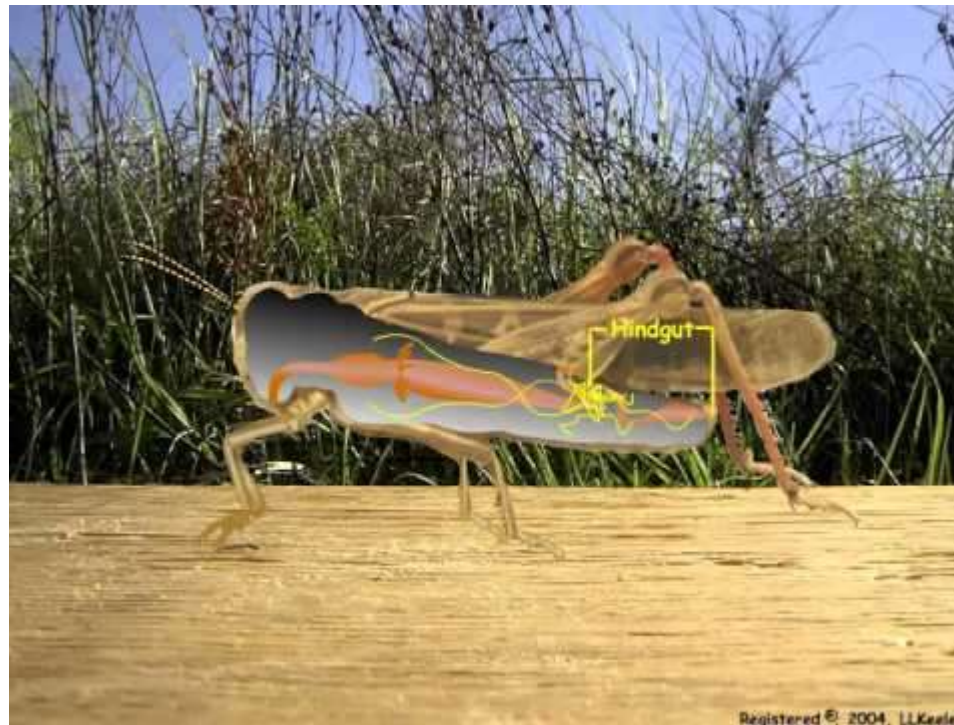


Bi6760 Základy entomologie

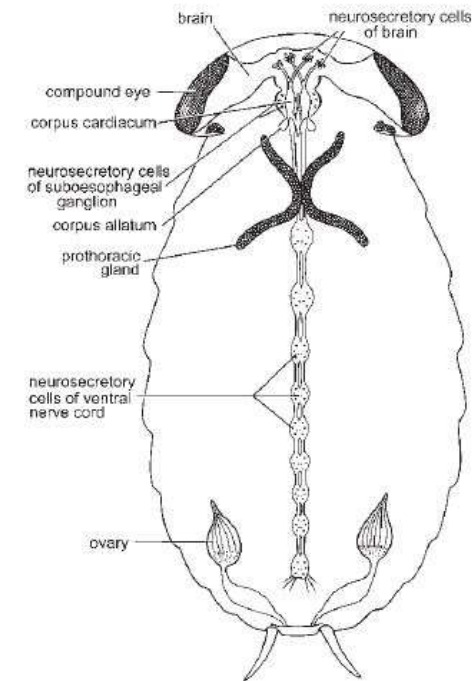
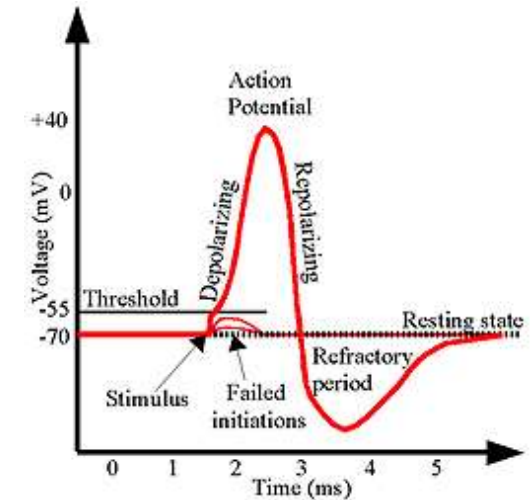
9. Endokrinní, oběhová, trávicí a vylučovací soustava, termoregulace



Andrea Tóthová, Igor Malenovský
D31-108, 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.)



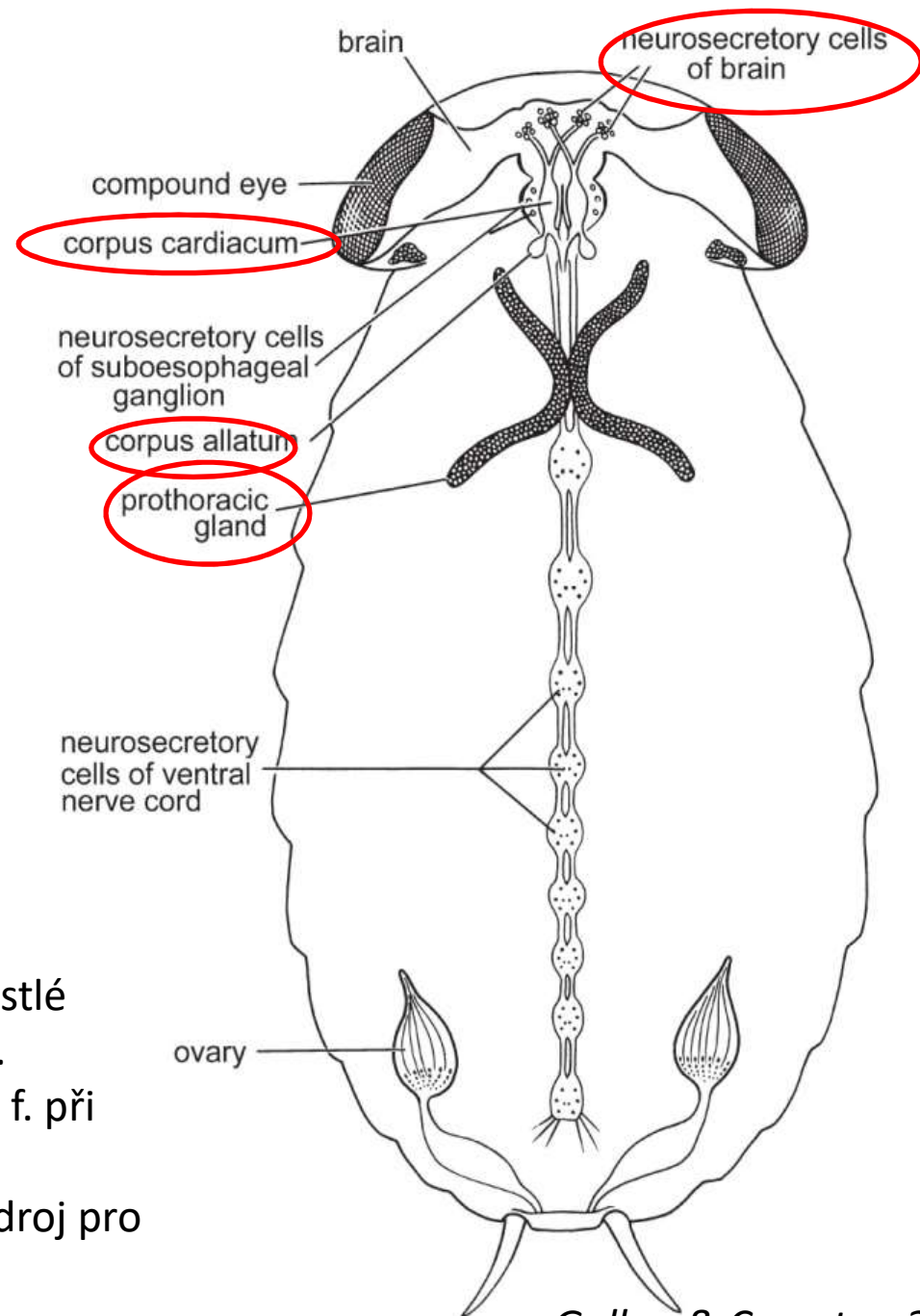
Hlavní endokrinní centra hmyzu

- **prothorakální žlázy** – produkce ecdysteroidu (ekdysonu)
- **corpora allata** – sekrece juvenilního hormonu, depozice žloutku v oocytech
- **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 syntezi trávicích 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.

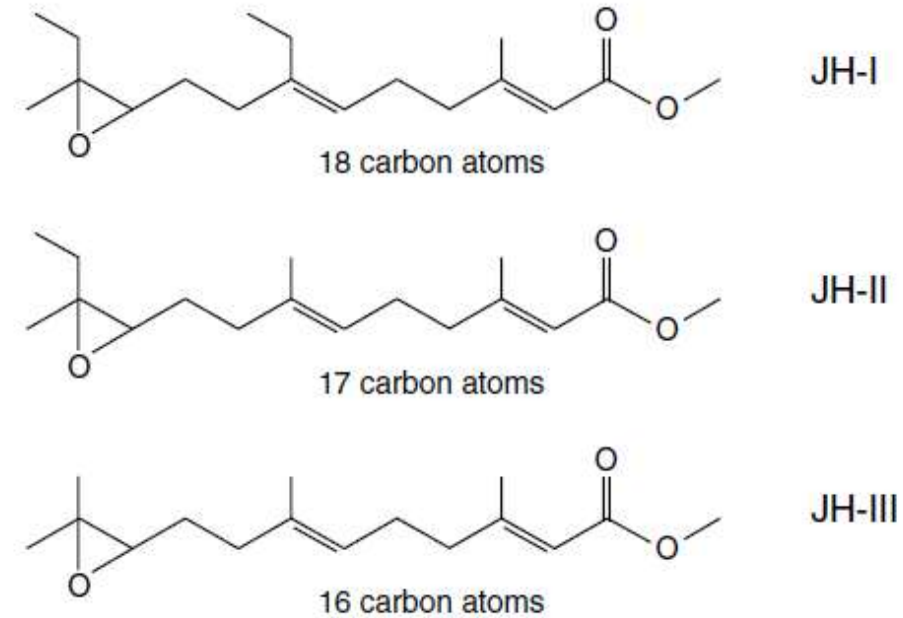
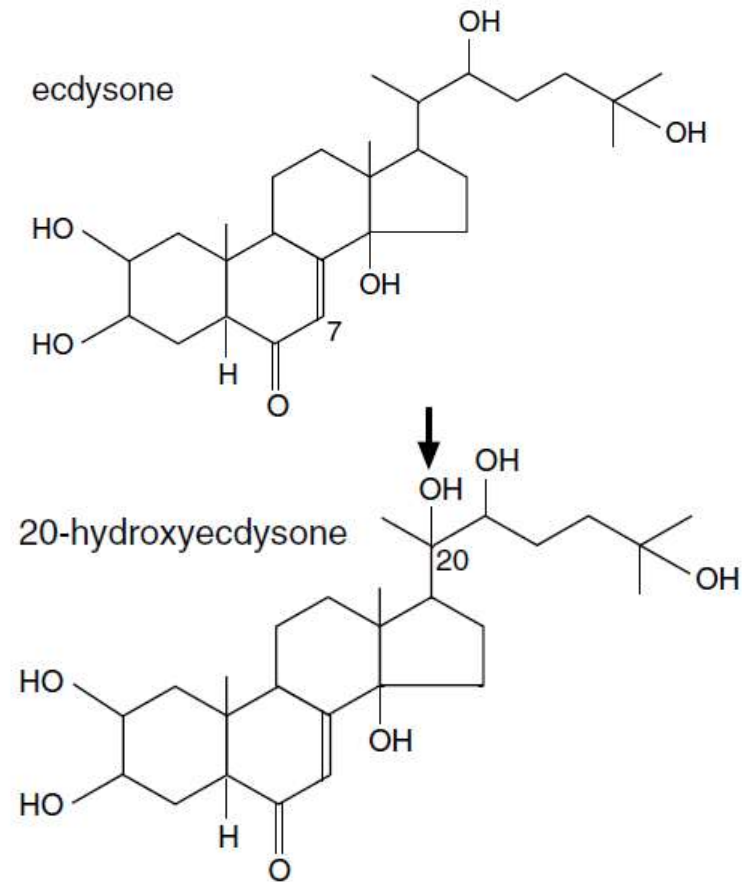


Fig. 21.2. Juvenile hormone structures.

b) peptides regulating juvenile hormone synthesis

allatotropin (*Manduca*)

