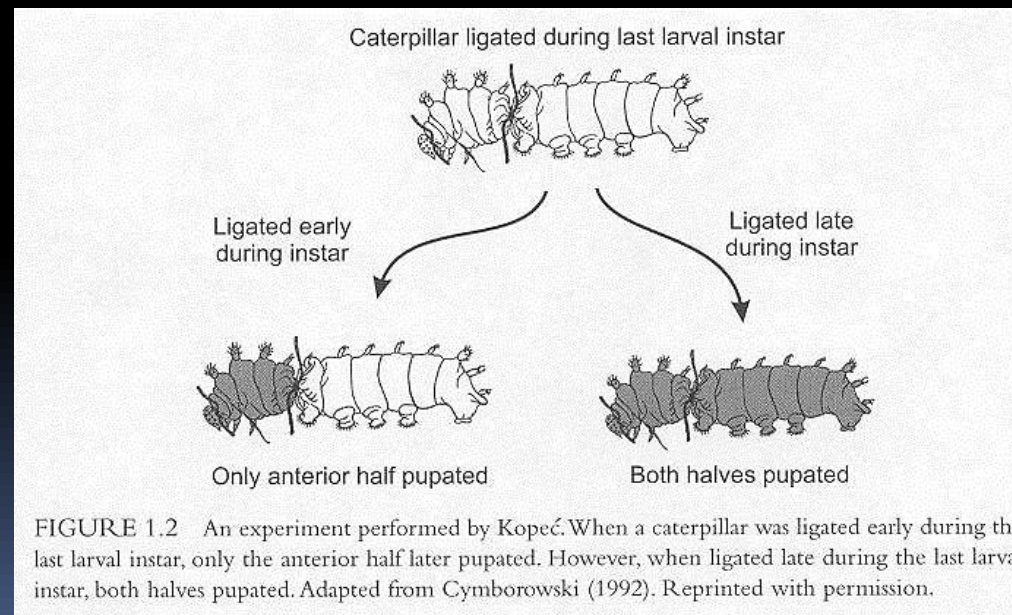


Hormonální systém

Vývoj hmyzu a řízení tvorby kutikuly – klasický modelový objekt pro studium
látkové signalizace
– klíč k ovlivnění a regulaci škůdců (?)



Manduca sexta (lišaj tabákový)





Hyalophora cecropia
(martináč cekropiový)



Rhodnius (zákeřnice)

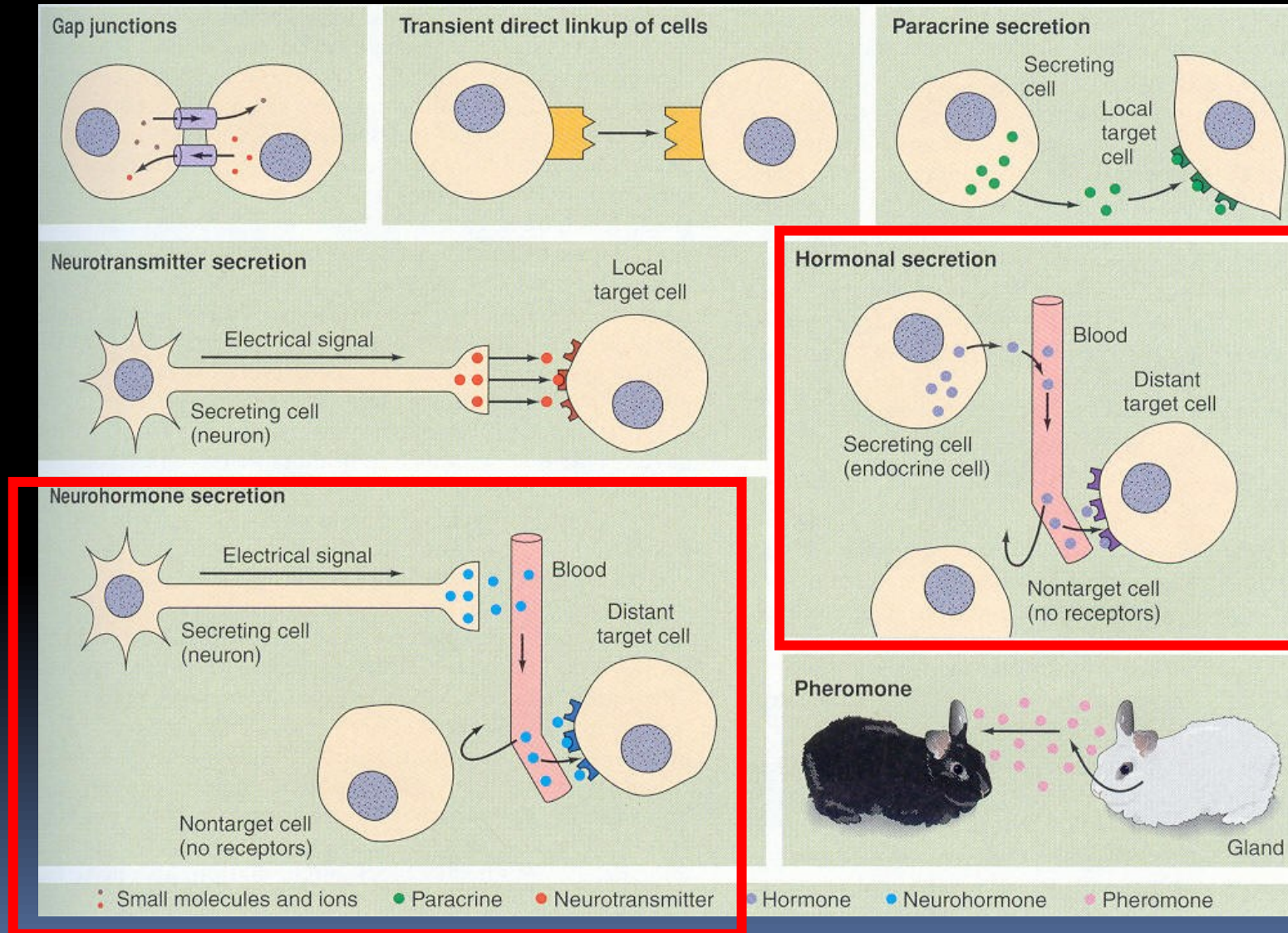




Calliphora vicina
bzučivka

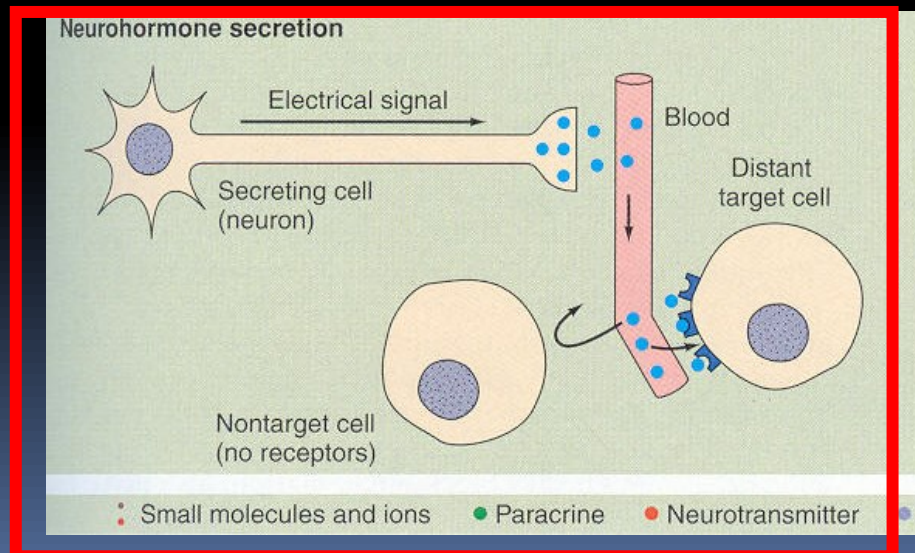


Hormonální řízení v kontextu všech látkových signalizací



Existují dva typy endokrinních systémů.

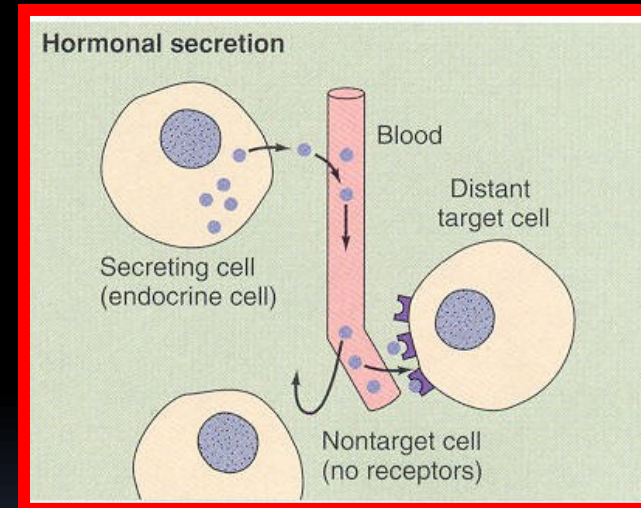
A) Neuroendokrinní systém sestává z neuronů, které jsou specializovány pro syntézu, uskladnění a sekreci velkých množství neurohormonů do krve. Terminály axonů pak často vytváří specializované neurohemální orgány, odkud se hormony vylévají do krve nebo jsou tu uskladněny a na nervový stimul uvolněny.



Existují dva typy endokrinních systémů.

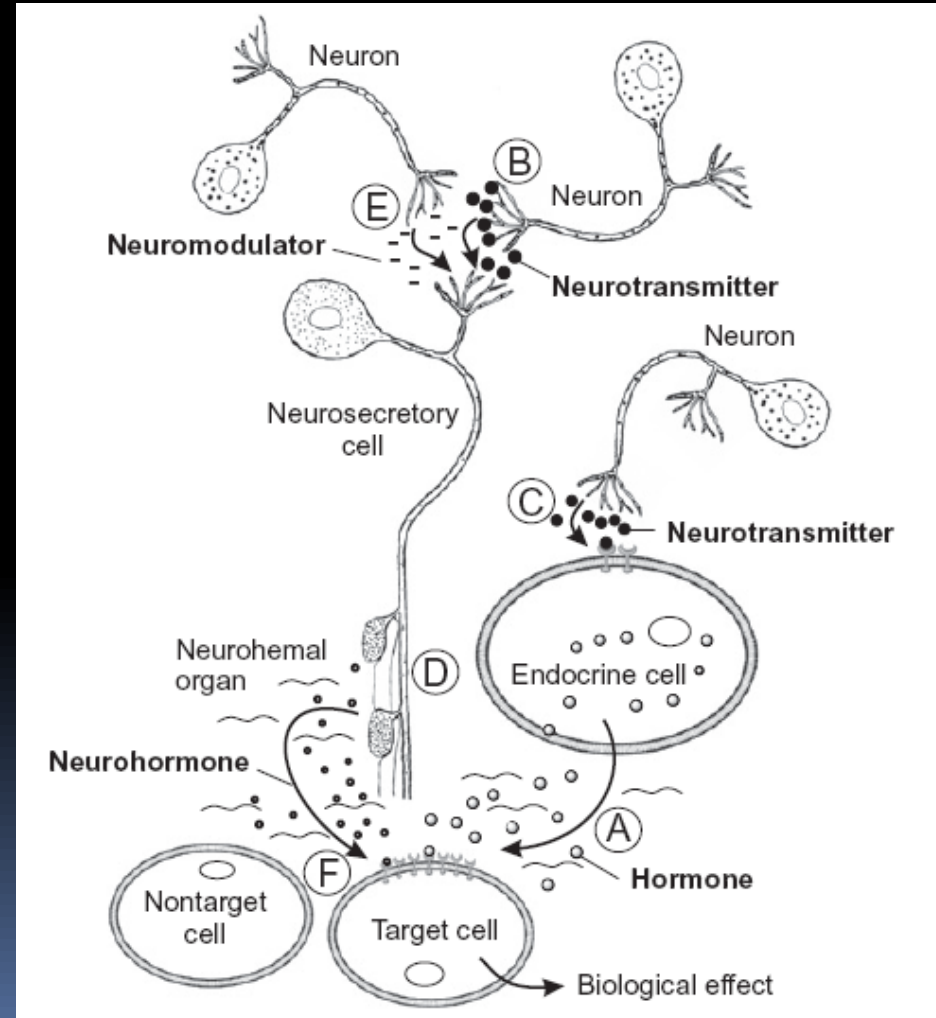
B) Klasický endokrinní systém sestává z ne-neurálních buněk (často epiteliálních), které vypouštějí hormony do krve. Tyto žlázy nemají vlastní dopravní cesty nebo kanálky – využívají toho, že cirkulace tělesných tekutin zanesou jejich sekrety k cílovým orgánům. Klasické endokrinní buňky jsou přítomny jen u vyšších bezobratlých a u obratlovců

Klasické endokrinní řízení převládá u vyšších bezobratlých a obratlovců – závisí totiž na výkonné a spolehlivé cirkulaci.



Neurosekretorické nervy mohou buď tvořit obyčejné **synaptické kontakty** s buňkami, které inervují, anebo mohou uvolňovat své neurohormony **v blízkosti cílových buněk** nebo tkání bez vytváření synaptického kontaktu. Třetí možnost je, že neurosekretorické nervy přímo nebo neurohemální orgány jako vypouštěcí místa udržují **celkovou hormonální hladinu** v těle a tak globálně ovlivňují tkáně celého organismu:

**neurotransmitery (B,C),
neuromodulátory (E),
neurohormony (F)
hormony (A).**

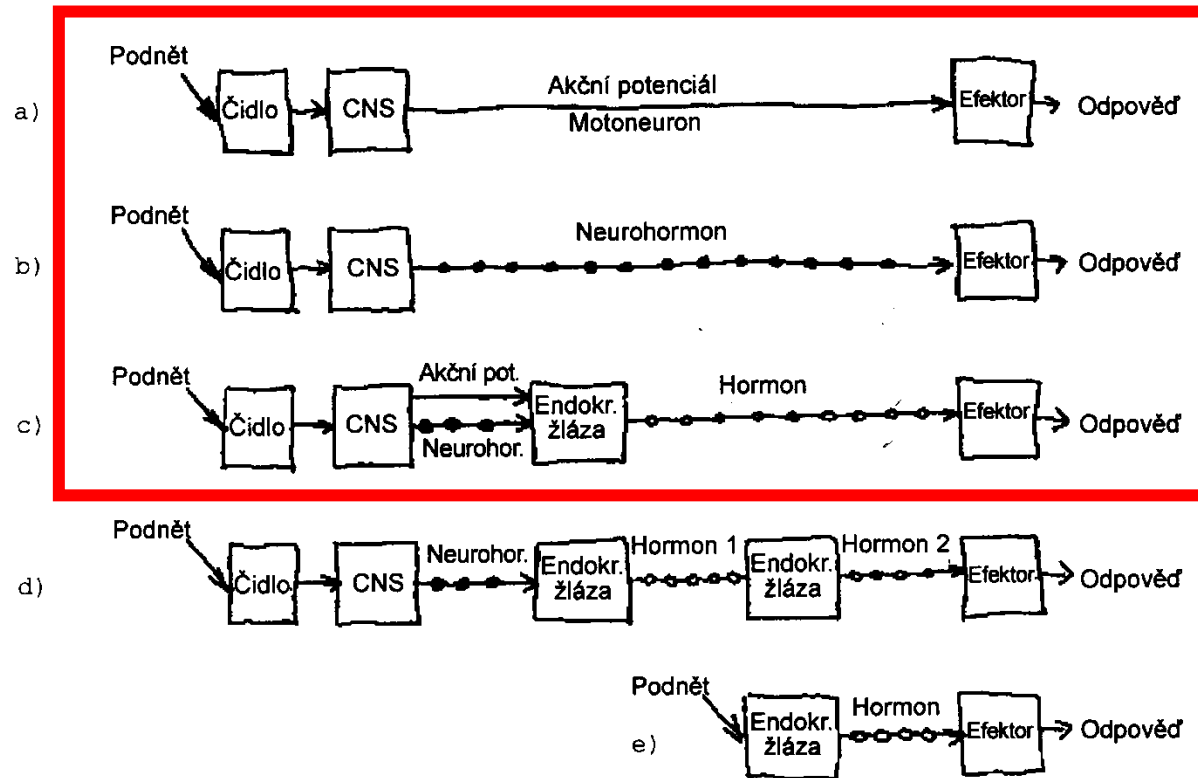


Spolupráce nervové a hormonální kontroly:

Nervový systém má nástroje k monitorování parametrů okolního i vnitřního prostředí (primární podnět proto vychází z něho)

Bezobratlí: Neurosekrece převažuje

Jednodušší osy řízení než obratlovci.



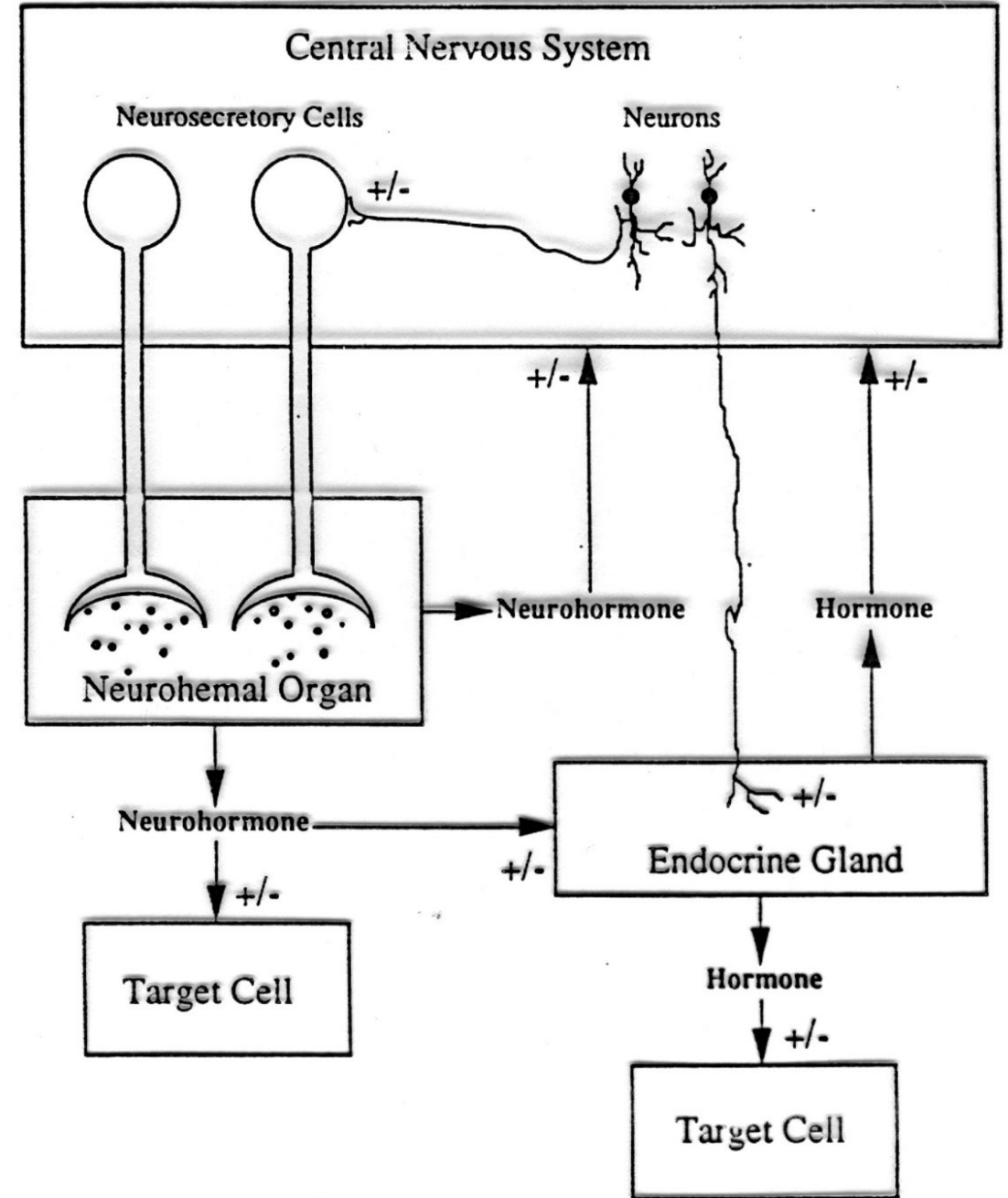
Obr. 14.3. Kaskády řídicích soustav. Nervový systém obecně (a) nebo neuroendokrinní systém bezobratlých (b) využívají řídicí smyčku 1. řádu - přímý účinek na cílový orgán (efektor). Smyčky 1. řádu jsou u obratlovců vzácné. Neurosekrece obratlovců zpravidla neovlivňuje přímo cílový orgán, ale sekreci klasické endokrinní žlázy. To je smyčka 2. řádu, jaké jsou běžné u obratlovců i bezobratlých (c). Smyčky 3. řádu nalézáme spíše jen u obratlovců (d). Poslední případ je přímé ovlivnění endokrinní žlázy bez účasti neurohormonu (e).

Vazby mezi řídicími systémy

Neurohormony z hemolymfy ovlivňují cílové tkáně, ale i podřízené endokrinní žlázy (typické pro obratlovce).

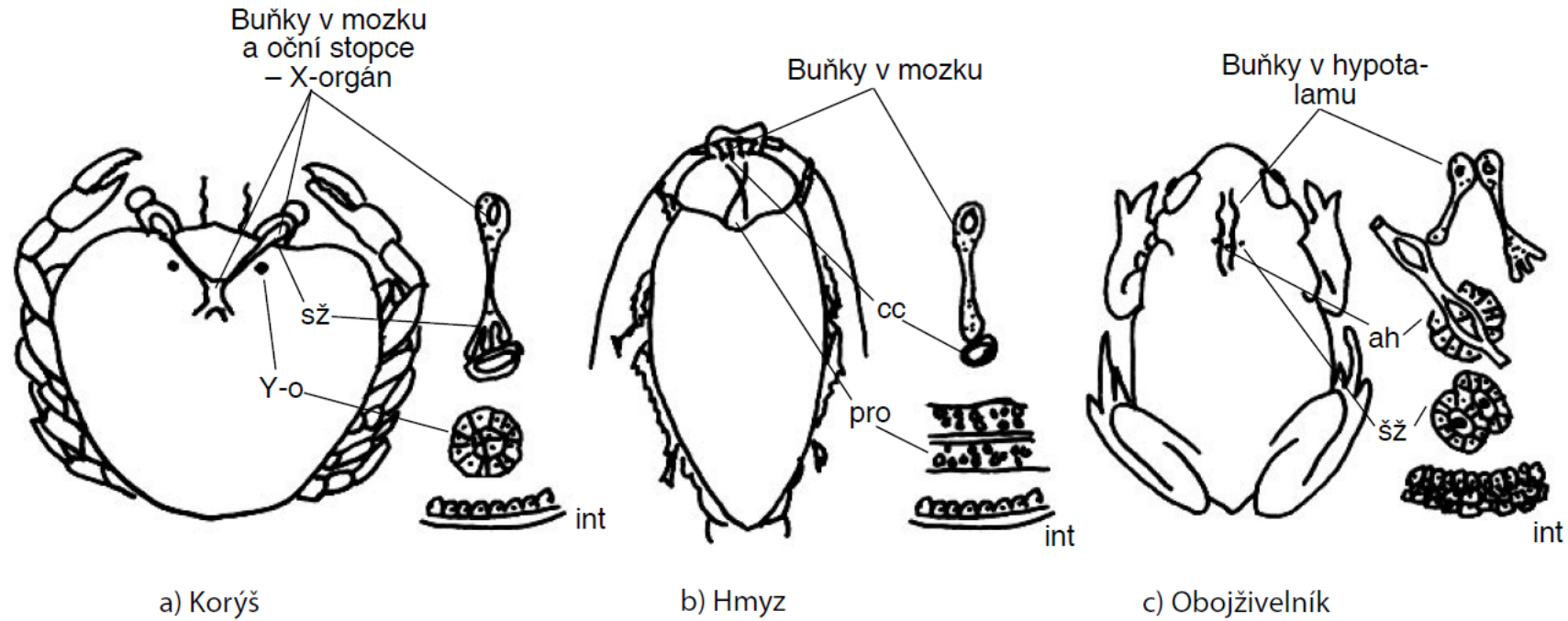
I endokrinní žláza může být ovlivněna nervově.

A může i zpětnovazebně ovlivnit NS.



Neurosekreторické buňky - spojovací článek mezi NS a HS

Dělnba práce mezi oběma systémy



Obr. 15.2. Srovnání úlohy neurosekrece v hormonálním řízení svlékání nebo pigmentace pokožky. Neurohormony z mozku jsou vylévány v neurohemálních orgánech – sinusové žláze korýšů (sž), kardiálních těliscích hmyzu (cc), adenohypofýze obojživelníků (ah). Řídí pak aktivitu periferní endokrinní žlázy – Y-orgán korýšů (Y-o), prothorakální žlázu hmyzu (pro) a štítnou žlázu (šž) obojživelníků. Cílovou tkání je integument (int).

Category of neurosecretory structures

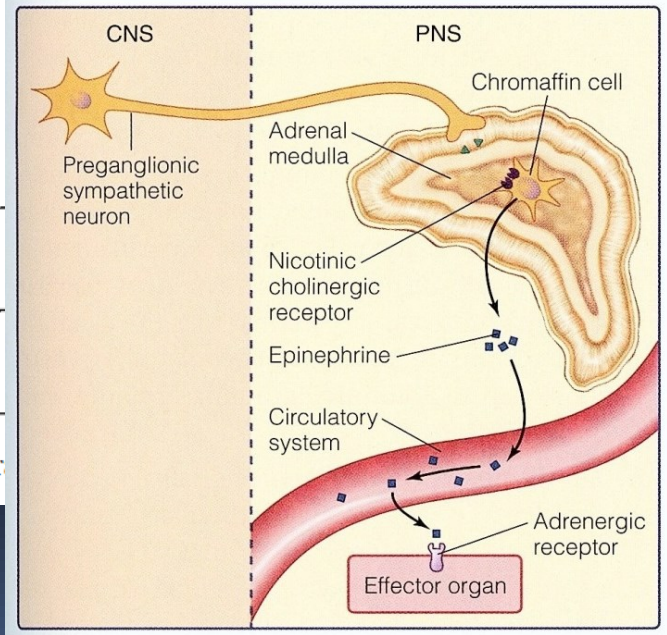
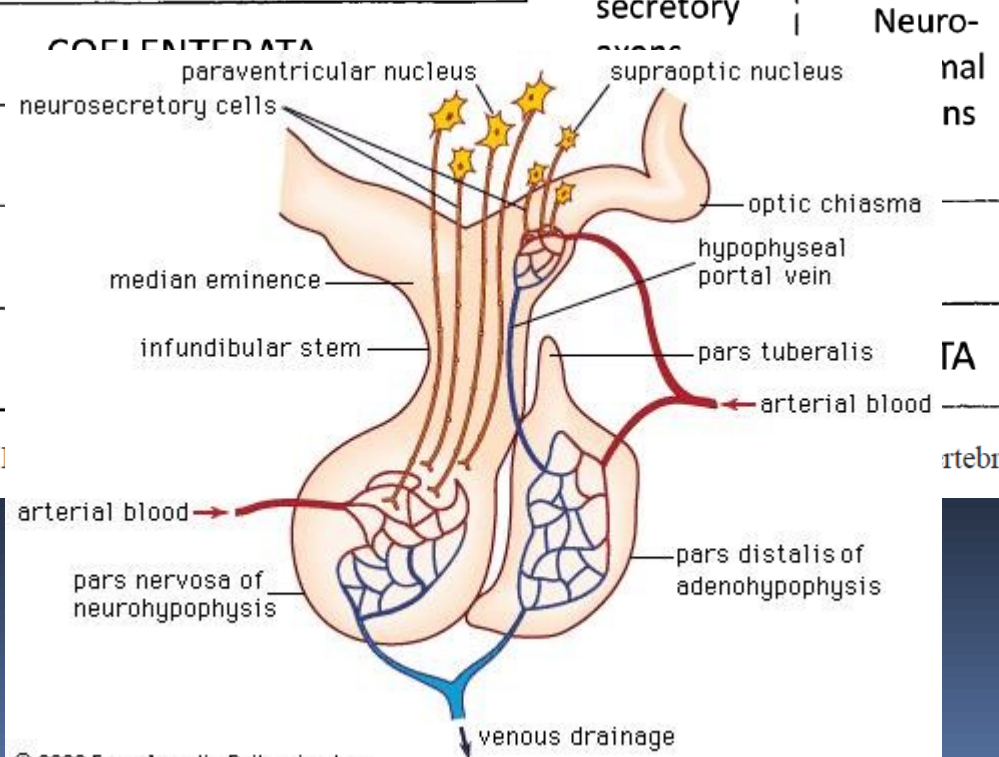
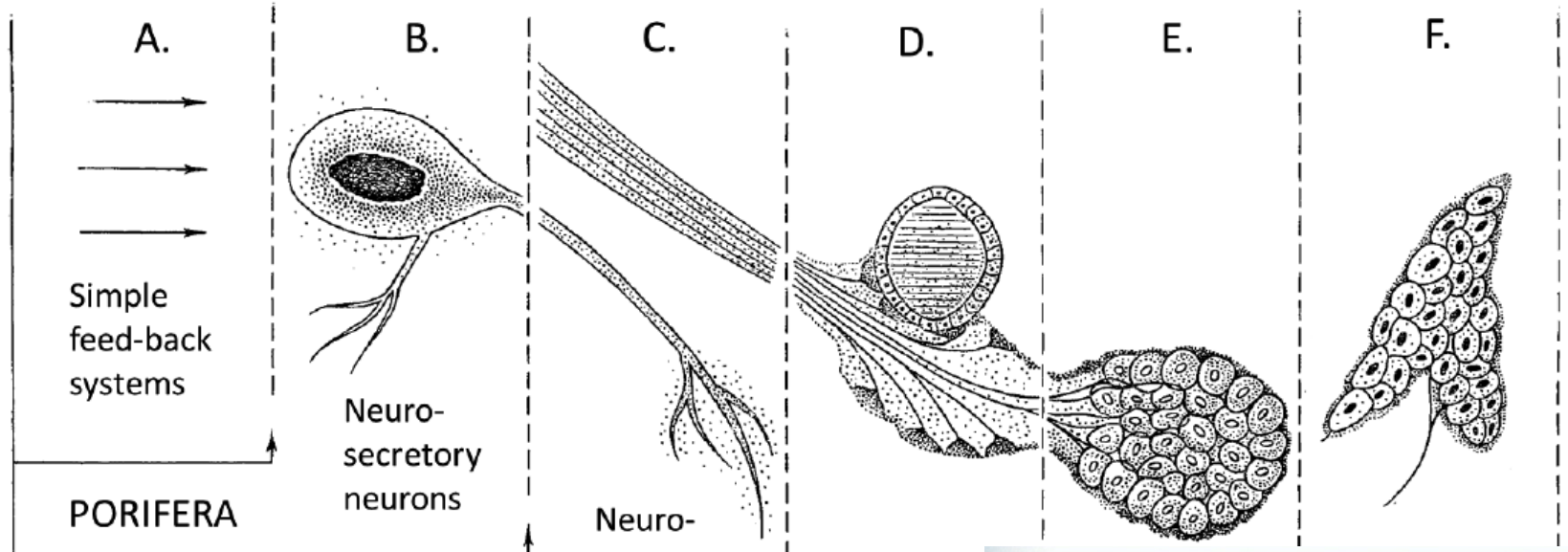


Figure 7.20 Sympathetic innervation of the adrenal medulla The adrenal medulla receives innervation from a preganglionic sympathetic neuron, and is thus equivalent to a sympathetic ganglion.

