

Hobotnica: etološki fenomen mora

Kovačević, Lina

Undergraduate thesis / Završni rad

2023

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:044382>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-10-21**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Lina Kovačević

Hobotnica: etološki fenomen mora

Završni rad

Zagreb, 2023.

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Lina Kovačević

**The octopus: an ethological marine
phenomenon**

Bachelor thesis

Zagreb, 2023.

Ovaj završni rad je izrađen u sklopu studijskog programa Znanosti o okolišu na Zoologijskom zavodu Biološkog odsjeka Prirodoslovno-matematičkog fakulteta u Zagrebu, pod mentorstvom prof. dr. sc. Marie Špoljar.

TEMELJNA DOKUMENTACIJSKA KARTICA

Sveučilište u Zagrebu
Prirodoslovno-matematički fakultet
Biološki odsjek

Završni rad

Hobotnica: etološki fenomen mora

Lina Kovačević

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Hrvatska

Gubitkom vanjske i unutrašnje ljuštore zbog selekcijskog pritiska koštunjača u mezozoiku, u hobotnica (*Octobranchia*) se razvio niz adaptacija na marinski okoliš. Cilj ovog rada je opisati anatomsko-fiziološke i bihevioralne prilagodbe koje ujedinjuje rad visoko cefaliziranog živčanog sustava. Od predatora hobotnice se brane izbacivanjem tinte, aposematičkom obojanošću i mimikrijom. Koordiniraju vizualni, živčani i pokrovni sustav kako bi imitirale okoliš ili drugi organizam promjenom obojanosti i teksture kože. U lovu koriste nekoliko tehnika služeći se razvijenim vizualnim osjetilima i kemosenzornim prijanjaljkama lociranim na pokretljivim krakova. Ženke se pare jednom u životu s više muških partnera kako bi osigurale genetski kvalitetno potomstvo o kojem se brine. Roditeljske jedinice umiru nedugo nakon što se izlegnu mlade hobotnice. U svom kratkom životnom ciklusu razvijaju inteligenciju i kognitivne sposobnosti kojima se izdvajaju od ostalih beskralježnjaka. Daljnjim istraživanjem prilagodbi hobotnice u promjenjivim okolišnim uvjetima, stvorit će se šira slika o evoluciji adaptacija i važnosti hobotnica u marinskim ekosustavima.

Ključne riječi: obrana, lov, razmnožavanje, inteligencija, ekologija
(... stranica, 7 slika, 0 tablica, 34 literaturnih navoda, jezik izvornika: hrvatski)
Rad je pohranjen u Središnjoj biološkoj knjižnici

Mentor: prof. dr. sc. Maria Špoljar

BASIC DOCUMENTATION CARD

University of Zagreb
Faculty of Science
Department of Biology

Bachelor thesis

The octopus: an ethological marine phenomenon

Lina Kovačević

Rooseveltov trg 6, 10000 Zagreb, Croatia

With the loss of the external and internal shell, octopus (Octobranchia) developed a series of adaptations to the selection pressure of teleosts in the Mesozoic. This survey aims to point out the anatomical and behavioral adaptations united by the work of the highly cephalized nervous system. Defense mechanisms include ejecting ink, aposematic coloration, and mimicry. They coordinate the visual, nervous, and integumentary systems to imitate the environment or another organism by changing the coloration and texture of the skin. Several hunting techniques combine developed visual senses and chemosensory suckers located on octopus' mobile arms. Females mate once in their lifetime with several male partners to ensure genetically quality offspring she cares for. The parents die soon after their offspring hatches. In their short life cycle, they develop intelligence and cognitive abilities that set them apart from other invertebrates. Further research into octopus' adaptations to changing environmental conditions will create a broader insight into the evolution of adaptations and the importance of octopuses in marine ecosystems.

Keywords: defense, hunting, reproduction, intelligence, ecology
(... pages, 7 figures, 0 tables, 34 references, original in: Croatian)
Thesis is deposited in Central Biological Library.

Mentor: Prof. Maria Špoljar, PhD

Sadržaj

1. Uvod.....	1
1.1 Evolucija glavonožaca.....	2
1.2 Vanjska građa hobotnice	3
1.3 Ekologija hobotnica.....	4
2. Etologija hobotnica	5
2.1 Obrana od predatora	5
2.2 Predacija osmišljenim lovom	8
2.2.1 Tehnike lova	8
2.3 Razmnožavanje	11
2.3.1 Reproductivne strategije i kopulacija	11
2.3.2 Utjecaj okolišnih uvjeta na razmnožavanje	13
2.3.3 Briga za potomstvo	13
2.4 Inteligencija.....	15
2.4.1 Korištenje alata i rješavanje zadataka.....	15
2.4.2 Percepcija okoliša i samosvijest	18
2.4.3 Socijalno ponašanje	20
3. Zaključak.....	22
4. Literatura.....	23
5. Životopis	27

1. Uvod

Hobotnice, pripadaju koljenu Mollusca (lat. *mollis* - mekan) razredu Cephalopoda (glavonošci), podrazredu Coleoidea (Dibranchiata - dvoškržnjaci), redu Octobranchia (osmerokračnjaci). To su kozmopolitski rasprostranjeni marinski organizmi koji žive na svim morskim dubinama, a najčešće obitavaju u zoni mezopelagijala (200 – 1000 m) i batipelagijala (1000 – 4000 m). Tijelo im je okruglastog oblika bez ljuštore čija veličina varira od 2,5 cm do 4,3 m. Najmanju vrstu *Octopus wolfi* (Wülker, 1910) nalazimo u plitkim vodama Indonezije, a najveću vrstu hobotnice *Enteroctopus dofleini* (Wülker, 1910) u zoni batipelagijala Tihog oceana. Poznate vrste hobotnica koje žive u Jadranskom moru su *O. macropus* (Risso, 1826), *O. salutii* (Vérany, 1839) i *O. vulgaris* (Cuvier, 1797). Posljednja spomenuta vrsta se često proučava u laboratorijima i *in situ* istraživanjima zbog boljeg razumijevanja složene anatomije i fiziologije, inteligencije i ponašanja hobotnica.

Osim u glavonožaca, složene oblike ponašanja nalazimo i kod drugih skupina beskralježnjaka poput Arthropoda (člankonošci) gdje se najviše ističu socijalna ponašanja kukaca (Insecta). Kod Hymenoptera (opnokrilci), razvijena je hijerarhija i podjela rada (radilice, vojnici, matica) u kolonijalnim zajednicama porodice Formicidae (mravi), te podreda Apocrita kojima pripadaju pčele i ose.

Glavonošci su organizmi koji su dominirali morima tijekom paleozoika i mezozoika sve do pojave koštunjača. Dijeljenjem ekološke niše posljedično dolazi do izrazite kompeticije između dvaju koljena sličnog ponašanja što objašnjava Packardova teorija (Packard 2008). Prema navedenom, između glavonožaca i koštunjača postoje velike sličnosti temeljem adaptivne radijacije strukturno različitih lokomotornih i hidrostatskih sustava. Konvergentnom evolucijom dolazi do povećanja tijela koštunjača i glavonožaca koji pomoću razvijenih mišića postaju pokretniji kako bi uspješno prešli u veće dubine u potrazi za hranom. Prilagodбом na veći tlak dolazi do redukcije ljuštore glavonožaca, što omogućava povećanu pokretljivost te ponovno osvajanje plićih područja gdje do izražaja dolazi kompeticija s koštunjačama. Jednu od najbitnijih prilagodbi glavonožaca na kompeticiju i predaciju predstavlja razvoj kompleksno građenih očiju, sličnih onima u kralježnjaka. Osim u boljem uočavanju plijena, velike oči također im služe i za bolju preglednost

na većim morskim dubinama. Prateći razvoj složenih očiju, javlja se formiranje složenog živčanog sustava i mozga čime se omogućuje razvoj kognitivnih sposobnosti i pojava složenih ponašanja, koja se prema kompleksnosti mogu uspoređivati sa kralježnjacima.

Zbog selekcijskog pritiska i gubitka vanjske i unutrašnje ljuštore, rod *Octopus* morao je razviti anatomske značajke poput iznimno razvijenog živčanog sustava i kompleksno građenih očiju, ponašanja tijekom lova i obrane te razmnožavanja kako bi preživio kompeticiju i predaciju morskog okoliša. Cilj je ovog rada predstaviti i istražiti anatomske-fiziološke prilagodbe i etologiju glavonožaca koji slove kao najinteligentniji beskralježnjaci na Zemlji.

