

Morfološke specifičnosti pokrovnog i lokomotornog sustava u guštera

Jazbec, Marta

Master's thesis / Diplomski rad

2020

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Veterinary Medicine / Sveučilište u Zagrebu, Veterinarski fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:178:780774>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-15**



Repository / Repozitorij:

[Repository of Faculty of Veterinary Medicine -
Repository of PHD, master's thesis](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
VETERINARSKI FAKULTET

Marta Jazbec

MORFOLOŠKE SPECIFIČNOSTI POKROVNOG I
LOKOMOTORNOG SUSTAVA U GUŠTERA

Diplomski rad

Zagreb, 2020.

Zavod za anatomiju, histologiju i embriologiju

Predstojnica:

izv. 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

Zahvale

Zahvaljujem se mentorici prof.dr.sc. Srebrenki Nejedli na stručnom vodstvu i pomoći u izradi rada.

Također, zahvaljujem se obitelji i dragim prijateljima na potpori i pomoći kroz studij, te sinu Dorianu na beskrajnoj motivaciji.

POPIS PRILOGA

Slika 1. Prikaz ljuštenja kože u guštera. (Vitt i Caldwell 2014.)

Slika 2. Mijenjanje boje u *Anolis carolinensis*.

https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/8/85/Anolis_carolinensis_color_change.png

Slika 3. Kameleon. <http://bsnscb.com/data/out/94/27408783-hd-chameleon-wallpapers.jpg>

Slika 4. Parijetalno oko (vrh strelice). <https://www.youtube.com/watch?v=JxI1XxHXrc>

Slika 5. *Draco volans* lebdi. <https://www.youtube.com/watch?v=rEHFmUzdM3s>

Slika 6. Autotomija repa.

<http://www.californiaherps.com/lizards/imth/xemmulticarinatach3103.jpg>

Slika 7. Regeneracija više repova.

<https://cdn.mos.cms.futurecdn.net/UGuyoiWTQRXYZB3M53B4CA.jpg>

Slika 8. Mikrostruktura prijanjajućeg jastučića.

<https://www.pnas.org/content/pnas/102/2/385/F1.medium.gif>

Slika 9. Gekon se čvrsto drži za glatku površinu.

<https://i.pinimg.com/originals/6b/9c/91/6b9c919d285e017ae17832fd661322d0.jpg>

Slika 10. Hioidni aparat. <https://pbs.twimg.com/media/Dwf1V0qX0AwZLij.jpg>

Slika 11. Podbradak *Sarada superba* <https://www.instagram.com/p/B4W3OEUD3Rs/>

Slika 12. Oralno pokazivanje nabora u *Phrynocephalus mystaceus*.

https://www.reptarium.cz/content/photo_09/Phrynocephalus-mystaceus-03000034628_01.jpg

Slika 13. Vratni nabor *Chlamydosaurus kingii*. <https://biologydictionary.net/wp-content/uploads/2020/08/frilled-lizard-with-frill-extended-1.jpg>

Slika 14. *Patagium* u *Draco volans*.

https://sites.psu.edu/shanetheman/files/2020/02/draco_dussumieri_gliding2.jpg

Slika 15. Femoralne pore (vrh strelica). https://www.researchgate.net/figure/View-of-the-individuals-femoral-pores-note-the-differences-between-right-and-left-legs_fig1_239608409

Slika 16. Bipedalno kretanje. <https://qph.fs.quoracdn.net/main-qimg-94bef4e7e7fe8243236fb4099e6839e1>

Slika 17. Kretanje gekona po vodi. <https://encrypted-tbn0.gstatic.com/images?q=tbn%3AANd9GcTRDBwzUNQiT-8t0iPFicsIsNGD4taxAFiprg&usqp=CAU>

Slika 18. Basilisk se kreće po površini vode.

<https://i.pinimg.com/originals/9a/00/43/9a0043f23ef8cc2c009ce22f01fbe2ae.jpg>

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. PREGLED REZULTATA DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA	2
2.1. POKROVNI SUSTAV	2
2.1.1. Mimikrija	5
2.1.2. Parijetalno oko	7
2.1.3. Lebdeća membrana (<i>patagium</i>)	8
2.1.4. Autotomija	10
2.1.5. Prianjajući jastučići	12
2.1.6. Podbradak	14
2.1.7. Femoralne pore	16
2.2. LOKOMOTORNI SUSTAV	17
2.2.1. Kretanje	19
2.2.2. Bipedalno kretanje	20
2.2.3. Kretanje po vodi	21
3. RASPRAVA	23
4. ZAKLJUČAK	26
5. LITERATURA	27
6. SAŽETAK	31
7. SUMMARY	32
8. ŽIVOTOPIS	33

1. UVOD

Gušteri (podred *Sauria*) zajedno sa zmijama (podred *Serpentes*) pripadaju redu ljuškaša (*Squamata*) i razredu gmazova (*Reptilia*). Dije se u 5 nadredova: *Iguania*, *Gekotta*, *Scincomorpha*, *Diploglossa*, *Platynota* (*Varanoidea*). Poznato je više od 4000 vrsta guštera. Žive diljem svijeta osim na Antarktici i pojedinom otočju. Kao kućni ljubimci često se drže gekoni, iguane, anole, kameleoni, skinkovi i agamidi. Veličina im varira od kameleona (*Brookesia micra*) i gekona (*Sphaerodactylus ariasae*) duljine 3 centimetara do komodo zmaja duljine 3 metra. Većina guštera ima četiri noge dok ih neki uopće nemaju, već se kreću poput zmije (sljepić). Leteći zmaj (*Draco volans*) može lebdjeti kroz zrak pomoću kožne duplikature koja se pruža s prednjih nogu uz lateralni rub prsa i trbuha. Tijekom evolucije gušteri su razvili brojne obrambene mehanizme kao što su autotomija (odbacivanje repa), mimikrija i podizanje podbratka na vratu. Gekoni, anole i kameleoni razvili su posebne ljuske na prstima koje tvore prijanjajuće jastučice. Na jastučicama se nalaze milijuni sitnih dlačica nalik kosi kojima se pričvršćuju za površinu pomoću van der Waalsovih sila. Prsti kameleona podijeljeni su u dva reda što im omogućuje penjanje po vertikalnim površinama te mogu obuhvatiti granu poput ptice. Gušteri se uglavnom kreću tako da u isto vrijeme pomiču dijagonalno nasuprotne noge, prednja lijeva i stražnja desna te obrnuto. Određeni gušteri se kreću bipedarno, a neki mogu stajati na stražnjim nogama podupirući se repom, dok se obični basilisk može kretati po površini vode. Pojedini gušteri, pretežito iguane, na tjemenu glave imaju fotosenzorni organ koji se naziva parijetalno oko. Gušteri odašilju određene signale kako bi privukli partnera ili zastrašili protivnika. Na vratu mužjaka anola i iguana nalazi se duplikatura kože ili podbradak koji može biti različite veličine, boje i uzorka. Pokazivanjem podbratka i kimanjem glave šalju vizualne znakove drugim jedinkama. Kameleoni su poznati po tome što mogu mijenjati razne uzorke boja kože. Neke vrste gekona su jarkih boja dok se neki prebacuju na bok kako bi pokazali intenzivnu boju trupa. Većina mužjaka je neutralne boje kada nisu u prisustvu ženke ili protivnika. U mnogih letećih zmajeva (*Draco volans*), beznožnih guštera i gekona su pronađene femoralne i preanalne pore. Obično su veće u mužjaka nego u ženki, a u nekih vrsta ženke ih uopće nemaju.

Zbog vrlo specifičnih morfoloških osobitosti u radu će biti obrađeni pokrovni i lokomotorni sustav u guštera, tj. neke od njihovih značajnijih karakteristika.

