Eholokacija u viših kralježnjaka

Konjević, Matea

Undergraduate thesis / Završni rad

2009

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:346666

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-20**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet , biološki odsjek

Eholokacija u viših kralježnjaka

Echolocation in higer vertebrates

Matea Konjević

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate study of biology)

Mentor: prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1. Uvod 1

2. Osnovno o eholokaciji 2

3. Eholokacija kod šišmiša 4

3.1. Evolucija eholokacije kod šišmiša 8

4. Eholokacija kod kitova 9

5. Eholokacija kod rovki 14

5. Eholokacija kod ptica 15

5.1. Evolucija eholokacije kod čiopa 16

6. Literatura 19

7. Sažetak 20

8. Summary 20

1. Uvod

Eholokacija (također poznata i kao biosonar) je biološki sonar koji koriste viši kralježnjaci, a to su dupini, neki kitovi i rovke, većina šišmiša te nekoliko vrsta ptica. Te životinje emitiraju zvučne valove u okoliš i primaju jeku koja se odbija od različitih objekata u okolišu. Uspoređujući odlazni signal i povratnu jeku (koja je modificirani oblik signala) mozak stvara sliku okoline. Koriste ju kako bi identificirali objekte i odredili njihovu udaljenost. Eholokacija kod većine vrsta služi za snalaženje u okolini te pronalazak plijena u različitim staništima (www.wikipedia.org/wiki/ Animal_echolocation).

Prvi dokazi o postojanju eholokacije su pronađeni kod šišmiša. Lazaro Spallanzani je davne 1973. pokusom pokazao da će šišmiš prije koristiti zvučnu nego vizualnu percepciju pri izbjegavanju prepreka i hranjenju. Nekoliko godina kasnije Louis Jurine je pokazao da šišmiši ne mogu izbjegavati prepreke ako im se uši napune voskom čime je pokazao da sluh igra važnu ulogu u njihovoj orijentaciji. Tek 1940. Donald Griffin je prvi uvjerljivo dokazao njeno postojanje kod šišmiša, on se smatra ocem eholokacije. U današnje vrijeme istraživanja pretpostavljaju da 18% svih poznatih vrsta sisavaca vjerojatno koriste eholokaciju kao primaran ili sekundaran način u otkrivanju svog okruženja (Vaughan i sur. 2000.).

2. Osnovno o eholokaciji

Kako postoje vrste koje se služe eholokacijom u vodi i u zraku moramo biti svjesni da zvuk vodom putuje 4 puta brže, da je intenzitet signala veći u vodi i da se zvuk u vodi manje rasipa (intenzitet ostaje jači). Na temelju toga se da zaključiti da će sisavac koji se koristi eholokacijom u vodi primiti informacije jeke brže, potrošiti manje energije za proizvodnju signala i poslati signal dalje nego onaj u zraku.

Glavna komplikacija za kopnene eholokatore je ta što temperatura i vlaga snažno utječu na sposobnost širenja zvuka zrakom. Kako je zrak relativno slab vodič zvuka visok intenzitet signala je izrazito bitan. Istraživanja su pokazala da se više frekvencije u zraku brže smanjuju nego one niže. To je jedan od razloga zašto kopneni sisavci koriste više frekvencijske eholokacijske klikove. Dok je najveća izmjerena udaljenost eholokacije u zraku oko 100 metara u vodi ona iznosi i do 1500 metara (prilagođeno iz Pough 2005.).

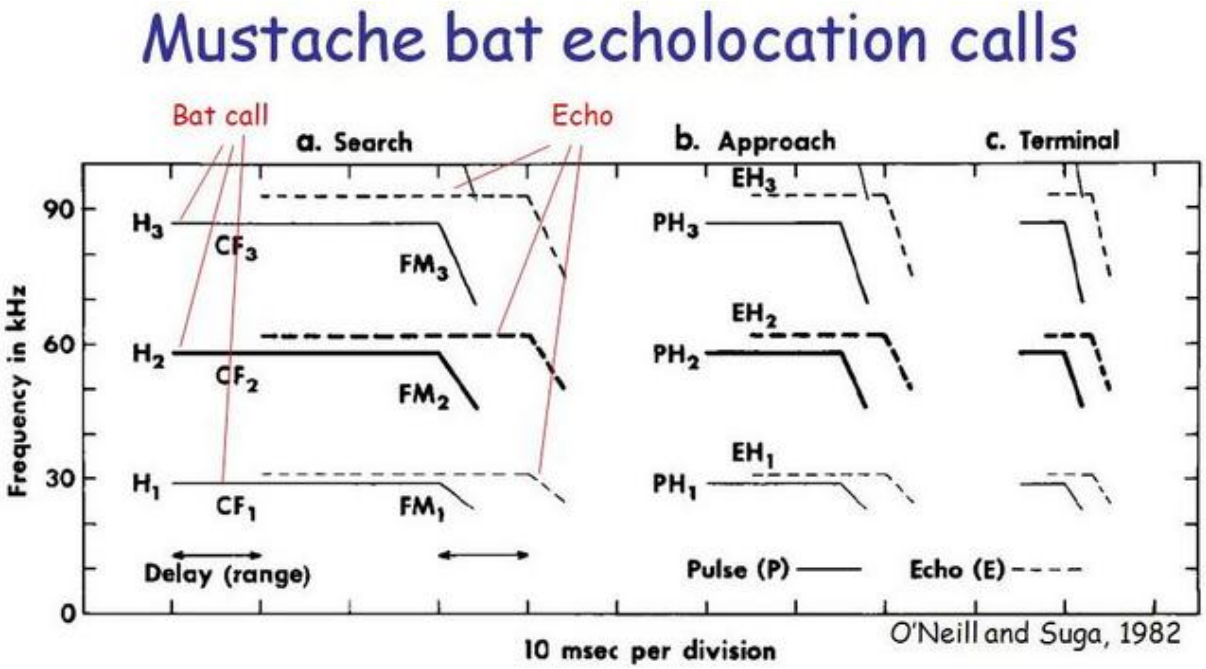
Eholokacija kod kopnenih sisavaca je vjerojatno evoluirala iz međusobnih komunikacijskih poziva i prvo postala sredstvo za pronalaženje predmeta u tamnim i nepredvidljivim osvjetljenjima. To objašnjava ulogu eholokacije kod rovki. Kod kitova zubana ona služi za snalaženje u prostoru i kod nekih za lociranje i lov plijena. Periodično povećavanje frekvencije klikova kod ulješure je vjerojatno povezano s lovom plijena. No kod šišmiša nije sasvim sigurna važnost eholokacije. Kod microchiroptera eholokacija ima glavnu ulogu u njihovom životu jer tako nalaze kukce kojima se hrane.

Sisavci proizvode 2 tipa eholokacijskih poziva. Kitovi zubani proizvode klikove u nazalnom putu, 2 vrste šišmiša koje pripadaju redu Megachiroptera proizvode klikove jezikom dok šišmiši reda Microchiroptera i rovke to proizvode grkljanom. Kod ptica oni nastaju u pjevalu i mehanizam je potpuno drukčiji.

