

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 Zadavec

Preddiplomski studij biologije
(Undergraduate study of Biology)

Mentor: doc.dr.sc. Zoran Tadi

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. ZAKLJU AK.....	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 „uzvratí 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 e biti rije o tre o j 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 kriptotoksi ne i fanerotoksi ne. Kriptotoksi ne nemaju posebnu žlijezdu za proizvodnju otrova, ve svoju toksi nost postižu konzumiranjem otrovnog plijena i same proizvode otrov. Primjer takvih životinja su neki kornjaši porodice Cantharidae i ribe porodice Tetrodontidae. Fanerotoksi ne životinje pak imaju specijaliziranu žlijezdu za proizvodnju otrova i dijele se na pasivno toksi ne (otrov se kanalima iz žlijezde izljeva na površinu kože) i aktivno toksi ne (postoji specijalizirani mehanizam za ubrizgavanje otrova u plijen ili predatora) (Valenta 2010).

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

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

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

Životinja otrovnica je aktivno toksi na. Uz žlijezdu za proizvodnju otrova ima i mehanizam kojim se taj otrov aktivno koristiti - prvenstveno za savladavanje plijena, ali i za aktivnu obranu od predatora (Valenta 2010, Wikipedia 2012c). Otrovi ubrizgavaju zubima, kliještima, bodljama, bilo koje druge metode 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-Obradovi 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*), ričovka (*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, Zadavec 2008). No, ta podjela ima svoje nedostatke.

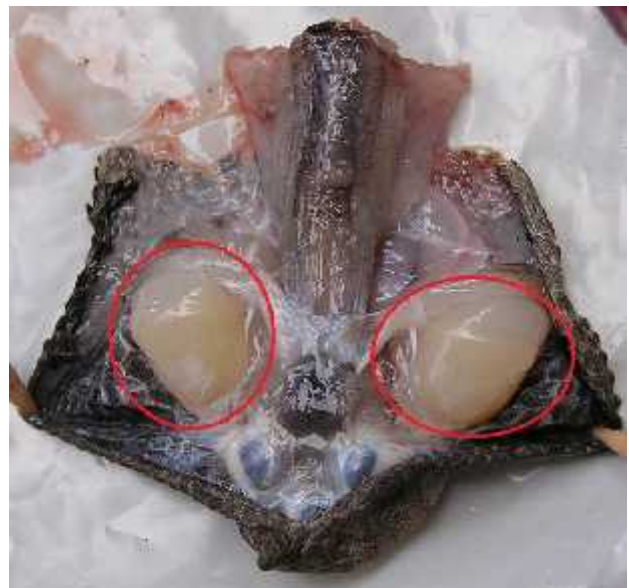
Pod „poluotrovnicama“ se smatraju sve stražnježljebozubice, za koje se zbog građevine i položaja mehanizma za trovanje (eng. *venom apparatus*, vidi dalje u tekstu) ne smatraju opasnim za čovjeka. To je to no za sve europske stražnježljebozubice, ali ne i za ostatak svijeta - boomslang (*Dispholidus 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 sigurnoš u re i 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 zmiye 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 naj eš e sastoji od žlijezde za proizvodnju otrova (*glandula venonosa*), kanala koji vodi od žlijezde do usne šupljine i modificiranih zubiju.

Mnogo je pretpostavki po pitanju postanka mehanizma za trovanje (Kochva 1987). Žlijezda za proizvodnju otrova (Sl. 1.) vu e svoje porijeklo od žlijezde slinovnice (*glandula maxillaris*), iza koje se nalazi u gornjoj eljusti i vjerojatno se razvila prije specijalizacije zuba (Kochva 1987). Obi no



