

# **Obecná Entomologie**

**Dr. Jan Šobotník**

Katedra ochrany lesa a entomologie

Fakulta lesnická a dřevařská

Česká zemědělská univerzita v Praze

# Obecná Entomologie

## Vnitřní anatomie hmyzu, část 1

### INTEGUMENT

**Pokožka (integument)** hmyzu je vnější vrstvou jeho těla a tvoří jeho **exoskelet**. Jejím základem je většinou jednobuněčná vrstva **epidermálních buněk**, které sekretují vnější nebuněčnou vrstvu **kutikuly** a jsou ukotveny na **bazální membráně**. Sekrety exokrinních žláz mohou nad kutikulou vytvářet ještě **supraepikutikulární vrstvu**, např. vosková depozita. Původně jednoduché epidermální buňky mohou být modifikovány v mnoho typů sekrečních buněk účastnících se tvorby specializovaných integumentálních struktur a orgánů (včetně set a dalších smyslových orgánů, viz níže). Část epidermálních buněk se během embryogeneze mění v neurony a s nimi asociované buňky. Vchlípeniny integumentu dovnitř těla tvoří většinu endoskeletu, většinu exokrinních žláz, část endokrinních žláz, proximální a distální část trávicí trubice (včetně malpighických trubic), většinu tracheální soustavy, a ektodermální (nepárové) části pohlavních orgánů a jejich vývodů. Modifikace původního integumentu u těchto struktur budou zmíněny na příslušných místech.

### EPIDERMIS

Jednobuněčná vrstva **epidermis** (často je používán termín **hypodermis** odvozený jako pokožka - dermis krytá kutikulou) je pravý krycí epitel, o čemž svědčí přítomnost apikálních **desmozómů** (zonulae adhaerentes), tj. struktur pevně propojujících jednotlivé epidermální buňky mezi sebou. Apikální okraj buněk má četné drobné výběžky - **plakety** ležící apikálně na koncích mikrovili. Pomocí plaket je sekretována především vnější epikutikula (viz níže). Během procesu odvržení staré kutikuly a těsně po něm mají epidermální buňky i distální cytoplazmatické výběžky zasahující do **pórových kanálků** kutikuly; po její maturaci jsou zataženy.

Soudržnost buněk epidermis zajišťují nejen desmozómy, ale i **septátní spojení**. Další běžný typ mezibuněčného spoje, tzv. škvírové spojení (*gap junction*) slouží především pro výměnu některých látek, např. morfogenů. K bazální membráně jsou epidermální buňky připojeny pomocí hemidesmosomů. Apikální části epidermálních buněk obsahují často **pigmentová zrna**.

Epidermis je vždy pouze jednovrstevná a výjimky z tohoto pravidla jsou pouze regenerativní procesy (viz níže), lakuny tvořené dvouvrstevnou epidermis, do nichž jsou sekvestrovány toxické obranné látky z potravy (u několika skupin Heteroptera) a výjimečně některé exokrinní žlázy, které mohou být překryty další epidermální vrstvou. U některých ranných larválních stádií si části epidermis zachovávají syncytiální embryonální charakter. U larev odvozeného Holometabolního hmyzu dochází k dramatickému zvětšení objemu (nikoliv však počtu) epidermálních buněk v důsledku polyploidizace endomitózami. Tyto specializované larvální tkáně jsou pak beze zbytku eliminovány ve stádiu kukly a jsou nahrazeny diploidními imaginálními tkáněmi diferenciovanými z rozptýlených regenerativních buněk. Rovněž specializované buňky účastnící se tvorby set mohou být polyploidní.

Všechny nespecializované epidermální buňky účinkují jako žlázy během svlékácího cyklu: sekretují kutikulu, exuviální tekutinu a enzymy pro rozpouštění staré a tvorbu nové kutikuly. Některé epidermální buňky jsou modifikovány ve specializované exokrinní žlázy (viz níže).

## OENOCYTY

**Oenocyty** jsou buňky odvozené od epidermis a primárně s ní spojené, sekundárně mohou vstupovat do hemocelu a migrovat tělem. Vznikají oddělením bazální části epidermální buňky, takže zůstávají bez kontaktu s kutikulou. Oenocyty mohou v těle persistovat poměrně dlouho, ale u některých zástupců vznikají znova po každém svlékání; u Holometabola mohou mít larvální a imaginální generaci. Většinou jsou jantarově zbarvené, mohou dosahovat velkých rozměrů (přes 0.1 mm). Oenocyty jsou charakteristické silným rozvojem hladkého endoplazmatického retikula - syntetizují se v nich epikutikulární lipidy, jež jsou následně transportovány hemolymfou pomocí lipoforinů nebo přímo přejímány epidermálními buňkami. U larev pakomárů (Diptera: Chironomidae) produkují oenocyty hemoglobin.

Oenocyty si často zachovávají svou původní lokalizaci mezi epidermis a bazální membránou, ale především u odvozených zástupců v těle často migrují a mohou se druhotně vyskytovat rozptýlené v tukovém tělese nebo mohou tvořit shluky uvnitř tělní dutiny (např. často kolem spirakul). U primitivních skupin si zachovávají metamerní uspořádání (Ephemeroptera, Odonata, Isoptera).

## NEBUNĚČNÉ TKÁŇ

Pojivové tkáň jsou přítomné u všech hmyzů ve všech fázích jejich ontogeneze. Jsou složeny především z fibrózních proteinů (kolagen, elastin), glykoproteinů a glykosaminoglykanů. **Kolagen** je protein vytvořený ze tří stočených polypeptidových řetězců, které obsahují velký podíl glycinu (kolem 33%) a prolinu (kolem 20%). Pojivová tkáň je do jisté míry produkována na bázi každé buňky, větší objemy pojiva jsou produkovány plazmatocyty nebo fibroblasty, které zůstávají uvnitř matrix pojiva. Pojivo je přítomno ve dvou základních formách, jako obal všech tělních tkání a orgánů, nebo jako součást endoskeletu.

**Bazální membrána** je jemná membrána, na níž spočívají epidermální buňky. Může být jednovrstevná nebo tvořená několika paralelními vrstvami, v místech mechanického namáhání (poblíž úponů svalů) je zesílená a vyztužená početnými vlákny kolagenu. Podle místa v těle a zástupce se její tloušťka pohybuje mezi 0.005 až 1.75  $\mu\text{m}$ . Epidermální buňky jsou k ní připojeny hemidesmosomy, což jsou místa výskytu specializovaných proteinů, jež propojují mikrotubuly cytoskeletu buňky se složkami bazální membrány. Bazální membrána funguje pravděpodobně především jako molekulární filtr a mechanická ochranná funkce je méně významná. Důležitá je rovněž její funkce během ontogeneze, neboť poskytuje cílené signály (*directional cues*) pro růst svalů a nervů.

Pojivový obal vnitřních orgánů (**lamina propria**) je velmi podobný bazální membráně (někdy v ní přímo přechází), obvykle je však silnější (0.05 až 10  $\mu\text{m}$ ). Tvoří obal svalů (součást sarkolemy, viz níže), gonád, mesodea, dorzální cévy, tukového tělesa, endokrinních žláz, ale tvoří i neurální lamelu a gliální systém lakun (viz níže). Mimořádného rozvoje dosahuje pojivový obal ductus ejakulatorius u sarančete *Locusta migratoria* (Caelifera), který je silný až 80  $\mu\text{m}$ .

Pojivový endoskelet nahrazuje kutikulární endoskelet nebo chitinové apofýzy, slouží tedy především jako místo pro úpon svalů. Silně je vyvinut především u Apterygota, u Pterygota je přítomný jen u několika skupin: v hlavě u švábů (Blattodea), v thoraxu u švábů (Blattodea), rovnokřídlého hmyzu (Orthoptera), a pouze u larev vši (Anoplura), síťokřídlých (Neuroptera), střečatek (Megaloptera), srpic (Mecoptera).

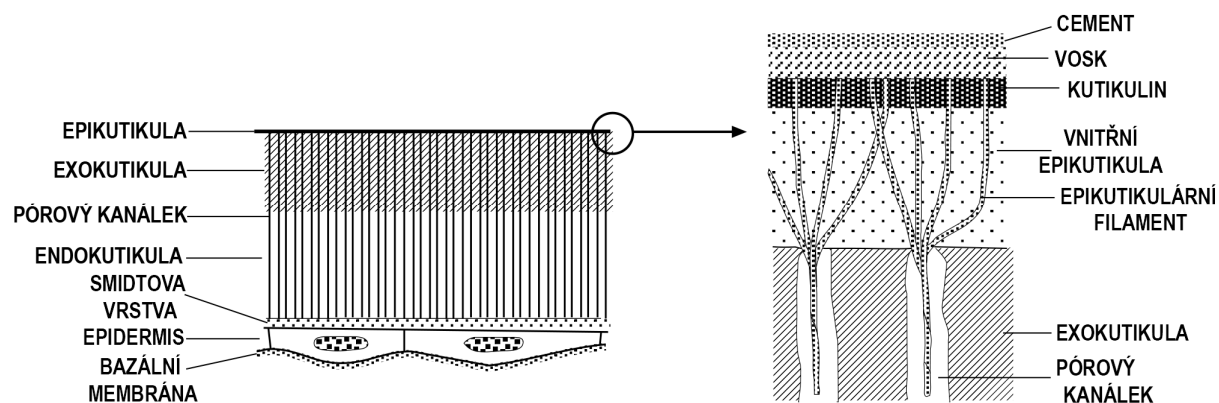
Pojivová tkáň je též významnou složkou sept oběhové soustavy.

## KUTIKULA

Kutikula je pevnou sekrecí epidermis, která kryje takřka veškeré ektodermální části těla jedince. Kutikula je složena ze dvou základních částí, chitinové kutikuly a epikutikuly, která neobsahuje žádný chitin. Na povrchu kutikuly je často patrná pravidelná (nejčastěji hexagonální) skulptura, která odpovídá jednotlivým epidermálním buňkám.

## EPIKUTIKULA

**Epikutikula** je povrchovou vrstvičkou kutikuly, která chybí jen výjimečně (zatímco chitinová kutikula chybí v celé řadě případů, např. v koncových větvích tracheálního systému, v některých exokrinních žlázách). Tloušťka epikutikuly se pohybuje mezi 10-200 nm. Epikutikulu lze členit na dvě základní vrstvy, vnější a vnitřní epikutikulu.



**Vnější (kutikulinová) epikutikula** je velmi tenkou složkou (obvykle 5-20 nm), přesto jsou v ní rozlišitelné tři vrstvy. Zcela na povrchu těla je **cementová vrstva** složená především z mukopolysacharidů. Její funkcí je ochrana níže položených složek epikutikuly. **Vosková epikutikula** je složena především z kutikulárních uhlovodíků, což je pestrá směs uhlovodíků větvených i nevětvených, nasycených i nenasycených s délkou řetězce 18 až 60 uhlíků. Vosková epikutikula je tvořena především uhlovodíky, lineárními, větvenými či nenasycenými, případně od nich odvozenými alkoholy, s 12 až 34 (někdy až 70) uhlíky v řetězci. Vosková epikutikula zabraňuje ztrátám vody u suchozemských zástupců a pronikání vody do těla u vodních. U některých druhů však hraje i významnou roli při vnitro- i mezidruhové komunikaci (především Isoptera a sociální zástupci Hymenoptera). Každý druh totiž vlastní kvalitativně specifický profil kutikulárních uhlovodíků, jednotlivé kolonie v rámci druhu a kasty v rámci kolonie se liší pouze kvantitativně. Zatímco vosková epikutikula je produkována pravděpodobně pouze oenocyty, cementová vrstvička je produkována sekrečními buňkami 3. třídy (viz níže). Voskové žlázy červců (Sternorrhyncha: Coccothorax) a dalších jsou specializované epidermální žlázy, které vosk či jiné supraepikutikulární vrstvy

vylučují na povrch cementové epikutikuly. Spodní, **kutikulinová vrstva** vnější epikutikuly je složena z vysoce polymerizovaných lipidů a proteinů. Při jejím formování hrají důležitou roli fenoloxidáza, která síťuje volná fenolová jádra pomocí jejich postranních řetězců. Vnější epikutikula je vždy první vrstvou nově tvořené kutikuly, která chrání později vznikající části kutikuly před účinky exuviální tekutiny.

**Vnitřní epikutikula** je tvořena především lipoproteiny. Jejími významnými složkami jsou volné fenolické látky a fenoloxidáza, které se v chitinové kutikule podílí na tuhnutí kutikuly, a proto fenoloxidáza přetrvává a zajišťuje opravu epikutikuly v případě poškození.

Kutikula je hustě prostoupena drobnými **pórovými kanálky**, které sahají od epidermis až do vnitřní epikutikuly. Uvnitř těchto pórů jsou trubicovitá vlákna (**epikutikulární filamenty**) silná 13 až 21 nm, tvořená kondenzovanými proteiny a vyplněná lipidy. V průběhu tvorby kutikuly do těchto pórů zasahují výběžky epidermálních buněk produkující vnější partie epikutikuly.

## CHITINOVÁ KUTIKULA

Chitinová kutikula obvykle tvoří přes 95% materiálu kutikuly (tloušťka chitinové kutikuly může dosahovat až 200  $\mu\text{m}$ ), avšak existuje celá řada modifikací, kde je její podíl zmenšený až nulový. Zásadním způsobem se liší kutikula nesklerotizovaná od sklerotizované. **Nesklerotizovaná kutikula** je měkká a vláčná, zatímco **sklerotizovaná kutikula** je tvrdá a pružná. Na první pohled se tyto dva typy liší barvou, nesklerotizovaná kutikula je obvykle mléčná (někdy průhledná), sklerotizovaná je obvykle hnědá až černá, není-li pokryta barvivou. Nesklerotizovaná přechází ve sklerotizovanou procesem **sklerotizace**, jež spočívá v propojování jednotlivých bílkovinných molekul, které tvoří pevný nosič chitinových fibril. Bílkoviny nesklerotizované kutikuly jsou souhrnně označovány jako **arthropodiny**, bílkoviny sklerotizované kutikuly jako **sklerotiny**.

Chitinová kutikula je sekretována ve formě **prokutikuly**. Teprve později se může měnit struktura vnějších částí, které tvoří v tvrdých, sklerotizovaných částech těla **exokutikulu**, zatímco vnitřní partie, artikulační membrány a další měkké části těla se mění jen nepatrně a v definitivně hotové kutikule se nazývají **endokutikula**. Endokutikula je většinou ukládána i mezi svlékáními, a její nejmladší vrstvy, které se ještě liší ultrastrukturou, jsou nazývány Smidtova vrstva. Mezi endo- a exokutikulou je někdy ještě vrstva tvrdé, ale ne zcela pigmentované hmoty nazývané **mesokutikula**. Také okraje skleritů na styku s membránou mají rovněž charakter mesokutikuly.

Nově vytvořená kutikula je velmi plastická a krátce po eklozi dochází k expanzi nové kutikuly, a následně sklerotizaci a fixaci nového tvaru. Epikutikula však není schopna natažení, proto v místech kde je kutikula natahována je složitě poskládaná, např. u mladých samic všech druhů, které jsou později fyzogastrické. Jiným podobným příkladem jsou intersegmentální membrány zadečku samic sarančat (*Caelifera*), které jsou schopné až 70-ti násobného prodloužení v souvislosti s extrémním prodloužením zadečku při kladení vajec do substrátu.

**Chitin** tvoří obvykle 20 - 50% suché váhy kutikuly. Chemickou podstatou je to lineární polymer **N-acetyl-glukosaminu**. Sousední řetězce jsou k sobě připojeny vodíkovými můstky a tvoří mikrofibrily o tloušťce přibližně 3 nm. Chitinové fibrily jsou ukotvené v proteinovém nosiči, jednotlivé molekuly chitinu jsou na proteiny vázány kovalentně. Chitinové fibrily jsou tuhé a ohebné, odpovídají především za pevnost a elasticnost kutikuly.

Bílkoviny tvoří obvykle většinu materiálu chitinové kutikuly. V celé kutikule jsou přítomny řádově stovky různých bílkovin, v jednotlivých částech kutikuly (např. artikulační membrány, exokutikula apod.) se vyskytují desítky bílkovin tvořených geny jedné rodiny. Rozdíly mezi jednotlivými typy kutikuly jsou vysvětlitelné rozdíly ve složení bílkovinného nosiče chitinových fibril, nezávisle na procesu sklerotizace. V chitinové kutikule se také v menší míře vyskytují lipidy, které hrají významnou roli při sklerotizaci.

Celá chitinová kutikula má vrstevnatou strukturu, uvnitř jedné vrstvy jsou chitinové fibrily uspořádány paralelně. Osa orientace fibril se mění o konstantní úhel mezi sousedními vrstvami a kutikula tak získává **helikoidální strukturu**. Takováto organizace je označována termínem **lamelární kutikula** a vyskytuje se v exokutikule většiny hmyzu, jen u některých má lamelární organizaci i endokutikula (Apterygota, larvy a kukly Lepidoptera, Coleoptera a Diptera). U ostatních se v endokutikule střídají vrstvy s helikoidální strukturou s vrstvami s jednotnou orientací fibril.

Kutikula plní v těle hmyzu několik funkcí, které mají zcela zásadní význam. Kutikula dává tvar tělu hmyzu a představuje mechanickou ochranu vnitřních orgánů. Na kutikulu se upíná většina svalů, kutikula je podle potřeby pevná, ohebná, pružná, je nutným předpokladem pro hospodaření s vodou v těle. Kutikula dává zbarvení tělu hmyzu a je též výstelkou veškerých ektodermálních částí vnitřku těla (vzdušnice, trávicí soustava, ektodermální gonodukty).

#### TYPY KUTIKULY

**Tvrdá kutikula** vzniká procesem sklerotizace ve vnějších částech prokutikuly (exokutikula). Nejtvrdší kutikula tvoří marginální části mandibul u druhů s kousacím ústním ústrojím, dále kloubní spojení a některé části kutikuly, které se podílí na letové funkci thoraxu. Kromě mechanických vlastností se na odolnosti kutikuly podílí i strukturální modifikace, zpevnění je často zevně patrné jako sulkus, zevnitř jako lišta. V průběhu formování nové kutikuly tvrdost vzrůstá postupně, často trvá i několik dní než kutikula dosáhne definitivního stupně tvrdosti. Nejtvrdší části kutikuly obsahují relativně vysoké proporce kovů (zinek, mangan, méně železo), které mohou tvořit až 1% suché váhy takto modifikované kutikuly. Inkrustace kutikuly se u hmyzu vyskytuje vzácně.  $\text{CaCO}_3$  je běžnou součástí kutikuly u některých "tvrdých" larev Diptera (prakticky univerzálně u Stratiomyidae). Větší proporce anorganických solí se vyskytuje v pupariu much (Diptera: Cyclorrhapha), a dále jen u některých potměnků (Coleoptera: Tenebrionidae).

**Membranózní kutikula** (arthropodiální membrána) tvoří pružné části kutikuly mezi jednotlivými sklerity. V tomto typu kutikuly nedochází ke sklerotizaci, kutikula je tvořena pouze epi- a endokutikulou. Vzájemná poloha sousedních skleritů je obvykle přesně určena rozsahem membranózní kutikuly, což však neplatí např. sklerity sousedních abdominálních segmentů. Exokutikula rovněž chybí v ecdysiálních liniích, které determinují místa prasknutí kutikuly před vlastní ecdysí. U celé řady holometabolních larev je většina kutikuly nesklerotizovaná a někdy je i natažitelná, což umožňuje zvětšování objemu těla v průběhu ontogeneze i pohyb pomocí změny tvaru těla. U několika druhů hmyzu (např. Diptera: *Musca*) je také zdokumentováno odbourávání nesklerotizovaných částí kutikuly v případě dlouhodobého hladovění.

**Elastická kutikula** obsahuje **resilin**, což je bílkovina charakteristická vysokým obsahem glycinu (30-40%). Resilin je tvořen dlouhými, spirálně stočenými bílkovinami, které obsahují

málo vodíkových můstků a jsou schopny natažení až o 200%. Resilin má vlastnosti gumy, je schopen kumulovat energii a po uvolnění se rychle zkracuje na původní délku. **Resilinová kutikula** je odolná proti mechanickému opotřebení, a proto se vyskytuje v místech extrémního zatížení - závěsy a úpony křídel, kyčle u skákajících hmyzů. Jiným místem, kde se pravidelně vyskytuje, je klypeolabrální hranice, kde funguje jako pružina, která trvale přitlačuje labrum proti mandibulám.

Chitinová kutikula v oblastech výrazného natahování obsahuje vůbec nejnižší proporce chitinu (pouze 11%). Bílkoviny takovýchto oblastí mají charakteristické aminokyselinové složení (málo aspartové a glutamové kyseliny, hodně alaninu a histidinu), jež umožňuje pouze slabé nekovalentní vazby na okolní řetězce. Tyto vazby jsou ovlivnitelné změnou pH a tak lze měnit mechanické vlastnosti takovéto kutikuly.

**Houbovitá kutikula** pokrývá některé exokrinní žlázy a funguje vlastně jako rezervoár sekrece. Ke vzniku houbovitě kutikuly dochází rozšiřováním pórových kanálů, které vede k redukci objemu chitinové kutikuly až na nepravidelný systém vzájemně propojených trámečků. V souvislosti s vedením sekrece směrem ven z těla dochází v houbovitě kutikule často rovněž ke zmnožení epikutikulárních filamentů a v extrémních případech může chitinová kutikula chybět a být nahrazena pouze vrstvou těchto vláken.

**Fibrózní kutikula** se vyskytuje v místech jednosměrného namáhání kutikuly a je charakteristická jednosměrnou orientací chitinových fibril ve směru působící síly. Je charakteristická pro tendony a další podobné vláknité kutikulární útvary.

## SVÉKACÍ CYKLUS

Výměna kutikuly je nezbytnou částí ontogeneze všech živočichů s pevnou kutikulární kostrou (nadkmen: Ecdysozoa), neboť zvětšování těla je možné pouze do určité velikosti. Celý proces začíná oddělením kutikuly od epidermálních buněk (**apolysis**), pokračuje tvorbou nové kutikuly, odvržením staré kutikuly (**ecdysis**) a končí sklerotizací nové kutikuly. Ještě před apolýzou dochází k dělení epidermálních buněk, které je vázáno pouze na období svlékání. Vzhledem k přítomnosti staré kutikuly se výrazně zvětšují hustoty epidermálních buněk a mění se i jejich tvar, tj. často nedochází ke vzniku záhybů, ale spíše ke změně buněk z dlaždicovitých až kubických na sloupcovité. Po odvržení staré kutikuly se hustota buněk obvykle vrací na původní úroveň, která je charakteristická po jednotlivé druhy (3000-11000 mm<sup>-2</sup>). Jedinou výjimkou z tohoto pravidla jsou larvy Cyclorrhapha (Diptera) a Apocrita (Hymenoptera), jejichž epidermální buňky se nedělí, ale zvětšuje se jejich objem v důsledku endomitózy, a jejich hustota se tedy v průběhu larválního života zmenšuje.

Apolýza je výsledek změny tvaru epidermálních buněk, která je vyvolána změnou napětí v epidermis. Prostor, který takto vznikne, je označován jako **exuviální prostor**. Dlouho před započítím vlastní ekdyse se pod starou kutikulou začíná tvořit základ nové. Jako první se tvoří kutikulinová epikutikula a ostatní vrstvy se k ní přikládají zvenku i zevnitř. V průběhu produkce nové vnější epikutikuly dochází k uvolňování polyfenolů a fenoloxidázy, které stabilizují nově produkovanou epikutikulu. Vedlejším efektem těchto látek, pravděpodobně bez jakékoliv funkce, je tvorba **ekdyšiální membrány**, která vzniká v prostoru mezi novou a starou kutikulou modifikací Smidtovy vrstvy endokutikuly. Po vytvoření základu budoucí kutikuly (především epikutikula která je mimořádně odolná) začnou epidermální buňky produkovat **exuviální tekutinu** do prostoru mezi starou a novou kutikulou. Exuviální tekutina



obsahuje lytické enzymy (především chitinázy, trypsinové proteázy a aminopeptidázy), které rozpustí starou endokutikulu. Ostatní složky (epikutikula, úpony svalů, nervová připojení a do značné míry i exokutikula) nejsou narušeny, přetrvávají až do ekdyse a umožňují pohyb a vnímání stimulů z okolí až do okamžiku, kdy jsou přerušeny ekdysiálními pohyby jedince. Lytické enzymy jsou často produkovány dokonce ještě před apolýzou, jsou uloženy v posledních vrstvách endokutikuly ve formě neaktivních prekurzorů. I enzymy obsažené v exuviální tekutině jsou produkovány jako prekurzory a ke změně na aktivní enzymy dochází pomocí aktivního transportu vody a draslíku do exuviálního prostoru. Poté dojde ke vstřebání exuviální tekutiny včetně součástí staré kutikuly, které jsou použity znova při stavbě nové kutikuly (recyklováno je až 90% materiálu staré chitinové kutikuly!). Recyklace kutikuly je umožněna fyzikálním charakterem arthropodinů, které jsou rozpustné ve vodě, zatímco sklerotiny jsou ve vodě nerozpustné.

Po dokončení absorpce exuviální tekutiny jedinec zvětšuje vnitřní tlak těla (zvýšení tlaku může být až stonásobné a děje se naplněním střeva vzduchem nebo vodou současně s "pumpováním" abdomenem) až dojde k prasknutí kutikuly v předurčených místech (ekdysiální sulky, obvykle tvaru T či Y). Následuje opouštění staré kutikuly, které pobíhá tak, že se jedinec pevně přichytí k podkladu starou kutikulou a začne se z ní vysouvat temenem hlavy a hřbetem thoraxu za pomoci peristaltických stahů intersegmentální svaloviny. Poté jsou vytaženy přívěsky a kutikulární výstelky vnitřních orgánů. Proces svlékání je ukončen zvětšením objemu těla, roztažením nové kutikuly a její sklerotizací. Při ekdysi jsou odvrženy veškeré kutikulární součásti včetně endoskeletu, výstelky trachejí (kromě koncových tracheol, které se odlamují a znova se připojují k nové kutikule), kutikuly stomodea a proktodea. Odvržená stará kutikula je označována termínem svlečka (**exuvia**).

Po odvržení staré kutikuly je nová kutikula měkká a vláčná a neposkytuje jedinci dostatečnou oporu. Tento nedostatek je částečně nahrazen vyšším vnitřním tlakem v těle a zvýšenou proporcí hemolymfy, která funguje jako hydroskelet. Jedinec zvyšuje objem těla i polykáním vzduchu nebo vody. Zvětšení povrchu je dáno roztažením velkých záhybů (*macrofolds*) na nové kutikule, ale i vyrovnáním malých vrásek (*microfolds*) epikutikuly a ztenčením prokutikuly. Ke ztenčení dochází jednak jejím natažením, ale i dehydratací. V některých případech se v souvislosti s natažením mění orientace fibril chitinu. Ke zvětšování dochází především v oblasti budoucích skleritů, membránózní oblasti se nezvětšují, neboť sklerity jsou pospojovány svaly.

Některé části kutikuly však sklerotizují ještě před opuštěním staré kutikuly. Jedná se o ty části, které jsou nezbytné pro zdárné dokončení ekloze. U většiny hmyzu jsou to především pretarsální drápky, u některých skupin i další části těla. K nejvýraznější předekložní sklerotizaci dochází u imág *Cyclorhapha* (Diptera) a imág motýlů (Lepidoptera), jejichž larvy se kuklí v pevné komůrce nebo v kokonu.

Ke sklerotizaci kutikuly dochází po dosažení definitivního tvaru. Sklerotizace je proces změny arthropodinů ve sklerotiny, které jsou tvrdší a pevnější. Základními látkami v průběhu sklerotizace jsou **katecholaminy**, které jsou působením fenoloxidázy oxidovány na **chinony**. (Hmyz nedokáže syntetizovat aromatická jádra, proto jsou katecholaminy syntetizovány především z esenciální aminokyseliny fenylalaninu.) Fenoloxidáza je integrální součástí kutikuly, zatímco katecholaminy jsou epidermálními buňkami vylučovány až po eklozi. Chinony jsou silně reaktivní a jakmile dojde k jejich vytvoření, navazují se na bílkovinné řetězce bez přispění dalších substancí. Existují dva způsoby, jak se váží chinony na molekuly bílkovin. V případě **chinonového tuhnutí** dochází k navázání dvou řetězců bílkovin přímo na



aromatické jádro a tímto způsobem je produkována tmavá sklerotizovaná kutikula. Druhou možností je navázání dvou bílkovinných řetězců na vedlejší řetězec chinonu. Tento typ se nazývá  **$\beta$ -sklerotizace** a kutikula sklerotizovaná tímto způsobem je bezbarvá. Tmavnutí kutikuly je výsledkem chinonového tuhnutí nebo přítomnosti melaninu, který vzniká polymerizací přebytečných chinonů.

Po dokončení sklerotizace se kutikula mění jen málo, ačkoliv jsou dále ukládány bazální vrstvy endokutikuly, takže celková tloušťka kutikuly v období mezi svlékáními narůstá. Další změny nejsou způsobeny změnou tvaru kutikuly, ale pouze natahováním membrán.

Vlastní svlékání je řízeno svlékacími hormony steroidní povahy. Jedná se především o ekdyson, resp. **20-hydroxy-ekdyson**, jež představuje vlastní aktivní formu hormonu. U dalších skupin (Heteroptera, Hymenoptera, Diptera) jsou funkčními hormony jiné podobné steroidy. Steroidní hormony jsou produkovány prothorakální žlázou (viz níže). Před svlékáním dochází k aktivaci této žlázy **prothoracikotropním hormonem** uvolňovaným z korpora kardiaka (viz níže). Pak následují dvě maxima produkce ekdysteroidů, první z nich tzv. vazebné maximum (*commitment peak*) slouží k synchronizování buněk, druhé maximum již bezprostředně předchází ekdysi. Vlivem ekdyzonu dochází k aktivaci určitých úseků DNA kódujících a regulujících syntézu enzymů a ostatních bílkovin a materiálu potřebného pro syntézu nové kutikuly. Opuštění staré kutikuly kontroluje **spouštěč ekdyse** (*ecdysis triggering hormone*) z epitracheálních žláz (viz níže) a **eklozní hormon**, sklerotizace kutikuly je řízena **bursikonem**; oba produkovány specializovanými buňkami ganglií nervové pásky (viz níže).

## REGENERACE

Regenerace poranění probíhá v několika stupních. Prvním z nich je hojení ran, kdy dochází nejprve k utěsnění rány nahloučenými hemocyty. Poté dochází k namnožení a zhuštění buněk epidermis v okolí rány, které je stimulováno produkty poraněných buněk. V další fázi epidermální buňky zcela překryjí ránu a vytvoří nad ní novou kutikulu a při dalším svlékání dochází k naprostému vyhojení rány.

Regenerace ztracených končetin byla popsána u Apterygota, švábů (Blattodea), termitů (Isoptera), strašilek (Phasmatodea), kobylek (Ensifera), Hemiptera a u larev Holometabola. K regeneraci končetiny ze zbylého pahýlu dochází v průběhu následujících svlékání (dvě u Phasmatodea, jediné u Apterygota). U ploštic (Heteroptera) je regenerace možná pouze od femorotibiálního spojení níže. Při regeneraci může vzácně docházet k duplikaci nebo triplikaci končetiny. Vzniklý regenerát obsahuje svaly, nervy i smyslové orgány, často má však vytvořen o jeden tarsální článek méně.

Mnozí zástupci Phasmatodea a Orthoptera jsou schopni **autotomie** - aktivního odvržení části končetiny (po trochanter) v místě předem definovaném zeslabením kutikuly (mohou být vytvořeny speciální svaly pro odvržení končetiny). V tomto místě je často vytvořena speciální struktura, tzv. **hematostatická membrána**, která po odvržení končetiny ucpává ránu a zabraňuje krvácení.

## KUTIKULÁRNÍ PŘÍVĚSKY A VÝBĚŽKY

Na těle i končetinách hmyzu můžeme vidět nejrůznější přívěsky a výběžky chloupkovitého, bradavkovitého až zubovitého tvaru, miniaturní až nápadně velké, pohyblivé i nepohyblivé,

vykonávající nejrozmanitější funkce a vyskytující se i na vchlípeninách integumentu. Základní a většinou universálně se vyskytující struktury tohoto typu a jejich nejdůležitější modifikace probereme zde bez ohledu na jejich funkci vzhledem k jejich ultrastruktuře, která jediná může odhalit jejich pravou identitu. Dostaneme se tak až k charakteristice **makrotrichie** - nejjednoduššího typu mechanoreceptivní senzily (kutikulárního smyslového orgánu), z které můžeme odvodit stavbu všech typů senzil integumentálního původu (viz níže). Nebudeme se zde zabývat membranózními kutikulárními vchlípeninami a vychlípeninami (např. Sekreční orgány, Dýchací orgány, Osmoregulační orgány; viz níže), pohybovými orgány, které mohou či nemusí být končetinového původu ani genitáliemi a terminálními abdominálními útvary.

## VNITŘNÍ VÝBĚŽKY

**Apofýza** je nápadný vnější nebo vnitřní trnovitý (**spina**) nebo hákovitý kutikulární výběžek, **apodema** je endoskeletální vchlípenina, většinou žebrovitého nebo destičkového tvaru, **fragma** je rozšířená deskovitá apodema, **tendon** je tenká intracelulární, často vidličnatá vchlípenina. Všechny tyto struktury slouží k úponu svalů a jsou složkami skeletu. Tendony se často vyskytují v šlucích a mohou se na ně upínat i ligamenty pojivového původu. Všechny další útvary jsou vnější nebo se vyskytují na invaginovaných tělních partiích.

## NEARTIKULOVANÉ MNOHOBUNĚČNÉ VÝBĚŽKY

Tento typ výběžků vzniká kutikulární sekrecí mnoha nespecializovaných epidermálních buněk uspořádaných do specifického tvaru a zevně může mít podobu **apofýzy** - dlouhého a robustního výběžku, **trnu** (*spina*), **zubu** (*dens*), **zoubku** (*denticulus*), **žeбра** (*costa*), **bradavky** (*verruca*), **hrbolku** (*tuberculus*) atp. Výběžky jsou neartikulované, nepohyblivé, a pokud nereprezentují útvary se specifickým morfologickým (např. žebra na krovkách či polokrovkách mohou být zbytkem křídelní žilnatiny) nebo funkčním (např. kondylární výběžky) významem, je jejich bohatá terminologie pouze otázkou konvence.

