Presvlačenje člankonošaca (Arthropoda)

Lesjak, Maja

Undergraduate thesis / Završni rad

2015

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **Josip Juraj Strossmayer University of Osijek, Department of biology / Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku, Odjel za biologiju**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:181:047213

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**

ODJEL ZA BIOLOGIJU
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Repository / Repozitorij:

Repository of Department of biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

zir.nsk.hr

dabar
DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

Odjel za biologiju

Preddiplomski studij biologije

Maja Lesjak

PRESVLAČENJE ČLANKONOŽACA (ARTHROPODA)

Završni rad

Mentor: Dr. sc. Dubravka Čerba, doc.

Osijek, 2015.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA
Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku
Odjel za biologiju
Završni rad
Preddiplomski sveučilišni studij Biologija
Znanstveno područje: Prirodne znanosti
Znanstveno polje: Biologija

PRESVLAČENJE ČLANKONOŽACA (ARTHROPODA)

Maja Lesjak

Rad je izrađen na Zavodu za ekologiju voda, Odjel za biologiju
Mentor: Dr. sc. *Dubravka Čerba***, doc.**

Kratak sažetak završnog rada

Integumentni sustav člankonožaca sastoji se od čvrstog hitinsko-proteinskog egzoskeleta koji tijelu pruža potporu, zaštitu od mehaničkih ozljeda te sprječava ulazak patogena, no usprkos pozitivnim funkcionalnim svojstvima koje pruža, egzoskelet ograničava rast člankonožaca. Razdoblje kada člankonošci mogu rasti je za vrijeme presvlačenja kutikule, procesa koji je nazvan ekdisis.

Broj stranica: 18
Broj slika: 12
Broj literaturnih navoda: 22
Web izvor: 4
Jezik izvornika: hrvatski
Ključne riječi: egzoskelet, ekdisis, hitin, mineralizacija
Rad je pohranjen u knjižnici Odjela za biologiju Sveučilišta Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku i u Nacionalnoj sveučilišnoj knjižnici u Zagrebu, u elektroničkom obliku, te je objavljen na web stranici Odjela za biologiju.

BASIC DOCUMENTATION CARD

Josip Juraj Strossmayer University of Osijek

Department of Biology

Bachelor's thesis

Undergraduate university study programme in Biology

Scientific Area: Natural science

Scientific Field: Biology

ECDYSIS OF ARTHROPODS (ARTHROPODA)

Maja Lesjak

Thesis performed at the Subdepartment of Water Ecology, Department of Biology

Supervisor: Dr. *Dubravka Čerba***, Assist. Prof.**

Short abstract

Integumentary system of arthropods consists of chitinous exoskeleton that provides support, protection against mechanical damage and prevents the entry of pathogens, but despite the positive functional features provided, exoskeleton limits the growth of arthropods. The period when arthropods can grow is during process called ecdysis.

Number of pages: 18

Number of figures: 12

Number of references: 22

Web source: 4

Original in: Croatian

Key words: exoskeleton, ecdysis, chitin, mineralization

Thesis deposited in the Library of Department of Biology, Josip Juraj Strossmayer University of Osijek and in the National university library in Zagreb in electronic form.

SADRŽAJ

1. UVOD 1

2. OSNOVNI DIO

2.1. INTEGUMENTNI SUSTAV 2

2.1.1. GRAĐA KUTIKULE 2

2.1.2. STRUKTURA HITINA 5

2.2. PRESVLAČENJE KUTIKULE KOD KUKACA (INSECTA) 7

2.3. PRESVLAČENJE KUTIKULE KOD RAKOVA (CRUSTACEA) 14

2.4. PRESVLAČENJE KUTIKULE KOD PAUČNJAKA (ARACHNIDA) 16

3. ZAKLJUČAK 18

4. LITERATURA 19

1. UVOD

Člankonošci, *Arthropoda,* predstavljaju najbrojniju i najrasprostranjeniju skupinu beskralježnjaka u svim biotopima na Zemlji. Heteronomno su segmentirani kolutićavci, čije se tijelo sastoji od: glave (caput), prsa (torax) i zatka (abdomen) u kukaca, cephalona, periona i pleona u rakova te prosome i opistomosme kod kliještara. Razred kukaca (Insecta) uz potkoljeno kliještara (Cheliceriformes) i rakova (Crustacea) uspješno koriste proces presvlačenja milijunima godina u svrhu rasta. Rast bi bio onemogućen da člankonošci periodično ne odbacuju egzoskelet. Proces u kojem oni odbacuju hitinski egzoskelet naziva se ekdisis (Miller i Harley, 1996). Odbacivanje egzoskeleta predstavlja razdoblje u kojem je organizam osjetljiv te podložan napadu patogena zbog nepokretljivosti ili teške pokretljivosti, a uzrok tome je ponovna rekonstrukcija mišićnih uporišta na novoj kutikuli. Nakon što nastane novi egzoskelet, on člankonošcima pruža brojna funkcionalna svojstva poput sprječavanja ulaska vode u tjelesnu šupljinu, napad patogena i brojna druga (Habdija i sur., 2011). Neurosekretorne stanice koje su razmještene po različitim dijelovima središnjega živčanoga sustava izgrađuju endokrini sustav pod čijom su strogom kontrolom sve promjene koje se događaju u vezi presvlačenja člankonožaca (Oštrec i Čuljak, 2005). Razdoblje nakon presvlačenja naziva se postekdisis, a uključuje proces sklerotizacije (izgradnja čvrste kutikule) i širenja nove kutikule pod utjecajem neurohormona (Habdija i sur., 2011).

Člankonošci su tijekom evolucijskog razvoja bili izloženi velikim promjenama. Najznačajnija promjena bila je nastanak egzoskeleta (višeslojne hitinsko-proteinske kutikule) kojeg luči epiderma (Oštrec i Čuljak, 2005). Epiderma je od hemocela i mišića odvojena osnovnom (bazalnom) membranom koja je građena od glikoaminoglikana, kolagena i glikoproteina. Epitelne pločaste ili cilindrične stanice grade epidermu u kojoj se nalaze i različite vrste jednostaničnih i mnogostaničnih žljezdanih stanica (voštane, uljevite, mirisne žlijezde). Ličinke kukaca koje brzo rastu imaju deblju epidermu dok je kod odraslih oblika ona vrlo tanka. Od stanica epiderme diferenciraju se trihogene stanice koje stvaraju korijen dlake. Osim žljezdanih stanica u integumentu člankonožaca možemo pronaći i razna osjetila poput kemoreceptora i mehanoreceptora, te pigmentne strukture o kojima ovisi obojenost kukaca (Habdija i sur., 2011). U kukaca razlikujemo pigmentne i strukturne boje. Boje imaju vrlo bitnu ulogu jer služe kao zaštita od djelovanja svjetla pa ih ličinke koje žive u mraku nemaju.

Površina integumenta može biti: glatka, naborana, zrnata, mrežasta, trnovita te je prekrivena različitim dlakama, čekinjama i ljuščicama (Oštrec i Čuljak, 2005).