1.1 Evolucija glavonožaca

Pretpostavlja se da su bilateralno simetrični pramekušci sa slabo diferenciranom glavom živjeli prije naglog razvoja bioraznolikosti koju nazivamo kambrijskom eksplozijom života, u razdoblju ediakarija prije 653 milijuna do 534 milijuna godina (Wanninger i Wollesen 2019). Glavne značajke hipotetskog bilateralno simetričnog pramekušca, koje su mu omogućile preživljavanje na bentoskom supstratu, bile su zaštitna vanjska ljušturica od kalcijevog karbonata i ventralno položeno stopalo koje možemo naći u recentnih mekušaca. Rana evolucija hipotetskog pretka omogućila je razvoj skupine Aplacophora (bezljušturaši) koju obilježavaju sitni i izduljeni morski organizmi s iglicama aragonita u epidermi. Zatim dolazi do razvoja skupine Polyplacophora (mnogoljušturaši), za koju se smatra da se prvi put javlja u ordoviciju. Tu skupinu predstavljaju isključivo marinski organizmi s ljušturicom od 8 pločica ili valvi. Prije 530 milijuna godina pojavljuje se skupina Monoplacophora (jednoljušturaši), kojoj pripadaju životinje s jednom simetričnom ljušturicom varijabilnog oblika. Smatraju se najmnogobrojnijom skupinom mekušaca kambrija. Iz jednoljušturaša jednom razvojnom linijom razvijaju se razredi Scaphopoda (kopnonošci) i Bivalvia (školjkaši), a drugom linijom razredi Gastropoda (puževi) i Cephalopoda (glavonošci) (Habdija i sur. 2011).

Opća značajka evolucije glavonožaca je reorijentacija glavne osi hipotetskog pretka. Produljenjem trbušno-leđne osi u odnosu na anteriorno-posteriornu os, trbušna strana glavonožaca postaje njihovom prednjom stranom, a stopalo se transformira u lijevak i krakove (Habdija i sur. 2011).

Iz jednoljušturaša su se razvile četiri skupine glavonožaca, od kojih su danas živući Nautiloidea i Coleoidea, a izumrli su Ammonoidea i Belemnoida. Od predaka belemnoida evoluirao podrazred Coleoidea ili Dibranchiata (dvoškržnjaci) od kojih su se razvili rodovi recentnih glavonožaca; *Spirula*, *Loligo*, *Sepia* i *Octopus*. Rod *Octopus* dio je razvojne linije na čijem se početku odvojio i rod *Argonauta*. Oba roda pripadaju redu osmerokračnjaci (Octobranchia) kojeg obilježava, za razliku od drugih skupina glavonožaca, izostanak unutrašnje i vanjske ljuštore odbačene prije 140 milijuna godina. Iznimku predstavljaju ženke roda *Argonauta* koje izlučuju tanku vanjsku ljušturu od kalcijeva karbonata. Ne može se definirati kao analogna jer, iako nisu istog postanka, nema jednaku funkciju kao vanjska ljuštura evolucijski starijih glavonožaca. Umjesto zaštite, služi im isključivo za čuvanje jajašaca (Habdija i sur. 2011).

1.2 Vanjska građa hobotnice

Mekano tijelo hobotnice sastoji se od tri glavne regije; glave, vrata i trupa. U regiji glave najviše se ističu velike složene oči i jake čeljusti građene od proteina i hitina. Vanjsku građu hobotnice definira stopalo s dorzalnom i ventralnom transformacijom. S dorzalne strane stopalo je preobraženo u osam krakova jednake duljine s prijanjaljkama u regiji glave. S ventralne strane, u regiji vrata koja spaja glavu i trup, stopalo je transformirano u lijevak ili infidibulum koji se nalazi na ulazu u plaštanu šupljinu (Habdija i sur. 2011).

Prema vanjskoj građi tijela, hobotnice su podijeljene u dva podrazreda: Incirrina, kojem pripada većina vrsta, i Cirrina. Pripadnici podrazreda Incirrina pelagičko-bentonske su hobotnice tipičnog oblika tijela. Dubokomorske vrste podrazreda Cirrina na glavi imaju bilateralno simetrične peraje s unutrašnjom potporom. Na svakoj prijanjaljci kraka nalazi jedan par nastavaka ili cirra (Lindgren i sur. 2012). Najpoznatiji predstavnik ovog podrazreda je vrsta *Opisthoteuthis californiana* (Berry, 1949) koja živi u sjevernim predjelima Tihog oceana. Njeni krakovi spojeni zvonolikom plivajućom opnom, a zbog svog malenog tijela dobila je nadimak *adorabilis*.

Konvergentnom evolucijom s koštunjačama došlo je do razvoja anatomskih značajka lokomotornih i hidrostatskih sustava hobotnica zahvaljujući kojima se fluidno kreću u svim smjerovima. Osim gubitka ljuštore, zbog čega se svrstavaju u endokohlearne glavonošce, razvijaju

se i snažni plaštani i prstenasti mišići pomoću kojih se kreću retroaktivno. Stezanjem plaštanih mišića voda se istiskuje iz plaštane šupljine kroz lijevak usmjeren suprotno od smjera kretanja. Ovakvo istiskivanje vode omogućuje bolju oksigenaciju jednog para škrga ili ktenidija (Habdija i sur. 2011). Stezanjem mišića također se kontrolira i interni pritisak vode u krakovima bogatim receptorima koje koriste u lovu i snalaženju u prostoru.

Osim retroaktivnog kretanja, zabilježeni su i pokreti nalik bipedalizmu u bentičke vrste *Amphioctopus marginatus* (Taki, 1964). Većinu krakova drži priljubljeno uz tijelo, dok s dva ili ponekad više krakova “korača” po dnu tropskog dijela zapadnog Pacifika.

1.3 Ekologija hobotnica

Najveći utjecaj na populaciju hobotnica imaju prirodni predatori poput jegulja, morskih pasa, dupina i tuljana. Prvenstveno se smatraju nokturalnim životinjama, no rezultati istraživanja unazad četrdeset godina pokazuju još neobjašnjenu varijabilnost aktivnosti. Primjerice, *O. vulgaris* u dva navrata opisana je kao primarno krepuskularna (aktivna tijekom razdoblja sumraka) i kao primarno diurnalna vrsta. Pretpostavlja se kako na promjenjivost aktivnosti utječu faktori poput prisutnosti partnera te zastupljenosti predatora. Studijom ponašanja vrste *Octopus bimaculatus* (Verrill, 1883) utvrđeno je kako mijenja svoje stanište svaka dva dana. Češća promjena staništa u odnosu na prošlo stoljeće može se objasniti drugačijim sastavom plijena ili učestalijom predacijom na hobotnice (Kaulalani Hofmeister, 2015). Antropogeni utjecaj još nije u potpunosti proučen te se za njegovo bolje razumijevanje ističe važnost proučavanja na razini ekosustava.

2. Etologija hobotnica

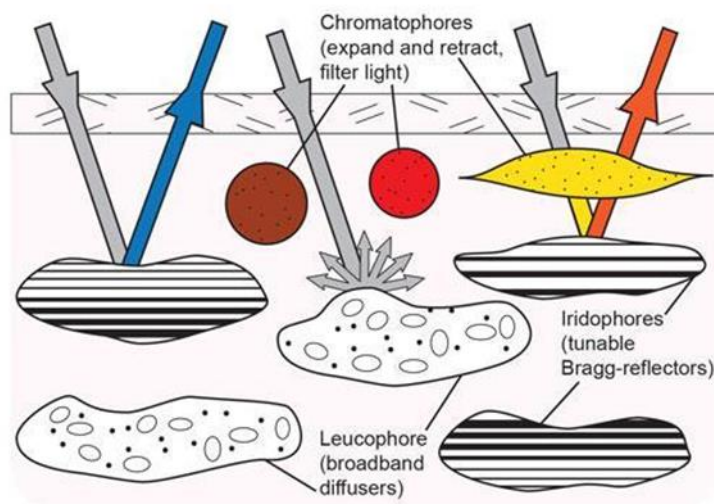
2.1 Obrana od predatora

Hobotnica se od predatora brani na nekoliko načina među kojima se izdvajaju uporaba tintovnih vrećica, mimikrija te aposematička obojenost. Preobražena rektalna žlijezda ili tintovna vrećica izlučuje tekućinu punu melanina koja se raspršuje u okolnu vodu naglim izbacivanjem kroz lijevak. Iritirajućom tintom nastoji dezorijentirati predatora. Primjerice, u riba je zabilježen anestetički učinak tinte na kemoreceptore (Habdija i sur. 2011).

