

# Raznolikost i uloga paučine

---

**Prižmić, Mihaela**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2018**

*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:217:398296>

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

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-03-06**



*Repository / Repozitorij:*

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



Sveučilište u Zagrebu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Biološki odsjek

**RAZNOLIKOST I ULOGA PAUČINE**  
**(Diversity and role of spider silk)**  
**SEMINARSKI RAD**

Mihaela Prižmić

Preddiplomski studij Znanosti o okolišu

Mentorica: Prof. dr. sc. Biserka Primec

Zagreb, 2018.

## Sadržaj

1. UVOD.....	1
2. PROTEINSKE NITI.....	2
3. PREDLJIVE ŽLIJEZDE .....	3
3.1. Struktura predljivih žlijezda.....	4
3.2. Fiziologija.....	6
4. PAUKOVE MREŽE – RAZNOLIKOST.....	7
4.1. Plahtaste i okviraste mreže.....	7
4.2. Lijevkaste mreže .....	8
4.3. Sferne mreže .....	9
5. IZGRADNJA MREŽE .....	13
5.1. Izgradnja okvira i radijalnih niti.....	13
5.2. Postavljanje pomoćne spirale.....	14
5.3. Postavljanje hvatajuće spirale .....	14
5.4. Poveznica strukture i funkcije sferne mreže .....	15
5.5. Gradnja mreža genetički je uvjetovano svojstvo.....	16
6. EVOLUCIJA MREŽE .....	16
6.1. Poveznica proizvodnje paučine i ponašanja.....	17
7. OSTALE ULOGE PAUČINE .....	18
8. ČOVJEKOVA UPOTREBA PAUČINE.....	18
9. SAŽETAK.....	19
10. SUMMARY .....	20
POPIS LITERATURE: .....	22

## 1. UVOD

Pauci ili red Araneae, evolucijski su se pojavili u devonu prije otprilike 380 milijuna godina. Danas postoji više od 45 000 opisanih vrsta raspoređenih u 3958 rodova i 114 porodica (Garrison et al., 2016). Prisutni su u svim vrstama okoliša, uključujući i zrak, a obiluju različitim bojama, oblicima i prilagodbama na uvjete i potrebe u okolišu. Glavne karakteristike vanjskog izgleda paukova su tijelo podijeljeno na prosomu i opistosomu. Na prosomi nalaze se po četiri para nogu za hodanje, a sprijeda kliješta (*chelicerae*) i jedan par pedipalpa. U većini vrsta prisutno je 8 očiju, a njihov položaj i veličina variraju ovisno i skupinama. Na opistosomi nalaze se spolni organi te predljive bradavice. Tijelo je prekriveno hitinskom kutikulom. Ovisno o položaju kliješta, pauke dijelimo na dvije skupine: Labidognatha i Orthognatha.

Najvažnija evolucijska prilagodba paukova vezana je za proizvodnju niti iz predljivih žlijezda. Te niti građene su od skleroproteina fibroina. Kada pauk nogama vadi niti iz predljivih bradavica, događa se koagulacija i paučina, koja je prethodno bila tekućina, pri dodiru sa zrakom očvrstne kao rezultat mehaničkog rastezanja. Iako su predljive žlijezde prisutne kod svih paukova, ne pletu sve vrste mrežu. Uloge paučine, osim one glavne – ulov plijena, mogu biti razne, od zaštite potomstva do bijega od predatora i migracije zrakom. Općenito se paučinaste konstrukcije dijele na tri skupine, ovisno o kompleksnosti strukture, a to su linearne konstrukcije, plosnate/vrpčaste i trodimenzionalne strukture, gdje spadaju mreže, kokoni i gnijezdaste konstrukcije. U paukova je poznato barem 7 različitih predljivih bradavica za proizvodnju različite paučine. Neke vrste koriste veći broj različitih žlijezda istovremeno dok druge ostanu ograničene na proizvodnju jedne vrste niti.

Ukoliko uzmemo u obzir još neke skupine, kao što su lažiškorpioni i grinje, kod kojih je uloga niti ograničena isključivo na oblaganje jajeta, vrlo je vjerojatno da je u početku i kod paukova to bila jedina uloga i da je od tuda počeo evolucijski razvitak na kompleksnije paučinaste tvorevine (Kaston, 1964).

Pauci s predljivim bradavicama na samom kraju abdomena (Mygalomorphae i Araneomorphae) pojavili su se otprilike prije 250 milijuna godina i tada uveli kompleksnije paučinaste tvorevine nalik plahtama za ulov plijena na tlu i iznad tla. Do jure se mreža već razvila do najodvedenijih oblika, što potvrđuje i 136 milijuna stara mreža izvrsno očuvana unutar jantara.

## 2. PROTEINSKE NITI

U cijelom carstvu životinja jedina dva razreda koja proizvode svilene niti su Insecta i Arachnida. Kemijska struktura svile govori o tome kako se radi o proteinu, a svi su proteini građeni od niza aminokiselina. Aminokiseline su organski kemijski spojevi koji se sastoje od središnjeg C ugljika na koji je vezana amino skupina (-NH<sub>2</sub>), karboksilna skupina (-COOH), vodik (-H) i varijabla koja određuje o kojoj je aminokiselini riječ. Više aminokiselina tvore lanac tako što se terminalna karboksilna grupa jedne aminokiseline veže za terminalnu amino grupu druge uz oslobađanje po jedne molekule vode za svako vezanje. Tri najčešće aminokiseline koje tvore svilene proteinske niti u paukova i kukaca su glicin, alanin i serin. No mnogobrojnost građe i uloge tih proteinskih vlakana nije određena samo kombinacijom tih triju aminokiselina u polipeptidnim lancima, već oblikovanjem tih polipeptida u trodimenzionalne strukture poput  $\alpha$ -uzvojnica i  $\beta$ -naboranih ploha. One nisu rezultat samo kemijske strukture, već i fizikalnih uvjeta pod kojima vlakna nastaju. Neki od tih fizikalnih procesa i uvjeta koji određuju kakve će forme biti proteinska vlakna su kristalizacija iz tekućine pri pH većem od 6.0, primjena visokog tlaka, mehanička gibanja, tretiranje sa solima i slanim otopinama te promjena topline (Craig, 2003).

Obje skupine, dakle i kukci i pauci, proizvode mnogo različitih tipova proteinskih vlakana, no glavna značajka koja određuje razliku između kukaca i paukova je ta što svaka pojedina skupina kukaca može proizvoditi samo jedan tip, dok kod paukova jedna jedinka može proizvesti čak do 9 različitih vlakana. Također, upotreba tih vlakana daleko je mnogobrojnija u paukova. Kompleksnost u građi i brojnosti tih vlakana govori nam kako evolucija paučine u paukova nije tekla samo jednim smjerom.

