

Trávení, výživa a metabolismus

Výživa a trávení

Energie získaná z potravy

Rys, který odlišuje živé buňky od neživé přírody, je jejich schopnost přeměňovat chemickou energii z prostředí do energie elektrické, mechanické, osmotické a jiných forem energie. Tyto transformace energie jsou nezbytné aby byly udržovány základní životní procesy jako je nervový přenos, svalová kontrakce, syntéza strukturálních komponent. Zdroje pro energii jsou ve přijaté potravě, která obsahuje komplexy sacharidů, tuků a proteinů. Ty jsou v trávicím traktu rozkládány na jednodušší komponenty a absorbovány stěnou středního střeva do hemolymfy. Cirkulační sst potom transportuje tyto složky všem buňkám v těle, které je dále rozkládají a přebírají chemickou energii, která je v nich vázána.

Každá buňka může složku potravy využít bezprostředně nebo ji může užít k syntéze zásob pro pozdější využití. Tyto procesy využití nebo uskladnění jsou překvapivě podobné u hmyzu i u obratlovců i jiných organismů.

Výživu živočichů - heterotrofních organismů zajišťuje zpravidla trávicí soustava pomocí přívodu živin do těla, jejich enzymatického štěpení, a vstřebávání. Jde o 4 hlavní fáze: přijímání a mechanické zpracování (rozmělnění), trávení, vstřebávání (resorpce) a odstranění zbytků (defekace).

Povaha potravy, kterou živočichové konzumují, je velmi různá. Stejně se liší mechanismy získávání potravy a struktura a funkce trávicího traktu.

Některá zvířata se živí materiálem rozpuštěným ve vodě, kterou filtrují přes cedníčky nebo póry a částice potravy zachycují. Mnoho prvoků, bezobratlých i obratlovců se živí touto mikroskopickou potravou, jako jsou bakterie, řasy, spóry, larvy a malí bezobratlí.

Jiní živočichové se živí velkými částicemi potravy ať už jde o přisedlou nebo pohyblivou kořist. Predátoři tak mohou pohlcovat potravu vcelku nebo redukovat velikost soust žvýkáním nebo konečně vnějším trávením tkáň kořisti rozložit a vysát ji.

Různá zvířata se také živí tekutou potravou, jako je krev, rostlinný nektar nebo míza.

Nakonec existuje řada živočichů – mořských nebo endoparazitických, kteří úplně postrádají trávicí systém a absorbují výživné látky přímo povrchem těla difúzně. Houby i láčkovci mají dutinu, do které je nasávána voda i s potravou s jediným ústním otvorem. Od pásnic existuje trávicí trubice s ústním a řitním otvorem.

Lze sledovat vývoj od trávení intracelulárního k extracelulárnímu. Extracelulární je vázáno na existenci trávicího traktu. Jaké jsou jeho výhody? Umožňuje trávit částice potravy

mnohem větší než jsou jeho vlastní buňky, umožňuje, aby se skupiny buněk nebo celé oddíly trávicího traktu specializovaly na dílčí trávicí funkce – sekreci, trávení, absorpci. Umožňuje prostorově oddělit různé pochody při trávení – kyselý proces v předním střevě a alkalické trávení ve středním.

Všeobecně je trávicí trubice rozdělena na přední část pro **přijetí, uskladnění**, dále střední **oddíl pro mechanické a chemické zpracování – trávení, absorpci (resorpci)** produktů trávení a zadní část pro **reabsorpci** vody, iontů a **hromadění** výkalů a defekaci. Potrava je posouvána peristaltickými kontrakcemi segmentů trávicí trubice.

Celkově mají trávicí soustavy bezobratlých tyto charakteristické rysy:

1. značně je rozšířeno intracelulární trávení. U plžů, mlžů zachováno i intracelulární v hepatopankreasu za účasti fagocytů. U ostnokožců, hlavonožců a hmyzu je trávení extracelulární občas i extraintestinální.
2. Nejsou příliš zřetelně odděleny okrsky secernující od resorbujících.
3. Trávicí enzymy jsou většinou obsaženy v jediné šťávě produkované do jediného prostoru
4. Proteolytické enzymy mají pH optimum v alkalické až neutrální oblasti (tripsin, chymotripsin).
5. Obrovská různorodost podle typů potravy.

Trávicí systém členovců – podle Hilla

Dvě největší skupiny členovců: korýši a hmyz mají trávení v zásadě extracelulární. Jinou podobností s obratlovci je to, že potrava prochází trávicím traktem pomocí svalových kontrakcí. Morfologicky se trávicí trubice dělí na přední střední a zadní střevo. Přední a zadní jsou vystlány kutikulou. Střední střevo je místem trávení i resorpce zároveň. Řada trávicích enzymů je do něj vylučována a pH se udržuje kolem neutrální reakce. Cévy pomáhají resorpci nebo také hostí mikrobiální symbionty. Malpigické trubice na rozhraní středního a zadního střeva spojují trávicí soustavu s vylučovací.

Přední střevo u korýšů je také ze dvou oddílů: svalnatý žaludek se zuby rozemílá částice potravy často ve spojení s enzymy, které sem mohou pronikat ze středního střeva. Druhý žaludek je menší a funguje jako síto, které brání větším částicím v průchodu do středního střeva. V žaludcích je kyselé prostředí okolo 4 (ne 2 jako u člověka). Střední střevo je různě členěno, hepatopankreas hraje zásadní roli. Jméno navozuje podobnost se savčími játry nebo slinivkou, ale jeho hlavní funkcí je produkovat enzymy, které vstupují do střeva.

Obráceně i částice potravy vstupují do něj a velký díl extracelulárního trávení a resorpce probíhá zde. Kromě toho jsou zde ukládány glykogen a lipidy, toxiny rozkládány.

Mlži.

Poskytují příklad toho, jak odlišné od obratlovců mohou být trávicí a resorpční procesy. Rozdíly jsou hlavně v tom, že posun potravy zajišťují pohyb cílií-řasinek spíše než svalové kontrakce. To je důležitý rozdíl, protože cilie jsou schopné třídit materiál podle velikosti a dalších vlastností. Druhou velkou odlišností je to, že trávení je hlavně intracelulární. Klíčem k pochopení jsou procesy v žaludku. Jeho pozoruhodnou vlastností je přítomnost dlouhé štíhlé želatinózní tyčinky zvané krystalový čípek. Je naprosto průhledný. Protože čípek je na jedné straně neustále obrušován, nový materiál musí vznikat v čípkovém váčku. Kromě toho jsou v čípkovém váčku cilie, které udílí tyčince rotaci podél delší osy.

Čípek má několik funkcí: jednak táhne vlákno hlenu, na kterém jsou přichyceny částice potravy do žaludku od úst. Podobně jako rybářská šňůra, navíjí se i vlákno. Dále podobně jako v hmoždíři se drtí částice potravy tam, kde tyčinka přiléhá a tlačí na vyztuženou žaludeční stěnu. Jak se zde materiál čípku obrušuje, uvolňují se enzymy trávicí extracelulárně. Stěny žaludku jsou pokryty řasinkami, které třídí potravu a dopravují ji do různých částí žaludku, např. do slepých trávicích výběžků. Zde probíhají zásadní trávicí a resorpční procesy. Fagocytózou a pinocytózou jsou částice dopraveny do buněk výstelky a intracelulárně tráveny. Z buněk pak jdou do hemolymfy. Bizarní a nevysvětlenou zvláštností je to, že zadní střevo cestou do konečníku prochází přímo srdeční komorou!

Potravní symbióza (z Hilla)

Různí živočichové využívají služeb mikroorganismů při získávání potravy: Lze rozdělit 3 skupiny mikrobů: Fotosyntetizující autotrofové, chemosyntetizující autotrofové a heterotrofové. Heterotrofové získávají energii rozkladem organických látek. Autotrofičtí mikrobi, naproti tomu, jsou schopni syntetizovat organické molekuly z anorganických (např. CO_2 a NO_3) a přitom užívají energii z anorganických zdrojů. Někteří autotrofové jsou fotosyntetičtí – využívají energii fotonů. Jiní jsou chemosyntetičtí a získávají energii z anorganických, především oxidačních reakcí.

1. Fototautotrofové

Řada vodních živočichů získává organickou potravu z populací řas (fotoautotrofů), které žijí uvnitř jejich těl. Řasy uloží energii slunečního záření do organických složek, které poslouží jako potrava hostitelů. Všichni hostitelé této skupiny mají i jiný způsob přijímání potravy, ale stačí ke krytí jejich potřeb.

Koráli jsou nejznámějším příkladem takových živočichů OBR 4.12.. Přes 500 druhů žijících v mělkých teplých mořích buduje útesy a všechny mají symbionty (např. *dinoflagelata*). Kromě toho, že poskytují energii, také pomáhají hostitelům syntetizovat vápnité schránky. Není známo jak, ale stress vede ke ztrátě řas, což se pozná vybělením korálů díky ztrátě chlorofylu.

Podobně jako koráli této symbiózy s řasami využívají houby, medúzy, sasanky, mlži a plži. Ve sladkých vodách jsou to ploštenci, houby, žahavci.

Při reprodukci těchto živočichů musejí mladí jedinci záhy získat i své symbionty. U mnoha korálů jsou buňky řas obsaženy již ve vajíčkách – tedy od početí.

U všech těchto živočichů je pak jasné, že k tomu, aby se nasýtily, potřebují světlo!

2. Chemoautotrofové

Do začátku 70.let se nepovažovalo za pravděpodobné, že by byli chemosyntetičtí autotrofové jako symbionti živočichů. S rostoucím poznáním života v mořských hlubinách se tento pohled změnil. Zde je velmi málo zdrojů energie a potravy. V r. 1977 skupina geologů zkoumající tektonická centra, našla populace živočichů velikosti basebalové pálky nebo láhve. Populace dostaly jméno hydrotermální, protože sledují zřídla horkých vod z nitra Země.

