

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

FIZIOLOGIJA EHOLOKACIJE KOD ŠIŠMIŠA
PHYSIOLOGY OF ECHOLOCATION IN BATS

SEMINARSKI RAD

Zvonimir Vrbanec
Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate Study of Biology)
Mentor: izv. prof. dr. sc. Zoran Tadić

Zagreb, 2017.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	2
2. ŠIŠMIŠI.....	3
2.1. Sistematika šišmiša.....	3
2.2. Anatomija, biologija i ekologija šišmiša.....	4
2.3. Ugroženost šišmiša.....	5
2.4. Šišmiši u Hrvatskoj.....	5
3. EHOLOKACIJA.....	6
3.1. Prilagodbe na eholokaciju.....	6
3.2. Tipovi ultrazvučnih signala.....	7
3.3. Osobitosti CF, FM i CF-FM šišmiša.....	7
3.4. Neuralni mehanizmi eholokacije.....	9
3.4.1. Bazilarna membrana i primarni osjetilni neuroni.....	10
3.4.2. Donji kolikul.....	11
3.4.3. Slušni korteks.....	11
4. INTERFERENCIJE EHOLOKACIJSKIH SIGNALA.....	14
4.1. Intraspecijske interferencije.....	14
4.2. Interspecijske interferencije.....	14
5. TEHNOLOGIJA INSPIRIRANA BIOSONAROM.....	15
6. LITERATURA.....	16
7. SAŽETAK.....	17
8. SUMMARY.....	18

1. UVOD

Šišmiši su stoljećima u čovjeku pobuđivali divljenje. Te spretne i brze, krepuskularne i nokturnalne letače, posebne su evolucijske prilagodbe „učinile“ predatorima gotovo bez premca i konkurencije.

Iako je znatiželja postojala oduvijek, prve je dokaze kako „šišmiši vide svojim ušima“ predstavio krajem 18. stoljeća talijanski prirodoslovac Lazzaro Spallanzani. Niz njegovih inventivnih pokusa čini prvi korak u rasvjetljavanju mehanizma kojim šišmiši „pregovaraju“ s okolinom. Uočio je kako šišmiši kojima je glavu prekrio kapuljačom gube sposobnost orijentacije i zabijaju se u zidove, dok oni s prekrivenim očima lete normalno i čak uspješno hvataju plijen. Kako je ovo, naizgled kontradiktorno, ponašanje moguće? U genijalno osmišljenom eksperimentu, Spallanzani je u uši šišmiša umetnuo mjedene cjevčice, u prvom slučaju šuplje, a u drugom začepjene voskom. Kod jedinki s umetnutim šupljim mjedenim cjevčicama (kroz koje je zvuk mogao prolaziti) nije zamijetio poteškoće u navigaciji tijekom leta, dok je kod onih s cjevčicama ispunjenim voskom bila prisutna potpuna dezorijentiranost. Rezultati su ga naveli na ispravan zaključak kako je šišmišima sluh primarno i neophodno osjetilo za detekciju pokretnih i nepokretnih objekata u sumračnom i mračnom prostoru.

Švicarski zoolog Charles Jurine je 1794. godine ponovio Spallanzanijeve pokuse i potvrdio njegove zaključke, no zbog znanstvenih (ne)dosega vremena, njihove su tvrdnje ostale odbačene do sredine 20. stoljeća. Naime, u 18. stoljeću je valna priroda zvuka bila nepoznata, a ideja visokih frekvencija, nečujnih za ljudsko uho, nezamisliva. Koncept u kojem bi osjetilne sposobnosti životinja nadilazile one čovjeka, u to je vrijeme bio potpuno neprihvatljiv (Carew 2000, Hill i sur. 2012).

„Spallanzanijevom problemu šišmiša“ pristupit će nakon gotovo 150 godina tada mladi neurobiolog Donald Griffin. U nizu studija započelih 1938. godine s kolegama Robertom Galambosom i Georgeom Washingtonom Pierceom, razriješit će misterij ehlokacije kod šišmiša. Izum i primjena uređaja za detekciju frekvencija zvuka koje nadilaze prag čujnosti ljudskog uha, za koje se smatra da raspoznaje frekvencije u rasponu od 20 – 20000 herca (Hz), potvrdio je Griffinove pretpostavke kako šišmiši odašilju visokoenergetske ultrazvučne pulseve i orijentiraju se procesirajući njihovu jeku. To ga je potaklo skovati pojam *ehlokacija* koji opisuje proces kojim šišmiši navigiraju unutar svoje okoline (Carew 2000, Hill i sur. 2012).

Vrhunac ehologacijskog „umijeća“ izrazio se kod insektivornih šišmiša. Oni ovom sposobnošću detektiraju, lociraju, identificiraju i prate plijen u letu. Mijenjaju intenzitet, stopu odašiljanja, frekvencijsko-vremensku strukturu, usmjerenost i harmonijske komponente svojih ehologacijskih signala ovisno o situaciji. Karakteriziraju ih razlike u morfologiji krila i ehologacijski repertoari specijalizirani za staništa u kojima tragaju za hranom (Conner i Corcoran 2012).

2. ŠIŠMIŠI

Znanstveni naziv reda šišmiša – *Chiroptera*, predstavlja složenica grčkih riječi *cheir* – ruka i *pteron* – krilo. Sintagma „krilate ruke“ govori nam kako su šišmiši jedini aktivni letači među sisavcima i uz ptice jedini među svim kralješnjacima. Njihovi fosilni ostaci datiraju 50 – 60 milijuna godina u prošlost i otkrivaju kako se evolucijski u odnosu na najstarije, današnji nisu odveć izmijenili (www.dzpz.hr).

