Pregled mehanizma za proizvodnju, skladištenje i uporabu otrova kod zmija otrovnica (Squamata, Serpentes) svijeta

Zadravec, Mladen

Undergraduate thesis / Završni 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://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:737903

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-04-26**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

PREGLED MEHANIZMA ZA PROIZVODNJU, SKLADIŠTENJE I UPORABU OTROVA KOD ZMIJA OTROVNICA (Squamata, Serpentes) SVIJETA

AN OVERVIEW OF THE VENOM APPARATUS IN VENOMOUS SNAKES (Squamata, Serpentes) OF THE WORLD

SEMINARSKI RAD

Mladen Zadravec

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate study of Biology)

Mentor: doc.dr.sc. Zoran Tadić

Zagreb, 2012.

Sadržaj

1. UVOD 1
2. ŽIVOTINJA OTROVNICA ILI OTROVNA ŽIVOTINJA? 1
2.1. Definiranje nekih osnovnih pojmova 1
2.2. Zmije otrovnice 2
3. MEHANIZAM ZA TROVANJE 3
3.1. Aglifne 5
3.2. Stražnježljebozubice 6
3.3. Prednježljebozubice 8
3.4. Cjevozubice 8
4. ZAKLJUČAK 10
5. SAŽETAK 11
6. ABSTRACT 11
7. LITERATURA 12

1. UVOD

Zmije su zbog svog specifičnog oblika tijela- izduženo, bez udova, razvile niz prilagodbi za lov i savladavanja plijena, u svrhu smanjenja vjerojatnosti da plijen „uzvrati udarac“. Dok zmije koje se hrane npr. jajima (*Dasypeltis scabra*, Colubridae) ili puževima (*Sibon nebulata*, Colubridae) nemaju potrebu onesposobljavati plijen, one koje se hrane kralješnjacima, pogotovo sisavcima i drugim gmazovima, mogu zadobiti ozljede opasne po život, stoga za onesposobljavanje plijena koriste jednu ili više metoda: pritiskanje plijena tijelom o podlogu, omatanje tijelom oko plijena i ubrizgavanjem otrova ugrizom (Kardong 1996, Mattison 2007). U ovom seminaru će biti riječ o trećoj metodi. Sva taksonomija prati The Reptile Database (http://reptile-database.reptarium.cz/advanced_search).

2. ŽIVOTINJA OTROVNICA ILI OTROVNA ŽIVOTINJA?

2.1. Definiranje nekih osnovnih pojmova

Životinje se dijele na kriptotoksične i fanerotoksične. Kriptotoksične nemaju posebnu žlijezdu za proizvodnju otrova, već svoju toksičnost postižu konzumiranjem otrovnog plijena i same proizvode otrov. Primjer takvih životinja su neki kornjaši porodice Cantharidae i ribe porodice Tetradontidae. Fanerotoksične životinje pak imaju specijaliziranu žlijezdu za proizvodnju otrova i dijele se na pasivno toksične (otrov se kanalima iz žlijezde izljeva na površinu kože) i aktivno toksične (postoji specijalizirani mehanizam za ubrizgavanje otrova u plijen ili predatora) (Valenta 2010).

Mnogi ljudi, među njima i brojni znanstvenici, ne prave razliku između „otrovne životinje“ i „životinje otrovnice“ (Wikipedia 2012b). No, iako obje skupine imaju otrov, razlike su značajne (Wikipedia 2012b, Wikipedia 2012c).

Otrovna životinja je kriptotoksična ako nema specijaliziranu žlijezdu za proizvodnju otrova odnosno fanerotoksična ako ima samo žlijezda za proizvodnju otrova i sekretorni/ekskretorni kanal (Valenta 2010). Otrov kojeg proizvodi žlijezda se izlučuje ili u ili na tijelo životinje te joj služi samo za pasivnu obranu od predatora. Drugi organizam mora apsorbirati dovoljnu količinu otrova da bi on djelovao, npr. preko fizičkog kontakta s

otrovnim životinjom ili da ju pojede (Wikipedia 2012b). Otrovne životinje pohranjuju otrov u koži (Backshall 2007). Primjeri takvih životinja su pjegavi daždevnjak (*Salamandra salamandra*) i žuti mukač (*Bombina variegata*) (Arnold 2004).

Životinja otrovnica je aktivno toksična. Uz žlijezdu za proizvodnju otrova ima i mehanizam kojim će taj otrov aktivno koristiti - prvenstveno za savladavanje plijena, ali i za aktivnu obranu od predatora (Valenta 2010, Wikipedia 2012c). Otrov ubrizgavaju zubima, kliještima, bodljama, bilo čime drugime čime mogu probiti kožu (Backshall 2007). Takvi su npr. ose i stršljeni (Vespidae) (Wikipedia 2012d) i zmije otrovnice (neke zmije porodice Colubridae, Elapidae, neke Lamprophiidae, Viperidae) (Mattison 2007, Valenta 2010, Uetz 2012).

