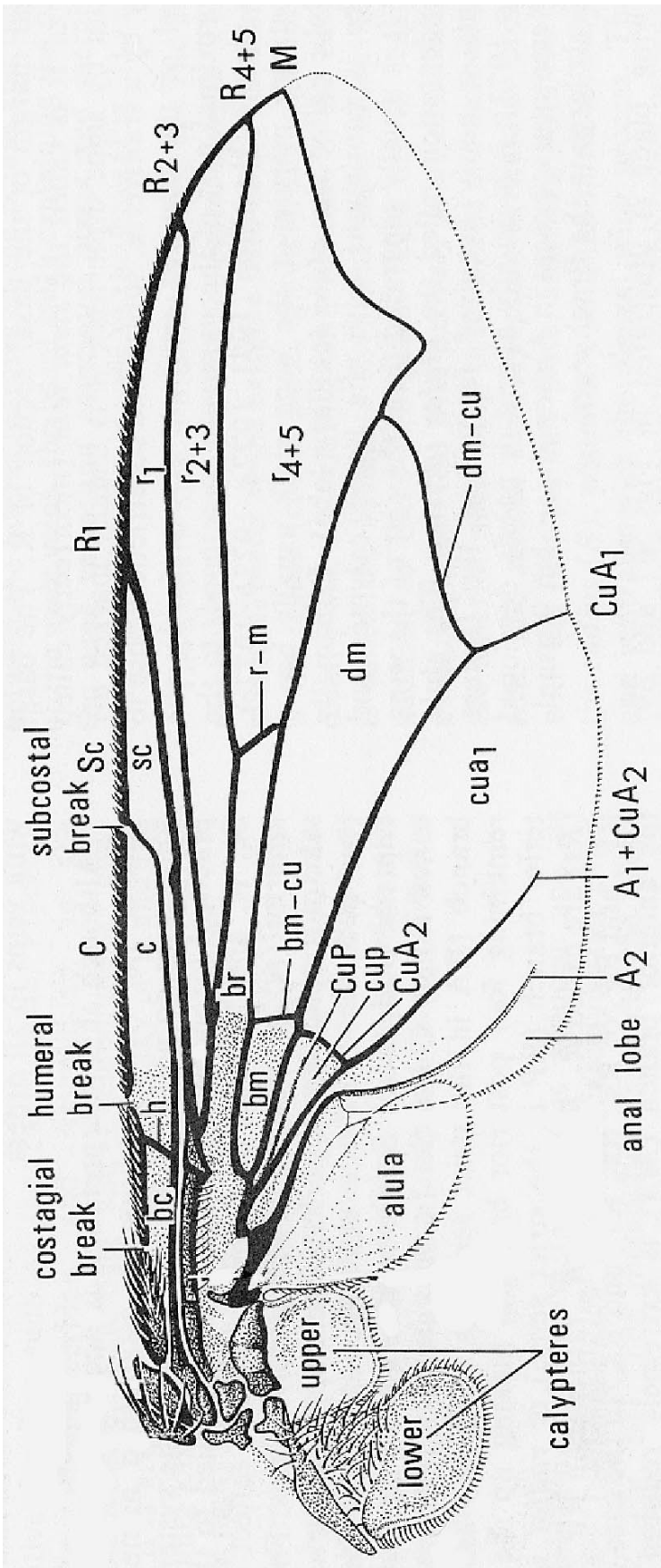
Gorb & Goodwyn 2003



Oblasti křídla

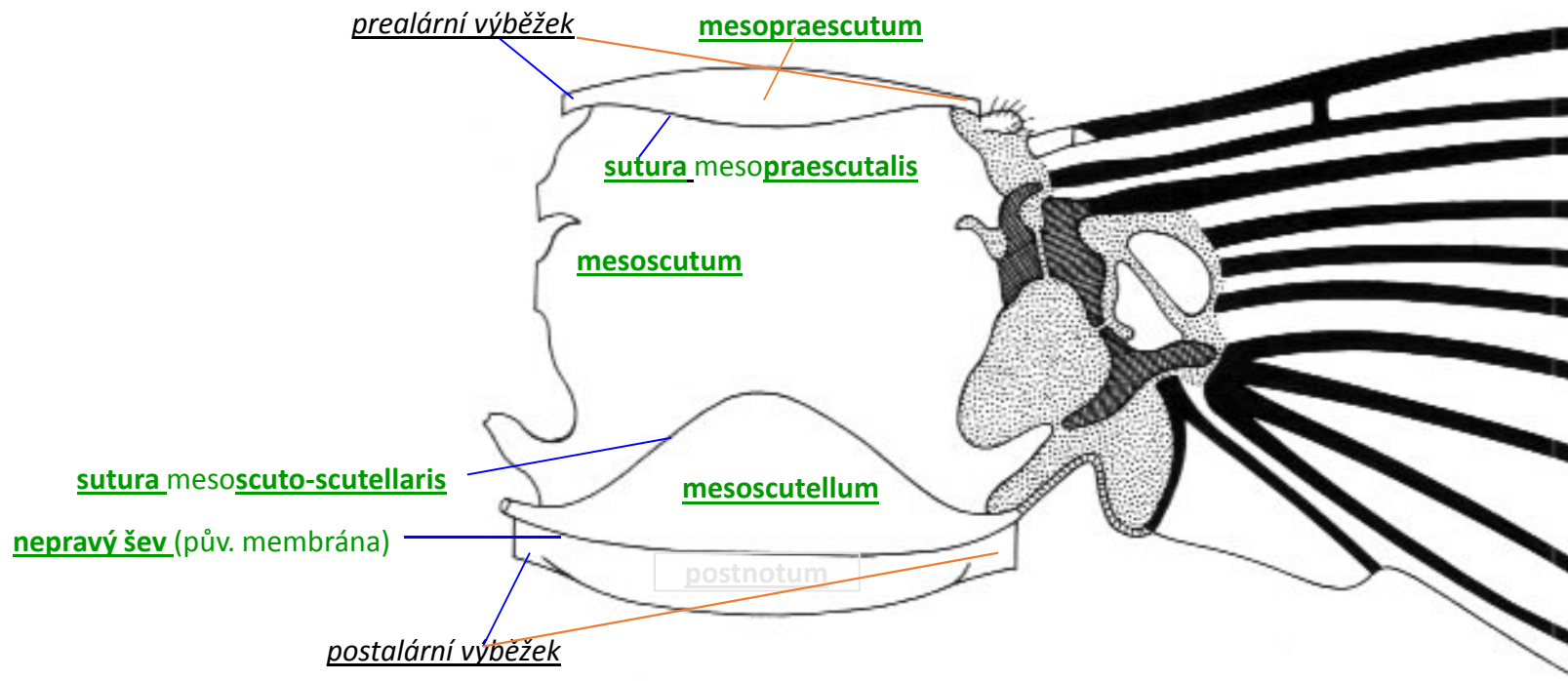
cranium



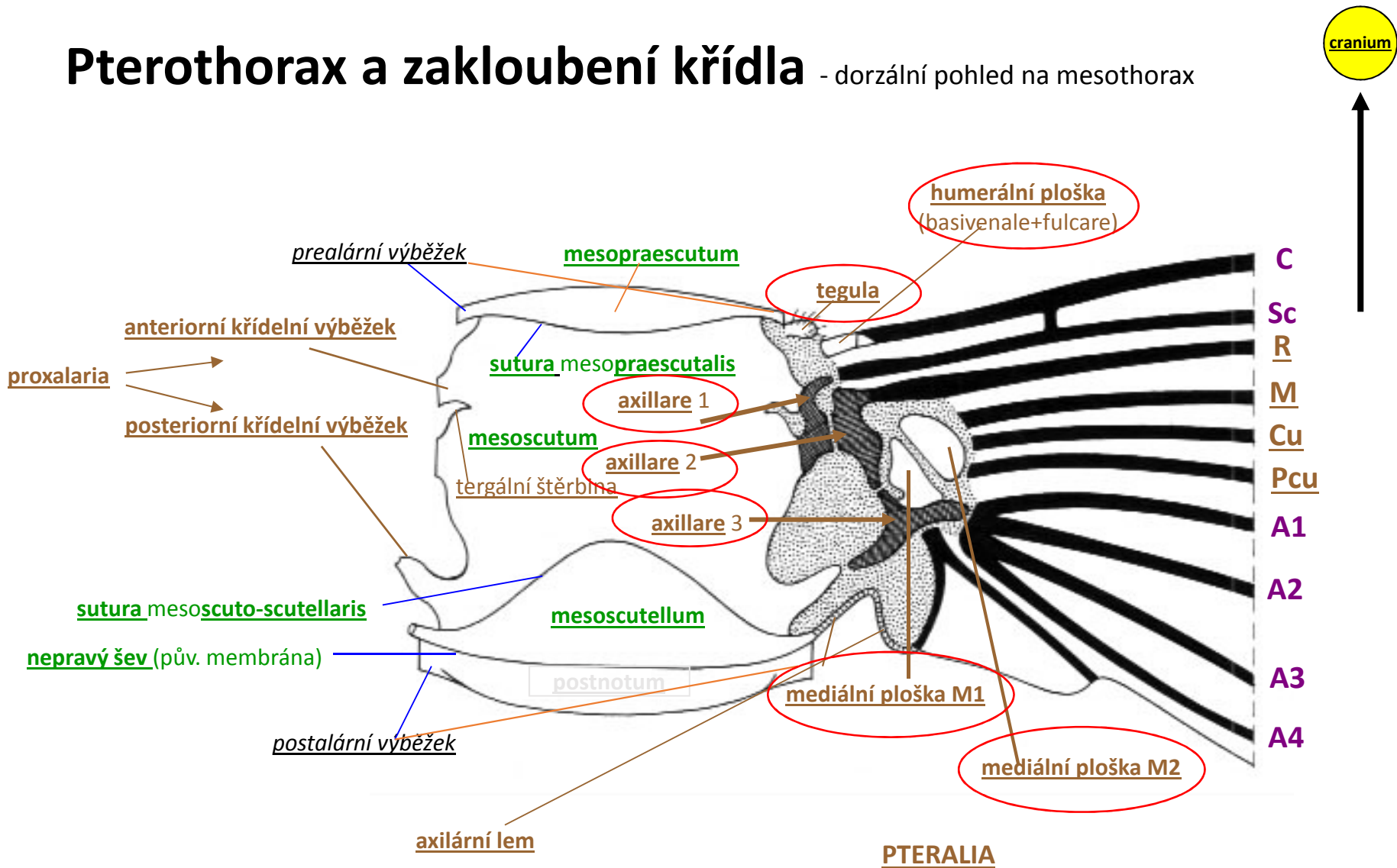


Pterothorax a zakloubení křídla - dorzální pohled na mesothorax

cranium

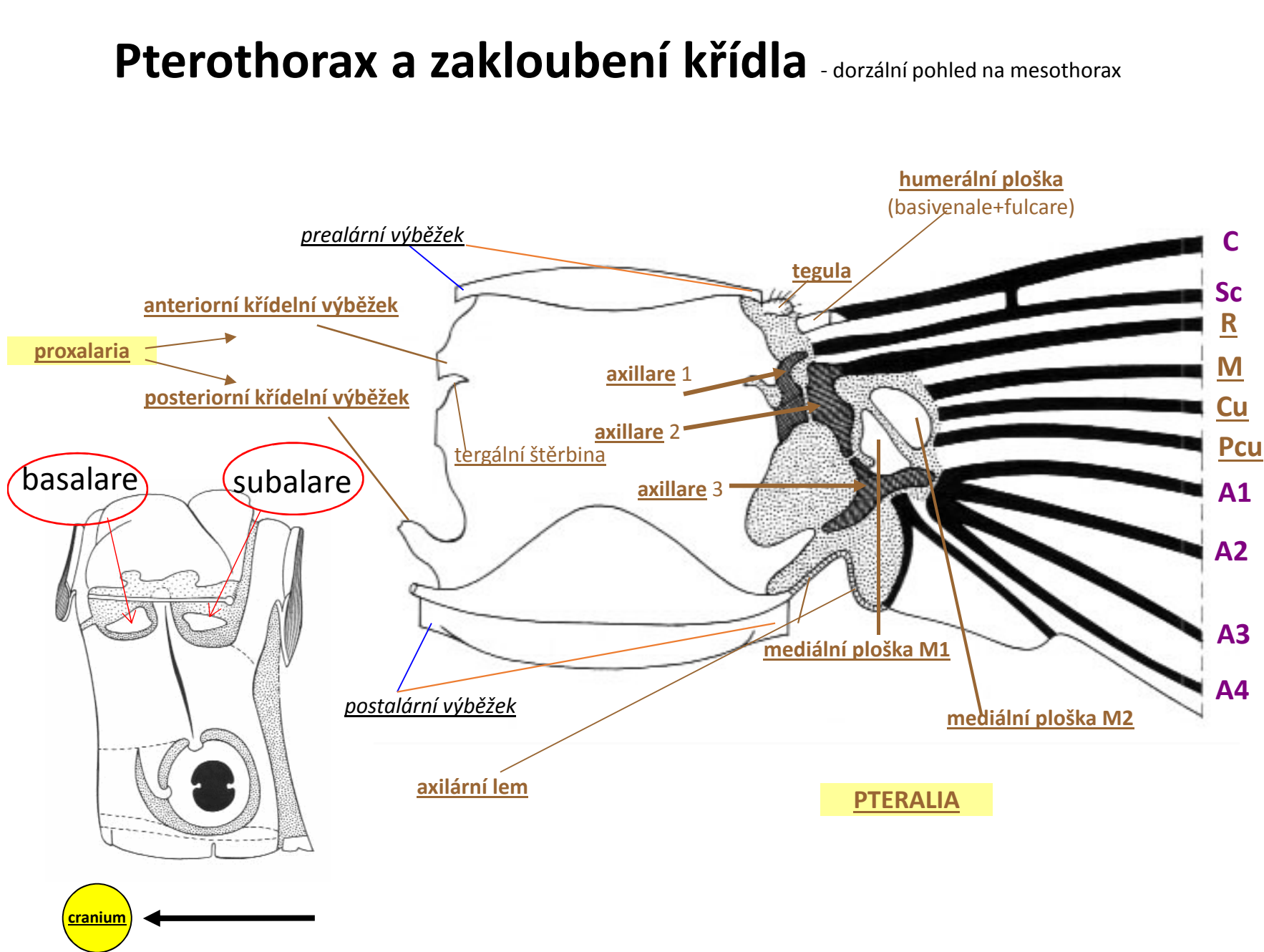


Pterothorax a zakloubení křídla - dorzální pohled na mesothorax



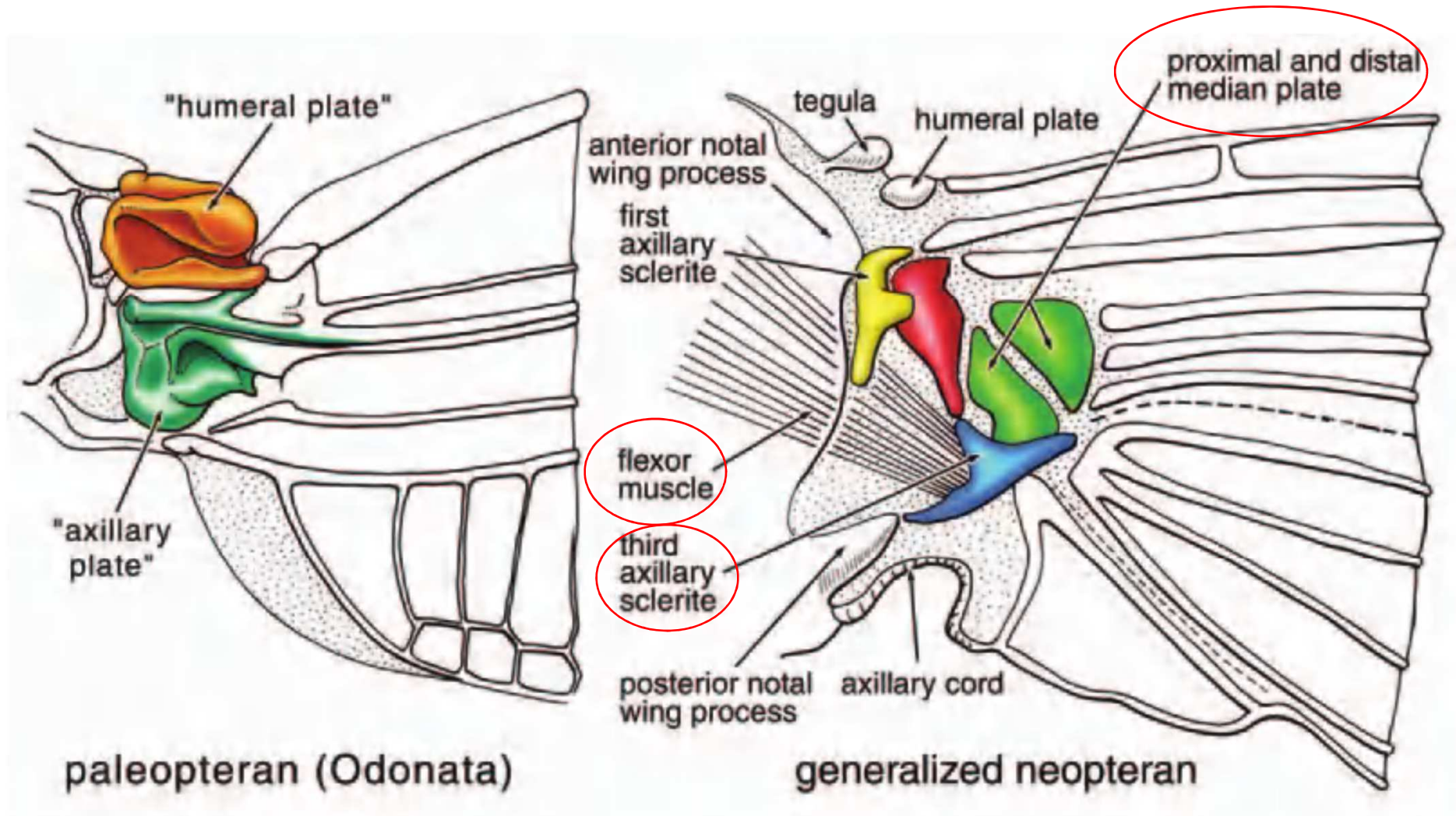
- **axilární sklerity** – přenáší pohyby hrudi způsobované létacími svaly na křídlo, u neopterního hmyzu jsou tři (u Orthoptera a Hymenoptera 4)
- 1-2 **mediální plošky**, **humerální ploška**, **tegula** (smyslová funkce)

Pterothorax a zakloubení křídla - dorzální pohled na mesothorax



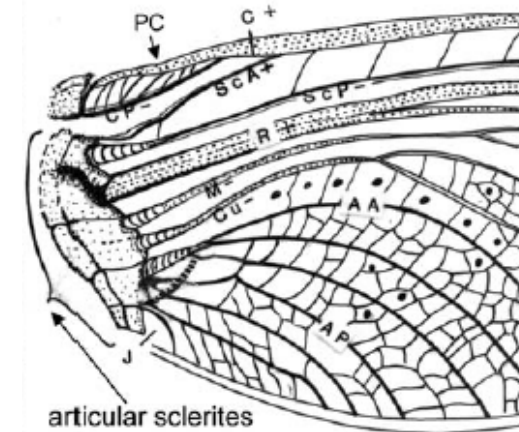