2. OSNOVNI DIO

2.1. INTEGUMENTNI SUSTAV

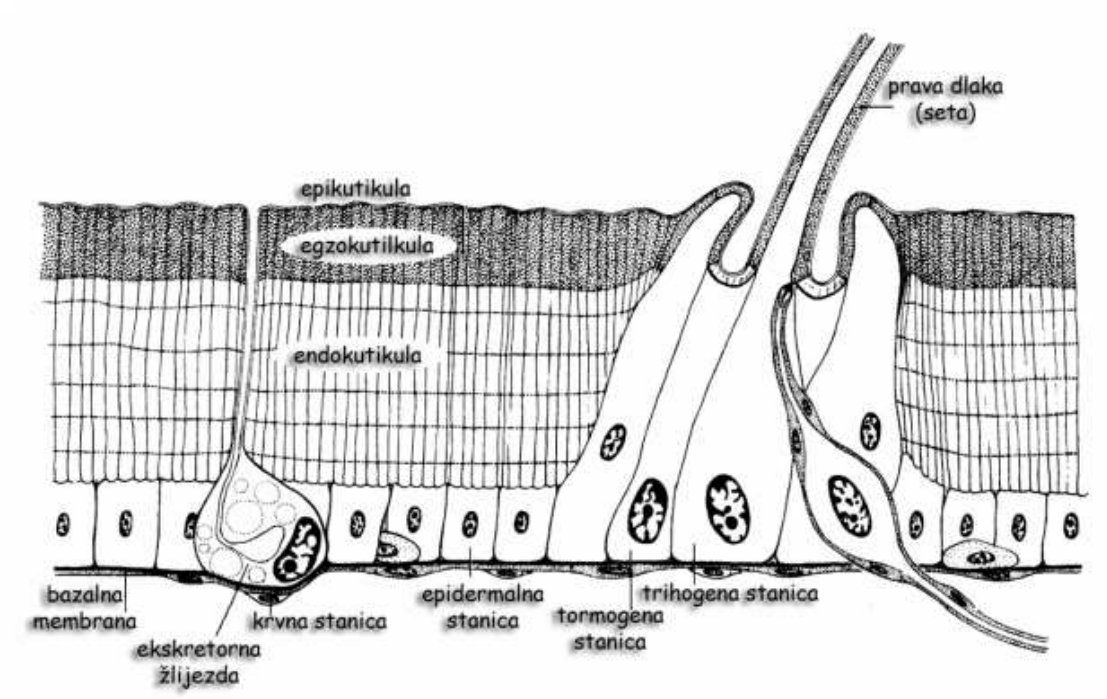
2.1.1. GRAĐA KUTIKULE

Proučavanjem fizičke i kemijske strukture kutikule otkrivena su njezina brojna funkcionalna svojstva, poput sprječavanja ulaska vode u tjelesnu šupljinu i gubitak tekućine iz tijela, zaštita tijela od mehaničkih ozljeda te obrana organizma od djelovanja ultraljubičastih zraka (Habdija i sur., 2011). Kutikula je građena od nežive tvari, izlučuje ju epiderma, a osim što prekriva tijelo kukca, ona prekriva i neke dijelove unutarnjih organa kao što su prednje i stražnje crijevo te dišne cijevi (Oštrec i Čuljak, 2005). Kutikula u kukaca izgrađena je od epikutikule (gornjeg pokrovnog sloja) i prokutikule koja se sastoji od egzokutikule, mezokutikule i endokutikule (Habdija i sur., 2011) (Slika 1.).

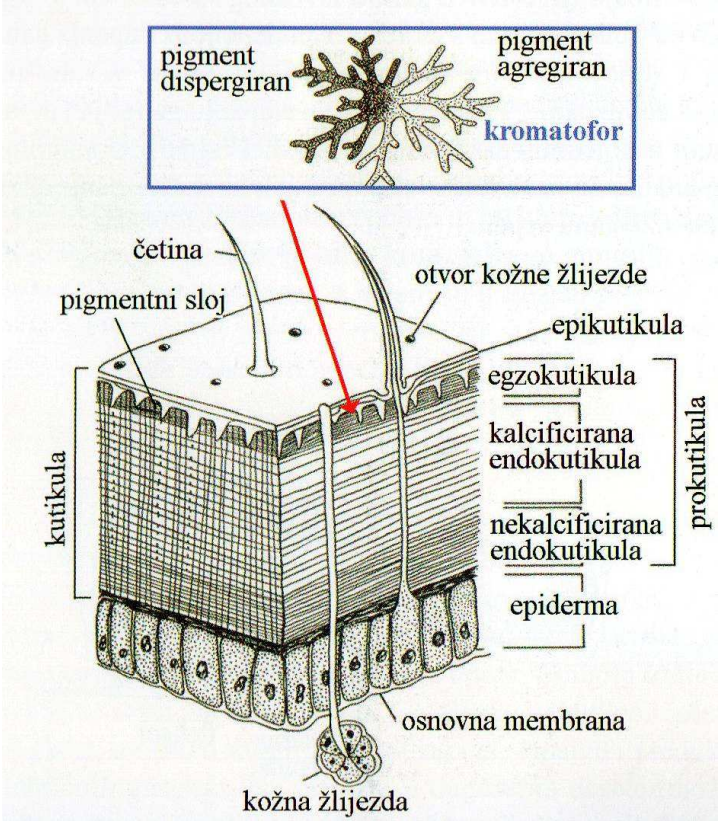
Epikutikula je vanjski sloj integumenta te prvi sloj koji se luči tijekom presvlačenja. Građena je od kutikulina (lipoproteina bjelančevinaste prirode), polifenola, zasićenih i nezasićenih ugljikovodika, masnih kiselina, alkohola, estera, ketona, sterola i aldehida. Debljina epikutikule iznosi od 0,03 do 4 mikrometra (Oštrec i Čuljak, 2005). Elektronskom mikroskopijom otkriveno je da se epikutikula sastoji od cementnog, voštanog i kutikulinskog sloja. Epidermalne stanice izlučuju cementni zaštitni sloj odmah nakon presvlačenja. Nakon cementnog sloja slijedi voštani sloj koji je građen od lipida. Lipide u voštanom sloju izlučuju eonociti koji su smješteni ispod epiderme. Oni određuju vanjska kemijska svojstva kukaca, te sprječavaju ispravanje vode iz tijela, što im omogućuju hidrofobna svojstva. Osim nabrojanih funkcija, voštani sloj sadrži feromone stoga sudjeluje u komunikaciji među kukcima. Zadnji sloj epikutikule čini kutikulinski sloj građen od kutikulina koji daje mehaničku čvrstoću kutikuli (Habdija i sur., 2011). Epikutikula je otporna prema kemijskim utjecajima, regulira transpiraciju te ima zaštitnu ulogu od ekstremnih utjecaja poput suše, vlage i temperature (Oštrec i Čuljak, 2005).

