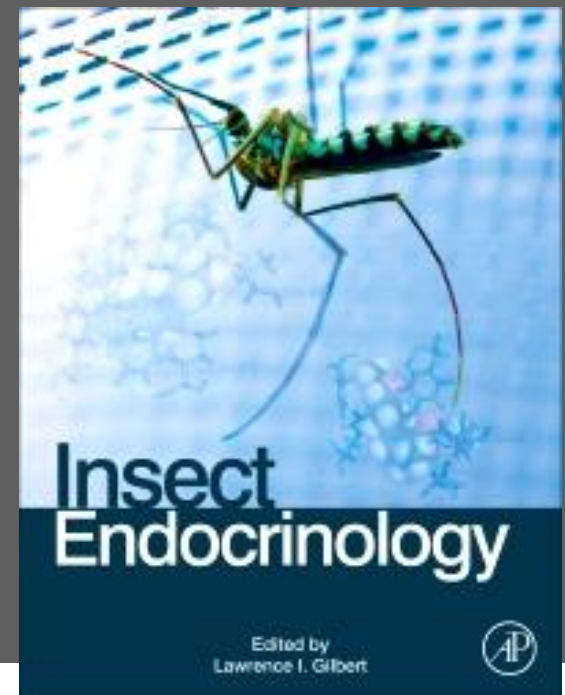
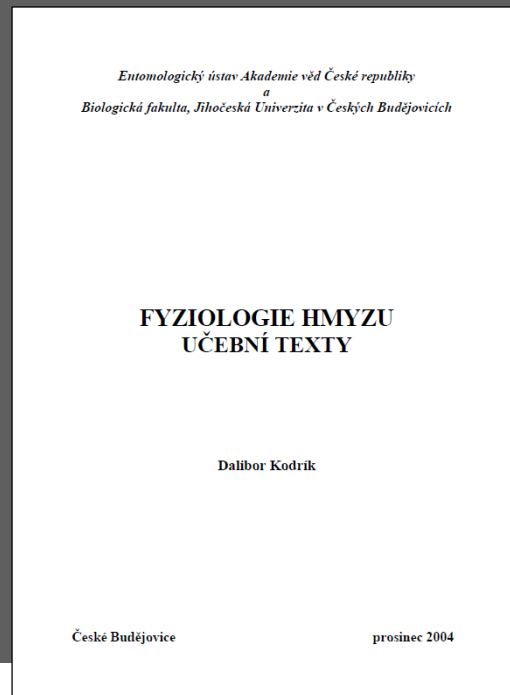
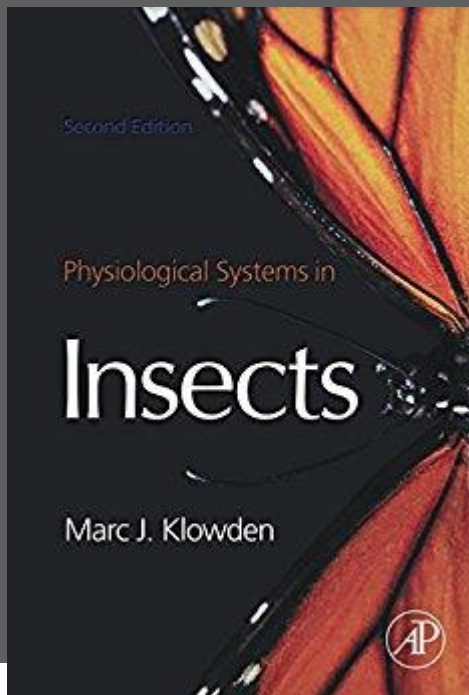


Hormony bezobratlých

Physiological systems in insects: Marc J. Klowden. Second edition, ISBN: 978-0-12-369493-5.
Fyziologie hmyzu: Dalibor Kodrlik. JU.
Insect Endocrinology: Lawrence I. Gilbert. First edition 2012, ISBN: 978-0-12-384749-2.



Hormony bezobratlých a obratlovců

Nejdokonalejší soustava žláz s vnitřní sekrecí se mezi bezobratlými vyvinula u **korýšů a hmyzu**.

- bezobratlí mají mnoho neurohormonů, obratlovci jen pár (např. oxytocin nebo vasopresin)
- bezobratlí mají málo pravých hormonů
- obě skupiny mají mnoho peptidických hormonů
- stejné strukturní typy hormonů
- množství stejných látek má i stejný účinek (**hormony mohou mít vliv i na jedince z jiné živočišné skupiny**)

Typy hormonů bezobratlých a jejich tvorba

Nervy – neurotransmitery

Neurosekreční buňky – neurohormony

Endokrinní žlázy – pravé hormony

- 1) **Steroidní hormony** (ekdysteroidy - ekdyson, 20-hydroxyekdyson, makisteron A a další)
- 2) **Sesquiterpeny** (juvenilní hormony)
- 3) **Peptidové hormony** (MIH, RPCH)
- 4) **Biogenní aminy** (oktopamin, tyramin, serotonin – primárně neurotransmitery, ale mají v organismu rozsáhlejší účinky)
- 5) **Eikosanoidy** (prostaglandin a další)

Modulace: syntéza, uvolňování, degradace, množství a specificita receptorů

Endokrinní soustava korýšů



Endokrinní soustava koryšů

1) Neurosekreční komplex očního stvolu:

- **X-orgán** (neurosekreční buňky) > axonální transport > **sinusová (splavová) žláza** (neurohemální) > hemolymfa

2) Suboesophageální - postkomisurální soustava:

- **suboesofageální ganglium** > axony > **postkomisurální žláza** (neurohemální) > hemolymfa

3) Perikardiální soustava:

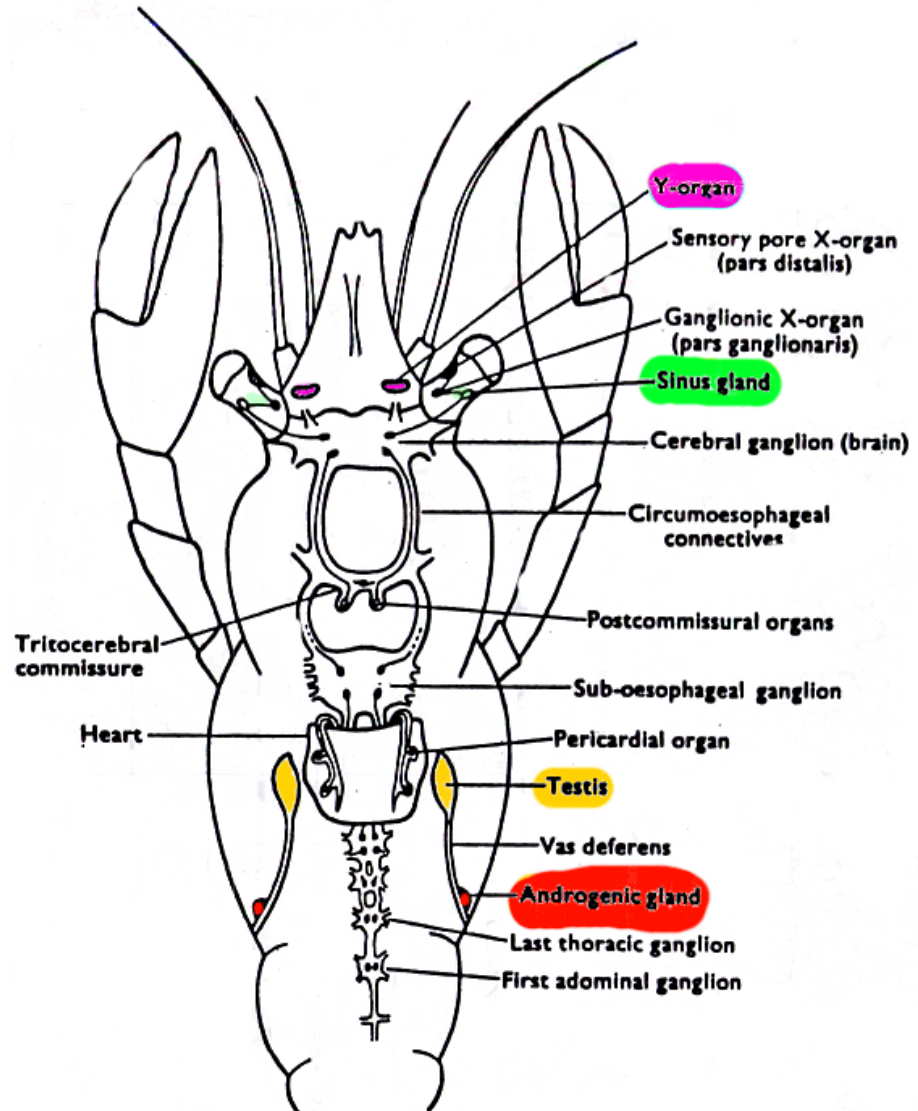
- osrdečník > **perikardiální orgán** (neurohemální)

4) Párový Y-orgán (epiteliální endokrinní žláza)

- 20-hydroxyekdyson

5) Androgenní žláza

- samci



Endokrinní soustava korýšů

- X-orgán: **moult inhibiting hormone (MIH)** > inhibice Y-orgánu
hormon inhibující androgenní žlázu > inhibice spermatogeneze a vývoje sekundárních pohlavních znaků
- Y-orgán: **20-hydroxyekdyson** (stejná funkce jako u hmyzu; MIH x PTTH)
- X-orgán + postkomisurální soustava: **chromatoforotropiny (RPCH)**



Endokrinní soustava korýšů

Moult inhibiting hormone (MIH)

- polypeptidový neurohormon (74-79 AMK v závislosti na druhu + signální peptid 22-35 AMK)
- MIH receptor v plazmatické membráně buněk Y-orgánu (ligand-binding studie); nebyl však zatím strukturně popsán
- vnitrobuněčný signál přes cGMP, cAMP nebo obojí
- odtok Ca^{2+} z Y-orgánu blokuje tvorbu ekdysteroidů
- v cílové buňce ovlivňuje aktivitu PDE (Ca^{2+} /kalmodulin závislá) > ekdysteroidy se tvoří, pokud je aktivní

Red pigment concentrating hormone (RPCH)

- oktapeptid (pGlu-Leu-Asn-Phe-Ser-Pro-Gly-Trp-NH₂)
- **RPCH/AKH rodina**
- RPCH-imunopozitivní buňky očního stvolu, mozku a břišního nervové pásky (suboesophageální, hrudní a abdominální ganglion)
- přesuny pigmentů, regulace zrání vaječníků, vitellogeneze, mobilizace energetických zásob

Endokrinní soustava hmyzu



Endokrinní soustava hmyzu

1) Retrocerebrální komplex

- neurosekretorické buňky mozku, corpora cardiaca, corpora allata
- někdy propojeny i s prothorakální žlázou v tzv. **ring gland** (Weismann's ring)
- monopolární neurony – tvorba hormonů v těle neuronu > asociace s proteiny a tvorba membránově vázaných sekrečních granul > exocytóza (synaptoidy) > uvolnění v místě syntézy nebo v neurohemálních orgánech

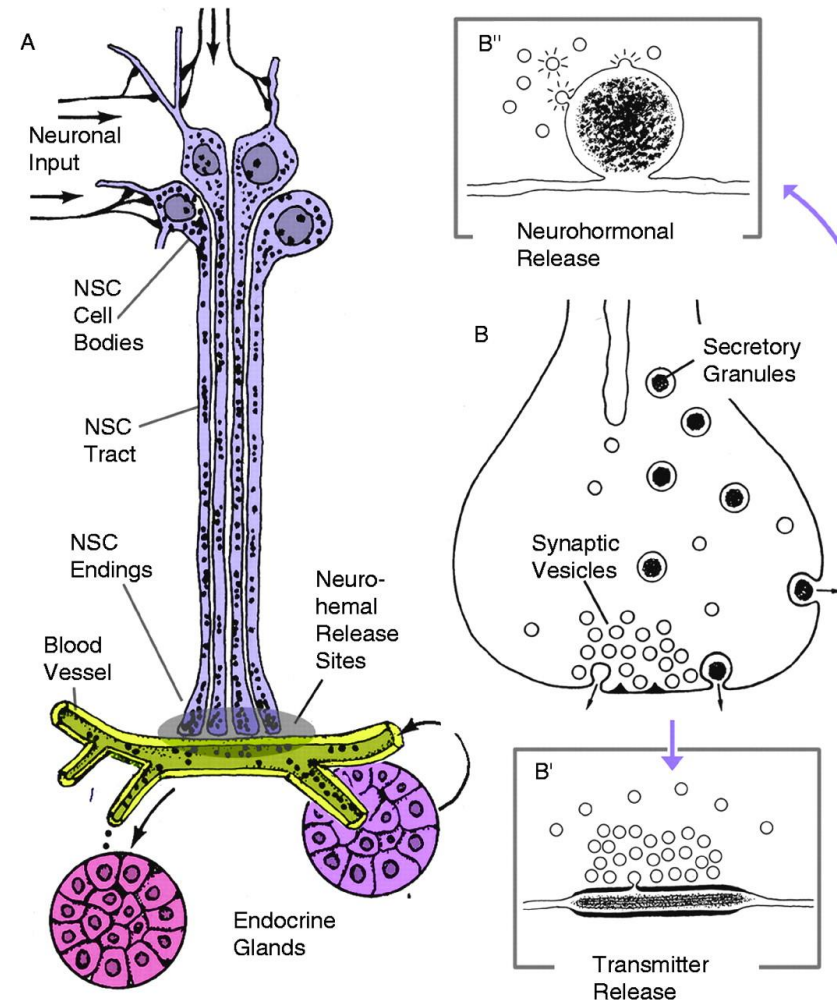
2) Prothorakální žláza (PG)

- párová
- prothorax a hlava; **chybí u imag**

3) Neurosekretorické buňky ostatních ganglií

4) Endokrinní buňky střeva

5) Epitracheální buňky (ecdysis triggering hormone)



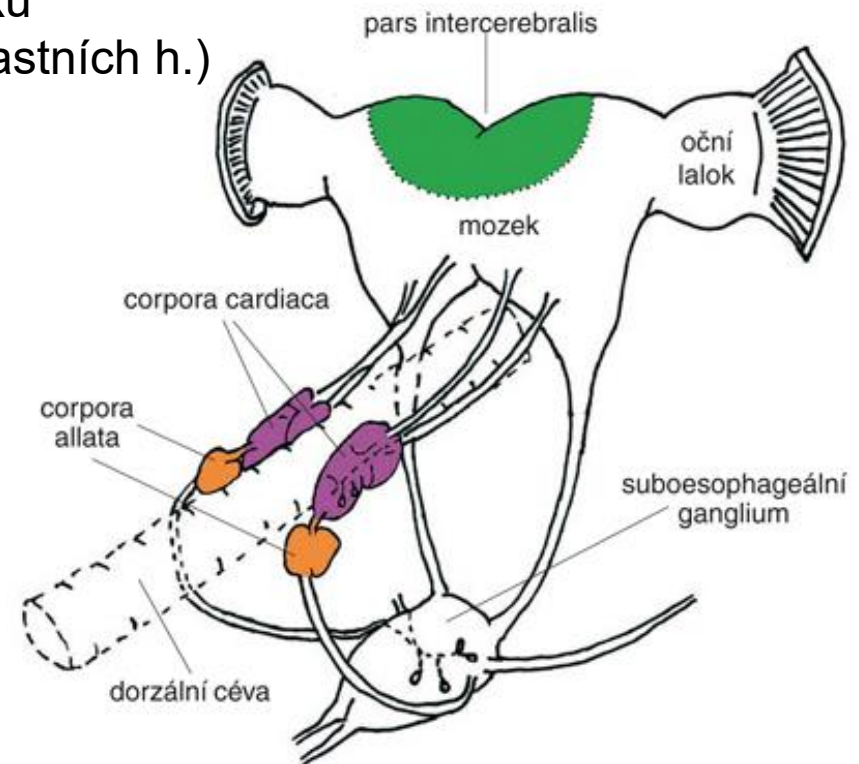
Neurohemální orgány hmyzu

Corpus cardiacum (corpora cardiaca, kardiální tělíska)

- hlavní neurohemální orgán z ektodermu
- posteriorně od mozku, v kontaktu s aortou
- axony mediálních (MLC; pars intercerebralis) a laterálních (LNC; umístění variabilní) neurosekrečních buněk mozku
- storage lobe a glandular lobe (tvorba vlastních h.)

