

## 11. Činnost pohlavních orgánů a rozmnožování

Reprodukční orgány hmyzu vykazují obrovskou tvarovou variabilitu, ale i přesto je možné určit jejich obecné základní části a vymezit jim odpovídající funkce.

### 11. 1. Samičí pohlavní systém

Hlavní funkcí samičích pohlavních orgánů je produkce vajíček včetně tvorby jejich ochranných struktur a skladování samčích spermií do doby, kdy jsou vajíčka připravena k oplodnění. Transport spermií do místa jejich uložení a jejich následné postupné uvolňování je zajištěno pohybovou aktivitou spermií, ale u mnohých samic se tomuto pohybu napomáhá svalovou kontrakcí reprodukčního traktu. Základními částmi samičí pohlavní soustavy (**obr. 1**) jsou - ovaria - skládající se z ovariol, které se spojují v místě zvaném - calyx a které ústí do laterálního oviduktu. Pár laterálních oviduktů tvoří dále - společný ovidukt, který ústí gonoporem do genitální komory často zvané burza copulatrix. Ta ústí ven vulvou, která může být velmi úzká a uzavírat tak genitální komoru. Mezi vulvou a komorou může být více či méně zratelná trubice zvaná - vagina. Do genitální komory ústí dva typy ektodermálních žláz. První z nich se nazývá - spermatheca a ukládají se v ní spermie do doby fertilizace. Do spermatheky často ústí - spermathekální žláza, která produkuje sekret sloužící k udržení a výživě spermií. Druhá žláza se nazývá - akcesorická (přídavná) a její sekret má řadu druhově závislých funkcí. Zpravidla však slouží k produkci terciárních obalů vajíčka, k jeho ochraně a často také k přilepení vajíčka k substrátu (odtud se někdy nazývají - cementové žlázy). U Hymenoptera jsou přeměněny v - jedové žlázy, u mouchy tse-tse (*Glossina*) se nazývají - mléčné žlázy, protože vyživují vyvíjející se larvy (adenotrofní viviparie).

Základní stavební a funkční jednotkou ovaria je ovariola (**obr. 1**), která se skládá z terminálního filamentu, germária (kde probíhají mitózy tvořící primární oocyty), vitellária (kde oocyty rostou akumulací žlutku procesem zvaným vitellogenese) a pedicelu (stopka). Ovarioly obsahují vyvíjející se vajíčka, která jsou obklopena vrstvou folikulárních buněk tvořících epitel. Oocyt spolu s okolním epitelem vytváří útvar, který se nazývá - folikulus (**obr. 2**).

Podle typu výživy vajíček dělíme ovarioly na meroistické, které obsahují - trofocyty - specializované nutritivní buňky a panoistické (atrofní) s nepřítomností těchto buněk (**obr. 2**). Meroistické ovarioly se dále dělí podle uspořádání trofocytů na telotrofní, kde jsou trofocyty nahloučeny v germariu a zůstávají spojeny s oocyty cytoplazmatickými můstky a - polytrofní, kdy trofocyty zůstávají přímo spojeny s oocyty a putují s nimi ovariolou. Typ ovarioly je řádově (podřádově) specifický.