Chemoautotrofní bakterie oxidující sloučeniny síry jsou klíčem k pochopení tohoto druhu života. Bakterie oxidují anorganické sulfidy S^{2-} a získávají tak energii k syntéze organických molekul. energii dodá horko v puklinách zemské kůry. OBR 4.13. Mořská voda bohatá na sírany SO_4^{2-} vstupuje do puklin, kde je teplota až $350^{\circ}C$. Sírany jsou horkem redukovány na H_2S , který vystupuje s horkou vodou z puklin do otevřeného moře. Síra tady funguje jako kyvadlový transportér energie a bakterie využívají energie zemského jádra k životu. 1,5 m dlouzí červi rodu *Riftia* (na obr) nemají ani ústa ani řiť ani gastrointestinální trakt. Ale asi pětina jejich těl je tvořena tkání bohatou na bakterie oxidující sulfidy. Krevní hemoglobin transportuje z žaber omývaných mořskou vodou nejen O_2 ale i H_2S a dodává ho symbiontům. Jiní měkkýši žijící u podmořských pramenů si kromě bakterií ponechávají schopnost trávit i jinou potravu. Klíčovou podmínkou pro tento způsob života je dobrá okysličenost hlubokých vod a H_2S .

3. Symbionti s heterotrofními mikroorganismy.

Ačkoli se podobají svým hostitelům v závislosti na organickém substrátu jako zdroji energie, mohou sloužit tím, že mají metabolické schopnosti a enzymatický aparát, které jejich hostitelé nemají.

Nejznámějším příkladem ze světa bezobratlých jsou termiti. Některé druhy hmyzu jsou sice v produkci celulózy naprosto soběstační, ale běžněji spoléhají na mikrobiální štěpení celulózy. Nižší termiti mají v zadním střevě společenstva bičíkatých anaerobních prvoků, kteří konvertují celulózu na kyselinu octovou. Podobně chrobákovití brouci mají bakterie. Mikrobiální symbionti také produkují vitamín B, esenciální aminokyseliny nebo dokážou zabudovávat atmosferický dusík do aminokyselin.

Členovci jsou výjimeční tím, že nedokážou syntetizovat prekurzory sterolů. Steroly jsou tedy pro ně esenciálními složkami potravy. Mikrobiální symbionti však steroly obstarávají. Podobně jako u krev sajících netopýrů, také členovcům sajícím krev produkty mikroorganismů pomáhají krev trávit a brání jejímu nekontrolovanému rozkladu

Trávení a zažívání hmyzu

Potrava hmyzu je velice rozmanitá. Podle specializace na určitý typ potravy existují kategorie poly-, oligo- a monofágů. Některé druhy se živí potravou rostlinnou, ať už sají šťávy nebo požírají listy či dřevo, jiné parazitují na zvířatech a sají jejich krev, nebo se živí srstí a peřím. Jsou i druhy, které se živí výkaly zvířat a rozmanitou jinou potravou. Podle typu přijímané potravy existuje také řada různých morfologických typů trávicí soustavy.

Hmyz je schopen se vyživovat prakticky jakýmkoliv způsobem na jakémkoliv substrátu. Je to asi jeden z hlavních faktorů jejich úspěchu. Je tedy mnoho typů trávicího aparátu – není a nemůže být popsán typický trávicí trakt. Užitečné však může být rozdělení podle frekvence přijímání – jestli kontinuálně nebo nárazově. Predátoři nebo karnivorní, komáři, ploštice, mají dlouhé přestávky a jejich trávicí trakt je modifikován pro uskladňování. Mnoho fytofágních stádií a druhů jako jsou housenky se krmí kontinuálně a jejich střeva je uzpůsobeno pro absorpci a zpracování potravy.

Trávicí trubice hmyzu má tři části: přední střevo - **stomodeum**, střední střevo - **mezentéron** a zadní střevo - **proctodeum**. Přední a zadní střevo jsou ektodermálního původu a jsou vystlány kutikulou. Buňky středního střeva jsou bez kutikuly. Z toho vyplývá, že vylučování trávicích šťáv může nastávat pouze ve středním střevě a že zde také probíhá resorpce. Střevo je udržováno viscerálními svaly, jejichž kontrakce umožňují peristaltiku a objem.

Primitivní předkové hmyzu měli 1 pár výrůstků pro chůzi na každém segmentu. Během evoluce se výrůstky ztratily nebo se modifikovaly do genitálií nebo smyslových cerků a výrůstky na hlavě se modifikovaly aby manipulovaly s jídlem a jsou spojeny s ústy. Tak

vzniká preorální dutina obklopená výrůstky ústního ústrojí. Cibarium, salivarium. U většiny druhů se také setkáváme se slinnými žlázami, které vyúsťují do předústní - preorální dutiny, kde se sliny mísí s potravou a přecházejí do různě upraveného středního střeva. Pravá ústa leží za preorální dutinou a představují jednoduchý vstup do tt. Pharynx je první částí předního střeva a může být modifikován dilatačními svaly a sajícího hmyzu – jako pumpa pro sání tekutin. Oesophagus . jednoduchá trubice, ale může být opatřena voletem na uskladnění potravy. Receptory mohou determinovat obsah a kam potrava odchází. Cukry zůstávají ve voleti, a pomalu posílány do střeva zatímco proteiny jsou přímo. Kutikulární výstelka volete limituje jeho absorpci a funguje hlavně jako rezervoár, ale je permeabilní k některým tukům z potravy. Absorpce je malá, trávení tu ale je, protože působí sliny.

Přední střevo má obvykle čtyři části: 1. hltan -**pharynx**, 2. jícen - **oesophagus**, 3. vole - **ingluvies** a 4. žaludek žvýkací -**proventriculus**.

Obrázek č.6 ukazuje některé z typů trávicí soustavy a různou funkci jednotlivých částí. U nejprimitivnějších druhů hmyzu a u řady larev (Diptera, Nematocera, Lepidoptera, některých Coleoptera)

(A) nemá přední střevo jinou funkci než přivádět potravu do středního střeva; odtud postupuje potrava dále do zadního střeva.

(B) U četných skupin hmyzu (Dermatoptera, Orthoptera, Isoptera, Odonata, Hymenoptera i řada Coleoptera) je zadní část předního střeva rozšířena v prostorné vole, kde se potrava hromadí než přejde do středního střeva. Ve voleti je potrava též částečně natravována slinami a někdy též trávicí šťavou ze středního střeva (Orthoptera, Coleoptera).

(C) U vyšších Dipter se vole vytváří jako vychlípenina předního střeva spojená s předním střevem úzkým vývodem. Zde se potrava mísí pouze se slinami a natravuje se jen nepatrně.

(D) U Lepidoptera a u četných Dipter (Culicidae, Tabanidae) jde přijatá potrava přímo do středního střeva, kde je trávena. Vole zde pozbylo svou funkci zásobárny potravy a je využíváno k přijímání vzduchu po vylíhnutí z kukly.

(E) U blech a u sajících vši vole vymizelo a potrava přechází přímo do prostorného žaludku (středního střeva), kde dochází ke trávení.

Zdá se, že u některých druhů má vole ochrannou funkci; tekutiny s vysokým osmotickým tlakem (který je registrován zvláštními receptory) jsou zadržovány ve voleti a propouštěny jen pozvolna do středního střeva (*Calliphora*, *Musca*). U komárů přechází krev přímo do středního střeva, kdežto sladké šťávy přicházejí nejdříve do volete a odtud pak teprve do středního střeva.

U některých Dipter se střední střevo skládá z několika částí lišících se epitelem. V přední části dochází jenom k resorpci, kdežto v další části dochází i k trávení. Význam je ten, že v případech, kdy hmyz přijímá s potravou hodně vody a látek schopných přímé resorpce, voda a tyto látky jsou resorbovány dřív, než dojde k jejich smísení s trávicími šťavami, které by se jinak značně zředily.

(F) U četných Heteropter a Hemipter (*Rhodnius*, *Cimex*) se setkáváme s dokonalejším uspořádáním. Vole zde opět slouží jako zásobárna potravy i k předběžné resorpci (hlavně vody), vole je však v tomto případě částí středního střeva. K trávení a další resorpci dochází až v další dlouhé, tenké části středního střeva.

Resorbovaná voda přechází u všech zmíněných typů trávicího traktu do hemolymfy a odtud je přebytečná voda odevzdávána do malpigických trubic. Se zvláštním zařízením zjednodušujícím odstraňování vody z těla se setkáváme u některých druhů, které se živí výlučně rostlinnými šťavami (Homoptera - křísi, červci). Rozšířená smyčka středního střeva je svou počáteční tenkostěnnou částí úzce spojena se zadní částí středního střeva, takže voda z potravy může být resorbována v přední části a převedena co nejdříve do rekta (konečníku), takže nedochází ke zbytečnému zřeňování trávicích šťav ani hemolymfy. Toto zařízení nazýváme **filtrační komplex**.

S jinou modifikací střeva se setkáváme u larev některých Hymenopter a larvy mravkolva a jiných Neuropter.

(H) Střední střevo u nich není spojeno se zadním střevem až do vytvoření kukly. Žaludek se následkem toho velice rozšiřuje nestrávenými zbytky potravy, která v něm zůstává až do doby těsně před zakuklením.

Velké přední střevo je charakteristické pro predátory – jen příležitostný příjem. Zadní část může být jako svalový proventrikulus. Svalový svěrač v nejjednodušší podobě regulující vstup do středního střeva, ale u švábů je to drtič s kutikulárními zuby a mele částice potravy. U včel jsou tu hřebínky, ostny, které udržují nektar ve voleti zrna pylu procházejí do středního střeva.

Na rozhraní mezi stomodeem a mezenterem se setkáváme se svěračem - **kardiální sfinkter** a u řady hmyzu je zde vytvořen **proventriculus** (žvýkací žaludek). Proventriculus může být různě morfologicky utvářen a může vzniknout buď ze samotného předního střeva nebo z předního i středního střeva. Také jeho funkce nemusí být vždy stejná. U švábů má mohutnou svalovinu s chitinózními zuby pro rozmělnění potravy. U včel a jiných Hymenopter slouží jako zadržovač materiálu na med. V jeho dutině je řada zakřivených

bodlin, jimiž se odstraňují pylová zrnka, která pak přecházejí do žaludku, zatímco vyčištěný nektar se zadržuje ve voleti.

U většiny hmyzu je přední střevo částečně zasunuto do středního střeva a vytváří tzv. **oesophagální chlopeň** (nejde však o záklopku). Její úkol je ten, že vytváří **peritrofickou membránu**. Když potrava prochází oesophagální chlopní, roztahuje její stěny a při tom dochází k vytlačení sekretů z buněk této oblasti. Ze ztuhlého sekretu vzniká peritrofická membrána.

