

Embriologija pauka

Cvitanović, Marita

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:434569>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-18**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

EMBRIOLOGIJA PAUKA

SPIDER EMBRYOLOGY

Marita Cvitanović
Preddiplomski studij Znanosti o okolišu
(Undergraduate Environmental Sciences)
Mentor: Prof. dr. sc. Biserka Primc

Zagreb, 2019.

SADRŽAJ:

1. UVOD	2
2. ANATOMIJA PAUKA	3
3. OPLODNJA I OPIS PAUKOVOG JAJETA	3
4. EMBRIOLOGIJA PAUKA	5
4.1 PRIMJER: <i>Parasteatoda tepidariorum</i>	5
4.2 EMBRIOGENEZA NAKON NASTANKA ZIGOTE	7
4.3 PRIMJER: <i>Parasteatoda japonica</i>	9
4.4 METAMERNI STADIJ	9
4.5 INVERZIJA EMBRIJA	11
4.6 RAZVOJ UNUTARNJIH ORGANA	14
4.7 RAZVOJ ŽIVČANOG SUSTAVA	14
4.8 RAZVOJ RESPIRATORNIH ORGANA	15
4.9 RAZVOJ TJELESNIH PRIVJESAKA	16
4.10 RAZVOJ PROBAVNOG SUSTAVA	17
4.11 PRVO PRESVLAČENJE	17
5. LITERATURA	18
6. SAŽETAK	20
7. SUMMARY	20

1. UVOD

Pauci su skupina raširena po cijelom svijetu. Osvojili su sve ekološke niše osim otvorenog mora i zraka (Foelix 2011), a nađeni su i na 4 km nadmorske visine iznad zemlje. Da bi se rasprostranili, popnu se na obližnje izbočenje, puste nit paučine i polete (Morley i Robert 2018). Većina pauka je relativno malena (2-10 mm duljine tijela), no postoje iznimke kao velike “tarantule” duge 8-9 cm. Mužjaci su gotovo uvijek manji i kraće žive od ženki. Svi pauci su mesojedi (Foelix 2011), neki se hrane drugim paucima, a privlače svoje istovrsnike posebnim trzanjem niti njihove mreže (Jackson i sur. 1998). Mnogi su specijalizirani za stvaranje klopki u obliku mreže (mrežni pauci), dok drugi love svoj plijen (pauci lutalice). Najveći dio prehrane pauka čine kukci (Foelix 2011), ali im plijen mogu biti i manji kralježnjaci kao žabe, gušteri (Nyffeler i sur. 2017) te šišmiši koji se uhvate u mrežu (Nyffeler i Knörnschild 2013). Pauci tj. red Araneae u evolucijskom stablu pripadaju u koljeno Arthropoda, nadrazred Chelicerata (klijestari) i podrazred Arachnida (paučnjaci) (Katušić 2017). Fosili pauka su rjeđi nego fosili kukaca i 90% ih pripada tercijaru (prije 65 milijuna godina). U starijim nalazima (140 milijuna godina) mogu se naći paukove niti zaostale u jantaru iz razdoblja krede. Najstariji fosil paučnjaka (do sad) je *Attercopus fimbriungis* (nedostaju mu predljlive bradavice) iz devona u sjevernoj Americi i *Permarachne* (Araneae: Mesothelae) iz perma. Fosili iz porodice Araneidae dolaze iz jure. Opći trend kroz evoluciju pauka jest taj da su se kroz tisućljeća vjerojatno smanjivali i živjeli kraće živote, ali obrasci njihovog ponašanja su postali složeniji (Foelix 2011). Tako npr., vrlo složeno ponašanje je udvaranje salticidnog (lat. *saltare* – skakati) pauka roda *Saitis*. Njihovi mužjaci imaju jarko obojanu opistosomu koju mogu podići zbog gipkosti pedicela te jarko obojani treći par nogu koje služe za mahanje da bi se dopali nadolazećoj ženki (Otto i Hill 2012).