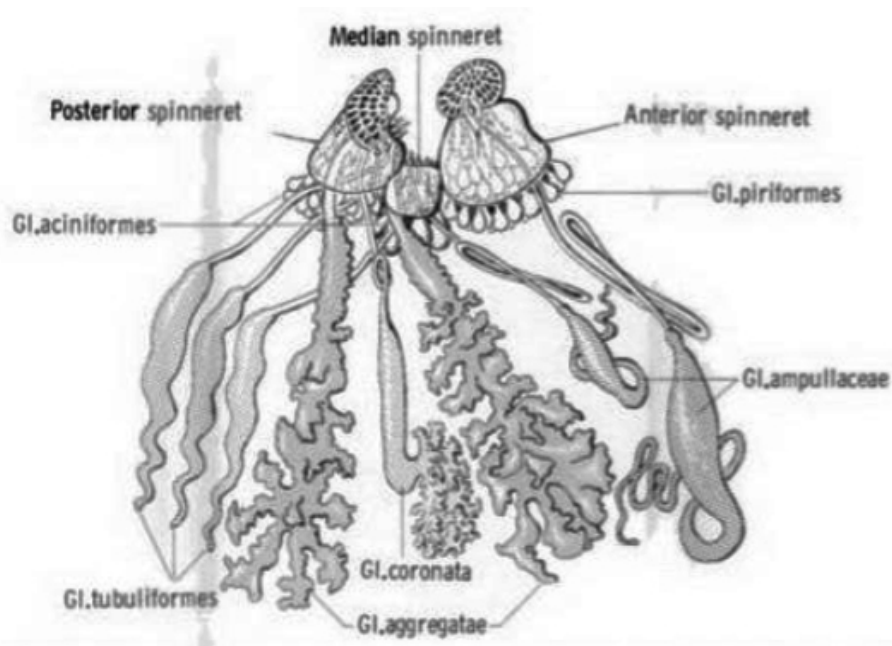
Proučavanje povećanja kompleksnosti u građi proteinskih vlakana od primitivnijih prema odvedenijim skupinama kukaca i paukova može nam dati uvid u evoluciju tih dviju skupina te divergenciju pojedinih redova unutar ta dva razreda. Takav način izrade kladograma izvediv je za kukce, no kod paukova dolazi do komplikacija.

Pojedini pauk se svrstava u generalista ili specijalista na osnovu sustava za proizvodnju vlakana i paučine. Generalisti proizvode do tri vrste vlakana koje sve skupa koriste za izgradnju mreže, nastamba, ovojnice za jaja. Klasičan primjer je primitivna skupina paukova Mesothelae. Specijalisti koriste od četiri do devet vrsta vlakana od kojih svaka ima specifičnu namjenu u izgradnji različitih mrežastih i vlaknastih konstrukcija.

### 3. PREDLJIVE ŽLIJEZDE

Kod kukaca je sekrecija vlaknastih proteina primarno obilježje i u početku su to bili sekundarni produkti reproduktivnog i ekskrecijskog sustava, a prvotna namjena im je bila u reproduktivne svrhe. Kod paukova postoje posebni organi za proizvodnju proteinskih vlakana, a to su predljive žlijezde. One su povezane s predljivim bradavicama koje izlaze na površinu opisthosome. Morfologija predljivih žlijezda je vrlo raznolika. Najjednostavnije žlijezde prisutne su u starijih skupina paukova, Orthognatha, gdje se uglavnom radi o jednoj vrsti žlijezde po jedinci. Barem četiri žlijezde možemo pronaći primjerice u paukova vučjaka, dok čak do osam žlijezda može postojati u onih najrazvijenijih paukova poput, primjerice, paukova križara. Neka glavna morfološka i histološka ustrojstva dijele žlijezde na ampuladne, akciniformne, tubuliformne, agregatne, piriformne i flageliformne ili koronarne žlijezde (Slika 1). Svaka žlijezda proizvodi paučinu koja ima drugačiju strukturu, a samim time i namjenu. Primjerice, tubuliformne žlijezde postoje samo u ženki paukova, i to zato jer im je namjena proizvodnja paučine za oblaganje jaja. Agregatne žlijezde sadrže ljepljivu supstancu i zbog toga su tipične za araneide.

Piriformne i agregatne žlijezde prisutne kod pravih paukova i araneoida sadrže i velik udio aminokiselina lizina i velik afinitet prema vodi. Zbog različitog kemijskog sastava i prisutstva određenih aminokiselina, takvi proteinski lanci nisu skloni tvoriti određene prostorne konfiguracije.



Slika 1 – vrste predljivih žlijezda (izvor: Foelix, 1996)

Takva raznolikost žlijezda i funkcija u paukova ide u prilog teoriji o tome kako su se predljlive žlijezde evolucijski razvijale *de novo*, i da razvitak svake nove vrste žlijezda nije povezan s promjenom bilo kojeg drugog organa kod paukova, za razliku od kukaca gdje određeni organi bivaju prenamijenjeni za proizvodnju i upotrebu proteinskih vlakana. Jedina iznimka koja ne bi išla u prilog *de novo* teoriji su modificirane helicerale žlijezde kod porodice Scytodidae čije su usne žlijezde homologne usnim žlijezdama u kukaca.

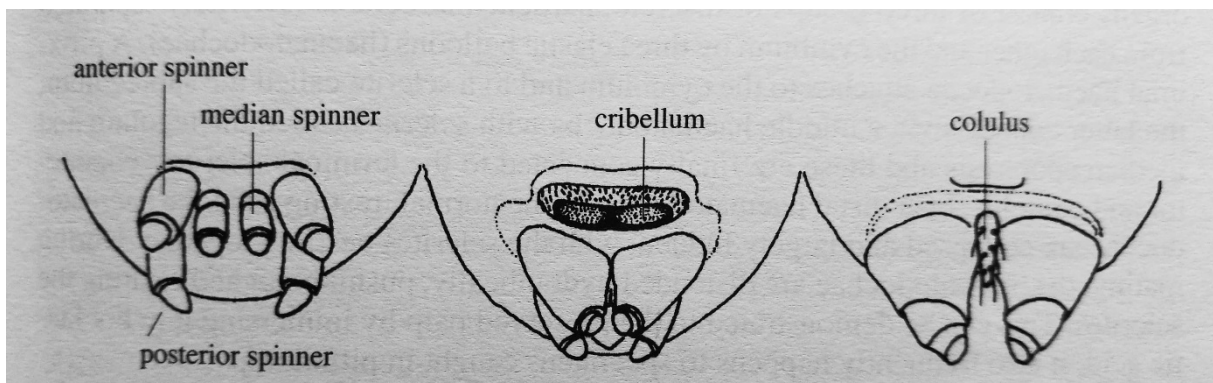
Činjenica da neki pauci i dalje nisu odbacili onaj stari manje kompleksan tip predljlivih žlijezda, iako ostatak vrsta ima evolucijski sve odvedenije vrste predljlivih žlijezda, pokazuje nam kako paucima nije konačni cilj razviti noviji napredniji tip proizvodnje paučine i njene funkcije, već težiti multifunkcionalnosti. Još jedna razlika kod primitivnijih vrsta u odnosu na odvedenije je u sintezi proteinskih vlakana. Naime, u primitivnijih vrsta paukova čiji je respiratorni sustav poprilično limitiran postoji mnogo više aminokiselina koje pauci prikupljaju iz okoliša dok odvedenije vrste te aminokiseline mogu samostalno sintetizirati.