Uvolňuje a syntetizuje:

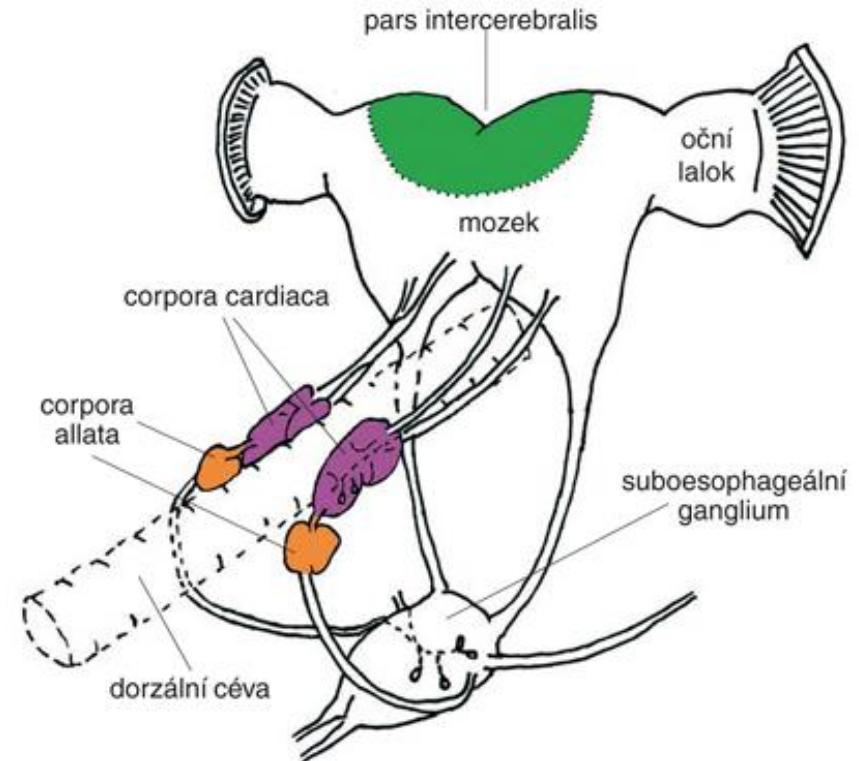
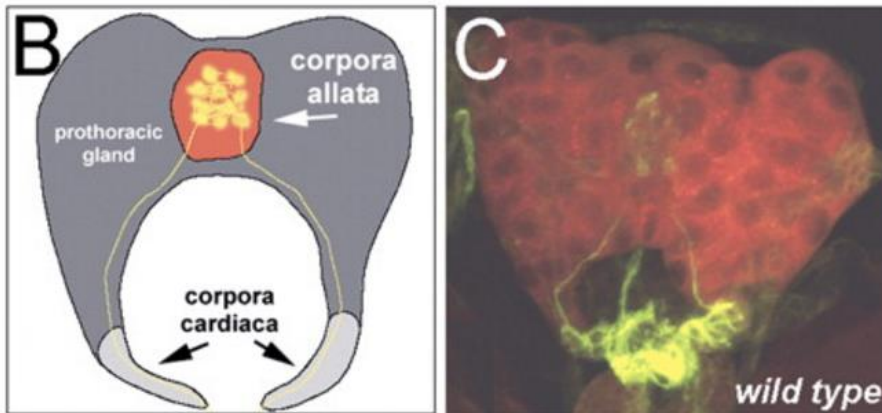
- PTTH
- AKH
- ovarian ecdysteroidogenic hormone
- neuroparsiny
- myotropiny
- pheromone biosynthesis activating neuropeptide (PBAN)



Neurohemální orgány hmyzu

Corpus allatum (corpora allata, přilehlá tělíska)

- posteriorní oblast hlavy v blízkosti hltanu
- někdy splývá v **ring gland/prstencovou žlázu** (Diptera, Hemiptera)
- ektodermální původ
- buňky s hladkým ER (cholesterol, terpenoidy)
- inervace z mozku a suboesophageálního ganglia



Produkce:

- juvenilní hormony (JH)

Endokrinní systém hmyzu – hlavní hormony

Steroidy:

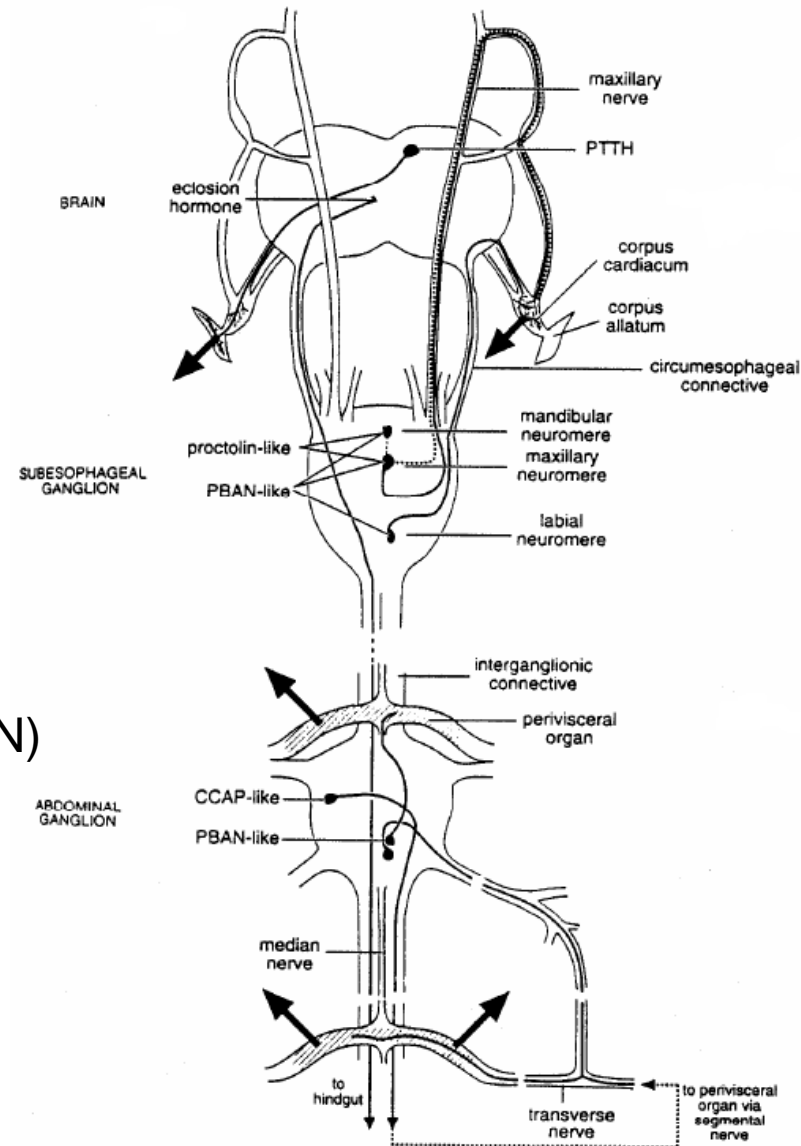
- ecdysteroidy (PG, gonády, epidermis)

Terpenoidy:

- JH (CA)

Peptidy a proteiny:

- PTTH (protein; mozek)
 - ekložní hormon (EH; mozek)
 - pre-ecdysis triggering h. (PETH; Inka cells)
 - ecdysis triggering h. (ETH; Inka cells)
 - burzikon (mozek a nervová páska)
 - pheromone biosynthesis activating n. (PBAN)
 - AKH (CC)
 - crustacean cardioactive peptide (CCAP)
- a mnoho dalších (popsány stovky)



Endokrinní systém hmyzu – neuropeptidy

Skupiny neuropeptidů podle kódování v genomu:

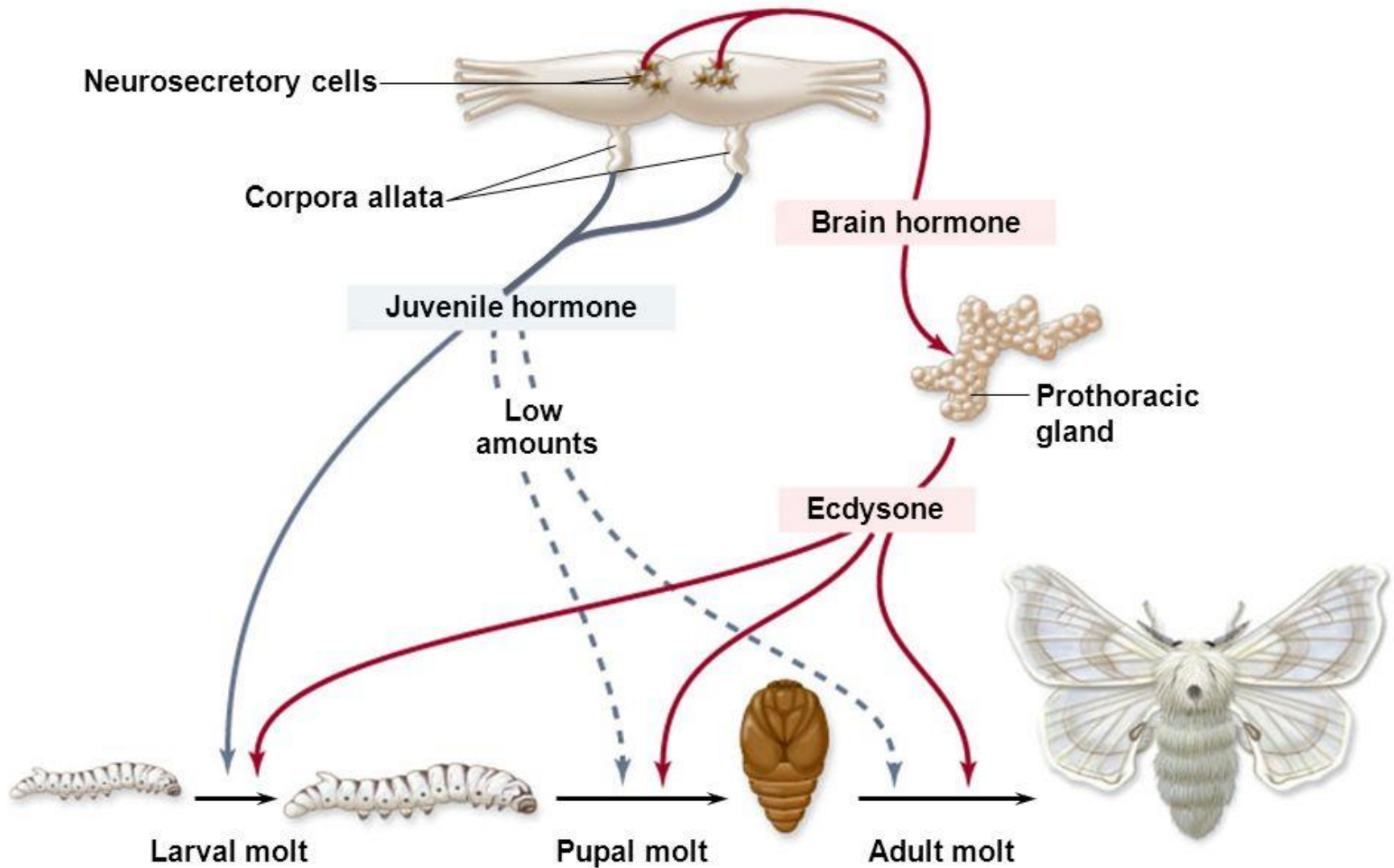
- 1) Preprohormony obsahující signální peptid a neuropeptid (EH, neuroparsin)
- 2) Preprohormony obsahující signální peptid, neuropeptid a další strukturně nepříbuzné peptidy (AKH + bombyxiny)
- 3) Preprohormony obsahující signální peptid a řadu kopií stejného nebo podobného neuropeptidu (izoformy; např. allatostatiny)

Skupiny neurohormonů podle funkce:

- adenotropní, gonádotropní, morfogenetické, chromotropní, metabolické a homeostatické, myotropní, etotropní atd.
- obvykle pleiotropní účinek

