

"Distribucija i funkcija izabranih pigmenata u bodljikaša i glavonožaca"

Jozić, Mate

Undergraduate thesis / Završni rad

2018

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Dubrovnik / Sveučilište u Dubrovniku**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:155:622681>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-31**



SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU
UNIVERSITY OF DUBROVNIK

Repository / Repozitorij:

[Repository of the University of Dubrovnik](#)



zir.nsk.hr



DIGITALNI AKADEMSKI ARHIVI I REPOZITORIJI

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU
ODJEL ZA AKVAKULTURU
PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Mate Jozić

Distribucija i funkcija izabranih pigmenata u bodljikaša i glavonožaca

ZAVRŠNI RAD

Dubrovnik, 2018.

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU
ODJEL ZA AKVAKULTURU
PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Mate Jozić

Distribucija i funkcija izabranih pigmenata u bodljikaša i glavonožaca

ZAVRŠNI RAD

Mentor:

izv. prof. dr. sc. Sanja Tomšić

Dubrovnik, 2018.

Ovaj završni rad izrađen je pod stručnim vodstvom izv. prof. dr. sc. Sanje Tomšić, u sklopu preddiplomskog studija Akvakultura na Odjelu za akvakulturu Sveučilišta u Dubrovniku.

Sadržaj:

| | |
|--|-----------|
| 1. Uvod | 1 |
| 2. Opće značajke bodljikaša i glavonožaca | 5 |
| 2.1. Biologija i ekologija bodljikaša..... | 6 |
| 2.1.1. Tijelo | 7 |
| 2.1.2. Vodožilni (ambulakralni sustav) | 9 |
| 2.1.3. Živčani sustav | 10 |
| 2.1.4. Probavilo | 10 |
| 2.1.5. Celom | 11 |
| 2.1.6. Krvožilni sustav | 12 |
| 2.1.7. Spolni sustav | 13 |
| 2.1.8. Regeneracija | 14 |
| 2.1.9. Ekologija | 14 |
| 2.2. Biologija i ekologija glavonožaca | 15 |
| 2.1.1. Tijelo | 17 |
| 2.1.2. Plašt | 18 |
| 2.1.3. Ljuska | 18 |
| 2.1.4. Mišići | 19 |
| 2.1.5. Plivačke sposobnosti | 19 |
| 2.1.6. Živčani sustav i osjetni organi | 20 |
| 2.1.7. Hranjenje i probava | 21 |
| 2.1.8. Organi za disanje | 22 |
| 2.1.8. Krvožilni sustav | 23 |
| 2.1.8. Endokrini organi | 23 |
| 2.1.8. Nefridiji | 23 |
| 2.1.8. Celom | 23 |
| 2.1.8. Spolni sustav i razvoj | 24 |
| 2.1.8. Ekologija | 25 |
| 3. Pigmenti u bodljikaša | 26 |
| 3.1. Spinokromi | 26 |
| 3.2. Karotenoidi | 28 |

| | |
|--|-----------|
| 2.1.1. Distribucija karotenoida u ježinaca | 28 |
| 2.1.2. Metabolizam karotenoida u ježinaca | 29 |
| 2.1.3. Utjecaj karotenoida na boju gonada u ježinaca | 29 |
| 2.1.4. Uloga karotenoida u ježinaca | 30 |
| 4. Pigmenti u glavonožaca | 33 |
| 4.1.Kromatofore | 33 |
| 4.2.Ostali elementi odgovorni za promjenu koloracije | 34 |
| 4.3.Funkcija | 35 |
| 4.3.1. Uloga karotenoida u ježinaca | 37 |
| 5. Literatura | 40 |

Sažetak:

Morski organizmi, osobito oni iz tropskih područja, često su briljantno obojeni, a pigmenti su rasprostranjeni jednako u sesilnih i vagilnih beskralježnjaka kao i kod pelagijskih morskih organizama. Ove spektakularne prirodne boje su uobičajene kod vrsta koje nastanjuju fotičku zonu, ali ne samo kod životinja izloženih jakom svjetlu, nego i u onih koji žive u tamnim područjima gdje su boje vidljive samo uz pomoć umjetnog osvjetljenja. Varijacije u boji su u korelaciji s vertikalnom distribucijom i zemljopisnom porijeklom, spolovima i sezonskim promjenama a prisutna je velika raznolikost u uzorku boja. Ove karakteristike rezultat su različitih interaktivnih procesa i služe različitim namjenama - čini se da se raspodjela i funkcija pigmenata razlikuje među beskralježnjacima. Osim što igraju važnu ulogu u zaštiti i signalizaciji, pigmenti morskih beskralježnjaka mogu biti uključeni u važne fiziološke procese. Iako među kemijskim strukturama dominiraju pigmenti dušičnih spojeva, determinirani su pripadnici svih glavnih strukturnih klasa prirodnih spojeva, kao i oni koji su jedinstveni samo za morski okoliš (Bandaranayake, 2006).

