

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
VETERINARSKI FAKULTET

Helena Jerleković

Morfološke karakteristike živčanog sustava, osjetila i kože u zmija

Dipomski rad

Zagreb, 2022.

Zavod za anatomiju, histologiju i embriologiju
Veterinarski fakultet Sveučilište u Zagrebu

Predstojnica zavoda: prof. dr. sc. Martina Đuras

Mentorica: prof. dr. sc. Srebrenka Nejedli

Članovi povjerenstva za obranu diplomskog rada:

1. prof. dr. sc. Damir Mihelić
2. doc. dr. sc. Ivona Žura Žaja
3. prof. dr. sc. Srebrenka Nejedli
4. doc. dr. sc. Ana Shek Vugrovečki (zamjena)

ZAHVALA

Zahvaljujem se svojoj mentorici, prof. dr. sc. Srebrenki Nejedli, na pruženoj prilici za pisanje ovog diplomskog rada.

Najveće hvala mojoj obitelji i prijateljima koji su mi bili najveća podrška tijekom studiranja.

Hvala mojim kolegicama koje su mi postale pravi prijatelji uz koje je svako učenje bilo lako.

Popis priloga

Slika 1. Sistematika gmazova (NEJEDLI, 2019.).

Slika 2. Sistematika zmija (Serpentes) 23 porodica (NEJEDLI, 2019.).

Slika 3. Ventralni prikaz mozga i moždanih živaca zmije štakorašice (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

Slika 4. Shematski prikaz unutarnjeg uha (YOUNG, 2003.).

Slika 5. Položaj termoreceptora kod pitona i čegrtuše (preuzeto sa https://en.wikipedia.org/wiki/Infrared_sensing_in_snakes).

Slika 6. Shematski prikaz kože (RUTLAND i sur. 2019.).

Slika 7. Svlak (preuzeto sa <https://wholeeartheducation.com/snakes-shedding-skin/>).

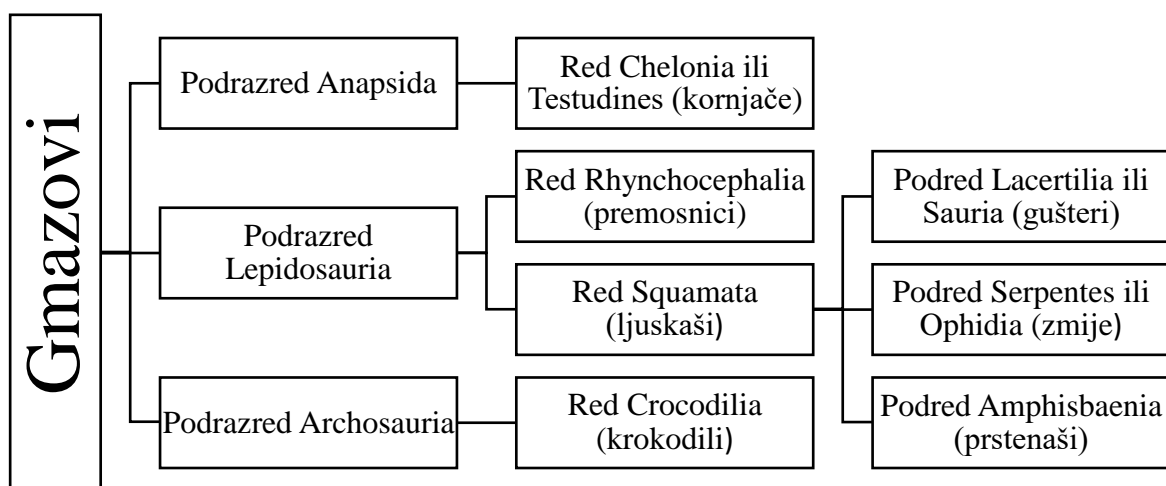
SADRŽAJ

1. Uvod.....	1
2. Dosadašnja istraživanja.....	4
2.1. Živčani sustav (<i>systema nervosum</i>).....	4
2.1.1. Kralježnična moždina (<i>medulla spinalis</i>).....	4
2.1.2. Mozak (<i>encephalon</i>).....	5
2.1.2.1. Moždano deblo (<i>truncus encephali</i>).....	6
2.1.2.2. Mali mozak (<i>cerebellum</i>).....	7
2.1.2.3. Međumozak (<i>diencephalon</i>).....	7
2.1.2.4. Veliki mozak (<i>telencephalon</i>).....	8
2.1.3. Periferni živčani sustav (<i>systema nervosum periphericum</i>).....	9
2.1.3.1. Cerebrospinalni živci i gangliji.....	9
2.2. Osjetila.....	13
2.2.1. Mehanoreceptori.....	13
2.2.2. Fotoreceptori.....	15
2.2.3. Kemoreceptori.....	16
2.2.4. Termoreceptori.....	17
2.3. Koža (<i>cutis</i>).....	19
2.3.1. Epidermis (<i>epidermis</i>).....	19
2.3.2. Dermis (<i>corium</i>).....	20
2.3.3. Potkožje (<i>subcutis</i>).....	21
2.3.4. Presvlačenje.....	21
2.3.5. DNK analiza kože.....	22
3. Zaključci.....	24
4. Literatura.....	25
5. Životopis.....	28
6. Sažetak.....	29
7. Summary.....	30

1. UVOD

Gmazovi su prvi kopneni kralježnjaci koji su se razvili iz predaka vodozemaca prije otprilike 360 milijuna godina. Potpuno su se prilagodili kopnenom načinu života jer počinju polagati amniotska jaja koja zamjenjuju akvatični medij koji je bio potreban za oplodnju te su neki gmazovi viviparni (NEJEDLI, 2019.).

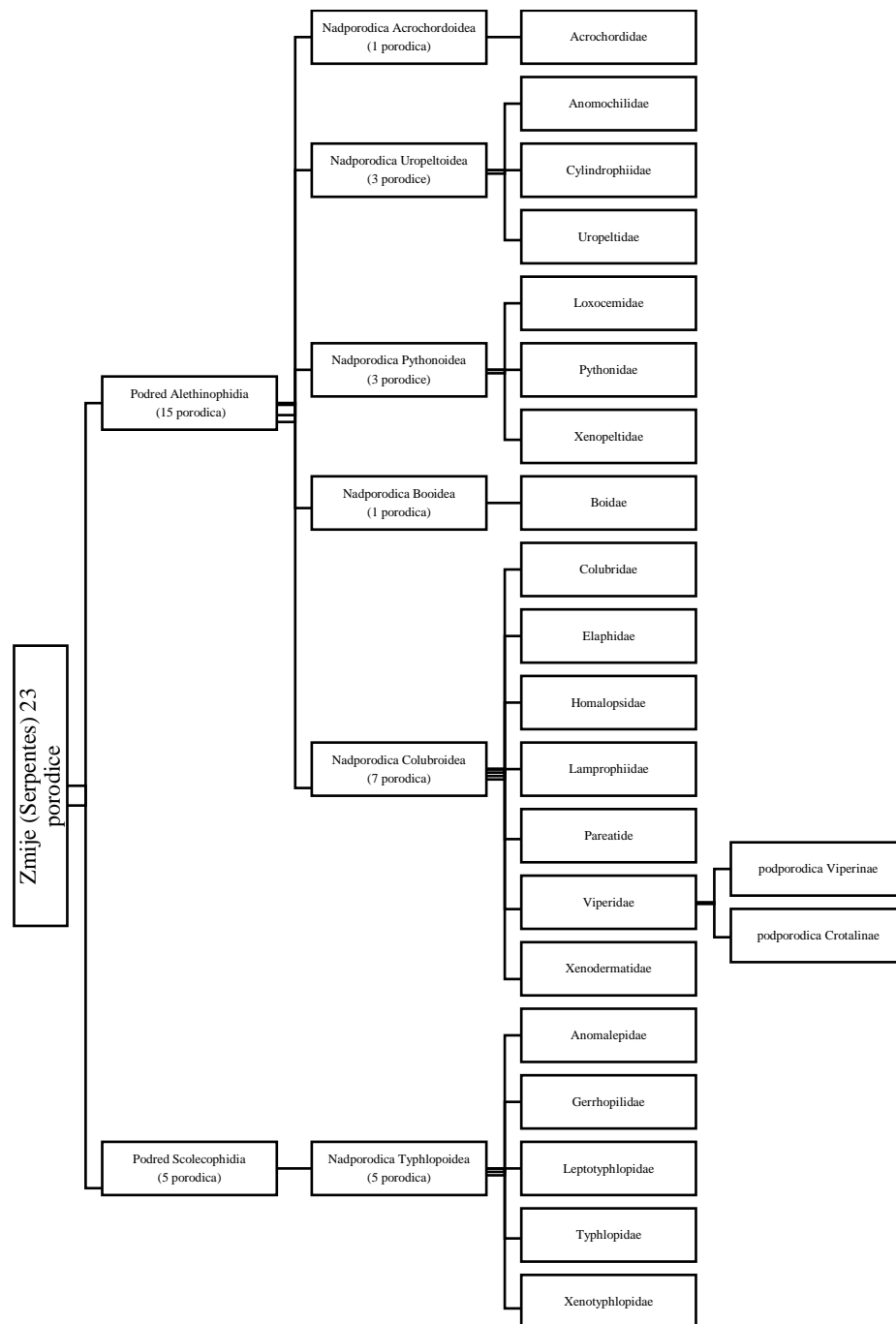
Gmazovi su podijeljeni u 3 podrazreda te 4 reda (Slika 1).