2. PREGLED REZULTATA DOSADAŠNJIH ISTRAŽIVANJA

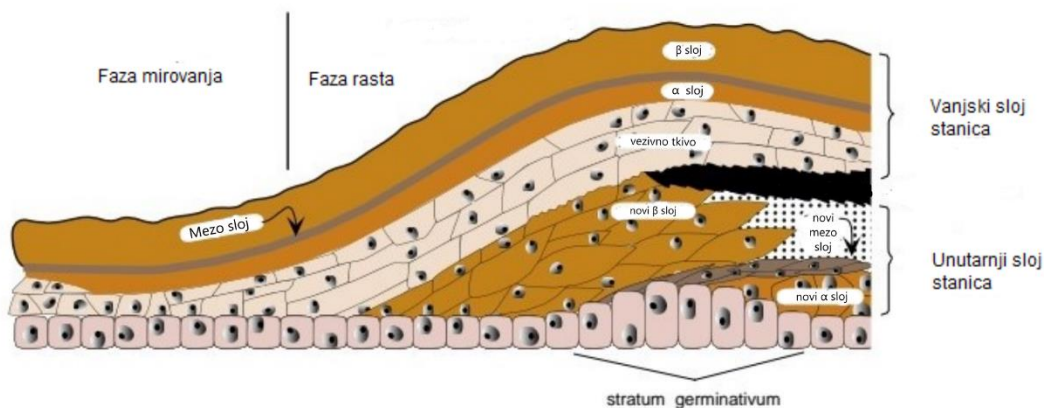
2.1. POKROVNI SUSTAV

Kopnene životinje suočavaju se s problemom gubitka vode evaporacijom preko kože. Koža gmazova djeluje sluzavo, ali ona je zapravo suha i ima debeli sloj orožanjalih pločastih stanica. U modernih gmazova koža je sastavljena od laganih, savitljivih ljusaka koje se preklapaju i čine vodonepropusni pokrov koji minimalizira gubitak vode. Koža tvori zaštitnu barijeru između životinje i okoliša te kao takva ima mnogo uloga. Primarna uloga joj je potpora i zaštita. Koža pridržava tkiva i organe na mjestu, ali je i dovoljno elastična i fleksibilna da omogućava rast, širenje i gibanje guštera. Kao zaštitna barijera sprječava ulazak mikroorganizama i invaziju parazitima, onemogućuje mehaničko oštećenje kože, te štiti organizam od ekstremnih prilika okoliša (npr. UV zračenja). Koža također služi pri fiziološkoj regulaciji (termoregulacija i osmoregulacija), senzornoj detekciji (kemorepcija i mehanorepcija), te pri respiraciji i obrani (promjena boje kože). Koža se sastoji od epidermisa (vanjski sloj) i dermisa (unutarnji sloj) koji su odvojeni tankom bazalnom membranom. Epidermis čine unutarnji sloj, *stratum germinativum*, čije se stanice višeslojnog orožnjalog pločastog epitela neprestano dijele kako bi zamijenile istrošene stanice vanjskog sloja, *stratum corneum*. Debeli sloj odumrlih stanica vanjskog sloja štiti unutarnje slojeve živih stanica od ozljeda. Dermis je puno deblji sloj od epidermisa, također, sadrži puno različitih stanica i struktura. Unutarnji sloj, *stratum compactum*, dermisa čini gusto povezano vezivno tkivo, a vanjski sloj, *stratum spongiosum*, čini rahliji matriks koji je sastavljen od vezivnog tkiva, krvnih žila, živčanih završetaka, pigmentnih stanica, mukoznih i granularnih stanica te drugih staničnih struktura.

Vanjski sloj epidermisa ljušti se periodički i zamjenjuje se novim slojem stanica nastalih iz *stratum germinativum*. Odbacivanje stare kože je nužno jer neelastična koža usporava rast guštera. Gušteri uglavnom odbacuju kožu u dijelovima. Morfologija ljusaka razlikuje se u obliku granularnih ljusaka u gekona i beznožnih guštera, glatkih i preklapajućih u skinka te trnastih u vrste *Draco volans*. Ljuske su često prekrivene mikroskopski vidljivim brazdama ili džepićima koji smanjuju

trenje i nakupljanje prljavštine u kopajućih vrsta, služe kao repelent vode i utječu na količinu razmjene topline. Također, zamijećena je specifičnost pojedinih ljusaka po područjima tijela. One koje prekrivaju lubanju su veće i više specijalizirane nego one na drugim dijelovima tijela. Epidermalne ljuske, pogotovo u skinka, prekrivaju dermalne ljuske koje su sraštene s koštanim površinama na lubanji te oblikuju robusnu, imobilnu lubanju. Neki beznožni gušteri imaju široke ventralne ljuske (*gastrostege*) koje se pružaju preko cijele širine životinje (Withers i O'Shea, 1993.).

Koža guštera proizvodi α -keratin i β -keratin, od kojih je α -keratin elastičan i savitljiv dok je β -keratin tvrde i krhke građe. Epidermalni rast je diskontinuiran, ali ciklički. Za vrijeme odbacivanja vanjskog sloja epidermisa (slika 1), germinativne stanice ulaze u fazu mirovanja kada se ne odvija mitotička dioba. Faza obnavljanja epidermisa počinje zajedno s mitozom germinativnih stanica i diferencijacijom epitela koji se uzdiže u dva različita sloja odvojena uskim slojem staničnih sekreta. Površina svake ljuske sastoji se od β -keratina, a prostor između ljusaka od α -keratina. Ova struktura keratina čini izdržljivu zaštitnu površinu povezanu spojevima koji pružaju fleksibilnost i širenje kože.



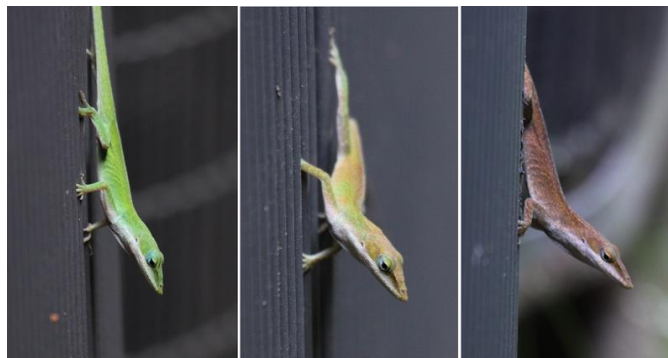
Slika 1. Prikaz ljuštenja kože u guštera.

Tijekom faze mirovanja, epidermis se sastoji od bazalnog germinativnog sloja i uskog sloja α -prekursorskih stanica, tankog međusloja sluzi i drugih staničnih sekreta te vanjskog sloja epidermisa koji je već ranije opisan. Faza mirovanja završava kada započne umnožavanje germinativnih stanica unutarnjeg sloja i odvajanje stanica vanjskog sloja epidermisa. Kako se formira novi sloj stanica, tako se stariji slojevi počinju odvajati od unutarnjeg čime se započinje

proces odbacivanja kože. Stanice u unutarnjem sloju se dijele i stvaraju prekursore za sljedeći epidermalni ciklus. Ciklusi se odvijaju u redovitim intervalima kada gušter ima hrane u izobilju (Vitt i Caldwell, 2014.).

2.1.1. Mimikrija

Gušteri koriste različite varijacije kamuflaže. Većina guštera poput *Podacris erhadii* guštera bira kamenje prema svojem uzorku kože kako bi se prikrili od predatora. Gušter *Tarentola mauritanica* ima svojstvo mijenjanja boje kože, pa kada se svijetla jedinka stavi na tamnu podlogu, potamni unutar sat vremena (Marshall i sur., 2016.). Kameleoni i anole mogu mijenjati boju ovisno o emocijama (npr. agresija ili stres), razini aktivnosti, količini svjetlosti ili pri socijalnoj interakciji (pokazivanje dominacije), a dokazano je da njima nedostaje mogućnost stapanja boje tijela s okolinom (Boyer i Swierk, 2017.; Jenssen i sur. 1995.). Većina anola je smeđe ili zelene boje, ali postoje različitosti ovisno o pojedinoj vrsti (Losos, 2011.; Macedonia i sur., 2003.). Zelene anole (*Anolis caroliensis*) mogu mijenjati boju iz svijetlo žute u tamno smeđu, dok smeđe anole mijenjaju samo nijansu boje iz svijetle u tamno smeđu. Značajna promjena zelenih anola iz zelene u smeđu boju odvija se u samo nekoliko minuta (slika 2) (Taylor i Hadley, 1970.). Određene vrste anola, koje ne mogu drastično mijenjati boju, smeđe su tijekom dana, a mijenjaju se u zelenkastu ili bjelkastu boju tijekom noći (Badger, 2006.). *Anolis cuvieri* je vrsta koja minimalno mijenja boje, tako su u juvenilnom stadiju sivo smeđe, a u zreloom zelene boje. U rijetkim slučajevima sivo smeđe obojenje preostaje i u odraslih jedinki (Rand i Andrews, 1975.). Također, ponekad zelenim anolama nedostaju određene pigmentne stanice, stoga su tirkizno plave ili žute boje (Losos, 2014.).