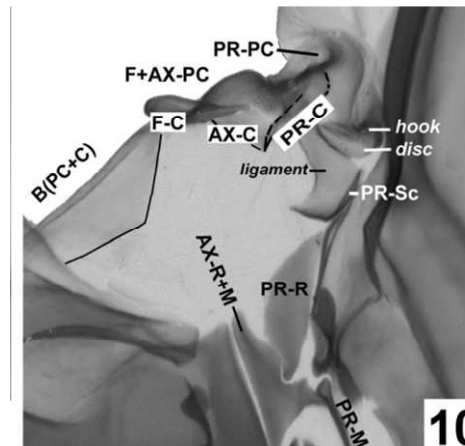
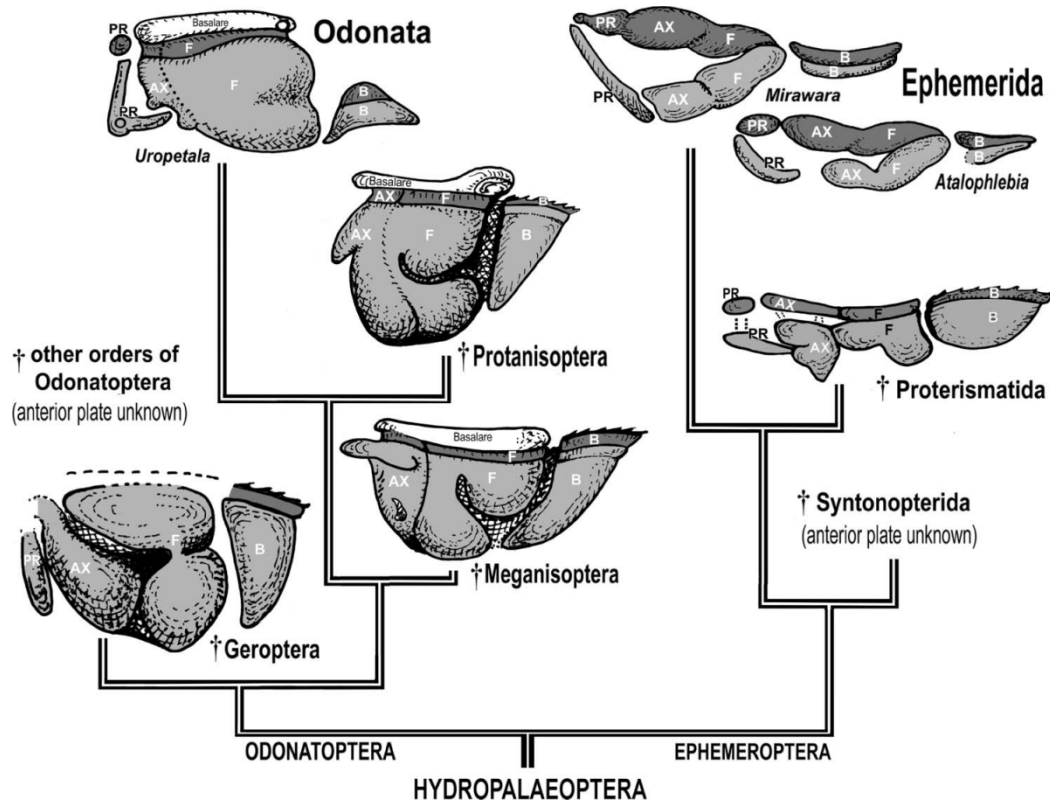
Palaeoptera vs. Neoptera

- Crampton (1924), Martynov (1925)



Palaeopterie

- splynutí bazálních skleritů křídla u dnešních jepic a vážek
- adaptace k energicky výkonnému, příp. klouzavému letu (eliminuje tah svalů na přední okraj křídla k udržení křídel v otevřené pozici)



PALAEODICTYOPTERA

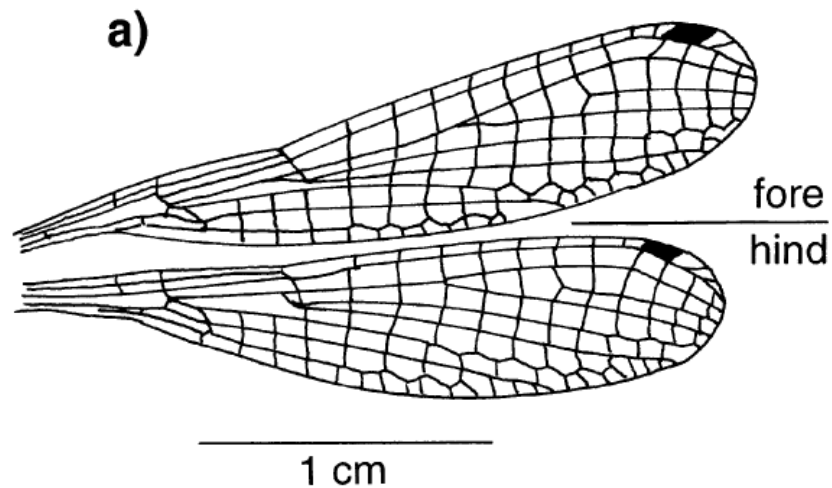
Neopterie

- schopnost složit křídla v klidu podélně a naplocho nad zadeček
- výhoda: umožňuje vstup do nových mikrohabitatů (mezi listí, pod kůru a kameny, do hrabanky), aniž by se poškodila křídla, a ukrýt se před predátory a konkurencí
- preadaptace k vývoji krovek, polokrovek apod.