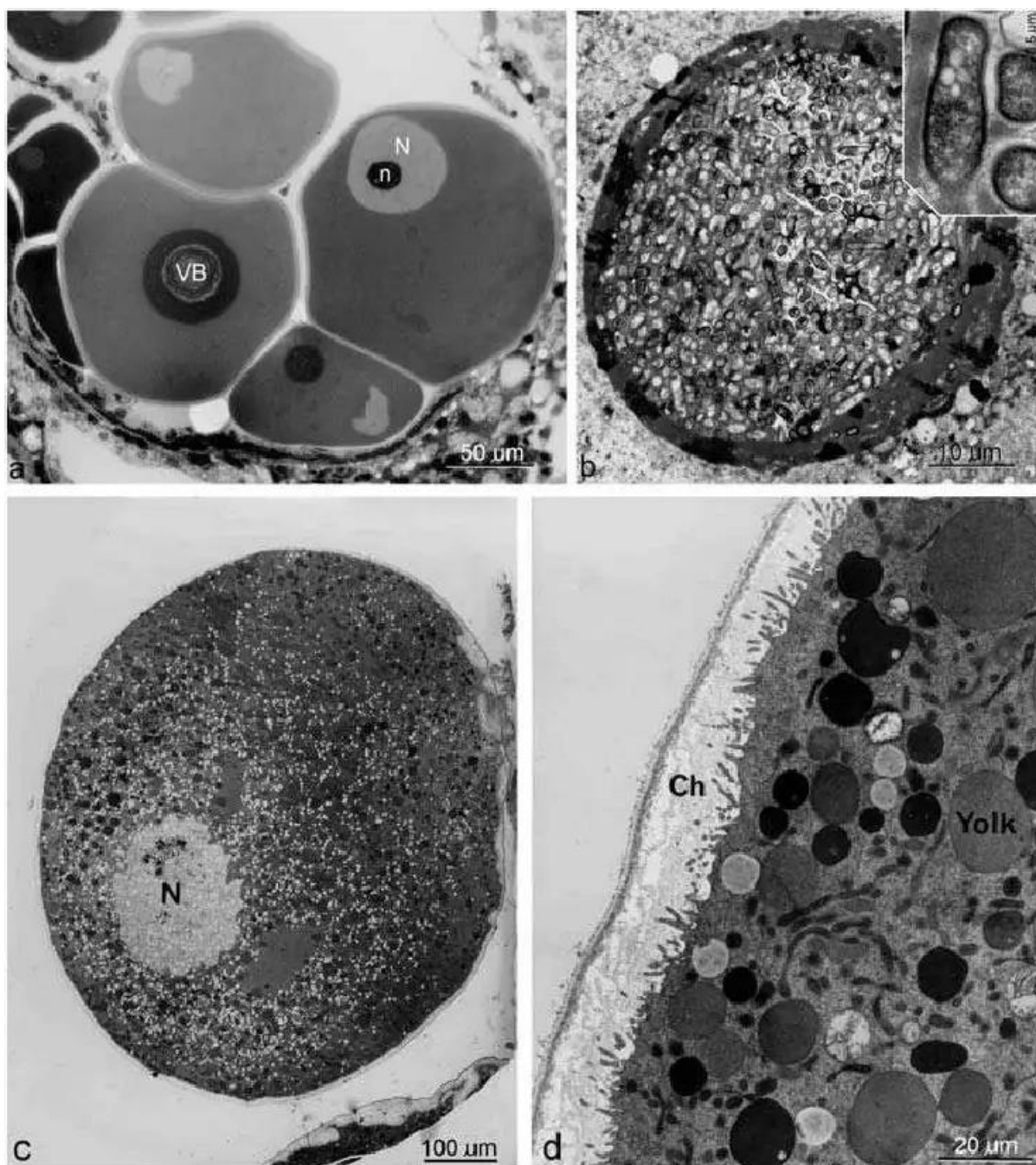
2. ANATOMIJA PAUKA

Tijelo pauka se sastoji od dva glavna dijela: prednji prosoma (odnosno glavopršnjak) i stražnji opistosoma (ili zadak). Oni su spojeni kratkim strukom naziva pedicel. Uloga prosome je u kretanju pauka, unosu hrane i u njoj se nalazi živčani sustav. U opistosomi se odvija probava, cirkulacija, respiracija, ekskrecija, reprodukcija i proizvodnja niti paučine. Prosoma je pokrivena dorzalnom pločom (karapaks) i ventralnom pločom (sternum). Na prosomi se nalazi šest pari tjelesnih privjesaka: prvi par su *chelicerae* odnosno kliješta, zatim slijede *pedipalpi* tj. čeljusne nožice i četiri para nogu za hodanje. U odraslom stadiju muških jedinki pedipalpi su modificirani u kopulatorne organe, osobina koju nema nijedna druga skupina člankonožaca. Opistosoma je najčešće neseegmentirana, osim u pauka za koje se smatra da su potekli od podreda Mesothelae. Kontrast tvrdoj prosomi je mekana i vrećasta opistosoma na kojoj se nalaze predljive bradavice (Foelix 2011).

3. OPLODNJA I OPIS PAUKOVOG JAJETA

Oplođnja se vjerojatno događa u vanjskoj plodnici (*uterus externus*). Već jedan sat nakon polaganja jaja, jezgra spermija se kreće prema središtu jajne stanice. Istovremeno, jezgra jajne stanice je završila svoju drugu mejotsku diobu i također se kreće prema središtu. Sjedinjavanje dviju jezgara događa se jedan do dva sata kasnije te nastaje zigota.

Jaja pauka su uvijek omotana u dva sloja, unutarnja vitelinska membrana i vanjski horion (Slika 1). Horion izgleda neprozirno i granularno jer se tekućina koja ga okružuje tokom polaganja osušila i slijepila na jaje. Ako se ono uroni u parafinsko ulje horion postaje proziran i svi procesi koji se događaju unutar jajeta te unutarnje strukture mogu se promatrati. Direktno ispod vitelinske membrane nalazi se tanki plazmatski kortikalni sloj. Ta periferna zona ima delikatne nastavke koji se radijalno pružaju prema središtu jajne stanice gdje se nalazi jezgra. Većinski dio jajeta se sastoji od granula žumanjka i "vitelinske tekućine". Žumanjčane granule su najčešće veće u donjem dijelu jajeta, ali to ne pokazuje pravu polarnost jer ako se jaje okrene naopako obrnut će se i raspodjela žumanjka (Foelix 2011).



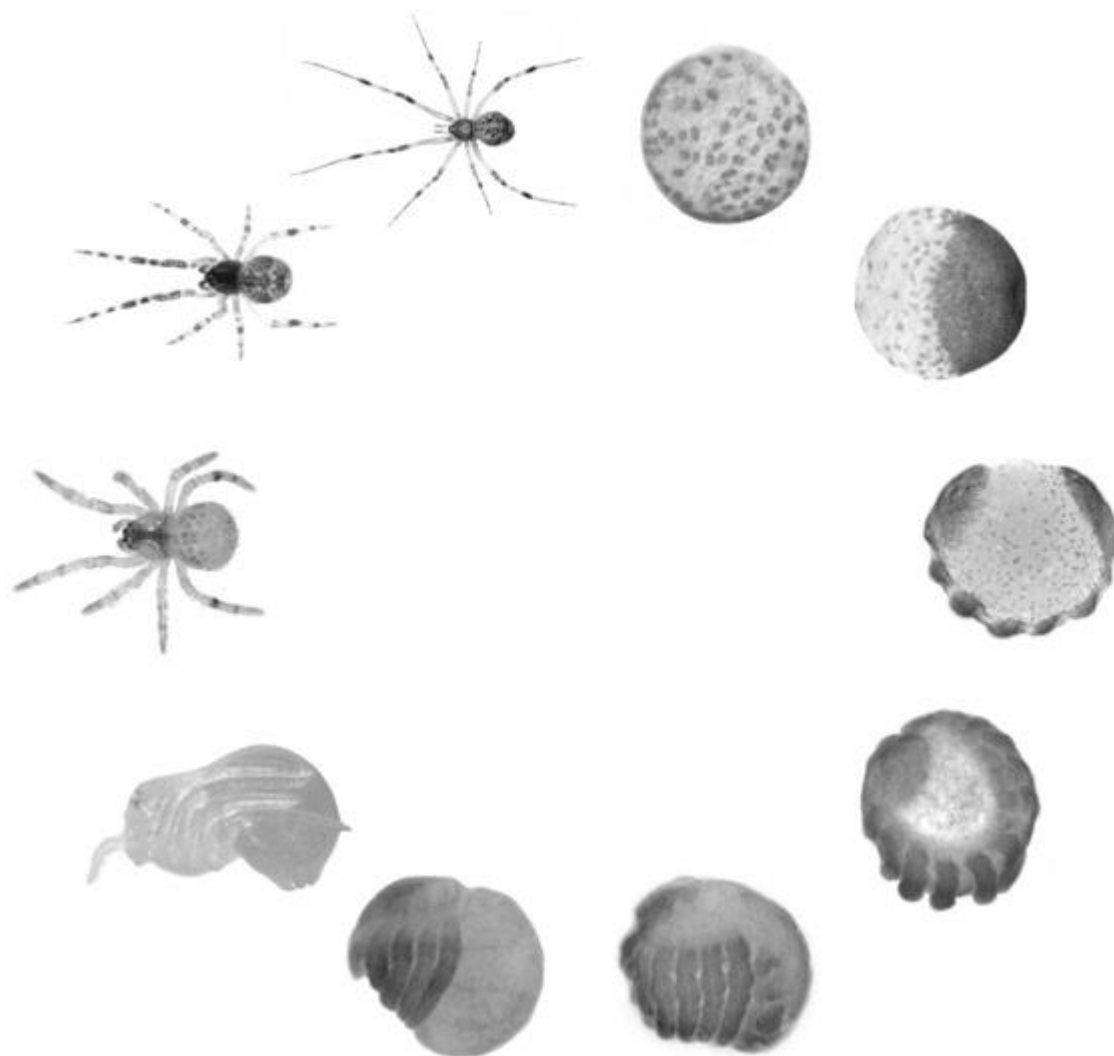
Slika 1. Jajne stanice pauka roda *Zygiella*. (a) Histološki presjek mladih jajašaca. U jajnoj stanici na desno se nalazi velika blijeda jezgra (N) s jasno vidljivom jezgrićom (n); u stanici na lijevo je izraženo vitelinsko tijelo (VB) okruženo zrnastim žumanjkom. (b) Uvećanje slike vitelinskog tijela prikazuje simbiotske bakterije. (c) Zrela jajna stanica s velikim žumanjčanim zrnima. (d) Periferija zrele stanice jajeta u kojoj se nalaze razne kapljice žumanjčane mase i mikroresice koje ulaze u horionski sloj (Ch).

