Utjecaj veličine kaveza na kemoosjetilno traženje i aktivnost nakon predatorskog ugriza zmije siktalice (Bitis arietans, MEEREM 1820)

Gregov, Karla

Master's thesis / Diplomski rad

2017

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://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:574047

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Karla Gregov

Utjecaj veličine kaveza na kemoosjetilno traženje i aktivnost nakon predatorskog ugriza u zmije siktalice (*Bitisarietans*, MERREM, 1820)

Diplomski rad

Zagreb, 2017.

Ovaj rad je izrađen na Zavodu za animalnu fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu, pod vodstvom doc.dr.sc. Zorana Tadića. Rad je predan na ocjenu Biološkom odsjeku Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu radi stjecanja zvanja magistra eksperimentalne biologije

Zahvale

Najiskrenije se zahvaljujem svom mentoru doc.dr.sc. Zoranu Tadiću na vodstvu i pomoći tijekom izrade ovog rada.

Posebna zahvala ide kolegici Sunčani Sikirić na pomoći i društvu. Hvala na trudu i izdvojenom vremenu.

Najveću zahvalnost dugujem svojoj obitelji te posebno roditeljima na bezgraničnoj podršci i ljubavi te bih ovaj rad posvetila upravo njima. Hvala što ste mi omogućili studiranje i podržavali me na svakom koraku.

Hvala mojim prijateljima i kolegama na podršci i savjetima.

I šećer na kraju, zahvala mom dečku Mateju na strpljenju i pomoći.

Vaša Karla

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek Diplomski rad

UTJECAJ VELIČINE KAVEZA NA KEMOOSJETILNO TRAŽENJE I AKTIVNOST NAKON PREDATORSKOG UGRIZA U ZMIJE SIKTALICE (*Bitis arietans*, MERREM 1820)

Karla Gregov

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Kemoosjetilno traženje plijena nakon predatorskog ugriza je fenomen kojim se ljutice služe da bi uspješno pronašle plijen kojeg su prethodno ugrizle. Nakon što ga ugrize, zmija ga pusti te ga potom traži pomoću jezika koji skuplja mirisne čestice te ih šalje u vomeronazalni organ. Pritom zmija uspoređuje kemijsku sliku plijena nastalu pomoću vomeronazalnog organa u središnjem živčanom sustavu s mirisom koji plijen ostavlja u okolišu. Naše istraživanje se odvijalo u laboratorijskim uvjetima gdje smo proučavali utjecaj veličine kaveza na ovaj fenomen. Otkrili smo da je prosječni broj palucaja malo veći u većem kavezu no također i da aktivnost brže opada u većem kavezu. Proučavana vrsta je bila aktivna i do pet sati nakon ugriza no aktivnija je bila u malom kavezu. Naime, kumulativni broj palucaja se nije značajno razlikovao ovisno o veličini kaveza no ipak postoje velike razlike između pojedinih zmija.

(29 stranica, 7 slika, 0 tablica, 20 literaturnih navoda, jezik izvornika: engleski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici
Ključne riječi: kemijska ekologija, ljutice, aktivnost
Voditelj: doc.dr.sc. Zoran Tadić
Ocjenitelji: doc. dr. sc. Zoran Tadić
doc. dr. sc. Renata Šoštarić
doc. dr. sc. Aleksandar Vojta
doc. dr. sc. Tomislav Ivanković (zamjena)
Rad prihvaćen: 16.2.2017.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Division of Biology

Graduation Thesis

THE EFFECT OF CAGE SIZE ON STRIKE-INDUCED CHEMOSENSORY SEARCHING AND POSTPREDATORY ACTIVITY IN THE PUFF ADDER (*Bitis arietans*, MERREM 1820)

Karla Gregov
Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

Strike-induced chemosensory searching is a phenomenon that vipers use to successfully follow the prey that they have previously biten. After the strike, the snake releases the prey and then searches it using her tongue that collects odours from the environment and sends them to the vomeronasal organ. When it does that, the snake is comparing the chemical image of the prey that was formed using her vomeronazal organ in the central nervous sistem with the scent that the prey had left in the nearby environment. Our study was conducted in the laboratory where we studied the effect of cage size on this phenomenon. We found that the average number of tongue flicks is a bit higher in the larger cage but also that the activity of the snake is declining faster in the larger cage. The species that we studied was active up to five hours after the strike and she was more active in the smaller cage. The cumulative number of tongue flicks was not significantly different whether the snake was in the small or in the large cage but there were big differences between individual snakes.

(29 pages, 7 figures, 0 tables, 20 references, original in: english)
Thesis deposited in the Central Biological Library
Key words: chemical ecology, vipers, activity
Superviser: docent Zoran Tadić, PhD
Reviewers: docent Zoran Tadić, PhD
docent Renata Šoštarić, PhD
docent Aleksandar Vojta, PhD
docent Tomislav Ivanković, PhD (substitute)
Thesis accepted: 16.2.2017.

SADRŽAJ

1.UVOD.....1

1.1. O ZMIJAMA.....1

1.2. VIPERIDAE (LJUTICE).....2

1.3. VOMERONAZALNI ORGAN.....4

1.4. KEMOOSJETILNO TRAŽENJE PLIJENA IZAZVANO PREDATORSKIM UGRIZOM.....5

1.5. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA KEMOOSJETILNOG TRAŽENJA PLIJENA.....5

1.6. SICS KOD ČEGRTUŠA.....6

1.7. EFEKT USIDRENJA.....8

1.8. DETEKCIJA OTROVA.....8

1.9. INHIBICIJA DALJNJIH UGRIZA IZAZVANA UGRIZOM (engl. strike-induced inhibition of further strikes – SIIS).....9

1.10. CILJ ISTRAŽIVANJA.....9

2. MATERIJALI I METODE.....10

3. REZULTATI.....12

4. RASPRAVA.....17

5. ZAKLJUČAK.....25

6. LITERATURA.....26

7. ŽIVOTOPIS.....29

1. UVOD

1.1. O ZMIJAMA

Zmije su podred unutar razreda gmazova i broje otprilike 3000 vrsta. Stoga imaju klasične osobine gmazova. Imaju čvrstu ljuskavu kožu i amniotska jaja što im pomaže u preživljavanju na kopnu. Dugo tanko tijelo bez udova je njihovo prepoznatljivo obilježje. Koža im je suha i nepropusna te prekrivena ljuskama kako bi spriječila evaporaciju. Mijenjaju kožu nekoliko puta jer im postane pretijesna ili se istroši prilikom puzanja. Odbacuje se gornji, rožnati sloj kože, ali ne i ljuske. Prije presvlačenja oči im postanu mutne, koža promijeni boju te zmije prestanu jesti. Takve stare kože se zmija rješava trljajući se o kamen ili granje te se prema nađenom svlaku može odrediti vrsta zmije. Većina zmija ima kriptičku (zaštitnu) obojenost, no neke su aposemantički (upozoravajuće) obojene. Nemaju vanjsko uho, a mirišu pomoću jezika koji kemijske signale šalje u vomeronazalni organ. Rožnica oka im je zaštićena prozirnom membranom koja se naziva spektakulum. Njihova kralješnica je ekstremno fleksibilna te se sastoji od 150 – 400 kralješaka. Lubanja je tropibazalna (uskoosnovna) i kosti lubanje nisu srasle što im omogućava gutanje velikog plijena. Donja čeljust se veže na kvadratnu kost koja je, kod većine zmija, pomično uložena u lubanju (streptostilija). Vibracije se prenose preko donje čeljusti sve do unutrašnjeg uha. Kosti čeljusti i nepca su povezane samo tetivama što im omogućuje gutanje velikog plijena. Zmije žive u različitim okolišima širom svijeta, od brdskih područja do pustinja te čak i u slatkim vodama i morima. Daleko najveći broj vrsta živi u tropskom području. One su karnivorne i različite vrste jedu različiti tip hrane (insekte, ribe, male vodozemce, druge gmazove, ptice, glodavce). Postoje zmije koje stišću plijen do gušenja (konstriktori) te zmije koje ubijaju otrovom (otrovnice). Probavni sustav se sastoji od ždrijela, jednjaka, želuca, tankog crijeva, debelog crijeva, neparnog slijepog crijeva te nečisnice koja je podijeljena na komorice radi učinkovitije reapsorpcije vode. Probava je polagana, traje i do 10 dana te se probavlja sve osim noktiju i dlaka. Potrebno im je relativno malo hrane, tj. veliki obrok može energetski trajati mjesecima jer većina zmija nije stalno uspješna u lovu. Kod neotrovnih zmija svi zubi su otprilike iste veličine. Poredani su u dva reda na gornjoj čeljusti i nepčanoj kosti te su zakrenuti prema natrag. Kod zmija otrovnica dolazi do diferencijacije nekih zuba na gornjoj čeljusti. Ti zubi su oni koji ubrizgavaju otrov te su izuzetno tvrdi i oštri kao i ostali zubi. Prema tipu otrovnih zubi razlikujemo žljebaste i cjevaste zube. Samo ime im kaže da kod žljebastih otrov prolazi kroz žlijeb, a kod cjevastih kroz cijev. Zmije dijelimo na prednježljebozubice (Proteroglypha),