Vrstva epidermálních buněk většinou zevnitř pouze lemuje příslušný přívěsek. Někdy však tyto buňky zůstávají svou bází na původním místě a jsou sloupcovitě prodlouženy distálně úměrně délce a tvaru výběžku. Často pak dochází k enormní sekreci kutikuly, která pak může vyplňovat celý výběžek, zatímco prodloužené buňky se retrahovaly a vyskytují se jen na jeho bázi.

## ARTIKULOVANÉ MNOHOBUNĚČNÉ PŘÍVĚSKY

Tyto přívěsky se principiálně nijak neliší od předchozí kategorie, ale okolo jejich báze existuje okruh epidermálních buněk, jejichž kutikula nesklerotizuje, je membranózní (**artikulační membrána**), a umožňuje tak pohyblivost přívěsku. Nejběžnějším typem je **ostruha** (*calcar*), situovaná často jednotlivě nebo v shluku na apexech holení. Jsou-li kolem artikulační membrány vyvinuty i **rimogenní buňky**, jejichž kutikula vytváří zvýšený prstencovitý útvar (**rim**), nelze zevně ostruhu odlišit od trnovité makrotrichie.

Níže zmíněné makrotrichie, mikrotrichie a akanty se mohou vyskytovat na povrchu obou typů mnohobuněčných struktur, a mikrotrichiální výběžky mohou být umístěny i na povrchu makrotrichií. Mnohobuněčné výběžky a přívěsky mohou podstatně ovlivňovat vzezření hmyzu, mohou být sexuálně dimorfní a účinkovat v pohlavním výběru a epigamním chování,



obalné buňky. Thekogen nebo trichogen může mizet (dendrit je pak obklopen dvěma buňkami), zatímco tormogen je obvykle zachován.

Neuron patří vždy do kategorie primárních smyslových buněk. Z neuronu vychází centripetální **axon** pronikající bazální membránou a končící obvykle v segmentálním gangliu centrální nervové soustavy. Druhým výběžkem je centrifugální nevětvený **dendrit** ukotvený do kutikuly. Na dendritu lze rozlišit tři úseky. **Proximální dendrit** je krytý thekogenní buňkou a obsahuje mitochondrie a další organely. Thekogenní buňka je distálně připojena k pochvě dendritu. Proximální dendrit je od distálního oddělen krátkou zúženinou - **ciliární oblastí**, ze které distálně vybíhá devět dubletů mikrotubulů. **Distální dendrit** neobsahuje kromě mikrotubulů žádné organely. Distálním směrem mikrotubulů přibývá a v terminální části (**tubulární těleso**) jich je až 1000. Distální dendrit je krytý epikutikulární **pochvou dendritu**, která jej přímo spojuje s bází sety a zasahuje až do jejího subbazálně umístěného **svlékacího póru**.

Funkcí pochvy dendritu je jednak spojení dendritu se setou, jednak jeho ochrana během apolýzy. Svlékač pór zaručuje co nejdelší funkční spojení dendritu se setou během svlékání (až do ekloze). Těsně před eklozí totiž prochází distální dendrit svlékačím pórem nové sety a je stále ukotven do staré a teprve v průběhu opouštění staré kutikuly je distální dendrit odlomen a definitivně se ukotvuje na bázi nové sety. Distální část pochvy dendritu je navíc spojena s bází sety a exokutikulou rimu pomocí fibrozního **septa**. U definitivně zformované makrotrichie se distální partie trichogenu i tormogenu odtahují od svých kutikulárních produktů, a jsou od ní odděleny **dutinou receptorové lymfy**.

Původní tvar sety je zašpičatělý vlásek (**trichoidní seta**). Jeho pohyblivost a možnosti ohybu jsou vymezeny konfigurací a schopností ohybu a natažení artikulační membrány, závěsných vláken, a u inervované sety i septa. Tvar sety může být však mnoha různými způsoby modifikován - obecně platné situace zmíníme níže. Husté nahloučení makrotrichií se nazývá **trichom**. **Tomentum** je sametovitý pokryv makrotrichií nebo mikrotrichií, častý zvláště u artikulací končetin.

Rozmístění set na těle hmyzu nazýváme **chaetotaxie**. U jen mechanicky fungujících set může být nepravidelná, u makrotrichií fungujících jako senzily odpovídá jejich rozmístění Willistonovu pravidlu: původně ve fylogenezi velký a nekonstantní počet a poloha, později oligomerizace spojená se stabilizací počtu i polohy, následovná redukce (spojená běžně s flukтуаční asymetrií) až ztráta. Chaetotaxie má zásadní význam v  $\alpha$ -taxonomii pro diagnostiku rodů a druhů, určování instaru atp.

Časté jsou následující modifikace makrotrichií:

(1) Makrotrichie fungující jako senzily mají velmi diverzifikovaný vnější tvar i ultrastrukturu (týká se zejména počtu neuronů, způsobu jejich spojení s kutikulou atp.) a mohou být pokleslé pod úroveň integumentu. I trichoidní senzily mohou být terminálně nebo laterálně perforované. Tyto modifikace jsou shrnuty níže v kapitole Smyslové orgány. Tenké, na konci nezúžené, vždy mechanoreceptivní makrotrichiální sety se nazývají **trichobotria**. Většinou namísto rimu jsou obklopeny nepravidelným okruhem porézní kutikuly (**bothrium**).

(2) Pravděpodobně původní funkcí makrotrichií je mechanorecepce. V úvodu popisovaná nejjednodušší situace je asi sekundární, kdy neuron a s ním asociované struktury byly ztraceny. Může však dojít i k ztrátě dalších elementů (tormogenu a artikulační membrány, zevní sety), druhotné nepohyblivosti sety, jejímu ztloustnutí, případně spojeném se

zkrácením a zaoblením. Sety tak mohou mít trnovitý (**spiniformní**), čípkovitý (**styliformní**), zaokrouhlený, větvený, péřovitý a mnohý jiný tvar. Charakteristický je např. výskyt nepohyblivých čípkovitých set např. na plektu stridulačních orgánů, hřebínků takových set (**ktenidií**) u ektoparazitů obratlovců. Pouze mechanicky fungující sety se objevují charakteristicky na čistících končetinových aparátech, na plovacích nohách atp.

(3) Jednou z nejběžnějších modifikací sety je její transformace v nepohyblivou šupinku. **Šupinka** (*squama*) je makrotrichie se zploštělou setou, bez artikulační membrány, inervace a tormogenu (tyto složky se ztrácejí většinou až během její ontogeneze). Trichogen šupinky může být polyploidní (až  $32n$ ) díky mnoha endomitózám. Universálně se šupinky vyskytují u chvostenek (Archaeognatha), rybenek (Zygentoma) a motýlů (Lepidoptera), běžné jsou i u mnohých chvostoskoků (Collembola), pisivek (Psocoptera), ploštic (Heteroptera), brouků (Coleoptera) a dvoukřídlých (Diptera). Šupinky hrají výraznou roli ve zbarvení a ornamentuře, termoregulaci a mechanické ochraně těla hmyzu.

(4) Běžně jsou makrotrichie modifikovány v útvary asistující při sekreci jednobuněčných epidermálních i složitějších exokrinních žláz (viz níže). Specifickým typem jsou makrotrichie s **žahavou** (urtikační) **setou** charakteristické zejména pro mnohé housenky (larvy Lepidoptera). Vedle trichogenu je umístěna žláznatá buňka, která komunikuje s dutinou sety; při zlomení sety v kůži potenciálního obratlovčího predátora se sekret vylévá a výsledný urtikační efekt je podobný jako při kontaktu s kopřivou nebo žahavcem.

## MIKROTRICHIE

**Mikrotrichie** jsou drobné, neartikulované, vlnkovité, zoubkovité až vláskovité výběžky povrchu kutikuly. Jsou sekretované jedinou epidermální buňkou. Jsou většinou krátké (1-5  $\mu\text{m}$ ) a husté (až  $10^6 \text{ mm}^{-2}$ ). Běžně se spolu s makrotrichiemi vyskytují na křídlech, abdominu, mnohobuněčných výběžcích a přívěscích, makrotrichiích, v trachejích a jinde. Od makrotrichií je rozeznáme absencí artikulační membrány a rimu. Mikrotrichie se původně tvoří kolem cytoplazmatických výběžků v pórových kanálcích - kanálky mohou být zachovány. Nejmenší mikrotrichie jsou čistě epikutikulární. Bez histologického studia nelze mikrotrichie rozlišit od akant. Mikrotrichie jsou důležité v aerodynamice letu, tvorbě plastronu (viz níže), jemné struktuře sacích a lízacích ústních orgánů atd.

## AKANTY

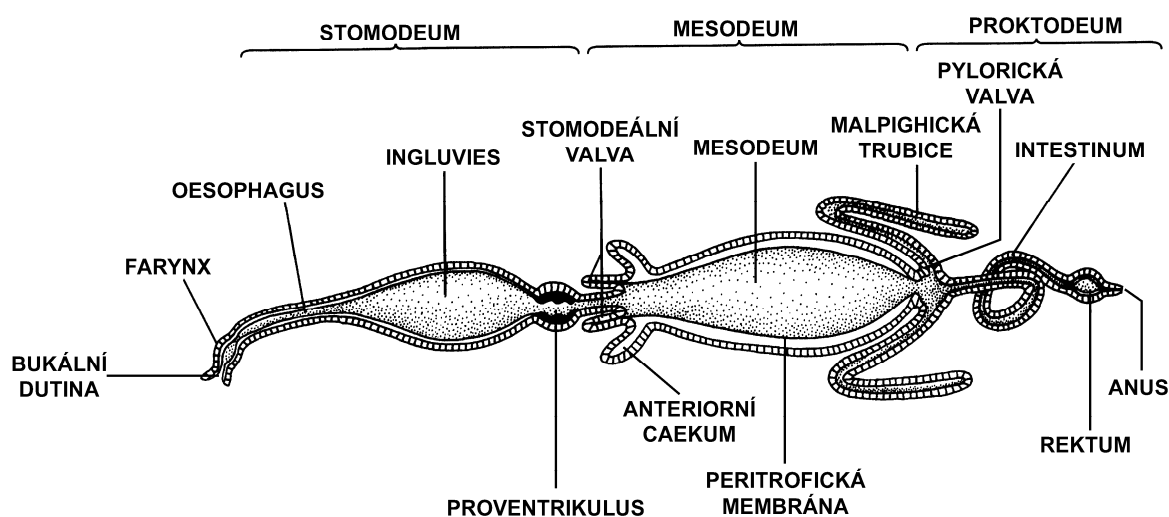
**Akanty** jsou neartikulované chloupkovité výběžky kutikuly produkované po jednom specializovanými epidermálními buňkami (**akantogeny**). Od mikrotrichií se liší svou jednotlivostí, od makrotrichií nepřítomností pro ně typických buněk, inervace a artikulační membrány. Původně byly objeveny v proventrikulu srpc (Mecoptera) a blech (Siphonaptera) a považovány za synapomorfii těchto skupin, později byly nalezeny u mnoha jiných taxonů zejména v předústní dutině, proventrikulu, spermatéce, na ztopořitelných částech falu i jinde. **Akanta** vzniká jako tenkostěnný kutikulární výběžek, jehož dutina je vyplněna cytoplazmou; tato situace může být zachována. Ontogeneticky se akanty vyvíjely následovně: ztlustění bazální kutikuly, vyplnění akanty nesklerotizovaným mukopolysacharidem nebo sklerotizovanou kutikulou se zachováním nebo bez zachování centrální dutiny. Akanta běžnějšího typu 1 má téměř stejný průměr jako akantogen, u typu 2 je průměr chloupku nepatrný vzhledem k průměru akantogenu. U obou typů může dojít k

fagocytose a ztrátě akantogenu, např. u typu 1 u adhesivních akant na pretarsu dvoukřídlých (Diptera), u typu 2 na křídelní membráně dvoukřídlých (Diptera). Akanty vykonávají vysloveně mechanické funkce. Interpretace původu akant je nejistá. Může jít o prekursor sety, o extrémně odvozenou setu nebo o specializovanou mikrotrichii.

## MIKROSKULPTURA

Povrch kutikuly může být zcela hladký nebo jeho mikroskulptura ovlivněná přítomností mikrotrichií (často viditelnými až při zvětšení nedosažitelných optickým mikroskopem). I na hladké, nespecializované kutikule však běžně existuje hexagonální mikroskulptura, která odpovídá obrysům apikálních částí epidermálních buněk, které tuto kutikulu sekretovaly během posledního svlékání. Neexistuje však přesný poměr 1:1, kutikulárních elementů bývá více. Je to díky tomu, že zejména během imaginálního života část epidermálních buněk umírá (někdy všechny: na membráně křídel). Toto pravidlo neplatí též pro Cyclorrhapha (Diptera) a Apocrita (Hymenoptera), u nichž se larvální růst epidermis uskutečňuje převážně zvětšováním buněk, nikoli zmnožováním jejich počtu. Velmi specializovanou skulpturu mohou mít např. stridulitra zvuk produkujících orgánů, části kutikuly sloužící k vypařování nebo zadržování sekretů (**evaporatoria**). Např. evaporatoria pachových žláz imág ploštic mají nápadnou mikroskulpturu z tzv. houbovitých těles - výrůstků s mnoha příčnými spoji. Tyto a stovky jiných specializovaných a většinou detailně málo známých situací nelze zařadit do výše uvedených typů výběžků a přívěsků. Mikroskulpturu výrazně ovlivňují i často velmi početné miniaturní vývody voskových žláz (např. u mnoha červců [Sternorrhyncha: Coccothorax]) nebo otvůrky umožňující ochranné vypuštění hemolymfy (např. segmentální pseudocely u Collembola: Onychiuridae).

## TRÁVICÍ TRUBICE



Trávicí trubice se skládá ze tří úseků, předního, středního a zadního střeva. Přední (**stomodeum**) a zadní část (**proktodeum**) trávicí trubice jsou ektodermálního původu, zatímco původ střední části (**mesodeum**, mesenteron) je různě interpretován, často specificky pro jednotlivé (zejména apterygotní) taxony.



Tato část textu se zabývá pouze vlastní trávicí trubicí, další části funkčně spojené s trávicí soustavou budou probrány v jiných kapitolách - malpighické trubice v kapitole exkrece, labiální žlázy v části sekreční orgány.

Stomodeum začíná ústním otvorem, který leží v posteriorní části předústní dutiny v její dorzální části, **cibariu**. Obecně lze stomodeum rozdělit na pět částí. Krátká trubice navazující na ústní otvor se nazývá **bukální dutina** a od další části hltanu (**farynx**) je rozlišitelná pouze podle svalů, které se upínají v oblasti klypeu. Farynx je jednoduchá trubice, která je definovaná tím, že faryngeální svaly jsou upnuté na frons nebo další dorzální části hlavy. Nejvýznamnější z těchto svalů je **dilatátor faryngu**, který je upnut právě na frons. V některých případech je farynx zúžen při průchodu mezi cerebrálními konektivy (spojují supra- a suboesophageální ganglium) a pak lze rozlišit **anteriorní** a **posteriorní farynx**. U hmyzu, který se živí tekutou potravou často dochází k hypertrofii svalů sloužících k nasávání potravy a podle lokalizace těchto svalů pak mluvíme o **cibariální pumpě**, pokud jsou hypertrofované bukální svaly nebo o **faryngeální pumpě**, pokud hypertrofují faryngeální svaly. Faryngem je potrava polykána dále do střeva, ale dochází zde i k promíchání potravy se slinami. V oblasti cervixu přechází farynx v relativně tenkou trubicí - jícen (**oesophagus**), který u Protura, Collembola, Diplura a Archaeognatha ústí přímo do mesodea, u odvozenějších skupin hmyzu je dále členěn. Vlastní oesophagus je u Apterygota krátký a špatně definovaný, u křídlatého hmyzu je obvykle delší a tenčí, neboť prochází mezi létacími svaly. První z jeho součástí je vole (**ingluvies**). Termínem ingluvies je označováno několik nehomologických struktur: (i) terminální rozšíření oesophagu; (ii) postranní přívěsek oesophagu (slepé laterální divertikulum); (iii) měchýřovitá struktura s oesophagem spojená relativně dlouhou tenkou trubicí přítomná u mnohých zástupců Diptera. Vole slouží ke členění potravy na jedlé a nejedlé složky nebo pro dočasnou depozici a natrávení potravy; může obsahovat i vodu nebo vzduch, např. při svlékání pro zvětšení vnitřního objemu těla. Stěna vyprázdněného volete je podélně i příčně přeskládaná, což v případě potřeby umožňuje několikanásobné zvětšení objemu. Kutikula volete je nepropustná, a tím je umožněno i dlouhodobé skladování potravy, aniž by tato ovlivnila koncentraci iontů v hemolymfě. Za oesophagem je **kardiakální valva** (oesophageální invaginace; sval **kardiakální sfinkter**), která může hypertrofovat ve žvýkací žaludek (**proventrikulus**). Vnitřní kutikula kardiakální valvy je obvykle zesílená a nese trny, zuby, polštářky nebo podélné lišty. Lišty jsou pravidelně uspořádány a mohou se lišit svou velikostí; nejvýše jsou vyvinuty čtyři velikostní kategorie lišt. Kardiakální valva je odpovědná za propouštění potravy a její zpětnou regurgitaci. Místo spojení mesodea s kardiakální valvou je charakteristicky utvářené. Stomodeum je částečně zanořené do mesodea a krátká trubice zasahující do mesodea se nazývá **stomodeální valva**. O funkci proventrikulu nepanuje shoda, různí autoři považují za hlavní funkci proventrikulu rozměňování potravy nebo zabránění vstupu trávicích enzymů z mesodea do stomodea. Proventrikulus má pravděpodobně různé funkce u různých skupin, např. u řady druhů mravenců (Hymenoptera: Formicoidea) funguje jako filtr, který umožňuje průchod malým partikulám potravy, ale zadržuje větší, zatímco u včel (Hymenoptera: Apidae) propouští do mesodea pylová zrna a zadržuje nektar.

Buňky tvořící stomodeum jsou obvykle ploché, neboť jejich jedinou funkcí je tvorba kutikuly, nehrají žádnou roli při absorpci ani sekreci. Kutikula stomodea je s výjimkou proventrikulu (vzácně i dalších částí stomodea) nesklerotizovaná, tvořená jen epi- a endokutikulou.

Mesodeum je obvykle vybaveno **peritrofickou membránou**, která chybí u Protura, u většiny zástupců Hemiptera a několika dalších skupin. Obvykle také chybí u jedinců těsně po svlékání

a tvoří se až po přijetí potravy. Peritrofická membrána je tvořena několika lamelami, každá lamela je tvořena sítí chitinových fibril, které buď tvoří mřížku nebo jsou nepravidelně uspořádané. U různých druhů je přítomen buď jeden nebo oba typy lamel. Fibrily jsou ukotveny v nosiči složeném z proteinů a glykoproteinů. Na rozdíl od kutikuly nemají chitinové fibrily nikdy helikoidální uspořádání.

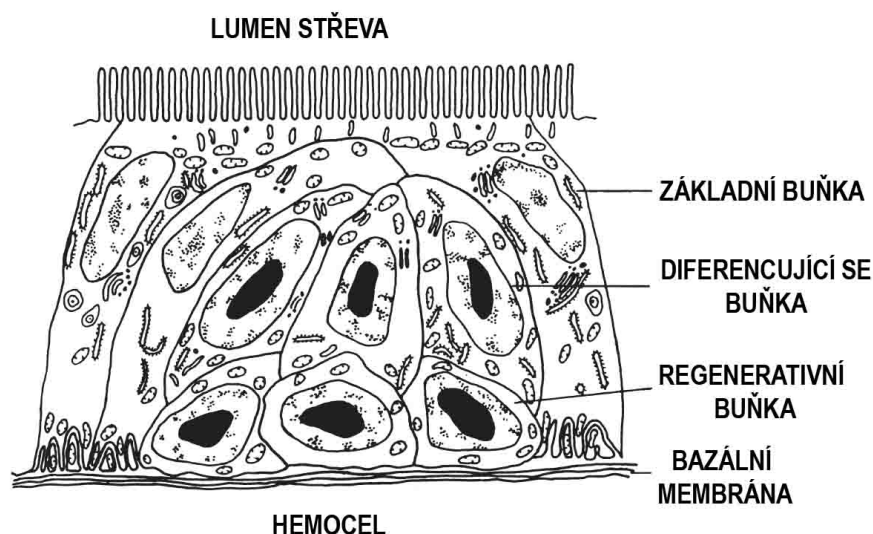
Lze rozlišit dva způsoby tvorby peritrofické membrány. Prvním je tzv. **delaminace peritrofické membrány**, tj. její tvoření všemi mesenterálními buňkami, které ji sekretují v podobě jednotlivých lamel. Produkce membrány není synchronní v rámci celého mesodea, tvorba se přesunuje po sousedních oblastech. Lamely jsou produkovány v průběhu příjmu potravy v časových odstupech (přibližně 15 minut u Caelifera: *Locusta*), takže peritrofická membrána se stává vícevrstevnou. U řady druhů zůstává nově vytvořená lamela připojená k mikrovili buněk mesodea. Vnitřní membrány se pohybují spolu s potravou, takže v posteriorní části mesodea je membrána složena z více lamel než v anteriorní části. Tento způsob produkce peritrofické membrány se uplatňuje např. u Odonata, Blattodea, Orthoptera, Phasmatodea, Coleoptera, Hymenoptera a imága Diptera: Nematocera. Druhým způsobem je **vylučování monofilní peritrofické membrány** epiteliálními buňkami, které jsou uspořádány do kruhu. V místě "faldovitého" přehybu mesodea je obvykle vytvořeno 8 až 10 kruhů buněk (celkem 300 až 400 buněk) produkujících jednotlivé lamely peritrofické membrány silné kolem 0.7  $\mu\text{m}$ . Tento typ produkce peritrofické membrány se vyskytuje např. u Dermaptera a většiny zástupců Diptera.

Peritrofická membrána plní několik funkcí, např. mechanická ochrana buněk mesentera, neboť u druhů živících se pevnou stravou je peritrofická membrána výrazně silnější než u druhů živících se tekutou potravou. Další funkcí je ochrana před patogeny. Významnou funkcí peritrofické membrány je **rozčlenění vnitřního prostoru mesodea na ektoperitrofický** (prostor mezi buňkami mesodea a peritrofickou membránou) a **endoperitrofický prostor** (uvnitř peritrofické membrány). Trávicí enzymy prostupují membránou a v endoperitrofickém prostoru mají k dispozici vysoké koncentrace substrátů, zatímco jejich produkty prostupují membránou a jsou vstřebávány, jejich koncentrace tedy zůstává v endoperitrofickém prostoru realivně nízká a reakční rovnováha je posunuta v jejich prospěch. Do ektoperitrofického prostoru volně prostupují jen malé molekuly (např. významné nutrienty), zatímco řada jiných látek je na membránu navázána. Tato schopnost je dobře prozkoumána na příkladu vazby taninů na membránu u Caelifera: *Locusta*: při přechodu na dietu s vyšším obsahem taninů je produkována výrazně silnější peritrofická membrána. Peritrofická membrána také napomáhá transportu trávicích enzymů v mesodeu, neboť některé trávicí enzymy (např. aminopeptidázy) se váží na peritrofickou membránu a tím je zabráněno jejich příliš rychlému odplavení vodou z potravy.

Mesenteron většinou není morfologicky nijak členěn, jen vzácně je rozdělen na dvě, tři až čtyři komory. Anteriorní část mesentera, která bezprostředně obklopuje kardiální valvu, je někdy označována termínem **kardia**. U Calypttrata (Diptera) tvoří kardia samostatnou komoru mesodea. V anteriorní části mesodea je u hematofágních druhů skladována přijatá potrava, nedochází zde k trávení, ale pouze ke vstřebávání vody.

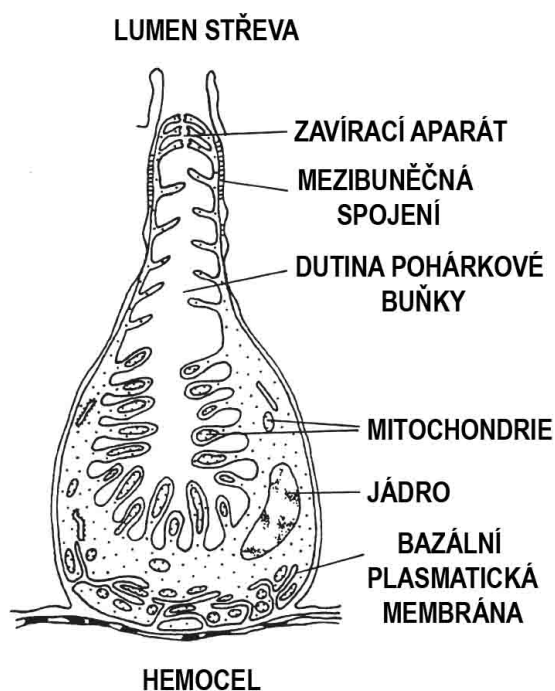
Na mesenteronu se mohou nacházet smyčky, často se vyskytují slepá střeva (**caeka**), a to především v anteriorní části mesodea. Caeka slouží pro rozšíření plochy vstřebávání živin i sekrece enzymů, ale i jako útočiště symbiontů. Střední trubicovitá část mesodea je někdy označována termínem **ventrikulus**.

Buňky mesodea, tzv. **základní buňky** jsou obvykle sloupcovité, apikálně s dobře vyvinutými **mikrovili**. Každý



mikrovilus je zvenku kryt glykokalyxem a uvnitř je vyztužen svazkem aktinových vláken. V optickém mikroskopu vytváří mikrovili charakteristické proužkování (*striated border*). Funkcí mikrovili je zvětšení vstřebávací plochy, např. plocha mesodea u *Schistocerca*

*americana* (Caelifera) byla odhadnuta na 500 cm<sup>2</sup>. Buňky mesodea mají relativně krátkou životnost, jsou neustále obměňovány dělením nediferencovaných buněk, které jsou obvykle



sduženy do skupin. Menší skupiny regenerativních buněk jsou nazývány **nidi** (sing. nidus), větší skupiny, které prochází vrstvou svalů, byly nalezeny jen u některých zástupců Coleoptera a jsou nazývány **krypty**. Většina trávicích enzymů je produkována právě základními mesenterálními buňkami, hlavními sekrečními organelami jsou drsné endoplazmatické retikulum a Golgiho komplex. Trávicí enzymy jsou sekretovány obvykle až po přijetí potravy. Neméně důležitá je i absorpční role mesenterálních buněk.

Kromě základních a regenerativních buněk se ve stěně mesodea vyskytují i endokrinní buňky (viz níže). U zástupců několika řádů (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Lepidoptera) se vyskytuje další typ buněk - **pohárové buňky**, jejichž funkcí je pumpování

vody do mesodea pomocí aktivního transportu draslíkových iontů.

Na pomezí mesodea a proktodea ústí malpighické trubice. V této oblasti se nachází i **pylorická valva** (sval **pylorický sfinkter**), je-li valva hypertrofovaná označujeme tento úsek střeva jako **pylorus**. U Většiny zástupců Hexapoda je pylorická valva jednoduchá, naopak u Protura a Collembola je pylorus komplikovaný. U Protura je za sfinkterem samostatná pylorická komora obsahující buňky s dlouhými mikrovili, u Collembola je pylorus krátký, za sfinkterem následuje kruh tenkých buněk vybavených zesílenou kutikulou.

První část proktodea (**intestinum**) se obvykle skládá z vakovitého **ileum** a z dlouhého trubicovitého **colon**, což je obvykle nejdelší úsek trávicí trubice. Intestinum se obvykle skládá z jediného typu buněk, které jsou obvykle kubické. U druhů, které hostí symbiotické organismy v proktodeu je obvykle rozšířena anteriorní část ilea (*bachor*, *paunch*, u Isoptera; fermentační komora u Coleoptera: Scarabeoidea). Kutikula intestina je na rozdíl od kutikuly stomodea dobře propustná pro menší molekuly a v proktodeu probíhá především resorbce zbytků nutrientů a vody, a formování peletů trusu. Buňky intestina mohou rovněž absorbovat některé významné ionty, a případně exkretovat amoniak.

Na colon distálně navazuje **rektální valva**, jež odděluje poslední úsek střeva - **rektum**. Rektum nese skupiny buněk (**rektální papily**) s osmoregulační funkcí. Rektálních papil je nejčastěji šest. Buňky rekta jsou obvykle ploché, buňky rektálních papil jsou naopak sloupcovité. V závislosti na způsobu života dochází k dalekosáhlým modifikacím papil, především na ultrastrukturální úrovni a tyto modifikace jsou konsistentní s předpokládanou funkcí. Rektální papily mohou být jednovrstevné (Odonata), častěji jsou však dvou- až trojvrstevné. Jsou tvořené jednou nebo dvěma vrstvami apikálních sloupcovitých **základních buněk** a plochými **bazálními buňkami**. Dvě vrstvy základních buněk jsou vytvořeny u Neuroptera, Lepidoptera a Hymenoptera, u ostatních pouze jedna. Na okraji každé papily je ještě další typ buněk, tzv. **obalné buňky**, které spolu s bazálními buňkami izolují papilu od hemocelu. Rektální papily chybí u Protura a Collembola.

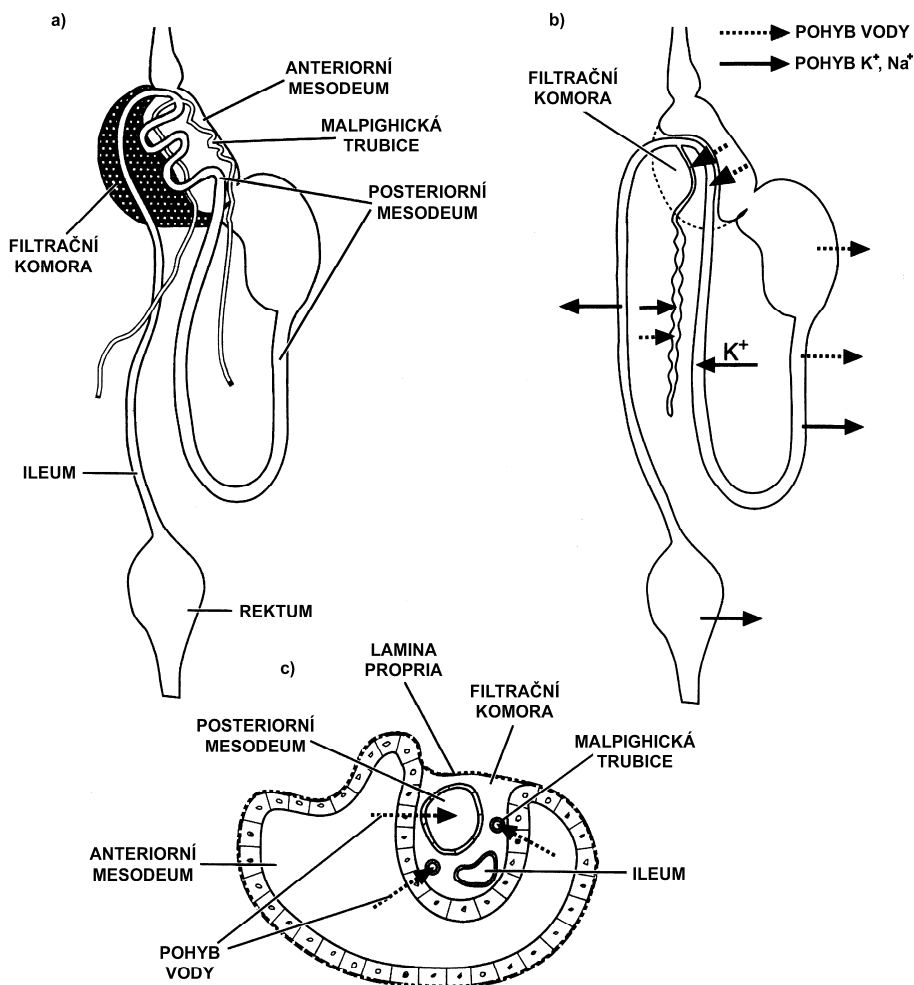
Mimořádně hustá tracheizace ukazuje na vysokou metabolickou aktivitu buněk rektálních papil. V rektu dochází k absorpci vody u suchozemských zástupců nebo sekreci vody u vodních, a k absorpci iontů, aminokyselin a dalších významných látek. V případě kryptonefrie (viz níže) dochází k maximální absorpci vody za spoluúčasti buněk rekta a malpighických trubic. Buňky rekta mají také často u vodního hmyzu dýchací funkci. V rektu též dochází k formování peletů trusu. Kutikula rekta nese trny, o které se trhá peritrofická membrána, která tvoří obal peletů trusu. V blízkosti análního otvoru nese kutikula několik zpětných háčků, které slouží pro vtažení vyhrézávající peritrofické membrány.

Vodní hmyz se musí vyrovnat s konstantním tempem ztrát iontů difuzí. Kromě běžné aktivní resorbce iontů buňkami proktodea je u celé řady zástupců potvrzena přítomnost tzv. **chloridových buněk** (v proktodeu a případně i v epidermis), které jsou schopné absorbce anorganických iontů i z velmi zředěných roztoků.

Všechny úseky střeva jsou vybaveny svalovinou. Extrinsické svaly (viz níže) slouží jako dilatátory střeva a jsou silně vyvinuty především ve stomodeu druhů živících se tekutou potravou. Intrinsická svalovina (viz níže) je obvykle podélná i kruhová a její funkcí je zajištění peristaltických pohybů střeva a posunování potravy. Stomodeum a proktodeum je vybaveno vnitřní podélnou a vnější kruhovou svalovinou, v mesodeu je většina podélné svaloviny vně vnitřní svaloviny kruhové. Svaly ovládající trávicí soustavu jsou inervovány nervy viscerálního systému (pouze výjimečně z mozku), stomodeum a přední část mesentera je inervována z frontálního ganglia a zadní část mesentera a proktodeum z posledního abdominálního ganglia. Mesodeum je oproti stomodeu a proktodeu inervováno jen nepatrně. Střevo je rovněž vybaveno širokou škálou senzorických orgánů, jedná se především o stretch receptory, mechano- a chemoreceptory; viz níže).

## MODIFIKACE TRÁVICÍ TRUBICE

Nejzásadnější modifikací vyskytující se především u Hemiptera sajících z vodivých pletiv je vznik **filtrační komory**. Filtrační komora je orgán vzniklý sice vícekrát nezávisle, ale funkčně



vždy stejný: slouží pro rychlé odstranění vody z těla. Voda odchází z těla zkrácenou cestou, zatímco zahuštěné výživné látky prochází smyčkami střeva, kde jsou rozštěpeny a vstřebány. Existují tři morfologické typy filtračních komor.