Prokutikula, sloj između epikutikule i epiderme u prosjeku se sastoji od 33% hitina i od 25-37% bjelančevina artropodina i sklerotina. Osim hitina i proteina, u sastav prokutikule ulaze i voda, lipidi, pigmenti, fenolske komponente, mineralne soli i mokraćna kiselina (Habdija i sur., 2011). Prokutikulu čini više slojeva:

a) Endokutikula je najdeblji, ali mekani i elastični sloj kutikule. U sastav endokutikule dolaze hitinske pločice koje su posložene jedna preko druge, te proteinske tvari artropodina (Oštrec i Čuljak, 2005).
b) Mezokutikula je sloj koji se nalazi između endokutikule i egzokutikule, te u njemu počinju prve faze sklerotizacije. Bjelančevina artropodin prelazi u prosklerotin koji tada prelazi u bjelančevinu sklerotin i veže se s hitinom u hitinsko-proteinski kompleks (Habdija i sur., 2011).
c) Egzokutikula je deblji sloj prokutikule, tamne boje i jasne strukture. Građena je od hitina i sklerotina koji povećava njezinu čvrstoću. U tom sloju prokutikule pronađene su i pigmentne stanice, koje kukcima daju različitu obojenost (Habdija i sur., 2011).



Slika 1. Građa integumentnog sustava kod kukaca (web 1).



Slika 2. Građa integumentnog sustava kod rakova (Habdija i sur., 2011).

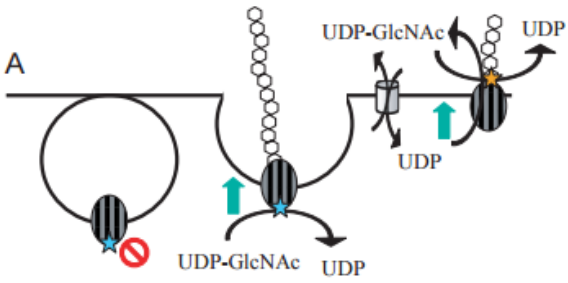
Integument kod rakova sastavljen je od kutikule ispod koje se nalazi hipoderma. Kutikula nije homogena, već se sastoji od 4 sloja: epikutikule, egzokutikule, endokutikule i membranskog sloja. Epikutikula je vanjski i najtanji sloj kutikule sastavljen od lipoproteina koji su impregnirani kalcijevim solima. Minerali u epikutikuli se nalaze u obliku kuglastih kalcitnih otoka koji su okruženi lipid-proteinskim matriksom. Egzokutikula se nalazi odmah ispod epikutikule. Sastavljena je od protein-hitinskih vlakana koja kontinuirano mijenjaju orijentaciju. Egzokutikuli čvrstoću daju mineralni kalcijevi kristali koji su rasuti između hitin-proteinskih vlakana koje su organizirane u lamele. Endokutikula je najdeblji sloj i najviše mineraliziran sloj kutikule sastavljen od horizontalno postavljenih lamela od hitin-proteinskih vlakana. Endokutikuli čvrstoću daju kalcijeve soli. Membranski sloj je unutarnji sloj koji dodiruje hipodermu te se sastoji od hitina i proteina, koji čine oko 74% organskog matriksa (Roer i Dillaman, 1984) (Slika 2.).

2.1.2. STRUKTURA HITINA

Hitin je jedan od najrasprostranjenijih amino polisaharida u prirodi. Sastavljen je od izmjeničnih N-acetilglukozaminskih ostataka, koji su povezani β-(1-4) glikozidnim vezama. Polimeri hitina formiraju mikrofibrile promjera od približno 3 nm koji su stabilizirani vodikovim vezama između amino i karbonilnih grupa. Hitinske mikrofibrile ugrađene su u proteinski matriks. Hitin je po kemijskom sastavu polimer N-acetil-β-D-glukozamina (GlcNAc) te je gravimetrijskim analizama otkriveno da čini 40% suhe tvari. Pronađen je u egzokutikuli, endokutikuli i na novo izlučenoj prokutikuli, koja još nije sklerotizirana (Merzendorfer i Zimoch, 2013). Sintetizira ga hitin sintaza (glikoziltransferaza) u apikalnim plazma membranama epidermalnih stanica. Makromolekula hitina sastoji se od 82,5% poli-N-acetilglukozamina, 12,5% poliglukozamina i 5% vode (Domjanović, 2011). Karakteristike hitina su: netopljivost u vodi, ali topljivost u mravljoj kiselini te otpornost na različite kemikalije. Hitin kutikuli daje savitljivost i mekoću te kutikula postaje čvrsta i stabilna tek u dodiru sa sklerotinom. Kod ličinki hitin je razvijen slabije, dok je kod odraslih stadija i na predjelu glave najjače razvijen (Kovačević, 1950.)

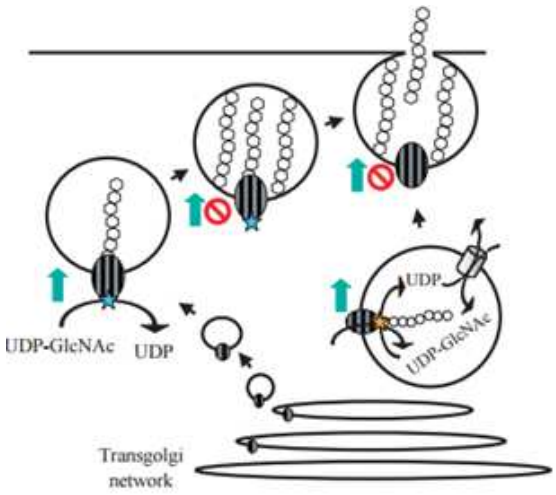
Postoje dva moguća modela sinteze hitina:

Vezikule bogate hitin sintazom transportirane su od transgolgijeve mreže do apikalne regije epitelnih stanica temeljnim sekretornim putem i zatim se stapaju s plazma membranom. Nakon stapanja s membranom, hitin sintaze su aktivirane te izlučuju hitin u ekstracelularni prostor. Plave i narančaste zvijezde ukazuju na katalitička mjesta koja su okrenuta ili prema citoplazmi ili prema ekstracelularnom prostoru (Merzendorfer i Zimoch, 2013) (Slika 3.).



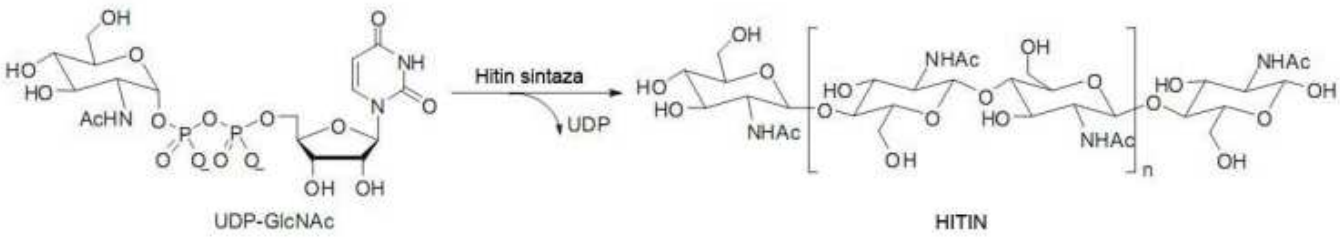
Slika 3. Prvi mogući model sinteze hitina (Merzendorfer i Zimoch, 2013).