Slika 1. Sistematika gmazova (NEJEDLI, 2019.).

Zmije su druga najzastupljenija skupina gmazova s približno 3400 vrsta. Klasificirane su u 23 porodice (Slika 2) te tri porodice još nisu klasificirane. Može ih se pronaći na svim kontinentima osim na Antarktici. Zbog povećanog broja kralješaka, koji može iznositi 200 do 430 kralješaka, izduženog su oblika. Na kralješcima se nalaze površine za uzglobljenje s rebrima koja se protežu od trećeg kralješka pa do kloake. Zmije su bez udova, a aksijalni mišići im omogućuju dobru pokretljivost te potiskivanje plijena kod gutanja i disanja. Mogu se gibati valovito te postranično. Valovito gibanje može biti lateralno kada zmije potiskuju tijelo prema naprijed, međutim za takvo gibanje potrebne su najmanje tri dodirne točke; pravocrtno gibanje kod kojeg se gibaju ravno naprijed te služi za prikradanje plijenu; i harmonično gibanje kod kojeg se rade skupine pokreta u obliku slova S uzduž tijela a ispravi se kod glave kako bi se kretala prema naprijed. Kod postraničnog gibanja zmija zabacuje glavu prema naprijed dok istovremeno radi karakterističnu petlju u obliku slova J, a tijelo pomiče prema desnom kutu u

smjeru kretanja. Zmije su mesožderi koji hvataju, manipuliraju te konzumiraju plijen koristeći tijelo te usta. Zbog velike pokretljivosti donje čeljusti zmije mogu progutati vrlo veliki plijen. Obje strane donje čeljusti se mogu pomicati neovisno jedna o drugoj te tako mogu progutati vrlo veliki plijen. Nakon gutanja plijena zijevaraju kako bi im se kosti vratile na svoje mjesto. Neke vrste hvataju plijen te ga stežu tijelom, dok zmije otrovnice imaju parne otrovne žlijezde koje proizvode venom koji može onesposobiti ili ubiti plijen.



Slika 2. Sistematika zmija (*Serpentes*) 23 porodica (NEJEDLI, 2019.).

U Hrvatskoj danas živi 16 vrsta zmija i to iz porodica Typhloidae (sljeparice) koje su zastupljene jednom vrstom *Typhlos vermicularis* (crvolika sljeparica) koja se rijetko viđa zbog svog skrovitog načina života. Zatim iz porodice Colubridae (guževi ili smukovi) koja obuhvaća 12 vrsta neotrovnih zmija s iznimkom *Telescopus fallax* (pržac ili crnokrpica) te *Malpolon monspesulans* (zmajur) kojima su otrovni zubi smješteni u stražnjem dijelu gornje čeljusti. Iz porodice Viperidae (ljutice) u Hrvatskoj su prisutne tri vrste: *Vipera ammodytes ammodytes* (poskok), *Vipera berus berus* (riđovka) i *Vipera ursinii macrops* (planinski žutokrug).

Cilj ovog diplomskog rada je pobliže opisati živčani sustav zmija koji je bitan u evoluciji živčanog sustava kralježnjaka te kako bi se razumjelo ponašanje zmija. Kako sve više ljudi ima zmije kao kućne ljubimce, a postoje i oni koji imaju veliki strah od njih, opisat će se pomoću kojih osjetila i na koji način zmije vide svijet oko sebe. Također, u radu ćemo se osvrnuti i na kožu koja je kod zmija od velikog značaja jer štiti zmije od dehidracije i štetnih vanjskih utjecaja.

2. DOSADAŠNJA ISTRAŽIVANJA

2.1. ŽIVČANI SUSTAV (*SYSTEMA NERVOSUM*)

Gmazovi su prva filogenetska skupina kod koje se pojavljuje 12 pari mozgovnih živaca kao i kod sisavaca. Živčani sustav se sastoji od središnjeg i perifernog živčanog sustava. Osim velikog mozga, kod gmazova se razvio i mali mozak (*cerebellum*) (NEJEDELI, 2019.). Središnji živčani sustav (*systema nervosum centrale*) sastoji se od mozga i kralježnične moždine. Mozak se smjestio u lubanjskoj šupljini, a kralježnična moždina leži u kralježničnom kanalu. Okruženi su lubanjskim kostima i kralješcima kako bi se zaštitili od mehaničkih udaraca, a cerebrospinalna tekućina ih zaštićuje od udaraca i pritisaka. Periferni živčani sustav (*systema nervosum periphericum*) tvore živci i gangliji koji su povezani sa središnjim živčanim sustavom. Osim ova dva sustava postoji i autonomni ili vegetativni živčani sustav koji je povezan s koordinacijom djelovanja unutrašnjih organa koji su bitni za život (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

2.1.1. KRALJEŽNIČNA MOŽDINA (*MEDULLA SPINALIS*)

Kralježnična moždina je poput bjelkasto izduženog valjka koji je lagano dorzoventralno spljošten (KÖNIG i LIEBICH, 2009.). Proteže se cijelom dužinom vertebralnog kanala, dosežući skoro do kraja repa, a zbog velikog broja kralježaka koji mogu doseći i više od 400 segmenata, kralježnična moždina u zmija ne može se podijeliti na segmente kao kod sisavaca (KUHLENBECK, 1975.). Kod zmija, odnosno životinjama bez udova, nedostaje vratno proširenje (*intumescentia cervicalis*) te slabinsko proširenje (*intumescentia lumbalis*), ali prisutno je proširenje koje je jasno povezano s dobro razvijenim glavnim dijelom trupa (*intumescentia trunci*). Ovo proširenje nastaje zbog obilnog razvoja propriospinalnih vlakana (TEN DONKELAAR, 1998.). Prekloakalno područje zmija prilično je ujednačeno, odnosno sastoji se od homolognog niza kralježaka (TSUIHIMI i sur., 2012.). Nedostatak prsnog pojasa onemogućuje definiranje oštre granice između cervikalne i trupne regije.

Na poprečnom presjeku kralježnične moždine može se vidjeti siva tvar (*substantia grisea*), koja izgleda kao leptir ili veliko slovo H, koja je okružena većim područjem bijele tvari (*substantia alba*). Ovaj oblik sive tvari nastaje zbog dvodimenzionalnih prikaza uzdužnih dorzalnih, ventralnih i lateralnih stupova sive tvari. Na poprečnom presjeku mogu se razlikovati dorzalni rogovi (*cornu dorsale*) i ventralni rogovi (*cornu ventrale*) te su oni povezani pomoću lateralnog srednjeg dijela (*pars intermedia lateralis*). Srednji dio oblikuje dodatni lateralni rog (*cornu laterale*) (KÖNIG i LIEBICH, 2009.). Kod zmija se ne mogu razlikovati lateralni stupovi sive tvari (TEN DONKELAAR, 1998.). Siva moždana tvar, siva supstanca, građena je od staničnih tijela i izdanaka živčanih i glija stanica. U dorzalni stup (*columna dorsalis*) ulaze aferentni i somatski visceralni neuroni, te oni zajedno čine *nucleus proprius cornu dorsalis*. Ventralni stup (*columna ventralis*) građen je od motoričkih stanica.

Bijela moždana tvar (*substantia alba*) okružuje sivu tvar, odnosno nalazi se na površini kralježnične moždine. Sastavljena je od mijeliniziranih ulaznih i silaznih živčanih vlakana. Bijelu boju daje oligodendroglija, koja gradi mijelinsku ovojnicu. Substantia alba se može podijeliti u svežnjeve (*funiculus*), koji se mogu podijeliti na dorzalni svežanj i ventrolateralni svežanj, i snopove (*fasciculus*).

2.1.2. MOZAK (*ENCEPHALON*)

Mozak je nadzorni organ tijela zadužen za regulaciju, koordinaciju i integraciju ostalog dijela živčanog sustava. Kod većine reptila, mozak samo djelomično ispunjava lubanjsku šupljinu, odnosno imaju maleni mozak s obzirom na veličinu tijela. Kao rezultat toga, oblik i struktura mozga samo malo utječu na oblik lubanja gmazova (STARCK, 1979.). Veliki mozak je građen od dvije polutke te ima razvijenu koru (*cortex cerebri*), međutim nema razvijene moždane vijuge i brazde te je vrlo malen. Dvije mozgovne ovojnice prekrivaju mozak gmazova. Vanjska ovojnica (*dura mater*) je čvrsta ovojnica te se između nje i ovojnice *piaarachnoidea*, koja se nalazi na površini mozga, nalazi subduralni prostor (NEJEDLI, 2019.). Endokranijski prostor, prostor između krova lubanje, mozga i ovojnice, je kod zmija minimalan (WYNEKEN, 2007.).

Prema ontogenetskom i filogenetskom razvitku prednjeg dijela neuralne cijevi može se podijeliti na *rhombencephalon* (rombični mozak), *mesencephalon* (srednji

mozak) i *prosencephalon* (prednji mozak). Međutim, ponekad je jednostavnija podjela prema anatomskom izgledu: *cerebrum* (veliki mozak), *cerebellum* (mali mozak) i *truncus encephali* (moždano deblo) (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

2.1.2.1. MOŽDANO DEBLO (*TRUNCUS ENCEPHALI*)

Moždano deblo (*truncus encephali*) gmazova sastoji se od rombičnog mozga (*rhombencephalon*) i srednjeg mozga (*mesencephalon*). Sadrži jezgre polazišta i završetka većine kranijalnih živaca, dobro razvijenu retikularnu formaciju i brojne različite senzorne i motoričke relejne jezgre (npr. jezgru dorzalnog stupca, olivnu jezgru i crvenu jezgru) s pripadajućim uzlaznim i silaznim vezama (TEN DONKELAAR, 1998.).