Slika 2. Mijenjanje boje u *Anolis caroliensis*.

Boja kože ovisit će o količini pigmentnih stanica (kromatofore) koje se nalaze u dermalnom sloju kože. Kromatofore se sastoje od tri vrste stanica: melanofore, iridofore i ksantofore. Primarni pigment u melanoforama je eumelanin koji izgleda kao crno, smeđe ili crveno obojenje. Melanofore su pigmentne stanice koje omogućavaju promjenu boje kože u anola guštera. Ako je

pigment koncentriran unutar stanice, koža guštera će biti svijetle boje, a ako je raspršen bit će tamne boje. Pigment unutar iridofora je svijetle boje jer ga čine purini poput gvanina koji su slojevito poslagani. Ksantofore sadrže žuto, narančasto ili crveno obojenje jer sadrže pigment pteridin. Te tri vrste kromatofora su posložene u jednu cjelinu te čine konačnu boju guštera. Naprimjer, plava boja iridofora i žuta boja ksantofora u kombinaciji čine zelenu boju kože (Vitt i Caldwell, 2014.).

Kameleoni (slika 3) koriste mimikriju više kao signalizaciju raspoloženja nego kamuflažu. Oni imaju dva preklapajuća sloja iridofora koje imaju prelijevajući efekt i odbijaju svjetlost. Iridofore sadrže nanokristale različitih veličina, oblika i rasporeda koji su ključni za promjenu boje. Kameleoni mogu promijeniti strukturu gornjeg sloja iridofora opuštanjem ili napinjanjem kože. Kada je koža opuštena iridofore su zbijene i odašilju boju poput plave, ali čim se koža napne i razmak između nanokristala poveća, reflektiraju se boje duljih valnih dužina, poput žute, narančaste i crvene (Teyssier i sur., 2005.).



Slika 3. Kameleon.

2.1.2. Parijetalno oko

Parijetalno, također poznato kao i pinealno, treće oko ili medijalno oko (slika 4) nalazi se u nekih guštera, kao npr. zelene iguane, te ima fotoreceptivnu ulogu i osjetljivo je na dodir poput uobičajenog oka (Eakin, 1973.). Nalazi se na tjemenu glave i povezano je s epifizom (pinealna žlijezda). Ovo oko se sastoji od rudimentarne mrežnice i leće pa tako ne može tvoriti sliku, ali je osjetljivo na promjene svjetlosti i može detektirati pomake. Čini ga fibrozna kapsula prekrivena lećom koja je okružena mrežnicom, te se unutar oka nalazi supstanca nalik staklastom tijelu. Fotoreceptivni izdanci protrudiraju u lumen parijetalnog oka (Dodt, 1973.).

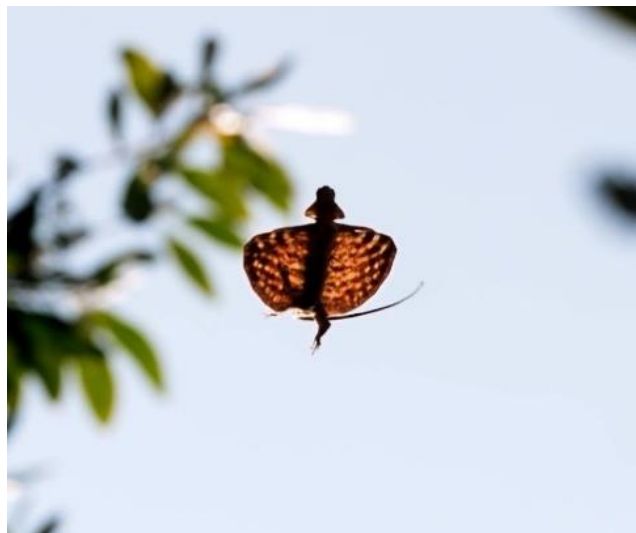


Slika 4. Parijetalno oko (vrh strelice).

Parijetalno oko služi za razlikovanje dana i noći (cirkadijski ritam), registriranje sunčeve topline i predatora (sunčanje i sjena), te za otpuštanje hormona i termoregulaciju. Registrira prisutnost i količinu sunčeve radijacije koja daje informaciju je li trenutak za reprodukciju. Elektroretinografske studije pokazuju da parijetalno oko registrira svjetlost sporije od lateralnih očiju. Eksperimentalno, uklanjanjem parijetalnog oka, zamijećene su promjene u sunčanju, aktivnosti ciklusa i toleranciji na toplinu, najvjerojatnije zbog bliskog fiziološkog odnosa parijetalnog oka i pinealne žlijezde. Pinealna žlijezda je zaslužna za proizvodnju melatonina i serotonina koji reguliraju cirkadijski ritam. Parijetalno oko sadrži veliku količinu enzima (du) koji pospješuje nastanak melatonina. Ovu teoriju potvrđuje činjenica da gotovo sve nokturalne vrste guštera nemaju parijetalno oko (Lawton, 2006.).

2.1.3. Lebdeća membrana (*patagium*)

U većine guštera sa sposobnošću lebdenja došlo je do evolucijske modifikacije prsnih udova ili širenja membrane između prsnih i zdjeličnih udova. U nekih vrsta guštera došlo je do promjene u izgledu i funkciji rebara s pridruženom muskulaturom. Gušterima iz koljena Draco (obitelj Agamidae) (slika 5) torakalna rebra su duža i mogu se odvojiti od tijela za više od pola svoje duljine, te su povezana tankom kožnom membranom. Lebdenjem se kreću među drvećem unutar njihovog prirodnog staništa visokih šuma. Vjeruje se da su gušteri koji žive na drveću, kako bi ublažili ozlijede prilikom pada, razvili bočnu opnu tj. lebdeću membranu (*patagium*). Ovu strukturu podržavaju produžena torakalna rebra, a unutarnji i vanjski međurebreni mišići te *m. obliquus* s pridruženim ligamentima omogućavaju širenje membrane. *Patagium* nije jedinstvena struktura vezana samo za koljeno Draco, već se također pojavljuje kod gekona iz koljena Ptychozoon (Russell, 1979.) i gekona *Hemidactylus craspedotus* te *Hemidactylus platyurus* (Honda i sur., 1997.). U vrsta *Ptychozoon* i *Hemidactylus*, *patagium* je relativno malen i nije podržan rebrima, stoga se u letu pasivno otvara pod strujom zraka (Marcellini i Keefer, 1976.; Honda i sur. 1997.; Russell i sur. 2001.; Young i sur. 2002.).



Slika 5. *Draco volans* lebdi.

Kada se gušter penje uz drvo, *patagium* je priljubljen uz tijelo. Započinje lebdenje strmim spustom pri kojem dobiva ubrzanje, zatim raširi krila te dobiva aerodinamičniji uspon. Naposljetku, gušter može pomoću membrane manevrirati položaj tijela, usmjeriti se prema gore u visinu i tako smanjiti brzinu leta (McGuire i Dudley, 2011.). Izuzev lebdenja, gušter koristi *patagium* pri zastrašivanju drugih mužjaka suparnika, te paralelno pokazuju i podbradak. *Patagium* i podbradak su izraženijih boja u mužjaka, a zbog spolnog dimorfizma ženke su neupadljivih boja.

2.1.4. Autotomija

Autotomija ili samoosakaćivanje (slika 6) je sposobnost guštera da, u životnoj opasnosti ili nekim drugim prilikama, otkine dio repa koji se nastavlja micati i odvraća pozornost predatora. Gušteri imaju sposobnost regeneracije izgubljenog dijela repa (Emberts i sur., 2019.). Iguane, skinkovi i gekoni mogu odbaciti svoj rep, dok kameleoni i varani nemaju tu sposobnost jer im je rep potreban za penjanje po drveću.



Slika 6. Autotomija repa.

