

2. Trávení živin

Hlavní funkcí trávicí soustavy je zachytit potravu, mechanicky a chemicky ji zpracovat a živiny předat cévní soustavě. Nestravitelné zbytky potravy jsou vyvrhovány zpět do vnějšího prostředí. Hlavní tkáň trávicí soustavy jsou – sekreční a resorpční epitely; vedlejší tkáň pak svalovina, pojiva a nervová tkáň. Rozmělněná potrava je chemicky zpracována buď v dutině trávicího ústrojí - extracelulární trávení - nebo jsou její částičky fagocytovány a teprve v cytoplasmě zpracovávány - intracelulární trávení.

Hlavní rozdíly mezi trávením bezobratlých a obratlovců:

1. U bezobratlých se setkáváme také s intracelulárním trávením, u obratlovců tento typ trávení chybí.
2. Sekreční oddíly bezobratlých nejsou zpravidla odlišeny od resorpčních. U obratlovců se vytváří zvláštní sekreční orgány slinivka či játra, které nemají schopnost resorpce.
3. U bezobratlých se celý proces trávení odehrává zpravidla v jedné trávicí štávě obsahující všechny potřebné enzymy. U obratlovců jsou oddíly funkčně odděleny.
4. U bezobratlých neprobíhá trávení bílkovin v kyselém prostředí a nevyskytuje se u nich proteolytický enzym obdobný pepsinu obratlovců.

2.1. Stavba trávicí soustavy hmyzu

Potrava a tedy i trávicí soustava hmyzu je velmi rozmanitá: u hmyzu se setkáváme s polyfágií, oligofágií i monofágií. Někdy hmyz konzumuje i neobvyklou potravu jako je obsah rostlinného xylému (některé ploštice, cikády), obratlovčí krev (ploštice, samice komárů), suché dřevo (termiti), bakterie a řasy (larvy chrostíků) a tkáň jiných druhů hmyzu (larvy endoparazitických vos).

Z hlediska původu a charakteru můžeme rozdělit potravu hmyzu do 4 kategorií (**obr. 1**):

Zdroj potravy - rostlinný	Charakter potravy - pevný
- živočišný	- tekutý

Jednotlivé druhy hmyzu se specializují na jednu skupinu nebo se dvě a více skupin kombinuje případně se může skupina během vývoje změnit (housenka - pevná potrava x motýl - tekutá potrava).

Charakteru přijímané potravy se přizpůsobuje ústní ústrojí, kterým hmyzí trávicí soustava začíná, a také struktura, charakter a funkce trávicí soustavy. Hmyz má poměrně složité ústní ústrojí v podobě článkovitých přívěsků. Základním typem je - kousací ústní ústrojí (šváb), to je však často modifikováno a tvoří např. ústrojí bodavě sací (komár, mšice, ploštice), lízací (moucha) nebo lízavě sací (motýli).

Způsob trávení i morfologická stavba střeva závisí na povaze potravy. Hmyz přijímající tuhou potravu má široké, přímé a krátké střevo se silnou svalovinou, a to je dobře chráněno

proti mechanickému poškození (housenky). Druhy přijímající tekutou potravu (krev, rostlinné šťávy, nektar) mají střevo dlouhé, úzké a klikaté, tak aby byl zajištěn maximální kontakt střevní stěny s tekutou potravou. Ochrana stěny proti poškození není nutná. Často se setkáváme s nutností odstranit přebytečnou vodu, aby se získané živiny zkoncentrovaly před vlastním trávením. Typickým příkladem je - filtrační komora - Homopter (viz kap. 2.1.2.).

Z výživného hlediska dochází u hmyzu k zajímavému uspořádání střeva. Přestože je rostlinná potrava zpravidla chudá na živiny, bývá jí obvykle k dispozici dostatečné množství a střevo je tedy krátké, bez míst, kde by se potrava ukládala. U masožravců je potrava velmi bohatá na živiny a z výživného hlediska dobře vyvážená, ale je k dispozici jen občas (jen když se podaří ulovit kořist). Střevo má proto obvykle velkou kapacitu.

2.1.1. Funkční anatomie trávicí soustavy

Hmyz má stejně jako všichni členovci trávicí trubici (**obr. 2 a 3**) rozdělenou na tři části:

1. Stomodeum - přední střevo
2. Mesenteron - střední střevo
3. Proctodeum - zadní střevo

Stomodeum a proctodeum jsou ektodermálního původu a mají proto kutikulu zvanou - intima; mesenteron je entodermálního původu.

