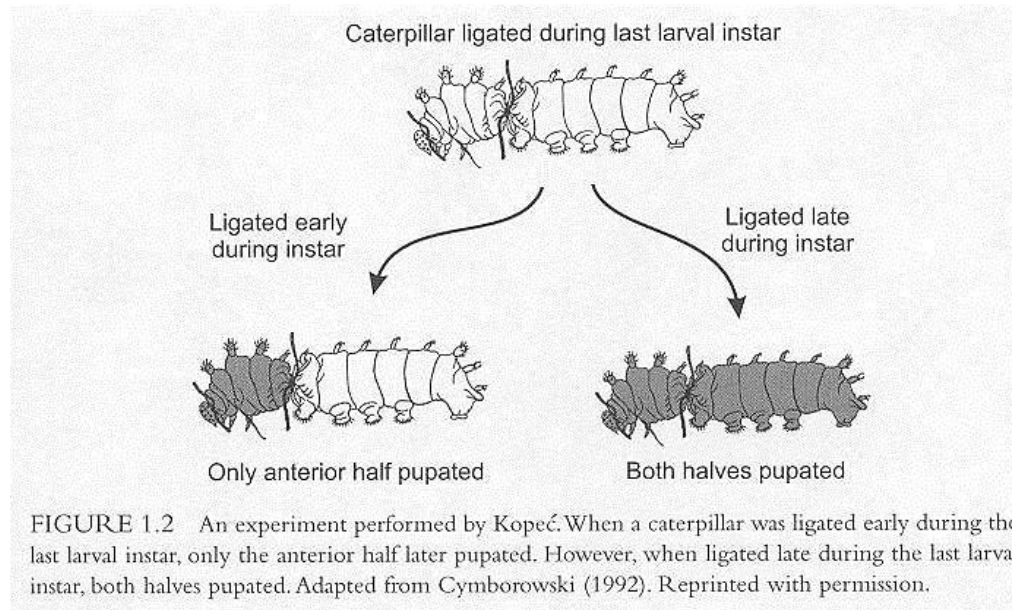


Hormonální systém

Vývoj hmyzu a řízení tvorby kutikuly – klasický modelový objekt pro studium
látkové signalizace
– klíč k ovlivnění a regulaci škůdců (?)



Manduca sexta (lišaj tabákový)

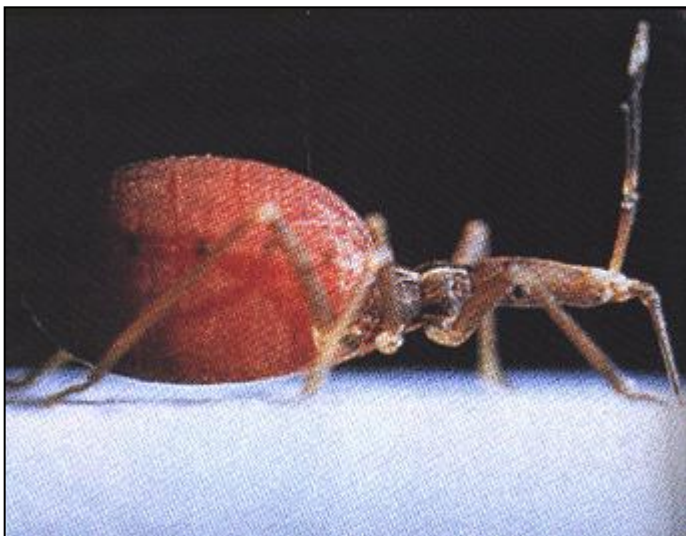




Hyalophora cecropia
(martináč cekropiový)



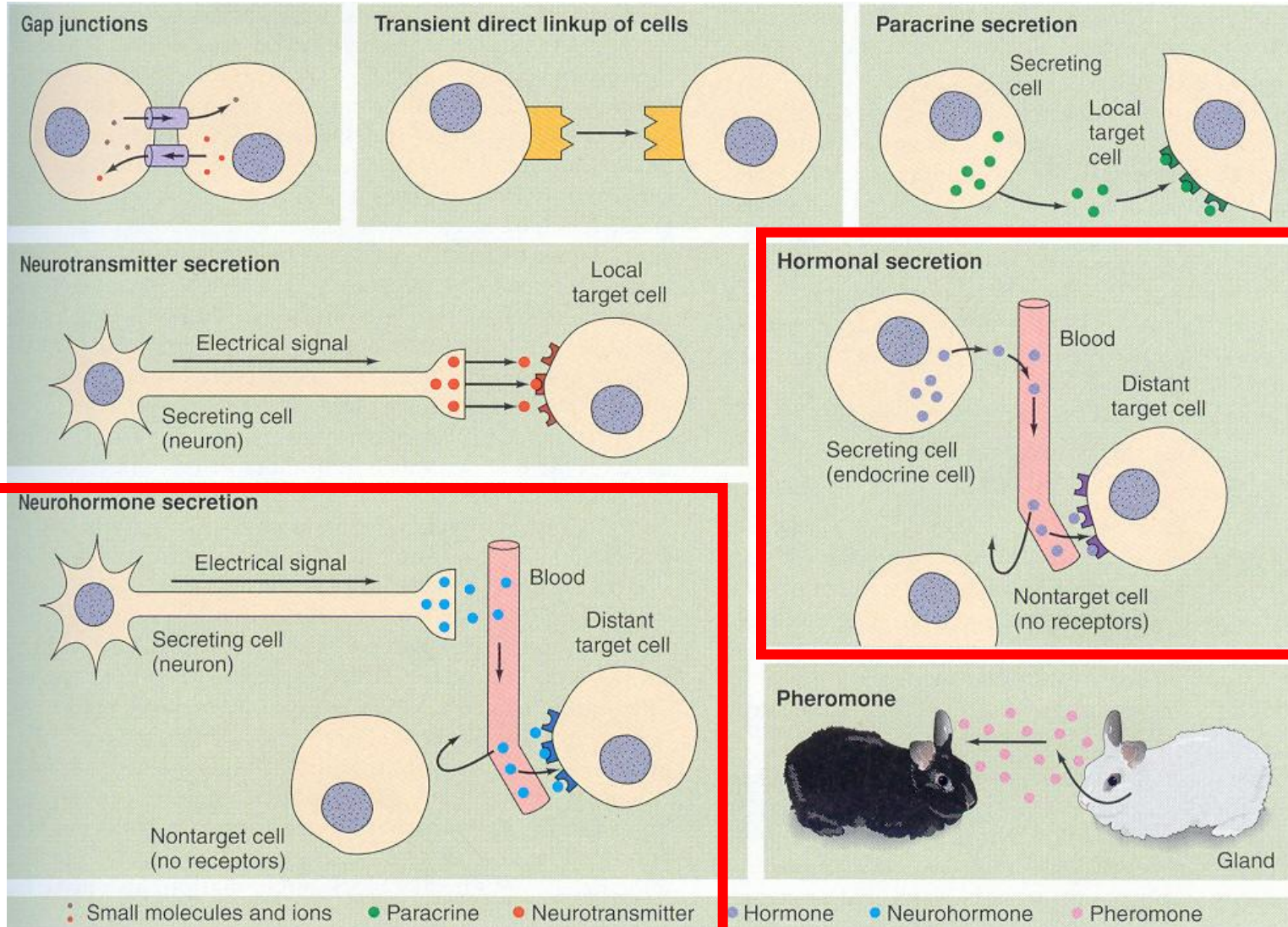
Rhodnius (zákeřnice)





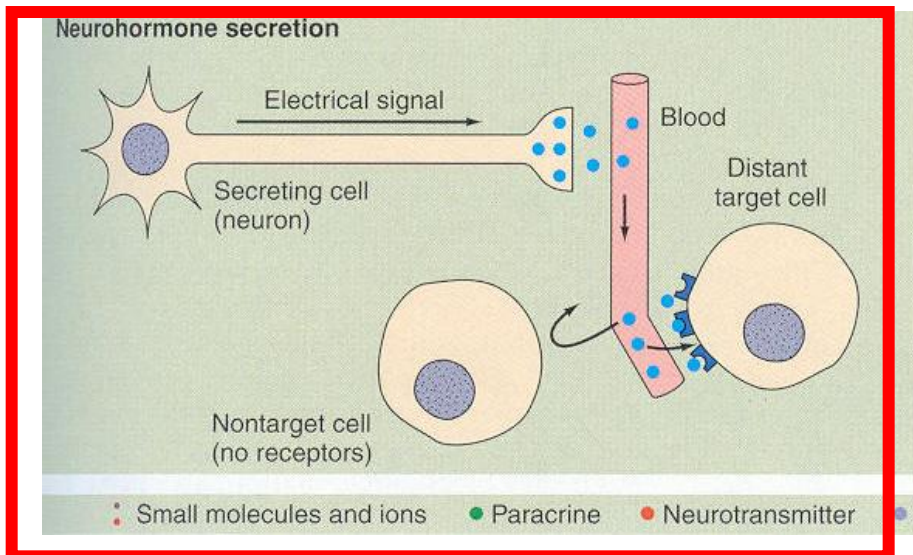
Calliphora vicina
bzučivka

Hormonální řízení v kontextu všech látkových signalizací



Existují dva typy endokrinních systémů.

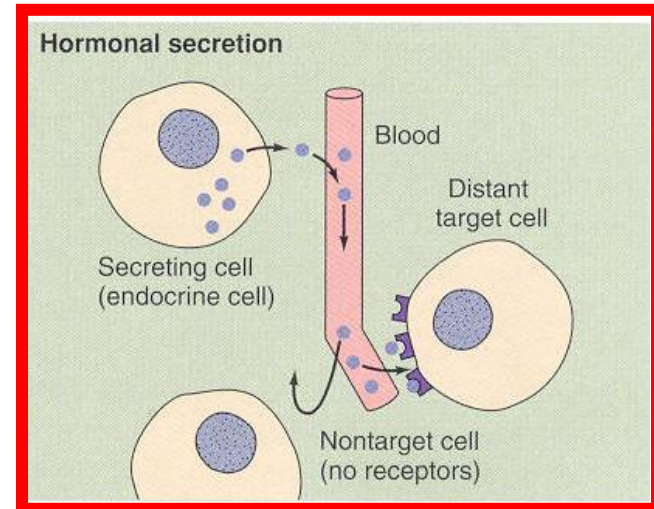
A) Neuroendokrinní systém sestává z neuronů, které jsou specializovány pro syntézu, uskladnění a sekreci velkých množství neurohormonů do krve. Terminály axonů pak často vytváří specializované neurohemální orgány, odkud se hormony vylévají do krve nebo jsou tu uskladněny a na nervový stimul uvolněny.



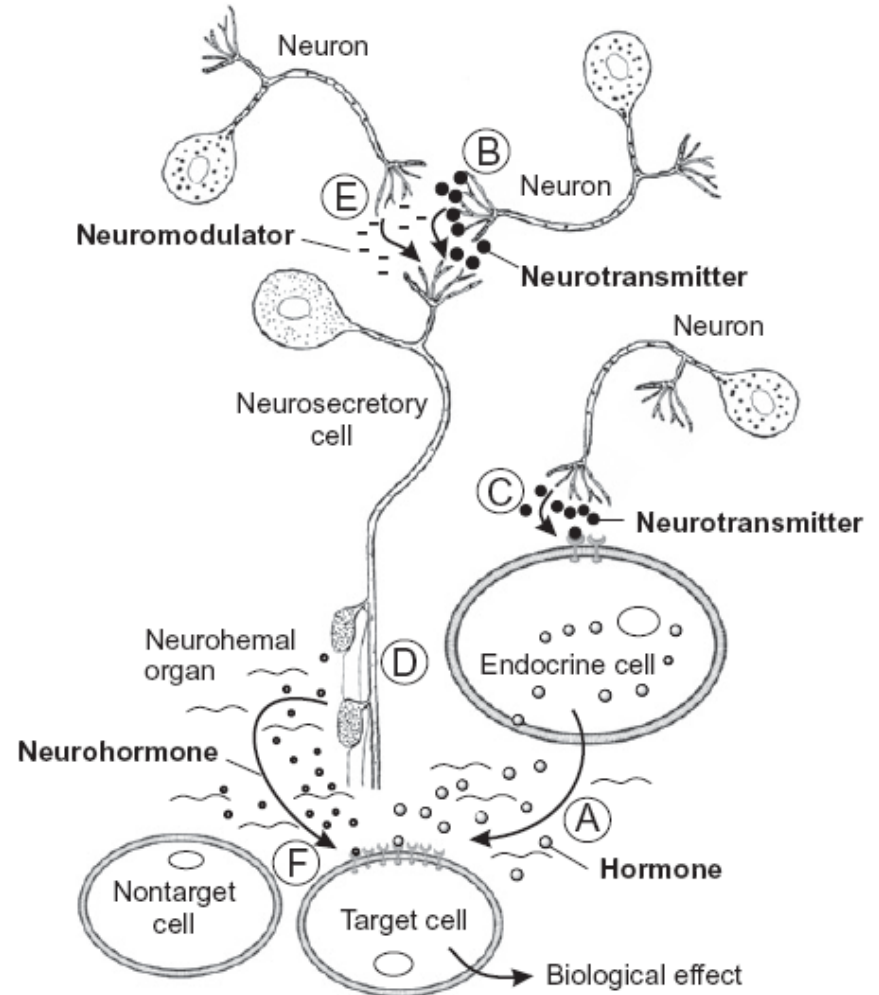
Existují dva typy endokrinních systémů.

B) Klasický endokrinní systém sestává z ne-neurálních buněk (často epiteliálních), které vypouštějí hormony do krve. Tyto žlázy nemají vlastní dopravní cesty nebo kanálky – využívají toho, že cirkulace tělesných tekutin zanesse jejich sekrety k cílovým orgánům. Klasické endokrinní buňky jsou přítomny jen u vyšších bezobratlých a u obratlovců

Klasické endokrinní řízení převládá u vyšších bezobratlých a obratlovců – závisí totiž na výkonné a spolehlivé cirkulaci.



Neurosekreторické nervy mohou buď tvořit obyčejné **synaptické kontakty** s buňkami, které inervují, anebo mohou uvolňovat své neurohormony **v blízkosti cílových buněk** nebo tkání bez vytváření synaptického kontaktu. Třetí možnost je, že neurosekreторické nervy přímo nebo neurohemální orgány jako vypouštěcí místa udržují **celkovou hormonální hladinu** v těle a tak globálně ovlivňují tkáně celého organismu (po pořádku tedy: **transmitery, modulátory, hormony**).

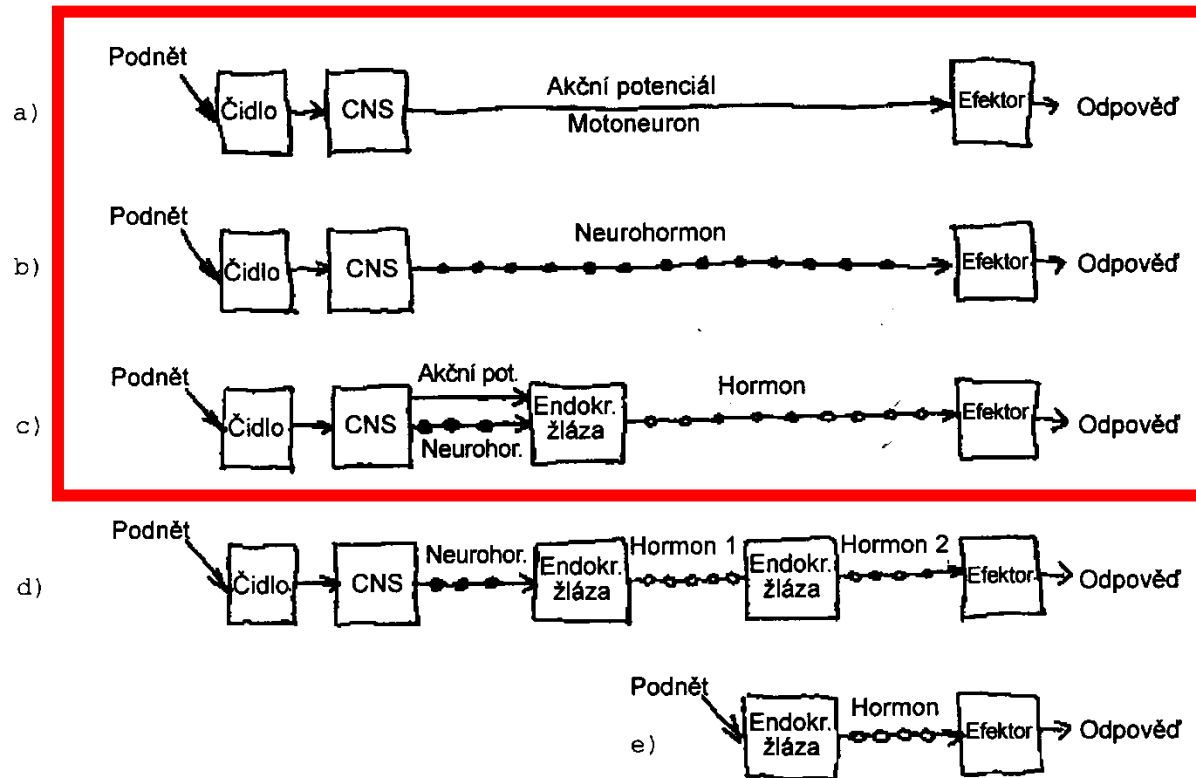


Spolupráce nervové a hormonální kontroly:

Nervový systém má nástroje k monitorování parametrů okolního i vnitřního prostředí (primární podnět proto vychází z něho)

Bezobratlí: Neurosekrece převažuje

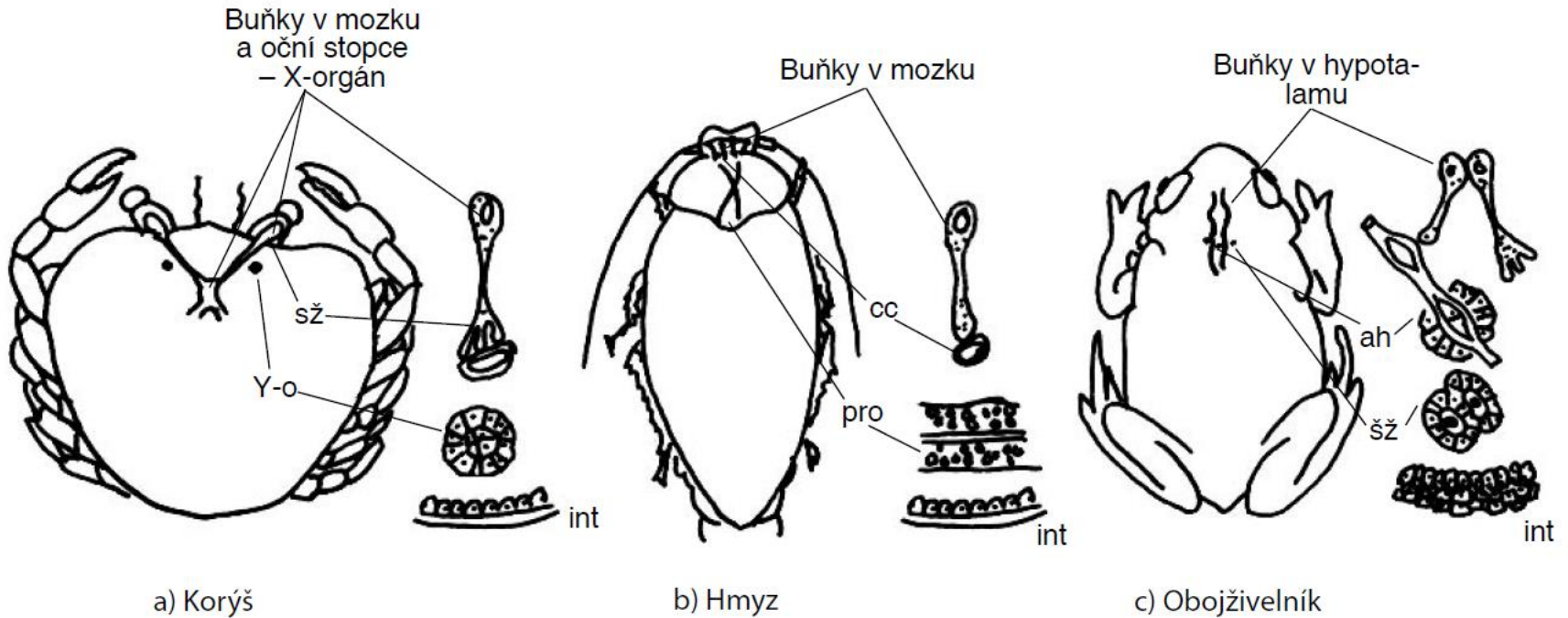
Jednodušší osy řízení než obratlovci.



Obr. 14.3. Kaskády řídicích soustav. Nervový systém obecně (a) nebo neuroendokrinní systém bezobratlých (b) využívají řídicí smyčku 1. řádu - přímý účinek na cílový orgán (efektor). Smyčky 1. řádu jsou u obratlovců vzácné. Neurosekrece obratlovců zpravidla neovlivňuje přímo cílový orgán, ale sekreci klasické endokrinní žlázy. To je smyčka 2. řádu, jaké jsou běžné u obratlovců i bezobratlých (c). Smyčky 3. řádu nalézáme spíše jen u obratlovců (d). Poslední případ je přímé ovlivnění endokrinní žlázy bez účasti neurohormonu (e).

Neurosekreторické buňky - spojovací článek mezi NS a HS

Dělb práce mezi oběma systémy



Obr. 15.2. Srovnání úlohy neurosekrece v hormonálním řízení svlékání nebo pigmentace pokožky. Neurohormony z mozku jsou vylévány v neurohemálních orgánech – sinusové žláze korýšů (sž), kardiálních těliscích hmyzu (cc), adenohypofýze obojživelníků (ah). Řídí pak aktivitu periferní endokrinní žlázy – Y-organ korýšů (Y-o), prothorakální žlázu hmyzu (pro) a štítnou žlázu (šž) obojživelníků. Cílovou tkání je integument (int).

Category of neurosecretory structures

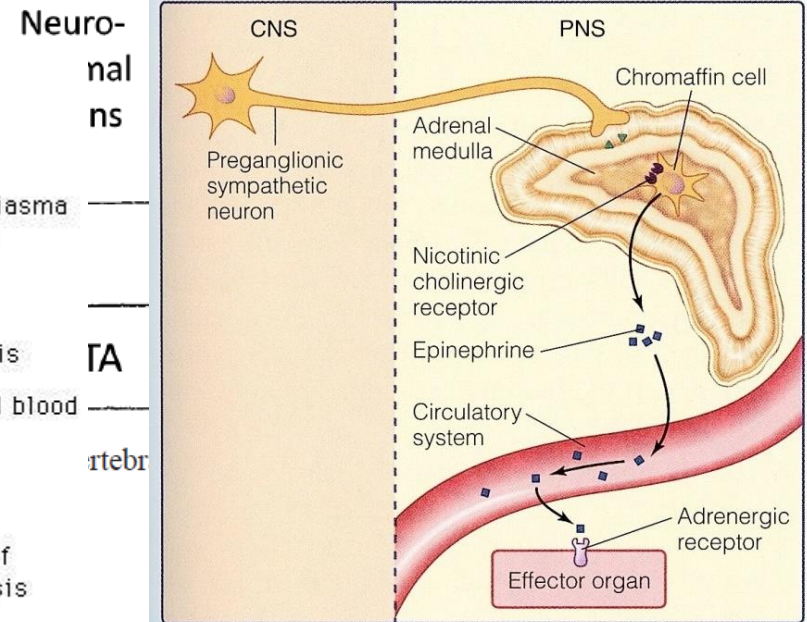
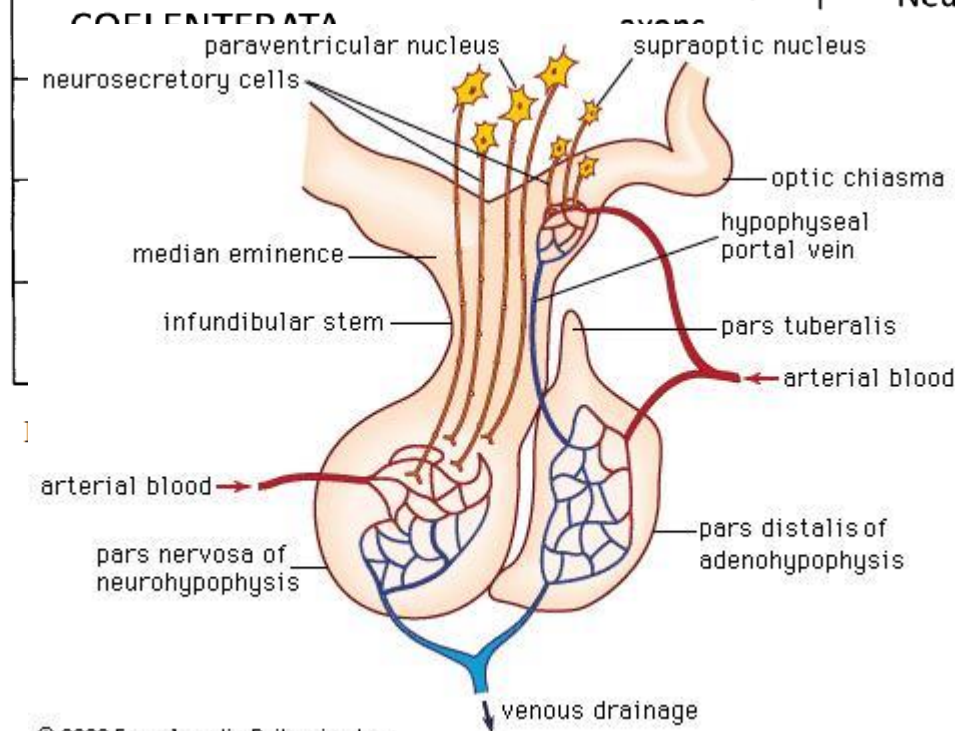
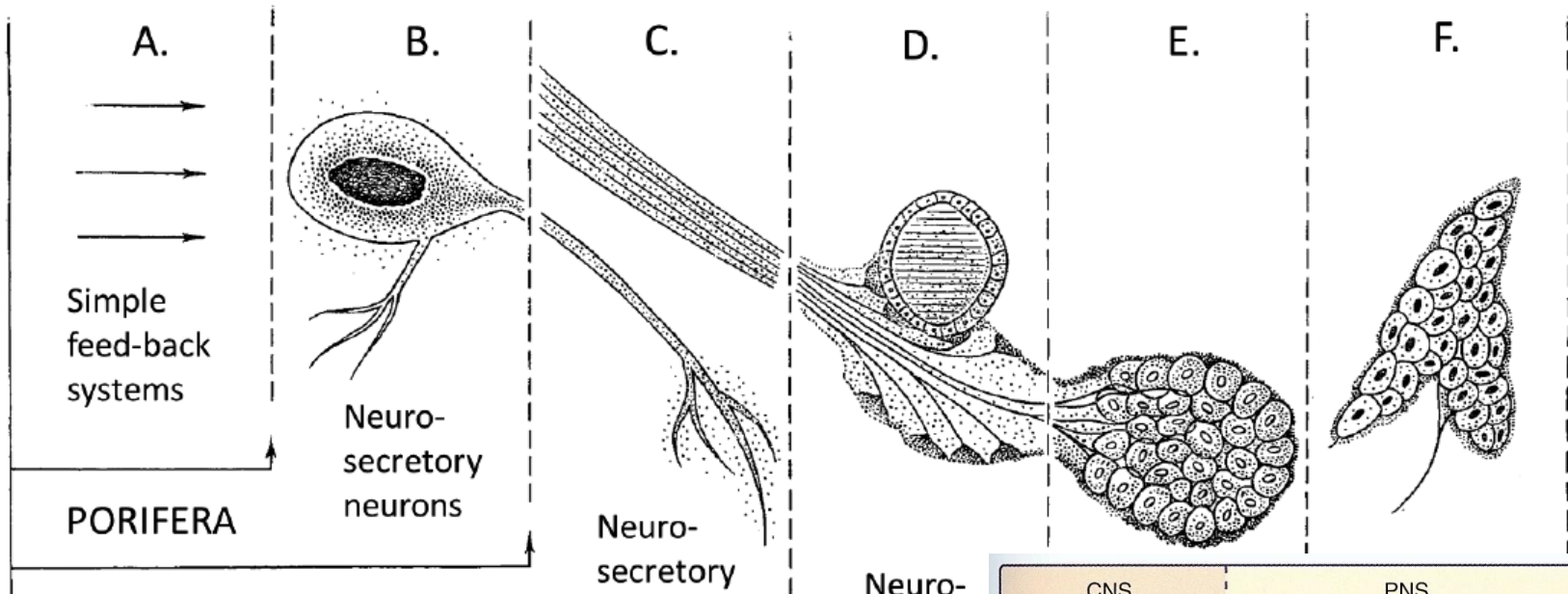


Figure 7.20 Sympathetic innervation of the adrenal medulla The adrenal medulla receives innervation from a preganglionic sympathetic neuron, and is thus equivalent to a sympathetic ganglion.

