

**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO - MATEMATIČKI
FAKULTET**

Karlo Hock

**MANIPULACIJA ZMIJE ZELENE
JAMIČARKE (*TRIMERESURUS
ALBOLABRIS*, GRAY 1842) PLIJENOM**

Diplomski rad

Zagreb, 1999

SADRŽAJ

SADRŽAJ	2
1.UVOD	4
1.1.Prilagodbe zmija	4
1.1.1.Opće prilagodbe	4
1.1.2.Prilagodbe pri uzimanju plijena	4
1.2.Uloga osjetila	5
1.2.1.Mehanorecepcija; sluh; vid; kemorecepcija	5
1.2.2.Toplinska osjetila	6
1.3.Tehnike svladavanja plijena	8
1.3.1.Opće značajke i pregled tehnika	8
1.3.2.Stezanje (konstrikcija)	9
1.3.3.Zmije otrovnice	10
1.4.Ponašanje pri lovu i hranjenju	11
1.4.1.Podjela na tipove lova i hranjenja	11
1.5.Opće značajke pojedinih stupnjeva ponašanja pri lovu	12
1.5.1.Tip Crotalus	12
1.5.2.Pripravnost, okretanje glave, prilaženje plijenu	12
1.5.3.Napad na plijen	13
1.5.3.1.Izvođenje napada	13
1.5.3.2.Utjecaj otrova	15
1.5.3.3.Utjecaj preciznosti ugriza	16
1.5.4.Ponašanje nakon napada; traženje plijena i ponovno približavanje	17
1.5.5.Ponašanje nakon pronalaženja plijena; gutanje	18
1.6.Tip Vipera	19
1.7.Tip Python	19
1.8.Tip Elaphe	20
2. ROD <i>TRIMERESURUS</i>	21
2.1.Opće značajke roda	21
2.2.Vrsta <i>Trimeresurus albolabris</i>	21
3. CILJ ISTRAŽIVANJA	24

4. MATERIJALI I METODE	25
4.1.Životinje	25
4.2.Način održavanja životinja	25
4.3.Plijen i način prezentacije plijena	26
4.4.Mjerene odrednice	27
4.5.Statistička obrada rezultata	28
5. REZULTATI	29
6. RASPRAVA	36
7. ZAKLJUČAK	39
8. LITERATURA	40

1. UVOD

1.1. Prilagodbe zmija

1.1.1. Opće prilagodbe

Zmije su, zbog posebnosti svoje anatomije, usvojile posebne oblike ponašanja. Od anatomskih posebnosti prije svega valja naglasiti gubitak, tj. nepostojanje udova. Smatra se da su udovi nestali kao prilagodba na podzemni način života (iako su se mnoge zmije vratile nadzemnom načinu života), što se potvrđuje i nekim drugim osobitostima poput nepostojanja kapaka (postoji kožna prevlaka preko očiju koja štiti oko od stranih čestica) ili gubitkom vanjskog uha (iako je i dalje prisutna osjetljivost na vibracije). Evolucijski stečena odsutnost udova postavila je nove probleme u mnogim segmentima života i uvjetovala daljnje prilagođavanje, poput izduživanja i smanjivanja promjera tijela za olakšavanje kretanja, što je npr. dalje uvjetovalo i poseban raspored tjelesnih organa.

1.1.2. Prilagodbe pri uzimanju plijena

Prilagodbe su bile potrebne i kod hranjenja, tj. kod hvatanja plijena i manipulacije plijenom. Zmije se, budući da nemaju udova, za manipulaciju i gutanje plijena služe pokretima tijela i pokretima kosti lubanje, posebno čeljusnim kostima (Greene, 1983). Budući da je za snažan ugriz potrebno imati čvrste spojeve između kostiju lubanje, zmije su žrtvovala snagu ugriza povećanoj pokretnosti kranijalnih elemenata, koja im je, pored olakšavanja gutanja, pružila i mogućnost uzimanja sve većeg plijena. Tu valja također naglasiti i gubitak simfize između kosti donje čeljusti koja je naročito pogodovala povećanju promjera plijena koji je mogao biti pojeden.

1.2.Uloga osjetila

1.2.1.Mehanorecepcija; sluh; vid; kemorecepcija

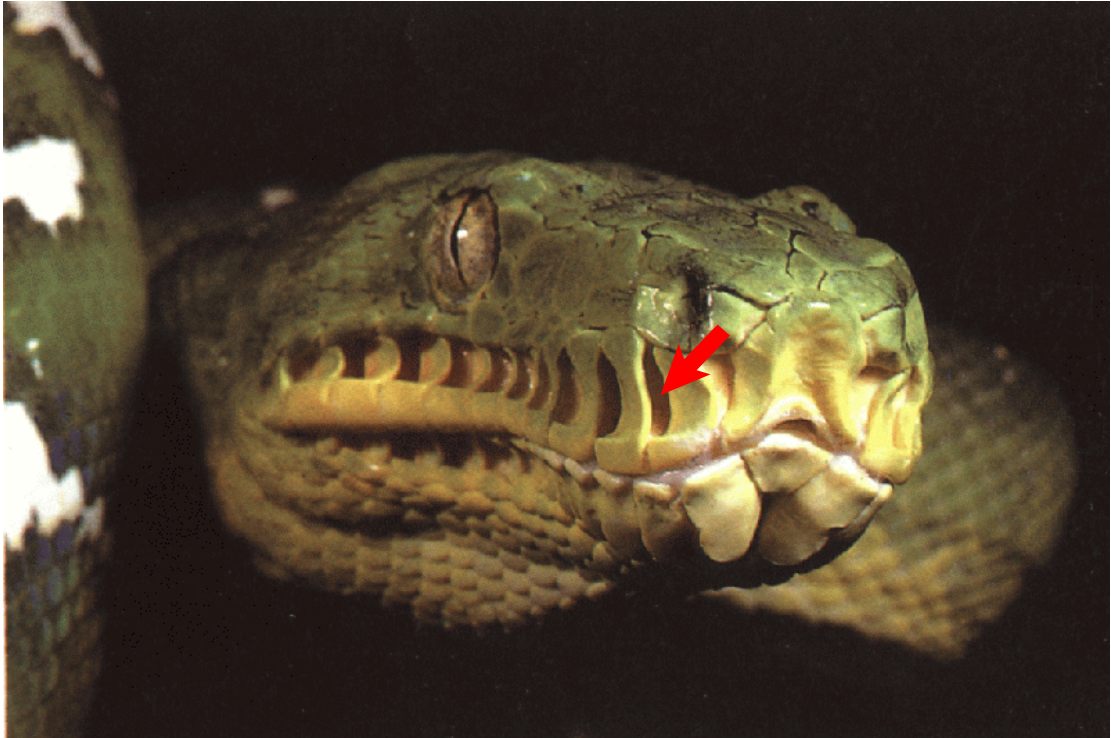
Zmije pri lovu koriste vidne, kemijske, toplinske i mehaničke informacije. Budući da nemaju vanjskog uha, zvuk do unutrašnjeg uha prenose columella i kvadratna kost. Maksimalna osjetljivost sluha nalazi se između 200 i 400 Hz s pragom od 35 dB zvučnog pritiska (de Cock Buning, 1983). Mehanoreceptori 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.

Zmije dobivaju kemijske informacije o svojoj okolini preko njuha i preko vomeronazalnog (Jacobsonovog) organa. Njuh aktiviraju čestice u struji zraka, dok vomeronazalni organ aktiviraju čestice donešene pomoću vrškova jezika. Općenito se smatra da je vomeronazalni organ glavni izvor kemijskih informacija o okolini (de Cock Buning, 1983).

1.2.2. 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 (de Cock Buning, 1983). Postoji tri tipa organa za primanje toplinskih podražaja. Udavi (porodica Boidae) imaju živčane završetke koji se nalaze koncentrirani u supralabijalnim ljuskama (Slika 1). Pitoni (porodica Pythonidae) imaju toplinsko osjetilo u obliku niza jamica u supralabijalnim ljuskama (Slika 2), dok jamičarke (porodica Viperidae, potporodica Crotalinae) imaju jamice između očiju i nosnica (Slika 3). 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 (de Cock Buning, 1983). Toplinski receptori većinom su unimodalni, tj. ne reagiraju na ni jednu drugu vrstu podražaja osim topline, no pronađeno je da su kod nekih pitona receptori bimodalni, tj. pored topline osjetljivi i na mehaničku stimulaciju (de Cock Buning, 1981). 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 (de Cock Buning, 1983).



Slika 1 Smještaj termoreceptora u smaragdno udava (*Corallus caninus*)



Slika 2 Smještaj termoreceptora u kraljevskog pitona (*Python regius*)



Slika 3 Smještaj termoreceptora u Stejnegerove jamičarke (*Trimeresurus stejnegeri*)

1.3. Tehnike svladavanja plijena

1.3.1. Opće značajke i pregled tehnika

Smatra se da su primitivne zmijske hvatale i svladavale plijen jednostavno snagom stiska čeljusti, kako to i danas čine neke zmijske porodice Aniliidae (Typhlopidae i Leptotyphlopidae), ali i neke filogenetski naprednije zmijske. Pored jednostavnog ugriza, koji se uglavnom smatra primitivnom značajkom, zmijske su daljnjom evolucijom razvile strategije svladavanja plijena koje se mogu podijeliti na razne oblike stezanja (konstrukcije) i na ubrizgavanje otrova (Willard, 1977). Efikasno svladavanje plijena potrebno je kako bi se plijen mogao progutati, kako bi se osiguralo da plijen ne može pobjeći i kako bi se izbjegle moguće ozlijede koje bi plijen mogao nanjeti zmijski. Mnoge zmijske imaju različite oblike ponašanja u skladu s različitom veličinom plijena, tj. njegovoj sposobnosti preživljavanja napada, odnosno

bijega i nanošenja ozlijeda. Tako će novookočene miševе neke zmiје odmah početi gutati ni ne pokušavajući primjeniti neku od tehnika svladavanja, npr. bez da im ubrizgaju otrov, već će ih eventualno samo jako ugristi. Također postoje i neke druge razlike koje se odnose na određene značajke plijena o kojima će biti riječi kasnije.

