

8. Nervová činnost

Nervová soustava zajišťuje vedení informací ze vstupních kanálů a jejich vzájemné srovnání a zpracování. Na základě této činnosti je pak vypracován příkaz, jehož cílem je koordinace efektorových orgánů, jako odpověď na dané informace.

Základním funkčním prvkem nervové soustavy je - reflexní oblouk (**obr. 1**). Vstupem celého mechanismu je smyslový orgán - receptor. Ten zachytí signál, zakóduje ho a dále vyše jako signál fyzikálně chemický (akční potenciál) dostředivými dráhami do centra. Vzniká - nervový vzruch, který putuje přes nervové synapse do nervového ústředí, kde je zpracován a srovnán s jinými informacemi. Ústředí pak vydá příkaz, který se šíří odstředivými dráhami k výkonnému orgánu - efektoru, který je představován svalem nebo žlázou. Efektor pak provede potřebný úkon. Díky tomu se může organismus vyrovnávat s různými překážkami a reagovat na vnější podněty.

8.1. Stavební jednotky hmyzí nervové soustavy

8.1.1. Neurony

Základní stavební jednotkou nervové soustavy je nervová buňka – neuron (**Obr. 2**). Skládá se z těla a výběžků. Tělo neuronu - soma neboli perikaryon obsahuje velké množství mitochondrií, Golgiho komplexů a drsného endoplasmatického retikula (RER).

Výběžky neuronu se dělí na - dendrity a axony (neurity). Dendrity vedou vzruchy od receptorů do těl neuronů. Klasické dendrity se vstupem přímo do těla neuronu se však u hmyzu vyskytují jen zřídka (viz dále). Axon vede vzruch od těla neuronu a je mnohem delší než dendrit. V CNS se oba typy výběžků bohatě větví. Ve výběžcích chybí jak Golgiho komplexy, tak RER, bohatě jsou však zastoupeny mikrotubuly, sloužící k transportu materiálu z těla neuronu.

Hmyzí neurony jsou většinou - monopolární (**obr. 2**) s jedním výběžkem od těla neuronu, který se pak v určité vzdálenosti dělí na dendrit a axon. Periferní smyslové buňky jsou u hmyzu zpravidla - bipolární s krátkým, nevětveným distálním dendritem a dlouhým proximálním axonem zasahujícím do ganglia. V gangliích se nacházejí i multipolární neurony, které se bohatě větví a představují typ neuronu známého u obratlovců. Místa spojů jednotlivých neuronů se nazývají synapse a informace se na nich přenášejí pomocí chemických látek - neurotransmiterů (mediátorů). Ty jsou uloženy v synaptických uzlíčcích (váčcích), odkud se vylévají do synaptické štěrbině a přenáší informaci na postsynaptickou membránu sousední buňky. Uvolnění mediátoru do synaptické štěrbině se děje prostřednictvím exocytózy.

Některé neurony se spojují - elektrickou synapsí. V takovém případě jsou membrány obou sousedících neuronů odděleny štěrbinou až 10krát užší než u klasické synapse. Štěrbínou

navíc probíhají cytoplasmatické spoje, kterými probíhají iontové kanály. Tento typ spojení se nazývá - gap junction.

8.1.2. Gliální buňky

Další důležitou stavební jednotkou nervové soustavy jsou - gliální buňky. Mají několik základních funkcí: zajišťují výživu neuronů, proto tyto buňky často obsahují zásoby glykogenu, podílí se na tvorbě - obalů neuronů, mají význam při vývoji CNS a i při velmi omezené regeneraci nervové soustavy.

Obaly udržují v blízkosti neuronů vhodné a relativně stálé iontové prostředí, které umožňuje činnost nervové soustavy navzdory značným rozdílům ve složení iontů v nervových buňkách a v hemolymfě. Obaly tvoří okolo neuronů jednu nebo více vrstev, zpravidla platí, že čím větší neuron, tím více obalů tvořených gliálními buňkami. Typické obaly se tvoří okolo ganglií. Na povrchu ganglia se nachází tlustá bazální lamina zvaná - neurální lamela (obr. 2). Jde o amorfni vrstvu mukopolysachridů a mukoproteinů s výskytem kolagenních fibril. Neurální lamela poskytuje mechanickou oporu nervové soustavě a zajišťuje její potřebnou flexibilitu, která je nutná především při pohybu. Neurální lamela vzniká pravděpodobně činností buněk následujícího obalu zvaného - perineurium (obr. 2). To je tvořeno gliálními buňkami navázanými na sebe spojením - tight junction (velmi těsné a nepropustné spojení, kde splývají membrány sousedících buněk) a desmozomy. Perineurium se nachází v gangliích CNS a na větších periferních nervech, chybí na drobných větvích periferních nervů, kde jsou axony obaleny jen individuálními gliálními buňkami. Perineurium tvoří bariéru, která dovoluje pronikání pouze specifických látek z hemolymfy do prostředí nervových buněk.