Klikovi se mogu opisati vremenski (trajanje i ponavljanje), frekvencijom (period) i intenzitetom (izražavanje jačine signala). Eholokacijski klikovi su kratki pulsevi zvuka koji variraju u trajanju od 0,25 milisekundi do 100 milisekundi. Traju različito dugo kod različitih vrsta čak i kod pojedine jedinke ovisno o aktivnosti. Eholokacijski signali su kod većine vrsta ultrazvučni što znači iznad područja koje ljudsko uho može čuti. Točnije iznad 20 kHz (1 kHz je jednak 1000 ciklusa u sekundi) no postoje i oni niži koje ljudsko uho može čuti kao kod nekih šišmiša i kitova zubana. Također eholokacija ne ovisi samo o ultrazvuku. Mnogi klikovi su kompleksni i sastoje se od osnovne frekvencije i nekoliko harmonija (frekvencije koja je sastavljena od više osnovnih frekvencija).

Visoko frekvencijski pulsevi zvuka su pogodniji u korištenju eholokacije jer objekti iz okoline

koji su veličine jedne valne duljine dobro reflektiraju zvuk. Npr. pri frekvenciji od 30 kHz valna duljina je oko 11 milimetara. Otprilike jednaka duljini noćnog leptira ili manje ribe. Dok nisko frekvencijski pulsevi imaju dugačke valne duljine . Loša strana visokih valnih duljina je da su brzo apsorbirane od strane atmosfere i zato imaju ograničenu udaljenost djelovanja za razliku od nižih valnih duljina no u vodi je to prednost.



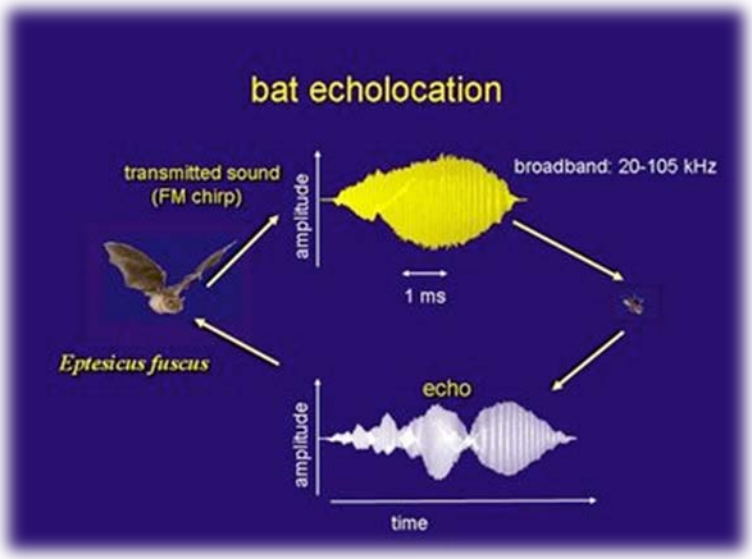
Slika 1. Različite frekvencije iste jedinke različitih vremenskih intervala (http://bbs.stardestroyer.net/viewtopic.php?f=5&t=124050&view=next)

Osim frekvencije klikovi variraju u jačini zvuka koja se izražava u decibelima (dB). Pa tako postoje glasne i tihe vrste kako ih nazivaju, to se posebice ističe kod šišmiša.

Eholokacijski signali se razlikuju po širini frekvencijskog područja i informaciji koju pružaju. Tako postoje oni užeg područja koji se zovu signali stalne frekvencije i oni šireg područja koji se zovu frekvencijski modulirani signali. Tako se prvi koriste za otkrivanje plijena, ali ne i za njegov detaljan položaj dok ovi drugi služi više za lov i detaljniji položaj (Sl.1.). Te razlike su najbolje uočljive kod različitih vrsta šišmiša. No postoje ograničenja kod nekih vrsta te su manji predmeti (10 milimetara u promjeru) uočljivi eholokacijom tek na 5 metara (Vaughan i sur. 2000.).

3. Eholokacija kod šišmiša

Šišmiši su bili prvi kralježnjaci kod kojih je eholokacija pronađena i zbog toga je kod njih ona i najviše istražena i gotovo da i nema više nepoznanice o njoj. Kako su to životinje koje su aktivne noću morali su pronaći način kako se u toj tami lakše snaći pa su pribjegli eholokaciji. Koriste ju za komunikaciju kao i za orijentaciju i lokaciju plijena. U pravilu se većina Macrochiroptera oslanja na vid i njuh kod traženja hrane dok su Microchiroptera ti koji se neprestano služe eholokacijom. Osim što različite vrste koriste drukčije frekvencije čak i pojedine jedinke ne koriste uvijek istu frekvenciju. A osim toga i kod istih vrsta znaju biti vidljive razlike između mužjaka i ženke. Tako npr. mužjaci vrste *Euderma maculatum* koriste nižu frekvenciju te duži interval između signala. Također kad je više različitih vrsta unutar nekog područja uočene su promjene u frekvencijama kako bi znali točno čiji je signal odnosno povratna jeka njihov (Sl.2.). Ili kad je jedinka sama i kad se nalazi u grupi. To isto vrijedi i za kitove zubane. No bez obzira na to postoje signali koji su kod pojedinih jedinki prepoznatljivi poput potpisa. To je osnova za prepoznavanje majke i mladog kod većine vrsta.



Slika 2. Odlazni signal i dolazna jeka
(http://www.scholarpedia.org/article/Echolocation_in_bats)

Eholokacijski signali kod šišmiša se odašilju ili kroz usta (oralni tipovi) ili nos (nazalni tipovi). Većina Microchiroptera su oralni tipovi. Glavna razlika između ova dva tipa je u građi lubanje. Lubanja oralnih tipova šišmiša je slična onoj koju ima većina kopnenih sisavaca dok je kod nazalnih tipova šišmiša prednji dio lubanje okrenut ventralno ispod područja gdje se

nalazi mozak. To rezultira položajem nosne šupljine na mjestu usne šupljine. Zbog toga šišmiši s oralnim tipom odašiljanja signala drže usta otvorena dok proizvode puls dok nazalni obično drže usta zatvorena. Također ovi prvi proizvode visoko zvučne pulseve dok nazalni mogu proizvoditi i nisko zvučne i oni se najčešće hrane voćem, nektarom ili malim životinjama.