1.3.2. Stezanje (konstrikcija)

Stezanje (konstrikcija) se može podjeliti na nekoliko različitih strategija. Pritiskanjem o podlogu (engl. pinning ili pinion) naziva se tehnika kada zmiја svojim tijelom jednostavno stisne plijen o podlogu držeći ga istovremeno ustima. Omatanje u obliku ukosnice (engl. hairpin loop) tehnika je kada zmiја stisne plijen tijelom ali tako da se dijelovi njezina tijela ne preklapaju, tj. ne okružuje plijen tijelom u potpunosti. Pravom konstrikcijom smatra se potpuno obmatanje plijena u obliku uzvojnice, koje dalje opet postoji nekoliko vrsta (Willard, 1977). Zmijska anatomija ograničava broj načina na koji se životinja može omotati oko plijena. Ni jedna vrsta ne može napraviti krug tijelom dovoljno mala promjera ako bi se dorzalna ili ventralna strana njezina tijela nalazila okrenuta prema plijenu, iako je kod nekih pitona opaženo da im je u, doduše samo prvom, zavoju tijelo okrenuto ventralno prema plijenu (Willard, 1977). Zmiја se može omotati oko plijena tako da ga stišće lateralno i to tako da joj se ventralna strana nalazi okrenuta prema glavi, što je slučaj kod udava i pitona (porodice Boidae i Pythonidae), ili da joj dorzalna strana bude okrenuta prema glavi kao kod većine guževa (porodica Colubridae). Postoji također i mogućnost nepravilne zavojnice gdje nema određene lateralne strane koja je stalno u kontaktu s plijenom, a zavoji se mogu i preklapati, što se pojavljuje u nekih guževa.

Zmije porodica Boidae i Pythonidae pravi su konstriktori koji uvijek pokušavaju napraviti pravilnu zavojnicu i kod relativno malog plijena, pa čak i ako je plijen prezentiran mrtav. Nakon početnog ugriza zmija pokušava plijen privući sebi, ukoliko nije prevelik. Zmija se obično pokušava i “usidriti” obuhvaćajući repom neki čvrsti predmet, te obično zadržava svoj početni ugriz sve do završetka napada. Guževi su skupina u kojoj postoje mnoge razlike u veličini i obliku te u načinu života, pa stoga ne čudi velika raznolikost u načinu svladavanja plijena. U guževa prisutne su sve gore navedene tehnike stezanja, a neke vrste se u lovu koriste i otrovom. Razlike u strategiji, tj. razlozi zašto neka zmija koristi baš određenu vrstu stezanja plijena nisu do kraja određeni. Postoje naznake da način lova ili vrsta plijena utječu na metodu svladavanja plijena, pa tako arborealne zmije većinom love iz zasjede, usidruju repove i koriste pravilne zavojnice, dok zmije koje aktivno love na tlu većinom ne usidruju rep, aktivno traže i napadaju plijen te pri tom obično ne koriste samo jednu tehniku. Smatra se i da u slučaju da je plijen životinja promjenjive tjelesne temperature stezanje više služi samo za pridržavanje nego za ubijanje, budući da takve životinje prilično dugo ostaju žive usprkos stisku, vjerojatno zbog sporijeg metabolizma. Postoje naznake da vrsta staništa također ima ulogu u odabiru vrste stezanja pri napadu na plijen, pa tako je u vrsta koje love u skućenim prostorima, poput jazbina, prisutno nepravilno i promjenjivo ponašanje pri svladavanju plijena.

1.3.3.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 zmijske 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 zmijske (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 zmijske imaju žlijezde koje proizvode toksične izlučevine, no nemaju aparat za ubrizgavanje u žrtvu.

1.4.Ponašanje pri lovu i hranjenju

1.4.1.Podjela na tipove lova i hranjenja

Samo ponašanje pri hranjenju, odnosno lovu može se podijeliti u nekoliko stupnjeva, u kojima se postepeno mijenja važnost pojedinih osjetila. Stupnjevi su slijedeći: neaktivnost (odmor), pripravnost, okretanje glave, prilaženje, priprema, napad, konstrikcija kod nekih ili ponovno prilaženje kod drugih, pretraživanje njuškom i gutanje. Pri tom je važno naglasiti da je podjela u biti proizvoljna, tj. pojedini se stupnjevi ne mogu uvijek sa sigurnošću razlučiti. Postoje četiri tipa ponašanja pri lovu tj. hranjenju: tip *Crotalus*, tip *Vipera*, tip *Elaphe* i tip *Python*. Tipovi su nazvani po rodovima koji predstavljaju dobar primjer za određeno ponašanje. Jamičarke (tip *Crotalus*), kao i pitoni (tip *Python*) posjeduju infracrveno osjetilo koje nedostaje u guževa (tip *Elaphe*) i u pravih ljutica (tip *Vipera*). Osim toplinskih podražaja važnu ulogu u ponašanju pri lovu i hranjenju imaju i vidni, kemijski i, nešto manje, mehanički podražaji.

1.5. Opće značajke pojedinih stupnjeva ponašanja pri lovu

1.5.1. Tip *Crotalus*

Mnogi od radova vezanih uz ponašanje zmija rađeni su na jamičarkama (potporodica *Crotalinae*), tako da je moguće, uz određene posebnosti, upravo na tipu *Crotalus* objasniti i mjesta lova i manipulacije plijenom zajednička svim tipovima. Razlikujemo zmije koje se prvenstveno oslanjaju na vid i zmije koje se prvenstveno oslanjaju na kemijske podražaje, bez obzira na to kojem tipu pripadale. Razlike su vjerojatno uvjetovane staništem, tj. “dometom” informacija koje je životinja u stanju dobiti vidom – npr. gusta vegetacija na tlu znači “kraći domet” vida i veće oslanjanje na kemijske informacije. Smanjena pokretnost plijena također znači povećano oslanjanje na kemijska osjetila.

1.5.2. Pripravnost, okretanje glave, prilaženje plijenu

Prvobitnu pažnju u zmija izazivaju prvenstveno vidni podražaji za zmije koje se pri lovu uglavnom oslanjaju na vid, a kemijski za zmije koje se pri lovu uglavnom oslanjaju na kemijske podražaje. Kod tipa *Crotalus* prisutna je i reakcija na toplinske podražaje. Ona je prisutna i kod tipa *Python*, ali u manjoj mjeri zbog slabije osjetljivosti receptora za infracrveno zračenje. Zanimljivo je da zmije koje se prvenstveno oslanjaju na vid, a kojima je blokirano toplinsko osjetilo mogu kompenzirati njegov nedostatak vidom, dok zmije koje se prvenstveno oslanjaju na kemijske podražaje to nisu u stanju učiniti (de Cock Buning, 1983). To govori u prilog važnosti toplinskog osjetila i tvrdnji da se toplinske i vidne informacije u centralnom živčanom sustavu integriraju. Tip *Crotalus* ne koristi mehaničke informacije u ponašanju prije napada, a vjerojatno ni u ponašanju nakon napada. Za faze okretanja glave i prilaženja plijenu osjetila se koriste u istom odnosu kao i za

opažaj plijena. Priprema za napad i sam napad uglavnom su vođeni vidnim i toplinskim informacijama, dok kemijska osjetila imaju manju ulogu. Toplinsko osjetilo služi prvenstveno za točno lociranje plijena, dok je vidna informacija bitna za preciznost samog napada (de Cock Buning, 1983).

1.5.3.Napad na plijen

1.5.3.1.Izvođenje napada

Sam napad može biti izveden na dva načina: plijen može biti zadržan u čeljustima ili može biti nakon ugriza pušten. Ukoliko je plijen nakon ugriza pušten dolazi do traganja koje se očituje u velikoj količini palucanja jezikom što govori da su kemijske informacije najvažnije, ili čak jedine važne, u potrazi za plijenom. Takvo ponašanje naziva se SICS (engl. strike-induced chemosensory searching) (Chiszar et al., 1992; de Cock Buning, 1983; Hayes, 1993;). Puštanje plijena nakon ugriza vjerojatno je prilagodba koja štiti zmiju od ozlijeda koje bi joj mogao nanijeti plijen dok otrov ne počne djelovati. Iako to zapravo znači da zmija riskira gubitak plijena, čini se da zadobivanje ozlijeda koje bi mogao nanijeti odrasli glodavac kompenzira bilo kakvo smanjivanje sposobnosti preživljavanja (fitness) koje bi proizlazilo iz primjenjivanja ove strategije. Osim toga, sposobnost zmijske da pronađe plijen po ugrizu smanjuje nedostatke puštanja nakon napada.

Ključno je pitanje koliko često zmijske gube pušteni plijen, o čemu postoje oprečna mišljenja. Ako zmijske rijetko gube plijen koji puste, ne bi postojao snažan selektivni pritisak koji bi favorizirao držanje manjeg plijena (Radcliffe et al., 1980). Ako zmijske pušteni plijen često gube, selekcijski bi bilo povoljno zadržati manji i neopasni plijen. Budući da bi u slučaju većeg plijena, kako je već navedeno, selekcijski pritisak s

obzirom na sposobnost preživljavanja (fitness) mogao biti usmjeren u suprotnom smjeru, tj. k puštanju, selekcija bi favorizirala razvoj sustava za donošenje odluka na kojem bi se temeljilo ponašanje. Sudeći po gore navedenom, postojala su oba pritiska u evoluciji zmija (Radcliffe et al., 1980).