Gly-Phe-Lys-Asn-Val-Glu-Met-Met-Thr-Ala-Arg-Gly-Phe-NH₂

allatostatins

Diptera I

Ala-Pro-Ser-Gly-Ala-Gln-Arg-Leu-Tyr-Gly-Phe-Gly-Leu-NH₂

Diptera III

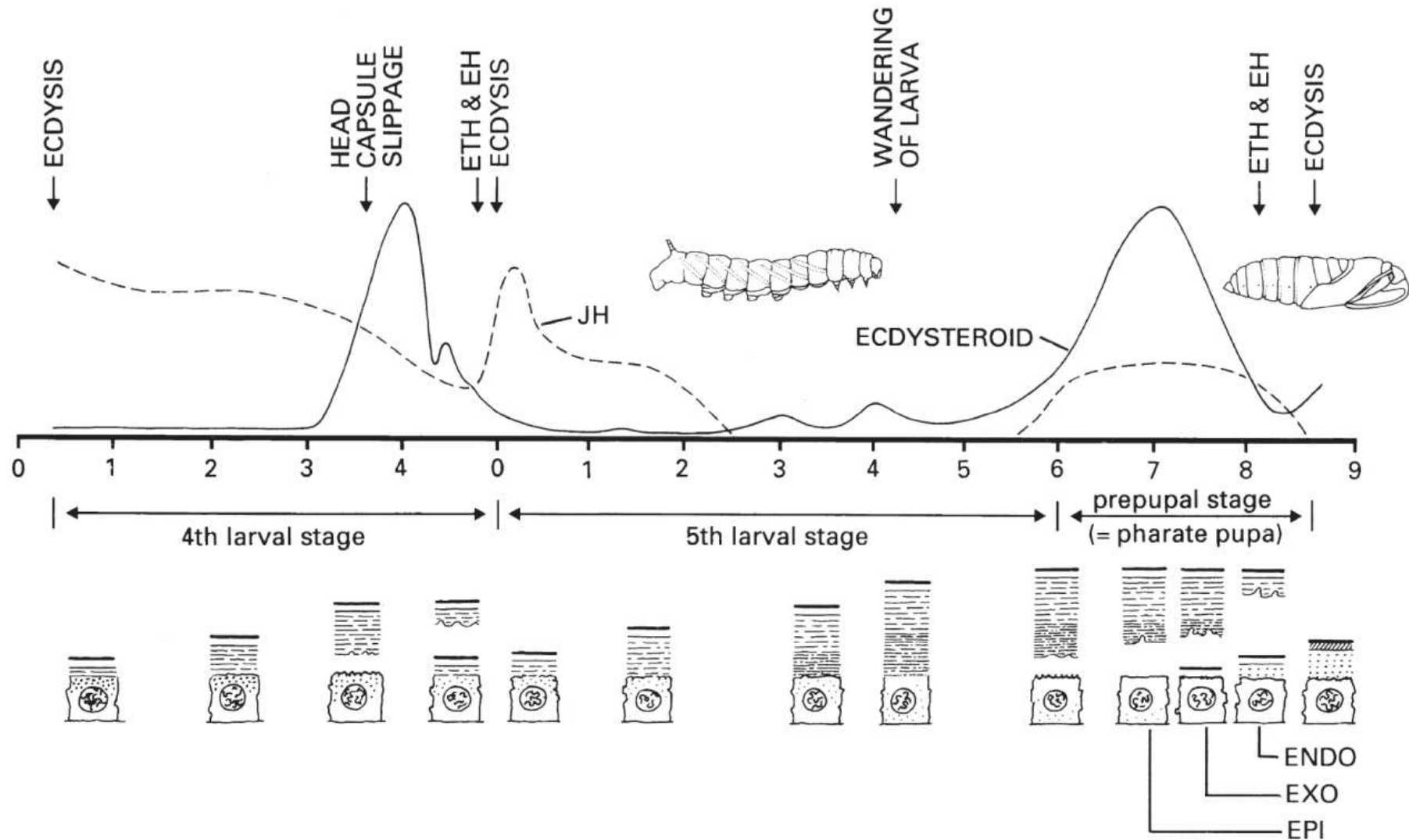
Gly-Gly-Ser-Leu-Tyr-Ser-Phe-Gly-Leu-NH₂

Diptera V

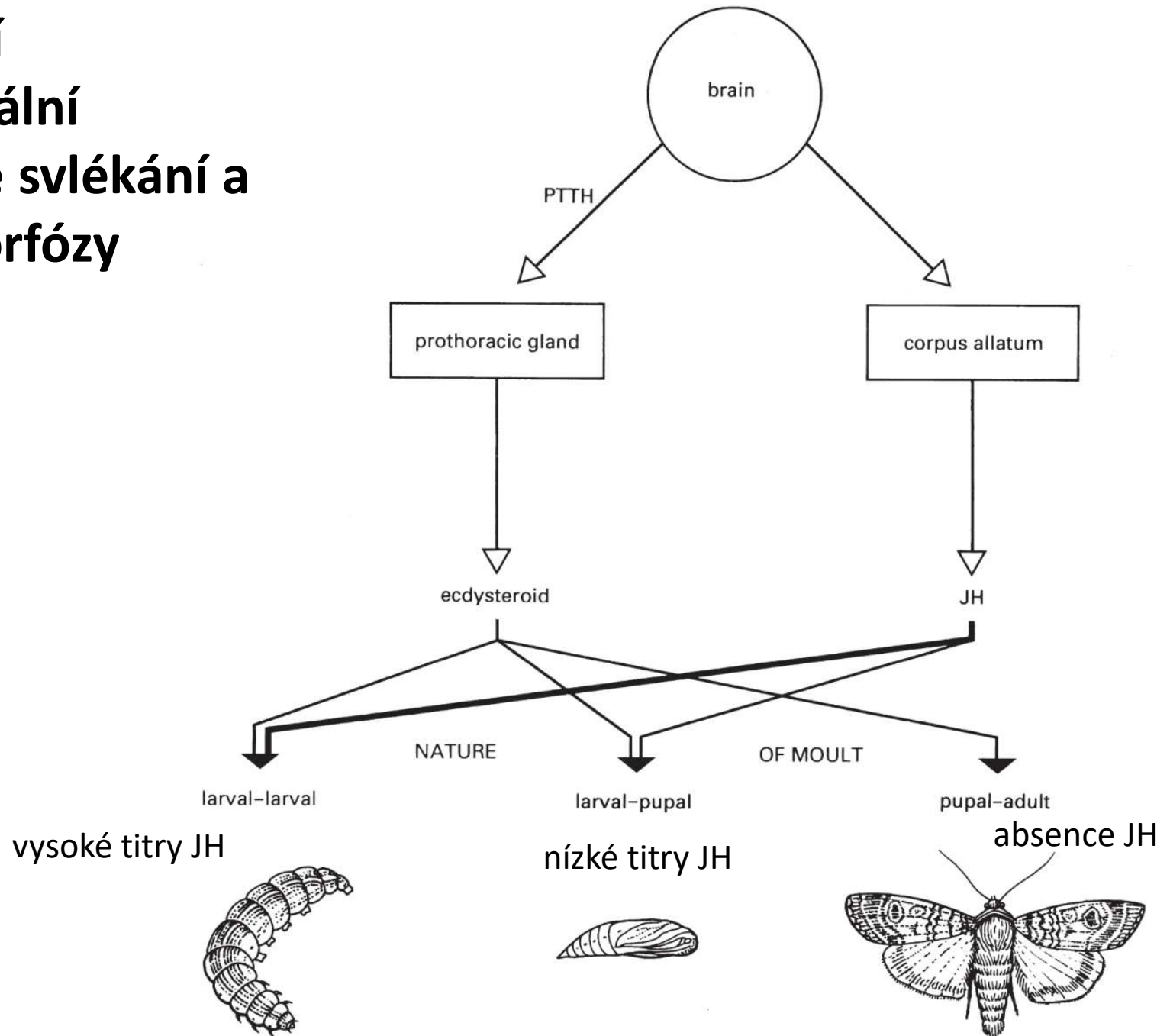
Ala-Tyr-Ser-Tyr-Val-Ser-Glu-Tyr-Lys-Arg-Leu-Pro-Val-Tyr-Asn-Phe-Gly-Leu-NH₂

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

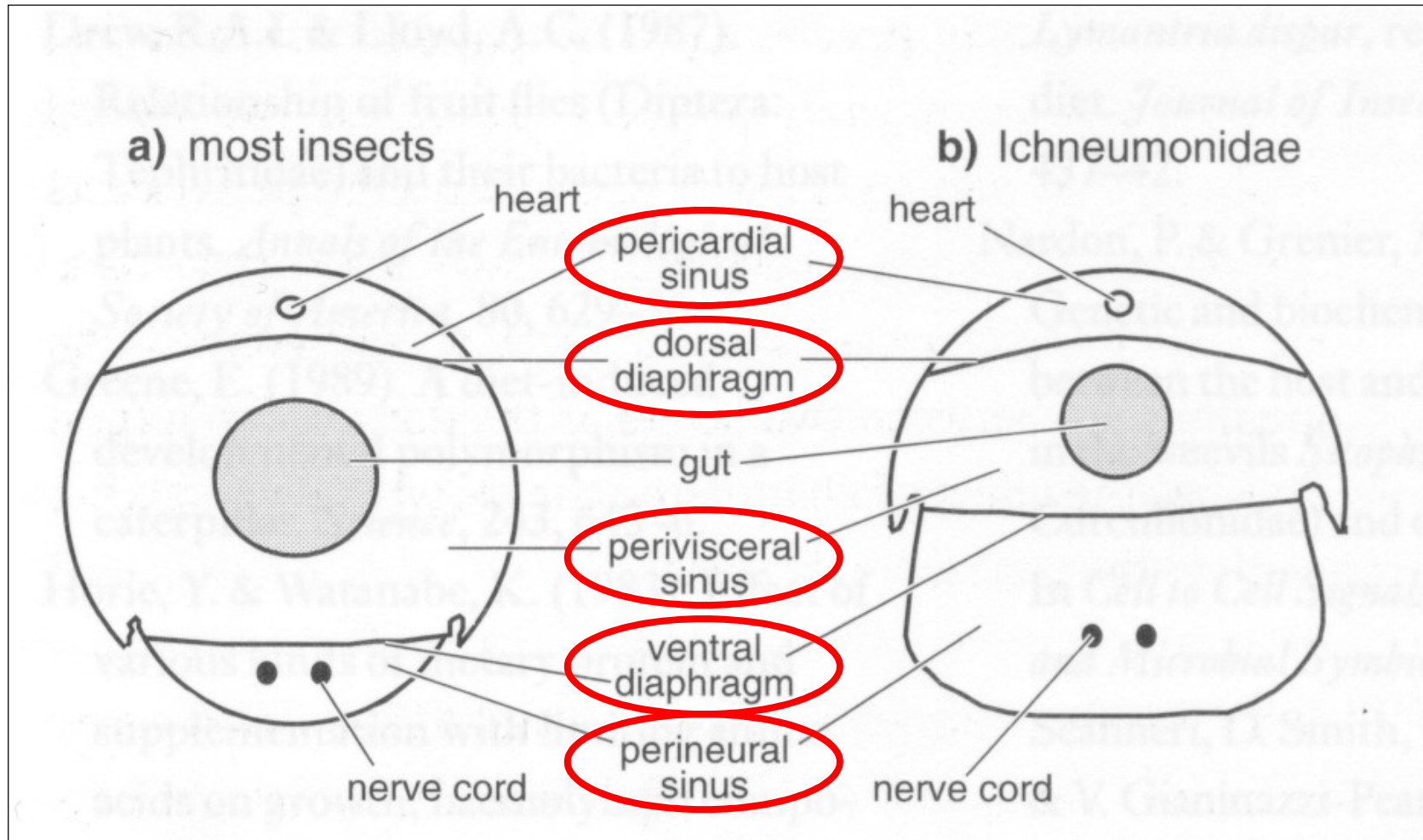


Oběhová soustava

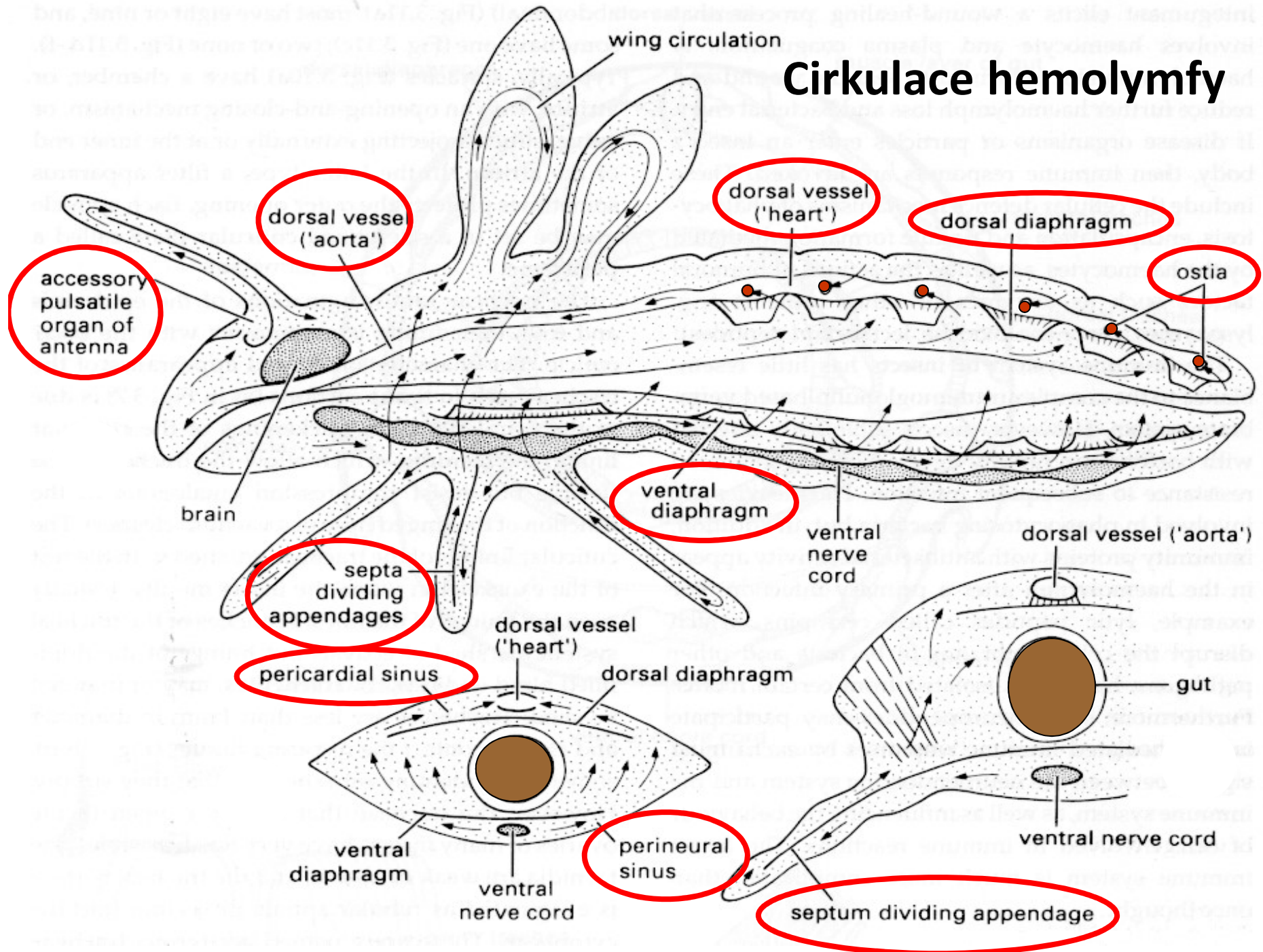
- otevřená: tělní tekutina (**hemolymfa**) cirkuluje volně okolo vnitřních orgánů, neomývá však přímo buňky (orgány a epidermis jsou oddělené bazální membránou)
- pravidelná cirkulace mezi kompartmenty a končetinami je zajištěna svalovými stahy, zejména peristaltikou **dorsální cévy** (srdce+aorty s 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

