

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno–matematički fakultet
Biološki odsjek

Ivana Tokić

**KEMOOSJETILNO TRAŽENJE USMRĆENOG PLIJENA
ZMIJE ZELENE JAMIČARKE (*TRIMERESURUS*
(CRYPTELYTROPS) ALBOLABRIS, GRAY 1842)**

Diplomski rad

Zagreb, 2010. godina

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

ZAHVALA

Zahvaljujem se mentoru doc. dr. sc. Zoranu Tadiću na neizmjernom strpljenju i pomoći prilikom izvođenja pokusa i pisanja ovog diplomskog rada.

Posebnu zahvalu upućujem svojim roditeljima i bratu. Malo toga bi u životu bilo moguće, pa tako i ovaj diplomski rad, da nije bilo vaše nesebične podrške i bezuvjetne ljubavi.

„Bog nije mogao biti posvuda pa je zato stvorio majke.“

- Židovska izreka

Ovaj diplomski rad posvećujem svojoj mami Boženi, koja je vjerojatno mislila da ga neće nikad dočekat, ali on je evo napokon tu. Mama, ovo je za tebe.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Diplomski rad

KEMOOSJETILNO TRAZENJE USMRĆENOG PLIJENA ZMIJE ZELENE JAMIČARKE (*TRIMERESURUS (CRYPTELYTROPS) ALBOLABRIS*, GRAY 1842)

Ivana Tokić

Rooseveltove trg 6, Zagreb

SAŽETAK

Zelena jamičarka (*Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*) arborealna je vrsta zmije koja ne ispušta svoj plijen nakon ugriza. Samim time joj traženje i praćenje traga, kojeg bi za sobom ostavio otrovani plijen, nije urođeno ponašanje. Cilj ovog istraživanja bio je utvrditi da li sposobnost za takvo ponašanje ipak postoji. Na uzorku od 11 mladih jedinki testirano je kemoosjetilno traženje plijena, koji je odmah nakon zadobivanja ugriza oduzet zmiji te je njime napravljen trag u dvije serije pokusa, dok je u trećoj trag u potpunosti izostao. Prilikom traženja usmrćenog plijena zabilježeni su parametri vremena te parametri ponašanja. Rezultati pokazuju da prisutnost traga bitno skraćuje ukupno vrijeme traženja plijena. Također pokazuju da su za uspješan pronalazak plijena najvažniji kemijski signali koji dolaze iz okoliša pa tako nije bilo razlike u ukupnom vremenu traženja između slučajeva kada je plijen bio vidljiv te kada je bio skriven.

(27 stranica, 20 slika, 8 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Ključne riječi: kemoosjetilno traženje, usmrćeni plijen, trag

Voditelj: Dr. sc. Zoran Tadić, doc.

Ocjenitelji: Dr. sc. Zoran Tadić, doc.

Prof. dr. sc. Zdravko Dolenc

Prof. dr. sc. Božena Mitić

Rad prihvaćen: 01. 12. 2010.

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Division of Biology

Graduation Thesis

CHEMOSENSORY SEARCHING OF ENVENOMATED PREY IN THE WHITE-LIPPED TREE VIPER (*TRIMERESURUS (CRYPTELYTROPS) ALBOLABRIS*, GRAY 1842)

Ivana Tokić

Rooseveltovej trg 6, Zagreb

ABSTRACT

White-lipped tree viper (*Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*) is an arboreal snake which does not release prey after the predatory strike. Hence, chemosensory searching and trailing of envenomated prey is not its innate behaviour. The goal of this work is to determine if the capability for such behaviour is present in these snakes. Chemosensory searching of envenomated prey was tested on a sample of 11 young snakes. Immediately after receiving a predatory strike, the prey was removed from the snake. In the first two series of experiments, the prey was used to make a trail, while in the third series the trail was absent. Temporal and behavioural parameters are recorded during snake's search for the envenomated prey. The results show that the presence of the trail significantly shortens the total time required to find the prey. They also show that environmental chemical cues are the most important factors for successful prey finding since there was no significant difference in total searching time between the cases when the prey was visible and those when it was hidden.

(27 pages, 20 figures, 8 references, original in: Croatian)

Thesis deposited in Central biological library

Key words: chemosensory searching, envenomated prey, trail

Supervisor: Dr. Zoran Tadić, Asst. Prof.

Reviewers: Dr. Zoran Tadić, Asst. Prof.

Prof. Dr. Zdravko Dolenc

Prof. Dr. Božena Mitić

Thesis accepted: 01. 12. 2010.

SADRŽAJ

1. UVOD	1
1.1. OBILJEŽJA GMAZOVA	1
1.2. PRILAGODBE ZMIJA	2
1.3. OSJETILA	2
1.3.1. Osjetilo vida, osjetilo sluha, mehanorecepcija	2
1.3.2. Kemoosjetilni organi	3
1.3.3. Toplinska osjetila	3
1.4. ZMIJE OTROVNICE	4
1.5. KEMOOSJETILNO TRAŽENJE	5
1.6. OSOBINE RODA TRIMERESURUS (CRYPTELYTROPS).....	6
1.6.1. Vrsta <i>Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris</i> , Gray 1842 - zelena jamičarka	6
1.7. CILJ ISTRAŽIVANJA	9
2. MATERIJALI I METODE	10
2.1. POKUSNE ŽIVOTINJE	10
2.2. NAČIN ODRŽAVANJA ŽIVOTINJA	11
2.3. POKUS.....	11
2.4. MJERENI PARAMETRI	12
2.5. STATISTIČKA OBRADA PODATAKA	13
3. REZULTATI.....	15
4. RASPRAVA	24
5. ZAKLJUČAK	26
6. LITERATURA	27

1. UVOD

1.1. Obilježja gmazova

Gmazovi predstavljaju prvu skupinu pravih kopnenih kralježnjaka. Njihovom pojavom počinje grupa amniota u koju, osim gmazova, spadaju ptice i sisavci. Glavna značajka ove skupine postojanje je zaštitne ovojnice – amniona oko zametka. Nastanjuju sve kontinente osim Antarktike i sve tipove kopnenih i vodenih staništa. Najzastupljeniji su u tropskim kišnim šumama i pustinjama (Pough 2005).

Jedno od važnijih obilježja gmazova je ektotermnost, odnosno nemogućnost održavanja stalne tjelesne temperature. Ektotermnost je osobina koja je s jedne strane ograničavajući čimbenik rasprostranjenosti, a s druge strane velika ušteda energije u odnosu na endotermne životinje (ptice i sisavce). Gmazovi u umjerenim područjima hiberniraju preko zime, dok oni koji žive u vrućim krajevima, estiviraju tijekom najtoplijih mjeseci.

Koža gmazova prekrivena je raznim zaštitnim tvorevinama (luskama, pločicama, štitovima, oklopom). Suha je i gotovo bez žlijezda. U usmini se nalaze pigmenti koji određuju obojenost životinje.

U gmazova se po prvi put pojavljuje drugi kralježak, *axis* ili obrtač, što im omogućuje mnogo veću pokretljivost glave nego kod vodozemaca.

Dišu isključivo plućima, škrge se ne pojavljuju ni u jednoj fazi života. Krvožilni se sustav sastoji od pulmonalnog i sistemskog krvotoka. Imaju trodijelno srce: klijetka je djelomično pregrađena. Krokodili su podrazred gmazova u kojih se prvi put pojavljuje četverodijelno srce.

Oči gmazova posjeduju štapiće i čunjiće, ali se ne zna mogu li vidjeti boje. Mogu biti zaštićene s tri kapka (gornji, donji i migavica) ili su kapci srasli i prekrivaju oko u obliku prozirne, čvrste navlake (kao u zmija i nekih guštera). Neke skupine gmazova vibracije zraka čuju kao zvukove, dok se kod, primjerice zmija, vibracije preko donje čeljusti prenose na lubanju. One ne posjeduju bubnjić niti vanjsko uho. Glavni organ za osjetilo mirisa jest Jacobsonov ili vomeronazalni organ. Zmije i gušteri palucanjem dugačkog jezika prenose mirisne čestice iz okoline do Jacobsonovog organa koji je smješten ispod nosne šupljine.

Mokraćni sustav gmazova čini *metanephros*, pravi bubreg koji je potpuno odijeljen od spolnog sustava. Glavni proizvod metabolizma bjelančevina je mokraćna kiselina (iako postoje varijacije, ovisno o skupini). Zmije i krokodili nemaju mokraćni mjehur.

