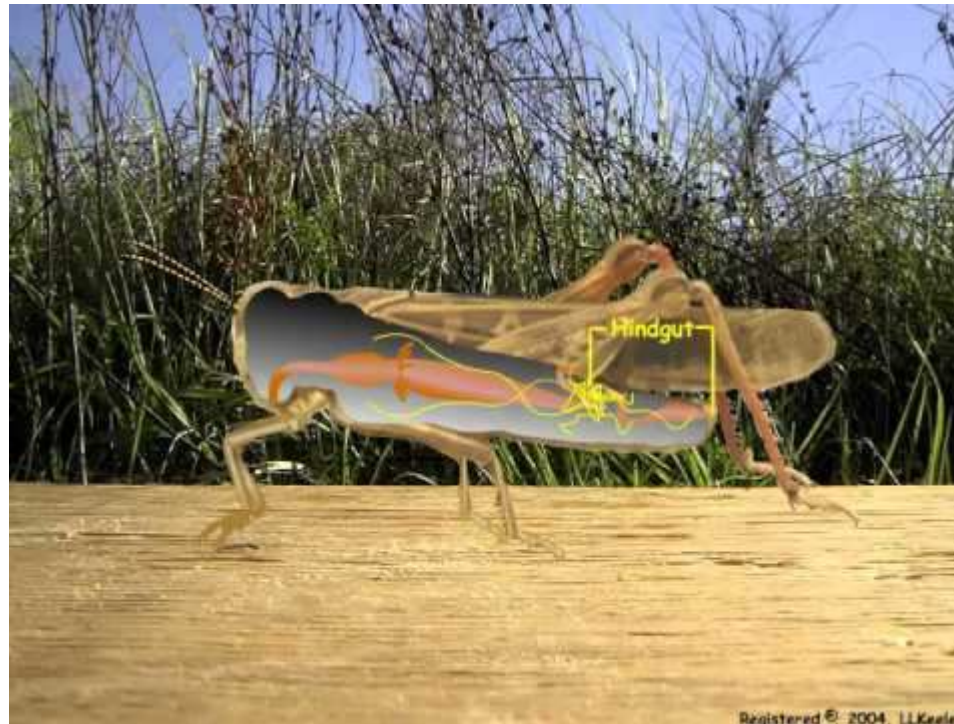


# Bi6760 Základy entomologie

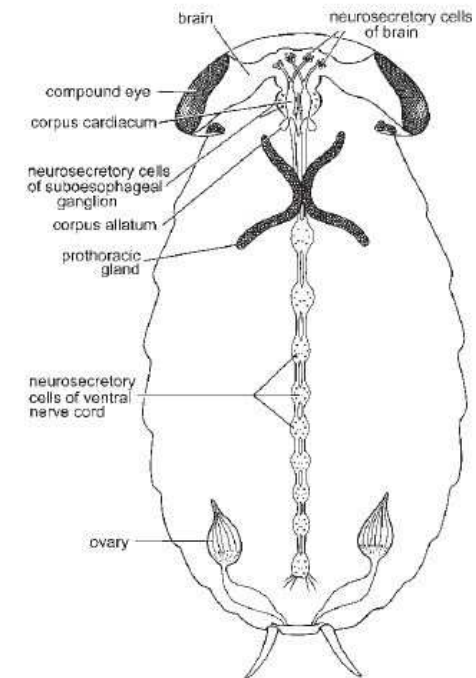
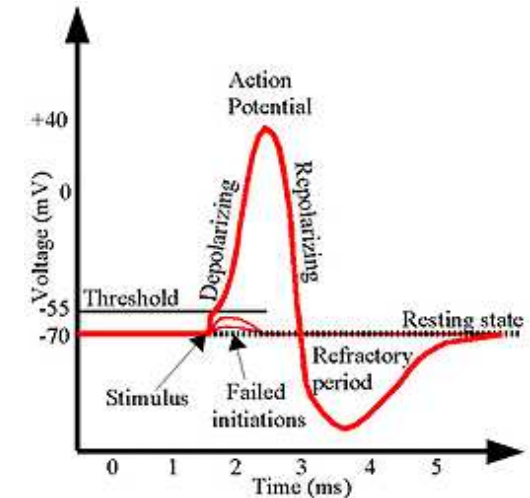
## 8. Endokrinní, oběhová, trávicí a vylučovací soustava, termoregulace



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

# Fyziologická podstata chování hmyzu

- dva vzájemně se doplňující a anatomicky i funkčně propojené vnitřní komunikační systémy:
  - **nervový systém** – rychlé reakce na podněty ze smyslových orgánů kódované elektrochemicky (počtem a frekvencí akčních potenciálů)
  - **endokrinní systém** – hormony: chemické signály distribuované hemolymfou, pomalejší (uplatnění např. při regulaci vývoje, svlékání, pohlavní aktivity, načasování periodického chování, migrace apod.)



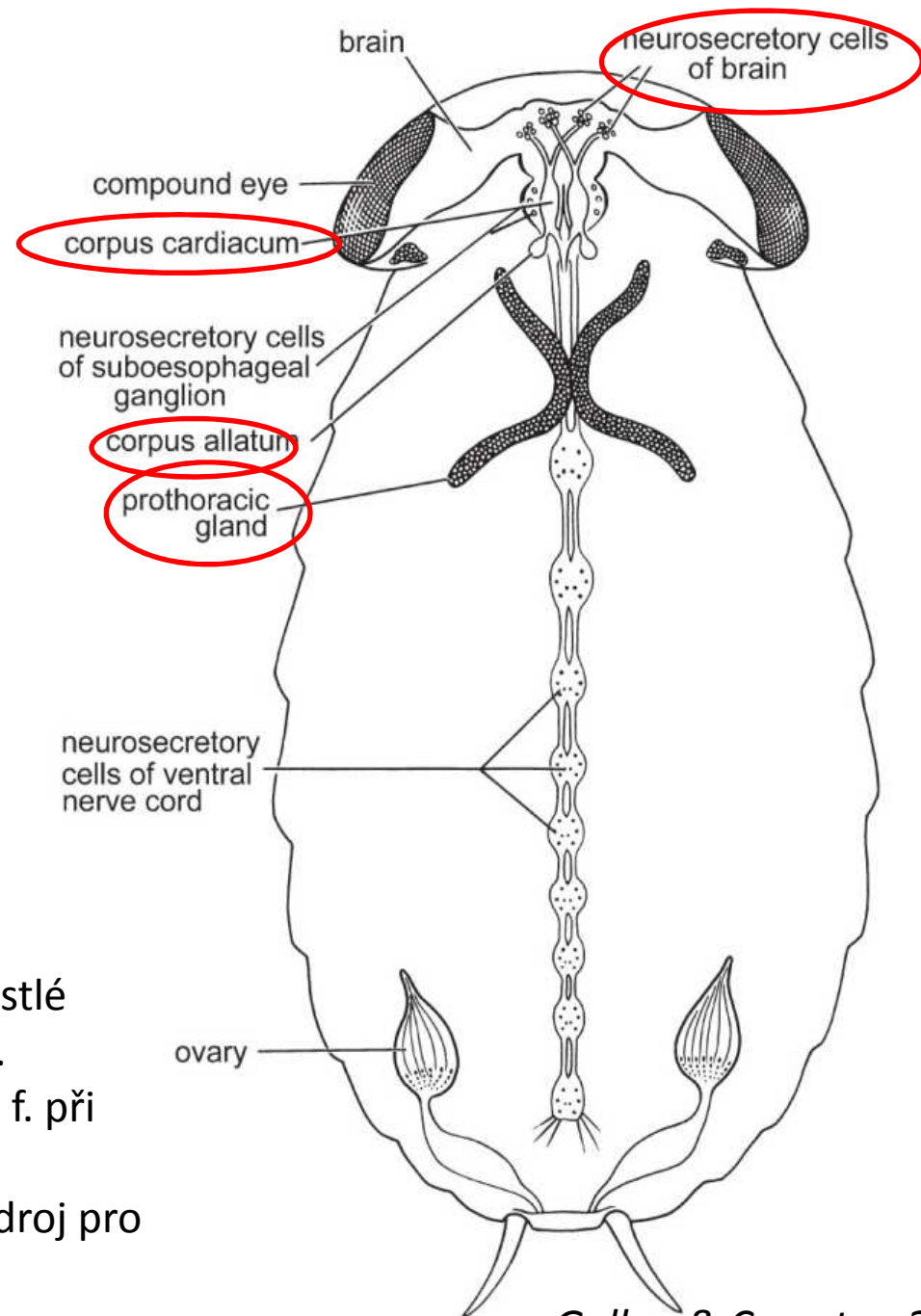
# Hlavní endokrinní centra hmyzu

- **prothorakální žlázy** – produkce ecdysteroidu (ekdysonu)
- **corpora allata** – sekrece juvenilního hormonu
- **corpora cardiaca** – úložiště prothoracikotropního hormonu (PTTH) – stimuluje prothorakální žlázy, produkuje adipokinetický h.
- **neurosekretorické buňky**, zejména v mozku (pars intercerebralis) – většina hormonů

**Prstencová žláza** - larvy Cyclorrhapha – srostlé corp. allata + corp. cardiaca + prothorak. žl.

**Endokr. žl. mezenteronu** – pravděpodobná f. při regulaci trávení a syntézi enzymů

**Epitracheální žl.** – pouze u Lepidoptera – zdroj pro ETH



# Hmyzí hormony ovlivňující růst a reprodukci

- **ekdysteroidy** – odvozené od sterolů, které hmyz neumí syntetizovat – výhradně z potravy (cholesterol, fytoekdysteroly)
  - např. **ekdyson** a **ekdysteron** – zahajují svlékání
- **juvenilní hormony** – seskviterpenoidy, aktivují metabolismus lipidů, udržují larvální znaky a inhibují metamorfózu (svlékání v dospělce je možné pouze při absenci JH), u samic stimulují ukládání žloutku do vajíček a produkci feromonů
- **neurohormony** – většinou peptidy (**neuropeptidy**), chemicky velmi variabilní (32 skupin) – regulace vývoje, homeostázy, metabolismu, rozmnožování, ovlivňují i sekreci JH a ekdysteroidů; produkce v CNS nebo epitelu mesenteronu, např.
  - **prothoracikotropní hormon** (PTTH) – indukuje sekreci ekdysteroidů
  - **ecydsis-triggering hormone** (ETH) – zahajuje svlékání
  - **eclosion hormone** (EH) – řídí svlékací chování a pohyby
  - **bursikon** – ovládá sklerotizaci kutikuly
  - **adipokinetický hormon** – uvolňuje lipidy z tukového tělesa
  - **antidiuretický hormon** – potlačuje exkreci vody, atd.

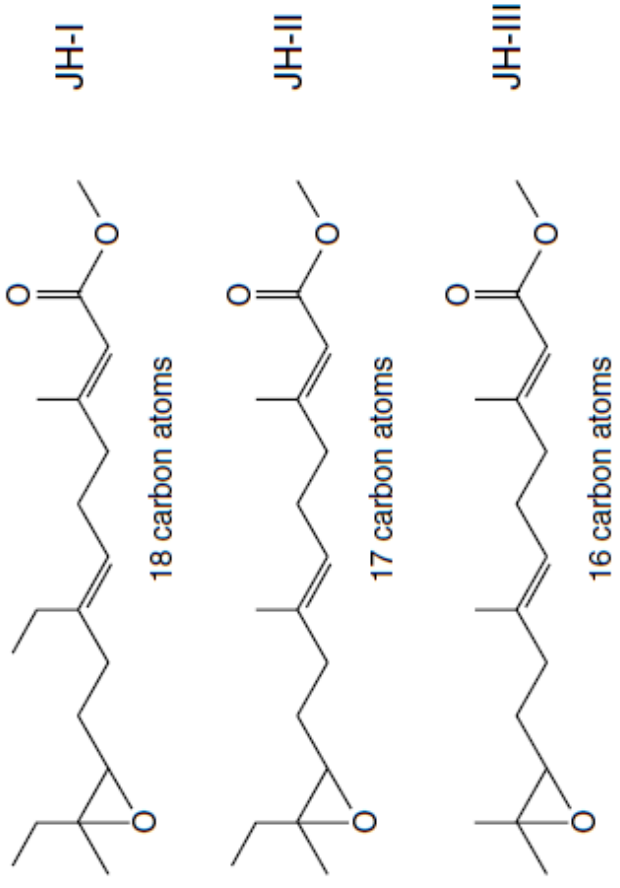
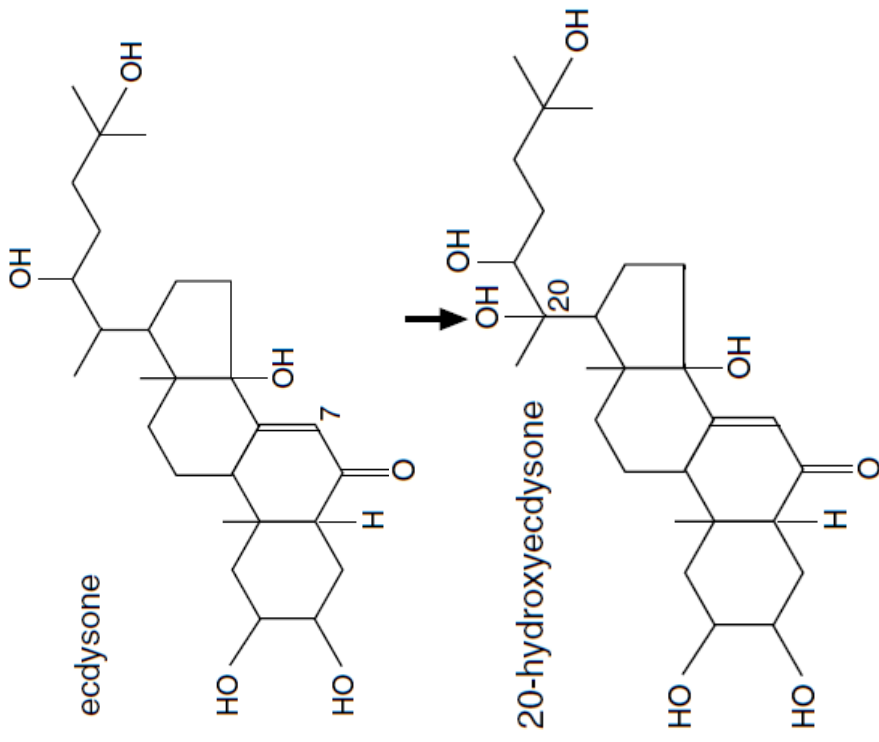
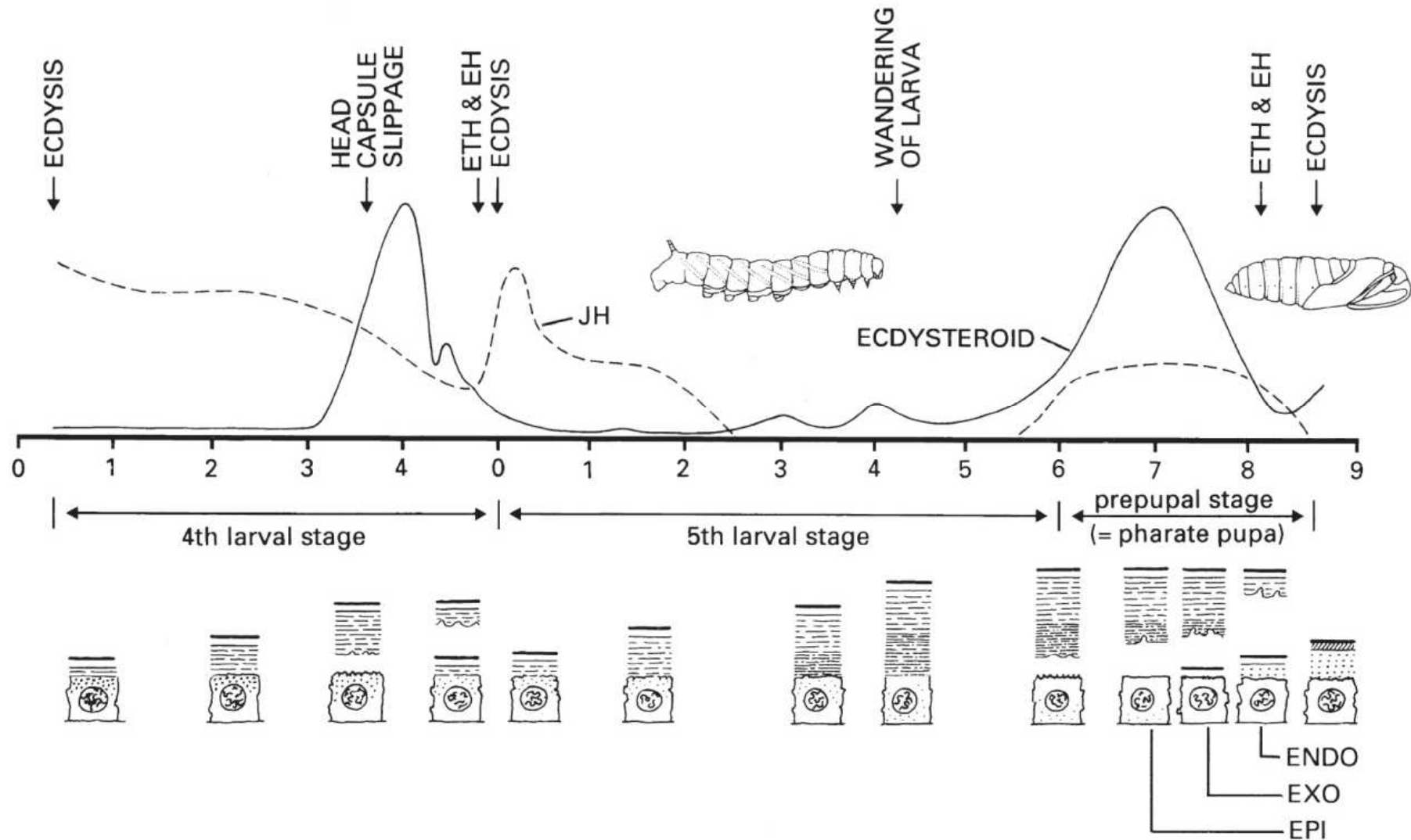


Fig. 21.2. Juvenile hormone structures.