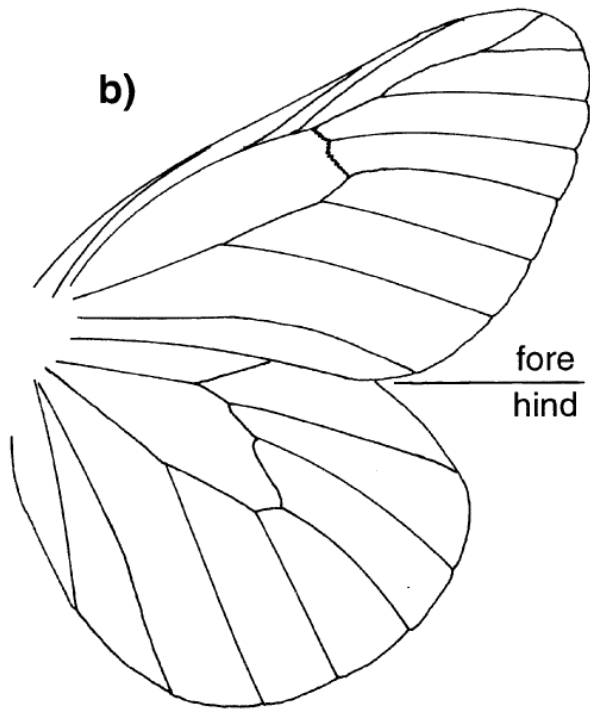
Modifikace tvaru křídel

- úzká, stopkovitá báze: pomalu létající skupiny (Odonata: Zygoptera, Neuroptera: Myrmeleontidae), redukce aerodynamické interference mezi protilehlými křídly – zlepšení manévrovacích schopností



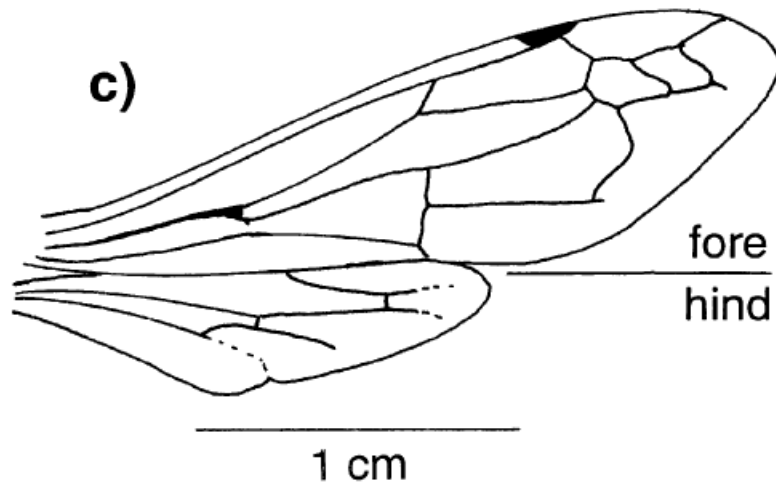
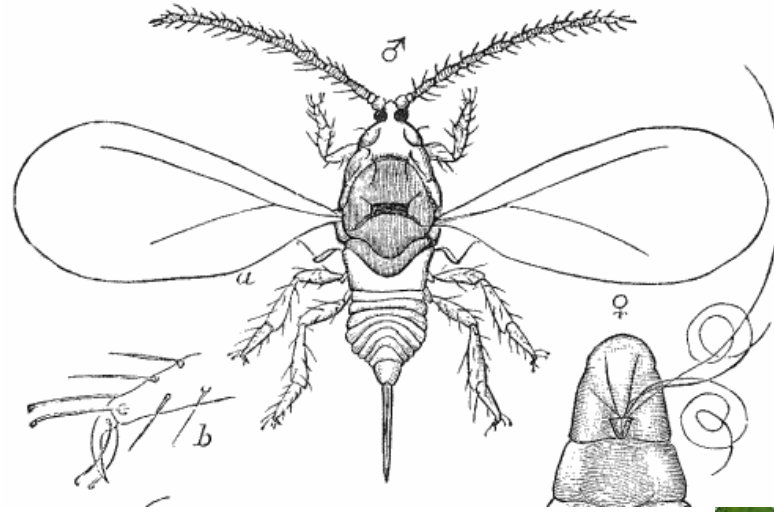
Modifikace tvaru křídel

- široká báze: rychlý let (Lepidoptera, Orthoptera, Hemiptera, Odonata: Anisoptera, Neuroptera: Ascalaphidae)
- zvýšení účinnosti a aerodynamické síly



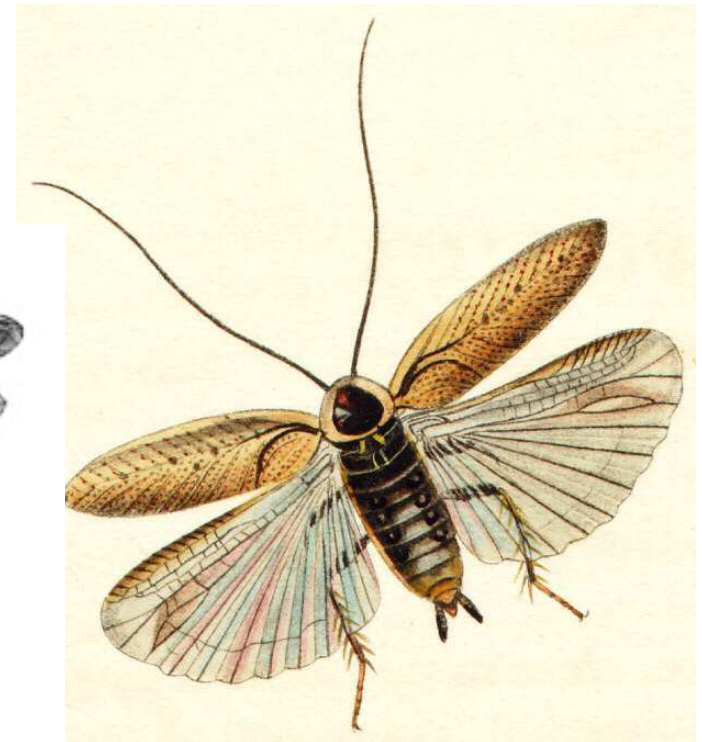
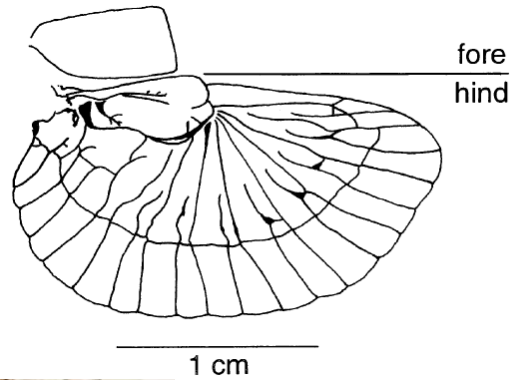
Modifikace tvaru křídel

- redukce zadních křídel:
Hymenoptera,
Ephemeroptera (až absence *Cloeon*),
Hemiptera:
Cocomorpha (až úplná absence)
- haltery: Diptera



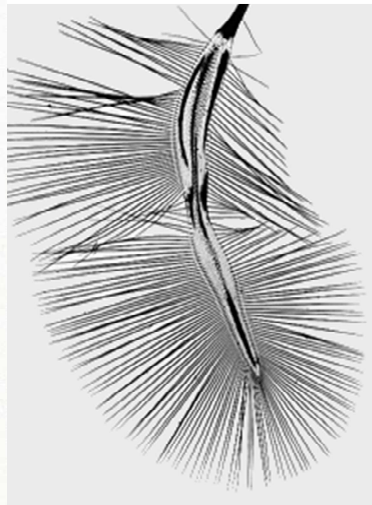
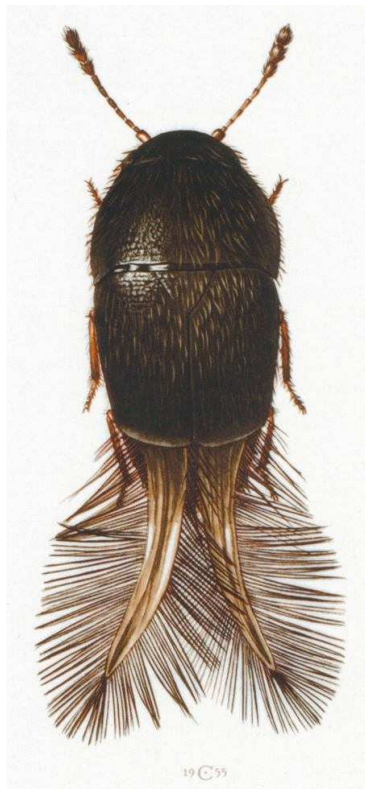
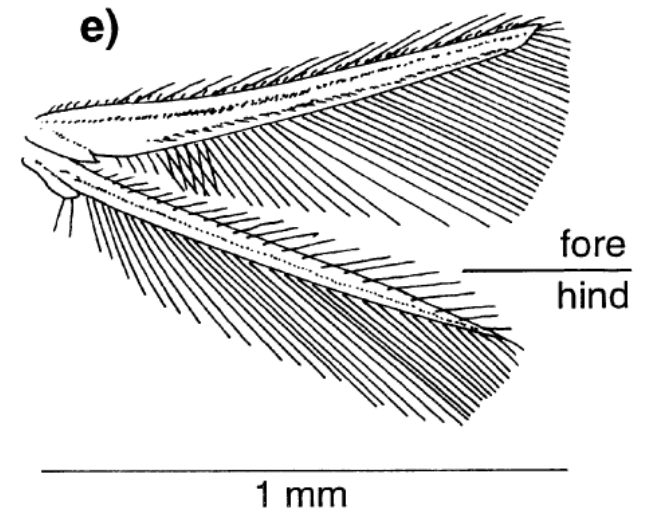
Modifikace tvaru křídel

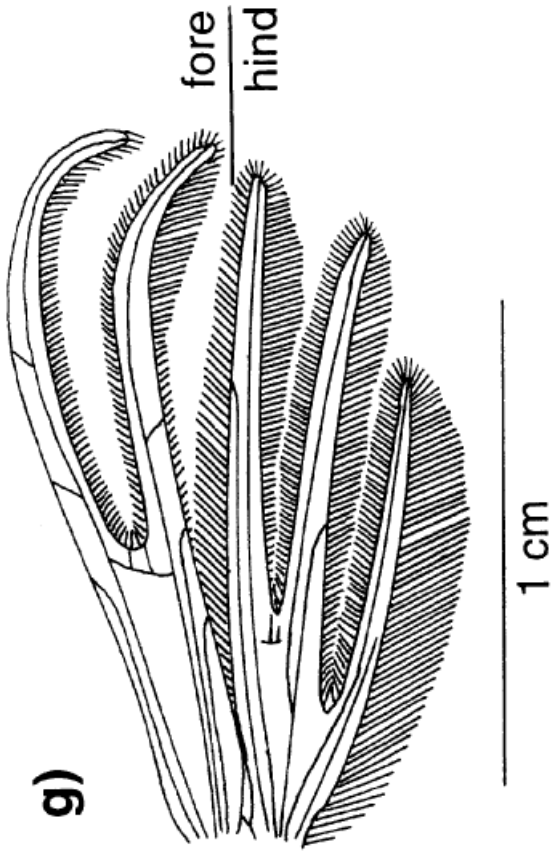
- zvětšení zadních křídel, vykonávajících let: Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Dermaptera, Plecoptera, Coleoptera