(Foelix 2011)

4. EMBRIOLOGIJA PAUKA

4.1 PRIMJER: *Parasteatoda tepidariorum*

Od svih klijestara (Chelicerata), na paucima je provedeno najviše istraživanja njihove biologije, fiziologije, ponašanja, razvoja i evolucije. Primjer modela istraživanja je pauk *Parasteatoda tepidariorum* iz južne Amerike, živi blizu ljudi i od tamo se proširio po cijelom svijetu. Skriva se u mrežama na skrovitim mjestima. Navedena vrsta je odabrana kao model zbog filogenetske važnosti klijestara u filogeniji člankonožaca i jednostavnosti rukovanja njome. Svakih pet dana tokom cijele godine ženke stvaraju do 400 embrija koji se nalaze u kokonu zaštićeni nitima paučine. Proces oplodnje izrazito je kratak, traje tri minute, a zametci se istovremeno razvijaju u kokonu, što daje mnoge prednosti u istraživanju razvoja. U zametku, prve diobe jezgre započinju u sredini okruglog jajeta i nastaje mnogojezgreni zametak. Nakon otprilike pet dioba dijelovi stanice počinju migrirati prema periferiji. Zatim dolazi do dodatnih dioba, nakupljanja i tvorbe blastoderma na hemisferi jajeta (Schwager i sur. 2015), a blastopor nastaje u središtu jajeta tijekom gastrulacije i invaginacijskog procesa. Blastopor je otvor preko kojeg šupljina gastrule prima podražaje (Sampaolo 2016). Nakon što se blastopor zatvori, kumulus, nakupina mezenhimskih stanica u sredini zametnog (germinalnog) diska, migrira ispod ektodermalnog sloja stanica prema periferiji (Schwager i sur. 2015). Mezenhim je totipotentno tkivo embrija u razvoju te su njegove stanice odgovorne za stvaranje specijaliziranog tkiva (McMillan i sur. 2018). Štoviše, mezenhim je vezivno tkivo primarno nastalo iz mezoderma, s rahlo povezanim ili raštrkanim stanicama koje ne stvaraju odvojeni sloj (Maggenti i sur. 2005). Navedeni proces razlučuje dorzoventralnu os i započinje transformaciju zametnog diska u germinalni pojas (Slika 2). Slijedi sekvencijalno dodavanje segmenata (kolutića) koji nastaju u posteriornoj zoni rasta (teloblastički rast tijela). Istovremeno s razvojem kolutića duž anteriorno-posteriorne osi nastaje živčani sustav. U kasnijim fazama razvoja embrija, dolazi do inverzije gdje embrij okruži žumanjak i unutarnje organe kao npr. srce, probavni sustav i mozak.



Slika 2. Razvoj i morfologija pauka *Parasteatoda tepidariorum*.

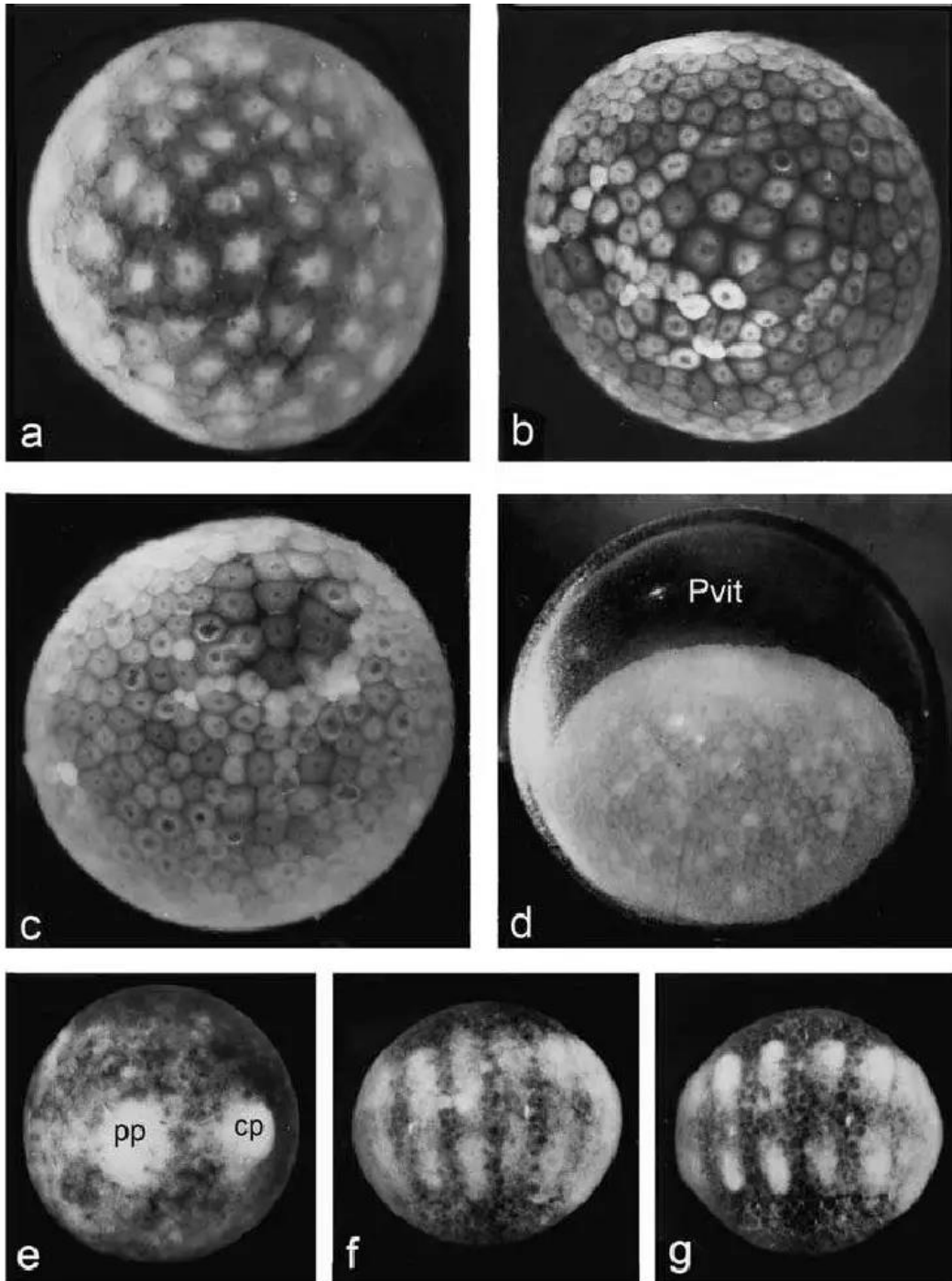
(Schwager i sur. 2015)