stražnježljebozubice (Opisthoglypha) te cjevozubice (Solenoglypha). Kod prednježljebozubica otrovni zubi se nalaze na prednjem dijelu gornje čeljusti, a iza njih se nalaze mali zubi dok se kod stražnježljebozubica otrovni zubi nalaze straga na gornjoj čeljusti te se ispred njih nalaze mali zubi. Kod cjevozubica ti cjevasti zubi su jedini na gornjoj čeljusti, a otvor cijevi se nalazi na prednjoj strani zuba, malo iznad vrha zuba. Mokraćni sustav je u potpunosti odvojen od spolnog sustava, a sastoji se od dva bubrega (metanephros) asimetrično smještenih na leđnoj strani trbušne šupljine i mokraćovoda koji se otvara direktno u nečisnicu. Srce se sastoji od dvije pretklijetke i jedne klijetke te su venska i arterijska krv djelomično odvojene. Nemaju ošit te je zbog toga srce djelomice pokretno čime se štite od oštećenja kad im hrana prolazi jednjakom. Spolne žlijezde su parne. Kao i desni bubreg, desni ovarij i desni testis smješteni su bliže glavi od lijevog jajnika i testisa. Inače, spolne se žlijezde nalaze bliže glavi nego bubrezi. Neke zmije su oviparne (ležu jaja), a neke vrste su ovoviviparne (jaja se čuvaju u tijelu a mladi se izlegu živi). Mužjaci imaju parni organ koji se zove hemipenis. To je kopulatorni organ koji se sastoji od dva ogranka. Oba su funkcionalna, no, samo jedan za vrijeme kopulacije transportira spermu u ženku. Respiratorni sustav se sastoji od dušnika, bronhija, pluća i zračnog tobolca. Zračni tobolac se, u nekih zmija, nastavlja sve do repne regije, a kao hidrostatski organ ima funkciju regulacije tlaka u tjelesnim šupljinama. Pošto zmije nemaju dijafragmu (ošit), udisaj i izdisaj se odvija pomoću mišića na tijelu. Zmije se mogu kretati na 4 različita načina: lateralna undulacija (savijanje tijela u obliku slova s), rektilinearno kretanje (zmija se kreće ravno, koriste ga velike zmije), postrano zavrtanje (zmija dodiruje tlo u nekoliko točaka, koriste ga pustinjske zmije te se koristi na skliskim površinama) i koncertina kretanje (stiskanje tijela te zatim izbacivanje prednjeg dijela tijela naprijed, karakteristično za kretanje kroz uske prolaze) (Vitt, Caldwell 2014).

1.2. VIPERIDAE (LJUTICE)

Porodica Viperidae (ljutice) se sastoji od otprilike 270 vrsta i sve su otrovnice sa prednjim, savitljivim zubima otrovnjacima. Ovisno o vrsti, duge su od 30 cm do preko dva m. Njihova značajka je mehanički najrazvijeniji aparat za ubrizgavanje otrova. On se sastoji od zuba smještenih na pomičnoj maksilarnoj (gornjoj) kosti koji mogu rotirati unatrag te leže uz nepce kad su zmiji usta zatvorena, u naboru usne sluznice. Ovaj mehanizam je omogućio razvoj vrlo dugih zubiju koji se vrlo uspješno koriste u lovu (predatori iz zasjede koji se hrane relativno velikim plijenom). Taj isti složeni sustav za ubrizgavanje otrova im je donio titulu i medicinski najvažnije skupine zmija. U toj skupini su pojedine vrste (*Bitisarietans* (Slika 1),

Echisspp, Daboiarusseli, D. siamensis i Bothropsspp.) odgovorne za većinu smrtnih slučajeva od ofidizma (medicinskih simptoma nastali ugrizom zmije otrovnice). Unutar porodice ljutica obično se razlikuju četiri glavne skupine. Dvije, navodno osnovne, skupine *Azemiops* i *Causus*te ostatak koji čine većina ljutica. Ta većina je podijeljena na dvije velike potporodice: Viperinae (ljutice Starog svijeta ili prave ljutice) i Crotalinae (jamičarke). *Azemiops* su ljutice s mnogo primitivnih obilježja, smatraju se temeljnim ljuticama te se često svrstavaju u vlastitu potporodicu, Azemiopinae. Novija istraživanja su pokazala da je *Azemiops* možda sestrinski takson skupini Crotalinae.*Causus* se također smatra primitivnom skupinom te se obično stavlja na ishodište ljutica ili kao njihova sestrinska skupina. Također se i ona nekad svrstava u vlastitu potporodicu Causinae. Jamičarke imaju, za razliku od pravih ljutica, jamice koje su smještene između očiju i nosnica te su po tome i dobile ime. To su organi za otkrivanje izvora topline u okolini te im omogućuju određivanje smjera i izvora topline. I Viperinae i Crotalinae su tradicionalno smatrane monofiletskim skupinamaunatoč slabim morfološkim dokazima za to. Sveukupna filogenija ljutica i dalje je nedovoljno istražena što se vidi po broju različitih taksonomskih prijedloga koje su predstavili različiti autori. Iako ljutice čine tek 9% svih zmija nadporodice *Colubroidea*, one su široko rasprostranjene na svim kontinentima osim Australije i Antarktike. Pokazuju ogromnu morfološku raznolikost, zauzimaju mnoštvo ekoloških niša te su među dominantnijim zmijama u mnogim ekosustavima. Postale su modelni organizmi kod proučavanja evolucije morfologije, ponašanja te načina života kao i evolucije otrova te sukladno tome protuadaptacijama kod plijena. Međutim trenutna nesigurnost u vezi filogenetskih odnosa među većim skupinama spriječava rasvjetljavanje njihovog evolucijskog puta. Široka i isprekidana rasprostranjenost ljutica je iznimno zanimljiva. Zbog toga je povijesna biogeografija ove skupine znanstvenicima vrlo zanimljiva. Dokazi upućuju da je njihovo podrijetlo u Aziji, ali se dogodio jedan prelazak u Sjevernu Ameriku odakle su slijedile brojne razmjene između Sjeverne, Centralne i Južne Amerike. Filogenija i vrijeme kad su se ljutice pojavile može biti važno zbog determinacije evolucije otrova i mehanizma za ubrizgavanje otrova kod zmija. Neka istraživanja su pokazala da je otrov evoluirao pri bazi širenja *Colubroidea* ili čak i ranije te da je kasnije izgubljen u nekim linijama dok su druge razvile usavršen sustav dostave otrova (Wüster i sur. 2008).



Slika 1: Siktalica (*Bitisarietans*)

1.3. VOMERONAZALNI ORGAN

Vomeronazalni organ je kemoreceptivna struktura smještena na bazi nosnog septuma kod većine kopnenih kralješnjaka. Strukturno, vomeronazalni sustav je jako sličan glavnom slušnom sustavu. Funkcionalno, vomeronazalni sustav i glavni slušni sustav imaju različite uloge u izvršavanju nekoliko ponašanja koja su specifična za određenu vrstu, a koja ovise o kemijskim signalima koje emitiraju pripadnici njihove vrste ili njihov plijen. Vomeronazalni organ je polusferična oblika s kanalom koji vodi izravno u usnu šupljinu. Sadrži lumen koji je oblikovan poput polumjeseca čija je dorzo-kaudalna strana konkavnog oblika i sadrži neuroosjetilni epitel. Konveksna, rostro-ventralna strana je obložena trepetljikavim višeslojnim epitelom koji ne sadrži osjetilne stanice. Vomeronazalni sustav je prisutan kod kopnenih kralješnjaka, no ne nalazimo ga kod vodenih (npr. u riba), te ga nema ili je zakržljao kod nekih odraslih letećih ili arborealnih vrsta (npr. u ptica). Unutar pojedine sistematske skupine varijacije u razvoju vomeronazalnog organa mogu korelirati s ekološkim nišama. Primjerice, među gušterima postoje velike varijacije u razvoju vomeronazalnog organa. Arborealne vrste guštera imaju slabo razvijen ili nemaju vomeronazalni organ, a fosorijalni

oblici guštera imaju iznimno razvijen vomeronazalni organ. Struktura vomeronazalnog sustava je iznimno očuvana, tj. slična je i u jako odvojenim skupinama (Halpern 1987).

1.4. KEMOOSJETILNO TRAŽENJE PLIJENA IZAZVANO PREDATORSKIM UGRIZOM

Kemoosjetilno traženje plijena izazvano predatorskim ugrizom (engl. strike-induced chemosensory searching, SICS) je prvi put opisano kod ljutica, ali se događa i kod guja, guževa, pa i kod guštera. Opći obrazac fenomena je da zmija predatorski ugrize plijen, pusti ga i čeka. Zatim, nakon nekoliko minuta, počinje palucati jezikom i tražiti trag koji je plijen ostavio. Fenomen se događa samo kad zmija ugrize plijen te je opažen i kod tek izlegnutih zmija i kod zmija uzgajanih u laboratoriju koje se hrane isključivo mrtvim plijenom, znači zmija koje nikad nisu tragale za hranom (Ford, Burhardt 1993).Ranjeni plijen može prijeći i više metara prije nego ga otrov onesposobi. Time stavlja pred zmiju nimalo trivijalan zadatak pronalaska tog plijena. Iako različiti osjetilni sustavi doprinose tom zadatku, najvažnije osjetilo je vomeronazalna kemorecepcija. Nakon ugriza, zmija pojačano paluca jezikom. To se ne događa kad je plijen blizu, već kad je izvan dometa ugriza gladne zmije. Dakle, pojačano palucanje ovisi o ugrizu, a ne o činjenici da zmija vidi, nanjuši ili na bilo koji drugi način osjeti obližnji, nedodirnuti plijen. Povećana razina palucanja nakon ugriza traje i po par sati dok zmija traži uginulog glodavca. Ovaj fenomen je stoga značajan i po intenzitetu i po trajanju (Chiszar i sur. 1993).