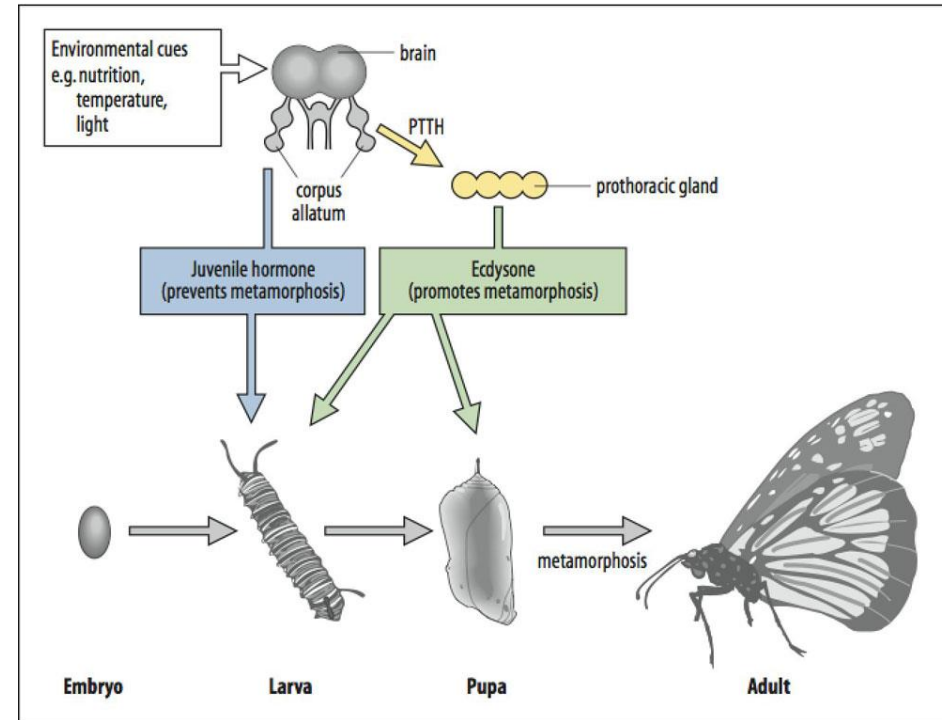
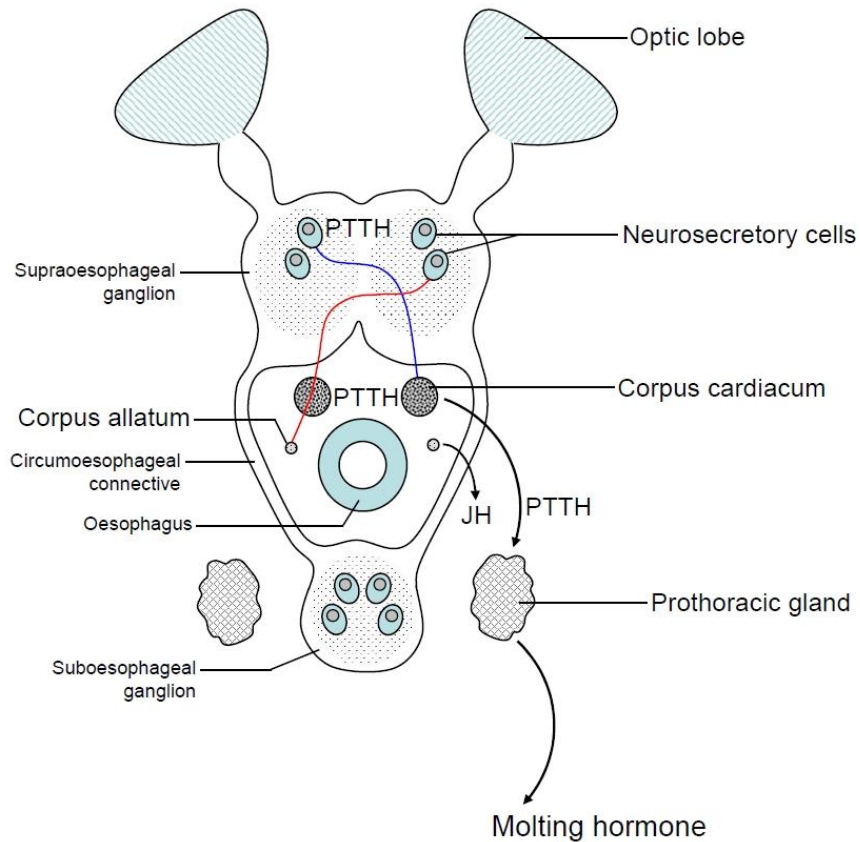
Metamorfóza hmyzu

Copyright © The McGraw-Hill Companies, Inc. Permission required for reproduction or display.



Metamorfóza hmyzu

Neurohaemal control of molting in insects



Hormony řídící metamorfózu, vývoj a růst

1. Prothoracikotropní hormon (PTTH) a bombyxin
2. prothoracikostatický hormon (PTSH)
3. Allatostatiny a allatotropin
4. PBAN I, II, III (pheromone biosynthesis activating neuropeptide)
5. Ekložní hormon a *ecdysis triggering hormone* (ETH)
6. Burzikon
7. Faktory regulující puparizaci much
8. Diapauzní hormon

Metamorfóza hmyzu

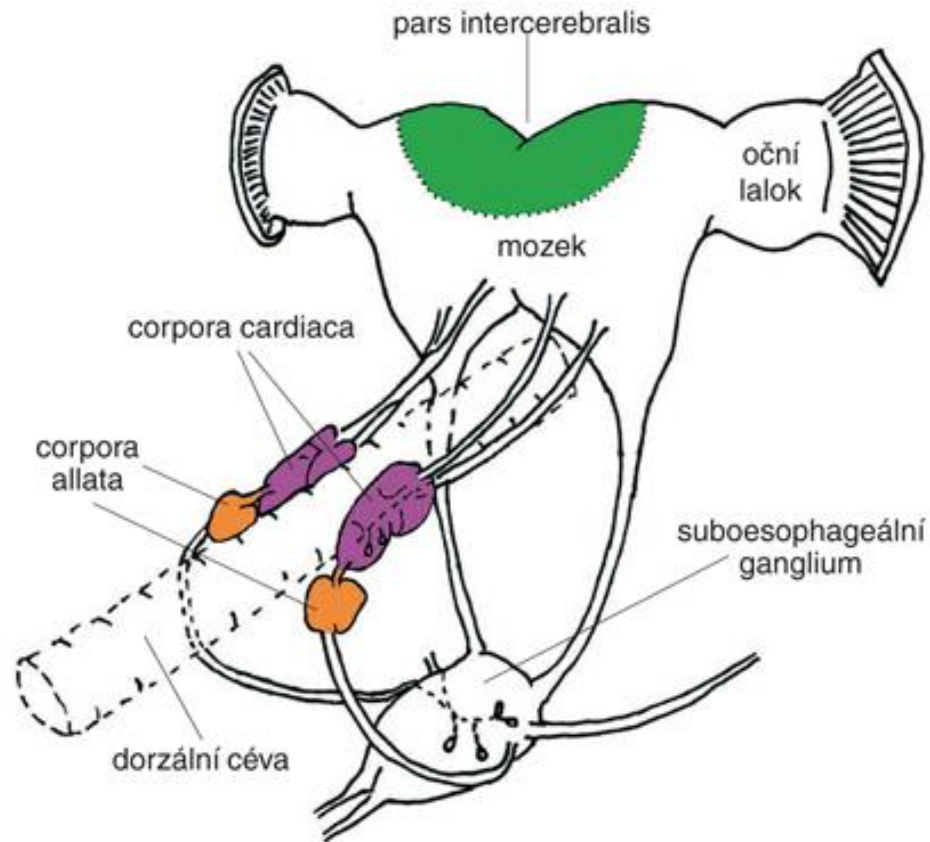
TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

Hormone	Type of molecule	Type of signal	Site of secretion	Major target tissue	Action
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	Protein (~5000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain, with axon terminals extending to corpora allata	Prothoracic glands	Initiates molting (ecdysis) by stimulating release of ecdysone from prothoracic glands
Ecdysone (molting hormone)	Steroid	Endocrine	Prothoracic glands in larva/nymph; ovary in adult	Epidermis in larva/nymph; fat body in adult	When activated to 20-hydroxyecdysone, promotes cellular mechanisms to digest old cuticle and synthesize new one; stimulates production of yolk proteins in adult
Juvenile hormone (JH)	Terpene (fatty-acid derivative)	Endocrine	Corpora allata	Epidermis in larva/nymph; ovary in adult	Opposes formation of adult structures and promotes formation of larval/nymphal structures; functions as a gonadotropin in the adult
Ecdlosion hormone (EH)	Peptide	Neuroendocrine	Brain	Inka cells, possibly others	Promotes PETH and ETH secretion from Inka cells
Pre-ecdysis triggering hormone (PETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates motor programs to prepare for shedding the cuticle
Ecdysis triggering hormone (ETH)	Peptide	Endocrine	Inka cells of tracheae	Neuronal circuits in brain	Coordinates final motor programs for escaping from old cuticle
Bursicon	Large protein (~35,000 molecular weight)	Neuroendocrine	Brain and nerve cord	Cuticle and epidermis	Tans and hardens new cuticle

Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

Prothoracikotropní hormon (PTTH)

- první objevený hmyzí hormon
- produkce **neurosekreční buňky v mozku**
- axonální transport
- vyléván v neurohemálních orgánech (corpora cardiaca/allata)
- vývoj a kontrola metamorfózy



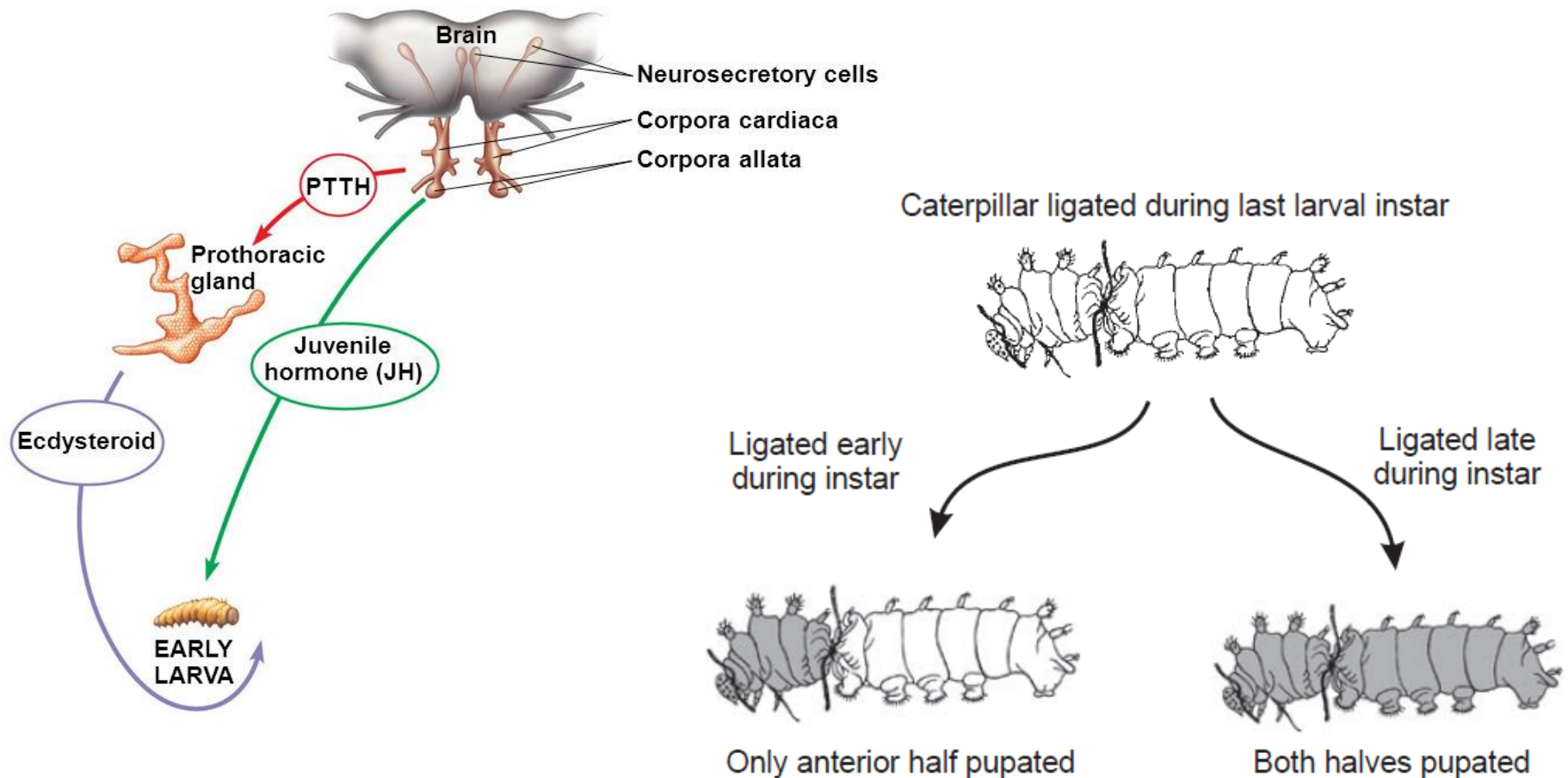
Prothoracikotropní hormon (PTTH): syntéza a uvolnění

- signální peptid + 2kDa peptid + 6kDa peptid + PTTH sekvence
 - z prekursoru 224 AMK odštěpena podjednotka 109 AMK (22-30 kDa)
 - **podobný inzulinu**, polární
 - aktivní molekula je homodimer o dvou identických řetězcích
 - disulfidické vazby
-
- neurohemální orgán **CC** nebo CA (Lepidoptera)
 - *Rhodnius*: napití krve (důležitý objem, ne výživná hodnota) > roztažení zadečku > podráždění receptorů > produkce PTTH v mozku
 - fotoperioda (*Manduca sexta*; diapauza kukel), teplota (*Hyalophora cecropia*), nervové stimuly



