

**Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Kristina Hlaváčová

Je barvoměna u chobotnic a sépií součástí kognitivních schopností?
Is the ability of colour change in octopus and cuttlefish a part of cognitive abilities?

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Eva Landová, Ph. D.

Praha, 2018

Poděkování

Chtěla bych na tomto místě poděkovat své školitelce RNDr. Evě Landové, Ph. D. za to, že mi dovolila zabývat se tímto tématem, za vedení práce, věcnou kritiku, odborné rady, a psychickou a morální podporu. Dale bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům, mimo jiné za jejich neutuchající zvědavost, která ve mně vždy probouzí touhu vědět víc. Děkuji.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10. 05. 2018

Kristina Hlaváčová

podpis studenta

Abstrakt

Fenomény, jako kamufláž či krypse, jsou obvykle popisovány jako vlastnosti zvířete, které je těžko rozeznatelné díky tomu, že se podobá okolnímu prostředí, a slouží především k antipredačnímu či naopak predáčnímu chování. U chobotnic a sépií však schopnosti barvoměny a kamufláže zřejmě překračují funkční rámec antipredačního/predačního chování a mají další behaviorální funkce (na příklad komunikace). Zároveň disponují chobotnice a sépie širokou škálou rozvinutých percepčních, ale i komplexnějších kognitivních schopností (manipulace s předměty, učení komplikovaných úloh, kauzální uvažování, a další). V této práci byly shrnuty různé aspekty kognice u chobotnic a sépií, s důrazem na kognici komplexní. Dále byl udělán stručný přehled jejich schopností barvoměny a jejího využití ke kamufláži a komunikaci. Nakonec byla prověřena hypotéza, že tyto schopnosti kognice a barvoměny jsou navzájem propojeny. Vyšlo najevo, že chobotnice a sépie používají barvoměnu cíleně, a při jejím použití využívají komplexní kognitivní schopnosti. Zároveň je barvoměna i prostředkem kognitivních schopností, neboť slouží i k vnitrodruhové komunikaci v rámci bojů o teritoria a při námluvách. Tyto závěry byly podloženy jak výsledky publikovaných experimentálních prací, tak i za pomoci volně dostupných anekdotických záznamů a videozáznamů.

Klíčová slova:

chobotnice, sépie, cephalopoda, coleoidea, kognice, kamufláž, krypse, deceptce

Abstract

Phenomenons like camouflage or crypsis connect animal's traits used by an individual to be hard to detect via merging with its surroundings, and are used mainly in predatory/anti-predatory behaviour. In octopuses and cuttlefish, however, the abilities of colour change and background matching extend the predatory and anti-predatory function and serve other purposes (e. g. communication). Apart from that, octopuses and cuttlefish possess not only a variety of highly developed senses, but complex cognitive functions as well (manipulation with objects, advanced learning abilities, causal reasoning, etc.). This work tried to summarize the cognitive functions of octopuses and cuttlefish, with an emphasis on the complex cognition. An overview of their colour changing abilities and their usage was made as well. Finally, a hypothesis was tested whether there is a link between the colour change and shapeshifting abilities of octopuses and cuttlefish and their cognitive functions. It was found out that octopuses and cuttlefish use their colour change purposefully and with the utilization of their complex cognitive abilities. The colour change is the instrument of these cognitive abilities as well, because it serves as means to communication, in territorial fights and mating rituals. These conclusions were supported by results of published experimental papers and also by the help of freely available video- and anecdotal evidence as well.

Key words:

octopus, cuttlefish, cephalopod, coleoid, cognition, camouflage, crypsis, deception

Obsah

1 Úvod.....	6
2 Cephalopoda.....	7
2.1 Stručný úvod do hlavonožců.....	7
2.2 Nervová soustava.....	8
3 Co je to kognice u zvířat a jak vypadá u hlavonožců.....	9
3.1 Percepční schopnosti hlavonožců.....	10
3.1.1 Vizuelní percepce.....	10
3.1.2 Hmatová a zvuková percepce.....	11
3.1.3 Chemorecepce.....	12
3.2 Komplexnější kognice u hlavonožců.....	12
3.2.1 Učení.....	12
3.2.1.1 Učení na základě diskriminace.....	12
3.2.1.2 Sociální učení.....	13
3.2.2 Paměť.....	13
3.2.3 Vnímání prostoru.....	13
3.2.4 Kauzální uvažování.....	14
3.2.5 Představivost.....	14
3.2.6 Prospekce.....	15
3.2.7 Použití nástrojů.....	15
3.2.8 Flexibilita.....	16
3.2.9 Personalita.....	18
3.2.10 Mirror test.....	18
3.2.11 Hra.....	18
3.2.12 Rozpoznávání individuů vlastního a cizího druhu.....	19
3.2.13 Vědomí vlastního já.....	19
3.2.14 Vědomí a předpokládané neuroanatomické a funkční paralely s člověkem.....	20
3.2.15 Anekdotická pozorování.....	21
4 Kamufláž a barvoměna u hlavonožců.....	21
4.1 Co je to kamufláž a její provedení u hlavonožců.....	21
4.2 Anatomické předpoklady.....	22
4.3 Jak a kdy je kamufláž u chobotnic a sépií používána?.....	23
4.4 Funkční kontext barvoměny.....	25
4.5 Komunikace.....	29
4.5.1 Mezi druhová.....	29
4.5.2 Vnitrodruhová.....	30
5 Kdy je tedy barvoměna u hlavonožců nejvíce spjata s kognitivními schopnostmi?.....	32
6 Závěr.....	34
Příloha.....	35
Seznam použité literatury:.....	36
Zdroje videí:.....	43

1 Úvod

Mnoho zvířat používá jako antipredační strategii kamufláž, kdy se snaží splynout s okolním prostředím tak, aby bylo těžké je odhalit. Tato schopnost je rozšířená napříč živočišnými druhy, od hmyzu až po savce. Zcela unikátní podoby však nabývá u chobotnic a sépií z třídy hlavonožců (*Cephalopoda*). Tato zvířata mají natolik sofistikovanou schopnost barvoměny, že dokáží svůj vzhled měnit během milisekund. Díky složitým chromatoforovým orgánům a kožním papilám mohou měnit svoji barvu, vzor, odrazivost světla i tvar kůže. Těto unikátní vlastnosti využívají ke kamufláži i komunikaci, a vyvinula se u nich nejspíš díky obrovskému selekčnímu tlaku ze strany početných predátorů, orientujících se zrakem. Hlavonožci totiž na rozdíl od ostatních měkkýšů v evoluci ztratili schránku, která poskytovala ochranu jejich měkkému tělu. To jim umožnilo žít aktivním životem predátorů, avšak vzápětí se také stali oblíbenou kořistí všech možných druhů mořských masožravců, od paryb až po savce. Pokročilá schopnost bleskové kamufláže jim umožnila se před predátory skrývat.

U hlavonožců se však kromě poutavé barvoměny objevila, u bezobratlých živočichů zcela výjimečná, „intelligence“. V laboratorních experimentech se ukazuje, že hlavonožci jsou schopni řešit pokročilé kognitivní úlohy, v nichž se často vyrovnají i obratlovcům. Jsou schopni kauzálního uvažování, učení komplikovanějších úloh, propece i flexibility chování, které dokáží použít v nových situacích. Vzhledem k fylogenetické vzdálenosti obratlovců a hlavonožců, naprosto odlišné stavbě nervové soustavy i jinému stylu života těchto skupin je tento objev u hlavonožců obzvláště fascinující. Jedná se zde o příklad intelligence, která se vyvinula konvergentně s tou obratlovců, funguje na odlišných neuratomických principech, a přesto je s tou obratlovců v některých ohledech srovnatelná. Navíc vývoj intelligence u obratlovců je často spojován se sociálním chováním, neboť se předpokládá, že právě potřeba zapamatovat si složité vztahy ve skupině byla tím, co vedlo k rozvoji pokročilejších kognitivních schopností. Sépie však žijí pouze semi-sociálním způsobem života, kdy se setkávají ve větším množství pouze v době páření, a chobotnice jsou naprosto asociální. Komplexní kognitivní vlastnosti se tak u nich musely vyvinout z jiného důvodu. Nejčastěji je v tomto případě vysvětlována vysokou predací, kdy aby se chobotnice či sépie vyvarovala toho být zkonsumována, musí zapojit sofistikované kognitivní schopnosti, rozeznávat predátory a předpokládat jejich chování, aby se jim mohla vyhnout.

Vezmeme-li tedy v úvahu tyto dvě nejvýraznější vlastnosti, které činí hlavonožce jedinečnými, nabízí se otázka, zda jsou vzájemně propojeny. Jsou schopnosti barvoměny napojeny na složité kognitivní vlastnosti hlavonožců? V této práci se budu snažit ověřit hypotézu, že barvoměna slouží jako prostředek kognitivních činností, a že zároveň kognitivní schopnosti jsou využívány k barvoměně. K tomuto účelu zde shrnu odbornou literaturu, týkající se tohoto tématu, i některá anekdotická pozorování, a pokusím se příklady ilustrovat pomocí volně dostupných videí.

Cílem této práce je:

- 1) shrnout aspekty percepčních a komplexnějších kognitivních schopností u chobotnic a sépií, se zběžným přehledem metodiky jejich testování,
- 2) dále popsat anatomické a funkční předpoklady barvoměny hlavonožců, a popsat funkční kontext jejího použití,
- 3) a nakonec ověřit hypotézu, že barvoměna u chobotnic a sépií je spojena s jejich kognitivními schopnostmi, a pokud ano, jaká je polarita tohoto vztahu.

K této práci je přiloženo několik videí, ukazujících některé ze zde popsaných jevů. Na čísla videí bude odkaz v textu. V příloze je pak tabulka s číslem videa a stručným popisem jeho obsahu.

2 Cephalopoda

2.1 Stručný úvod do hlavonožců

Hlavonožci patří mezi prvoústé bezobratlé (*Protostomia - Lophotrochozoa*), a tvoří samostatnou třídu *Cephalopoda* v rámci kmene měkkýšů (*Mollusca*), kam patří spolu s třídami červoců (*Aplacophora*), chroustnatek (*Polyplacophora*), přílipkoců (*Monoplacophora*), plžů (*Gastropoda*), mlžů (*Bivalvia*) a kelnatek (*Scaphopoda*) (Smrž, 2013). Kmen měkkýšů, obsahující kolem 100 000 popsaných druhů, je charakteristický rozdělením těla na hlavu, nohu, a útrobní vak s plášťovou dutinou. Naprostá většina měkkýšů má schránku a nepřímý vývoj přes larvu *veliger*.

Třída hlavonožců se dělí na dvě recentní podtřídy: loděnky (*Nautiloidea*, nebo také čtyřžábří, *Tetrabranchia*), které si zachovaly vnější schránku, a dvojžábří (*Coleoidea*, nebo také *Dibranchia*), kteří mají schránku redukovanou a internalizovanou (řád desetiramenných, *Decapodiformes*), či ji pozbyli vůbec (řád osmiramenných, *Octopodiformes*). Hlavonožci jsou výhradně mořskou skupinou, mají nohu přeměněnou na ramena a chapadla s přísavkami a na dutý sifon, vycházející z plášťové dutiny, který umožňuje rychlý pohyb na principu tryskového pohonu. Od ostatních měkkýšů se odlišují také přímým vývojem a dravým způsobem života. Jsou to gonochoristé. (Smrž, 2013).

V této práci je věnována pozornost sépiím a chobotnicím, řazeným do podtřídy dvojžábřích. Dvojžábří hlavonožci v průběhu evoluce ztratili tvrdou vnější schránku, což jim umožnilo volnost pohybu a aktivní lov. Stali se z nich aktivní predátoři, na což se u nich vyvinulo mnoho adaptací, jako jsou uzavřená cévní soustava s třemi srdci a hemocyaninem jakožto krevním barvivem (díky čemuž má jejich krev modrou barvu), mimořádně vyvinutá centralizovaná nervová soustava (detailněji popsána níže), jedové žlázy ústící do úst a dokonalé komorové oko (blíže popsáno v podkapitole [Xpercepční schopnosti]) (Smrž, 2013).

Sépie patří do řádu desetiramenných, kteří, jak název napovídá, mají deset ramen opatřených přísavkami po celé délce. Dále mají dvě vystřelovací chapadla, mající přísavky pouze na distálním konci, která slouží k zachycení kořisti. Schránka u nich byla redukována na rudimentární zbytek, sépiovou kost, která jim slouží k vyrovnávání vztlaku a vznášení se ve vodním sloupci. Po okrajích plášťové dutiny mají lem, který jim umožňuje plynule plavat. Sépie žijí semi-sociálním životem, shromažďují se do větších agregací v době páření. K obraně používají hnědé inkoustové barvivo, které v případě ohrožení vypustí na predátora, což jim poskytne možnost k úniku. Samice kladou velký počet vajíček. Většinu života se vznášejí blízko nad substrátem, kde loví kořist, na kterou číhají (Brusca & Brusca, 2003).

Chobotnice patří do řádu osmiramenných, kteří mají pouze osm ramen s přísavkami a žádná chapadla. Nemají ani zbytky schránky, a nemohou se účinně vznášet nad substrátem bez aktivního pohybu. Jejich inkoustové barvivo má černou barvu. Žijí benticky, většinu času tráví schované v doupatech, zbytek času věnují aktivnímu průzkumu okolí a lovu. Jsou asociální a teritoriální, ke kontaktu mezi nimi dochází pouze při páření. Loví pomocí ramen, která nejčastěji strkají do škvír, kde se může ukrývat kořist, načež ji při úniku lapí do blány natažené mezi rameny. Samice po páření kladou velký počet vajíček (v řádu několika tisíc), o která aktivně pečují, po vylíhnutí potomstva často umírají (Brusca & Brusca, 2003).

Chobotnice i sépie žijí převážně v mělkých vodách při pobřeží, kde využívají k úkrytu útesy či mořský porost. Jsou rozšířeny kosmopolitně. Tvoří významnou součást potravního řetězce, neboť jsou díky svému měkkému, nechráněnému tělu často loveny predátory ze skupin paryb, kostnatých ryb, ptáků, savců (včetně člověka) i ostatních bezobratlých, jako jsou na příklad draví korýši. K primární obraně využívají hlavonožci unikátní schopnost rychlé a aktivní barvoměny, která jim umožňuje

splynout s okolím či vyděsit predátora (slouží navíc i k vnitrodruhové komunikaci, více v kapitole 4.5 – Komunikace). Tato barvoměna je velmi rozmanitá a rychlá, neboť je pod přímou nervovou a nervohumorální kontrolou, a dokáže nastat v rámci milisekund (schopnosti barvoměny je věnována kapitola 4 – Barvoměna u hlavonožců), kde jsou popsány anatomické principy i použití barvoměny (Brusca & Brusca, 2003).

Hlavonožci se pravděpodobně vyvinuli ve svrchním kambriu před zhruba 500 miliony let, přičemž dvojžábří se od čtyřžábřích oddělili nejspíše v devonu, načež zaznamenali velkou radiaci v druhohorách (Brusca & Brusca, 2003).

Fylogeneticky jsou tedy hlavonožci skupinou významně odlišnou od obratlovců, a jejich komorové oči, sofistikovaná nervová soustava a pokročilé kognitivní schopnosti, které se v mnohém vyrovnají těm, přítomným u obratlovců (jak je popsáno dále), představují skvělý příklad konvergentní evoluce.

2.2 Nervová soustava

Než začneme probírat kognitivní schopnosti hlavonožců, je záhodno podívat se na stavbu jejich nervové soustavy.

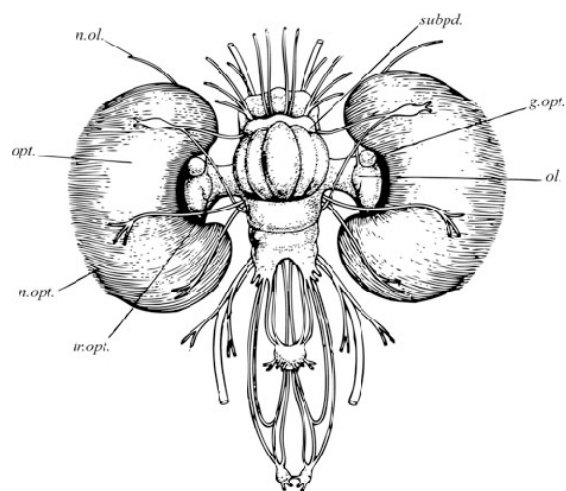
Nervová soustava hlavonožců ukazuje významný stupeň cephalizace, nejvyšší mezi bezobratlými (Brusca & Brusca, 2003). Relativní velikost nervové soustavy (vztaženo k velikosti těla) je srovnatelná s obratlovcem, předčí dokonce relativní velikost nervové soustavy u ryb a plazů (Hochner, 2004). Nervová soustava hlavonožců obsahuje až 500 milionů neuronů, což je srovnatelné s počtem neuronů některých suchozemských obratlovců; pro srovnání pes má 600 milionů neuronů, makak 2 000 milionů (Hochner, 2008). Rozdíl oproti ostatním bezobratlým

i v rámci kmene měkkýšů je obrovský, na příklad včela medonosná (*Apis mellifera*) má kolem 1 milionu neuronů (Menzel & Giurfa, 2001) a plž ze rodu *Aplysia* má 20 tisíc neuronů (Hochner, 2004). Neurony hlavonožců jsou však monopolární, což je vlastnost typická pro bezobratlé (Hochner, 2008).

Nervová soustava hlavonožců se dá morfologicky rozdělit na tři části: centrální mozek, optické laloky a nervy končetin. Překvapivě větší počet neuronů leží mimo centrální mozek (Hochner, 2004).

Centrální mozek, vzniklý fúzí velkého počtu ganglií, obkružuje jícn. Obklopuje ho chrupavčitá schránka a soustřeďuje v sobě 40 – 45 tisíc neuronů. Je bilaterálně symetrický a skládá se z 64 laloků (vizte ilustraci č. 1 výše). Podjícnové laloky mají nejspíše funkci převážně nižších motorických center, zatímco nadjícnové laloky fungují jako vyšší motorická centra, odehrávají se v nich asociační procesy, a jsou tedy centrem pro učení a paměť (Budelmann, 1995).

Optické laloky, na které se přímo napojují oční nervy, obsahují kolem 120 – 180 milionů neuronů. Tyto laloky nejen zpracovávají vizuální informace, ale nejspíše se částečně podílejí i na asociačních procesech, vizuální paměti a rozpoznávání objektů (Hochner, 2004).



Ilustrace 1: Schéma nervové soustavy chobotnice: subpd. - subpedunkulární lalok, g.opt. - optická žláza, ol. - olfaktorický lalok, tr.opt. - optická dráha, n.opt. - optické nervy, opt. - optický lalok, n.ol. - olfaktorický nerv. Převzato z di Cristo (2013)

Periferní nervová soustava, inervující především končetiny, obsahuje až kolem 350 milionů neuronů. V každé končetině se nachází řetěz až 300 ganglií spolu s několika miliony chemotaktických a hmatových receptorů. Končetiny hlavonožců mají díky své stavbě v podstatě neomezenou volnost pohybu všemi směry, což by mohlo představovat překážku v jejich koordinaci. Ukazuje se, že jejich periferní nervová soustava v sobě obsahuje pokročilé motorické programy, které se s touto překážkou vyrovnávají. Sumbre et al. (2001) dokázali, že useknuté končetiny je možné přinutit ke stejné komplexnímu pohybu, jaký prováděly za života. Navíc i po useknutí reagují na nepříjemné stimuly odtažením od nich (Hague et al., 2013), a údajně dokonce dokáží vykonávat tak komplikované činnosti, jako chytání potravy a její přesun k (nyní neexistujícím) ústům (zmíněno na příklad v Harmon Courage, 2013).

Optické laloky i periferní nervová soustava jsou s centrálním mozkem propojeny relativně málo neurony, což znamená, že z těchto struktur odchází do centrálního mozku vysoce zpracované informace. Příkazy z mozku pak nutně musí být vyššího řádu a k plánování, hlavnímu zpracování a následnému provedení pohybu dochází až v periferní nervové soustavě. Přes svou rozdílnou stavbu se v mozku hlavonožců nachází struktury, které jsou svou komplexní funkcí analogické těm obratlovcům. Na příklad v pedunkulárním laloku se vyskytují malé granulární buňky, které svým uspořádáním i funkcí připomínají struktury v mozečku obratlovců. Vertikální lalok se zase podobá hippocampu obratlovců, a to jak svou morfologií, tak svou rolí v procesech učení a paměti. Probíhá zde dlouhodobá potenciace (long-term potentiation, LTP), která je spojená s dlouhodobou pamětí, stejně jako u obratlovců. (Hochner, 2008). Všechny kognitivní schopnosti i mnohé schopnosti barvoměny popsané dále jsou tedy výsledkem tří hlavních a poměrně autonomních částí (pletence a neurony v ramenech, optické laloky a centrální mozek), a jedné sítě, která činnost všech tří jednotek dokonale koordinuje (Hochner, 2012).