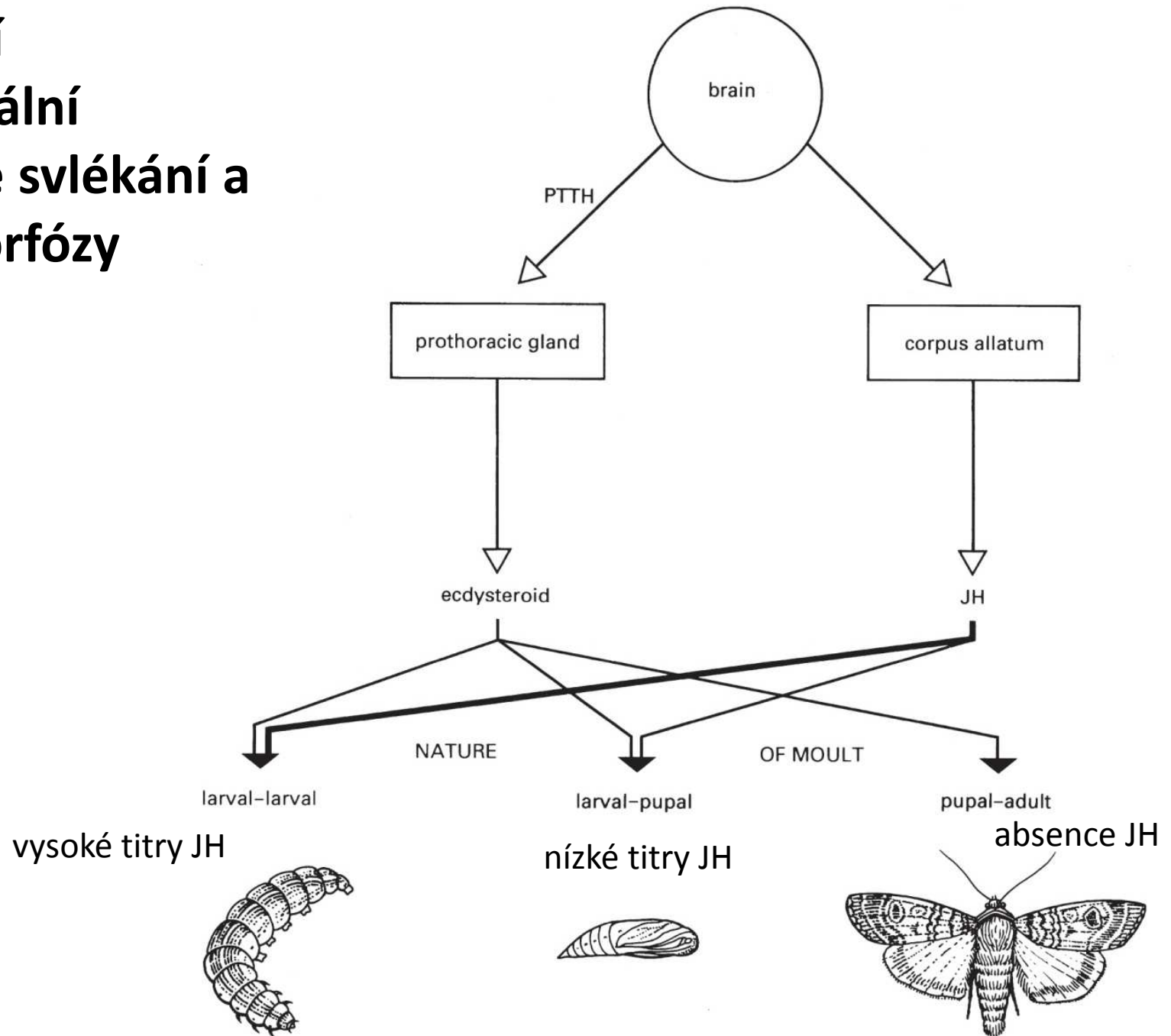
**b) peptides regulating juvenile hormone synthesis**

- allatotropin (*Manduca*)  
 Gly-Phe-Lys-Asn-Val-Glu-Met-Met-Thr-Ala-Arg-Gly-Phe-NH<sub>2</sub>
- allatostatins
- Diploptera* I Ala-Pro-Ser-Gly-Ala-Gln-Arg-Leu-Tyr-Gly-Phe-Gly-Leu-NH<sub>2</sub>
  - Diploptera* III Gly-Gly-Ser-Leu-Tyr-Ser-Phe-Gly-Leu-NH<sub>2</sub>
  - Diploptera* V Ala-Tyr-Ser-Tyr-Val-Ser-Glu-Tyr-Lys-Arg-Leu-Pro-Val-Tyr-Asn-Phe-Gly-Leu-NH<sub>2</sub>
  - Manduca* pGlu-Val-Arg-Phe-Arg-Gln-Cys-Tyr-Phe-Asn-Pro-Ile-Ser-Cys-Phe-OH

# Hormonální regulace svlékání a metamorfózy



# Základní hormonální regulace svlékání a metamorfózy





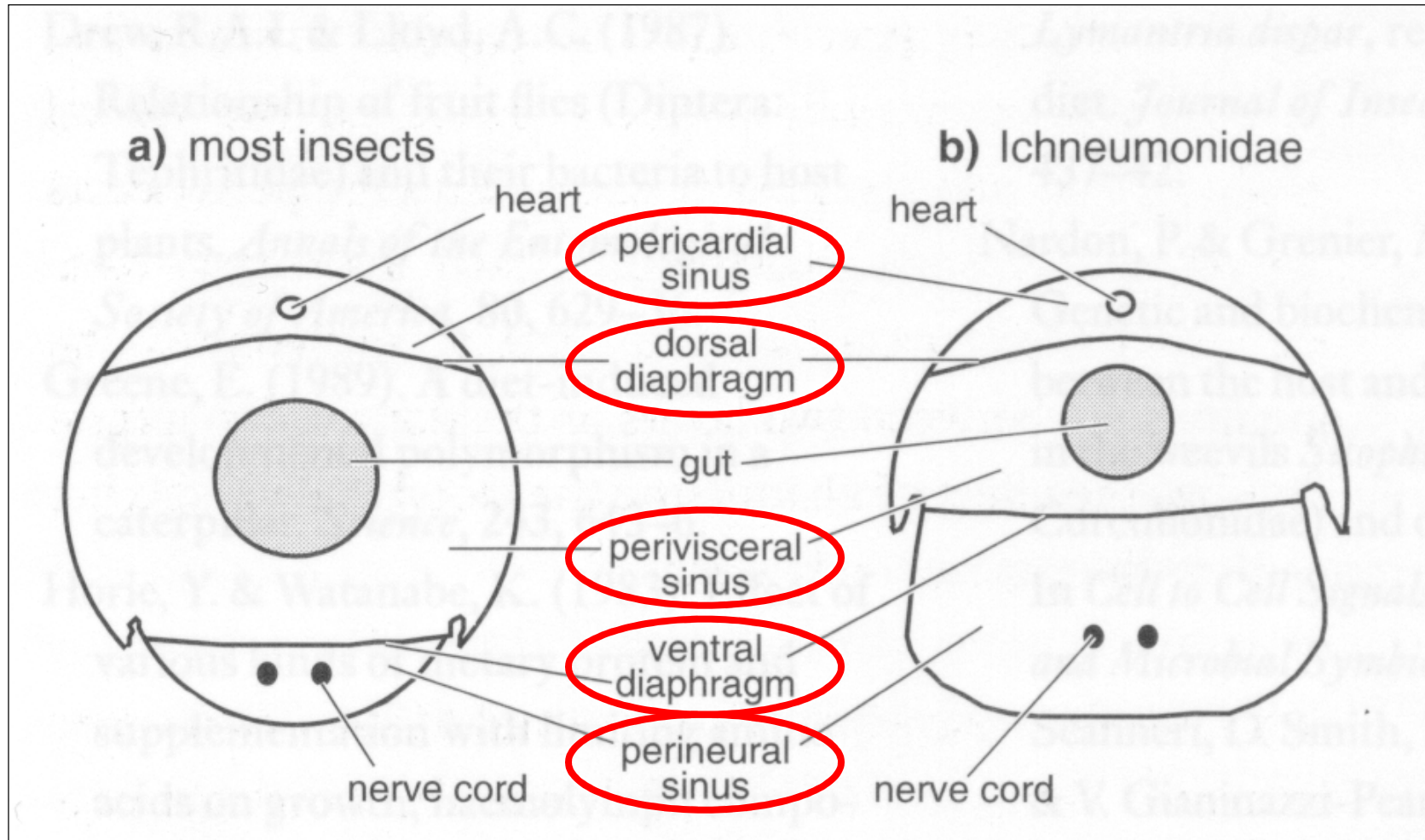
# Oběhová soustava

- otevřená: tělní tekutina (**hemolymfa**) cirkuluje volně okolo vnitřních orgánů, neomývá však přímo buňky (orgány a epidermis jsou oddělené bazální membránou)
- pravidelná cirkulace mezi kompartmenty a končetinami je zajištěna svalovými stahy, zejména peristaltikou **dorsální cévy** (srdce+aorty s ostiemi – max. 12), **ventrální diafragmy** a **přídavných pulsujících orgánů** na bázích tykadel, křídel a nohou
- tlak hemolymfy na různých místech těla ovlivňuje funkci tracheálního systému (dýchání), svlékání kutikuly (ekdysi), pohyb (larvy holometabolního hmyzu) a termoregulaci