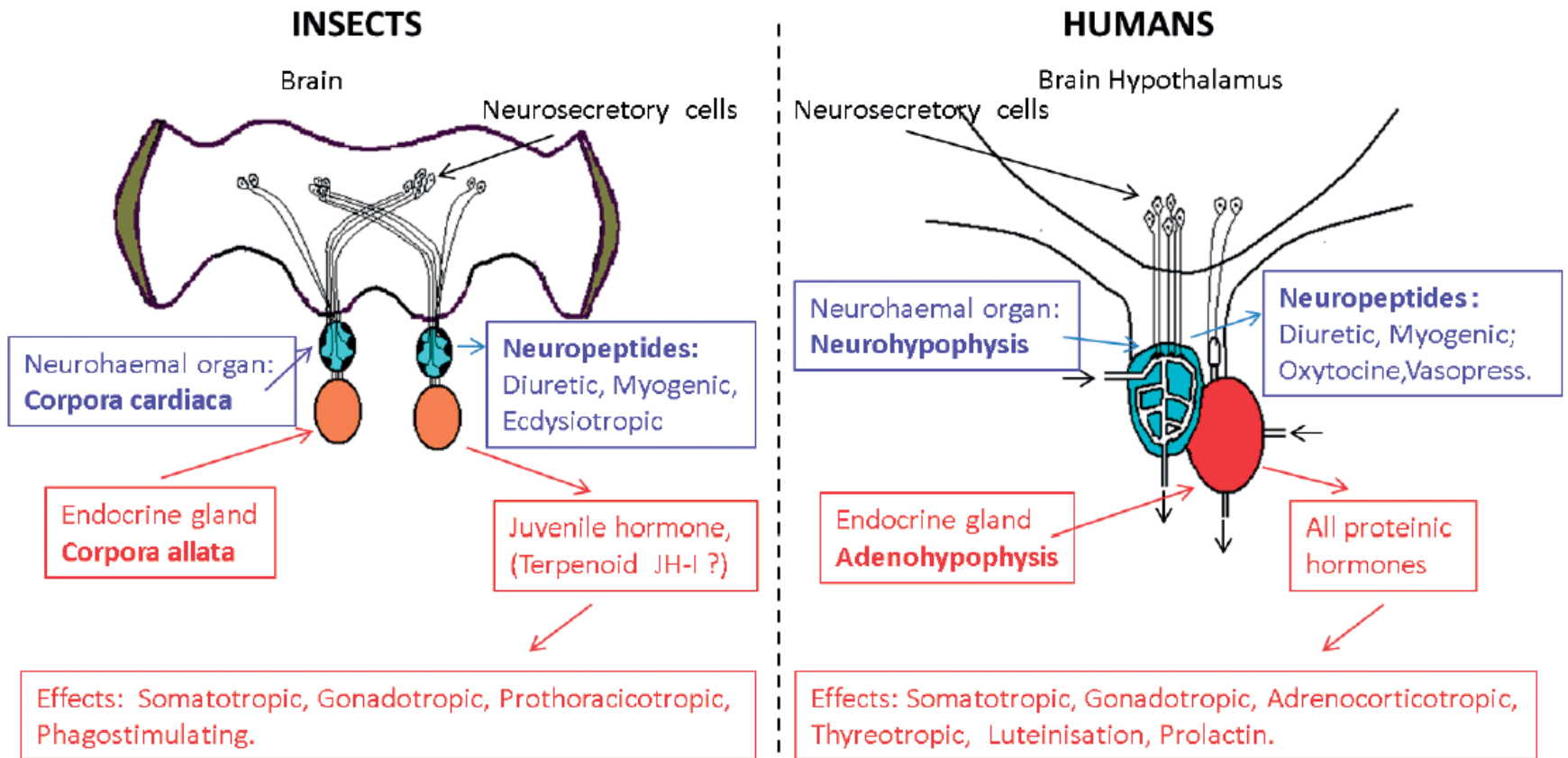
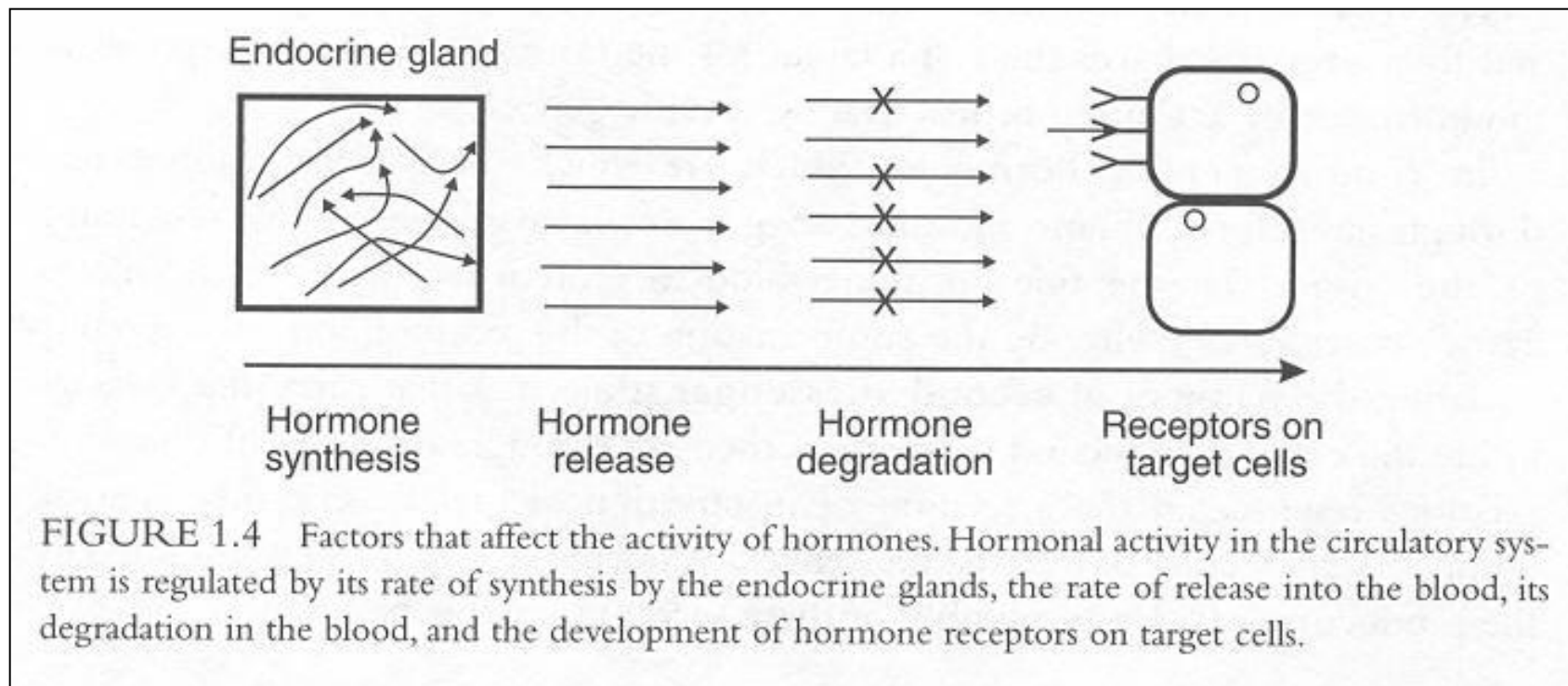


Fig. 10. Evolutionary links between the neuroendocrine systems of insects and humans. The homologous endocrine structures are neurosecretory cells (NSC) in insect brains and the NSC in the mammalian hypothalamus; neurohaemal organs c. cardiaca in insects and neurohypophysis, and endocrine glands c. allata of insects and adenohypophysis in mammals (compiled from Scharrer & Scharrer, 1937, 1944; Hanström, 1939, 1953; and Novák, 1975).

Aktivita a účinnost hormonů
nezávisí jen sekreci, ale i na
degradaci.



Úlohy pro endokrinní řízení:

Jednodušší bezobratlí

Morfogenetické procesy: embryogeneze, růst, regenerace, funkce gonád

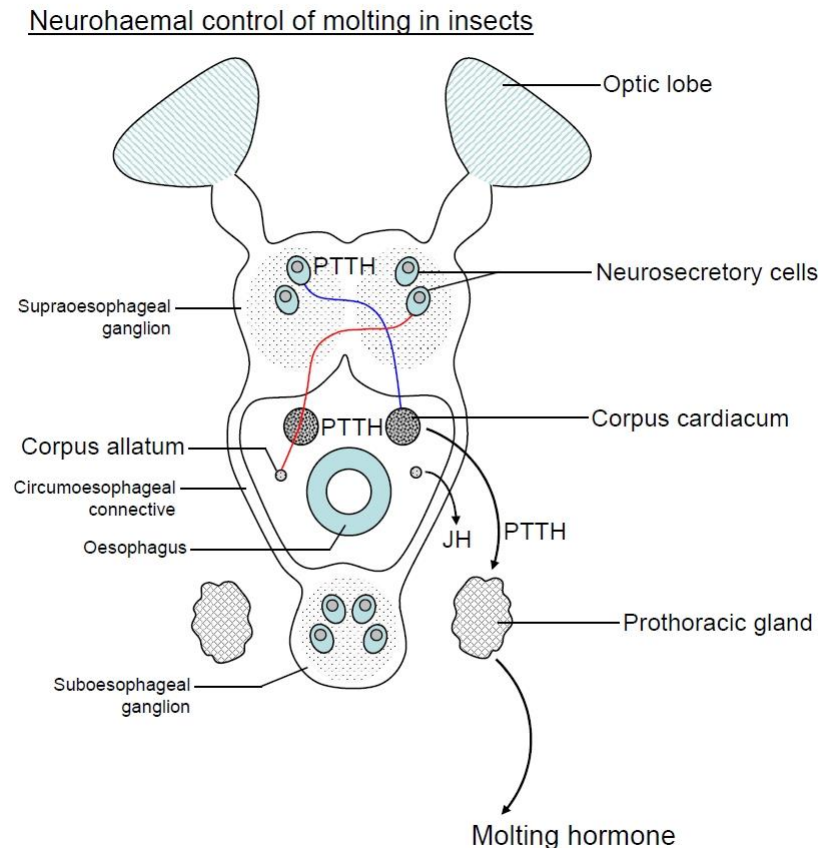
Pokročilejší bezobratlí

Vývoj vajíček, osmoregulace, srdeční výkon, metabolismus, barvoměna, chování (zásadní), determinace kast, páření, reprodukce, diapauza

Nejprobádanější u koryšů a hmyzu: růst a tvorba kutikuly

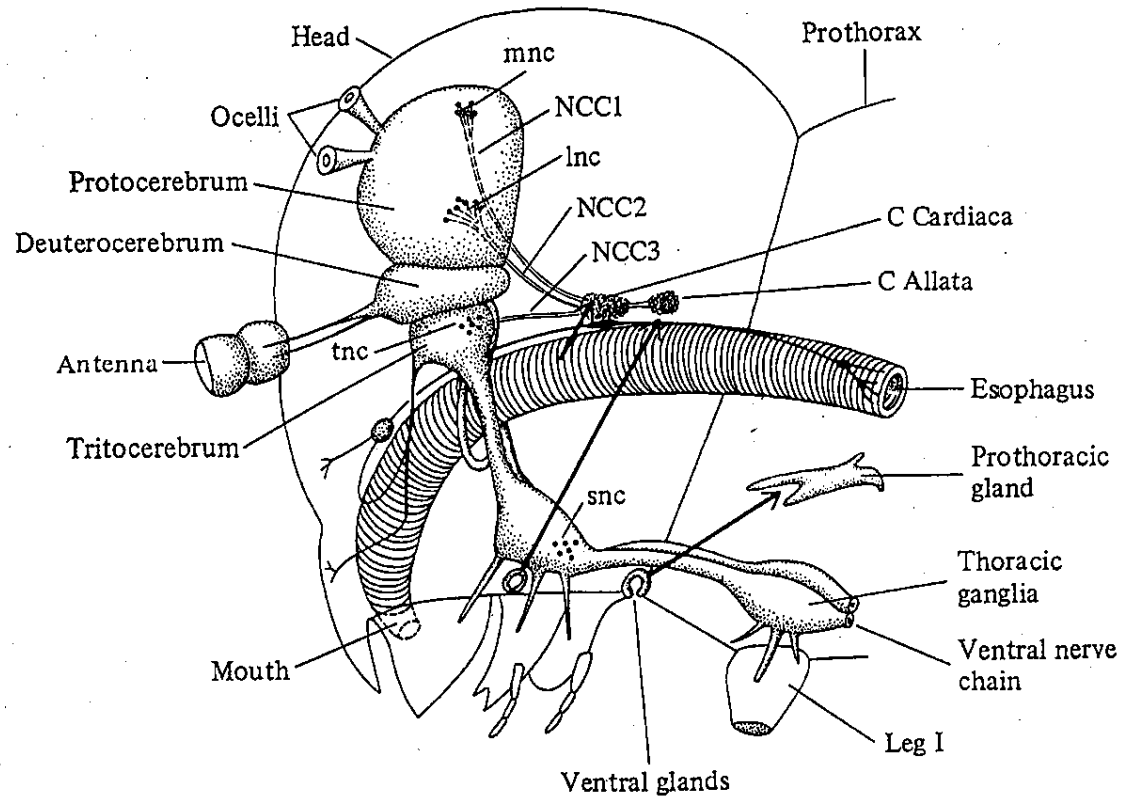
Velký počet modifikovaných neuronů zvaných neurosekretorické buňky je roztroušen v celém NS a jsou dominantní v řízení vývoje hmyzu. Fungují jako spojovací článek mezi CNS, který monitoruje informace z vnějšího prostředí a mezi endokrinními žlázami, jejichž sekrety řídí diferenciaci tkání.

Neurosekretorické buňky tedy uskutečňují řídicí komunikaci na dlouhou vzdálenost se svými cílovými orgány. Jsou v celém NS, ale největší seskupení nacházíme v *pars intercerebralis* mozku. Většina neurosekretorických axonů končí v corpora cardiaca (kardiální tělíska).

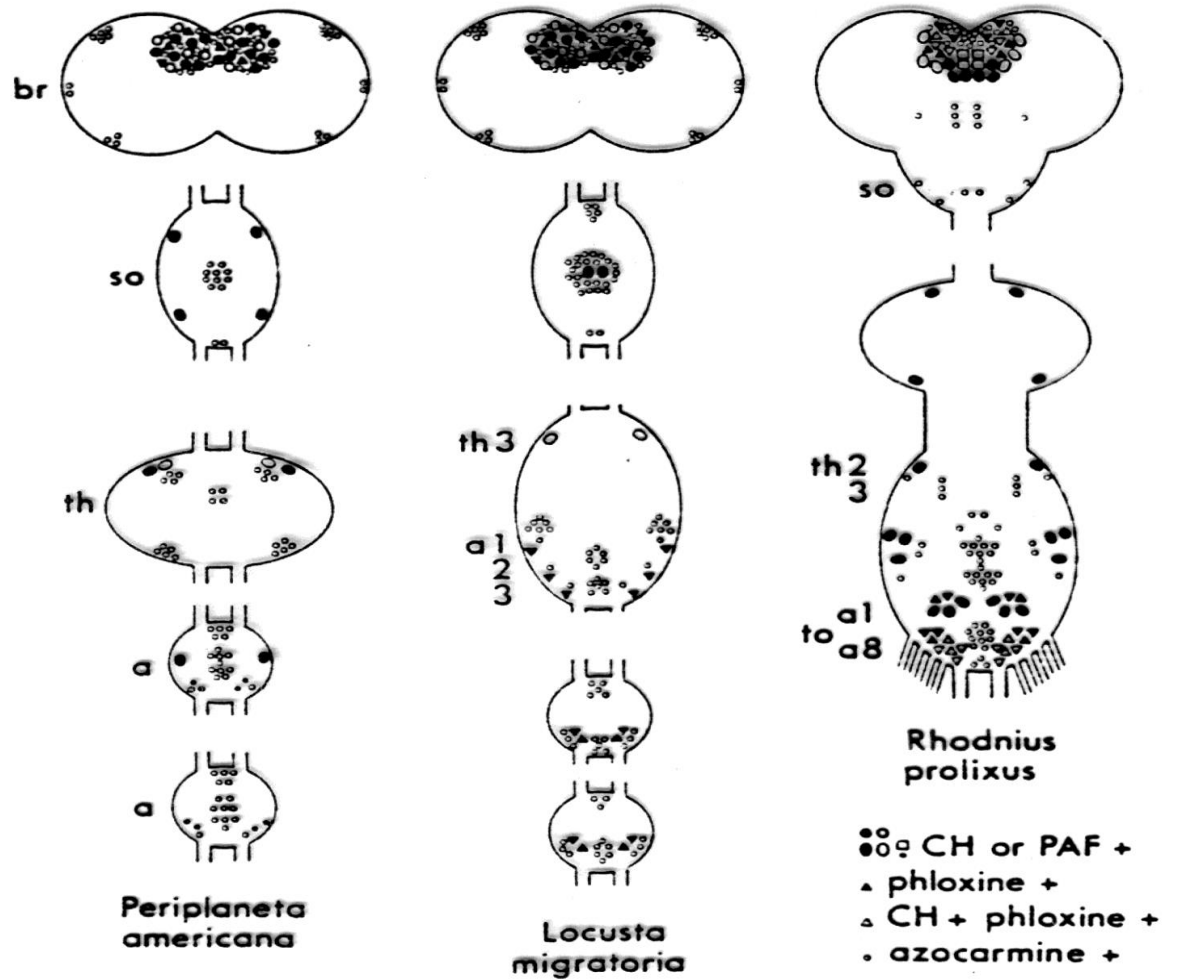


Neurosekretorický systém hmyzu

Tři hlavní skupiny neurosekretorických buněk spojených nervovými drahami s cc. CC je neurohemální orgán pro sekreci. Embryonálně vzniká ze stomodeálního ektodermu (první část trávicí trubice). CA jsou klasické endokrinní žlázy z ektodermálních invaginací u kusadel. Prothoracikální žláza je opět klasickou endokrinní žlázou – bez neurální spojky.



Neurosekretorické buňky jsou v nervovém systému hmyzu všudypřítomné.



Neurohemální místa NS švába

- Kardiální tělíska - CC
- Přilehlá tělíska - CA
- Subesophageální g.
- G. nervové pásky
- Periferní nervy

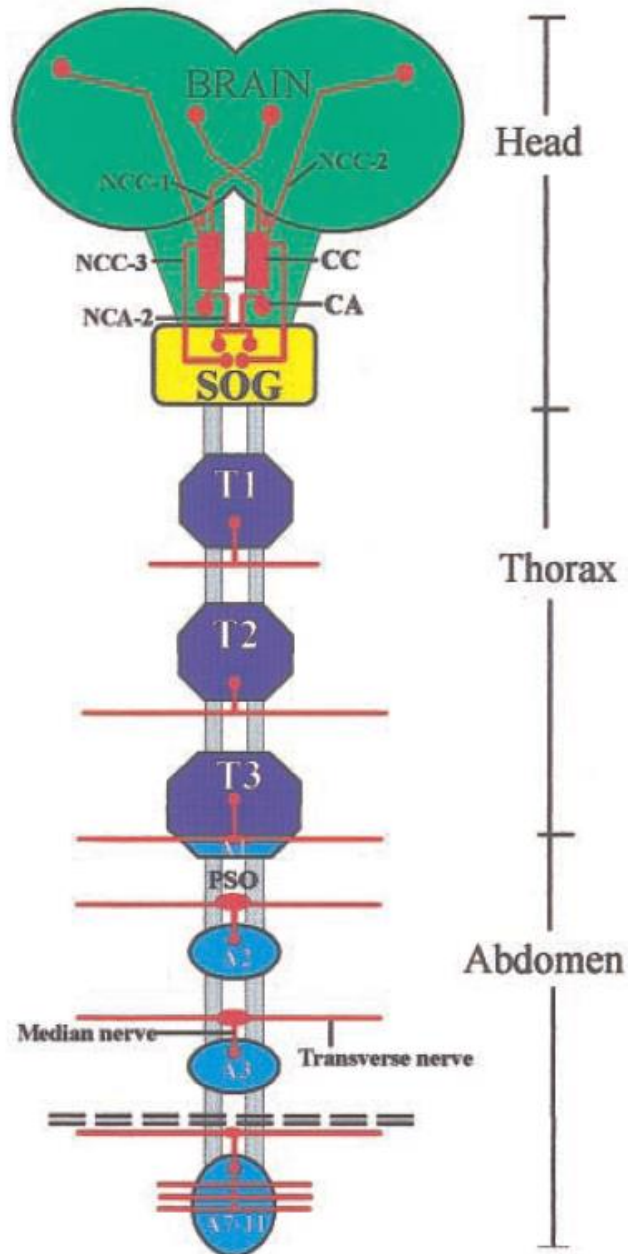
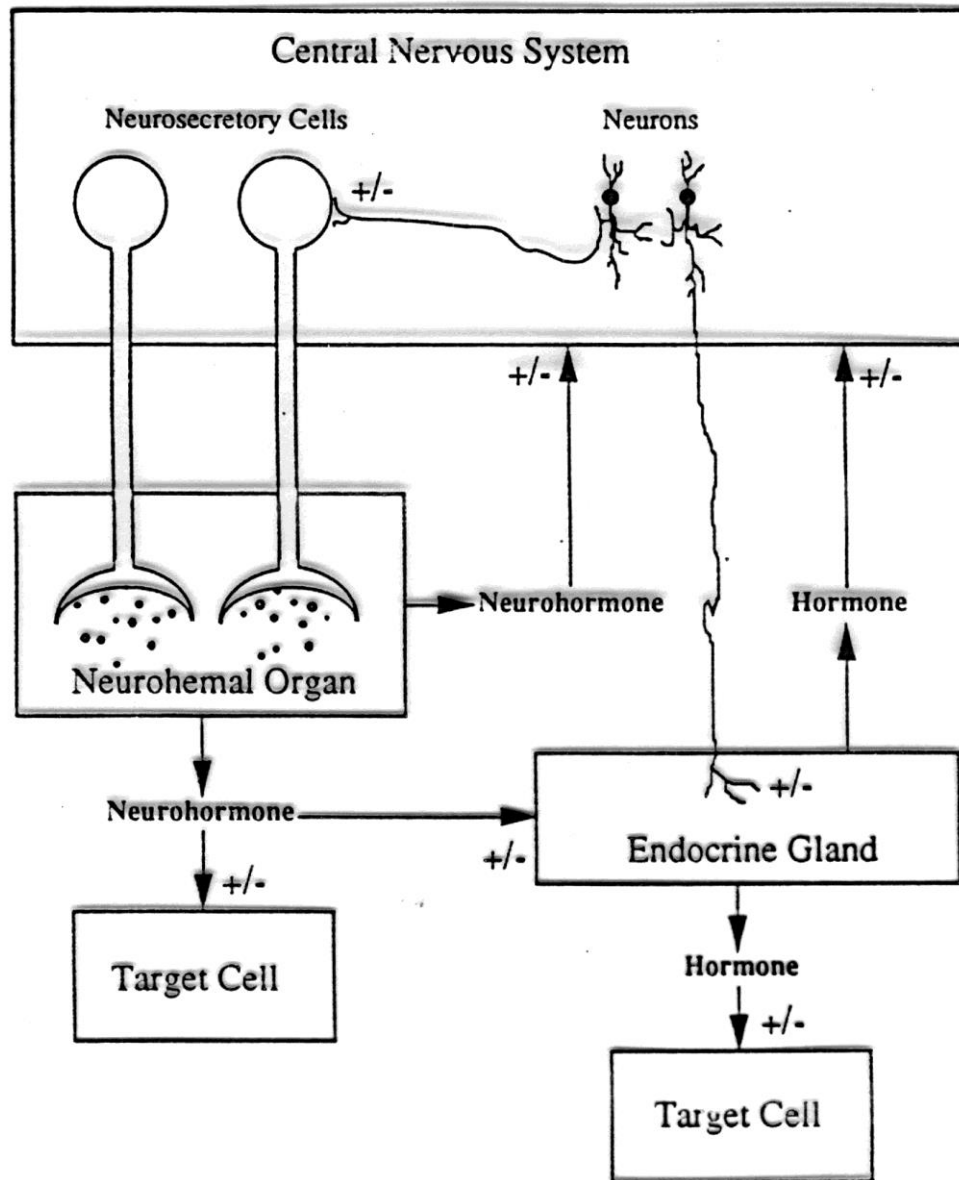


Fig. 1 Major neurohaemal release sites of the central nervous system of a cockroach. A similar framework is found in other insects. Please note that other release sites along nerves exist which have not yet been biochemically characterized (Raabe 1989; Helle et al. 1995). *CC/CA* Corpora cardiaca/allata; *NCC/NCA* nervus corporis cardiaci/corporis allati; *SOG* subesophageal ganglion; *T1, T2, T3* thoracic ganglia; *A1-11* abdominal ganglia



Neurohormony z hemolymfy ovlivňují cílové tkáně, ale i podřízené endokrinní žlázy. I endokrinní žláza může být ovlivněna nervově. A může i zpětnovazebně ovlivnit NS.