1. Stomodeum (přední střevo) - jeho úkolem je přijmout potravu, případně ji mechanicky zpracovat a připravit na chemické trávení. Stomodeum se skládá se z následujících částí - dutina ústní, pharynx (hltan), oesophagus (jícen), ingluvies (vole) a proventriculus (žvýkací žaludek) (**obr. 2, 3**), který se vytváří především u druhů přijímajících tuhou potravu - v typické podobě je např. u švábů, termitů a cvrčků.

Buňky stomodea jsou ploché, nediferencované a nemají sekreční ani vstřebávací funkci. Kryje je intima, blána homologická kutikule, která bývá zpravidla nesklerotizovaná, skládá se pouze z epi- a exokutikuly.

Dutina ústní - je často rozdělena na horní část - cibarium a spodní část - salivarium.

Nachází se zde - slinné žlázy (**obr. 4**) – jejichž základní funkcí je napomáhání trávení: zvlhčují potravu, umožňují její hladké polykání a často obsahují enzymy zahajující chemické trávení potravy. Slinné žlázy se často modifikují a slouží jiné funkci - mohou tak produkovat např. antikoagulační látky nebo se mění ve snovací žlázy, které produkují hedvábní; slinné žlázy u ploštic sajících rostlinné šťávy produkují látky tvořící filtr, který brání ucpání sosáku. Slinné žlázy nebo jejich modifikované ekvivalenty dělíme podle jejich umístění na několik typů:

1. mandibulární (kusadlové) žlázy
2. hypofaryngeální (podhltanové) žlázy
3. maxilární (čelistní) žlázy

4. labiální žlázy (žlázy spodního pysku)

- Mandibulární žlázy se nachází u mnoha řádů. U Lepidopter slouží jako slinné žlázy u housenek, ale chybí u dospělců. Důležité jsou u sociálních Hymenopter, protože produkují feromony sloužící ke komunikaci jedinců.

- Hypofaryngeální a mandibulární žlázy jsou významné u včelích dělnic. Jejich sekrety jsou využívány pro krmení larev a regulaci jejich vývoje směrem do královny nebo do dělnic. O směru vývoje rozhoduje poměr sekretů obou žláz spolu s kvalitou potravy: obecně řečeno jsou larvy, ze kterých vyroste královna krmeny lépe, a tedy rostou více, než je tomu u larev dělnic. Zdá se, že potrava je primárním impulsem, který startuje další alternativní vývoj, který je řízen především hormony

- Labiální žlázy - nacházíme je u většiny hmyzích řádů. Fungují převážně jako slinné žlázy - nejčastěji obsahují amylázy trávící škrob na cukr a invertázu trávící sacharózu na glukózu a fruktózu. U housenek motýlů jsou labiální žlázy přeměněny na žlázy snovací (viz kap. 12).

Ingluvies (vole) (**obr. 5**) - slouží k ukládání potravy před jejím zpracováním. Jeho stěny jsou složeny v záhyby, které se při naplnění roztahují a zvětšují tak kapacitu volete. U švába *Periplaneta americana* je prázdné vole naplněno vzduchem.

Proventriculus (žvýkací žaludek) - obsahuje silnou svalovinu, je velmi variabilních tvarů, často obsahuje kutikulární výběžky (zuby), které slouží k drcení potravy (**obr. 6**).

2. Mesenteron (střední střevo) - z funkčního hlediska představuje nejdůležitější část trávící soustavy, protože zde dochází k chemickému trávení přijaté potravy a vstřebávání živin. Mesenteron se skládá z trubicovitého - ventricula a často obsahuje slepé výběžky (caeca) (**obr. 7**). Epiteliální výstelka bývá zřasena v záhyby. Smyslem jak slepých výběžků, tak záhybů ventrikula je zvětšit plochu epitelu (**obr. 8**) a posílit tak trávící a vstřebávací funkci. Střevní sliznice se skládá z několika typů buněk:

1. Hlavní buňky - jsou protáhlé, sloupečkovité a membrána na jejich povrchu je tvořena - mikrovilli (**obr. 9**), které se také efektivně podílí na zvětšení plochy střeva. Mikrovilli bývají kryty vrstvou - glykoproteinů a mukopolysacharidů, ve které jsou často vnořeny i trávící enzymy - označuje se jako - glykokalyx. Glykokalyx má ochrannou, trávící a imunitní funkci. Hlavní buňky produkují enzymy a jsou charakteristické vysokým obsahem endoplasmatického retikula a Golgiho aparátu. Syntéza enzymů je v nich zpravidla zahájena krátce po příjmu potravy a enzymy jsou pak průběžně sekretovány do lumenu střeva. Vlastní sekrece probíhá několika způsoby:

- exocytózou - membránově vázané vesikuly obsahující enzymy se posouvají periferálně, fúzí s membránou a uvolňují svůj obsah do lumenu

- apokrinní sekrecí - distální část buňky se oddělí do lumenu a tam vypouští svůj obsah
- uvolněním (“vypučením”) vesikulů přímo z mikrovillů, kdy se vytlačí jejich obsah přes membránu do lumenu

2. Regenerativní buňky - nachází v bazální části epitelu, vytváří se z nich hlavní buňky, které mají omezenou životnost (**obr. 10**). Často zde tvoří skupiny zvané - nidi, které se nachází ve vnořených útvech - kryptech (např. u brouků).

3. Pohárkové buňky (goblet cells) – vyskytují se u Lepidoptera (housesky), Ephemeroptera, Plecoptera (**obr. 11**) Tyto buňky produkují sekret o vysoké koncentraci K^+ iontů. Tvorba takového sekretu je energeticky velmi náročná (velká spotřeba ATP) a její mechanismus spočívá v tom, že protonová pumpa (**obr. 12**) pumpuje H^+ kationty do lumenu střeva, ty se zase vrací zpět a antiportem exportují K^+ ionty do lumenu. Draselný sekret je využit na vytvoření vhodného elektrochemického gradientu využívaného pro vstřebávání dalších iontů.

4. Endokrinní buňky - předpokládá se, že produkované hormony slouží k regulaci sekrece a činnosti trávicích enzymů.

Na rozhraní předního a zadního střeva se tvoří - peritrofická membrána (**obr. 13, 14**), která obaluje zpracovávanou potravu a zamezuje tak jejímu přímému kontaktu se sliznicí středního střeva. Peritrofická membrána hraje významnou roli při trávicím procesu, protože chrání buňky epitelu před působením enzymů, ale i mechanicky. Je to jemná blána, která má podobné složení jako kutikula - obsahuje chitin, bílkoviny a glykoproteiny. Peritrofická membrána je perforována drobnými póry, kterými prochází malé molekuly, zatímco velké molekuly, bakterie a částičky potravy zůstávají ve střevě.

Většina trávicího procesu probíhá uvnitř prostoru vymezeného membránou čili v - endoperitrofickém prostoru (**obr. 15**). U některých druhů je zde však trávení pouze zahájeno a jeho větší část probíhá vně (mezi peritrofickou membránou a sliznicí) - čili v ektoperitrofickém prostoru. Finální fáze trávení probíhá zpravidla na povrchu střevních mikrovillů, kde se enzymy nachází buď v mukopolysacharidové vrstvě nebo v buněčné membráně. Peritrofická membrána vytváří permeabilní bariéru a odděluje jednotlivé fáze trávení.

Trávenina obsahující molekuly natrávené potravy a trávicí enzymy cirkuluje ve středním střevě tj. proudí posteriorním směrem v endoperitrofickém prostoru a anteriorním zase v ektoperitrofickém oddíle (**obr. 15**). Tato cirkulace usnadňuje trávení přesunem molekul do míst konečného rozkladu a absorpce. Šetří také enzymy jejich přesunem z potravní masy před tím, než se tato dostává do zadního střeva.

Ve středním střevě se často nachází - mycetomy a fermentační komory - které obsahují symbiotické mikroorganismy podílející se na trávení hůře rozložitelných živin.

Na rozhraní středního a zadního střeva ústí do trávicí soustavy - Malpighické trubice (viz kap. 4.1.)

3. Proctodeum (zadní střevo) - se zpravidla dělí na ileum, colon a rectum (**obr. 16**). Buňky proctodea jsou kryty kutikulou a mají zřasené apikální konce, ve kterých se nachází větší množství mitochondrií. U některých druhů hmyzu se zde nachází - fermentační komory, které dokončují trávení těžce stravitelné potravy. Proctodeum je různě utvářené a slouží resorpci vody nebo solí (anální papily - viz kap. 4.1.). Ústí řitním otvorem ven z těla.