U engleskom govornom području se, zbog tih razlika, koriste i druga imena za otrove: *poison* ako je riječ o otrovnoj životinji i *venom* ako je riječ o životinji otrovnici.

2.2. Zmije otrovnice

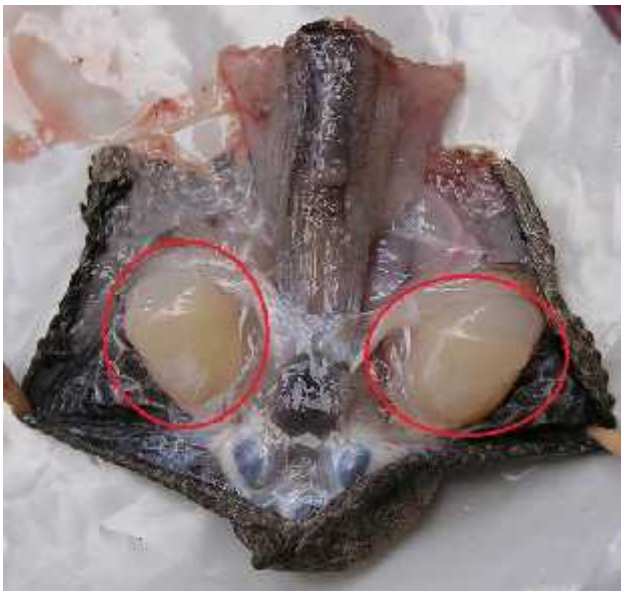
U hrvatskom jeziku, u svakodnevnom životu, zmije se često dijele na otrovnice, poluotrovnice (ili „slabo otrovne“) i neotrovnice (Janev Hutinec i Lupret-Obradović 2005). Pri tome se misli na opasnost koju pojedina skupina predstavlja za čovjeka, u slučaju da dođe do ugriza: otrovnice su potencijalno vrlo opasne, poluotrovnice su uglavnom bezopasne, zbog čega se ponekad svrstavaju u neotrovnice (Jelić 2008), a neotrovnice su bezopasne. Od hrvatskih zmija, primjeri bi bili poskok (*Vipera ammodytes*), riđovka (*Vipera berus*) i planinski žutokrug (*Vipera ursinii macrops*) za otrovnice, zmajur (*Malpolon insignitus*) i crnokrpica (*Telescopus fallax*) za poluotrovnice te crna poljarica (*Hierophis viridiflavus carbonarius*), šara poljarica (*Hierophis gemonensis*), šilac (*Platyceps najadum dahlii*), četveroprugi guž (*Elaphe quatuorlineata*), Eskulapova zmija (*Zamenis longissimus*), crvenkrpica (*Zamenis situla*), žuta poljarica (*Dolichophis caspius*), smukulja (*Coronella austriaca*), ribarica (*Natrix tessellata*) i bjelouška (*Natrix natrix*) (Janev Hutinec 2005, Jelić 2008, Zadravec 2008). No, ta podjela ima svoje nedostatke.

Pod „poluotrovnicama“ se smatraju sve stražnježljebozubice, za koje se zbog građe i položaja mehanizma za trovanje (eng. *venom apparatus*, vidi dalje u tekstu) ne smatraju opasnim za čovjeka. To je točno za sve europske stražnježljebozubice, ali ne i za ostatak svijeta- boomslang (*Dispholidus typus*, Colubridae) iz Afrike ima vrlo snažan otrov (Kochva, 1987, WCH 2012a). Suprotno tome, otrov planinskog žutokruga, koji se svrstava u otrovnice,

po dosadašnjim saznanjima ne bi trebao predstavljati ozbiljniju prijetnju ljudskom zdravlju, no dok se ne obavi analiza otrova, ne može se sa sigurnošću reći je li stvarno tako. Stoga u ovom seminaru pod „zmijom otrovnicom“ se smatra svaka zmija koja ima mehanizam za proizvodnju, skladištenje i uporabu otrova, a sve zmije koje nemaju nikakav mehanizam za trovanje se smatraju „zmijama neotrovnicama“.

3. MEHANIZAM ZA TROVANJE

Postojanje mehanizma za trovanje je poznato kod pripadnika nekoliko linija gmazova: zmija (Serpentes), guštera iz porodice Helodermatidae, varana (Varanidae) i Iguania, koji zajedno pripadaju u isti klad (Fry i sur. 2006). Kod zmija otrovnica, taj mehanizam se najčešće sastoji od žlijezde za proizvodnju otrova (*glandula venonosa*), kanala koji vodi od žlijezde do usne šupljine i modificiranih zubiju.