3 Co je to kognice u zvířat a jak vypadá u hlavonožců

Jak vlastně můžeme chápat pojetí kognitivních schopností zvířat? Podle Shettleworth (2001) se jedná o schopnosti učit se, pamatovat si a rozhodovat se na základě zkušeností. Obecně vzato se jedná o to, jak zvířata prostřednictvím svých smyslů získávají informace z prostředí (percepční schopnosti), jak tyto informace filtrují a dále zpracovávají a uchovávají, a zejména jak se na základě takto získaných informací chovají (Shettleworth 2001, podobně i Neisser 1976 a Mather 1995). Řada těchto kognitivních schopností a neurální substrát, který umožňuje zvířatům získávat a uchovávat informace a na jejich základě se správně rozhodovat, je předmětem selekce a podléhá evoluci (Dukas, 2004; Shettleworth, 2010; MacLean et al., 2012). Gallistel (1989) uvádí, že mozky mnoha druhů zvířat jsou již adaptovány a mají kapacitu k řešení celkem dosti abstraktních úloh, týkajících se vnímání prostoru, času a určitých numerických schopností. Pokud do těchto úvah zahrneme i primáty, jejichž kognitivní schopnosti jsou srovnávány s kognitivními schopnostmi člověka, je výčet uvažovaných kognitivních úloh širší. V tomto případě jsou zkoumány kognitivní schopnosti jako: aktivní vyučování, krátkodobá versus dlouhodobá paměť, kauzální uvažování, tranzitivní interference, úmyslné klamání, testování teorie mysli a predispozice pro jazykové schopnosti (Premack, 2007). Existují práce, které ukazují, že řadu těchto složitých kognitivních úloh jsou schopny řešit podobně úspěšně „inteligentní“ druhy savců a ptáků s relativně velkým mozkem (Emery & Clayton 2004a, ale podívejte se do Olkowicz et al. 2016). Emery a Clayton (2004a) podotýkají, že komplexní kognitivní schopnosti, mezi které řadí kauzální uvažování, flexibilitu, představivost a prospekci, se tak mohou vyvinout u zvířat s významně odlišnou stavbou mozku, než je ten savčí. Zejména u savců (ponejvíce u primátů) se předpokládá, že socialita se

složitou komplexností sociálních vazeb klade vysoké nároky na rozvoj kognitivních schopností zvířat a tudíž, že evoluce sociálního života ve skupině je spojena s evolucí vyšších kognitivních schopností (Jolly, 1966; Humphrey, 1976; Byrne, 1996; Reader & Laland, 2002). Je otázkou, zda je tato hypotéza platná i u ostatních skupin savců (Matějů & Kratochvíl, 2013) a jiných obratlovců (Bshary et al., 2002; Pollen et al., 2007) a zda je tento faktor rozhodující silou pro evoluci kognice i u zcela jiných skupin zvířat, např. u bezobratlých (Sheehan & Tibbetts, 2008).

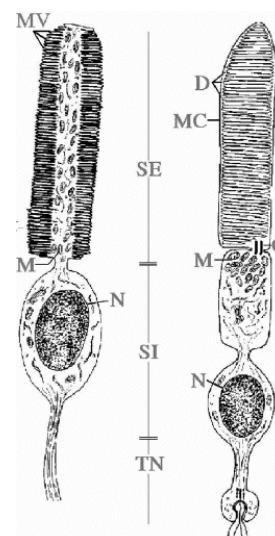
Obecně lze říci, že savci a ptáci jsou ty skupiny zvířat, u nichž jsou kognitivní schopnosti zkoumány nejčastěji (např. Emery & Clayton 2004 a,b, Lefebvre et al. 2004, Emery & Clayton 2009, Nieder 2018). Z tohoto pohledu představuje výzkum kognitivních schopností hlavonožců pozoruhodnou analogii, která by měla ukázat zajímavé paralely, jak úplně jiné selekční tlaky formovaly vytvoření fylogeneticky naprosto odlišné skupiny. Na zajímavost studia analogií chování poukazyval v počátcích etologie už Konrád Lorenz (1974). Odhalení společných principů, na nichž jsou kognitivní procesy u takto odlišných skupin postaveny, koneckonců znamená, že můžeme o kognitivních mechanismech uvažovat jako o biologicky obecných principech (Vitti, 2013). Přestože hlavonožci patří mezi nejvíce encefalizované bezobratlé, až tři čtvrtiny z jejich 500 milionů neuronů se vyskytují v periferní nervové soustavě, převážně v brachiálních gangliích, kontrolujících pohyb končetin (Budelmann, 1995). I tak se u nich objevují kognitivní schopnosti, srovnatelné s těmi obratlovcími. Jde především o schopnost kauzálního uvažování, uvažování o budoucích akcích i využívání nových typů chování v nových situacích (Mather & Dickel, 2017). Poskytují nám příklad inteligence založené na jiných evolučních a neuroanatomických principech, která se vyvinula konvergentně s tou, kterou nalézáme u obratlovců, a stávají se tak fascinujícím modelem, umožňujícím zkoumat a porovnávat zásadní aspekty kognice mezi různými skupinami živočichů. Jednotlivé kategorie kognitivních schopností budou popsány v následujících kapitolách. Nejprve se budu věnovat těm kognitivním schopnostem, které jsou těsně spjaté s percepcí. Poté uvedu příklady studií, které se věnují komplexnějším kognitivním schopnostem, které právě bývají často zmiňovány v souvislosti s rozvinutými kognitivními schopnostmi ptáků a savců, jako bylo zmíněno výše.

3.1 Percepční schopnosti hlavonožců

Zkoumání percepčních kognitivních schopností je nezbytné, abychom mohli předpokládat, na jaké podněty hlavonožci vůbec mohou reagovat a jakým způsobem vlastně informace z prostředí primárně získávají a zpracovávají. Teprve na základě těchto znalostí je možné uvažovat o komplexnějších kognitivních schopnostech hlavonožců (vizte kapitolu 3.2 – Komplexnější kognice u hlavonožců).

3.1.1 Vizualní percepce

Hlavonožci se orientují především zrakem, o čemž svědčí velikost optických laloků jejich mozku i behaviorální experimenty na toto zaměřené (Boycott, 1955; Messenger & Sanders, 1972). Mají komorové oko, analogické tomu obratlovcímu, což je často uváděno jako klasický příklad konvergentní evoluce. Toto oko obsahuje čočku, která je kulovitá, duhovku, sklivec a sítnici, vše podobně navzájem uspořádané, jako je tomu u savců (Serb & Eernisse, 2008). Na rozdíl od savčí sítnice, která je sestavená z ciliárních fotoreceptorů, hlavonožci



Ilustrace 2: Schéma rhabdomerického (vlevo) a ciliárního (vpravo) fotoreceptoru. C - cilium, D - disky, M - mitochondrie, MC - buněčná membrána, MV - microvilii, N - jádro, SE - vnější segment, SI - vnitřní segment, TN - nervová zakončení. Převzato z Musio & Santillo (2009) (původní obrázek prof. Celina Bedini, Univerzita v Pise)

mají rhabdomerické fotoreceptory (vizte ilustraci č. 2), stejně jako většina ostatních bezobratlých (Young, 1962). Hlavonožci nemají slepou skvrnu, protože nervy jdoucí od fotoreceptorů vychází přímo ze sítnice ven do mozku. Tvar čočky se nemění, zaostřování je zajišťováno změnou vzdálenosti čočky od zornice. Změně světelných podmínek se oči hlavonožců přizpůsobují změnou tvaru zorničky a migrací sítnicového pigmentu (Brusca & Brusca, 2003). Zornička je u chobotnic obdélníkového tvaru (více informací v Muntz & Gwyther, 1988), u sépií má tvar W (v případě zájmu nahlédněte do Mäthger et al., 2013). Sítnice chobotnic a sépií obsahuje pouze jediný typ rhodopsinu s maximální absorpcí záření o 492 nm (zelené světlo) (Brown & Brown, 1958), a mnoho pokusů experimentálně naznačuje, že tato zvířata nejsou schopna rozeznávat barvy (Messenger, 1977; Mäthger et al., 2006; Marshall & Messenger, 1996; Roffe, 1975). Jsou ale schopna velice dobře rozeznávat kontrast, intenzitu světla, okraje, velikost objektů a hloubku obrazu, včetně rozeznání 3D od 2D objektů (Kelman et al., 2008; Chiao et al., 2015). Umí také rozeznat orientaci pozadí, jako například u experimentů s pruhovanými objekty a jejich natočením vůči taktéž pruhovanému pozadí (Muntz & Gwyther, 1988).

Na první pohled nedává fakt, že hlavonožci jsou nejspíše barvoslepi, příliš smysl, neboť tito živočichové jsou schopni barvoměny a dokonalé kamufláže vůči pozadí. Bylo však experimentálně prokázáno, že jak chobotnice, tak sépie vidí velice dobře polarizované světlo (Moody & Parriss, 1961; Temple et al., 2012). Dokáží rozeznat natočení vektoru polarizovaného světla až o 1°, pro porovnání většina živočichů, kteří taktéž vidí polarizované světlo, dokáže toto natočení rozeznávat pouze o 10 – 20°. Uvažuje se, že tato schopnost by mohla velice dobře barevné vidění nahrazovat (Shashar & Cronin, 1996; Temple et al., 2012). Vidět polarizované světlo na takovéto úrovni by dokonce mohlo být mnohem výhodnější, než barevné vidění, neboť mimo jiné umožňuje objevit maskované živočichy (Temple et al., 2012), průhlednou kořist (Shashar & Hanlon, 1998) a umožňuje detekovat kořist v čistých vodách na delší vzdálenosti (Lythgoe & Hemmings, 1967), navíc dovoluje velice dobře rozeznávat kontrast okolních objektů stejně či dokonce lépe, než barevné vidění, a může tak sloužit jako jeho analog (Bernard & Wehner, 1977). Vlastnosti barev se s přibývajícím hloubkou mění a barevné vidění tak zde může být nespolehlivé, zatímco polarizované světlo si své vlastnosti zachovává i v těchto podmínkách a může tak poskytovat spolehlivější zdroj informací (Cronin et al., 2003).

3.1.2 Hmatová a zvuková percepce

Hlavonožci mají ekvivalent postranní čáry u ryb v podobě řad jemných epidermálních vlásků na hlavě a ramenech, umožňující jim detekovat pohyb vody až o 0,06 μm .

Statocysta hlavonožců jim umožňuje vnímat rychlost vlastního pohybu a polohu vůči zemi, stejně jako vestibulární systém obratlovců. Princip fungování je stejný – poloha je vnímána senzoryckými orgány, na základě pohybu statolitů po membráně se senzoryckými vlásky. Sépie mají tyto senzorycké orgány tři, podobně jako ryby, zatímco chobotnice pouze jeden. Mají i cupulu, systém pro vnímání úhlového zrychlení, rozdělený do tří částí tak, aby umožňoval orientaci v 3D prostoru (Budelmann, 1995).

Hlavonožci nemají žádnou tělní dutinu naplněnou vzduchem, a tudíž se u nich z definice nedá tvrdit, že mohou slyšet stejně jako obratlovci, mohou ale vnímat pohyb částic ve svém okolí pomocí zmíněných epidermálních vlásků a především statocyst, což jim umožňuje detekovat zvuk (Budelmann, 1995). Bylo experimentálně zjištěno, že nejlépe rozeznávají nízké frekvence, což jim umožňuje registrovat kořist v okolí (Kaifu et al., 2008 a 2011).

3.1.3 Chemorecepce

Chemoreceptivní buňky se u hlavonožců nacházejí na přísavkách, ústním otvoru a olfaktorické jámě, což je specializovaný orgán v blízkosti oka. Sépie mají na každé přísavce zhruba 100 těchto buněk, zatímco u chobotnic je to až 10 000 buněk na přísavku, což dává dohromady kolem 16 milionů buněk. Tento rozdíl je vysvětlitelný rozdílnou taktikou lovu těchto zvířat. Sépie se většinu času vznášejí nad substrátem a kořist chytají pomocí dvou vystřelovacích chapadel, zatímco chobotnice žijí převážně benticky a používají svá ramena, každé vybaveno až 200 přísavkami, k prozkoumávání nor v písku a štěrbin v korálech a kamenech, kde se kořist ukrývá, načež ji pak chytají pomocí rozložitých blan mezi rameny. Chemorecepce je pro ně tak mnohem důležitější a ukazuje se, že dokáží detekovat přítomnost chemické látky v tak malé koncentraci jako 10^{-5} molů (Budelmann, 1995).

3.2 Komplexnější kognice u hlavonožců

V úvodu této kapitoly jsme si stanovili jako základní znaky kognice, zkoumané u jiných zvířat než hlavonožců, schopnosti učit se, pamatovat si, rozhodovat se, používat kauzální uvažování, představivost, prospekci a flexibilitu chování (to znamená schopnost při změně podmínek patřičně změnit i dané chování na základě dostupných informací). Mather a Dickel (2017) v přehledu shrnují, že všechny tyto schopnosti se dají u hlavonožců najít. Nyní se podrobněji podíváme, jak se tyto vlastnosti u hlavonožců projevují, včetně stručné metodiky pokusů, pomocí kterých byly zjištěny, pokud byly prokázány v laboratorních experimentech.

3.2.1 Učení

Chobotnice a sépie jsou schopny se učit, a to jak na základě vizuálních, tak chemotaktických stimulů, jak je shrnuto v Youngovi (1961). V této studii ukazuje, že na základě mnoha pokusů s tréninkem chobotnic a sépií pomocí operantního podmiňování, tedy za použití odměny (formou potravy) a trestu (šťouchnutím tyčí), lze hlavonožce naučit diskriminaci. To znamená, že chobotnice i sépie lze naučit vybírat si určitý objekt mezi jinými, na příklad podle určitého tvaru, barvy (nejspíše rozpoznané na základě jiného kontrastu v polarizovaném vidění), či je naučit lovit nějakým způsobem označenou kořist (Mather & Kuba, 2013). Byla u nich pozorována habituace při opakované prezentaci stejného objektu či při neúspěšném útoku na kořist umístěnou za průhlednou plastovou zábranou. Byl u nich zaznamenán i opačný proces, senzitivace, pokud byly chobotnice odměněny či potrestány před plněním úkolu, kdy měly útočit na naučený objekt (Mather & Kuba, 2013).

3.2.1.1 Učení na základě diskriminace

Hvorecny et al. (2007) testovali schopnost podmíněné diskriminace mezi značkami, což je forma komplexního učení. Diskriminací je zde míněna schopnost vybrat mezi několika značkami tu správnou, a tato diskriminace byla podmíněná kontextem. Autoři míní „podmíněnou diskriminací“ schopnost vybrat si určitou značku na základě kontextu situace (na příklad rozlišovat mezi kamenem na písčitém pláni a stejným kamenem u mořské trávy). Prováděli pokusy s chobotnicemi *Octopus bimaculoides*, kdy je dali do arény, na jejíž podlaze ležely různé značky v podobě umělých řas, kousků provazů, kameny, apod., a kde byla k dispozici dvě doupata, z nichž jedno bylo zablokované. Chobotnice se musely na základě přítomných značek naučit, které bylo otevřené. Tyto značky se nenacházely přímo u doupat, ale libovolně v aréně. Chobotnice tedy musely projevit určitou formu abstraktního myšlení, neboť z pouhé přítomnosti konkrétní značky vyvodily, které doupě je otevřené. Autoři pak tyto pokusy provedly i se sépiemi obecnými (*Sepia officinalis*) a sépiemi faraonovými (*Sepia pharaonis*). Namísto doupěte zde sloužil jako odměna únikový otvor do většího akvária. I sépie ukázaly, že jsou schopny podmíněné diskriminace.

3.2.1.2 Sociální učení

Chobotnice jsou tedy schopny se učit individuálně díky operantnímu podmiňování, ale existuje u nich i forma sociálního učení, čili schopnost naučit se něco pozorováním jedince vlastního druhu, řešícího daný problém (Fiorito & Scotto, 1992). Fiorito a Scotto (1992) vycvičili několik chobotnic pobřežních (*Octopus vulgaris*) - „učitelů“, aby v pokusech s červenými a bílými míčky vybrali vždy jen jeden. Jedna skupina byla odměňována potravou za útok na bílý míček a potrestána malou elektrickou ránou při výběru červeného, druhá skupina naopak. Poté umístili do sousedního akvária naivní chobotnici, a nechali ji pozorovat učitele při útoku na míček. Pokaždé bylo u naivní chobotnice pozorováno zvýšení pozornosti a bedlivé sledování učitele. Po čtyřech takovýchto lekcích dali naivní chobotnici červený a bílý míček a pozorovali, jaký si vybere, bez aplikace trestu či odměny. Naivní chobotnice si v naprosté většině vybraly ten míček, jaký viděly vybírat učitele. Sociální učení se řadí mezi složité kognitivní schopnosti, a jeho přítomnost u živočicha, který žije asociálním způsobem života, je velice překvapivé.

3.2.2 Paměť

Boycott (1955) dělal pokusy s chobotnicemi pobřežními (*O. vulgaris*) s asociativním učením, při kterých po útoku na kraba v přítomnosti čtvercového obrazu dostaly mírný elektrický šok. Chobotnice pak útočily na kraby pouze za nepřítomnosti čtvercového obrazu. Tuto informaci si byly schopny zapamatovat po dobu 2 – 3 dní (pokud nebyl pokus opakován během této doby), pokud pokus byl opakován alespoň třikrát, pamatovali si tuto informaci po dobu alespoň šesti dní i déle.

Darmailacq et al. (2004a) testovali flexibilitu potravní strategie u sépie obecné (*S. officinalis*), kdy byla sépiím znechucena jejich oblíbená kořist a musely se přeorientovat na jinou (popsáno níže v podkapitole 3.2.8 - Flexibilita). Při testování retence bylo ukázáno, že sépie si informaci o nechutnosti kořisti udržely i 72 hodin po naučení.

Pokusy se sépiemi ukázaly, že tato zvířata mají i paměť epizodického typu, čili že si dokáží zapamatovat informaci Co, Kde a Kdy (Jozet-Avez et al., 2013). Model Co, Kde, Kdy poprvé použili Clayton & Dickinson (1998) k důkazu paměti epizodického typu u sojek křovinných (*Aphelocoma caerulescens*). V experimentu, který prováděli Jozet-Avez et al. (2013), byla sépiím obecným (*S. officinalis*) nejprve poskytnuta potrava v podobě krevet a krabů, přičemž sépie projevovaly preferenci pro krevety (Co). Poté je naučily, že pro dostání potravy musí připlavat k černobílému čtverci (Kde). Dále se sépie naučily, že potrava bude doplňována každé tři hodiny, a nesnažily se jí tak získat krátce poté, co jedly (Kdy). Paměť epizodického typu je velmi pokročilá kognitivní činnost, popisovaná především u krkavcovitých a primátů, a u které se původně věřilo, že je přítomná pouze u lidí (Clayton et al., 2001; Martin-Ordas et al., 2010).

3.2.3 Vnímání prostoru

Chobotnice i sépie jsou schopny navigace, mají prostorovou paměť a umí využívat značky k orientaci. Při testech s chobotnicemi pobřežními (*O. vulgaris*) bylo experimentálně potvrzeno, že tato zvířata si byla schopna zapamatovat polohu svého doupěte podle výrazných orientačních bodů jako byl světelný paprsek (Mather, 1991). Pokud bylo k dispozici několik orientačních bodů, chobotnice se přednostně orientovaly podle toho většího a stabilnějšího (to je „cue learning“, učení se podle značek). Schopnost orientovat se podle více značek je důkazem alothetické orientace. Tuto informaci si byly schopny pamatovat dlouhodobě. V přirozeném prostředí jsou chobotnice schopny se vracet ke svým doupatům i po násilném přesunu.

Sépie si umí vybrat, na kterou značku budou reagovat přednostně. Cartron (2012) naučil sépie obecné (*S. officinalis*) v pokusech s bludišti ve tvaru Y orientovat se podle polarizovaného světla

a podle značek (v podobě barevných obdélníků) jako orientačních bodů. Pokud jedna z těchto dvou informací chyběla, sépie reagovaly na tu přítomnou, pokud byly přítomné obě, ale podávaly konfliktní informaci, sépie přednostně reagovaly na polarizované světlo. Využívání více než jedné značky svědčí o alothetické prostorové orientaci, zatímco přednostní využívání polarizovaného světla o tom, kterému typu optických značek dávají sépie přednost.

V přírodě se chobotnice i sépie při volbě nového úkrytu pouští do prozkoumávání blízkého okolí, což je považováno za prostorové učení. Boal et al. (2000) dělali pokusy s chobotnicemi *Octopus bimaculoides*, během kterých je dali do akvária, kde bylo v šesti možných polohách jedno otevřené doupě. Chobotnice si zapamatovaly polohu doupěte po pouhých třech pokusech, a tuto informaci si pamatovaly i o týden později. Boal poté zkoušel reverzní učení (reversal learning), kdy posunul polohu doupěte o 160°. Chobotnice byly schopny se polohu doupěte úspěšně přeučit.

U sépií obecných (*S. officinalis*) byly stejné schopnosti testovány pomocí akvárií s otvory ve zdi, z nichž jeden umožňoval únik (zde představující odměnu). Sépie se naučily hledat správný otvor a byly schopny i reverzního učení, když byl únikový otvor přemístěn (Karson et al., 2003).

K orientaci v prostoru a zapamatování si konkrétní polohy je potřeba mít jakýsi vnitřní obraz okolního prostředí, neboli vnitřní prostorovou mapu. Zda tuto mapu využívají i chobotnice bylo vyzkoušeno testy s bludišti (anglicky „detour experiments“, pokusy s bludištěm s oklikou), kdy byl chobotnicím pobřežním (*O. vulgaris*) jim byl přes průhlednou přepážku ukázán cíl v podobě kořisti, a zvířata se k ní musela dostat cestou, při které kořist neviděla. Musela si tudíž zapamatovat polohu kořisti a vytvořit si prostorovou mapu (Wells, 1964).

Chobotnice také při lovu a průzkumu okolí občas podnikají velmi složité cesty, domů se však vrací přímou a nejkratší cestou (Mather, 1991). To také svědčí o přítomnosti vnitřní prostorové mapy.