Analizirajući molarnu i žlijezdalnu organizaciju došlo se do zaključka kako je evolucija žlijezda koje luče proteine tekla u tri smjera. Prvi smjer predstavlja proizvodnju proteina u modificiranim ektodermalnim stanicama gdje je proizvodnja neovisna o vrsti razvoja. Drugi je sistemski smjer. Radi se o proizvodnji proteina i fibroina u organima koji su primarno imali neku drugu funkciju. Zadnji smjer je razvoj žlijezda *de novo*, a primjer kod paukova su pseudoflageliformne žlijezde. Zbog različitih smjerova razvoja građa i funkcija proteina su vrlo raznolike.

### 3.1. Struktura predljlivih žlijezda

Uglavnom su to organi kruškolikog oblika obloženi jednim slojem epitelnih stanica. Predljlive bradavice na površini abdomena dijele se na anteriorne, medijalne i posteriorne. U anteriorne spadaju piriformne i ampulatne žlijezde. Akciniformne i tubuliformne su medijalne te agregatne i flageliformne su posteriorne žlijezde. Žlijezde na površinu izlaze s predljlivim bradavicama, a na vrhu svake bradavice nalazi se kombinacija većih («spools») i manjih cjevčica («spigots») s naglavecima iz kojih izlaze niti paučine različitih debljina. Sva tri para bradavica su mobilna zbog vrlo dobro razvijene muskulature. Kao i svi drugi tjelesni nastavci, i bradavice imaju više fleksora nego ekstenzora. Prilikom upotrebe bradavica za izgradnju mreža ili kokona potrebno je da se svaka bradavica može pomicati neovisno o drugoj, ali da

istovremeno postoji koordinacija između svih bradavica koje sudjeluju u radnji. One se mogu pomicati na nekoliko načina: podizanjem, spuštanjem, uvijanjem, ali i sinkroniziranim širenjem. Pomicanje kompletnog abdomena još dodatno poboljšava mobilnost i funkcionalnost predljivih bradavica. Broj para predljivih bradavica originalno je bio četiri. Danas varira, a originalan broj postoji u nekih primitivnih vrsta skupine Mesothelae. U Orthognatha najčešće su dva do tri para, a ponekad postoji i redukcija jednog para. Medijalni anteriorni par bradavica je kod mnogih paukova (Araneidae, Linyphiidae, Theridiidae, Thomisidae) reduciran i tvori rudimentarnu strukturu kolulus (*colulus*) koja najvjerojatnije nema apsolutno nikakvu funkciju. Još jedan organ odgovoran za pređenje mreže je i kribelum (*cribellum*) koji postoji kod kribelatnih paukova (Slika 2). Kribelum nalikuje malenoj ploči smještenoj ispred tri para predljivih bradavica. S obzirom na podrijetlo, smatra se kako je kribelum homologan kolulusu. Osim što može biti oblika jedne malene ploče, isto tako može biti podijeljen na dva ili čak četiri dijela kod nekih rodova. Još jedna karakteristika kribeluma je prekrivenost mnogobrojnim naglavcima, čak po nekoliko desetaka tisuća. Uglavnom broj naglavaka raste svakim presvlačenjem pauka. Vrlo tanke niti iz naglavaka kribeluma pauk izvlači ritmičkim pokretima kalamistruma, strukture nalik češlju građene od dlaka na metatarzalnom dijelu četvrtih nogu. Muški kribelatni pauci nemaju kalamistrum niti kribelum. Strukture postoje kod juvenilnih jedinki nakon trećeg presvlačenja, a kod mužjaka nestanu nakon zadnjeg presvlačenja u odraslu jedinku.



**Slika 2** – Položaj predljivih bradavica, kribeluma u kribelatnih paukova i rudimentarnog organa *kolulusa* (izvor: Roberts, 1996)

Proteinska zrna pohranjena unutar žlijezda bivaju izbačena van na površinu pod utjecajem povećanja hemolimfnog tlaka, ali isto tako može doći do aktivno uzrokovanog izbacivanja niti upotrebom stražnjih nogu. Takav proces pod kojim tekuća zrnca proteina prelaze u čvrste niti i mrežu je ireverzibilan, dakle, nema povratka na staro. Razlog nije



izloženost zraku već ionska promjena molekula. Već spomenuto izbacivanje proteinskih zrnaca iz žlijezda na površinu u obliku niti nije potaknuto radom mišića, no djelomična iznimka su pauzi križari kod kojih je za izbacivanje odgovoran poseban organ koji je reguliran pokretima mišića.

Promjer većine niti iznosi tek nekoliko mikrometara, a mnoge vrste imaju niti čak i tanje od jednog mikrometra.

### 3.2. Fiziologija

S obzirom da su ampulatne žlijezde najistraženije, njihova fiziologija i građa poslužit će kao primjer koji općenito vrijedi i za sve ostale žlijezde. Jedna se žlijezda sastoji od cjevastog repnog dijela, srednjeg dijela koji nalikuje vreći i tankog kanala u petlji. Sinteza vlakana se uglavnom odvija u repnom dijelu, a “vreća“ služi za njegovu pohranu.

Stanice za izlučivanje su epitelne stanice s bazalno smještenom jezgrom i apikalno smještenim sekretornim granulama. Granule su produkt endoplazmatskog retikuluma i sadržavaju protein. Prazne se u žljezdani lumen. Unutar lumena kanala odvija se i resorpcija vode. Kad se potroši sav sadržaj “vreće“, već kroz nekoliko minuta u repnom dijelu započinje nova sinteza fibroina. Često fibroin nije jedini produkt sinteze. Kada postoje dvije vrste stanica, druga vrsta može sintetizirati mukopolisaharide. Oni pridonose higroskopsnosti vlakana, osobini koja je odgovorna za ljepljivost spiralnih mreža paukova križara. Prilikom izlaska tih dviju vrsta proteina iz ampulatne žlijezde, susjedne agregatne žlijezde istog časa oblože niti s viskoznim sekretom koji je također higroskopan. Sekret se uglavnom sastoji od glikoproteina, aminokiselina i anorganskih soli poput kalijevog nitrata. Glikoproteini imaju ljepljivo djelovanje, dok soli privlače vodu. No uloga higroskopsnosti nije samo u ljepljivosti mreže, nego služi i za upijanje vode koja u određenoj mjeri navjerojatnije doprinosi i elastičnosti mreže. Zanimljiva je činjenica da se paukove mreže, čak i one napuštene, opiru bakterijskoj razgradnji. Razlog tomu je vrlo niski pH (oko 4) zbog vodikovih iona nastalih disocijacijom iz fosfata. Istovremeno prisutnost nitratnih iona sprečava denaturaciju i razgradnju mreže zbog niske pH vrijednosti.

#### 4. PAUKOVE MREŽE – RAZNOLIKOST

Proučavajući ekologiju paukova, prvo što se može primijetiti je podijeljenost na lutajuće paukove i one koji pletu mrežu i pretežito obitavaju na njoj ili u neposrednoj blizini. Osnovna podjela razlikuje nekoliko vrsta mreža od kojih se svaka može još detaljnije podijeliti, a uvelike može pomoći kod determinacije, s obzirom da često pojedini rod, pa čak i vrsta, mogu imati vrlo specifičan i karakterističan oblik mreže. Postoje plahtaste i okviraste mreže, lijevkaste, cjevaste te one najpoznatije, sferne mreže, na temelju kojih ću objasniti detaljnije i sam postupak konstrukcije.