Modifikace tvaru křídel

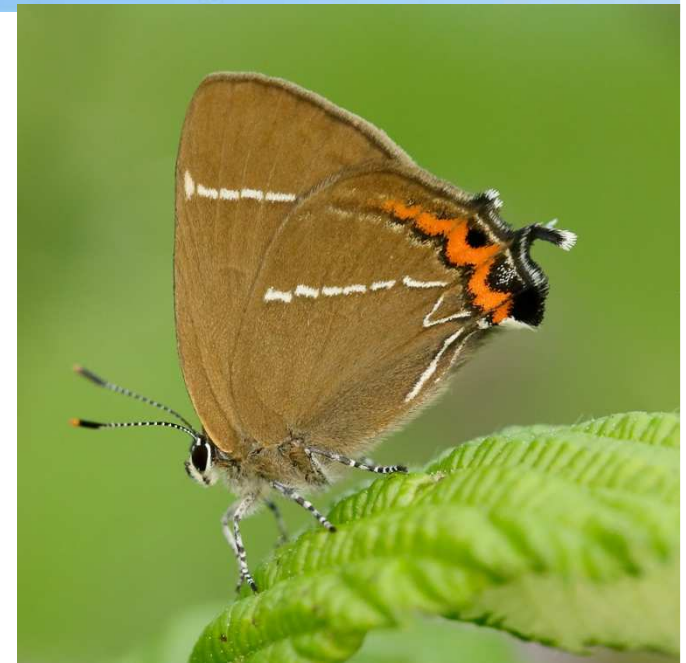
- zúžená křídla (stenopterie) s 1-2 podélnými žilkami a dlouhými lemy třásní: zvětšení plochy u drobného hmyzu: Thysanoptera, Hymenoptera: Mymaridae, Trichogrammatidae, Coleoptera: Ptiliidae, Lepidoptera: Pterophoridae, Tineoidea, Diptera: Culicidae





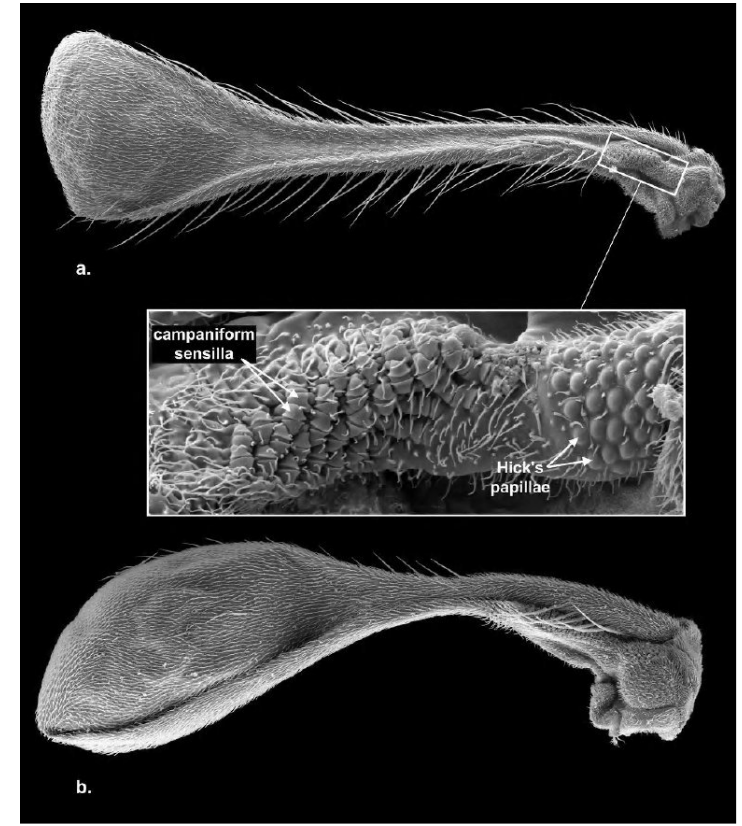
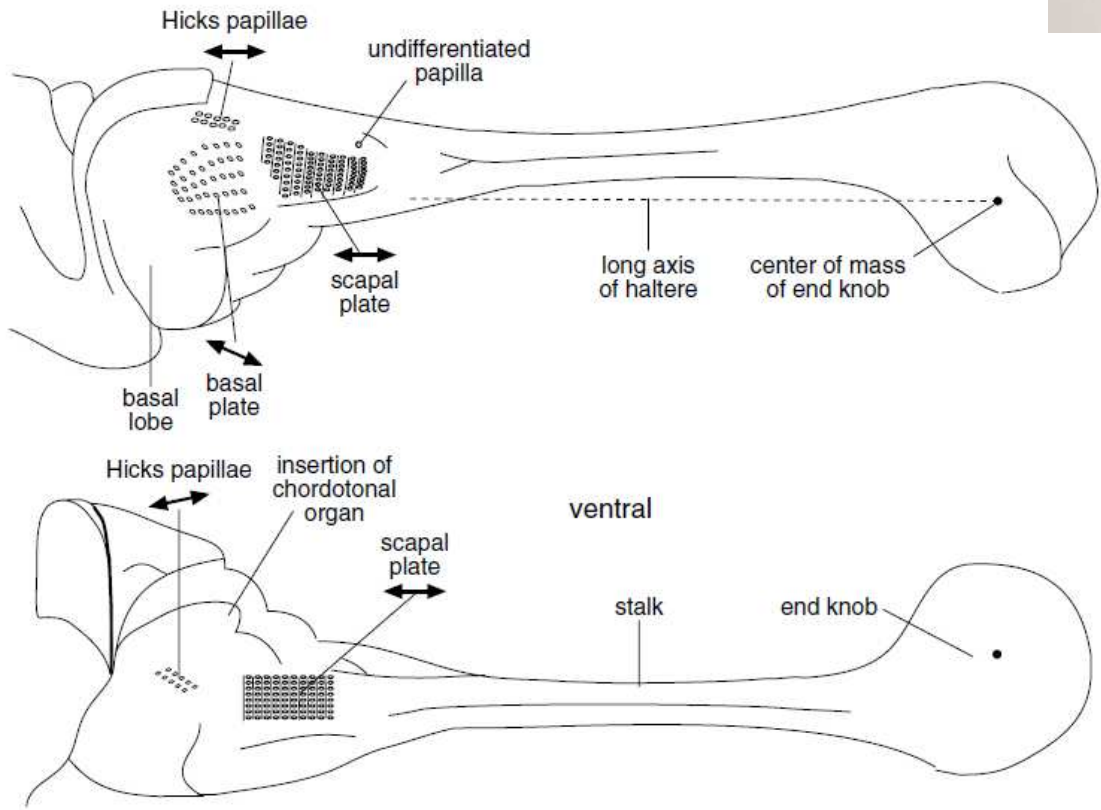
Modifikace tvaru křídel

- „ocasní“ výběžky: Lepidoptera: Papilionidae, Lycaenidae
- zúžená zadní křídla: Neuroptera: Nemopteridae, Lepidoptera: Zygaenidae
- odlákání pozornosti predátora dále od těla, zdánlivé zvětšení rozměru těla



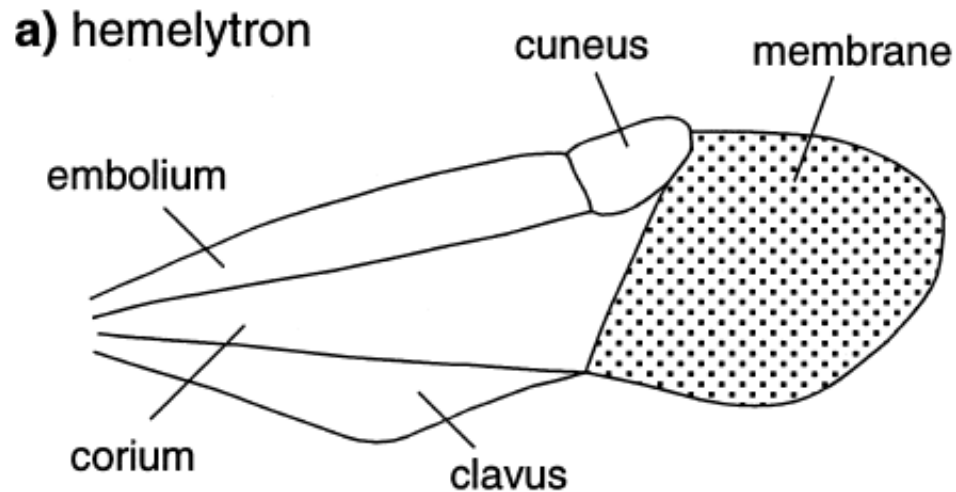
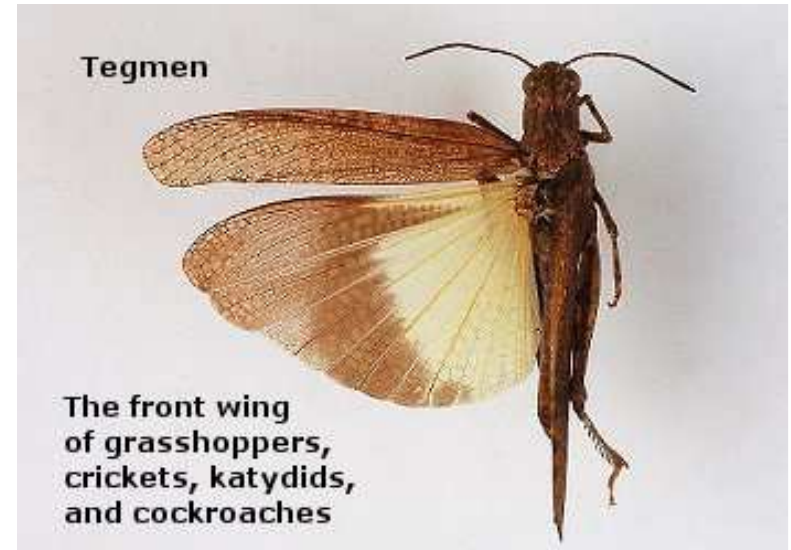
Modifikace funkce křídel

- **haltery** (kyvadélka) u Diptera: smyslové orgány udržující stabilitu letu (kampaniformní, chordotonální)



