

KRZYSZTOF KOWALSKI, LESZEK RYCHLIK

*Uniwersytet im. Adama Mickiewicza
Wydział Biologii
Zakład Zoologii Systematycznej
Umultowska 89, 61-614 Poznań
E-mail: kowalski.biol@gmail.com*

JADOWITE SSAKI

WSTĘP

Bardzo długo nauka nie traktowała poważnie przypuszczeń, że ssaki mogą być jadowite, tak jak znane pod tym względem gady czy płazy. Wszystkie przypadki pogryzień przez te kręgowce oraz obserwowane po nich symptomy rozpatrywane były tylko i wyłącznie w kategoriach zabobonnych wierzeń i przesądów. Pierwsze próby poznania właściwości jadów oraz struktury tkanek budujących gruczoły jadowe ssaków podjęte zostały dopiero w latach 50. ubiegłego wieku przez Michalinę Pucek i Olivera Pearsona. Później, przez blisko pięćdziesiąt lat, nie analizowano jadów tej grupy zwierząt. Na przestrzeni ostatniego dwudziestolecia, dzięki dynamicznie rozwijającym się technikom umożliwiającym szybką ekstrakcję oraz rozdział i identyfikację poszczególnych składników jadów (KITA i współaut. 2004), w połączeniu z doniesieniami o pierwszych, prawdopodobnie jadowitych, kopalnych ryjówkowatych (CUENCA-BESCÓS i ROFES 2007), nastąpiło ponowne zainteresowanie badaczy jadami produkowanymi przez ssaki.

Jak do tej pory, jadowite ssaki stwierdzone zostały tylko w dwóch rzędach: stekowców (Monotremata), z jednym jadowitym gatunkiem, czyli dziobakiem australijskim, oraz ryjówkokształtnych (Soricomorpha), obejmującym jadowitych przedstawicieli z rodzajów *Solenodon* (2 gatunki), *Blarina* (3 gatunki), *Neomys* (2 gatunki) i *Crocidura* (1 gatunek). Na uwagę trzeba mieć jednak względ, iż definicji jadu jest wiele i w

związku z tym zaliczenie danego gatunku do grupy zwierząt jadowitych zależało będzie od przyjętej definicji. Jadowitość ssaków wymienionych powyżej zgodna jest z definicją, jaką zaproponował w 1968 r. BÜCHERL, stwierdzając, iż za jadowite mogą zostać uznane tylko te zwierzęta, które posiadają przynajmniej jeden gruczoł jadowy, odpowiedni mechanizm umożliwiający wydzielenie jadu oraz specjalny aparat pozwalający na wprowadzenie go do organizmu ofiary bądź napastnika (np. kolce, zęby, żądła). Dodatkowo, jad w takim rozumieniu musi doprowadzić do śmierci lub zaburzenia prawidłowego przebiegu podstawowych procesów fizjologicznych ofiary bądź napastnika. Stąd też wymienione wyżej ssaki możemy określić jako „swoiście jadowite”. Można jednak przyjąć szerszą definicję, na przykład tą zaproponowaną przez FRY’A i współaut. (2009), według której jad rozumiany jest jako wydzielina produkowana przez wyspecjalizowane tkanki (z reguły zamknięte w gruczołach) jednego zwierzęcia i wprowadzane do organizmu drugiego. Dodatkowo musi ona zawierać substancje zaburzające prawidłowe procesy fizjologiczne i biochemiczne oraz musi umożliwiać żerowanie na ofierze lub obronę przed potencjalnym napastnikiem, ale niekoniecznie musi doprowadzić do jego śmierci. Wówczas za jadowite możemy uznać również 3 gatunki nietoperzy wampirów (Chiroptera: Desmodontinae) oraz 3 gatunki (8 gatunków

według najnowszego, nieutralonego jeszcze podziału taksonomicznego) przypuszczalnie jadowitych małpiatek z rodzaju *Nycticebus*, należących do rzędu naczelných (Primates). Wielu naukowców uważa jednak, że wydzieliny produkowane przez te ssaki stanowią

tylko pewien podtyp jadu (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012), dlatego też ssaki te należałoby określić jako „aktywnie, ale nieswoiście jadowite”, w odróżnieniu od grupy ssaków „swoiście jadowitych”.

PRZEGLĄD JADOWITYCH SSAKÓW

STEKOWCE (MONOTREMATA)

Jedynym jadowitym gatunkiem w rzędzie stekowców jest australijski dziobak (*Ornithorhynchus anatinus*) (Ryc. 1). Samce tego ssaka mają specjalne kolce (ostrogi) na kościach piętowych tylnych kończyn (Ryc. 2), posiadające połączenie z gruczołami jadowymi znajdującymi się na goleniach. Kolce te służą więc jako aparat wyprowadzający jad, ale teorii dotyczących ich funkcji było wiele. Przypuszczano, iż mogą one (i) być przydatne przy wspinaniu się po stromym brzegu rzeki lub (ii) zbieraniu materiału na budowę gniazda, (iii) że mogą służyć jako broń lub (iv) umożliwiać skuteczne przytrzymanie samicy podczas kopulacji (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Najbardziej aktualny jest jednak pogląd, iż służą one samcom do walk o samice podczas godów (szerzej wątek ten omawiamy w rozdziale „Po co ssakom jad?”). Co ciekawe, u młodych dziobaków kolce te występują u obu płci, po czym u samic zanikają przed końcem pierwszego roku życia, a gruczoły jadowe w ogóle nie rozwijają się (CALABY 1968). W okresie godowym gruczoły jadowe tych ssaków ulegają znacznemu powiększeniu i stają się bardziej aktywne (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012).

Dziobaki należą do zwierząt aktywnych w nocy, co sprawia, że rzadko są widywane przez ludzi. Pomimo to, przynajmniej raz do roku odnotowywany jest w Australii przypadek ukłucia człowieka przez dziobaka. Atakom tym najczęściej ulegają rybacy, ponieważ dziobaki zaplatają się w ich sieci (TONKIN i NEGRINE 1994). Jak podaje CALABY (1968), podczas próby oswobodzenia dziobaka z sieci zdarza się, że kłuje on ludzi kilkakrotnie w ręce i nadgarstki. Do obserwowanych objawów zalicza się natychmiastowy, silny ból oraz opuchliznę. Symptomy te mogą utrzymywać się od dwóch tygodni do kilku miesięcy i nawet leczenie poprzez podawanie morfiny jest nieskuteczne (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Nie mniej jednak, jak dotąd nie odnotowano żadnych przypad-

ków śmiertelnych wśród ludzi ani wśród zwierząt (zwłaszcza, iż powszechnie atakom dziobaków ulegają psy). W warunkach laboratoryjnych obserwowano opuchliznę u królików po iniekcji podskórnej jadu, zaś na skutek iniekcji dożylną szybki spadek ciśnienia krwi, zaburzenie oddychania, koagulację krwinek i w konsekwencji śmierć zwierzęcia (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Powszechnie natomiast obserwowano w naturze samce dziobaków z oznakami pokłucia przez inne dziobaki (szczególnie w okolicy ogona), które mogły powstać podczas walk samców w okresie godowym.

Bardzo mała ilość jadu produkowana przez gruczoły jadowe dziobaków (i to tylko w okresie godowym) oraz trudność w pozyskaniu tych gruczołów i, w konsekwencji, samego jadu, z uwagi na fakt, iż zwierzęta te są objęte ochroną gatunkową, długo utrudniały badania nad składem jadu dziobaka australijskiego. Dopiero rozwój nowoczesnych technik rozdziału związków chemicznych umożliwił poznanie jego składu. Dzięki temu wiemy dziś, że jad dziobaka jest mieszaniną 19 frakcji, z których najważniejsze to: natriuretyczne peptydy typu C (ang. C-type natriuretic peptides, CNPs), peptydy defensynopodobne (ang. defensin-like peptides, DLPs), zaliczane do neurotrofin czynniki wzrostu (NGFs), izomerazy, hialuronidazy, proteazy oraz liczne nie scharakteryzowane frakcje białkowe (WHITTINGTON i współaut. 2010). Najważniejszymi komponentami tego jadu są jednak natriuretyczne peptydy typu C oraz peptydy defensynopodobne. CNPs stanowią najbardziej aktywne biologicznie peptydy w jadzie dziobaka i mogą odpowiadać za objawy stanu zapalnego obserwowanego po ukłuciu przez tego stekowca. Mogą one zmieniać ciśnienie krwi oraz powodować rozszerzanie naczyń krwionośnych. U szczurów powodują obrzęk oraz uwalnianie histaminy, a także rozluźnienie mięśni wyizolowanej macicy czy nasieniowodu. Dodatkowo, wchodząc w interakcje z białkami błon komórkowych, mogą formować kanały jonowe i tym samym indu-



Ryc. 1. Dziobak australijski (*Ornithorhynchus anatinus*) (fot. Martin A. Hansen).