### 11.2. Samčí pohlavní žlázy

Hlavní funkcí samčí pohlavní soustavy je produkovat a uchovávat spermie a zajistit jejich transport v životaschopném stavu do pohlavních orgánů samice. Hlavní částí samčí pohlavní soustavy (**obr. 1**) jsou - varlata (testes), která se skládají z testikulárních trubic neboli folikulů, které produkují samčí pohlavní buňky - spermie. Trubice ústí do - spermiduktů neboli chámovodů (vasa deferentia), které se zpravidla posteriorně rozšiřují a tvoří zásobní orgány - vesicula seminalis. Podobně jako u samic se zde tvoří - akcesorické (přídavné) žlázy. Jsou mezodermálního nebo jen vyjímečně ektodermálního původu. Funkcí těchto žláz je produkce - sekretů. Ty mohou vytvářet specializovaný útvar - spermatofor, který obklopuje, chrání a vyživuje shluky spermií během jejich transportu do samice. U těch druhů hmyzu, které produkují spermie samostatné, nenahloučené do spermatoforu (Heteroptera, Coleoptera, Diptera, Hymenoptera), hraje tuto ochrannou funkci přímo sekretovaná tekutina. Sekret akcesorických žláz také usnadňuje páření a může ovlivňovat i samičí chování. Pár vývodů vasa deferentia ústí do - chámometu (ductus ejaculatorius) - trubice, která transportuje semeno přes - penis a jeho distální část zvanou - aedaegus do gonoporu.

### **11.3. Kopulace a fertilizace**

Kopulace je výsledkem složitého behaviorálního procesu, který umožňuje setkání dvou jedinců jednoho druhu a opačného pohlaví. U primitivních druhů (Collembola, Diplura) dochází k tomu, že samec odkládá svůj spermatofor na substrát, odkud si ho samice sama bere a vkládá do pohlavního ústrojí. U Pterigot dochází k vlastní kopulaci, fyzickému spojení samce a samice, kdy se spermie (samostatné nebo nahloučené do spermatoforu) přesunují přes aedaegus do pohlavního ústrojí samice (**obr. 3**). Kopulaci předchází řada druhově specifických sensorických stimulů, které často pokračují během páření. Samec zpravidla mechanicky stimuluje nohy, tykadla, genitálie nebo jiné části těla samice, případně vyluzuje zvuky. Spermie jsou samcem předávány do samičí burza copulatrix nebo přímo do spermatheky či jejího vývodu. Páření je usnadněno vlhkým sekretem produkovaným akcesorickými žlázami, který se podílí také na finálním zrání spermií a jejich výživě nebo ovlivňuje samičí fyziologii. V některých případech mohou složky sekretu ovlivňovat ovipozici, a když se dostanou do hemolymfy, tak ovlivňují nervový a endokrinní systém samice. Spermie jsou v samičích reprodukčních orgánech uloženy ve spermathece (často i od různých samců), a tam přetrvávají někdy i velmi dlouho - u včel i 3 a více let. V tom případě jsou vyživovány sekretem spermathekální žlázy. Spermie jsou pak podle potřeby uvolňovány a oplozují vajíčka procházející oviduktem a vaginou. Do vajíčka se dostávají otvorem zvaným - micropyle. Celý proces je precizně řízen (orientace vajíček směrem k spermathece, počet uvolňovaných spermií atd.) tak, aby byl co nejekonomičtější.

### **11.4. Fyziologická kontrola reprodukce**

Reprodukce je ovlivněna řadou faktorů vnějšího i vnitřního prostředí. Jsou to teplota, vlhkost, dostupnost potravy a vhodných míst na kladení atd. Tyto vnější faktory mohou být doplněny fyziologicko-vývojovými faktory jako stupeň zralosti oocytů, výživné podmínky atd. Kopulace může spustit ovipozici a vývoj oocytů prostřednictvím enzymů nebo peptidů ze samčích přídatných žláz přenesených do těla samice. Oplodnění vajíčka pak spouští proces embryogeneze. Regulace reprodukce je komplexní záležitost zahrnující senzorické receptory, nervovou integraci podnětů v mozku i hormonální stimuly transportované nervovými axony nebo hemolymfou do cílových tkání nebo dalších endokrinních žláz. Na řízení reprodukce se podílí všechny tři skupiny hmyzích hormonů - ekdysteriody, juvenilní hormony (JH) i neurohormony (obr. 4). Obecně řečeno JH hrají úlohu ve funkci orgánů jako jsou ovaria (řízení vitellogeneze - viz kap. 11.5.) nebo přídatné žlázy, ekdysteroidy ovlivňují spíše gametogenezu a neuropeptidy různá stádia rozmnožování - regulují další endokrinní funkce nebo přímo řídí ovulaci a ovipozici (viz kap. 10.2.3.3.).