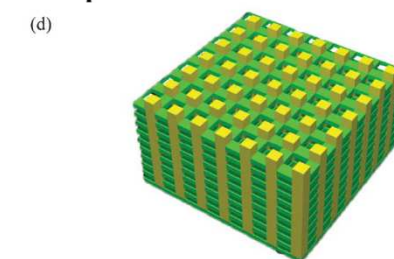
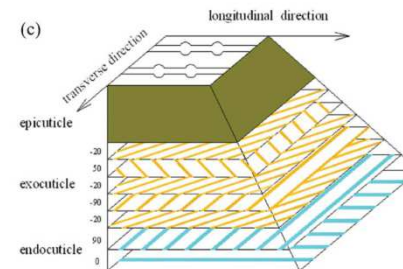
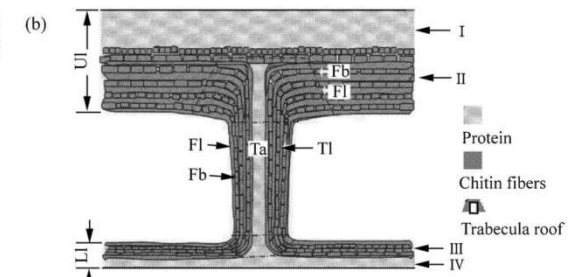
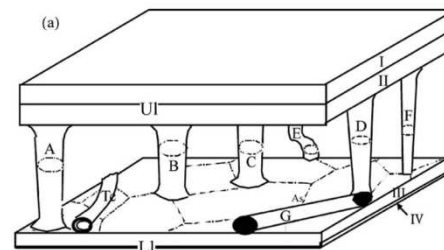
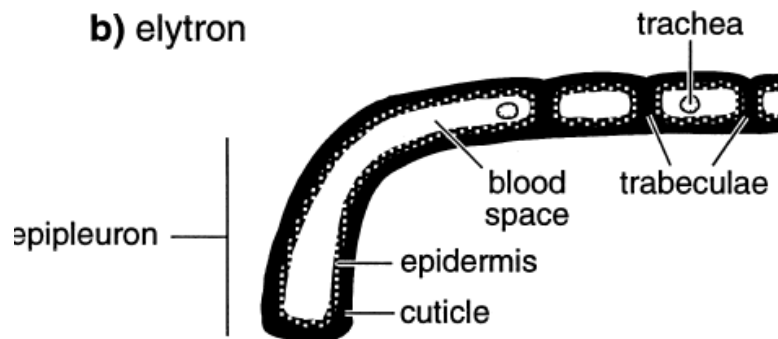
Modifikace funkce křídel – ochrana těla

- **tegmina** (sg. **tegmen**, krytky) – kožovitý první pár u Blattodea, Mantodea, Orthoptera, Dermaptera a Auchenorrhyncha
- **hemelytra** (sg. **hemelytron**, polokrovka) – Hemiptera: Heteroptera



Modifikace funkce křídel – ochrana těla

- **elytra** (sg. **elytron**, krovka) – Coleoptera – většinou velmi silně sklerotizované, žilnatina nezřetelná, dutina mezi svrchní a spodní epidermis vyplněna hemolymfou a vyztužena kutikulárními sloupky (trabeculae) – externě viditelné jako tečkování/rýhování
- obě křídla v klidu do sebe zakloubena, u některých (nelétavých) skupin pevně srostlá (Carabidae, Curculionidae, Ptinidae)
- povrch většinou silně hydrofobní



Redukce křídel

- **brachypterie, mikropterie:** oba páry redukované, např. u Orthoptera a Hemiptera
- **apterie:** úplná ztráta křídel – ektoparazité (Psocodea, Siphonaptera), samice (Hemiptera: Coccoomorpha, Embioptera, Strepsiptera, Hymenoptera: Mutilidae, Chalcidoidea), nereprodukční kasty sociálního hmyzu (Termitoidae, Formicidae)
- častěji v horách a vyšších zeměpisných šířkách
- **křídelní polymorfismus** – výskyt různých forem v rámci populace (např. Hemiptera: Gerridae)

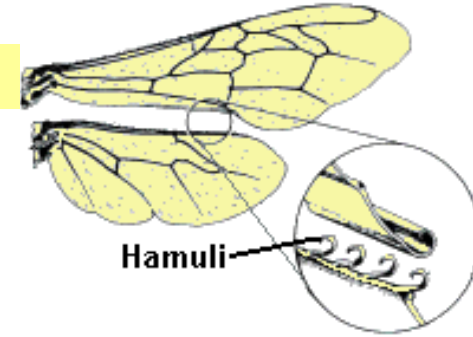


Spojení křídel

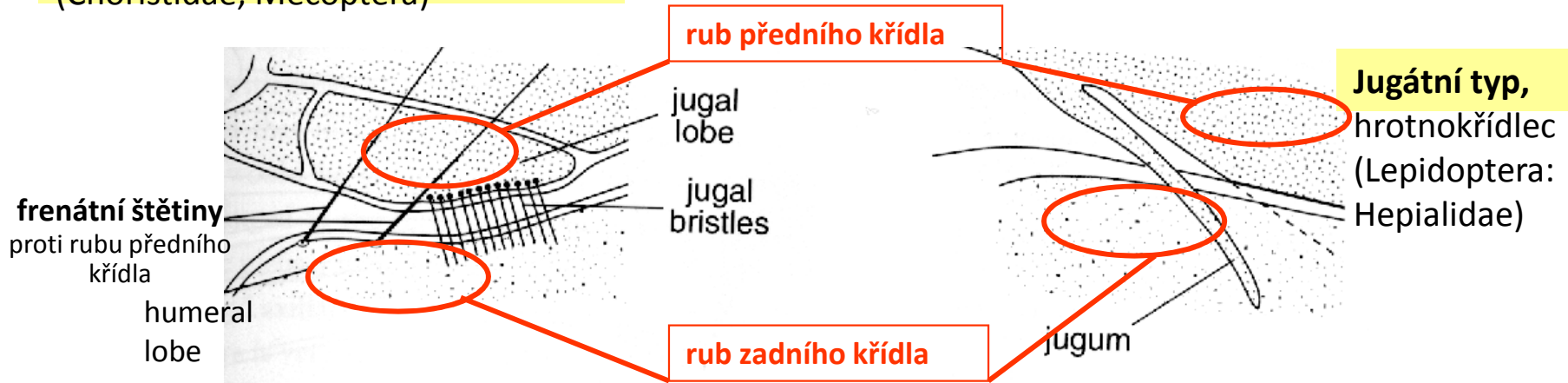
Pohled z ventrální strany křídel

Hamulátní typ:

nejčastější, např. Hymenoptera)

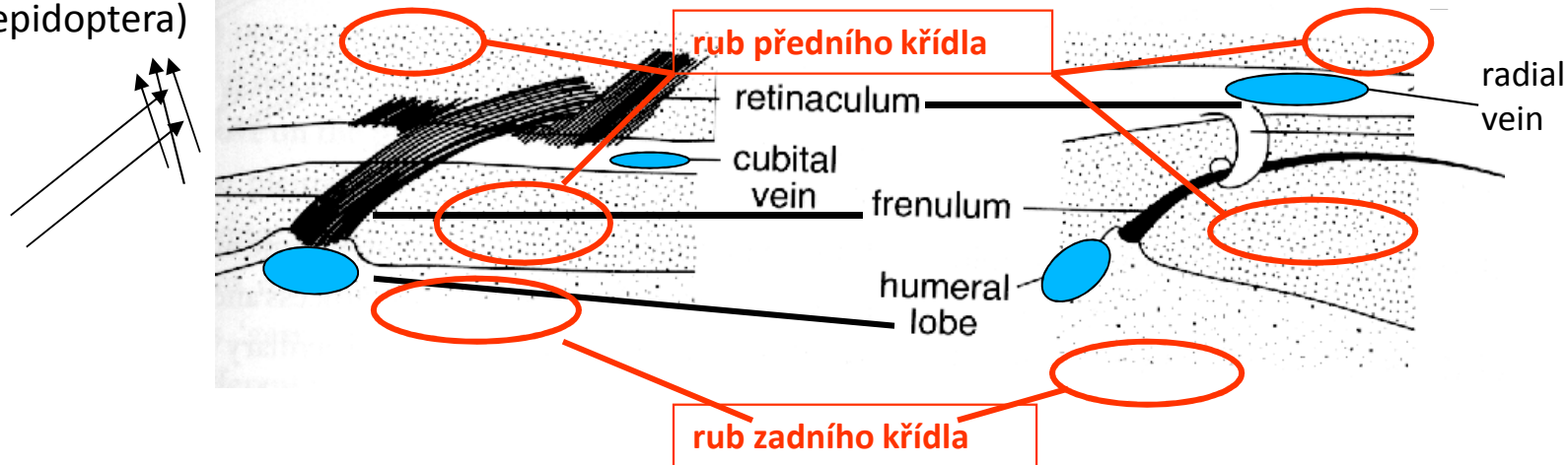


Primitivní mecopteroidní typ
(Choristidae, Mecoptera)



Jugální typ,
hrotnokřídlec
(Lepidoptera:
Hepialidae)

Frenální typ - samice, lišaj *Hippotion*
(Lepidoptera)

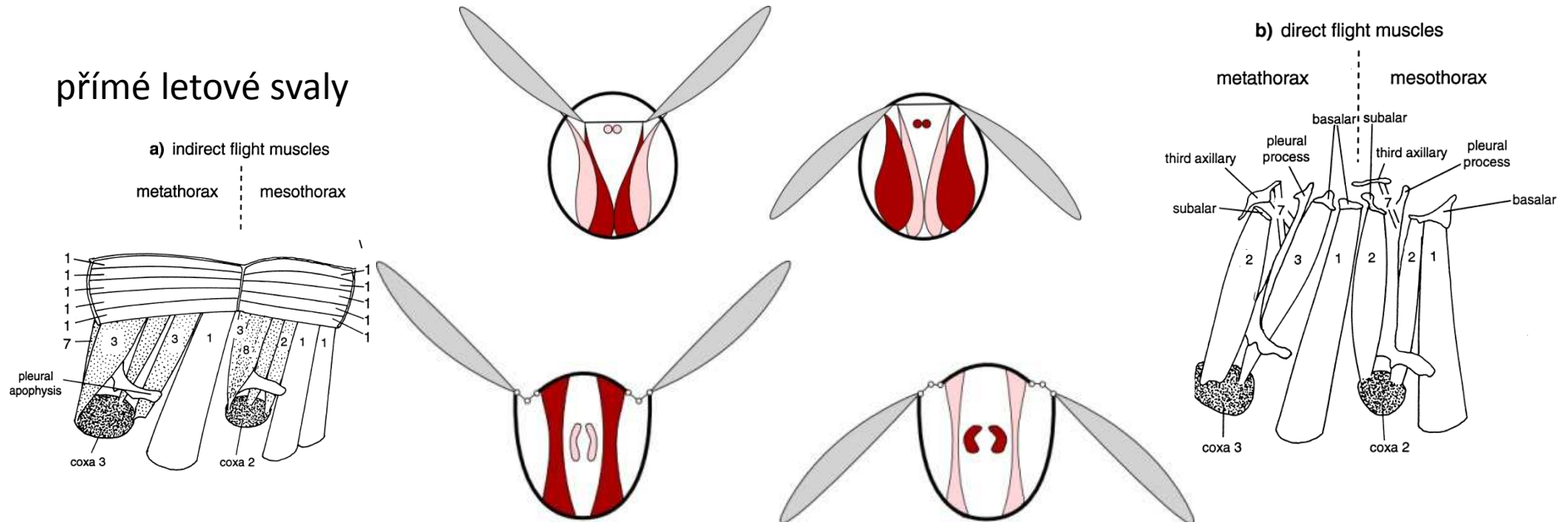


Frenální typ - samec, lišaj *Hippotion* (Lepidoptera)