2.1. Sistematika šišmiša

Šišmiši ili netopiri (*Chiroptera*) jedan su od najznačajnijih redova unutar koljena svitkovci (*Chordata*), potkoljena kralješnjaci (*Vertebrata*), razreda sisavci (*Mammalia*). S trenutno opisanih 1340 vrsta, razdijeljenih u 203 roda i 18 porodica, drugi su najzastupljeniji red među sisavcima (premašuje ih jedino red glodavaca (*Rodentia*)). Ovolikom brojnošću čine gotovo četvrtinu svih danas poznatih vrsta *Mammalia*. Tradicionalno se dijele na dva podreda: *Megachiroptera* i *Microchiroptera*. Prvi podrazumijeva jednu porodicu (*Pteropodidae*), 44 roda i 212 vrsta, a drugi preostalih 17 porodica, 159 rodova i 1128 vrsta (www.dzpz.hr, www.planet-mammiferes.org).

U novije je vrijeme sveprisutnija razdioba šišmiša na podredove *Yinpterochiroptera* i *Yangochiroptera*. Ova se podjela temelji na posljednjim molekularnim istraživanjima koja otkrivaju delecije na genima *BRCA1* i *PLCB4*, karakteristične i zajedničke svim pripadnicima podreda *Yangochiroptera*. Spomenute delecije izostaju kod pet porodica tradicionalno smatranih *Microchiroptera* i jedine porodice *Megachiroptera*, stoga su one udružene u novi podred *Yinpterochiroptera* (Teeling i sur. 2005).

2.2. Anatomija, biologija i ekologija šišmiša

Šišmiši imaju malo, zbijeno tijelo obraslo kratkom i gustom dlakom. Homeotermi su, rađaju žive mlade koje doje i jedini su sisavci koji aktivno lete. Za to im služi kožna opna letnica (lat. *patagium*) sastavljena od nekoliko dijelova i razapeta između produljenih zapešćajnih kostiju i produljenih članaka prstiju. Kod većine letnica prelazi i na područje repa. Ostale prilagodbe za let su: lagani kostur i brz metabolizam te greben na prsnoj kosti. Odmaraju viseći naglavce zakačeni jakim pandžama koje imaju svih pet prstiju stražnjih nogu (www.dzpz.hr).

Pripadnici tradicionalnog podreda *Megachiroptera* nastanjuju tropska i suptropska područja „Starog svijeta“. Često ih se naziva „voćnim šišmišima“ jer im se prehrana sastoji ponajprije od voća. Osim toga, hrane se još biljnim materijalom, polenom i nektarom. Karakteriziraju ih velike oči, male uši i izdužena lubanja. Po ovoj zadnjoj odlici, nazivaju ih i „leteće lisice“. Primarno se orijentiraju vidom i sluhom te ne mogu eholocirati.

Prave šišmiše (*Microchiroptera*) odlikuje puno šire rasprostranjenje i sposobnost eholociranja. Nastanjuju i umjerena područja pa u ovu skupinu ubrajamo sve europske vrste šišmiša. *Microchiroptera* su većinom insektivori (ujedno i najbolji letači), no ima i karnivora (hrane se žabama, gušterima, malim glodavcima i pticama), plodojeda, sanguivora koji se hrane krvlju (tri vrste s područja Srednje i Južne Amerike) i dvije vrste koje se hrane ribom. Svi imaju male oči i složene uši kao receptore eholozijskih signala s karakterističnim velikim uškama. Prosječno teže samo 30 grama (Carew 2000, www.dzpz.hr).

Šišmiše ne nalazimo samo na Arktiku i Antarktiku. Kao vrsni lovci, razvili su se u sumračne i noćne predatore jer su dnevne niše bile popunjene pticama. Najčešće love u listopadnim šumama, na otvorenom (šumske čistine, planinske livade), pri tlu ili iznad površine vode osluškujući mreškanja uzrokovana radom ribljih peraja. Način i područje lova uvjetuju i specifičnu morfologiju krila. Važnost šišmiša u prirodi očituje se u kontroli brojnosti kukaca te oprašivanju biljaka i širenju njihovih sjemenki (Carew 2000).

Zimski je period nepovoljan za šišmiše umjerenog pojasa. Hrane (kukaca i pauka) nema dovoljno, a utrošak energije potrebne za održavanje visoke tjelesne temperature vrlo je visok. Šišmiši stoga hiberniraju na zaštićenim mjestima (špilje, potkrovlja, tavani kuća ili crkava, podrumi) gdje vladaju uvjeti stabilne temperature i vlage. Kolonije šišmiša u špiljama najveće su koncentracije sisavaca na Zemlji (mogu brojati i preko 20 milijuna jedinki). Za vrijeme

hibernacije koja traje oko 2,5 mjeseca jako usporavaju metabolizam i tjelesnu temperaturu spuštaju na oko 12 – 18°C (tjelesna temperatura šišmiša umjerenog pojasa iznosi oko 32°C, a tropskih i suptropskih oko 40°C). Jedinke žive od jesenskih zaliha masti, a za vrijeme sna izgube gotovo petinu svoje težine (Hill i sur. 2012, www.dzzp.hr).

2.3. Ugroženost šišmiša

Iako ih nazivamo „prirodnim pesticidima“, jer su prirodni neprijatelji kukaca, a njihov izmet (*guano*) čovjek koristi kao gnojivo, šišmiši su vrlo ugrožena skupina životinja. Ugrožava ih zagađivanje okoliša, oduzimanje lovnih područja krčenjem šuma, pretjerana primjena pesticida te uznemiravanje za vrijeme hibernacije. Kako bismo zaštitili šišmiše, potrebno je prvenstveno zaštititi špilje i jame koje su preduvjet njihovog opstanka (www.dzzp.hr).

2.4. Šišmiši u Hrvatskoj

Od ukupno 45 vrsta šišmiša koji obitavaju u Europi, u Republici Hrvatskoj je zabilježeno njih čak 35 raspoređenih u 11 rodova. Svi pripadaju podredu *Microchiroptera*, hiberniraju i strogo su zaštićene zavičajne svojte temeljem *Zakona o zaštiti prirode*. Njihovom se zaštitom bavi *Državni zavod za zaštitu prirode*.