Hormony a řízení svlékání hmyzu – klasický model.

Bioassay – ligaturovaná larva. Kopeč – 1917, sir Wigglesworth - 1934

Rozhoduje čas



Lymantria dispar
bekyně velkohlavá

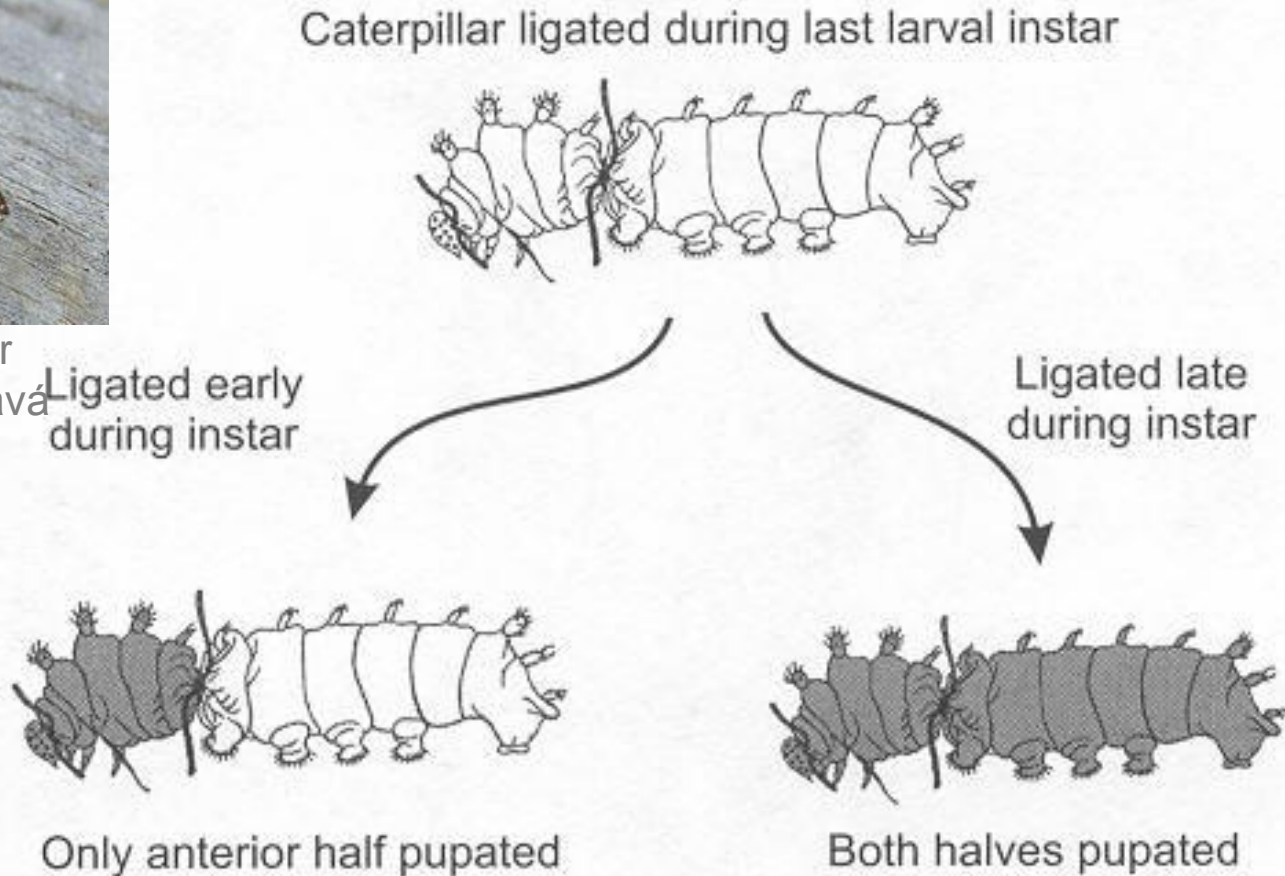


FIGURE 1.2 An experiment performed by Kopeč. When a caterpillar was ligated early during the last larval instar, only the anterior half later pupated. However, when ligated late during the last larval instar, both halves pupated. Adapted from Cymborowski (1992). Reprinted with permission.

Ligaturováním larvy můry *Lymantria dispar* Kopec ukázal, že se normálně zakuklí buď obě poloviny těla nebo se zakuklí jen přední polovina těla a zadní zůstává nezměněna jako permanentní larva. Pro to, která z těchto možností nastane, byl rozhodující věk larvy, kdy byla ligatura provedena. Když byla larva zavázána těsně před kuklením, zakuklila se celá. Kopec dále ukázal, že je to mozek, který je odpovědný za kuklení. Zvířata zbavená hlavy před hlavovým kritickým obdobím vytvářela permanentní larvy. Extrakt z mozků injikovaný do permanentních larev ale u nich indukoval kuklení stejně jako hemolymfa získaná z larev po hlavově kritickém období.

Tedy: nějaký faktor vznikající v mozku je odpovědný za svlékání (nebo kuklení) u hmyzu. Tento faktor nebo hormon ovšem není sám schopen svlékání vyvolat, protože implantace samotného mozku do izolovaného zadečku svlékání nevyvolala. Mozkový hormon tedy pouze aktivoval jinou žlázu v hrudi (prothorakální viz dále), která pak bezprostředně vyvolává vylití svlékacího hormonu.

Jak se často stává, Kopecovy experimenty byly ignorovány a přehlíženy. Byly znovuobjeveny v roce 1934 Sirem Vincentem Wigglesworthem a jinými, kteří si všimli jejich důležitosti.

Wigglesworth, doktor medicíny pracující v Londýnské škole hygieny a tropické medicíny použil ke svým experimentům jihoamerickou plošticí *Rhodnius prolixus* a demonstroval stejně jako Kopec hlavovou kritickou periodu. Výhoda práce s plošticemi byla v tom, že vývoj je u nich zastaven i na dlouhé měsíce až do okamžiku kdy se ploštice pořádně nasaje krve.

Kritická perioda také u zákeřnice.
Rhodnius se nesvléká dokud se nenasaje.

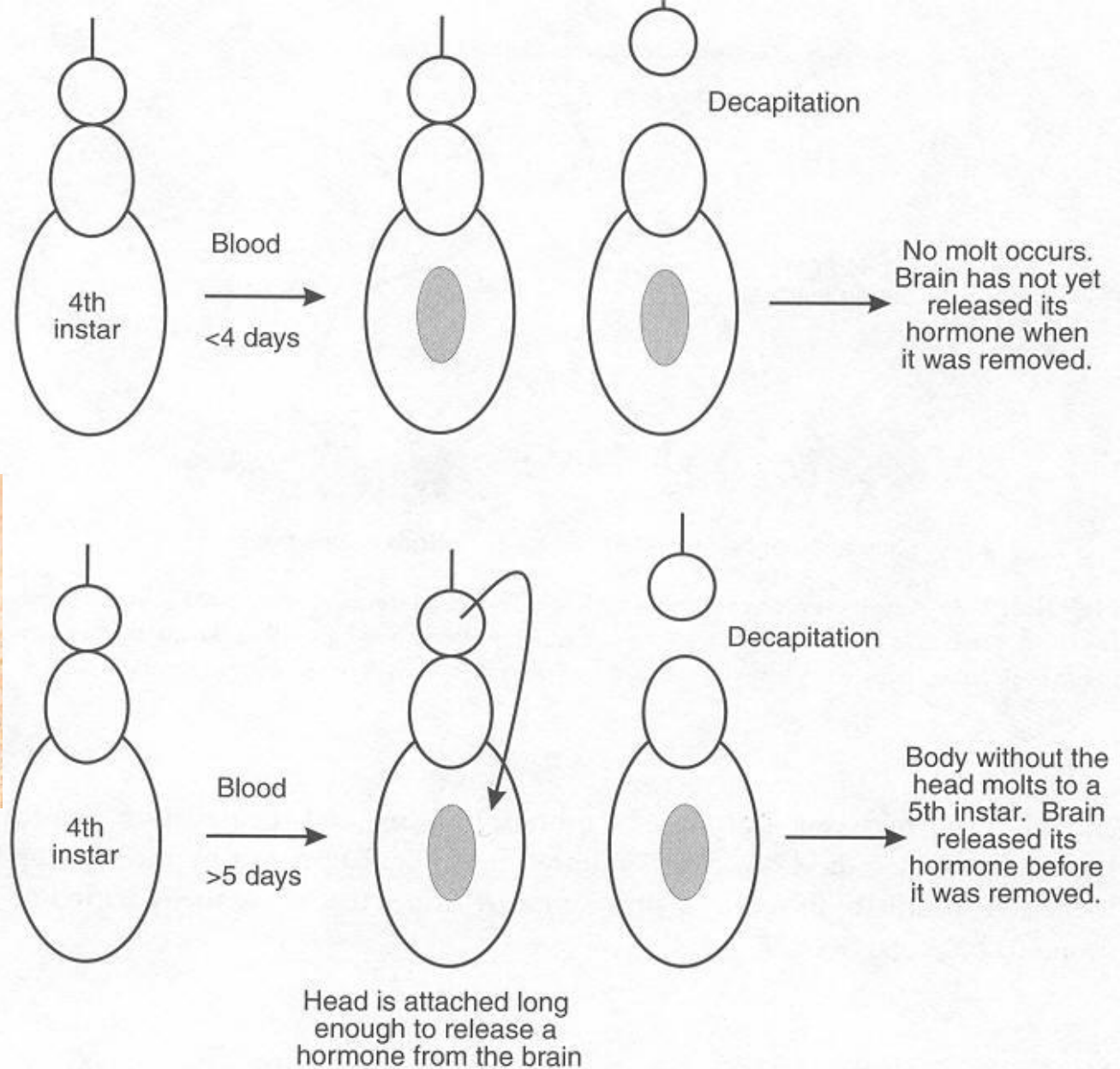
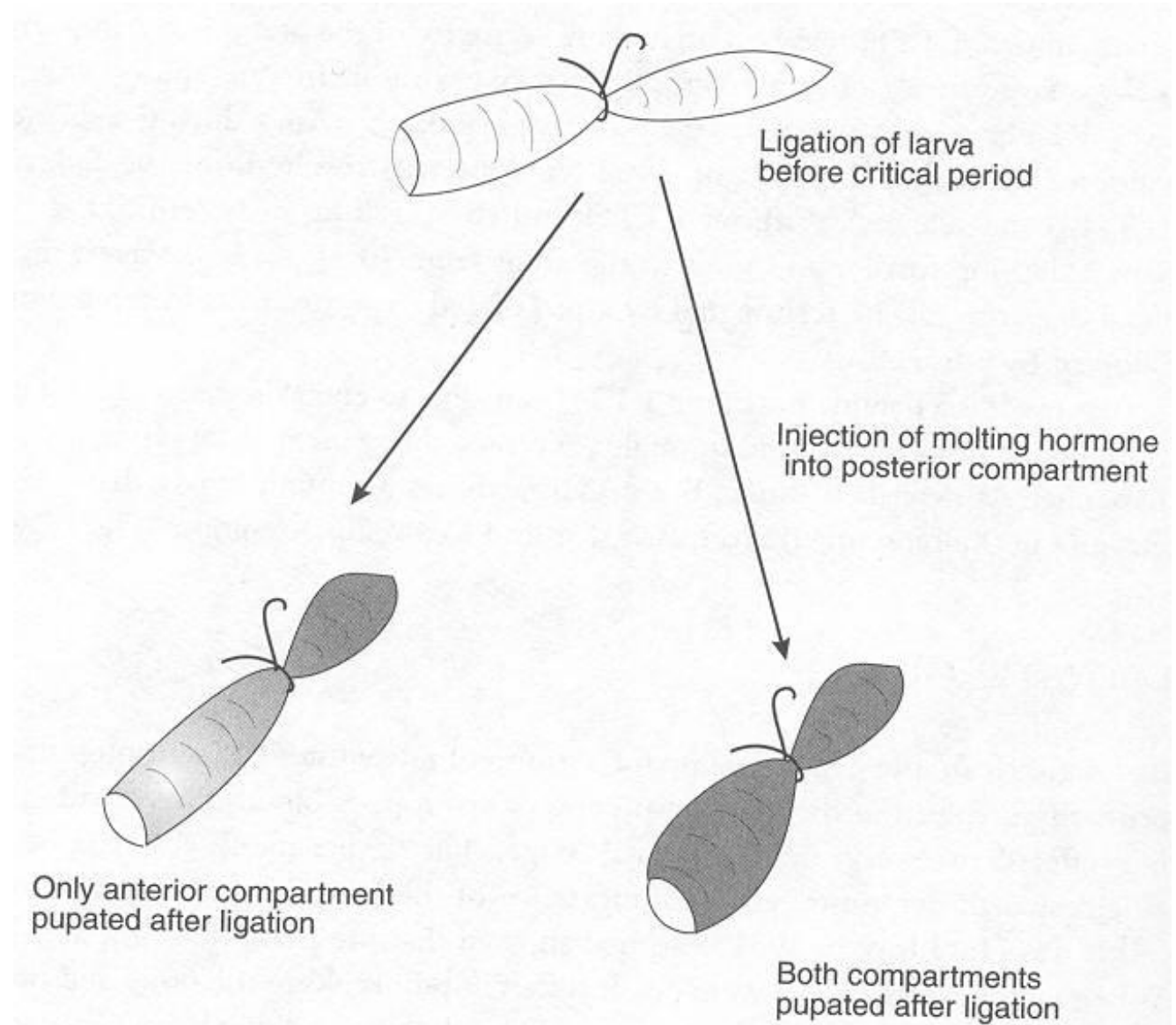


FIGURE 1.3 Wigglesworth's decapitation experiments using *Rhodnius* larvae. When fourth instar larvae were blood fed and decapitated within 4 days, they failed to molt. When they were decapitated after 5 days, the body still molted even though the head was not attached at the time.

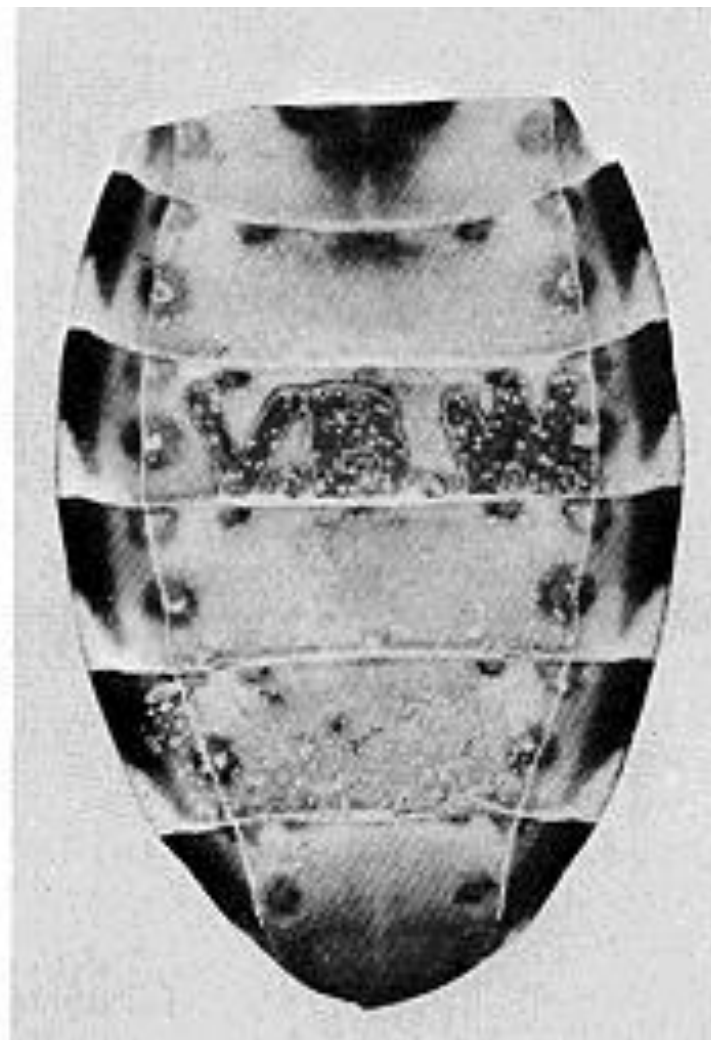
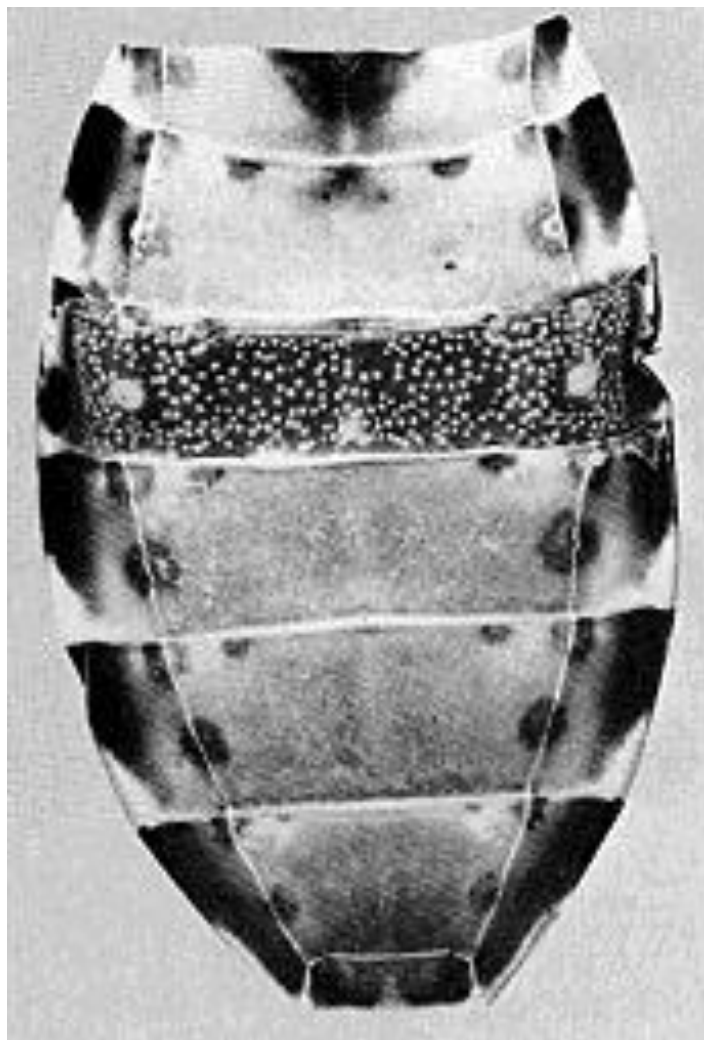
Bioassay – ligaturovaná larva

Injikace homogenátu z hlavy (mozku) do permanentně larválního zadečku

Rozhoduje mozek, ale jeho implantace do zadečku nestačí. Musí být ještě další faktor v hrudi.



Kutikula jako model hormonálního řízení fenotypu (genové exprese)



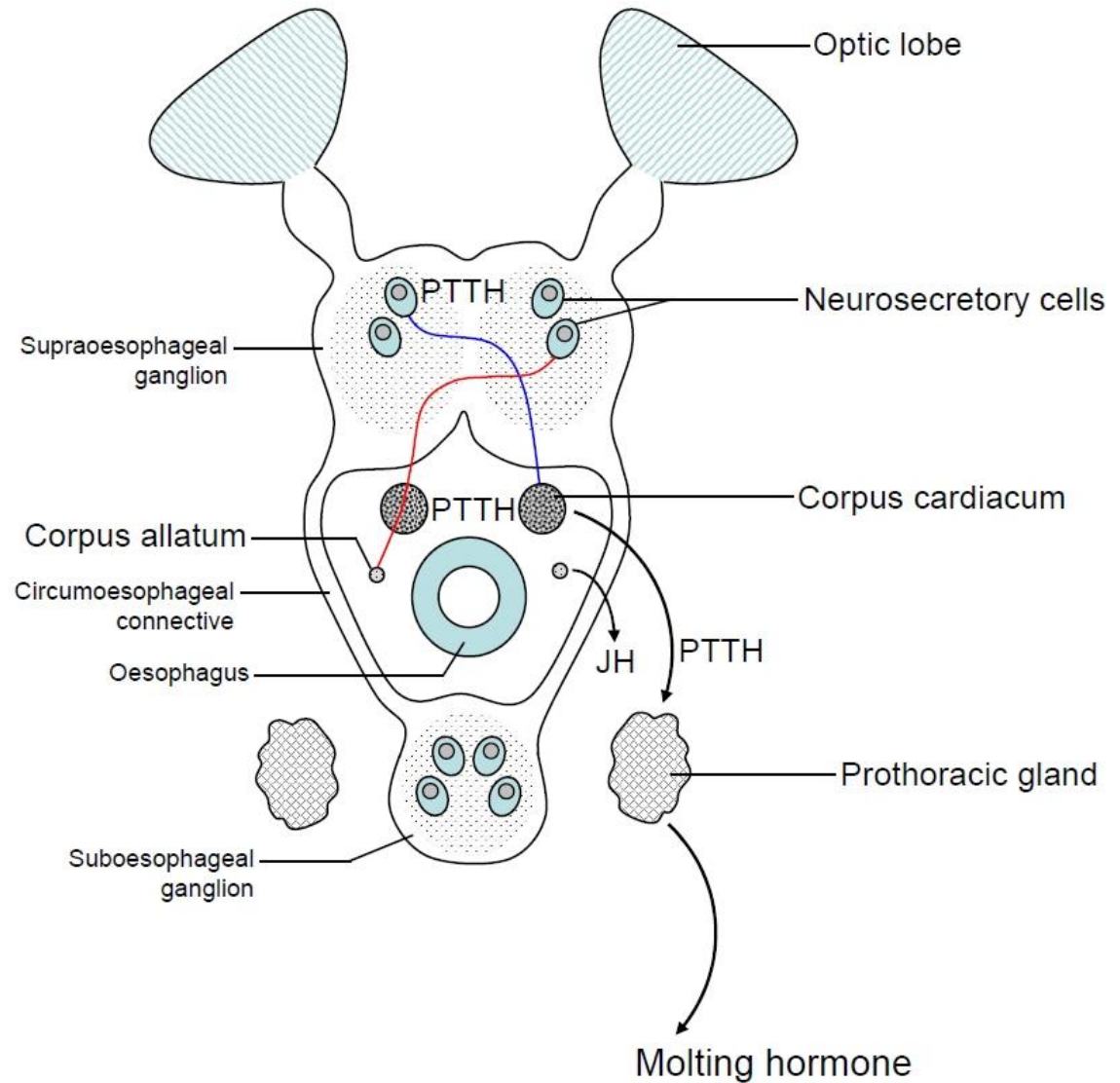
sir Vincent B. Wigglesworth

Neurosekretorické bb.

a jejich vliv na

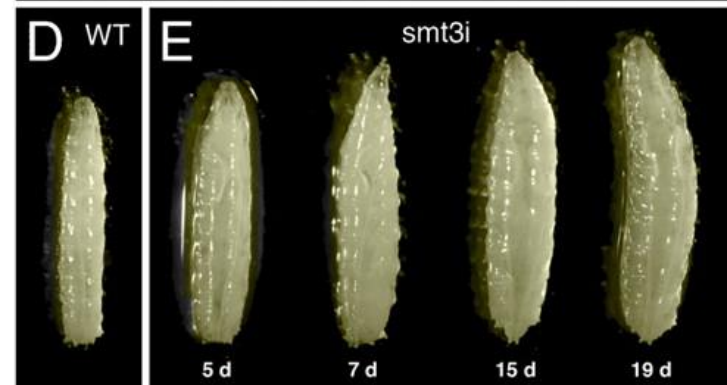
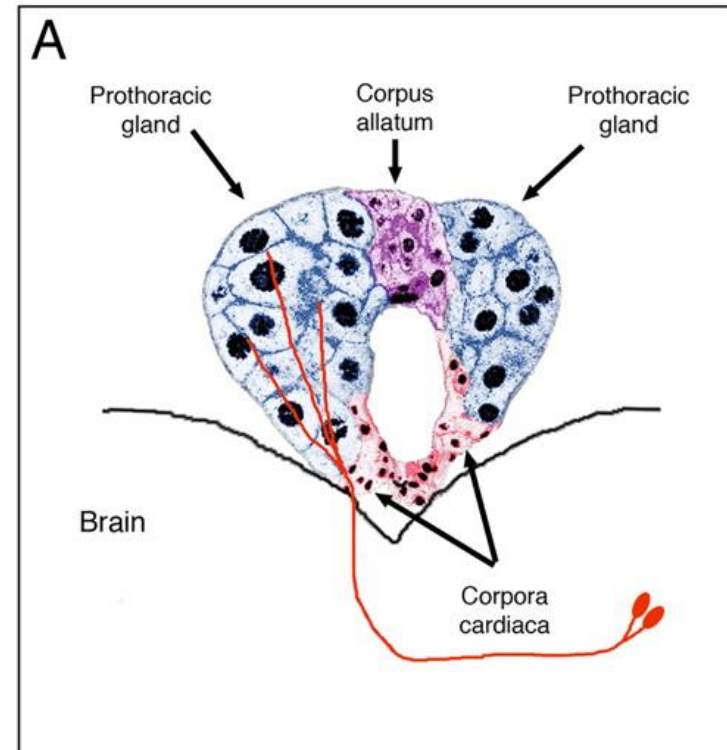
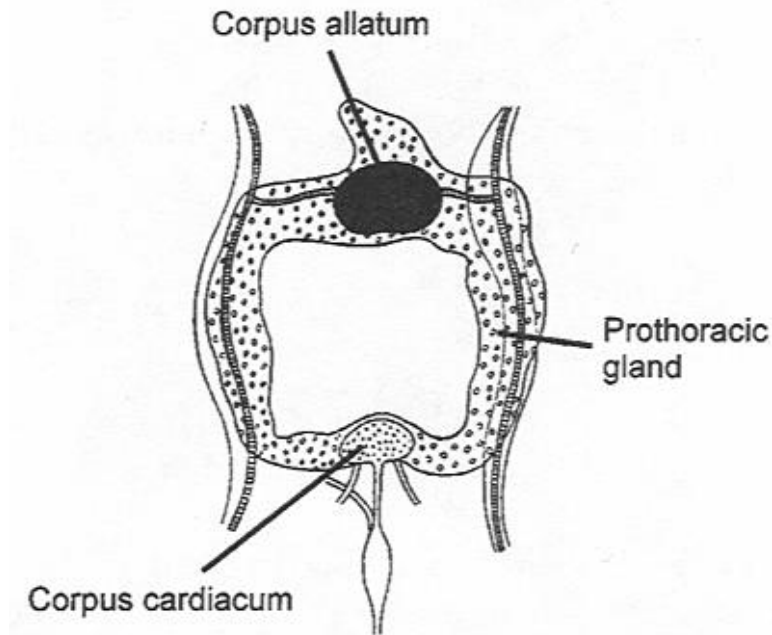
prothorakální žlázu.