### **11.5. Vitellogeneze**

Důležitým procesem probíhajícím ve vyvíjejících se oocytech je vitellogeneze. Je to proces, kdy se do oocytů dostávají energetické a výživné zásoby ve formě žloutku. Vitellogeneze zahrnuje produkci specifických samičích (fosfo)lipoglykoproteinů - vitellogeninů a jejich transport do oocytů. Vitellogeniny se skládají z podjednotek a jejich molekulová hmotnost je několik set kDa. Výsledkem vitellogeneze je produkce zralého oocytu. Je to proces, který je zahájen v době, kdy se vajíčko nachází v terminální části ovariooly, ale jeho hlavní část probíhá ve vitelláriu. Vitellogeniny jsou syntetizovány v trofocytech v tukovém tělese nebo vzácně také v ováriích (někteří brouci a vyšší dvoukřídli). Trofocyty prodělávají během vitellogenézy značné cytologické změny. Tyto buňky normálně slouží k ukládání zásobních tuků a glykogenu, ale s nastupující vitellogenézou se mění na buňky s obrovskou proteinovou produkcí. Prodělávají tři vývojové fáze:

1. previtellogenní fáze - buňky obsahují velké tukové inkluze, glykogen a mají malé jádro
2. vitellogenní fáze - buňky mají velký obsah drsného endoplazmatického retikula (RER) a Golgiho aparátu, velké jádro a laločnatá jádérka. Na RER dochází k intenzivní syntéze vitellogeninů (**obr. 5**)

3. terminální fáze - buňky mají velký obsah lysozymů

Po vytvoření proteinového základu jsou molekuly vitellogeninů glykosilovány nebo fosforylovány a navazují se na nich tukové komponenty. Poté jsou vyloučeny do hemolymfy a transportovány do ovárií, kde vstupují endocytózou s pomocí specifických receptorů do oocytů. Místem vstupu jsou zpravidla specifické oblasti na bázi oocytárních mikroklků v místech krytých specifickou bílkovinou - klatrinem. Po vstupu se vitellogeniny oddělují od receptorů a vytváří proteiny zvané - vitelliny. Jejich chemické složení se může od vitellogeninů lišit. Vitelliny vytváří žloutková zrna, ve kterých jsou dlouhodobě uložena v

krystalické formě. Do oocytů jsou během vitellogenézy transportovány také tukové kapénky pocházející z folikulárních buněk nebo z trofocytů z tukového tělesa.

U Dipter dochází k syntéze vitellogeninů přímo ve folikulárních buňkách ovarii. Celý proces ale probíhá podobně jako je tomu v případě syntézy vitellogeninů v trofocytech tukového tělesa (**obr. 6**).

Během embryonálního vývoje jsou vitelliny využívány a slouží jako hlavní výživný zdroj pro vyvíjející se embryo.

### **11.5.1. Řízení procesu vitellogeneze**

Řízení procesu vitellogeneze je složitý nervově a hormonálně řízený proces, na kterém se podílí všechny skupiny hmyzích hormonů - JH, ekdysteroidy i neurohormony. U různých druhů hmyzu se v tomto procesu vyskytují určité odchylky - v zásadě však můžeme mechanismus řízení vitellogeneze rozdělit na dvě skupiny. U jedné skupiny, kam patří většina druhů hmyzu kromě Dipter, hraje hlavní roli v řízení syntézy vitellogeninu (Vg) v tukovém tělese juvenilní hormon (JH), u druhé skupiny reprezentované zástupci Dipter hrají tuto roli ekdysteroidy. Neurohormony v tomto procesu hrají obecně vedlejší, i když také nezanedbatelné role:

*1. skupina - většina druhů hmyzu - (obr. 7)* signálem pro spuštění syntézy Vg bývá přítomnost potravy (zpravidla postačuje její vůně) nebo také signály související s pářením. Tyto signály jsou registrovány mozkiem a vedou ke stimulaci produkce JH z corpora allata prostřednictvím adenotropního neurohormonu - allatotropinu. JH působí přímo na stimulaci syntézy Vg v trofocytech tukového tělesa tím, že ovlivňuje expresi příslušných genů. Syntéza Vg tak zahrnuje klasickou mašinerii typickou pro sekreční bílkoviny a představuje model homonálně regulované genové exprese. Odtud je pak Vg transportován do vyvíjejících se oocytů. Vlastní vstup Vg do oocytů je zajištěn pomocí specifických receptorů (viz kap. 11.5.), jejichž činnost je také řízena JH. Pouze oocyt ošetřený JH je schopen přijímat tento transportovaný Vg. Speciální faktor produkovaný terminálním oocytem u většiny druhů hmyzu navíc zajišťuje, že pouze terminální oocyt akumuluje Vg, zatímco mladší oocyty jsou inhibovány. Ukončení syntézy Vg je zahájeno stimuly z terminálního oocytu, které iniciují produkci adipokinetického hormonu (AKH) z corpora cardiaca. AKH pak inhibuje produkci Vg přímo v tukovém tělese. Spuštění procesu mobilizace lipidů z tukového tělesa prostřednictvím AKH v tomto případě nehrozí, protože inhibice syntézy Vg je spuštěna již při 10% množství AKH nutného ke spuštění mobilizace lipidů nebo jiného zdroje energie.

Vitellogeneze je v širším slova smyslu stimulována nejen JH, ale i gonádotropními hormony - ovary maturing parsin (OMP) a egg development neurohormone (EDNH), které podobně jako u Dipter (viz níže) stimulují ovaria k produkci ekdysonu. OMP indukuje také expresi vitellogeninového genu, i když tento mechanismus není zcela jasný.

Vitellogeneze může být na druhé straně také inhibována - oostatickými hormony (viz kap. 10.2.3.3.)

2. skupina - Diptera - (**obr. 8**) jak již bylo naznačeno, v řízení procesu vitellogeneze u Dipter hraje důležitou roli ekdyson (E). Protože však prothorakální žlázy u imag chybí, je produkce E zajištěna přímo folikulárními buňkami ovariol. Tato produkce je spuštěna gonádotropním neurohormonem - EDNH (egg development neurohormone) uvolňovaným z mozkových neurosekretorických buněk. Uvolnění tohoto hormonu je stimulováno naplněním střeva krví, tedy příjmem potravy. Tento hormon je však schopen stimulovat k produkci E pouze takové folikulární buňky, které byly již dříve ošetřeny JH. JH se uplatňuje tedy i v tomto procesu řízení vitellogeneze, ale nehraje zde roli v řízení genové exprese. Ta připadá E, který se v tukovém tělese mění na 20-OH ekdyson, a který reguluje syntézu Vg v trofocytech. U Dipter (ale i některých brouků) jsou navíc Vg syntetizovány také v ovariálních buňkách - v tomto případě se Vg označuje jako - žloutkový protein (yolk protein). Ostatní kroky řízení vitellogeneze jsou u Dipter podobné výše popsanému procesu.