Rombični dio mozga (*rhombencephalon*) se sastoji od moždinskog dijela (*myelencephalon*), *medulla oblongata*, i stražnjeg mozga (*metencephalon*). Produžena moždina (*medulla oblongata*) je prošireni nastavak kralježnične moždine kranijalno. Naziva se još i *bulbus encephali* zbog svog proširenog izgleda. Sadrži veliki broj živčanih jezgara, pa se tako tu nalaze i jezgre moždanih živaca VI do XII, parasimpatičke jezgre i kaudalni dio trigeminalne jezgre. Na kaudalnom dijelu produžene moždine nalazi se olivna jezgra (*nucleus olivaris*) koja ima veliku ulogu u nadziranju motoričkih funkcija tijela. Glavne funkcije produžene moždine su u koordinaciji disanja te cirkulacije, a osim toga tu se nalaze i jezgre za reflekse kao što je refleks za zaštitu oka.

Srednji mozak (*mesencephalon*) se sastoji od, medijalno prema lateralnom, od središnje sive tvari, tegmentuma (*tegmentum mesencephali*) u sredini i krova srednjeg mozga (*tectum mesencephali*) (GÜNTÜRKÜN i sur., 2020.). Tectum prima glavninu vlakana vidnog živca, odnosno vizualne podražaje. Također tu ulaze vlakna i za somatosenzorne i slušne podražaje te kod nekih zmija i aferentne projekcije infracrvenog zračenja (HARTLINE, 1978.). Kod gmazova, kao i kod većine kralješnjaka neuroni, veze aferentnih i eferentnih vlakana *tectum mesencephali* raspoređeni su u koncentrične slojeve ili lamine, međutim kod zmija je teško razlikovati te slojeve (TEN DONKELAAR, 1998.).

2.1.2.2. MALI MOZAK (*CEREBELLUM*)

Mali mozak (*cerebellum*), nastaje kao posljedica trajne stanične proliferacije rombne usne koje se sastaju i spajaju u rostralnom području rombencefalona te tako čine osnovu malog mozga (McGEADY i sur., 2006.). Svi gmazovi imaju *corpus cerebelli* koji čini glavni dio malog mozga i mali *lobus flocculonodularis*. Larsell (1926.) je podijelio *corpus cerebelli* na središnju zonu, *pars interposita*, i lateralnu zonu s obje strane, *pars lateralis*. Također je primijetio da je *pars interposita* kod zmija i guštera bez udova relativno debeo, dok je *pars lateralis* smanjen. Kod zmija mali mozak je izdužen i uzak (LARSELL, 1926.). Pružajući se kaudalno prekriva romboidnu jamu (NIEUWENHUYS, 1967.). Kora malog mozga (*cortex cerebelli*) građena je od tri sloja. *Stratum moleculare* sadrži glija stanice te zvjezdaste stanice. *Stratum gangliosum* kojeg čine Purkinijeve stanice, međutim kod zmija Purkinijeve stanice se više nalaze u molekularnom sloju. U *stratum granulosum* razlikujemo glijalne te zrnate stanice (TEN DONKELAAR, 1998.). Funkcija malog mozga je da integrira dodir, propriocepciju, vid, sluh i motorički unos te ima ulogu u održavanju ravnoteže (WYNEKEN, 2007.).

2.1.2.3. MEĐUMOZAK (*DIENCEPHALON*)

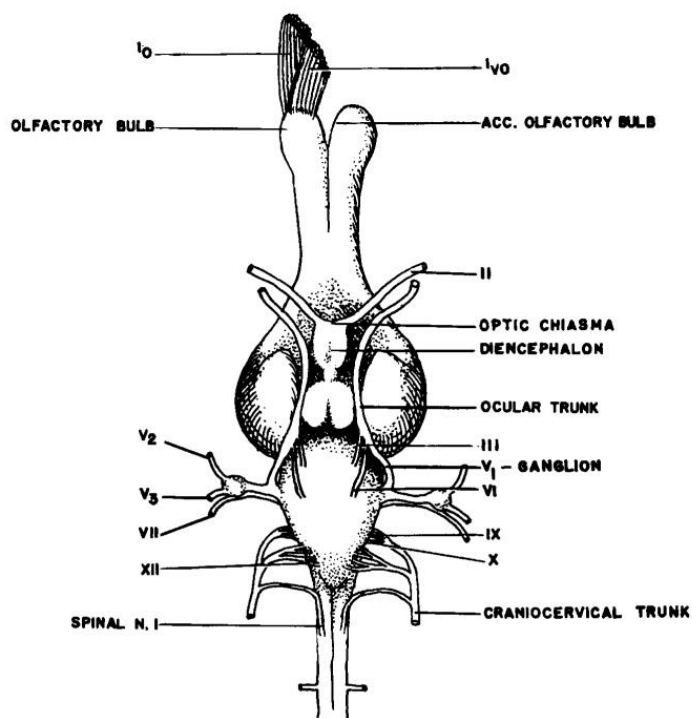
Međumozak (*diencephalon*) se vidi samo na ventralnoj površini mozga jer ga većinom prekrivaju moždane hemisfere. Granica između međumozga i velikog mozga (*telencephalon*) obično se definira kao zamišljena linija koja ide od lateralnog pripoja *velum transversum*, dubokog poprečnog nabora *tela diencephali* rostralno prema habenularnim jezgrama dorzalno do optičke hijazme (križanje optičkih živaca) ventralno. *Diencephalon* se može podijeliti na *epithalamus*, *thalamus* i *hypothalamus*. Dorzalni dio *diencephalona*, *epithalamus*, uključuje epifizu i habenulu. Habenula se sastoji od habenularnih jezgara koje primaju vlakna iz telencefalona, a šalju ih u mezencefalon (TEN DONKELAAR, 1998.). Epifiza je povezana s parijentalnim okom u pinealni kompleks. Ovaj kompleks je odgovoran za pigmentaciju i biološke ritmove. Kod zmija nije dovoljno razvijen te mu se ne može odrediti točan položaj (WYNEKEN, 2007.).

Thalamus sadrži područja bogata jezgrama u kojima završavaju senzibilni i senzorički putovi iz površine tijela, okusnih organa, te akustični, vestibularni i optički putovi.

Hypothalamus tvori dno. Sastoji se od križanja vidnih živaca (*chiasma opticum*) rostralno i sisastog tijela (*corpus mamillare*) kaudalno te od sive kvržice (*tuber cinereum*). *Tuber cinereum* ulazi u obliku lijevka u hipofizu i drži je u vezi s diencefalonom. Zbog bliske anatomske i funkcionalne povezanosti hipotalamusa i hipofize oni se zajednički nazivaju hipotalamično-hipofizni sustav. Hipofiza gmazova sastoji se od neuralnog režnja, *pars intermedia*, te *pars distalis* i *pars tuberalis*. *Pars tuberalis* potpuno nedostaje kod zmija (TEN DONKELAAR, 1998.).

2.1.2.4. VELIKI MOZAK (*TELENCEPHALON*)

Veliki mozak (*telencephalon*) se sastoji od dvije polutke (*hemispheria cerebri*). Svaka polutka je građena od sive moždane tvari (*substantia grisea*) koja se još naziva i kora velikog mozga (*cortex* ili *pallium*). *Cortex* gmazova ima tri sloja. Vanjski sloj, naziva se površinski pleksiformni ili molekularni sloj, sadrži samo nekoliko raspršenih interneurona. Aferentni aksoni iz prednjeg mozga putuju kroz ovaj sloj i stvaraju sinapse s neuronima vanjskog sloja i distalnim dendritima međusloja. Međusloj, stanični sloj, tvori gusto zbijeni sloj neurona. Treći sloj je duboki pleksiformni ili subcelularni sloj i sadrži veliki broj bazalnih dendrita glavnih neurona kao i kortikofugalnih i lokalnih aksona (GÜNTÜRKÜN i sur., 2020.). Telencefalon gmazova sastoji se od olfaktornih lukovica koje proizlaze iz uparenih, evaginiranih hemisfera i kaudalnog telencefalona. Većina gmazova, osim krokodila i mnogih kornjača, također posjeduje pomoćni olfaktorni bulbus koji prima podražaje od vomeronazalnog živca (Slika 3), te kod mnogih zmija može biti velik kao glavni *bulbus olfactorius* (TEN DONKELAAR, 1998.).



Slika 3. Ventralni prikaz mozga i moždanih živaca zmijske štakorašice (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

2.1.3. PERIFERNI ŽIVČANI SUSTAV (*SYSTEMA NERVOSUM PERIPHERICUM*)

Periferni živci se mogu podijeliti prema morfološkim i funkcionalnim karakteristikama u dvije skupine. Cerebrospinalni (oikotropni) živci i gangliji su odgovorni za interakcije između okoliša i organizma, odnosno oni povezuju središnji živčani sustav s osjetnim organima te skeletnim mišićjem. Autonomni (idiotropni) živci i gangliji su odgovorni za regulaciju i koordinaciju unutarnjih organa te se mogu podijeliti u simpatički i parasimpatički dio. Vegetativni sustav čine živčana vlakna koja usklađuju funkciju unutarnjih organa bitnih za život (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

2.1.3.1. CEREBROSPINALNI ŽIVCI I GANGLIJI

Cerebrospinalni živci se mogu podijeliti u dvije skupine. Moždani živci (*nn. craniales*) koji mogu biti čisti osjetilni, čisti motorički ili mješoviti, te moždinski živci (*nn. spinales*) koji su mješovitog tipa (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

2.1.3.1.1. MOŽDANI ŽIVCI (*NERVI CRANIALES*)

Kao što je već spomenuto, gmazovi su prva filogenetska skupina kod koje se pojavljuje 12 pari mozgovnih živaca (Slika 1).