3.2.4 Kauzální uvažování

Za kauzální uvažování se považuje dosažení nějakého cíle za užití patřičných prostředků, případně ovlivněné zpětnou vazbou (Emery & Clayton 2004b a Mather & Dickel 2017). Jinak řečeno se jedná o uvažování nad příčinou a následkem. Mather a Dickel (2017) považují za projev kauzálního uvažování použití deimatických (varovných) zbarvení u hlavonožců, s jasným cílem zastrašit predátora. Sépie a chobotnice používají toto zbarvení pouze za určitých okolností, na příklad pokud selže běžná kamufláž. Liší se také s ohledem na stáří jedince, mladší a menší jedinci používají deimatické zbarvení méně než starší a větší jedinci. Také hraje roli velikosti predátora, pokud je predátor větší, sépie používají přednostně kryptické zbarvení (Langridge, 2009; dále Hanlon & Messenger, 1988; Packard & Sanders, 1971), chování je tedy variabilní. Kauzálním uvažováním je v tomto případě odhadnutí vlastní nebezpečnosti a relativní nebezpečnosti predátora, navíc v kontextu nebezpečnosti celé situace (používají zastrašující zbarvení až po odhalení, tedy když už nemohou použít krypsí a situace se tak pro ně stává nebezpečnou). Dalším příkladem kauzálního uvažování může být použití tak zvaného „passing cloud“ k lovu kořisti (podrobněji popsáno v kapitole 4.4 – Funkční kontext barvoměny).

3.2.5 Představivost

Hlavonožci dokáží cítit bolest. Reflexivně se vyhýbají bolestivým stimulům, projevují však také složitější chování. Při zranění si chobotnice chrání poraněné místo a pečuje o něj, a při předchozím setkání s bolestivým stimulem před ním uhýbá, nejen zraněným ramenem, ale i ostatními (Alupay et al., 2014). To znamená, že si dokáže představit, co by následovalo.

MacLean (1983) zaznamenal zajímavé chování s tímto spojené. Sledoval, jaký efekt má usídlení sasanky trojbarevné (*Calliactis tricolor*) na schránce obývané krabem poustevníčkem (*Pagurus pollicaris*). Nechal na tohoto kraba útočit dravého korýše *Calappa flammea* a chobotnici *Octopus joubini*. Korýš po několikerém žahnutí sasankou časem přestal na kraba útočit, zatímco chobotnice zkoušela různé způsoby, jak se sasance vyhnout. Pokoušela se ji obejít, opatrně se k ní přiblížila jedním nataženým ramenem nebo se snažila odfouknout jí proudem vody ze svého sifonu.

3.2.6 Prospekce

Mather a Dickel (2017) popisují prospekci jako proces výběru vhodných prostředků k dosažení konkrétního cíle, a zařazují pod ni i využívání kognitivní mapy a použití nástrojů. Dalším příkladem prospekce u hlavonožců by mohlo být namlouvací chování v době páření u sépií, kdy některé sépie manipulují se svým zbarvením. Někteří jedinci se naučili podvádět systém dimorfního zbarvení samců a samic k vlastnímu prospěchu, aby se na příklad mohli přiblížit k samici hlídané jiným samcem, či aby se vyhnuli konfliktu. Více je toto chování popsáno v kapitole 4.5.2 Vnitrodruhová komunikace. Prospekci také odpovídá používání půlek kokosových ořechů a lastur chobotnicí žilkovanou (*Amphioctopus marginatus*), neboť tato chobotnice si je nosí s sebou k budoucímu použití a ke kontrétnímu účelu (blíže popsáno v následující kapitole).

3.2.7 Použití nástrojů

Doupě je pro chobotnice vitální potřebou. Díky široké škále predátorů potřebují chobotnice místo, kam se ukrýt, aby se vyhnuly predaci (Mather, 1994). Přítomnost vhodných skrýší je často limitujícím faktorem pro výskyt chobotnic (Kastanevakis & Verriopoulous, 2004). Pokud neloví, čemuž věnují jen krátký čas denně, tráví chobotnice naprostou většinu času schované v doupeti, které okupují několik dní, než se přesunou na nové území. Doupě si pečlivě vybírají. Ideální je pro ně skrýš s malým otvorem a pokud možno s omezeným přístupem světla. Svá doupata pravidelně čistí. Mather (1982) sledovala výběr skrýší u *Octopus joubini*, která preferuje k vytváření úkrytu mušle. V laboratorních podmínkách si vybírala předměty přesně o určité velikosti, a upřednostňovala ulity plžů. V přírodě je ale nalézána se schránkami mlžů, nejspíše z důvodu nedostupnosti plžích ulit důsledkem kompetice s raky poustevníčky a slizounovitými rybami (*Blenniidae*). V těchto schránkách se schovává tak, že je přidržuje přísavkami a při ohrožení se mezi ně sklapne.

Chobotnice si budují tak zvané „chobotničí zahrádky“ (v angličtině „octopus gardens“). Detailně toto chování pozorovala Mather (1994). Pokud nově nalezená skrýš není ideální, chobotnice ji aktivně přizpůsobují. Chobotnice shromažďují předměty z okolí, pomocí kterých si doupě upravují a v případě nutnosti s nimi vchod do doupěte zatarasí, takže na ně predátor nemůže. Když chobotnice objeví nové potenciální doupě, uklidí ho vynesáním přebytečných kamenů a vytrháním řas, popřípadě pomocí svého sifonu upraví dno doupěte odfouknutím písku. Navíc aktivně shromažďují předměty z okolí, pomocí kterých si upravují vchod do doupěte. Tyto předměty si vybírají velice pečlivě. Mather (1994) sledovala počínání jedné chobotnice pobřežní (*O. vulgaris*), která si vyhlídla určitý kámen a vyrazila za ním ze své skrýše. Poté, co ho sebrala a vrátila se s ním zpět, se opět vydala hledat ještě další předměty jako mušle a menší kameny, přičemž někdy nashromážděné předměty vyměňovala za jiné, které ji nejspíše vyhovovaly více. Předměty volila pečlivě podle tvaru a velikosti. Podle stavu mušlí, které si občas chobotnice domů přinášely bylo zjevné, že je občas musely vyhrabat čistě pro tento účel. Před obývanými doupaty se hromadily nashromážděné předměty a relikt potraviny jako byly vnější kostry korýšů a schránky zkonsumovaných mušlí. V jednom extrémním případě zaznamenala Mather u jedné chobotnice sbírku až 98 různých předmětů, od mušlí až po kousky skleněných lahví. Chobotnice často pomáhají potápěčům a archeologům objevovat poklady, které

skrývá moře, neboť pokud se někde v blízkosti vykytuje vrak, první známkou jeho přítomnosti jsou věci nalezené u skrýší chobotnic. V Jižní Korei tak na příklad jedna chobotnice, která si na doupě položila porcelánový podšálek, pomohla objevit vrak z 12. století (Kim, 2007).

V Západním Pacifiku a při pobřeží Indického Oceánu se vyskytuje chobotnice žilkovaná (*Amphioctopus marginatus*), která žije na písčinych pláních, kde je málo míst k úkrytu. Tato chobotnice je však schopna využít mušlí a v poslední době především půlek rozseknutých kokosových ořechů, které se sem dostávají z lidských sídlišť (Finn et al., 2009). Chobotnice si najde dvě půlky kokosového ořechu (popřípadě dvě lastury mlže) a v případě ohrožení se v nich uzavře, přidržujíc je u sebe přísavkami na svých ramenech. Tuto strategii využívá i k číhání na kořist. Zásadní je fakt, že pokud se chobotnice potřebuje přesunout, nosí si tyto předměty s sebou. Během přenosu ji znevýhodňují, protože se nemůže pohybovat příliš rychle, a riskuje odhalení predátorem. Během pohybu je nepoužívá k ochraně ani k zamaskování, a neposkytují jí tak v daném momentu žádný okamžitý užitek. Užitečnými se stávají skořápky až v budoucnosti, což znamená, že chobotnice měly představu o budoucím použití předmětu. Chobotnice také někdy vyhrabávaly kokosové skořápky, pokud byly zabořeny v sedimentu, aby je mohly použít, měly tedy jasný cíl. K tomu, aby toto použití kokosových plodů fungovalo, musí zvířata najít dvě půlky skořápky, a sestavit tak nástroj z dílčích částí, které samy o sobě užitek nemají. Mather a Dickel (2017) toto chování řadí pod prospekci. Toto chování můžete sledovat na přiloženém videu č. 1.

Dalším příkladem využití nástrojů mohou být juvenilní jedinci *Tremoctopus violaceus* (Jones, 1963). Tato mláďata byla pozorována, jak si přísavkami u sebe přidržují fragmenty chapadel měchýřovek (*Physalia*). Na těchto chapadlech jsou početné nematocysty, které obsahují silný toxin a žahají (Fenner et al., 1996). Mláďata *T. violaceus*, která jsou jinak velice zranitelná, by tak mohla těchto chapadel využívat jako obrany vůči predátorům (Jones, 1963).

Videozáznamy chování chobotnic ukazují, že použití nástrojů by mohlo být u těchto zvířat ještě mnohem širší. Objevují se spekulace, že by soupeřící chobotnice sydneyjské (*O. tetricus*) po sobě mohly házet mušlemi a pískem v rámci bojů o teritoria (New Scientist 2015, vizte přiložené video č. 2). Při natáčení seriálu BBC Modrá planeta II zachytili filmaři v Jižní Africe fascinující chování chobotnice pobřežní (*O. vulgaris*), které nemá obdoby. Samice tohoto druhu byla pod útokem máčky africké (*Poroderma africanum*). Máčka chytla chobotnici do tlamy a zvířata spolu začala zápolit. Chobotnice donutila máčku, aby ji pustila, tím, že jí strčila ramena do tlamy a skrz žábry, čímž ji připravila o přísun kyslíku. Poté, co máčka odplavala, zůstala chobotnice na pláni, kde se neměla kam schovat před další máčkou, která se k ní blížila. Chobotnice na to reagovala tím, že si vzala do přísavek okolní materiál, sestávající z kousek mušlí a řas, a obalila se jím, vybudujíc si tak jakési brnění. Máčka, která se orientuje především čichem, chobotnici vycítila, ale nebyla schopná se k ní přes tuto obranu dostat. Když se jí snažila vzít do tlamy, chobotnice brnění odhodila a využila zmatení máčky k útěku (BBC 2017, vizte přiložené video č. 3).

3.2.8 Flexibilita

Emery & Clayton (2004b) popisují jako flexibilní schopnost jednat na základě dostupných informací, popřípadě své chování podle těchto informací upravit. Je to tedy chování, kdy se zvíře dokáže dopracovat ke stejnému cíli různými cestami.

Flexibilní chování bylo nalezeno u chobotnic na příklad ve způsobu zpracování potravy. Chobotnice žíví i mušlemi. U *Enteroctopus dofleini* bylo experimentálně pozorováno, že používá několik způsobů, jak mušli otevřít: násilným odtrhnutím schránek od sebe, provrtáním se dovnitř pomocí zobáku, a použitím slin. *E. dofleini* se v průběhu života naučí, jaký způsob je nejvhodnější použít

u určitého druhu mlžů pomocí metody pokusu a omylu, a poté tento způsob neomylně používá. To znamená, že diskriminuje mezi druhy kořisti a z několika metod aplikuje vždy tu, která je nejefektivnější (Anderson & Mather, 2007). Pokud ale v experimentu dostala mušli, která se dala běžně jednoduše otevřít odtrhnutím lastur, upravenou drátkem tak, že se otevřít nedala, chobotnice změnila strategii. Vybírala si také mezi druhy nabízených mušlí ty, které šly otevřít nejsnadněji, pokud však byla schránka těch hůře otevíratelných navrtána, chobotnice si vybíraly tyto. Toto svědčí o flexibilitě chování.

Úpravu chování v přítomnosti občasných predátorů řadí Mather a Dickel (2017) taktéž pod flexibilní chování. V přítomnosti predátora chobotnice mění svůj denní a noční režim tak, aby se mu vyhnuly. Toto chování bylo studováno na chobotnicích pobřežních (*O. vulgaris*) Meiselem et al. (2013). Chobotnice uzpůsobují svoji aktivitu mimo doupě tomu, zda je predátor noční či denní. Efekt má však také to, o jakého predátora se jedná. V přítomnosti murén, které jsou hlavními predátory chobotnic, svou aktivitu měnily méně, neboť proti tomuto predátorovi tato strategie není účinná. Murény se totiž dokáží protáhnout i do skrýší, ve kterých se chobotnice ukrývají. Oproti tomu pokud byl predátor generalista, jako na příklad ryba z čeledi ostencovitých (*Balistidae*), měnily svou aktivitu chobotnice více a tato strategie účinně snižovala predaci.

Dalším příkladem flexibility u hlavonožců je způsob pohybu chobotnic. Chobotnice neumí dobře plavat, na rozdíl od sépií totiž nemají sépiovou kost, která by jim umožnila se vznášet nad povrchem, ani ploutvičky (vyjma chobotnic cirrátních). Žijí tak většinu času benticky a k pohybu po dně používají svá ramena. Ukazuje se, že při tomto pohybu chobotnice nepoužívají žádný specifický rytmický vzor pohybu, ale dokáží se pohybovat jakýmkoliv směrem nehlédě na předozadní orientaci těla, a k dosažení cíle používají různá ramena, která se k pohybu tímto směrem v dané situaci hodí nejlépe. K cíli se vždy přitahují ramenem, které je cíli nejbližší a odstrkují se tím, které je nejdále (Levy et al., 2015).

Příkladem flexibilního chování u sépií je třeba experiment s „avoidance learning“ (učení se vyhnoutí), jaký provedl Darmaillacq et al. (2004a). V pokusu s kořistí, která byla sépiím „znehucena“ přidáním quininu, se sépie obecné (*S. officinalis*) přeorientovaly na jinou kořist. Na kořist, která jim byla znehucena, neútočily ani po 72 hodinách. Jejich potravní strategie je tedy flexibilní, neboť dokázaly snadno změnit své preference a vytvořit si novou preferenci k jiné než původní kořisti.

U sépií byla navíc pozorována zajímavá forma imprintingu na potravu. Čerstvě vylíhlé sépie ukazují vrozenou preferenci kořisti v podobě krevet. Pokud jim však je od 3 dnů po vylíhnutí nabídnuta jiná kořist, na příklad v podobě malých ryb či krabů, jsou schopny svou preferenci změnit. V případě, že se do 30 dnů od vylíhnutí nesetkaly s jinou potravou než s krevetami jim tato preference zůstala a nejevily snahu lovit potravu jinou. Po 60 dnech po vylíhnutí se u nich ale objevila snaha zkoušet i potravu odlišnou od jejich základní naučené preference. Vybírají si tedy potravu na základě předchozích zkušeností, roli zde hraje i dlouhodobá paměť (Darmaillacq et al., 2004b). Imprinting je sám o sobě příkladem chování neflexibilního, ovšem zde se po 60 dnech chování změnilo a flexibilita v preferenci potravy stoupla.

Změna barevných vzorů na kůži a tvaru těla i kůže pro dosažení dokonalé kamufláže na různých podkladech může být také považována za flexibilní chování (Mather a Dickel, 2017). Toto chování bude detailně probíráno v kapitole 4. - Kamufláž a barvoměna u hlavonožců.

3.2.9 Personalita

U chobotnic i sépií byla zjištěna personalita (Mather & Anderson, 1993; Carere et al., 2015). U chobotnic červenavých (*Octopus rubescens*) a sépií obecných (*Sepia officinalis*) byly sledovány reakce napříč třemi různými situacemi: reakce na vzbuzení pozornosti otevřením víka akvária, reakce na stres po dotyku tyčí a reakce na dodání potravy v podobě živého kraba. Oba dva druhy projevily individuální rozdíly v chování, konzistentní u všech tří situací. Personalita do jisté míry stojí na druhém pólu než flexibilní chování, protože se projevuje jistou neměnností. Chobotnice a sépie tak projevují flexibilní chování v některých aspektech, ovšem zároveň se u nich vyskytuje určitý podíl chování neflexibilního, jako jsou časná potravní preference (imprinting na kořist) a právě personalita.

3.2.10 Mirror test

S chobotnicemi a sépiemi byly dělány testy se zrcadlem (Ikeda, 2009). Výsledky této studie překvapivě korelovaly s tím, jakým způsobem tato zvířata žijí. Sépie jsou alespoň v době páření sociální, a při pohledu do zrcadla projevovaly semi-sociální chování. Vlastní odraz pro ně byl mírně zajímavý, snažily se ho dotknout a často reagovaly výhružným zbarvením, představoval tedy pro ně nejspíše soupeřícího jedince. Oproti tomu chobotnice jsou v naprosté většině velmi asociální. Po pohledu do zrcadla neprojevily buď žádný zájem o svůj odraz, nebo se stáhly do protějšího rohu akvária. Bylo však ukázáno, že nejspíše chápou, jak zrcadlo funguje, protože pokud jim byl předložen krab, skrytý před jejich pohledem za kamenem, jehož odraz ale byl v zrcadle vidět, zaútočily na něj a to s velkou přesností. Zrcadlový test byl dělán také u příbuzných chobotnic a sépií, olihní *Sepioteuthis lessoniana*. Olihně žijí velmi sociálním životem, plavou v hejnech a často mezi sebou interagují (objevila se i teorie, že by u nich barvoměna mohla fungovat na úrovni jazyka, více v Moynihan, 1985). Po ukázání svého odrazu v zrcadle se k němu přiblížily a snažily se ho dotknout, což je podobné chování, jaké projevují vůči jedincům svého druhu. Pokud byly olihně označeny na místě na těle, které mohly vidět pouze pomocí zrcadla, dotýkaly se zrcadla déle. Yuzuru Ikeda (2009) na konci této studie spekuluje, že reakce na odraz v zrcadle pravděpodobněji koreluje se sociálním způsobem života, spíše než s vnímáním vlastního já a důkazem vlastního vědomí, neboť z hominidů, z nichž se mnoho v zrcadle pozná, gorily o svůj odraz také neprojevují zájem (Suárez & Gallup, 1981), stejně jako chobotnice. Gorily ani chobotnice v přírodě běžně nepozorují ostatní jedince svého druhu, a možná proto nemají důvod pozorovat ani svůj odraz (Ikeda, 2009).

3.2.11 Hra

U živočichů s velkým mozkem je často pozorována hra, všeobecně definovaná jako „zbytečná“ činnost nevedoucí k žádnému konkrétnímu cíli. Je pozorovaná především u mláďat a u sociálních živočichů vede k utužování vzájemných vztahů a procvičování si vlastních schopností, a je provozována za příznivých podmínek, kdy není zvíře podrobena stresu (Mather, 2008a). Činnosti, které by se daly považovat za hru, byly zaznamenány i u chobotnic. Chobotnice velká (*Enteroctopus dofleini*) byla pozorována, jak pomocí proudu vody ze svého sífonu odsouvá plovoucí lékovky naplněné vzduchem proti proudu, a nechá je proudem opět připlavat zpět (Mather & Anderson, 1999). Kuba et al. (2006) testovali hraní u chobotnice pobřežní (*O. vulgaris*) tím, že dali několika subjektům k dispozici kostičky LEGO stavebnice. Po habituaci na tyto objekty si je chobotnice předávaly mezi vlastními rameny, zkoušely je od sebe odsouvat a opět přisouvat, a v některých případech je tahaly za sebou. Jedna chobotnice byla pozorována, jak si hraje s plovoucí ulitou zkonsumovaného plže tím, že se ji opakovaně snažila potopit a následně ji nechala opět vystoupat k hladině. V těchto experimentech bylo také zjištěno, že hra se objevuje jak u mláďat, tak u dospělých jedinců chobotnic.

3.2.12 Rozpoznávání individuů vlastního a cizího druhu

Chovatelé chobotnic si často všimají toho, že je zvířata dokáží poznat a rozlišovat mezi nimi. Tato vlastnost u chobotnic byla ověřena i experimentálně. Anderson et al. (2010) nechali dva vizuálně odlišné chovatele interagovat s chobotnicemi velkými (*E. dofleini*). Oba ošetřovatelé byli oblečeni do stejné uniformy, lišili se však přítomností vousů, délkou a barvou vlasů, tvarem obličeje a stavbou těla. Jeden z nich pak chobotnicím dával potravu, zatímco druhý je iritoval dotekem plastové tyče. U chobotnic se během pokusu střídali náhodně. Reakce chobotnic na jejich přítomnost byla zaznamenávána a na konci pokusu bylo jasně prokázáno, že na jednotlivé chovatele reagovali odlišně. Pokud přišel ten, co jim dával krmení, přiblížily se ke sklu, zatímco v přítomnosti iritátora se od skla oddálily, zvýšila se jejich respirace a na hlavě se jim přes oči zobrazil tmavý pruh, který je u chobotnic většinou součástí zastrašujících zbarvení (Packard & Sanders, 1971).

Chobotnice se rozeznávají i mezi sebou. Přestože jsou to zvířata asociální a teritoriální, v podmínkách, kde je dostatek potravy, ale málo míst k úkrytu, jsou schopna žít spolu vedle sebe v relativní blízkosti. Tvoření takovýchto agregací bylo pozorováno hlavně u chobotnice sydneyjské (*Octopus tetricus*) (Godfrey-Smith & Lawrence 2012; Scheel et al., 2017). V těchto situacích se může uplatňovat strategie „dear enemy“ (volně přeloženo „milovaného nepřítele“) - je lepší mít vedle sebe někoho, koho známe a s kým jsme si už vyřídili účty, než ho vyhnat a riskovat, že na uvolněné místo přijde neznámý jedinec, který by mohl být silnější a vyhnat nás. Tricarico et al. (2011) dělali pokusy s chobotnicí pobřežní (*Octopus vulgaris*), ve kterých chobotnice rozdělili do párů a umístili je do akvária, kde byla individua oddělena buďto průhlednou anebo neprůhlednou přepážkou. Poté, co se chobotnice aklimatizovaly, umístili páry do experimentálního akvária, kde je nechali spolu interagovat. Chobotnice navázaly fyzický kontakt, který sloužil k nastolení dominance, neboť jedna z chobotnic na konci této interakce odplavala do rohu a té druhé se po zbytek experimentu vyhýbala. Nakonec byla zvířata přemístěna zpět do svých původních akvárií. Experiment byl několikrát opakován, přičemž někdy spolu opět byly dány dohromady původní páry, někdy nechali chobotnice interagovat s jedinci, které před tím neviděly. Tato studie potvrdila, že se zvířata mezi sebou navzájem rozeznávají a drží si ostatní v paměti po dobu minimálně jednoho dne, neboť jedinci, kteří se spolu setkali již několikrát a mohli se navzájem pozorovat i mimo experiment už nejevili snahu o nastolení dominance a zdržovali se fyzického kontaktu. Oproti tomu ti, kteří se spolu setkali poprvé, spolu vždy fyzicky interagovali.