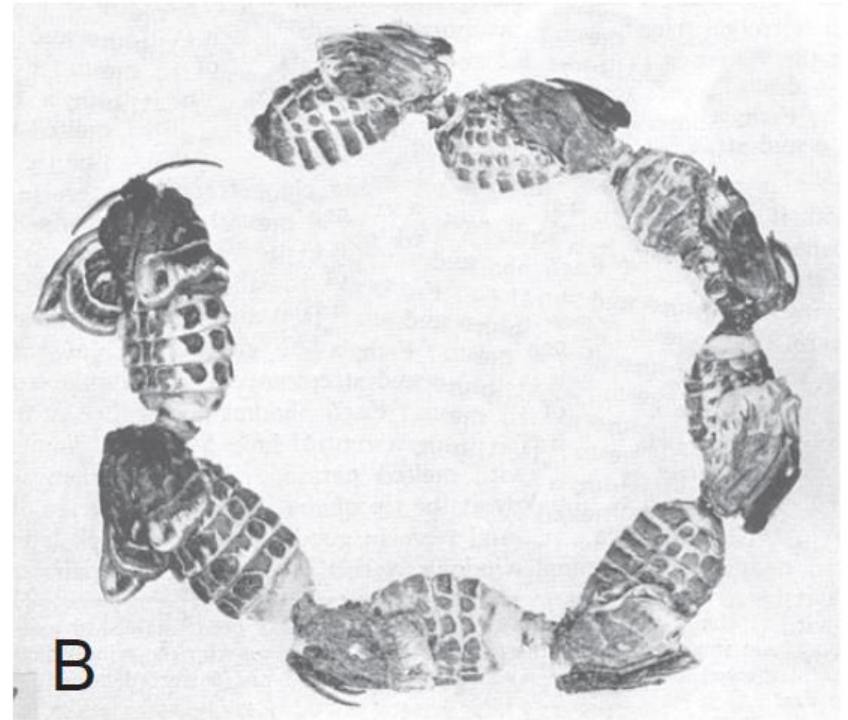
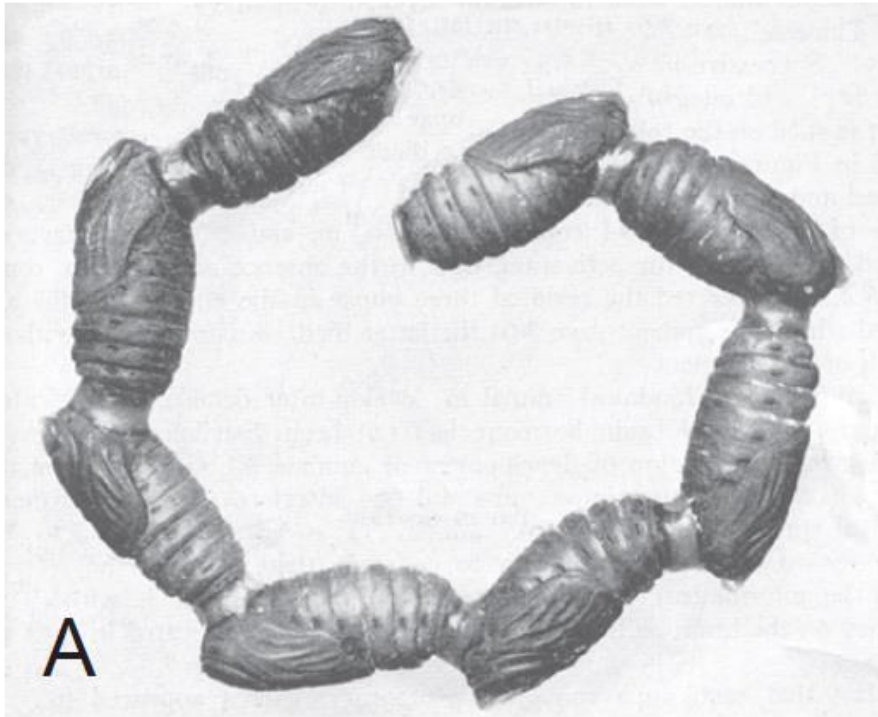
Prothoracikotropní hormon (PTTH): působení

- aktivuje prothorakální žlázu a produkci ekdysonu
- receptor PTTH zatím není znám; jeden nebo více druhých posílů (cAMP / Ca^{2+} / kalmodulin a fosforylace specifických proteinů, např. ribozomální protein S6 a β -tubulin > ovlivnění translace a buněčného dělení)



Prothoracikotropní hormon (PTTH): působení

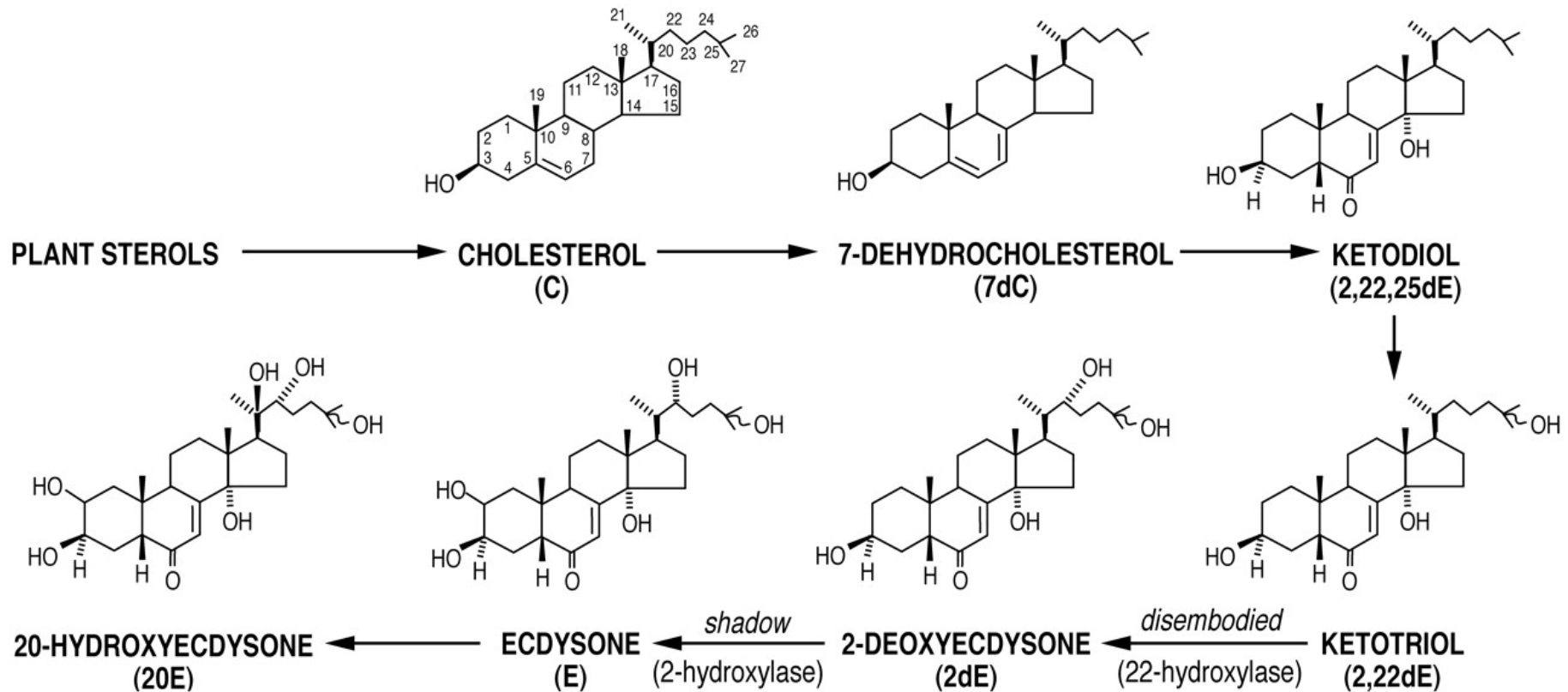
Co dokáže jeden mozek? (Williams 1952)



Přeměnu (B) vyvolala implantace jednoho mozku do první kukly bez mozku (A).

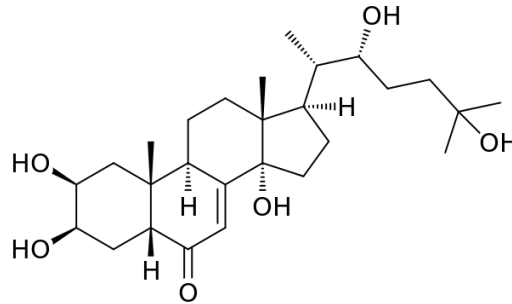
Ekdysteroidy (moulting hormones)

- nepolární (vstupují do buněk a vážou se na jaderné receptory)
- odvozeny od cholesterolu (ekdyson, 20-hydroxyekd., makisteron A a další)
- řídí přeměnu, svlékání embryí, larev, nymf a reprodukci dospělců

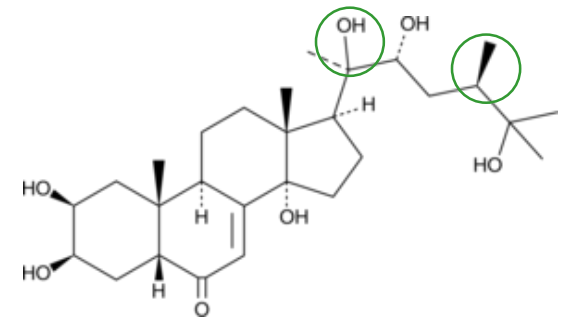


Ekdysteroidy: syntéza a uvolnění

- **ekdyson (E)** ketoskupina na B kruhu a 5 OH skupin
- E prohormonem **20-E** (pravý svlékací hormon)
- E homolog **makisteronu A** (24-metyl-20-hydroxyekdyson; např. Heteroptera, Hymenoptera, Diptera)



ekdyson



makisteron A

Syntéza a transport:

- zdrojem cholesterol
- **zoofágové x fytofágové** (sitosterol, stigmasterol, kamposterol > dealkylace nebo využití jen makisteronu A)
- PTTH > PG > exocytóza do hemolymfy
- larvy: prothorakální žláza
- dospělci: akcesorické žlázy (hlavní zdroj E), epiteliální buňky a ovariální folikuly
- transport ve vazbě na přenašeč i volně (\uparrow OH > dostatečně rozpustné)
- přeměna E na 20-E ve tkáních (tukové těleso, střevo, ovária...)

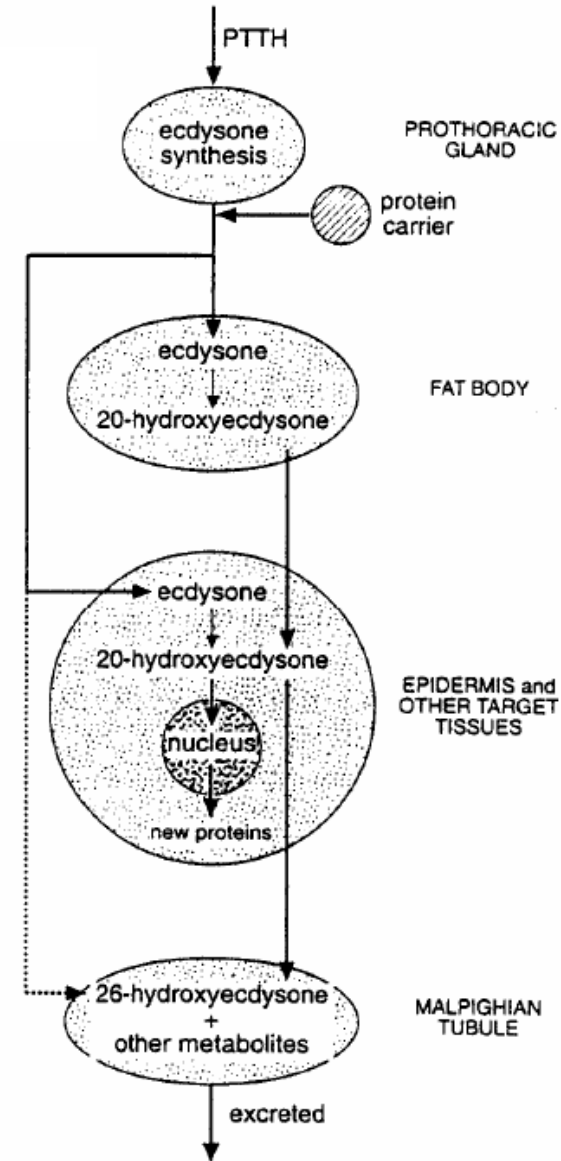
Ekdysteroidy: působení a regulace

Účinek:

- u larev cílová tkáň epidermis, dospělci tukové těleso
- typicky steroidní působení
- jaderné receptory (ekdysteroid receptor) – nekovalentní dimery EcR/USP (ultraspiracle protein, homolog RXR)
- kontrola exprese stovek genů (např. DOPA dekarboxyláza)

Regulace:

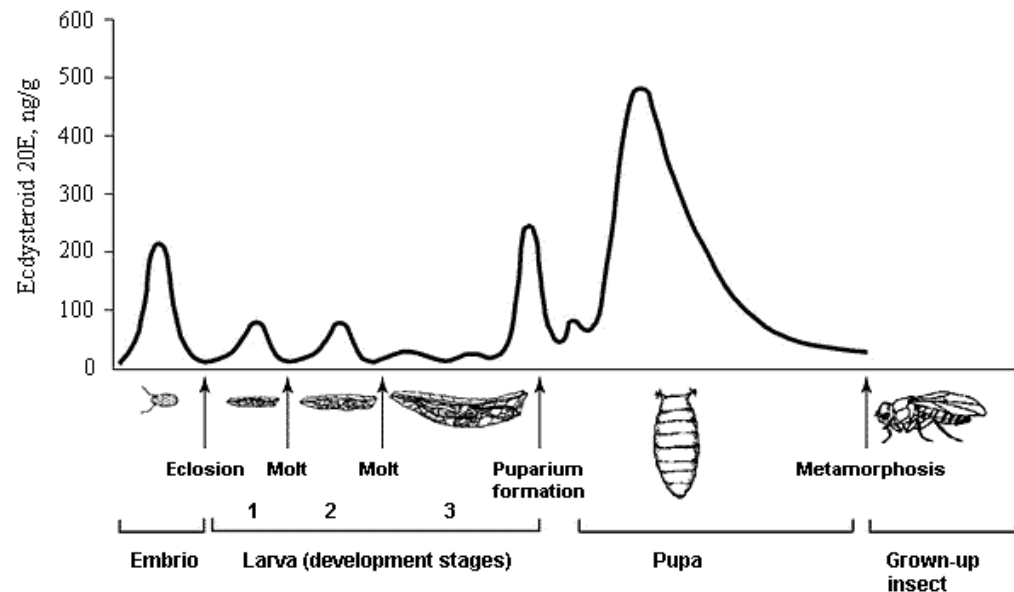
- stimulem PTTH z CA (aktivace RAS/ERK dráhy)
- ovariální ekdysteroidogenní hormon (OEH) u samic
- u některých druhů Sarcophaga a Lepidoptera inhibiční hormon prothoracikostatin (PTSH)
- složité molekuly = rozsáhlý metabolismus (hydroxylace, oxidace, redukce, štěpení postranního řetězce, tvorba konjugátu a hydrolýza konjugátu ze zásoby)
- u fytofágů část metabolismu jako nutná ochrana před fyto steroidy
- exkrece