N. olfactorius (I), njušni živac, nije pravi periferni živac. Dugačka, fina vlakna, takozvana "Zwischenstiick" (STARCK, 1979.) ili mirisna peteljka (GOLDBY i GAMBLE, 1957.), povezuju *bulbus olfactorius* s rostralnim dijelom njušnog dijela mozga (STARCK, 1979.). Živac se sastoji od nemijeliniziranih aksona čija se stanična tijela nalaze u njušnom epitelu nosne sluznice.

N. opticus (II) ili vidni živac kojem vlakna započinju u mrežnici te ih okružuju produžeci moždanih opni. Prolazi kroz orbitu, kroz *foramen opticum* i ulazi u lubanjsku šupljinu (STARCK, 1979.). Dolazi do križanja vidnih živaca (*chiasma opticum*) te vlakna idu u *tractus opticus* na bazi mozga gdje dolazi do stvaranja sinapsi i širi se dalje u vidnu koru na zatiljnom režnju mozga (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

N. oculomotorius (III) je somatomotorički živac koji inervira mišiće očne jabučice, odnosno kontralateralne *m. obliquus dorsalis* i *m. rectus lateralis*. Parasimpatička vlakna dolaze u ganglion ciliare te inerviraju *m. ciliaris* (TEN DONKELAAR, 1998.). Zajedno s *n. ophthalmicus* i *n. abducens* napušta lubanjsku šupljinu kroz *canalis opticus* (STARCK, 1979.). Nakon prolaska kroz orbitu dijeli se na dorzalnu i ventralnu granu. Ramus dorsalis daje granu za *m. levator palpebrae superioris* te inervira *m. rectus dorsalis*. Ramus ventralis daje motorička vlakna i parasimpatička vlakna koja tvore sinapse s postganglijskim neuronima u cilijarnom gangliju koji inervira *m. obliquus ventralis* (KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

N. trochlearis (IV) je somatomotorički živac koji inervira *m. obliquus dorsalis*. Izlazi s dorzolateralne površine stražnjeg dijela srednjeg mozga te ide ventralno. Ulazi u orbitu, paralelno s *n. ophthalmicus*, i prolazi dorzalno do gornjeg kosog mišića (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

N. trigeminus (V) je mješovitog tipa i ima najopsežniju inervaciju glave. Njegove grane inerviraju većinu cefaličnih mišića, kožu glave, dio bukalne sluznice te njegova parasimpatička vlakna inerviraju cefaličke žlijezde. Izlazi iz prednjeg dijela metencefalona i teško je razlikovati motorna i senzorna vlakna (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.). *Ganglion trigeminale* leži na pećinskom dijelu sljepoočne

kosti i nakon napuštanja dijeli se u tri glavne grane: oftalmološka grana (V_1), maksilarna grana (V_2) i mandibularna grana (V_3). Nakon što uđe u orbitu, *n. ophthalmicus*, se dijeli na frontalne i nosne grane. Frontalni ramus inervira serozne žlijezde u posterodorzalnom kvadrantu orbite. Nosna grana inervira Harderovu žlijezdu i serozne žlijezde prednjeg kuta oka. *N. maxillaris* šalje vlakna do suzne žlijezde, daje grane za supralabijalne živce. Nakon izlaska iz orbite nastavlja se kao *n. infraorbitalis* koji daje grane za gornju čeljust. *N. mandibularis* (V_3) je najveća grana mješovitog tipa, odnosno nosi osjetna i motorička vlakna. Motorički inervira mišiće koji su povezani s uzimanjem i gutanjem hrane, a osjetno inervira obraze, jezik, donju usnu i dio kože lica (TEN DONKELAAR, 1998.). *N. pterygoideus* čine skup malih živčanih vlakana, motoričkog tipa. Oni inerviraju mišiće koji pokreću kompleks gornje čeljusti te vomer i četverokutnu kost (*os quadratum*) (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

N. abducens (VI) je somatomotorički živac koji izlazi s ventralne površine metencefalona. Ulazi u kanal na dnu klinaste kosti. Prolazi ventralno unutar orbite i dolazi do *m. rectus posterior* kojeg inervira (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

N. facialis (VII) je povezan s hioidnim lukom. Neposredno nakon izlaska iz moždanog debla, živac se dijeli na dvije glavne grane: prednji *ramus palatinus* i stražnji *ramus hyomandibularis* (TEN DONKELAAR, 1998.). Ulazi u *canalis facialis* gdje se nalazi *ganglion geniculatum*. Nepčani živac izlazi ventralno od ganglija i ulazi u pterygoidni kanal u sfenoidnoj kosti (OELRICH, 1956). Nastavlja anteriorno do Harderove žlijezde (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.). Kod gmazova, motorička vlakna su uključena u kontrolu mišića čeljusti kao što su *m. depressor mandibulae* i nekoliko konstriktora (HAAS, 1973.) koji igraju važnu ulogu u procesu žvakanja.

N. vestibulocochlearis (VIII), u nekim literaturama se još spominje i naziv *n. statoacusticus*, je čisti senzorički živac. Sastoji se od dva glavna živca koji su povezani s ravnotežom i sluhom. *N. vestibularis* (ravnotežni ili vestibularni živac) povezuje vestibularni aparat unutrašnjeg uha s mozgom. Stanična tijela se nalaze u vestibularnom gangliju, a periferna vlakna mu završavaju na ampularnim grebenima (*cristae ampullares*) i na makulama (*macula utriculi i sacculi*) membranoznog labirinta. Aferentna vlakna tvore vestibularni korijen (*radix vestibularis*) i ulaze u medullu oblongatu dorzolateralno. *N. cochlearis* je važan za slušni organ. Živac tvori vlakna čija su stanična tijela smještena u spiralnom gangliju (*ganglion spirale*) unutar pužnice. Ta

vlakna se spajaju i tvore kohlearni korijen (*radix cochlearis*) i zajedno s vestibularnim korijenom ulaze u medullu oblongatu (TEN DONKELAAR, 1998.; KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

N. glossopharyngeus (IX) je mješoviti živac koji se zajedno s *n. vagus* i *n. accessorius* ubraja u živce vagusne skupine. Ubrzo nakon njihovog spajanja, izdvaja se grana koji povezuje glosofaringealni s vagusnim živcem te nastaje *ganglion petrosum*. Rostralno od ovog ganglija, glosofaringealni živac daje simpatički *ramus communicans externus* na facijalni živac, a zatim ulazi u ušnu čahuru. Nastavlja se kroz ušnu čahuru i ispušta *ramus communicans internus*. Njegova osjetna vlakna inerviraju srednje uho, jezik i zajedno s vagusom, ždrijelo. Motorički dio inervira ždrijelo (TEN DONKELAAR, 1998.; KÖNIG i LIEBICH, 2009.).

N. vagus (X) je živac mješovitog tipa. Kod zmija ovaj živac nije samostalan nego dolazi do spajanja s *n. glossopharyngeus* i *n. hypoglossus*. Ovaj spoj se naziva kranio-cervikalno deblo ili plexus. Način formiranja te broj i raspored grana varira od vrste do vrste. Kod zmije štakorašice, ova tri živca potječu od oko sedam manjih vlakana iz stražnjeg dijela mielencefalona. Tri korijena proizlaze iz dorzalne površine i smatra se da su osjetilna; dok preostala četiri izlaze s ventralne površine i smatra se da su motorna (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.). Ovaj pleksus napušta lubanju kroz *foramen jugulare*. Ovom spoju živaca se pridružuje i ventralna grana prvog spinalnog živca koji se sastoji od somatomotornih neurona. Zajedno se usmjeruju prema mandibuli gdje se odvaja prva i najveća grana, vagusni parasimpatički živac, koji prati *v. jugularis* prema trupu gdje inervira unutarnje organe (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.). Nakon što se odvojila prva grana, deblo ide rostralno prema ždrijelu gdje dolazi do granjanja. Prva grana inervira miškulaturu jezika. Druga grana ide prema hiodinoj hrskavici. Sljedeća grana ide kao *n. laryngeus* prema grkljanu. Deblo se dalje spaja s *n. lingualis* i tvore lingualnu petlju. Nakon što dođe do njihovog granjanja, grane ulaze u jezik, sublingvalne žlijezde i mandibularne živce (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

N. accessorius (XI) je živac vagusne skupine. Kod gmazova se predstavlja kao najkaudalniji, spinalni korijen *n. vagus*. Inervira *m. sternocephalicus* i *m. cleidocephalicus* (TEN DONKELAAR, 1979.). Ovaj živac nikad nije identificiran kod zmija (AUEN i LANGEBARTEL, 1977.).