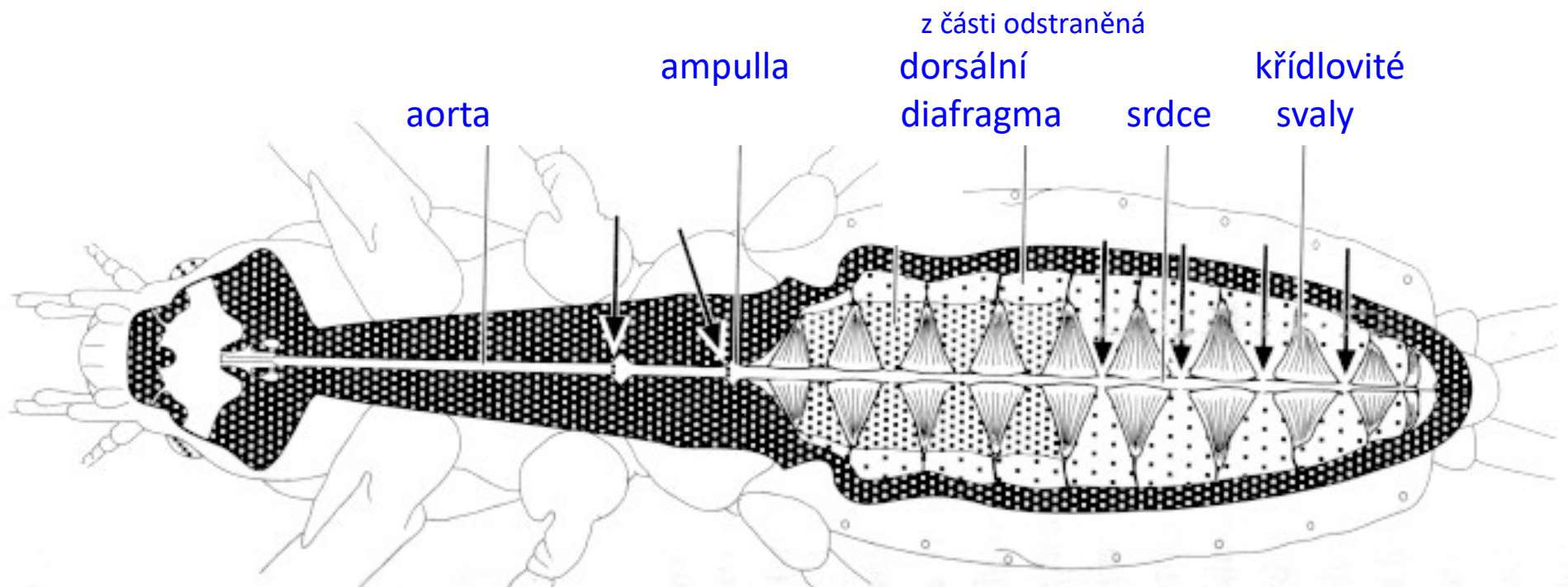


Cirkulace hemolymfy



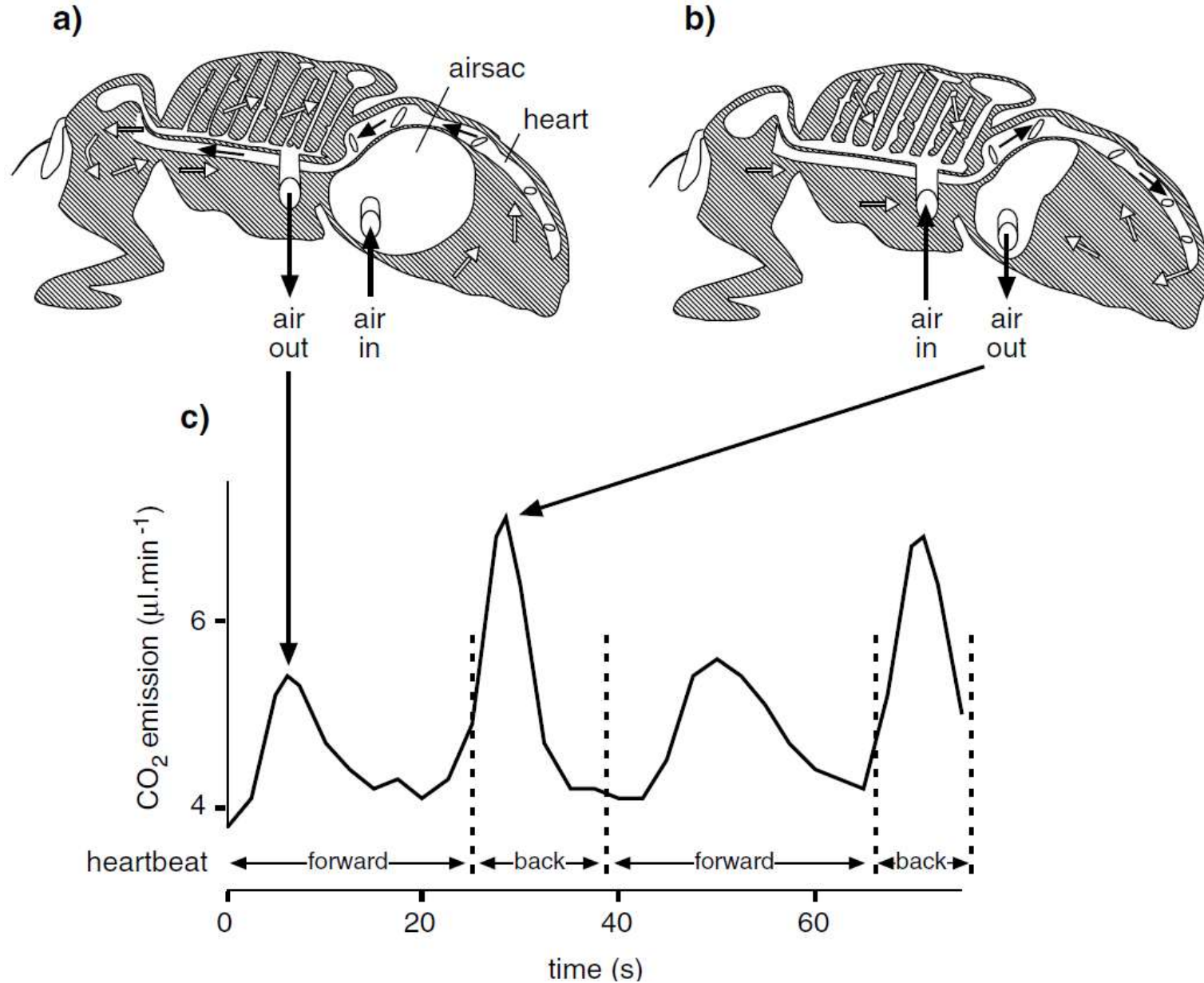
Orgány cirkulace krve - *Gryllotalpa*

ventrální pohled, dorsální diafragma z části odstraněna



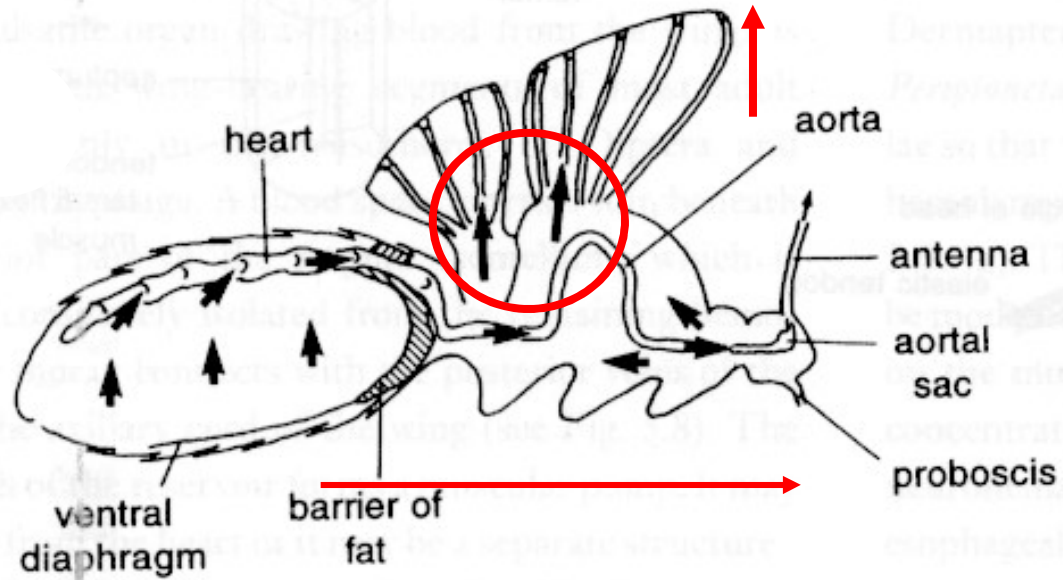
Reverzní stahy srdce

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

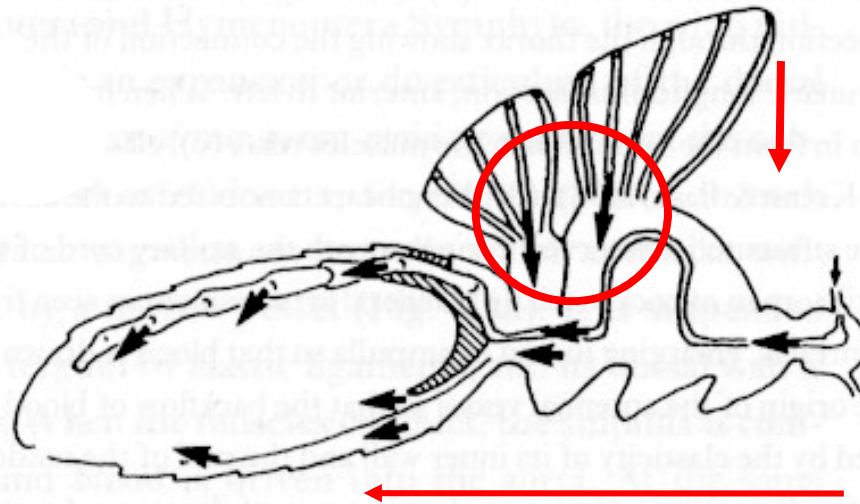


Funkce křídel v cirkulačním systému

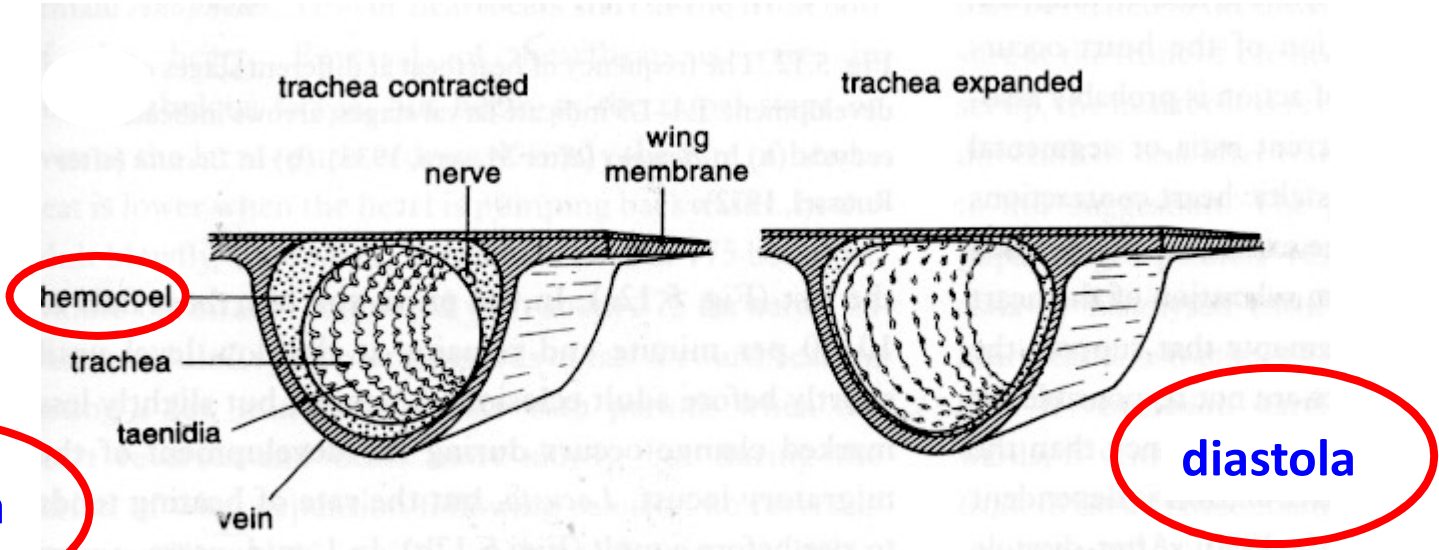
systola



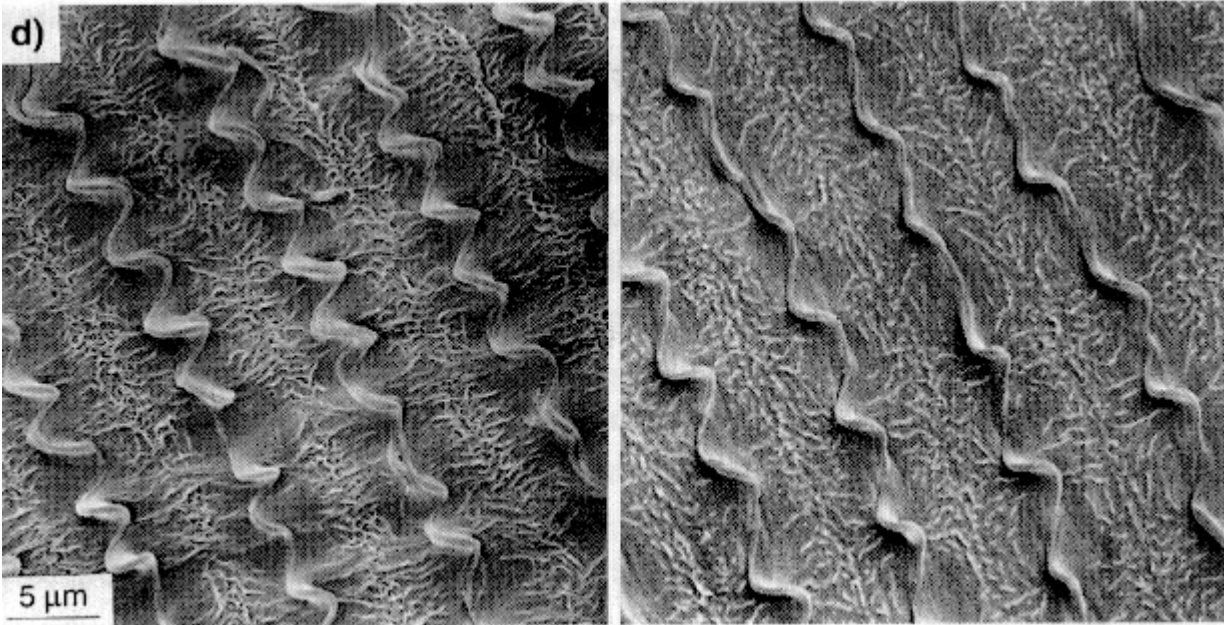
diastola



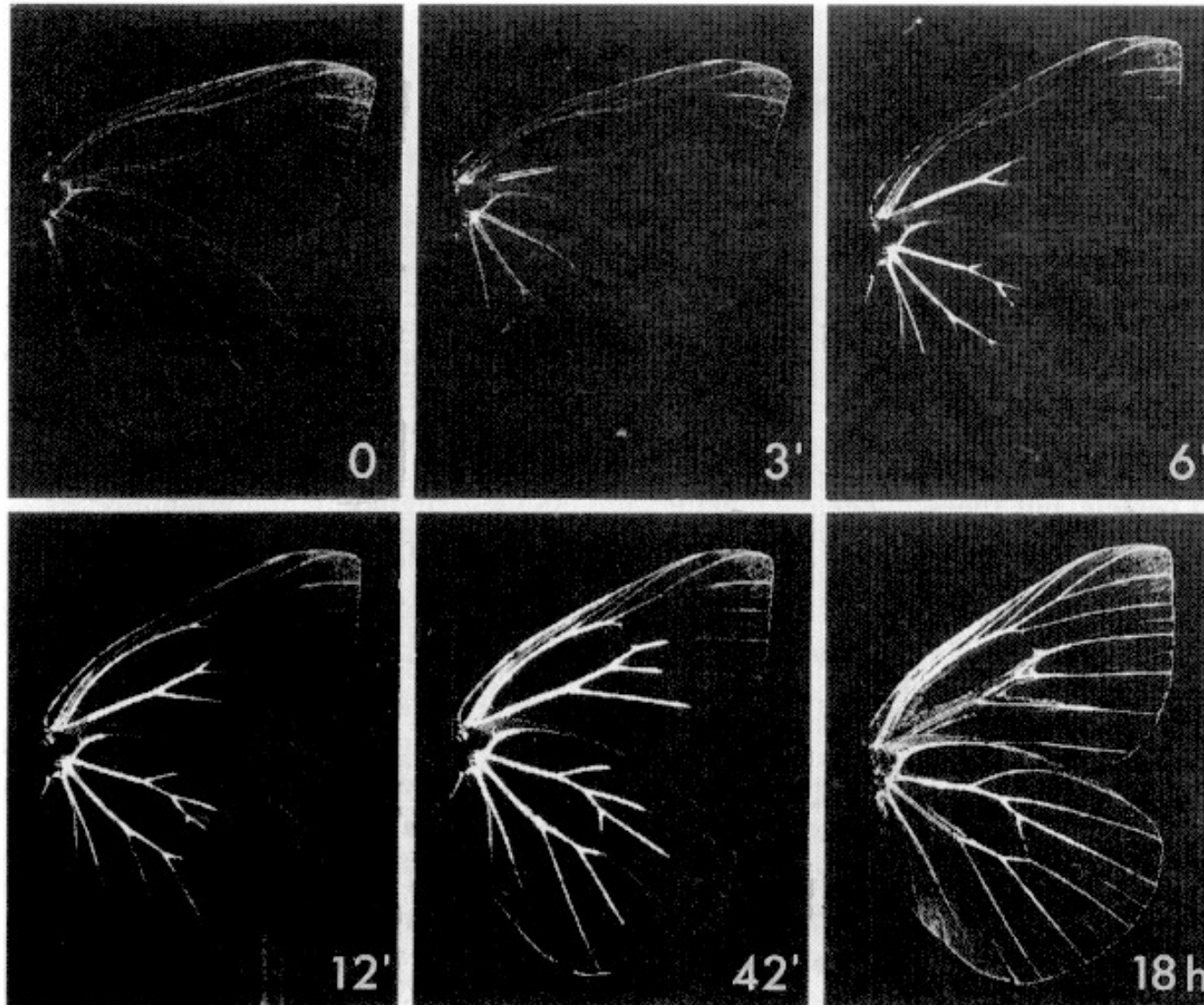
Slapový tok hemolymfy



systema



Je v křídlech hemolymfa?