8.2. Základní funkce hmyzí nervové soustavy

Princip činnosti nervové soustavy zcela závisí na iontovém složení všech zúčastněných struktur. Na základě nerovnoměrného rozložení iontů uvnitř a vně neuronu se vytváří - elektro-chemický membránový potenciál, jehož klidová hodnota je - -70mV (**obr. 3**). Na jeho tvorbě se podílí především Na^+ , K^+ a Cl^- ionty a organické aniony, a jejich membránové vlastnosti. U klidového neuronu membránové sodno-draslíkové pumpy čerpají Na^+ ionty ven z nervové buňky a K^+ ionty dovnitř buňky v poměru - $\text{Na}^+ : \text{K}^+, 3 : 2$, tedy ve prospěch Na^+ . Výsledkem je pak vysoká koncentrace K^+ iontů uvnitř buňky a nízká mimo buňku. Pro Na^+ a Cl^- platí opačný poměr - vysoká koncentrace vně a nízká uvnitř buňky.

8.2.1. Vedení vzruchu

Základní funkcí nervové soustavy je vedení vzruchu. Celý proces se skládá ze tří částí:
- zachycení vnějšího signálu - vizuálního, chemického nebo mechanického prostřednictvím receptoru a vznik receptorového (u smyslové buňky) nebo postsynaptického (na synapsi) potenciálu

- vedení elektrického signálu po výběžcích ve formě - akčního potenciálu
- přeměna elektrického signálu na chemický při synapsi

Akční potenciál (obr. 3) - vedení vzruchu nervovými buňkami je zajištěno prostřednictvím akčního potenciálu, který vzniká jako důsledek podráždění nervové soustavy. Akční potenciál má konstantní amplitudu – platí zde zákon „vše a nebo nic“. Jeho první fází je malé zvýšení permeability buněčné membrány pro Na⁺ ionty. Jejich přesun dovnitř přes membránu axonu způsobí malou depolarizaci membrány, což má za následek otevření sodných kanálů, rychlé proudění Na⁺ iontů dovnitř a následnou změnu elektrického potenciálu o 80 - 100 mV (naměřeno u švábů). Tento děj probíhá v době zvyšování akčního potenciálu (**obr. 3**), je velmi krátký a je ukončen uzavřením sodných kanálů. K aktivaci draselných kanálů dochází pomaleji, proto se otvírají až v době, kdy se již sodné kanály zavírají. Výsledkem je pak proudění K⁺ iontů ven z axonu, což vede k obnovení převahy negativního náboje uvnitř axonu. Tato fáze probíhá při poklesu akčního potenciálu. Celý děj je velmi rychlý a trvá 2 - 3 ms.

Vznik akčních potenciálů a vedení nervového vzruchu se může realizovat pouze za určitých konstantních iontových poměrů. Hemolymfa hmyzu se však svým složením často odlišuje od potřeb nervové soustavy. Její zvláštností je, že obsah K⁺ iontů je u některých druhů hmyzu (býložravci) v hemolymfě značně vysoký, někdy dokonce vyšší než Na⁺ iontů:

- hmyz Na⁺ : K⁺ - 20 : 1 až 1 : 10
- obratlovci Na⁺ : K⁺ - 20 : 1 (vně nervových buněk)

Za takových okolností by činnost nervové soustavy u hmyzu nebyla možná. Vhodné prostředí, které umožňuje její činnost, je zajištěno aktivitou gliálních buněk. Především - tight junction spoje perineurálních buněk poskytují efektivní bariéru iontovým tokům a iontové pumpy udržují složení tekutiny bezprostředně obklopující neurony na odpovídajícím složení. Díky tomuto systému nebrání odlišné složení iontů v extracelulární tekutině nervové soustavy a v hemolymfě vedení vzruchů a funkčnosti nervů.