Gmazovi su odvojena spola, a oplodnja je unutrašnja. Uglavnom su oviparne životinje. Unutar jajeta nastaje zaštita ovojnica ili amnion, a ljuska jajeta je vodonepropusna; ova im je prilagodba omogućila naseljavanje kopna i neovisnost o vodenom okruženju. Briga za potomstvo uglavnom ne postoji (Pough 2005).

1.2. Prilagodbe zmija

Zbog karakterističnosti svoje anatomije, zmije su usvojile posebne oblike ponašanja. Od tih karakteristika, najvažnija i najuočljivija je nepostojanje udova. Trenutno prevladavajuća teorija je da su udovi nestali kao prilagodba na podzemni način života, iako su se mnoge zmije naknadno vratile nadzemnom načinu života. Tu teoriju potvrđuje i činjenica da zmije nemaju kapke (umjesto njih postoji očna ljuska) ni vanjsko uho. Evolucijski stečena odsutnost udova postavila je nove probleme u mnogim segmentima života i uvjetovala daljnje prilagođavanje, poput izduživanja i smanjivanja promjera tijela kako bi se omogućilo kretanje, a to je dalje uvjetovalo i poseban smještaj unutarnjih organa.

1.3. Osjetila

1.3.1. Osjetilo vida, osjetilo sluha, mehanorecepcija

Zmije pri lovu koriste vidne, kemijske, toplinske i mehaničke informacije. Budući da nemaju vanjskog uha, zvuk do unutrašnjeg uha prenose columella i kvadratna kost. Maksimalna osjetljivost sluha nalazi se između 200 i 400 Hz s pragom od 35 dB zvučnog pritiska. Mehanoreceptori u tijelu, tzv. somatski sustav, primaju frekvencije između 50 i 1000 Hz s pragom od 70 dB, i služe za primanje vibracija tla. Slušni i somatski sustav spojeni su, što znači da zmije ne razlikuju vibracije tla i zvučne valove.

Smatra se da su slušne informacije većinom manje bitne za ponašanje pri lovu. Važnost vida u zmije mijenja se u odnosu na tip staništa. Ustanovljeno je da zmije koje žive na otvorenom imaju više osjetilnih stanica u mrežnici od onih koje žive npr. na tlu pokrivenom gustom vegetacijom. Pretpostavlja se da bi i arborealne zmije trebale imati veću moć razlučivanja zbog posebnosti njihova staništa.

1.3.2. Kemoosjetilni organi

Zmije, kao i ostali kopneni kralježnjaci, posjeduju nekoliko osjetilnih organa za interpretiranje kemijskih signala iz okoliša: nosni olfaktorni sistem, vomeronazalni organ te okusni pupoljci (Ford i Burghardt 1993). Vomeronazalni organ, koji ima najvažniju ulogu pri lovu, sastoji se od dvije kupolaste jamice smještene na gornjem nepcu. Rašljasti jezik zmija služi kao vektor kojim se čestice zraka prenose do osjetljivog epitela unutar tih jamica. Općenito se smatra da je vomeronazalni organ glavni izvor kemijskih informacija o okolini.

1.3.3. Toplinska osjetila

Za termorecepciju, pored uobičajenih receptora koji se nalaze u koži, neke su zmije razvile posebne organe koji se sastoje od velikog broja golih živčanih završetaka. Postoji tri tipa organa za primanje toplinskih podražaja. Udavi (porodica Boidae) imaju živčane završetke koji se nalaze koncentrirani u supralabijalnim ljuskama Pitoni (porodica Pythonidae) imaju toplinsko osjetilo u obliku niza jamica u supralabijalnim ljuskama, dok jamičarke (porodica Viperidae, potporodica Crotalinae) imaju jamice između očiju i nosnica (Slika 1). Osjetljivost ovih receptora ovisi o toplinskom kapacitetu tkiva u kojem se nalaze. Tako je kod udava osjetljivost slaba zbog velikog toplinskog kapaciteta epidermisa, dok je kod 15 μm tanke membrane jamice kod jamičarki taj kapacitet bitno smanjen tako da su one u stanju razlikovati promjenu temperature membrane od samo 0.003 K. Značajka toplinskih receptora je stalna aktivnost pri temperaturama na kojim su zmije normalno aktivne; relativni porast temperature, kakav bi mogao dolaziti od mogućeg plijena, dovodi do snažnog signala, dok relativni pad temperature dovodi do potpunog utišavanja aktivnosti. Toplinski receptori većinom su unimodalni, tj. ne reagiraju na ni jednu drugu vrstu podražaja osim

toplina, no pronađeno je da su kod nekih pitona receptori bimodalni, tj. pored topline osjetljivi i na mehaničku stimulaciju. Iz ovoga bi se moglo zaključiti da su toplinski receptori zapravo mehanoreceptori ujedno osjetljivi i na toplinu, te da je jamičast oblik organa za primanje topline evoluirao kako bi se izbjegla mehanička stimulacija receptora. Čini se da se u centralnom živčanom sustavu područje za toplinske informacije nalazi odmah do vidnog, što bi značilo da je moguće da se vidne i infracrvene informacije integriraju i/ili nadopunjuju (Ford i Burghardt 1993).



Slika 1. Smještaj termoreceptora u zelene jamičarke

1.4. Zmije otrovnice

Otrov zmijama služi kao sredstvo za svladavanje plijena, a u plijen se pri ugrizu ubrizgava kroz kanaliće u zubima. Zmije otrovnice prema položaju otrovnih zuba dijelimo na opistoglifne, proteroglifne i solenoglifne. U opistoglifne zmije spadaju otrovnice iz porodice guževa i njihovi se zubi za ubrizgavanje otrova nalaze u stražnjem dijelu gornje čeljusti. Proteroglifne zmije svrstane su u porodicu Elapidae i imaju relativno kratke i slabo pokretne zube za ubrizgavanje otrova koji se nalaze u prednjem dijelu gornje čeljusti. Solenoglifne zmije (porodica Viperidae, potporodice Viperinae i Crotalinae) također imaju zube za ubrizgavanje otrova smještene u prednjem dijelu

gornje čeljusti, no oni su relativno dugački i pokretni, tj. zmija savije zube unazad kada ima zatvorena usta, a ispravi ih pri napadu. Također, valja spomenuti da mnoge zmije imaju žlijezde koje proizvode toksične izlučevine, no nemaju aparat za ubrizgavanje u žrtvu.

1.5. Kemoosjetilno traženje

Kemoosjetilno traženje karakterizira pojačana stopa palucanja jezikom te pokreti traženja koji slijede nakon predatorskog ugriza (Chiszar i sur. 1992). Iako se ova ponašanja mogu uočiti i kad nije došlo do napada na plijen (na primjer tijekom proljetnih i jesenskih migracija) (Chiszar i sur. 1992), bitno je napomenuti da je jedan od okidača takvog ponašanja zadavanje smrtonosnog ugriza plijenu. Ovakvo je ponašanje prvenstveno istraživano na čegrtušama, koje svoj plijen ne ispuštaju nakon ugriza. Njima je takvo ponašanje, tj. traženje i praćenje traga kojeg je ostavio plijen u bijegu, stoga urođeno (Chiszar i sur. 1992).

Chiszar i suradnici (1985) su na vodenoj mokasini (*Agkistrodon piscivorus*) dokazali da se prilikom zadavanja ugriza, u središnjem živčanom sustavu stvara kemijska slika plijena koja služi kao sredstvo navođenja prilikom kemoosjetilnog traženja. Takva je slika karakteristična za ugrizeni plijen pa su zato vodene mokasine bile nesklone prihvatiti plijen različit od onog kojeg su ugrizle. Takva se slika plijena iz središnjeg živčanog sustava najvjerojatnije gubi običnim procesom zaboravljanja.

1.6. Osobine roda *Trimeresurus* (*Cryptelytrops*)

Rod *Trimeresurus* (razred: Reptilia – gmazovi, red: Squamata – ljuskaši, porodica: Viperidae – ljutice, potporodica: Crotalinae – prave ljutice) obuhvaća oko 40 vrsta. Same vrste izgledom vrlo nalikuju jedna drugoj i još nije jasno je li to posljedica ekološke konvergencije ili filogenetičke povezanosti. Do nedavno se rod *Trimeresurus sensu lato* smatrao jedinstvenim. U novije je vrijeme podijeljen na šest rodova, *Trimeresurus sensu stricto*: *Ovophis*, *Protobothrops*, *Cryptelytrops*, *Tropidolaemus*, *Triceratolepidophis* i *Ermia* (Malhotra i Thorpe 2004).

