

Važnost elektrorepcije u pronalaženju plijena kod hrskavičnjača

Pavin, Luce

Undergraduate thesis / Završni rad

2021

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:226:291068>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-10-19**



Repository / Repozitorij:

[Repository of University Department of Marine Studies](#)



SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA

Luce Pavin

**VAŽNOST ELEKTRORECEPCIJE U PRONALAŽENJU
PLIJENA KOD HRSKAVIČNJAČA**

Završni rad

Split, rujan 2021.

SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ BIOLOGIJA I TEHNOLOGIJA MORA

**VAŽNOST ELEKTRORECEPCIJE U PRONALAŽENJU
PLIJENA KOD HRSKAVIČNJAČA**

Završni rad

Predmet: Fiziologija morskih organizama

Mentor:

Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Student:

Luce Pavin

Split, rujan 2021.

Sveučilište u Splitu
Sveučilišni odjel za studije mora
Preddiplomski studij Biologija i tehnologija mora

Završni rad

VAŽNOST ELEKTRORECEPCIJE U PRONALAŽENJU PLIJENA KOD HRSKAVIČNJAČA

Luce Pavin

Sažetak

Elektrorepcija je senzorna modalnost koja omogućava hrskavičnjačama detektiranje bioelektričnih polja drugih organizama. Za detekciju su odgovorni ampularni receptori koji su smješteni na glavi ili prsnim perajama hrskavičnjača. Razlikujemo pasivnu i aktivnu elektrorepciju. Kod pasivne elektrorepcije jedinke koriste svoje sposobnosti prijema impulsa za detekciju plijena i za snalaženje u prostoru tj. orijentaciju. Kod aktivne elektrorepcije jedinka se koristi elektrolokacijom kada životinja u svom okruženju generira električna polja i otkriva izobličenja u tim poljima pomoću elektroreceptorskih organa. Detekcija plijena bazirana je na dobro usmjerenim reakcijama same životinje zbog emisije bioelektričnog polja plijena koji je uglavnom skriven pod sedimentom. Što se tiče detekcije predatora pomoću elektrorepcije, mogućnost otkrivanja opasnosti uočena je već u ranih razvojnih stadija embrija. Uslijed promjene električnih impulsa, embrij ima mogućnost minimizirati olfaktorne signale koji su upadljivi predatoru te se na taj način zaštititi.

(16 stranica, 8 slika, 34 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: elektrorepcija, električni organ, senzorna fiziologija, hrskavičnjače, pronalaženje plijena

Mentor: Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Ocjenjivači: 1. Doc. dr. sc. Vedran Poljak
2. Doc.dr.sc. Zvezdana Popović Perković
3. Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

University of Split
Department of Marine Studies
Undergraduate study Marine Biology and Technology

BSc Thesis

**THE IMPORTANCE OF ELECTRORECEPTION IN PREY CAPTURE BEHAVIOR OF
ELASMOBRANCHS**

Luce Pavin

Abstract

Electroreception is a sensory modality that allows elasmobranchs to detect the bioelectric fields of other organisms. Ampullary receptors located on the head or pectoral fins are responsible for detection. We can differentiate passive and active electroreception. In passive electroreception, the animal uses their ability to receive impulses to detect prey and to orientate themselves. In active electroreception, electrolocation is used when the animal generates electric fields and detects distortions in those fields using electroreceptor organs. Prey detection is based on well-directed reactions of the animal itself due to the emission of a bioelectric field of prey that is usually hidden under sediment. As for the detection of predators by electroreception, the possibility of detecting potential danger is already expressed in the early development of the embryonic stage. Due to the change of electrical impulses, the embryo has the ability to minimize olfactory signals that are noticeable to the predator and thus protect themselves.

(16 pages, 8 figures, 34 references, original in: Croatian)

Keywords: electroreception, electric organ, sensory physiology, elasmobranchs, prey capture

Supervisor: Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

Reviewers:

1. Vedran Poljak, PhD / Assistant Professor
2. Zvezdana Popović Perković, PhD / Assistant professor
3. Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

SADRŽAJ:

1. UVOD.....	1
2. RAZRADA TEME.....	2
2.1. Elektroreceptori	2
2.1.1. Anatomija Lorenzinijevih ampula	3
2.1.2. Funkcije ampularnih elektoreceptora.....	5
2.2. Pasivna elektorecepcija.....	6
2.3. Aktivna elektorecepcija	8
2.4. Detekcija plijena	10
2.5. Detekcija predatora	11
3. ZAKLJUČCI.....	13
4. LITERATURA	16

1. UVOD

Električne ribe poznate su ljudima tisućama godina, ali tek od nedavno, zahvaljujući naprednim neurobiološkim alatima, omogućen je dublji uvid u anatomsku strukturu i samu fiziologiju električnih organa. Daljnja analiza električnih mehanizama u riba osigurala je veći stupanj razumijevanja tih sustava i nove informacije kako se oni koriste u prirodi.

Veliki korak prema tome bila su istraživanja koja su proveli Kalmijn (1971) te Bullock i Heiligenberg (1986) koja po prvi put detaljnije opisuju kako hrskavičnjače koriste elektorecepciju za pronalazak plijena. Moć elektorecepcije omogućava ribi da vodi tajni, noćni život, neotkriven od strane dnevnih grabežljivaca. Kako niti jedan živi organizam nije u stanju spriječiti slabe električne impulse vlastitog tijela, velika je prednost otkriti ove signale s udaljenosti, čak i kad je potencijalni plijen zakopan pod pijeskom.