Ekdysteroidy: funkce

Metamorfóza:

- u larev roste titr v hemolymfě před apolýzou staré kutikuly, maximum během apolýzy
- cirkadiální změny souvisí s titrem PTTH
- larva-imago: Hemimetabola - velká dávka ekdysteroidů
Lepidoptera - často dvě dávky ekdysteroidů (E : 20-E, 1 : 1 > reprogamace larválního vývoje a změna chování; 1 : 5 > spouští svlékání larvy a přeměnu na pupu)
- u kukel spouští dávka ekdysteroidů přeměnu v imago; během diapauzy je tato dávka pozdržena



Ekdysteroidy: funkce

Reprodukce:

- syntéza v ováriích a ukládání konjugátů do vajíček > embryonální svlékání
- zvýšení syntézy vitellogeninů v tukovém tělese a jeho sekrece do hemolymfy (20-E; Diptera)
- stimulace meiózy, zrání oocytů a ovipozice
- spermatogeneze a tvorba spermatoforu (samci mají ekdyst. obvykle méně)

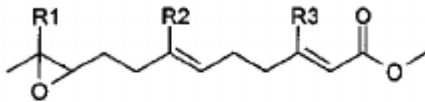
Metabolismus a diapauza:

- stimulace proteosyntézy apod.
- ve spojitosti s výše uvedenými funkcemi

Juvenilní hormony (JH)

- dříve neotenin
- patří mezi terpenoidy (sesquiterpeny, deriváty farnezu)
- nepolární (vstupují do buněk a vážou se na jaderné receptory)
- JH-I, JH-II, **JH-III**, JH-O, 4-methyl-JH-I, kyselina juvenilního hormonu, methyl farnezoát (výskyt podle druhu)
- strukturně a účinkem podobné retinoidům (také sesquiterpeny)

Insect Juvenile Hormones



JH O : R1 = Et , R2 = Et , R3 = Et

JH I : R1 = Et , R2 = Et , R3 = Me

JH II : R1 = Et , R2 = Me , R3 = Me

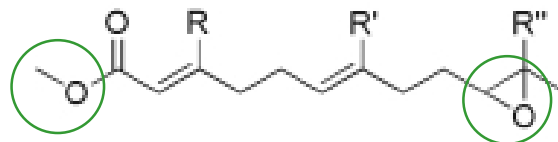
JH III : R1 = Me , R2 = Me , R3 = Me

JH I		Lepidoptera
JH II		Lepidoptera
JH III		Most insect orders
JH III bisepoxide (JHB ₃)		Higher dipterans (incl. <i>Drosophila</i>)
JH III skipped bisepoxide (JHSB ₃)		<i>Plautia stali</i> (Hemiptera)
Methyl farnezoate (MF)		Crustaceans and some higher dipterans

Juvenilní hormony (JH): syntéza a uvolnění

Syntéza a transport:

- **CA**
- sesquiterpenoid + epoxidová skupina + metylesterová skupina
- biosyntéza podobná syntéze cholesterolu
- citrát, acetyl-CoA, ATP, mevalonát... farnesyl difosfát > difosfatáza > farnesol > NAD⁺ dependentní dehydrogenáza > pharnesoic acid > metylace (pharnesoic acid methyl transferase) a epoxidizace (P450 dependent methyl transferase)
- rozdílná biosyntéza pro homoisoprenoidy (Lepidoptera) a isoprenoidy (JH-III)
- neukládají se, ale jsou přímo uvolněny do hemolymfy (mechanismus není zatím znám)
- lipophorin **juvenile hormone binding/carrier protein** (JHBP/JHCP)
- ve vazbě transportovány téměř všechny JH (ochrana před degradací)



Juvenilní hormony (JH): působení a regulace

Účinek:

- receptory pro JH zatím všechny přesně neidentifikovány (intracelulární proteiny methoprene-tolerant / germ cell-expressed)
- předpokládá se stejný mechanismus jako u steroidních hormonů

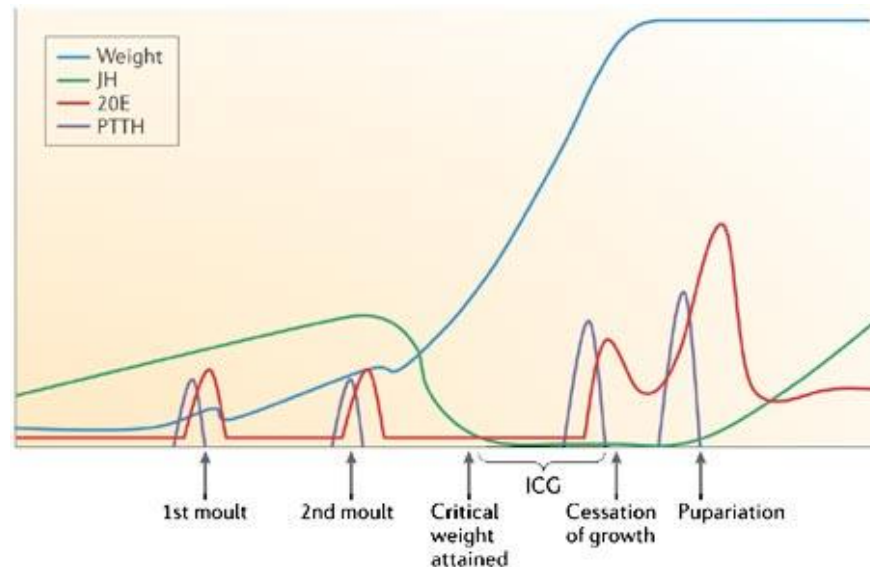
Regulace:

- **allatostatin** blokuje transport citrátu z mitochondrií a tedy i syntézu JH (parakrinní neurosekrece v mozku)
- **allatotropin** stimuluje syntézu JH
- vysoká koncentrace JH působí negativně zpětnovazebně (přes allatostatin)
- stimulační vliv gonád a páření
- nervové stimuly mohou být pozitivní i negativní v závislosti na druhu (např. u *D. melanogaster*: nervový signál > TGFβ > exprese genu pro enzym JH syntézy)
- deaktivovány v hemolymfě **JH esterázami** na kyselinu JH, u které je epoxidová skupina štěpena na diol **JH epoxid hydrolázami**. JH diol kináza dále zvyšuje rozpustnost produktu štěpení a napomáhá exkreci (Malpighické trubice).
- epoxidová hydratace, oxidace a konjugace ve tkáních

Juvenilní hormony (JH): funkce

Metamorfóza:

- embryogeneze, larvální svlékání, metamorfóza, larvální a imaginální diapauza (ukončení)
- JH brání reprogamaci mozku a tím nástupu metamorfózy, udržuje jedince v larválním stádiu
- přítomnost JH v kritických bodech vývoje x exprese genů pro metamorfózu
- kritická velikost těla > snížení titru JH
- musí být překonána jeho prahová koncentrace, ale pak už na konc. nezáleží
- autonomní účinek pouze na buňky v kontaktu



Juvenilní hormony (JH): funkce

Reprodukce:

- během larválního stádia inhibiční funkce, pak stimulují genovou expresi
- syntéza vitellogeninů, vývoj ovárií a oocytů
- stimulace akcesorických žláz dospělých samců k růstu a sekreci
- tvorba feromonů u samců a reprodukční chování obou pohlaví
- stárnutí (*D. melanogaster*)

Polymorfismus:

- sociální-kastový: vyšší titr při vývoji dominantních jedinců (včelí královny); primární jsou však zřejmě trofické stimuly (spolupráce s ekdysteroidy a neurohormony)
- fázový: solitérní x gregarinní sarančata (např. rozdílné zbarvení nebo velikost ovárií); vývoj partenogenetických samiček mšic



Juvenilní hormony (JH): funkce

- tvorba vitellogeninů u *Aedes aegypti*

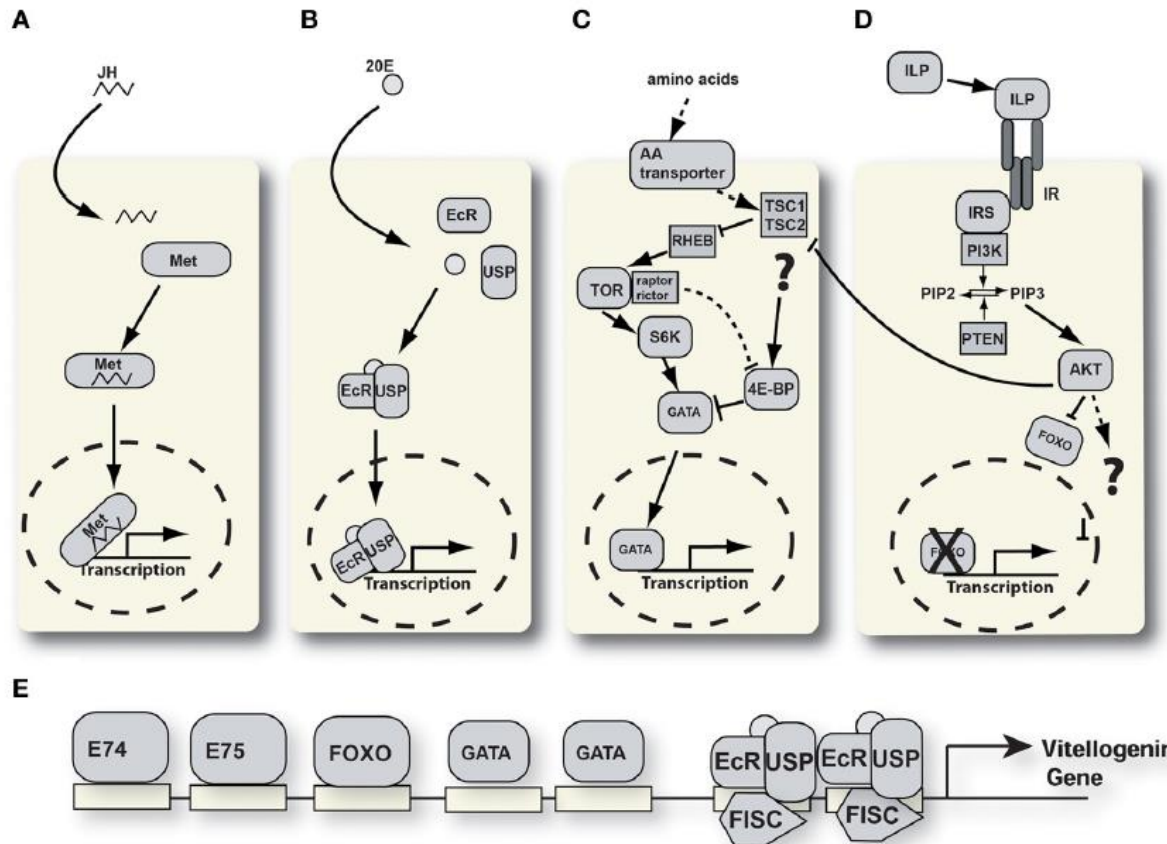


FIGURE 2 | Signaling pathways involved in YPP regulation. (A) Juvenile hormone signaling pathway. JH, juvenile hormone; Met, methoprene tolerant. **(B)** Ecdysone signaling pathway. 20E, 20 hydroxyecdysone; EcR, ecdysone receptor; USP, ultraspiracle. **(C)** Nutrient signaling pathway. 4E-BP, 4E-binding protein; TSC, tuberous sclerosis complex; RHEB, RAS homologue enriched in brain; S6K, S6 kinase; TOR, target of rapamycin. **(D)** Insulin-like

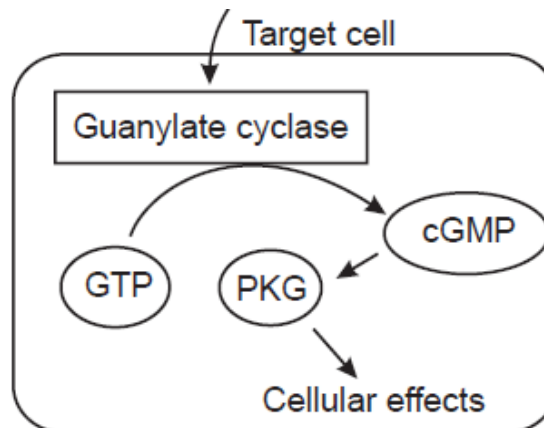
peptide signaling pathway. AKT, protein kinase B; FOXO, forkhead box protein O; ILP, insulin-like peptide; IRS, insulin receptor substrate; PI3K, phosphatidylinositol 3-kinase; PIP2, phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate; PIP3, phosphatidylinositol (3,4,5)-trisphosphate 3-phosphatase. **(E)** Schematic of the vg-A promoter with transcription factor binding sites.

Eklozní hormon (EH)

- polární peptid (62 AMK *Manduca sexta*)
- syntéza v mozku a břišní nervové pásce; část vylévána v hindgut
- stimulace vylitím a následným poklesem titru ekdysteroidů
- *D. melanogaster*:

97 AMK se signální peptidem > prohormon 73 AMK > produkty 36 a 62 AMK
(dva peptidy odvozené od stejného prekursoru, stejný nebo různý účinek?)