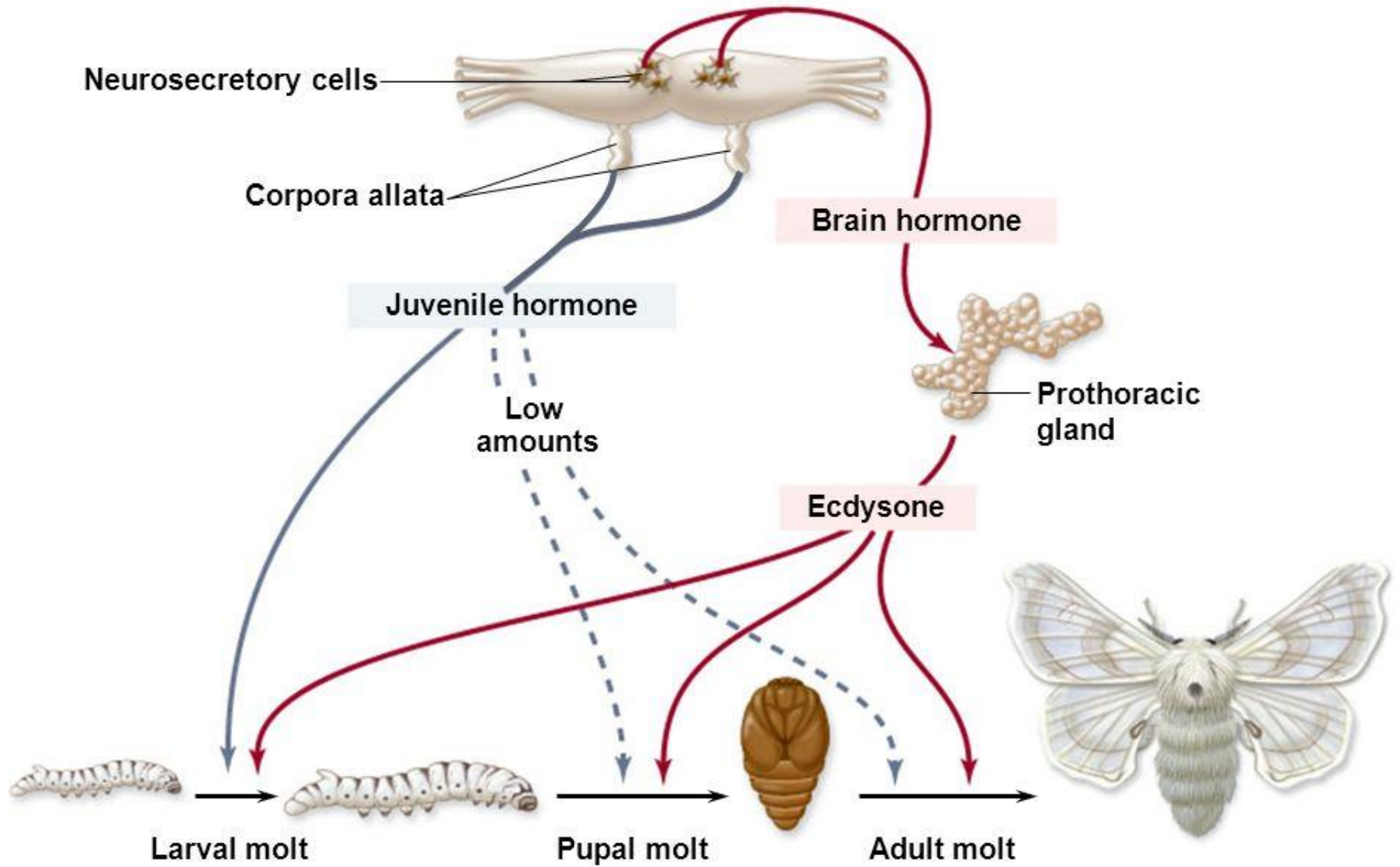
Neurohaemal control of molting in insects



Prothorakální žláza – 1940 u *B. mori*, vchlípenina
ektodremu 2. čl., ve spojení se slinnými žlázami

Prstencovitá žláza u vyšších dipter spojující
prothorakální žlázu CC a CA.





Prothoracicotropic hormon (PTTH)

- První objevený hmyzí hormon
- PTTH působí na prothorakální žlázu (PGs) a řídí syntézu ekdysteroidů
- Williams (1940s - 1950s) demonstroval vztah PTTH and PGs.
 - Implantace jak PGs tak mozku do permanentní larvy
- Bollenbacher (1979) vyvinul přímější test na PTTH – in vitro assay.

Řízení sekrece PTTH a jeho účinky

- Sekreci PTTH řídí:
 - environmentální podněty jako fotoperioda nebo teplota
 - Nervové stimuly např. z receptorů mechanického napětí
- Účinek
 - ERK signální dráha

TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Eclosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

Produkce ekdysteroidů

In vitro assay

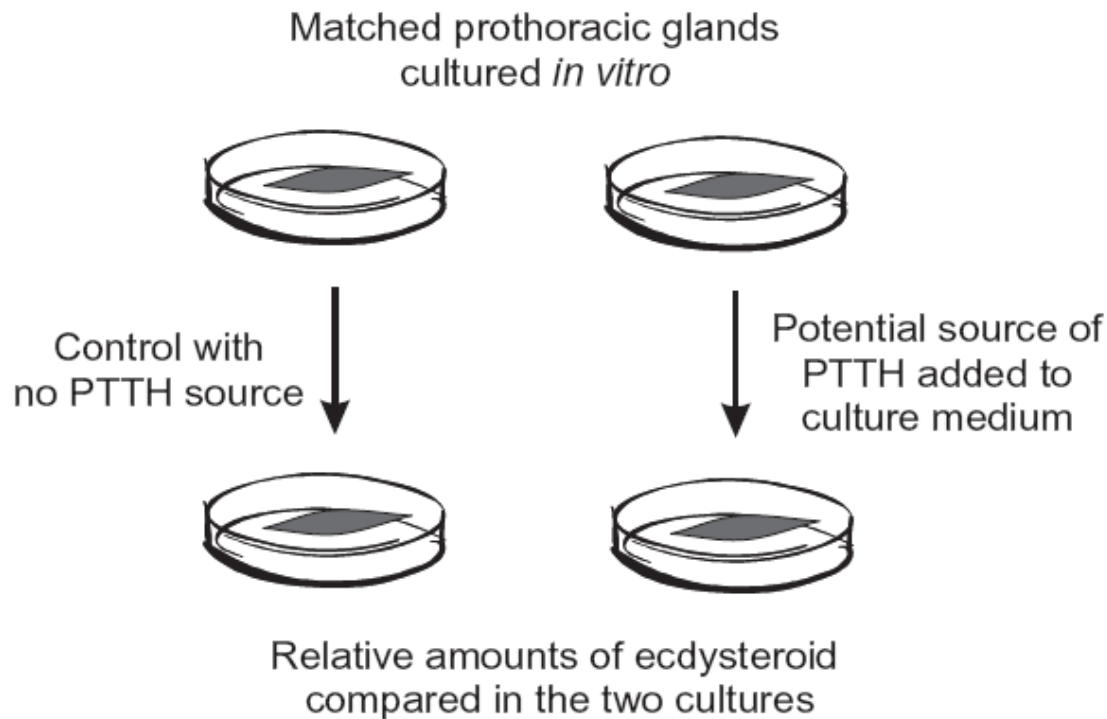
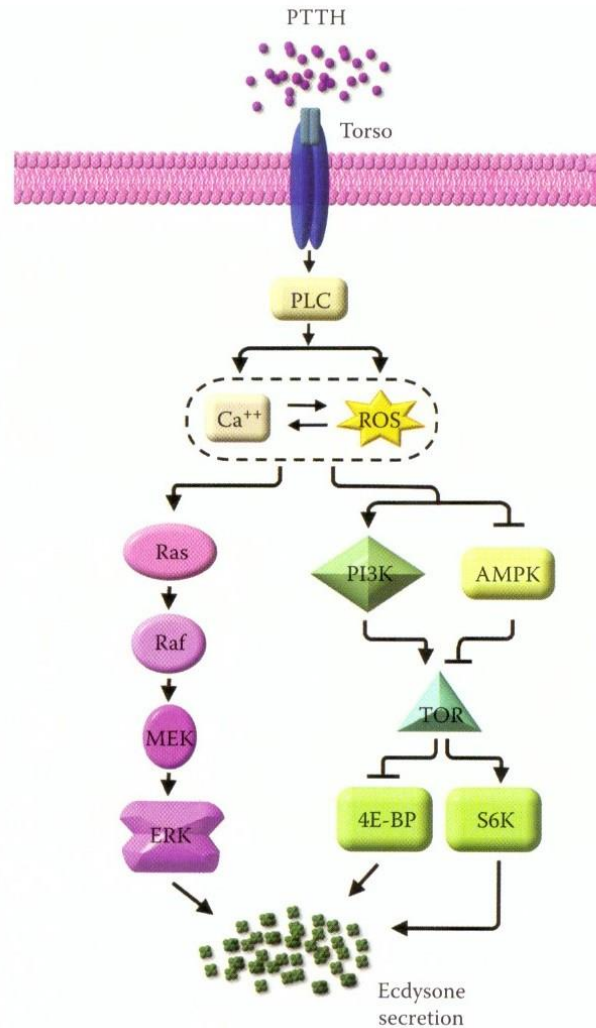


FIGURE 1.13. An assay for PTTH developed by Bollenbacher et al. (1979). A pair of matched prothoracic glands are removed from the insect and placed in culture. If PTTH is added to the culture, the glands produce increased amounts of ecdysteroids into the medium.

P.ž. odpovídá na PTTH syntézou ekdysonu z prekurzorových steroidů
Signální dráha (cAMP) spustí transformaci cholesterolu na ekdyson. Ten je až v
periferních tkáních konvertován na aktivní 20-hydroxyekdyson

[Polární hormon - účinek](#)



A conceptual presentation of the signaling network involved in PTTH-stimulated ecdysteroidogenesis in prothoracic gland cells, involving reactive oxygen species, calcium ions, and a number of proteins. PTTH, prothoracicotropic hormone; torso, receptor protein for PTTH; Ras, Ras GTP-binding protein; ERK, extracellular signal-regulated kinase; cAMP, cyclic adenosine monophosphate; PI3K, phosphatidylinositol 3-kinase; TOR, target of rapamycin; 4E-BP, eIF4E-binding protein; S6K, p70 ribosomal protein S6 kinase; AMPK, adenosine 5'-monophosphate-activated protein kinase. (From Hsieh, Y.-C. et al., *J. Insect Physiol.*, 63, 32, 2014. With permission.)

Ecdysteroidy

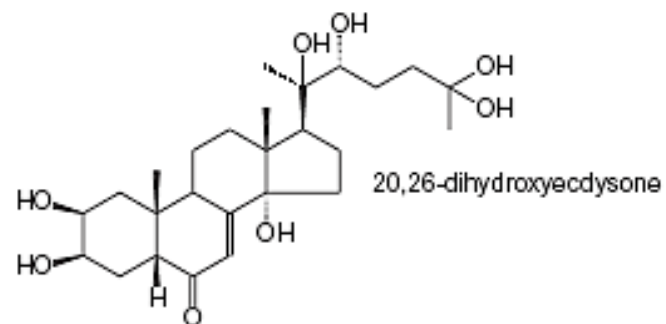
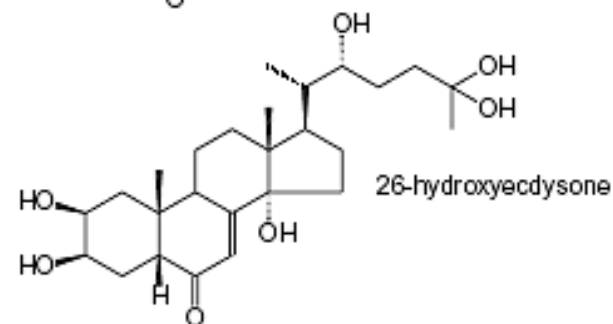
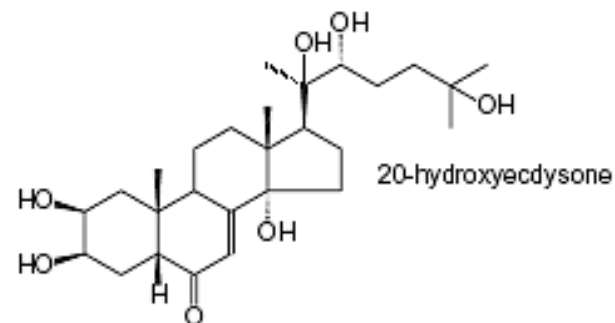
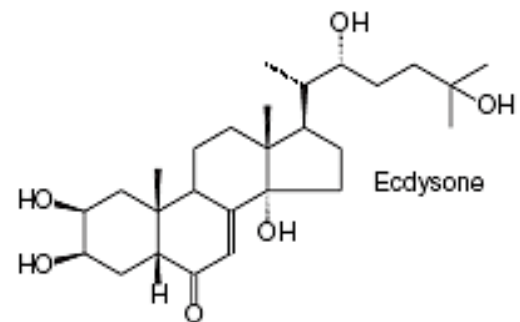
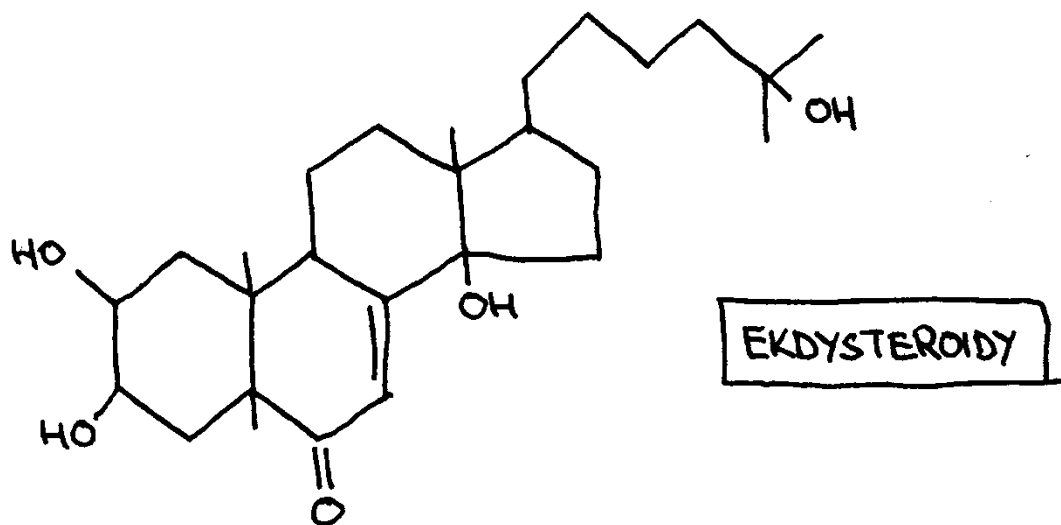


FIGURE 1.17. Some common ecdysteroids.

Ecdysone = Molting hormone (MH)
Fukuda 1940 ukázal, že pochází z p.ž.
1954 Karlson a Butenandt z 1t kukel B.m. 250mg
steroidního h. Jako detekční assay použili
permanentní larvy Calliphora.
První strukturně popsáný hormon
Ecd. spouští proteosyntézu v epidermis.
Ekdysteroidy i v rostlinách.

Syntéza ekdysteroidů z cholesterolu a aktivace v periferní tkáni u motýlů

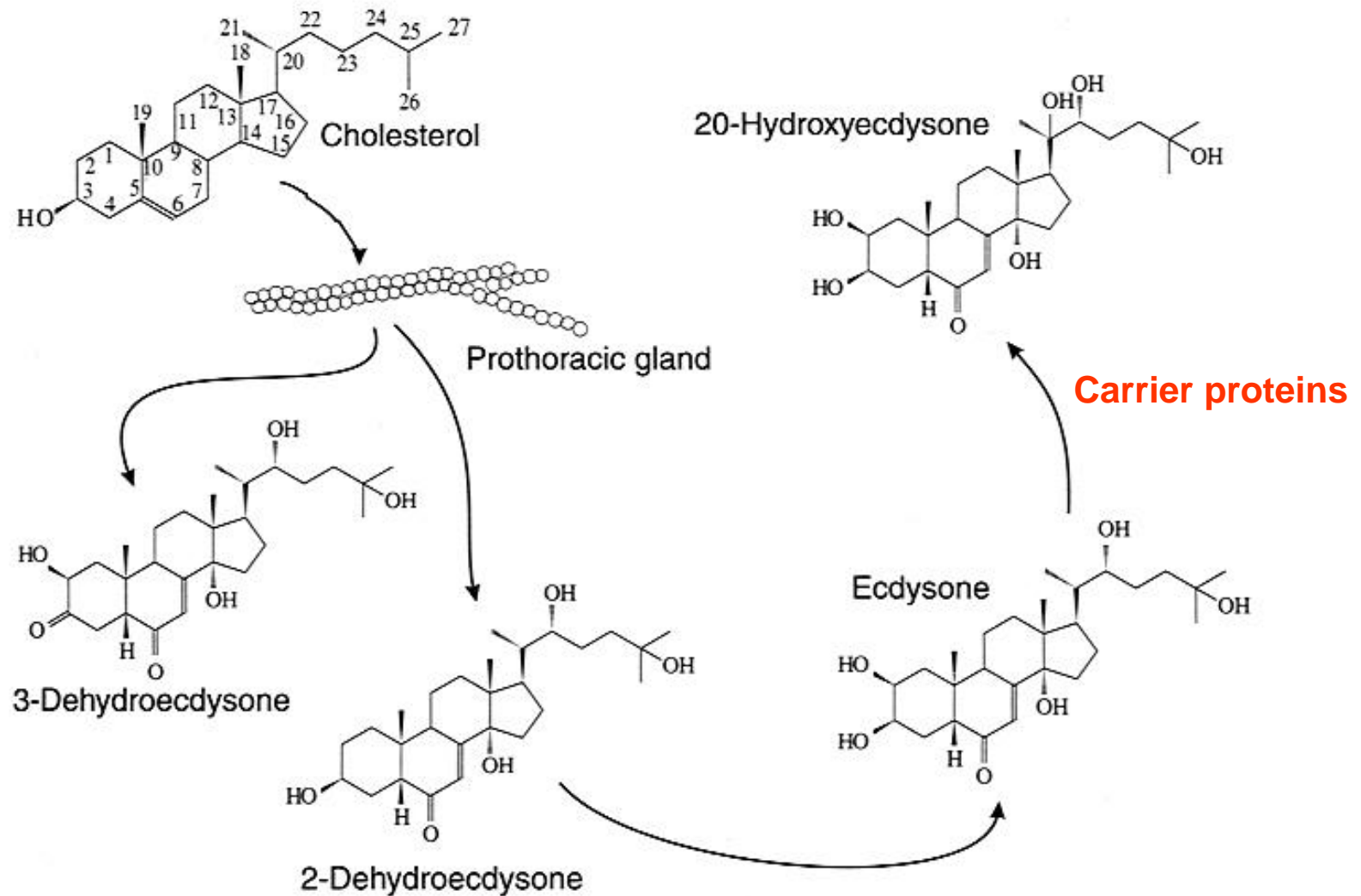


TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Eclosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

Účinky ecdysonu

Aktivace stovek genů pod vlivem ecdysteroidů.

In vivo assay, polyténní chromozómy slinných žláz

Obláčky v místě exprese.

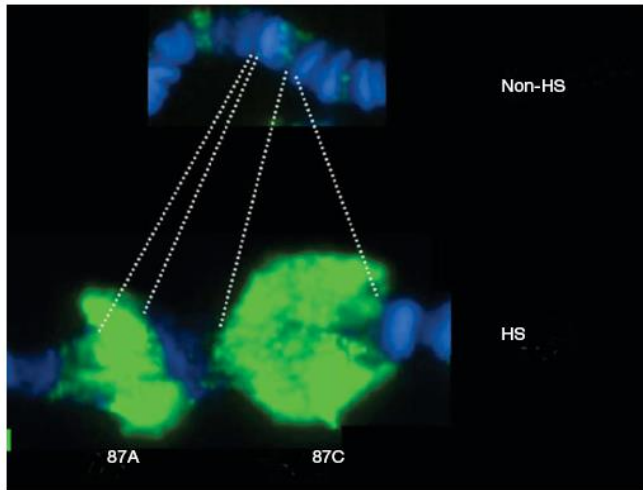
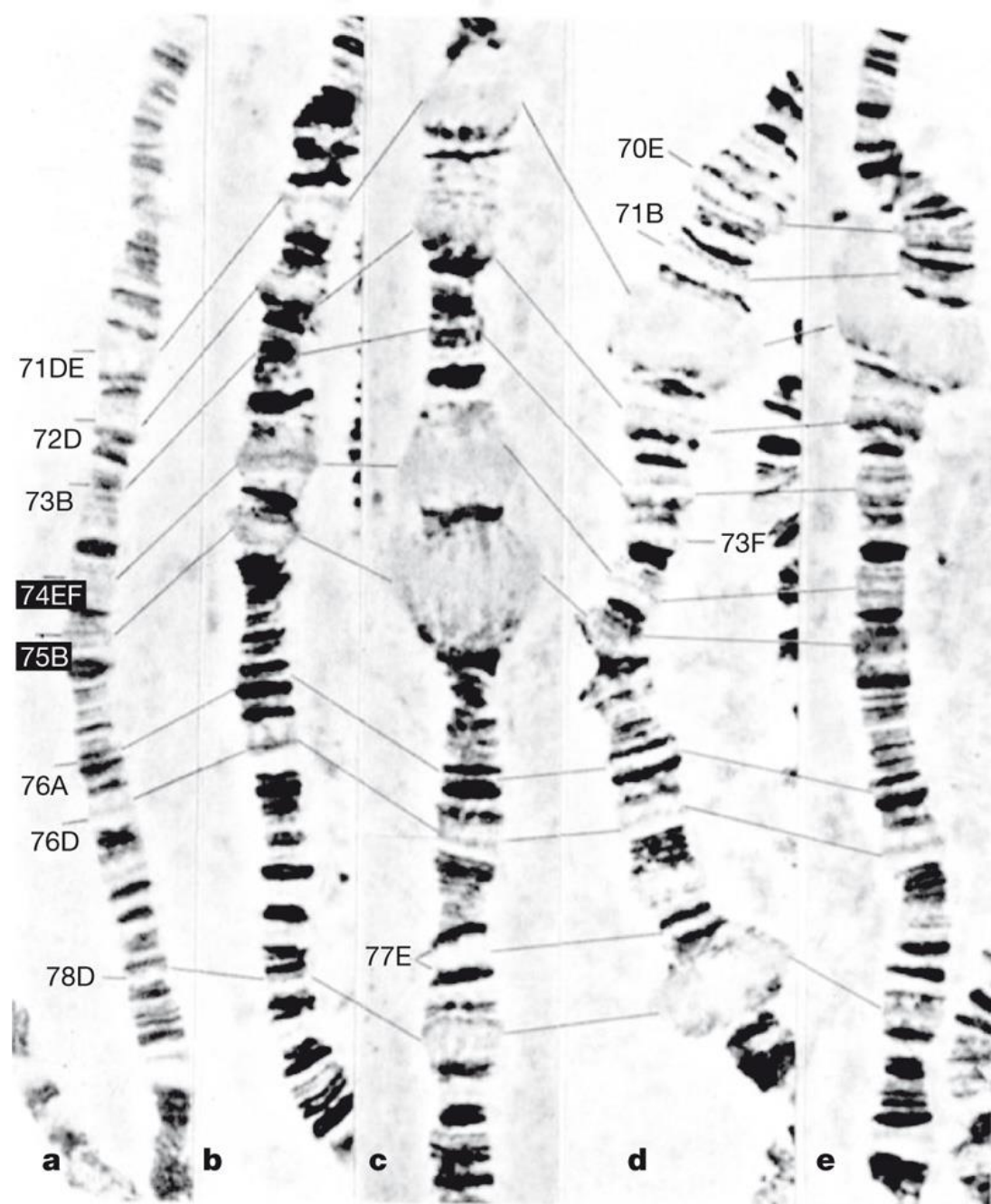
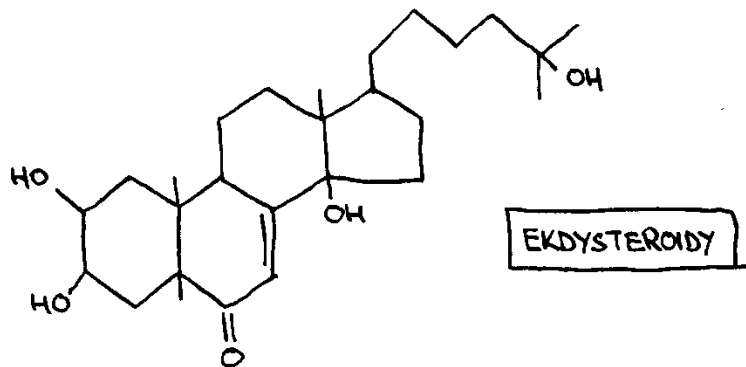


Figure 2 | Heat-shock-induced puffing at major heat shock loci 87A and C. Displayed is a small segment of fixed chromosome 3 before (top) and after (bottom) heat shock. Chromosomes are stained for DNA (Hoeschst dye; blue) and for Pol II (green)²⁹. HS, heat shock.