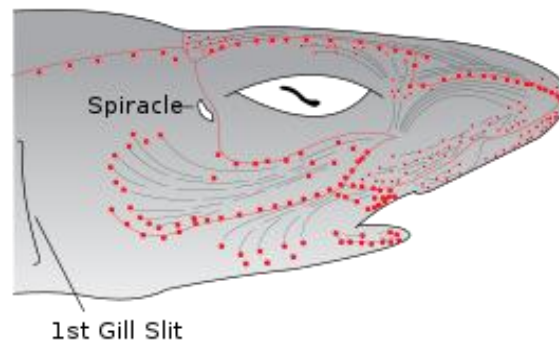
Elektorecepcija je senzorna modalnost koja se pojavljuje u ranih kralježnjaka, uključujući nadrazred Agnatha, Chondrichthyes, Sarcopterygii, rane Actinopterygii, i tri reda Teleostei (Bullock i sur., 1982, 1983). Naime, sve hrskavičnjače posjeduju detaljno razrađen ampularni elektorecepcijski sustav osjetljiv na nisko frekventne električne podražaje (Bodznick i Boord, 1986).

2. RAZRADA TEME

Elektrocepcija je tijekom povijesti više puta evoluirala u kralježnjaka, što je rezultiralo velikom sposobnosti elektroreceptora da detektiraju niske električne podražaje. S obzirom na funkciju ampularnih receptora, hrskavičnjače imaju mogućnost pasivnog i aktivnog načina detekcije plijena. Još jedna korist ovog posebnog senzornog modaliteta je i detekcija predatora koja se već primjećuje u najranijim razvojnim stadijima hrskavičnjača.

2.1. Elektroreceptori

Ampularni elektroreceptori (Slika 1) sastoje se od subdermalnih jedinica poznatih kao Lorenzinijeve ampule koje tvore mrežu pora, te imaju sposobnost detektiranja niskih električnih podražaja manjih od 5 nV/cm. (Kalmijn, 1971).



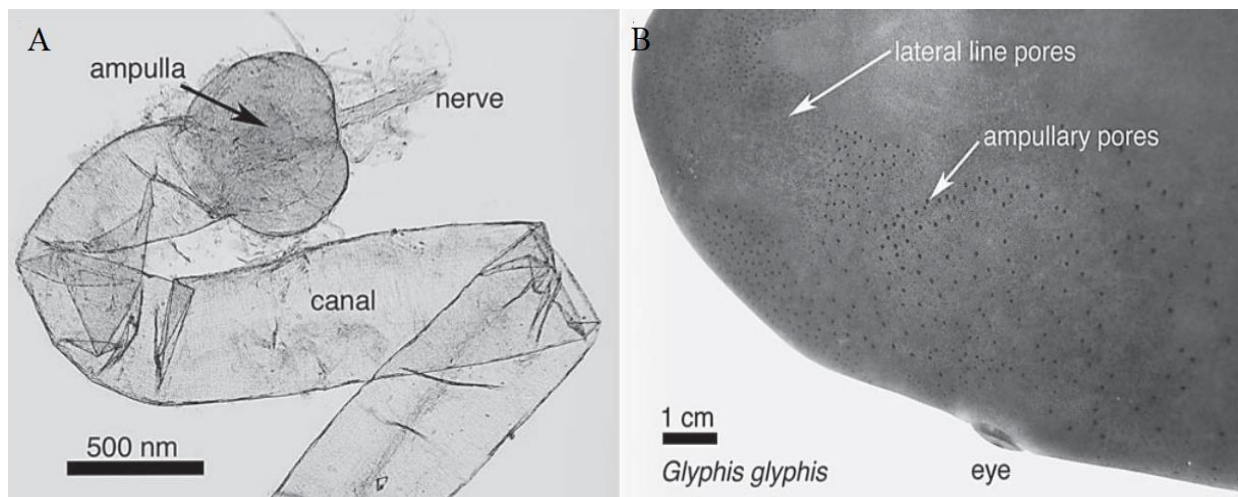
Slika 1. Elektroreceptori (Lorenzinijeve ampule) i bočni linijski kanali u glavi morskog psa završavaju između prvog škržnog proreza (engl. *1st gill slit*) i spirakuluma (engl. *spiracle*) (izvor: https://hr2.wiki/wiki/Ampullae_of_Lorenzini).

Prvi put su opisane od strane Stenonisa (1664) i Lorenzinija (1678) godine, dok njihove fiziološke i bihevioralne funkcije ostaju nepoznate još tri stoljeća. U početku se smatralo da su Lorenzinijeve ampule zapravo tip mehanoreptora (Parker, 1909; Dotterweich, 1932) ali Sand (1937) i Hensel i Nier (1971) dokazuju da su također i temperaturno osjetljive. Loewenstein i Ishiko (1962) otkrivaju da Lorenzinijeve ampule imaju također i sposobnost detekcije promjene

saliniteta. Danas je poznato da hrskavičnjače elektrosrepcijski sustav koriste za orijentaciju među susjednim električnim poljima generiranim od strane drugih organizama (Kalmijn, 1974, 1982; Pals i sur., 1982), za geomagnetsku navigaciju (Kalmijn, 1974, 1988, 2000; Paulin, 1995), za detekciju bioelektričnih polja koja proizvodi potencijalni plijen, predatori ili sama hrskavičnjača kao jedinka (Kalmijn, 1971).