Zmije roda *Trimeresurus* žive u južnoj Aziji i indo-malajskom arhipelagu. Nastanjuju veliki raspon različitih staništa te se često, uglavnom metodama molekularne taksonomije, otkrivaju nove vrste. Unatoč određenim razlikama u ekologiji i ponašanju, vrste roda *Trimeresurus* monofiletskog su podrijetla i morfološki su jako slične. Pošto neke vrste nemaju jasan sistematski položaj, potrebna su daljnja istraživanja i korištenje molekularnih metoda kako bi se u potpunosti objasnio rod *Trimeresurus sensu stricto* (Malhotra i Thorpe 2004).

1.6.1. Vrsta *Trimeresurus* (*Cryptelytrops*) *albolabris*, Gray 1842 - zelena jamičarka

Zelena jamičarka ima trokutastu scoliklu glavu koja je jasno odijeljena od vitkog vrata i tijela. Oči su velike, narančasto-žute s vertikalnom zjenicom, a ispred njih su jasno vidljive termoosjetilne jamice. Leđna strana tijela je jednoliko zelena i tamnija u odnosu na žuto-zeleni, žuti ili bijeli trbuh. U mužjaka je na bokovima prisutna uska bijela uzdužna pruga (Slika 3), koja ipak može nedostajati. Gornja strana dobro razvijenog repa je crveno-smeđa. Dužina im je od 60 do 70 cm, u iznimnim slučajevima 91 cm, s tim da su mužjaci vitkiji i kraći od ženki (Slika 4).

Vrsta *Trimeresurus* (*Cryptelytrops*) *albolabris* nastanjuje sjevernu Indiju, Indokinu, Nepal, južnu Kinu (otok Hainan) te Indo-Australijski arhipelag. Područje rasprostranjenosti triju podvrsta prostire se od sjeverozapadnog dijela indijske države Assam istočno preko Myanmara, kineskog otoka Hainan, Tajlanda, Laosa, Kambodže, Vijetnama, južno preko Malajskog poluotoka, Nikobarskog otočja, Sumatre, Jave, Bornea, Celebesa (Gumprecht i sur. 2004).

Vrsta *Trimeresurus albolabris* dijeli se na tri podvrste. Podvrsta *T. albolabris albolabris* nastanjuje južnu Kinu, Indokinu, sjeverni dio Malajskog poluotoka i otok Javu. Podvrsta *T. albolabris insularis* nastanjuje otoke Male Sunda, a podvrsta *T. albolabris septentrionalis* nastanjuje područje Himalaje, od Nepala do Kašmira (Malhotra i Thorpe 2004). Područje rasprostranjenosti podvrsta zmiје zelene jamičarke prikazuje Slika 2. Zelene jamičarke trebaju izmjenu kišnog i sušnog razdoblja zbog reprodukcije (vrsta je viviparna), stoga ih nema u tropima.



Slika 2. Područja rasprostranjenosti podvrsta zmiје zelene jamičarke

Zelena jamičarka živi u nizini i na brežuljkastom području do 500 m nadmorske visine na grmovitom ili šumovitom terenu, a ponekad se nađe u živici oko naselja te na rubovima rižinih polja (Trutnau 2004). Većinom se zadržava na niskom drveću i grmlju u karakterističnom S-položaju, u kojem je rep omotan oko grane, a prednji dio tijela u obliku slova S. U takvom položaju može provesti i nekoliko sati, čekajući plijen koji može biti žaba, gušter, miš ili manja ptica, a kojeg onda zgrabe munjevitom brzinom i ne ispuštaju do smrti. Iako je broj žrtava ugriza zelene jamičarke prilično velik, gotovo svi takvi slučajevi imaju dobre prognoze, jer otrov nije jak.



Slika 3. Mužjak zelene jamičarke



Slika 4. Ženka zelene jamičarke

1.7. Cilj istraživanja

Cilj ovog istraživanja bio je utvrditi sposobnost traženja i praćenja traga, nakon zadavanja smrtonosnog ugriza, u prvenstveno arborealne zmije za koju to nije karakteristično ponašanje.

2. MATERIJALI I METODE

2.1. Pokusne životinje

Pokusi su rađeni na mladim zmijama zelenim jamičarkama (*Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*) (Slika 5). Mladunci su okoćeni u zatočeništvu u prostorijama Zavoda za animalnu fiziologiju. Ovu je vrstu lako održavati i uzgajati u zatočeništvu te stoga predstavlja odličan model za različita istraživanja. U pokusima je korišteno 11 jedinki starih 6 mjeseci. Zmije su hranjene svakih 10 dana netom okoćenim miševima soja Swiss albino (nesrođeni) i CBA (visokosrodni soj).



Slika 5. Mladunac zelene jamičarke

2.2. Način održavanja životinja

Sve su zmije držane zasebno, u plastičnim kavezima dimenzija 23 x 15 x 16 cm. S obzirom da su zelene jamičarke arborealna vrsta, u svaki su kavez postavljene plastične prečke za penjanje. Na pod kaveza su, kao podloga, stavljeni komadići kore bora.

Temperatura u prostoriji s kavezima iznosila je 26°C danju te 21°C noću, a izmjena svjetla i mraka podešena je tako da slijedi prirodnu izmjenu dana i noći. Otprilike svaki treći dan, zmije su prskane vodom iz prskalice tako je da je relativna vlažnost u njihovim kavezima bila 80-95 %.

Šest sati prije svakog pokusa, zmija bi iz svog kaveza bila prebačena u veliki stakleni eksperimentalni kavez, dimenzija 80 x 40 x 30 cm (Slika 6). U tom su se kavezu nalazile velike plastične prečke, a zmija je postavljena na onu najvišu. Cijeli je kavez, kao i prečke, prethodno opran neutralnim sapunom te je stoga u potpunosti bio bez mirisa. Ovo vrijeme u kavezu, prije početka pokusa, nužno je kako bi se životinja navikla na nove okolišne uvjete.

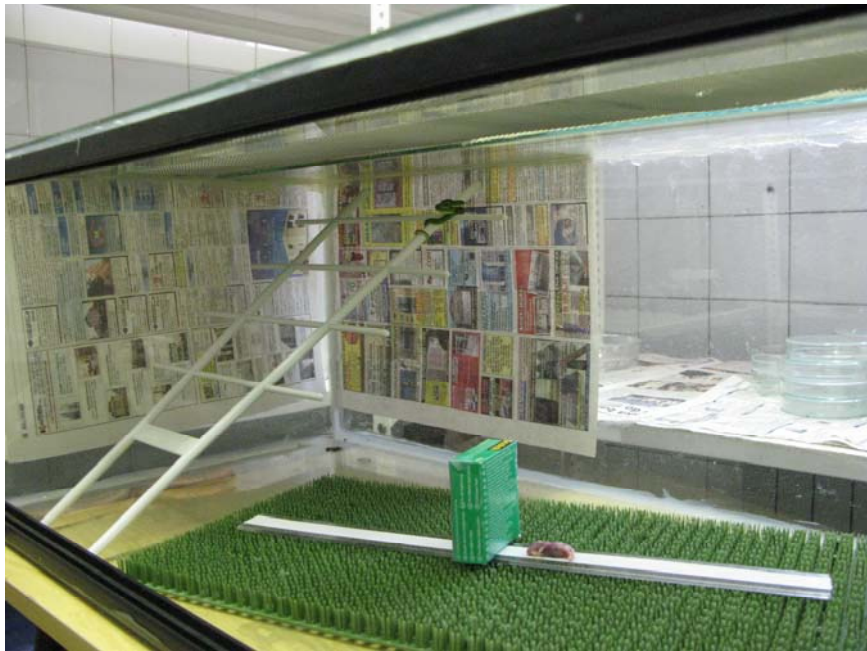
2.3. Pokus

Pokusi su provedeni u razdoblju od listopada do kraja prosinca 2009. godine. Vrsta *Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris* aktivna je noću, tako da je svaki pokus otpočinjao najmanje sat vremena nakon gašenja svjetla. Pokusi su izvedeni na sljedeći način.