Poput ptica i neki šišmiši koriste različita staništa zimi i ljeti, stoga migriraju tijekom jeseni na kraćim ili duljim udaljenostima. Seobe pratimo metodom prstenovanja. Naša je zemlja zimsko obitavalište mnogih populacija šišmiša iz središnjih i sjevernih dijelova Europe, no i važno mjesto koćenja mladih (www.dzzp.hr).

3. EHOLOKACIJA

Eholokacija je mehanizam detekcije reflektirajućih zvučnih valova kao osnova za orijentaciju u prostoru. Životinje koje eholociraju, odašilju pulse visokih frekvencija i koriste reflektirajuće odjeke za detekciju smjera, udaljenosti, veličine i teksture pokretnih i nepokretnih objekata u okolini. Često su prilagođene staništima gdje je svjetlost, a samim time i vidljivost, ograničavajući čimbenik (Randall i sur. 1997).

Ova sonaru-nalik primjena zvučnih signala dokazala se evolucijski najodvedenijom kod insektivornih netopira iz podreda *Microchiroptera*. Oni iz njuške odašilju serije kratkih ultrazvučnih signala i na temelju povratnih odjeka koje „hvataju“ ušima „sagledavaju“ svijet oko sebe. Ipak, eholokacija nije ograničena samo na šišmiše jer ovu sposobnost posjeduje oko 18% svih poznatih vrsta sisavaca. Za orijentaciju i komunikaciju koriste ju još dva roda ptica (azijska čiopa *Collocalia* i južnoamerička uljašica *Steatornis*) te pojedini kitovi zubani (pliskavice *Phocoenidae* i oceanski dupini *Delphinidae*) (Hill i sur. 2012, Randall i sur. 1997).

3.1. Prilagodbe na eholokaciju

Šišmiše koji eholociraju, evolucija je obogatila posebnim morfološkim i neurološkim prilagodbama. Razvijene su u svrhu povećanja efikasnosti odašiljanja ultrazvučnih signala i detekcije njihovih povratnih odjeka.

Njuška je prekrivena kompleksnim naborima, a nosnice razmaknute i specifično oblikovane kako bi stvarale efekt zvučnika. Mišićna kontrola nad iznimno velikim uškama povećala je efikasnost „hvatanja“ jeke. Neurofiziološki dokazi ukazuju kako je aktivacija mišića srednjeg uha usko vezana s mišićnom aktivnošću grkljana. Ovo je omogućilo zaštitu slušnog sustava od vlastitih ultrazvučnih „krikova“ i očuvanje osjetljivosti na povratne odjeke (Müller i Kuc 2007). Prilagodbe u unutarnjem uhu pridonijele su otklanjanju mogućih problema prilikom detekcije i analize povratnih odjeka. Ono je stoga krvnim sinusima te vezivnim i masnim tkivom mehanički izolirano od ostatka lubanje, smanjujući time koštanu provodljivost i interferenciju zvuka na putu od usta prema unutarnjem uhu. Iznimnu preciznost raspoznavanja visokih frekvencija omogućili su vrlo mali bubnjić i lagane slušne koščiće (Randall i sur. 1997). Konačno, slušni centri zauzeli su najveći segment u relativno malom mozgu šišmiša. Brojne regije tog mozga primaju zvučne signale i na temelju neuralnih izračuna konstruiraju od njih prostorni prikaz vanjskog svijeta (Hill i sur. 2012).

3.2. Tipovi ultrazvučnih signala

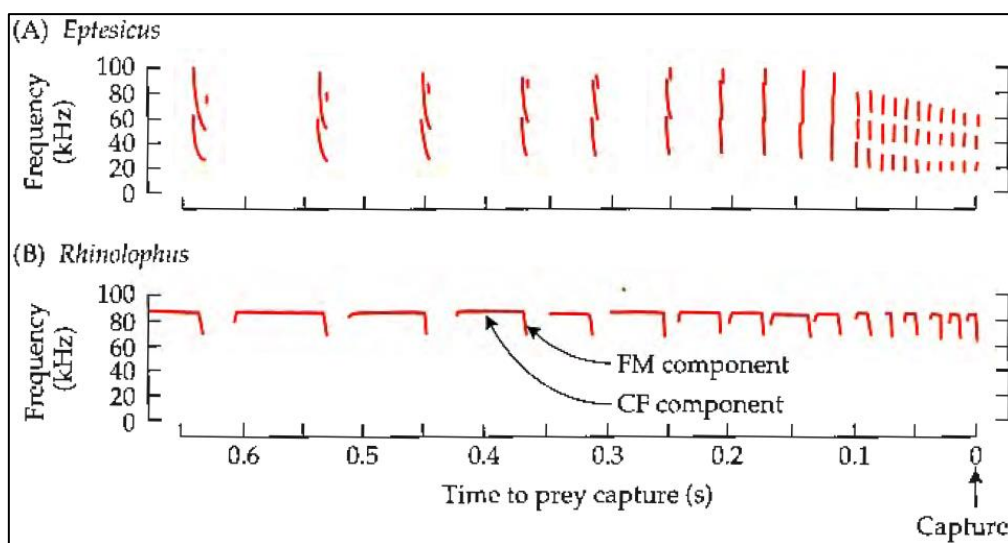
Odašiljanje ultrazvukova i oslušivanje harmonijske strukture povratnih odjeka omogućuje eholocirajućim netopirima prostornu orijentaciju i aktivni lov u sumračnim i mračnim uvjetima. Frekvencije emitiranih signala variraju 8 – 215 kiloherca (kHz), ovisno o vrsti šišmiša, a učestalost ispuštanja 3 – 200 pulsova u sekundi (Conner i Corcoran 2012).

Razlikujemo dva tipa ultrazvučnih signala: signale stalne frekvencije (CF – engl. *constant frequency*) i signale promjenjive frekvencije (FM – engl. *frequency-modulated*).