Ryc. 2. Kolec jadowy na tylnej kończynie samca dziobaka australijskiego (*Ornithorhynchus anatinus*) (fot. Mark Jekabsons).



Ryc. 3. Almik haitański (*Solenodon paradoxus*) i fragment jego żuchwy. Strzałka pokazuje siekacz ze specjalną bruzdą umożliwiającą wprowadzanie jadu do ciała ofiary bądź napastnika (fot. The Last Survivors).



Ryc. 4. Rzęsorek rzeczek (*Neomys fodiens*) z upolowaną żabą. Jad tego małego ssaka pozwala mu na upolowanie ofiary nawet 8-krotnie cięższej od niego (fot. Marc Mounier).

kować przepływ jonów wapnia, prowadząc do zaburzenia prawidłowego przepływu jonów (KOURIE 1999, LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Z kolei DLPs stanowią grupę czterech peptydów podobnych pod względem strukturalnym do posiadających antybakteryjne właściwości β -defensyn. Powodują one destrukcję błon komórek bakteryjnych oraz mogą (samodzielnie lub synergistycznie razem z nerwowymi czynnikami wzrostu) indukować ból (TORRES i współaut. 2000, LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012).

U kolczatek (*Tachyglossus aculeatus*), i to u obu płci, również występują kolce, podobne do tych u dziobaków, ale dużo mniejsze (jakby zdegenerowane kolce jadowe). Są one połączone z gruczołami, które wykazują

u samców podobną sezonową aktywność, jak ta zaobserwowana u samców dziobaka (KRAUSE 2009). Nie mniej jednak, wydzielina produkowana przez te gruczoły nie posiada właściwości toksycznych i prawdopodobnie ma znaczenie w komunikacji zapachowej kolczatek podczas okresu rozrodczego (WONG i współaut. 2013). Jej głównymi komponentami są bowiem substancje białkowe, sterole, kwasy tłuszczowe oraz estry metylowe, co popiera powyższe przypuszczenia o funkcji tej wydzieliny (WONG i współaut. 2013).

RYJÓWKOKSZTAŁTNE (SORICOMORPHA)

Ryjówkokształtne (dawniej zaliczane do rzędu owadożernych, Insectivora), to grupa obejmująca większość znanych nam dziś

jadowitych ssaków, u których jad produkowany jest w podżuchwowych gruczołach ślinowych. Jadowite są 2 endemiczne gatunki alмикów z rodzaju *Solenodon*: zamieszkujący Haiti alмик haitański (*Solenodon paradoxus*) (Ryc. 3) oraz występujący na Kubie alмик kubański (*S. cubanus*) (RABB 1959, POURNELLE 1968). Jad produkują również 3 gatunki ryjówek krótkoogonowych z rodzaju *Blarina* zamieszkujących Amerykę Północną: *Blarina brevicauda*, *B. carolinensis* oraz *B. hylophaga* (PEARSON 1942, 1950; THOMAS 1978; LAERM i współaut. 2007; HOFMANN 2008; THOMPSON i współaut. 2011). Przypuszczać można, że jadowita jest także *B. peninsulae*, ale badana pod tym względem, jak dotąd, była głównie *B. brevicauda* (PEARSON 1942; MARTIN 1981; KITA i współaut. 2004, 2005). PUCEK (1959, 1969) wykazała, że jadowite są 2 gatunki rzęsorków z rodzaju *Neomys*, zamieszkujące tereny Europy i Azji. Są to: rzęsorek rzeczek (*Neomys fodiens*) (Ryc. 4) i rzęsorek mniejszy (*N. anomalus*), przy czym jad rzęsoroka mniejszego ma słabsze działanie niż jad rzęsoroka rzeczka (PUCEK 1969). Przypuszczalnie jadowity jest również trzeci gatunek, rzęsorek transkaukaski (*N. teres*), aczkolwiek nic o produkcji substancji toksycznych u tego gatunku, jak dotąd, nie wiadomo. Do jadowitych gatunków z tego rzędu dołączył również niedawno endemiczny zębielek (*Crocidura canariensis*) z Wysp Kanaryjskich (LOPEZ-JURADO i MATEO 1996), aczkolwiek doniesienia te należy traktować ze sporą dozą ostrożności, gdyż jest to, jak na razie, jedyny gatunek z liczącego wiele gatunków rodzaju *Crocidura*, u którego stwierdzono produkcję substancji jadowych. Przypuszcza się również, że zamieszkująca wilgotne lasy Ameryki Północnej ryjówka *Sorex cinereus* może być jadowita (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Ponadto, o jadowitość podejrzewano także kreta europejskiego (*Talpa europaea*), przy czym domysły te snuto tylko w oparciu o stwierdzenie obecności dużych ślinianek podżuchwowych u tego ssaka, których wydzielina rzekomo mogłaby być przydatna w paraliżowaniu znalezionych dżdżownic i przetrzymywaniu ich w gniazdach i korytarzach jako zapas pokarmu (SKOCZEŃ 1970, DUFTON 1992). Wiadomo jednak, że krety, polując na dżdżownice, nagryzają lub odgryzają im segmenty głowowe, przecinając zwoje nerwowe, tak że do czasu pełnej regeneracji pozostają one sparaliżowane (KOWALSKI 1964, SKOCZEŃ 1970, PUCEK 1984). Bardziej prawdopodobne jest zatem, że para-

liż tych ofiar jest wynikiem mechanicznego uszkodzenia ich ciała, a nie działania wydzieliny produkowanej przez gruczoły ślinowe. Podobnie, na podstawie obecności dużych ślinianek podszczękowych, przypuszczano, że również jeże mogą być jadowite, ale badania biochemiczne nie wykazały obecności żadnych toksycznych substancji w ślinie tych zwierząt (MEBS 1999).

Podsumowując, za jadowite w tym rzędzie ssaków uznać należy 2 gatunki alмикów (*S. paradoxus* i *S. cubanus*), 3 gatunki ryjówek krótkoogonowych (*B. brevicauda*, *B. carolinensis* i *B. hylophaga*), 2 gatunki rzęsorków (*N. fodiens* i *N. anomalus*) oraz jeden gatunek zębiełka (*C. canariensis*). Przypuszczalnie jadowite mogą być też *B. peninsulae*, *N. teres*, *S. cinereus* i być może jeszcze jakieś niezbadane gatunki zębiełków.

Przez stulecia ignorowano fakt, iż ssaki mogą być jadowite podobnie jak gady, choć już wtedy obserwowano pewne objawy występujące po ugryzieniach tych zwierząt. Dopiero w latach 50. ubiegłego wieku Michalina Pucek i Oliver Pearson podjęli pierwsze próby określenia właściwości jadów rzęsorków i ryjówek oraz ich wpływu na myszy i króliki. Po zaaplikowaniu jadu rzęsoroka rzeczka białym myszom, PUCEK (1959) obserwowała u nich zaburzenia lokomotoryki (porażenie kończyn tylnych i całej tylnej części ciała, skurcze mięśni i konwulsje), zaburzenia oddychania, wzmożone oddawanie moczu i ostatecznie śmierć. Podobne reakcje obserwował PEARSON (1942) aplikując jad ryjówki krótkoogonowej (*B. brevicauda*) myszom i królikom. Bardzo istotnymi czynnikami wpływającymi na obserwowane efekty były niewątpliwie dawka i droga iniekcji jadów do organizmów tych zwierząt doświadczalnych. Generalnie, iniekcje domózgowe i dożylnie były znacznie skuteczniejsze i dawały szybsze efekty niż iniekcje dootrzewnowe czy podskórne.

