

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO - MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

INFRACRVENA OSJETLJIVOST ZMIJA KAO PRILAGODBA U
HVATANJU PLIJENA

INFRARED SENSITIVITY IN SNAKES AS A SPECIALIATION FOR
PREY CAPTURE

SEMINARSKI RAD

Petra Lisičar

Preddiplomski studij Biologija
(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: Doc. Dr. Sc. Zoran Tadić

Zagreb, 2010.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	3
2. OSJETILA.....	4
2.1. Mehanoreceptori.....	4
2.2. Fotoreceptori.....	4
2.3. Kemoreceptori.....	4
2.4. Termoreceptori.....	5
3. PONAŠANJE PRI LOVU I ULOGA POJEDINIH OSJETILA.....	6
3.1. Tip Crotalus.....	8
3.2. Tip Vipera.....	10
3.3. Tip Python.....	10
3.3.1. Poseban slučaj u porodice udava (Boidae).....	11
3.4. Tip Elaphe.....	11
4. SAŽETAK.....	12
5. SUMMARY.....	12
6. LITERATURA.....	13

1. Uvod

Budući da nemaju udova, zmije su razvile posebne prilagodbe za hvatanje plijena i manipulacije plijenom. Zmije pri lovu koriste vidne, kemijske, toplinske i mehaničke informacije. Osjetljivost na infracrveno zračenje (amplitude od 5-30 μm) evoluirala je nezavisno u nekoliko različitih porodica zmija. Toplinska osjetljivost prisutna je u „naprednih“ zmijama (por. Viperidae) kao i u onim „primitivnijih“ (por. Boidae), ali ne i u svim njihovim potporodicama. Drugim riječima, vrste sa i bez toplinske osjetljivosti zauzimaju jednake ekološke niše sa jednakom prehranom, te su podjednako evolucijski i ekološki uspješne.

Organi toplinske osjetljivosti su jamice, tj. male udubine sa velikim brojem golih živčanih završetaka. U jamičarki (sl.1) parne udubine se nalaze između očiju i nosnica, te su prekrivene membranom tako da je zračni prostor s obje strane membrane. Membrana jamice sadrži brojne živčane završetke osjetljive na infracrveno zračenje, tj. toplinski podražaj. Pitoni posjeduju do 30 jamica u supralabijalnim ljuskama, dok udavi imaju gole živčane završetke koncentrirane u supralabijalnim ljuskama. U labijalnim jamicama pitona (sl.2) i udava (sl.3) nedostaje suspendirana membrana. Jamice svih triju skupina pokazuju paralelnu evoluciju, ali dok su se u jamičarki razvile jednom, kod pitona i udava infracrvena osjetljivost se razvila i nestajala više puta. Smatralo se da su se jamice u jamičarki razvile kao prvenstveno pomoćno osjetilo pri detektiranju toplokrvnog plijena (poput glodavaca i ptica), ali nedavna istraživanja pokazuju i termoregulacijsku ulogu jamica (tigmotermalno ponašanje jamičarki).



Slika 1 Položaj termoreceptora u crvene dijamantne čegrtuše (*Crotalus ruber*)



Slika 2 Položaj termoreceptora u indijskog pitona (*Python molurus bivittatus*)



Slika 3 Položaj termoreceptora u smaragdnom udava (*Corallus caninus*)

2. Osjetila

2.1. Mehanoreceptori

Zmije nemaju bubnjić tako da zvuk do unutrašnjeg uha prenosi stremen (columella nastala od hyomandibulare, tj. jezičnočeljusne hrskavice) spojen na kvadratnu kost. Vibracije tla se primaju mehanoreceptorima u tijelu (somatski sustav) preko donje čeljusti. Slušni i somatski sustav su spojeni tako da zmije ne razlikuju zvučne valove od vibracija tla. Maximalna osjetljivost sluha je između 200 i 400 Hz s prago od 35 dB zvučnog pritiska, a somatskog sustava između 50 i 1000 Hz s pragom osjetljivosti od 70 dB zvučnog pritiska. Smatra se da je sluh manje bitno osjetilo za ponašanje pri lovu.