Signale stalne frekvencije (CF) šišmiši koriste prilikom prelaženja udaljenosti, ubrzavanja, otkrivanja plijena koji „leprša“ u zraku ili približavanja plijenu. To su signali duljeg trajanja (traju 5 – 100 milisekundi (ms)). Signali promjenjive frekvencije (FM) mogu biti uzlazni i silazni, u rasponu od 100 Hz do 25 kHz. Šišmišima služe za dobivanje preciznijih informacija o preprekama i plijenu (veličina, oblik, građa, tekstura, brzina, smjer). Karakterizira ih iznimna kratkoća trajanja (traju kraće od 5 ms) (Carew 2000).

3.3. Osobitosti CF, FM i CF-FM šišmiša

S obzirom na tip ultrazvukova koje produciraju, šišmiše koji imaju sposobnost eholokacije dijelimo u tri osnovne, neformalne kategorije (Slika 1.): CF šišmiši, FM šišmiši i CF-FM šišmiši (Carew 2000).



Slika 1. Primjer sonograma FM i CF-FM šišmiša u fazi lova. (A) Šišmiši roda *Eptesicus* primarno se koriste FM signalima. (B) Šišmiši roda *Rhinolophus* kombiniraju CF i FM signale za detekciju i ulov plijena (Carew 2000).

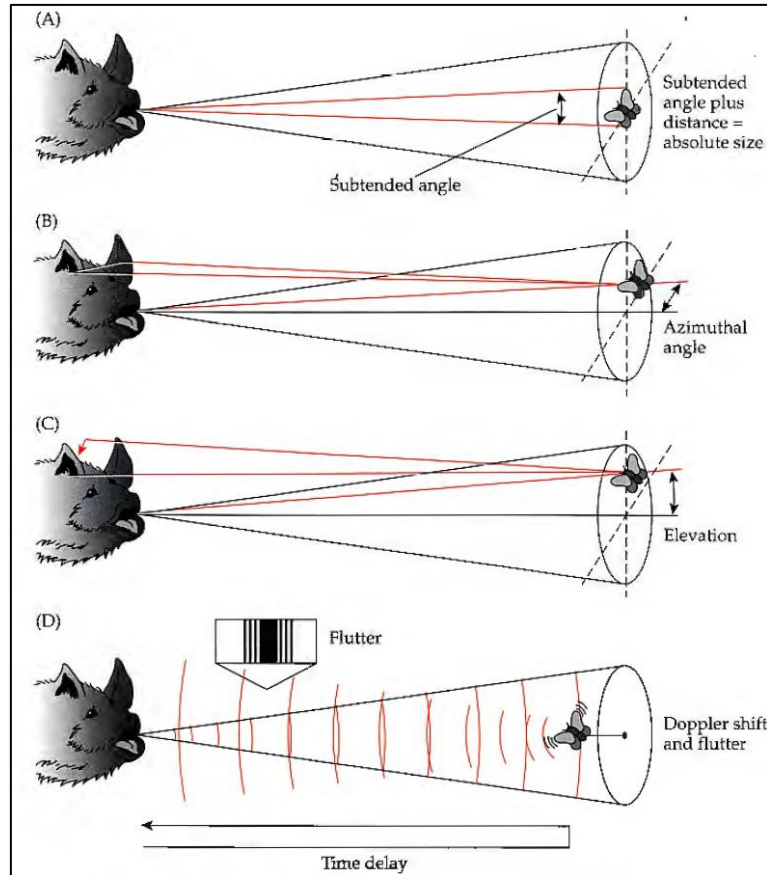
CF-šišmiši se koriste *Dopplerovim efektom* (pomak u frekvenciji zvuka temeljen na kretanju izvora zvuka u odnosu na objekt od interesa) kako bi odredili vlastitu apsolutnu i relativnu brzinu kretanja u odnosu na brzinu kretanja plijena koji progone. Na primjeru šišmiša koji leti prema objektu (plijenu) od interesa, Dopplerov efekt će uzrokovati pomak povratnog odjeka prema višoj ili nižoj frekvenciji od emitirane. Ako je povratna jeka više frekvencije od odaslane, šišmiš sustiže svoj plijen, dok u suprotnom slučaju plijen odmiče predatoru. Kako su uši CF šišmiša osjetljivije na frekvencije nekoliko kiloherca više ili niže od onih odaslanih, slušna je osjetljivost veća za odjeke pomaknute Dopplerovim efektom, nego za vlastite ispuštene „kliktaje“. Ovo se povećanje osjetljivosti u uskom rasponu frekvencija naziva *akustička fovea* šišmiša po uzoru na visoku osjetljivost fovee u mrežnici oka (Carew 2000, Hill i sur. 2012).

FM-šišmiše odlikuju dvije važne značajke. Prilikom emitiranja ultrazvučnog signala, uz temeljnu se frekvenciju javljaju i harmonici („višekratnici“ temeljne frekvencije) iznimno važni za detekciju plijena. Nastavno, kako se šišmiš približava plijenu, povećava učestalost ispuštanja ultrazvukova i skraćuje njihovo trajanje. Ovakvim obrascem, šišmiš pribavlja sve neophodne informacije o karakteristikama pokretnih i nepokretnih objekata u svojoj akustičkoj okolini. Za svaki objekt (plijen) od interesa, najvažnije je odrediti sljedeće parametre (Slika 2.): udaljenost, subtendirani kut, apsolutnu veličinu, azimut, nadmorsku visinu te apsolutnu i relativnu brzinu (Carew 2000).