Trávicí trubice u hmyzu neobsahuje žádné mukózní (slizové) žlázy a proto musí být epiteliální buňky chráněny před tvrdými částicemi potravy jinak než obalováním slizem, jak je tomu u obratlovců. Buňky střevního epitelu jsou proto odděleny od obsahu střeva touto jemnou membránou složenou z chitinu kombinovaného s bílkovinou. Podobně jako sliz, tak i peritrofická membrána má charakter směsi mukopolysacharidů a polysacharidů.

Je dobře prostupná pro trávicí enzymy i pro produkty štěpení stejně jako pro barviva. S peritrofickou membránou se setkáváme u většiny druhů hmyzu. Chybí např. u Hemipter, které přijímají pouze tekutou potravu, kdežto u jiných (*Orixa* živící se detritem) je zachována. Chybí též u Carabidů a Dytiscidů, protože trávení je zde mimotělní.

Střední střevo

Obsahuje nejméně 4 typy buněk. V jednovrstevném epitelu. Cylindrické, regenerační pohárkové a endokrinní. Všechny jsou entodermální a nemají kutikulární vrstvu. Nejpočetnější jsou cylindrické a jejich povrch na straně lumen je opatřen mikrovilli a četné záhyby čímž zvětšují povrch pro sekreci a absorpci. Většina živin ve ss je zde absorbována. Obsahují sít ER, která je nezbytná pro produkci trávicích enzymů. Mají limitovaný život qa noví se tvoří z regenerativních bb. Pohárkové bb transportují K do lumen z hemolymfy. Tento pohyb iontů může být důležitý pro pohyb vody ve střevě, který je nezbytný pro absorpci živin. Kromě toho je tu řada endokrinních buněk . Jednotlivě i ve skupinách. Je to propojení trávicího a endokrinního systému. Vyhodnocují složení potravy a posílají informaci dalším bb endokrinní dráhy. Protilátky proti mnoha savčím h. reagují na obsahy těchto bb, Inzulín, somatostatin, glukagon, endorfín a dalších. Fyziologická úloha těchto střevních neuropeptidů zatím není dost známá.

Přední část středního střeva obsahuje výběžky – gastrické céky. Zvětšují povrch pro sekreci a absorpci a vytvářejí protiproudý tok ve střevě jako výsledek jejich absorpce vody. Jak je voda absorbována lumen zadního ss pohybuje se dopředu a je sekretována v cékální oblasti čímž dovoluje produktům trávení procházet střevem, zatímco pevné, dosud nestrávené části jsou směrem dál – kaudálně. Céky mohou být spojeny s mechanismem detoxifikace

potravy, které umožňují trávit rostlinné pletiva s metabolity a toxiny. Nemá výstelku. Takže je produkována peritrofickou membránou, tvořenou ze sítě chitinových mikrovláken glykoproteinové matrix. Peritrofická membrána má póry a je propustná pro některé enzymy a produkty trávení. Selektivní permeabilita vytváří kompartmentaci trávicího prostoru na: endoperitrofický prostor kolem membrány a ektoperitrofický prostor mezi střevní stěnou a pm. Tyto kompartmenty mohou také pomáhat cékám v udržování protiproudého vodního toku, který jde proti pohybu solutů ve střevě a oddělení trávicích enzymů na úseky. Tekutina nesoucí produkty trávení se pohybuje kraniálně jako výsledek resorpce, která běží v cékách. Pm může taky sloužit jako bariéra proti parazitům. Její nepropustnost brání hmyz proti toxinům.

Přijatá potrava smíšená se slinami prochází primárním trávením ve voleti a ve ss je dále trávena a aprobována. Proteinové a sacharidové trávení je ve ss, pH lehce kyselé a neutrální. Přední část zadního střeva je adaptována jako fermentační komora, kde je alkalické pH, což zvyhodňuje přežívání populací mikroorganismů. Rektum odstraňuje vodu z výkalů a vznikají vysušené granule. Pevná potrava vyžaduje asi 20 hodin na průchod.

Výživa rostlinnou stravou je považována za pokročilejší specializaci. Hmyz, výhradně na rostlinách získává suboptimální hladiny živin a musí zpracovat obrovské objemy, aby získal dost nezbytných složek. Trávení až ve středním střevě – endoperitrofickém prostoru. Délka střeva větší než tělo, pH je vysoké. Alkalické podmínky chrání před toxiny v potravě. Cibárium může být pumpa k nasávání tekutin.

K vyrovnání se s velkým množstvím vody v potravě cikády mají filtrační komoru, kde přední střevo je rozšířeno do obalu kolem zadního ss a proximálních konců MT, takže voda vstupuje přímo do MT a není absorbována a neředí hemolymfu.

Trávicí žlázy a trávení

Většina druhů hmyzu má slinné žlázy, kterých může být i několik druhů a mohou mít také různou funkci. Nejrozšířenější jsou párovité žlázy labiální, které mohou sloužit 1. ke zvlhčování potravy, 2. k enzymatickému štěpení potravy (sacharáza, amyláza, někdy též lipázy a proteinázy, 3. udržování průchodnosti sosáku u krev sajících druhů (zabraňují srážení krve pomocí antikoagulinu) a 4. k produkci vlákna (hedvábí).

Rostlinné šťávy sající ploštice *Oncopeltus* a *Dysdercus* produkují sliny dvojího typu, které se vytvářejí v různých částech slinných žláz. Jsou to jednak řídké vodnaté sliny

obsahující trávicí enzymy a jednak sliny obsahující lepkavý materiál, který při pronikání sosáku tkáněmi rostliny tuhne a vytváří jakousi pochvu sosáku. Vznikající utvrzený materiál je podobný kutikulinu. Slouží k zadržení takových částic, které by mohly ucpat sací kanálek.

Slinné žlázy chybí řadě loupeživých brouků i jejich larvám (potápník *Dytiscus*, střevlík *Carabus*, svižník *Cicindella*), neboť u nich probíhá trávení kořisti z velké části mimo tělo, **extraintestinálně** a trávenina je pak nasávána do střeva jen k dokončení trávení. Mimetělní natrávení může probíhat velmi rychle (10-15 min.). S případy extraintestinálního trávení se setkáváme i u larev vodomila *Hydrophilus*, mravkolva *Myrmeleon*, zlatoočka *Chrysopa*, světlušky *Lampyrus*. U larev *Lucilia* a *Calliphora* se nacházejí proteolytické enzymy i v jejich výkalech a dostávají se s nimi na maso. Jejich účinkem dochází k určitému ztekucování masa (i v nepřítomnosti bakterií).

Vlastní trávicí šťávy

Obsah střeva má pH obvykle kolem 7. U fytofágů je pH poněkud vyšší (housenky motýlů 9.0-9.4, *Bombyx* 8.4-10.3). S nižším pH se setkáváme u masožravých druhů a též jako výsledek bakteriálního kvašení na př. ve voleti švába při glycidové dietě (4.8-5.2). U larev *Lucilia* je ve středním úseku mezentera silně kyselá reakce (pH 3.0-3.5) - pravděpodobně od kyseliny fosforečné, zatímco v jiných úsecích je pH neutrální.

Trávicí enzymy jsou u různých druhů různě zastoupeny podle druhu přijímané potravy. Omnivorní druhy (švábi a pod.) mají enzymy schopné štěpit všechny druhy živin. U krevsajícího hmyzu převládají enzymy proteolytické, naproti tomu, např. u dospělých Lepidopter náležejících mezi fytofágy se setkáváme s proteázou, lipázou, amylázou, maltázou, sacharázou.

Enzymy jsou snadno prokazatelné v exkretech ze střeva, jsou však přítomny i ve šťávě v dutině střeva, což ukazuje, že větší část trávicího procesu probíhá extracelulárně. Většina enzymů je vylučována ve středním střevě. Ve slinných žlázách jsou vylučovány obvykle amylázy: sacharáza (invertáza), maltáza, často také vůbec žádné enzymy.

Vlastnosti enzymů

Jsou podobné jako u enzymů obratlovců. Jejich aktivita je obecně závislá na pH, teplotě, koncentraci substrátu, přítomnosti aktivátorů a inhibitorů. Proteolytické enzymy - proteinázy jsou typu trypsinu, i když často mají optimum při nižším pH než u obratlovců. Vyznačují se také menší specifitou vůči substrátům. Štěpí bílkoviny na polypeptidy. Ty jsou dále štěpeny peptidázami trojího typu a sice 1.aminopolypeptidázami, 2.karboxypolypeptidázami a 3. dipeptidázami. Peptidázy prvního a druhého typu odštěpují aminokyseliny

buň z aminového nebo z karboxylového konce polypeptidického řetězce, kdežto dipeptidázy štěpí jen dipeptidy na dvě aminokyseliny. Zatímco proteinázy typu trypsin působí především v trávenině, peptidázy působí více v epitelu.

U některých druhů hmyzu specializovaných na určitý druh potravy se setkáváme i s dalšími enzymy. Např. u larev *Lucilia* živících se masem se setkáváme s **kolagenázou**, která v alkalickém prostředí rozrušuje pojivovou tkáň obsahující kolagen. U hmyzu živícího se dřevem je to **celuláza** (tesařík, kůrovec, červotoč), produkovaná střevními buňkami. Mol šatní, *Tineola bisselliella* může trávit keratin, v jeho střevě existuje silný redukující systém, který umožňuje účinné rozštěpené S-S můstků, které spojují navzájem dlouhé polypeptidické řetězce. Po uvolnění tohoto spojení pokračuje pak další štěpení proteinázou typu trypsinu, která má však tu důležitou vlastnost, že jednak vzdoruje nízkému oxidačně-redukčnímu potenciálu ve střevě a jednak není podstatněji inhibována její aktivita přítomností SH skupin, jak tomu je u většiny proteináz tohoto typu. Za přístupu vzduchu nemůže štěpení keratinu probíhat. Je zajímavé, že larvy zavíječe voskového, *Galleria mellonella* produkují proteinázu, která je méně citlivá na přítomnost SH skupin než trypsin obratlovců; je-li přidáno vhodné redukční činidlo, může též štěpit keratin. *Galleria* může trávit svými enzymy všechny složky včelího vosku kromě parafinů. Do značné míry štěpení vosku umožňují bakterie ve střevě.