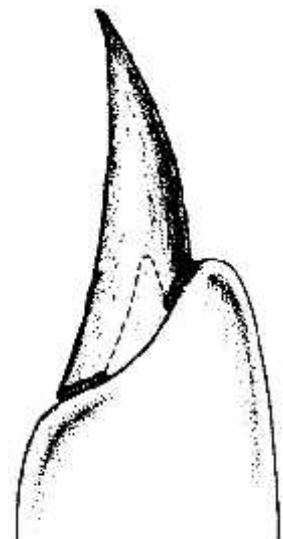
Slika 1. Žlijezde za proizvodnju otrova (zaokružene crveno) kod poskoka (*V. ammodytes*). (Fotografija: V. Zadavec)

je vrlo velika, može se protezati od oka do kraja lubanje, a kod nekih ljutica (Viperidae) ak 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 ije izlu evine najvjerojatnije služe, u kombinaciji sa zaliskom na po etku kanala, za sprje avanje slu ajnog 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 vrsti spoj izme u otvora kanala i otvora na bazi otrovnjaka pa otrov izlazi pod pritiskom (miši i koji su oko žljezde kontrahiraju i otrov pod pritiskom izlazi van)- tzv. „sustav visokog pritiska“. Guje vjerojatno tako er mogu održavati pritisak na prijelazu kanal-zub. (Kardong & Lavin-Murcio 1993).

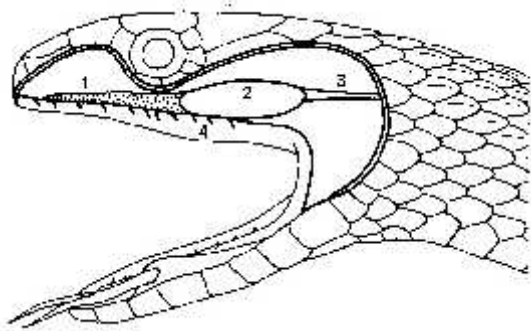
Postoji još barem jedan tip žlijezde za proizvodnju otrova - Duvernoyeva žlijezda, tako er nastala modifikacijom žlijezde slinovnice, ali njena struktura je druga ija od žlijezde kod ljtica (Viperidae) i guja (Elapidae). Njena veli ina i histološka stuktura variraju, gotovo da nema lumena niti spojene miši e na sebe. Sekret se skladišti u seroznim sekretornim stanicama koje oblažu tubule od kojih je gra ena žlijezda. Najve a je kod boomslanga (Kochva 1987). Sadržaj žlijezde se prazni u centralni kanal koji se otvara pored stražnjeg dijela baze otrovnjaka, u naboru izme u baze otrovnjaka i usnice.

Pretpostavlja se da su toksini koje izlu uju žlijezde evoluirale iz probavnih enzima za koje su ve postojali inhibitori u krvi, kako zmiija ne bi otrovala samu sebe u slu aju „bijega“ otrova iz žlijezde u krvotok (Kochva i sur. 1983). Danas zmijski otrovi, iako sli ni u nekim svojim komponentama (Kochva i sur. 1983), pokazuju zna ajnu varijabilnost izme u, ali i unutar vrsta. Kod nekih, npr. malajske jami arke (*Calosellasma rhodostoma*) je ta varijabilnost povezana s prehranom (Daltry i sur. 1996).

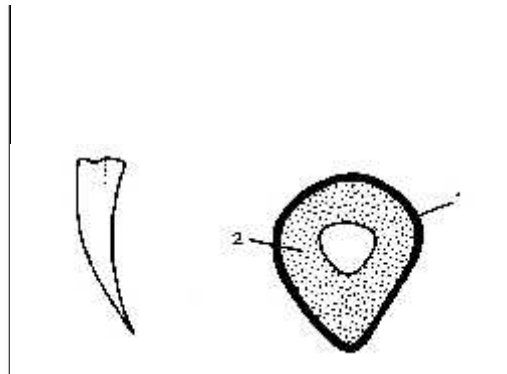
Zubalo zmiija se ve inom sastoji od malih istovrsnih (homodontnih) pleurodontnih zubi a jednake veli ine (Sl. 2.), na vanjskom dijelu gornje eljusti (maxilla), nep anoj (palatinum) i krilnoj (pterygoidea) kosti i donjoj eljusti (mandibula). Takvi zubi i su spojeni na unutarnji rub kosti na kojoj leže i izmjenjuju se cijeli život (Sl. 12.). Ve ina današnjih otrovnica ima još i specijalizirane zube za ubrizgavanje otrova u plijen ili predatora te se na osnovu njihove prisutnosti/odsutnosti, gra i i smještaju u gornjoj eljusti dijele u dvije kategorije: aglifne (bez specijaliziranih zubiju) i glifodontne (stražnježljebozubice - opistoglifne, prednježljebozubice - proteroglifne, cjevozubice - solenoglifne) (Mattison 2007, Valenta 2010).



