

# 1. Růst a pohyb

## 1.1. Růst a ekdyse

Růst chápeme jako ireversibilní zvětšování velikosti těla. U hmyzu má tento proces některé zvláštnosti, protože je díky pevnému integumentu omezen a může probíhat pouze více či méně periodicky. Hmyzí integument slouží díky své struktuře a pevnosti jako vnější kostra neboli exoskelet. Je tvořen jednovrstevnou - epidermis (u obratlovců je jí odpovídající škára vícevrstevná) a jí vylučovanou - kutikulou (je neživá, u obratlovců je pokožka živá). Epidermis se u hmyzu často označuje jako hypodermis, protože se nachází relativně hluboko pod povrchem těla. Hmyzí kutikula se nevyskytuje jen na povrchu těla, ale vystylá i všechny vstupní otvory zažívacího, dýchacího, pohlavního i žlázového systému, takže povrch buněk není nikde vystaven přímým účinkům atmosféry. Obecně kutikula kryje orgány ektodermálního původu:

1. tracheální soustavu
2. přední a zadní část trávicí soustavy stomodeum, proctodeum
3. vývody pohlavních orgánů

### 1.1.1. Stavba integumentu:

1. Hypodermis - (**obr. 1**) je stavěna celkem jednoduše, je jednovrstevná a na spodní straně je ohraničena - bazální membránou. Na bazální membránu zesponu přisedají krevní buňky - hemocyty. Buňky hypodermis mají zhruba šestiboký tvar a jejich výška se mění s růstem těla. U mladých stádií jsou buňky pravidelné, sloupečkovité nebo kónické, u dospělců jsou spíše nízké a ploché. Rozdíly jsou patrné i během larválního vývoje: před svlékáním jsou epidermální buňky vysoké cylindrické a ostře ohraničené, v mezisvlékačím období jsou nezřetelné a mění na dlaždicový epitel. Jsou v nich uloženy různé pigmenty a epidermis vytváří také celou kutikulární vrstvu.

2. Kutikula - (**obr. 2**) její tloušťka se zpravidla pohybuje od několika  $\mu\text{m}$  do asi  $200 \mu\text{m}$  - to závisí především na jejím umístění, ale i na velikosti těla a daném druhu hmyzu. Velmi tenká kutikula se nachází v trachejích, protože v ní chybí její tuhé vnitřní vrstvy, ztenčena je také v místech ohybu těla - jako jsou klouby. Velmi silná je naopak kutikula na povrchu těla. Silnou kutikulou jsou známi např. u brouci.

Histologicky se kutikula dělí na 3 vrstvy - epi-, exo- a endokutikulu:

2a. Epikutikula (**obr. 2 a 3**) - tvoří nejsvrchnější tenoučkou vrstvičku, která je bezbarvá, jen někdy obsahuje pigmenty; je odolná proti vlivům vnějšího prostředí včetně řady chemikálií. Její síla je asi  $1 - 4 \mu\text{m}$  a její stavbu a složení lze pozorovat pomocí elektronového mikroskopu. Je to směs vosků, parafinů, proteinů a fenolických látek; neobsahuje chitin. Na příčném řezu lze na ní zpravidla rozlišit 4 vrstvičky - cementovou, voskovou, kutikulínovou (polyfenolovou) a sklerotinovou.

- cementová vrstvička - je velmi jemná, houbovitá, tvořená - cementem. Je to sekret dermálních žlázek tvořený směsí lipidických látek a sklerotizovaných bílkovin (viz dále). U některých druhů hmyzu obsahuje šelak, který je rozpustný v alkoholu. Dříve se používal jako lak a dodnes je využíván k určitým specifickým účelům (podrobně viz kapitola 12.)

- vosková vrstvička - je tvořena různými druhy voskových esterů, vyššími alkoholy a tukovými látkami (**obr. 4**). Je biologicky velmi významná, protože zabraňuje odpařování vody z těla a naopak zase jejímu pronikání dovnitř těla (u vodních druhů, při dlouhotrvajícím dešti atd.). Vosková vrstvička se obnovuje prostřednictvím komponentů pocházejících z polyfenolové vrstvičky za spoluúčasti enzymů.

- kutikulinová (polyfenolová) vrstvička - je složena z - kutikulínu (**obr. 2 a 3**) - pevného světlolomného proteinu obsahujícího (poly)fenolické látky především chinony. Kutikulinová vrstvička je velmi pevná, elastická a tím odolná proti mechanickým vlivům.

- sklerotinová vrstvička - je zpravidla složena z vrstevnatě uložených proteinů a lipidických látek. Hlavní bílkovinou je zde - sklerotin - lze ho srovnat s rohovinou neboli keratinem obratlovců. Keratin je však "vulkanizovaná" bílkovina, kde jsou jednotlivé řetězce spojeny S-S můstky. Sklerotin je "tvrzená" bílkovina (tanned protein), vzniká z prekursorů (někdy nazývaných arthropodiny) za účasti chinonů, které se v kutikule tvoří z aminokyseliny tyrozinu přes dvojsytné fenoly, které se následně oxidují pomocí fenoloxidáz na chinony (podrobně viz kapitola 1.1.3. a obr. 13 a 14). Chinony pak reagují s volnými aminoskupinami bílkovinných řetězců a pevně je vážou. Polyfenoly obecně jsou prekursory několika alternativních reakcí, z nichž některé vedou k syntéze melaninu, běžného pigmentu exokutikuly. Také sklerotin se může podílet na zbarvení kutikuly - jantarové a tmavé zbarvení kutikuly je podmíněno právě buď barevnou formou sklerotinu nebo přítomností pigmentů (viz kap. 1.1.2.).

Takto uspořádaná epikutikula představuje jakési ideální složení, jehož jednotlivé vrstvičky mohou být u různých druhů hmyzu různě vyvinuty nebo mohou i chybět.

*Je zřejmé, že epikutikula je první bariérou mezi tělem hmyzu a vnějším prostředím. To má praktický dopad např. na aplikaci kontaktních insekticidů. Mladí, neotřetí jedinci zpravidla lépe vzdorují insekticidům než staří, protože jejich epikutikula je dosud neporušena a pronikání kontaktně působících látek je ztíženo. Proto se také insekticidy míchají s práškovitými přísadami, jejichž částice mechanicky porušují epikutikulu, a tím usnadňují pronikání vlastní účinné látky. Některé pesticidy např. chlorované uhlovodíky se zase rozpouští v lipidických substancích epikutikuly, zejména v její voskové vrstvičce a pórovými kanálky pronikají k epidermálním buňkám.*

2b. Exokutikula - nazývá se také jako pigmentová vrstva, nachází se pod epikutikulou a na spodní ploše má často "otištěn" 6-boký vzorek jako zbytek po epidermálních buňkách, které ji vytvářely. Je tvrdá jako sklovina a má vrstevnatou skladbu. Obsahuje bílkoviny, chitin a pigmenty. Je odpovědná za pigmentové i fyzikální zbarvení kutikuly. V některých případech exokutikula téměř chybí nebo je vytvořena jen ostrůvkovitě.

