

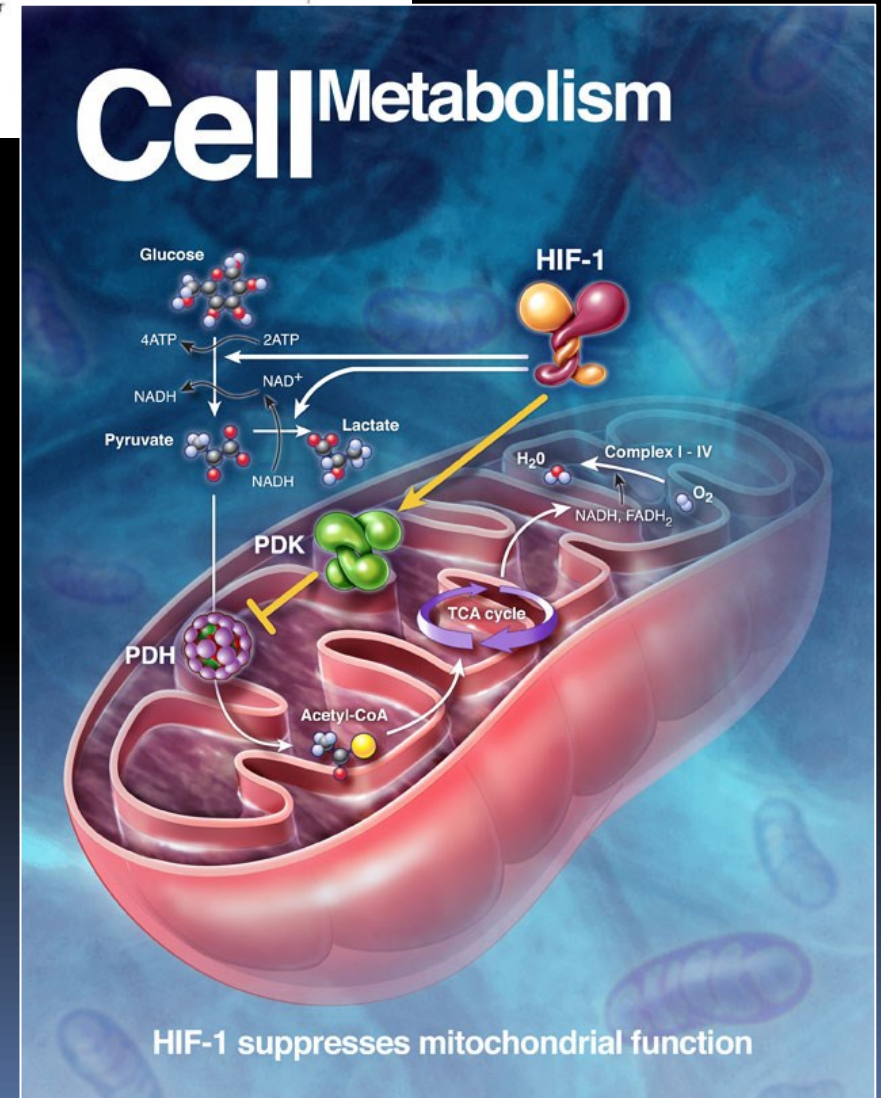
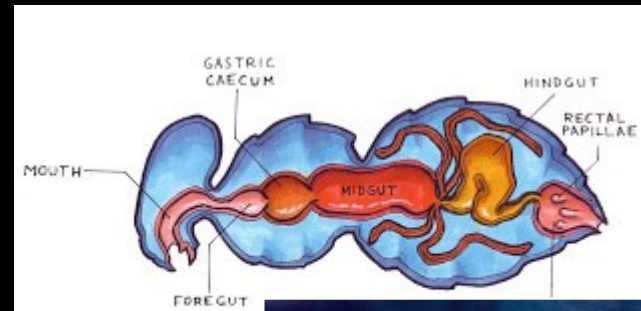
Metabolismus a trávení

Energie je nutná k udržení organizovanosti a homeostázy. Nutná k životním pochodům – proteosyntéza, membránový transport, pohyb.

Život na Zemi existuje díky Slunci (přímo i zprostředkovaně), ale i geotermální energie – závislost živočichů na autotrofech (chemo nebo fototrofech).

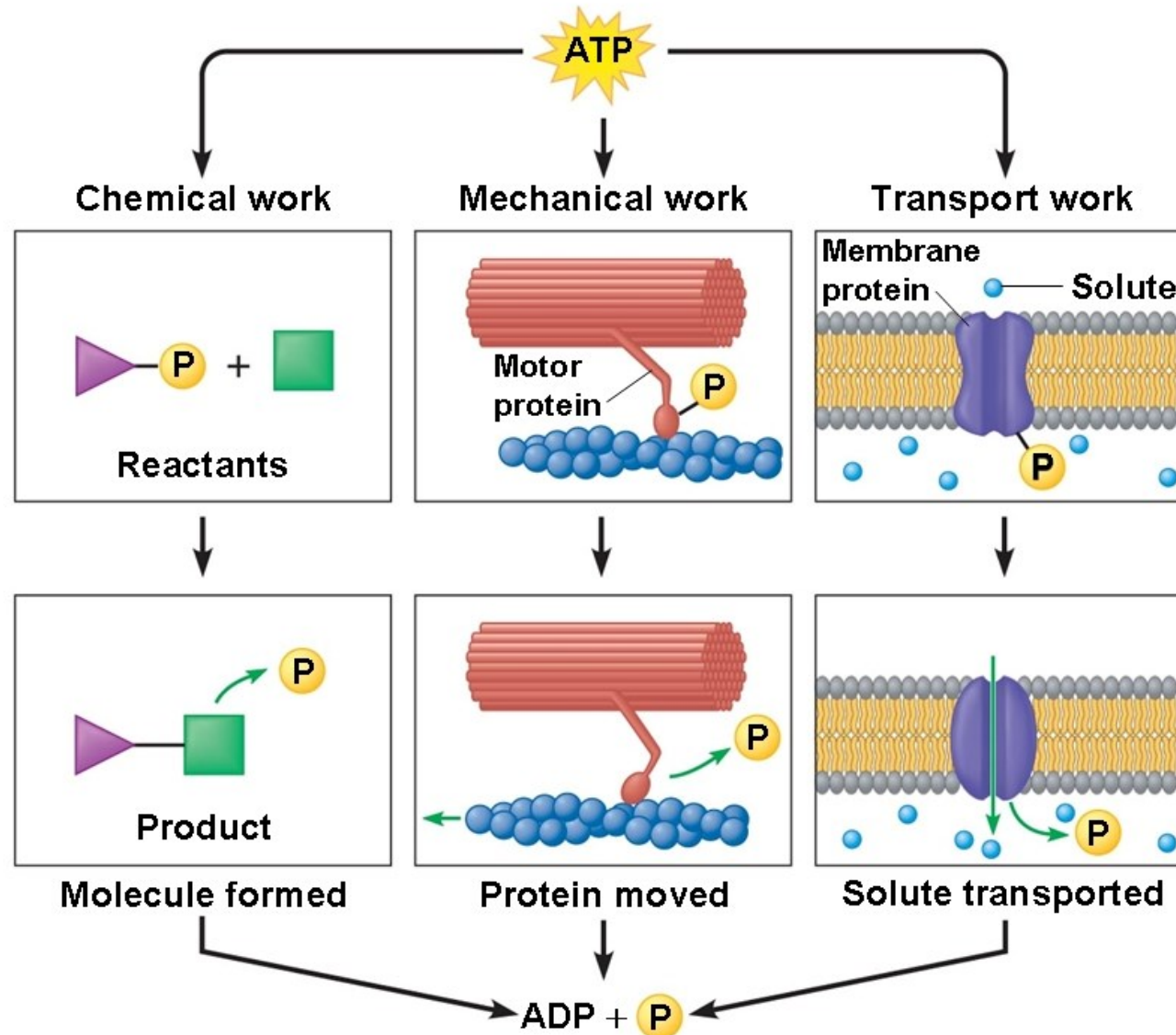
Získ energie z chemicky uložené energie je realizován zejména aerobně.

Energie v chemických vazbách je uvolňována primárně oxidací, odstraňováním elektronů z molekul a jejich přenesením na jiné molekuly, které se tak redukují. Energie elektronů použita k fosforylaci ATP (GTP), což je její univerzální přenašeč.

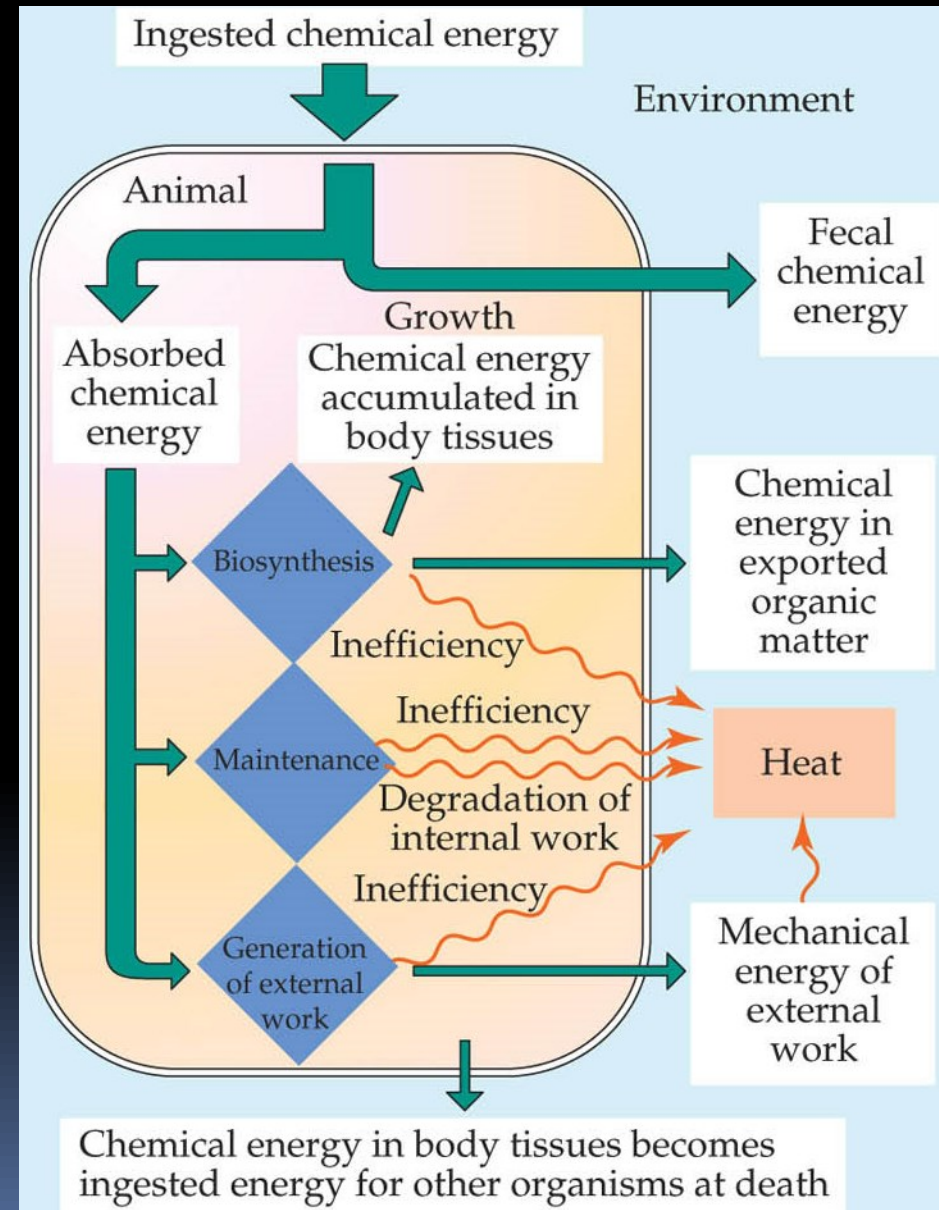


Spotřeba energie: Mechanická práce, Aktivní transport, Aktivace reakcí (biosyntézy)

LE 5-4b



Teplo se ztrácí při všech přeměnách



Pro srovnání se savci (žlutým písmem specificky savčí)

Za standardních podmínek asi 90% ze savčí spotřeby kyslíku jsou odpovědné mitochondrie. Z toho asi 20% je využito na „odpojený“ průsak protonů v mitochondriích (využívá netřesová termogeneze) a 80% je spojeno se syntézou ATP.

Z těch 80% jde asi

- 25-30% na syntézu proteinů

- 19-28% na činnost Na⁺- K⁺- ATPázy

- 4-8% na Ca²⁺- ATPázy

- 2-8% na aktinomyosin ATPázy (veškerý pohyb)

- 7-10% na glukoneogenezi

- 3% na syntézu močoviny

- mRNA syntéza

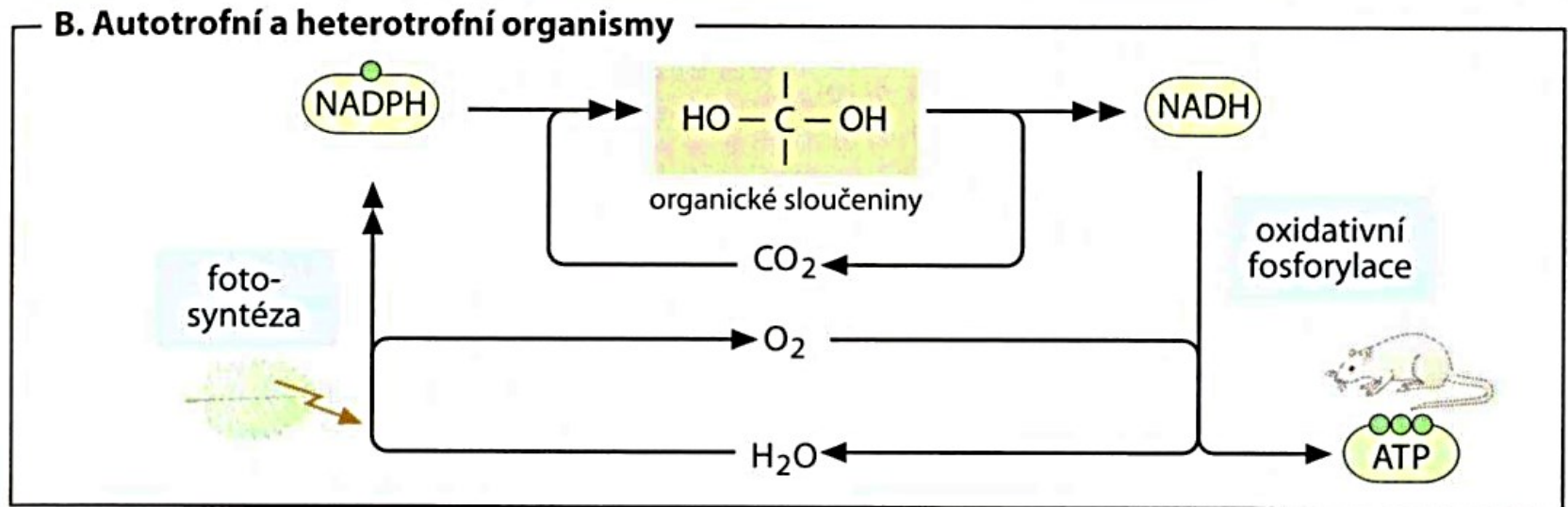
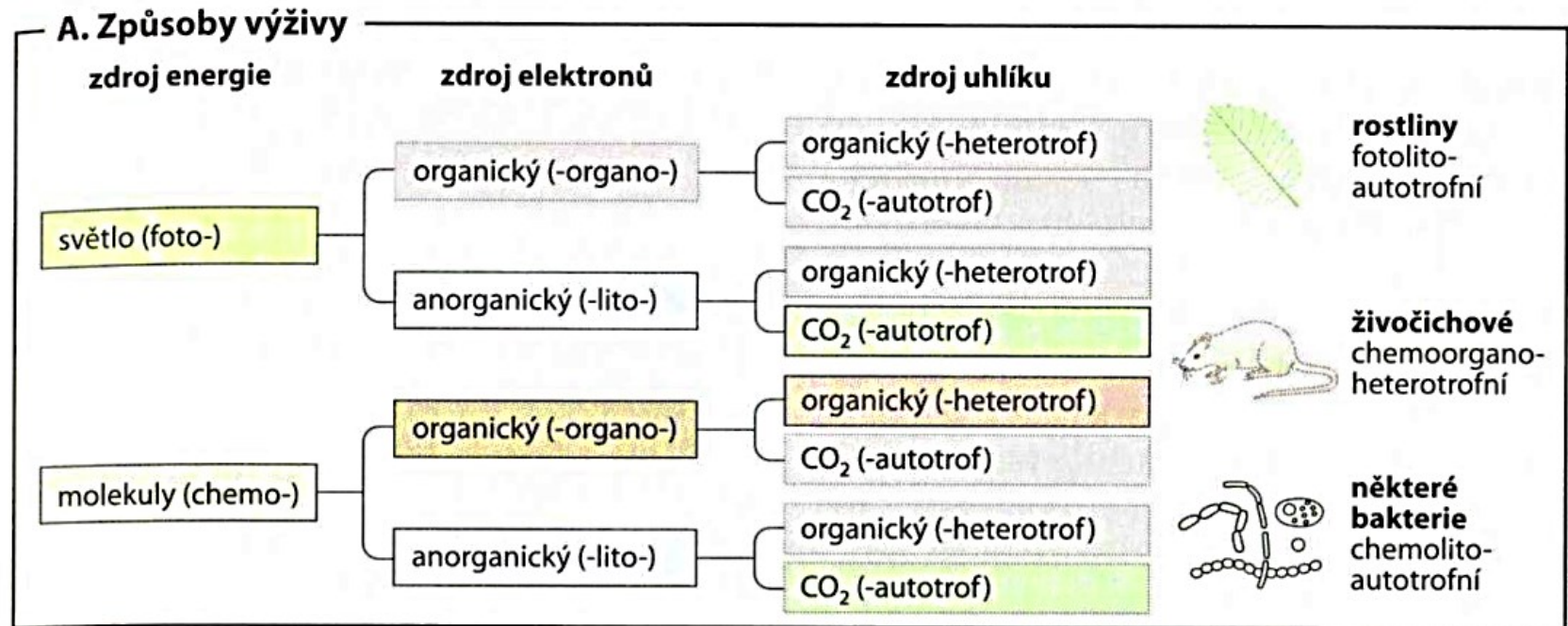
Buněčný metabolický obrat kolísá a je řízen mnoha procesy podle poptávky energie a nabídky substrátů.

Cellular Energy Utilization and Molecular Origin of Standard Metabolic Rate in Mammals. Rolfe & Brown, Physiological reviews, 1997

Způsoby výživy organismů:

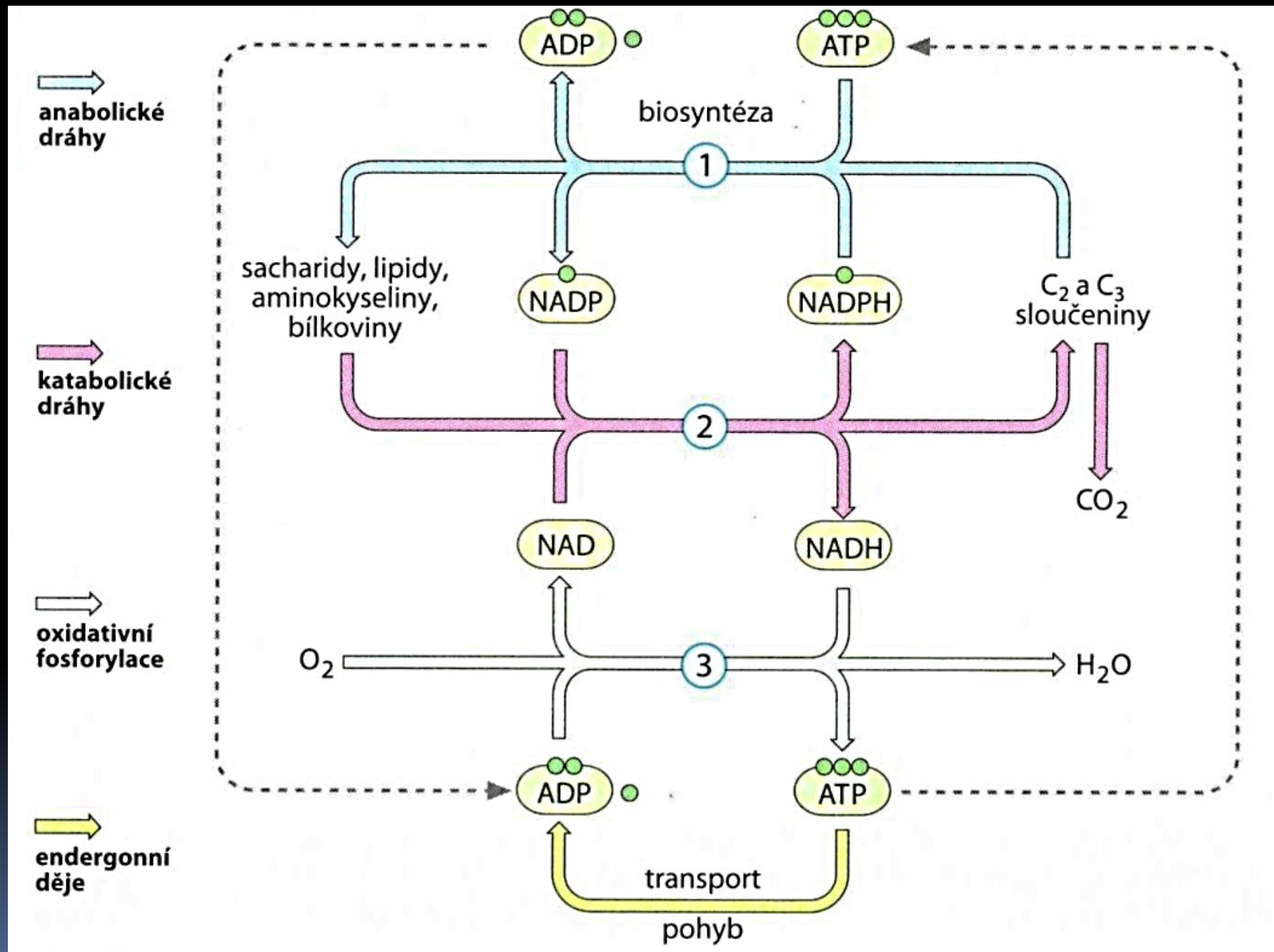
Zdroj energie
zdroj elektronů
zdroj uhlíku

Autotrofie a heterotrofie – zdroj C



Metabolické dráhy:

Vztah anabolismu,
katabolismu a oxidativní
fosforylace



Jak se dostat k energii Slunce?

Konzumací těl fotoautotrofů, symbiózou s fotoautotrofy.

S fotoautotrofními řasami (obrněnky *Dinoflagelata*) žijí symbioticky koráli, některé houby, medúzy, sasanky, mlži a plži, ploštenci, houby, žahavci – od vajíčka, závislí na světle.

Figure 4.12 The reef-building corals of warm waters need light because they are symbiotic with algae. Reef-building corals (a) are colonies of polyps (b) that secrete skeletal material. The polyps of warm-water species maintain a symbiosis with dinoflagellate algae (zooxanthellae). In addition to gaining nutrition from algal photosynthesis, polyps have stinging cells with nematocysts and use them to capture small animals, which are taken into the gastrovascular cavity for absorption and digestion.

(a)

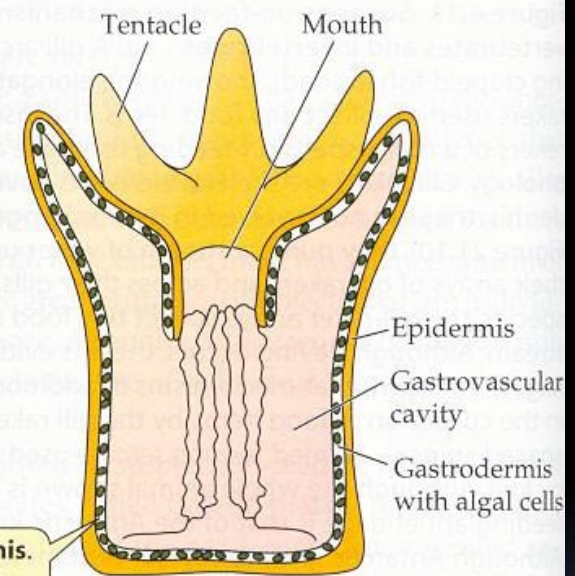


(b)



About a dozen polyps

The algal populations live in the **gastrodermis**. Photosynthetic products from the algae pass directly to the animal cells in each polyp.



A single polyp in cross section

Jak se dostat k energii geotermální?

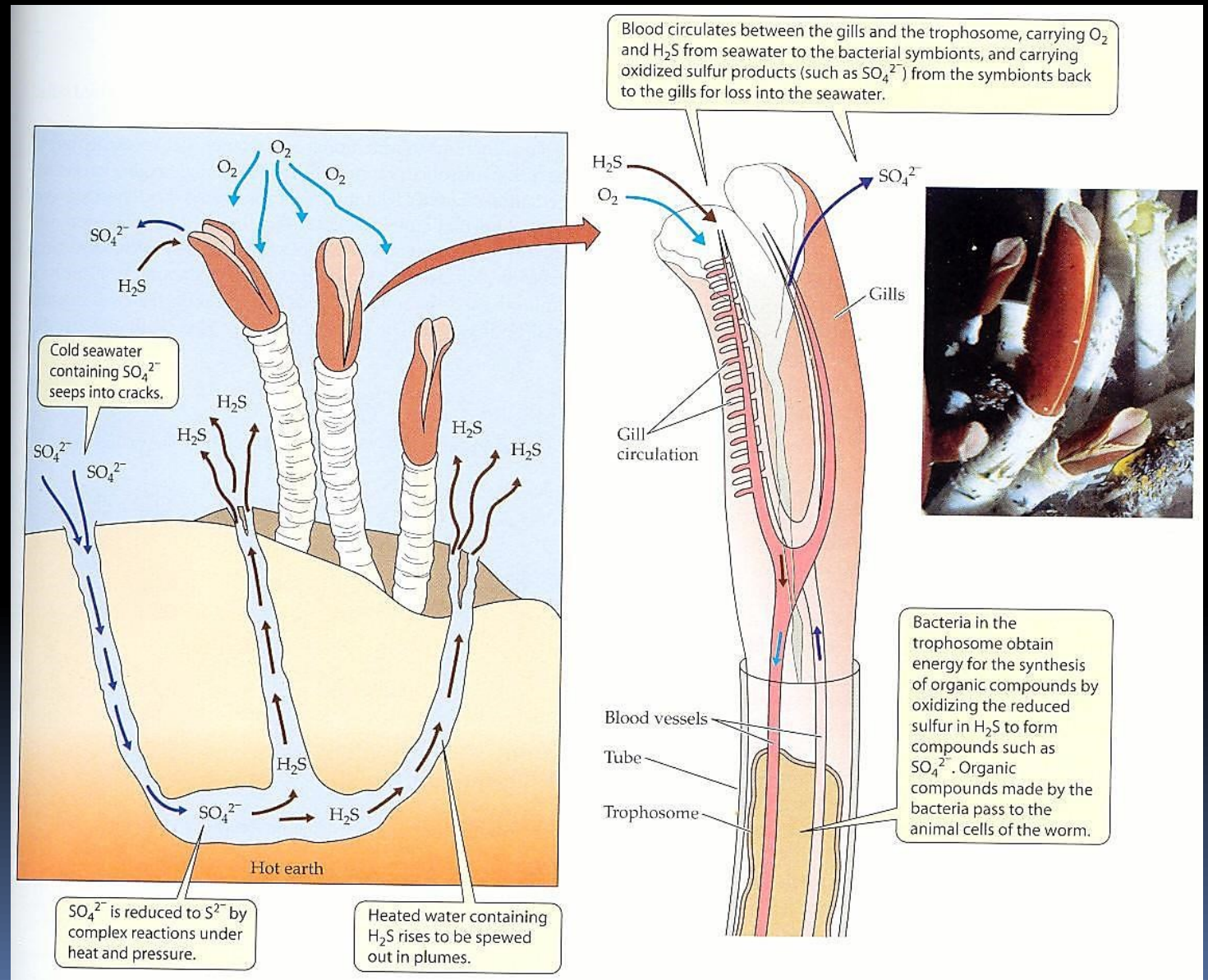
Je-li z chemických vazeb, symbiózou s chemoautotrofními bakteriemi.

Od r.1977

1,5 m dlouzí červi rodu *Riftia* (rifting hlubinná, kroužkovci). Nemají ani ústa ani řiť ani gastrointestinální trakt.

Pětina jejich těl je tvořena trofozómami - tkání bohatou na bakterie. Ty tvoří organické látky pro své hostitele.

Krevní hemoglobin transportuje z žaber omývaných mořskou vodou nejen O_2 ale i H_2S a dodává ho symbiontům do trofozomů.



Jak se dostat k energii geotermální?

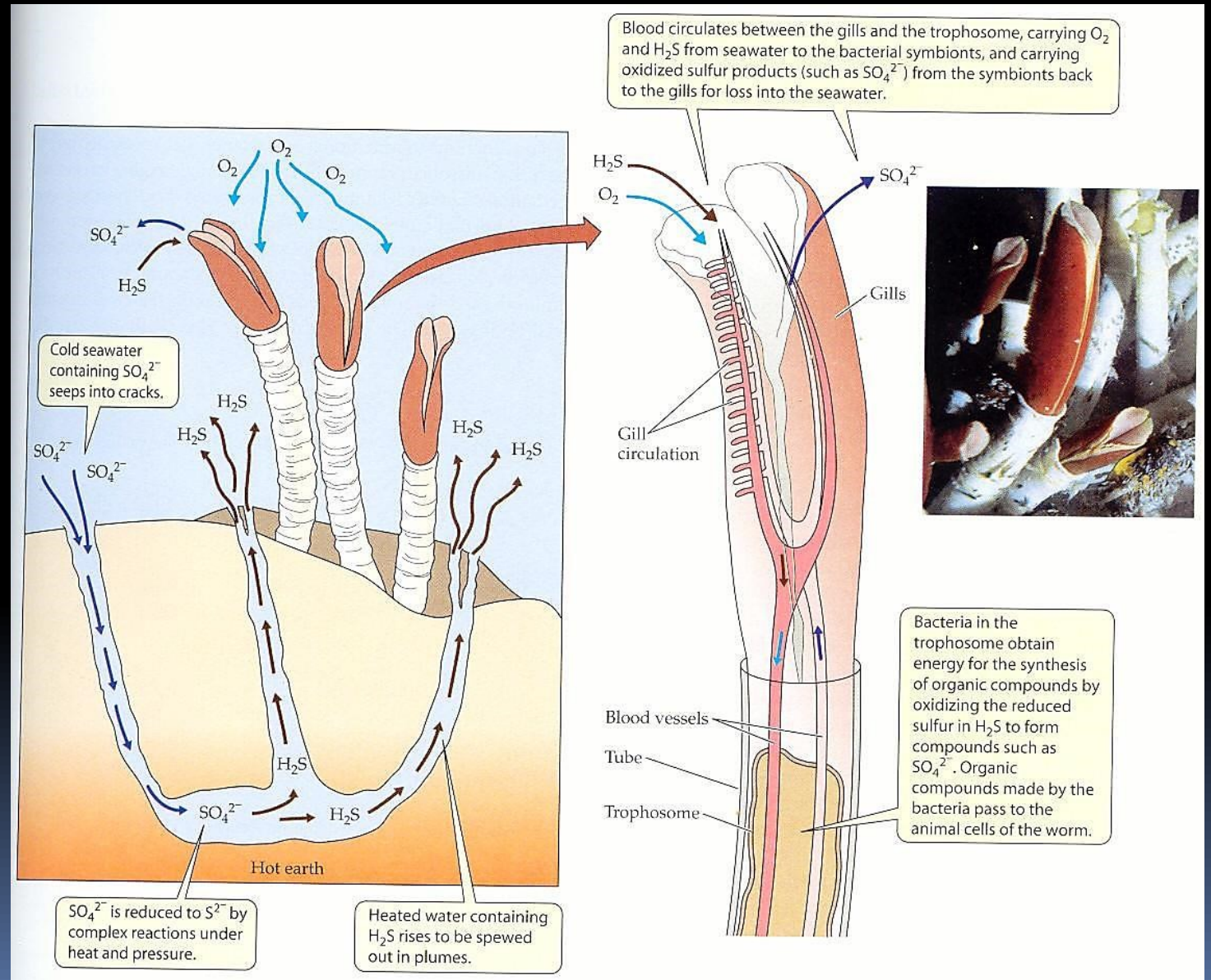
Je-li z chemických vazeb, symbiózou s chemoautotrofními bakteriemi.

Od r.1977

Bakterie oxidují anorganické sulfidy S^{2-} a na sírany a získávají tak energii k syntéze organických molekul, které zužitkuje .

Energii dodá horko v puklinách zemské kůry. Mořská voda bohatá na sírany SO_4^{2-} vstupuje do puklin, kde je teplota až $350^{\circ}C$. Sírany jsou horkem redukovány na H_2S , který vystupuje s horkou vodou z puklin do otevřeného moře.

Síra tady funguje jako kyvadlový transportér energie a bakterie využívají energie zemského jádra k životu. Klíčovou podmínkou pro tento způsob života je dobrá okysličenost hlubokých vod a H_2S .