Pokud jde o trávení **celulózy**, která je součástí potravy velkého počtu druhů hmyzu živících se listím a dřevem, prochází celulóza většinou beze změny trávicím traktem. Rostlinné buňky mohou např. u housenek opustit tělo s neporušenými stěnami. Obsah těchto buněk je však přesto obvykle ztráven a využit. Podobně včely mohou využít obsah pylových zrníček, přesto, že nejsou rozdracena. Enzymy, které by štěpily celulózu, nebyly u většiny fytofágů zjištěny, výjimkou jsou např. termiti. Výkaly četných dřevu vrtajících brouků obsahují všechny lignin a celulózu, které byly přijaty s potravou a dokonce i škrobová zrníčka mohou být před strávením ochráněna jejich pektinovým obalem. Na druhé straně však některé druhy dovedou celulózu trávit, ať již vlastními celulázami, či s pomocí symbiotických mikroorganismů.

Řada druhů využívá bakteriální flóry a prvoků při využívání potravy, naproti tomu však u jiných existuje ve střevě baktericidní princip dosud nezjištěné povahy, který flóru bakterií velmi omezuje. Například vysoká aktivita enzymu **lysozymu** narušuje obal bakterií.

Snad nejbohatší symbiotickou mikroflóru mají v trávicím traktu termiti živící se dřevem, u nichž se při trávení celulózy uplatňují bičíkovci, nálevníci a i spirochéty. Termiti se zásluhou těchto symbiontů udrží naživu i při krmení čistou celulózou, kdežto bez nich velmi brzy umírají.

U larev listohlodých brouků (*Lamellicornia*) např. nosorožika *Oryctes*, které se živí jehličím a podobným substrátem, jsou přijímány spolu s potravou do těla mikroorganismy, které zkvašují celulózu. V rozšířené části zadního střeva, v tzv. **fermentační komoře** se tyto mikroorganismy rozmnožují a umožňují zpracování a využití celulózy. V další fázi jsou pak mikroorganismy stráveny proteolytickými enzymy hostitele.

Symbiotické organismy (bakterie, kvasinky) byly zjištěny i u řady jiných druhů v buňkách tkání, kde nemají žádný vliv na štěpení potravy a uplatňují se jinak, jak o tom budeme mluvit později.

Trávení proteinů

Proteiny jsou rozkládány na AK proteolytickými enzymy a absorbovány pasivně stěnou ss, ve kterém jsou ve vysokých koncentracích. Endopeptidázy, exopeptidázy.

Trávení sacharidů

Absorpce monosacharidů je pasivní stěnou ss, ale i důkazy pro aktivní transportéry pro Glc. Cukry, které procházejí do hemolymfy, jsou potom přebírány buňkami Tukového tělesa, které obklopuje střevo. Glykosidázy sekretovány do střeva hydrolyzují cukry. Jedním z nejběžnějších enzymů je trehaláza, která koncertuje trehalózu na 2 Glc. Ačkoliv celulóza je běžná v potravě fytofágního hmyzu, vrozená schopnost trávit ji je vzácná. Enzymy pro trávení jsou obvykle produkovány endosymbiotickými organismy, které žijí ve střevě a ne hmyzem samotným. U termitů a některých švábů populace protozoí jsou usídleny v zadním střevě a tráví celulózu. Bakteriální symbionti podobně. Někteří termiti a mravenci kultivují houby v jakýchsi zahrádkách a spolu s jejich těly získávají i enzymy pro trávení celulózy. Nezávislé na symbiontech popsáno pouze u cerabucidních larev brouků a vyšších termitů a švába z Austrálie.

Trávení lipidů

Lipidy jsou absorbovány jako mastné kyseliny a diglyceridy v přední části ss a v gastrických cékách. U *Periplanetta* už i ve voleti s kutikulou. U fytofágů tráví tuky ze zásobních tkání – semen. Většina lipidů u živočichů jsou triacylglyceroly, fosfolipidy a cholesterol. Ačkoliv jsou nerozpustné, musejí projít vodní hemolymfou. U obratlovců je to žluč z jater – činí je rozpustné ve střevě. Žádné takové emulgátory nebyly identifikovány u hmyzu. Místo toho, lipidy jsou nejprve inkorporovány do polárních frakcí, které zvětšují jejich polárnost a možnost absorpce.

Proces rozložení ne moc známý. Fosfolipázy odstraňují MK. Rozkládají membrány pozřených buněk a obsah je rozkládán jinými enzymy. Většina lipidických komponentů v hemolymfě jsou diacylglyceroly. Jsou resyntetizovány z buňkami ss z přijatých komponent před tím, než jsou uvolněny do hemolymfy. Nerozpustné ve vodě. DG jsou vázány na lipoforiny, které jim umožňují transport.

Vstřebávání u hmyzu

K resorpci může v některých případech docházet již ve voleti, dochází-li zde i ke trávení potravy. Tak tomu je např. u švába, kde se v předním střevě resorbují především tuky. Ve většině případů je však hlavním místem resorpce střední střevo. Rozštěpené živiny (aminokyseliny, glycerol, mastné kyseliny) procházejí peritrofickou membránou a buňky střevního epitelu je pak resorbují. Resorpce ve středním střevě švába a saranče probíhá formou aktivního transportu a jako tzv. usnadněná difúze. Tak např. jakmile se glukóza nebo jiné cukry dostanou do hemolymfy, vzniká z nich zde **trehalóza**, čímž se vytvoří strmý koncentrační spád cukrů mezi obsahem střeva a hemolymfou. Tím je usnadněna difúze cukrů do hemolymfy.

U krev sajících druhů (komáři a pod.) bylo zjištěno, že do zadního střeva neprojde z potravy téměř nic, mimo malého množství hematinu. Zadní střevo zde tedy zřejmě nehraje roli při resorpci živin. Je otázka, zda to platí obecně. Tak např. u termitů a Lamellicorníí jsme viděli, že trávení potravy probíhá převážně v zadní části střeva, avšak není známo, zda dochází k resorpci produktů štěpení zde, či zda se tyto produkty vracejí zpět do střeva středního. Zdá se však, že alespoň u Lamellicorníí resorpce může alespoň zčásti být uskutečňována zvláštními okrsky buněk v zadním střevě.

Voda obsažená v trávenině může být resorbována jak v zadním střevě, tak v konečniku, při čemž se uplatňují i **rektální žlázy**. Vedle vody jsou v rektu aktivně resorbovány i anorganické soli, což je důležité z hlediska regulace osmotického tlaku a iontového složení hemolymfy. Zda mohou být v zadním střevě resorbovány u většiny druhů i jiné látky není známo. U saranče *Schistocerca* byla zjištěna v této části trávicího traktu resorpce aminokyselin.

Zbytky potravy opouštějící trávicí trubici ve formě výkalů mohou mít různou konzistenci i tvar. Od malých kuliček až po tekutinu, což závisí do značné míry i na množství vody v potravě. U mšic a červců sajících rostlinné šťávy obsahují výkaly hodně neresorbovaných organických látek, zvláště sacharidů a aminokyselin. Suché zbytky se hromadí na povrchu rostlin jako tzv. medová rosa. U těchto druhů je z rostlinné šťávy

resorbována jen asi polovina aminokyselin a amidů, cukrů ještě méně. Z těla mšic vychází s výkaly i řada sacharidů syntetizovaných ve střevě a sice působením transglykosidáz. Ty působí za účasti sacharázy, která štěpí sacharózu z mízy rostlin na glukózu a fruktózu.

Zadní střevo

Zároveň s Malpighickými Tubuly je primárně zaměstnáno osmoregulací a ještě o tom bude řeč. MT produkují primární izoosmotickou moč, která je bohatá na K a chudá na Na, obsahuje ionty, soli a odpadní materiál. Zadní střevo je odpovědné za selektivní resorpci AK, vody, iontů a produkuje hyper nebo hypoosmotickou moč, která jde mimo tělo. Nestrávená potrava a odpadní produkty procházejí zadním střevem, které může řadu důležitých substancí znovu resorbovat.

Požadavky na potravu

Obecné zásady výživy hmyzu je obtížné stanovovat, protože potrava, kterou hmyz přijímá, je velmi různorodá. Také množství jednotlivých druhů živin, anorganických látek, vitamínů atd. může být pro uspokojení potřeb různých druhů hmyzu různé. V podstatě jsou však požadavky hmyzu na výživu dosti podobné jako u obratlovců. Pouze ve výjimečných případech může být hmyz vyživován jinak: např. jediným zdrojem dusíku mohou být u *Drosophily* amonné soli, či u švába glycin. To je však možné jen proto, že tyto druhy mají ve střevě bohatou flóru bakterií a kvasinek, které zajišťují syntézu dusíkatých látek.

Rozlišení metabolických drah u hmyzu je trochu komplikované, protože je tu mnoho symbiotických mikroorganismů, které mohou zastupovat některé nezbytné metabolické kroky, které jejich nositelům mohou chybět. Např. vitamíny.

Je-li hmyz chován bez přítomnosti bakterií, pak podobně jako u obratlovců musí být k dispozici esenciální aminokyseliny: leucin, izoleucin, histidin, arginin, lysin, tryptofan, threonin, fenylalanin, methionin a valin. Schopnost metabolicky využívat různé druhy hexóz je také u různých druhů různá a rovněž zužitkování disacharidů a polysacharidů může být omezeno přítomností příslušných trávicích enzymů. Některé druhy hmyzu, jako např. zavíječ moučný, *Ephestia kuehniella* musí mít k dispozici některé alifatické kyseliny jako kys. linolovou, linolenovou a arachidonovou (esenciální mastné kyseliny). Většina druhů hmyzu musí mít bezpodmínečně v potravě cholesterol nebo jiný sterol, protože je nedovede syntetizovat.

Požadavky na vitamíny

Z vitamínů skupiny B potřebuje hmyz podobné vitamíny jako obratlovci. Nezbytné jsou thiamin (B1), riboflavin (B2), nikotinamid (PP-faktor), pyridoxin (B6) a kyselina pantothenová. Důležité jsou biotin (vit.H) a cholin. Často je potřebná i kyselina listová. Méně důležité jsou inositol a kyselina p-aminobenzoová. Vitamín C (kyselina askorbová) si dovede hmyz sám syntetizovat, je přítomen ve tkáních. Na rozdíl od obratlovců vůbec nepotřebuje vitamín B12 a z vitamínů rozpustných v tucích není potřebný vitamín A ani D.