##### 4.1. Plahtaste i okviraste mreže

Dvije porodice pletu plahtaste mreže. To su Agelenidae i Linyphiidae. No građa mreže tih dviju porodica se poprilično razlikuje. Agelenidae imaju ravnu, lagano konkavnu mrežu i na samom kraju lijevkasti tunel unutar kojeg se nalazi pauk koji čeka da se plijen pojavi na mreži, a onda velikom brzinom izlazi iz svojeg tunela. Osim ravne plahte koja čini glavni dio, mreža je isprepletana vertikalnim nitima na koje kukci neočekivano nalete nakon čega padaju na plahtasti dio mreže (Slika 3). Za razliku od Agelenidae, Linyphiidae imaju mreže konveksnog oblika (Slika 4). Grade ih u sekcijama tijekom nekoliko dana, a njihova trodimenzionalna i čvrsta građa utječe na dugotrajnost i postojanost tih mreža u većem vremenskom periodu. Neke vrste mogu proizvoditi čak i ljepljive kapljice na mreži, no one nemaju posebnu korist s obzirom da je glavna tehnika ulova ista kao i u Agelenidae, dakle, vertikalne niti koje sruše plijen na horizontalnu plahtu. Pauk se nalazi ispod plahte i kada naiđe plijen, on tresu mrežu kako bi plijen pao i zatim zadaje smrtonosan ugriz. Neke vrste mogu imati nekoliko redova plahtastih struktura unutar jedne mreže. Okviraste mreže pletu vrste porodice Theridiidae. Zbog nepravilnosti se gubi struktura plahte koja postoji u prethodne dvije porodice. Niti su obavijene ljepljivim kapljicama. Kada se plijen, u ovom slučaju najčešće mrav, zaplete u jednu nit, prilikom pokušaja da se oslobodi biva u potpunosti upleten u mrežu. Mreža je lako lomljiva, no vrlo uspješno obavlja svoju funkciju. Iako djeluje zapleteno, svaka nit je pomno smještena na odgovarajuće mjesto. Neke vrste osim osnovne mreže grade i raznolike konstrukcije u neposrednoj blizini. (Foelix, 1996)



Slika 3 – plahtaste mreže blago konkavnog oblika u porodice Agelenidae (autor: Mihaela Prižmić)

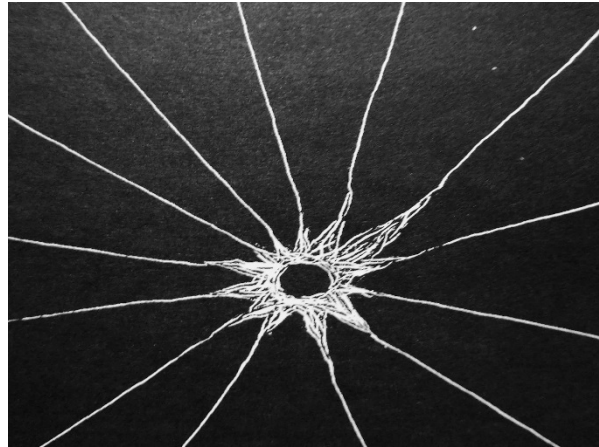


Slika 4 – Plahtaste mreže konveksnog oblika u porodice Linyphiidae (izvor: Roberts, 1996)

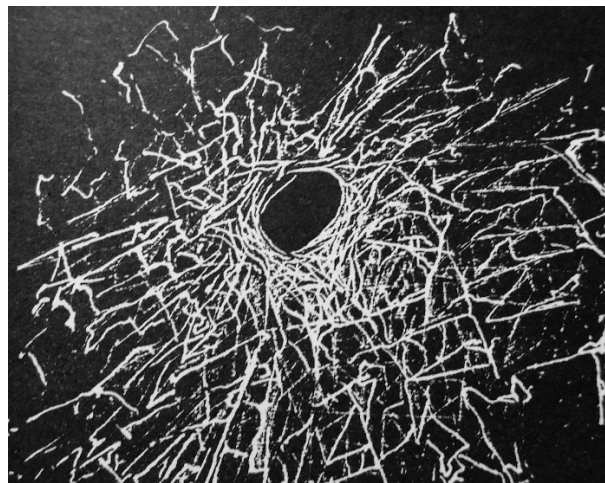
#### 4.2. Lijevkaste mreže

Najpoznatije porodice koje pletu takve mreže u našim krajevima su Segestridae i Amaurobiidae. Cijevasto udubljenje se najčešće nalazi unutar drveta ili pukotina u zidu i kamenu i može biti dugačko nekoliko centimetara. Izvana se ta cijev proširuje u niti kružno raspoređene. Kod Segestridae (Slika 5) izgleda tako da su dugačke niti radijalno raspoređene

oko ulaza u lijevak, a kod Amaurobidae (Slika 6) su te niti isprepletene i gušće, no nešto manjeg rasprostiranja. Pauk kada osjeti trzaj koji odgovara veličini kukca, dakle kada osjeti da se radi o plijenu, naglo izlazi van iz lijevka. Rod *Atypus* također ima cjevasto udubljenje kao i prethodne porodice, živi zakopan i do 50 centimetara u zemlju, no mreža izvana ima više vrećasti oblik.



Slika 5 – Ulaz lijevka mreže porodice Segestridae (izvor: Roberts, 1996)



Slika 6 – Ulaz lijevka mreže porodice Amaurobidae (izvor: Roberts, 1996)

#### 4.3. Sferne mreže

Najpoznatije su mreže zbog karakterističnog pravilnog sfernog oblika. Sastoje se od tri glavna elementa. To su radijalne niti koje se šire iz centralnog dijela mreže i središta koje se sastoji od dva elementa: okvirnih niti koje okružuju mrežu i stvaraju potporu radijalnim nitima i hvatajuće spirale koja jedina od tih triju elemenata sadržava ljepljive kapljice, a predstavlja poprečne niti u središtu između centra i okvira koje upotpunjuju prostor između radijalnih niti.

Skraćeno, sferna mreža se sastoji od vrlo čvrstog okvira i radijalnih niti zajedno s vrlo elastičnom, higroskopnom hvatajućom spiralom. Prilagodba na ulov plijena je takva da ljepljivost uspije imobilizirati plijen dovoljno brzo da plijen pretjerano ne ošteti mrežu. Osim triju elemenata, mreža se može podijeliti na nekoliko funkcionalnih zona. Neke postoje samo u pojedinih rodova ili vrsta. Najpoznatije su “slobodna zona“ gdje ne postoji središte, već samo radijalne niti po kojima se pauk može brzo i olakšano kretati s jednog kraja na drugi. “Zona ojačavanja“ ima ulogu povećanja stabilnosti mreže i odvojena je od središta.

Broj radijalnih niti varira od vrste do vrste. Nabrojat ću samo nekoliko vrsta i navesti karakteristike njihove mreže. To su vrste koje se vrlo često mogu sresti na području Hrvatske.