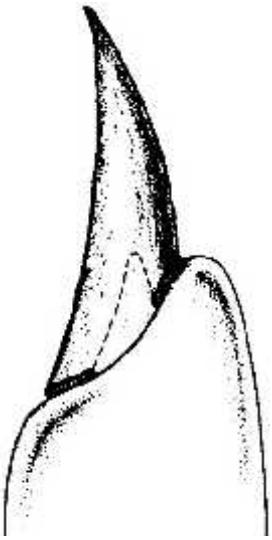
Slika 1. Žlijezde za proizvodnju otrova (zaokružene crveno) kod poskoka (*V. ammodytes*). (Fotografija: V. Zadravec)

Mnogo je pretpostavki po pitanju postanka mehanizma za trovanje (Kochva 1987). Žlijezda za proizvodnju otrova (Sl. 1.) vuče svoje porijeklo od žlijezde slinovnice (*glandula maxillaris*), iza koje se nalazi u gornjoj čeljusti i vjerojatno se razvila prije specijalizacije zuba (Kochva 1987). Obično je vrlo velika, može se protezati od oka do kraja lubanje, a kod nekih ljutica (Viperidae) čak i kroz dio vrata. Kod guja (Elapidae) je, za razliku od ljutica, žlijezda s relativno malim lumenom i sekret se uglavnom pohranjuje unutar stanica žlijezde. Ispred žlijezde za otrov nalazi se sluzna žlijezda čije izlučevine najvjerojatnije služe, u kombinaciji sa zaliskom na početku kanala, za sprječavanje slučajnog ispuštanja otrova. Kanal koji vodi od žlijezde za otrov do usne šupljine se, kod zmija koje imaju specijalne zube za ubrizgavanje otrova, otvara u sluznom naboru uz bazalni dio tih zubiju (Backshall 2007, Mattison 2007, Valenta 2010). Kod ljutica se, prilikom uspravljanja otrovnjaka, uspostavi čvrsti spoj između otvora kanala i otvora na bazi otrovnjaka pa otrov izlazi pod pritiskom (mišići koji su oko žljezde kontrahiraju i otrov pod pritiskom izlazi van)- tzv. „sustav visokog pritiska“. Guje vjerojatno također mogu održavati pritisak na prijelazu kanal-zub. (Kardong & Lavin-Murcio 1993).

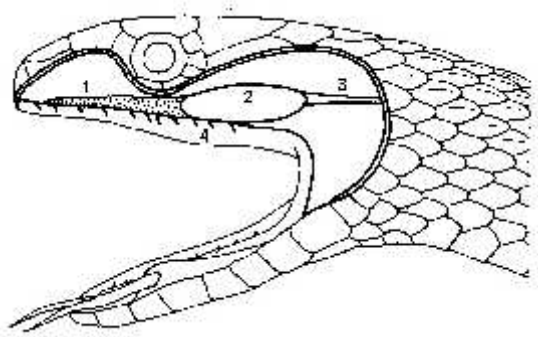
Postoji još barem jedan tip žlijezde za proizvodnju otrova - Duvernoyeva žlijezda, također nastala modifikacijom žlijezde slinovnice, ali njena struktura je drugačija od žlijezde kod ljutica (Viperidae) i guja (Elapidae). Njena veličina i histološka stuktura variraju, gotovo da nema lumena niti spojene mišiće na sebe. Sekret se skladišti u seroznim sekretornim stanicama koje oblažu tubule od kojih je građena žlijezda. Najveća je kod boomslanga (Kochva 1987). Sadržaj žlijezde se prazni u centralni kanal koji se otvara pored stražnjeg dijela baze otrovnjaka, u naboru između baze otrovnjaka i usnice.

Pretpostavlja se da su toksini koje izlučuju žlijezde evoluirale iz probavnih enzima za koje su već postojali inhibitori u krvi, kako zmija ne bi otrovala samu sebe u slučaju „bijega“ otrova iz žlijezde u krvotok (Kochva i sur. 1983). Danas zmijski otrovi, iako slični u nekim svojim komponentama (Kochva i sur. 1983), pokazuju značajnu varijabilnost između, ali i unutar vrsta. Kod nekih, npr. malajske jamičarke (*Calosellasma rhodostoma*) je ta varijabilnost povezana s prehranom (Daltry i sur. 1996).

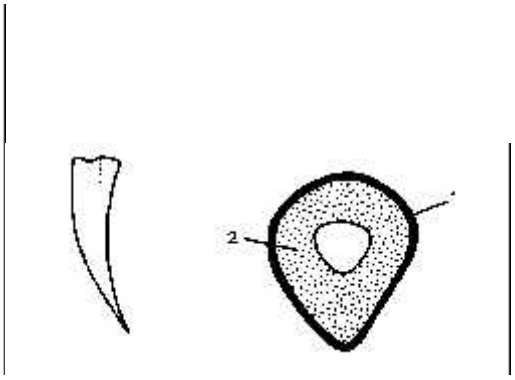
Zubalo zmija se većinom sastoji od malih istovrsnih (homodontnih) pleurodontnih zubića jednake veličine (Sl. 2.), na vanjskom dijelu gornje čeljusti (maxilla), nepčanoj (palatinum) i krilnoj (pterygoidea) kosti i donjoj čeljusti (mandibula). Takvi zubići su spojeni na unutarnji rub kosti na kojoj leže i izmjenjuju se cijeli život (Sl. 12.). Većina današnjih otrovnica ima još i specijalizirane zube za ubrizgavanje otrova u plijen ili predatora te se na osnovu njihove prisutnosti/odsutnosti, građi i smještaju u gornjoj čeljusti dijele u dvije kategorije: aglifne (bez specijaliziranih zubiju) i glifodontne (stražnježljebozubice - opistoglifne, prednježljebozubice - proteroglifne, cjevozubice - solenoglifne) (Mattison 2007, Valenta 2010).