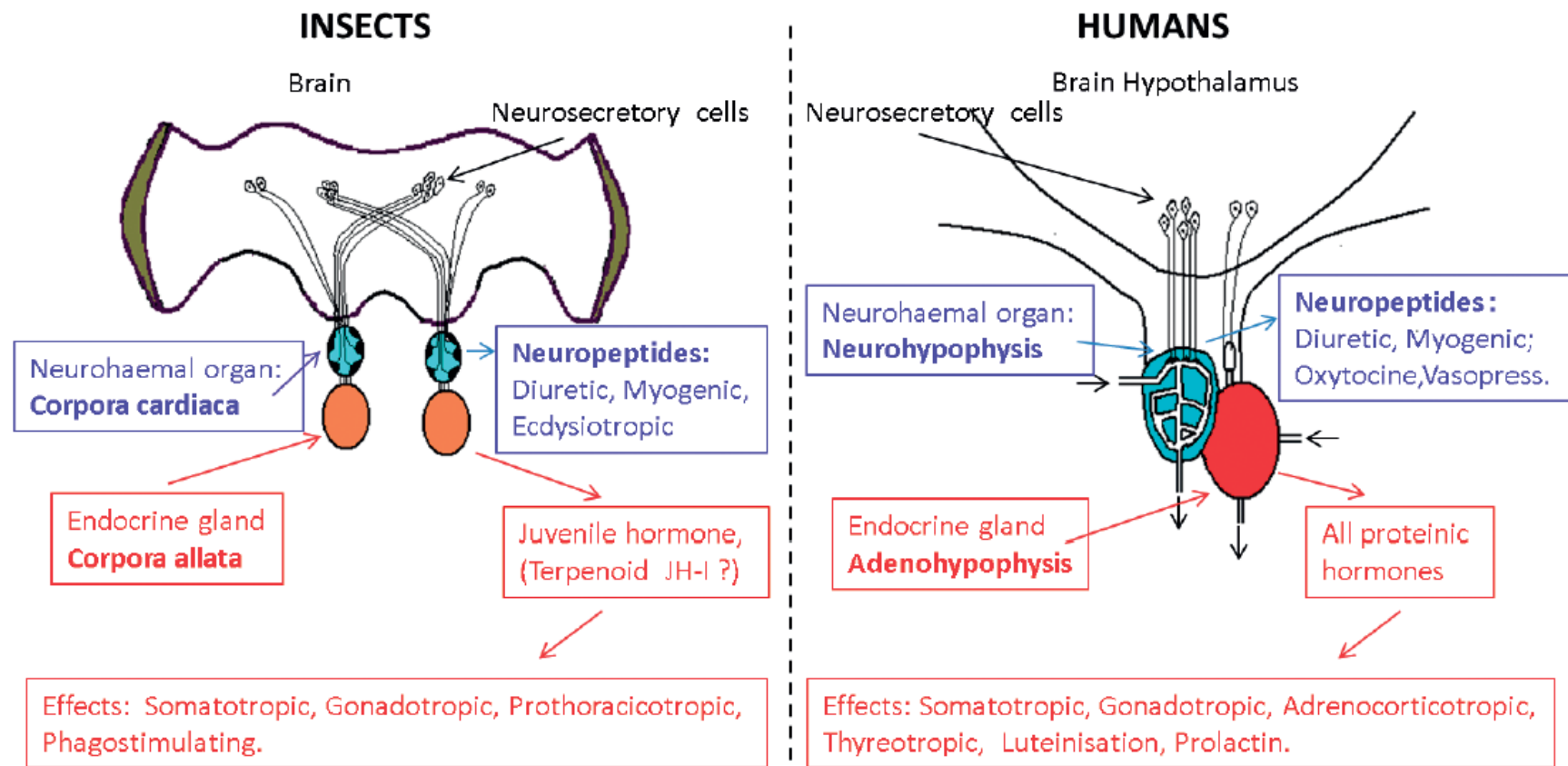


Fig. 10. Evolutionary links between the neuroendocrine systems of insects and humans. The homologous endocrine structures are neurosecretory cells (NSC) in insect brains and the NSC in the mammalian hypothalamus; neurohaemal organs c. cardiaca in insects and neurohypophysis, and endocrine glands c. allata of insects and adenohypophysis in mammals (compiled from Scharrer & Scharrer, 1937, 1944; Hanström, 1939, 1953; and Novák, 1975).

Aktivita a účinnost hormonů
nezávisí jen sekreci, ale i na
degradaci, transportu (nosičích
hydrofobních h) a receptorech.

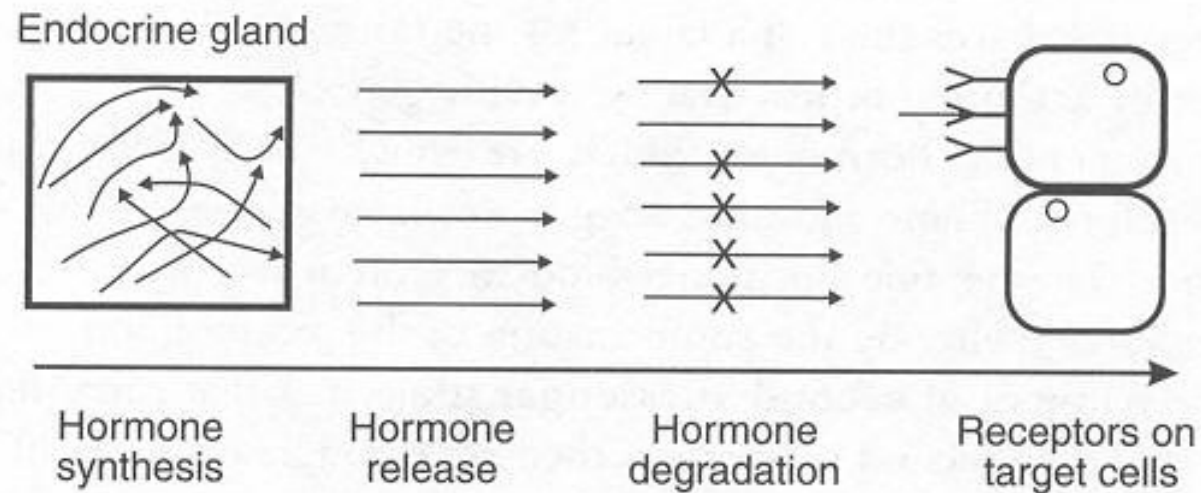


FIGURE 1.4 Factors that affect the activity of hormones. Hormonal activity in the circulatory system is regulated by its rate of synthesis by the endocrine glands, the rate of release into the blood, its degradation in the blood, and the development of hormone receptors on target cells.

Úlohy pro endokrinní řízení:

Jednodušší bezobratlí

Morfogenetické procesy: embryogeneze, růst, regenerace, funkce gonád

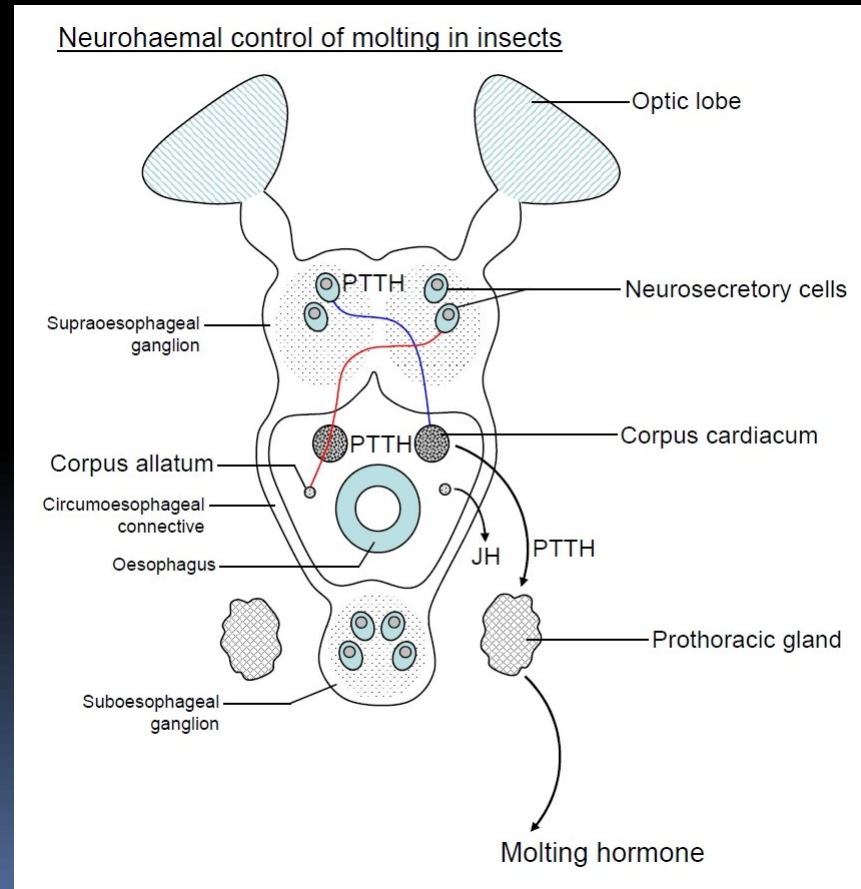
Pokročilejší bezobratlí

Vývoj vajíček, osmoregulace, srdeční výkon, metabolismus, barvoměna, chování (zásadní), determinace kast, páření, reprodukce, diapauza

Nejprobádanější u koryšů a hmyzu: růst a tvorba kutikuly

Velký počet modifikovaných neuronů zvaných neurosekretorické buňky je roztroušen v celém NS a jsou dominantní v řízení vývoje hmyzu. Fungují jako spojovací článek mezi CNS, který monitoruje informace z vnějšího prostředí a mezi endokrinními žlázami, jejichž sekrety řídí diferenciaci tkání.

Neurosekretorické buňky tedy uskutečňují řídicí komunikaci na dlouhou vzdálenost se svými cílovými orgány. Jsou v celém NS, ale největší seskupení nacházíme v *pars intercerebralis* mozku. Většina neurosekretorických axonů končí v corpora cardiaca (kardiální tělíska).

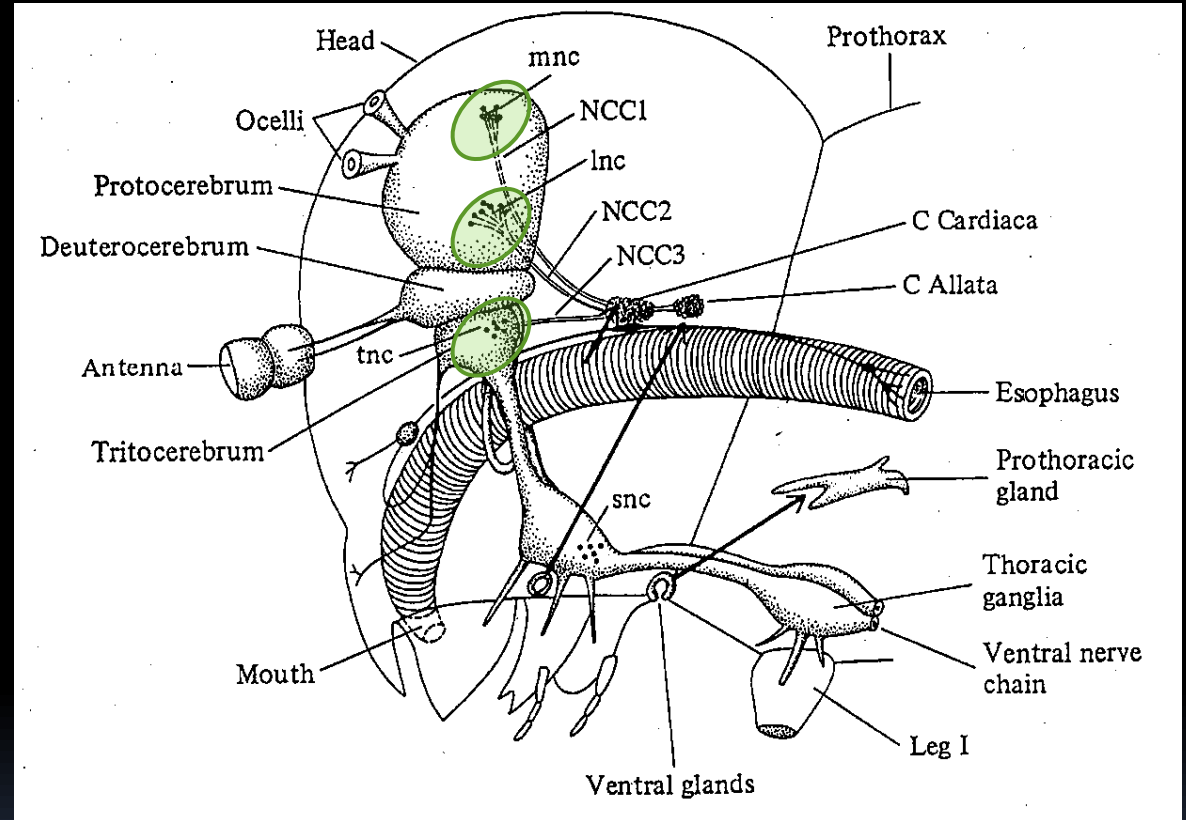


Neurosekretorický systém hmyzu

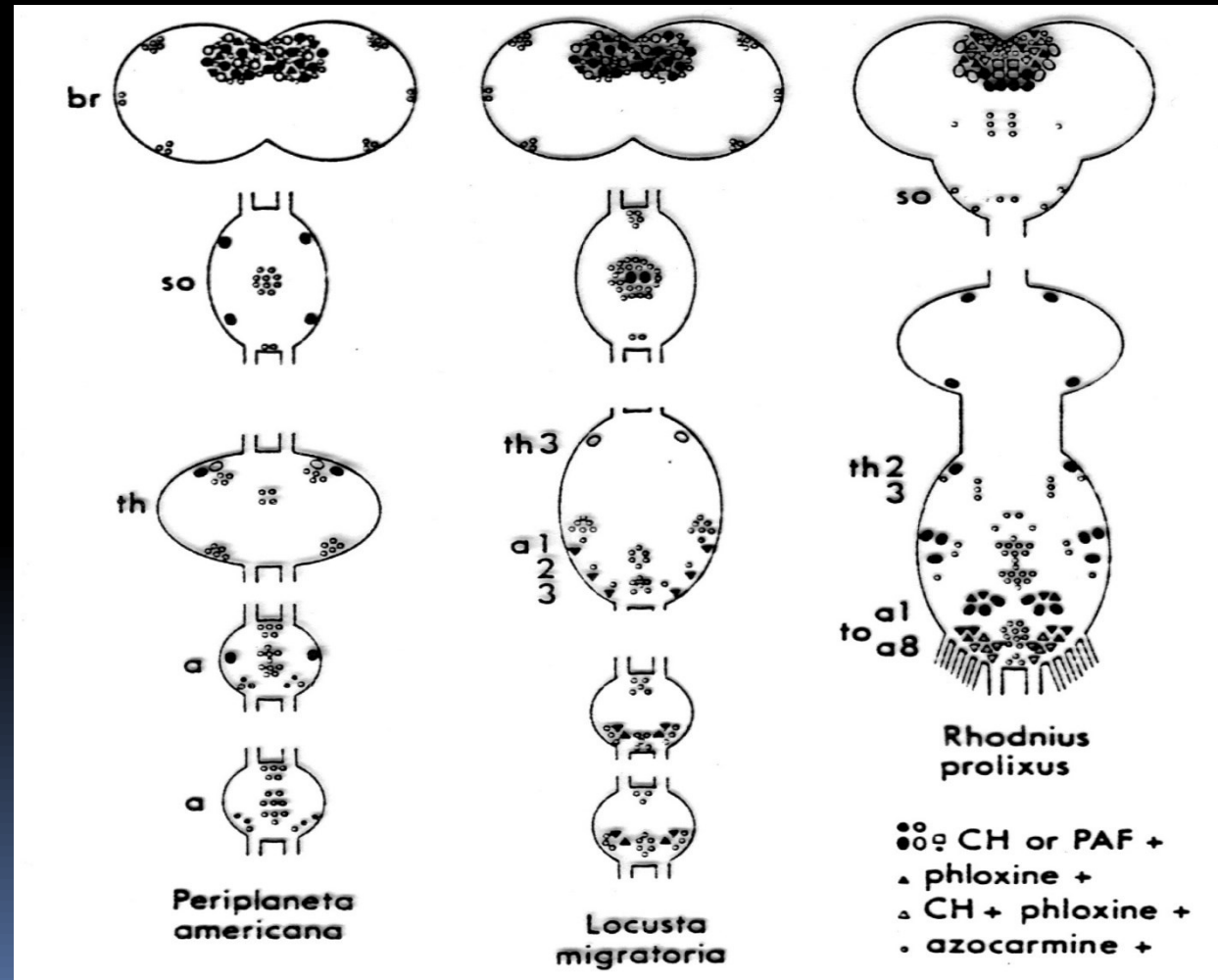
Tři hlavní skupiny neurosekretorických buněk spojených nervovými drahami s cc. CC je neurohemální orgán pro sekreci. Embryonálně vzniká ze stomodeálního ektodermu (první část trávicí trubice).

Corpora Allata (tělíska přilehlá) jsou klasické endokrinní žlázy z ektodermálních invaginací u kusadel.

Prothoracikální žláza je opět klasickou endokrinní žlázou – bez neurální spojky.



Neurosekretorické buňky jsou v nervovém systému hmyzu všudypřítomné.



Hormony a řízení svlékání hmyzu – klasický model.

Bioassay – ligaturovaná larva. Kopeč – 1917, sir Wigglesworth - 1934

Rozhoduje čas



Lymantria dispar
bekyně velkohlavá

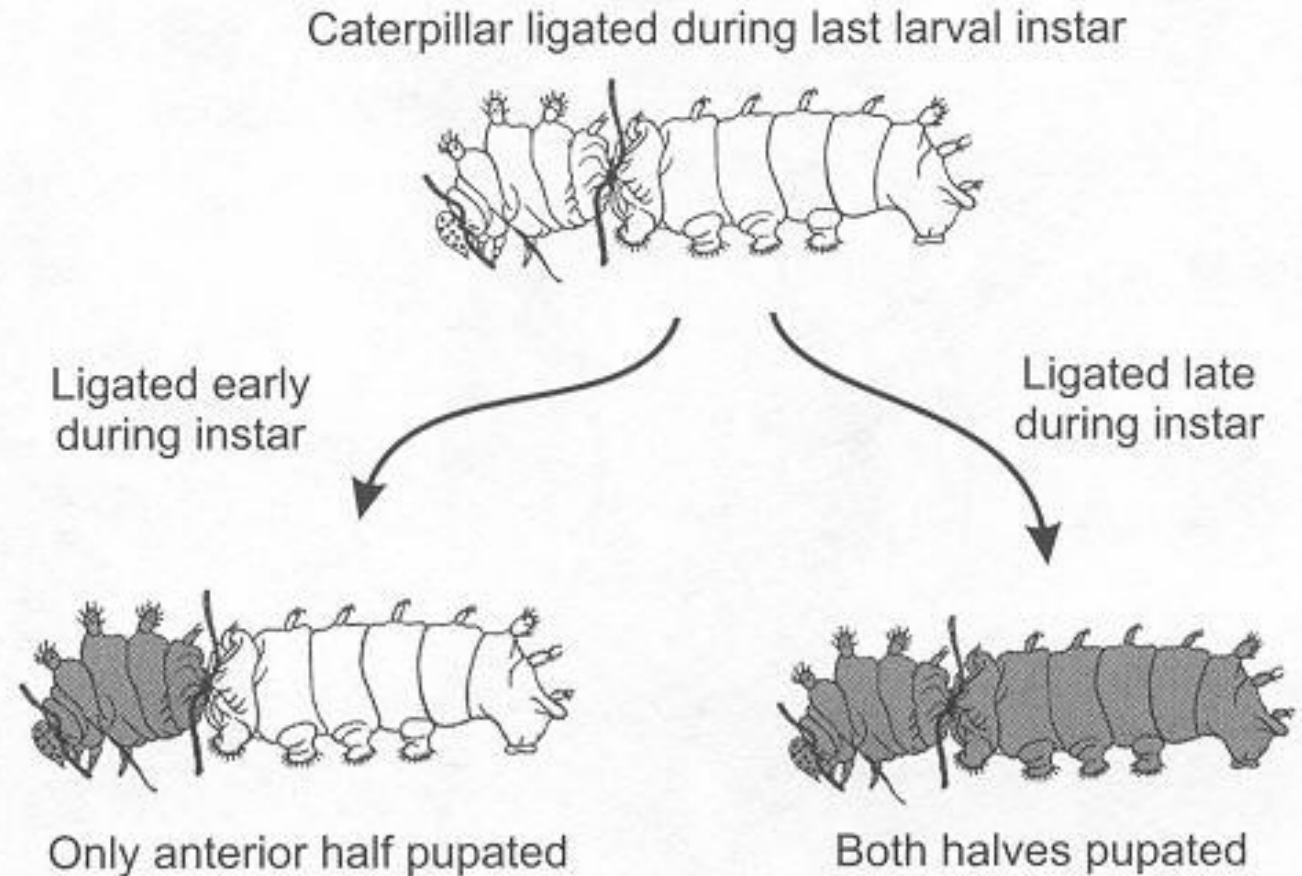


FIGURE 1.2 An experiment performed by Kopeč. When a caterpillar was ligated early during the last larval instar, only the anterior half later pupated. However, when ligated late during the last larval instar, both halves pupated. Adapted from Cymborowski (1992). Reprinted with permission.

Ligaturováním larvy můry *Lymantria dispar* Kopec ukázal, že se normálně zakuklí buď obě poloviny těla nebo se zakuklí jen přední polovina těla a zadní zůstává nezměněna jako permanentní larva. Pro to, která z těchto možností nastane, byl rozhodující věk larvy, kdy byla ligatura provedena. Když byla larva zavázána těsně před kuklením, zakuklila se celá. Kopec dále ukázal, že je to mozek, který je odpovědný za kuklení. Zvířata zbavená hlavy před kritickým obdobím vytvářela permanentní larvy. Extrakt z mozků injikovaný do permanentních larev ale u nich indukoval kuklení stejně jako hemolymfa získaná z larev po kritickém období.

Tedy: nějaký faktor vznikající v mozku je odpovědný za svlékání (nebo kuklení) u hmyzu. Tento faktor nebo hormon ovšem není sám schopen svlékání vyvolat, protože implantace samotného mozku do izolovaného zadečku svlékání nevyvolala. Mozkový hormon tedy pouze aktivoval jinou žlázu v hrudi (prothorakální viz dále), která pak bezprostředně vyvolává vylití svlékacího hormonu.

Jak se často stává, Kopecovy experimenty byly ignorovány a přehlíženy. Byly znovuobjeveny v roce 1934 Sirem Vincentem Wigglesworthem a jinými, kteří si všimli jejich důležitosti.

Wigglesworth, doktor medicíny pracující v Londýnské škole hygieny a tropické medicíny použil ke svým experimentům jihoamerickou plošticí *Rhodnius prolixus* a demonstroval stejně jako Kopec hlavovou kritickou periodu. Výhoda práce s plošticemi byla v tom, že vývoj je u nich zastaven i na dlouhé měsíce až do okamžiku kdy se ploštice pořádně nasaje krve.

Kritická perioda také u zákeřnice.
Rhodnius se nesvléká dokud se nenasaje.

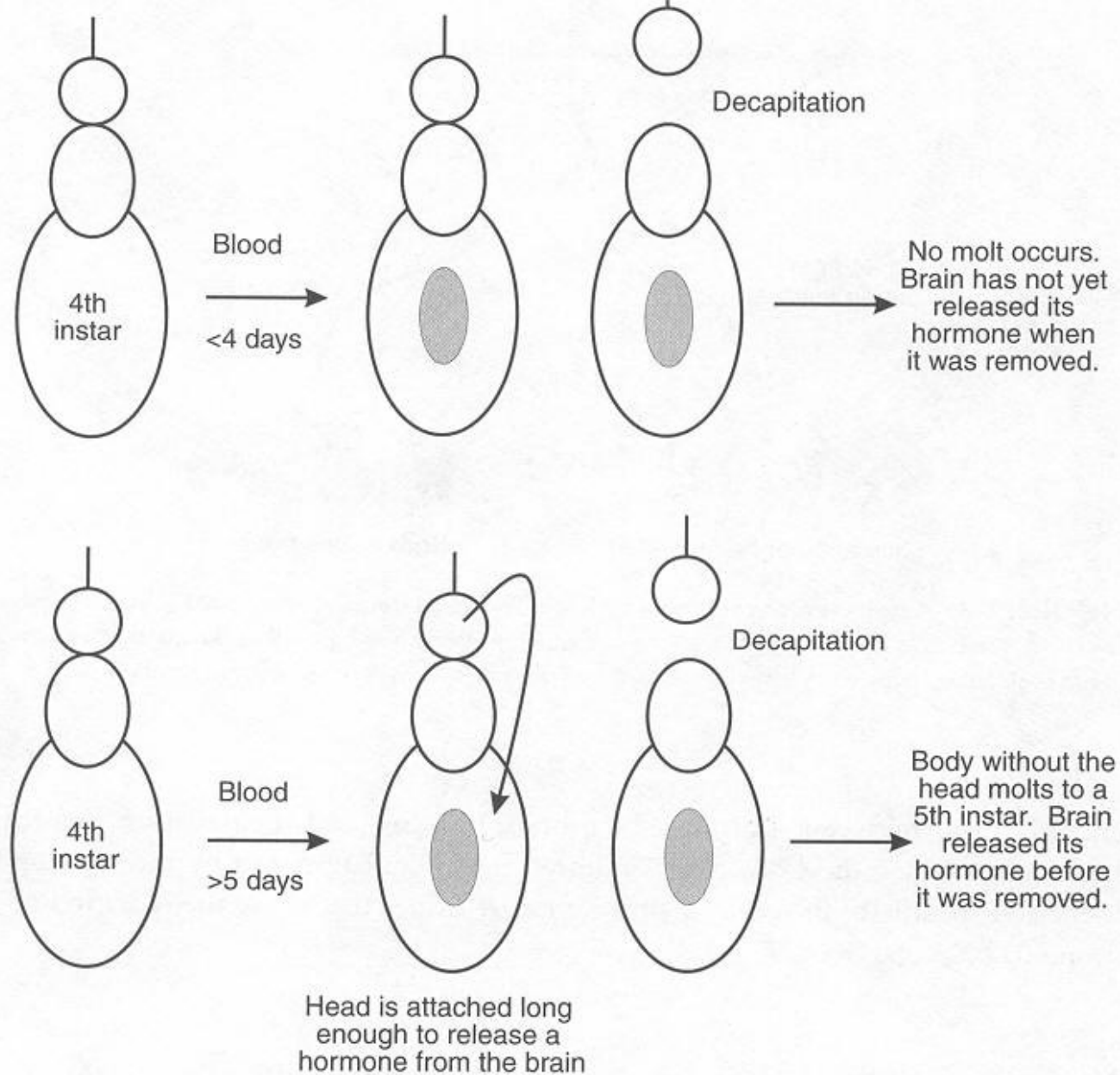
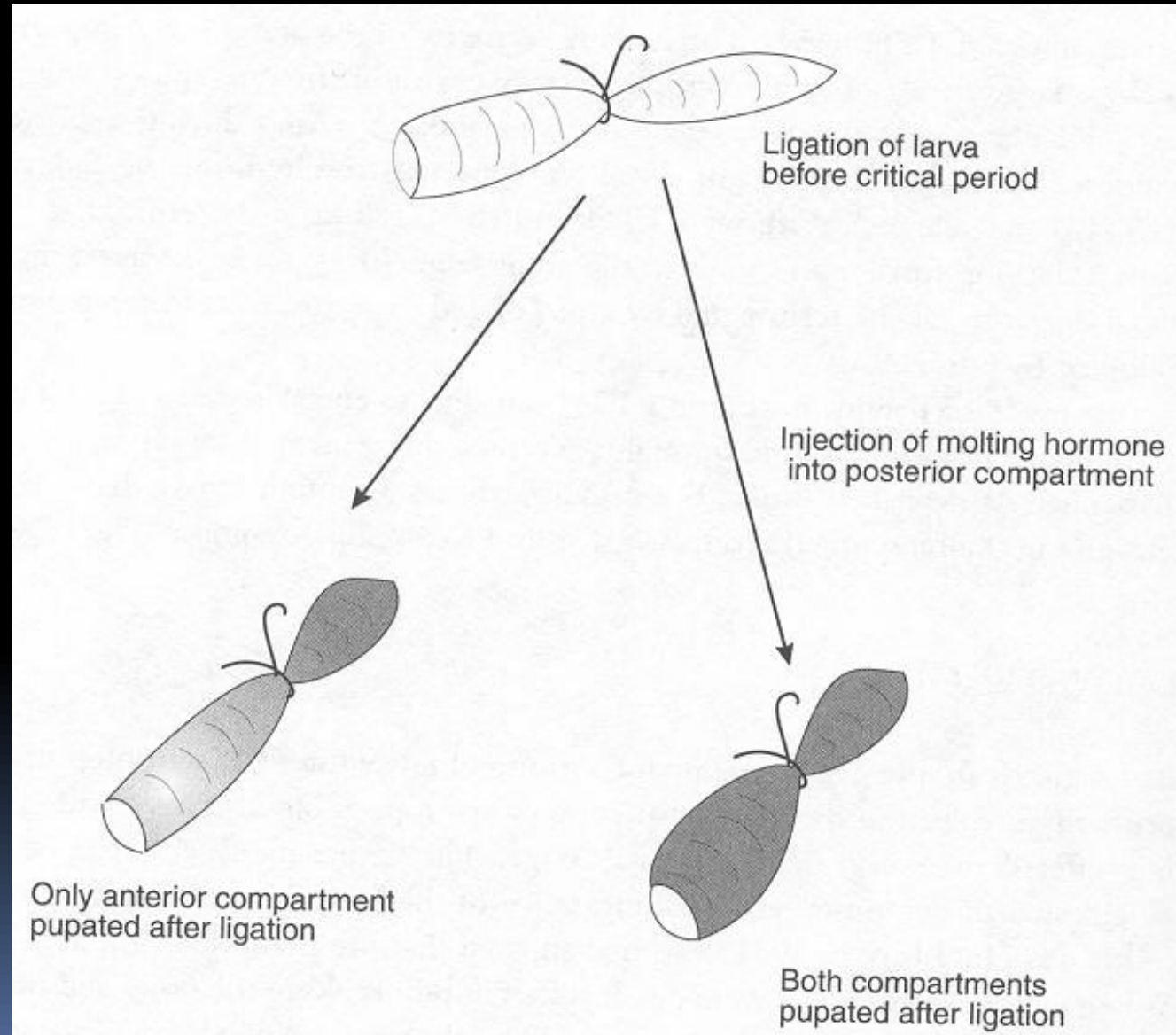


FIGURE 1.3 Wigglesworth's decapitation experiments using *Rhodnius* larvae. When fourth instar larvae were blood fed and decapitated within 4 days, they failed to molt. When they were decapitated after 5 days, the body still molted even though the head was not attached at the time.