Haemolymfa

- 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 (haemocyanin), jen výjimečně červená (haemoglobin u larev některých pakomárů)
- Funkce: přenos chemických látek – hormonů, živin ze střeva, odpadních látek do vylučovacích orgánů, zásobárna vody, většinou však ne transport plynů, termoregulace, vyztužení těla, imunita
- krevní buňky (**haemocyty**) – několik typů, všechny s jádrem, 4 hlavní funkce: fagocytóza, enkapsulace parazitů a cizorodých těles, koagulace, zásoba a distribuce živin

Typy krevních buněk

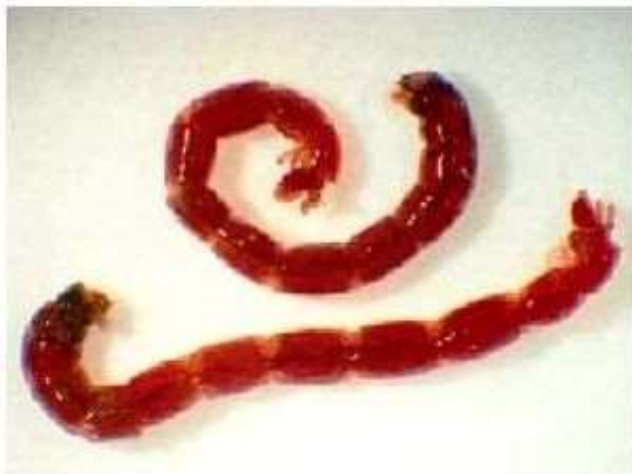
- Prohaemocyty – kmenové b.
- Plasmacyty – fagocytóza a enkapsulace
- Granulocyty – imunitní odpověď
- Spherulocyty - ?
- Oenocyteidy - ?
- Adipohemocyty - ?
 - tvorba krev. buněk – haemopoietický orgán – v okolí srdce

Dýchací pigmenty

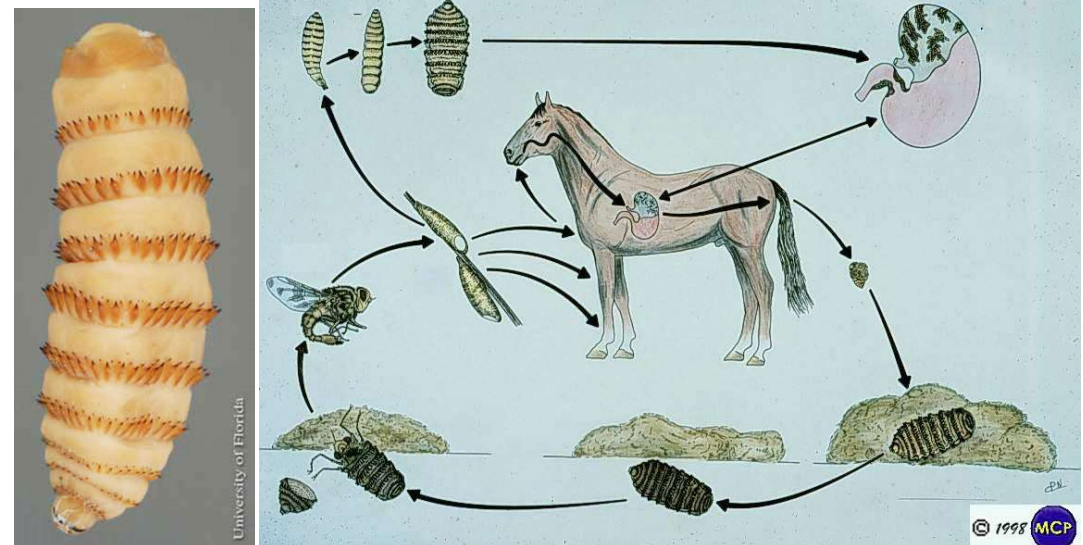
- adaptace zejména na hypoxickém prostředí (voda, paraziti)
- haemoglobiny: pakomáři rodu *Chironomus* v hemolymfě, střechci rodu *Gastrophilus* ve zvláštních hemoglobinových buňkách, u většiny hmyzu intracelulárně v tracheálních buňkách a tukovém tělese
- haemocyaniny (podobné složení jako u korýšů)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



Gastrophilus intestinalis



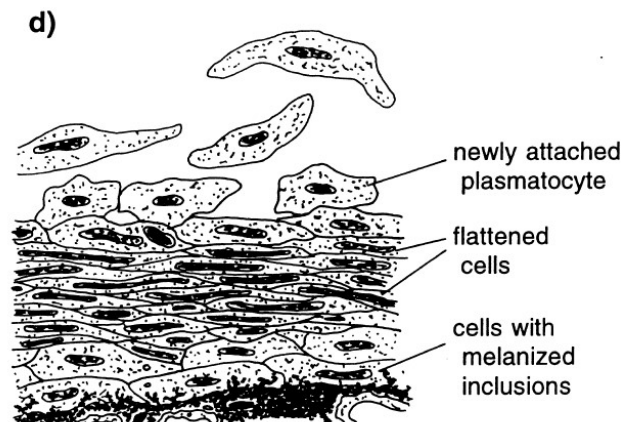
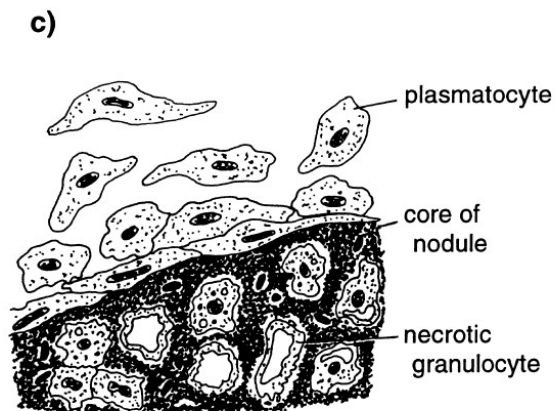
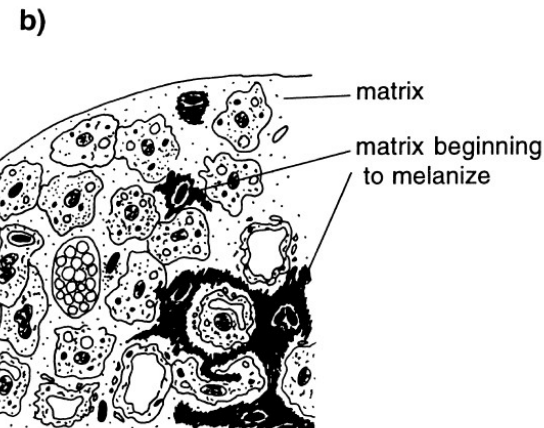
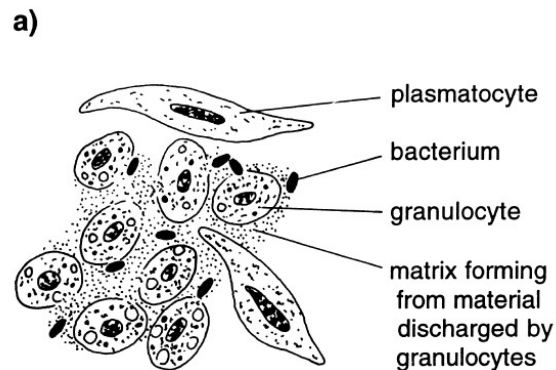
Chironomus sp.



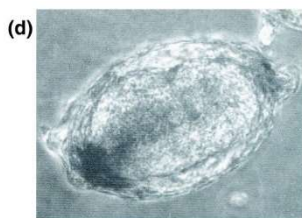
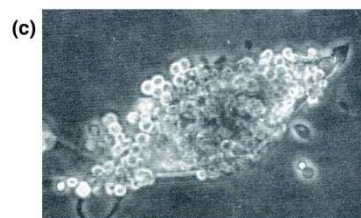
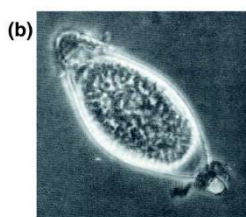
Imunitní odpověď u hmyzu - 2 typy – buněčná a hormonální

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 haemocytů 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