Akční potenciál resp. membránové přesuny iontů, které jsou jeho příčinou, se šíří podél nervového vlákna, a to pouze jedním směrem. Je tomu tak díky - refrakterní periodě, která následuje akční potenciál, a která spočívá v inaktivaci sodného kanálu (**obr. 3**) a v blokování průchodu iontů přes membránu. Doba po kterou není možná axon dráždit resp. kdy axon neodpovídá na žádné, ani velmi silné podněty, se nazývá - absolutní refrakterní perioda a trvá asi 2 - 3 ms. Po jejím odeznění není ještě axon schopen normálního dráždění a akční potenciál je vyvolán jen silným podnětem. Tato doba, kdy ještě nedošlo k úplnému obnovení funkčnosti axonu, se nazývá - relativní refrakterní perioda a trvá 10 - 15 ms.

Jednotlivé akční potenciály mají stejnou amplitudu, proto je informace o velikosti podnětu zakódována v počtu a frekvenci akčních potenciálů. Frekvence je pak limitována refrakterními periodami, ve kterých je axon bezprostředně inaktivován.

Schopnost neuronu vytvářet rychlou sérii následných akčních potenciálů se mění v čase. První akční potenciály jsou produkovány velmi rychle za sebou, ale rychle dochází ke snižování jejich frekvence, a tedy k prodlužování doby mezi jejich vznikem, hovoříme o fázické odpovědi. Poté dojde k poklesu jejich frekvence na jakousi konstantní úroveň nebo úroveň, která klesá jen velmi zvolna - v tom případě hovoříme o tonické odpovědi (**obr. 3**).

Rychlost vedení akčních potenciálů závisí především na tloušťce axonu - zvyšuje se s jeho průměrem. Běžné axony o průměru 5 μm vedou akční potenciál rychlostí asi 1,5 - 2,3 m/s, obří axony s průměrem 8 - 50 μm pak rychlostí 3 - 7 m/s. Rychlost vedení ovlivňuje i teplota.

8.2.2. Synapse

K synapsi dochází při přenosu akčního potenciálu z jednoho neuronu na druhý (**obr. 4**). Děje se tak pomocí neurotransmitoru (mediátoru). Akční potenciál na své cestě podél axonu doběhne do synaptického uzlíku, kde otevře kanály uvolňující proudění Ca^{++} iontů do neuronu. Ca^{++} ionty aktivují fúzi synaptických vesikulů s presynaptickou membránou a vylití v nich obsaženého mediátoru do synaptické štěrbině. Vyšší frekvence akčních potenciálů umožní vstup většího množství Ca^{++} iontů do buňky a vylití většího množství mediátoru. Mediátor ovlivňuje permeabilitu postsynaptické membrány buď přímo otvíráním kanálů přes kanálové receptory nebo nepřímo vazbou na membránové receptory ležící mimo kanály a následným otevřením kanálů zevnitř buňky. Postsynaptické změny na membráně označujeme jako - depolarizaci nebo hyperpolarizaci. Depolarizace je klasická reakce, kdy Na^+ (Ca^{++}) ionty proudí dovnitř buňky, což má za následek snížení záporného náboje uvnitř buňky - hovoříme pak o excitační synapsi (**obr. 4**). Hyperpolarizace zapříčiňuje proudění Cl^- iontů do buňky a zvyšování záporného náboje v buňce, čili nedojde k vytvoření postsynaptického akčního potenciálu - hovoříme pak o inhibiční synapsi.

Velikost postsynaptického potenciálu závisí na množství mediátoru vylitého z jednotlivých presynaptických akčních potenciálů. K přeměně tohoto postsynaptického potenciálu na akční postsynaptický potenciál dojde až po dosažení určité prahové hodnoty. Spuštění postsynaptického akčního potenciálu nezávisí na jednotlivé synapsi, ale na sumaci všech postsynaptických potenciálů vyskytujících se na neuronu. Tato sumace může být - časová nebo prostorová.

8.2.3. Mediátory

U hmyzu existuje řada chemických látek sloužících jako mediátory. Podle chemického složení můžeme mediátory rozdělit do 4 skupin – (1) acetylcholin, (2) biogenní aminy (dopamin, histamin, serotonin, oktopamin, tyramin) (**obr. 3 a 5**), (3) aminokyseliny (GABA, glutamát), a (4) peptidy. Velkou skupinou jsou především neuropeptidy (dodnes jich bylo identifikováno asi 100 až 200 - v mnoha případech je však jejich funkce neznámá), které se

syntetizují v těle neuronu a jsou transportovány axonem do místa svého působení. Ostatní mediátory jsou zpravidla syntetizovány v místě synapse.