1.5. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA KEMOOSJETILNOG TRAŽENJA PLIJENA

Iako je SICS opće ponašanje koje ljutice rabe kod traženja plijena, on nije obavezan odgovor. Jamičarke nekada jedu i ostatke mrtvog plijena, a tek izlegle zmije svojte *Thamnophis*, koje inače ne puštaju plijen nakon ulova, također pokazuju SICS kad su uklonjeni kemijski podražaji koji potiču ugriz. Početni radovi na čegrtušama su ukazivali da su vidni i infracrveni podražaji jedini tragovi koji su potrebni za napad, ali pokazalo se da vrsta *Crotalusviridis* ne jede ako su joj vomeronazalni kanali zašiveni. *C. atrox* također koristi kemijske signale da nađe plijen. Međutim, istraživanje u prirodi je pokazalo da model plijena koji ne ispušta nikakve kemijske signale može dovesti zmiju do ugriza i čak do SICS-a. Moguće objašnjenje ovih naizgled suprotnih rezultata je teorija da je funkcionalan vomeronazalni sustav potreban

iako mirisi plijena nisu nužno uključeni u aktivaciju predatornog ugriza. Kemijski signali se mogu koristiti kod traženja i prilaženja plijenu, no ako je plijen blizu zmiji, možda nema dovoljno vremena za kemijsko uzorkovanje ako vizualni i termalni signali govore da je objekt vjerojatno plijen (Ford, Burhardt 1993). Pretpostavlja se da je ovo ponašanje (strike-induced chemosensory searching - SICS) i slična ponašanja kod ljutica (npr. izostanak palucanja jezikom nakon uočavanja plijena izvan dometa i puštanje plijena nakon ugriza) dio posljedica njihove strategije lova (čekati i zaskočiti plijen) te prehrane glodavcima. Zaista, ovo ponašanje je jedno od ključnih za njihov uspjeh u lovu na velike glodavce. SICS je odlika i nekih guževa pa čak i nekih guštera, što nam pokazuje da je ovo ponašanje evoluiralo prije pojave ljutica. Međutim, ljutice pokazuju visoko specijalizirani oblik tog ponašanja te je intenzitet veći i trajanje dulje nego kod ostalih gmazova. Opažanja SICS-a u prirodi su rijetka zbog skrivenosti zmija, ali i zbog činjenice da se promatrač ne može dovoljno približiti zmiji bez da ju uznemiruje (Chiszar i sur. 1992).

1.6. SICS KOD ČEGRTUŠA

Kemoosjetilno je traženje najbolje proučeno kod čegrtuša, a većina istraživanja provedena je na Odjelu za psihologiju Sveučilišta u Coloradu, u grupi prof. Davida Chiszara. Sve čegrtuše otpuštaju odraslog glodavca odmah nakon ugriza. Zatim pojačano palucaju jezikom tražeći plijen čak i po nekoliko sati. Važno je napomenuti da se obje komponente javljaju i u drugim slučajevima kad ne dolazi do predatorskog ugriza (npr. tijekom migracije). Ovaj fenomen je uočen i u prirodi i u laboratoriju, što znači da je takvo ponašanje urođeno te je sastavni dio predatorskog ponašanja čegrtuša. Takva urođena ponašanja i obrasci traženja su iznimno zanimljiva etolozima jer su rijetka. Temeljno istraživanje ovog ponašanja u laboratoriju se sastoji od brojanja palucaja nakon što zmija ugrize plijen i nakon što ga nije ugrizla. Ovaj pokus zapravo dokazuje sam fenomen pošto zmija puno više paluca jezikom nakon ugriza. Nakon oba slučaja (kad ugrize i kad ne ugrize) zmiji je ostavljen trag plijena da ga može slijediti, no životinja ga slijedi samo kad je došlo do ugriza. Sam čin ugriza je ključan za palucanje jezikom, tj. kemoosjetilno traženje na čiji intenzitet ne utječu kemijski signali iz okoliša. Dok na jačinu ovog ponašanja ne utječu kemijski signali iz okoliša, na smjer palucaja oni jako utječu. U pokusu su zmiji, nakon ugriza, odmah uklonili glodavca te nije ostavljen njegov trag. Ona je potom palucala jezikom nasumce u svim smjerovima. No, ako trag postoji nakon ugriza, zmija paluca pretežno u smjeru gdje je trag. Znači, SICS je obrazac ponašanja

kojeg pokreće ključan element – ugriz, ali je pritom vođen kemijskim signalima iz okoliša. Trag koji za sobom ostavlja glodavac sadrži i ostatke mokraće te ostatke kože koja može biti na njegovim šapama. Postavlja se pitanje da li zmija dobiva nekakvu informaciju o kemijskoj individualnosti svog plijena tijekom ugriza? Istraživanjem se pokazalo da zmija odabire onaj trag koji je ostavila žrtva ugriza, a ne neki srodni glodavac. Čak i kad su glodavci imali samo različitu prehranu (prirodni put kojim glodavac stječe svoj osobni kemijski identitet) zmija ih je razlikovala. To znači da čegrtuše nauče kemijski identitet glodavca nakon predatorskog ugriza. Tijekom traženja, zmija pokušava naći vanjske tragove koje odgovaraju kemijskoj slici plijena stvorenoj u njenom mozgu. Kad nađe podudarnost, počinje hranjenje. Ako ne dođe do podudarnosti, zmija ga traži neko vrijeme (koje varira od vrste do vrste) ili dok specifične karakteristike kemijske slike ne isčeznu te onda i alternativni plijen dolazi u obzir. Teoretiziranje o postojanju nekakve mentalne slike vanjskih signala nije nov pristup u etologiji (Chiszar i sur. 1985). Kod vodene mokasine (*Agkistrodonpiscivorus*) SICS traje otprilike 70 minuta. Molekule koje je mogla pokupiti od plijena tijekom ugriza nisu dostupne vomeronazalnom sustavu dulje od desetak minuta. Dakle, trajanje samog fenomena nam govori da se stvorila kemijska slika plijena u središnjem živčanom sustavu zmije te da ta slika ostaje dostupna zmiji dulje vrijeme da vodi potragu za plijenom. U drugom eksperimentu, vodene mokasine su ugrizle ili glodavca ili ribu te im je 10 minuta poslije predstavljen ili jedan ili drugi tip plijena (glodavac ili riba). Kad je tip plijena koji je bio predstavljen nakon 10 minuta bio isti tip plijena kakav je zmija ugrizla, ona ga je vrlo brzo zgrabila. U drugoj situaciji, znači kad nisu dobile isti tip plijena kojeg su ugrizle, samo par zmija je brzo zgrabilo plijen, dok su ga druge zmije zgrabile nakon nekog vremena. Stoga je zaključeno da kemijske slike različitih plijena nastale u središnjem živčanom sustavu imaju neke nepreklapajuće karakteristike i da potreba da se zgrabi baš taj plijen koji su ugrizle traje iako su svojstva tog plijena iščeznula (vjerojatno prirodnim procesom zaborava) (Chiszar i sur. 1985).Moguće je i da genetičke razlike mogu pridonijeti toj kemijskoj individualnosti. Možda zmije registriraju neke kemijske signale lakše nego druge te takve razlike mogu biti zbog činjenice ima li takvih kemijskih signala na plijenu koji zmije inače jedu ili nema. U svakom slučaju postoje prirodne kemijske razlike između glodavaca koje zmija detektira prilikom ugriza (Chiszar i sur. 1992). To je brzo i jako precizno učenje koje očito ima biološku svrhu (Ford, Burhardt 1993).

1.7. EFEKT USIDRENJA

Tijekom svih pokusa gleda se glava zmije i njezini pokreti dok se stražnji dio zanemaruje. Dok traži plijen, prednja polovica zmije se može promatrati kao skup vektora, a stražnja polovica, koja miruje dok glava kruži, se smatra centrom mase i određuje lokaciju zmije. Plijen koji je ugrižen ostavlja trag koji se može opisati pomoću vektora i centra mase. Primjerice, većina tragova mora početi unutar 20 cm od centra mase zmije. Znači, početni zadatak zmije je da traži oko njezinog centra mase dok ne nađe trag. Ako trag počinje negdje dalje, zmija ga ne može na taj način pronaći. U tom slučaju treba pokrenuti centar mase što može otežati postupak pronalaženja traga. To znači da na zmije djeluje selektivni pritisak da ne miču centar mase dok ne uđu u trag plijenu. Prema tome, pretpostavlja se da će se prednja polovica tijela micati prije i češće od stražnje što se i dokazalo pokusom. Čini se da stražnja polovica „usidri" zmiju, ali nije jasno kako taj efekt doprinosi samom praćenju plijena. Možda je rješenje ovog problema jednostavno, tj. glava se mora više micati da bi našla trag, jer su na njoj koncentrirana osjetila. Druga mogućnost je da reducirano kretanje stražnjeg dijela predstavlja adaptivno „svojstvo dizajna" te da time pridonosi nalaženju traga pod različitim okolnostima (Chiszar i sur. 1992).

1.8. DETEKCIJA OTROVA

Karakteristika SICS-a je da je intenzitet traženja isti bilo da zmija ugrize neotrovanog ili prethodno otrovanog glodavca. Ako zmiji, nakon ugriza, prezentiramo dva mrtva glodavca (jednog otrovanog, drugog neotrovanog) ona paluca prema glodavcu koji je otrovan te njega prvog jede. To vrijedi i kad glodavac koji je otrovan nije isti glodavac kojeg je zmija ugrizla. Dakle, sam čin ubrizgavanja otrova mijenja kemijske signale koje emitiraju mrtvi glodavci, a koje čegrtuše detektiraju. Također, kad je glodavac usmrćen, ostavljen dva tjedna na smrzavanju, odmrznut te mu se tek tada ubrizga otrov, zmije njega biraju prije nego drugog glodavca (koji je prošao istu proceduru, samo bez trovanja). Ovaj pokus pokazuje da kruženje otrova krvožilnim sustavom nije nužno da bi zmije prepoznale plijen koji sadrži otrov (Chiszar i sur. 1992).

1.9. INHIBICIJA DALJNJIH UGRIZA IZAZVANA UGRIZOM (engl. strike-inducedinhibitionoffurtherstrikes - SIIS)

Pojačano palucanje pomaže zmiji da nađe plijen kojeg je ugrizla pošto je plijen uginuo ili ugiba, pa se ne kreće. Nakon što ugrize miša, čegrtuša neće ugristi drugog miša čak i do 20 minuta. Ta činjenica nam govori da pokretanje SICS-a uključuje i gašenje (barem djelomično) napadačkog sustava. Ponašanje jamičarki prije hranjenja se može odvojiti u dvije faze: 1) vidno i toplinski vođeni predatorski ugriz koji aktivira drugu fazu; 2) kemoosjetilno traženje. Kod zmija podvezica (svojta *Thamnophis*) događa se samo druga faza (Chiszar i sur. 1977).

