

TERESA NAPIÓRKOWSKA, JULITA TEMPLIN

*Zakład Zoologii Bezkręgowców
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Mikołaja Kopernika
Lwowska 1, 87-100 Toruń
E-mail: tnapior@umk.pl*

PAJĄKI W BADANIACH TERATOLOGICZNYCH

Teratologia (gr. *teras*, potwór) jest nauką zajmującą się badaniem wad rozwojowych i potwornościami u ludzi i zwierząt, głównie u kręgowców, i wiąże się ściśle z anatomią porównawczą, patologiczną, embriologią oraz genetyką. Przede wszystkim zajmuje się opisem wad rozwojowych będących wynikiem zaburzeń w rozwoju zarodkowym, wykrywaniem ich przyczyn, a tym samym czynników, które je wywołują. Nauka ta została wyodrębniona w samodzielną dyscyplinę na początku XIX w. przez Etienne Geoffroy Saint-Hilarię, który do swoich badań teratologicznych używał zarodki kurze poddając je działaniu różnego rodzaju czynnikom fizycznym. Nie mniej jednak o wrodzonych zmianach patologicznych u ludzkich noworodków rozpisywali się już Babilończycy i Egipcjanie, którzy swoje obserwacje zawarli w papirusach pochodzących sprzed tysięcy lat. Nie znano wówczas prawdziwych przyczyn powstawania anomalii. Upatrywano się w tym działania sił wyższych, a zwłaszcza czynników astrologicznych. Gwałtowny rozwój i postęp w tej dziedzinie nauki nastąpił w XX w. i do czasów obecnych przeprowadzono ogromną ilość eksperymentów laboratoryjnych, w których poszukiwano i przetestowano szereg czynników fizycznych, fizykochemicznych, biologicznych oraz czysto chemicznych na kręgowcach i różnych zwierzętach bezkręgowych. Shepard (1976) (cyt. za Konachowicz 1983) w swoim katalogu Czynniki Teratogenne zawarł około 600 związków chemicznych, które w sposób istotny uszkadzają rozwijające się embriony. W tej grupie znalazły się między innymi leki

(np. talidomid) oraz insektycydy stosowane w ubiegłych latach na szeroką skalę (np. DDT), które niewątpliwie przyczyniły się do spadku liczebności gatunków zwierząt. Badacz ten zasugerował, że wszystkie potworności rozwojowe, których podłożem nie jest dziedziczenie cech, wynikają z zahamowania lub obniżenia tempa procesów rozwojowych. Ponadto stwierdził, że wszystkie znane dotychczas typy anomalii rozwojowych mogą zostać wywołane przez jeden i ten sam czynnik teratogeny, tak samo jak określony defekt może zostać wywołany u różnych gatunków zwierząt przez różnorodne czynniki. Liczne badania wykazały również, że determinacja i ujawnienie się wady wrodzonej zależy od stadium rozwojowego zarodka, w którym zadziałał teratogen. Nie bez znaczenia są dawki zastosowanego teratogenu. Za mała dawka nie wywoła bowiem efektu w postaci widzialnego i łatwego do zdiagnozowania uszkodzenia, natomiast zbyt duża dawka powoduje zwykle natychmiastowy efekt letalny. Najskuteczniejszą więc dawką w badaniach nad potwornościami jest dawka, która zastosowana na określonym etapie rozwoju zarodka przyczyni się do wystąpienia maksymalnej liczby różnorodnych defektów. Do tej pory wciąż poszukuje się mechanizmów powstawania anomalii na trzech różnych poziomach: molekularnym, komórkowym oraz tkankowym.

Termin „anomalia” jest określeniem wywodzącym się z języka greckiego i oznacza wszelkie odchylenia od ogólnie przyjętej normy, a także i inne zjawiska powszechnie uważane za nieprawidłowości. Anomalie do-

tyczące morfologii zwierząt powstające w normalnych warunkach środowiskowych, samoczynnie, bez widocznej i świadomie zamierzonej ingerencji człowieka zwane są anomaliami spontanicznymi lub samorzutnymi. Takie anomalie u zwierząt bezkręgowych, a zwłaszcza u stawonogów obserwowano już dość dawno i na początku traktowano je jako ciekawostki zoologiczne (KULCZYŃSKI 1885). Osobniki ze spontanicznymi potwornościami były i są nadal rzadko spotykane w naturze, a główną przyczyną takiego stanu rzeczy jest to, że osobniki z głębszymi zaburzeniami morfologiczno-anatomicznymi mają zdecydowanie mniejsze szanse na przeżycie i osiągnięcie dojrzałości płciowej. Niemniej jednak opisano pojedyncze przypadki pajęczaków, a w szczególności pajaków, u których wystąpiły zmiany teratologiczne. Dotyczyły one głównie anomalii w budowie zewnętrznej, a zwłaszcza struktur kopulacyjnych z tej prostej przyczyny, że na nie zwracano uwagę w badaniach faunistycznych jako na pierwszorzędowe cechy taksonomiczne. Przypadki gynandromorfizmu i interseksualizmu opisali m.in.: BEDNARZ i CZAJKA (1975), KASTON (1961, 1963a, b), YAGINUMA i ARITA (1966) oraz TANAKA (1971). W literaturze nie brakuje również doniesień o zmianach w liczbie i ułożeniu oczu (DENIS 1939; KASTON 1962, 1968; WOŹNY 1976) oraz o wyraźnych zmianach w rysunku grzbietowej strony ciała (MIKULSKA i MARTINEK 1964, YAGINUMA 1971). W naturze znajdowano również pajaki z głębszymi anomaliami, które równocześnie zaburzały budowę narządów zewnętrznych i wewnętrznych. Do takich należy zaliczyć między innymi rozdwojenie przodu prosoma u *Latrodectus mactans* (Fabr.) (KASTON 1968, REMPEL 1954) oraz heterosymelię częściową dwóch odnóży chodowych u *Agelena labyrinthica* (Clerck) (MIKULSKA i KOKOCIŃSKI 1966). Równocześnie podjęto próby wywołania anomalii w specyficznych warunkach laboratoryjnych, działając na embriony oddzielnie lub kompleksowo różnymi czynnikami fizyko-chemicznymi oraz mechanicznymi dezorganizującymi oraz uszkodzającymi rozwijające się zarodki (EHN 1962, 1963a, b; HOLM 1940, 1952, 1965; JACUŃSKI 1969a; SEITZ 1967, 1970; SEKIGUCHI 1952, 1957). Nową serię prac zapoczątkowało zastosowanie temperatury jako czynnika teratogenego. Jest to czynnik, który łagodnie oddziałuje na rozwój zarodka przyspieszając lub opóźniając embriogenezę (JACUŃSKI 1970), a jedynie w drastycznych przypadkach pro-