2.1.3.1.2. MOŽDINSKI ŽIVCI (*NERVI SPINALES*)

Moždinske, spinalne živce (*nervi spinales*) čine bočno upareni živci koji izlaze iz kralježnične moždine kroz intervertebralne otvore. Broj spinalnih živaca ovisi o broju kralježaka, pa tako zmije imaju najviše spinalnih živaca među gmazovima. Dorzalni korijen spinalnog živca sastoji se od osjetilnih vlakana, somatskih i visceralnih, ali mogu sadržavati i motorička vlakna, dok se ventralni korijeni sastoje samo od motoričkih živčanih vlakana. Autonomni visceralni živci izlaze cijelom dužinom kralježnične moždine te mogu imati simpatičke i parasimpatičke komponente. Simpatička komponenta ima ulogu kod borbe ili bijega kada dolazi do povećavanja visceralne aktivnosti, a usporava probavnu. Parasimpatička stimulacija je obrnuta od simpatičke, odnosno dolazi do umirivanja organizma stezanjem pluća, usporavanjem otkucaja srca (WYNEKEN, 2007.).

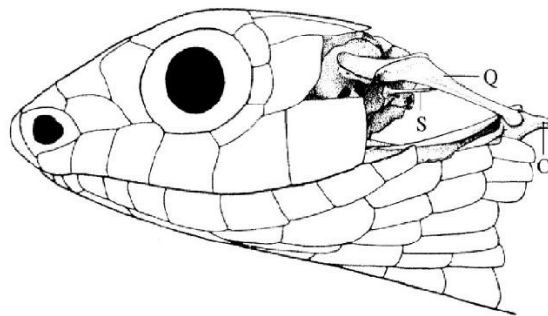
2.2. OSJETILA

Zmije, pošto nemaju udova, su razvile različita vidna, kemijska, toplinska i mehanička osjetila kako bi ulovile i manipulirale s plijenom. Važnost vida se mijenja ovisno o okolišu u kojem se zmija nalazi. Zmije koje se nalaze na otvorenom imaju više osjetilnih stanica od onih koje nastanjuju područja s gustom vegetacijom (LISIČAR, 2010.). Zmije čuju zvukove niske frekvencije, odnosno vibracije koje se prenose s donje čeljusti i kvadratne kosti na slušnu koščicu i dalje u unutarnje uho. Kemijske informacije o okolini zmije primaju preko Jacobsonovog organa koji je kod njih i najrazvijeniji (NEJEDLI, 2019.). Neke vrste zmija su razvile posebne organe koje se sastoje od velikog broja golih živčanih završetaka, međutim nije moguće morfološki odrediti koji živčani završeci registriraju na osjet boli, a koji na osjet dodira ili temperaturu, ali živčani završeci koji se nalaze u jamicama su osjetljivi isključivo na temperaturu (LISIČAR, 2010.).

2.2.1. MEHANORECEPTORI

Dugi niz godina se smatralo da su zmije gluhe pošto nemaju vanjsko uho, međutim danas se zna da čuju vibracije, odnosno zvukove niske frekvencije raspona od

150 do 600 Hz (NEJEDLI, 2019.). Vibracije se prenose do unutrašnjeg uha s donje čeljusti i kvadratne kosti (*os quadratum*) na stremen, slušnu košćicu (Slika 4). Budući da zmije mogu pomicati lijevu i desnu stranu čeljusti neovisno jednoj o drugoj, mogu osjetiti vibracije s lijeve, odnosno s desne strane i tako odrediti s koje strane zvuk nastaje (ANONIMUS, 2020.). Srednje uho zmija je modificirano: nedostaje slušna tuba (*tuba auditiva s. tuba pharyngotympanica Eustachii*) te postoji samo jedna slušna košćica, stremen (*stapes*) (BELLAIRS, 1969.). Zmije su jedinstvene među ljsukašima po tome što imaju koštani greben, *crista circumfenestralis*, koji okružuje ovalni vestibularni otvor (*fenestra ovalis*) (BAIRD, 1970.).



Slika 4. Shematski prikaz odnosa stremena (S), kvadratne kosti (Q) i donje čeljusti (C) (YOUNG, 2003.).

Unutarne uho zmija okruženo je šupljinom, perilimfatičnim labrintom (*spatia perilymphatica*), koji je ispunjen tekućinom. Kod zmija i nekoliko drugih vrsta gmazova, nedostaje kohlearni ili pužnični otvor (*fenestra cochleae*), a zvučni valovi koji se stvaraju na bazi stremena čine potpuni krug kroz perilimfatični labirint i vraćaju se na stremen (YOUNG, 2003.). Kohlearni kanal u zmija ima suženje koje ga dijeli na bazalni limbus i terminalnu lagenu (MILLER, 1966.). Limbička regija podupire glavno osjetilno područje, bazilarnu papilu. Bazilarna papila sastoji se od dvije populacije stanica, potpornih stanica i osjetilnih dlačica, koje reagiraju na pritisak (BAIRD, 1970.). Pritisak na osjetilne dlačice stimulira receptore da šalju impulse putem *n. vestibulocochlearis* (*n. statoacoustic*; VIII) u centar za sluh u velikom mozgu. Smatra se da je sluh u zmija manje bitno osjetilo za ponašanje pri lovu (LISIČAR, 2010.).

Zmije mogu osjetiti vibracije i preko kože jer se mehanoreceptori nalaze na koži cijelog tijela. Vibracije se kreću kroz tijelo zmije i duž njenih spinalnih živaca do mozga gdje će se prepoznati kao zvukovi. To zmijama omogućava da osjete vibracije kose se

prenose kroz pijesak ili tlo i mogu trenutačno reagirati na podražaj i locirati izvor zvuka (ANONIMUS, 2020.).

2.2.2. FOTORECEPTORI

Važnost vida kod zmija je različita te se mijenja u odnosu na tip staništa pa tako zmije koje žive na otvorenom imaju više osjetilnih stanica nego li one kojima je stanište prekriveno gustom vegetacijom (LISIČAR, 2010.).

Očna jabučica zmija je približno sferična ili blago izdužena aksijalno te je slabo pokretljiva jer su ravni mišići (*mm. recti bulbi*) manje razvijeni, te je smještena unutar orbite. Između dviju orbita nalazi se čeona kost, *os frontale*. Kod zmija očne vjeđe nisu pokretljive. Bjeloočnica je potpuno vlaknasta, bez skleralne hrskavice i osikula. Rožnica (*cornea*) oka je građena od vrlo tankog prednjeg epitelnog sloja (*epithelium anterius corneae*), osnovne tvari (*substantia propria corneae*) i tankog stražnjeg epitela (*epithelium posterius corneae*) (DA SILVA i sur. 2019.). Prekrivena je prozirnom kožom, *spectaculum*, te ju mijenjaju tijekom presvlačenja. Presvlaka je građena od tri sloja, vanjskog epitela, strome i unutarnjeg epitela i ima ulogu u zaštiti oka. Vanjski sloj je građen od bazalnih stanica koje su prekrivene keratinom. Stroma ima lamelarnu strukturu s kolagenim vlaknima. Kod boa i pitona između slojeva kolagena se nalaze krvne žile te su kod svih vrsta zmija u stromi prisutni živci. Unutarnji sloj je građen od jednog sloja epitelnih stanica i stvara granicu između *spectaculum* i rožnice. U tom prostoru se nalazi tekućina koja omogućava nesmetano kretanje oka (DA SILVA i sur., 2015.). Rožnica nema Bowmanovu membranu, a Descemetova membrana je vrlo tanka (UNDERWOOD, 1970.). Leća je gotovo sferična, građena od tankog epitela. Epitelne stanice mogu se produžiti i diferencirati u vlakna leće. Na ekvatoru leće (*equator lentis*) smještaju se novostvorene epitelne stanice kao nova vlakna leće. Unutar svakog sloja, vlakna se spiralno savijaju od pola do pola. Njihovi vrhovi se ne sastaju u jednoj točki, već tvore jasne ravne oznake, šavove leće (*radii lentis*). Svako vlakno susreće se sa suprotno raspoređenim vlaknom na svakom kraju duž meridijalno postavljenog šava. Žuto obojena leća pruža zaštitu od ultraljubičastih zraka. Zmije nemaju razvijeno cilijarno tijelo (NEJEDLI, 2019.). Glavnu opskrbu arterijskom krvlju provodi *a. ophthalmica* koja daje grane *aa. ciliares*, a vene teku uz odgovarajuće arterije (UNDERWOOD, 1970.). Nedostaju lakrimalne žlijezde, međutim kod zmija su

razvijene Harderove žlijezde koje proizvode sekret odnosno suze. Ovisno o vrsti zmija, odvodni kanal se može ulijevati izravno u suzni kanal (*canalis lacrimalis*) ili u prostor između očne jabučice i prozirne opne (*spectaculum*) koja priliježe uz očnu jabučicu poput kontaktne leće.

Oblik zjenica ovisi o vrsti zmija pa je kod ljutica najčešće okomito procijepljena i eliptičkog oblika. Osim eliptičkog, mogu još biti okruglog te vodoravnog oblika. Ne raspoznaju boje zbog nedostatka čunjića u mrežnici (NEJEDLI, 2019.).

2.2.3. KEMORECEPTORI

Olfaktorni sustav se sastoji od nosnica, nosne šupljine i njušnog bulbusa te je kod zmija razvijen i vomeronazalni sustav (GHARZI, 2013.). Kemijske informacije se mogu primati na dva načina: preko nosnih šupljina i preko vomernazalnog ili Jakobsonovog organa. Za razliku od drugih gmazova, vomernazalni organ je najrazvijeniji kod zmija te je glavni izvor kemijskih informacija o okolini (LISIČAR, 2010.).