Jednotlivé části trávicí trubice jsou odděleny - valvami (**viz obr. 5 a 6**), které zabraňují zpětnému pohybu potravy. Jsou to vlastně jakési chlopnovité vchlípeniny končícího oddílu do oddílu následujícího. Mezi stomodeem a mesenteronem se vytváří - stomodeální (proventrikulární) valva a mezi mesenteronem a proctodeem - pylorická valva (někdy se tato oblast označuje jako pylorus).

Svalovina střeva - je složena z příčně pruhovaných svalů a je uspořádána jako podélná a kruhová. Je dvojího typu (viz kap. 1.2.2.) - externí (sval se napojuje na střevo a integument) a interní (sval je spojen jen se střevem, což je typické pro kruhovou svalovinu). Svalovina je dobře vyvinuta okolo hltanu a žvýkacího žaludku, kde se podílí na polykání a drcení potravy (**obr. 17**). Ve středním střevě zajišťuje svalovina posun a promíchávání trávené potravy, kruhová svalovina se nachází pod podélnou. Podélná svalovina je dobře patrná na povrchu střeva. Svaly se nachází také v proctodeu, kde se podílí na činnosti valvy a posouvání nestrávených zbytků potravy do rekta.

Svalovina stomodea a mesenteronu je inervována a činnost střeva řízena stomatogastrickým nervovým systémem z frontálního ganglia (viz. kap. 8.3.3). Proctodeum je kontrolováno z terminálního abdominálního ganglia.

2.1.2. Filtrační komora

Výše uvedené uspořádání trávicí soustavy může být různým způsobem modifikováno, aby morfologicky a funkčně odpovídalo nároků daného organismu a charakteru přijímané potravy. Velmi specifickou modifikací trávicí soustavy je - filtrační komora - Homopter (**obr. 18**). Toto uspořádání se vyvinulo u druhů, které přijímají tekutou rostlinnou potravu relativně velmi bohatou na cukry nebo minerální látky. Naopak ostatní živiny, především pak organické dusíkaté látky tj. hlavně bílkoviny, jsou v ní velmi zředěné.

Princip filtrační komory spočívá v tom, že přední střevo je v těsném kontaktu se zadním střevem. Zpravidla je začátek středního střeva zanořen do zadního střeva nebo je kličkami zadního střeva obtočen, toto uspořádání umožňuje filtraci vody a malých molekul, hlavně cukrů, které pak procházejí rychle jako odpad přímo do zadního střeva aniž by se podrobovaly

trávení. Zachyceny jsou tak především cenné dušikaté látky, které jsou v koncentrované podobě vystaveny vlastnímu trávení. To probíhá v další části středního střeva, které zpravidla tvoří velkou smyčku volně uloženou v těle a omývanou hemolymfou - zde také dochází k intenzivní absorpci živin. Malpighické trubice se napojují na střevo ještě před filtrační komorou. Někdy dochází k takovému uspořádání kliček středního a zadního střeva, že pohyb tekutin je v trubicích, které se vzájemně dotýkají protisměrný (**detail obr. 18**) - to zvyšuje rychlost a účinnost filtrace.

Filtrační komora je charakteristická pro druhy sající na xylémové části rostlin (cikády), ale nachází i u druhů sajících na floémové části rostlin (cikády, křísi). První skupina hmyzu saje rostlinné šťávy bohaté na ionty a chudé na organické látky - musí se proto zbavovat hlavně přebytných solí a vody. Zástupci druhé skupiny se živí naopak šťávami bohatými na výživné látky, hlavně pak na cukry a musí se vyrovnat s vysokým osmotickým tlakem potravy. Filtrační komora takových druhů transportuje cukry (zřejmě aktivně) a vodu (pasivně) přímo do rekta, odkud se především cukry eliminují jako - medovice (podstatná součást tmavého medu). Zajímavé jsou zde osmotické hodnoty - v medovici, která je složena z 80% z cukrů je osmotický tlak asi 550 mOsm/kg. Ve filtrační komoře je jeho hodnota asi 450 a v hemolymfě dokonce jen 300 mOsm/kg. Existence takových osmotických rozdílů je zřejmě zajištěna neprostupností rektální stěny.