Hitin se nalazi u lumenu specijaliziranih vezikula i nakuplja se ispod terminalne mreže, zatim se spaja s plazma membranom kad je potrebno da se hitin oslobodi. Sinteza hitina se već dogodila prije nego su se vezikule stopile s plazma membranom. Ako katalitička domena dodirne citoplazmu (plava zvijezda), početni hitinski polimeri bit će transportirani preko vezikularne membrane (Merzendorfer i Zimoch, 2013) (Slika 4.).



Slika 4. Drugi mogući model sinteze hitina (Merzendorfer i Zimoch, 2013).

Složeni biokemijski i biofizički procesi dovode do sinteze hitina (Slika 5.) koja se odvija u 3 faze: (1) mobilizacija molekula supstrata N-acetilglukozamina, (2) polimerizacija molekula N-acetilglukozamina koju kontrolira enzim hitin sintetaza i (3) prijenos nastalog amino polimera kroz membranu (Habdija i sur., 2011).



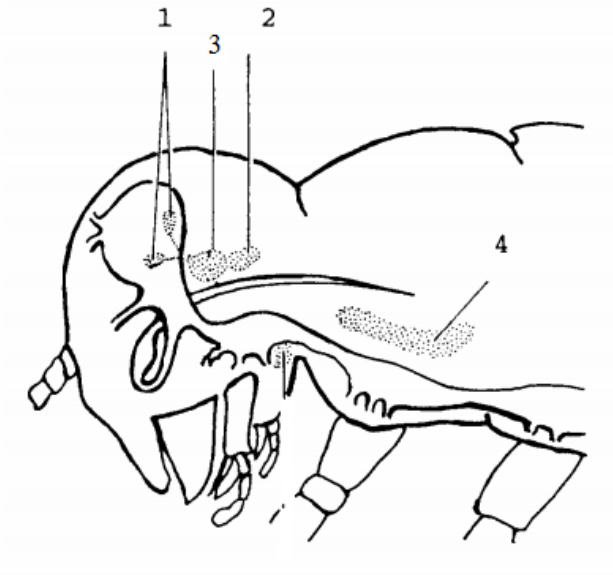
Slika 5. Sinteza hitina (Domjanović, 2011).

2.2. PRESVLAČNJE KUTIKULE KOD KUKACA (INSECTA)

U razvojnim fazama kukaca važnu ulogu ima endokrini sustav, koji izgrađuju neurosekretorne stanice (Slika 6.). One su razmještene po različitim dijelovima središnjega živčanoga sustava. Endokrinom sustavu pripadaju još i endokrine žlijezde corpora cardiaca, corpora allata, protorakalne žlijezde, ventralne žlijezde i perikardijalne žlijezde. Moždani ili aktivacijski hormon izlučuju posebne živčane stanice mozga, nazvane neurosekretornim stanicama koje su smještene u grupama i simetrično na gornjem dijelu s obje strane nadždrijelnih ganglija. Neurosekretorni elementi povezani su s endokrinim žlijezdama corpora cardiaca, corpora allata i tzv. protorakalnim žlijezdama. Radom svih žlijezda, a time i svih organa u tijelu kukaca upravlja moždani hormon te u nedostatku tog hormona javlja se dijapauza kukaca, prekid oogeneze, zastoj rada dodatnih žlijezda spolnih organa, zakržljanje corpora allata i prekid morfogeneze. Corpora allata parna je neuroendokrina žlijezda te je živcem povezana s corpora cardiacum, koji do nje dovodi neurosekrete, koji većinom potječu iz protocerebruma (Oštrec i Čuljak, 2005). Parna žlijezda koja proizvodi neurohormone i služi kao spremište za peptidne hormone nastale u mozgu naziva se corpora cardiaca. Svaka corpora cardiaca sastoji se od 6 neurosekretornih stanica (Areiza, 2014). Corpora allata sadrži i mnogobrojne žljezdane stanice koje proizvode vlastite izlučevine npr. gonadotropni hormon i juvenilni hormon (neotenin). Neurosekreti te žlijezde sudjeluju u različitim procesima izmjene tvari i razvoja. Utječu na izmjenu tvari ugljikohidrata i masti, na sintezu bjelančevina, na sintezu žumanca i njegova ulaganja u oocite te na postembrionalni razvoj (Oštrec i Čuljak, 2005). Corpora allata također utječe i na rad srca pomoću peptidnog neurohormona (Matoničkin i Erben, 1994).

Protorakalne žlijezde smještene su sa trbušne strane prvoga prsnoga kolutića. One su parne te su katkad međusobno srasle u srednjem dijelu. Pričvršćene su za tjelesnu šupljinu mišićnim snopićima, a s protorakalnim ili riječe podždrijelnim ganglijem povezane su s pomoću živaca. Izlučuju ekdison (engl. ecdyson) hormon steroidne pirode koji utječe na presvlačenje, metamorfozu, otvrdnuće kutikule i obojenost epiderme. Koncentracija ekdisona u krvnoj plazmi najviša je pred presvlačenje mladih razvojnih stadija, a djelatnost mu ovisi o količinskom odnosu prema neoteninu (Oštrec i Čuljak, 2005).

Versonove žlijezde razmještene su u epidermi ličinačkih razvojnih stadija. One izlučuju egzuvijalnu tekućinu koja ispunjava prostor između kutikule i epiderme te ličinkama olakšava presvlačenje, odnosno odbacivanje stare kutikule (Oštrec i Čuljak, 2005).



Slika 6. Shematki prikaz: 1 - neurokeskretornih središta u mozgu, 2 - corpora allata, 3 - corpora cardiaca, 4 -protorakalna žlijezda (Matonički i Erben, 1994).

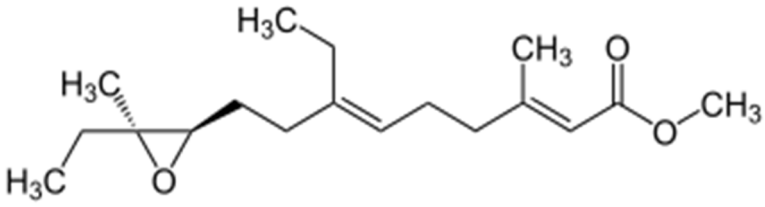
Hormoni koji utječu na preobrazbu ili metamorfozu su: a) moždani (aktivacijski) hormon, koji stvaraju neurosekretorne stanice mozga, b) juvenilni hormon (neotenin), koji nastaje u edokrinoj žlijezdi corpora allata te c) hormon presvlačenja (ekdison), koji izlučuju protorakalne žlijezde.

a) Moždani (aktivacijski) hormon

Moždani hormon, nazivan i hormon porasta ima utjecaj na sve važnije životne funkcije tijekom razvoja kukaca, na metabolizam, sekreciju i dr. Mjesto djelovanja moždanog hormona jesu protorakalne žlijezde, preko kojih izaziva presvlačenje i metamorfozu, stimulira žlijezdu corpora allata, kontrolira dijapauzu, a ima i utjecaj na razvoj jajnika neizravno stimulacijom žlijezde corpora allata ili izravnim djelovanjem na jaja (Oštrec i Čuljak, 2005).

b) Juvenilni ili inhibitorni hormon (neotenin)