Hlavní bílkovinou exokutikuly je - sklerotin (viz výše), dále se zde nachází - resilin, který není tvrdý, ale pružný a svou elasticitou předčí gumu. Tvoří 3-rozměrnou síťovinu, do které se ukládají chitinové lamely. Resilin bývá přítomen na exponovaných a velmi pohyblivých místech těla (**obr. 5**), nachází se také v kutikule kloubů křídel a končetin, ve spojovacích místech zadečkových tergů a sternitů, kde umožňuje opětné roztažení článků po kontrakci svalů při dýchacích pohybech) nebo tvoří elastické úpony pro létací svalovinu.

Podstatnou složkou exokutikuly je - chitin - který má strukturu podobnou celulóze (**obr. 6, 7, 8**). Základní jednotkou tohoto dusíkatého polysacharidu je N-acetylglukosamin. Tvoří dlouhé řetězcové molekuly zvané - micely. Ty jsou uloženy ve vrstvách, které jsou rovnoběžné s povrchem kutikuly a prostoupené navázanými bílkoviny (sklerotinem). Tuto kompaktní, jantarově zbarvenou hmotu můžeme přirovnat ke stavební hmotě rostlin - celulóze a ligninu. Celulóze odpovídají chitinové lamely, ligninu zase sklerotin. Chitin je nerozpustný ve vodě, éteru, lihu, slabých kyselinách, slabých i koncentrovaných zásadách. Rozpouští se v koncentrovaných anorganických kyselinách a ledová kyselina octová způsobuje jeho změkčení. V kutikule je chitin rozmístěn velmi nestejně (v epikutikule chybí úplně). Také u jednotlivých druhů hmyzu není množství chitinu stejné. Všeobecně lze říci, že jeho množství kolísá od 25 do 40%, výjimečně dosahuje hodnot i nad 50%. Tak např. v kutikule larvy mouchy bzučivky rudohlavé (*Calliphora vomitoria*) bylo zjištěno 55% chitinu - nejvíce ze všech zkoumaných případů. Krovky chrousta obecného (*Melolontha melolontha*) obsahují naproti tomu chitinu jen 34%.

2c. Endokutikula - má obdobné chemické složení i stavbu jako exokutikula, ale na rozdíl od ní je značně pružná. Je bezbarvá, zřetelně vrstevnatá, skládá se z lamel nebo trámečků. Tvoří nejsilnější a nejpodstatnější část celé kutikuly, zajišťuje ohebnost těla. Její hlavní složkou je chitin.

Celá kutikula je prostoupena velkým množstvím tenkých - kanálků - které začínají v endokutikule a zasahují až do vnitřní epikutikuly. Jejich spodní část má podobu dlouhé, úzké nálevky, do které pronikají plasmatické výběžky epidermálních buněk. V horní části bývají kanálky spirálně vinuté (**obr. 2 a 3**). Kanálky mají velký význam při svlékání a při tvorbě nové kutikuly. V této době jimi vystupují látky produkované epidermálními buňkami a vytváří novou kutikulu. Množství kanálků je druhově specifické. Např. u ploščic je jich na 1mm<sup>2</sup> kutikuly průměrně 2,75 milionu, u švába 1,2 milionu a u blech se nevyskytují vůbec.

Kutikulární povrch těla hmyzu není téměř nikdy hladký, ale bývá pokryt rozmanitými výrůstky - vlásky, chloupky, štětinkami, šupinkami (**Obr. 9**) brvami, zrněčky, jamkami atd. - často spojenými se smyslovými orgány (viz kap. 9.1.)

Nejdůležitější vlastností celé kutikuly je tvrdost, pevnost a pružnost, dále pak nepropustnost pro vodu. To vše zajišťuje ideální ochranu proti faktorům vnějšího prostředí.

#### Funkce hmyzího integumentu:

Vytvoření dokonalého integumentu krytého kutikulou sehrálo v evoluci hmyzu významnou úlohu a je jedním z mnoha důvodů evoluční úspěšnosti hmyzu. Integument má u hmyzu následující funkce:

1. Ochrana těla proti vnějším vlivům (mechanickým, fyzikálním, chemickým, biologickým)
2. Oporná a pohybová funkce - kombinace oporné a pohybové soustavy zajišťuje efektivní pohyb s minimem svaloviny
3. Vylučovací funkce a povrchové zbarvení - ukládání odpadních produktů metabolismu, ukládání pigmentů
4. Nositel drobných orgánů - žlázy jedové, hlenové, zápašné, smyslové orgány, pomocná zařízení pohybu a obrany
5. Ochrana těla před ztrátami a pronikáním vody - což hraje roli u suchozemského hmyzu (hlavně u druhů žijících v extrémně suchém prostředí), ale i u vodního hmyzu - sladko- i slanovodního - který bojuje se ztrátami solí (sladkovodní) i se ztrátami vody (slanovodní).

#### **1.1.2. Zbarvení těla**

Ve zbarvení hmyzího těla se uplatňují 2 mechanismy - fyzikální a chemické zbarvení (oba typy se často kombinují):

1. Fyzikální (strukturální) zbarvení - je způsobeno interakcí světla s kutikulou nebo hypodermis případně s tělními tekutinami. Toto zbarvení vzniká na základě fyzikálních principů jako je interference světelného záření nebo rozklad světla.

- interferenční zbarvení - je produkováno refrakcí (lomem) světla na různě uspořádaných, blízko položených reflexních vrstvách s obsahem mikrofibril - vyskytuje se převážně v exokutikule (u některých brouků však i v epikutikule). Může být produkováno i difrakcí (ohybem) světla - na pravidelně texturovaném povrchu.

- rozkladné zbarvení - rozklad světla vzniká na nepravidelném povrchu a závisí na velikosti povrchových nepravidelností ve vztahu k vlnové délce světla.

2. Chemické zbarvení - chemické zbarvení je zajištěno přítomností - pigmentů - které absorbují viditelné světlo (**obr. 10**). Hmyzí pigmenty jsou trojího původu - a) syntetizují se v

těle jako produkty metabolismu, b) přesunují se z rostlinného materiálu potravou, c) (vzácně) vznikají činností mikrobiálních endosymbiontů.

a. Syntetické pigmenty:

- melaniny - tmavé polymerní pigmenty vyskytující se u velké většiny hmyzu.
- pteriny - jsou to dusíkaté sloučeniny odvozené od purinu. Mají funkci nejen jako pigmenty, ale i jako kofaktory enzymů uplatňujících se při růstu a hlavně diferenciaci. Jsou bílé, žluté (xantoprotein) a červené (erythropterin). Vyskytují se hlavně na křídlech a v očích, kde zřejmě mají i jiné funkce, které zatím nejsou zcela jasné.
- omochromy - jsou odvozeny od tryptofanu přes kynurenin. U drosofilů se syntetizují v tukovém tělese a v Malpighických trubicích, odkud jsou pak hemolymfou transportovány pomocí speciálních nosičů. Produkce omochromů slouží jako cesta detoxikace tryptofanu, který je ve velkých koncentracích toxický. Velké množství omochromů se nachází v - mekoni, odpadní tekutině nahromaděné ve střevě kukel, kterou vylučuje čerstvě vylíhlé imago. Omochromy jsou žluté, červené a hnědé pigmenty představující granule vázané na proteiny. Nachází se v očích (někdy přímo v retinule), ale i v epidermis.
- tetrapyroly - do této skupiny patří porfyriny a biliny (**obr. 10**). Porfyriny mají klasickou tetrapyrolovou strukturu s centrálním atomem železa, biliny pak lineární tetrapyrolovou strukturu vázanou na protein. Porfyriny jsou červené až hnědé pigmenty nacházející se ve svalech a u některých druhů v hemolymfě (Chironomus). Biliny jsou zpravidla vázány na jiné pigmenty a mohou se podílet na modrém zbarvení.
- papiliochromy - žluto-červeno-hnědé pigmenty nacházející se u některých motýlů. Jsou odvozené od dusíkatých sloučenin.
- chinonové pigmenty - nachází se vzácně u Homopter, hlavně u mšic, a způsobují červené nebo žluté zbarvení.

b. Přesun z rostlinného materiálu:

- karotenoidy - jsou to pigmenty rozpustné v tucích, neobsahují dusík. Dělí se na dvě základní skupiny - karoteny a xantofyly. Jejich význam u hmyzu není zcela jasný. Často se nachází v kombinaci s pigmenty, které se u hmyzu syntetizují a vytváří s nimi celou škálu barev.
- flavonoidy - jsou odvozeny od heterocyklických sloučenin a nachází se hlavně u lepidopter.