Sposobnost plijena za obranu raste s porastom težine i dobi, što znači da je mali ili novookočeni plijen bezopasan, te da je opasnost od ozljeda mala. Zbog toga zmije takav plijen većinom zadržavaju u ustima, pa čak ponekad ni ne koriste otrov (Radcliffe et al., 1980). Postoje teorije po kojima zmije mogu osjetiti težinu plijena, i prilagoditi ponašanje napada, s obzirom na biomehaniku napada. Odmah po napadu zmija povlači glavu unazad i tada može osjetiti težinu plijena uz pomoć proprioceptora u vratu (Radcliffe et al., 1980). Druge teorije govore da se odluka o ponašanju pri napadu donosi prije napada, na osnovi primljenih osjetilnih informacija. Postoje indicije da je i žestina kojom se plijen brani uz veličinu/masu jedan od čimbenika koji utječe na odabir strategije napada. Moguć je i utjecaj gladi na ponašanje pa je tako kod nekih zmija zapaženo da gladni primjerci nisu ispuštali svoj plijen (Hayes, 1993). Kod gladne životinje je relativna vrijednost plijena veća pa otuda vjerojatno dolazi i do promjene ponašanja. Kod drugih zmija ista promjena nije zabilježena, što bi moglo govoriti i o stupnju razvijenosti toga određenog ponašanja u raznih zmija, ali je moguće i da je sama vrijednost plijena bila različita.

Pokusi rađeni s mladim kobraima pokazali su da veći plijen pobuđuje više napada povezanih s predacijom od manjeg (Radcliffe, 1984). No, kod većeg plijena također je puno češće primjenjivana metoda puštanja nakon napada. Veće zmije pokazivale su manji broj puštanja plijena nakon napada. To navodi na pretpostavku da je strategija

puštanja prilagodba koja je evoluirala prvobitno kao način na koji su mlade zmije hvatale veliki plijen, a pri tom bile maksimalno zaštićene. Nakon napada zmije bi pokazivale SICS, no u slučaju kobri veliku ulogu u traženju plijena vjerojatno imaju i vidne informacije.

1.5.3.2. Utjecaj otrova

Na ponašanje pri napadu ulogu mogu imati vrsta i jakost otrova. Ukoliko posjeduje jak otrov, zmija smanjuje mogućnost vlastite ozlijede pri držanju plijena jer će plijen brzo podleći djelovanju otrova. Tako se smanjuje mogućnost da zmija izgubi, tj. ne nađe plijen. Plijen zmije koja ima slab otrov može pobjeći mnogo dalje od mjesta napada, što također potiče držanje plijena. Kako slab otrov produžuje razdoblje u kojem je plijen sposoban braniti se, povećava se opasnost od ozlijede, pa to, dakle, potiče puštanje. Zato veća efikasnost otrova utječe pozitivno na sposobnost preživljavanja, ali vjerojatno je da je za proizvodnju takvog otrova možda potrebno uložiti više energije i/ili je otrov previše specijaliziran s obzirom na vrstu plijena. Za uspješan lov možda su važnije neke druge faze lova od samog ugriza, primjerice SICS ili prvobitno zamjećivanje plijena. Čegrtuše, međutim, puštaju plijen nakon napada premda im je otrov vrlo jak (Radcliffe et al, 1980; Hayes, 1992, 1993). Otrovi, prema tome, ne mora biti presudan za odabir strategije napada.

Neka novija istraživanja (Hayes, 1995; Hayes et al., 1995) pokazuju da zmije mogu kontrolirati količinu otrova koju će ubrizgati plijenu. Zmijama je davan plijen različite veličine od kojeg je nakon ugriza napravljen homogenat i količina otrova mjerena je ELISA testom (engl. enzyme-linked immunosorbent assay). Pokazano je da se količina ubrizganog otrova razlikuje za različite veličine plijena, i da je u veći plijen

ubrizgano više otrova. Čini se da je sposobnost doziranja otrova pri ugrizu stečena iskustvom, budući da su mlade i neiskusne zmije, za razliku od odraslih i iskusnih, ubrizgavale jednaku količinu otrova bez obzira na veličinu plijena.

I sam način lova može utjecati na količinu ubrizganog otrova. Pri brzom ugrizu nakon kojeg slijedi puštanje zmija ubrizgava manje otrova nego ako plijen drži. Plijen tada prima više otrova i ugiba brže te je opasnost od ozlijeda za zmiju smanjena. Ako zmija plijen pusti, vjerojatno je da bi bilo bolje ubrizgati što je moguće veću količinu otrova kako plijen ne bi odlutao predaleko.

Smatra se da zmije, budući da vjerojatno mogu kontrolirati količinu ubrizganog otrova, to čine tako da kontroliraju volumen koji će ubrizgati, a ne količinu proteina u njemu (Hayes, 1993). Tome u prilog govore mjerenja koja su pokazala da su gladne zmije ubrizgale manju količinu otrova od dobro hranjenih, odnosno suprotno od očekivanja. Dakle, moguće je da se količina suhe tvari smanjila zbog neaktivnosti žlijezda ili da se količina spremljenog i proizvedenog otrova smanjila uslijed gladi budući da je proizvodnja otrova vjerojatno energetski zahtjevnija, tj. da zmija može kontrolirati proizvodnju otrova. Za pretpostaviti je da, u slučaju da je zmija gladna, količina ubrizganog otrova prije ovisi o njegovoj raspoloživosti, a ne o doziranju.

1.5.3.3. Utjecaj preciznosti ugriza

Smatra se da zmije ciljano upućuju svoje ugrize prema određenom dijelu tijela plijena, uglavnom prema prvoj trećini tijela koju čine glava, vrat i prsni koš s prednjim nogama (Diefenbach i Emslie, 1971; Barr et al., 1988; Hayes, 1992). Ugriz za taj dio tijela vjerojatno daje najbolji učinak, budući da se tu nalaze dobro

prokrvljeni organi poput srca i pluća što pospješuje rasprostiranje otrova po tijelu i time ubrzava početak njegova djelovanja. Smatra se da su ugrizi vođeni time što je glava životinje najpokretnije područje tijela, dakle ugrizi se navode pokretima (Diefenbach i Emslie, 1971). No, čini se da mjesto ugriza gubi na važnosti s porastom jakosti otrova, tj. vrijeme potrebno da plijen prestane davati znakove života ne razlikuje se s obzirom na mjesto ugriza (Barr et al., 1988). Moguće je da ako se primjenjuje strategija zadržavanja plijena u ustima, ugriz i držanje za prvu trećinu umanjuje obrambene mogućnosti plijena i opasnost ozljeđivanja zmije, kako zbog neutraliziranja “oružja” koje plijen posjeduje, tako i zbog već navedenog ubrzanog djelovanja otrova (Hayes, 1992).

1.5.4. Ponašanje nakon napada; traženje plijena i ponovno približavanje

Nakon ugriza prije početka traženja plijena slijedi razdoblje neaktivnosti. To je vjerojatno prilagodba u ponašanju kojom se sprečava prerano otkrivanje plijena, tj. dok je plijen još živ i sposoban braniti se. Ovo razdoblje neaktivnosti prisutno je i kod gladnih zmija (Hayes, 1993).

Zmija zatim započinje tražiti plijen pri čemu glavnu ulogu imaju kemijska osjetila, u prvom redu vomeronazalni organ (Chiszar et al., 1992). Samo ponašanje naziva se SICS (engl. strike-induced chemosensory searching). Frekvencija palucanja jezikom povećava se i zmija ispituje svoju okolinu tražeći početak traga plijena. Vjerojatno je da pri napadu zmija kemijski memorira plijen koji zatim pokušava pronaći, dok su vizualne i termalne informacije, važne u fazi prije napada, sada prilično nevažne. Smatra se da je promjena važnosti vizualnih i kemijskih informacija potaknuta samim činom napada, tj. trovanja. Postoje teorije i da se kemijski tragovi otrovane i

neotrovane životinje razlikuju, iako prelazak živog miša preko traga otrovanog može izazvati distrakciju, opet prvenstveno zbog kemijskih informacija. Naime, zmija može razlikovati trag plijena ostavljen prije napada i trag ostavljen poslije napada (Chiszar et al., 1992). Trovanje, dakle, mijenja kemijski trag životinje, čemu u prilog govori i činjenica da zmija između traga neotrovane životinje i one koju je otrovala druga zmija odabire slijediti drugi. Pokazano je da čegrtuše preferiraju držanje plijena nakon napada u slučaju kada su plijen bile ptice, koje bi, pored toga što su kadre prijeći veće udaljenosti nakon napada nego glodavci, bilo puno teže naći uz pomoć palucanja jezikom (Hayes, 1993). Budući da su ptice rijedak plijen čegrtuša može se činiti čudnim da se za lov na njih razvila različita tehnika lova, no u godinama kada je glodavaca malo, ptice možda postaju važan izvor hrane.

1.5.5. Ponašanje nakon pronalaženja plijena; gutanje

Kada zmija pronade plijen dodiruje ga i trlja njuškom (engl. nosing), pri tom i dalje palucajući jezikom. Ovo ponašanje vjerojatno služi za pronalaženje glave. Postoji nekoliko pretpostavki kako zmija u tome uspijeva. Moguće je da traži pozitivne kemijske informacije s prednjeg kraja plijena, negativne informacije koje bi dolazile iz analno-genitalne regije, no isto je tako moguće da joj pomažu i taktilne informacije poput smjera rasta dlake ili položaja udova (Diefenbach i Emslie, 1971).