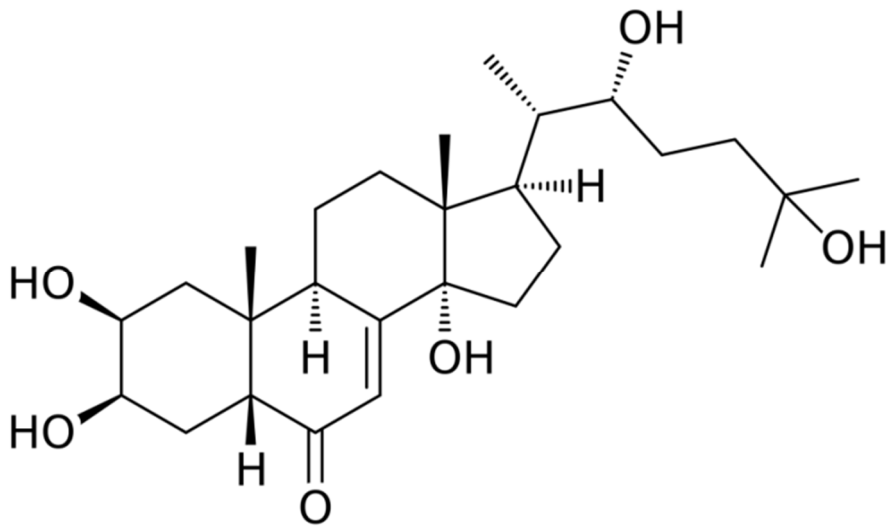
Juvenilni hormon (Slika 7.) izlučuje corpora allata, a djeluje na preobrazbu, dozrijevanje jajnika, razvoj dodatnih seksualnih žlijezda, metabolizam, dijapauzu. Nakon što ličinka izađe iz jaja do trenutka kad odraste corpora allata je aktivna te izlučuje hormon koji cirkulira u krvi. Uloga tog hormona jest zaustaviti preobrazbu u odraslog kukca. Žlijezda prestaje biti aktivna u posljednjem razvojnom stadiju ličinke te juvenilni hormon nestaje iz hemolimfe te nastaje preobrazba. Corpora allata ponovno se aktivira nakon što završi preobrazba pa raste koncentracija juvevnilnog hormona u krvi koja stimulira proizvodnju jaja, a utječe i na druge fiziološke procese vezane uz reprodukciju (Oštrec i Čuljak, 2005).



Slika 7. Struktura juvenilnoga hormona (web 2).

c) Hormon presvlačenja (ekdison)

Ekdisteroide definiramo prema biološkoj aktivnosti (hormoni presvlačenja) ili prema njihovoj kemijskoj strukturi. To je velika obitelj sterolnih derivata, kojih ima oko 300 sa malim razlikama u strukturi. Ekdison (Slika 8.) stvaraju protorakalne žlijezde, koje su najveće pred presvlačenje, kada se ličinka prestaje hraniti. Žlijezde tada stvaraju najviše ekdisona, a odmah nakon presvlačenja pada koncentracija tog hormona. Žlijezde potpuno nestaju pred izlazak odraslog oblika. Ekdison ima utjecaj i na regulaciju rasta, dijapauzu kao i na aktivnost enzima (Oštrec i Čuljak, 2005). Ekdison je steroidni hormon koji se pretvara u svoj aktivni oblik 20-hidroksiekdison pomoću oksidaze koja sadrži hem u mitohondriju (Arora, 2009). 20-hidrokisekdison, molekula je koja sadrži 27 atoma ugljika i nastala je iz kolesterola. Velika kemijska raznolikost ekdisteroida rezultat je različitog broja i pozicija OH grupa. Zbog nedostatka skvalen sintaze, kukci ne mogu sintetizirati sterole (steroidne alkohole) *de novo*, stoga se oslanjaju na dobivanje sterola iz prehrane (Gilbert, 2012).



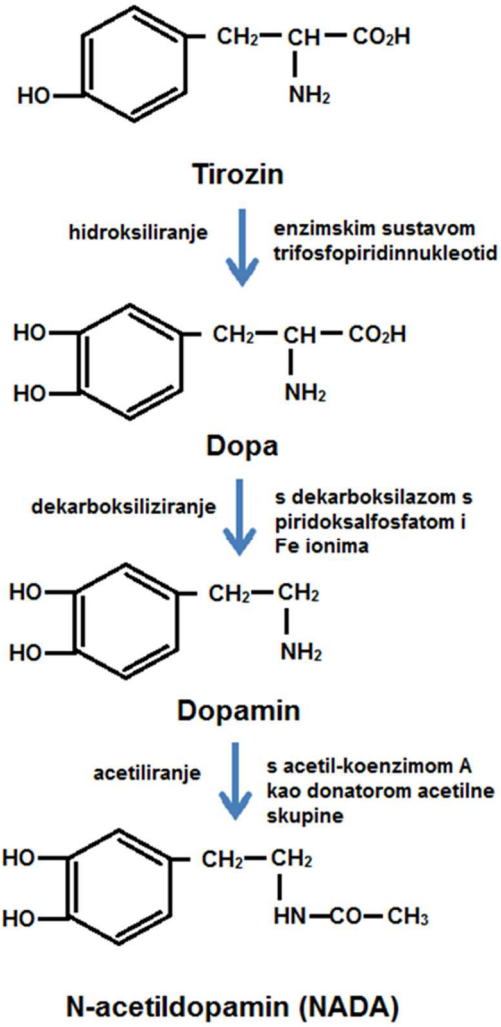
Slika 8. Struktura ekdisona (horrmona presvlačenja) (web 3).

Iako kukci nisu jedine životinje koje se presvlače, oni uspješno koriste taj proces milijunima godina u svrhu rasta kada predatori i ostali ugrožavajući ekološki faktori predstavljaju manju opasnost (Gilbert i sur., 2002). Bez obzira na lokomotorne i potporne prednosti, vanjski skelet predstavlja velike probleme te ograničava rast kukaca. Evolucijska prilagodba koja nudi rješenje za taj problem je povremeno presvlačenje kutikule. Taj proces odbacivanja stare kutikule naziva se ekdisis (Ruppert i Barnes, 1994).