2.2. Trávení potravy

Trávení potravy je zahájeno slinami, které jsou uvolňovány ze slinných žláz. Sliny potravu zvlhčují a upravují její pH (častá je produkce alkalických látek) a vytváří vhodné prostředí pro činnost enzymů. Jejich zastoupení závisí na druhu přijímané potravy. Zvláště významná je činnost slin u druhů s extraintestinálním trávením (některé druhy Hemipter) (**obr. 19**) - trávící enzymy jsou zde transportovány do potravy, která je tak ztekucována a pak nasávána zpět.

Hlavní část trávení se odehrává ve středním střevě, kde epitelální buňky produkují trávící enzymy a také absorbují základní živiny. Činností enzymů dochází k rozkladu polymerů (nejčastěji cukerných a bílkovinných) na malé monomery. pH je ve střevě více méně neutrální 6 - 7,5, velmi často však zásadité pH 9-12, a to hlavně u býložravých druhů. Vyšší pH u býložravců brání vazbě taninů na potravní bílkoviny, u druhů s nižším pH je tvorba komplexu tanin - bílkovina omezena přítomností detergentů. U masožravců obecně převládá kyselé pH v důsledku bakteriálního kvašení, někdy je přítomna kyselina fosforečná.

Obecně platí, že enzymatická výbava střeva odpovídá typu přijímané potravy. Např. moucha tse-tse (Glossina), která se živí jen krví obratlovců, vykazuje velkou aktivitu proteolytických enzymů. Naproti tomu u motýlů, jejichž imága se živí nektarem jsou tyto enzymy zastoupeny minimálně. Rozdílná enzymatická výbava se vyskytuje u larev a imág Holometabol, pokud se obě vývojová stádia liší v typu přijímané potravy.

Trávení základních živin

- trávení bílkovin - je zajištěno endo- a exopeptidázami (**obr. 20**), štěpící peptidické vazby bílkovin. Základními a nejčastějšími peptidázami jsou serinové proteázy trypsin (**obr. 21**) a chymotrypsin, které obsahují na svém aktivním místě molekulu serinu. U mnohých brouků a krevsajících Hemipter jsou hlavními proteázami - cathepsiny - endopeptidázy s cysteinem nebo kyselinou asparágovou na aktivním místě. Neobvyklým enzymem je - kolagenáza - která se nachází u larvy mouchy *Lucillia*, a která umožňuje trávení kolagenu.

Zajímavé je také trávení keratinu (vlna, vlasy, peří), který obsahuje 8 - 16% cysteinu ("vulkanizovaná" bílkovina) a je tedy velmi stabilní. Přesto ho mohou některé druhy hmyzu trávit - např. mol šatní nebo kožojedi. Děje se tak pomocí koktejlu proteolytických enzymů v čele s cystein-desulhydrázou štěpící cysteinové můstky.

- trávení glycidů - je poměrně jednoduché v případě trávení jednoduchých cukrů, škrobu a glykogenu. Tyto látky jsou tráveny endo- a exoamylázami.

Složitější je trávení celulózy, hlavního stavebního komponentu zelených rostlin. Trávení celulózy je téměř ve všech případech závislé na symbiotických organismech. To je typické např. pro termity - některé druhy tráví celulózu pomocí bičíkatých prvoků. Hmotnost těchto symbiontů může představovat až 25% hmotnosti těla. Jiní termiti tráví celulózu pomocí hub. Houby pěstují ve speciálních „zahrádkách“ na výkalech tvořených rozkousanými a jen částečně natrávenými rostlinnými zbytky. Živí se pak houbami, které tráví celulózu a dostávají tak do těla nejen potravu, ale i vlastní enzym - celulázu. Jiné skupiny hmyzu živíci se rostlinami tráví celulózu pomocí bakterií - např. brouci, cvrčci, švábi. Vlastní celuláza byla prokázána u některých zástupců termitů.

- trávení tuků (**obr. 22**) - buňky střeva produkují lipázy (hydrolázy) které hydrolyzují esterovou vazbu glyceridů. Výsledkem této hydrolýzy jsou monoacylglyceroly a volné mastné kyseliny. U některých druhů hmyzu, zvláště u Lepidopter, které mají vysoké pH v lumenu střeva, vede hydrolýza triglyceridů až k produkci volného glycerolu a mastných kyselin. Jiné buňky produkují esterázy, které mají substrátovou specifitu. Hmyz netvoří žluč, ale vyvinuly se u něj jiné strategie k emulgaci lipidů. Tvoří komplexy acylů mastných kyselin a aminokyselin k usnadnění rozpuštění lipidů, k usnadnění emulgace se využívají také polární lipidy přímo z potravy. Mastné kyseliny mohou procházet přes plasmatickou membránu difúzí, usnadněnou difúzí nebo pinocytózou. Absorbované acyly mastných kyselin a neúplné acylglyceroly jsou v buňkách střeva přeměněny na diglyceridy, triglyceridy a fosfolipidy. Velmi složité je trávení vosků, které bylo prokázáno u zavíječe voskového *Galleria mellonella* (Lepidoptera).