Moguća su dva načina otkidanja repa: odvajanje između dva kralješka ili unutar vertikalne linije loma. Vertikalne linije loma nalaze se unutar kralježaka, a predstavljaju mjesta gdje može doći do odvajanja repa. Linija loma nastaje nakon osifikacije kostiju, a sastoji se od hrskavice i vezivnog tkiva. Linija se ne nalazi u kralješcima u kranijalnom dijelu repa kako bi kloaka, hemipenis i zalihe masnog tkiva ostali očuvani. Nakon odbacivanja repa, krvarenje je minimalno i vrlo brzo nastaje krasta te za otprilike 2 tjedna nastaje novi epidermis. Nakon dva tjedna započinje proces regeneracije i formira se hrskavični cilindar. Hrkavica može s vremenom okoštati, ali s obzirom da se ne formiraju zasebni kralješci, novonastali rep je manje fleksibilan. Ljuske na repu su manje i često drugačije boje od ljusaka na tijelu guštera (O'Malley, 2005.).

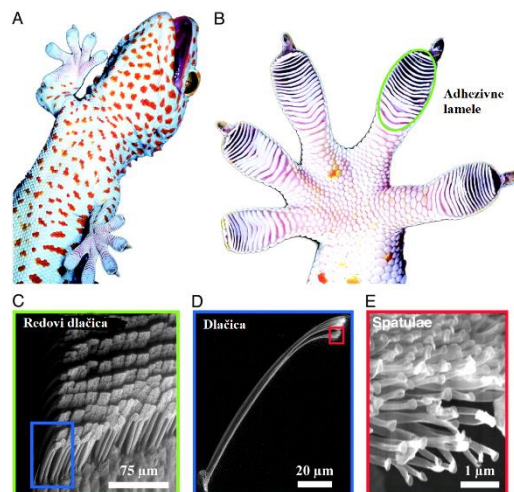
Ponekad, kao rezultat nepotpunog odvajanja repa ili pri nastanku težih ozljeda, gušteru mogu izrasti dodatni repovi pored originalnog repa (slika 7) (Barr, 2020.).



Slika 7. Regeneracija više repova.

2.1.5. Prianjajući jastučići

Gekoni imaju sposobnost brzog penjanja po zidovima i staklu (izuzev teflona), zahvaljujući anatomiji stopala te specijaliziranim strukturama nalik sitnim dlačicama. Neki gekoni imaju dlačice i na repu. Slične strukture razvile su se u nekih iguana, guštera koljena *Anolis* i koljena *Prasinohaema* (skink) (Autumn, 2006.). Mikroskopski je utvrđeno da stopalo gekona (slika 8) sadrži otprilike 500 000 keratiniziranih dlačica (*setae*). Pojedina dlačica, duga je 30-130 μm čime čini jednu desetinu debljine niti ljudske kose, te sadrži stotine izdanaka lopatastog oblika i veličine 0.2-0.5 μm koje sprječavaju zapetljavanje niti. Sastavljene su od β -keratina, a građene su od fibroznog tkiva koje se nalazi unutar epidermisa. Pomoću van der Waalsovih sila, mogu poduprijeti cijelu težinu tijela na jednoj nozi. Dlačice gekona složenije su građe od glatkih površina što mu pridonosi u povezivanju stopala sa zidom (Alibardi, 2003.). Iako se noge čvrsto priljube, gušteri ih mogu lako odvojiti poput medicinskog adhezivnog flastera (Autumn i sur., 2000.). Stopalo gekona posjeduje superhidrofobnu funkciju i snažnu adhezivnu silu prema vodi zahvaljujući nanostrukтури stopala (Liu i sur., 2012.).



Slika 8. Mikrostruktura prianjajućeg jastučića.

Na stopalima se nalaze mikroskopske dlačice koje jačaju Van der Waalsove sile – privlačnost ovisna o udaljenosti između atoma i molekula, odnosno: između stopala i površine. Dlačice su

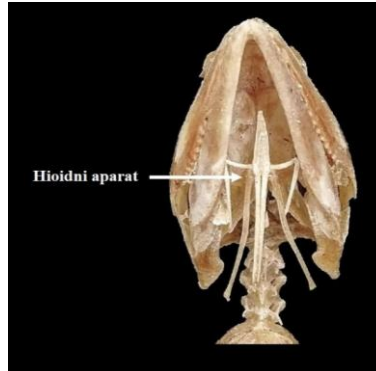
poredane paralelno i pod određenim kutem, tako da je težina tijela podržana lateralnim i vertikalnim silama te se zahvaljujući tome gekon čvrsto drži za glatku površinu (slika 9), a može i podržavati cijelu težinu tijela pomoću samo jednog prsta. Lateralna sila ograničena je odvajanjem vrhova dlačica (spatula) od površine, dok je vertikalna komponenta ograničena smičnom silom (sila koja djeluje tangencijalno na površinu tvari) (Autumn, 2006.).



Slika 9. Gekon se čvrsto drži za glatku površinu.

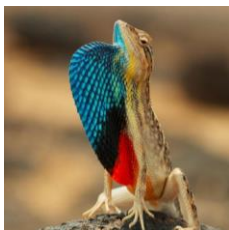
2.1.6. Podbradak

Podbradak je nabor koji se nalazi na području ždrijela s mogućnosti širenja. Gušteri, i to najčešće oni iz koljena Anola, izbacuju podbradak pri interakciji s drugim gušterima ili pred predatorima. Širenje podbratka omogućeno je uz pomoć hioidnog aparata i okolne muskulature. Prilikom širenja, hioidni aparat (slika 10) služi kao poluga.



Slika 10. Hioidni aparat.

Pokazivanje podbratka uz kimanje glavom vrsno su specifični. Dijele se na jednostavne, spojene i složene. Jednostavno pokazivanje podbratka uključuje istezanje jednobojnog podbratka i jednostavno kimanje glavom. Spojeno pokazivanje je kada se u centru podbratka nalazi druga boja i relativno jednostavno kimanje glavom. Složeno je kada se na podbratku nalaze dvije ili tri različite boje (slika 11) detaljnog uzorka, a kimanje glavom te istezanje podbratka je neovisno. Ženke radije biraju mužjake s podbracima uobičajenih boja. Najvažnija značajka koja utječe na ženke je energičnost pri pokazivanju podbratka (Sigmund, 1983.). Gušteri vide UV spektar svjetla, a podbradci nekih vrsta reflektiraju UV svjetlo (podbradak *Anolis cristatellus*) (Leal i Fleishman, 2002.).



Slika 11. Podbradak *Sarada superba*.

Postoje još razni oblici pomičnih kožnih nabora. Oralno pokazivanje nabora u vrste *Phrynocephalus mystaceus* (slika 12), vratni nabor u *Chlamydosaurus kingii* (slika 13) i patagium u *Draco volans* (slika 14).



Slika 12. Oralno pokazivanje nabora u *Phrynocephalus mystaceus*.



Slika 13. Vratni nabor *Chlamydosaurus kingii*.



Slika 14. Patagium u *Draco volans*.

2.1.7. Femoralne pore

Femoralne pore (slika 15) dio su holokrinih žlijezda koje se nalaze na unutarnjoj strani bedara guštera i otpuštaju feromone kojima privlače suprotni spol ili označavaju teritorij. U nekih vrsta gekona i iguana samo mužjaci imaju pore, dok ih u nekih vrsta imaju oba spola, s time da su pore veće u mužjaka. Svaka pora izlazi iz centra povećane ljuske i proizvodi voštanu supstancu koja sadrži stanične fragmente, a pore se ne otvaraju sve dok gušteri ne dostignu spolnu zrelost.

Femoralne pore su prisutne unutar svih rodova u obiteljima Cordylidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Phrynosomatidae i Xantusiidae, a izostale su u svih rodova obitelji Anguidae, Chamaeleonidae, Dibamidae, Helodermatidae, Scincidae, Xenosauridae i Varanidae. (Pianka i Vitt, 2003.).



Slika 15. Femoralne pore (vrh strelica).