Nejjednodušším typem filtrační komory je situace, kdy je připojena pouze anteriorní a posteriorní část mesodea a voda prochází tímto

spojením. Tento typ je vyvinut u skupin Psyllomorpha, Aleyrodomorpha a druhotně u části Coccoomorpha (vše Sternorrhyncha). Druhým typem, vzniklým pravděpodobně z výše zmíněného, je situace, kdy je připojena primárně anteriorní a posteriorní část mesodea a spolu jsou připojeny k divertikulu posteriorní části proktodea. Sekundárně je k proktodeálnímu divertikulu připojena pouze anteriorní část mesodea a posteriorní část je volná. V tomto případě voda prochází stěnou mesodea a je resorbována buňkami rektálních papil. Tento typ filtrační komory se vyskytuje u skupin Coccoomorpha a Aphidomorpha. Třetím typem je filtrační komora Auchenorrhyncha, která je tvořena mesodeem, anteriorní částí proktodea a částí malpighických trubic. Anteriorní část mesodea je rozšířena ve vakovitý orgán, do jehož stěny (respektive do prostoru mezi buňkami mesodea a laminou propria modifikovanou v nepropustnou membránu) je zanořena posteriorní část mesodea a anteriorní část proktodea i s posteriorní částí malpighických trubic. Posteriorní část mesodea může být pouze jednoduše vložena do stěny anteriorní části mesodea, často je však komplikovaně stočená. Mediální část mesodea je obvykle volná, pouze u Fulgoroidea je celé mesodeum vnořeno do obalu filtrační komory, mimo tento obal je umístěno pouze



anteriorní divertikulum. Voda přehází z anteriorní části mesodea do prostoru filtrační komory a odtud je malpighickými trubicemi nasávána do proktodea. Mechanismem přenosu vody je vždy aktivní sekrece draslíkových iontů, voda pak přechází pasivně na základě osmotického gradientu.

Dále u Hemiptera chybí ingluvies a rozšířenina podobná ingluvies může vznikat v anteriorní části mesodea. Peritrofická membrána chybí vždy (kromě Heteroptera: Nepomorpha part.), místo ní jsou u řady zástupců vyvinuty mimobuněčné membránové vrstvy (*extracellular membrane layers*) s podobnou funkcí. Tato struktura může být tvořena trubicovitými elementy, které jsou zesíťované, pak neposkytuje kompletní ochranu povrchu mesenterálních buněk nebo je tvořena jako myelinu podobná kontinuální vrstva. U Phylloxeridae (Aphidomorpha) chybí anus. U Diaspididae (Coccoomorpha) je trávicí trubice přerušena mezi mesodeem a proktodeem.

Imága Ephemeroptera mají redukovanou trávicí soustavu, ve které vždy chybí proventrikulus a další žvýkací struktury. Trávicí trubice je naplněna vzduchem, nikdy neslouží k trávení, funguje jen jako aerostatický orgán.

U dospělců Odonata je v rektu vyvinuto šest rektálních papil, u larev jsou vyvinuty pouze tři silně modifikované papily. Papily jsou silně tracheizované a dochází v nich k výměně plynů mezi tracheální soustavou a vodou.

U Isoptera je hranice mezi mesodeem a proktodeem tvořena tzv. **smíšeným segmentem**. Posteriovní mesodeum tvoří výběžek, který částečně překrývá anteriorní část proktodea, a v této oblasti dochází rovněž k připojení malpighických trubic. Dále je výrazně modifikováno proktodeum, které je členěno v několik částí. Mezi prvním (jednoduchá krátká trubice navazující na mesodeum) a druhým segmentem je výrazná **enterická valva**, která je vybavena silnou svalovinou a vnitřní kutikula je poseta trny, zuby, měchýřky či dalšími výrůstky. Za enterickou valvou proktodeum pokračuje silně rozšířenou částí (bachor), kde je usídlena většina symbiontů. Distálně bachor přechází v colon a dále pokračuje podle obecného schématu.

U Psocoptera chybí proventrikulus a jeho funkci přejímá sitofofor - oválný sklerit na dorzu hypofaryngu.

U Neuroptera je mezi mesenterem a proktodeem silný uzavírací mechanismus a v téže oblasti je u některých larev střevo přerušeno.

U Coleoptera je farynx některých zástupců vychlípitelný.

U Strepsiptera je trávicí soustava imág velmi jednoduchá a redukovaná. Je to jednoduchá trubice, která končí slepě za mesodeem. U larev některých druhů se mesodeum otevírá na povrchu těla a slouží k přímému vstřebávání živin z těla hostitele.

U Diptera jsou vyvinuta až tři stomodeální divertikula.

U Trichoptera je vyvinuto 20 rektálních papil. U larev mají papily dýchací funkci analogicky situaci u Odonata.

## POTRAVA

Potrava je hmyzem přijímána především orálně, i když některé endoparazitické larvy přijímají potravu dosud neznámým mechanismem přes kutikulu. Stomodeum slouží především pro



rozmělnění potravy, její promíchání s produkty labiálních (nebo maxilárních; viz níže) žláz a její dočasnou depozici. Vlastní trávení potravy a vstřebávání živin probíhá především v mesodeu. Za potravu slouží hmyzu široká škála makromolekul, které jsou působením trávicích enzymů zpřístupněny vstřebávání.

Složení trávicích enzymů odpovídá dietě, u karnivorních a hematofágních druhů převládají proteázy a lipázy, u druhů živících se nektarem nebo jinými sladkými substráty jsou přítomny amylázy, invertázy a maltázy. U fytofágních druhů jsou obvykle zastoupeny enzymy s afinitou k širokému spektru substrátů. Celulázy xylofágních druhů jsou obvykle produkovány symbiotickými mikroorganismy (bakterie nebo bičíkovci), ale produkce vlastních celuláz byla prokázána např. u termitů (Isoptera). Jiné xylofágní druhy jsou odkázány na houby, které štěpí některé obtížně stravitelné složky dřeva (celulóza, lignin) přímo v odumřelém dřevě. V několika případech, kdy dospělci nepřijímají potravu, nebyly v mesodeu prokázány žádné trávicí enzymy.

Většina výživných látek je vstřebána v mesodeu. Vstřebávání je buď pasivní nebo aktivní. Mnoho významných látek je vstřebáváno pasivně pouze na základě jejich odlišných koncentrací v trávenině a v hemolymfě. Buňky mesodea vykazují cyklickou aktivitu a ty, které aktivně vstřebávají výživné látky jsou obvykle totožné s buňkami produkujícími enzymy, jen v jiné fázi vývoje, jež obecně končí brzkou smrtí základních buněk a jejich nahrazením z regenerativních.

Absorbce (vylučování, resorbce) vody je soustředěna do dvou oblastí střeva, do mesodea a rekta. Oblasti vstřebávání vody v mesodeu jsou obvykle prostorově omezené, např. pouze na anteriorní část nebo na caeka. Cílem těchto procesů, tj. vstřebávání či sekretování vody v závislosti na množství vody v otravě (tekutá strava musí být zkoncentrována, suchá potřeba zavodněna) v mesodeu, je především adjustace prostředí (pH, iontová síla roztoku atp.) pro správnou činnost trávicích enzymů, a udržení rozdílu v koncentracích výživných látek ve střevě a v těle pro optimalizaci pasivní absorpce živin.

Rektální ampuly jsou místem absorpce zbytků živin, reabsorbce vody a některých významných iontů. Reabsorbce vody je významná především u druhů žijících v suchém prostředí, ty pak mají extrémně rozvinuté ampuly. Rektum je někdy spolu s malpighickými trubicemi obaleno membránou (kryptonefrie) a toto uspořádání ještě zmenšuje ztráty vody (viz Exkrece). Mechanismem absorpce je pasivní pohyb vody podél koncentračního gradientu tvořeného aktivním pumpováním sodíkových a draslíkových iontů.

Příjem vody je často extraorální, k tomuto účelu slouží vesikuly u apterního hmyzu nebo **Rudolfův orgán** na ventru hypofaryngu u Psocoptera. Řada pouštních druhů nepřijímá vodu vůbec.

Řada druhů hmyzu vypouští sliny s trávicími enzymy do potravy a tímto způsobem si zpřístupňuje ty složky potravy, které by jinak nemohly být požřeny kvůli tvaru ústních orgánů. Část trávení tedy probíhá mimo tělo jedince, a proto je tento způsob nazýván **extraintestinální trávení**. Tato modifikace příjmu potravy se vyskytuje u části zástupců řádů Heteroptera (larvy i imága), Diptera (imága Asilidae, Empididae), Neuroptera (larvy), Coleoptera (imága Carabidae part., larvy Dytiscidae part., Lampyridae). U Heteroptera je extraintestinální trávení velmi rozšířené, neboť tvar ústních orgánů umožňuje přijímat pouze tekutiny nebo velmi jemné částice potravy. Uplatňuje se především u semenožravých a dravých druhů, ale velmi významné je i u řady druhů sajících z rostlinných pletiv. U Coleoptera chybí slinné žlázy, proto jsou enzymy sloužící pro extraintestinální trávení

regurgitovány z mesodea. Netypické příklady extraintestinálního trávení lze nalézt v rámci řádu Lepidoptera, kde celá řada druhů kuklicích se v kokonech uvolňuje při líhnutí proteázy, které rozrušují materiál kokonu a umožňují jeho opuštění.

Nutriční nároky hmyzu jsou v zásadě stejné jako u ostatních živočichů. Většinu živin hmyz přijímá z potravy, některé složky si sám syntetizuje, méně často je jejich produkce zajišťována symbiotickými organismy. Hlavním zdrojem energie jsou uhlovodíky, v některých případech jsou lipidy alternativním zdrojem. Zajímavé je, že hmyz snadno tráví šesti-uhlíkaté cukry, zatímco pěti-uhlíkaté cukry a cukerné alkoholy hmyz obvykle není schopen trávit. Mezi hmyzí esenciální látky však patří vícenásobně nenasycené mastné kyseliny. Esenciálními látkami jsou i steroidy, které jsou součástí mnohých významných látek (lipoproteiny, ekdysteroidy). Dalšími esenciálními látkami jsou karotenoidy, které jsou přeměňovány v optické pigmenty. Co se týče metabolismu aminokyselin, hmyz je schopen mnoha přeměn aminokyselin (transaminací), ale nedokáže syntetizovat aromatické skupiny.

Celá řada látek přijímaných v potravě nemá nutritivní význam, ale slouží jako prekurzory některých významných látek sloužících např. ke komunikačním účelům. Jinou možností je kumulace toxických složek potravy jako ochrany před predací.

## SYMBIONTI

Výskyt symbiotických mikroorganismů je spojen s příjmem nutričně chudé potravy. Symbionty obsahuje několik ekologických skupin hmyzu. Jsou to:

- (1) druhy živící se dřevem nebo pevnými částmi rostlin, jejichž symbionti zajišťují štěpení celulózy a ligninu, např. termiti (Isoptera), pilořitky (Hymenoptera: Siricidae) a dřevokazní brouci (Coleoptera).
- (2) druhy vysávající rostlinná pletiva, např. Hemiptera a Thysanoptera. U těchto skupin jsou mycetomy často nápadně zbarvené a mohou být patrné i přes kutikulu.
- (3) ektoparazitické druhy, které se živí krví nebo kožními deriváty po celý život, např. Triatominae (Heteroptera: Reduviidae), štěnice (Heteroptera: Cimicidae), Phthiraptera, Glossinidae, Hippoboscidae, Nycteribiidae (vše Diptera).
- (4) některé omnivorní druhy živící se nutričně chudou potravou, jako např. švábi (Blattodea) nebo mravenci (Hymenoptera: Formicidae).

Symbiotické organismy označujeme jako **ektosymbionty**, pokud žijí mimo tělo hmyzu, nebo jako **endosymbionty**, pokud žijí trvale usazeni v některém z tělních orgánů. Mezi ektosymbionty jsou nejvýznamnější skupinou houby. Houby jsou zvláště významné pro larvy živící se dřevem. Houby slouží buď jako výhradní potrava larev nebo se larvy živí dřevem, ve kterém jsou působením hub zpřístupněny jinak těžko dostupné složky potravy (narušení ligno-celulózové matrice dřeva), nejčastěji se však tyto dva přístupy kombinují. Velmi úzké vazby na ektosymbiotické houby mají termiti podčeledi Macrotermitinae (Isoptera: Termitidae). Hnízda těchto termitů obsahují rozsáhlé "houbové zahrádky", ve kterých je na směsi rozžvýkaného dřeva, výkalů a sekretů labiálních žláz pěstována houba rodu *Termitomyces*. Tato houba zajišťuje nejen štěpení celulózy a ligninu, ale i fixaci dusíku a produkci několika významných esenciálních látek. Podobnou úlohu mají specifické Basidiomycety (*Leucocoprinus*) v koloniích mravenců z tribu Attini (Hymenoptera: Formicidae), kde se živí rozžvýkanou čerstvou rostlinnou hmotou (odumřelou u primitivních

rodů). Překvapivě tyto houby produkují především amylázy, proteinázy a pektinázy, nikoliv cellulázy či ligninázy. Dále se u dělnic *Atta* (Hymenoptera: Formicidae) vyskytují na koxách ektosymbiotické Aktinomycety, jež produkují antibiotika chránící houbové zahrádky přes parazitickými mikroorganismy.

Ektosymbiotické houby jsou často šířeny ve specializovaných kutikulárních záhybech, které jsou často spojené s exokrinními orgány. Tyto útvary, zvané **mykangia**, se vyskytují na ústních orgánech, thoraxu, nohách nebo krovkách, a jsou obvykle přítomné jen u samic, jen vzácně u samců nebo u obou pohlaví. V mykangiích jsou pasivně hromaděny spory řady druhů hub, ale působením produktů žláz jsou eliminovány všechny druhy kromě symbiotických. Vchlípená vakovitá mykangia jsou lokalizována ve flagelu tykadla květoliba *Philanthus triangulum* (Hymenoptera: Crabronidae). Sekrece podporuje růst symbiotické bakterie *Streptomyces* produkující řadu antimikrobiálních látek, jimiž samice impregnují larvální komůrku.

Endosymbionti vyskytující se v trávicí soustavě jsou vždy extracelulární, v ostatních případech se jedná o intracelulární symbionty. V trávicí soustavě většiny zástupců hmyzu se v průběhu života hromadí různé mikroorganismy, které žijí ve střevě pouze komensálně, ale často mají důležitou roli při štěpení některých sloučenin. Některé skupiny jsou však na svých specifických endosymbiontech životně závislé. To je případ např. většiny termitů, kteří mají specifické bičíkovce Oxymonadia a Parabasala (všechny čeledi kromě Termitidae), kvasinky nebo bakterie, které se spolupodílí na štěpení některých složek potravy a na fixaci dusíku. Rod *Cryptocercus* (Blattodea) je sesterskou skupinou termitů a žije podobným způsobem života jako termity. S termity sdílí řadu dalších znaků včetně modifikací střeva a složení symbiotických společenstev. K předávání střevních symbiontů dochází u většiny termitů (a Blattodea: *Cryptocercus*) během trofalaxe, ke které dochází velmi často a z obou konců trávicí trubice. Během svlékání dochází u termitů k úplné eliminaci symbiotické mikroflóry a nutnost neustálého předávání symbiontů stála nepochybně u vzniku eusociálního způsobu života. Další významnou skupinou odkázanou při trávení částečně na symbionty je nadčeleď Scarabeoidea (Coleoptera).

Intracelulární symbionti se vyskytují buď v běžných hmyzích buňkách nebo ve specializovaných **mycetocytech** (shluky mycetocytů se nazývají **mycetomy**). Známým příkladem prvního případu je *Wolbachia* - bakterie žijící v normálních buňkách ovárií, která je přenášena transovariálně a způsobuje postzygotickou inkompatibilitu mezi nosiči různých kmenů. Pravděpodobně také způsobuje obligátní parthenogenezi např. u některých druhů rodu *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae).

Mycetocyty jsou velké polyploidní buňky, které se mohou vyskytovat v různých částech těla. Nejčastěji jsou rozptýlené mezi základními buňkami střeva nebo tukového tělesa, pokud tvoří mycetomy, pak jsou volně v hemocelu. U samic jsou významné mycetomy obsahující symbionty nutné pro zajištění výživy potomstva, ty pak mohou být spojeny se samičími gonádami, genitáliemi nebo kladélkem. Nejčastějšími intracelulárními symbionty jsou bakterie ze skupiny Proteobacteria. U Fulgoridae (Hemiptera), Anobiidae a Cerambycidae (Coleoptera) jsou to kvasinky a u Triatominae (Heteroptera: Reduviidae) dokonce Aktinomycety.

Naprostá většina intracelulárních symbiontů se šíří transovariálně, v průběhu tvorby oocyty část symbiontů opouští mycetocyty a vniká do vznikajícího oocyty. U Blattodea v průběhu embryogeneze jedince migrují mycetocyty z tukového tělesa do vznikajících ovárií, kde jsou

symbionti uvolnění a zůstávají zde až do doby, než jsou fagocytováni a uloženi do vznikajícího oocyty. U *Sitophilus* (Coleoptera: Curculionidae) je část symbiontů již ve vajíčku asociována s primordiálními buňkami.

Symbiotické organismy mohou plnit v těle řadu funkcí, např. fixují nebo recyklují dusík, syntetizují celou řadu esenciálních látek (steroly, aminokyseliny), a symbionti vši (Anoplura) a některých brouků (Coleoptera) dokonce produkují vitamíny skupiny B.

## EXKRECE A OSMOREGULACE

Hlavními exkrečními orgány hmyzu jsou **malpighické trubice**. Jsou to dlouhé tenké trubice, které distálně končí slepě a proximálně se otevírají do trávicí trubice na pomezí mesodea a proktodea (viz výše). Jsou odvozeny od proktodea a jsou tedy ektodermálního původu, ačkoliv nejsou vybaveny kutikulou. Malpighické trubice se vyskytují v počtu od jednoho páru (Coccomorpha) do 250 kusů (Hymenoptera). Druhy s malým počtem malpighických trubic (ty jsou pak relativně velké) označujeme jako **oligonefrické**, při velkém počtu (relativně malých a tenkých trubic) druhy označujeme za **polynefrické**. Trubice jsou tvořeny jednou vrstvou buněk s mikrovili v apikální části. Malpighické trubice jsou vybaveny pouze spirální svalovinou.

Malpighické trubice chybí u mšic (Sternorrhyncha: Aphidoidea), Collembola a Japygina. U Protura a Campodeina je vyvinuto 6, respektive 12 až 16 tzv. **malpighických papil**, což jsou malá jednoduchá divertikula homologická malpighickým trubicím.

Malpighické trubice nejsou nikdy tvořeny pouze jedním typem buněk. Podle anatomie a ultrastruktury lze rozlišit čtyři typy malpighických trubic. Nejběžnějšími typy jsou segmentované trubice, které se liší přítomností jednoho nebo více typů buněk uvnitř segmentu. **Segmentované trubice s uniformními buňkami uvnitř segmentu** jsou široce rozšířeným typem, který lze nalézt alespoň u některých zástupců každého řádu. Jednotlivé segmenty malpighické trubice představují funkční specializaci spojenou s přítomností specializovaných buněk. **Segmentované trubice s více typy buněk uvnitř segmentu** jsou vůbec nejběžnějším typem malpighických trubic. Více typů buněk se nemusí nutně vyskytovat ve všech segmentech. Tento typ je dobře popsán v případě kryptonefrie (viz níže). **Nesegmentované trubice** jsou jednoduché homogenní trubice tvořené pouze dvěma typy buněk. Dobře prozkoumány jsou u komárů (Diptera: Culicidae). **Bilaterálně asymetrické malpighické trubice** byly popsány u Cyclorrhapha (Diptera). Trubice na jedné straně těla jsou de facto segmentovaného typu s více typy buněk uvnitř segmentu a trubice na druhé straně těla jsou přeměněny v zásobní orgány shromažďující uhličitán vápenatý ( $\text{CaCO}_3$ ) pro tvorbu puparia.

Vylučování zplodin metabolismu je základní funkcí všech živých systémů. Je důležité si uvědomit, že látky vylučované exkrecí byly metabolizovány buňkami těla, zatímco odpady trávení pouze prošly trávicí trubicí. U hmyzu jsou hlavními odpadními produkty dusíkaté sloučeniny, které jsou u suchozemských zástupců vylučovány především ve formě **kyselin močové**, u vodních pak ve formě **čpavku**. Amphibické druhy často přechází z jednoho produktu na druhý. Zásadní odlišnost dvou typů exkrečních produktů je způsobena nutností minimalizace ztrát vody u suchozemských druhů - kyselina močová je ve vodě prakticky nerozpustná, a proto může být vylučována velmi koncentrovaná nebo prakticky suchá. Je také relativně málo toxická, což umožňuje její dlouhodobé skladování, např. v buňkách

tukového tělesa. Dalším důvodem pro syntézu kyseliny močové jako odpadního produktu metabolismu dusíku je vysoký poměr N:H (ve srovnání s amoniakem nebo močovinou), neboť výhradním zdrojem vodíku v těle je voda. Čpavek je naopak velmi dobře rozpustný, proto snadno přechází z těla do okolní vody. Čpavek je pro tělo silně toxický, proto je jeho koncentrace v těle neustále udržována na velmi nízké úrovni. Méně významnými produkty exkrece terestrických zástupců jsou deriváty kyseliny močové (hypoxanthin, allantoin), močovina, pteridiny nebo i aminokyseliny. U některých terestrických zástupců (Blattodea) je část přebytku dusíku převedena i na čpavek, který je z těla odstraňován kutikulou nebo je uvolňován do trusu.

Důležitým faktorem je udržení stálého vnitřního prostředí těla, tedy udržování stálé koncentrace významných iontů (především  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$  a  $\text{Cl}^-$ ). Obě tyto funkce jsou plněny systémem malpighické trubice - proktodeum. Malpighické trubice jsou hlavním místem resorbce odpadních látek z hemolymfy. Přechod látek z hemolymfy do malpighických trubic je způsoben aktivním transportem draslíku do lumen trubice. To vytváří osmotický gradient, který způsobuje nasávání vody a ostatních molekul. Dále existují i aktivní mechanismy odstraňování toxinů (alkaloidů a dalších jedů) z hemolymfy buňkami malpighických trubic. Tímto způsobem je tvořena primární moč, která sice vůči hemolymfě isoosmotická, ale svým složením je odlišná, neboť difuze látek podél koncentračního gradientu je nepřímo úměrná velikosti molekuly. Svalovina trubic umožňuje nepřetržité peristaltické pohyby, které zabraňují lokálním rozdílům v koncentraci odpadních látek. Ke zpětné selektivní resorbci významných látek a vody dochází v proximální části trubice a/nebo v proktodeu (především v rektálních papílách). Tímto způsobem si hmyz zajišťuje vylučování odpadních látek při zachování maxima užitečných látek. Malpighické trubice mohou též produkovat trávicí enzymy nebo hedvábní pro stavbu kokonu. V malpighických trubicích může být ukládán uhličitán vápenatý.

U vodního hmyzu se na osmoregulaci obvykle podílí i speciální typ buněk, tzv. **chloridové buňky**, které jsou umístěny v proktodeu, na bázi rektálních žaber nebo v epidermis. Tyto buňky jsou specializovány na příjem anorganických iontů (nejen chloridových) z vnějšího prostředí. V apikální části buňky jsou silně vyvinuté mikrovili a buňky obsahují obrovská množství mitochondrií, příjem iontů je totiž aktivním procesem, který je energeticky velmi náročný.

**Kryptonefrie** je situace, kdy malpighické trubice nejsou zevně patrné. Primárně jsou ke střevu pouze připoutány trachejemi, pak existuje celá řada přechodů až po zasunutí trubic do stěny střeva a jejich obalení proktodeálními svaly, jak je to běžné u holometabolních larev (především Coleoptera, Lepidoptera a Hymenoptera: Symphyta). Kryptonefridie představují adaptaci k životu v suchém prostředí, neboť umožňuje v krajním případě produkci zcela suché moči. Typické fungování takového systému je popsáno u *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), kde jsou distální části malpighických trubic přiblíženy ke stěně rekta a obklopeny **perinefrickou membránou**. Mechanismem reabsorbce vody je aktivní transport KCl z **perirektálního prostoru** (prostor mezi malpighickými trubicemi a stěnou střeva uzavřený perinefrickou membránou) do malpighických trubic a následný pasivní přesun vody z rekta a perinefrického prostoru do malpighické trubice. Odkud voda pokračuje do volné proximální části trubice a odtud přechází do hemolymfy.

**Labiální ledviny** se vyskytují se u Collembola, Diplura, Archaeognatha a Zygentoma, u Protura a Pterygota chybí. Jsou to párové orgány umístěné ve ventroposteriorní části hlavové kapsuly. Každá labiální ledvina se skládá ze tří hlavních částí: **sacculus**, **vinutý**



**kanálek a exkreční kanálek.** Všechny části labiálních ledvin jsou vybaveny kutikulou. Sacculus je váček tvořený jednoduchým epitelem složeným z vysoce diferencovaných buněk a na jeho stěně dochází ke vzniku primární moči. Vinutý kanálek je obvykle tvořen několika smyčkami, jednoduchý a přímý je pouze u Zygentoma. Buňky vinutých kanálků vykazují řadu modifikací k reabsorbci vody, iontů a malých organických molekul. Laterální exkreční kanálky se spojují v mediální kanálek, který ústí u ventrální rýhy u Collembola a Diplura nebo mezi labiem a hypofaryngem u Archaeognatha a Zygentoma.

V některých speciálních případech se uplatňuje **akumulační exkrece**, kdy jsou produkty metabolismu skladovány v různých částech těla, např. v **urocytech** tukového tělesa nebo v malpighických trubicích, u některých zástupců též ve formě bílkovin v hemolymfě. V tomto případě často jde o dočasnou depozici spíše než o definitivní odstranění dusíkatých produktů. Jako eliminace produktů metabolismu se uplatňuje u zástupců s redukovanými malpighickými trubicemi (např. Collembola) nebo u larev Neuroptera a sociálních zástupců Hymenoptera, kde jsou malpighické trubice slepé a produkty metabolismu mohou být kumulovány po celý život nebo může občas docházet k jejich vyloučení z těla. Dusíkaté produkty metabolismu vyloučené jednorázově po eklozi dospělce jsou nazývány **mekonium**. Jinou možností jsou depozita dusíkatých sloučenin na specifických částech těla, které jsou součástí konstantní ornamentury (typicky Lepidoptera: Pieridae).

U Archaeognatha a Zygentoma jsou dobře vyvinuty jak malpighické trubice, tak i labiální ledviny. U Odonata je vytvořeno 50-70 malpighických trubic organizovaných do skupin po 5 nebo 6. U Blattodea je vytvořeno 80-100 trubic organizovaných po 3, 4 nebo 6. U Isoptera je pouze 4-15 trubic. U Orthoptera dochází ke spojování jednotlivých malpighických trubic, takže mohou do trávicí trubice ústit pouze jedním vývodem. U Phasmatodea jsou početné malpighické trubice rozděleny do dvou skupin, které ústí do trávicí trubice společným vývodem. U Heteroptera někdy vrcholy malpighických trubic splývají, a příslušná dvojice má pak tvar obráceného písmene U. U Lepidoptera je vyvinuto 6 trubic, které jsou rozděleny na dvě skupiny po třech. Skupiny ústí samostatně do komor umístěných laterálně na střevu. U Hymenoptera je počet malpighických trubic silně variabilní - 6-250 podle druhu, velmi stálý je naopak u Heteroptera (4, výjimečně 5) a Coleoptera (4-6 podle druhu).

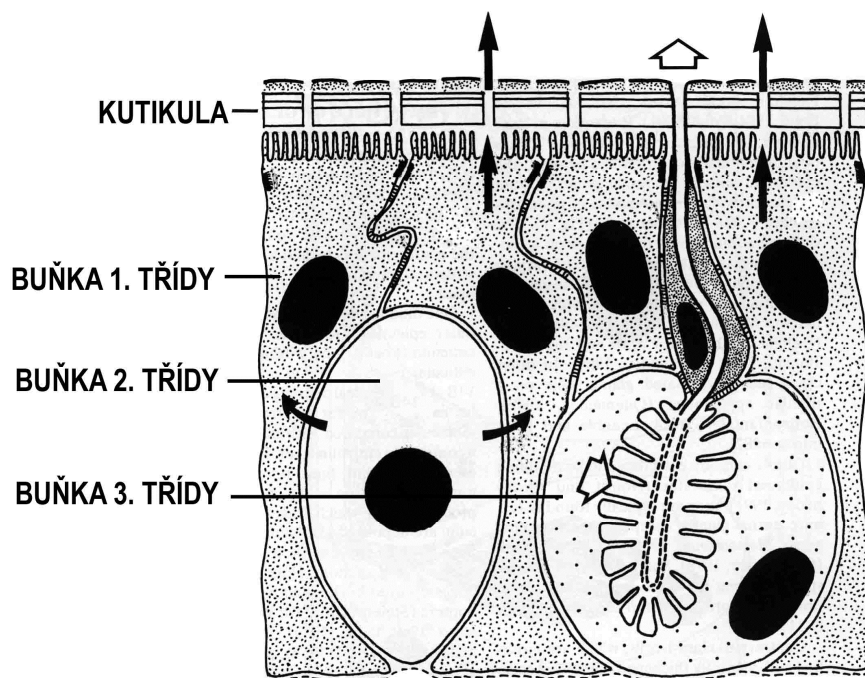
## SEKREČNÍ ORGÁNY

Sekreční orgány lze podle způsobu vylučování sekrece rozdělit na endokrinní a exokrinní. Endokrinní orgány vypouštějí své produkty do vnitřního prostředí těla a jelikož jsou vždy funkčně spojeny s nervovou soustavou, jsou probrány společně s ní. Exokrinní orgány uvolňují své produkty mimo tělo jedince a jsou vždy odvozeny od epidermis. Mezi exokrinní orgány patří kromě více či méně organizovaných žláz i jednotlivé dermální sekreční buňky rozptýlené v epidermis. Podle definice sem patří i **epidermální buňky, oenocyty, gonády, malpighické trubice a trichogenní a tormogenní buňky**, které jsou probrány v jinde.

Produkty sekrečních buněk jsou nejčastěji uvolňovány pomocí apikálních **mikrovilli** (mikroklky), které jsou dvou typů. Prvním typem jsou mikrovilli obsahující pouze svazek aktiniových filament, druhým typem jsou mikrovilli, které obsahují centrální kanálek kontinuální s hladkým endoplazmatickým retikulem. Jen výjimečně mikrovilli u sekrečních buněk chybí. Podle způsobu, jakým sekrety překonávají kutikulární bariéru můžeme rozlišit tři typy sekrečních buněk. Nejběžnější jsou **buňky 1. třídy**, které vylučují produkty rovnou skrz přilehlou kutikulu. Mikrovilli kontaktují kutikulu nebo jsou od ní odděleny prostorem, v



němž se hromadí sekrety, které prostupují přímo napříč kutikulou (obvykle více či méně modifikovanou). Modifikace kutikuly tvoří kontinuum od přítomnosti jednotlivých pórových kanálků přes silně porézní strukturu kutikuly (tzv. houbovitá kutikula; viz výše) až po kutikulu, v níž jsou zachovány pouze některé složky epikutikuly. Jen výjimečně (u některých



vchlípených vakovitých žláz) může chybět epikutikula při zachování epikutikulárních filament či části chitinové kutikuly, ve slepých frontálních žlázách vojáků termitů chybí kutikula zcela.

Produkty **buněk 2. třídy** jsou uvolňovány do mezibuněčného prostoru, odkud vstupují do buněk 1. třídy a teprve z nich

jsou vylučovány z těla. Tento typ sekrečních buněk představuje pravděpodobně specializované oenocyty a byl zjištěn pouze ve sternálních a tergálních žlázách švábů (Blattodea) a termitů (Isoptera).

Sekreční **buňky 3. třídy** jsou pokleslé pod úroveň ostatních epidermálních buněk, apikální část s mikrovilli je invaginovaná a tvoří extracelulární dutinu. Tyto buňky jsou spojeny se specializovanou **kanálkovou buňkou**, která obaluje kanálek kontinuální s epikutikulou (tvořený kutikulinovou a vnitřní epikutikulou). Kanálek je porézní, zasahuje do extracelulární dutiny sekreční buňky a je tvořen jednou nebo více vrstvami perforované vnitřní epikutikuly (kutikulinová epikutikula zde chybí a objevuje se až v neperforované kutikule kanálku uvnitř kanálkové buňky). Produkty sekreční buňky jsou kanálkem odváděny přímo mimo tělo. V ontogenezi vznikají sekreční buňky 3. třídy dvěma mitózami, přičemž 4 vzniklé buňky jsou zasunuty jedna v druhé a vnitřní buňky produkují kanálek a zanikají, zatímco zcela vnější buňka se mění na sekreční. Existuje celá řada modifikací sekrečních buněk 3. třídy a tyto vznikají zachováním více než 2 z původních 4 buněk. Kanálek může být tvořen dvěma na sebe navazujícími kanálkovými buňkami, relativně častá je i situace, kdy jedna kanálková buňka odvádí produkty dvou sekrečních buněk (proximální a distální).

Exokrinní žlázy lze dělit podle lokalizace (cefalické - mandibulární, maxilární, labiální, frontální; thorakální - pleurální, notální; abdominální - sternální, tergální, pygidiální), funkce (komunikační, trávicí, voskové, snovací, obranné), zastoupení jednotlivých tříd sekrečních buněk (jednoduché, smíšené), počtu buněk (jednobuněčné, mnohobuněčné), tvaru žlázy (ztluštění epidermis, vakovité, trubicovité, acinózní). V následujícím textu se přidržíme funkčního členění sekrečních orgánů. Je však důležité si uvědomit, že jedna žláza často produkuje směs látek sloužících k různým účelům (komunikační, repelentní, baktericidní,

mykocidní nebo látky usnadňující pohyb po vodní hladině) nebo k různým účelům slouží jedna látka (v závislosti na koncentraci).

## KOMUNIKAČNÍ ŽLÁZY

Největšího rozvoje dosahují komunikační žlázy u sociálně žijících druhů hmyzu, např. v rámci řádu Hymenoptera je celkem popsáno přes 100 různých exokrinních žláz, z nichž 20 se vyskytuje pouze v končetinách mravenců (Hymenoptera: Formicoidea)! Komunikační žlázy jsou však takřka universálně přítomné.

