

7. Vnější faktory ovlivňující fyziologické děje

Fyziologické děje včetně metabolismu v hmyzím organismu ovlivňuje řada vnějších faktorů jako je teplota, dostupnost potravy, fotoperioda, vlhkost prostředí, mutageny, toxiny nebo živé organismy tj. zástupci stejného nebo jiných druhů.

7.1. Teplota těla a termoregulace

Hmyz patří mezi – ektotermní a poikilotermní živočichy (ektotermní = produkuje málo tepla, proto ho získává i z vnějšího prostředí, na jehož teplotě je závislý; poikilotermní = nedokáže si udržet stálou tělesnou teplotu). Hmyz tedy není schopen automaticky řídit a kontrolovat svoji teplotu nebo má tuto schopnost jen malou. To přináší řadu nevýhod, ale i některé výhody:

- nevýhoda - nejsou schopni zajistit životní funkce při extrémních teplotách a upadají do abiotických stavů.

- výhoda - zajištění energetických funkcí je méně energeticky náročné, protože homoiotermové musí převážnou část energie věnovat na uchování stálé teploty těla.

Teplota je tedy významným činitelem, který podstatně ovlivňuje činnost hmyzu. Všechny změny, ke kterým dochází v organismu v důsledku změn teploty vnějšího prostředí se projevují na - intenzitě metabolismu. Intenzita metabolismu se pak projeví v celé řadě biologických projevů jako je aktivita jedince, intenzita růstu těla, délka vývoje, plodnost atd. Přestože hmyz patří mezi poikilotermní živočichy, může určitým způsobem, i když jen na omezenou dobu, regulovat svou teplotu. V této regulaci se uplatňují dva mechanismy - behaviorální termoregulace (založená na fyzikálních mechanismech a na využití externího tepla) a fyziologická termoregulace (založená na tvorbě a využití metabolického tepla).

a) Behaviorální termoregulace

Mechanismus zahrnuje získávání tepla ze substrátu nebo přímo ze slunečního záření expozicí maximální plochy těla ke zdroji tepla, a tím zvýšení jeho absorpce. Ochlazení je naopak zajištěno vyhledáváním stínu, chladnějších míst apod. Existuje komplexní vztah mezi regulací teploty a hmyzím zbarvením příp. uspořádáním povrchu těla. Příkladem může být chování pouštních brouků z čeledi Tenebrionidae. Tmavěji zbarvení jedinci jsou aktivnější v době nižších teplot (nejvíce zrána), zatímco u světlejších jedinců je největší aktivita zaznamenávána až při zvýšené teplotě. Efekt lze zvýraznit nabarvením tmavých jedinců bílou barvou, která způsobí, že se brouci zahřívají pomaleji, a tím jsou i později aktivnější.

Další důkaz významu zbarvení existuje u dvoubarevných cikád (*Cacama valvata*), které nastavují slunci tmavou nebo světlejší část těla podle toho, zda se potřebují zahřívát více nebo méně.

U vodního hmyzu nejsou behaviorální mechanismy regulace teploty známy, kromě přesunu jedinců do míst s teplejší resp. chladnější vodou. Jinak teplota těla vodního hmyzu odpovídá teplotě vody.

Někdy se můžeme setkat se schopností hrubé regulace teploty okolního prostředí, a tím nepřímo i těla. Tento mechanismus je dobře prostudován u sociálního hmyzu - jako jsou včely, mravenci, všekazi. Např. v úlu mohou včely regulovat teplotu:

- snižovat - větráním úlu nebo rozstříkáváním vody v úlu, kdy se jejím odpařováním spotřebovává skupenské teplo a klesá teplota

- zvyšovat - intenzivním máváním křídel dochází ke svalové práci a tím k produkci tepla, které se uvolňuje. Dalším způsobem zvýšení teploty je shlukování jedinců, kdy se metabolické teplo konzervuje uvnitř skupiny, která se tak chová jako jeden organismus.