1.10.CILJ ISTRAŽIVANJA

Cilj istraživanja: Cilj je ovih istraživanja bio dobiti preliminarne podatke o tome razlikuje li se razina aktivnosti nakon predatorskog ugriza s obzirom na veličinu kaveza te da li postoji razlika u intenzitetu palucanja u velikom i malom kavezu. Ovo istraživanje je preliminarnog tipa, a moguća daljnja istraživanja mogu biti usmjerena u

1. istraživanje detalja kemijske ekologije zmija ljutica (intenzitet palucanja u različito velikim prostorima u zatočeništvu)
2. određivanje faktora važnih za dobrobit divljih životinja u zatočeništvu (na pr. faktora usmjerenih na smanjenje stresa u zmija u zatočeništvu)
3. istraživanje osobnosti odn. istraživanje razvoja ponašanja u poikilotermnih kralježnjaka.

Početna hipoteza našeg istraživanja jest da se aktivnost zmija ne razlikuje u velikom i u malom kavezu odn. da nema razlike u intenzitetu palucanja u velikom i malom kavezu.

2. MATERIJALI I METODE

Životinje: U pokusima smo koristili sedam zmija siktalica (*Bitisarietans*) okoćenih u prostorima za održavanje gmazova Zavoda za animalnu fiziologiju. Masa zmija bila je 32,5 ± 2,5 g (95%-tni interval pouzdanosti), a ukupna duljina tijela 27,8 ± 0,4 cm. U početku pokusa zmije su bile stare oko godinu dana. Uzorak se sastojao od 3 ženke i 4 mužjaka. Zmije su bile smještene svaka u svoj plastični kavez u kojem se nalazila posudica s vodom i skrivalište. Istraživanje se sastojalo od dva pokusa: brojanje palucaja i praćenje aktivnosti odnosno kretanja zmije nakon predatorskog ugriza.

Pokusna procedura: Večer prije pokusa zmija bi se iz svog kaveza premjestila u drugi kavez koji je iste veličine i sadrži istu podlogu (komercijalni papirnati ručnici) kao i kavez u kojem inače boravi (mali kavez – „Geo Medium“ – 23,2 × 15,3 × 16,6 cm), a u kojem je na istom mjestu bilo skrivalište. Zmija je ostavljena preko noći da se aklimatizira. Drugi je dan izveden pokus (brojanje palucaja ili snimanje aktivnosti). Na isti je način zmija premještena i u veći kavez (veliki kavez – „Geo Flat Large“ – 46,7 × 30,5 × 17,5 cm) u kojem je, otprilike na istom mjestu kao i u zmijinom matičnom kavezu, bilo smješteno skrivalište. U oba pokusa zmiji je predočen prethodno usmrćen miš na ugriz te je odmah uklonjen. U prvom pokusu (brojanje palucaja) zmija je nakon ugriza promatrana 30 minuta, a broj palucaja brojan je svake minute ručnom brojalicom. Nakon toga su podaci statistički obrađeni. Aktivnost zmije praćena je tako da je zmija nakon predatorskog ugriza snimana pet sati.

Statistička obrada podataka: Aktivnost je testirana analizom varijance za zavisne uzorke (eng. repeated-measures ANOVA). Broj palucaja jezikom testiran je analizom kovarijance (eng. analysis of covariance – ANCOVA). *Post hoc* razlike između pojedinih razina aktivnosti testirane su Tukey-evim HSD testom za višestruke usporedbe. U analizi aktivnosti, normalnost podataka analizirana je konstrukcijom grafa vjerojatnosti normalne distribucije reziduala. Homogenost varijanci (sferičnost) testirana je Maulchley-evim testom sferičnosti. Normalnost podataka u analizi palucaja jezikom testirana je na isti način kako i kod analize aktivnosti zmija. Homogenost varijanci testirana je Bartlett-ovim testom.

Graf odnosa kumulativnog broja palucaja jezikom i vremena nacrtan je tako su tako da simboli u grafu predstavljaju srednju vrijednost (eng. mean) a okomite i vodoravne crte iznad i ispod simbola pokazuju raspon odnosno omeđuju interval 95%-tne pouzdanosti (eng. 95% confidence interval).

*Specifičnost analize kovarijance u ovim pokusima:*Statistička metoda analize kovarijance omogućuje utvrđivanje da li dva ili više pravaca imaju isti koeficijent smjera, isti odsječak na osi y te da li je koeficijent smjera pravaca jednak nuli. Svi pravci dobiveni vizualizacijom podataka u ovim pokusima počinju iz ishodišta koordinatnog sustava, jer je u trenutku t=0 broj palucaja jednak nuli. Stoga nas je, u analizama kovarijance, zanimao samo podatak o koeficijentu smjera pravca, a ne podatak o odsječku na osi y. Drugim riječima, zanimala nas je biološki relevantna značajnost, a ne isključivo statistička značajnost.

3. REZULTATI

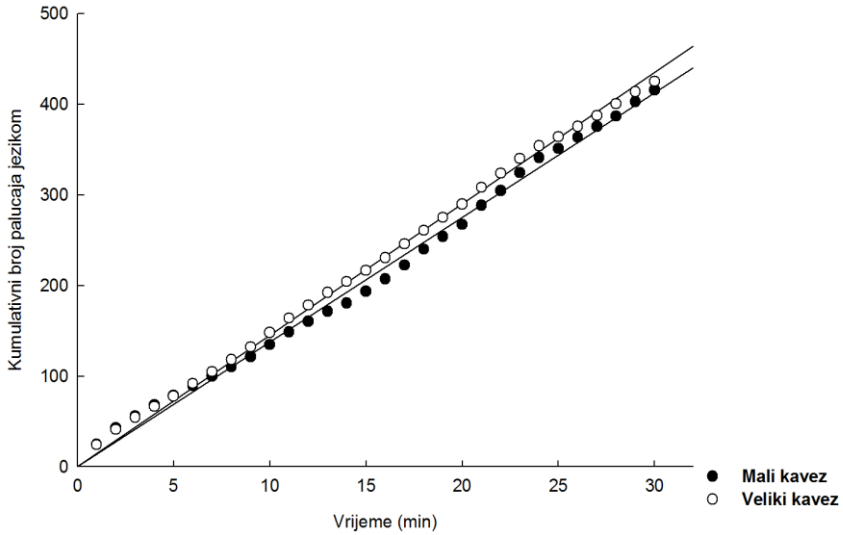
Prvi pokus (mjerenje palucanja jezikom tijekom 30 minuta): Ne postoji razlika u kumulativnom broju palucaja zmija držanih u malom i velikom kavezu (ANCOVA: $p=0,092$) (Slika 2). Broj palucaja po minuti je veći u velikom nego u malom kavezu (t-test: $p<0,05$) (Slika 3).

Pregledom brojčanih rezultata odnosno broja palucaja, ustanovili smo da zmije međusobno pokazuju vrlo veliku varijabilnost: u 30. minuti kumulativni broj palucaja kreće se se od 49 (zmija 1) pa sve do 1054 (zmija 4). Stoga smo željeli utvrditi da li je ovakva razlika slučajna ili zmije pokazuju određenu „osobnost“ u palucanju jezikom, odnosno da li neke stalno palucaju visokom, a neke niskom frekvencijom, bez obzira na veličinu kaveza. Pregledom rezultata i njihovom grafičkom vizualizacijom uočili smo da su zmije 1,4 i 7 dobri kandidati za ovakvu analizu. Stoga smo analizom kovarijance obradili kumulativni broj palucaja posebno u malom i u velikom kavezu kroz 30 minuta za zmije 1,4, i 7 (Slike 4 i 5).

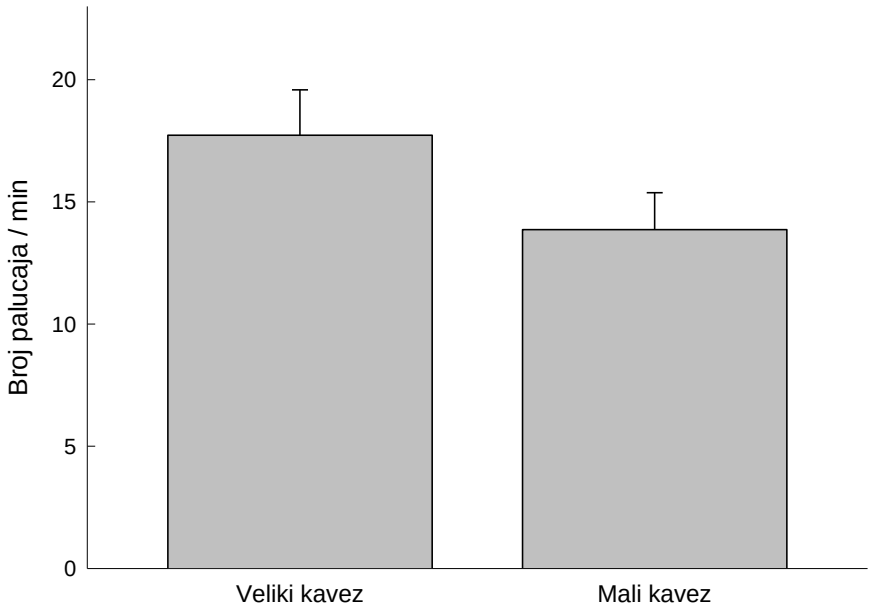
Intenzitet palucanja tri odabrane zmije u malom kavezu međusobno se razlikuje (ANCOVA: $p<0,05$) (Slika 4). Međusobne statističke usporedbe nisu potrebne, jer se iz grafova jasno vidi da zmija 4 intenzivno paluca tijekom testova dok zmija 1 paluca vrlo malo. Zmija 7, po broju palucaja, nalazi se negdje između zmija 1 i 4 i nekonzistentnija je u palucanju, što se vidi po odstupanju izmjerenih podataka od regresijskog pravca.

Analiza kumulativnog broja palucaja u velikom kavezu triju odabranih zmija također je pokazala međusobnu razliku (ANCOVA: $p<0,05$) (Slika 5). Zmije 1 i 4 pokazuju konstantno visoku (4) i konstantno nisku (1) razinu palucanja. Zmija 7 je po svojem obrascu ponašanja identična zmiji 1 tj. vrlo slabo paluca.