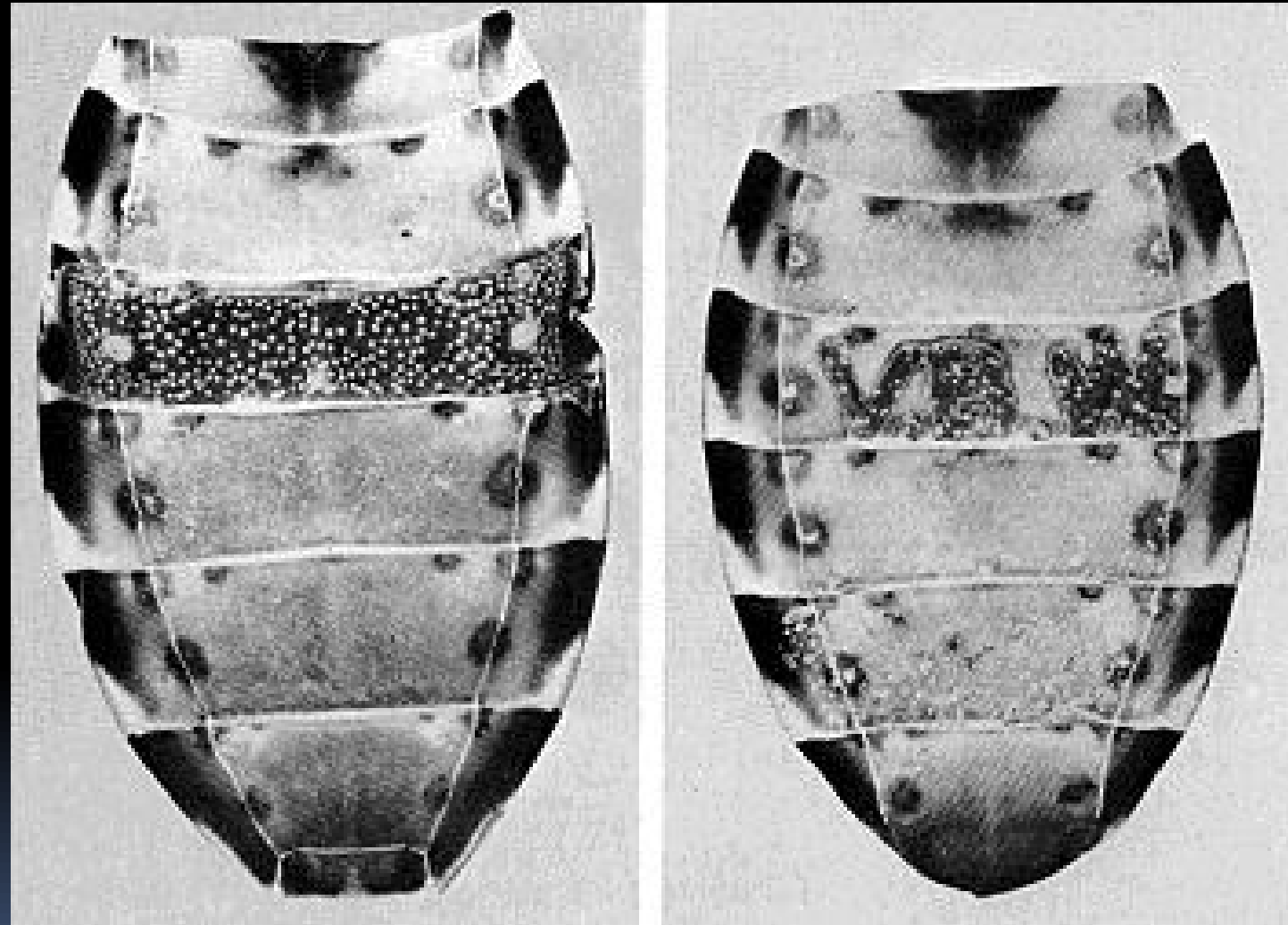
Bioassay – ligaturovaná larva

Injikace homogenátu z hlavy (mozku) do permanentně larválního zadečku

Rozhoduje mozek, ale jeho implantace do zadečku nestačí. Musí být ještě další faktor v hrudi.



Kutikula jako model hormonálního řízení fenotypu (genové exprese)

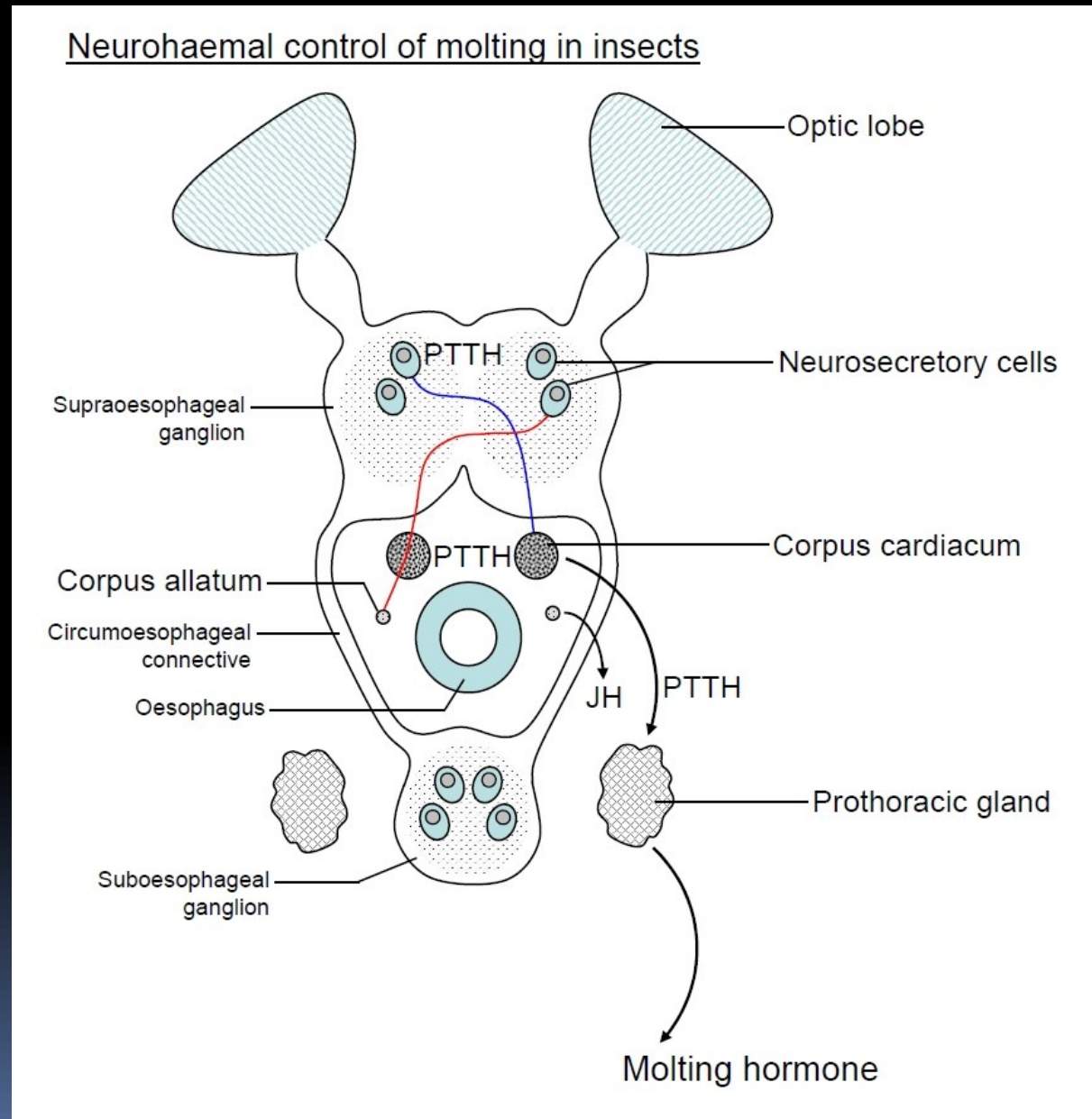


sir Vincent B. Wigglesworth

Neurosekretorické bb.

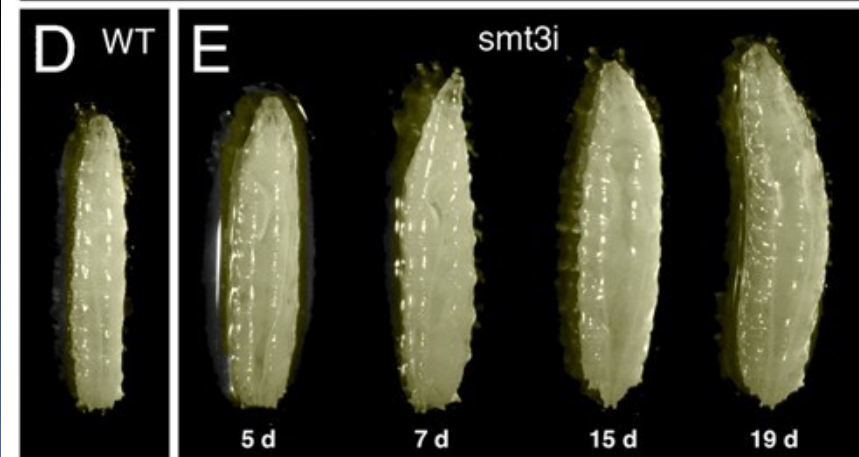
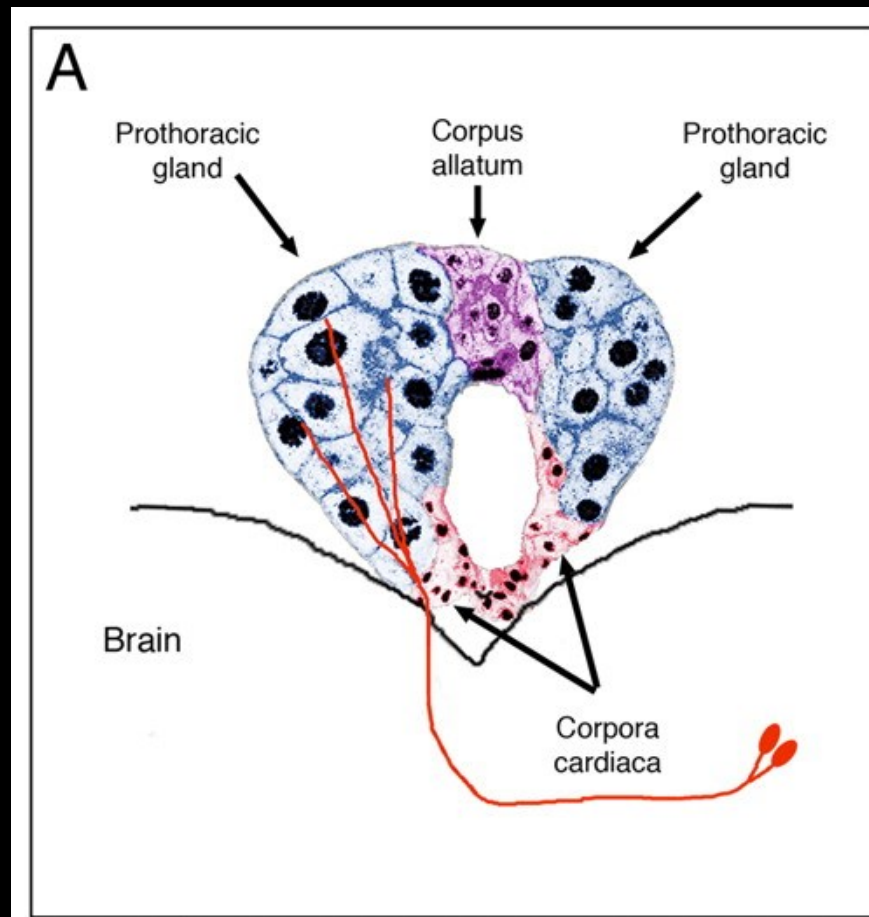
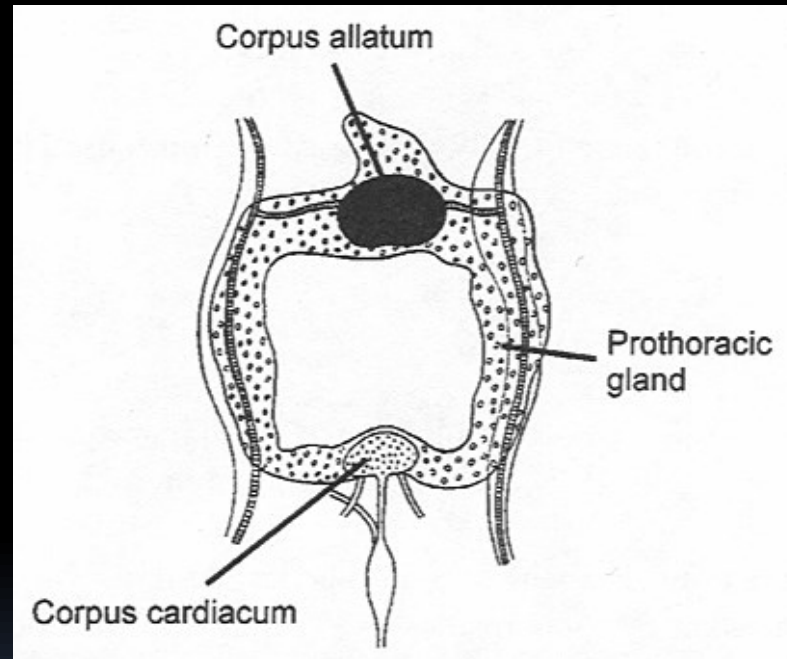
a jejich vliv na

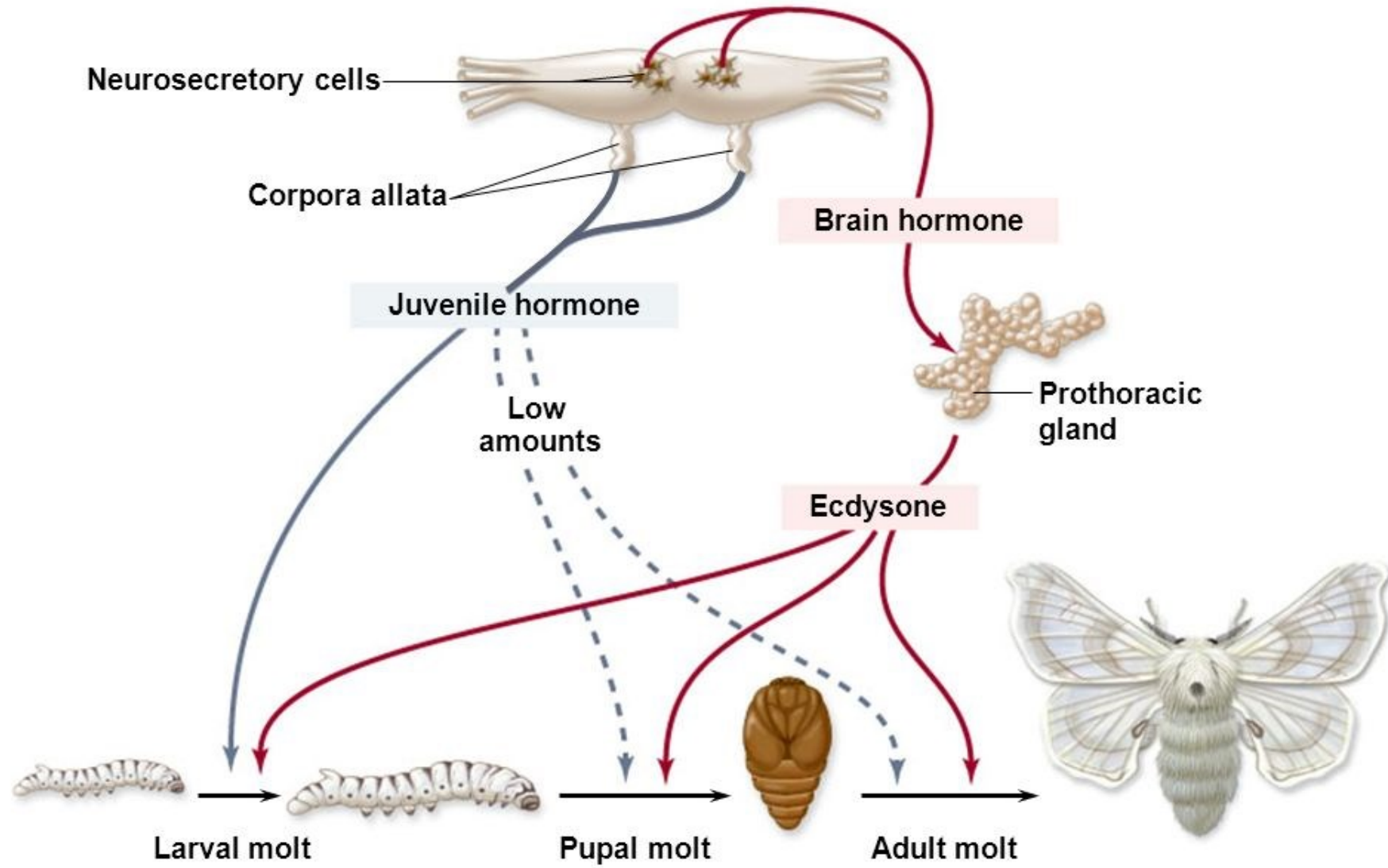
prothorakální žlázu.



Prothorakální žláza – 1940 u *B. mori*, vchlípenina
ektodremu 2. čl., ve spojení se slinnými žlázami

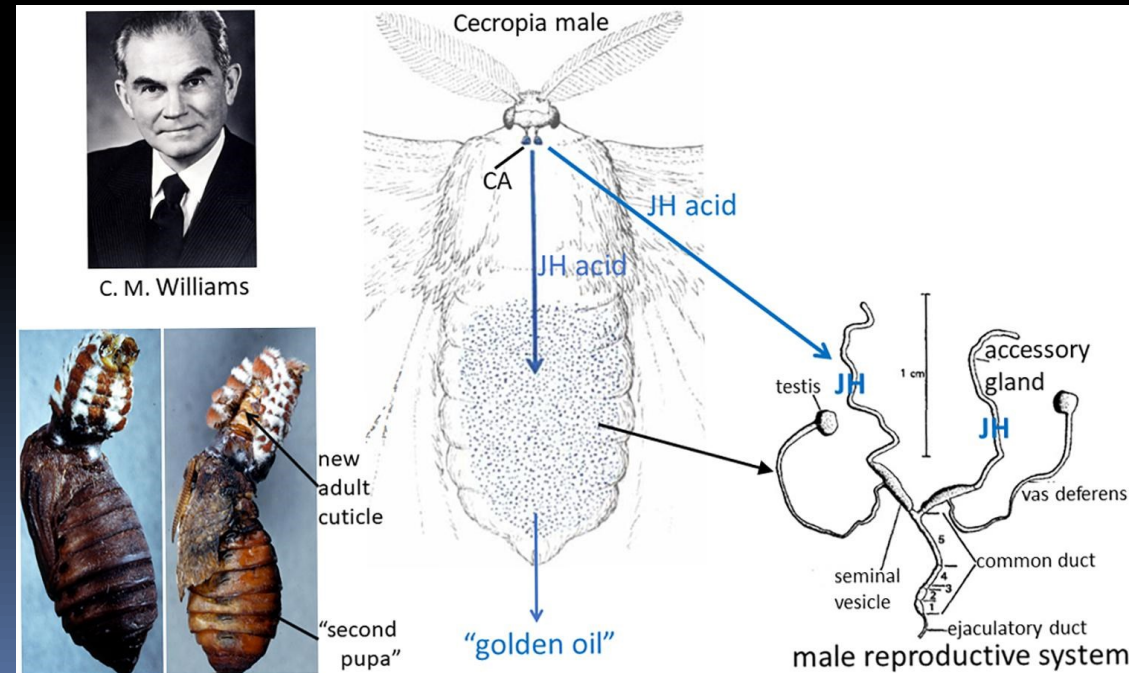
Prstencovitá žláza u vyšších dipter spojující
prothorakální žlázu CC a CA.





Prothoracicotropní hormon (PTTH)

- První objevený hmyzí hormon
- PTTH působí na prothorakální žlázu (PGs) a řídí syntézu ekdysteroidů
- Williams (1940s - 1950s) demonstroval vztah PTTH and PGs.
 - Implantace jak PGs tak mozku do permanentní larvy
- Bollenbacher (1979) vyvinul přímější test na PTTH – in vitro assay.



Řízení sekrece PTTH a jeho účinky

- Sekreci PTTH řídí:
 - environmentální podněty jako fotoperioda nebo teplota
 - Nervové stimuly např. z receptorů mechanického napětí
- Účinek
 - RAS/ERK signální dráha

PPTH

Příbuzný inzulinu.
Axonovým transportem do CC
(CA)

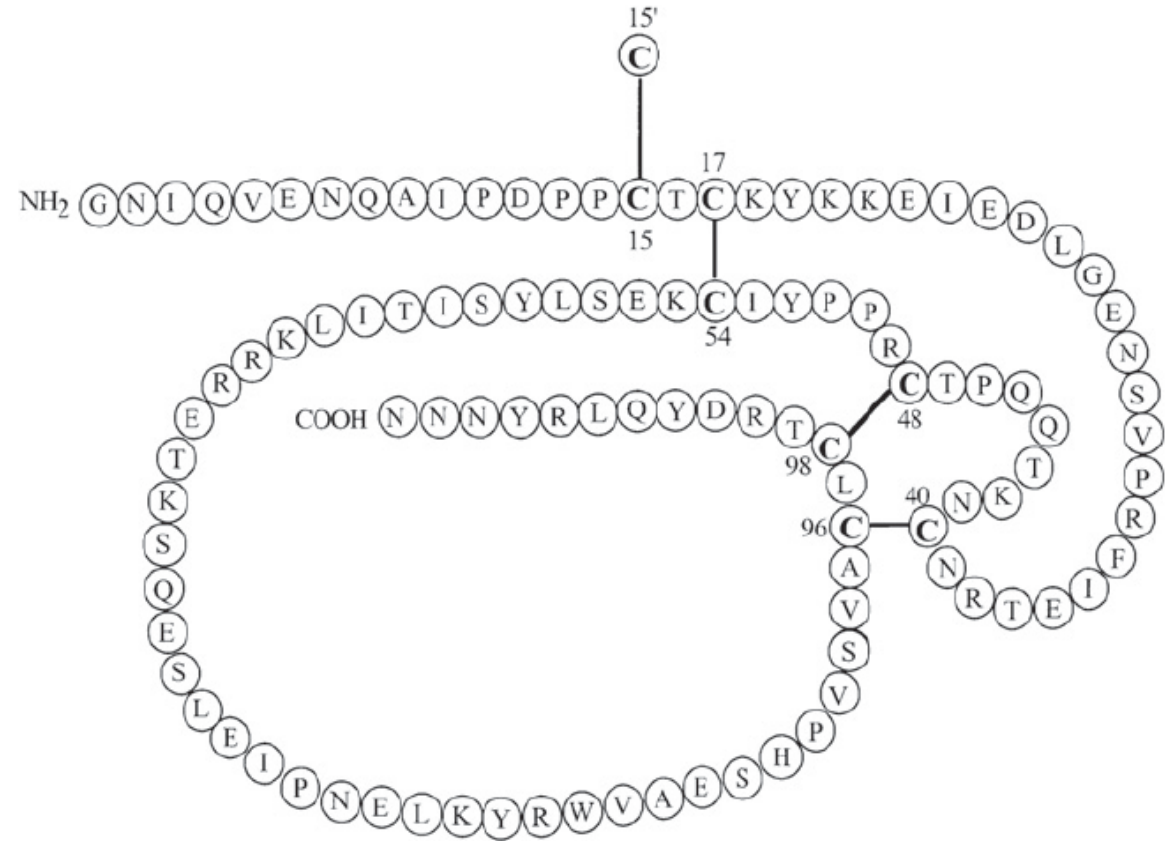


FIGURE 1.14. The amino acid structure of PPTH. Only one of the two identical chains in the homodimer is shown. From Nagata et al. (2005). Reprinted with permission.

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
Eclosion 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.

Produkce ekdysteroidů

In vitro assay

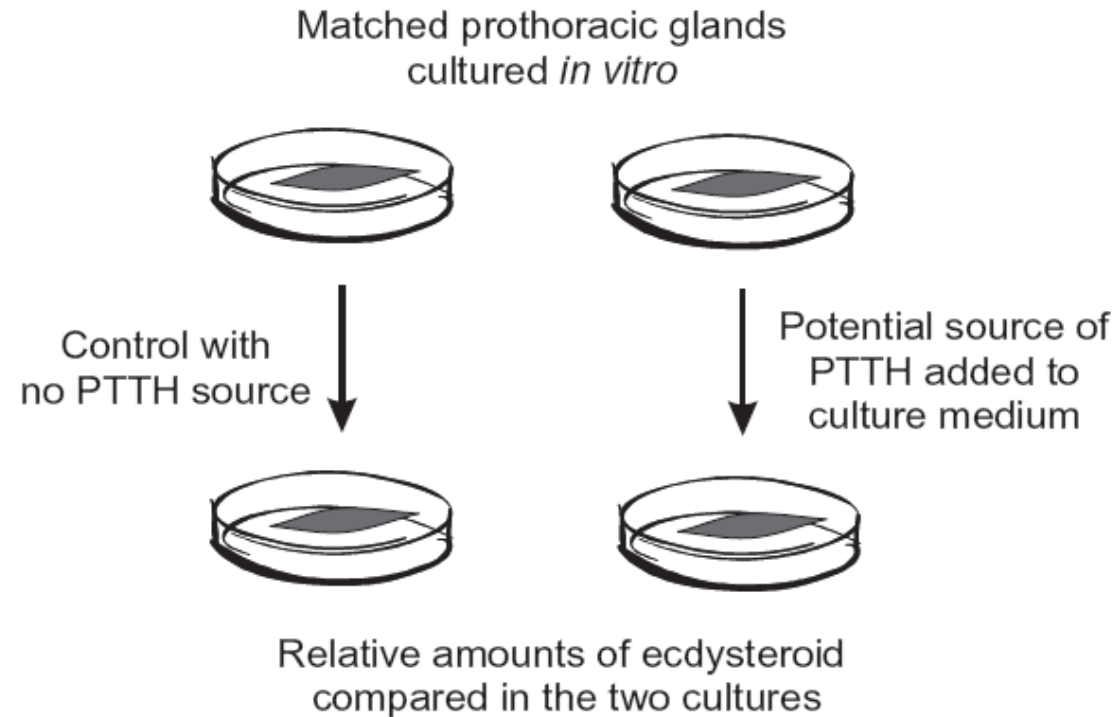
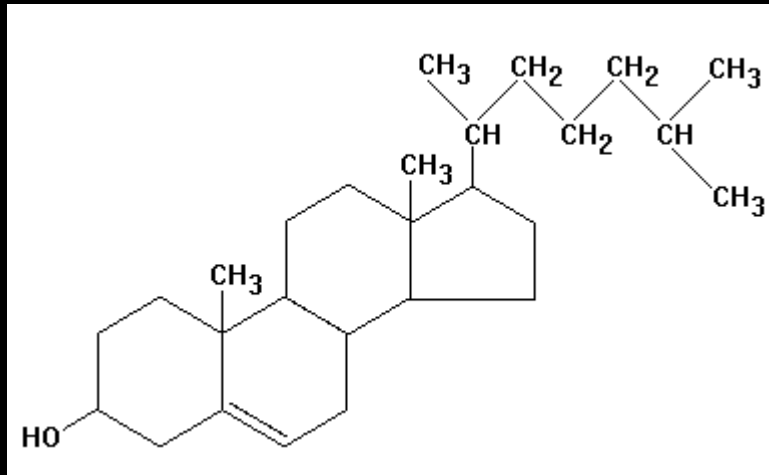


FIGURE 1.13. An assay for PTTH developed by Bollenbacher et al. (1979). A pair of matched prothoracic glands are removed from the insect and placed in culture. If PTTH is added to the culture, the glands produce increased amounts of ecdysteroids into the medium.

P.ž. odpovídá na PTTH syntézou ekdysonu z prekurzorových steroidů
Spustí se transformace cholesterolu na ekdyson. Ten je až v periferních tkáních konvertován na aktivní 20-hydroxyekdyson

Ecdysteroidy



cholesterol

Ecdysone = Molting hormone (MH)

Fukuda 1940 ukázal, že pochází z p.ž.

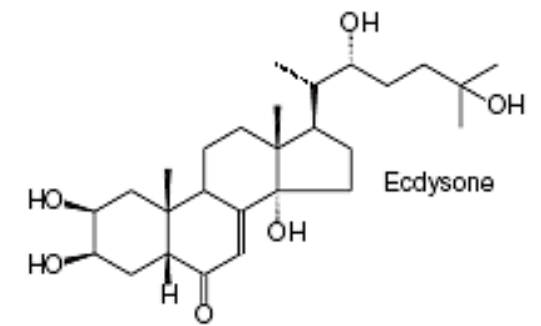
1954 Karlson a Butenandt z 1t kukel B.m. 250mg steroidního h.

Jako detekční assay použili permanentní larvy Calliphora.

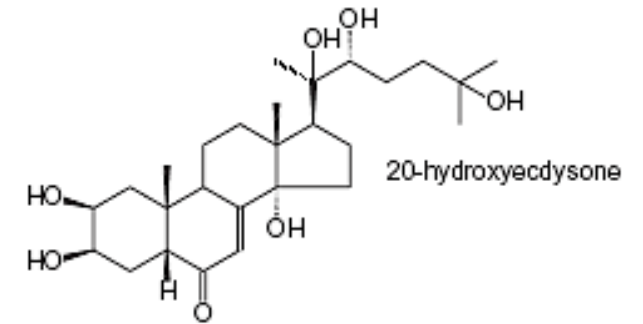
První strukturně popsany hormon

Ecd. spouští proteosyntézu v epidermis.

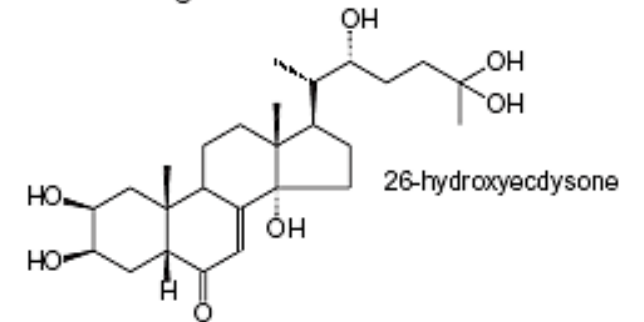
Ekdysteroidy i v rostlinách.



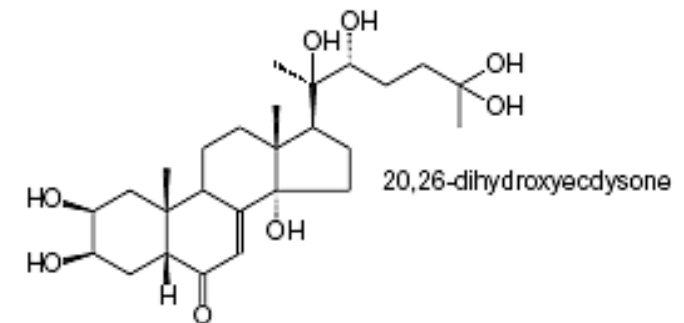
Ecdysone



20-hydroxyecdysone

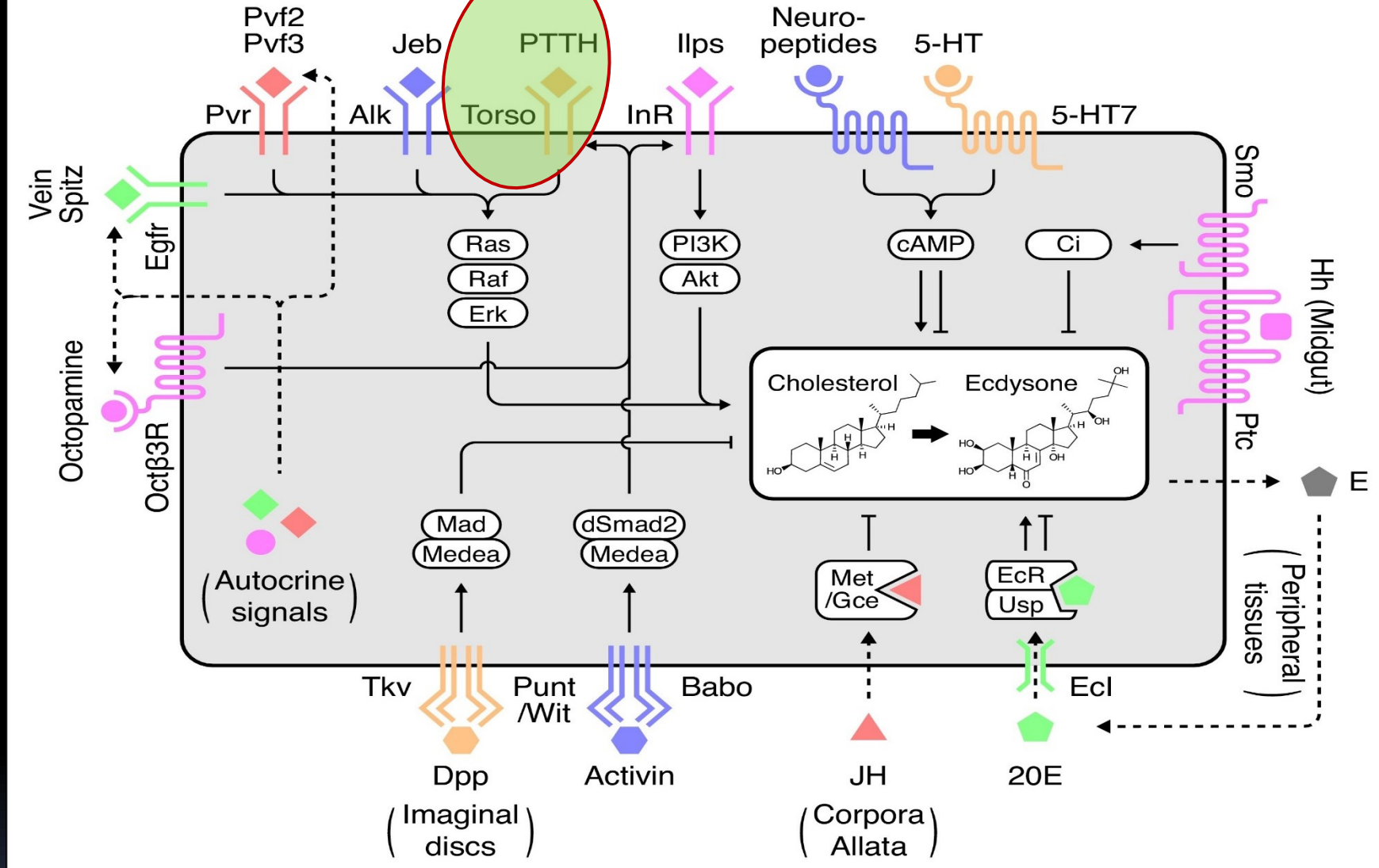


26-hydroxyecdysone



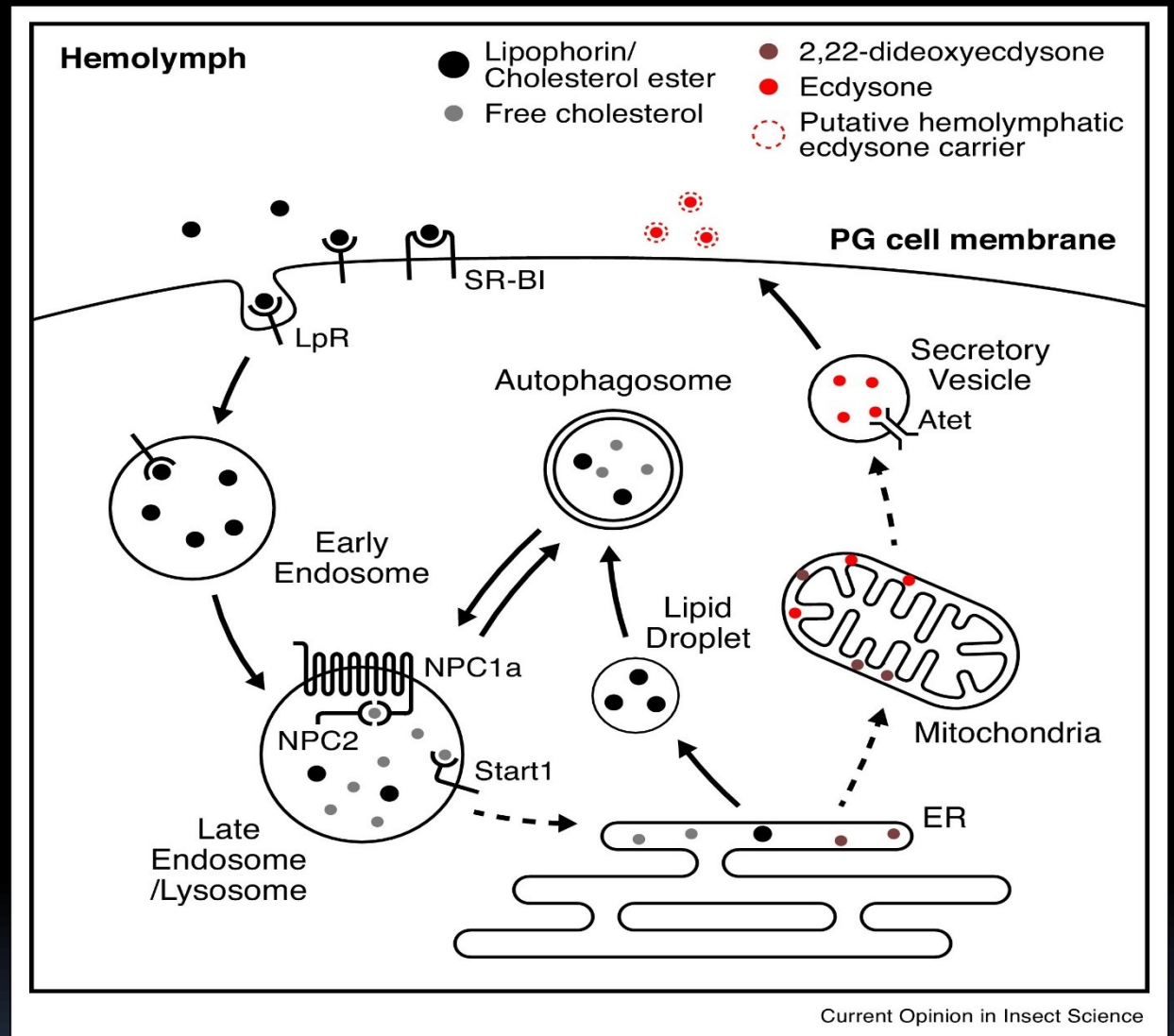
20,26-dihydroxyecdysone

FIGURE 1.17. Some common ecdysteroids.



Syntéza Ecdysonu: Jak PTTH dosáhne P.ž. (na obrázku), PTTH se váže na tyrosin kinázový receptor Torso aktivuje Ras/Raf/Erk signální dráhu (podobně jako inzulín). Další děje nejsou dosud přesně známy, ale celá řada dalších vstupů a vlivů (Oktopamin, juvenilní hormon, 5-HT...).

Syntéza a sekrece ekdysteroidů



Syntéza Ekd. zahrnuje ER a mitochondrie.

Sekrece? Ekdysteroidy mohou volně procházet membránou, ale na jejich sekreci se zřejmě podílí i sekreční vesikl. V hemolymfě potřebuje dosud neznámý nosič.

Syntéza ekdysteroidů z cholesterolu a aktivace v periferní tkáni u motýlů

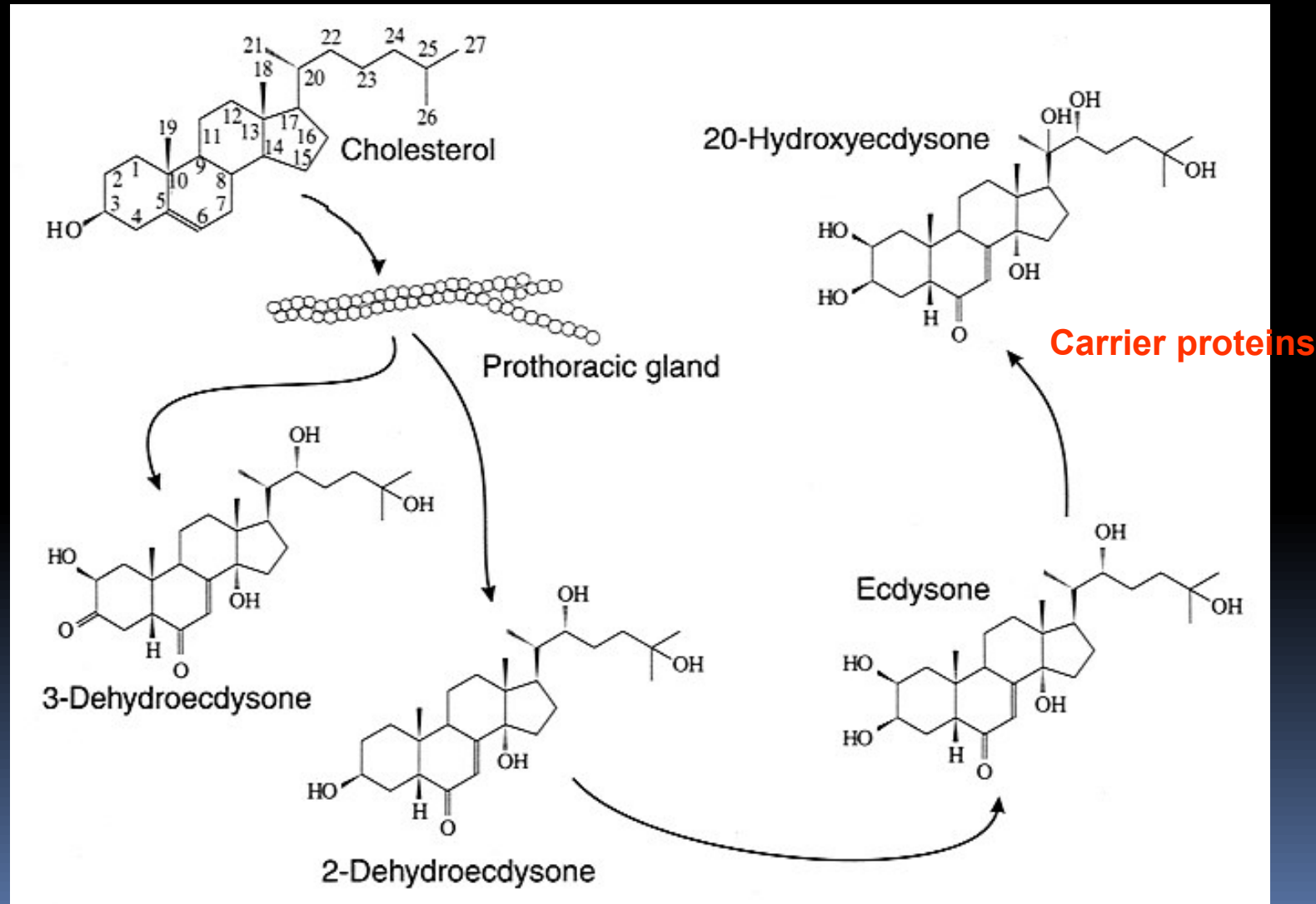


TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

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
Eclosion 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

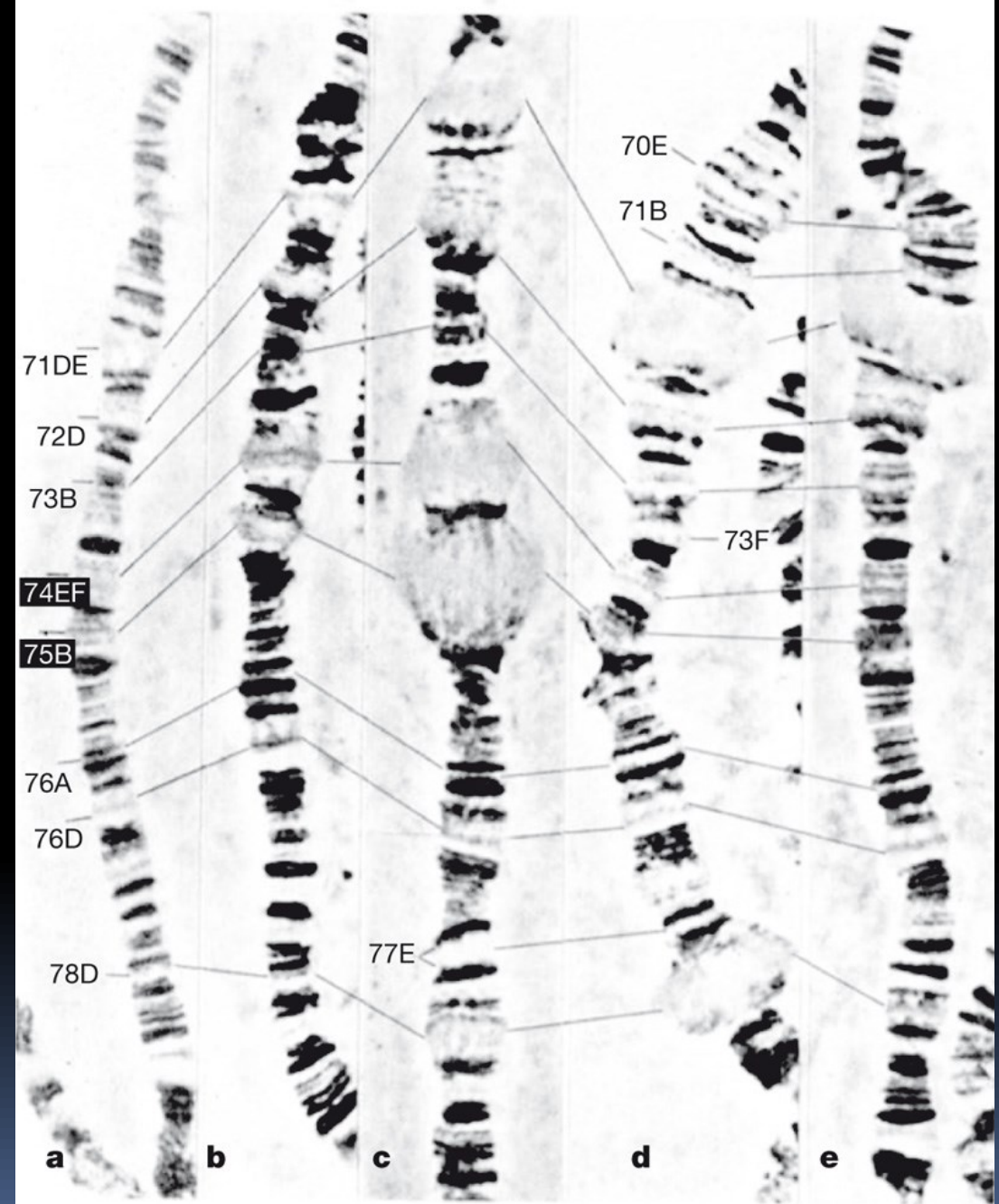
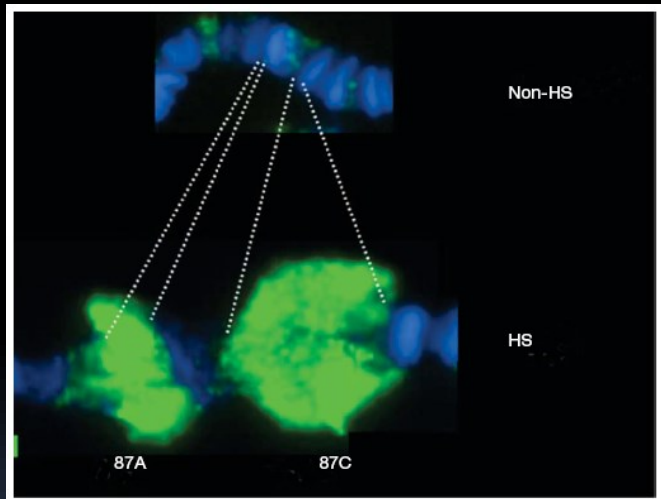
Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

Účinky ekdysonu

Aktivace stovek genů pod vlivem ecdysteroidů.

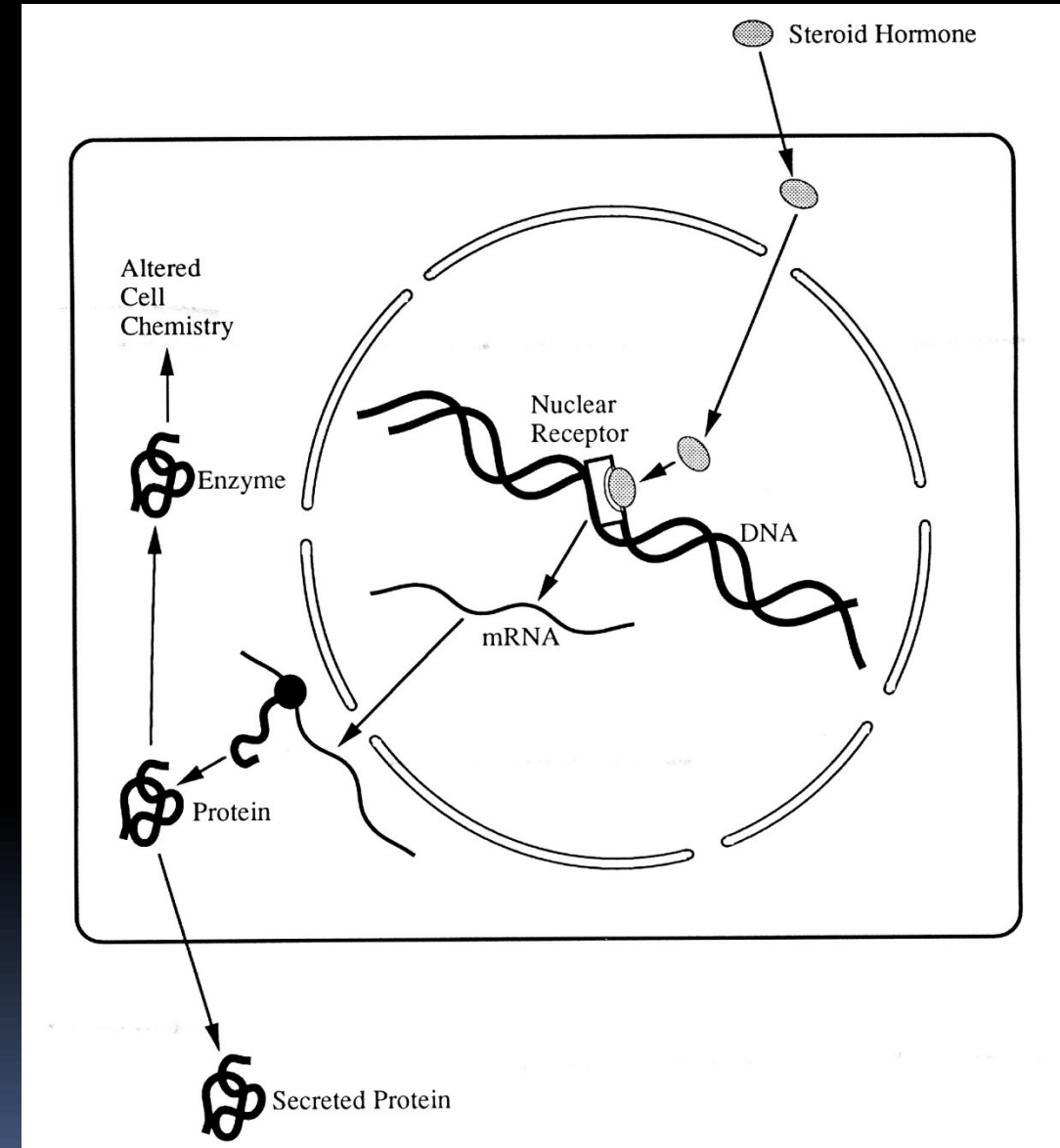
In vivo assay, polyténní chromozómy slinných žláz

Obláčky v místě exprese.

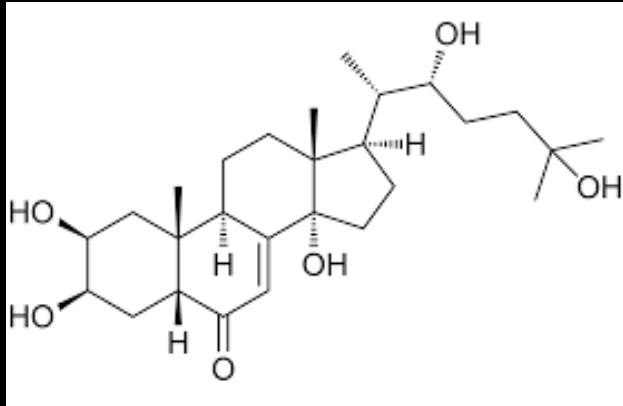


Puffing patterns on chromosome 3L during *Drosophila* larval development

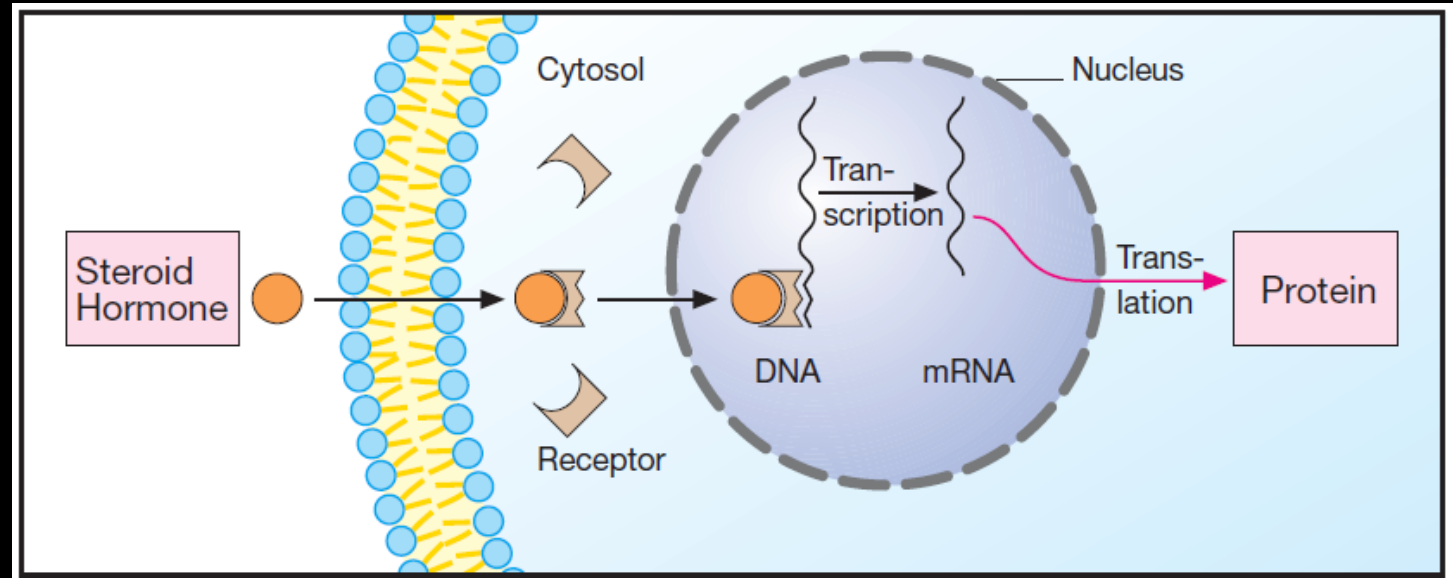
Jak účinkují ekdysteroidy na buňku



Ekdyson je podobně jako juvenoidy lipofilní hormon, takže proniká buněčnou membránou, váže se na receptor až v jádře a aktivuje transkripci a expresi genů.



Intracelulární receptor



Ecdysteroidní receptor EcR : je to **ligandem aktivovaný transkripční faktor v jádře hmyzích buněk**. Má typickou strukturu obsahující N-konec, DNA vážící C doménu, hinge oblast, ligand vážící doménu a terminální C-konec.

EcR je nekovalentní heterodimer dvou proteinů. EcR protein a ultraspiracle protein (USP). Rodina hmyzích jaderných hormonů jsou ortology savčích farnesoid X receptor (FXR) and retinoid X receptor (RXR) proteinů. Ligand vážící kapsa EcR je flexibilní a adaptabilní. To nabízí praktické aplikace v medicíně a zemědělství. Geny pro ligandy vnesené do rostlin by mohly sloužit k jejich ochraně při tvorbě terapeutických proteinů. Řada z nich jsou schválené a bezpečné insekticidy.

Reakce polyténních chromozomů slouží jako model k porozumění odpovědi epidermálních a dalších buněk na ekdyson. Fakt, že některé obláčky na různých místech chromozomu se vyskytují jen po určité době působení Ekd. a že dokonce později je výskyt obláčků blokován pokračující přítomností Ekd., naznačuje, že **pouze časově omezené pulzy** a uvolňovaného hormonu jsou nezbytné pro správný průběh svlékání. Některé z postupných kroků probíhajících při svlékání se zdají být odstartovávány právě pádem ekdysteroidového titru. Jeho role se tedy zdá být spíše jako **koordinátora** vývojových kroků.

Ekdysteroidy produkované PTŽ řídí jak apolýzu, tak i ekdysi. Stimulují také konverzi tyrozinu na chinony, což je základ sklerotizace nové kutikuly.

Hmyz nedokáže syntetizovat cholesterol – je to proto esenciální složka potravy.

Ekdysteroidy jsou ale i tkáňové faktory produkované rostoucími orgány – k synchronizaci tkání – housenka ležící na studeném kameni by se nevyvíjela všude rovnoměrně – některé tkáně musejí počkat na jiné.

Ekdysteroidy mají funkce i u imág: stimulují tukové těleso, které má podobnou funkci jako játra obratlovců, k produkci žloutkových bílkovin, které jsou pak transportovány do ovárií.

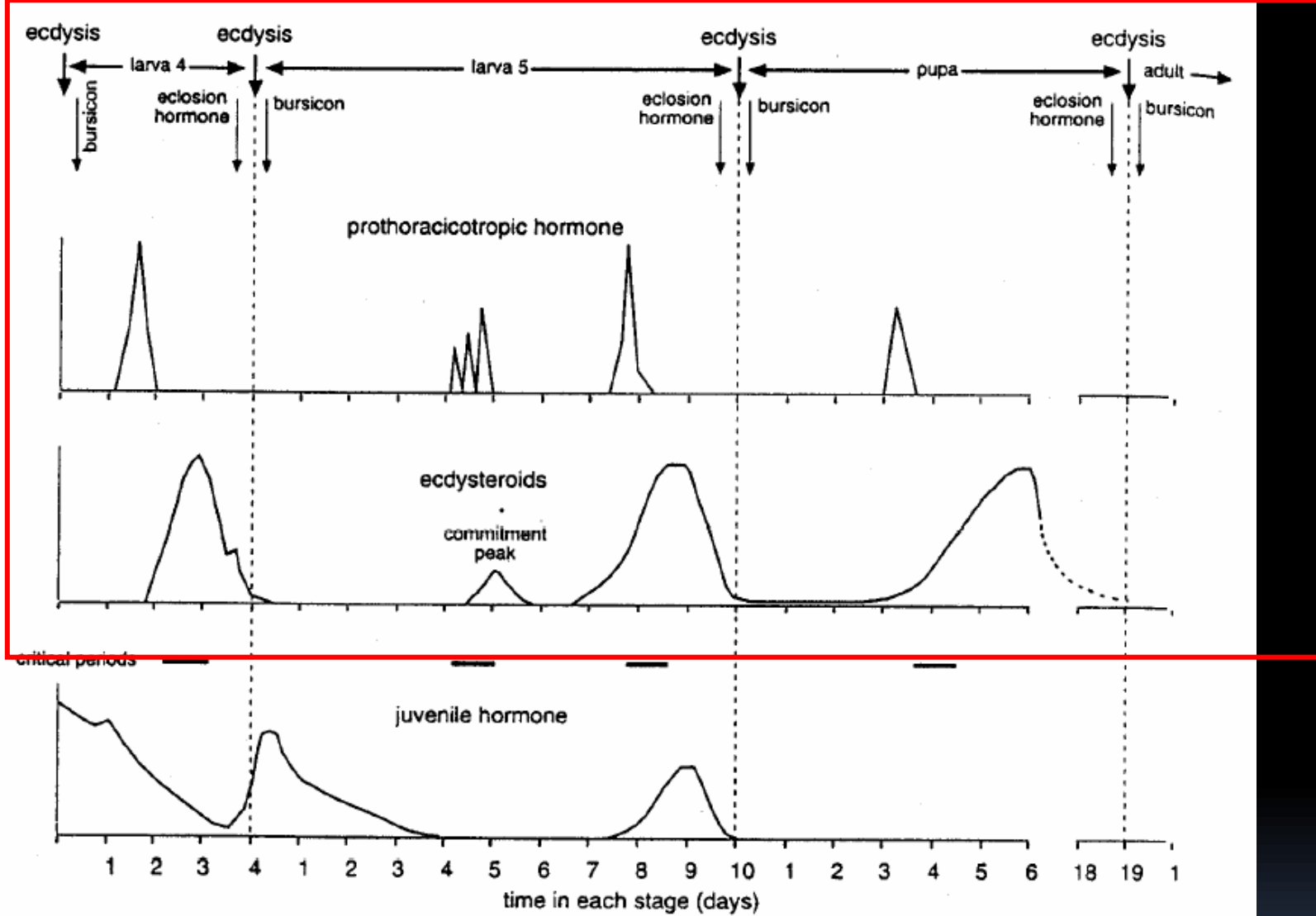


Fig. 15.30. Changes in hormone titers regulating molting and metamorphosis in a holometabolous insect. At the molt from larva to larva, juvenile hormone is present during the critical period; at the molt from larva to pupa, no juvenile hormone is present at the first critical period. The second critical period of sensitivity to juvenile hormone in the fifth stage larva regulates development of the imaginal discs. Eclosion hormone and bursicon are produced for a brief period before and after each ecdysis (based on data for *Manduca*, Lepidoptera).

RIA, chromatografie. Vysoký titr – nová kutikula, menší předcházející – apolýza. Typické jen pro l-p svlékání

Koreluje i se svlékáním a změnami chování larvy *Drosophily*

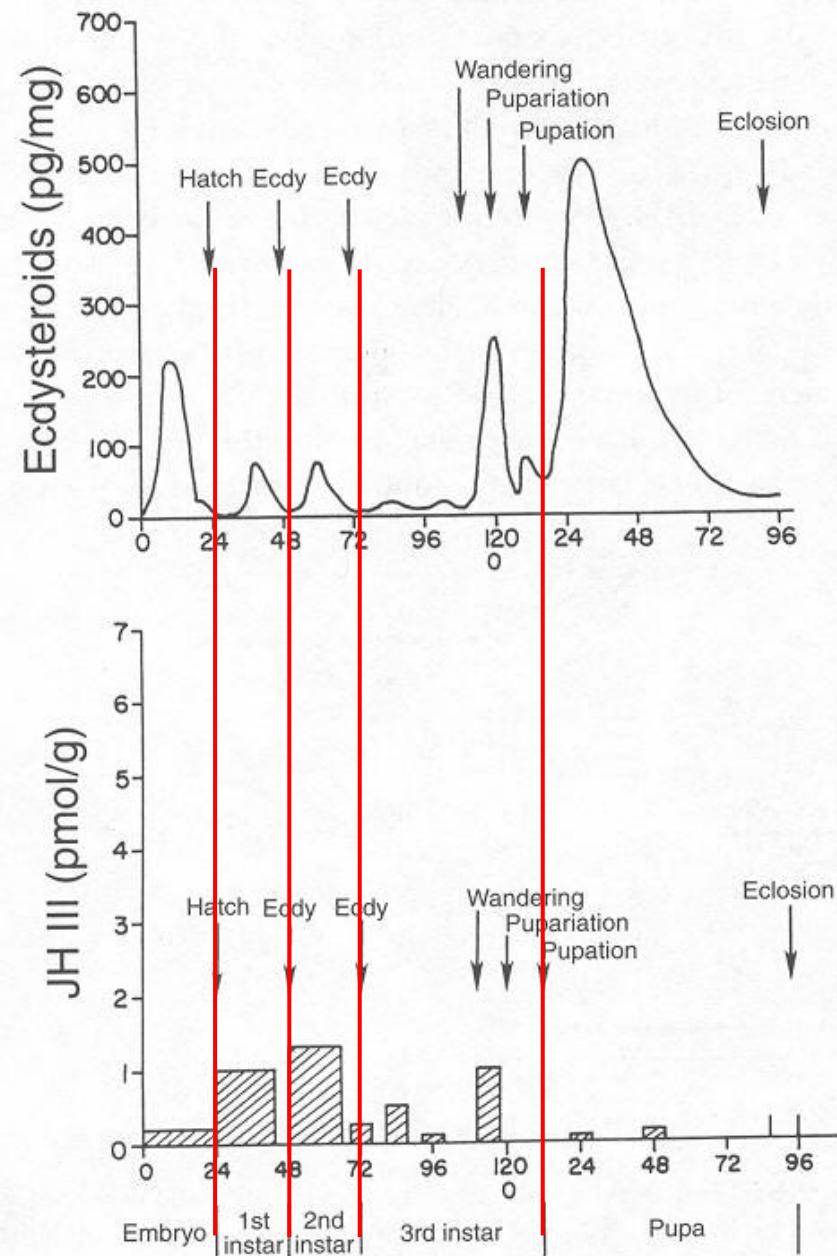
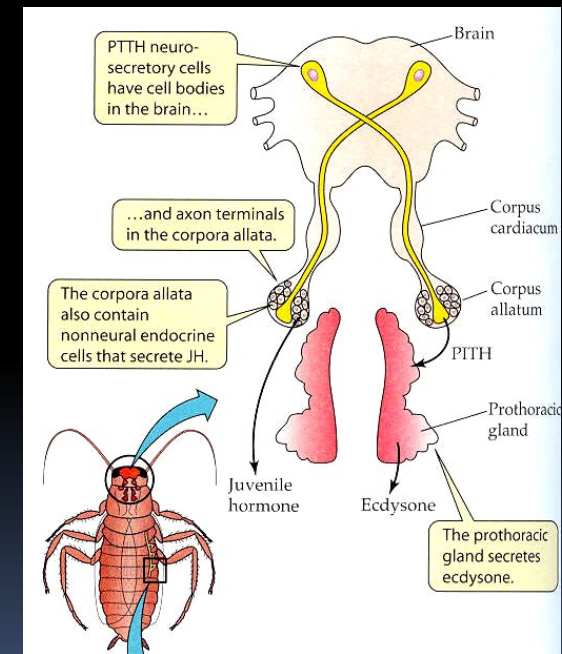
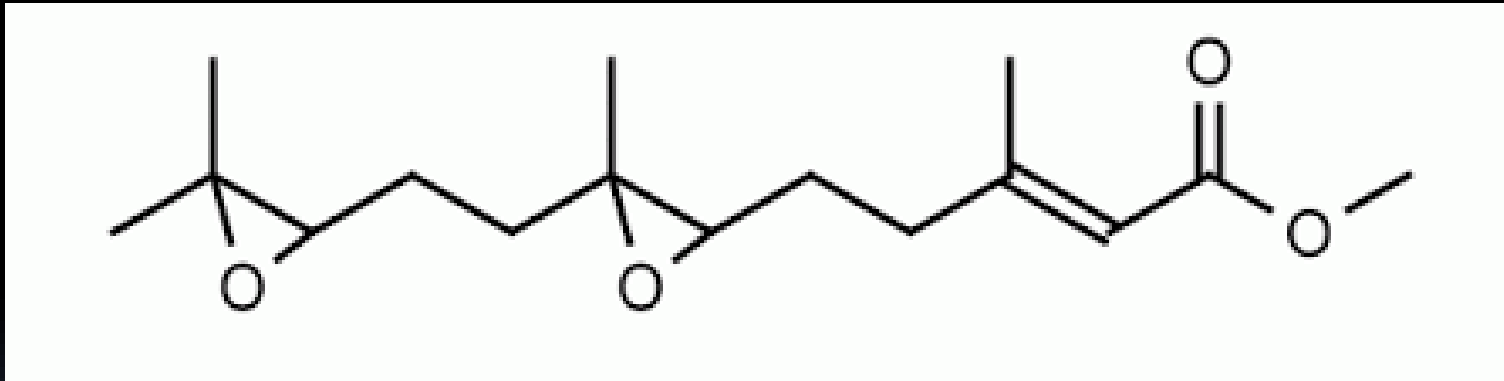


FIGURE 2.19 The correlation of hormone levels with developmental events. (Top) Ecdysteroids. (Bottom) Juvenile hormone III. Reprinted with permission from Riddiford, L.M. (1993). *The Development of Drosophila melanogaster*, Volume 2, pp. 899–939. Copyright Cold Spring Harbor Press.

Juvenilní hormon

Je produkován pouze endokrinní žlázou Corpora allata (CA) a není zdaleka tak kontroverzní jako MH (ekdyson). Pokud je známo, všechen hmyz má CA a jen CA jsou zdrojem JH. Na druhou stranu JH je mnohem obtížněji přístupný ke studiu, protože je lipofilní, má tendenci hydrolyzovat a měnit strukturu v kyselém, zásaditém prostředí nebo v přítomnosti některých iontů a navíc svou tendencí vázat se na sklo a plast. Tyto vlastnosti vyžadují mimořádnou opatrnost při experimentálním zacházení.

Chemicky je JH ester, terpenoid. Je také epoxydem, což je biochemii dosti vzácná věc. Epoxyd je patrně formován epoxidázovým enzymem v CA.



Je transportován ve vazbě na transportní proteiny, které jej i chrání před degradací esterázami. Titr v hemolymfě je určován: velikostí syntézy JH a jeho uvolňování do hemolymfy, aktivitou degradačních enzymů, množstvím transportních proteinů.

Vztah mezi mozkiem a CA

Mozek řídí produkci JH nejen prostřednictvím tropních neurohormonů (allatotropinů), ale i nervové regulace. Zpětnovazebná kontrola JH a z ovárií (u dospělců).

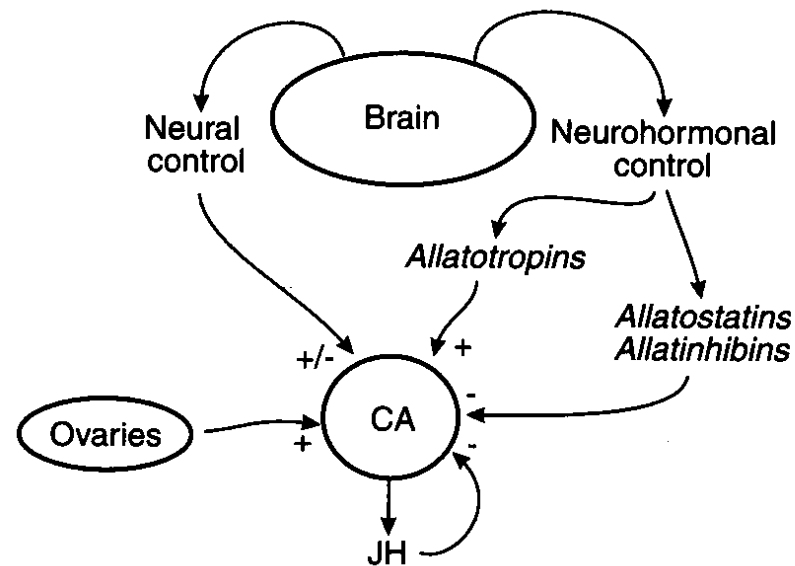
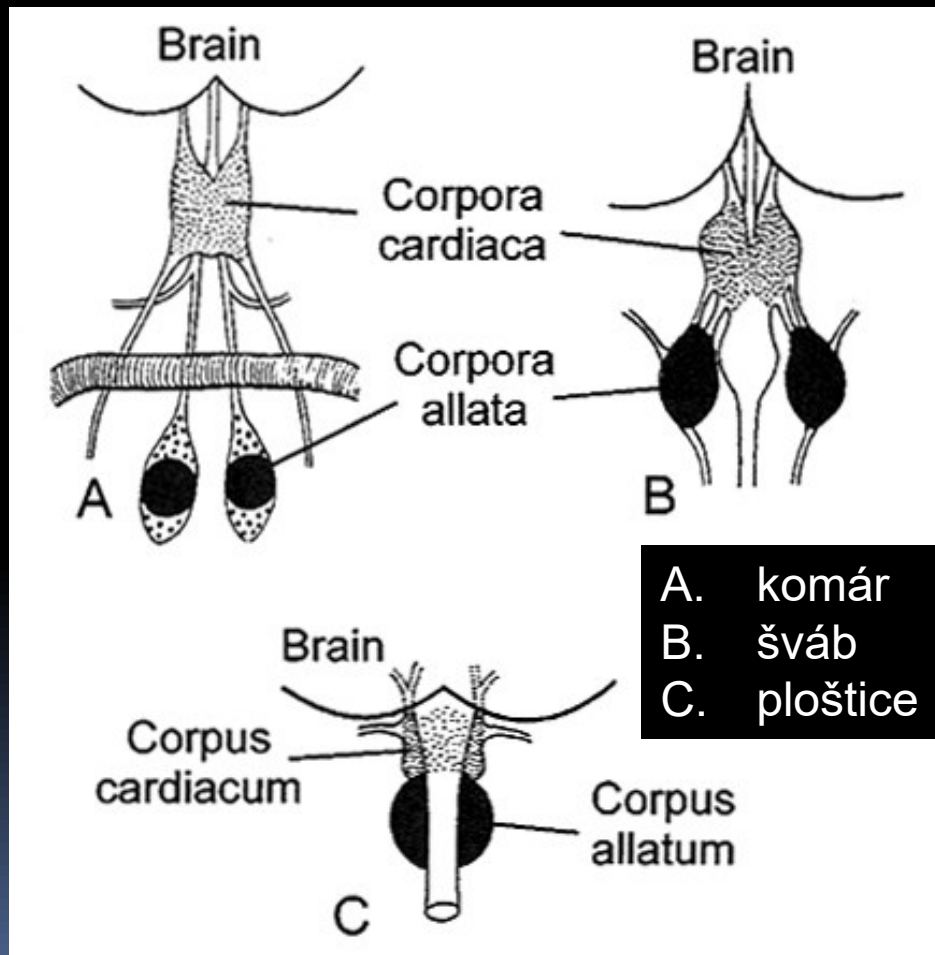


FIGURE 1.27 A summary of the ways that the corpus allatum can be regulated. The brain can stimulate or inhibit juvenile hormone synthesis by nervous or neurohormonal signals. The allatotropins stimulate JH synthesis; the allatostatins and allatinhibins inhibit it. There is some evidence for feedback regulation by circulating JH, and also stimulation by the ovaries.

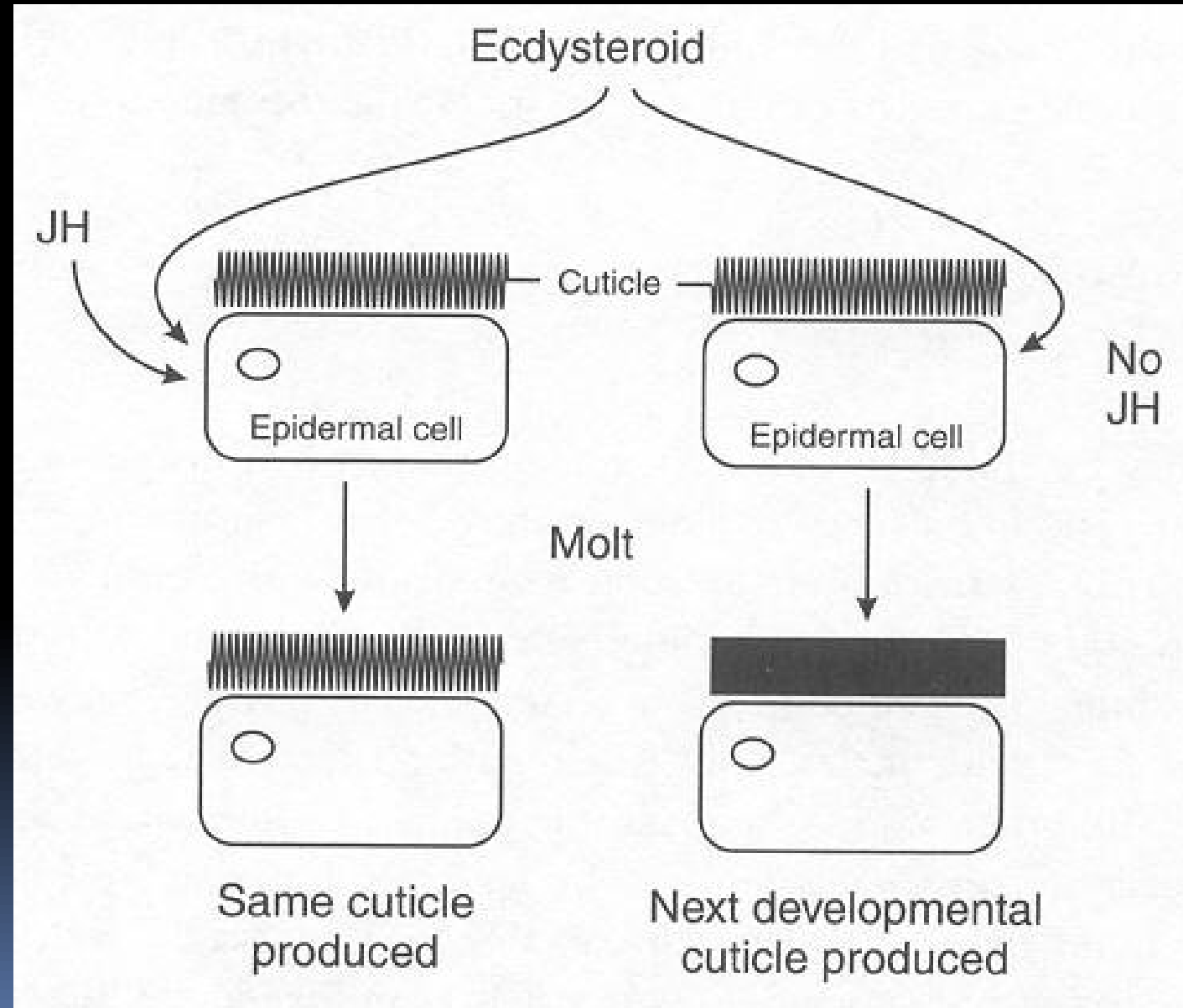
TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

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
Eclosion 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.

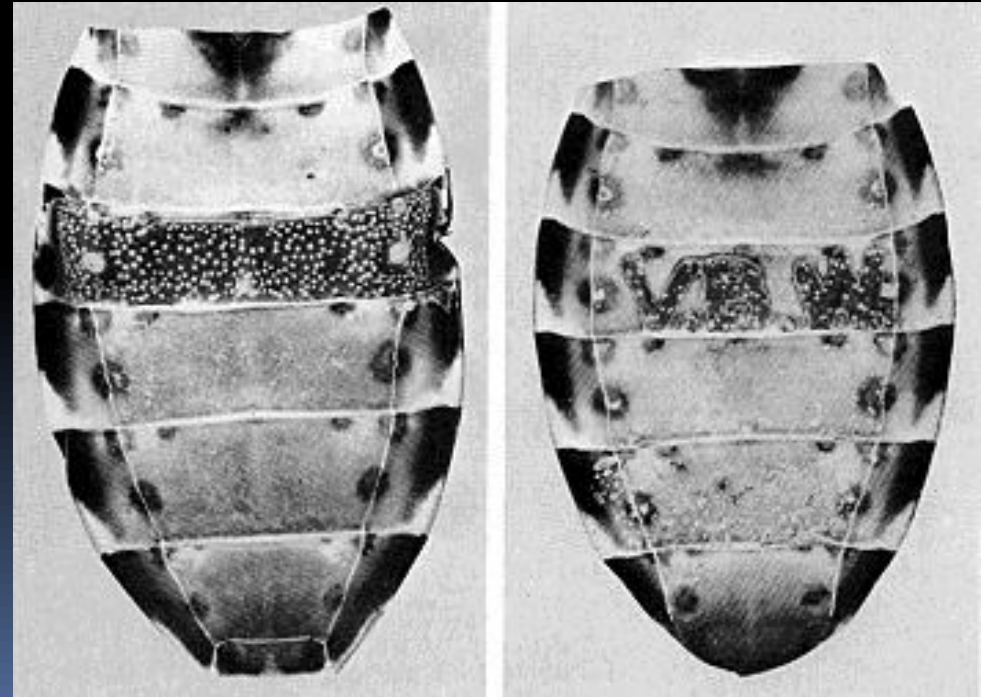
Koncentrace JH rozhoduje o typu kutikuly

Jeho sekrece z CA má dvě hlavní úlohy: řízení metamorfózy a regulaci vývoje reprodukčních orgánů. JH řídí stupeň a směr diferenciace u každého svlékání.



JH působí přímo na epidermální buňky.

Sir V.B.Wigglesworth si pohrál s kutikulou zákeřnice

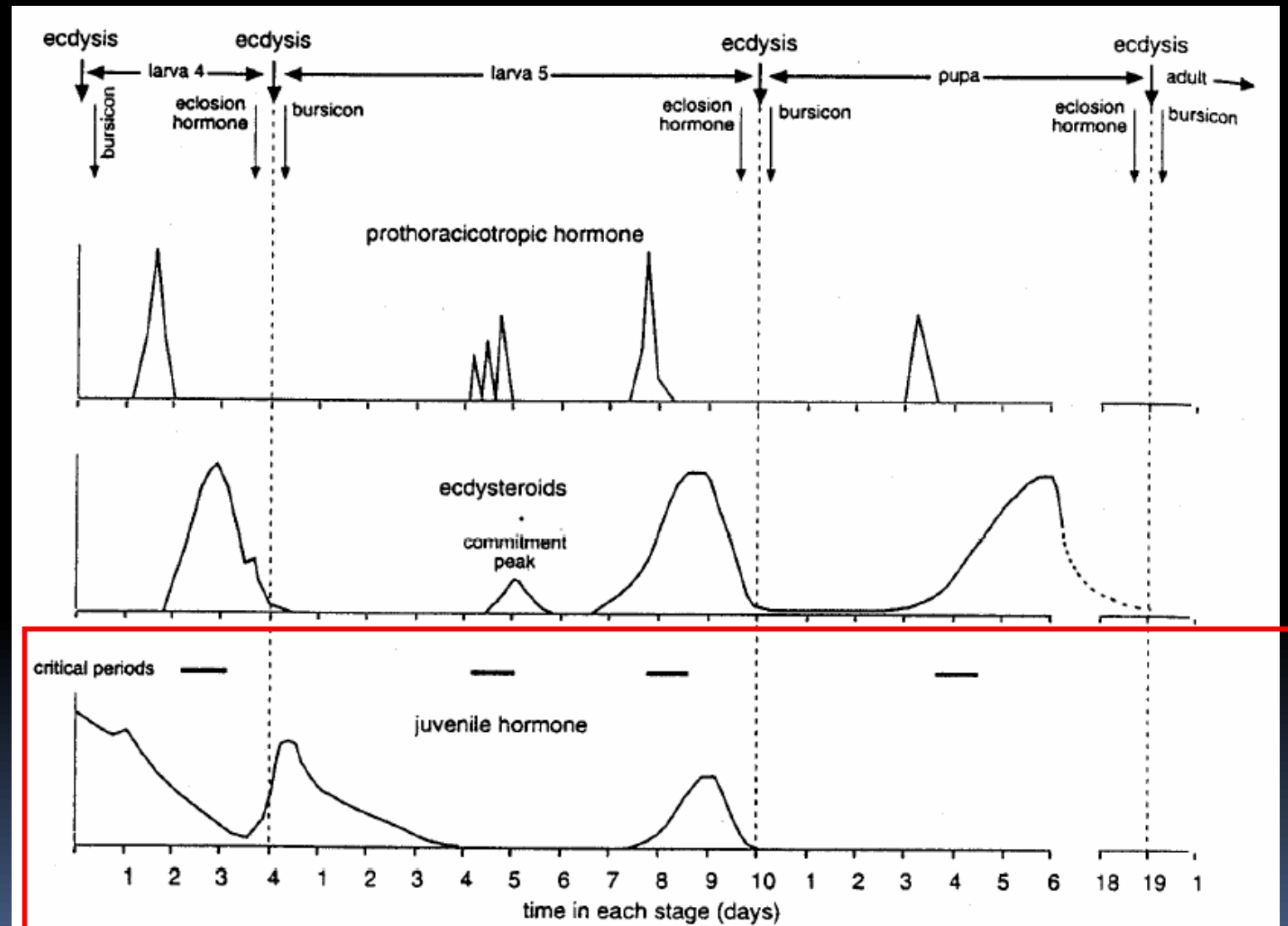


Kritické periody JH

Cílové tkáně jsou citlivé jen v určitých časových oknech

Při svlékání I4 – I5, JH je přítomen,
Při svlékání I5 - k, v první k.p. není JH
přítomen. Druhá k.p. řídí vývoj
imaginálních disků.

U kukly není JH



Juvenoidy - umělé analogy JH

Juvenoidy jako je methopren, hydropren, kinopren, pyriproxyfen a fenoxycarb jsou umělé přípravky imitující strukturu a účinky JHs, selektivně cílící na a narušující endokrinní systém hmyzu.

Zvláště účinné mohou být jako larvicidy při hubení škůdců a vektorů přenášejících nemoci jako např. komárů.

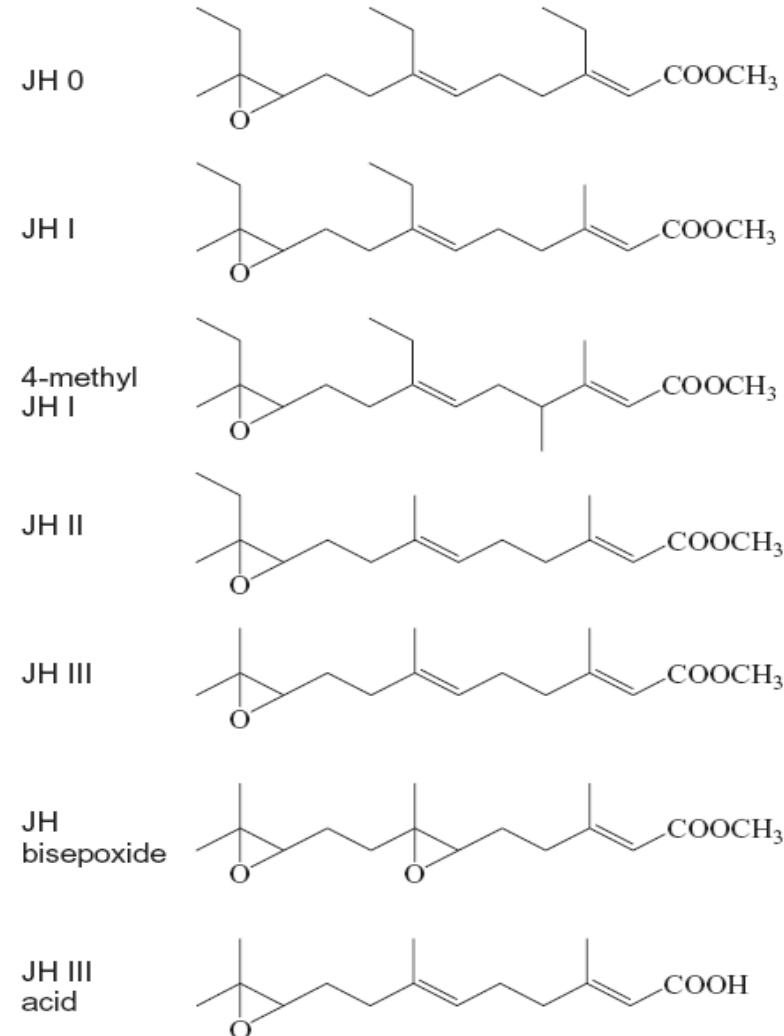


FIGURE 1.28. Some of the major juvenile hormones that have been identified in insects.

JH a juvenoidy

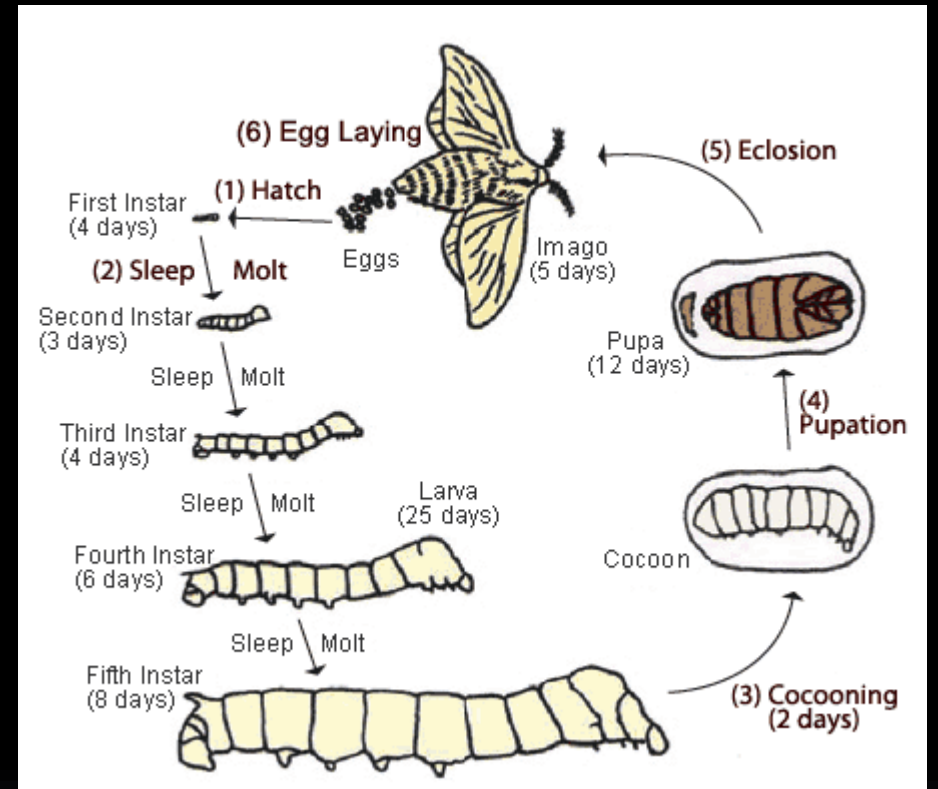
Zabraňují imaginální metamorfóze a prodlužují larvální stádium.

Z pohledu zájmů člověka bohužel není možné příliš doufat v úspěšnost boje proti hmyzu prekoceny a dalšími látkami, protože jejich působení je velmi různé u různých hmyzích skupin a na některé druhy nepůsobí vůbec.

Obtížné načasování a rozpad v přírodě. Juvenoidy jsou v podstatě účinnější než samotný JH a jsou vysoce druhově specifické.

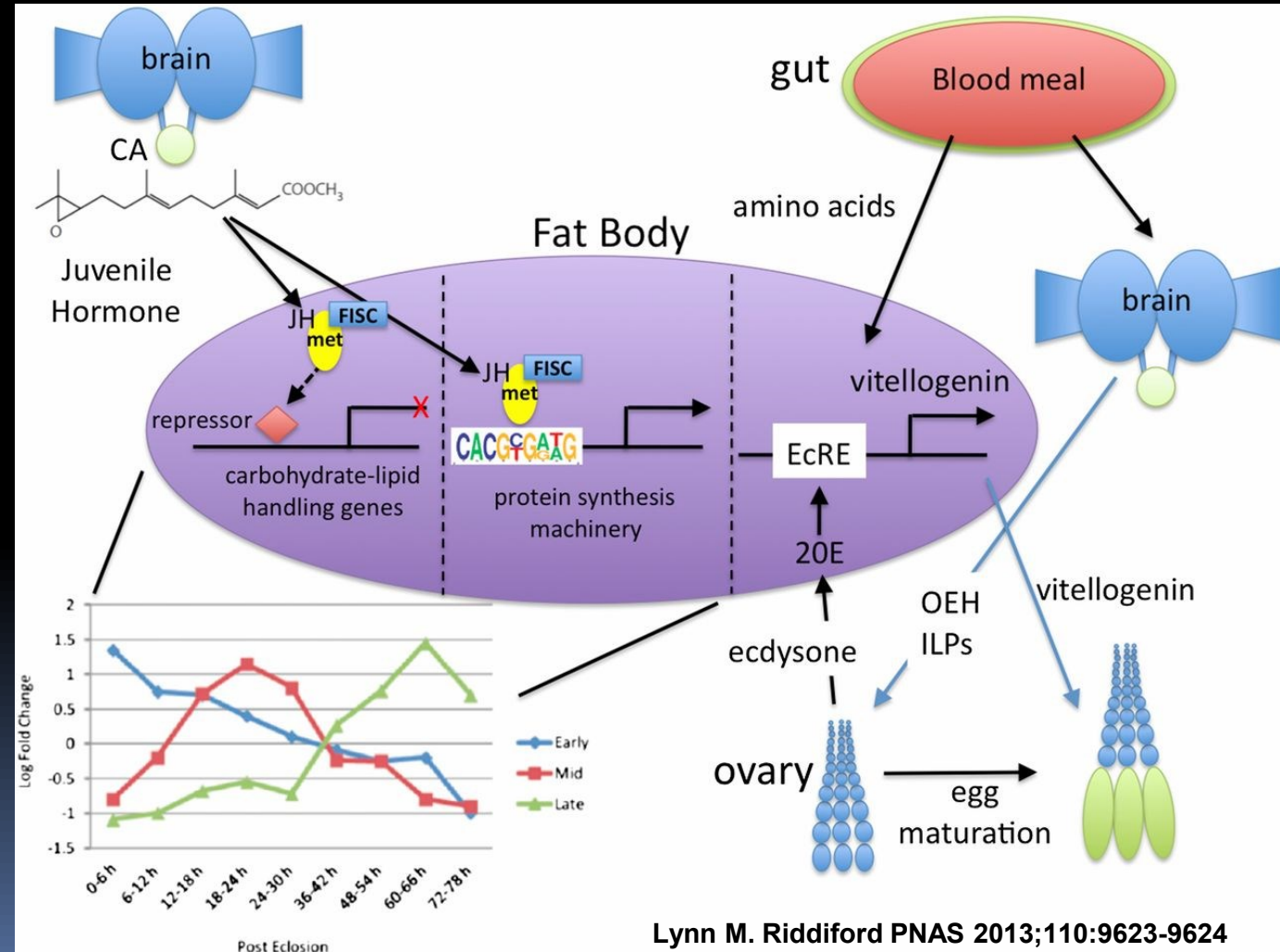
Do těla se dostávají velice snadno - kutikulou do hemolymfy. Na rozdíl od vlastního JH juvenoidy při svlékacím procesu způsobují poruchy, např. hmyz není zcela schopen odvrhnout svlečku - **exuvii**, což vyvolá smrt, dále ovlivňují i embrya v samicích.

Široká aplikace juvenoidů však není možná, protože se v přírodě rychle rozkládají a dále musí být aplikovány jen v určitém období vývoje. Používá se jich proti bavlníkovým plošticím napadajícím lesy, ovocné stromy, obilí. Největší uplatnění našly juvenoidy v boji proti skladištním škůdcům (ve skladech jsou stále podmínky).



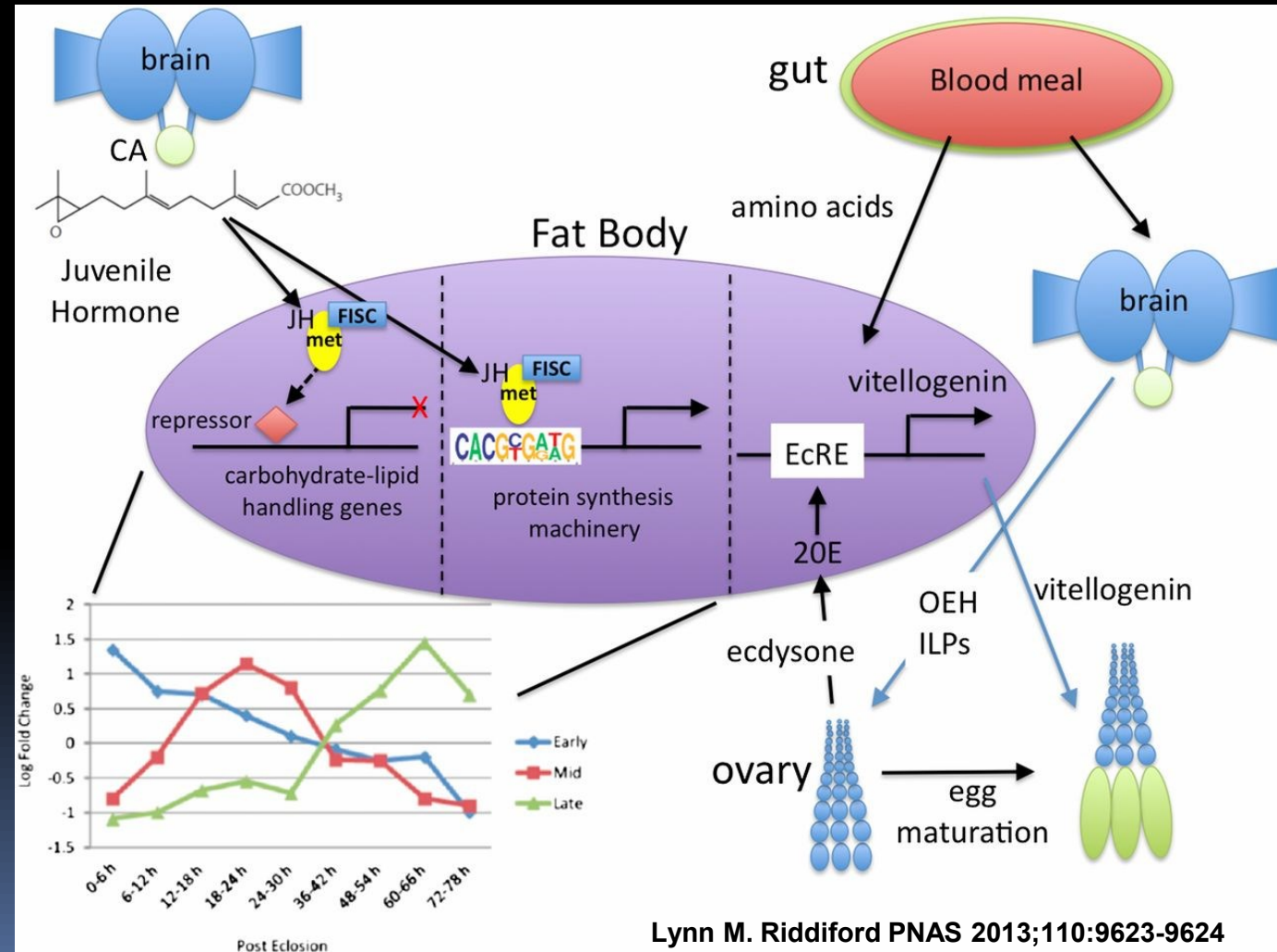
Nazýván „juvenilní“, ale není omezen jen na juvenilní stádia vývoje.

Řídí embryogenezi, vývoj, metamorfózu. U dospělců stimuluje vitelogenezi, spermatogenezi, produkci feromonů při páření, metabolismus, diapauzu, migraci, dělbu práce u společenských druhů.



Hormonální kontrola reprodukčního zrání u samičky komára.

CA vylučují JH, který způsobuje posteklozní vývoj tukového tělesa regulací exprese tří genových klastrů (early, mid, late). JH potlačuje metabolismus sacharidů a lipidů, ale podporuje syntézu bílkovin, takže po nasátí reaguje tukové tělísko na 20-hydroxyekdyson (20E), který aktivuje produkci vitellogeninu pro žloutek ve vajíčkách. Potrava poskytuje aminokyseliny a signalizuje mozku, aby vylučoval neuropeptid ovariální ekdysteroidogenní hormon (OEH) a několik inzulinu podobných peptidů (ILP), které způsobují, že buňky ovariálních folikulů vylučují ekdyson, který se v tukovém tělese a dalších periferních tkáních přeměňuje na aktivní 20E.

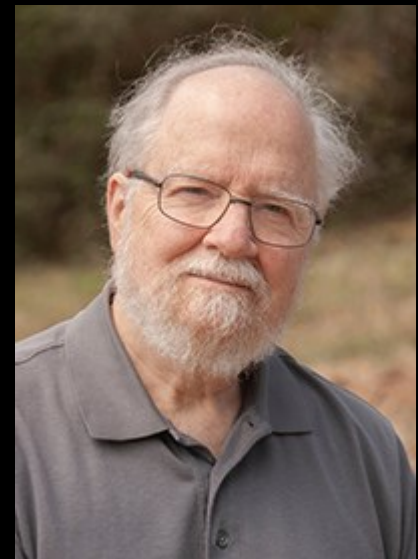


Eklozní hormon - EH

JW Truman, Nastavení času líhnutí. Ekloze = imaginální ekdyse

Křížová implantace mozkové tkáně přehodila časy líhnutí.

Implantovaná mozková tkáň v experimentu determinuje, kdy má ekloze začít, způsob provedení je řízen hostícím tělem samým. Injikujeme-li ji stoupajícími dávkami EH, ekloze se posouvá o 24 nebo o 48 hodin, ale probíhá ve stejnou denní dobu.

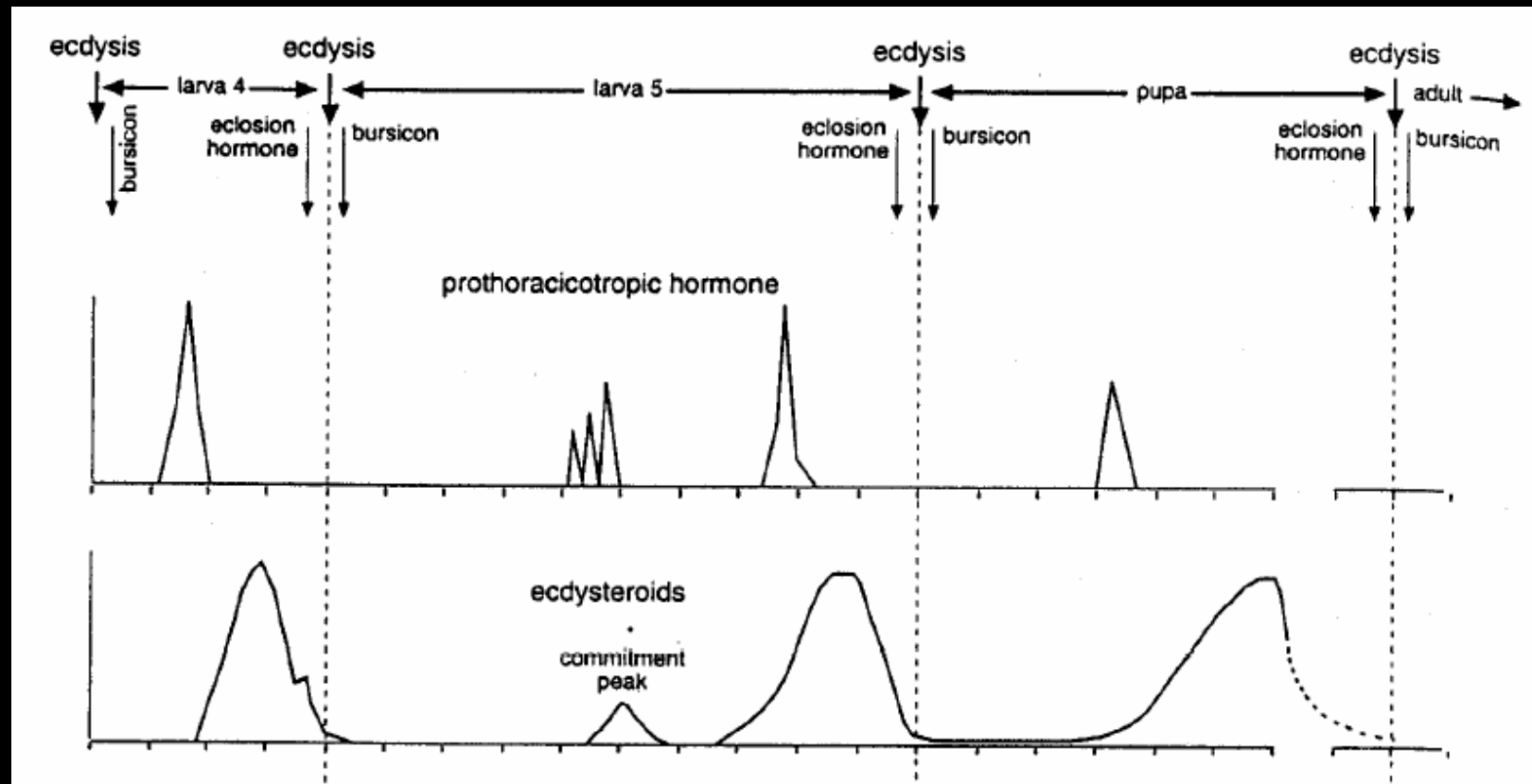


Antherea pernyi
Ekloze večer



Hyalophora cecropia
Ekloze ráno





Těsně před eklozí hladiny ecdysteroidů klesají a z CC je uvolněn EH aby spustil eklozní chování a asi i vylití cementových substancí z Versonových žlaz.

Pád ecdysteroidů je nezbytný pro uvolnění EH a nástup citlivosti tkání.

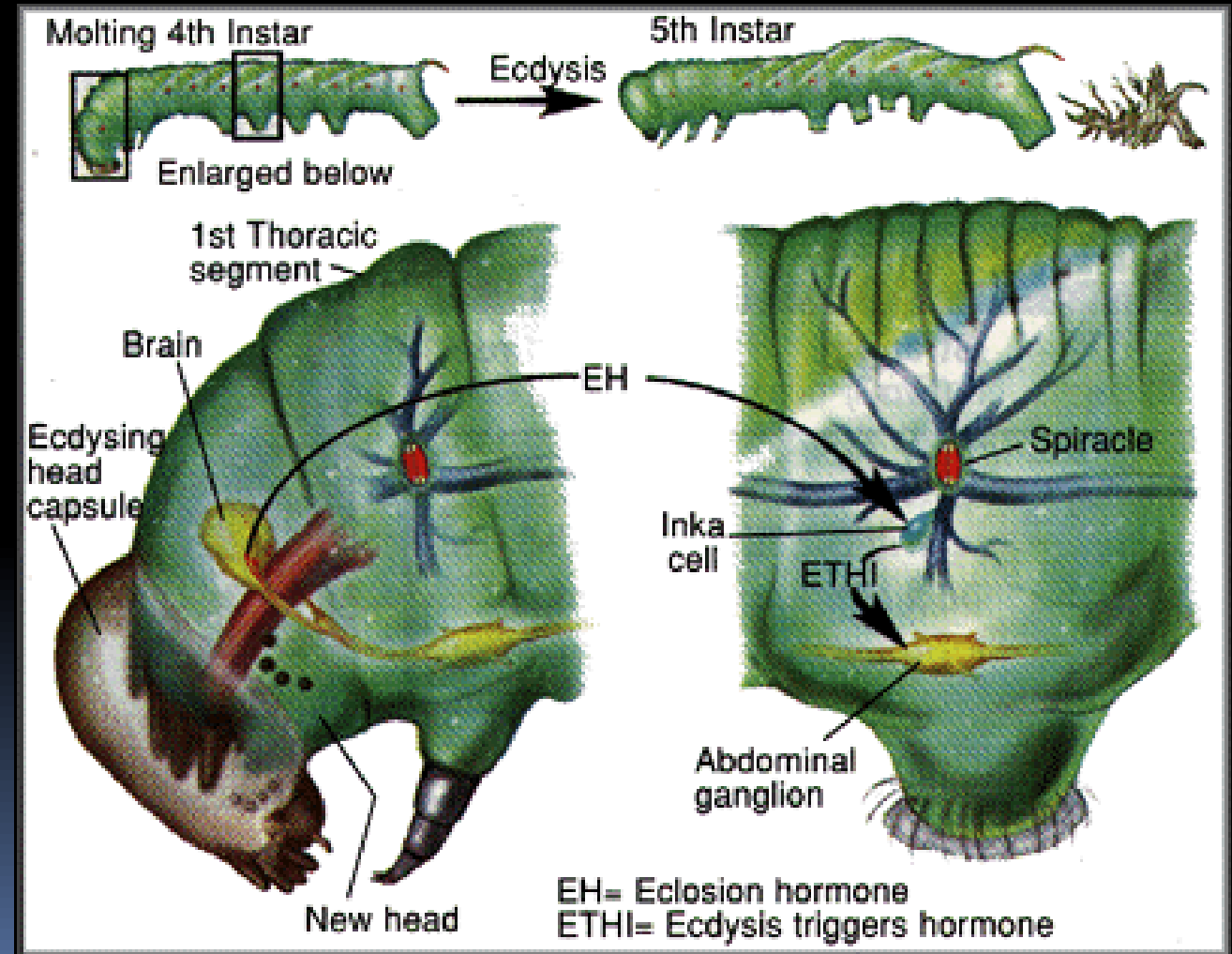
Ekdyse má tři fáze:

- přípravná fáze (výběr místa pro svlékání, pohyby vedoucí k odtržení nové kutikuly od staré).
- Ekdysiální fáze (stereotypní pohyby vedoucí k prasknutí a odhození exuvie).
- Nakonec postekdyšiální perioda (kutikulární expanze, sklerotizace a melanizace). Dokonalá souhra nervosvalových a biochemických pochodů je tu podmíněna přesně načasovaným vyléváním příslušných hormonů.

Epitracheální žlázy

Truman používal izolovanou břišní nervovou pásku *Manduca sexta*. Systém fungoval, když EH z mozku mohl ovlivnit ganglia a nebyl přítomn narušen tracheální systém.

To ukázalo na přítomnost dalších řídicích míst u trachejí (Inka cells - Epitracheální žlázy). Vedlo k objevu dalších etotropních hormonů.



Epitracheální žlázy

Truman používal izolovanou břišní nervovou pásku *Manduca sexta*. Systém fungoval, když EH z mozku mohl ovlivnit ganglia a nebyl přítomn narušen tracheální systém.

To ukázalo na přítomnost dalších řídicích míst u trachejí (Inka cells - Epitracheální žlázy). Vedlo k objevu dalších etotropních hormonů.

ETH – Ecdysis triggering hormone

PETH – Preecdysis triggering hormone

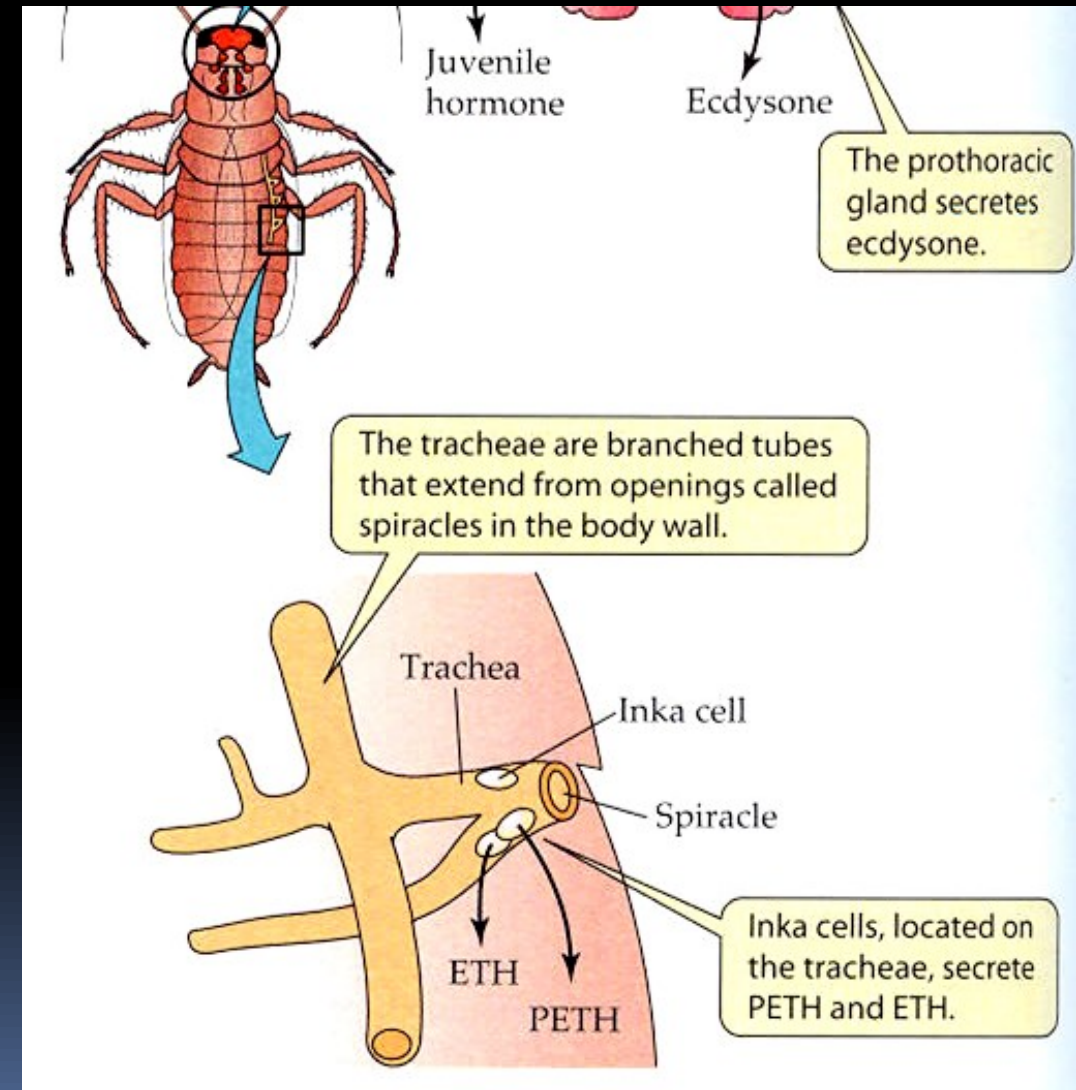


TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

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
Ecdysis 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

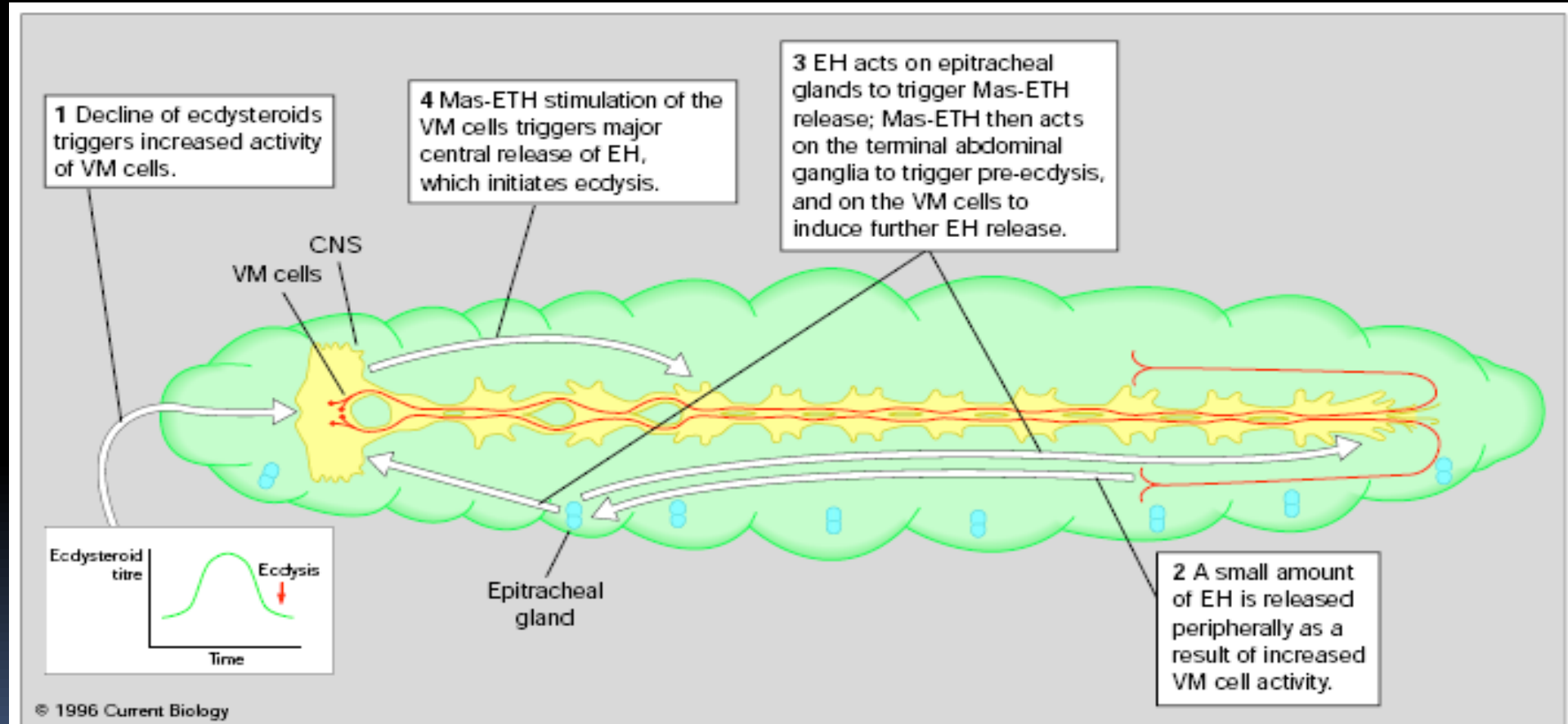
Sources: After Randall, Burggren, and French 2002; and Žitňan et al. 2003.