Gutanje s prednje strane bitno olakšava sam proces, iako je bitno naglasiti da nije pravilo, te da u načinu držanja plijena znatnu ulogu može imati mjesto na kojem se plijen drži budući da tada može izostati traženje ukoliko se plijen uopće ne pusti. Primjerice, ako se plijen drži za stražnju stranu moguće je da će i smjer gutanja biti sa stražnje strane. Udovi i rast dlake mogu stvoriti probleme pri gutanju sa stražnje

strane, pogotovo kod relativno velikog plijena. Kod manjeg plijena navedeni problemi su manji, pa je i manja pravilnost smjera gutanja, a moguće je da zmija plijen proguta i po sredini. Veličina plijena također je važna i za stanje plijena pri gutanju, odnosno da li je plijen pri gutanju mrtav ili živ. Za manji je plijen stanje manje važno, a čini se da nije toliko bitna relativna veličina plijena, već apsolutna. Kod nekih novookoćenih zmija koje su bile sasvim neiskusne u hranjenju nije zabilježen poseban odabir nekog smjera gutanja (Mori, 1994). To pokazuje da gutanje od glave možda nije urođeno, već iskustvom stečeno ponašanje koje smanjuje vrijeme potrebno za manipulaciju.

1.6. Tip Vipera

Zmije tipa Vipera za prvobitno opažanje i cjelokupno ponašanje prije napada, pored vidnih podražaja, koriste i mehaničke podražaje, a u manjoj mjeri i kemijske podražaje. Vidni podražaji najznačajniji su za sam napad, a uz njih zmija koristi i mehaničke i kemijske podražaje. Mehanički podražaji u obliku vibracija također mogu izazvati napad, i to znatno redovitije nego kemijski podražaji. Pri ponovnom nalaženju plijena zmija gotovo isključivo koristi vomeronazalni organ. Budući da zmije koje pripadaju tipu Vipera ne posjeduju nikakve toplinske receptore, vjerojatno je da je to nadoknađeno znatnom ulogom mehanorecepcije u lovu.

1.7. Tip Python

Zmije tipa Python se za prvobitno opažanje plijena oslanjaju gotovo isključivo na vidne informacije. Iako posjeduju toplinske receptore, njihov domet je nedovoljan da bi imali znatnu ulogu na većim udaljenostima. Nakon približavanja plijenu termorecepcija postaje sve značajnija, a važna je i za sam napad. Ostala osjetila također pomažu pri opažanju i lociranju plijena, no u znatno manjoj mjeri. Zatim

slijedi stezanje (konstrikcija), za vrijeme kojeg dominiraju mehanički podražaji, pa se tako konstrikcija može produžiti ako se zmiji umjetno daju dodatni mehanički podražaji. Za pronalaženje glave plijena zmija koristi vjerojatno isključivo kemijske podražaje. Udavi su poseban slučaj, budući da njihovi termoreceptori imaju najviši prag podražaja (de Cock Buning, 1983). Stoga se oni oslanjaju na kemijske informacije poput zmija koje se prvenstveno oslanjaju na kemijske podražaje, a također i na povećanu ulogu mehanorecepcije koja vjerojatno nadomješta i pomaže termorecepciju.

1.8. Tip Elaphe

Zmije tipa Elaphe u ponašanju prije napada, kao i u ponašanju za vrijeme napada vođene su ili vidnim ili kemijskim podražajima, ovisno o tome na koje se podražaje zmija prvenstveno oslanja. Mehanički podražaji također imaju manju ulogu. Nakon napada dolazi do promjene u važnosti pojedinih osjetila kod zmija koje se prvenstveno oslanjaju na vidne podražaje, tako da su u ponašanju nakon napada za zmiju najvažniji kemijski podražaji. Zmije koje se prvenstveno oslanjaju na kemijske podražaje vođene su kemijskim podražajima kako prije, tako i za vrijeme i poslije napada. Pri pronalaženju glave plijena, pored kemorecepcije, ulogu ponovno ima i mehanorecepcija (Diefenbach i Emslie, 1971; de Cock Buning, 1983).

2. ROD *TRIMERESURUS*

2.1. Opće značajke roda

Rod *Trimeresurus* sadrži oko 36 vrsta, od kojih većina nastava Jugoistočnu Aziju (Malhotra i Thorpe, 1997). Mnoge vrste pokazuju znatnu sličnost u morfološkim značajkama. Nije dokraja razjašnjeno koliko je ta sličnost povezana s filogenetskom srodnošću i s ekološkom konvergencijom.

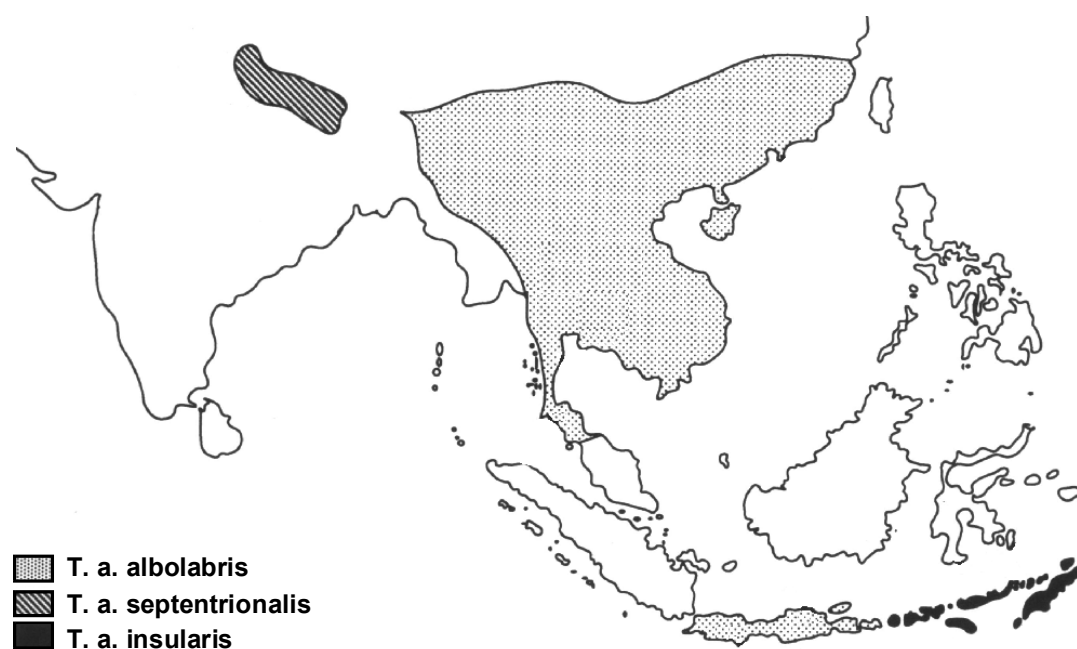
Rod *Trimeresurus* s obzirom na značajke u morfologiji i načinu života dijeli se na nekoliko skupina. Razlikujemo terestrijalne i arborealne oblike ovog roda. Arborealne se zmije ovog roda dalje dijele na oblike sa složenim uzorkom na koži te na oblike smeđe i zelene boje kože.

Posebno je problematično određivanje zelenih pripadnika ovog roda. Morfološke značajke, poput oblika hemipenisa, broja i oblika ljusaka, ponekad, zbog varijacija unutar vrste i sličnosti između vrsta, ne zadovoljavaju. Određivanje je dalje otežano djelomično nepoznatom zemljopisnom rasprostranjenosti vrsta. Zbog sličnosti dešavale su se pogreške u identificiranju vrste pa je mnogim vrstama pripisan krivi areal rasprostranjenosti. (Malhotra i Thorpe, 1997) Čini se da mnoge vrste imaju geografske podvrste, a moguće je i da sve vrste još nisu ni pronađene i/ili opisane.

2.2. Vrsta *Trimeresurus albolabris*

Vrsta *T. albolabris* (Slike 5 i 6) dijeli se na tri podvrste: *T. a. septentrionalis* koja nastava Nepal, *T. a. insularis* koja nastava Male Sunda otoke i *T. a. albolabris* koju nalazimo na ostalom području rasprostranjenosti koje čini južna Kina, Indokina,

sjevni dio Malajskog poluotoka i otok Javu (Slika 4). Podaci o primjercima nađenima na ostalim Velikim Sunda otocima nisu pouzdani ni priznati.



Slika 4 Područje rasprostranjenosti zmije zelene jamičarke



Slika 5 Ženka zmiје zelene jamičarke (*Trimeresurus albolabris*)



Slika 6 Mužjak zmiје zelene jamičarke (*Trimeresurus albolabris*)

3. CILJ ISTRAŽIVANJA

Cilj ovih istraživanja bio je odrediti učinak mase plijena na vrijeme gutanja, te moguće odrednice koje utječu na smjer gutanja plijena i vrijeme latencije.

4. MATERIJALI I METODE

4.1. Životinje

U pokusima su korištene zmijske vrste zelena jamičarka (*Trimeresurus albolabris*). Uzorak se sastojao od sedam odraslih životinja, četiri ženke i tri mužjaka. Zmije korištene u pokusima uzgojene su u Zoološkom vrtu u Poznana u Poljskoj. U Zagreb na Zavod za animalnu fiziologiju Prirodoslovno - matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu stigle su u starosti od otprilike dva mjeseca. U vrijeme pokusa sve zmijske su bile odrasle, stare preko 18 mjeseci, te su stoga bile iskusne u hranjenju. Pokusi su izvođeni od početka ožujka do kraja listopada 1998. godine. Izmjerene su fizičke značajke zmijske i to širina glave (mužjaci: 12,90 mm \pm 0,15 mm; ženke 19,04 mm \pm 1,5 mm) i masa zmijske (mužjaci: 36,1 g \pm 8 g; ženke: 113,9 g \pm 7 g), kao i dužina (mužjaci: 49,4 cm \pm 10 cm; ženke: 68 cm \pm 2 cm) i opseg na najširem dijelu zmijske (mužjaci: 11,8 mm \pm 0,8 mm; ženke: 17,5 mm \pm 0,8 mm)

4.2. Način održavanja životinja

Životinje su držane u Zavodu za animalnu fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu u plastičnim kavezima ("Small Pal Pens" Extra large, Hagen Deutschland, Holm, Njemačka) dimenzija 37 X 21 X 28 cm. U kavezima su se nalazile plastične prečke, a dno kaveza bilo je prekriveno papirom. Sve su životinje držane zasebno. Za izvođenje pokusa životinje su bile stavljanje u staklene kaveze dimenzija 30 X 40 X 35 cm, koji su također imali plastične prečke i dno prekriveno papirom, radi olakšavanja pristupa tijekom izvođenja pokusa. U te kaveze životinje su stavljanje 24 sata prije pokusa radi prilagođavanja novoj sredini, i iz njih vađene nekoliko dana nakon pokusa.