Najsloženija obrana hobotnice je mimikrija. Koordinacijom vizualnog, žičanog i pokrovnog sustava, mijenja teksturu i obojanost kože kako bi imitirala modelni organizam ili abiotičku okolišnu komponentu. 500 milijuna neurona, bez mijelinske ovojnice, raspoređeno je u tri međusobno povezane specijalizirane cjeline: središnji mozak, optičke režnjeve te semiautonomne krakove koji sadrže 350 milijuna neurona (Yan Wang i Ragsdale 2019). Središnjem mozgu, koji je nastao spajanjem cerebralnih, pleuralnih, pedalnih i visceralnih ganglija, skraćivanjem komisura, zaštitu pruža hrskavična kapsula (Habdija i sur. 2011). Sastoji od četrdeset režnjeva građenih od neuropila koji se još dodatno mogu podijeliti na manje naborane režnjeve. Smanjenjem površine između neuropila omogućena je visoka usklađenost živčanog sustava (Šrepfler 2022). Mozak se omata poput prstena oko ždrijela čime se dijeli na gornju i donju regiju. Medijalno bazalni režanj kontrolira disanje, plivanje te pokrete plašta i lijevka, a lateralni bazalni režanj mobilnost kromatofora i papila (Yan Wang i Ragsdale 2019).

Pokrovni sustav hobotnice čini jednoslojna epiderma sa sluznim žlijezdama i osjetnim stanicama ispod koje se nalazi hipoderma bogata kolagenom i stanicama kromatoforima, iridocitima, leukoforima i fotoforima (Slika 1). Kromatofori su pigmentne stanice raspoređene po cijelom tijelu hobotnice. Sadrže plosnate pigmentne vrećice čija pigmentna zrnca produciraju crveno, narančasto, žuto, smeđe, crno ili plavo obojenje. Naborana plasma membrana kromatofora omogućuje efikasnije kontrahiranje i širenje pigmentnih vrećica radom brojnih radijalnih mišića pod direktnim nadzorom živčanog i endokrinog sustava. Drugim riječima, širenjem pigmentnih vrećica hobotnica postaje uočljivija, dok se njihovim kontrahiranjem smanjuje njena vidljivost (Habdija i sur. 2011).

Ispod kromatofora nalaze se iridociti. To su elipsoidne stanice čija naborana stanična membrana reflektira svjetlost različitih valnih duljina stvarajući crveni, plavi, ružičasti, zeleni, žuti, srebrni ili zlatni efekt preljeva ili sjaja. Svjetlost svih valnih duljina reflektiraju stanice leukofori (Habdija i sur. 2011).

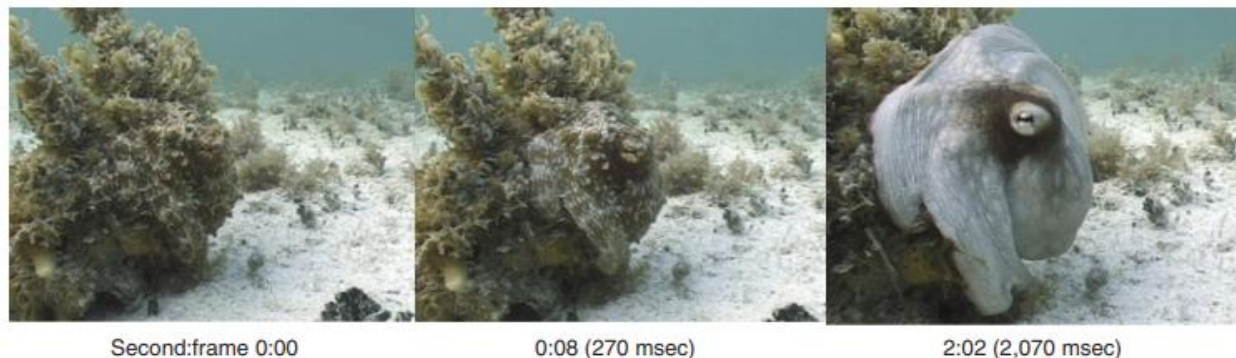


Slika 1. Shematski prikaz epiderme (označena dvostrukim kosim crticama) i hipoderme s kromatoforima te reflektirajućim iridocitima i leukoforima. (Izvor: Chemistry World 2015)

Pod utjecajem živčanog sustava, tekstura kože mijenja se radom dviju različitih grupa mišića. Antagonistička aktivnost mišića erektora i mišića retraktora očituje se promjenom izbočenosti posebnih epitelnih formacija papila. Potaknuti vizualnim podražajem, živčani signali dolaze do mišića erektora koji povećavaju hidrostatski tlak precizno izdižući papile radi promjene teksture. Suprotno, hidrostatski se tlak smanjuje aktivacijom mišića retraktora čime se zaglađuje koža hobotnice (Anadón 2019).

U širokoj lepezi modelnih organizama nalaze se alge, beskralježnjaci poput spužvi, koralja, i mnogočestinaša te kralježnjaci poput riba ili čak vodenih gmazova. Osim oponašanja organizama, promjenom obojanosti i teksture kože vješto se uklapaju i u bentičku podlogu, tj. formacije stijena i pjeskovita dna. Veliku brzinu kamuflaže vrste *O. vulgaris* postupno je dokumentirao Hanlon (2007) pri zaronu u Atlantski ocean u području Kajmanskih otoka (Slika 2). Uočivši moguću prijetnju, jedinka mijenja obojanost i teksturu svoje kože unutar 270 milisekundi od stanja potpune imitacije epifita do prijelaznog stanja prikazanog na srednjoj slici.

Kamuflaža zatim napreduje do stanja potpune vidljivosti uz formaciju tamnog kruga u očnom području. Za ukupnu transformaciju morfologije prikazane u tri koraka bile su potrebne približno dvije sekunde ili preciznije 2070 milisekundi (Hanlon 2007).



Slika 2. Mimikrija vrste *O. vulgaris* kao obrambeni mehanizam unutar dvije sekunde.

(Izvor: Hanlon 2007)

Za primjer aposematičke obojanosti hobotnica odabrana je bentička vrsta *Hapalochlaena lunulata* (Quoy & Gaimard, 1832). Ova hobotnica obitava u indonezijskom području Tihog oceana gdje se najčešće skriva metodom mimikrije. Njeno tijelo veličine 10 cm obilježava šezdesetak plavih krugova punih iridocita. Općenito, valna duljina plavo-zelene svjetlosti najbolje prodire u dubinu mora. Jačina refleksije dodatno se pojačava širenjem i sužavanjem kromatofra kako bi se stvorio veći kontrast. Ukoliko je uznemirena, *H. lunulata* na ovaj način postaje uočljivija predatorima poput riba i morskih sisavaca kojima signalizira svoju toksičnost (Mäthger i sur. 2012). Prilikom ugriza, iz slinskih žlijezdi ispušta tetrodotoksin koji pripada skupini najjačih prirodnih otrova. Nastaje metaboličkom aktivnosti endocelularnih simbiotskih bakterija *Bacillus* sp. i *Pseudomonas* sp. Ovaj neurotoksični spoj izaziva paralizu i zatajenje srca, a zbog nedostatka protuotrova i smrtni ishod (Lago i sur. 2015).

2.2 Predacija osmišljenim lovom

Hobotnice su bentoski lovci, većinom aktivni noću. Iznimku čini vrsta *Abdopus aculeatus* (d'Orbigny, 1834), koja za vrijeme oseke kratkoročno vrebava na obalama zaljeva koraljnih grebena sjeverne Australije. Naime, tri tipa sluznih žlijezda epiderme pružaju zaštitu od isušivanja u vrijeme oseke te obranu od raznih mikroba, ostalih patogena i parazita. Na dijelovima epiderme na kojima nema sluznih žlijezdi nalaze se brojne pore preko kojih se odvija respiracija. Tako se smanjenim unosom kisika kroz pore areal predacije proširuje na kopno, što ju čini jedinstvenom među glavonošcima (Abed Elrheem 2023).