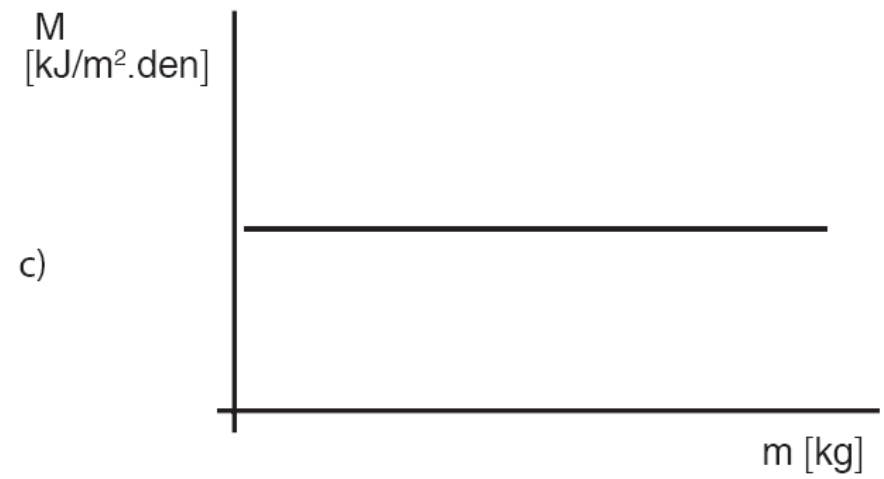
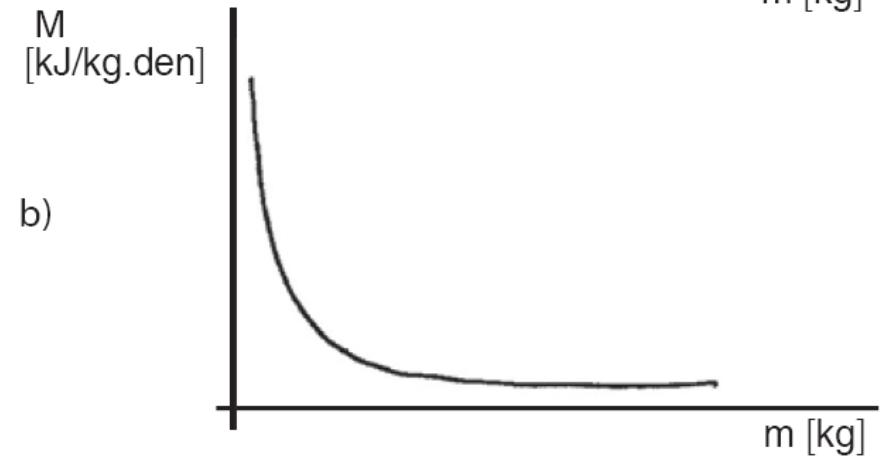
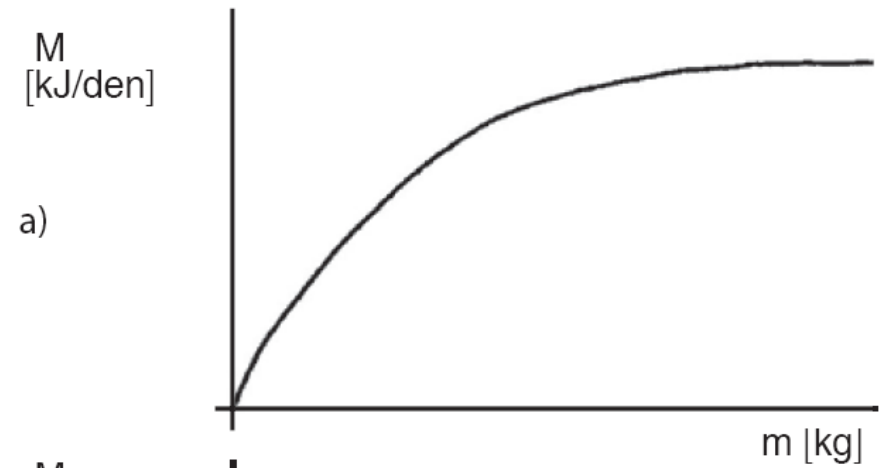
Velikost těla a metabolismus

Čím větší, tím více E potřebuje.

...je to ale relativní

Čím větší, tím je úspornější.

Rubnerův zákon:
Energetika je vázána na povrch.

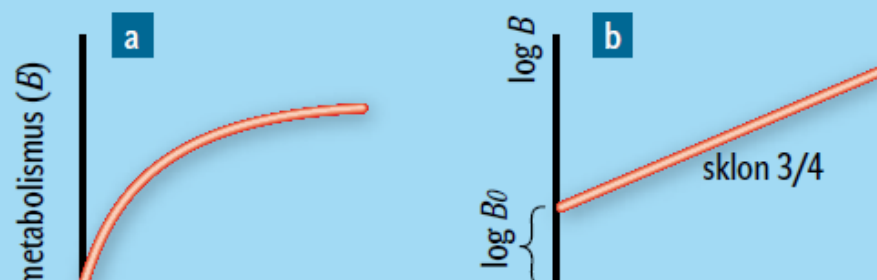


Velikost těla a metabolismus

Na logaritmických osách se objeví
přímka.

Sklon přímky se blíží 3/4

Vyneseme-li proti sobě hmotnost těla a intenzitu metabolismu (ta se měří třeba spotřebou kyslíku za jednotku času, ale lze ji udávat ve wattech, poněvadž jde vlastně o příkon), dostaneme křivku, jejíž růst se postupně zpomaluje (a). Učiníme-li to tak, že jsou obě osy logaritmické (b), získáme závislost, kterou lze velmi dobře proložit přímkou s určitým sklonem – jedna veličina škáluje s druhou. Vzhledem k tomu, že rovnice přímky je $y = ax + b$, kde a je onen sklon, můžeme rovnici vztahu intenzity metabolismu a hmotnosti vyjádřit jako $\log B = a \cdot \log M + \log B_0$, kde B je intenzita metabolismu, M je hmotnost a $\log B_0$ je průsečík dané přímky se svislou osou. Po odlogaritmování dostaneme závislost $B = B_0 \cdot M^a$, jde tedy o mocninovou funkci, kde sklon přímky v logaritmickém měřítku a se stává exponentem; hovoříme o škálovacím koeficientu. Ten bývá typicky nižší než 1 (a velmi často blízký třem čtvrtinám) a v takovém případě roste v nelogaritmickém měřítku metabolismus s hmotností čím dál pomaleji, jak je vidět z obrázku A.



Velikost těla a metabolismus

Absolutní spotřeba kyslíku roste s objemem těla (hmotností). Zajímavé je, že roste podobně u různých skupin – 1b, poikilotermů i homoiotermů.

To se ale neshoduje s Rubnerovým předpokladem, že jde o regulaci ztrát tepla povrchem těla.

Kdyby metabolismus rostl přesně s povrchem těla, byl by sklon 0,67. Data to ale nepotvrzují. Regresní přímka má ve skutečnosti směrnici cca 0,75. (Hmyz, plícnatí plži spíše 1.)

Obecné biologické pravidlo, které není snadné vysvětlit. Jde asi o povrchy i vnitřních rozhraní.

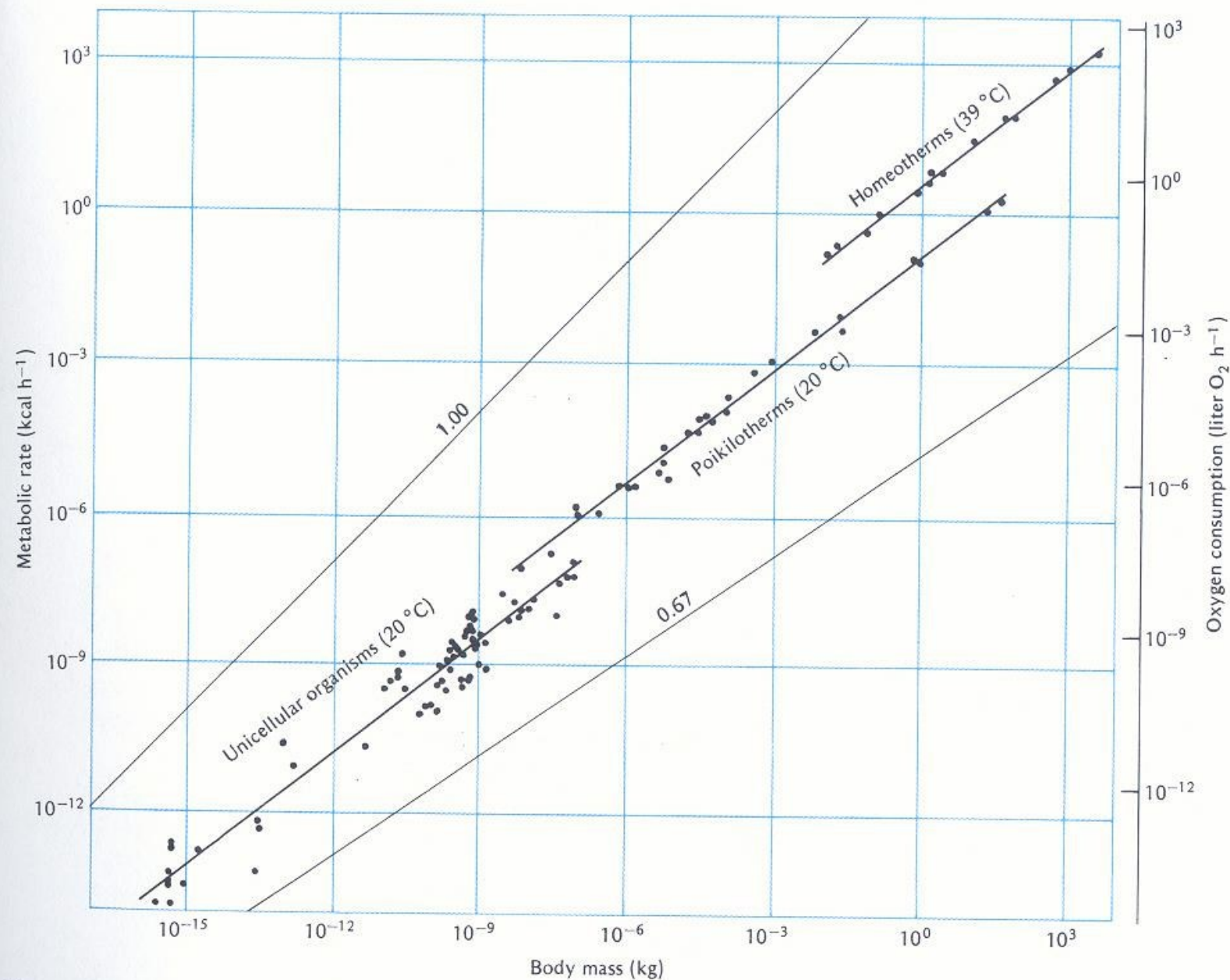


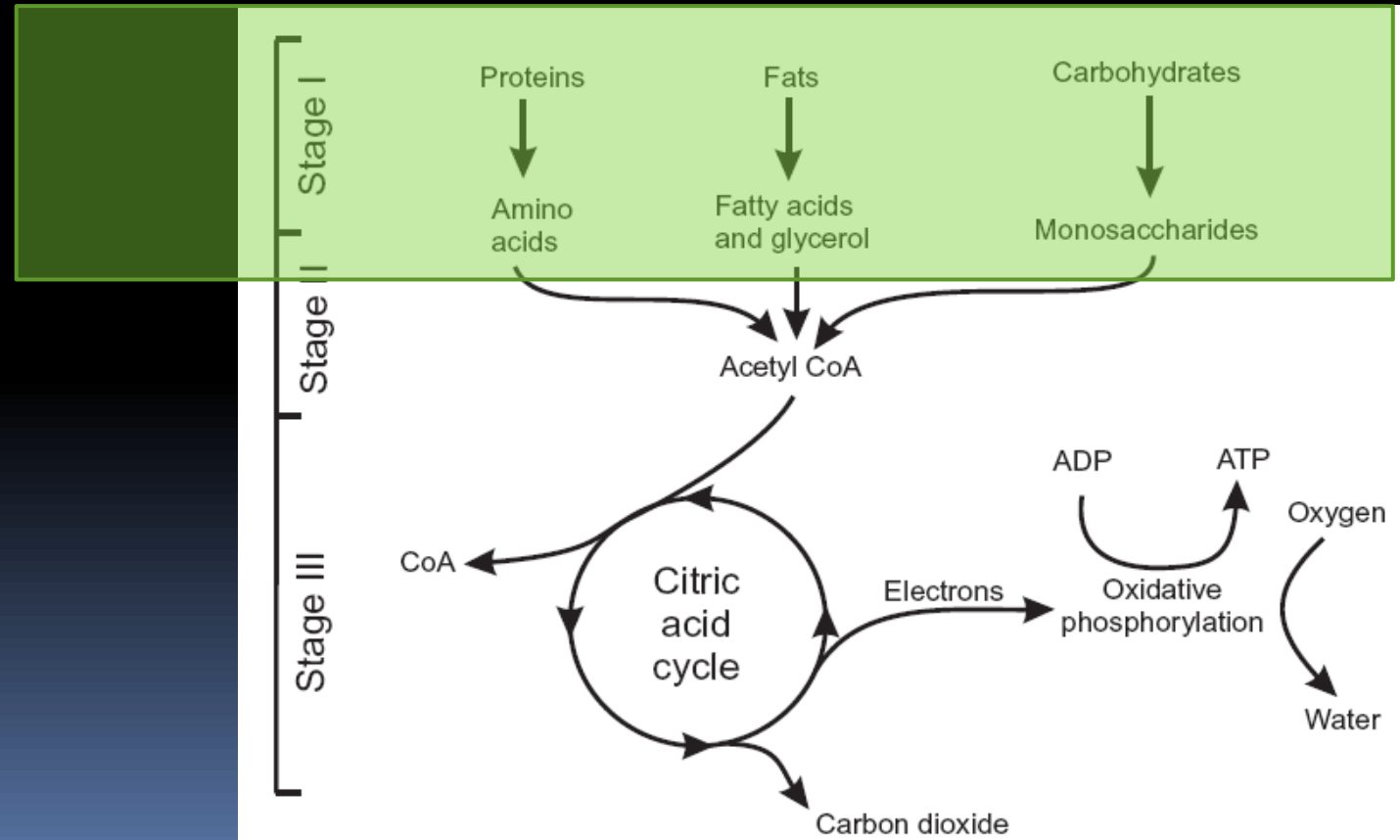
Figure 5.11 The rates of oxygen consumption for a wide variety of organisms when plotted against body mass (log coordinates) tend to fall along regression lines with a slope

of 0.75. Note that each division on the coordinates signifies a 1000-fold change. [Hemmingsen 1960]

Tvorba využitelného přenašeče energie.

Generování energie probíhá ve třech obecných stupních u zvířat.

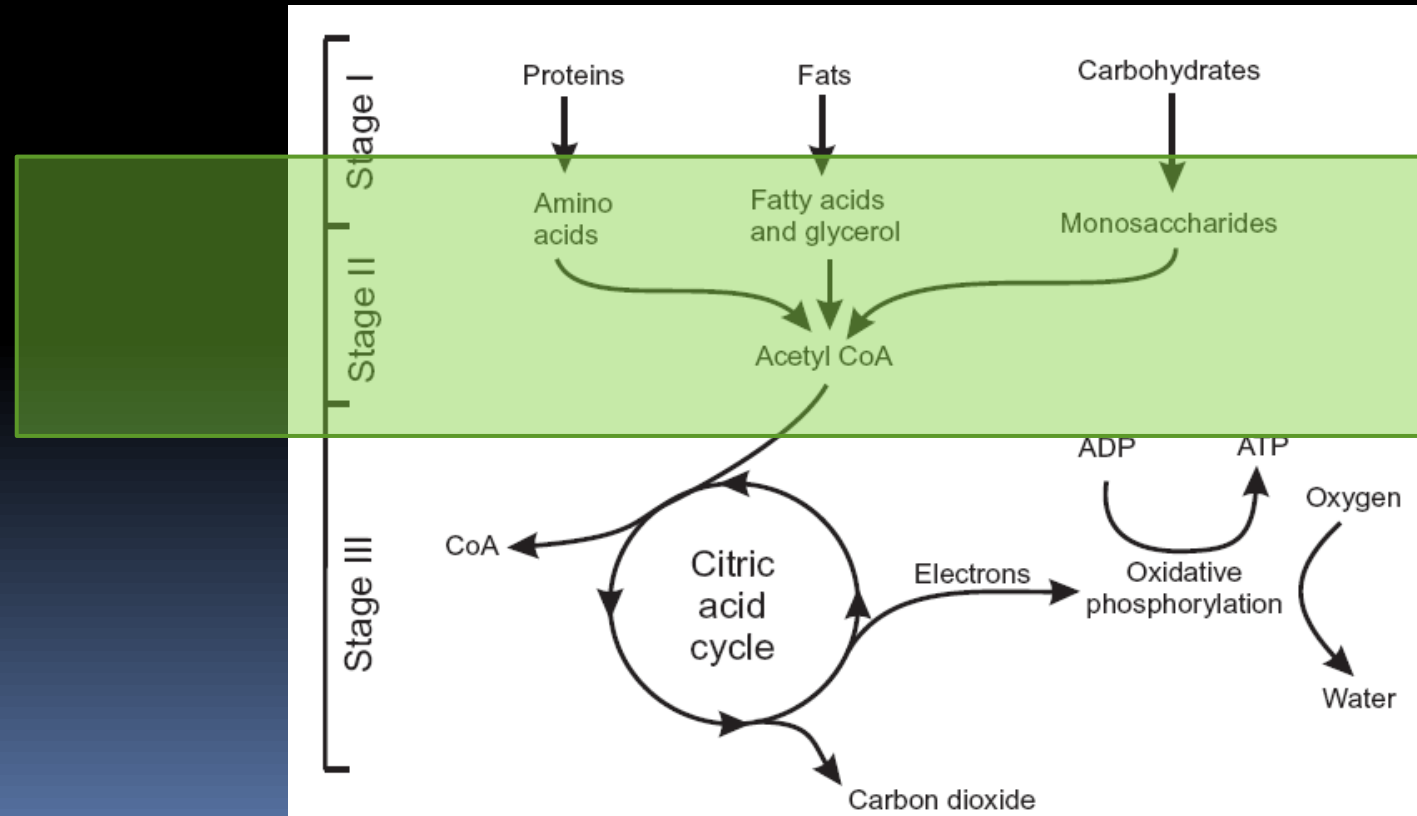
V **prvním stupni** velké molekuly potravy jsou konvertovány na menší v trávicím traktu. Během této fáze žádná energie není uvolňována, ve skutečnosti může být spíše spotřebovávána v procesech syntézy potřebných enzymů. **Střevo**



Tvorba využitelného přenašeče energie.

Generování energie probíhá ve třech obecných stupních u všech zvířat.

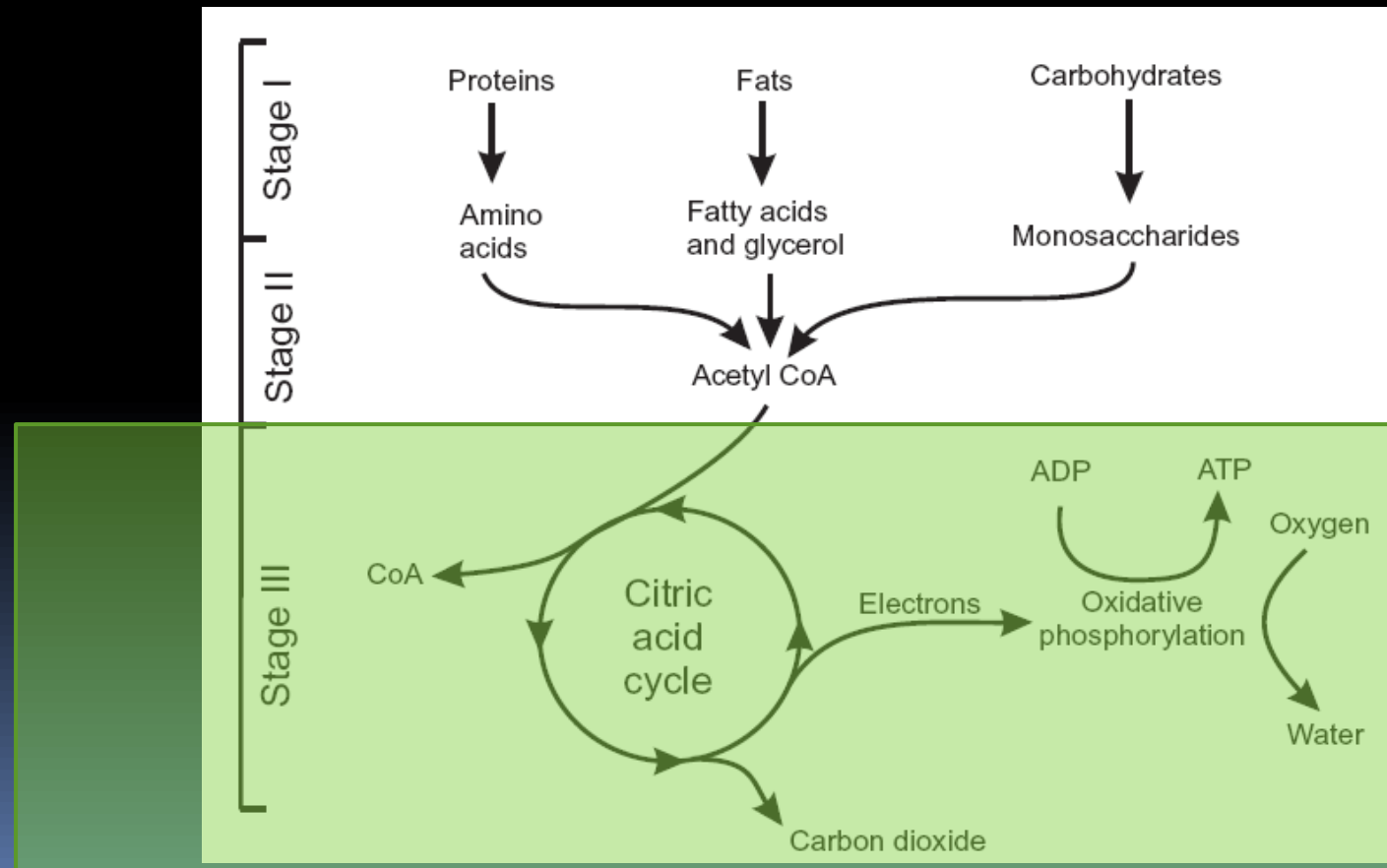
Ve **druhém stupni** tyto jednodušší molekuly jsou dále rozkládány na dvouuhlíkaté molekuly, které jsou schopny vstoupit do citrátového cyklu. Tyto molekuly sestávají z kyseliny octové, která s KoA vytváří Ac KoA. Malé množství energie je v tomto stupni uvolněno anaerobně. **Cytoplasma buněk – bez kyslíku**



Tvorba využitelného přenašeče energie.

Generování energie probíhá ve třech obecných stupních u všech zvířat.

Ve **třetím stupni** v cyklu kyseliny citrónové, kde jsou oxidovány na CO₂, jejich elektrony jsou nakonec přeneseny na kyslík a vzniká voda. Oxidativní fosforylace tak uvolňuje nejvíc ATP. **Mitochondrie - oxidativně**

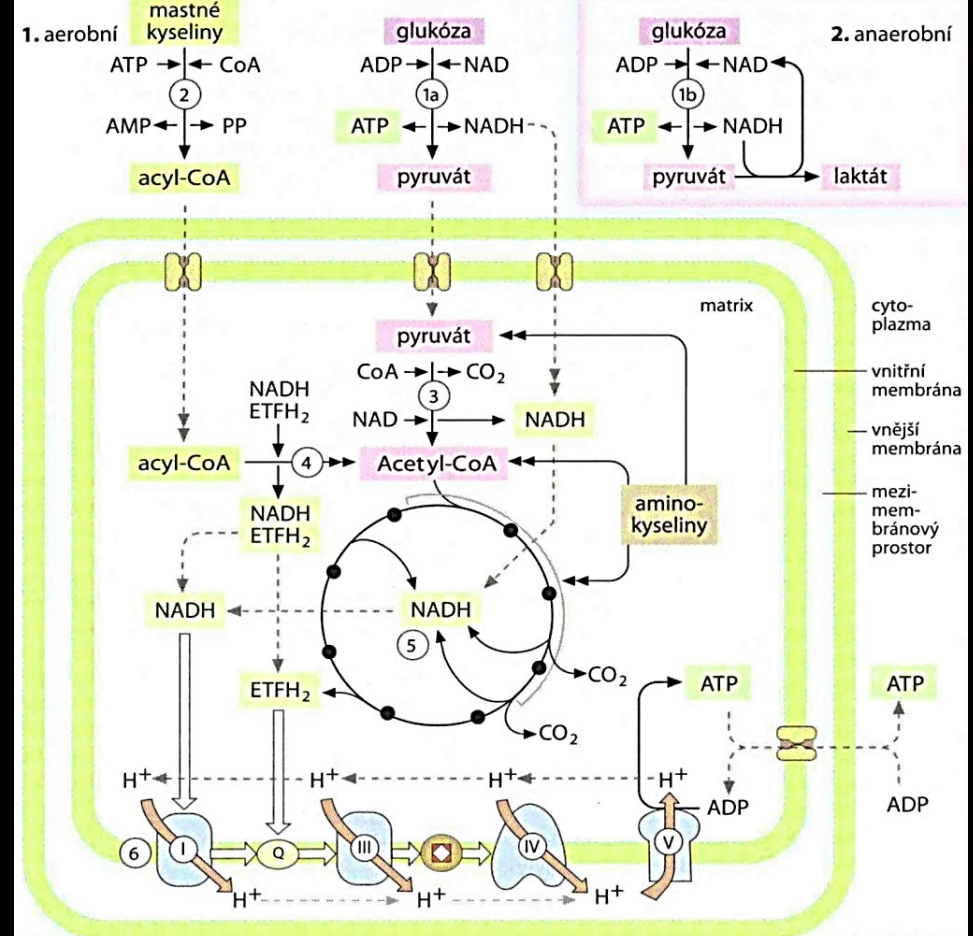


Energetický metabolismus

Lokalizace v buňce.

Dýchací řetězec podrobněji.

Energie elektronů využita k postupnému vytváření protonového gradientu



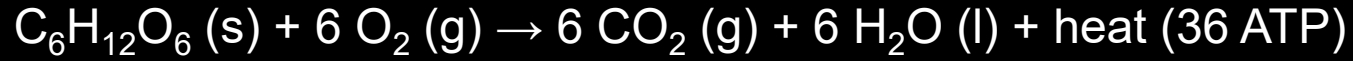
děj	název	str.	reaktant(y)/produkt(y)	klíčový enzym	regulátory
1a	aerobní glykolýza (CP)	131	glukóza → 2 pyruvát	str. 139	str. 139
1b	anaerobní glykolýza (CP)	131	glukóza → 2 laktát	str. 139	str. 125
2	aktivace mastných kyselin (ZMM)	147	mastné kyseliny → acyl-CoA	str. 145	str. 145
3	oxidativní dekarboxylace (MM)	113	pyruvát → acetyl-CoA	str. 101	str. 101
4	β-oxidace (MM)	147	acyl-CoA → n acetyl-CoA	str. 145	str. 145
5	citrátový cyklus (MM)	115, 117	acetyl-CoA → 2 CO ₂	citrátsyntáza izocitrát-DH oxoglutarát-DH	citrát ↓, NADH ↑, sukcinyl-CoA ↓, ADP ↑, Ca ²⁺ ↑, ATP ↓, NADH ↓, sukcinyl-CoA ↓, NADH ↓
6	oxidativní fosforylace (VMM)	121	NADH, ETFH ₂ , O ₂ , ADP → NAD ⁺ , ETF, H ₂ O, ATP	-	[NAD ⁺]/[NADH], [ADP]/[ATP], str. 125

... podle Atlasu Biochemie

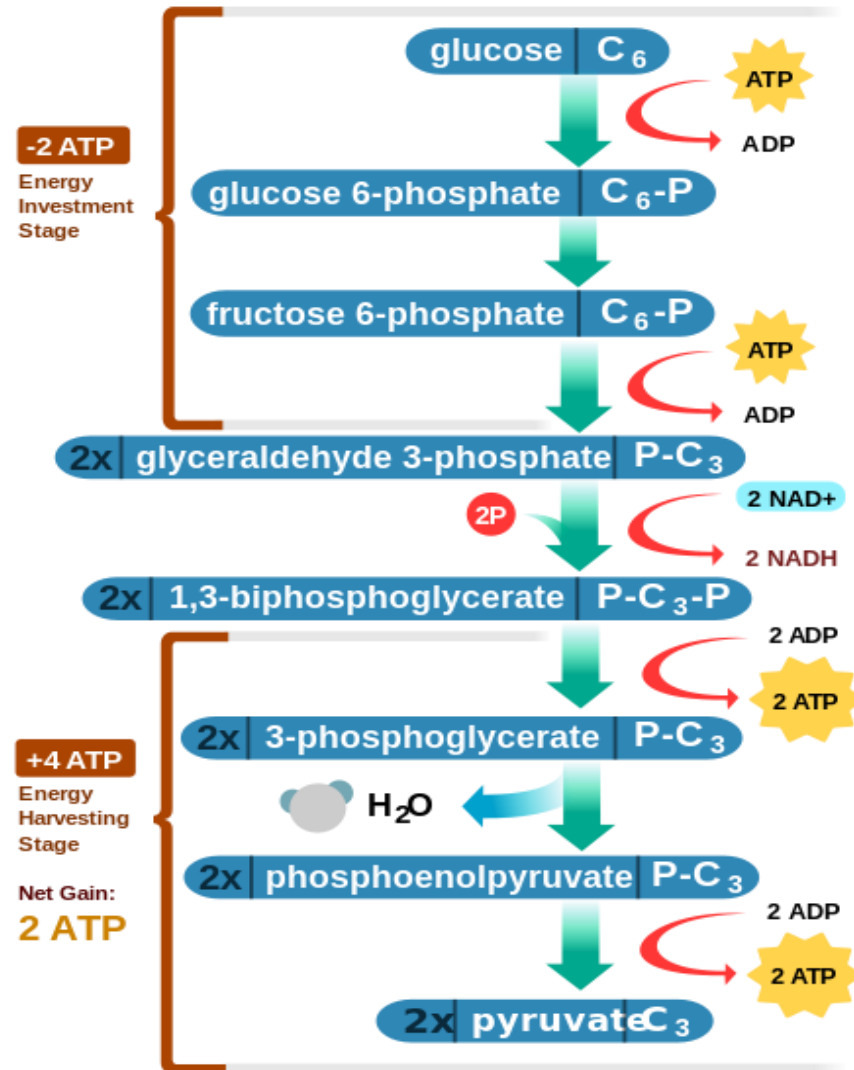
CP – cytoplasma, DH – dehydrogenáza, MM – mitochondriální matrix, VMM – vnitřní mitochondriální membrána, ZMM – zevní mitochondriální membrána

Glykolýza probíhá v cytoplasmě

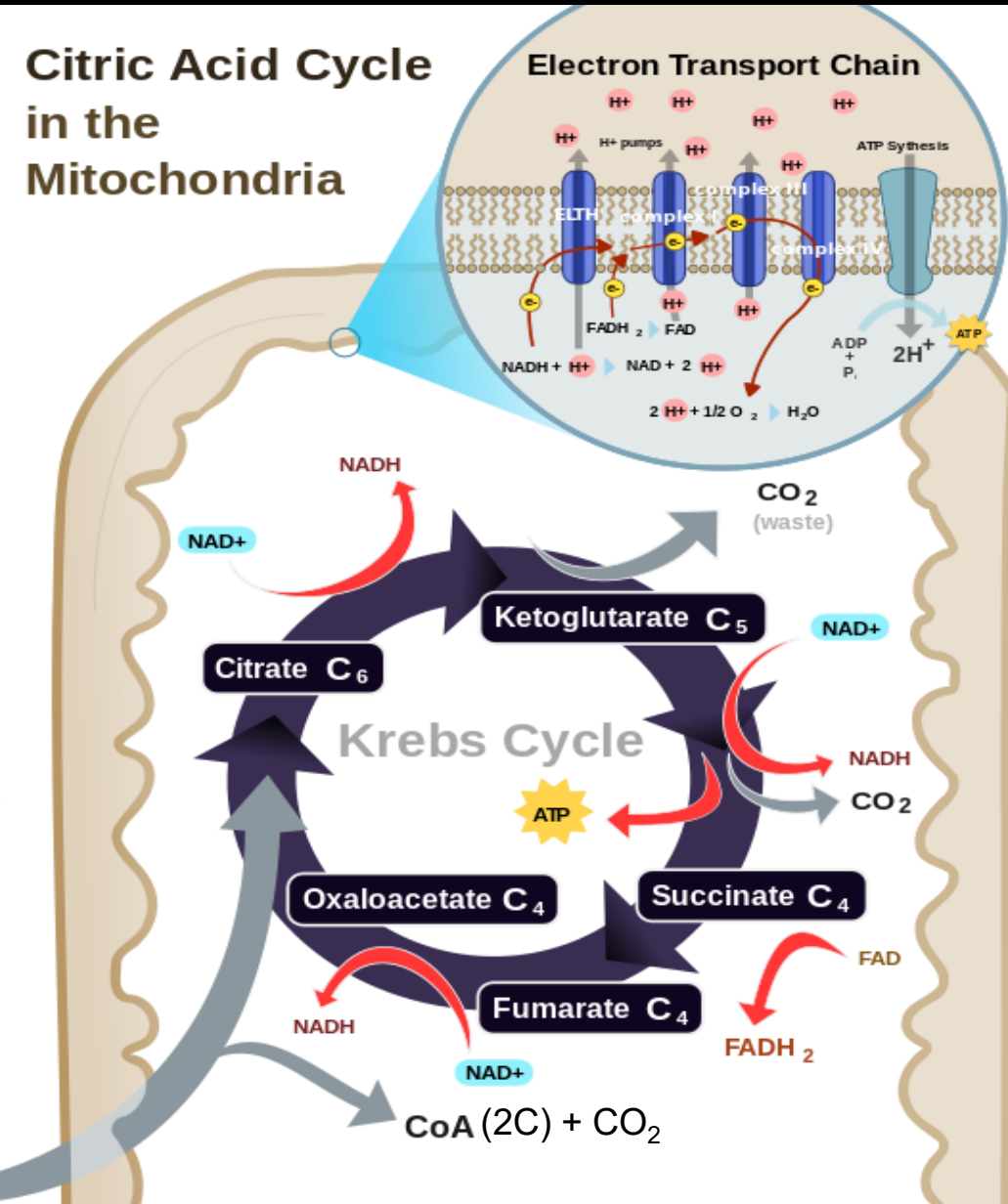
V případě Glc získá pouze 2 ATP. Pokračuje-li štěpení za přítomnosti kyslíku, získá 36 ATP



Glycolysis in the Cytoplasm



Citric Acid Cycle in the Mitochondria



Tvorba využitelného přenašeče energie ATP v mitochondriích.

Dýchací řetězec.