Zaživací systém

Příjem potravy, uskladnění,
rozmělnění a transport dál

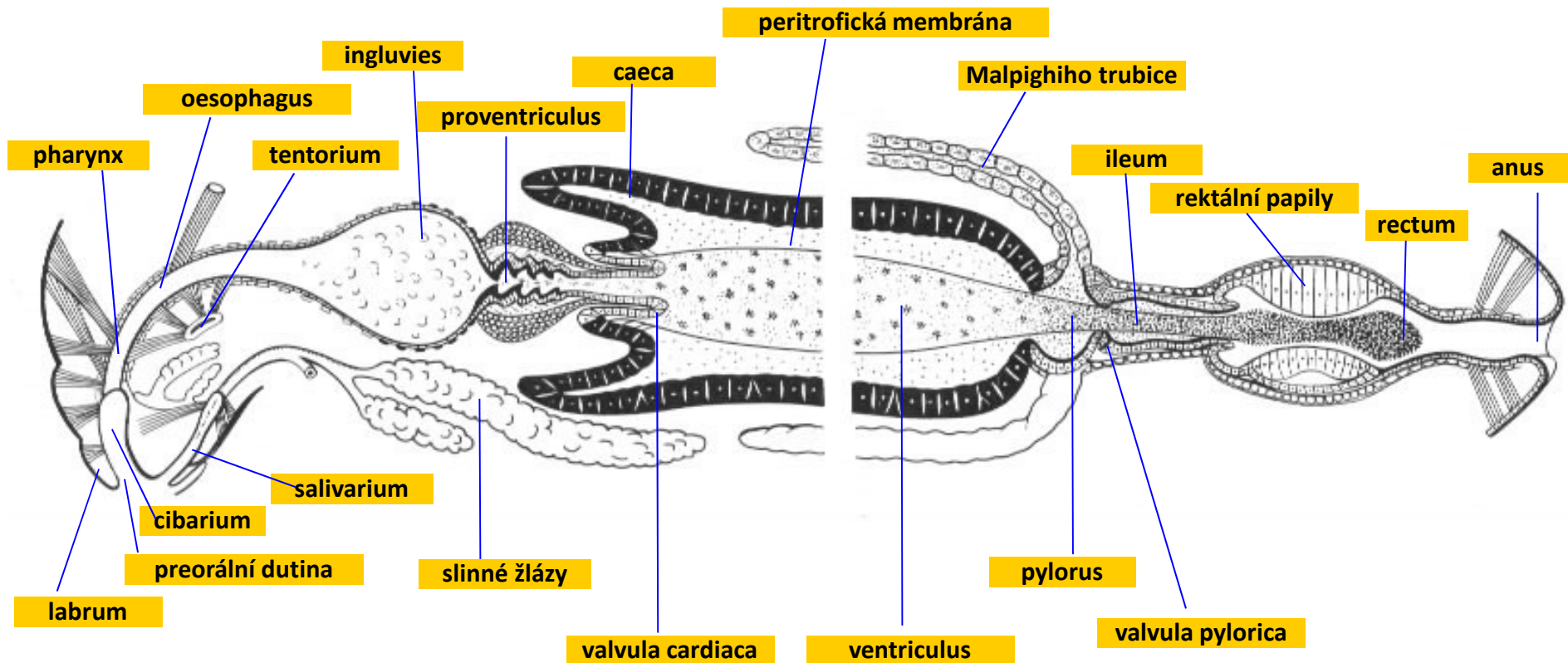
Sekrece enzymů,
trávení, absorpce živin

Absorpce vody, solí,
dalších molekul,
vyložení výkalů

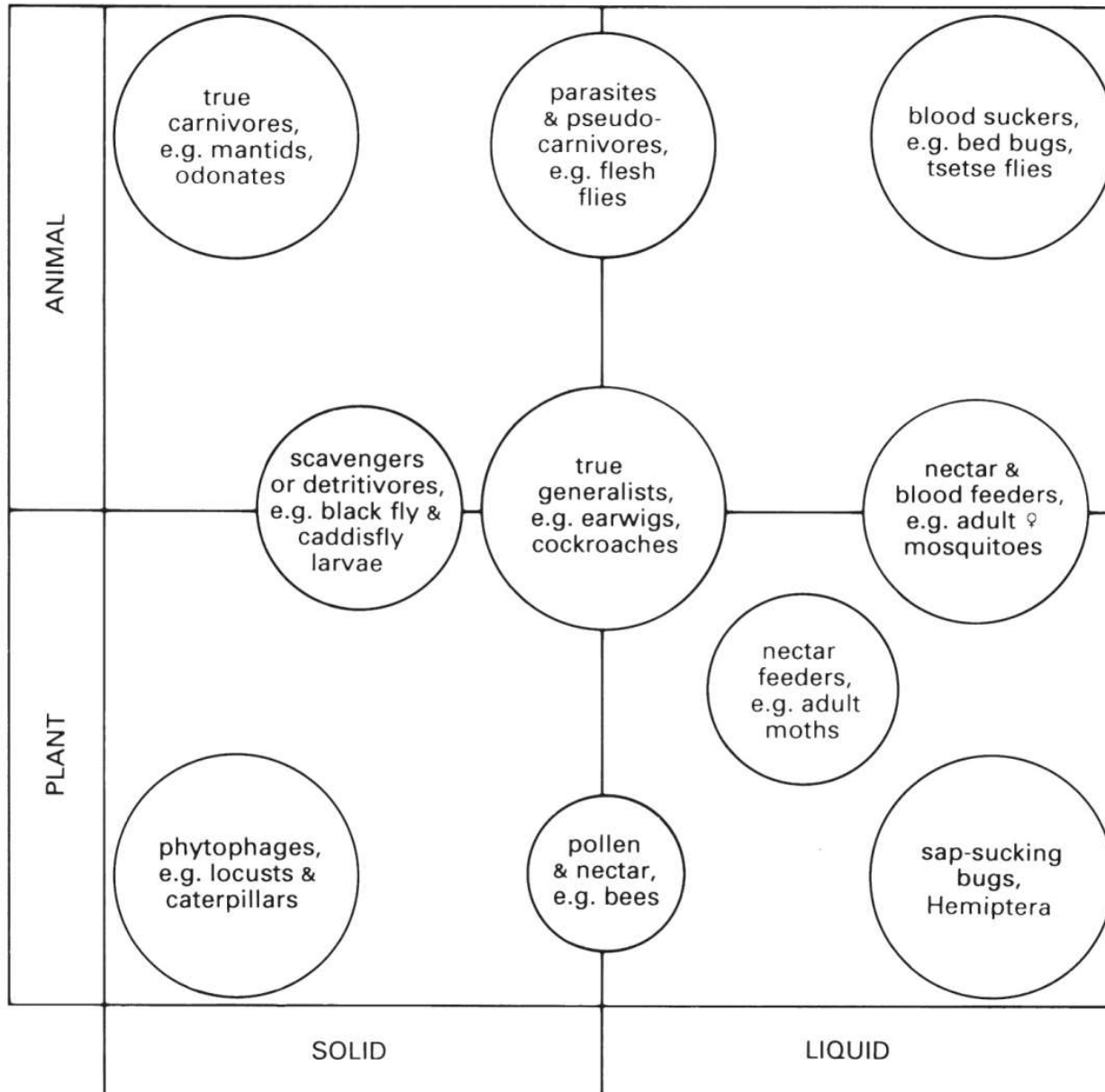
STOMODEUM

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)

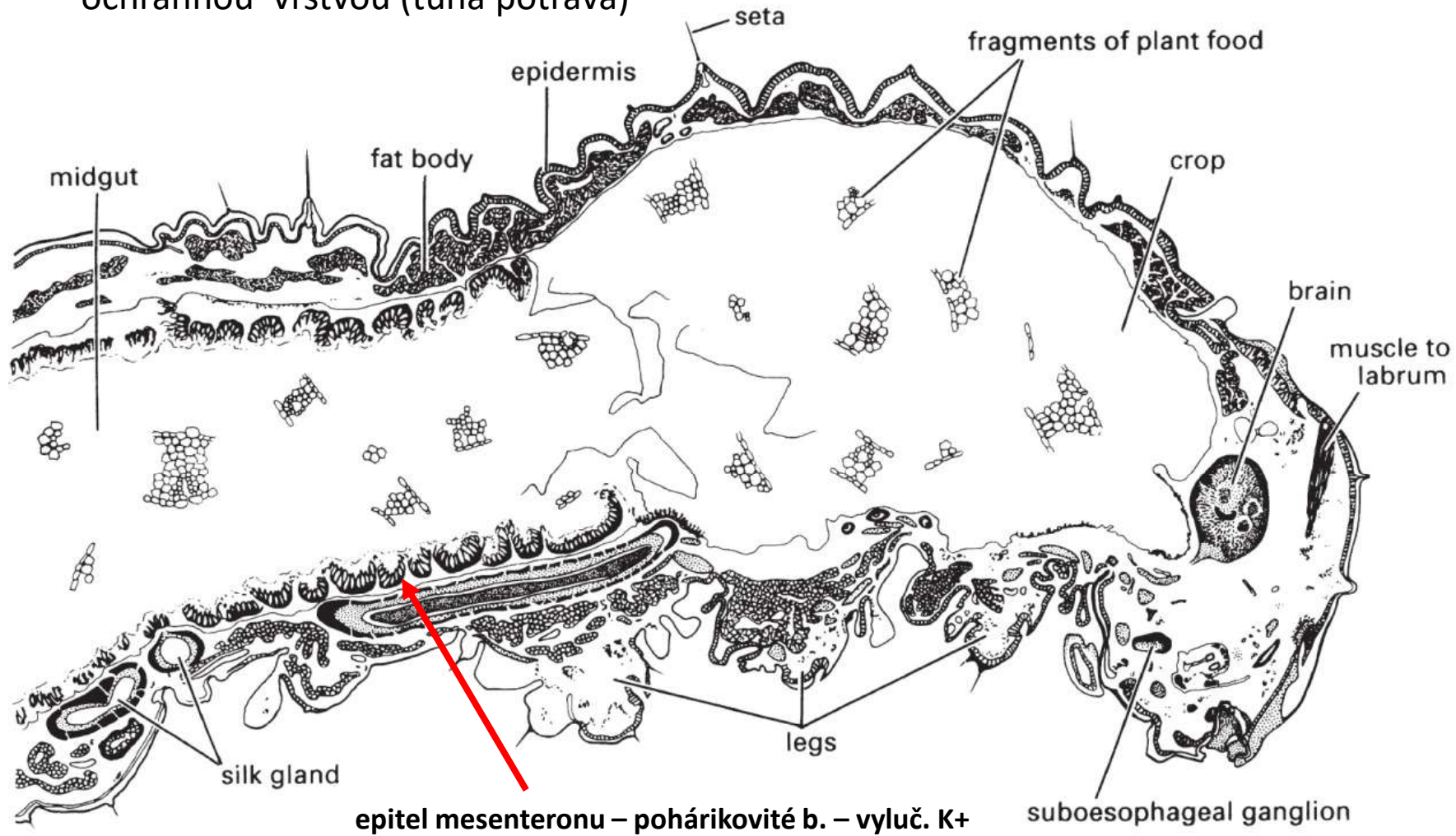
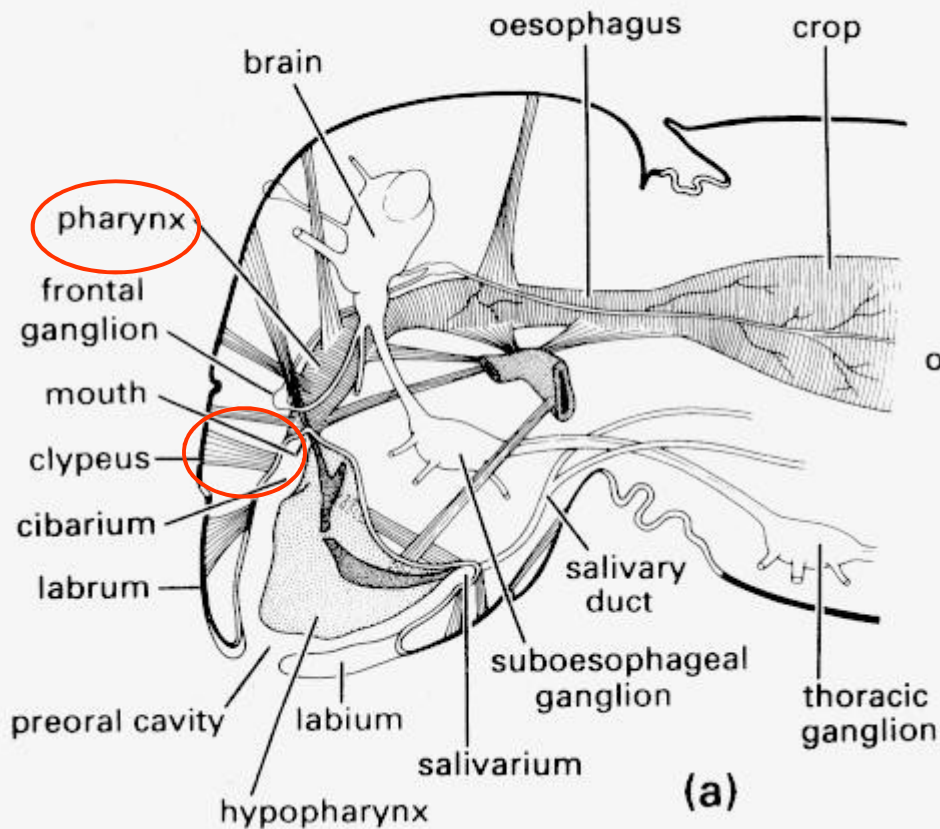
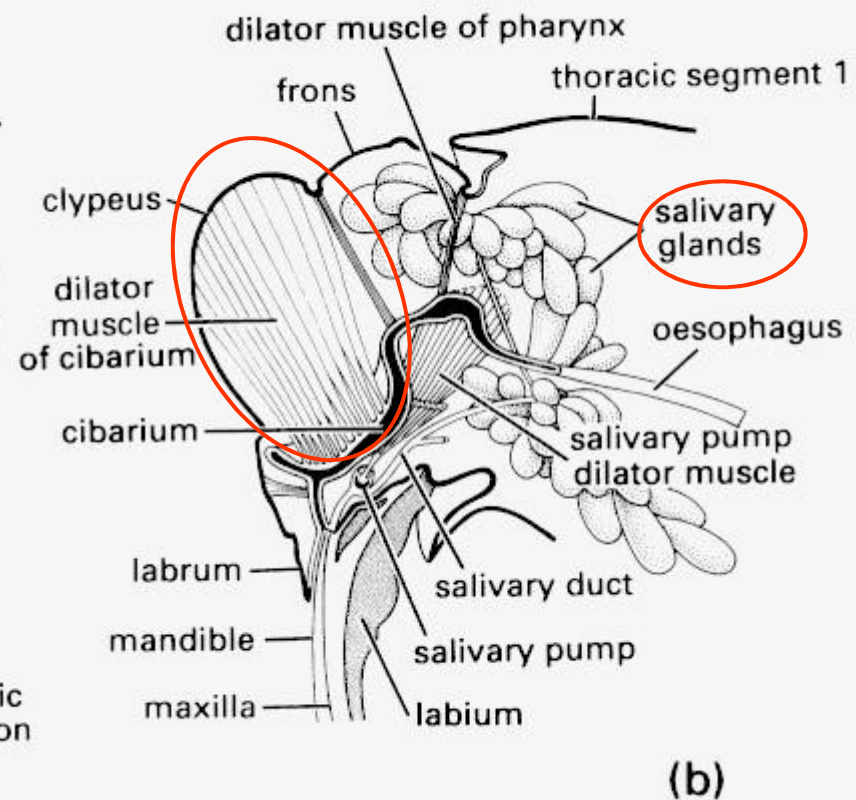


Fig. 3.15 Longitudinal section through the anterior body of a caterpillar of the small white, small cabbage white or cabbage white butterfly, *Pieris rapae* (Lepidoptera: Pieridae). Note the thickened epidermal layer lining the midgut.

- 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.)

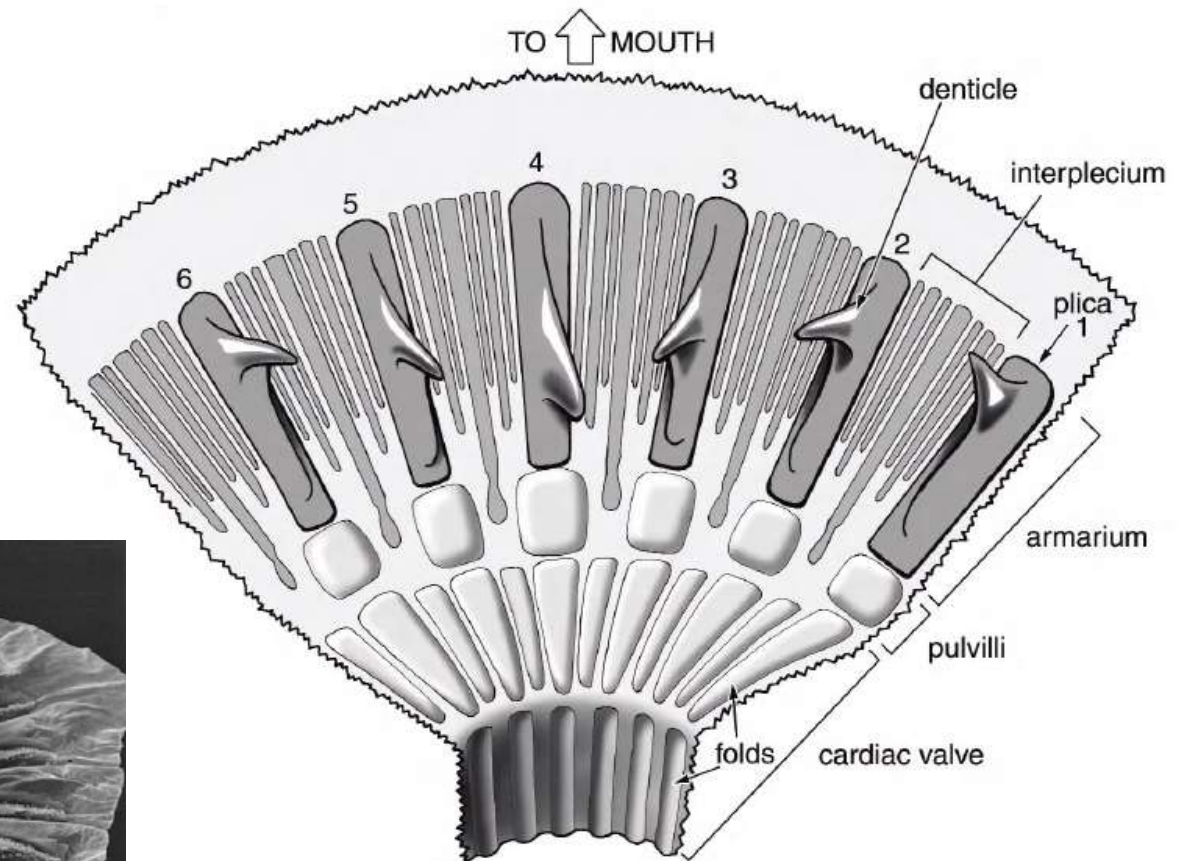


Schematizované ústní ústrojí orthopteroidního typu



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 začíná v endoperitrofickém a pokračuje v ektoperitrofickém prostoru