Najčešće se hrane rakovima (Crustacea) i drugim mekušcima. Nakon ulova plijena prijanjaljkama, pridižu ga ustima sa snažnim čeljustima te ga dodatno imobiliziraju toksičnim sadržajem stražnjih slinskih žlijezdi (Habdija i sur. 2011). Poznati su generalističko-oportunistički predatori, a u nekih vrsta zabilježena je i specijalizacija izbora plijena prema staništu i preferenciji. Na izbor plijena utječu veličina i zrelost hobotnice, okolišni čimbenici poput dubine mora i vrste staništa te raznolika uporaba tehnika lova (Leite i sur. 2009).

2.2.1 Tehnike lova

Hobotnice se pri lovu prvenstveno služe razvijenim vizualnim osjetilima i kemosenzitivnim prijanjaljkama na krakovima za čije je pokretanje odgovoran anteriorni bazalni režanj srednjeg mozga (Yan Wang i Ragsdale 2019). Složene oči s lećom funkcionalno se uspoređuju s očima kralježnjaka. Svjetlost najprije prolazi rožnicom ili epidermalnim pokrovom oka. Zjenica okružena šarenicom se kontrahira ovisno o količini dolazeće svjetlosti. U mračnim sredinama bit će okruglog oblika, dok će u prisutnosti veće količine svjetlosti biti uska i horizontalne orijentacije, odgovarajući dijelu mrežnice s najgušće smještenim rbdomskim fotoreceptorima (Hanke i Kelber 2020). Vizualna se informacija s fotoreceptora raspoređenih u tri sloja prenosi vidnim živcima do vidnih režnjeva gdje se slika reinvertira (Yan Wang i Ragsdale 2019). Sadržaj vizualne informacije uključuje horizontalne i vertikalne pokrete objekta u fokusu čiju obojenost ne mogu percipirati zbog posjedovanja samo jednog vidnog pigmenta (Habdija i sur. 2011).

Vestibularni i optički kontrolni sustavi hobotnice usko su povezani. Visoka kontrola zjenice podržava njen horizontalni oblik, dok ekstraokularni mišići, inervirani sa sedam očnih živaca, oko pomiču u svim smjerovima “nalik pokretima kamere”. Signalni putovi vestibularnog i optičkog sustava spajaju se na parne statociste. Okruženi trepetiljkavim mehanoreceptorima i središnjim statolitom, statocisti pomoću ekstraokularnih neurona pružaju informaciju o pravocrtnoj i kutnoj akceleraciji hobotnice (Yan Wang i Ragsdale 2019).

Bidel i suradnici (2022) promatrali su odnos motorike krakova i izbora plijena *ex situ* na vrsti *Octopus bimaculoides* (Pickford & McConnaughey, 1949). U podždrijelnoj regiji središnjeg mozga nalaze se lokomotorni centri koji se prema funkciji dijele na prednji i stražnji dio koji je zadužen za kontroliranje funkcije plašta i utrobe (Maselli i sur. 2020). Mišići krakova obavijaju aksijalno živčano vlakno, tj. nervni kompleks koji se produžuje iz podždrijelne regije. Na temelju spajanja ventralne strane aksijalnog živčanog vlakna s ganglijima svakoga kraka, smatra se kako je anatomija vlakna analogna onoj leđne moždine u kralježnjaka (Yan Wang i Ragsdale 2019). Kompleksnu inerviranost krakova potvrđuje i grubi izračun da se u svakom milimetru kraka nalazi 1500 motoričkih neurona (Šrepfler 2022). Radi boljeg razumijevanja njihove motorike, podijelili su tijelo hobotnica zamišljenom linijom bilateralne simetrije. Kao plijen su odabrali dvije vrste rakova, *Uca pugnax* (Smith, 1870) *Litopenaeus vannamei* (Boone, 1931). Nakon što su jednim okom primijetile plijen, hobotnice su krenule u napad iz umjetnih jazbina. Rakove su zaskočile, dok su se agilnijim škampima prikradale (Slika 3). Svim pokušajima lova bila je zajednička inicijalna upotreba drugog anteriornog kraka sa strane oka koje je uočilo plijen. Pri hvatanju *U. pugnax* koristile su sinkronizirane pokrete, dok su u lovu na *L. vannamei* nakon drugog anteriornog kraka koristile prvi i treći anteriorni krak.



Slika 3. Tehnike lova *O. bimaculoides* ovisno o plijenu; lov na škampa (lijevo) i raka (desno).

(Izvor: Bidel i sur. 2022)

Specifične tehnike lova proučavane su na vrsti *Octopus insularis* (Leite & Haimovici, 2008). To je hobotnica srednje veličine tijela od 12 cm koja obitava u vodama sjevernog Brazila. Praćenjem ponašanja tijekom predacije, ustanovili su kako se njena prehrana sastoji od tri glavne skupine plijena: najveći dio činili su rakovi s naglašenom zastupljenošću vrsta *Pitho* sp. (Bell, 183) i *Mithrax forceps* (A. Milne-Edwards, 1875) te velik broj školjkaša i puževa. Zabilježeno je pet glavnih tehnika lova. To su micanje pijeska, napad krakovima, istraživanje te najčešće korišteno tapkanje krakovima i puzanje po podlozi pomoću prijanjaljki. Manje hobotnice tapkale su po stjenovitoj podlozi, dok su veće hobotnice preferirale puzanje. Na podlogama stijena i pijeska veće hobotnice također su se koristile tehnikom lova koja nije uočena u manjih jedinki. Svoj su plijen “ulovile u mrežu” proširivanjem opni krakova nalikujući na zvono. Zamijećeni su i različiti uzorci na koži. Prilikom puzanja i tapkanja prilagodile su svoju obojanost podlozi, dok su za vrijeme plivanja s ventralne strane imale zeleno-plavo, a s dorzalne svjetlije obojenje. Na temelju uočenih tehnika lova popraćenih karakterističnim obojenjima, zaključeno je kako *O. insularis* nastoji optimizirati lov uz smanjenu izloženost prirodnim predatorima (Leite i sur. 2009).

2.3 Razmnožavanje

2.3.1 Reproduktivne strategije i kopulacija

Glavna su obilježja varijabilnih strategija razmnožavanja hobotnica semelparija (parenje jednom u životnom ciklusu) i poliandrija (parenje ženke s više mužjaka). Na kraju svog relativno kratkog života (6 mjeseci – 5 godina), ženka se, u razdoblju od tjedan dana, višekratno pari s nekoliko mužjaka koji kasnije ne brinu o potomstvu. Indirektna korist poliandrije očituje se u sposobnosti preživljavanja podmlatka. Ženke generalno biraju partnera prema njegovom fenotipu, genskoj kompatibilnosti, mogućnosti stvaranja plodnog potomstva te drugim indikatorskim mehanizmima (Morse 2008). Na reproduktivni sustav glavonožaca djeluju optičke žlijezde (Yan Wang i Ragsdale 2019). Gonade su neparne u oba spola. Spermiji putuju sjemenovodom od sjemenika do sjemenih mjehurića gdje se organiziraju u spermatofore ili formacije muških spolnih stanica s vlakancem za prihvaćanje. U ženskoj spolnoj organizaciji jajašca se kreću od jajnika do spolnog otvora plaštane šupljine putem jajovoda sa sjemenim spremištem (Habdija i sur. 2011). Kako bi došlo do uspješne oplodnje, mužjak zauzima različite položaje u odnosu na ženku. Može se nalaziti pored nje, na ženki ili se mogu potpuno priljubiti u području čeljusti (Animal Diversity Web 2023). Mužjak pomoću preobraženog kraka, poznatim pod nazivom hektokotilus, prenosi spermatofore u plaštanu šupljinu ženke (Habdija i sur. 2011). Za vrijeme razmnožavanja, čija dužina varira, obje su jedinke primirene. Nakon kopulacije, u nekih vrsta zabilježen je kanibalizam od strane ženke.

