

# Kemijski odabir plijena u novookoćenih zmija zelenih jamičarki (*Cryptelytrops albolabris* G.)

---

**Fabijanić, Marija**

**Master's thesis / Diplomski rad**

**2012**

*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://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:841540>

*Rights / Prava:* [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2024-07-23**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu  
Prirodoslovno-matematički fakultet  
Biološki odsjek

Marija Fabijanić

**KEMIJSKI ODABIR PLIJENA U NOVOOKOĆENIH  
ZMIJA ZELENIH JAMIČARKI  
(*CRYPTELYTROPS ALBOLABRIS* G.)**

Diplomski rad

Zagreb, 2012.

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

## ZAHVALA

Prije svega zahvaljujem svome mentoru doc. dr. sc. Zoranu Tadiću koji mi je omogućio izradu ovog rada pod svojim vodstvom. Hvala Vam na darovanom vremenu i strpljenju prilikom izvođenja pokusa, savjetima i podršci, te pomoći oko pisanja ovog rada.

Iskreno zahvaljujem svojim prijateljima koji su mi, na bilo koji način, pružili pomoć i podršku i tako pridonjeli uspješnom završetku ovog rada.

Najveću zahvalu upućujem svojim roditeljima i sestri. Bez vaše bezuvjetne ljubavi, razumijevanja i potpore ništa ne bi bilo moguće, pa tako ni ovaj diplomski rad. Ovo je za vas, hvala vam od srca.

Sveučilište u Zagrebu

Prirodoslovno-matematički fakultet

Biološki odsjek

Diplomski rad

**KEMIJSKI ODABIR PLIJENA U NOVOOKOĆENIH  
ZMIJA ZELENIH JAMIČARKI  
(*CRYPTELYTROPS ALBOLABRIS* G.)**

Marija Fabijanić

Rooseveltovej trg 6, Zagreb

SAŽETAK

Cilj ovog istraživanja bio je utvrditi povezanost između palucanja jezika i sposobnosti diskriminacije različitih vrsta plijena u mladim zmijskim neiskusnim u hranjenju. Također odgonetnuti mijenja li se sklonost odabira nekog plijena nakon nekoliko hranjenja jednom vrstom plijena. Istraživanje je provedeno na uzorku od 14 mladih zelenih jamičarki, *Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*, uzgojenih u zatočeništvu. Provedene su dvije serije istraživanja, a u obje serije je svaka zmija testirana na 10 različitih mirisa plijena. Između serija zmijske su nekoliko puta uzastopno hranjene jednom vrstom plijena. Istraživanje pokazuje da mlade zmijske imaju sposobnost diskriminacije plijena iako prethodno nisu bile hranjene. Palucanjem jezika pokazuju veću ili manju zainteresiranost za određenu vrstu plijena. Zabilježena je značajna razlika u reakcijama na pojedine mirise prije hranjenja kao i na pojedine mirise poslije hranjenja. Dokazano je da se sklonost odabira nekog plijena, nakon nekoliko hranjenja jednom vrstom plijena, mijenja u korist plijena kojim su bile hranjene.

(25 stranica, 12 slika, 28 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

**Ključne riječi:** zelena jamičarka, miris plijena, palucanje jezika

**Voditelj:** Dr. sc. Zoran Tadić, Doc.

**Ocjenitelji:** Dr. sc. Zoran Tadić, Doc.

Prof. dr. sc. Zdravko Dolenc

Prof. dr. sc. Božena Mitić

**Rad prihvaćen:** 09. svibnja 2012.

University of Zagreb

Faculty of Science

Division of Biology

Graduation Thesis

**CHEMICAL SELECTION OF PREY IN NEWBORN  
WHITE-LIPPED TREE VIPERS  
(*CRYPTELYTROPUS ALBOLABRIS* G.)**

Marija Fabijanić

Rooseveltova trg 6, Zagreb

**ABSTRACT**

The aim of this study was to determine the relationship between tongue flicking and ability to discriminate different types of prey in young snakes inexperienced in feeding. Also figure out whether the tendency of a selection of a prey changes after a few feedings with one prey species. The study was conducted on a sample of 14 young White – lipped tree vipers, *Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*, bred in captivity. It was conducted two series of studies, in both series each snake was tested on 10 different prey odors. Between series snakes are several times repeatedly fed with one type of prey. Research shows that young snakes are capable to discriminate the prey even though they have not previously been fed. With tongue flicking they show greater or lesser interest in a particular type of prey. It was noticed significant difference in responses to particular odors before feeding and in responses to particular odors after feeding. It has been shown that the tendency of prey selection, after few feedings with one prey species, changes in favor of the prey with which they were fed.

(25 pages, 12 figures, 28 references, original in: Croatian)

Thesis deposited in Central biological library

**Key words:** White – lipped tree viper, scent of prey, tongue flicking

**Supervisor:** Dr. Zoran Tadić, Asst. Prof.

**Reviewers:** Dr. Zoran Tadić, Asst. Prof.

Prof. Dr. Zdravko Dolenec

Prof. Dr. Božena Mitić

**Thesis accepted:** 09. svibnja 2012.

# SADRŽAJ

<b>1. UVOD.....</b>	<b>1</b>
1.1.GLAVNA OBILJEŽJA GMAZOVA.....	1
1.2.EVOLUCIJA GMAZOVA.....	2
1.3.KLASIFIKACIJA GMAZOVA.....	3
1.4.GLAVNA OBILJEŽJA ZMIJA.....	3
1.5.OSJETILA.....	5
1.5.1.Osjetilo vida, osjetilo sluha, mehanoreceptori.....	5
1.5.2.Kemoosjetilni organi.....	5
1.5.3.Toplinska osjetila.....	6
1.6.KEMOOSJETILNO TRAZENJE.....	8
1.7.KLASIFIKACIJA ZMIJA.....	9
1.8. ROD TRIMERESURUS (CRYPTELYTROPS).....	10
1.8.1.Opće značajke roda.....	10
1.8.2.Vrsta <i>Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris</i> , Gray 1842 (zelena jamičarka).....	11
<b>2. CILJ ISTRAŽIVANJA.....</b>	<b>15</b>
<b>3. MATERIJALI I METODE.....</b>	<b>16</b>
3.1.POKUSNE ŽIVOTINJE.....	16
3.2.NAČIN ODRŽAVANJA ŽIVOTINJA.....	16
3.3.POKUS.....	16
3.4.STATISTIČKA OBRADA PODATAKA.....	18
<b>4. REZULTATI.....</b>	<b>19</b>
<b>5. RASPRAVA.....</b>	<b>21</b>
<b>6. ZAKLJUČAK.....</b>	<b>23</b>
<b>7. LITERATURA.....</b>	<b>24</b>

# 1.UVOD

## 1.1. GLAVNA OBILJEŽJA GMAZOVA

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

Ovu skupinu životinja obilježava ektotermnost, odnosno nemogućnost održavanja stalne temperature tijela. Ektotermnost je jedna od važnijih osobina gmazova koja je s jedne strane ograničavajući čimbenik rasprostranjenosti, a s druge strane predstavlja značajnu uštedu energije u odnosu na endotermne životinje (ptice i sisavci). Budući da se u održavanju stabilne temperature tijela oslanjaju na vanjske izvore topline (izlaganje sunčevu i toplinskom zračenju), pretežito su rasprostranjeni u subtropskim i tropskim krajevima. Gmazovi u umjerenim područjima hiberniraju preko zime, dok oni koji žive u vrućim krajevima, estiviraju tijekom najtoplijih mjeseci.

Koža gmazova prekrivena je različitim zaštitnim tvorevinama (ljskama, pločama, štitovima, oklopom), osobina koja im je omogućila život na kopnu izvan vode i koja ih razdvaja od drugih kopnenih kralježnjaka. Suha je, nepropusna, s malo ili bez žlijezda. Obojenost životinje određuju pigmenti koji se nalaze u pousmini. Gmazovi se prilikom rasta presvlače (neki odjednom, neki parcijalno kroz duže vrijeme), odnosno odbacuju staru kožu ili ljske i zamjenjuju novom većom i tako dok su živi.

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

Svi gmazovi dišu isključivo plućima, a škrge se ne pojavljuju ni u jednoj fazi života. Krvožilni se sustav sastoji od pulmonalnog i sistemskog krvotoka. Većina ima trodjelno srce; sastoji se od dvije predklijetke i jedne dijelomično pregrađene klijetke. Iznimka su krokodili, podrazred gmazova u kojih se prvi put pojavljuje četverodijelno srce (Pough, 2005).

Gmazovi su većinom dnevne životinje, vid je prilagođen dnevnim uvjetima. Oči posjeduju štapiće i čunjiće, ali nije poznato mogu li vidjeti boje. Zaštićene su s tri kapka (pokretni gornji i donji kapak, te migavica) ili su kapci srasli i prekrivaju oko u obliku



prozirne čvrste navlake (kao u zmija i nekih guštera). Uho je organ sluha i ravnoteže. Neke skupine gmazova vibracije zraka čuju kao zvukove (prenose se preko bubnjića), dok se kod primjerice zmija (nemaju bubnjić niti vanjsko uho) vibracije prenose preko donje čeljusti na lubanju. Glavni organ za osjetilo mirisa je Jacobsonov ili vomeronazalni organ. Osobito je razvijen u zmija i guštera koji palucanjem dugačkog jezika prenose mirisne čestice iz okoline do mirisnog epitela Jacobsonovog organa ispod nosne šupljine.

Sustav za izlučivanje (mokraćni sustav) u gmazova čini *metanephros*, pravi bubreg koji je potpuno odvojen od spolnog sustava. Glavni proizvod metabolizma bjelančevina je mokraćna kiselina (iako postoje varijacije, ovisno o skupini). Mokraćnog mjehura nemaju zmije i krokodili.

Gmazovi su odvojena spola, a oplodnja je unutrašnja. Uglavnom su oviparne životinje. Unutar jajeta nastaje zaštita ovojnicom ili amnion, a ljuska jajeta je vodonepropusna; ova im je prilagodba omogućila naseljavanje kopna i neovisnost o vodenom okruženju. Briga za potomstvo uglavnom ne postoji (Pough, 2001.)

## 1.2. EVOLUCIJA GMAZOVA

Prvi vodozemci počeli su osvajati kopno prije 360 milijuna godina, u razdoblju gornjeg Devona paleozojske ere. Pojavila se skupina vodozemaca koju nazivamo Labyrinthodontia iz koje su nastale ne samo različite skupine današnjih vodozemaca već i prvi amniota koji su bili potpuno terestrički. Krajem Karbona prije 285 milijuna godina amniota su se razdijelili u tri zasebne skupine; skupinu koja je vodila prema sisavcima, skupinu koja je vodila prema kornjačama i skupinu koja je vodila prema drugim gmazovima (zmijama, gušterima, krokodilima, dinosaurima i drugim danas izumrlim gmazovima) (Pough, 2005).

Najstariji ostatak fosilnih gmazova, rod *Hylonomus*, nađen je u naslagama gornjeg Karbona.

Gmazovi su dominirali tijekom mezozoika (naziva se dobom gmazova) i kulminirali divovskim dinosaurima u razdoblju Jure i Krede. Krajem Krede (prije 65 mil. god.) dolazi do masovnog izumiranja koje pogađa i gmazove. Preživio je samo mali broj redova od kojih četiri žive i danas. Nakon 175 milijuna godina dominacije gmazova, početkom kenozoika dominaciju preuzimaju sisavci.

Gmazovi su vrlo važni u znanstvenom pogledu jer od njih vuku porijeklo viši kopneni kralježnjaci, ptice i sisavci (Pough, 2005).

### 1.3. KLASIFIKACIJA GMAZOVA

Razred gmazova (*Reptilia*) zastupljen je s oko 7100 vrsta. Na temelju morfoloških razlika u strukturi lubanje dijeli se na tri podrazreda i četiri reda (Pough, 2001):

1. Podrazred ANAPSIDA – imaju anapsidnu lubanju bez otvora  
Red *Chelonia* (kornjače) – 260 vrsta
2. Podrazred LEPIDOSAURIA – imaju diapsidnu lubanju s dva otvora  
Red *Rynchocephala* (premosnici) – 2 vrste  
Red *Squamata* (ljuskaši) – 2850 vrsta  
Podred *Lacertilia* (gušteri)  
Podred *Serpentes* (zmije)  
Podred *Amphisbaenia* (prstenaši)
3. Podrazred ARCHOSAURIA – imaju diapsidnu lubanju s dva otvora  
Red *Crocodylia* (krokodili) – 22 vrste

### 1.4. GLAVNA OBILJEŽJA ZMIJA

Zmije naseljavaju vrlo raznolika staništa, u uskoj vezi s načinom života je i njihov oblik tijela i struktura. Tako razlikujemo arborealne, fosorijalne, terestičke i akvatičke vrste. Zmije su kozmopoliti s najvećom raznolikošću u području ekvatora (Pough, 2001).

Imaju dugačko valjkasto tijelo bez udova. Jedino se kod sljeparica i udavki mogu naći ostaci kukovlja. Kralježnica im je sastavljena od velikog broja kralješaka koji varira od 200 do 430. To su ektotermni kralježnjaci čije je tijelo podjeljeno na glavu, trup i rep. Izduženo tanko tijelo uzrokovalo je i izduživanje te poseban raspored tjelesnih organa, a lijevo pluće može biti odsutno ili manje od desnog. Nemaju pokretljiv očni kapak, ali imaju prozirnu opnu (spectaculum) koja štiti oko i koja se mijenja tijekom presvlačenja. Osim navedenoga, nemaju vanjsko ni srednje uho niti bubnjić. Imaju malu slušnu košćicu (columnella) pomoću koje detektiraju vibracije iz okoline i to preko tla, dok vibracije iz zraka vrlo teško detektiraju. Koriste nagle pokrete jezika kao osjetilni organ mirisa. Palucanjem jezika istražuju prostor i

dobivaju povratne informacije vezane uz hranu, pronalazak partnera ili prisutnost predatora. Zmije pri lovu koriste vidne, kemijske, toplinske i mehaničke informacije.

Koža im je prekrivena ljuskama koje su na gornjem dijelu tijela i sa strane manje i tanje, a na donjem dijelu tijela koji je u doticaju s tlom veće i deblje. Koža je u izravnom kontaktu s tlom pa zbog svoje specifične građe štiti zmiju od abrazija, ozljeda i dehidracije. Suha je i ima dvije žlijezde, parne analne žlijezde, čiji sekret služi za privlačenje suprotnog spola, zaštitu od predatora, te za obilježavanje teritorija.

Mišići su specifični, ne samo da služe za kretanje, već omogućuju i da zmija proguta čitav plijen. Kostii glave i zubi omogućuju da zmija proguta plijen puno veći od sebe. Kod hvatanja plijena i manipulacije plijenom došlo je do značajnih prilagodbi, jer se zbog nedostatka udova zmije moraju služiti pokretima tijela i pokretima kostiju lubanje, posebice čeljusnim kostima (Greene, 1983). Gubitak simfize između kosti donje čeljusti te gubitak čvrstih spojeva između kostiju lubanje, omogućilo im je lakše gutanje i pružilo mogućnost gutanja sve većeg plijena, ali je ujedno rezultiralo smanjenjem snage ugriza. Sve su zmije mesojedi.

Zubi zmiji služe za hvatanje i pridržavanje plijena, a ne za žvakanje. Oštri su i zakrivljeni unatrag. Ima ih puno više nego u sisavaca i zamjenjuju se tijekom cijelog života. Kod neotrovnica (*Aglypha*) svi su zubi jednaki i glatki te se koriste isključivo za pridržavanje plijena. Neotrovnice ne posjeduju otrovne žlijezde. Za razliku od njih, zmije otrovnice imaju parne otrovne žlijezde koje su zapravo preobražene gornjočeljusne žlijezde slinovnice. Otrov im služi kao sredstvo za svladavanje plijena, a u plijen se ubrizgava kroz kanaliće u zubima prilikom ugriza. Otrovnii zubi su relativno veliki i oštri, a mogu biti žljebasta ili cjevasta oblika. Kod žljebastih otrov protječe po žlijebu, a po njihovom položaju zmije se dijele na prednježljebozubice (*Proteroglypha*) i stražnježljebozubice (*Opisthoglypha*). Zmije sa cjevastim zubima nazivaju se *Solenoglypha*. Proteroglifne zmije svrstane su u porodicu Elapidae, imaju relativno kratke i slabo pokretne zube za ubrizgavanje otrova koji su smješteni u prednjem dijelu gornje čeljusti. U opistoglifne zmije spadaju otrovnice iz porodice guževa, a zubi za ubrizgavanje otrova nalaze se u stražnjem dijelu gornje čeljusti. Solenoglifne zmije (porodica Viperidae, potporodice Viperinae i Crotalinae) imaju relativno dugačke i pokretne zube za ubrizgavanje otrova u prednjem dijelu gornje čeljusti. Njihovi su zubi savijeni unazad kada zmija ima zatvorena usta, a ispravi ih pri napadu. Također, mnoge zmije imaju žlijezde koje proizvode toksične izlučevine, ali nemaju aparat za ubrizgavanje otrova u žrtvu.

Postoje tri osnovna načina svladavanja plijena. Primitivne zmije su hvatale i svladavale plijen snagom stiska svoje čeljusti, danas to čine neke porodice Aniliidae, Typhlopidae i Leptotyphloidae, ali i neke filogenetski naprednije zmije. Tijekom evolucije zmija razvile su se dvije naprednije strategije svladavanja plijena, a možemo ih podijeliti na razne oblike stezanja (konstrukcije) i na ubrizgavanje otrova (Willard, 1977). Efikasno svladavanje plijena važno je kako bi se izbjegle moguće ozljede koje bi plijen mogao nanjeti zmiji, te kako bi se osiguralo da plijen ne može pobjeći nakon napada čime se osigurava što redovitiji unos hrane uz minimalne ozljede.

## **1.5. OSJETILA**

### **1.5.1. Osjetilo vida, osjetilo sluha, mehanorecepcija**

Vid je u zmija relativno slabo razvijen. Razvijenost vidnog sustava u zmija mijenja se u odnosu na tip staništa. Ustanovljeno je da zmije koje žive na tlu pokrivenom gustom vegetacijom imaju slabije razvijen vid od arborealnih zmija i od onih koje žive na otvorenom (Dullemeijer, 1969). Jedinstvene su po organizaciji mrežnice i mehanizmu akomodacije oka. Leća oka je kruta i pri akomodaciji pomiče se prema van. Većina zmija ima lateralni položaj očiju i binokularni vid.

Budući da zmije nemaju vanjskog uha, zvuk do unutarnjeg uha prenose kvadratna kost i columella. Maksimalna osjetljivost zvuka nalazi se između 200 i 400 Hz s pragom od 35 dB zvučnog pritiska (de Cock Buning, 1983.)

Za primanje vibracija tla koriste tzv. somatski sustav kojeg čine mehanoreceptori u koži. Pomoću tih mehanoreceptora registriraju frekvencije između 50 i 1000 Hz s pragom od 70 dB zvučnog pritiska. Budući da je isti centar u mozgu zadužen za slušni i somatski sustav, zmije ne razlikuju zvučne valove od vibracije tla. Dosadašnja istraživanja pokazuju da oba sustava nemaju značajan učinak na ponašanje pri lovu.

### **1.5.2. Kemoosjetilni organi**

Kemijske informacije zmije dobivaju Jacobsonovim (vomeronazalnim) organom, njuhom i okusnim pupoljcima. Njuh je vjerojatno slabo razvijen, a aktiviraju ga čestice u struji zraka. Okusni pupoljci se u zmija ne nalaze na jeziku, već u papilama epitela usta (Kroll, 1973). Okus koriste kako bi odredile da li je plijen jestiv ili nije (Burghardt i sur.,

1973). Vomeronazalni organ je u zmija najrazvijeniji i koriste ga kao glavni izvor kemijskih informacija. Najvažniju ulogu ima u lovu pri indentifikaciji plijena, a sastoji se od dvije kupolaste jamice smještene na gornjoj strani usta ispod nosnih otvora. Osjetljivi epitel unutar tih jamica aktiviraju čestice donešene vršcima jezika (zato zmije stalno palucaju).

### 1.5.3. Toplinska osjetila

Za razliku od sisavaca, zmije imaju osjetila topline. Pomoću tih receptora one „vide“ toplokrvne životinje, odnosno plijen, kao infracrveno zračenje. Ti toplinski senzori imaju dvije komore, vanjsku i unutrašnju. Unutrašnja detektira toplinu tijela same zmije, a vanjska služi za detektiranje plijena, odnosno detektira toplinu različitu od one koju je detektirala unutrašnja komora. Ovi receptori su najosjetljiviji u zmija iz porodice Viperidae.

Pored uobičajenih toplinskih receptora koji se nalaze u koži, neke su zmije razvile posebne organe za detekciju topline koji se sastoje od mnogobrojnih golih živčanih završetaka (de Cock Buning, 1983). Postoje tri tipa organa za primanje toplinskih podražaja. Jamičarke (porodica Viperidae, potporodica Crotalinae) imaju sa svake strane jamicu smještenu između oka i nosnice (slika 1). Pitoni (porodica Pythonidae) imaju toplinsko osjetilo u obliku niza supralabijalnih, infralabijalnih i rostralnih jamica (slika 2), dok udavi (porodica Boidae) imaju niz živčanih završetaka koncentriranih u supralabijalnim ljuskama (slika 3). Osjetljivost ovih receptora ovisi o toplinskom kapacitetu tkiva u kojem su smješteni. Dok je kod udava osjetljivost slaba zbog velikog toplinskog kapaciteta dermisa u kojem se ti receptori nalaze, u jamičarki je taj kapacitet smanjen jer imaju membranu jamice debelu samo 15  $\mu\text{m}$ , te su u stanju razlikovati promjenu temperature od samo 0,003 K. Zbog tih razlika jamičarke mogu zamjetiti plijen na puno većoj udaljenosti od udava. Značajka toplinskih receptora je stalna aktivnost pri temperaturama na kojima su zmije normalno aktivne; relativni porast temperature, kakav bi mogao dolaziti od mogućeg plijena, dovodi do snažnog signala, dok relativni pad temperature dovodi do potpunog utišavanja aktivnosti (de Cock Buning, 1983). Toplinski receptori većinom su unimodalni, tj. ne reagiraju na ni jednu drugu vrstu podražaja osim topline, no pronađeno je da su kod nekih pitona receptori bimodalni, tj. pored topline osjetljivi i na mehaničku stimulaciju (de Cock Buning, 1981). Iz ovoga bi se moglo zaključiti da su toplinski receptori zapravo mehanoreceptori ujedno osjetljivi i na toplinu, te da je jamičast oblik organa za primanje topline evoluirao kako bi se izbjegla mehanička stimulacija receptora. Čini se da se u centralnom živčanom sustavu područje za toplinske informacije

nalazi odmah do vidnog, što bi značilo da je moguće da se vidne i infracrvene informacije integriraju i/ili nadopunjuju (Ford i Burghardt, 1993).



**Slika 1.** Smještaj termoreceptora u zelene jamičarke (*Trimeresurus albolabris*)



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



**Slika 3.** Smještaj termoreceptora u smaragdno udava (*Corallus caninus*)

## 1.6. KEMOOSJETILNO TRAŽENJE

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

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

## 1.7. KLASIFIKACIJA ZMIJA

Zmije (*Serpentes*) pripadaju razredu gmazova (*Reptilia*), podrazredu *Lepidosauria*, redu ljuškaša (*Squamata*). Podred *Serpentes* obuhvaća 2 500 vrsta (od čega oko 70% otpada na porodicu *Colubridae*). Raspoređene su u 17 porodica (Pough, 2001):

1. Porodica *Leptotyphlopidae*
2. Porodica *Typhlopidae*
3. Porodica *Anomalepididae*
4. Porodica *Anomochilidae*
5. Porodica *Uropeltidae*
  - Podporodica *Cylindrophiinae*
  - Podporodica *Uropeltinae*
6. Porodica *Aniliidae*
7. Porodica *Xenopeltidae*
8. Porodica *Loxocemidae*
9. Porodica *Boidae*
  - Podporodica *Boinae*
  - Podporodica *Erycinae*
  - Podporodica *Pythoninae*
10. Porodica *Bolyeriidae*
11. Porodica *Xenophidiidae*
12. Porodica *Tropidophiidae*
13. Porodica *Acrochordidae*
14. Porodica *Viperidae*
  - Podporodica *Crotalinae*
  - Podporodica *Viperinae*
15. Porodica *Colubridae*
16. Porodica *Elaphidae*
  - Podporodica *Hydrophiinae*
  - Podporodica *Elaphiinae*
17. Porodica *Atractaspididae*



## 1.8. ROD TRIMERESURUS (CRYPTELYTROPS)

### 1.8.1. Opće značajke roda

Rod *Trimeresurus* (razred: Reptilia-gmazovi, red: Squamata-ljuskaši, porodica: Viperidae-ljutice, potporodica: Crotalinae-prave ljutice) obuhvaća oko 40 vrsta. Same vrste morfološki pokazuju značajnu sličnost, ali nije jasno je li to posljedica ekološke konvergencije ili filogenetičke povezanosti. Nekad jedinstvena svojta *Trimeresurus sensu lato* je u novije vrijeme podijeljena na šest svojti; *Trimeresurus sensu stricto*, *Ovophis*, *Protobothrops*, *Cryptelytrops*, *Tropidolaemus*, *Triceratolepidophis* i *Ermia* (Malhotra i Thorpe, 2004). Odnosi između tih svojti još su nejasni.

Pripadnici ovog roda rasprostranjeni su u južnoj Aziji i Indo-Malajskom arhipelagu, a nastanjuju različita staništa. Redovito se otkrivaju nove vrste. S obzirom na morfološke značajke i način života rod *Trimeresurus* dijelimo na nekoliko skupina; razlikujemo arborealne i terestičke oblike. Arborealne oblike dalje dijelimo na zelene (slika 4), smeđe (slika 5) i oblike sa složenim uzorkom boja na koži (slika 6).

Zeleni pripadnici ovog roda, odnosno zelene jamičarke (eng. bamboo vipers, green pit vipers) vrlo se teško razlikuju, čak ni morfološke razlike poput oblika hemipenisa, te broja i oblika ljusaka, ne zadovoljavaju. Velika morfološka sličnost te prisutnost znatne varijacije u arealu rasprostranjenosti često dovodi do krive identifikacije tih vrsta (Malhotra i Thorpe, 2004). Mnoge vrste imaju geografske podvrste, a mogućnost da sve vrste još nisu ni pronađene i/ili opisane velika je. Pošto neke vrste nemaju jasan sistematski položaj, potrebna su daljnja istraživanja i korištenje molekularnih metoda kako bi se u potpunosti objasnio rod *Trimeresurus sensu stricto* (Malhotra i Thorpe, 2004).



**Slika 4.** *Trimeresurus gumprechtii*

**Slika 5.** *Trimeresurus fasciatus*



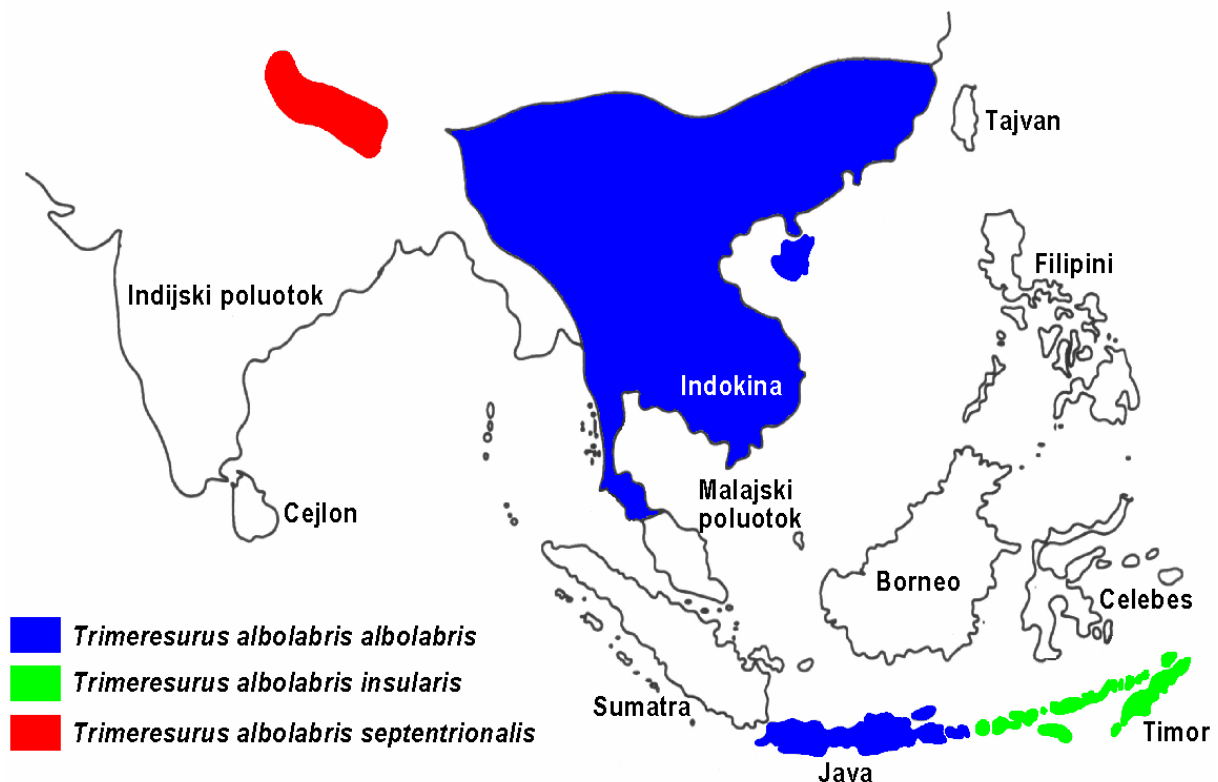
**Slika 6.** *Trimeresurus flavomaculatus*

### **1.8.2. Vrsta *Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*, Gray 1842 (zelena jamičarka)**

*Trimeresurus (Cryptelytrops) albolabris*, zelena jamičarka, ima trokutastu srcoliku glavu jasno odijeljenu od vitkog tijela. Ističu se velike narančasto-žute oči sa vertikalno izduženom zjenicom. Gornja polovica tijela i glave jednolika je zelene boje i tamnija od donje polovice tijela, odnosno trbuha, koja može varirati u boji i kretati se od svjetle zelene, bjelkaste do potpuno žute boje. S obje bočne strane tijela, cijelom dužinom, proteže se uska bijela pruga koja je u ženke slabije izražena (slika 8), dok je kod mužjaka prilično izražena (slika 9), no može i izostati. Rep je dobro razvijen, jak, s gornje strane crveno-smeđe boje.

Prosječna dužina zmije je 60 do 70 cm, iznimno 91 cm. Prisutan je spolni dimorfizam; mužjaci su manji i tanji od ženki (slika 10).

Vrsta *Trimeresurus albolabris* dijeli se na tri podvrste. Područje rasprostranjenosti triju podvrsta prostire se od sjeverozapadnog dijela indijske države Assam istočno preko Myanmara, kineskog otoka Hainan, Tajlanda, Laosa, Kambodže, Vijetnama, južno preko Malajskog poluotoka, Nikobarskog otočja, Sumatre, Jave, Bornea, Celebesa (Gumprecht i sur., 2004). Podvrsta *T. albolabris albolabris* nastanjuje južnu Kinu, Indokinu, sjeverni dio Malajskog poluotoka i otok Javu. Podvrsta *T. albolabris insularis* nastanjuje otoke Male Sunda, a podvrsta *T. albolabris septentrionalis* nastanjuje područje Himalaje, od Nepala do Kašmira (Malhotra i Thorpe, 2004). Područje rasprostranjenosti podvrsta vrste *T. Albolabris* prikazuje slika 7. Budući da zelene jamičarke za reprodukciju (viviparna vrsta) trebaju izmjenu kišnog i sušnog razdoblja, nema ih u tropima (u tropskoj zoni izostaje sušno razdoblje godine).



**Slika 7.** Područje rasprostranjenosti podvrsta zmije zelene jamičarke

Zelena jamičarka živi u nizinama i brežuljkastom području do 500 m nadmorske visine, na grmovitom ili šumovitom terenu, a ponekad se nađe u živici oko naselja te na rubovima rižinih polja (Trutnau, 2004). Kao arborealna vrsta uglavnom se zadržava na niskom drveću i grmlju, najčešće do 2 m visine, pridržavajući se svojim snažnim i razvijenim repom za granu, a prednjim dijelom tijela tvoreći karakterističnu S-formaciju. Ona je noćni predator koji u zasjedi može satima nepomično čekati svoj plijen. Hrani se uglavnom žabama, gušterima, sisavcima i povremeno malim pticama. Nakon ugriza svoj plijen ne ispušta dok on ne ugine.

Ugriz je bolan i uzrokuje obilno oticanje, a može dovesti i do oštećenja tkiva. Smrt u zdravih ljudi nije česta, iako je broj ugriza zelene jamičarke prilično velik.



**Slika 8.** *Trimeresurus albolabris*, ženka



**Slika 9.** *Trimeresurus albolabris*, mužjak



**Slika 10.** Spolni dimorfizam vrste *T. Albolabris*

## **2. CILJ ISTRAŽIVANJA**

Cilj ovog istraživanja bio je utvrditi odnos između palucanja jezikom i sposobnosti diskriminacije različitih vrsta plijena u tek okoćenih zmija koje još nisu bile hranjene. Također se pokušalo odgonetnuti mijenja li se sklonost odabira nekog plijena nakon nekoliko uzastopnih hranjenja jednom vrstom plijena.

## 3. MATERIJALI I METODE

### 3.1. POKUSNE ŽIVOTINJE

U istraživanju su korištene zmijske vrste zelena jamičarka, *Trimeresurus albolabris*. Svi su primjerci okoćeni 04.05.2006. godine u zatočeništvu Zavoda za animalnu fiziologiju. Budući da je ovu vrstu lako održavati i uzgajati u zatočeništvu, predstavlja idealan model za različita istraživanja. Uzorak se sastojao od 14 mladih zmijski.

### 3.2. NAČIN ODRŽAVANJA ŽIVOTINJA

Životinje su održavane i uzgajane u specijalno prilagođenim prostorima za držanje zmijski unutar Zavoda za animalnu fiziologiju. Sve su zmijske nakon okoćenja držane pojedinačno, u „Geo Small“ plastičnim kavezima (Ferplast s.p.a., Castelfandolfo, Italija) dimenzija 23×15×16 cm. Dno je kaveza bilo prekriveno supstratom od komercijalno obrađene borove kore, a budući da je zelena jamičarka arborealna vrsta, kavez je bio opremljen plastičnim prečkama za penjanje. U kavezu se također nalazila posuda s vodom.

Temperatura prostorije u kojoj su držane životinje tijekom dana iznosila je 26 - 29°C, a tijekom noći 24 - 27°C. Omjer fotofaze i skotofaze pratio je vanjske promjene svijetla i tame. Zmijske su prskane vodom iz prskalice svaka 2 dana tako da se relativna vlažnost zraka u kavezima sa zmijskama kretala 80 - 95 % čime su imitirani prirodni uvjeti i omogućena prirodna hidratacija.

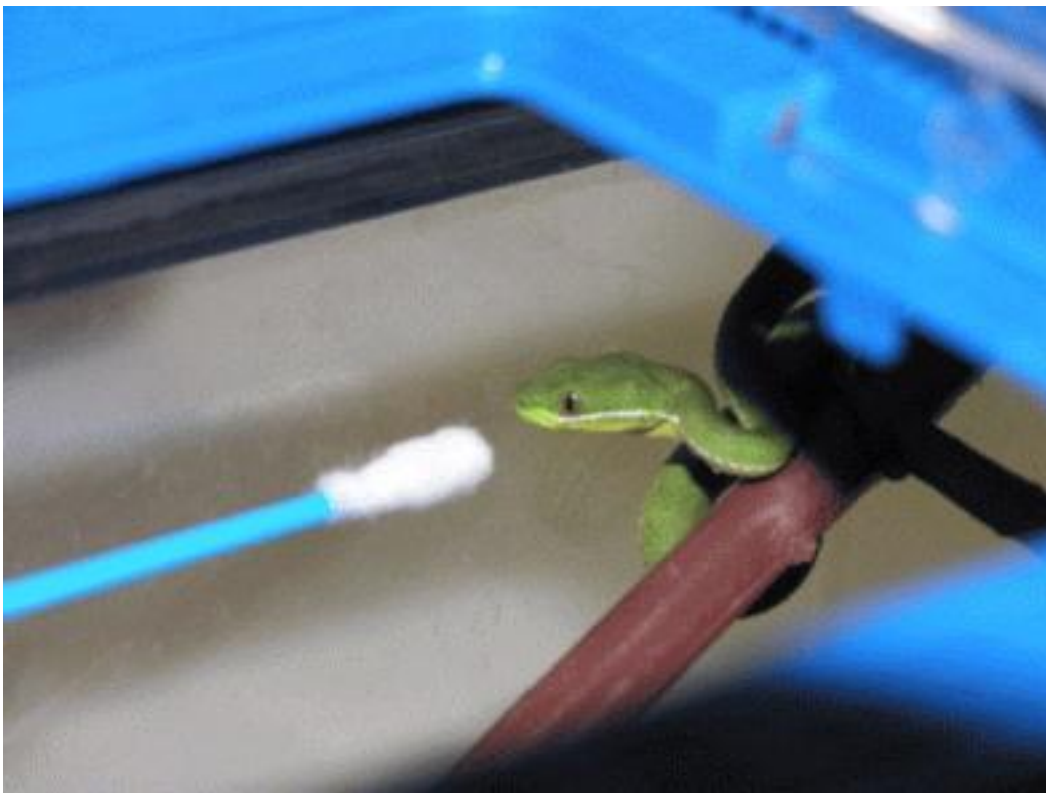
Do početka pokusa, zmijske nisu hranjene.

### 3.3. POKUS

Pokusi su provedeni od lipnja do kolovoza 2006. godine, a izvedeni su u dvije serije. U svakoj je seriji korišteno je svih 14 životinja. Budući da je vrsta *Trimeresurus albolabris* aktivna noću, pokusi su otpočinjali najmanje sat vremena od početka skotofaze, odnosno u vrijeme aktivnosti životinje. Za vrijeme trajanja istraživanja životinje nisu bile premještane ili micane iz svojih kaveza.

Zmijske su se oko 15 dana nakon okoćenja prvi puta presvukle. Deset dana nakon toga, pristupilo se istraživanju; zmijske sam testirala na osjetljivost na različite mirise s kojima bi se one mogle susresti u prirodi, a koji bi mogli biti mirisi njihovog potencijalnog plijena. Mirise sam nanjela na komercijalno proizvedene štapiće presvučene medicinskim pamukom (obično se koriste za čišćenje ušiju kod ljudi), a prezentirala sam ih zmijski kroz vrata kaveza.

Prezentaciju mirisa izvela bi tako da sam najprije otvorila vrata kaveza i ostavila ih otvorenima oko 5 minuta kako bi se zmija smirila (otvaranje vrata obično uznemiri zmiju). Zatim bi, vrlo oprezno, pomoću duge pincete, zmiji prinjela vrh štapića na koji sam prethodno nanjela miris (slika 11). Ako zmija ne bi počela palucati jezikom u roku jedne minute, vrhom štapića bi vrlo lagano dodirnula vrh njenog nosa. Nakon prvog palucanja počela bi mjeriti broj palucanja u jednoj minuti. Pokus je završio po isteku jedne minute od početka palucanja. Nakon toga bi odmaknula pamučni štapić, zatvorila vrata kaveza, a zmiju više ne bi uznemiravala. Isti pokus ponovila bi s ostalih 13 zmija.



**Slika 11.** Testiranje zmija na mirise pomoću pamučnih štapića

Pokusi su izvedeni u dvije serije po deset dana, a svaki dan je zmiji prezentiran drugi miris. Zmije su testirane na sljedeće mirise: voda, parfem (razrijeđen deset puta s vodom), koža ribe, iznutrica ribe, koža žabe, iznutrica žabe, koža guštera, iznutrica guštera, koža miša, iznutrica miša. Mirisi su prezentirani svakoj zmiji za nju jedinstvenom slijedu (po jedan svaki dan). Nakon što su zmije testirane prvi puta, ponuđen im je mladi, jedan dan star miš za hranu. One zmije koje nisu same prihvatile miševе, prisilno su njima hranjene. Miševima su hranjene pet puta i to svakih sedam dana. Nakon posljednjeg hranjena, zmije nisu hranjene



deset dana te su tada ponovno testirane na različite mirise. Postupak testiranja u drugoj seriji je indentičan prvom te izveden na prethodno opisan način.

### 3.4. STATISTIČKA OBRADA PODATAKA

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

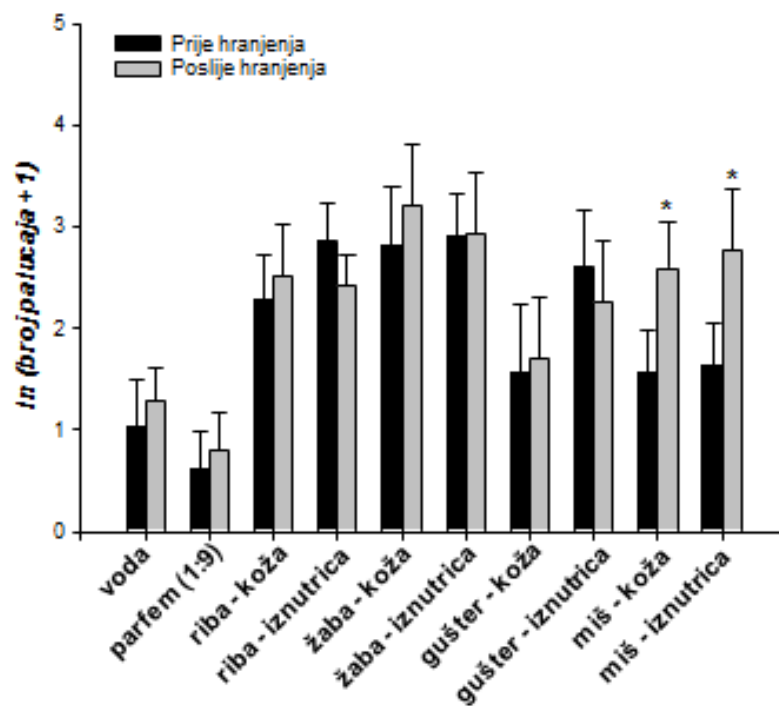
Budući da su iste životinje korištene u pokusu prije i poslije hranjenja, rezultati su obrađeni analizom varijance za zavisne uzorke (engl. repeated – measures ANOVA). Temelj ove analize je odnos varijacija između uzoraka (grupa) i varijacija unutar grupa. Kako je analiza varijance parametrijski statistički postupak, odnosno postupak koji možemo primijeniti samo kada su podaci normalno raspodijeljeni te kada imaju homogene varijance, dobiveni su podaci prvo testirani na normalnu raspodjelu crtanjem grafa raspodjele reziduala. Budući da je graf pokazao značajna odstupanja od idealne linije, rezultati su tada logaritmirani ( $\log_{10}$ ) s time da je svakom broju prije logaritmiranja dodan broj 1 (u rezultatima ima nula, a njih je nemoguće logaritmirati!). Nakon logaritmiranja, ponovno su testirani podaci crtanjem grafa raspodjele reziduala. Podaci su tada bili vrlo blizu idealne linije, odnosno pokazivali su normalnu raspodjelu.

Homogenost varijanci testirana je Cochran-ovim C testom (engl. Cochran's C test), Hartley-evim  $F_{\max}$  testom (engl. Hartley's  $F_{\max}$  test) i Bartlett-ovim  $\chi^2$  testom (engl. Bartlett's  $\chi^2$  test). Netransformirani podaci pokazivali su visoku statističku značajnost ( $p < 0,001$ ) što znači da im varijance nisu homogene. Nakon logaritmiranja ( $\log_{10}$ ) podataka, gore navedeni testovi više nisu pokazivali statističku značajnost. To znači da se logaritmiranjem uspjela postići i homogenost varijanci podataka.

Zbog transformacije podataka, graf je nacrtan s logaritamskom podjelom na ordinatnoj osi. Okomite crte na grafu predstavljaju interval pouzdanosti od 95% (engl. 95% confidence interval).

## 4. REZULTATI

Rezultati su prikazani na slici 12. Analiza varijance zavisnih uzoraka pokazala je visoku značajnost među reakcijama na pojedine mirise prije hranjenja te među reakcijama na pojedine mirise poslije hranjenja (“between subjects“ učinak:  $df = 9$ ;  $F = 257,12$ ;  $p < 0,05$ ). Razlike postoje i između reakcija na neke mirise prije i poslije hranjenja (“within subjects“ učinak:  $df = 1$ ;  $F = 17,131$ ;  $p < 0,05$ ).



**Slika 12.** Broj palucanja jezikom na različite mirisne prije i poslije hranjenja miševima, u mladih zelenih jamičarki. Stupci predstavljaju srednju vrijednost, a tanke linije 95%-tni interval pouzdanosti (engl. 95% confidence interval). Zvijezdicama su označene statistički značajne razlike u reakcijama na mirise prije i poslije hranjenja

Međutim, analiza varijance zavisnih uzoraka ne daje odgovor koje su reakcije na mirise međusobno različite, bilo unutar jedne serije hranjenja, bilo između dva hranjenja. Zato je trebalo provesti analizu višestrukih usporedbi (engl. multiple comparisons). Unutar jedne serije testiranja (prije hranjenja) statističku su značajnost ( $p < 0,05$ ) pokazale sljedeće

usporedbe: voda – koža ribe, voda – iznutrica ribe, voda – koža žabe, voda – iznutrica žabe, voda – koža guštera, voda – iznutrica guštera, voda – koža miša, voda – iznutrica miša, parfem – koža ribe, parfem – iznutrica ribe, parfem – koža žabe, parfem – iznutrica žabe, parfem – koža guštera, parfem – iznutrica guštera, parfem – koža miša, parfem – iznutrica miša, koža ribe – koža guštera, koža ribe – koža miša, koža ribe – iznutrica miša, iznutrica ribe – koža guštera, iznutrica ribe – koža miša, iznutrica ribe – iznutrica guštera, koža žabe – koža guštera, koža žabe – koža miša, koža žabe – iznutrica miša, iznutrica žabe – koža miša, iznutrica žabe – iznutrica miša.

Statistička analiza višestrukim usporedbama reakcija na pojedine mirise prije i poslije hranjenja pokazala je također da je jedino u mirisa miševa došlo do razvoja značajne razlike u reakciji zmija na njegov miris prije i poslije hranjenja – zmije intenzivnije palucaju jezikom na miris miša poslije serije hranjenja miševima nego prije hranjenja ( $p < 0,05$ ).

## 5. RASPRAVA

Ovo istraživanje pokazalo je da postoji povezanost između palucanja jezika i sposobnosti diskriminacije različitih vrsta plijena. Što je zabilježen veći broj palucanja, to je zmija bila zainteresiranija za taj plijen. To ne iznenađuje budući da se zmije upravo jezikom, odnosno njegovim palucanjem, koriste kako bi prikupile kemijske signale iz zraka, tla i vode, odnosno kako bi odredile prisutnost plijena, identificirale ga, te u skladu s dobivenim podacima, odnosno podražajima, reagirale. Brojanje palucanja jezika također je dalo uvid u to koji plijen preferiraju naše pokusne životinje, odnosno zelene jamičarke.

U prvoj seriji istraživanja, prije hranjenja određenom vrstom plijena, mlade zelene jamičarke pokazivale su veću aktivnost na mirise ribe i žabe, a nešto manju na mirise guštera i miša. Gotovo nikakva aktivnost zabilježena je na mirise vode i parfema.

Ne iznenađuje da zmija nije reagirala na parfem. To su umjetne kemikalije koje su zmiji nepoznate i potencijalno vrlo opasne. Za prepostaviti je da se zmija smanjenom aktivnošću zapravo štitila od intenzivnog mirisa i mogućih oštećenja koje bi ono prouzročilo budući da je Jacobsonov (vomeronazalni) organ vrlo osjetljiv kemoosjetilni sustav.

Miris vode zmiji je poznat i dostupan 24 sata na dan i zato potpuno ne zanimljiv tijekom ovog istraživanja. Nime, zelene jamičarke prirodno nastanjuju toplu i vlažna područja, stoga su takvi uvjeti simulirani i u zatočeništvu; zmije su prskane vodom svaka dva dana, a vlaga je u kavezu iznosila 80 - 95%. Iz tog razloga prepostavljam da miris vode zmija ne povezuje s hranom.

Zelena jamičarka je arborealna vrsta koja se rijetko spušta na tlo, čak ni zbog hranjanja. Život provodi skrivajući se na niskom drveću i grmlju, čekajući u zasjedi svoj plijen. Stoga se na njezinom meniju uglavnom nalaze žabe i gušteri koji žive na drveću i lišću, a rijeđe mali glodavci i ptice. Ovo istraživanje ide tome u prilog, pa mogu zaključiti da je izbor hrane njima urođen. Veću aktivnost pokazale su kad im je ponuđen miris žabe, ali i miris ribe. Povećan broj palucanja jezika na miris ribe je iznenađujući podatak budući da se ribom u prirodnom staništu ne hrane. Vode i mora su staništa u kojima obitavaju ribe, a zelene jamičarke ne zalaze u te medije. Objašnjenje vjerojatno leži u njihovom intenzivnom mirisu zbog čega je zmija bila više zainteresirana. Ovo ostavlja mogućnost dodatnog istraživanja budući da nije poznato da li bi zmija prihvatila ribu kao hranu ili je samo bila znatiželjna. Međutim, ne iznenađuje što je na miša reagirala slabije nego na miris žabe, ali očekivana je veća aktivnost

kod mirisa guštera. Prepostavljam da razlog leži u njihovoj suhoj koži koja je ostavila jedva primjetan trag na pamučnom štapiću. U prilog tome ide činjenica da je puno intenzivnije reagirala na miris iznutrica guštera nego na kožu guštera. Takva značajna razlika nije zabilježena ako uspoređujemo koža ribe – iznutrica ribe, koža žabe – iznutrica žabe i koža miša – iznutrica miša, iako je razlika bila prisutna. Budući da je miris najznačajniji u indentifikaciji plijena, bilo je razumno prepostaviti da je mrtav plijen, u ovom slučaju iznutrice, savršeno prihvatljiv zbog intenzivnijeg mirisa, odnosno podražaja.

U drugoj seriji istrživanja zmijske su bile iskusne u hranjenju. Hranjene su s jedan dan starim miševima. Za očekivati je bilo da će u ovoj seriji puno intenzivnije reagirati na miris miša nego je to bilo u prvoj seriji. Rezultati to i pokazuju. Došlo je do značajne razlike u reakciji zmijske na miris miša prije i poslije hranjenja. Prepostavljam da su se zmijske tijekom hranjenja privikle na njegov miris te ga povezuju s hranom, odnosno sigurnim i dostupnim plijenom. Ovo potvrđuje da se zmijske mogu prilagoditi i prihvatiti novu vrstu plijena te da je prehrana uglavnom određena uvjetima u okolišu i raspoloživosti plijena.

Ovime je dokazano da se mijenja sklonost odabira nekog plijena nakon nekoliko uzastopnih hranjenja jednom vrstom plijena. Iako je zabilježena povećana aktivnost zmijske na sve prezentirane mirise u odnosu na prvu seriju pokusa, uspoređujući je s ostalim mirisima, statistički značajna razlika zabilježena je jedino kod mirisa miša, bilo da joj je ponuđen miris kože ili miris iznutrica. To potvrđuje hipotezu. Kao što sam napomenula ranije, taj miris najvjerojatnije povezuje sa sigurnim plijenom.

Općenita povećana aktivnost zmijske u drugoj seriji vjerojatno je rezultat iskustva. Budući da su prije druge serije istrživanja bile iskusne u hranjenju, povećanim palucanjem vjerojatno su tražile svoj uobičajeni plijen, miša. Također je moguće da su bile zbunjene novim mirisom te su provjeravale da li je to miris njihovog potencijalnog plijena.

Zanimljivo je da, unatoč povećanju interesa za poznati miris miša, nije pao interes za mirise životinja kojima se ona inače u prirodi hrani (žaba i gušter), čak ni za miris ribe. Ovo navodi na zaključak da su njihove urođene navike ipak jače od stečenih te da i dalje mirise žabe i guštera doživljava kao mirise potencijalnog plijena.

Ovo otvara nove teme za istraživanje. Valjalo bi dalje istražiti da li bi rezultati bili identični da su se zmijske hranile isključivo žabama ili isključivo gušterima, odnosno da li bi tada zmijska pokazivala povećan interes za miris žabe, odnosno miris guštera, te da li bi ta razlika bila statistički značajna.

## 6. ZAKLJUČAK

1. Mlade zmije neiskusne u hranjenju također imaju sposobnost diskriminacije plijena. Palucanjem jezika dobivaju informacije o vrsti i jestivosti plijena, a što je broj palucanja jezika veći, zmija je zainteresiranija za plijen.
2. U mladim zmija zamjećena je sklonost određenoj vrsti plijena, odnosno sklonost onoj vrsti plijena kojom se one inače hrane u svojem prirodnom staništu.
3. Sklonost odabira nekog plijena mijenja se nakon nekoliko uzastopnih hranjenja jednom vrstom plijena.

## 7. LITERATURA

Burghardt, G.M., Wilcoxon, H.C. and Czaplicki, J.A., (1973). Conditioning in garter snakes: Aversion to palatable prey induced by delayed illness. *Anim.Learn.Behav.* **1**: 317-320.

Chiszar D., Radcliffe C. W., Overstreet R., Poole T., Byers T. (1985): Duration of strike-induced chemosensory searching in cottonmouths (*Agkistrodon piscivorus*) and a test of the hypothesis that striking prey creates a specific search image. *Can. J. Zool.* **63**: 1057-1061.

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

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

de Cock Buning T., Terashima, S. and Goris, R.C., (1981). Python pit organs analyzed as warm receptors. *Cell Mol.Neurobiol.* **1**: 271-278.

Dullemeijer P., (1969). Growth and size of the eye in viperid snakes. *Neth.J.Zool.* **19**: 249-276.

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

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

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

Kroll, J.C., (1973). Taste buds in the oral epithelium of the blind snake, *Leptotyphlops dulcis* (Reptilia: Leptotyphlopidae). Southwest.Nat. **17**: 365-370.

Malhotra A., Thorpe R. S., (2004): A phylogeny of four mitochondrial gene regions suggests a revised taxonomy for Asian pitvipers (*Trimeresurus* and *Ovophis*). Mol. Phylogenet. Evol. **32**: 83-100.

Pough F. H., Andrews R. M., Cadle J. E., Crump M. L., Savitsky A. H., Wells K. D. (2001): Herpetology, 2nd edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

Pough F. H., Janis C. M., Heiser J. B. (2005): Sauropsida: Turtles, Lepidosaur, and Birds. U: Challice J. (ur.) Vertebrate life, 5th edition. Prentice Hall, Inc. Upper Saddle river, New Jersey. str. 264-486.

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

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