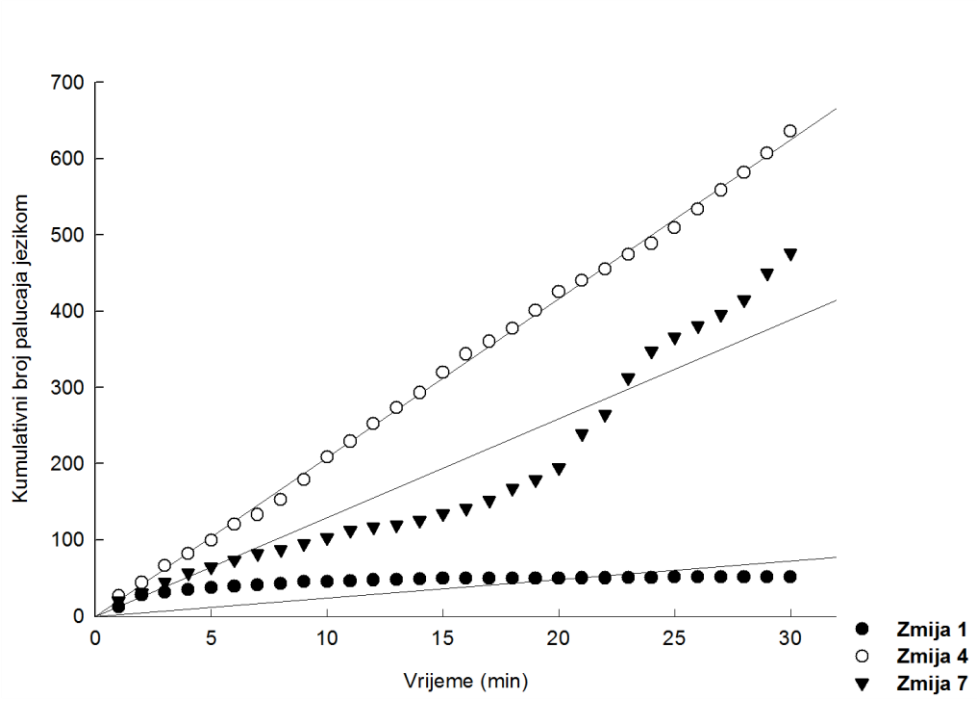
Drugi pokus (analiza aktivnosti nakon predatorskog ugriza tijekom 5 sati): S vremenom, aktivnost zmija i u velikom i u malom kavezu opada, što je očekivano, jer zmija ne može beskonačno dugo tražiti plijen (Slika 6). Međutim, kada se zmije drže u velikom kavezu, trend opadanja aktivnosti je brži nego u malom kavezu (ANOVA zavisnih uzoraka: $p_{kavez}=0,823$; $p_{vrijeme}<0,05$; $p_{kavez*vrijeme}<0,05$). Prva statistički značajna razlika u aktivnosti između kaveza postoji tek u petom satu aktivnosti (Tukey-ev HSD test: $p<0,05$), a prije je nema (sve vrijednosti *p* dobijene višestrukim usporedbama Tukey-evim testom veće su od 0,05).



Slika 2: Kumulativni broj palucaja jezikom tijekom 30 minuta u malom i velikom kavezu, (N=7). Pravac predstavlja pravac linearne regresije podataka

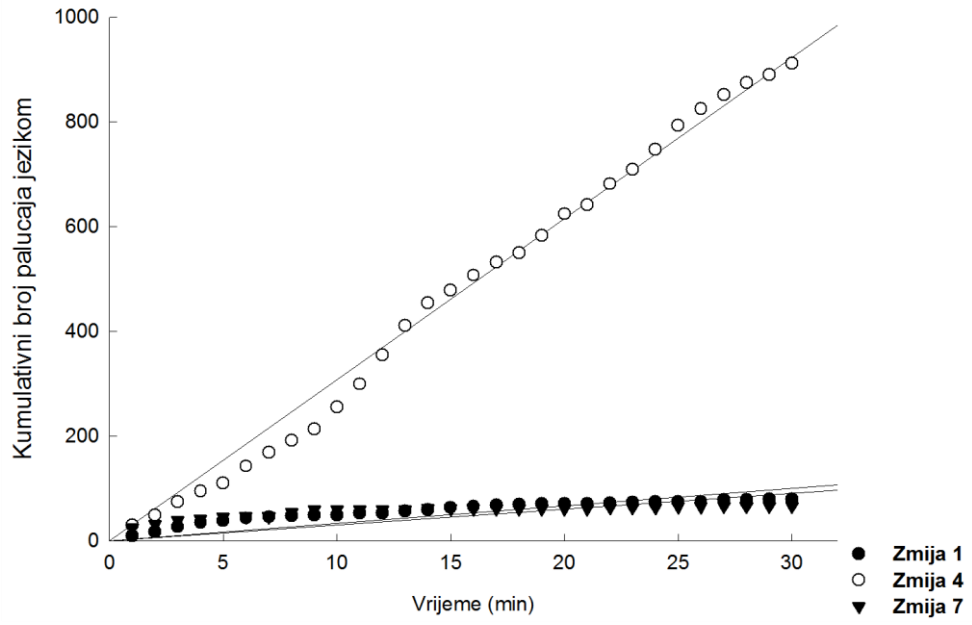


Slika 3: Broj palucaja po minuti u velikom i malom kavezu, (N=7).Okomite i vodoravne crte predstavljaju 95%-tni interval pouzdanosti.

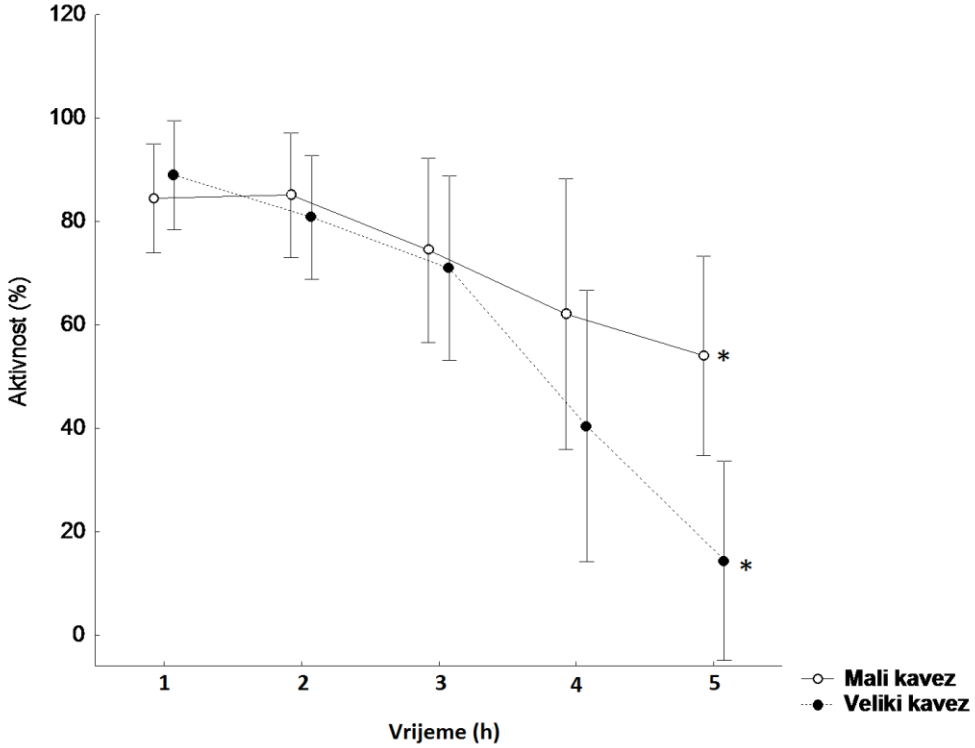


Slika 4: Prikaz kumulativnog broja palucaja jezikom tijekom 30 minuta za 3 zmije u malom kavezu

.



Slika 5: Kumulativni broj palucaja jezikom tijekom 30 minuta za 3 zmije u velikom kavezu



Slika 6: Prikaz aktivnosti zmija u malom i velikom kavezu tijekom 5 sati. Zvjezdicom su označene statistički značajne razlike na razini greške od 5%. Točke predstavljaju srednju vrijednost, a okomite i vodoravne crte predstavljaju 95%-tni interval pouzdanosti.

4. RASPRAVA

Kumulativni broj palucaja jezikom u prvih 30 minuta aktivnosti ne razlikuje se u velikom i malom kavezu. Znači da veličina kaveza nema utjecaj na intenzitet kemoosjetilnog traženja plijena kod ove vrste zmija. Međutim, različite zmije palucaju različitim intenzitetom. Pokazali smo da taj intenzitet ne ovisi o veličini kaveza, već je individualna značajka, tj. „osobnost“ svake zmije. Nitko nikad nije proučavao osobnost kod zmija. U istraživanjima, zmije se ne odvajaju kao pojedinci, već se gleda sveukupni rezultat koje su one, kao vrsta, postigle. Međutim, u mnogim slučajevima, između zdravih ljuskaša (Squamata), čini se da su neki pojedinci „sramežljiviji“od drugih, tj. da ne pokazuju normalne odgovore u prisutnosti ispitivača, ali i inače. Taj se efekt, u području istraživanja osobnosti životinja (engl. animal personalities), naziva „boldness-shyness“ efekt (Curley i Branchi, 2013). Neki od ovih pojedinaca, u pokusima kemijske ekologije, pokazuju obrambenu ukočenost umjesto palucanja jezikom i traženja (Cooper, 1992). Da bi se sa sigurnošću mogla potvrditi hipoteza da na SICS ne utječe veličina kaveza pokus bi se trebao ponoviti više od dva puta te bi se palucaji trebali mjeriti više od 30 minuta. Nažalost, zbog tehničkih razloga to nije bilo moguće te se ovi rezultati mogu smatrati samo preliminarnim rezultatima.