CF-FM-šišmiši emitiraju kombinaciju ultrazvučnih signala stalne uskopojasne (CF) i promjenjive širokopojasne (FM) frekvencije. Na njihovom ćemo primjeru predstaviti koordinirani učinak svih dosad opisanih prilagodbi i vještina u fazi predacije (Carew 2000). Potjeru i konačni ulov plijena razložili smo u tri koraka:

1. **Potražna faza** je prva faza tijekom koje šišmiš periodično odašilje ultrazvučne pulseve učestalošću otprilike 10 „kliktaja“ u sekundi (10 Hz). Predatori gustih šuma i vegetacija bliže tlu, izrazit će FM komponentu signala, a lovci otvorenih prostora produživati CF pulseve bolje prilagođene dalekometnoj detekciji plijena.
2. **Pristupnu fazu** karakterizira usmjeravanje šišmiša prema otkrivenoj i identificiranoj meti. Povećava se učestalost emitiranja signala do stope 50 „kliktaja“ u sekundi (50 Hz).

3. **Terminalnu fazu** obilježava lociranje plijena i skokovito uvećanje stope ispuštanja pulsova do 200 u sekundi (200 Hz). U bliskom odnosu predatora i plijena, uspješnost ulova ovisit će o brzini kojom lovac uspijeva ažurirati podatke dometa i pozicije plijena.



Slika 2. Parametri koji pomažu u lociranju i identifikaciji mete. (A) Apsolutna veličina je rezultat zbroja vrijednosti udaljenosti i subtendiranog kuta. (B) Azimut određuje gdje se meta nalazi u horizontalnoj ravnini. (C) Nadmorska visina je određena upadnim kutom zvuka u šišmiševe uši. (D) Relativna brzina mete je određena Dopplerovim pomakom (Carew 2000).

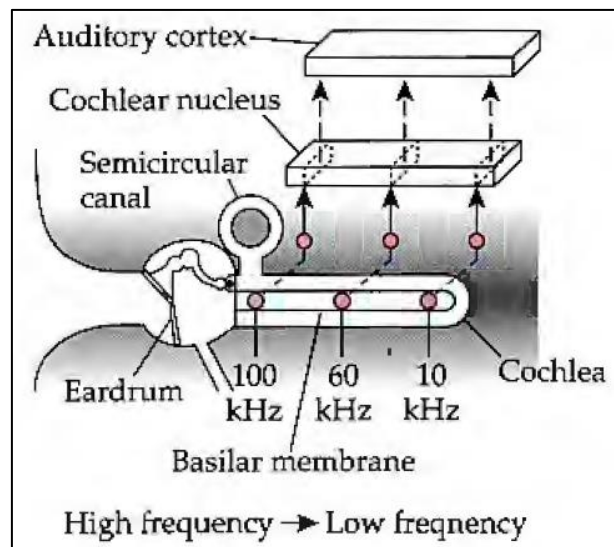
3.4. Neuralni mehanizmi eholokacije

Brojne regije središnjeg živčanog sustava šišmiša, mjesta su obrade zvučnih signala. Slušni sustav ovih jedinih aktivnih letaća među sisavcima visoko je specijaliziran za eholokaciju. Na njegovu samom početku, u strukturi odgovornoj za prevođenje zvučne energije u oblik pogodan za prenošenje slušnim živcem, pužnici (lat. *cochlea*) smještenoj u unutarnjem uhu, nalazimo iznimne specijalizacije važne za eholokaciju (Carew 2000).

3.4.1. Bazilarna membrana i primarni osjetilni neuroni

Bazilarna membrana predstavlja prvo važno mjesto obrade zvučnih signala. Smještena u pužnici, ova tanka izdužena opna, na udare zvuka na bubnjić odgovara titranjem. Vibracije bazilarne membrane stimuliraju male stanice s dlačicama koje naizmjenično pobuđuju primarne slušne neurone u spiralnom gangliju. „Zvučna poruka“ se otuda dalje prenosi do središnjeg živčanog sustava (Carew 2000).

Frekvencija zvučnog signala kodirana je *mjestom* na bazilarnoj membrani koje je maksimalno podraženo zvukom. Visoke frekvencije titraju najbliže bubnjiću (*baza* membrane), a niske dalje na bazilarnoj membrani (*vrh* membrane) (Slika 3.).



Slika 3. Shematski prikaz srednjeg i unutarnjeg uha šišmiša. Frekvencije zvuka se prvo obrađuju na bazilarnoj membrani pužnice, a zatim dalje procesiraju na višim razinama u slušnom sustavu (Carew 2000).

Kod šišmiša koji emitiraju duge CF pulseve prisutne su tri specijalizacije središnjeg živčanog sustava važne za sposobnost ehlokacije.

Prva se očituje u jedinstvenom zadebljanju i izduženju bazilarne membrane na mjestu prihvata povratnog odjeka CF komponente „obrađene“ Dopplerovim pomakom u frekvenciji zvuka. Točno mjesto zadebljanja i izduženja bazilarne membrane određeno je karakterističnom frekvencijom svake pojedine vrste CF šišmiša. Ovakva je prilagodba omogućila specijaliziranu analizu jeke na već prvoj razini obrade zvučnih signala.

Druga obuhvaća primarne slušne neurone koji su iznimno precizno „ugodeni“ na vrsno-specifičnu frekvenciju CF komponente ultrazvučnog signala. Time se ovi neuroni najbolje pobuđuju u vrlo uskom rasponu frekvencija oko CF komponente povratnog ultrazvuka.

Treća i konačna specijalizacija započinje u uhu, a završava na višim neuralnim razinama. Uz nju vežemo i potencijalno problematično pitanje: Kako šišmiši, s obzirom na glasnoću odašiljanja ultrazvučnih „krikova“ (90 – 110 decibela (dB)), izbjegavaju „zagušenje“ vlastitog vrlo osjetljivog slušnog sustava?

CF šišmiši su u velikoj mjeri, zbog jedinstvene građe bazilarne membrane, gluhi za frekvencije svojih odaslanih pulsova. One su tipično nekoliko kiloherca niže od onih za koje ovi šišmiši žele biti osjetljivi. FM šišmiši kratkotrajno (u trajanju 5 – 10 ms) prilikom ispuštanja ultrazvukova kontrahiraju mišiće srednjeg uha, umanjujući tako glasnoću signala. CF-FM šišmiši kombiniraju obje ranije opisane strategija, osiguravajući time smanjenje osjetljivosti vlastitog slušnog sustava za vrijeme emitiranja ultrazvučnih signala (Carew 2000).