Z kolei MARTIN (1981) wykazał, iż ryjówka krótkoogonowa używa jadu do sparaliżowania swoich ofiar. Poprzez unieruchomienie dżdżownic, owadów, ślimaków, a nawet małych ssaków jest ona zdolna zmagazynować zapasy pokarmu w celu ich późniejszego spożycia. DUFTON (1992) zaobserwował pewien dyskomfort (opuchlizny i stany zapalne) u ludzi po ugryzieniach tych ryjówek. Wskazał on również, iż ważnymi składnikami jadów ryjówkowatych muszą być związki o właściwościach neurotoksycznych i enzymatycznych.

Przełomem okazały się badania KITY i współaut. (2004), którzy poprzez zastosowanie metody wysokosprawnej chromatografii cieczowej HPLC (ang. High Performance Liquid Chromatography), nowoczesnej techniki rozdzielania związków chemicznych, określili skład jadu ryjówki krótkoogonowej (*B. brevicauda*) wskazując, iż jego głównym składnikiem jest blarynotoksyna (BLTX), białko złożone z 253 aminokwasów, posiadające aktywność kallikreinopodobnej proteazy, które powoduje rozszczepienie kininogen, dając bradykininy, ważny czynnik stanu zapalnego, powodujący zwiększenie przepuszczalności naczyń krwionośnych i obniżenie ciśnienia krwi. Efektem działania tego czynnika są obserwowane u zwierząt doświadczalnych duszności, niedociśnienie (hipotensja) i zmniejszona aktywność ruchowa lub jej całkowity brak (hipokineza). Drugim składnikiem jadu ryjówki krótkoogonowej jest blarynazyna, tkankowa kallikreinopodobna proteaza z gruczołów ślinowych podobna do BLTX, ale pozbawiona całkowicie właściwości toksycznych (KITA i współaut. 2005). Z kolei, wstępne badania nad składem i właściwościami jadu rzesorka rzeczka, testowanego na sercu imago mącznika młynarka (*Tenebrio molitor*), wskazują na obecność pewnych substancji białkowych spowalniających pracę serca (KUBCZAK 2011 oraz obserwacje własne, niepublikowane).

NIETOPERZE (CHIROPTERA)

FRY i współaut. (2012) definiują jad jako wydzielinę produkowaną przez wyspecjalizowane tkanki (z reguły zamknięte w gruczołach) jednego zwierzęcia i wprowadzane do organizmu drugiego poprzez zadanie rany (przy czym zwierzę jadowite nie musi wcale posiadać specjalnego aparatu umożliwiającego wprowadzenie jadu do ciała ofiary bądź napastnika, jak ma to miejsce u stekowców i ryjówkokształtnych). Dodatkowo, wydzielina ta musi zawierać substancje zaburzające prawidłowe procesy fizjologiczne i biochemiczne oraz musi umożliwiać żerowanie na ofierze lub obronę przed potencjalnym napastnikiem, ale niekoniecznie musi prowadzić do jego śmierci. Przyjmując taką definicję, za jadowite można uznać również trzy gatunki krwio pijnych nietoperzy wampirów z podrodziny Desmodontinae (FRY i współaut. 2009). Należą do nich występujące od Meksyku aż po południową Argentynę *Desmodus rotundus*, *Diphylla ecaudata* (Ryc. 5) i *Diaemus youngi*. Toksyczna ślina tych nietoperzy po-



Ryc. 5. *Diphylla ecaudata*, jeden z trzech jadowitych gatunków nietoperzy wampirów (Desmodontinae) (fot. Bruno da Silva).

siada silne właściwości antykoagulacyjne. Zapobiegając procesowi krzepnięcia, prowadzi do stałego sączenia się krwi z rany ofiary, umożliwiając nietoperzowi żerowanie, oraz zapewnia płynność krwi zalegającej w jego przewodzie pokarmowym. Ofiara nie ginie w wyniku aplikacji tej toksyny. Z reguły odczuwa tylko pewien dyskomfort (DELPIETRO i RUSSO 2009).

Sposób żerowania nietoperzy wampirów przypomina bardziej odżywanie pasożytów, nie mniej jednak można u nich dostrzec szereg przystosowań anatomicznych i fizjologicznych do takiego sposobu pobierania pokarmu. Po pierwsze, wampiry posiadają cylindryczny żołądek oraz skrzyżowanie żołądkowo-dwunastnicze o kształcie litery T, co pozwala na bezpośredni przepływ krwi, najpierw do jelit, a dopiero w drugiej kolejności do żołądka, który odpowiada za jej gromadzenie oraz absorpcję wody (MACHADO-SANTOS i współaut. 2009). Po strawieniu około połowy objętości krwi woda jest eliminowana, zaś pozostałe wysokowartościowe składniki krwi są przetwarzane z dodatkową niewielką ilością wody. Dlatego nietoperze wampiry są zdolne koncentrować mocznik w swoim moczu, tak samo jak ssaki pustynne. W czasie trawienia nietoperze te mają zredukowane tempo metabolizmu. Nie posiadają również zapasowej tkanki tłuszczowej, co wymusza na nich potrzebę codziennego pobierania pokarmu. Można również wskazać na istotne modyfikacje w budowie aparatu gębowego tych ssaków, ułatwiające im pobieranie płynnego pokarmu. Są to przede wszystkim: zmodyfikowany kształt zębów,

umożliwiający nakłuwanie skóry ofiary, oraz wyspecjalizowany język działający jak tłok i umożliwiający spijanie krwi (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012).

Już w 1966 r. stwierdzono obecność czynnika aktywującego plazminogen w ślinie nietoperzy wampirów. W 1991 r. zidentyfikowano inhibitor dwóch czynników w procesie krzepnięcia krwi, tj. czynników IX (fIXa) i X (fXa). Dziś wiadomo, że w ślinie tych nietoperzy znajdują się dwie odrębne klasy antykoagulantów, tj. aktywatory plazminogenu i inhibitory proteinaz (BASANOVA i współaut. 2002). Tkankowym typem aktywatorów plazminogenu (ang. tissue type plasminogen activators, t-PA) są proteazy serynowe uczestniczące w procesie degradacji tworzących się

skrzepów krwi. Nie są to pojedyncze białka, lecz rodzina czterech ślinowych aktywatorów plazminogenu (ang. *D. rotundus* salivary plasminogen activators, DSPAs) (KRÄTZSCHMAR i współaut. 1991). W ślinie *D. rotundus* obecna jest drakulina (APITZ-CASTRO i współaut. 1995), inhibitor czynników aktywujących proces krzepnięcia krwi, tj. czynnika IX oraz czynnika X (kluczowego enzymu w procesie krzepnięcia krwi, który przekształca protrombinę w trombinę). Dodatkowo, z uwagi na fakt, iż ugryzienia nietoperzy wampirów są bezbolesne dla ich ofiar, przypuszcza się, że w ślinie tych zwierząt zawarte są również pewne substancje znieczulające (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012).

PRZYPUSZCZALNIE JADOWITE SSAKI – MAŁPIATKI

Stosunkowo niedawno zaobserwowano produkcję toksycznych związków u należących do naczelných (Primates) lori, małpiatek z rodzaju *Nycticebus*. Według najnowszych doniesień rodzaj ten obejmuje 8 gatunków zamieszkujących lasy południowo-wschodniej Azji i zachodniej Indonezji. Należą do nich lori kukang (*N. coucang*), lori bengalski (*N. bengalensis*), lori mały (*N. pygmaeus*), lori jawajski (*N. javanicus*) oraz 4 gatunki zamieszkujące Borneo i sąsiednie wyspy (*N. menagensis*, *N. bancanus*, *N. borneanus* i *N. kayan*) (CHEN i współaut. 2006, NEKARIS i JAFFE 2007, MUNDS i współaut. 2013). Pamiętać należy jednak, że pozycja systematyczna tych małpiatek jest dosyć niestabilna i zmieniała się już kilkakrotnie. WILSON i REEDER (2005) wyodrębniają tylko trzy gatunki lori: *N. coucang*, *N. pygmaeus* i *N. bengalensis* oraz trzy podgatunki *N. coucang* (*N. coucang coucang*, *N. c. menagensis* i *N. c. javanicus*). Przypuszczać można, iż wszystkie wyżej wymienione gatunki (i podgatunki) produkują substancje toksyczne, nie mniej jednak, jak dotąd, badano pod tym względem tylko trzy gatunki właściwe: *N. coucang*, *N. pygmaeus* i *N. bengalensis* (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012, NEKARIS i współaut. 2013).