Letové svaly

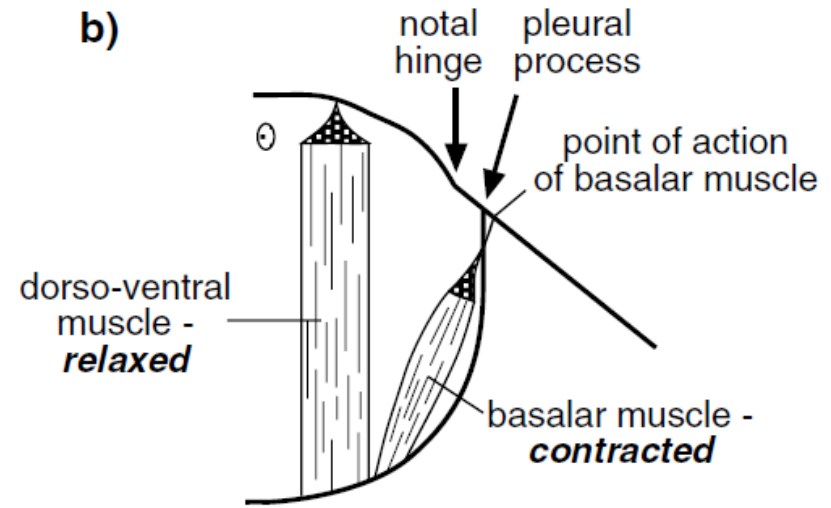
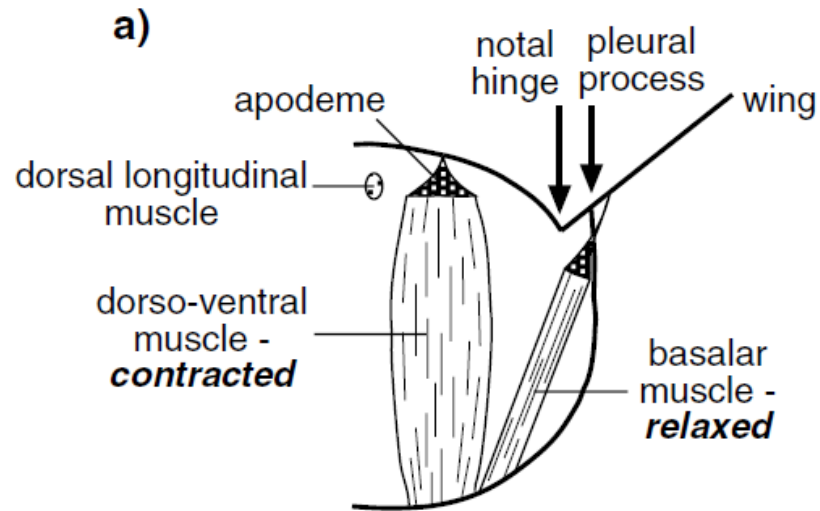
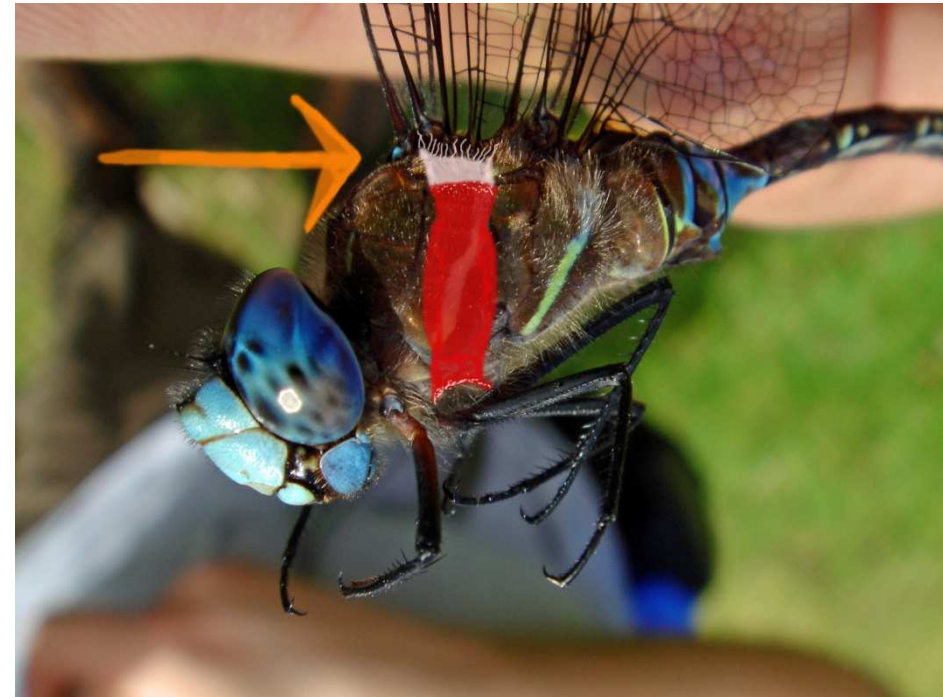
- **přímé:** upnuté na bázi křídla (basalare, subalare), stahy mají přímý vliv na pohyb křídla (každé křídlo nezávisle, přes 3. axilare) – hlavní svaly podílející se na letu vážek a švábů, u jiných skupin spíše regulují orientaci a deformaci křídla (směr letu apod.)
- **nepřímé:** pohyb křídla je vyvolán deformací elastické hrudi, a) upnuté na notum a sternum (pohyb nahoru), b) dorzální podélné svaly (pohyb dolů)

přímé letové svaly



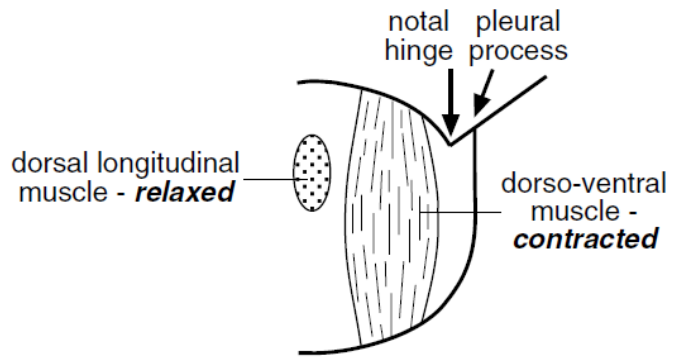
- **Přídavné letové svaly:** zajišťují boční elasticitu thoraxu – tergopleurální a pleurosternální s.

Vážky (Odonata)

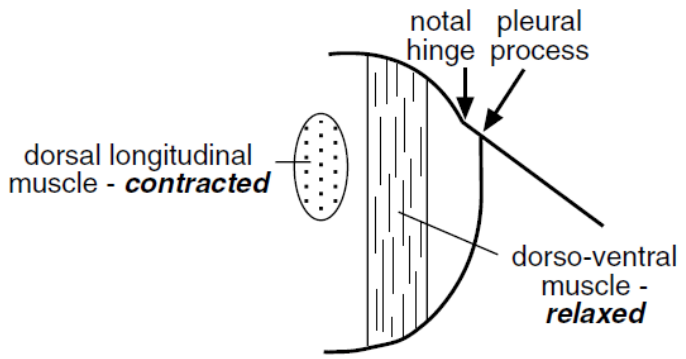


Mouchy (Diptera)

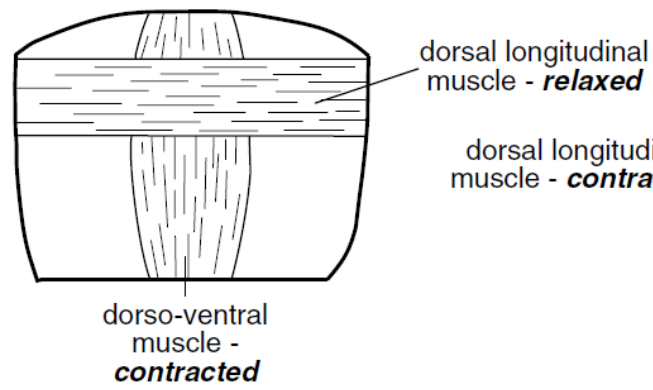
c) tergum - *depressed*



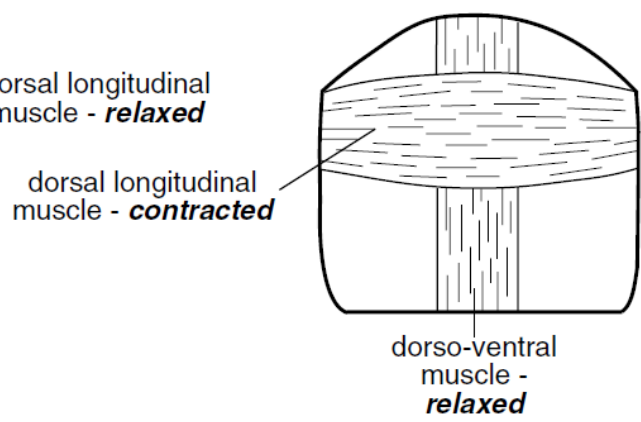
d) tergum - *raised*



e) tergum - *depressed*



f) tergum - *raised*



Iniciace a ovládání letu, frekvence křídel

- křídla se začnou hýbat, když tarsi ztratí kontakt se substrátem (kontakt inhibuje let) a hmyz vnímá pohyb vzduchu proti hlavě (tykadla)
- **synchronní svaly**: každý akční potenciál motorického neuronu vyvolá 1 stah letového svalu, frekvence hlídána sensilami na tegule a proprioreceptory, impulsy generované a inhibované interneurony v hrudních gangliích, pro hmyz s frekvencí úderů křídel <100 Hz (např. vážky, Orthoptera: 15–40 Hz, Lepidoptera: 4–80 Hz)
- **asynchronní svaly**: stahují se pravidelně, ale počet stahů neodpovídá akčním potenciálům motorických neuronů, je vyšší: frekvence 100–1000 Hz (Psocodea, Hemiptera, Coleoptera, Hymenoptera, Diptera)
- frekvence pohybu křídel závisí na velikosti těla (roste s klesající velikostí) a teplotě (lehce vzrůstá s teplotou)

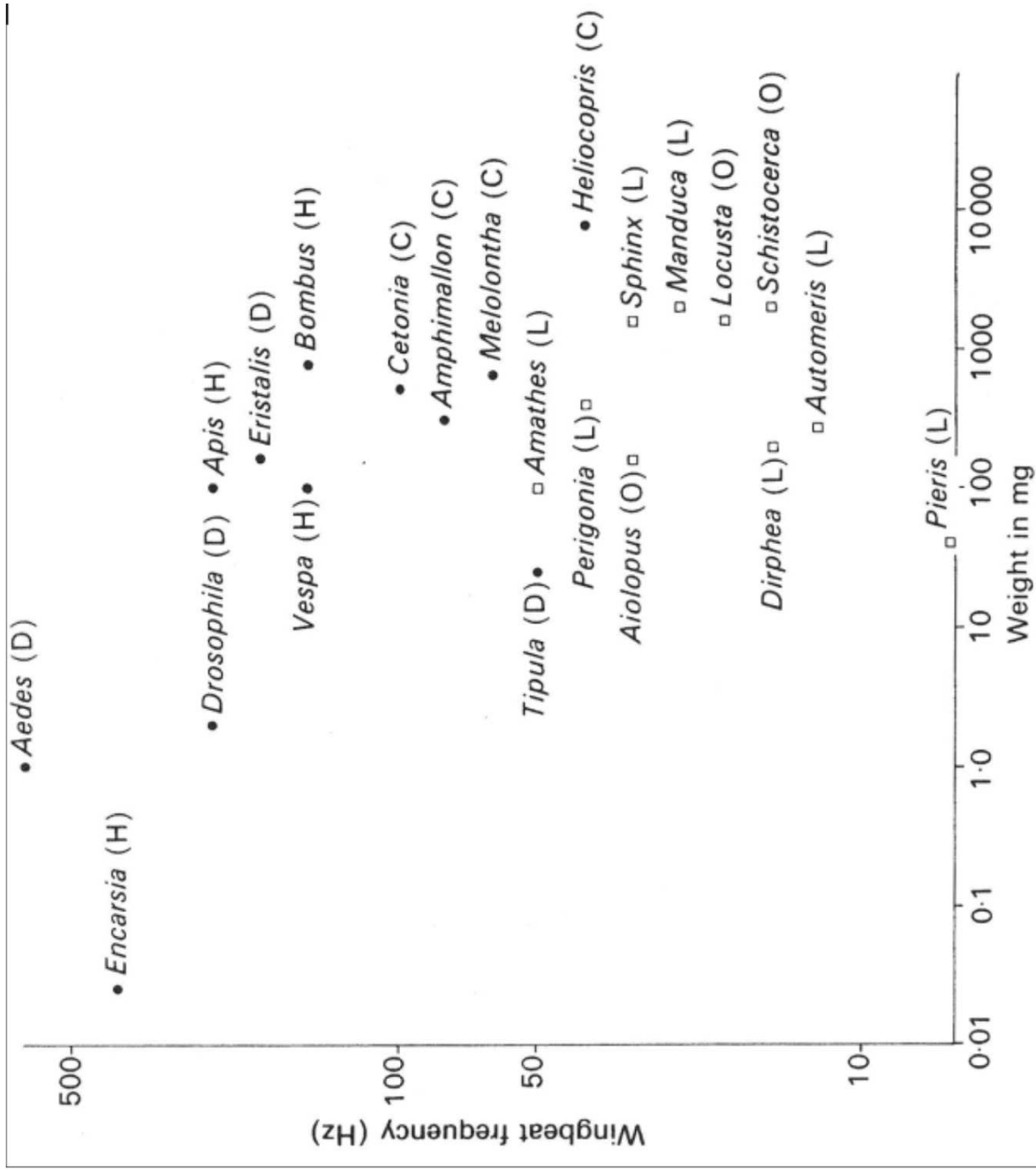
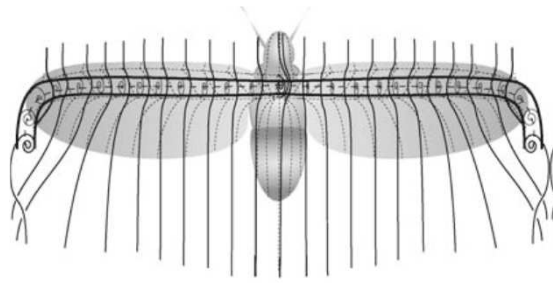
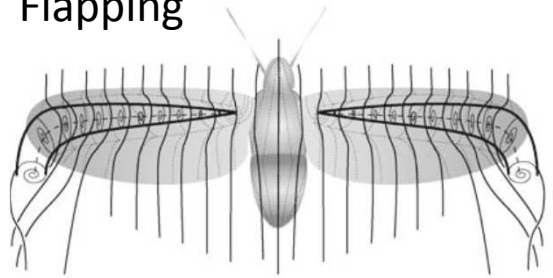