2.3. Trávení a mikroorganismy

U hmyzu se často setkáváme s intra- nebo extracelulárními mikroorganismy (symbionty), kteří se podílí na metabolismu živin nebo zajišťují produkci vitamínů, sterolů (význam pro

syntézu svlékacích hormonů) aminokyselin nebo glycidů. Symbionty mohou být bakterie, kvasinky, jednobuněčné houby a prvoci. Se symbionty se ve velké míře setkáváme u býložravých a všežravých druhů - Homoptera, Heteroptera, některé druhy brouků, motýlů, švábi, termiti, někteří mravenci atd. U masožravců se vyskytují symbionti ve velmi omezené míře nebo jen vzácně. Z toho plyne, že mikroorganismy jsou nezbytnou součástí metabolismu u těch druhů hmyzu, které mají „nedostatečnou“ tj. značně jednostranně zaměřenou dietu. Jsou to obecně druhy, kterým chybí esenciální látky nebo trávní substance (lignin, celulóza), na které vlastní enzymatická výbava nestačí.

Přenos symbiontů na čerstvě vylíhnuté jedince se děje v zásadě dvěma způsoby:

1. Orální přenos - je typický pro střevní symbionty. Tento typ symbiontů je obsažen ve výkalech, které kontaminují potravu a dostávají se tak do střeva mladých jedinců při příjmu potravy. U některých ploštic čerstvě vylíhli jedinci žerou speciální kapsule, které obsahují symbionty - tyto kapsule jsou součástí vajíčka. Typičtí extracelulární symbionti se nachází v lumenu středního nebo zadního střeva (např. bakterie a bičíkovci, kteří trávní celulózu u termitů). Intracelulární symbionti se mohou vyskytovat v buňkách střevního epitelu.

2. Transovariální přenos - přenos symbiontů z ovarii matky do vajíčka nebo embrya před vykladením. Tento způsob se vyskytuje u Homopter, švábů a dalších. Takoví symbionti se pak nachází v buňkách - mycetocytech - v tělní dutině nejčastěji v tukovém tělese, střevě nebo gonádách. Někdy se mycetocyty agregují a tvoří orgány zvané - mycetomy.

Jak už bylo zmíněno v souvislosti s trávením celulózy je zvláštním případem existence symbiontů u hmyzu udržování symbiotických hub (mimo tělo), které některé druhy mnohdy značně důmyslně pěstují na dřevěném substrátu, který je tak převáděn do požitelné formy. Vyskytuje se u mravenců, termitů a některých dřevokazných vos a brouků.

2.4. Tukové těleso

Důležitou roli v intermediárním metabolismu hmyzu hraje - tukové těleso (obr. 23) - funkční analog jater a částečně i tukové tkáně, kde probíhají všechny důležité metabolické děje. Tukové těleso vyplňuje abdomen i thorax a zasahuje i do hlavy a končetin. Je obvykle bílé, nažloutlé nebo zelenavé barvy a lalokovité nebo pruhovité struktury. Toto uspořádání naznačuje metabolicky aktivní orgán, protože zajišťuje velkou styčnou plochu s hemolymfou a také umožňuje značnou tracheizaci. Výměna metabolitů je tak snadnější a rychlejší.

Tukové těleso se zpravidla dělí na 2 části - svým umístěním, ale i funkčně:

- a) periviscerální tukové těleso - obklopuje zažívací trakt
- b) periferální tukové těleso - leží pod kutikulou

Tukové těleso obsahuje několik typů buněk:

- trofocyty (adipocyty) - jsou odpovědné za většinu metabolických procesů, slouží také k ukládání živin. Zvětšují se během postembryonálního vývoje, dochází v nich k akumulaci živin - tuků, bílkovin, glykogenu. Ke konci vývoje jsou to jedny z největších buněk v organismu.