ATP syntetáza na vnitřní membráně mitochondrie se otáčí a tvoří ATP

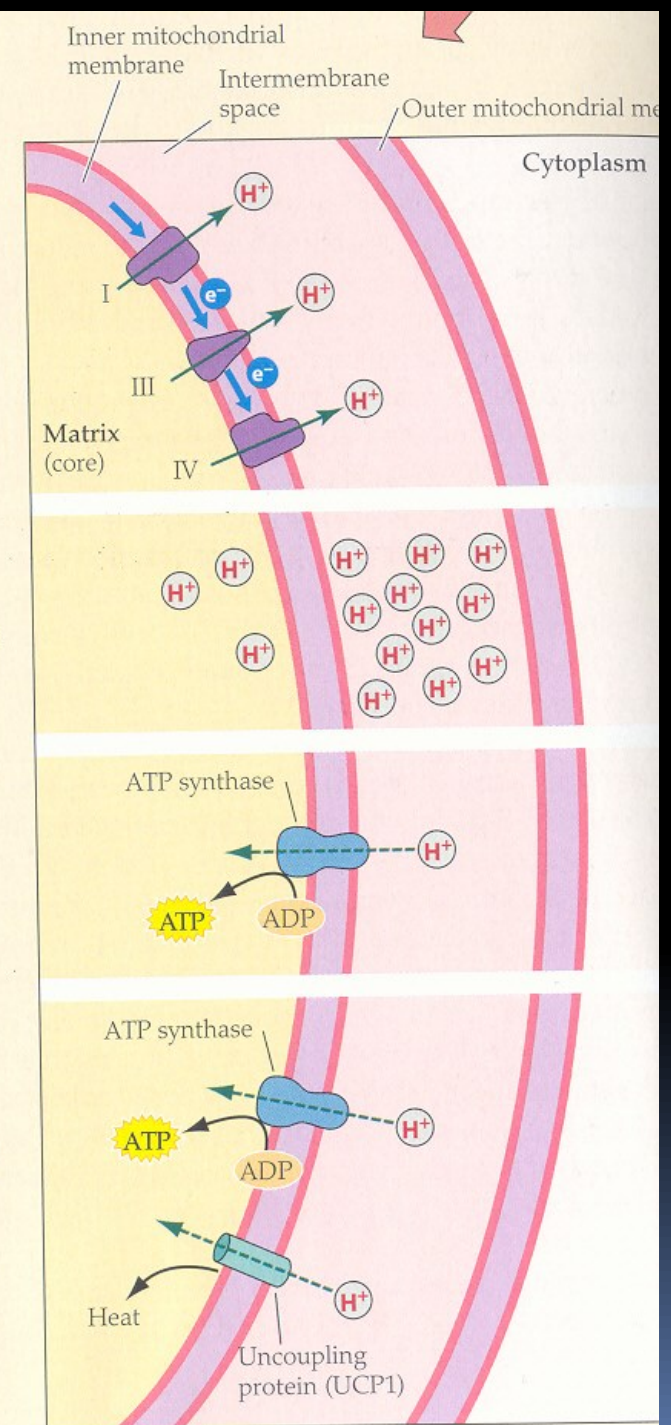
Můžeš projít, ale vyrob ATP

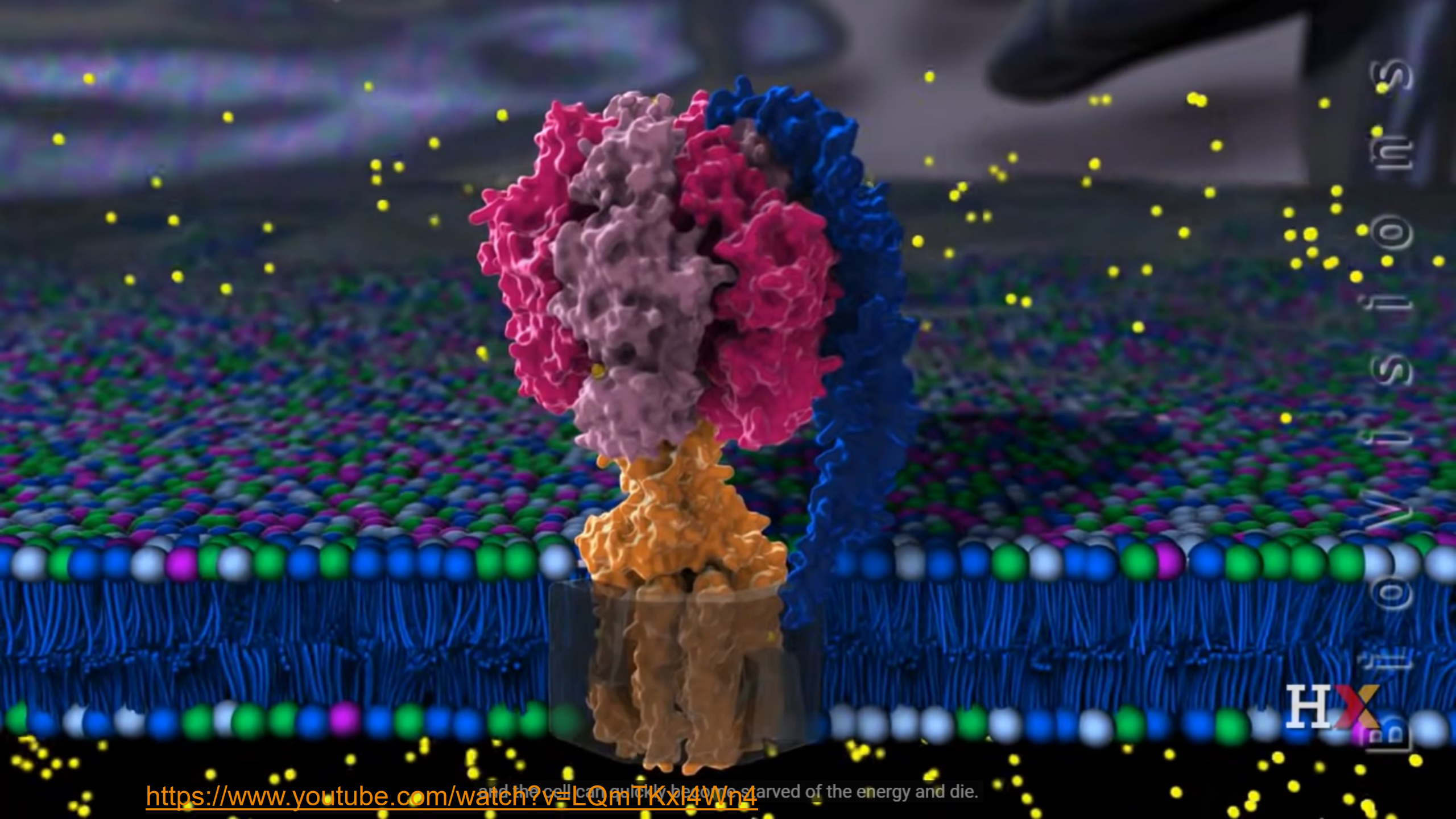
(1) Proton pumping by electron-transport chain complexes

(2) The proton electrochemical gradient: an energy store

(3) Back-diffusion of protons in an ordinary cell

(4) Back-diffusion of protons in a specialized cell with UCP1





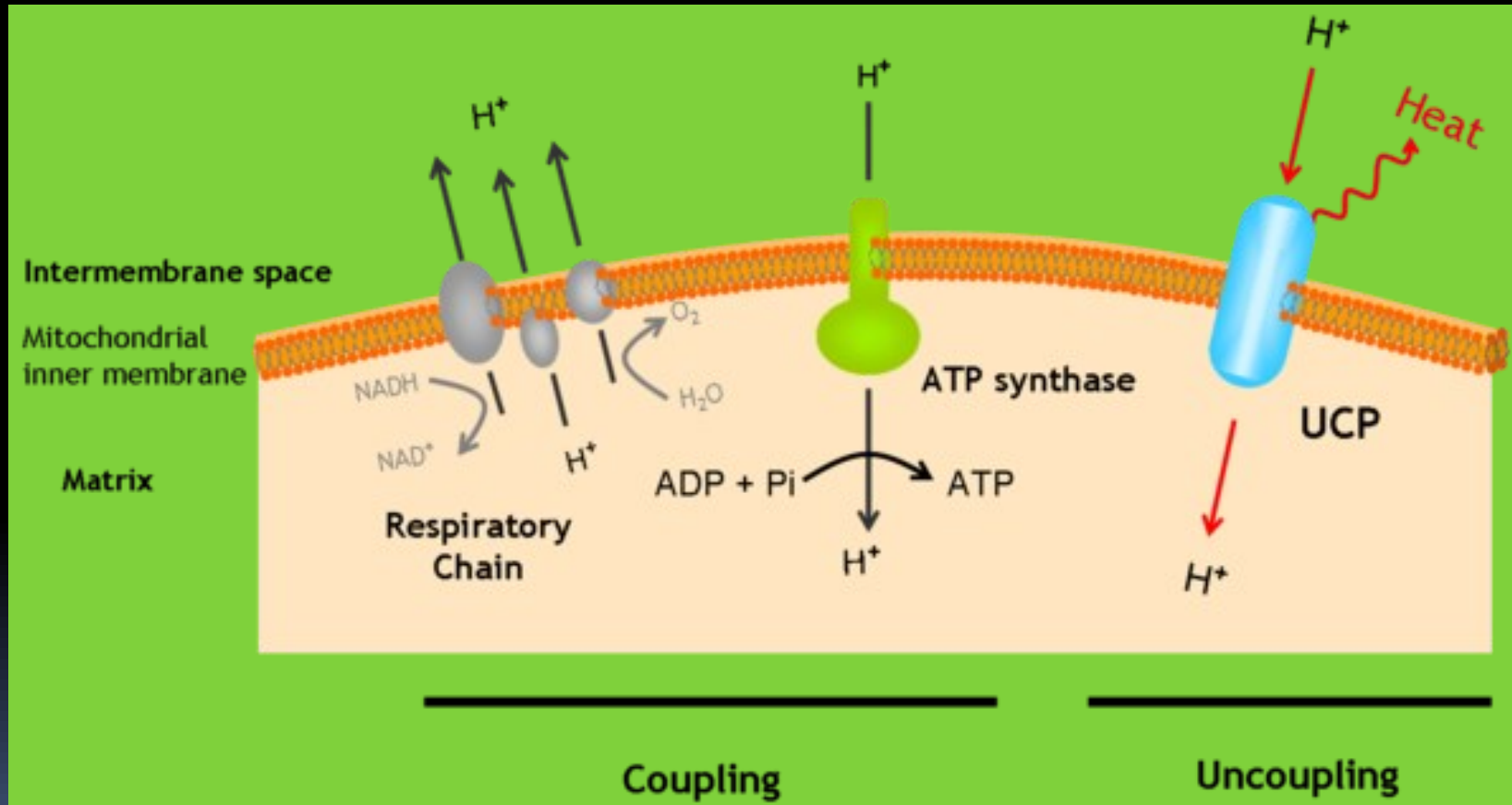
www.sioins



<https://www.youtube.com/watch?v=LQmTKx1Wn4> and the cell can quickly become starved of the energy and die.

UCP – uncoupling proteiny nalezeny i u bezobratlých

Úloha UCP bezobratlých zřejmě nebude v termoregulaci, ale v modulaci produkce ROS a zvládnání oxidačního stresu. ROS jsou jedním z faktorů ovlivňujících stárnutí, a proto mohou UCP hrát roli v dlouhověkosti bezobratlých.



Slocinska, M., Barylski, J., & Jarmuszkiewicz, W. (2016). Uncoupling proteins of invertebrates: A review. *IUBMB life*, 68(9), 691-699.

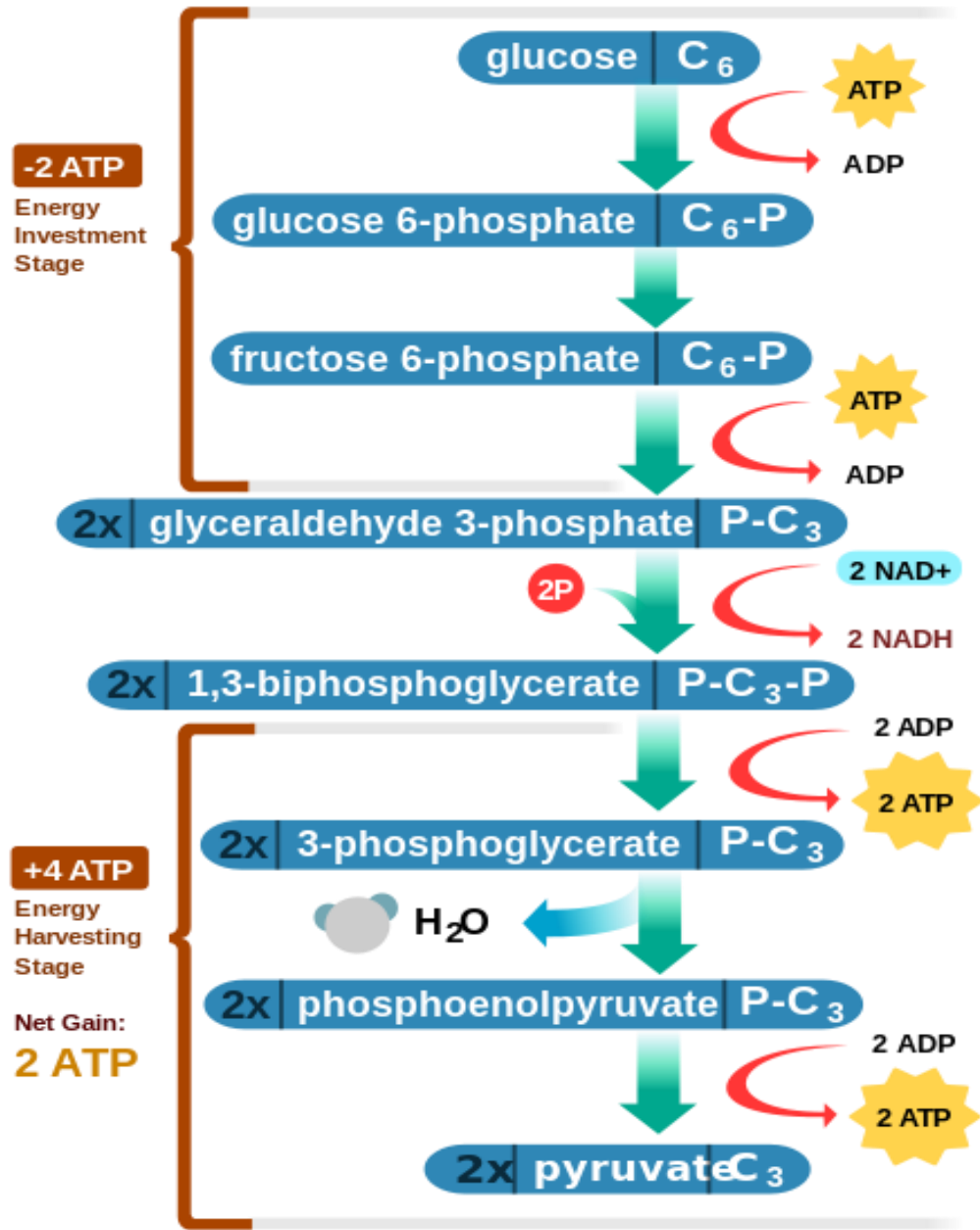
Aerobní a anaerobní způsob získávání energie.

Poměr mezi aerobním a anaerobním metabolismem je u různých živočichů různý a závislý na momentální aktivitě a podmínkách prostředí. Platí ovšem, že s rostoucími metabolickými nároky se víc a víc uplatňuje aerobní metabolismus na úkor anaerobního a například u hlavonožců je anaerobní omezen jen na období při rychlém nástupu svalové činnosti.

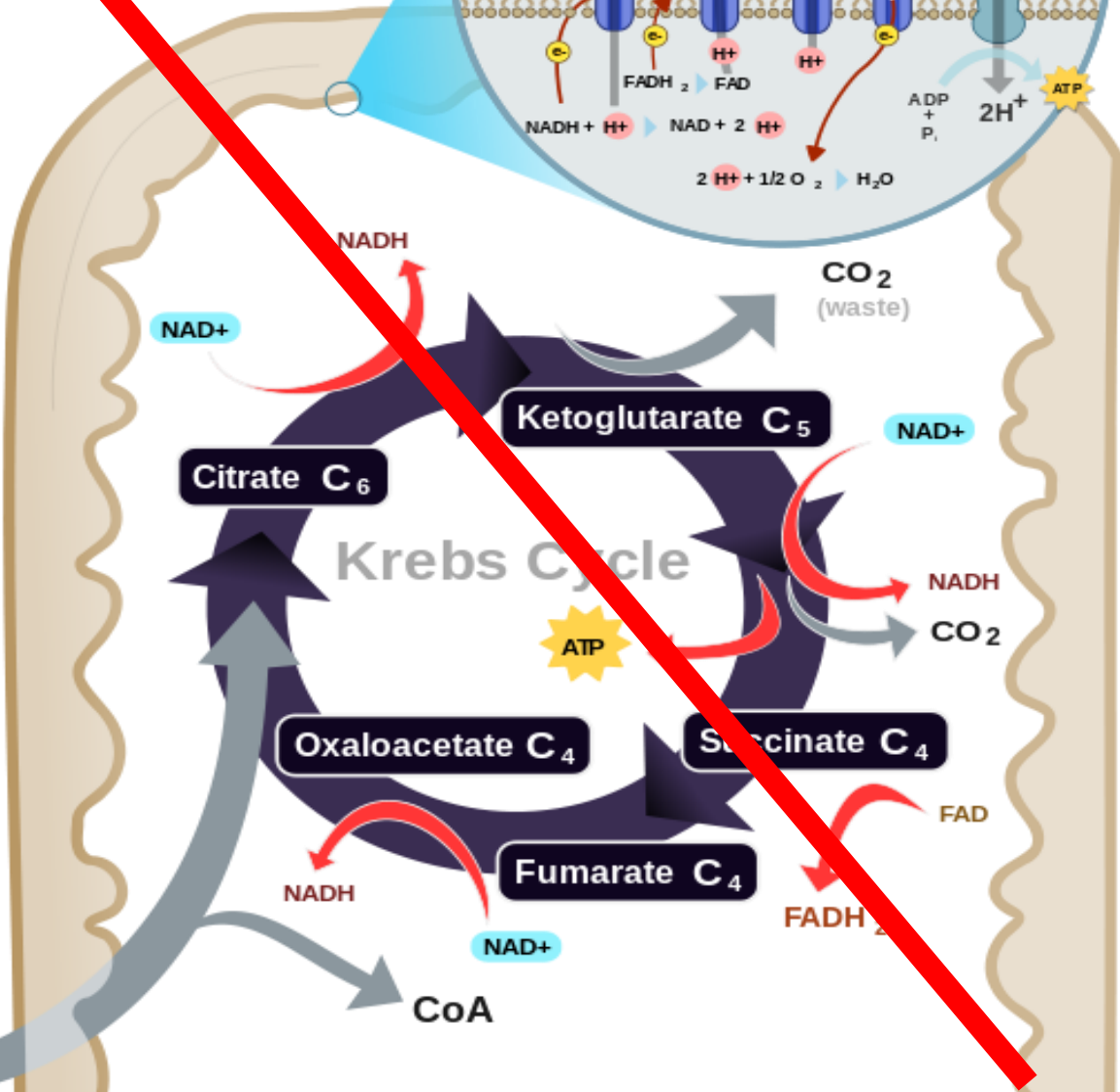


U hmyzu, ačkoliv má ve srovnání s ostatními skupinami nejvyšší nárůst metabolismu při přechodu z klidu do letové aktivity a spotřeba O_2 $5\text{ml min}^{-1} \text{g}^{-1}$ je největší známá biologická respirace, avšak kyslíkový dluh a tedy i jen přechodná anaerobní fáze neexistuje.

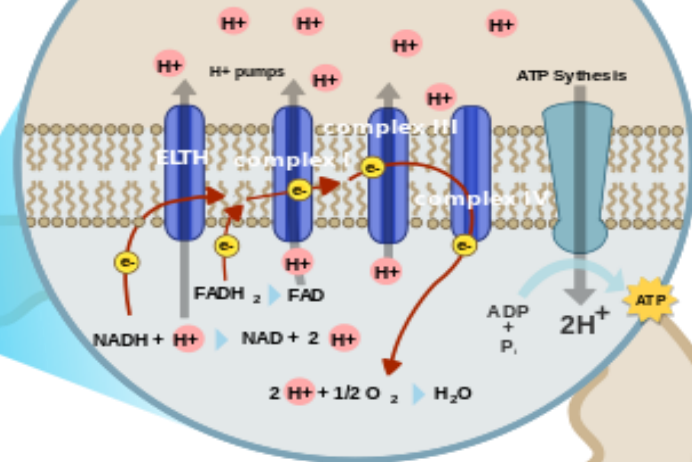
Glycolysis in the Cytoplasm



Citric Acid Cycle in the Mitochondria



Electron Transport Chain



Anaerobní varianta – dočasný nebo trvalý nedostatek kyslíku. Aerobní dráha se zastaví nebo není dost rychlá a hromadí se meziprodukty, které nejsou odebírány. Nejčastěji kyselina mléčná. Elektrony z molekuly glukózy jsou předávány oxidačnímu činidlu NAD^+ , jež je redukováno na NADH . Aby glykolýza mohla pokračovat, redukované činidlo NADH se musí oxidovat zpět na NAD^+ a laktát musí být odstraňován. To se děje buď glukoneogenezí nebo oxidací (pokud je už kyslík). Jiné produkty (kvašení) mohou být z těla bez využití odstraňovány.

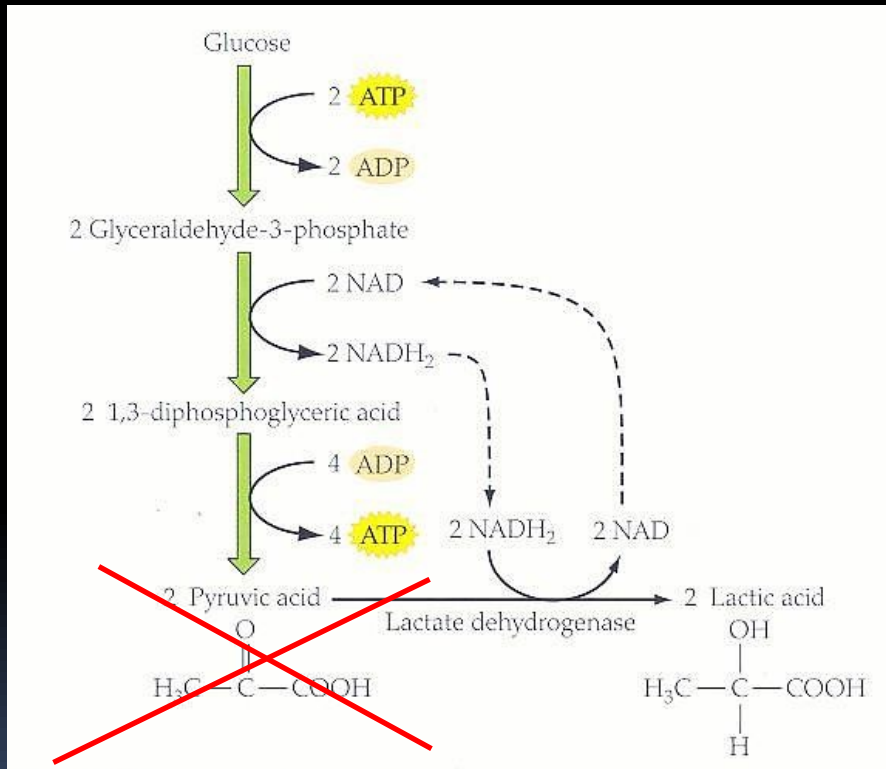


Figure 7.3 Anaerobic glycolysis The reduction of pyruvic acid is catalyzed by the enzyme lactate dehydrogenase (LDH) and permits redox balance to be maintained without O_2 . The net yield of ATP is two ATP molecules per glucose molecule if the initial fuel is glucose itself, as shown here. If glycogen is used as fuel, there is a net yield of three ATPs per glucose unit catabolized.

Návrat k aerobnímu dýchání.

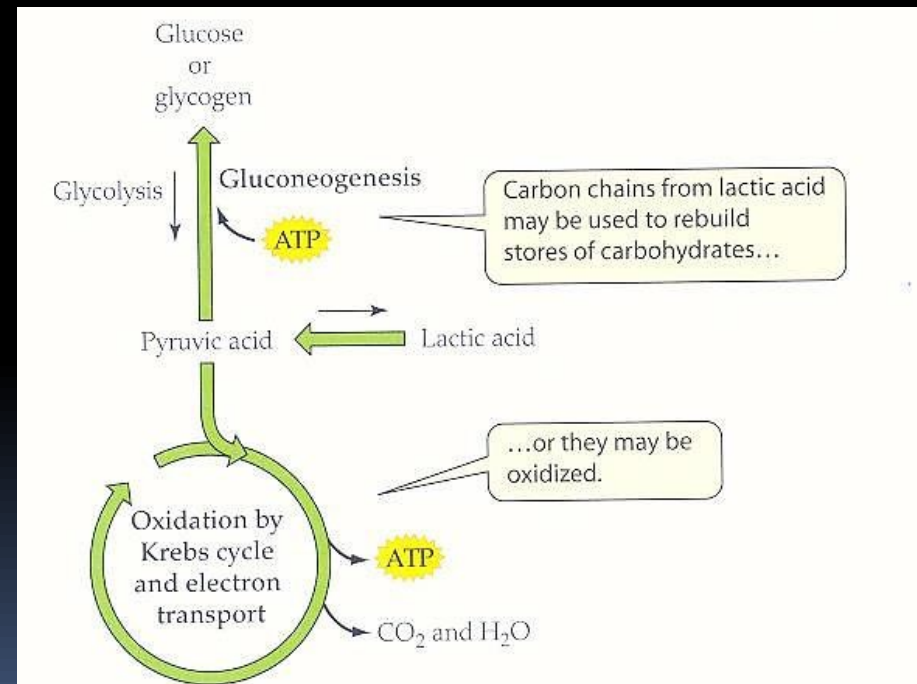


Figure 7.4 Major paths by which lactic acid is metabolized when O_2 is available Some carbon from lactic acid may also be incorporated into amino acids and proteins by way of Krebs-cycle intermediates.

Anoxybióza – když dojde kyslík

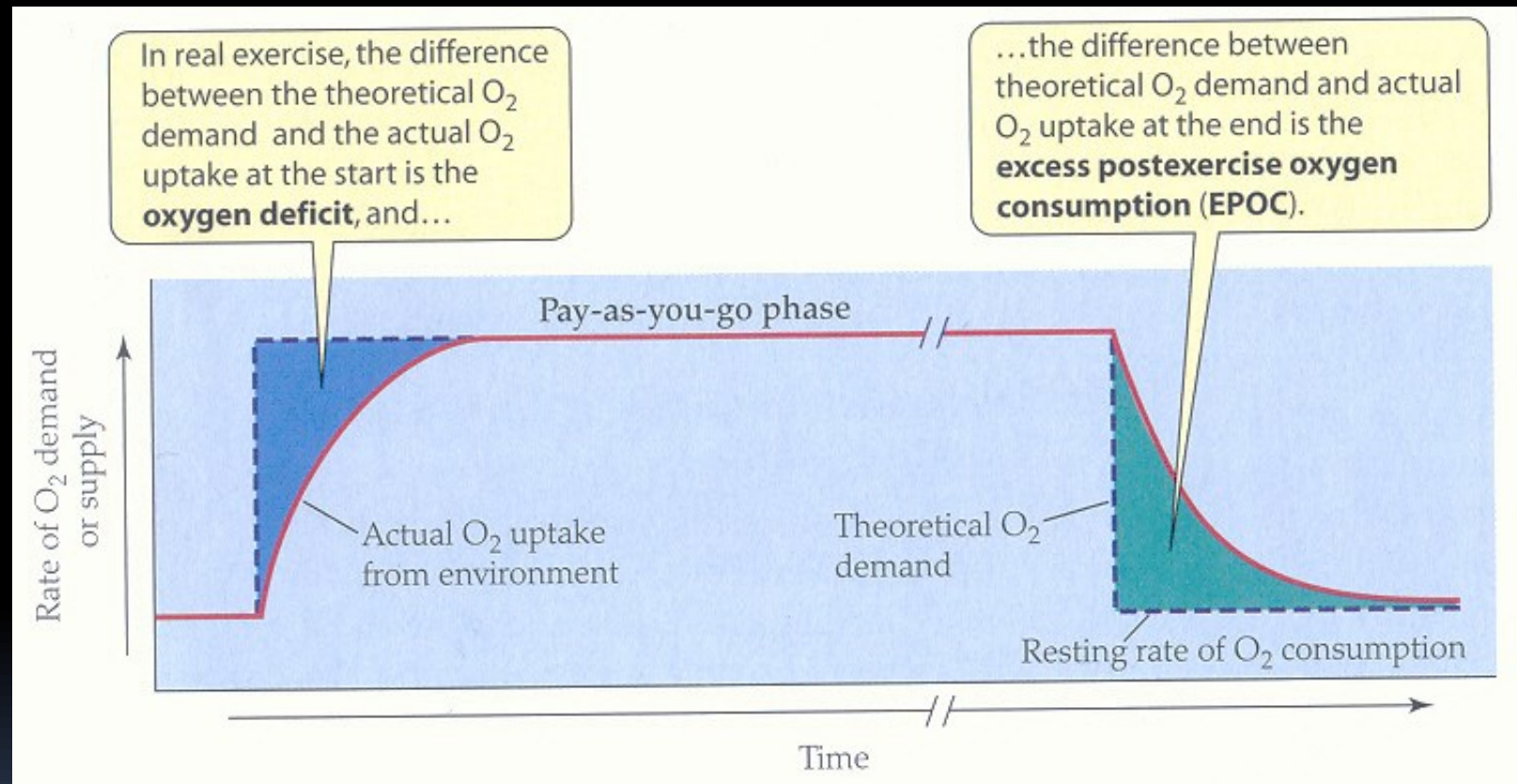
Molekulární kyslík (O_2) hraje klíčovou roli v energetickém metabolismu. Je-li ho v prostředí dostatek, každá molekula glukózy může být v buňce přeměněna nejméně na 34 molekul ATP. Pokud ale kyslík chybí, je dýchací řetězec vyřazen z činnosti a anaerobní oxidace glukózy poskytne buňce pouze 2–6 molekul ATP.

Žádný živočich (Metazoa) nedokáže trvale přežít (prodělat kompletní vývojový cyklus) ve světě bez kyslíku. Mnozí jsou však přizpůsobeni životu v prostředí s velmi nízkou hladinou kyslíku. Například ve vysokých nadmořských výškách, v bahenních sedimentech na dně jezer a moří nebo v trávicím traktu.

Trvá-li hypoxie jen krátkou chvíli, může anaerobní dodávka energie stačit i pro impozantní výkon. Jestliže se ovšem nedostatek kyslíku (nebo energie obecně) protahuje na delší dobu (minuty nebo hodiny), lze přežít jen při značně zpomaleném životním tempu. To je strategie hibernujících savců, diapauzního hmyzu, ryb přezimujících pod ledem nebo zaplavených bezobratlých živočichů v říční nivě.

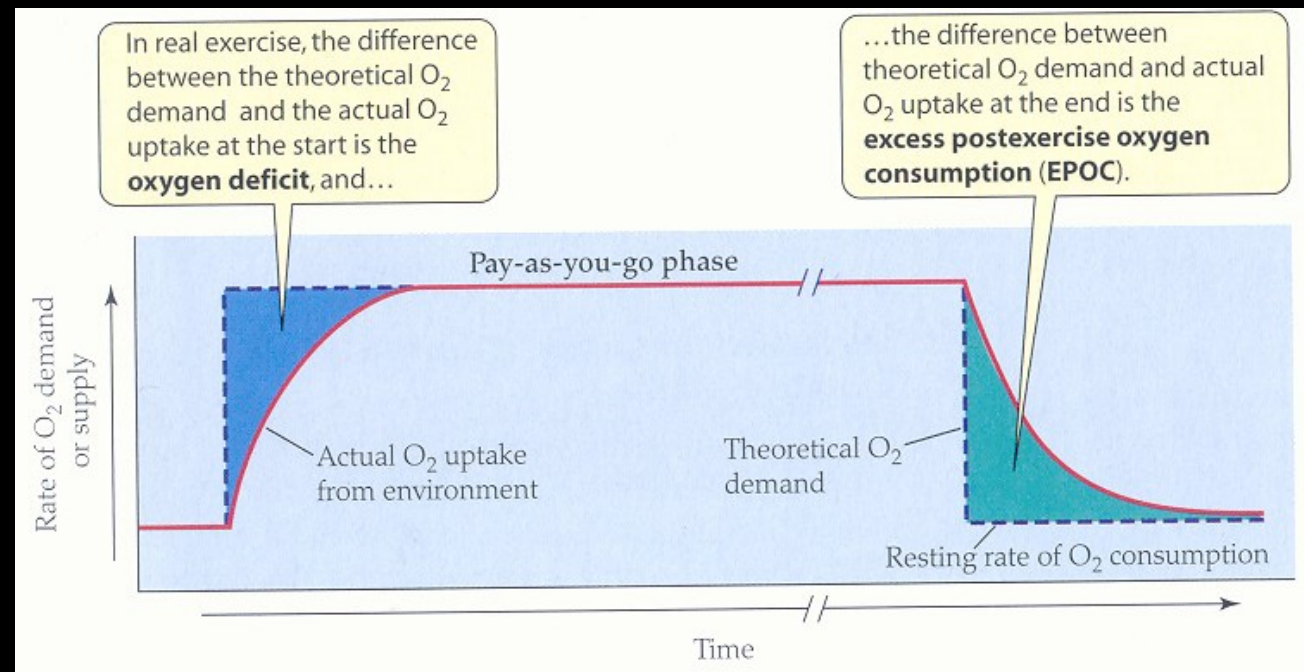
Vytvoření kyslíkového dluhu a jeho splácení.

Nástup a odeznění intenzivní svalové práce se časově nekryje se spotřebou kyslíku. Spotřeba O_2 má setrvačnost.



Vytvoření kyslíkového dluhu při hypoxii a jeho splácení.

Ponecháme-li švába *Blatta orientalis* 1/2 hodiny v dusíkové atmosféře, je třeba 1.5 až 2 hodiny k vyrovnání kyslíkového deficitu. Množství kyslíku přijímaného v této době odpovídá přibližně onomu množství O_2 které nemohl spotřebovat během pobytu v dusíkové atmosféře a tento kyslík je použit k odbourání především kyseliny mléčné, glycerolfosfátu a dalších produktů. Obvykle klesá pH.



U larev potměníka moučného *T. molitor* je kyslíkový dluh splácen po skončení anaerobních podmínek ze 150%, u švába *Cryptorercus* ještě ve větším měřítku. Odstraňování kys. mléčné resp. glycerolfosfátu a dalších produktů se tedy děje pravděpodobně méně ekonomicky než při normálním dýchání. Naproti tomu u některých všekazů je deficit O_2 kryt pouze z 50%.

Glykolýza za hypoxie

Elektrony z molekuly glukózy jsou předávány oxidačnímu činidlu NAD^+ , jež je redukováno na NADH_2 .

Aby glykolýza mohla pokračovat, redukované činidlo NADH_2 se musí oxidovat zpět na NAD^+ . To zajišťují různé fermentační reakce, jejichž konečné produkty jsou ve fialových rámečcích.