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
Eclosion 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.

Pozitivní zpětná vazba zajišťující rychlé odvržení kutikuly. EH stimuluje Inka cels - Epitracheální žlázy. Ty produkují ETH a PETH, které působí na zadečková ganglia a řídí chování, ale i stimulují další produkci EH z mozku. Zpětnovazebný systém akcelerující svlékání.

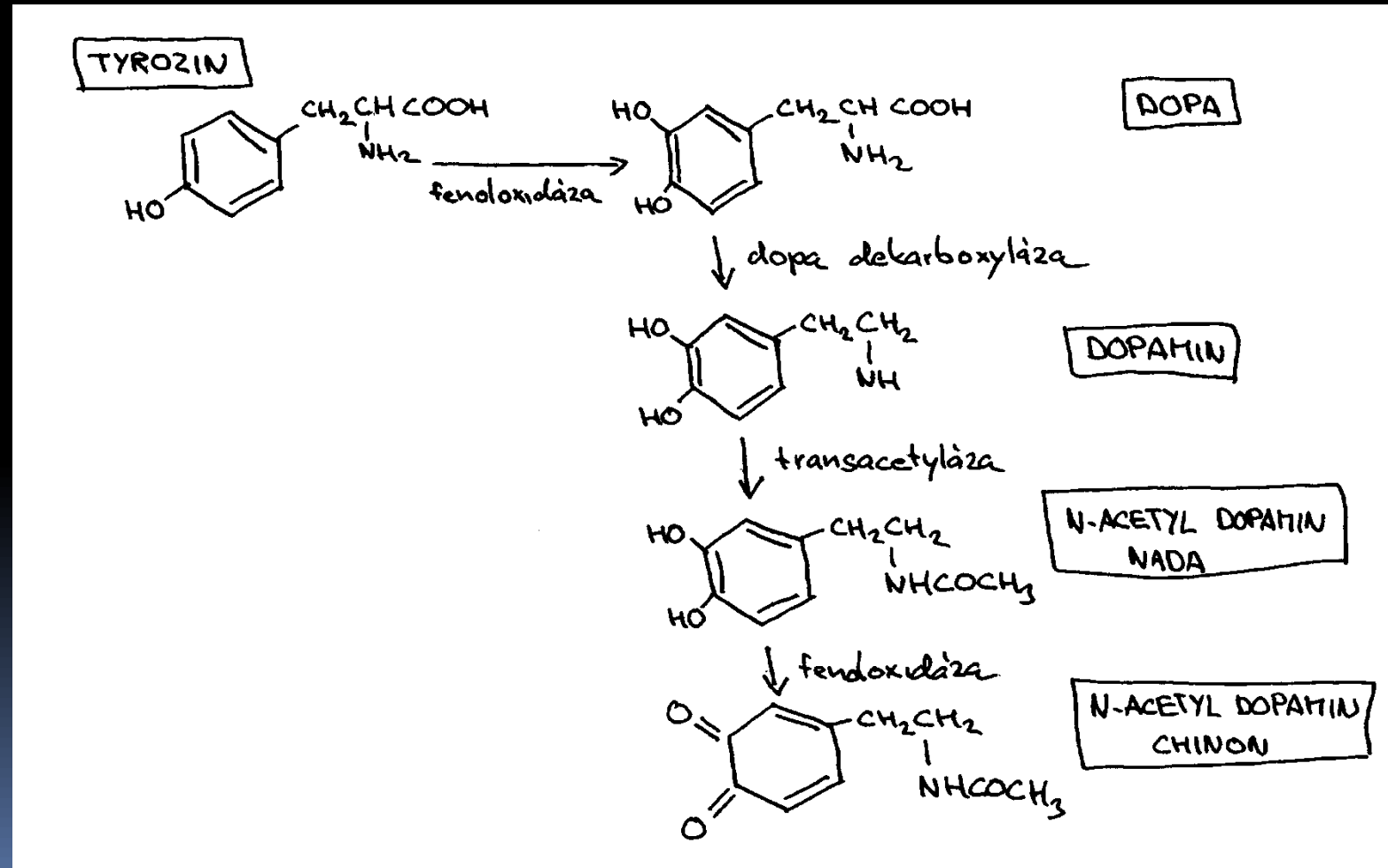


Proposed model for the interactions of EH and Mas-ETH and their roles in triggering pre-ecdysis and ecdysis behaviors (see text for details).

Finále: Bursicon, vytvrzovací hormon

Reguluje syntézu fenoloxidázových enzymů podobně jako steroidy.

Fenoloxidázová kaskáda



Gottfried S. Fraenkel, 60.léta

Ptilinum mouchy Tsetse (*Glossina morsitans morsitans*)

Mladá moucha dosud s měkkou kutikulou se prodírá k povrchu pomocí ptilina.

Teprve až když receptory na hlavě nehlásí překážky, může se spustit sklerotizace – úkol pro hormonální signál bursikonu.



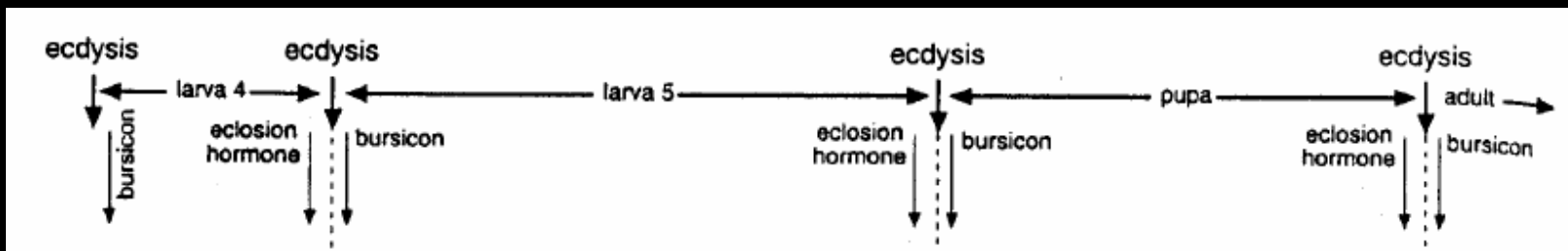
[Video](#)



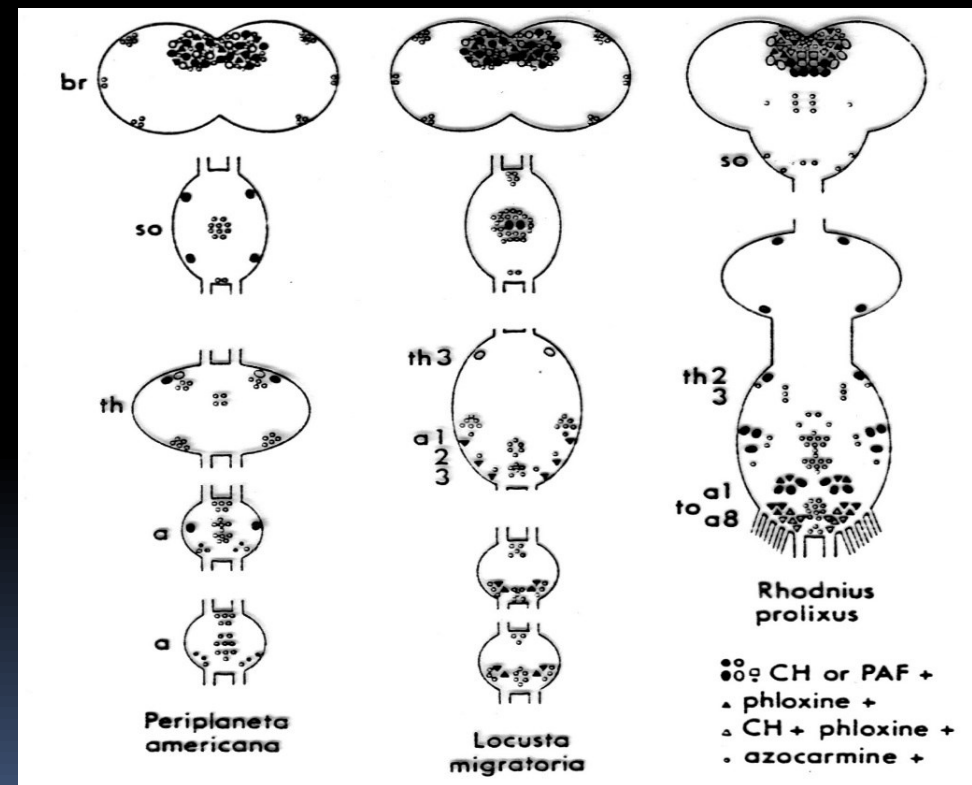
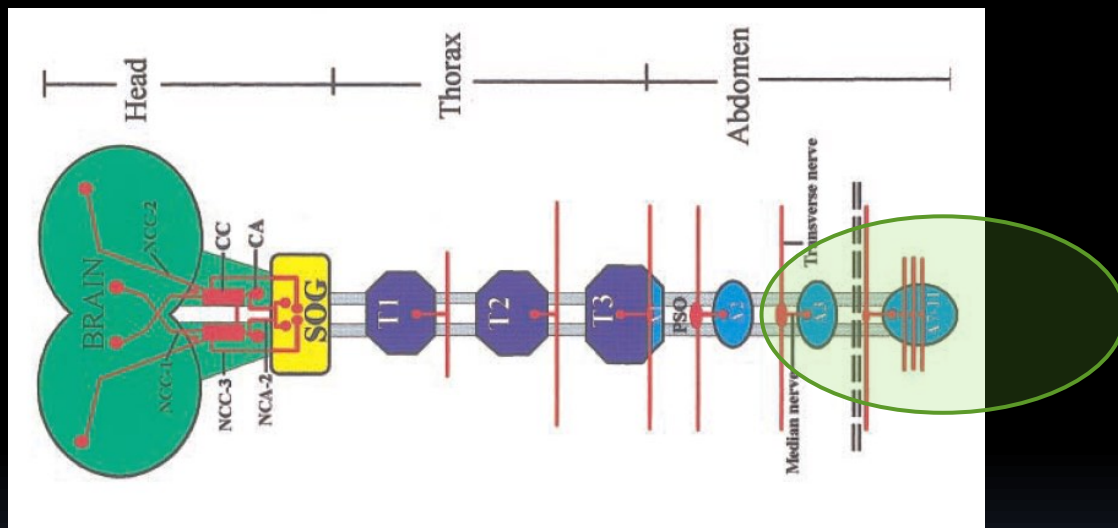
TABLE 14.6 Major hormones and neurohormones that control insect metamorphosis

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
Eclosion 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.



Bursikon je sekretován ze segmentálních periviscerálních orgánů spojených s abdominálními ganglii asi jednu nebo dvě hodiny po uvolnění EH.



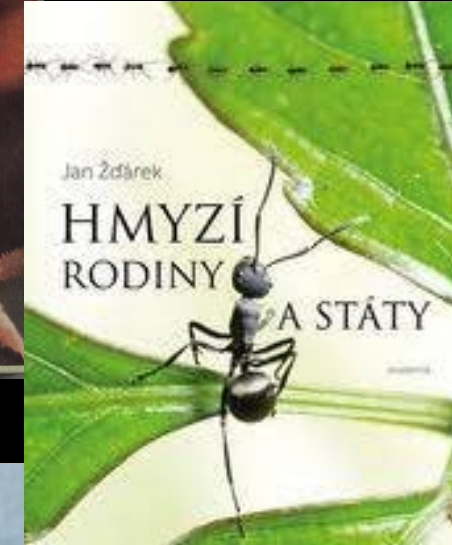
Dva další kardioaktivní peptidy usnadňují proud hemolymfy do křídel.

Jan Žďárek:

Další synchronizační neuropeptidy:

1. Imobilizační faktor PIF. Pokud injikujeme hemolymfu z oranžového stádia do larvy mladší, larva se předčasně přestane pohybovat.
2. ARF anterior retraction factor, který lze izolovat z larev vstupujících do puparizace. Je-li pak injikován do larev v době před stádiem červeného spirakula, tento faktor vyvolá předčasnou retrakci ústního ústrojí a hlavy.
3. PTF puparium tanning faktor urychluje vytvrzování zadní části těla. Přední a zadní část těla tvrdne různou rychlostí. Je-li larva ligaturována na začátku puparizace, vytvrdí se pouze hlava, zadeček si ponechá larvální tvar a bílou barvu. Injekce hemolymfy z normálně vytvrzené larvy do zadečku s permanentní larvální kutikulou vede k jeho vytvrzení.

PTF tedy podobně jako bursikon a ecdysteroidy řídí FO kaskádu.



Hormony a metabolismus

Přehled hmyzích hormonů

1. Ekdysteroidy

- ekdyson, 20-hydroxyekdyson (20-E), makisteron A (=24-metyl-20E), 2-deoxyekdyson, 26-hydroxyekdyson a další

2. Juvenilní hormony

JH-I, JH-II, JH-III, JH-0, 4-metyl-JH-I, kyselina juvenilního hormonu

3. Peptidické neurohormony

I. Hormony řídící metabolismus a homeostázu

1. Adipokinetické hormony (AKH) a hypertrehalosemické hormony
2. Diuretické hormony
3. Antidiuretické hormony
4. Chloride transport stimulating hormone a ion transport peptide

II. 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

III. Hormony řídící pohlavní funkce

1. stimulační gonádotropní neurohormony (gonadotropiny):
 - ovary maturing parsin (OMP)
 - egg development neurohormone (EDNH) (=ovarian ecdysteroidogenic factor)
2. inhibiční neurohormony (antigonadotropiny, folikulostatiny):
 - neuroparsin
 - oostatické hormony a TMOF (trypsin-modulating oostatic factor)

VI. Hormony modifikující svalovou kontrakci (myotropní peptidy)

1. Proctolin
2. Kardiostimulační hormony - crustacean cardioactive peptide (CCAP)
3. Skupiny myotropních neurohormonů - myokininy, sulfakininy, pyrokininy, tachykininy, myoinhibiční peptidy, periviscerokininy, FMRF-amid

V. Hormony řídící barvoměnu (chromatotropiny)

1. PDF - pigment dispersing factor
2. MRCH - melanization and reddish coloratig hormone (identický s PBAN)

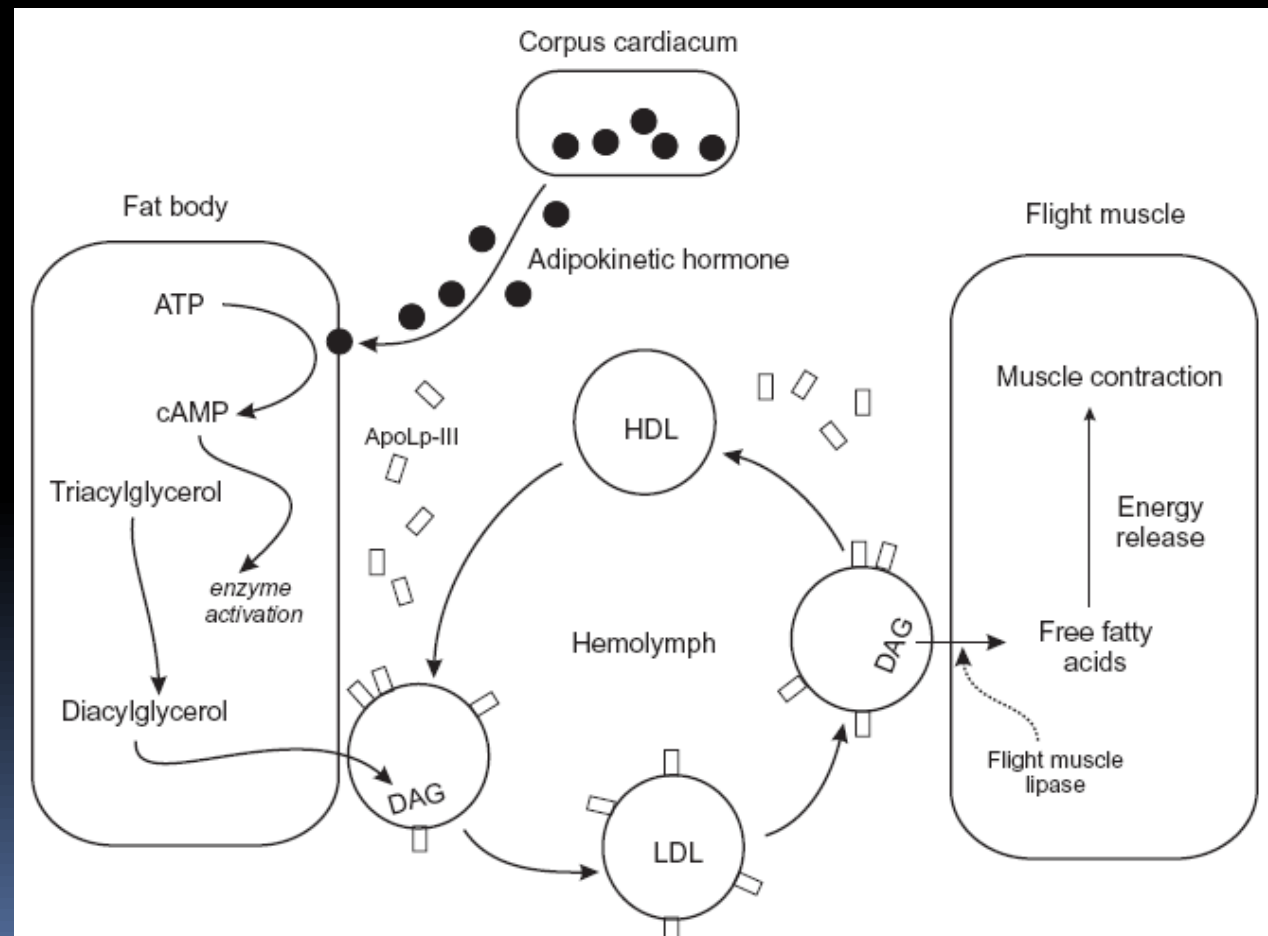
AKH - adipokinetický hormon



Mobilizace lipidů pro dlouhý let saranče.
Tvorba transportní podoby lipidů a zásobení svalů z
tukového tělesa

HDL, LDL –
Lipoproteiny

DAG - diacylglycerol



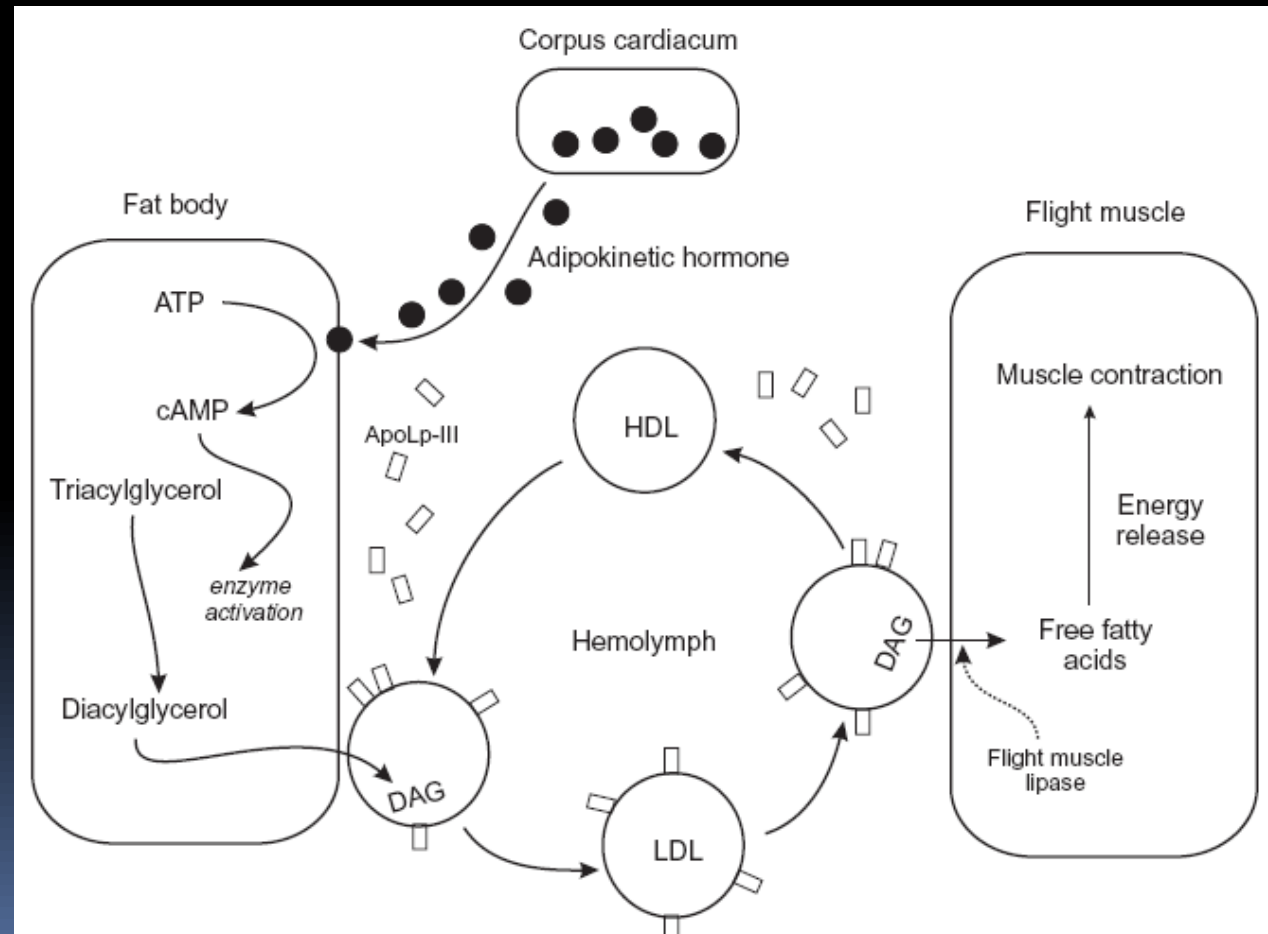
AKH - adipokinetický hormon



Během asi 15 minut je z CC na nervový stimul produkován a uvolňován. Tato změna je spojena se stonásobným zvýšením oxidace živin potřebných pro získání energie pro dlouhodobý let.

Vysoká hladina lipidů inhibuje uvolňování AKH a nízká hladina trehalózy stimuluje. Svaly se v přítomnosti AKH přepínají ze sacharidového metabolismu na lipidový. AKH má vedlejší efekt, je také kardioakcelerátorem.

Antagonista je inzulín-like hormon, zvyšuje zásobní TG



Proctolin

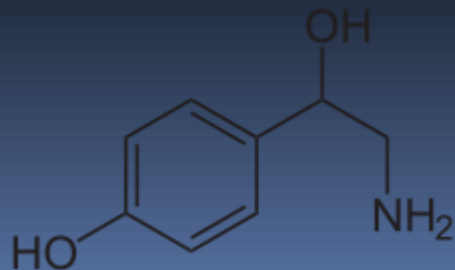
Prvním hmyzím identifikovaným neuropeptidem byl **proctolin**. První zprávy o něm jsou z poloviny 70tých let. Proctolin je produkován a vylučován terminálním zadečkovým gangliem, mozem a periferními nervy. Ovlivňuje aktivitu viscerálních svalů – srdce, střeva, recta, ale také skeletálních svalů. Bývá popisován jako transmitter nebo neuromodulátor.

Octopamin



Široce používán hmyzem, korýši i pavouky při chování náročném na energii (flying, egg-laying, and jumping).

Hladina **octopaminu** u saranče vzrůstá z 0,3 na 1,7 nM během prvních 5 minut letu. Neurosekretorické nepárové DUM (dorsal unpaired median) buňky u svalů sarančete produkují oktopamin a uvolňují jej v blízkosti svalů, který reaguje znásobením svého napětí. Uvolňování oktopaminu je zřejmě rozšířeno i na mnohé další hmyzí orgány přičemž se uvažuje o tom, že hraje podobnou roli jako noradrenalin u obratlovců - nastavuje organismus na maximální metabolickou aktivitu svalů.



Octopamin

Hladové larvy drozofil se pohybují rychleji a hledají potravu. Hlad zvyšuje hladinu oktopaminu. Ten stimuluje motorické synapse.

U hladovějících drozofil je oktopamin (OA) uvolňován neurosvalovými zakončeními modulačního n.s. a vyvolává vyhledávací chování.

OA je náhradou noradrenalinu. Vylučovaný OA posiluje jak samotné modulační terminály, tak i sousední excitační nervosvalové terminály.