Na temelju ponašanja plitkomorske vrste *Octopus tetricus* (Gould, 1852), dobiveni su podaci o interspecijskoj signalizaciji putem obojanosti epiderme te izboru mužjaka prema značajkama spolnog dimorfizma (Morse 2008). U hobotnica, općenito, mužjak prilazi ženki koja ga prihvaća nakon razdoblja izbjegavanja. U dubokomorskom okolišu, hobotnice partnera mogu privući stvaranjem bioluminiscencije u prijanjaljkama. Bioluminiscencija je proces koji podrazumijeva odašiljanje hladne svjetlosti uslijed oksidacije organske tvari luciferina u prisutnosti enzima luciferaze unutar organa fotofora, kao u ovom slučaju, ili djelovanjem fotogenih bakterija. Najpoznatiji predstavnik osmerokračnjaka sa sposobnošću bioluminiscencije je *Stauroteuthis syrtensis* (Verrill, 1879), čiju plavo-zelenu svjetlost emitiraju tri tipa bijelih prijanjaljki (Ocean Info 2023).

U prisutnosti mužjaka koji joj nisu privlačni, ženka vrste *O. tetricus* pokazuje antagonističko ponašanje. Na opni krakova zabilježena je emisija polarizirane svjetlosti, čiji je mehanizam opisan u poglavlju 2.1, kao signal prijetnje odbijenom mužjaku. S druge strane, mužjaci prije kopulacije nisu emitirali polariziranu svjetlost. Ženke su partnere odbijale i naglom kratkotrajnom promjenom rada kromatofora, povlačenjem, otkrivanjem čeljusti te izbacivanjem vode kroz lijevak u smjeru mužjaka. Od značajki spolnog dimorfizma proučavane su razlike u težini, obliku prijanjaljki i heklotiliziranog kraka mužjaka unutar dva ciklusa razmnožavanja. U prvom eksperimentu dvanaest ženki postavljeno je u akvarije na način da je ženka odijeljena pregradom od dva mužjaka koji se nalaze s njene lijeve i desne strane. U 75% slučajeva ženke su odabrale mužjaka s većim vrhom heklotilusa, poznatim kao ligula, dok težina i veličina prijanjaljki sedmog i osmog kraka nisu igrale ulogu u odabiru partnera (Morse 2008).

Tjedan dana kasnije, jedanaest se ženki iz prvog dijela eksperimenta uspješno parilo s novim partnerima u akvariju bez pregrada. Pokazale su preferenciju za nove partnere čija je ligula bila veća od one prijašnjeg partnera. Na temelju zapaženih ponašanja, smatra se kako razlog odabira partnera s većom ligulom nije genetska kompatibilnost, već da veća ligula ženkama indicira bolji fitness mužjaka ili veću mogućnost za stvaranje brojnijeg, genetski kvalitetnog potomstva. Biranjem takvih partnera ujedno osiguravaju genetsku predispoziciju za buduću privlačnost muških potomaka (Morse 2008).

Ženke imaju sposobnost selekcije očinstva putem dva mehanizma; kriptičkim izborom ženke i kompeticijom sperme. Kriptički izbor predstavlja aktivno zaustavljanje oplodnje jajašca selektivnim abortusom, negativnom promjenom mobilnosti spermija te korištenjem jajašaca koja nemaju sposobnost održavanja života (Morse 2008). Pretpostavlja se da, kao i u drugih glavonožaca, ženke kriptičkim izborom biraju veće spermatofore (Ibáñez i sur. 2019). Kompeticija sperme je pasivan način kontrole oplodnje u kojem “pobjeđuje” sperma genetski kompatibilnijeg mužjaka s boljim fitnessom (Morse 2008).

2.3.2 Utjecaj okolišnih uvjeta na razmnožavanje

Od okolišnih uvjeta na razmnožavanje hobotnica značajan utjecaj ima termalni stres. Hobotnice su ektotermni (poikilotermni) organizmi, tj. njihovu tjelesnu toplinu uvjetuje temperatura okoliša. Jedinke tropske vrste *Octopus maya* (Voss & Solís Ramirez, 1966) promatrane su u akvarijima s različitim temperaturnim uvjetima (López Galindo i sur. 2019). Temperature akvarija iznosile su 24 °C, 28 °C te 30°C. Temperatura od 28 °C predstavljala je granicu između optimalnih uvjeta za rast i razvoj kontrolne grupe pri 24 °C, te štetnih posljedica boravka u akvarijima na 30 °C. Pri višim temperaturama mužjacima se kao odgovor na okolišni stres povećao broj hemocita i smanjila konzumacija kisika. Naime, hobotnice imaju zatvoreni optjecajni sustav. Srce hobotnice omogućava protjecanje hemolimfe bogate respiratornim pigmentom hemocijaninom kroz tijelo, dok dva pomoćna škržna srca sudjeluju u oksigenaciji škrge (Habdija i sur. 2011). Više se energije utrošilo na produkciju većeg broja spermatofora pri 30 °C. Kompenzacijski mehanizam uzrokuje smanjeni unos hrane i usmjerenje energije na vitalne funkcije. Također, primijećena je upala i poremećena funkcija sjemenika. Termalni stres u ženki smanjuje učestalost mriješćenja, a potomstvo često ugiba. Podmladak ženki izloženih termalnom stresu sporije se razvija i troši više energije na metabolizam od potomstva zdrave ženke (López Galindo i sur. 2019).

2.3.3 Briga za potomstvo

Nakon oplodnje ženke kreću u potragu za skrivenim mjestom gdje će se brinuti za jajašca. Najčešće su to pukotine stijena dodatno zaštićene prikupljenim ljušturama školjaka i puževa. Na pješčanim sedimentima ženke *O. vulgaris* često biraju šuplje objekte koji su tamo dospjeli antropogenim utjecajem, kao što su amfore ili gume. Na vrh novog utočišta ženka vješa jajašca u nakupine nalik zavjesama (Slika 4). Za vrijeme sazrijevanja jajašaca ne napušta svoj položaj i ne hrani se te joj se zdravlje kontinuirano pogoršava. Njena briga za potomstvo obuhvaća čišćenje jajašaca, osiguravanje bolje oksigenacije istiskivanjem vode kroz lijevak te zaštitu od potencijalnih predatora (Animal Diversity Web 2023). Neki od znakova pogoršanja zdravlja ženke su nekoordiniranost pokreta i smanjena sposobnost regeneracije tkiva. Ženke i mužjaci umiru nedugo nakon što se mlade hobotnice izlegu (Anderson i sur. 2002).

O. vulgaris može producirati do 500 000 jajašaca od kojih mali postotak preživi do odraslog stadija života (Animal Diversity Web 2023). Razvoj potomstva je direktan. Mladi pelagički oblici nošeni su hladnim morskim strujama, a kasnije kao adultne jedinke žive bentoski (Habdija i sur. 2011).



Slika 4. Ženka *O. vulgaris* brine se o potomstvu. (Izvor: Monaco Nature Encyclopedia 2023)

2.4 Inteligencija

2.4.1 Korištenje alata i rješavanje zadataka

Inteligencija je sposobnost snalaženja organizma u novim situacijama koje zahtijevaju razmišljanje izvan okvira prirodnog ili naučenog ponašanja. Razvijenost inteligencije hobotnice izdvaja se od ostalih beskralježnjaka u korištenju alata i rješavanju zadataka. Uporaba alata smatra se sofisticiranom radnjom koja uključuje korištenje objekta sa specifičnom namjerom u određenim uvjetima (Finn i sur. 2009).