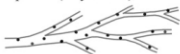
- působí v CNS prostřednictvím cGMP > cGMP-dependentní protein kináza > fosforylace dvou endogenních fosfoproteinových substrátů
- podporuje sekreci ETH, PETH (stimulace Inka cells), CCAP a bursikonu
- ETH dává signál k masivnímu uvolnění EH (pozitivní zpětná vazba > ekdyse)
- stimuluje svlékání, eklozi a eklozní chování



Ekdysi spouštěcí hormon (ecdysis-triggering hormone, ETH; pre-ecdysis triggering hormone, PETH)

- polární peptid (26 AMK *M. sexta*), homolog kardioaktivních peptidů (CAPs)
- syntéza v endokrinních **epitracheálních žlázách** podél spirakul (**Inka cells**)
- mezičlánek sekrece EH a spouštění ekdyse v mozku
- etotropní účinek, působí přímo na CNS
- koordinují svlékání a opouštění staré kutikuly, kritické pro obnovu spirakul

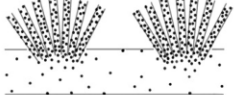
Apterygota:
Lepisma (Thysanura)



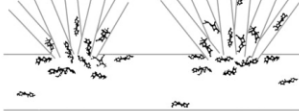
Holometabola:
Sialis (Megaloptera)
Myrmeleon (Neuroptera)
Nebria (Coleoptera, Adephaga)
Melanotus, *Dicronorhina* (Coleoptera, Polyphaga)



Hemimetabola:
Epeorus, *Heptagenia* (Ephemeroptera)
Sympetrum, *Callipteryx* (Odonata)



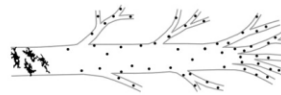
Dytiscus, *Graphoderus*, *Laccophilus*
(Coleoptera, Adephaga)



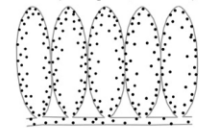
Perla (Plecoptera)



Tenebrio (Coleoptera, Polyphaga)



Nauphoeta, *Periplaneta* (Blattodea)
Locusta (Orthoptera, Caelifera)



Apis (Hymenoptera, Apocrita)



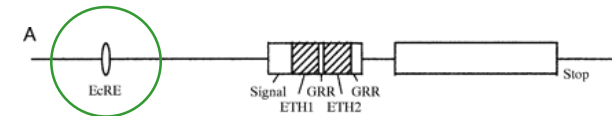
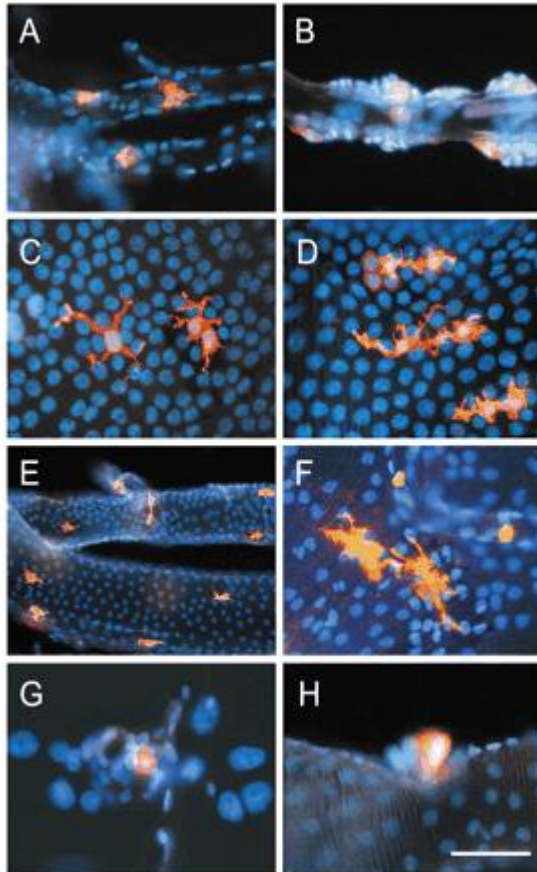
Blabera, *Phylodromica* (Blattodea)
Acheta (Orthoptera, Ensifera)
Eurycantha (Phasmda)



Leptinotarsa (Coleoptera, Polyphaga)
Trichocampus (Hymenoptera, Symphyta)
Myrmica, *Coptera* (Hymenoptera, Apocrita)
Cameraria, *Galleria*, *Bombyx*, *Manduca*, *Pieris* (Lepidoptera)
Tipula, *Simulia*, *Aedes* (Diptera, Nematocera)
Musca, *Drosophila* (Diptera, Brachycera, Cyclorapha)



Pyrhocoris, *Triatoma* (Heteroptera)
Aphrophora (Homoptera)



Burzikon

- polární velký protein (cca 30 kDa), heterodimer - podjednotky Burs- α , Burs- β
- ganglia nervové pásky
- ukládán v CC
- působí na kutikulu a epidermis
- tvorba křídel, zbarvení a vytvrzení nové kutikuly (fenoloxidázová kaskáda)
- líhnutí dospělců *Glossina morsitans morsitans*



Adipokinetické hormony (AKH)

- RPCH/AKH rodina peptidických hormonů
- homologie např. s glukagonem obratlovců
- zprostředkují stresové reakce, aktivují metabolismus pro uvolnění energie (inhibují syntézu), let a pohyb

Syntéza a transport:

- okta- až deka-peptidy
- glandulární loba **CC**, částečně neurosekretorické buňky v mozku
- ukládány v zásobním lobe CC
- specifická mRNA > prepro-AKH (signální peptid + AKH sekvence + sekvence jiného peptidu)



-X² - Leu, Val, Ile

-X³ - Asn, Thr

-X⁴ - Phe, Tyr (arom. AA)

-X⁵ - Thr, Ser

-X⁶ - Pro, Ser, Thr, Ala

-X⁷ - Asn, Gly, Ser, Asp, Trp

-X¹⁰ - Thr, Asn, Ser, Tyr

Adipokinetické hormony (AKH): působení a regulace

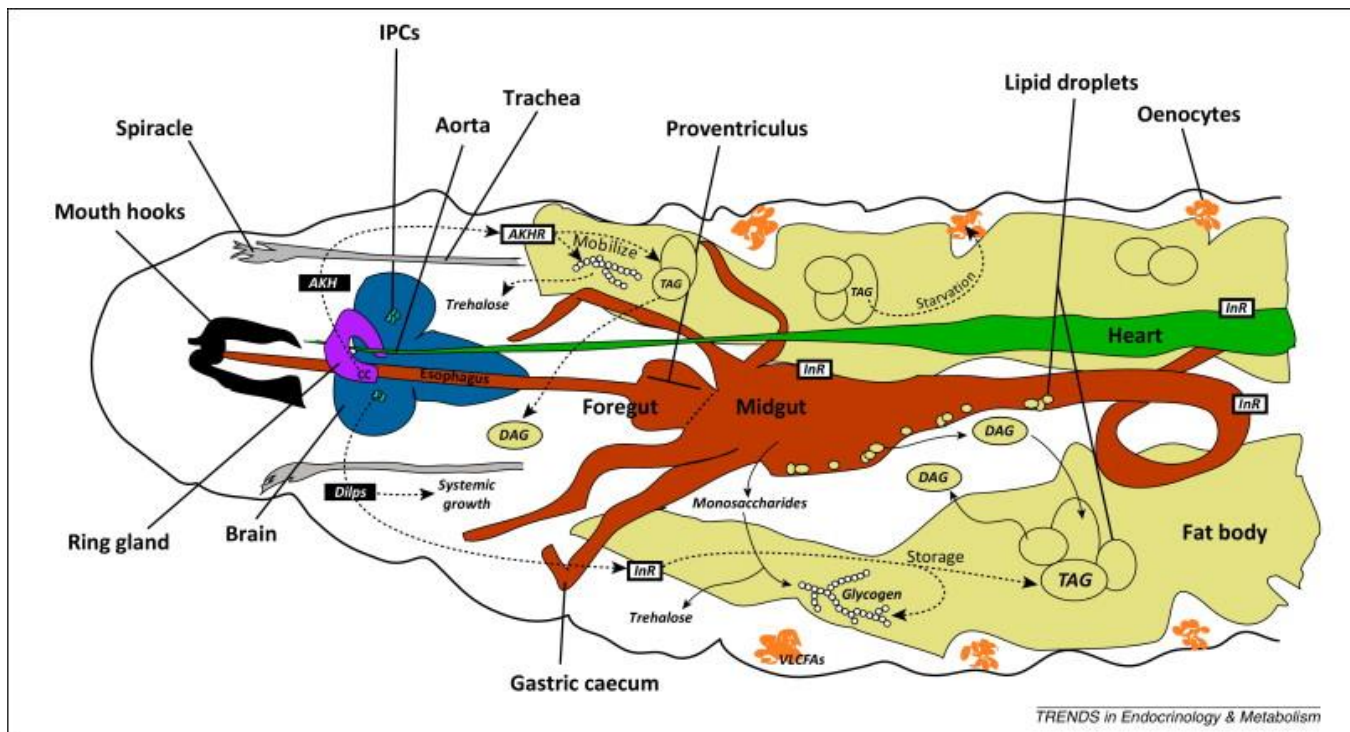
Regulace:

- stimulem pohyb
- zpětná vazba podle hladiny metabolitů (moc lipidů ↓ / málo trehalózy ↑)
- membránově vázané **endopeptidázy**

Účinek:

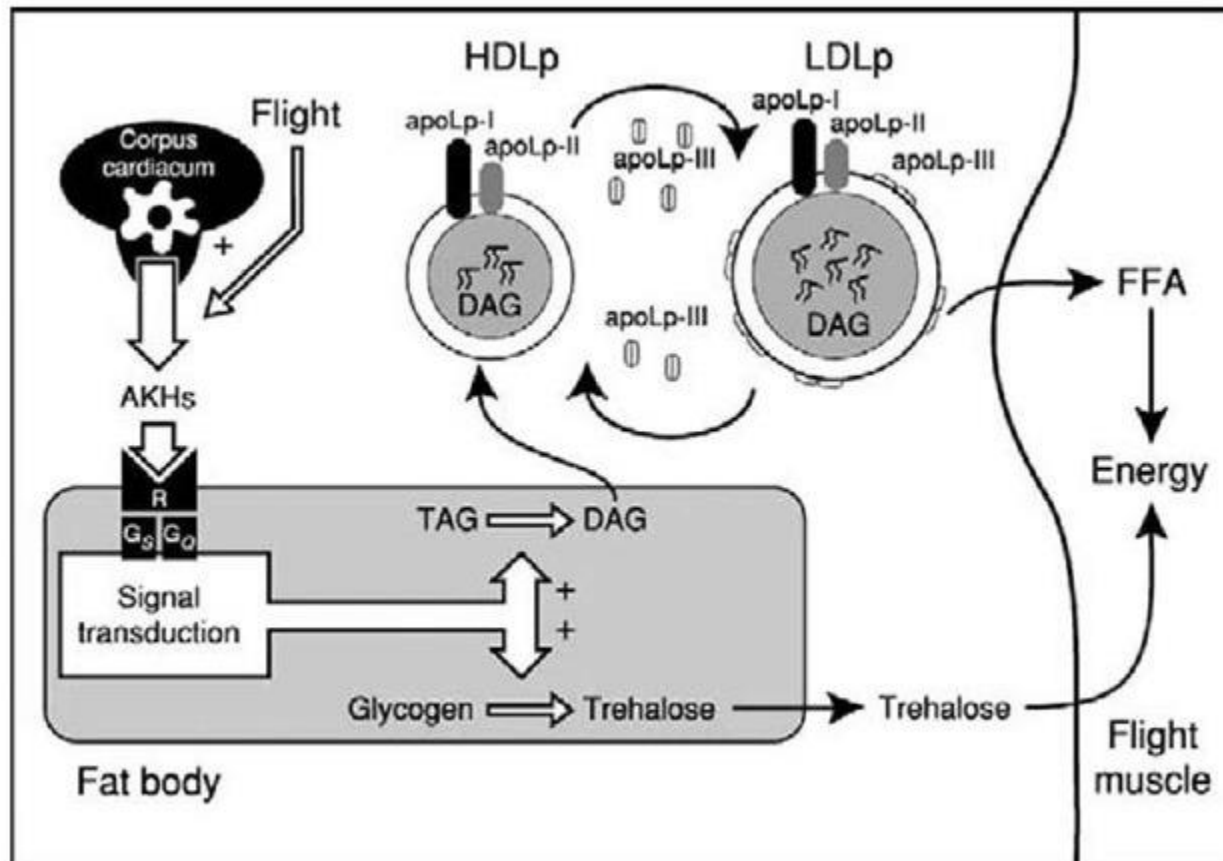
aktivované lipázy

- specifický AKHR (např. tukové těleso) > cAMP > Ca²⁺ > PKC > TAG > DAG



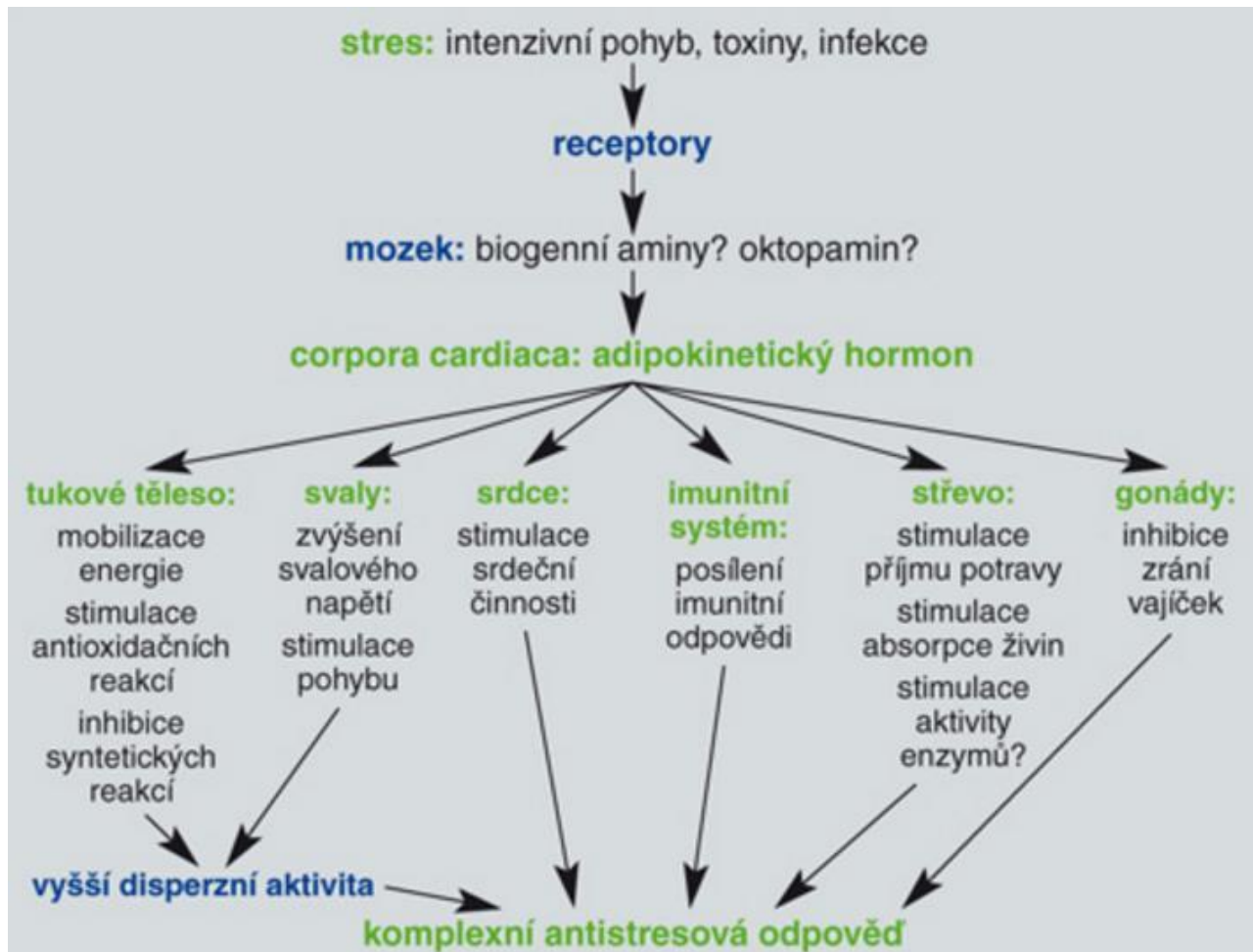
Adipokinetické hormony (AKH): působení

- DAG > povrch buněk tukového tělesa > HDLp (ApoLp-I a -II; někdy -III) > LDLp (po připojení DAG) > svaly s lipophorinovými receptory na membráně > odbourání mastných kyselin za tvorby energie
- přepnutí sacharidového metabolismu na lipidový