2.1.1. Anatomija Lorenzinijevih ampula

Svaka pora predstavlja otvor gelom ispunjenog kanala veličine 1 mm, koji je izgrađen od skvamoznih epitelnih stanica koje su od kolagen vlakana odvojene bazalnom membranom (Slika 2A). Pore su smještene na površini glave i prsnih peraja (Slika 2B). Broj pora se ne povećava tijekom razvoja, dok se 'zbijenost' pora smanjuje kako organizam doseže veću dob. Rastom organizma također se i povećava osjetljivost jer se receptorske stanice povećavaju kao i dužina kanala ampule. Kanal završava grupom okruglih nakupina nalik alveolama koje tvore jednu ampulu. U svakoj od alveola nalaze se stotine osjetilnih receptora i piramidalnih potpornih stanica koje obavijaju unutarnju površinu kanala te imaju ulogu u lučenju gela. Vrhovi osjetilnih receptora, dlačica te potpornih stanica izložene su lumenu. Područje lumena i stjenki kanala dobro je izolirano zahvaljujući gustoći i posloženosti stanica (Slika 3), čineći ampulu dobro izoliranim vodičem električne struje s otpornošću od $6 \text{ M}\Omega/\text{cm}^2$ (Wueringer, 2012). Za razliku od stjenki kanala, sam kanal i ampula ispunjeni su gelom koji podnosi otpor od 25 do $31 \text{ }\Omega/\text{cm}^2$. Veze između stanica stjenke kanala i alveolnih epitelnih receptora pružaju vrlo visoku električnu otpornost između unutarnje i vanjske strane ampule (Waltman, 1966; Murray, 1974). Prosječni kapacitet kanala iznosi $0,4 \text{ }\mu\text{F}/\text{cm}^2$, dok je otpor stjenke kanala $6 \text{ M}\Omega/\text{cm}^2$, a gela oko $25\text{--}31 \text{ M}\Omega/\text{cm}^2$ (Waltman, 1966; Murray, 1974).



Slika 2. A) Izolirana ampula vrste *Anoxypristis cuspidata* (pilan). Vidljive pojedinačne regije: živac (engl. *nerve*), ampula (engl. *ampulla*), te kanal (engl. *canal*) koji se tijekom rukovanja savio. B) Ampularne pore na površini glave morskog psa *Glyphis glyphis*, vidljive razlike među porama bočne pruge (engl. *lateral line pores*) i ampularnim porama (engl. *ampullary pores*) koje su ovdje vidljive u blizini oka (izvor: Wueringer, 2012).

Mukopolisaharidni gel je po svom kemijskom sastavu sličan sastavu morske vode te je zanimljivo da je specifičan za svaku vrstu hrskavičnjače. Brown i sur. (2002) tvrde da je uloga gela i zaštitnička, jer štiti otvorenu strukturu Lorenzinijeve ampule od vanjskih utjecaja i ozljeda.

Bazalna membrana inervirana je od strane 6 do 12 ogranaka VIII. kranijalnog živca, kojeg ubrajamo u osjetilne živce (Motta i Huber, 2012). Lorenzinijeve ampule primarno inerviraju osjetilni (aferentni) neuroni koji prenose informacije u mozak preko dorzalnih ogranaka VIII. kranijalnog živca. Primarni aferenti iz ipsilateralne ampule završavaju somatotopskom raspoređenošću unutar centralne zone dorzalne oktavolateralne jezgre (DON). Velike elektrosensitivne multipolarne stanice u DON-u poznate kao uzlazni eferentni neuroni (AEN) dobivaju signale od perifernih i centralnih zona DON-a. AEN se uspinju do srednjeg mozga preko bočne linije lemniscusa i završavaju somatotopijski u dijelu srednjeg mozga poznatog kao lateralna mezencefalna jezgra (LMN) i u dubokim slojevima tektuma (Bodznick i Boord, 1986). LMN je jedna od tri jezgre srednjeg mozga u hrskavičnjača koje čine lateralni mezencefalni kompleks. Informacije obrađene u LMN-u šalju se u stražnju bočnu jezgru talamusa, gdje se zatim prenose do prednjeg mozga (Bullock, 1979; Bodznick i Northcutt, 1984; Schweitzer i Lowe, 1984).



Slika 3. Unutarnji pogled na Lorenzinijeve ampule (izvor: https://hr2.wiki/wiki/Ampullae_of_Lorenzini).