„Jad” lori produkowany jest w specjalnych gruczołach brachialnych (ramiennych), które są apokrynowymi gruczołami potowymi, zlokalizowanymi po wewnętrznej stronie łokci. Następnie, jest on zlizywany i wprowadzony do ciała ofiary za pomocą specjalnego grzebienia zębowego, który jest swoistym zestawem rozstawionych w szczęcie dolnej

siekaczy. Często również lori wcierają sobie „jad” w łapki i w głowę, co obserwowano niejednokrotnie u zaniepokojonych osobników w ogrodach zoologicznych (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Z uwagi na brak fizycznego połączenia pomiędzy gruczołami brachialnymi oraz grzebieniem zębowym, a także braku wyspecjalizowanego aparatu wprowadzającego jad do ciała ofiary bądź napastnika, wszystkie wymienione wyżej gatunki lori nie mogą zostać uznane za ściśle jadowite ssaki, takie jak ryjówki czy dziobaki (MEBS 2002, LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Popiera to również dodatkowo fakt, iż „jad” produkowany przez te małpiatki jest toksyczny tylko dla niektórych zwierząt (HAGGEY i współaut. 2007).

Według tajskiego folkloru lori kukang od wieków postrzegany był jako jadowite zwierzę (WILDE 1972). Jednak jak do tej pory odnotowano tylko dwa przypadki ataku tych ssaków na ludzi. W latach 70. pogryziony został jeden mężczyzna, zaś na początku XXI w. lori mały ugryzł ciężarną kobietę. Najczęściej atakom lori ulegają osoby pracujące z tymi zwierzętami w ogrodach zoologicznych lub zajmujące się nimi naukowo. U mężczyzny ugryzionego przez lori w nadgarstek, po 5 min od ugryzienia, odnotowano palący ból ręki i pulsujący ból pleców. Po upływie 30 min obserwowano niedociśnienie krwi (hipotensja), sinienie i krwimocz. Mężczyzna ten wyzdrowiał całkowicie po upływie dwóch tygodni (WILDE 1972). W ogrodach zoologicznych kilkakrotnie obserwowano, że lori gryzły innych przedstawicieli własnego

gatunku, zadając im ostre rany na dość dużej powierzchni ciała, co w efekcie prowadziło do utraty sierści i obrzęku. Rany te goiły się powoli i nierzadko też zagrażały życiu zwierząt (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012, NEKARIS i współaut. 2013). Z kolei wyizolowany przez KRANE i współaut. (2003) częściowo oczyszczony BGE, główny składnik „jadu” *N. coucang*, był letalny dla myszy po iniekcji podskórnej nawet po 228000-krotnym rozcieńczeniu (ALTERMAN 1990).

Wspomniane BGE, główny komponent wydzieliny produkowanej przez lori, to białko podobne do głównego czynnika alergennego występującego u kota domowego, nazywanego Fel d 1 (KRANE i współaut. 2003, NEKARIS i współaut. 2013). BGE jest kompleksem lotnych, niskocząsteczkowych metaboli-

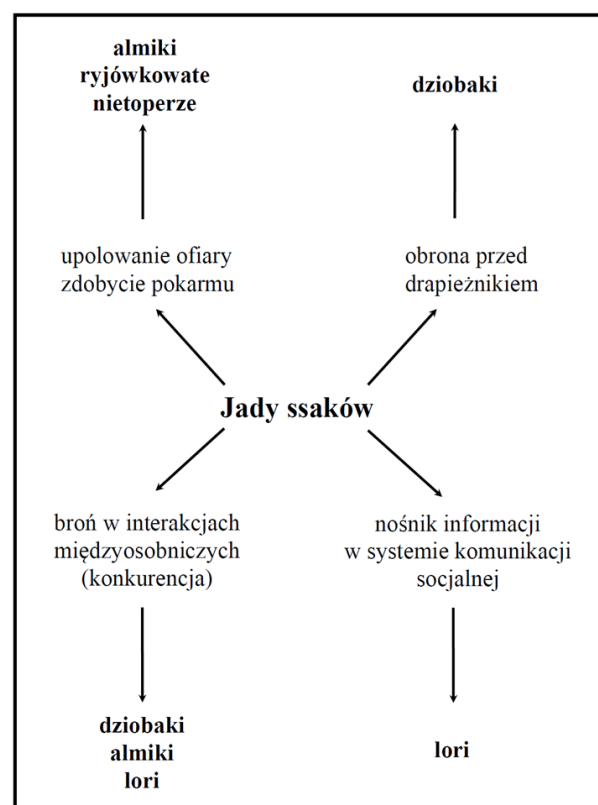
tów oraz nielotnych wielkocząsteczkowych frakcji białkowych. Z kolei inne, niezidentyfikowane steroidy i polipeptydy rozważane były jako główne związki odpowiadające za toksyczność „jadu” lori (ALTERMAN i HALE 1991). Zróżnicowana wrażliwość na ugryzienia lori oraz napady anafilaktyczne obserwowane u pogryzionych przez te zwierzęta ludzi zdają się potwierdzać hipotezę, że BGE może działać jak alergen (KRANE i współaut. 2003). Dodatkowo, u lori obecne są przyuszne i podżuchwowe gruczoły ślinowe z ziarnistościami wydzielniczymi o nieznanym jak dotąd funkcji. Przypuszcza się, że w ich ślinie zawarte są związki aktywujące wydzielinę gruczołów brachialnych (NEKARIS i współaut. 2013).

PO CO SSAKOM JAD?

Jady produkowane przez ssaki (jak również inne grupy zwierząt) mogą spełniać szereg różnych funkcji, przy czym wśród najważniejszych wymienić należy: (i) umożliwienie upolowania ofiary i pobranie pokarmu, (ii) obronę przed drapieżnikiem, (iii) narzędzie działające jako broń w wewnątrz- i międzygatunkowej konkurencji oraz (iv) środek przekazywania informacji w systemie wewnątrzgatunkowej komunikacji (Ryc. 6). W niniejszym rozdziale omówimy główne hipotezy dotyczące znaczenia jadów produkowanych przez ssaki z czterech powyżej przedstawionych rzędów.

Jak już wspomniano, jad produkowany przez dziobaki w gruczołach goleniowych, służy prawdopodobnie samcom do walk o samice podczas okresu godowego. Potwierdzają to trzy główne argumenty. Po pierwsze, kolce jadowe wyprowadzające jad z gruczołów goleniowych występują tylko u dorosłych samców. Po drugie, w okresie rozrodczym gruczoły jadowe ulegają znacznemu powiększeniu, oraz po trzecie, jad produkowany jest głównie w sezonie rozrodczym (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Niewykluczone jednak, że dziobaki mogą używać swojego jadu również do obrony przed atakującymi je drapieżnikami, gdyż niejednokrotnie obserwowano psy ze śladami pokłucia przez te stekowce (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012).