Pigmenty se u hmyzu vyskytují v exokutikule, epidermis, hemolymfě nebo tukovém tělese. U hmyzu je velmi běžné tmavé zbarvení kutikuly spojené se sklerotizací (tedy ne s pigmentací), za které je zodpovědná tmavá forma bílkoviny sklerotinu. Ukládání výše popsaných pigmentů způsobuje následující zbarvení těla (**obr. 10**):

- černé, hnědé, žluté nebo červené zbarvení - je způsobeno pigmentem melaninem.
- žluté až červené zbarvení - je spojeno s karotenoidy, omochromy, papiliochromy, pteridiny.
- žluté zbarvení - flavonoidy
- červenavé, zelenavé a modravé zbarvení - tetrapyroly

Je zřejmé, že výsledné zbarvení je často výsledkem kombinace celé řady pigmentů.

Funkce pigmentů - přestože jsou pigmenty často odpadní látky, mají celou řadu biologických funkcí - ochranné zbarvení, výstražné zbarvení, barvoměna, sexuální význam - pohlavní dimorfismus a s tím spojené vyhledávání partnera. Melanin má také funkci v ochraně proti záření, v přeměně světelného záření v tepelné a ve vychytávání volných radikálů.

### **1.1.3. Tvorba a odlučování kutikuly**

Tvorba nové a odlučování staré kutikuly (**obr. 11**) je složitý, hormonálně řízený proces, kdy se stará těsná kutikula odvrhuje resp. svlékající se jedinec z ní vyleze. Mezitím se tvoří kutikula nová, která je v ranných fázích svého vzniku měkká.

#### *1. Odbourání staré a tvorba nové kutikuly*

Svlékačí proces je zahájen změnami v samotných buňkách hypodermis. Jejich počet se zpravidla zvětšuje intenzivním mitotickým dělením v době před apolýzou a je provázen také změnou tvaru buněk. V období svlékání se ploché dlaždicovité buňky protahují a vytváří vysoké cylindrické šestiboké hranoly (**obr. 12**). Při zahájení vlastního svlékání nejprve dochází k oddělení hypodermis a staré kutikuly, čímž vzniká - exuviální štěrbin. Do ní se vylučuje - ekdysiální tekutina - která obsahuje zprvu neaktivní enzymy (hlavně proteázy a chitinázy). Úkolem ekdysiální tekutiny je odbourat složky staré endokutikuly, resorbovat je a spolu s rezervami z tukového tělesa využít na tvorbu nové kutikuly. K odbourávání - apolýze - dochází po aktivaci enzymů ekdysiální tekutiny poté, co se vytvoří první vrstva nové kutikuly (viz níže). Apolýza zpravidla neprobíhá v celém těle současně, často začíná v thoraxu a poté v ostatních částech těla. V exuviální štěrbině se pak formuje - ekdysiální membrána - která začne oddělovat starou a nově se tvořící kutikulu.

Pod ekdysiální membránou se začne formovat nová kutikula. Proces je zahájen tvorbou kutikulínové vrstvy epikutikuly, jejíž hlavní funkcí v této fázi svlékání je ochrana nově vznikající kutikuly před enzymatickou aktivitou ekdysiální tekutiny (viz výše). Následně se vytváří vnitřní epikutikula - tj. vrstevnatě uspořádaná sklerotinová část epikutikuly tvořená proteiny a lipidickými látkami. Pak se tvoří - preekdysiální prokutikula - budoucí endo- a exokutikula, která se mění na postekdysiální endo- a endokutikulu až po odvržení exuvie. Po vytvoření preekdysiální endo- a exokutikuly se dotváří epikutikula. Kanálky v epikutikule proudí polyfenoly, které se podílí na tvorbě voskové vrstvičky. Cementová vrstva se tvoří

před nebo po svlékání, kdy žláznaté epidermální buňky vylijí svůj obsah prostřednictvím kanálků na povrch voskové vrstvy. Celý proces je provázen intenzivním transportem zásobních (glycidů, lipidů) a stavebních látek (aminokyseliny a proteiny) z tukového tělesa k epidermis. Nová kutikula je měkká, většinou bělavá, bezbarvá nebo nažloutlá, není melanizovaná ani sklerotizovaná a svojí plasticitou umožňuje tvarování a zvětšení objemu těla. Ztmavne a ztvrdne během několika hodin.

Mechanismus tmavnutí a ztvrdnutí kutikuly má shodné úvodní kroky tvorby určitých meziproductů (**obr. 13**), jinak ale tyto procesy nejsou korelovány tj. jeden nemusí podmiňovat druhý. Celá kaskáda syntetických reakcí je zahájena přeměnou tyrozinu za katalytického působení tyrozinázy (což je fenoloxidáza) na DOPA (dihydroxyfenylalanin) a dále na dopamin a N-acetyldopamin. Ten je výchozím bodem několika alternativních reakcí - v zásadě se však dále oxiduje na chinony (dopachinony). Potom dochází buď k tvorbě pigmentu - melaninu - přes dopachrom, který je nestálý a rozpadá se na indolchinon, který polymerizuje na tmavý až černý melanin; poslední reakční kroky probíhají bez přítomnosti enzymů. Nebo alternativně může docházet k tvorbě pevné bílkoviny - sklerotinu (viz kap. 1.1.1.), tedy složky odpovědné za tvrdost kutikuly. Mechanismus jeho syntézy spočívá v reakci chinonů s prekursorovými bílkovinami (**obr. 14**).

## 2. Odvržení staré kutikuly - ekdyse

Předchozími procesy je nová kutikula již připravena plnit své funkce, a tak se stará kutikula může odloučit, vzniká tak - exuvie (svlečka) - což je stará exo- a epikutikula. K odvržení exuvie je třeba uvnitř těla zvýšit tlak - děje se tak polykáním vzduchu nebo vody a specifickými synchronními a asynchronními kontrakcemi svaloviny (podrobně viz kap. 10.2.3.2.1.). V určitých oblastech těla, nejčastěji na hlavě a hrudi, se vytvoří - švy - místa se ztenčenou exokutikulou, která drží pohromadě jen díky epikutikule. Švy praskají zpravidla ve tvaru písmene - T. Hmyz pak vyleze a nová kutikula, která je měkká a bílá nebo nažloutlá postupně tmavne a ztvrdne. Nová kutikula bývá zřasena v záhyby, což vytváří rezervy růstu (**obr. 15**), polykaným vzduchem se pak může napnout a tím je umožněn částečný růst i během instaru. V období po svlečení je hmyz snadno zranitelný a také zaznamenává velké ztráty vody.