2.1.2. Funkcije ampularnih elektroreceptora

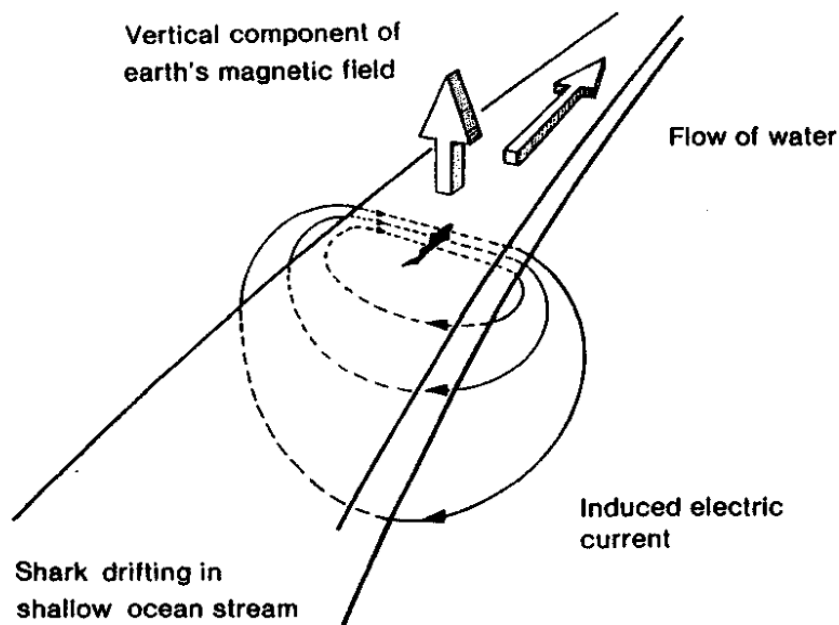
Elektroreceptori mogu raditi u aktivnom ili pasivnom načinu (Kalmijn, 1988). Pod pasivan način otkrivanja smatramo otkrivanje vanjskih polja iz stranog izvora, dok bi u aktivno ubrajali djelujuće elektroreceptore koji otkrivaju polja koja sam organizam stvara, bila ona generirana korištenjem električnih organa (u slučaju elektrogene ribe) ili kretanjem kroz Zemljino magnetsko polje. Kad su izloženi niskoj frekvenciji tj. slabom električnom polju, receptori unutar ampula mjere potencijalnu razliku između vode u porama kože, što je jednako unutrašnjosti ampule, i razliku na području receptorskog epitela (Bodznick i Boord, 1986). Receptori van ampularnog receptorskog epitela pokazuju stalne stope odašiljanja signala koji mogu biti modificirani vanjskim električnim poljima.

Ovisno o poziciji tj. smještaju ampularnih pora na površini kože, hrskavičnjača ima mogućnost detekcije manjih električnih polja proizvedenih od strane manjih organizama i stalnih signala koje odašilju objekti u blizini kako bi se mogla orijentirati u prostoru (Kalmijn, 1971).

2.2. Pasivna elektrorepcija

Pasivnu elektrorepciju pokazuju životinje koje same ne posjeduju električne organe, ali su sposobne primati električne impulse koji proizlaze iz fizičkih ili bioloških izvora putem njihovih elektroreceptora. Životinje koriste svoje sposobnosti prijema impulsa za detekciju plijena i, moguće, za snalaženje u prostoru tj. orijentaciju (Slika 4).

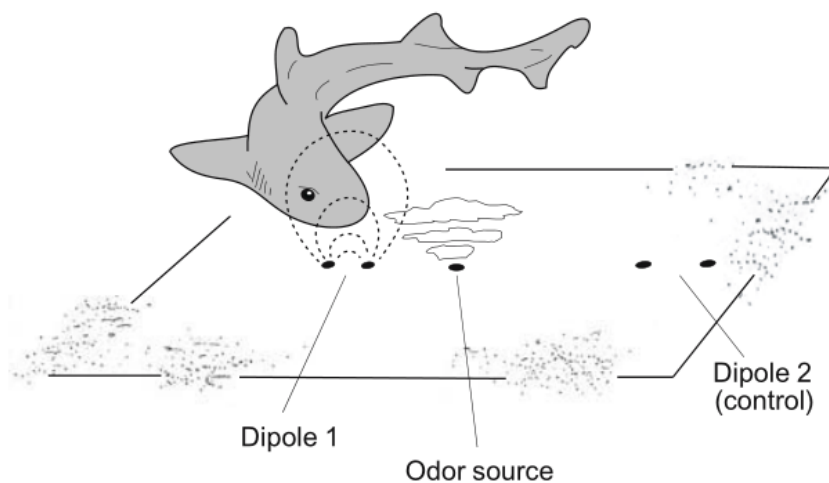
Većinu znanja o ovim funkcionalnim ulogama dugujemo studijama Adrianusa Kalmijna (Kalmijn, 1974). Istraživanja u ovom području potaknuta su opažanjem da se morski psi i raže mogu točno i precizno usmjeriti prema živom plijenu, poput plosnatice zakopane u pijesak koja je nevidljiva drugim predatorima. Napad na plijen je uglavnom iniciran kada se hrskavičnjača približi na udaljenost od 15 centimetara, kada naglo napada te proždire plijen.



Slika 4. Prikazan odnos plitke oceanske struje (engl. *shallow ocean stream*) i vertikalne komponente magnetskog polja Zemlje (engl. *vertical component of earth's magnetic field*). Smjer strujanja vode (engl. *flow of water*) prikazan je strelicom ispred morskog psa. Krugovi označavaju granicu osjetljivosti unutar koje morski psi opažaju induciranu električnu struju (engl. *induced electric current*) (izvor: Kalmijn, 1988).

Frekvencija koju odašilje plijen je najčešće vrlo mala, otprilike $0,2 \mu\text{V}/\text{cm}$. Točan izvor tih stabilnih bioelektričnih polja je nejasan, ali u riba izbijaju relativno jaki električni signali s područja glave, posebno iz usne šupljine i iz operkuluma ili škržnih poklopaca.

Da bi se testirala hipoteza da će hrskavičnjača reagirati samo na bioelektrična polja plijena, ali ne i na bilo koje druge znakove, korišteni su razni pristupi. Jedan od ovih pristupa provodi Kalmijn (1982) te je ilustriran na Slici 5. Morski psi (*Mustelus canis*) na područje istraživanja u akvariju mamljeni su tekućinom mirisa haringe koji je ispuštan na sredini polivinil ploče. Električna polja plijena simulirana su propuštanjem istosmjerne struje kroz par elektroda desno ili lijevo od izvora mirisa. Postavljen je drugi par elektroda na drugu stranu. Kroz ove desne elektrode, koje su služile kao kontrola, nije puštena struja. U gotovo svim pokusima, morski psi su napadali elektrode koje su emitirale impulse, tj. koje su bile spojene na istosmjernu struju. Rijetko su napadali kontrolni par elektroda ili izvor mirisa.