Slika 2. Pleurodontni zubić. (prilagođeno iz Mattison 2007)



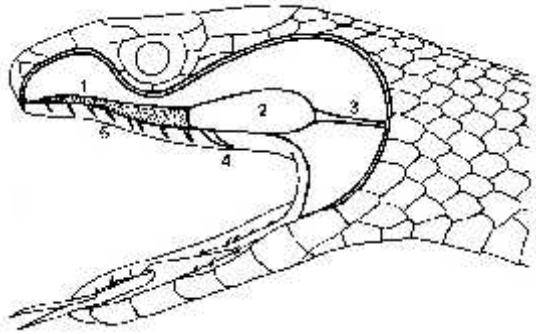
Slika 3. Aglifno zubalo. (prilagođeno iz Brodman 1987)



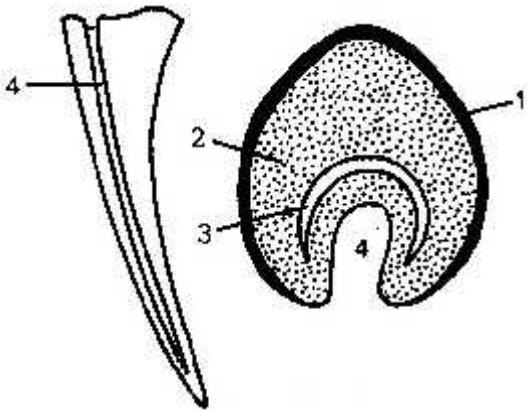
Slika 4. Bočni prikaz i poprečni presjek kroz pleurodontni zubić bjelouške (N. natrix). (prilagođeno iz Brodman 1987)

3.1. Aglifne

Zmije otrovnice koje spadaju u ovu skupinu imaju samo male pleurodontne zube jednake veličine koji služe za pridržavanje i gutanje plijena (Sl. 3., 4.). Tu spada otprilike 2/3 zmija porodice guževa (Colubridae), koje su razvile Duvernoyevu žlijezdu, a kanal se otvara straga u usnoj šupljini. Iako nemaju spcijalizirane zube za ubrizgavanje otrova, ponekad može doći do trovanja kroz ranice koje naprave pleurodontni zubići, ali uglavnom je riječ samo o blagim lokalnim simptomima kao što su svrbež, blago oticanje ili mučnina, koji prođu u roku od nekoliko minuta do nekoliko sati (Janev-Hutinec usmeno 2012, Tadić usmeno 2012, Valenta 2010, WCH 2012b) bez liječničke intervencije. Tu spadaju npr. žutozeleni guž (*Hierophis viridiflavus*) (Bedri i sur. 1998, Dummermuth 2009), crna poljarica (*H. v. carbonarius*) (Street 1979) i smukulja (*C. austriaca*) (Street 1979), sve iz porodice guževa (Colubridae).



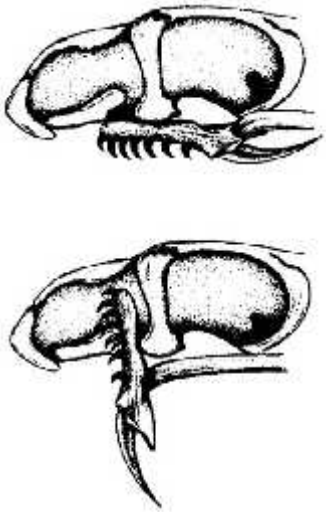
Slika 5. Primjer stražnježljebozubice. Duvernoyeva žlijezda je označena brojem 2, a otrovnjak brojem 4. (prilagođeno iz Brodman 1987)



Slika 6. Bočni pogled i poprečni presjek kroz otrovnjak stražnježljebozubice. Žljeb kroz koji teče otrov je označen brojem 4. (prilagođeno iz Brodmann 1987)