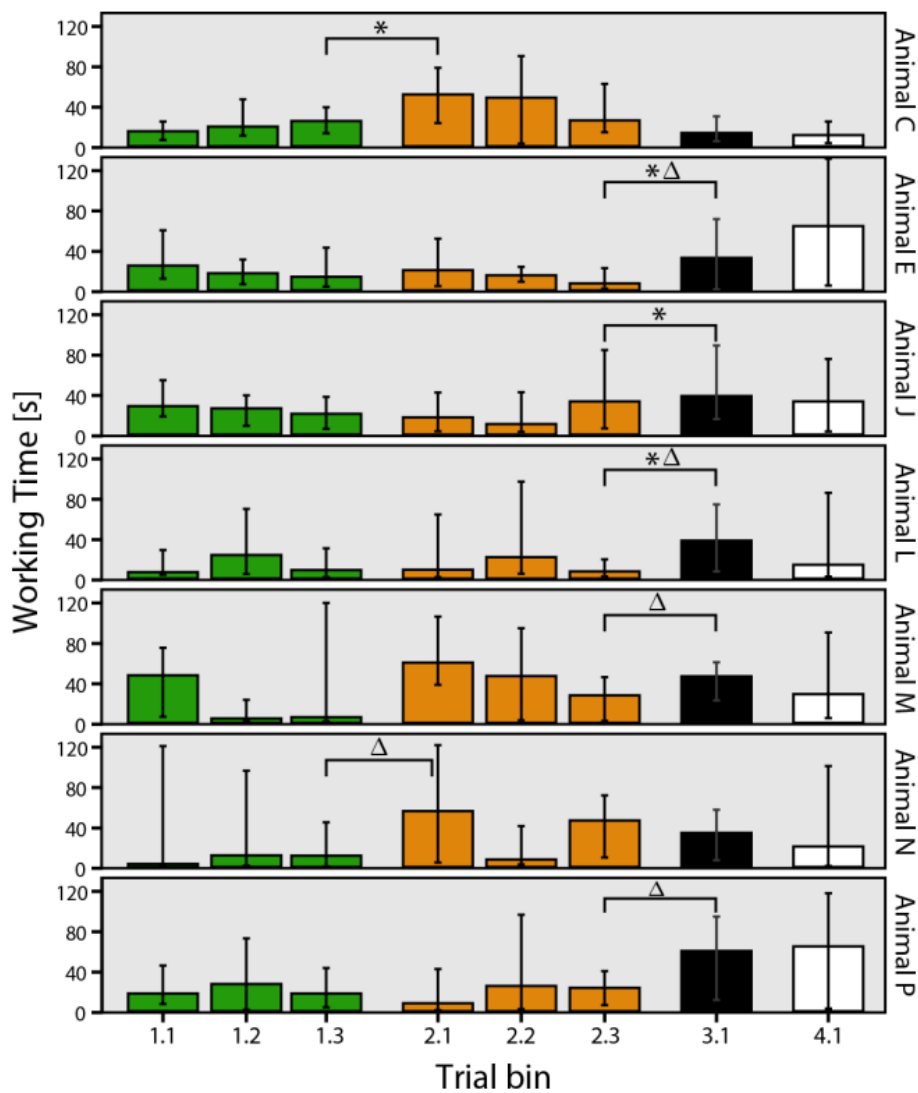
U nadždrijelnoj ili gornjoj regiji središnjeg mozga nalaze se vertikalni i frontalni režnjevi čiji su sustavi odgovorni za učenje. Superiorni vertikalni režanj kontrolira vizualno učenje i pamćenje, dok je superiorni gornji frontalni režanj odgovoran za taktilno pamćenje i učenje (Yan Wang i Ragsdale 2019). Memorija se općenito može podijeliti na kratkoročnu (do nekoliko minuta) te dugoročnu koja se u hobotnica povezuje s vertikalnim režnjem (Hochner i sur. 2003). Podždrijelna regija središnjeg mozga omogućuje izravni i neizravni prijenos signala dorzalnog i subvertikalnog režnju. Informacija se dalje prenosi i integrira u prednjem i vertikalnom režnju, analognom talamusu mozga kralježnjaka (Šrepfler 2022).

Također, smatra se kako svaki od osam krakova ima sposobnost individualnog učenja, odnosno da se naučena informacija prenosi iz razvijenih ganglija krakova do središnjeg mozga (Gutnick i sur. 2020). Fleksibilni krakovi i snažne čeljusti pomažu hobotnici u prehranjivanju školjkašima, dok joj štrcanje vode kroz lijevak služi za obranu i istraživanje (Amodio i sur. 2019).

Inteligencija hobotnice očituje se ciljanoj upotrebi višedijelnih alata (Amodio i sur. 2019). Finn i suradnici (2009) promatrali su ponašanje vrste *A. marginatus* na pustim pješčanim morskim sedimentima Sulawesija i Balijsa. Odsutnost prirodnih skrovišta zahtijevala je razvoj alternativne metode zaštite od predatora i lova na plijen iz zasjede: uporabu kokosovih ljuski. Kokos se rasprostranjuje plutajućim koštunicama čiji dijelovi mogu potonuti na morsko dno pod antropogenim utjecajem. Jedinke vrste *A. marginatus* pronalaze polovice ljuski koje su relativno odgovarajuće veličinom. Nakon čišćenja lijevkom, obuhvaćaju ih krakovima i prenose pokretima nalik bipedalizmu opisanim u poglavlju 1.2. Smatra se kako je izvorni oblik ovog ponašanja uključivao korištenje školjki umjesto kokosovih ljusaka.

Zbog nedostatka sofisticirane opreme te nemogućnosti restrikcije agilnih hobotnica, inteligencija ovih organizama je u dosadašnjim istraživanjima proučavana na malom broju ponašanja. Najpoznatiji primjeri etoloških studija uključuju opservaciju igre i snalaženje u labirintima. Richter i suradnici (2016) proučavali su fleksibilnost ponašanja hobotnice na sedam jedinki vrste *O. vulgaris*. Četiri ženke i tri mužjaka u različitim su uvjetima morali provući kutiju L-oblika sa škampom kroz rupu u pregradi. Eksperiment su podijelili na pet razina (0-5) tako da je svaka sljedeća razina bila kognitivno zahtjevnija od prijašnje. Na razini 0 jedinke su velikom brzinom asociirale otvaranje kutije s nagradom. Sljedeći zadatak uključivao je provlačenje kutije orijentirane prema gore kroz rupu u prozirnoj pregradi. Kako bi se domogle hrane koristile su se adaptiranim pokretima umjesto nagonskog jakog povlačenja “plijena”. Usporedbom rezultata rješavanja razine 0 i 1 zamijećene su individualne razlike u vremenu potrebnom za izvođenje zadatka. U sljedećim razinama pregrada je bila zamućena kako bi se smanjio vizualni kontakt. Na razini 2, hobotnice su provlačile kutiju iste orijentacije. U svih jedinki pri prelasku sa prvog na drugi zadatak zabilježen porast u vremenu izvođenja testova. Takvi rezultati indiciraju kako je prekid vizualnog kontakta zahtijevao adaptaciju ponašanja. Na zadatku 3 proučavano je motoričko učenje. 71% jedinki u jednom je danu uspješno provuklo kutiju reverznog položaja kroz zamućenu pregradu promjenom načina na koji su provlačile predmet kroz rupu. Na razini 4, pet od sedam jedinki bilo je potrebno više vremena od prijašnje razine kako bi došle do sadržaja kutije različitih orijentacija.

Richter i suradnici (2016) smatraju kako se rezultatima ove studije proučavane jedinke ne dijele prema tipovima učenja, već prema korištenim motoričkim metodama. Također tvrde kako kemijski podražaj ima veću ulogu od vizualnog u poticanju hobotnice na rješavanje zadatka. Iako su se na razini 4 orijentacije kutije iz prethodnih zadataka ponovile, jedinke nisu pokazale veću uspješnost u odnosu na prijašnje pokušaje (Slika 5). Na temelju rezultata, zaključuju da hobotnice tijekom eksperimenta učenjem adaptiraju ponašanje. Drugim riječima, koriste pokrete koji su kognitivno zahtjevniji od jednostavnih odgovora na podražaj.



Slika 5. Utrošeno vrijeme na razini 1 (zeleno), 2 (narančasto), 3 (crno) te 4 (bijelo) promatranih jedinki (C - P). Statistički značajna razlika (sa $p < 0.05$) između razina označena je zvjezdicom, a između različitih dana pokusa trokutom. (Izvor: Richter i sur. 2016)

2.4.2 Percepcija okoliša i samosvijest

Percepcija okoliša i postojanje samosvijesti proučavala se na indonezijskoj vrsti *Thamoctopus mimicus* (Norman & Hochberg, 2005). Ističe se po složenoj sposobnosti mimikrije do čak petnaest organizama poput ribe plosnatice, ribe lava te morske zmijske *Laticauda colubrina* (Schneider, 1799) ne samo po morfologiji, već i po ponašanju.