3.2.13 Vědomí vlastního já

Chobotnice jsou pověstné svou schopností protáhnout se úzkými prostory. Nehledě na velikost, chobotnice se dokáže protáhnout jakýmkoliv otvorem, kterým projde chrupavčitá schránka jejich mozku. Swanston et al. (nezveřejněná data, popsáno v dokumentu „Aliens of the Deep Sea“, vizte příložené video č. 4) udělali experiment, při kterém zavřeli chobotnici velkou (*E. dofleini*) do plastového akvária, ve kterém byl jeden otvor o něco větší, než její chrupavčitá schránka. Chobotnice se otvorem bez zaváhání protáhla, nejprve jednotlivými rameny, poté zbytkem těla. Experimentátoři však poté otvor překryli destičkou s novým otvorem, menším, než je velikost chrupavčité schránky chobotnice. Po opětovném uzavření do upraveného akvária chobotnice protáhla otvorem jedno rameno, stejně jako v předchozím případě, tentokrát ho ale po chvíli stáhla zpět a o útěk se ani nepokusila. Z tohoto experimentu vyplývá, že chobotnice jsou si vědomy vlastní velikosti a vztahů mezi částmi svého těla, neboť z velikosti jedné části těla (rameno) vyvodily velikost jiné (schránka mozku).

Podobně u sépií existuje prokazatelný vztah s aplikováním disruptivního zbarvení a velikosti kontrastních objektů v okolí. Sépie na své kůži vytváří disruptivní zbarvení, kde je klíčovým elementem

bílý čtverec nad jejich sépiovou kostí, který má vždy stejnou velikost. Sépie používají kamufláž pomocí disruptivního zbarvení pouze v případě, že bílé objekty v okolí odpovídají svou velikostí od 40 % do 120 % velikosti tohoto bílého čtverce. Velikost čtverce se mění s růstem sépie, tato strategie ale vždy odpovídá aktuálním rozměrům sépie (Barbosa et al., 2007). Více bude toto zbarvení popsáno v kapitole 4.4 – Funkční kontext barvoměny.

3.2.14 Vědomí a předpokládané neuroanatomické a funkční paralely s člověkem

Přítomnost vědomí je těžké dokázat u jiných druhů než u člověka, a nejčastěji se prokazuje na rovině neuroanatomické, neurofyziologické a behaviorální. Člověk je zde používán jako model, neboť u něho lze použít slovních výpovědí s neurální korelací (Edelman & Seth, 2009). Na základě těchto principů byla naznačena přítomnost nižšího vědomí u některých primátů a ptáků (Edelman & Seth, 2009, Savage-Rumbaugh et al., 2000). Nervová soustava hlavonožců se od té obratlovčí zásadně liší, takže srovnání na základě stavby mozku v tomto případě nelze příliš dobře aplikovat. I tak se zde nachází mnoho paralel. Ukazuje se, že i funkce mozku hlavonožců je lateralizovaná, stejně jako u člověka. Mozek sám je bilaterálně symetrický (Wells, 2013). Pokud byly na příklad chobotnice vycvičeny vnímat stimulus jedním okem, vybavily si ho pouze, pokud se na něho podívaly tím samým okem. Při delším tréninku se však tato informace přenesla i do druhé poloviny mozku a chobotnice reagovala i při spatření stimulu druhým okem. Mozek chobotnic je propojen strukturou, analogickou corpus callosum u obratlovců, a pokud byla tato struktura porušena před započítím pokusu, k přenosu informace do druhé poloviny mozku nedošlo (Wells, 2013). Díky postavení očí je vidění chobotnice spíše monokulární, a chobotnice mají dominantní oko, kterým zkoumají předměty svého zájmu přednostně (Byrne et al., 2002; Byrne et al., 2004). Přestože ramena chobotnice mají stejný potenciál k vykonávání různých činností (kromě páření, na což slouží specializované hektokotylované rameno), ukazuje se, že k plnění některých úkolů, jako třeba prozkoumávání, používají vždy to stejné rameno, pro tuto činnost zřejmě preferované. Tato preference se u různých jedinců liší, není tedy vrozená (Byrne et al., 2006), a připomíná dominanci jedné ruky u člověka.

Chobotnice pravidelně spí, a tento spánek není nepodobný tomu obratlovčímu. Zvíře vždy zaujalo typickou pozici v bezpečí vybudovaného doupěte, zavřelo oči a ustrnulo. Při pozorování spících chobotnic pobřežních (*O. vulgaris*) zaznamenali Meisel et al. (2011) krátké periody, kdy zvíře náhodně hýbalo přísavkami a měnilo barvu (aniž by šlo o kamufláž), což by mohlo představovat paralelu k REM fázi spánku obratlovců. Právě přítomnost spánkového chování podle některých autorů značí možnou přítomnost základního vědomí (Papineau & Selina, 2000, jak je zmíněno v Mather 2008b).

Edelman & Seth (2009) ve své studii, kde srovnávají důkazy pro výskyt vědomí u ptáků a hlavonožců, uzavírají, že otázka přítomnosti vědomí u hlavonožců zůstává stále otevřená. Díky jejich fylogenetické vzdálenosti od obratlovců, u kterých je vědomí dokazováno, je jeho určování u hlavonožců komplikované. Přítomnost sofistikovaného učení, paměti a složitého chování, a stavba mozku s mnoha paralelami s mozkem obratlovčím, naznačuje, že by u hlavonožců vědomí přítomno být mohlo.

Určení přítomnosti vědomí je samo o sobě velice komplikované, neboť zvířata nám těžko popíší své vnímání „bytí“. Je potřeba zde spoléhat na anatomické paralely s člověkem, což ovšem ve větší míře vylučuje možnost prokázat vědomí u člověku velice vzdálených skupin s jinou stavbou nervové soustavy. Behaviorální evidence se může vyhodnocovat těžko. Mather (2008b) však zastává názor, že v rozmanitém repertoáru chování hlavonožců by se důkazy přítomnosti alespoň nižší formy vědomí najít daly.

3.2.15 Anekdotická pozorování

Anekdotická pozorování od chovatelů a pečovatelů o akvária uvádí mnoho zajímavých příkladů hlavonožčí „intelligence“. Chobotnice jsou proslulé svou zvědavostí a vynalézavostí, co se útěků z akvárií týče. Po záhadném mizení ryb ze sousedních akvárií se často zjistí, že chobotnice přešla ze svého akvária do jiného a dopřála si tamní kořisti, než se vrátila zpět do svého akvária původního (Wood & Anderson, 2004). Chobotnice *Octopus bimaculoides* vytopila veřejné akvárium v Santa Monice poté, co rozšroubovala ventil zásobující akvárium mořskou vodou (Dell' Amore, 2009). Další chobotnice jménem Inky se proslavila svým útekem z novozélandského akvária poté, co v noci vylezla ze svého akvária a prolezla trubkou vedoucí do moře (Malik, 2016). Sépie i chobotnice občas reagovaly na obdržení ne úplně čerstvé potraviny tím, že se jí snažily nacpat do odpadního kanálu, bedlivě při tom pozorující osobu, která jim tuto potravu dala (Dell' Amore, 2008). Chobotnice jsou navíc známy tím, že dokáží rozpoznat osobu, která se k nim nechovala hezky, a „mstít“ se jí tím, že po ní vystříknou vodu ze svého sifonu (Harmon Courage, 2013). Další chobotnice, jménem Otto, způsobila spoušť v akváriu v německém Coburgu poté, co několikrát zkratovala tamní elektrické obvody. Ottovi nejspíše vadila tamní jasná elektrická světla nad jeho akváriem, a zjistil, že pokud vyleze na kraj akvária, může je zkratovat tím, že na ně vystříkne vodu. Poté, co byla světla uvedena zpět do provozu, tuto akci opakoval ještě několikrát (Telegraph – autor neuveden, 2018).

4 Kamufláž a barvoměna u hlavonožců

Poté, co jsme si shrnuli kognitivní schopnosti hlavonožců, podívejme se nyní na jejich další unikátní vlastnost – rapidní barvoměnu a její využití pro pokročilou kamufláž.

4.1 Co je to kamufláž a její provedení u hlavonožců

Slovem kamufláž je většinou míněna schopnost splynout s okolním prostředím tak, aby její uživatel nebyl snadno objevitelný či alespoň rozpoznatelný svými predátory, popřípadě vlastní kořisti (Stevens & Merilaita, 2011). Může toho dosáhnout zbarvením, tvarem, způsobem pohybu i výběrem vhodného podkladu, na kterém se zdržuje. Hanlon (2007) po shromáždění a analýze bezmála 5 000 obrázků mimetických zvířat napříč různými skupinami s důrazem na hmyz, ryby, obojživelníky, plazy, ptáky a primáty zjistil, že zbarvení, asi nejvýraznější element kamufláže, se dá u mimetizujících živočichů dělit na tři kategorie: jednolitě (uniform), strakatě (mottle) a disruptivní (disruptive). Jednolitě a strakatě zbarvení napomáhá vizuálnímu splynutí se substrátem. Disruptivní zbarvení je takové, ve kterém se střídají větší plochy s výrazně odlišným kontrastem. Slouží k zamaskování tvaru jedince, což může zmást pozorovatele či zkomplikovat vytvoření vnitřní představy o právě nalezené kořisti (takzvaného „search image“, to jest zrušit preferenční vyhledávání kořisti již jednou predátorem nalezené). V některých případech může i disruptivní zbarvení sloužit ke splynutí se substrátem (Hanlon, 2007). Pro přesnost uvádím, že rozdíl mezi strakatým a disruptivním zbarvením je zde myšlen v tom smyslu, že ač se u obou zbarvení vyskytují světlé a tmavé skvrny, u disruptivního zbarvení tyto skvrny zabírají významně větší plochu, navíc světlé plochy bývají kontrastně ohraničeny tmavými. U strakatého se tmavé a světlé elementy vyskytují náhodně, a plochy jsou daleko menší.

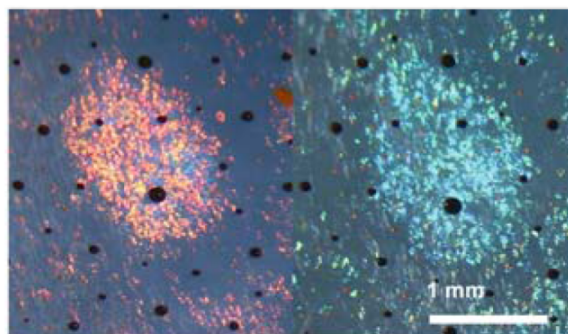
Kamufláž je známa u mnoha skupin živočichů, avšak její úroveň u hlavonožců nabývá nevídaných vlastností. Hlavonožci, hlavně z podtřídy dvojžábřích, jsou totiž schopni dynamické kamufláže pomocí aktivní barvoměny i změny tvaru. Díky tomu, že obojí je navíc pod přímou nervovou kontrolou a je ovládáno svaly, mohou hlavonožci změnit svůj vzhled velice rychle a cíleně (Stevens & Merilaita, 2011). Hanlon (2007) dokumentuje rapidní změnu jednotlivých prvků zbarvení i tvaru

u chobotnice pobřežní (*Octopus vulgaris*) v řádu milisekund, kompletní přechod z maskovaného do nápadného stavu trval pouhé 2,2 sekundy (vizte příložené video č. 5). Taková rychlá a velice účinná kamufláž, případně její náhlá ztráta, může mít další, na příklad komunikační funkce.

4.2 Anatomické předpoklady

Tato rapidní barvoměna je umožněna díky sofistikované stavbě kůže u hlavonožců. Hlavní roli zde hrají tři typy buněk, označované jako chromatofory, iridofory a leukofory (někdy také nazývané orgány, kvůli jejich složité stavbě). Chromator nebo také chromatorový orgán je buněčný váček obsahující buď žlutý, hnědý anebo červený pigment, na jehož okraje jsou napojeny radiální svaly inervovány motoneurony. Tyto svaly po příchozím nervovém impulsu váček roztáhnou, což se projeví změnou zbarvení. Při relaxaci svalů se díky své elasticitě váček opět stáhne a zbarvení zmizí (Florey, 1969). Vzhledem k tomu, že motoneurony těchto svalů se napojují přímým, bezsynaptickým spojením na nižší motorická centra mozku, je změna barvy pomocí těchto orgánů velice rychlá a pod aktivní kontrolou nervové soustavy (Hanlon, 2007). Díky informacím z pokročilého oka hlavonožců se chromatorové orgány přizpůsobují osvětlení prostředí (Messenger, 1979).

Hlavonožci jsou však schopni nabývat i jiných odstínů, než by umožňovala pouze kombinace žluté, hnědé a červené. To je možné díky iridoforům, nacházejícím se pod chromatorovými orgány. Pracují na jiném principu než chromatofory: obsahují řady malých destiček – iridozomů, z proteinu reflektinu, který je schopen velmi dobře odrážet světlo (Cloney & Brocco, 1983) a pracují na základě interference na tenké vrstvě (Mäthger et al., 2008). Zajímavé je, že světlo jimi odrážené závisí na úhlu pohledu pozorovatele (vizte ilustraci č. 3), navíc dokáží odrážené světlo polarizovat (Mäthger & Hanlon, 2006). Tito autoři také uvažují, zda by tato vlastnost v kombinaci se schopností hlavonožců vnímat polarizaci světla mohla umožňovat skrytou komunikaci, tím se však budu více zabývat v kapitole 4.5 Komunikace. Pokud jsou iridofory překryty chromatofory, mění jejich odstín do kratších vlnových délek, čímž umožňují zbarvení



Ilustrace 3: Barva iridoforu odrážejícího bílé světlo v pohledu přímém (vlevo) a pod 50° úhlem (vpravo). Převzato z Mathger & Hanlon (2007)

do modrých a zelených odstínů, a hlavonožci tak dokáží ve své barvoměně obsáhnout celé pozorovatelné spektrum. Odrazivost iridoforů se také může měnit, a to tak, že se přesouvají ve škále mezi stavy ‚plně zapnuto‘ (kdy při plné aktivaci odráží světlo do nižších vlnových délek - modré až blízké UV) a ‚plně vypnuto‘ (kdy přechází k vyšším vlnovým délkám až do stavu, kdy neodráží světlo vůbec). Tato změna ale není zdaleka tak rychlá jako u chromatoforů a trvá v rozmezí několika sekund až minut. Nejspíše tedy nebude pod přímou nervovou kontrolou, ale pod kontrolou neurohormonální, neboť odpovídá na změny v koncentracích acetylcholinu (Mäthger & Hanlon, 2007).

Chobotnice a sépie mají ve své kůži navíc leukofory, které, jsou-li aktivovány, vytváří bílé pozadí. Při stažení chromatoforů tak dávají leukofory kůži bílou barvu a pokud jsou chromatofory zároveň roztaženy, mění jejich odstín na světlejší. Leukofory jsou navíc schopny odrážet jakékoliv světlo, které na ně dopadá, což jen doplňuje vysokou úroveň kamufláže hlavonožců a jejich splnutí s okolním prostředím (Froesch & Messenger, 1978; Mäthger et al., 2009a).

Mäthger et al. (2008) experimentálně ukázali, že napodobení barev a kamufláž není u sépií (*Sepia officinalis*) přece jen nejdokonalejší. Reflektance (odrazivost světla) sépií a přirozeného povrchu

sice průkazně koreluje, ale pokud jsou pokusy s kamufláží sépií dělány v přirozeném světle a v nulových hloubkách, sépie nejsou schopny napodobit barvu substrátů tak dokonale. Poté, co však autoři zvážili a vnesli do svých modelů fakt, jak se barvy substrátů chovají v metrových a desetimetrových hloubkách, zjistili, že v těchto podmínkách zvíře skutečně napodobuje barevnost okolí velmi dobře. Uvádím to zde, neboť je nutné toto při pozorováních v laboratořích a akváriích vzít v úvahu.

Hlavonožci mají kromě změny zbarvení v rukávech ještě jedno eso – dokáží měnit tvar své kůže, což jim efektivně umožňuje zamaskovat se mezi vodním porostem či v jiném členitém prostředí, jakým je na příklad korálový útes. Této kamufláže na 3D úrovni dosahují díky kožním papilám, což jsou útvary v jejich kůži obsahující řadu dermálních vzpřimovacích svalů, které, stejně jako ramena či přísavky, fungují na principu svalového hydrostatu. K jejich opětovnému zploštění slouží napětí v elastické pokožce (Allen, Bell, Kuzirian et al., 2013). Tyto papily mohou být buďto neviditelné, takže povrch kůže se zdá hladký, až plně vzpřímené, což dodává zvířeti drsný povrch a podílí se na maskování jeho skutečného tvaru a obrysu. Hlavonožci jsou schopni tyto papily udržet ve vzpřímené pozici i několik hodin. Je možné, že svaly, držící je aktivované, pracují na stejném mechanismu jako zámky u mlžů a nespotebouvají tak ATP (adenosintrifosfát), jak ve své práci naznačují Gonzalez et al. (2018). Zde také bylo dokázáno, že i tyto papily jsou pod přímou nervovou kontrolou, tudíž je mechanismus jejich ovládní stejně rychlý a volní jako u barvoměny.

Mechanismy barvoměny jsou tedy velice rychlé a mnohé její elementy jsou pod přímou nervovou kontrolou, což jen přispívá naší základní domněnce, že barvoměna by mohla být součástí kognitivních vlastností hlavonožců. Pro potvrzení této domněnky je však nutno zjistit, jak, k čemu a kdy je barvoměna používána, a jak se liší její využití v různých kontextech.

4.3 Jak a kdy je kamufláž u chobotnic a sépií používána?

Nejprve se podíváme na využití barvoměny ke kamufláži a na elementy, které sépie a chobotnice ke kamufláži používají.

Na rozdíl od svých příbuzných měkkýšů, hlavonožci, s výjimkou loděnek, svoji schránku v průběhu evoluce ztratili. To jim umožnilo žít životním stylem aktivních dravců, neomezovaných v pohybu, schopných lovit rychlou kořist s vyšší nutriční hodnotou. Na druhou stranu se sami se svým měkkým, ničím nechráněným tělem stali potravou téměř všech významných masožravců napříč živočišnými třídami. Mezi dravce hlavonožců patří mnoho druhů kostnatých i chrupavčitých ryb, mořských ptáků i savců (Stevens & Merilaita, 2011). Predace vytváří obrovský selekční tlak a hlavonožci byli nuceni se s ním v průběhu evoluce vypořádat. Pravděpodobně díky tomu se u nich vyvinula vysoce účinná schopnost kamufláže, která se dá jen těžko srovnávat se schopnostmi kamufláže jiných skupin živočichů. Hlavonožci se dokáží dokonale zamaskovat před různými druhy predátorů, kteří jsou obdařeni rozmanitou plejádou zrakových smyslů. Díky chromatoforovým orgánům dokáží hlavonožci měnit barvy i vzory na své kůži a do určité míry mohou pozměňovat svůj tvar a povrch, to vše v rámci milisekund. Schopnost dokonalé a rychlé barvoměny hlavonožců představuje podstatnou výhodu ve srovnání s většinou ostatních kryptických živočichů, kteří své zbarvení měnit nemohou a pokud se potřebují zamaskovat, jsou do jisté míry omezeni svým prostředím. Hlavonožci tuto bariéru překonali a obsadili různé habitaty, kde využívají různé strategie kamufláže (Stevens & Merilaita, 2011). Přestože to vypadá, že repertoár vzorů, které mohou na své kůži hlavonožci vytvářet, je téměř neomezený, dá se stejně jako mimetická zbarvení ostatních

živočichů přiřadit ke třem kategoriím: jednolitě, strakatě a disruptivní (vizte ilustraci č. 4 níže), neboť tato zbarvení, zdá se, stačí ke zmatení většiny predátorů (jak je zmíněno v Mäthger et al., 2008).

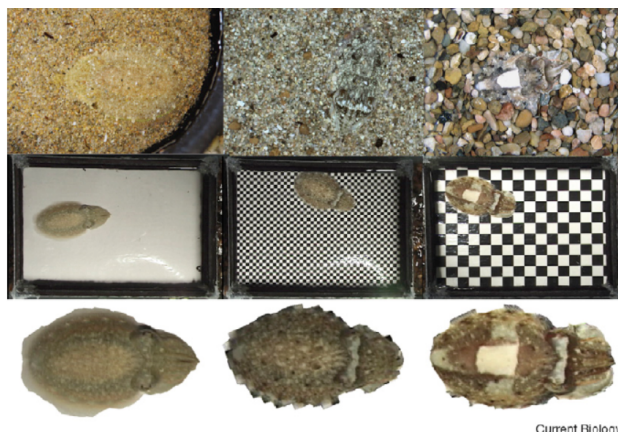
Při pozorování mladých sépií obecných (*Sepia officinalis*), často používaných jako modelových organismů z řádu desetiramenných, Hanlon a Messenger (1988) v laboratorních podmínkách zaznamenali, že používají 13 různých vzorů: 6 z nich označil jako chronické, které mohly přetrvávat několik minut až hodin, a 7 „akutních“, které se objevily pouze na několik sekund až minut. Tyto vzory se skládaly z několika komponent:

34 chromatických (jako na příklad „tečkování, flíčky, linie“), 5 texturálních (odkazujících na tvar pokožky), 8 posturálních (poloha ramen, hlavy a plášťového lemu) a 6 pohybových (na příklad zahrabání, vznášení se, pouštění inkoustu). V těchto experimentech také zaznamenali, že již čerstvě vylhnuté sépie mají dobře vyvinutou barvoměnu a příslušné oblasti mozku nutné k jejímu ovládnutí, a jsou schopny produkovat téměř všechny vzory, jako dospělci, hlavně co se kryptických a maskovacích týče. Juvenilní sépie napodobovaly barvu pozadí, disruptivní zbarvení a zbarvení typu „protistínu“ (v angličtině „countershading“) (Hanlon & Messenger, 1988), což je tmavé zbarvení z dorzální strany a světlé z ventrální, které eliminuje vliv stínu a ve vodním prostředí snižuje detektabilitu živočicha při pohledu shora a ze zdola (Ruxton et al., 2004). V dospělosti začaly sépie mnohem více používat barvoměnu ke komunikaci, ať už vnitrodruhově (převážně signalizace v období páření) či mezidruhově (varování či zastrašující zbarvení) (Hanlon & Messenger, 1988). Zajímavé je, že po vypuštění do moře se byly sépie vychované v laboratoři schopny okamžitě zamaskovat v novém prostředí.