Slika 5. Prikaz eksperimenta: napad morskog psa orijentiran isključivo na elektrode koje oponašaju bioelektrično polje plijena. Polje plijena simulira se propuštanjem istosmjerne struje kroz prvu elektrodu (engl. *dipole 1*) dok druga elektroda (engl. *dipole 2 (control)*) služi kao kontrolna. Smještene su desno i lijevo od izvora mirisa (engl. *odor source*) (izvor: Bullock i sur., 2005).

Iznimna osjetljivost Lorenzinijevih ampula koje posreduju u opažanju električnih signala također omogućuje otkrivanje polja iz neživih izvora, poput polja induciranih zanošenjem

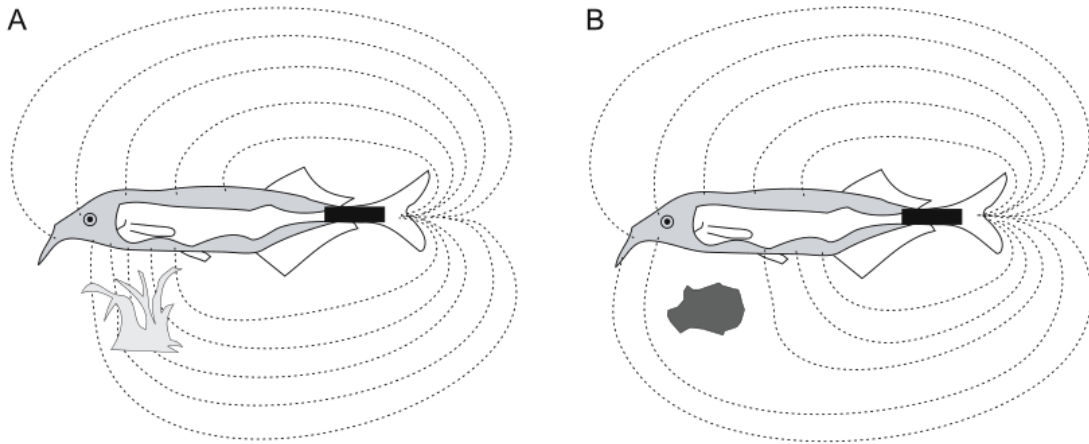
oceanskih struja ili samim plivanjem riba kroz Zemljino magnetsko polje. U oba slučaja elektromagnetske indukcije, gradijenti napona se kreću između 0,05 i 0,5 $\mu\text{V}/\text{cm}$, koji su znatno iznad praga detekcije. Jedinka može izvući informacije iz smjera i polariteta električnog polja u svrhu orijentacije. Ovaj pojam je potkrijepljen eksperimentima Kalmijna 1982. godine, u kojima su raže demonstrirale svoju sposobnost orijentacije u odnosu na jednolična električna polja koja su slična onima koje stvaraju oceanske struje.

2.3. Aktivna elektrorepcija

Hans Lissmann je uvjerljivo pokazao pedesetih godina prošlog stoljeća da slabo električna riba *Gymnarchus niloticus* može otkriti objekte koji se razlikuju u provodljivosti od okolne vode analizirajući promjene ili 'iskrivljenja' vlastitog trodimenzionalnog električnog polja (Lissmann i Machin, 1958). Detaljna analiza ovog fenomena, kojeg nazivamo aktivna elektrolokacija, u prvom slučaju objašnjava da objekti s impedancijom (mjera suprostavljanja prolasku izmjenične struje kroz strujni krug ili tijelo) različitom od impedancije okolne vode ostavljaju 'električne sjene' na površini tijela riba. Ova sjena ili 'električna slika' sastoji se od područja u kojem je gustoća strujnih linija koji definiraju električno polje ribe promijenjena. Objekti s vrijednostima impedancije nižim od okolne vode uzrokuju da kroz njih teče više struje i na taj način 'privlače' strujne linije, dok objekti s većim vrijednostima impedancije smanjuju protok struje i tako 'odbijaju' linije električne struje (Slika 6). Ove promjene u protoku struje rezultiraju u prvom slučaju većom strujom koja može proteći kroz elektroreceptorske organe u onom dijelu kože koji je točno nasuprot objekta.

U drugom slučaju dolazi do suprotnog učinka – protok kroz odgovarajuće elektroreceptore smanjen je u usporedbi s protokom kada je objekt odsutan. Električna slika objekta ovisi o njegovim električnim svojstvima, veličini i obliku te udaljenosti od ribe. Von der Emde i sur. (1998) su pokazali da riba ne samo da može otkriti prisutnost objekata s impedancijama različitim od vode, ali da također razlikuje različite udaljenosti predmeta i neovisno analizira njihova kapacitivna i otporna svojstva. Moguće je da ribe znaju koristiti ovu drugu sposobnost razlikovanja živih i neživih predmeta u okolini jer se živi objekti odlikuju značajnim kapacitetom za provođenje struje, dok neživi predmeti posjeduju uglavnom otporna svojstva tj. djeluju kao otpornici. Iako je

efektivni raspon aktivne elektrolokacije ograničen na nekoliko centimetara oko organizma, čini se da se ta mogućnost razvila kod svih do sada istraživanih slabo električnih riba.