b) Fyziologická termoregulace

Některé druhy hmyzu se mohou chovat jako endotermní díky mohutné létací svalovině, která je schopna produkovat metabolické teplo. To se děje především během letu, kdy se jedinec musí vyrovnávat se dvěma protichůdnými tendencemi - uchováním tepla, které je nutné pro činnost svaloviny a jeho ztrátou, která zabraňuje přehřátí. Uchování tepla je zajištěno izolací hrudi pomocí kutikulárních útvarů - šupin, vlásků, chlupů atd. Zabránění přehřátí svaloviny je zajištěno buď tím, že letící jedinec kombinuje aktivní let s plachtěním (Lepidoptera, Orthoptera) nebo se ochlazuje zrychlením cirkulace hemolymfy a jejím odvodem do neizolovaných částí těla, kde se teplo uvolňuje do vnějšího prostředí (včely, čmeláci, někteří zástupci Lepidoptera) (**obr. 1**).

Létací svalovina některých druhů hmyzu může plně fungovat jen po zahřátí na určitou hodnotu. Proto takové druhy předtím než vzlétnou, uvedou do činnosti létací svaly (zpravidla přitom nepohybují křídly) a teprve po zahřátí na určitou teplotu jsou schopny letu (**obr. 2**). Např. lišaj (Sphingidae) musí zvýšit teplotu svaloviny asi na 30° C, teprve pak může letět. Při letu dosahuje teplota svaloviny až 40° C.

Vliv teploty na životní projevy hmyzu

Rozmezí teploty, ve které může daný druh hmyzu žít, bývá různé a souvisí se schopností adaptace určitého druhu nebo vývojového stadia na teplotní podněty vnějšího prostředí.

Značnou schopnost adaptace mají - eurythermní druhy (obecně euryvalentní druhy). Mají značnou schopnost se přizpůsobit, protože žijí v širokém rozmezí teplot, mají tedy širokou vitální zónu. Naopak - stenothermní druhy (obecně stenovalentní druhy) mají úzkou vitální zónu, těžko se přizpůsobují. Horní hranice vitální zóny se nazývá - kritická tepelná zóna. Spodní hranice vitální zóny se nazývá - kritická chladová zóna.

V těchto zónách, v oblasti chladové i tepelné, jsou životní procesy již narušeny a jestliže dojde k podstatnější odchylce od vitální zóny, tak dochází ke smrti chladem nebo teplem.

Přesné vymezení teplotní vitální zóny pro daný druh je těžké, protože se zde kromě teploty uplatňují také další faktory jako je vlhkost vzduchu, odolnost jedince, adaptace atd. Uvnitř vitální zóny leží pásmo - optimální teploty, které se nachází obvykle uprostřed této zóny a je charakterizováno optimálním průběhem fyziologických procesů. Kritériem stanovení optimální teploty může být délka vývoje, plodnost samic, mortalita nebo přímo průběh metabolických procesů.

Jak již bylo řečeno teplota ovlivňuje organismus řízením intenzity metabolismu. To spočívá v ovlivnění rychlosti chemických reakcí na úrovni buněk a tkání. Obecně platí, že se stoupající teplotou se intenzita metabolismu, a tím i spotřeba kyslíku (obr. 3), zvyšuje až dosáhne maxima, které již organismus není schopen překonat. Pokud se teplota zvyšuje i nadále dochází k hroucení buněčných procesů i struktur, což se projeví mírným poklesem spotřeby kyslíku a následnou smrtí organismu. K obdobným destrukčním procesům dochází i při snižující se teplotě po překonání kritické chladové zóny.

Důležitým kritériem, které charakterizuje intenzitu metabolických procesů je respirační kvocient (RQ) – což je poměr produkce oxidu uhličitého a spotřeby kyslíku ($RQ = CO_2/O_2$). Sledováním RQ lze odhadnout druh odbourávaných živin: RQ pro glycidy = 1,0; RQ pro bílkoviny = 0,8 a RQ pro tuky = 0,7).

Dalším kritériem hovořícím o vztahu fyziologických procesů a teploty je - fyziologický čas, který udává vztah mezi teplotou a dobou vývoje, která je charakteristická pro daný druh hmyzu (**obr. 4**). Fyziologický čas je tedy kumulativní veličina, kdy čas (v hodinách nebo dnech) nutný k vývoji je násoben teplotou (ve °C), která převyšuje - teplotní vývojový práh. Teplotní vývojový práh je teplota, pod kterou ustává vývoj. Fyziologický čas je v praxi důležitým ukazatelem např. pro předpověď výskytu škůdců, vhodnou dobu aplikace insekticidu atd.