Juvenilní naivní sépie (testováno na sépiích obecných, *S. officinalis*) navíc nejspíše rozeznávají různé druhy predátorů a používají před útokem zastrašující deimatické zbarvení pouze proti opticky orientovaným predátorům, jako jsou kostnaté ryby, zatímco před predátory, orientujícími se chemosenzorickou percepcí, jako jsou krabi a ostrouni, sépie změnu zbarvení nepoužívají (Langridge et al., 2007).

Poirier et al. (2003) v experimentech ukázali, že sépie obecné (*S. officinalis*) staré jeden den automaticky používají disruptivní zbarvení. Autoři je rozdělili na dvě skupiny: jedna vyrůstala v jednolitě, černě zbarveném prostředí, zatímco druhá skupina vyrůstala v prostředí obsahujícím mnoho vizuálně odlišných prvků, jako byly mušle, kameny a plastové řasy. Juvenilní sépie, které vyrůstaly v málo variabilním prostředí, pak používaly v experimentech na různých podkladech méně komponent zbarvení, a splnutí s okolím se jim dařilo hůře oproti sépiím, které vyrůstaly v prostředí rozmanitém. To znamená, že používání barvoměny je alespoň částečně ovlivněno zkušenostmi.

Podobná kategorizace komponent byla udělaná i u modelového organismu osmiramenných, chobotnice pobřežní (*Octopus vulgaris*). Packard a Sanders (1971) zaznamenali 30 různých komponent, ze kterých se skládaly vzorce u chobotnice: 18 chromatických, 6 texturálních a 15 posturálních (pohybové nebyly v této práci popsány). Navíc, stejně jako Hanlon a Messenger (1988), pozorovali i u chobotnic změnu použití zbarvení s rostoucím věkem a hlavně velikostí zvířete. Hlavní rozdíl byl v reakci na nebezpečí – chobotnice pod 1 gram váhy téměř vždy reagovaly



Ilustrace 4: Zleva: uniformní, strakaté a disruptivní zbarvení u *Sepia officinalis*. Převzato z Hanlon (2007)

kryptickým zbarvením (označovaným jako „flamboyant“ - nenápadné strakaté zbarvení a zvednuté papily na kůži), zatímco větší chobotnice reagovali zbarvením dymantickým – čili výstražným (či zastrašovacím), kdy celé tělo bylo bílé s výjimkou kruhů kolem očí (nejspíše ve snaze jevit se větší).

4.4 Funkční kontext barvoměny

Mnoho prací naznačuje, že chobotnice a sépie mění svou podobu na základě vizuálních informací (Allen et al., 2009; Barbosa et al., 2007; Barbosa et al., 2008; Kelman et al., 2008). Allen et al. (2009) ukazují, že na příklad pro používání kožních papil se sépie rozhodují pouze na základě zraku, ne hmatu. Volba mezi uniformním, strakatým a disruptivním zbarvením je také prováděna podle vizuálních informací (Barbosa et al. 2007) – jednou z nejvýraznějších komponent disruptivního zbarvení sépií je světlý čtverec (v literatuře „White square“) na jejich hřbetu nad sépiovou kostí, který ohraničí tmavými plochami. Tento čtverec má konstantní velikost. Barbosa et al. (2007) v experimentech se sépiemi obecnými (*Sepia officinalis*) zjistili, že tato zvířata používají toto disruptivní zbarvení ve chvíli, kdy se v okolí vyskytují objekty (na příklad kamínky) o velikosti úměrné 40 % anebo 120 % velikosti bílého čtverce, který jsou schopny na zádech vytvořit. Kontrast hrál také velmi důležitou roli – pokud byl na pozadí kontrast mezi světlými a tmavými místy příliš malý, zvolily sépie raději strakaté zbarvení; s klesajícím kontrastem klesal i počet disruptivních komponent zbarvení (Barbosa et al. 2008). Význam měly i stíny a potažmo osvětlení pozadí – při takovém, kdy světlé kamínky patřičné velikosti byly osvětleny tak, že vrhaly výrazný stín, ohraničily sépie svůj velký čtverec tmavými linkami. Navíc byly schopny kombinovat disruptivní zbarvení se strakatým (Kelman et al., 2008). Toto chování se s věkem mění – velikost tohoto čtverce se totiž mění úměrně s velikostí sépie, a ta tak hodnotí okolnosti, kdy použije disruptivní zbarvení, vždy vztažené na jeho aktuální velikost – vždy platí pravidlo o 40 % a 120 % velikosti a menší sépie tak zobrazují tento disruptivní vzor v přítomnosti menších světlých objektů než sépie větší (Barbosa et al., 2007). Pro shlednutí změny vzorů sépií při změně podkladu se podívejte na přiložené video č. 6).

U chobotnic je situace o něco jiná v tom smyslu, že chobotnice tráví naprostou většinu života benticky. Tudíž při kamufláži se musí maskovat nejen vůči predátorům plovoucím na a pod nimi, kteří je vnímají seshora (či zespoda), ale i predátorům, které je mohou spatřit z boku, na příklad murénám. Josef et al. (2012) dělali pokusy s chobotnicí pobřežní (*Octopus vulgaris*) a chobotnicí modrou (*Octopus cyanea*), aby zjistili, jak se snaží splynout s okolním prostředím. Habitaty obou těchto zvířat se od sebe liší: *O. cyanea* obývá pestrobarevné útesy Indo-Pacifiku a *O. vulgaris* se vyskytuje v temperátních mořích, kde převažují písčité a kamenité oblasti. Cílem této studie bylo zjistit, zda se při výběru maskovací strategie budou chobotnice snažit raději zamaskovat podle převažujícího vzhledu prostředí anebo podle samostatnějších klíčových bodů. Výsledky prokázaly druhou možnost - zvířata reagovala na výrazný objekt v okolí, a zobrazila na své kůži zbarvení, připomínající alespoň zčásti elementy na tomto objektu.

Při použití AUV (Autonomous Underwater Vehicle) bylo zaznamenáno, že sépie využívají kamufláž i po setmění, čímž se brání proti predátorům s dobrým nočním viděním (Williams et al., 2009), navíc to poukazuje na to, že samy mají velmi dobrý noční zrak (Hanlon, 2007). Pokud byly vystaveny intenzitě světla nižší než 0,001 lux, což je méně, než poskytuje hvězdná obloha, sépie stáhly své chromatofory a zesvětlaly – spekuluje se, zda tím nešetří energii. Pokud byla intenzita světla o málo vyšší, sépie nasadily strakaté zbarvení, což nesedělo se substrátem s šachovnicí, na který za normálních světelných podmínek reagovaly zbarvením disruptivním – tudíž lze předpokládat, že světlo zaznamenaly, ale nebyly schopné za těchto světelných podmínek rozeznat vzory (Buresch et al., 2015).

Prostředím, které si žádá velmi odlišný přístup, co se kamufláže týče, jsou hluboká moře. V hloubkách od 200 do 600 m se ještě vyskytují zbytky slunečního světla, a proto je výhodné zde být průhledný. U větších hloubek se naopak průhlednost nevyplácí, neboť většina predátorů je schopna produkovat vlastní světlo, které se od těla živočichů odrazí a prozradí je. Nejlepší obranou je v tomto případě světlo neodrážet, čehož lze docílit černým anebo červeným zbarvením (Land & Osorio, 2011). Experimenty, které provedly Zylinsky a Johnsen (2011) se dvěma mesopelagickými druhy hlavonožců, chobotnicí *Japetella heathi* a krakaticí *Onychoteuthys banksii*, ukazují, že tyto živočichové používají svou barvoměnu k střídání mezi strategiemi transparentnosti versus tmavosti dle situací. Při nedostatku světla byli průhlední, pokud byli osvětleni, přepnuli z transparentního vzhledu do tmavých barev.

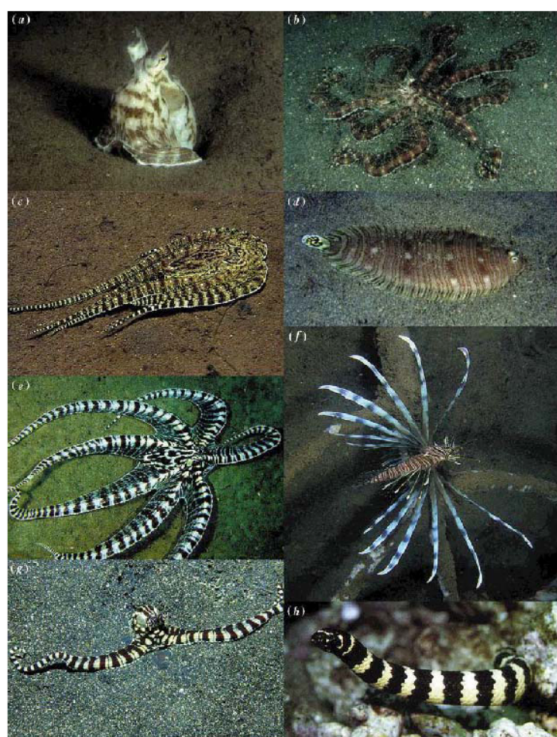
Maskovat se na podkladu v klidu je jedna věc, při pohybu je však šance prozrazení daleko vyšší. Chobotnice a sépie se s tímto problémem vypořádaly různými způsoby. U sépií *Sepia officinalis* bylo zjištěno, že nehledě na to, jaký vzor používaly během klidu, při pohybu mají vždy vzor strakatý (Zylinski et al., 2009). Autoři této práce uvádějí několik teorií pro vysvětlení tohoto jevu – jednou z nich je, že sépie v pohybu nejsou schopny vnímat vzhled pohybujícího se pozadí na tolik, aby ho rozeznali, a tím pádem nemohou aplikovat správnou kamufláž. Další teorie byla odvozena od maskování dalších mořských živočichů měnících barvu, kterými jsou kostnaté ryby lulanky commersonovy (*Fistularia commersoni*). Tato teorie říká, že vysoce kontrastní objekty (tedy i disruptivní zbarvení) lze detekovat při pohybu mnohem lépe, než strakaté či stříbřité. *S. officinalis* navíc žije v prostředí, kde je i ve větších hloubkách vliv vlnění a dochází tam k neustálému pohybu písku, řas, a dalších malých objektů. Protože strakaté zbarvení připomíná strukturou právě takovéto malé věci (písek, řasy, apod.), není jeho pohyb v tomto prostředí nápadný. Disruptivní zbarvení však svým vysokým kontrastem připomíná taktéž vysoce kontrastní objekty, jako jsou kameny či mušle, a ty se ani v tomto prostředí příliš nepohybují. Protože by pohyb takovýchto objektů byl pro predátora podezřelý, mohlo by disruptivní zbarvení sépii prozradit, a není tedy výhodné ho při pohybu používat.

Mnoho druhů chobotnic nasazuje speciální kamufláž při pohybu. Chobotnice žilkovaná (*Octopus marginatus*) a *Octopus (Abdopus) aculeatus* používají bipedální pohyb (který splňuje definice „chůze“), zatímco používají ostatní ramena ke kamufláži. *O. marginatus* se barvou i tvarem maskuje za kámen či kokosový ořech, *O. aculeatus* zvedne ramena nahoru a napodobuje trs řas (Huffard et al., 2005). Při bipedálním pohybu jsou chobotnice stejně rychlé, nehledě na velikost, takže se zde neuplatňuje efekt větší predace menších jedinců kvůli pomalejšímu pohybu (Huffard, 2006). Anekdotická pozorování *O. cyanea* ukazují, že chobotnice se pohybují stejnou rychlostí, jakou má viditelný pohyb na pozadí prostředí, způsobený rozptylováním dopadajícího světla (Stevens & Merilaita, 2011). Další strategie byla pozorována Hanlonem et al. (1999) u *O. cyanea* v Indo-Pacifiku, kdy z analýzy několikahodinových videozáznamů zjistili, že tyto chobotnice při pohybu měnily svůj vzor cca 2,95 krát za minutu. Střídaly přitom vzory kryptické i vysoce nápadné. Autoři nabízejí vysvětlení, že toto chování zabraňuje identifikaci kořisti jako chobotnice, navíc predátoři mohou po její náhlé změně barvy zaváhat, což jí dává čas uniknout, a neustálá barvoměna ztěžuje její zaměření. Chobotnice tímto chováním neustále generuje falešné „search images“ a střídá vzácné fenotypy. Toto chování bylo označeno jako polyfenismus (patrné na přiloženém videu č. 7). U *O. cyanea* zde byla také zaznamenána strategie „pohybujícího se kamene“ (v angličtině „moving rock“), podobně jako u výše zmíněné *O. marginatus*. Zajímavé je, že chobotnice se byla schopna maskovat za kámen, i když byly další kameny od ní relativně daleko, což znamená, že musela ignorovat vzhled svého bezprostředního okolí a přitom produkovat vzor i tvar kámen připomínající (Hanlon et al., 1999). To znamená, že chobotnice musí mít

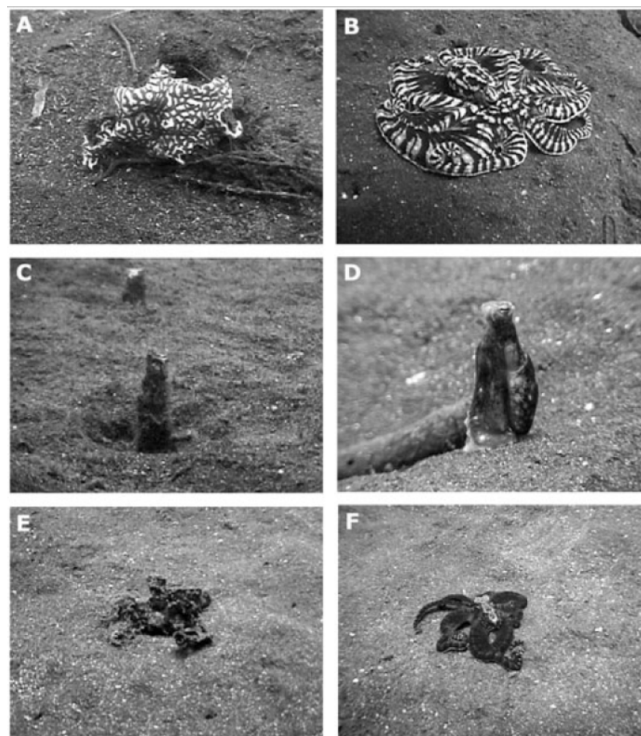
přehled o vzhledu svého prostředí, a musí být schopny vyselektovat správný objekt pro napodobování, což je kognitivně náročná schopnost.

Zvláštním případem je jeden druh chobotnice, žijící taktéž v Indo-Pacifických mořích – nedávno pojmenovaný druh chobotnice maskovaná (*Thaumoctopus mimicus*), dříve nazývaná jen ‚mimic octopus‘ (mimická chobotnice). Důkladný popis chování tohoto živočicha nabízejí Norman et al. (2001), kteří jeho chování označují jako „dynamické mimikry“:

Tyto chobotnice žijí na pláních, kde jen málo útesů, umožňujících úkryt. Vyřešily to tak, že v případě, kdy si potřebují najít doupě, jsou schopny zmizet v písku, většinou využívajíc předem vyhrabanou noru jiným živočichem, kterých je v této oblasti mnoho. Mimo doupě a při prohledávání okolí však tyto chobotnice dokázaly tvarem, barvou i způsobem pohybu napodobovat jiné, zde žijící živočichy. Bylo zaznamenáno, že dokáží napodobit až 13 různých druhů živočichů, převážně jedovatých (vizte ilustrace č. 5 a 6). Napodobený model si navíc chobotnice vybíraly podle toho, jak se zrovna potřebovaly pohybovat, což musí opět být kognitivní schopnost. Pro rychlý pohyb na větší vzdálenosti pomocí proudového pohonu napodobovaly jedovatého platýse rodu *Zebrias* – složily ramena kolem svého těla do tvaru listu a zobrazily na své kůži příčné pruhování, jaké mají i tito platýsi. Navíc vlnily okraji těla podobně, jako to dělají platýsi. Pokud se potřebovaly pohybovat ve vodním sloupci, chovaly se jako místní perutýn rodu *Pterois*, (taktéž jedovatý). Plavaly s rameny široce roztaženými a srpovitě zatočenými, takže připomínaly ploutevní paprsky tohoto perutýna, napodobily navíc i jeho zbarvení. Pokud byly sedící chobotnice kontaktovány malými rybami čeledi *Pomacentridae*, zatáhly ramena do nory a vystrčily pouze dvě, navzájem opačným směrem, načež pohybem i pruhovaným zbarvením připomínaly prudce jedovatého mořského hada vlnožila (*Laticauda*), který tyto ryby loví (vizte ilustraci !). Většina jedinců používala i běžnou kamufláž pro splynutí s okolím, obzvláště v přítomnosti některých predátorů, jako byl kranas zlatý (*Gnathodon speciosus*). Všichni pozorovaní jedinci však provozovaly více než jedno takovéto chování. Pokud seděly výše na substrátu, byl u některých chobotnic zaznamenán postoj, kdy zvedly ramena vzhůru a zakroutily je do formy cik-cak – tím se mohly maskovat za velké solitérní žahavé sasanky rodu *Megalactis*. Jednou byl pozorován i případ, kdy



Ilustrace 5: Snímky *T. mimicus* a možných napodobovaných modelů (d -platýs, f - perutýn, h - vlnožil). Převzato z Norman et al. (2001)



Ilustrace 6: Další možné maskování *T. mimicus*, modely: A - kolonie pláštěnců, C - trubička červa, E – živočišná houba. Převzato z Hanlon et al. (2007)

velká samice vyplavala k hladině a poté se snášela pomalu dolů, přičemž vlnící se ramena rovnoměrně rozprostřela kolem sebe, čímž by mohla připomínat chování velkých medúz, žijících ve stejné oblasti (Norman et al., 2001). Pro shlédnutí některých těchto praktik se podívejte na přiložené video č. 8.

Hanlon et al. (2007) rozšiřují počet pozorovaných chování u těchto chobotnic. Když seděly u svých doupat, chobotnice se výrazně podobaly pestře barevné, přisedlé kolonii pláštěnců, jindy trubičky zataženého mnohoštětinatého červa, a někdy živočišné houbě, přičemž všechny tyto objekty se v tomto prostředí často vyskytovaly (vizte ilustraci č. 6). Navíc si autoři všímají ještě jednoho místního druhu chobotnice, která některá tato chování sdílí. Tento druh zatím nebyl vědecky pojmenován a je prozatím nazýván „blandopus white V“. Stejně jako chobotnice maskovaná hojně napodobuje platýse, autoři kromě toho doplňují, že před a po použití této mimeze obě zvířata rychle přechází na kamufláž. Navíc zjišťují, že zvířata plavou stejně rychle a stejně dlouho jako napodobovaní platýsi. Blandopus se barevně mnohem více podobala velmi hojnému místnímu platýsi, nejspíše kambale tropické (*Bothus mancus*), která ale není jedovatá. Je otázkou, proč napodobovat nejedovatý model – Huffard et al. (2010) zjišťují, že plavání tímto stylem je chobotnicím s dlouhými rameny, žijícím na písčných pláních, společné, navíc tyto chobotnice (jmenovitě *T. mimicus*, blandopus a *Wonderpus photogenicus*) jsou si příbuzné. Předkládají tedy domněnku, že toto plavání je pro chobotnici výhodné samo o sobě a napodobení platýse barvou a chováním je až sekundární adaptace. *W. photogenicus* však byla také pozorována, že používá i napodobování perutýna a vložila, stejně jako u *T. mimicus* (Hochberg et al., 2006). Hanlon et al. (2010) pak pozorovali stejné napodobování platýse u jednoho druhu chobotnic, žijícího v Karibiku, *Macrotritopus defilippi*. Chobotnice *M. defilippi* žije, stejně jako Indo-Pacifické chobotnice, na rozlehlých písčných pláních, kde není moc příležitostí k maskování. Když je nehybná, *M. defilippi* používá velmi dobré kryptické zbarvení, navíc je schopná se zahrabat do substrátu. Při pohybu ale kromě normálního plavání dokáže napodobovat barvou i způsobem plavání místního platýse kambalu měsíční (*Bothus lunatus*).

U chobotnice *Octopus insularis*, žijící v Západním Atlantiku u pobřeží Brazílie, bylo Krajewskim et al. (2009) pozorováno něco, co autoři nazývají jako sociální mimikry. Tato chobotnice totiž často plave s kanici ocasoskvrnými (*Cephalopholis fulva*), kteří chytají malou kořist, kterou chobotnice při lovu vyruší. Počet kaniců, kteří takto chobotnici následují, je od 1 až po 14 jedinců. *O. insularis* je schopná plaváním a barvou tyto kanice napodobit a plavat s nimi v hejnu, čímž využívá ochrany ve skupině. Pokud byly chobotnice samy, volily kryptické zbarvení, pokud ale potřebovaly plavat nad substrátem, maskovaly se taktéž za kanice. To znamená, že při volbě strategie pracují s kontextem svého pohybu.