Zmiji je velikom pincetom kroz poluotvorena vrata kaveza prezentiran živi miš kojeg je ona tada ugrizla. Zelena jamičarka spada u vrste zmija koje ne ispuštaju plijen nakon ugriza pa je to potaknuto laganim lupkanjem zmije po glavi ili naglim pomicanjem miša. Cijelo je vrijeme miš pridržavan pincetom. Nakon predatorskog ugriza, trag je ostavljen po prečkama tako što je po njima povučen ugrizeni miš. Ovisno o mjestu na kojem se zmija nalazila, trag je ostavljen na lijevoj ili desnoj strani prečki. Trag je prekinut 3-4 cm prije poda te nastavljen po bijeloj traci zalijepljenoj uzduž 50 cm dugog plastičnog ravnala. Ravnalo se nalazilo na čistoj plastičnoj podlozi koja je bila postavljena na dno kaveza kako bi se zmija mogla lakše kretati. Plijen je povučen

do sredine ravnala i tu ostavljen. Tada bi započelo snimanje pokusa, za koje je korištena videokamera Panasonic SDR-H90. Pokus je završio kada bi zmija u potpunosti progutala miša ili po isteku 60 minuta. Zmije se sve do kraja pokusa nisu ni na koji način uznemiravale.

Pokusi su izvedeni u tri serije te je svih 11 životinja korišteno u svakoj seriji. U prvoj seriji pokusi su postavljeni na prethodno opisan način. U drugoj je seriji pokusa ispred plijena na ravnalo postavljena pregrada. Kao pregrada poslužila je kartonska kutijica ispunjena utezima. Trag je u ovom slučaju obilazio pregradu i to sa strane bliže promatraču. Treća se serija pokusa razlikuje od druge po tome što trag uopće nije ostavljen. Nakon ugriza, plijen je odmah stavljen iza pregrade.



Slika 6. Postavljen pokus u eksperimentalnom kavezu

2.4. Mjereni parametri

Parametri koje je bilo potrebno zabilježiti tijekom kemoosjetilnog traženja plijena podijeljeni su na parametre vremena te parametre ponašanja.

PARAMETRI VREMENA

1. *Vrijeme latencije*. Vrijeme latencije definirano je kao vrijeme od predatorskog ugriza do početka kemoosjetilnog traženja. Kemoosjetilno traženje započinje kad zmija počne palucati i aktivno tražiti plijen, tj. kad se počne značajnije kretati. Dakle, ako zmija samo namješta čeljust nakon ugriza ili ako pomakne glavu za nekoliko centimetara pa se onda opet umiri na duže vrijeme – takvi slučajevi nisu uzeti u obzir pri mjerenju. Ukoliko zmija odmah nakon ugriza počinje tražiti plijen, vrijeme latencije je u takvim slučajevima 0.

2. *Ukupno vrijeme*. Definirano je kao vrijeme od početka kemoosjetilnog traženja do početka gutanja plijena. Početak gutanja plijena je prvi pokušaj gutanja, čak i ako je bio neuspješan te su uslijedili daljnji pokušaji.

3. *Ukupno vrijeme provedeno na tragu tijekom traženja*. Ovo vrijeme obuhvaća vrijeme provedeno na tragu na prečkama te vrijeme provedeno na tragu na podu. Zmija je na tragu ako jezikom paluca po tragu ili vrlo, vrlo blizu njega.

PARAMETRI PONAŠANJA

1. *Broj tzv. „reach-down“ ponašanja tijekom traženja*. Reach-down ponašanje karakterizirano je spuštanjem prednjeg dijela tijela u pokušaju da se pronađe pali plijen. U to spada i konačno spuštanje kad životinja dotakne pod i spusti se na njega.

2. *Vrijeme prvog dodira s podom*. Prvi dodir s podom, tj. prvi dodir s bilo kakvom površinom na podu, je kada zmija sjedne vratom ili glavom na pod. To dakle nije prvi dodir jezika s podom.

2.5. Statistička obrada podataka

Za obradu podataka korišten je računalni program STATISTICA 9.0, proizvođača StatSoft Inc.

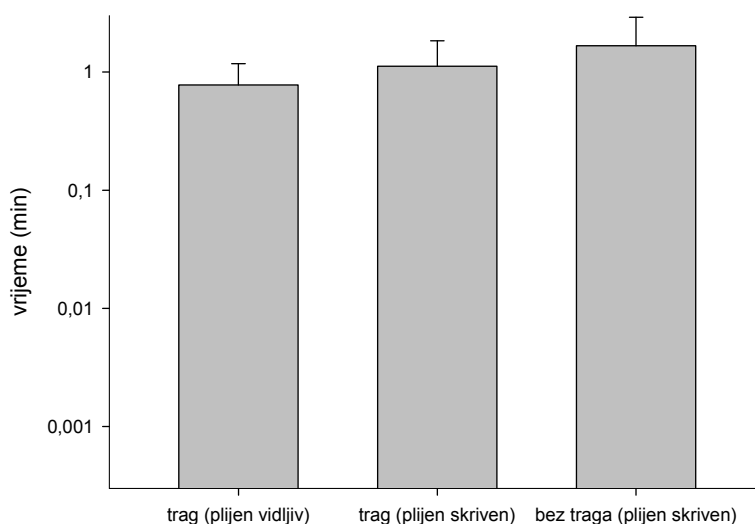
Svi su podaci provjereni na normalnu raspodjelu te na homogenost varijanci. Normalna raspodjela podataka provjerena je na dva načina: Shapiro – Wilks-ovim testom te grafičkom analizom odnosa reziduala i kumulativne vjerojatnosti normalnosti podataka (Sokal i Rohlf, 1995). Homogenost varijanci testirana je Bartlett-ovim χ^2 testom (engl. Bartlett's χ^2 test), Hartley-evim F_{\max} testom (engl. Hartley's F_{\max} test) i Cochran-ovim C testom (engl. Cochran's C test) uz razinu pogreške manju od 5% ($P < 0,05$). S obzirom da su svi podaci pokazali odstupanje od normalne distribucije, transformirani su logaritmiranjem (\log_{10}) te su nakon toga ponovno provjereni na normalnu raspodjelu i homogenost varijanci gore navedenim testovima. Nakon logaritmiranja, svi numerički podaci pokazivali su normalnu raspodjelu, a varijance su im bile homogene te su se mogli analizirati parametrijskim statističkim testovima.

S obzirom da su iste zmijske korištene u sve tri serije pokusa, uzorci su tretirani kao zavisni. Vrijeme latencije, ukupno vrijeme, vrijeme provedeno na prečkama i vrijeme provedeno na podu, vrijeme prvog kontakta sa podlogom te srednji broj tzv. „reach-down“ ponašanja, obrađeni su analizom varijance (ANOVA) za zavisne uzorke (engl. repeated measures ANOVA). U slučajevima kada je test pokazao statistički značajnu razliku između uzoraka, ta je razlika analizirana *post hoc* Bonferroni-jevim testom (engl. Bonferroni test). Ukupno vrijeme provedeno na tragu, vrijeme provedeno na tragu na prečkama te vrijeme provedeno na tragu na podu obrađeno je *t*-testom za zavisne uzorke (engl. paired *t*-test). Da li je zmija pojela miša (pojedena ili nije pojedena) te smjer gutanja miša (od glave ili od repa) obrađeni su Cochran-ovim Q testom (engl. Cochran's Q test). Svi statistički testovi izvedeni su uz razinu pogreške manju od 5% ($P < 0,05$).

Svi su grafovi, zbog transformacije podataka logaritmiranjem, nacrtani sa logaritamskom podjelom na ordinatnoj osi. Okomite crte na svim grafovima predstavljaju interval pouzdanosti od 95% (engl. 95% confidence interval).