Presvlačenja se odvija u nekoliko koraka. Najprije počinje mitoza epitelnih stanica epiderme što uzrokuje njezino nabiranje. Osmiofilne kapijice, koje izlučuje epiderma koaguliraju donji sloj endokutikule i tako se stvara nježna presvlačna membrana (Habdija i sur., 2011). Prije nego se stara kutikula odbaci, epiderma stvara proenzime (inaktivne enzimske prekursore koji se aktiviraju kad su potrebni organizmu) na svojoj površini. Naborana epiderma se odvaja od endokutikule te nastaje egzuvijalni prostor ispunjen presvlačnim gelom tekuće ili zrnate strukture. Proenzimi koji su ranije bili izlučeni postaju aktivni te formiraju proteolitičke i hitinolitičke enzime kojima je ispunjen egzuvijalni prostor (Ruppert i Barnes, 1994). Aktivacijom proteolitičkih i hitinolitičkih enzima razgrađuje se stara endokutikula. Proces odvajanja stare kutikule naziva se apoliza, a stara kutikula koja je odvojena egzuvij. Nakon toga slijedi formiranje slojeva nove kutikule tijekom kojeg nastaju uski transverzalni kanalići (3nm). Tvar koja aktivira presvlačni gel koji se tada prevodi u egzuvijalnu tekućinu izlučuju epidermalne stanice kroz transverzalne kanaliće u egzuvijalni prostor. Egzuvijalna tekućina otapa i

razgrađuje donje slojeve endokutikule pomoću enzima proteaza i hitinaza. Kutikulinski sloj, odnosno kanalići koji su premali da bi kroz njih prošli proteolitički enzimi, pružaju zaštitu epidermi od djelovanja enzima u egzuvijalnom prostoru. Međutim kanalići u kutikulinskom sloju su dovoljno široki da produkti razgradnje egzuvija, molekule šećera N-acetilglukozamina i aminokiseline mogu kroz njih prolaziti. U sljedećoj fazi počinje sinteza hitina i organskog matriksa te se izgrađuje nova kutikula. Na samom kraju presvlačenja epidermalne stanice luče vosak kroz kanaliće i tako na površini epikutikule stvaraju voštani sloj. Izgradnja kutikule završava lučenjem cementnog sloja kojeg izlučuju žljezdane stanice epiderme nazvane Versonove žlijezde (Habdija i sur., 2011).

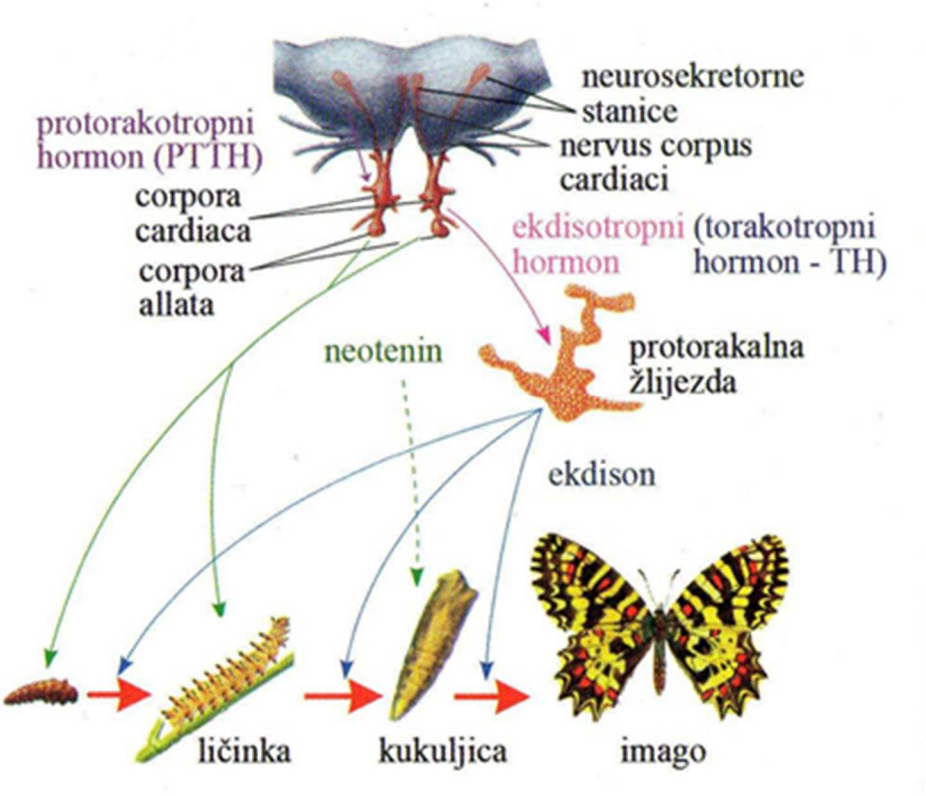
Razdoblje nakon presvlačenja naziva se postekdisis. Pod utjecajem neurohormona dolazi do širenja nove kutikule i procesa sklerotizacije. Proces izgradnje čvrste kutikule naziva se sklerotizacija, koja započinje u endokutikuli, a završava u egzokutikuli. Proces sklerotizacije započinje stvaranjem prosklerotina iz artropodina koji je topljiv u vodi. U hitinskom egzoskeletu kukaca nalaze se posebne elastične artikularne membrane koje su građene od hitin-proteinskog kompleksa. Hitinske mikrofibrile nisu impregnirane sklerotinom, već proteinom rezilinom, koji daje elastičnost artikularnim membranama. Osim rezilina, u proteinskom kompleksu mogu se nalaziti i glikoproteini. Uz prisutnost neurohormona ekdisona u epidermalnim stanicama iz tirozina se sintetiziraju NADA (N-acetildopamin) i NBAD (N-β-alanindopamin) (Slika 9.). NADA i NBAD imaju važnu ulogu jer služe kao prekursor za stvaranje o-kinona koji stvara organski matriks i povezuje polipeptidne lance. Prekursori NBAD i NADA reagiraju s fenoloksidazama i prelaze u o-kinon koji je jako reaktivan i stvara poprečne veze između polipeptidnih lanaca, koji kada su povezani u vodi topljivog artropodina okruže hitinske mikrofibrile i stvaraju trodimenzionalnu strukturu u vodi netopljivog sklerotina (Habdija i sur., 2011).



Slika 9. Molekularna osnova sklerotizacije hitina (Habdija i sur., 2011).

Presvlačenje kukaca pod kontrolom je hormonalnog sustava (Slika 10.). Neurosekretorne stanice mozga luče moždani hormon. On se otpušta u odgovoru na neuronske, hormonske i okolišne faktore. Nakon što hormon napusti mozak putuje putem aksona neurosekretornih stanica u corporu cardiacu gdje se akumulira u obliku vezikula. Tada corpora cardiaca otpušta hormon nazvan protorakotropni neurohormon (PTTH) koji djeluje na protorakalne žlijezde, koje tada izlučuju ekdison (hormon presvlačenja) (Arora, 2009). Ekdison se tada konvertira u 20-hidroksiekdison u masnim tijelima, Malpighijevim cjevčicama i drugim tkivima (Habdija i sur., 2011). Corpora allata povezana je živcem s corporom cardiacom te izlučuje juvenilni hormon nazvan neoteninom, koji određuje izgled larve, stupanj i diferencijaciju te odlučuje hoće

li se životinja presvlačiti u ličinačkom ili odraslom stadiju (Arora, 2009). Presvlačenje u kukaca odnosi se samo na ličinački stadij i stadij kukuljice. Odrasli ne prolaze proces presvlačenja, osim vodencvjetova koji čine iznimku (Habdija i sur., 2011).



Slika 10. Neurohormonalna kontrola presvlačenja u kukaca (Habdija i sur., 2011).