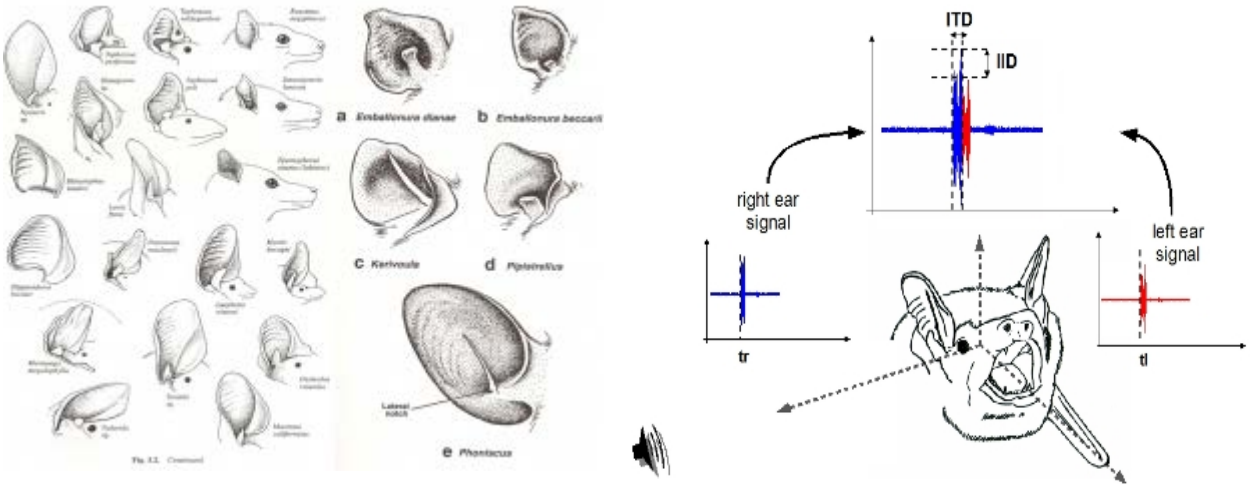
Postoje dvije vrste proizvodnje signala odnosno dva pristupa eholokaciji. Prvi se zove niski obavezni ciklus. Obavezni ciklus se izražava postotkom vremena koje je potrebno da se signal proizvede. U niskom obaveznom ciklusu šišmiš odašilje signale manje od 20 posto vremena, to znači manje od 200 milisekunda u 1 sekundi. Taj ciklus koristi dok se približava plijenu no kako ga namjerava napasti što mu je bliže mora skratiti signale i povećati ponavljanje kako bi bio siguran u poziciju plijena. To drastično povećanje u duljini signala proizvodi zujanje za vrijeme hranjenja. Osim tog postoji i visoki obavezni ciklus u kojem se signali odašilju više od 60 posto vremena. Šišmiši koji koriste ovakav pristup odašilju signale i primaju jeku istovremeno. Signale prepoznaju po konstantnim frekvencijskim dijelovima i na temelju toga odvajaju signal od jeke.

Kako bi smanjili čujnost vlastitih klikova svaki put kad ih odašilju šišmiši u svojem srednjem uhu imaju 2 mišića koji im pomažu reducirati vibracije koje dolaze iz vanjskog uha. Ti mišići se zovu tensor tympani i stapedius. Osim njih je također uočeno da mozak smanjuje jakost živčanih impulsa koji dolaze kao odgovor na proizvedeni impuls. Ta dva učinka zajedno smanjuju svaki zvuk za 40 posto. Također i mi ljudi imamo sličan mehanizam kad pričamo da ne čujemo same sebe izrazito glasno.
Njihovi pulsevi su visokog intenziteta i frekvencije i do iznad 150 kHz. Prisutnost buke pri visokim frekvencijama ih ometa no pri nižim frekvencijama to nije slučaj.

Neobični oblici lica koji se javljaju kod 4 porodice šišmiša također su jedna od prilagodbi na služenje eholokacijom. To su sljedeće porodice: Rhinolophidae (potkovnjaci), Nycteridae , Megadermatidae i Phyllostomidae (kopljonosci). Oni naime imaju strukturu sličnu potkovi oko nosnica koja im služi kao maleni megafon koji usmjerava uskopojasne signale u jednu zraku.

Uši kod šišmiša su visoko specijalizirane i uške se jako razlikuju od vrste do vrste (Sl.3.). Male su kod šišmiša koji lete brzo, a velike kod onih koji love kukce blizu zemlje ili vegetacije. Osim toga u Microchiroptera tragus, struktura koja sliči na oštricu, a nalazi se u vanjskom uhu igra važnu ulogu u lociranju zvuka. Naime smjer odkuda zvuk dolazi se može odrediti vertikalnom ili horizontalnom ravninom. Većina ga određuje vertikalnom i to tako da

kad zvuk dolazi djelomice se lomi o ušku pa u tragus te šišmiš na temelju toga može izračunati po vremenskom intervalu između zvuka i te jeke okomit smjer zvuka. Šišmiši s



Slika 3. Različiti oblici uški i tragusa kod šišmiša te primanje dolaznog signala (http://www.ttu-mbea.org/learn-about-bats/bat-anatomy/)

tragusom mogu razlikovati promjenu od 3 stupnja u kutu odvajajući predmete koji se nalaze udaljeni samo nekoliko milimetara. Istraživanja su pokazala da uška fokusira i pojačava zvuk te povećava područje slušanja. Također dok primaju jeku miču nepresteno naizmjence jedno pa drugo uho kako bi detektirali što točnije smjer odakle ona dolazi. Osim toga cijelo tijelo, glava i uši su usmjereni na što bolji položaj kako bi eholokacija bila što uspješnija.

Postoje tri teorije kako određuju udaljenost predmeta. Prva je da na temelju vremenske razlike u poslanom i reflektiranom signalu odrede udaljenost. Druga je da mjere glasnoću jeke pogotovo potkovnjaci koji imaju duge pulseve. Dok je treća pretpostavka da razliku u frekvenciji između poslanog i reflektiranog signala šišmiš prima kao zapis niskog pulsa.

Objekte u kretanju mogu odrediti prema dopplerovom efektu. To je pojava promjene u frekvenciji jeke od originalnog zvuka zbog kretanja jednog ili oba objekta (šišmiša i plijena).

Specifičnost kod šišmiša je njihova raznolikost u načinu lova i tipu prehrane koja je povezana s eholokacijom (Sl.4.). Naime porodice koje imaju iste strategije lova imaju i sličnu eholokaciju. Tako postoje šišmiši koji love na otvorenom, oni koji love na rubu staništa, u zatvorenom ili se hrane ribom. Sljedeće porodice : Molossidae, Embalonuridae i Vespertilionidae su lovci na otvorenom i hrane se kukcima. Većina ih se koristi dugačkim signalima niskih frekvencija te jakog intenziteta kako bi mogli obuhvatiti što veći područje traženja plijena. Ti signali imaju nižu valnu duljinu i nisko obavezni ciklus i prozvode ih u ustima. Kako koriste signale nižih frekvencija pretpostavlja se da se hrane većim insektima jer

su manji nevidljivi tim frekvencijama. Osim toga velika uška je podešena na glavnu frekvenciju pretražujućeg signala, imaju uska krila i izrazito su brzi i izdržljivi letači.

Za razliku od njih rubni lovci su neki iz sljedećih porodica : Mormoopidae, Phyllostomidae, Rhinolophidae i Vespertilionidae. Oni se koriste kratkim i snažnim signalima te kombinacijom dugih i kratkovalnih komponenta. Neki od njih povećavaju valnu duljinu dodavajući harmoniju dok drugi povećavaju područje frekvencije u kojem se signal kreće. Njihova krila su obično duga, s kratkim, zaobljenim krajem,imaju mala opterećenja i veliku preglednost. Traže plijen neprestano dok lete, a u zraku ne ostaju duže od 2 sata.

Osim ova dva tipa postoje i vrste koje pripadaju sljedećim porodicama : Emballonuridae, Nycteridae, Megadermatidae, Rhinolophidae, Phyllostomidae i Vespertilionidae, to su lovci u zatvorenim staništima. Najčešće tropskim šumama i između drveća. Oni su najraznolikija skupina po prehrani od beskralježnjaka do voća i nektara. Njihov let je spor i visoko zahtjevan za manevriranje. Krila su im zaobljena, imaju malo opterećenje krila i slab pregled okoline. Prilagođena su energetski izrazito zahtjevnom letu. Neke vrste su zbog toga pasivni lovci, čekaju dok se nešto ne pojavi i onda brzo kreću u lov. Većina ovih vrsta koristi kratke (manje od 2 milisekunde), dugovalne signale niskog

Slika 4. Svaka vrsta ima drukčiji oblik krila (http://www.art.com/products/p10018902-sa-i790233/bats.htm)

intenziteta (manje od 70dB). Takav signal stvara precizne informacije predmeta i meta iz bliže okoline. Međutim oni koji se hrane voćem više koriste miris kad se nađu u blizini nego eholokaciju kako bi pronašli hranu. Visoka frekvencija te uzastopni signali kod ovih šišmiša omogućuju detaljnu informaciju bliže okoline. Osim toga kod nekih je vrsta uočeno (koje se hrane neletećim plijenom,npr. žabama) da u prisutnosti slabog osvjetljenja koriste vid, a ne

eholokaciju. Većina su ih sakupljači pa takve vrste imaju velike uši kojima pojačavaju nisko frekvencijske zvukove (ispod 15 kHz) kao npr. šuškanje plijena u lišću.

Za razliku od svih prethodnih lovaca oni koji se hrane ribom kao npr. vrsta *Noctilio leporinus* lociraju svoj plijen prema mreškanju u vodi ili dok riba sjeće vodenu površinu. Oni koriste jednostavne jednoharmonične uzorke signala koji je jedinstven kod njih(preuzeto i prilagođeno Vaughan, 2000.).

3.1. Evolucija eholokacije kod šišmiša

U početku je postojala hipoteza da se eholokacija kod šišmiša javila kao posljedica međusobne komunikacije i to ponavljajućih zvukova. Prvo su međusobno komunicirali upotrebljavajući iste signale kojima su se prepoznavali, ali se i snalazili u prostoru izbjegavajući različite objekte, a kasnije su se ti signali razvili u napredne komunikacijske vještine koje im danas prvenstveno koriste za pronalazak i lov plijena.

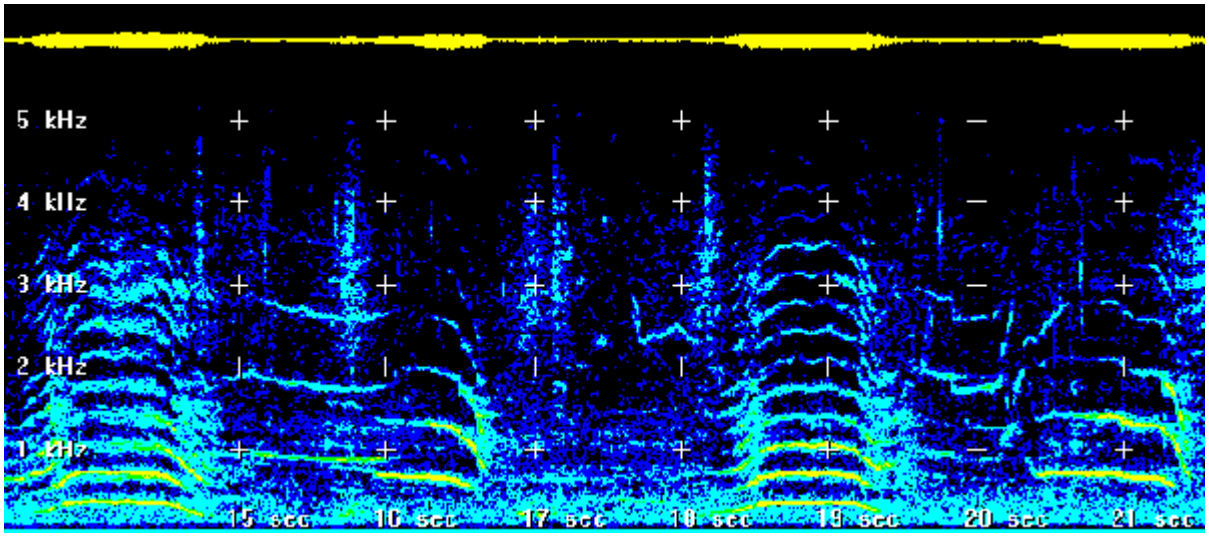
No danas neki autori smatraju da su preci šišmiša bili mali, noćni organizmi koji su proizvodili klikove niskih ciklusa (kratki signali odvojeni povratnom jekom s relativnom velikim intervalima između pojedinih). Ovi klikovi su primarno služili kao orijentacija životinjama dok su jedrili s jednog drveta na drugo. Kasnije su preci šišmiša zamijenili ove jednostavne orijentacijske klikove zvučnim signalima većeg intenziteta. Zvučni signali su povećali udaljenost na kojoj je insekt ili predmet mogao biti uočen. Smatraju da je tek nakon eholokacije omogućen let kakav je danas poznat kod šišmiša. Evolucija leta je vodila brzoj raznolikosti šišmiša u eocenu. Daljnji napredak u eholokaciji poput signala s visokim ciklusom i sposobnost samostišavanja tijekom emisije signala omogućila je šišmišima specijalizaciju za različite tipove prehrane.

Alternativna hipoteza predlaže da je zajednički predak i Microchiroptera i Macrochiroptera mogao letjeti, ali nije imao sposobnost eholokacije. Megachiroptera su se ranije odvojili i nezavisno evoluirali u manje naprednu formu eholokacije u nekoliko vrsta. Nalazi fosila kod *Icaronycteris* i *Palaeochiropteryx* su pokazali da su rani Microchiroptera već imali povećane hrskavične kosti i snažne grlene mišiće te povećanu pužnicu u unutrašnjem uhu što je tipično za moderne Microchiroptera. Ovi dijelovi ukazuju na to da je let evoluirao prije eholokacije kod Microchiroptera(Vaughan, 2000.).

4. Eholokacija kod kitova

Kako su se u davnoj prošlosti vratili s kopna natrag u more kitovi su se morali prilagoditi novim životnim uvjetima, a kao jedna od posljedica prilagodbe životu u vodi se javila eholokacija. Kao što šišmiši moraju izaći na kraj s tamom tako i kitovi moraju stalno primati informacije iz svoje okoline u kojoj je vidljivost vrlo slaba ako ne i nikakva. Neke vode imaju koncentracije otopljenih tvari tako visoke ili su toliko bogate planktonom da je vidljivost smanjena na samo nekoliko metara ako ne i centimetara. A neke vrste rone do tolikih dubina gdje više nema ni traga svjetlosti(Vaughan, 2000.).

Većina kitova zubana koristi eholokaciju za snalaženje u prostoru i hvatanje plijena. Dok kod kitova usana nije zapaženo da koriste eholokaciju u tom smislu kao što je to kod kitova zubana jer se hrane planktonom i nemaju aktivnu strategiju lova na plijen. No i jedni i drugi su razvili takve zvučne sposobnosti poput škripanja, cviljenja i piskutanja da su postali svakodnevni na sonarnim uređajima diljem svijeta. Grbavi kit je (*Megaptera novaeangliae)* poznat po pjesmama koje traju i do 35 minuta i koje ponavlja u vodi nakon boravka na površini. Za vrijeme sezone parenja ženke mogu čuti pjesmu i sa 185 kilometara udaljenosti. Pjesma se sastoji od 15 do 20 slogova u jednom dijelu (Sl.5.). Sastoji se od 6 tema, kako su ih podijelili. Prva se sastoji od nisko frekvencijskih jecaja i zvukova mup, druga od zvukova yup, treća od visoko frekvencijskih nota, četvrta od dugih nisko frekvencijskih jecaja i zvukova „iiiiii“ i „eeeee“ , peta od nisko frekvencijskog hrkanja i posljednja od zvuka poput plača na površini.



Slika 5. Trajanje i frekvencije pojedinih dijelova "pjesme" grbavog kita (http://www.dolphinear.com/library-humpback.htm)

Uočene su razlike u dijalekatima između pojedinaca, ali i grupa. Osim njih istraživanja su pokazala da kitovi perajari (*Balaenoptera* ***physalus***) koriste frekvenciju od samo 20 Hz i to signal u trajanju jedne sekunde svakih nekoliko minuta. Postavlja se pitanje još i danas zašto to rade jer tako niska frekvencija je korisna samo za velike udaljenosti, ali zašto bi prozvodili zvukove koje ne mogu čuti. Zasad odgovor još uvijek ne znamo. Pretpostavlja se da svi ti oblici zvukova imaju ulogu u međusobnoj komunikaciji (http://en.wikipedia.org/wiki/Whale_song).

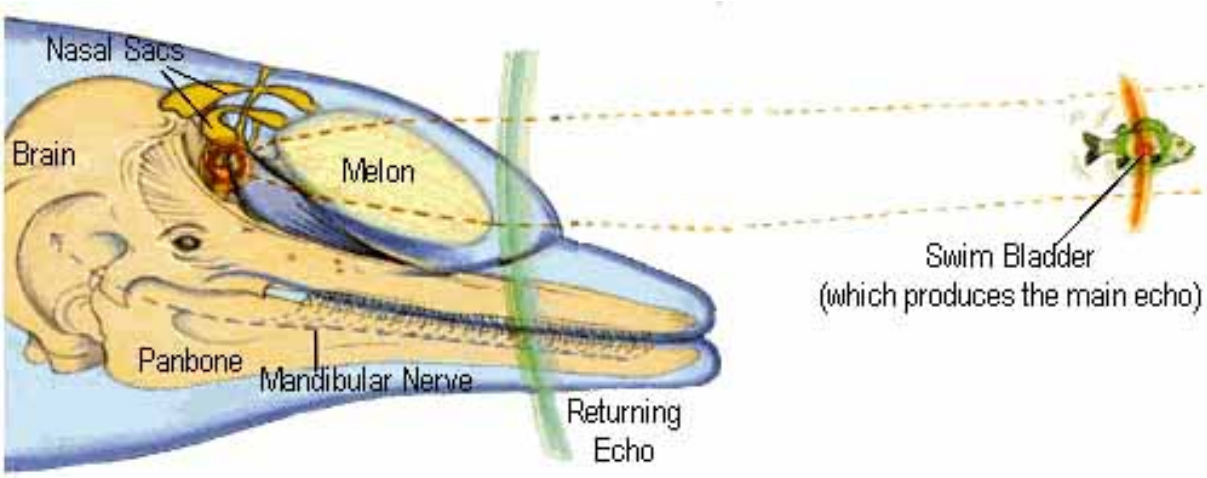
Emisija signala kod kitova zubana ima dva glavna tipa : uskopojasne kontinuirane zvukove koji se nazivaju zvižducima i koji se koriste za komunikaciju unutar iste vrste i širokopojasne klikove niske frekvencije koje koriste za eholokaciju. Niske frekvencije (0,25 do 1 kHz) koriste za općeniti pregled okoline, dok klikovima između 2 i 220 kHz određuju detalje. Energija zvuka se kroz vodu prenosi vrlo efikasno čineći sonar savršenim za morski okoliš.

Otkad su 1949. godine Schevill i Lawrence proučavali podvodne zvukove bijelog kita pokrenula su se istraživanja o komunikaciji kitova. Većina su ih rađena na dobrom dupinu (*Tursiops truncatus*). Oni imaju mogućnost proizvesti veliku raznolikost zvukova, ali od primarne važnosti za eholokaciju je niz klikova koje odašilju. Ljudsko uho ih može čuti, ali su skriveni širokim spektrom frekvencija. Brzina signala se povećava kako se približava meti isto kao i kod šišmiša. Ono što je specifično kod njih je da mogu razlikovati ribu od bilo čega drugog što ima isti oblik.

Najviša frekvencija koja je zabilježena kod divljih dobrih dupina je bila između 120 i 130 kHz iako je kod nekih jedinki zabilježena i 220kHz dok je ona kod jedinki u zatočeništvu bila tek 60 kHz. Smatraju da je to zbog interferencije jeke od akvarijskih zidova. Također je uočeno da buka u okolišu može utjecati na frekvenciju. Tako je kod orki uočena razlika od 20 do 110 kHz.

Mehanizam kako proizvode zvukove je još dosta neistražen. No novi sustavi skeniranja popur magnentske rezonance i drugih pomagala su omogućili istraživačima da isključe ždrijelo kao izvor eholokacijskih signala kod dupina. Jedan od razloga je i taj što bi na taj način morali trošiti zrak koji imaju u plućima koji im je ionako dragocjen u zaronima. Sva nova istraživanja potvrđuju pretpostavku da signali nastaju vibracijama u nosnim zračnim prostorima blizu nosnih poklopaca (Sl.6.). Ti zračni prostori se sastoje od serije mišićnih zalisaka i vrećica povezanih s dišnim otvorom. Mišići povezani s ovim zračnim vrećicama se kontrahiraju simultano s eholokacijskim klikovima. Istraživanja u kojima su korištene rendgenske snimke su pokazala da je za to možda zaslužan par malih, leđnih masnih izbočina

iza melona. Struktura podsjeća na usnice pa je dobila naziv *museu de signe* (majmunska usta). Ima ulogu u kontroli protoka zraka kroz sustav. Pretpostavka je da zrak pod pritiskom prolazi između te dvije izbočine i proizvodi zvuk kao i kod ljudi grkljan. Ovaj mehanizam je identičan i kod ulješura. Osim toga uloga melona u fokusiranju zvuka je isto slabo poznata. Pretpostavka je da se zvučni valovi koji se proizvedu u sustavu zračnih vrećica fokusiraju kroz melon. To je struktura masnog tkiva u obliku leće koja daje oblik prednjem dijelu glave kod mnogih kitova zubana. Analiza masne strukture je pokazala da možda služi kao zvučna leća koja fokusira izlaznu zvučnu energiju (prilagođeno iz Vaughan, 2000.).



Slika 6. Svi dijelovi glave uključeni u eholokaciju kod dupina (http://www.inkokomo.com/dolphin/echolocation.html)

Osim toga njihovo zubalo nije simetrično postavljeno i pretpostavlja se da je to zbog dolazne jeke jer ovisi s koje strane ona dolazi mogu odrediti smjer. Jeku primaju donjom čeljusti i to je primarni put kojim se zatim šalje signal do unutrašnjeg uha i zatim dalje do melona. A bočne signale mogu primati kroz masna tijela koja okružuju uši i imaju sličnu gustoću za zvuk kao i kosti (wikipedia.org/wiki/Animal_echolocation).

Ulješura (*Physeter catodon*) predstavlja zanimljiv slučaj eholokacije kod kitova zubana jer koristi jedinstven način u lovu koji je vjerojatno moguć zbog jeke. Klik ulješure se sastoji od serije pulseva. Traje između 10 i 20 milisekunda i može biti sastavljen od 9 odvojenih pulseva. Razlike su u trajanju od oko 2 do 0,1 milisekunde i vremenu između pulseva od 2 do 4 milisekunde. Klikovi se ponavljaju od jednog do 40 u sekundi. Pretpostavka je da ovakva svojstva nastaju od višestruke refleksije jednog klika između zračnih vrećica i ulješurine glave. Ako je ta pretpostavka točna, vrijeme između višestrukih pulseva bi trebalo biti proporcionalno duljini spermacet organa. Točan mehanizam

proizvodnje signala nije siguran, ali je sigurno da koriste eholokaciju kako bi lovili divovske lignje jer na dubini od 2000 metara nema svjetla. Izračunato je da ako koriste klikove brzine 0,5 do 1 u sekundi mogu opaziti plijen na 750 metara. Kad uoče plijen moraju povećati brzinu klikova kako bi dobili informaciju o poziciji plijena i njegovoj brzini. Također su došli do zaključka da brzo okidanje klikova zvuči kao škripanje što je jednako zvuku zujanja kod šišmiša kad isto rade dok precizno određuju poziciju plijena.

Neki manji kitovi koji nastanjuju zamućene vode imaju malene oči i ovise o eholokaciji. Najbolji primjer je slijepi riječni dupin (*Platanista gangetica*) koji nastanjuje mutne i tamne vode riječnih sustava Indije i Pakistana (Sl.7.). On pliva kontinuirano na jednoj strani testirajući dno jednom perajom i emitira klikove frekvencije i do 200 kHz čiju jeku koristi za upoznavanje okoline i traženje ribe. U zatočeništvu kontinuirano proizvodi seriju pulseva brzine od 20 do 50 u sekundi s frekvencijom između 15 i 60 kHz te imaju uočljivu sposobnost usmjeriti svoje pulseve u uzak snop. Istraživanjima je dokazano da je oblik glave zaslužan za tu sposobnost. Pulsevi se reflektiraju o udubljeni dio lubanje i fokusiraju kroz melon. Lubanja je određena velikim izbočinama čeljusnih kostiju. Kad je dupinova njuška

Slika 7. Gangeški riječni dupin (www.rapingmothernature.com/wp-content/gallery)

usmjerena 10 stupnjeva sa svake strane od prijemnika intenzitet pulseva upečatljivo pada,a najveći pad se očituje kad je kut veći od 40 stupnjeva. Pretpostavlja se da te kosti imaju ulogu poput kod šišmiša potkova na licu.

Svako uho kod kitova funkcionira kao zasebni hidrofon omogućujući životinji da odredi izvor zvuka prema razlici u vremenu do kojeg zvuk dođe do svakog zasebno. Kako je određivanje smjera zvuka od izrazite važnosti za kitove u eholokaciji tako se kod njih pojavilo nekoliko strukturalnih dijelova koji odjeljuju srednje i vanjsko uho od ostatka lubanje. Tympana bullae nije povezana s lubanjom ni kod jednog kita, a kod nekih je

odjeljenja vidljivim prostorom od susjednih kostiju lubanje. Odjeljena je prostranim sustavom zračnih sinusa jedinstvenih kod kitova. Ovi zračni prostori okružuju bullae-u i protežu se naprijed te je svaki sinus povezan eustahijevom cijevi sa šupljinom srednjeg uha. Sinusi su ispunjeni emulzijom ulja i sluzi, zapjenjeni zrakom i okruženi vlaknastim vezivnim tkivom i venskim sustavom. Ovi sinusi mogu zadržati zrak čak i kad je tlak 100 atmosfera odnosno viši od onog kakav je na dubinama na kojima kitovi rone. Pjena u sinusima očito tvori sloj oko bullae koji održava stalnu kvalitetu izoliranog i reflektiranog zvuka kroz veliki raspon tlaka.

Neki autori smatraju da neki kitovi uopće ne koriste sonar, kako aktivni (kao npr. šišmiši) tako ni pasivni (glasne objekte detektiraju bez proizvodnje zvuka). Do tog su zaključka došli zato što klikovi mogu upozoriti ribu na prisutnost dupina. Osim toga napravljen je pokus u kojem su oči dupina bile prekrivene i slušali su snimku s hidrofona koji se nalazio u bazenu i na kojoj nisu pronašli ništa. No bez obzira na to lov na ribu je uvijek bio 100 postotan. Ovo istraživanje potvrđuje pretpostavke drugih znanstvenika da koriste zvukove iz okoline kako bi si stvorili sliku na bližim udaljenostima. To pak otvara nov pogled na morske sisavce kojim bi oni mogli vidjeti svijet kroz zvukove (prilagođeno iz Vaughan, 2000.).