Pauk križar, *Araneus diadematus*, neizostavan pripadnik svakog vrta, osobito lako uočljiv krajem ljeta i početkom jeseni kada dostiže svoju konačnu veličinu, gradi mrežu koja se u pravilu sastoji od 25 do 30 radijalnih niti koje tvore relativno pravilne kutove od 12° do 15° (Slika 7). Mlade, juvenilne jedinke često imaju veći broj radijalnih niti nego odrasla jedinka.



Slika 7 – Klasični sferni oblik mreže kakvu pletu pauci križari (autor: Mihaela Prižmić)

Nekoliko vrsta unutar mreže imaju posebnu strukturu nazvanu *stabilimenta*. Kao što sam naziv govori, uloga te strukture trebala bi biti u stabilizaciji mreže, no to nije sa sigurnošću potvrđeno. Ono što se zna je to da služi kao kamuflaža, a kod nekih vrsta i za privlačenje plijena. Primjerice u roda *Argiope*, stabilimenta je složena kao “cik-cak“ uzorak koji se rasprostire duž središta (slika 8). Primarna uloga mu je odbijanje ptica kako ne bi uništile mrežu, no

istovremeno i privlačenje kukaca koje mami takvo odbijanje UV svjetlosti. Rod *Cyclosa* gradi vertikalnu stabilimentu od ostataka plijena i starih svlakova te se smješta u samu sredinu gdje je gotovo neprimjetna, s obzirom da vanjskim izgledom imitira dio svoje stabilimente (Slika 9).



**Slika 8** – Stabilimenta u obliku „cik-cak“ uzorka na mreži juvenilne jedinke *Argiope bruennichi* (autor: Mihaela Prižmić)



**Slika 9** – *Cyclosa* u središtu stabilimente od starih svlakova i ostataka plijena (autor: Mihaela Prižmić)

*Zygiella*, iako također ima mrežu kružnog oblika, na jednom dijelu ostavlja slobodni sektor bez poprečnih niti, već samo jednom signalnom niti. Većinu vremena smještena je u

svom skloništu na samom rubu mreže i, povezana signalnom niti, prima vibracije koje dolaze kada plijen završi u spirali. Zanimljivo je kako juvenilne jedinke tog roda grade klasičnu spiralnu mrežu bez slobodnog sektora. Čak i odrasla jedinka ponekad izostavi slobodni sektor. Sklonište, koje često može biti savinuti list, omogućava paucima, i to ne samo ovog roda, da izbjegnu pretjeranu izloženost predatorima koju bi imali kada bi se nalazili u središtu same mreže. (Foelix, 1996)

Većina sfernih mreža pozicionirana je vertikalno, a iznimka postoji u roda *Uloborus* koji ima horizontalno smještenu mrežu (Slika 10) i *Theridiosoma* čija je mreža kišobranastog oblika. Rod *Cyrtophora*, često se može susresti u mediteranskim dijelovima Hrvatske, ima specifičnu mrežu primarno horizontalno pozicioniranog sfernog oblika s ispupčenjem koje nalikuje šatoru u sredini, a oko glavne mreže nalazi se mnoštvo niti koje se isprepliću (Slika 11).



Slika 10 – Horizontalno pozicionirana sferna mreža porodice Uloboridae (autor: Mihaela Prižmić)



Slika 11 – Dio mreže pauka roda *Cyrtophora* sa šatorastim središtem mreže ispod koje se nalazi pauk (autor: Mihaela Prižmić)

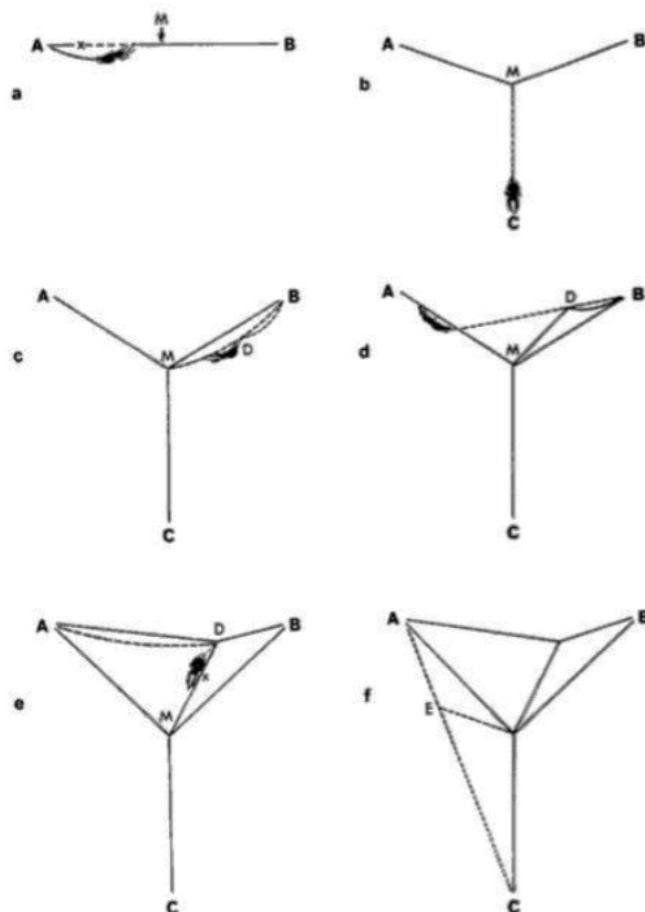
## 5. IZGRADNJA MREŽE

Ovdje ću opisati taj postupak u roda *Araneus*. Izgradnja mreže odvija se u tri faze: 1) izgradnja okvira i radijalnih niti; 2) postavljanje pomoćne spirale; i 3) postavljanje ljepljive hvatajuće spirale.

### 5.1. Izgradnja okvira i radijalnih niti

Pauk započinje s prvom horizontalnom niti. Nju doslovno ispušta u zrak i čeka da se uhvati za neki objekt, primjerice granu. Ta mreža je samo privremena jer ju pauk reže prilikom kretanja s jednog kraja na drugi, a stane otprilike na polovici, tamo se stara i nova mreža povezuju, a cijela struktura pomalo visi zbog veće količine mreže s prve polovice. Na središtu pauk spušta jednu nit vertikalno do tla. Takva Y struktura je osnova svake mreže. Za daljnji opis, upotrijebit ću slova za svaku stranu kako bi se lakše vizualiziralo. Lijevo, početni rub Y konstrukcije je A, onaj desni nasuprot je B, središte je M i donji dio je C. Sada započinje izgradnja dodatnih radijalnih niti. Pauk se kreće od M prema B gdje pričvršćuje novu nit MB. Zatim se vraća starom MB niti istovremeno otpuštajući nit koja predstavlja novu MB. Sada vodi ovu nit do nove točke D. Kreće se preko M do A gdje pričvršćuje nit. Vraća se do D tako da udvostručava AD nit. Tako nastaje konačna okvirna AB nit, ali i radijalna DM koju pauk odmah zamjenjuje, a zatim stvara XM nit koju ponovo pretvara u DM koja je sada puno čvršća nego prethodna. Nit koju vodi od A, preko D sve do C predstavljat će novu AC okvirnu nit na koju može vezati još dodatne radijalne niti (Slika 12). Svaka je nit proizvedena dvaput, dakle prva radijalna nit služi kao vodeća linija za izgradnju nove prilikom kretanja pauka od centra prema periferiji. Istim postupkom pauk gradi ukupno 20-30 radijalnih niti sve pod relativno pravilnim kutom od oko 15°. Ne zna se u potpunosti mehanizam mjerenja kutova, ali različitim pokusima je utvrđeno kako veliku ulogu u tome imaju prednje noge. Naime, kada odstranimo prednje noge dolazi do nepravilnijih kutova. Male razlike u veličini kutova postoje između gornjeg dijela mreže koji sadržava više radijalnih niti u odnosu na donji dio.