Zmije imaju kratko i jednostavno nosno predvorje (*vestibulum nasi*) te može, kao kod porodice Pythonidae, ići izravno medijalno ili, češće kao kod porodice Viveridae, anteromedijalno da bi ušao u nosnu šupljinu (*cava nasi*). Vestibulum je često odvojen od nosne šupljine postvestibularnim grebenom. Obložen je slojevitim pločastim epitelom te se u vestibulumu nalazi mali otvor kanala vanjske nosne žlijezde. Ulaz ovog kanala varira; obično ulazi u posterolateralni rub vestibuluma, ali kod porodice Uropeltidae ulazi anteromedijalno, a kod porodice Xenopeltidae ventralno. Kod zmija je opisan uzdužni subnazalni glatki mišić za kojeg se smatra da je povezan s otvaranjem i zatvaranjem vestibuluma, ali njegovo potpuno djelovanje je nepoznato iako se impliciralo da je dilatator (PARSONS, 1970.).

Nosnu šupljinu oblažu dvije vrste epitela. Nesenzorni respiratorni epitel leži ventralno, dok senzorni olfaktorni epitel leži dorzalno. Epitel koji se nalazi sprijeda služi za osjet mirisa, a stražnji dio služi za kontrolu temperature tijela (LISIČAR, 2010.). Kod svih zmija vomer i hoanalni nabori su dobro stopljeni, tako da su hoanalni žljebovi izbrisani i formiraju se kratki parni nazofaringealni kanali (PARSONS, 1970.). Kod svih zmija suzni kanal vodi izravno u kanal Jacobsonovog organa.

Vomer nazalni organ se sastoji od parne bilateralne strukture koja je smještena na bazomedijalnoj strani nosne šupljine (GHARZI i sur., 2013.). Jacobsonov organ je odvojen od nosa produžetkom primarnog nepca. Proteže se od rostralne trećine nosne šupljine te je na početku uzak i postupno se širi do dvije trećine organa. U kaudalnoj trećini postupno se sužava. U poprečnom presjeku vidi se kao kupolasta struktura okružena koštanom čahuricom. Neki dijelovi kosti su zamijenjeni vezivnim ili hrskavičnim tkivom. Sferičnog je oblika s ventralnom stranom koja invaginira u sferu i ispunjava njeno središte te ostavlja vrlo uzak lumen. Lumen organa je u obliku polumjeseca što je rezultat gljivastog tijela. Gljivasto tijelo je ispupčenje koje je nalik na evaginaciju koja strši u lumen s ventralne ili ventrolateralne strane (GHARZI i sur., 2013.). Uski kanal vodi dorzalno od nepca i ulazi u lumen organa, polazeći medijalno i spiralno posterodorzalno, a zatim lateralno i anteriorno prema lateralnoj strani lumena Jacobsonovog organa. Dorzalna i postrane stijenke Jacobsonovog organa formirane su od zadebljalog osjetnog epitela čija je glavna uloga otkrivanje kemijskih informacija i izazivanje impulsa koji će se dalje provesti u središnji živčani sustav. Tijelo prekriva tanak, neosjetilni, cilijarni epitel (PARSONS, 1970.). Mirisne čestice se prenose u Jacobsonov organ palucanjem na vršcima rašljastog jezika, a dalje preko *n. olfactorius* u telencefalon (WYNEKEN, 2007.).

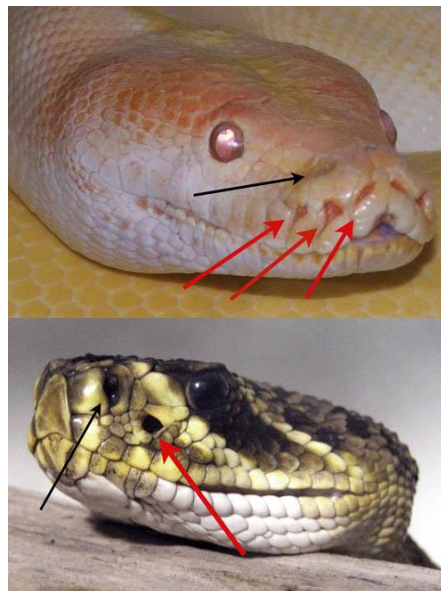
2.2.4. TERMORECEPTORI

Dvije daleko povezane obitelji zmija, nadporodica Booidea i podporodica Crotalinae, razvije su posebne organe koji sadržavaju veliki broj živčanih završetaka (RHEINISCHE, 2007.). Morfološki je nemoguće odrediti koji završeci reagiraju na bol, a koji na dodir ili temperaturu, međutim specifično je da su živčani završeci u jamicama osjetljivi isključivo na temperaturu. Položaj jamica može varirati s obzirom na vrstu, ali su uvijek okrenute prema naprijed (LISIČAR, 2010.). Kod *Crotalinae* jamice se nalaze između nosnih otvora i oka, dok su kod *Booidea* jamice raspoređene na gornjoj i donjoj usni (DE COCK BUNING, 1983.).

Jamica zauzima odgovarajuće udubljenje na maksili, odnosno nije povezana s kožom (BARRETT, 1970.). Kod zmija dugih 1-5 m, jamica je duboka oko 5 mm te joj je dno znatno šire od otvora. Membrana dijeli šupljinu u unutarnju i vanjsku komoru. Ova se membrana sastoji od tri sloja: bogato inerviranog živčanog sloja koji se nalazi

između dva rožnata epidermalna sloja (LYNN, 1931.). Membrana predstavlja osjetnu komponentu jamice. U ovom tankom tkivu koncentrirana je gotovo cjelokupna živčana opskrba dvije glavne grane trigeminalnog živca, odnosno oftalmičkog živca (*n. ophthalmicus*) i gornjočeljusnog živca (*n. maxillaris*) te živčana vlakna *n. mandibularis*. Centri za toplinske informacije se nalaze uz područje za vid, što bi značilo da se infracrvene i vidne informacije nadopunjuju te tako daju potpunu sliku okoline (LISIČAR, 2010.).

Ovakva vrsta toplinskog receptora (Slika 5) je jedna od najosjetljivijih koju može posjedovati životinja jer može reagirati na promjenu temperature od čak 0,003°C (BULLOCK i COWLES, 1952). Integracija infracrvenih i vizualnih informacija omogućuje zmijama da postignu jedinstvenu sliku svoje okoline „videći“ različite regije elektromagnetskog spektra. Oni svojim očima percipiraju slike svog toplinskog okruženja detektirajući infracrveno zračenje na valnim duljinama oko 10 μm, što odgovara infracrvenoj emisiji homoeotermnih životinja, odnosno potencijalnog plijena. Ovakav način percepcije okoline im omogućuje da napadnu plijen i tijekom mraka (RHEINISCHE, 2007.). Toplinski receptori mogu biti unimodalni, reagiraju samo na toplinu, i bimodalni. Neke vrste pitona imaju bimodalne receptore, te osim na toplinu su osjetljivi i na mehaničke podražaje (LISIČAR, 2010.).



Slika 5. Položaj termoreceptora kod pitona (gornja slika) i čegrтуše (donja slika) (preuzeto sa https://en.wikipedia.org/wiki/Infrared_sensing_in_snakes).

2.3. KOŽA (*CUTIS*)

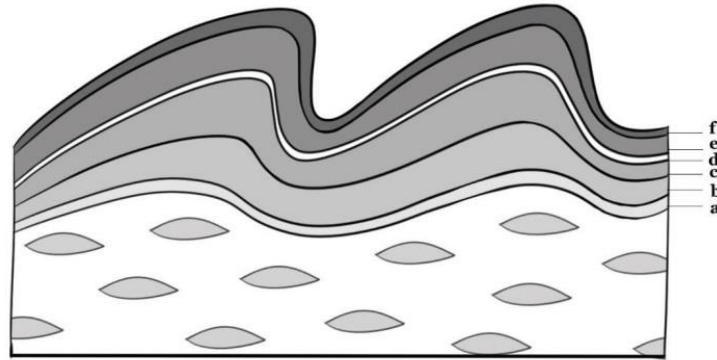
Važnu ulogu u prilagodbi života gmazova na kopnu imao je razvoj mehanizama koji će spriječiti gubitak vode te zaštitu od ultraljubičastog zračenja što je rezultiralo razvojem različitih tipova ljusaka (RUTLAND i sur., 2019.).

Ljuske su keratinizirani nabori kože (*cutis*) i potkožja (*subcutis*) koji štite zmije od ozljeda, zadržavaju vlagu, te daju jednostavne ili složene šare koje joj pomažu kod kamuflaže. Kod nekih zmija, ljuske su se tijekom vremena modificirale kako bi služile drugim funkcijama, a najkarakterističnija modifikacija je zveckanje sjevernoameričkih čegrtuša. Zmije također koriste ljuske za različite vrste kretanja jer su izgubile svoje udove kroz proces evolucije. Trbušnim ljuskama zmija se odupire o neravnine i izbočine na površini mjesta kretanja te snagom svojih mišića gura tijelo naprijed. S obzirom na položaj na tijelu, imaju različit raspored i oblik te imaju važnu ulogu u određivanju vrste, posebice one smještene na glavi. Dorzalno se nalaze manje ljuske, smještene u više redova. Na trbušnom dijelu tijela ljuske su velike i široke te postavljene poprečno. Iza kloake ljuske su manje i obično raspoređene u dva reda. Kad se поближе promatra, vidi se granica između tijela i repa. Ljuske imaju nomenklaturu analognu položaju na tijelu. Kod "naprednih" (Caenophidian) zmija, široke trbušne ljuske i redovi leđnih ljuski odgovaraju kralješcima, što znanstvenicima omogućuje brojanje kralježaka bez disekcije (NEJEDLI, 2019.). Kožu čine dva sloja, površinski epidermis (*epidermis*) i duboki sloj ili dermis (*corium*) ispod kojeg se nalazi potkožje (*subcutis*).