5. Eholokacija kod rovki

Kod nekih kukcojeda su otkriveni visoki povici koji zvuče poput cičanja dok istražuju nepoznato okružje ili objekte koji su kasnijim istraživanjima povezani s korištenjem eholokacije. Iako se to nikako ne može usporediti s naprednom eholokacijom kao kod šišmiša i dupina rovkama eholokacija uvelike pomaže u snalaženju u tamnom podzemlju u kojem žive. Nekoliko puta u pažljivo kontroliranim laboratorijskim istraživanjima potvrđeno je da 3 vrste roda *Sorex (S. araneus, S. palustris, S. vagrans)* koriste eholokaciju (Sl.8.). Rovke su bile stavljene u potpuno zamračenu i zvučno izoliranu kutiju te se nisu mogle osloniti na osjet vida, sluha ni mirisa. Oko njih su se nalazile otvorene i zatvorene cijevi kojima su se mogle kretati dalje. Ultrazvučnim detektorom su otkriveni impulsi koje su proizvodile dok su se nakon nekog vremena kretale prema otvorenim cijevima. Njihova frekvencija je bila između 30 i 60 kHz, a trajali su između 5 i 33 milisekunde. Nisu bile u mogućnosti napraviti to isto kad su im uši bile prekrivene. Ovo istraživanje je ponavljano više puta i svaki je put ishod bio jednak što je potvrdilo pretpostavku o korištenju eholokacije kod ovih vrsta.

Srodna kratkorepa rovka istočnog dijela Sjedinjenih Američkih Država *Blarina brevicauda* stvara slične pulseve. Iako se još točno ne zna kakav je detaljan mehanizam nastanka sva istraživanja su pokazala da pulseve proizvode u grlu. Sigurni su u to da eholokaciju uglavnom koriste za istraživanje okoline u kojoj žive nego za traženje hrane (Gould,Science).

Kasnijim istraživanjima je potvrđeno da se porodica Tenrecidae s Madagaskara također koristi eholokacijom. Ovi primitivni kukcojedi proizvode pulseve tako što kliknu jezikom, a jačine su od 5 do 17 kHz što znači da ih ljudsko uho može čuti. Osim njih nedavno je otkriveno da porodica Solenodontidae koju danas čine samo dvije vrste kao oblik glasanja ispuštaju klikove visoke frekvencije slične onima kod roda *Sorex*. Oni se smatraju najstarijim oblikom eholokacije (Vaughan,Ryan i Czaplewski, 2000).

Slika 8. Šumska rovka

(http://www.natuurbeleving.be/media/Bosspitsmuis_Sorex-araneus.jpg)

5. Eholokacija kod ptica

Samo dva roda ptica koriste eholokaciju za snalaženje u prostoru i to puno primitivniji oblik za razliku od onih koje koriste šišmiši i dupini. To su špiljske čiope jugoistočne Azije koje pripadaju rodu *Aerodramus* te jedna vrsta iz porodice Steatornithidae *Steatornis caripensis* zvana guacharo ili uljna ptica (oilbird). Obitava samo na području sjevera Južne Amerike (www.wikipedia.org/wiki/Animal_echolocation). Špiljske čiope (Sl.9.) koriste eholokaciju kako bi pronašle put prema izlazu iz špilje ili svoje gnijezdo unutar špilje jer nastanjuju uglavnom špilje stjenovitih litica. Kako su dnevni insektivori ne koriste ju za lov, ali je uočena upotreba i tijekom dana, pretpostavlja se zbog

Slika 9. Špiljska čiopa (http://1.bp.blogspot.com)

međusobne komunikacije. Kako eholociraju pri frekvencijama koju mogu čuti i ljudi u najboljem slučaju eholokacija kod špiljskih čiopa je funkcionalna kao jedna desetina ultrazvučnog sonara kod šišmiša.

Uočena je razlika u ispuštanju klikova dok izlaze iz špilje i dok su u potrazi za gnijezdom. Kad izlaze iz špilje emitiraju 2 kratka, istraživačka klika u trajanju od jedne milisekunde unutar frekvencijskog područja koje čuju i ljudi (2 do 8 kHz). Prvi je najčešće niže amplitude i kraćeg trajanja nego drugi. Ti klikovi su odvojeni kratkom pauzom od nekoliko milisekundi (B. Gill,1994). Dok drugi autori smatraju da emitiraju do oko 20 klikova u sekundi, frekvencije između 4 i 5 kHz. Duljina pauze ovisi koliko svjetla ima u špilji. Što je špilja tamnija pauza je kraća, jer ptica teže uočava prepreke pa odašilje više brzih klikova. Također je uočeno da što je ptica bliže izlazu iz špilje pauza se produljuje. Slično ponašanje je uočeno i kod šišmiša i dupina dok se približavaju željenom objektu, iako špiljske čiope ne koriste ultrazvuk kao što to čine šišmiši. Kad traže gnijezdo ispuštaju seriju slabih klikova vjerojatno kako bi upozorile druge ptice koje se nalaze na njihovom putu

(www.wikipedia.org/wiki/swiftlet). Rezultati istraživanja su pokazali kako svaka jedinka ima različitu duljinu u trajanju između klikova i kako amplitude oba klika iste jedinke nisu jednake što ukazuje na sličnost eholokacije kod dupina,ali i šišmiša.

Promatrane su čiope koje nose grančice u kljunu i one koje ih drže nogama i primijećeno je da se prve ne koriste eholokacijom što je bio prvi trag odakle ona potječe. Sumnjalo se na jezik ili sam početak grkljana, no istraživanje je pokazalo da klikovi nastaju u pjevalu i da bi izašli van potrebna je struja zraka koja njime prolazi. Prvi klik nastaje tako što kontrakcija sternotrahelanih mišića potiskuje pjevalo prema stražnjem dijelu dušnika i omogućuje prvom poluprstenu u dušniku da se okrene prema unutra. To omogućuje da se vanjska timpanalna membrana približi unutarnjoj te promjeni tlak i time potiče vanjsku membranu na vibriranje. To je prvi klik. Tijekom pauze između klikova pjevalo je zatvoreno. Drugi klik nastaje tako što se vanjska i unutarnja membrana odvajaju što omogućuje zraku da izađe van i da se tlak u pjevalu izjednači. Drugi klik završava tako što se vanjska timpanalna membrana vraća u početnu poziciju (Suthers i Hector, 1982).

5.1. Evolucija eholokacije kod čiopa

Tijekom istraživanja je uočeno da neke vrste ispuštaju samo jedan klik, to su *Aerodramus sawtelli* i *Aerodramus maximus*. Smatra se da ga koriste kako bi spriječile preklapanje zvukova tijekom eholokacije. Osim toga prva vrsta se uopće ne gnijezdi u špiljama pa eholokaciju koristi samo za vrijeme lova. Na temelju tih istraživanja i koristeći metode usporedbe DNA sekvenci različitih vrsta čiopa došlo se do zaključka da su čiope evolucijski došle različitim putevima do primjene eholokacije koja se zatim održala kod vrsta koje su ju počele primjenjivati kako bi se lakše snalazile u prostoru u kojem žive.

Danas postoje 3 prihvaćene pretpostavke kako je eholokacija evoluirala unutar roda *Aerodramus.* Prva tvrdi da se eholokacija pojavila kod prvotnih predaka čiopa, a zatim nestala kod rodova koji danas ne koriste eholokaciju. Druga kaže da je eholokacija evoluirala odvojeno više puta u prošlosti dok je treća kombinacija prve dvije.

Nekoliko funkcionalnih podjedinica (poput mišića za pjevanje i dijelova u mozgu) je potrebno da bi se stvorio eholokacijski sustav. Starija istraživanja su pokazala da je vjerojatniji gubitak jedne od tih podjedinica nego steći sva svojstva koja su potrebna za eholokaciju. Dok današnja predlažu da su eholokacijske podjedinice uglavnom smještene u središnjem živčanom sustavu dok su podjedinice odgovorne za pjev već bile prisutne i sposobne za upotrebu prije nego je eholokacija evoluirala. Ovo istraživanje podupire drugu

hipotezu o neovisnoj evoluciji eholokacije u roda Aerodramus (www.wikipedia.org/wiki/swiftlet).

Za razliku od njih guacharo (Sl.10.) koji se također gnijezdi u špiljama koristi drukčiji oblik eholokacije. Ova ptica postaje aktivna tek u sumrak, a hrani se uglavnom smokvama i kokosovim orahom. Guacharo ispušta jasne i brze klikove tijekom 15 do 20 milisekundi unutar frekvencijskog spektra koje ljudsko uho može čuti (1 do 15 kHz). Neurofiziološkim metodama su ustanovili da im je najosjetljiviji dio čujnosti onaj koji odgovara frekvenciji između 1,5 i 2,5 kHz. Istraživanja su pokazala da mogu izbjeći predmete kojima je promjer 20 milimetara ili više, ali se sudaraju s manjima od tih (B. Gill,1994).

Guacharo ima bilateralno asimetrično pjevalo što kod čiopa nije slučaj. Klikovi se mogu podijeliti na kontinuirane (kreštanje), duple ili jednostruke. Osim uobičajenog snalaženja u prostoru dvostrukim klikovima dok su u noćnom letu i unutar špilje utvrđeno je da proizvode vrlo raznolike vriskove koji zvuče vrlo neugodno te dok ulaze u špilju primjećeno je slično ponašanje samo drukčijeg odjeka. Agonično kriještanje obično traje pola sekunde i sadržava višestruke harmonične dijelove.

Oba oblika klikova (jednostruki i dvostruki) započinju stezanjem sternotrahealnih mišića koji se protežu duž dušnika smanjujući napetost preko pjevala. Njihovim stezanjem nabire se vanjska timpanalna membrana (dalje u tekstu VTM) stežući lumen pjevala i započinje prozvodnja zvuka, tako nastaje prvi klik. Razlika je između čiopa i ove ptice što se guacharo društveno glasa. To zvuči poput vriskova (kriještanja). Ono nastaje kontinuiranim kontrakcijama koje održavaju VTM djelomično privučenu. Prestaje kad se mišići vrate natrag u relaksirano stanje. Pravi klikovi za razliku od ovog kreštanja završavaju

Slika 10. Guacharo
(http://www.oiseaux.net/oiseaux/caprimulgiformes/images/guacharo.des.cavernes)

kontrakcijom bronholateralnih mišića koji okreću prema van hrskavicu dušnika koja podržava VTM čime je brzo odmiče. Ako je početna kontrakcija sternotrahealnih mišića dovoljno jaka da potpuno povuče VTM i trenutno zatvori lumen dušnice dolazi do duplog klika koji je uobičajen kod čiopa.

Guacharo eholokaciju koristi zajedno sa svojim izvrsnim vidom osjetljivim na male količine svjetla i izoštenim osjetom mirisa kako bi pronašao hranu.

Guacharo i špiljske čiope su idealan primjer konvergentne evolucije jer su ih slični životni uvjeti (život u špiljama) prisilili da stvore nova zajednička svojstva, a to je u ovom slučaju primjena eholokacije (www.creation.com/the-super-senses-of-oilbirds).

6. Literatura

Vaughan, Ryan, Czaplewski , 2000. , Mammalogy, Saunders college publishing, str. (404-427)

Frank B. Gill, 1994. , Ornithology, W. H. Freeman Company, str. 195

Pough F. Harvey, Janis Christine M. , Heiser John B, 2005. ,Vertebrate life , Pearson Prentice Hall, str. (184,185)

Lord Hedway , The function of echonavigation among switlets , Animal Behaviour , 1967, str. (416-420)

Konishi, Knudsen, The oilbird:hearing and echolocation, Science, vol 204, str. (425-427)

Gould, Negus, Novich, Evidence for echolocation in shrews, Science, vol 156, (19-37)

www.wikipedia.org/wiki/ Animal_echolocation

www.wikipedia.org/wiki/swiftlet

www.creation.com/the-super-senses-of-oilbirds

en.wikipedia.org/wiki/Whale_song

www.oiseaux.net/oiseaux/caprimulgiformes/images/guacharo.des.cavernes)

1.bp.blogspot.com

www.natuurbeleving.be/media/Bosspitsmuis_Sorex-araneus.jpg

www.rapingmothernature.com/wp-content/gallery)

www.inkokomo.com/dolphin/echolocation.html

www.dolphinear.com/library-humpback.htm

www.art.com/products/p10018902-sa-i790233/bats.htm

www.ttu-mbea.org/learn-about-bats/bat-anatomy/)

www.scholarpedia.org/article/Echolocation_in_bats

bbs.stardestroyer.net/viewtopic.php?f=5&t=124050&view=next

7. Sažetak

Eholokacija je biološki sonar koji koriste neki viši kralježnjaci kako bi si olakšali život u okolini u kojoj žive. Uglavnom ju koriste za pronalazak hrane no i za međusobnu komunikaciju i dobivanje percepcije okoline u kojoj žive. Emitiraju zvučne valove u okoliš i primajući jeku stvaraju sliku svoje okoline u glavi. Za to su se morali i prilagoditi na različite načine što sam navela u poglavljima vezanim za pojedine vrste.

U ovom radu sam stavila naglasak na šišmiše i dupine (kitovi zubani) jer je kod njih eholokacija najviše istražena. Kod ptica je dosta istražena no samo mali broj vrsta se njome koristi pa ju je teško proučavati jer te životinje žive na nepristupačnim mjestima. No kod rovki znanstvenike čeka još puno posla jer se o njihovom korištenju eholokacije zna najmanje.

8. Summary

Echolocation is the biological sonar used by some higher vertebrates that make their lifes easier in the region in which they live. It mainly used for finding food but also for communication and getting the perception of the environment in which they live. They emit sound waves into the environment and receiving the echo create a picture of your surroundings in mind. To do this they had to and adapt in different ways as I stated in the chapters relating to particular species.

In this seminar, I put emphasis on bats and dolphins (toothed whales) because their echolocation is most researched. In birds it is also much explored, but only a small number of species use it and it is difficult to study because these animals live in remote areas. But with shrews scientists have a lot of work because their use of echolocation we know at least.