Slika 2. Pleurodontni zubi .
(prilago eno iz Mattison 2007)



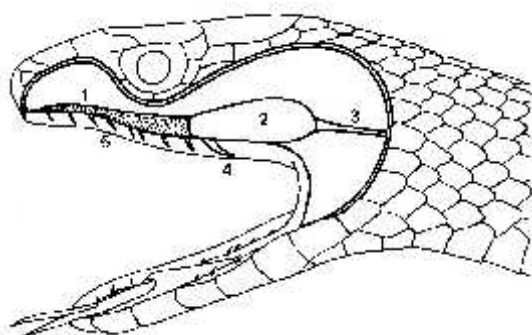
Slika 3. Aglifno zubalo. (prilagođeno iz Brodman 1987)



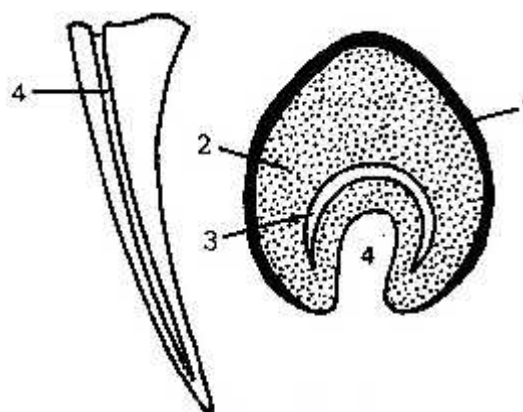
Slika 4. Bočni prikaz i poprečni presjek kroz pleurodontni zubi bjelouške (*N.atrix*). (prilagođeno iz Brodman 1987)

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 specijalizirane zube za ubrizgavanje otrova, ponekad može doći i do trovanja kroz ranice koje naprave pleurodontni zubi, 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 liječenja ili 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*).



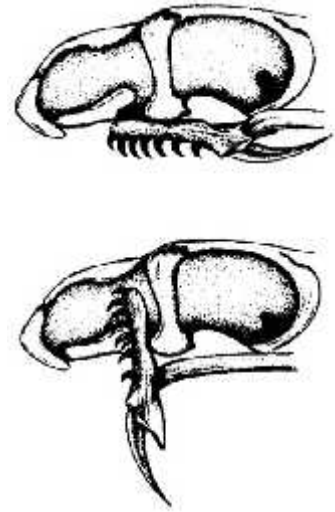
Slika 5. Primjer stražnježljebozubice. Duvernoyeva žlijezda je označena brojem 2, a otrovni kanal brojem 4. (prilagođeno iz Brodman 1987)



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

3.2. Stražnježljebozubice

Stražnježljebozubice (opisthoglifne) imaju, uz pleurodontne zube za gutanje, i dva veća zuba, otrovnjaka, smještena u gornjoj eljusti 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 čine kao relativno slabo uinkovit sustav zbog toga što nema vrstog spoja između otvora kanala i otvora na bazi otrovnjaka/žljeba pa tok otrova pod pritiskom ne može biti održan te da tkivo slabo om