U pustinjske iguane, *Dipsosaurus dorsalis*, voštani lipidi koji se oslobađaju iz femoralnih pora apsorbiraju ultraljubičaste duljine svjetlosti što ih čini vidljivim vrstama koje mogu detektirati UV svjetlo (Alberts, 1990.). Prema proučavanju zelenih iguana, razlike u sastavu sekreta femoralnih pora pomažu pri određivanju dobi, spola i individualnog identiteta životinje. Mužjaci leopard gekona (*Eublepharis macularius*) mogu okusiti sekrecije femoralnih pora plaženjem jezika, te će doći do sukoba ako mužjak utvrdi da se radi o drugom mužjaku (Alberts, 1992.). Broj femoralnih pora varira ovisno o vrsti guštera. Naprimjer, broj pora u mužjaka unutar obitelji Lacertidae, može varirati u rasponu od toga da nema pora kao u *Meroles anchietae*, pa do 32 pore po udu u *Gallotia galloti*. Pojedine vrste guštera obitavaju u grmovitom okolišu, stoga je u tih vrsta razvijen manji broj pora od onih vrsta koje prebivaju na pjeskovitim ili kamenitim tlima, što ukazuje na okolišnu ulogu u evoluciji količine femoralnih pora (Baeckens, 2015).

2.2. LOKOMOTORNI SUSTAV

Gotovo svi gušteri su tetrapodi, izuzev onih koji nemaju noge. Ekstremiteti su se različito prilagođavali i sadrže različit broj prstiju.

Rameni pojas guštera osim lopatice (*scapula*), korakoidne kosti (*os coracoideum*), ključne kosti (*clavicula*) vrlo često sadrži i interklavikularnu kost (*interclavicula*). Kostiramenog pojasa ventralno su spojene hrskavičnim sternumom. Prsni ud sastoji se od humerusa koji se proksimalno uzglobljuje s *fossa glenoidea* na lopatici, a distalno s ulnom i radiusom. Karpalne kosti uzglobljuju se proksimalno s ulnom i radiusom, a distalno s metakarpalnim kostima čiji broj ovisi o broju prstiju koji je uobičajen za tu vrstu. Metakarpalne kosti zgloбно su povezane s prvim člankom prsta, a zadnji članak prsta obično ima kandžu (Greer, 1989.). Morfologija prsnog uda je raznovrsna, tako se često pojavljuju kraći ud ili nedostatak istog što je povezano s kretanjem u gušćoj vegetaciji ili uskim prolazima na tlu (Pianka, 1986), dok je prisutnost dobro razvijenog prsnog uda potrebna u vrsta koje kopaju zemlju.

Zdjelični pojas dorzalno je vezan za kralježnicu, a sastoji se od triju sraslih kostiju: stidne kosti (*os pubis*), crijevne kosti (*os ilium*) i sjedne kosti (*os ischii*) koje se ventralno spajaju hrskavicom. Na spoju navedenih nalazi se posebno specijalizirana zgloбna čašica, *acetabulum*, koja drži glavu femura. Smanjena veličina zdjelice povezana je s evolucijskim gubitkom nogu u zmija, beznožnih guštera i skinkova. Zdjelica je dobro razvijena u vrsta koje se mogu kretati bipedarno (Greer, 1989.). Zdjelični ud sastoji se od femura koji se proksimalno uzglobljuje u acetabulumu, a distalno s tibijom i fibulom. Slijede tarzalne kosti, pa distalnije metatarzalne i na kraju prsti koji mogu sadržavati dva do pet članaka. Prisutnost i stupanj razvijenosti kandži ovisi o životnim okolnostima guštera. Redukcija prstiju je potpuna u beznožnih gmazova i skinkova vrste *Lerista*. Svi dijelovi lubanje u guštera su okoštali. Kvadratna kost zbog izostanaka sljepoočnog luka (*arcus temporalis*) može se pomicati prema naprijed i natrag (streptostilija) što omogućuje povećanu silu ugriza kojem pomažu i dobro razvijeni mišići aduktora. U guštera je kralježnica sastavljena od osam vratnih kralježaka, prsnih i slabinskih kralježaka je najveći broj (broj ovisi o vrsti), križnih kralježaka su dva, a broj repnih kralježaka obično je veći od prsnih, slabinskih i križnih kralježaka zajedno. Rebra se uzglobljuju s velikim brojem kralježaka pa je trup zaštićen cijelom svojom dužinom. Ventralno

se rebra spajaju s prsnom kosti, susjednim rebrom, ali mogu i slobodno završavati u trbušnoj stijenci.

2.2.1. Kretanje

Gušteri mogu trčati, puzati, penjati se, skakati, lebdjeti i plivati. Iznimno, neke vrste mogu trčati po površini vode i “plivati” u pijesku. Udovi guštera, uglavnom, nisu podmetnuti pod tijelo kao u većine kopnenih životinja, već se stopala protežu lateralno od tijela zbog čega im je potrebna veća snaga u ekstremitetima. Stoga, što je gušter veći teže mu se održavati u stajaćem položaju. Gušteri su hladnokrvne životinje i doimaju se tromima, a mišići mogu proizvesti jaču snagu ako im je temperatura tijela viša. Temperatura tijela im pada tijekom noći, ali se podiže ujutro sunčanjem. Na primjer, temperatura guštera koljena *Amphibolurus*, dok ujutro izlaze, kreće se oko 25°C, ali ubrzo se podiže na 37°C prilikom sunčanja. Iako ne mogu dugo trčati, mogu postići veću brzinu od sisavaca. Gušter koljena *Cnemidophorus* može prijeći 6 metara u sekundi (Bonine i Garland, 1999.).

Prilikom kretanja, gušteri nasuprotne udove pomiču simultano, lijevi prednji sa stražnjim desnim i obrnuto. Trčanje omogućava zajednički rad mišića nogu i leđa (McNeill, 2012.). Tijelo guštera savija se lateralno dok koračaju tako da im pritom pluća gube funkciju i vrlo teško dišu, stoga se kreću u kratkim naletima s dugim pauzama za disanje. Taj fenomen naziva se Carrierovo ograničenje (Farley i Ko, 1997.). Beznožni gušteri se kreću poput zmija. Pomoću leđnih mišića pomiču tijelo lateralno, te se kreću valovito. Kameleoni koji žive na tankim granama ne mogu imati udove postrano položene, već su im podstavljeni pod tijelo kako bi mogli doseći granu, a rep im služi kao dodatna stabilizacija pri penjanju. Između ostalog, prsti kameleona srasli su u dva reda, *zygodactyly*, stoga mogu obuhvatiti granu poput ptice i penjati se po vertikalnim površinama. Pustinjski gušter (*Scincus scincus*) zakopava se i “pliva” u pijesku brzinom do 0.3 m/s.

2.2.2. Bipedalno kretanje

Bipedalno kretanje (slika 16) je prirodna progresija u dvonožno kretanje nakon brzog trčanja. Mnoge vrste velikih guštera izvode bipedalni “ples” prilikom dvoboja (Snyder, 1962.; Greer, 1989.). Basilisk, iguana i agama neke su od vrsta guštera koje se mogu bipedalno kretati. Metatarzalne kosti i kosti prstiju stražnjih nogu duže su u vrsta koje mogu stajati na stražnjim nogama, oslanjati se na rep i trčati bipedalno (Pianka, 1969.). U tih vrsta, zdjelica je vrlo dobro razvijena, te imaju snažne u dugačke bedrene mišiće (Greer, 1989.). Bipedalizam u guštera posljedica je prebacivanja centra ravnoteže kaudalno pri čemu se podiže prednji dio tijela (Clemente i Wu, 2018.). Uspoređujući četveronožno kretanje s onim na dvije noge, ne postiže se veća brzina, ali je ubrzanje značajno veće (Clemente, 2008.). Povećan broj prepreka u okolini povećava broj pauziranja i smanjuje brzinu pri četveronožnom kretanju. Nadalje, bipedalnim kretanjem preko prepreka postiže se srednja brzina kretanja i napravljeno je manje koraka u usporedbi s četveronožnim kretanjem, čime se potvrđuje prednost bipedalnog kretanja (Parker i McBrayer, 2016.).



Slika 16. Bipedalno kretanje.

Ovakav način kretanja može biti povezan s određenim karakteristikama i preprekama unutar prirodnog staništa basiliska. (Rocha-Barbosa i sur., 2008.).