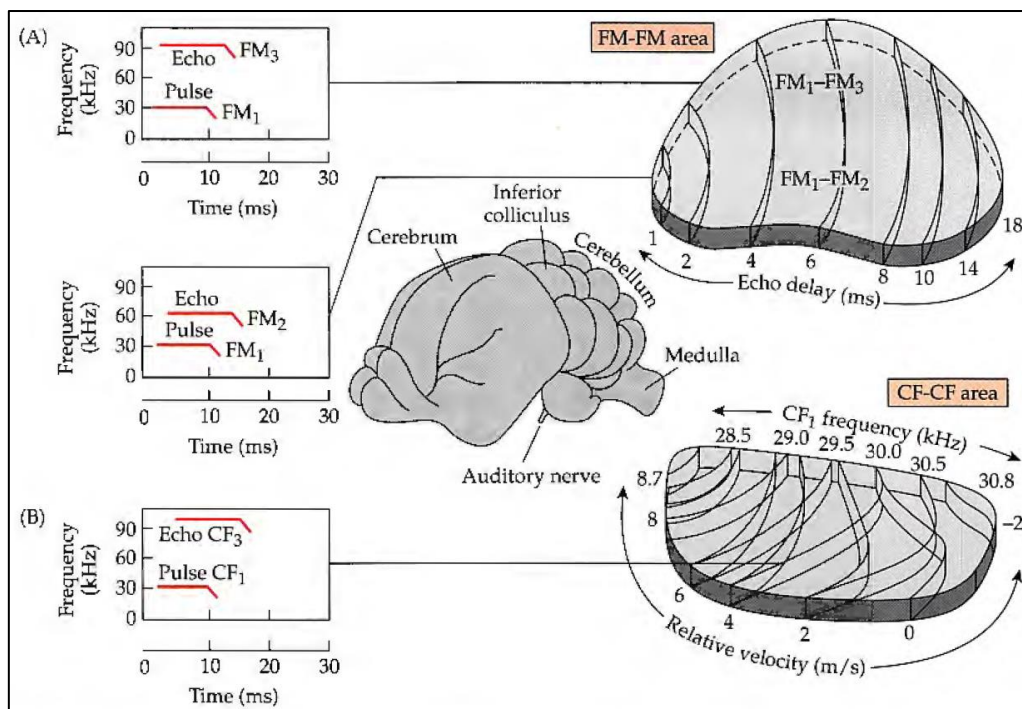
3.4.2. Donji kolikul

Donji kolikul (lat. *colliculus inferior*) je glavno središte srednjeg mozga za obradu slušnih informacija. Neuronima ove slušne strukture kodiraju vremenski interval između odaslanih ultrazvučnih signala i povratnog odjeka. Karakterizira ih izrazito fiksno vrijeme odaziva gdje se svaki odgovor na podražaj sastoji od jednog do najviše dva akcijska potencijala. Ovakav je fazni odgovor iznimno važan za kodiranje kratkih, uzastopno-ponavljajućih pulsova.

Posebne značajke neurona donjeg kolikula posljedica su precizne „ugodnosti“ na samo jednu specifičnu frekvenciju unutar širokopojasnog FM signala i vrlo nizak prag za „okidanje“ akcijskog potencijala. Takva sposobnost, precizno se „ograničiti“ na samo jednu specifičnu frekvenciju ultrazvučnog signala i povratnog odjeka, čini kolikularne neurone koderima bez premca za vremenske zadržke u odnosu *odaslani puls – povratna jeka* i neprikosnovenim čimbenikom utvrđivanja informacije o udaljenosti (Carew 2000).

3.4.3. Slušni korteks

Nakon što su slušni signali odaslanih ultrazvukova i povratnih odjeka analizirani u nižim slušnim procesnim centrima, šalju se u slušni korteks. Tamo se udružuju u izdvojene regije kako bi kodirali pojedine parametre neophodne za ehokaciju. Različiti procesni zadaci razdijeljeni su između nekoliko anatomski jasno izraženih područja slušnog korteksa šišmiša. Analizirat ćemo tri takva područja i izuzetnu informaciju koju kodiraju (Slika 4.) (Carew 2000).



Slika 4. Područja slušnog korteksa šišmiša specijalizirana za eholo-kaciju. (A) FM-FM područje sadrži neurone koji reagiraju na jedinstvene kombinacije FM komponenti iz odnosa *odaslani puls – povratna jeka*. Ove stanice specijalizirano kodiraju informacije o udaljenosti. (B) CF-CF područje kodira informacije o brzini. Neuroni ovog područja su najosjetljiviji za jedinstvene kombinacije CF komponente iz odnosa *odaslani puls – povratna jeka* (Carew 2000).

FM-FM PODRUČJE ZA KODIRANJE UDALJENOSTI.

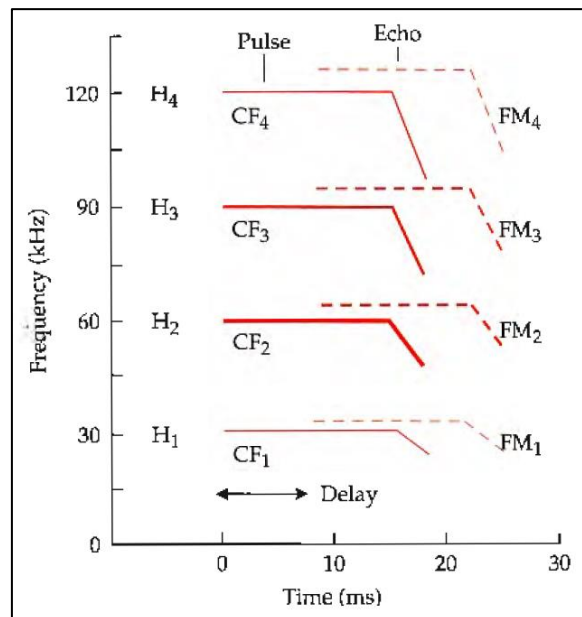
FM-FM neuroni uspoređuju temeljni harmonik odaslaniog signala (FM_1) s višim harmonicima povratne jeka (FM_2 , FM_3 ili FM_4) (Slika 5.). Svaki je neuron „ugoden“ ne samo za pojedini harmonik povratne jeka, nego i za specifičnu amplitudu, sugerirajući kako ovi neuroni kodiraju za metu određene veličine i na određenoj udaljenosti.