Do trenutka izlijeganja cijeli razvojni proces traje otprilike osam dana kod temperature od 25°C, a dvanaest tjedana da bi pauci dosegli spolnu zrelost, uključujući pet presvlačenja za mužjake i do sedam za ženke. Za istraživanja embriogeneze ovih paukova, embriji svih stadija mogu se fiksirati i hibridizirati *in situ*. Tako npr. mogu im se obojiti antitijela kako bi se proučavala mRNA i ekspresija proteina. Nadalje, rad njihovih gena se može proučavati kroz RNA interferenciju (RNAi) (Schwager i sur. 2015). RNAi je uključena u gensku regulaciju vezanu za specifične sekvence, koju pokreće uvođenje dvolančane RNA (dsRNA) i rezultira inhibicijom translacije ili represijom transkripcije (Saurabh i sur. 2014). Dvolančana RNA ubrizgana u odrasle ženke rezultira utišanjem ekspresije jednog ili više gena (*knockdown* efekt) u nekoliko kokona. Ubrizgavanjem dsRNA u jednu stanicu embrija dok je u staničnoj fazi od ukupno 16 do 32 stanice dovodi do nastanka klonova kojima nedostaje pravilna funkcija gena.

Dostupnost transkriptomičnih sekvenca i, u budućnosti, sekvenca cijelog genoma omogućilo bi korištenje alata za manipulaciju genoma *P. tepidariorum* za bolje proučavanje genske regulacije tijekom njegove embriogeneze (Schwager i sur. 2015).

4.2 EMBRIOGENEZA NAKON NASTANKA ZIGOTE

Zigota započinje fazu mitotskih dioba koja se naziva brazdanje. Nekoliko sati nakon oplodnje mogu se uočiti dvije jezgre koje se kreću od središta jaja prema periferiji; prave stanične membrane još nisu formirane. U isto vrijeme, kortikalna plazma se dijeli u mnogo poligonalnih dijelova (Slika 3) (Foelix 2011). Korteks je tanka mreža poprečno vezanog aktina odmah ispod plazma membrane stanice (Salbreux i sur. 2012). Kad su se dvije jezgre tijekom brazdanja podijelile dodatnih četiri puta (kod pauka roda *Agelena* to se dogodi dvadeset i četiri sata nakon što se jaje izleglo), sve trideset i dvije jezgre su se pomaknule prema periferiji. Nakon još tri jezgrene diobe, svaka jezgra sjedinjuje se s četiri do osam dijelova kortikalne citoplazme te nastaju velike, spljoštene stanice. Trideset i pet sati nakon izlijeganja, tanki blastoderm se formirao procesom “površinskog brazdanja”, jer cijela žumanjčana masa, koja se ne dijeli, nakuplja se u središtu embrija. U tom stadiju zametak se naziva blastula. Zrnca žumanjka potonu na dno blastule i za sobom ostavljaju šupljinu odnosno blastocel, koji je ispunjen perivitelinskom tekućinom (Slika 3). Sljedeća etapa razvoja obilježena je kontrakcijom blastule (50-55 sati), koja uključuje prijenos perivitelinske tekućine prema van, tako da se blastoderm smjesti na vrh žumanjčane mase (Foelix 2011).



Slika 3. Rane faze zametka pauka *Agelena labyrinthica*. (a) U kortikalnoj plazmi razmiču se stanice brazde (30 sati). (b) Blastula prije kontrahiranja (48 sati). (c) Blastula nakon kontrakcije. (d) Optički presjek blastule tarantule *Ischnothele*. Pvit=perivitelinski prostor. (e) Formacija primitivne ploče (pp) i kumulusa (cp) (100 sati). (f) Početak segmentacije prosome (150 sati). (g) Početne izrasline četiri para nogu (160 sati). (Foelix 2011)

4.3 PRIMJER: *Parasteatoda japonica*

Sve naprednije tehnologije fotografije koriste u otkrivanju procesa brazdanja; kod pauka kroz transmisijsko elektronsko mikroskpiranje (TEM) i recentnija jednostanična cjepiva. U vrste *Parasteatoda japonica*, bliskoj prethodno opisanoj *P. tepidariorum*, prve četiri diobe oplodene jajne stanice događaju se istovremeno te je embrij sincitijalan. Na površini jajeta citoplazma oko jezgre spojena je tankim nitima s periplazmom. Niti se u obliku stupa formiraju uz nakupine žumanjka i s površine uz njih se invaginira stanična membrana. Kad se embrij sastoji od šesnaest stanica, stanične membrane se spoje i tvore blastomere koje migriraju na površinu embrija. Kanayama i sur. (2010) su potvrdili navedene rezultate kod vrste *P. tepidariorum* metodom ubrizgavanja fluorescentne boje u površinsku periplazmu embrija od šesnaest stanica. Boja se nije prenijela u susjedna područja te se samo može naći u stanicama kćerima i u injektiranoj stanici (Schwager i sur. 2015).