2.2.3. Kretanje po vodi

Gekon i basilisk mogu se kretati po površini vode stoga se koriste tom metodom kako bi pobjegli od predatora. Veće vrste sisavaca, kako bi poduprli svoju tjelesnu masu, upotrebljavaju silovito mahanje udovima na površini vode, dok manje životinje, poput artropoda, ovise o površinskoj napetosti vode. Životinje srednje veličine, poput gmazova, koriste se kombinacijom ova dva stila kretanja. Gekoni (slika 17) dostižu brzinu na način da plivaju na površini sa sva četiri uda, stvarajući zračna udubljenja prilikom mahanja, kako bi održali glavu i tijelo iznad površine vode. Eksperimentalno, dodatkom surfaktanta u vodu, brzina kretanja guštera se upola smanjuje što dokazuje ulogu površinske napetosti (Nirody i sur, 2018.).



Slika 17. Kretanje gekona po vodi.

Obični basilisk (*Basiliscus basiliscus*) (slika 18), zajedno s ostalim pripadnicima koljena Basiliscus, naziva se Isus Krist gušterom ili Isus gušterom, jer pri bijegu od predatora postiže dovoljnu brzinu da prijeđe kraće dužine preko površine vode, održavajući gotovo cijelo tijelo iznad površine vode.



Slika 18. Basilisk se kreće po površini vode.

Basilisk ima velike i snažne stražnje noge s ljuskastim resama na lateralnoj strani trećeg, četvrtog i petog prsta. Rese su priljubljene uz prste dok gušter hoda po tlu, ali, ako osjeti opasnost, može skočiti u vodu, te se pritom rese šire protivno površini vode. Na taj način povećava se površina stopala omogućavajući mu da se kreće po vodi na kraćim udaljenostima. Ova radnja se odvija u tri koraka. Prvo zapljusne stopalom, silazni pokret stopalom, kojim odguruje vodu dalje od noge. Pritom se stvaraju zračni džepovi oko stopala. Sljedeći je potez uzlazni pokret stopalom kojim se pokreće unaprijed. Zatim slijedi oporavak, kada stopalo izlazi iz vode i priprema se za ponovno zapljuskivanje. Basilisk manje mase može pretrčati čak do 10–20 m bez potapanja. Juvenilni basilisk može pretrčati veće udaljenosti od adulta i pritom održavati veći dio tijela iznad površine vode (Hsieh i Lauder, 2004.).

3. RASPRAVA

Kroz svoj evolucijski razvoj, dok su stjecali brojne nove predatore, gušteri su morali razviti različite metode preživljavanja. S obzirom da su im u evolucijskom razvoju prethodnici bili vodozemci, životinje koje dio života provode u vodi kako bi smanjile gubitak vode kroz kožu, gušteri su morali razviti poseban oblik kožnog pokrova kako bi spriječili gubitak vode i mogli živjeti na kopnu. Koža je sastavljena od dva tipa keratinocita: α -keratin je mekan i elastičan, dok je β -keratin tvrd i krhak. Koža guštera se obnavlja u redovitim ciklusima, gdje se odbacuje vanjski sloj kože u komadima, a paralelno nastaje novi unutarnji sloj koji će zamijeniti vanjski (Vitt i Caldwell, 2014.). Gušteri koriste mimikriju na način da stope svoju boju tijela s okolinom ili mijenjaju boju kože regulirajući pigment unutar kromatofora (Marshall i sur., 2016.). Unutar kože kameleona nalaze se dva reda iridofora i nanokristali koji omogućavaju intenzivniju promjenu boje i uzorka kože (Teyssier i sur., 2005.). Parijetalno oko ima funkciju kontroliranja cirkadijskog ritma, sposobno je opaziti sjenu predatora, otpušta hormone i održava tjelesnu toplinu guštera (Lawton, 2006.). Parijetalno oko zapravo je dio endokrinog sustava i može se vrlo lako zamijeniti s pokrovnim sustavom jer se otvor parijetalnog oka nalazi na ljusci glave guštera. Oko ne može tvoriti sliku, ali zato očitava promjene svjetlosti i pomicanje objekata (predatora) (Dodt, 1973.). U guštera koljena Draco i gekona došlo je do izmjene izgleda prsnih udova, kože, rebara i pridružene muskulature kako bi prilagodili život u krošnjama drveća i ublažili ozlijede prilikom pada (Russel, 1979.). Gušteri iz koljena Draco mogu pomoću prsne muskulature pomicati *patagium*, dok se on gekonima pasivno otvara u letu (Marcellini i Keefer, 1976.; Honda i sur. 1997.; Russell i sur. 2001.; Young i sur. 2002.). Gušteri iguane, skinkovi i gekoni mogu u neprilikama odbaciti rep, a novonastali rep je manje fleksibilan, ima manje ljuske i drugačije je boje. Otkidanje repa može se odvijati između dva kralješka ili u predisponirajućoj liniji loma unutar kralješka (O'Malley, 2005.). Unatoč tome da rep kao cjelina ne pripada pokrovnom sustavu, pridodan je toj cjelini zbog mogućnosti regeneracije repa koja započinje karakterističnim stvaranjem novog epitela, nakon kojeg slijedi razvoj dubljih slojeva tkiva. Na stopalima gekona nalaze se specijalizirani prijanjajući jastučići na kojima su poredane sitne dlačice (Autumn, 2006.). Promatranjem nanostrukture stopala uočeno je kako položaj dlačica pridonosi jačanju Van der Wallsovih sila, što omogućava da gušter podupire čitavu tjelesnu težinu samo jednim stopalom (Alibardi, 2003.). Pokušaji simuliranja i istraživanja adhezivnih svojstava stopala gekona rezultirali su projektima koji uključuju: replikaciju adhezivnih polimera

proizvedenih u obliku mikrovlakana koja su otprilike iste veličine kao i dlačice gekona, replikaciju svojstava samočišćenja koja se zbivaju kada se nakupe strane čestice na vanjskoj površini među dlačicama (Majidi i sur., 2006.), te nizove karbonskih nanocjevčica prenesenih na polimersku traku (Ge i sur., 2007.). Nadalje, u vrste *Draco volans* i guštera koljena Anola, na vratu se nalazi podbradak kojeg šire pomoću hioidnog aparata i okolnih mišića. Utvrđeno je da su uzorci kimanja glavom i obojenje vrsno specifični. Osim razlikovanja vrsta guštera i spolnog dimorfizma, pomicanjem podbratka mužjaci komuniciraju sa ženkama ili drugim suparničkim mužjacima (Sigmund, 1983.). Gušteri vide UV spektar svjetla, tako se neke vrste raspoznaju prema količini reflektiranog UV svjetla na podbratku (Leal i Fleishman, 2002.). Na unutarnjoj strani bedara određenih vrsta guštera nalaze se femoralne pore koje luče voštanu supstancu u kojoj se nalaze feromoni, te na taj način obilježavaju teritorij ili privlače suprotni spol. Pore se najčešće nalaze samo u mužjaka, a ako su prisutne na ženkama onda su manjeg promjera (Pianka i Vitt, 2003.). Broj pora ovisi o vrsti i okolišnim čimbenicima koji se nalaze u prirodnom staništu guštera (Baeckens, 2015). Voštani sekret apsorbira UV svjetlo i vidljiv je vrstama koje vide ultraljubičasti spektar svjetla (Alberts, 1990.). Valja obratiti pozornost na izgled femoralnih pora. Također, može doći do stvrdnjavanja sekreta femoralnih pora, u tom slučaju takvo stanje potrebno je liječiti u obliku kupke u vodi i aplikacijom kreme koja će omekšati kožu te evakuacijom tvrdih čepova.