Ukupno zmije više palucaju u većem kavezu nego u manjem u prvih 30 minuta, ali su duže aktivnije u malom kavezu. Veliki kavez je veći prostor i moguće je da ga zmije više kemijski istražuju, jer se miris više gubi u većem volumenu zraka. U manjem volumenu se miris manje gubi, pa je palucanje u prvih 30 minuta manje intenzivno. Palucanje bi trebalo mjeriti svih 5 sati, koliko mjerimo i aktivnost, ako želimo dobiti usporedive rezultate (aktivnost i palucaji), ali to je tehnički gotovo neizvedivo.

Zanimljiva činjenica je da je kemoosjetilno traženje vrlo izraženo iako smo pazili da miš ne dira kavez ni išta u njemu, tj.da ne postoji mogućnost ostavljanja ikakvih kemijskih signala u kavezu nakon ugriza. Unatoč tome, zmija pojačano paluca jezikom te traži miša. To ne znači da zmija ne bi još više palucala da ima kemijskih signala koje je miš ostavio u kavezu, već znači da ugriz potiče palucanje čak i kad takvi tragovi nisu prisutni.

U svakom pokusu zmije su ugrizle miša te ga odmah otpustile, osim u nekoliko slučajeva kada zmije nisu pustile miša dok ih nismo fizički na to prisilili (laganim udarcem pincetom po glavi).

Ovaj pokus potvrđuje zaključak da je SICS obavezan, urođen obrazac ponašanja, ne samo zato jer ga ugriz pokreće već i zbog njegovog trajanja. Pokazali smo da predatorski ugriz potiče podizanje intenziteta palucanja jezikom (engl. rate of tongue flicks, RTF) do neke asimptotske razine bez obzira jesu li mirisi plijena prisutni u okolišu nakon ugriza, što pokazuje da je SICS neovisan o tim kemijskim signalima. Chiszar i sur. (1982) su predložili da bi odgovor na ugriz trebao biti povećan RTF koji ostaje na asimptotskoj razini određeno vrijeme te se naposlijetku vraća na osnovnu razinu.

Estep i sur. (1981) i Hayashi i sur. (1982) su predložili teoriju da je jak selektivni pritisak bio zaslužan za razvoj otrova koji brzo imobilizira plijen. Takav otrov je koristan upravo zmijama koje otpuštaju plijen nakon ugriza jer zmije lakše nađu plijen koji nije daleko otišao (Furry i sur. 1991).

Kad smo određivali razinu aktivnosti, mjerili smo vrijeme koje zmija provede krećući se. Taj nam podatak, zajedno s palucanjem, govori da zmija aktivno traži plijen te smo vidjeli da ta aktivnost traje i po par sati, što je duže nego što su pokazala istraživanja na drugim vrstama zmija otrovnica. Istraživanje na vrstama *Crotalusviridis* i *Crotalusenyo* je pokazalo da zmije pojačano palucaju nakon ugriza čak i do 150 minuta. Ti podaci ukazuju da kemijska slika plijena ostaje dostupna zmiji te da vodi SICS 1,75 pa do 2,50 sata nakon ugriza. Čak i kad je SICS prekinut na dva sata, zmija može ponovno pokrenuti traženje nakon otkrivanja vidnih, toplinskih ili kemijskih tragova koje šalje plijen. Prema tome, očito je da čin ugriza ostavlja psihološke, odnosno neurofiziološke posljedice na zmiji koje se mogu pokazati čak i do pet sati nakon ugriza (Chiszar i sur. 1982).

SICS traje otprilike dva i pol sata kod čegrtuša koje su ulovljene u prirodi. Istraživanja koja su provedena na čegrtušama koje su dulje vrijeme u zatočeništvu (*Crotalusatrox, C. durissus, C. horridus, C. vegrandis, C. unicolor*) su pokazala da i kod njih SICS traje otprilike isto (Chiszar i sur. 1985). Pošto se te životinje nalaze u zoološkom vrtu, uvijek im je predočen mrtvi plijen te su ih zmije navikle jesti bez da ih prethodno ugrizu. One nisu imale priliku vježbati svoje predatorske vještine te nam podatak da se trajanje SICS-a kod njih ne razlikuje od trajanja SICS-a kod zmija koje su ulovljene u prirodi govori da na ovaj aspekt njihovog ponašanja ne utječe dugoročna zatočenost. Cijeli proces traje oko dva i pol sata kad nema kemijskih signala u okolišu nakon ugriza. Zmije koje su bile u zatočeništvu (sa sličnim trajanjem SICS-a) su daljnji dokaz da su vremenska svojstva (trajanje) ključan dio obrasca, baš kao i palucanje jezikom (Chiszar i sur. 1985).

Istraživanje na vodenoj mokasini (*Agkistrodonpiscivorus*) je pokazalo da kod ove vrste SICS traje otprilike 70 minuta (Chiszar i sur. 1985).

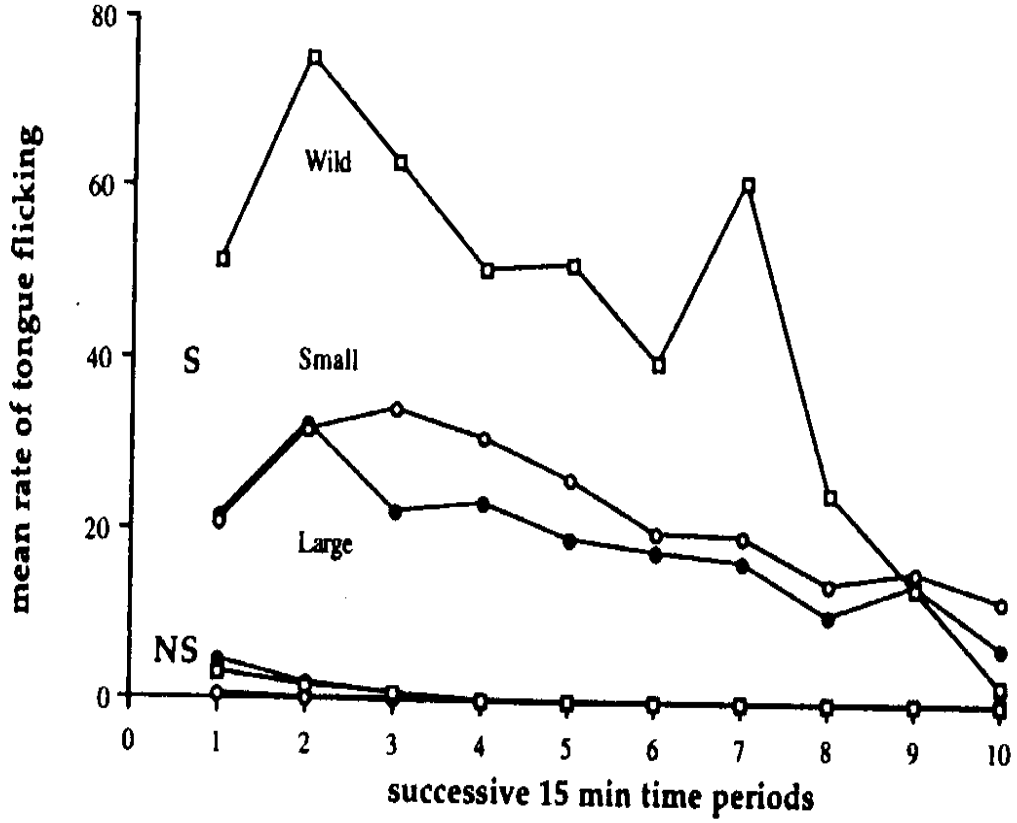
Crotalusviridisoreganus, nakon što je ugrizla plijen, tražila ga je čak i do 24 sata, iako sa smanjenom učestalošću. Ovaj pokus se odvijao u testnoj areni (1,25 m × 0,5 m) stoga se ne može znati koliko bi čegrtuše u prirodi tražile plijen. Iako su zmije ostavljene u areni barem šest sati da se aklimatiziraju, zmije se možda ne ponašaju kao u prirodi (Smith i sur. 2000).

Priroda je složeniji sustav nego laboratorijske arene za testiranje životinja i na rezultate može utjecati čitav niz različitih podražaja koji, u interakciji sa osobnosti životinje, mogu dati zanimljive, ali nepredvidljive rezultate.

Također je vrlo zanimljivo da, iako obje zmije pokazuju trend opadanja aktivnosti kroz vrijeme, on brže opada u velikom nego u malom kavezu. Nismo imali mogućnost ustanoviti zašto je to tako, ali moguće je nekoliko razloga. Prvo, oba kaveza (mali i veliki) imala su kao podlogu papir (laboratorijski ručnik) i skrivalište (preuređena glinena tegla za cvijeće). Svaka je zmija prenesena u pokusni kavez zajedno sa skrivalištem iz matičnog kaveza, kako bi se smanjio učinak novog, čistog okoliša na palucanje (Chiszar i sur. 1980, Chiszar i sur. 1991). Međutim, iako je u pokusni kavez unešen predmet koji vrlo miriši po rezidentnoj životinji, to možda i nije dovoljno da bi održalo razinu aktivnosti. Kavez je, u odnosu na zmiju relativno velik i u njemu postoje vrlo veliki prazni, jednolični prostori. Moguće je da jednoličnost, odnosno praznina prostora umanjuje aktivnost zmije. To je možda moguće zbog nedostatka vidnih podražaja ili zbog nedovoljne količine mirisnih podražaja, odnosno njihove kombinacije, što bi trebalo dalje istraživati. U malom kavezu, s druge strane, skrivalište prekriva oko jedne trećine kaveza. Stoga se i miris rezidentne zmije vjerojatno brzo proširi kroz čitav prostor čemu vjerojatno pridonosi i sama životinja svojim kretanjem i „razmazivanjem“ mirisa po malom prostoru. Intenzivnost mirisa rezidentne životinje daje životinji osjećaj da je u prostoru koji joj je poznat, pa je zmija i aktivnija. Osim pokusa koje bi u ovom smjeru trebalo nastaviti, jako bi korisna bila i istraživanja aktivnosti zmija nakon predatorskog ugriza u prirodi i to na više različitih vrsta ljutica, pa čak i guja. Nažalost, iz različitih razloga, ovakva istraživanja do danas gotovo da i nisu izvođena.