2.2. Fotoreceptori

Važnost vida u zmija je različita, te se mijenja u odnosu na tip staništa. Zmije koje žive na otvorenom imaju više osjetnih stanica od onih koje žive na tlu pokrivenom gustom vegetacijom. Nedostatak čunjića u mrežnici zmija ukazuje da zmije ne raspoznaju boje. Akomodacija oka se postiže pomicanjem leće prema mrežnici (retini), za razliku od ostalih amniota kod kojih se akomodacija oka postiže stezanjem leće. Rožnica oka je prekrivena prozirnom kožom (spectaculum) koju čine srasli kapci, tako da nemaju pokretne kapke.

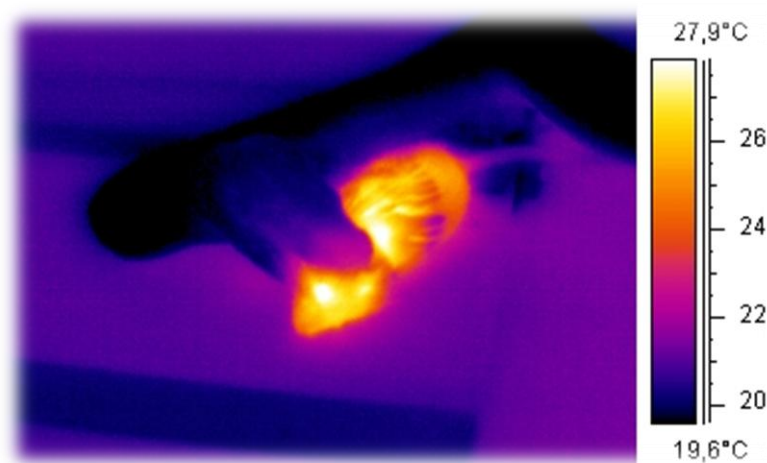
2.3. Kemoreceptori

Zmije primaju kemijske informacije na dva načina: preko nosnih šupljina i preko vomernazalnog ili Jakobsonovog organa. U nosnim vrećicama epitel sprijeda služi za osjet mirisa, a stražnji dio je prokrvljen te služi za kontrolu temperature tijela. Receptori u nosnim vrećicama su stimulirani česticama u struji zraka prilikom disanja, dok receptori u Jakobsonovom organu reagiraju na mirisne čestice donešene u organ na vršcima rašljastog jezika skupljene palucanjem. Iako svi gmazovi posjeduju vomernazalni organ, on je u zmija najrazvijeniji, te se smatra da je glavni izvor kemijskih informacija o okolini.

2.4. Termoreceptori

Neke zmijske su razvile posebne organe koje se sastoje od velikog broja golih živčanih završetaka, to je najjednostavniji tip osjetilnih organa. Nije moguće morfološki odrediti koji živčani završeci registriraju bol, a koji dodir ili temperaturu, ali jedinstveno za gole živčane završetke u jamicama je da su osjetljivi isključivo za temperaturu. Toplinski receptori jamičarki, pitona i udava imaju podjednake značajke uz razliku u brzini adaptacije na podražaj. Osjetljivost receptora ovisi o toplinskom kapacitetu tkiva u kojem se nalaze. Kod udava osjetljivost je slaba zbog velikog toplinskog kapaciteta epiderme, dok je kod jamičarki taj kapacitet smanjen tako da one mogu razlikovati promjenu temperature od samo 0,003°C. Karakteristika toplinskih receptora je stalna aktivnost pri temperaturama na kojim su zmijske inače aktivne. Relativni porast temperature uzrokuje snažan signal, a relativni pad temperature dovodi do potpunog utišavanja aktivnosti.

Većina toplinskih receptora je unimodalna, što znači da ne reagiraju ni na jedan drugi tip podražaja osim topline. Neki pitoni (npr. *Python reticulatus*) imaju bimodalne receptore, uz toplinu osjetljivi su i na mehanički podražaj. Toplinski receptori su zapravo mehanoreceptori osjetljivi i na toplinu, a jamičast oblik organa za primanje topline je evoluirao kako bi se izbjegla mehanička stimulacija receptora. U središnjem živčanom sustavu područje za toplinske informacije se nalazi tik uz područje za vid, što bi značilo da se vidne i infracrvene informacije nadopunjavaju i međusobno integriraju u cjelovitu „sliku“ (sl.4).