wadzi do powstania zaburzeń rozwojowych czy w ostateczności do obumarcia embriona. JUBERTHIE (1962, 1963, 1968) badając wpływ temperatury na rozwój embrionalny kosarzy stwierdził wystąpienie u osobników cyklopii (redukcja liczby oczu), symelii (zrośnięcie się odnóży należących do tej samej pary), heterosymelii (zrośnięcie się odnóży leżących obok siebie, po tej samej stronie głowotułowia), polimelii (obecność jednej lub większej liczby dodatkowych przysadek) i oligomelii (redukcja liczby przysadek). Podobne badania na pajakach prowadzili JACUŃSKI (1969b, 1971) oraz MIKULSKA i JACUŃSKI (1970). W wyniku tych eksperymentów otrzymali podobne anomalie u pajaków jak Juberthie u kosarzy, a ponadto te eksperymenty pozwoliły ustalić również fazy rozwoju embrionalnego szczególnie wrażliwe na teratogenne działanie podwyższonej temperatury. Jednak najbardziej zaskakujące rezultaty osiągnięto poprzez zastosowanie temperatur zmiennych, tj. temperatury wyższej i niższej od optimum dla danego gatunku, i działających na zmianę w czasie pierwszych faz rozwoju embrionalnego. Otrzymano w ten sposób nie tylko zmiany w obrębie głowotułowia, lecz również i w tagmie odwłokowej, która jest bardziej przekształcona i tym samym bardziej oporna na działanie czynnika teratogenego. Na szczególną uwagę zasługują tutaj omówione przez JACUŃSKIEGO (1969b, 1971) oraz JACUŃSKIEGO i TEMPLIN (1991) przypadki osobników *Tegenaria atrica* C.L.Koch z zawiązkami odnóży na petiolus (pierwszym metamerycie odwłokowym) oraz przypadek larwy, u której w miejscu nieistniejącej płucotchawki wykształciło się skrócone odnóże. Autorzy tłumaczyli powstanie tego typu anomalii jako ujawnienie się cech atawistycznych w rozwoju postembrionalnym. Obserwowano również różne typy anomalii w zewnętrznym aparacie przednym (JACUŃSKI 1984, TEMPLIN i współaut. 2009–2010).

Nie bez powodu do badań laboratoryjnych nad deformacjami rozwojowymi wykorzystuje się przedstawicieli należących do typu Arthropoda, a wśród nich i Araneidae. Przejawia się to między innymi tym, że stosunkowo łatwo można pozyskać dojrzałe płciowo osobniki ze środowiska naturalnego, a ich hodowla w warunkach laboratoryjnych jest łatwa do utrzymania. Mogą one żyć i rozmnażać się w sztucznie stworzonych warunkach hodowlanych. Ciało pajaków budują dwie tagmy, a mianowicie prosoma (głowotułów) i opistosoma (odwłok). Na prosoma

występuje sześć par odnóży: szczękoczułki, nogogłaszczki i cztery pary przysadek chodowych. To właśnie ich budowa i liczba najczęściej ulega zmianom pod wpływem zastosowanego w eksperymentach czynnika teratogennego. Deformacje zewnętrzne są łatwe do oszacowania nawet dla niewprawnego oka, a i wykonanie preparatów histologicznych w celu oceny zaistniałych, ewentualnych zmian w budowie anatomicznej nie przysparzają eksperymentatorowi większych trudności. Takim doskonałym obiektem do badań eksperymentalnych z zakresu embriologii i teratologii jest pająk *Tegenaria atrica* C.L.Koch, kątnik domowy większy, pająk synantropijny, licznie występujący w Polsce (PRÓSZYŃSKI i STAREGA 1971). Należy do rodziny Agelenidae i tak jak inne gatunki z tej rodziny charakteryzuje się posiadaniem długich kądziółków przednich. Przędzie płachtowatą sieć z lekiem pełniącym rolę kryjówki. Dojrzałe płciowo samice osiągają około 11–15 mm długości, a samce 13–14 mm (LOCKET i MILLIDGE 1953). Istotną cechą tegoż pająka jest jego długi okres aktywności rozrodczej, przypadający na przełom jesieni i zimy. Zapłodniona samica składa średnio ok. 500 jaj w 12–16 kokonach. Embriony są dość dużych rozmiarów, sypkie, co pozwala na dowolne sortowanie, zliczanie ich i obserwację kolejnych

etapów embriogenezy (Jacuński i współaut. 1999). Z powyżej przytoczonych powodów ten gatunek pająka zajmuje czołowe miejsce w badaniach teratologicznych. Przez wiele lat prowadzonych eksperymentów nad wpływem temperatury na rozwój embrionalny uzyskano szereg różnorodnych deformacji ciała u *Tegenaria*. Stosowano w nich metodę szoków termicznych polegającą na poddawaniu zarodków naprzemiennemu działaniu dwóch temperatur: 14°C i 32°C. Temperatury zmieniano co 12 godzin przez 10 dni, tj. od momentu złożenia zapłodnionych jaj do czasu odkładania się na smudze zarodkowej pierwszych metamerów głowotułowia. Są to momenty najbardziej krytyczne dla rozwoju embrionów i w tym czasie powstaje najwięcej defektów ciała. Dalsza inkubacja przebiegała już w stałej temperaturze wynoszącej 23°C. W ten sposób u osobników, które opuściły osłony jajowe otrzymano wiele interesujących anomalii w obrębie prosoma, które niejednokrotnie uniemożliwiły przejście takim osobnikom przez kolejne stadia postembriogenezy i osiągnięcie dojrzałości płciowej. Sklasyfikowano takie anomalie jak: oligomelię, symelię, heterosymelię, schistomelię, poli-melię, dwugłowość oraz inne zniekształcenia, które nazwano anomaliami złożonymi.