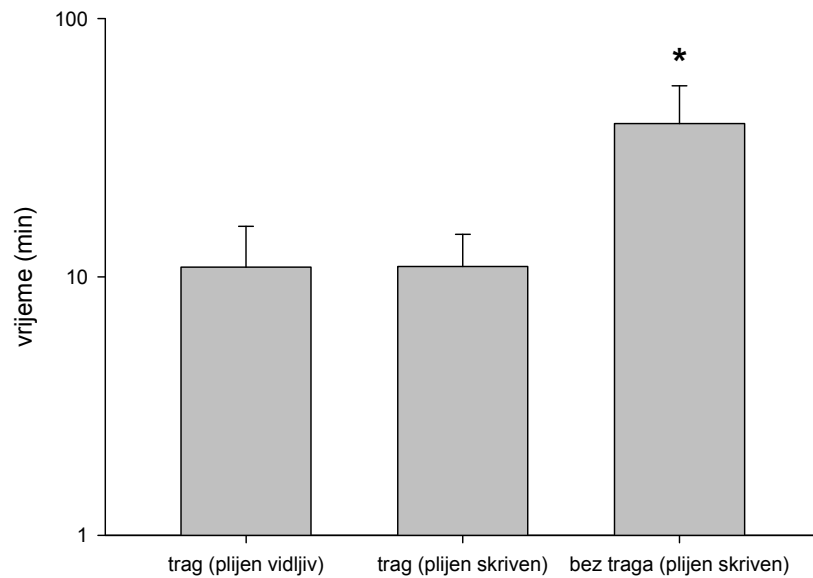
3. REZULTATI

Vrijeme latencije, tj. vrijeme od predatorskog ugriza do početka kemoosjetilnog traženja, ne razlikuje se u slučajevima kada je kemijski trag prisutan i kada ga nema (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$; $F = 1,347$, $P = 0,282$) (Slika 7).



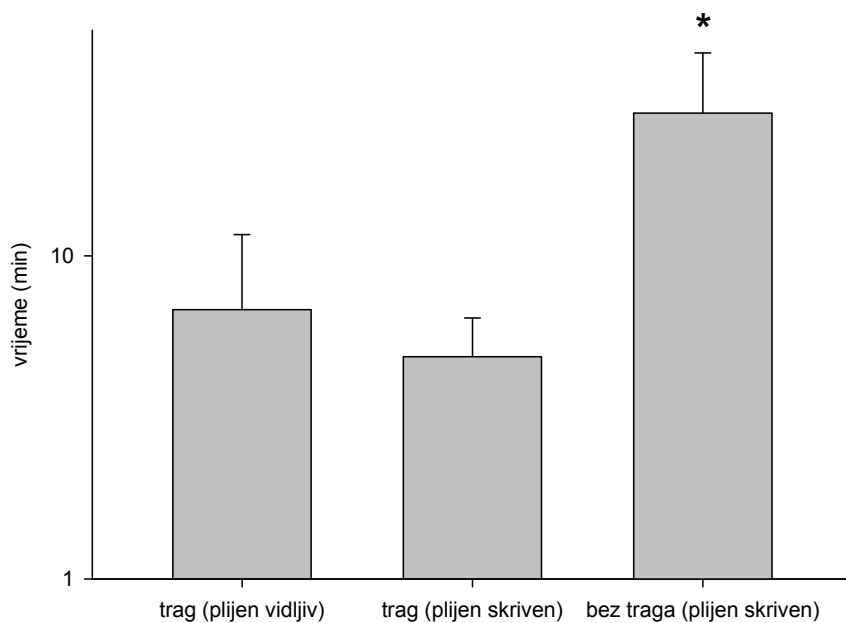
Slika 7. Vrijeme latencije

Ukupno vrijeme traženja plijena (Slika 8) značajno se razlikuje u slučajevima kada je trag prisutan i u slučajevima kada trag ne postoji – u slučaju kada traga nema ono je znatno dulje (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$; $F = 15,218$; $P < 0,001$) (Bonferroni-jev test: $P < 0,001$). Budući da se ukupno vrijeme sastoji od vremena provedenog na prečkama i vremena provedenog na podu, bilo je potrebno analizirati i ta dva vremena.

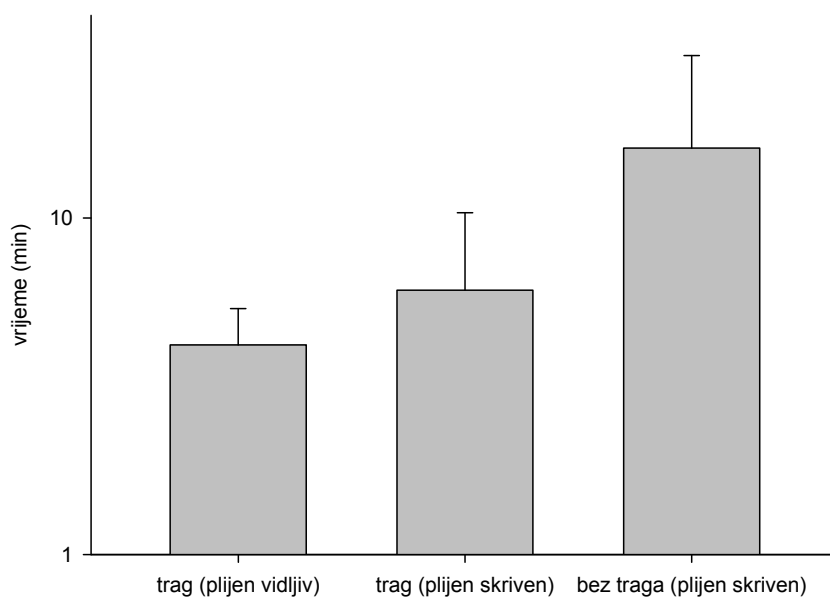


Slika 8. Ukupno vrijeme traženja usmrćenog plijena. Vrijednost statistički značajno različita ($P < 0,001$) označena je zvjezdicom.

Vrijeme provedeno na prečkama (Slika 9) kraće je ako je na njima prisutan trag (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$; $F = 12,357$; $P < 0,001$) (Bonferroni-jev test: $P < 0,001$) u odnosu na situaciju kada traga nema. Zanimljivo je da, iako grafički prikaz ukazuje na tendenciju povećanja (Slika 10), nema razlike između vremena boravka na podu do pronalaska plijena između slučajeva kada je trag prisutan i kada ga nema (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$, $F = 2,287$, $P = 0,144$).

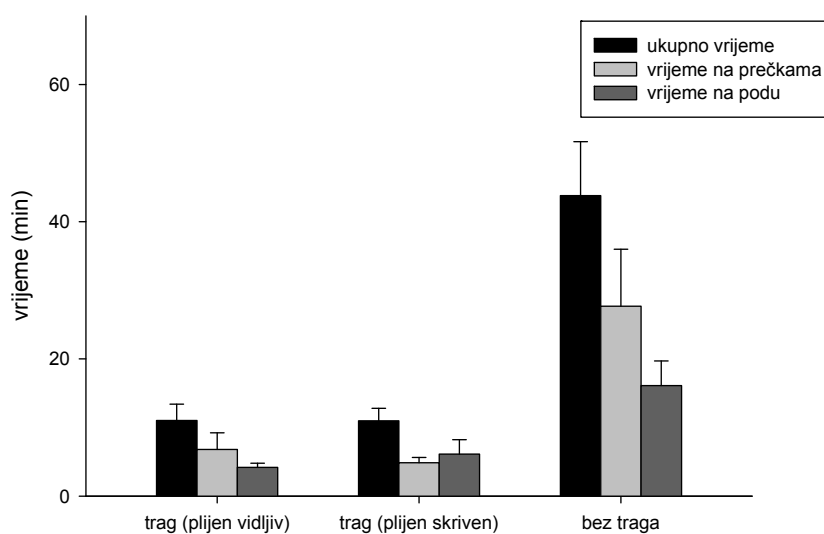


Slika 9. Vrijeme traženja usmrćenog plijena na prečkama. Vrijednost statistički značajno različita ($P < 0,001$) označena je zvjezdicom.



Slika 10. Vrijeme traženja usmrćenog plijena na podu

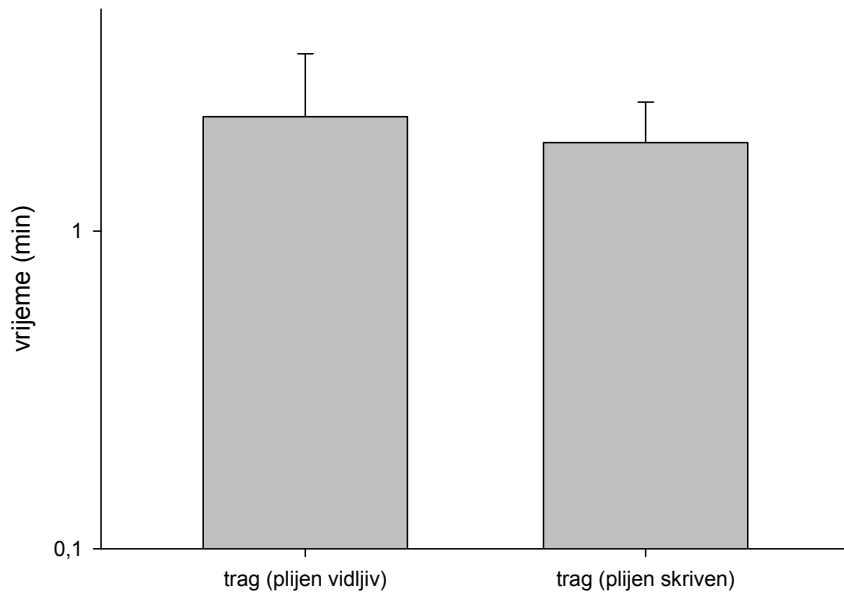
Rezultate analize odnosa ukupnog vremena te vremena provedenog na prečkama i vremena provedenog na podu do pronalaska plijena prikazuje Slika 11.