Podle svého působení se mediátory dělí na **(obr. 6)**:

1. Neurotransmitory - uvolňují se do synaptické štěrbině a mají přímý vliv na vznik akčního potenciálu na postsynaptické membráně. Po splnění své funkce jsou enzymaticky degradovány (např. acetylcholin pomocí acetylcholinesterázy) nebo absorbovány do presynaptického uzlíku.

Nejběžnějším neurotransmitorem u hmyzu je stejně jako u obratlovců - acetylcholin - excitační neurotransmiter olfaktorických a mechanosenzorických neuronů a interneuronů. Dalšími neurotransmitery jsou - serotonin, který se vyskytuje u chordotónálních a multipolárních neuronů, histamin - u buněk retinuly a ocell, oktopamin – u neuronů skeletální svaloviny, interneuronů a světelných orgánů, a dopamin - u slinných žláz. Roli excitačního neurotransmiteru u hmyzí nervosvalové ploténky hraje - glutamát. Inhibičním neurotransmiterem je obecně u hmyzu kyselina gama-amino máselná (GABA).

2. Neuromodulátory - jsou uvolňovány do okolí synapse a modifikují přenos informace přes synapsi. Jejich účinek je relativně pomalý a dlouhodobý. Specifická degradace není známa. Zatímco neurotransmiter se uvolňuje jen do synaptické štěrbině, neuromodulátor zasahuje širší oblast. Pokud je však tato oblast limitována presynaptickou membránou hovoříme o - parasynaptické sekreci (**obr. 7**). Pokud se neuromodulátor uvolňuje do větší nespecifikované oblasti a má širší účinek (např. ovlivňuje transmisi většího počtu synapsí) hovoříme o - parakrinní sekreci (**obr. 7**).

Neuromodulátory působí na nervo-nervové i nervo-svalové synapsi. Neuromodulátor může působit jak presynapticky - ovlivněním vesikulů a uvolňováním jejich obsahu, tak postsynapticky - ovlivněním postsynaptické membrány množstvím uvolněného neurotransmiteru. Účinek neuromodulátoru je tedy zajištěn modifikací iontové permeability pre- i post- synaptických buněk. Neuromodulátor může také soutěžit s neurotransmiterem o obsazení receptorových míst na postsynaptické membráně.

Roli neuromodulátorů hrají hlavně biogenní aminy a neuropeptidy. Nejrozšířenější je - oktopamin - nachází se u skeletální svaloviny, ale i u senzorických neuronů a interneuronů. Jeho modulační role je dobře popsána u létacích svalů sarančat. Je přenášen i hemolymfou, takže splňuje také roli neurohormonu. Dalším známým hmyzím neuromodulátorem je - serotonin. Modulační roli v nervové soustavě hrají i neuropeptidy. Známa je neuromodulační role neurohormonu proctolinu (viz kap. 10.2.3.4.) ve viscerální a skeletální svalovině.

3. Neurohormony - jsou syntetizovány v neurosekretorických buňkách převážně CNS jako peptidické látky a do hemolymfy jsou uvolňovány prostřednictvím neurohemálních orgánů a fungují jako hormony (viz kap. 10.2.3.)

Jeden neuron je schopen produkovat více typů chemických mediátorů. O tom, který typ mediátoru se uvolní, rozhoduje elektrická aktivita neuronu. Někdy může dojít k vyjití např. neurotransmitoru i neuromodulátoru společně, zpravidla se však neuromodulátory uvolňují až při vyšší elektrické aktivitě neuronů. Navíc se mohou kombinovat excitační i inhibiční neurotransmitory a modulátory, takže výsledkem je pak komplex složitých kombinací, jejichž úlohou je kontrola fyziologických dějů řízených nervovou soustavou.

8.3. Funkční anatomie hmyzí nervové soustavy

U hmyzu se vytváří typická - gangliová nervová soustava (Obr. 8) - nervové buňky jsou soustředěny v uzlinách - gangliích - představujících CNS, výběžky buněk tvoří obvodové nervy. Nervová soustava je původu ektoblastového.

Vznik CNS souvisí se vznikem aktivního pohybu směrem dopředu a utvářením hlavy (cephalizace) a soustředěním smyslových orgánů do ní. Do hlavy se proto soustřeďuje převážná část gangliových buněk a tvoří se hlavní zauzlina - mozek. Vedle mozku se vytváří řada podružnějších uzlin na břišní straně těla.