Komunikační látky jsou produkovány v nejrůznějších orgánech, např. u Lepidoptera jsou feromonové žlázy umístěny nejčastěji pod intersegmentální membránou některého z posteriorních abdominálních segmentů (nejčastěji mezi 8. a 9. segmentem), u Isoptera, Blattodea a mnoha zástupců Hymenoptera jsou feromonové žlázy pod tergity posteriorních abdominálních článků, takřka u všech zástupců Hymenoptera jsou významným zdrojem feromonů mandibulární žlázy, u vrtulí (Diptera: Tephritidae) a u části kůrovců (Coleoptera: Scolytidae) jsou feromony produkovány v proktodeu, u řady zástupců Lepidoptera jsou feromonové žlázy na křídlech.

Látky, které ovlivňují chování jedince, označujeme jako **semiochemikálie**. Pro vnitrodruhovou komunikaci slouží **feromony**, pro mezidruhovou **alelochemikálie**. Podle způsobu, jak feromony ovlivňují příjemce, lze rozlišit modifikační (**primer**) **feromony**, které zahajují dlouhodobou fyziologickou akci v organismu příjemce (např. blokují reprodukci sterilních kast u sociálního hmyzu, nebo synchronizují přechod ze solitérní do gregariózní fáze stěhovavých sarančat), a emisní (**releaser**) **feromony**, jež ovlivňují chování krátkodobě (pohlavní, stopovací, poplašné, značkovací a jiné feromony). Alelochemikálie lze rozdělit na **alomóny**, které jsou výhodné pro výdejce látky (toxické, narkotizující, repelentní látky), **kairomóny**, které jsou výhodné pro příjemce (např. látky informující o přítomnosti potravy), a **synomóny**, které jsou výhodné pro příjemce a výdejce (vůně entomogamního květu).

Látka používaná pro komunikaci musí být specifická, aby nedocházelo ke zmatení významu sdělení. Dalším požadavkem je vysoká těkavost zajišťující rychlé šíření k příjemci; netěkavé feromony jsou používány především sociálním hmyzem jako kontaktní rekogniční faktory nebo pro označení potravních zdrojů.

Sexuální feromony jsou účinné v extrémně malých množstvích, většina odhadů počítá u jedince s produkcí feromonu v řádu  $10^{-9}$  gramu za minutu. Citlivost senzorického aparátu k sexuálním feromonům odpovídá malým množstvím produkovaných substancí, udává se, že k vyvolání letu za samicí stačí samci martináče (Lepidoptera: Saturnidae) koncentrace feromonu kolem  $10^{-18}$  mol. v  $\text{cm}^3$  vzduchu, což odpovídá zhruba třem molekulám feromonu v  $\text{mm}^3$  vzduchu! Produkce poplašných feromonů je popsána u Isoptera, u všech sociálních zástupců Hymenoptera kromě vosíků a čmeláků, a dále u mšic (Sternorrhyncha: Aphidoidea) či ostnohřbetek (Auchenorrhyncha: Membracidae). Stopovací feromony se opět uplatňují především u sociálních zástupců, jsou však zhusta využívány i dalšími druhy (predátory, inkvilíny, symfily apod.). Agregační feromony jsou používány širokou škálou druhů a nejlépe jsou prostudovány u kůrovců (Coleoptera: Scolytidae part.), kteří s jejich pomocí synchronizují útok a dokáží tak překonat obranné mechanismy i zcela zdravého stromu.

Kutikula nad komunikačními žlázami může být modifikovaná pro urychlené odpařování sekretu (tzv. **evaporatorium**) a tato situace je speciálně častá u ploštic (Heteroptera).

Obvykle se jedná o ohraničené pole kutikuly, které je vybaveno mikrotrichiemi nebo houbovitými výrůstky pro zvětšení plochy kutikuly. U mnoha samců Lepidoptera existují specializované oblasti na křídlech, které nesou přeměněné šupinky (tzv. **androkonie**, česky voničky), které slouží pro odpařování sekretů a často ještě další typ šupinek, který vlastní androkonie kryje. U Danainae (Lepidoptera: Nymphalidae) a některých dalších motýlů se androkonie rozpadají a tvoří velké množství volných **přenosových částic**, která slouží pro disperzi feromonu. U samců přástevníků (Lepidoptera: Arctiidae) jsou vyvinuta tzv. **koremata**, pár vychlípitelných váčků umístěných ventrolaterálně na 7., 8. nebo 9. abdominálním článku. Koremata obsahují štětičky makrotrichií specializovaných k evaporaci feromonu.

## OBRANNÉ ŽLÁZY

Obecně se obranné žlázy od feromonových liší přítomností rezervoáru, protože účinnost chemické obrany je přímo úměrná množství aktuálně dostupné obranné sekrece. Obranné látky jsou často vystřikovány, a to buď přímo činností svalů nebo nepřímo tlakem hemolymfy. Typickými případy obranných žláz je frontální žláza, která je vyvinuta u odvozených termitů (Isoptera), jedové žlázy spojené s žihadlem u řady zástupců Hymenoptera. Dobře vyvinuté obranné žlázy (pygidiální) jsou běžné u Coleoptera. Nejlépe vyvinuty u Brachininae a Pausinae (Carabidae), kde je přítomen pár dvoukomorových žláz, v nichž dochází k enzymaticky katalyzované bouřlivé reakci hydrochinonu s peroxidem vodíku za vzniku benzochinonu. Při reakci se uvolňuje teplo (teplota v reakční komoře přesahuje 100° C), výsledné produkty jsou též repelentní a jedovaté.

Produkty celé řady žláz jsou repelentní (silně rozvinuté např. u Blattodea, Dermaptera, Heteroptera, Coleoptera) a stojí tak na pomezí komunikačních a obranných žláz. Do této skupiny patří i tzv. **osmeterium** u larev Papilionidae (Lepidoptera), jež produkuje repelentní látky. Osmeterium je větvený váček, který se vychlipuje tlakem hemolymfy na dorzu mezi pro- a mesothoraxem.

## SLINNÉ ŽLÁZY

Slinné žlázy u hmyzu vznikají takřka universálně z labiálních žláz, pouze v případech, kdy labiální žlázy slouží k jinému účelu (např. produkce hedvábí), vznikají slinné žlázy z mandibulárních (např. u larev Lepidoptera). Labiální slinné žlázy jsou vždy párové a ačkoliv se primárně zakládají v hlavě, jsou z prostorových důvodů obvykle vytlačeny do thoraxu nebo až do anteriorní části abdomenu. Vývody labiálních žláz se obvykle spojují v nepárový vývod ústí v předústní dutině, v salivariu, na bázi labia.

**Tubulární slinné žlázy** jsou tvořeny uniformními sekrečními buňkami tvořícími trubicovitý jednovrstevný sekreční epitel. Tubulární slinné žlázy jsou vytvořeny u Psocoptera, u části Holometabola, např. Mecoptera, Siphonaptera, Diptera nebo u imág Lepidoptera.

Druhým typem jsou slinné žlázy **acinózního typu**, kdy jsou sekreční buňky organizovány do většího počtu shluků - acinů (sing. **acinus**), k jejichž vývodným kanálkům se může připojovat rezervoár (např. u Blattodea, Isoptera). Acini se u Polyneoptera skládají ze dvou základních typů sekrečních buněk. **Zymogenní** (centrální) **buňky** jsou charakteristické silným rozvojem drsného endoplazmatického retikula a Golgiho aparátu, a produkují především trávicí enzymy. Na periférii acinu jsou lokalizovány **parietální** (periferální) **buňky**, které obsahují

hlavně velké množství mitochondrií a husté dlouhé mikrovili. Tento typ především pumpuje vodu do labiálních žláz pomocí aktivního transportu sodíkových a draslíkových iontů. Buňky vývodů transportují část iontů zpět do hemolymfy, čímž se primární sekrece zahušťuje.

Posledním typem slinných žláz jsou **komplexní labiální žlázy** vytvořené především u Hemiptera sajících z rostlinných pletiv a části Holometabola. Komplexní žláza je složena z vývodného kanálku, na který nasedá několik laloků (někdy označovaných jako acini) tvořených vlastními sekrečními buňkami a dlouhá přídavná žláza. Přídavná žláza může být trubicovitá nebo rovněž lalokovitá. Labiální žlázy Holometabola jsou tvořeny acinózní částí uloženou v hlavě a trubicovitou částí v hlavě, thoraxu či abdomenu. Acini jsou tvořeny uniformními sekrečními buňkami, jež obklopují intraacinální rezervoár, ve kterém je skladována sekrece a tato část produkuje obvykle komunikační látky. Trubicovité části pak produkují trávicí enzymy.

Slinné žlázy jsou inervovány ze suboesofageálního ganglia a ze stomatogastrického systému. V řadě případů však slinné žlázy nejsou inervovány a produkce slin je spouštěna stimulací chemoreceptorů na ústních orgánech. Slinné žlázy primárně produkují část trávicích enzymů, jejichž složení odpovídá dietě. U hematofágních zástupců sekrety slinných žláz neobsahují trávicí enzymy, ale látky zabraňující srážení krve hostitele. Sekundárně však získávají i jiné funkce (komunikační látky u Isoptera, Hymenoptera a Coleoptera; látky tvořící pochvu sosáku při sání u fytofágních zástupců Hemiptera). Samci Mecoptera mají nápadně zvětšené labiální žlázy a produkují velké množství slin, kterými krmí samici během kopulace. U řady druhů tvoří slinné žlázy sekreci, jež je trofalaxi předávána, což je speciálně významné u sociálních zástupců. U vos (Hymenoptera: Vespidae) mají larvy zvětšené labiální žlázy, v nichž dochází ke konverzi proteinů z potravy v cukernou dietu, která je předávána dělnicím. U Isoptera slouží produkty labiálních žláz k celé řadě funkcí, např. k výživě závislých kast (larvy, pohlavní jedinci, vojáci), k produkci "cementu" pro stavební aktivity nebo pro produkci feromonu značícího potravní zdroje.

## SNOVACÍ ŽLÁZY

Snovací žlázy slouží k produkci hedvábí. Tento typ žláz vzniká přeměnou různých orgánů, nejčastěji labiálních žláz (larvy Psocoptera, Trichoptera, Lepidoptera, Diptera, Hymenoptera), ale i malpighických trubic (larvy Neuroptera, Hymenoptera part.) nebo přídavných pohlavních žláz samic (kokon u Coleoptera: Hydrophilidae; stopky vajec u Neuroptera). Hedvábí může být produkováno i dalšími specializovanými orgány - tarsální žlázy v 1. tarsomeře u Embioptera, tarsální žlázy v 3. tarsomeře u některých samců Empididae (Diptera), žlázy umístěné v cerkách (Blattodea: *Blattella*).

Nejlépe jsou snovací žlázy prozkoumány u larev Lepidoptera. U *Bombyx mori* jsou tubulární, tvořené několika sty polyploidních buněk, které prodělávají 18 až 20 endomitóz. V posteriorní části dochází k produkci základního proteinu - fibroinu (obsahuje až 40% glycinu). Fibroin odpovídá za pevnost vlákna. V prostřední části žlázy dochází k produkci druhé významné složky - sericinů (směs bílkovin s vysokým zastoupením serinu), které při vytlačování obalují fibroin a spojují jednotlivá vlákna dohromady. Dále je vytvořena ještě malá **Lyonnetova žláza**, která se napojuje na labiální žlázy a která má lubrikační funkci.

Hedvábí je používáno nejčastěji jako ochrana kukel (kokony) nebo vajíček, méně často pro stavbu lapacích sítí (Trichoptera a Diptera: Mycetophilidae), pro ochranné stavby (Trichoptera, Lepidoptera), pro stavbu chodbiček hnízda (Embioptera).

## VOSKOVÉ ŽLÁZY

Voskové žlázy produkují vosk na povrch kutikuly. Jsou velmi časté u Hemiptera, celá řada zástupců má na speciálních místech těla vosková depozita (především Auchenorrhyncha a Sternorrhyncha: Coccoomorpha). Buňky produkující vosk u Coccoomorpha jsou poměrně neobvyklé, nejsou vybaveny mikrovilli, ale jejich apikální část nese hluboké invaginace. V prostoru mezi těmito invaginacemi a kutikulou je extracelulární rezervoár, ze kterého je sekrece vytlačována nejprve přes silně modifikovanou endokutikulu a potom kanálky v exokutikule, které dávají voskovým vláknům definitivní tvar. Sekreční buňky jsou dvou základních typů, ale u jednotlivých zástupců jsou různě organizovány do funkčních jednotek, takže existuje celá řada typů voskových žláz produkujících odlišné typy voskových vláken.

U mšic (Sternorrhyncha: Aphidomorpha) se vyskytují v blízkosti sífunkuli drobné voskové žlázy, které uvolňují kapičky vosku do hemolymfy, která je ze sífunkuli vytlačována v případě ohrožení. Tento systém má obranu a komunikační funkci.

Celá řada sociálních zástupců Hymenoptera produkuje vosk pro stavební účely. U *Apis mellifera* se voskové žlázy vyskytují ve dvou ostrůvcích na sternitech od čtvrtého do sedmého abdominálních článku. Některé složky (nebo prekurzory) voskové sekrece jsou syntetizovány v tukovém tělese a oenocytech a do buněk voskových žláz jsou transportovány hemolymfou.

## DALŠÍ TYPY ŽLÁZ

Párové **hypofaryngeální žlázy** jsou dobře vyvinuty u dělnic včel (Apidae, Hymenoptera), zatímco u pohlavních jedinců je vestigiální nebo zcela chybí. Žláza se skládá z vinutého kanálku, na který je připojeno velké množství laloků tvořených sekrečními buňkami. Larvy včel jsou krmeny produkty hypofaryngeální a mandibulární žlázy, avšak larvy královen jsou krmeny z větší části produkty mandibulární žlázy, zatímco larvy dělnic z větší části produkty hypofaryngeálních žláz.

**Olejové žlázy** produkují látky lubrikující kloubní spojení a další namáhané části kutikuly, ale i celý povrch těla jako ochranu před vysycháním. **Antenální žláza** lubrikuje artikulaci tykadla, další podobné žlázy jsou často vyvinuty na kloubech nohou. **Maxilární žláza** se vyskytuje u Protura, Collembola a Heteroptera a pouze u larev u Neuroptera a Hymenoptera. Je to malá žláza lubrikující ústní orgány. U řady druhů jsou na předních holeních vyvinuty tzv. čističe tykadel, systémy set, trnů a ostruh, často spojených se žlázami produkujícími olejovitý sekret.

**Lakové žlázy** se vyskytují u některých červců (Sternorrhyncha: Coccoomorpha) a produkují ochrannou vrstvu šelaku.

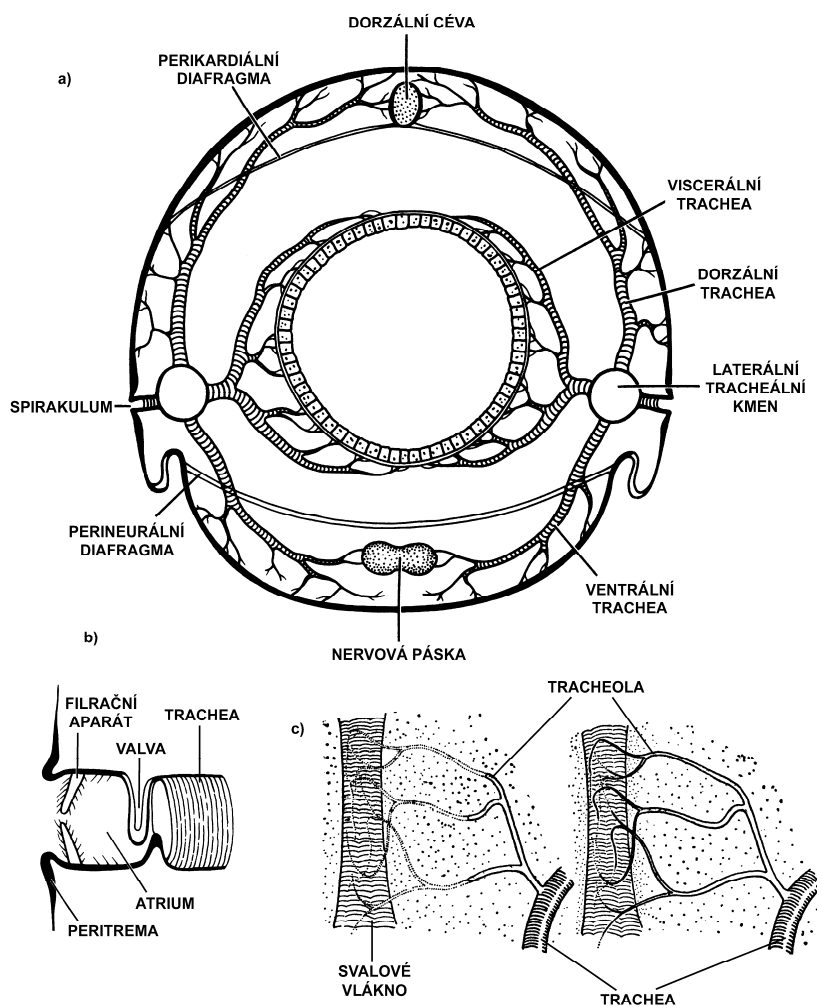
**Spirakulární žlázy** svým hydrofobním sekretem zajišťují trvalou propustnost spirakul.

**Žlázy usnadňující pohyb po vodní hladině** jsou široce rozšířené u pleustonních zástupců. Pygidiální žlázy u Gyrinidae a Staphylinidae: Steninae (vše Coleoptera) produkují sekrety snižující povrchové napětí vody, které způsobuje pohyb brouka po vodní hladině.



## DÝCHÁNÍ

U hmyzu probíhá dýchání přímou výměnou plynů mezi tkání a vzduchem pomocí tracheálního systému. Dýchací orgány vznikají jako ektodermální invaginace a vždy si zachovávají kompletní kutikulární výstelku. Původní stavba zahrnuje pár invaginací na každém segmentu. Tracheální systém nemusel být primárně určen pro výměnu plynů mezi tělem a okolím (předek hmyzu byl možná vodní).



Základní plán dýchací soustavy hmyzu zahrnuje průduchy (**spirakula**), vzdušnice (**tracheje**) a **tracheoly**. Spirakulem je do těla přiváděn kyslík a odváděn je oxid uhličitý, ale i voda, proto hmyz optimalizuje dobu otevření spirakul tak, aby získal dostatek kyslíku bez přílišné ztráty vody. Typické spirakulum se skládá ze specializovaného skleritu perforovaného otvorem (**peritrema**) a prostoru za tímto otvorem (**atrium**). V atriu je obvykle vyvinut **filtrační aparát** zabraňující vnikání cizorodých těles do

dýchací soustavy. Filtrační aparát je složen z velkého množství makrotrichií nebo jiných kutikulárních výběžků. Dále je atrium vybaveno **uzavíracím aparátem** (jedna nebo dvě valvy) s kruhovými svaly. V nejjednodušší podobě je spirakulum pouze otvor - vstup do tracheje, který neumožňuje uzavření přístupu do tracheálního systému. Takováto spirakula se vyskytují pouze u některých apterygotních skupin. Ostatní skupiny mají spirakula vybavená uzavíracím mechanismem a jejich struktura v zásadě odpovídá výše zmíněnému schématu.

Tracheje jsou trubice s kutikulární výstelkou (**intima**) a výztuží ve formě spirály sklerotizované kutikuly (**taenidium**). Existují dva typy kutikuly trachejí. Takřka univerzálně jsou tracheje tvořeny kutikulou s výstupy v místech uložení taenidia. U zástupců Protura s vytvořenými trachejemi je však kutikula trachejí rovná, bez typických záhybů. Obě tato funkční řešení umožňují natahování trachejí při zachování konstantního průměru. Některé



tracheje mají redukované taenidium, nezachovávají stálý tvar, naopak, jsou silně roztažitelné a jsou označovány jako **vzdušné** (tracheální) **vaky**.

Tracheoly jsou terminálními větvemi trachejí. Jsou rozvětvené, vnitrobuněčné, tvořené specializovanými buňkami - **tracheoblasty**. Tracheoly nemají taenidium, mají velmi tenkou intimu obvykle bez chitinové kutikuly. Výjimečně je chitinová kutikula celá sklerotizovaná a pak chybí epikutikula. Díky svému malému průměru (kolem 1 μm) mohou zasahovat až do jednotlivých buněk (především buňky letových svalů). U nižších instarů mohou být vyplněny hemolymfou, pak dochází k jejich pneumonizaci (zavzdušnění), poté jsou střídavě vyplněny vzduchem a hemolymfou. V některých případech však k pneumonizaci trachejí dochází už ve vejci. Z tracheol se kyslík šíří převážně prostou difuzí, i když jistý podíl na přenosu má i hemolymfa.

Embryonálně se tracheje zakládají jako provazcovité výrůstky epidermis bez dutiny, která se objevuje později. Po vzniku dutiny začíná sekrece kutikuly a taenidia. Tracheoblasty se diferencují z koncových částí trachejí. Dále se vyvíjejí nezávisle na trachejích, ke koncovým větvím trachejí se připojují dodatečně.

Tracheje jsou kompletně svlékány a nevstřebané části kutikuly jsou spirakuly vytaženy ven. Pokud je počet spirakul redukován, mohou být ke svlékání použita i nefunkční spirakula. Pokud je atrium spirakula složité, může docházet ke vzniku druhotného spojení atria s vnějškem, které slouží jen k vytažení kutikuly při svlékání. Toto spojení se po svlékání jizvovitě uzavírá. Nové tracheoblasty vznikají v období svlékání, kutikula starých není většinou svlékána. V obou případech se dutiny tracheoblastů připojují k trachejím v průběhu formování nové tracheální kutikuly.

U terestrických zástupců jsou spirakula primitivně na meso- a metathoraxu a na 1. až 8. abdominálním článku. Existují silné tendence k redukci počtu spirakul, nikdy není vyvinuto více než 10 párů spirakul. Thorakální spirakula vykazují tendenci posunovat se dopředu (mesothorakální spirakula jsou velmi často na prothoraxu), u malých druhů dochází často k vymizení abdominálních spirakul, velmi malé druhy mají často redukovanou celou dýchací soustavu a k výměně plynů dochází povrchem celého těla.

Podle počtu funkčních spirakul je terminologicky ošetřena řada situací. **Polypneustické** druhy mají alespoň osm párů funkčních spirakul. Jako **holopneustii** označujeme situaci, kdy existuje deset párů funkčních spirakul (Odonata, Mantodea, Caelifera, Plecoptera), jako **peripneustii** situaci, kdy je devět párů funkčních spirakul (larvy Diptera: Cecidomyidae) a jako **hemipneustii** případ, kdy je funkčních osm párů spirakul (larvy Diptera: Mycetophilidae). V případě, že funkční je jeden nebo dva páry spirakul, označujeme situaci jako **oligopneustii**. Situaci, kdy je funkční první pár hrudních a poslední pár abdominálních spirakul, označujeme jako **amfipneustii** (larvy Diptera: Psychodidae), pokud je funkční pouze poslední pár abdominálních spirakul označujeme situaci jako **metapneustii** (larvy Diptera: Culicidae) a situaci, kdy je funkční pouze první (obvykle mesothorakální) pár spirakul označujeme jako **propneustii** (kukly Diptera: Culicidae). Pokud nejsou funkční žádná spirakula, označujeme situaci jako **apneustii**. U Diplura dochází ke zmnožení thorakálních spirakul, u Protura je 0 nebo dva páry spirakul (meso-a metathorax), u Collembola je 0 nebo 1 pár spirakul (na cervixu!).

Obecný stavební plán tracheální soustavy je velmi podobný v rámci Pterygota. Na spirakulum navazuje krátká spirakulární trachea, která se napojuje na **laterální podélný kmen**. V místě spojení s tracheálním kmenem se zároveň odvětvují tři hlavní tracheje - **dorzální trachea**,

kteřá vede k dorzálním svalům a dorzální cévě, **ventrální trachea**, která vede k ventrálním svalům, nervové pásce a případně do nohy, a **viscerální trachea**, která vede k vnitřním orgánům. Velmi často jsou kromě laterálních kmenů vyvinuty ještě **dorzální tracheální kmeny**, které vedou paralelně s dorzální cévou, méně často i **ventrální** a **viscerální** (1 nebo 2 páry) **tracheální kmeny**. Kromě těchto podélných kmenů jsou vyvinuty i intrasegmentální **komisurální tracheální kmeny**, dorzální a/nebo ventrální. Hlavními hlavovými trachejemi jsou párové dorzální a ventrální kmeny.

Vzdušné vaky jsou obecně lépe vyvinuty u zástupců s větším tělem a u lepších letců (Odonata, Hymenoptera: Apocrita, Diptera: Cyclorrhapha). Mohou sloužit k celé řadě účelů: odlehčují některé části těla (mandibuly u Coleoptera: Lucanidae), zvyšují obsah kyslíku v těle (důležité pro let a ponoření do vody), u vodních zástupců mají hydrostatickou funkci, mají kompenzační funkci (během vývoje postupně uvolňují místo pro růst některých orgánů, např. gonád), usměrňují tok hemolymfy, mají dilatační funkci (zvětšují vnitřní objem těla při ekdysi) a mají též termoregulační funkci, neboť se nacházejí mezi letovými svaly a ochlazují je při letu, izolují gonády proti přehřátí (proti přehřátí gonád od letových svalů slouží i stopkovitý zadeček Hymenoptera: Apocrita).

**Hemoglobin** nalézáme rozpuštěný v hemolymfě u několika skupin, a slouží analogicky obratlovcům pro uchování a distribuci kyslíku v těle. Hemoglobin je přítomen pouze u larev pakomárů (Diptera: Chironomidae), kde napomáhá přežití anoxických podmínek, ale i prodloužení doby mrskavých pohybů (žraní), dále u larev střechků (Diptera: Gasterophilidae) žijících v trávicím traktu a u znakoplavek (část Heteroptera: Notonectidae a Corixidae).

Nejběžněji se vykytuje **otevřený tracheální systém**, který je přítomen u všech suchozemských zástupců, u dospělců vodních zástupců a u části parazitických larev. Vodní larvy hmyzu mají obvykle **uzavřený tracheální systém** (apneustie), kdy kyslík přechází do těla difuzí buď přes nesespecializovanou kutikulu (u menších druhů s redukováným tracheálním systémem) nebo přes specializovanou kutikulu tracheálních žaber do drobných trachejí a odtud dále do těla. Tracheální žábra se vyskytují u larev jepic (Ephemeroptera), šidílek (Odonata: Zygoptera), pošvatek (Plecoptera) a střechatek (Megaloptera). Larvy Anisoptera (Odonata) mají k dýchání přeměněné rektální papily, které jsou umístěny ve specializované části střeva - v **žaberní komoře**. Některé druhy pohybují tracheálními žábry, což zabraňuje akumulaci vody s vyčerpanou zásobou kyslíku. Stejnému účelu slouží rektální ventilace larev Anisoptera a Zygoptera (Odonata).

Endoparazitické larvy vykazují podobné strukturální adaptace a v těle hostitele dýchají difuzí přes kutikulu či analogy tracheálních žaber, nebo penetrací tracheálního systému či přímo tělní stěny hostitele.

Dospělci vodního hmyzu dýchají vynořením specializované části těla nad hladinu. Při vynoření si odnáší pod hladinou **obnovitelnou mimotělní vzduchovou bublinu**, která kromě prodloužení doby pobytu pod hladinou plní i hydrostatickou funkci. Bublina je udržována na specifické části těla v kontaktu s funkční částí spirakul. Bublina slouží i jako **fyzikální žábra**, protože invazní koeficient kyslíku je pětikrát větší než koeficient oxidu uhličitého, proto na povrchu bubliny dochází k difuzi kyslíku z vody do bubliny a oxidu uhličitého opačným směrem. Při velkém množství kyslíku rozpuštěného ve vodě je možné **plastronové dýchání**, při kterém se jedinec vůbec nemusí vynořovat. Systémem mikrotrichií je na těle udržována tenká vrstvička vzduchu dostatečná k permanentní výměně plynů, takže zastoupení kyslíku je

v bublině stabilní. Tento systém je vyvinut u několika zástupců Heteroptera a Coleoptera, ale je velmi běžný u vajec a kukel vodního hmyzu.

Jiným způsobem dýchání vodního hmyzu je dýchání pomocí **spirakulárních žaber**, což jsou prstovité struktury v blízkosti spirakul. Ve vodě jsou tyto struktury expandované a nesou plastron z něž přechází kyslík do těla spirakulem, mimo vodu kolabují a jedinec dýchá normálně spirakuly. Tímto způsobem dýchají kukly muchniček (Diptera: Simuliidae) a brouci podřádu Mixophaga. Některý hmyz (např. některé larvy Diptera) má otevřený tracheální systém a kyslík získává z aerenchymu vodních rostlin.

Celkový objem tracheálního systému je silně variabilní, v závislosti na druhu a vývojovém stadiu se pohybuje v rozmezí 5-50% z celkového objemu těla. Platí úzký vztah mezi aktivitou hmyzu a objemem tracheálního systému, aktivnější zástupci mají výrazně větší objem trachejí. Rozvoj tracheálního systému záleží i na podmínkách vývoje, experimentálně bylo prokázáno, že larvy *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) chované při 10% kyslíku měli 2-2,5x vyšší objem trachejí než normální larvy.

Ventilace hmyzu je způsobována kontrakcí určitých svalových skupin, což způsobuje změny v objemu těla buď zplošťováním nebo teleskopací - zasunováním segmentů do sebe. Většina spirakul má vdechovou (**inspirační**) i výdechovou (**expirační**) funkci, ale některá mohou být specializovaná pouze na jednu funkci, což usměrňuje proudění vzduchu a napomáhá termoregulaci. Rychlost ventilace je silně ovlivňována koncentrací CO<sub>2</sub>, v případě švába jsou spirakula trvale otevřena při koncentraci vyšší než 2% objemu, při koncentracích okolo 10% se spirakula začínají rytmicky otevírat a zavírat a objevují se ventilační pohyby abdomenu, jež se při dalším zvyšování obsahu CO<sub>2</sub> zrychlují (10 - 180x za minutu).

Většina zástupců Collembola je apneustických (dýchají povrchem těla), u části (Sminthuridae: Sminthurinae, Actaletidae) je vyvinut pár stigmat ventrálně na cervixu, z nich vedou tracheje buď pouze do hlavy, nebo i do zbytku těla. U čeledí Eosentomidae a Sinentomidae (Protura) je vyvinuto po páru spirakul na meso a metathoraxu, tracheje jsou unikátního typu (viz výše), v těle se větví, ale nejsou navzájem propojené. U Diplura je na meso- a metathoraxu vyvinuto 0-2 nebo 4 (Octostigmidae) páry stigmat. U Archaeognatha jsou tracheje keříčkovité, spojky mezi jednotlivými stigmaty velmi slabě vyvinuty. U Zygentoma jsou dobře vyvinuta spojení mezi stigmaty, ale podélné tracheální kmeny chybí. Imága Odonata jsou holopneustická, se třemi páry podélných kmenů. U larev jsou stigmata vyvinuta, ale jsou uzavřená s výjimkou mesostigmat, která fungují dlouho před metamorfózou.

## OBĚH HEMOLYMFY

Tělní tekutina hmyzu (**hemolymfa**, haemolymfa) volně cirkuluje kolem vnitřních orgánů (otevřená cévní soustava). Tělní dutina hmyzu (**mixocel**) je **septy** (diafragmami) dělen ve tři oddíly (siny) - dorzální (**perikardiální**) **sinus**, mediální (**periviscerální**) **sinus** a ventrální (**perineurální**) **sinus**. Septa jsou tvořena pojivem a/nebo velmi jemnou svalovinou a slouží k usměrnění toku hemolymfy, dorzálním septem teče hemolymfa k hlavě a ventrálním do abdomenu. Jsou laterálně otevřená, vnitřní prostor je tedy kontinuální. Septa rozdělující končetiny v dorzální a ventrální oddíl rovněž ovlivňují tok hemolymfy.

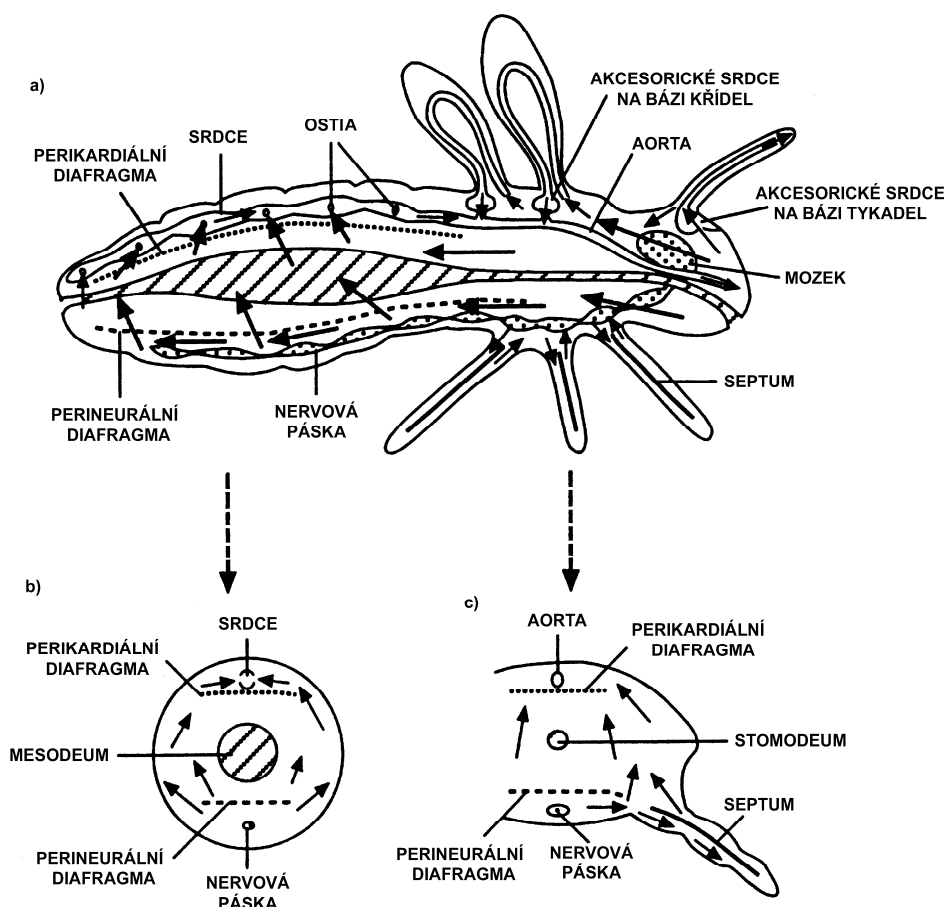
Hlavním pulsujícím orgánem je **dorzální céva**, která je tvořena jednou vrstvou plochých myokardiálních buněk. Anteriorní tubicovitá část dorzální cévy je nazývána **aorta**, typicky je pouze v hlavě, ústí u mozku a nemá žádné otvory (**ostie**). Posteriorním úsekem dorzální cévy

je komůrkovité **srdce**, které může mít až dvanáct párů ostií (tři thorakální a devět abdominálních). Počet ostií klesá u evolučně pokročilejších skupin. Ostie jsou uspořádány segmentálně na každém článku a čerpají do srdce hemolymfy. Tok hemolymfy do srdce je usměrňován chlopněmi v ostích, které typicky umožňují pouze jednosměrné proudění. Ostie

jsou v zásadě dvou typů, **inkurentní**, jež přivádí hemolymfu do srdce, a **exkurentní** umožňují výtok hemolymfy ze srdce. Inkurentní a exkurentní ostie jsou v všech částech srdce (jen výjimečně jsou obě funkce plněny stejnou ostí), což umožňuje obrácení směru toku hemolymfy srdcem.