Slika 12 – Izgradnja okvira i početnih radijalnih niti sferne mreže (izvor: Foelix, 1996)

## 5.2. Postavljanje pomoćne spirale

Događa se istovremeno s gradnjom radijalnih niti. Pomoćna spirala nalazi se u središtu (čvorištu). Sastoji se od nekoliko krugova oko same sredine. Služi za stabilizaciju, ali i omogućuje pauku da se lakše kreće preko radijalnih niti. Također pomaže u sljedećem koraku izgradnje hvatajuće spirale. Pauk uzima pauzu između ovog i sljedećeg koraka.

## 5.3. Postavljanje hvatajuće spirale

Upotrebom prednjih i zadnjih nogu, pauk prenosi niti ljepljive hvatajuće spirale preko radijalnih niti tako da ih stavlja kružno i pričvršćuje za radijalne niti. Istovremeno skida konstrukciju pomoćne spirale koja služi kao pomoć u izgradnji ljepljive hvatajuće spirale. Gradnja ide od okvirnog dijela mreže (započinje na određenoj udaljenosti od samog okvira), a

završava malo prije samog središta. To rezultira slobodnom zonom. Ovaj zadnji korak u izgradnji ujedno traje i najduže. Za razliku od radijalnih niti i okvira koji uzimaju oko 5 minuta posla, ljepljiva spirala uzima oko 20 minuta. Kada bismo sve niti stavili u jednu ravninu, ta ravnina bi bila dugačka otprilike oko 20 metara. Takva je dužina poprilično impresivna kada ju pribrojimo debljini niti te masi ženke pauka koja gradi ovakvu sfernu mrežu.

Različitim eksperimentima utvrđeno je kako je gradnja mreže isključivo temeljena na dodiru i kako vid u ovom slučaju pauku nije potreban. Isto vrijedi i za gravitaciju, gdje je pauk u svemiru u bestežinskom prostoru isto bio sposoban izgraditi pravilnu mrežu. Odstupanja od pravilnosti desila su se prilikom promjene orijentacije mreže u vrijeme gradnje.

U pravilu, ovakve sferne mreže pletu jedino ženke i juvenilne jedinke, dok odrasli mužjaci ne pletu, a ako i pletu, takva je mreža zakržljala i nedostaje joj ljepljiva spirala. Razlog tomu je vrlo kratak životni vijek mužjaka. On u odraslom stadiju živi svega tjedan dana i u tom razdoblju nema potrebu za hvatanje plijena, dakle, jedina mu je uloga ona reproduktivna (Foelix, 1996).

#### 5.4. Poveznica strukture i funkcije sferne mreže

Glavna uloga sferne mreže svakako je ulov plijena. Geometrična, pravilna struktura ukazuje na minimalni utrošak energije za najveću moguću efektivnost. Radijalne niti omogućuju instantni prijenos vibracija, dakle informacija o plijenu, ali također omogućuju pauku vrlo brzo kretanje po mreži. Prva reakcija na kukca koji se uplete mrežu je trzanje radijalnih niti prednjim nogama. Pauk će naglo nasrnuti na plijen preko direktne radijalne niti jedino ako se plijen nalazi u središtu i povezan je s radijalnom niti preko koje pauk prima vibracije. Još jedna uloga primanja vibracija je i prilikom "udvaranja". Naime, mužjak proizvodi posebne ritmičke trzaje mreže kako ženka ne bi pomislila da se radi o plijenu. Mreža također sadrži određene kemijske stimulanse, feromone, koji utječu na mužjake čak i kada je mreža napuštena od strane ženke. Takvi kemijski stimulansi nalaze se ne samo unutar mreža, već i na ostalim paučinama.

Tanke niti omogućuju plijenu vrlo teško uočavanje mreže, osobito prilikom vjetrovitog vremena ili slabe svjetlosti koji idu u prilog nevidljivosti mreže. Većina paukova koji pletu sfernu mrežu na njoj su pozicionirani tako da im glava gleda prema dolje (ukoliko se radi o vertikalno pozicioniranoj mreži). Tako se lakše uspijevaju u slučaju opasnosti se baciti na tlo

preko sigurnosne niti. Također je zanimljivo kako se određene vrste se mogu u potpunosti prilagoditi na mrežu koju je isplela jedinka neke druge vrste, dok neke druge to ne uspijevaju.

U prirodi mreže vrlo brzo bivaju oštećene ili uništene, pa pauk mora biti spreman na često mijenjanje mreže. *Araneus diadematus* svaki dan ponovo gradi svoju mrežu. Ponekad potpuno iznova, a ponekad koristi staru mrežu kao pomoć pri konstrukciji nove. Neki pauci pojedju staru mrežu, neki ju odbace, a ponekad ju preupotrebljavaju za izradu kokona. Prilikom manjeg oštećenja, pauk može popraviti taj dio, ali i ne mora. Većina vrsta koje popravljaju oštećenja, ne paze na prvotnu pravilnost, već samo nastoje ostvariti veću stabilnost.

#### 5.5. Gradnja mreža genetički je uvjetovano svojstvo

Ta je činjenica utvrđena nizom eksperimenata. Postoje situacije kada juvenilna jedinka plete čak i savršeniju mrežu od odrasle. Kod križara, tek izlegnute jedinke žive u zajednici u nepravilnoj mrežastoj strukturi do dva tjedna, nakon čega se razilaze. Tada svaka jedinka uspijeva isplesti svoju mrežu. Nakon nekoliko dana ponovnog pletenja mreže, dolaze do faze kada mreža postaje potpuno pravilna, no to ne ide u prilog teoriji o tome da bi pletenje mreže moglo biti naučeno svojstvo jer se ovdje radi o još nerazvijenim predljivim organima. Čak i pauci koji su prvih dana nakon što su se izlegli bili zatvoreni u uvjetima gdje im nije bilo omogućeno pletenje mreže, kada su nakon toga pušteni, mogli su isprva isplesti pravilnu mrežu.