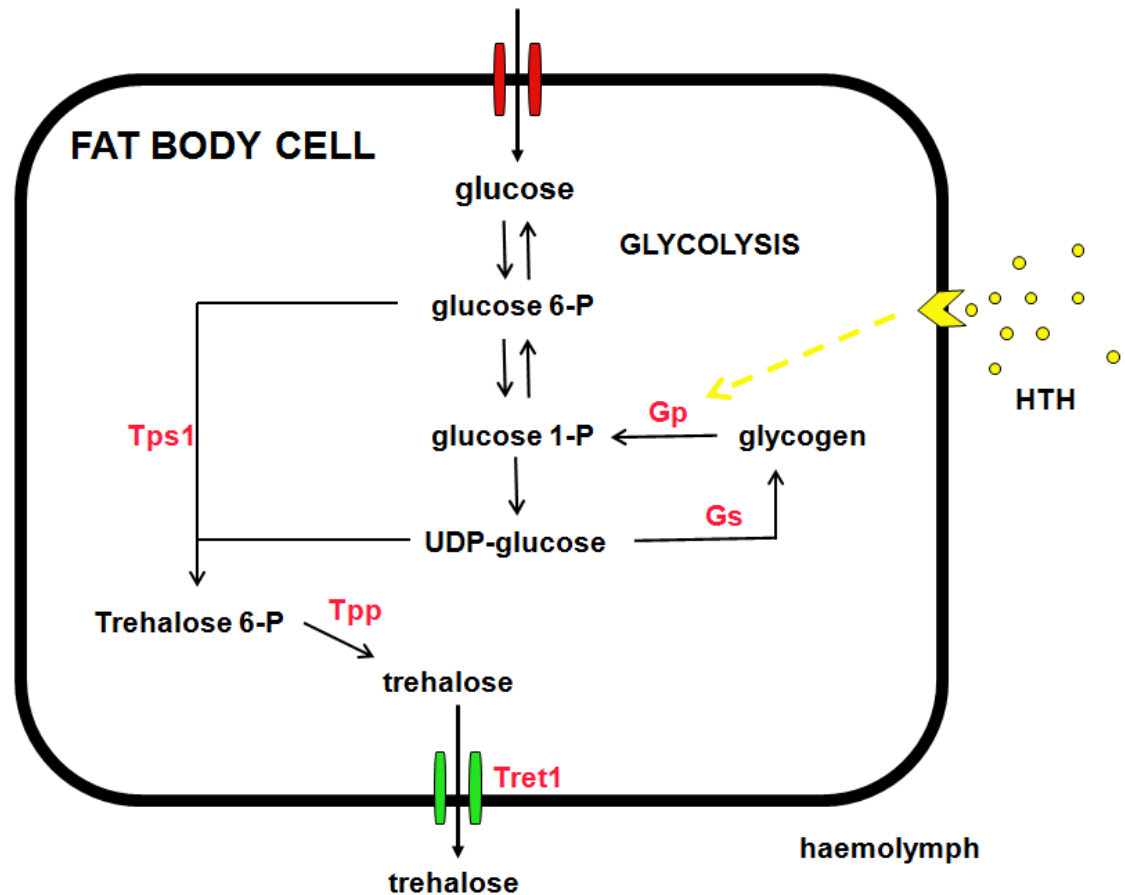
Adipokinetické hormony (AKH): funkce

- aktivace glykogen fosforylázy, stimulace vylučování trehalózy (hypertrehalosemické hormony) z tukového tělesa, srdeční činnosti, zvýšení svalového napětí, inhibice syntézy lipidů, proteinů i RNA



Hyperglykemický hormon (hypertrehalosemic hormone HTH, trehalagon)

- neuropeptid (RPCH/AKH rodina peptidických hormonů)
- tvorba v CC
- cAMP
- energetický metabolismus, mobilizace zásob trehalózy
- aktivace např. před letem

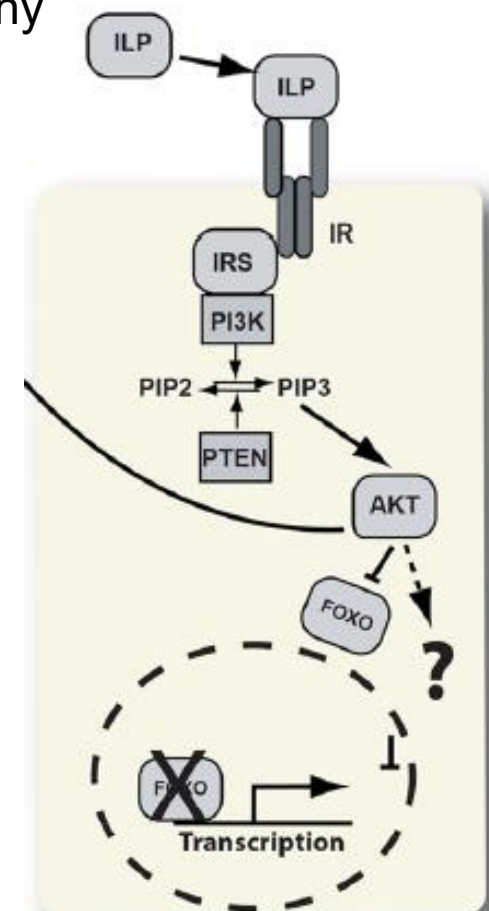
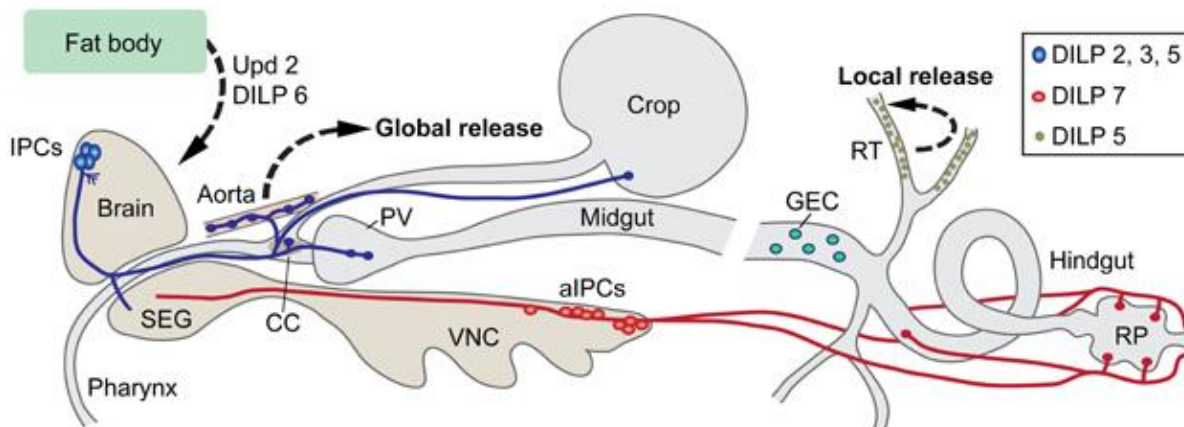


Glycogen phosphorylase
Trehalose 6-phosphate synthase
Trehalose 6-phosphate phosphatase
Glycogen synthetase
Trehalose transporter 1
Uridine diphosphate

Inzulinu podobné peptidy (insulin-like, ILP)

- evolučně konzervované (struktura disulfidových vazeb)
- neurosekreční buňky v mozku a dalších tělních gangliích
- vazba na **receptor s tyrozin kinázovou aktivitou** > fosforylace receptorového substrátu > signál přes PI3K a další dráhy
- regulace např. limostatin z CC
- metabolismus, růst, imunita, reprodukce, stárnutí...
- metabolismus glykogenu a lipidů (antagonista AKH)

IPCs - DILP-producing cells
DILP - Drosophila insulin-like peptide



Diuretické (DH) a antidiuretické (ADH) hormony

DH:

- CC, suboesofageální a thorakální ganglia
- stimulují zpětnou resorpci vody z Malpighických trubic a tím i diurézu
 - 1) homology corticotropin releasing factor (CRF; rodina neuropeptidů obratlovců): 30-47 AMK, zvyšují koncentraci cAMP v Malpighických trubicích a zřejmě stimulují Na/K transport
 - 2) calcitonin-like (CT-like) peptidy: cAMP, další efekty?
 - 3) myokininy s kininovou aktivitou: 6-15 AMK, působí přes Ca^{2+} a mění propustnost kanálů pro Cl^- (Na, K)

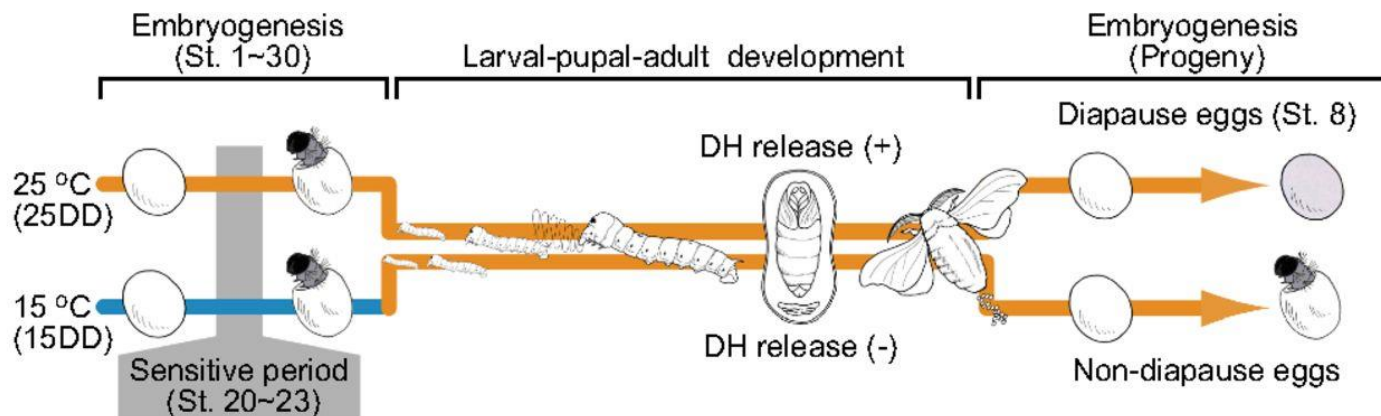
ADH:

- břišní nervová páska
- stimulují zpětnou resorpci vody ze střeva do hemolymfy
- např. **neuroparsin** - antigonádotropin
 - antidiuretická aktivita
 - zvyšuje koncentraci lipidů a trehalózy v hemolymfě
 - pars intercerebralis > CC

Další metabolické hormony

Diapauzní hormon:

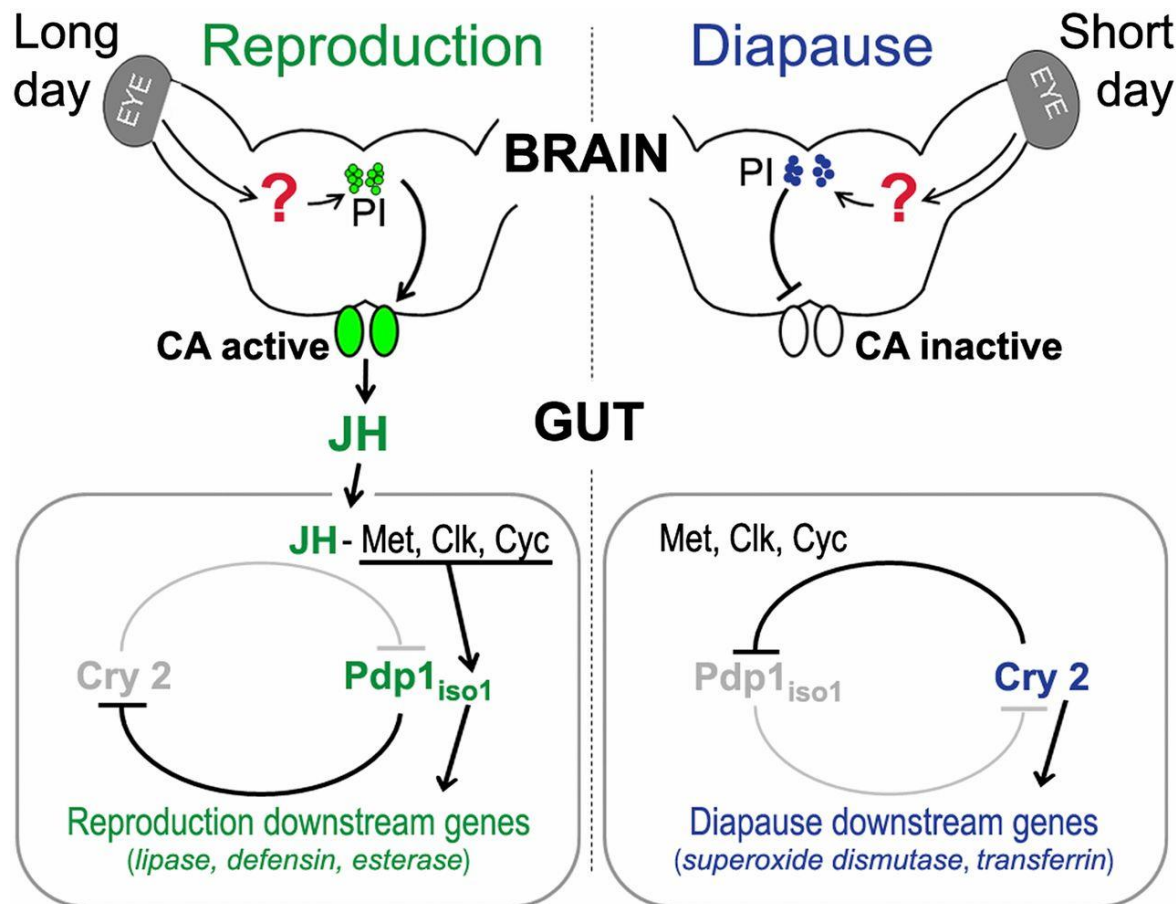
- peptid strukturně podobný PBAN (pheromone biosynthesis activating neuropeptide)
- podjícnové ganglium samic (ale nalezen i u samců) > ovária
- také **feromonotropní a myotropní** účinek
- stimulace embryonální diapauzy (např. vajíčka *Bombyx mori*)
- podpora ukládání glykogenu v oocytech, aktivace trehalázy
- glykogen přeměňován na glycerol a sorbitol (inhibuje vývoj embryí), na konci diapauzy přeměna zpět na glykogen



Další metabolické hormony

Diapauza je dále kontrolována také PTH, ekdysteroidy a JH.