Slika 4 Termografski prikaz zmijske pri hranjenju

3. Ponašanje pri lovu i uloga pojedinih osjetila

Cilj ponašanja pri lovu je uspješno svladavanje plijena, te hranjenje. Efikasno svladavanje plijena je neophodno prije nego što se plijen proguta, u protivnom plijen bi mogao ozljediti zmiju ili čak pobjeći. Pri lovu se koriste sva osjetila, ali nisu sva jednako bitna, te se koriste različite strategije svladavanja ovisno o kojoj se porodici zmija radi, okolišu, te veličini i vrsti plijena. Mnoge zmije imaju različito ponašanje pri napadu plijena ovisno o njegovoj sposobnosti bijega, te nanošenju ozljeda zmiji. Tehnika svladavanja plijena se može podijeliti na razne oblike konstrikcije i ubrizgavanja otrova.

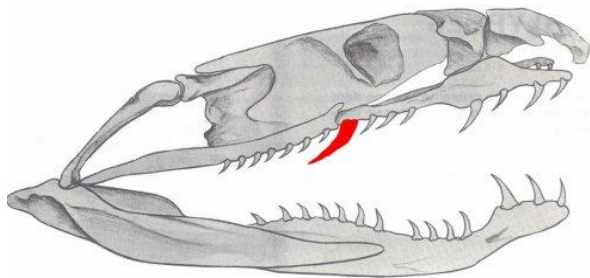
Konstrikcija ili stezanje se može podijeliti na nekoliko različitih tehnika. „PINNING“ ili pritiskanje o podlogu je tehnika kojom zmija, držeći plijen u čeljustima, stisne plijen o podlogu. „HAIRPIN LOOP“ ili omatanje u obliku ukosnice je tehnika kojom zmija omota plijen ali na taj način da se dijelovi njena tijela ne preklapaju. Prava konstrikcija je potpuno omatanje plijena, oblik zavojnice. Zmija se omata oko plijena pri čemu ga stišće lateralno, tako da je ili ventralna strana okrenuta prema glavi (npr. udavi i pitoni, porodica Boidae i Pythonidae – pravi konstriktori) ili je dorzalna okrenuta prema glavi (npr. guževi, porodica Colubridae).

Zmije otrovnice se služe otrovom za svladavanje plijena ubrizgavajući ga kroz kanaliće u zubima. Obzirom na položaj otrovnih zuba dijele se na opistoglifne, proteroglifne i solenoglifne, te aglifne zmije bez otrovnih zubi. U opistoglifne zmije (sl.5) spadaju otrovnice iz porodice guževa. Žljebasti otrovni zubi se nalaze na stražnjem dijelu gornje čeljusti. Proteroglifne zmije (sl.6) su otrovnice iz porodice Elapidae. One imaju kratke i slabo pokretne žljebaste otrovne zube smještene na prednjem dijelu gornje čeljusti. Solenoglifne zmije (sl.7) (porodica Viperidae, potporodice Viperinae i Crotalinae) imaju relativno dugačke i savitljive (svijanje zuba unazad u zatvorenim ustima, ispravljen položaj pri napadu – otvorena usta) cjevaste zube smještene u prednjem dijelu gornje čeljusti. Mnoge zmije posjeduju žlijezde koje proizvode otrov, ali nemaju zube za ubrizgavanje – aglifne zmije (sl.8), tj. glatkozubice odn. neotrovnice.

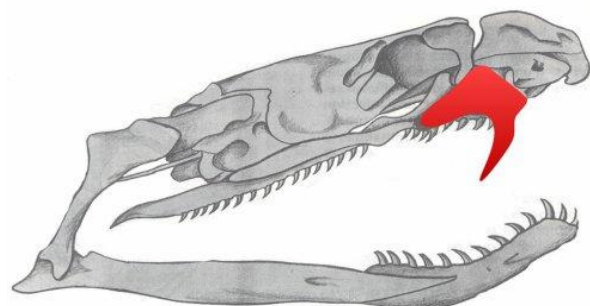
Parna otrovna žlijezda (promijenjena gornjočeljusna žlijezda slinovnica) se nalazi se sa obje strane glave, iza očiju. Otrovnost čine različiti proteini i enzimi, a po djelovanju se dijele na

toksine koji djeluju na živčani sustav i toksine koji djeluje na krvne stanice i tkiva, te mješavine istih u raznim omjerima.