Požadavky hmyzu na vitamíny mohou být zjištěny jen tehdy, jestliže je hmyz pěstován bez přítomnosti mikroorganismů. Larvy *Lucilia* mohou být vypěstovány ze sterilních vajíček na sterilním mozku savců, nemohou však růst na určitých typech sterilního svalstva. Přidáme-li však sterilní exkret kvasinek nebo injikujeme-li sval vhodnými mikroorganismy, docílíme normálního růstu. Kvasinky a bakterie totiž dodají vitamíny skupiny B, které jsou v mozkové tkáni, ale ne ve svalech. Ani sterilní krev není vyhovující potravou bez přidání vitamínu B1.

U krev sajících druhů (štěnice *Cimex*, veš *Pediculus*, bodalka *Glossina*, kloši *Pupipara*) je zajištěn přísun vitamínu B ze zvláštních skupin buněk, tzv. **mycetomů**, obsahujících symbiotické mikroorganismy, kdežto jiné druhy (ploštice *Rhodnius*, *Triatoma* atd.) mycetomy nemající, využívají jako zdroje vitamínu B ve střevě žijící Actinomyceta. Bez přítomnosti tohoto druhu je růst zastaven. Mycetomy se nevyskytují ani u komárů, blech apod., kteří se živí krví pouze v určité fázi životního cyklu. Symbiotické bakterie jsou důležitým zdrojem vitamínů i u druhů, které se krví neživí.

Nitrobuněční symbionti v tukovém tělese mohou být pokusně odstraněni buď přidáním antibiotika (aktinomycin) do krmiva nebo vystavením vyšší teplotě. Takový hmyz není schopen růstu na potravě vyhovující neovlivněným jedincům. Symbionti se zdají být důležití při syntéze aminokyselin a vitamínu C.

Požadavky na soli

Růst hmyzu záleží i na přítomnosti určitého množství solí v potravě. Tak např. larvy potměníka *Tribolium* nebo *Lucilia* potřebují určité množství fosforu, *Drosophila* potřebuje k vývoji mimo fosforu i draslík. Řada vodních druhů hmyzu dovede aktivně přijímat soli z vody, především análními papilami (Culicidae, *Aedes aegypti*). Přeneseme-li larvy *Culex* do destilované vody, sníží se obsah NaCl v hemolymfě, který však může být opět vyrovnán po přenesení do vodovodní vody, přestože obsahuje méně než 0.006% NaCl. U larev chovaných delší dobu ve vodě chudé na NaCl dojde k hypertrofii análních papil. Resorpce solí je aktivním, energeticky náročným procesem. Podobnou funkci jako anální papily mohou mít i anální žábry larev pestřenek *Eristalis*, ventrální papily larev dipter Blepharocer, žábry chrostíků přijímají kyslík i ionty.

Metabolismus

Mezi tělesnou hmotností a hladinou metabolismu, která se dá dobře popsat jako množství spotřebovávaného kyslíku, existuje mocninový vztah. Na log log osách tedy dostaneme vztah linearizovaný. Zajímavé je, že jednobuněční ektotermové mají nižší nárůst metabolismu než mnohobuněční ektotermové. Vysvětlení může být založeno na tom, že protože spotřeba O_2 je úměrná povrchu buněk a mnohobuněčný živočich má větší celkový povrch všech buněk, než má jediná buňka stejné velikosti. Platí pak, že mnohobuněčný živočich má asi 10x větší hladinu metabolismu, než stejně velký jednobuněčný.

Poměr mezi aerobním a anaerobním metabolismem je u různých živočichů různý a závislý na momentální aktivitě a podmínkách prostředí. Platí ovšem, že s rostoucími metabolickými nároky se víc a víc uplatňuje aerobní metabolismus na úkor anaerobního a například u hlavonožců je anaerobní omezen jen na období při rychlém nástupu svalové činnosti. U hmyzu, ačkoliv má ve srovnání s ostatními skupinami nejvyšší nárůst metabolismu při přechodu z klidu do letové aktivity a spotřeba O_2 $5 \text{ ml min}^{-1} \text{ g}^{-1}$ je největší známá biologická respirace, kyslíkový dluh a tedy i jen přechodná anaerobní fáze neexistuje. Spotřeba O_2 se bezprostředně po skončení letu vrací na předletovou úroveň. Kyslíkový dluh se objeví jen za experimentálních podmínek bez přístupu vzduchu.

Metabolismus tuků

Jsou heterogenní skupinou látek, které jsou charakteristické svou hydrofobností. Platí, že kratší řetězce a více nenasytných kyselin jsou více tekuté. Jsou důležité. Fosfolipidy, hormony, zdroje energie. Kutikulární lipidy, brání opřed vyschnutím. Pohlavní feromony odvozeny od MK, obranné sekrety, chinony, fenoly.

Energie je získávána především z tuků, kterých je obvykle nejvíce u larev nedlouho před metamorfózou. Největší část celkových tuků je tvořena neutrálními tuky obsahujícími obvykle vysoké procento nenasycených mastných kyselin. Tuky se v těle mohou vyskytovat ve formě tekuté (olej), nebo pevné. U vajíček sarančat bylo zjištěno, že přezimující stádia mají nižší bod tání tuků než nepřezimující. Souvisí to pravděpodobně s vysokým obsahem mastných kyselin s krátkým řetězcem u přezimujících vajíček.

Fosfolipidy jsou přítomny v tukovém tělese, ale v mnohem menší míře než např. v tukové tkáni savců. Jejich obsah je ovlivňován potravou. Tuky, uložené především v tukovém tělese poskytují největší část energie potřebné k růstu, metamorfóze i během hladovění.

Jsou velmi koncentrovanou zásobárnou energie. Kompletní oxidace sacharidů a AK dávají jen polovinu toho co tuky - 9 kcal na gram. To je také důvod, proč hlavní energetický rezervoár. Hmyz je malý a těžší z této kompaktní formy uložení energie.

Ačkoliv jsou ukládány jako tri, dopravovány jsou jako diacylglyceridy. Biochemické dráhy jsou podobné obratlovcům. Neumí syntetizovat MK s více než 2 dvojnými vazbami. Na rozdíl od obr., hmyz potřebuje zdroje sterolů. Součástí membrán, vosků a prekurzory syntézy hormonů.

Tri a diglyceridy jsou hydrolyzovány na di a MK a pak vstupují do hemolymfy, tak jsou vázány na lipoforiny, které je nesou k cílovým tkáním. Intracelulární lipázy rozkládají na glycerol a MK. Glycerol vstupuje do sacharidové dráhy. MK do beta oxidace v mitochondriích.

Ukládat sacharidy je omezené. Proto konverze na MK a z těch triacylglyceroly do TT. V TT se většina tuků syntetizuje a ukládá. Transport potom odtud do cílových orgánů. Lipoforiny nezbytné – dopravníky. Obsahují jednu molekulu apolipoforinu. Ten je ve formách I, II a III. III zvyšuje kapacitu lipoforinu vázat diacylglyceroly. Cílové buňky jsou letové svaly, ovária, epidermální buňky. OBR Zejména migrující druhy hmyzu využívají tuky. Sarančata až přes 200 km po 10 hodin. Ačkoliv zpočátku spalují sacharidy, přepínají později na tukový metabolismus. Mobilizace triacylglycerolů po 15-30 minutách. Řízeno AKH neuropeptidem - je syntetizován vlastními buňkami laloku CC. AKH aktivuje lipázu, která hydrolyzuje tri na diacylglyceridy, které jsou pak transportovány lipoforiny.

Metabolismus sacharidů

Většina sacharidových rezerv u hmyzu je tvořena glykogenem a trehalózou syntetizovaných, když přísun sacharidů je větší než je jejich zužitkování. Oba mohou být snadno konvertovány na glukózu. Zásoby glykogenu jsou ukládány v letových svalech, tukovém tělese a kolem trávicího traktu. Protože může být uskladňován uvnitř buněk, glykogen představuje bezprostřední zdroj energie pro rychlé létací svaly. Glykogen uložený v tukovém tělese může být bezprostředně konvertován na trehalózu pro uvolnění do hemolymfy. Mobilizace je hormonálně řízena hyperglykemickým hormonem z CC. Uvolnění je spuštěno pádem titru hemolymfového cukru a skrze druhého posla hormon aktivuje kinázu,

kteřá aktivuje enzym k formaci trehalózy. U některých AKH hraje podobnou roli v mobilizaci glykogenových rezerv a ještě o něm bude řeč v lipidovém metabolismu.

Trehalóza je disacharid a je hlavním hemolymfovým cukrem u hmyzu, kde slouží jako cirkulující zdroj energie jako Glc u obratlovců. Avšak koncentrace Tr je mnohem vyšší – asi 10x proti 0,1 na 100 ml. Je to disacharid, má větší molekulu než Glc a difunduje pomaleji, takže Tr může být udržována ve vyšších koncentracích hemolymfě. Má však menší osmotickou savost ve srovnání se stejně koncentrovanou Glc. Vyšší koncentrace usnadňuje přechod do všech buněk. Další důvod pro Tr souvisí se snadností s jakou Glc prochází střevní stěnou. Kdyby byly tak vysoké hladiny Glc, tak by to překáželo transportu Glc ze střeva, protože přesun jde hlavně pasivně. Udržováním nízkých koncentrací Glc v hemolymfě je usnadněn transport Glc ze střeva. Jakmile je jednou v hemolymfě, Glc je koncertována na trehalózu tukovým tělesem. Jiné buňky mohou také rychle hydrolyzovat TR na Glc, která je oxidována aby poskytla energii.

Prvním krokem je glykolýza – na pyruvát. V cytoplasmě a dává 2 mol ATP a 2 pyruvátu na každou Glc. Čistá produkce je 2ATP a 2 NADH.

Mnohem více energie, když je dost kyslíku. Unikátní dráha je u některých druhů hmyzu, které na produkování energie pro let spoléhají na sacharidy. Je glycerol – 3P shuttle, který umožňuje NADH vznikajícího v cytoplasmě projít nepropustnou stěnou mitochondrií a být v oxidačním řetězci využíván. Brání tak zbytečnému tvoření kyseliny mléčné u rychle dýchajících druhů hmyzu, zvláště když jsou omezené zdroje kyslíku.