Karotenoidi, sintetizirani u algama, hrana su mnogim morskim beskralježnjacima i često se povezuju s metabolizmom masti i ulja kao i sa žutonarančastom obojenosti jajašaca. Najrašireniji su pigmenti u morskom okolišu a posebno su važni za bodljikaše. Različite i često žive boje bodljikaša proizvode se djelovanjem pigmentnih stanica kože pomoću promjenjive kombinacije pigmenata, kao što su tamni melanin, crveni karotenoidi i karotenoproteini koji mogu biti plavi, zeleni ili ljubičasti. Rezultat su velike raznolikosti organskih pigmenata s kinonima i karotenoidima (karotenoproteinima) kao najvažnijim skupinama. Glavonošci također pokazuju veliku raznolikost boja. Pored skrivanja u pukotinama i malim rupama u koje se zavlače ovi dobro pokretljivi mekušci mekanog tijela, oslanjaju se također na sofisticirana tkiva i organe - kromatofore, iridofore, leukofore i papile - kako bi se uklopili u okolinu i poremetili obrise tijela, čineći pritom njihovo uočavanje otežanim. Najveća zagonetka osobina glavonožaca je mogućnost oponašanja boja u okolini jer se vjeruje da glavonošci nisu u mogućnosti raspoznavati boje (Sereni, 1930). Pigmenti u glavonožaca se najčešće pronalaze u pigmentnim stanicama na koži poznate pod nazivima kromatofore. Samo kromatofore sudjeluju u bojanju tijela, ostali kožni elementi iridofore i leukofore, sudjeluju u promjeni boje elektronskim podražajima odnosno mišićnim kontrakcijama koje mijenjaju poziciju reflektirajućih bjelančevina.

Ključne riječi: bodljikaši, glavonošci, pigmenti, karotenoidi, spinokromi, kromatofore

Abstract:

Marine organisms, especially those from tropical areas, are often brilliantly colored, and pigments are widespread in sessile and vagile invertebrates as well as in pelagic marine organisms. These spectacular natural colors are common in species that inhabit the photic zone, but not only in animals exposed to strong light, but also in those that live in dark areas where color is visible only with artificial light. Color variations are in correlation with vertical distribution, geographic origin, gender and seasonal variations, and it comes in great variety of hues. These characteristics are a result of various interactive processes and serve different purposes – it appears that the distribution and function of pigments differs among marine invertebrates. In addition to playing an important role in protecting and signaling, pigments may be involved in important physiological processes. Although dominant chemical structures are nitrogenous, all classes of natural compounds are present, as well as those that are unique to the marine environment alone (Bandaranayake, 2006).

Carotenoids synthesized in algae, are food for many marine invertebrates and are often associated with fat and oil metabolism as well as with yellow – orange coloration of the eggs. These widespread pigments in the marine environment are especially important for echinoderms. Different and often live colors of echinoderms are produced by the action of pigmented skin cells using variable pigment combinations, such as dark melanin, red carotenoids and carotenoproteins that may be blue, green or purple. The result is a great variety of organic pigments with quinones and carotenoids (carotenoproteins) as the most important groups. Cephalopods also show a great variety of colors. In addition to hiding in the cracks and crevices, these soft bodied molluscs also rely on sophisticated tissues and organs – chromatophore, iridophore, leucophore and papile – to fit into the environment and disrupt contours of the body, thus making themselves difficult to be seen. Major mystery is their ability to imitate colors in the environment since, it is believed that cephalopods are color blind (Sereni, 1930). Pigments in cephalopods are most commonly found in pigmented skin cells known as chromatophores. Only chromatophores participate in coloration of the body, the other skin elements, iridophores and leucophores participate color disruption by electronic stimulation or muscle contractions that change position of reflecting proteins.

Key words: echinoderms, cephalopods, pigments, carotenoids, chromatophore

1. Uvod

Riječ pigment potječe od latinske riječi *pigmentum*, koja se odnosi na materijale za bojanje, obojanu tvar, i daje utisak o pojmu boje.

Boja je proizvod svjetla i vida. Pigmenti stvaraju nama vidljivu boju tako što upijaju samo određenu valnu duljinu, onu koju pigment nije apsorbirao, odnosno onu koju je reflektirao, vidimo kao boju. Pigmenti proizvode boje s kojima se susrećemo u svakom aspektu našeg života, prisutni su u svim živim organizmima, a biljke su glavni proizvođači. Prisutni su u lišću, voću, povrću i cvijeću; također su prisutni i u koži, očima i drugim životinjskim strukturama; te u algama, bakterijama i gljivama. Međutim, organski pigmenti imaju važne funkcije osim oku pružene ljepote; fotosinteza, a vjerojatno i život na planeti ne bi bio moguć bez klorofila, karotenoida, i drugih asosornih pigmenata, isto tako, prijenos kisika i ugljičnog dioksida bez hemoglobina, hemocijana, mioglobina i dr. bio bi onemogućen (Delgado-Vargas i sur., 2000.)