### 6. EVOLUCIJA MREŽE

U ranom devonu je semiterestrični, najvjerojatnije karnivorni pauk izašao iz vodene sredine u kojoj je prvotno obitavao van na kopno. Ta vodena sredina mogla je biti interplimna zona ili neka slatkovodna tekućina. Razlog izlaska mogao je biti ili zbog potrebe za većom količinom plijena koja je eventualno mogla ponestati pod vodom, ili predator koji je pauka „istjerao“ na kopno. Odmah po izlasku bilo je potrebno razviti nova ustrojstva u ponašanju, a samim time i proizvodnju paučine i, u konačnici, ustrojstvo izrade mreže. S obzirom da je paučina najfunkcionalnija kada je suha, najvjerojatnije je pod vodom postojala predprilagodba koja je nestala pri izlasku. Ubrzo nakon izlaska počela se događati nagla adaptivna radijacija koja je dovela do današnje vrlo velike raznolikosti u ponašanju paukova, izgradnje i oblika mreža, ali i mnogih drugih karakteristika.

Dva su moguća scenarija početka evolucije paučine. Prvi je vezan za oblaganje jaja proteinskim izlučevinama iz žlijezda koje su se nalazile u području kukovlja (*coxa*). Potreba za efektivnijim, ljepljivijim oblozima za jaja, koja bi omogućila veću sigurnost od predatora i nepogodnih uvjeta u okolišu, dovela je do razvitka tih žlijezdi koji je u konačnici rezultirao nastankom predljivih žlijezdi. Takav scenarij ne smatra se u potpunosti sigurnim s obzirom da su žlijezde kukovlja mezodermalnog podrijetla, za razliku od predljivih žlijezda koje su ektodermalnog podrijetla. Drugi scenarij uključuje prekrivenost cijelog abdomena proteinskom mukuznom membranom, najvjerojatnije kako bi štitila organe nalik škrgama od isušivanja prije nego što su evoluirali u funkcionalna pluća.

Iako su danas pauci u potpunosti prilagođeni kopnenom načinu života, neki od primjera pokazuju i izvrsno snalaženje u uvjetima pod vodom ili pod stalnim utjecajem poplava. Jedan od primjera slatkovodne vrste je *Argyroneta aquatica*, koja pod vodom gradi zvonastu građevinu od paučine unutar koje uvodi zrak koji zatim ne može izlaziti van na površinu i unutar njega obitava. Kada izlazi iz svoje nastambe, abdomen obavija balonom zraka. Drugi primjer je vrsta *Desis marina* koji gradi plahtastu mrežu na kopnu, no dovoljno čvrstu da u njoj preživi sezonu poplave (Vollrath et Selden, 2007).

### 6.1. Poveznica proizvodnje paučine i ponašanja

U početku, naravno, nisu postojale mreže, već su pauci najvjerojatnije bili lutajućí lovci. Potreba za zaštitom od Sunca, ali i od predatora, omogućila su u početku gradnju primitivnih jazbina. Današnje vrste koje žive u jazbinama su rod *Liphistius* i Mygalomorphi. Takve jazbine često mogu imati brojne ulaze i biti kompleksne, a na ulazu imati postavljene i senzorne niti. Osim gradnje mreža, pauci su trebali imati posebna ustrojstva ponašanja. Trebali su imati mogućnost snalaženja u prostoru kako bi se sigurno i na vrijeme vratili do svoje jazbine. Izvrsno snalaženje u prostoru imaju današnje porodice Lycosidae i Pisauridae, koje se mogu vratiti u svoju nastambu čak i ako bivaju nesamostalno premještene na drugo mjesto. Odgovor za takvo ponašanje krije se u takozvanoj idiotetičkoj memoriji. Za uspješnost takvog pamćenja odgovorni su posebni organi koji se nalaze u kutikuli određenih nogu. Osim paukova lovaca, i ostali pauci, poput križara, mogu imati idiotetičku memoriju. Iako pauci lovci te Salticidae nemaju sposobnost pletenja mreže, za njih se smatra da su tu nesposobnost naknadno razvili. Sva ostala odvedenija ustrojstva ponašanja koja u konačnici vode do mogućnosti izgradnje

pravilne, velike mreže, već su opisana u prethodnim poglavljima. Sve ostale uloge paučine također su stečene naknadno različitim evolucijskim mehanizmima.

## 7. OSTALE ULOGE PAUČINE

U ovom ću poglavlju ukratko opisati još neke koristi koje paukovi imaju od paučine osim izrade mreže i oblaganja jaja.

Vrsta *Cladomelea debeeri* pripada porodici Araneidae koja u pravilu plete sfernu mrežu, no ona je naknadno evolucijom razvila novi način ulova plijena – korištenjem ljepljive paučinaste kapljice koja visi na niti koju pauk drži poput udice za ribarenje. Plijen privlači proizvodnjom analoga feromona kojim mami plijen na kapljicu. Još jedna preinaka postoji u porodice Deinopidae, gdje pauk za lov plijena koristi specijalnu mrežu koju pričvrsti za noge i aktivno hvata njome plijen koji naiđe. Rod *Scytodes* iz helicera izbacuje paučinu pomiješanu s otrovom koji imobilizira plijen. Manji pauci često koriste paučinu za migraciju po zraku tako da slože balonima nalik konstrukcije. Postoje kleptoparazitske vrste koje se hrane mrežom drugih paukova, a neke vrste jedu i vlastitu paučinu. Neke vrste ostavljaju linije paučine za sobom kako bi se nakon lutanja u potrazi za hranom znale vratiti do svog mjesta obitavanja. Linije paučine pak druge vrste koriste kao feromonski mamac za jedinku suprotnog spola kako bi našla put do svog partnera.

## 8. ČOVJEKOVA UPOTREBA PAUČINE

Paukova mreža je u upotrebi već tisućama godina. Drevni Grci koristili su mrežu za pokrivanje rana i sprečavanje krvarenja, Aboridžini za ulov manje ribe. Osim u prošlosti, danas se paučina koristi u brojnim narodima, a korist je imala i u tehnološkim napravama poput teleskopa i oružja. Moguća je i izrada tkanine, a današnje tkanine od paučine su vrlo skupocjene zbog kompliciranog postupka izrade. Naime, dudov svilac je puno lakši za uzgoj nego pauci. Pauci su mesojedne vrste pa bi u slučaju nedostatka hrane jeli pripadnike iste vrste koji bi se našli u blizini. Također, paučina očvrstne u dodiru sa zrakom što stvara komplikacije u njenom korištenju. Rješenje bi bilo dovoljno istražiti molekularnu građu paučine kako bismo mogli stvoriti sintetičku paučinu sa relativno jednakim svojstvima. Prednosti su prije svega manje zagađenja pri proizvodnji u odnosu na neke kvalitetne tkanine koje proizvodimo u današnje

vrijeme uz upotrebu mnogih kemikalija štetnih za okoliš poput sumporne kiseline. Paučina je i biološki razgradiva, pa u okolišu ne bi stvarala problem. Osim toga tkanina napravljena od paučine bila bi izrazito velike kvalitete i mogla bi bez problema zamijeniti neke druge kvalitetne materijale i time smanjiti utjecaj na okoliš oko sebe. Neke od ideja upotrebe paučine su izrada užadi, mreža, pojaseva, padobrana, dijelova u automobilima i brodovima, biorazgradive boce, medicinski materijal i odjeća otporna na udarce i oštećenja.