U sépií bylo také pozorováno chování, které by mohlo být napodobováním jiných druhů. Okamoto et al. (2017) při pokusech se sépiemi faraonovými (*Sepia pharaonis*) zaznamenali, že tyto sépie provozují zvláštní chování. První dvě ramena stočily a na konci obarvily na černo, dalšími dvěma páry začaly podivně kmitat, a poslední pár ramen schovaly pod sebe (vizte přiložené video č. 9). Pohybovaly se přitom na dně, a zbytek těla zbarvily skvrnitým vzorem. Toto chování u nich bylo pozorováno v případě, kdy byly sépie dány do nového, většího akvária (čili neznámého prostředí), a poté při lovu ryb. Na lovu bylo toto chování používáno těsně do doby, než sépie vystřelily svými dvěma chapadly po kořisti, a jedinci, kteří toto chování používali, měli při lovu větší úspěch. Umožnilo jim totiž přiblížit se ke kořisti relativně blízko, neboť ryby na ně nereagovaly útekem. Autoři polemizují, že podivné kmitání chapadly je velice podobné pohybu končetin korýšů – sépie by tedy mohly napodobovat kraby poustevníčky. Ti totiž pro ryby nepředstavují žádné ohrožení, a tudíž nemají důvod před kraby, kteří se živí jako filtrátoři, prchat. Navíc napodobení kraba, obklopeného tvrdou schránkou, umožňuje sépiím zamaskovat se za nejedlý předmět, a to i v prostředí akvária, kde nebylo

za co se schovat či s čím vizuálně splynout, proto tuto strategii nejspíše použily také při přesunu do nového akvária.

Chobotnice a sépie používají ve své barvoměně jeden spektakulární element, který je jinde nevídaný – jsou schopny koordinace chromatoforových orgánů takovým způsobem, že jim po kůži „běhají“ střídající se černé a bílé pásy. To dává vznik jevu, kterému se v angličtině říká „passing cloud“ (což volně přeloženo znamená „míjející mrak“). Jeho funkce je stále předmětem spekulací. Chobotnice i sépie jsou občas pozorovány, jak používají passing cloud při lovu kořisti – směrem od zadní části těla k hlavě a po ramenou jim běhají vlny do té doby, než kořist chytí. Jedna z teorií je, že se snaží kořist vystrašit a donutit jí k pohybu, aby ji mohly lépe zaměřit, popřípadě vyhnat z úkrytu, a chytit. Mather & Mather (2004) toto chování popisují u *O. cyanea*, kde zaznamenávají, že je v naprosté většině používáno právě při lovu. Jedna z teorií, snažící se vysvětlit tento jev, je, že při sledování kořisti by predátor mohl kořist ztratit z očí, kdyby se pohnul příliš rychle, aby kořist vystrašil k pohybu. Chobotnice a sépie by se tedy mohly snažit tohoto docílit, aniž by se samy musely hýbat a riskovat ztrátu kořisti – tudíž používají k domnělému pohybu vzory na své kůži, zatímco samy zůstávají nehybné. Pro shlédnutí použití této techniky u sépie velké (*Sepia latimanus*) se podívejte na přiložené video č. 10.

4.5 Komunikace

4.5.1 Mezidruhová

Zastrašení predátora může být považováno za mezidruhovou komunikaci. Práce Langridgové (2009) ukazuje, že *S. officinalis* používají zastrašující deimatické zbarvení pouze vůči menším živočichům, zatímco v přítomnosti nebezpečnějších kostnatých ryb volí kryptické zbarvení. To znamená, že sépie jsou schopny rozeznávat mezi druhy predátorů a následně volit odpovídající strategii. Stejně tak mimické chobotnice, jejichž chování je popsáno výše, reagují na různé živočichy různou mimezí (vizte chování v přítomnosti ryb *Pomacentridae*).

Existují druhy chobotnic a sépií, které jsou vysoce toxické. Mezi tyto druhy patří sépie *Metasepia pfefferi* (Norman, nepublikovaná data), u níž je jed zatím neznámý, a chobotnice rodu *Hapalochlaena*, obsahující tetrodotoxin (Yotsu-Yamashita et al., 2007; Williams et al., 2011).

Drobné chobotničky rodu *Hapalochlaena*, často popisované jako „o velikosti golfového míčku“ (např. v Cavazzoni et al., 2008), jsou, stejně jako ostatní chobotnice, schopny velice dobře splynout se substrátem. Oproti ostatním ale mají tu vlastnost, že součástí jejich zbarvení je až 60 iridescentně modrých kroužků, které mohou být ještě zvýrazněny tmavými chromatofory, které je lemují (vizte přiložené video č. 11). Výraznost těchto kroužků může být podstatně snížena, nikdy ale nemohou být úplně překryty chromatofory. Pokud je maskující se chobotnice objevena a podrážděna, během až 0,3 sekundy dokáže dát najevo toto výstražné, aposematické zbarvení. To slouží jako varování pro případné predátory, neboť pokud není nechána na pokoji, je tato drobná chobotnice schopná útočnicka kousnout a vpravit mu do rány jed, obsahující tetrodotoxin. Ten je vyráběn bakteriemi, žijícími v jejich slinných žlázách a patří k jednomu z nejúčinnějších jedů, vyskytujících se u mořských živočichů (Mäthger et al., 2012). Chobotnice rodu *Hapalochlaena* o váze jen 25 gramů obsahuje tolik jedu, že by dokázala zabít 10 dospělých lidí (Caldwell, 2000).

Thomas a MacDonald (2016) zkoumali zbarvení u, taktéž drobné, sépie *Metasepia pfefferi*. Pozorovali, že na rozdíl od ostatních sépií, u vzorů používaných *M. pfefferi* se překvapivě často objevuje komponenta „passing cloud“. Sépie tento pohyblivý vzor většinou používají pouze při lovu a v agonistických reakcích (podrobněji níže). U *M. pfefferi* se ale cestující mrak objevuje v nějaké formě

v 8 z pozorovaných 11 vzorů (vizte příložené video č. 12). Navíc tento vzor je často kombinován s nápadným purpurovým a žlutým zbarvením částí těla. Toto chování se zdálo být nelogické, nedávno ale Mark Norman (nepublikovaná data) objevil, že tělo této sépie obsahuje zatím neidentifikovaný toxin, který se ale zdá být podobně účinným, jako ten u *Hapalochlaeny*. Nápadný vzhled této sépie bude tak nejspíše také aposematickým varováním.

4.5.2 Vnitrodruhová

Barvoměna je kromě kamufláže hlavonožci využívána také ke komunikaci v rámci jednoho druhu. Nejlépe je toto pozorováno u agonistických (konfliktních) reakcí a v době páření.

Chobotnice jsou spíše solitérní zvířata. K bližšímu kontaktu u nich dochází pouze při páření, zbytek života žijí osamoceně (až na několik recentně pozorovaných výjimek, vizte Godfrey-Smith & Lawrence, 2012 a Scheel et al., 2017). Pokud se setkají dva jedinci stejného druhu a stejného pohlaví, občas mezi nimi dochází ke konfliktu a boji o teritorium. Obzvláště v místech, kde je hojná kořist, ale málo míst k vytvoření doupěte, bývají konflikty mezi chobotnicemi časté. Scheel et al. (2016) ukazují, že během takového setkání hraje barvoměna klíčovou roli. Pozorovanými v této studii byl druh chobotnice sydneyjské (*Octopus tetricus*). Pokud se na obývaném území ocitla cizí chobotnice (iniciátor reakce), dosavadní obyvatel (rezident) na to reagoval tím, že ztmavil a zaujal vyvýšený postoj. Iniciátor, který zobrazil světlejší zbarvení, se obvykle vzdálil a ke konfliktu nedošlo. Pokud byl však iniciátor podobně tmavý jako rezident, docházelo k soubojům. Pokud se rezident rozhodl vzdát se bez boje a místo uvolnit, měl vždy světlejší barvu než iniciátor.

Oproti chobotnicím provozují sépie sociální chování ve větší míře, neboť u nich v době páření dochází k velkým agregacím a samci soupeří o samice. Samci přitom na své kůži vytváří vzor zvaný „zebra“ – velmi kontrastní černo bílé pruhování, čímž se identifikují jako samci. Obzvláště spektakulární je tento jev u australské sépie vějířovité (*Sepia apama*), kdy na pozadí těchto pruhovaných vzorů ještě probíhají pohybující se černo-bílé vlny, většinou směrem od protivníka. Samice tyto vzory nepoužívají. Zobrazení tohoto zbarvení však často vyvolává agresi na straně jiných samců a vznikají konflikty. Pokud samec nechce bojovat, nechá navíc zesvětlit barvu na své hlavě. Podobně jako u chobotnic, pokud mají oba samci tmavé zbarvení na hlavě, dochází k boji. Samci tak zobrazují „zebru“, čímž se brání nechtěné kopulaci s dalšími samci, prezentují se samicím, a navíc kombinací dalšího prvku (zbarvení hlavy) dávají najevo připravenost k boji (Adamo & Hanlon, 1996). Je známo, že hlavonožci jsou schopni rozeznávat individua vlastního i cizího druhu od sebe (vizte kapitolu 3.2.12 Rozpoznávání individuí). Pokud se v souboji poražený či zahnaný samec znovu setkal s vítězným samcem, zobrazil světlé zbarvení na hlavě a někdy zesvětlal i zbarvení „zebra“. Ke konfliktu již znovu nedošlo (Adamo & Hanlon, 1996).

U *S. apama* dochází v období páření k velkým agregacím až tisíců jedinců, nejspíše zapříčiněných limitovaným výskytem skalnatých útesů, kam tyto sépie kladou vajíčka. Samec a samice jsou dimorfní – samci mají rozložitější krajní pár ramen, navíc se při dvoření identifikují jako samci právě výše popisovaným zbarvením zebra. Samice v tomto období zaujímají hnědé zbarvení se světlými skvrnami. Velcí samci, kteří si úspěšně namluvili samičku, ji poté bedlivě hlídají před ostatními samci, kteří by se s ní chtěli spářit. Kromě těchto mohutných samců se zde však vyskytují ještě samci, kteří jsou podstatně menší, a kteří aplikují alternativní pářící strategii. Tito samci se svou velikostí blíží drobným samičkám, a nemají tedy šanci porazit velkého samce v boji o samici, kterou hlídá pod sebou. Takový malý samec pak tento pár pronásleduje, v jednu chvíli ukryje svá krajní odlišná ramena tak, aby nebyla vidět, a nabude samičích zbarvení. Napodobuje chování receptivní samice a nechá se dvořit od hlídajícího samce, který ho pustí ke své samici v domnění, že nyní hlídá

samice dvě. V okamžiku, kdy je jeho pozornost odlákána, na příklad konkurenčním velkým samcem, malý samec ukáže samici zebrovité zbarvení, a ta se s ním ve většině případů ochotně spáří. Pokud to uvidí hlídací samec, pár od sebe agresivně odežene a malý samec je donucen k útěku (Norman et al., 1999).

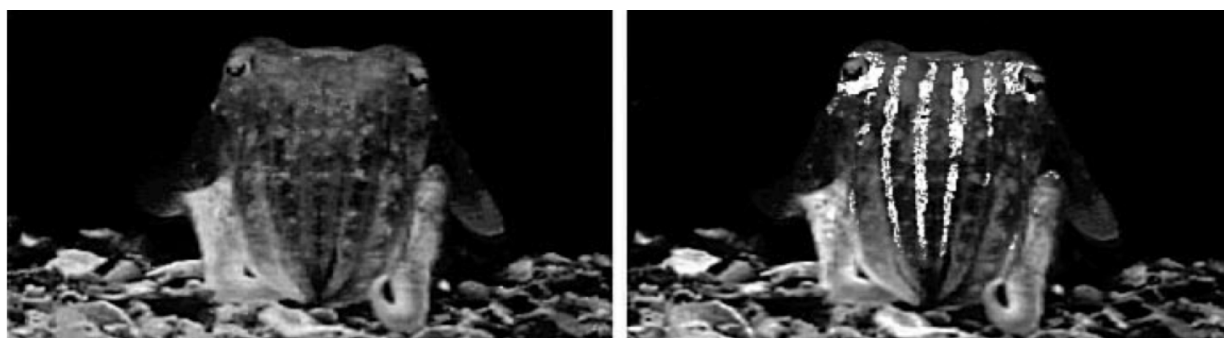


Ilustrace 7: Pár *S. plangon*, F - samice, M - samec, zobrazující na straně natočené k samici zbarvení samčí, na straně natočené k rivalovi (A) zbarvení samičí. Převzato z Brown et al. (2012)

Brown et al. (2012) pozorovali podobnou strategii u *Sepia plangon*, vyskytující se při jižním pobřeží Austrálie. Sexuální dimorfismus zde není tak výrazný jako u *S. apama*, obzvláště co se rozdílu velikostí týče. Samci, aby se vyhnuli konfliktu, taktéž napodobují samice v přítomnosti jednoho hlavního konkurenta. Při tom se ale prezentují samici, plovoucí vedle nich, jako samci, použitím zebrovitého zbarvení. Fascinující na tomto jevu je, že tito samci jsou schopni vzor na svých zádech rozdělit napůl, takže na polovině těla, směřující k jinému samci,

zobrazují samičí vzor, ale na polovině, kterou vidí samice, dávají najevo vzor samčí (vizte ilustraci č. 7).

Hlavonožci jsou schopni vnímat polarizované světlo (jak je popsáno v kapitole 3.1.1 Vizuální percepce). Shashar et al. (1996) zaznamenali, že sépie (*Sepia officinalis*) zobrazují na své kůži polarizovaný vzor (vizte ilustraci č. 8!). V jedné linii uprostřed každého ramene, kolem očí a na vrchu hlavy bylo odráženo horizontálně polarizované světlo, nejlépe pozorovatelné pod 20 ° úhlem. Tento vzor byl nejvíce patrný, když sépie plavaly a vznášely se nad substrátem, a když ležely na dně ve stavu ostražitosti. Pokud byly zamaskované na dně, vzor vidět nebyl, ovšem opět se zobrazil, pokud byla vzbuzena jejich pozornost. Tento vzor byl utlumený u samců při kopulaci, ale krátce před opuštěním samice se opět objevil. Další případy, kdy došlo ke ztrátě vzoru, byly při kladení vajec samicemi, při pronásledování a lovení kořisti a při konfliktu mezi samci. Autoři dělali také pokusy s reakcí sépií na jejich odraz v zrcadle a zjistili, že se podstatně lišila, pokud sépie viděly svůj odraz s polarizovaným vzorem či pokud bylo polarizované světlo odfiltrováno – v případě s normálním odrazem se zvířata od zrcadla vzdálila, zatímco s odfiltrovaným odrazem u zrcadla zůstala a výrazněji na odraz nereagovala.



Ilustrace 8: Vpravo *S. officinalis* v monochromatickém zbarvení, vlevo s ilustrovaným polarizovaným vzorem. Převzato z Cronin et al. (2003)

Boal et al. (2004) na tyto pokusy navázali experimenty, kde sledovali, zda se liší reakce sépií na jedince stejného druhu, pokud je vidí normálně a pokud se zkreslením polarizovaného vzoru. Zjistili, že u samců se reakce nijak výrazněji nelišila. U samic, pokud pozorovali taktéž samici vlastního druhu, rozdíl byl. Podobně jako u pokusů se zrcadlem, samice reagovaly a byly více aktivní, pokud sledovaly jinou samici bez zkreslení polarizovaného vzoru, zatímco pokud byla polarizace zkreslena, nijak

výrazněji na ostatní jedince nereagovaly. Smysl těchto signálů zatím nebyl pořádně vysvětlen a vyžaduje další bádání. Vzhledem k tomu, že iridofory hlavonožců jsou schopny polarizovat světlo i v případě, kdy jsou plně překryty barevnými chromatofory nad nimi, znamená to, že zvíře může používat libovolné maskovací zbarvení a zároveň nezávisle na něm ukazovat polarizovaný vzor. Mäthger et al. (2009) navrhuji myšlenku, že vzory z polarizovaného světla skýtají velký potenciál jako „utajený“ komunikační kanál. Umožňují totiž zvířeti vizuálně signalizovat jedincům stejného druhu, aniž by ho tyto signály prozradily predátorovi. Se vzrůstající hloubkou se navíc vlastnosti viditelného světla mění, zatímco jeho polarizace se mění minimálně. Ve větších hloubkách je tedy komunikace pomocí polarizovaného světla mnohem výhodnější.

5 Kdy je tedy barvoměna u hlavonožců nejvíce spjata s kognitivními schopnostmi?

Předchozí části této práce pojednávaly o tom, co je to kognice u zvířat obecně a jaké jsou konkrétní kognitivní schopnosti hlavonožců. Následně byly shrnuty anatomické i behaviorální aspekty barvoměny, které jsou u hlavonožců zcela mimořádné. Jak poměrně široké spektrum kognitivních schopností, tak i zcela cílené a kontextuálně podmíněné použití barvoměny jsou fenomény úzce související. V této kapitole budou pojednány ty případy, kdy se ukazuje, že je typická schopnost barvoměny nejtěsněji spjata s komplexními kognitivními vlastnostmi chobotnic a sépií.

Barvoměna musí být hlavonožci ovládána cíleně (na základě nervových nebo nervohumorálních impulzů, více v kapitole 4.2 Anatomické předpoklady). Schopnost barvoměny je sice částečně vrozená, neboť mláďata chobotnic i sépií jsou schopny kamufláže hned po vylíhnutí a jsou u nich vyvinuty části mozku za toto chování zodpovědné, během života se však jejich využití barvoměny i používané vzory mění (vizte kapitolu 4.3 Jak a kdy je barvoměna používána). Za důkaz cíleného použití barvoměny můžeme považovat jednak komplexní a kontextuálně závislé chování s využitím barvoměny (bude rozvedeno dále) a také to, že sépie lze vycvičit tak, aby pozměnily své použití barvoměny na základě operantního podmiňování. Hough et al. (2016) provedli pokusy se sépiemi obecnými (*S. officinalis*), kdy je nejprve umístili na tmavé pozadí, kde promítly na svůj povrch podobně tmavé zbarvení, a poté vyměnili pozadí za světlé, kde sépie běžně použily světlé zbarvení, jak šlo předpokládat. Využitím odměny v podobě potravy se jim však časem podařilo sépie vycvičit tak, aby na tmavém pozadí kontraintuitivně zobrazily světlé zbarvení, a obráceně na světlém pozadí zobrazily barvu tmavou. To znamená, že toto chování není pouze vrozené, ale je ovlivňováno zkušenostmi a je flexibilní.

Samotné používání barvoměny ke kamufláži na různých pozadích se dá také považovat za flexibilní, a jak už jsme si řekli, vysoce na kontextu závislé chování. Hlavonožci promítají na svém povrchu takové vzory (aplikují i změnu svého tvaru), aby se mohli maskovat na konkrétním pozadí, na kterém se právě vyskytují. Volí si ve svém prostředí konkrétní vizuální prvky, podle kterých používají daná zbarvení. To je nejlépe patrné při použití disruptivního zbarvení sépiemi v závislosti na velikosti podobně kontrastních prvků na pozadí (popsáno v kapitole 4.4 Funkční kontext barvoměny). Navíc používají zcela jiná zbarvení při pohybu, sépie ani chobotnice nikdy nepoužívají disruptivní zbarvení, které by na jejich pohyb přilákalo v daném prostředí pozornost. Chobotnice se snaží maskovat za nejedlý předmět (na příklad strategie „pohybujícího se kamene“ u *Octopus aculeatus* a *Octopus marginatus*) a pohybují se při tom rychlostí odpovídající rychlosti pohybu světelných vzorců po dně tak, aby je pohyb neprozradil. Některé druhy chobotnic (*Thaumoctopus mimicus*, *Wonderpus*

photogenicus, *blendopus*, *Macrotritopus defilippi* a *Octopus insularis*) se při pohybu vzhledem i způsobem plavání podobají jiným živočichům, přičemž napodobují styl i rychlost plavání modelu, a další chobotnice při pohybu využívají polyfenismus (*Octopus cyanea*) (všechna tato chování jsou detailněji popsána v kapitole 4.4 Funkční kontext barvoměny) Rozmanitost tohoto chování svědčí o jeho komplexitě, a aplikace různých těchto strategií vyžaduje integraci vizuálních vjemů a do jisté míry i předpovídání reakcí pozorovatele/predátora, což poukazuje na použití komplexních kognitivních schopností.

Dalším případem propojení barvoměny a kognice u sépií i chobotnic je užití barvoměny ke komunikaci, a to jak mezidruhové (směřované k predátorům), tak k vnitrodruhové. Chobotnice a sépie volí výstražné zbarvení k zahánění predátorů či obtěžujících jedinců, ovšem berou v potaz vlastní velikost a velikost a druh predátora. Toto chování tedy nezbytně vyžaduje kauzální uvažování. Stejně tak je kognice zapojována při napodobování jiných druhů celkovým vzhledem a způsobem pohybu, kdy je napodobovaný model vybírán podle potřeby přesunu (napodobení sedentárního organismu při setrvávání na místě versus napodobování pohyblivého organismu při plavání), s ohledem na okolní prostředí a pozorovatele (v kapitole 4.4 Funkční kontext barvoměny). Chobotnice navíc v převažující míře volí jako model ty druhy zvířat, která jsou pro jejich predátory jedovatá. Rozpoznat predátory je kognitivně náročné, obzvláště ty více a méně nebezpečné, nebo ty nebezpečné pro někoho jiného (MacLean & Rhodes, 1991).