Oběhová soustava zahrnuje několik artérií, nedůležitějšími jsou **cefalické artérie**, které se odštěpují od aorty a zásobují mozek, **kaudální artérie** zasahující do genitálií a cerců a **laterální artérie** zachované pouze u primitivního hmyzu. Artérie jsou vždy exkurentní (vedou hemolymfu směrem ven ze srdce). U Collembola, Campodeina, Archaeognatha a Zygentoma je vytvořen tzv. **cirkumoesofageální kruh**, což jsou cévy, které se odštěpují od aorty, obkružují oesofagus a na ventru se spojují v krátkou **suboesofageální cévu**.

Hemolymfa tvoří od 5% tělesné hmotnosti u dospělců hmyzu (např. Blattodea), ale až 40% u nesklerotizovaných larev (typicky Holometabola), kde slouží jako hydroskelet. Nejčastěji je proporce hemolymfy kolem 20%. Hemolymfa je z největší části tvořena vodou. Dále jsou přítomny ionty (především sodíkové, draslíkové, vápníkové, hořčíkové, chloridové, fosfátové, bikarbonátové), produkty metabolismu (kyselina močová, močovina, některé aminokyseliny), cukry (především trehalóza), enzymy nebo jiné proteiny (často s navázanými cukry). Pro hmyzí tělní tekutinu je charakteristický vysoký obsah aminokyselin. Hemolymfa



často obsahuje pigmenty získané z potravy, hemoglobin jen u několika zástupců (viz výše). Kromě již zmíněné funkce hydroskeletu slouží hemolymfa jako medium pro chemickou výměnu důležitých látek (výživné látky ze střeva k jednotlivým orgánům a produkty metabolismu k exkrečním orgánům), zásobárna vody, medium zprostředkující mechanickou práci (svlékání, erekce apod.). Hemolymfa bez dýchacích pigmentů obsahuje jen málo kyslíku, přesto je její funkce při přenosu kyslíku nezanedbatelná. Lokální změny v tlaku hemolymfy jsou významné pro ventilační pohyby a velmi důležitá je i termoregulační funkce. Mnohokrát nezávisle vzniklo rovněž reflexní krvácení, při němž kutikula praská v predeterminovaných místech (nejčastěji na kloubních spojeních) a vytéká hemolymfa s obrannými látkami, které mohou být v hemolymfě skladovány, nebo jsou skladovány odděleně a uvolňují se právě jen poškozením těla (Heteroptera).

**Hemocyty** (haemocyty) jsou volné nebo často sedentární, pak vyskytují se na povrchu především srdce a ovarii. **Proleukocyty** mají velká jádra a barvitelnou cytoplazmu bohatou na RNA. **Plazmatocyty** jsou větší buňky variabilního tvaru (kulaté, vřetenovité, hvězdicovité i vláknité) s hyalinní cytoplazmou. **Granulocyty** (granulární buňky) jsou odvozené od plazmatocytů, mají nápadné inkluze v cytoplasmě, jsou schopné fagocytózy a později se vyplňují tukem. **Oenocytoidy** jsou odvozené od oenocytů, jsou jim velmi podobné, ale jsou volné. Další typy hemocytů nejsou obecně rozšířené.

Hemocyty vznikají, stejně jako buňky tukového tělesa, ze stěn celomových váčků, někdy mají oba tyto typy buněk podobné funkce i ultrastrukturu. Někdy je hemocytů fixní zásoba, většinou však nové hemocyty vznikají v průběhu celého života. Hemocyty mohou vznikat mitózou volně v hemolymfě, ale u řady zástupců jsou popsány specializované **hematopoetické orgány**, ve kterých jsou hemocyty tvořeny. Hematopoetické orgány jsou často asociované s dorzální cévou, umístěné segmentálně podél srdce v posteriorní části těla, u larev Lepidoptera obvykle obklopují křídelní imaginální disky. Tyto orgány jsou obvykle špatně definované, jedná se spíše o nepravidelné shluky buněk přichycených na pojivovou tkáň. Pouze u cvrčků (Ensifera: Gryllidae) jsou hematopoetické orgány lépe definované, otevírají se do srdce a jsou ohraničeny neúplnou vrstvou buněk.

Funkcí hemocytů je fagocytóza (především plazmatocytů), rezistence k mikroorganismům a parazitům (encystace a likvidace vajíček parazita), koagulace, tvorba pojivových tkání (bazální membrána, lamina propria apod.), ale i syntéza některých proteinů, transport živin, hormonů, pigmentů a likvidace některých odpadních látek. Důležitou složkou hmyzí imunity jsou lektiny a profenoloxidáza, které vykazují silnou antimikrobiální aktivitu. Další podobné proteiny nejsou součástí hemolymfy neustále, ale jejich produkce je indukována infekcí.

**Nefrocyty** (athrocyty) jsou velmi podobné hemocytům, jsou však sedentární. V rámci druhu jsou vždy konstantně umístěné, nejčastěji na povrchu srdce, na alárních svalech nebo na perikardiálním septu (ty se nazývají **perikardiální buňky**) a pod oesophagem. Jejich hlavní funkcí je eliminace cizorodých látek s vyšší molekulární hmotností, které nemohou být vyloučeny malpighickými trubicemi. Jsou schopné pohltit látky do velikosti koloidních partikulí, nepohlcují však bakteriální buňky srovnatelné velikosti. U některých zástupců (Blattodea: *Periplaneta americana*) bylo prokázáno, že perikardiální buňky produkují kardiostimulační látky.

Mechanismem pohybu hemolymfy krevním řečištěm jsou **systoly** a **diastoly srdce**. K systole dochází stahem cirkulární svaloviny srdce, ale často je samovolná. K diastole dochází stahem křídlatých (**alárních**) svalů, které jsou upnuté mezi stěnou srdce a tergity a/nebo dorzálním



septem nebo ventrity. Frekvence pulsů srdce se liší druh od druhu, u martináčů (Lepidoptera: Saturniidae) je klidová frekvence přibližně 45 tepů za minutu v klidovém stavu, při motorické aktivitě až 150 tepů za minutu. Proud hemolymfy je pravidelný po celém těle, je usměrňován septy a tracheálními vaky (i končetina je podélně dělena septem). Dostatečný průtok hemolymfy periferními částmi těla je zajištěn činností **akcesorických srdcí**, která se vyskytují na bázi tykadel, končetin, genitálií (erekce u samce) a křídel (velikost křídelního akcesorického srdce často vede k hypertrofii mesoskutela). Antenální akcesorická srdce někdy produkují neurohormony, které ovlivňují činnost senzorických neuronů tykadel.

Inervace srdce se liší u různých zástupců. U primitivních skupin má srdce dvojí inervaci, a to jednak z kardiakálních neuronů stomatogastrického systému, které jsou lokalizovány podél celé dorzální cévy, a ze segmentálních ganglií nervové pásky. U některých zástupců nejsou kardiakální neurony přítomny a jediná inervace je segmentální, zatímco u nejodvozenějších (Diptera) není dorzální céva vůbec inervována. U některých skupin hmyzu dochází k **obrácení směru toku hemolymfy**, u některých v pravidelných intervalech, u jiných nepravidelně.

## TUKOVÉ TĚLESO

**Tukové těleso** je tvořeno bílými nebo nažloutlými buňkami vytvářejícími pruhy nebo síťování. Obvykle se rozpadá do několika částí, umístěných především kolem trávicí trubice, v dorzálním a ventrálním sínu a mezi stěnou těla a příčnými svaly. Hlavními buňkami tukového tělesa jsou **adipocyty** (často nazývané trofocyty, ale stejný termín je používán též pro vyživující buňky variol), které mohou být i volně pohyblivé (není zásadní rozdíl mezi hemocyty a adipocyty). U některých zástupců dochází k regionální diferenciaci adipocytů, až 11 typů buněk lze rozlišit u královen Hymenoptera: Formicidae: *Solenopsis*.

Adipocyty mají klíčovou roli v intermediálním metabolismu, v tukovém tělese dochází k syntéze zásobních proteinů (hexamerinů) a vitelogeninů pro tvorbu žloutku. V tukovém tělese jsou rovněž skladovány zásobní látky, především glykogen (polysacharid), který slouží jako pohotovostní zdroj energie, a tukové kapénky (především triglyceridy), jež slouží jako dlouhodobá zásoba energie. Často se v tukovém tělese vyskytují i krystaly proteinů. Syntéza zásobních látek se zvyšuje před klidovými obdobími (metamorfóza, diapauza) nebo v době, kdy příjem energie převyšuje výdej.

Dalším běžným typem buněk jsou **urocyty**, v nichž jsou dočasně či trvale skladovány produkty metabolismu dusíku a anorganické ionty. Posledním typem buněk jsou **mycetocyty**, které tvoří mycetomické orgány tukového tělesa u řady zástupců (Blattodea, Hemiptera). V mycetomech jsou shromažďovány symbiotické bakterie nebo bakteriím podobné mikroorganismy (viz výše). Hemoglobinové buňky produkující krevní barvivo u *Gasterophilus* (Diptera: Gasterophilidae) jsou rovněž odvozeny od tukového tělesa.

## LUMINISCENCE

Bioluminiscence je známa jen u několika skupin hmyzu. Kromě výjimečné **bakteriální** luminiscence po pozření tlejícího dřeva s bakteriemi produkujícími světlo existují 2 mechanismy produkce světla hmyzem.

Luminiscence produkovaná **modifikovanými buňkami tukového tělesa (fotocyty)** existuje pouze u brouků, a to u všech jejich světélkujících skupin. Ty patří většinou do nadčeledi



Elateroidea: všichni Lampyridae (většinou samci a larvy; u samic, často mikropterních, dochází běžně k redukci fotocytů; vzácnější je redukce u samců, např. u *Lampyris noctiluca*) a Phengodidae (samice a larvy), dále imága některých Homalisidae, Telegeusidae a Elateridae (např. *Pyrophorus* - "cucujo" - a *Photophorus*). Výjimečně obdobně světélkují imága u některých druhů Carabidae a Buprestidae. Luminiscenční orgány jsou umístěny párově a segmentálně na různých částech hrudi (většinou dorzálně) a abdominu (většinou ventrálně), výjimečně i v hlavě (Phengodidae, spolu s hrudními a abdominálními orgány). Zevně je jejich poloha vyznačena průsvitnou (často žlutavou až neonově zelenavou) kutikulou, která přiléhá k vnitřním orgánům. Přes veškerou diverzitu jejich polohy a stavby, jejich struktura a fyziologie je jednotná, a nejlépe je známa u světlušek, kterých se týká následující odstavce.

Pod průsvitnou kutikulou a tenkou epidermis jsou bohatě tracheizované a inervované sloupce tvořené fotocyty naplněné fotocytárními granulemi a laterálními tracheoblasty (mohou chybět), proximální konce sloupců jsou tvořeny **dorzálními buňkami** s urátovými granulemi s odraznou funkcí. Počet buněk je velký; např. u *Photuris* má jeden pár luminiscenčních orgánů cca 15 000 fotocytů organizovaných do 6 000 sloupců (každý z nich s cca 80-100 tracheoblasty).

**Malpighické luminiscenční orgány** jsou u larev několika druhů Diptera: Mycetophiloidea (např. Bolitophilidae: *Arachnocampa luminosa* v "modrých jeskyních" na Novém Zélandu). Modrozelené světlo pochází z modifikovaných apikálních buněk malpighických trubic umístěných v abdominu, a larvy (často jeskynní) jím lákají kořist na lepkavé hedvábné nitě, na nichž jsou zavěšeny.

Světlo je produkováno stejným způsobem: zjednodušeně, ve fotocytárních granulích dochází k oxidaci **luciferinu** enzymem **luciferázou** (za přítomnosti ATP,  $Mg^{2+}$  a  $O_2$ ) v **oxyluciferin**, který velmi efektivně produkuje světlo (až 98% energie uvolněno v podobě studeného světla) a následně se rozpadá. Barva světla (zelená až červená) může být druhově specifická a závislá na pohlaví, stádiu a umístění orgánu a vlnová délka se pohybuje např. u *Lampyris* mezi 520-650 nm. Vždy chybí UV složka světla.

Produkce světla závisí na přísunu kyslíku, délka záblesku může být na jednom z extrémů řádově jen několik set milisekund, na druhém může jít o nepřetržitý svit (např. samice *Lampyris noctiluca*). Rytmicita záblesků nebo trvání svitu může být u obou pohlaví odlišná nebo totožná (samice se pak většinou nepatrně opoždí za samcem), ale je vždy druhově specifická (analýzou rytmicity bylo objeveno několik dosud přehlížených druhů světlušek). K synchronizaci luminiscence v kontextu pohlavního výběru dochází u některých orientálních (zejména rod *Pteroptyx*), papuánských a queenslandských druhů, v rozmnožovacím období gregariózních na vyčnívajících stromech.

Luminiscence má většinou, ale nejenom, epigamní význam. Známé či důvodně předpokládané funkce jsou u čeledi Lampyridae (a Phengodidae) následovné:

(1) **Epigamní** v specifických mechanismech rozeznání partnera (SMRS (a následná v RIM)). Dvě základní situace: (a) Sedentární světélkující samice atrahuje létajícího samce. (b) Jedno pohlaví (většinou samec) létá, světélkuje, a atrahuje tak druhé pohlaví (většinou rovněž světélkující).

(2) **Agresivní mimeze**. Samice severoamerického rodu *Photuris* mění po kopulaci rytmicitu svých záblesků tak, že mimetizují záblesky samců jiných druhů světlušek (zejména z rodu *Photinus*), a atrahují a požírají je.

(3) **Disperze.** Svit larev a kukel světlušek dočasně inhibuje ovipozici konspecifických samic, působí na ně negativně fototakticky, a přispívá tak k dispersi populace.

(4) **Osvětlení kořisti.** Červené světlo produkované v hlavě Phengodidae (živících se výhradně mnohonožkami) osvětluje kořist a není při tom viditelné potenciálními hmyzími predátory.

(5) **Potenciální obrana.** Larvy i imága Phengodidae zasvítí okamžitě po vyrušení. Jako obranný mechanismus může účinkovat i synchronizované světélkování orientálních gregariózních světlušek, případně náhlý rozpad jejich společenství.

## SVALY

Velké svaly jsou tvořeny několika motorickými jednotkami s vlastní inervací. Každá motorická jednotka je tvořena několika svalovými jednotkami s vlastní tracheizací. Každá svalová jednotka je tvořena 10 až 20 svalovými vlákny (**myofibrilami**) a každé vlákno je tvořeno několika svalovými buňkami. Malé svaly jsou stavebně jednodušší, velmi malé svaly jsou obvykle tvořeny pouze jedinou svalovou jednotkou.

Podle lokalizace svalu v těle lze hmyzí svaly rozdělit na dvě základní skupiny, na **svaly skeletální** a **svaly viscerální**.

Skeletální (tentoriální, kutikulární) svaly které jsou upevněny mezi dvěma složkami integumentu a zajišťují především pohyb jedince. Na skeletálním svalu lze rozlišit **počátek**, což je oblast pevného (stacionárního) úponu, a **inserci**, což je oblast pohyblivého úponu. Skeletální svaly jsou upnuty na stěnu těla nebo na vnitřní výběžek - apodemu. Ve vztahu k ústním orgánům, tykadlům a končetinám lze svaly rozčlenit na dvě kategorie, na **svaly extrinsické**, které mají počátek mimo přívěsek a inserci v přívěsku a na **svaly intrinsické**, jejichž počátek i inserce leží uvnitř daného přívěsku. Ve vztahu k jednotlivým tělním segmentům lze rozlišit **svaly intrasegmentální**, které mají počátek i inserci v rámci jednoho segmentu a **svaly intersegmentální**, které mají počátek a inserci v různých segmentech. Jména svalů jsou tvořena podle struktur, kterými pohybují, první uváděné jméno označuje počátek svalu, např. musculus koxo-trochanter apod. Jména tvořená podle funkce jsou většinou triviální - flexor (sval ohýbající článkovanou strukturu) x extensor (sval narovnávací článkovanou strukturu), depresor (sval hýbající danou strukturou směrem dolů) x levator (sval hýbající danou strukturou směrem nahoru) apod.

Viscerální (útrobní) svaly které zajišťují pohyb vnitřních orgánů a jsou k exoskeletu připevněny maximálně jedním koncem. Zajišťují pohyb dorzální cévy a přídatných pulsujících orgánů, trávicí trubice, malpighických trubic, pohlavních orgánů a některých žláz. Tvoří také dorzální a ventrální septum. Viscerální svaly jsou často upevněny k jiným viscerálním svalům. Termínem **extrinsické viscerální svaly** označujeme ty svaly, jež mají počátek na integumentu a inserci na vnitřním orgánu, zatímco **intrinsické viscerální svaly** nemají žádný kontakt se stěnou těla a tvoří podélné, příčné nebo zesíťované svaly spojené s vnitřními orgány. Některé viscerální svaly jsou histologicky totožné se svaly skeletálními (např. cibariální a faryngeální dilatátory), ale naprostá většina viscerálních svalů je strukturálně odlišných. Viscerální svaly jsou inervovány z viscerálního nervového systému, ventrálního i kaudálního, ale některé skupiny viscerálních svalů nejsou vůbec inervovány (často např. svaly ovládající dorzální cévu).

Veškeré svaly hmyzu jsou příčně pruhované, rozlišitelných je více ultrastrukturálních typů:

1) **sval s centrálními fibrilami** - myofibrily jsou ve středu svalové jednotky, na periferii plazma s plochými jádry a mitochondriemi. Tento typ svalů je typický pro larvální instary, dále se vyskytuje běžně u Apterygota a tvoří letové svaly u Orthoptera, Trichoptera a Lepidoptera.

2) **tubulární (lamelární) sval** - myofibrily jsou uspořádány radiálně kolem centrálního prostoru, ve kterém je cytoplazma obsahující i jádra. Tento typ se velmi běžně vyskytuje u nožních a hrudních svalů a tvoří také letové svaly u Odonata a Blattodea.

3) **mikrofibrilární sval** - myofibrily jsou po celém průřezu svalu, jádra a další orgány jsou mezi jednotlivými myofibrilami. Mitochondrii i sarkoplazmatického retikula je relativně málo. Svaly jsou často propojeny desmosomy, a sarkomery jsou delší. Tento typ se běžně uplatňuje především u viscerálních svalů.

4) **fibrilární sval** - myofibrily jsou extrémně silné, mají málo plazmy, hodně mitochondrií, chybí sarkolema a jádra jsou nahloučená v ostrůvcích na povrchu svalové jednotky. Tento typ svalů je typický pro asynchronní svaly.

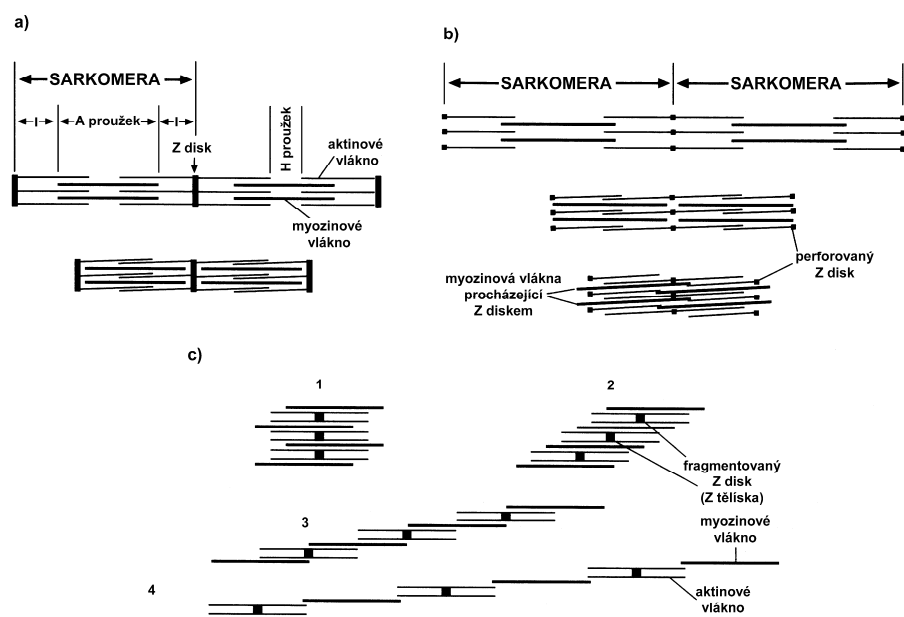
Svalová vlákna jsou tvořena především dvěma bílkovinami, **aktinem** (tenká vlákna) a **myozinem** (silná vlákna). **Zásadní rozdíl mezi svaly obratlovci a hmyzími spočívá v tom, že poměr aktin:myozin je u obratlovců univerzálně 2:1, zatímco u hmyzu je ve svalu vždy více aktinu a poměr kolísá od 3:1 u asynchronního svalu až po 6:1, jak je běžné u viscerálních svalů** (viz níže). Aktinová a myozinová vlákna jsou organizována do jednotek, kterým se říká **sarkomery**. Jedna sarkomera je prostor mezi dvěma Z-disky. **Z-disk** je místo, kde se spojují aktinová vlákna sousedních sarkomer a je tvořen především bílkovinou **projektinem** (je strukturálně podobný savčímu konektinu, ale má pouze asi třetinovou molekulární hmotnost, tj. přibližně 1000kD). Na Z-disk navazuje **I-proužek**, který je tvořen pouze aktinovými vlákny. Široká střední část sarkomery se jmenuje **A-proužek** a je tvořena (kromě H-proužku) jak vlákny aktinu, tak i vlákny myozinu. **H-proužek** je tvořen pouze myozinovými vlákny. Tyto proužky dávají svalům charakteristický proužkovaný vzhled, jehož výše zmíněné detaily jsou však rozlišitelné až při použití elektronového mikroskopu. Myozin je tvořen mnoha molekulami bílkoviny myozinu, které jsou navěšeny na centrální helikální molekule paramyozinu. Aktin je tvořen dvěma navzájem obtočenými řetězy aktinových molekul, které jsou navázány na bílkoviny Z-disku. Délka jedné sarkomery hmyzu je v závislosti na typu svalu 2.5 - 9  $\mu\text{m}$ , u letových svalů je délka sarkomery relativně konstantní a pohybuje se mezi 3-4  $\mu\text{m}$ .

Myofibrily vedou po celé délce svalu a jsou obklopeny cytoplazmou (**sarkoplazmou**). Každá myofibrila je obalena **sarkoplazmatickou membránou** (sarkolema), která v sobě zahrnuje cytoplazmatickou membránu i laminu propria. Endoplazmatické retikulum svalu (**sarkoplazmatické retikulum**) není spojeno se sarkoplazmatickou membránou. Rozvoj sarkoplazmatického retikula silně závisí na typu a funkci svalu. U asynchronních svalů je vyvinuto jen velmi slabě, zatímco např. u synchronních nožních svalů může dosahovat až 20% objemu svalu. Dalším často používaným termínem je **T-systém**, který je tvořen invaginacemi cytoplazmatické membrány, které jsou asociovány se sarkoplazmatickým retikulem. Toto uspořádání, kdy vakuoly sarkoplazmatického retikula a T-systému jsou silně přiblíženy, se jmenuje **dyada** a hraje zásadní roli při kontrakci svalu. Další důležitou složkou svalu jsou mitochondrie. Mitochondrie svalů jsou na ultrastrukturální úrovni odlišné od normálních mitochondrií, a proto jsou někdy označovány jako sarkosomy. Nejvíce

mitochondrií je ve svaích pracujících ve vysoké frekvenci kontrakcí, v těchto svaích tvoří až 40% objemu svalu.

Ke kontrakci myofibrily dochází následujícím způsobem. Akční potenciál šířený neuronem je pomocí neurotransmiterů převeden na postsynaptický potenciál sarkoplazmatické membrány. Postsynaptický potenciál se šíří pomocí T-systému do dyád, kde vyvolává vypouštění vápníkových iontů ze sarkoplazmatického retikula. Vápníkové ionty se šíří do sarkomer, kde způsobují změnu konfigurace bílkovin tvořících myozin a následnou kontrakci. Následně začne sarkoplazmatické retikulum vychytávat vápníkové ionty a tím dochází k relaxaci. Mitochondrie jsou centrem dýchání a zajišťují energii pro tento proces.

Ke kontrakci a relaxaci hmyzích svalů dochází vzájemným pohybem aktinových a myozinových elementů. Při normální kontrakci dochází ke zkrácení sarkomeru na délku



myozinu (+ délka Z-disků, která je však ve srovnání s délkou myozinu zanedbatelná), šířka I-proužků se tedy zkracuje na nulu. Naproti tomu existuje tzv.

**superkontrakční sval**, který je schopen kontrakce na méně než polovinu relaxované délky.

Mechanismem superkontrakce je perforace Z-disku a

zasunutí myozinových elementů do sousedních sarkomer. Tento typ svalu se vyskytuje u viscerálních svalů střeva, dorzální cévy a vývodů pohlavních orgánů a dále u skeletálních svalů holometabolních larev s hydroskeletem (např. Diptera: Cyclorrhapha, Lepidoptera a další). Jinou zajímavou modifikací jsou **superextenzní svaly**, které jsou schopné natažení až na desetinásobek plně kontrahovaného stavu. Tento typ svalů je znám pouze z intersegmentálních svalů čtvrtého až sedmého abdominálního článku samic sarančat (Caelifera: Acrididae). Mechanismem superextenze je rozpad Z-disku na jednotlivá Z-tělíska, která však stále ukotvují aktinové elementy.

Jednotlivé motorické jednotky hmyzího svalu jsou inervovány pomalými (slabší vlákna) a/nebo rychlými axony (silnější vlákna). Je třeba dodat, že jednotlivé axony tvoří kontinuum a rychlé nebo pomalé jednotky jsou jen krajními možnostmi. Termíny pomalý a rychlý nevypovídají o rychlosti přenosu vzruchu, ale o velikosti postsynaptického potenciálu, který vzruch vyvolá. Vzruch šířený rychlým axonem uvolňuje velké množství neurotransmiteru, tedy i velký postsynaptický potenciál, což vyvolává rychlou a silnou kontrakci svalu. Jediný akční potenciál pomalého axonu uvolňuje malé množství neurotransmiteru, tedy malý postsynaptický potenciál, který svalovou jednotku ovlivní jen málo. I pomalý axon může vyvolat odpověď srovnatelnou s rychlým axonem, ale k tomu dochází až při vyšších

frekvencích akčních potenciálů. Například u extensoru tibie sarančete nevyvolá pomalý axon žádnou zaznamatelnou odpověď, dokud frekvence akčních potenciálů nepřesáhne 5Hz. Při frekvenci 15-20Hz nastává svalový tonus, frekvence přes 70Hz vyvolá rychlé natažení tibie a rychlost natažení se zvyšuje až do 150Hz. Rychlé axony obvykle slouží k obraně jedince a vyvolávají např. únikové reakce, zatímco pomalé axony zajišťují běžné pohyby jedince.

Jen menší část zkoumaných hmyzích svalových jednotek je inervována pouze jedním typem axonu. Potom jsou rychlé a pomalé svalové jednotky rozlišitelné podle ultrastruktury, neboť rychlé jednotky obsahují velké proporce sarkoplazmatického retikula a relativně málo mitochondrií, zatímco pomalé jednotky obsahují mnohem více mitochondrií a relativně málo sarkoplazmatického retikula. Většina hmyzích jednotek však má dvojí inervaci a ultrastrukturálně jsou intermediální.

Pro hmyz je charakteristická tzv. **multiterminální inervace**, tedy situace, kdy každý axon nese mnoho pravidelně rozmístěných zakončení (s intervaly 30-80  $\mu\text{m}$ ) podél svalového vlákna. Pokud celý sval plní jen jednu přesně definovanou funkci (např. nepřímý letový sval) bývá inervován pouze jedním axonem. Běžnější je však opačná situace, kdy je jedna svalová jednotka inervována různými axony (**polyneuronální inervace**), což umožňuje mnohem variabilnější fungování svalu. To znamená, že kromě rychlého nebo pomalého axonu je jednotka inervována ještě jedním nebo více dalšími axony, z nichž jeden má obvykle inhibiční funkci. Polyneurální inervace tak umožňuje plynulou modulaci aktivity svalu. Někdy jeden neuron inervuje více než jeden sval. K této situaci obvykle dochází v případě, že se různé svaly podílí na plnění jedné funkce.

Podle odpovědi svalu na nervový vzruch lze rozlišit **svaly synchronní** (nerezonující), u kterých jednomu vzruchu odpovídá jedna kontrakce a **svaly asynchronní** (rezonující), u kterých po jednom vzruchu následuje série několika kontrakcí (**myogenní kontrakce**). Asynchronní svaly jsou vždy fibrilárního typu a jsou to letové svaly řádů Thysanoptera, Psocoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera a Diptera (zde ovládají i haltery) a tymbální svaly (svaly ovládající stridulační aparát) u některých cikád (Hemiptera: Cicadidae). Synchronní svaly jsou ostatních ultrastrukturálních typů a tvoří ostatní svaly a svalové skupiny. Synchronní svaly mohou být tvořeny z podjednotek s různou inervací (rychlé, pomalé axony).

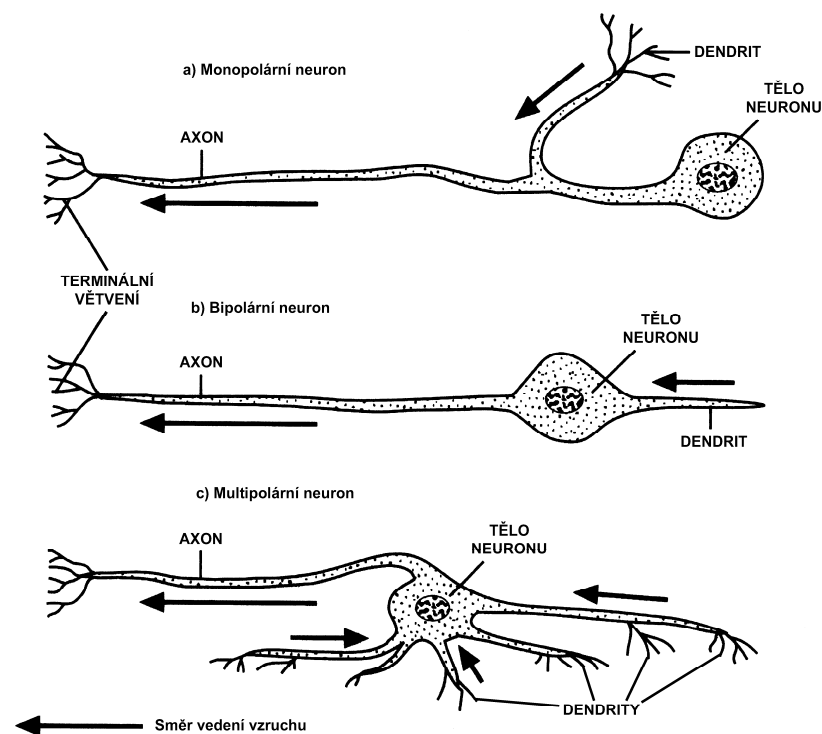
U většiny svalů je dostatek kyslíku zajišťován těsným přiblížením tracheol k povrchu svalů, ale u velkých a výkonných svalů zasahují konce tracheol až do svalových vláken. Malé tracheoly (kolem 200 nm v průměru) obvykle sledují T-systém a dostávají se až do centra vlákna, kde jsou obvykle těsně přiblíženy až k jednotlivým mitochondriím.

Doposud byly zjištěny dva způsoby upevnění svalových buněk. Vzácně jsou svaly připojené pouze k bazální membráně epidermis. Tento způsob je relativně častý u embryí, ale byl nalezen i u některých mladých larev. V ostatních případech jsou svaly přichyceny následujícím způsobem. V kutikule jsou vytvořeny kanálky, uvnitř kterých jsou **tonofibrily**. Tonofibrily zasahují jedním koncem většinou až do epikutikuly a druhým koncem jsou přiloženy k epidermální buňce. Zde se pomocí hemidesmosomů připojují ke svazkům mikrotubulů, které vedou napříč epidermální buňkou. V apikální části epidermální buňky, v místě kontaktu epidermální a svalové buňky, dochází ke spojení mikrotubulů s aktinovými elementy svalové buňky pomocí desmosomů. Tonofibrily i soustava mikrotubulů jsou produkovány epidermálními buňkami, hemidesmosomy a desmosomy jsou standardní struktury sloužící pro spojení buněk.

Tonofibrily nejsou narušeny exuviální tekutinou, proto jsou v průběhu svlékání stále přichyceny ke staré kutikule. Až v okamžiku ekdyse se lámou a jedinec je schopen opustit starou kutikulu.