OLIGOMELIA

Oligomelia to anomalia związana z redukcją liczby odnóży na prosoma. W materiale teratologicznym osobników z taką deformacją jest zwykle najwięcej. Brak odnóża/odnóży może występować tylko po jednej stronie głowotułowia (oligomelia jednostronna) lub też w równym stopniu dotyczyć obie strony ciała (oligomelia obustronna) (Ryc. 1), przy czym może być regularna, jeśli brakuje takiej samej liczby odnóży po jednej i drugiej stronie prosoma, lub nieregularna, jeśli na jednej ze stron brakuje więcej odnóży niż po drugiej. Jak wykazały wieloletnie badania, w tym typie anomalii nie stwierdzono, aby któraś ze stron głowotułowia była specjalnie preferowana, bowiem braki w liczbie odnóży obserwowano zarówno po prawej, jak i lewej stronie prosoma. Oligomelia dotyczy zarówno przysadek gębowych tj. szczękoczułków i nogogłaszczków (JACUŃSKI i współaut. 2004), jak i odnóży chodowych. Według JACUŃSKIEGO (1984), najczęściej u *Tegenaria* obserwu-

je się brak jednego nogogłaszczka, rzadziej natomiast dwóch. Sporadycznie tylko obserwowany był brak jednego szczękoczułka. Jak



Ryc. 1. Larwa *Tegenaria atrica* z obustronną oligomelią odnóży chodowych (3/3) – strona brzuszna (fot. T. Napiórkowska).

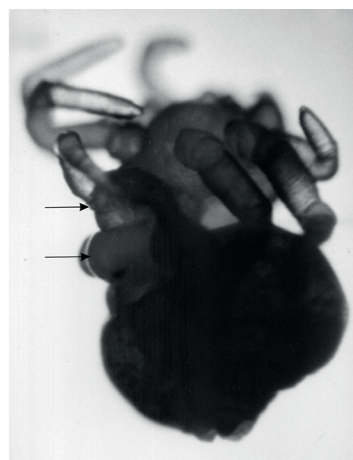
do tej pory nie opisano żadnego osobnika, u którego brakowałoby dwóch szczękoczułków. Może to świadczyć o większej stabilności przedniej części głowowej tych stawonogów i bardziej efektywnych, samorzutnych procesów naprawczych przebiegających w tej części ciała podczas embriogenezy. W przypadku odnóży chodowych najczęściej obserwowano brak jednego odnóża, a taką anomalię oznaczano symbolem $3/4$ lub $4/3$ w zależności od tego, po której stronie stwierdzano redukcję w liczbie przysadek (JACUŃSKI i współaut. 2005). I analogicznie, jeśli brakowało dwóch odnóży chodowych, to anomalia oznaczana była symbolem $2/4$ lub $4/2$ (oligomelia nieregularna) albo też $3/3$ (oligomelia regularna). W wyniku doświadczeń stwierdzano różne przypadki tej potworności, np. $3/2$, $2/2$, $4/1$ itd. Odnotowano, że w przypadku redukcji odnóży chodowych może brakować nawet pięciu przysadek (JACUŃSKI 1984). Wraz z wystąpieniem oligomelii odnóży pojawiają się deformacje jej towarzyszące, które przejawiają się przede wszystkim w zmianie kształtu i objętości całego prosoma. Może następować przesunięcie fovea media, karapaks wyraźnie ulega

skróceniu lub też wygina się łukowato, a po stronie brzusznej obserwuje się deformacje sternum i jego charakterystycznego rysunku. W budowie wewnętrznej stwierdza się brak odpowiednich zwojów nerwowych i ślepych uchyłków jelita środkowego, co w poważnym stopniu ogranicza powierzchnię czynną przewodu pokarmowego oraz zniekształceniu ulega endosternit (JACUŃSKI 1984). Niewątpliwie, oligomelia jest anomalią związaną z metamerią ciała, a tym samym i neuromerią, o czym świadczy architektonika centralnego układu nerwowego. Konsekwencją nie wykształcenia się przysadek jest bowiem uszczuplenie ogólnej objętości odpowiedniej części układu nerwowego (mózgu lub masy podprzełykowej), a zakres tych zmian jest zawsze zależny od liczby brakujących przysadek na prosoma (JACUŃSKI i współaut. 2005). Według JACUŃSKIEGO (1984) są to zmiany, które wynikają z zaburzeń w metamerii smugi zarodkowej. Głęboka oligomelia upośledza lokomocję osobnika dotkniętego taką potwornością rozwojową i prawdopodobnie jest przyczyną dużego procentu śmiertelności podczas pierwszych linień nimfalnych.

SYMELIA

Symelia to anomalia rozwojowa polegająca na zroście odnóży leżących po przeciwnych stronach głowotułowia i należących do tej samej pary. Osobniki z taką potwornością rozwojową w materiale eksperymentalnym pojawiają się stosunkowo rzadko. Przyczyną tego stanu rzeczy jest między innymi wysoka śmiertelność takich embrionów. Ponadto osobniki, u których dochodzi do tak głębokiej deformacji w nielicznych tylko przypadkach same uwalniają się z osłon jajowych, natomiast większość wymaga specjalnej pomocy eksperymentatora. Symeliczne pająki żyją bardzo krótko. Z reguły giną podczas pierwszego linienia postlarwalnego, a te, które raz pomyślnie zrzucą stary oskórek, nie dożywają już drugiego linienia nimfalnego. Jak wykazały badania przeprowadzone na zarodkach *Tegenaria*, najczęściej zrastają się odnóży należące do trzeciej i czwartej pary (dane niepublikowane) (Ryc. 2), chociaż JACUŃSKI (1984) obserwował również zrosty pierwszej i drugiej pary przysadek chodowych. Co więcej, stosując metodę termiczną otrzymał osobniki z jednoczesną symelią dwóch, a nawet i trzech par odnóży. W tych najbardziej skom-

plikowanych przypadkach zrośnięte odnóży przyjmowały postać jednej wspólnej wiązki. Nie zaobserwowano nigdy zrostów odnóży gębowych, a więc szczękoczułków i nogogłaszczków. Symelia rzadko dotyczy wszystkich członów przysadek. Jedynie MIKULSKA (1973) stwierdziła zrost wszystkich siedmiu



Ryc. 2. Osobnik *Tegenaria atrica* z symelią częściową 3 i 4 pary odnóży chodowych (fot. T. Napiórkowska).