Celý svlékací proces je řízen hormonálně (viz kap. 10.2.3.2.). Klíčovou roli hraje - ekdyson - hormon prothorakálních žláz, který přímo působí na epidermální buňky, kde aktivuje na chromozomech příslušné geny odpovědné za spuštění a řízení ekdyse. Tvorba a vylučování ekdysonu je řízena z mozku pomocí - PTTH (prothoracikotropní hormon) (viz kap. 10.2.3.2.) - jehož výdej je řízen vnitřními a vnějšími stimuly. Na ekdyse se podílí také další neurohormony - burzikon, eklozní hormon, ETH (ecdysis triggering hormone) a CCAP (crustacean cardioactive peptide) - a nepřímo i juvenilní hormon. Hormonální řízení celého procesu je podrobně popsáno v kap. 10.2.3.2.

Vlastní růst - jak již bylo několikrát uvedeno, růst je u hmyzu zpravidla omezen jen na dobu, kdy je kutikula měkká a pružná tj. na krátké období těsně po ekdysi. Jinak k růstu dochází jen výjimečně tam, kde byly v kutikule vytvořeny prostorové rezervy, v měkkých částech těla nebo v určitých vývojových stádiích některých druhů (larvy Lepidoptera, Diptera). Naopak v tvrdých částech těla jako je hrud' u brouků nebo hlavová schránka je růst těla přísně diskontinuální. S určitým omezením zde platí následující růstová pravidla:

- Dyarův koeficient - lineární rozměry tvrdých částí těla se mezi instary zvětšují v určitém poměru. Např. šířka hlavy určitého instaru dělena šířkou hlavy následujícího instaru je konstantní číslo. Platnost Dyarova koeficientu není obecná, typický je pro Lepidoptera.

- Przybramovo pravidlo - hmotnost těla se mezi jednotlivými instary asi zdvojnásobuje a lineární rozměry (délka tykadel, končetin) vzrůstají asi 1.26 krát (třetí odmocnina ze dvou). Toto pravidlo má však jen omezenou platnost na některé druhy Orthoptera.

#### 1.1.4. Exoskelet

Integument slouží u hmyzu i jako oporná soustava - exoskelet. Každý tělní článek je kryt hřbetním útvarem - tergum, břišním - sternum a postranními - pleury (**obr. 16**). Mezi články jsou intersegmentální membrány (**obr. 17**). Integument končetin je tvořen sklerotizovanými "trubicemi," které tvoří oporu a ochranu v nich umístěných svalech. Na hlavě je vyvinut mimořádně masivní exoskelet - hlavová schránka - který slouží jednak jako opora ústnímu ústrojí a smyslovým orgánům a jednak jako struktura chránící mozek. Obdobný masivní exoskelet je na hrudi, kde se upíná létací svalovina. Na hlavě a hrudi však díky přítomnosti zmíněné svaloviny samotná povrchová kostra nestačí. Proto dochází na těchto místech k vchlipování integumentu dovnitř těla a vytváření - endoskeletálních kutikulárních útvarů (**obr. 16**). Existují 3 hlavní endoskeletální útvary - tentorium, které slouží jako vnitřní kostra hlavy, a furca a fragma v hrudi. Endoskeletální funkci zmíněných struktur doplňují také - apodemý (**obr. 18**) - jakési vnitřní přepážky nebo vlákna, která hrají roli speciálních útvarů pro úpon skeletální svaloviny.

Některé druhy hmyzu mají měkkou jemnou kutikulu a měkké tělo, které je vyztuženo - hydrostatickým skeletem. Jde vlastně o měkké tkáň zpevněné přetlakem vnitřní tekutiny.

## 1.2. Pohyb

Úspěšnost hmyzu ve fylogenetickém vývoji má úzký vztah ke schopnosti pohybovat se - a především létat. Schopnost létat se utvářela asi před 300 miliony let a představovala obrovský evoluční pokrok. Přes tuto schopnost se u hmyzu velmi dobře vyvinuly i různé způsoby pohybu po zemi (terestrická lokomoce) i ve vodě (akvatická lokomoce).

Funkce pohybové soustavy souvisí s aktivním způsobem života a vytvořením hlavového konce (cephalizace). Pohybová soustava - zajišťuje přeměnu chemické energie na



mechanickou. Výsledkem je pak zkracování a prodlužování svalů, čímž je zajištěna lokomoce, udržování postavení, pohyby vnitřních orgánů a peristaltické pohyby.

U hmyzu se jako u všech členovců vyvíjí dokonalá svalová soustava.

Hmyzí svaly se dělí na:

- skeletální - zajišťují pohyb skeletu, udržování postavení a všechny druhy lokomoce - je pro ně charakteristické napojení na integument oběma svými konci

- viscerální - umožňují pohyb vnitřních orgánů - trávicí trubice, ovarií, Malpighických trubic. Viscerální svaly se napojují na tělní stěnu jen jedním úponem, často však vůbec ne - pak se na sebe mohou navzájem napojovat nebo tvořit kruhové svaly kolem vnitřních orgánů.

Oba typy svalů jsou příčně pruhované!

### 1.2.1. Činnost skeletálních svalů

U obratlovců se svaly upínají na vnitřní kostru a tahem proti kostem se realizuje pohyb. U hmyzu se svalová kontrakce realizuje na základě stejných principů jako je tomu u obratlovců s tím, že se svaly upínají na exoskelet. U druhů s měkkým tělem hraje roli ve svalové kontrakci - hydrostatický skelet. Zde se svalová kontrakce realizuje oproti turgoru tělní stěny, který je zajištěn tekutinou hemocelu. Tím vzniká opora pro kontrahující se svaly. Jestliže dojde k perforaci hemocelu a tím k úniku hemocelární tekutiny, ztrácí takový jedinec oporu pro své svaly a stává se nepohyblivým.

Na vnitřní povrch exoskeletu (integumentu) se svaly napojují několika způsoby:

1. Pomocí - myokutikulárních úponů (obr. 18 a 19). Typickým myokutikulárním úponem je - tonofibrila - jde o mikrotubulární útvar produkovaný speciálními (epidermálními) buňkami, který zajišťuje spojení mezi svalovými myofibrilami a kutikulou. Během svlékání jsou tonofibrily zpravidla odvrhovány spolu s exuvií a musí se proto obnovovat. Některé epidermálně-kutikulární spoje jsou však rezistentní ke svlékací tekutině a zachovávají si funkčnost i během apolýzy a ekdyse.

Častým typem úponu je připojení na specializovaný výběžek integumentu zvaný - apodema (obr. 18). Zvláštním případem apodemy je - apophýza, kdy se v místě připojení svalů tvoří zvláštní prodloužený úpon.

2. Jako svalové úpony slouží také - desmozomy (obecně spojení mezi buňkami zajištěné plazmatickými filamenti a asociujícími proteiny) a hemidesmozomy (napojení buněk na extracelulární matrix zajištěné plazmatickými filamenti a asociujícími proteiny), kdy fibrilární úpony probíhají přes póry kanálků do epikutikuly (**obr. 19**).