- mycetocyty - jsou v nich soustředěny intracelulární bakterie, pomáhají trávení některých složitě rozložitelných živin.

- chromatocyty - ovlivňují zbarvení tukového tělesa, obsahují granule pigmentů.

- oenocyty - vysoce specializované buňky ektodermálního původu. Vyskytují se buď segmentálně nebo jsou řídce rozptýleny. Jejich funkce není zcela jasná (jsou i v jiných částech těla), prodělávají cyklické změny během svlékání a mají vztah k tvorbě a sekreci lipoproteinových látek pro novou epikutikulu - resp. její kutikulínovou část. In vitro kultivované oenocyty produkují - ekdysteroidy.

- urátové buňky (urocyty) - shromažďují některé odpadní produkty metabolismu (kyselina močová).

Metabolické pochody probíhající v tukovém tělese závisí na mnoha faktorech - svlékání, stres, výživa, reprodukce, diapausa. Úlohy tukového tělesa v intermediálním metabolismu můžeme rozdělit zhruba do dvou kategorií, mezi nimiž však není ostrá hranice:

1. Syntéza a sekrece - v tukovém tělese se syntetizuje celá řada významných látek. Mezi nejdůležitější patří:

- zásobní proteiny (storage proteins) - velká skupina larválních proteinů, které se v případě potřeby syntetizují v tukovém tělese a hromadí v hemolymfě (jejich funkce jsou podrobně popsány v kapitole 5.1.2.). Dělí se na - arylphoriny, což jsou proteiny bohaté na aromatické aminokyseliny, kterých je v molekule až 18 - 26% (např. calliphorin - v posledním larválním instaru mouchy *Calliphora erythrocephala* představuje až 75% proteinů hemolymfy), methionin bohaté proteiny (methionine-rich storage proteins) a ostatní zásobní proteiny, kam patří proteiny, které se některými svými vlastnostmi odlišují od uvedených skupin.

- vitellogenin - samičí glykolipoprotein transportovaný hemolymfou do ovárií, kde se v oocytech hromadí jako vitellin (podstatná součást žloutku) a vyživuje vyvíjející se embryo (viz kap. 11.).

- lipoproteiny a lipophoriny - nejčastěji zastoupené proteiny vyskytující se někdy ve velké koncentraci, tvoří nejednotnou a variabilní skupinu. Jejich hlavní funkcí je transport hydrofobních i jiných molekul hemolymfou (viz kap. 5.1.2.).

- juvenile hormone binding proteins - proteiny podílející se na transportu juvenilních hormonů (viz kap. 10.2.2.) v hemolymfě (patří mezi lipophoriny).

- hemoglobin - u larev *Chironomus* (Diptera) - jde pravděpodobně také o zásobní protein s funkcí přenosu kyslíku (viz kap. 3.2.1.).

- diapauzní proteiny - jsou syntetizovány v období diapauzy (viz kap. 7.2.), mají zpravidla zásobní funkci.

2. Ukládání rezerv a jejich mobilizace - které se užívají jako prekursory pro metabolismus v jiných tkáních: lipidy, glykogen a bílkoviny.

Tukové těleso hraje důležitou roli také v metabolismu cukrů (**obr. 24**). Hlavním hmyzím cukrem je neredukující disacharid - trehalóza (D-glukopyranosyl-D-glukopyranosid). Fyziologický význam trehalózy spočívá v její transportní funkci, protože umožňuje usnadněný transport glukózy ze střeva do hemolymfy tím, že udržuje v hemolymfě difúzní gradient nutný pro tento přechod. Jde o cyklus glukózy, která je přeměňována na trehalózu v tukovém tělese (částečně i v jiných tkáních) a trehalóza na glukózu opět ve střevě. Významnou roli zde hraje střevní trehaláza, která zabraňuje ztrátě trehalózy exkrecí.

Hlavní úlohou tukového tělesa larev je syntetizovat a ukládat rezervy pro růst a svlékání, pro období vývoje kukly a někdy i pro rozmnožování. Imaginální tukové těleso slouží hlavně jako místo syntézy materiálu nutného pro reprodukci (vitellogeniny) a let.

Metabolismus je v tukovém tělese řízen neuroendokrinně s pomocí juvenilního hormonu a ekdysonu. Ekdysol ovlivňuje celkovou syntézu bílkovin, zatímco juvenilní hormon, buď sám nebo spolu s ekdysonem ovlivňuje produkci vitellogeninů.