Temperatura u prostoriji iznosila je ljeti 25°C noću i 30°C danju, a zimi 20°C noću i 25°C danju. Osvjetljenje je pružala električna žarulja od 75W. Omjer fotofaze i skotofaze iznosio je 15 : 9 sati ljeti, a 12 : 12 sati zimi. Budući da su zmije prskane vodom iz plastične prskalice svaka dva dana ili češće, može se ustvrditi da je relativna vlažnost u njihovim kavezima bila 80-95%. Navedeni podaci vrijede za oba tipa kaveza u kojima su zmije držane.

4.3.Plijen i način prezentacije plijena

Kao plijen poslužili su laboratorijski miševi (*Mus musculus*) soja CBA uzgojeni na Zavodu za animalnu fiziologiju Prirodoslovno-matematičkog fakulteta Sveučilišta u Zagrebu. Dob plijena protezala se od netom okoćenih do sasvim odraslih životinja. Plijen je davan živ ili usmrćen cervikalnom dislokacijom. Pokusi su bili izvođeni u intervalima koji su za ženke iznosili između 10 i 20 dana, dok su za mužjake intervali bili manje pravilni. Budući da se radi o noćnim životinjama, pokusi su otpočinjali sat ili više vremena od početka skotofaze, odnosno od početka razdoblja aktivnosti životinje. Plijen je prezentiran uz pomoć velike pincete kroz poluotvorena vrata kaveza. U svega nekoliko slučajeva, plijen je bio pušten da se slobodno kreće po dnu kaveza. Ako zmija nije nakon nekog vremena izvršila napad na miša, obično bi se napad isprovocirao pokretima plijena ispred i/ili prema zmiji. Takvo hranjenje naziva se "hranjenje uz pomoć draženja" (engl. tease feeding). Kada bi zmija zagrizla plijen, on bi bio pušten iz pincete te bi se pincetu lagano povuklo da se umanju stres kod životinje. Zmija zatim ne bi više bila uznemiravana do završetka mjerenja.

4.4.Mjerene odrednice

1. *Oblik prezentacije, hvatanja i gutanja plijena.* Tijelo plijena prozvoljno je podjeljeno na trećine od kojih bi prvu trećinu činili glava, ramena, prsni koš i prednje noge, drugu trećinu sredina trupa i abdomen, a treću trećinu kukovlje i stražnje noge. Plijen je bio prezentiran pincetom tako da se zmiju prisili da ga ugrize za željenu trećinu tijela. Zabilježeno je mjesto ugriza nakon kojeg bi uslijedilo gutanje. U slučaju kada je plijen bio u kavez pušten slobodan, također je zabilježeno mjesto ugriza nakon kojeg bi uslijedilo gutanje, naravno s tom razlikom što je zmija tada sama birala mjesto ugriza. Nakon što bi počela manipulacija i gutanje zabilježen je kraj od kojeg je zmija gutala plijen, dakle od glave, od repa ili po sredini (Slika 7).
2. *Vrijeme latencije.* Kao vrijeme latencije uzeto je vrijeme mjereno od početnog ugriza nakon kojeg je uslijedilo gutanje do početka manipulacije plijenom, odnosno do početka gutanja. Prije ugriza nakon kojeg je plijen zadržan u ustima dolazilo je do neuspjelih napada na plijen koji nisu uzimani u obzir u mjerenju. Kao početak manipuliranja plijenom uzet je prvi lateralni pokret čeljusti koji je obično podrazumjevaao i vađenje otrovnog zuba iz plijena. Vrijeme latencije se stoga može interpretirati i kao vrijeme trovanja, odnosno vrijeme tijekom kojeg zmija čeka da otrov djeluje. Valja naglasiti da je vrijeme smrti, odnosno vrijeme do zadnjeg vidljivog pokreta plijena (koje nije mjereno) većinom bilo znatno kraće.
3. *Vrijeme gutanja.* Kao vrijeme gutanja uzeto je vrijeme mjereno od početnog ugriza nakon kojeg je uslijedilo gutanje do trenutka kada su stražnje noge, ukoliko je plijen gutan od glave, ili njuška plijena, ukoliko je gutan od repa, prestali biti vidljivi. Ukoliko je plijen bio gutan od glave, nakon što bi nestale stražnje noge

rep je još neko vrijeme virio iz usta zmije, dakle bio vidljiv, no to nije bilo uzimano u obzir pri mjerenjima. Također, kao ni pri mjerenju vremena latencije, neuspjeli napadi prije ugriza nakon kojeg je plijen zadržan nisu uzeti u obzir.

4.5. Statistička obrada rezultata

Za sve je testove uzimana razina točnosti od 95% ($p = 0,05$). Obrada je rađena programom *Statistica for Windows*, ver. 5.0 (statSoft Inc., 1995, Tulsa, USA).



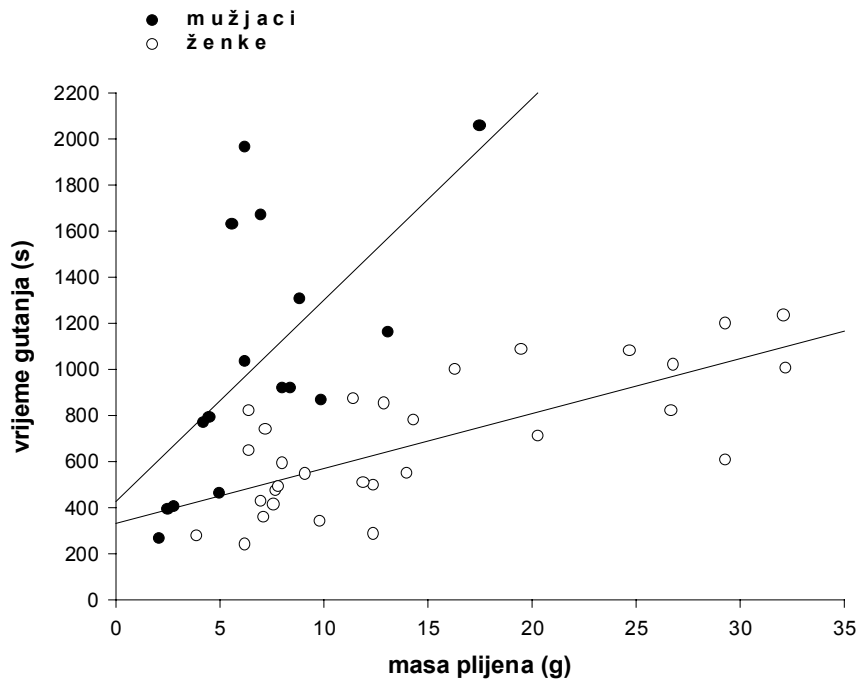
Slika 7 Hranjenje mužjaka zmije zelene jamičarke (*Trimeresurus albolabris*)

5 REZULTATI

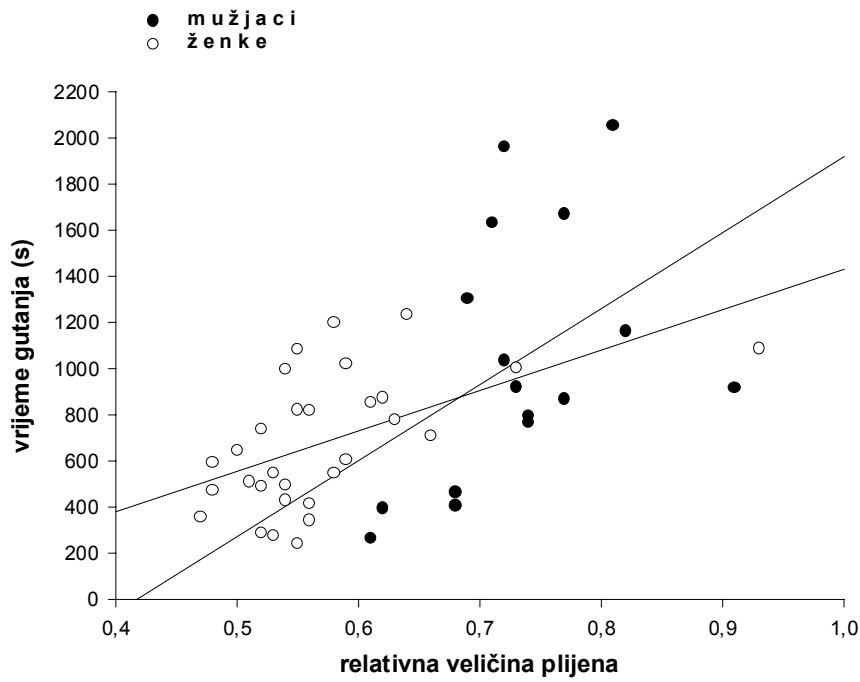
Ovisnost mase plijena i vremena gutanja statistički je značajna i za mušjake ($r = 0,734$; $p = 0,002$) i za ženke ($r = 0,732$; $p = 0,000$) (Slika 8). Pri usporedbi relativne veličine plijena (RVP) i vremena gutanja, pokazalo se da u ženki postoji korelacija ($r = 0,538$; $p = 0,008$) tih dviju veličina, dok u mušjaka ona ne postoji ($r = 0,442$; $p = 0,086$) (Slika 9). Takav je slučaj i pri usporedbi mase plijena i vremena latencije (Slika 14). I tu podaci za ženke pokazuju statistički značajnu korelaciju ($r = 0,662$; $p = 0,000$), a za mušjake ne ($r = 0,262$; $p = 0,326$).