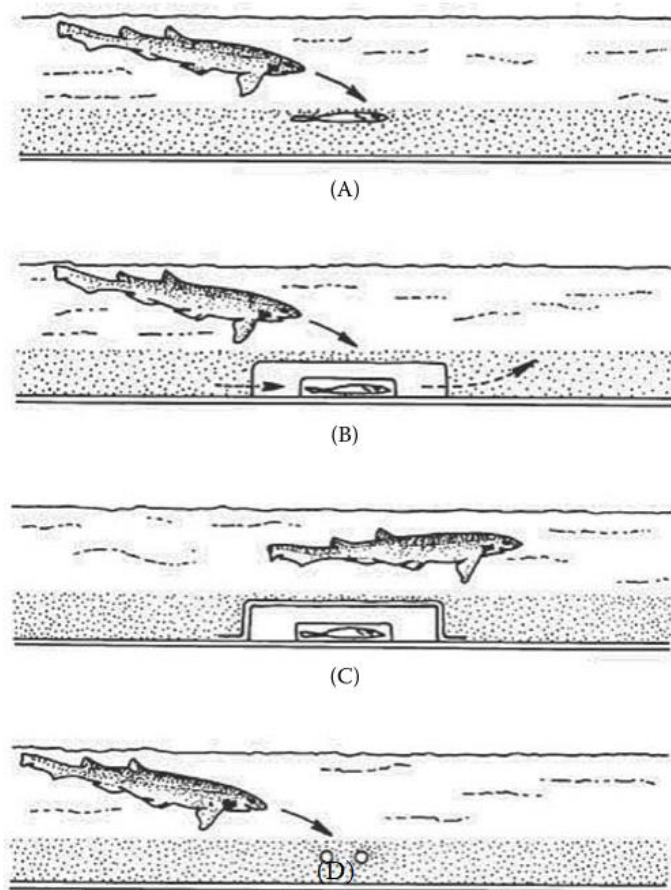


Slika 6. Izobličenja električnog polja *Gnathonemus petersii* uzrokovana prirodnim predmetima čija se impedancija razlikuje od one u okolnoj vodi. A) Vodene biljke su dobri vodiči i 'privlače' linije električnog polja i tako rezultiraju većom strujom koja teče kroz elektrosenzorske organe. B) Kamenje kao izolator odbija linije električnog polja i time rezultira smanjenjem protoka struje u odgovarajućim elektrosenzorima (izvor: Bullock i sur., 2005).

2.4. Detekcija plijena

Kalmijn je 1971. bihevioralnim eksperimentima u laboratoriju pokazao da mačka bljedica (*Scyliorhinus canicula*) i raža (*Raja clavata*) imaju sposobnost dobro usmjerene reakcije hranjenja na malog, vizualno neupadljivog iverka (Slika 7A) i iverka zakopanog u komoru prekrivenu agarom koja je dopuštala emisiju bioelektričnog polja plijena, ali ne i njegov miris (Slika 7B). Treba napomenuti da se tek na 15 cm udaljenosti primjećuje da je morska mačka pomoću elektrosenzorije detektirala plijen. Kad je komoru dodatno prekrpio i slojem tanke plastične folije koja je električno izolirala plijen, iverak je ostao neotkriven (Slika 7C). Promatrani su također odgovori na hranjenje koji se ne mogu razlikovati od odgovora izazvanih prirodnim plijenom na način da su postavljene dipolne elektrode koje su simulirale bioelektrična polja plijena zakopanog u pijesku ili skrivenog u komori s agarom.

Ove dvije vrste, *R. clavata* i *S. canicula*, su hrskavičnjače koje žive pri morskom dnu, bentoske su životnje, te im mogućnost elektrosrepcije daje jednu određenu prednost u potrazi za plijenom, ako je njihovo grabežljivo ponašanje u prirodnom okruženju ekvivalentno onome koji se opaža u laboratorijskom okruženju. Sljedeće istraživanje također se fokusiralo na atlantsku ražu *Dasyatis sabina*. McGowan i Kajiura (2009) su pokazali da je eurihalina atlantska raža, *D. sabina* slično reagirala u širokim rasponima slanosti od slatkovodne (0 ppt) do morske vode (35 ppt) na podražaje koji simuliraju plijen. Međutim došlo je do smanjenja elektroosjetljivosti i detekcije pri testiranju u slatkovodnim sredinama za što je najvjerojatnije zaslužan električni otpor vode i fiziološka funkcija ampularnih kanala u vodi koja je siromašna ionima.



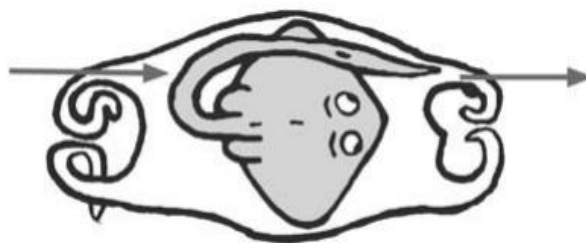
Slika 7. Upotreba elektrosrepcije za otkrivanje električnih polja koja proizvodi plijen. A) Prikazane su reakcije *Scyliorhinus canicula* na iverka zakopanog u pijesku, B) iverka zakopanog u komoru prekrivenu agarom koji propušta bioelektrično polje, C) iverka u komori prekrivenoj

agarom i plastičnom folijom koja električno izolira plijen i D) dipolne elektrode koje simuliraju bioelektrična polja koja proizvodi iverak (izvor: Kalmijn, 1971).