Ważną funkcją jadu może być ułatwienie polowania, zwłaszcza na duże ofiary. Ekologów behawioralnych od dawna nurtuje pytanie, czy zwierzętom korzystniej jest upo-



Ryc. 6. Podstawowe funkcje jadów produkowanych przez ssaki.

lować i gromadzić jedną lub kilka dużych ofiar, czy też wiele mniejszych ofiar (FURIO i współaut. 2010). Zwykle okazuje się, że upolowanie i ukrycie większej ofiary wymaga mniejszych nakładów energii niż wielokrot-

ne transportowanie małych ofiar do kryjówek. Zapewnia też źródło pokarmu na dłuższy okres. Ponadto, w przypadku małych ssaków takich jak ryjówki, pozwala na rzadsze opuszczanie kryjówki w celu zdobycia pożywienia i tym samym zmniejsza ryzyko ataku drapieżników (RYCHLIK i JANCEWICZ 2002). Z drugiej jednak strony, większość ryjówek nie posiada odpowiedniego aparatu umożliwiającego polowanie na większe ofiary. Nie mniej jednak, kopalna *Beremendia*, należąca do rodziny Soricidae, była wyposażona w taki aparat (tj. zęby przystosowane do wyprowadzania jadu) (FURIO i współaut. 2010), a więc prawdopodobnie mogła polować na większe ofiary. Jeśli chodzi o współczesne ryjówek, to wiadomo na przykład, że rzesorek rzeczek poluje czasem na stosunkowo duże zdobycze (ryby, kijanki, żaby) (PUCEK 1984, SKOCZEŃ 1970) (Ryc. 4) i jest on w stanie upolować rybę nawet osiem razy cięższą od siebie (co obserwował Brehm - za LORENZ 1952). Zgodnie z powyższym, zjawisko robienia zapasów pokarmu znane jest wśród ryjówek, przy czym przejawiają one tendencje do gromadzenia większych ofiar (MARTIN 1981; RYCHLIK 1999a, b; RYCHLIK i JANCEWICZ 2002). Nie wykluczone więc, że dzięki jadowitości gatunki z rodzaju *Neomys* i *Blarina* są w stanie efektywniej gromadzić zapasy w postaci większych ofiar. A ponieważ jady ssaków nie muszą doprowadzić do uśmiercania ich ofiar, lecz tylko do ich sparaliżowania, to mogą zapewnić ich posiadaczom dostęp do zgromadzonych i długo świeżych zapasów pokarmu (MARTIN 1981, DELPIETRO i RUSSO 2009). Nie mniej jednak gromadzenie pokarmu poprzez polowanie na mniejsze ofiary również może posiadać pewne zalety. Staje się ono niezwykle korzystne w trudnych okresach chłodu lub braku dostępności ofiar (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012), pozwalając na redukcję czasu aktywności poza ciepłą kryjówką.

Budowa zębów almików (dolnych siekaczy z długimi rowkami, żywo przypominającymi zęby jadowe niektórych węży) (Ryc. 3, prawy dolny róg) sugeruje funkcję skutecznego wstrzykiwania jadu ofiarom, na które te zwierzęta polują. A wiadomo, że oprócz bezkręgowców, almiki zjadają takie kręgowce jak płazy i małe gady, więc wprowadzanie jadu może wydatnie ułatwiać im obezwładnianie ofiar. Jad almików haitańskich może być jednak też istotną bronią w wewnątrzgatunkowej konkurencji, notowano bowiem dużą śmiertelność almików po konfronta-

cjach z innymi osobnikami (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Czy także jad ryjówek (np. rzesorków) może pełnić taką funkcję w walkach z konkurentami? Z uwagi na bardzo wysokie tempo metabolizmu tych zwierząt, hipoteza ta wydaje się mało prawdopodobna. Każda bowiem tego typu interakcja stanowi dla ryjówek niepotrzebne straty energii. Bardziej korzystnym rozwiązaniem, mającym na celu wymianę informacji pomiędzy osobnikami oraz unikanie potyczek, zdaje się być dobrze rozwinięty system komunikacji wokalne i zapachowej tych małych ssaków (PERSSON 1985).

U wielu gatunków zwierząt jad pełni kluczową rolę w obronie przed atakiem drapieżników. Jako przykład posłużyć mogą ropuchy z rodzaju *Bufo*, które w początkowej fazie obrony najpierw prezentują napastnikowi zauszne gruczoły jadowe (parotydy) w celu odstraszenia go i dopiero w drugiej fazie, mechanicznego podrażnienia wywołanej atakiem drapieżnika, wydzielają jad (JARED i współaut. 2009). Jest jednak mało prawdopodobne, aby podobną funkcję pełnił jad u ryjówek. Są one bowiem zabijane zarówno przez ssaki drapieżne (choć rzadko i z reguły nie są przez nie zjadane, ale nie z powodu jadu lecz z uwagi na przykry zapach wydzieliny gruczołów bocznych ryjówek), jak i duże ryby, gady, a zwłaszcza dzienne ptaki drapieżne i sowy (u których zmysł powonienia jest słabo rozwinięty). Trudno zatem sądzić, że jad tak małych zwierząt może być skuteczny w odstraszeniu napastnika o gabarytach lisa, kota czy myszołowa.

Nietoperze wampiry niewątpliwie wykorzystują swój jad w celu pozyskania pokarmu, a dokładniej, zapewnienia sobie jego płynności. Jak już wspomniano powyżej, jad ten, dzięki zawartości antykoagulantów, sprawia, że krew nie tylko stale sączy się z rany ofiary, ale pozostaje również płynna w przewodzie pokarmowym nietoperzy (DELPIETRO i RUSSO 2009). *Desmodus rotundus* żeruje głównie na bydłe, koniach, kozach, świniami i owcach. W znacznie mniejszym stopniu na kurczętach, zwierzętach dziko żyjących czy ludziach. *Diphylla ecaudata* żywi się przede wszystkim krwią ptaków. Podobnie *Diaemus youngi* preferuje głównie ptaki, ale może również odżywiać się krwią ssaków. W momencie ataku tych nietoperzy ofiara z reguły śpi, zaś sam atak jest powolny i delikatny tak, aby nie zostać spostrzeżonym (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012). Ugryzienie pozostawia charakterystyczną ranę, z której sączy

się krew. Jest ona zlizywana przez nietoperza za pomocą tłoczących ruchów jego języka. W ten sposób wampir żeruje przez około 30 min. Krew może jednak sączyć się z rany nawet do kilku godzin po tym, jak nietoperz zaprzestał żerowania (HAWKEY 1966). Dla porównania, krew z rany zadanej przez *D. rotundus* sączyła się przez 3–8 godzin, zaś w podobnej ranie zadanej nożem skrzep tworzył się już po zaledwie 15 min (DISANTO 1960). Co ciekawe, zaobserwowano, że zwierzęta wcześniej pogryzione przez wampiry są w stanie przeciwstawiać się antykoagulantom zawartym w ich ślinie, tj. pobudzać swój układ odpornościowy do walki z tymi czynnikami (DELPIETRO i RUSSO 2009).

Wciąż toczy się spór o znaczenie wydzieliny produkowanej w gruczołach brachialnych lori. Sposób jej rozprowadzania zdaje się być niezwiązany ani ze zwyczajami żywieniowymi tych małpiatek, ani strategią ich obrony przed drapieżnikami. Dieta lori obejmuje bowiem głównie soki i żywice roślinne, nektar, owoce i korę drzew, a także bezkręgowce i ptasie jaja, a tylko sporadycznie małe kręgowce (WILDE 1972, SWAPNA i współaut. 2010), a więc nic, co wymagałoby specjalnych metod zabijania czy też unieruchamiania ofiar za pomocą jadu (HAGEY i współaut. 2007, NEKARIS i współaut. 2013). Z drugiej strony, drapieżnikami polującymi na lori są cywety (np. *Paradoxurus hermaphroditus*), pantery mgliste (*Neofelis nebulosa*), orangutany, pytony oraz wojownicy indyjskie (*Nisaetus cirrhatus*) (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012, NEKARIS i współaut. 2013). Gryzienie tych drapieżników przez lori i wpuszczanie mało toksycznej śliny wydaje się więc mało skuteczne w odpieraniu ich ataków. Możliwe