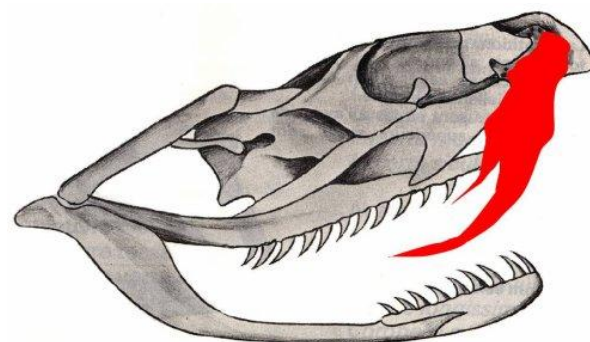
Podjela zmija obzirom na oblik čeljusti (otrovni zubi su crveno obojeni):



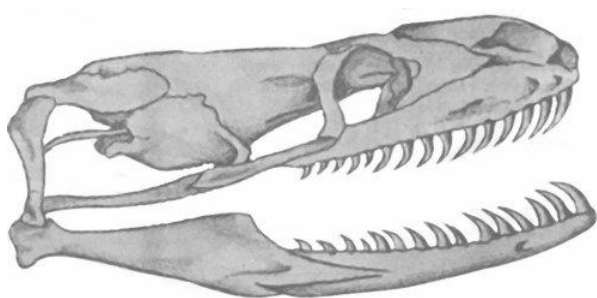
Slika 5 Opistoglifne zmije



Slika 6 Proteroglifne zmije



Slika 7 Solenoglifne zmije



Slika 8 Aglifne zmije

Ponašanje pri lovu i hranjenju se dijeli na četiri tipa koji su dobili naziv po rodovima koji predstavljaju karakterističan primjer za određeno ponašanje. Jamičarke (tip *Crotalus*) i pitoni (tip *Python*) posjeduju infracrveno osjetilo koje nedostaje u guževa (tip *Elaphe*) i pravih ljutica (tip *Vipera*). Važnu ulogu u lovu imaju fotoreceptori, kemoreceptori i termoreceptori (ukoliko su prisutni), dok su mehanoreceptori uglavnom manje bitni. Razlike su vjerojatno uvjetovane staništem, tj. „vizualnim dometom“. Neke se zmije prvenstveno oslanjaju na vid, a neke se oslanjaju na kemijske podražaje, bez obzira kojem tipu pripadale.

3.1. Tip *Crotalus*

Kod tipa *Crotalus* uz vidne i kemijske podražaje prisutna je i reakcija na toplinske podražaje. Reakcija na infracrveno zračenje prisutna i kod tipa *Python*, ali u manjoj mjeri zbog slabije osjetljivosti termoreceptora. Zanimljivo je da zmije tipa *Crotalus* koje se prvenstveno oslanjaju na vid, a kojima je blokirano toplinsko osjetilo, mogu kompenzirati njegov nedostatak vidom (i obrnuto), dok zmije koje se prvenstveno oslanjaju na kemijske podražaje to nisu u stanju učiniti. Tako da se može zaključiti kako se toplinske i vidne informacije međusobno nadopunjuju i integriraju. Tip *Crotalus* ne koristi mehaničke informacije u ponašanju pri napadu. U pripremi za napad i samom napadu uglavnom se koriste vidni i toplinski podražaji, dok kemijske informacije imaju manju ulogu. Termoreceptori služe za lociranje plijena, dok je vidna informacija bitna za preciznost samog napada.

Nakon napada plijen može biti zadržan u čeljustima ili može biti pušten nakon ugriza. Traganje za plijenom koji je pušten očituje se u intenzivnom palucanju jezika što znači da su kemijske informacije najvažnije u potrazi za plijenom. Zmije puštaju plijen nakon ugriza kako bi se zaštitile od mogućih ozljeda koje bi plijen mogao nanijeti dok otrov ne počne djelovati. Nedostaci puštanja plijena nakon napada smanjuju se sa sposobnošću zmije da pronađe plijen po ugrizu. Sposobnost plijena za obranu raste s porastom težine i dobi, tj. što je plijen manji i mlađi (novookočeni) to je manja opasnost od ozljede. Takav plijen zmije najčešće zadržavaju u ustima, a ponekad ni ne koriste otrov. Pretpostavlja se da je strategija puštanja prilagodba koja je evoluirala kao način na koji su male zmije hvatale veliki plijen, a pri tome bile maksimalno zaštićene.