3. Jindy se svalová vlákna připojují přímo na nespecializované buňky hypodermis (**obr. 20**).

Svaly dělíme na (**obr. 21**) - interní, kdy úpony i vlastní svalové vlákno probíhají v rámci jednoho článku a - externí, kdy úpony i svalové vlákno probíhají přes několik článků.

#### **1.2.1.1. Struktura a činnost skeletálních svalů**

Jak už bylo řečeno, všechny hmyzí svaly jsou příčně pruhované, pruhy jsou však různorodé, odlišně uspořádané, někdy těžko rozlišitelné. Základní stavební a funkční jednotkou svalu je svalové vlákno, které představuje svalovou buňku. Svalové vlákno obsahuje velký počet jader, protože vzniká fúzí velkého počtu buněk. U hmyzu rozeznáváme několik typů svalových vláken lišících se v počtu a umístění jader ve vláknu.

Hmyzí svaly jsou bezbarvé, bílé až naředlé - někdy žluté až oranžové pro vysoký obsah cytochromů (létací svaly). Zdá se že hmyz má relativně málo svalů, ale ve skutečnosti je to naopak, u hmyzu se nachází 2-3x (u housenek až řádově) více svalů než u člověka.

#### Svalové vlákno

Svalové vlákno se skládá ze - sarkolemy (buněčná membrána) a sarkoplazmy (cytoplazma), která obsahuje vysoký počet mitochondrií zvaných - sarkozómy. Uvnitř sarkoplazmy jsou - myofibrily - drobná kontraktilní vláčenka o průměru 1 μm a četnosti 4 - 20 myofibril/vlákno. Sarkoplazma dále obsahuje endoplazmatické (sarkoplazmatické) retikulum a velké množství buněčných jader. Ultrastruktura hmyzí a obratlovčí myofibrily je podobná: myofibrila je složená z kontraktilních bílkovin aktinu a myozinu (**obr. 21**), přičemž aktinová filamenta jsou v myofibrile četnější než myozinová. U hmyzích létacích svalů je poměr aktinu a myozinu 6 : 1, u končetin 9-12 : 1. Myofibrila obsahuje dále bílkoviny troponin a tropomyozin, které se také, i když nepřímě, podílí na svalové kontrakci:

- aktin - aktinová filamenta se skládají ze dvou polymerů aktinových molekul, které se vzájemně helikálně obtáčí a tvoří tak jedno vlákno

- myozin - myozinové filamenty tvoří na jednom svém konci podlouhlé silnější vlákno, zatímco na druhém konci se vytváří globulární hlavová (přesněji dvouhlavá) oblast, která je schopna reagovat s aktinem za vzniku tzv. můstků

- troponin a tropomyozin - bílkoviny, které v klidovém svalu blokují vazbu aktin-myozin, a které v přítomnosti Ca<sup>++</sup> iontů mění konformaci a přestávají reakci aktinu s myozinem blokovat.

Na myofibrile můžeme rozeznat následující struktury (**obr. 21**):

- A-pruhy - anizotropní, dvojlomné pruhy tvořené myozinem

- I-pruhy - izotropní, jednolomné pruhy tvořené aktinem

- H-meromyozin- příčné myozinové můstky tvořené nejtěžší složkou myozinu, nachází se uprostřed myozinového A-pruhu. Jejich konce tvoří hlavice obsahující ATP-ázu zajišťující štěpení ATP a tím energetické krytí svalového stahu
- Z-linie - oblast ve středu aktinového pruhu, kde se aktinová vlákna ukotvují na  $\alpha$ -aktinin
- sarkomera - základní morfologicko-funkční jednotka myofibrily v rámci které se realizuje stah myofibrily. Je složená z do sebe se zasouvajících úseků aktinu a myozinu, u hmyzu měří 2,5-9,0  $\mu\text{m}$ . Jinak řečeno je to oblast mezi dvěma Z-liniemi, přičemž aktinová filamenta nedosahují středu sarkomery a myozinová filamenta uložená ve střední části sarkomery nedosahují k Z-liniím.

Svalová vlákna se organizují do svalových jednotek - ty obsahují 10-20 svalových vláken a jsou obaleny tracheolizovanou membránou a inervovány jedním větveným axonem (viz kap. 8.1.) (**obr. 21**). Velké svaly - jsou sestaveny z několika svalových jednotek, malé svaly jsou tvořeny jednou jednotkou.

Strukturu svalu můžeme schematicky shrnout takto:

- hmyzí sval  $\rightarrow$  svalová jednotka (1 nebo více)  $\rightarrow$  svalové vlákno  $\rightarrow$  myofibrila aktin + myozin (**obr. 21**).
- sval obratlovce  $\rightarrow$  svaly tvořeny velkým množstvím svalových jednotek.

Svaly reprezentují motor pohybu, pro který je nutné palivo a kyslík. V evoluci byly svaly pod dvěma protichůdnými tlaky. Prvním byla tendence zvětšovat relativní tloušťku - tedy mohutnost svalů a zajistit tak jejich větší efektivnost. Druhým pak snadná dostupnost svalů pro kyslík a efektivnost depolarizačního efektu. Zvětšující se velikost svalu však znamená jeho ztížené zásobování kyslíkem a malou efektivnost depolarizace membrány. Tento rozpor vedl k vytvoření 2 systémů řešících tento problém - T-systému a tracheolárního systému.

- T - systém - transverze tubular system - představuje hlubokou invaginaci sarkolemy do svalů a zajišťuje tak snadnou depolarizaci resp. přenos podráždění hluboko do svalu.
- tracheolární systém - představuje hlubokou invaginaci tracheol do svalů a zajišťuje tak dobrou výměnu plynů, a tím možnost vysokého metabolismu.

### Svalová kontrakce - spřažení excitace a kontrakce

Svalová kontrakce probíhá na základě stejného principu jako u obratlovců, kde dochází ke zkracování sarkomer vzájemným zasouváním aktinových a myozinových vláken do sebe, přičemž délka samotných vláken se stahem nemění. Kontrakce je spuštěna nervovým impulsem (z motoneuronu), který vede k uvolnění neurotransmitoru (u hmyzu pravděpodobně L-glutamátu) v místě nervosvalové ploténky. Tím dojde k porušení klidového potenciálu (který má hodnotu -40 - -60 mV) a vzniká postsynaptický potenciál. Ten se rychle šíří po membráně a díky T-systému i hluboko do svalu. Podráždění vyvolá uvolňování Ca<sup>++</sup> iontů ze sarkoplasmatického retikula, což je impulsem k vyvolání kaskády reakcí vedoucích ke stažení

svalu:  $\text{Ca}^{++}$  ionty se váží na troponin a tropomyozin a ty přestávají blokovat reakci aktinomyozin. Myozinová hlavice se připojí k aktinu, změní se její konformace (uvolněním  $\text{Pi}$  z  $\text{APD}+\text{Pi}$  komplexu) úhel pod kterým je hlavice k aktinu připojena. Tak dojde k posunutí aktinového vlákna (směrem do centra sarkomery). Vzápětí se spojení aktinu a myozinu přeruší (nahrazením  $\text{ADP}$  za  $\text{ATP}$ ), hlavice se narovná (štěpením  $\text{ATP}$  na  $\text{APD}+\text{Pi}$ ) a připojí v dalším bodě - tak dochází k dalšímu posunu aktinového vlákna. Tato interakce se mnohokrát opakuje, což vede ke svalové kontrakci. Relaxace svalu je zajištěna odstraněním  $\text{Ca}^{++}$  iontů zpět do sarkoplasmatického retikula, čímž se obnoví inhibiční roli troponinu a tropomyozinu, a také blokováním  $\text{ATP}$ ázy.