Zbog nedovoljnog znanja građi paučine, danas kemijska sinteza ne bi bila izvediva, no možemo primjenjivati metode genetičkog inženjeringa. Unošenjem sekvenci gena paukova odgovornih za stvaranje vlaknastih proteina u druge vrste, primjerice bakterije, ali i veće organizme poput kože ili biljaka, možemo u vrsta primatelja nove genetičke sekvence inicirati produkciju paučine. Za uspješne postupke proizvodnje u budućnosti potrebno je obaviti još niz istraživanja kojima bismo razotkrili brojne tajne koje u sebi i dalje skriva paučina.

## 9. SAŽETAK

Molekularna osnova paučine su proteinske niti građene od kombinacije aminokiselina. Polipeptidni lanci dobiveni nizanjem aminokiselina dalje tvore trodimenzionalne strukture sve dok ne dobijemo paučinu koja, ovisno o namjeni, može biti različitog sastava. Svaka vrsta predljljive žlijezde proizvodi paučinu drugačije strukture i namjene, a ovisno o skupini i vrsti pauka, broj različitih žlijezdi može varirati. Evolucijski nastanak žlijezda nije u potpunosti otkriven. Zbog ektodermalnog podrijetla predljljivih žlijezdi teško je reći da se radi o razvitku iz žlijezda kukovlja koja su mezodermalnog podrijetla, pa bismo mogli pretpostaviti da su predljljive žlijezde čak mogle nastati *de novo*. Unutar žlijezda proizvodi se proteinska tekućina koja pod tlačnim pritiskom izlazi na površinu preko predljljivih bradavica koje se nalaze na abdomenu pauka i u dodiru sa zrakom očvrstne tvoreći niti paučine. Mogućnost proizvodnje paučine ne postoji samo unutar skupine paukova, no za paukove je posebno važna zbog raznolikosti upotrebe paučine, ali i zato što jedino pauci imaju organe posebno namijenjene proizvodnji paučine. U doba kada su pauci evolucijski nastali, bili su vodeni organizmi koji su tek izlaskom na kopno u devonu počeli ubrzano razvijati organe za proizvodnju paučine. Tada je namjena paučine bila primitivna, a i dalje se takva zadržala u određenih recentnih vrsta. No paukove mreže smatramo vrhuncem razvitka, a kao klasičan primjer uvijek se uzimaju sferne mreže i to najčešće mreže pauka križara na čijem primjeru sam detaljnije opisala i sam postupak konstrukcije. Izrada mreže genetički je uvjetovano svojstvo, dakle ne razvija se učenjem. Već

su one drevne vrste pokazivale dovoljno potencijala za razvitak takvog ustrojstva ponašanja kasnije u geološkoj prošlosti. A sam dokaz da mreže nisu jedini vrhunac razvitka su i sekundarni gubitak mogućnosti proizvodnje mreže u skupina poput Lycosidae, Pisauridae i Salticidae te brojne druge skupine koje su razvile vrlo neobične načine ulova plijena i upotrebe paučine u neke sasvim druge svrhe. Zbog takve izražene diferencijacije, koja je produkt dugotrajnih adaptivnih radijacija još od razdoblja paleozoika, pauci danas zauzimaju gotovo sve ekološke niše i okoliše. Smatram da je prvenstveno razvitak upotrebe paučine doveo do takve uspješnosti paukova kao skupine, stoga bih se složila sa tvrdnjom M.R. Graya iz 1978. godine da je evolucijski događaj razvitka paučine podjednako važan kao i evolucijska pojava leta u kukaca i toplokrvnosti u kralježnjaka.

Osim važnosti takve evolucije za korist samih paukova, također velik potencijal vidim u koristi za čovjeka. Nažalost, pauci i paučina su vrlo slabo proučavano područje znanosti, a mogli bi uvelike pomoći u otkrivanju novih načina izrade tkanina koje bi bile u potpunosti ekološke i sa nepostojećim ili izrazito malim utjecajem na okoliš. Osim toga, mogli bi pomoći i u medicini, tehnologiji i ostalim područjima koja su iznimno velike važnosti za ljudsku populaciju.

## 10. SUMMARY

Molecular fundamentals of spider silk are protein fibers made out of the combination of aminoacids. Polypeptide chains that contain lots of different aminoacids create three-dimensional structures until we get the silk which vary in its composition. Every single kind of silk gland produce a different kind of silk and, depending on the species of spider, the total number of silk glands may vary. Evolutionary origins of silk glands are still not completely examined. Because of the ectodermal origin of the silk glands, it's hard to say whether they developed from the coxal glands, which origin is mesodermal, or they appeared *de novo*. Inside of silk glands the protein liquid is being produced which, under the pressure, travels to the spinnerets. Spinnerets are placed on the surface of abdomen and while the protein liquid is being released, the liquid becomes solid, turning into the threads of a spider silk. Spiders are not the only animals that have the ability to produce silk but the reason why they are the most important silk producers is because of their diversity of silk use and the fact that only spiders have special organs created for silk production. In Devon spiders finally left the underwater life

and started to develop special organs for silk production because of a new terrestrial way of life. Former use of silk was rather simple but even some recent species haven't evolved their silk use to some more complex uses. Spider webs are told to be the most complex use of spider silk. The typical example on which I described the whole process of web creating is an orb web made by an orb weaver. Creation of web is genetically determined feature. Those ancient species have already been showing a base for development of spider behavior that we see in recent species. The proof that spider webs are not the final result of evolution are some spiders like Lycosidae, Pisauridae and Salticidae which primarily had the ability to produce webs but lost it due to its development of different ways of prey catching. Because of the expressed differentiation, which is the product of adaptive radiations since Paleozoic, spiders inhabit almost every type of environment and fulfill variety of ecological niches. In my opinion, it was primarily the use of spider silk that caused the evolutionary success of spiders, therefore I'd agree with the assertion of M. R. Gray from 1978 that the evolutionary development of spider silk has been of equal importance as the development of wings in insects and warm-bloodedness in vertebrates.

Except the importance of that kind of evolution for spiders, I also see the greatest potential for its human use. Unfortunately, nowadays spiders and their silk are poorly examined but could be of great help in development of new ways of textile production that would be completely ecological and with no or very little impact on environment. It could also be of use in medicine, technology and other sciences which are of great importance for human population.



POPIS LITERATURE:

Craig, C. L. (2003) *Spiderwebs and silk: Tracing evolution from molecules to genes to phenotypes*. New York: Oxford University Press

Foelix, R. F. (1996) *Biology of spiders*. New York: Oxford University Press

Garrison, N.; Rodriguez, J.; Agnarsson, I.; Coddington, J.; Griswold, C.; Hamilton, C.; Hedin, M.; Kocot, K.; Ledford, J.; Bond, J. (2016) *Spider phylogenomics: untangling the spider tree of life*. PeerJ, 4: e1719

Kaston, B. J. (1964) *The evolution of spider webs*. Am. Zoologist, 4, str. 191-207.

Roberts, M. J. (1996) *Collins field guide: Spiders of Britain and Northern Europe*. London; HarperCollins

Vollrath, F.; Selden, P. (2007) *The role of behavior in the evolution of spiders, silks, and webs*. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, Vol. 38 (2007), pp. 819-846.