U bezobratlých obecně můžeme během fylogenetického vývoje pozorovat tendenci ke koncentraci CNS, což si vynutil složitější způsob života i komplikovanější tělní organizace. Tím vznikla nutnost zpracovávat stále složitější podněty a vypracovávat na ně složitější odpovědi. U hmyzu se gangliová soustava vytváří ve formě typické - břišní nervové pásky. U některých skupin dochází v důsledku redukce a splývání tělních článků ke koncentraci buněk pásky do několika nebo jen jedné tělní uzliny a vzniká tak - koncentrovaná gangliová soustava (obr. 8) (ploštice Rhodnius, kruhošvé mouchy Cyclorrhapha)

V nervové soustavě hmyzu nacházíme 4 typy nervových buněk:

1. senzorické (aférentní) - buněčné tělo mají uloženo blízko tělní periferie
2. motorické (eferentní) - tělo uloženo v CNS
3. interneurony (asociační) - celá buňka leží v CNS, zajišťují spojení neuronů v rámci CNS
4. neuroendokrinní buňky

Nervová soustava hmyzu se dělí na:

- a. CNS - mozek, suboesophageální ganglion, břišní nervová páska složená z thorakálních a abdominálních ganglií.
- b. Periferní nervová soustava - představující obvodové somatické nervstvo (inervace smyslů, svalů) - zajišťuje spojení jednotlivých částí těla prostřednictvím nervů.
- c. Viscerální nervová soustava - představující útrobní (viscerální) nervy.

8.3.1. CNS - ganglia a břišní nervová páska

Každé hmyzí ganglium je tvořeno obaly – neurální lamelou a perineuriem (obr. 9) (viz kap. 8.1.2.) a vlastními nervovými buňkami. Nervové buňky jsou zastoupeny interneurony, těly motorických neuronů a axony senzorických neuronů. Každé ganglium je organizováno tak, že vlastní těla neuronů jsou umístěna periferně, zatímco centrum ganglia je tvořeno terminály axonů senzorických neuronů, dendrity motorických neuronů a axony interneuronů. Tato centrální zmeť nervových výběžků a jejich synapsí se nazývá – neuropile. V rámci ganglií se realizují všechny nervo-nervové synapse hmyzího těla - vně ganglia se nachází pouze nervo-svalové synapse. Pro hmyzí nervovou soustavu obecně a zvláště pak ganglia je typická přítomnost extracelulárních prostor nacházejících se mezi buňkami (**obr. 10**). Tyto prostory jsou rozsáhlejší těsně pod ochrannými obaly ganglii (viz níže) a mnohem menší uvnitř ganglií, kde vytváří velmi úzké prostory, které se nazývají – lakuny. Mezibuněčné prostory nervových buněk jsou vyplněny tekutinou, která omývá přímo neurony a má tedy velký význam v determinaci jejich elektrických vlastností.

U hmyzu ganglia vytváří - břišní nervovou pásku - ta se nachází, jak plyne už z jejího názvu, na břišní straně těla. U obratlovců je CNS naopak umístěna na dorzální straně těla. Prvním gangliem břišní nervové pásky je - suboesophageální ganglium (SOG) (viz Obr. 8). Jde o složené ganglium vznikající fúzí ganglií mandibul, maxil a labiálních segmentů, proto také SOG tyto články inervuje. Dále se vytváří 3 thorakální ganglia, pokud ovšem nedochází k jejich splynutí. Někdy se setkáváme také s tendencí splynutí metathorakálního ganglia s anteriorními abdominálními ganglii. Funkcí thorakálních ganglií je inervace svaloviny thoraxu, tedy především létací svaloviny a svaloviny končetin; inervují i thorakální senzily.

Následují - abdominální ganglia, která se vývojově zakládají v každém abdominálním článku. Největší počet abdominálních ganglií, ať už u larev nebo dospělců, je však 8, protože poslední je složené ganglium odvozené ze 4 posledních abdominálních článků. Abdominální ganglia jsou menší než thorakální a inervují jednotlivé články zadečku. Ve většině případů jsou svaly daného segmentu inervovány z ganglia tohoto segmentu, někdy však dochází k jejich inervaci z ganglií sousedního segmentu.

Jednotlivé segmenty mají velkou schopnost - automacie, což se týká hlavně reflexních činností. Příkladem je třeba lokální regulace ventilace, kdy každé ganglium ovládá svaly stigmatu svého článku. Existují však samozřejmě nadřazená mozková centra.

Neurony CNS - ganglia obsahují především těla dvou typů neuronů - motorických neuronů a interneuronů. Přestože se někdy setkáváme s monosynaptickými nervovými cestami tj. synapsí mezi senzorickými a motorickými neurony, je tento případ spíše vzácný. Mnohem častěji jsou oba typy neuronů spojeny - interneurony. Ty se dělí na - lokální neboli intragangliové, které jsou uloženy v rámci jednoho ganglia, a - intersegmentální neboli

intergangliové, které spojují více ganglií a vedou informace podél břišní nervové pásky, a tak se podílí na koordinaci funkcí celého těla hmyzu.