## NERVOVÁ SOUSTAVA

Základní stavební jednotkou nervové soustavy je nervová buňka - **neuron**. Základní typ neuronu je složen z **těla** buňky se dvěma výběžky. Jeden z nich - **dendrit** - přijímá stimuly (ze svého okolí nebo od jiných neuronů) a pomocí změn v elektrickém potenciálu vede stimulus (podráždění, vzruch) do těla neuronu a do druhého výběžku. Dendrity jsou větvené i nevětvené, počet terminálních větvení je vždy výrazně nižší než u axonu. Druhý výběžek - **axon** (často nazývaný neurit) - je obvykle velmi dlouhý a na konci mnohonásobně větvený (až  $10^4$  synapsí). Axon vede stimulus a převádí jej chemickou cestou přes spojení - synapsi - na dendrit jiného neuronu nebo na výkonný orgán, obvykle sval. Neuron tohoto tvaru se jmenuje **bipolární neuron**, a uplatňuje se především jako senzorický neuron (viz níže). Nejběžnějším typem neuronu hmyzu je **monopolární neuron**, který má pouze jeden výběžek



- **neurit** - který se větví na dendrit a axon. Posledním typem je **multipolární neuron**, který má kromě jednoho axonu dva nebo více dendritů. Multipolární neurony se vyskytují vzácně v gangliích, často jsou však asociovány s různými vnitřními orgány jako stretch receptory (viz níže).

Mechanismem vedení vzruchu v rámci neuronu je, stejně jako v případě jiných živočišných skupin, depolarizace membrány způsobená otevřením kanálů pro výměnu

sodíkových (z buňky do okolí) a draslíkových iontů (z okolí do buňky). Zatímco klidový potenciál je přibližně -70 mV, při depolarizaci se zvýší až na 80-100 mV a v zápětí (po dokončení zpětného transportu iontů) klesne na klidovou úroveň. Celý tento proces trvá 2-3 ms. Tímto způsobem vzruch putuje neuronem a na synapsi je přenesen na jiný neuron nebo na svalovou buňku. Změna potenciálu membrány související se vzruchem způsobí otevření kanálů pro vápníkové ionty, které se šíří do neuronu a iniciují splývání synaptických vesikul (s chemickými přenašeči vzruchu, **transmitery**) s membránou. Transmitter zaplaví synaptický prostor (20-25 nm široký) a ovlivní propustnost postsynaptické membrány pro ionty. Ionty se začnou vyměňovat mezi postsynaptickým neuronem a okolím a vzruch se šíří dále. U hmyzu byla prokázána přítomnost nejen chemických, ale i elektrických synapsí. V případě elektrické synapse (pomocí gap junction) je mezera mezi sousedními buňkami široká pouze 3.5 nm a změna koncentrace iontů v mezeře vyvolá vznik akčního potenciálu na sousední buňce.



Hmyzí transmittéry jsou často silně specifické a uplatňují se pouze na spojeních jednoho typu (např. histamin je transmitter vzruchu pouze z retikulárních buněk složeného oka a ocelu). Jako transmittéry slouží u hmyzu sloučeniny, které je možno rozčlenit na čtyři kategorie. Je to především **acetylcholin**, který představuje nejdůležitější hmyzí neurotransmitter. Další kategorii tvoří **biogenní aminy**, mezi které patří např. dopamin, oktopamin a další méně významné sloučeniny. Další kategorii tvoří **aminokyseliny**, mezi kterými jsou významné především dvě, kyselina  $\gamma$ -aminomáselná, která je nejdůležitějším synaptickým inhibítozem, a glutamát, který je jediným transmitterem na spojení axon - sval. Poslední kategorií jsou **peptidy**, ze kterých stojí za zmínku např. proktolin.

Nervový vzruch je universálně veden draslíkovými a sodíkovými ionty, zatímco aminokyseliny fungují jako neurotransmittéry pouze na některých synapsích. Všechny tyto látky jsou obsaženy v hemolymfě a proto je pro správné vedení vzruchu nutné eliminovat vliv hemolymfy. Pro udržení stálého prostředí pro přenos a zpracování vzruchu slouží dva systémy, **gliové buňky** (vrstva gliových buněk se nazývá **neurilema**) a **nervový obal**. Každý neuron kromě konců axonů je obklopen záhyby jedné nebo více gliových buněk. V centrální nervové soustavě jsou gliové buňky mnohem častější než neurony, některé obklopují těla neuronů, jiné výběžky. Nejtenčí axony mohou být přiblížené a dohromady obklopené jednou gliovou buňkou. Obal může být tvořen jednou vrstvou gliových buněk, ale především silné axony jsou často obklopeny několika vrstvami. Mezi jednotlivými gliovými buňkami a neurony je vytvořen **gliální systém lakun** charakteristický pro hmyz. Gliální systém lakun je tvořen pojivovou tkání, je složen z kolagenu, glykoproteinů a glykosaminoglykanů. Tekutina vyplňující tyto prostory obklopuje i nervové buňky a proto má mimořádný vliv na správné vedení vzruchu. V této pojivové tkáni dochází i ke skladování kationtů pro axony. Kromě ochranné funkce plní gliové buňky i další významný úkol - vyživují neurony. Gliové buňky obsahují velké rezervy glykogenu a výživné látky předávají do neuronů pomocí charakteristických prstovitých výběžků asociovaných s tělem neuronu.

Nervový obal je tvořen **neurální lamelou** a vrstvou **perineurálních buněk**. Neurální lamela představuje specializovanou pojivovou tkáň. Je tvořena především mukopolysacharidy a mukoproteiny, které jsou pevně spojeny vláknitým materiálem (kolagen). Neurální lamela je volně prostupná pro látky rozpuštěné v hemolymfě a její hlavní funkcí je zajištění soudržnosti buněk centrální nervové soustavy při zachování flexibility nezbytné pro pohyb. Perineurální buňky jsou navzájem spojeny pomocí struktur buněčné adheze (těsné [*tight*] a septální spojení) a jsou vybaveny systémem výběžků, které pronikají mezi gliové buňky. Vrstva perineurálních buněk umožňuje přístup pouze některých látek z hemolymfy do nervové soustavy. Perineurální buňky obalují celou centrální nervovou soustavu a silné nervy, slabší vlákna jsou obalena pouze gliovými buňkami.

Podle vstupu a výstupu stimulu lze hmyzí neurony rozdělit do tří skupin. Jsou to **senzorické neurony**, které jsou vždy dostředivé (**aferentní**) a obvykle bipolární. Jsou vždy lokalizovány v epidermis, jejich dendrity jsou napojeny na senzorické orgány a axony na asociační neurony centrální nervové soustavy. Druhým typem jsou **motorické neurony**, které jsou vždy odstředivé (**eferentní**) a situované v centrální nervové soustavě (viz dále). Třetím typem jsou asociační neurony (**interneurony**), které se vyskytují pouze v gangliích a slouží pro spojení senzorických a motorických neuronů. Přímé spojení senzorického a motorického neuronu je velmi vzácné a týká se opět především specifických obranných či únikových reflexů.

Neurony jsou obvykle v kontaktu s mnoha dalšími buňkami, do jednoho neuronu obvykle přechází vzruch z více než jednoho zdroje a tento signál je předáván na více než jednu postsynaptickou buňku, mnoho v případě interneuronů.

Nervová uzlina (**ganglium**) je složena z těl buněk, které jsou seskupeny periferálně kolem centra neuronu tvořeného pouze výběžky. Každé ganglium obsahuje motorické neurony ovládající příslušný segment. Počet motorických neuronů je relativně nízký, např. mesothorakální ganglium švába rodu *Periplaneta* obsahuje přibližně 500 motorických neuronů. Jednotlivé motorické neurony jsou umístěny v konstantních pozicích, homologické neurony jsou umístěny stranově symetricky. Většina neuronů v gangliu jsou interneurony, které můžeme rozdělit na **lokální** a **intersegmentální interneurony**. Činnost lokálních interneuronů je omezena na vlastní ganglium, zatímco axony intersegmentálních interneuronů zasahují do jiných ganglií. Mesothorakální ganglium u rodu *Periplaneta* obsahuje přibližně 1500 lokálních a 200 intersegmentálních interneuronů. Lokální interneurony jsou dvou typů, **vzruchové** a **nevzruchové interneurony**. Tyto dva typy se liší průběhem svých akčních potenciálů, zatímco akční potenciál vzruchového interneuronu odpovídá výše zmíněnému základnímu průběhu, klidový potenciál nevzruchového interneuronu je vyšší (-30 až -50 mV). Průběh akčního potenciálu nevzruchového interneuronu je delší, akční potenciál je nižší a na postsynaptickém motorickém neuronu to vyvolává série akčních potenciálů. Umožňuje to jemnou modulaci frekvence akčních potenciálů na postsynaptickém neuronu pomocí změn ve velikosti akčního potenciálu nevzruchového interneuronu.

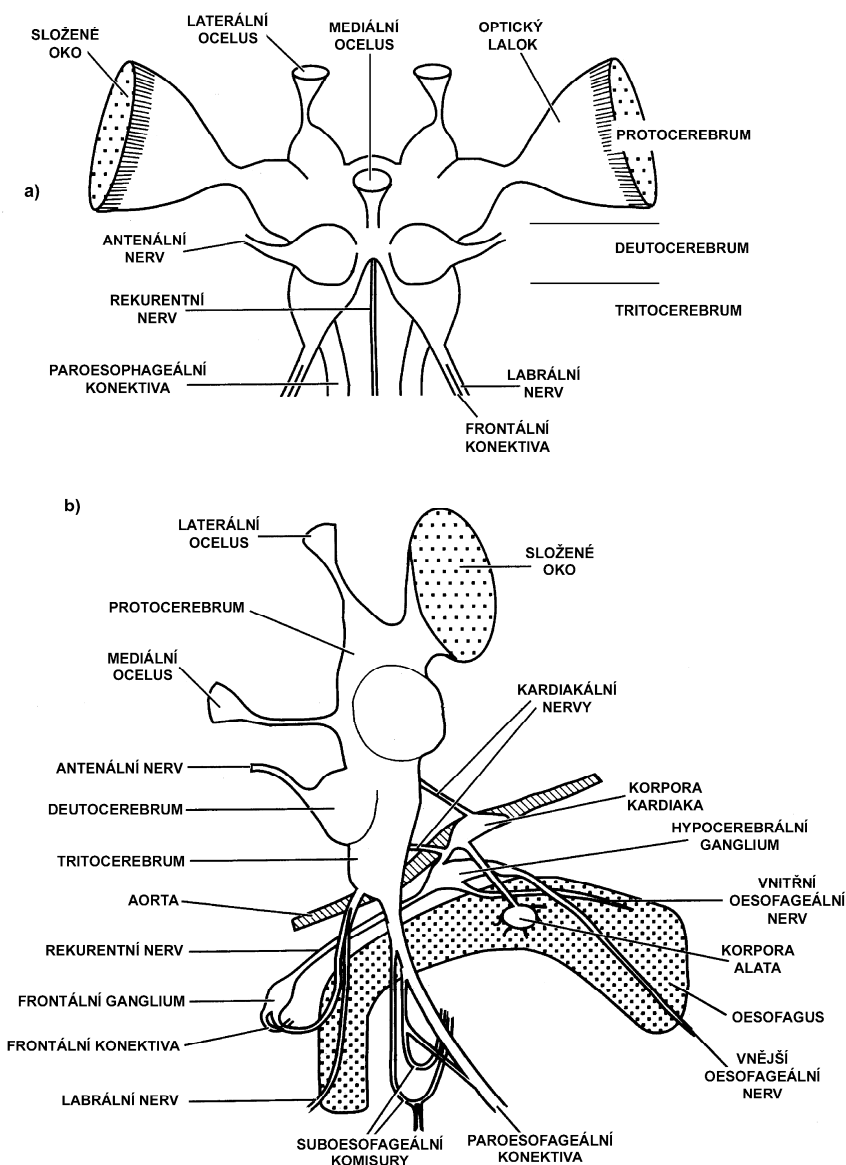
Intersegmentální interneurony jsou odpovědné za koordinaci aktivit řízených různými ganglii. Axony, které vedou do posteriorních ganglií, jsou označovány jako **sestupná vlákna**, axony vedoucí do anteriorních ganglií nebo do mozku jsou označovány jako **vzestupná vlákna**. Z některých intersegmentálních interneuronů vychází tzv. **obří vlákna**, která jsou 20 až 60  $\mu\text{m}$  silná, zatímco normální průměr axonů interneuronů je přibližně 5  $\mu\text{m}$ . Obří vlákna byla zatím zjištěna pouze u několika podrobněji studovaných druhů, ale pravděpodobně jsou vytvořeny u většiny zástupců hmyzu. Obří vlákna obsahují obvykle 10 až 12 axonů a slouží pro rychlý přenos vzruchu na velké vzdálenosti. Přenos vzruchu je rychlejší díky větší síle vlákna, ale i díky chybějícímu větvení. U Blattodea je vytvořeno 6-8 obřích vláken, jejichž těla jsou v posledním abdominálním gangliu a vedou do suboesofageálního.

Nervová soustava se skládá z **centrální nervové soustavy**, **periferního** a **viscerálního** (sympatického) **systému**. Centrální nervová soustava se skládá z neuronů v mozku (**supraoesofageální ganglium**), v podjícnovém (**suboesofageální**) **gangliu** a v **nervové pásce**, jež je složena z ganglií. Ganglium je v každém článku maximálně do osmého abdominálního článku (výjimečně do devátého) u primitivních zástupců, u odvozených ganglia splývají a celkový počet ganglií klesá. Ganglia jsou spojena podélnými spojkami (**konektiva**), příčné spojky (**komisury**) jsou u všech současných zástupců uvnitř ganglií (s výjimkou suboesofageální komisury tritocerebra). Předpokládá se, že původně byly v každém článku dva páry ganglií. Tuto situaci lze rekonstruovat z uspořádání ganglií, neboť komisury jsou uvnitř ganglia de facto zdvojené.

Mozek vznikl splynutím tří ganglií hlavových článků (okulární, antenální a interkalární) a tomu odpovídá i současné složení a funkce jednotlivých částí mozku. Těla neuronů jsou lokalizována na periferii mozku a obklopují centrální oblasti, které jsou tvořeny tzv. neuropilami. **Neuropili** jsou dobře definované části ganglií tvořené axony motorických, sensorických i asociačních neuronů spolu s jejich obaly. Mozek neobsahuje motorická centra

s výjimkou neuronů ovládajících pohyb pigmentu ve složených očích a pohyb tykadel. Převážná většina mozkových neuronů jsou interneurony, které zpracovávají a třídí informace z hlavových smyslových orgánů, které předávají buď jiným mozkovým interneuronům nebo neuronům v jiných gangliích.

Anterioní mozková neuomera, **protocerebrum**, obsahuje především neurony zpracovávající



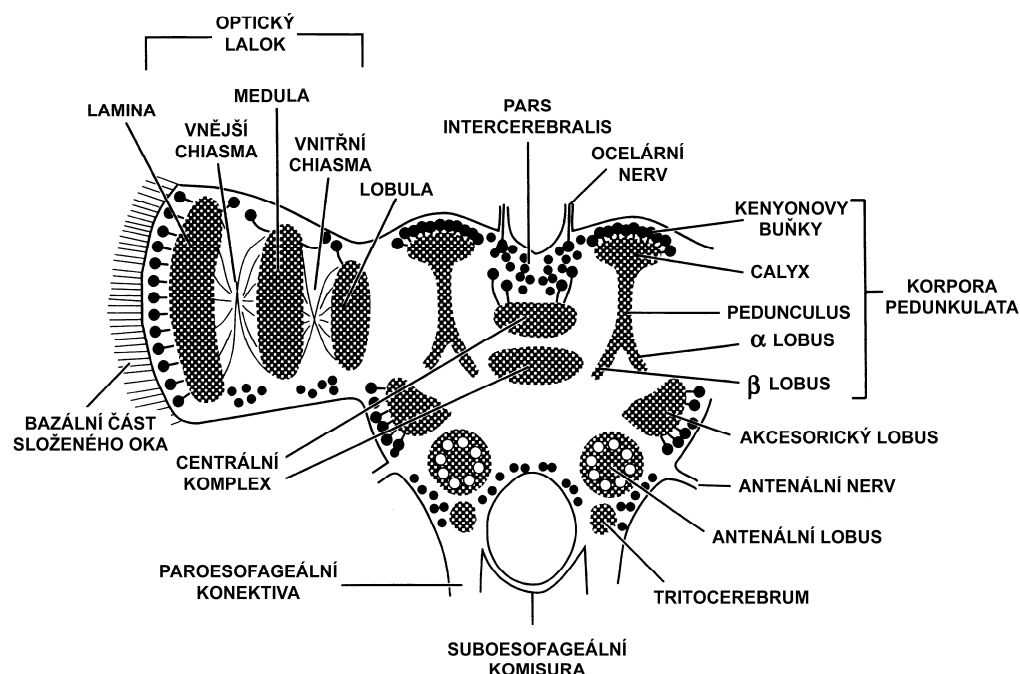
zrakové podněty. Soubor nervů z oka tvoří **optické** (okulární) **laloky** (nasedají přímo na bazální membránu buněk tvořících složené oči) a na ně navazují **protocerebrální laloky** nesoucí houbovitá tělíska (**korpora pedunculata**). Střední část protocerebra se jmenuje **pars intercerebralis**.

Optické laloky obsahují tři neuropili, vnější **lamina**, střední **medula** a vnitřní **lobula** (u Lepidoptera, Trichoptera a Diptera je lobula rozdělena na dvě samostatné neuropili). Mezi těmito třemi neuropili jsou **vnější a vnitřní chiasmata** (překřížení nervových drah), takže obraz je nejprve převrácen a poté ještě jednou převrácen.

Všechny tři neuropili obsahují asociační neurony, které přeorganizávají jednotlivé složky obrazu a třídí je do skupin stejných informací z různých omatidií. Jednotlivé retikulární buňky omatidia mohou být citlivé k různým vlnovým délkám světla.

Hlavními součástmi korpora pedunculata jsou tzv. **Kenyonovy buňky**, jejichž výběžky tvoří složitě utvářené neuropili - kalich (*calix*), stopka (*peduncle*) a 2 případně i 3 laloky. Korpora pedunculata jsou významnou složkou mozku a mohou tvořit až 70% celkového objemu mozku (u sociálních zástupců Hymenoptera). Do korpora pedunculata jsou u různých druhů přiváděny signály z různých částí centrální nervové soustavy, především ale z protocerebra a antenálních laloků. Kenyonovy buňky jsou velmi početné především u sociálních hmyzů (*Apis*

*mellifera* 170000 buněk, 40% mozkových neuronů, Diptera: *Calliphora* 42000, 12%). Počet buněk obsažených v korpora pedunculata stoupá v průběhu imaginálního života a velkou roli na tomto přírůstku má učení (U *Drosophila* je přírůstek větší u jedinců chovaných v přehuštěném prostoru ve srovnání s jedinci chovanými v izolaci, u včely je přírůstek vyšší u včel



shánějících potravu než u včel držených uvnitř úlu). Na základě provedených experimentů je zřejmé, že korpora pedunculata jsou hlavním centrem učení, rozhodování na základě podnětů přicházejících z různých

senzorických orgánů, a dalších komplikovanějších procesů.

V pars intercerebralis je v okolí mediální linie umístěna skupina těl neuronů, v nichž anteriorní zpracovávají podněty z ocelů, zatímco ostatní z této skupiny neuronů spojují mnoho různých míst v mozku. V pars intercerebralis je také řada protocerebrálních endokrinních buněk, jejichž axony se v mozku kříží a poté vedou do korpora kardiaka. Neurosekrety jsou vedeny axony a z korpora kardiaka jsou pouze uvolňovány do hemolymfy. Další významnou složkou je **centrální komplex**, což je série pospojovaných neuropili umístěných ve střední části protocerebra. Hlavními složkami centrálního komplexu jsou následující neuropili: protocerebrální most, centrální těleso a přídavné laterální laloky. Jednotlivé součásti komplexu jsou propojené sériemi axonů protocerebrálních neuronů. Centrální komplex nemá žádné přímé spojení ani s korpora pedunculata ani s optickými laloky. Funkce centrálního komplexu zatím není uspokojivě vyřešena, ale pravděpodobně slouží jako místo integrace signálů přicházejících z opačných polovin mozku.

**Deutocerebrum** je mediální neuromerou mozku. Je tvořeno především **antenálními** (čichovými) **laloky**, ze kterých vychází **antenální nervy**. Deutocerebrum obsahuje neurony zpracovávající signály z tykadlových senzil - chemoreceptorů i mechanoreceptorů. Neurony přijímající signály z mechanoreceptorů a dalších smyslových orgánů skapu a pedicelu tykadla a motorické neurony pro pohyb tykadel jsou umístěny pohromadě v jedné oblasti deutocerebra, která je však obtížně rozlišitelná. Uvnitř antenálních laloků se nachází skupiny kompaktních kulovitých neuropili nazývané **glomeruly**. U primitivních skupin je vyvinuto velké množství špatně definovaných glomerulů (kolem 1000 u Caelifera: *Locusta*), zatímco u odvozených počet klesá (64 u Lepidoptera: *Manduca*, méně než 10 u Diptera: *Aedes*). Každý

chemosenzorický axon končí pouze v jednom glomerulu, v němž dochází ke zpracování signálu jednoho druhu.

U druhů, které používají feromonovou atrakci mezi pohlavími je vyvinut **makroglomerulární komplex**, což je shluk dvou až tří velkých glomerulů, do kterých vedou axony ze senzil citlivých k sex feromonům. Některé glomeruly slouží pouze pro zpracování signálů z olfaktorických senzil lokalizovaných na maxilárních a labiálních palpech. Lokální interneurony deutocerebra zasahují do několika až do všech glomerulů a předávají signály tzv. **projekčním neuronům**, které svými axony zasahují do protocerebra, především do korpora pedunculata.

Posteriorní mozková neuromera, **tritocerebrum**, se skládá ze dvou nezávislých laloků spojených **suboesofageální komisurou**. **Paroesofageální konektivy** (*circumoesophageal connectives*) vybíhají z posteriorní části tritocerebrálních laloků a spojují mozek s podjícnovým gangliem. Z anteriorní části vychází nervová vlákna, která spojují tritocerebrum s frontálním gangliem a labrem.

Suboesophageální ganglium je tvořeno ganglii mandibulárního, maxilárního a labiálního článku. Ze suboesofageálního ganglia jsou kromě mandibul, maxil a labia inervovány i labiální žlázy a oblast cervixu.

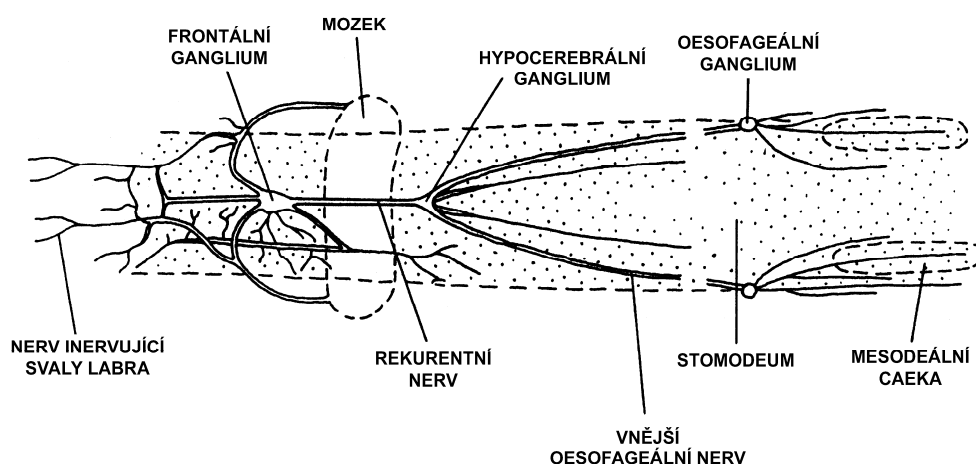
Z ganglia každého článku vybíhá pár nervů pro inervaci celého článku a pár nervů pro inervaci spirakul, dále může vybíhat ještě pár nervů pro inervaci nohou a pár pro inervaci křídel. **Ganglionické centrum** (poslední abdominální ganglium) vzniká spojením ganglií 8.-11. článku a slouží pro inervaci pohlavních orgánů a zajištění kopulačního chování.

Abdominální ganglia jsou vždy výrazně menší než thorakální. Osm abdominálních ganglií se vyskytuje u Zygentoma, části Siphonaptera a mnoha larev napříč celým hmyzem. U odvozených zástupců dochází k **centralizaci nervové soustavy**. Metathorakální ganglium často fúzuje s jedním nebo více abdominálními ganglii. Extrémně koncentrovaná je centrální nervová soustava u některých zástupců Hemiptera a u Cyclorrhapha (Diptera), kde mohou být splynulá všechna ganglia kromě mozku do jedné ganglionické masy. Obecně je také nervová soustava tím koncentrovanější, čím má konkrétní zástupce kratší abdomen a čím lépe létá.

Viscerální nervová soustava obsahuje neurony lokalizované v gangliích centrální nervové soustavy a slouží pro inervaci srdce, endokrinních orgánů a trávicí soustavy; částečně působí též na činnost semiautonomně fungujících spirakul. Viscerální nervová soustava se skládá ze **stomatogastrického** (stomodeálního) **systému**, **kaudálního systému** a nepárových

**ventrálních nervů.**

Stomatogastrický systém je složen z **frontálního, hypocerebrálního a oesofageálních** (ingluviálních) **ganglií.**





Neurony stomatogastrického systému vznikají v embryogenezi invaginací epitelu stomodea! Z frontálního ganglia vychází nervus recurrens, který probíhá mezi trávicí trubicí a aortou a spojuje frontální s hypocerebrálním gangliem. Další z nervů, labrofrontální nerv, slouží k inervaci tykadel a labra. Dále z frontálního ganglia vychází nervy vedoucí do tritocerebra a další. Z hypocerebrálního ganglia vychází dva páry **oesofageálních nervů**, z nichž vnější oesophageální nervy vedou do oesofageálních ganglií. Oesophageální nervy a nervy oesofageálních ganglií inervují svaly trávicí trubice až po konec mesentera. Patří sem i multipolární buňky, které fungují jako strech receptory (viz níže) stomodeálních (méně i mesenterálních a proktodeálních) svalů a informují o stupni naplnění trávicí trubice. Nervy kaudálního systému vycházejí z posledního abdominálního ganglia a inervují svaly proktodea, gonády, cerky a paracerkus. Takováto organizace se vyskytuje běžně u zástupců polyneopterního komplexu, u některých odvozenějších zástupců došlo k určitým modifikacím.

Ventrální nervy vystupují ze suboesofageálního a segmentálních ganglií a vedou mediálně mezi konektivami ganglií. V thoraxu vystupuje z každého ganglia nerv, který se posléze větví. V abdomenu je vytvořen pouze jeden nerv, který spojuje všechna ganglia a větve vystupující z ganglií se k němu připojují. Tyto nervy inervují především spirakula a dýchací svaly, jednotlivé axony se větví a každá z větví vede k homologickým strukturám na každé straně těla, takže jsou tyto struktury inervovány jedním neuronem.

Periferní nervová soustava vchází i vychází z centrálního systému. Její nervy jsou tvořeny z velkých množství nezávislých axonů (nejsou žádná spojení mezi jednotlivými axony) a jsou obvykle uloženy těsně pod kutikulou. Nervy obsahují jak aferentní, tak i eferentní vlákna. Periferní systém inervuje smyslové orgány a některé svaly.

## ENDOKRINNÍ SYSTÉM

Produkty endokrinních orgánů, **hormony**, jsou látky různé chemické povahy, které k cílovým tkáním putují volně hemolymfou, a ovlivňují fyziologii, ontogenezi nebo chování jedince ve středně až dlouhodobém horizontu. Můžeme je dělit podle různých kritérií: podle místa původu (z korpora kardiaka nebo k. alata, z prothorakální žlázy...), podle chemické povahy hormonu (steroidní, terpenoidní hormony, peptidy, aminy...) nebo podle funkce v těle (svlékací, juvenilní, diuretické, diapauzní...). V následujícím textu se přidržíme dělení podle místa původu.

Endokrinní orgány hmyzu jsou dvou typů. Jsou to buď specializované **endokrinní žlázy** nebo jednotlivé **neurosekreторické buňky** lokalizované v gangliích centrální soustavy nebo jinde.

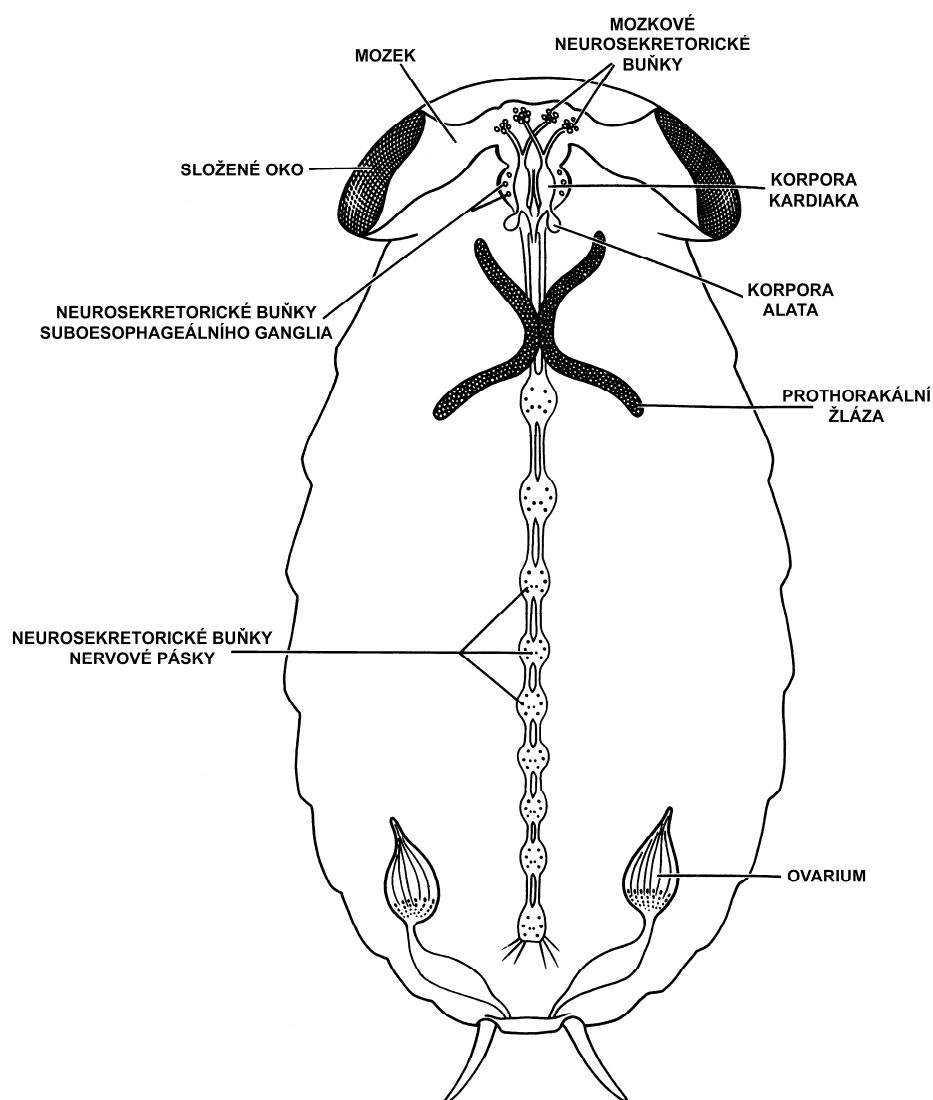
Mezi endokrinními žlázami mají zásadní význam tkáň produkující steroidní hormony. Nejvýznamnějším zdrojem ekdysteroidů jsou **prothorakální žlázy**, ale u **dospělých samic** jsou **ekdysteroidy produkovány** folikulárními buňkami v **ovariu** a velmi pravděpodobná, ač ne prokázaná, je produkce ekdysteroidů oenocyty alespoň u některých zástupců.

Prothorakální žlázy (občas *moult glands*) vznikají jako párové invaginace na bázi labia. Primárně jsou tedy uloženy v hlavě, ale z prostorových důvodů jsou obvykle vytlačeny do prothoraxu. Rozlišitelné jsou tři typy prothorakálních žláz. Jsou to:

(1) kompaktní žlázy umístěné ventrálně na pomezí hlavy a cervixu u Archaeognatha, Zygentoma, Ephemeroptera, Odonata a některých Polyneoptera.



(2) difuzní prothorakální žlázy umístěné nejčastěji v blízkosti prvního páru spirakul (spirakula jsou v mesothoraxu, ale často jsou zatlačena dopředu). Tento typ se vyskytuje u Blattodea, Paraneoptera, a většiny zástupců Holometabola.



(3) peritracheální žlázy u Diptera, které jsou umístěny dorzálně těsně za hranicí hlavy v blízkosti dorzální cévy.

Prothorakální žlázy jsou vždy bohatě tracheizovány. Jejich inervace je různá u různých skupin, nejčastěji jsou inervovány ze suboesofageálního nebo prvního thorakálního ganglia, u Heteroptera nejsou inervovány vůbec. U většiny hemimetabolních o hmyzu jsou jednotlivé sekreční buňky spíše malé

(kolem 25  $\mu\text{m}$ ) a početné (až 1000 buněk), zatímco u většiny Holometabola jsou sekreční buňky výrazně větší a méně početné (30 až 250 buněk u různých zástupců). Během larválního života zástupců hemimetabolních skupin totiž prodělávají série dělení, zatímco u Holometabola se jedná spíše o endomitózy a následnou polyploidizaci. U většiny zástupců prothorakální žlázy degenerují během imaginálního svlékání a jejich absence v imaginálním stadiu je považována za významný znak společný pro veškerý hmyz. Nicméně, primárně jsou v dospělém stavu zachovány u Apterygota.

Primárním zdrojem ekdysteroidů je prekursor **ekdyson**, který je na aktivní formu převeden v buňkách epidermis nebo tukového tělesa. Aktivní formou je u různých skupin několik různých látek, vesměs jen drobných modifikací ekdysonu (nejčastěji **20-hydroxyekdyson**). Hmyz nedokáže syntetizovat steroidy, proto tyto látky (nejčastěji cholesterol) patří mezi esenciální složky hmyzí diety. Hlavní funkcí ekdysteroidů je indukce svlékání a vznik imaginálních znaků.

Další významné endokrinní orgány, kardiakální tělíska (**korpora kardiaka**) a alátní tělíska (**korpora alata**), dohromady tvoří tzv. **retrocerebrální endokrinní systém**.