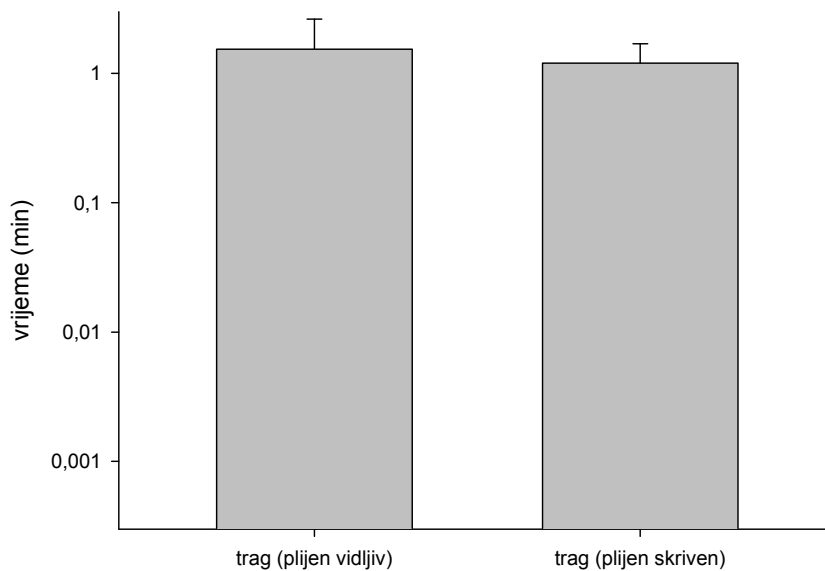
Slika 11. Odnosi ukupnog vremena i vremena provedenih na prečkama i na podu

Ukupno vrijeme provedeno na tragu (Slika 12) ne razlikuje se između slučajeva kada je plijen vidljiv i skriven (t-test za zavisne uzorke: $df = 10$; $t = 0,268$; $P = 0,794$). Isto vrijedi i za vrijeme na tragu provedeno na prečkama (Slika 13) (t-test za zavisne uzorke: $df = 10$; $t = 0,368$; $P = 0,721$) kao i za vrijeme provedeno na tragu na podu do pronalaska plijena (Slika 14) (t-test za zavisne uzorke: $df = 10$; $t = -0,153$; $P = 0,881$).

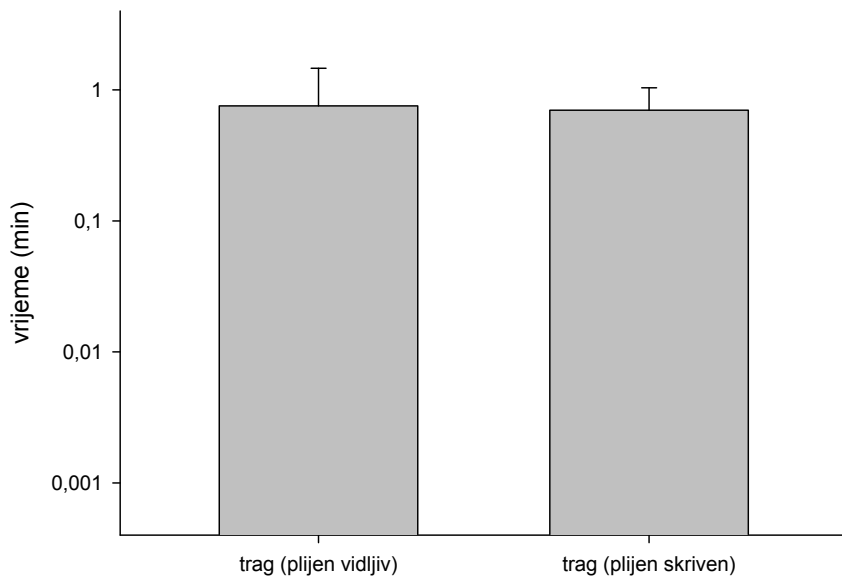
Postotak vremena provedenog na tragu u ukupnom vremenu prikazuje Slika 15, a postotak vremena provedenog na tragu na prečkama i na podu do pronalaska plijena u slučajevima kada je plijen vidljiv odnosno skriven prikazuju Slika 16 i Slika 17. Rezultate analize odnosa ukupnog vremena provedenog na tragu i vremena provedenih na tragu na prečkama i na podu do pronalaska plijena prikazuje Slika 18.



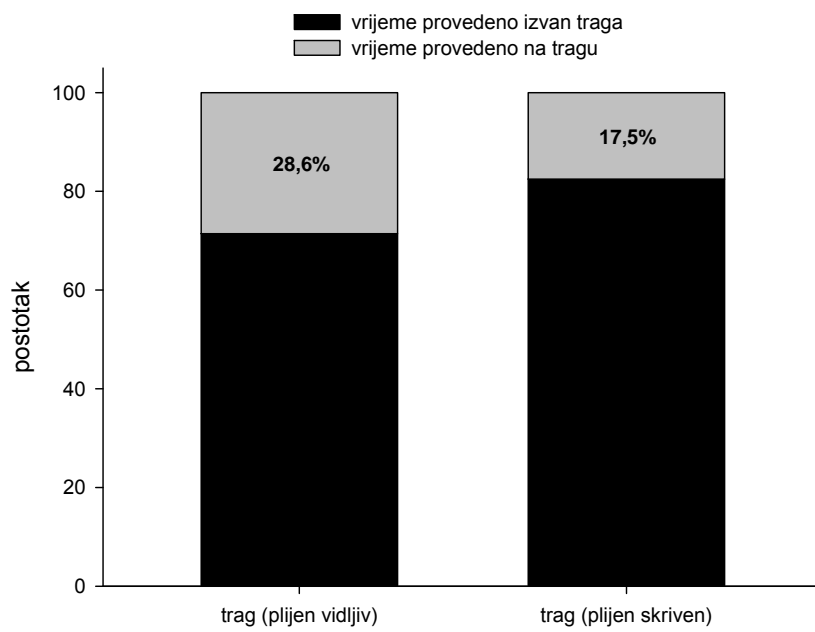
Slika 12. Ukupno vrijeme provedeno na tragu tijekom traženja.



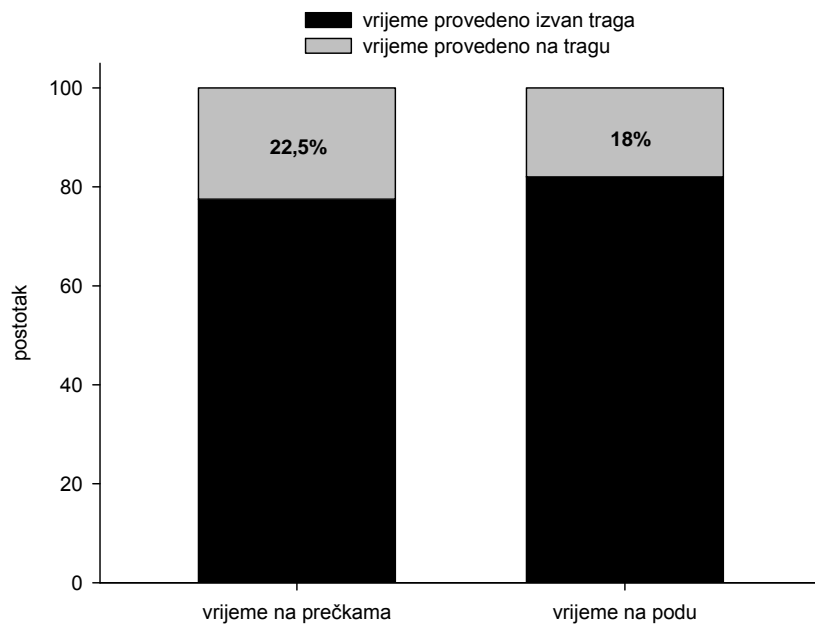
Slika 13. Vrijeme provedeno na tragu na prečkama.