CF-CF PODRUČJE ZA KODIRANJE BRZINE.

Razlikujemo dva tipa CF-CF neurona: CF_1 - CF_2 i CF_1 - CF_3 . Na primjeru šišmiša roda *Pteronotus*, ovi neuroni vrlo dobro reagiraju na kombinaciju tona od 30 kHz (CF_1) s onim od 61 kHz (CF_2) ili 92 kHz (CF_3) (Slika 5.). CF-CF neuroni prvenstveno kodiraju informacije o brzini.

DSCF PODRUČJE ZA KODIRANJE DOPPLEROVOG POMAKA.

Najveća kortikalna regija, DSCF područje, zauzima gotovo 30% čitavog primarnog slušnog korteksa. Sadrži neurone koji najbolje reagiraju u krajnje uskom frekvencijskom opsegu. Na primjeru šišmiša roda *Pteronotus*, to iznosi između 60,6 i 62,2 kHz. Oni kodiraju samo za određene frekvencije i amplitude povratnih odjeka, posebno za CF₂ signale „obrađene“ Dopplerovim pomakom u frekvenciji zvuka (Slika 5.). DSCF neuroni doprinose iznimnoj osjetljivosti razlikovanja frekvencija i amplituda.



Slika 5. Sastavnice eholozijskog signala šišmiša roda *Pteronotus*. Njegov ultrazvučni „krik“ sadrži četiri harmonika (H₁ – H₄). Odašani pulsovi predstavljani su punim linijama, a povratni odjeci isprekidanim. Debljina linija ukazuje na relativnu glasnoću svakog pojedinog harmonika. Drugi harmonik (oko 60 kHz) je najglasniji, a prvi (temeljni harmonik) najtiši (Carew 2000).

Analiza kortikalnih regija pokazuje kako šišmišev slušni korteks sadrži čitavu lozu visoko organiziranih mapa gdje svaka kodira različiti aspekt interakcije *odašani puls – povratna jeka*. Ova zbirka mapa daje „atlas“ koji šišmiša opskrbljuje izvanrednom sposobnošću obrađivanja složenih slušnih informacija (Carew 2000).

4. INTERFERENCIJE EHOLOKACIJSKIH SIGNALA

Komunikacijski su signali u životinjskom svijetu podložni interferenciji – ometanju od strane pripadnika iste ili različite vrste. U intraspecijskim se odnosima obično javljaju prilikom kompeticije za hranu, a u interspecijskima najčešće u svojstvu obrane od predatora (Conner i Corcoran 2012).

4.1. Intraspecijske interferencije

Koliko aktivni osjetilni sustav ehlokacije omogućuje šišmišima dominantno noćno iskorištavanje staništa gdje je osjetilo vida neefikasno, toliko je podložan ometanju od strane pripadnika iste vrste prilikom kompeticije za hranu. Ovakav je intraspecijski odnos otkriven kod šišmiša *Tadarida brasiliensis* koji u realnom vremenu dinamički modulira frekvenciju i trajanje svoje odaslane ultrazvučne FM komponente ovisno o trajanju kompeticijskog interferencijskog signala (Corcoran i Conner 2014).

4.2. Interspecijske interferencije

Odnos šišmiša i kukaca predstavlja model razumijevanja ekologije, ponašanja životinja i neurofiziologije između predatora i plijena. Njihove interakcije sežu gotovo 50 milijuna godina u prošlost. Taj je period iznjedrio brojne jedinstvene prilagodbe na obje strane i dokazuje kako koevolucija u svrhu očuvanja ekološke ravnoteže, podjednako „nagrađuje“ vrste u vječnoj interakciji (Conner i Corcoran 2012).

Tigrasti moljac (*Bertholdia trigona*), jedina je životinja u prirodi poznata kako se od svog predatora, velikog smeđeg šišmiša (*Eptesicus fuscus*), brani ometanjem njegovog biosonara. Uspješno izbjegava napade šišmiša koji za lov koriste ehlokacijske signale u rasponu 30 – 50 kHz. To čini ispuštanjem ultrazvučnih „klikova“ koji narušavaju šišmiševu preciznost određivanja udaljenosti do plijena. S obzirom na činjenicu da su moljci gluhi, nemaju mogućnost dinamički modulirati frekvenciju i trajanje ometajućeg zvuka koji stvaraju pa efikasnost njihove obrane čini ovu iznimnu evolucijsku prilagodbu impresivnom (Corcoran i Conner 2012, Corcoran i sur. 2011).

5. TEHNOLOGIJA INSPIRIRANA BIOSONAROM

Tehnologija inspirirana biosonarom podrazumijeva konstrukciju uređaja temeljenih na sustavima sonara kakve nalazimo u prirodi. U životinjskome svijetu, najodvedenije eholokacijske sustave (biosonare) nalazimo među sisavcima. Šišmiši podreda *Microchiroptera* eholociraju u zraku, a pojedini kitovi zubani (pliskavice *Phocoenidae* i oceanski dupini *Delphinidae*) u vodi (Müller i Kuc 2007, Randall i sur. 1997).