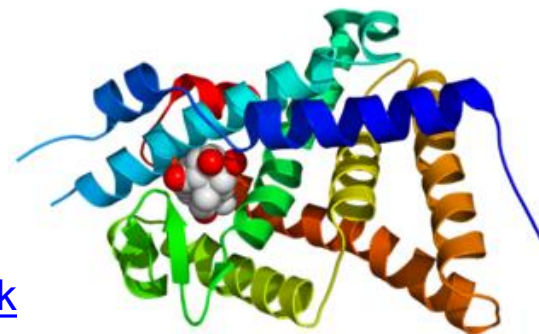


Puffing patterns on chromosome 3L during *Drosophila* larval development

Ekdyson je podobně jako juvenoidy lipofilní hormon, takže proniká buněčnou membránou, váže se na receptor až v jádře a aktivuje transkripci a expresi genů.



[Nepolární hormon - účinek](#)



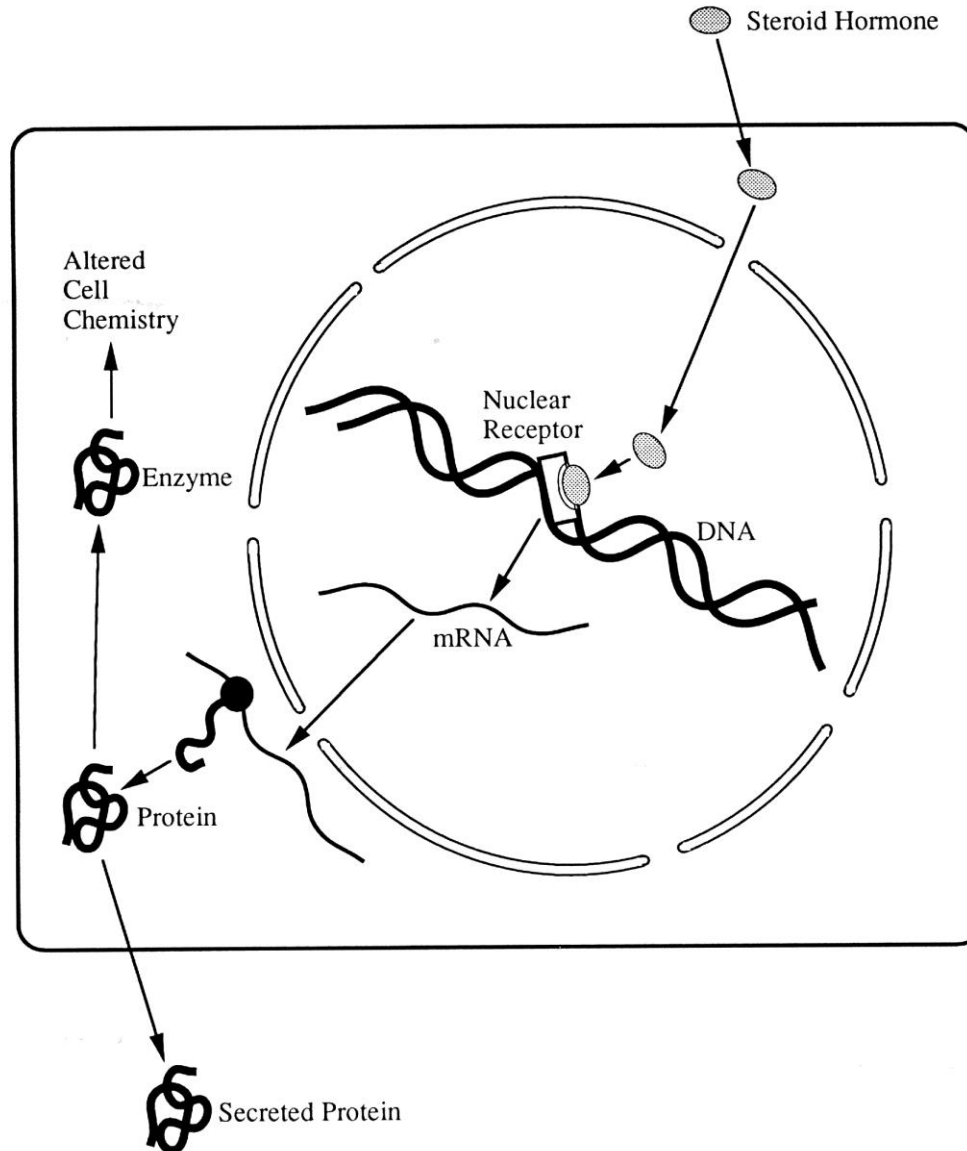
Ecdysteroidní receptor EcR : je to **ligandem aktivovaný transkripční faktor v jádře hmyzích buněk**.

Má typickou strukturu obsahující N-konec, DNA vážící C doménu, hinge oblast, ligand vážící doménu a terminální C-konec.

EcR je nekovalentní heterodimer dvou proteinů. EcR protein a ultraspiracle protein (USP). Rodina hmyzích jaderných hormonů jsou ortology savčích farnesoid X receptor (FXR) and retinoid X receptor (RXR) proteinů.

Ligand vážící kapsa EcR je flexibilní a adaptabilní. To nabízí praktické aplikace v medicíně a zemědělství. Geny pro ligandy vnesené do rostlin by mohly sloužit k jejich ochraně při tvorbě terapeutických proteinů. Řada z nich jsou schválené a bezpečné insekticidy.

Jak účinkují ekdysteroidy na buňku



Reakce polyténních chromozomů slouží jako model k porozumění odpovědi epidermálních a dalších buněk na svlékací hormon. Fakt, že některé obláčky na různých místech chromozomu se vyskytují jen po určitou dobu působení MH a že dokonce později je výskyt obláček blokován pokračující přítomností MH, naznačuje, že **pouze časově omezené pulzy** a tedy velmi **aktivní metabolizování** uvolňovaného hormonu jsou nezbytné pro správný průběh svlékání. Některé z postupných kroků probíhajících při svlékání se zdají být odstartovávány právě pádem ekdysteroidového titru. Jeho role se tedy zdá být spíše jako **koordinátora** vývojových kroků.

Ekdysteroidy produkované PTŽ řídí jak apolýzu, tak i ekdysi. Stimulují také konverzi tyrozinu na chinony, a tak i sklerotizaci.

Hmyzí Ek. Mají více OH skupin, jsou polární a nepotřebují přenašeče jako savčí steroidy.

Hmyz nedokáže syntetizovat cholesterol – esenciální složka potravy.

Ekdysteroidy jsou i tkáňové faktory produkované rostoucími orgány – k synchronizaci tkání – housenka ležící na studeném kameni by se nevyvíjela všude rovnoměrně – některé tkáně musejí počkat na jiné.

Ekdysteroidy mají funkce i u imág: stimulují tukové těleso, které má podobnou funkci jako játra obratlovců, k produkci žloutkových bílkovin, které jsou pak transportovány do ovárií.

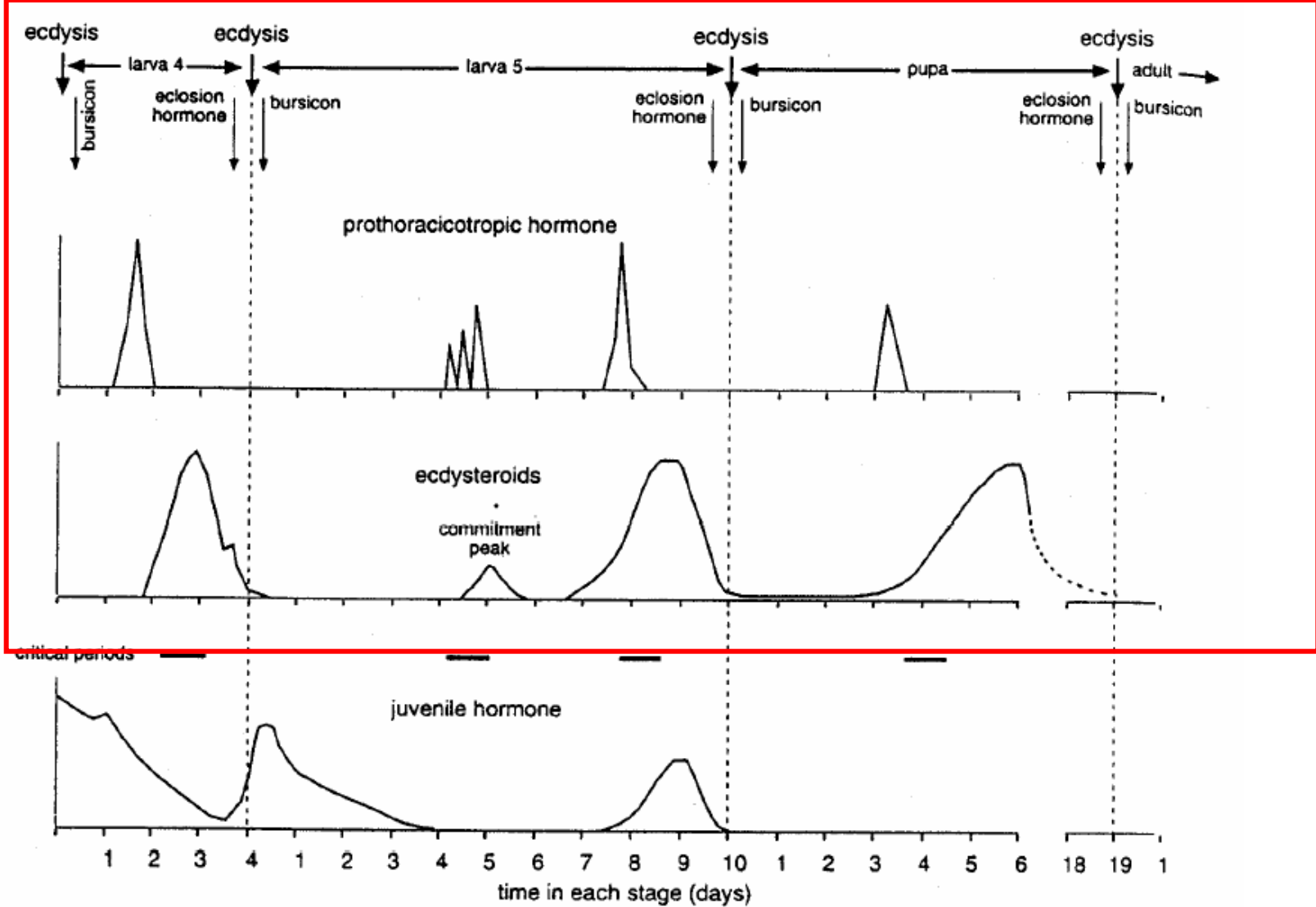


Fig. 15.30. Changes in hormone titers regulating molting and metamorphosis in a holometabolous insect. At the molt from larva to larva, juvenile hormone is present during the critical period; at the molt from larva to pupa, no juvenile hormone is present at the first critical period. The second critical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

RIA, chromatografie. Vysoký titr – nová kutikula, menší předcházející – apolýza. Typické jen pro l-p svlékání

Koreluje i se svlékáním a změnami chování larvy *Drosophily*

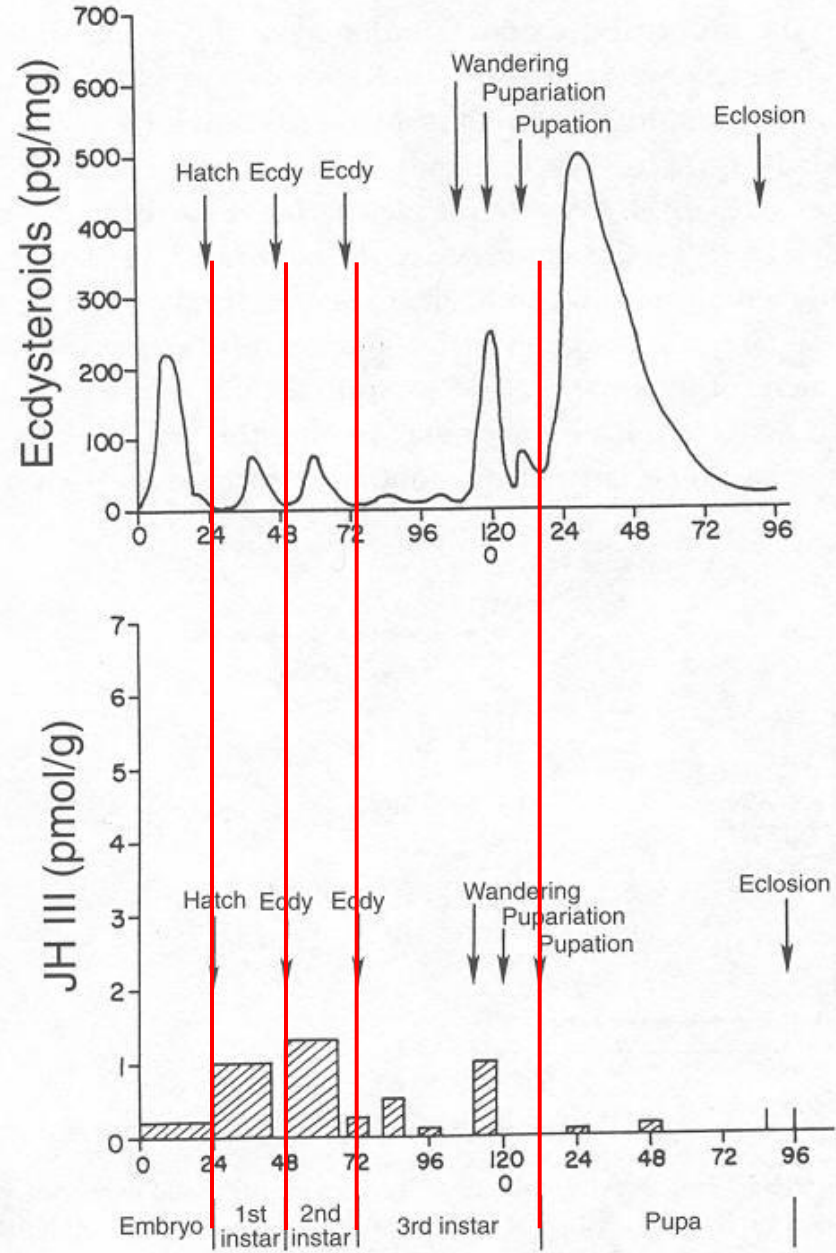
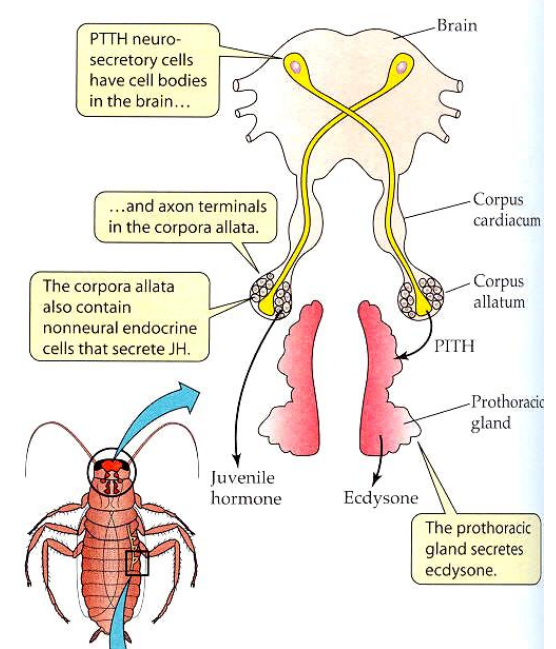
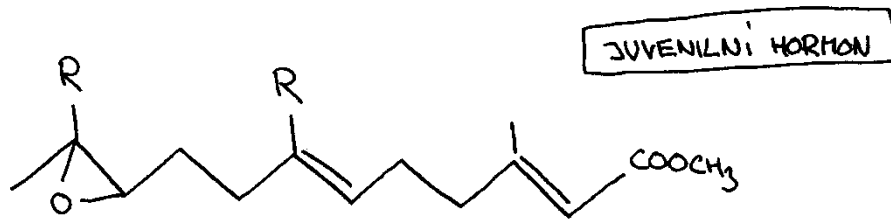


FIGURE 2.19 The correlation of hormone levels with developmental events. (Top) Ecdysteroids. (Bottom) Juvenile hormone III. Reprinted with permission from Riddiford, L.M. (1993). *The Development of Drosophila melanogaster*, Volume 2, pp. 899–939. Copyright Cold Spring Harbor Press.

Juvenilní hormon

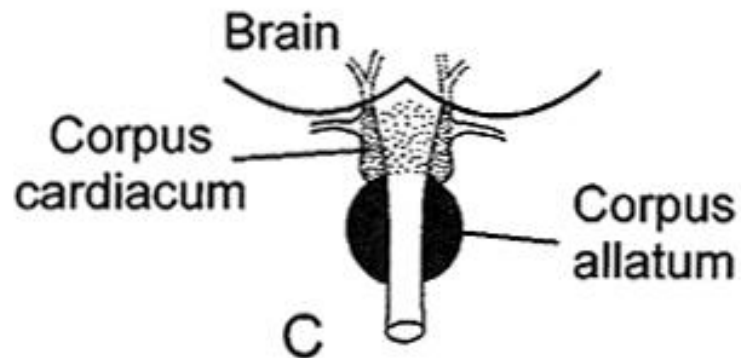
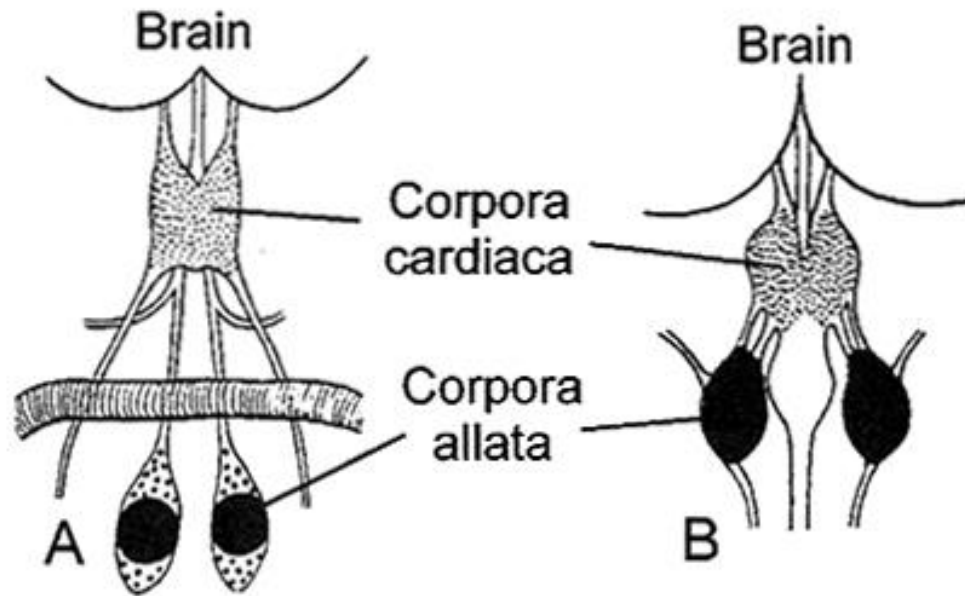
Je produkován pouze endokrinní žlázou Corpora allata (CA) a není zdaleka tak kontroverzní jako MH. Pokud je známo, všechen hmyz má CA a jen CA jsou zdrojem JH. Na druhou stranu JH je mnohem obtížněji přístupný ke studiu, protože je lipofilní, má tendenci hydrolyzovat a měnit strukturu v kyselém, zásaditém prostředí nebo v přítomnosti některých iontů a navíc svou tendencí vázat se na sklo a plast. Tyto vlastnosti vyžadují mimořádnou opatrnost při experimentálním zacházení.

Chemicky je JH ester, terpenoid. Je také epoxydem, což je biochemii dosti vzácná věc. Epoxyd je patrně formován epoxidázovým enzymem v CA.



Je transportován ve vazbě na transportní proteiny, které jej i chrání před degradací esterázami. Titr v hemolymfě je určován: velikostí syntézy JH a jeho uvolňování do hemolymfy, aktivitou degradačních enzymů, množstvím transportních proteinů.

The Location and Structure of the Corpus Allatum



- A. A mosquito
- B. A cockroach
- C. A hemipteran

Juvenoidy – umělé analogy JH

Juvenoidy jako je methopren, hydropren, kinopren, pyriproxifen a fenoxycarb jsou umělé přípravky imitující strukturu a účinky JHs, selektivně cílící na a narušující endokrinní sst hmyzu.

Zvlášť účinné mohou být jako larvicidy při hubení škůdců a vektorů přenášejících nemoci jako např. komárů.

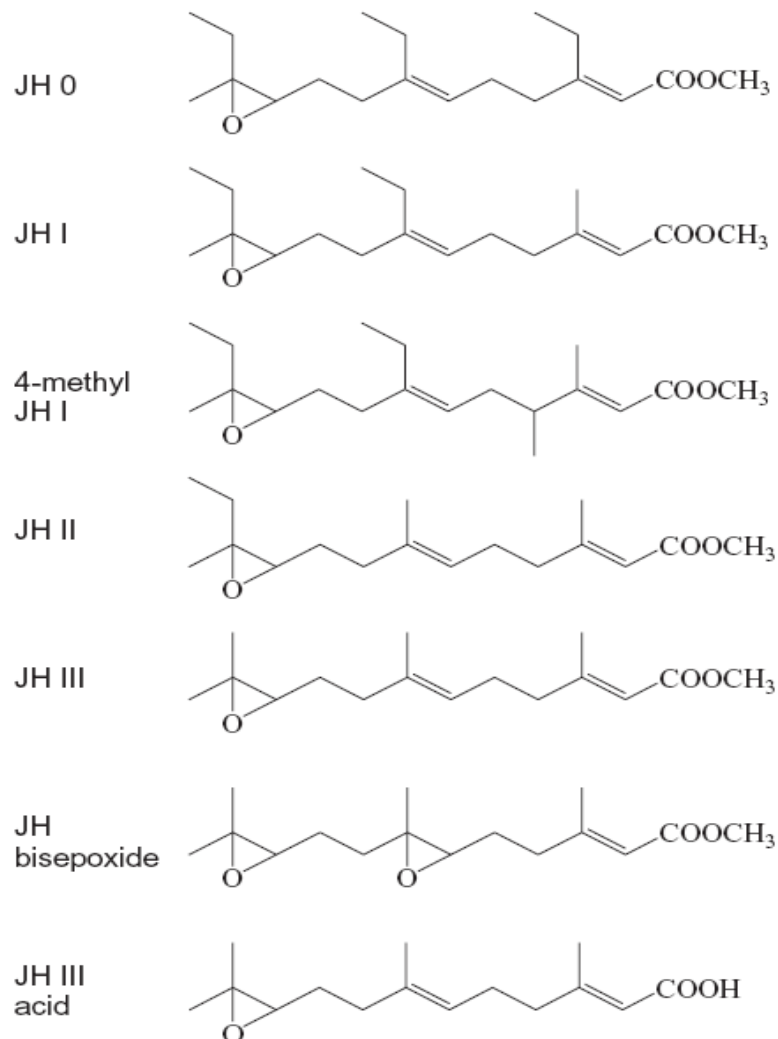


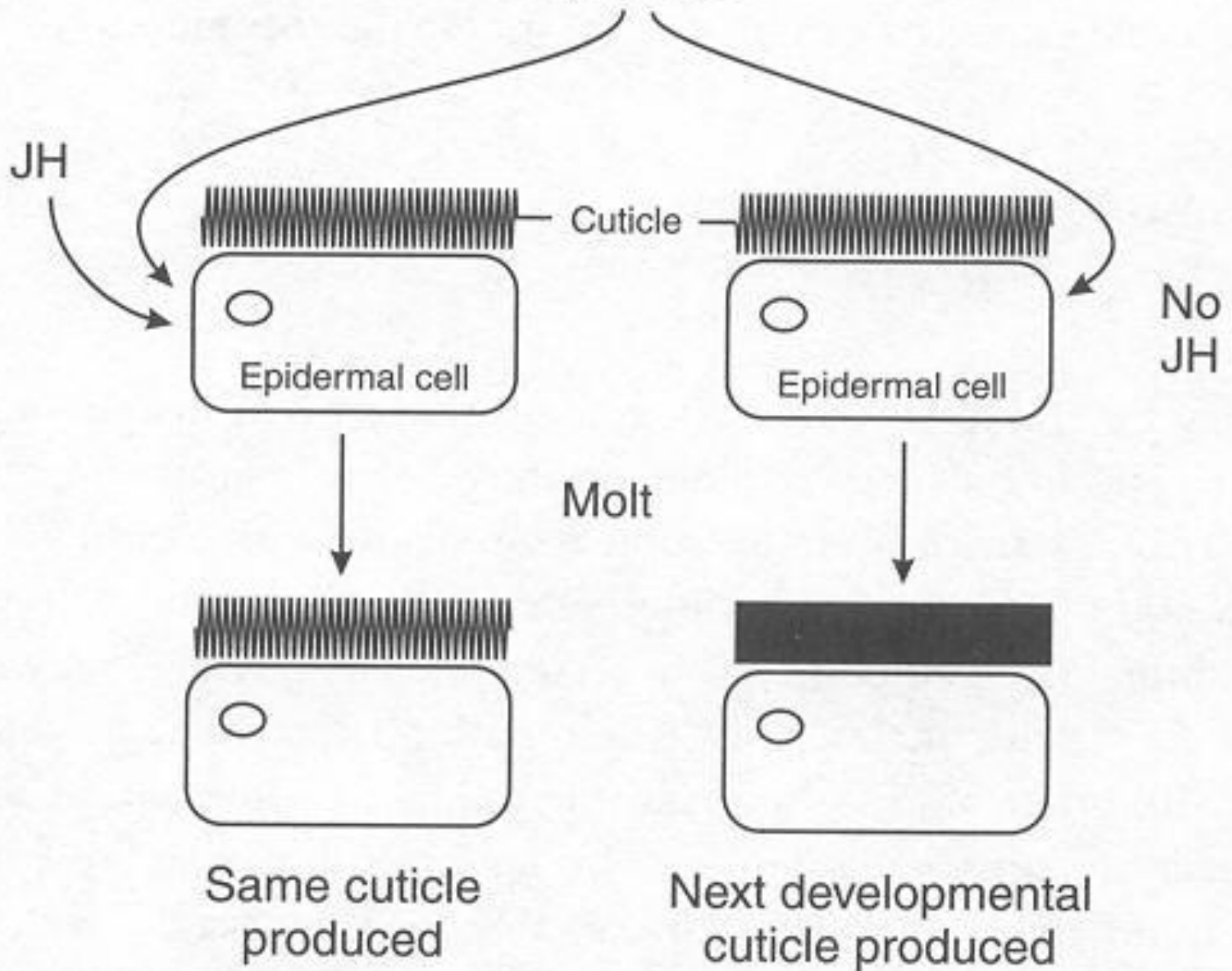
FIGURE 1.28. Some of the major juvenile hormones that have been identified in insects.