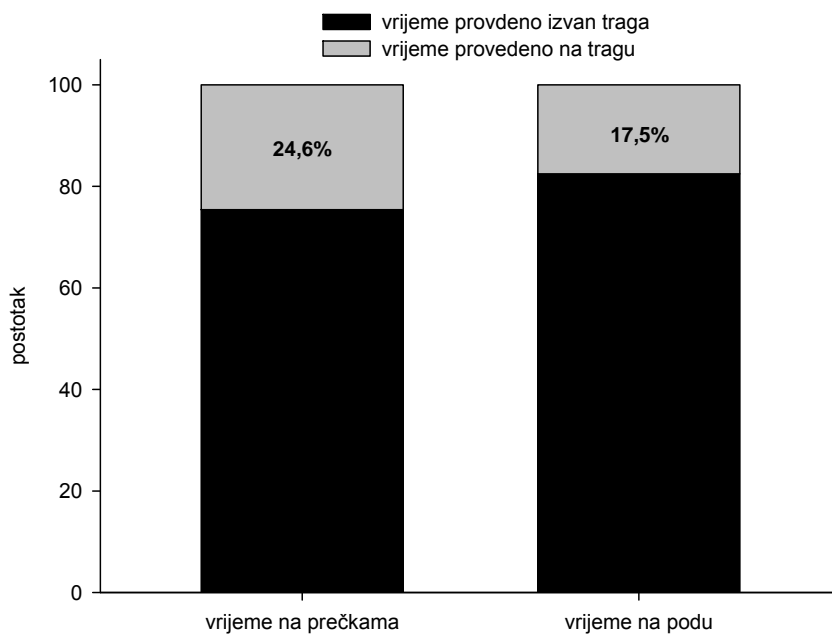
Slika 14. Ukupno vrijeme provedeno na tragu na podu



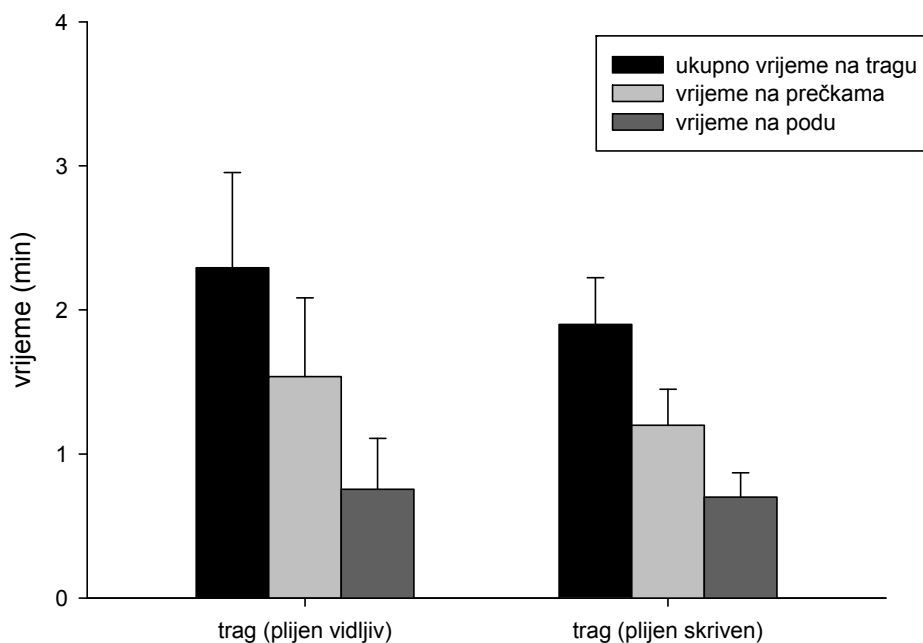
Slika 15. Postotak vremena provedenog na tragu u ukupnom vremenu



Slika 16. Postotak vremena provedenog na tragu na prečkama i na podu kada je plijen vidljiv.

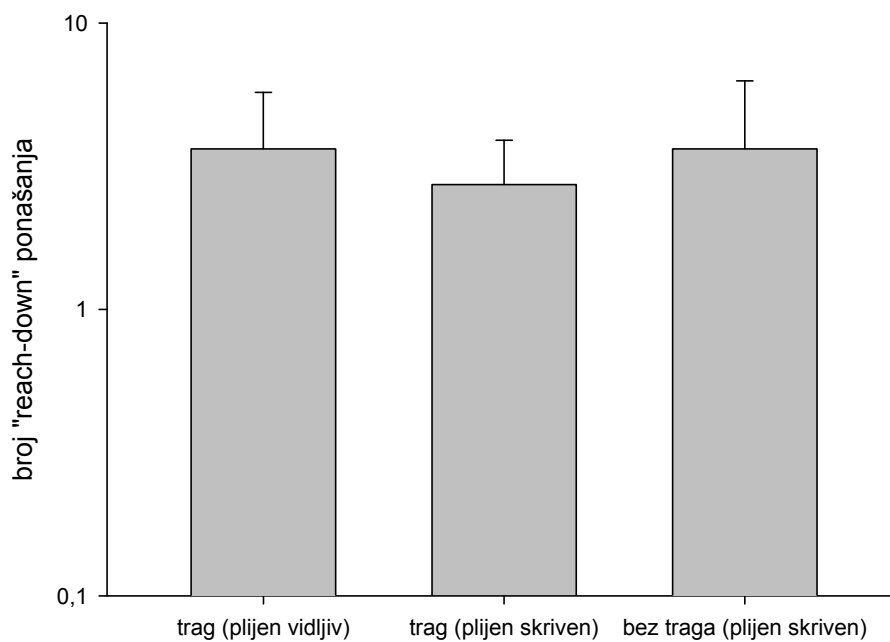


Slika 17. Postotak vremena provedenog na tragu na prečkama i na podu kada je plijen skriven

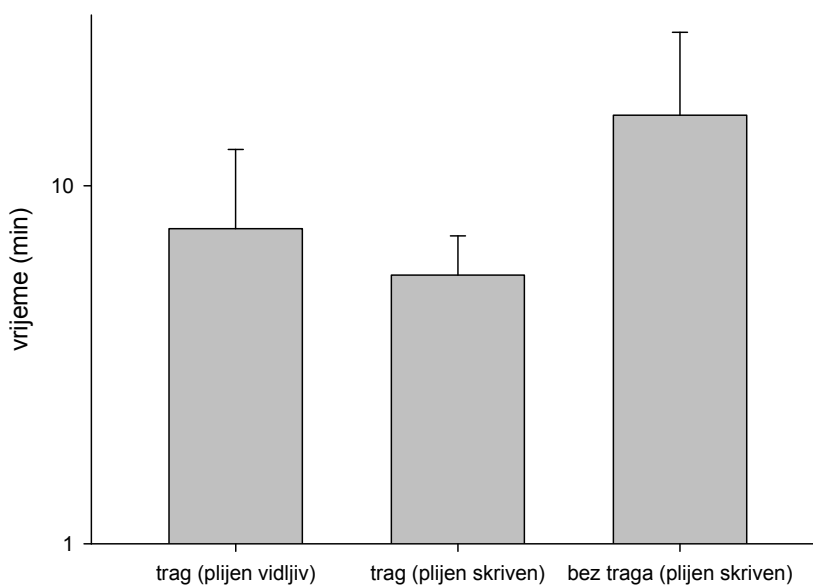


Slika 18. Odnosi ukupnog vremena provedenog na tragu i vremena provedenih na tragu na prečkama i na podu

Srednji broj tzv. „reach-down“ ponašanja (Slika 19) ne razlikuje se značajno između slučajeva kada je trag prisutan odnosno kada traga nema (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$; $F = 0,535$; $P = 0,594$). Isto tako, tijekom kemoosjetilnog traženja, zmije u prvi kontakt s podlogom stupaju u otprilike isto vrijeme u slučajevima kada je trag prisutan i kada ga nema, ako uopće, u slučaju kada traga nema, i stupe u kontakt sa podlogom (Slika 20) (ANOVA za zavisne uzorke: $df = 2$; $F = 2,187$; $P = 0,155$). Ovdje treba naglasiti da u slučaju kada kemijski trag nije bio prisutan, pet od jedanaest zmija uopće nisu došle do podloge tj. nisu se spustile sa prečki (uglavnom su ostale na prečki na kojoj su i bile za vrijeme predatorskog ugriza miša, bez obzira na broj izvršenih tzv. „reach-down“ ponašanja). Stoga je broj analiziranih jedinki u ovom slučaju šest ($n = 6$), jer da bi se analiza zavisnih uzoraka mogla pravilno izvesti, svaka jedinka mora imati vlastitu usporedljivu vrijednost u svakom pokusu. Stoga je bilo potrebno ukloniti rezultate pet zmija koje su dale rezultate u pokusima sa prisutnošću traga, ali ne i u slučaju kada trag nije bio prisutan.