2.3.1. EPIDERMIS (*EPIDERMIS*)

Glavna fiziološka uloga epidermisa je da ograniči razmjenu vode i elektrolita između organizma i njegove okoline. Epidermis, u fazi savršenog mirovanja, se sastoji od četiri sloja mrtvih, ali potpuno diferenciranih keratinocita te bazalnog sloja keratinocita koji tvore tri glavna sloja: *stratum basale* (*germinativum*), *stratum granulosum* i *stratum corneum*. *Stratum basale*, unutarnji sloj, se sastoji od kubičnih stanica koje se dijele te proizvode protein keratin. *Stratum granulosum*, međusloj, je bogat lipidima koji su važni u stvaranju vodopropusne barijere kože. Vanjski sloj, *stratum corneum*, je keratiniziran u ljuske, koje imaju fleksibilan zglobov na spoju između ljuskica. U gmazova se proizvode dva oblika keratina: α -keratin, koji je fleksibilan, i β -

keratin, koji daje snagu i tvrdoću i jedinstven je za gmazove. Zbog svoje debele i keratinizirane kože (Slika 6) gmazovi imaju smanjenu mogućnost osjeta u svojoj koži zbog čega su više izloženi riziku od termičkih opekline. Epidermalne ljuske mogu oblikovati mikro ukrase, jamice, senzorne receptore, bodlje, izraske nalik rogovima, kreste, skute, plastron, karapaks (RUTLAND i sur., 2019.).



Slika 6. Shematski prikaz kože: a) bazalna lamina, b) germinativni sloj, c) sloj keratinocita, d) međusloj, e) β -sloj, f) ljuske (RUTLAND i sur. 2019.).

2.3.2. DERMIS (*CORIUM*)

Dermis gmazova sastoji se od fibroznog vezivnog tkiva, krvnih i limfnih žila, živaca i pigmentiranih stanica. Boja se može mijenjati, što se događa kod pojedinih vrsta, ali mogu biti i albino. Kod mladih zmija boja može biti svjetlija nego kod odraslih jedinki. Sama boja može ovisiti i o geografskom području u kojem se zmija nalazi te može biti povezana ovisno o razdoblju dana kod nekih vrsta boa te su većinom tamnije danju, a svjetlije noću. Pigmentne stanice zmije koriste za kamuflažu (mimikriju) ili za davanje znakova upozorenja. Poseban oblik mimikrije je oponašanje boja, pri čemu slabije otrovne i nesmrtonosne vrste zmija oponašaju izrazito otrovnije vrste kako bi se zaštitile od predatora (RUTLAND i sur., 2019.).

2.3.3. POTKOŽJE (*SUBCUTIS*)

Potkožni sloj (*subcutis*) je sloj tkiva koji se nalazi ispod dermisa i uglavnom se sastoji od fibroblasta, masnih stanica i makrofaga. Potkožno masno tkivo je uglavnom slabo razvijeno kod gmazova u odnosu na sisavce.

2.3.4. PRESVLAČENJE

Presvlačenje kože ima brojne funkcije. Zamjenjuje se stara i istrošena koža te se uklanjaju mogući paraziti. Kod zmija koža ne može pratiti rast zmija te zbog toga dolazi do presvlačenja. Proces presvlačenja kod zmija traje oko dva tjedna (RUTLAND, 2019.). Kod zmija koža se presvlači u jednom dijelu te stara koža puca u blizini usana i presvlačenje ide od glave prema repu. Prije nego li odbace staru kožu, ispod nje se stvara novi sloj. Za vrijeme presvlačenja u *stratum basale* stvara nove stanice, dolazi do udvostručenja *stratum granulosum* i *stratum corneum*. *Stratum intermedium* je specifičan privremeni sloj između nove i stare kože. U tom se sloju nalaze bijele krvne stanice kojima je uloga da pomognu u odvajanju slojeva i gubljenju starog sloja kože. Zbog potiskivanja stare kože dolazi do duplikacije *stratum basale*. Zmije prije presvlačenja slabije vide te im oči postaju plavičaste boje jer im preko očiju prelazi sloj kože u obliku tanke prozirne opne (*spectaculum*). Zbog slabijeg vida zmije postaju nemirne, neke odbijaju hranu i zavlache se u skrovišta, trljaju se od neravne površine, a sama boja kože postaje bljeđa. Nakon presvlačenja odbačena koža (svlak) je bezbojna te i do 20% veća (Slika 7).



Slika 7. Svlak (preuzeto sa <https://wholeeartheducation.com/snakes-shedding-skin/>).

Kod presvlačenja može doći do komplikacija do kojih najčešće dolazi zbog smanjene količine vlage u vivarijima. Također, treba uzeti u obzir da tijekom presvlačenja koža postaje propusnija i osjetljivija na parazite i infekcije. Samo presvlačenje ovisi o više čimbenika kao što je brzina rasta zmije, sezona, hibernacija, parenje i dr. U divljini se presvlače dva do četiri puta godišnje, dok one u zatočeništvu se mogu presvlačiti i češće (NEJEDLI, 2019.).

2.3.5. DNK ANALIZA KOŽE

U veterinarskoj medicini se sve veća pozornost pridaje uzimanju uzoraka u svrhu analize DNK kako bi se mogla riješiti brojna pitanja vezana uz znanstvena istraživanja na razini gena. U Hrvatskoj analiza DNK u gmazova je nedovoljno zastupljena. Zbog morfoloških razlika između vrsta bitno je poznavati njihovu građu te u kojoj količini i na koji način prikupiti uzorke za analizu DNK.

Metode koje se koriste mogu biti neizravne te invazivne. Pošto su gmazovi većinom zaštićene vrste kod njih je bolje primijeniti neizravne metode uzimanja uzoraka. U tu svrhu se može koristiti presvučena koža, bris sluznice obraza ili bris nečisnice, izmet, tkiva uginulih gmazova ili muzejskih uzoraka (mišićno tkivo, kosti, zubi, neoplođena jaja, pobačeni embriji). Izravne metode mogu izazvati stres kod

životinja te se zbog toga ne primjenjuju često. U tu metodu spada uzimanje uzoraka kože, kandži, vrha repa te vađenje krvi (NEJEDLI, 2019.).

Presvučena koža je siguran i etični način prikupljanja DNK posebno kod divljih i zaštićenih vrsta. Na ovaj način može se prikupiti više uzoraka od vlasnika koji zmiije imaju kao kućne ljubimce. Svlak je najbolje prikupiti odmah nakon presvlačenja i pohraniti ga na -20°C . Uzorci odvojene kože daju DNK dovoljne kvalitete i kvantitete za metodu genotipizacije sekvenciranjem (BREKKE i sur., 2019.).

3. ZAKLJUČCI

1. Središnji živčani sustav je građen od velikog mozga, kralježnične moždine i malog mozga koji se evolucijski prvi put pojavljuje kod gmazova. Također dolazi i do razvoja moždanih živaca.
2. Razvojem osjetila zmije su nadomjestile nedostatak udova. Pomoću njih hvataju i manipuliraju plijenom. Za lov koriste razne mehaničke, vidne, kemijske i toplinske informacije.
3. Neke zmije razvile su posebne organe koji su osjetljivi na toplinu, odnosno vide infracrveno zračenje koje im omogućuje da vide plijen i u mraku.
4. Koža se prilagodila na kopnene uvjete života stvaranjem ljusaka, odnosno keratiniziranog sloja koji zmije štiti od vanjskih utjecaja i dehidracije.
5. Kako koža ne može pratiti sam rast zmije, ona se ljušti, odnosno dolazi do presvlačenja pomoću kojeg se s kože mogu ukloniti razni paraziti te se uklanja stara, istrošena koža. Predznaci presvlačenja su nemir zmijsa, zavlačenje u mirnije prostore, zamućivanje vida, trljanje od površine.