za epizodni 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 uinkovitost

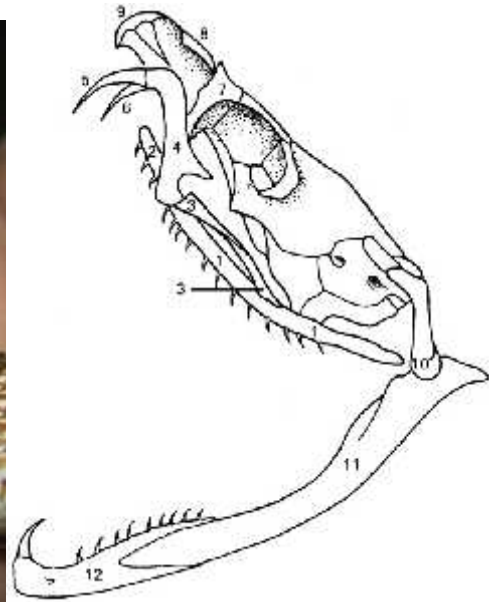
Slika 7. Tip zubala kod podporodice Xenodontinae. (prilagođeno iz Mattison 2007)

trovanja ovom metodom ustvari vrlo visoka, a zbog napetosti tkiva ne dolazi do zatvaranja žljeba na otrovnjaku, već se dobije cijev. Tu spadaju neke zmijske 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*) (Akati 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).

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



Slika 8. Šiljonosna zmiija (*Heterodon nasicus*) (Xenodontinae), (Fotografija: M. Zadavec)

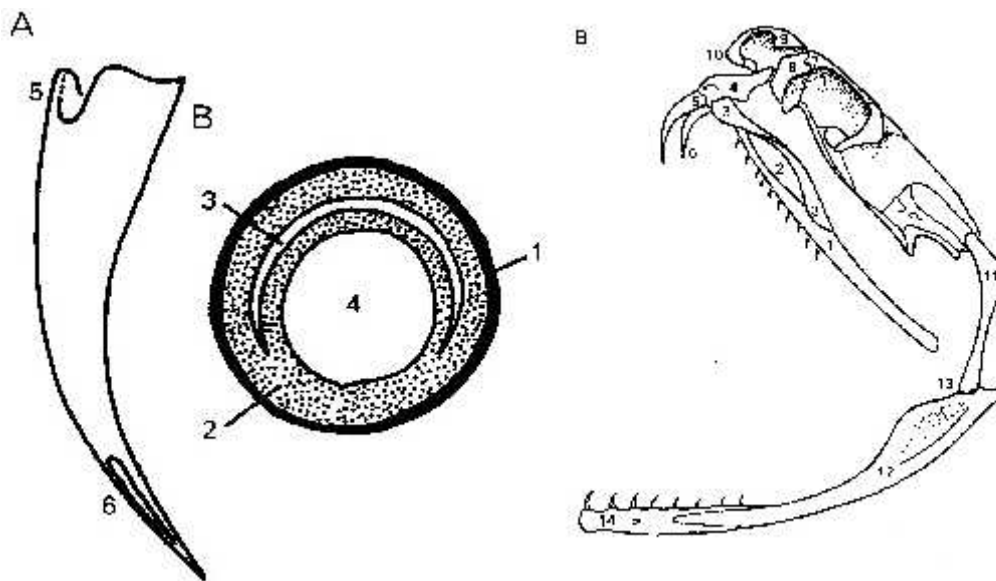


Slika 9. Prikaz proteroglifnog zubala, na primjeru isto ne zelene mambe (*Dendroaspis angusticeps*). Otrovnjaci su označeni brojem 5. (prilagođeno iz Brodman 1987)



Slika 10. Ljuti asta guja (*Acanthophis rugosus*) (Elapidae) (Fotografija: M. Zadavec)

3.3. Prednježljebozubice



Slika 11. Bo ni prikaz i popre ni prevez kroz solenoglifan otrovnjak (A) i prikaz solenoglifnog zubala (B). (prilago eno iz Brodmann 1987).