Transportní formou sacharidů v hemolymfě je především neredukující disacharid trehalóza (2 molekuly glukózy), rezervním sacharidem v tukovém tělese ale i jiných tkáních je glykogen.

Hladina cukru v krvi poměrně dosti kolísá, např. u včely, kde je transportním cukrem glukóza, trehalóza i fruktóza, mezi 2.6-4.4% i více. Klesne-li obsah cukru v hemolymfě pod 1%, včela není schopna letu a pod 0.5% je zcela nepohyblivá. Během letu spotřebuje včela na 100mg váhy těla za hodinu asi 10mg cukru, jehož normální zásoba je vyčerpána během 15 minut, přičemž může uletět vzdálenost 5.5km. Též po několika hodinách hladovění cukr z hemolymfy zcela vymizí.

Glykogen je uloženo nejvíce v tukovém tělese, dále ve svalech (v sarkoplasmě), v létacích svalech atd. U housenek *B. mori* byla zjištěna menší nebo větší množství glykogenu téměř ve všech tkáních (střední střevo, ganglia, epidermis, tracheální epitel atd.) podobně je tomu i u jiných druhů. Celkový obsah glykogenu může být dosti odlišný.

Metabolismus bílkovin

Stejných 20 AK, které jsou zapojeny u všech živých prg od bakterií k obratlovců také je využíváno hmyzem. Z těchto 9 nemůže být konvertováno z jiných – esenciální. Musejí být v potravě. Hmyz jako obratlovci.

AK, přítomny v hemolymfě vytvářejí výrazný osmotický příspěvek - někdy až 30%. Někdy hmyz využívá prolin jako substrát pro let. Mimo tuků a sacharidů. Tyr je nezbytný pro kutikulární sklerotizace a glutamát slouží jako neurotransmitter. Důležitou složkou jsou proteiny v kutikule participující na sklerotizaci. Vitelogeniny zajišťují proteinové požadavky pro vajíčka. Produkce jak kutikulárních tak vitelogeninů pr. Reagují na hladiny JH a 20 hydroxyekdysonu.

V kontrastu k tukům a sacharidům, které mohou být snadno skladovány, AK, které nejsou momentálně k užítku jsou spálena nebo vyloučena. Avšak někdy není radno se jich zbavovat, hmyz někdy zkonsumuje starou kutikulu.

Lipoforiny slouží jako vehikulum lipidů. Jsou nakládány lipidy z potravy a přenášejí ze střeva do tkání nebo tukového tělesa a zpět. AK prolin a glutamát je ve vysokých koncentracích a během několika prvních sekund letu bzučivky koncentrace prolinu klesá a alaninové se zvyšují zároveň s akumulací pyruvátu, protože jeho produkce je rychlejší než rychlost jeho oxidace v mitochondriích. Prolin je také přímý substrát pro letový metabolismus. U mouchy tse tse více než pyruvát během letu.

Mohou být transportovány z jednoho orgánu do druhého. Např. u královny termitů nebo mravenců slouží bílkoviny létací svaloviny, která se již stala nepotřebnou, při zrání gonád na jejich výstavbu. Mimoto se část bílkovin ukládá v tukovém tělese, kde mohou být zčásti deaminovány a převedeny na sacharidy či tuky nebo využity k získání energie.

Změny látkového složení těla při pohybu

Při pohybu využívá hmyz k získávání energie nejdřív obvykle tuků a glykogenu, teprve později bílkovin. Při letu však mohou být zdroje energie různé. Sarančata hromadí množství tuků, které pak využívají během letu při migraci, o čemž svědčí i hodnota respiračního kvocientu 0.7. Naproti tomu *Drosophila* spotřebovává během letu jen sacharidy a změny v tukovém tělese po letu až do vyčerpání jsou zcela jiné než u vyhladovělého jedince. Rozdíl spočívá patrně v intenzitě metabolismu. Jen glykogen může být dostatečně rychle mobilizován, aby mohla být kryta velká potřeba energie nepřímých létacích svalů *Drosophily*. Různé druhy cukrů a jiné látky mají různou účinnost jako donory energie podle toho, jak rychle mohou být metabolizovány. Zcela vyčerpaná moucha může 30 vteřin po

přijetí glukózy znovu delší dobu létat. U *Drosophily* může 1mg glukózy vystačit na let po dobu 6 minut. Celá zásoba glykogenu, kterou *Drosophila* má, může vystačit asi na 5 hodin letu. To, že bílkoviny v potravě pak mohou sotva prodloužit život imaga *Calliphora* je připisováno tomu, že sacharidy jsou tvořeny tak pomalu, že nemůže být udržen normální metabolismus svalů. Totéž platí i pro švába *Periplaneta*.

Energetický metabolismus hmyzu

Energie uzamčená v chemických vazbách je uvolňována primárně oxidací, odstraňováním elektronů z molekul a přenesením těchto elektronů na jiné molekuly v buňkách, které se tak redukují. Generování energie probíhá ve třech obecných stupních u všech zvířat. V prvním stupni velké molekuly potravy jsou konvertovány na menší v trávicím traktu. Během této fáze žádná energie není uvolňována, ve skutečnosti může být spotřebována v procesech syntézy enzymů potřebných. Ve druhém stupni tyto jednodušší molekuly jsou dále rozkládány na dvouuhlíkaté molekuly, které jsou schopny vstoupit do citrátového cyklu. Tyto molekuly sestávají z kyseliny octové, která s KoA vytváří Ac KoA. Malé množství energie je uvolněno anaerobně v tomto stupni. Ve třetím stupni v cyklu kyseliny citrónové, kde jsou oxidovány na CO₂, jejich elektrony jsou nakonec přeneseny na kyslík a vzniká voda. Oxidativní fosforylace tak uvolňuje nejvíc ATP.

Elektrony jsou dopravovány uvnitř buňky a nakonec poslány na kyslík, což vede k vzniku vody a ATP. Hlavní molekula přijímající elektrony je NAD a FAD.

Během degradace proteinů je také dusík uvolňován z bílkovin a uvolňován jako amoniak. Ten je však toxický a proto je koncertován na méně toxické sloučeniny močovina a kyselina močová.

Energie, která není hned potřeba je ukládána v glykogenu, trehalóze nebo tuku.

Bezprostředním zdrojem energie pro svalové kontrakce je hydrolýza ATP. Vytvořené ADP může být velmi rychle refosforylováno s pomocí argininfosfátu (fungujícím jako kreatin fosfát u obratlovců) nebo, s delším časovým odstupem, oxidací látek, které nazýváme živinami. Možná proto je aerobní oxidace takových živin jako jsou sacharidy, aminokyseliny a mastné kyseliny u hmyzu tak účinná, že hmyz nemá v létacích svalech žádné velké zásoby argininfosfátu - obdoba kreatinfosfátu obratlovců.

Vyvstávají dvě důležité otázky: jak hmyz může tak rychle přepínat z klidového do letového metabolismu, když přitom respirace vzroste asi 100krát, a jak je zabezpečeno

adekvátní zásobování létacích svalů vhodnými živinami během letu? Nárůst metabolismu z klidu do aktivity má hmyz mnohem větší než jiní živočichové.

Cesty utilizace živin u hmyzích létacích svalů

Molekulární podstata kontrakce svalů hmyzu je analogická u většiny zvířat a je založena na mechanismu zasouvání svazků filament. Kontrakce je iniciována depolarizací sarkoplasmatického retikula a příslušným vylitím Ca^{2+} do nitra svalového vlákna, které pak aktivuje myofibrilární ATPázu. Ačkoli ATP je universálním zdrojem energie pro kontrakce všech svalů, různé druhy užívají různé živiny pro jeho regeneraci. Bzučivky a včely například, oxidují sacharidy, zatímco sarančata a motýli užívají hlavně tuky a moucha tse-tse a někteří brouci užívají aminokyselinu prolin.

Sacharidy jsou ve vodě rozpustné, jsou proto osmoticky aktivní, snadno se transportují hemolymfou, ale mají relativně malý energetický obsah (0,18 mol ATP/GM substrátu). Lipidy, na druhé straně jsou osmoticky neaktivní (nejsou v hemolymfě rozpustné), obtížněji se transportují, ale poskytují větší energetický přínos (0,65 molů ATP/gm substrátu). Už jsme se zmínili v předešlé kapitole, že AKH při začátku letu přepíná ze sacharidového metabolismu na lipidový.

Prolin se zdá být kompromisem. Je rozpustný, může být konvertován z alaninu a má dobrý energetický obsah (0,52 molů ATP/gm substrátu). Některý hmyz je na tento zdroj adaptován.

Oxidace sacharidů u bzučivky

Cesty glykolýzy a mechanismus Krebsova cyklu (cyklus trikarbonových kyselin) ve svalech hmyzu je na obrázku 1.4.. Hlavní hmyzí specialitou se zdá být přítomnost G-3-P (glycerol-3-fosfátové kyvadlové dopravy- výměny) (obr.1.5.). Během vytrvalého letu bzučivky mitochondriální oxidace pyruvátu a G-3-P probíhají stejnou rychlostí jako jsou tyto dvě látky produkovány. Proto nedochází k nevhodnému kumulování koncových produktů glykolýzy jako je např. akumulace laktátu v některých pracujících svalech obratlovců.

Řízení glykolýzy

U bzučivky F-1,6-DP (fruktózo-1,6-difosfát) (see obr. 1.4) a pyruvát vykazují dramatický vzestup koncentrace na začátku letu. Obě substance dosahují vrcholu koncentrace během 1 minuty po začátku letu ale během 2-3 minut se víceméně vrací na hladiny

předletové. To naznačuje, že produkce těchto látek byla prudce zvýšena a že následující další metabolické cesty odbourávající tyto látky jsou také aktivovány přechodem z klidového do letového stavu, což je ale doprovázeno kratším zdržením. Klíč k pochopení čím je glykolýza zrychlována jsou získávány studiem změn v koncentracích adenosinfosfátu a anorganických iontů jako je Pi a Ca^{2+} .

Během letu klesá koncentrace ATP, zatímco koncentrace ADP, AMP a Pi se zvyšují. Změny jsou rychlé a nového rovnovážného stavu je dosaženo brzy. Změny v distribuci Ca^{2+} uvnitř svalu mohou znamenat 100násobné zvýšení koncentrace v cytoplasmě.