## **11.6. Vajíčka a jejich kladení**

Téměř všechny hmyz je - oviparní tj. klade vajíčka. Obecně platí, že vajíčko je rychle po ovulaci (tj. po uvolnění z ovariooly) oplodněno a vykladeno. Ovulace je kontrolována nervově i hormonálně (**obr. 9**). Kladení pak představuje proces, kdy je vajíčko vypuzeno z genitálií ven (**obr. 10**), což je často spojeno s určitým typem chování jako je zahrabávání vajíček do substrátu, jejich kladení na substrát, do živočišných nebo rostlinných těl atd. Vajíčka jsou u hmyzu relativně velká - 0,2 až 20 mm. Hmyzí vajíčko je považováno za zralé, i když se ještě nachází v ovarii, ale už je ukončena tvorba jeho obalů. Obaly se dělí na:

1. primární obal - membrana vitellina - vzniká činností oocyty

2. sekundární obal - chorion - vzniká činností folikulárních buněk. Chorion se může dále dělit na - voskovou vrstvu, endochorion a exochorion (**obr. 10**). Tyto vaječné obaly mají několik funkcí - chrání embryo a zajišťují mu vhodné prostředí jako je vlhkost, teplota, bariera mikrobiální infekce a umožňují také výměnu plynů kyslíku a oxidu uhličitého a svou elasticitou usnadňují ovipozici. Vosková vrstvička je významná hlavně u druhů kladoucích vajíčka do suchého prostředí, protože zabraňuje ztrátám vody.

3. terciární obal - vzniká činností samičích akcesorických žláz. Tento obal je převážně bílkovinného charakteru a slouží k přilepení vajíček na substrát. U některých druhů bývá snůška vajíček s tenkými obaly obklopena - oothékou, která chrání vyvíjející se vajíčka před vysušením. U švábů je to kapsovitý, hnědě zbarvený útvar, u sarančat je oothéka pěnovitá atd.

U mnoha druhů hmyzu se vyvíjí speciální samičí orgán - ovipozitor (kladélko), které vzniká na 8. a 9. abdominálním článku, a které slouží ke kladení vajíček do vhodného substrátu (Thysanura, Odonata, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Orthoptera, Hemiptera

atd.). Kladélko se často může teleskopicky vysouvat a pronikat na místo určení. Je opatřeno řadou senzil (**obr. 9 a 10**), které informují matku o vhodnosti substrátu pro kladení. U některých Hymenopter (vosy, včely, mravenci) ztratilo kladélko původní význam a přeměnilo se na jedem vybavené žihadlo (viz. kap. 12).

### **11.7. Netradiční způsoby rozmnožování hmyzu**

1. Partenogeneze – vývoj z neoplozeného vajíčka. Je výhodná pro rychlé rozmnožování za konstantních podmínek, pokud se ale podmínky změní výhoda se rychle mění na nevýhodu. Partenogeneze je zaznamenávána u mnoha hmyzích řádů, klasickým příkladem jsou mšice.

2. Živorodost – v tomto případě se vajíčko vyvíjí uvnitř samice; vylíhlá larva je buď vypuzena ven nebo se dál vyvíjí v těle samice. Pokud larva zůstává v těle samice, tak se vyživuje sekretem přídatných pohlavních žláz nebo produkty specializovaných folikulárních buněk případně získává výživu z hemocélu nebo tukového tělesa. Živorodost je známá u řady druhů Dipter.

3. Polyembryonie – během ní se embryo z normálně oplozeného vajíčka rozdělí na několik až několik tisíc dalších embryí. Geneticky jsou embrya vlastní kopie, ale na rozdíl od partenogeneze se liší od matky. Polyembryonie má rysy jak pohlavního tak nepohlavního rozmnožování. Polyembryonie byly popsána u Hymenopter.

4. Pedogeneze – je rozmnožování v larválním stádiu a je v zásadě partenogenetické, protože larvy nemají pohlavní orgány pro páření. Pedogeneze je známá u mšic a Dipter.

5. Hemocelická inseminace – zvláštní způsob páření, který se vyskytuje u některých ploštic. Samec neprovádí kopulaci do genitálií samice, ale propíchne samici integument – buď kdekoli nebo na specializovaném místě (**obr. 11**) – a spermie předá do hemolymfy. Ty se pak hemocélem dostanou do ovárií, kde oplodní vajíčka.