członów odnóży chodowych u *Argyrone-ta aquatica* (Clerck). Omawiana anomalia z reguły obejmuje człony proksymalne nóg, a więc biodra i krętarze, w nielicznych tylko przypadkach zrost jest głębszy i dotyka jeszcze człony udowe, rzepki, a nawet i golenie, przy czym ostatnie, dystalne człony pozostają wolne i zginają się ku górze lub też są wyciągnięte w linii prostej i usztywnione. Symelia wg JACUŃSKIEGO (1984) rzadko występuje w formie „czystej”. Towarzyszą jej inne anomalie, np. oligomelia, heterosymelia lub polimelia, jednak najczęściej występuje znaczna redukcja wolnych końców, doprowadzająca w skrajnych przypadkach do wytworzenia

się krótkiego, nieczłonowanego stożka, a czasami i członowanego kikuta. Skutkiem zrośnięcia się nóg jest znaczna asymetria ciała, a zwłaszcza asymetria samego prosoma. Obserwuje się nienaturalne zwężenie i wydłużenie prosoma. Ponadto ulega ona spiralnemu skręceniu, a względem odwłoka ułożona jest ona pod kątem nawet i 90°. Bardzo zmniejszone są okrywy kutikularne. Dotyczy to szczególnie sternum, które istotnie zmienia swój kształt niejednokrotnie dzieląc się na nieforemne części. Symeliczne osobniki nie są zdolne do poruszania się. Zrośnięcie się już jednej pary odnóży chodowych zmusza zwierzę do leżenia na boku.

HETEROSYMELIA

Inną anomalią stosunkowo często obserwowaną u pajaków eksperymentalnych jest heterosymelia, chociaż stwierdzano ją również u pajaków pozyskanych bezpośrednio ze środowiska naturalnego (MIKULSKA i KOKOCIŃSKI 1966). Polega ona na zrastaniu się odnóży i struktur pochodzenia przysadkowego leżących obok siebie, a więc po tej samej stronie ciała. Najczęściej zrostom ulegają odnóża chodowe, z mniejszą częstością obserwowane są natomiast zrosty nogogłaszczka i pierwszego odnóża chodowego, a sporadycznie w materiale teratologicznym pojawiają się larwy, u których nastąpił zrost dwóch odnóży gębowych, tj. szczękoczułka i nogogłaszczka (JACUŃSKI i współaut. 2002a, 2004; NAPIÓRKOWSKA i współaut. 2009–2010). Taka sytuacja jest prawdopodobnie związana z budową odnóży. Ponieważ w heterosymelii łączą się ze sobą takie same człony sąsiadujących odnóży, zatem częściej można się spodziewać heterosymelicznych kompleksów między nogami chodowymi, które mają taką samą liczbę członów. Opisywana deformacja rozwojowa może charakteryzować się różną głębokością. Zrosty mogą obejmować tylko proksymalne człony przysadek (heterosymelia częściowa) lub też wszystkie ich człony (heterosymelia całkowita). W heterosymelii częściowej nóg chodowych (Ryc. 3), która występuje szczególnie często, z reguły dochodzi do połączenia dwóch lub trzech pierwszych członów, rzadziej stwierdza się anomalię głębszą obejmującą sześć członów, to jest z metatarsus włącznie. W tym rodzaju deformacji zawsze występują różnej długości wolne końce, które poruszają się niezależnie od siebie. Zrośnięcie części odnóża

są wyraźnie grubsze, co pozwala na szybką klasyfikację zaistniałej anomalii nawet dla niewprawnego oka, ale zachowują długość odnóża normalnego. Jak wykazały badania teratologiczne (JACUŃSKI 1984), najczęściej zrastają się pierwsza i druga przysadka chodowa oraz druga i trzecia, natomiast sporadycznie obserwuje się zrosty trzeciej i czwartej nogi. W heterosymelii całkowitej, która występuje zdecydowanie rzadziej, odnóża zrastają się na całej długości i odznaczają się bardzo małą ruchliwością. Są usztywnione w stawach i poruszają się jedynie w linii równoległej do podłoża. Podobnie jest w przypadku zrostu nogogłaszczka i odnóża chodowego. Kompleks heterosymeliczny jest gruby i ma zatartą segmentację. Ponadto zauważono tendencję do łukowatego wygięcia takich



Ryc. 3. Larwa *Tegenaria atrica* z częściową heterosymelią 1 i 2 odnóża chodowego – strona brzuszna (fot. T. Napiórkowska).

odnóży w kierunku otworu gębowego. Niewątpliwie wpływa na to długość przysadek, bowiem nogogłaszczek jest zbudowany z sześciu krótkich członów, natomiast odnóże chodowe jest siedmioczłonowe i zdecydowanie dłuższe. Prosoma takich osobników wykazuje z reguły nieznaczne zakłócenia w symetrii ciała, co przejawia się przesunięciem na bok jamki środkowej. Stwierdza się również zmianę kształtu mostka znajdującego się po brzusznej stronie prosoma. W budowie wewnętrznej, jak dotąd, zauważono zrost odpowiednich ślepych uchyłków jelita środkowego. Natomiast z analizy histologicznej wynika, że w częściowej heterosymelii odnóży chodowych nie ma zmian w budowie centralnego układu nerwowego. W podprzełykowej masie nerwowej, która ma budowę metameryczną, obserwuje się dobrze zaznaczone i oddzielone od siebie gangliony nożne, od których, w kierunku odpowiedniego odnóża, biegną nerwy. Podobnie jest w przypadku heterosymelii nogogłaszczka i odnóża

chodowego. Tylko w dwóch przypadkach, które mogą być jedynie wyjątkami (dane niepublikowane), stwierdzono połączenie odpowiednich zwojów nóg tworzących kompleks heterosymeliczny. Wymaga to więc jeszcze dalszych eksperymentów, które potwierdzą wcześniej postawioną hipotezę o niemetamerycznej zmianie, za jaką uważano dotychczas tę anomalie. Zbadano też możliwości regeneracyjne i procesy naprawcze takich przysadek (NAPIÓRKOWSKA i współaut. 2009–2010). Z badań wynika, że zrosnięte nogi, podobnie jak „normalne”, ulegają procesom epimorficznym, w wyniku których następuje odtworzenie utraconej części kompleksu, przy czym następuje jednocześnie pogłębienie się anomalii. Nie obserwuje się natomiast samistnych procesów naprawczych. Deformacja w kolejnych stadiach nimfalnych u pajaków nie ulega zmianie i ma charakter zmiany pierwotnej, a więc takiej, jaka występowała u larw.

