

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra zoologie a rybářství



**Etologie a neurobiologie chobotnic
Bakalářská práce**

Autor práce: Jesika Černá

Obor studia: Speciální chovy

Vedoucí práce: Ing. Štěpán Kubík, Ph.D.

© 2017 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Etologie a neurobiologie chobotnic" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne 19.4.2017

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala Ing. Štěpánu Kubíkovi, Ph.D. za pomoc, cenné rady a odborné vedení mé bakalářské práce.

Etologie a neurobiologie chobotnic

Souhrn

Cílem této bakalářské je sepsání stručné literární rešerše o etologii a neurobiologii chobotnic. Ve spojitosti s těmito vědními obory je třeba zmínit i barvoměnu, která je využívána pro širokou škálu komunikačních signálů a maskování. Práce se také zabývá všeobecnými informacemi týkajícími se chobotnic. Jde především o morfologii, vnitřní stavbu těla nebo taxonomii. S tou jsou zmíněny nejdůležitější rody a jejich zástupci. Příkladem je nejrozšířenější rod chobotnic *Octopus*. Ten zahrnuje i nejvyužívanější druh chobotnic při experimentech, a to chobotnici pobřežní (*Octopus vulgaris*).

Vědní obor etologie se zabývá chováním živočichů. Každý živočišný druh disponuje specifickým chováním a inteligencí dle stupně vývinu jeho mozku. Obecně lze říci, že čím větší počet neuronů má daný druh, tím je schopen většího uvažování a přemýšlení. S tím úzce souvisí studium neurobiologie, jejíž hlavní náplní je zkoumání funkce mozkových systémů. Jde především o důležitá centra pro pohyb, smysly, učení nebo paměť. Chobotnice mají něco kolem 500 miliónů neuronů, což je srovnatelné s některými druhy malých ptáků. Mimo jiné mají chobotnice jeden centrální mozek uložený v chrupavčité kapsli a osm dalších menších mozků, které jsou spíše shluky ganglií umístěné u kořene každého chapadla. Každé z těchto osmi center řeší většinu úkolů a z centrálního mozku jdou pouze souhrnné příkazy.

Neuvěřitelné schopnosti chování chobotnic byly již známy v antice před tisíci lety. Moderní vědci byli přitahováni chováním tohoto fascinujícího zvířete od počátku 20. století a chování chobotnic bylo rozsáhle studováno. Inteligence chobotnic se často srovnává s vyššími obratlovci a v inteligenčních pokusech se jim dávají podobné úkoly např. pokus s otevíráním lahví. Vykazují přecitlivělost na určité situace, návyk, přizpůsobivost, asociativní učení, vizuální a hmatové učení. Mají schopnost učit se a řešit problémy bludišť nebo různých objížděk. Chobotnice také jednoznačně prokazují sociální učení, kdy se dokáží učit jedna od druhé na základě pozorování. Dále jsou chobotnice schopny hry, kdy jim byly dány do akvária lego kostky. Tato vlastnost je především rozvinuta u obratlovců.

Klíčová slova: etologie, nervová soustava, smysly, barvoměna, inteligence

Ethology and Neurobiology of Octopuses

Summary

The aim of this Bachelor's thesis is to present a brief literature review of ethology and neurobiology of octopuses. In connection with these scientific disciplines, it is necessary to mention also ability to change their skin coloration, which is used for a wide range of communication signals and camouflage. The thesis also focuses on general facts about octopuses, such as morphology, internal systems or taxonomy, where the most important genera and their representatives have been mentioned. The most widespread genus of octopods is *Octopus*, which also includes the common octopus (*Octopus vulgaris*), which is most commonly used for experiments of all octopus Ethology and Neurobiology of Octopuses species.

Ethology is a scientific study of animal behaviour. Every species shows specific behaviour and intelligence according to the brain development degree. Generally speaking, the more neurons, the better ability of cogitation and thinking the given species has. There is a close connection with the neurobiology study, which mainly examines functions of cerebral systems. It concerns particularly important centres for movement, senses, learning or memory. Octopuses have about 500 millions of neurons, which is comparable to some species of small birds. Besides, octopuses have one central brain placed in a cartilaginous capsule and eight smaller brains, or rather clumps of ganglia, which are found at the root of each tentacle. Each of the eight centres solves most of the tasks and the central brain gives only overall orders.

The unbelievable behavioural abilities of octopuses were known in antiquity thousands years ago. Modern scientists have been attracted by behaviour of this fascinating animal since early 20th century and the behaviour of octopuses has been extensively studied. The intelligence of octopuses is often compared to the one of higher vertebrates and in intelligence tests they are given similar tasks, e.g. the experiment with opening bottles. They show hypersensitiveness in certain situations, habits and adaptability. They have been reported to practice associative learning, visual and learning thought haptic perception. They are able to learn, to solve mazes and detours. Octopuses also provably show social learning, when one octopus learns from the other one, i.e. observational learning. Moreover, octopuses have also been observed in what some have described as play, being given Lego set in their aquariums. This ability is particularly developed at vertebrates.

Keywords: ethology, nervous system, senses, ability to change skin coloration, intelligence

Obsah

1	Úvod	1
2	Cíl práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Taxonomie	3
3.1.1	Přehled taxonomie	3
3.1.2	Kmen měkkýši	4
3.1.3	Třída hlavonožci	4
3.1.3.1	Podtřída loděnky	5
3.1.3.2	Podtřída dvoužábří	5
3.2	Morfologie těla chobotnic	8
3.3	Vnitřní stavba těla chobotnic	9
3.3.1	Oběhová, dýchací a vylučovací soustava	9
3.3.2	Trávicí soustava	9
3.3.3	Nervová soustava	10
3.3.3.1	Nervy	11
3.3.3.2	Neurosekrece	11
3.3.3.3	Nervový systém ramen a jejich regenerace	11
3.3.3.4	Centrální mozek	13
3.3.3.5	Neurobiologie učení a paměti	16
3.3.4	Smysly	16
3.3.4.1	Čich	16
3.3.4.2	Zrak	17
3.3.4.3	Statocysta	18
3.3.4.4	Hmat	18
3.3.5	Barvoměna	19
3.3.5.1	Chromatofory	19
3.3.5.2	Iridiofory	20
3.3.5.3	Leukofory	20
3.3.5.4	Princip barvoměny	21
3.3.5.5	Tělní kresba	21
3.4	Etologie	22
3.4.1	Chování	22
3.4.1.1	Pohyb	23
3.4.1.2	Potravní chování	23
3.4.1.3	Kamufláž	24

3.4.1.4	Komunikace	25
3.4.1.5	Reprodukční a mateřské chování	26
3.4.2	Učení a paměť	28
3.4.2.1	Neasociativní učení	30
3.4.2.2	Asociativní učení	30
3.4.3	Inteligence	31
3.4.3.1	Vizuální experiment	31
3.4.3.2	Experiment s lahví	32
3.4.3.3	Kognitivní schopnosti	32
4	Závěr	35
5	Seznam literatury	36

1 Úvod

Třída hlavonožci dosáhla největšího vrcholu vyvinutí ze všech měkkýšů. Na vrcholu inteligence stojí právě chobotnice, které jsou v současné době velmi zkoumané pro své specifické chování. Při posuzování inteligence živočichů hraje klíčovou roli poměr velikosti nervové soustavy a jejich tělesné hmotnosti. V tomto srovnání je poměr u chobotnic podobný jako u nižších obratlovců. Nejvíce důležité je ovšem množství nervových buněk. Těch se u chobotnic nachází něco kolem 500 miliónů neuronů, což je dvakrát více oproti počtu neuronů u potkana.

Jejich samostatný vývoj započal zhruba v době kambria, kdy na planetě žil pravěký mořský plaz ichthyosaurus. Ten se živil právě tehdejšími hlavonožci. Nejstarší fosilní nález hlavonožce je starý asi 507 miliónu let. V té době vypadali podobně jako loděnka hlubinná (*Nautilus pompilius*), která si zachovala tuto pradávnu podobu těla až do dnešních let.

V evolučním vývoji došlo k rozdělení živočichů na dvě vývojové větve. Z jedné se vyvinuli dnešní mořští savci, vyšší obratlovci, člověk a z druhé současní hlavonožci. K tomuto odtržení došlo před více než 500 – 600 miliony lety. Od té doby došlo u hlavonožců k významnému posunu, co se týká způsobu života a jejich vzhledu. Ztráceli schránku, z pelagického života se stal život převážně bentický a jejich působiště se přesunulo do blízkosti pobřeží a korálových útesů.

Samostatný vývoj hlavonožců vedl k nezávislému utváření zvláštní formy inteligence. U savců byla rozvinuta hlavně komunikace a kolektivní myšlení. Chobotnice si zvolili samotu, a zvláště významnou schopnost, která je nejvíce rozvinuta ze všech živočichů na planetě a tím je maskování.

2 Cíl práce

Cílem této práce je stručně popsat dosavadní poznatky o chování chobotnic a jejich nervovém systému.

3 Literární rešerše

3.1 Taxonomie

3.1.1 Přehled taxonomie

říše:	Animalia Linnaeus, 1758 – živočichové
podříše:	Eumetazoa Butschli, 1910
oddělení	Bilateria Hatschek, 1888 – dvoustranně souměrní
pododdělení	Protostomia Grobben, 1908 – prvoústí
kmen	Mollusca Cuvier, 1795) – měkkýši
podkmen	Conchifera Gegenbaur, 1878 –schránkovci
nadtřída	Cyrtosoma
třída	Cephalopoda Cuvier, 1795 – hlavonožci
podtřída	Coleoidea Bather, 1888 – dvoužábří
kohorta	Neocoleoidea Haas, 1997 – praví dvoužábří
nadřád	Octobrachia Fioroni, 1981 – osmiramenatci
řád	Octopoda Leach, 1818 – chobotnice
podřád	Incirrina Grimpe, 1916
čeleď	Octopodidae D’Orbigny, 1840 – chobotnicovití
podčeleď	Octopodinae D’Orbigny, 1840
rod	<i>Abdopus</i> Norman a Finn, 2001
	<i>Ameloctopus</i> Norman, 1992
	<i>Aphrodoctopus</i> Roper a Mangold, 1992
	<i>Cistopus</i> Gray, 1849
	<i>Enteroctopus</i> Rochebrune a Mabille, 1889
	<i>Euaxoctopus</i> Voss, 1971
	<i>Hapalochlaena</i> Robson, 1929
	<i>Octopus</i> Cuvier, 1797
	<i>Pinoctopus</i> Orbigny, 1845
	<i>Pteroctopus</i> Fischer, 1882
	<i>Robsonella</i> Adam, 1938
	<i>Scaeuergus</i> Troschel, 1857 (Nixon, 2003)

3.1.2 Kmen měkkýši

Měkkýši je jedna z nejrozmanitějších skupin živočichů, jež zahrnuje zhruba 100 tisíc popsaných druhů. Po členovcích jde o druhou největší skupinu živočichů. Pro člověka jsou ekonomicky důležití, protože mají mnohostranné využití zejména jako zdroj potravy, pro výrobu perel a biomedicínu (model pro studium organizace mozku, učení, paměť a pro studium parazitologie) (Kocot et al., 2011).

Tělo se skládá ze tří částí: hlava, útrobní vak a svalnatá noha, která má různé podoby dle druhu živočichů. Buňky pokožky, uložené na povrchu těla, vylučují velké množství slizu, který slouží jako ochrana těla. Tělní dutinu vyplňuje měkký parenchym z houbovitého buněčného pletiva. Měkkýši nemají žádnou vnitřní kostru, ale jejich svalovina má značnou hustotu, zvláště ve svalnaté noze, kterou lze považovat za opornou strukturu. Jejich měkké tělo vyžaduje značnou ochranu. Tu jim zajišťuje schránka, která má odlišný tvar dle skupin měkkýšů (Hanzák a kolektiv, 1973).

Kmen měkkýši zahrnuje dva podkmeny. První podkmen je Aculifera, jehož živočichové se vyznačují tím, že jsou bez jednodílné či dvoudílné schránky. Jejich tělo je kryto jen vápenatými jehličkami nebo šupinkami. Druhý podkmen je Conchifera. Živočichové této skupiny mají kryté tělo jednodílnou či dvouchlopnovou schránkou (Smrž, 2013). Schránka měkkýšů obsahuje především krystaly z uhličitanu vápenatého a je tvořena ze tří vrstev. *Periostracum* je nejsvrchnější část obsahující protein konchiolin, který brání mechanickému narušení. *Ostracum* jako střední vrstva obsahující právě uhličitan vápenatý a poslední nejspodnější vrstva *hypostracum*, která je velice tenká a může mít perleťový lesk (Gao et al., 2015).

V útrobním vaku jsou uloženy vnitřní orgány, které chrání schránka. Cévní soustava je u měkkýšů otevřená, protože neproudí v cévách, ale je poháněna srdcem a pouze omývá orgány uložené v tělní dutině. Trávicí soustava obsahuje žaludek, střevo a hepatopankreas, jenž je důležitý pro tvorbu trávicích enzymů. Nervová soustava je u všech měkkýšů gangliová a nejvíce pokročilou skupinou, co se týče vývinu mozku, jsou hlavonožci. Dýchání zajišťují žábry u vodních měkkýšů, u suchozemských je to silně prokrvená plášťová dutina, či povrch těla (Hanzák a kolektiv, 1973).

3.1.3 Třída hlavonožci

Třída hlavonožci se objevila zhruba před 500 miliony let a její zástupci se vyskytují pouze v mořském prostředí (Derby, 2014). Zahrnuje unikátní druhy měkkýšů, kterých je něco kolem osmi set. Hlavonožci mají mnoho primitivních rysů bezobratlých, ale také vykazují více

pokročilých vlastností jako suchozemští obratlovci (např. stavba oka, ontogeneze a vysoce centralizovaný nervový systém) (Zhang, 2012).

3.1.3.1 Podtřída loděnky

Nejvýznamnější zástupce této podtřídy je loděnka hlubinná (*Nautilus pompilius* Linnaeus, 1758) (obr.1). Říká se jí termínem „živoucí fosilie“, protože je starobyklým pozůstatkem již zaniklých hlavonožců. Loděnky mají mozek relativně jednodušší v porovnání s ostatními hlavonožci. Obsahuje méně laloků a také méně neuronů. Vyhrazená centra mozku pro učení a paměť zcela chybí, ale i přesto jsou toho schopny (Crook and Basil, 2008). Jejich tělo je ještě chráněno vnější schránkou jako je tomu u nižších měkkýšů. Schránka uvnitř je tvořena přepážkami, které mají různou velikost. V nich je uložen plyn a tekutina, které loděnce pomáhají v plavání. V té poslední a také největší žije ona sama. Dalším typickým znakem této skupiny jsou dva páry peříčkovitých žaber (ktenidia) a až 90 chapadel. Jde o velice pomalého živočicha, který loví menší jedince oproti dvojžábřím. Lov se uskutečňuje pomocí látky obsažené na chapadlech, díky ní loděnka na ně nalepuje potravu. Je poměrně dlouhověká v porovnání s dvoužábřími, protože se může dožít až 15 let (Smrž, 2013)



Obr. 1: Loděnka hlubinná (*Nautilus pompilius*)
(Zdroj: <http://www.chovzvirat.cz/zvire/3979-lodenka-hlubinna>)

3.1.3.2 Podtřída dvoužábří

Typickým znakem této skupiny je jeden pár peříčkovitých žaber a osm nebo deset ramen s přísavkami. Každý druh z této podtřídy má jeden pár ledvin, dvě srdeční předsíně a skořepina na ochranu těla je buď ukryta pod pokožkou, nebo zcela chybí. Nervová a smyslová soustava je daleko více vyvinutější oproti loděnkám. U všech zástupců se nachází hektokotylové rameno, které slouží k rozmnožování. Dožívají se poměrně nízké věku, umírají totiž hned po prvním

rozmnožení (Hanzák a kolektiv, 1973) Všichni zástupci z dvoužábřích mají inkoustové vaky pro výrobu inkoustu, a to již po vylíhnutí (Derby C., 2014).

Řád desetiramenní

Živočichové této skupiny mají osm ramen a dvě chapadla k zachycení kořisti. Typický je pro ně zploštělý nebo torpédovitý tvar těla a lze u nich nalézt zbytky schránek v těle. (Smrž J., 2013)

Nejvýznamnější zástupci tohoto řádu:

- oliheň obecná (*Loligo vulgaris vulgaris* Lamarck, 1798)
- sépie obecná (*Sepia officinalis* Linnaeus, 1758)
- krakatice Kondakova (=dlouhoramenná) (*Kondakovia longimana* Filippova, 1972)

Řád osmiramenní

Všichni zástupci této skupiny se vyznačují osmi rameny. Mají vakovité tělo, které neobsahuje žádné zbytky pravé schránky. Podobně jako desetiramenní mají inkoustové barvivo. Většina žije benticky na dně poblíž pobřeží a plave pouze při lovu nebo přemísťování. Mnoho rodů žije skrytým způsobem či v hloubkách, a tak nejsou o nich téměř žádné záznamy (Nixon, 2003). Jsou zde uvedené pouze ty rody, které jsou určitým způsobem zajímavé nebo jsou běžně rozšířeným druhem.

Rod *Ameloctopus*

Jediným žijícím druhem této chobotnice je chobotnice severoaustralská (*Ameloctopus litoralis* Norman, 1992) (obr. 2). Tato chobotnice je zajímavá především pro svůj neobvyklý vzhled. Celé její tělo je drobného vzhledu s malou hlavou a chapadla, která mohou být až desetkrát delší než plášť. Její zbraní je především autotomie, kdy odvrhne část chapadla. Tuto schopnost mají některé druhy ještěrek. Při přílivu je možno jí takto pozorovat, jak se brodí pískem a vyhledává kořist ve štěrbinách (Nixon, 2003).



Obr. 2: *Ameloctopus litoralis*

(Zdroj: http://marinebio.org/upload/_cephs/Ameloctopus-litoralis/1.jpg)

Rod *Octopus*

Rod *Octopus* Cuvier, 1797 je nerozšířenějším druhem chobotnic, zahrnuje asi 100 druhů a též chobotnici pobřežní (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) (obr. 3). Živočichové jsou velcí od několik centimetrů až po několik metrů. Mezi největší zástupce tohoto rodu patří například chobotnice velká (*Octopus dofleini* Wülker, 1910). Tato chobotnice může dosahovat velikosti až 3 metry s maximální hmotností 50 kilogramů. Zástupci rodu *Octopus* se vyskytují ve všech biotopech mimo Arktidy a Antarktidy (Vie Sauvage, 1992).



Obr. 3: *Octopus vulgaris*

(Zdroj: <http://www.weheartdiving.com/wp-content/uploads/common-octopus0003-1024x685.jpg>)

Rod *Hapalochlaena*

Patří sem dva druhy chobotnic: chobotnice skvrnitá (*Hapalochlaena maculosa* (Hoyle, 1883)) (obr. 4) a chobotnice kroužkovaná (*Hapalochlaena lunulata* (Quoy and Gaimard, 1832)). Typické pro ně je množství kožních kroužků sytě modré barvy po těle. Mají velice nebezpečný jed (makulotoxin a hepatoxin), který může být pro člověka i smrtelný. Ten je vylučován nejen ze slinných žláz, ale nachází se i ve vejcích těchto chobotnic. Tyto chobotnice žijí u pobřeží Austrálie a souostroví Indonésie (Yotsu-Yamashita et al., 2006).



Obr. 4: *Hapalochlaena maculosa*

(Zdroj: http://natureworld.ru/okas/hapalochlaena%20maculosa_01.jpg)

Rod *Cistopus*

Tento rod zahrnuje pouze jeden druh, a to *Cistopus indicus* Orbigny, 1840 (obr. 5). Tato chobotnice může dosahovat velikosti více než 60 cm o hmotnosti maximálně 2 kg. Častou jsou pozorovány, jak sedí na dně a způsobile vlečou svá chapadla (Nixon, 2003).



Obr. 5: *Cistopus indicus*

(Zdroj: <http://1.bp.blogspot.com/bOW177hgGgc/VJo4tdnJqmI/AAAAAAAAAd8/UWwXvpzEIIY/s1600/0900000181e988e3_pl.jpg>)

3.2 Morfologie těla chobotnic

Chobotnice pobřežní (*Octopus vulgaris*) mají osm ramen se dvěma řadami přísavek. Samice dorůstají kolem 1,2 m a samci do 1,3m, obvykle váží od 2 – 3 kg. Na hlavě jsou umístěné po obou stranách oči. Hlava pak dále pokračuje ve svalnatý plášť, kde jsou uloženy vnitřní orgány. Na břišní straně těla se otevírá otvor, který je obklopen čelistmi rozlišujícími se na horní a dolní. Ty jsou tak silné, že dokáží bez problému rozdrtit krunýř kraba (Nixon, 2003)

3.3 Vnitřní stavba těla chobotnic

3.3.1 Oběhová, dýchací a vylučovací soustava

Tyto tři systémy jsou velmi úzce spolu propojeny (obr. 6). Tlaková filtrace ledvin je ovlivněna činností srdcí a každý z těchto tří systémů je pod kontrolou nervového systému. (Wells, 1978)

Od hlavonožců je oběhová soustava vždy uzavřená. Srdce je složeno z komory, odkud vycházejí hlavní tepny přivádějící okysličenou krev od žaber a dvou předsíní. Srdce je ještě podpořeno dvěma malými srdci (venózní a tepenné) z důvodu, aby bylo dosaženo dostatečně vysokého krevního tlaku pro rozvod krve po těle. Jejich dalším úkolem je čerpat krev do vlásečnicového systému žaber. Podobně jako je tomu u obratlovců, systém vlásečnic propojuje tepny se žilami (Vie Sauvage, 1992). Stejně jako ostatní měkkýši mají chobotnice žábry umístěné v plášťové dutině s rozdílem, že stěny plášťové dutiny jsou kontraktilní (Wells, 1978). Žábry tvoří primární mechanismus pro výměnu plynů a stejně tak k odstranění dusíkatých látek z těla. Krev se pohybuje přes žábry za pomoci žaberního (venózního) srdce, kontraktilních cév a svalových pohybů žaber. Okysličená krev opouští žábry, přechází přes tepenné srdce a poté je pomocí tepenného systému vedena ke zbytku těla zvířete. Voda je čerpána do dutiny pláště, odkud se dostane do kontaktu s vnitřními žábry. Odkysličená krev vychází potom ze sifonu (Young and Vecchione, 2006).

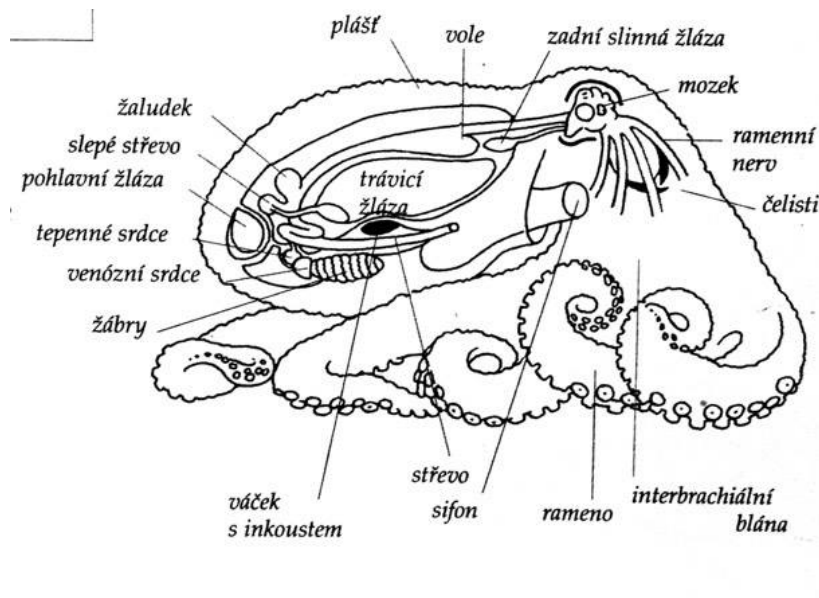
Krev chobotnic se skládá z hemocyaninu bohatého na měď, který má jinou afinitu kyslíku než hemoglobin bohatý na železo u obratlovců. Okysličený hemocyanin se v tepnách váže na CO₂, který se pak uvolní, když je krev v žilách zbavena kyslíku. Uvolňování CO₂ do krve způsobuje, že ji tím okyselují a tvoří se kyselina uhličitá (Pörtner, 1994). Objem krve v těle chobotnice je zhruba 3,5 % z její tělesné hmotnosti (O'dor et al., 1984).

3.3.2 Trávicí soustava

Trávicí soustava začíná zobákovitými čelistmi, které obsahují radulu. Ta je pokryta zuby pro škrábání a drcení potravy (Vie Sauvage, 1992). Chobotnice mají dva typy slinných žláz, z nichž jedna je jedovatá. Žlázy vylučují alfa a beta cephalotoxin, což je specifický glykoprotein obsahující asi 50 % sacharidů a napomáhá jim v trávení. Navíc dokáže silně paralyzovat krabi (Cariello and Zanetti, 1976).

Samotné trávení je oproti pelagickým druhům pomalejší, ale i přesto rychlé. Žaludek chobotnic je větší a dokáže nashromáždit poměrně velké množství potravy, které mohou postupně trávit při plavání nebo hrabání písku. Potrava vstupuje do jícnu, pak pokračuje přes

vole. Již v jícnu a v žaludku dochází k sekreci trávicích enzymů z epitelu stěn trávicího ústrojí. V žaludku je potrava rozmělněna na menší části díky pohybu stěn žaludku. Důvodem je, že menší části se lépe vstřebávají ve střevě. Potrava je pak dále posouvána do slepého střeva, které produkuje enzymy, absorbuje živiny a odstraňuje nestravitelné částice. Žaludek je považován za hlavní absorpční orgán. Nakonec potrava pokračuje přes střevo a je vylučována řitním otvorem umístěným v blízkosti sifonu (Omura and Endo, 2015).



Obr. 6: Anatomie vnitřní stavby těla chobotnice (Zdroj: Moře a oceány, 1995)

3.3.3 Nervová soustava

Studie Nixona a Younga (1971) poskytují velmi podrobný popis struktury nervového systému. Jejich histologické a anatomické analýzy ukazují strukturální spojení mezi periferním, centrálním nervovým systémem a mezi různými mozkovými laloky.

Velikost nervového systému dnešních hlavonožců vzhledem k jejich tělesné hmotnosti je ve stejném rozsahu jako u nižších obratlovců. Ve srovnání s nižšími měkkýši jsou chobotnice velice vyspělé v počtu a uspořádání nervových buněk (Hochner et al., 2006).

Například nervový systém Zeje karibského obsahuje 20,000 neuronů, kdežto chobotnice mají 500 milionů buněk (Moore and Overhill, 2006).

Tento vývoj v nervovém systému mezi nižšími a vyššími měkkýši znamená dramatické změny v chování. U zeje karibského jde spíše o stereotypní chování. Kdežto vyspělejší chobotnice dokáží více přemýšlet, což pozorujeme například při jejím lovu (Hochner et al., 2006).

3.3.3.1 Nervy

Nervy patří mezi orgány periferní nervové soustavy, jejichž hlavním úkolem je přenos informací z periferie do centrální nervové soustavy. Nejdříve dojde k elektrické signalizaci podél nervů, které je dosaženo pomocí nabitých iontů pohybujících se dovnitř a ven z axonu. Pasivní pohyb iontů je určen chemickými a elektrickými přechody. Axony membrány jsou selektivně propustné pro sodné a draselné kanály, z nichž každý reguluje tok příslušného iontu. Aktivní tok je zajišťován pomocí tzv. sodíkové pumpy, kdy je vyžadována spotřeba energie. Tento proces transportuje ionty sodíku ven, což má za následek více sodíku vně buněk a více draslíku uvnitř. (Moore and Overhill, 2006)

3.3.3.2 Neurosekrece

Neurosekrece je schopnost nervových buněk vytvářet sekrety. Ta je značně rozdílná u bezobratlých živočichů a obratlovců. Například u obratlovců neurony vytvářejí látky tzv. inkrety, které jsou uzpůsobené ovlivňovat činnost jiných buněk nebo orgánů. Vše se děje pod kontrolou nervů, kdy dojde k chemické sekreci z organel nervových buněk. Ty jsou u obratlovců vždy řízeny určitým centrem (Dylevský, 2009).

U bezobratlých to funguje tak, že hormony jsou vylučovány přímo z nervových buněk do krevního oběhu nebo tkáňové dutiny. Buňky neurosekrece mají velká jádra a axony s koncovými odtoky (Moore and Overhill, 2006)

3.3.3.3 Nervový systém ramen a jejich regenerace

Stavba ramen

Chobotnice mají osm ramen, které jim slouží k pohybu. Rameno, stejně jako jazyk obratlovců nebo sloní chobot, se skládá hlavně z nestlačitelných svalových buněk, a proto objem ramene zůstává konstantní. (Hochner, 2012)

Pokožka se skládá z jednoho listu buněk a je chráněna kutikulou. Škára ramene chobotnic obsahuje pojivovou tkáň, která obklopuje hlavní svalové svazky. Také je prostoupena mnoha cévami, svalovými vlákny, nervovými vlákny a chromatofory. Svaly paže jsou rozděleny na: vnitřní svalstvo přísavek, vnitřní svalstvo ramen a acetabulo-brachiální svalstvo. Acetabulo-brachiální svalstvo slouží ke spojení přísavek na ramenní svalstvo. Vnitřní svalstvo ramene je složeno z hustě zabaleného trojrozměrného pole svalových vláken obklopující velkou centrální axiální nervovou šňůru (Graziadei, 1971).

Svaly jsou uspořádány do skupin s různými orientacemi: podélné, šikmé a přechodové svaly. Je to protichůdný svalový systém, ve kterém aktivní zkrácení jedné skupiny způsobí prodloužení jiné skupiny. Tato stavba umožňuje provádět složité motorické činnosti a zároveň poskytuje stejnou oporu jako kostra u obratlovců (Nödl et al., 2015).

Ramenní nervy

Nervový systém ramen se skládá ze tří samostatných částí: axiální nerv, skupina gangliových buněk nacházející se nad každou přísavkou a mezisvalové nervy (Graziadei, 1971).

Svaly jsou řízeny axiálním nervovým vláknem, jež je složeno z řady ganglií uspořádaných podél dvojice nervových svazků a hustou sítí periferních nervů, který lokálně vnímá a zpracovává část smyslových vjemů (Nödl et al., 2015).

Fyziologická charakteristika svalových buněk a způsob jejich inervace naznačuje, že speciální neuromuskulární mechanismy jsou vyvinuty pouze v paži chobotnice. Každý z těchto malých svalových buněk se inervuje třemi typy cholinergních receptorů. Tyto receptory jsou citlivé k acetylcholinu, který se vyskytuje hlavně na synapsích parasympatiku (Hochner, 2012)

Řízení pohybu ramene

Řízení pohybu ramene může být definováno jako specializované autonomní systémy. Periferní nervový systém ramen zpracovává enormní množství smyslových informací shromážděných z chemických a hmatových buněk. Tyto důležité informace jsou pak předávány do jejich center uložených v mozku. Z vyšších motorových center jsou odesílány pouze souhrnné příkazy do periferních neuronových sítí v paži. Ty pak produkují nervové aktivace. Pohyb ramen chobotnice provádí velmi stereotypním způsobem, který najdeme u všech jiných živočichů s končetinami (Hochner, 2012).

Regenerace ramene

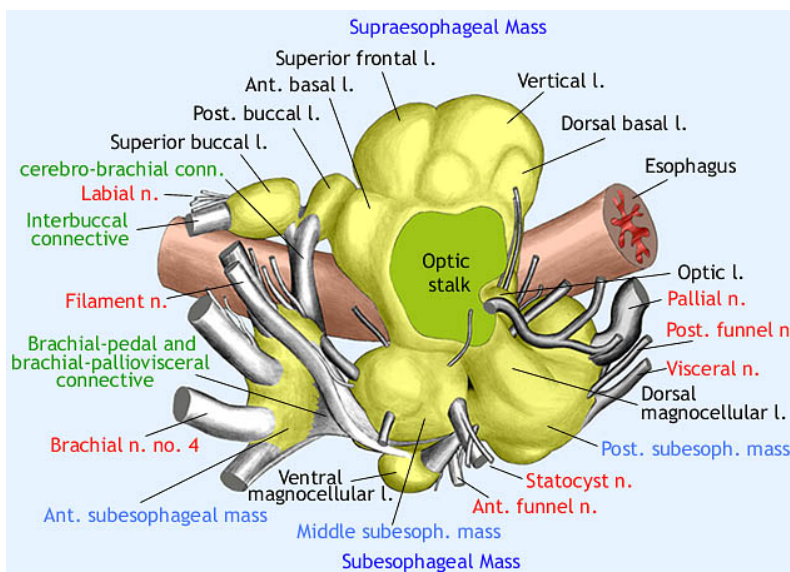
Regenerační proces zahrnuje obnovu, opravu a růst buněk, tkání či orgánů, které byly fyzicky nebo jiným způsobem poškozeny. Hlavní roli v regeneračním procesu paže chobotnic hraje acetylcholinesteráza (AChE). Je to enzym, který má vliv na pokles neurotransmiteru acetylcholinu za vzniku cholinu a acetátu. Nejvíce je zastoupen v nervosvalových spojeních v centrální nervové soustavě, kde jeho působení končí synaptickým přenosem. Acetylcholin je využíván jako inervační prostředek pro řízení regeneračních procesů. Jeho aktivita podporuje růst neuritů u zralých nervových buněk (Fossati et al., 2013).

Ve velmi časných stádiích opětovného růstu buněk dochází k procesu hojení ran, díky zvýšení počtu buněk na poraněném místě (proliferace). Tento proces trvá asi 3-17 dní. Během

následné fáze, což je kolem dvacátého dne, je enzym AChE ztracen a aktivita cholinesterázy je velmi nízká. Dále proces pokračuje proliferací buněk v mezenchymální tkáni na špičce ramene (distálně k ráně). V některých případech dochází k regeneraci proximálně od rány ramene. Ve fázi kolem 28. dne prudce stoupá aktivita AChE a dochází k morfogenezi tkání. V poslední fázi kolem 42-134 dne dojde k histogenezi a k obnovení všech struktur ramene. Během procesu buněčné proliferace je růst buněk aktivní většinou na špičce paží. Úroveň AChE v tkáni ramene se mění během regenerace a jednoznačně souvisí s šířením fází regeneračního procesu (Fossati et al., 2013).

3.3.3.4 Centrální mozek

Mozkový ganglion je uložen uvnitř chrupavčité kapsle a je obklopena jícnem (Esophagus) (obr 7.). Tvoří ho 64 laloků, které spolupracují s vnějšími částmi nervové soustavy (nervový systém ramene, optický lalok). Jednotlivé oblasti mozku jsou velmi zajímavé, protože jejich morfologie je nápadně podobná s obratlovci a vykonává podobné funkce (Hochner et al., 2006).



Obr.7: Jednotlivé části mozku chobotnic

(Zdroj: https://encrypted-tbn2.gstatic.com/images?q=tbn:ANd9GcR_OGOcTOUqgzJW4YMDIFBYxOfTJ1iG86LYpRrV-I24kedZSS0P)

Mozek

Mozek se skládá ze dvou centrálních nervových hmot suboesophageal a supraoesophageal, které jsou od sebe odděleny jícnem. Mozek je uložen uvnitř chrupavčité kapsle, která není chráněna u chobotnic skořápkou. Optický lalok (Optic lobe) pak přiléhá ke každému oku (Abbot et al., 1995)

Mozek můžeme rozlišovat na tyto funkčně odlišné oblasti:

- a) Nižší motorická centra
- b) Přejídná motorická centra
- c) Vyšší motorická centra
- d) Stopka (regulátory)
- e) Analyzátory receptorů
- f) Pomocná paměťová centra

Nižší motorická centra

Nižší motorická centra leží v suboesophageal a posílají své příkazy přímo na centra efektoru, což jsou ramena. Tato centra zahrnují žebrovní lalok a velké motorické neurony zaměřené na ganglia ramen. Jsou řízeny z vyšších motorických center a rovněž získávají informace od receptorů uložených v ramenech (Messenger et al., 1983)

Přejídná motorická centra

Tato centra nepřímě inervují svalové efektory. Leží v suboesophageal laloku a jsou složeny z velkých buněk s axony směřujícími k ramennímu gangliu. Získávají také jako nižší motorická centra příkazy z vyšších mozkových center a od receptorů z ramen (Messenger et al., 1983).

Vyšší motorická centra

Vyšší motorická centra mohou vyvolat celkové koordinované pohyby několika skupin svalu. Toto centrum se nachází v supraoesophageal mozkové části. Patří sem přední (Ant. Basal l.), hřbetní a zadní (Dorsal basal l.) bazální laloky. Aktivace těchto center je přímo z analyzátorů receptorů a ze stopky (Optic stalk) (Messenger et al., 1983).

- **Přední bazální lalok**

Je důležitý pro řízení pohybu ramene, manipulaci s potravou, ovládní pohybů hlavy a očí při chůzi, plavání a kontrolu držení těla (Nixon and Young, 1971).

- **Hřbetní bazální lalok**

Podílí se na vytvoření modelů obrany, vyhýbní a koordinaci tělních a útrobních funkcí (Nixon and Young, 1971).

- **Střední bazální lalok**

Předpokládá se, že jeho funkce je především v řízení pohybu nálevky a pláště a částečně také pro kontrolu chromatoforů. Tyto funkce hrají také klíčovou roli při pohybu ramen a plavání (Nixon and Young, 1971).

Boční bazální laloky a stopka

Jsou důležité pro kontrolu chromatoforů, svaloviny a kůže. Části přední a střední bazální laloky jsou organizovány tak, aby spolu spolupracovaly a společně se stopkou vytvářejí u chobotnic „mozeček“. Stopka se rovněž podílí na kontrole řízení pohybu. U tohoto laloku bylo prokázáno, že je hlavně zapojený v usměřování vizuálně zapojených programů motoru, ale také ovlivňuje, jaký je program spuštěn. Stopka má speciální funkci při ucelování a koordinaci motorických programů s úzce spojenými zrakovými laloky. Přijímá aferentní vlákna přímo z chapadel, hlavy, pláště, kůže, a dokonce i z přísavky. Můžeme si všimnout, že tyto aferentní projekce přicházejí přímo do laloku stopka a neprocházejí nižšími motorickými centry (Messenger et al., 1983). Nixon (1971) a Messenger (1983) poukázali na to, že existují společné funkční rysy v mozečku obratlovců, člověka, a právě stopky hlavonožců.

Analyzátory receptorů

To jsou zrakové laloky, které hrají klíčovou roli v ukládání informací do paměti. Zahrnují dolní čelní (Post. buccal l.) a horní lícní lalok (Superior buccal l.), které přijímají informace od receptorů. Také stopkovitý lalůček zasílá projekce (promítání) z vnějšího prostředí do zrakového laloku. Zrakové laloky jsou klíčové při vytváření vizuálně zaměřených motorických programů (Abbot et al. 1995)

Pomocná paměťová centra

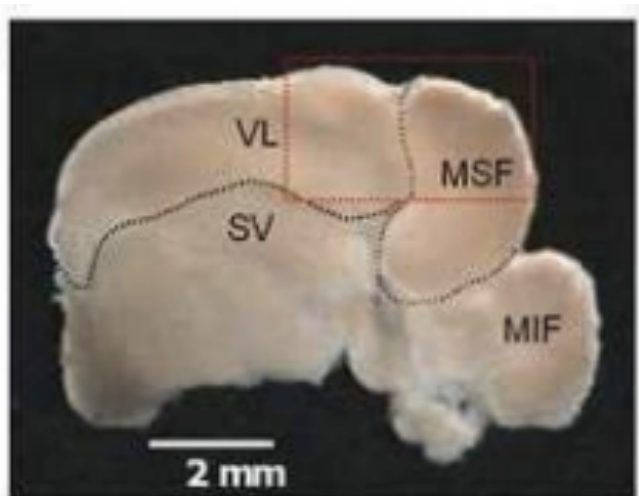
Ta se skládají z horního čelního laloku, vertikálních laloků (Vertical l.) a některých částí dolního čelního systému. Představují oblast pro paměť a řídí zvířecí sklony k útoku (Nixon and Young, 1971). Vertikální lalok se podobá části zvané hipokampus, který se nachází u obratlovců. Podobnost je jak v morfologické organizaci, v jeho zapojení, tak v jeho funkci učení a paměti (Hochner, 2013).

Optický lalok

Ten představuje hlavním centrum pro vizuální informace. Vstup od sítnice do optických laloků je přes zrakový nerv, který se skládá asi z 1000 křížících se nervových vláken. Předpokládá se, že velká část analýzy vizuálních signálů, vizuální paměti a hmatových informací jsou prováděny v optickém laloku. Sem se také mohou ukládat dlouhodobé vizuální vzpomínky (Hochner et al., 2006).

3.3.3.5 Neurobiologie učení a paměti

Chobotnice mají rozdělený centrální mozek na několik částí dle specifických funkcí, které dané oblasti vykonávají. Vertikální lalok (VL) je přímo určen pro učení a paměť (obr.8). Odstranění této části mozku nemá vliv na chování zvířete, ale snižuje dlouhodobou paměť pro nové úkoly. V této části mozku je uloženo hlavní centrum pro vizuální, hmatové a paměťové učení. Lalok se skládá pouze ze dvou druhů morfologicky typických neuronů pro bezobratlé. Typické pro tuto část mozku jsou amakrinní buňky, jejichž hlavním úkolem je příjem nervových signálů od buněk ze sítnice. Jsou to malé buňky a nachází se jich zde asi 25 milionů, ty se pak sbíhají na pouhých 65.000 velkých neuronů. Lalok přijímá pouze dva vstupy, z nichž největší je s 1,8 milionů axonů vystupujících z horního čelního laloku (MSF). Tento lalok obsahuje pouze jeden typ neuronu a zpracovává chuťové a vizuální informace. Oba tyto laloky jsou komplikovaně nervově spojeny, takže každá část vertikálního laloku (VL) může přijímat informace ze všech částí laloku MSF. Tato nervová spojení mají tendenci se rozšiřovat díky opakovaným vjemům z vnějšího prostředí, což ve výsledku znamená zvýšení své kapacity pro více asociací. (Hochner et al., 2006)



Obr. 8: Důležité části mozku chobotnic pro neurobiologii učení a paměti
VL-vertikální lalok, MSF-horní čelní lalok, MIF-dolní čelní lalok, SV-subvertikální lalok
(Zdroj: Hochner, 2006)

3.3.4 Smysly

3.3.4.1 Čich

Dvojice čichových orgánů jsou lokalizovány na obou stranách hlavy u vstupu do dutiny pláště. Jsou skryté v kožních záhybech a jeví se jako malé bílé skvrnky, kde je kůže natažená s absencí chromatoforů. Čichové orgány jsou složeny z podpůrných, epiteliálních a

senzorických buněk. Epitel je pseudo-vrstevnatý a sloupovitý s řasinkami na povrchu (Polese et al., 2016).

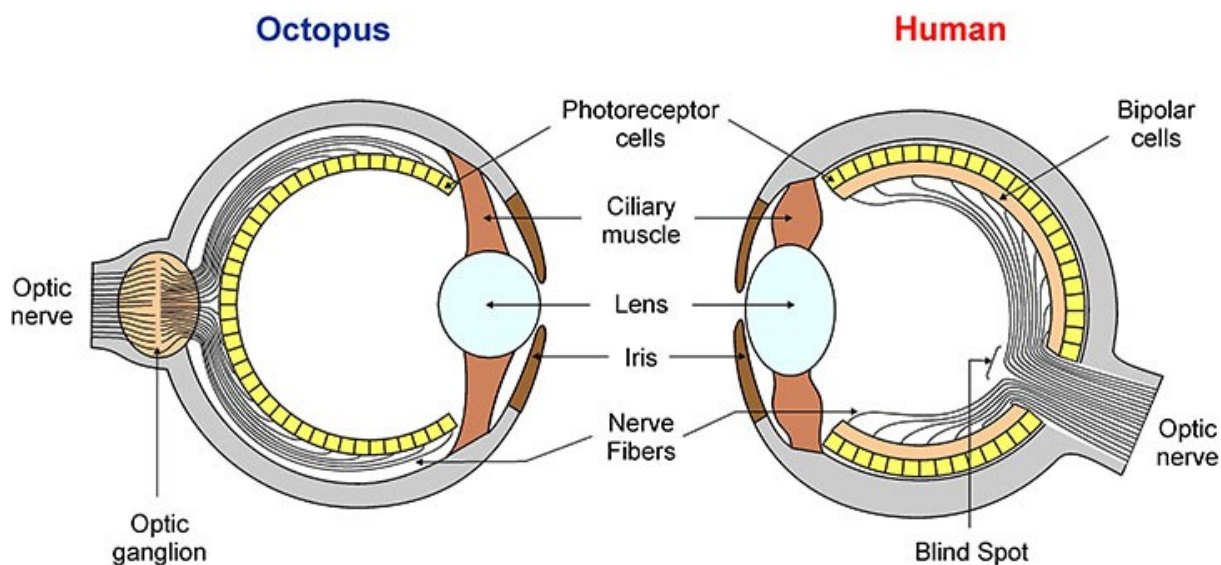
3.3.4.2 Zrak

Zrakové orgány hlavonožců jsou vrcholem vývoje této linie bezobratlých. Jde o komorové oko umístěné po stranách hlavy a vybavené všemi světlolomnými součástmi (Smrž, 2013).

V porovnání s očima jiných bezobratlých jsou chobotnice daleko více vyvinutější. Oko je spíše srovnatelné s očima obratlovců (obr. 9) (Hochner et al., 2006).

Nalezneme tedy podobně jako u obratlovců rohovku, čočku, sklivec (Smrž, 2013). S ohledem na dravý způsob života se tyto hlavonožci velkou měrou spoléhají na vizuální informace. Čočka (lens) chobotnic má jednu velkou kruhovou čočku řízenou řasnatým svalem (ciliary muscle). Tento hladký sval se vyskytuje u savců a jeho kontrakce způsobují pohyb řasnatého tělesa dopředu a dozadu. Díky tomuto svaly je schopná zaostřování různě vzdálených objektů (Hochner et al., 2006). To se děje pouze pohybem čočky, což je rozdílné oproti oku obratlovců, kde zaostřování probíhá pomocí akomodace čočky (Smrž, 2013).

Duhovka (iris) a víčka řídí intenzitu dopadajícího světla. Vnější svaly oka ovládají samotný pohyb očí. Hlavní strukturální rozdíl mezi očima obratlovců a chobotnic je na sítnici. Na povrchu jsou umístěné světločivné buňky (photoreceptor cells) a jejich nervová vlákna (nerve fibre) a cévy za nimi, což je obráceně oproti obratlovcům. Sítnice chobotnic převážně obsahuje smyslové buňky (neurony), které jsou shodné s vnitřní vrstvou sítnice obratlovců z vnější kůry optického laloku. Přestože chobotnice vidí na blízko i na dálku stejně dobře jako obratlovci, barevného vidění není schopna (Hochner et al., 2006)



Obr. 9: Porovnání lidského oka a oka chobotnice.
(Zdroj: <<http://anthromes.blogspot.cz/2016/02/analogy-homology.html>>).

3.3.4.3 Statocysta

Statocysta je párové ústrojí uložené ve vnitřním uchu uvnitř chrupavky na spodní části pouzdra mozku. Jsou důležité pro dopravu neurálních informací, nezbytných pro rovnováhu a orientaci. Stejně jako je tomu u obratlovců, statocysta chobotnic se skládá ze dvou systémů. Jeden je pro vnímání gravitace a druhá pro detekci úhlového zrychlení. Oba systémy jsou velice podobné těm, které mají obratlovcí. Základem je pohyb hmoty v kinetickém ústrojí a jeho zaznamenání v podobě smyslových buněk s vlásky (Hochner et al., 2006).

Statocysta obsahuje volně pohybující se masu malých vápenatých statokonií. Většina statokonií jsou vejčitého tvaru, ale některé z nich jsou kulovité. Jejich velikost je od 1,7 do 17 μm . Statokonie nejsou k sobě spojeny žádným hlenem nebo jiným materiálem. Dále statocysta obsahuje endolymfu, což je tekutina vyplňující její prostor a nacházející se také ve vnitřním uchu obratlovců. Statokonie mají vyšší hmotnost než endolymfa, díky čemuž může fungovat celé statokinetické ústrojí. Když je zvíře ve vzpřímené poloze naplní statokonie nižší polovinu statocysty a vlasové buňky typu A (na ventrální části) dávají signál o poloze. Pokud dojde k přetočení zvířete vzhůru, polovina statokonií podráždí vlasové buňky typu B (na dorzální části) (Neumeister and Budelmann, 1997).

3.3.4.4 Hmat

Rameno obsahuje rozšířený senzorický systém, který umožňuje zvířeti přijímat mechanické a chemické informace z bezprostředního okolí a vhodně reagovat na podněty.

Každá přísavka se skládá acetabulárního poháru, který je bohatě protkán smyslovými buňkami, specifickými ganglii a stopkou. Okraj každé přísavky nese velký počet senzoričkových buněk pro chemické a mechanické smysly (Abbot et al., 1995). U chobotnice pobřežní pokrývají chapadla dvě řady přísavek, které mají mnoho důležitých funkcí. Vlastnosti flexibilního a přizpůsobivého ramene spolu s využitím přísavek umožňuje chobotnicím provádět celou řadu složitých úkolů chování např. kopulace, zachycení kořisti a její manipulace, manipulace s objekty a v neposlední řadě pohyb (Nödl et al., 2015).

Hmat chobotnic zajišťují buňky v pokožce pracující jako chuťové receptory a chemoreceptory. Tyto buňky vylučují chemické látky, které chobotnicím slouží k identifikaci vlastního a cizího těla. Smyslový orgán reaguje na chemické podněty vycházející ze vzdáleného okolí. Látky, které se snadno rozpustí ve vodě jako soli, cukry, aminokyseliny, bílkoviny jsou detekovány zvířetem. Směs látek obsažené v pokožce má každá chobotnice v jiném poměru. Tento fakt vysvětluje, proč chobotnice respektuje vlastní chapadla, ale cizích se dotýká. Hmat chobotnic se spíše proto dá přirovnat k čichu, protože na základě chuťových receptorů v kůži chobotnice rozpoznává objekty, tak i svá a cizí chapadla (Polese et al., 2014)

3.3.5 Barvoměna

Chobotnice jsou známé pro své rychlé adaptabilní zbarvení, které používají pro širokou škálu komunikačních signálů a maskování. Strukturální zbarvení hraje klíčovou roli ve vzorování kůže, které je nervově řízeno pigmentovými orgány chromatofory.

3.3.5.1 Chromatofory

Chromatofory chobotnic fungují jako komplexní orgán, který není nikdy řízen hormonálně. To je hlavní rozdíl mezi hlavonožci a obratlovci či členovci, kteří tuto schopnost mají řízenou hormonálně. Chromatofor se skládá z elastického vaku obsahující pigment, který je připojený desítkami radiálních svalů po jeho obvodu. Všechny svaly mají nervy a podpůrnou nervovou tkáň (glie). Tyto svaly jsou inervovány přímo v mozku a na základě svalové kontrakce nebo uvolnění pigmentového vaku dojde k rozšíření nebo stažení. Vše se odehrává za méně než jednu sekundu. Chromatofory mají schopnost rozšíření, kdy mohou dosahovat velikosti 1,5 mm v průměru. Naopak zatažené chromatofory se měří na desetinu milimetru a stěží by byly viditelné pouhým okem. Selektivním rozšiřováním nebo zatahováním odlišných chromatofor, mohou hlavonožci vytvářet celou řadu vzorů, jako jsou pásy, pruhy a skvrny (Mäthger et al., 2008).

Řízení chromatoforů

Skladba chromatofor v pokožce je rozložena tak, aby přes sebe nepřesahovaly, a zároveň mohly mezi sebou spolupracovat. Chromatofory jsou řízeny nervovými vlákny, které vždy ovládají celou skupinu chromatoforů. Z toho vyplývá, že inervace probíhá komplexně a ne jednotlivě. Samotné řízení chromatofor je optickým lalokem, který zpracovává vizuální informace. Díky nim poté vyhodnocuje stav okolí a vybírá vhodné motorické programy (např. různé vzory na těle). Optický lalok mozku je hlavním centrem řízení, ale spadají ještě pod něj chromatoforové laloky mozku, které jsou složeny z motoneuronů. Jejich hlavním úkolem je rozhodnout, zda dojde k aktivaci chromatoforu na základě vzezření okolí nebo ne. Také se zde nachází receptory klasických neurotransmiterů pro inervaci motoneuronů chromatoforů. U *Octopus vulgaris* chromatofory vyvolávají několik druhů pigmentace: žlutou, červenou, hnědou a černou barvu pokožky. Černá barva pigmentace se vyskytuje pouze u *Octopus vulgaris* (Messenger, 2001).

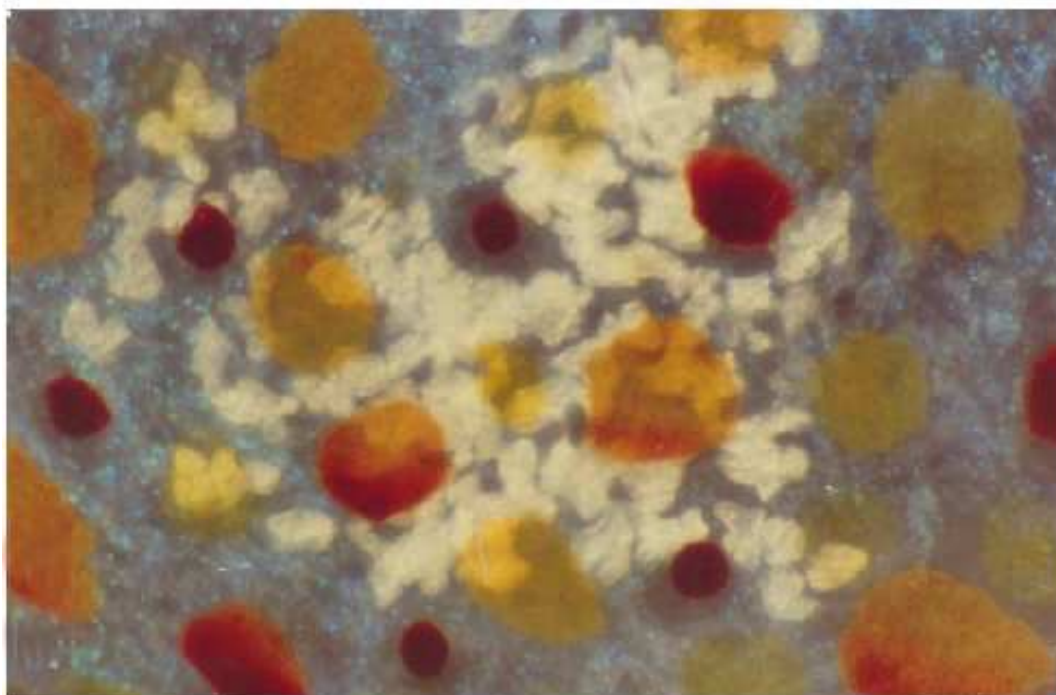
3.3.5.2 Iridiofory

Iridiofory jsou složeny z chitinových destiček, které jsou na sebe naskládány tak, že vytvářejí sloupec. Destičky odrážejí světlo a vytvářejí strukturální barvy. Iridiofory vytvářejí modré nebo zelené barvy, i když samotné destičky iridiofor jsou bezbarvé. (Messenger, 2001)

3.3.5.3 Leukofory

Leukofory jsou protáhlé, ploché buňky, které rozptylují světlo. Vypadají jako bílé skvrny a jsou obklopeny iridiofory. Ve výsledku ony bílé skvrny se dokáží přizpůsobit světlu díky své lomivosti tím, že v modrém světle vypadají modře a v červeném světle červeně.

(Messenger,2001)



Obr. 10: Pokožka ramene *Octopus vulgaris*. Různé barvy chromatofor jsou umístěny nad leukofory, které odrážejí bílou barvu. Modré iridiofory leží po celé ploše (Messenger, 2001).

3.3.5.4 Princip barvoměny

K pochopení celého principu barvoměny je důležitá znalost výše zmíněných kožních buněk (obr. 10). Jde o vzájemné působení těchto buněk, které navozují pestrost kreseb na pokožce chobotnic. Chromatofory jsou rozvrstvené nejvýše k povrchu pokožky tak, že iridofory a leukofory se buď zakrývají anebo odhalují. Díky tomu se mění barva pokožky. Chobotnice je také schopna měnit strukturu svého těla. To se děje, když například chce oklamat pronásledovatele. Její tělo změní barvu a zároveň po těle jí naskočí bradavky. Dle výzkumu britského vědce J. Messengera (2001) je tento typ maskování typický pro hlavonožce, protože změny v maskování vyvolávají na základě pasivního reflexu. Pasivní reflex celou situaci usnadňuje, protože chobotnice není schopna rozeznávat barvy. Při stažení chromatofor mohou iridofory odrážet světelné paprsky, které na ně dopadají. Leukofory jsou příčinou bílých a tmavých skvrn na pokožce chobotnic (Messenger, 2001)

3.3.5.5 Tělní kresba

Tělní kresba se může rozlišovat dle délky jejího trvání, a to na dlouhodobou nebo dočasnou. Dlouhodobá tělní kresba může trvat hodiny a vyskytuje se právě u chobotnice

pobřeží, která žije na mořském dně a potřebuje být nenápadná. Dočasné tělní kresby trvají pouze několik sekund, maximálně minut a jejich hlavním úkolem je komunikace mezi živočichy nebo jako výstraha před predátorem (Hanlon et al., 2009).

3.4 Etologie

Neuvěřitelné schopnosti chování chobotnic byly již známy v antice před tisíci lety. Moderní vědci byli přitahováni chováním tohoto fascinujícího zvířete od počátku 20. století a chování chobotnic (hlavně *Octopus vulgaris*) bylo rozsáhle studováno. Jako samotářský lovec jsou chobotnice velmi zvědavé a zajímá je jakýkoliv nový objekt v jejich zorném poli. Vykazují senzibilizaci, návyk, přizpůsobivost, asociativní učení, vizuální a hmatové učení. Mají schopnost učit se a řešit problémy bludišť, různých objížděk nebo problémových krabic. Chobotnice také jednoznačně prokazuje sociální učení, ve kterém nezkušená chobotnice pozoruje zběhlou chobotnici při útoku. Pozorovatel se pak učí mnohem rychleji jak při lovu postupovat. Všechny tyto fakty potvrzují fascinující chování, které se vyvinulo u chobotnic a dalších moderních hlavonožců (Hochner et al., 2006).

3.4.1 Chování

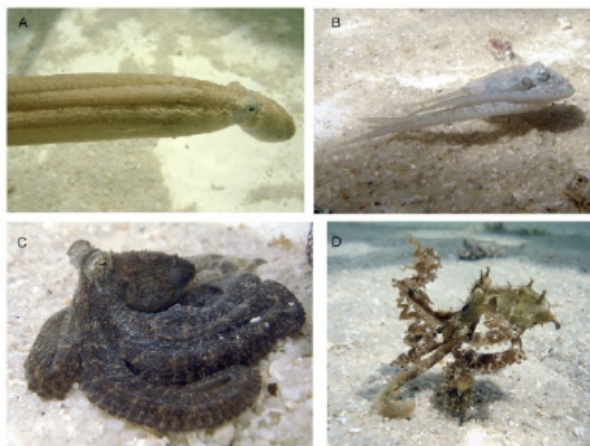
Octopus vulgaris žije v blízkosti pobřeží, které nabízejí nejlepší místo pro vyhledávání potravy. Je to převážně soumravný až noční živočich i když jiné druhy mohou mít denní aktivitu (např. *O. maorum*). Chobotnice jsou také velmi přizpůsobivé dle dostupnosti potravy, proto mohou vykazovat různé denní i noční aktivity (Brock et al., 2006). Nejčastěji žije někde u skaliska v tmavém místě a vždy zalezlá ve svém doupěti. Její doupě bývá v hloubce 3 – 5 m umístěné asi 500 metrů od atolu a o velikosti 2 x 1 x 2 m. Opouští ho jedině kvůli vyhledávání potravy. V okolí jejího obydlí můžeme pozorovat zbytky potravy, které vyhazuje. Chobotnice tráví asi 20 minut každý den hrabáním díry ve skále a čištěním zbytků schránek z vnitřku obydlí. Pokud je chobotnice mimo své doupě, její chování by se dalo shrnout do 4 kategorií: osahávání, chytání, stěhování nebo sezení. Přibližně 60 % svého času stráví chobotnice aktivním vyhledáváním potravy, což znamená osahávání a chytání. V průměru 21 % času, když jsou mimo obydlí, je vynaloženo pohybu, který zahrnuje plazení (16 %) a plavání (5 %). Chobotnice sedí nehybná asi 14 % času, což jí umožňuje zapamatování si scénérie okolí, skenování si potencionálních dravců nebo potravy. Při setkání chobotnice s jinou chobotnicí nebyly pozorovány nikdy žádné boje mezi nimi, a to jak v přírodě, tak v akváriu. Při setkání je nejprve zahájen vizuální kontakt a poté jedna nebo obě postupně a pomalu prodlužují své rameno. Po

krátkém jednom dotyku obvykle chobotnice ustoupí. Někdy se stává v průběhu namlouvání, že sexuální partner může odrazit jinou chobotnici (Forsythe and Hanlon, 1997).

3.4.1.1 Pohyb

U chobotnic jsou přítomny čtyři typy různých pohybů: plazení, chůze, plavání a tryskání (obr. 11). Každý z těchto pohybů využívá k něčemu jinému. Při tryskání a plavání chobotnice vylučuje vodu z pláště přes nálevku. Rozdíl mezi tryskem a plaváním je ten, že u tryskání jsou ramena těsně podél těla a u plavání je možné pozorovat lehké vlnění ramen. Tryskání je velice rychlé a využívá ho při útěku před predátorem (Hufford, 2006). Naopak plavání je pomalejší pohyb, který je pro chobotnici zcela přirozeným pohybem, pokud se potřebuje dopravit na delší vzdálenosti. Plavání může mít také dvě podoby: vpřed a vzad. Plavání vpřed ve formě různých skoků jsou prováděny na krátké vzdálenosti a používány ve vodorovném nebo svislém směru např. z vrcholu skály nebo korálů, kdy je chobotnice hlavou dolů ke dnu. Při plavání vzad plave přímo zpět do svého doupěte (Forsythe and Hanlon, 1997).

Při hledání potravy využívají chobotnice dva typy pohybů, a to plavání a chůzi po mořském dnu. Chůze jim umožňuje prozkoumávat okolí a na základě monitoringu okolí pak volí příslušnou strategii lovu. Naopak pohyb plazení je technikou, která je za účelem maskování se před predátorem a je také způsobem umožňující nenápadnost (Hufford, 2006). Pokud chtějí rychle uniknout dravci nebo s ulovenou potravou, využívají pohyb couvání (Mather, 2012).



Obr. 11: Čtyři typy pohybů: A – tryskání, B – plavání, C – plazení, D – chůze (Hufford, 2006)

3.4.1.2 Potravní chování

Shánění potravy je životně důležité pro přežití chobotnice. Na rozdíl od zvířat majících jednotnou strategii pro vyhledávání potravy, jsou chobotnice schopné měnit svou potravní

techniku chování, učit se, přizpůsobovat se okolnímu prostředí a dostupnosti potravy (Leite et al., 2009). Chobotnice využívají vizuálních a hmatových informací ze svého okolí a jsou schopny si je přesně zapamatovat pro další dny. Během postupu okolím využívají maskovacích technik, aby nebyly nápadné svému okolí. Chobotnice si pamatují, kde předchozího dne našly potravu a mají tendenci se k místům opět vracet (Mather, 2012). Chobotnice jsou masožravé a mají široký výběr jídelníčku, loví například kraby, škeble, ryby nebo i jiné hlavonožce. Ryby loví vzácně, což je i důvodem, proč chobotnice pobřežní není ohrožený živočich při nadměrném rybolovu (Jouffre, 1998).

Celková strategie lovu je závislá na aktuální situaci okolí za použití především dvou způsobů chování: ohmatávající nebo vrhající. Vrhající způsob lovu je v případě, že kořist může být uvězněna v náručí chobotnice. Ta někde nenápadně vyčkává a najednou zaútočí. Ovšem převládající způsob krmení je hmatový, kdy dlouhá ramena s přísavkami slouží jako past pro kořist. Chobotnice většinou kořist honí a snaží se jí lapit do svých chapadel. Rameny kořist uvězní a přenesou ji do věnce chapadel, kde jsou umístěna ústa. Chobotnice použije svůj jed ke znehybnění kořisti. Typické pro chobotnice je, že často ulovenou kořist vezme do svého doupěte a tam ji teprve spořádá (Forsythe and Hanlon, 1997).

Chobotnice jsou často škodnou rybářů, kteří používají klecové pasti na humry přitahující chobotnice. Pro ně je to dobrá zásobárna, kdy do ní vlezou velkým vstupním otvorem a často unikají otvory v pasti. Chobotnice byly pozorovány, že do svých chapadel nabírají humry a přenášejí je do jedné klece, kde je poté najednou sežerou (Brock et al., 2006).

3.4.1.3 Kamufláž

Kamufláž se nejlépe vyvinula u hlavonožců s porovnáním celou živočišnou říší. Chobotnice tuto schopnost využívají nejen při schování se před predátorem, ale i při chytání kořisti. Dle psychofyzických laboratorních testů se přišlo na to, že maskování je řízeno sadou vizuálních podnětů, kdy se míchají rušivé vzory a jejich skvrnitost. Tělo chobotnice se dokonale přizpůsobí kterémukoliv povrchu nacházejícímu se v moři. V laboratorních testech byly chobotnici předkládány různé povrchy. Přírodní povrchy nacházející se v přírodě chobotnice, dokonale zvládla, při pokusu s geometrickým obrazcem bylo něco zpozorováno. Jak se zvíře pokoušelo splynout s vnějším prostředím, chromatofory kůže byly neustále proměňovány, díky čemuž bylo zjištěno, že je to projev vědomého chování (Hanlon et al., 2009).

Další možností, jak oklamat predátora je maskovací oblak, který se vyskytuje u všech hlavonožců kromě loděnek. Některé chobotnice žijící za zhoršených světelných podmínek ho

mívají také redukovány. Vak je umístěn v blízkosti řitního otvoru a obsahuje dvě části, jednu sloužící jako zásobárna a druhou část žlázovou k samotné produkci inkoustu. Jejich inkoustová žláza obsahuje barvivo černý melanin vypouštěný z řitního otvoru. Ten chobotnice mohou využívat, když chtějí zamaskovat směr útěku a svést pronásledovatele z jejich cesty. Chobotnice vypustí ze sepiového vaku oblak tmavé tekutiny, která ji celou zahalí. Oblak se rozplyne asi zhruba za 10 minu a zanechává za zvířetem jeho obrysy (Derby, 2014).

Barvoměna u chobotnic má dvě funkce, a to maskovací a komunikační. Především maskování se vyvinulo na základě ztráty pevné schránky a přisednutí na dno, kdy chobotnice musely být něčím chráněny. Ztráta schránky jim usnadnila pohyb, kdy jsou nuceny se rychle schovat před predátorem, a zároveň jsou tím hbitější. U chobotnic byly také zpozorovány změny barvy na základě psychického rozpoložení, kdy mohou zblednout strachy, zrudnout zlostí a zároveň se pohybovat mezi těmito dvěma polohami (Hanlon et al., 2009).

Pozoruhodné jsou chobotnice *Thamoctopus mimicus* nebo *Macrotritopus defilippi*, které nejenže dokáží měnit barvu, ale napodobují i ostatní živočichy, kteří jsou v oceánu nebezpeční. V Indonésii a okolí bylo hlášeno pozorování chobotnic vypadajících jako platýs, kdy se chobotnice naučily zploštit svá chapadla i hlavu a plavat těsně podél dna. Pokud chobotnice plavou ve volném moři, změní se ve velmi jedovatého perutýna. Svě doupě chrání tak, že dvě chapadla nechají plavat ven a připomínají vlnožilka. Nejzajímavější je situace, kdy si chobotnice vleze do mušle a představuje raka poustevníčka. Obecně všechny chobotnice dokáží napodobovat nepoživatelné předměty jako například kameny, korály, nebo shluky řas. (Hanlon et al., 2010).

3.4.1.4 Komunikace

Chobotnice nemohou komunikovat pomocí hlasových projevů, proto jejich komunikačním projevem je právě barvoměna. Komunikace je nejčastěji využívána při kontaktu s predátorem nebo s jinými živočichy. Příkladem může být chobotnice mávající prvním nebo druhým párem tmavých ramen z jedné strany na druhou před krabem, což je signalizace pro potencionální kořist, aby sledovala ramena a chobotnice se jí mohla zmocnit (Messenger, 2001). Právě u chobotnice maskované a jejich dalších příbuzných chobotnic došlo k přirozenému výběru, kdy chromatofory jejich pokožky jim umožňují vytvářet velice kontrastní zbarvení. Toho zejména využívají při setkání s predátorem, když selže běžná maskovací technika a jsou nuceny změnit se v hrůzu nahánějícího se predátora, což se dá

považovat i za druh komunikace. Může to signalizovat něco jako „pozor, jsem nebezpečná“. Dle evoluce je to velmi riskantní možnost, jak se před predátorem bránit (Hanlon et al., 2010).

3.4.1.5 Reprodukční a mateřské chování

Chobotnice jsou samotářská zvířata, která se setkávají s příslušníky stejného druhu jen pro reprodukci (Polese et al., 2014).

V tropech páření může nastat v každém ročním období. Samci dosahují pohlavní dospělosti daleko dříve než samice. Je to tedy při dosáhnutí hmotnosti 200 g, zatímco samice až při hmotnosti 500 g. Pohlavní cyklus je ovlivňován vnějšími a vnitřními faktory, kdy je důležitá například teplota, fotoperioda a slanost. Obvykle se stává, že se páří i pohlavně nedospělé samice, a to i s více partnery (Idrissi et al., 2006).

Páření může probíhat až několik hodin, kdy k rozpoznávání jsou využívány chemické reakce a dotyky ramen (Polese et al., 2014). Samec má na svém těle hektokotylové rameno, což je třetí rameno od středu hřbetní strany. Páření probíhá na dálku, kdy samec pomocí hektokotylového ramene přenesení spermatofores do plášťové dutiny samice blízko ústí vejcovodu (obr. 12). Spermatofores jsou malé trubicovité útvary obsahující miliony spermií. Ty v ústí samice prasknou a volné spermie se pak mohou rozšířit a oplodnit vajíčka ve vejcovodu. To se děje pomocí peristaltických pohybů plášťové dutiny samice, které jsou aktivovány. Přenos spermií se opakuje několikrát za sebou, a to vždy v intervalech od 30 sekund do několika minut (Vie Sauvage, 1992).



Obr. 12: Přenos spermatofor pomocí hektokotylového ramene
(Zdroj: <http://2.bp.blogspot.com/J4R0mdsu4jE/VpIYNC6kUdI/AAAAAAAAABUQ/PNj0l5H3Nko/s1600/octopus-mating.jpg>)

Před kladením vajec samice očistí strop úkrytu, protože je to místo, kam jsou umístěna vajíčka. Ty jsou zavěšeny ve tvaru hroznu. Vejce mnoha druhů hlavonožců jsou velmi malá. Jejich délka dosahuje jen pár milimetrů (Mather, 2006). U chobotnice pobřežní je to například

něco kolem 2,4 mm. Hrozny na stěnách doupěte dosahují kolem 10 cm při počtu průměrně 2095 (\pm 425) na jednu samici (množství vajíček 100 000 - 500 000). Doba kladení je od 15 – 30 dní a inkubace je dle teploty vody 24 – 125 dní (Uriarte et al., 2014).

Během inkubace vajíček je o ně pečováno samicí, která je čistí a omývá (obr. 13). Sama pak přestává přijímat potravu a ve většině případů umírá ještě před vylíhnutím (Mather, 2006). Donedávna se vědci domnívali, že chobotnice hyne vyčerpáním a nedostatkem potravy. Nejnovější poznatky ovšem přinesly důkaz, že smrt je způsobena genetickým naprogramováním. Z endokrinních žláz jsou vylučovány sekrety, které způsobí, že chobotnice zemře. V experimentech byly tyto žlázy odstraněny a zvíře pak žilo ještě několik měsíců a pak teprve umírá hlady (Nashipae, 2015).



Obr. 13: Chobotnice v doupěti pečuje o svá vajíčka
(Zdroj: http://media.npr.org/assets/img/2011/06/01/ih077617_wide03fc8e9997841a541f9e8f6abb0d6309e3689883-s700-c85.jpg)

Zde vyvstává problém, kdy samice nemůže předat svým potomkům své zkušenosti a dovednosti. V porovnání se savci jde o velice velký problém, kdy například matky primátů se starají o svá mláďata, předávají jim důležité zkušenosti a zvíře se tak rychleji učí. Chobotnice nemají tu možnost a každá generace se vše musí učit od začátku. Ovšem nejnovější pozorování v Neapoli ukázalo, že chobotnice pod vlivem nedostatku potravy se začínají sdružovat, navazovat kontakty a mláďata pozorují zkušenější chobotnice, což by znamenalo, že dochází k evolučním pokrokům (Alien of the Deep Sea, 2010).

Nově vylíhlé larvy o velikosti 3 mm žijí pelagickým způsobem života asi dva měsíce, dokud se neusadí v blízkosti břehů. Toto období je pro mladé chobotnice velmi obtížné, protože jsou neustále vystavené nebezpečí volného oceánu. Živí se zejména krevetami. Mladé chobotnice jsou velice podobné dospělým a mohou se podobně jako velké chobotnice přizpůsobovat okolnímu prostředí. Barvoměna je ovšem omezená, kdy chobotnice mění pouze dvě barvy, a to buď na bílou nebo černou (Mather, 2006). Inkoustový vak mají přítomen už od

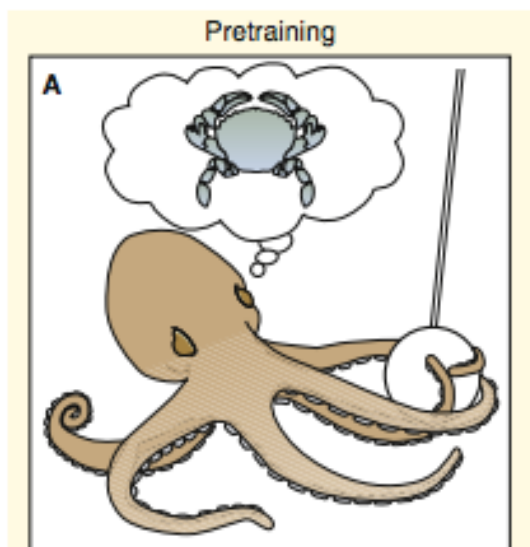
líhnutí, a tak již od mladého věku mohou uvolňovat inkoust a chránit se tak před predátory (Derby, 2014).

3.4.2 Učení a paměť

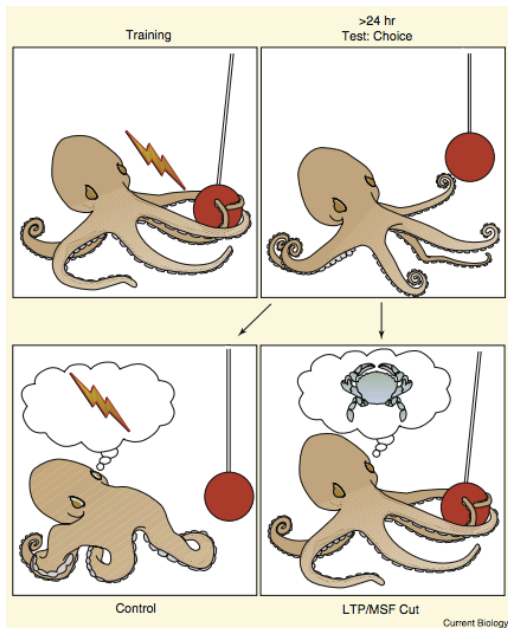
Schopnost učení a paměti se vyskytuje u všech hlavonožců. Tyto dovednosti byly zkoumány u klíčových druhů jako je například sépie nebo chobotnice. Seznam behaviorálního chování (např. řešení problémů, individuální a sociální učení) se vyrovná těm u vyšších obratlovců. Promyšlený nervový systém měkkýšů dosahuje podobné funkční složitosti jako u obratlovců, což je klíčové pro jejich zásobu dovedností. (Zarella et al., 2015).

Paměť

Během tréninku s míčem byla testována chobotnicím paměť. Nejprve byly chobotnice naučeny na dotyk bílého míče, kdy jim za to byla podána odměna (obr. 14.) V dalším tréninku byly cvičeny, aby se vyhnuly kontaktu s červeným míčem (obr. 15.). Toho bylo docíleno tak, že chobotnice vyškolené na útok míče teď dostaly elektrický šok. Trénink pokračoval tak dlouho, dokud chobotnice nepřestala na něj útočit. Vyškolené chobotnice si později zapamatovaly a přestaly se míče dotýkat. Bylo dokázáno, že chobotnice mají dlouhodobou paměť, která má centrum ve vertikálním laloku, kdežto centrum krátkodobé paměti je uloženo uvnitř nervových obvodů (Glanzman, 2008).



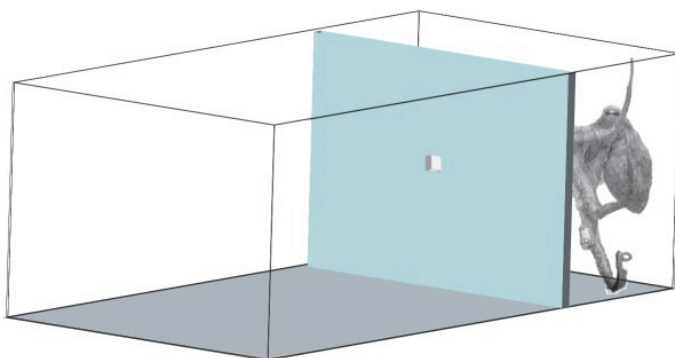
Obr. 14: Návnik chobotnice na bílý míč (Glanzman, 2008)



Obr. 15: Trénink chobotnice s červeným míčem (Glanzman, 2008)

Učení

Richter a jeho spolupracovníci (2016) ve svém pokusu s chobotnicí dokázal, že není schopná motorického učení, ale spoléhá se na metodu strategického chování. Při opakování pokusu nedošlo k významnému zkrácení doby, za kterou úkol vykoná. Vyskytuje se u ní ovšem pružné chování, kdy je schopna se rychle přizpůsobovat měnícím se problémům. V pokusu byla podána přes otvor v akváriu nádoba ve tvaru písmene L tak, že jedna její část směřovala buď vzhůru nebo v pozměněném úhlu dolů, a druhá část byla prostrčena skrz otvor, kde byla chobotnice (obr. 16). V nádobě byla umístěna kreveta. Všem chobotnicím se podařilo prostrčit skrz otvor zahnutou nádobu s krevetou.



Obr.16: Pokus s chobotnicí umístěné v pravé části akvária. Je zde umístěné modré plexisklo, které má otvor pro podání nádoby ve tvaru písmene L (Richter et al., 2016).

3.4.2.1 Neasociativní učení

Senzitizace

U chobotnice pobřežní bylo jasně prokázáno, že se u ní vyskytuje zvýšená přecitlivělost (senzitizace) na určité podněty. Odměna nebo trest zvyšují či snižují pravděpodobnost útoku na podněty. Toto bylo prokázáno pro hmatové rozlišování, ale i čichové podněty (Wells, 1959).

Habituační

Habituační neboli návyk je jeden z nejjednodušších forem učení a je opakem senzitivace. Zvíře je naučeno podnět ignorovat na základě jeho seznámení s ním a pochopení, že pro něj nepředstavuje žádnou hrozbu. Chobotnice je schopna se něco naučit díky malému elektrickému proudu nebo pomocí odměny v podobě potravy. Učení se zdá být velmi rychlé, ale nikdy nedosáhne úrovně výkonnosti dosažené u savců při rozlišovacích úkolech. Chobotnice hmatově rozlišuje tak, že objekt přijme, předá ho do úst, pokud je to pozitivní stimul. V případě negativního stimulu ho odmítne a odtlačí (Kuba et al., 2006).

V experimentu M. J. Wellse a J. Wellse (1956) se slepými chobotnicemi byly předkládány různé typy plastových válců s odlišnou strukturou. Chobotnice každý předmět ohmaty a daly k ústům. Byly tam objekty, které vydávaly elektrické šoky a chobotnice se měly naučit spojit si určitou strukturu válce s elektrickým šokem. Na základě opakovaného přikládání se chobotnice naučily vyhýbat se kontaktu s negativními předměty a u pozitivních předmětů se zkrátila doba jejich zkoumání a předání k ústům.

3.4.2.2 Asociativní učení

Byly prováděny různé pokusy s pákou, kdy měla chobotnice pomocí zmáčknutí páky vytáhnout jídlo za odměnu. Většina těchto pokusů se nezdařila. Jediný úspěšný experiment s pákou byl proveden vědcem Young (1969), který jako první trénoval chobotnice k útoku na určité tvary a uchopení pevné části na páce. V podobném úkolu Cranchera (1972) byly chobotnice naučeny vložit chapadlo do plnicí trubice. Chobotnice pobřežní neuspěla i v jiných testech vyžadující informace o poloze svého těla, což vedlo Wellse (1978) k závěru, že zvíře nemá ve vyšších mozkových centrech oblasti, které by tyto informace mohly zpracovat. Zároveň vše vedlo k závěru, že si není ani vědoma přesné pozice svých ramen.

Byly také prováděny experimenty pro rozlišování různých vizuálních a hmatových podnětů. Pokusy s hmatovým rozlišováním jsou také důležité pro studium mechanismů paměti (Robertson, 1994). Bylo dokázáno, že chobotnice mohou vizuální a hmatovou paměť spojovat (Messenger et al., 1983).

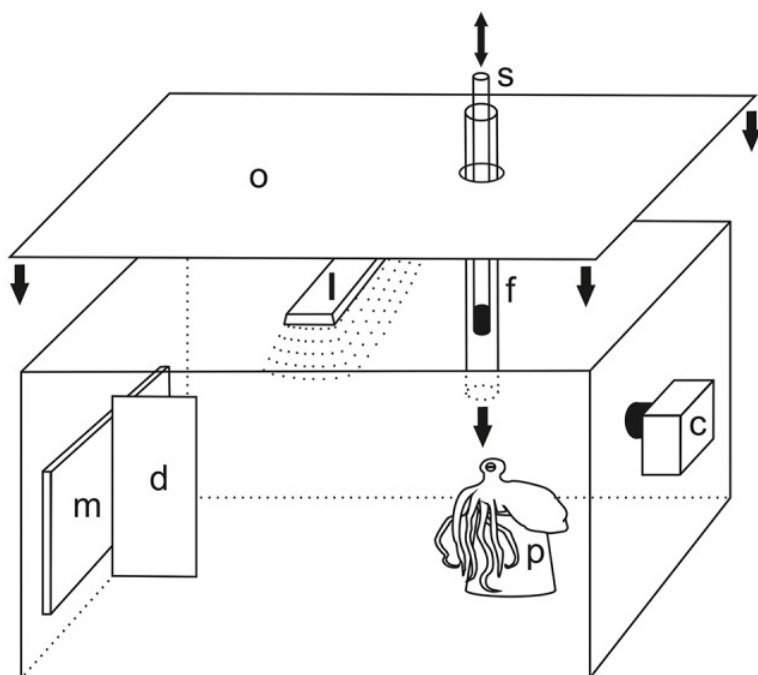
Chobotnice byly cvičeny nejdříve na hmatové rozlišování a poté na vizuální. Byly jim předkládány plastové kuličky, které měly barvu černou, bílou nebo čirou a povrch hladký nebo hrubý. Chobotnice byly nejprve naučeny na základě hmatu, že je předmět pozitivní. Pak bylo zjištěno při vizuálním testu, kdy předmět byl pro ně negativní, že si vše dokázaly spojit (Mackintosh, 1983).

3.4.3 Intelligence

S chobotnicemi byla dělána řada pokusů, které měly zjistit, do jaké míry jsou chobotnice inteligentní a schopny se učit pomocí různých stimulů. Pro objektivní výsledky pokusů se využívají chobotnice, které jsou vyloveny z moře. Důvod je ten, že chobotnice, která byla držena v akváriu delší dobu, by mohla některé typy chování zpozorovat od člověka.

3.4.3.1 Vizuální experiment

V experimentu Bublitz (2017) chtěl zjistit, zda jsou chobotnice schopny řešit úkol, který je sériově obrácený, když se chobotnicím budou promítat různé geometrické tvary (obr. 17). V tomto experimentu byl poprvé použit dávkovač na potravu. Ten se již dávno používá při pokusech s obratlovci. Umožňuje dokonalé načasování zpětné vazby na reakci chobotnice a zamezení časové prodlevy. Na monitorech jsou chobotnici promítány různé geometrické stimuly např. (čtverec, kruh). V této studii bylo jasně dokázáno, že zvíře je schopno se naučit vizuální informace při současném promítání podnětů na monitorech, což vyvrátilo některé předchozí studie, u kterých to bylo bráno jako nežádoucí. Zároveň současné využívání monitorů usnadňuje učení. V tomto pokusu bylo zvíře cvičeno pouze pozitivním posilováním, kdy byla zvířeti předkládána potravina za správnou reakci. Výsledky jsou velmi individuální, kdy některé chobotnice vyřešily sériový úkol a vykazují dokonce i zlepšování. Některé toho schopny nebyly. Příčin může být několik například dědičné, na základě předchozích zkušeností nebo osobní variabilita chování. Také některé vnější faktory mohou ovlivnit výsledek jako pohlaví, velikost, velikost nádrže, promítaný stimulant. Jasně také z toho vyplývá, že chobotnice jsou schopny naučit podmíněným reflexům, kdy pochopí spojitost podnětu s potravou. Tuto schopnost vykazují například psi, kteří jsou ale na vyšším vývojovém stupni.



Obr.17: Úkol pomocí monitorů. **m** části monitoru levá a pravá, byly rozděleny děličem **d**. Pro každý jednotlivý proces je zvíře umístěno na květináč **p** ve vzdálenosti 50 cm od monitoru. Odměna je poskytnuta pomocí krmící trubice **f** vložené do akvária. Průhledná plexisklová tyč s černým hrotem **s** byla použita jako druhotná výztuž v krmící trubici. Ta se pohybovala nahoru a dolů. Při reakci na kladný podnět zásobovala potravou. Horní a boční (není znázorněn) neprůhledný kryt **o**. Záznamy pomocí kamery **c**. (Zdroj: Bublitz et al., 2017)

3.4.3.2 Experiment s lahví

Cílem bylo zjistit, zda je chobotnice schopna vyřešit problém, pokud se jí podá uzavřená nádoba. Do akvária jí je vložena skleněná průhledná lahev s plastovou zátkou. Uvnitř nádoby je krab. Zvíře nejprve zkoumá nádobu, pak vytáhne zátku, vlezte do nádoby a kraba chytí. Když zvíře zjistí, jak je možné zátku odstranit, útok na kraba jde pak velice rychle. Celý pokus je několikrát zopakován s více zvířaty. Výsledky této studie dokazují, že *Octopus vulgaris* je schopna si poradit s uzavřenými nádobami, což vyžaduje zvládnutí samotné operace s nádobou a zároveň vyřešení problému jejich potravních potřeb. Tato schopnost je charakteristická pro savce, u kterých se prováděly podobné experimenty (Fiorito et al., 2004).

3.4.3.3 Kognitivní schopnosti

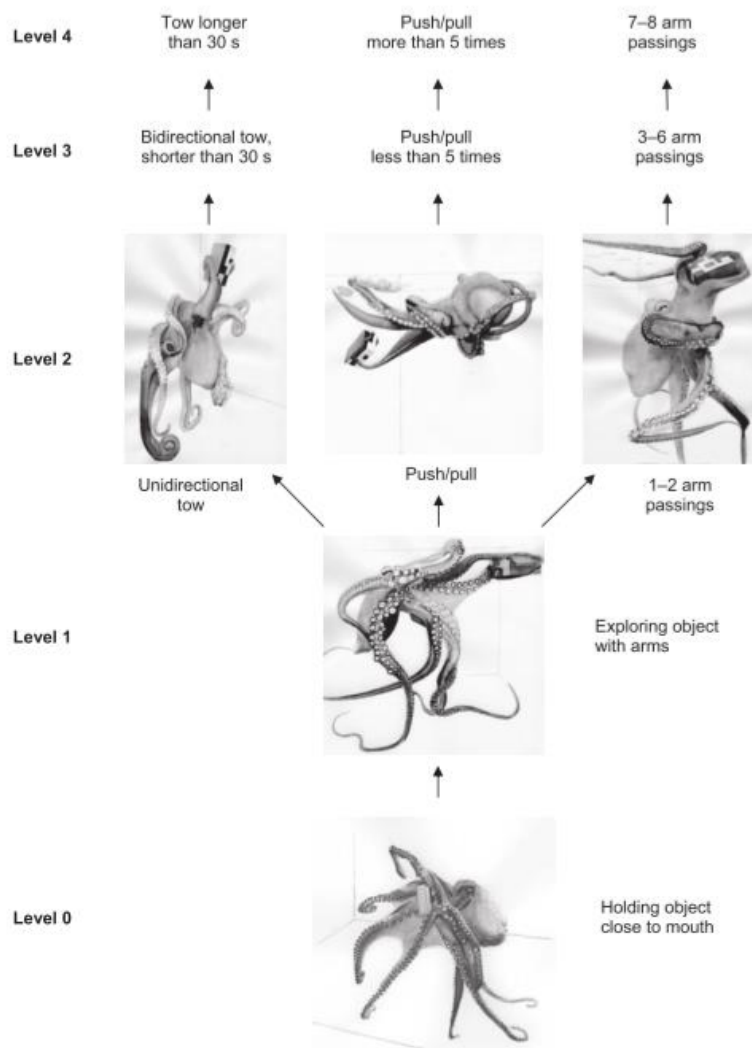
Chobotnice jsou obvykle velmi zvědavé a vrhají se do manipulace s novými cizími objekty. Často silně manipulují s lehčími a pohyblivými objekty nebo dokonce i s experimentálními přístroji, dokud je nezlomí. Motivace zvířat zajímat se o předměty často ubývá, pokud se jim nedává potrava jako pozitivní posilování (Richter et al., 2016).

Kognitivní učení se vyskytuje u vývojově pokročilejší živočichů, kteří jsou schopni řešit problémy a pomocí myšlení se zdokonalovat. Zároveň proces hra vyžaduje vyšší formy myšlení nacházející se především u vyšších obratlovců. Kromě hry může být příkladem experiment s bludištěm. Tam si chobotnice dokázaly zapamatovat přesnou strategii, jak se úzkými hrdly s kličkami protáhnout (Aliens of the Deep Sea, 2010).

Hra

V pokusu Kuba (2006) měl za cíl zaznamenat za kontrolovaných podmínek, zda chobotnice vykazují hru. Do nádrže jim byly vloženy lego kostky, jedna hladká černá, více bílých kostek a jedna lego stavba – modrá sněhová vločka. Chování bylo klasifikováno na stupnici 1 – 4, kdy pro 1 je uvedeno, že zvíře objekt jen drží a pro 4 zvíře vykazuje hru (obr. 18). Chování pro hru zahrnovalo, že zvíře objekt táhne přes nádrž déle než 30 sekund. Tlačí nebo ho táhne více než 5krát a předává si ho mezi rameny více než 7krát. Devět zvířat vykazovalo třetí úroveň, tedy model chování velice podobný hře. Množství chování podobné hře se postupně zvyšoval v průběhu sedmidenního experimentu. Zvířata první dny předmět spíše zkoumala, než aby si s ním hrála. Nejvíce zvyšování výskytu hry bylo od třetího do šestého dne. Sedmého dne byl pozorován mírný pokles hry. Chování má specifickou sekvenci ve výskytu hry. Zvířata musela nejprve rozpoznat a naučit se manipulovat s objekty. Pokud byly lego kostky speciálně ošetřeny tak, aby měly pach jako potrava. Všechny subjekty poté vykazovaly chování na úrovni nula, které je pouze spojeno se stravováním (např. zkoumání, ignorování). Rozdíl v chování naznačuje, že mají kognitivní schopnost rozlišovat mezi kořistí a objekty, které nejsou potrava. V této studii chobotnice vykazovaly zvědavost, schopnost učit se a touhu hrát si s cizími předměty, což jsou tři rysy, které nikdy nebyly spojeny s bezobratlými.

Hra byla zaznamenána pouze u obratlovců a měkkýšů, což jsou dva taxony, které se rozdělily před více než 1,2 miliardami let. Zdá se, že hra se vyvinula buď ze společného předka a pak se ztratila u všech ostatních taxonů s výjimkou obratlovců a hlavonožců, což se zdá velice nepravděpodobné, anebo se hra vyvinula nezávisle u obou skupinách. Jisté ale je, že se u chobotnic vyvinuly kognitivní schopnosti, které jsou charakteristické pro savce (Kuba et al., 2006).



Obr. 18: Kritéria chování pro hru. **Úroveň 0** držení objektu v blízkosti úst, **úroveň 1** zkoumání objektu ústy, **úroveň 2** jednosměrný tah, tlačení/táhnutí, 1 – 2 válcování objektu rameny, **úroveň 3** obousměrný tah kratší než 30 s, tlačení/táhnutí méně než 5krát, 3 – 6krát válcování rameny, **úroveň 4** tažení déle než 30 s, tlačení/táhnutí více než 5krát, válcování rameny 7 – 8krát (Kuba et al., 2006)

4 Závěr

Cíle práce bylo dosaženo vytvořením souhrnu o problematice etologie chobotnic, se kterou neodmyslitelně souvisí nervová soustava, smyly, barvoměna, biologie a další důležité aspekty.

Chobotnice jsou velice zajímavý druh zvířat, jejichž etologie pozorovaná ve volné přírodě a prováděné experimenty ve výzkumných zařízeních dokazují jejich neobvyklou inteligenci. Nejdůležitější poznatek, který svědčí o jejich inteligenci je schopnost hry, která je zaznamenána především u obratlovců. Chobotnice vykazují zvědavost, schopnost učit se a touhu hrát si s cizími předměty, což jsou tři rysy, které nikdy nebyly spojeny s bezobratlými. Také z části o etologii vyplývá, že chobotnice mají vizuální a hmatové učení, kdy na základě odměny nebo elektrického šoku si vše rychle dokáží spojit s podnětem. S vizuálním učením je spojeno sociální učení, kdy chobotnice jsou schopny učit se pozorováním zkušenější chobotnice při lovu.

Z části věnované neurobiologii byla největší pozornost zaměřena problematice mozku a ramen. Bylo shledáno, že chobotnice mají jeden hlavní centrální mozek a dalších osm menších mozků, které pracují z většiny samostatně. Ty zpracovávají informace z chemických a hmatových buněk v rameni a předávají je do vyšších mozkových center. Z centrálního mozku jdou pouze souhrnné příkazy pro nervovou aktivaci. Toto je klíčové pro některé pokusy související s etologií. Jde především o pokusy, u kterých si chobotnice musí být vědoma přesné polohy chapadel např. u pokusů s pákou. Bylo zjištěno, že si není vědoma přesné polohy každého chapadla, proto u těchto pokusů neuspěla. Dále bylo shledáno, že chobotnice mají centrum pro učení a paměť ve vertikálním laloku. Odstraněním této části mozku nemá vliv na chování zvířete, ale je snížena schopnost dlouhodobé paměti pro nové úkoly.

Práce také přináší základní informace o životě chobotnic, které by mohly poskytnout rozšířený přehled o tomto živočichovi.

5 Seznam literatury

Abbott N. J., Williamson R., Maddock L. 1995. Cephalopod Neurobiology: neuroscience studies in squid, octopus and cuttlefish. Oxford University Press: London. p. 542. ISBN: 0-19-854790-0.

Aliens of the Deep Sea. 2010. Dokumentární film. Francie. 49 min.

Brock D. J., Saunders T. M., Ward T. M., Linnane A. J. 2006. A two-chambered trap reduces within-trap predation by octopus on rock lobsters in aquarium trials. Elsevier. 80(2–3). 129–135.

Bublitz A., Weinhold S. R., Strobel S., Dehnhardt G., Hanke F. D. 2017. Reconsideration of Serial Visual Reversal Learning in Octopus (*Octopus vulgaris*) from a Methodological Perspective. Frontiers in Physiology. University of Rostock, Germany. 54(8). 1–11.

Cariello L., Zanetti L. 1976. α - and β -cephalotoxin: Two paralysing proteins from posterior salivary glands of *Octopus vulgaris*. Stazione Zoologica, Villa Comunale, Napoli, Italy. 57(2). 169–173.

Cranchera P., King M. G., Bennet A., Montgomery R. B. 1972. Conditioning of a free operant in *Octopus cyanea* Gray. Journal of the Experimental Analysis of Behaviour. 17. 359–362.

Crook R. J. and Basil J. 2008. A role for nautilus in studies of the evolution of brain and behavior. Communicative & Integrative Biology. University of New York Graduate School. 1(1). 18–19.

Derby C. D. 2014. Cephalopod Ink: Production, Chemistry, Functions and Applications. Georgia State University. 12(5). 2700–2730.

Dylevský I. 2009. Funkční anatomie. Grada Publishing a. s. s. 532. ISBN: 8024732408, 9788024732404.

- Fiorito G., Planta C., Scotto P. 2004. Problem solving ability of *Octopus vulgaris* lamarck (Mollusca, Cephalopoda). Elsevier. Universita di Napoli, Italy. 53(2). 217–230.
- Forsythe J. W., Hanlon R. T. 1997. Foraging and associated behavior by *Octopus cyanea* Gray, 1849 on a coral atoll, French Polynesia. Elsevier. The University of Texas Medical Branch. 209(1–2). 15–31.
- Fossati S. M., Carella F., De Vico G., Benfenati F., Zullo L. 2013. Octopus arm regeneration: Role of acetylcholinesterase during morphological modification. Elsevier Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. University of Naples, Italy. 447. 93–99.
- Gao P., Liao Z., Wang X., Bao L-f., Fan M-h., Li X-m et al. 2015. Layer-by-Layer Proteomic Analysis of *Mytilus galloprovincialis* Shell. PloS ONE. University of Connecticut. 10(7). 1-19.
- Glanzman D. L. 2008. Octopus Conditioning: A Multi-Armed Approach to the LTP–Learning Question. Elsevier. Department of Physiological Science, Los Angeles. 18(12). 527–530.
- Graziadei P. 1971. The nervous system of the arms. In The Anatomy of the Nervous System of *Octopus vulgaris* (Young J. Z., ed), Oxford: Clarendon Press. 177(4055) 45–61.
- Hanlon R. T., Chiao C.-C., Mäthger L. M., Barbosa A., Buresch K. C., Chubb C. 2009. Cephalopod dynamic camouflage: bridging the continuum between background matching and disruptive coloration. Philosophical transactions of the royal society. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, USA. 364: 429–437.
- Hanlon R. T., Watson A. C., Barbosa A. 2010. A “Mimic Octopus“ in the Atlantic: Flatfish Mimicry and Camouflage by *Macrotrypus defilippi*. Marine Biological Laboratory. 218: 15–24.
- Hanzák, J., Halík L., Mikulová M. 1973. Světem zvířat V. díl Bezobratlí. Albatros. s. 451. ISBN: 13–809–73.
- Hochner B., Shomrat T., Fiorito G. 2006. The Octopus: A Model for a Comparative Analysis of the Evolution of Learning and Memory Mechanisms. Marine Biological Laboratory. Stazione Zoologica Anton Dohrn Naples, Italy. 210. 308–317.

- Hochner B. 2012. An Embodied View of Octopus Neurobiology. Science Direct. Hebrew University, Jerusalem. 22(20). 887–892.
- Hufford C. L. 2006. Locomotion by *Abdopus aculeatus* (Cephalopoda: Octopodidae): walking the line between primary and secondary defenses. The Journal of Experimental Biology. University of California. 209. 3697–3707.
- Idrissi F. H., Koueta N., Idhalla M., Belghyti D., Bencherifi S. 2006. The modalities of the sexual cycle of *Octopus vulgaris* in the southern Moroccan Atlantic (Tantan, Boujdour). Elsevier. Faculté des sciences Kenitra. 329(11). 902–911.
- Jouffre D. 1998. *Octopus vulgaris* as a component of the benthic fauna of the NW African coast: a note on an investigation of species community organization using multifactorial analysis. South African Journal of Marine Science. 20(1). 93–100.
- Kocot K. M., Cannon J.T., Todt C., Citarella M. R., Kohn A. B. et al. 2011. Phylogenomics reveals deep molluscan relationships. NCBI SRA database. 477(7365). 452–456.
- Kuba M. J., Byrne R., Meisel D., Mather J. 2006. When do octopuses play? Effect of repeated testing, object type, age and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris*. Journal of Comparative Psychology. 120(3). 184–90.
- Leite T. S., Haimovici M., Mather J., Lins Oliveira J. E. 2009. Habitat, distribution, and abundance of the commercial octopus (*Octopus insularis*) in a tropical oceanic island, Brazil: Information for management of an artisanal fishery inside a marine protected area. Elsevier. Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Brazil. 98. 85–91.
- Mackintosh N. J. 1983. Conditioning and Associative Learning. Clarendon Press, Oxford. p.316. ISBN: 9780198521013.

- Mäthger L. M., Denton E. J., Marshall N. J., Hanlon R. T. 2008. Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods. *Interface focus*. Marine Biological Laboratory, Woods Hole, USA. 149–163.
- Mather J. A., Leite T. S., Batista A. T. 2012. Individual prey choices of octopuses: Are they generalist or specialist. *Current Zoology*. University of Lethbridge, Canada. 58(4). 597–603.
- Messenger J. B., Andrews P. L. R., Tansey E. M. 1983. The chromatic and motor effects of neurotransmitter injection in intact and brain-lesioned *Octopus*. *Journal of the Marine Biological Association of the UK*. 63(2). 93–99.
- Messenger J. B. 2001. Cephalopod chromatophores: neurobiology and natural history. Department of Zoology, University of Cambridge. 76. 473–528.
- Moore J. and Overhill R. 2006. *An Introduction to the Invertebrates*. Cambridge University press. p. 359. ISBN: 0-521-77914-6.
- Nashiape N., Loxodonta Y. 2015 Podmořský intelektuál. *Příroda*. Extra Publishing. 11–12. 48–52.
- Neumeister H., Budelmann B. U. 1997. Structure and function of the Nautilus statocyst. University of Texas Medical Branch. *The Royal Society*. 352(1361). 1565–1588.
- Nixon M., Young J.Z. 1971. *The Brains and Lives of Cephalopods*. OUP Oxford p. 392. ISBN: 0-19-852761-6.
- Nixon M., Young J. Z. 2003. The Brains and Lives of Cephalopods. *Journal of Plankton Research*. Oxford University. 26(3). 383–386.
- Nödl M. T., Fossati S. M., Domingues P., Sánchez F. J., Zullo L. 2015. The making of an octopus arm. *BioMed Central*. Department of Neuroscience and Brain Technologies, Via Morego, Italy. 6(19). 1–17.

- O'dor R. K., Mangold K., Boucher-Rodoni R., Wells M. J., Wells J. 1984. Nutrient absorption, storage and remobilization in *Octopus vulgaris*. *Marine Behaviour and Physiology*. Dalhousie University, Halifax, Canada. 11(3). 239–258.
- Omura A., Endo H. 2015. The functional-morphological adaptive strategy of digestive organs decapodiform cephalopods. *The Journal of Veterinary Medical Science*. The University of Tokyo. 78(1). 43–47.
- Polese G., Bertapelle C., Di Cosmo A. 2016. Olfactory organ of *Octopus vulgaris*: morphology, plasticity, turnover and sensory characterization. *Biology open*. Department of Biology, University of Napoli. 15(5). 609–611.
- Polese G., Winlow W., Di Cosmo A. 2014. Dose-Dependent Effects of the Clinical Anesthetic Isoflurane on *Octopus vulgaris*: A Contribution to Cephalopod Welfare. *Journal Aquatic Animal Health*. Department of Biology, University of Napoli. 26(4). 286–294.
- Richter J. N., Hochner B., Kuba M. J. 2016. Pull of Push? Octopuses Solve a Puzzle Problem. *PloS ONE*. University of Sussex, UK. 11(3). 1–16.
- Robertson J. D. 1994. Cytochalasin D Blocks Touch Learning in *Octopus vulgaris*. *The royal society*. 258(1351). 53–59.
- Smrž, J. 2013. *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. Karolinum. Praha. p. 194. ISBN: 9788024622583.
- Uriarte I., Espinoza V., Gutiérrez R., Zúniga O., Olivares A., Rosas C., Pino S., Farías A. 2014. Key aspects of egg incubation Patagonian red octopus (*Enteroctopus megalocyathus*) for cultivation purposes. *Elsevier. Instituto de Acuicultura, Austral de Chile*. 424(425). 158–166.
- Vie Sauvage: Mers et océans. 1992. Larousse. Paris. p. 180. ISBN: 2709803763 9782709803762.
- Wells M. J. and Wells J. 1956. The function of the brain of octopus in tactile discrimination. *Stazione Zoologica, Naples*. 131–142.

- Wells M. J. 1959. A touch–learning centre in *Octopus*. J. Exp. Biol. 36. 590–612.
- Wells M. J., Young J. Z. 1969. The effect of splitting part of the brain or removal of the median inferior frontal lobe on touch learning in *Octopus vulgaris*. Journal Exp. Biol. 50. 515–526.
- Wells M. J. 1978. Octopus: Physiology and Behaviour of an Advanced Invertebrate. Springer–Science+Business media, B. V. p. 417. ISBN 978-94-017-2468-5.
- Yotsu-Yamashita M., Mebs D., Flachsenberger W. 2006. Distribution of tetrodotoxin in the body of the blue-ringed octopus (*Hapalochlaena maculosa*). Elsevier. Tohoku University, Japan. 49(3). 410–412.
- Young R. E., Vecchione M. 2006. The squid family Magnapinnidae (Mollusca: Cephalopoda) in the Atlantic Ocean, with a description of a new species. Bio one. Biological Society of Washington. 119(3). 365–372.
- Zarella I., Ponte G., Baldascino E., Fiorito G. 2015. Learning and memory in *Octopus vulgaris*: a case of biological plasticity. Elsevier. Stazione Zoologica Anton Dohrn, Villa Comunale, Napoli, Italy. 35. 74–79.
- Zielinski S., Sartoris F. J., Pörtner H. O. 1994. Temperature Effects on Hemocyanin Oxygen Binding in an Antarctic Cephalopod. The Biological Bulletin. Institute for Marine and Polar Research Bremerhaven, Germany. 200(1). 67–76.
- Zhang X., Mao Y., Huang Z., Qu M., Chen J., Ding S., Hong J., Sun T. 2012. Transcriptome Analysis of the *Octopus vulgaris* Central Nervous System. PloS ONE. Xiamen University, China. 7(6). e40320.