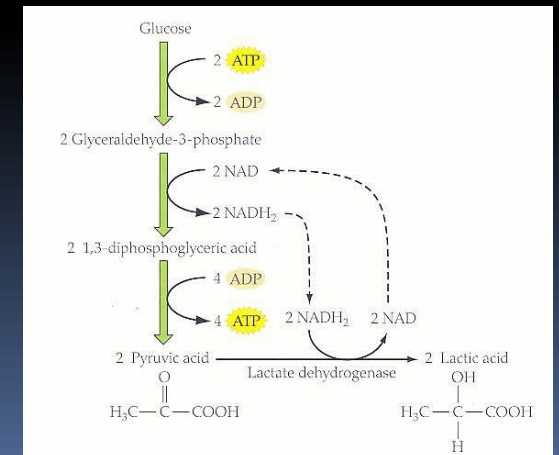
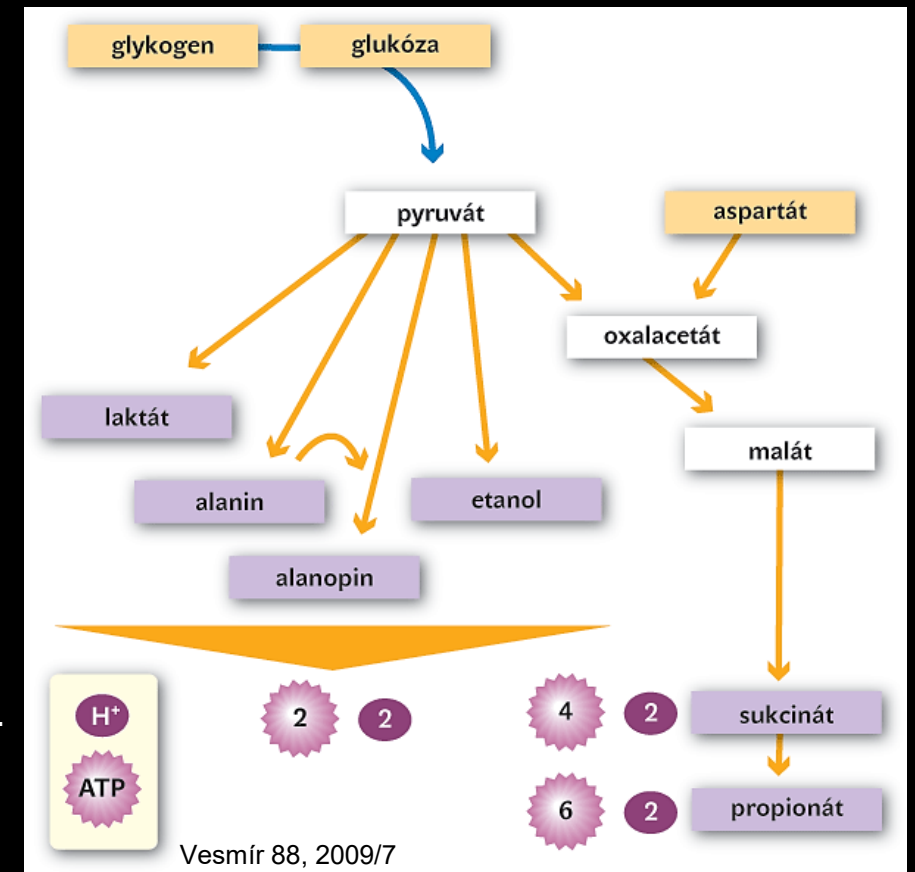
Laktátová fermentace je nejběžnější způsob získávání energie. Najdeme ji u většiny příležitostných i trvalých živočišných anaerobů.

Hladiny aspartátu jsou vysoké u různých mlžů. Jeho konverzí na propionát je možné získat ATP.

Malý podíl produkovaného pyruvátu je často přeměněn na aminokyselinu alanin. Někteří bezobratlí, zvláště kroužkovci žijící v hypoxickém bahně na dně moří, potom spojují alanin s pyruvátem za vzniku alanopinu (a přitom oxidují NADH). Podobné dráhy najdeme také u mlžů obývajících hypoxické mořské sedimenty. Finální produkty se liší v závislosti na použité aminokyselině (lysin \rightarrow lysopin, arginin \rightarrow oktopin u mlžů a hlavonožců).

Etanol je koncovým produktem fermentace například u karasů, kteří jej uvolňují pomocí žaber do vody.

Parazitičtí červi (tasemnice, hlístice, motolice) oxidují NADH_2 při redukci oxalacetátu na malát, a ten potom vstupuje uvnitř mitochondrie do dalších reakcí, jež produkují další molekuly ATP



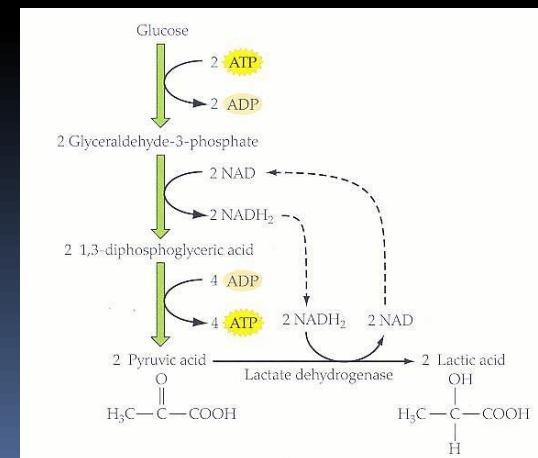
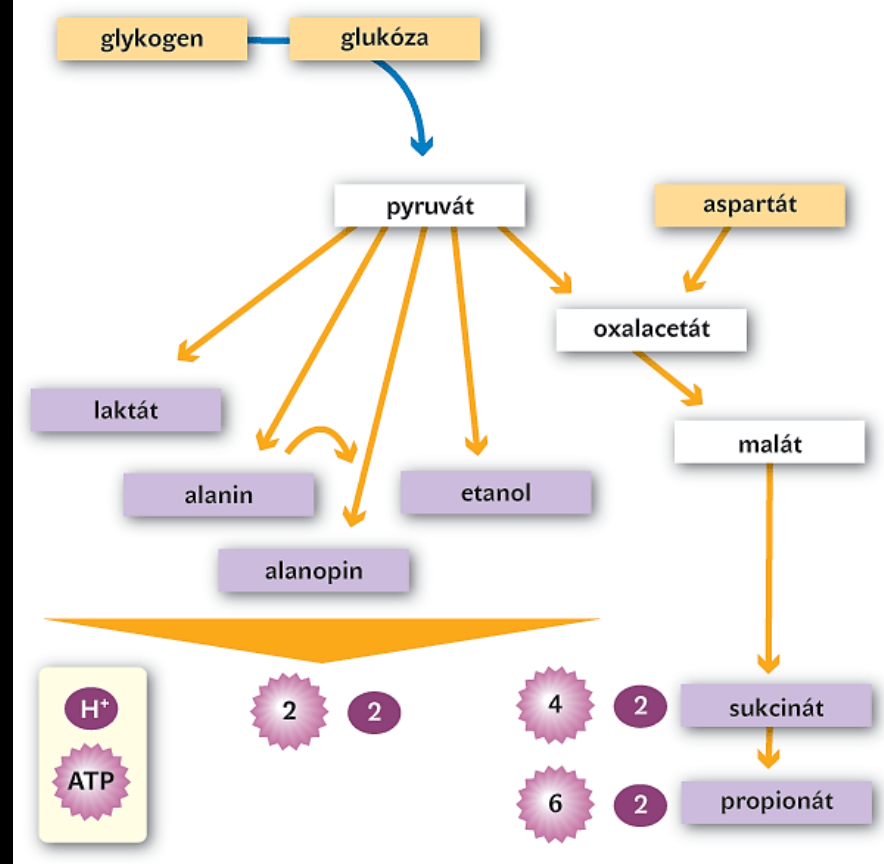
Glykolýza za hypoxie

Nejběžnějším produktem vodních anaerobních bezobratlých je kyselina octová, propionová, sukciniová nebo aminokyselina alanin. Tyto produkty svědčí o tom, že nejde o běžnou glykolýzu. Metabolické cesty jsou složité, často podobné segmentům Krebsovu cyklu nebo částem elektronového řetězce. **Anaerobní cesty bezobratlých produkují na molekulu živin více ATP než jen glykolýza.**

Živočichové musejí exkretovat koncové produkty anaerobního metabolismu, i když je to částečné plýtvání energií, dříve než by došlo k acidóze nebo k zastavení reakcí.

Vedle relativně vysokého výtěžku ATP na molekulu mají anaerobní cesty bezobratlých ještě tyto výhody:

1. **Anaerobně mohou být katabolizovány nejen sacharidy, ale i proteiny a AK.**
2. **Produkty jako sukciniová a propionová kyselina nezpůsobí takový pokles pH jako při produkci kyseliny mléčné.**



Metabolismus během diapauzy a quiescence

Bez kyslíku se dá žít jen omezenou dobu. Ačkoli někteří obratlovci dokážou velmi zpomalit svůj metabolismus, žádný ho nedokáže v anoxii zcela zastavit. Když navíc „odečteme“ přímý vliv nízké teploty, doba přežití se významně zkrátí. Například u přezimujících karasů nebo želv se ze 6 měsíců přežití v anoxii za teplot mírně nad nulou dostaneme na zhruba 2 týdny za teplot 15–20 °C nebo na pouhé 2 dny za teplot kolem 25 °C. Bezobratlí živočichové vydrží mnohem víc.

Většina druhů suchozemských bezobratlých živočichů překonává nepříznivá období roku v **dormantním stavu (v diapauze)**. Charakteristickým a především u hmyzu dobře zdokumentovaným znakem diapauzy je šetření energií a zpomalení metabolismu (na 1–20 % normálu). Za anoxických podmínek může být zpomalení metabolismu ještě hlubší.

Metabolismus během diapauzy a quiescence

Nejlépe prostudovaní jsou mlži. Někteří žijí v blátě slaných bažin - mohou až po 5 dní přežívat v atmosféře čistého dusíku. Jiní, žijící v hlubinách moří mohou být ve vodě bez kyslíku až 1-2 **měsíce**. Někteří kroužkovci rodu *Tubifex* (nitěnka) jsou zahrabáni v bahně na dně jezer a mohou se krmit, rozmnožovat ve vodě zbavené kyslíku po 7 měsíců.

Mezi ve vodě žijícími živočichy je řada těch, kteří přežívají dlouhá období bez kyslíku – anaerobové. Např. sasanka *Bunodosoma*, zahrabaná v písku pod skalami Texaského zálivu. Žije spolu s anaerobními sirnými bakteriemi bez přístupu kyslíku. Po 6 týdnů byly uzavřeny v mořské vodě s neměřitelným obsahem kyslíku. Po přenesení do normální vody se otevrou a jejich nervosvalové reakce jsou normální.



Plně hydratované buňky se za fyziologických teplot nacházejí ve stavu dynamické rovnováhy (homeostázy) a svoji integritu mohou udržet pouze při neustálém obratu chemické energie, tedy jedině s aktivním metabolismem.

Důvodů je víc, ale jeden úplně stačí: **stabilita globulárních proteinů** je ve vodním prostředí limitována. Pokud by molekuly proteinů nebyly neustále odbourávány a nahrazovány novými, popřípadě opravovány (což obojí vyžaduje přístup k volné energii ve formě ATP), brzy by denaturovaly a buňku i celý organismus by čekala smrt.

Žádný živočich (Metazoa) tedy nedokáže **trvale** přežívat bez energie.

Tento axiom teoreticky vylučuje existenci skutečně anoxybiotického (ve smyslu „anenergobiotického“) stavu. V praxi se však někteří živočichové mohou tomuto stavu blížit.

Metabolismus během diapauzy a quiescence

Nedostává-li se kyslík, musí se uskrovnit dva největší konzumenti buněčné energie:

Obrat proteinů, jež za normálních podmínek spotřebovává až polovinu energie, klesá na méně než desetinu obvyklých hodnot.

Aktivní transport iontů, který je nutný pro udržování membránového potenciálu a spotřebovává běžně třetinu energie buňky, klesá zhruba na čtvrtinu původní spotřeby.

Dále se téměř zastaví **biosyntéza glukózy**, omezí se **produkce močoviny** a samozřejmě i spotřeba **energie ve svalech**

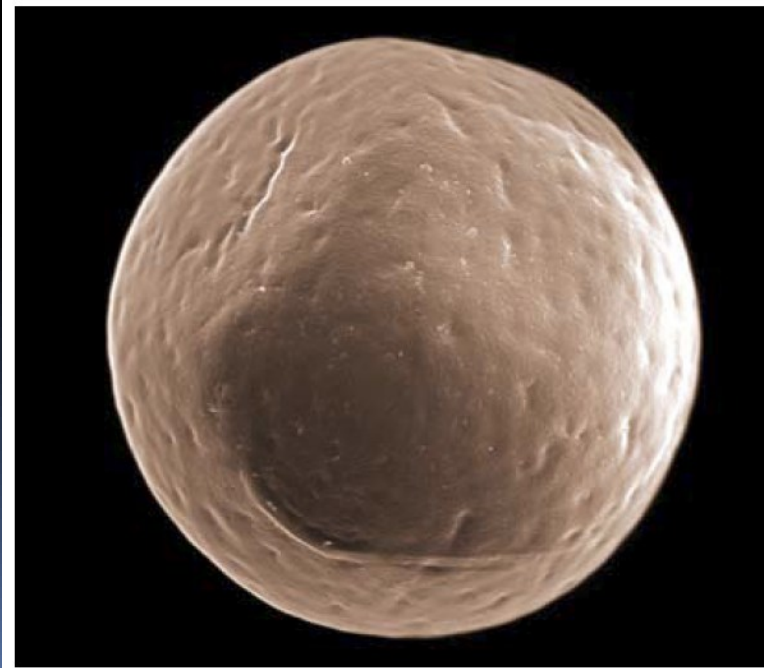
Je potlačena aktivita genů, které kódují enzymy glukoneogeneze, Krebsova cyklu a dalších utlumených metabolických drah. Naopak je stimulována aktivita genů, které kódují enzymy **glykogenolýzy a glykolýzy** či třeba proteiny s **chaperonovou** funkcí.

Fermentační procesy a následná spotřeba ATP za anoxie nevyhnutelně vedou k okyselení cytosolu buněk a krve (k metabolické acidóze). Do výbavy úspěšného anaeroba musí proto patřit i prostředky pro boj s **acidózou**.

Žábřonožky z rodu *Artemia* jsou korýši, kteří snad jako jediní živočichové trvale žijí v silně zasolené vodě jezer na všech kontinentech vyjma Antarktidy. Cysty artémií mají však ještě jednu fascinující schopnost. V laboratoři je lze za úplné **anoxie udržet v diapauze až sedm let** – a dokonce v plně hydratovaném stavu a za pokojové teploty. Nezastaví se tedy během diapauzy jejich metabolismus? Jestliže ano, jak se to slučuje s teoretickými základy biochemie? Měření extrémně pomalého metabolismu je samo o sobě technický oříšek. Když naměříme nulu, může to vypovídat jen o citlivosti použitých přístrojů. Navíc jedna cysta artémie je pro měření příliš malá, a proto se jich vždy měří mnoho najednou. Určité procento cyst však není v diapauze, neboť ji ukončily buď spontánně, nebo v důsledku manipulace. Jejich metabolismus je tudíž normální a narušuje přesnost měření. Připočteme si ještě mikrobiální kontaminaci měřených vzorků a samovolné reakce v mrtvých cystách, máme problém. Jedno ale lze říci určitě: není-li metabolismus zcela zastaven, je minimálně 50 000× pomalejší (0,002 % původní hodnoty).



Diapauzní cysta žábřonožky *Artemia salina*. Tento shluk asi 4000 embryonálních buněk ve stadiu gastruly (průměr 0,2 mm) v přírodě přežívá téměř úplně vyschnutí v anhydrobiotickém stavu. V laboratoři dokáže přežít až sedm let v plně hydratovaném stavu, za pokojové teploty, je-li udržován v úplné anoxii. Během sedmileté anoxické diapauzy přitom nevykazuje žádné měřitelné známky metabolismu. Snímek ze skenovacího elektronového mikroskopu © František Weyda.



Aktivní metabolismus by se prozradil únikem tepla, který lze zachytit mikrokalorimetrem. Izotop uhlíku ^{14}C dodávaný ve formě $^{14}\text{CO}_2$ se nezabudovával do makromolekul proteinů a nukleových kyselin vůbec, nebo se zabudovával jen minimálně. To naznačuje, že proteosyntéza, buněčný cyklus a transkripce genů v cystě téměř neprobíhají. Kupodivu nelze pozorovat ani žádné známky denaturace a agregace proteinů. Po léta neměnné hladiny ATP a glykogenu ukazují na celkově ametabolický stav. Nehromadí se ani laktát nebo jiné zplodiny anaerobního metabolismu.

Jestliže neběží procesy proteosyntézy, proteolýzy ani opravy proteinů, co tedy udržuje proteiny po léta ve správné konformaci? Cysty obsahují dost **vysoké koncentrace trehalózy** (až 17 % suché hmoty) a **glycerolu** (až 2,5 % suché hmoty). To může částečně vysvětlit stabilitu proteinů, ale možná jsou tyto metabolity přichystány spíše pro očekávanou eventualitu vyschnutí.

V cystách je také velké množství malého **šokového proteinu p26**. **Ten dokáže stabilizovat ostatní proteiny** v buňce bez nároku na ATP. Není totiž jejich aktivním opravářem (to by stálo ATP), spíše interaguje s exponovanými hydrofobními doménami částečně denaturovaných proteinů a brání jejich vzájemné agregaci. **Brání také rozpadu tubulinových polymerů a konzervuje tím jemné strukturování prostoru uvnitř buněk.**

Protein p26 je asi klíčem k záhadě energetického stavu diapauzních cyst (a také hřebíček do rakve ametabolické teorie). Diapauzní cysty obsahují relativně velké množství guanozinových nukleotidů (až 2 % sušiny). Když se měřily změny koncentrací různých nukleotidů během šestileté anoxie, velmi pomalu **ubýval di-guanozintetrafosfát**. Patrně byl konvertován na guanozintrifosfát (GTP), který je s ATP zaměnitelný.

Na co se ovšem energie z GTP či ATP spotřebovává? Dobrým kandidátem je právě protein p26. Ačkoli nepotřebuje ATP ani GTP k chaperonové funkci, potřebuje energii pro transport do jádra. Protein p26 skutečně váže GTP a pracuje jako GTPáza (odštěpuje fosfor od molekuly GTP za uvolnění energie).

Ačkoli se velká část metabolismu anoxických diapauzních cyst artémií asi opravdu zastavuje, přece jen pozorujeme známky mobilizace energetických zásob a jejich konverze na GTP. Zatím chybí lepší představa o procesech, které by energii z GTP využívaly, ale je jisté, že spící cysty zůstávají malý krůček od úplné anoxybiózy. Můžeme tedy také klidně spát, neboť základní axiomy biochemie stále platí...

Metabolicky aktivní tkáně hmyzu



Tukové těleso. V tukovém tělese probíhá syntéza trehalózy z glukózy, syntéza a ukládání glykogenu a tuků, jejich štěpení, deaminace a transaminace aminokyselin, syntéza specifických bílkovin (kutikulárních i vaječných), detoxikace, produkce kyseliny močové a jiných exkrečních produktů. Tyto procesy však neprobíhají pouze v tukovém tělese.

Také **epitel střevní stěny** syntetizuje specifické bílkoviny a mohou zde být ukládány tuky, glykogen a bílkoviny.

K dalším metabolicky významným tkáním patří **hemocyty** a **perikardiální buňky**. Dále **epidermis** a rostoucí buňky svalové tkáně odnímají potřebné látky z hemolymfy a samy uskutečňují velkou část syntetických procesů potřebných pro zajištění jejich funkce. Mohou také hrát roli při deaminaci a tvorbě dusíkatých exkrečních látek. Epidermis má hlavní podíl na intenzivní syntetické činnosti při vytváření kutikuly.

Také **malpigické trubice** a **svaly**.

Jaký zdroj energie?

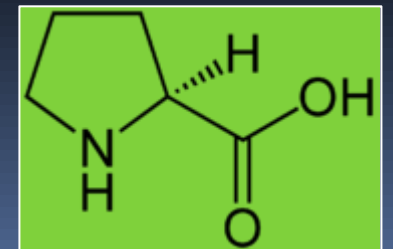
Ačkoli ATP je univerzálním zdrojem energie pro kontrakce všech svalů, různé druhy užívají různé živiny pro jeho regeneraci.

Bzučivky a včely například, oxidují **sacharidy**, zatímco sarančata a motýli užívají hlavně **tuky** a moucha tse-tse a někteří brouci užívají aminokyselinu **prolin**.

Sacharidy jsou ve vodě rozpustné, jsou proto osmoticky aktivní, snadno se transportují hemolymfou, ale mají relativně malý energetický obsah (0,18 mol ATP/mol substrátu).

Lipidy, na druhé straně jsou osmoticky neaktivní (nejsou v hemolymfě rozpustné), obtížněji se transportují, ale poskytují větší energetický přínos (0,65 molů ATP/mol substrátu). AKH při začátku letu saranče přepíná ze sacharidového metabolismu na lipidový.

Prolin se zdá být kompromisem. Je rozpustný, může být konvertován z alaninu a má dobrý energetický obsah (0,52 molů ATP/mol substrátu).

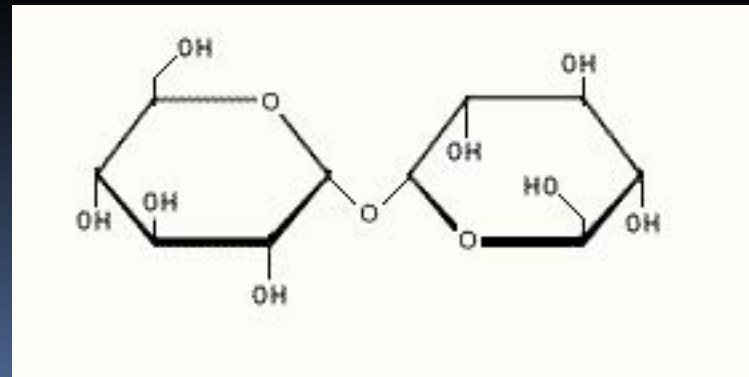
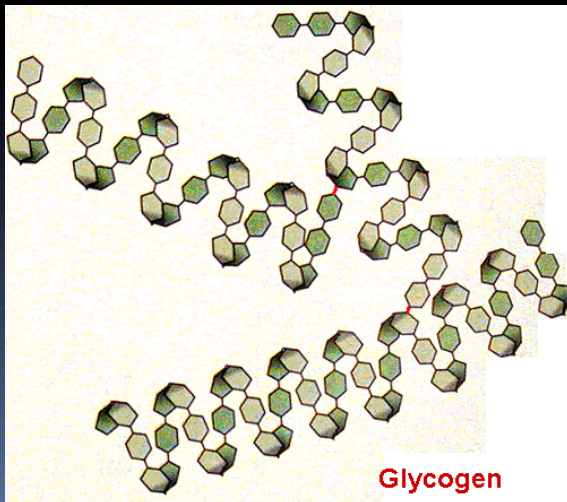


Metabolismus sacharidů

Transportní formou sacharidů v hemolymfě je především neredukující disacharid **trehalóza** (2 molekuly glukózy), **rezervním sacharidem** v tukovém tělese ale i jiných tkáních je **glykogen**.

Oba mohou být **snadno konvertovány na glukózu**. Zásoby glykogenu jsou ukládány v leťových svalech, tukovém tělese a kolem trávicího traktu. Protože může být uskladňován uvnitř buněk, glykogen představuje bezprostřední zdroj energie pro rychlé létací svaly. Glykogen uložený v tukovém tělese může být bezprostředně konvertován na trehalózu pro uvolnění do hemolymfy. Mobilizace je hormonálně řízena hyperglykemickým hormonem z CC.

Trehalóza je disacharid a je **hlavním hemolymfovým cukrem u hmyzu**, kde slouží jako cirkulující zdroj energie jako Glc u obratlovců. Avšak **koncentrace Tr je u hmyzu mnohem vyšší – asi 10x** proti 0,1g Glc na 100 ml. **Vyšší koncentrace usnadňuje přechod do všech buněk**. Je to disacharid, má větší molekulu než Glc a difunduje pomaleji. Jakmile je Glc absorbována střevem, hned se transformuje na Tre. To udržuje nízkou konc. Glc v hemolymfě a usnadňuje její difuzi ze střeva. Koncentrace bývá proměnlivá pro plnění funkcí trehalosy: (1) jako zásobárny energie, (2) jako kryoprotektoru u některých zmrzutí netolerujících; (3) jako stabilizátoru bílkovin během osmotického a tepelného stresu (4) jako součásti zpětnovazebního mechanismu regulujícího potravní chování.



Trehalóza

Glycerol-3-P Shuttle (člunek)

Specialita hmyzu, který pro let využívá sacharidy.

Dopravuje H^+ pomocí $NADH_2$ z cytoplasmy do mitochondrií.

Brání zbytečnému tvoření kys. mléčné při nedostatku kyslíku v letových svalech.

Tato výměna je nejdůležitějším mechanismem reoxidace $NADH_2$ vznikajícího během glykolýzy. To je v kontrastu k oxidaci $NADH_2$ katalyzovanou laktátdehydrogenázou, která probíhá v jiných svalech, jako jsou např. svaly v nohách.

Důležitost G-3-P výměny vyplývá z faktu, že mitochondrie jsou nepropustné pro $NADH_2$ a NAD (a mnoho dalších látek). Avšak G-3-P vstupuje a je pohotově oxidován mitochondriální G-3-P dehydrogenázou aktivovanou Ca^{2+} lokalizovanou na vnějším povrchu vnitřní mitochondriální membrány.

Během vytrvalého letu bzučivky mitochondriální oxidace pyruvátu a G-3-P probíhají stejnou rychlostí jako jsou tyto dvě látky produkovány. Proto nedochází k nevhodnému kumulování koncových produktů glykolýzy jako je např. laktát v některých pracujících svalech obratlovců.

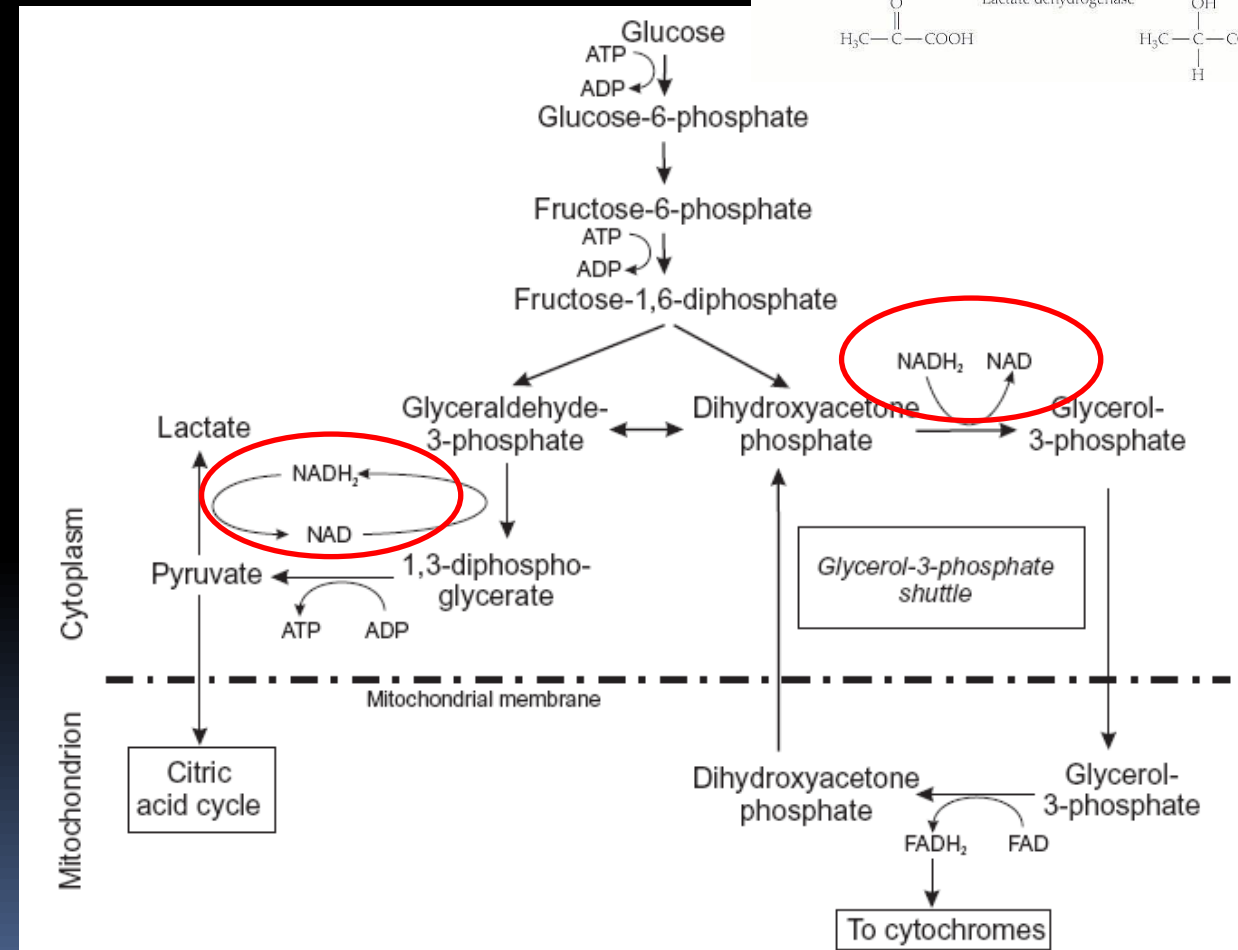
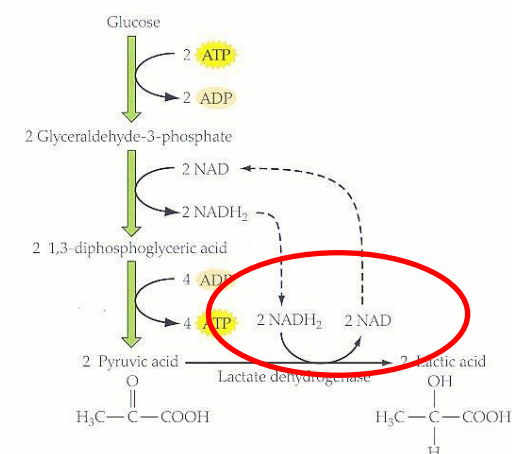


FIGURE 6.25. The glycerol-3-phosphate shuttle that operates in insect flight muscles.

Řízení rychlosti sacharidového metabolismu ve svalu po začátku letu.

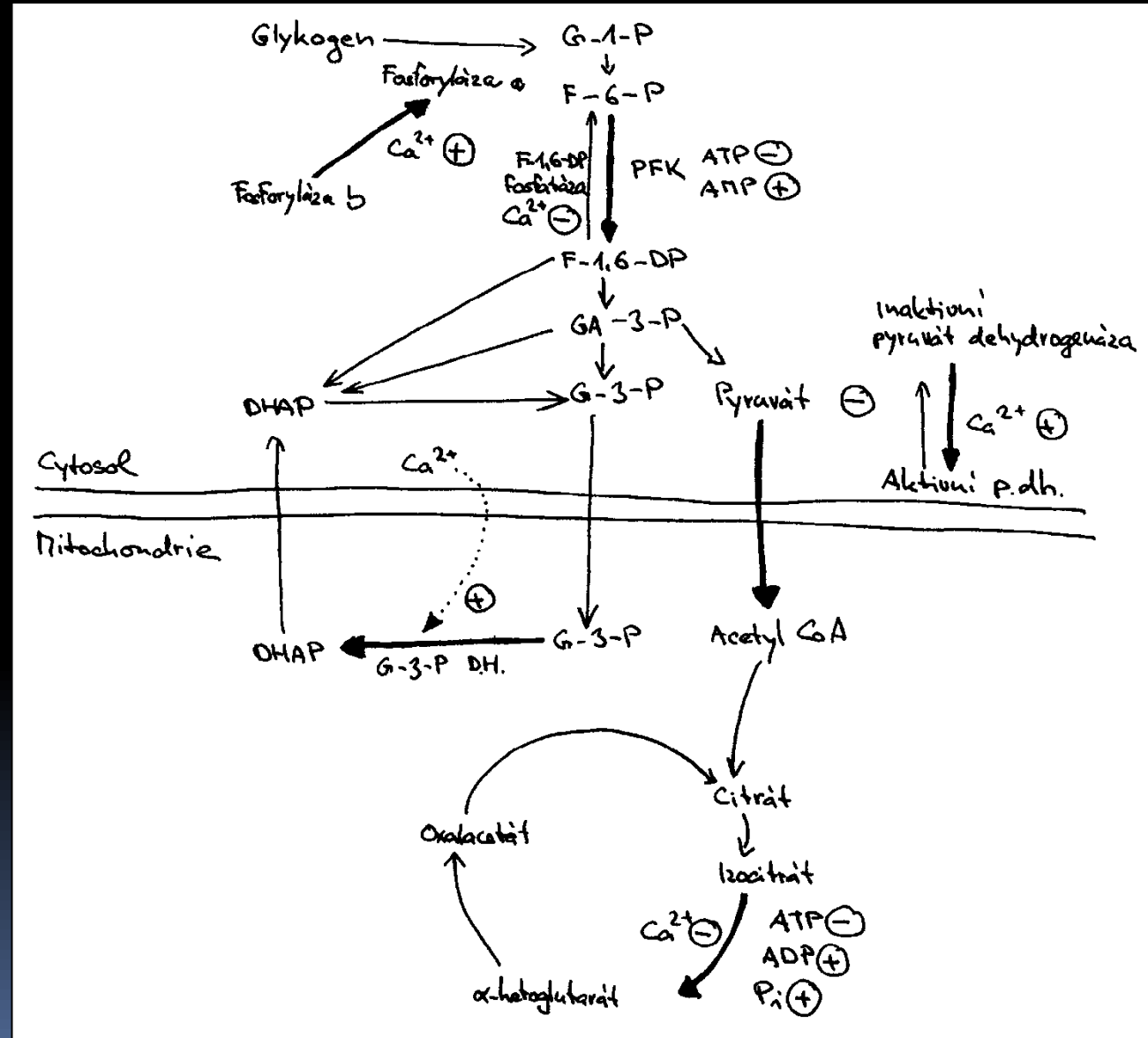
Meziprodukty blokují svou produkci.
Okamžité zrychlení uvolňování energie po startu

Během letu klesá koncentrace ATP, zatímco koncentrace ADP, AMP a Pi se zvyšují. Změny jsou rychlé a nového rovnovážného stavu je dosaženo brzy.

Změny v distribuci Ca^{2+} uvnitř svalu mohou znamenat 100 násobné zvýšení koncentrace v cytoplasmě.

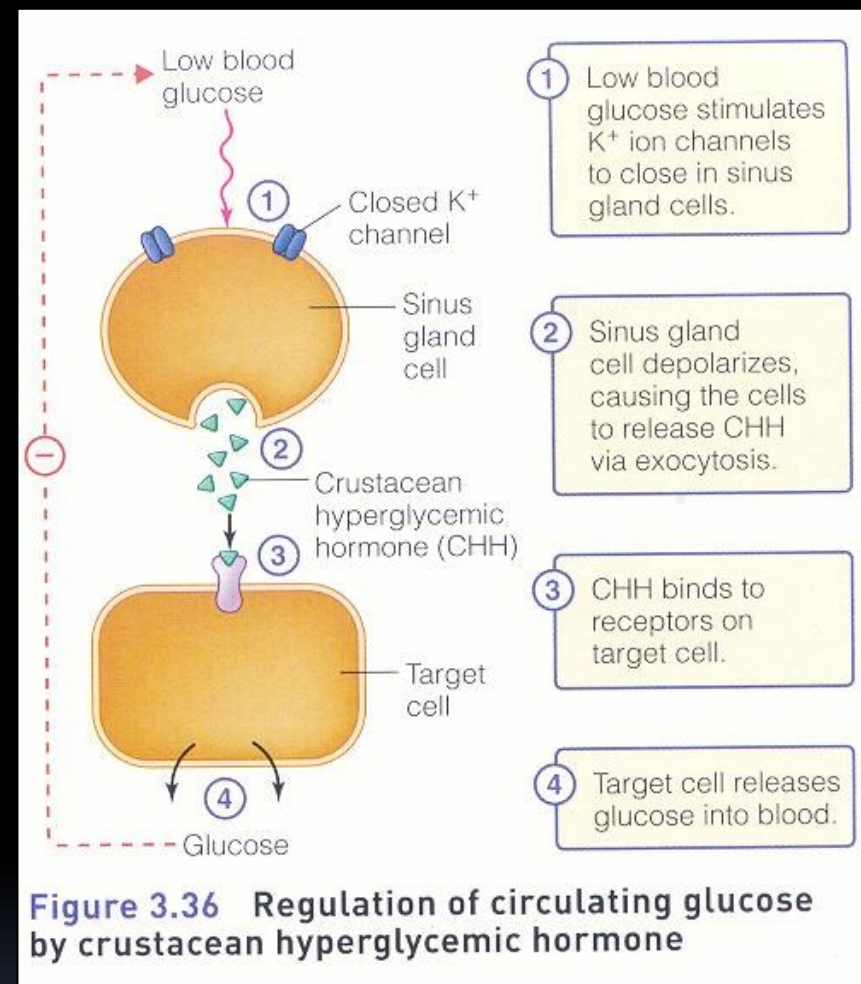
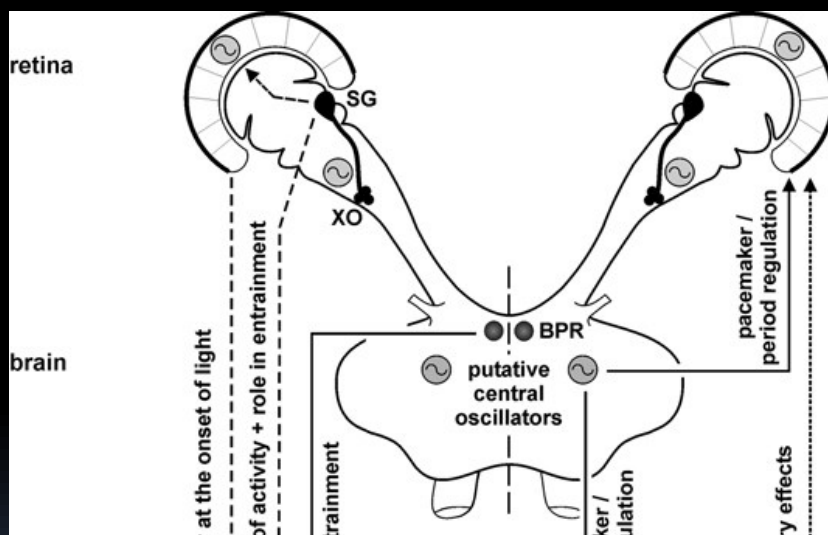
Respirace vzroste 100x a produkce ATP 600x.