Iako konstrukcija tehnoloških uređaja inspiriranih biosonarom seže gotovo 90 godina u prošlost, brojne su prepreke ograničavajući čimbenik ostvarenja punog potencijala ovog područja. Očituju se u objektivnim poteškoćama prilagodbe energije, lokomocije i obrade informacija između bioloških i ljudski-konstruiranih eholokacijskih sustava. Tamo gdje trenutni tehnološki dosezi ograničavaju utjecaj na samo nekoliko parametara, šišmiši primjerice imaju nebrojene stupnjeve slobode na svim biološkim razinama. Subjektivni problemi podrazumijevaju nedovoljnu suradnju biologa i inženjera. Naime, konstrukcija biosonara je iznimno interdisciplinarno zahtjevna. Uključuje ekologe i neuroznanstvenike iz biološke zajednice te akustičare, inženjere elektrotehnike, računarstva i robotike s područja tehničkih znanosti (Müller i Kuc 2007).

Primjena tehnologije inspirirane biosonarom je dobro poznata u medicini (ultrazvuk), a mogućnosti proširenja na ostala područja nebrojene. Automobili s autonomnim robotima za pomoć pri vožnji i parkiranju, invalidska kolica koja korisnicima pomažu manevrirati i izbjeći sudare, „pametne sobe“ koje razumijevaju položaj osoba u prostoru, njihove potrebe i tome se prilagođavaju te eholokacijski sistemi kao pomoćni osjetilni sustavi za slijepce, samo su neke od ideja koje čekaju svoju realizaciju (Müller i Kuc 2007).

Iako je ponekad teško pomiriti ciljeve i premostiti ograničenja pod kojima se oni žele postići, svakodnevni napredak računalne tehnologije i eksperimentalnih istraživanja, kreira nam optimizam kako će sinergistički nastrojene znanstvene skupine ispitati sve mogućnosti primjene biosonara za unaprijediti našu sadašnjost i budućnost (Müller i Kuc 2007).

6. LITERATURA

Carew TJ, 2000. Echolocation in Bats. U: Behavioral Neurobiology: The Cellular Organization of Natural Behavior. Carew, TJ, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, str. 35-58.

Conner WE i Corcoran AJ, 2012. Sound Strategies: The 65-Million-Year-Old Battle Between Bats and Insects. *The Annual Review of Entomology* **57**, 21-39.

Corcoran AJ i Conner WE, 2014. Bats jamming bats: Food competition through sonar interference. *Science* **346**, 745-747.

Corcoran AJ i Conner WE, 2012. Sonar jamming in the field: effectiveness and behavior of a unique prey defense. *The Journal of Experimental Biology* **215**, 4278-4287.

Corcoran AJ, Barber JR, Hristov NI i Conner WE, 2011. How do tiger moths jam bat sonar? *The Journal of Experimental Biology* **214**, 2416-2425.

Hill RW, Wyse GA i Anderson M, 2012. Sensory Processes. U: Animal Physiology, Third Edition. Hill RW, Wyse GA i Anderson M, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, str. 366-373.

Müller R i Kuc R, 2007. Biosonar-inspired technology: goals, challenges and insights. *Bioinspiration & Biomimetics* **2**, 146-161.

Randall D, Burggren W i French K, 1997. Echolocation. U: Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations, Fourth Edition. Randall D, Burggren W i French K, W. H. Freeman and Company, New York, New York, str. 428-429.

Teeling EC, Springer MS, Madsen O, Bates P, O'Brien SJ i Murphy WJ, 2005. A Molecular Phylogeny for Bats Illuminates Biogeography and the Fossil Record. *Science* **307**, 580-584.

www.dzpz.hr/dokumenti_upload/20110315/dzpz201103151111180.pdf

www.planet-mammiferes.org/drupal/en/node/80?Nb=13 (Pristupljeno: 5.9.2017.)

7. SAŽETAK

Šišmiši (*Chiroptera*) su jedina skupina sisavaca koja posjeduje sposobnost aktivnog leta, karakteristike koju dijele još s pticama te mnogim beskralježnjacima. Druga su najbrojnija skupina unutar razreda sisavci (*Mammalia*). Rasprostranjeni su po čitavom svijetu, osim u polarnim područjima Arktika i Antarktika. Tradicionalno se dijele na dva podreda: *Megachiroptera* i *Microchiroptera*.

U samoj orijentaciji u prostoru, podred *Microchiroptera* se oslanja na sposobnost eholokacije (mehanizam odašiljanja i detekcije zvučnih valova visoke frekvencije) zbog čega su razvili niz evolucijskih prilagodbi koje se očituju u njihovoj morfologiji i fiziologiji. Osim za orijentaciju, šišmiši koriste mehanizam eholokacije kako bi uspješno uhvatili plijen. Te su prilagodbe vidljive u neurofiziologiji slanja i primanja različitih vrsta ultrazvučnih signala i preciznoj analizi istih.

Tema ovog rada je ukratko opisati te prilagodbe i njihov učinak na ponašanje šišmiša te navesti moguće tehnološke primjene eholokacije, ponajprije u medicinske svrhe i automobilske industriji.

8. SUMMARY

Bats (order of *Chiroptera*) are the only group of mammals that possess the ability of active flight, a characteristic shared with birds and multiple invertebrate species. They are the second most numerous group within the class of *Mammalia*. They are widespread throughout the world, except in the polar regions of Arctic and Antarctic. Traditionally, they are divided into two suborders: *Megachiroptera* and *Microchiroptera*.

In the spatial orientation, *Microchiroptera* rely on the ability of echolocation (a mechanism of transmitting and detecting high-frequency sound waves) which is why they evolved a series of evolutionary adaptations that are manifested in their morphology and physiology. Apart from the orientation, bats use echolocation to successfully catch prey. These adjustments are visible in the neurophysiology of sending and receiving different types of ultrasonic signals and their precise analysis.

The main goal of this review is to briefly describe these adjustments and their effects on bats behavior and to indicate possible technological applications of echolocation, primarily for medical purposes and the automotive industry.