U ženki postoji korelacija između mase plijena i vremena gutanja, ako je plijen gutan od glave ($r = 0,776$; $p = 0,000$), dok se za plijen gutan od repa korelacija približava značajnoj ($r = 0,675$; $p = 0,066$) (Slika 10). Za mušjake korelacija je statistički značajna za plijen gutan od glave ($r = 0,944$; $p = 0,000$), a nema je za plijen gutan od repa ($r = 0,181$; $p = 0,731$) (Slika 11). Pri usporedbi mušjaka i ženki, ženke plijen gutaju brže i od glave (Slika 12) i od repa (Slika 13).

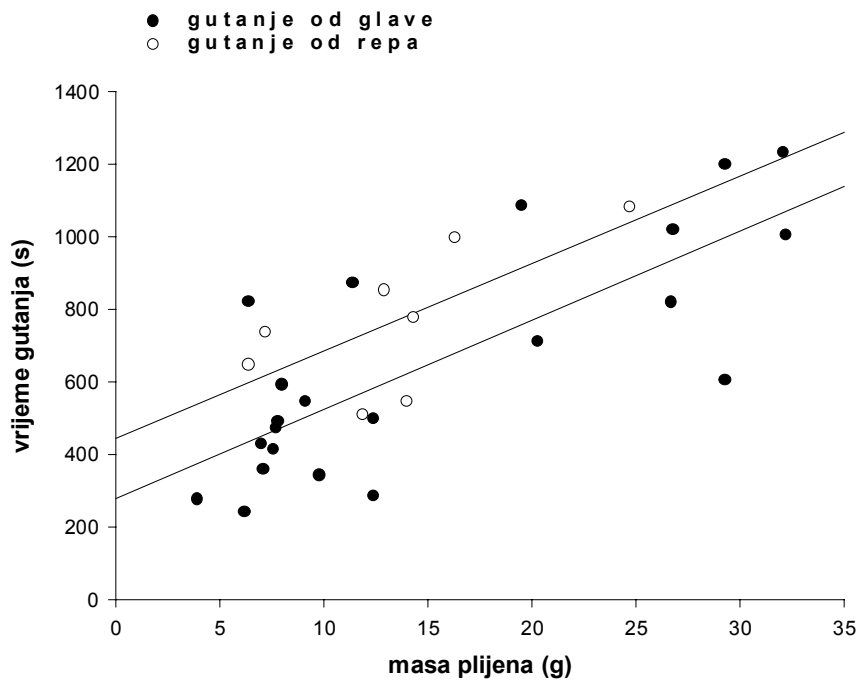
Korelacija između mase plijena i vremena latencije statistički je značajna ako je plijen prezentiran mrtav. To vrijedi i za ženke ($r = 0,694$; $p = 0,001$) i za mušjake ($r = 0,765$; $p = 0,045$) (Slika 17), no ako je plijen prezentiran živ korelacija nije značajna ni za ženke ($r = 0,551$; $p = 0,108$) niti za mušjake ($r = -0,345$; $p = 0,345$) (Slika 18). Pri usporedbi podataka dobivenih za ženke (Slika 15) i za mušjake (Slika 16) krivulje se bitno razlikuju ovisno o stanju plijena .



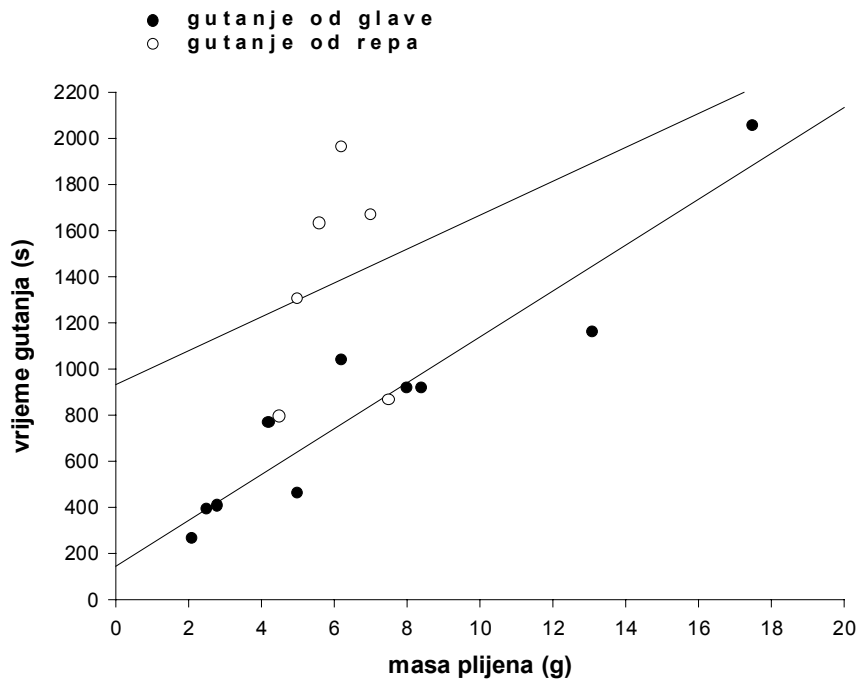
Slika 8 Ovisnost vremena gutanja plijena o njegovoj masi



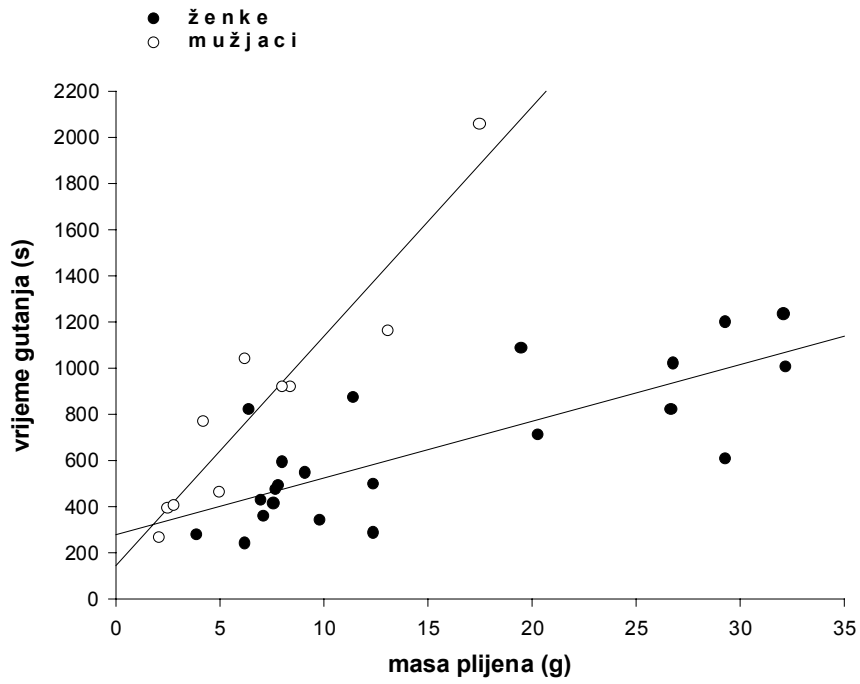
Slika 9 Ovisnost vremena gutanja plijena o njegovoj relativnoj veličini



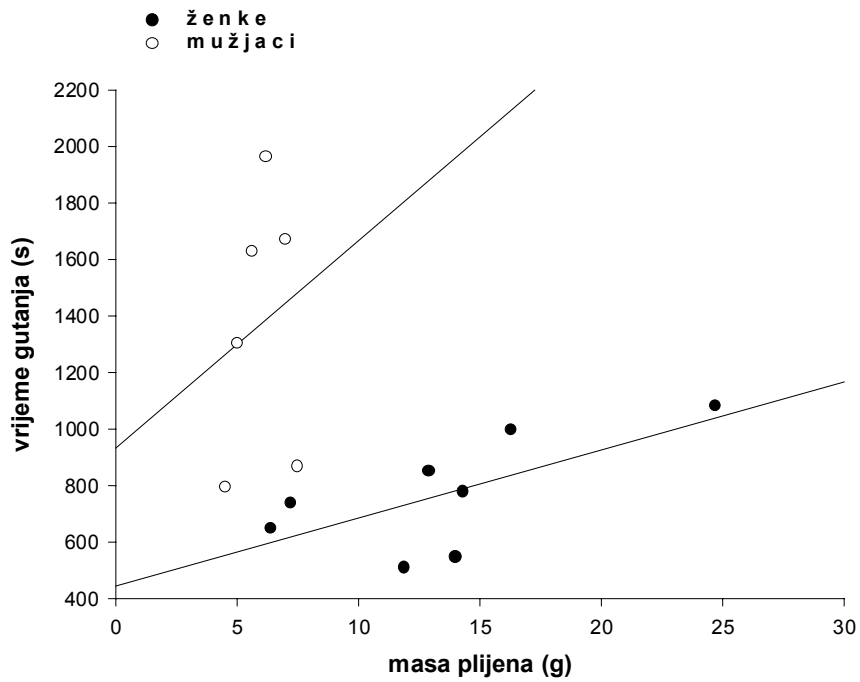
Slika 10 Ovisnost vremena gutanja o masi plijena u ženki s obzirom na smjer gutanja



Slika 11 Ovisnost vremena gutanja o masi plijena u mužjaka s obzirom na smjer gutanja