Extrémní zrychlení metabolického toku během letu je umožněno vysokou koncentrací katabolických enzymů v letových svalech, vysokým obsahem mitochondrií, velkým povrchem vnitřní membrány na jednotku objemu mitochondrie a neobvykle vysokými rychlostmi toku elektronů mezi enzymy dýchacího řetězce.



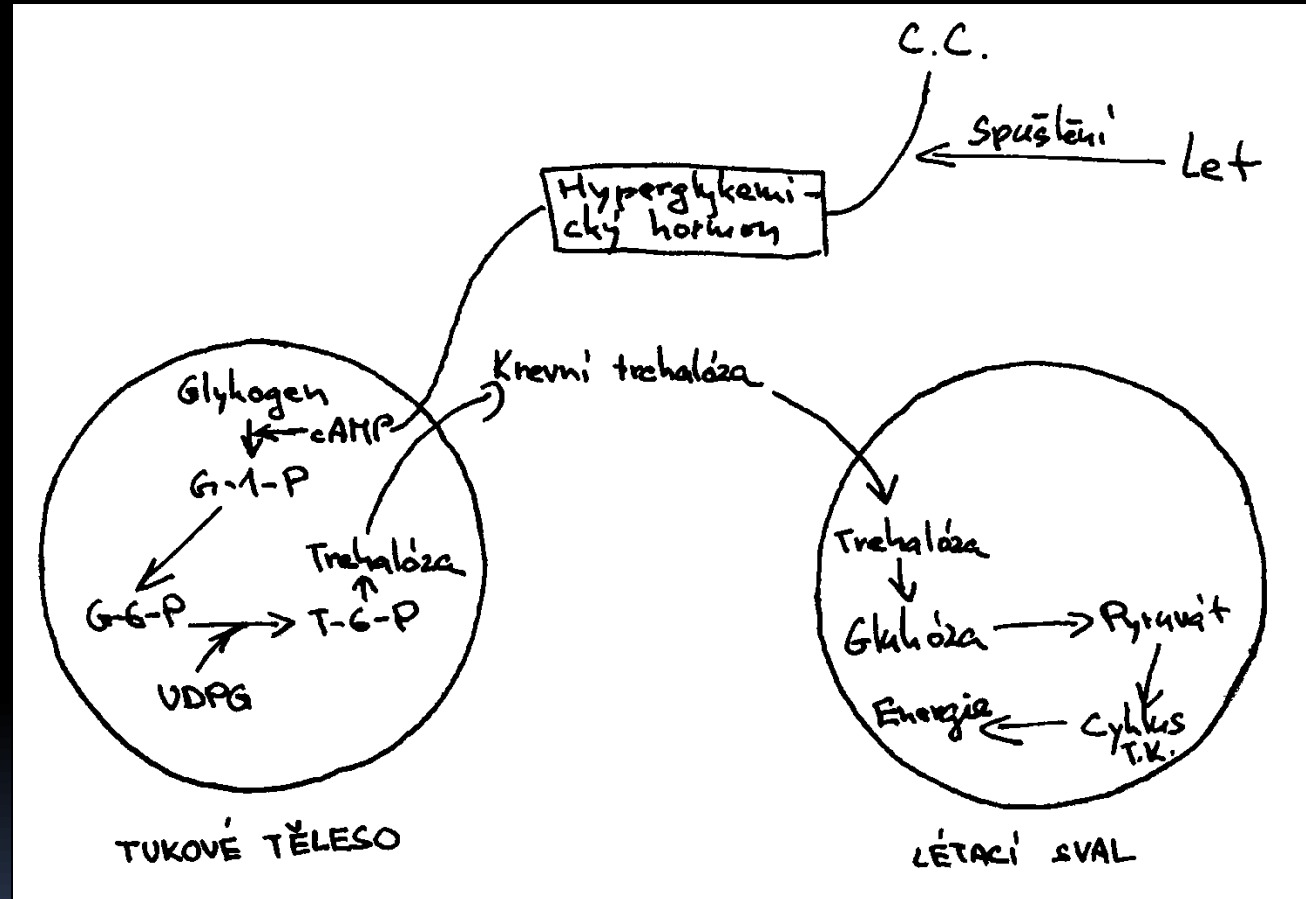
Negativní zpětná vazba řídí hladinu Glc pomocí CHH.

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 (SG), která slouží jako skladovací a vylučovací orgán předávající CHH do cirkulace.

Hormonální signál hyperglykemického hormonu (HGH) k zásobení létacích svalů hmyzu energií.



U Drosophily může 1mg glukózy vystačit na let po dobu 6 minut. Celá zásoba glykogenu, kterou Drosophila má, může vystačit asi na 5 hodin letu.

Metabolismus proteinů

Stejných 20 AK jako u obratlovců také je využíváno hmyzem. Z těchto 9 (rovněž jako u obratlovců) nemůže být konvertováno z jiných – **esenciální**. Musí být v potravě.

Bílkoviny jsou především stavebními látkami svalů, žláz a jiných tkání. Mohou být transportovány z jednoho orgánu do druhého. Např. u královny termitů nebo mravenců slouží bílkoviny létací svaloviny, která se již stala nepotřebnou, při zrání gonád na jejich výstavbu. Mimoto se část bílkovin ukládá v tukovém tělese, kde mohou být zčásti deaminovány a převedeny na sacharidy či tuky nebo využity k získání energie.

Výrazný osmotický příspěvek hemolymfě, lipoforiny, vitelogeniny, imunitní, glutamát jako palivo

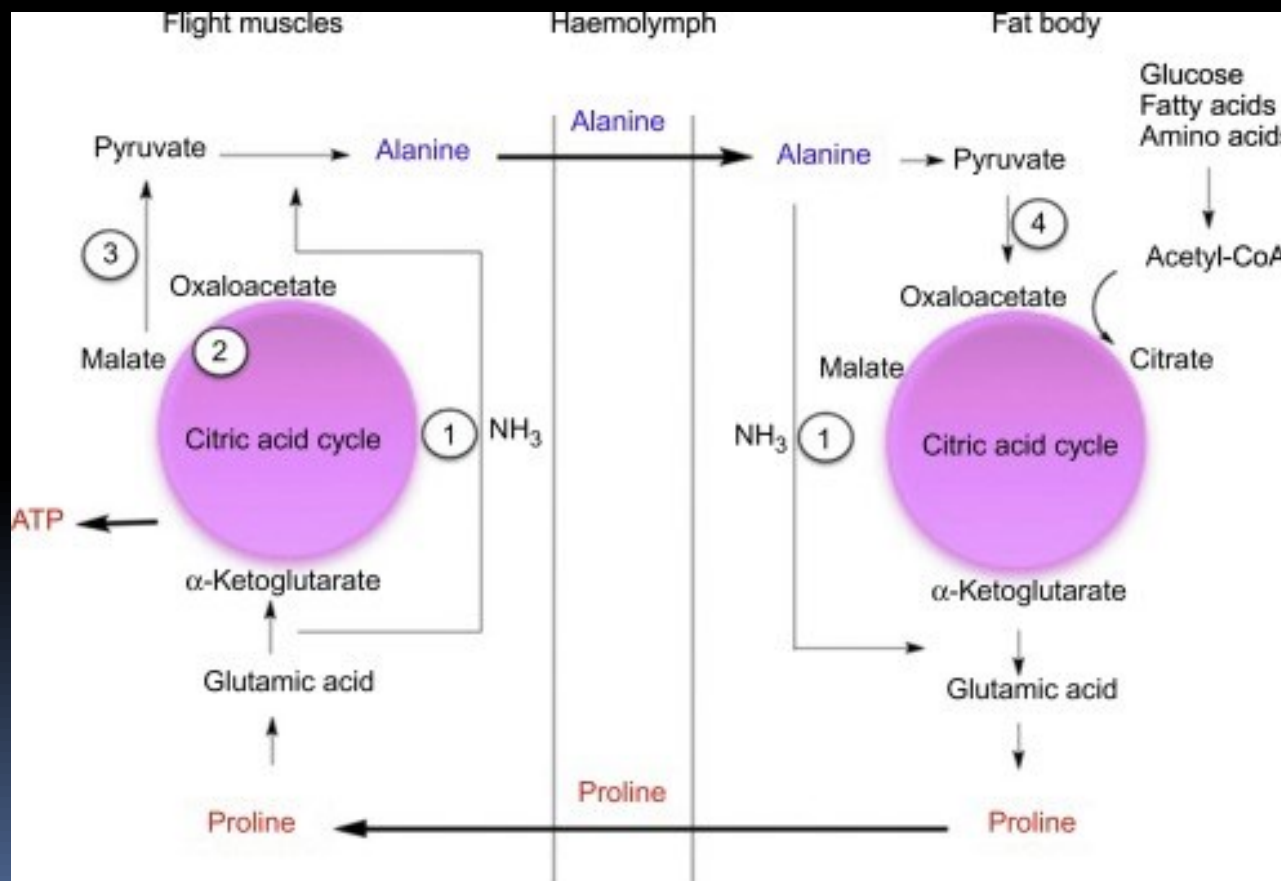
Prolin jako palivo start, ale i pro trvalý let

Moucha Tse-tse



Prolinová dráha funguje jako shuttle dopravující 2 uhlíkaté jednotky z tukového tělesa do svalů k metabolismu.
Zásobuje sval meziproducty Krebsova cyklu.

Alanin C3
Prolin C5



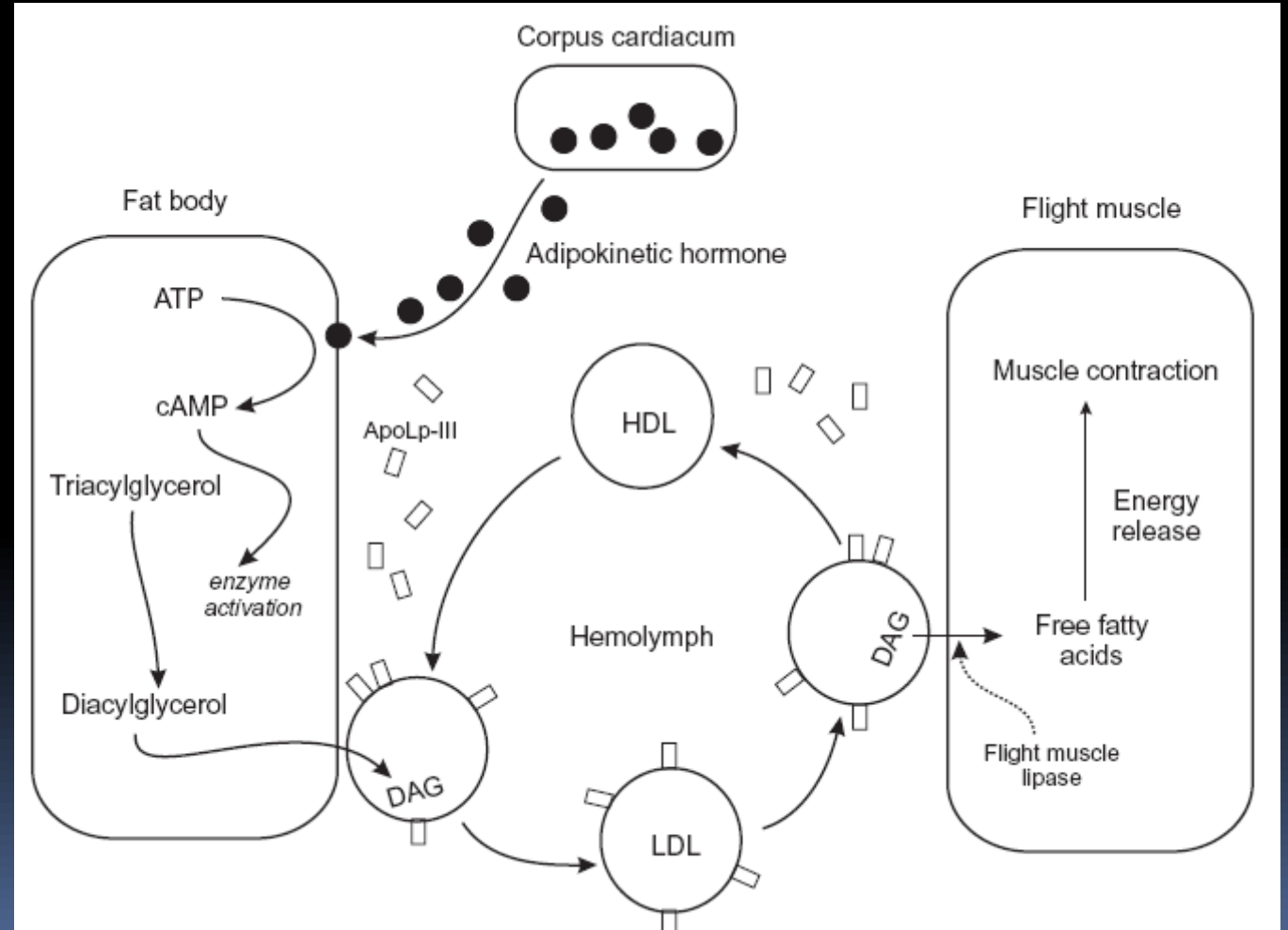
Metabolismus lipidů

Fosfolipidy membrán, prekurzory hormonů, zdroje energie. Kutikulární lipidy, brání před vyschnutím. Pohlavní feromony odvozeny od MK, obranné sekrety, chinony, fenoly. Hlavně ve formě triacylglycerolů a většina je v tukovém tělese. Jsou velmi koncentrovanou zásobárnou energie.

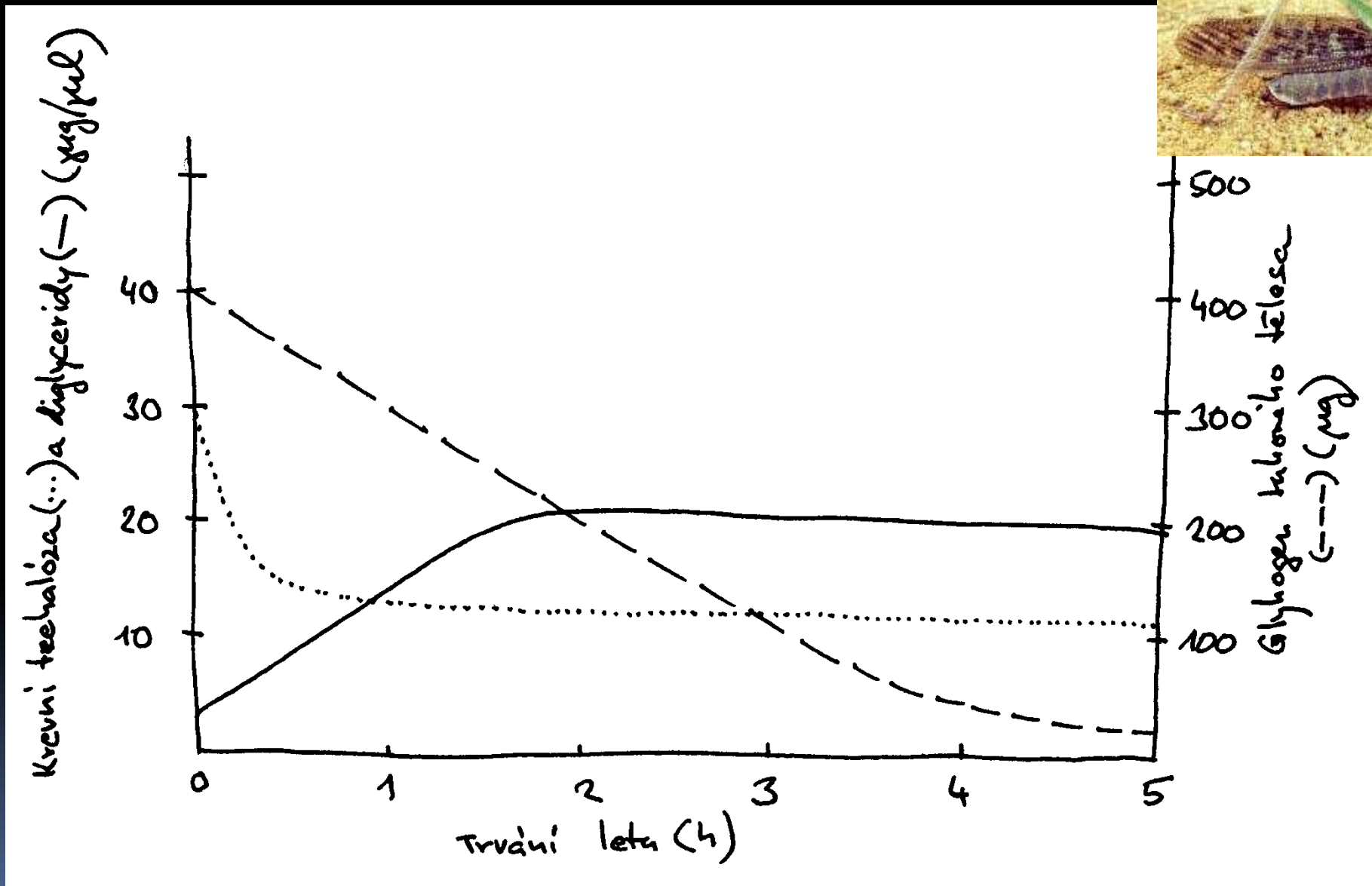
Ačkoliv jsou ukládány jako triacylglyceridy, dopravovány jsou hemolymfou jako diacylglyceridy.

Na rozdíl od obratlovců, hmyz potřebuje externí zdroje sterolů.

AKH řídí lipidový metabolismus u dlouhého letu sarančete - až přes 200 km po dobu 10 hodin.



Trehalóza pro start, lipidy pro setrvalý let sarančete

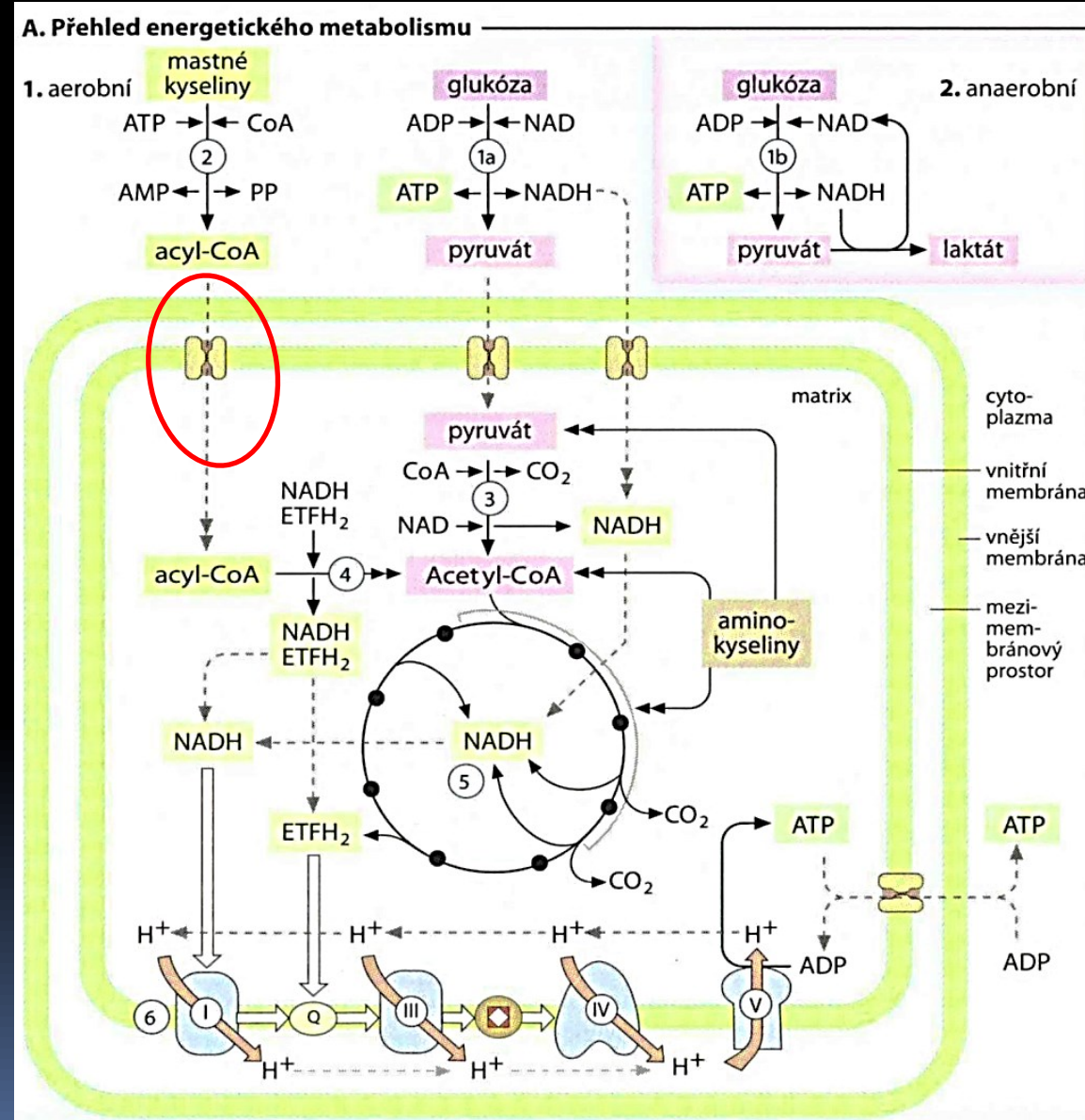


Vstup MK do mitochondrie umožňuje karnitin (karnitinový člunek).

U většiny hmyzu (i u obratlovců) je mitochondriální membrána nepropustná pro acyl CoA. MK s CoA = fatty acid (acyl) CoA

Jak je tam dostat?

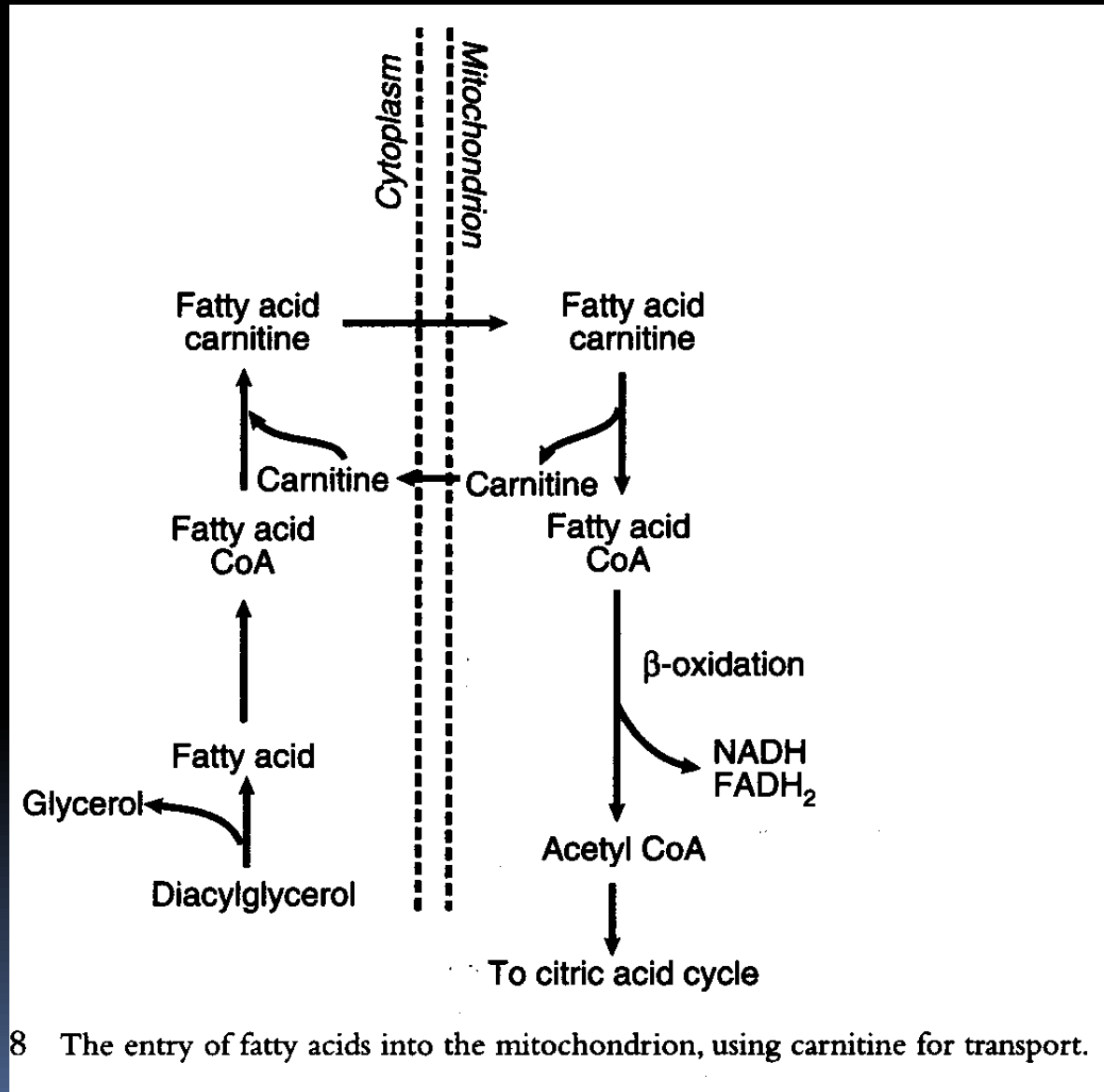
Je to něco zvláštního pro bezobratlé?



Vstup MK do mitochondrie umožňuje karnitin (karnitinový člunek).

Karnitinový shuttle - člunek.

Ten zajistí přenos mastných acyl jednotek (acyl-CoA) do mitochondrie za účelem beta-oxidace a vstup acetyl-CoA do krebsova cyklu.



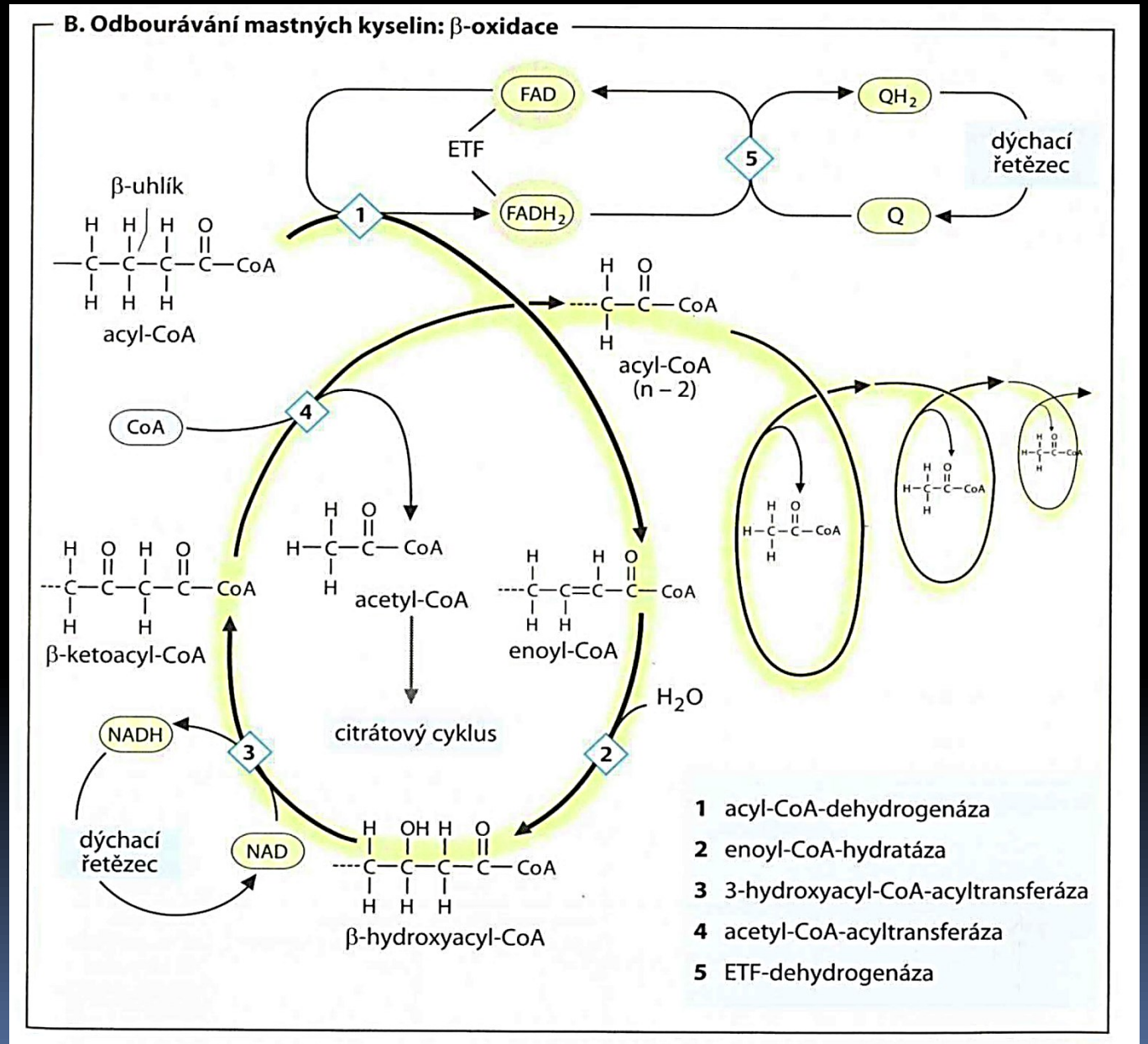
8 The entry of fatty acids into the mitochondrion, using carnitine for transport.

Odbourání mastných kyselin - Beta oxidace

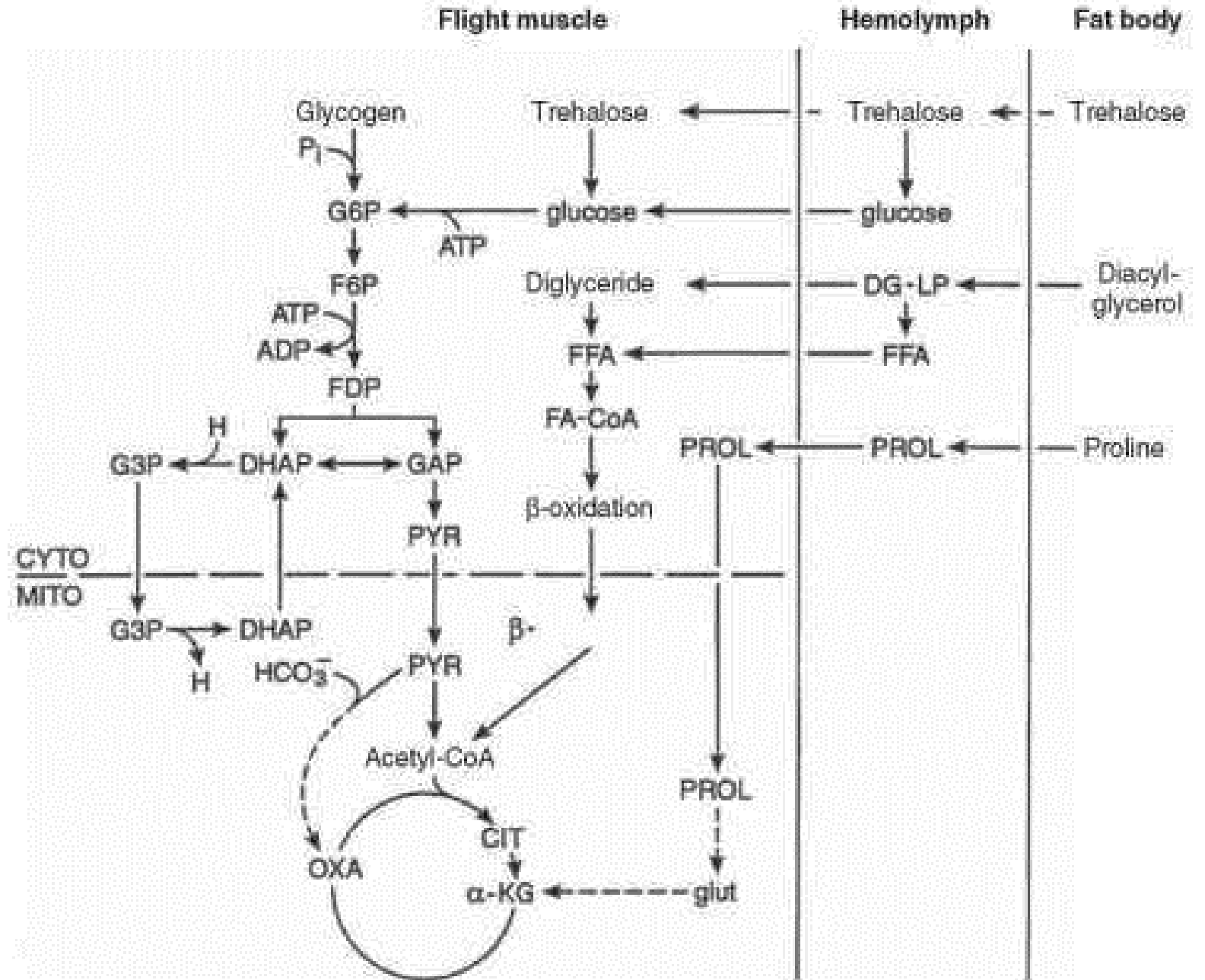
MK se po vstupu do buňky aktivují a vzniká acyl-CoA. Po vstupu karnitinovým člunkem do mitochondrií se v matrix odbourávají B oxidací.