4. LITERATURA

1. ANONIMUS (2020.): Do snakes have ears? Can they hear?, Wildlife Animal Control. <http://www.wildlifeanimalcontrol.com/snakehear.html>
2. AUEN, E. L., D. A. LANGEBARTEL (1977.): The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnopsis*. *J. Morph.*, 154 (2), 205-222. doi:10.1002/jmor.1051540203
3. BAIRD, I. L. (1970.): The anatomy of the reptilian ear. U: *Biology of the reptilia*. Vol 2. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 193-272.
4. BARRETT, B. (1970.): The pit organs of snakes. U: *Biology of the reptilia*. Vol 2. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 277-295.
5. BELLAIRS, A. (1969.): The life of reptiles. Vol.1., Weidenfeld and Nicolson. London, 44-282.
6. BULLOCK, T. H., R. B. COWLES (1952.): The facial pit of pit vipers. U: *Physiology of an infrared receptor*, *Science* 155 (5), 541-543.
7. BREKKE, T. D., L. SHIER, M. J. HEGARTY, J. F. MULLEY (2019.): Shed skin as a source of DNA for genotyping-by-sequencing (GBS) in reptiles. *Bio Rxiv*, 1-18.
8. DA SILVA, M. O., M. F. BERTELSEN, T. WANG, J. U. PRAUSE, T. SVAHN, S. HEEGAARD (2015.): Comparative morphology of the snake spectacle using light and transmission electron microscopy. *Vet. Ophth.*, 19 (4), 285-290. doi:10.1111/vop.12281
9. DA SILVA, M. O., J. T. GADE, C. DAMSGAARD, T. WANG, S. HEEGAARD, M. F. BERTELSEN (2019.): Morphology and evolution of the snake cornea. *J. Morph.* 1-10. doi:10.1002/jmor.21094
10. DE COCK BUNING, T. (1983.): Thermal sensitivity as a specialisation for prey capture and feeding in snakes. *Amer. Zool.* 23, 363-375.
11. GHARZI, A., M. ABBASI, P. YUSEFI (2013.): Histological Studies on the Vomeronasal Organ of the Worm-like Snake, *Typhlops vermicularis*, *J Biol. Sci.* 13, 372-378. doi:10.3923/jbs.2013.372.378
12. GOLDBY, F., H. J. GAMBLE (1957.): The reptilian cerebral hemispheres. *Biol. Rev.*, 32 (4), 383-420. doi:10.1111/j.1469-185x.1957.tb00778.x

13. GÜNTÜRKÜN, O., M. STACHO, F. STRÖCKENS (2020.): The brains of reptiles and birds. U: *Evolutionary Neuroscience* 2nd edn. (Kass, H. J.). Academic Press, London 159-212. doi:10.1016/b978-0-12-820584-6.00008-8
14. HAAS, G. (1973.): Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata. U: *Biology of the reptilia*. Vol 4. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 285-490.
15. HARTLINE, P., L. KASS, M. LOOP (1978.): Merging of modalities in the optic tectum: infrared and visual integration in rattlesnakes. *Science*, 199 (4334), 1225-1229. doi:10.1126/science.628839
16. KÖNIG, H.E., H.-G. LIEBICH (2009.): Živčani sustav. U *Anatomija domaćih sisavaca*. (H.E.Konig, H-G. Liebich, Ur.). Naklada slap. Zagreb, 503-580.
17. KUHLENBECK, H. (1975.): The spinal cord. U: *The central nervous system of vertebrates*, vol 4 (Kuhlenbeck, H.), Karger, 1-287.
18. LARSELL, O. (1926.): The cerebellum of reptiles: Lizards and snake. *J. Comp. Neurol.*, 59-94. doi:10.1002/cne.900410103
19. LISIČAR, P. (2010.): Infracrvena osjetljivost zmija kao prilagodba u hvatanju plijena. 1-14. https://repozitorij.pmf.unizg.hr/islandora/object/pmf:4042_
20. LYNN, W. G. (1931.): The structure and function of the facial pit of the pit vipers. *Am. J. Anat.* 49, 97-139.
21. McGEADY, T. A., P. J. QUINN, E. S. FILZPATRICK, M. T. RYAN, D. KILROV, P. LONERGAN (2006.): Nervous system. U: *Veterinary embryology* 2nd edn., Wiley Blackwell, 167-194.
22. MILLER, M. R. (1966.): The cochlear duct of lizards and snakes. U: *American Zool.* Vol.6, No.3, Oxford University Press, 421-429.
23. NEJEDLI, S. (2019.): Zmije (Serpentes). U: *Morfološke osobitosti gmazova*. Veterinarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, 65-91.
24. NIEUWENHUYNS, R. (1967.): Comparative anatomy of the cerebellum. U: *The Cerebellum*, 1-93. doi:10.1016/s0079-6123(08)60962-0

25. OELRICH, T. M. (1956.): The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). Miscellaneous publication, Museum of Zoology, University of Michigan, No. 94, 1-122.
26. PARSONS, T. S. (1970.): The nose and Jacobson's organ. U: Biology of the reptilia. Vol 2. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 99-191.
27. RHEINISCHE, F. (2007.): Infrared sense in snakes-behavioural and anatomical examinations (*Crotalus atrox*, *Python regius*, *Corallus hortulanus*). Wilhelms, University of Bonn.
28. RUTLAND, S. C., P. CIGLER, V. KUBALE (2019.): Reptilian skin and its special histological structures. U: Veterinary Anatomy and Physiology. 1-21. doi:10.5772/intechopen.84212
29. STARCK, D. (1979.): Cranio-cerebral relations in recent reptiles. U: Biology of the reptilia. Vol 9. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 1-36.
30. TEN DONKELAAR, H. J. (1998.): Reptiles. U: The central nervous system of vertebrates (Nieuwenhuys, R., Ten Donkelaar, H. J., Nicholson, C.). Springer, Berlin, 1315-1524.
31. TSUIHJI, T., M. KEARNEY, O. RIEPPEL (2012.): Finding the neck-trunk boundary in snakes: Anteroposterior dissociation of myological characteristics in snakes and its implications for their neck and trunk body regionalization. J. Morph. 273 (9), 992-1009. doi:10.1002/jmor.20037
32. UNDERWOOD, G. (1970.): The eye. U: Biology of the reptilia. Vol 2. (Gans, C., Ed.). Academic Press, London, 1-93.
33. WYNEKEN, J. (2007.): Reptilian Neurology: Anatomy and Function. U: Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice, Vol 10 (3), 837-853. doi:10.1016/j.cvex.2007.05.004
34. YOUNG, B, A. (2003.): Snake bioacoustics: Toward a richer understanding of the behavioral ecology of snakes. The Quart. Rev. Biol., Vol. 78 (3), 303-325. doi:10.1086/377052

5. ŽIVOTOPIS

Rođena sam 30. 07. 1995. godine u Zagrebu. Po završetku osnovne škole Slavka Kolara u Kravarskom, 2010. godine, upisala sam Opću gimnaziju Lucijana Vranjanina u Zagrebu. Srednju školu sam završila 2014. godine te upisala Veterinarski fakultet Sveučilišta u Zagrebu. Na petoj godini studiranja odabrala sam smjer Veterinarsko javno zdravstvo. Stručnu praksu sam odradila u veterinarskoj stanici Velika Gorica.

6. SAŽETAK

Helena Jerleković

Morfološke karakteristike živčanog sustava, osjetila i kože u zmija

Zmije spadaju u skupinu gmazova koji su prvi kopneni kralježnjaci, a njihova pojava se bilježi tijekom trijasa. Prilagodbu na kopnu im je omogućila pojava vodonepropusnog amniotskog jaja. Druga važna prilagodba je bila razvoj kože s ljuskama koja ih štiti od nepovoljnih vanjskih uvjeta i dehidracije. Međutim, koža ne može pratiti rast i dolazi do presvlačenja. Kod zmija se ona presvlači u jednom komadu i zmije, prije nego što dođe do presvlačenja, postaju nemirne zbog slabijeg vida. Zmije su razvile niz osjetila pomoću kojih lakše uočavaju, hvataju i manipuliraju plijenom. Određene porodice zmija su razvile posebne organe koji su osjetljivi na toplinu. Pomoću njih vide infracrveno zračenje plijena i to im omogućava lov i u mraku. Osjete vibracije tla koje se prenose preko donje čeljusti, kvadratne kosti i stremena do unutrašnjeg uha. Kemijske informacije zmije primaju preko vomernazalnog ili Jakobsonovog organa na vršcima dugačkog rašljastog jezika. U Jakobsonovom organu, receptori reagiraju na mirisne čestice sakupljene palucanjem. Važnost vida kod zmija varira, vrste koje preferiraju otvorena staništa imaju daleko više osjetnih stanica od onih koje žive na tlu pokrivenom gustom vegetacijom. Kod zmija dolazi do razvoja živčanog sustava za razliku od njenih predaka. Veliki mozak je građen od dvije polutke i ima razvijenu koru mozga, ali nema moždane vijuge i brazde. Mali mozak kod zmija nije dovoljno razvijen te je izduženog oblika i uzak. Kralježnična moždina je slične građe kao kod sisavaca.

Ključne riječi: zmije, koža, osjetila, mozak

7. SUMMARY

Helena Jerleković

Morphological characteristics of the nervous system, senses and skin in snake

Snakes belong to the group of reptiles that are the first terrestrial vertebrates, and their appearance was recorded during the Triassic. Adaptation on land was made possible by the appearance of a waterproof amniotic egg. Another important adaptation was the development of skin with scales that protect them from adverse external conditions and dehydration. However, the skin cannot keep up with the growth and changes occur. In the case of a snake, it is changed in one piece and snakes, before the change takes place, become restless due to poor eyesight. Snakes have developed a number of senses that make it easier to spot, capture and manipulate prey. Certain families of snakes have developed special organs that are sensitive to heat. They use them to see the infrared radiation of their prey and this enables them to hunt even in the dark. Sensations of the ground vibrations they receive are transmitted via the lower jaw, quadrate bone and stirrup to the internal mechanoreceptors in the lower jaw. Chemical information is received by snakes through the vomernasal or Jacobson's organ at the tips of the long forked tongue. In Jacobson's organ, the receptors react to odor particles collected by pallor. The importance of vision in snakes varies, species that prefer open habitats have far more sensory cells than those that live on ground covered with dense vegetation. In snakes, a nervous system develops unlike its ancestors. The cerebrum is made up of two hemispheres and has a developed cerebral cortex, but no sulcus and cerebral gyrus. The cerebellum in snakes is not sufficiently developed and is elongated and narrow. The spinal cord has a similar structure to that of mammals.

Key words: snake, skin, senses, brain