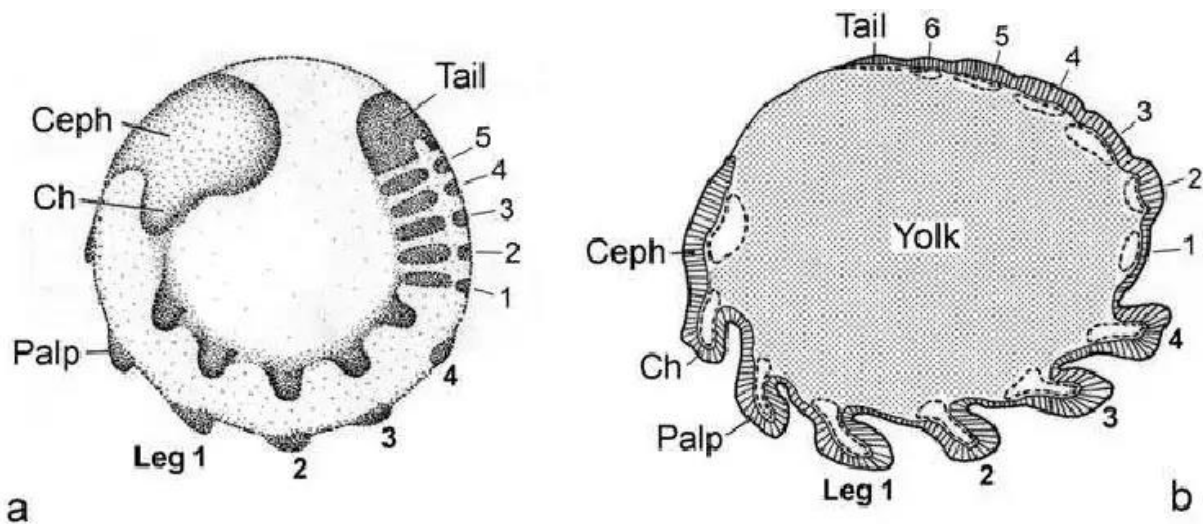
4.4 METAMERNI STADIJ

Polarnost embrija postaje jasnija odmah nakon kontrakcije blastule, kada jedna strana zaravnjenog blastoderma postane stupasti epitel. Postupno nastaje i germinalni disk, koji se sastoji od manjih stanica (oko 75 sati nakon izlijeganja jajeta). Deset sati kasnije pojavljuje se mala udubina blastopora u središtu zametnog diska. Na tom mjestu događa se migracija mezendrodermalnih stanica u unutrašnjost (gastrulacija). Područje koje prekrivaju mezodermalne stanice naziva se primitivna ploča (Slika 3 pod e). Primitivna ploča je u početku ravna, ali ubrzo jedan dio se ispupči i nastaje kumulus (nakon 100 sati). Ovo vjerojatno prikazuje centar organizacije za formiranje dorzoventralne osi embrija. Kumulus se postepeno primiče krajevima zametnog diska. Tijekom tog događaja primitivna ploča se već sastoji od nekoliko slojeva stanica jer je mezoderm u potpunosti migrirao u unutrašnjost. Između kumulusa i primitivne ploče nalazi se područje tankih stanica koje se naziva dorzalno polje. Taj dio gastrule se lateralno povećava, a kumulus se smanjuje i nestaje (130 sati nakon oplodnje) (Foelix 2011).

Kumulus je nakupina mezenhimskih stanica u pauka koja migrira sa središta germinalnog diska prema rubu i tako razbija radialnu simetriju embrija te uspostavlja dorzoventralnu simetriju. Nomenklatura kumulusa je zbunjujuća u klasičnoj literaturi kliještara jer migrirajuća

grupa stanica nastala iz blastopora i sam blastopor tvore bijelu, malo ispupčenu “kumulusnu” strukturu (lat. *cumulus* - naslaga ili gomila). Zato se klasična literatura mora pažljivo čitati zbog krivog označavanja blastopora kao pravog kumulusa. Funkciju kumulusa kao organizacijskog mjesta prvi je otkrio Holm (1952) kroz kauterizaciju i transplantaciju kumulusnog materijala u embrijima pauka *Agelena labyrinthica* (Schwager i sur 2015). Kumulus se prividno ponaša kao mjesto organizacije jer, ako se izvadi, neće nastati dorzalno polje te nakon njega germinalna vrpca. Tu hipotezu ne potvrđuju eksperimenti u kojima su embrijima pauka uništeni kumuli rendgenskim zrakama i ti pauci se na kraju normalno razvijaju. Možda dolazi do toga jer neke endodermalne stanice kumulusa prežive radijaciju i dalje mogu regulirati razvoj embrija.

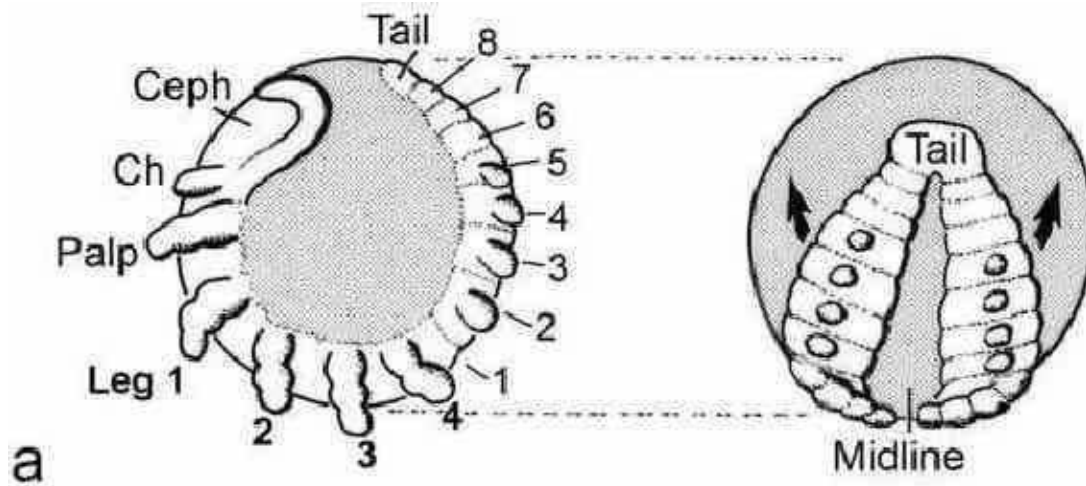
Kada se dorzalno polje proširilo toliko da prekriva polovicu embrija (180 stupnjeva), prvi znaci segmentacije se pojavljuju u obliku dvije ili tri koncentrične brazde oko blastopora (Slika 3 pod f). Nakon otprilike 150 sati, germinalni disk se proširuje u germinalnu vrpcu, koja se sastoji od reznja glave i repa i pet metamernih dijelova (somiti) koji predstavljaju segmente pedipalpa i nogu. Na reznju glave nastaje dodatan segment, a repni reznj se razdvaja i stvara prvi abdominalni segment. Otprilike u isto vrijeme počinju se vidjeti naznake ekstremiteta kao nježna ispupčenja prosomalnih segmenata. Nešto kasnije (170-200 sati), slična pupoljasta zadebljanja nastaju na abdominalnim segmentima (Slika 3 pod g). Dok prosomalni segmenti nastaju sinkronizirano, abdominalni nastaju jedan za drugim na kaudalnom kraju embrija. Sinkronizirani nastanak tjelesnih segmenata zajednički je kukcima i paucima, stoga se može zaključiti da je to vjerojatno filogenetski naslijeđena osobina. Adiciju opistosomalnih segmenata kontroliraju *Delta-Notch* geni čiji signali dolaze iz regije blastopora. Unutar embrija, celomske šupljine nastaju kada se mezoderm razdvoji (Slika 4). Stanice koje ovijaju navedenu šupljinu kasnije diferenciraju u mišićne stanice.