Některé intersegmentální interneurony jsou mnohem větší a silnější než ostatní (až 10krát) a nazývají se - obří neurony (obří vlákna). Nachází se především u švábů, ale i zástupců Orthoptera a Diptera (Drosophila). Umožňují rychlé vedení informací na velkou vzdálenost (bez synapsí) a podílí se na rychlých stereotypních reakcích - rychlá lokomoce, únikové reakce atd.

8.3.2. CNS - mozek

Mozek, největší a nejdůležitější ganglium, je u hmyzu dokonale vyvinut a představuje základní asociační centrum těla (**obr. 11 a 12**). Sbíhají se zde informace ze smyslových orgánů hlavy a přes interneurony i z ostatních ganglií. Po zpracování těchto informací je z mozku řízena činnost celého těla včetně složitého hmyzího chování. Hmyzí mozek se dělí na 3 části - proto-, deuto- a tritocerebrum.

a. Protocerebrum

Protocerebrum vytváří dva laloky (hemisféry), které jsou laterálně spojeny s - optickými laloky vedoucími ke složeným očím (**obr. 13**). Protocerebrum se nachází na dorzální straně mozku (hlavy) a podobně jako u jiných ganglií jsou v něm somata neuronů umístěna periferně, zatímco střed je tvořen - neuropilem. Na anteriodorzální straně v oblasti zvané - pars intercerebralis - se však některá somata nachází i v centrální části. V pars intercerebralis jsou umístěny neurosekretorické buňky, které se před svým výstupem z mozku kříží (**obr. 14**) a pak pokračují do neurohemálního orgánu - corpora cardiaca (viz kap.10.2.). Do protocerebra ústí také nervy z ocell. Po stranách pars intercerebralis se nachází párová asociační centra zvaná - houbovitá tělesa (corpora pedunculata) (**obr. 13**). Každé se skládá z - kalichu (calyx) a dvou, někdy tří - laloků (lobů) označovaných - α , β příp. γ . Houbovitá tělesa jsou tvořena interneurony zvanými - Kenyonovy buňky. Relativní velikost houbovitých těles je úměrná složitosti hmyzího chování. Dosahují malých velikostí u primitivního hmyzu nebo u hmyzu bez sociálních prvků, naopak největší jsou u sociálního hmyzu - termitů, včel, vos atd. Např. u včelí dělnice se nachází asi 170 000 Kenyonových buněk (v houbovitých tělesech), které představují asi 40 % neuronů mozku, u mouchy Calliphora je to asi 21 000 Kenyonových buněk, což představuje 12 % neuronů. Houbovitá tělesa se zvětšují také s věkem hmyzu a s přibýváním "životních zkušeností", a to nejen u sociálního hmyzu, ale např. i u drozofily (**obr. 15**).

Další součástí protocerebra je - centrální těleso (**obr. 13**), tvořené opět interneurony. Většina z nich obsahuje neuropeptidy využívané zde pravděpodobně jako neurotransmitory; nachází se zde také tlumivý neurotransmitor GABA (kyselina γ -amino máselná).

Na laterálních stranách je protocerebrum prodlouženo - optickými laloky (**obr. 13**). Každý lalok se skládá ze tří neuropilů zvaných - lamina, medula a lobula. Mezi nimi probíhají optické nervy, které se 2krát kříží (chiasma opticum) (3 neuropily = 2 prostory mezi nimi = dvojnásobné křížení - viz **obr. 13**). Zmíněné neuropily mají zásadní význam pro vnímání světla a obrazu a s tím spojeného chování (např. navigace při letu).

b. Deutocerebrum

Deutocerebrum (**obr. 13**) obsahuje - antenální olfaktorické laloky, antenální mechano-senzory a motorická centra, je tedy zřejmé, že do něj ústí čichové nervy z tykadel. Antenální laloky představují oblasti neuropilů obklopených u některých druhů hmyzu gliálními buňkami. Celý takový komplex se nazývá - glomerulus.

c. Tritocerebrum

Tritocerebrum (**obr. 13**) je malá část mozku sloužící k inervaci čela a svrchního pysku (labrum). Přes - frontální ganglium ovládá stomatogastrickou nervovou soustavu. Konektivami je tritocerebrum spojeno se suboesophageálním gangliem.