Přežívání extrémních teplot

Nezávisle na fyziologické regulaci teploty těla se u hmyzu setkáváme s adaptačními mechanismy na extrémní teploty nebo na změny teploty, které se projevují druhově i individuálně (u různých jedinců v rámci druhu).

1. Nízké teploty - mnohé druhy jsou schopny žít za velmi nízké teploty - např. Grylloblatta (z hor Severní Ameriky) žijí v rozmezí - 2,5 - 11,5° C a teplota 20° C je již pro ně vysoká a může způsobit i smrt.

U hmyzu rozeznáváme 2 druhy strategií umožňující přežívání nízkých teplot (**obr. 5**):

a. Druhy tolerující zmrznutí (freezing - tolerance) - dochází u nich k rychlému zmrznutí mezibuněčných tekutin tak, že nedojde k poškození buněčných struktur.

b. Druhy vyhýbající se zmrznutí (freezing - avoidance) - dochází u nich k nahromadění kryoprotektantů (tj. látek zabraňujících zmrznutí) v hemolymfě. Tím se zvyšuje odolnost proti chladu, protože se snižuje teplotní bod, kdy dojde ke zmrznutí tělních tekutin. Jako

kryoprotektant slouží především - glycerol, ale i další vyšší alkoholy obecně zvané polyoly jako je např. sorbitol. Dalšími známými kryoprotektanty jsou trehalóza a aminokyseliny, může však dojít i k navýšení koncentrace solí. Obsah polyolů v hemolymfě může dosáhnout hodnoty až 10% a někdy i více.

Glycerol se syntetizuje za účasti příslušných enzymů z glykogenových zásob (**obr. 5**). Jeho syntéza je stimulována nižší teplotou, která aktivuje glykogen fosforylázu, a tím stimuluje štěpení glykogenu na glukózo-1-fosfát. Nízká teplota také inhibuje glykogen syntetázu, takže nic nebrání tomu, aby glukózo-1-fosfát prodělal kaskádu reakcí vedoucích k produkci glycerolu.

Vhodnou adaptací lze i u jedince vybudovat odolnost proti teplotním rozdílům (extrémům): chováme-li dlouhodobě švába při teplotě 30° C, pak je schopen se jí přizpůsobit. Jestliže mu pak snížíme teplotu na 9° C, nastane u něj - chladový šok a šváb upadá do stavu strnulosti chladem. Jestliže však švába chováme v nižší teplotě nebo původního švába přeneseme na několik hodin do teploty 15° C, tak potom se odolnost proti chladovému šoku zvýší a šok nastane až při 2° C.

2. Vysoké teploty - pro většinu druhů hmyzu je letální i relativně krátké vystavení teplotě 40 - 50° C. Vysokou teplotu dobře snáší Thermobia (Thysanura), pro kterou je letální až teplota 51° C. Snad nejodolnějšími druhy hmyzu vůči vysoké teplotě jsou larvy některých zástupců Chironomidae, které žijí v horkých pramenech ve 49 - 51° C.

Krátkodobá aklimace k vysokým teplotám je zajištěna produkcí - heat shock proteinů (HSP). Ty byly popsány u řady druhů hmyzu - např. Drosophila a Locusta produkují šest druhů HSP. Tyto proteiny patří ke třem rozdílným proteinovým rodinám a mají různou molekulovou hmotnost. Jejich funkce spočívá v tom, že za vysokých teplot zabraňují denuraci a agregaci běžných bílkovin. Některé HSP se vyskytují i při normální teplotě a také jako ochrana proti nízkým teplotám a dokonce proti toxickým chemikáliím. Jejich výskyt je tedy podmíněn působením stresu. HSP se exprimují během několika sekund po vystavení stresoru a působí v organismu po dobu několika hodin.