Ekdison ne sudjeluje samo u procesima presvlačenja, već i u cjelukupnoj preobrazbi kukaca. Djelovanje ekdisona proučavalo se na kromosomima u slinskim žlijezdama *Drosophile melanogaster*. U nekoliko minuta od izlaganja žlijezda slinovnica djelovanju ekdisona, pojavila su se zadebljala mjesta koja se nazivaju pafovi (engl. puff-zadebljanje). Nakon nekoliko sati, nastajanje ranih pafova se smanjuje, dok se nastajanje sekundarnih i različitih setova kasnih pafova povećava (Segraves i Hogness, 1990). Pafovi su mjesta transkripcije glasničke RNA (Habdija i sur, 2011). Aschburner je sa suradnicima 1974. predložio objašnjenje koje govori da je traskripcija ranih gena, koji su zaslužni za rane pafove, inducirana ekdison-receptor kompleksom i da proteini koji kodiraju pojavu ranih gena induciraju i transkripciju kasnih gena, nakon što prvo inhibiraju prvotne gene (Hogness i Segraves, 1990).

2.3. PRESVLAČENJE KUTIKULE KOD RAKOVA (CRUSTACEA)

Kod rakova rast je povezan sa periodičnim odbacivanjem i formiranjem novog egzoskeleta. Presvlačenje je regulirano hormonima i povezano ekološkim čimbenicima, kao što su svjetlost i temperatura (Naya i sur., 1989). Ciklus presvlačenja kod rakova ima utjecaj na rast, reprodukciju i metabolizam te je podijeljen u nekoliko faza: predekdisis, ekdisis, postekdisis i instar faza (Kuballa i Elizur, 2008). Kao i kod kukaca kutikula rakova sastoji se od organskog matriksa sastavljenog od α-hitinskih mikrofibrila koje su ugrađene u proteinski matriks (Buchholz i Buchholz, 2010). Ekdisteroidi se proizvode u Y-organu, endokrinoj žlijezdi koja je locirana sa stražnje strane glavopršnjaka. Razina ekdisteroida u hemolimfi najmanja je u razdoblju između presvlačenja, a raste prije presvlačenja. Sinteza ekdisteroida negativno je regulirana (inhibirana) peptidnim neurohormonom MIH (engl. molt-inhibiting hormon) koji je proizvoden u neurosekretornim stanicama X-organa (Nakatsuji i sur., 2009). MIH se prenosi aksonskim transportom do sinusnih žlijezda koje se nalaze u očnom držku. Kada se u hemolimfi nalazi dovoljna količina MIH hormona, sinteza ekdisona je zaustavljena, a time i presvlačenje, dok smanjivanje koncentracije tog hormona omogućuje Y-organu proizvodnju ekdisteroida te početak presvlačenja (Habdija i sur., 2011). Različiti faktori utječu na aktivnost Y-organa, a faktori kao što su ekstremne temperature i kratak fotoperiod mogu inhibirati rad Y-organa, a time i presvlačenje (Covi i sur., 2009). Faza između dva presvlačenja naziva se instar faza, te je za vrijeme instar faze razina ekdisteroida u hemolimfi mala. Smanjenjem MIH hormona u hemolimfi i povećanjem razine ekdisteroida započinje predekdisis gdje se zbivaju svi procesi koji omogućavaju presvlačenje: epiderma se odvaja od egzoskeleta, formiranje gastrolita na posebnim mjestima, razgradnja stare endokutikule. Ekdison, hormon presvlačenja pretvara se u aktivni oblik nazvan β-ekdison (Chang i Mykles, 2011). Zatim slijedi faza presvlačenja ili ekdisis kada epiderma sudjeluje u stvaranju nove kutikule. Na određenim mjestima stara kutikula puca, a odbačena kutikula naziva se egzuvij. U toj fazi bitnu ulogu imaju gastroliti ili „račje oči“, vapnenački kamenčići koji se nalaze u želucu, uz njegovu stijenku. Oni sudjeluju u redeponiranju vapnenca, koji je ključan za mineralizaciju nove kutikule Kada se oni otope, padnu u lumen želuca, te to dovodi do povećane razine vapnenca u hemolimfi te time raku očvrsnu gornje čeljusti pomoću kojih pojede egzuvij, što dovodi do povećanja koncentracije vapnenca koji je ključan za mineralizaciju nove kutikule. Zatim slijedi faza rasta, kada rak izlazi iz

stare kutikule, dok je nova kutikula gipka te se životinja nalazi u razdoblju ranjivosti kada je nezaštićena od predatora. Nakon što se izgradi nova kutikula, nastupa faza postekdisisa za koju je karakteristična sklerotizacija, odnosno očvrsnuće egzoskeleta (Habdija i sur., 2011).



Slika 11. *Gammarus pulex* (Crustacea: Amphipoda) nakon presvlačenja, s desne strane, i stara kutikula s lijeve strane (Moret i Moreau, 2012).

Očvrsnuće egzoskeleta sastoji se od procesa mineralizacije i sklerotizacije. Mineralizacija organskog matriksa uključuje taloženje kalcijevih soli poput kalcijevog karbonata ($CaCO_3$) i trikalcij fosfat ($Ca_3(PO_4)_2$) koji se nalaze u kalcitu, vateritu i hidroksiapatitu. Sklerotizacija zahtjeva enzimatsku oksidaciju fenola ili katehola, koji tada djeluju sa kutikularnim proteinima i hitinom. Proces sklerotizacije egzoskleta kataliziran je fenoloksidazama (PO), koje igraju ključnu ulogu u melanizaciji i imunološkom odgovoru. Fenoloksidaze proizvedene su proteolitičkim cijepanjem inaktivnog prekursora profenoloksidaze. Sistem profenoloksidaza aktiviran je serijom proteina koji se vežu na polisaharide, proteinaze i ostale faktore kao što su inhibitori proteinaza. Fenoloksidaze sadrže bakrov ion te sudjeluju u kataliziranju oksidacije fenola. Tu spadaju tirozinaze, koje kataliziraju hidroksilaciju monofenola u difenole i oksidaciju difenola u kinon i kateholoksidaza, koja katalizira samo reakciju oksidacije.

Kinoni mogu dalje biti polimerizirani u crni pigment, melanin, koji je uključen u pigmentaciju. Hemociti otpuštaju profenoloksidaze prije i poslije ekdisisa. Hemocijanin, pigment za prenošenje kisika isto potiče aktivnost fenoloksidaza (Kuballa i Elizur, 2008). Događaji koji slijedi nakon presvlačenja jesu formiranje htin-proteinskih lanaca u egzokutikuli i mineralizacija preegzuvijalnih slojeva koja započinje dva dana nakon presvlačenja. Mineralizacija epikutikue i egzokutikule počinje najprije na vanjskim dijelovima. Minerali dosežu vanjske dijelove epitelnih stanica preko kanalnih pora. Kalcij je koncentriran u distalnim dijelovima epitelnih stanica. Dalje slijedi, taloženje endokutikule te se mineralizacija događa istodobno sa formiranjem organskog matriksa. Svaka organska lamela je mineralizirana te je tako postavljena dolje (Roer i Dillaman, 1984).