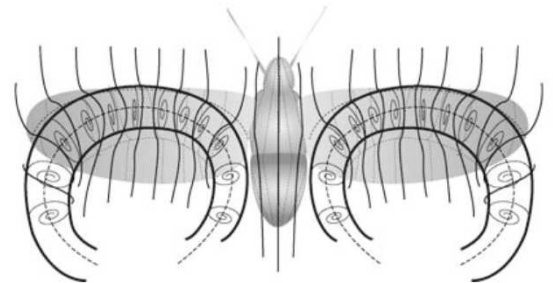
Fig. 138 Relationship between wingbeat frequency and weight in various insects. □—insects with synchronous muscles, ●—insects with asynchronous muscles. C—Coleoptera, D—Diptera, H—Hymenoptera, L—Lepidoptera, O—Orthoptera (mainly after Weis-Fogh, 1973; Bartholomew and Casey, 1978)



Flapping



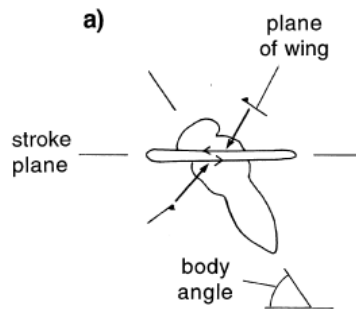
Hovering



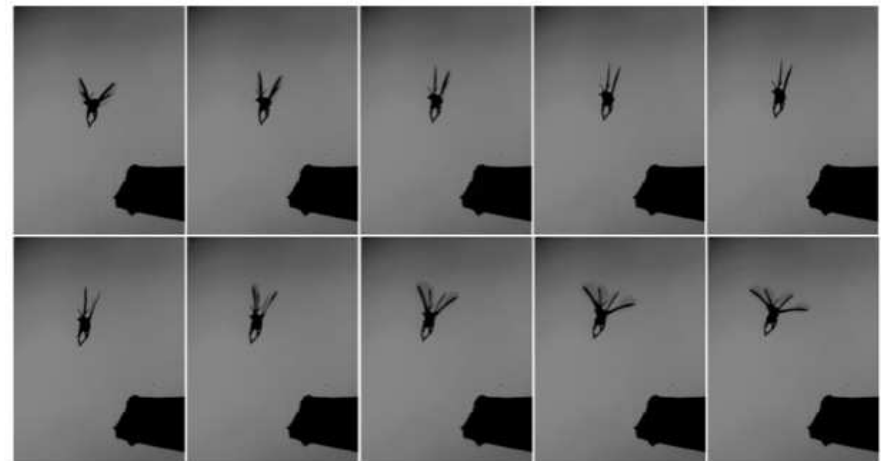
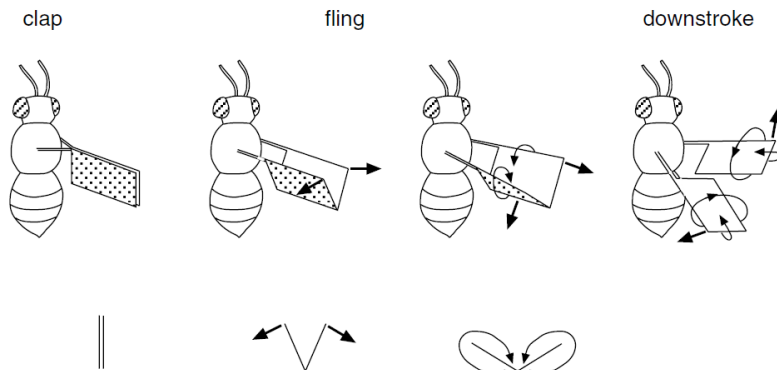
Bomphrey et al. 2009

Aerodynamika letu

- plachtění (*gliding*): Odonata, Orthoptera, Lepidoptera – vzduch jemně obtéká povrch křídla
- mávání (*flapping*) – tok vzduchu je za přední hranou křídla přerušen a vytváří se víry různého rozsahu, které vyvolávají síly zdvihu
- závisí na rotaci křídla a úhlu nastavení předního okraje křídla
- „*hovering*“ – tělo vertikálně, křídlo horizontálně – příjem potravy, páření
- „*clap & fling*“: drobná Hymenoptera a Thysanoptera, velká Orthoptera a Lepidoptera



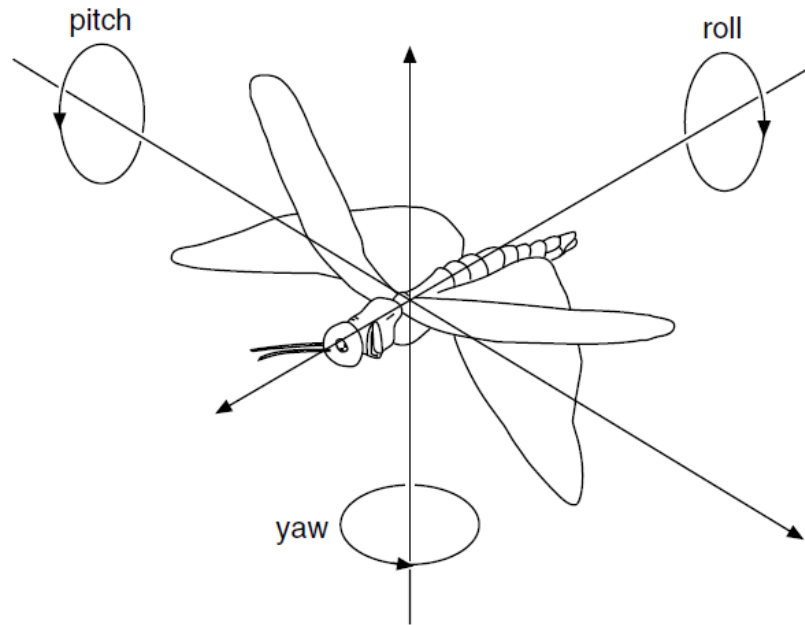
Clap & fling



Energetika letu

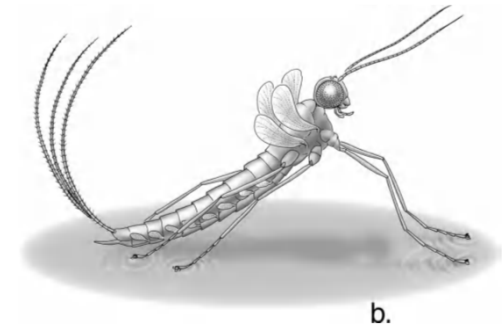
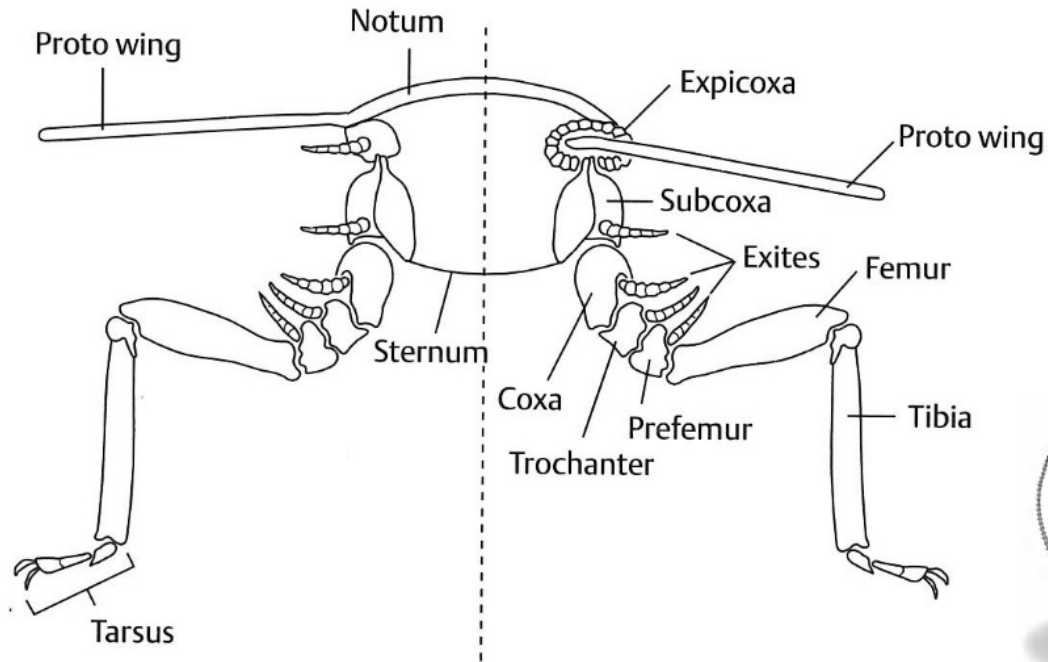
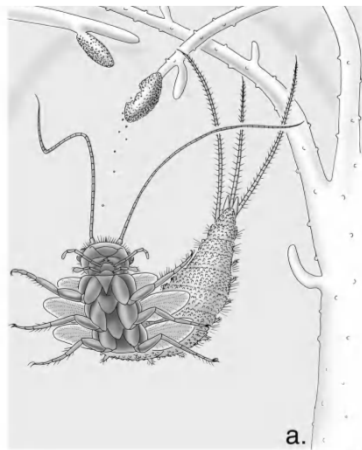
- účinnost letových svalů je nízká (5–15 %), většina energie se přemění na teplo, jen 3 % jdou přímo na let, účinku je dosahováno především velkou frekvencí stahů letových svalů
- zdroj energie pro let je různý napříč skupinami: sacharidy (např. glykogen, včely – krátké lety), lipidy (saranče – delší lety), aminokyseliny – zj. prolin (*Glossina*, brouci – syntetizován za letu), většinou uložen v tukovém tělese – uvolňován adipokinetickým hormonem, jen pohotovostní rezerva přímo v letových svalech

Smyslové orgány kontrolující let



- nutnost udržovat stabilitu ve třech osách
- zrak – přistávání, vyhnutí se kolizi, regulace rychlosti oproti zemi, orientace a trajektorie
 - ocelli – vnímají horizont
 - složené oči – vnímají optický tok
- tykadla – regulace rychlosti (vážky, Orthoptera, Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera) – pohyb bičíku (Johnstonův orgán)
- jednoduché sety na hlavě (Orthoptera)
- kampaniformní sensily na křídlech
- sensorické neurony na styku hlavy a krku (Lepidoptera, Odonata)
- haltery u Diptera: gyroskopy