Koža indonezijske vrste neurotoksične morske zmijske žute njuške, *L. colubrina*, prošarana je crnim i sivkastim prugama. Aposematička mimikrija ovog modelnog organizma izdvaja se zbog dva faktora. Hobotnica se, uz razvijenu upotrebu percepcije i planiranja, mora nalaziti u neposrednoj blizini roda riba *Amphiprion* sp. kojeg obilježava visoka razina teritorijalnosti. Uz promjenu obojanosti, hobotnica *T. mimicus* zakopava se u pijesak ostavljajući dva undulirajuća kraka koja se od glave hobotnice longitudinalno sužavaju iznad morskog dna (Slika 6, gore). Kako bi imitacija bila uvjerljivija, na krak s ulogom anterionog kraja zmijske postavljene su dvije crne mrlje nalik zmijskim očima. Osim potpunog oponašanja uočena je i parcijalna imitacija vrste *L. colubrina* koju obilježava dizanje jednog kraka ili “glave” te potpuno otkrivanje proširenog tijela hobotnice (Ureña Gómez-Moreno 2019).

Ureña Gómez-Moreno (2019) zaključuje kako se mimikrija ove vrste može promatrati na dvije razine, semiotičke (funkcija znakovnog sustava) i ekološke. Na semiotičkoj razini hobotnica nastoji imitirati signale morske zmijske, dok ekološku razinu obilježava predacijska komponenta. Hobotnica oponašanjem signala nastoji zbuniti promatrača koji više ne može razlikovati imitatora i modelni organizam. Drugim riječima, posjeduje sposobnost svjesnog kontroliranja i modificiranja ponašanja naučenog kroz promatranje i ponavljanje. Također, istraživanje naglašava važnost parcijalne mimikrije. Jednostavnije je objašnjenje kako je parcijalna mimikrija refleksivna te da je za njeno izvođenje potrebno manje energije od totalne mimikrije. Kompleksnije objašnjenje pruža uvid u kognitivne sposobnosti vrste *T. mimicus*. Sposobna je vizualno i kognitivno razlikovati različita obojenja i oblike što je vidljivo u oponašanju proširenja tijela zmijske koja proviruje iza stijene (Slika 6, dolje). Posjeduje sofisticiranu razinu specijalne memorije te svjesno kontrolira pokrete svog tijela. Također, smatra se, da koristi kognitivnu empatiju kako bi percipirala i “zamislila” položaj organizma promatrača (Ureña Gómez-Moreno 2019).



Slika 6. Usporedba totalne mimikrije (gore) i parcijalne mimikrije vrste *T. mimicus* (dolje) s vanjskim izgledom vrste *L. colubrina* (sredina). (Izvor: Ureña Gómez-Moreno 2019)

2.4.3 Socijalno ponašanje

Scheel i suradnici kroz nekoliko su godina promatrali socijalno ponašanje organizama koji su se donedavno smatrali isključivo solitarnim i antisocijalnim. Na dubini između 10 i 17 m u jugoistočnom australskom pješčanom zaljevu Jervis Bay, uočene su dvije formacije nakupina jazbina vrste *O. tetricus* koje se kolokvijalno nazivaju *Octopolis* i *Octlantis*. Individualno ih naseljuje do 15 jedinki te su najvećim dijelom izgrađene od odbačenih školjki i drugih objekata poput boca i opreme za ribolov. U okolišu bogatim plijenom, svoje jazbine održavaju čišćenjem od algi i drugih prljavština izbacivanjem vode kroz lijevak. Mogu biti udaljene 20 cm, a nastaju individualnim radom jedinke koja donosi plijen na agregaciju jazbina. Na ovaj način, hobotnica je manje izložena predatorima i troši manje energije nego na otvorenom pješčanom supstratu. Gradeći skloništa od obično najvećih dostupnih školjki, hobotnica indirektno mijenja strukturu svog okoliša (Scheel i sur. 2018).

Rezultati istraživanja Scheela i suradnika 2016. godine pokazali su da su od 186 zabilježenih interakcija vrste *O. tetricus*, 11% bili pokušaji razmnožavanja. Najveći udio interakcija odnosio se na posezanje za drugom jedinkom iz jazbine, dok su se rjeđe dodirivale i borile. Prilikom borbe, hobotnice su inicirale ili odgovarale na ponašanje popraćeno specifičnim obojenjem ovisno o stupnju dominacije (Slika 7). Tamnije obojene jedinke svoju su dominaciju pokazivale izdizanjem krakova, plašta i glave što im je omogućilo bolju preglednost. Submisivnije jedinke svjetlijeg obojenja nastojale su se uklopiti u okoliš, a slično obojenje rezultiralo je većom vjerojatnošću za agresivno ponašanje. Sudjelovanje u ovakvim interakcijama predstavlja velik rizik za brojne druge vrste hobotnica koje borbu završavaju kanibalizmom protivnika (Scheel i sur. 2016). U formaciji *Octlantis* zabilježeno je i višekratno izbacivanje jedinke iz jazbine od strane iste hobotnice. Smatra se kako su obje jedinke mužjaci (Scheel i sur. 2017).



Slika 7. Usporedba ponašanja i obojenja dominantnije (lijevo) i submisivnije jedinke (desno).

(Izvor: Scheel i sur. 2016)

Interspecijske interakcije hobotnica proučavane su kod vrste *O. cyanea* (Gray, 1849) i vrste koštunjače *Plectropomus leopardus* (Lacépède, 1802) u području Velikog koraljnog grebena (Australija). Vail i suradnici (2013) ukazali su na moguću suradnju ovih vrsta u lovu. Vrsta *P. leopardus* brzi je lovac na otvorenom, a hobotnica je vješt predator u uskim prostorima. U tri od pet slučajeva nakon bliske interakcije s hobotnicom, vrsta *P. leopardus* usmjerava glavu prema plijenu kako bi signalizirala položaj plijena. Ovakvo ponašanje iskazano je isključivo kada se hobotnica, koja je prilazila ukazanoj lokaciji u 80% slučajeva, nalazila unutar 10 m blazine. Zbog manjka dokaza o predaciji hobotnice, ovaj odnos ne može se u potpunosti smatrati kooperativnim lovom (Amodio i sur. 2019).

3. Zaključak

Hobotnice su kao odgovor na selekcijski pritisak koštunjača razvile brojne anatomske-fiziološke i etološke prilagodbe. Gubitak vanjske i unutrašnje ljuštore omogućio im je veću mobilnost mekanog tijela podijeljenog na regije glave, vrata i trupa. Iznimku od retroaktivnog kretanja, nastalog radom snažnih prstenastih i plaštanih mišića, predstavlja vrsta *A. marginatus* koja "hoda" po morskom dnu. Hobotnice imaju nekoliko obrambenih mehanizama; iz tintovnih vrećica ispuštaju tamnu tekućinu anestetičkog učinka, obojenjem upozoravaju na svoju toksičnost te vješto oponašaju modelni organizam ili okoliš unutar dvije sekunde. Sposobnost mimikrije omogućuje složena koordinacija vizualnog, živčanog i pokrovnog sustava. Osim zaštitne uloge, preko epiderme se djelomično odvija i respiracija, zbog čega kratkoročno mogu boraviti na kopnu. U hipodermi se nalaze kromatofori, iridociti, leukociti i fotofori pomoću kojih stvara razne uzorke. Živčani sustav obilježava visoki stupanj cefalizacije te se dijeli na očne režnjeve, središnji mozak koji se omata oko ždrijela, te semiautonomne krakove s 350 milijuna neurona. Prednji dio podždrijelne regije središnjeg mozga upravlja krakovima s kemosenzitivnim prijanjaljkama koje hobotnice uz vizualnu informaciju koriste u lovu. Najčešće tehnike lova su tapkanje i puzanje po podlozi. Prilikom lova na člankonošce prvo se aktivira drugi anteriorni krak sa strane složenog oka koje je uočilo plijen. Uvelike utječu na dinamiku populacija ekosustava kontrolom populacija beskralježnjaka. Semelparni su gonorhisti s poliandričnom strategijom razmnožavanja. Nakon perioda izbjegavanja, ženke biraju muške partnere prema veličini ligule kako bi osigurale genetski kvalitetnije potomstvo o kojem se brine do smrti. Očinstvo podmlatka bira aktivno kriptičkim izborom ženke i pasivno kompeticijom sperme. Od okolišnih uvjeta, negativni utjecaj na reproduktivni sustav i zdravlje potomstva ima povišena temperatura mora. Inteligencija hobotnica vidljiva je na uporabi višedijelnih alata poput ljusaka kokosa vrste *A. marginatus*. Vertikalni i frontalni režnjevi odgovorni su za iznimnu sposobnost učenja kojom adaptiraju svoje ponašanje. Na vrsti *T. mimicus* je uz određenu razinu samosvijesti uočeno i vizualno i kognitivno razlikovanje različitih obojenja i oblika. Analizom socijalnog ponašanja u formacijama jazbina u zaljevu Jervis Bay, zaključuje se kako hobotnica nije isključivo solitarna i antisocijalna. Daljnja istraživanja navedenih adaptacija u promjenjivim recentnim okolišnim uvjetima, mogu produbiti naša saznanja o evoluciji prilagodbi i ulozi ovih etoloških fenomena u marinskim ekosustavima.