8.3.3. Viscerální nervová soustava

Inervuje přední a zadní střevo, endokrinní soustavu, reprodukční orgány a tracheální soustavu včetně spirakulí. Někdy se dělí na 3 subsystémy:

- a) stomatogastrický systém - zahrnuje i své nadřazené centrum - frontální ganglium
- b) ventrální viscerální systém
- c) kaudální systém

8.3.4. Periferní nervová soustava

Periferní nervy jsou tvořeny velkým množstvím axonů. Axony jsou však v nervech nezávislé a nevětví se a ani netvoří synapse. Axony vedoucí informace do ganglia se nazývají - senzorické (aférentní) a axony vedoucí informace z ganglia se nazývají - motorické (eferentní). Většina nervů obsahuje oba typy axonů, ale např. antenální nervy obsahují pouze axony senzorické (**obr. 16a, b**).

8.4. Činnost mozku

Kromě běžných řídicích funkcí zajišťuje hmyzí mozek řízení složitého instinktivního chování (viz corpora pedunculata) a reflexní činnost. Instinkty představují řadu nepodmíněných reflexů, které probíhají stále stejně. Mozek obecně tyto reflexy tlumí a jeho odstraněním se reakce mohou stát přehnanými (někdy mohou vést až k smrti vyčerpáním) nebo mohou být vyvolány i velmi slabými podněty či aktivita může přetrvávat po relativně delší dobu. Např. dělnice včely vykonává po odstranění příslušné části mozku čistící pohyby (čištění hlavy

předním párem končetin) celé hodiny; po odstranění poloviny mozku se jedinec může pohybovat neustále v kruhu, jehož střed je na těžší straně jako odstraněná část mozku (dochází k eliminaci tlumivých nervových drah, které se kříží a které vyřazené z činnosti nemohou tlumit svalovou kontrakci na této části těla).

Reflexní činnost hmyzu - představuje soubor jednoduchých i složitějších pohybových reakcí řízených reflexně, probíhajících tedy automaticky a stále stejně na základě určitého podnětu:

- obracecí reflex - vyvolává se u jedince po jeho obrácení na hřbetní stranu těla
- únikové reakce - jsou řízeny obřími axony (šváb), vyvolají u jedince pocit nebezpečí a spustí příslušnou pohybovou reakci
- thanatóze (stavění se mrtvým) - jde o reflexní vybavení akineze
- orientace v prostoru - usměrněné pohyby na základě vnějších podnětů - výrazné body v krajině (**obr. 17**), světlo, poloha slunce na obloze atd. Dobře popsány a prozkoumány u včel jako - včelí tance, pomocí nichž včela-zpravodajka informuje ostatní o zdroji nalezené potravy (**obr. 18**). V tanci je zakódován směr a vzdálenost zdroje, a také jeho vydatnost.

8.4.1. Rytmické chování

Mnoho druhů hmyzu, podobně jako jiných organismů, vykazuje rytmičné změny chování nebo svých fyziologických aktivit. Tyto pravidelně se opakující procesy označujeme jako biologické rytmy, jejichž řízení zahrnujeme do činnosti nervové soustavy resp. mozku v širším slova smyslu. Biologické rytmy se dělí na:

1. Ultradiánní - rytmy s periodou několika sekund (tep srdce, otvírání a zavírání spirakulí, atd.)
2. Cirkadiánní - rytmy s periodou přibližně 24 hodin (viz níže)
3. Infradiánní - rytmy s periodou delší než 24 hodin (sezonní rytmy spojené s rozmnožováním, přípravou na diapauzu či jiné klidové období)

Cirkadiánní rytmy

Cirkadiánní rytmy se vyskytují na úrovni jednotlivce - pak se označují jako individuální rytmy nebo na úrovni populací - pak mluvíme a populačních rytmech.

1. Individuální rytmy - projevují se v různých oblastech:

a) chování - nejběžnějším dějem vykazujícím rytmicitu je pohybová aktivita (**obr. 19**) např. šváb a cvrček jsou aktivní v noci, drozofila během dne.

b) reprodukce - je spojena s celou řadou rytmů: uvolňování feromonů (motýli), stridulace (cvrčci), páření, ovipozice, tvorba spermatoforu, uvolňování svazků spermií z testes (u motýlů je známo uvolňování spermií z testes do spermiduktu na začátku noci, kde zůstávají až do rána a pak přecházejí do vesiculae seminalis - viz kap. 11.2.).