Co se týče vnitrodruhové komunikace, chobotnice používají různě tmavá zbarvení vůči svým protivníkům při boji o teritorium. Sépie zase používají rozmanitá dimorfní zbarvení, hlavně v době páření, k identifikaci pohlaví, a samci jsou schopni v tomto systému záměrně podvádět (samec se z jedné strany prezentuje samici jako samec, zatímco na druhé straně falešně signalizuje konkurenčním samcům, že je sám samicí, vizte kapitolu 4.5.2 Vnitrodruhová komunikace). Toto chování se velmi podobá fenoménu taktické deceptce (záměrné klamání), často popisovanému u primátů (Whiten & Byrne, 1988), a zcela jistě je potřeba u něho zapojit komplexní kognitivní schopnosti pro vyhodnocení situace a zhodnocení vnímání ze strany samice i jiného, „klamaného“ samce. Jde o flexibilní chování, které se mění v reakci na kontext a předpokládanou reakci příjemce (přijetí ze strany samice a naopak redukci agrese od ostatních samců). Toto chování tedy vyžaduje odhad budoucího chování všech aktérů, čili určitou formu prospekce.

Dalším zajímavým jevem je použití tak zvaného „passing cloud“ u chobotnic a sépií při lovu kořisti. Chobotnice a sépie využívají zobrazení pohybujících se tmavých pásů po svém těle k vystrašení schované kořisti, což jim pomáhá kořist ulovit. Sépie faraonovy (*Sepia pharaonis*) navíc nejspíše napodobují vlastním vzhledem neškodné kraby, pokud se potřebují přiblížit ke své kořisti blíže, protože v přestrojení se jich kořist nezalekne (vizte kapitolu 4.4 Funkční kontext barvoměny). I tato chování vyžadují kauzální uvažování o použití vhodné predáčnické taktiky a následném chování kořisti.

Dá se tedy říci, že cílená a kontextuálně používaná barvoměna skutečně je součástí kognitivních schopností chobotnic a sépií. Přestože je schopnost barvoměny částečně vrozená, její využívání ve specifických a kontextuálně poměrně složitých situacích je ovlivňováno zkušenostmi, životním prostředím, a věkem a velikostí zvířat. Kromě běžných strategií kamufláže, používané pokud známo všemi zástupci sépií a chobotnic, se napříč těmito druhy objevují unikátní a komplexní strategie a způsoby využití barvoměny, která je u těchto zvířat neuvěřitelně dynamická a flexibilní, navíc je proximálně závislá na přímé nervové kontrole. Barvoměna je používána ke komunikaci a podvádění, což je kognitivní činnost, zároveň jsou komplexní kognitivní schopnosti používány k dokonalému užití barvoměny pro zajištění kamufláže.

6 Závěr

V této práci byla prověřována hypotéza, zda jsou schopnosti barvoměny chobotnic a sépií propojeny s jejich komplexními kognitivními vlastnostmi. Barvoměna je u těchto hlavonožců používána především k zajištění dokonalé kamufláže a skrytí před predátory. Ukázalo se, že v mnoha případech skutečně jsou k dosažení tohoto cíle využívány pokročilé kognitivní schopnosti, které se dají u chobotnic a sépií najít. Toto propojení je však obousměrné, neboť barvoměna je zároveň používána ke kognitivním činnostem jako je komunikace či podvádění v zavedeném komunikačním systému.

Byly zde shrnuty kognitivní vlastnosti chobotnic a sépií, mezi které patří jak rozmanité schopnosti percepce, jako je na příklad velice vyvinutý zrak, velmi citlivá chemorecepce i taktilní percepce, tak komplexnější kognice. Ta u chobotnic a sépií nabývá vysoké úrovně, neočekávané u skupiny patřící mezi bezobratlé, neboť tato zvířata jsou schopna učit se i pokročilé úlohy, provozují kauzální uvažování, prospekci i představivost, jsou schopna určité formy abstraktního myšlení a k navigování používají vnitřní prostorové mapy. Vyskytuje se u nich hra (a to i u dospělců), schopnost rozeznávat individua vlastního i cizího druhu, a používání nástrojů, z nichž některé nemá v přírodě obdoby (vizte příklad chobotnice, která použila brnění z mušlí k obraně proti útočící máčce). Dalo by se říci, že chobotnice a sépie v řešení některých úloh určitě nepředčí „inteligentní“ obratlovce, a jsou i úlohy, které nejsou schopny úspěšně vyřešit (je otázkou, do jaké míry je to zaviněno nechotou spolupracovat při laboratorních experimentech, která je zrovna u chobotnic proslulá), co jim však dává vyniknout je neuvěřitelná flexibilita jejich chování. Hlavonožci jsou schopni úspěšně používat a upravovat své chování v nových, naprosto neznámých situacích, a hledat nová řešení. Ať už se jedná o strategie otvírání mušlí, potravní preference (které jsou zpočátku vrozené), či aktivní upravování nevyhovujících míst pro zbudování vhodného doupěte, chobotnice a sépie se přizpůsobují svým podmínkám, a někdy přizpůsobují podmínky samy sobě. I to je nejspíše důvod jejich úspěchu při kolonizaci nových prostředí, díky čemuž jsou hlavonožci rozšířeni po pobřežích celého světa.

Schopnost změnit barvu je u hlavonožců taktéž fenomenální. Změna barvy i tvaru je možná v rámci milisekund, a nabývá mnoha podob. V této práci byly shrnuty příklady využití barvoměny u chobotnic a sépií, které zeširoka překračují hranice pouhého splynutí s podkladem. Chobotnice napodobují jiné druhy živočichů barevně i chováním, a to v závislosti na aktuálním kontextu. Jako modely si vybírají ta zvířata, která představují ohrožení pro jejich predátory, což je netriviální, neboť to vyžaduje potřebu vědět, co je pro konkrétního predátora nebezpečné. Sépie zase napodobují zvířata, kterých se jejich kořist nezalekne, což jim umožňuje se k ní nepozorovaně přiblížit.

Barvoměna je u dospělých jedinců navíc využívána ke komunikaci. Ti z mála jedovatých hlavonožců varují své predátory výstražným zbarvením, ovšem pouze v případech, kdy to může mít účinek, jinak zůstávají zamaskovaní. Převážně je však změna barvy používána v komunikaci vnitrodruhové, kde hraje důležitou roli v agonistických reakcích. V teritoriálních bojích ukazuje vnitřní připravenost k boji jedince, a podílí se tak na snížení zbytečné agrese. Slabší jedinci se mohou soboji vyhnout ukázáním světlého zbarvení a nedojde u nich k větší újmě na zdraví. U sépií se vyvinul systém rozlišování pohlaví na základě barevných vzorů zobrazovaných jedinci na své kůži. Někteří samci se ale naučili v tomto systému důmyslně podvádět, a úspěch těchto strategií je dokumentován jejich častým přijetím samicemi, které jsou normálně velice vybíravé.

Příloha

Tabulka č. 1: popis přiložených videí, jméno pozorovaného druhu (pokud nebylo určeno, tak jeho odhad), a zdroje videí

Číslo	Pozorovaný jev	Pozorovaný druh (případně odhad)	Získáno z:
1	Chobotnice používá lastury a nosí si je s sebou	<i>Octopus marginatus</i>	Earth Touch – https://youtu.be/HDab2mX5mXA
2	Chobotnice po sobě mohou házet mušlemi a pískem	Nejspíše <i>Octopus tetricus</i>	New Scientist – https://youtu.be/MeuSwoXxRbs
3	Chobotnice používá mušle na obranu před predátorem	<i>Octopus vulgaris</i>	BBC Blue Planet II (2017)*
4	Test vědomí vlastní velikosti	<i>Enteroctopus dofleini</i>	Emwiz Media – https://youtu.be/_G6eH1KDI0s
5	Změna kryptického zbarvení na výrazné	<i>Octopus vulgaris</i>	Discover magazine – https://youtu.be/q8xJ13pAZNw
6	Dynamická změna vzorů podle pozadí	<i>Sepia officinalis</i>	Roger Hanlon – https://youtu.be/1Jq8tHm0iys
7	Polyfenismus (rychlá změna barvy nehledě na pozadí)	Nejspíše <i>Octopus bimaculoides</i>	Stefan Andrews – https://youtu.be/Dcsb8RMmHRg
8	Napodobování modelů mimickou chobotnicí	<i>Thaumoctopus mimicus</i>	jessica morgan - https://youtu.be/os6HD-sCRn8
9	Napodobování krabů poustevníčků	<i>Sepia pharaonis</i>	National Geographic – https://youtu.be/IgwWJEA67Ls
10	Použití „passing cloud“ při lovu	<i>Sepia latimanus</i>	Holly Bytes – https://youtu.be/K5CZ74ybnbE
11	Výstražné zbarvení u rodu chobotnic <i>Hapalochlaena</i>	<i>Hapalochlaena lunulata</i>	Karel Mestdagh – https://youtu.be/3Bt1LvpZ1Oo
12	Používání „passing cloud“ jako varovného zbarvení u sépie <i>Metasepia pfefferi</i>	<i>Metasepia pfefferi</i>	National Geographic – https://youtu.be/51jB8YljliM

* delší video k dispozici na příklad na <https://www.express.co.uk/showbiz/tv-radio/884453/blue-planet-2-sir-david-attenborough-bbc-ocean-nature-octopus-fights-shark-environment>

Seznam použité literatury:

- Adamo, S. A., & Hanlon, R. T. (1996). Do cuttlefish (Cephalopoda) signal their intentions to conspecifics during agonistic encounters?. *cAnimal Behaviour*, *c52*(1), 73-81.
- Allen, J. J., Bell, G. R., Kuzirian, A. M., & Hanlon, R. T. (2013). Cuttlefish skin papilla morphology suggests a muscular hydrostatic function for rapid changeability. *cJournal of morphology*, *c274*(6), 645-656.
- Allen, J. J., Mähger, L. M., Barbosa, A., & Hanlon, R. T. (2009). Cuttlefish use visual cues to control three-dimensional skin papillae for camouflage. *cJournal of Comparative Physiology A*, *c195*(6), 547-555.
- Alupay, J. S., Hadjisolomou, S. P., & Crook, R. J. (2014). Arm injury produces long-term behavioral and neural hypersensitivity in octopus. *cNeuroscience letters*, *c558*, 137-142.
- Anderson, R. C., & Mather, J. A. (2007). The packaging problem: Bivalve prey selection and prey entry techniques of the octopus *Enteroctopus dofleini*. *cJournal of Comparative Psychology*, *c121*(3), 300. e
- Anderson, R. C., Mather, J. A., Monette, M. Q., & Zimsen, S. R. (2010). Octopuses (*Enteroctopus dofleini*) recognize individual humans. *cJournal of Applied Animal Welfare Science*, *c13*(3), 261-272.
- Barbosa, A., Mähger, L. M., Buresch, K. C., Kelly, J., Chubb, C., Chiao, C. C., & Hanlon, R. T. (2008). Cuttlefish camouflage: the effects of substrate contrast and size in evoking uniform, mottle or disruptive body patterns. *cVision research*, *c48*(10), 1242-1253.
- Barbosa, A., Mähger, L. M., Chubb, C., Florio, C., Chiao, C. C., & Hanlon, R. T. (2007). Disruptive coloration in cuttlefish: a visual perception mechanism that regulates ontogenetic adjustment of skin patterning. *cJournal of Experimental Biology*, *c210*(7), 1139-1147.
- Bernard, G. D., & Wehner, R. (1977). Functional similarities between polarization vision and color vision. *cVision research*, *c17*(9), 1019-1028.
- Boal, J. G., Dunham, A. W., Williams, K. T., & Hanlon, R. T. (2000). Experimental evidence for spatial learning in octopuses (*Octopus bimaculoides*). *cJournal of Comparative Psychology*, *c114*(3), 246.
- Boal, J. G., Shashar, N., Grable, M. M., Vaughan, K. H., Loew, E. R., & Hanlon, R. T. (2004). Behavioral evidence for intraspecific signaling with achromatic and polarized light by cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *cBehaviour*, *c141*(7), 837-861.
- Boycott, B. B. (1955). A memory system in *Octopus vulgaris* Lamarck. *cProc. R. Soc. Lond. B*, *c143*(913), 449-480.
- Brown, P. K., & Brown, P. S. (1958). Visual pigments of the octopus and cuttlefish. *cNature*, *c182*(4645), 1288.
- Brown, C., Garwood, M. P., & Williamson, J. E. (2012). It pays to cheat: tactical deception in a cephalopod social signalling system. *cBiology letters*, *rsbl20120435*.
- Brusca, R. C., & Brusca, G. J. (2003). *Invertebrates*, 2nd edition. Sunderland, MA., 702-771.
- Bshary, R., Wickler, W., & Fricke, H. (2002). Fish cognition: a primate's eye view. *cAnimal cognition*, *c5*(1), 1-13.
- Budelmann, B. U. (1995). Cephalopod sense organs, nerves and the brain: adaptations for high performance and life style. *cMarine and Freshwater Behaviour and Physiology*, *c25*(1-3), 13-33.
- Buresch, K. C., Ulmer, K. M., Akkaynak, D., Allen, J. J., Mähger, L. M., Nakamura, M., & Hanlon, R. T. (2015). Cuttlefish adjust body pattern intensity with respect to substrate intensity to aid camouflage, but do not camouflage in extremely low light. *cJournal of experimental marine biology and ecology*, *c462*, 121-126.
- Byrne, R. W. (1996). Machiavellian intelligence. *cEvolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, *c5*(5), 172-180.
- Byrne, R. A., Kuba, M., & Griebel, U. (2002). Lateral asymmetry of eye use in *Octopus vulgaris*. *cAnimal Behaviour*, *c64*(3), 461-468.
- Byrne, R. A., Kuba, M. J., & Meisel, D. V. (2004). Lateralized eye use in *Octopus vulgaris* shows antisymmetrical distribution. *cAnimal Behaviour*, *c68*(5), 1107-1114.
- Byrne, R. A., Kuba, M. J., Meisel, D. V., Griebel, U., & Mather, J. A. (2006). Does *Octopus vulgaris* have preferred arms?. *cJournal of Comparative Psychology*, *c120*(3), 198.

- Caldwell, R. (2000). Death in a pretty package: The blue-ringed octopuses. *Freshwater and Marine Aquarium Magazine*, *c23*(3), 8-18.
- Cartron, L., Darmaillacq, A. S., Jozet-Alves, C., Shashar, N., & Dickel, L. (2012). Cuttlefish rely on both polarized light and landmarks for orientation. *Animal cognition*, *c15*(4), 591-596.
- Carere, C., Grignani, G., Bonanni, R., Della Gala, M., Carlini, A., Angeletti, D., ... & Mather, J. A. (2015). Consistent individual differences in the behavioural responsiveness of adult male cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Applied Animal Behaviour Science*, *c167*, 89-95.
- Cavazzoni, E., Lister, B., Sargent, P., & Schibler, A. (2008). Blue-ringed octopus (*Hapalochlaena* sp.) envenomation of a 4-year-old boy: a case report. *Clinical Toxicology*, *c46*(8), 760-761.
- Chiao, C. C., Chubb, C., & Hanlon, R. T. (2015). A review of visual perception mechanisms that regulate rapid adaptive camouflage in cuttlefish. *Journal of Comparative Physiology A*, *c201*(9), 933-945.
- Clayton, N. S., & Dickinson, A. (1998). Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, *395*(6699), 272.
- Clayton, N. S., Griffiths, D. P., Emery, N. J., & Dickinson, A. (2001). Elements of episodic-like memory in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *356*(1413), 1483-1491.
- Cloney, R. A., & Brocco, S. L. (1983). Chromatophore organs, reflector cells, iridocytes and leucophores in cephalopods. *American Zoologist*, *c23*(3), 581-592.
- Cronin, T. W., Shashar, N., Caldwell, R. L., Marshall, J., Cheroske, A. G., & Chiou, T. H. (2003). Polarization vision and its role in biological signaling. *Integrative and Comparative Biology*, *c43*(4), 549-558.
- Darmaillacq, A. S., Chichery, R., Poirier, R., & Dickel, L. (2004). Effect of early feeding experience on subsequent prey preference by cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Developmental psychobiology*, *c45*(4), 239-244.
- Darmaillacq, A. S., Dickel, L., Chichery, M. P., Agin, V., & Chichery, R. (2004). Rapid taste aversion learning in adult cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, *c68*(6), 1291-1298.
- Darmaillacq, A. S., Lesimple, C., & Dickel, L. (2008). Embryonic visual learning in the cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour*, *c76*(1), 131-134.
- Di Cristo, C. (2013). Nervous control of reproduction in *Octopus vulgaris*: a new model. *Invertebrate Neuroscience*, *c13*(1), 27-34.
- Dell'Amore, C. (2009). Curious Octopus Floods Aquarium. *National Geographic News*. Získáno z: <https://news.nationalgeographic.com/news/2009/02/090227-octopus-mischief.html>
- Dukas, R. (2004). Evolutionary biology of animal cognition. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, *c35*, 347-374.
- Edelman, D. B., & Seth, A. K. (2009). Animal consciousness: a synthetic approach. *Trends in neurosciences*, *c32*(9), 476-484.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004a). Comparing the complex cognition of birds and primates. In: *Comparative vertebrate cognition* (pp. 3-55). Springer, Boston, MA.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2004b). The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, *c306*(5703), 1903-1907.
- Emery, N. J., & Clayton, N. S. (2009). Tool use and physical cognition in birds and mammals. *Current opinion in neurobiology*, *c19*(1), 27-33.
- Fenner, P. J., Williamson, J. A., & Burnett, J. W. (1996). Clinical aspects of envenomation by marine animals. *Toxicon*, *c34*(145), 0041-0101.
- Finn, J. K., Tregenza, T., & Norman, M. D. (2009). Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. *Current biology*, *c19*(23), R1069-R1070.
- Fiorito, G., & Scotto, P. (1992). Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science*, *c256*(5056), 545-547.
- Florey, E. (1969). Ultrastructure and function of cephalopod chromatophores. *American Zoologist*, *c9*(2), 429-442.
- Froesch, D., & Messenger, J. B. (1978). On leucophores and the chromatic unit of *Octopus vulgaris*. *Journal of Zoology*, *c186*(2), 163-173.

- Gallistel, C. R. (1989). Animal cognition: The representation of space, time and number. *Annual review of psychology*, 40(1), 155-189.
- Godfrey-Smith, P., & Lawrence, M. (2012). Long-term high-density occupation of a site by *Octopus tetricus* and possible site modification due to foraging behavior. *Marine and freshwater behaviour and physiology*, 1-8.
- Gonzalez-Bellido, P. T., Scaros, A. T., Hanlon, R. T., & Wardill, T. J. (2018). Neural Control of Dynamic 3-Dimensional Skin Papillae for Cuttlefish Camouflage. *Science*.
- Hague, T., Florini, M., & Andrews, P. L. (2013). Preliminary in vitro functional evidence for reflex responses to noxious stimuli in the arms of *Octopus vulgaris*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 447, 100-105.
- Hanlon, R. (2007). Cephalopod dynamic camouflage. *Current Biology*, 17(11), R400-R404.
- Hanlon, R. T., Conroy, L. A., & Forsythe, J. W. (2007). Mimicry and foraging behaviour of two tropical sand-flat octopus species off North Sulawesi, Indonesia. *Biological Journal of the Linnean Society*, 93(1), 23-38.
- Hanlon, R., Forsythe, J. W., & Joneschild, D. E. (1999). Crypsis, conspicuousness, mimicry and polyphenism as antipredator defences of foraging octopuses on Indo-Pacific coral reefs, with a method of quantifying crypsis from video tapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66(1), 1-22.
- 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. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 320(1200), 437-487.
- Hanlon, R. T., Watson, A. C., & Barbosa, A. (2010). A "mimic octopus" in the Atlantic: flatfish mimicry and camouflage by *Macrotritopus defilippi*. *The Biological Bulletin*, 218(1), 15-24.
- Harmon Courage (2013). *Octopus!*. New York, NY: Penguin Group.
- Hochberg, F. G., Norman, M. D., & Finn, J. U. L. I. A. N. (2006). *Wunderpus photogenicus* n. gen. and sp., a new octopus from the shallow waters of the Indo-Malayan Archipelago (Cephalopoda: Octopodidae). *Molluscan Research*, 26(3), 128-140.
- Hochner, B. (2004). Octopus nervous system. *Encyclopedia of Neuroscience*, 3.
- Hochner, B. (2008). Octopuses. *Current Biology*, 18(19), R897-R898.
- Hochner, B. (2012). An embodied view of octopus neurobiology. *Current biology*, 22(20), R887-R892.
- Hough, A. R., Case, J., & Boal, J. G. (2016). Learned control of body patterning in cuttlefish *Sepia officinalis* (Cephalopoda). *Journal of Molluscan Studies*, 82(3), 427-431.
- Huffard, C. L. (2006). Locomotion by *Abdopus aculeatus* (Cephalopoda: Octopodidae): walking the line between primary and secondary defenses. *Journal of experimental biology*, 209(19), 3697-3707.
- Huffard, C. L., Boneka, F., & Full, R. J. (2005). Underwater bipedal locomotion by octopuses in disguise. *Science*, 307(5717), 1927-1927.
- Huffard, C. L., Saarman, N., Hamilton, H., & Simison, W. B. (2010). The evolution of conspicuous facultative mimicry in octopuses: an example of secondary adaptation?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101(1), 68-77.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In: *Growing points in ethology* (pp. 303-317). Cambridge University Press.
- Hvorecny, L. M., Grudowski, J. L., Blakeslee, C. J., Simmons, T. L., Roy, P. R., Brooks, J. A., ... & Holm, J. B. (2007). Octopuses (*Octopus bimaculoides*) and cuttlefishes (*Sepia pharaonis*, *S. officinalis*) can conditionally discriminate. *Animal cognition*, 10(4), 449-459.
- Ikeda, Y. (2009). A perspective on the study of cognition and sociality of cephalopod mollusks, a group of intelligent marine invertebrates. *Japanese Psychological Research*, 51(3), 146-153.
- Jeffs, K. (2017). Filming the octopus Houdini in South Africa. *BBC One*. Získáno z: <http://www.bbc.co.uk/programmes/articles/5pFNpbMVvXyvHL66MMpnX1S/filming-the-octopus-houdini-in-south-africa>
- Jones, E. C. (1963). *Tremoctopus violaceus* uses *Physalia* tentacles as weapons. *Science*, 139(3556), 764-766.