jednak, że „jad” służy lori do „odpychania” drapieżników zapachem (jak repelent) oraz do informowania pozostałych lori o potencjalnym zagrożeniu (LIGABUE-BRAUN i współaut. 2012, NEKARIS i współaut. 2013). Najbardziej prawdopodobna wydaje się natomiast hipoteza, że wydzielina ta jest swoistym mechanizmem obrony przed konkurentami oraz nośnikiem informacji w wewnątrzgatunkowej komunikacji zapachowej u lori (HAGEY i współaut. 2007, NEKARIS i współaut. 2013). Pierwszym argumentem popierającym tę hipotezę jest fakt, iż lori są wysoce wyspecjalizowane w sygnałach zapachowych. Pospolite jest u nich znakowanie terenu moczem, wcieranie go w łapki, wcieranie wydzieliny gruczołów brachialnych w głowę i szyję oraz obwąchiwanie śladów zapachowych i siebie nawzajem. W warunkach ogrodów zoologicznych obserwowano lori ze śladami pogryzienia przez inne lori (WILDE 1972), co może sugerować znaczenie ich „jadu” w konkurencji międzyosobniczej (NEKARIS i współaut. 2013). Generalnie, lori są ssakami terytorialnymi, żyjącymi samotnie lub w małych grupach rodzinnych, na które z reguły składają się dorosła samica, samiec oraz kilka młodych osobników (WIENS i ZITZMANN 2003), co również popiera hipotezę o roli „jadu” w komunikacji tych zwierząt. NEKARIS i współaut. (2013) zasugerowali, że „jad” lori może być przydatny w zwalczaniu ektopasożytów. Lori, z uwagi na mało socjalny tryb życia, są jednak, wśród wszystkich małpiatek, nosicielami najmniejszej liczby pasożytów w przeliczeniu na jednego osobnika (RODE i NEKARIS 2012), dlatego hipoteza ta wydaje się być mało prawdopodobna.

ZASTOSOWANIE JADÓW ZWIERZĘCYCH W MEDYCYNIE

Pomimo tak wielkiej roli jaką jad odgrywa w świecie zwierząt, jego struktura i skład chemiczny poznane są w zasadzie w niewielkim stopniu, a wszelkie badania zmierzające w tym kierunku są dopiero w fazie wstępnej. Nie mniej jednak, ciągły postęp techniczny daje szansę prowadzenia szczegółowych badań nad składem i działaniem jadów zwierzęcych. Rośnie przez to również możliwość wykorzystania tego typu substancji w medycynie i farmakologii. Jad pszczełi, przykładowo, stosowany jest w łagodzeniu bólu i leczeniu chorób zapalnych, takich jak reumatoidalne zapalenie stawów (PALGAN i

KARTUZI 2009), a ze względu na właściwości przeciwbakteryjne mellityny, stanowiącej jego główny składnik, ma zastosowanie w leczeniu boreliozy. Konotoksyna produkowana przez stożki (np. *Conus geographus*, *C. victoriae*) znalazła zastosowanie w leczeniu bólów neuropatycznych (CLARK i współaut. 2010). Tetrodoksyna, produkowana powszechnie przez najeżki, wykazuje silne działanie przeciwbólowe i może być stosowana jako lek wspomagający leczenie uzależnień od heroiny (SHI i współaut. 2009). Bufotenina, stanowiąca składnik jadu ropuchy szarej (*Bufo bufo*), w małych ilościach pobudza

akcję mięśnia sercowego (GRUDZIŃ 2011). Leki sporządzane z wydzieliny jadowej ropuchy podnoszą również ciśnienie krwi, poprawiają samopoczucie i wzmacniają serce, a nawet pobudzają układ odpornościowy. Wydzieliny skórne licznych gatunków żab (np. *Rana temporaria*) i kumaków (np. *Bombina variegata pachypus*) posiadają szereg właściwości antybakteryjnych (GOMES i współaut. 2007). Jad żmii nosorogiej (*Vipera ammodytes*) stosuje się w środku uśmierzającym silne bóle reumatyczne, a jad kobry indyjskiej (*Naja naja*) w leku podawanym przy gwałtownych bólach wywoływanych przez nowotwory złośliwe. Lek z jadem brazylijskiej żaraki (*Bothrops jararaca*) służy do zwalczania ciężkich krwotoków wewnętrznych (COBORN 1993, THORPE i współaut. 1999). Jest więc wielce prawdopodobne, że nie zbadane pod

tym względem jady ssaków także mogą mieć właściwości przydatne w medycynie. Wiadomo już, że z jadu dziobaka australijskiego produkować można środki przeciwbólowe (WHITTINGTON i współaut. 2009), a antykoagulanty zawarte w ślinie nietoperzy wampirów mogą być przydatne w leczeniu zawału mięśnia sercowego czy zakrzepicy krwi (PACIARONI i współaut. 2009). Z kolei sorycodyna, stanowiąca składnik jadu ryjówki krótkoogonowej (*Blarina brevicauda*), może mieć zastosowanie w leczeniu raka piersi, prostaty i jajnika (<http://www.soricimed.com/company/history>). Niewykluczone, że również jady innych ssaków (np. rzęsorka rzeczka) mogą posiadać szereg właściwości, które w przyszłości znajdą zastosowanie w medycynie czy produkcji leków.

PODSUMOWANIE

Przez wieki jadowitość ssaków ignorowana była przez naukowców, a wszystkie doniesienia na temat ataków jadowitych ssaków oraz skutków pogryzień przez te zwierzęta rozpatrywane były wyłącznie w kategoriach mitów i zabobonów. Dopiero w latach 50. ubiegłego wieku podjęto pierwsze próby określenia właściwości jadów niektórych gatunków (PEARSON 1942, PUCEK 1959). Ostatnimi czasy jednak, rozwój nowoczesnych technik umożliwiających rozdział jadów oraz pierwsze doniesienia o kopalnych jadowitych ssakach, przyczyniły się do ponownego wzrostu zainteresowania tą grupą zwierząt. Toczący się spór nad definiowaniem jado-

witości i samego jadu pozwala włączać w szeregi jadowitych zwierząt coraz to nowe gatunki, a nawet wyższe taksony. Badaczom udaje się określać skład coraz większej liczby jadów zwierzęcych (w tym ssaków) oraz poznawać właściwości wielu ich składników. Poznanie właściwości szeregu jadów pozwala na debatę o ich funkcjach oraz znaczeniu ewolucyjnym. Stwarza to również możliwość określenia właściwości leczniczych poszczególnych substancji zawartych w tych jadach. Wysoce prawdopodobne, że wiele z tych substancji, jak wcześniej składniki jadów pajaków, pszczoł czy węży, znajdzie zastosowanie w farmakologii czy medycynie.

JADOWITE SSAKI

Streszczenie

W niniejszym artykule dokonujemy przeglądu jadowitych ssaków, z uwzględnieniem „swoiście jadowitych” (takich jak należący do rzędu stekowców dziobak australijski i zaliczane do rzędu ryjówko-kształtnych almiki, ryjówki krótkoogonowe, rzęsorki i jeden gatunek zębiełka), „nieswoiście jadowitych” (nietoperze wampiry) i przypuszczalnie jadowitych (kilka gatunków lori z rzędu naczelnych). Fakt, iż pewne ssaki mogą być jadowite przez wieki ignorowany był przez środowisko naukowe. Dopiero w latach 50-tych ubiegłego wieku podjęto (między innymi przez polskich badaczy) pierwsze próby określenia właściwości jadów niektórych gatunków. Ostatnimi czasy, rozwój nowoczesnych technik umożliwiających rozdział jadów przyczynił się do ponownego

wzrostu zainteresowania tą grupą zwierząt i umożliwił badaczom poznanie pierwszych składników występujących w ich jadach. Nie mniej jednak badania nad jadami ssaków są ciągle w fazie wstępnej. W artykule przedstawiamy stan poznania właściwości oraz funkcji jadów wytwarzanych przez jadowite ssaki oraz wskazujemy na możliwości zastosowania niektórych z tych jadów w leczeniu wielu chorób i produkcji leków. Możliwe bowiem, że w najbliższym czasie poznamy dokładniej właściwości lecznicze substancji zawartych w jadach ssaków. A wtedy zapewne wiele z tych substancji, jak wcześniej składniki jadów pajaków, pszczoł czy węży, znajdzie zastosowanie w farmakologii czy medycynie.