c) fyziologické a metabolické rytmy - do této skupiny řadíme: rytmus spotřeby kyslíku, bioluminiscenci, růst kutikuly, citlivost k insekticidům, pohyb chromatoforů, oscilaci látek v hemolymfě, změny v nervové soustavě a uvolňování hormonů. Příkladem může být rytmicita v uvolňování adipokinetického hormonu (**obr. 20**), ale rytmicitu vykazuje i prothoracikotropní hormon, ekdysteroidy, PBAN - pheromone biosynthesis activating neuropeptide a další (viz kap. 10.2.). Dalším příkladem je např. rytmický růst endokutikuly, zjištěný u brouků i u dalších řádů hmyzu; u sarančete je lamelární chitin ukládán do kutikuly pouze během noci, nelamelární pouze během dne. U mouchy domácí je známa denní rytmická změna citlivosti k insekticidům (vyjadřuje se jako LD₅₀, což je dávka, při které je 50% mortalita).

2. Populační rytmy – účastní se jich více jedinců nebo celá populace, patří sem třeba líhnutí larev z vajíček, larvální svlékání, líhnutí imag z kukel atd. Během dne existuje určitá doba zvaná - časové okno, kdy pravidelně probíhá daný děj: např. líhnutí imag drozofily z kukel probíhá v určitou denní dobu (zpravidla ráno) - pokud však někteří jedinci nejsou připraveni k líhnutí v tuto dobu, musí čekat na stejnou dobu do následujícího dne.

Cirkadiánní rytmy jsou pod kontrolou - biologických hodin, které jsou schopny registrovat chod času a synchronizovat fyziologické procesy a chování s periodickými změnami prostředí. Nejsilnějším podnětem schopným nastavovat biologické hodiny je - světlo, dále jsou to teplota, potrava, sociální interakce a další. Cirkadiánní rytmy mají endogenní charakter, což znamená, že přetrvávají po určitou dobu i v experimentálně navozených podmínkách (např. v konstantní tmě). Dále jsou závislé na teplotě - jsou teplotně kompenzovány - což znamená, že rytmus je konstantní ve fyziologickém rozsahu teplot - mimo tento rozsah (např. při nízkých teplotách) dochází k poruchám v periodě. Cirkadiánní rytmy jsou sladěny s lokálním časem, takže umožňují organismu předvídat příchod dne nebo noci. Sladění s lokálním časem je důležité při změnách délky dne a noci během roku.

Centrem biologických hodin je především – mozek (obr. 21) – předpokládá se, že významnou roli hraje protocerebrum, kde jsou umístěna centra nutná pro nastavení hodin. Je zajímavé, že pro jejich nastavení nestačí registrace světelné periody vnímané pomocí složených očí, jak bylo zjištěno pomocí pokusů vylučujících složené oči z funkce.

Další podružná centra biologických hodin se nachází v jiných částech těla - v Malpighických trubicích, slinných žlázách, prothorakální žláze, tykadlech, epidermálních buňkách, testes. Tato centra jsou na mozku různou mírou závislá, zdá se však, že centra v testes či epidermis jsou na mozku zcela nezávislá.

Celkově lze říci, že regulace zmíněných rytmů je jak humorální (svlékání) tak i nervová (pohybová aktivita), u řady dalších však mechanismus regulace není zatím znám.

Mechanismus působení biologických hodin (obr. 22) - řídicími články biologických hodin jsou nervové buňky označované jako – pacemarkery, které se nachází v dorzálních částech mozku. Důležitou roli zde hraje flavoprotein – cryptochrom (Cry), který se nachází v jádrech většiny těchto neuronů. Cry je světlo senzitivní a akumuluje se pouze za tmy. Aktivita Cry ovlivňuje aktivitu genů několika transkripčních faktorů: period (per), kódující protein - PER, a timeless (tim) kódující protein – TIM. Tyto proteiny spolu s dalšími transkripčními faktory - clock (Clk) a cycle (Cyc) ovlivňují pomocí negativní zpětné vazby aktivitu několika genů, včetně genů sebe samých. Výkonná role připadá heterodimeru – PER/TIM – který se dostává do jádra a ovlivňuje geny regulující různé fyziologické aktivity. Jak PER tak TIM jsou nestálé molekuly, ale jejich stabilita se zvyšuje právě tvorbou zmíněného dimeru. Různá stabilita těchto jednotek se využívá ke kontrole celého cyklu: Cry iniciuje fotodegradaci TIM a produkt genu – Double-time (Dbt) zase degradaci PER. Tato degradace brání tvorbě heterodimeru a realizaci jeho funkce.