### Energie pro svalovou práci

Svalová práce je zajištěna energií dodávanou ve formě  $\text{ATP}$ . Biochemické procesy vedoucí k produkci  $\text{ATP}$  probíhají v mitochondriích a cytozolu svalových buněk. Fosfát je u hmyzu dodáván těmito reakcím ve formě - arginin fosfátu, u obratlovců je to kreatin fosfát. Energie je dodávána spalováním především cukrů, často tuků (sarančata), někdy proteinů (tse-tse mouchy) a aminokyselin (někteří brouci).

### Inervace a kontrakce

U hmyzu se setkáváme z tzv. polyneuronální inervací. Takové uspořádání znamená, že axon se větví a nasedá na svalové vlákno na řadě míst (na rozdíl od obratlovců, kde je místo jen jedno) a navíc jeden axon inervuje více svalových vláken (=svalová jednotka) (**obr. 21**). Axony dělíme na:

1. pomalé axony - běžný typ axonu, kde jeden impuls vyvolá jeden svalový stah. Stah takového svalu je však zpravidla slabý, ale odpověď na jednotlivé impulsy se sčítá, takže rychlý sled nervových impulsů vyvolá graduovanou svalovou odpověď. Tím lze regulovat a kontrolovat velikost a přesnost svalového stahu. Pomalý axon zajišťuje udržování svalového tonu, a tím i udržování postavení těla, a všechny normální druhy pohybu svalů a těla.

2. rychlé (obří) axony (viz kap. 8.2.1.) - zajišťuje rychlý a konstantní stah svalu sloužící k rychlým aktivitám jako jsou skoky, únikové reakce atd. tam kde je nutnost rychlé kontrakce. Rychlý sled impulsů vyvolává tetanus, který však brzy odezní.

3. inhibiční axon - jako neurotransmiter zde funguje - kyselina  $\gamma$ -aminomáselná a inhibice svalu je zajištěna hyperpolarizací membrány.

### Svalová síla

Svalová síla se mění logicky v závislosti na průměru svalu - tenčí sval je slabší a naopak. Absolutní svalová síla - maximální síla na  $\text{cm}^2$  svalu - je u hmyzu a obratlovců srovnatelná.

Se zvětšující se velikostí těla jedince však klesá relativní síla svalů - je to proto, že svalová síla roste úměrně se zvyšující se plochou svalového průřezu - tedy s druhou mocninou - ale objem svalu/těla roste se třetí mocninou, a tak větší svaly jsou u většího těla relativně slabší. Proto je hmyzí sval relativně silnější než sval obratlovců, takže některé druhy hmyzu dovedou zvednout podstatně těžší těleso, než je jejich vlastní hmotnost (viz Ferda Mravenec - díl II. V cizích službách).

### Rozdělení hmyzích svalů

V jednotlivých částech těla zajišťují skupiny skeletálních svalů tyto pohyby:

a/ Hlava - pohyb hlavy, ústního ústrojí a tykadel

b/ Hrud' - létací svalovina - let, svalovina končetin - pohyb po zemi nebo ve vodě

c/ Zadeček - pohyby zadečku prostřednictvím podélné (longitudiální) nebo příčné (dorzoventrální neboli tergosternální) svaloviny. Svalovina zadečku se podílí především na dýchacích pohybech.

### **1.2.1.2. Typy hmyzí lokomoce**

#### **1.2.1.2.1. Pohyb po zemi**

##### *a. Udržování polohy*

Základní klidový stav je udržován pomocí - svalového tonu. Ten je udržován impulsy z tarsálních článků drážděných dotykem s podložkou. Vzruchy jsou pomalými nervovými vlákny přiváděny k depresorům, což zajišťuje dlouhodobou tonickou kontrakci. Tomuto základnímu stavu jsou nadřazeny vzruchy, které vyvolávají svalové kontrakce vedoucí k lokomočním pohybům.

##### *b. Plazení*

Larvy s měkkým povrchem těla a hydrostatickým skeletem se pohybují plazením (**obr. 22**). Zajišťuje je svalová kontrakce v určité části těla, na kterou navazuje uvolnění v jiné části těla. U apodních larev (Diptera) probíhají peristaltické vlny svalové kontrakce od hlavy k zadní části těla, ty jsou doplněny laterálními pohyby využívajícími tření o podklad. Tření napomáhají různé výstupky, háčky, adhezivní polštářky atd.

Larvy s thorakálními panožkami a abdominálními nožkami (housenky) vytváří vlny svalové kontrakce turgorových svalů (udržují tvar těla) - lze pozorovat až 3 běžící vlny současně. Činnost těchto svalů je koordinována s činností vlastních svalů končetin.

##### *c. Chůze*

Zástupci s tvrdým exoskeletem se pohybují na základě svalové kontrakce a relaxace párů agonistických a antagonistických svalů spojených s kutikulou. Na rozdíl od korýšů nebo myriapod má hmyz menší počet nohou, což mu umožňuje lepší kontrolu chůze a její vyšší

efektivnost. Tělo se při chůzi opírá o podložku ve třech bodech prostřednictvím trojice nohou. Tyto nohy se střídají s druhou trojicí noh, čímž vzniká - klátivá chůze (**obr. 23**). Těžiště je při chůzi uprostřed těla, čímž je zajištěna vyšší stabilita. Chůze je zajištěna činností hrudních svalů, které se upínají na bazální části končetin. Pohybu dopředu je dosaženo svalovým tahem nohou opřených o podložku dozadu - retrakce - a současným přesunem volných nohou dopředu - protrakce. Chůze je obecně usnadněna tarsálními chloupky nebo adhesivními polštářky, které využívají molekulárních sil za přítomnosti malého množství tekutiny nebo podtlaku. Adhezivní polštářky umožňují pohyb na hladké ploše (sklo) nebo i hlavou dolů. Např. moucha Calliphora má asi 42 000 adhezivních polštářků o průměru asi 1 μm a výšce 9-15 μm.

Mnoho druhů hmyzu skáče - používá k tomu uzpůsobený zadní pár nohou. Svalové napětí zde roste postupně a uvolnění je impulsivní, což vede k vystřelení hmyzu do vzduchu.

Ve svalech specializovaných na určitou pohybovou činnost např. chůze, skok, ale i let (viz kap. 1.2.1.2.2.) atd. se vyskytují rozdíly v poměru zastoupení jednotlivých organel svalových buněk - myofibril, mitochondrií a sarkoplazmatického retikula (**obr. 24**).

#### *d. Plavání*

U plovoucího hmyzu je končetina v kontaktu s vodou i v době protrakce. Aby došlo k efektivnímu pohybu dopředu, musí se měnit profil končetiny tak, aby se překonával odpor vody při protrakci. Je toho dosaženo změnou profilu končetiny (což je vlastně princip plavání) - děje se tak nakláněním končetiny, pomocí chlupů, trnů atd. Některé druhy plavou pomocí svalových kontrakcí proti hydrostatickému skeletu. Jiné druhy ve vodě kráčí.