Korpora kardiaka jsou primárně párové orgány lokalizované posteriorně od mozku, obvykle blízko aorty. Jsou přítomné u všech zástupců hmyzu kromě Collembola a Ephemeroptera. Korpora kardiaka vznikají odštěpením od hypocerebrálního ganglia a jsou s ním propojené. Jsou složeny ze zduřelých konců axonů mozkových neurosekretorických buněk (svazek těchto neuronů tvoří **parakardiakální nervy**), z axonů vedoucích z mozku do korpora alata a z vlastních sekrečních buněk. Tyto buňky produkují **adipokinetický hormon** a další neuropeptidy. Funkcí adipokinetického hormonu je především mobilizace zásob, hlavně uvolňování lipidických rezerv do hemolymfy. Korpora kardiaka ale slouží především jako neurohemální orgány, jež uvolňují především neurosekrety produkované mozkovými neurosekretorickými buňkami, s nimiž jsou propojeny. Nejdůležitějším z uvolňovaných hormonů je peptidický **prothoracikotropní hormon** (PTTH), který spouští syntézu **ekdysteroidů** (svlékací hormony) v prothorakální žláze. Většina hormonů uvolňovaných z korpora kardiaka ovlivňuje různé fyziologické děje (rychlost tepu a dýchání, peristaltika střev, zrání vajec u samice, obsah tuků a cukrů v hemolymfě), vymyká se **bursikon**, který ovlivňuje melanizaci a sklerotizaci kutikuly.

Korpora alata jsou endokrinní žlázy složené pouze ze sekretorických buněk, které vznikají invaginací epitelu mezi ústními segmenty. Obvykle jsou umístěny po stranách oesophagu, u Archaeognatha a Zygentoma jsou v bazální části maxil. U Ephemeroptera nejsou spojené s korpora kardiaka. Korpora alata jsou kulovité orgány, jen výjimečně jsou duté (Archaeognatha, Zygentoma, Phasmatodea). U hemimetabolních zástupců jsou tvořeny větším množstvím malých buněk, zatímco u Holometabola počet sekrečních buněk klesá (až na 20) a jejich velikost se zvětšuje. Svazkem axonů z mozkových neurosekretorických orgánů jsou spojeny s korpora kardiaka a jemnými nervovými vlákny jsou spojeny i se suboesofageálním gangliem. Korpora alata produkují a do těla uvolňují především **juvenilní hormon**, což je po chemické stránce seskviterpen. Juvenilní hormon udržuje juvenilní znaky. U dospělců juvenilní hormon ovlivňuje syntézu a ukládání žlutku, vývoj vajec a někdy syntézu pohlavního feromonu u samice a kopulační chování u samce, ale také reguluje polymorfismus u sociálního hmyzu. Korpora alata často zanikají během posledního svlékání, pak je juvenilní hormon produkován gonádami nebo perikardiálními buňkami.

Korpora kardiaka a alata mohou různě splývat, nejčastěji v nepárový korpus kardiakum, v párové korpora alatokardiaka nebo ve **Weismannův prstenec** (kruhová žláza). Weismannův prstenec je vytvořen u larev Cyclorrhapha (Diptera) a je tvořen splynulými korpora kardiaka (dorzální partie prstence), korpora alata (ventrální partie prstence) a prothorakálními žlázami (laterální partie), které objímají aortu. Podobná situace je vyvinuta i u larev Orthoptera, ale nepárový korpus alatum zde tvoří samostatný lalok.

Neurosekretorické buňky vznikají přeměnou neuronů, jsou velmi podobné monopolárním neuronům, od nichž se liší pouze cytologickými detaily. V zásadě však neexistuje ostrá strukturální hranice mezi neurosekretorickými buňkami a neurony s modulační funkcí. Každá neurosekretorická buňka má rozvětvený dendrit v neuropile stejné neuromery, v jaké leží její tělo. Hormony jsou syntetizovány pouze v těle buňky a jsou transportovány axonem. Axon vede centrální nervovou soustavou a v určitém místě prochází obaly nervové soustavy. Poté se větví a vytváří tzv. **synaptoidy** (synapsi podobná zakončení), pomocí nichž uvolňuje produkty do hemolymfy. Mechanismem uvolňování hormonů je exocytóza z vesikul (*neurosecretory vesicles*) podobných synaptickým vesikulám. Membrána

neurosekreторických buněk vede akční potenciál, jehož efektem je vypuštění neurosekrečních vesikul synaptoidy. Hormony účinkují buď okamžitě na vybraný orgán (např. adipokinetický hormon) nebo je jejich účinek vázán na jiný endokrinní orgán a spouští produkci nebo vypouštění dalších látek (např. PTTH).

Místa výskytu synaptoidů jsou nazývána **neurohemální oblasti**, pokud jsou organizovány do dobře definovaného útvaru tak **neurohemální orgán**. Těla neurosekreторických buněk jsou umístěna ve všech gangliích nervové pásky. V mozku jsou především dvě hlavní skupiny neurosekreторických buněk na každé straně. Jedna skupina se nachází v pars intercerebralis blízko mediální linie. Počet těchto buněk je variabilní v rozpětí 4 až 5 u *Aphis* (Sternorrhyncha) do 500 u *Schistocerca* (Caelifera). Axony těchto buněk zasahují do korpora kardiaka, odkud jsou jejich produkty uvolňovány do hemolymfy. U Caelifera malá část axonů prochází dále a končí až v oesophageálních gangliích. U většiny zástupců Apterygota je tato skupina buněk oddělena od mozku a uzavřena v tzv. **laterálním frontálním orgánu**. Druhá skupina mozkových neurosekreторických buněk nemá konstantní polohu, u různých zástupců je umístěna v korpora pedunculata, mezi korpora pedunculata a optickými laloky mozku nebo je umístěna blízko výše zmíněné skupiny v pars intercerebralis. Axony této skupiny buněk končí rovněž v korpora kardiaka, jen u Caelifera pokračují až do korpora alata. Vývoj neurosekreторických buněk v dalších gangliích je silně variabilní u jednotlivých zkoumaných zástupců. Produkty těchto buněk v anteriorních gangliích mohou být uvolňovány přes korpora kardiaka, do kterých vedou axony buď nervovou páskou přes mozek nebo laterálními nervy. Axony neurosekreторických buněk z abdominálních ganglií často tvoří tzv. **perisympatické** (periviscerální) **orgány**, což jsou laterální odbočky mediální konektivy ganglií. Hormony však mohou být uvolňovány i z neurohemálních oblastí blízko ganglií. Hormony neurosekreторických buněk jsou nejčastěji peptidické látky, méně často i aminy.

V mesodeu všech zkoumaných zástupců se nachází buňky, které podle řady znaků (ultrastruktura, imunolokalizace) patří mezi endokrinní orgány, ale produkce hormonů u nich zatím nebyla prokázána. Jsou rozptýlené jednotlivě mezi mesodeálními buňkami a podle tvaru buňky jsou rozdělitelné na dva typy - **otevřené** a **uzavřené endokrinní buňky mesodea** (*open* vs. *closed cells*). Uzavřené buňky se nachází ve vnější části stěny střeva a nedosahují do lumen, zatímco volné dosahují do lumen střeva a jsou vybaveny mikrovili. Volné buňky pravděpodobně reagují na změny ve složení potravy a podle toho řídí svou produkci hormonů. Počet endokrinních buněk střeva je vyšší u primitivních zástupců (přibližně 30000 u Blattodea: *Periplaneta*), u odvozených jejich počet klesá (přibližně 500 u Diptera: *Aedes*).

Jiným typem endokrinních orgánů jsou **epitracheální žlázy** nalezené zatím pouze u Lepidoptera. Jedná se o skupiny tří až čtyř buněk (tzv. *Inka cells*) připojených ke tracheji blízko spirakula.

## VNÍMÁNÍ HMYZU

Smyslové orgány zprostředkovávají vnímání podnětů. Pokud vnímají signály z vnitřního prostředí těla označujeme je jako **interoceptory**, pokud slouží k vnímání podnětů z vnějšího prostředí označujeme je jako **exteroceptory**. Podle funkce rozlišujeme **mechanoreceptory**, **chemoreceptory**, **hygroreceptory**, **termoreceptory** a **zrakové orgány**.

## SETOVITÉ ORGÁNY

Většina smyslových orgánů je kutikulárního původu, jsou odvozené od makrotrichie. Jednotlivý orgán se jmenuje **senzila** (= **senzillum**). Makrotrichie je složená z vlastní sety (vláskovitá struktura), artikulačního aparátu a receptorových a ochranných buněk (viz výše). Stejně vypadající senzily mohou sloužit k vnímání různých podnětů.

Podle zevního tvaru rozlišujeme:

a) Vlásokvité senzily. **Senzillum trichoideum** je kratší silnější chloupkovitá senzila. Může sloužit mechanoreceptci nebo chemoreceptci (často pro vnímání feromonů). Je obsluhována jednou (mechanoreceptor) či více (chemoreceptor) receptorovými buňkami. **Senzillum chaeticum** je dlouhá tenká senzila, sloužící většinou mechanoreceptci.

b) Šupinkovitá senzila (**senzillum squamiforme**) může sloužit mechanoreceptci nebo termo- a hygmoreceptci.

c) Čípkovité senzily. **Senzillum basiconicum** je čípkovitá senzila. Většinou slouží jako chemoreceptor, obvykle pro stopování potravy, potom nese více receptorových buněk specializovaných na vnímání jednotlivých látek. **Senzillum styloconicum** je čípkovitá senzila se zaškrncenou bází. Může sloužit mechanoreceptci nebo jako chemoreceptor. **Senzillum coeloconicum** je čípkovitá senzila zapuštěná mělce do kutikuly. Slouží jako chemo-, termo- nebo hydmoreceptor. **Senzillum ampullaceum** je čípkovitá senzila zapuštěná hlouběji, až pod úroveň kutikuly. Většinou slouží jako chemoreceptor.

d) Zploštělé senzily. **Senzillum campaniforme** je slabé, málo sklerotizované místo v kutikule spojené s receptorovou buňkou. Někdy je kryta kutikulárním výrůstkem s funkcí ochrany před stimulací z vnějšku; slouží pro vnímání tlaku nebo napětí v kutikule. **Senzillum placoideum** (*plate organ*) vzniká přeměnou sety v nesklerotizovaný útvar v kutikule, který většinou slouží jako chemoreceptor.

e) **Chordotonální orgány** jsou rovněž odvozeny ze sety, ale sekundárně ztratily spojení s kutikulou.

Jiné členění podle ultrastrukturální typologie senzil dobře koresponduje s jejich funkcí:

a) **Bezporový typ** zahrnuje čípkovité nebo setovité receptory. Jsou-li **artikulované** pak slouží vždy k mechanoreceptci a přenos vzruchu z nich je zprostředkován jedním neuronem. **Neartikulované** mají více neuronů se složitými dendrity a obvykle slouží jako termo- a hygmoreceptory.

b) **Typ s terminálním pórem** slučuje silnostěnné setovité orgány s funkcí kontaktních chemoreceptorů. Často jsou artikulované a pak je u nich zachována mechanoreceptivní funkce.

c) **Multiporézní typ** (MP) představuje tenkostěnné senzily s neohebnou bází. Slouží jako olfaktorické chemoreceptory. Jsou obsluhovány dvěma až dvaceti neurony.

c1) **MP s jednoduchými póry** je tenkostěnná senzila s mnoha póry pravidelně rozmístěnými na povrchu.

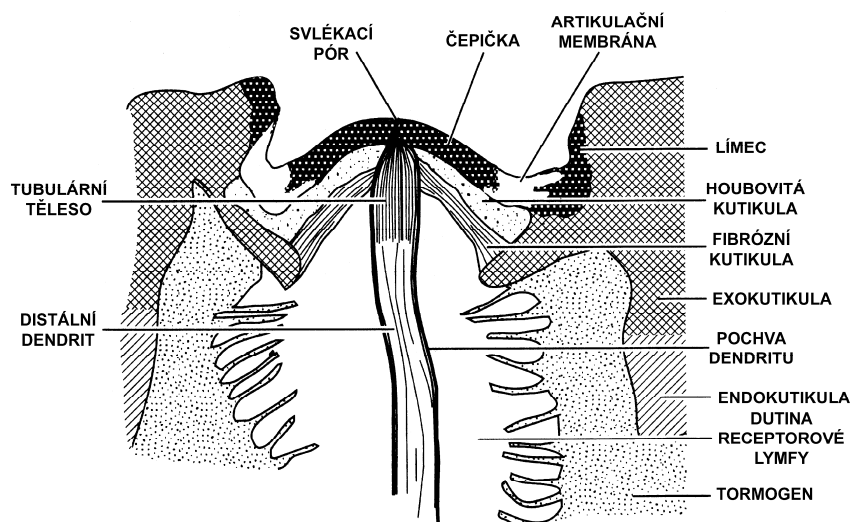
c2) **MP loukoťového typu** představuje setu s dvojitou stěnou. Obě stěny jsou propojeny kanály s vodivou sekrecí, která vede látky směrem k dendritům. Nejčastěji **senzillum coeloconicum**. Olfaktorické chemoreceptory, vzácně termoreceptory a hygmoreceptory.

## MECHANORECEPTORY

Mechanoreceptory jsou nejčastěji jednoduché artikulované sety. Přítomnost terminálního póru u chemoreceptoru nebrání zachování mechanoreceptivní funkce. Mezi mechanoreceptory je nutno zařadit všechny senzily, které vnímají mechanické stimuly, ať už vznikají dotykem nebo vibracemi (vzduchu, vody, pevného substrátu). Mezi mechanoreceptory tedy patří i sluchové orgány. Množství setovitých mechanoreceptorů na těle hmyzu je značné, obvykle se pohybuje v řádu desítek tisíc.

Mezi mechanoreceptory patří **tangoreceptory** sloužící k vnímání kontaktu, **proprioceptory** vnímají polohu těla, **vibreceptory** vnímají chvění a **tensoreceptory** vnímají změny napětí. Všechny tyto funkce mohou být vykonávány i jednou senzilou. **Trichobotrie** (s. chaeticum) jsou specializované vibreceptory, které jsou většinou relativně dlouhé při malém průměru sety. Slouží k vnímání vibrační substrátu a vyskytují se nejčastěji na ventru abdomenu a na cercách; u Heteroptera: Gerridae na trochanterech, u Heteroptera: Miridae na femurech, u Heteroptera: Reduviidae na tykadlech a u mnoha dalších čeledí Heteroptera na dorzu hlavy.

**Kampaniformní senzila** představuje silně modifikovanou makrotrichii. Zevně je patrná jako drobný ovál kutikuly (**čepička**), 5-30  $\mu\text{m}$  v delším rozměru, obklopený tenkým proučkem nesklerotizované artikulační membrány. Artikulační membrána může být obklopena ještě specializovaným **límecem**, který odpovídá rimu makrotrichie. Ultrastruktura kampaniformní senzily odhalí stejné elementy, kterými je tvořena makrotrichie, nejvíce je modifikována kutikula kryjící celý orgán. Skládá se z vnější kutikuly (modifikovaná exokutikula) se svlékacím pórem, a vnitřní fibrózní kutikuly; tyto dvě vrstvy mohou být odděleny ještě houbovitou kutikulou. Tubulární těleso je ukotveno do vnější kutikuly (zevně je toto místo patrné jako svlékací pór), na něj navazuje distální dendrit a další součásti receptorového aparátu.



U hmyzu jsou díky pevné vnější kostře veškeré tlaky přenášeny jako změny napětí kutikuly. Tyto změny napětí způsobují změnu tvaru kampaniformních senzil a jejich dráždění. Oválné senzily se obvykle vyskytují ve skupinách orientovaných

kolmo na hlavní linie napětí kutikuly a pravděpodobně fungují jako jedna senzorická jednotka. Nejčastěji se vyskytují na končetinách blízko kloubů, na ústních orgánech, na bazálních člancích tykadla, na bázích křídel (na halterách u Diptera), na ovipositoru. Kampaniformní senzily se na těle hmyzu vyskytují v řádech stovek až tisíců (např. 1200 u Diptera: *Caliphora*).

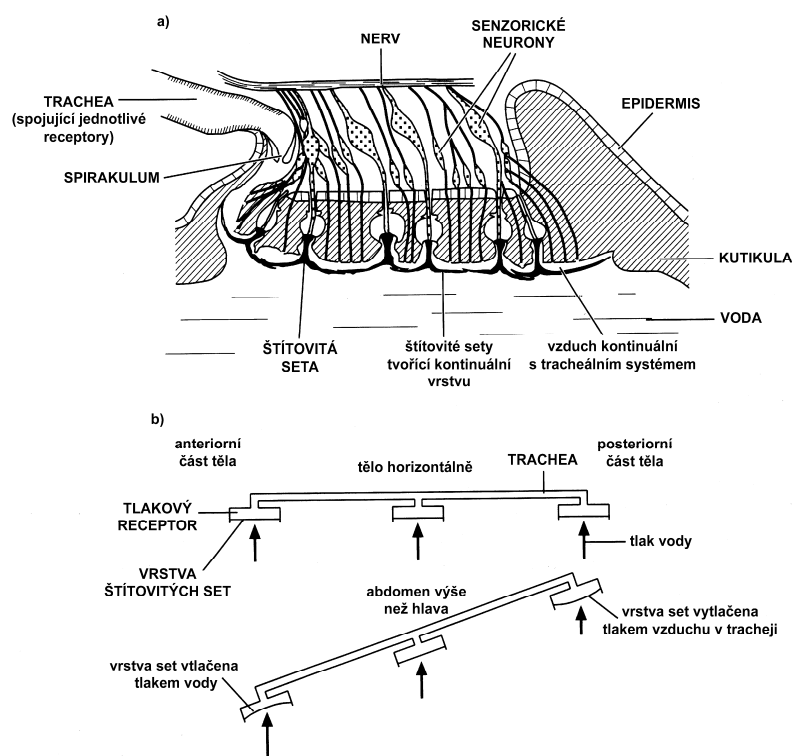
Setovité mechanoreceptivní senzily jsou drážděny pohybem sety a to buď v jakémkoliv směru, nebo jen pohybem do **efektivní oblasti**. Kampaniformní senzily jsou drážděny změnou napětí kutikuly, která způsobí pokles kutikuly senzily. Jsou-li senzily oválného tvaru, pak jsou citlivé na stlačení podél kratší osy oválu, kulaté senzily vnímají deformace všemi směry. Vzruch vzniká mechanismem spřažení (**coupling**) následkem zkroucení distálního dendritu, seta funguje jako zesilovač síly působící na její špičku. Výsledkem zkroucení membrány dendritu je otevření specifických kanálů a následný příliv iontů z okolí a jejich opětovné přečerpání ven. Podle vzniku vzruchu můžeme rozlišit **fázové odpovědi**, kdy k podráždění dochází pouze při změně polohy sety, ale ne při trvalém ohybu, a **tonické odpovědi**, kdy jsou produkovány série vzruchů v průběhu celé doby ohnutí sety. Taktilní sety obvykle produkují pouze fázové odpovědi, zatímco kampaniformní senzily a proprioceptivní sety produkují spíše tonické odpovědi.

U některých skupin hmyzu (především z orthopteroidního komplexu, dále i u Lepidoptera) byla prokázána přítomnost senzil pro vnímání proudění vzduchu. Jsou to většinou malé trichoidní senzily umístěné na dorzu hlavy nebo na cerkách. Tyto receptory slouží zároveň i jako audioreceptory.

Jako proprioceptory slouží především nesespecializované trichoidní a kampaniformní senzily. Trichoidní proprioceptory jsou nejčastěji umístěné na cervixu a prothoraxu, na bazálních antenálních segmentech a na některých kloubech končetin. Často jsou organizovány do funkčních skupin, uvnitř kterých jsou jednotlivé senzily seřazeny podle délky, takže umožňují rozlišení míry přiblížení. Slouží pro vnímání relativní polohy sousedních kutikulárních elementů a informují o poloze těla vzhledem ke gravitaci. Receptory na cervixu a prothoraxu jsou drážděny pohybem hlavy a informují o poloze těla během letu. Nejdůležitější kampaniformní senzily sloužící pro vnímání polohy těla jsou lokalizovány na nohou, neboť různé polohy těla způsobují dráždění různých senzil. Takovéto fungování je nezbytné pro

zachování konstantní polohy těla při stání, ale i pro přizpůsobování pohybu nohou při chůzi.

U řady vodních ploštic (Heteroptera) jsou popsána specializovaná smyslová políčka, která jsou umístěna na ventru abdomenu (3-5 segment u rodu *Nepa*) uvnitř plochy vzduchové vrstvy spojené s funkčním spirakulem. Vlastními senzory jsou modifikované sety, jejichž distální části jsou štítovité (*mushroom-like*) s připojenými receptorovými neurony. Překrývající se konce set tvoří flexibilní vrstvu, která

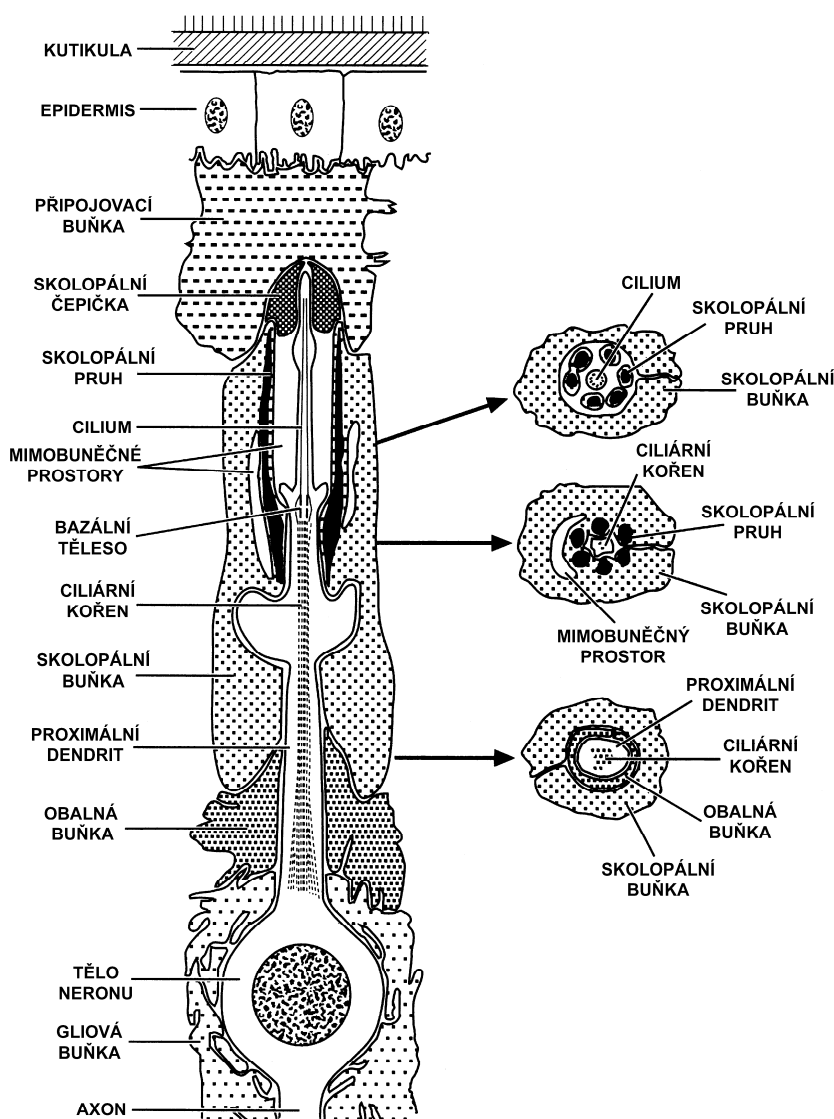




přenáší tlak ve vzduchové bublině. Jednotlivé neurony produkují tonické odpovědi, které se však liší v závislosti na tlaku vzduchu. Jednotlivé senzily tedy informují o hloubce, ve které se jedinec nachází a rozdíly mezi odpověďmi mezi smyslovými políčky jednotlivých článků slouží pro vnímání polohy těla.

## CHORDOTONÁLNÍ ORGÁNY

**Chordotonální** (skolopoforové) **orgány** jsou tvořeny jednou nebo více jednotkami nazývanými **skolopidia**. Jsou to orgány vzniklé přeměnou sety, ačkoliv nemají přímé spojení s



kutikulou a zevně nejsou patrné. Vlastní skolopidium se v

nejjednodušší m případě skládá ze tří buněk: ze

senzorického neuronu, **skolopální**

**buňky** a **připojovací**

**buňky**. Obvykle je přítomna ještě další obalná buňka.

Senzorický neuron nese dendrit

vybíhající v **cilium**, které obsahuje devět dubletů mikrotubulů.

Mikrotubuly vychází z **bazálního**

**tělesa** a jsou připojeny i k

membráně neuronu. Až do proximální části dendritu zasahuje tzv. **ciliární kořen** připojený rovněž k bazálnímu tělesu. Distální část cilia leží v dutině vytvořené skolopální buňkou a konec zasahuje do **skolopální čepičky** tvořené extracelulární hmotou. Některá skolopidia obsahují více než jeden neuron. Skolopální buňka obklopuje dendrit a produkuje fibrózní **skolopální pruhy** bohaté na aktin, které jsou asociované s dendritem. Připojovací buňka zprostředkovává nepřímé spojení orgánu s kutikulou, je připojena k bazální membráně

epidermálních buněk. Připojovací buňky mohou být na jedné nebo na obou stranách skolopidia.

Vznik vzruchu v senzoričných neuronech skolopidií zatím není uspokojivě vysvětlen, pravděpodobně však vzniká prostřednictvím iontových kanálů aktivovaných změnou napětí membrány. U skolopidia připojená ke kutikule z obou stran reagují na změnu polohy jedné části kutikuly vůči druhé, u skolopidií připojených ke kutikule pouze na jedné straně mechanismem vzniku podráždění pravděpodobně změna polohy skolopidiální čepičky.

Chordotonální orgány se vyskytují řídce po celém těle (nikdy na hlavové kapsuli), obvykle jsou segmentálně uspořádané. Jednotlivé chordotonální orgány jsou často asociovány s vnitřními orgány, např. trávicí trubicí nebo rozmnožovací soustavou. Tyto orgány sledují tlak uvnitř těla související s mírou naplnění trávicí trubice při příjmu potravy nebo pohyb vajíček v ováriích samice. U řady druhů hmyzu je vyvinut thorakální chordotonální orgán složený ze zhruba 20 skolopidií, který sleduje pohyby hlavy. Chordotonální orgány jsou velmi časté na bázi křídel. Na každé noze jsou obvykle přítomny alespoň čtyři chordotonální orgány, ve femuru, v proximální části tibie (subgenuální orgán), v tibio-tarsálním spojení a v distální části tarsu. Obzvláště složitá sestava chordotonálních orgánů je v Johnstonově orgánu v pedicelu.

**Subgenuální orgán** je obvykle složen z 10 až 40 skolopidií, někdy je přítomen ještě druhý, distální subgenuální orgán. Distální konce skolopidií jsou připojeny k jednomu místu v kutikule proximální části tibie, proximální konec skolopidií je připojen k tracheji. Subgenuální orgán je specializovaným receptorem vibrací substrátu, jehož role je obzvláště významná u druhů komunikujících pomocí vibrací substrátu (Isoptera, Auchenorrhyncha). U Blattodea: *Periplaneta* reaguje na vibrace substrátu v rozpětí frekvencí 50Hz až 8kHz s maximální odpovědí při 1.5kHz.

**Johnstonův orgán** je chordotonální orgán pedicelu tykadla, distálně je upevněn do artikulační membrány mezi pedicelem a flagelem. Plně vyvinut je pouze u imág, ale ve zjednodušené podobě se vyskytuje i u mnoha larev. Celý orgán se skládá z jedné až několika skupin skolopidií, které registrují především pohyby flagela. Johnstonův orgán může plnit několik funkcí, např. sledování rychlosti pohybu vzduchu, vnímání některých specifických zvuků, orientace vzhledem ke gravitaci a další. U celé řady zástupců Diptera (především Culicidae, Chironomidae, Drosophilidae) slouží Johnstonův orgán pro vnímání přítomnosti samice na základě vnímání frekvence pohybů křídel. U *Apis mellifera* (Hymenoptera) se podílí na vnímání vibrací produkovaných dělníci během tanečků. U čeledi Gyrinidae (Coleoptera) jsou vlnky na hladině vnímány rovněž pomocí tykadel a Johnstonova orgánu.

**Tympanální orgány** jsou chordotonálními orgány specializované pro audioreceptivní funkci. Tenká kutikula - **tympanum** (tympanická membrána) - je rozechvívána zvukem a pod ní umístěné tracheální vaky slouží jako rezonanční prostor. K tympanu je připojen chordotonální orgán složený z jednoho (Heteroptera: *Plea*) až 1000 (Hemiptera: Cicadidae) skolopidií. Celý orgán může být kryt kutikulárním víčkem (**operkulum**).

Tympanální orgány se vyskytují na cervixu u některých zástupců čeledi Scarabeidae (Coleoptera), na předních tibiích u Ensifera (zde se nazývá **crista acustica**), na prothoraxu u zástupců čeledi Tachynidae (Diptera), na mesothoraxu u některých ploštic (Heteroptera: *Corixa*, *Plea*), na metathoraxu u Noctuoidea (Lepidoptera), ventrálně na radiu předních křídel u rodu *Chrysopa* (Neuroptera), laterálně na 1. abdominálním článku u Caelifera, ventrolaterálně v posteriorní části 1. abdominálního článku u Cicadidae (Hemiptera) nebo na

jiných místech abdominu u Pyraloidea a Geometroidea (Lepidoptera) a Cicindellinae (Coleoptera: Carabidae).

Nejsložitější stavbu má tympanální orgán u Acrididae (Caelifera). Tympanum je tvořeno několika oblastmi lišícími se tloušťkou kutikuly mesokutikulárního typu. Na vnitřnímu povrchu tympana je rovněž připojeno několik různých skupin scolopidií a místa ukotvení jsou patrná jako sklerotizované kutikulární výběžky. Kutikula tracheální rezonančních vaků je tvořená pouze epikutikulou. Vlastní chordotonální orgán je znám jako **Müllerův orgán** a obsahuje přibližně 80 senzorických neuronů, jejichž těla jsou nahloučená a tvoří ganglion. Dendrity vycházející z ganglia tvoří čtyři skupiny s odlišně orientovaným připojením k tympanu nebo jeho výběžkům. Axony senzorických neuronů končí v metathorakálním gangliu. Tympanum se rozechvívá vibracemi v závislosti na intenzitě zvuku a frekvenci vibrací. U Caelifera se jednotlivé části tympana liší tloušťkou kutikuly a proto jsou rozechvívány vibracemi různých frekvencí. Produkce vzruchů skolopidiem je přímo úměrná intenzitě zvuku, práh citlivosti se liší u různých skolopidií a je silně závislý na frekvenci. Obecně při optimální frekvenci dochází ke vzniku vzruchu již při velmi nízkých intenzitách zvuku (u Ensifera stačí intenzita menší než 5dB pro vyvolání vzruchu při frekvencích 8-30 kHz). Většina skolopidií je specializovaná na vnímání zvuků sloužících pro vnitrodruhovou komunikaci, i když při vyšších intenzitách vnímají i zvuky, na něž nejsou specializované. Nejnižší vnímané frekvence jsou kolem 100Hz (u Caelifera: Acrididae, Hemiptera: Cicadidae), nejvyšší kolem 140kHz (Lepidoptera: Noctuoidea). Vnímání vyšších frekvencí je důležité při ochraně před predátory z řad netopýrů, kteří při lovu používají zvuky o frekvenci 25 až 100kHz.

#### TERMO- A HYDRORECEPTORY

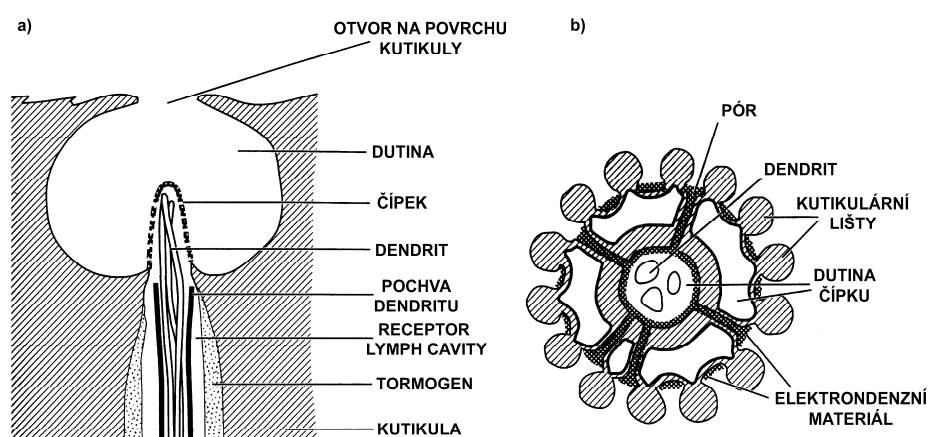
Termorecepce a hydrorecepce je obvykle vykonávána stejnou senzilou. Tyto senzily se vyskytují universálně na tykadlech, ale u jednotlivých skupin i na dalších částech těla. Jedná se obvykle o nepohyblivé čípkovité senzily bez pórů. Před přímým kontaktem s cizím objektem jsou chráněny buď porostem okolních trichoidních mechanoreceptorů nebo jsou vlastní receptory zapuštěny do dutiny v kutikule (s. coeloconicum). Termohydroreceptory jsou vždy vybaveny několika senzorickými neurony, jejichž dendrity vyplňují celý vnitřní prostor senzily. Dendrity hyhrosenzitivních neuronů jsou na průřezu oválné a dosahují do vlastního čípku, zatímco dendrity termosenzitivních neuronů jsou ploché, případně i různě přeskládané a nezasahují až do čípku. Způsob vzniku vzruchu na dendritech se zatím nepodařilo jednoznačně objasnit.

Kromě těchto termohydroreceptorů má celá řada chemoreceptorů i termosenzitivní neurony, ale ty nejsou odlišitelné od chemosenzitivních buněk.

#### CHEMORECEPTORY

Podle fáze, ve které jsou obsaženy chemikálie dráždící chemoreceptory, lze u hmyzu rozlišit kontaktní chemoreceptory, které slouží pro detekci látek v roztocích nebo v pevné fázi a olfaktorické receptory, které vnímají látky v plynné fázi. Olfaktorické receptory jsou většinou specializované a jejich axony končí v antenálních lalocích deutocerebra. Kontaktní chemoreceptory jsou většinou nespecializované a axony senzorických neuronů končí v gangliu článku, který senzilu nese.

**Olfaktorická makrotrichie** se od mechanoreceptivní liší několika znaky. Stěna sety je



perforována až několika tisíci otvory, kterými vnímané látky difundují do vnitřního prostoru sety. Póry mají 10 až 25 nm v průměru a často jsou vybaveny tubuly, kterými je látka vedena do lumen senzily.