Oxidace prolinu u mouchy tse-tse

Bzučivka užívá malá množství prolinu aby se během několika prvních sekund letu zásobila meziproducty krebsova cyklu. Mnoho dalších druhů hmyzu k tomu může také užívat prolin, ale moucha tse-tse se zdá být výjimečná v tom, že užívá prolin jako hlavní živinu či palivo pro start a začátek letu.

Oxidace mastných kyselin

Metabolické cesty oxidace mastných kyselin se zdají být shodné s těmi, které známe u obratlovců (obr. 1.8). U většiny hmyzu a obratlovců je mitochondriální membrána nepropustná pro mastný acyl CoA thioestery mastných kyselin a karnitin-acetyl a parmytoyl transferázy jsou spojeny se stěnou mitochondrie. Tyto způsobí přenos mastných acyl jednotek do mitochondrie za účelem beta-oxidace a eventuálně vstup acetyl-CoA do krebsova cyklu. Mělo by být zdůrazněno, že zatím u žádného živočicha není znám mechanismus pro anaerobní oxidaci tuků. Tak se znovu setkáváme s nutností udržení nepřetržité svalové aktivity za aerobních podmínek.

Udržení přísunu metabolického paliva

U bzučivky a sarančete propad glykogenu v létacích svalech při začátku letu je vyvolán konverzí inaktivní formy glykogen fosforylázy na aktivní formu (obr. 1.6). Ačkoli endogenní palivo v létacích svalech bude zásobovat let po jen relativně krátkou dobu, jeho oxidace umožní okamžité zahájení letu. Co je ještě důležitější, poskytne také čas pro aktivaci mašinerie uvolňující palivo (odkudkoli - například z tukového tělesa) a zabezpečující, že se odpovídající množství živin dostane transportem krví k létacím svalům a tak umožní dlouhý let. U mouchy tse-tse glykogen je přítomen v minimálních množstvích a prolin poskytuje pohotový zdroj energie, protože je přítomen v létacích svalech v poměrně vysoké koncentraci.

U hmyzu se tkáně koupou v krvi a cirkulace se odehrává většinou mimo krevní cévy. Protože kapilární systém neexistuje, velké objemy extracelulární tekutiny, která v létacích svalech obklopuje tracheoly a T tubuly, udržují difúzní vzdálenosti pro průchod paliva z krve do svalů co nejmenší. Navíc, mezi krví a svalem je udržován strmý koncentrační gradient. Koncentrace živin v krvi hmyzu je charakteristicky mnohem vyšší než u obratlovců. To také může být důležité pro nasycení enzymů účastných v prvních krocích metabolismu za situace počátku letu, kdy zprvu malá cirkulace dovolí jen malé změny v transportu živin.

Zásobení létacích svalů sacharidy u bzučivky

Endogenní glykogen v létacích svalech zásobuje letový metabolismus po asi jen 10-15 minut. Potom je hlavním palivem trehalóza z krve ačkoli cukry z volete se také mohou podílet. U much, které byly drženy po 24 hodin o hladu a jejichž vole je tudíž prázdné, koncentrace krevní trehalózy zůstává konstantní 22 mikrog/mikrol po 50 minut letu.

Trehalóza se tvoří z glykogenu a hlavní zásobárnou glykogenu je tukové těleso a střední stěna. Málo je známo o řízení odbourávání glykogenu v nich, ale ví se, že glykogenolýza v tukovém tělese je pod vlivem endokrinního řízení. Hyperglykemický hormon je produkován neurosekretorickými buňkami v CC krátce po začátku letu (obr. 1.9) a aktivuje kinázy, které konvertují inaktivní fosforylázu (B na obr. 1.9) na aktivní formu. Jak již bylo řečeno, je-li přestříženo spojení CC s mozkem, množství krevní trehalózy během letu rapidně poklesne až eventuálně zamezí dalšímu letu. V odpověď na hyperglykemický hormon vzrůstá u odpočívajících much mobilizace trehalózy na maximální úroveň a je-li takové úrovně dosahováno i během letu, může to vysvětlovat jak je během něho udržována stálá koncentrace krevní trehalózy.

Zásobení létacích svalů prolinem u mouchy tse-tse

Prolin je vysoce oxidován zejména na začátku letu, ale během 2-3 minut jeho oxidace poklesá jak je zásoba volného prolinu postupně vyčerpávána. Prolin létacích svalů by zavezpečil vysoký počáteční metabolismus po asi jen 90 sekund a ten, který je obsažen v krvi snad dalších 30s. Prolin je během letu syntetizován v zadečku.

Zásobení létacích svalů sarančete sacharidy a tuky

U sarančete může svalový glykogen zabezpečit let jen asi po 2-3 minuty. To může být odpovídající a dostatečné pro krátké přelety od jedné rostliny ke druhé, ale pro dlouhé lety musí existovat jiný zdroj energie. Zásoby tkáňového glykogenu jsou skrovné (500 mikrog

v tukovém tělese a střevní stěně). Avšak krev obsahuje asi 6 mg trehalózy. To je tudíž největší zásobárna dostupného sacharidu. Pro kontrast zásoby lipidů v hemolymfě jsou slabé, asi jen 2 mg, zatímco v tukovém tělese mohou překročit 10 mg. Jak řídí saranče mobilizaci a využívání těchto zásob energie?

Utilizace trehalózy

Změny v koncentraci krevního cukru, glykogenu v tukovém tělese a krevních diglyceridů během letu jsou na obr. 1.10. Trehalóza je využívána létacími svaly v míře 120 mikrog za min během prvních 10 minut s poklesem po 30 minutách na asi 10 mikrog za min. Abychom porozuměli proč k tomu dochází, když jen polovina krevní trehalózy je spotřebována, musíme se podívat co se děje s mobilizací a oxidací lipidů.

Mobilizace a oxidace diglyceridů

V tukovém tělese jsou lipidy převážně ve formě triglyceridů, ale jak jsou jednou mobilizovány, jsou krví transportovány jako diglyceridy. Tyto hydrofobní diglyceridy jsou transportovány po vazbě na speciální krevní lipoproteiny, které jsou v krvi přítomny již před mobilizací. Mobilizace lipidů během letu je pod endokrinním řízením (obr. 1.11). Během 2 minut po začátku letu je z CC vyléván AKH adipokinetický hormon a stimuluje rozpad triglyceridů tukového tělesa.

V odpověď na AKH se na transportu lipidů nepodílí lipoforin I, ale účinnější III. Kmitají pak tam a zpět mezi tukovým tělesem a létacími svaly a přenášejí diglyceridy. Tukové těleso má dostatečnou zásobu lipidů pro udržení dlouhodobého letu.

AKH stimuluje oxidaci mastných kyselin v létacích svalech. (obr. 1.11). Je to tato zvýšená oxidace mastných kyselin, která redukuje míru trehalozové oxidace. Tato situace je podobná s tou u srdečního svalu obratlovců, kde utilizace glukózy při hladovění je redukována oxidací mastných kyselin. U sarančete může tedy být glykolytický tok během oxidace mastných kyselin redukován analogickým způsobem jakou obratlovců. Toto šetření krevním cukrem umožňuje udržet jeho nezbytnou zásobu pro činnost mozku a NS, které jsou na jeho kontinuálním přísunu závislé.

Úloha některých tkání při metabolismu

V tukovém tělese probíhá syntéza trehalózy z glukózy, syntéza a ukládání glykogenu a tuků, jejich štěpení, deaminace a transaminace aminokyselin, syntéza specifických bílkovin (kutikulárních i vaječných), detoxikace, produkce kyseliny močové a jiných exkrečních produktů. Tyto procesy však neprobíhají pouze v tukovém tělese.

Také epitel střevní stěny syntetizuje specifické bílkoviny a mohou zde být ukládány tuky, glykogen a bílkoviny.

K dalším metabolicky významným tkáním patří hemocyty a **perikardiální buňky**. Perikardiální buňky (jsou neurodermálního původu) v okolí srdeční cévy mají schopnost odbourávat u krevsajících druhů (*Rhodnius*) hemoglobin na biliverdin. Mohou však mít vztah i k metabolismu bílkovin. Dále epidermis a rostoucí buňky svalové tkáně odnímají potřebné látky z hemolymfy a samy uskutečňují velkou část syntetických procesů potřebných pro zajištění jejich funkce. Mohou také hrát roli při deaminaci a tvorbě dusíkatých exkrečních látek. Epidermis má hlavní podíl na intenzivní syntetické činnosti při vytváření kutikuly.

Oenocyty se podílejí mimo jiné hlavně na metabolismu lipoproteinů (vrstvy kutikuly). Důležitou úlohu hrají buňky středního střeva. U larev *Aedes* se zde cukry mění na glykogen a ten se ukládá i v perikardiálních buňkách, než přejde do tukového tělesa. Glycin a alanin jsou deaminovány a v epitelu střeva přebudovány na glykogen. Střední střevo obsahuje alkalickou fosfatázu, jejíž úloha není ještě známa - snad při metabolismu sacharidů. Malpighické trubice hrají též svou úlohu v metabolismu, předpokládá se, že v nich dochází k syntéze riboflavinu (B₂) a jeho fosforylaci (kyselá fosfatáza) ke vzniku enzymu flavoproteinu.

Respirační metabolismus

Intenzita látkové přeměny v těle závisí na řadě faktorů a je někdy dosti obtížné její srovnání u různých druhů hmyzu i když je zjišťována při stejné teplotě v klidu. Tkáně různých druhů mohou totiž být přizpůsobeny na různou teplotu, což se pak projeví i v intenzitě látkové přeměny. Nejdůležitější faktory vnitřního a vnějšího prostředí, které ovlivňují intenzitu látkové přeměny jsou následující: druhová příslušnost, pohlaví, stupeň ontogenetického vývoje, velikost těla, pohybová aktivita, teplota, kvalita potravy a parciální tlak kyslíku v ovzduší.

Účinek jednotlivých činitelů se navzájem kombinuje a často dochází též ke vzniku různých krátkodobých a dlouhodobých adaptací.

Pohybová aktivita je vedle teploty nejzávažnějším faktorem ovlivňujícím intenzitu metabolismu hmyzu. Ke změnám v pohybové aktivitě dochází i během 24 hodin a podobně i v průběhu roku. Denní rytmy aktivity se pak projevují i příslušnými změnami intenzity metabolismu.