- poměr exprese $Pdp1_{iso1}$ a $Cry2$ > proteiny (receptory) v cílové buňce > reprodukční program nebo diapauza



Gonádotropní hormony

- vývoj ovárií, testes, vitellogeneze, transport zásobních látek z tukového tělesa do ovárií a další
- klíčová role **ekdysteroidů a JH**, také účast neuropeptidů

1) Stimulační:

- PTTH
- ovary maturing parsin (OMP) – sekrece ekdysteroidů, tvorba vitellogeninů
- follicle cell tropic hormone (FTCH) – produkce ekdysteroidů v ováriích
- egg development neurohormone / ovarian ecdysteroidogenic hormone (EDNH / OEH) – zastupuje roli PTTH, tvořen v mozku a ukládán v CC

2) Inhibiční:

- neuroparsin – inhibice CA a tvorby JH
- oostatické hormony a trypsin-modulating oostatic factor (folikulostatiny) – tlumí sekreci ekdysteroidů, JH a EDNH > inhibice proteolýzy ve střevě a transportu vitellogeninů v hemolymfě

Regulace vitelogeneze

- tvorba vitelogeninů u *Aedes aegypti*



inhibice proteolýzy
ve střevě
folikulostatinů

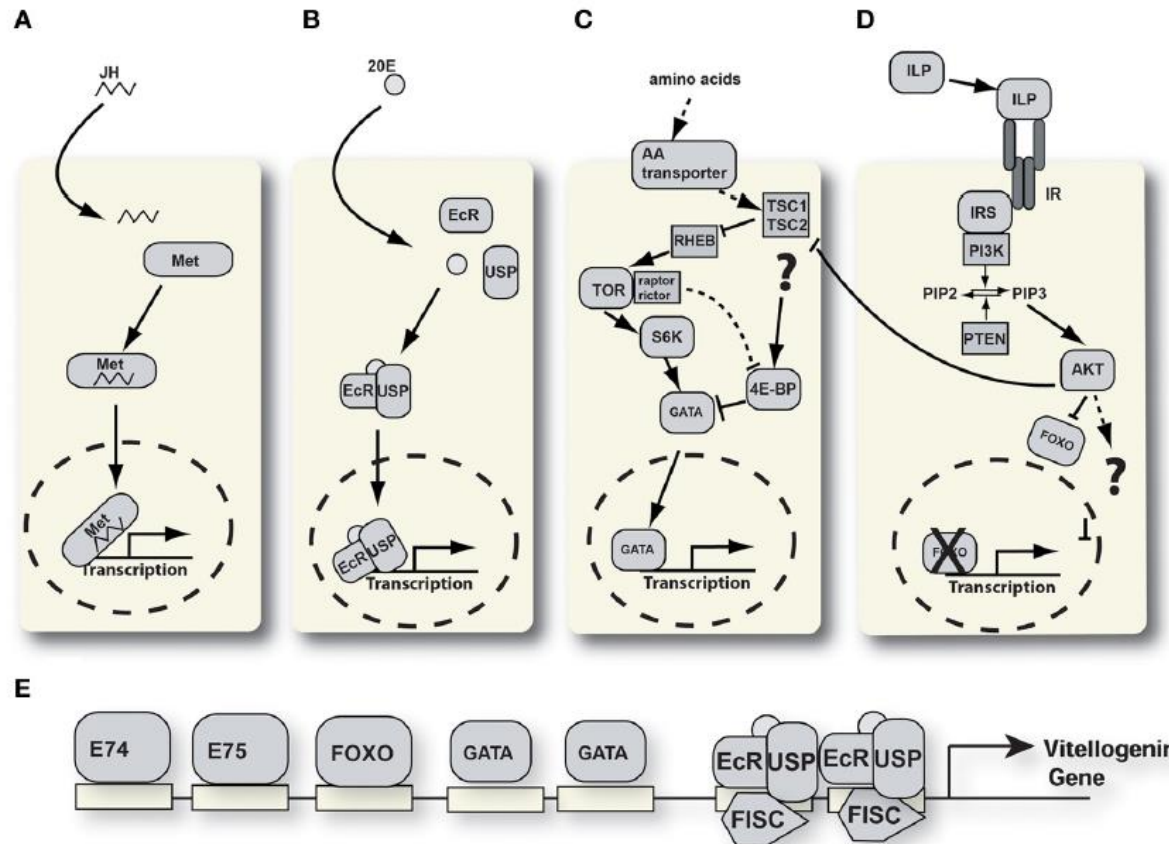


FIGURE 2 | Signaling pathways involved in YPP regulation. (A) Juvenile hormone signaling pathway. JH, juvenile hormone; Met, methoprene tolerant. **(B)** Ecdysone signaling pathway. 20E, 20 hydroxyecdysone; EcR, ecdysone receptor; USP, ultraspiracle. **(C)** Nutrient signaling pathway. 4E-BP, 4E-binding protein; TSC, tuberous sclerosis complex; RHEB, RAS homologue enriched in brain; S6K, S6 kinase; TOR, target of rapamycin. **(D)** Insulin-like

peptide signaling pathway. AKT, protein kinase B; FOXO, forkhead box protein O; ILP, insulin-like peptide; IRS, insulin receptor substrate; PI3K, phosphatidylinositol 3-kinase; PIP2, phosphatidylinositol 4,5-bisphosphate; PIP3, phosphatidylinositol (3,4,5)-trisphosphate; PTEN, phosphatidylinositol-3,4,5-trisphosphate 3-phosphatase. **(E)** Schematic of the *vg-A* promoter with transcription factor binding sites.

Myotropní hormony

Proctolin

- první sekvenovaný hmyzí neuropeptid (Arg-Tyr-Leu-Pro-Thr), pre-proprotein 140 AMK > odštěpení signálního peptidu
- mozek, abdominální ganglium a periferní nervy
- ovlivňuje aktivitu viscerálních svalů (srdce, střevo, rektum) i kosterních svalů
- rytmické kontrakce
- neurotransmitter, neuromodulátor (degradace peptidázami)

Kardiostimulační hormony (např. CCAP)

- AKH/RPCH rodina neuropeptidů
- mozek a ganglia břišní nervové pásky
- řízení srdeční svaloviny

Sulfakininy

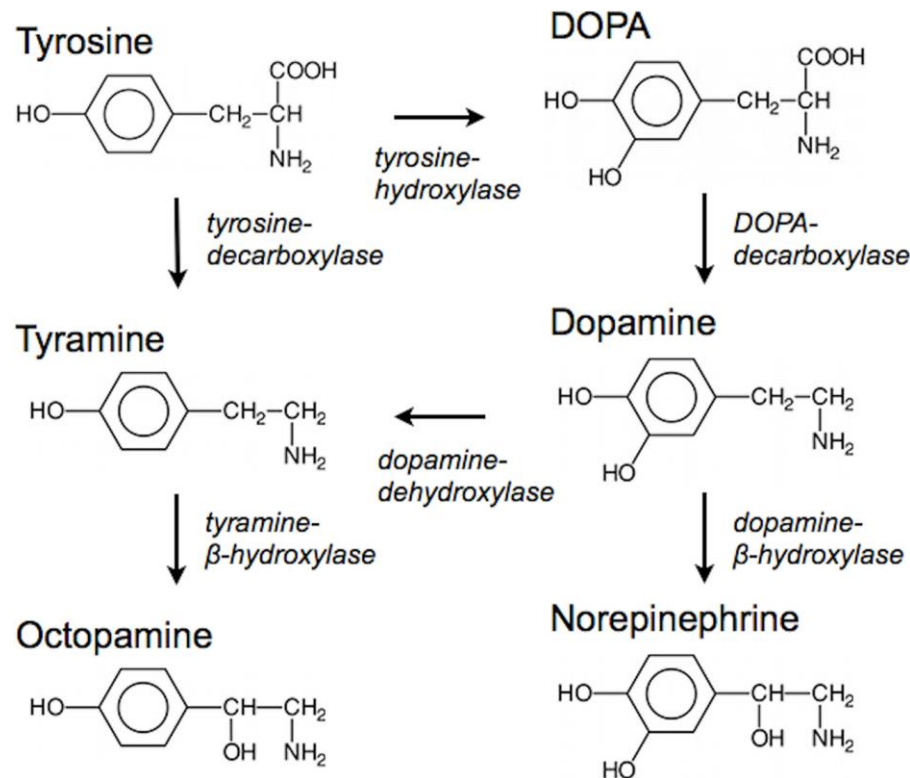
- strukturně a funkčně podobné gastrinu a cholecystokininu obratlovců
- sekrece kyseliny v žaludku a kontrakce žlučníku

Myokininy, pyrokininy, tachykininy, periviscerokininy, myoinhibiční peptidy a další.

Biogenní aminy hmyzu

Tyramin a oktopamin

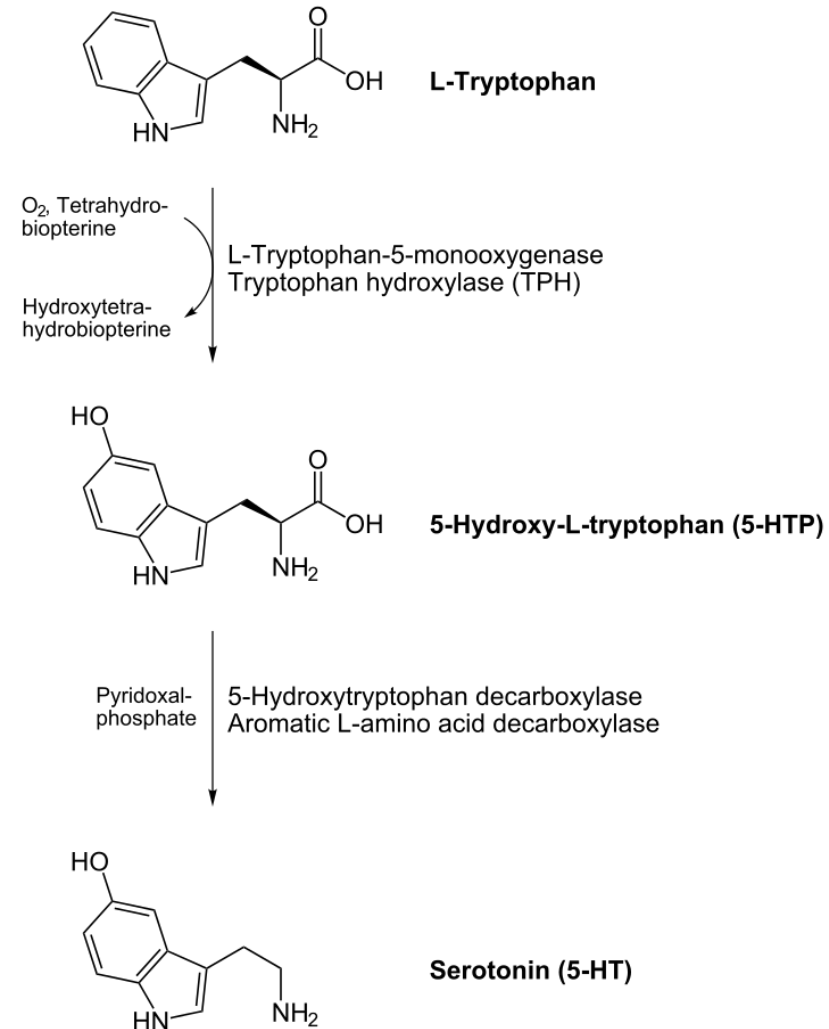
- protějšky adrenalinu a noradrenalinu u obratlovců
- jediné nepeptidové hormony nalezené pouze u bezobratlých
- autokrinní v prothorakální žláze (spolupůsobí s PTTH)
- odpověď flight-or-fight, energetický metabolismus, svalová kontrakce, učení a paměť u včel, citlivost smyslových neuronů (synaptická plasticita)



Biogenní aminy hmyzu

Serotonin (5-hydroxytryptamin)

- hlavně neurotransmiter
- přítomen např. v CNS a gonádách korýšů
- stimuluje reprodukci (pravděpodobně přes gonády-stimulující hormon, avšak přesný mechanismus není znám)



Další hormony hmyzu

Chromatotropiny

- pigment dispersing factor (PDF), melanization and reddish colorating hormone (MRCH, identický s PBAN), peptidy z rodiny AKH/RPCH

Bombyxiny

- peptidové hormony (4-5 kDa)
- první popsán jako „malý“ PTTH u *B. mori*
- není vztah s titrem 20-hydroxyekdysonu > non-PTTH hormon
- homologie s **inzulinem** obratlovců
- vývoj vaječníků a metabolismus uhlovodíků při zrání vajíček u lepidopter?

Melatonin

- např. ve složených očích saranče
- pravděpodobně funkce ve vnímání fotoperiody, cirkadiálních rytmech (PTTH)

Somatostatin-like peptidy