Některé druhy se pohybují po vodní hladině na povrchové blance - využívají povrchového napětí vody (**obr. 25**). Je to zajištěno pomocí hydrofobních chlupů, kutikuly atd.

#### **1.2.1.2.2. Let**

Znamenal pro hmyz obrovskou výhodu a umožnil mu obrovskou diverzitu spojenou s novými potravními zdroji, obsazováním nových nik, přístupem ke kvetoucím rostlinám. Zajistil hmyzu nebývalou evoluční úspěšnost. Zcela vyvinutá křídla se vyskytují pouze u imag (přestože mnohé nymfy mají zřetelné základy křídel). Obvykle se vytváří jeden pár předních křídel na druhém hrudním článku (mesothorax) a jeden pár na třetím hrudním článku (metathorax) – oba články se dohromady označují jako - pterothorax.

Anatomicky u hmyzu rozlišujeme 2 druhy uspořádání křídelní svaloviny:

1. Přímé létací svaly - (**obr. 26**), které se napojují přímo na bazální části křídel a pohybují jimi směrem nahoru a dolů přes křídelní sklerity. Přední a zadní křídla pracují více méně nezávisle na sobě. Nachází se u primitivních řádů jako - Odonata, Neuroptera.

2. Nepřímé létací svaly - (**obr. 26**), které se neupevňují na křídlo, ale na stěnu thoraxu, který deformují a vyvolávají tím pohyb křídel. U tohoto typu dochází ke koordinaci práce obou párů křídel. Nachází se u pokročilejších skupin hmyzu jako - Lepidoptera, Hymenoptera, Diptera.

Nepřímé létací svaly se dělí na (**obr. 27**):

a) Vertikální (tergo-sternální, dorsoventrální) - nepřímý zdvihač křídla (**obr. 27 a 28**) - při jeho kontrakci dojde ke zvednutí křídla. Upíná se na sternit a tergit.

b) Longitudiální (podélné, horizontální, hřbetní) - při kontrakci dojde ke stlačení křídel směrem dolů (**obr. 27 a 28**). Upíná se na endoskeletální útvary - fragmy.

c) Pleurální (obr. 27) - které se upínají se přes pleurální výběžek přímo na křídlo - umožňují ovládat rotační pohyby křídel v podélné ose (dozadu a dopředu), rozevření a složení křídel.

Nepřímé létací svaly jsou dvojího typu:

1. Synchronní (neresonující) - běžný typ svalu, kde nervová stimulace vyvolá svalový stah.

2. Asynchronní (rezonující) - typ svalu, kde jeden impuls vyvolá více antagonistických svalových kontrakcí neboli kde frekvence svalových stahů je vyšší než frekvence nervových impulsů. Asynchronní svaly se nachází v létací svalovině Thysanoptera, Psocoptera, Homoptera, Heteroptera, Hymenoptera, Coleoptera a Diptera, a u zvuky produkujících mechanismů u Cicadidae. Asynchronní svaly jsou charakterizovány většími myofibrilami - co do délky i průměru. Srovnáme-li tedy počet myofibril u obou typů svalů na jednotku plochy (průřezu), je tento počet díky větší velikosti myofibril u asynchronních svalů nižší.

Asynchronní létací svaly umožňují výrazně vyšší frekvenci mávání křídel než je tomu u synchronního typu. Křídla hmyzu kmitají rychlostí od několika jednotlivých kmitů až po několik set kmitů za sekundu (**obr. 29**): např. motýl - 5, čmelák - 100-200, včela - 250, komár - 300, moucha - 150-200. Některé druhy jsou schopny až neuvěřitelných 1000 mávnutí/sekundu. Jak je taková vysoká frekvence možná? Z průběhu akčního potenciálu, který trvá asi 20 ms, lze odvodit, že za normálních okolností je maximální teoreticky možná frekvence svalových stahů asi 50 za sekundu. Tomu odpovídá i experimentálně vypreparovaný létací sval: při dráždění impulsy i frekvenci vyšší než 50 za sekundu dojde k jeho svalovému tetanu a sval se stane nefunkční.

Vyšší svalová frekvence u létacích svalů je umožněna anatomicko-fyziologickým trikem, který se nazývá - klikový mechanismus, a který byl poprvé popsán u Dipter. Je to systém, kdy první svalová kontrakce agonistů (příčných svalů) vyvolá podráždění u antagonistických svalů (podélných svalů), jejichž kontrakce zase podráždí původní svaly. To se cyklicky opakuje. Tento mechanismus je u létacích svalů umožněn speciálním uspořádáním svaloviny a konstrukcí hrudního skeletu, především pak postavením hrudních skleritů s jejich pružností. Narůstající svalové síle je na počátku stahu kladen odpor pružnými sklerity (dorsálními a

laterálními). Jakmile je dosaženo kritické hodnoty, sklerity povolí a křídlo vkloubené mezi ně se pohne. To umožní napnutí antagonistických svalů, takže jakmile dojde k relaxaci agonistů, antagonistické svaly se kontrahují, sklerity se vrátí do původní polohy a křídlo se pohybuje opačným směrem. To vyvolá opět zvýšení tonu agonistů a celý cyklus se opakuje. Popsanému mechanismu ve velké míře napomáhá pružnost stěn thoraxu, čímž se velká část energie nutná pro pohyb křídla dolů uchová pro pohyb křídla nahoru. Vzájemná stimulace agonistických a antagonistických svalů ovšem nastává s určitým zpožděním, takže je zapotřebí přivádět v určitých intervalech vzruchy, které činnost svalů udržují v chodu – např. na 120 úderů/sec odpovídají asi 3 vzruchy.

Stavba a uložení hmyzích křídel umožňuje jejich velký rozkmit - u vosy je to až 150°. Létací svalovina je u dobrých letců mohutná a zabírá až čtvrtinu hmotnosti těla.

### Aerodynamické síly hmyzího letu

Křídlo během letu vykonává složitý pohyb - kmitá nahoru a dolů, dopředu a dozadu a díky své pružnosti se vlní od náletové hrany směrem dozadu. Všechny tři složky pohybu jsou hladce sladěny dohromady a výsledkem je plynulý klouzavý pohyb. Každé křídlo tedy funguje jako vrtule - žene vzduch dolů a dozadu. Tím se vytváří zóna nižšího tlaku vzduchu před a nad tělem a výsledné síly táhnou letící hmyz dopředu.

Souhrnem všech aerodynamických sil, které se na letu podílí, musí být zajištěn - zdvih, který je zodpovědný za udržení letícího jedince ve vzduchu. Při mávání křídel se velikost zdvihu mění (**obr. 30**). V době, kdy jde křídlo nahoru, může být zdvih i negativní. Celkový průměrný zdvih je ovšem pozitivní a umožňuje vlastní let - tedy tah dopředu a nahoru. Důležitým ukazatelem zdvihu je vztlakový úhel, jehož velikost je významná vzhledem k tomu, aby relativní proud vzduchu udržoval letící hmyz ve vzduchu. U letadel dosahuje vztlakový úhel hodnot asi 20°, u hmyzu to bývá 30 -50°.

Řada druhů hmyzu umí využívat aerodynamických sil ke vznášení a plachtění.