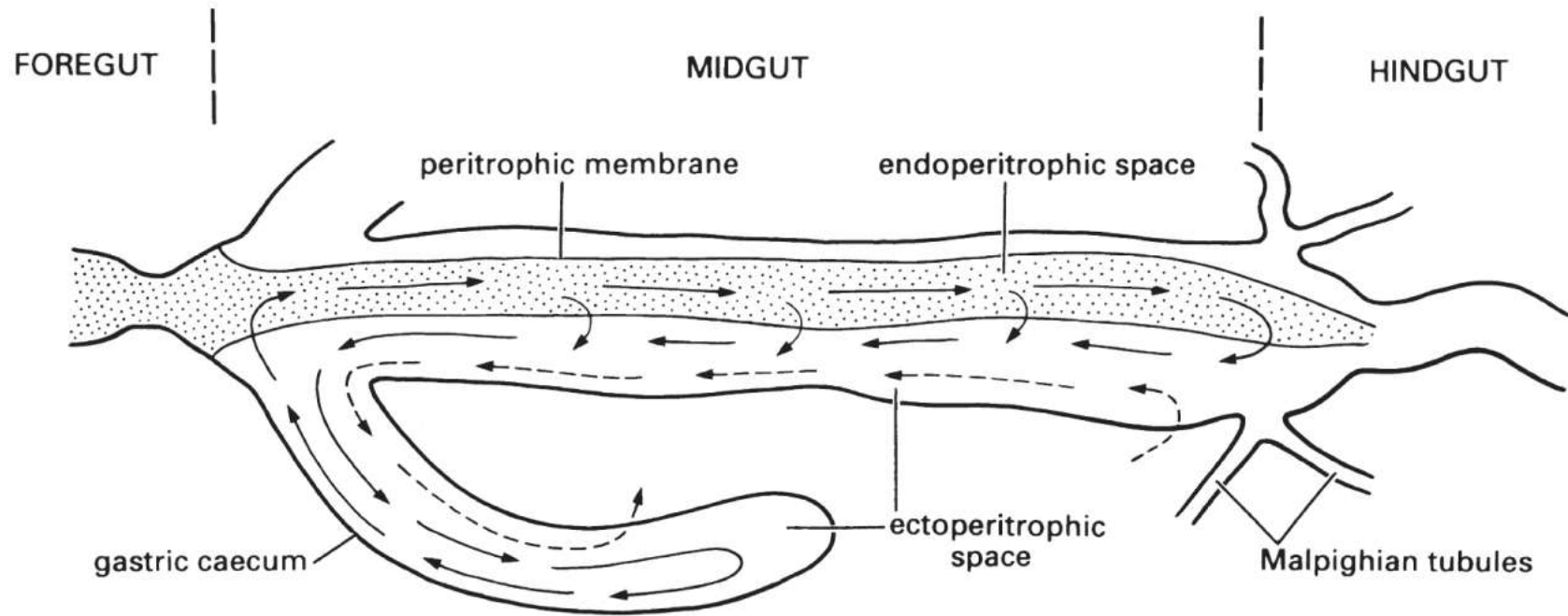
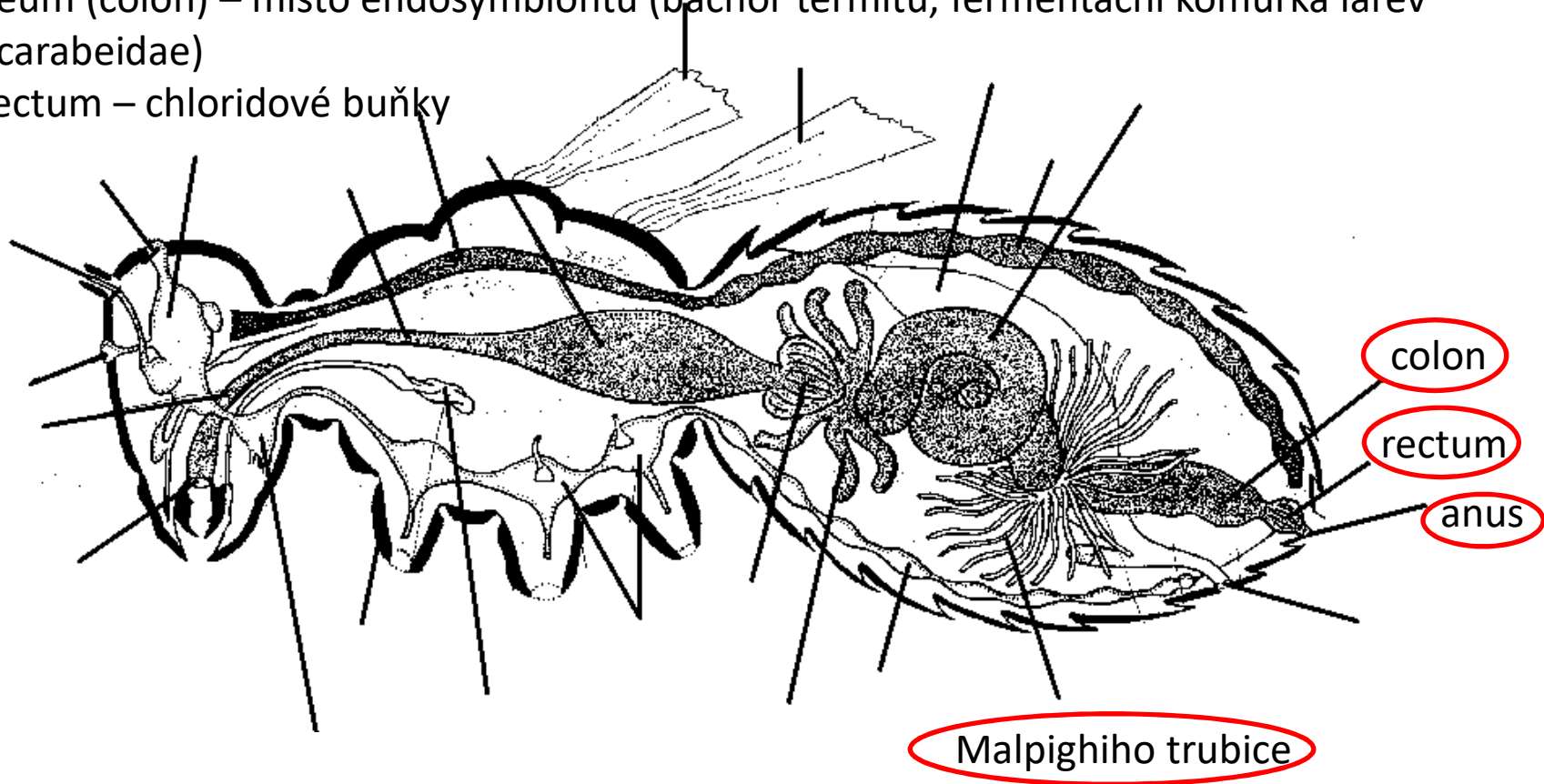


Fig. 3.16 Generalized scheme of the endo–ectoperitrophic circulation of digestive enzymes in the midgut. (After Terra & Ferreira 1981.)

Zadní střevo - proctodeum

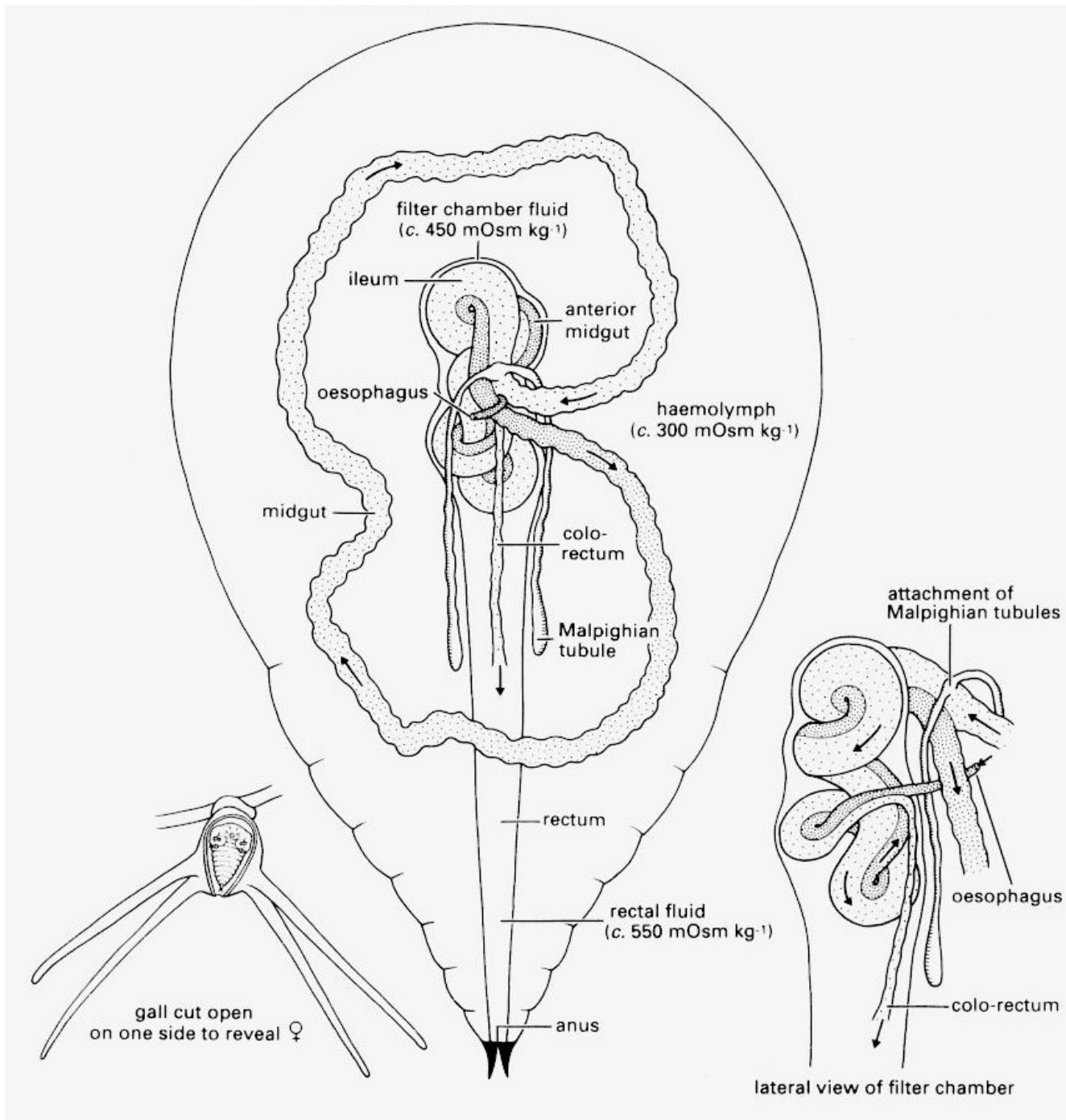
- pylorus – začátek Malpighiho trubic
- ileum (colon) – místo endosymbiontů (bachor termitů, fermentační komůrka larev Scarabeidae)
- rectum – chloridové buňky



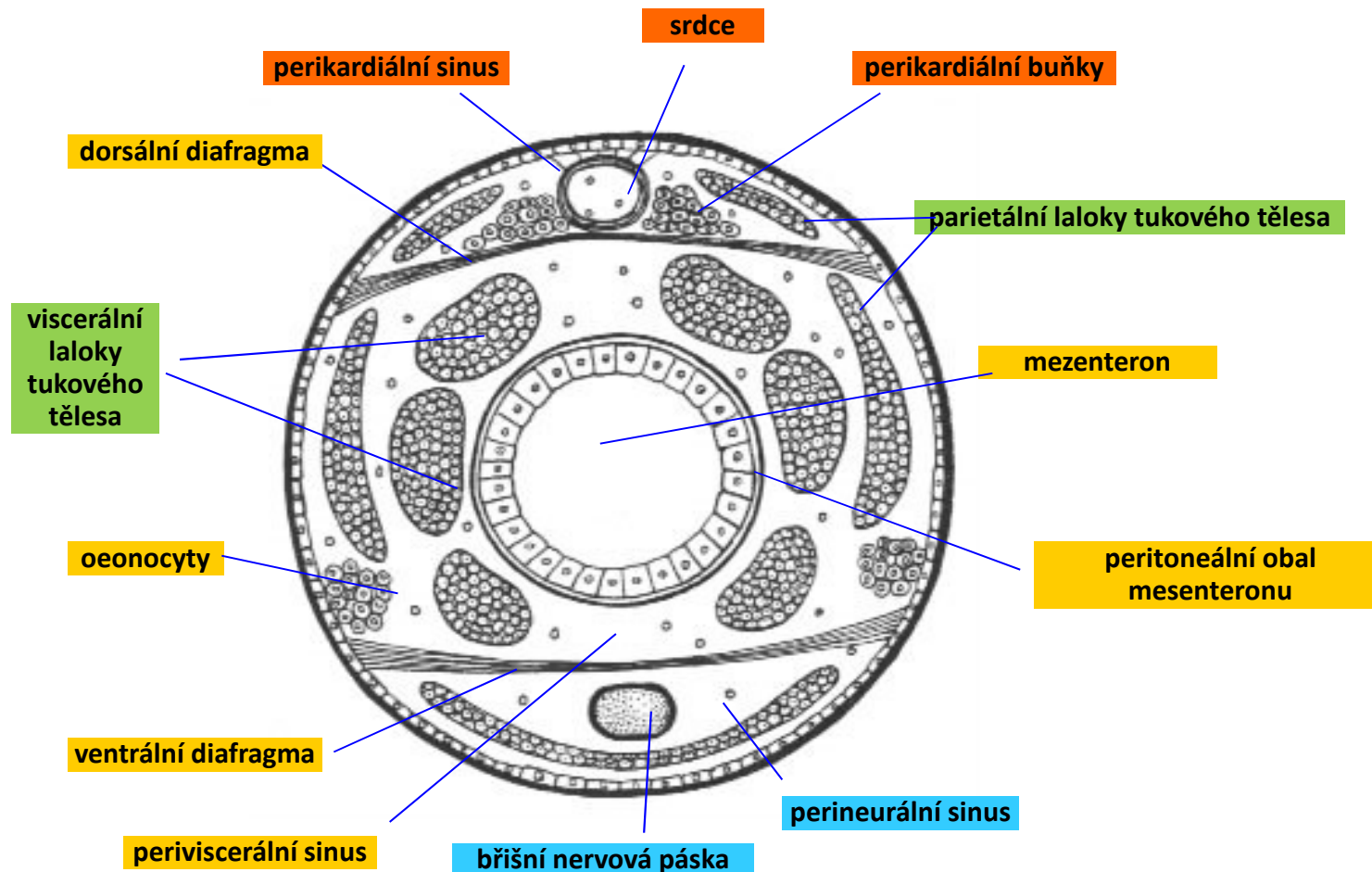
Svaly TS – extrinsické (dilatátory, pumpy), intrinsické (viscer. svaly podélné a okružní)

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

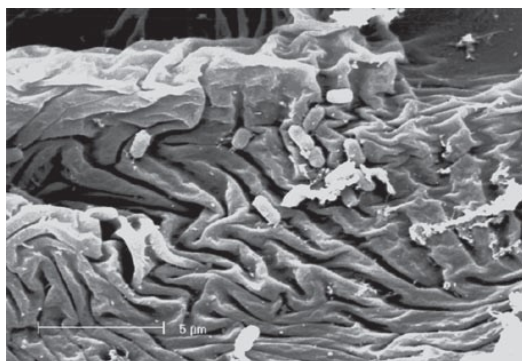
Hemiptera např. u mšic: *Buchnera aphidicola* = proteobakterie (Enterobacteriaceae), intracelulárně v bakteriocytech většiny mšic (1 mšice: až 6 mil. bakterií), transovariální přenos