SCHISTOMELIA

Schistomelia zwana również schizomelią polega na rozwidlaniu się przysadek. Biorąc pod uwagę, że odnóże może być rozwidlane tylko w jednym miejscu (Ryc. 4) lub dwóch, można wyróżnić odpowiednio schistomelię pojedynczą lub podwójną, przy czym zdecydowanie częściej zdarza się schistomelia pojedyncza. Uwzględniając głębokość rozszczepienia można mówić o (i) schistomelii płytkiej, kiedy to wcięcie jest niewielkie i dotyczy tylko jednego, ostatniego członu, a więc tarsus, (ii) schistomelii średniej, gdzie wcięcie jest o wiele większe i dotyka dwa, a nawet i trzy ostatnie człony nogi, i (iii) głębokiej, kiedy rozwidlenie następuje w części proksymalnej przysadki. Schistomelia może być równomierna lub nierównomierna, co oznacza, że wolne końce są takiej samej lub różnej długości. W skrajnych przypadkach jeden z końców może być bardzo silnie skrócony i przyjmować postać nieczłonowanego stożka leżącego na bocznej krawędzi nogi. Tak zmienione przysadki mogą wykazywać normalne członowanie lub też mogą następować zaburzenia w członowaniu, przejawiające się brakiem jednego lub większej liczby członów. Zwykle schistomelia dotyka pierwszego i czwartego odnóża chodowego, ale również występuje na odnóżach gębowych (NAPIÓRKOWSKA i współaut. 2005, 2007).

Pod względem morfologicznym schistomelia przypomina heterosymelię, lecz podstawową różnicą pozwalającą na klasyfikację tych deformacji jest grubość zmienionych nóg. Ponadto, głębokość zaburzeń w schistomelii jest odwrotna niż w heterosymelii. Schistomelia bowiem jest tym głębsza im dłuższe są wolne końce, natomiast heterosymelia jest głębsza im krótsze są wolne końce odnóży. NAPIÓRKOWSKA i współaut. (2007) stwierdzili, że rozwidlane odnóża podlegają epi-



Ryc. 4. Larwa *Tegenaria atrica* ze pojedynczą schistomelią pierwszego odnóża chodowego (fot. T. Napiórkowska).

morfozie, która doprowadza do całkowitego zaniku zniekształcenia powstałego podczas embriogenezy. Co więcej, skutecznie działają również procesy naprawcze, bowiem po

kolejnych linieniach następuje stopniowa redukcja wolnych końców, aż do całkowitego ich zniwelowania, co doprowadza do „wyzdrowienia” przysadki.

POLIMELIA

Polimelia jest anomalią polegającą na wykształceniu się w trakcie embriogenezy dodatkowej jednej lub większej liczby przysadek na prosoma i jest związana z odkładaniem się na smudze zarodkowej dodatkowych, całych bądź połówek metamerów. Występuje ona u nielicznych osobników i najczęściej dotyczy nóg chodowych, chociaż też stwierdza się nadliczbowe przysadki głębowe (JACUŃSKI i NAPIÓRKOWSKA 2000, JACUŃSKI i współaut. 2002b; NAPIÓRKOWSKA i współaut. 2010b). Zwykle obserwuje się pająki z jedną dodatkową przysadką na głowotułowiu, ale w materiale teratologicznym zdarzają się też osobniki z dwoma dodatkowymi nogami chodowymi (Ryc. 5). Są one położone na krawędzi głowotułowia wraz z innymi nogami, choć obserwowano ich przesunięcia na stronę brzuszną. Takie odnóży wykazują zwykle „normalne” członowanie i są w pełni funkcjonalne, ale w przypadku, kiedy przesunięte są na stronę brzuszną mogą utrudniać pajakowi lokomocję. Głowotułów takich osobników wraz ze zwiększaniem się liczby odnóży, zwiększa proporcjonalnie swoją objętość. Strona ciała dotknięta anomalią jest bardziej wygięta na bok, następuje przesunięcie jamki środkowej i obserwuje się asymetrię mostka, który powiększa swoje rozmiary. W budowie anatomicznej, zmiany dotyczą głównie centralnego układu nerwowego. Jak wykazały badania (JACUŃSKI i współaut. 2002b), w odpowiedniej części masy nerwowej pojawiają się dodatkowe neuromery, zatem anomalię tę można sklasyfikować jako anomalię związaną z metamerią ciała. Z reguły nie stwierdza się obecności dodatkowych, ślepych uchyłków jelita środkowego, chociaż zdarzają się wyjątki (JACUŃSKI i współaut. 2002b).

NAPIÓRKOWSKA i współaut. (2006) badając możliwości epimorficzne przysadek polimelicznych (identyfikację przeprowadzano na



Ryc. 5. Polimeliczna larwa *Tegenaria atrica* z dwoma nadliczbowymi odnóżami chodowymi – strona brzuszna (fot. L. Jacuński).

podstawie obserwacji ślepych uchyłków jelita), które amputowali w połowie członów udowych, nie stwierdzili procesów regeneracyjnych, które doprowadziłyby do odtworzenia brakujących członów. Ponieważ nie wykształcały się one po amputacji odnóży w połowie członów udowych, przeprowadzano amputację w miejscu specjalnie do tego predysponowanym, jakim jest miejsce autotomii, czyli w stawie między biodrem a krętarzem. W tym przypadku również nie zostały zainicjowane procesy regeneracyjne, a więc można wnioskować, że dodatkowe odnóży, nie występujące w normalnym przebiegu ontogenezy, mają ograniczone możliwości epimorficzne.