Spirála, ze které postupně odchází aktivovaná k. octová (acetyl-CoA) a vstupuje do citrátového cyklu.

Redukované koenzymy NADH vstupují do dýchacího ř.
Vysoký energetický zisk.



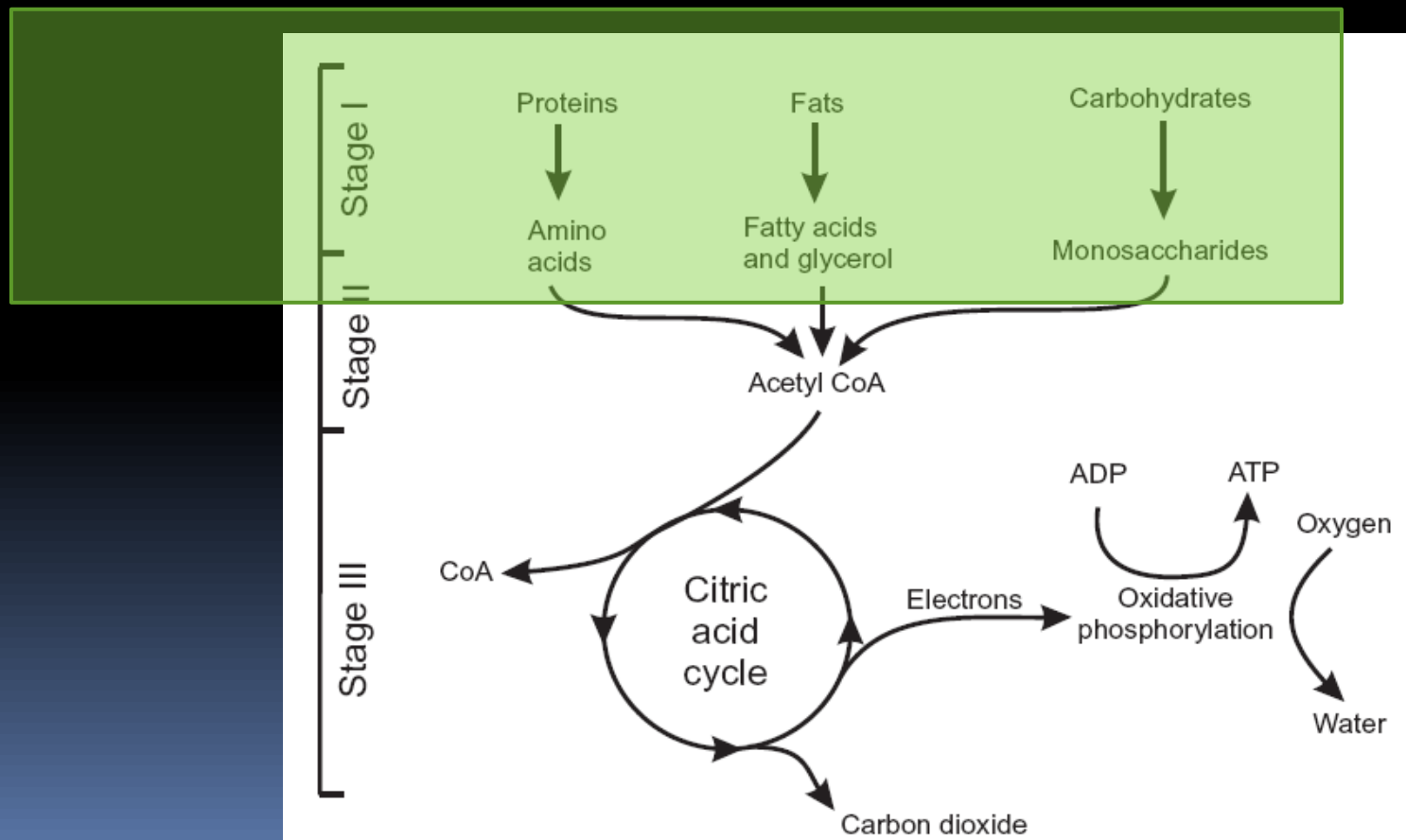
Shrnutí:
 Vstup 3 typů živin do
 Krebsova cyklu



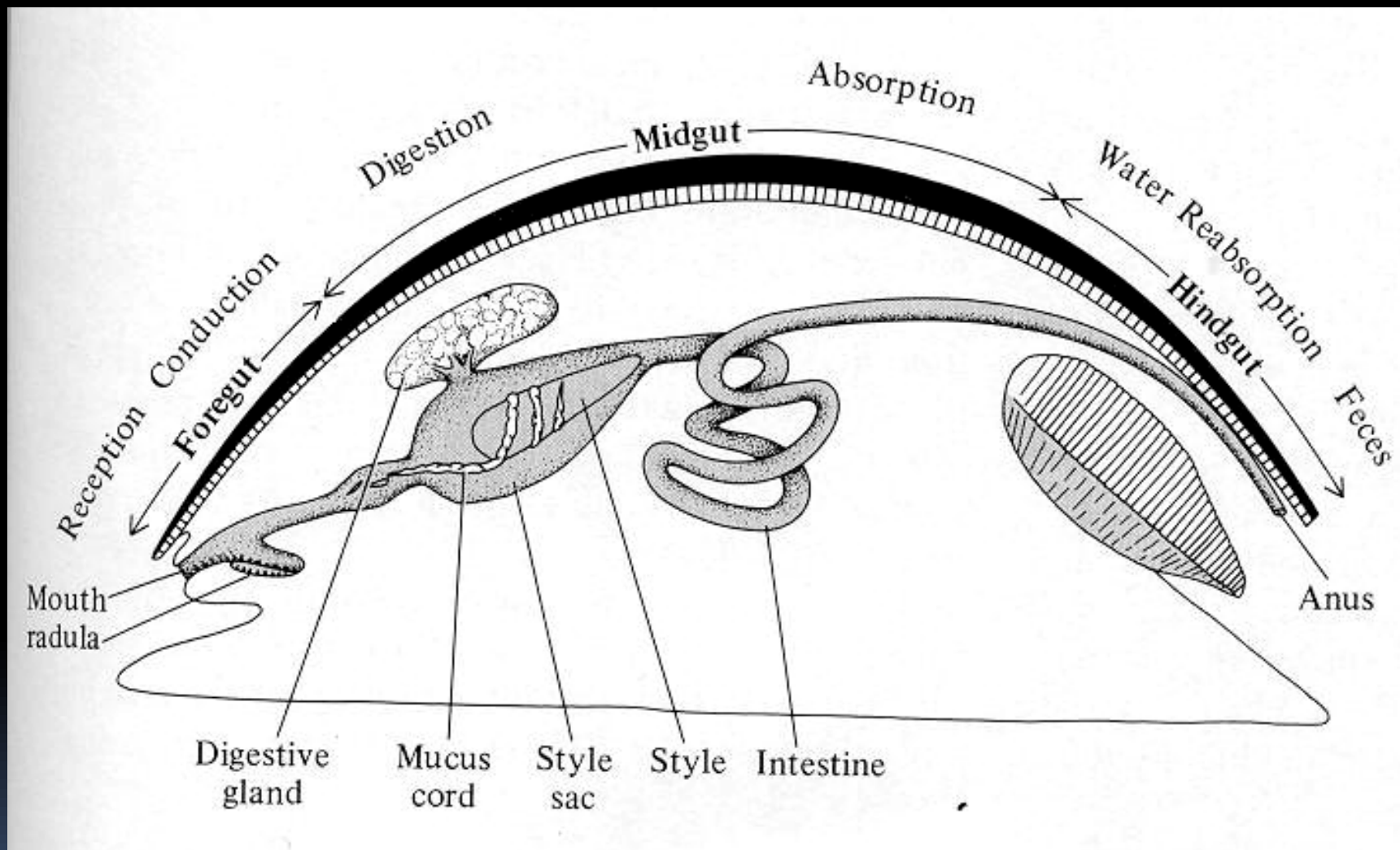
Trávení

Generování energie probíhá ve třech obecných stupních u zvířat.

V **prvním stupni** velké molekuly potravy jsou konvertovány na menší v trávicím traktu. Během této fáze žádná energie není uvolňována, ve skutečnosti může být spíše spotřebovávána v procesech syntézy potřebných enzymů. **Střevo**

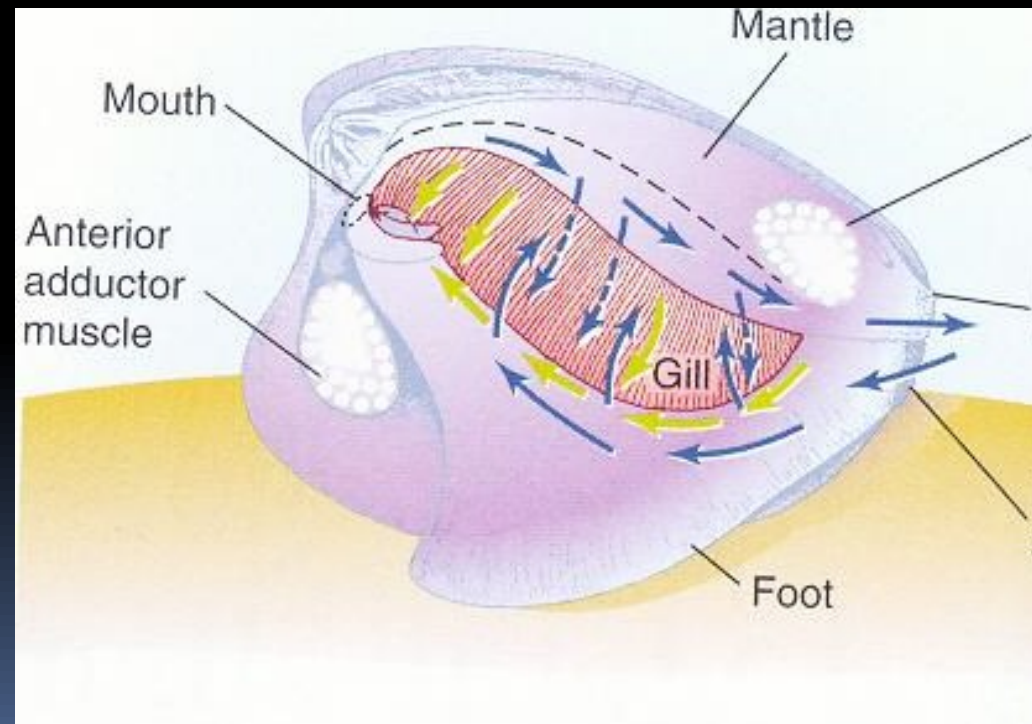
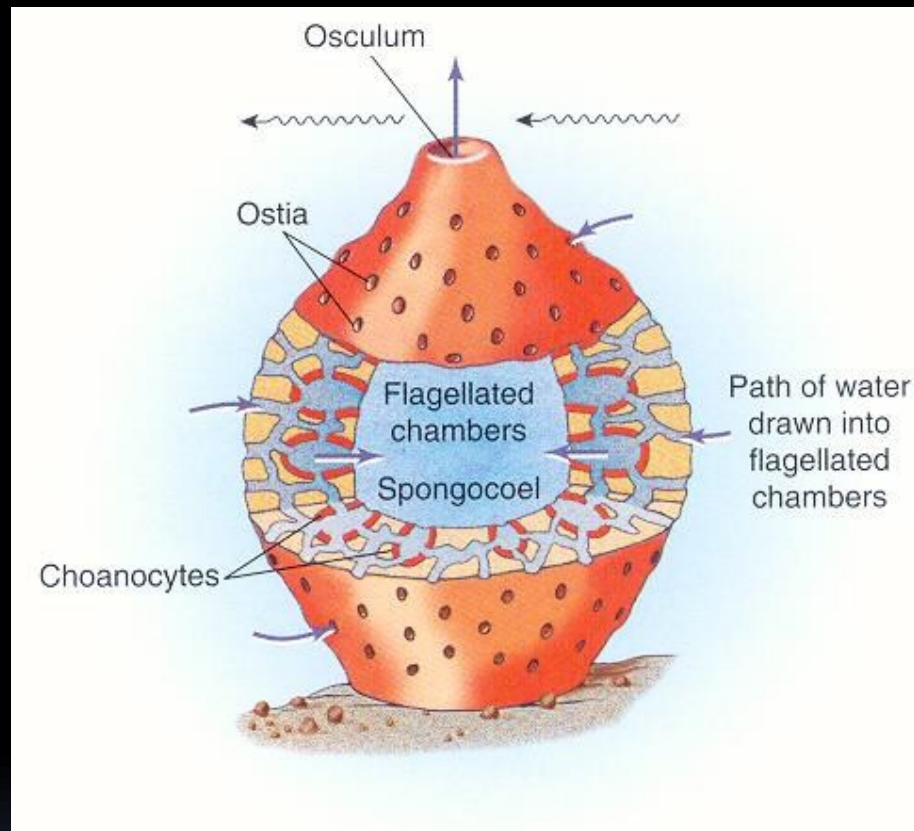


Trávení



Jak se dostat k energii chemických vazeb a látkám. 4 hlavní fáze vstupu živin: přijímání a mechanické zpracování (rozmělnění), trávení, vstřebávání (resorpce) a odstranění zbytků (defekace).

Jak se k potravě dostat: Proudění vody u filtrujících živočichů: svaly a řasinky



Přechody mezi intra a extracelulárním trávením.

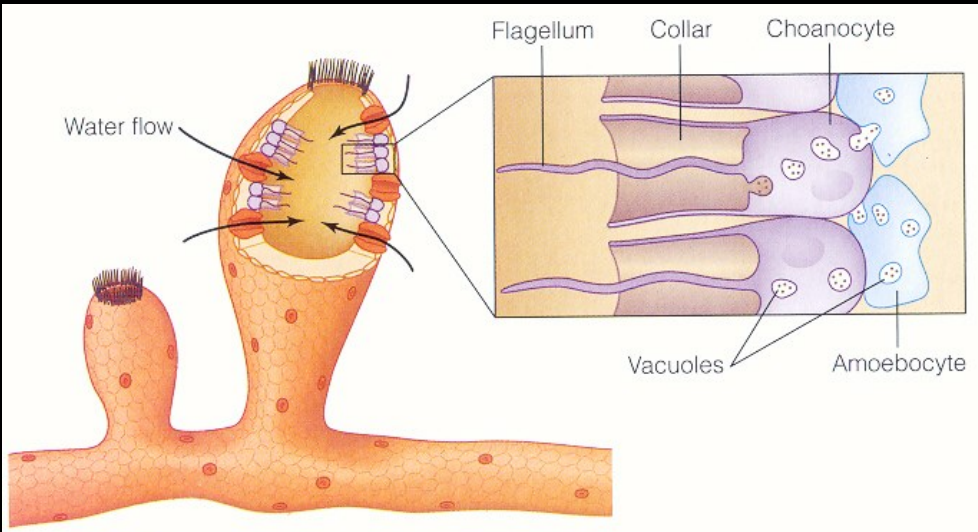
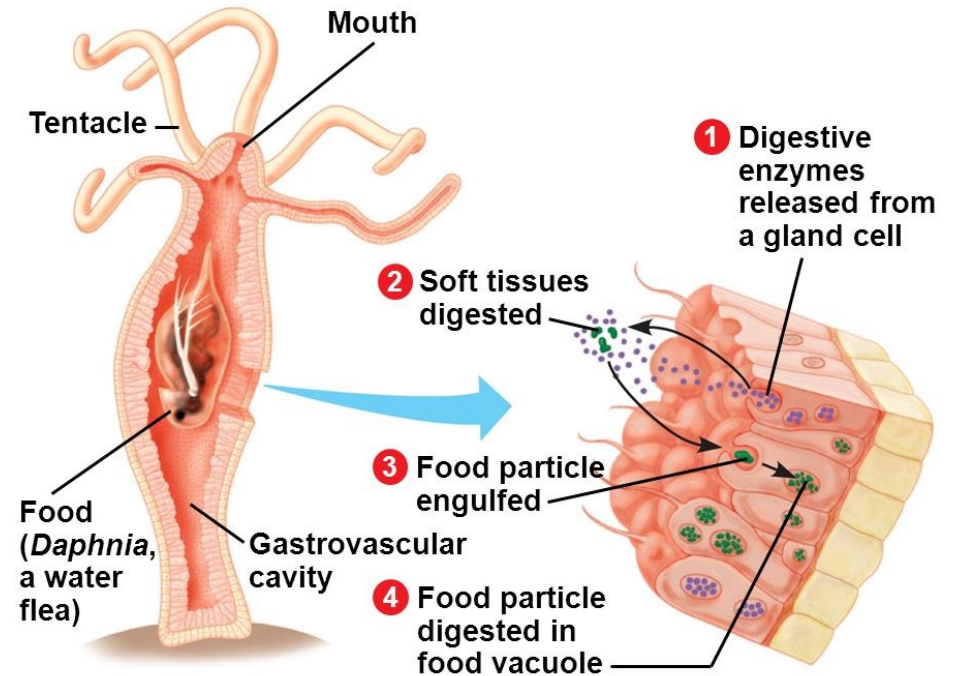
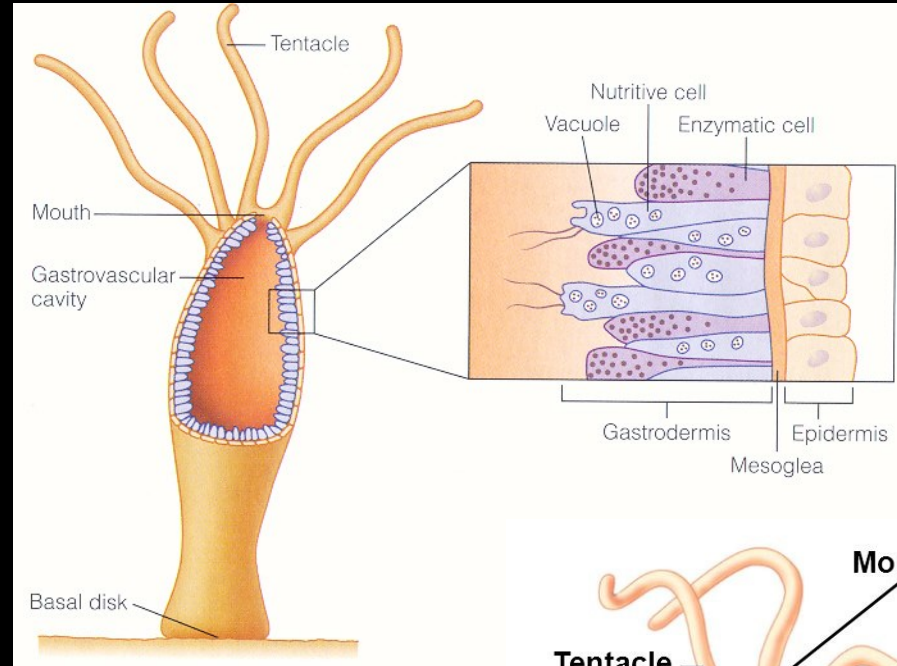


Figure 11.8 Sponge digestion Water is brought through channels by the flagellated choanocytes. Food particles are phagocytosed by choanocytes and amoebocytes.

Endocytóza a spolupráce s dalšími buňkami u hub, láčkovců.

Zárodky extracelulárního trávení u nezmara (žlázové bb).



Intracelulární trávení je fylogeneticky starší způsob štěpení živin a vyskytuje se u **jednobuněčných** i některých **mnohobuněčných** organismů, kdy jsou drobné částice potravy **fagocytovány** buňkami.

Vývojově pokročilejší je trávení **extracelulární**, kdy se do trávicí dutiny vylučují enzymy štěpící živiny na látky jednodušší, které se pak resorbují a dále zpracovávají. Tento způsob trávení nalézáme jako typický u **vyšších bezobratlých a u obratlovců**. Přejchody mezi oběma typy jsou opět plynulé: už nezmar tráví do jisté míry extracelulárně a naopak u kopinatce ještě existuje i intracelulární trávení.

Smíšené trávení (extra- a intracelulární) se vyskytuje např. u plžů, mlžů a ostnokožců. Těmto organismům se vyvinula primitivní trávicí soustava, ve které žlázové buňky vylučují trávicí šťávy paralelně s buňkami specializovanými na fagocytování malých částíček (mlži tráví extracelulárně jenom polysacharidy, zatímco tuky a bílkoviny se u nich zpracovávají intracelulárně v buňkách hepatopankreatu).

Celkově mají trávicí soustavy **bezobratlých** tyto charakteristické rysy:

1. Značně je rozšířeno intracelulární trávení. U plžů, mlžů zachováno intracelulární v hepatopankreasu za účasti fagocytů. U ostnokožců, hlavonožců a hmyzu je trávení extracelulární občas i extraintestinální.
2. Nejsou příliš zřetelně odděleny okrsky secernující od resorbujících.
3. Trávicí enzymy jsou většinou obsaženy v jediné šťávě produkované do jediného prostoru
4. Proteolytické enzymy mají pH optimum v alkalické až neutrální oblasti (trypsin, chymotrypsin).
5. Obrovská různorodost podle typů potravy (parazitismus, specializace na typ potravy).

3 typy reaktorů: i) dávkový, ii) zásobníkový (průtok substrátů a produktů – typ bachor), iii) průchozí reaktor.

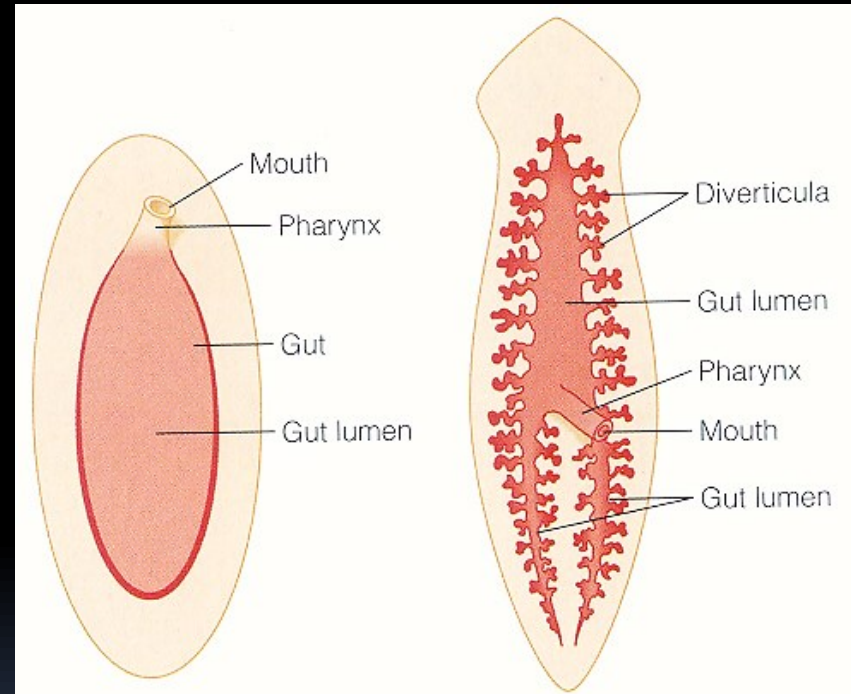
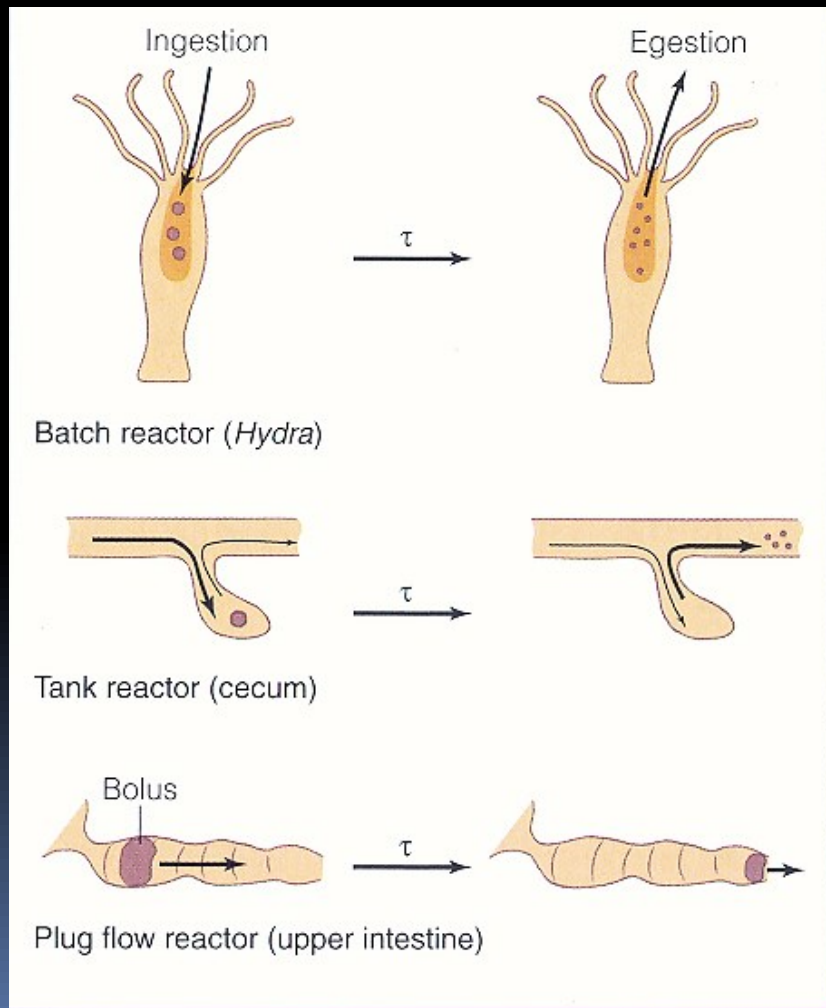
Optimální retenční čas – ani málo ani moc.

Průtok pomocí svalových kontrakcí umožňuje přijímat i trávit zároveň.

Umožňuje, aby se skupiny buněk nebo celé oddíly trávicího traktu **specializovaly**

na dílčí trávicí funkce – zásobárna, sekrece, trávení, resorpce. **Umožňuje prostorově oddělit různé pochody při trávení** – kyselý proces štěpení proteinů

v předním střevě od alkalického nebo neutrálního trávení – štěpení sacharidů a lipidů ve středním.

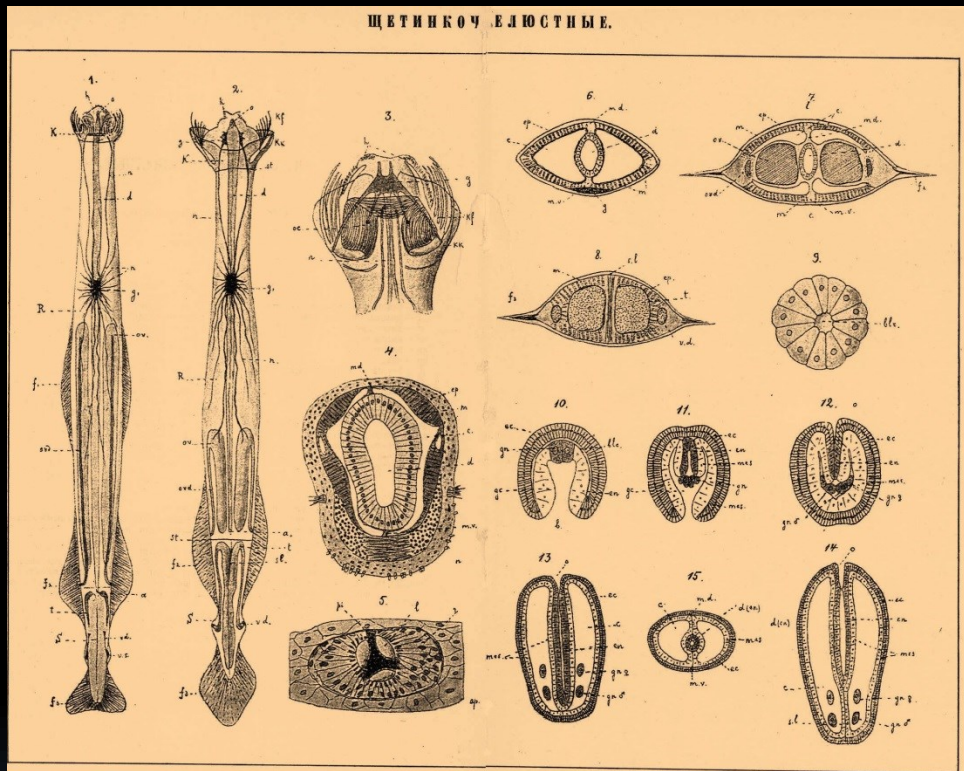


(a) Simple gut

(b) Complex gut

Figure 11.13 Flatworm GI tracts Like the simple animals, such as sponges and cnidarians, the flatworms have two-way guts. **(a)** Most flatworms, such as *Macrostomum*, possess a simple gut with a single sac. **(b)** In some larger flatworms, such as *Dugesia*, the gut can have three or more side branches with lateral diverticula.

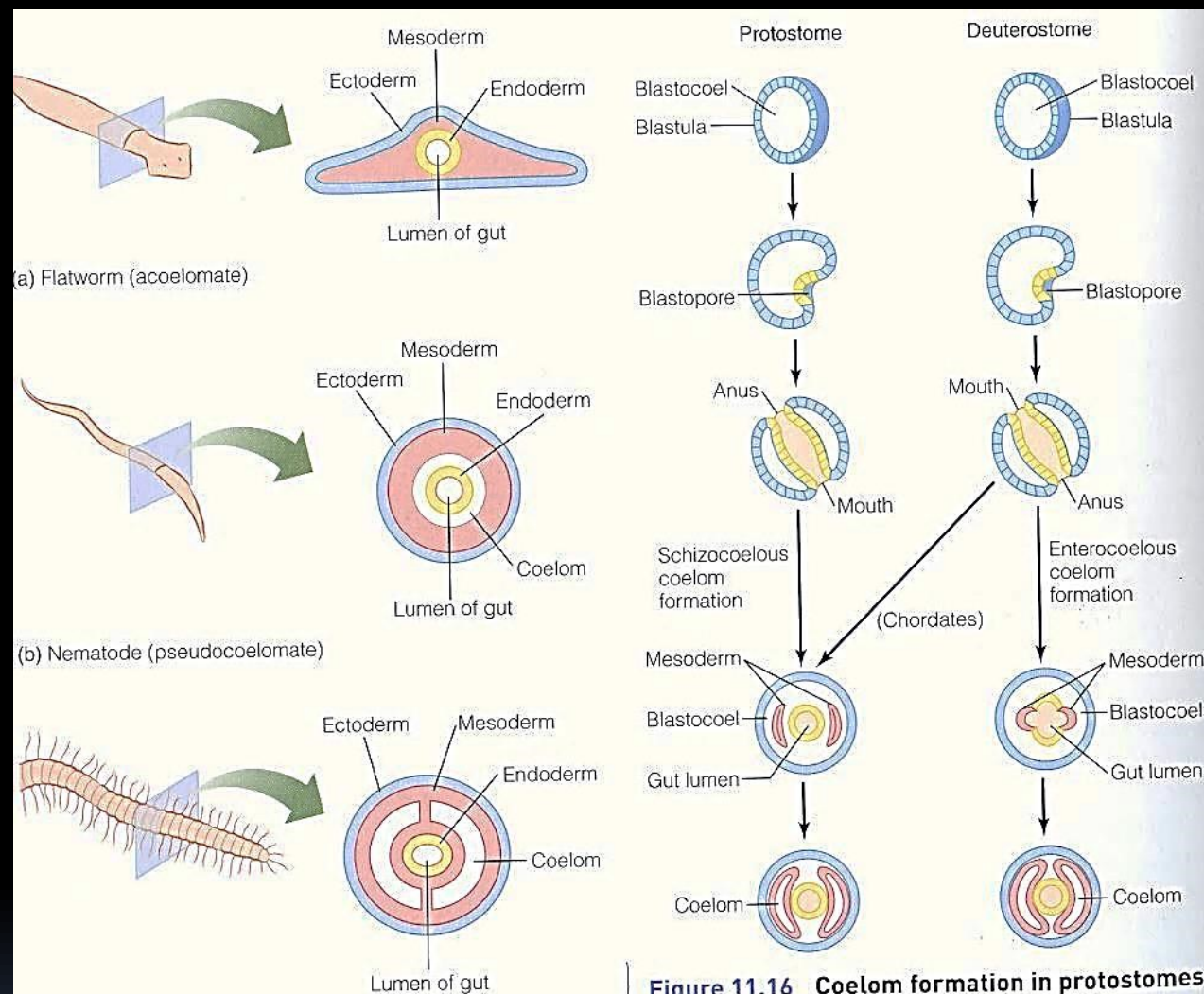
Členitost a vyústění střeva souvisí se základním tělním plánem



Ploutvenky – Chaetognatha

Pravděpodobně nejpůvodnější střevo se dvěma otvory

Od ostnokožců jsou živočichové druhoústí



(a) Flatworm (acoelomate)

(b) Nematode (pseudocoelomate)

(c) Annelid (coelomate)

Figure 11.15 Acoelomates, pseudocoelomates, and coelomates With the exception of sponges and cnidarians, animals are distinguished on the basis of the nature of the coelom. **(a)** Acoelomates lack a coelom. **(b)** The coelom appears between endoderm and mesoderm in pseudocoelomates, and **(c)** between two mesodermal layers in coelomates.