3. Kryptobioza - jedná se o stav, kdy živý organismus nevykazuje žádné známky života ani žádnou metabolickou aktivitu. U hmyzu je kryptobioza popsána u larvy Polypedilum (Chironomidae, Diptera), který žije ve vysychajících tůních v Nigérii, kde teplota povrchu dosahuje při vysušení až 70° C. Aktivní larvy hynou již při teplotě 43° C, ale jsou-li vysušeny na 8% obsahu vody v těle, mohou přežít zmíněnou teplotu po dlouhou dobu. Experimentálně bylo prokázáno, že přežijí i vystavení teplotě 102° C po dobu jedné minuty nebo působení tekutého dusíku (-190° C) po dobu několika dní. Za pokojové teploty tyto larvy přežijí úplnou dehydrataci po dobu 3 let a jisté známky života jevíly i po 10 letech.

7. 2. Fotoperioda a diapauza

Délka světelné části dne značně ovlivňuje řadu metabolických, fyziologických a vývojových dějů, proto je záznam délky dne nebo noci pro hmyz velmi důležitý. Řada druhů je proto schopna tyto veličiny měřit, a pokud překročí určitý kritický práh přizpůsobovat jim své fyziologické děje, chování nebo vývoj, spuštěním příslušného programu. Většina druhů hmyzu se jeví jako druhy dlouhodenní - rostou a rozmnožují se v létě a jsou v klidovém stadiu v zimě. Jiné druhy jsou krátkodenní - ty jsou aktivní zpravidla na podzim a na jaře, zatímco v létě a pochopitelně v zimě mají období klidu. Někdy se fotoperiodou spouští děje značně časově vzdálené. Např. u bource morušového má fotoperioda u mateřské generace vliv na výskyt diapauzy u potomků další generace (viz kap. 10.2.3.2.). Schopnost hmyzu zaznamenávat čas se děje prostřednictvím biologických hodin, které jsou poháněny endo- nebo exogenními denními cykly - zvanými cirkadiální rytmy (viz také kap. 8.4.).

Dormance a diapauza

Vývojové procesy mezi vajíčkem a imagem jsou často přerušovány obdobím klidu neboli dormance (**obr. 6**). Je to časté především pro temperátní oblasti (mírné zeměpisné pásmo), kde se střídají teplá a studená období nebo období sucha a organismus musí tyto nepříznivé podmínky přežít. Dormance se dělí na - kviescenci a diapauzu. Kviescence je zpomalení nebo zastavení vývoje jako reakce na nepříznivé podmínky. Kviescence odezní ihned, jakmile se podmínky zlepší. Diapauza - naproti tomu představuje hlubší přerušení vývoje spojené s fyziologickými změnami, které mohou dále pokračovat, i když nepříznivé podmínky odezněly. Mezi oběma jevy však není ostrá hranice. Diapauza se dělí na:

- obligatorní diapauzu - objevuje se v určitém období roku, bez ohledu na podmínky. Je běžná u univoltinních (monovoltinních) druhů (= mají jednu generaci za rok), které tak prodlužují vývoj, aby se tento koordinoval s ročním cyklem.

- fakultativní diapauza - vyskytuje se v jedné generaci u bi- nebo multivoltinních druhů, aby bylo možno přečkat nepříznivé podmínky.

Délka diapauzy - je u různých druhů různě dlouhá, řádově trvá dny až měsíce a vyskytuje se u všech vývojových stadiích. Diapauza je nejběžnější u těch stadií, která jsou primárně odolnější, tedy u vajíček a kukel, ale vyskytuje se i u larev a dospělců.

Signálem pro spuštění diapauzy je nejčastěji fotoperioda, ale roli hrají i další faktory - teplota, kvalita nebo nedostatek potravy, změny ve vlhkosti, pH, obsahu kyslíku (ve vodě) atd. Význam fotoperiody spočívá v tom, že je to nejspolehlivější indikátor sezónních změn. Teplota a další vlivy jsou pak až druhotné, měnící se v závislosti na fotoperiodě. Změny v délce dne je hmyz schopen a i nucen velmi pečlivě zaznamenávat přes mozkové fotoreceptory spíše než prostřednictvím očí a ocell. V mozku je také uložen diapauzní program, což lze

prokázat např. transplantací mozku z diapauzující kukly do kukly normální, což vyvolá diapauzu u příjemce mozku.