Među različitim vrstama guštera ustanovljeno je da su se udovi razvili u potpunosti, a u nekih je došlo do redukcije pojedinih članaka prstiju ili potpunog gubitka uda. Udovi su postavljeni lateralno i prilikom kretanja tijelo im se lateralno savija i otežava disanje. Posljedično, kreću se u kratkim naletima s dugim pauzama za disanje (Farley i Ko, 1997.). Kameleoni čine iznimku time što su im noge podstavljene pod tijelo kako bi se mogli penjati po tankim granama. S obzirom da su gušteri hladnokrvne životinje, temperatura tijela im ovisi o fizičkom kretanju i sunčanju (Bonine i Garland, 1999.). Gušteri koji nemaju noge gmižu poput zmija. Iguana, agama i basilisk mogu se kretati na dvije noge, te je u tih vrsta zamijećen rast dužih metatarzalnih kostiju i kosti prstiju. Iguane i agame zapravo hodaju na stražnjim nogama dok izvode bipedalni “ples” za vrijeme dvoboja sa suparnikom (Snyder, 1962.; Greer, 1989.). Manje vrste guštera, basilisk i *Tropidurus torquatus*, koriste se bipedalnim kretanjem kako bi savladavali terenske zapreke i na taj način čine manji broj koraka na istoj udaljenosti. (Rocha-Barbosa i sur., 2008.). Bipedalnim kretanjem, u usporedbi s četveronožnim, ne postiže se veća brzina, ali je ubrzanje značajno veće (Clemente, 2008.). Kada se gekon ili basilisk nađu u životnoj opasnosti daju se u bijeg preko površine vode a

da pritom ne umoče većinu tijela. Tu strategiju su savladali kako bi pobjegli predatorima. Prilikom kretanja kroz vodu gekoni koriste metodu mahanja s udovima, a posebna struktura stopala i mala tjelesna masa pridonosi održavanju na površini vode, zahvaljujući površinskoj napetosti vode (Nirody i sur, 2018.). U basiliska stražnje noge su duže nego li u ostalih vrsta guštera i na njima se s lateralne strane trećeg, četvrtog i petog prsta nalaze rese koje, kada se rašire na površini vode, povećavaju površinu stopala. Nezreli oblici basiliska, zbog manje tjelesne mase, mogu pretrčati veće udaljenosti preko površine vode a tijelo im je manje uronjeno u vodu (Nirody i sur, 2018.).

Kako se gušteri sve češće drže kao kućni ljubimci, od velike je važnosti shvaćanje njihovih morfololoških osobitosti i izražavanja prirodnog ponašanja kako bi veterinari mogli s lakoćom razaznati određena patološka stanja. Vezano uz to, sva spomenuta saznanja su vrlo informativna za sadašnje i buduće vlasnike egzotičnih kućnih ljubimaca.

4. ZAKLJUČAK

Kroz evolucijski razvoj gušteri su morali steći određene karakteristike pokrovnog i lokomotornog sustava kako bi osigurali opstanak. Stapanje s okolinom, fotoreceptivno registriranje sjene parijetalnim okom, lebdenje zrakom, odbacivanje repa, penjanje po vertikalnim površinama, zastrašivanje kožnim naborima, bipedarno kretanje i kretanje po vodi su razni načini kako gušteri uspijevaju izbjeći ili zastrašiti predatora. Međutim, svojstvo mimikrije, različito obojenje podbratka i kimanje glavom, te sekret femoralnih pora služi gušterima u komunikacijske svrhe. Parijetalno oko je organ koji ima višestruku funkciju održavanja cirkadijskog ritma, hormonalne regulacije i termoregulacije.

U današnje moderno doba, gušteri sve češće postaju egzotični kućni ljubimci, stoga je vrlo bitno razumijevanje njihovih prirodnih obilježja i ponašanja.

5. LITERATURA

1. ALBERTS, A. C. (1990): Chemical Properties of Femoral Gland Secretions in the Desert Iguana, *Dipsosaurus dorsalis*. J. Chem. Ecol. 16, 13-25.
2. ALBERTS, A. C., T. R. SHARP, D. I. WERNER, P. J. WELDON (1992): Seasonal variation of lipids in femoral gland secretions of male green iguanas (*Iguana iguana*). J. Chem. Ecol. 18, 703–712.
3. ALIBARDI, L. (2003): Ultrastructural autoradiographic and immunocytochemical analysis of setae formation and keratinization in the digital pads of the gecko *Hemidactylus turcicus* (Gekkonidae, Reptilia). Tiss. Cell. 35, 288–296.
4. AUTUMN, K., Y. A. LIANG, S. T. HSIEH, W. ZESCH, W. P. CHAN, T. W. KENNY, R. FEARING, R. J. FULL (2000): Adhesive force of a single gecko foot-hair. Nature. 405, 681–685.
5. AUTUMN, K. (2006): How gecko toes stick-The powerful, fantastic adhesive used by geckos is made of nanoscale hairs that engage tiny forces, inspiring envy among human imitators. American Scien. 94, 124–132.
6. AUTUMN, K., A. DITTMORE, D. SANTOS, M. SPENKO, M. CUTKOSKY (2006). Frictional adhesion: a new angle on gecko attachment. J. Exp. Biol. 209, 3569–3579.
7. BAECKENS, S. (2015): Chemical signalling in lizards: an interspecific comparison of femoral pore numbers in Lacertidae. Bio. J. Linn. Soc. 144 (1), 44–57.
8. BADGER, D.P. (2006): Reptiles. Voyageur Press, p 100.
9. BARR, J. I., R. SOMAWEERA, S. S. GODFREY, M. G. GARDNER, P. W. BATEMAN (2020): When one tail isn't enough: abnormal caudal regeneration in lepidosaurs and its potential ecological impacts. Biol. Rev. 95 (5), 1479-1496.
10. BONINE, K. E., T. J. GARLAND (1999): Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on a high-speed treadmill, correlates with hindlimb length. J. Zool. 248, 255–265.
11. BOYER, J. F. F., L. SWIERK (2017): Rapid body color brightening is associated with exposure to a stressor in an *Anolis* lizard. Can. J. Zool. 95 (3), 213–219.
12. CLEMENTE, C. J., P. C. WITHERS, G. THOMPSON, D. LLOYD (2008): Why go bipedal? Locomotion and morphology in Australian agamid lizards. J. Exp. Biol. 211, 2058-2065.

13. CLEMENTE, C., N. C. WU (2018): Body and tail-assisted pitch control facilitates bipedal locomotion in Australian agamid lizards. *J. Roy. Soc. Interface.* 15 (146): 20180276.
14. DODT, E. (1973): The Parietal Eye (Pineal and Parietal Organs) of Lower Vertebrates. *Visual Centers in the Brain. Handbook of Sensory Physiology.* 7 / 3 / 3 B. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 113–140.
15. EAKIN, R. M. (1973): *The Third Eye.* Berkeley: University of California Press.
16. EMBERTS, Z., I. ESCALANTE, P. W. BATEMAN (2019): The ecology and evolution of autotomy. *Biol. Rev.* 94 (6), 1881-1896.
17. FARLEY, C. T., T. C. KO (1997): Mechanics of locomotion in lizards. *J. Exp. Biol.* 200, 2177-2188.
18. GE, L., S. SETHI, L. CI, M. A. PULICKEL, A. DHINOJWALA (2007): Carbon nanotube-based synthetic gecko tapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, pp. 10792–10795.
19. GREER, A. E (1989): The biology and evolution of Australian lizards. *Nature*, pp 163-165.
20. HONDA, M., T. HIKIDA, K. ARAYA, H. OTA, J. NABJITABHATA, Y. HOI-SEN. (1997): *Cosymbotus craspedotus* (Frisly Gecko) and *Cosymbotus platyurus* (Flat-tailed Gecko), Gliding behavior. *Herp. Rev.* 28, 42-3.
21. HSIEH, S. T., G. V. LAUDER (2004): Running on water: Three-dimensional force generation by basilisk lizards. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 101 (48), 16784-16788.
22. JENSSEN, T. A., J. D. CONGDON, R. U. FISCHER, R. ESTES (1995): Morphological characteristics of the lizard *Anolis carolinensis* from South Carolina. *Herpetol.* 51 (4), 401-411.
23. LAWTON, P. C. M. (2006): *Reptile Medicine and Surgery (Second Edition)*, pp. 323-342.
24. LEAL, M., L. FLEISHMAN (2002): Evidence for habitat partitioning based on adaptation to environmental light in a pair of sympatric lizard species. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 269 (1489), 351-359.
25. LIU, K., J. DU, J. WU, L. JIANG (2012): Superhydrophobic gecko feet with high adhesive forces towards water and their bio-inspired materials. *Nanoscale.* 3, 768-772.
26. LOSOS, J. B. (2011): *Lizards in an Evolutionary Tree: Ecology and Adaptive Radiation of Anoles.* University of California Press.
27. LOSOS, J. (2014). *Green Anole Color Morphs.* *Anole Annals.*