3.2. Stražnježljebozubice

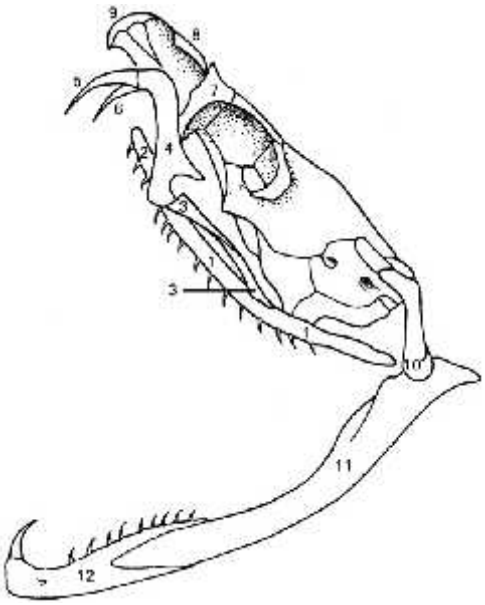
Stražnježljebozubice (opistoglifne) imaju, uz pleurodontne zubiće za gutanje, i dva veća zuba, otrovnjaka, smještena u gornjoj čeljusti najčešće ispod/iza oka, ali mogu biti i više naprijed, npr. na pola puta između njuške i oka. Ti zubi imaju po svojoj površini žljeb kroz koji teče otrov (Sl. 6.) kojeg proizvodi Duvernoyeva žlijezda. Iako se na prvi pogled možda čini kao relativno slabo učinkovit sustav zbog toga što nema čvrstog spoja između otvora kanala i otvora na bazi otrovnjaka/žljeba pa tok otrova pod pritiskom ne može biti održan te da tkivo s lakoćom začepi žljeb na površini zuba (Kardong & Lavin-Murcio 1993), nedavna istraživanja (Young i sur. 2011) su pokazala da je zbog fizikalnih svojstava otrova (nenewtonski fluid, kroz žljeb zuba teče 500 puta sporije od vode) i oblika žljeba učinkovitost trovanja ovom metodom ustvari vrlo visoka, a zbog napetosti tkiva ne dolazi do zatvaranja žljeba na otrovnjaku, već se dobije cijev. Tu spadaju neke zmije iz porodice guževa (Colubridae), kao npr. već ranije spomenuti boomslang, ali i *Rhabdophis tigrinus* (Boie 1826), bjelouška (*N. natrix*) (Backshall 2007, Vonk i sur. 2008), ribarica (*N. tessellata*) (Akat i sur. 2011, Vonk i sur. 2008), *i T. fallax*, te neke vrste iz porodice Lamprophiidae, kao npr. *M. insignitus* i neke iz podporodice Atractaspininae (Arnold 2004, Mattison 2007, Valenta 2010).



Slika 7. Tip zubala kod podporodice Xenodontinae. (prilagođeno iz Mattison 2007)

Nešto drugačiji oblik ovog sustava imaju zmije iz podporodice Xenodontinae („čudnozubice“) (Sl. 7.), kod kojih su otrovnjaci spojeni na gornju čeljust u stražnjem dijelu usta, ali su položeni vodoravno kada su usta zatvorena. Prilikom otvaranja usta gornja čeljust se zarotira pa se otrovnjaci usprave. Takav mehanizam imaju zmije iz rodova *Heterodon* (Sl. 8.) i *Xenodon* (Mattison 2007).

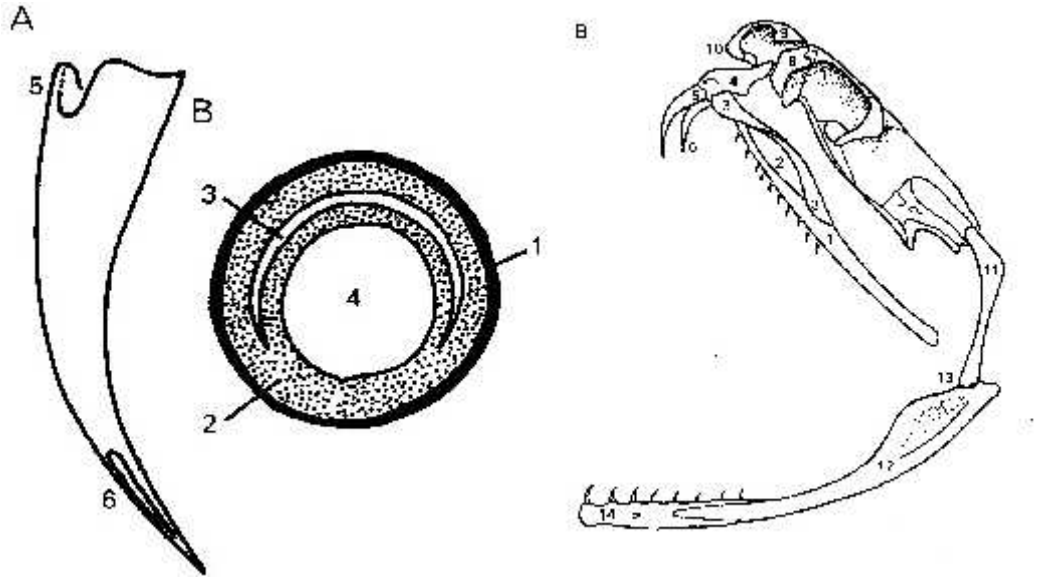
Slika 8. Šiljonosna zmija (*Heterodon nasicus*) (Xenodontinae), (Fotografija: M. Zadravec)



Slika 9. Prikaz proteroglifnog zubala, na primjeru istočne zelene mambe (*Dendroaspis angusticeps*). Otrovnjaci su označeni brojem 5. (prilagođeno iz Brodman 1987)

Slika 10. Ljutičasta guja (*Acanthophis rugosus*) (Elapidae) (Fotografija: M. Zadravec)

3.3. Prednježljebozubice



Slika 11. Bočni prikaz i poprečni prerez kroz solenoglifan otrovnjak (A) i prikaz solenoglifnog zubala (B). (prilagođeno iz Brodmann 1987).