Hypotézy vzniku křídla



Paranotální teorie

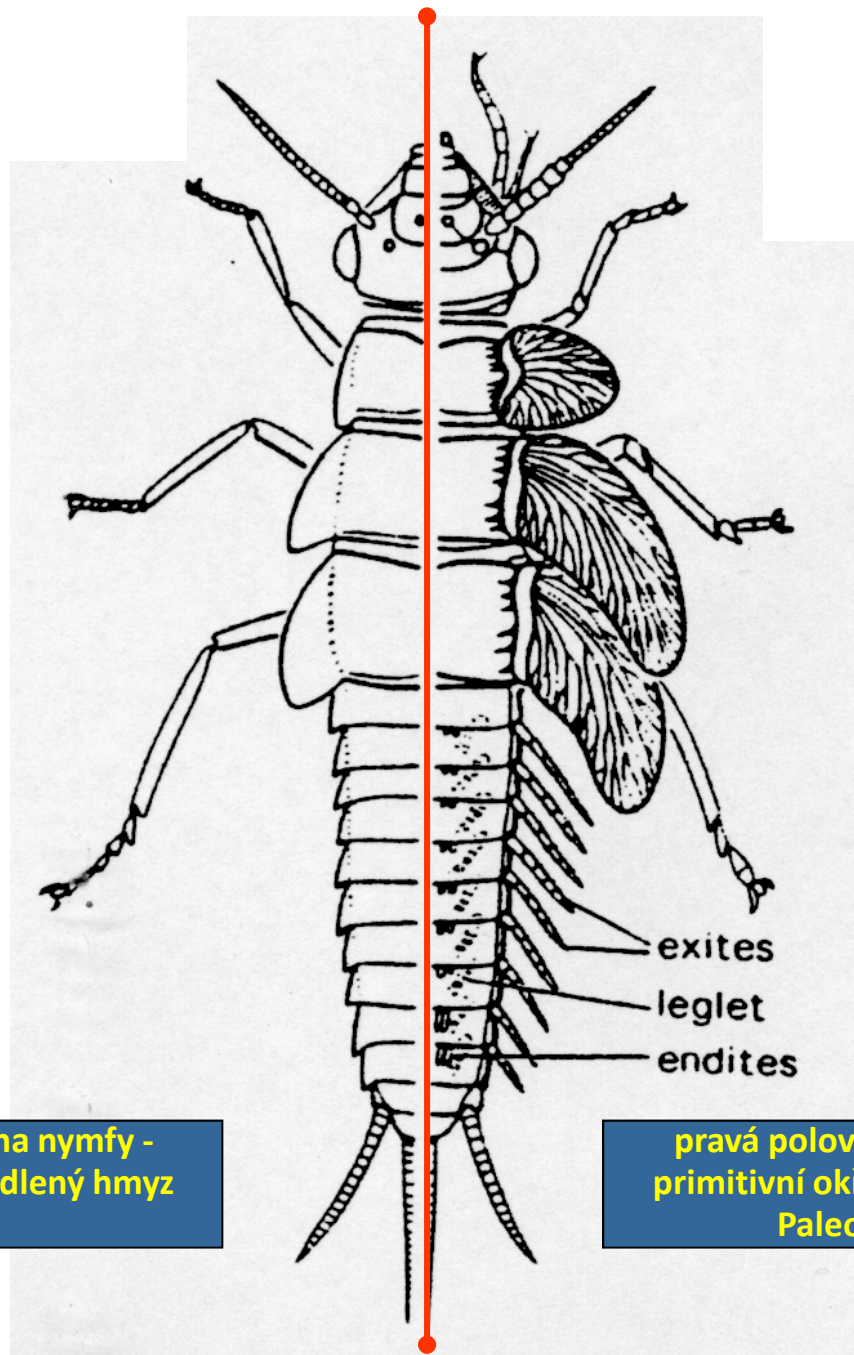
- Křídla se vyvinula z výběžků hrudního terga

Exitová (žaberní) teorie

- Křídla se vyvinula z exitů primitivní končetiny

Křídlo

Fylogenetický vývoj

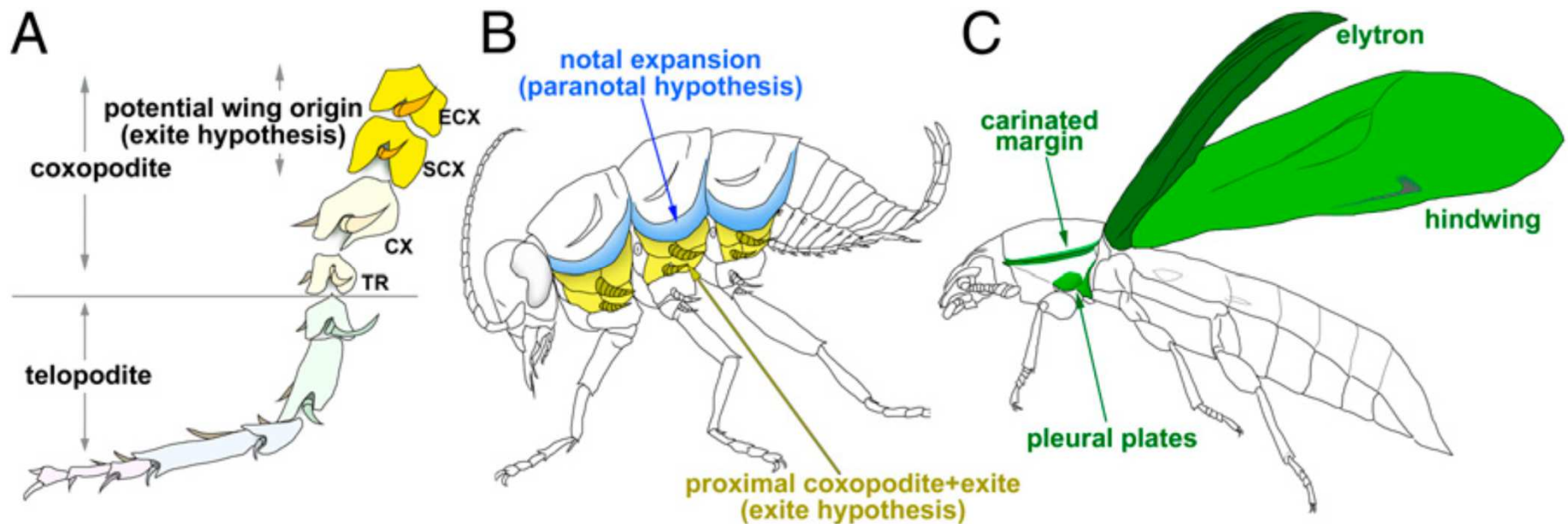


levá polovina nymfy -
recentní okřídlený hmyz

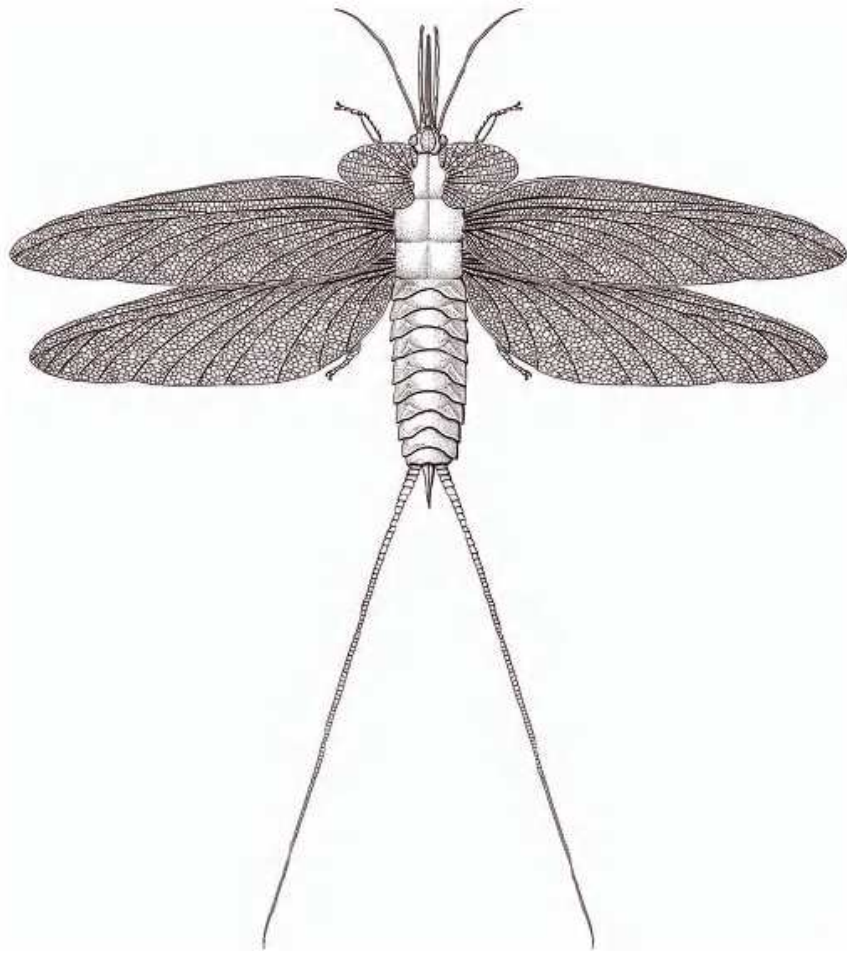
pravá polovina nymfy -
primitivní okřídlený hmyz
Paleozoik

Je křídlo ve skutečnosti kombinace obou?

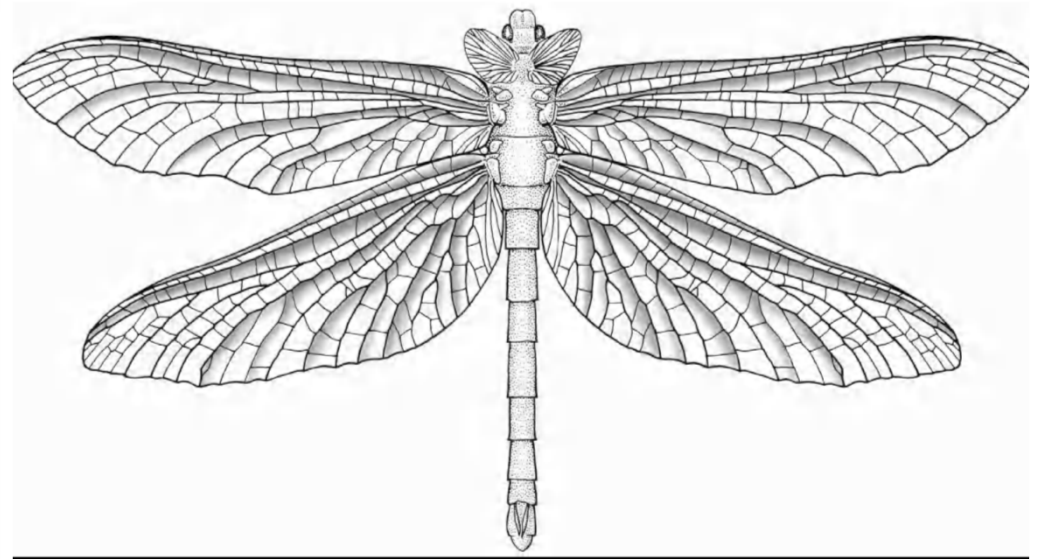
- funkční analýza genu *vestigial* (*vg*) na předohrudi, který zodpovídá za vývoj křídla – gen ovlivňuje 2 typy tkání
 - kýlovitý okraj štítu (pronota) – paranotální teorie
 - pleurální struktury (trochantin a epimeron) – exitová teorie



- některé vymřelé skupiny zřejmě měly křídla i na předohrudi



Palaeodictyoptera



Geroptera