VENOMOUS MAMMALS

Summary

This article presents “specific venomous” mammals (Australian platypus, two species of the genus *Solenodon*, and shrews of the genera *Blarina*, *Neomys* and *Crociodura*), “non-specific venomous” ones (three species of vampire bats), and “presumably venomous” mammals (several species of the genus *Nycticebus*). For centuries there has been a widespread belief that mammals could be as venomous as reptiles. However, this belief remained overlooked by orthodox scientists and was treated as a folklore. Nevertheless, already in the 1950s the first attempts to determine the properties of venoms of the short-tailed shrew (*Blarina brevicauda*) and water shrew (*Neomys fodiens*) were undertaken (among others, by Polish scientists). Recently, the development of

modern techniques of venom separation has contributed to the renewed interest in venomous mammals and allowed to discover the first components of their venoms. Nevertheless, these studies are still at a preliminary stage. This article reviews our knowledge about the properties and functions of mammal venoms and shows the possibilities of their use in medical treatment and production of drugs. It is likely that in the near future we will learn more about the healing properties of these venoms. Thus, it is also possible that many of these substances, similarly to components of the venoms of spiders, bees or snakes, will have a number of applications in pharmacology and medicine.

LITERATURA

- ALTERMAN L., 1990. *Isolation of toxins from brachial gland exudates from Nycticebus coucang*. Am. J. Phys. Anthropol. 81, 187.
- ALTERMAN L., HALE M. E., 1991. *Comparisons of toxins from brachial gland exudates of Nycticebus coucang and N. pygmaeus*. Am. J. Phys. Anthropol. 12 (Suppl.), 43.
- APITZ-CASTRO R., BÉGUIN S., TABLANTE A., BARTOLI F., HOLT J. C., HEMKER H. C., 1995. *Purification and partial characterization of draculin, the anticoagulant factor present in the saliva of vampire bats (Desmodus rotundus)*. Thrombos. Haemostas. 73, 94–100.
- BASANOVA A. V., BASKOVA I. P., ZAVALOVA L. I., 2002. *Vascular-platelet and plasma hemostasis regulators from bloodsucking animals*. Biochemistry (Moscow) 67, 143–150.
- BÜCHLER W., 1968. *Introduction*. [W:] *Venomous animals and their venoms*. BÜCHLER W., BUCKLEY E. E., DEULOFEU V. (red.). Academic Press, New York, 9–12.
- CALABY J. H., 1968. *The platypus (Ornithothynchus anatinus) and its venoms characteristics*. [W:] *Venomous animals and their venoms*. BÜCHLER W., BUCKLEY E. E., DEULOFEU V. (red.). Academic Press, New York, 15–30.
- CHEN J.-H., PAN D., GROVES C., WANG Y.-X., NARUSHIMA E., FITCH-SNYDER H., CROW P., THANH V. N., RYDER O., ZHANG H.-W., FU Y., ZHANG Y., 2006. *Molecular phylogeny of Nycticebus inferred from mitochondrial genes*. Int. J. Primatol. 27, 1187–1200.
- CLARK R. J., JENSEN J., NEVIN S. T., CALLAGHAN B. P., ADAMS D. J., CRAIK D. J., 2010. *The engineering of an orally active conotoxin for the treatment of neuropathic pain*. Angewandte Chem. Intern. Ed. 49, 6545–6548.
- COBORN J., 1993. *Atlas węży świata*. Muza, Warszawa.
- CUENCA-BESCÓS G., ROFES J., 2007. *First evidence of poisonous shrews with an envenomation apparatus*. Naturwissenschaften 94, 113–116.
- DELPETRO H. A., RUSSO R. G., 2009. *Acquired resistance to saliva anticoagulants by prey previously fed upon by vampire bats (Desmodus rotundus): evidence for immune response*. J. Mammal. 90, 1132–1138.
- DISANTO P. E., 1960. *Anatomy and histochemistry of the salivary glands of the vampire bat, Desmodus rotundus murinus*. J. Morphol. 106, 301–335.
- DUFTON M. J., 1992. *Venomous mammals*. Pharmacol. Therapeut. 53, 199–215.
- FRY B. G., ROELANTS K., CHAMPAGNE D. E., SCHIEB H., TYNDALL J. D., KING G. F., NEVALAINEN T. J., NORMAN J. A., LEWIS R. J., NORTON R. S., RENJIFO C., DE LA VEGA R. C., 2009. *The toxicogenomic multiverse: convergent recruitment of proteins into animal venoms*. Ann. Rev. Genom. Human Genet. 10, 483–511.
- FRY B. G., CASEWELL N. R., WÜSTER W., VIDAL N., YOUNG B., JACKSON T. N. W., 2012. *The structural and functional diversification of the Toxicofera reptile venom system*. Toxicon 60, 434–448.
- FURIO M., AGUSTI J., MOUSKHELISHVILI A., SANISIDRO Ó., SANTOS-CUBEDO A., 2010. *The paleobiology of extinct venomous shrew Beremendia (Soricidae, Insectivora, Mammalia) in relation to the geology and paleoenvironment of Dmanisi (Early Pleistocene, Georgia)*. J. Vertebr. Paleontol. 30, 928–942.
- GOMES A., BIPLAB G., SAHA A., MISHRA R., DASGUPTA S. C., DEBNATH A., GOMES A., 2007. *Bioactive molecules from amphibian skin: their biological activities with reference to therapeutic potentials for possible drug development*. Ind. J. Exp. Biol. 45, 579–593.
- GRUDZIEN J., 2011. *Wstępne badania nad składem jadów ropuchy szarej (Bufo bufo) i rzęsorka rzeczka (Neomys fodiens)*. Praca magisterska. Biblioteka Wydziału Biologii UAM, Poznań.
- HAGEY L. R., FRY B. G., FITCH-SNYDER H., 2007. *Talking defensively: a dual use for the brachial gland exudate of slow and pygmy lorises*. [W:] *Primate anti-predatory strategies, vol. 2*. GURSKIY S., NEKARIS K. A. I. (red.). Springer, New York, 253–272.
- HAWKEY C., 1966. *Plasminogen activator in saliva of the vampire bat Desmodus rotundus*. Nature 211, 434–435.
- HOFMANN J. E., 2008. *Field Manual of Illinois Mammals*. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- JARED C., ANTONIAZZI M. M., JORDÃO A. E. C., SILVA J. R. M. C., GREVEN H., RODRIGUES M. T., 2009. *Parotoid macroglands in toad (Rhinella jimi): their structure and functioning in passive defence*. Toxicon 54, 197–207.