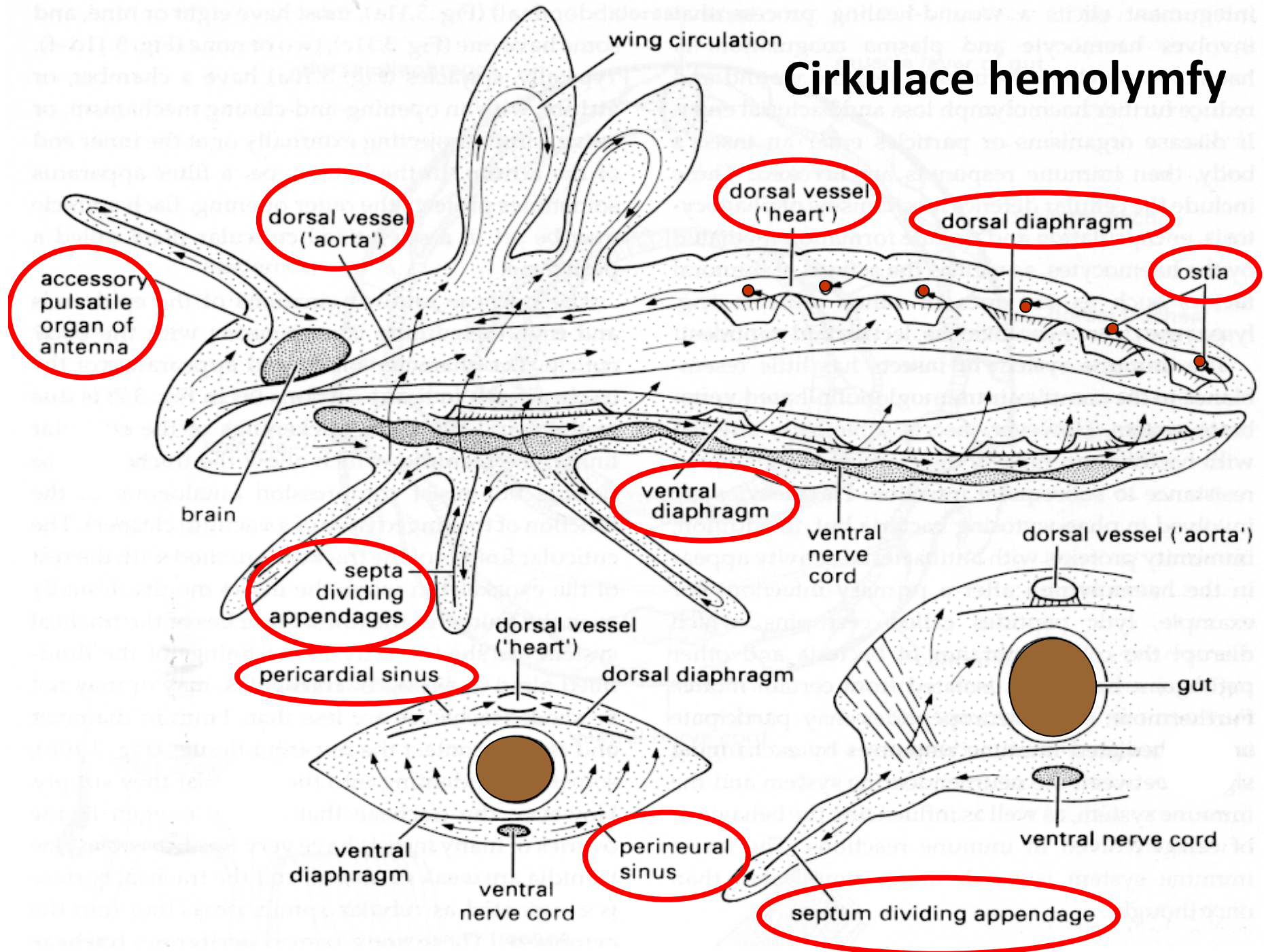


# Haemocoel ve vazbě na cirkulaci hemolymfy (krve)

transversální pohled

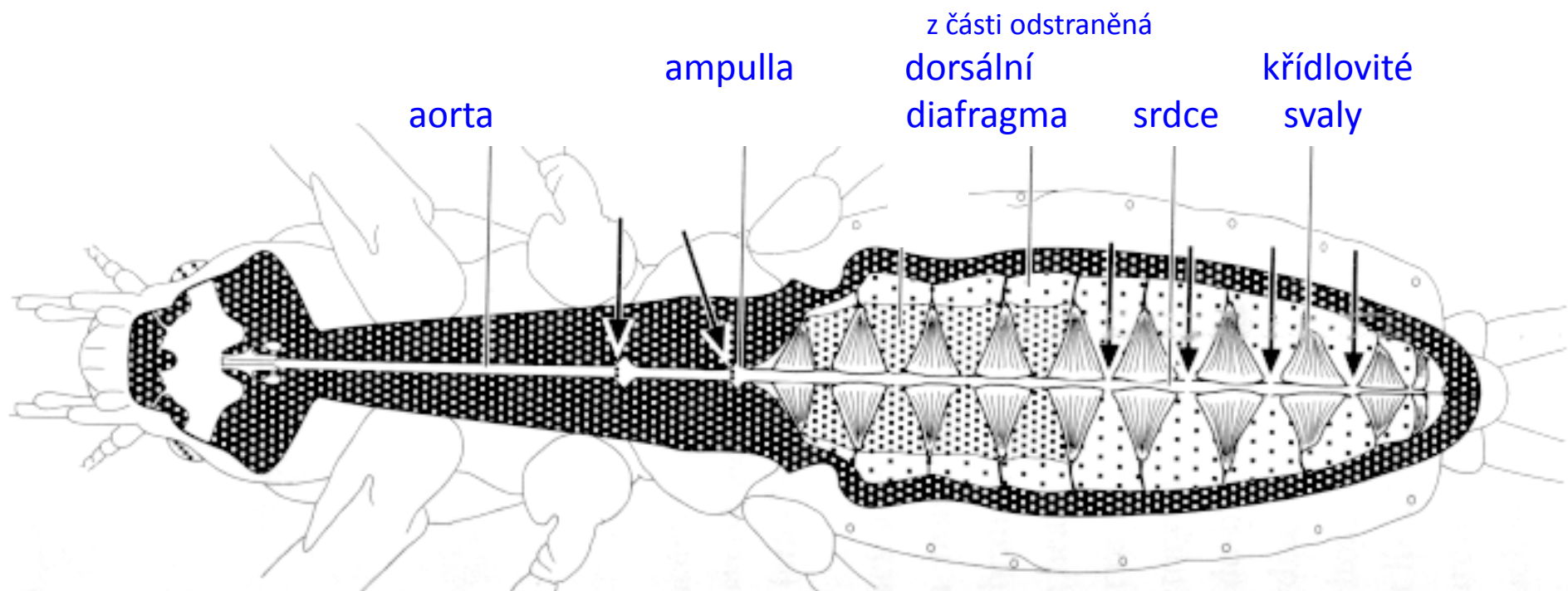


# Cirkulace hemolymfy



# Orgány cirkulace krve - *Gryllotalpa*

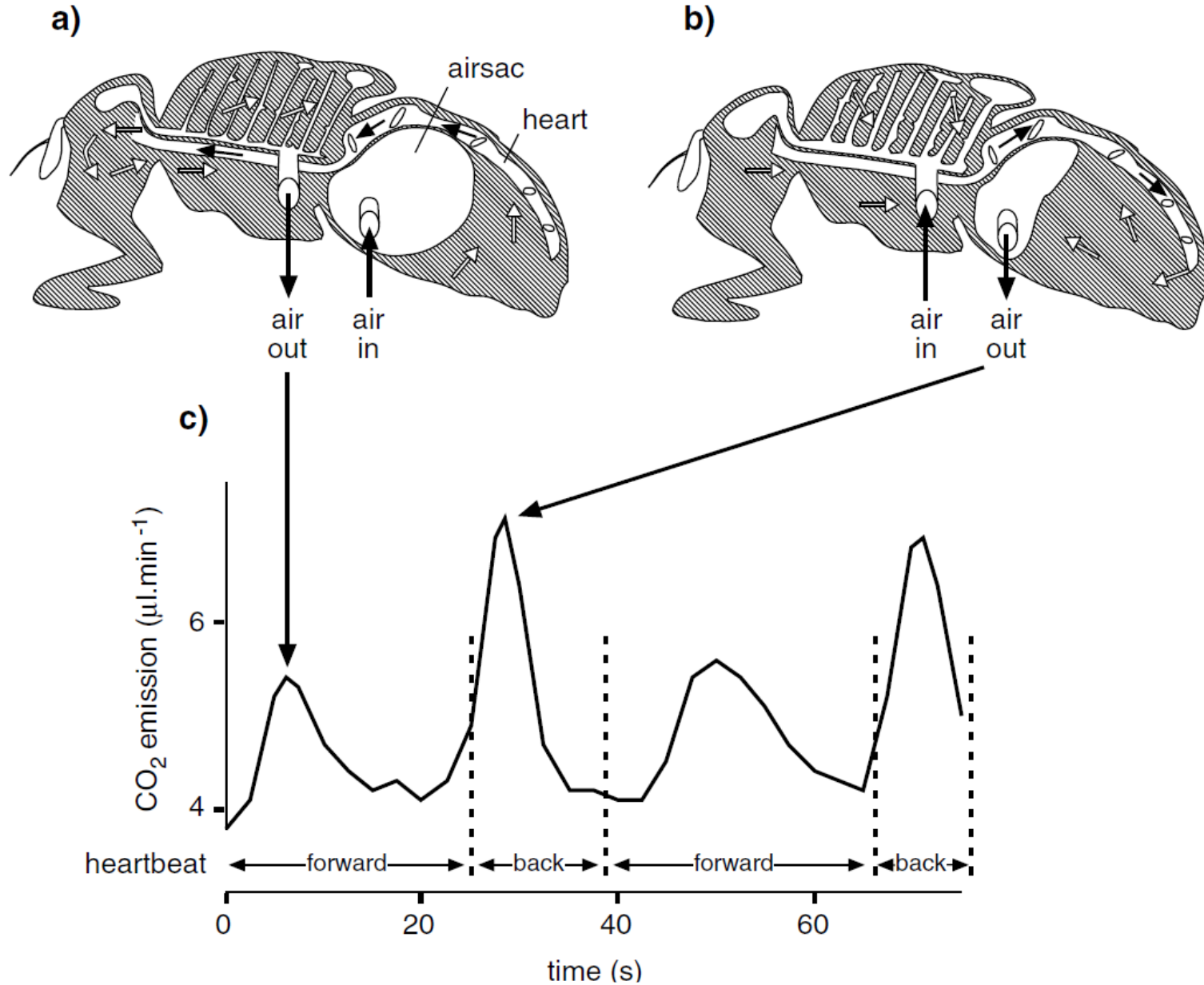
ventrální pohled, dorsální diafragma z části odstraněna





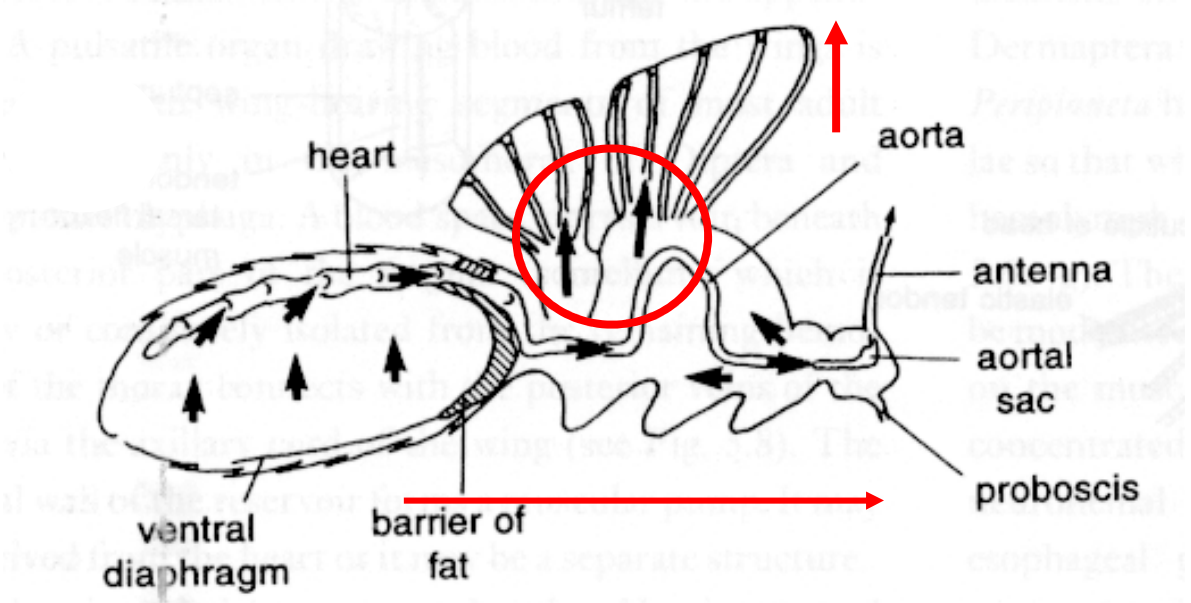
# Reverzní stahy srdce

(u Diptera 2-5x/min: 375 pulsů/min vpřed, 175 pulsů/min vzad)

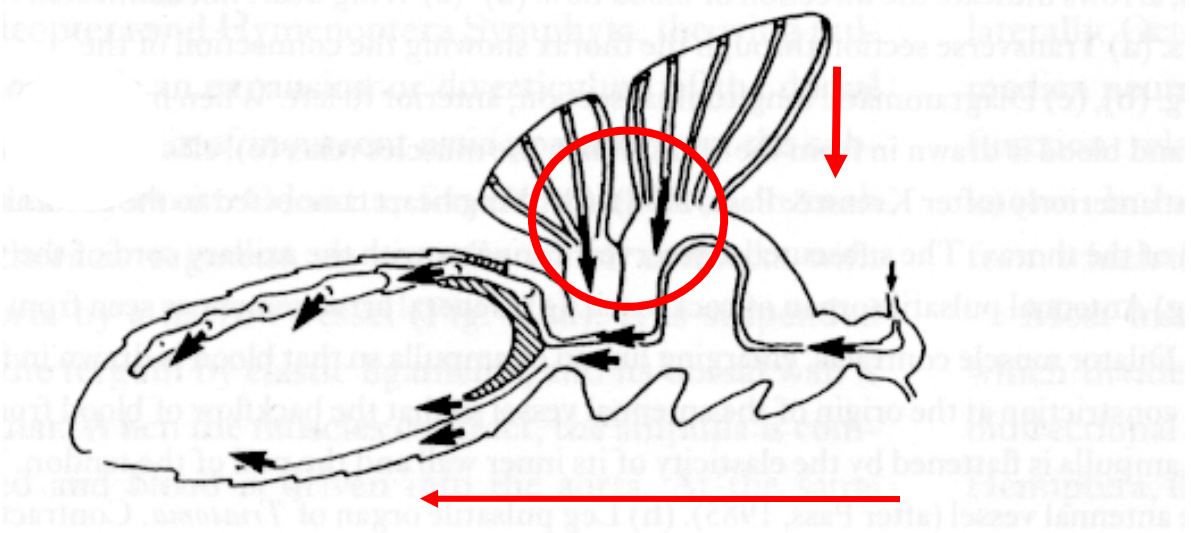


# Funkce křídel v cirkulačním systému

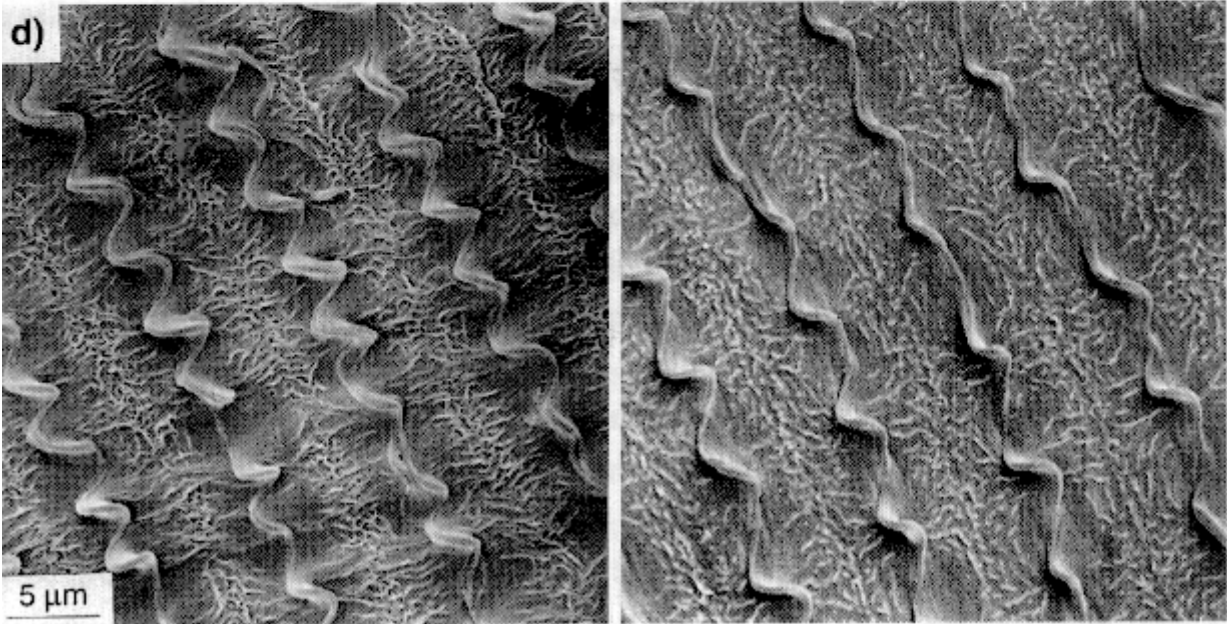
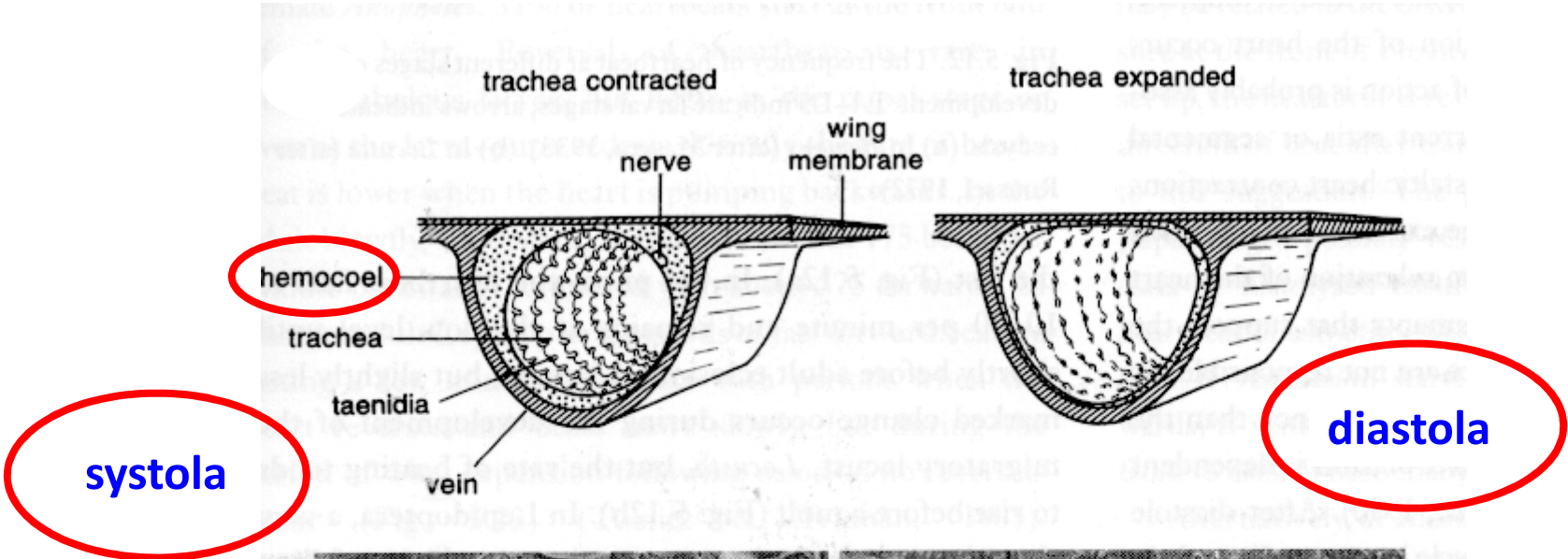
systola



diastola

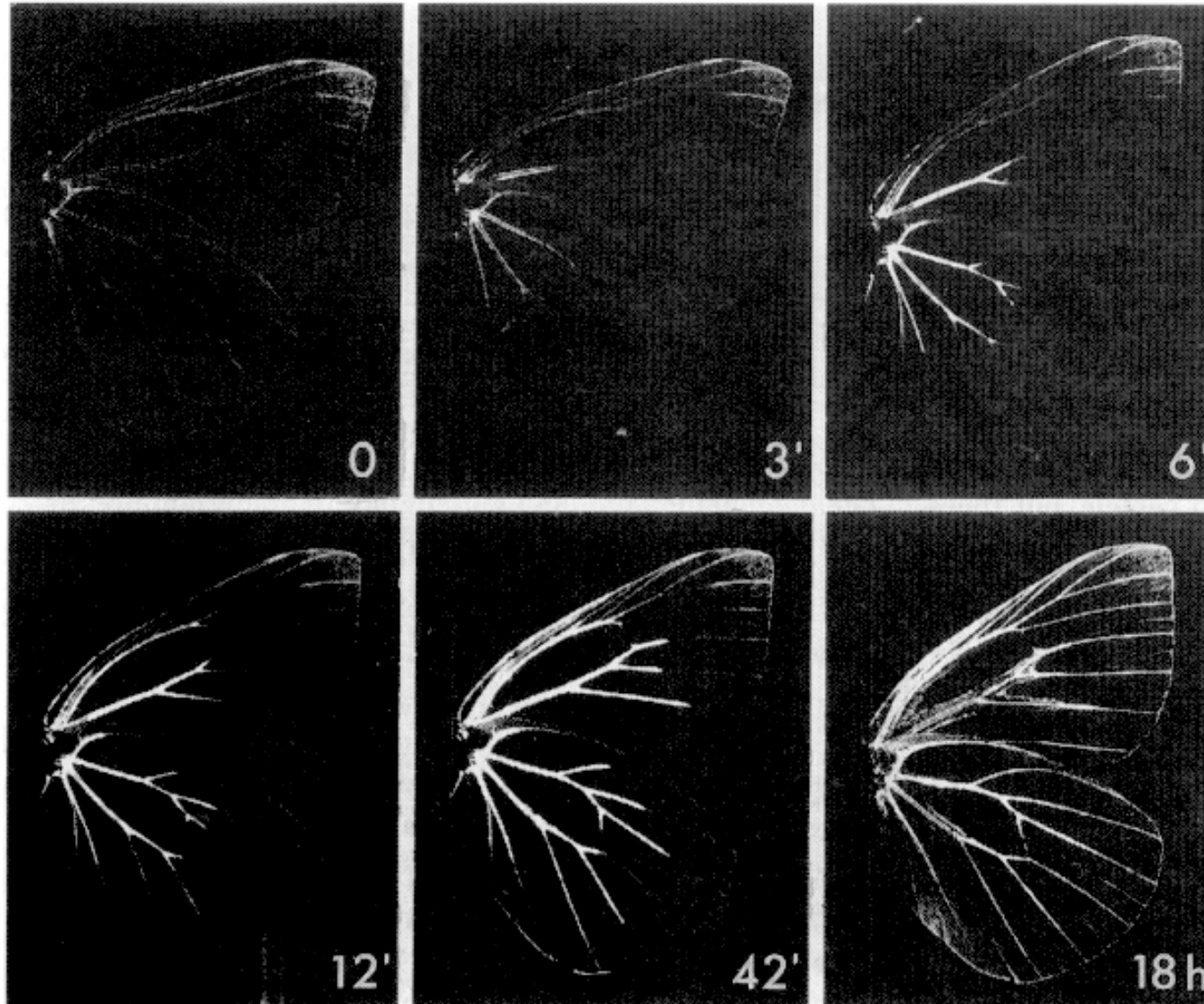


# Slapový tok hemolymfy





Je v křídlech hemolymfa?