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

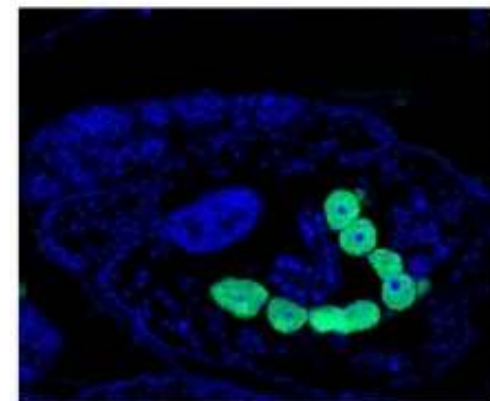


Tephritidae : **Enterobacteriaceae** - fakultativně jako biofilm na povrchu trávící trubice

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

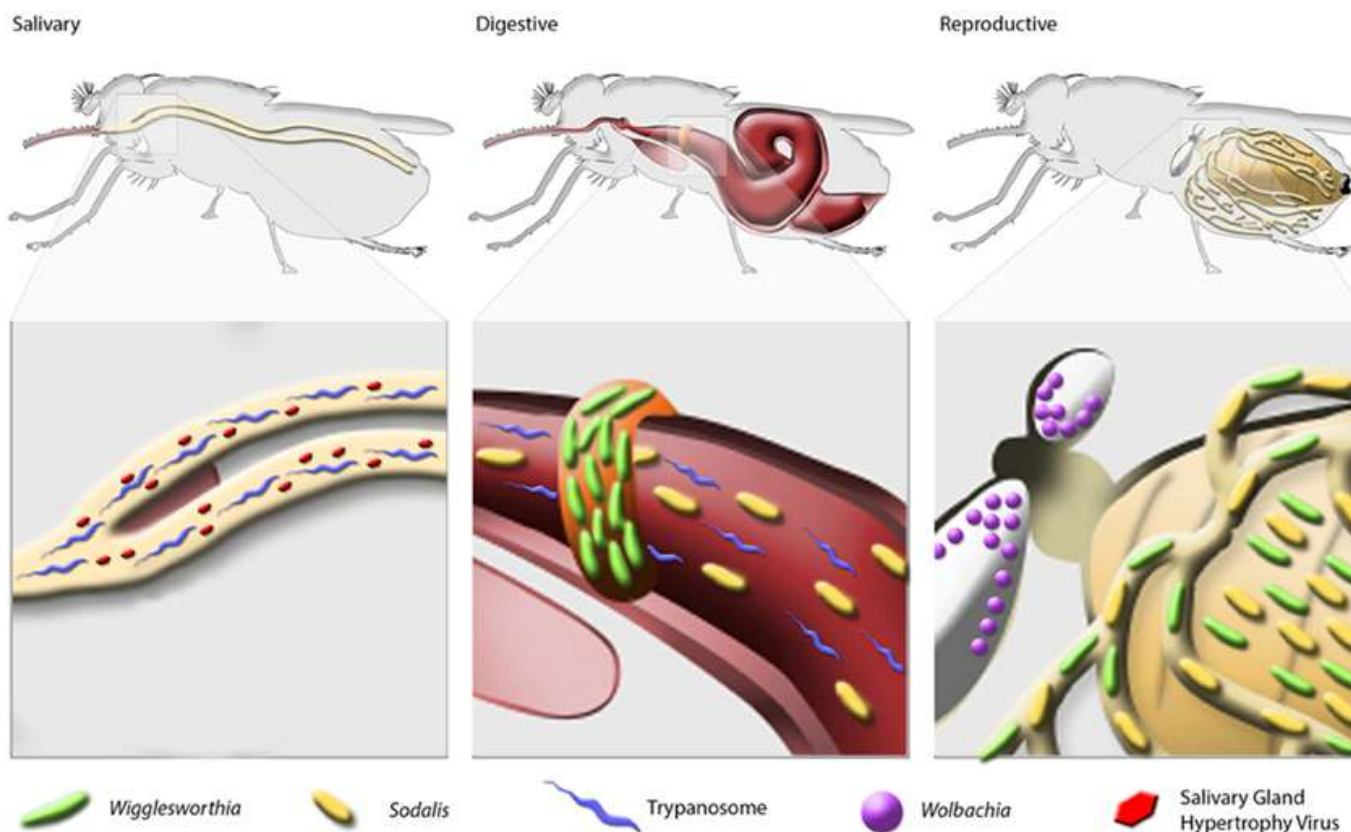


Hoy 2010



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

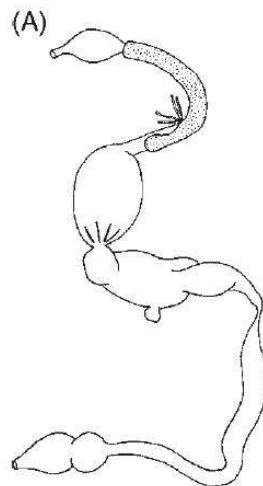


Endosymbionti u dalších druhů

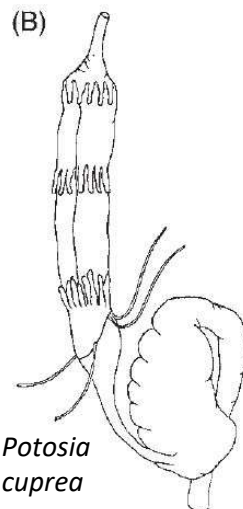
- Dřevokazné, detritofágní a humivorní taxony, např. Coleoptera: Scarabaeidae (štětičkovité chitinózní výrůstky ve střevě), Diptera: Tipulidae, Blattodea, Orthoptera: Gryllidae
- Bakterie rozkládající celulózu, hemicelulózu, tvorba metanu
- mikroflóru larvy hmyzu získávají *de novo* po vylíhnutí z vajíčka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



Buchner 1928



Thoracotermes macrothorax



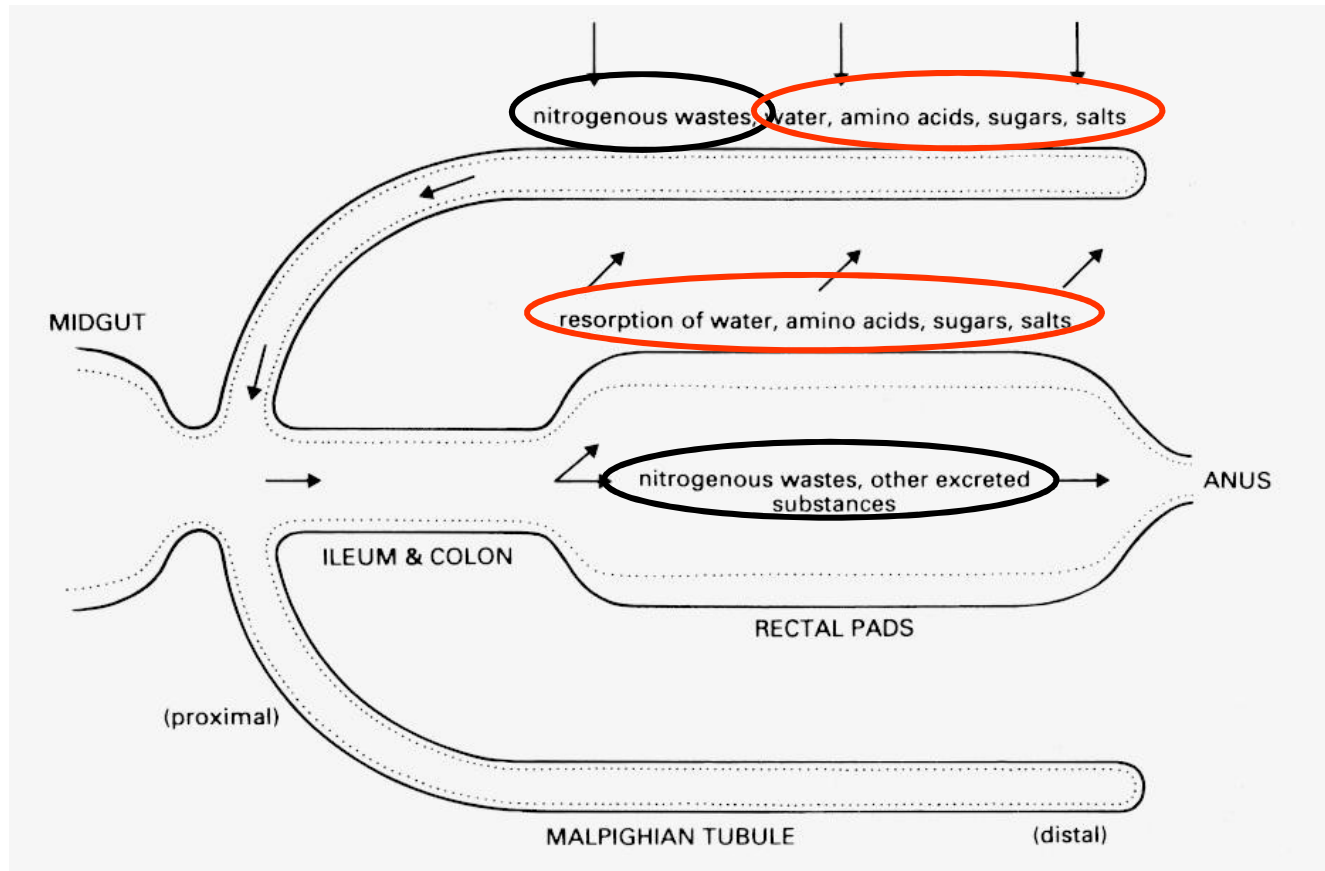
Potosia cuprea



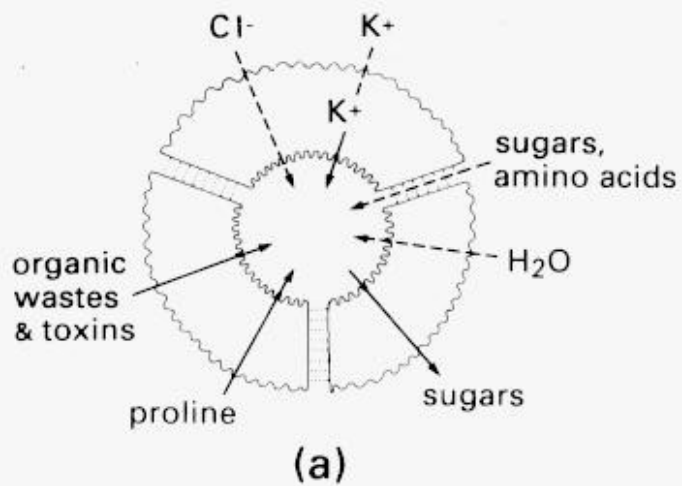
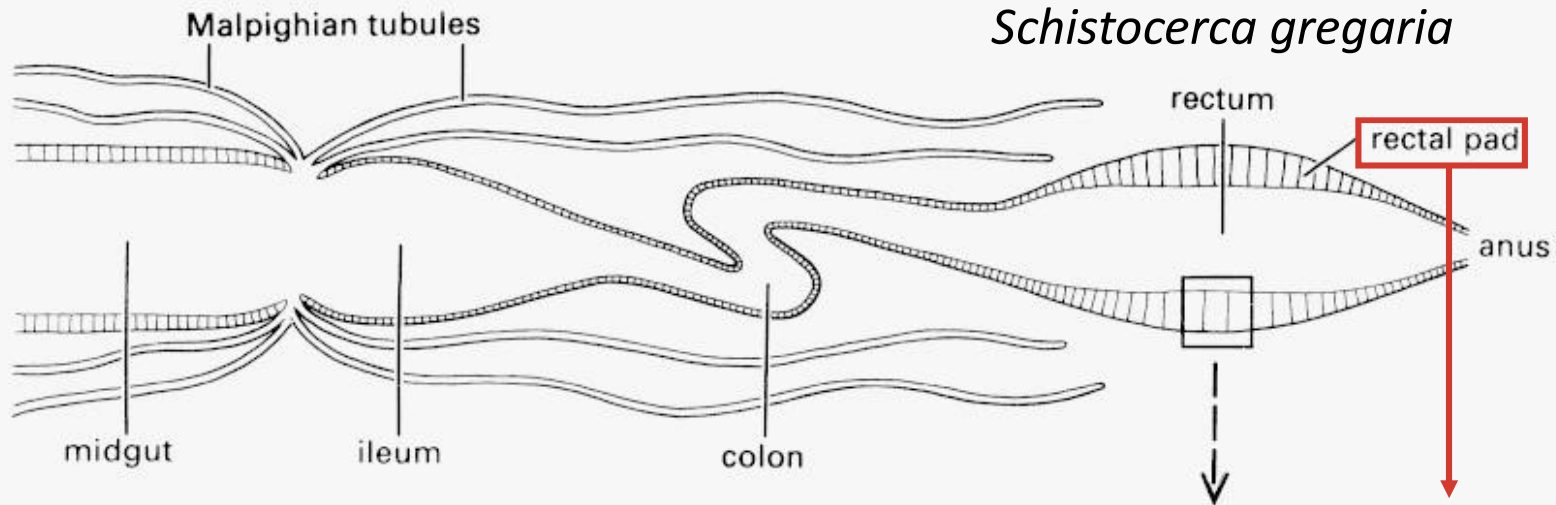
Tipula flaveolineata

Vylučovací systém u hmyzu

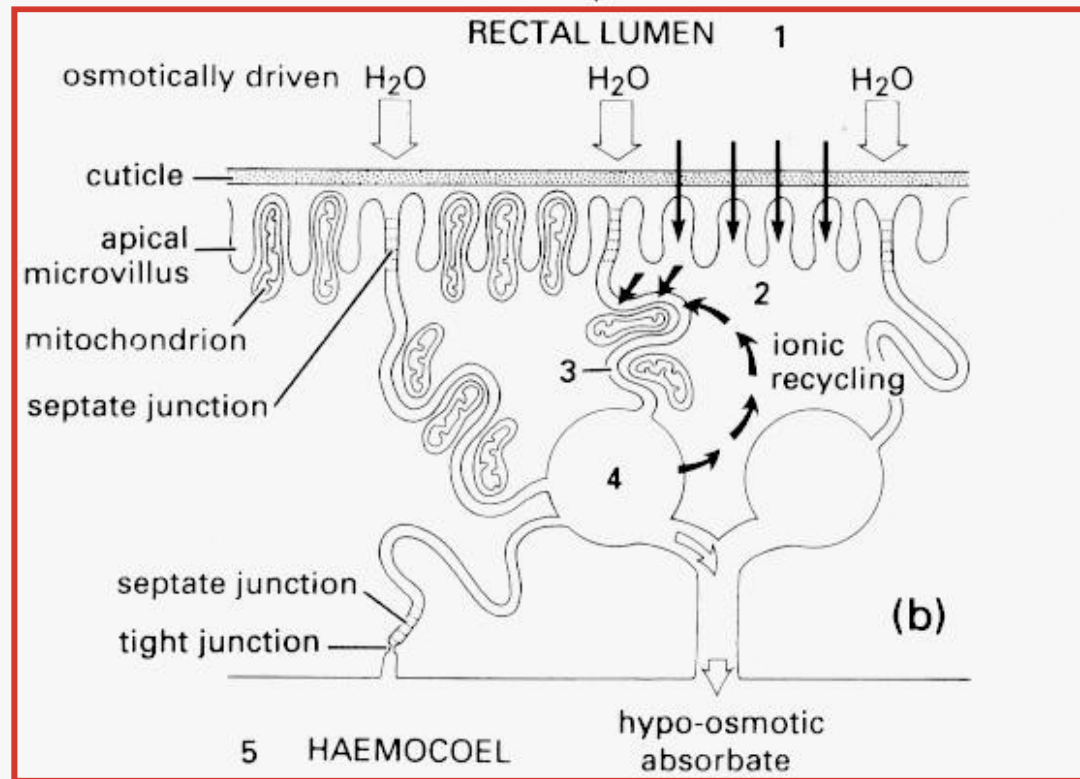
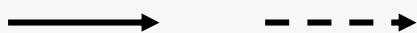
- hmyz musí šetřit vodu, ionty (Na^+ , K^+ , Cl^-) a vyhnout se toxicitě odpadních látek metabolismu – exkrece a osmoregulace jsou spojeny
- **Malpighiho trubice** (2 až 200 dlouhých slepých výběžků trávicí trubice-proctodea s jednovrstevným epitelem a volně obtékané hemolymfou, chybí u Collembola a 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