Otrovnjaci (Sl. 9.) u ove skupine su smješteni sprijeda na gornjoj čeljusti, ispred ostalih gornjočeljusnih pleurodontnih zubiju, a iza njih se nalazi područje bez zubiju (diastema). Relativno su mali i gotovo nepokretni. Na površini otrovnjaka, kao i kod stražnježljebozubica, je žljeb, koji je kod nekih skupina zatvoren u cijev. Poneke vrste kobri (porodica Elapidae, Sl. 10.) imaju otvor kanalića kroz zub pomaknut više od vrha zuba i pod većim kutem, što im omogućuje špricanje otrova do udaljenosti od oko 3 metra - zbog toga se zovu kobrama pljuvačicama. U prednježljebozubice spadaju mambe (*Dendroaspis sp.*), kobre, taipani, kraitovi te morske zmije i morski kraitovi (Kochva 1987, Mattison 2007, Valenta 2010).

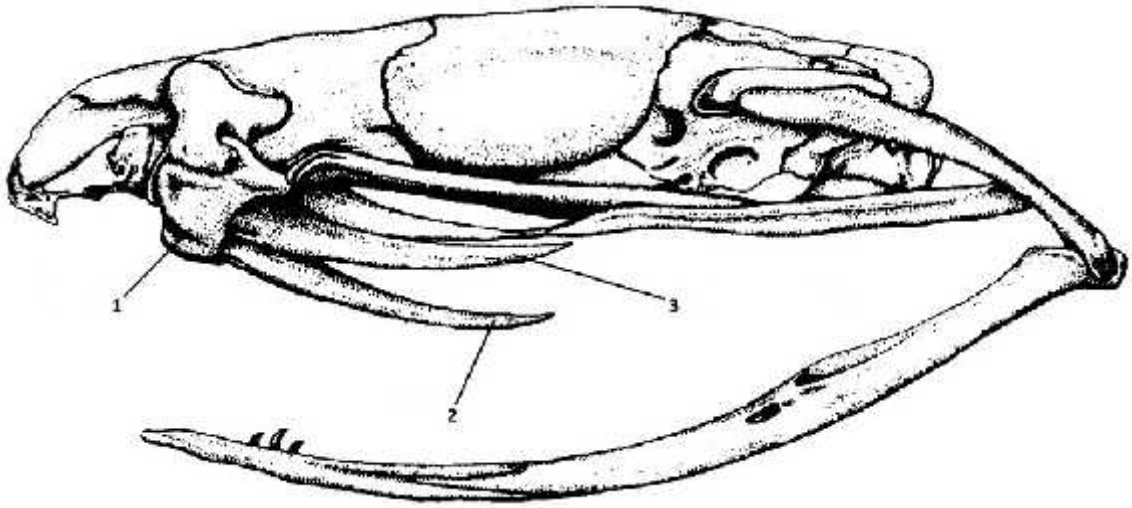
3.4. Cjevozubice

U ovu skupinu (Sl. 10.) spadaju zmije s najrazvijenijim aparatom za ubrizgavanje otrova. Otrovnjaci, smješteni sprijeda u gornjoj čeljusti, su veći nego kod prednježljebozubica i mogu biti čak do 5 cm dugi (kod gabonske ljutice, *Bitis gabonica*, Sl. 11.) i pokretni (Sl. 12.). Kroz njih prolazi kanal (za protok otrova). Kada nisu u upotrebi, savinuti su i spremljeni u sluznim naborima u gornjoj čeljusti. Iza otrovnjaka je diastema. Ne trebaju otvoriti usta da mogu koristiti otrovnjake (Sl. 12.), ali to rade vrlo

Slika 11. Otrovnjak jedne gabonske ljutice (*B. gabonica*). Zub je fotografiran na milimetarskom papiru. (Fotografija: M. Zadravec)

rijetko. U ovu skupinu spadaju sve zmije iz porodice ljutica (Viperidae), npr. poskok (*V. ammodytes*), riđovka (*V. berus*) i planinski žutokrug (*V. u. macrops*), istočna dijamantna čegrtuša (*Crotalus adamanteus*), baršunasta kopljoglavka (*Bothrops asper*) te neke iz porodice Lamprophiidae, npr. rod *Atractaspis*, koji su razvili posebnu inačicu solenoglifnih otrovnjaka - umjesto da se usprave, izbacuju se bočno van iz usta, a u plijen ili predatora se zabadaju naglim bočnim trzajima glave, bez otvaranja usta. To je zbog načina lova - plijen aktivno traže u njegovim uskim podzemnim hodnicima (Kochva 1987, Mattison 2007, Valenta 2010). Te zmije su neki autori, zbog položaja otrovnjaka te nekih kostiju lubanje, prije svrstavali pod porodicu ljutica (Viperidae), no tu je riječ samo o konvergentnoj evoluciji (Kochva 1987).