Slika 4. (a) Germinalna vrpca netom prije inverzije (*Cupiennius salei*, 130 sati). Abdomen je jasno segmentiran (brojevi 1 do 5). Na prosomi se diferenciraju tjelesni privjesci. Ceph = režanj glave, Ch = kliješta. (b) Longitudinalni presjek embrija kratko nakon inverzije (*Agelena labyrinthica*). Primjećuju se metamerne celomske šupljine (označene isprekidanim crtama). (Foelix 2011)

4.5 INVERZIJA EMBRIJA

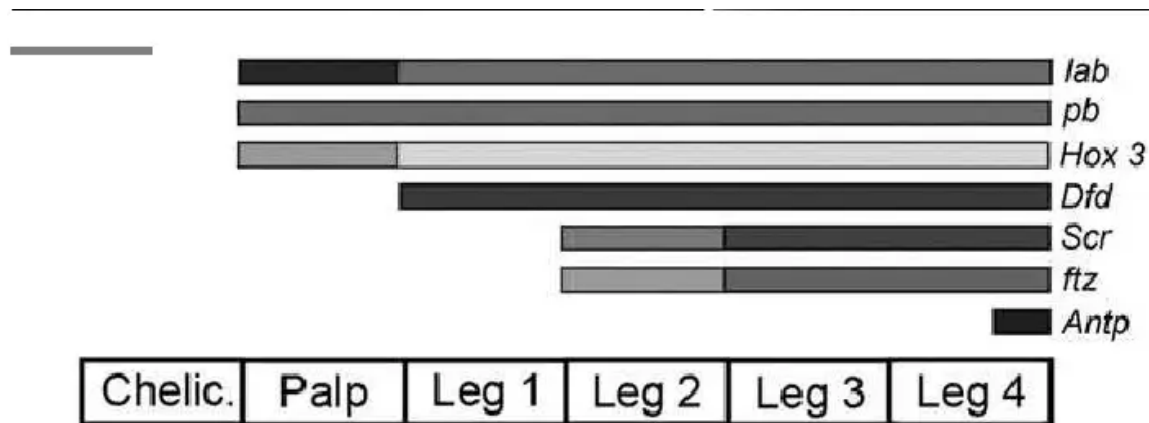
Kada germinalna vrpca dosegne svoju najveću duljinu tako da se režnjevi glave i repa gotovo dodiruju (deseti dan), longitudinalna brazda se pojavi u sredini vrpce (Slika 4 i 5). Ta središnja brazda postaje sve šira i polovice vrpce se lateralno razdvajaju, opet, izlažući žumanjak površini jajeta. Rubovi embrija šire se lateralno dok se ne spoje na mjestu dorzalne središnje linije; Na taj način prijašnja konveksna germinalna vrpca postaje ravna te se uvija u suprotnom smjeru (inverzija).



Slika 5. Središnja brazda = midline
(Foelix 2011)

U nekih primitivnih paukova (Mesothelae i nekoliko Orthognatha), embrij se razvija bez procesa inverzije. Tijekom ranih razvojnih faza nastaje postabdomen koji se sastoji od devet segmenata. Oštro je savinut prema ventralnoj strani i u ovom stadiju embrij veoma liči primitivnim paučnjacima (npr. škorpionima). Inverzija je tipična kod većine araneomorfnih embrija i smatra se evolucijski naprednijim razvojnim oblikom.

Tjelesni privjesci koje čine pedipalpe i noge u početku imaju samo dva članka, ali se oni ubrzo podijele u četiri te zatim šest ili sedam članaka jednake duljine. Malo se zna o genima koji kontroliraju segmentaciju nogu, ali nekoliko gena uključenih u razvoj nogu jest izolirano. Kao i kod nogu kukaca, ključnu ulogu igraju *Hox* geni (Slika 6) i stariji *Notch* geni.



Slika 6. Primjeri *Hox* gena koji određuju izgled kolutića i morfologiju tjelesnih privjesaka. Primjećuje se zapanjujuća ekspresija tih gena (tamno obojenje = jaka ekspresija, svijetlo obojenje = slaba ekspresija). Kliješta se razvijaju bez *Hox* gena, ali *Deformed* (*Dfd*) se eksprimira u svim nogama.

(Foelix 2011)

Uzorak ekspresije gena sličan je u nogu i u pedipalpa, ali drukčiji kod dijelova usta (kliješta) i opistosomalnih nastavaka. Signalni put Notch gena važan je kod člankonožaca, ali postoji i u kralježnjaka. Stoga se čini da je uloga tog signalnog puta u formaciji segmenata zajednička paucima i kralježnjacima.

Anteriorni ekstremiteti abdomena se smanjuju i razmiču. Invaginacija drugog i trećeg para abdominalnih kolutića predstavlja buduće lepezaste i cjevaste uzdušnice. Idući par ekstremiteta, na 4. i 5. kolutiću, pomiče se prema posteriornom kraju embrija i stanice se diferenciraju u predljlive bradavice.

Nježna konstrikcija prvih abdominalnih kolutića daje naznake granice između prosome i opistosome. U početku kolutići embrija se jasno razlikuju, ali kroz razvoj te razlike se sve manje očituju. Kod juvenilnih jedinki abdominalna kolutićavost se još uvijek može vidjeti, ili direktno u obliku nježnih brazda ili indirektno u obliku uzorka abdominalnih dlaka ili vezanosti mišića.

Tipični oblik paukovog tijela nastaje na kraju procesa inverzije. Termin kojim neki autori nazivaju embrij u tom stadiju je “prelarva” odnosno predličinka. Embrij pauka ima veliku sposobnost regeneracije, barem dok ne započne segmentacija. Čak i gubitak polovice embrija može se tolerirati, i nastaje normalan embrij (Foelix 2011).