Pokud se týká závislosti respiračního metabolismu na velikosti těla, lze říci, že čím je velikost těla hmyzu větší, tím je relativně nižší metabolismus. To můžeme pozorovat i při

sledování spotřeby O₂ během vývoje. S postupujícím růstem těla dochází ke snižování spotřeby O₂ na 1g váhy.

Podobně jako u vyšších obratlovců, existuje i u hmyzu poměrně značná nezávislost na tenzi kyslíku, neboť tracheální soustava zabezpečuje velmi dokonalý přívod kyslíku do tkání i když se metabolismus jednotlivých tkání značně zvýší (např. za letu). Za normálních okolností nedochází ve složení atmosférického vzduchu k tomu, že by tenze kyslíku klesla pod nebo stoupla nad hranici, kdy by již začala ovlivňovat intenzitu metabolismu suchozemského hmyzu. U vodního hmyzu může dojít mnohem snáze ke snížení tenze kyslíku rozpuštěného ve vodě a tím i k ovlivnění metabolismu. Nároky různých druhů na obsah O₂ se velmi liší podle adaptace na různá vodní prostředí. Např. u larev jepic rodu *Baetis*, které žijí v proudících, chladných vodách s vysokým obsahem kyslíku, dochází k poklesu spotřeby kyslíku tkáněmi při snížení obsahu O₂ ve vodě mnohem dříve, než u rodu *Cleon*, který je adaptován na stojaté vody chudé na kyslík. Při nepatrném množství O₂ může dokonce u některých druhů pakomárů dojít k anaerobióze.

Potrava

Dalším důležitým faktorem je potrava, především její složení. Působením potravy může dojít k pronikavým fyziologickým změnám, které se mohou zřetelně projevit i změnami metabolismu. Platí, že čím vhodnější potrava je podávána, tím je vyšší spotřeba kyslíku stejně jako obsah tuků a dusíku v těle.

Také v **RQ** nastávají změny podle druhu potravy. RQ je vyšší u jedinců krmených vhodnou potravou, při nevhodné výživě při převládajícím metabolismu tuků je nízký.

RQ má v prvních dnech vývoje vajíčka hodnotu 1.0 později asi 0.7 během většiny vývoje. Vyplývá z toho, že energie je získávána především odbouráváním tuků.

Po vylíhnutí larvy hmyzu z vajíčka dochází k rychlému růstu těla a živiny potřebné k výstavbě tělní hmoty i k získávání energie jsou neustále doplňovány přívodem potravy. Intenzita metabolismu se zvyšuje v první části každého larválního instaru, pak opět klesá a nejnižší je v období svlékání.

Jak larva roste, metabolismus, stejně jako množství nukleových kyselin na jednotku váhy se snižuje. Změny spotřeby O₂ jsou obdobné jako změny spotřeby potravy a výdeje výkalů. S postupujícím vývojem dochází obvykle (především na konci larválního vývoje) ke hromadění tuků a glykogenu. Bylo zjištěno, že během svlékání housenek *B. mori* ubývá 20-25% tuků, jsou syntetizovány fosfolipidy a po svlékání dochází k uvolnění anorganického

fosforu z fosforylovaných esterů. RQ se během svlékání snižuje a v tomto období je zvýšené i kyanorezistentní dýchání.

Během vývoje kukly sleduje spotřeba kyslíku obvykle více méně U-křivku, což platí především u Lepidopter a Coleopter.

Křivka spotřeby kyslíku během klidového stádia představuje celkovou spotřebu všech vyvíjejících se tkání dohromady. Jaký je podíl jednotlivých tkání není známo. Podobně jako spotřeba O₂, tak i aktivita řady enzymů má tvar U-křivky (cytochromoxidáza atd.) Často se předpokládalo, že sestupná část křivky odpovídá histolýze a vzestupná histogenezi. Není to tak vždy, např. u *Drosophily* je histogeneza skončena dřív než se začne spotřeba O₂ zvyšovat. Velká část O₂ je pravděpodobně spotřebována pro syntetické procesy, především při proteosyntéze vyžadující velké množství energie.

Změny v látkovém složení během metamorfózy mohou být u různých druhů různé, společným rysem je však obvykle hromadění glykogenu a tuků na konci larválního vývoje a jejich postupné odbourávání během vývoje kukly. Obsah glykogenu se obvykle snižuje mnohem více než obsah tuků. Obsah bílkovin klesá obvykle v první části vývoje kukly, naopak se zvyšuje podíl nebílkovinného dusíku, především aminokyselin. V druhé části vývoje kukly naopak dochází k hromadění bílkovin a k úbytku aminokyselin.

Stejným způsobem jako u aminokyselin, dochází i ke změnám v obsahu anorganických fosfátů. V průběhu metamorfózy byly zjištěny změny uvnitř buněk tukového tělesa a v buňkách hemolymfy, jejichž význam však není dosud znám. V buňkách tukového tělesa docházelo zvláště k syntéze RNA, bílkovin, tuků a sacharidů.

Metabolismus během diapauzy a quiescence

Snížení intenzity metabolismu je vždy nápadným doprovodným jevem zabrzděného růstu, ať již k němu dojde v kterémkoli stádiu vývoje. Snížení spotřeby O₂ během diapauzy dosahuje obvykle 1/3 až 1/4 normální spotřeby kyslíku při nediapauzním vývoji, v některých případech ještě méně. Např. letní vosa, která je uložena při teplotě 0°C, přijímá téměř 20x více O₂ než přezimující vosa při téže teplotě.

Jsou doklady pro to, že v diapauze jsou ve velké míře nahrazeny oxidázy vázané na buněčné struktury dehydrogenázami, jejichž aktivita není závislá na těchto strukturách. Charakteristickým rysem metabolismu během diapauzy je i zvýšená kyanorezistence a CO rezistence buněčného dýchání.

Anaerobní metabolismus

Bezobratlí anaerobové ve vodě

Voda není ani zdaleka tak bohatá na kyslík jako vzduch a mezi ve vodě žijícími živočichy je řada těch, kteří přežívají dlouhá období bez kyslíku – anaerobové. Nejlépe prostudovaní jsou mlži. Někteří žijí v blátě slaných bažin, kde mohou být úplně „pohřbení“. Po 5 dní jsou schopni přežít v atmosféře čistého dusíku. Jiní, žijící v hlubinách moří mohou být ve vodě bez kyslíku až 1-2 měsíce. Někteří kroužkovci rodu *Tubifex* jsou zahrabáni v bahně na dně jezer a mohou se krmit, rozmnožovat ve vodě zbavené kyslíku po 7 měsících.

Nejběžnějším produktem vodních anaerobních bezobratlých je kyselina octová, propionová nebo aminokyselina alanin. Tyto produkty svědčí o tom, že nejde o prostou glykolýzu. Metabolické cesty jsou složité, často podobné Krebsovu cyklu. Anaerobní cesty bezobratlých produkují na molekulu živin více ATP než jen glykolýza. Živočichové musejí exkretovat koncové produkty anaerobního metabolismu, i když je to částečné plýtvání energií, dříve než by došlo k acidóze nebo k zastavení reakcí.

Vedle relativně vysokého výtěžku ATP na molekulu mají anaerobní cesty bezobratlých ještě tyto výhody: 1. Anaerobně mohou být katabolizovány nejen sacharidy, ale i proteiny a AK. 2. produkty jako sukcinilová kyselina a propionová nezpůsobí takový pokles pH jako při produkci kyseliny mléčné.

Chováme-li některý druh hmyzu, např. larvy *T. molitor* během několika hodin při sníženém parciálním tlaku kyslíku (asi 3%) a pak je přeneseme opět na vzduch, spotřeba O_2 se zvýší na nějakou dobu nad normální hodnotu, během níž je vyrovnáván tzv. kyslíkový dluh. Ke vzniku tohoto kyslíkového dluhu dojde proto, že při nedostatku O_2 se ve tkáních hromadí produkty aneanaerobně probíhající fáze. Z odbourávaných sacharidů vzniká především kyselina mléčná. Ponecháme-li švába *Blatta orientalis* 1/2 hodiny v dusíkové atmosféře, je třeba 1.5 až 2 hodiny k vyrovnání kyslíkového deficitu. Množství kyslíku přijímaného v této době odpovídá přibližně onomu množství O_2 které nemohl spotřebovat během pobytu v dusíkové atmosféře a tento kyslík je použit k odbourání především kyseliny mléčné, glycerolfosfátu a dalších produktů. Hovoříme o splácení kyslíkového dluhu. Podobné výsledky byly získány i u jiných druhů. Obvykle dochází za těchto podmínek i ke zvyšování acidity hemolymfy, což se projeví poklesem pH z hodnoty asi 6.8 na 5.8.

Metabolismus při anaerobióze je u různých druhů různý. Tak např. u larev *T. molitor* je kyslíkový dluh splácen po skončení anaerobních podmínek ze 150%, u *Cryptorercus* ještě ve větším měřítku. Odstraňování kys. mléčné resp. glycerolfosfátu a dalších produktů se tedy

děje pravděpodobně méně ekonomicky než při normálním dýchání. Naproti tomu u jednoho druhu všekaze je deficit O_2 kryt pouze z 50%, zde dochází pravděpodobně k pravé anaerobióze.

Se schopností žít trvale v anaerobních podmínkách se setkáváme např. u larev střečka *Gastrophilus equi* žijících v žaludku koně. Tyto larvy mohou být chovány 17 dní ponořeny v oleji, aniž by došlo k vnitřnímu hromadění kyseliny mléčné. Zdá se, že zde dochází k přeměně zásobního glykogenu v tuk a přitom se uvolňující kyslík je využit k získávání energie.

Podobnou schopnost mají i některé larvy pakomárů (Chironomidae). Larvy *Ch. thummi* spotřebovávají ve vodě neobsahující žádný rozpuštěný kyslík glykogen v 10x větší míře než za normálních podmínek. Podobně *Chironomus bathophilus* může přežít 4 až 6 dní anaerobiózy a po 48 hodinovém pobytu v dusíku nedojde ke splácení kyslíkového dluhu. Hlavním koncovými produkty metabolismu jsou kys. máselná a kapronová, kys. mléčná vzniká jen v malé míře.