28. MACEDONIA, J. M., A. C. ECHTERNACHT, J. W. WALGUARNERY (2003): Color Variation, Habitat Light, and Background Contrast in *Anolis carolinensis* along a Geographical Transect in Florida. *J. Herpetol.* 37 (3): 467–478.
29. MAJIDI, C., R. E. GROFF, Y. MAENO, B. SCHUBERT, S. BAEK, B. BUSH, R. MABOUDIAN, N. GRAVISH, M. WILKINSON, K. AUTUMN, R. S. FEARING (2006): High friction from a stiff polymer using micro-fiber arrays. *Phys. Rev. Letters.* 97 (7): 076103.
30. MARCELLINI, D. L., T. E. KEEFER (1976): Analysis of the gliding behavior of *Ptychozoon lionatum* (Reptilia: Gekkonidae), *Herpetol.* 32, 362-366.
31. MARSHALL, K., K. E. PHILPOT, M. STEVENS (2016): Microhabitat choice in island lizards enhances camouflage against avian predators. *Sci. Rep.* 6, 19815.
32. MCGUIRE, J. A., R. DUDLEY (2011): The biology of gliding in flying lizards (genus *Draco*) and their fossil and extant analogs. *Integr. Comp. Biol.* 51 (6), 983–990.
33. MCNEILL, A. R. (2012): Locomotion of reptiles. *Herpetol. Bulletin.* 121, 1-5.
34. NIRODY, J. A., J. JINN, T. LIBBY, T. J. LEE, A. JUSUFI, L. DAVID, R. J. FULL (2018): Geckos Race Across the Water's Surface Using Multiple Mechanisms. *Cur. Biol.*, 28. (24), 4046-4051.
35. O'MALLEY, B. (2005) Lizards. In: *Clinical Anatomy and Physiology of Exotic Species.* Saunders-Elsevier, St. Louis, Montana, USA, p 64.
36. PARKER, S. E., L. D. MCBRAYER (2016): The effects of multiple obstacles on the locomotor behavior and performance of a terrestrial lizard. *J. Exp. Biol.* 219, 1004-1013.
37. PIANKA, E. R. (1969): Habitat Specificity, Speciation, and Species Density in Australian Desert Lizards. *Ecol.* 59 (3)
38. PIANKA, E. R., (1986): *Ecology and Natural History of Desert Lizards.* Princeton University Press, Princeton, p 208.
39. PIANKA, E. R., L. J. VITT (2003): *Lizards: Windows to the evolution of diversity.* University of California Press.
40. RAND, A. S., R. ANDREWS (1975): Adult color dimorphism and juvenile pattern in *Anolis cuvieri*. *J. Herpetol.* 9 (2), 257–260.
41. ROCHA-BARBOSA, O., M. F. LOGUERCIO, A. L. VELLOSO, A. C. BONATES (2008): Bipedal locomotion in *Tropidurus torquatus* (Wied, 1820) and *Liolaemus lutzae* (Mertens, 1938) *Braz J Biol.* 68 (3), 649-655.

42. RUSSELL, A. P. (1979): The origin of parachuting locomotion in gekkonid lizards (Reptilia: Gekkonidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 64 (3), 233-249.
43. RUSSELL, A. P., L. D. DIJKSTRA, G. L. POWELL (2001): Structural characteristics of the *patagium* of *Ptychozoon kuhli* (Reptilia: Gekkonidae) in relation to parachuting locomotion, *J. Morph.* 247, 252-263.
44. SIGMUND, W. R. (1983): Female Preference for *Anolis carolinensis* Males as a Function of Dewlap Color and Background Coloration. *J. Herpetol.* 17 (2), 137–143.
45. SNYDER, R. C. (1962): Adaptations for bipedal locomotion of lizards. *Am. Zool.* 2, 191-203.
46. TAYLOR, J. D., M. E. HADLEY (1970): Chromatophores and Color Change in the Lizard, *Anolis carolinensis*. *Z. Zellforsch. Mikrosk. Anat.* 104 (2), 282–294.
47. TEYSSIER, J., S. SAENKO, D. VAN DER MAREL (2005): Photonic crystals cause active colour change in chameleons. *Nat Commun.* 6, 6368.
48. VITT, J., J. P. CALDWELL (2014): *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Fourth edition, Elsevier.
49. WITHERS, P., J. O'SHEA (1993): Morphology and Physiology of the Squamata. In C. J. Glasby, G. J. B. Ross, & P. L. Beesley (Eds.), *Fauna of Australia: Vol. 2 Amphibia and Reptilia*, 172-196.
50. YOUNG, B. A., C. E. LEE, K. M. DALEY (2002) On a flap and a foot: aerial locomotion in the 'flying' gecko, *Ptychozoon kuhli*, *J. Herpetol.* 36, 412-418.

6. SAŽETAK

Morfološke specifičnosti pokrovnog i lokomotornog sustava u guštera

Tijekom evolucije, gušteri su razvijali razna svojstva pokrovnog i lokomotornog sustava kako bi osigurali svoju egzistenciju. Specifična građa kože omogućava mimikriju guštera, i ovisno o prilici, može se koristiti kao kamuflaža od predatora ili kao način komunikacije s drugim gušterima suprotnog spola ili suparnicima. Parijetalno oko služi kao fotoreceptivni organ kojim se regulira otpuštanje hormona i tjelesna temperatura. Određene vrste su razvile posebne kožne membrane pomoću kojih mogu lebdjeti zrakom. Gušteri imaju sposobnost odbacivanja repa, te tom tehnikom uspješno zavaravaju predatora da se fokusira na odbačeni rep, dok pritom koriste priliku za bijeg. Nakon odbacivanja repa, gušterima izraste novi rep. Zahvaljujući prijanjajućim jastučićima, gekoni se mogu penjati po glatkim i vertikalnim površinama. Neki gušteri posjeduju podbradak, specifično obojen za pojedinu vrstu guštera, te osim što definira spolni dimorfizam u nekih vrsta, služi kao organ za komunikaciju. Femoralne pore su jedinstvene žlijezde koje se mogu naći u nekih vrsta guštera, iz kojih se oslobađaju voštani sekreti s feromonima. Gotovo svi gušteri imaju lateralno podstavljene noge, a pojedine vrste su razvile posebne načine kretanja poput hodanja na dvije noge i trčanja po površini vode. Pomoću tih mehanizama uspijevaju pobjeći predatorima. Proučavajući ova specifična svojstva, uvidjela se mogućnost primjene istih u modernih tehnologija poput robotike i medicine.

Ključne riječi: gušter, morfologija, pokrovni sustav, lokomotorni sustav

7. SUMMARY

Morphological specifications of the integumentary and locomotor system in lizards

During evolution, lizards developed various properties of the integumentary and locomotor system to ensure their existence. The specific structure of the skin allows mimicry of lizards, and depending on the occasion, it can be used as a camouflage from predators or as a way of communicating with other lizards of the opposite sex or rivals. The parietal eye serves as a photoreceptive organ that regulates hormone release and body temperature. Certain species have developed special skin membranes by which they can glide through the air. Lizards have the ability to reject the tail, and with this technique they successfully trick the predator into focusing on the rejected tail, while using the opportunity to escape. After discarding the tail, lizards can regenerate new tail. Thanks to the sticky pads, geckos can climb on a smooth and vertical surfaces. Some lizards possess a dewlap, specifically colored within a particular species of lizard, and in addition to defining sexual dimorphism in some species, serves as a communication organ. Femoral pores are unique glands that can be found in some species of lizards, from which are released waxy secretions along with pheromones. Almost all lizards have laterally placed legs, and some species have developed special ways of moving, such as walking on two legs and running on the surface of water. Using these mechanisms, they manage to escape predators. Studying these specific properties, the possibility of their application in modern technologies, such as robotics, medicine, was realized.

Keywords: lizard, morphology, integumentary system, locomotor system

8. ŽIVOTOPIS

Rođena sam 21.3.1989. u Zagrebu. Srednju Veterinarsku školu završavam 2008., a iste godine upisujem Veterinarski fakultet. Potkraj studija volontirala sam na Klinici za zarazne bolesti na Veterinarskom fakultetu. Uz studij obavljala sam studentske poslove za tvrtke Müller, Hidroing d.o.o., City express, Modernu galeriju i DDL Zagreb.