Slika 12. Lijevo: prikaz poskoka (*V. ammodytes*) s uspravljenim lijevim otrovnjakom, iako su usta zatvorena. Desno: otrovnjaci poskoka- glavni (u upotrebi, veći i savinutiji) i prvi zamjenski (manji). (Fotografije: M. Zadravec)



Slika 13. Primjer solenoglifnog zubala kod roda *Atractaspis*. 1- maksila, 2- otrovnjak u uporabi, 3- zamjenski otrovnjak. (prilagođeno iz Mattison 2007)

Jedna od velikih dilema je da li otrovnjaci smješteni straga u čeljusti i otrovnjaci smješteni sprijeda imaju zajedničko razvojno i evolucijsko ishodište. Vonk i sur. (2008) su dokazali da su oba tipa (po smještaju u gornjoj čeljusti) otrovnjaka homologne strukture čiji razvoj počinje straga u gornjoj čeljusti, a otrovnjaci koji su na kraju smješteni sprijeda se pomiču naprijed zbog odontogenetičke alometrije. Druga dilema je prelazak iz otvorenog žljeba na površini zuba do zatvorenog kanala kroz zub. Istraživanja na danas živućim zmijama su pokazala da otrovnjaci prolaze kroz morfološke stadije koji ukazuju na mogući evolucijski razvoj: žljeb se produbljuje, bočne stranice se previjaju, na kraju se dobije zatvoreni kanal kroz zub. To i jest prevladavajuća teorija. No, do nedavno nije bilo fosilnih dokaza kojima bi bio dokumentiran prelazak iz žljeba u kanale. Zubi izumrlog gmaza roda *Uatchitodon* (Archosauriformes) pokazuju da je razvoj otrovnjaka išao tim smjerom u barem jednoj liniji gmazova (Mitchell & Heckert 2010).

4. ZAKLJUČAK

Zmije su, kao i kod mnogih drugih aspekata, i ovdje razvile niz različitih rješenja za isti problem. No iako se kroz godine dosta istraživalo na tom području, još uvijek nisu svi aspekti u potpunosti razjašnjeni.

Tu je i problem s literaturom- iako je brojna, često se, pogotovo u starijoj, spominju i neki pojmovi koji danas više nisu ispravni i/ili prikladni, npr. Street (1979) piše da žutozeleni guž (*Hierophis viridiflavus*) i crna poljarica (*H. v. carbonarius*) imaju „parotidnu“ žlijezdu za

otrov, a taj izraz se koristi za najveću slinsku žlijezdu kod čovjeka (Wikipedia 2012a). Brodman (1987) i mnogi drugi prije, ali i nakon njega, za bjeloušku i ribaricu navode aglifan tip zubala, no očito je da spadaju u zmije s opistoglifnim tipom zubala (Vonk i sur. 2008), zbog čega treba vrlo oprezno pretraživati literaturu.

5. SAŽETAK

Zmije su kroz svoju evoluciju razvile niz prilagodbi za savladavanje plijena. Neke su evoluirale mehanizam za trovanje različitog stupnja složenosti i time postale životinje otrovnice, ali ne i otrovne. Cilj ovog seminara je razjasniti neke pojmove vezane uz mehanizam za trovanje zmija otrovnica, dati kratki pregled njegovih varijacija kod zmija otrovnica svijeta i ukazati na neke probleme koji kompliciraju tematiku.

6. ABSTRACT

Snakes have developed through their evolution a wide range of adaptations for overcoming their prey. Some evolved a venom apparatus, with varying complexity, and with that became venomous animals, but not poisonous. The goal of this seminar is to explain some of the terms associated with snake venom apparatuses, give a brief overview of its variations in snakes of the world and point out some of the problems complicating the subject at hand.

7. LITERATURA

Akat E., Çakici Ö., Dinçaslan Y. E., Arikan H. (2011) Histochemical and Histological Investigations on Duvernoy's Gland in Natrix Tessellata (Squamata: Colubridae). Kafkas Univ. Vet. Fak Derg 17 (2): 285-289.

Arnold N. (2004) Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. HarperCollins Publishers, London.

Backshall S. (2007) Venom. Poisonous Creatures of the Natural World. New Holland Publishers Ltd., London.

Bedri R., Hilbert G., Goyffon M., Laffort P., Parrens E. (1998) Is the saliva of the european whip snake (*Coluber viridiflavus*) neurotoxic? Toxicon 36, 12: 1729-1730

Biella H.-J. (1983) Die Sandotter. Die neue Brehm-Bücherei. A. Zimsen Verlag, Wittenberg Lutherstadt, 1983, p.49

Brodmann P. (1987) Die Giftschlangen Europas und die Gattung Vipera in Afrika und Asien. Kümmerly+Frey, Bern.