### Vznášení

Při vznášení jde o let na místě spojený s příjmem potravy (motýli *Macroglossum*, řada Dipter), pářením, letem v hejnech (mouchy) nebo přistáním, kdy je pečlivě vybíráno místo přistání. Při vznášení stojí často podélná osa těla téměř kolmo (nebo pod velkým úhlem) k zemi (**obr. 30**), zatímco rovina kmitu křídel je téměř horizontální. Tím vznikají rotační proudy vzduchu, které umožňují vznášení. Některé druhy např. mouchy však udržují při vznášení podobnou polohu těla jako při letu a využívají tak jiných aerodynamických sil.

### Plachtění

Hmyz příležitostně plachtí s roztaženými křídly bez pohybu (Odonata, Lepidoptera, Orthoptera). Za plachtění považujeme situaci, kdy mezi jednotlivými mávnutími křídel uplyne



doba od jedné do několika sekund. Při plachtění je opět důležitý vztlakový úhel, na jehož udržení závisí schopnost hmyzu plachtit. Např. u Lepidopter je tento úhel při plachtění asi 5 - 15°. Plachtění je pro hmyz energeticky velmi výhodné, proto se např. neschopnost vážek skládat křídla vysvětluje jako sekundární adaptace k plachtění. U sarančat je známa schopnost “uzamknout” křídla v určité poloze, což jim plachtění velmi usnadňuje.

### Kontrola mávání křídel a stabilita za letu

Při kontaktu tarsálních článků s podkladem je pohyb hmyzích křídel inhibován drážděním příslušných tarsálních senzil. Když však jedinec vyskočí do vzduchu, dochází ke ztrátě dráždění těchto senzil, což je impulsem k mávání křídel. Aktivace mávání křídel je složitý proces hlavně u druhů s asynchronními létacími svaly, které přechází na vysokofrekvenční oscilaci až po určité době. Pro jejich funkci musí být zajištěna také optimální teplota - ta se zvyšuje v počátečních fázích letu, případně před jeho začátkem intenzivní činností létací svaloviny bez mávání křídel (viz kap. 7.1).

Důležitou funkci v řízení letu hraje - oktopamin - jehož titr v hemolymfě v počátečních fázích letu rychle narůstá. Oktopamin má přímý stimulační účinek na aktivitu interneuronů řídících mávání křídel a na dráždění příslušných receptorů křídel. To má za následek spuštění celého řídicího mechanismu letu včetně jeho energetického zajištění uvolněním adipokinetického hormonu (viz kap. 10.2.3.1.) z corpora cardiaca a mobilizací zdrojů energie z tukového tělesa.

Během je činnost křídel udržována impulsy z nervových center v thorakálních gangliích a mozku vedených motoneurony do létacích svalů. Tyto impulsy vznikají na základě vyhodnocení informací z řady smyslových orgánů (**obr. 31**). Jsou to hlavně mechanoreceptory na tykadlech - důležitou roli hraje Johnstonův orgán, který slouží jako gyroskopický smysl (viz kap. 9.1.) - registruje pohyby vzduchu proudícího podél hlavy. Významnou roli hrají také proprioceptory na bázi křídel, ale také oči, ocelli a drobné povrchové receptory. Nohy jsou během letu zpravidla těsně připojeny k tělu, aby neporušovaly aerodynamičnost pohybu, takže jejich receptory již nejsou stimulovány.

Při přistání pak dochází na základě zpravidla vizuálních stimulů k narovnání (odklopení) nohou a přistání.

Stabilita za letu je zásadní pro úspěšné řízení a koordinované pohyby. Jejich cílem je vyhnout se všem vlivům rotace (ve všech rovinách) a zajistit tak stabilní let.

### Energetické krytí letu

Let je pro hmyz energeticky velmi náročný v neposlední řadě také proto, že efektivita svalové práce je relativně malá: asi 80% energie produkované létací svalovinou je spotřebováno na tepelné ztráty a ze zbytku je asi jen jedna polovina aerodynamicky

využitelná. Tedy jen 5 - 10% energie produkované létacím svalem je využito na let. Proto se intenzita metabolismu u letícího jedince zvyšuje 50 až 100krát.

Energetické krytí letu je zajištěno příslušnými živinami (**obr. 32**), které se u různých druhů hmyzu může lišit (**obr. 33**). Většina druhů spaluje přednostně glycidy, některé druhy však využívají hlavně tuky (sarančata, mšice, migrační motýli), i když glycidy spalují také, zpravidla však pouze během krátkých letů nebo v počáteční fázi letu, dříve než se jejich metabolismus přepne na spalování tuků. Někteří zástupci Diptera a Coleoptera využívají energii aminokyselin, obzvláště prolinu, který spalují na alanin.

Nejvýhodnějším zdrojem energie je tuk, který obsahuje 2krát více energie než glycidy (39 kJ/g resp. 17 kJ/g). Navíc glykogen, nejběžnější forma glycidové rezervy, je silně hydratován, takže je 8krát těžší než izokalorické množství tuku. Proto je např. u sarančat 85% energetických zásob uloženo ve formě tuků.

Mobilizace energetických zásob a jejich spalování v létacím svalu je složitá činnost řízená:

1. nervově
2. hormonálně
3. zpětnovazebně.

Nervovým impulsem se spustí kontrakce svalového vlákna a aktivují se enzymy vedoucí k zahájení procesu spalování živin přímo v samotném svalu. Po vyčerpání vlastních zásob svalových buněk vzniká potřeba mobilizace energetických zdrojů z tukového tělesa. Tento proces je řízen adipokinetickým hormonem (AKH), který je zodpovědný za mobilizaci tuků, cukrů nebo určitých aminokyselin. Roli hraje zpětná vazba - pokles hladiny metabolitů vyvolá uvolnění AKH a naopak jejich vysoká hladina uvolnění AKH inhibuje.

Mobilizaci tuků z tukového tělesa řídí AKH aktivací lipázy, což vede ke štěpení triacylglycerolu na diacylglycerol a jeho transportu hemolymfou do svalu. U hmyzu spalujícího primárně glycidy AKH aktivuje - glykogen fosforylázu. Spalování aminokyselin je pouze jistou modifikací lipidového metabolismu. Celý proces je klasickým příkladem hormonálně řízeného metabolického procesu a je podrobně popsán v kapitole 10.2.3.1.

### 1.2.2. Činnost viscerálních svalů

Viscerální svaly jsou spojeny s vnitřními orgány, dělí se na dva typy - externí a interní (neplést s interními a externími svaly skeletu!).

Externí - napojují se na integument a příslušný orgán.

Interní - obklopují daný orgán.

Některé viscerální svaly jsou histologicky odlišitelné od skeletálních, jiné jsou stejné. U těch pak není kontraktilní materiál seskupen do klasických myofibril, ale vyplňuje svalové vlákno a patří mezi - příčně pruhované svaly. Poměr aktinových a myozinových filamentů u

těchto svalů je - 10, 11 až 12 : 1. T-systém je pravidelný nebo nepravidelný. přímo do svalů, tedy ne do hemolymfy.

U viscerálních svalů byly popsány tři skupiny neurotransmiterů:

1. Aminokyseliny - jsou pravděpodobně nejrozšířenější - L-glutamát, kyselina - gama-aminomáselná (GABA)
2. Monoaminy – serotonin neboli 5-hydroxytryptamin = 5-HT
3. Peptidy a hormony - proctolin, crustacean cardioaccelerating peptide (CCAP), myotropní hormony (viz kap. 8.2.3. a kap. 10.2.3.4.)