DWUGŁOWOŚĆ

Jest to szczególny rodzaj zmian w przedniej części prosoma. O dwugłowości możemy mówić wtedy, kiedy w czasie rozwoju zarodkowego, w wyniku zadziałania teratogenu, dochodzi do podwojenia odcinka głowowe-

go prosoma typu „duplicitas anterior” (HOLM 1940). Przyjmuje się, że powstanie osobników dwugłowych związane jest z rozdzieleniem smugi zarodkowej, która u przyszłych osobników bicefalicznych jest znacznie szer-

sza niż u embrionów kontrolnych rozwijających się w temperaturze optymalnej dla rozwoju danego gatunku pająka. Tego typu defekty morfologiczne występują stosunkowo rzadko w materiale teratologicznym nie mniej jednak opisali je już JACUŃSKI i TEMPLIN (1992, 2003), TEMPLIN i współaut. (2009) oraz NAPIÓRKOWSKA i współaut. (2010a, b) u *Tegenaria*. Biorąc pod uwagę morfologię przodu ciała można wyróżnić cztery grupy potworności z tym związanych. Są to:

1. Pająki o dwóch równoważnych, kompletnych głowach, które są tej samej wielkości, jednakowo odchyłone od głównej osi ciała i leżące w jednej płaszczyźnie horyzontalnej (Ryc. 6).

2. Osobniki bicefaliczne o głowach nierównoważnych, charakteryzujące się występowaniem głowy głównej, leżącej na przedłużeniu osi ciała oraz głowy bocznej, zazwyczaj mniejszej, ułożonej pod pewnym kątem do głównej osi ciała i czasami niekompletnej (brak szczękoczułka i/lub nogogłaszczka oraz redukcja liczby oczu). Takie ułożenie głów powoduje jednostronne wygięcie całego prosoma i znaczną jego asymetrię.

3. Pająki dwugłowe ze zmianami wtórnymi, które polegają między innymi na całkowitym lub częściowym zrośnięciu nogogłaszczków i płytek szczękowych. Stwierdza się również anomalie dotyczące szczękoczułków, ich ułożenia oraz budowy.

4. Dwugłowce z bardzo głębokim podziałem prosoma, kiedy to poza podwójnym kompletem szczękoczułków i nogogłaszczków stwierdza się jeszcze występowanie dodatkowych nóg chodowych, często ulegających zrostom wzdłużnym, czyli krótko mówiąc linia podziału smugi zarodkowej wchodzi jeszcze w część tułowiową prosoma. Do tego typu deformacji należy zaliczyć osobniki



Ryc. 6. Nimfa *Tegenaria atrica* z dwiema równoważnymi, kompletnymi głowami (fot. L. Jacuński).

z całkowitym podwojeniem całego głowotułowia, czyli osobniki syjamskie.

Przyżyciowe obserwacje osobników bicefalicznych pozwoliły ustalić, że cechuje je obniżona mobilność. Niechętnie się poruszają, nawet po wielokrotnym pobudzaniu. Wykazują brak koordynacji ruchowej odnóży gębowych i chodowych, mają również trudności z zrzucaeniem egzuwium i pobieraniem pokarmu. Dlatego też takie osobniki szybko giną i w całej historii badań teratologicznych udało się utrzymać przy życiu jednego tylko dwugłowca do siódmego linienia (MIKULSKA i JACUŃSKI 1970).

Na podstawie badań histologicznych wiadomo (JACUŃSKI i TEMPLIN 1992), że dwugłowce mają dwa niezależne mózgi kierujące jedną wspólną masą podprzelykową i to najprawdopodobniej jest przyczyną wszystkich zakłóceń behawioralnych oraz w pracy narządów wewnętrznych.

ANOMALIE ZŁOŻONE

U pajaków z tzw. anomaliami złożonymi dochodzi do połączenia wielu różnych deformacji. U jednego osobnika może jednocześnie występować oligomelia, polimelia, schistomelia, heteosymelia, symelia oraz znaczne skrócenie odnóży. W większości przypadków takie osobniki giną zaraz po opuszczeniu osłon jajowych, a tylko niektóre z nich osiągną stadium nimfy I.

Obserwacje anomalii rozwojowych u pajaków, wywołanych takim czynnikiem tera-

togennym jakim jest naprzemienne działanie temperatury w czasie wczesnej embriogenezy, mogą mieć ogromne znaczenie dla poznania prawidłowej morfogenezy pajaków. U osobników zniekształconych uwiadcniają się w sposób szczególnie tendencje rozwojowe niedostrzegalne w czasie normalnej embriogenezy i postembriogenezy. Największe znaczenie dla tego rodzaju badań mają te anomalie, które wynikają z zaburzeń metamerycznych, ponieważ mają charakter stały,

nie podlegający procesom regeneracyjnym, a także i samoistnym procesom naprawczym. Zawiązana w czasie embriogenezy liczba somitów ciała do końca pozostaje niezmienna, a więc nie pojawiają się brakujące przysadki i nie zanikają odnóży nadliczbowe. Obserwacje przebiegu i częstości zmian prowadzących do anomalii, a szczególnie takich, które mają charakter atawizmów (np. wykształcenie się przysadki na petiolus czy odnóży w miejscu płucotchawki), pozwalają na wysnuwanie wniosków o tendencji rozwojowej w przeszłości filogenetycznej tych stawonogów.

Teratogeneza u pajaków jest problemem złożonym, niejasnym i budzącym wielkie zainteresowanie. Istnieje wiele pytań, na które nie znamy jeszcze odpowiedzi. Niezbędne są dalsze, wnikliwe badania, szczególnie na poziomie molekularnym, które zapełnią luki

i dokładnie wyjaśnią mechanizmy powstawania deformacji rozwojowych.

Wykorzystanie temperatury w badaniach teratologicznych jest uzasadnione w kontekście coraz częściej występujących w naszym klimacie anomalii pogodowych. Anomalie pogodowe i związane z nimi nagłe, znaczne wahania temperatury mogą wpływać na embriogenezę i powodować uszkodzenia zarodków, które nie zawsze podlegają samoistnym procesom naprawczym. Może to spowodować pojawienie się w naturze większej liczby osobników zniekształconych, nie tylko wśród zwierząt bezkręgowych. Wnikliwa obserwacja pajaków powszechnie występujących w otoczeniu człowieka może dostarczyć dowodów na niekorzystne zmiany środowiska.