Na ponašanje pri napadu utječe i vrsta, te jakost samog otrova. Jačim otrovom zmija smanjuje mogućnost vlastite ozljede što potiče držanje plijena. Plijen zmija slabog otrova može pobijeći relativno daleko od mjesta napada što potiče držanje plijena. Osim toga, slab otrov produljuje vrijeme u kojem je plijen sposoban braniti se, čime se povećava opasnost od ozljede i potiče puštanje plijena. Iz toga se da zaključiti kako jači, efikasniji otrov utječe pozitivno na sposobnost preživljavanja, ali je proizvodnja takvog otrova energetski zahtjevnija i/ili previše specijalizirana za određenu vrstu plijena. Iznimka su čegrtuše i druge ljutice jer uglavnom puštaju plijen unatoč jakom otrovu.

Zmije mogu kontrolirati količinu, tj. volumen, ubrizganog otrova. Što je plijen veći koristit će veći volumen otrova. Smatra se da kontrola i doziranje nije nasljedna osobina već se stekne iskustvom (mlade i neiskusne zmije ubrizgavaju jednaku količinu otrova bez obzira na veličinu plijena). Količina ubrizganog otrova ovisi i o načinu lova, tako da pri držanju plijena ispusti se više otrova (plijen ugiba brže) nego pri brzom ugrizu, pa povlačenju. Volumen ubrizganog otrova je manji kod gladnih zmija, vjerojatno zbog smanjene aktivnosti žlijezda i/ili manje količine spremljenog otrova.

Zmije ciljaju ugrize prema prvoj trećini tijela (glava, vrat, prsni koš) gdje se nalaze dobro prokrvljeni organi (srce, pluća), te s time povećavaju uspješnost djelovanja otrova. S porastom jakosti otrova mjesto ugriza gubi na važnosti. Nakon ugriza slijedi razdoblje neaktivnosti kojom se sprječava prerani nalazak plijena dok je još sposoban braniti se. U traženju plijena glavnu ulogu imaju kemoreceptori, tj. vomernazalni organ, što se očituje u čestom palucanju jezikom, dok su vidne i toplinske informacije (važne pri napadu) sada nebitne. Smatra se da zmija pri napadu kemijski pamti plijen, te da mogu razlikovati kemijske tragove otrovane od neotrovane životinje. Uočeno je da kemijski tragovi otrovanog plijena (čak i ako je otrov od druge vrste zmije) privlače više pozornosti od neotrovanog mrtvog plijena što ukazuje da ubrizgavanjem otrova se utječe na mijenjanje kemijskih informacija koje plijen ostavlja.

Nakon što je plijen pronađen zmija počinje tražiti glavu pri čemu se prvenstveno koriste kemijski podražaji, a očituje se brojnim palucanjem jezika. Također je primjećeno istovremeno dodirivanje plijena njuškom, te prelazak par puta duž tijela plijena, tj. od nosnog do analnog dijela. Pri samom činu gutanja opet se najviše koriste kemijske informacije. Kod otrovanog plijena uočena su česta palucanja u području glave gdje najčešće počinje samo gutanje, što bi značilo da kemijske informacije iz usta i respiratornog sustava otrovanog

plijena djeluju pozitivno, a negativno kemijske informacije iz analno-genitalne regije. Veliki broj palucanja jezikom ne mora značiti i veću važnost kemijske informacije (npr. uočeno je da čegrtuša vrlo kratkim palucanjem prepozna kemijski trag svog predatora, kraljevsku zmiju vrste *Lampropeltis getula*).

3.2. Tip Vipera

Zmije ovog tipa prije napada koriste vidne i mehaničke podražaje, te u manjoj mjeri kemijske. Vidne informacije su najvažnije za ponašanje prije napada, te je dovoljan jedan vidni podražaj da izazove sam napad. Nedostatak termoreceptora se nadoknađuje ulogom mehanoreceptora u ponašanju prije napada. Mehanički podražaji poput vibracija će izazvati napad u slučaju da nema vidnih informacija, dok kemijske informacije nemaju ulogu u ponašanju prije napada ili u samom napadu. Nakon napada, pri pronalaženju plijena, zmije tipa Vipera se oslanjaju na vomernazalni organ i kemijske podražaje, te preferiraju kemijske tragove otrovanog plijena. Gutanje od glave se potiče pozitivnim (prednji dio tijela) i negativnim (stražnji dio tijela) kemijskim informacijama.