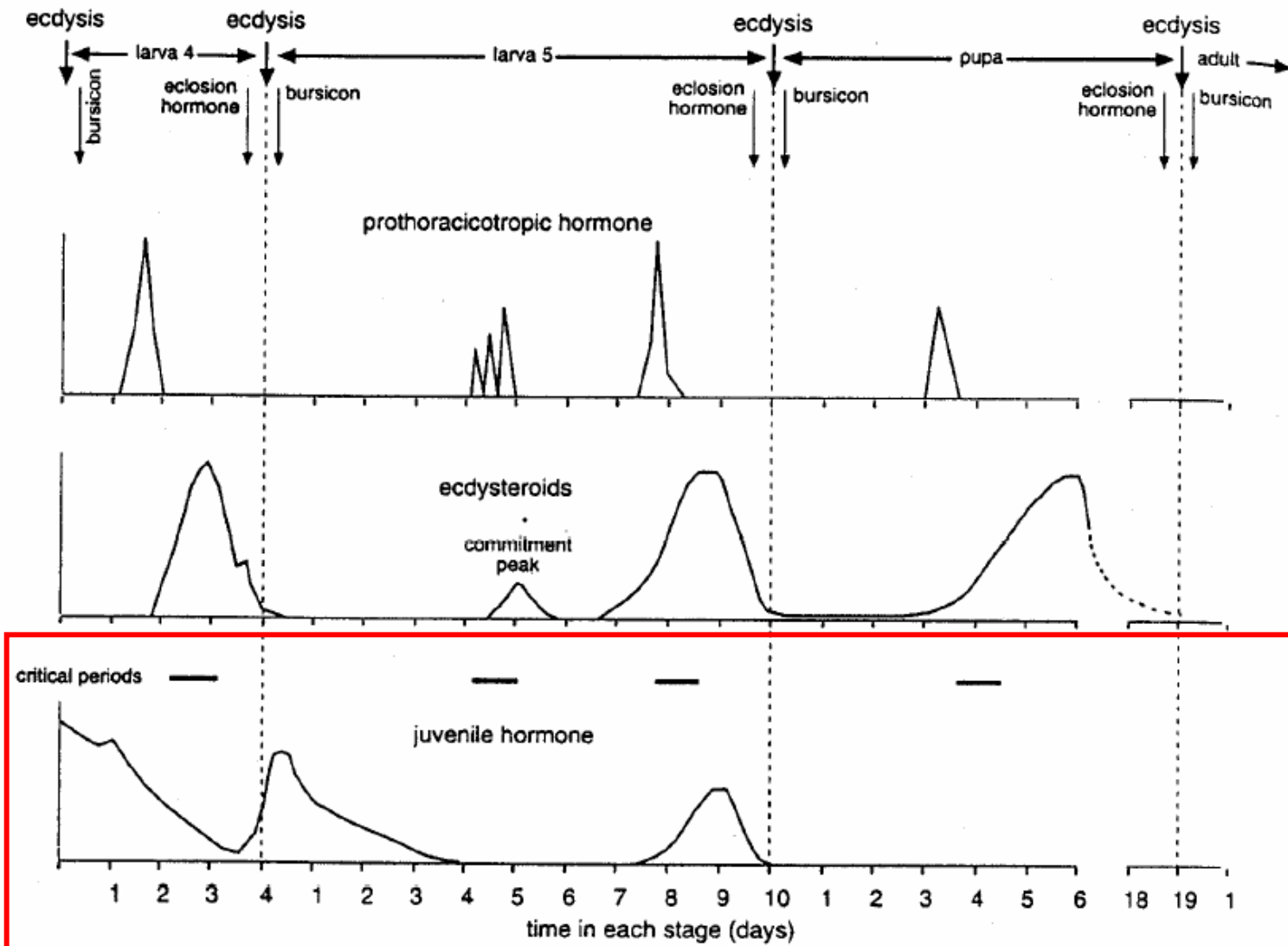
TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Eclosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

Ecdysteroid





Kritické periody JH – při svlékání I-I, JH je přítomen, Při svlékání I-k, v první k.p. není JH přítomen. Druhá k.p. řídí vývoj imaginálních disků.

Mozek řídí produkci JH prostřednictvím nervové regulace a tropních neurohormonů. Zpětnovazebná kontrola JH a z ovárií také existují.

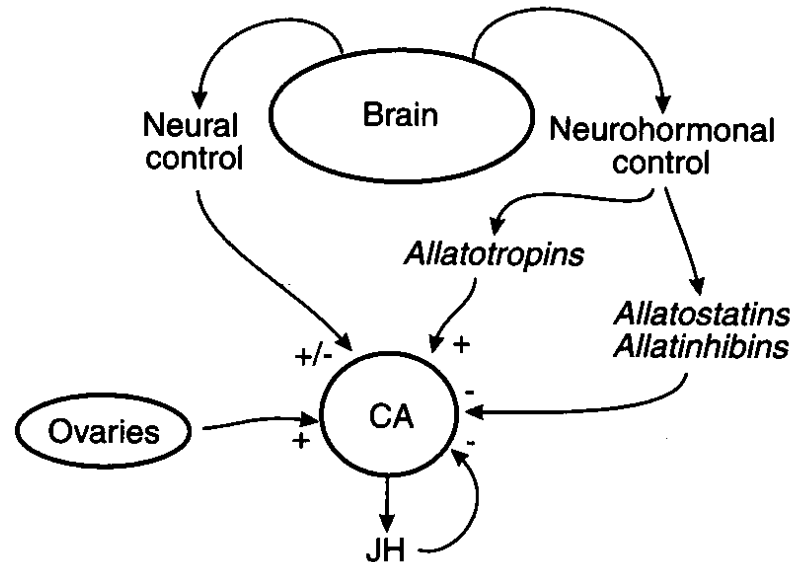
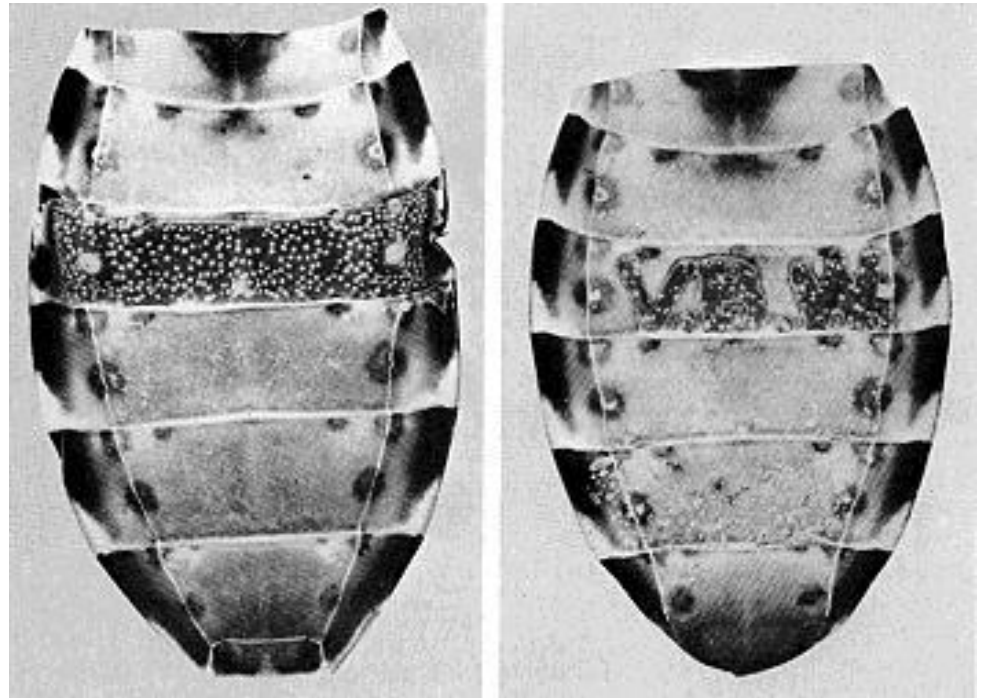


FIGURE 1.27 A summary of the ways that the corpus allatum can be regulated. The brain can stimulate or inhibit juvenile hormone synthesis by nervous or neurohormonal signals. The allatotropins stimulate JH synthesis; the allatostatins and allatinhibins inhibit it. There is some evidence for feedback regulation by circulating JH, and also stimulation by the ovaries.

JH působí přímo na epidermální buňky. Cílové tkáně jsou citlivé jen v určitých časových oknech



JH a juvenoidy

Zabraňuje imaginální metamorfóze a vyvolávají nadpočetné larvální stádium.

Z pohledu zájmů člověka bohužel není možné příliš doufat v úspěšnost boje proti hmyzu prekoceny a dalšími látkami, protože jejich působení je velmi různé u různých hmyzích skupin a na některé druhy nepůsobí vůbec. Obtížné načasování a rozpad v přírodě. Juvenoidy jsou v podstatě účinnější než samotný JH, protože jsou vysoce druhově specifické. Do těla se dostávají velice snadno - kutikulou do hemolymfy. Na rozdíl od vlastního JH juvenoidy při svlékacím procesu způsobují poruchy, např. hmyz není zcela schopen odvrhnout svlečku - **exuvii**, což vyvolá smrt, dále ovlivňují i embrya v samicích. Široká aplikace juvenoidů však není možná, protože se v přírodě rychle rozkládají a dále musí být aplikovány jen v určitém období vývoje. Používá se jich proti bavlníkovým plošticím napadajícím lesy, ovocné stromy, obilí. Největší uplatnění našly juvenoidy v boji proti skladištním škůdcům (ve skladech jsou stále podmínky).

Jeho sekrece z CA má dvě hlavní úlohy: řízení metamorfózy a regulaci vývoje reprodukčních orgánů. JH řídí stupeň a směr diferenciaci u každého svlékání.

V jádře se navazuje na receptor MET, transkripční faktor, který aktivuje – JH/MET signální dráha.

Eklozní hormon - EH

Truman, Nastavení času líhnutí.

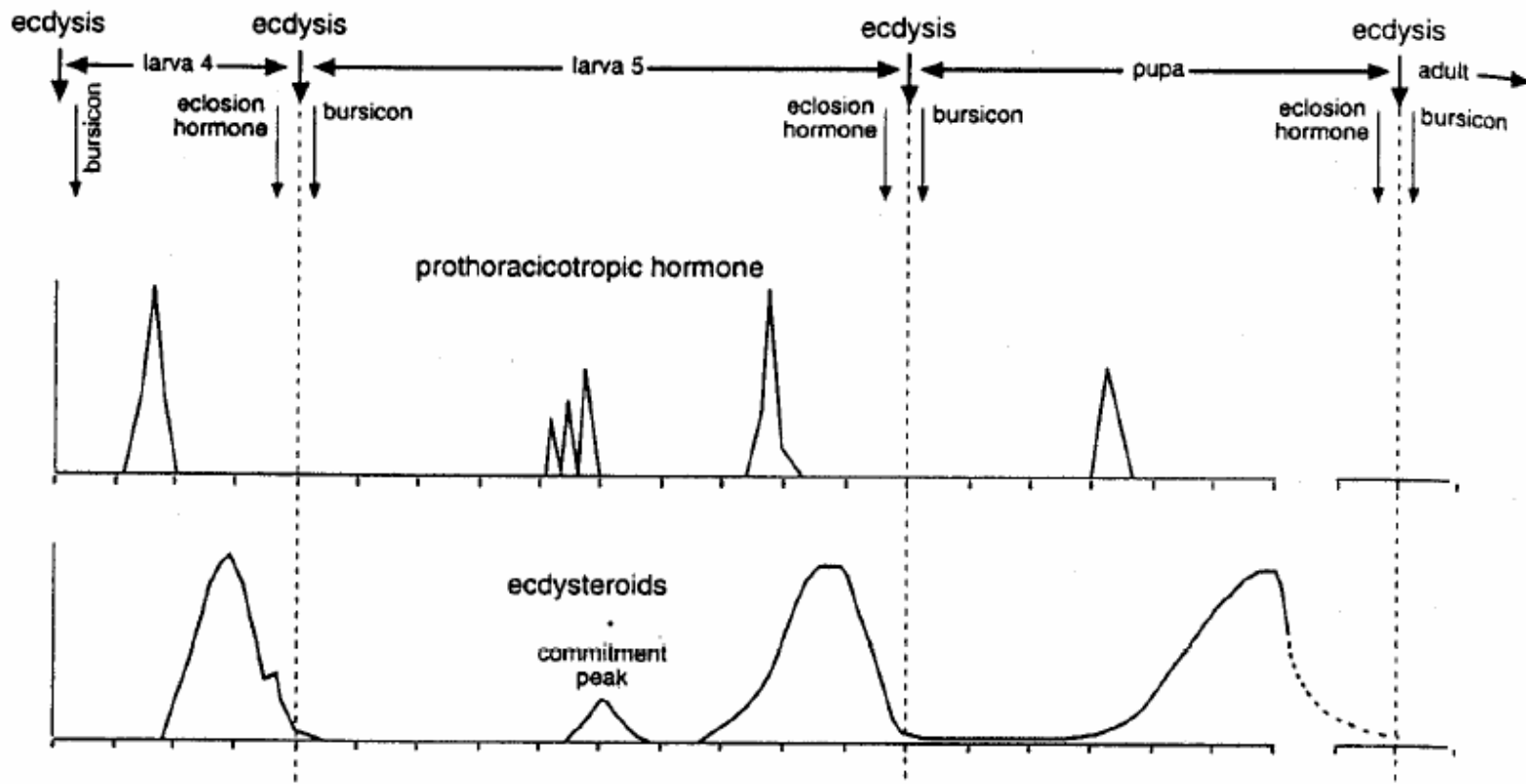
Křížová implantace mozkové tkáně přehodila časy líhnutí.

Implantovaná mozková tkáň v experimentu determinuje kdy má ekloze začít, způsob provedení je řízen hostícím tělem samým. Injikujeme-li ji stoupajícími dávkami EH, ekloze se posouvá o 24 nebo o 48 hodin, ale probíhá ve stejnou denní dobu.

Hyalophora cecropia
Ekloze ráno

Antheraea pernyi
Ekloze večer



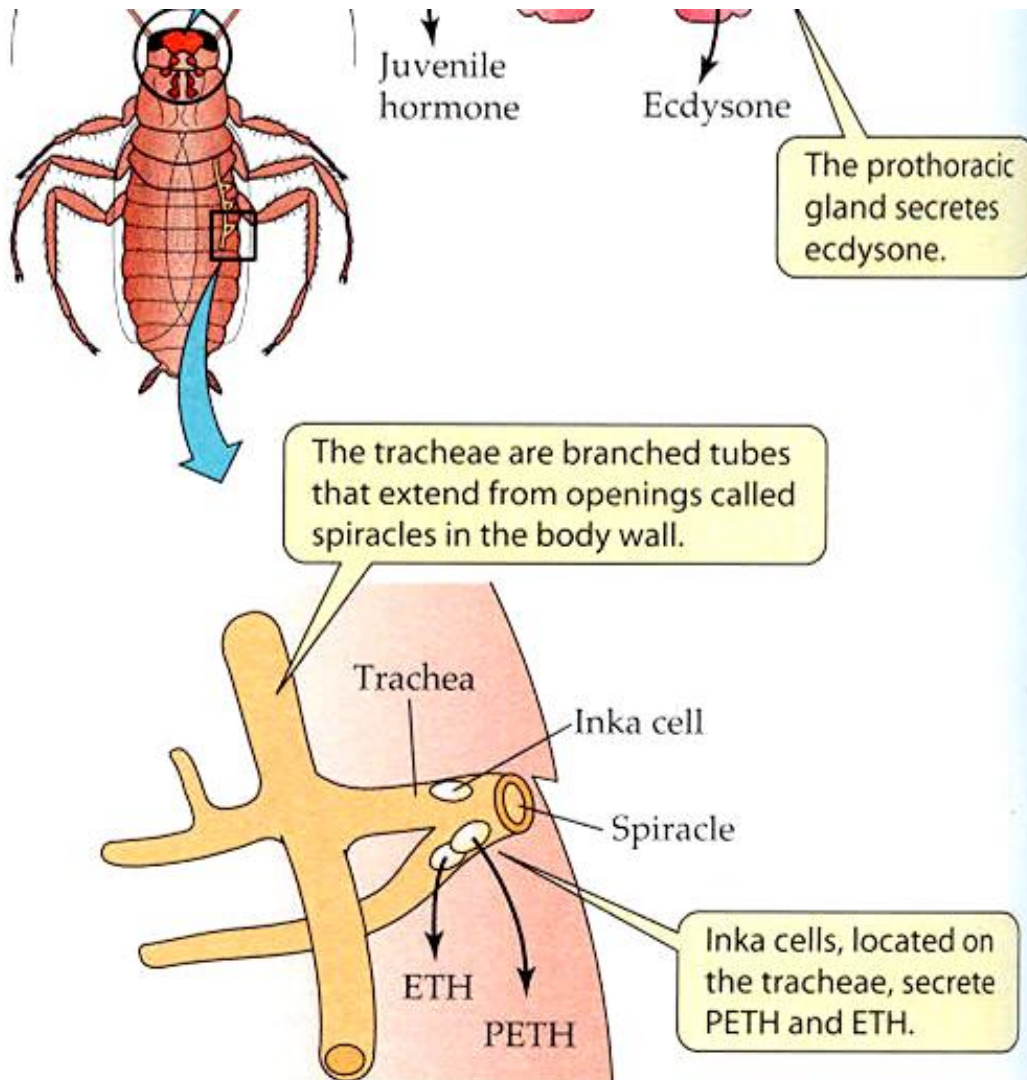


Těsně před eklozí hladiny ekdysteroidů klesají a z CC je uvolněn EH aby spustil eklozní chování a asi i vylití cementových substancí z Versonových žlaz.

Pád ECD je nezbytný pro uvolnění EH a nástup citlivosti tkání.

Ekdyse má tři fáze: přípravná fáze (výběr místa pro svlékání, pohyby vedoucí k odtržení nové kutikuly od staré). Ekdysiální fáze (stereotypní pohyby vedoucí k prasknutí a odhození exuvie. Nakonec postekdyšiální perioda (kutikulární expanze, sklerotizace a melanizace). Dokonalá souhra nervosvalových a biochemických pochodů je tu podmíněna přesně načasovaným vyléváním příslušných hormonů.

Epitracheální žlázy



Truman používal izolovanou břišní nervovou pásku *Manduca sexta*. Systém fungoval, pokud ovšem nebyl narušen tracheální systém. To ukázalo na přítomnost dalších řídicích míst (Inka cells - Epitracheální žlázy). Vedlo k objevu dalších etotropních hormonů.

TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Ecdysis hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

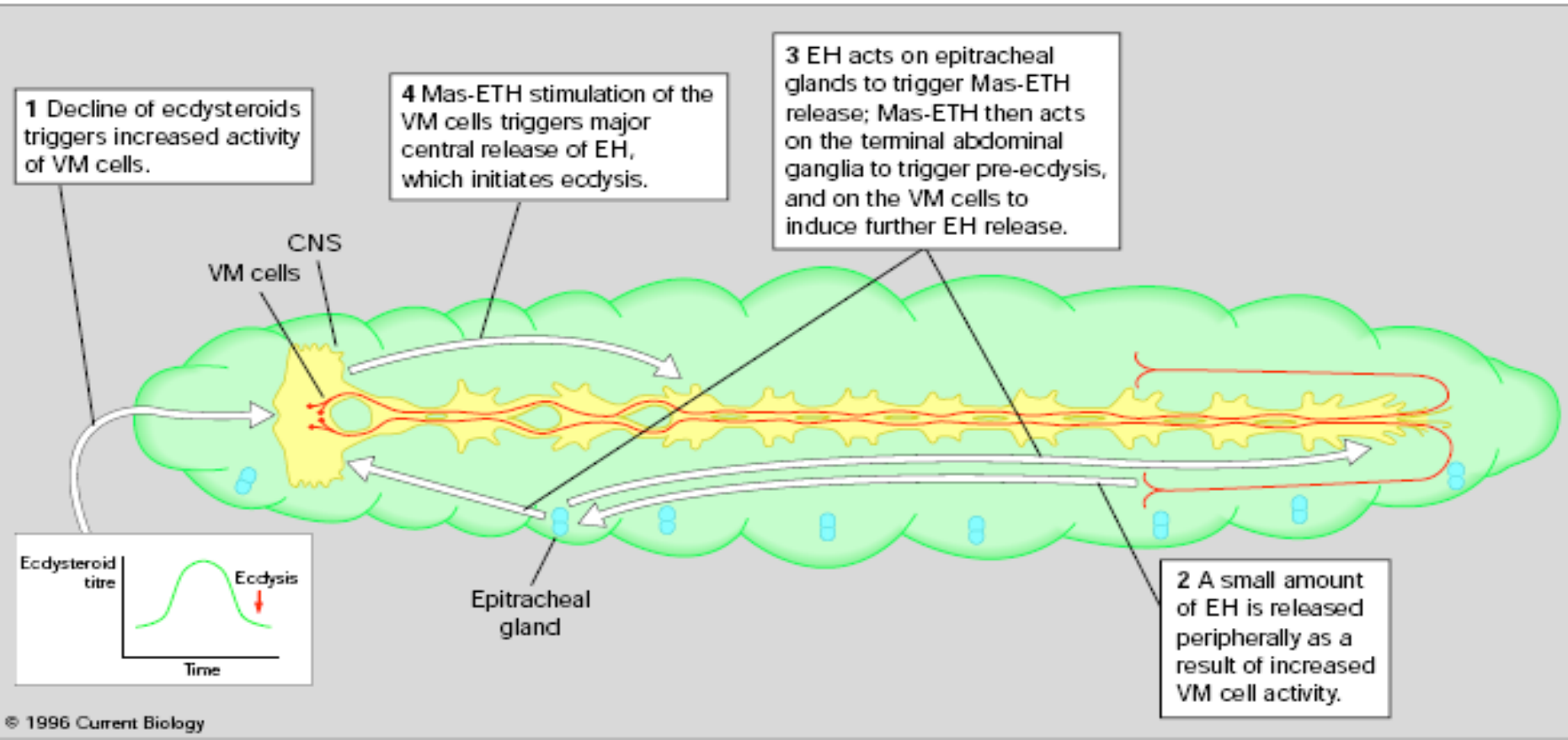
Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Eclosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

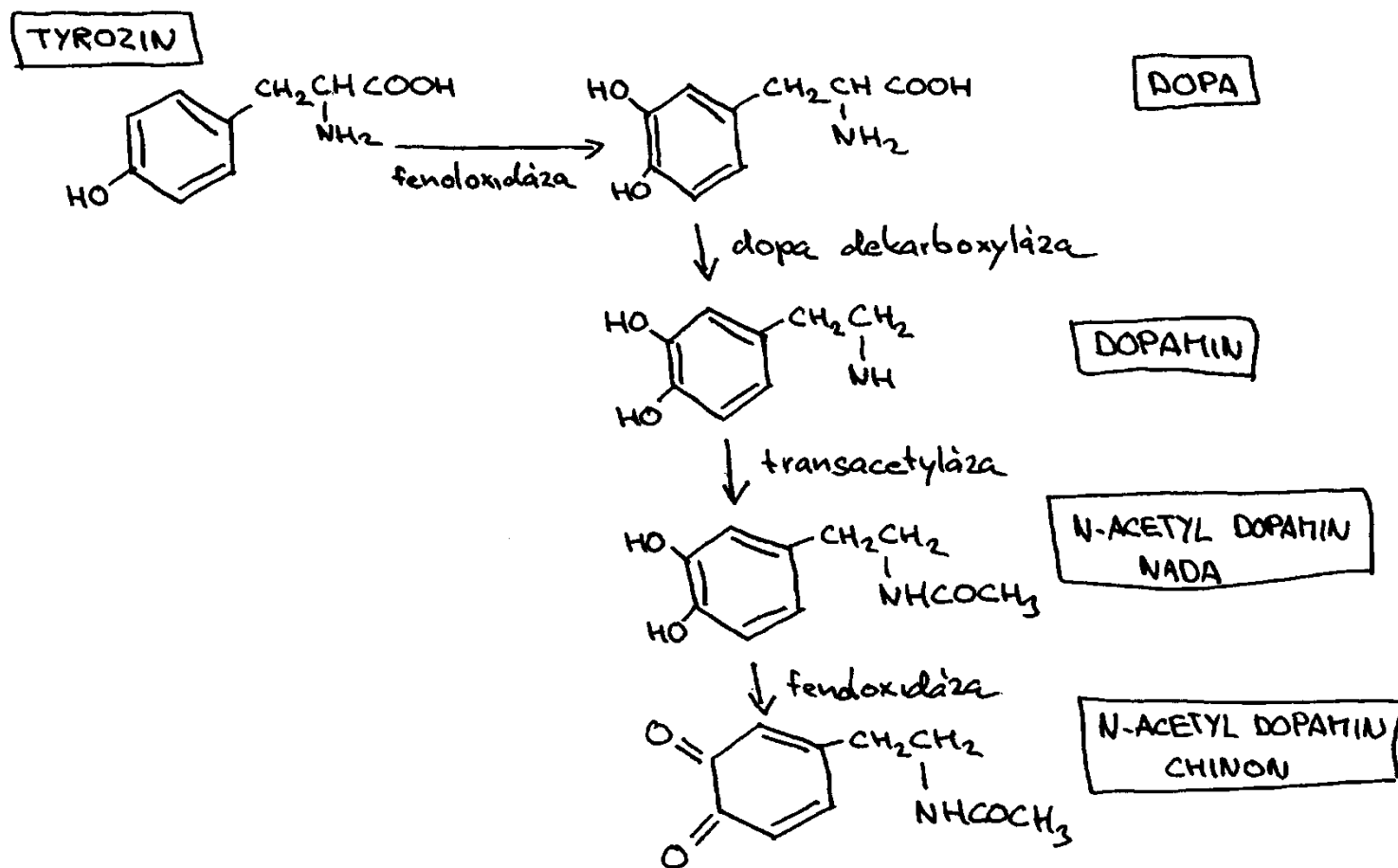
Pozitivní zpětná vazba zajišťující rychlé odvržení kutikuly. EH stimuluje Inka cels - Epitracheální žlázy. Ty produkují ETH a PETH, které působí na zadečková ganglia a řídí chování, ale i stimulují další produkci EH z mozku. Zpětnovazebný systém akcelerující svlékání.