Slika 19. Broj tzv. "reach-down" ponašanja



Slika 20. Vrijeme prvog kontakta sa podlogom

Zmije su, kad su tragovi bili prisutni, uvijek pojele plijen (11 puta), dok su u slučaju kad traga nije bilo, plijen pojele u šest od 11 puta što predstavlja značajnu razliku (Cochran-ov Q test: $df = 2$; $Q = 10$; $P = 0,006$). Isto tako postoji marginalna razlika u smjeru gutanja miša (od glave ili od repa) između sva tri pokusa (Cochran-ov Q test: $df = 2$; $Q = 4$; $P < 0,045$). U ovom su slučaju korišteni samo rezultati šest zmija

(n = 6) koje su imale usporedljive rezultate u sva tri pokusa. S obzirom da je ovaj broj vrlo malen, značajnost ovakve razlike je upitna.

4. RASPRAVA

Rezultati pokazuju da prisutnost traga utječe na vrijeme traženja usmrćenog plijena. Ono je očekivano bilo znatno kraće u slučajevima kada je trag bio prisutan. To se odnosi na ukupno vrijeme traženja te na vrijeme traženja na prečkama. Vrijeme traženja na podu zanimljivo je, jer nema statistički značajne razlike između slučajeva kada je trag prisutan te kada ga nema. Mogući razlog tome leži u činjenici da je zelena jamičarka prvenstveno arborealna vrsta koja se ponaša drugačije jednom kad se nađe na tlu. Točnije, ostavljeni kemijski trag na podu ne može pratiti jednako uspješno kao onaj ostavljen na prečkama, jer na tlu prvenstveno nasumce traži plijen i manje se oslanja na kemijske signale koji dopiru iz traga. Razlog ovakvog ponašanja nije poznat, ali ono ne začuđuje, jer zelena jamičarka u prirodi ne ispušta svoj plijen nakon ugriza (to je evolucijska prilagodba na arborealni način života) te joj stoga kemoosjetilno traženje istog nije urođeno ponašanje, kao npr. čegrtušama (Chiszar i sur. 1992).

Prepreka koja je u drugoj seriji pokusa bila postavljena na trag, tako da zaklanja pogled na plijen, nije utjecala na rezultate. Dakle, nema razlike u mjerenim parametrima između slučajeva kada je plijen vidljiv te kada je skriven. Prilikom traženja i hvatanja plijena zmije se najviše oslanjaju na kemijske i vizualne signale koji dopiru iz okoliša (Ford i Burghardt 1993), no uzevši u obzir stanište na kojem živi zelena jamičarka, za očekivati je da će vizualni signali biti od sekundarne važnosti za uspješan pronalazak plijena. Dakle, za arborealne zmije koje žive u krošnjama, kemoosjetilni organi su preuzeli glavnu ulogu u pronalaženju hrane, stoga su ovakvi rezultati bili očekivani.

Vrijeme provedeno na tragu predstavlja malen postotak u ukupnom vremenu. Ono je nešto veće u slučaju kada je plijen vidljiv, ali to ne predstavlja značajnu razliku. Više je razloga zbog kojih su zmije tako kratko na tragu. Već sam spomenula da kemoosjetilno traženje plijena, a samim time i praćenje traga, zelenoj jamičarki nije urođeno ponašanje, stoga je to glavni razlog zbog kojeg su zmije bile tako kratko na tragu. Drugi razlog povezan je pak sa ponašanjem koje je karakteristično za arborealne vrste zmija, a to je tzv. „reach-down“ ponašanje, prilikom kojeg se zmija spušta prednjim dijelom tijela pokušavajući pronaći pali plijen. Takvo ponašanje, koje podrazumijeva odmak od traga, bilo je uobičajeno prilikom izvođenja pokusa, a kad se

uzme u obzir i njegovo trajanje, postaje jasnije zašto je postotak vremena provedenog na tragu tako malen. Treba još napomenuti da je postotak vremena provedenog na tragu na prečkama veći od onog na podu, zbog već spomenutog nasumičnog traženja plijena na podu.

Što se tiče srednjeg broja tzv. „reach-down“ ponašanja, nema statistički značajne razlike između slučajeva kada je trag prisutan, odnosno kada ga nema. To pokazuje da kao okidač takvog ponašanja ne djeluje prisutnost traga, već to čini gubitak ugrizenog plijena. Zmija dakle instinktivno ponire u potrazi za palim plijenom, ali postavlja se pitanje koliko puta će napraviti tzv. „reach-down“ ponašanje, tj. kada joj ono postaje energetski neisplativo te potencijalno opasno. To je na primjer nešto što bi se moglo dalje istražiti.

Vrijeme prvog kontakta s podlogom, koje je otprilike jednako u slučajevima kada je trag prisutan i kada ga nema, upućuje na zaključak da prisutnost traga ne ubrzava proces spuštanja na tlo. Takav zaključak nije u potpunosti u skladu s prijašnjim pokazateljima. S obzirom da je ukupno vrijeme traženja plijena znatno kraće u slučajevima kada trag postoji, bilo je za očekivati da će rezultati pokazati isto i kada je u pitanju vrijeme prvog kontakta s podlogom, tj. da će ono biti kraće kada je trag prisutan. Zasad nije poznat razlog zbog kojeg je to tako. Moguće je da je uzorak bio premalen, ali ovo pitanje svakako otvara nove mogućnosti istraživanja.

5. ZAKLJUČAK

1. Ukupno vrijeme traženja usmrćenog plijena dulje je u slučaju kada trag ne postoji.
2. Vrijeme traženja usmrćenog plijena na prečkama kraće je u slučajevima kada trag postoji.
3. Ukupno vrijeme provedeno na tragu tijekom kemoosjetilnog traženja ne razlikuje se u slučajevima kada je plijen vidljiv i kada je skriven.
4. Postotak vremena provedenog na tragu u ukupnom vremenu je manji od očekivanog, ali je veći na prečkama u odnosu na pod.
5. Broj tzv. „reach-down“ ponašanja ne razlikuje se između slučajeva kada je trag prisutan i kada ga nema.
6. Prisutnost traga ne ubrzava proces spuštanja na tlo.

6. LITERATURA

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. *Can. J. Zool.* **63**: 1057-1061.

Chiszar D., Lee R. K. K., Radcliffe C. W., Smith H. M. (1992): Searching behaviours by rattlesnakes following predatory strikes. U: Campbell J. A., Brodie E. D. Jr. (ur.) *Biology of the pitvipers*. Selva, Tyler, Texas, str. 369-382.

Ford N. B., Burghardt G. M. (1993): *Perceptual Mechanism and the Behavioral Ecology of Snakes*. U: Seigel R. A., Collins J. T. (ur.) *Snakes – ecology and behaviour*. McGraw-Hill, Inc.

Gumprecht A., Tillack F., Orlov N. L., Captain A., Ryabov S. (2004): *Asian Pitvipers*. GeitjeBooks Berlin, Berlin.

Malhotra A., Thorpe R. S. (2004): A phylogeny of four mitochondrial gene regions suggest a revised taxonomy for Asian pitvipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **32**: 83-100.

Pough F. H., Janis C. M., Heiser J. B. (2005): *The Lepidosauers: Tuatara, Lizards, and Snakes*. U: Challice J. (ur.) *Vertebrate Life*, 7th edition. Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, str. 327-363.

Sokal, R. R., Rohlf, F. J. (1995): *Biometry*, 3rd edition. W. H. Freeman and Company, New York.

Trutnau L. (2004): *Venomous Snakes: Snakes in the terrarium*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida.