Promjena boje tijela glavonožaca (Mollusca, Cephalopoda)

Dobrović, Ana

Undergraduate thesis / Završni rad

2012

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

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:789806

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-29**

Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

PROMJENA BOJE TIJELA GLAVONOŽACA (Mollusca, Cephalopoda)

COLOUR CHANGE IN CEPHALOPODS (Mollusca, Cephalopoda)

SEMINARSKI RAD

Ana Dobrović

Preddiplomski studij znanosti o okolišu

Undergraduate Study of Environmental Sciences

Mentor: Doc. dr. sc. Jasna Lajtner

Zagreb, 2012.

SADRŽAJ

1. UVOD 1

2. ORGANIZACIJA I HIJERARHIJA TJELESNIH UZORAKA GLAVONOŽACA 2

2.1. Elementi 2

2.2. Jedinice 5

2.3. Komponente 6

2.4. Tjelesni uzorci 6

3. GRAĐA I ULOGA KROMATOFORA 8

4. ŽIVČANA KONTROLA PROMJENE BOJE TIJELA 10

5. FUNKCIJE PROMJENE BOJE TIJELA 12

5.1. Prikrivanje 12

5.2. Komunikacija 14

6. LITERATURA: 18

7. SAŽETAK 21

8. SUMMARY 21

1. UVOD

Glavonošci pokazuju impresivan repertoar tjelesnih uzoraka, a ono što je još impresivnije je njihova sposobnost da gotovo u trenutku promijene boju i uzorak na tijelu. To je moguće zahvaljujući aktivnosti tisuća pigmentiranih organa u koži – kromatofora, koje kontrolira niz hijerarhijski organiziranih centara u mozgu te su time jedinstveni u životinjskom carstvu. Ukupnoj obojenosti tijela doprinosi i uloga strukturnih reflektirajućih stanica – iridofora i leukofora. Iako su promjene u boji tijela najuočljivije, treba uzeti u obzir i promjene u teksturi kože, položaju i kretanju životinje - komponente koje zajedno čine ukupni izgled životinje, odnosno tjelesni uzorak. Njihovom kombinacijom jedinka može poprimiti veći broj različitih uzoraka, iako taj broj nije beskonačan.

U sljedećem poglavlju bit će riječi o hijerarhijskoj klasifikaciji tjelesnih uzoraka, a njihove će se sastavnice individualno razmatrati u podpoglavljima. Poglavlje 3 detaljnije razmatra građu i ulogu kromatofora kao najvažnijeg elementa promjene boje tijela glavonožaca, a poglavlje 4 način na koji živčani sustav glavonožaca kontrolira njihovu obojenost. U posljednjem dijelu rada analiziraju se funkcije tjelesnih uzoraka u ponašanju, odnosno prikrivanju i komunikaciji.

2. ORGANIZACIJA I HIJERARHIJA TJELESNIH UZORAKA GLAVONOŽACA

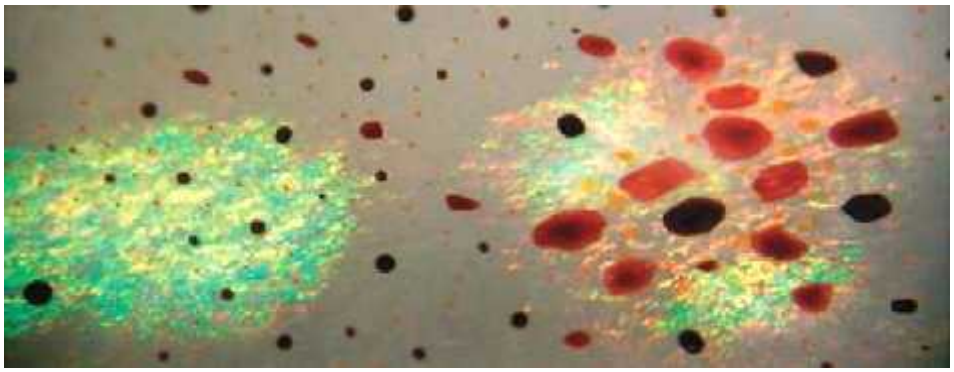
Prema shemi Packarda i Sandersa (1971) tjelesni uzorak sastoji se od kombinacije nekoliko komponenti– kromatskih, teksturalnih, posturalnih, lokomotornih, a svaka od njih sastavljena je od mnogo jedinica. Svaka od jedinica nadalje sadrži kombinaciju elemenata: kromatofora, reflektirajućih stanica i kožnih mišića.

2.1. Elementi

Kromatofori su strukture koje proizvode žutu, narančastu, crvenu, smeđu, a kod vrste *Octopus vulgaris* i crnu boju. Boja koju proizvodi pojedini kromatofor ovisi o tome koliko tanko su njegove pigmentne granule raspršene kako se radijalni mišići sve više stežu. Boja skupine kromatofora, primjerice na dijelu kože, dalje će ovisiti o udjelu različito obojenih raširenih kromatofora, kvaliteti svjetla koje pada na njih, i o tome dolazi li dio svjetla od ispod (nakon refleksije od unutarnjih struktura poput leukofora). Širenje crnih ili crvenih kromatofora, posebice u moru gdje je prolaz svjetlosti većih valnih duljina slabiji, učinit će životinju tamnijom i pomoći joj da se uklopi u okoliš. Ovi kromatofori učinkovito funkcioniraju kao „neutralni filteri gustoće“ (Messenger, 2001) i ondje gdje prekrivaju bijela područja mogu proizvesti bijelu boju kada se potpuno skupe jer tako svjetlost može doći do dubljih struktura u koži, leukofora. Većina lignji nema leukofore i potpuno skupljanje kromatofora umjesto toga uzrokuje transparentnost koja može biti važna za prikrivanje epipelagičkih životinja (Mathger i Denton, 2001).

Iridofori se nalaze u sljedećem sloju kože ispod kromatofora (Hanlon *et al.,* 1990). To su uslojene hrpe pločica koje su u nekih vrsta hitinske, a u drugih proteinske (Wood i Jackson, 2004). Pločice funkcioniraju kao “idealni” reflektori četvrtine valne duljine i proizvode spektralne boje konstruktivnom interferencijom iako su sami bezbojni (Messenger, 2001). Odgovorne su za produkciju metalik zelene, plave i zlatne boje u nekih vrsta, te srebrne oko očiju i vrećice s crnilom u drugih vrsta (Hanlon i Messenger, 1996). Budući da nisu pod živčanom kontrolom, smatralo se da su ove boje trajne i da se ne mijenjaju za razliku od boja koje proizvode kromatofori. No, utvrđeno je (Hanlon *et al.,* 1990) da iridofori mogu biti kontrolirani hormonima iako su te promjene mnogo sporije nego one u kromatofora. Polarizirano svjetlo koje reflektiraju iridofori može proći kroz kromatofore, što im otvara diskretan

komunikacijski kanal budući da su glavonošci posebno osjetljivi na polarizirano svjetlo (Mathger *et al.*, 2009). Prisutni su u koži sipe, nekih lignji i nekih vrsta hobotnica (slika 1).



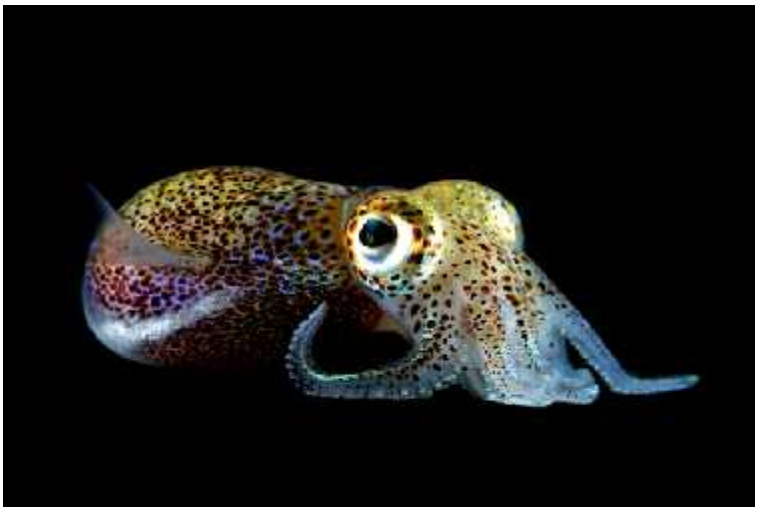
Slika 1: Iridofori i kromatofori u koži lignje, preuzeto sa http://www.bio.davidson.edu/people/midorcas/animalphysiology/websites/2011/Heil/iridophore.htm

Reflektorne stanice opisane su jedino u vrste *Octopus dolfeini* (Brocco i Cloney, 1980); kompleksne su, nose periferne setove listastih lamela pod nazivom reflektosomi, oko 1.7μm u promjeru i sadrže hrpe proteinskih pločica. Leže ispod kromatofornih organa i smatra se da funkcioniraju kao tankoslojna sredstva za interferenciju te su odgovorni za plavo-zelenu refleksiju.

Leukofori su posljednji sloj stanica. To su duguljaste, spljoštene stanice, oko 20 μm duge i prekrivene sa preko 1000 sitnih čvorića, leukosoma. Bezbojne su, ali refraktivne, a leukosomi raspršuju upadnu svjetlost (Messenger, 2001). Javljaju se u visokim koncentracijama u bijelim točkama nekoliko vrsta roda *Octopus* i omogućuju im prekinutu obojenost. Kod vrste *Sepia officinalis* formiraju bijele točke i linije koje služe signalizaciji (Hanlon i Messenger, 1988). Značajno je da će leukofori uvijek reflektirati upadnu svjetlost duž cijelog vidljivog spektra i da će tzv. „bijela“ područja izgledati plava na plavom svjetlu ili crvena na crvenom svjetlu. To omogućuje koži da se uskladi sa bojom i svjetlinom pozadine.

Fotofori proizvode svjetlo bioluminiscencijom, a u nekih vrsta postoje vrećice sa bakterijama koje bioluminisciraju poput sitne lignje roda *Euprymna* (slika 2) (Wood i Jackson, 2004). Prisutni su u većine mezopelagičkih i dubokomorskih glavonožaca koji ih koriste za privlačenje plijena i često su odsutni u plitkovodnih vrsta. Fotofori mogu stalno proizvoditi svjetlo ili mogu samo povremeno bljeskati. Wood i Jackson (2004) navode teoriju da fotofori mogu biti

prekriveni pigmentima kromatofora kada ih životinja ne želi pokazati, ali mehanizam još nije poznat.



Slika2: Bioluminiscencija vrste *Euprymna scolopes*, preuzeto sa http://extrememarine.org.uk/extrememarinehabitatsthedeep/bioluminescence-3/functions/camouflage/

Kožni mišići kod sipe i mnogih vrsta hobotnica organizirani su tako da formiraju papile koje mogu biti glavne teksturne komponente tjelesnih uzoraka. Papile mogu biti obične kvržice na koži ili mogu biti produljene u šiljke visoke više od 10 mm poput onih iznad očiju koji transformiraju izgled životinja (Packard i Sanders, 1971). Mlada sipa *(S. officinalis)* pokazuje šiljke kada je okružena grubim koraligenskim algama, a to jedinke ove vrste čine i u staklenoj posudi pokazujući da koriste samo vizualne znakove za stvaranje grubih tekstura koji pomažu prikrivanju u takvom okolišu (Hanlon i Messenger, 1988). Kod hobotnice *(O. vulgaris)* papile su centrirane iznad kružnih „krpica“ tako da podižu leukofore iznad njihovog okruženja, maksimizirajući učinkovitost tih širokopojasnih reflektora. Mnoge hobotnice mogu podići tamne papile iznad očiju koje mogu funkcionirati kao signali.

Mišići krakova, glave i plašta također doprinose tjelesnim uzorcima jer će različita kvaliteta svjetla i teksture koje proizvode različiti elementi u koži biti prikazani na regijama tijela, primjerice krakovima, čije držanje može varirati. Životinja se može kretati na određeni način kako se elementi pokazuju, tako da poza i kretanje doprinose konačnom izgledu jednako kao i boja i tekstura.

2.2. Jedinice

Opisani elementi se ne nalaze u svim dijelovima kože glavonožaca, niti su ravnomjerno distribuirani ondje gdje se pojavljuju. Umjesto toga, organizirani su u jedinice. Takve su jedinice prvi put opisane kod vrste *O. vulgaris* (Packard i Hochberg, 1977). Kod ove vrste, cijelo je tijelo prekriveno kružnim „krpicama“, promjera oko 1 mm, okruženim brazdom (slika 3). Unutar svake takve „krpice“ rasprostranjeni su kromatofori, iridofori i leukofori, ali njihov raspored nije slučajan. Kromatofori se pojavljuju preko cijele „krpice“ kao i iridofori, no leukofori se pojavljuju samo u njenom centralnom dijelu. Točno u sredini, iako ne nužno izgrađena, nalazi se papila. Muskulatura kože je takva da brazda koja okružuje „krpicu“ može biti duboka ili plitka i „krpica“ može biti glatka ili hrapava. Naposljetku, ako je papila izbačena, većina „krpice“ postaje šiljak.



Slika 3: Koža vrste *Octopus vulgaris* sa “krpicama” okruženim brazdom , preuzeto sa: http://www.dreamstime.com/royalty-free-stock-image-octopus-skin-image14582286

Sami kromatofori također nisu distribuirani slučajno: žuto-crveni kod *O. vulgaris* su raspršeni među crnima. Učinak je stvaranje dva zaslona različite optičke gustoće i uklapanje u pozadinu pomoću srednje nijanse.

Kod drugih glavonožaca jedinice nisu tako očite. Kod lignji se „standardne diskoidne jedinice“ (Hanlon, 1982) javljaju kod svih vrsta, dok kod *S. officinalis* nema očitih jedinica (Hanlon i Messenger, 1988).

2.3. Komponente

Najuočljiviji građevni blokovi tjelesnih uzoraka su kromatske komponente; lako se očituju i javljaju u istoj regiji tijela. Mogu biti svijetle (kada se tamni kromatofori skupe i kada se reflektirajući elementi otkriju) ili tamne (kada se tamni kromatofori prošire i refleksija je minimalna). Hanlon i Messenger (1996) su na temelju proučavanja i istraživanja 25 vrsta glavonožaca prepoznali 430 kromatskih komponenti, u prosjeku 17 po vrsti, u rasponu od 10 kod vrste *Octopus ornatus* do 34 kod vrste *Sepia officinalis*. Uz kromatske, postoje i teksturalne, posturalne i lokomotorne komponente koje doprinose nastanku tjelesnih uzoraka. Primjerice, kod *S. officinalis* mogu se raspoznati 34 kromatske komponente, ali budući da postoji 6 teksturalnih, 8 posturalnih i 7 lokomotornih komponenti, životinja ima više od 50 komponenti za stvaranje tjelesnog uzorka (Hanlon i Messenger, 1988).

2.4. Tjelesni uzorci

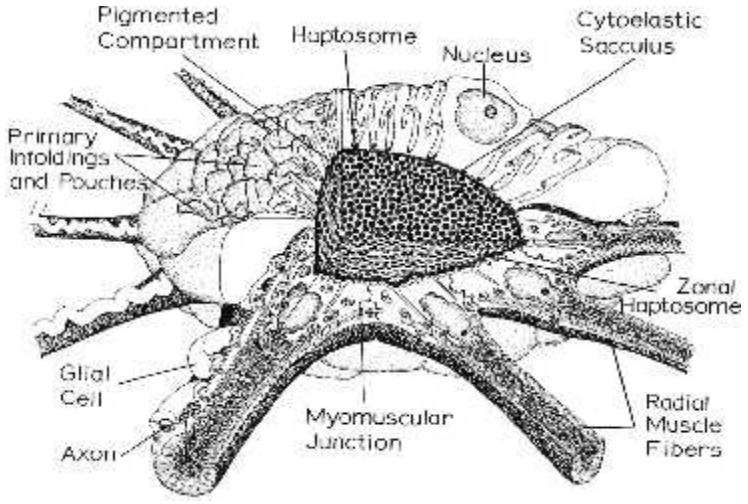
Komponente različite ili iste kategorije simultano se pojavljuju, ali mogu biti izražene različitim intenzitetom, od jedva vidljivog do vrlo intenzivnog. Ovo stupnjevanje navodi na pogrešno mišljenje da glavonošci mogu izraziti nebrojeno mnogo tjelesnih uzoraka. Naprotiv, pozornim je studijama određenih vrsta utvrđeno da sve imaju samo nekoliko temeljnih tjelesnih uzoraka (Messenger, 2001): kod *Allotheutis subulata* postoje samo tri, *Lolliguncula brevis* ima četiri ili pet, *Loligo pealei* 11, *Octopus vulgaris* 12, a kod *Sepia officinalis* usprkos iznimno kompleksnim tjelesnim uzorcima postoji njih samo 13.

Tjelesni uzorci mogu biti kronični ili akutni (Hanlon i Messenger, 1996). Kronični se mogu zadržati satima, a uključuju uzorke koje pokazuju vrste *O. vulgaris* ili *S. officinalis* na morskom dnu, te selektivna obojenost lignji u stupcu vode. Njihova je funkcija, dakle, primarno za prikrivanje i široko se koriste kao primarni način obrane. Akutne uzorke pokazuju samo na nekoliko sekundi ili minuta obično životinje u interakciji sa pripadnicima svoje vrste ili predatorima, odnosno uključeni su u sekundarnu obranu nakon što je glavonošca već uočio predator ili ako jedinka signalizira neku poruku. Kronični tjelesni uzorci su prilično varijabilni jer prirodne podloge znatno variraju. Akutni uzorci koji uključuju upozoravajuću obojenost su stereotipni i dobro sačuvani.

Broj i kompleksnost tjelesnih uzoraka znatno varira među glavonošcima, a postoje i značajne razlike u kromatskom ponašanju među vrstama istog roda. Razlike su obično povezane sa različitim životnim navikama (Hanlon i Messenger, 1996). Plitkovodni oblici koji su danju aktivni u bistrim tropskim morima imaju najkompleksnije tjelesne uzorke i posljedično manje i gušće pakirane kromatofore.

3. GRAĐA I ULOGA KROMATOFORA

Kromatofori su temeljni elementi kompleksne mogućnosti promjene boje i tjelesnih uzoraka u živućih glavonožaca i njihov raspored u koži je specifičan za svaku vrstu (Hanlon, 1988).



Slika 4: Građa kromatofora, prilagođeno iz Cloney i Florey (1968)

U središtu svakog kromatofora nalazi se stanica sa perifernom jezgrom, glatkim endoplazmatskim retikulumom, nekoliko mitohondrija i najuočljivije, velikim odjeljkom sa mnogo pigmentnih granula. Kod vrste *Loligo opalescens* to su zasebne inkluzije vezane na membranu, elipsoidne u žutim ili crvenim kromatoforima ili grubo sferične u smeđim kromatoforima (Cloney i Florey, 1968). Pigment daje žutu, narančastu, crvenu, smeđu (ili crnu) boju kromatoforu. Ne postoje pigmentna plava ni zelena kod glavonožaca. Naravno, postoje razlike između kromatofora različitih vrsta. Primjerice *L. opalescens* ima žute, crvene i smeđe kromatofore kao i *Sepia officinalis*, dok drugi lolignid, *Alloteuthis subulata*, ima samo žute i crvene kromatofore. Vrsta *Octopus vulgaris* ima žute, narančaste, crvene, smeđe i crne kromatofore (Messenger, 2001). Po kemijskom sastavu pigmenti su najčešće omokromi. Oni sačinjavaju žute, narančaste, crvene i smeđe pigmente koji pripadaju istoj biokemijskoj seriji izvedenoj iz oksidacije triptofana (Fox i Vevers, 1940; citirano prema Messenger, 2001). Kod vrste *O. vulgaris* postoje i crni kromatofori. Njihov pigment može biti melanin, iako prisutnost

melanina nikada nije potvrđena. Messenger (2001) tvrdi da je pitanje prirode pigmenata u kromatoforu potrebno preispitati.
Odjeljak sa pigmentnim granulama, sastavljen od finih filamenata, nazvan je citoelastična vrećica (Cloney i Florey, 1968). Okružena je staničnom membranom kromatofora, koja je prihvaćena za površinu vrećice nizom žarišnih haptozoma. Dva sloja vrećice, unutarnji i vanjski, uklopljeni su u citoplazmatsku površinu plazmaleme nasuprot zone prihvaćanja za vlakna radijalnih mišića, zonalne haptozome. Citoelastična vrećica se ne skuplja aktivno kako bi uzrokovala retrakciju kromatofora, već njena elastična svojstva vode skupljanju kromatofora nakon opuštanja radijalnih mišića. Dakle, postoji vrlo malo mitohondrija u samom kromatoforu za razliku od mitohondrijima bogatih radijalnih mišića, vrećica se nikada ne savija i strateški je pričvršćena za radijalne mišiće.

Postoji set od 15 do 25 plosnatih, klinastih radijalnih mišića koji leže oko kromatofora i pričvršćeni su za njegove rubove miokromatoforskim čvorovima. Mišići su koso izbrazdani i pokazuju uobičajene trzajne odgovore, ali su neobični jer su neki od njih električni povezani sa susjednim (Cloney i Florey, 1968). Povezivanje olakšava širenje cijelog kromatofora nakon aktivacije samo nekoliko radijalnih mišića, što je korisno kada je potrebno veliko i brzo širenje kromatofora. Kod potpuno nepovezanih mišića, moguća je iznimno fina kontrola širenja kako se odvojena mišićna vlakna neovisno skupljaju. Postoji mogućnost mehanizma za povezivanje ili odvajanje radijalnih mišića prema potrebi (Reed, 1995).

Cloney i Florey (1968) dokazali su da je svaki radijalni mišić inerviran barem jednim živčanim ogrankom, obično ih je više, i da se oni vijugavo protežu duž mišića kako bi se mogli prilagoditi promjeni u dužini mišića pri njegovu stezanju. Istraživanje koje je provela Reed (1995) na vrsti *Loligo vulgaris* pokazalo je da postoji snop od 2-4 aksona po mišićnom vlaknu, okruženih glija stanicama i međusobno isprepletenih. Postoji serija sinapsa duž mišićnog vlakna, od 6 do 37 sinapsa po živčanom vlaknu. Njihov razmak vjerojatno omogućuje postupne, ali brze kontrakcije radijalnog mišića.

Veličina kromatofora varira među vrstama: najveći su kod predstavnika porodice Lolignidae. Gustoća također varira, relativno je niska u epipelagičkih lignji, a mnogo veća kod vrsta *O. vulgaris* i *S. officinalis*. Mezopelagički i batipelagički oblici imaju malo kromatofora, rijetko

raspoređenih. Tjelesni uzorci su jednostavniji i naglašeniji u glavonožaca sa nekoliko većih kromatofora, a suptilniji u onih sa gušće pakiranim, malim kromatoforima.

4. ŽIVČANA KONTROLA PROMJENE BOJE TIJELA

Promjena boje u glavonožaca postiže se primarno kromatoforima koji su pod direktnom kontrolom mozga. Put između očiju i kože lignje može se sumirati: oko – optički režanj – lateralni bazalni režanj – kromatoforni režanj – koža (Hanlon i Messenger, 1996).

Svako oko projicira sliku na veliki optički režanj mozga gdje se vizualna informacija procesira i gdje se formuliraju motoričke komande koje se prenose na srednji i niži motorički centar. Svaki optički režanj projektira u lateralni bazalni režanj na istoj strani mozga; cijeli sustav je bilateralan. Lateralni bazalni režanj šalje podražaj u prednji i stražnji kromatoforni režanj. Stimulacija lateralnog bazalnog režnja proizvodi ukupno tamnjenje ili blijeđenje kromatofora krakova, glave i plašta, ali nikada uzorak. Ponekad se ovakve reakcije događaju na obje strane tijela. Direktna električna stimulacija kromatofornih režnjeva proizvodi jednostrano tamnjenje (nikad blijeđenje) kromatofora u koži krakova i glave kada je stimuliran prednji kromatoforni režanj, ili kože plašta kada se stimulira stražnji kromatoforni režanj (Boycott, 1961; citirano prema Hanlon i Messenger, 1996).

Motorički sustav koji kontrolira kožu organiziran je po određenoj hijerarhiji. Na temelju vizualnog inputa, stanice optičkog režnja izabiru prikladan tjelesni uzorak, informacija o ovom uzorku šalje se u lateralni bazalni režanj koji igra značajnu ulogu u osiguranju da obje strane tijela životinje kao i njen anteriorni i posteriorni dio zajedno odgovaraju na podražaj. Iz lateralnog bazalnog režnja sustav vodi prema kromatofornom režnju koji sadrži motoneurone čiji aksoni izlaze iz mozga i idu bez sinapse do radijalnih mišića kromatofora u koži.

Nisu poznati detalji o tome gdje su u mozgu organizirane kromatske komponente niti postoji li jednostavna kromatoforna „karta“ kože u kromatofornim režnjevima, iako se to čini malo vjerojatnim (Hanlon i Messenger, 1996). Ipak, očito postoji precizna organizacija kromatofornih motoričkih polja u koži.

Na nivou kože kromatofori, reflektirajuće stanice i mišići su organizirani precizno u odnosu jedni na druge, ne samo morfološki nego i fiziološki. Packard (1982) je praktično klasificirao skupine

kromatofora u koži u morfološke i fiziološke jedinice. Morfološke jedinice se mogu promatrati kao statične skupine u koži, a fiziološke kao dinamički događaj, rezultat živčane aktivacije nekih elemenata u skupini. Što se točno pojavljuje na koži u određenom trenutku rezultat je aktivnost određenog seta motoneurona u kromatofornim režnjevima. Takvi neuroni aktiviraju specifična „motorna polja“ kromatofora (fiziološke jedinice) koji su odabrani iz „statičnog morfološkog skupa“ kromatofornih organa u koži. Pri tome je bitno da kromatofor ili grupa kromatofora može sudjelovati u građi više od jedne komponente.

Kromatofori indirektno kontroliraju izlaznu kvalitetu svjetla iz reflektirajućih stanica jer leže iznad njih i mogu ih otkriti ili zasjeniti. Reflektirajuće stanice za koje se uvijek mislilo da su pasivni reflektori mogu biti indirektno kontrolirane centralnim živčanim sustavom uz pomoć hormona, no vremenski tijek takvih promjena je relativno spor (nekoliko do desetak sekundi) u usporedbi s onima koje kontroliraju kromatofori (djelići sekunde).

Dvije su bitne posljedice živčanog upravljanja kromatoforima u glavonožaca. Prva je da ove životinje mogu raširiti neke grupe kromatofora dok su druge skupljene, tj. mogu stvarati uzorke na tijelu, a druga je da se uzorci mogu pojaviti, nestati ili se promijeniti gotovo trenutno.

Sposobnost stvaranja uzoraka na koži važna je zbog toga što životinja može stvoriti raznovrsne isprekidane tjelesne uzorke za prikrivanje. Ovo je moćna tehnika kriptične obojenosti u svih životinja, a glavonošci je široko koriste. To također omogućuje glavonošcima stvaranje vizualnih signala upućenih ili jedinkama iste vrste ili drugim životinjama. Takvi se signali koriste ili za obranu ili tijekom parenja i vjerojatno je da je vizualni komunikacijski kanal najznačajniji u životu glavonožaca.

Druga posljedica živčano kontroliranih kromatofora je brzina: potrebno je manje od sekunde da se skupljeni kromatofor potpuno proširi (Hill i Solandt, 1935; citirano prema Hanlon i Messenger, 1996) i cijele komponente ili čak cijeli tjelesni uzorci mogu se pojaviti ili nestati u trenutku. Kada se suoče s predatorom, glavonošci ponekad iskoriste ovu sposobnost pokazujući četiri ili pet tjelesnih uzoraka unutar par sekundi, vjerojatno kako bi ih iznenadili ili zbunili.

Sposobnost stvaranja uzoraka i njihove trenutne promjene snažna je kombinacija. Omogućuje svakoj jedinki da promijeni izgled od jednog trenutka do drugog tako da će potencijalni predator biti suočen sa oblicima različitog izgleda u kratkom vremenskom roku. Analogno sa genetičkim

polimorfizmom, koji se događa u populaciji tijekom dugog vremenski razdoblja, ovaj živčano kontrolirani polimorfizam koji se odvija u jedinke tokom vrlo kratkog perioda može također biti važan kao anti-predatorska taktika.

5. FUNKCIJE PROMJENE BOJE TIJELA

Dvije su funkcije promjene obojenosti glavonožaca: prikrivanje i komunikacija/signalizacija. Prema Packardu (1972) ključna karakteristika u evoluciji glavonožaca bila je redukcija i internalizacija nezgrapne ljušture nakon što su iz bentosa prešli na aktivan život u vodi i kompeticiju s kralješnjacima. Gubitak ljušture omogućio im je lakše kretanje, ali i veću ranjivost pa su kromatofori možda primarno evoluirali kako bi se životinje mogle sakriti od predatora. Osim toga, sve je više dokaza da se tjelesni uzorci koriste za prijenos informacija ne samo potencijalnim predatorima nego i u signalizaciji drugim jedinkama iste vrste, posebno tijekom udvaranja ili sukoba (Mathger, 2004).

5.1. Prikrivanje

Messenger (2001) navodi četiri mehanizma prikrivanja:

i. opća sličnost pozadini – prilagođavanje izgledu pozadine bojom, svjetlinom, uzorkom i teksturom tijela
ii. „countershading“ – prikrivanje pomoću uzorka gdje je gornji dio tijela tamniji od donjeg, suprotno djelovanju svjetla i sjene
iii. prekinuta obojenost – vizualno odvajanje dijela tijela od ostatka, prekidanje cjelovitosti životinje
iv. varljiva sličnost – nalikovanje neživom objektu u okolišu

(i) Pozadinska sličnost

Hobotnica ili sipa mogu se prilagoditi pozadini svjetlinom, bojom, uzorkom i teksturom (slika 5). Podudaranje u svjetlini postiže se pomoću kromatofora, a podudaranje boje pomoću kromatofora, iridofora i leukofora. Crveni, narančasti i žuti pigmenti u kromatoforima mogu odgovarati većim valnim duljinama u okolišu, a strukturne zelene, cijan i plave mogu proizvoditi iridofori. No, leukofori kao širokopojasni reflektori, mogu reflektirati svjetlost bilo koje valne

duljine duž cijelog spektra i kada su kromatofori stegnuti pa se smatra da su oni ključni za učinkovito uklapanje u okoliš kod hobotnica koje su slijepe na boje (prema Messenger 2001).



Slika 5. Tjelesni uzorak vrste *Octopus cyanea* prilagođen pozadini, preuzeto sa http://www.scuba-equipment-usa.com/marine/MAY04/Day_Octopus%28Octopus_cyanea%292.html

Zahvaljujući živčano kontroliranim kromatoforima glavonošci mogu svoj tjelesni uzorak usko prilagoditi najrazličitijim pozadinama. Tako se sipa može vizualno uklopiti u pijesak i šljunak različite veličine zrna; životinja ne samo da može procijeniti stupanj zrnatosti svoje okoline nego uzima u obzir i vlastitu veličinu kada odabire prikladan tjelesni uzorak (Hanlon i Messenger, 1988.) Prilagođavanje teksturi pozadine funkcija je muskulature kožnih papila, a to je također regulirano vizualno.

(ii) Različita obojenost tijela – „countershading“

Na ventralnoj strani tijela kromatofori su obično raštrkani i rijetki, ponekad sa iridoforima za pojačanu refleksiju, dok su dorzalno mnogo brojniji i ostaju jače prošireni. Zanimljivo je da glavonošci mogu zadržati različitu obojenost tijela čak i kad su dezorijentirani. Tzv. „countershading reflex” (CSR) osigurava da se kromatofori na ventralnoj strani tijela prošire kada se životinja prevrne na leđa: podizanje prednjeg dijela tijela, dok je na leđima, izaziva proširenje kromatofora samo gornje polovice ventralne strane (Ferguson i Messenger, 1991; citirano prema Messenger, 2001). CSR postoji kod *Loligo vulgaris*, *Octopus vulgaris* i *Sepia*

officinalis, a njime upravljaju receptori u statocistama (Ferguson *et al*. 1994, citirano prema Messenger, 2001). Takav je odgovor, dakako, moguć samo kod životinja čiji su kromatofori živčano kontrolirani.

(iii) Prekinuta obojenost

Prekinuta obojenost je tehnika prikrivanja koju koriste mnoge životinjske vrste pa ne čudi što je primijećena i u mnogih glavonožaca. Na raznobojnim pozadinama sipa će primijeniti isprekidanu obojenost čiji je efekt vizualno odvajanje dijela tijela od ostatka, razbijajući cjelovitost životinje, *Octopus vulgaris* ima vidljive frontalne bijele točke, lignje redovito pokazuju poprečne tamne pruge oko plašta koje čine životinju manje uočljivom, *Sepioteuthis sepioidea* ima mnoge isprekidane komponente, a harlekin hobotnice, poput *O. chierciae*, imaju podebljane crno-bijele pruge i mrlje (Hanlon i Messenger, 1996).

(iv) Varljiva sličnost

Male sipe često izgledaju kao kamenje, a *Sepioteuthis sepioidea* može nalikovati plutajućim algama (Hanlon i Messenger, 1996).

Sve ove četiri kategorije tehnika prikrivanja snažno ovise o kromatoforima, no oni funkcioniraju u suradnji sa leukoforima, iridoforima i kožnim mišićima, a i prikladne poze također pojačavaju kriptični efekt. Iako se mnoge životinje prikrivaju u okolišu pomoću tjelesnih uzoraka, to je gotovo uvijek samo jedan uzorak. Glavonošci se razlikuju u tome što im živčano kontrolirani kromatofori omogućuju odabir jednog od nekoliko tjelesnih uzoraka na određenoj pozadini. Kako naglašavaju Hanlon i Messenger (1996), mogućnost glavonožaca da pokažu nekoliko fenotipa izraz je njihove fenotipske plastičnosti ili polifenizma.

5.2. Komunikacija

Konačni izgled glavonošca u komunikaciji Messenger (2001) određuje kao prikaz koji se sastoji od više signala od kojih su najočitiji kromatski. Veza između signala i prikaza analogna je dakle onoj između komponenti i tjelesnih uzoraka. Neki prikazi poput upozoravajućeg, sadrže samo nekoliko signala, dok se oni za nadmetanje unutar vrste sastoje od mnogo signala. Komunikacija

glavonožaca, i to ne samo plitkovodnih vrsta, je uglavnom vizualna i oslanja se na kompleksnost i učinkovitost njihovih očiju (Borrelli, 2006).

Međuvrsni prikazi

Glavonošci mogu raditi prikaze kada se susreću sa plijenom ili predatorom. Sipa u susretu sa škampom može pokazati tamne valove koji prelaze preko tijela od vrha plašta do vrha krakova (prikaz prolaznog oblaka, slika 6) ili signal sa tamnim krakovima (prvi i/ili drugi par krakova leluja s jedne na drugu stranu). Poruka je vjerojatno „stani i gledaj“, i odvlači pažnju od dugih krakova koje će upravo izbaciti (Hanlon i Messenger, 1996).



Slika 6. Prikaz prolaznog oblaka na koži sipe**,** preuzeto sa http://www.bbc.co.uk/nature/12935963

Prikazi potencijalnim predatorima su također uobičajeni, a jedan od njih je prilično sličan u sva tri glavna reda glavonožaca. To je prijeteći ili zastrašujući prikaz, odnosno upozoravajući (deimatični). U svom punom izražaju, upozoravajući prikaz uključuje širenje i spljoštenost životinje, izbljeđivanje u sredini, ali periferno tamnjenje tijela, stvarajući tamne prstene oko očiju i širenje zjenice, a u sipa i lignji stvaranje velikih tamnih mrlja nalik očima na plaštu. Učinak ovog iznenadnog nastupa zbunjuje promatrača jer se jedinka naglo čini većom, i uobičajen je u mnogim varijantama upozoravajućeg prikaza kod različitih glavonožaca (Hanlon i Messenger, 1996). Još jedan od prikaza upozoravajućeg ponašanja je „blistavi“ prikaz (Packard i Sanders,

1971) karakteriziran uglavnom položajnim signalima. Također je vrlo sličan u hobotnica, lignji i sipa.

Unutarvrsni prikazi

Možda najpoznatiji je intenzivni zebrasti prikaz *S. officinalis*. Spolno zreli mužjaci obično ga pokazuju ženkama ili drugim mužjacima prilikom nadmetanja (slika 7). Prikaz je vrlo upadljiv, moduliranog intenziteta (crno-bijeli kontrast), uključuje niz pruga te krugove (bijele točke na krakovima i tamni prsten oko oka), cijelo tijelo je okrenuto prema jedinki kojoj je prikaz upućen.



Slika 7: Intenzivni zebrasti prikaz spolno zrelog mužjaka vrste *Sepia officinalis*, preuzeto sa: http://nationalzoo.si.edu/Publications/ZooGoer/2011/4/Cephalopods.cfm

Poruke koje glavonošci prenose unutar vrste putem kromatofora odnose se na sposobnost i motivaciju tijekom reproduktivnih susreta, uključujući signaliziranje sposobnosti za parenje i spremnosti na borbu.

Prednosti signaliziranja pomoću živčano kontroliranih kromatofora uključuju: (i) sustav omogućuje brzo signaliziranje i brzu izmjenu signala zahvaljujući izravnoj kontroli mozga, (ii) signali mogu biti stupnjevani po intenzitetu, (iii) moguće je simultano bilateralno signaliziranje tako da jedinke s jedne strane odbijaju rivale, a sa druge strane privlače partnere, (iv) budući da

su kromatofori potpuno neovisni od drugih tjelesnih mišića, signaliziranje ne interferira s ostalim motoričkim funkcijama (Messenger, 2001).

6. LITERATURA:

Borrelli, L., Gherardi, F., Fiorito, G. (2006) *A Catalogue of Body Patterning in Cephalopoda*, Firenze University Press

Boycott, B. B. (1961) The functional organization of the brain of the cuttlefish *Sepia officinalis*, *Proceedings of the Royal Society of London* ***B 153***, 503-534, (citirano prema Hanlon i Messenger, 1996).

Brocco, S. L., Cloney, R. A. (1980) Reflector cells in the skin of *Octopus dolfeini*, *Cell and Tissue Research* ***205***, 16-186.

Cloney, R. A., Florey, E. (1968) Ultrastructure of cephalopod chromatophore organs, *Zeitschrift fur Zellforschung* ***89***, 250-280.

Ferguson, G. P., Messenger, J. B. (1991) A countershading reflex in cephalopods, *Proceedings of the Royal Society of London* ***B 243***, 63-67, (citirano prema Messenger, 2001)

Ferguson, G. P., Messenger, J. B., Budelmann, B. U. (1994) Gravity and light influence the countershading reflexes of the cuttlefish *Sepia officinalis*, *Journal of Experimental Biology* ***191***, 247-256, (citirano prema Messenger, 2001).

Fox, H. M., Vevers, G. (1960) *The Nature of Animal Colours*, Sidgwick and Jackson, London

Hanlon, R. T. (1982) The functional organization of chromatophores and iridescent cells in the body patterning of *Loligo plei* (Cephalopoda: Myopsida). *Malacologia* ***23***, 89-119.

Hanlon, R. T., Messenger, J. B. (1988) Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis L*) : the morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* ***320***, 437-487.

Hanlon, R. T., Messenger, J. B. (1996) *Cephalopod behaviour*, Cambridge University Press

Hanlon R. T., Cooper K. M., Budelmann B. U., Pappas T. C. (1990) Physiological color change in squid iridophores I. Behavior, morphology and pharmacology in *Lolliguncula brevis*. *Cell and Tissue Research* ***259***, 3-14

Hill, A. V., Solandt, D. Y. (1935) Myograms from the chromatophores of *Sepia*, *J. Physiol. Lond*. **83**, 13–14, (citirano prema Hanlon i Messenger, 1996).

Mathger, L. M., Denton, E. J. (2001) Reflective properties of iridophores and fluorescent 'eyespots' in the loliginid squids *Alloteuthis subulata* and *Loligo vulgaris*. *Journal of Experimental Biology* **204**, 2103-2118.

Mathger, L. M., Denton, E. J., Marshall, N. J., Hanlon, R. T. (2009) Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods, *J. R. Soc. Interface 2009,* **6***,* 149-163.

Messenger, J. B. (2001) Cephalopod chromatophores***:*** Neurobiology and natural history. *Biological Reviews* ***76***, 473-528.

Packard, A. (1972) Cephalopods and fish: the limits of convergence. *Biological Reviews* ***47***, 241-307.

Packard, A. (1982) Morphogenesis of chromatophore patterns in cephalopods: are morphological and physiological 'units' the same?, *Malacologia* ***23***, 193-201.

Packard, A. Sanders, G. (1969) What the octopus shows to the world, *Endeavour* ***28***, 92-99.

Packard, A., Sanders, G. D. (1971) Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance, *Animal Behaviour* ***19***, 780-790.

Reed, C. M. (1995) Dye coupling in the muscles controlling squid chromatophore expansion. *Journal of Experimental Biology* ***198***, 2631-2634.

Wood, J., Jackson, K. (2004) How cephalopods change colour, *The Cephalopod Page*, (http://www.thecephalopodpage.org/cephschool/howcephalopodschangecolor.pdf)

Internetski izvori

http://www.bbc.co.uk/nature/12935963, pristupljeno 29. kolovoza 2012.

http://extrememarine.org.uk/extrememarinehabitatsthedeep/bioluminescence-3/functions/camouflage/, pristupljeno 28. kolovoza 2012.

http://nationalzoo.si.edu/Publications/ZooGoer/2011/4/Cephalopods.cfm, pristupljeno 28. kolovoza 2012.

http://www.bio.davidson.edu/people/midorcas/animalphysiology/websites/2011/Heil/iridophore.htm, pristupljeno 28. kolovoza 2012.

http://www.dreamstime.com/royalty-free-stock-image-octopus-skin-image14582286, pristupljeno 28. kolovoza 2012.

http://www.scuba-equipment-usa.com/marine/MAY04/Day_Octopus%28Octopus_cyanea%292.html, pristupljeno 29. kolovoza 2012.

7. SAŽETAK

Tjelesni uzorak glavonožaca izgrađen je od kromatskih, teksturalnih, posturalnih i lokomotornih komponenti. One su dalje sastavljene od jedinica, a jedinice sačinjavaju elementi – pigmentirani kromatofori, strukturne reflektirajuće stanice i kožni mišići. Zadivljujući optički efekti tjelesnih uzoraka i njihova brza promjena, omogućena je prvenstveno zahvaljujući živčano upravljanim kromatoforima. Unutar svakog kromatofora nalazi se citoelastična vrećica sa pigmentom, za koju su vezani setovi radijalnih mišića sa živcima. Ekspanziju i kontrakciju mišića kontroliraju hijerarhijski organizirani centri u mozgu. Na taj način glavonošci mogu u trenutku promijeniti tjelesni uzorak u svrhu prikrivanja ili komunikacije. Prikrivanje je značajna anti-predatorska taktika, i glavni razlog evolucije kromatofora, a postiže se stapanjem s pozadinom, različitom obojenosti dijelova tijela, prekinutim obojenjem ili nalikovanjem neživim objektima. Tjelesne uzorke glavonošci koriste i u komunikaciji s predatorima ili plijenom te za pronalazak partnera.

8. SUMMARY

Body pattern in cephalopods consists of chromatic, textural, postural and locomotor components. They are made up of units, and a unit consists of elements – pigmented chromatophores, structural reflecting cells and skin muscles. Stunning optical effects of body patterns and their rapid changes is enabled primarily due to neurally controlled chromatophores. Within each chromatophore there is a cytoelastic sacculus with pigment, attached to a set of radial muscles, each with its nerves. Expansion and contraction of the muscles is controlled by a set of lobes in the brain organized hierarchically. In this way cephalopods can change their body pattern instantly for camouflage or to communicate. Camouflage is an important anti-predatory tactics, and the main reason of chromatophore evolution. It’s achieved by merging with the background, countershading, disruptive coloration and deceptive resemblance. Cephalopods also use their body patterns to communicate with predators and prey, and to find partners.