4.6 RAZVOJ UNUTARNJIH ORGANA

Većina organa se razvije tijekom stadija ličinke od stanica triju zametnih slojeva. Živčani sustav, osjetilni organi, dišni organi (uzdušnice), otrovne žlijezde, predljive žlijezde, prednji (stomodeum) i stražnji (proctodeum) dijelovi probavila razvijaju se iz ektoderma. Mezoderm diferencira u miškulaturu, krvne žile, ekskretorne žlijezde i reproduktivne organe. Iz endoderma nastaje srednji (mesentron) dio probavila i Malpighijeve cjevčice.

4.7 RAZVOJ ŽIVČANOG SUSTAVA

Živčani sustav nastaje iz medijalnog ektodermalnog zadebljanja koji liči na jastuk. Neuroblasti se skupe u svakom pojedinom kolutiću i tvore ganglije koji tonu u unutrašnjost embrija, tvoreći koherentnu masu živčanog tkiva. Svi abdominalni gangliji migriraju u prosomu. Tamo se spajaju s ganglijima ekstremiteta i tvore veliki podždrijelni ganglij (Foelix 2011).

Anteriorni dio germinalne vrpce prije diferencijacije sastoji se od predkležtanane regije, kolutića kliješta i kolutića pedipalpa. Predkležtanu regiju tvore dva velika predkležtanana režnja te između njih rudimentarni usni otvor (stomodeum). Navedeni predkležtanani režnjevi kasnije se dijele te čine protocerebrum i optičke režnjeve (Wolff 2011).

Neurogeneza u pauka (i bodljaša) započinje u centralnom ventralnom ektodermu. U svakom hemisegmentu nalazi se 30 grupa neuralnih prekursora koji liče na bocu i tvore mjesta internalizacije stanica (tj. invaginacije). Za razliku od kukaca i rakova, neuroblasti (živčane matične stanice) nisu uključeni u neurogenezu kliještara. Zbog tih razlika s obzirom na Tetraconata (Pancrustacea) i sličnosti s Myriapoda (stonoge), smatra se da je takav način neurogeneze došao od predaka člankonožaca (Schwager i sur. 2015).

Istraživanje ekspresije gena tijekom neurogeneze u kliještara pripomoglo je u općenitom razumijevanju evolucije i razvoja člankonožaca. U člankonožaca *achaete scute* kompleks je važan u ranim stadijima neurogeneze. Pokazano je da paukov homologni gen *ASH1* ima sličnu funkciju tijekom formiranja živčanih stanica prekursora kao i kod rakova i kukaca. Štoviše, signali Delta-Notch odlučuju o broju živčanog prekursora kroz lateralnu inhibiciju kod člankonožaca, i geni odgovorni za uzorke rasporeda živaca su također donekle konzervirani. Na primjer *en* i *gooseberry* su uključeni u organizaciju ektoderma u kliještara, stonoga, rakova

i šesteronožaca. Zanimljivo je što su promjene u ekspresiji *Hox* gena tijekom razvoja živčanog sustava povezane s promjenama u ekspresiji *Hox* gena koji se nalaze uz anteriorno-posteriornu os. Te promjene u neurologiji i morfologiji segmenta zbog *Hox* gena možda su pomogle da tjelesni privjesci kroz evoluciju razviju osjetilnu sposobnost. Iako neki geni imaju uvijek istu ulogu tijekom neurogeneze, neki su se odvojili. Na primjer, u pauka *Cupiennius salei* i *Parasteatoda tepidariorum*, gen *Netrins* pokazuje elemente konzervirane funkcije u vođenju aksona koji povezuju dijelove živčanog sustava uz ventralnu os i u kukaca i rakova. Iako, u *C. salei*, *Netrins* možda i pomaže u diferencijaciji aksona ljestvičavog živčanog sustava pomoću kratko-dometnih adhesivnih (ljepljivih) interakcija između stanica koje oblažu sustav i živčanih stanica prekursora (Schwager i sur. 2015).

4.8 RAZVOJ RESPIRATORNIH ORGANA

Arachnopolmonata (Scorpiones, Thelyphonida, Schizomida, Amblypigi i Aranea) imaju različit broj sparenih lepezastih uzdušnica. Evolucijski stariji pauzi (Mesothelae, Mygalomorphae i većina Paleocribelata) imaju dva para lepezastih uzdušnica, ali u labidognatha (Araneomorphae), posteriorni par je modificiran u cjevaste uzdušnice. Razvoj paukovih (i škorpionovih) lepezastih uzdušnica je uniformno, prvo postanu vidljive kao ektodermalna invaginacija posteriornog kraja opistosomalnog segmenta. Ta invaginacija se zatim širi, tvoreći pulmonalnu šupljinu, dok pupoljaste izrasline udova ulaze u ektoderm segmenta.

Respiratorni sustav u obliku cjevastih uzdušnica imaju krpelji, grinje, pseudoškorpioni, Solifugae, Opiliones, Ricinulei, a cjevaste uzdušnice spojene s jednim parom lepezastih uzdušnica ima većina araneomorfnih pauka. U pauka cjevaste uzdušnice se nalaze na trećem opistosomalnom kolutiću, iza anteriornog para lepezastih uzdušnica, i vidljive su kao stigme (otvori), u blizini prednjih bradavica. Općenito, stigma vodi u atrij gdje se pojavljuju dvije lateralne i dvije središnje cjevaste uzdušnice. Lateralne su spojene sa drugim parom lepezastih uzdušnica, središnje započinju na muskulaturnim umetcima koji postanu šuplji i funkcioniraju kao respiratorni organi. Uzdušnice u pauka imaju otvorene krajeve i u direktnom su kontaktu s hemolimfom koja dovodi kisik do organa. Smještaj i širina cjevastih uzdušnica nije uniformna kao kod lepezastih i jako varira među vrstama. Mogu se nalaziti isključivo u opistosomi ili čak biti jako razgranate kroz prosomu. U pauka, cjevaste uzdušnice smatraju se evolucijski

naprednijima jer lepezaste uzdušnice nisu nađene u evolucijski starijim paucima. Simultani *knockdown* više posteriornih *Hox* gena rezultira u transformaciji lepezastih uzdušnica (i moguće i cjevastih) u izrasline u obliku nogu u pauka *P. tepidariorum*, potvrđujući homolognost parnih respiratornih organa i prosomalnih privjesaka u tetrapulmonatnim paučnjacima (Schwager i sur. 2015).