PAJĄKI W BADANIACH TERATOLOGICZNYCH

Sterszczenie

W wyniku wieloletnich eksperymentów nad wpływem temperatury na rozwój embrionalny pajaka *Tegenaria atrica* otrzymano wiele różnorodnych deformacji prosoma. Czynnikiem teratogennym działającym szczególnie efektywnie we wczesnych stadiach embriogenezy są szoki termiczne. Polegają one na poddawaniu zarodków naprzemiennemu działaniu dwóch temperatur: 14 i 32°C, które zmienia się dwa razy dziennie przez pierwszych dziesięć dni rozwoju, tj. od momentu złożenia jaj aż do pojawienia się na smudze zarodkowej pierwszych metamerów prosoma. W ten sposób, w warunkach laboratoryjnych, otrzymano osobniki z oligomelią, symelią, heterosymelią, polimelią, bicefalią oraz osobniki z anomaliami złożonymi. Zanotowano, że wyżej wymienione wady rozwojowe w kolejnych sezonach badawczych występowały

z różną częstością. Obserwacja i analiza anomalii u pajaków może mieć ogromne znaczenie dla poznania prawidłowej morfogenezy, bowiem u osobników zniekształconych uwidaczniają się w sposób szczególny tendencje rozwojowe niedostrzegalne w czasie normalnej embriogenezy i postembriogenezy. Niektóre zmiany o charakterze atawizmów pozwalają na wyciągnięcie wniosków o tendencji rozwojowej w przeszłości filogenetycznej tych stawonogów. Największe znaczenie mają te anomalie, które wynikają z zaburzeń metamerycznych, ponieważ mają one charakter stały i nie podlegają procesom regeneracyjnym oraz samoistnym procesom naprawczym. Pojawianie się w środowisku naturalnym osobników z różnymi zniekształceniami w budowie ciała, może być wynikiem coraz częściej występujących anomalii pogodowych.

SPIDERS IN TERATOLOGICAL RESEARCH.

Summary

Experiments conducted for many years on the effect of temperature on embryonic development of the spider *Tegenaria atrica* produced a number of different deformations of prosoma. A teratogenic factor act particularly effective in early stages of embryogenesis is the thermal shock. It consist in subjecting embryos to alternating actions of two temperatures: 14°C and 32°C which are changed twice a day for the first ten days of development, i.e. from the moment of oviposition until the appearance on the germ band of the first metameres of prosoma. In this way individuals with oligomely, symely, heterosymely, polymely, bicephaly as well as individuals with complex anomalies were obtained. It has been reported that the above mentioned malformations in the consecutive research seasons occur at

different frequencies. Observations and analysis of these malformations in spiders may have enormous implications for understanding of normal morphogenesis, because deformed specimens show evident developmental trends imperceptible during normal embryogenesis and postembryogenesis. Moreover, monstrosities of atavistic nature allow to draw conclusions on the developmental trends in the past phylogeny of these arthropods. The most important are the deformations which result from a metameric disturbance because these are permanent and not subject to regenerative processes and spontaneous processes of repair. The appearance of individuals with various malformations in the structure of the body in the wild may be due to increasingly frequent weather anomalies..