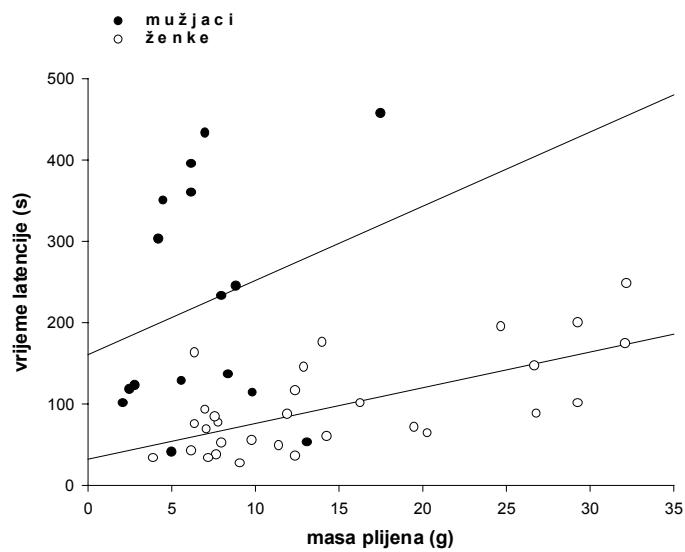


Slika 12 Ovisnost vremena gutanja od glave o masi plijena u mužjaka i ženki

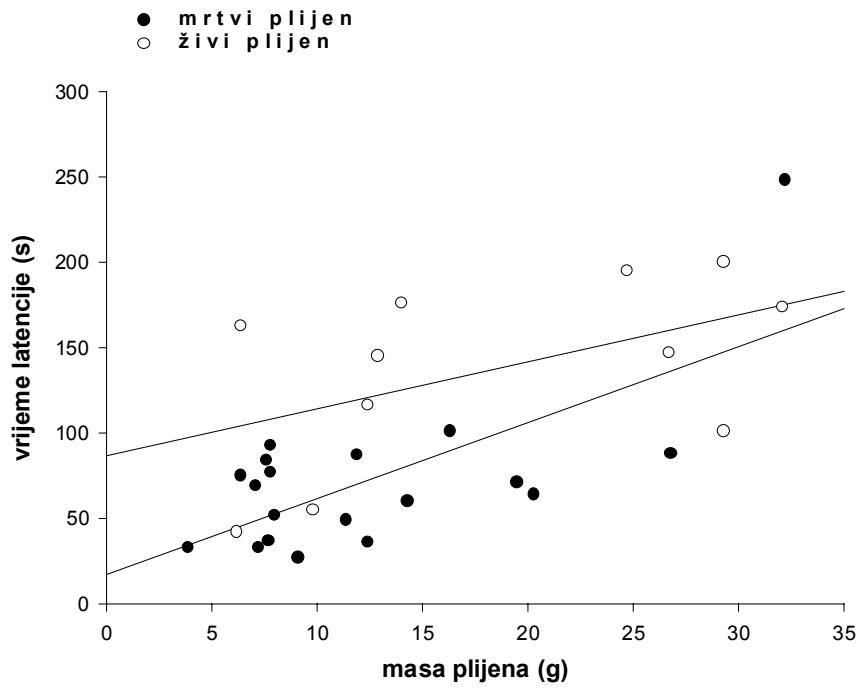


Slika 13 Ovisnost vremena gutanja od repa o masi plijena u mužjaka i ženki

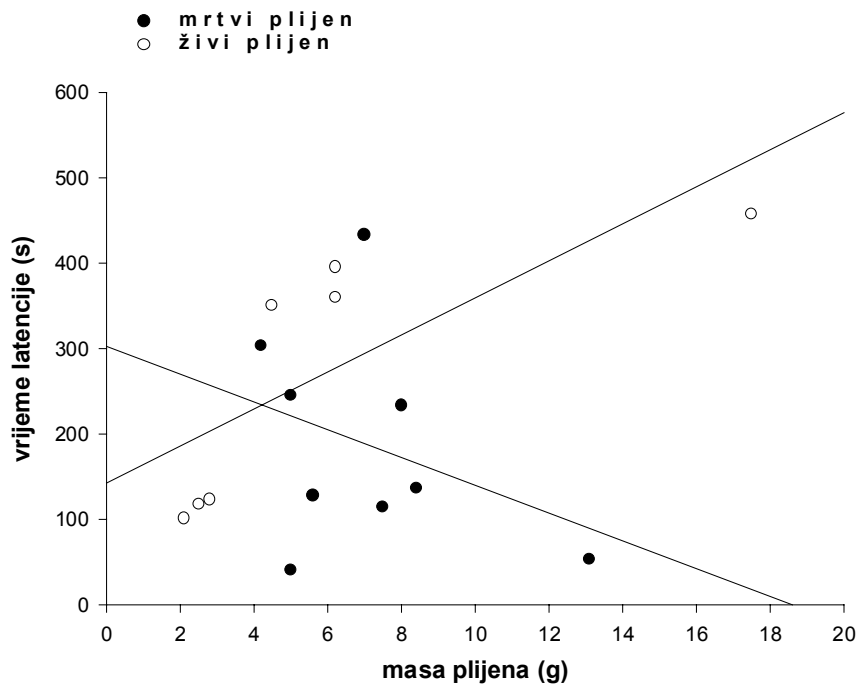
Ukupno sam proveo 48 hranjenja. Od toga je mjesto ugriza u 30 slučajeva (62,5 %) bila prva trećina plijena, a u 18 slučajeva (37,5 %) treća trećina. U 28 slučajeva plijen ugrizen za prvu trećinu tijela bio je gutan od glave, a u 15 slučajeva plijen ugrizen za treću trećinu tijela bio je gutan od repa (Fisher-ov test: $p < 0,05$). U tri slučaja je zmija koja je ugrizla plijen za treću trećinu gutala od glave, a u dva slučaja zabilježio sam da je zmija koja je ugrizla plijen za prvu trećinu gutala od repa.



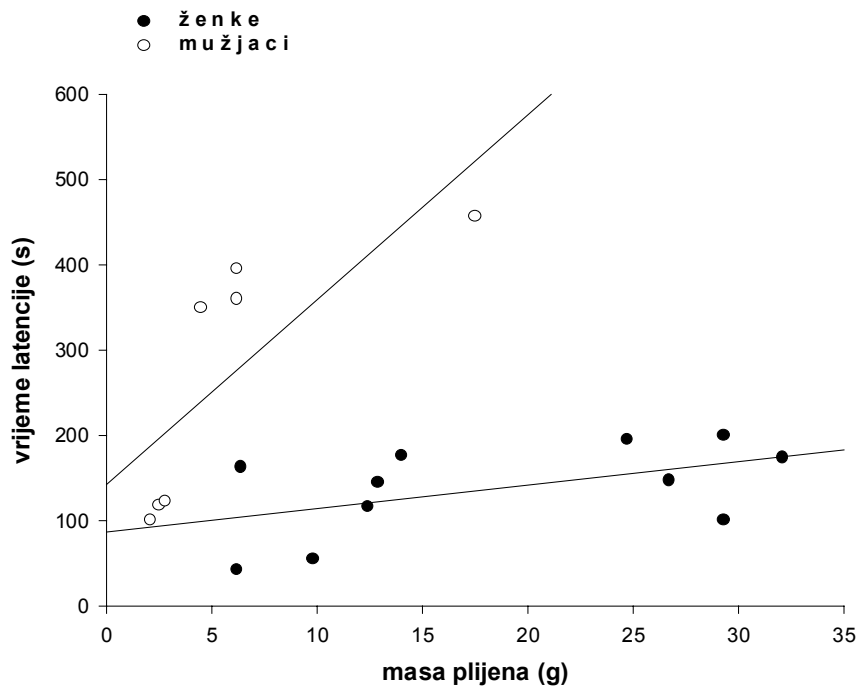
Slika 14 Ovisnost vremena latencije o masi plijena



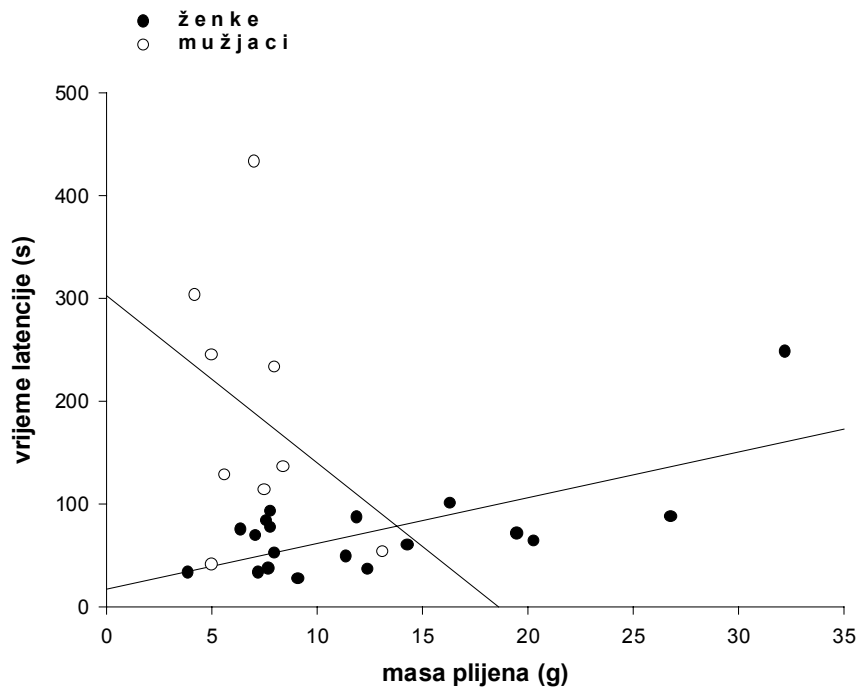
Slika 15 Ovisnost vremena latencije o masi živog i mrtvog plijena u ženki



Slika 16 Ovisnost vremena latencije o masi živog i mrtvog plijena u mužjaka



Slika 17 Ovisnost vremena latencije o masi mrtvog plijena u mužjaka i ženki



Slika 18 Ovisnost vremena latencije o masi živog plijena u mužjaka i ženki

6. RASPRAVA

Istražujući manipulaciju zmijske zelene jamičarke plijenom pokazao sam da se vrijeme gutanja produžava s povećanjem mase plijena za oba spola, no za mužjake taj je porast znatno brži. To se može objasniti manjom veličinom tijela mužjaka. Pri malim masama plijena rezultati su ujednačeni za oba spola, no s porastom mase plijena dolazi do izražaja manja veličina mužjaka, tako da vrijeme potrebno za manipulaciju raste. Ženke zbog svoje veličine nailaze na manje poteškoća s porastom mase plijena.