Kajiura i Holland (2002) su pokazali da morfologija glave morskog psa mlata nije zaslužna za veću osjetljivost na elektrolepciju dipolnih električnih polja koja simuliraju plijen od ‘standardne’ morfologije morskog psa, ali može pružiti veće fizičko područje za pretraživanje radi povećanja vjerojatnosti naleta plijena.

2.5. Detekcija predatora

Još jedna važna funkcija elektrolepcije u hrskavičnjača je otkrivanje i izbjegavanje potencijalnih predatora. Sisneros i sur. (1998) demonstrirali su na vrsti *Raja eglanteria* da je upravo elektrolepcija embrija odgovorna za otkrivanje predatora koji uključuju i druge hrskavičnjače, koštunjače, morske sisavce i puževe. Embriji koji su pri kraju razvitka, nošeni su morskom vodom u pelagijalu inkapsulirani unutar zaštitne čahure. Unutar čahure pozicionirani su tako da rep stoji u uglu, prateći smjer strujanja vode (Slika 8). Na ovaj način embriju je osigurana potrebna prostrujenost morske vode koja ulazi kroz pore na suprotnom kraju jajeta i stvara lokalizirani vrtlog u blizini izlazne pore, koji potencijalnim grabežljivcima može pružiti olfaktorne znakove potrebne za otkrivanje i lokalizaciju inkapsuliranog embrija raže.



Slika 8. Embrij raže u kasnom razvojnem stadiju obavljen zaštitnom čahuricom. Strelicama je prikazan smjer strujanja morske vode (izvor: Carrier i sur., 2012).

Maksimalna osjetljivost perifernog elektrolepcivnog sustava na frekvenciju odgovara upravo onoj frekvenciji koju proizvode veliki grabežljivci. Kada embrij detektira fazne električne

impulse jačine od 0,5 do 2 Hz istovremeno će se aktivirati antipredatorsko tzv. *'freeze'* ponašanje. Ovaj bihevioralni odgovor karakteriziran je zaustavljanjem strujanja morske vode iz čahurice i time se automatski smanjuje vjerojatnost senzorne detekcije od strane predatora. Također je poznato da fazni električni impuls jačine 0,1 do 1 Hz izaziva prekid strujanja u embrija *Scyliorhinus canicula* (Peters i Evers, 1985).

3. ZAKLJUČCI

Elektrorepcija je senzorna modalnost za koju su istraživanja dokazala da je ključna u preživljavanju svih hrskavičnjača, pogotovo ako se radi o bentoskim vrstama. Neovisno da li se radi o pasivnoj ili aktivnoj elektrorepciji, hrskavičnjače su evoluirale kako bi mogle zapažati promjene u faznim strujnim impulsima jačine tek 0,1 Hz. Za detekciju odgovorni su ampularni receptori poznatiji kao Lorenzinijeve ampule koje su smještene na glavi ili prsnim perajama hrskavičnjača te njihov smještaj može varirati ovisno o vrsti i ekologiji vrste. S površinom kože povezane su kanalom koji je ispunjen gelom, a završava grupom okruglih nakupina nalik alveolama koje tvore jednu ampulu.

Kod pasivne elektrorepcije ribe koriste svoje sposobnosti prijema impulsa za detekciju plijena i za snalaženje u prostoru tj. orijentaciju. Hrskavičnjače su sposobne očitati informacije iz smjera i polariteta električnog polja u svrhu orijentacije. Ovaj pojam je potkrijepljen eksperimentima Kalmijna 1982. godine, u kojima su raže demonstrirale svoju sposobnost orijentacije u odnosu na jednolična električna polja koja su slična onima koje stvaranju oceanske struje.

Aktivna elektrorepcija objašnjava da objekti s impedancijom različitom od impedancije okolne vode ostavljaju 'električne sjene' na površini tijela riba. Vodene biljke su dobri vodiči i "privlače" linije električnog polja i tako rezultiraju većom strujom koja teče kroz elektroreceptorske organe. Kamenje kao izolator odbija linije električnog polja i time rezultira smanjenjem protoka struje u odgovarajućim elektroreceptorima.

Detekcija plijena bazirana je na dobro usmjerenim reakcijama same životinje zbog emisije bioelektričnog polja plijena koji je uglavnom skriven pod sedimentom. Što se tiče detekcije predatora pomoću elektrorepcije, mogućnost otkrivanja opasnosti uočena je već u ranih razvojnim stadijima embrija. Uslijed promijene električnih impulsa, embrij će zaustaviti strujanje vode kroz čahuricu u kojoj se nalazi i time spriječiti izlazak morske vode kroz drugi kraj tj. minimizirati olfaktorne signale koji su upadljivi predatoru.