3.3. Tip Python

U opažanju plijena koriste se gotovo isključivo fotoreceptori, te je dovoljan jedan vidni podražaj da se izazove ponašanje prije napada. Toplinske informacije mogu izazvati napad ali rjeđe, zbog malog dometa termoreceptora. Nakon približavanja plijenu toplinski podražaji su sve značajniji, te su vrlo važni i za sam napad. Vidne informacije uz toplinske podražaje vode k uspješnom ponašanju prije napada u slučaju da su prisutni i kemijski i mehanički podražaji, međutim vibracije i kemijski tragovi nisu dostatni za uspješnost same strategije napada. Pri konstrikciji se najviše koriste mehanoreceptori, a samo vrijeme konstrikcije traje dok postoje mehanički podražaji. Pri pronalaženju glave plijena koriste se isključivo kemoreceptori.

3.3.1. Poseban slučaj u porodice udava (Boidae)

Udavi, kao zmije koje koriste gotovo isključivo kemijske informacije, su poseban slučaj budući da njihovi termoreceptori imaju najviši prag podražaja. Osjetljivi su prvenstveno na kemijske, te mehaničke podražaje koji nadomještaju i pomažu termorecepciju koja je vrlo kratkog dometa.

3.4. Tip Elaphe

U ponašanju prije i za vrijeme napada dominiraju ili vidne ili kemijske informacije, ovisno na koje se podražaje ta vrsta prvenstveno oslanja, dok mehanoreceptori su manje bitni. U zmija vođenim vidom nakon napada najveću ulogu preuzimaju kemijski podražaji. Za ponašanje prije napada i sam napad u zmija vođenih kemoreceptorima neophodan je kemijski podražaj. Pri traženju glave koriste se kemijske i mehaničke informacije.

4. Sažetak

Vidne i kemijske informacije imaju podjednaku važnost u zmija sa termoreceptorima, kao i u zmija bez sposobnosti termorecepcije. Ulogu toplinskih informacija u tipova *Crotalus* i *Python* zamijenjuju mehaničke informaciju u tipova *Vipera* i *Elaphe*, te udava (*Boidae*). Morfološki gledano termorecepcija i mehanorecepcija postoji u svih zmija, ali funkcionalno se koriste ili toplinske ili mehaničke informacije pri ponašanju prije ili/i za vrijeme napada (*Boa constrictor* je jedini prijelazni oblik ponašanja). Mehanoreceptori, kao i termoreceptori se sastoje od golih živčanih završetaka, te registriraju osjet boli, dodira i promjene temperature. Organi osjetljivi na infracrveno zračenje su jamice, te obzirom na položaj, građu i broj jamica postoje tri tipa. U jamičarki (porodica *Viperidae*, potporodica *Crotalinae*) velike jamice se nalaze između očiju i nosnica s obje strane glave, dok u udava (porodica *Boidae*) i pitona (porodica *Python*) brojne manje jamice su u nizu na supralabijalnim ljuskama.

5. Summary

Visual and chemical information have the same role in snakes possessing heat receptors as in those without. The role of thermal cues in *Crotalus* and *Python* is substituted with mechanical cues in *Vipera*, *Elaphe* and *Boa*. Morphologically both thermoreception and mechanoreception exists in all snakes, but functionally either heat or mechanical information is used in hunting behavior (*Boa constrictor* is the only intermediate case). Mechanoreceptors, as well as heat receptors, are blind nerve endings that function as pain, touch and temperature sensors. The organs of infrared sensing are pits. The pit vipers (family *Viperidae*, subfamily *Crotalinae*) possess large pits between the eye and the nostril on both sides of the head, while boas (family *Boidae*) and pythons (family *Python*) have more smaller pits lining the upper lip, in or between the scales.

6. Literatura

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

Willard D.E. (1977). Constricting methods of snakes. *Copeia* (2): 379-382

Radcliffe C.W., Chiszar D., O'Connell B., (1980). Effects of prey size on poststrike behavior in rattlesnakes. *Bull.Psychonom.Soc.* 16(6): 449-450.

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, 1992.

http://en.wikipedia.org/wiki/Infrared_sensing_in_snakes