Druga istraživanja sa zmijama koje su se izlegle u zatočeništvu pokazuju slične rezultate kao i naše istraživanje. Primjerice, pokus sa vrstom čegrtuše *Crotalusenyo*pokazuje malu razliku RTF-a kod životinja smještenih u malom i u velikom kavezu (Slika 8). U ovom pokusu proučavalo se ima li razlike kod SICS-a između životinja koje su uhvaćene u prirodi te

životinja koje su se izlegle u zatočeništvu (Chiszar i sur. 1992). Kod istraživanja aktivnosti dobili smo slične rezultate, tj. zmija je bila aktivnija u malom kavezu i to iz razloga koje smo naveli ranije.



Slika 7: Pokus koji dokazuje SICS kod tri skupine vrste *Crotalusenyo*. Dvije skupine su se izlegle u zatočeništvu te su uzgajane jedna u manjem i jedna u većem kavezu. Treća skupina se sastoji od odraslih jedinki uhvaćenih u zatočeništvu (Chiszar i sur. 1992).

Mi smo našim zmijama davali prethodno usmrćenog laboratorijskog miša (*Mus musculus*) na ugriz. Međutim, miševi koji su u prirodi reagiraju drugačije na otrov nego laboratorijski miševi. Miševi u divljini mogu odašiljati jači i dugotrajniji miris od laboratorijskih miševa (Smith i sur. 2000).

Ova istraživanja daju preliminarni uvid u neke aspekte kemijske ekologije, tj. biologije zmija u zatočeništvu. Kao što je prije navedeno, iz tehničkih razloga, odnosno nemogućnosti izvođenja, nismo mogli zmije testirati više od dva puta, tako da dobivene rezultate možemo smatrati samo preliminarnima. U daljnjim istraživanjima bilo bi potrebno napraviti profile

aktivnosti životinja na različitim podlogama, u kavezima različitih veličina sa različito složenim okolišem. Također bi trebalo pažnju posvetiti životinjama koje odskaču od normalnog obrasca ponašanja, odnosno pokazuju stalno ponašanje kroz vrijeme u različitim kontekstima jer bi se tada moglo govoriti i o njihovoj osobnosti.

Mnoge zmije u zatočeništvu prihvaćaju mrtav plijen (iako bi u prirodi ugrizle živi plijen) te takve zmije obično ne ugrizu mrtvo tijelo nego ga odmah krenu jesti. Zoološki vrtovi koriste mrtav plijen da bi izbjegli eventualnu ozljedu koju bi živi plijen mogao nanijeti zmiji (zubima ili kandžama). Nekad se u laboratorijskim pokusima koristi živi plijen da bi zmija vježbala urođeni predatorni repertoar (O'Connell i sur. 1982).

Pošto ovo istraživanje ne mjeri uspješnost praćenja plijena nakon predatorskog ugriza, ne možemo zaključiti da SICS u životinja uzgajanih u zatočeništvu ima iste funkcionalne posljedice kao u zmija koje su često ubijale plijen te ga slijedile. Stoga zaključujemo da je slijedeći korak u analizi predatornog ponašanja zmija koje su uzgajane u zatočeništvu procjena učinkovitosti slijeđenja traga plijena nakon predatorskog ugriza. Budući da su SICS i praćenje traga visoko korelirane i urođene značajke predatorskog ponašanja zmije, predviđamo da će ove zmije slijediti trag s praktički istom točnošću kao i životinje koje su u prirodi. Ako su ova predviđanja točna, te zmije bi se mogle vratiti u prirodu bez straha da su im predatorske sposobnosti na ikoji način smanjene u zatočeništvu. Ovo je važno pitanje koje moraju ozbiljno shvatiti oni koji se bave vraćanjem životinja iz zatočeništva u prirodu (O'Connell i sur. 1982).

Proučavan je SICS kod 19 zmija koje su se nalazile u zoološkom vrtu u San Diegu (3 *Crotalusunicolor,* 6 odraslih *C. vegrandis*, 5 jednogodišnjih *C. vegrandis* i 5 *Viperarusselli*). Ovih 13 zmija (osim odraslih *C. vegrandis*) su bile stare između 12 i 18 mjeseci te vjerojatno nisu ni ugrizle glodavca prije ovog pokusa. Zmije koje su navikle napadati živi plijen, obično ga ugrizu par sekundi nakon što im je dana prilika. Zmije su, u ovom pokusu, pokazale dulje oklijevanje. Kad nisu ugrizle plijen nakon pet sekundi, ispitavač je mišem doticao usta zmije dok ga zmija nije ugrizla. Miš se onda uklonio te je mjeren RTF slijedećih 25 minuta. Krivulja je ostala na asimptotskoj razini cijelih 25 minuta što je sukladno s prijašnjim podacima te s našim eksperimentom. Najzanimljiviji dio ovog pokusa je činjenica da su ove zmije rijetko (ako ikad) ugrizle ili slijedile trag plijena prije ovog pokusa. Iako su malo oklijevale ugristi miša, nakon što su to napravile ponašale su se isto kao i životinje koje su proučavane u laboratoriju. (O'Connell i sur 1982).

Kod našeg pokusa, neke zmije su također oklijevale ugristi mrtvog miša. Također smo ga morali primicati i doticati zmijina usta mišem da bi ga ugrizla.

Nekoliko znanstvenika je proučavalo ponašanje europskih ljutica (*Viperaaspis, V. berus*), točnije, kako te vrste traže plijen. Zabilježili su stopu palucanja (RTF) nakon ugriza zmije te nakon što zmija nije ugrizla plijen. To je osnovni pokus kojim se dokazuje sam SICS. Proučavano je 8 čegrtuša (4 *Crotalusenyo*, 2 *C. lepidus* i 2 *C. polystictus*) koje su držane u zatočeništvu 6 mjeseci. Čegrtuše su, kao što je i očekivano, više palucale nakon ugriza. Zanimljivo je da je u oba slučaja (kad nisu ugrizle i kad jesu), broj palucaja u prvoj minuti bio oko 20. Zatim se broj povećava u pokusima kad su ugrizle, a smanjuje kad nisu. Iako su te tri vrste pokazivale različite RTF (*C. enyo* = 34,1/min, *C. lepidus*= 15,0/min, *C. polystictus* = 18,2/min), u drugim faktorima se nisu značajno razlikovale (Chiszar i sur. 1977). Naše zmije su, u velikom kavezu, palucale manje od 20 puta u minuti te su po tim vrijednostima najbliže vrsti *C. polystictus*, dok su u malom kavezu palucale manje od 15 puta u minuti te su tu pokazale sličnost s rezultatima vrste *C. lepidus*.

Sljedeće istraživanje(Chiszar i sur. 1982) je provedeno na ukupno 33 zmije: *Eristocophismacmahoni*(2), *Viperaraddei*(3), V. *xanthinab* (2), *V. ammodytes*(2), *V. latifii*(2), *Bitisgabonica*(2), *B. arietans*(2), *Agkistrodonbilineatus*(2),*A. piscivorus (4), Crotalusadamanteus*(2), *C. durissus*(1),*C. horridus*(2), *C. molossus*(1), *C. pricei*(2), *C. scutulatus*(1), *C. triseriatus*(2) i *C. viridis*(l). Ovaj pokus je dizajniran radi procjene intenziteta SICS-a kod različitih vrsta ljutica Starog svijeta (prave ljutice), uključujući vrste koje puste plijen i one koje ga ne puste nakon predatorskog ugriza. Iz rezultata je očito da prave ljutice pokazuju SICS, čak i one vrste koje obično ne puštaju plijen nakon ugriza (*Eristocophis, Bitis*). SICS je adaptivno povezan s predatorskim ponašanjem te nije samo posljedica ugriza. Vjerojatno je spoj kemijskih, taktilnih i proprioreceprivnih posljedica predatorskog ugriza pokretač SICS-a koji potiče traganje za plijenom. Problem je bio kako objasniti SICS kod rodova *Eristocophis* i *Bitis*. Njihove hipoteze su bazirane na promatranjima vrste *B. gabonica* koja je bila jedina juvenilna jedinka u pokusu, promatranjem drugih odraslih jedinki, te na promatranju kobri. Odrasle jedinke vrsta *B. gabonica* i *B. arietans*nisu viđene da otpuštaju plijen, međutim, juvenilna *B. gabonica*, u ovom pokusu je pustila miša te pokazala SICS na isti način kao što je viđen i pročavan kod čegrtuša. Zaključak koji su znanstvenici donijeli je taj da ovaj fenomen postoji kod roda *Bitis* kao adaptacija koju koriste juvenilne jedinke kad se susretnu s velikim te potencijalno opasnim glodavcem. Kako zmije rastu, čini se da napuštaju tu strategiju. Ako ova razvojna sekvenca

predstavlja relativno primitivno stanje u evoluciji predatornog ponašanja zmija otrovnica, onda se može nagađati da su rodovi *Vipera, Crotalus, Sistrurus* i *Agkistrodon*prošli pedomorfnu promjenu,tj. zadržali su ponašanje koje je kod njihovih predaka bilo ograničeno na neonatalni period. No, ovaj zaključak je donesen na temelju istraživanja malog broja juvenilnih jedinki vrste *B. gabonica.* Istraživanja su provedena i na 11 juvenilnih jedinki kobre (*Najamossambicapallida*) koje, posebice u odrasloj dobi, ne puštaju plijen nakon ugriza. I ove zmije su pokazale SICS te su redovito otpuštale glodavca. Ovi rezultati potvrđuju gore navedenu hipotezu i predlažu da su ovi evolucijski događaji započeli još kod elapidnih predaka koji su predhodili ljuticama prije 20-70 milijuna godina. SICS je homologan kod porodica Elapidae i Viperidae isto kao i kod potporodica Viperinae i Crotalinae. Teorija pedomorfne (neotenične) evolucije predacije kod naprednih skupina Viperinae i Crotalinae je primamljiva jer je u skladu s određenim aspektima njihove morfologije (npr. odnos duljine glave i duljine tijela). No, možda postoji drugo objašnjenje za ove rezultate. Vrste koje ne puštaju plijen možda imaju snažniji otrov od vrsta koje puštaju plijen (ili su vrste koje puštaju plijen možda manje te imaju manju količinu otrova). Iz toga se da zaključiti da je ta strategija (ugrizi i pusti) posljedica duljina tijela i/ili dostupne količine otrova. Naravno, neotenija u naprednom obliku bi mogla objasniti smanjenu otrovnost i duljinu tijela, ali takve razlike mogu proizaći iz mnogih drugih razloga. Prema tome, evolucija predatorne strategije kod ljutica mora biti objašnjena u suradnji s podacima o ontogeniji i filogeniji otrova.