Proposed model for the interactions of EH and Mas-ETH and their roles in triggering pre-ecdysis and ecdysis behaviors (see text for details).

Bursicon, vytvrzovací hormon

Reguluje syntézu fenoloxidázových enzymů podobně jako steroidy.
Fenoloxidázová kaskáda



Fraenkel, 60.léta

Ptilinum mouchy Tsetse (*Glossina morsitans morsitans*)

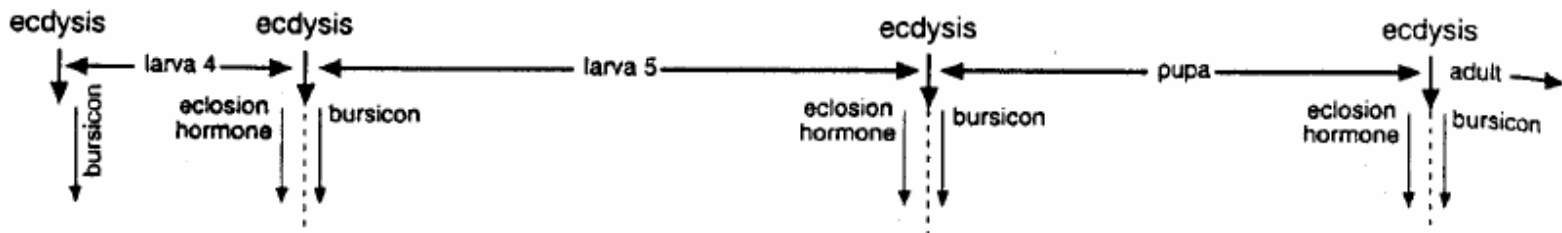
Mladá moucha dosud s měkkou kutikulou se prodírá k povrchu pomocí ptilina.
Teprve až když receptory na hlavě nehlásí překážky, může se spustit sklerotizace – úkol pro hormonální signál bursikonu.



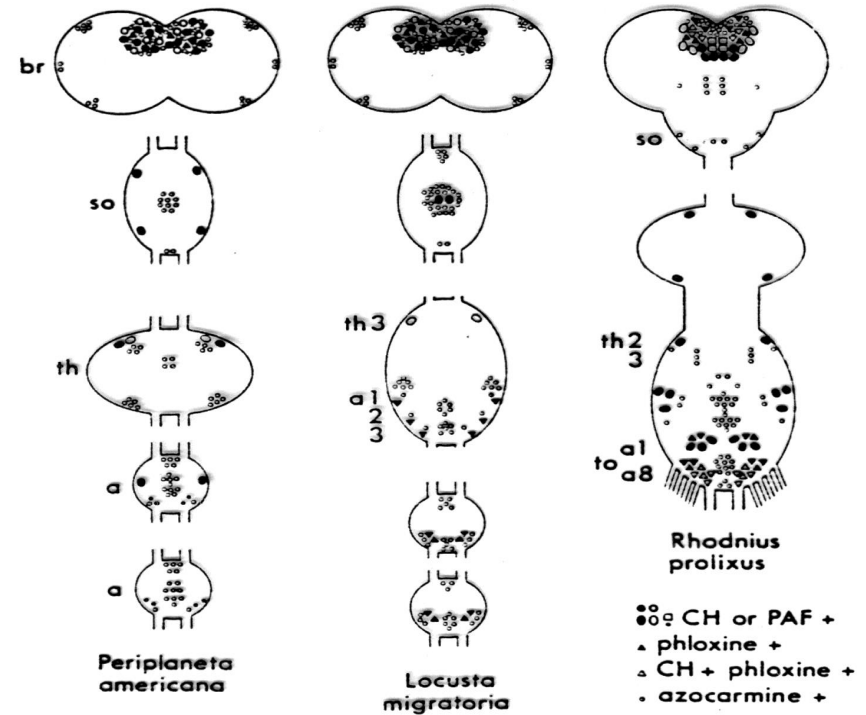
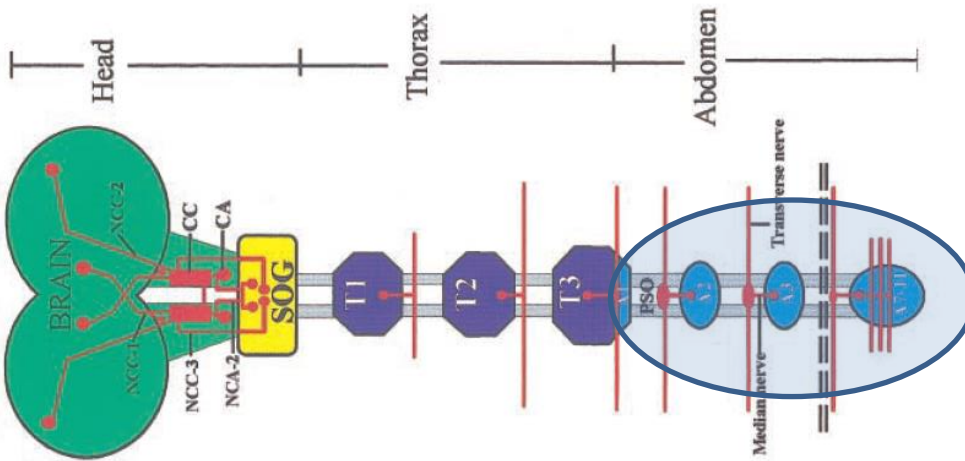
TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Eclosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.



Bursikon je sekretován ze segmentálních periviscerálních orgánů spojených s abdominálními ganglii asi jednu nebo dvě hodiny po uvolnění EH.



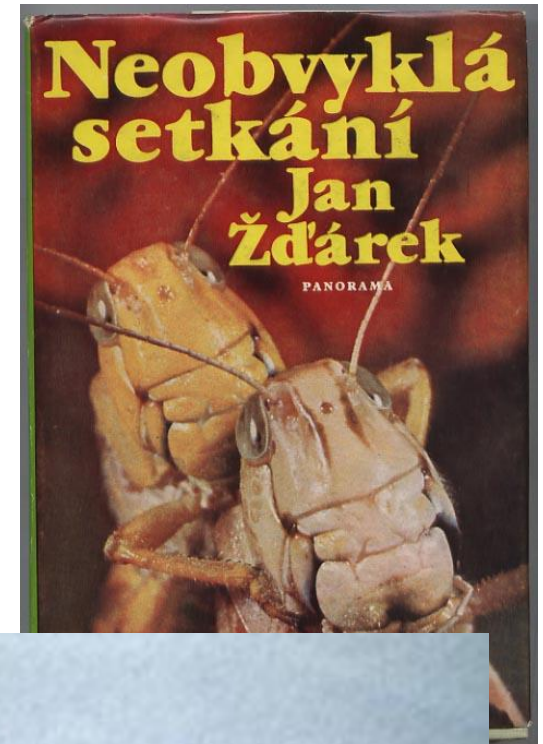
Dva další kardioaktivní peptidy usnadňují proud hemolymfy do křídel.

Jan Žd'árek:

Další synchronizační neuropeptidy:

1. Imobilizační faktor PIF. Pokud injikujeme hemolymfu z oranžového stádia do larvy mladší, larva se předčasně přestane pohybovat.
2. ARF anterior retraction factor, které lze izolovat z larev vstupujících do puparizace. Je-li pak injikován do larev v době před stádiem červeného spirakula, tento faktor vyvolá předčasnou retrakci ústního ústrojí a hlavy.
3. PTF puparium tanning faktor urychluje vytvrzování zadní části těla. Přední a zadní část těla tvrdne různou rychlostí. Je-li larva ligaturována na začátku puparizace, vytvrdí se pouze hlava, zadeček si ponechá larvální tvar a bílou barvu. Injekce hemolymfy z normálně vytvrzené larvy do zadečku s permanentní larvální kutikulou vede k jeho vytvrzení.

Bursikon tedy podobně jako PTF a ekdysteroidy řídí FO kaskádu.



Hormony a metabolismus

Přehled hmyzích hormonů

1. Ekdysteroidy

- ekdyson, 20-hydroxyekdyson (20-E), makisteron A (=24-metyl-20E), 2-deoxyekdyson, 26-hydroxyekdyson a další

2. Juvenilní hormony

- JH-I, JH-II, JH-III, JH-0, 4-metyl-JH-I, kyselina juvenilního hormonu

3. Peptidické neurohormony

I. Hormony řídící metabolismus a homeostázu

1. Adipokinetické hormony (AKH) a hypertrehalosemické hormony
2. Diuretické hormony
3. Antidiuretické hormony
4. Chloride transport stimulating hormone a ion transport peptide

II. Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst

1. Prothoracikotropní hormon (PTTH) a bombyxin
2. prothoracikostatický hormon (PTSH)
3. Allatostatiny a allatotropin
4. PBAN I, II, III (pheromone biosynthesis activating neuropeptide)
5. Ekložní hormon a *ecdysis triggering hormone (ETH)*
6. Burzikon
7. Faktory regulující puparizaci much
8. Diapauzní hormon

III. Hormony řídící pohlavní funkce

1. stimulační gonádotropní neurohormony (gonadotropiny):
 - ovary maturing parsin (OMP)
 - egg development neurohormone (EDNH) (=ovarian ecdysteroidogenic factor)
2. inhibiční neurohormony (antigonadotropiny, folikulostatiny):
 - neuroparsin
 - oostatické hormony a TMOF (trypsin-modulating oostatic factor)

VI. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy)

1. Proctolin
2. Kardiostimulační hormony - crustacean cardioactive peptide (CCAP)
3. Skupiny myotropních neurohormonů - myokininy, sulfakininy, pyrokininy, tachykininy, myoinhibiční peptidy, periviscerokininy, FMRF-amid

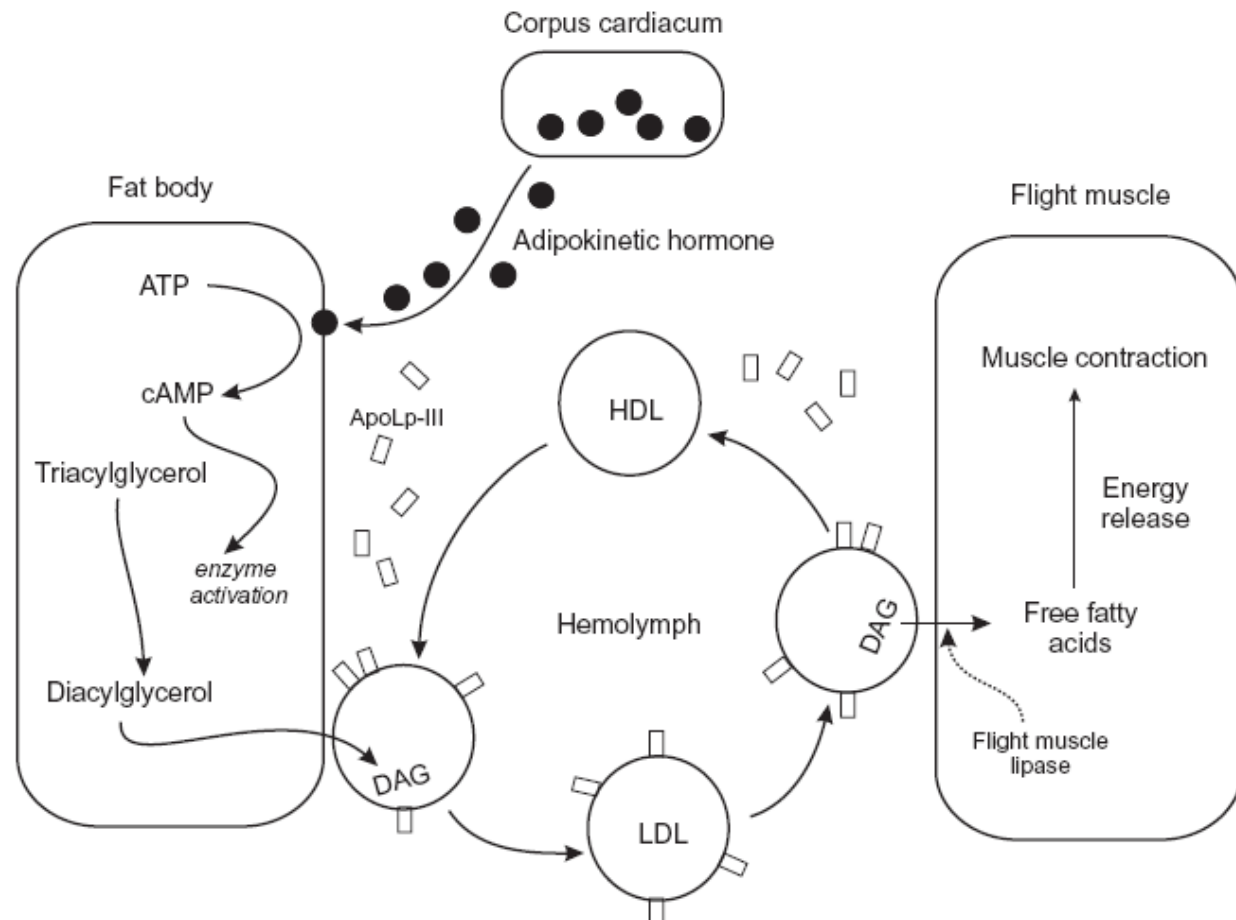
V. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny)

1. PDF - pigment dispersing factor
2. MRCH - melanization and reddish coloratig hormone (identický s PBAN)

AKH - adipokinetický hormon



Mobilizace lipidů pro dlouhý let saranče.
Tvorba transportní podoby lipidů a zásobení svalů z tukového tělesa



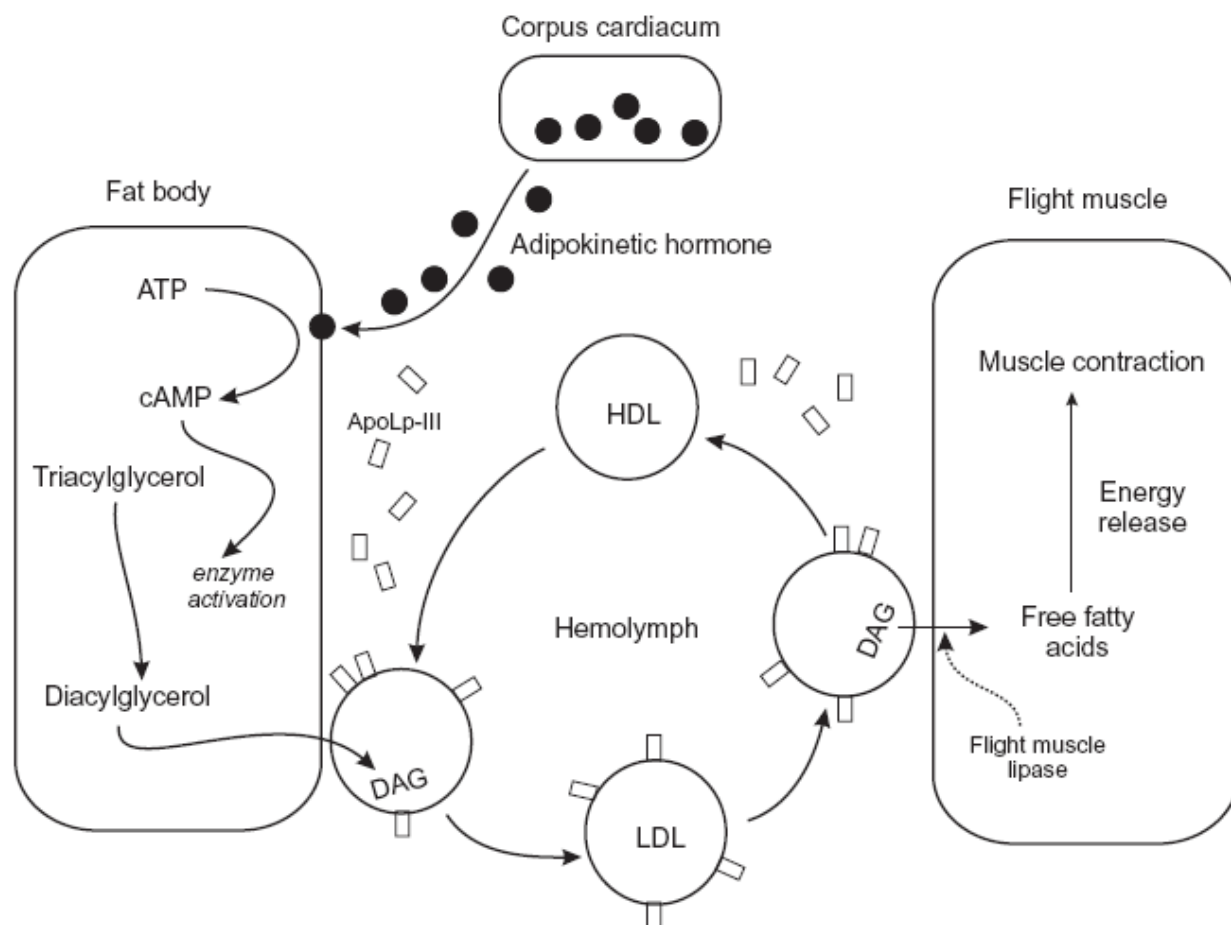
AKH - adipokinetický hormon



Během asi 15 minut je z CC na nervový stimul produkován a uvolňován. Tato změna je spojena se stonásobným zvýšením oxidace živin potřebných pro získání energie pro dlouhodobý let. Vysoká hladina lipidů inhibuje uvolňování AKH a nízká hladina trehalózy stimuluje.

Svaly se v přítomnosti AKH přepínají ze sacharidového metabolismu na lipidový. AKH má vedlejší efekt, je také kardioakcelerátorem.

Antagonista je inzulín-like hormon, zvyšuje zásobní TG



Proctolin

Prvním hmyzím identifikovaným neuropeptidem byl **proctolin**. První zprávy o něm jsou z poloviny 70tých let. Proctolin je produkován a vylučován terminálním zadečkovým gangliem, mozem a periferními nervy. Ovlivňuje aktivitu viscerálních svalů –srdce, střeva, recta, ale také skeletálních svalů. Bývá popisován jako transmitter nebo neuromodulátor.

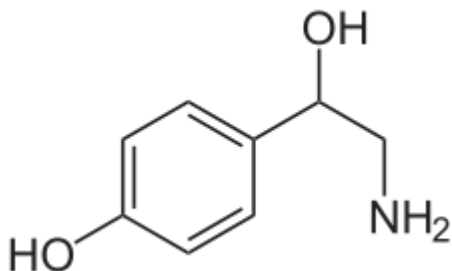
Octopamin



Široce používán hmyzem, koryši i pavouky při chování náročném na energii (flying, egg-laying, and jumping).

Hladina **octopaminu** u saranče vzrůstá z 0,3 na 1,7 nM během prvních 5 minut letu.

Neurosekretorické nepárové DUM (dorsal unpaired median) buňky u svalů nohy sarančete produkují octopamin a uvolňují jej v blízkosti svalů, který reaguje znásobením svého napětí. Uvolňování octopaminu je zřejmě rozšířeno i na mnohé další hmyzí orgány přičemž se uvažuje o tom, že hraje podobnou roli jako noradrenalin u obratlovců - nastavuje organismus na maximální metabolickou aktivitu svalů.



Hladové larvy drosophil se pohybují rychleji a hledají potravu. Hlad zvyšuje hladinu oktopaminu. Ten stimuluje motorické synapse.

Koon *et al.* provide evidence that in starving *Drosophila* octopamine, released by modulatory neuromuscular terminals, triggers a locomotive search behavior.

Octopamine, originally discovered in the octopus, is the fly's stand-in for noradrenaline.

Notably, secreted octopamine boosts both the modulatory terminals themselves as well as neighboring excitatory neuromuscular terminals.

These findings illustrate local mechanisms of aminergic signaling in control of synaptic plasticity.

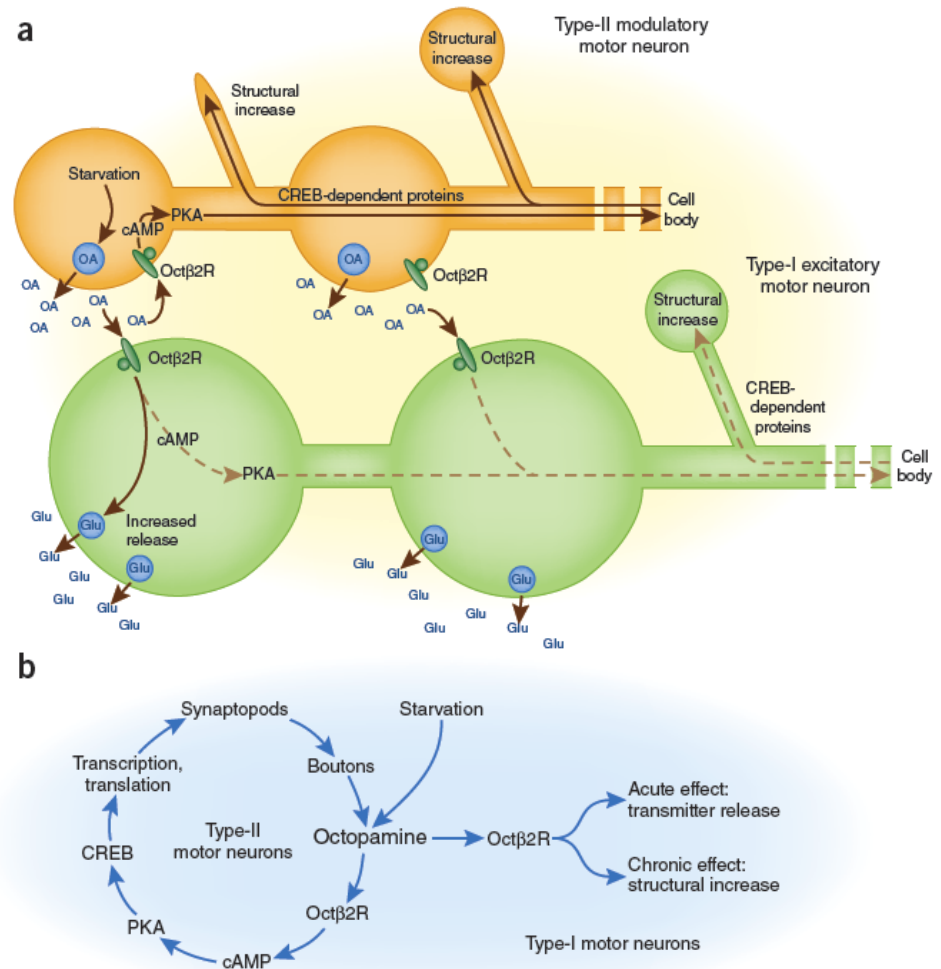
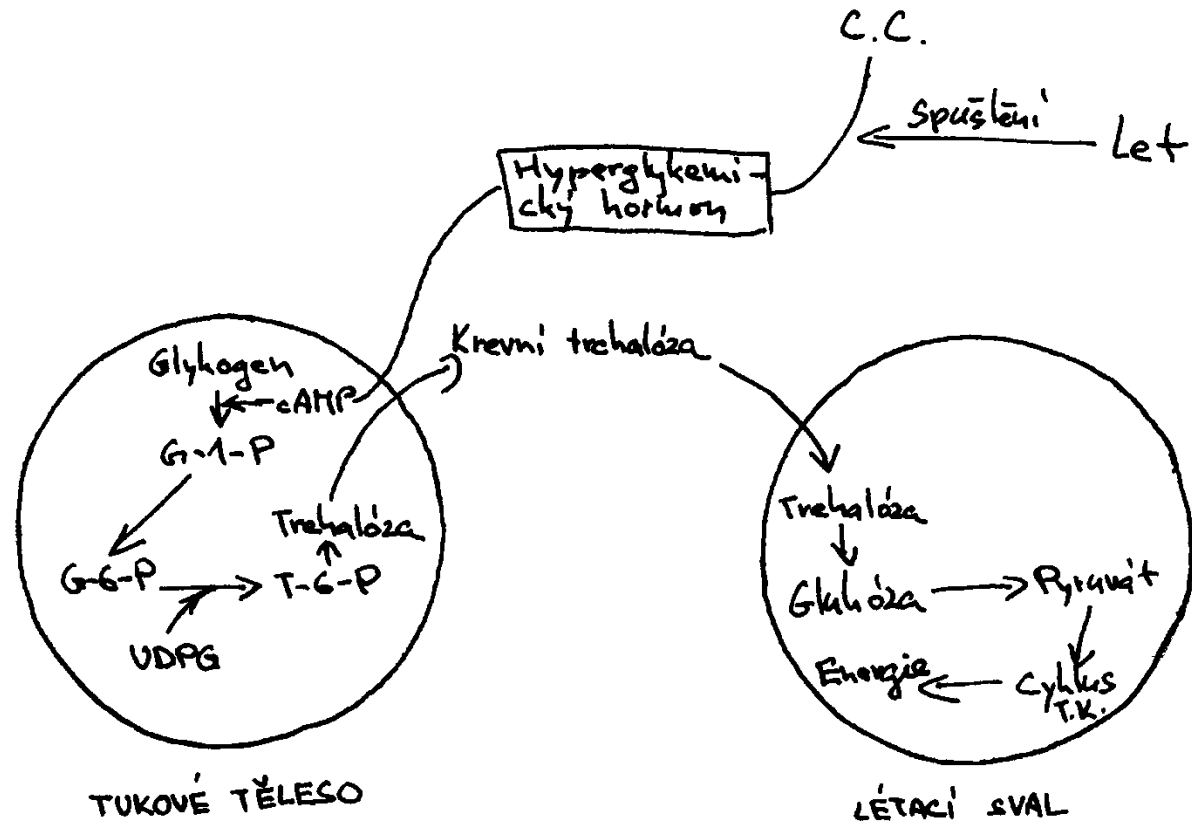


Figure 1 Octopamine and starvation behavior. (a) Interaction between aminergic modulatory and glutamatergic excitatory neurons mediating starvation behavior in the *Drosophila* larval neuromuscular system. OA, octopamine; Glu, glutamate; Oct β 2R, OA receptors. Dashed lines denote putative pathways; solid lines denote established pathways. (b) Scheme of the feedback loop underlying starvation behavior. Enhanced transmitter release constitutes functional plasticity; structural increase constitutes structural plasticity.