4. LITERATURA

- Bodznick DA, Northcutt RG. 1984. An electrosensory area in the telencephalon of the little skate, *Raja erinacea*. Brain Research, 298: 117–124.
- Bodznick DA, Boord RL. 1986. Electroreception in Chondrichthyes: central anatomy and physiology. U: Bullock TH, Heiligenberg W (ur.), Electroreception. John Wiley and Sons Interscience Publications, New York, str. 225–257.
- Bullock TH. 1979. Processing of ampullary input in the brain: comparisons of sensitivity and evoked responses among siluroids and elasmobranchs. The Journal of Physiology, 75: 315–317.
- Bullock TH, Northcutt RG, Bodznick DA. 1982. Evolution of electroreception. TINS: 50–53.
- Bullock TH, Bodznick DA, Northcutt RG. 1983. The phylogenetic distribution of electroreception: evidence for convergent evolution of a primitive vertebrate sense modality. Brain Research Reviews, 6: 25–46.
- Bullock TH, Heiligenberg W. 1986. Electroreception. John Wiley, New York, 347 str.
- Bullock TH, Hopkins CD. 2005. Electroreception. U: Popper AN, Fay RR (ur.), From Electrogenesis to Electroreception. Springer Science+Business Media, Inc., New York, str. 5-47.
- Brown BR, Hutchinson JC, Hughes ME, Kellogg DR, Murray RW. 2002. Electrical characterization of gel collected from shark electrosensors. Physical Review E, 65: 061903.
- Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR. 2012. Biology of Sharks and Their Relatives. CRC Press, Boca Raton, 636 str.
- Dotterweich H. 1932. Baud und Funktion der Lorenzinischen Ampullen. Zoologische Jahrbücher Abteilung, Jena, str. 347–418.
- von der Emde G, Schwarz S, Gomez L. 1998. Electric fish measure distance in the dark. Dostupno sa: <https://doi.org/10.1038/27655>, pristupljeno srpanj 2021.
- Hensel H, Nier K. 1971. Integrated static activity of the ampullae of Lorenzini after long-term exposure to various temperatures. Pflugers Archive, 323: 279–283.
- Kajiura SM, Holland KN. 2002. Electroreception in juvenile scalloped hammerhead and sandbar sharks. The Journal of Experimental Biology, 205: 3609–3621.

- Kalmijn AJ. 1971. The electric sense of sharks and rays. *The Journal of Experimental Biology*, 55: 371–383.
- Kalmijn AJ. 1974. The detection of electric fields from inanimate and animate sources other than electric organs. U: Fessard A (ur.), *Handbook of Sensory Physiology*, Springer-Verlag, New York, str. 147–200.
- Kalmijn AJ. 1982. Electric and magnetic field detection in elasmobranch fishes. *Science*, 218: 916–918.
- Kalmijn AJ. 1988. Detection of weak electric fields. U: Atema J, Fay RR, Popper AN, Tavolga WN (ur.), *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer-Verlag, New York, str. 151–186.
- Kalmijn AJ. 2000. Detection and processing of electromagnetic and near-field acoustic signals in elasmobranch fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 355: 1135–1141.
- Lissmann HW, Machin KE. 1958. The mechanisms of object location in *Gymnarchus niloticus* and similar fish. *The Journal of Experimental Biology*, 35: 457–486.
- Loewenstein WR, Ishiko N. 1962. Sodium chloride sensitivity and electrochemical effects in a Lorenzian ampulla. *Nature*, 194: 292–294.
- Lorenzini S. 1678. Osservazioni intorno alle Torpedini. In Firenze per l'Onofri, Firenze, 136 str.
- McGowan DW, Kajiura SM. 2009. Electroreception in the euryhaline stingray, *Dasyatis sabina*. *The Journal of Experimental Biology*, 212: 1544–1552.
- Motta PJ, Huber DR. 2012. *Biology of Sharks and Their Relatives*. U: Carrier JC, Musick JA, Heithaus MR (ur.), *Prey Capture Behavior and Feeding Mechanics of Elasmobranchs*, CRC Press, Boca Raton, str. 153-221.
- Murray RW. 1974. The ampullae of Lorenzini. U: Fessard A (ur.), *Electroreceptors and Other Specialized Receptors in Lower Vertebrates*. Springer, Berlin, str. 125–146.
- Pals N, Peters RC, Schoenhage AAC. 1982. Local geo-electric fields at the bottom of the sea and their relevance for electrosensitive fish. *Netherlands Journal of Zoology*, 32: 479–494.
- Parker GH. 1909. The influence of eyes and ears and other allied sense organs on the movement of *Mustelus canis*. *Bulletin of the Bureau of Fisheries*, 29: 43–58.
- Paulin MG. 1995. Electroreception and the compass sense of sharks. *Journal of Theoretical Biology*, 174: 325–339.

- Peters RC, Evers HP. 1985. Frequency selectivity in the ampullary system of an elasmobranch fish (*Scyliorhinus canicula*). *The Journal of Experimental Biology*, 118: 99–109.
- Sand A. 1937. The mechanism of the lateral sense organs of fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 123: 472–495.
- Schweitzer J, Lowe DA. 1984. Mesencephalic and diencephalic cobalt-lysine injections in an elasmobranch: evidence for two parallel electrosensory pathways. *Neuroscience Letters*, 44:317–322.
- Sisneros JA, Tricas TC, Luer CA 1998. Response properties and biological function of the skate electrosensory system during ontogeny. *Journal of Comparative Physiology*, 183: 87–99.
- Stenonis N. 1664. *De Musculis et Glandulis Observationum Specimen cum Epistolis duabus Anatomicis*. Leyden Press, Amsterdam, 111 str.
- Waltman B. 1966. Electrical properties and fine structure of the ampullary canals of *Lorenzini*. *Acta Physiologica*, 66: 1–60.
- Wueringer BE. 2012. Electoreception in Elasmobranchs: Sawfish as a Case Study. *Brain, Behavior and Evolution*, 80: 97–107.