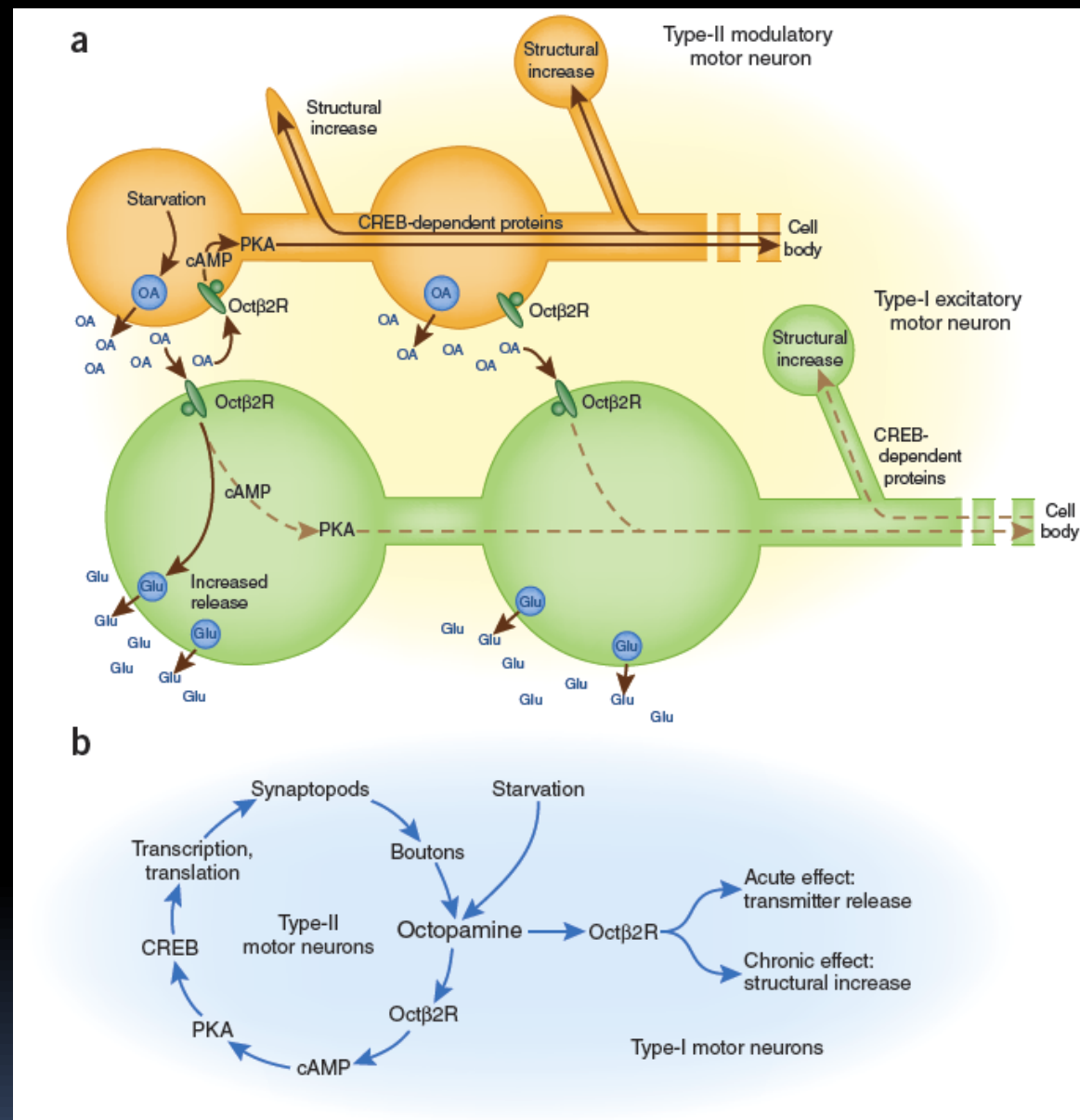
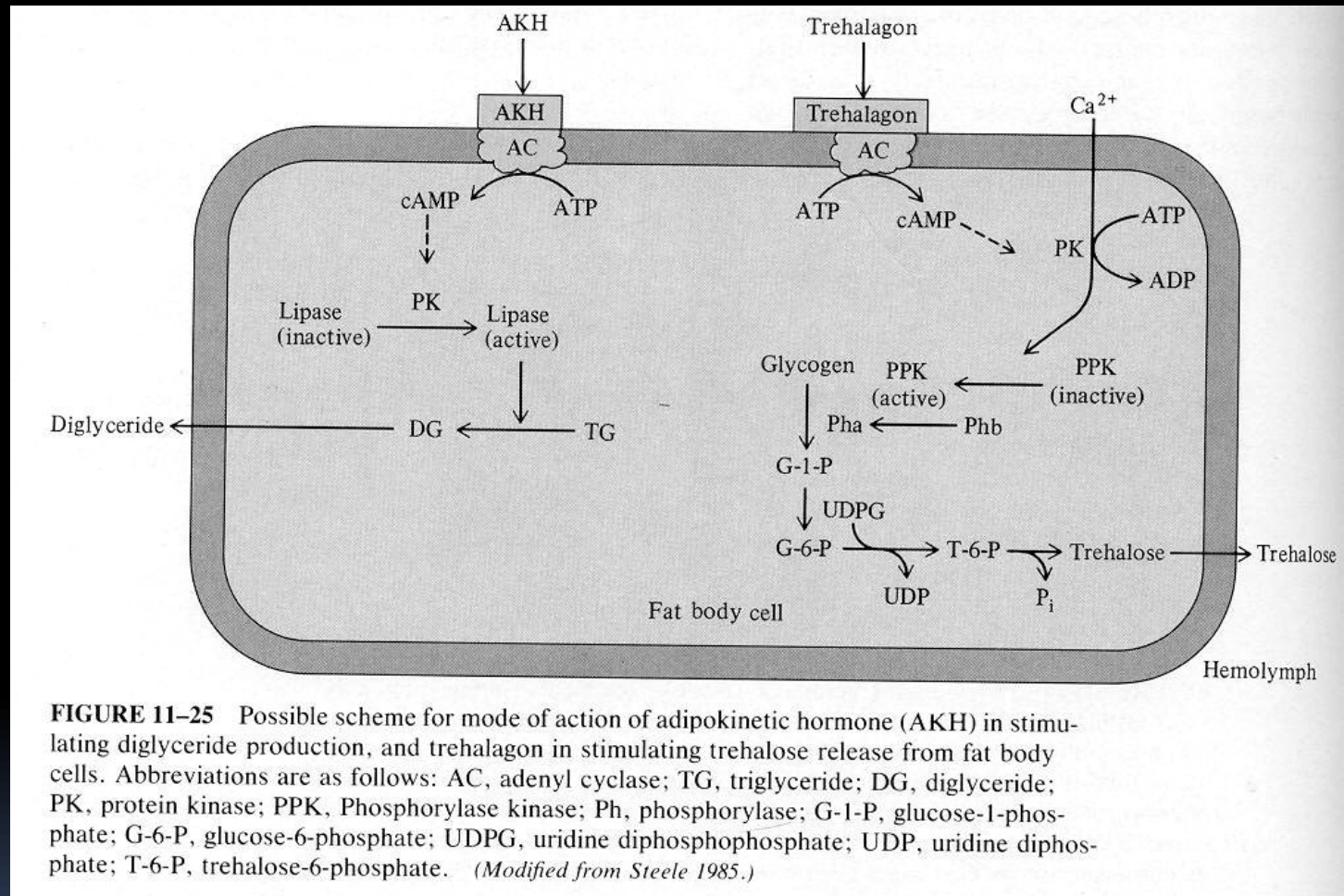


Figure 1 Octopamine and starvation behavior. (a) Interaction between aminergic modulatory and glutamatergic excitatory neurons mediating starvation behavior in the *Drosophila* larval neuromuscular system. OA, octopamine; Glu, glutamate; Oct β 2R, OA receptors. Dashed lines denote putative pathways; solid lines denote established pathways. (b) Scheme of the feedback loop underlying starvation behavior. Enhanced transmitter release constitutes functional plasticity; structural increase constitutes structural plasticity.

Hyperglykemický hormon, Trehalagon

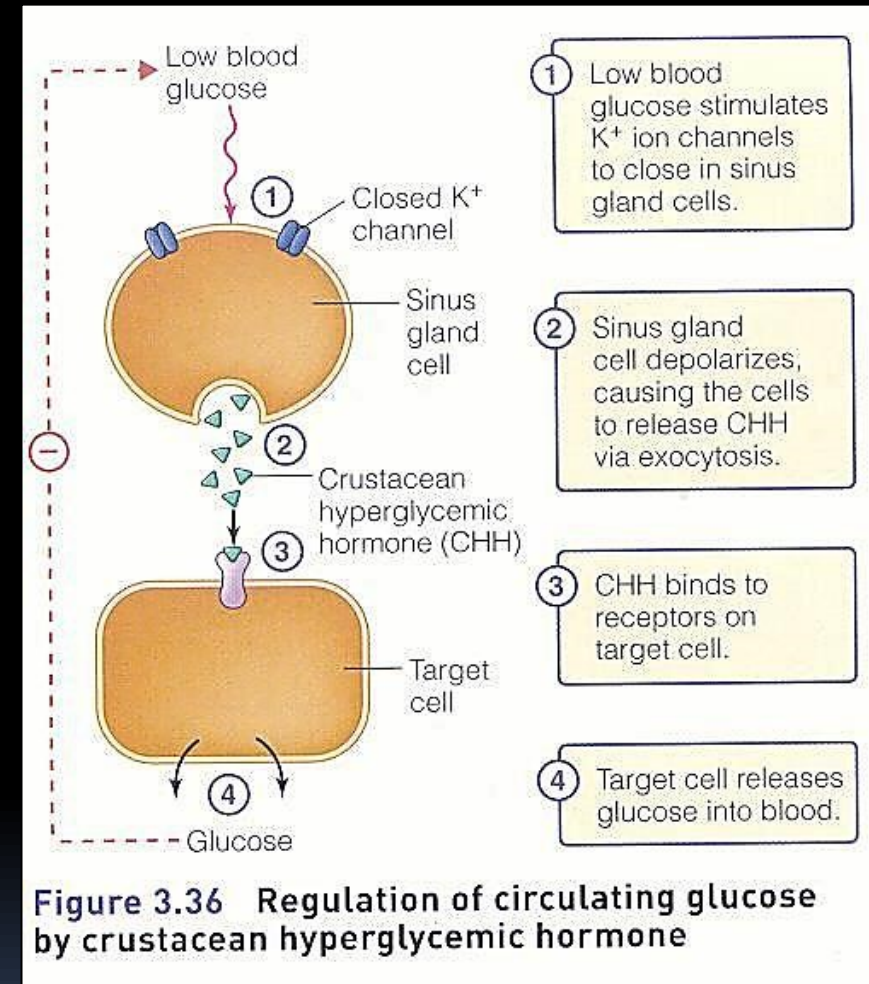
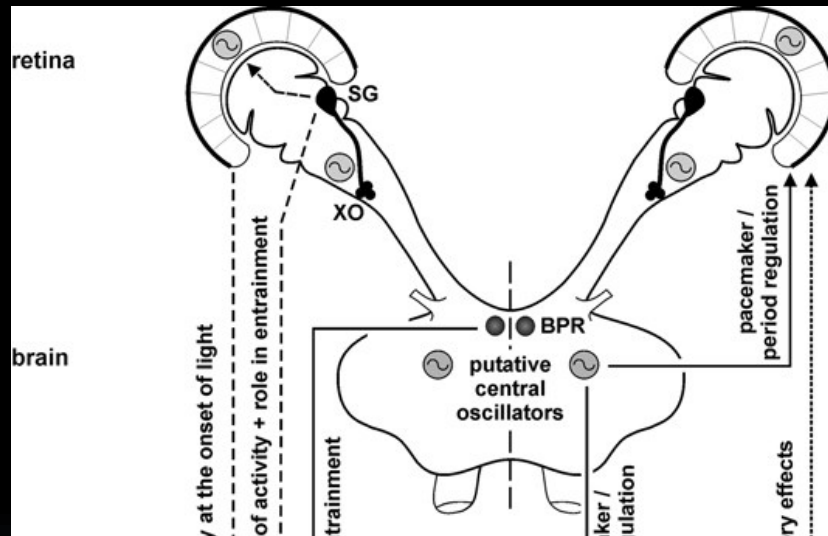
Trehalagon je rovněž neuropeptidem produkovaným v CC.

Jeho produkce prudce roste po začátku letu - mobilizuje z tukového tělesa zásobu krevní trehalózy - hlavního energii transportujícího sacharidu hmyzu. Je-li uvolňování hormonu zabráněno přetětím nervů mezi mozkiem a CC, dojde k pádu titru krevní trehalózy, která vede až k zastavení letu v důsledku nedostatečného přísunu energie. I on má svého antagonistu (podoba inzulinu).



CHH řídí hladinu Glc

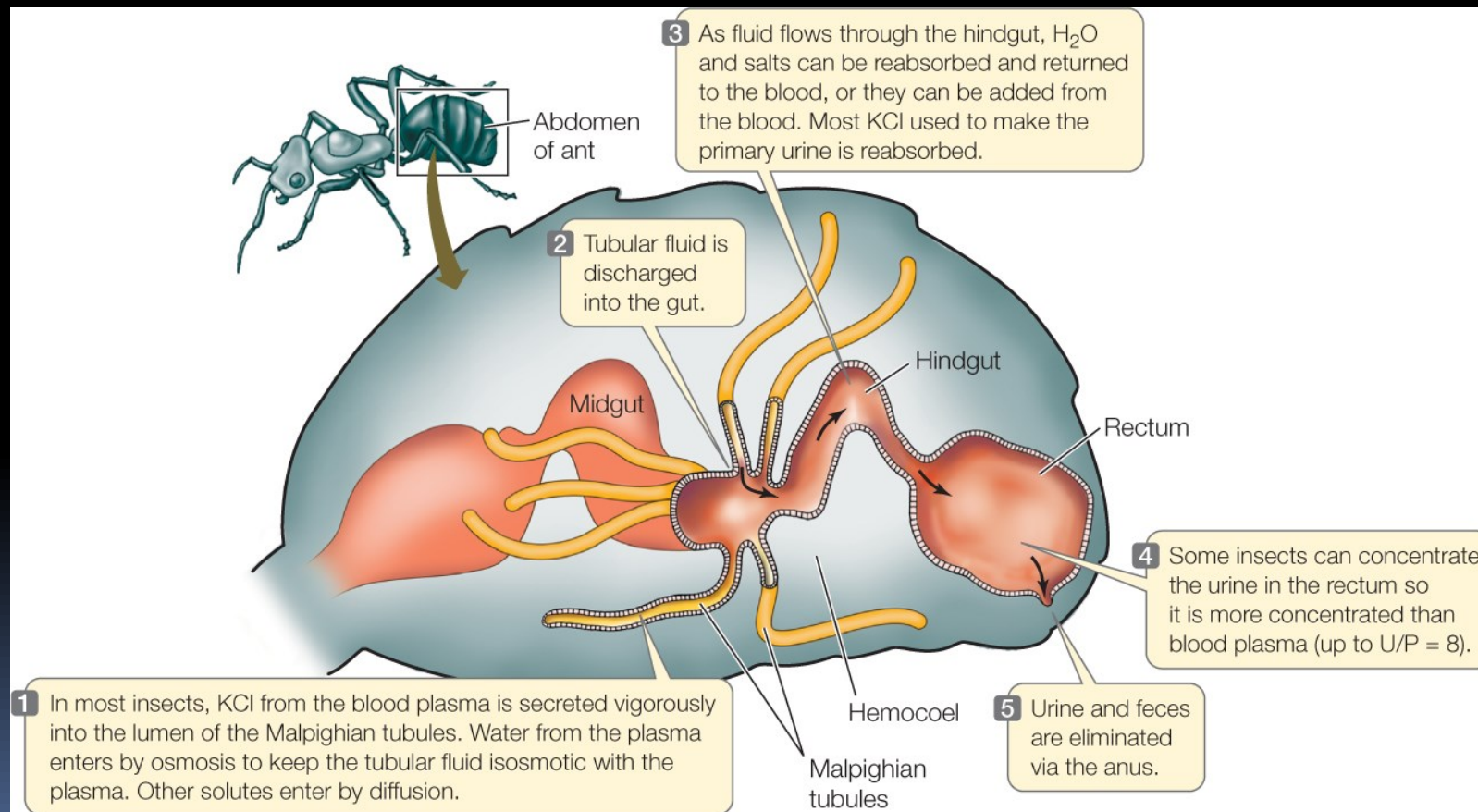
Stejně jako obratlovci, mnoho bezobratlých dokáže regulovat extracelulární glukózu. Např. u koryšů (krabi, krevety, garnáti) neurohormon **CHH** – crustacean hyperglycemic hormone .



CHH byl poprvé objeven, když badatelé injikovali kraby extraktem tkáně z oční stopky jiných krabů a extrakty způsobily hyperglykémii – zvýšení hladiny Glc. CHH je syntetizován v tělech sekretorických neuronů, které jsou nahloučeny v oblasti zvané X orgán v oční stopce. Výběžky odtud vedou do oblasti zvané sinusová žláza, která slouží jako skladovací a vylučovací orgán předávající CHH do cirkulace. Nízká hladina Glc prostřednictvím uzavření K^+ kanálů vede k sekreci exocytózou. V cílových tkáních vede k uvolňování Glc.

Antidiuretický hormon

Ovlivnění tvorby filtrátu v malpigických trubicích



Další hormony řídí funkce ovárií, vitelogenezi, embryogenezi, Chování.

Řada hormonů známých od obratlovců ale v jiné funkci (inzulín, gastrin, somatostatin, glukagon, melatonin).

Diapauzní hormon B.m.

CNS přijímá informace o vnějším prostředí a ovlivňuje sekreci řídicího peptidického hormonu. V létě za vysokých teplot a dlouhého dne samice uvolňují diapauzní faktor z párovitých neurosekretorických buněk v podjícnové uzlině. Nově tvořená vajíčka jsou pod jeho vlivem a vstupují do diapauzy a přezimují.



Hmyzí hormony chemicky

- **Steroid hormone**
 - ecdysteroids
- **Sesquiterpenes**
 - juvenile hormones
- **Peptide hormones**
 - prothoracicotropic hormone (PTTH)
 - many others
- **Biogenic amines**
 - octopamine
 - serotonin

Feromony – exokrinní,

vábění opačného pohlaví a spuštění sexuálního chování
vábění obou pohlaví dohromady
poplach
rozptýlení po okolí
tah

- sexuální feromony
- agregační feromony
- poplachové feromony
- disperzní feromony
- migrační feromony

Včely:

synchronizace vývoje (akcelerace nebo inhibice)

inhibice ovárií

určení kast (u larev termitů) nebo změny v chování

včelích dělnic z úlových včel - kojiček-3, stavitelek-4, čističek-1, krmičky-2, stražkyně-5
na létavky-6.

- maturační feromony
- substance královny
- modifikátory kast

Neuropeptidy *D. melanogaster*



V inzulín-like systému drozofily jsou peptidy, inzulínový receptor a navazující proteiny důležité ve vývojových a růstových procesech, stejně jako ve metabolismu sacharidů a lipidů, indukci diapauzy, odolnosti vůči stresu, reprodukci a regulaci délky života.

Table 3
Neuropeptides and their receptors in *Drosophila melanogaster*^a.

Peptide gene	Annotation	Peptides	Receptor	Receptor if not GPCR
Adipokinetic hormone (AKH)	CG1171	AKH	CG11325	
Allatostatin A (AstA)	CG13633	AstA 1-4	CG2872	
			CG10001	
Allatostatin B (AstB/MIP)	CG6456	AstB 1-5	CG30106	
			CG14484	
Allatostatin C (AstC)	CG14919	AstC	CG7285	
			CG13702	
Amnesiac (amn)	CG11937	3 putative	nd	nd
Apis-ITG-like	CG8216		nd	nd
Bursicon alpha subunit (burs)	CG13419	Burs	CG8930	
Bursicon beta subunit (pburs)	CG15284	pburs	CG8930	
CAPA-PVK/PK	CG15520	CAPA-PVK1-2	CG14575	
		CAPA-PK ^b	CG9918	
CCHamide (CCM)	NP650285 ^c	CCH 1-2	nd	nd
Corazonin (CRZ)	CG3302	CRZ	CG10698	
Crustacean cardioactive pept. (CCAP)	CG4910	CCAP	CG6111	
Diuretic horm. 31 (DH ₃₁) (Calcitonin)	CG13094	DH ₃₁	CG17415	
Diuretic horm. 44 (DH ₄₄) (CRF)	CG8348	DH ₄₄	CG8422	
Ecdysis-triggering hormone (ETH)	CG18105	ETH1-2	CG5911	
Ecdysis hormone (EH)	CG5400	EH	CG10738	Guanylyl cyclase
FMRFamide	CG2346	dFMRFa1-8	CG2114	
Glycoprotein hormone alpha2 (GPA2)	CG17878	GPA2	CG17665	
Glycoprotein hormone beta5 (GPB5)	CG40041	GPB5	CG17665	
Hugin (hug)	CG6371	Hug-PK ^d	CG8795	
			CG8784	
Ion transport peptide/CHH (ITP)	CG13586	ITP, ITPL1-2	nd	nd
Insect kinin/Drosokinin	CG13480	Drosokinin	CG10626	
Insulin-like peptides (DILP)	7 genes ^e	DILP1-7	CG18402	Tyrosine kinase
Myosuppressin/dromyosuppr. (DMS)	CG6440	DMS	CG8985	
			CG13803	
Neuropeptide F 1 (NPF1)	CG10342	NPF	CG1147	
Neuropeptide-like precursor 1 (NPLP1)	CG3441	IPNa, MTYa, APK	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 2 (NPLP2)	CG11051	NEF	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 3 (NPLP3)	CG13061	SHA, VV1a	nd	nd
Neuropeptide-like precursor 4 (NPLP4)	CG15361	YSY	nd	nd
Pigment dispersing factor (PDF)	CG6496	PDF	CG13758	
Proctolin	CG7105	Proctolin	CG6986	
Prothoracicotropic hormone (PTTH)	CG13687	PTTH	CG1389	Tyrosine kinase
Short Neuropeptide F (sNPF)	CG13968	sNPF-1, sNPF-1 ₄₋₁₁	CG7395	
SIFamide	CG4681	SIFamide	CG10823	
Sulfakinin (DSK)/Drosulfakinin	CG18090	DSK1-2	CG6857	
Tachykinin (DTK)/Drotachykinin	CG14734	DTK-1-6	CG6515	
		DTK-6	CG7887	
Sex peptide (SP) Acp70A	CG8982	SP	CG16752	

^a Based on Hauser et al. (2006a,b), Hewes and Taghert (2001), Hill et al. (2002), Johnson (2006), Rewitz et al. (2009) and Yapici et al. (2008).

^b Also termed CAPA-1 and 2 and PK-1.

^c GenBank accession number.

^d Also designated PK-2.

^e DILP1 = CG13173, DILP2 = CG8167, DILP3 = CG14167, DILP4 = CG6736, DILP5 = CG33273, DILP6 = CG14049, DILP7 = CG13317.

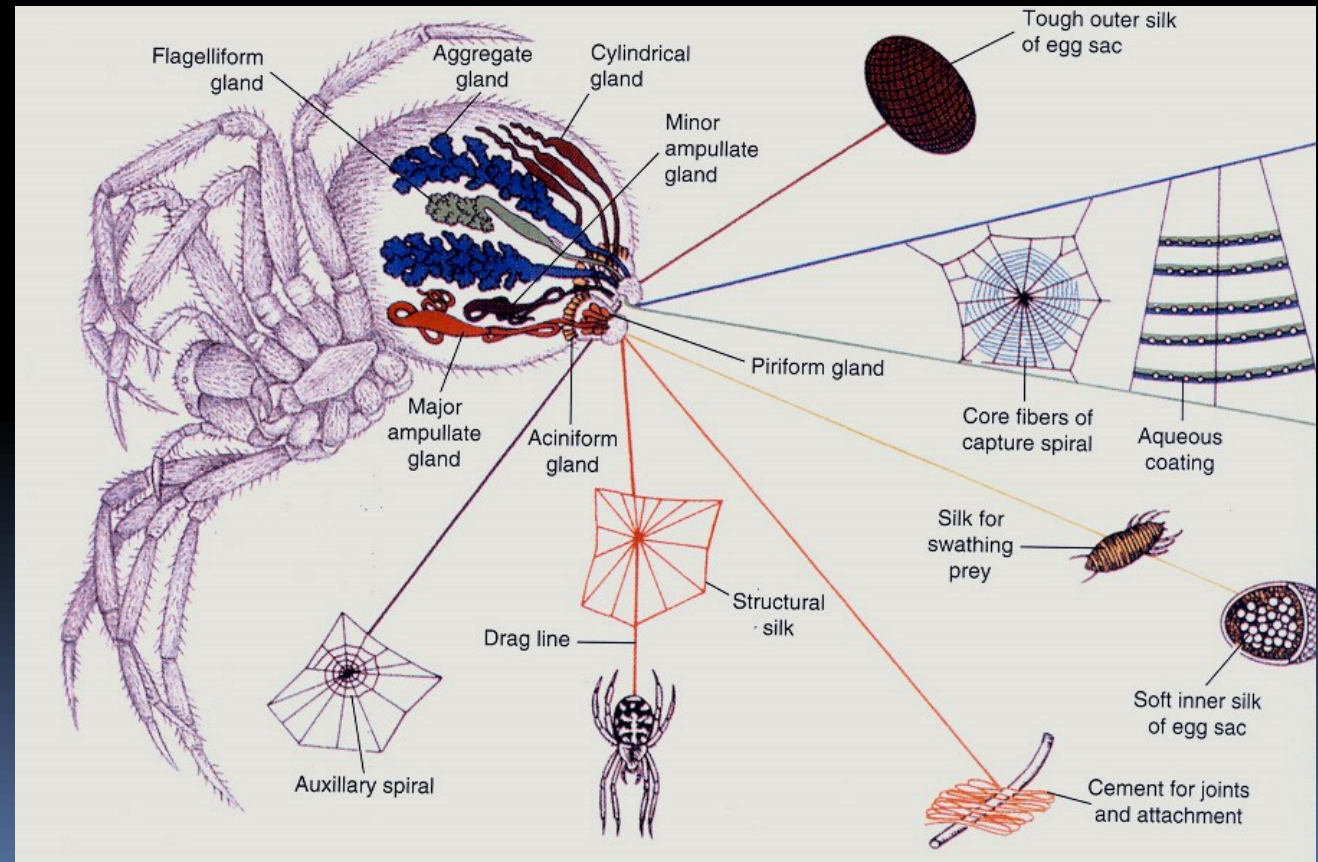
Závěr:

Od prvních a dodnes přínosných experimentálních metod - ligace, extirpace, transplantace a testů přítomnosti hormonu ve zkoumaném vzorku na vyvíjejícím se hmyzu, se pokročilo zejména v tom, že dnes jsou pro detekci nepatrných množství hormonu využívány metody masspec, RIA, chromatografie, tkáňové kultury pro zjištění účinků hormonů přímo na jednotlivé buňky, metody molekulární genetiky, detekce regulačních faktorů genové exprese, imunohistochemie, které umožňují porozumět co se děje na subbuněčné úrovni, izolace a identifikace neuropeptidů.

Stále jedna z nadějných cest pro regulaci hmyzích populací škodících zájmům člověka.

Exokrinní sekrece

- Kokony – hedvábí
- Pavučiny – technologická inspirace



Exokrinní sekrece

- Kokony – hedvábí
- Pavučiny – techn

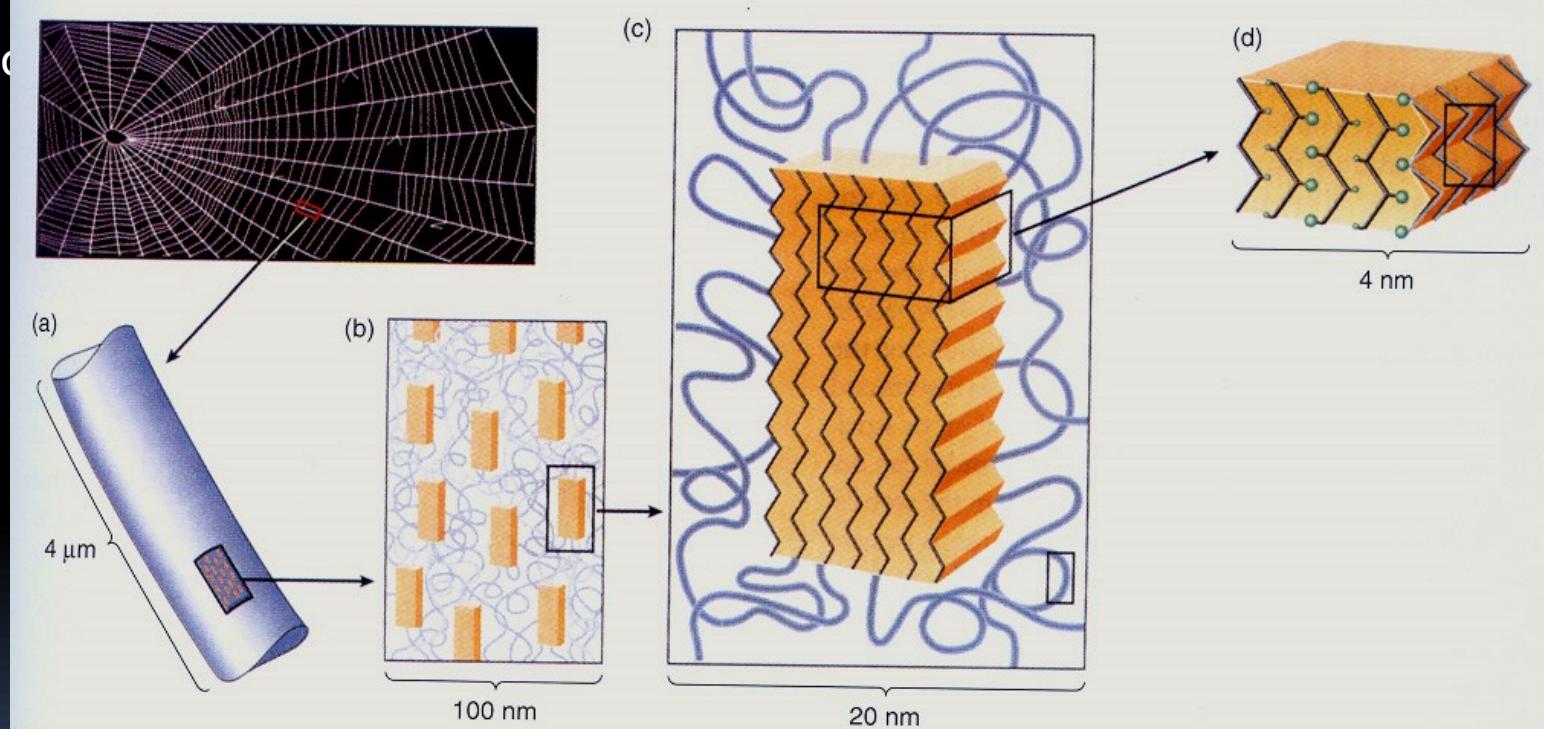


Figure 9-56 Spider silk thread (a) is composed of alpha-keratin crystals embedded in a disordered matrix of amino acid chains (b and c). Each alpha-keratin crystal is composed of several amino acid chains that are pressed into an accordion-like structure called a β pleated sheet (d). The contracted disarray of the matrix provides silk with its

elasticity. (Most of what is known about the molecular structure of silk comes from studies of silkworm silk. In this illustration, it is assumed that spider silk resembles that of the silkworm.) [Adapted from "Spider Webs and Silks," by Fritz Vollrath. Copyright © 1992 by Scientific American, Inc. All rights reserved.]