Hyperglykemický hormon, Trehalagon

Hyperglykemický hormon (Trehalagon) je rovněž neuropeptidem produkovaným v CC. Jeho produkce prudce roste po začátku letu - mobilizuje zásobu krevní trehalózy - hlavního energetického transportujícího sacharidu hmyzu. Je-li uvolňování hormonu zabráněno přetěním nervů mezi mozkiem a CC, dojde k pádu titru krevní trehalózy, která vede až k zastavení letu v důsledku nedostatečného přísunu energie. I on má svého antagonistu (podobu inzulínu).



Trehalogon – uvolňuje transportní cukr trehalózu z tukového tělesa.

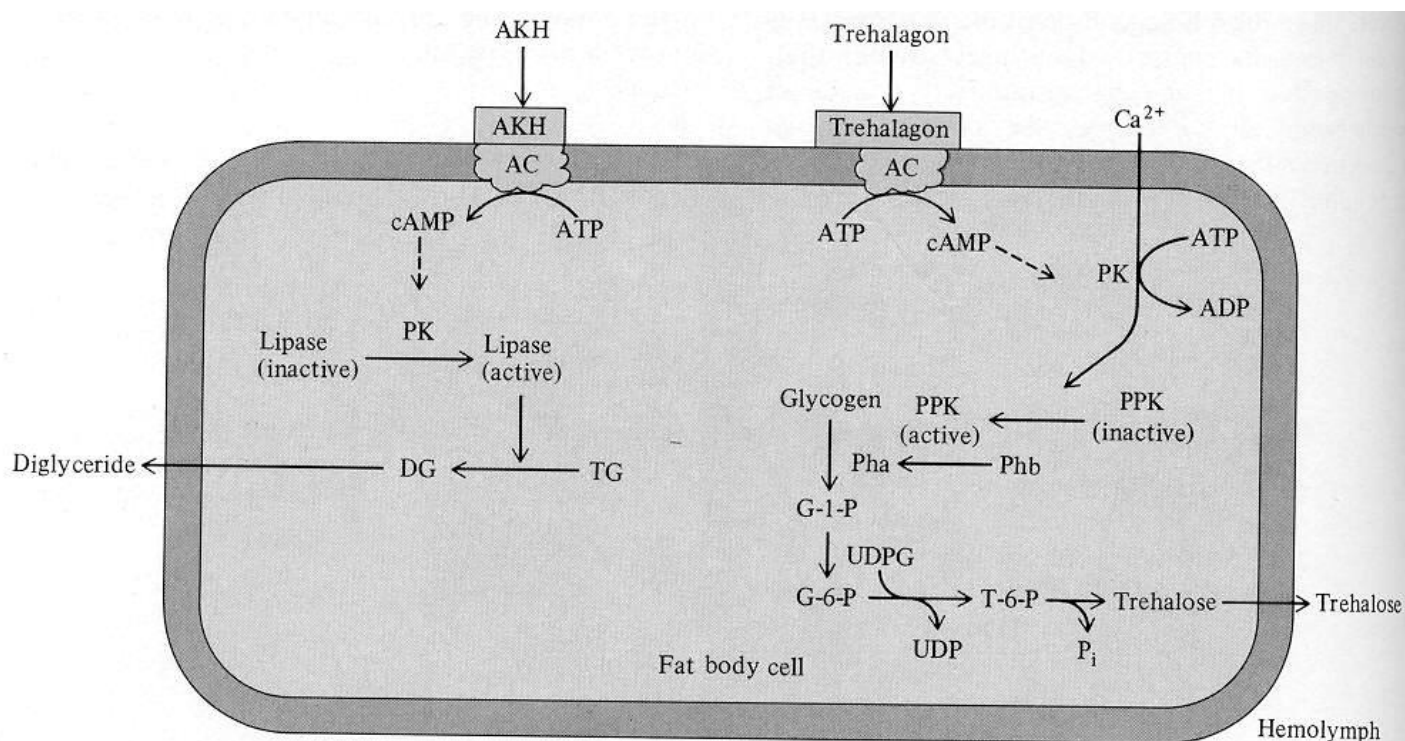


FIGURE 11-25 Possible scheme for mode of action of adipokinetic hormone (AKH) in stimulating diglyceride production, and trehalagon in stimulating trehalose release from fat body cells. Abbreviations are as follows: AC, adenyl cyclase; TG, triglyceride; DG, diglyceride; PK, protein kinase; PPK, Phosphorylase kinase; Ph, phosphorylase; G-1-P, glucose-1-phosphate; G-6-P, glucose-6-phosphate; UDPG, uridine diphosphosphate; UDP, uridine diphosphate; T-6-P, trehalose-6-phosphate. (Modified from Steele 1985.)

Negativní zpětná vazby řídí hladinu Glc.

Stejně jako obratlovci, mnoho bezobratlých dokáže regulovat extracelulární glukózu. Např. u korýšů (krabi, krevety, garnáti) neurohormon **CHH – crustacean hyperglycemic hormone**.

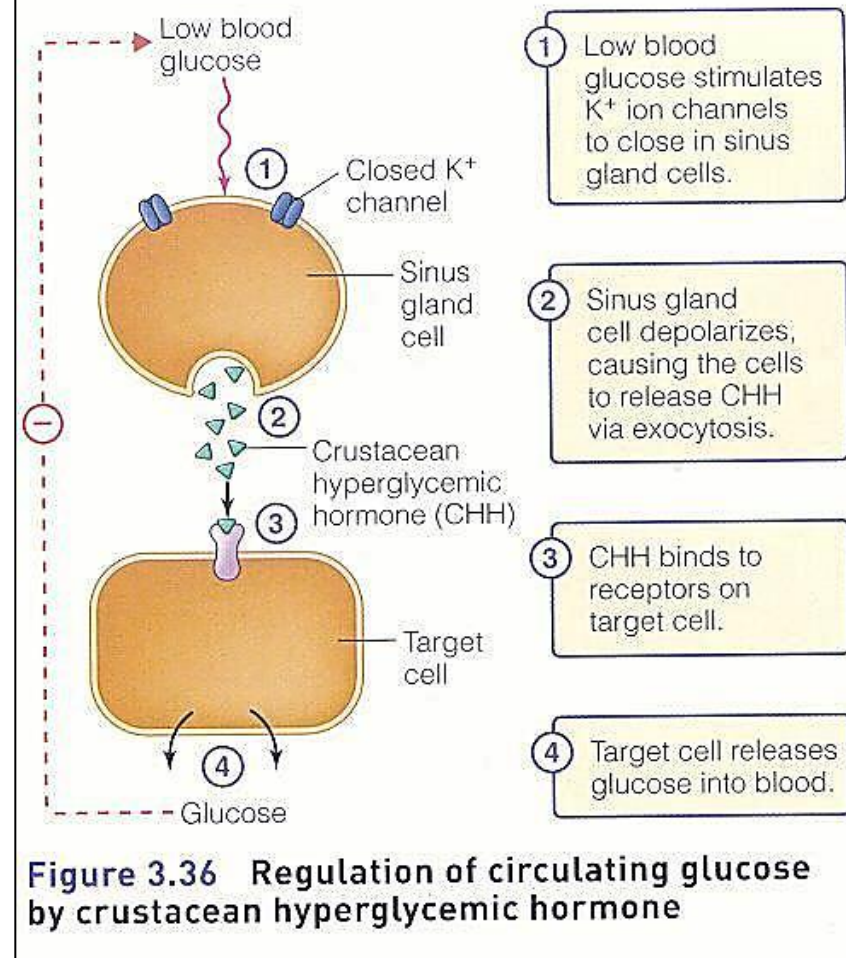
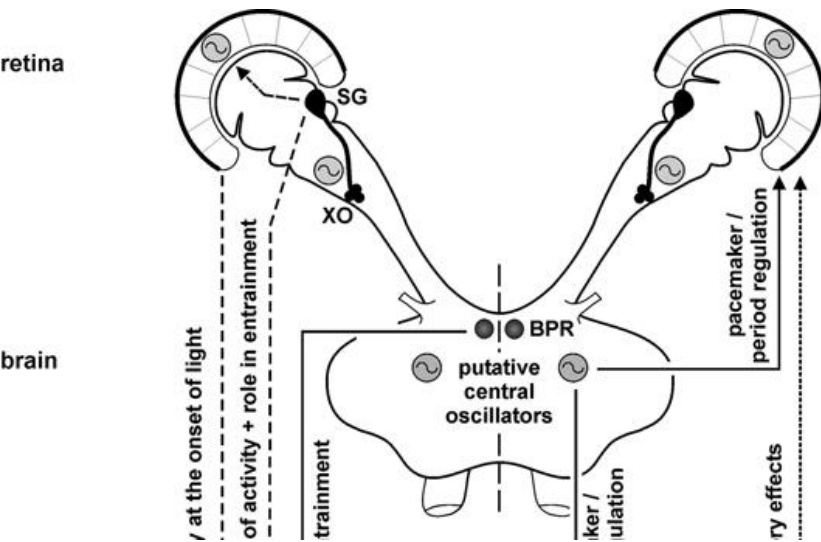
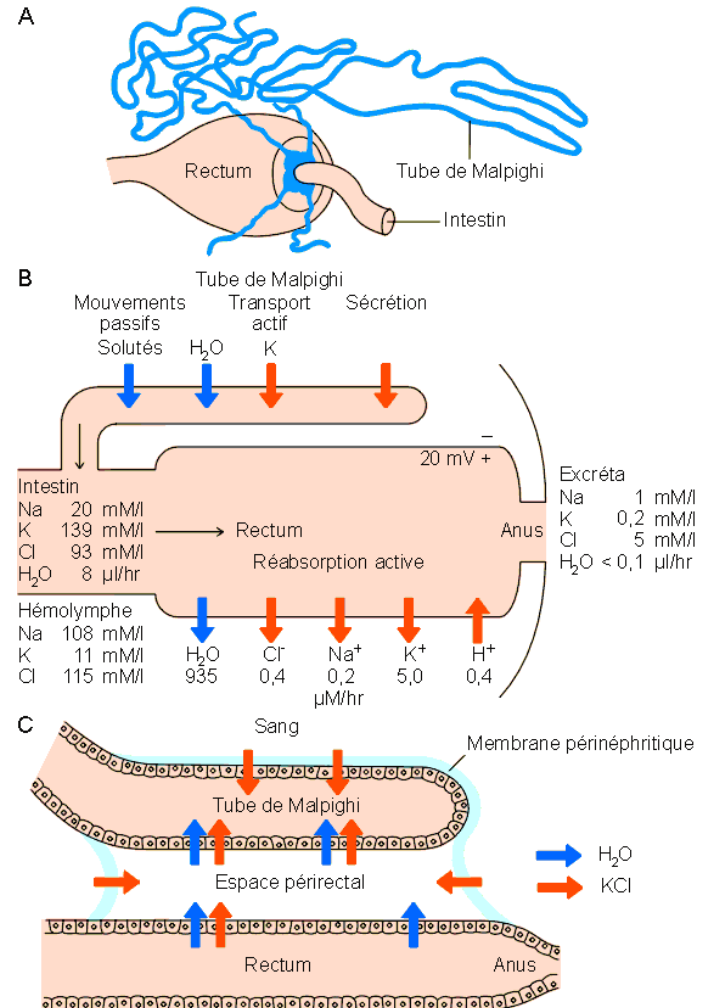


Figure 3.36 Regulation of circulating glucose by crustacean hyperglycemic hormone

CHH byl poprvé objeven když badatelé injikovali kraby extraktem tkáně z oční stopky jiných krabů a extrakty způsobily hyperglykémii – zvýšení hladiny Glc. CHH je syntetizován v tělech sekretorických neuronů, které jsou nahloučeny v oblasti zvané X orgán v oční stopce. Výběžky odtud vedou do oblasti zvané sinusová žláza, která slouží jako skladovací a vylučovací orgán předávající CHH do cirkulace. Nízká hladina Glc prostřednictvím uzavření K^+ kanálů vede k sekreci exocytózou. V cílových tkáních vede k uvolňování Glc.

•Antidiuretický hormon

Ovlivnění tvorby filtrátu v malpigických trubicích



Další hormony řídí funkce ovárií, vitelogenezi, embryogenezi, Chování.

Řada hormonů známých od obratlovců ale v jiné funkci (inzulín, gastrin, somatostatin, glukagon, melatonin).

Diapauzní hormon B.m.

CNS přijímá informace o vnějším prostředí a ovlivňuje sekreci řídícího peptidického hormonu. V létě za vysokých teplot a dlouhého dne samice uvolňují diapauzní faktor z párovitých neurosekretorických buněk v podjícnové uzlině. Nově tvořená vajíčka jsou pod jeho vlivem a vstupují do diapauzy a přezimují.



Types of Hormones in Insects

- **Steroid hormone**
 - **ecdysteroids**
- **Sesquiterpenes**
 - **juvenile hormones**
- **Peptide hormones**
 - **prothoracicotropic hormone (PTTH)**
 - **many others**
- **Biogenic amines**
 - **octopamine**
 - **serotonin**

Feromony – exokrinní,

vábění opačného pohlaví a spuštění sexuálního chování
vábění obou pohlaví dohromady
poplach
rozptýlení po okolí
tah

- sexuální feromony
- agregační feromony
- poplachové feromony
- disperzní feromony
- migrační feromony

Včely:

synchronizace vývoje (akcelerace nebo inhibice)

inhibice ovárií

určení kast (u larev termitů) nebo změny v chování

včelích dělnic z úlových včel - kojiček-3, stavitelek-4, čističek-1, krmičky-2, stražkyně5
na létavky-6.

- maturační feromony
- substance královny
- modifikátory kast



Neuropeptidy *D. melanogaster*

Table 3
Neuropeptides and their receptors in *Drosophila melanogaster*^a.

Peptide gene	Annotation	Peptides	Receptor	Receptor if not GPCR
Adipokinetic hormone (AKH)	CG1171	AKH	CG11325	
Allatostatin A (AstA)	CG13633	AstA 1-4	CG2872 CG10001	
Allatostatin B (AstB/MIP)	CG6456	AstB 1-5	CG30106 CG14484	
Allatostatin C (AstC)	CG14919	AstC	CG7285 CG13702	
Amnesiac (amn)	CG11937	3 putative	nd	nd
Apis-ITG-like	CG8216		nd	nd
Bursicon alpha subunit (burs)	CG13419	Burs	CG8930	
Bursicon beta subunit (pburs)	CG15284	pburs	CG8930	
CAPA-PVK/PK	CG15520	CAPA-PVK1-2 CAPA-PK ^b	CG14575 CG9918	
CCHamide (CCM)	NP650285 ^c	CCH 1-2	nd	nd
Corazonin (CRZ)	CG3302	CRZ	CG10698	
Crustacean cardioactive pept. (CCAP)	CG4910	CCAP	CG6111	
Diuretic horm. 31 (DH ₃₁) (Calcitonin)	CG13094	DH ₃₁	CG17415	
Diuretic horm. 44 (DH ₄₄) (CRF)	CG8348	DH ₄₄	CG8422	
Ecdysis-triggering hormone (ETH)	CG18105	ETH1-2	CG5911	
Eclosion hormone (EH)	CG5400	EH	CG10738	Guanylyl cyclase
FMRFamide	CG2346	dFMRFa1-8	CG2114	
Glycoprotein hormone alpha2 (GPA2)	CG17878	GPA2	CG7665	
Glycoprotein hormone beta5 (GPB5)	CG40041	GPB5	CG7665	
Hugin (hug)	CG6371	Hug-PK ^d	CG8795 CG8784	
Ion transport peptide/CHH (ITP)	CG13586	ITP, ITPL1-2	nd	nd
Insect kinin/Drosokinin	CG13480	Drosokinin	CG10626	
Insulin-like peptides (DILP)	7 genes ^e	DILP1-7	CG18402	Tyrosine kinase
Myosuppressin/dromyosuppr. (DMS)	CG6440	DMS	CG8985 CG13803	
Neuropeptide F 1 (NPF1)	CG10342	NPF	CG1147	
Neuropeptide-like precursor 1 (NPLP1)	CG3441	IPNa, MTYa, APK	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 2 (NPLP2)	CG11051	NEF	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 3 (NPLP3)	CG13061	SHA, VVIa	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 4 (NPLP4)	CG15361	YSY	nd	nd
Pigment dispersing factor (PDF)	CG6496	PDF	CG13758	
Proctolin	CG7105	Proctolin	CG6986	
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	CG13687	PTTH	CG1389	Tyrosine kinase
Short Neuropeptide F (sNPF)	CG13968	sNPF-1, sNPF-1 ₄₋₁₁	CG7395	
SIFamide	CG4681	SIFamide	CG10823	
Sulfakinin (DSK)/Drosulfakinin	CG18090	DSK1-2	CG6857	
Tachykinin (DTK)/Drotachykinin	CG14734	DTK1-6	CG6515	
Sex peptide (SP) Acp70A	CG8982	DTK-6 SP	CG7887 CG16752	

^a Based on Hauser et al. (2006a,b), Hewes and Taghert (2001), Hill et al. (2002), Johnson (2006), Rewitz et al. (2009) and Yapici et al. (2008).

^b Also termed CAPA-1 and 2 and PK-1.

^c GenBank accession number.

^d Also designated PK-2.

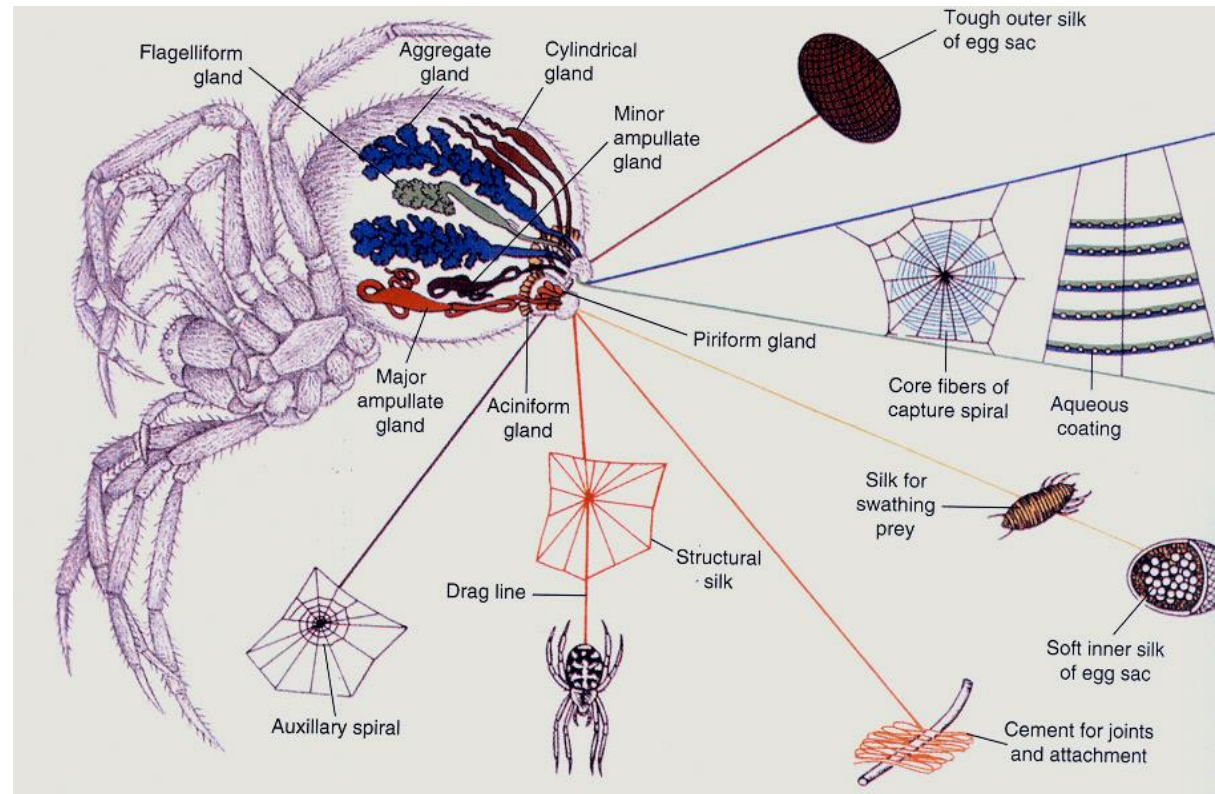
^e DILP1 = CG13173, DILP2 = CG8167, DILP3 = CG14167, DILP4 = CG6736, DILP5 = CG33273, DILP6 = CG14049, DILP7 = CG13317.

In *Drosophila* insulin-like peptides, the insulin receptor and downstream proteins are important in developmental and growth processes, as well as in carbohydrate and lipid metabolism, diapause induction, stress resistance, reproduction and regulation of life span

Závěr: Od prvních a dodnes přínosných experimentálních metod - ligace, extirpace, transplantace a testů přítomnosti hormonu ve zkoumaném vzorku na vyvíjejícím se hmyzu, pokročilo se v posledních letech zejména v tom, že dnes jsou pro detekci nepatrných množství hormonu využívány metody masspec, RIA, chromatografie, tkáňové kultury pro zjištění účinků hormonů přímo na jednotlivé buňky, metody molekulární genetiky, detekce regulačních faktorů genové exprese, imunohistochemie, které umožňují porozumět co se děje na subbuněčné úrovni, izolace a identifikace neuropeptidů. Stále jedna z nadějných cest pro regulaci hmyzích populací škodících zájmům člověka.

Exokrinní sekrece

- Kokony – hedvábí
- Pavučiny – technologická inspirace



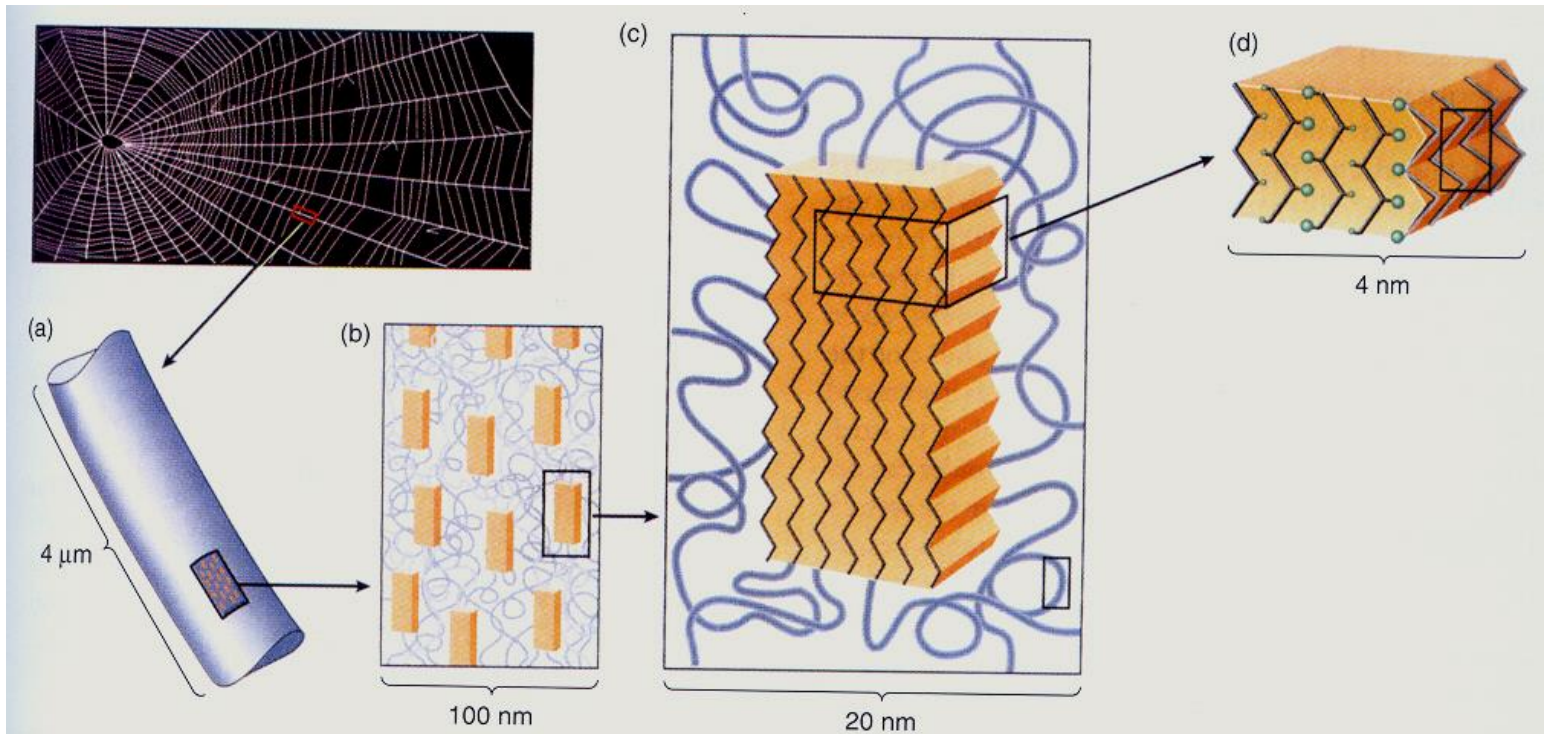


Figure 9-56 Spider silk thread (a) is composed of alpha-keratin crystals embedded in a disordered matrix of amino acid chains (b and c). Each alpha-keratin crystal is composed of several amino acid chains that are pressed into an accordion-like structure called a β pleated sheet (d). The contracted disarray of the matrix provides silk with its

elasticity. (Most of what is known about the molecular structure of silk comes from studies of silkworm silk. In this illustration, it is assumed that spider silk resembles that of the silkworm.) [Adapted from "Spider Webs and Silks," by Fritz Vollrath. Copyright © 1992 by Scientific American, Inc. All rights reserved.]