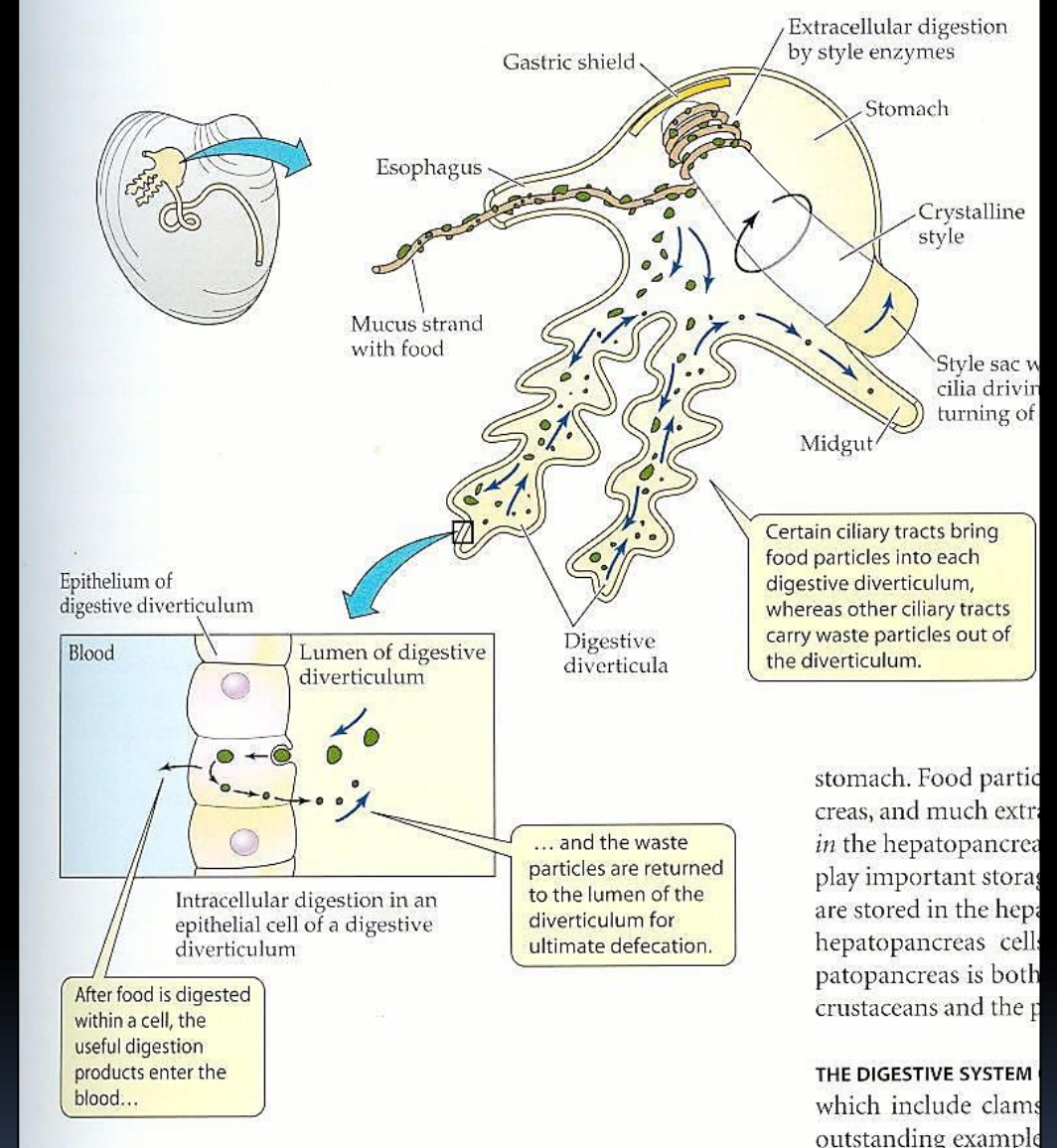
Figure 11.16 Coelom formation in protostomes and deuterostomes The main distinction between protostomes and deuterostomes is the fate of the blastopore. In protostomes it forms the mouth, whereas in deuterostomes it forms the anus. Later in development, the coelom of protostomes forms when a layer of mesoderm separates to form an internal compartment (a schizocoelous coelom). In deuterostomes, the coelom forms from outpouches of the embryonic gut (an enterocoelous coelom). However, the coelom of chordates forms by the schizocoelous route.

Miži

Filtrování suspenze žábami. Posun potravy zajišťuje ještě i pohyb cilií spíše než svalové kontrakce. To je důležitý rozdíl, protože cilie jsou schopné třídit materiál podle velikosti a dalších vlastností. Trávení je stále hlavně intracelulární.

V žaludku štíhlá želatinózní tyčinka zvaná krystalový čípek. Na jedné straně neustále obrušován, nový materiál musí vznikat v čípkovém váčku. V čípkovém váčku cilie, které udílí tyčince rotaci podél delší osy. Jednak táhne vlákno hlenu, na kterém jsou přichyceny částice potravy od úst do žaludku. Drtí částice potravy tam, kde tyčinka přiléhá a tlačí na vyztuženou žaludeční stěnu.

Jak se zde materiál čípku obrušuje, uvolňují se enzymy trávicí extracelulárně. Stěny žaludku jsou pokryty řasinkami, které třídí potravu a dopravují ji do různých částí žaludku, např. do slepých trávicích výběžků. Zde probíhají zásadní trávicí a resorpční procesy. Fagocytózou a pinocytózou jsou částice dopraveny do buněk výstelky a intracelulárně tráveny.

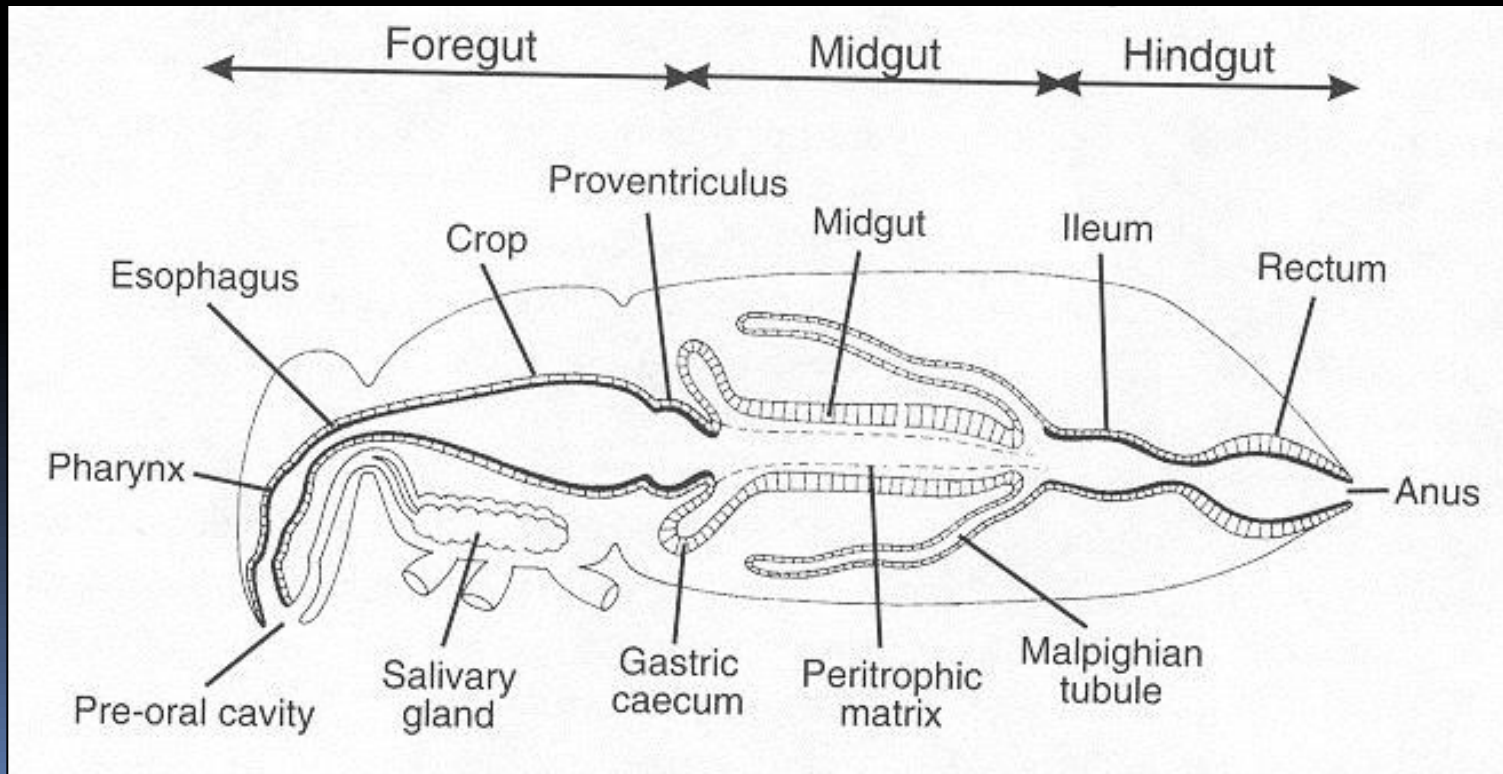
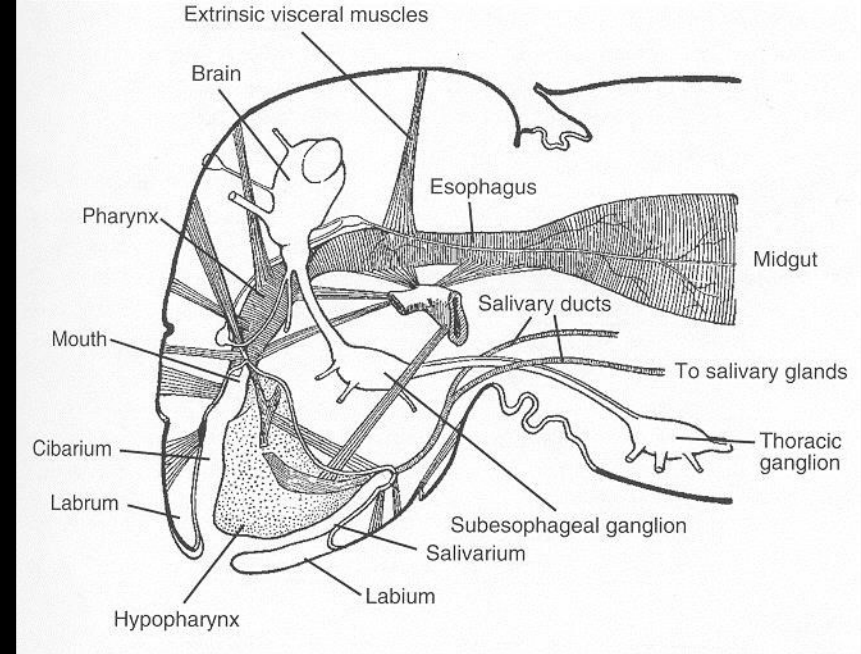


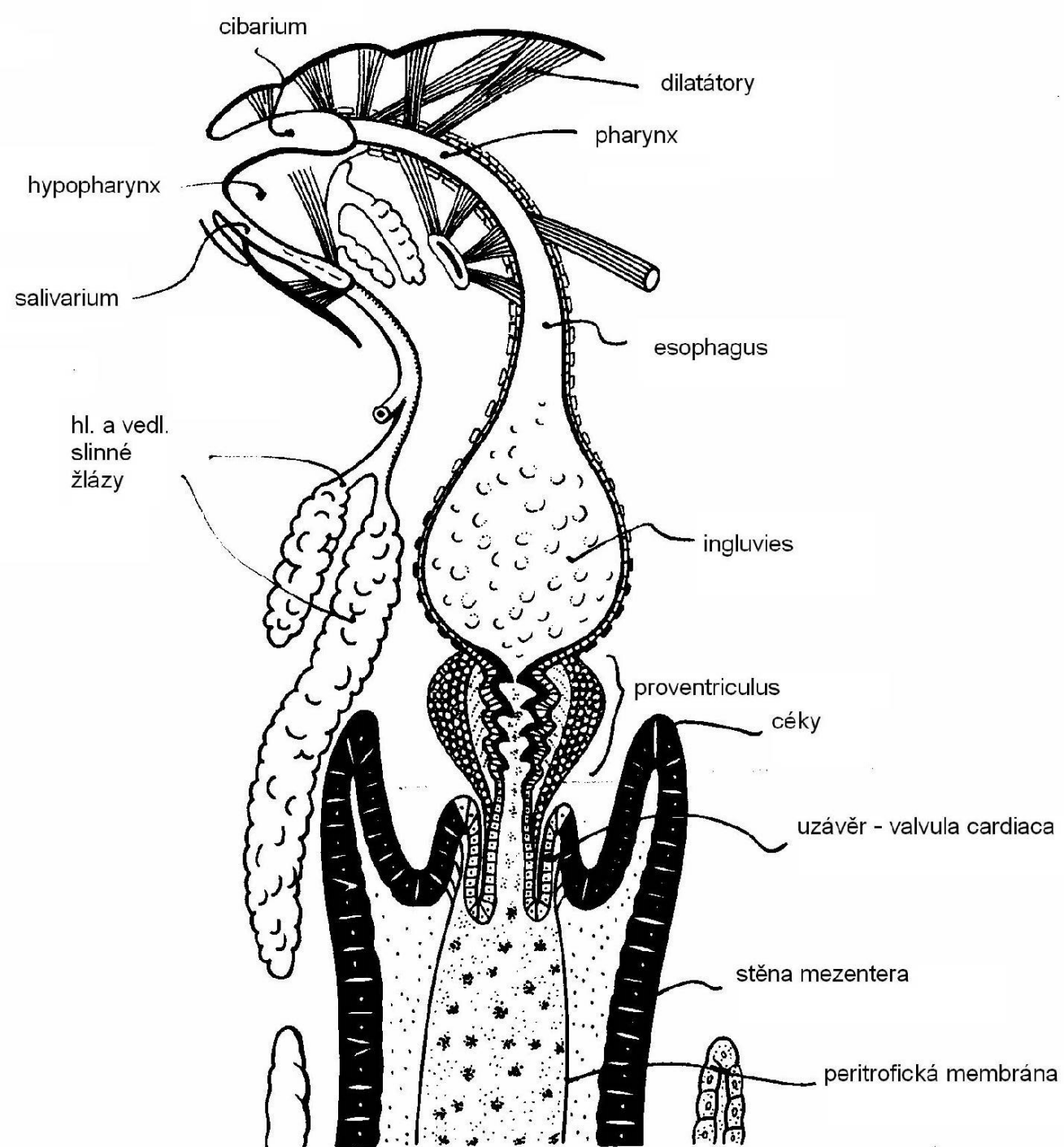
Z buněk pak jdou do hemolymfy. Bizarní a nevysvětlenou zvláštností je to, že zadní střevo cestou do konečníku prochází přímo srdeční komorou!

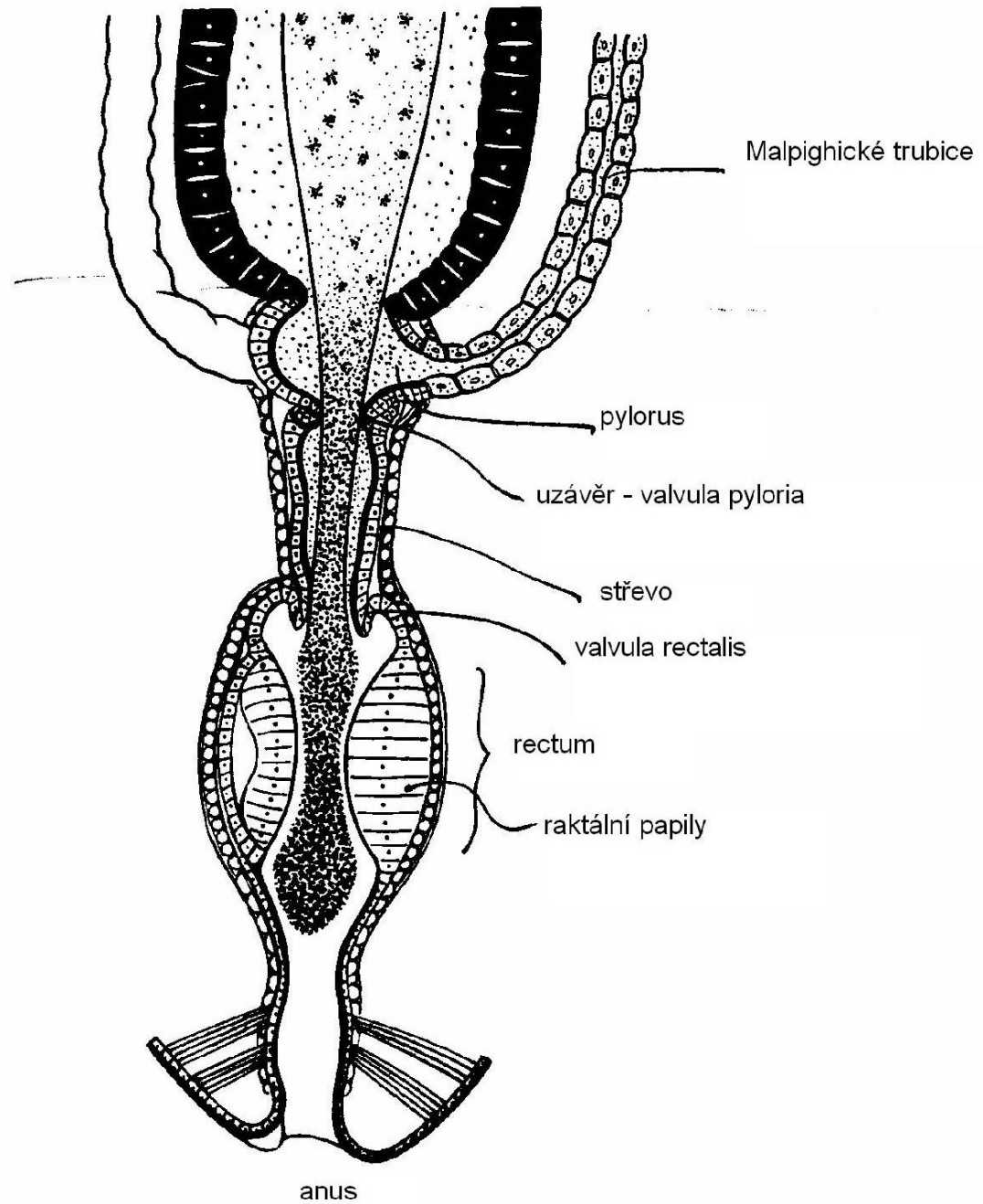
Trávicí trubice hmyzu

3 oddíly

http://cronodon.com/BioTech/Insects_nutrition.html







Primitivní předkové hmyzu měli 1 pár výrůstků pro chůzi na každém segmentu. Během evoluce se výrůstky ztratily nebo se modifikovaly do genitálií nebo smyslových cerků. Výrůstky na hlavě se modifikovaly, aby manipulovaly s potravou a jsou spojeny s ústy. Tak vzniká preorální dutina obklopená výrůstky ústního ústrojí. Cibarium, salivarium.

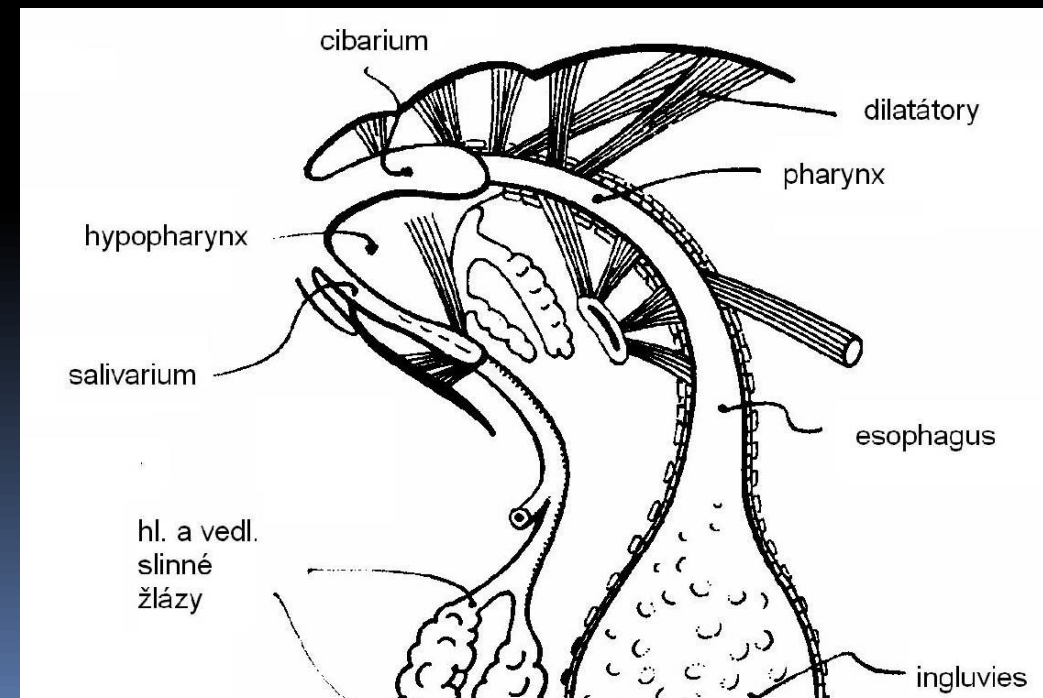
U některých produkují hedvábní (bourec) a sliny jsou produkovány místo toho mandibulárními žlázami. Sliny zvlhčují ústní ústrojí a také rozpouštějí potravu. U mnoha druhů obsahují trávicí enzymy, které předtrávují potravu, než je trávena ve střevě. Běžně je tu amyláza, která štěpí škrob a invertáza která konvertuje sacharózu na Glc a Frc.

Karnivorní druhy mohou ve slinách produkovat proteázy a chitinázy. Mnoho predátorů vstříkují sliny do jejich hostitelů a potom sají rozpuštěné tkáně – extraintestinální tr.

Sliny mohou také obsahovat toxiny, které působí na NS a paralyzují kořist.

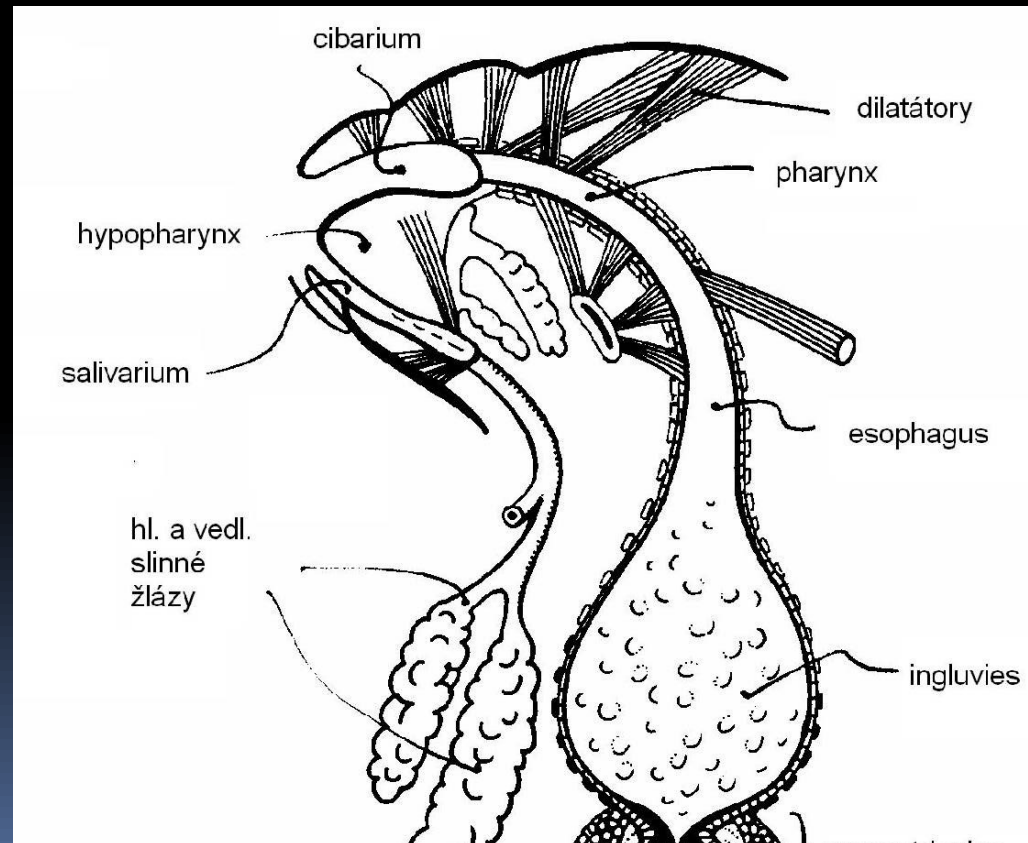
U krev sajících druhů obsahují antikoagulační substance.

Sliny některých herbivorních hemipter tuhnou do obalu, který se vytváří kolem bodce a brání prosakování a úniku rostlinných šťáv.



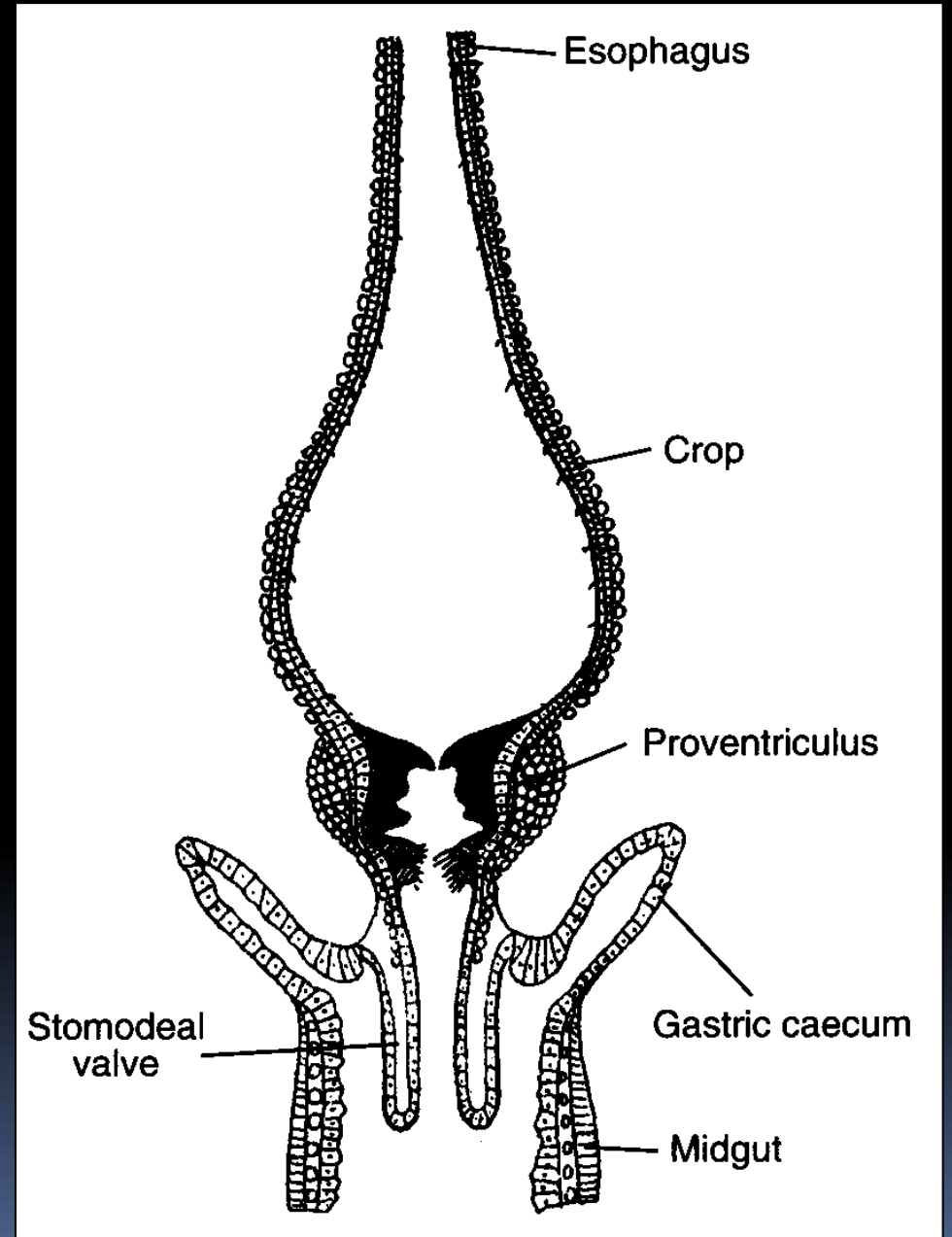
Pharynx je první částí předního střeva a může být modifikován dilatačními svaly a sajícího hmyzu – jako pumpa pro sání tekutin.

Oesophagus - jednoduchá trubice, ale může být opatřena voletem na uskladnění potravy. Receptory mohou determinovat obsah a kam potrava odchází. Cukry zůstávají ve voleti (ingluvies), a pomalu posílány do střeva, zatímco proteiny jdou přímo. Kutikulární výstelka volete limituje jeho absorpci a funguje hlavně jako rezervoár, ale je permeabilní k některým tukům z potravy. Absorpce je malá, trávení tu ale je, protože působí sliny.



Trávicí trubice hmyzu

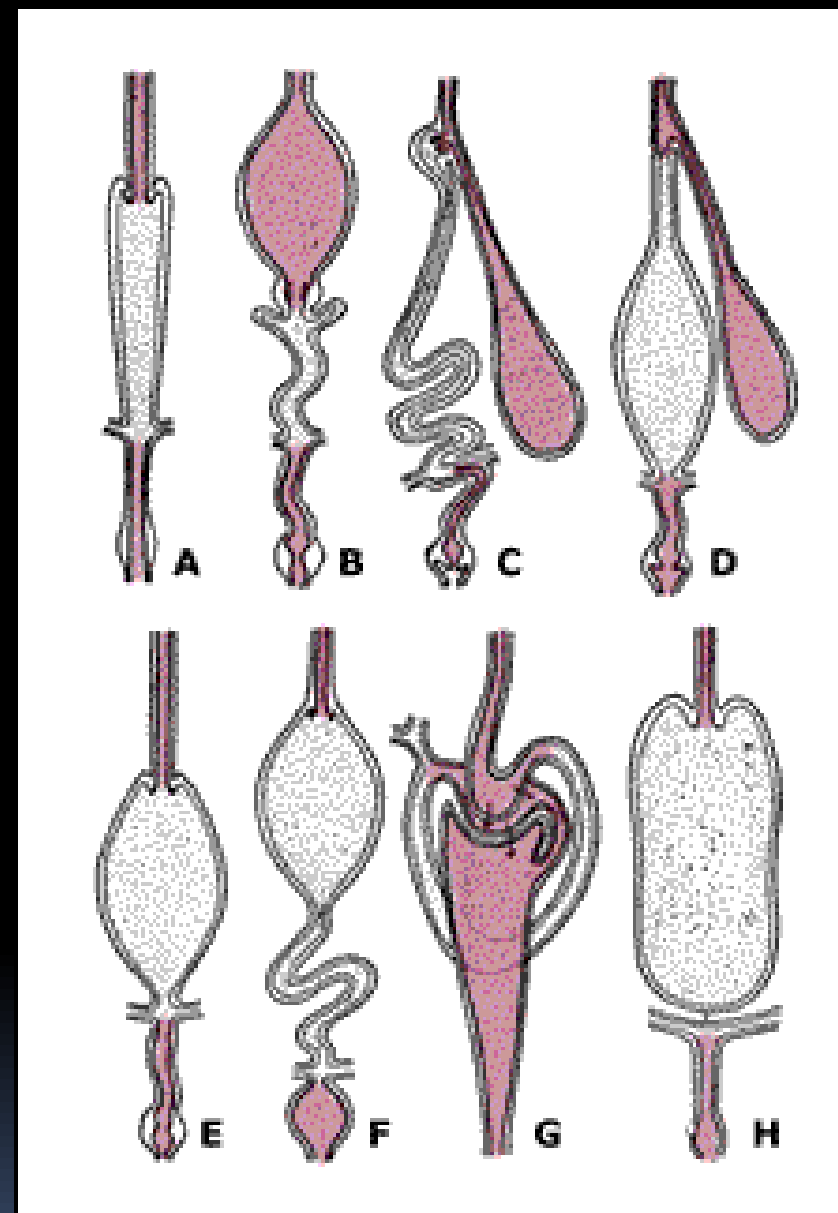
Detail volete



Trávicí trubice hmyzu

Variace podle typu potravy

Hmyz je schopen se vyživovat prakticky jakýmkoliv způsobem na jakémkoliv substrátu. Je to asi jeden z hlavních faktorů jejich úspěchu. Je tedy mnoho typů trávicího aparátu – není a nemůže být typický trávicí trakt. Užitečné však může být rozdělení podle frekvence přijímání – jestli kontinuálně nebo nárazově. Predátoři nebo karnivorní, komáři, ploštice, mají dlouhé přestávky a jejich trávicí trakt je modifikován pro uskladňování. Mnoho fytofágních stádií a druhů jako jsou housenky se krmí kontinuálně a jejich střevo je uzpůsobeno pro absorpci a zpracování potravy. Puklice, cikády – filtrační aparát kvůli přebytku vody a cukrů, voda neředí hemolymfu



<http://www.cnsweb.org/extra/digestvertebrates/WWWEdStevensCDEvolution.html>

Další modifikace - Fermentační komory střeva hmyzu

V různých oddílech – endosymbionti doplňují chybějící enzymatickou výbavu, vitaminy.