- KITA M., OKUMURA Y., OHDACHI S. D., OBA Y., YOSHIKUNI M., KIDO H., UEMURA D., 2004. *Blarina toxin, a mammalian lethal venom from the short-tailed shrew Blarina brevicauda: isolation and characterization*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 101, 7542–7547.
- KITA M., OKUMURA Y., OHDACHI S. D., OBA Y., YOSHIKUNI M., NAKAMURA Y., KIDO H., UEMURA D., 2005. *Purification and characterisation of blarinasin, a new tissue kallikrein-like protease from the short-tailed shrew Blarina brevicauda: comparative studies with blarina toxin*. Biol. Chem. 386, 177–182.
- KOURIE J. I., 1999. *Characterization of a C-type natriuretic peptide (CNP-39)-formed cation selective channel from platypus (Ornithorhynchus anatinus) venom*. J. Physiol. 518, 359–369.
- KOWALSKI K., 1964. *Klucze do oznaczania kręgowców Polski. Część V. Ssaki – Mammalia*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- KUBCZAK M., 2011. *Różnice we właściwościach kardiaktywnych jadów ropuchy szarej (Bufo bufo) i rzeszorka rzeczka (Neomys fodiens)*. Praca magisterska, Biblioteka Wydziału Biologii UAM, Poznań.
- KRANE S., ITAGAKI Y., NAKANISHI K., WELDON P. J., 2003. *“Venom” of the slow loris: sequence similarity of prosimian skin gland protein and Fel d 1 cat allergen*. Naturwissenschaften 90, 60–62.
- KRAUSE W. J., 2009. *Morphological and histochemical observations on the crural gland-spur apparatus of the echidna (Tachyglossus aculeatus) together with comparative observations on the femoral gland-spur apparatus of the duckbilled platypus (Ornithorhynchus anatinus)*. Cells Tiss. Organ. 191, 336–354.
- KRÄTZSCHMAR J., HAENDLER B., LANGER C., BOIDOL W., BRINGMANN P., ALAGON A., DONNER P., SCHLEUNING W. D., 1991. *The plasminogen activator family from the salivary gland of the vampire bat Desmodus rotundus: cloning and expression*. Gene 105, 229–237.
- LAERM J., FORD W. M., CHAPMAN B. R., 2007. *Southern short-tailed shrew Blarina carolinensis (Bachman, 1837)*. [W:] *The Land Manager's Guide to Mammals of the South*. TRANI M. K., FORD W. M., CHAPMAN B. R. (red.). USDA Forest Service & The Nature Conservancy, Southeastern Region, Durham, North Carolina, USA, 70–74.
- LIGABUE-BRAUN R., VERLI H., CARLINI C. R., 2012. *Venomous mammals: A review*. Toxicon 59, 680–695.
- LOPEZ-JURADO L. F., MATEO J. A., 1996. *Evidence of venom in the Canarian shrew (Crocidura canariensis): immobilizing effects on the Atlantic lizard (Gallotia atlantica)*. J. Zool. 239, 394–395.
- LORENZ K. Z., 1952. *The taming of the shrew*. [W:] *King Solomon's ring. New light on animal ways*. LORENZ K. Z. (red.). Methuen & Co. Ltd., London, 92–113.
- MACHADO-SANTOS C., NASCIMENTO A. A., PERACCHI A. L., MIKALAUSKAS J. S., ROCHA P. A., SALES A., 2009. *Distribution of the endocrine cells in the gastrointestinal tract of nectarivorous and sanguivorous bats: a comparative immunocytochemical study*. Tiss. Cell 41, 222–229.
- MARTIN I. G., 1981. *Venom of the short-tailed shrew (Blarina brevicauda) as an insect immobilizing agent*. J. Mammal. 62, 189–192.
- MEBS D., 1999. *Studies on biological and enzymatic activities of salivary glands from the European hedgehog (Erinaceus europaeus)*. Toxicon 37, 1635–1638.
- MEBS D., 2002. *Venomous and poisonous animals*. Medpharm, Stuttgart.
- MUNDS R. A., NEKARIS K. A. I., FORD S. M., 2013. *Taxonomy of the Bornean Slow Loris, with new species Nycticebus kayan (Primates, Lorisidae)*. Am. J. Primatol. 75, 46–56.
- NEKARIS K. A. I., JAFFE S., 2007. *Unexpected diversity of slow lorises (Nycticebus spp.) within the Javan pet trade: implications for slow loris taxonomy*. Contribut. Zool. 76, 187–196.
- NEKARIS K. A. I., MOORE R. S., RODE E. J., FRY B. G., 2013. *Mad, bad and dangerous to know: the biochemistry, ecology and evolution of slow loris venom*. J. Venom. Animal Tox. Include. Trop. Dis. 19, 21–30.
- PACIARONI M., MEDEIROS E., BOGOUSLAVSKY J., 2009. *Desmoteplase*. Expert Opin. Biol. Therap. 9, 773–778.
- PAŁGAN K., KARTUZI Z., 2009. *Właściwości biologiczne jadu pszczoł*. Artykuły przeglądowe 14, 17–19.
- PEARSON O. P., 1942. *On the cause and nature of a poisonous action produced by the bite of a shrew (Blarina brevicauda)*. J. Mammal. 23, 159–166.
- PEARSON O. P., 1950. *The submaxillary glands of shrews*. Anat. Record 107, 161–165.
- PERSSON L., 1985. *Asymmetrical competition: are larger animals competitively superior?* Am. Natural. 126, 261–266.
- POURNELLE G. H., 1968. *Classification, biology, and description of the venom apparatus of insectivores of the genera Solenodon, Neomys, and Blarina*. [W:] *Venomous animals and their venoms*. BÜCHERL W., BUCKLEY E. E., DEULOFEU V. (red.). Academic Press, New York, 31–42.
- PUCEK M., 1959. *The effect of the venom of the European water shrew (Neomys fodiens fodiens Pennant) on certain experimental animals*. Acta Theriol. 3, 93–108.
- PUCEK M., 1969. *Neomys anomalus Cabrera, 1907 – a Venomous Mammal*. Bull. De L'Académie Polonaise Des Sci. 17, 569–573.
- PUCEK Z., 1984. *Klucz do oznaczania ssaków Polski. Wydanie drugie zmienione i poprawione*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- RABB G. B., 1959. *Toxic salivary glands in the primitive insectivore Solenodon*. Nat. Hist. Miscellanea 190, 1–3.
- RODE E. J., NEKARIS K. A. I., 2012. *Ectoparasites and anting in lorises*. Primate Eye 104, 19.
- RYCHLIK L., 1999a. *Changes in prey size preferences during successive stages of foraging in the Mediterranean water shrew Neomys anomalus*. Behaviour 136, 345–365.
- RYCHLIK L., 1999b. *Food handling by the gregarious Mediterranean water shrew Neomys anomalus*. Folia Zool. 48, 161–172.
- RYCHLIK L., JANCEWICZ E., 2002. *Prey size, prey nutrition, and food handling by shrews of different body sizes*. Behav. Ecol. 13, 216–223.
- SHI J., LIU T.-T., WANG X., EPSTEIN D. H., ZHAO L.-Y., ZHANG X.-L., LU L., 2009. *Tetrodotoxin reduces cue-induced drug craving and anxiety in abstinent heroin addicts*. Pharmacol. Biochem. Behav. 92, 603–607.
- SKOCZEŃ S., 1970. *Gromadzenie zapasów pokarmowych przez niektóre ssaki owadożerne (Insectivora)*. Przegląd Zoologiczny 14, 243–248.
- SWAPNA N., RADHAKRISHNA S., GUPTA A. K., KUMAR A., 2010. *Exudatory in the Bengal Slow Loris (Nycticebus bengalensis) in Trishna Wildlife Sanctuary, Tripura, Northeast India*. Am. J. Primatol. 72, 113–121.
- THOMAS E. T., 1978. *Function of venom in the short-tailed shrew, Blarina brevicauda*. J. Mammal. 59, 852–854.

- THOMPSON C. W., CHOATE J. R., GENOWAYS H. H., FINCK E. I., 2011. *Blarina hylophaga* (Soricomorpha: Soricidae). Mammal. Spec. 43, 94–103.
- THORPE R. S., WÜSTER W., MALHOTRA A., 1999. *Venomous snakes: ecology, evolution and snakebite*. Zoological Society of London, London.
- TONKIN M. A., NEGRINE J., 1994. *Wild platypus attack in the antipodes: a case report*. J. Hand Surg. 19B, 162–164.
- TORRES A. M., DE PLATER G. M., DOVERSKOG M., BIRINYI-STRACHAN L. C., NICHOLSON G. M., GALLAGHER C. H., KUCHEL P. W., 2000. *Defensin-like peptide-2 from platypus venom: member of a class of peptides with a distinct structural fold*. Biochem. J. 348, 649–656.
- WHITTINGTON C. M., KOH J. M., WARREN W. C., PAPENFUSS A. T., TORRES A. M., KUCHEL P. W., BELOV K., 2009. *Understanding and utilising mammalian venom via a platypus venom transcriptome*. J. Proteom. 72, 155–164.
- WHITTINGTON C. M., PAPENFUSS A. T., LOCKE D. P., MARDIS E. R., WILSON R. K., ABUBUCKER S., MITREVA M., WONG E. S. W., HSU A. L., KUCHEL P. W., BELOV K., WARREN W. C., 2010. *Novel venom gene discovery in the platypus*. Genome Biol. 11, R95.
- WIENS F., ZITZMANN A., 2003. *Social structure of the solitary slow loris Nycticebus coucang (Lorisdidae)*. J. Zool. (London) 261, 35–46.
- WILDE H., 1972. *Anaphylactic shock following bite by a 'Slow loris', Nycticebus coucang*. Am. J. Trop. Med. Hyg. 21, 592–594.
- WILSON D. E., REEDER D. M., 2005. *Mammal species of the World. A taxonomic and geographic reference*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- WONG E. S. W., NICOL S., WARREN W. C., BELOV K., 2013. *Echidna venom gland transcriptome provides insights into the evolution of monotreme venom*. PLoS ONE 8, e79092.