Diapauza je řízena hormonálně, existují ale podstatné druhové rozdíly v jejím řízení a svou roli hraje i stádium, ve kterém diapauza probíhá. Obecně pak platí, že svlékací hormon ekdyson spouští a juvenilní hormon (JH) ukončuje diapauzu. Navíc platí, že pro ukončení kuklové diapauzy je nutná i zvýšená hladina ekdysonu. JH je zase důležitý pro řízení imaginální diapauzy, zatímco pro nedospělá stadia není jediným řídicím faktorem. U bource morušového je popsán diapauzní hormon uvolňovaný z neurosekretorických buněk suboesophageálního ganglia, který se podílí na řízení diapauzy spolu s JH. Dospělá samice produkuje diapauzní vajíčka, pokud jsou její ovariooly v době kuklového vývoje pod vlivem diapauzního hormonu, zatímco normální vajíčka se vyvíjí při absenci tohoto hormonu a přítomnosti JH.

7.3. Vlhkost

Vlhkost vzduchu, která je pro terestrický hmyz nepřímo úměrná ztrátám vody z organismu, je dalším kritickým faktorem ovlivňujícím metabolické děje v organismu. Relativní vlhkost vzduchu je procento maximálního nasycení vzduchu vodními parami při dané teplotě. Relativní vlhkost vzduchu může ovlivňovat fyziologický čas (viz kap. 7.2.) a má tudíž značný vliv na vývojové děje v organismu.

Znalosti o mechanismech zajišťujících vnímání vlhkosti u hmyzu jsou velmi kusé. Předpokládá se, že smyslové orgány umožňující vnímání vlhkosti jsou spojeny s termoreceptory (viz kap. 9.2.).

7.4. Biotické faktory

Mezi biotické faktory ovlivňující fyziologické děje patří především dostupnost potravy a hustota populace.

Dostatečné množství a kvalita potravy má zásadní vliv na růst a postembryonální vývoj jedince. U většiny druhů hmyzu je velikost těla dána geneticky a je přesně determinována. Např. u Lepidopter je velikost imag relativně konstantní a nedostatek potravy má za následek spíše prodloužení vývoje než snížení velikosti těla. Z toho také plyne, že počet vývojových larválních instarů není primárně konstantní, ale je ovlivněn dostupností potravy a následnou registrací velikosti těla. Pokud jsou ovšem potravní zdroje optimální, potom vývoj probíhá pravidelně a počet instarů u jedinců daného druhu je stejný. Naopak nedostatek potravy a přehuštěná populace larev má vliv na velikost těla jedinců a tím na nepravidelný vývoj – prodlužuje se délka instaru, kolísá počet instarů atd.

Vliv hustoty populace na vývoj je dobře prostudován u sarančat, kde existuje - fázový dimorfismus, kdy se vytváří solitární a gregarinní fáze, které se liší morfologicky, fyziologicky, zbarvením i svým chováním (**obr. 7**). Nízká denzita populace vede k

solitárnímu vývoji s charakteristickým světlým uniformním zbarvením a zvětšením velikosti těla dospělců. Naopak vyšší denzita má za následek tvorbu gregarinních jedinců charakteristických tmavým zbarvením a snížením velikosti těla. Podstatnější je však rozdíl v jejich chování - gregarinní jedinci mohou vytvářet typická hejna, schopná překonávat často ohromné vzdálenosti - desítky až sta kilometrů a objevovat se nečekaně na nových místech, kde jsou schopna napáchat ohromné škody na vegetaci.

Jednoduchým pokusem lze dokázat, že hustota populace má rozhodující vliv na alternativní vývoj do dané fáze. Držíme-li část potomků snůšky od jedné samice pohromadě, vyvíjejí se jako gregarinní jedinci, jestliže však druhou část rozdělíme na jednotlivé jedince bez možnosti komunikace mezi sebou (hlavně zrakové), vyvíjí se jako solitární jedinci. Mechanismus tohoto fenoménu je značně složitý a podílí se na něm feromony a hormony. Důležitou roli hraje juvenilní hormon, jehož titr je obecně vyšší u solitární než u gregarinní fáze.