Vnější tvar senzily je silně variabilní, zahrnuje prakticky všechny tvarové typy uváděné na začátku této kapitoly. Buněčné komponenty jsou stejné jako v případě typické makrotrichie. Chemoreceptory jsou vždy vybaveny větším množstvím sensorických neuronů než mechanoreceptory, jejich počet se pohybuje od dvou do dvaceti neuronů na senzilu. V některých případech však splývá větší množství chemoreceptivních senzil v jeden orgán, který pak obsahuje větší množství všech buněčných komponent včetně neuronů. Jsou to např. **rhinaria** u mšic (Hemiptera: Aphidomorpha), která vznikají splynutím až šesti senzil nebo **destičkovité orgány** (*plaque organs*) u Fulgoridae (Hemiptera: Fulgoromorpha), které vznikají splynutím až 35 senzil. Proximální dendrit a ciliární oblast dendritu je stejná, zatímco distální dendrit na bázi sety opouští pochvu dendritu a volně, bez obalu je uložen v **receptorové lymfě**. Pochvy dendritu se připojují ke svlékacímu póru. Distální dendrit se může větvit. Thekogenní, trichogenní a tormogenní buňky jsou obvykle vyvinuty stejně jako u mechanoreceptivní makrotrichie, trichogenní a tormogenní buňky navíc regulují složení receptorové lymfy a v případě tykadlových receptorů citlivých na feromony i syntetizují specifický **receptorový protein** pro navázání feromonu (*pheromone-binding protein*).

Velmi zjednodušeně lze vznik vzruchu na receptorovém dendritu popsat následovně: Většina látek vnímaných olfaktoricky je lipofilních, a proto ze vzduchu přechází do lipidické epikutikuly senzily. V epikutikule se látka pohybuje náhodně, ale dříve či později dosáhne póru vyplněného vodivou sekrecí. Látka prochází pórovými tubuly a v receptorové lymfě je navázána na receptorový protein, který látku transportuje k membráně dendritu. Na dendritu se váže na specifický receptor, který po jejím navázání spouští nervový vzruch.

Jednotlivé neurony vykazují různou specifitu k vnímaným látkám. Vysoce specializované jsou především feromonové receptory, které často odpovídají pouze na jednu látku nebo dokonce pouze na jeden izomer. Další specifické receptory obvykle reagují pouze na jednu či několik látek produkovaných hostitelským organismem. Středně specifické receptory obvykle reagují na celou skupinu podobných látek, u listožravých druhů často na všechny šesti uhlíkaté sloučeniny, z nichž nejdůležitější je kapronová kyselina. Nespecializované receptory reagují na široké spektrum substancí, ačkoliv odpovědi na jednotlivé látky jsou obvykle odlišné. Množství receptorů na tykadlech je značné, např. u samců rodu *Manduca* (Lepidoptera: Sphingidae) bylo množství neuronů specifických k samičím feromonům vyčísleno na 300000 na jedno tykadlo a dalších 100000 neuronů reaguje na těkavé látky hostitelské rostliny.

Olfaktorické makrotrichie se vyskytují na tykadlech všech hmyzů včetně většiny larválních stadií. Dále se občas vyskytují na palpech, ale i na genitáliích (např. u Diptera: *Calliphoridae*). Na tykadlech se obvykle vyskytuje více strukturálních typů senzíl, zatímco senzily na palpech jsou uniformní.

**Kontaktní chemoreceptory** jsou obvykle charakterizovány terminálním (občas i subterminálním) pórem na setě. Terminální pór je často oválný, je velký až 200 nm v nejdelším rozměru. V některých případech je uvnitř póru ještě zátka s póry složená z fibril kutikulárního materiálu, která izoluje dendrity od vnějšího prostředí. Distální dendrity jsou celé kryty pochvou, která je často kontinuální s epikutikulou sety. Kontaktní chemoreceptory vně těla jsou obvykle trichoidní a mají zachovanou mechanoreceptivní funkci, zatímco chemoreceptory uvnitř předústní dutiny jsou obvykle čípkovité a neslouží k mechanoreceptci. Dendrit mechanoreceptivního neuronu je vybaven tubulárním tělesem a je ukotven k bázi senzily.

Kontaktní chemoreceptory se vyskytují na všech částech těla, ale nejčastější jsou na labru, maxilách a na labiu. V menší míře se vyskytují i na tykadlech, v cibariu a na končetinách. Někdy se vyskytují i na ovipozitoru.

Jednotlivé nespecifické neurony kontaktních chemoreceptorů reagují pouze na jeden typ látek, např. pouze na anorganické soli, aminokyseliny nebo monosacharidy. Schopnost detekovat proteiny nebyla u hmyzu zatím prokázána. Jiné nespecifické neurony jsou citlivé k širokému spektru repelentních látek. Specifické neurony jsou spojeny s detekcí klíčových složek potravy nebo stopovacích feromonů. Odpovědi na jeden typ látky se mohou značně lišit v závislosti na fyziologickém stavu jedince. Např. složky potravy, které jsou silně atraktivní pro hladové zvíře, nevyvolají u nasyceného jedince žádnou odpověď. Tyto změny jsou způsobeny zavíráním a otevíráním terminálního póru senzíl, které je řízeno jedním z hormonů z korpora kardiaka, jež je vypouštěn po naplnění volete potravou. Druhým způsobem regulace citlivosti senzíl je mechanismus zpětné vazby, neboť u jedinců krmených dietou s vysokým obsahem proteinů a nízkým obsahem cukrů silně klesá citlivost neuronů reagujících na aminokyseliny. Citlivost neuronů se často mění v průběhu ontogeneze.

## DALŠÍ SMYSLOVÉ ORGÁNY

Receptory napětí (**stretch receptor**) se vyskytují na povrchu různých vnitřních orgánů. Na rozdíl od všech ostatních smyslových orgánů, které obsahují vždy bipolární neurony, je receptorovou buňkou stretch receptorů multipolární neuron. Stretch receptory lze rozdělit na dvě skupiny: na **nespecializované receptory**, které se vyskytují volně na povrchu různých vnitřních orgánů a **asociované receptory**, které reagují na změny napětí specializované asociované tkáně (svalové vlákno nebo pruh pojivové tkáně). Stretch receptory nemají žádné výrazné strukturální znaky, ani v dendritech ani v těle neuronu. Vzruch vzniká pravděpodobně natahováním membrány terminální části dendritu.

Nespecializované stretch receptory se často vyskytují na povrchu epitelů. Tělo neuronu i s gliálními buňkami je volně v hemolymfě, bazální membrána dendritů splývá s membránou epitelu nebo jsou konce dendritů volně mezi bazálními invaginacemi epidermálních buněk. Tento druhý případ je běžný u larev s nesklerotizovanou kutikulou. Počet stretch receptorů je konstantní, např. u larev *Cyclorrhapha* (Diptera) kolísá mezi 24 až 30 receptory na jeden článek. Tyto receptory sledují změny ve tvaru těla. U hmyzu s pevnou vnější kostrou je

množství receptorů nižší, časté jsou pouze v abdomenu krev sajících druhů, kde informují o zvětšování objemu abdomenu během nasávání potravy. Dále se často vyskytují na povrchu stomodea a proktodea, kde sledují roztažení střeva. Podobnou funkci zastávají i stretch receptory na povrchu bursy kopulatrix a dalších součástí reprodukční soustavy.

Asociované stretch receptory lze rozdělit na dva podtypy. První z nich je složen z pruhu pojivové tkáně natažené mezi dvěma místy v těle a senzorického neuronu, který sleduje změny napětí v pruhu pojiva. Ve druhém případě je senzorický neuron spojen s modifikovaným svaelem, který je buď samostatný nebo je součástí funkčního svalu. Asociované stretch receptory jsou běžné v abdomenu, kde jsou upevněny mezi tergem a intersegmentální membránou nebo mezi dvěma sousedními intersegmentálními membránami, méně často jsou přítomné i na ventru abdomenu a v thoraxu. Jen u Orthoptera a Coleoptera je vyvinut pár vertikálních stretch receptorů v každém abdominálním článku. Stretch receptory jsou běžně spojené se svaly, kde vnímají napětí funkčních svalů a informují o odpovědi svalu na vzruch.

U řady zástupců hmyzu byla prokázána orientace v magnetickém poli. Tento **magnetický smysl** byl zkoumán především u včely *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). U dělnic existuje v každém abdominálním segmentu kruh specializovaných inervovaných oenocytů, které obsahují magnetit reagující na intenzitu magnetického pole. Alternativní mechanismus vnímání magnetického pole byl popsán na základě experimentů s octomilkou *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae). Samci octomilek se orientují v magnetickém poli, ale tuto schopnost lze ovlivnit vlnovou délkou světla během experimentu. V tomto případě je mechanismem percepce pravděpodobně ovlivnění spinu elektronů magnetickým polem, jež je vnímáno složenými očima.

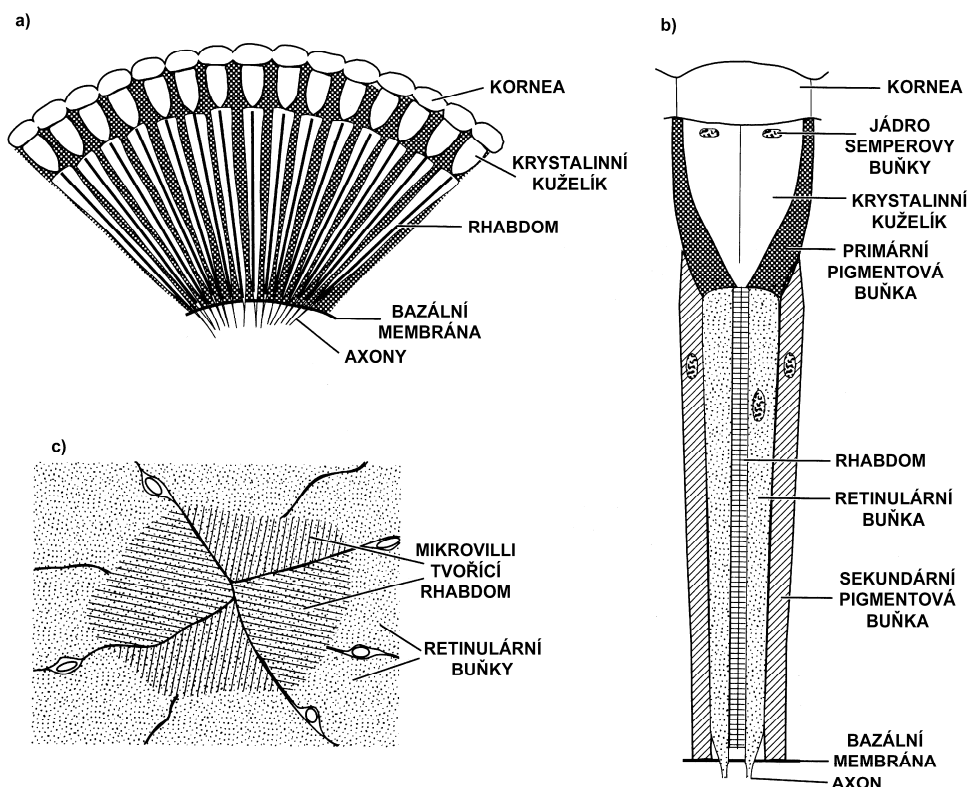
**Statocysty** jsou u hmyzu poměrně vzácné (např. u Hymenoptera: Formicidae nebo Grabeho orgán u larev Diptera: Tabanidae), nejčastěji to jsou dutinky vystlané smyslovým epitelem. Ke vzniku vzruch dochází drážděním specializovaných buněk zrníčky písku - **statolity**.

## SLOŽENÉ OČI

**Složené oči** jsou přítomny u většiny dospělců Pterygota (redukce nebo absence je vždy sekundární) a u larev hemimetabolních skupin. Oči jsou tvořeny obvykle velkým množstvím stejných jednotek - **omatidií**. Omatidium se skládá ze dvou hlavních částí, z optického aparátu a receptorových buněk. Optický aparát odpovídá za vedení světla, zatímco receptorové složky jsou odpovědné za přeměnu světla na elektrický signál neuronu. Složené oko na povrchu nese rohovku (**kornea**) sestávající z jednotlivých **facet**. Facety jsou klenuté každá zvlášť nebo dohromady, jsou šestiboké nebo kruhové, často mezi nimi rostou makrotrichie. Pod korneou je vrstva **krystalinních kuželů** a **primárních pigmentových buněk**. Na tuto vrstvu dále navazuje soubor **sekundárních pigmentových buněk** a **retinulárních buněk**, které jsou silnými, krátkými, očními nervy spojeny s protocerebrem.



Základním typem je **eukonní omatidium**. Kornea je zde tvořena dvěma **korneagenními**

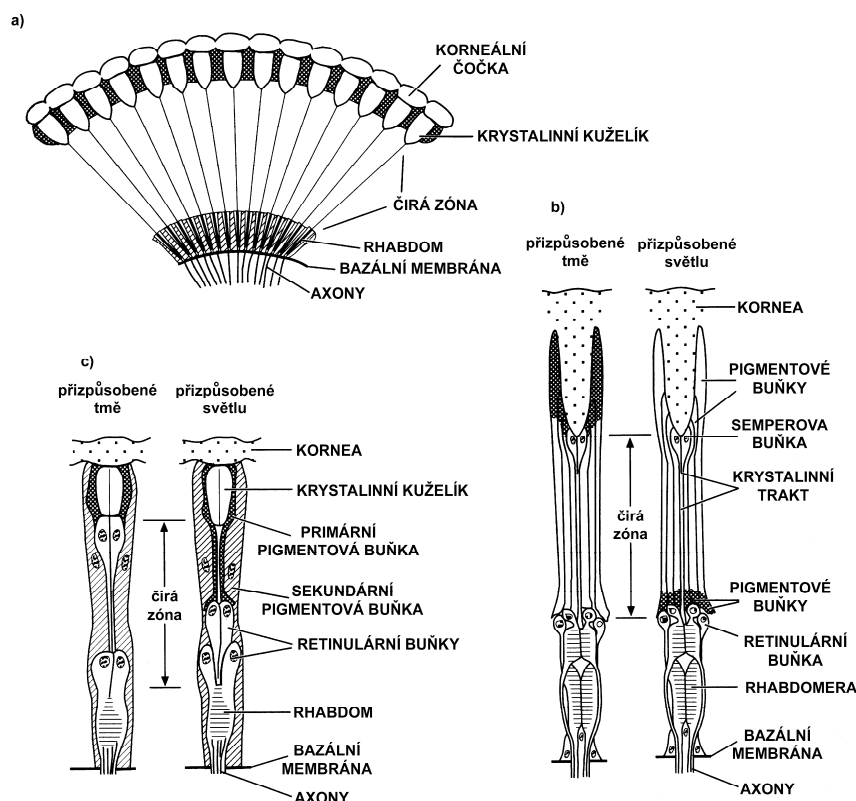


buňkami, které v hotovém oku fungují jako **primární pigmentové buňky**. Kornea je jediným optickým aparátem pro celé omatidium. Korneální nerovnosti slouží jako **antireflexní clona**. Buňky tvořící krystalinní kužel (**Semperovy buňky**) jsou

vždy čtyři a obsahují průsvitnou světlovedící sekreci. Krystalinní kužel (**konus**) je opticky izolován primárními pigmentovými buňkami. Senzorickými elementy jsou modifikované neurony protáhlého tvaru, označované jako retikulární buňky. Sítnička (**retinulum**) je složena primárně z osmi buněk, ale existuje celá škála druhotně změněných situací (Diptera 7, část Hymenoptera 9, Lepidoptera až 12). Retikulární buňky jsou v omatidiu obvykle stočené podél optické osy (kromě buněk vnímajících polarizované světlo; viz níže) a toto uspořádání představuje adaptaci k maximálnímu využití světla vstupujícího do oka. Retikulární buňky jsou často uspořádány do dvou čtveřic nad sebou (Zygentoma, část Coleoptera, Megaloptera). Celé uspořádání retikulárních buněk může být asymetrické a je popsána řada dalších modifikací. Primárně má každá retikulární buňka vlastní **rhabdom**, tyto se k sobě mohou přikládat a tvoří rhabdom složený z **rhabdomer**, jednotlivé retikulární buňky však nikdy nesplývají. Pokud rhabdomy nejsou přiloženy k sobě, jsou označovány jako **otevřený rhabdom**. Retinulum je izolováno sekundárními pigmentovými buňkami, jichž je nestabilní počet, obvykle kolem pěti.

Podle způsobu přijímání světla můžeme rozlišit **apoziční** a **superpoziciční** složené oko. Apoziční omatidium je celé izolováno primárními a sekundárními pigmentovými buňkami od ostatních omatidií a rhabdom dosahuje až ke krystalinnímu kuželíku. Světlovedivá struktura apozičního oka je nastavena tak, že ohnisko je na apexu rhabdonu. Rhabdon je tedy drážděn pouze světlem z vlastního omatidia. Důležitá je dostatečná velikost pigmentových buněk, jež zamezuje vnikání světla z okolních omatidií. Výhodou tohoto typu oka je ostřejší vidění ve srovnání se superpozicičním, nevýhodou je jeho závislost na dobrých světelných podmínkách, proto se tento typ oka vyskytuje především u druhů s denní aktivitou. Apoziční oko je schopno regulovat množství světla přicházejícího do omatidia pouze v relativně úzkém rozpětí (např. změnou tvaru primárních pigmentových buněk).

Superpoziční omatidium se vyznačuje přítomností **čiré zóny**. Superpoziční oko je schopno



regulovat množství fotonů dráždících jeden rhabdom v širokém rozsahu světelných podmínek a vyskytuje se proto především u druhů s noční aktivitou. Superpoziční oko adaptované na světlo funguje stejně jako apoziční, neboť pigmentová zrna jsou rozptýlena po celém prostoru pigmentových buněk a rhabdom tak přijímá světlo pouze z vlastního omatidia. Při adaptaci na špatné světelné podmínky dojde k nahromadění pigmentu pouze v některých částech

pigmentových buněk nebo ke změně tvaru pigmentových buněk, utvoří se tak čirá zóna a rhabdom je drážděn i světlem přicházejícím z okolních omatidií. Rhabdom superpozičního oka je ve srovnání s apozičním výrazně kratší, nedosahuje k optickému aparátu a ohnisko je proto před apexem rhabdomu. Tyto faktory způsobují vznik méně ostrého obrazu, jež je však tvořen i za špatných světelných podmínek.

Kromě základního typu - eukonního omatidia - existují další typy omatidií. V případě **pseudokonního omatidia** Semperovy buňky sekretují extracelulární konus vyplněný tekutou nebo gelovitou substancí. Tento typ omatidií se vyskytuje u části zástupců Odonata a Coleoptera a u Brachycera (Diptera). **Akonní omatidium** se vyznačuje jinou modifikací Semperových buněk, které netvoří optickou strukturu (tj. krystalinní kuželík), ale jsou vyplněny pouze hyalinní sekrecí. Jediným optickým aparátem akonního oka je tedy kornea. Omatidia tohoto typu jsou vyvinuta u části zástupců řádů Heteroptera, Coleoptera a Diptera. V **exokonním omatidiu** chybí kystalinní kuželík, jehož funkci vykovává kornea zvětšená o **pseudokon**, tj. kuželovitý výrůstek kornee nahrazující krystalinní kuželík. Semperovy buňky jsou silně zmenšené, tvoří tenké světlovodivé provazce (tzv. **krystalinní trakt**), které zasahují mezi retinulární buňky. Tento typ omatidií je vytvořen pouze u některých zástupců Coleoptera (Elateridae, Lampyridae).

Rhabdomery jsou tvořeny mikrovili, které nesou opticky aktivní pigment **rhodopsin**. Rhodopsin je složen z aldehydu 11-cis-**retinalu**, který je odvozen od vitamínu A, a bílkovinné složky, transmembránového proteinu **opsinu**. Mechanismem vzniku vzruchu je přechod cis-formy retinalu na trans- formu způsobený přijetím jednoho fotonu. V sérii následujících kroků dochází k aktivaci specifického G proteinu, který způsobuje depolarizaci membrány a vznik vzruchu. Během regenerace retinalu na výchozí cis- formu dochází k navázání

rhodopsinu na arrestin a přijetím dalšího fotonu se vazba rhodopsin-arrestin štěpí a vzniká aktivní rhodopsin. Stavba rhabdomu zvyšuje pravděpodobnost pohlcení fotonu rhodopsinem, neboť válcovitá struktura a umístění pigmentu na okraji tohoto válce napomáhá odrazu fotonu dovnitř.

Jinou adaptací na nízkou intenzitu světla je přítomnost odrazové vrstvy (tzv. **tapetum**), která je nejlépe vyvinuta u některých zástupců Lepidoptera (především Noctuidae). Tapetum je tvořeno vrstvou trachejí, které jsou uspořádány v bazální části oka paralelně s povrchem a odráží fotony zpět do omatidia. Taenidia trachejí tvořících tapetum jsou zploštělé a tvořené mnoha vrstvami, jejichž tloušťka odpovídá přibližně čtvrtině vlnové délky světla. Jednotlivé vrstvy se navíc liší refrakčním indexem, střídají se vždy vrstvy s vysokým a nízkým refrakčním indexem.

Ostrost vidění závisí na počtu omatidií, největší množství (až přes 10000) bylo zjištěno u zástupců Odonata. Hmyz není schopen akomodace oka, tento nedostatek nahrazuje jinými mechanismy, např. akomodací skupin omatidií na určitou vzdálenost. Hmyz se snaží orientovat čelně k danému objektu, neboť díky přesahu zorných polí jsou v takovéto poloze drážděna stejná omatidia obou očí a podle toho, která jsou drážděna je odhadována vzdálenost od zdroje (stereoskopické vidění). Mechanismem odhadu vzdálenosti (např. pro skok sarančete, pro útok kudlanky apod.) jsou kývavé pohyby hlavy, při nichž je vzdálenost odhadována pomocí odchylek objektu (*motion parallax*). Při těchto pohybech se totiž bližší objekty vychylují více než vzdálenější. Přesnost odhadu vzdálenosti roste se zvyšující se vzdáleností očí od sebe, v extrémních případech jsou oči umístěné na stopkách - **stylátní oči**, např. u Diptera: Diopsidae. U opticky komunikujících zvířat (především u samců) jsou oči nápadně zvětšené a pokud se oči v dorzální části hlavy dotýkají, označujeme tuto situaci termínem **holoptie**. U hmyzu s dobře vyvinutými očima dosahuje zorné pole takřka 360° (nevidí pouze pod sebe). Centrální oblast složeného oka, kde je obvykle obraz vnímán nejlépe, se nazývá **fovea**.

U naprosté většiny hmyzu nejsou všechna omatidia stejná, ale v různých částech oka se navzájem liší. Tyto odlišnosti spočívají především v průměru facet a ve velikosti **interomatidiálního úhlu**. Interomatidiální úhel je definován jako úhel, který svírají optické osy dvou sousedních omatidií. Jeho velikost se obvykle pohybuje mezi 1° až 3°, ale u mnoha zástupců Coleoptera je větší než 5°, zatímco u Odonata může být pouze 0.24°. U samců mnoha druhů jsou oči zřetelně rozděleny v dorzální část s velkými facetami a malými interomatidiálními úhly a ventrální část s menšími facetami a většími interomatidiálními úhly. Někdy je složené oko horizontálně členěno do dvou nezávislých částí (např. u Coleoptera: Gyrinidae, Sternorrhyncha: Aleyrodidae). U některých samců Ephemeroptera je každé oko rozděleno na dvě části a dorzální části jsou umístěny na očním násadci (**turbanové oči**). U Diptera: Cecidomyidae se vyskytují tři složené oči, přičemž mediální vzniká splynutím oddělků vnitřní strany obou složených očí. Velmi často se omatidia z různých částí oka liší i svou vnitřní strukturou, potom jsou omatidia v dorzální části obvykle superpozičního typu a ventrální omatidia apozičního.

Obecně má hmyz nejvyšší citlivost k zelené části spektra (vlnová délka 490-540 nm), ale rozsah citlivosti pravidelně sahá hluboko pod 400 nm (ultrafialová oblast) a často dosahuje až k 600 nm (oranžová oblast). To znamená, že drtivá většina hmyzu nevnímá vlnové délky přes 600 nm, tj. světlo červené barvy. U jednotlivých zástupců je obvykle přítomno 2 až 5 typů fotopigmentů s maximem citlivosti pro různé vlnové délky světla. Omatidium obsahuje retikulární buňky s různými fotopigmenty v uspořádání, které se opakuje ve větší oblasti oka.

U některých zástupců jsou však jednotlivé typy fotopigmentů lokalizovány pouze v některých oblastech oka v závislosti na jejich funkci. Např. u včel (Hymenoptera: Apidae) obsahuje dorzální část oka pouze pigmenty citlivé k ultrafialovému a modrému světlu, zatímco ve ventrální části je navíc přítomen i pigment s maximem citlivosti v zelené oblasti. Občas se vyskytuje i sexuální dimorfismus v přítomnosti různých fotopigmentů (např. u Lepidoptera: Lycaenidae). Jen malá část hmyzu má zabarvený optický aparát, který tedy propouští na receptorové orgány jen část světla. Např. u samců Dolichopodidae (Diptera) se v oku střídají vertikální sloupce červeně a žlutě zbarvených facet.

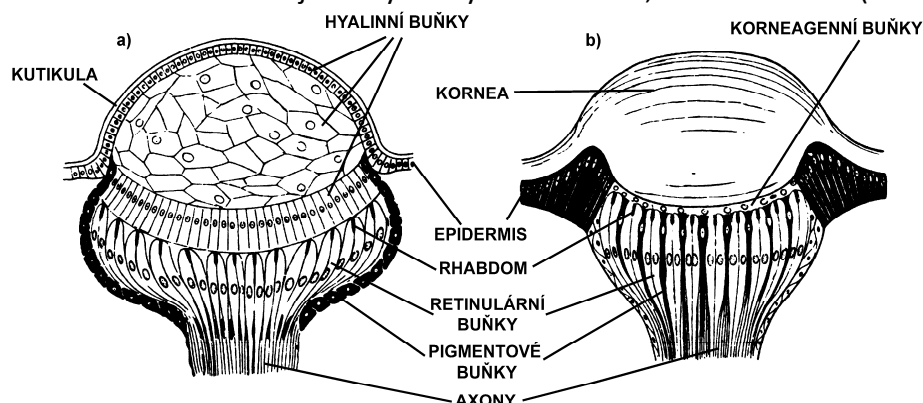
Sluneční světlo přichází k zemi částečně polarizované. Hmyz je schopen vnímat rovinu polarizace světla a proto dokáže lokalizovat přesnou polohu slunce i při zcela zatažené obloze a použít ji pro orientaci v terénu. Nejlépe je tato schopnost prozkoumána u včel rodu *Apis* (Hymenoptera: Apidae) a mravenců rodu *Cataglyphis* (Hymenoptera: Formicidae), ale pravděpodobně se uplatňuje i u celé řady dalších zástupců. Mechanismem vnímání roviny polarizace světla je pravidelné uspořádání molekul fotopigmentů podél mikrovili rhabdonu. Maxima absorpce fotonů je dosaženo, pokud je osa vibrace světla shodná s dipólovou osou molekuly pigmentu. Jelikož vnímání polarizovaného světla je vázáno na jednotnou orientaci molekul pigmentu, retikulární buňky vnímající polarizované světlo nejsou nikdy stočené, ale jsou vždy rovné. Omatidia vnímající polarizované světlo tvoří jen zlomek z celkového množství a jsou lokalizovány ve skupině při dorzálním okraji oka.

U Collembola jsou oči tvořeny maximálně 8 omatidii, často jsou redukovány. Oči zcela chybí u Protura a Diplura, u Archaeognatha jsou dobře vyvinuty oči i ocely, u Zygentoma jsou ocely redukovány a oči jsou vyvinuty variabilně u různých zástupců, od dobře vyvinutých očí, přes izolovaná omatidia až po chybějící oči.

K redukci očí dochází u apterních parazitů (Phthiraptera, Siphonaptera), u nepohyblivých forem (samice některých druhů Coccothraupidae) a u půdních a kavernikolních druhů. Během redukce složeného oka dochází nejprve ke zmenšování počtu omatidií, posléze k fragmentaci až na jednotlivá oddělená omatidia (jediné omatidium u Anoplura a dělnic některých mravenců - Hymenoptera: Formicidae). Se snižujícím se počtem omatidií se sice snižuje ostrost vidění, ale zlepšuje se schopnost vidění i při nízké intenzitě světla a naopak. K redukci složených očí dochází u Holometabola dvěma způsoby - buď se oči redukují nebo imágo převezme larvální stemata.

## STEMATA

U larev Holometabola jsou vyvinuty larvální oči, tzv. **stemata** (někdy jsou označována



nevyhovujícím termínem laterální ocely). Stemata jsou umístěna laterálně na hlavě v počtu od jednoho (Hymenoptera: Tenthredinidae) do šesti

(Lepidoptera). U larev Siphonaptera a Hymenoptera kromě Symphyta stemata chybí. Často degenerují a jejich zbytky se různě přesouvají (do předústní dutiny u larev Diptera: Cyclorrhapha), ale nadále slouží pro vnímání světelného záření. Jsou inervovány stejně jako složené oči, ale během metamorfózy zanikají a složené oko vzniká de novo.

Stemata jsou dvou základních typů. Stemata s jedním rhabdomem se vyskytují u larev Mecoptera, většiny Neuroptera, většiny Coleoptera, části Diptera, Lepidoptera a Trichoptera; stemata s mnoha rhabdomy u larev Adephaga (Coleoptera) a Symphyta (Hymenoptera). U některých larev Diptera splývá několik stemat dohromady a vytváří větvený rhabdom.

U Lepidoptera je stavba stemat obdobná omatidiím složeného oka, je přítomna kutikulární čočka, krystalinní čočka a sedm retinulárních buněk, z nichž tři tvoří distální část rhabdomu a čtyři proximální část. Takováto stavba umožňuje jen hrubou orientaci, přesto bylo prokázáno, že larvy Lepidoptera rozlišují několik základních tvarů a dokáží se orientovat podle černo-bílého rozhraní. U Symphyta (Hymenoptera) je stavba stemata odlišná. Je vyvinuto velké množství retinulárních buněk, které jsou organizovány do osmičlenných skupin izolovaných pigmentovými buňkami a každá skupina retinulárních buněk tvoří jeden rhabdom. Larvy rodu *Cicindela* (Coleoptera) mají šest stemat na každé straně hlavy a stemata obsahují až 5000 retinulárních buněk. Takřka celý povrch retinulárních buněk je pokryt rhabdomerami.

Pigmentové buňky ve stematech jsou schopny měnit distribuci pigmentu a tím optimalizují množství světla vstupujícího do stemat. U housenek motýlů byla prokázána přítomnost tří fotopigmentů a tedy i barevného vidění, jakož i schopnost vnímat rovinu polarizace světla.

## DORZÁLNÍ OCELY

**Dorzální ocely** jsou vyvinuty především u létajících forem hmyzu, ačkoliv u některých chybějí (např. Heteroptera: Miridae). Primárně chybí u Entognatha, sekundárně u většiny larev Acercaria a Holometabola. Ocely jsou často redukovány u apterních jedinců, zatímco u makropterních forem těchto druhů jsou vyvinuty. Typicky jsou přítomny tři ocely ve tvaru trojúhelníka postaveného na špičku. Jsou umístěny na anterodorzální části hlavy, jen u Diptera a Hymenoptera jsou dále na dorzu hlavy. Původně byli vyvinuty čtyři ocely, mediální oculus vznikl splynutím dvou ocelů. Znaky upomínající na tento původ jsou: zdvojený nerv a dvoulaločný tvar ocelu u Odonata. Mediální oculus je velmi často redukován, u některých skupin universálně (Isoptera, Heteroptera).

Každý oculus se skládá ze stejných funkčních částí jako omatidium složeného oka. Je vybaven optickým aparátem, který je tvořen buď silnou průhlednou kutikulou nebo slabou kutikulou a vrstvami hyalinních buněk. Sítnici tvoří velké množství retinulárních buněk bez pravidelné organizace. Každá retinulární buňka obsahuje alespoň jednu rhabdomeru, rhabdomy jsou tvořeny rhabdomerami dvou až sedmi sousedních buněk. Rhabdomery zaujímají značnou část povrchu retinulárních buněk, někdy tvoří dokonce celý povrch (např. Heteroptera: *Rhodnius*). Pigmentové buňky obvykle obklopují celý oculus, někdy jsou vmezeřené i mezi retinulární buňky, ale mohou být redukovány až chybějící (např. část Blattodea). Často je vytvořeno tapetum, které je však tvořeno urátovými buňkami.

Interneurony spojující ocely s protocerebrem jsou dvou typů s nebo bez obřích axonů. Z každého ocelu vychází přibližně 10 obřích a 80 normálních axonů interneuronů. Obří interneurony končí u většiny hmyzu v mozku, ale Apidae (Hymenoptera) a řady Diptera

zasahují až do thorakálních ganglií. Depolarizace retikulárních buněk je přímo úměrná intenzitě světla. Ačkoliv jsou ocely vybaveny čočkami, nevytváří obraz, jež vzniká daleko za sítnicí. Jejich hlavní funkcí je pravděpodobně přesné hodnocení momentální intenzity světla. Mohou také sloužit jako regulátory biorytmů, k udržování stabilní polohy těla nebo k letové stimulaci.

#### DALŠÍ RECEPTORY SVĚTLA

Na příjmu světelného záření se podílí nejen složené oči, stemata a ocely, ale i další orgány. Světlo vnímají některé nespecializované orgány, např. celá nervová soustava je citlivá na světlo, u některých zástupců jsou na světlo citlivé i epidermální buňky. Specializovanými orgány jsou např. světločivné buňky na koncích tykadel u některých zástupců Aphidoidea (Sternorrhyncha), skupiny světločivných buněk na tergitech, zvláště na konci abdomenu u larev čeledi Dytiscidae (Coleoptera).

Za zvláštní zmínku stojí fotoreceptory na genitáliích obou pohlaví u několika čeledí Lepidoptera. Jedná se o dva receptory na stranách penisu samců a v blízkosti genitálií samic. Receptor se skládá ze specializovaného neuronu (**faosom**), který se větví na několik výběžků krytých transparentní kutikulou. Výběžky nesou neuspořádané mikrovili obdobné stavby jako v případě rhabdomer. Axon faosomu navazuje na nerv probíhající těsně pod epidermis. Funkcí tohoto orgánu je pravděpodobně sledování polohy genitálií při kopulaci.