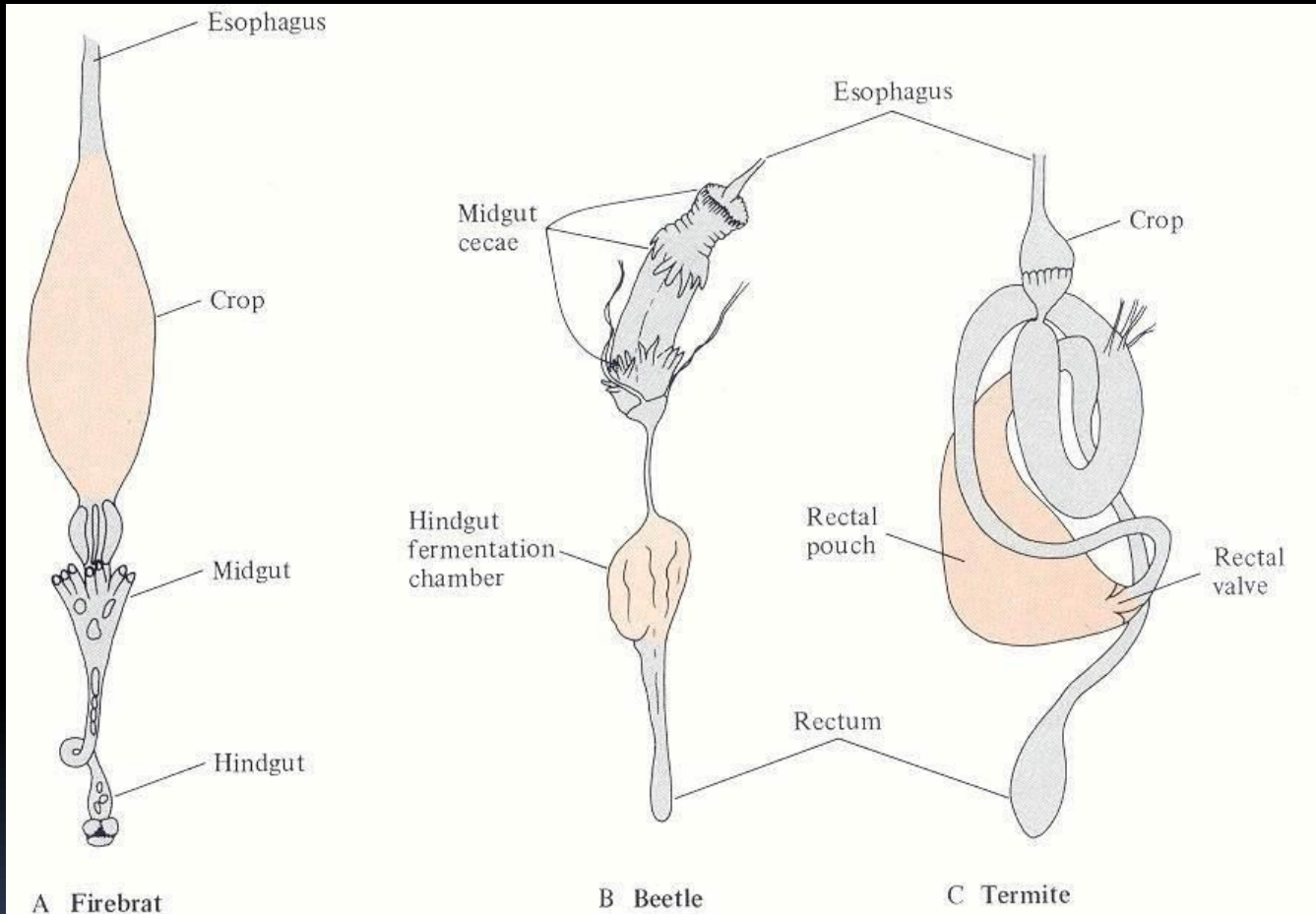
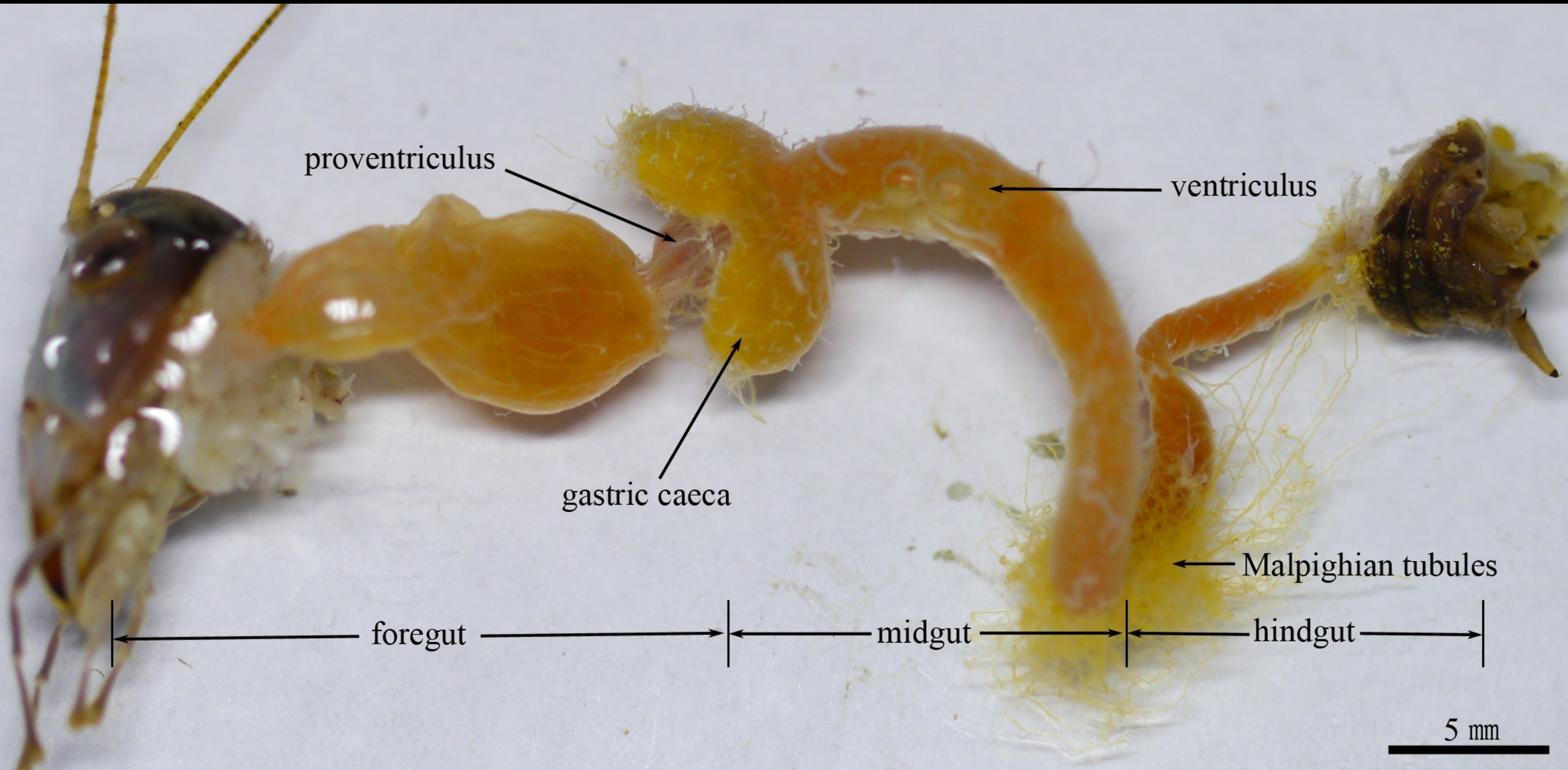


FIGURE 18–29 Specialized gut structures of invertebrates for fermentation by symbiotic bacteria or protozoans showing the main location of the symbionts (in color). (A) The relatively unspecialized gut of the firebrat *Thermobia* has cellulase activity in the crop. (B) The hindgut bacterial fermentation chamber of a lamellicorn beetle *Oryctes* is lined by cuticle with branched spines and pierced by fine canals. (C) The hindgut pouch of the wood-feeding termite *Eutermes* contains flagellate protozoans. (From Zinkler and Gotze 1987; Wigglesworth 1935.)



Střední střevo

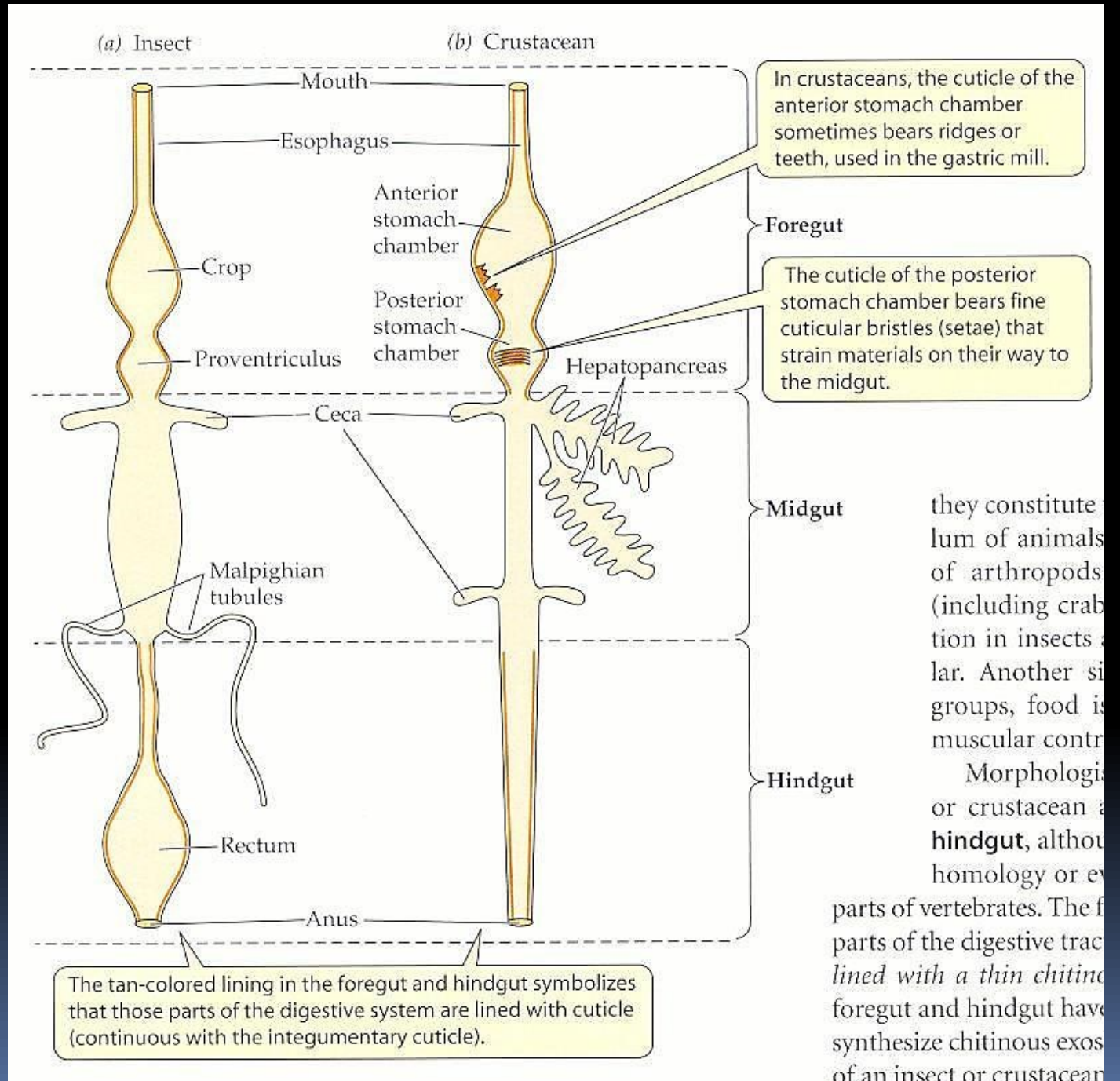
Hmyz a korýši

Střední střevo je místem trávení i resorpce zároveň. Řada trávicích enzymů je do něj vylučována a pH se udržuje kolem neutrální reakce.

Céky pomáhají resorpci nebo také hostí mikrobiální symbionty.

Malpighické trubice na rozhraní středního a zadního střeva spojují trávicí soustavu s vylučovací.

Hlavní funkcí hepatopankreasu je produkovat enzymy, které vstupují do střeva. Také zde ale probíhá trávení a resorpce. Kromě toho jsou zde ukládány glykogen a lipidy, toxiny rozkládány.



Střední střevo

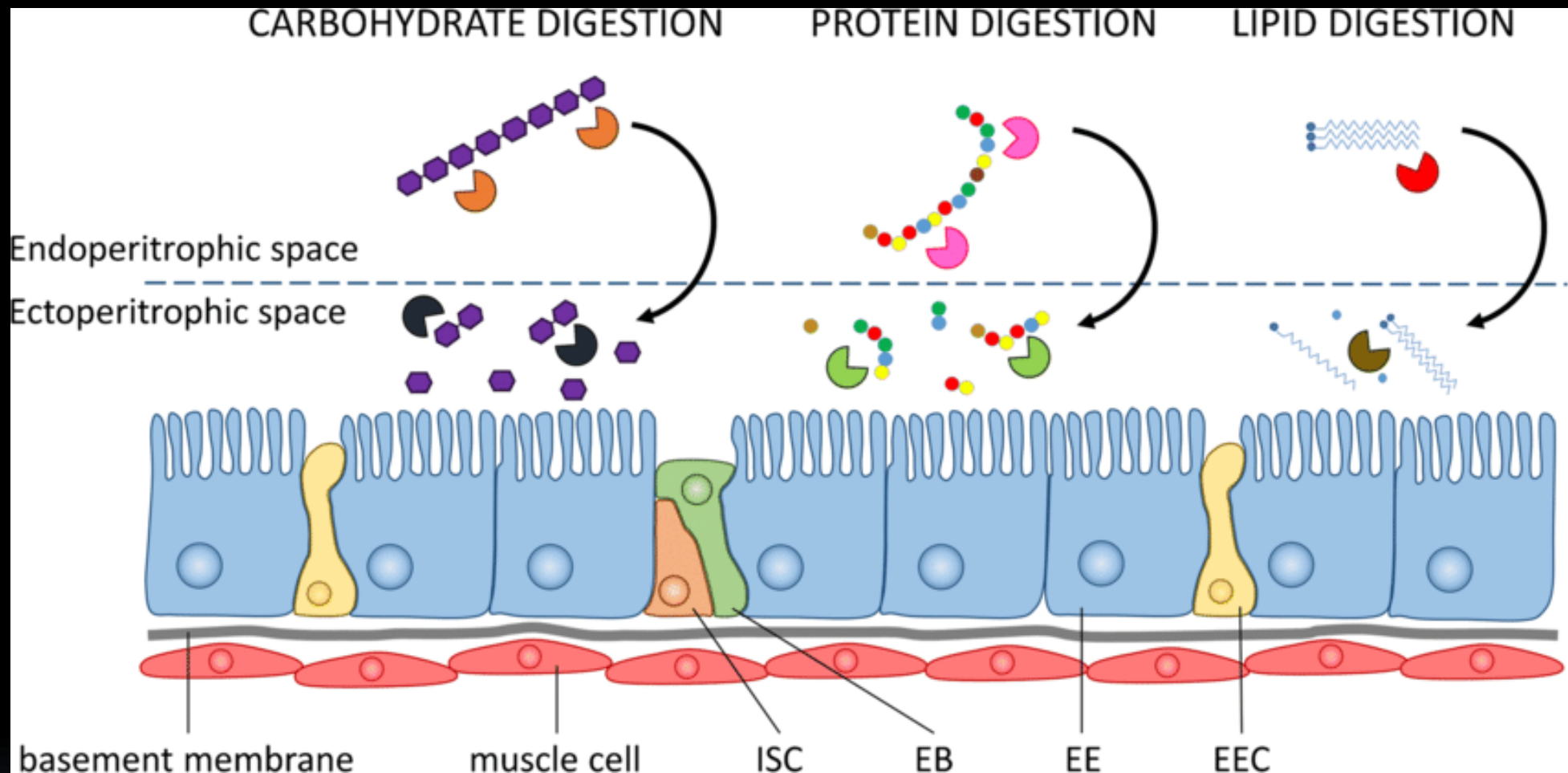
Obsahuje nejméně 4 typy buněk v jednovrstevném epitelu. Všechny jsou entodermální a nemají kutikulární vrstvu.

Nejpočetnější jsou **cylindrické enterocyty** a jejich povrch na straně lumen je opatřen mikrovilli a četnými záhyby, čímž zvětšují povrch pro sekreci a absorpci. Obsahují sít ER, která je nezbytná pro produkci trávicích enzymů. Mají limitovanou životnost a nové se tvoří z **regenerativních** bb.

Pohárkové bb transportují K do lumen z hemolymfy. Tento pohyb iontů může být důležitý pro pohyb vody ve střevě, který je nezbytný pro absorpci živin. Zajišťuje také alkalické pH ve střevě (až pH 12 u housenek motýlů).

Kromě toho je tu řada **endokrinních** buněk . Vyhodnocují složení potravy a posílají informaci dalším bb. endokrinní dráhy. Nalezen inzulin, somatostatin, glukagon, endorfin a další, význam ne zcela prozkoumaný.

Střední střevo

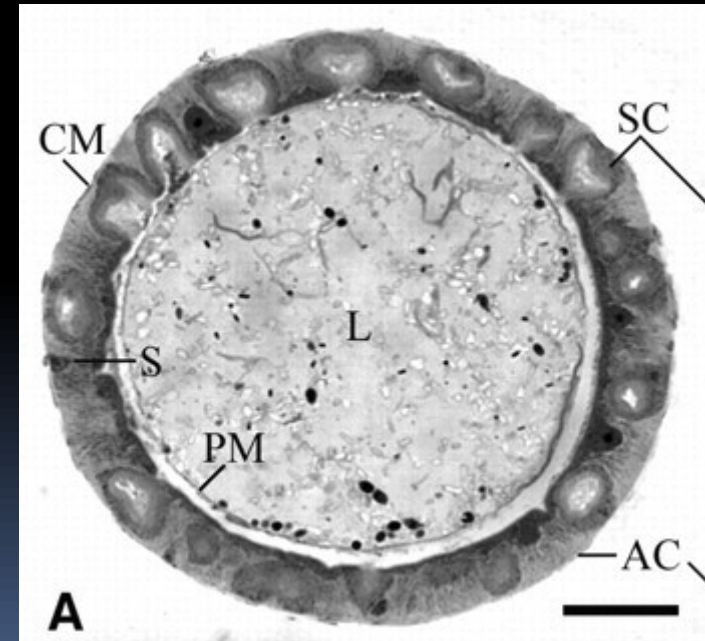
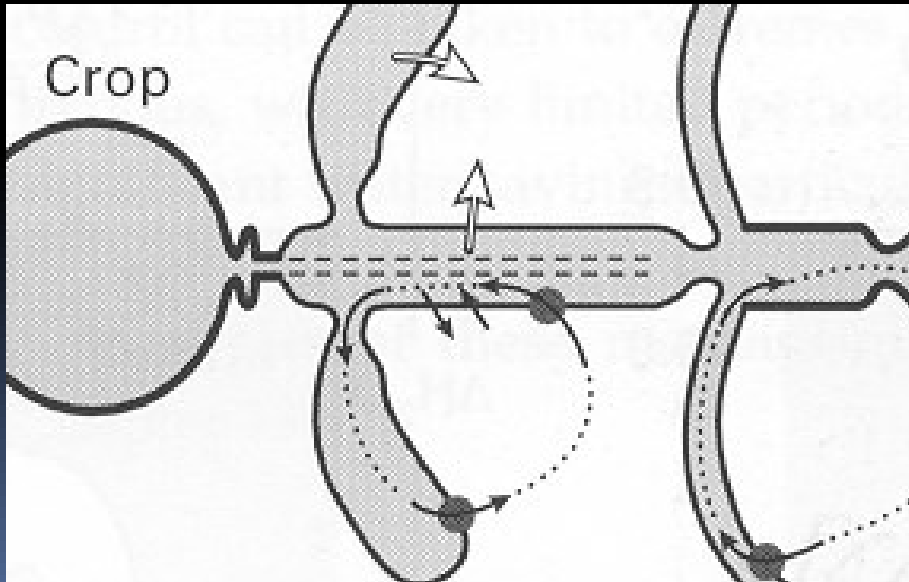


Epitel tvořen jednou vrstvou buněk: kmenové buňky střeva (ISC), enteroblasty (EB), enteroendokrinní buňky (EEC) a enterocyty (EE). Motilita - svalové vrstvy ve stěně. EEs na apikální membráně kartáčový okraj z mikrovilů, produkují a uvolňují trávicí enzymy, vstřebávají natrávené konečné produkty z lumen středního střeva. Střední střevo také syntetizuje peritrofickou membránu (PM). PM rozděljuje střední střevo na endo- a ektoperitrofický prostor, čímž vzniká prostorové uspořádání trávení, kdy k počátečnímu trávení makroživin dochází v endoperitrofickém prostoru a k asimilaci konečných produktů trávení v ektoperitrofickém prostoru

Céky a kompartmentalizované trávení.

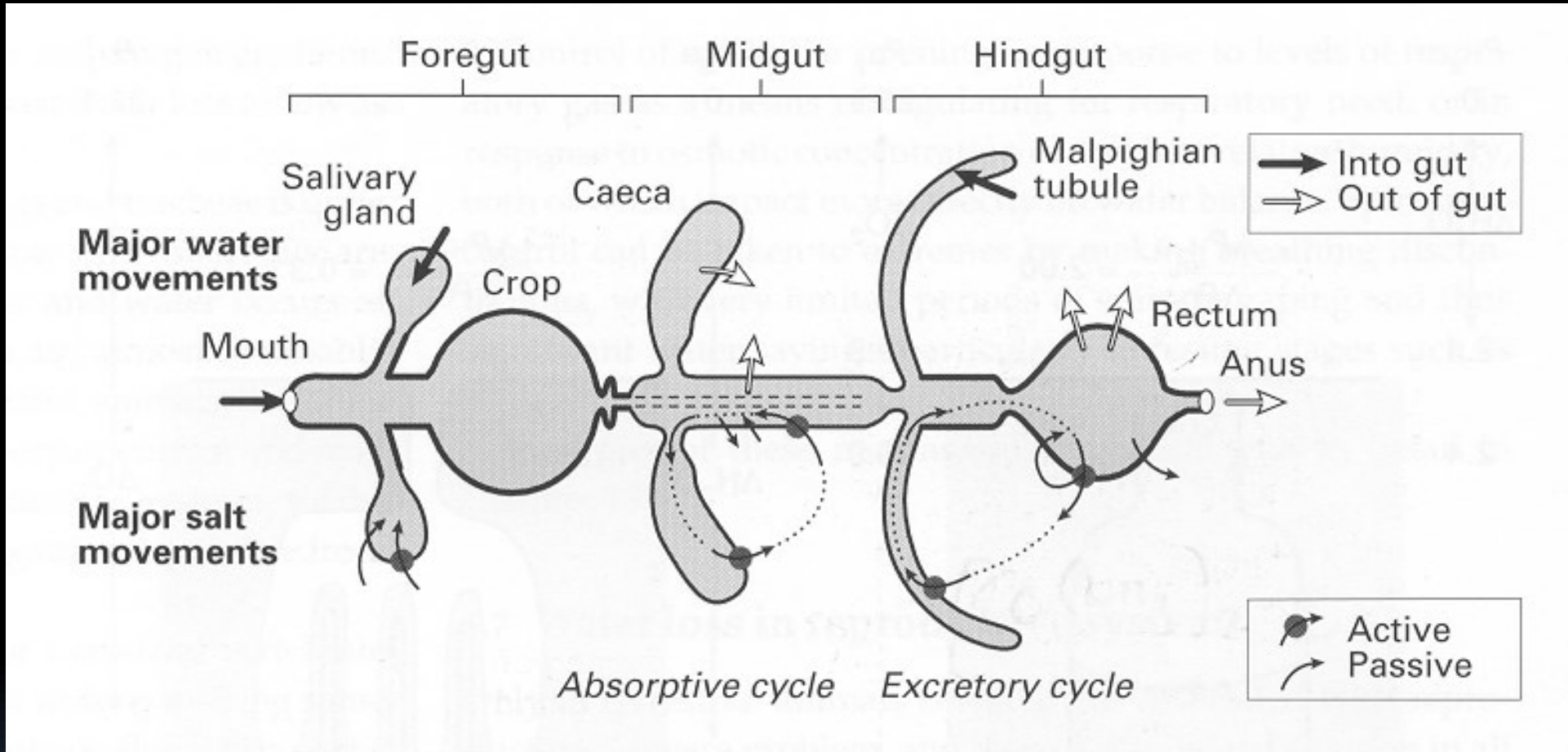
Na začátku ss mohou být spojeny s mechanismy detoxifikace potravy, které umožňují trávit rostlinné pletiva s metabolity a toxiny. Nemají výstelku. Je zde do lumen střeva produkována **peritrofická membrána**, tvořená ze sítě chitinových mikrovláken glykoproteinové matrix.

Per. mem. má póry a je propustná pro některé enzymy a produkty trávení. Selektivní permeabilita vytváří kompartmentaci trávicího prostoru na: endoperitrofický prostor a ektoperitrofický prostor mezi střevní stěnou a pm. Tyto kompartmenty mohou také pomáhat cékám v udržování protiproudého vodního toku a oddělení trávicích enzymů na úseky. Tekutina nesoucí produkty trávení se pohybuje kraniálně jako výsledek resorpce, která běží v cékách. Pm může taky sloužit jako bariéra proti parazitům. Její nepropustnost brání hmyz proti toxinům.



Circular muscle, secretory cells, stem cells, absorptive cells

Koloběh vody a látek – spolupráce trávicích a vylučovacích pochodů



Přední část středního střeva obsahuje výběžky – gastrické céky. Zvětšují povrch pro sekreci a absorpci a vytvářejí protiproudý tok vody ve střevě díky absorpci iontů (K^+) vytvářející proud vody do hemolymfy. Voda teče kolem peritrofické membrány kraniálně, zatímco trávenina postupuje kaudálně. Trvalý gradient pro difúzi produktů trávení a pro resorpci, zatímco pevné, dosud nestrávené části jdou směrem dál – kaudálně.

Přijatá potrava smíšená se slinami prochází primárním trávením ve voleti a ve středním střevě je dále trávena a absorbována.

Proteinové, lipidové i sacharidové trávení je ve ss, pH lehce kyselé až zásadité.

Přední část zadního střeva je někdy adaptována jako fermentační komora, kde je alkalické pH, což zvýhodňuje přežívání populací mikroorganismů.

Rektum odstraňuje vodu z výkalů a vznikají vysušené granule.

Pevná potrava vyžaduje asi 20 hodin na průchod.

Trávicí enzymy

Podobné jako u obratlovců.

U některých druhů hmyzu specializovaných na určitý druh potravy se setkáváme i s dalšími enzymy. Např. u larev *Lucilia* živících se masem se setkáváme s **kolagenázou**, která v alkalickém prostředí rozrušuje pojivovou tkáň obsahující kolagen. Mol šatní, *Tineola bisselliella* může trávit **keratin**, v jeho střevě existuje silný redukující systém, který umožňuje účinné rozštěpení S-S můstků, které spojují navzájem dlouhé polypeptidické řetězce. Za přístupu vzduchu nemůže štěpení keratinu probíhat.



Vosk jako potrava:

Galleria může trávit svými enzymy všechny složky včelího vosku kromě parafinů. Do značné míry štěpení vosku umožňují bakterie ve střevě. Pro savce je vosk nestravitelný, protože lipáza na něj nemá účinek.



Výživa rostlinnou stravou je považována za pokročilejší specializaci. Hmyz žijící výhradně na rostlinách získává suboptimální hladiny živin a musí zpracovat obrovské objemy, aby získal dost nezbytných složek. Trávení až ve středním střevě – endoperitrofickém prostoru. Délka střeva větší než tělo, pH je vysoké. Alkalické podmínky chrání před toxiny v potravě.

Dřevo: Enzymy, které by štěpily celulózu, nebyly u většiny fytofágů zjištěny, výjimkou jsou např. termiti – paradoxně, protože mají i symbionty (bičíkovci, nálevníci a i spirochéty). U termitů a některých švábů populace protozoí jsou usídleny v zadním střevě a tráví celulózu. Anaerobní fermentace glukózy na k. propionovou, máselnou, octovou atd. pak vede k nízkému pH.



U *Helix pomatia*, krevet, šázně lodní není úplně jasné, jestli celulóza je ze symbiotických mikroorganismů nebo vlastní.



Trávení lipidů

Lipidy jsou absorbovány jako mastné kyseliny a diacylglyceridy v přední části středního střeva a v gastrických cékách. Většina lipidů u živočichů jsou triacylglyceroly, fosfolipidy a cholesterol. Ačkoliv jsou nerozpustné, musejí projít vodním prostředím. U obratlovců je to žluč z jater – činí je rozpustné ve střevě. Žádné takové emulgátory nebyly identifikovány u hmyzu. I tak jsou lipidy nejprve inkorporovány do polárních frakcí, které zvětšují jejich polárnost a možnost resorpce.

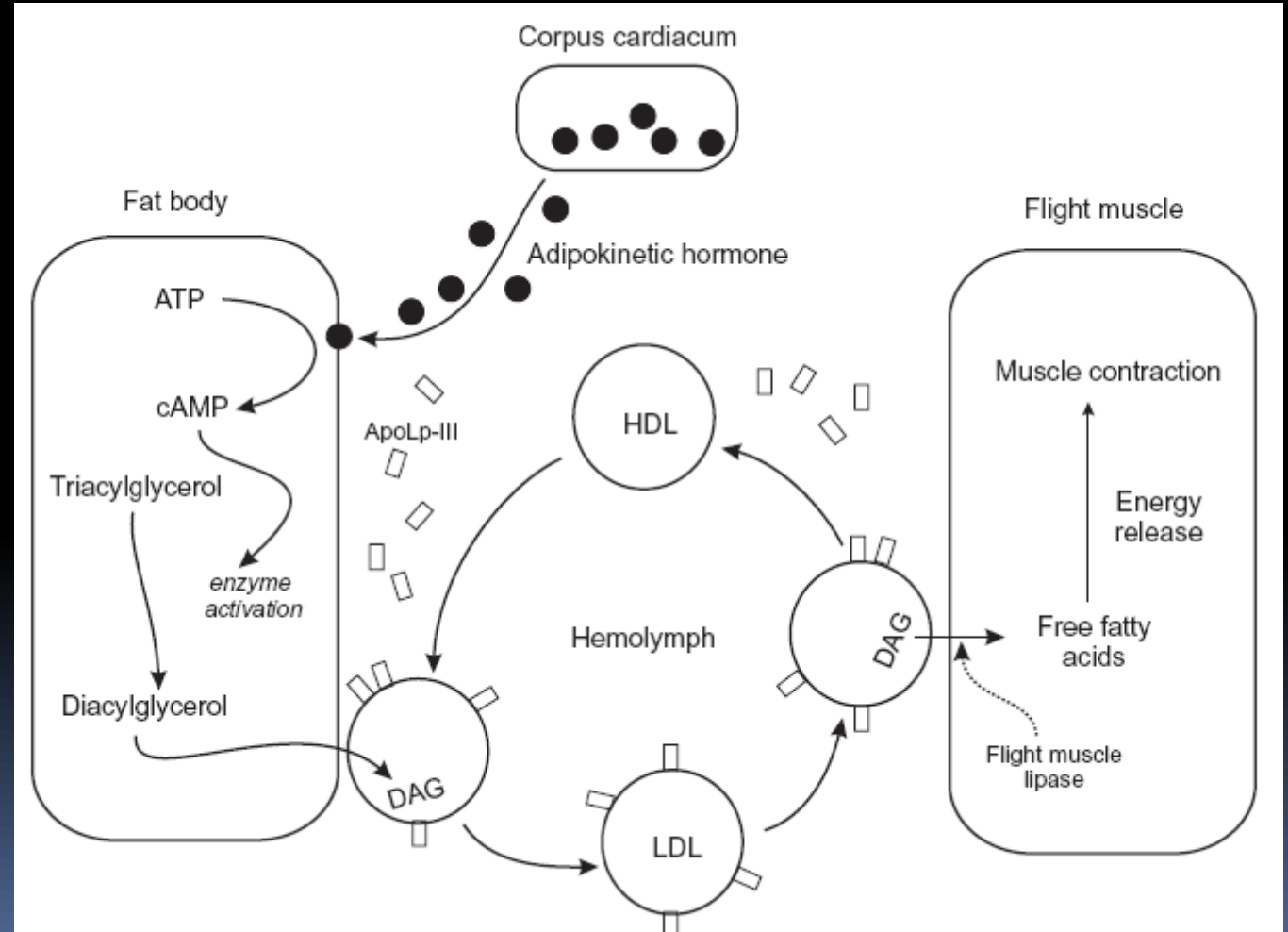
Resorbují se jako monoacylglyceroly, volné MK, cholesterol aj.

Proces rozložení ne moc známý. Fosfolipázy štěpí MK. Rozkládají membrány pozřených buněk a obsah je rozkládán jinými enzymy.

Většina lipidických komponent v hemolymfě jsou diacylglyceroly. Jsou resyntetizovány buňkami stř. střeva z přijatých komponent před tím, než jsou uvolněny do hemolymfy.

Nerozpustné ve vodě. DG jsou vázány na lipoforiny, které jim umožňují transport.

AKH řídí lipidový metabolismus u dlouhého letu sarančete - až přes 200 km po dobu 10 hodin.



Jak se dostat k látkám a energii organických vazeb, když ale chybí enzymatická výbava?

Symbióza i s heterotrofními mikroorganismy.

Některé druhy hmyzu jsou sice v produkci celuláz naprosto soběstační, ale běžněji spoléhají na mikrobiální štěpení **celulózy**. Nižší termiti mají v zadním střevě společenstva bičíkatých anaerobních prvoků, kteří konvertují celulózu na kyselinu octovou. Podobně chrobákovití brouci mají bakterie. Mravenci pěstují houby rozkládající listovou hmotu v jakýchsi zahrádkách využívají jejich enzymy pro trávení celulózy.

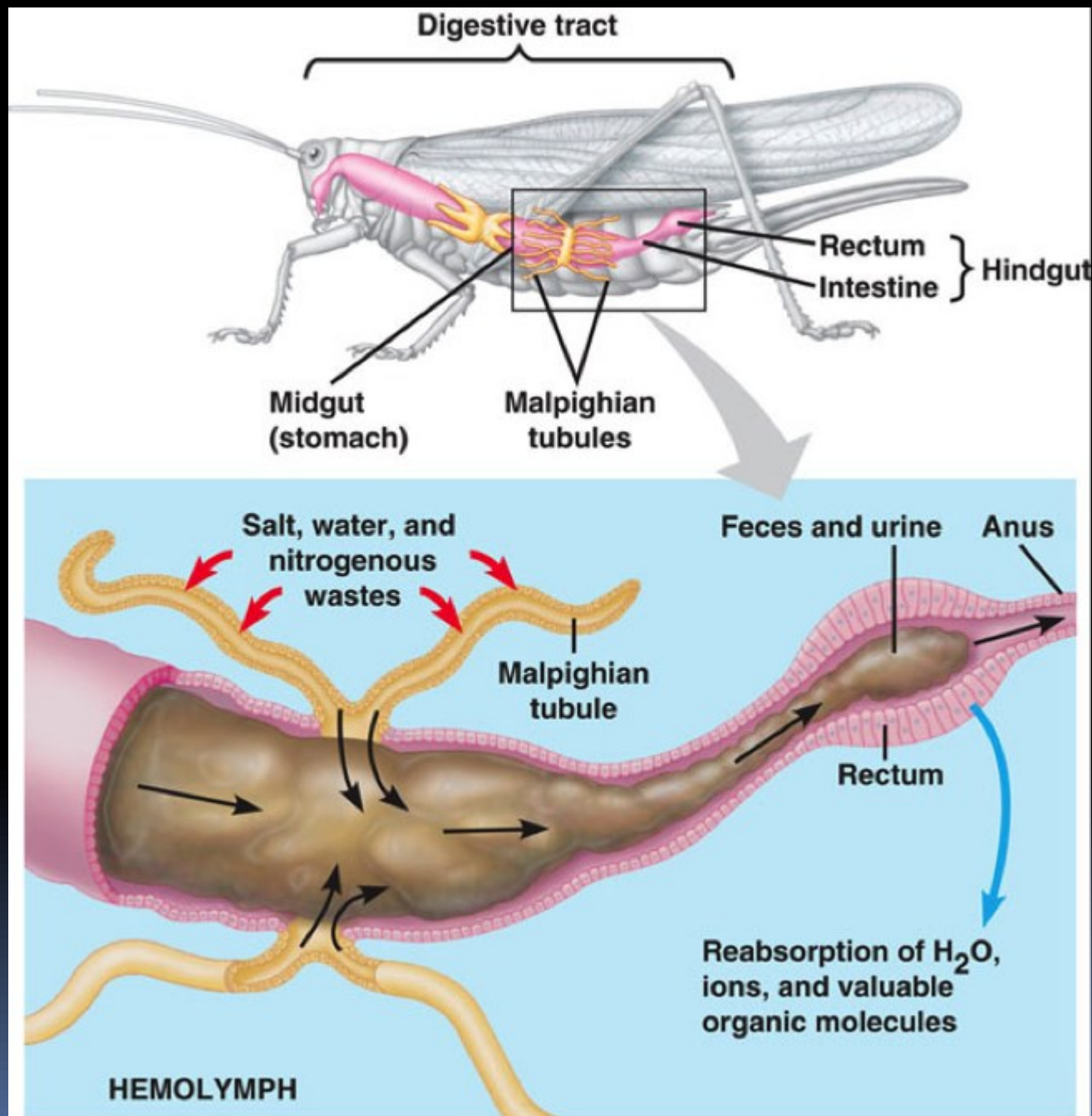
Mikrobiální symbionti také produkují **vitamín B**, esenciální **aminokyseliny** nebo dokážou zabudovávat atmosferický **dušík** do aminokyselin.

Členovci jsou výjimeční tím, že nedokážou syntetizovat prekurzory **sterolů**. Steroly jsou tedy pro ně esenciálními složkami potravy. Mikrobiální symbionti však steroly obstarávají.

Podobně jako u krev sajících netopýrů, také členovcům sajícím krev produkty mikroorganismů pomáhají **krev** trávit a brání jejímu nekontrolovanému rozkladu.

Zadní střevo

Zároveň s Malpigickými tubuly je primárně zaměstnáno osmoregulací



Kloaka pavouků

Ústí do ní malpighické trubice - propojuje vylučovací soustavu s trávicí trubicí.