- Josef, N., Amodio, P., Fiorito, G., & Shashar, N. (2012). Camouflaging in a complex environment—octopuses use specific features of their surroundings for background matching. *PLoS one*, 7(5), e37579.
- Jozet-Alves, C., Bertin, M., & Clayton, N. S. (2013). Evidence of episodic-like memory in cuttlefish. *Current Biology*, 23(23), R1033-R1035.
- Kaifu, K., Akamatsu, T., & Segawa, S. (2008). Underwater sound detection by cephalopod statocyst. *Fisheries Science*, 74(4), 781-786.
- Kaifu, K., Akamatsu, T., & Segawa, S. (2011). Preliminary evaluation of underwater sound detection by the cephalopod statocyst using a forced oscillation model. *Acoustical Science and Technology*, 32(6), 255-260.
- Karson, M. A., Boal, J. G., & Hanlon, R. T. (2003). Experimental evidence for spatial learning in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Journal of Comparative Psychology*, 117(2), 149.
- Katsanevakis, S., & Verriopoulos, G. (2004). Den ecology of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, on soft sediment: availability and types of shelter. *Scientia Marina*, 68(1), 147-157.
- Kelman, E. J., Osorio, D., & Baddeley, R. J. (2008). A review of cuttlefish camouflage and object recognition and evidence for depth perception. *Journal of Experimental Biology*, 211(11), 1757-1763.
- Kim, J. (2007, 25. červenec). Octopus finds ancient Korean porcelain trove. *Reuters*. Získáno z: [https://www.reuters.com/article/us-s.\(korea-pottery-octopus/octopus-finds-ancient-porcelain-trove-idUSSEO23203920070725](https://www.reuters.com/article/us-s.(korea-pottery-octopus/octopus-finds-ancient-porcelain-trove-idUSSEO23203920070725)
- Krajewski, J. P., Bonaldo, R. M., Sazima, C., & Sazima, I. (2009). Octopus mimicking its follower reef fish. *Journal of Natural History*, 43(3-4), 185-190.
- Kuba, M. J., Byrne, R. A., Meisel, D. V., & Mather, J. A. (2006). When do octopuses play? Effects of repeated testing, object type, age, and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris*. *Journal of comparative psychology*, 120(3), 184.
- Land, M. F., & Osorio, D. C. (2011). Marine optics: dark disguise. *Current Biology*, 21(22), R918-R920.
- Langridge, K. V. (2009). Cuttlefish use startle displays, but not against large predators. *Animal Behaviour*, 77(4), 847-856.
- Langridge, K. V., Broom, M., & Osorio, D. (2007). Selective signalling by cuttlefish to predators. *Current Biology*, 17(24), R1044-R1045.
- Lefebvre, L., Reader, S. M., & Sol, D. (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. *Brain, behavior and evolution*, 63(4), 233-246.
- Levy, G., Flash, T., & Hochner, B. (2015). Arm coordination in octopus crawling involves unique motor control strategies. *Current Biology*, 25(9), 1195-1200.
- Lorenz, K. Z. (1974). Analogy as a source of knowledge. *Science*, 185(4147), 229-234.
- Lythgoe, J. N., & Hemmings, C. C. (1967). Polarized light and underwater vision. *Nature*, 213(5079), 893.
- Mackintosh, N. J., & Mackintosh, J. (1963). *Performance of Octopus over a series of reversals of a simultaneous discrimination*. OXFORD UNIV (ENGLAND).
- MacLean, R. (1983). Gastropod shells: a dynamic resource that helps shape benthic community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 69(2), 151-174.
- MacLean, E. L., Matthews, L. J., Hare, B. A., Nunn, C. L., Anderson, R. C., Aureli, F., ... & Haun, D. B. (2012). How does cognition evolve? Phylogenetic comparative psychology. *Animal cognition*, 15(2), 223-238.
- MacLean, I. G., & Rhodes, G. (1991). Enemy recognition and response in birds. *Current ornithology*, 8, 173-211.
- Martin-Ordas, G., Haun, D., Colmenares, F., & Call, J. (2010). Keeping track of time: evidence for episodic-like memory in great apes. *Animal cognition*, 13(2), 331-340.
- Malik, W. (2016). Inky's Daring Escape Shows How Smart Octopuses Are. *National Geographic*. Získáno z: <https://news.nationalgeographic.com/2016/04/160414-inky-octopus-escapes-intelligence/>
- Matějů, J., & Kratochvíl, L. (2013). Sexual size dimorphism in ground squirrels (Rodentia: Sciuridae: Marmotini) does not correlate with body size and sociality. *Frontiers in zoology*, 10(1), 27.
- Marshall, N. J., & Messenger, J. B. (1996). Colour-blind camouflage. *Nature*, 382(6590), 408.
- Mather, J. A. (1982). Choice and competition: their effects on occupancy of shell homes by *Octopus joubini*. *Marine & Freshwater Behaviour & Phy*, 8(4), 285-293.

- Mather, J. A. (1991). Navigation by spatial memory and use of visual landmarks in octopuses. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *168*(4), 491-497.
- Mather, J. A. (1994). 'Home' choice and modification by juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda): specialized intelligence and tool use?. *Journal of Zoology*, *233*(3), 359-368.
- *Mather, J. A. (1995). Cognition in cephalopods. *Advances in the Study of Behaviour*, *24*, 317. Podle Darmaillacq, A. S., Dickel, L., & Mather, J. (Eds.). (2014). *Cephalopod cognition*. Cambridge University Press. Str. 125, kap. 6
- Mather, J. A. (2008a). To boldly go where no mollusc has gone before: Personality, play, thinking, and consciousness in cephalopods. *American Malacological Bulletin*, *24*(1), 51-58.
- Mather, J. A. (2008b). Cephalopod consciousness: behavioural evidence. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 37-48.
- Mather, J. A., & Anderson, R. C. (1993). Personalities of octopuses (*Octopus rubescens*). *Journal of Comparative Psychology*, *107*(3), 336.
- Mather, J. A., & Anderson, R. C. (1999). Exploration, play and habituation in octopuses (*Octopus dofleini*). *Journal of Comparative Psychology*, *113*(3), 333.
- Mather, J. A., & Dickel, L. (2017). Cephalopod complex cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *16*, 131-137.
- Mather, J. A., & Kuba, M. J. (2013). The cephalopod specialties: complex nervous system, learning, and cognition. *Canadian journal of zoology*, *91*(6), 431-449.
- Mather, J. A., & Mather, D. L. (2004). Apparent movement in a visual display: the 'passing cloud' of *Octopus cyanea* (Mollusca: Cephalopoda). *Journal of Zoology*, *263*(1), 89-94.
- Mäthger, L. M., Barbosa, A., Miner, S., & Hanlon, R. T. (2006). Color blindness and contrast perception in cuttlefish (*Sepia officinalis*) determined by a visual sensorimotor assay. *Vision research*, *46*(11), 1746-1753.
- Mäthger, L. M., Bell, G. R., Kuzirian, A. M., Allen, J. J., & Hanlon, R. T. (2012). How does the blue-ringed octopus (*Hapalochlaena lunulata*) flash its blue rings?. *Journal of Experimental Biology*, *215*(21), 3752-3757.
- Mäthger, L. M., Chiao, C. C., Barbosa, A., & Hanlon, R. T. (2008). Color matching on natural substrates in cuttlefish, *Sepia officinalis*. *Journal of Comparative Physiology A*, *194*(6), 577.
- Mäthger, L. M., Denton, E. J., Marshall, N. J., & Hanlon, R. T. (2009). Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods. *Journal of the Royal Society Interface*, *6*(Suppl 2), S149-S163.
- Mäthger, L. M., & Hanlon, R. T. (2006). Anatomical basis for camouflaged polarized light communication in squid. *Biology letters*, *2*(4), 494-496.
- Mäthger, L. M., & Hanlon, R. T. (2007). Malleable skin coloration in cephalopods: selective reflectance, transmission and absorbance of light by chromatophores and iridophores. *Cell and tissue research*, *329*(1), 179.
- Mäthger, L. M., Hanlon, R. T., Håkansson, J., & Nilsson, D. E. (2013). The W-shaped pupil in cuttlefish (*Sepia officinalis*): functions for improving horizontal vision. *Vision research*, *83*, 19-24.
- Mäthger, L. M., Shashar, N., & Hanlon, R. T. (2009). Do cephalopods communicate using polarized light reflections from their skin?. *Journal of Experimental Biology*, *212*(14), 2133-2140.
- Meisel, D. V., Byrne, R. A., Kuba, M., & Mather, J. A. (2011). Behavioral sleep in *Octopus vulgaris*. *Vie et milieu-life AnD enVirOnment*, *61*(4), 185-190.
- Meisel, D. V., Kuba, M., Byrne, R. A., & Mather, J. (2013). The effect of predatory presence on the temporal organization of activity in *Octopus vulgaris*. *Journal of experimental marine biology and ecology*, *447*, 75-79.
- Menzel, R., & Giurfa, M. (2001). Cognitive architecture of a mini-brain: the honeybee. *Trends in cognitive sciences*, *5*(2), 62-71.
- Messenger, J. B. (1977). Evidence that *Octopus* is colour blind. *Journal of Experimental Biology*, *70*(1), 49-55.
- Messenger, J. B. (1979). The eyes and skin of *Octopus*: compensating for sensory deficiencies. *Endeavour*, *3*(3), 92-98.
- Messenger, J. B., & Sanders, G. D. (1972). Visual preference and two-cue discrimination learning in *Octopus*. *Animal behaviour*, *20*(3), 580-585.

- Moody, M. F., & Parriss, J. R. (1961). The discrimination of polarized light by Octopus: a behavioural and morphological study. *Journal of Comparative Physiology A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology*, *44*(3), 268-291.
- Moynihan, M. (1985). *Communication and noncommunication by cephalopods*. Indiana University Press.
- Muntz, W. R. A., & Gwyther, J. (1988). Visual acuity in *Octopus pallidus* and *Octopus australis*. *Journal of experimental Biology*, *134*(1), 119-129.
- Musio, C., & Santillo, S. (2009). Non visual photoreception in invertebrates.
- *Neisser, U. (1976). *Cognition and reality: Principles and implications of cognitive psychology*. WH Freeman/Times Books/Henry Holt & Co. Podle Darmaillacq, A. S., Dickel, L., & Mather, J. (Eds.). (2014). *Cephalopod cognition*. Cambridge University Press. Str. 125, kap. 6.
- Nieder, A. (2018). Evolution of cognitive and neural solutions enabling numerosity judgements: lessons from primates and corvids. *Phil. Trans. R. Soc. B*, *373*(1740), 20160514.
- Norman, M. D., (nepublikovaná data) v dokumentárním filmu Kings of Camouflage. NOVA, PBS. Transkript k dispozici zde: <http://www.pbs.org/wgbh/nova/nature/kings-of-camouflage.html>
- Norman, M. D., Finn, J., & Tregenza, T. (1999). Female impersonation as an alternative reproductive strategy in giant cuttlefish. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *266*(1426), 1347-1349.
- Norman, M. D., Finn, J., & Tregenza, T. (2001). Dynamic mimicry in an Indo–Malayan octopus. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, *268*(1478), 1755-1758.
- Okamoto, K., Yasumuro, H., Mori, A., & Ikeda, Y. (2017). Unique arm-flapping behavior of the pharaoh cuttlefish, *Sepia pharaonis*: putative mimicry of a hermit crab. *Journal of ethology*, *35*(3), 307-311.
- Olkowicz, S., Kocourek, M., Lučan, R. K., Porteš, M., Fitch, W. T., Herculano-Houzel, S., & Němec, P. (2016). Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *113*(26), 7255-7260.
- Packard, A., & Sanders, G. D. (1971). Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. *Animal Behaviour*, *19*(4), 780-790.
- *Papineau, D., & Selina, H. (2000). Introducing consciousness. New York: Totem. Podle Mather, J. A. (2008a). Cephalopod consciousness: behavioural evidence. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 37-48. .
- Poirier, R., Chichery, R., & Dickel, L. (2005). Early experience and postembryonic maturation of body patterns in cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Journal of Comparative Psychology*, *119*(2), 230.
- Pollen, A. A., Dobberfuhl, A. P., Scace, J., Igulu, M. M., Renn, S. C., Shumway, C. A., & Hofmann, H. A. (2007). Environmental complexity and social organization sculpt the brain in Lake Tanganyikan cichlid fish. *Brain, Behavior and Evolution*, *70*(1), 21-39.
- Premack, D. (2007). Human and animal cognition: Continuity and discontinuity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *104*(35), 13861-13867.
- Reader, S. M., & Laland, K. N. (2002). Social intelligence, innovation, and enhanced brain size in primates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *99*(7), 4436-4441.
- Roffe, T. (1975). Spectral perception in Octopus: A behavioral study. *Vision research*, *15*(3), 353-356.
- Ruxton, G. D., Speed, M. P., & Kelly, D. J. (2004). What, if anything, is the adaptive function of countershading?. *Animal Behaviour*, *68*(3), 445-451.
- Savage-Rumbaugh, S., Mintz Fields, W., & Tagliatela, J. (2000). Ape consciousness–human consciousness: A perspective informed by language and culture. *American Zoologist*, *40*(6), 910-921.
- Sekar, S. (2015, 24. srpen). Octopuses seen throwing things may be using shells as weapons. *Scientist*. Získáno z: <https://www.newscientist.com/article/dn28085-octopuses-seen-throwing-things-may-be-using-shells-as-weapons/>
- Serb, J. M., & Eernisse, D. J. (2008). Charting evolution's trajectory: using molluscan eye diversity to understand parallel and convergent evolution. *Evolution: Education and Outreach*, *1*(4), 439-447.

- Shashar, N. A. D. A. V., & Cronin, T. W. (1996). Polarization contrast vision in Octopus. *Journal of experimental biology*, *c199*(4), 999-1004.
- Shashar, N., Hanlon, R. T., & deM Petz, A. (1998). Polarization vision helps detect transparent prey. *Nature*, *c393*(6682), 222.
- Shashar, N., Rutledge, P., & Cronin, T. (1996). Polarization vision in cuttlefish in a concealed communication channel?. *Journal of Experimental Biology*, *c199*(9), 2077-2084.
- Sheehan, M. J., & Tibbetts, E. A. (2008). Robust long-term social memories in a paper wasp. *Current Biology*, *c18*(18), R851-R852.
- Scheel, D., Chancellor, S., Hing, M., Lawrence, M., Linqvist, S., & Godfrey-Smith, P. (2017). A second site occupied by Octopus tetricus at high densities, with notes on their ecology and behavior. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, *c50*(4), 285-291.
- Scheel, D., Godfrey-Smith, P., & Lawrence, M. (2016). Signal use by octopuses in agonistic interactions. *Current Biology*, *c26*(3), 377-382.
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal behaviour*, *c61*(2), 277-286.
- *Shettleworth, S. J. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press. Podle Mather, J. A., & Dickel, L. (2017). Cephalopod complex cognition. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, *c16*, 131-137.
- Smrž (2013). *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. Praha: Univerzita Karlova v Praze. 75-89.
- Stevens, M., & Merilaita, S. (Eds.). (2011). *Animal camouflage: mechanisms and function*. Cambridge University Press. Str. 1 a 145-159.
- Suárez, S. D., & Gallup Jr, G. G. (1981). Self-recognition in chimpanzees and orangutans, but not gorillas. *Journal of human evolution*, *c10*(2), 175-188.
- Sumbre, G., Gutfreund, Y., Fiorito, G., Flash, T., & Hochner, B. (2001). Control of octopus arm extension by a peripheral motor program. *Science*, *c293*(5536), 1845-1848.
- Temple, S. E., Pignatelli, V., Cook, T., How, M. J., Chiou, T. H., Roberts, N. W., & Marshall, N. J. (2012). High-resolution polarisation vision in a cuttlefish. *Current Biology*, *c22*(4), R121-R122.
- Thomas, A., & MacDonald, C. (2016). Investigating body patterning in aquarium-raised flamboyant cuttlefish (*Metasepia pfefferi*). *PeerJ*, *c4*, e2035.
- Tricarico, E., Borrelli, L., Gherardi, F., & Fiorito, G. (2011). I know my neighbour: individual recognition in Octopus vulgaris. *PLoS One*, *6*(4), e18710.
- Vitti, J. J. (2013). Cephalopod cognition in an evolutionary context: implications for ethology. *Biosemiotics*, *c6*(3), 393-401.
- Wells, M. J. (1964). Detour experiments with octopuses. *Journal of Experimental Biology*, *c41*(3), 621-642.
- *Wells, M. J. (2013). *Octopus: physiology and behaviour of an advanced invertebrate*. Springer Science & Business Media. Podle Mather, J. A. (2008a). Cephalopod consciousness: behavioural evidence. *Consciousness and Cognition*, *17*(1), 37-48.
- Williams, B. L., Hanifin, C. T., Brodie, E. D., & Caldwell, R. L. (2011). Ontogeny of tetrodotoxin levels in blue-ringed octopuses: Maternal investment and apparent independent production in offspring of *Haplochlæna lunulata*. *Journal of chemical ecology*, *c37*(1), 10-17.
- Williams, S. B., Pizarro, O., How, M., Mercer, D., Powell, G., Marshall, J., & Hanlon, R. (2009, May). Surveying nocturnal cuttlefish camouflage behaviour using an AUV. In *Robotics and Automation, 2009. ICRA'09. IEEE International Conference on* (pp. 214-219). IEEE.
- Whiten, A., & Byrne, R. W. (1988). Tactical deception in primates. *Behavioral and brain sciences*, *c11*(2), 233-244.
- Wood, J. B., & Anderson, R. C. (2004). Interspecific evaluation of octopus escape behavior. *Journal of Applied Animal Welfare Science*, *c7*(2), 95-106.
- Yotsu-Yamashita, M., Mebs, D., & Flachsenberger, W. (2007). Distribution of tetrodotoxin in the body of the blue-ringed octopus (*Haplochlæna maculosa*). *Toxicon*, *c49*(3), 410-412.

Young, J. Z. (1961). Learning and discrimination in the octopus. *cBiological Reviews*, c36(1), 32-95.

Young, J. Z. (1962). The retina of cephalopods and its degeneration after optic nerve section. *cPhilosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 1-18.

Zylinski, S., & Johnsen, S. (2011). Mesopelagic cephalopods switch between transparency and pigmentation to optimize camouflage in the deep. *cCurrent Biology*, c21(22), 1937-1941.

Zylinski, S., Osorio, D., & Shohet, A. J. (2009). Cuttlefish camouflage: context-dependent body pattern use during motion. *cProceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20091083.

Autor neuveden (2008, 31. říjen). Otto the Octopus Wrecks Havoc. *The Telegraph*. Získáno z: <https://www.telegraph.co.uk/news/newstopics/howaboutthat/3328480/Otto-the-octopus-wrecks-havoc.html>

Zdroje videí:

1. Earth Touch (2014, 26. duben). Introducing „Kleptopus“, the Shell-Stealing Veined Octopus [video]. [vid. 2017-05-02]. Dostupné z: <https://youtu.be/HDab2mX5mXA>

2. New Scientist (2015, 24. srpen). Fighting octopuses may be using shells as weapons [video]. [vid. 2018-05-05]. Dostupné z: <https://youtu.be/MeuSwoXxRbs>

3. BBC Blue Planet II (2017, 26. listopad). Episode 5: Green Seas [video]. [vid. 2018-5-5]. Klip dostupný z: <https://www.independent.co.uk/arts-entertainment/tv/news/blue-planet-2-ii-discoveries-octopus-shells-pyjama-shark-bbc-episode-5-green-seas-a8073696.html>

4. Emwiz Media (2016, 28. srpen). Amazing Octopus – Most Intelligent Animal on Earth? [video]. [vid. 2017-04-09]. Dostupné z: https://youtu.be/_G6eH1KDI0s

5. Discover Magazine (2013, 13. září). Camouflaged Octopus Makes Marine Biologist Scream Bloody Murder [video]. [vid. 2017-11-17]. Dostupné z: <https://youtu.be/q8xJ13pAZNw>

6. Roger Hanlon (2012, 25. říjen). Dynamic Pattern Change in the Cuttlefish (*Sepia officinalis*) [video]. [vid. 2018-04-30]. Dostupné z: <https://youtu.be/1Jq8tHm0iys>

7. Stefan Andrews (2013, 31. května). Octopus hunting and changing color [video]. [vid. 2017-07-24]. Dostupné z: <https://youtu.be/Dcsb8RMmHRg>

8. jessica morgan (2013, 18. únor). The Indonesian Mimic Octopus [video]. [vid. 2017-05-02]. Dostupné z: <https://youtu.be/os6HD-sCRn8>

9. National Geographic (2017, 12. červen). This Sea Creature Does an Awesome Hermit Crab Impression [video]. [2017-07-24]. Dostupné z: <https://youtu.be/IgwWJEA67Ls>

10. Holly Bytes (2017, 13. listopad). Blue Planet 2 – Episode 3, Sneak Peak – Cuttlefish Hypnotizes Crab [video]. [2018-04-25]. Dostupné z: <https://youtu.be/K5CZ74ybnbE>

11. Karel Mestdagh (2015, 27. červenec). Blue-ringed octopus flashing its bright warning colors [video]. [vid. 2018-05-09]. Dostupné z: <https://youtu.be/3Bt1LvpZ1Oo>

12. National Geographic (2015, 5. únor). Deadly Flamboyant Cuttlefish Puts on Flashy Display [video]. [vid. 2018-04-25]. Dostupné z: <https://youtu.be/51jB8YljiIM>