2.4. PRESVLAČENJE KOD PAUČNJAKA (ARACHNIDA)

Tijelo paučnjaka sastoji se od dva osnovna dijela tijela, te četiri para nogu. Glava i prsa, spojeni su u prosomu te se sa tankom drškom vežu za zadak (opistosomu). Prije izlaska iz jajeta pauk prolazi minimalno jedno presvlačenje. Broj ukupnih presvlačenja je ovisan o vrsti i dimenzijama, a izravno je u vezi sa količinom dostupne hrane u okolini. Manji pauci presvuku se za nekoliko sati, dok kod većih paukova presvlačenja traje nekoliko dana. Nakon svakog presvlačenja jedinka je malo veća, a spolno zrela postaje nakon posljednjeg izlaska iz starog integumenta. Većina pauka se presvlači do 10 puta do odraslog stadija (Slika 12.). Mužjaci se obično brže i jednostavnije presvlače od ženki. U svakom koraku presvlačenja pauk stvara novi egzoskelet i odbacuje stari. Paukovi se za vrijeme presvlačenja sakrivaju ispod listova da ih predatori ne bi primijetili (Taylor i sur., 2010).

Abdomen paukova nema tvrd egzoskelet kao većina kukaca, već je on mekan i proširiv. Kada se vanjski egzokelet odvoji od novo formiranog unutarnjeg egzoskeleta, pauk postaje inaktivan i ne hrani se neko vrijeme, te je tada sklon tamnjenju. Hemolimfa iz abdomena prelazi u prosomu. Pritisak hemolimfe u prosomi uzokuje odvajanje egzoskeleta. Pauk odbacuje staru prosomu pritom nastavljajući pumpati hemolifu u prosomu i noge. Nove i mekane noge, istiskuju stare noge. Nova prosoma i noge su meke te pumpanje hemolimfe u njih uzrokuje njihovo širenje. Pauk tada savija i proširuje noge, kako bi mobilizirao zglobove. Tada slijedi proces očvršćivanja

egzoskeleta tijekom kojeg je pauk jako ranjiv, jer nema sposobnost obrane (François i sur., 2012).



Slika 12. Presvlačenje meksičke crvenonoge tarantule (web 4).

3. ZAKLJUČAK

Egzoskeleton člankonožaca predstavlja bitnu karakteristiku koja je zaslužna za uspješno koloniziranje velikog broja staništa na Zemlji. Smatra se fizičkom barijerom koja pruža imunološku zaštitu i zaštitu od parazita (Moret i Moreau, 2012). Iako egzoskelet osigurava životinji lokomotorne i potporne prednosti, vanjski skelet joj predstavlja velike probleme jer ograničava njezin rast. U postembrionalnom razdoblju dolazi do presvlačenja, najkritičnijem razdoblju kada je životinja ranjiva i izložena napadu parazita. Sve morfološke, fizičke, biokemijske i molekularne promjene tijekom procesa presvlačenja izazvane i koordinirane su najvažnijim hormonom presvlačenja, 20-hidokiekdisonom, čiji je prekursor ekdison. Da bi se proces presvlačenja odvijao osim određenih fizioloških parametara, proces zahtjeva i optimalne okolišne faktore poput količine hrane, vlažnosti zraka i temperature zraka.

4. LITERATURA

1. Areiza M. (2014.) Ecdysis Triggering Hormone and its Role in Juvenile Hormone Synthesis in the Yellow-fever Mosquito, Aedes aegypti, FIU Electronic Theses and Dissertations. Paper 1147.

2. Arora R. (2009.) Metamorphosis, Swami Shradhanand College, University of Delhi, Delhi – 110 036

3. Buchholz F. and Buchholz C. (2010.) Growth and Moulting in Northern Krill (Meganyctiphanes norvegica Sars), Academic Press, pp. 173-197

4. Chang S.E., Mykles L.D. (2011.) Regulation of crustacean molting: A review and our perspectives, General and Comparative Endocrinology 172, 323–330

5. Covi J.A., Chang S.A., Mykles D.L. (2009.) Conserved role of cyclic nucleotides in the regulation of ecdysteroidogenesis by the crustacean molting gland, Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 152, 470–477

6. Domjanović H.D. (2011.) Procjena prihvatljivosti primjene dva larvicidna sredstva u suzbijanju komaraca, Magistarski rad, Odjel za biologiju, Sveučilište Josipa Jurja Strossmayera u Osijeku

7. François D.A., Hou C., Cole N., Tso I. (2012.) Scramble competition for moulting females as a driving force for extreme male dwarfism in spiders, Animal Behaviour 84, 937e945

8. Gilbert I.L. (2012). Insect endocrinology, Elsevier

9. Habdija I., Habdija P.B., Radanović I., Špoljar M., Kepčija M.R., Karlo V.S., Miliša M., Ostojić A., Perić S.M. (2011.) Protista-Protozoa-Metazoa-Invertebrata - strukture i funkcije, Alfa, Zagreb

10. Kovačević Ž. (1950.) Primijenjena entomologija.1.knjiga, Opći dio, Nakladni zavod Hrvatske, Zagreb

11. Kuballa A.V i Elizur A. (2008.) Differential expression profiling of components associated with exoskeletal hardening in crustaceans, BMC Genomics; 9: 575

12. Matoničkin I. i Erben R. (1994.) Opća zoologija, Školska knjiga, Zagreb

13. Miller S.A. i Harley J.P (1996.) Zoology, WCB McGraw-Hill

14. Merzendorfer H. i Zimoch L. (2003.) Chitin metabolism in insects: structure, function and regulation of chitin synthases and chitinases,The Journal of Experimental Biology 206, 4393-4412

15. Moret Y., Moreau J. (2012.) The immune role of the arthropod exoskeleton, ISJ 9: 200-206

16. Nakatsuju T., Lee C., Watson R.D. (2009.) Crustacean molt-inhibiting hormone: Structure, function, and cellular mode of action, Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 152, 139–148

17. Naya Y., Ohnishi M., Ikeda M., Miki W., Nakanishi K (1989.) What is molt-inhibiting hormone? The role of an ecdysteroidogenesis inhibitor in the crustacean molting cycle, Proc. Nati. Acad. Sci. Usa Vol. 86, Pp. 6826-6829

18. Oštrec Lj. i Čuljak G.T. (2005.) Opća entomologija, Zrinski, Čakovec

19. Roer R. I Dillaman R. (1984.) The structure and calcification of the Crustacean cuticle, Amer. Zool., 24:893-909

20. Ruppert E.E. i Barnes R. (1994.) Invertebrate zoology, Saunders College Publishing

21. Segraves W.A and Hogness D.S. (1990.) The E75 ecdysone-inducible gene responsible for the 75B early puff in Drosophila encodes two new members of the steroid receptor superfamily, Genes Dev. 4: 204-219

22. Taylor B., Green J., Farndon J. (2010.) The big bug book, Anness Publishing, London

WEB izvori:

1. https://www.google.hr/search?q=gra%C4%91a+ko%C5%BEe+kod+kukaca&es_sm=93&biw=1517&bih=665&source=lnms&sa=X&ved=0CAYQ_AUoAGoVChMIn_SE8bCLyAIViaHbCh1dNQlD&dpr=0.9# preuzeto: 19.09.2015.
2. https://de.wikipedia.org/wiki/Juvenilhormon preuzeto: 17.09.2015.
3. https://de.wikipedia.org/wiki/Ecdyson preuzeto: 21.09.2015.
4. https://thingsbiological.files.wordpress.com/2012/08/redkneeaugust82012.jpg preuzeto: 24.9.2015.