4.9 RAZVOJ TJELESNIH PRIVJESAKA

Prosoma kliještara se sastoji od evolucijski konzerviranih tagmi što se vidi iz kolutićavog rasporeda tjelesnih privjesaka. U drugim potkoljenima člankonožaca, geni kao *Dll*, *homothorax* (*hth*), *extradenticle* (*exd*) i *dachshund* (*dac*) su potrebni za nastanak tjelesnih privjesaka te se pokazalo da su potrebni i u kliještara. Za razvoj svih privjesaka potreban je *Dll*. *Knockdown* ekspresije ovog gena inhibira razvoj izraslina udova u pauka, grinja i lažipauka. Tijekom evolucije pauka izgleda da je došlo do promjene od primitivnih kliješta koja se sastoje od tri članka kao kod lažipauka, bodljaša i Pycnogonida na kliješta sastavljena samo od dva članka. Zanimljivo, ekspresija *dac* u prednjoj regiji lažipauka *Phalangium opilio* nije nađena u paučnjaka koji imaju kliješta od dva članka, što sugerira ulogu ovog gena u tranziciji od tri članka kliješta na dva. To se slaže s hipotezom jer u slučaju *knockdown-a* ekspresije *dac* gena u *P. opilio* vidi se da je gen potreban za razvoj prvog segmenta kliješta (Schwager i sur. 2015).

4.10 RAZVOJ PROBAVNOG SUSTAVA

Intersegmentalne membrane stvaraju brazde na abdominalnoj masi žumanjka, dijele se i tvore oblik budućih probavnih divertikula. Središnja os embrija ostaje nesegmentirana i na tom mjestu nastat će žljezdani dio probavnog trakta. Prednji i stražnji dio probavila su ektodermalne invaginacije i zato posjeduju kutikularan sloj. Spoj tri nezavisno nastalih dijelova probavila se događa tek nakon što se pauk izlegne. Kod vrsta roda *Agelena*, mladi izlaze iz jajeta tek nakon dva tjedna poslije polaganja. Posebni kutikularni zubići koji se nalaze na osnovi ličinačkih pedipalpa, pomažu pri izlasku iz horiona. Moguće je da postoje privremene žlijezde koje probijaju membranu jajeta. Tijekom izlaska iz navedenih membrana, mali pauk se po prvi puta presvlači.

4.11 PRVO PRESVLAČENJE

Ontogenija pauka se sastoji od tri dijela: razdoblje embrija, ličinke i nimfe-imaga. Embrionalno razdoblje uključuje razvoj od oplodnje jajeta pa sve dok pauk ne dobije svoj tipični oblik tijela. Tijekom razdoblja predličinke i ličinke, određene morfološke karakteristike nedostaju i zato se ta razdoblja nazivaju “nedovršenim stadijima”. Ličinke se ne mogu hraniti same i preživljavaju na račun svoje žumanjčane zalihe. Tek su u stadiju nimfe tj. imaga svi organi prisutni te se pauci mogu brinuti sami za sebe. Imago se razlikuje od nimfe (odnosno juvenilne jedinke) time što je spolno zreo. Svi stadiji od predličinke do odrasle jedinke su razdvojeni procesom presvlačenja. Jedinke raste samo tijekom presvlačenja (odnosno između dva stadija) i rast se događa u gradiranim koracima (Foelix 2011).

5. LITERATURA

- Foelix R, 2011. Biology of spiders. Oxford University Press, New York, str. 3-4, str. 112-113, str. 262-270, str. 327-329, str 334.
- Morley E, Robert D, 2018. Electric Fields Elicit Ballooning in Spiders. Cell Press, *Current Biology* - [https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822\(18\)30693-6](https://www.cell.com/current-biology/fulltext/S0960-9822(18)30693-6)
- Jackson R, Li D, Fijn N, Barrion A, 1998. Predator–Prey Interactions Between Aggressive-Mimic Jumping Spiders (Salticidae) and Araneophagic Spitting Spiders (Scytodidae) from the Philippines. Kluwer Academic/Plenum Publishers, *Journal of Insect Behavior* - <https://bit.ly/2lYtIPY>
- Nyffeler M, Edwards G, Krysko K, 2017. A vertebrate-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Florida, USA, *Journal of Spiders* - http://americanarachnology.org/JoA_free/JoA_v45_n2/ arac-45-2-238.pdf
- Nyffeler M, Knörnschild M, 2013. Bat Predation by Spiders. *Plos Biology* - <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0058120>
- Katušić L, 2017. Pauci Hrvatske i Analiza Okolišne Uvjetovanosti Njihove Rasprostranjenosti. Sveučilište u Zagrebu, str. 13.
- Otto J, Hill D, 2012. Notes on Maratus Karsch 1878 and related jumping spiders from Australia, with five new species (Araneae: Salticidae: Euophryinae). *Peckhamia* - http://peckhamia.com/peckhamia/PECKHAMIA_103.1.pdf
- Schwager, E. E., Schönauer, A., Leite, D. J., Sharma, P. P., McGregor, A. P. (2015). Chelicerata. In: Wanninger A. (Ed.) *Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates 3*. Springer, Vienna, str. 113-115, str. 117-118, str. 120-121, str. 125, str. 127. <https://www.britannica.com/science/blastopore>
- McMillan D, Harris J, 2018. Connective Tissues. *An Atlas of Comparative Vertebrate Histology* - <https://www.sciencedirect.com/topics/neuroscience/mesenchyme>
- Maggenti A, Gardner S, 2005. *Online Dictionary of Invertebrate Zoology* - <https://digitalcommons.unl.edu/onlinedictinvertezoology/>
- Saurabh S, Vidyarthi A, Prasad D, 2014. RNA interference: concept to reality in crop improvement. *Planta* - <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00425-013-2019-5>
- Salbreux G, Charras G, Paluch E, 2012. Actin cortex mechanics and cellular morphogenesis. *Trends in Cell Biology* - <https://doi.org/10.1016/j.tcb.2012.07.001>

Wolff C, Hilbrant M, 2011. The embryonic development of the central American wandering spider *Cupiennius salei*. *Frontiers in Zoology* - <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3141654/>

6. SAŽETAK

Pauci spadaju u red Araneae te se mogu naći u gotovo svim staništima svijeta, od zraka pa do naših stanova i kuća. Zbog svoje brojnosti najčešće ne spadaju u ugrožene vrste. Jednostavno se uzgajaju te su pogodni za znanstvena istraživanja.

U ovom radu izložen je kratki pregled embriogeneze pauka, od oplodnje do prvog presvlačenja. Navedena su dva primjera, *Parasteatoda tepidariorum* i *P. japonica* te se detaljnije predstavlja metamerni stadij te inverzija embrija i razvoj živčanog, dišnog, probavnog sustava i tjelesnih privjesaka.

7. SUMMARY

Spiders belong to the order Araneae and can be found in almost all habitats, from the aerial heights to a man's home. Because of their abundant numbers, spiders usually don't fall into the category of endangered species. They are easily bred and suitable for scientific research.

In this paper, a short review of spider embryology has been presented, starting with fertilization and ending with the first molt. Two examples have been listed: *Parasteatoda tepidariorum* and *P. japonica* as well as the metameric phase, embryo inversion and the development of the nervous, respiratory, digestive system and the appendages.