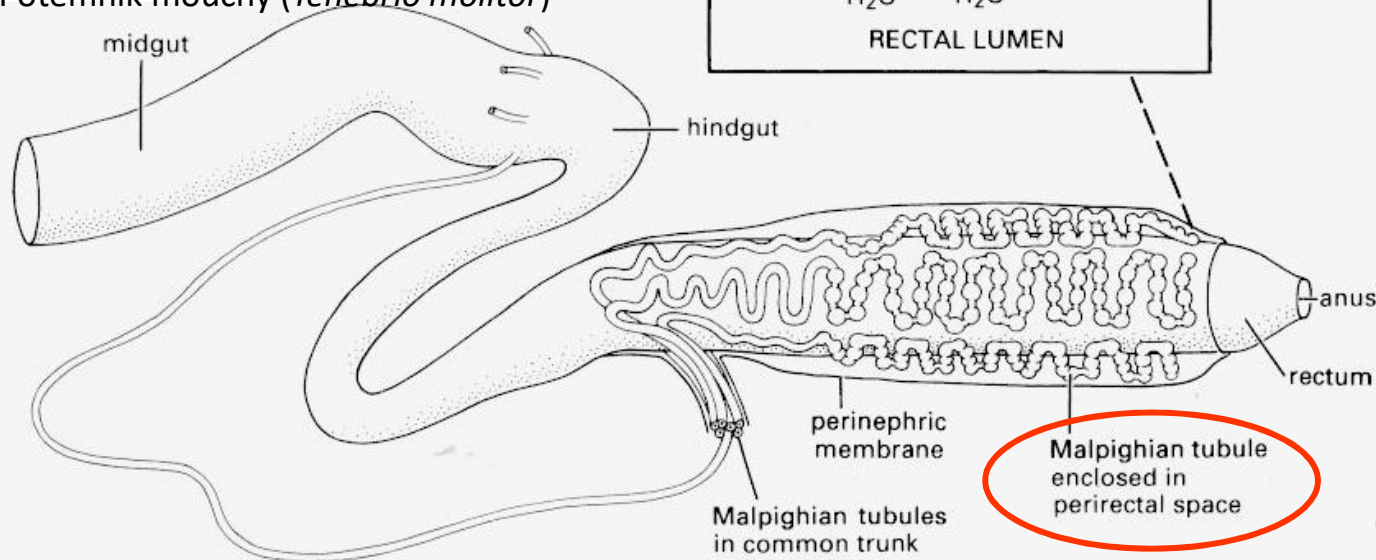


Kryptonefridie

- 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, mrtvoly, 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



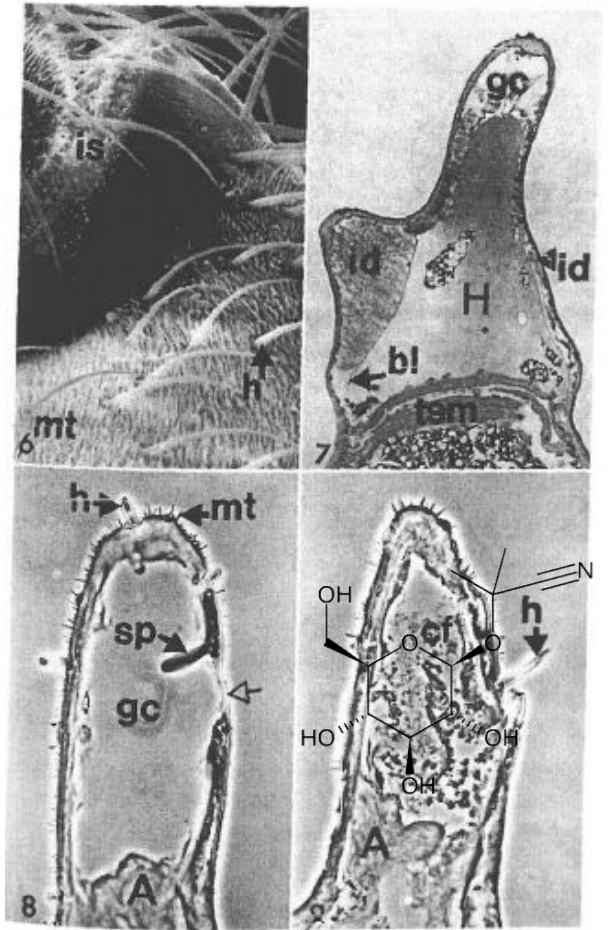
Kožojed obecný (*Dermesets lardarius*)

Vylučování odpadního dusíku

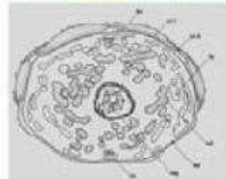
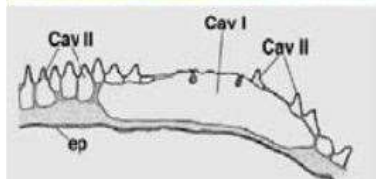
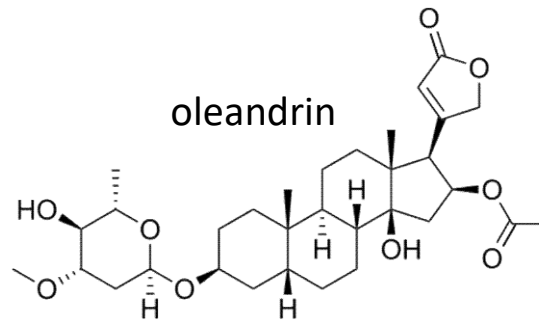
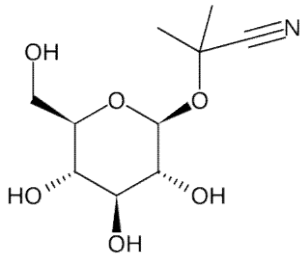
- velké přebytky z potravy zejména u predátorů a krevsajících druhů
- vodní hmyz a některé masožravé mouchy: amoniak (musí být značně ředěn nebo rychle vypuštěn skrz kutikulu nebo z výkalů – např. švábi)
- suchozemský hmyz: kyselina močová a její soli (uráty) – ve vodě nerozpustné a netoxické, často 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)

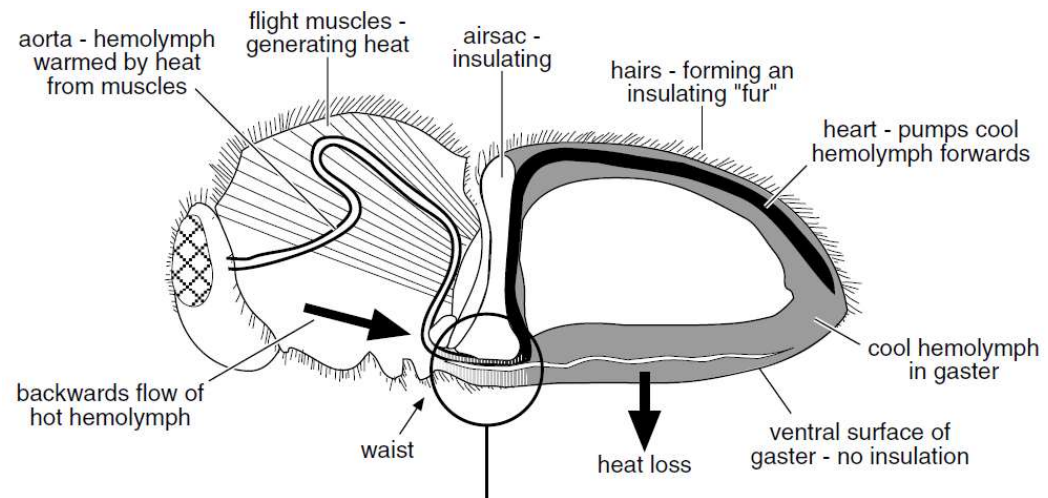
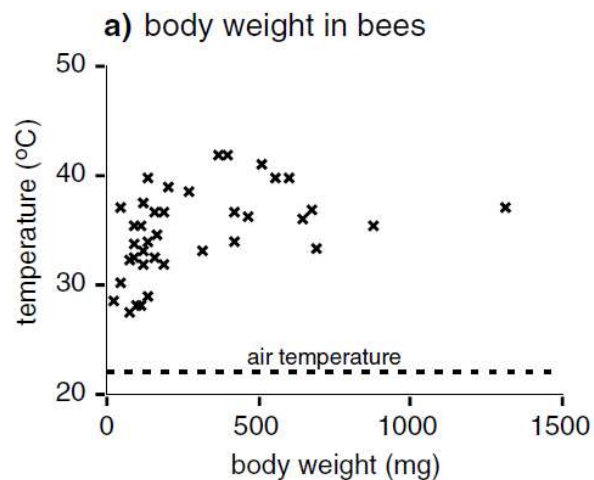


Scudder & Meredith 1982



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



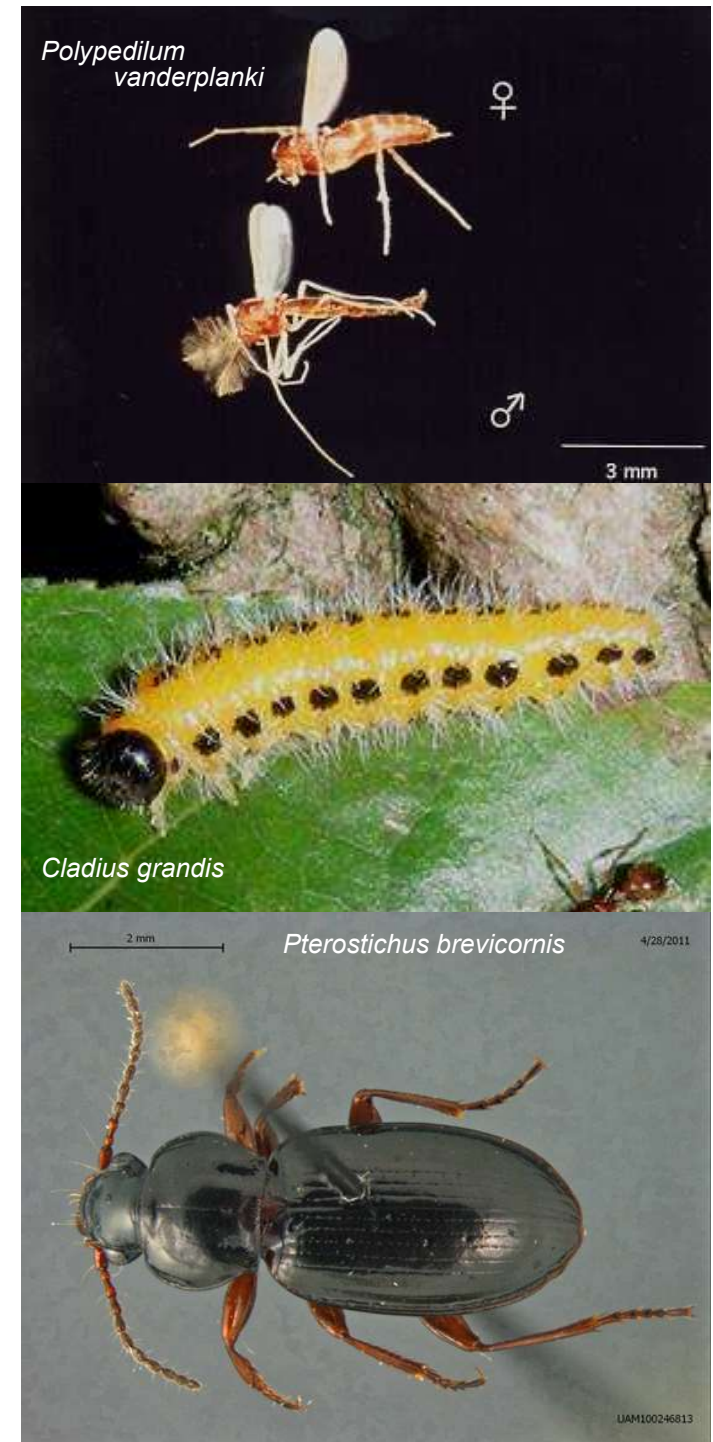
<http://www.arizonensis.org>

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°C - anhydrobióza (Hinton 1960)
- prepupy pilatky *Cladius (Trichiocampus) populi* (Hymenoptera: Tenthredinidae) v neanhydrobiotickém stavu po několikahodinové aklimatizaci -196°C (tekutý dusík); po pomalém rozmrazení 75% jedinců přežilo a vylíhlo se v dospěléce (Tanno 1968)
- hmyz přežívající nejnižší teplotu z adaptivních důvodů: arktický střevlíček *Pterostichus brevicornis* (Coleoptera: Carabidae): dospělci tolerují až -87°C díky řízenému zmrznutí a kryoprotektivním účinkům glycerolu (Miller 1969)



Další zástupci tolerující nízké teploty

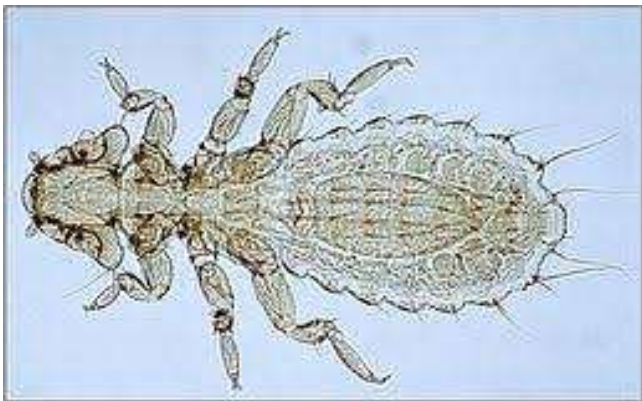
Grylloblattodea (opt. 1–4 °C , hynou při -8 °C)

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°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