4. Literatura

Abed Elrheem, A. A. (2023): How the Skin of *Octopus vulgaris* Makes the Animal Suitable for its Environment? Egyptian Journal of Aquatic Biology and Fisheries 27(1): 579 – 588.

Amodio P., Boeckle M., Schnell A. K., Ostojíc Lj., Fiorito G., Fiorito G., Clayton N. S. (2019): Grow Smart and Die Young: Why Did Cephalopods Evolve Intelligence? Trends in Ecology & Evolution 34(1): 45-56.

Anadón, R. (2019): Functional Histology: The Tissues of Common Coleoid Cephalopods. U: Gestal, C., Pascual, S., Guerra, Á., Fiorito, G., Vieites, J. (ur.) Handbook of Pathogens and Diseases in Cephalopods. Cham, Springer Nature Switzerland AG, str. 39 – 85.

Anderson C. R., Wood J. B., Byrne R. A. (2002): Octopus Senescence: The Beginning of the End. Journal of Applied Animal Welfare Science 5(4): 275-283.

Bidel F., Bennett N. C., Wardill T.J. (2022): *Octopus bimaculoides*' arm recruitment and use during visually evoked prey capture. Current Biology 32(21): 4727-4733.

Finn J. K, Tregenza T., Norman M. D. (2009): Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. Current Biology 19(23): 1069-1070.

Habdija I., Primc Habdija B., Radanović I., Špoljar M., Matoničkin Kepčija R., Vujčić Karlo M., Miliša M., Ostojíc A., Sertić Perić M. (2011): Koljeno: Mollusca, U: Novoselić D. (ur.) Protista – Protozoa – Metazoa – Invertebrata: strukture i funkcije. Zagreb, ALFA d.d., str. 247 – 261.

Hanke F. D., Kelber A. (2020): The Eye of the Common Octopus (*Octopus vulgaris*). Frontiers in Physiology 10:1637.

Hanlon R. (2007): Cephalopod dynamic camouflage. Current Biology 17(11): 400-404.

Hochner B., Brown E. R., Langella M., Shomrat T., Fiorito G. (2003): A learning and memory area in the octopus brain manifests a vertebrate-like long-term potentiation. Journal of Neurophysiology 90(5): 3547–3554.

Gutnick T., Zullo L., Hochner B., Kuba M. J. (2020): Use of Peripheral Sensory Information for Central Nervous Control of Arm Movement by *Octopus vulgaris*. *Current Biology* 30(21): 4322-4327.

Ibáñez C. M., Pérez-Álvarez J., Catalán J., Carrasco S. A., Cecilia Pardo-Gandarillas, Rezende E. L. (2019): Sexual Selection and the Evolution of Male Reproductive Traits in Benthic Octopuses. *Frontiers in Physiology*. 10:1238.

Kaulalani Hofmeister J. K. (2015): Movement, Abundance Patterns, and Foraging Ecology of the California Two Spot Octopus, *Octopus bimaculatus*. Doctorate Dissertation, University of California, Graduate Division, Berkeley.

Lago J., Rodríguez L. P., Blanco L., Vieites J. M., Cabado A. G. (2015): Tetrodotoxin, an Extremely Potent Marine Neurotoxin: Distribution, Toxicity, Origin and Therapeutical Uses. *Marine Drugs* 13(10): 6384–6406.

Leite, T.S., Haimovici, M. & Mather, J. (2009): *Octopus insularis* (Octopodidae), evidences of a specialized predator and a time-minimizing hunter. *Marine Biology* 156 (11): 2355–2367.

Lindgren, A.R., Pankey, M.S., Hochberg, F.G., Oakley T. H. (2012): A multi-gene phylogeny of Cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment. *BioMed Central Evolutionary Biology* 12(129).

López Galindo L., Galindo- Sánchez C., Olivares A., Avila-Poveda O. H., Diaz F., Juarez O. E., Lafarga F., Pantoja-Pérez J., Caamal-Monsreal C., Rosas C. (2019): Reproductive performance of *Octopus maya* males conditioned by thermal stress. *Ecological Indicators* 96(1): 437-447.

Maselli, V., Polese, G., Al-Soudy, A.-S., Buglione, M., Di Cosmo, A. (2020). Cognitive Stimulation Induces Differential Gene Expression in *Octopus vulgaris*: The Key Role of Protocadherins. *Biology* 9(8): 196.

Mäthger L. M., Bell G. R. R., Kuzirian A. M., Allen J. J., Hanlon R. T. (2012): How does the blue-ringed octopus (*Hapalochlaena lunulata*) flash its blue rings? *Journal of Experimental Biology* 215(21): 3752–3757.

Morse P. (2008): Female Mating Preference Polyandry and Paternity Bias in *Octopus tetricus*. BSc Honours Thesis, University of Western Australia, School of Biological Sciences, Perth.

- Packard A (2008): Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 1972(47): 241-307.
- Richter J. N., Hochner B., Kuba M. J. (2016): Pull or Push? Octopuses Solve a Puzzle Problem. *PLoS One* 11(3): e0152048.
- Scheel D., Godfrey-Smith P., Lawrence M. (2016): Signal Use by Octopuses in Agonistic Interactions. *Current Biology* 26: 377–382.
- Scheel D., Chancellor S., Hing M., Lawrence M., Linquist S., Godfrey-Smith P. (2017): A second site occupied by *Octopus tetricus* at high densities, with notes on their ecology and behavior. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology* 50(4): 285-291.
- Scheel D., Godfrey-Smith P., Linquist S., Chancellor S., Hing M., Lawrence M. (2018): Octopus engineering, intentional and inadvertent. *Communicative & Integrative Biology* 11(1): e1395994.
- Šrepfler, S. (2022): Biološke specifičnosti živčanog sustava hobotnica. Završni rad, Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet, Biološki odsjek, Zagreb.
- Ureña Gómez-Moreno J. M. (2019): The ‘Mimic’ or ‘Mimetic’ Octopus? A Cognitive-Semiotic Study of Mimicry and Deception in *Thaumoctopus Mimicus*. *Biosemiotics* 12(3): 441-467.
- Vail A. L., Manica A., Bshary R. (2013): Referential gestures in fish collaborative hunting. *Nature Communications* 4(1):1765.
- Wanninger A., Wollesen T. (2019): The evolution of molluscs. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 94(1): 102-115.
- Yan Wang, Z., i Ragsdale, C. W. (2019). *Cephalopod Nervous System Organization*. U: Oxford Research Encyclopedia of Neuroscience. Oxford University Press.

Internetski izvori:

Case, R. (1999) "Octopus vulgaris" (On-line), Animal Diversity Web. Accessed August 20, 2023 at https://animaldiversity.org/accounts/Octopus_vulgaris/ (pristupljeno 20. 08. 2023)

Chemistry World (2015) <https://www.chemistryworld.com/features/learning-from-the-masters/8282.article> (pristupljeno 27. 07. 2023.).

Monaco Nature Encyclopedia (2023) <https://www.monaconatureencyclopedia.com/octopus-vulgaris/?lang=en> (pristupljeno 28. 08. 2023.).

Ocean Info (2023) <https://oceaninfo.com/animals/bioluminescent-octopus/> (pristupljeno 27. 07. 2023.).

5. Životopis

Zovem se Lina Kovačević i rođena sam 11. rujna 2001. godine u Zagrebu, u Hrvatskoj. Od 2008. do 2016. godine pohađala sam Osnovnu školu Antuna Gustava Matoša u Zagrebu. Od 2016. do 2020. godine pohađala sam zagrebačku XVI. gimnaziju, dvojezični program na engleskom jeziku. Nakon položene mature, 2020. godine upisala sam preddiplomski studij Znanosti o okolišu na Prirodoslovno-matematičkom fakultetu Sveučilišta u Zagrebu. U sklopu preddiplomskog studija, obavila sam stručnu praksu na Edukacijskom odjelu Zoološkog vrta grada Zagreba.