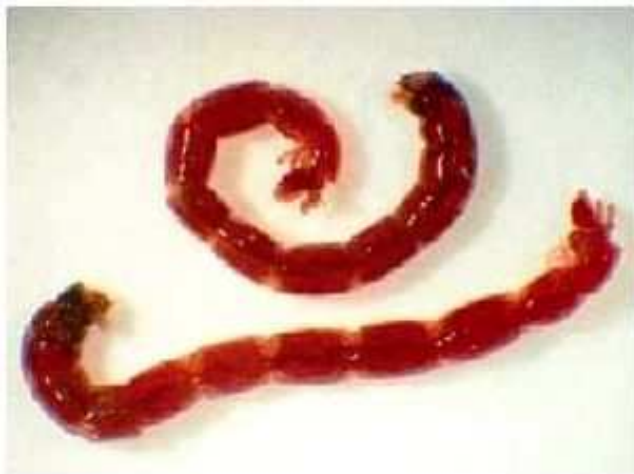


# Hemolymfa

- 20–40 % váhy těla u larev holometabolního hmyzu, <20 % u dospělců a larev hemimetabolních skupin, objem klesá s přijatou potravou, při ztrátě vody...
- vodnatá tekutina (pH 6,4–6,8) obsahující **ionty, molekuly (sacharidy – trehalóza, aminokyseliny, organické fosfáty, kryoprotektanty, zásobní proteiny – hexameriny a vittelogeniny, transportní proteiny - lipophoriny, imunitní proteiny – fenoloxidáza a antimikrobiální peptidy)** a buňky, často bezbarvá, někdy žlutá, zelená nebo modrá (hemocyanin), jen výjimečně červená (hemoglobin u larev některých pakomárů)
- přenos chemických látek – hormonů, živin ze střeva, odpadních látek do vylučovacích orgánů, zásobárna vody, většinou však ne transport plynů
- krevní buňky (**hemocyty**) – několik typů, všechny s jádrem, 4 hlavní funkce: fagocytóza, enkapsulace parazitů a cizorodých těles, koagulace, zásoba a distribuce živin

# Dýchací pigmenty

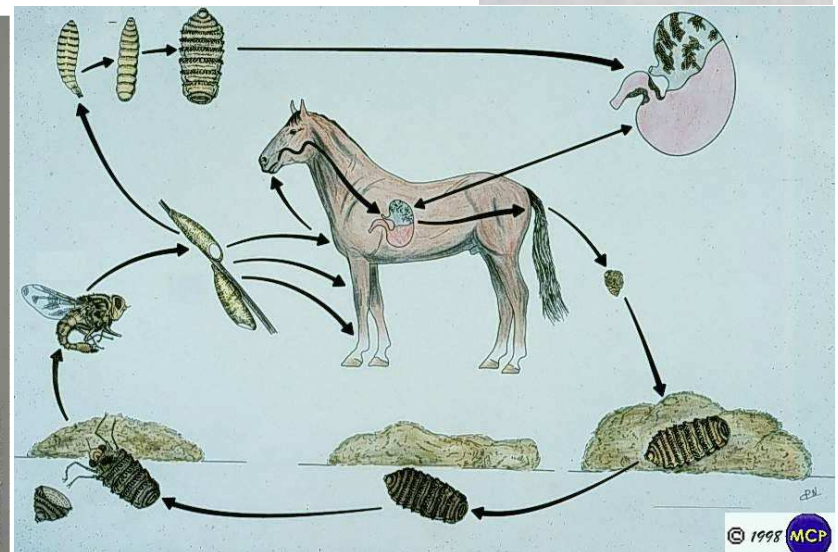
- adaptace zejména na hypoxickém prostředí (voda, paraziti)
- hemoglobiny: pakomáři rodu *Chironomus* v hemolymfě, střečci rodu *Gastrophilus* ve zvláštních hemoglobinových buňkách, u většiny hmyzu intracelulárně v tracheálních buňkách a tukovém tělese
- hemocyaniny (podobné složení jako u korýšů) – v hemolymfě Collembola, Archaeognatha, Plecoptera, Dermaptera, Orthoptera, Phasmodea, Mantodea, Blattodea



*Chironomus* sp.



*Gastrophilus intestinalis*



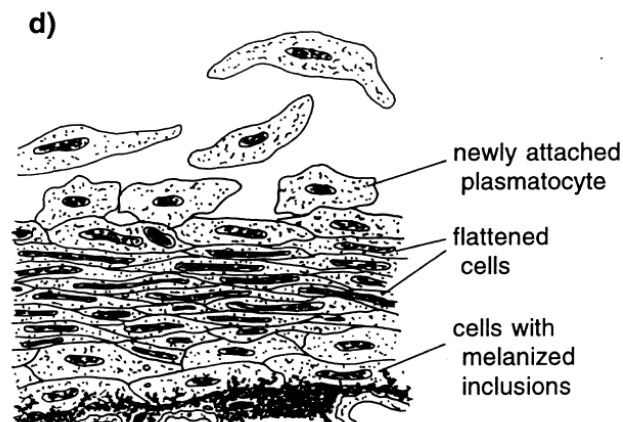
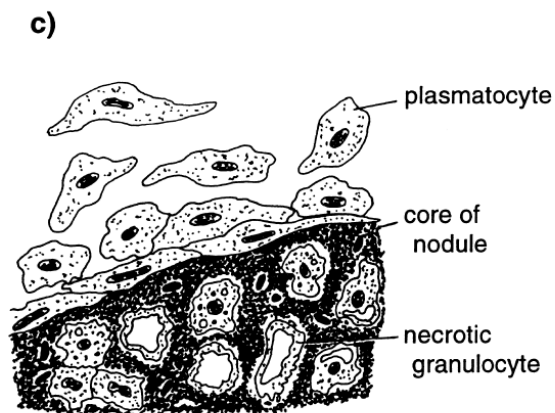
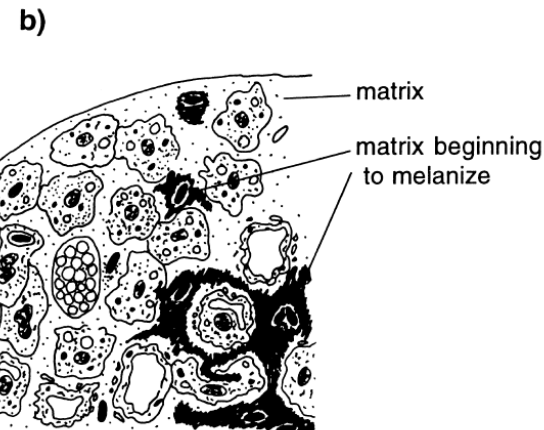
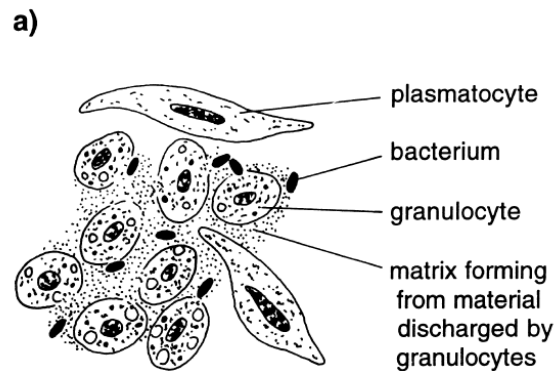
# Typy krevních buněk

- Prohaemocyty – kmenové b.
- Plasmacyty – fagocytóza a enkapsulace
- Granulocyty – imunitní odpověď
- Spherulocyty - ?
- Oenocyteidy - ?
- Adipohemocyty - ?
  - tvorba krev. buněk – haemopoietický orgán – v okolí srdce

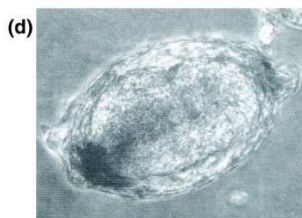
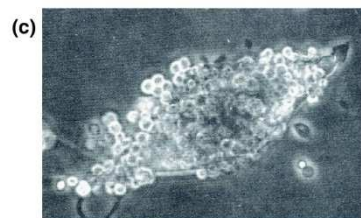
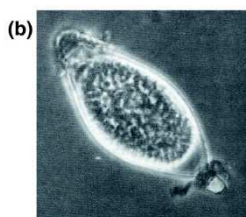
# Imunitní odpověď u hmyzu - 2 typy – buněčná a hormonální

- Buněčná** – 1. fagocytóza  
- 2. tvorba nodulu  
- 3. enkapsulace

**Hormonální** – reakce na peptidoglykany buněč. stěny patogenu – zvýšením koncentrace hemolínu vyvolá syntézi 2 typů proteinů – cecropíny a attacíny (bakteriocidní účinky), + lysozým → proces podobný enkapsulaci, jen bez krev. b.



# Parazitoidi: překonání imunitní reakce hostitele



Imunitní odpověď *Drosophila melanogaster* na nakladené vajíčko lumčíka *Asobara tabida* (Braconidae)

Wertheim et al. 2005

- obranná reakce imunitního systému hostitele: enkapsulace – obklopení parazitoida vrstvou fagocytujících hemocytů a melaninem
- vliv látek z potravy hostitele (např. pyrrolizidinové alkaloidy u housenek motýlů)

**Strategie parazitoidů (často kombinace různých způsobů):**

**ektoparazitace** (např. Dryinidae, Bombyliidae, parazitoidi červců a kukel)

**napadání vajíček** (není imunitní odpověď)

**kladení dovnitř orgánů** (mozek, střevo, slinné žlázy, nikoli v hemolymfě)

**molekulární mimikry** (povrch parazitoida je podobný tkáním hostitele)

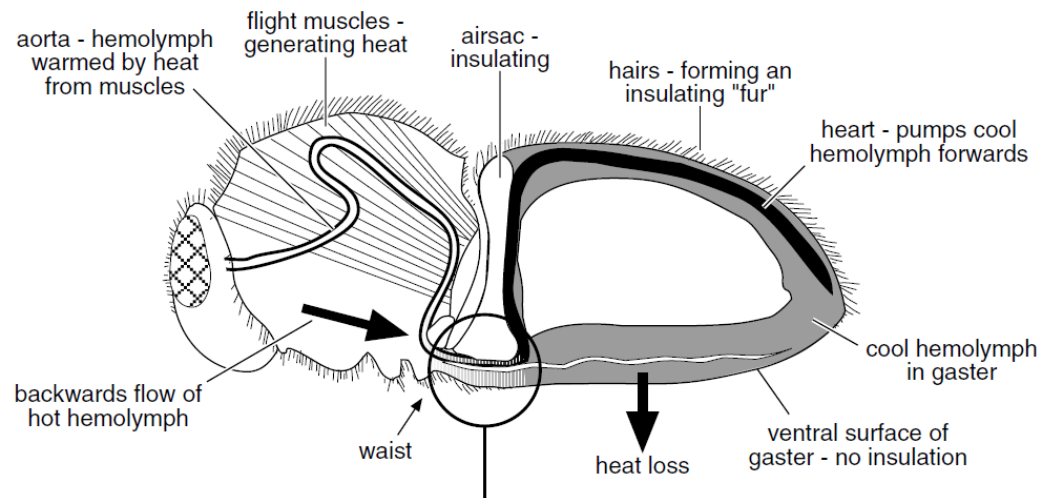
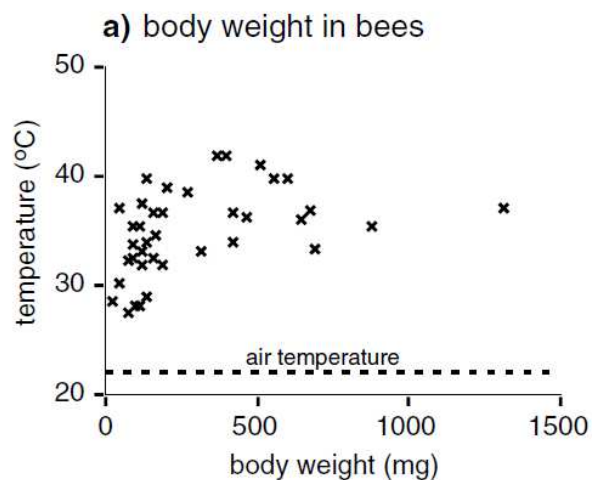
**izolace parazitoida** membránou nebo kapsulou dovozenou ze zárodečných obalů nebo hostitelových tkání

**rychlý vývoj uvnitř hostitele**

**likvidace imunitního systému hostitele** intenzivní potravní aktivitou parazitoida, požíváním samotných hemocytů, případně zbytky embrya parazitoida – teratocyty

# Termoregulace u hmyzu

- pro většinu druhů je optimální teplota těla 30–40°C
- kombinace vlivu okolního prostředí a metabolické aktivity
- vliv svalů je většinou vzhledem k jejich malé velikosti nevýznamný s výjimkou létacích svalů – nejteplejší místo těla je thorax
- závislost na velikosti těla a struktuře křídel
- ztráta tepla evaporací a konvekcí
- zahřívací oscilační pohyby letových svalů (zvláště u nočního hmyzu, čmeláků, brouků, vážek a sarančí), izolace hrudi od zadečku trachejemi
- vliv zbarvení – hmyz v horách často tmavě zbarven, sezónní dimorfismus





# Termoregulace u hmyzu

- většina druhů hmyzu je ektotermní (bez termoregulace)
- behaviorální regulace – zvýšená aktivita v nepříznivých teplotách – únik, orientace těla vůči slunci, nošení larev u mravenců, „větrání“ a nošení vody do úlu nebo naopak shlukování u včely medonosné
- fyziologická regulace – zahřívání letovými svaly, ochlazování zvýšenou evaporací



*Platypleura capensis*

*Diceroprocta apache*



<http://www.arizonensis.org>

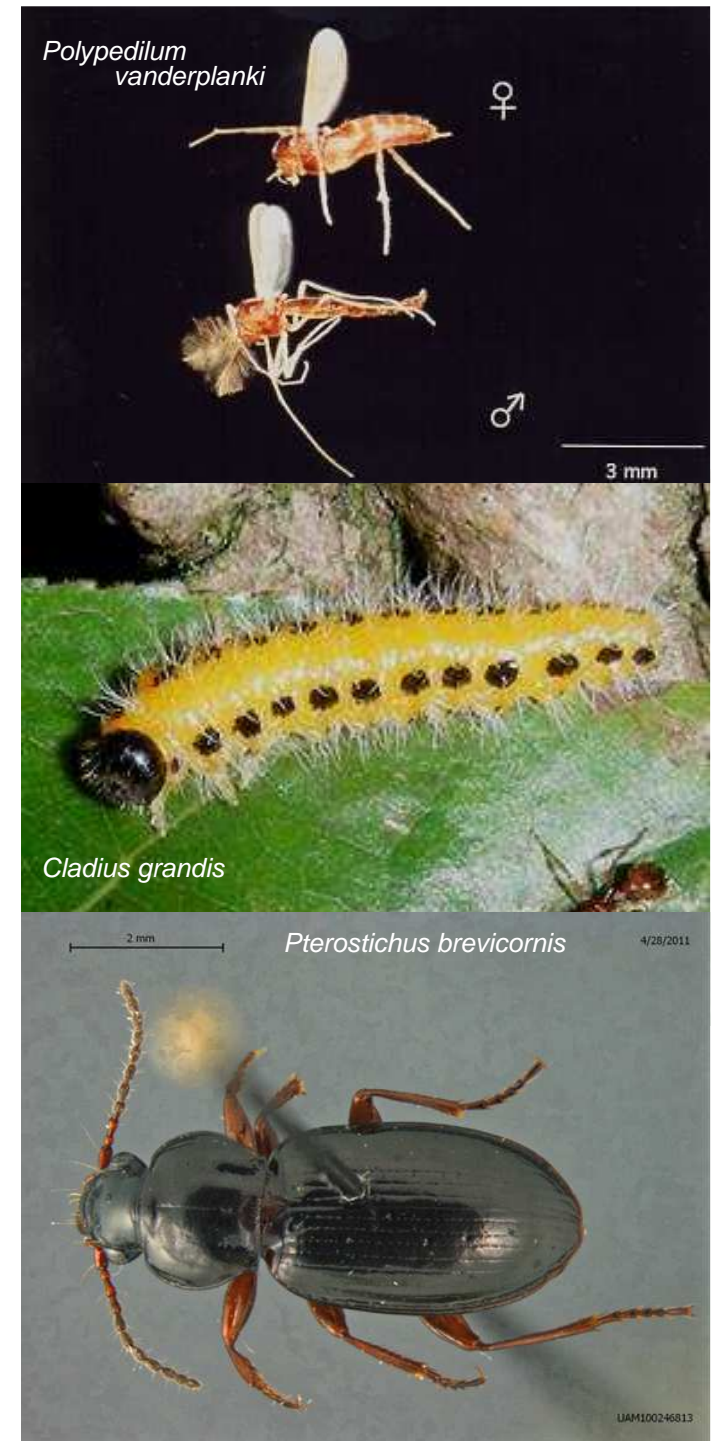


# Adaptace k nízkým teplotám

- teploty mírně nad 0°C většinou nejsou letální, pokud nepůsobí delší dobu
- u druhů tolerujících mráz *supercooling point*: většinou -5°C – -10°C, zabránění formování ledových krystalů uvnitř buněk – „řízené“ zmrznutí díky lipoproteinům v hemolymfě, krystalům fosforečnanu vápenatého v Malpighiho trubicích nebo kyseliny močové – mrazová jádra (podchlazené pak vydrží až -70°C)
- kryoprotektanty – glycerol, sorbitol, trehalóza

# Přežití nejnižší teploty

- larvy pakomárů *Polypedilum vanderplanki* (Diptera: Chironomidae):  $-270^{\circ}\text{C}$  - anhydrobióza (Hinton 1960)
- prepupy pilatky *Cladius (Trichiocampus) populi* (Hymenoptera: Tenthredinidae) v neanhydrobiotickém stavu po několikahodinové aklimatizaci  $-196^{\circ}\text{C}$  (tekutý dusík); po pomalém rozmrazení 75% jedinců přežilo a vylíhlo se v dospělé (Tanno 1968)
- hmyz přežívající nejnižší teplotu z adaptivních důvodů: arktický střevlíček *Pterostichus brevicornis* (Coleoptera: Carabidae): dospělci tolerují až  $-87^{\circ}\text{C}$  díky řízenému zmrznutí a kryoprotektivním účinkům glycerolu (Miller 1969)



# Další zástupci tolerující nízké teploty

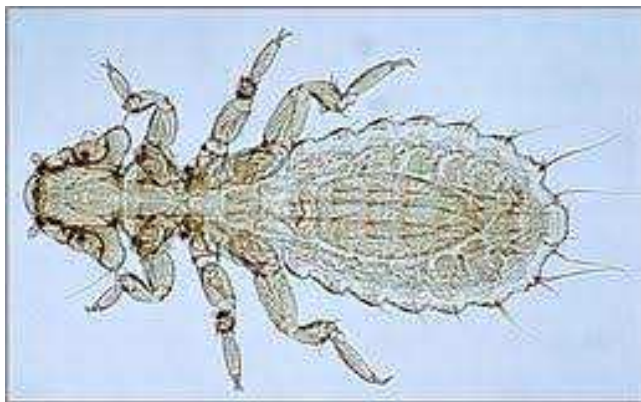
Grylloblattodea (opt. 1–4 °C , hynou při -8 °C)

Mecoptera: Boreidae

Diptera: Limoniidae: Chioneinae; Chironomidae: *Belgica antarctica*

Collembola

*Ektoparaziti obratlovců* (Amblycera, Ischnocera, Anoplura, Siphonaptera)





# Adaptace k vysokým teplotám

- nejméně 3 rody pouštních mravenců se strategií „pouštních mrchožroutů“ (desert scavengers)
- *Cataglyphis* (Formicinae) – severní Afrika
- *Ocymyrmex* (Myrmicinae) – jižní Afrika
- *Melophorus* (Formicinae) – Austrálie
- ***Cataglyphis*** na Sahaře sbírá potravu při teplotě těla  $> 50^{\circ}\text{C}$  a teplotě povrchu až  $70^{\circ}\text{C}$  (Wehner et al. 1992)

Sdílejí obdobná přizpůsobení:

- 1) **rychlost** (1 m/s) – minimalizuje vystavení slunci, snad i konvekční ochlazování, korelace mezi rychlostí a povrchovou teplotou
- 2) **dlouhé nohy** zvyšují vzdálenost těla od substrátu (teplota 4 mm nad povrchem je o cca  $6\text{--}7^{\circ}\text{C}$  nižší než na povrchu)
- 3) **sběrací chování** (foraging behaviour) zahrnuje zastávky na stoncích suché vegetace a v teplotních úkrytech (až 75% sběracího času)
- 4) **aktivita omezená** do úzkého termálního okna



# Zaživací systém

Příjem potravy, uskladnění,  
rozmělnění a transport dál

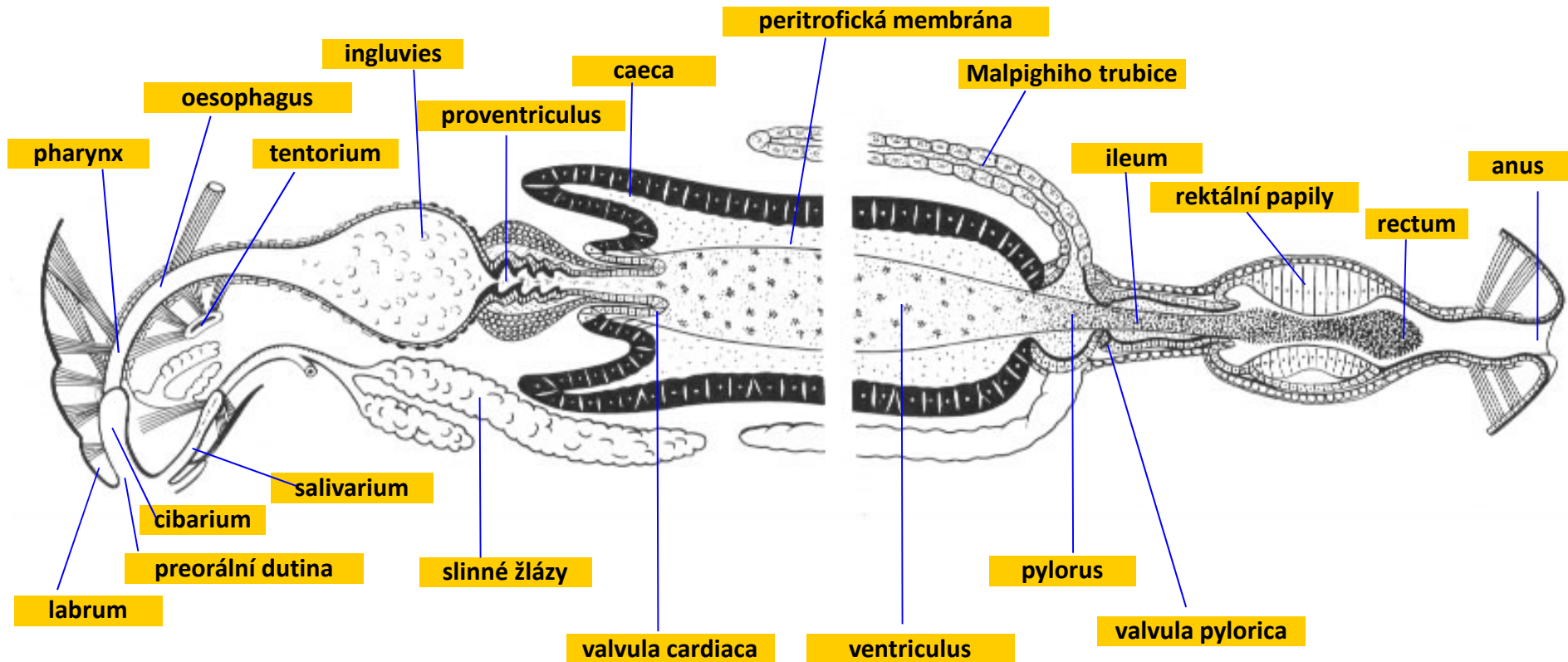
Sekrece enzymů,  
trávení, absorpce živin

Absorpce vody, solí,  
dalších molekul,  
vyloučení výkalů

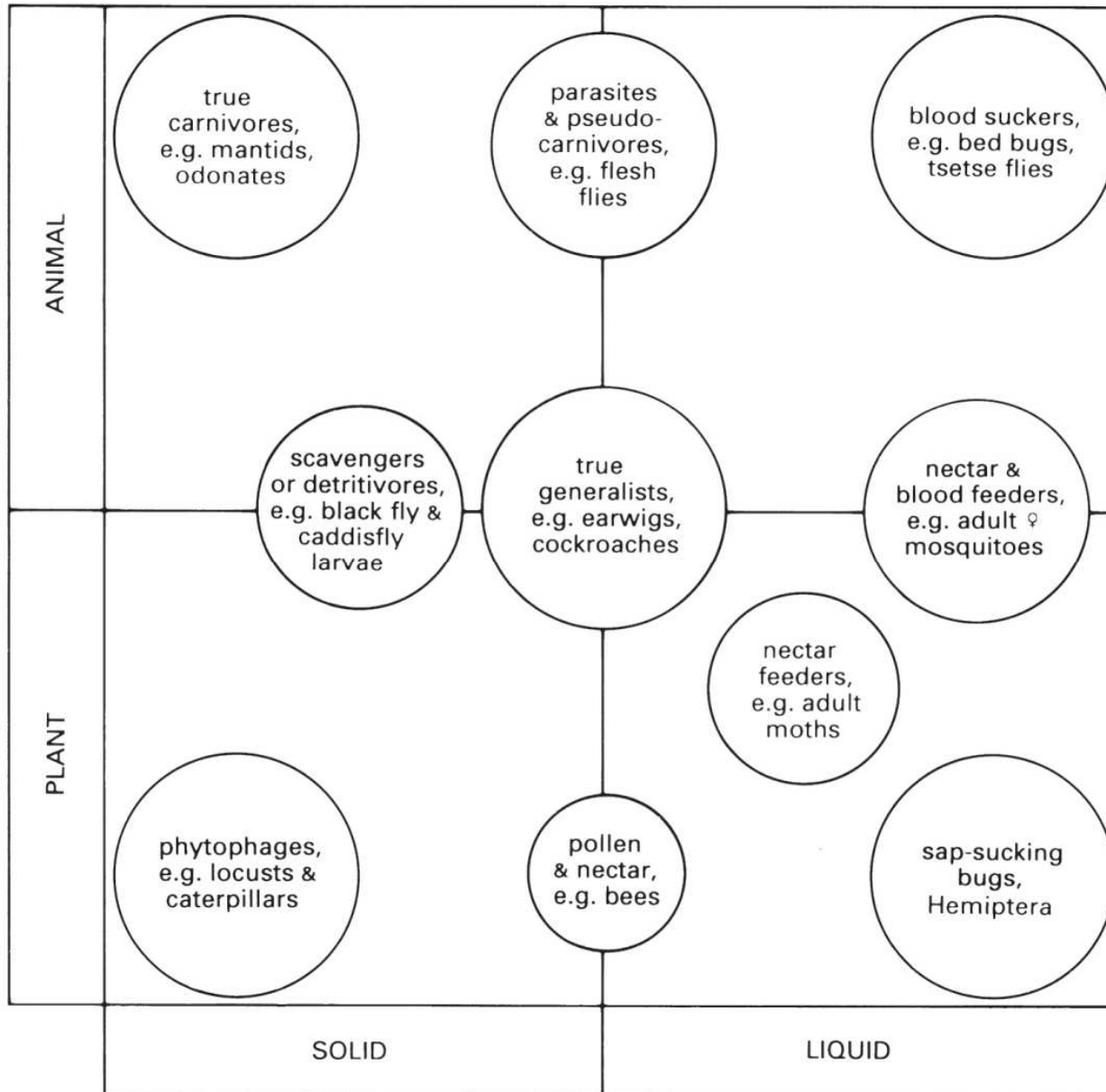
**STOMODEUM**

**MEZENTERON**

**PROCTODEUM**

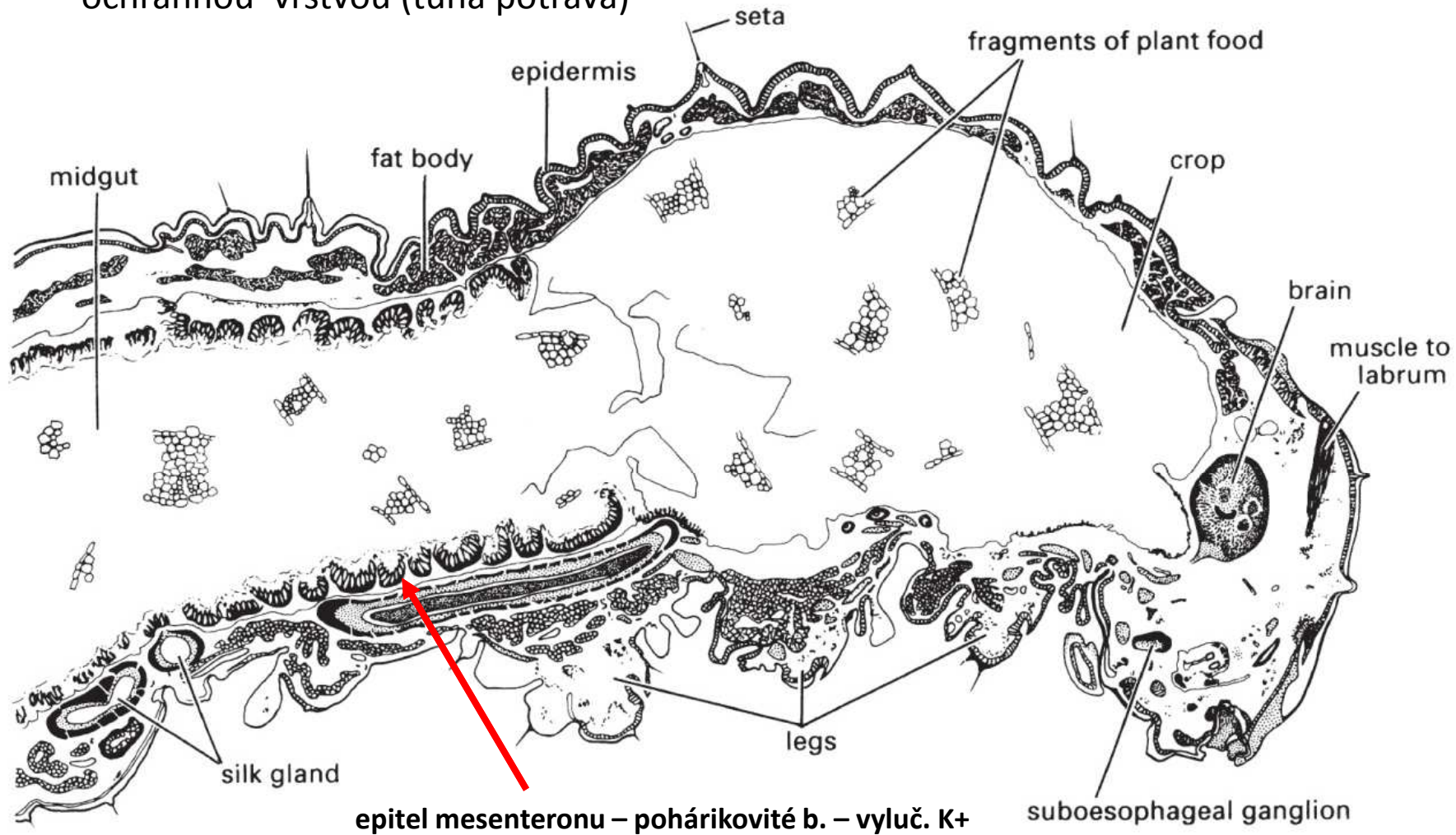


# Rozdělení hmyzu podle příjmu potravy





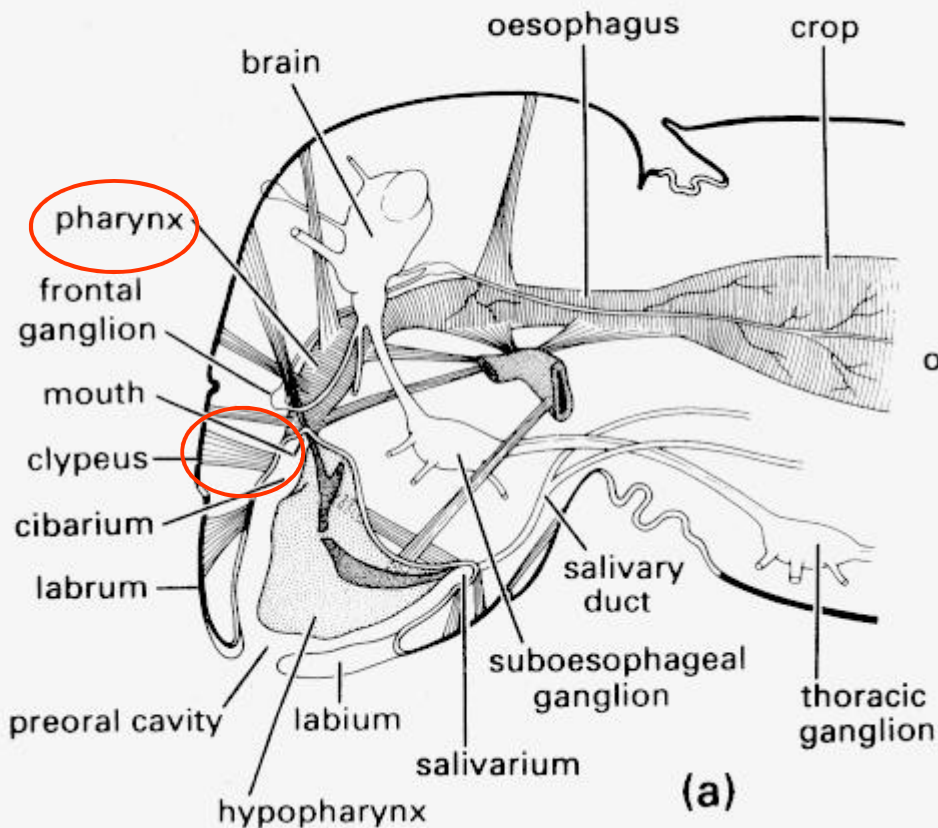
- u fytofágů je trávicí trakt často relativně přímý (pravidelný příjem nutričně chudé potravy)
- u predátorů často slepé záhyby (caeca) ke skladování potravy (nepravidelný příjem nutričně hodnotné potravy), TS krátká, široká, rovná, se silnou svalovinou, silnou ochrannou vrstvou (tuhá potrava)



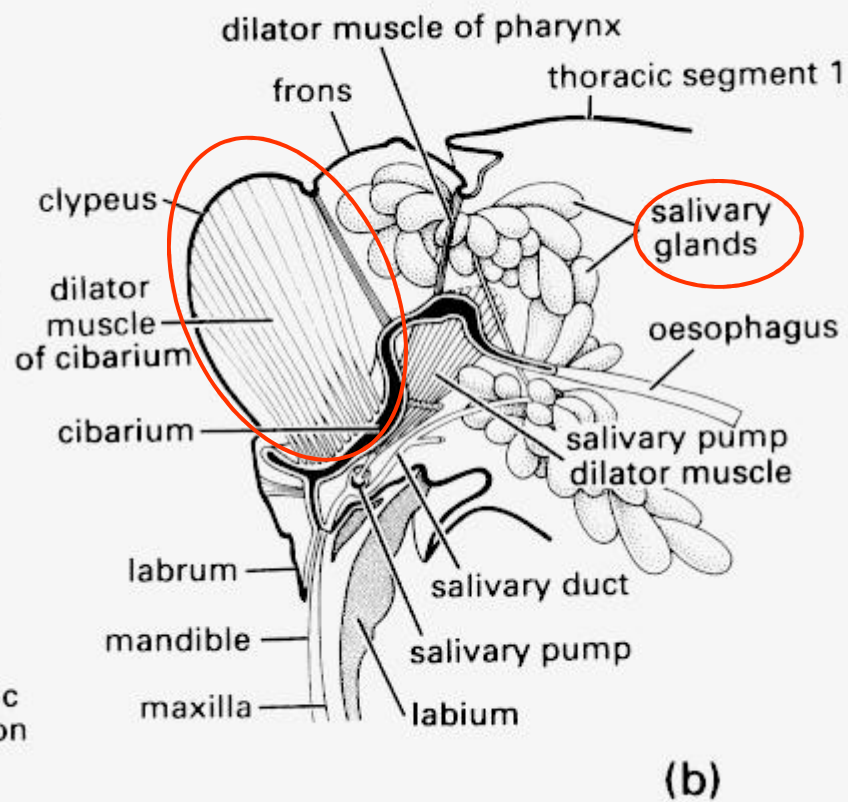
**Fig. 3.15** Longitudinal section through the anterior body of a caterpillar of the small white, small cabbage white or cabbage white butterfly, *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). Note the thickened epidermal layer lining the midgut.



- sekrety slinných žláz: rozpouští pozřenou potravu, upravují pH a obsah iontů, často obsahují trávicí enzymy (časté extraorální trávení), antikoagulanty (u krevsajícího hmyzu), proteiny vytvářející ochrannou vrstvu okolo sosáku (Hemiptera: Sternorrhyncha, Auchenorrhyncha), produkce hedvábí (labiální žlázy Lepidoptera, Trichoptera apod.)

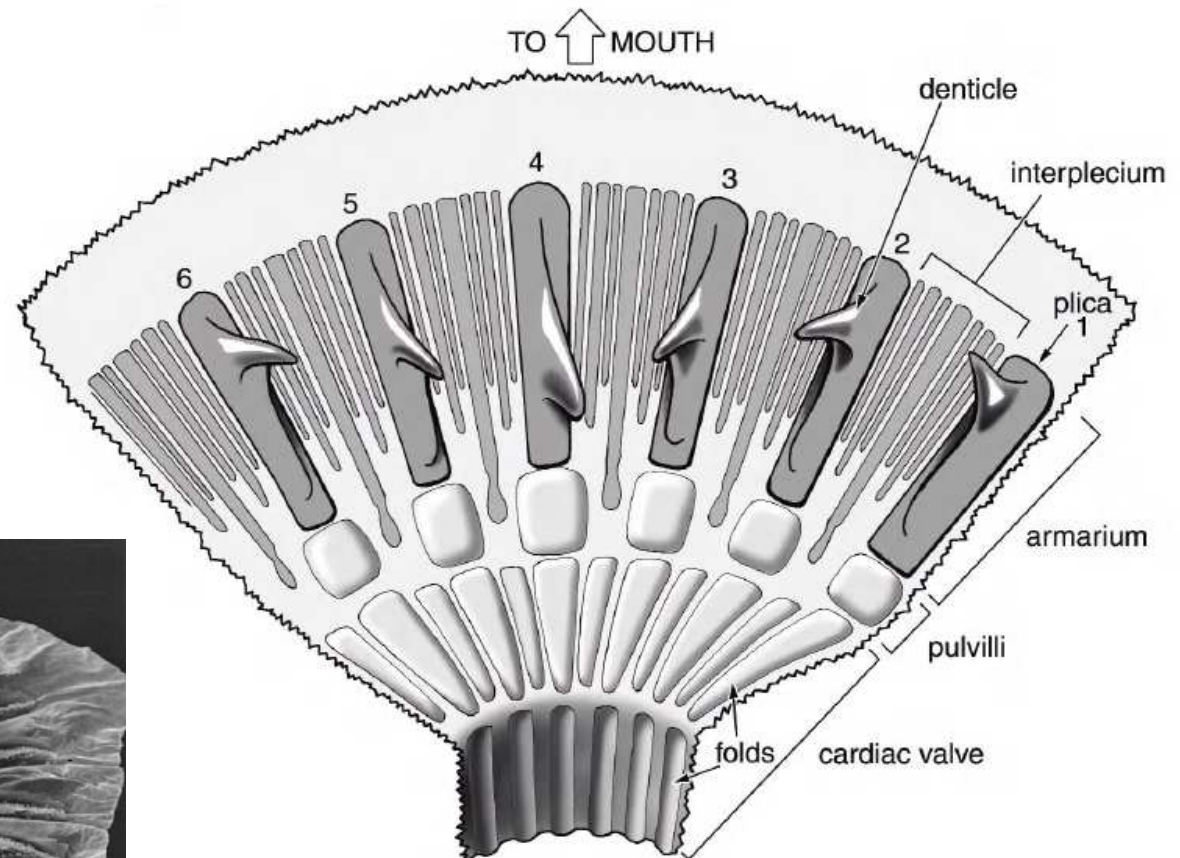
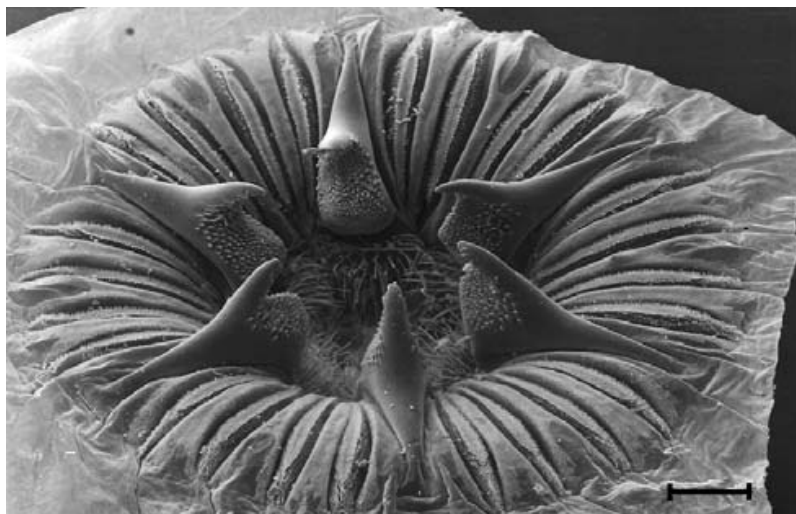


**Schematizované ústní ústrojí orthopteroidního typu**

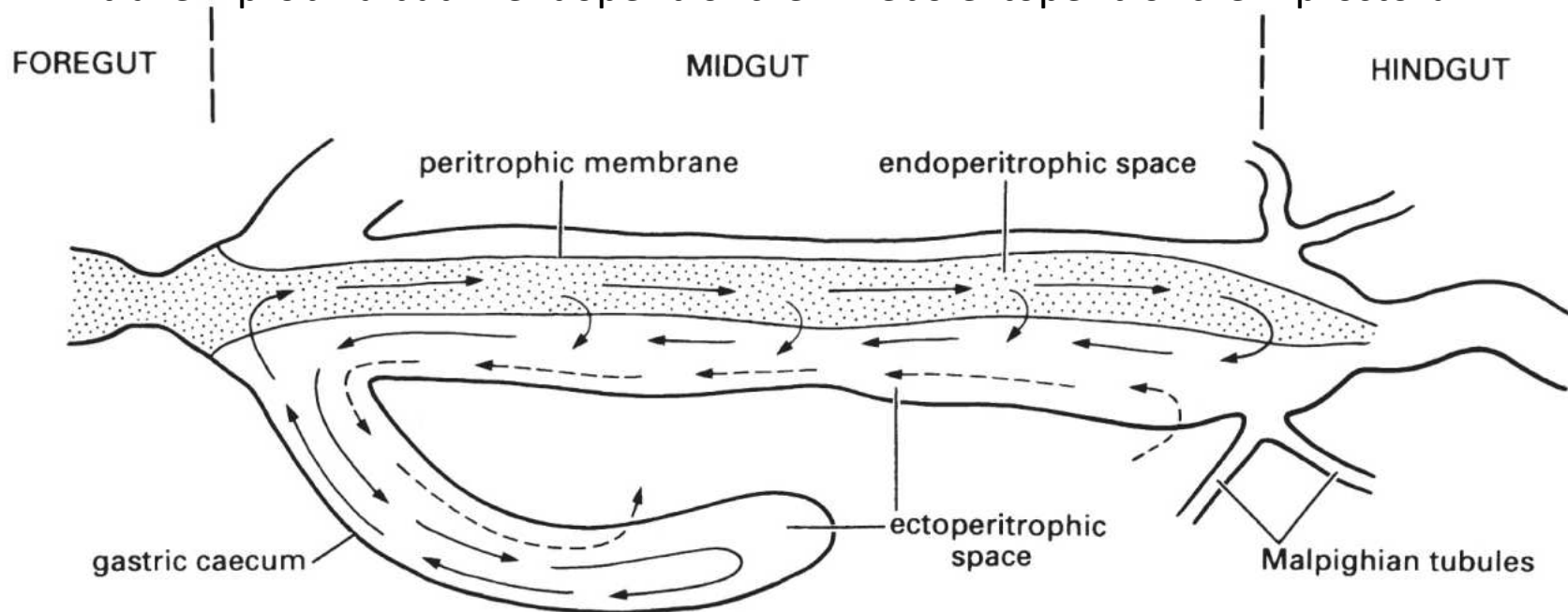


**Savé ústní ústrojí cikády**

- proventriculus (svalnatý žaludek): dobře vyvinutý u skupin živících se tuhou potravou, např. Dictyoptera (švábi + kudlanky): 6 záhybů (*plicae*), každý obsahuje sklerit se zubem



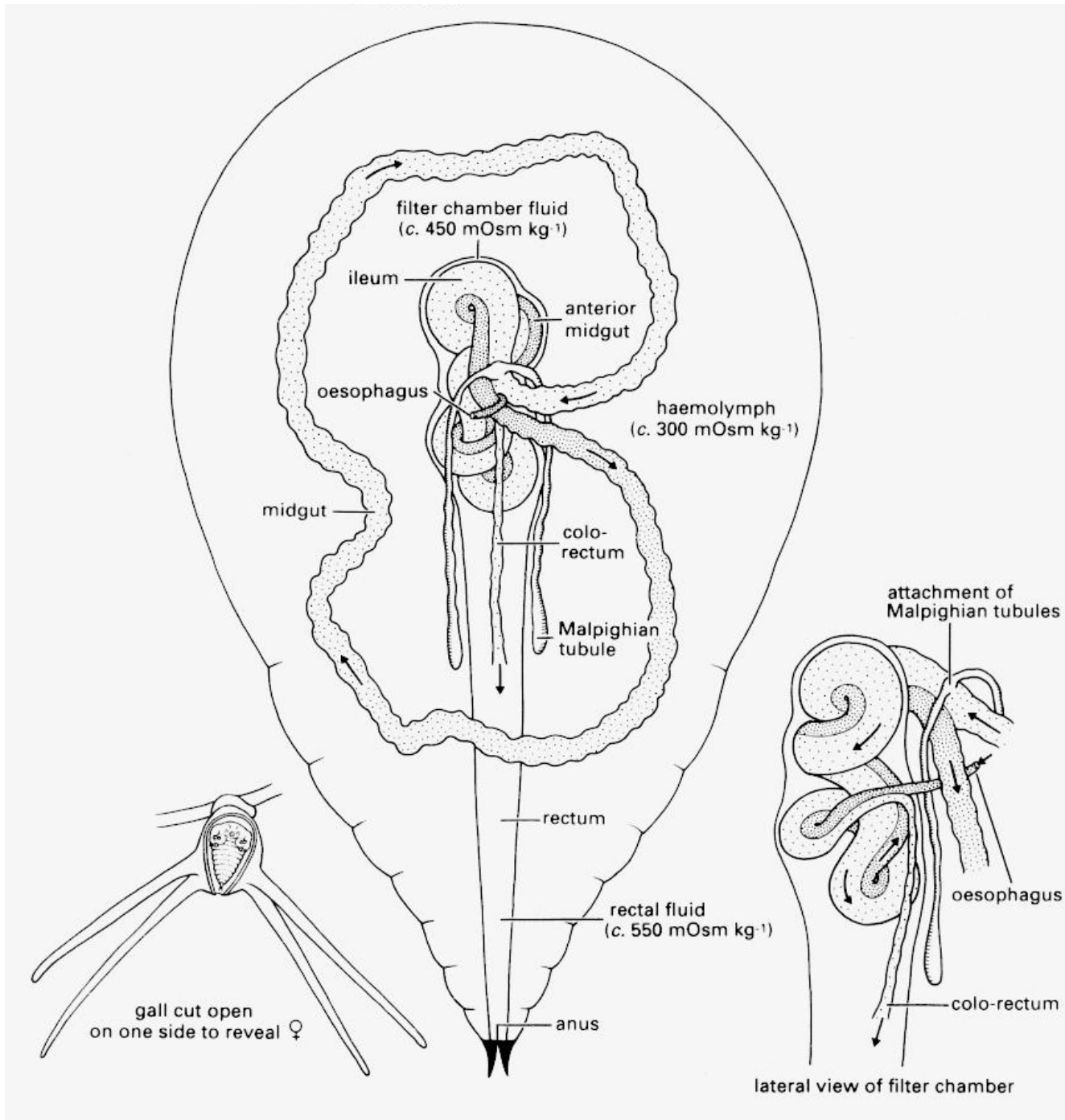
- **pH mesenteronu** většinou 6,0–7,5, u fytofágů často 9–12 (trávení celulózy, zabránění vzniku komplexů tříslovin s proteiny), u Diptera často velmi kyselé
- epitel většinou oddělen **peritrofickou membránou** (glykoproteinová matrice - peritrofin s vlákny chitinu) – síto propouštějící malé molekuly, ale ne velké molekuly a bakterie a části potravy – mechanická ochrana střeva a kompartmentace trávicích procesů (chybí u Hemiptera a Thysanoptera – místo toho **perimikrovilární membrána** okolo mikrovilů střevního epitelu)
- trávení probíhá buď v endoperitrofickém nebo ektoperitrofickém prostoru



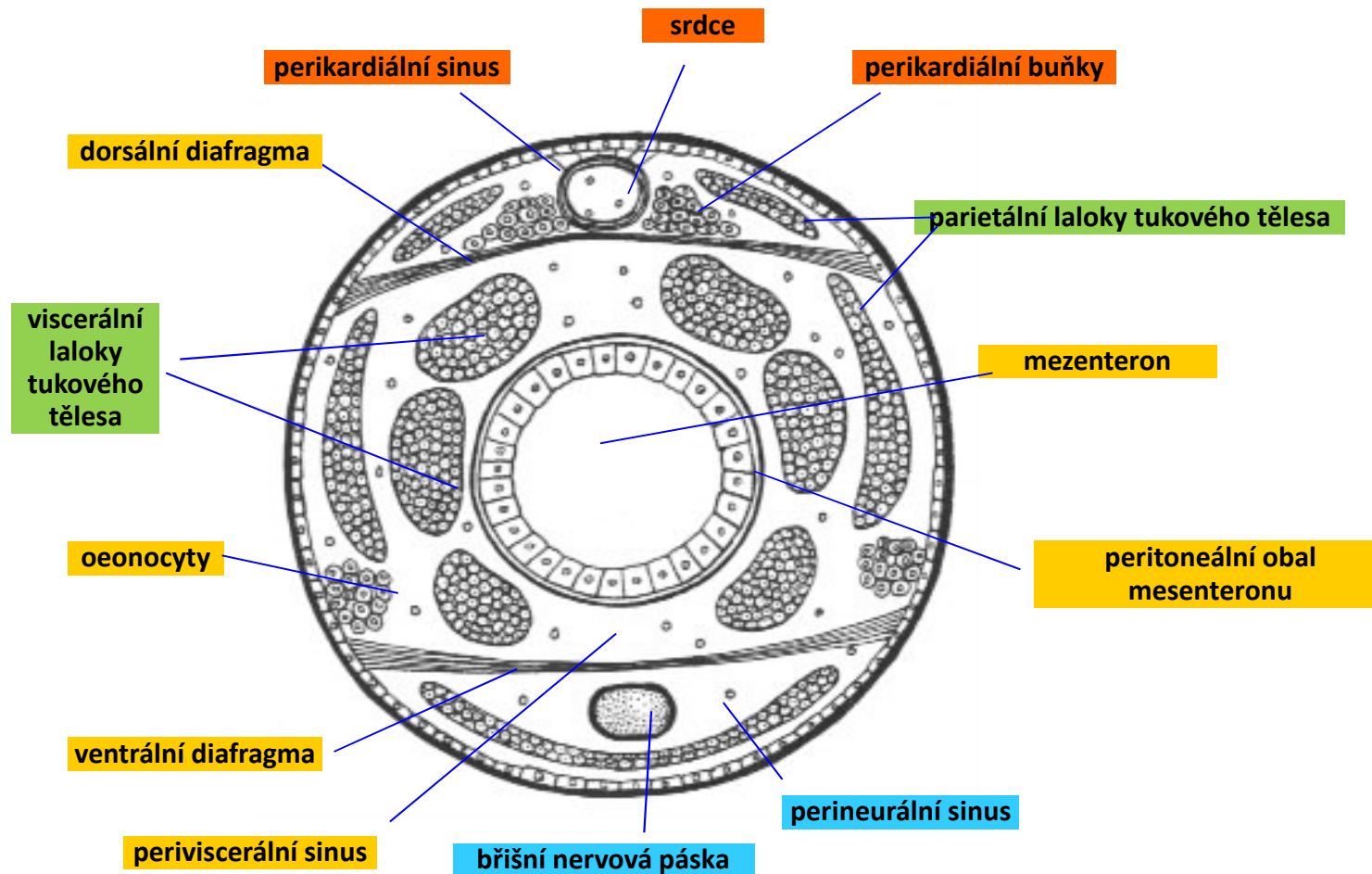
**Fig. 3.16** Generalized scheme of the endo–ectoperitrophic circulation of digestive enzymes in the midgut. (After Terra & Ferreira 1981.)

# Filtrační komora

- u Hemiptera:  
Sternorrhyncha (červci, mšice, molice, mery) a Auchenorrhyncha (křísi)
- zadní část mezenteronu je v úzkém kontaktu s přední (smyčka):  
absorbuje vodu a malé molekuly (jednoduché sacharidy), dochází ke koncentraci



# Tělní dutina a tukové těleso



**Tukové těleso:** většinou vytváří volné laloky nebo žebra, žluté nebo bílé  
funkce: metabolismus sacharidů, lipidů a dusíkatých látek, zásobárna glykogenu, tuků a bílkovin, syntéza a regulace cukru a zásobních bílkovin (vitellogeniny, calliphorin) do hemolymfy; 3 typy buněk: trophocyty (adipocyty), urocyty a mycetocyty (bakteriocyty)



# Endosymbionti

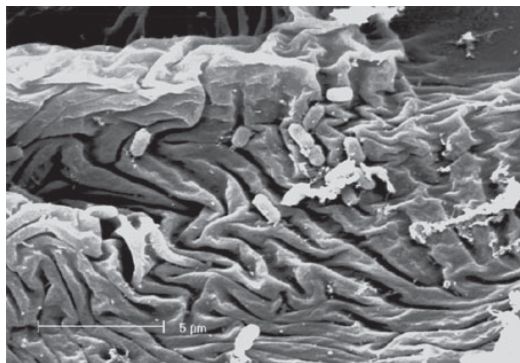
**Hemiptera** např. u mšic: *Buchnera aphidicola* = proteobakterie (Enterobacteriaceae), intracelulárně v bakteriocytech většiny mšic (1 mšice: až 6 mil. bakterií), transovariální přenos

- dodává esenciální aminokyseliny (tryptofan, leucin – geny na plasmidech), nepřítomnost symbionta způsobuje sterilitu, vliv na přenos patogenů (symbionin chrání virové kapsidy)

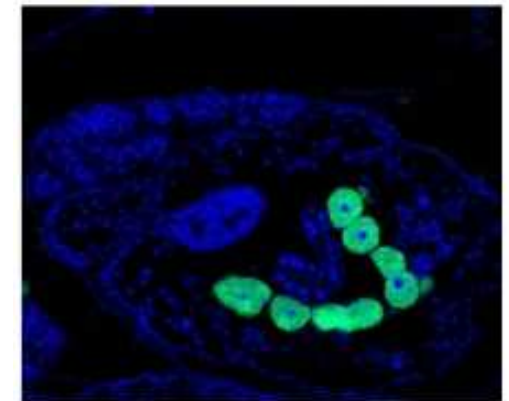


**Tephritidae** : Enterobacteriaceae - fakultativně jako biofilm na povrchu trávící trubice

- *Enterobacter agglomerans*, *Klebsiella oxytoca*
- přirozený výskyt v prostředí a na živných rostlinách
- degradace purinů: přísun dusíku ve využitelné formě



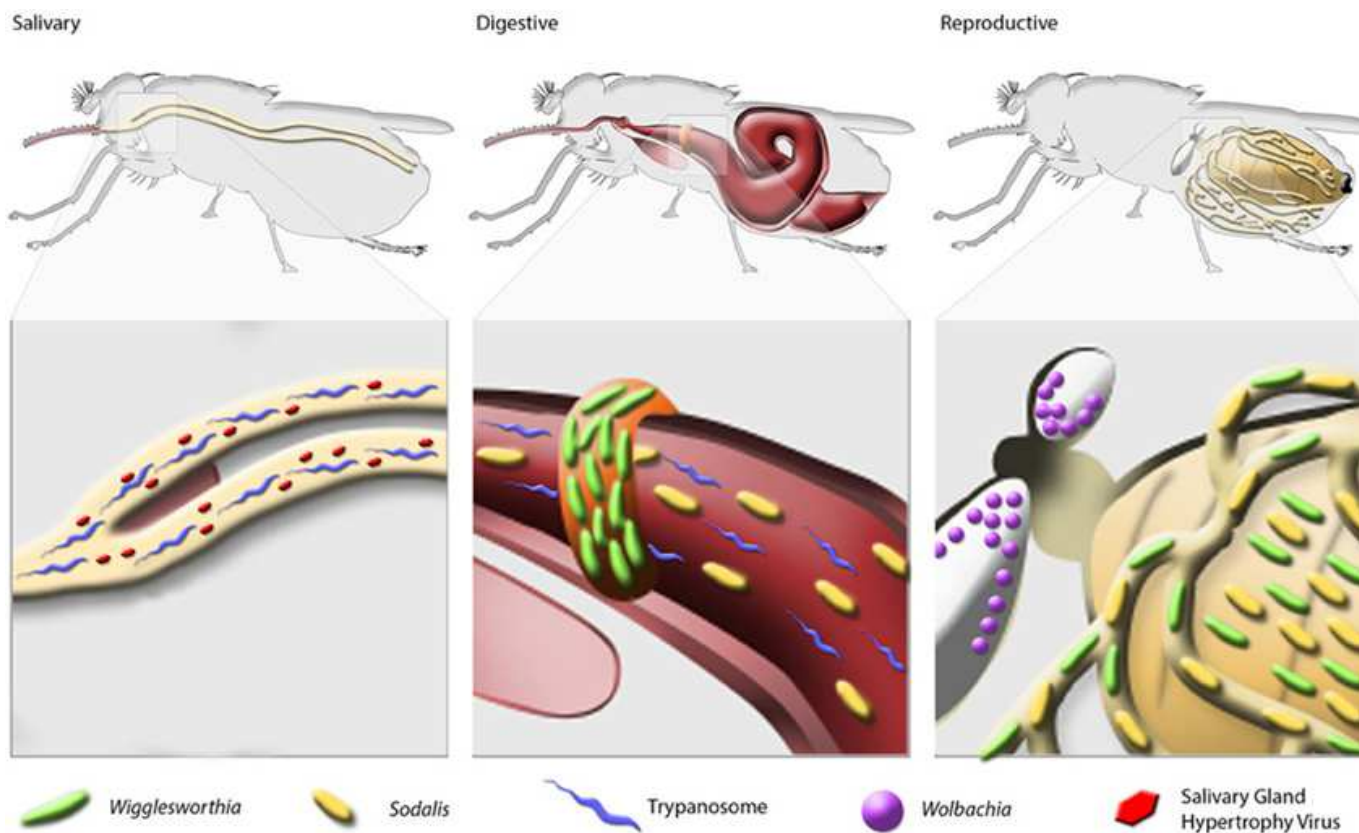
Hoy 2010





# Endosymbionti u krevsajících druhů

- dodávají živiny, které chybí v potravě (např. vitamíny B-komplex)
- vliv na fertilitu a přenos patogenů
- např. Glossinidae – různé druhy proteobakterií ve střevě, hemolymfě, tukovém tělese a vaječnicích:
  - ***Wigglesworthia glossinidia*** – primární intracelulární symbiont v bakteriomu tvaru U ve stomodeu
  - ***Sodalis glossinidis*** – sekundární symbiont v epiteliálních buňkách mezenteronu
  - ***Wolbachia*** – pohlavní orgány

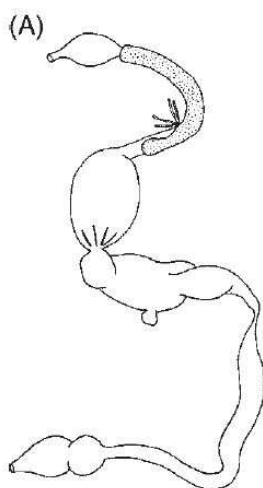


# Endosymbionti u dalších druhů

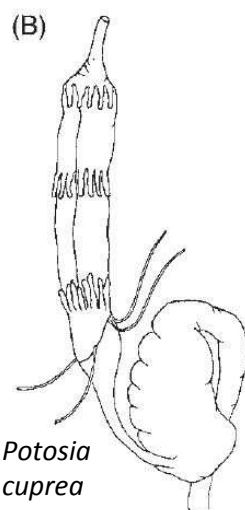
- Dřevokazné, detritofágní a humivorní taxony, např. Coleoptera: Scarabaeidae (štětičkovité chitinózní výrůstky ve střevě), Diptera: Tipulidae, Blattodea, Orthoptera: Gryllidae
- Bakterie rozkládající celulózu, hemicelulózu, tvorba metanu
- mikroflóru larvy hmyzu získávají *de novo* po vylíhnutí z vajíčka i každém svlékání (požírání exuvií, u termitů přenos mezi generacemi koprofágií a proktodeální trofalaxí)



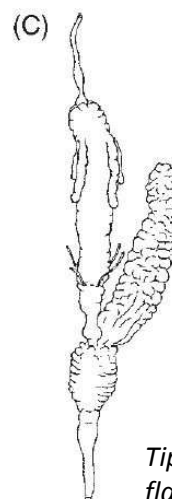
Buchner 1928



*Thoracotermes macrothorax*



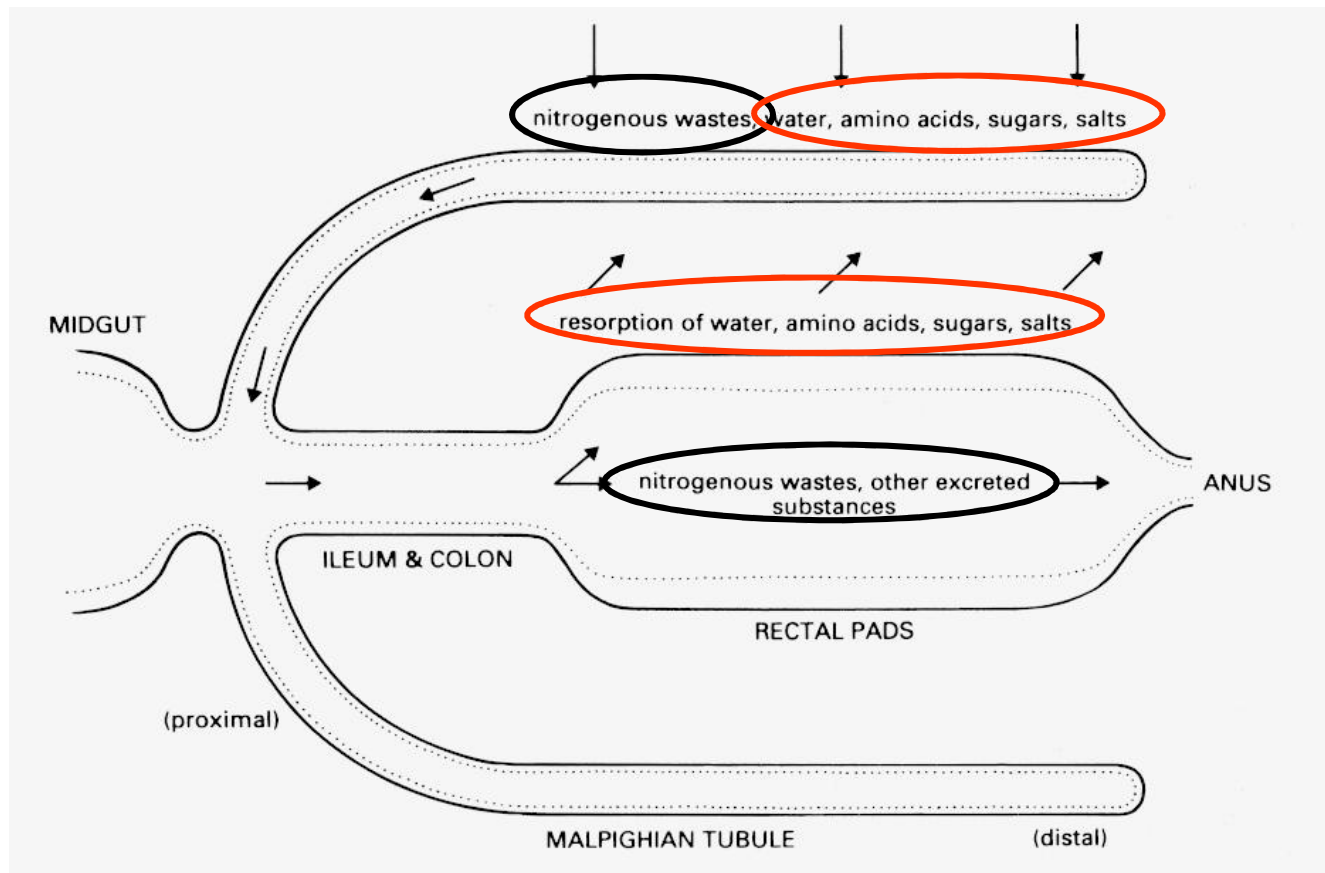
*Potosia cuprea*



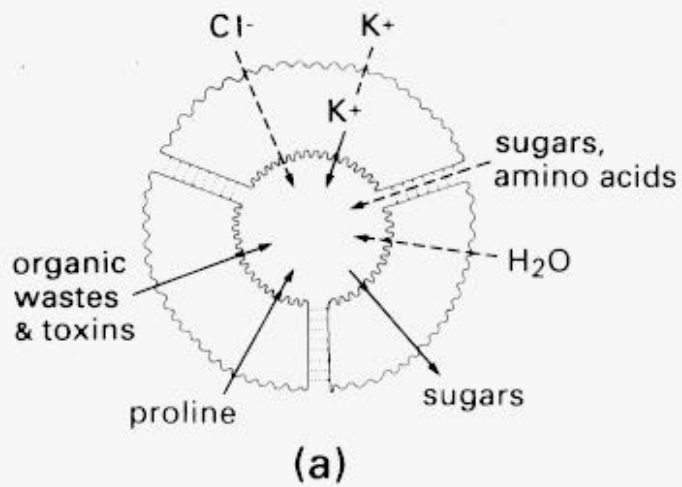
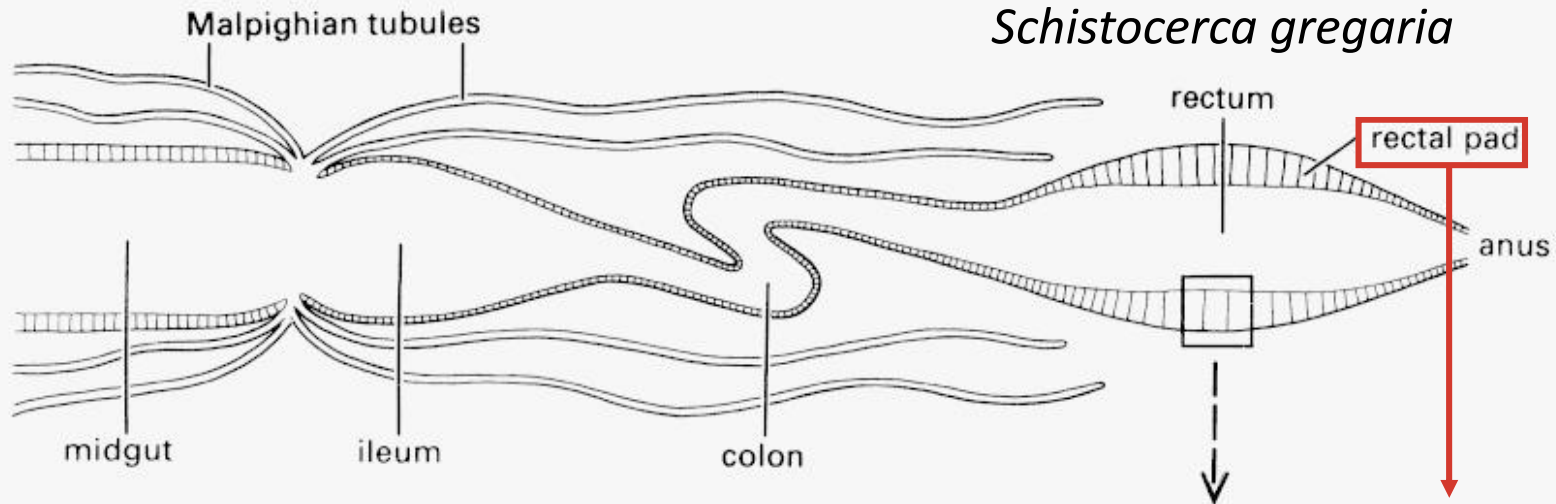
*Tipula flaveolineata*

# Vylučovací systém u hmyzu

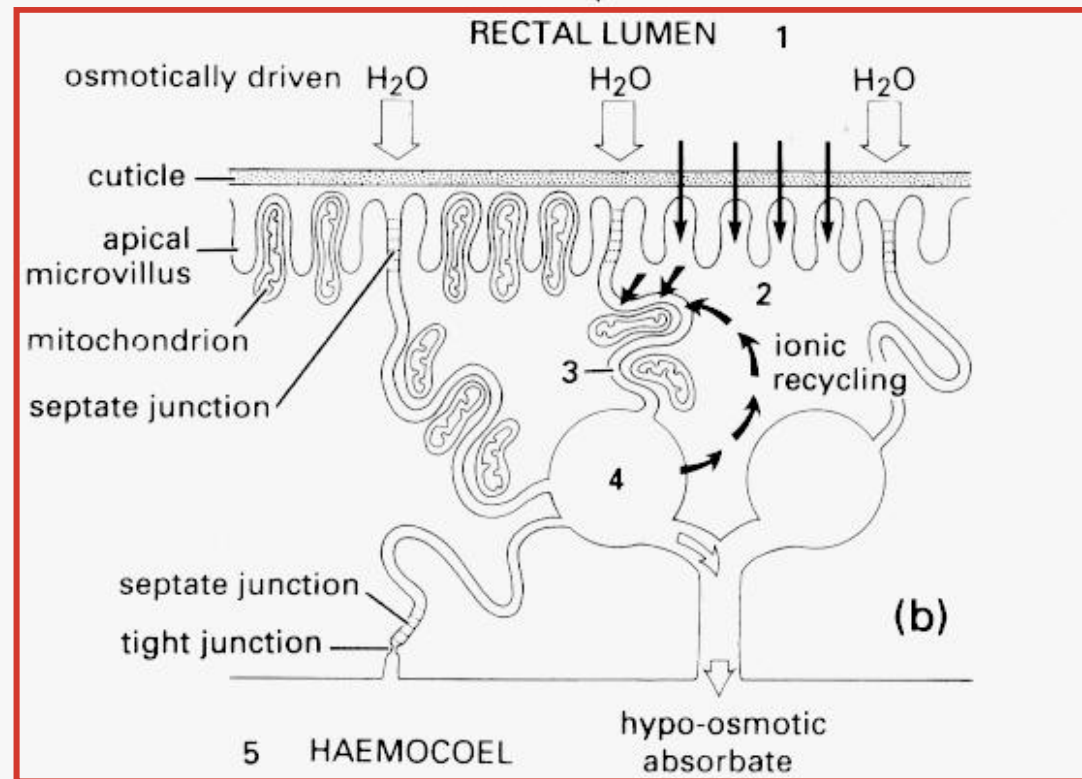
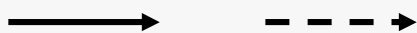
- hmyz musí šetřit vodu, ionty ( $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Cl}^-$ ) a vyhnout se toxicitě odpadních látek metabolismu – exkrece a osmoregulace jsou spojeny
- **Malpighiho trubice** (2 až 200 dlouhých slepých výběžků trávicí trubice-proctodea s jednovrstevným epitelem a volně obtékané hemolymfou, chybí u Collembola a mšic)
- u vodního hmyzu navíc specializované **chloridové buňky** v proctodeu (aktivní absorpce iontů i z velmi zředěných roztoků) – chloridový epitel (Trichoptera), anální papily (larvy komárů)



# System vylučování u saranče *Schistocerca gregaria*



Malpighiho trubice - příčný řez,  
aktivní a pasivní proces



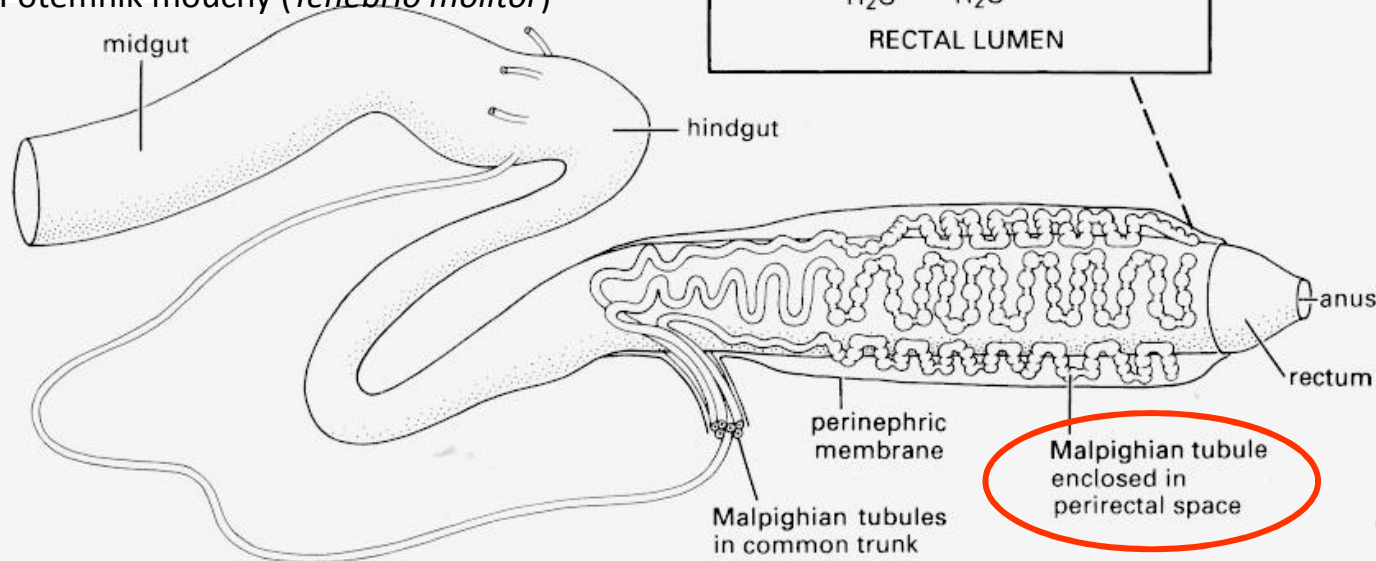


# Kryptonefridie

- u larev a dospělců některých skupin brouků (Bostrichiformia, Cucujiformia) a motýlů a larev některých blanokřídlých 9 (Symphyta): adaptace k životu na suchých substrátech/v suchém prostředí (dřevo, mrtvolý, pouště, skladištní škůdci apod.)
- distální konce Malpighiho trubic jsou v kontaktu se stěnou recta: zvýšení účinnosti dehydratace trusu a/nebo resorpce iontů



Potemník moučný (*Tenebrio molitor*)



Rušník (*Anthrenus*) - larva



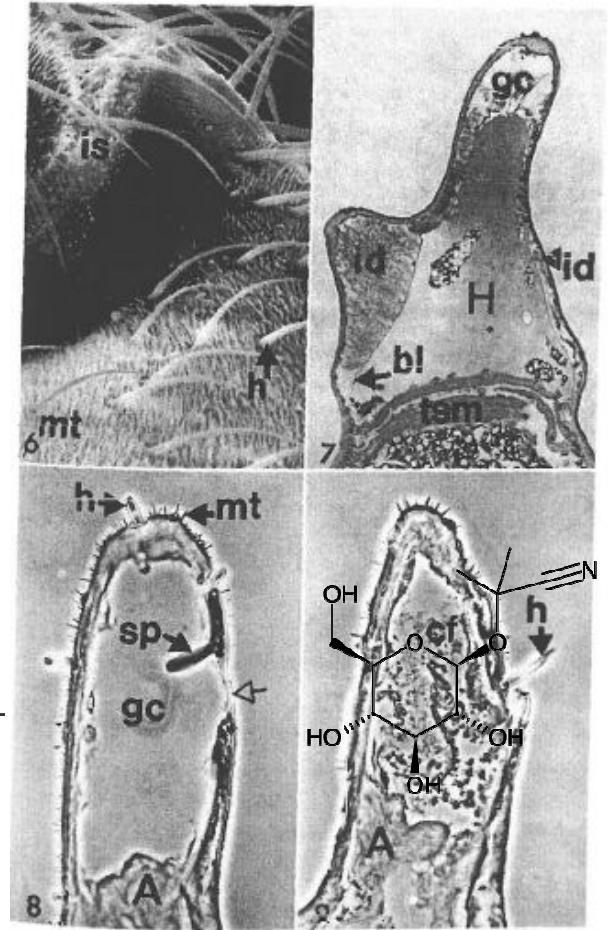
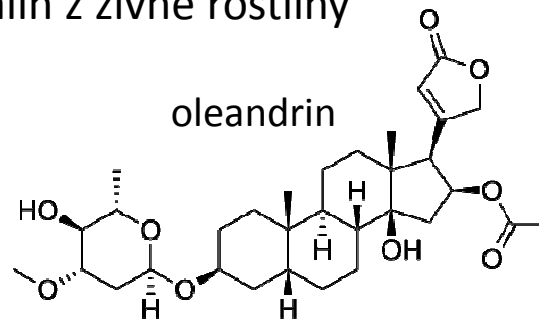
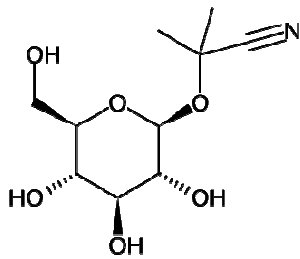
Kožojed obecný (*Dermestes lardarius*)

# Vylučování odpadního dusíku

- velké přebytky z potravy zejména u predátorů a krevsajících druhů
- vodní hmyz a některé masožravé mouchy: amoniak (musí být značně ředěn nebo rychle vypuštěn skrz kutikulu nebo z výkalů – např. švábi)
- suchozemský hmyz: kyselina močová a její soli (uráty) – ve vodě nerozpustné a netoxické, často v kombinaci s močovinou, pteridiny, některými aminokyselinami, hypoxanthinem, allantoinem apod.
- někdy jsou odpadní produkty využity jako pigmenty (např. bělásci – Pieridae) nebo sekvestrovány k obraně (aposematické druhy)
- Nefrocyty – buňky v haemocoelu zneškodňující cizí chem. l. s vysokou mol. hm.; na povrchu srdce – perikardiální b., v tuk. tělesu etc.

# Chemická obrana – sekvestrace

- např. ploštičky (Lygaeidae) sekvestrace glykosidů z klejich (Apocynaceae), koncentrovány ve vakuolách těsně pod povrchem těla ve zvláštní vrstvě pokožky
- např. vřetenušky (Zygaenidae) housenka sekvestruje linamarin a lotaustralin z živné rostliny (Fabaceae)



Scudder & Meredith 1982