Vrijeme gutanja povećava se i s porastom relativne veličine plijena, no tu je porast ujednačen za oba spola. Zbog spolnog dimorfizma zmijska prosječna relativna veličina plijena manja je za ženke nego za mužjake. Mužjaci, iako uzimaju plijen koji je apsolutno gledano manji, relativno je taj plijen veći, no oba su spola podjednako spretna u manipulaciji, odnosno gutanju plijena. Može se pretpostaviti da će mužjaci za određenu malu relativnu veličinu plijena trebati manje vremena nego ženke, zbog toga što je plijen apsolutno manji, a pri tom i bespomoćniji. Manji plijen je manje obrastao dlakom što bi također moglo imati određeni učinak na brzinu gutanja.

Iako ne postoji korelacija između mase plijena i vremena latencije u mužjaka, u ženki ona postoji. Zato možemo zaključiti da su ženke u stanju bolje procijeniti koliko je vremena potrebno provesti u stanju latencije. Smanjenje vremena latencije može smanjiti vrijeme potrebno za manipulaciju, ali isto tako se može povećati opasnost od ozljede ne čeka li zmijska dovoljno dugo da se plijen prestane opirati. U mužjaka bi mogućnost ozljeđivanja od strane plijena mogla biti izraženija zbog manje veličine tijela, što bi mogao biti uzrok pojavi da, iako ne postoji korelacija u rezultatima,

mužjaci općenito pokazuju dulja vremena latencije od ženki za istu masu plijena. Također izgleda da su mužjaci u stanju ubrizgati manje količine otrova u plijen, što bi moglo produžiti njegovu sposobnost da se bori. Stoga je dulji period latencije nužan.

Vrlo je vjerojatno da je gutanje od glave znatno lakše nego gutanje od repa, primjerice zbog smjera rasta dlake i/ili položaja udova. Visoki stupanj korelacije stoga je prisutan kod oba spola kada se uspoređi masa plijena i vrijeme gutanja. Korelacija za gutanje od repa u ženki je gotovo statistički značajna, dok u mužjaka nije značajna uopće. Objašnjenje ovih rezultata ponovno valja tražiti u razlici u veličini među spolovima. Ženke zbog svoje veličine lakše svladavaju probleme pri gutanju od repa od mužjaka. Budući da je učinak ometajućih čimbenika pri gutanju umanjen, vrijeme gutanja više ovisi o masi plijena. Mužjaci pri gutanju od repa imaju više problema, pa je i vrijeme potrebno za manipulaciju teže predvidljivo.

Vrijeme gutanja u odnosu na masu plijena brže raste za mužjake nego za ženke bez obzira na smjer. Uzmemo li u obzir rezultate za gutanja od glave, porast vremena gutanja bit će brži za mužjake nego za ženke, a isto vrijedi i za slučaj da se odvojeno promatraju rezultati gutanja od repa.

U slučaju kad je plijen prezentiran mrtav, vrijeme latencije ovisi o masi plijena kod oba spola što je izraženo visokim stupnjem korelacije. Kad je plijen prezentiran živ, korelacije nema pa prema tome zaključujem da i drugi čimbenici utječu na vrijeme latencije, prvenstveno opiranje plijena pri napadu. Vrijeme latencije dulje je ako je plijen prezentiran živ nego u slučaju da je prezentiran mrtav.

Spolni dimorfizam u zmije zelene jamičarke očituje se u razlici u veličini između spolova. Ženke su znatno veće, budući da je njihov ulog u stvaranju mladunaca također veći. Da bi mogla okotiti mladunce, ženka mora imati rezerve masnog tkiva koje će joj omogućiti da preživi, budući da za vrijeme gravidnosti ne jede.

Trimeresurus albolabris su arborealne zmije, pa pri lovu plijen nakon ugriza ne ispuštaju, budući da bi se moglo desiti da ga izgube ukoliko padne na tlo. Ta evolucijska prilagodba, pored svoje prednosti za arborealni način života, nosi i neke moguće nedostatke, poput ozlijeđivanja od strane plijena ili gubitka plijena pri pretjeranoj manipulaciji. Opasnost od gubitka plijena pri manipulaciji zmija umanjuje time što plijen guta od kraja koji je bliži mjestu ugriza. Mogućnost ozljede zmija umanjuje time što vrijeme latencije i manipulacije prilagođava nizu čimbenika, umjesto samo jednom (primjerice masi plijena i/ili njegovoj veličini). Iskoristivost lova vjerojatno je najveća ako se manipulacija prilagođava svakom pojedinom plijenu.

7. ZAKLJUČAK

1. Vrijeme manipulacije plijenom raste sa porastom mase plijena u mužjaka i ženki, i znatno je veće u mužjaka nego u ženki. Porastom relativne veličine plijena raste i vrijeme njegove manipulacije, ali se ne uočava razlika u manipulaciji među spolovima.
2. Ženke plijen iste mase gutaju od glave nešto brže nego od repa, ali je odnos brzina gutanja od glave i od repa stalan. U mužjaka postoji porast vremena gutanja od glave sa porastom mase plijena, ali ako se plijen guta od repa vremena gutanja nisu u korelaciji sa masom plijena. Ženke gutaju plijen iste mase brže od mužjaka bez obzira na smjer gutanja.
3. Vrijeme latencije raste sa porastom mase plijena u ženki, ali mužjaci ne pokazuju povezanost vremena latencije i mase plijena.
4. Vrijeme latencije raste sa masom mrtvog plijena u mužjaka i ženki, ali u oba spola nema korelacije mase živog plijena i vremena latencije.
5. Zmije uvijek gutaju plijen od strane tijela (glava – rep) koja je bliža mjestu ugriza.

8. LITERATURA

Barr A. O., Wieburg S. A., Kardong K. V. (1988). The predatory strike behavior of the mamushi, *Agkistrodon blomhoffi blomhoffi*, and the Malay pit viper, *Calloselasma rhodostoma*. *J. Herpetol.* **12**: 135 - 138.

Chiszar D., Lee R. K. K., Radcliffe C. V., Smith H. M. (1992). Searching behaviors by rattlesnakes following predatory strikes. In: "Biology of the Pitvipers" (Campbell J. A., Brodie E. D., eds.), Selva, Tyler, Texas, pp 369 – 382.

de Cock Buning T. (1983). Thermal sensitivity as a specialisation for prey capture and feeding in snakes. *Amer. Zool.* **23**: 363 - 375.

Diefenbach C. O., Emslie S. G. (1971). Cues influencing the direction of prey ingestion of the Japanese snake, *Elaphe climacophora* (Colubridae, Serpentes). *Herpetologica* **27**: 461 - 466.

Greene H. W. (1983). Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. *Amer. Zool.* **23**: 431 - 441.

Hayes W. K. (1992). Prey - handling and envenomation strategies of prairie rattlesnakes (*Crotalus v. viridis*) feeding on mice and sparrows. *J. Herpetol.* **26**: 496 - 499.

Hayes W. K. (1993). Effects of hunger on striking, prey - handling, and venom expenditure of prairie rattlesnakes (*Crotalus v. viridis*). *Herpetologica* **49**: 305 - 310.

Hayes W. K. (1995). Venom metering by juvenile prairie rattlesnakes, *Crotalus v. viridis* – effects of prey size and experience. *Anim. Behav.* **50**: 33 - 40.

Hayes W. K., Lavin - Murcio P., Kardong K. V. (1995). Northern Pacific rattlesnakes (*Crotalus viridis oregonus*) meter venom when feeding on prey of different sizes. *Copeia* **1995**: 337 - 343.

Loop M. S., Bailey L. G. (1972). The effect of relative prey size on the ingestion behavior of rodent - eating snakes. *Psychonom. Sci.* **28**: 167 - 169.

Malhotra A., Thorpe R. S. (1997). New perspectives on the evolution of south - east Asian pitvipers (genus *Trimeresurus*) from molecular studies. In: “Venomous Snakes: Ecology, Evolution and Snakebite” (Thorpe R. S., Wüster W., Malhotra A., eds.), Clarendon Press, Oxford, pp 115 - 128

Mori A. (1994). Prey - handling behaviour of newly hatched snakes in two species of the genus *Elaphe* with comparison to adult behaviour. *Ethology* **97**: 198 - 214.

Radcliffe C. W., Chiszar D., O’Connell B., (1980). Effects of prey size on poststrike behavior in rattlesnakes (*Crotalus durissus*, *C. enyo*, and *C. viridis*). *Bull. Psychonom. Soc.* **16**: 449 - 450.

Radcliffe C. W., Stimac K., Smith H. M., Chiszar D. (1984). Effects of prey size on poststrike behavior of juvenile red spitting cobras (*Naja mossambica pallida*). *Trans. Kans. Acad. Sci.* **87**: 59 - 62.

Rochelle M. J., Kardong K. V. (1993). Constriction versus envenomation in prey capture by the brown tree snake, *Boiga irregularis* (Squamata: Colubridae). *Herpetologica* **49**: 301 - 304.

Willard D. E. (1977). Constricting methods of snakes. *Copeia* **1977**: 379 - 382.