Sljedeće istraživanje (Chiszar i sur. 1980) je dizajnirano tako da procjeni da li zmije (rađeno na vrsti *Crotalusenyo*) pokazuju SICS nakon uznemiravanja (vađenja iz kaveza). Istraživanje je pokazalo da uznemiravanje ove vrste prije ugriza nije imalo nikakav utjecaj na SICS. Ovi rezultati nam govore da je predatorni ugriz bezuvjetni pokretač kemoosjetilnog traženja. Međutim, ovaj zaključak se ne bi smio olako primjeniti na ostale jamičarke. Vrsta *C. enyo* je jedna od mirnijih vrsta. Mnoge jedinke te vrste ne grizu,pa čak ni ne zveče čegrtaljkom (koja se nalazi na kraju repa) ni nakon provokacije. To znači da ne odgovaraju na podražaje koji bi inače potaknuli obrambeno ponašanje kod drugih čegrtuša. Stoga je moguće da bi vađenje iz kaveza te prijelaz u novi okoliš utjecali na predatorno ponašanje kod drugih obrambenijih zmija. Unatoč tome, zanimljivo je da ugriz ima bezuvjetne posljedice kod ove vrste. Godinu dana nakon ovog istraživanja znanstvenici su napravili isti pokus s vrstom *Crotalus viridis* koja pokazuje izraženije obrambeno ponašanje od vrste *C.enyo*. Pokazalo se da na vrstu *Crotalusviridis*, tj. na SICS kod ove vrste, itekako utječe faktor uznemiravanja. Kod nje se

SICS nije dogodio nakon što su ju micali prije pokusa. Tu dolazimo do zaključka da kemoosjetilno traženje nije bezuvjetan odgovor nakon ugriza. Obrambena reakcija na premještanje kod ove zmije je imala utjecaj na kemoosjetilno traženje. Pošto se zmije razlikuju u stupnju obrambenosti koje pokazuju zbog uznemiravanja, onda se razlikuju i po RTF-u nakon predatorskog ugriza. Razlike u obrambenom ponašanju između različitih vrsta su vjerojatno rezultat ekoloških razlika u predaciji i/ili pritiscima kleptoparazitizma. Moguće je da su vrste koje su češće izložene tim pritiscima razvile izraženije obrambeno ponašanje. Čin ugriza aktivira kemijsku sliku plijena koja se stvorila u mozgu tako da zmija „zna što traži“. Smatra se da upravo zbog te slike zmije tako dugo traže plijen te na kraju pojedu upravo tog glodavca. Ako je vrsta *Crotalusviridis* micana prije ugriza, njen obrambeni mehanizam ju spriječava da traži glodavca iako se kemijska slika plijena aktivirala. Ako zmija nastavi s obrambenim ponašanjem dulje vrijeme, možda će kemijska slika plijena nestati prije nego joj se zmija stigne posvetiti. Možda ova hipoteza objašnjava zašto neke obrambene, tek uhvaćene čegrtuše, ne pojedu plijen nakon što ga ugrizu. Iz ovoga slijedi da su kemijska slika nastala nakon ugriza i kemoosjetilno traženje nužni da bi zmija pojela plijen (Chiszar i sur. 1981).

Vrsta na kojoj smo mi radili slovi za jednu od agresivnijih vrsta zmija te bi bilo zanimljivo vidjeti kakav bi utjecaj ovakvo uznemiravanje imalo na njen SICS.

5. ZAKLJUČAK

Nema razlika u kumulativnom broju palucaja jezikom zmija držanih u velikom i malom kavezu tijekom prvih 30 minuta kemoosjetilnog traženja ugriženog plijena.

Broj palucaja po minuti je veći u velikom nego malom kavezu.

Pojedine zmije pokazuju međusobnu razliku u intenzitetu palucanja u velikom i malom kavezu tijekom prvih 30 minuta kemoosjetilnog traženja ugriženog plijena.

Aktivnost zmija brže opada u velikom nego u malom kavezu tijekom 5 sati nakon predatorskog ugriza.

6. LITERATURA

Chiszar D., Andren C., Nilson G., O'Connell B., Mestas Jr. J.S., Smith, H.M., Radcliffe C.W. (1982): Strike-induced chemosensory searching in Old World vipers and New World pit vipers. Animal Learning & Behavior**10**: 121-125.

Chiszar D., Lee R.K.K. , Radcliffe C.W., Smith H.M. (1992). Searching behaviors by rattlesnakes following predatory strikes. U: Campbell J.A., Brodie Jr E.D. (ur.) Biology of the pitvipers. The University of Texas, Arlington, str. 369-380.

Chiszar D., O'Connell B., Greenlee R., Demeter B., Walsh T., Chiszar J., Moran K., Smith H.M. (1985): Duration of strike-induced chemosensory searching in long-term captive rattlesnakes at national zoo, audubon zoo, and San Diego Zoo. Zoo Biology**4**: 291-294.

Chiszar D., Radcliffe C.W., O'Connell B., Smith H.M. (1982): Analysis of the behavioral sequence emitted by rattlesnakes during feeding episodes II. Duration of strike-induced chemosensory searching in rattlesnakes (*Crotalus viridis, C. enyo*). Behavioral and Neural Biology**34**: 261-270.

Chiszar D., Radcliffe C.W., O'Connell, B., Smith, H.M. (1980): Strike-induced chemosensory searching in rattlesnakes (*Crotalus enyo*) as a function of disturbance prior to presentation of prey. Transactions of the Kansas Academy of Science**83**: 230-234.

Chiszar D., Radcliffe C.W., O'Connell, B., Smith, H.M. (1981): Strike-induced chemosensory searching in rattlesnakes (*Crotalus viridis*) as a function of disturbance prior to presentation of rodent prey. The Psychological Record **31**: 57-62

Chiszar D., Radcliffe C.W., Overstreet R., Poole T., Byers T. (1985): Duration of strike-induced chemosensory searching in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) and a test of the hypothesis that striking prey creates a specific search image. Canadian Journal of Zoology**63**:1057-1061.

Chiszar D., Radcliffe C.W., Scudder K.M. (1977): Analysis of the behavioral sequence emitted by rattlesnakes during feeding episodes I. Striking and chemosensory searching. Behavioral Biology **21**: 418-425.

Chiszar D., Smith H. M., Bogert C. M., Vidaurri J. (1991): A chemical sense of self in timber and prairie rattlesnakes. Bulletin of the Psychonomic Society **29**: 153 -154.

Chiszar D., Smith H.M., Radcliffe C.W. (1993): Zoo and Laboratory Experiments on the Behavior of Snakes: Assessments of Competence in Captive-Raised Animals. American Zoologist**33**: 109-116.

Chiszar D., Wellborn S., Wand M. A., Scudder K. M., Smith H. M. (1980). Investigatory behavior in snakes, II: Cage cleaning and induction of defecation in snakes. Animal Learning & Behavior **8**: 505-510.

Cooper W.E.Jr. (1992): Post-bite elevation in tongue-flick rate by neonatal garter snakes (*Thamnophis radix*). Ethology **91**: 339-345.

Curley J. P., Branchi I. (2013): Ontogeny of stable individual differences: Gene, environment and epigenetic mechanisms. U: Carere C., Maestripieri D. (ur.)Animal Personalities: Behavior, Physiology, and Evolution. University of Chicago Press, str. 279-316.

Ford N. B., Burghardt G. M. (1993): Perceptual Mechanisms and the Behavioral Ecology of Snakes. U: Seigel R. S., Collins J. T. (ur.) Snakes: Ecology and Behavior. McGraw-Hill, Inc., str. 117-154.

Furry K., Swain T., Chiszar D. (1991): Strike-induced chemosensory searchingand trail following by prairierattlesnakes (*Crotalus viridis*) preying upon deer mice (*Peromyscus maniculatus*): Chemical discrimination among individual mice. Herpotologica **47**: 69-78.

Halpern M. (1987): The organization and function of the vomeronasal system. Annual Review of Neuroscience**10**: 325-362.

O'Connell B., Greenlee R., Bacon J., Chiszar D. (1982): Strike-induced chemosensory searching in old world vipers and new world pit vipers at San Diego Zoo. Zoo Biology**1**: 287-294.

Smith T.L., Kardong K.V., Lavín-Murcio, P.A. (2000): Persistance of trailing behavior: cues involved in poststrike behavior by the rattlesnake (*Crotalus viridis oreganus*). Behaviour**137**: 691-703.

Vitt L. J., Caldwell J. P. (2014): Herpetology: An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Elsevier, Oxford.

Wüster W., Peppin L., Pook C., Walker D. (2008): A nesting of vipers: Phylogeny and historical biogeography of the Viperidae (Squamata: Serpentes). Molecular Phylogenetics and Evolution**49**: 445-459.

7. ŽIVOTOPIS

Karla Gregov rođena je 19.11.1992. u Zadru. Završila je osnovnu školu „Valentin Klarin“ u Preku. Potom je upisala gimnaziju „Juraj Baraković“ u Zadru koju završava 2011. godine. Iste godine upisuje Prirodoslovno-matematički fakultet u Zagrebu, smjer biologija. Preddiplomski studij biologije završava 2014. godine te upisuje diplomski studij eksperimentalne biologije, smjer zoologija.