LITERATURA

- BEDNARZ S., CZAJKA M., 1975. *A case of gynandromorphism in Oedothorax agrestis (Blackwall 1853) (Micryphantidae)*. Zool. Polon. 24, 385–391.
- DENIS J., 1939. *Les anomalies oculaires chez les Araignées*. Enseign. Techn. 12, 163–171.
- EHN A., 1962. *The development of spider embryos after centrifugation*. Zool. Bidrag., Uppsala 35, 339–368.
- EHN A., 1963a. *Morphological and histological effect of lithium on the embryonic development of Agelena labyrinthica Cl.* Zool. Bidrag., Uppsala 36, 1–26.
- EHN A., 1963b. *Effect of sulphhydryl blocking substances on development of spider embryos*. Zool. Bidrag., Uppsala 36, 49–72.
- HOLM A., 1940. *Studien über die Entwicklungsbiologie der Spinnen*. Zool. Bidrag., Uppsala 19, 1–214.
- HOLM A., 1952. *Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklungsphysiologie des Spinnenembryos*. Zool. Bidrag., Uppsala 29, 293–424.
- HOLM A., 1965. *Experimentell Spindelembryologi*. Svensk Naturvetenskap, 106–131.
- JACUŃSKI L., 1969a. *Inducement of developmental monstrosities in the spider Tegenaria atrica C.L.Koch by centrifugation of mature females*. Zool. Polon. 19, 589–600.
- JACUŃSKI L., 1969b. *The effect of temperature treatment at various stages of embryonic development on formation of monstrosities in the spider Tegenaria atrica C.L.Koch*. Bull. Ac. Pol. Sci. Cl. II, 17, 555–556.
- JACUŃSKI L., 1970. *Zależność okresu rozwoju embrionalnego pająka Tegenaria atrica C.L.Koch od temperatury*. Zesz. Nauk. UMK Toruń, Biologia 12, 13–15.
- JACUŃSKI L., 1971. *Temperature induced developmental monstrosities in Tegenaria atrica C.L.Koch (Araneae, Agelenidae)*. Zool. Polon. 21, 285–316.
- JACUŃSKI L., 1984. *Studia nad teratogenezą eksperymentalną u pająka Tegenaria atrica C.L.Koch*. UMK, Toruń.
- JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., 2000. *Epimorphic regeneration of an appendage complex in Tegenaria atrica C.L.Koch (Agelenidae)*. Bull. Pol. Ac. Sci. Biol. Sci. 48, 269–271.
- JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 1991. *Odnóże na petiolus u pająka Tegenaria atrica C.L.Koch w rozwoju postembrionalnym*. Przegl. Zool. 35, 135–138.
- JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 1992. *Anatomical examination of the anterior prosoma in bicephalous monster of Tegenaria atrica C.L.Koch*. Bull. Pol. Ac. Sci. Biol. Sci. 40, 165–168.
- JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2003. *Morphology of prosoma in bicephalous monster of Tegenaria atrica C.L.Koch*. J. Therm. Biol. 28, 393–396.
- JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., TESZNA L., 1999. *Holdowla pająka Tegenaria atrica C.L.Koch*. Przegl. Zool. 43, 1–2, 111–116.
- JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., TEMPLIN J., 2002a. *Heterosymely of mouth appendages in Tegenaria atrica C.L.Koch*. Bull. Pol. Ac. Sci. Biol. Sci. 50, 189–191.
- JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., TEMPLIN J., TESZNA L., 2002b. *Interesting cases of polymely in Tegenaria atrica C.L.Koch (Agelenidae)*. Bull. Pol. Ac. Sci. Biol. Sci. 50, 149–151.
- JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., TEMPLIN J., TESZNA L., 2004. *Anomalies in the cephalic part of prosoma in Tegenaria atrica C.L.Koch*. Zool. Polon. 49, 97–110.
- JACUŃSKI L., TEMPLIN J., NAPIÓRKOWSKA T., 2005. *Changes in the neuromerism of the subesophageal part of the nervous system in oligomelic individuals of Tegenaria atrica (Arachnida)*. Biologia, Bratislava 60, 589–592.
- JUBERTHIE C., 1962. *Etude des symétries provoquées par la température chez un Opilion (Arachnides)*. C. R. Acad. Sci. 254, 2674–2676.
- JUBERTHIE C., 1963. *Production expérimentale de l'heterosymélie chez un Opilion*. C. R. Acad. Sci. 256, 3363–3365.
- JUBERTHIE C., 1968. *Tératologie expérimentale chez un Opilion (Arachnidae)*. J. Embryol. Exp. Morph. 19, 49–82.
- KASTON B. J., 1961. *Spider gynandromorphs and intersexes*. Jour. New York Ent. Soc. 69, 177–190.
- KASTON B. J., 1962. *Ocular anomalies in spiders*. Bull. Brooklyn Ent. Soc. 57, 17–21.
- KASTON B. J., 1963a. *Abnormal duplication of the epigynum and other structural anomalies in spiders*. Trans. Amer. Micro. Sc. Soc. 82, 220–223.
- KASTON B. J., 1963b. *Deformities of external genitalia in spiders*. Jour. New York Ent. Soc. 71, 30–39.
- KASTON B. J., 1968. *Remarks on black widow spiders with an account of some anomalies*. Entomol. News 79, 113–124.
- KONACHOWICZ A., 1983. *Niektóre aspekty teratogenezy u kregowców*. Przegl. Zool. 27, 171–184.
- KULCZYŃSKI W., 1885. *Potworek obojnakowy pająka Erigone fusca*. Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego.
- LOCKET G. H., MILLIDGE A. F., 1953. *British spiders*. Tom II. Ray Soc., London.
- MIKULSKA I., 1973. *Experimentally induced developmental monstrosities in the water spider Argironeta aquatica (Clerck)*. Zool. Polon. 18, 127–134.
- MIKULSKA I., JACUŃSKI L., 1970. *A two-headed monster of the spider Tegenaria atrica C.L.Koch*. Acta Arachnol. Japan, Osaka 23, 17–19.
- MIKULSKA I., KOKOCIŃSKI W., 1966. *Un cas d'hétérosymélie spontanée chez l'araignée Agelena labyrinthica Clerck*. Bull. Ac. Pol. Sci. S. B. 4, 425–426.
- MIKULSKA I., MARTINEK B., 1964. *Anomaly in colouring in the spider Tegenaria atrica C.L.Koch*, 1843. Zool. Polon. 14, 3–8.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2005. *Epimorphosis of schistomelic chelicera in Tegenaria atrica C.L.Koch*. Zool. Polon. 50, 69–73.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2006. *The effect of amputation of polymelic walking legs and parts of appendage complex in Tegenaria atrica (Araneae: Agelenidae)*. Bull. Br. Arachnol. Soc. 13, 347–352.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2007. *Epimorphosis and repair processes of schistomelic pedipalps and walking appendages in Tegenaria atrica (Araneae, Agelenidae)*. Biologia, Bratislava 62, 756–762.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2009–2010. *Epimorphosis of heterosymelic appendages in Tegenaria atrica (Araneae, Agelenidae)*. Zool. Polon., 54–55, 43–58.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2010a. *An interesting case of bicephalous Tegenaria atrica nymph*. Bull. Br. arachnol. Soc. 15, 83–84.
- NAPIÓRKOWSKA T., JACUŃSKI L., TEMPLIN J., 2010b. *Polymely of feeding appendages in Tegenaria atrica (Araneae: Agelenidae)*. Bull. Br. Arachnol. Soc. 15, 52–54.

- PRÓSZYŃSKI J., STAREGA W., 1971. *Katalog fauny Polski. Pająki*. PWN, Warszawa.
- REMPEL J. G., 1954. *Siamese twin embryos of the black widow spider, Latrodectus mactans (Fabr.)*. Can. J. Zool. 32, 240–243.
- SEITZ K. A., 1967. *Untersuchungen über dynamische Vorgänge im Ei der Spinne Cupiennius salei (Ctenidae) mittels Röntgen – Barrieren*. Zool. Jb. Anat. 84, 343–374.
- SEITZ K. A., 1970. *Embryonale Defekt und Doppelbildungen im Ei der Spinne Cupiennius salei (Ctenidae)*. Zool. Jb. Anat. 87, 588–639.
- SEKIGUCHI K., 1952. *The occurrence of double embryos in spider eggs after centrifugation*. Arachnol. News 1, 1–4.
- SEKIGUCHI K., 1957. *Reduplication in spider eggs produced by centrifugation*. Sci. Rep. Tokyo Kyoiku Daigaku. Sect. B. 8, 227–280.
- TANAKA H., 1971. *A gynandromorph of the spider Zilla sachalinensis (Saito) from Japan*. Acta Arachnol. 23, 23–25.
- TEMPLIN J., JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., 2009-2010. *Metameric malformations of opisthosoma in Tegenaria atrica (Araneae, Agelenidae)*. Zool. Polon. 54-55, 33–42.
- TEMPLIN J., JACUŃSKI L., NAPIÓRKOWSKA T., 2009. *Disturbances in the structure of the prosoma in Tegenaria atrica induced by alternating temperatures (Araneae: Agelenidae)*. Bull. Br. Arachnol. Soc. 14, 303–307.
- WOŻNY M., 1976. *O niektórych anomaliach zaobserwowanych u pająków*. Przegl. Zool. 20, 214–218.
- YAGINUMA T., 1971. *A colour anomaly in the spider Heteropoda venatoria (Linné) from Japan*. Acta Arachnol. 23, 21–22.
- YAGINUMA T., ARITA T., 1966. *A gynandromorph of crab spider, Xysticus insulicola Boes, et Str. from Japan*. Acta Arachnol. 20, 18–20.