Otrovnjaci (Sl. 9.) u ove skupine su smješteni sprijeda na gornjoj eljusti, ispred ostalih gornjo eljusnih pleurodontnih zubiju, a iza njih se nalazi podru je 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 kanali a kroz zub pomaknut više od vrha zuba i pod ve im kutem, što im omogu uje špricanje otrova do udaljenosti od oko 3 metra - zbog toga se zovu kobrama pljuva icama. 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 eljusti, su ve i nego kod prednježljebozubica i mogu biti ak do 5 cm



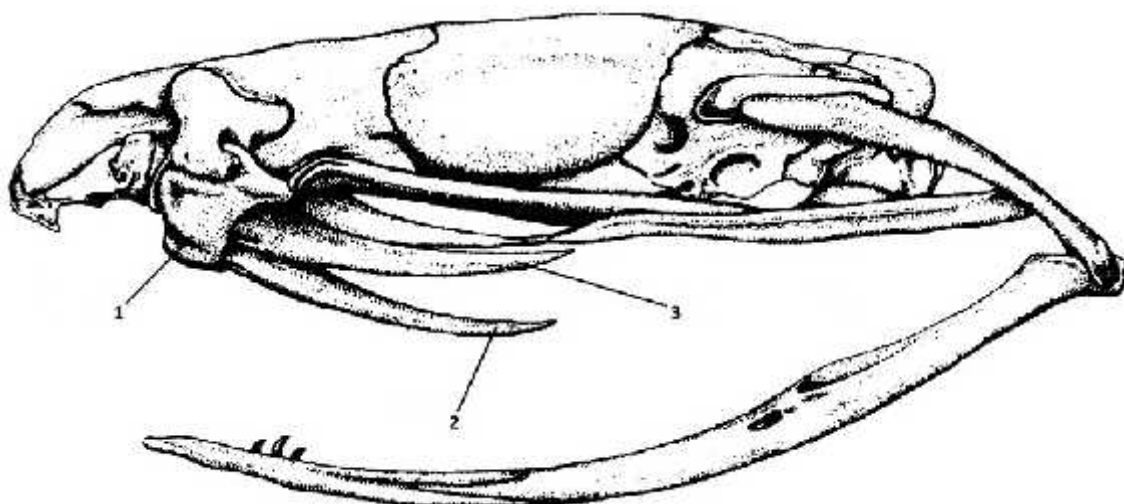
Slika 11. Otrovnjak jedne gabonske ljutice (*Bitis gabonica*). Zub je fotografiran na milimetarskom papiru. (Fotografija: M. Zadravec)

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 eljusti. Iza otrovnjaka je diastema. Ne trebaju otvoriti usta da mogu koristiti otrovnjake (Sl. 12.), ali to rade vrlo

rijetko. U ovu skupinu spadaju sve zmijske porodice ljutica (Viperidae), npr. poskok (*V. ammodytes*), ri ovka (*V. berus*) i planinski žutokrug (*V. u. macrops*), isto na dijamantna egrotušica (*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 zmijske 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. Zadavec)



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 eljusti i otrovnjaci smješteni sprijeda imaju zajedničko razvojno i evolucijsko ishodište. Vonk i sur. (2008) su dokazali da su oba tipa (po smještaju u gornjoj eljusti) otrovnjaka homologne strukture i njihov razvoj počinje straga u gornjoj eljusti, 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 živu im zmijsama 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 guš (*Hierophis viridiflavus*) i crna poljarica (*H. v. carbonarius*) imaju „parotidnu“ žlijezdu za

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

5. SAŽETAK

Zmije su kroz svoju evoluciju razvile niz prilagodbi za savladavanje plijena. Neke su evoluirale mehanizam za trovanje razli itog 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., Arıkan 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 viridiflavus*). *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-Obradov , 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, . (2009) *Zoološki rje nik, Hrvatsko-njema ko-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.

Zadavec, M. (2008) Zmije hrvatske – Po etna stranica, postavljeno: kolovoz, 2008.,
<http://www.zh.zadweb.biz.hr/>; pristupljeno: 13.6.2012.