Bruno S. (1984) Guida ai Serpenti d'Italia. Giunti Martello, Firenze.

Daltry J. C., Wüster W., Thorpe R. S. (1996) Diet and Snake Venom Evolution. Nature 379: 537-540

Dummermuth S. (2009) Bemerkungen zu einem „Giftbiss" durch eine Gelbgrüne Zornnatter (*Hierophis viridiflvus*). Elaphe 17, 2: 66-68

Fry B. G., Vidal N., Norman J. A., Vonk F. J., Scheib H., Ramjan S. F. R., Kuruppu S., Fung K., Hedges S. B., Richardson M. K., Hodgson W. C., Ignjatovic V., Summerhayes R., Kochva E. (2006) Early evolution of the venom system in lizards and snakes. Nature 439:2: 584-588

Janev Hutinec, B., Lupret-Obradovć, S. (2005) Zmije Hrvatske- priručnik za određivanje vrsta. Društvo za zaštitu i proučavanje vodozemaca i gmazova Hrvatske – Hyla, Kratis d.o.o., Zagreb.

Jelić, D. (2008) Zmije u Hrvatskoj. Državni zavod za zaštitu prirode, Zagreb.

Kardong K. V., Lavin-Murcio P. A. (1993) Venom Delivery of Snakes as High-Pressure and Low-Pressure Systems. Copeia 3: 644-650

Kardong K. V. (1996) Snake Toxins and Venoms: An Evolutionary Perspective. Herpetologica 52: 36-46

Kochva E., Nakar O., Ovadia M. (1983) Venom Toxins: Plausible Evolution from Digestive Enzymes. American Zoology 23: 427-430

Kochva E. (1987) The Origin of Snakes and Evolution of the Venom Apparatus. Toxicon 25, No. 1: 65-106

Kreiner, G. (2007) The Snakes of Europe. Chimaera Buchhandelsgesellschaft mbH, Heddernhemer Landstraße 20, Frankfurt am Main.

Matas, Đ. (2009) Zoološki rječnik, Hrvatsko-njemačko-englesko-latinski. Školska knjiga, Zagreb.

Mattison, C. (2007) The New Encyclopedia of Snakes. Cassell Illustrated, Octopus Publishing Group Ltd., 2-4 Heron Quays, London.

Mitchell J. S., Heckert A. B., Sues H.-D. (2010) Grooves to tubes: evolution of the venom delivery system in a Late Triassic „reptile“. Naturwissenschaften 97: 1117-1121

Stafford, P. (2000) Snakes. The Natural History Museum, Cromwell Road, London.

Street D. (1979) Reptiles of Northern and Central Europe. B. T. Batsford Ltd., London

Uetz, P. ed. (2012) The Reptile Database, http://www.reptile-database.org/; pristupljeno: 29.6.2012.

Valenta, J. (2010) Venomous snakes: Envenoming, Therapy. Nova Science Publishers, New York.

Vonk F. J., Admiraal J. F., Jackson K., Reshef R., de Bakker M. A. G., Vanderschoot K., van den Berge I., van Atten M., Burgerhout E., Beck A., Mirtschin P. J., Kochva E., Witte F., Fry B. G., Woods A. E., Richardson M. K. (2008) Evolutionary origin and development of snake fangs. Nature 454:31: 630-633

Wikipedia (2012a) Parotid gland. Wikipedia, The Free Encyclopedia, http://en.wikipedia.org/wiki/Parotid_gland; pristupljeno: 1.7.2012.

Wikipedia (2012b) Poison. Wikipedia, The Free Encyclopedia, http://en.wikipedia.org/wiki/Poison; pristupljeno: 13.6.2012.

Wikipedia (2012c) Venom. Wikipedia, The Free Encyclopedia, http://en.wikipedia.org/wiki/Venom; pristupljeno: 13.6.2012.

Wikipedia (2012d) Wasp. Wikipedia, The Free Encyclopedia, http://en.wikipedia.org/wiki/Wasp; pristupljeno: 30.6.2012.

WCH (2012a) Women's and Children's Hospital, Clinical Toxinology Resources, http://www.toxinology.com/fusebox.cfm?fuseaction=main.snakes.display&id=SN0132; pristupljeno: 27.6.2012.

WCH (2012b) Women's and Children's Hospital, Clinical Toxinology Resources, http://www.toxinology.com/fusebox.cfm?fuseaction=main.snakes.display&id=SN1821; pristupljeno: 27.6.2012.

Young, B. A., Herzog, F., Friedel, P., Rammensee, S., Bausch A., van Hemmen, J. L. (2011) Tears of Venom: Hydrodynamics of Reptilian Envenomation. Physical Review Letters 106, 198103.

Zadravec, M. (2008) Zmije hrvatske – Početna stranica, postavljeno: kolovoz, 2008., http://www.zh.zadweb.biz.hr/; pristupljeno: 13.6.2012.