Gledajući s evolucijskog aspekta, prisutnost pigmenata osnažila je organizme sposobnostima da razviju nove i raznovrsne strategije preživljavanja, uključujući prikrivanje u okolišu, mimikriju, komunikaciju i aposematizam (upozoravajuća obojenja). Osim znanstvenog aspekta kao što je kemijska struktura ili biološka funkcija, pigmenti su od izrazitog ekonomskog značenja zbog njihove široke upotrebe i prisutni su u velikom broju industrija kao što su: prehrambena, farmaceutska, tekstilna i kozmetička industrija. Zapravo je prema zadnjim izvješćima o proizvodnji pigmenata razvijena multi-milijarderska industrija s ogromnim godišnjim rastom od 10-15%, te se po zadnjim spoznajama korištenje morskih pigmenata povećava (Pereira i sur., 2014).

Organski pigmenti danas sve više dobivaju na značaju kao jaki prirodni agensi i antioksidativni spojevi, a popularna su tema u nutricionizmu. Njihov potencijal se također istražuje u svrhu biomedicine i farmakologije. Karotenoidi se koriste za pigmentaciju u akvakulturi. Sintetski i prirodni astaksantin iz *Phaffia* kvasca i *Haematococcus* algi se naširoko koriste za pigmentaciju mišićnog tkiva lososa, pastrve, i orade. Lutein porijeklom iz nevena se koristi i kao žuta boja za mnoge vrste u marikulturi. Zeaksantin iz alge *Spirulina* se koristi kao pigment za zlatne ribice i ukrasnog šarana (Matsuno 2001).

Morski organizmi, osobito oni iz tropskih područja, često su briljantno obojeni, a pigmenti su rasprostranjeni jednako u sesilnih i vagilnih beskralježnjaka kao i kod pelagijskih morskih organizama. Ove spektakularne prirodne boje su uobičajene kod vrsta koje nastanjuju fotičku zonu, ali ne samo kod životinja izloženih jakom svjetlu, nego i u onih koji žive u tamnim područjima gdje su boje vidljive samo uz pomoć umjetnog osvjetljenja. Ovi organizmi također pokazuju varijacije u boji u korelaciji s vertikalnom distribucijom i zemljopisnom porijeklom, spolovima i sezonskim promjenama a prisutna je

velika raznolikost u uzorku boja. Ove karakteristike rezultat su različitih interaktivnih procesa i služe različitim namjenama - čini se da se raspodjela i funkcija pigmenata razlikuje među beskralježnjacima. Osim što igraju važnu ulogu u zaštiti i signalizaciji, pigmenti morskih beskralježnjaka mogu biti uključeni u važne fiziološke procese. Iako među kemijskim strukturama dominiraju pigmenti dušičnih spojeva, determinirani su pripadnici svih glavnih strukturnih klasa prirodnih spojeva, kao i oni koji su jedinstveni samo za morski okoliš (Bandaranayake, 2006).

Obojenost može nastati uslijed pigmenata povezanih s tvrdim dijelovima u životinjama ili iz samih tvrdih dijelova. Melanini mogu služiti u strukturnoj potpori. U takvim strukturama imaju zaštitnu ulogu od abrazije (Burt, 1979). Melanini se pojavljuju na mjestima ozljede ili tumora u mnogih viših kralježnjaka (Gordon, 1948). Ovi tamni pigmenti također su zajednički krajnji proizvodi kemijske inaktivacije hormona (Aorey, 1966). Korralji i mješćičnice često žive povezane s algama, npr. *Zooxanthellae*, koje žive u „mutualističkom“ odnosu s domaćinom (Muscatine, 1974 i Parry i Kott, 1988). Pojedine vrste asimiliraju pigmente netaknute iz hrane, ili su rezultat metabolizma hrane. Svijetlo žuti pigmenti nekih spužava asimiliraju se filtracijom finih čestica direktno iz vodenog stupca (Fox, 1976). Srebrni purini, nusproizvodi su metabolizma nukleinske kiseline, često se nalaze u ekskretornim stanicama mješćičnica (Webb, 1939). Karotenoidi, sintetizirani u algama, hrana su mnogim morskim beskralježnjacima i često se povezuju s metabolizmom masti i ulja kao i sa žutonarančastom obojenosti jajašaca. Najrašireniji su pigmenti u morskom okolišu a posebno su važni za bodljikaše. Životinje općenito ne sintetiziraju karotenoide *de novo*, nakupljaju ih direktno iz hrane ili ih djelomično mijenjaju metaboličkim reakcijama (Matsuno, 2001). Glavne metaboličke konverzije karotenoida u morskih beskralježnjaka su oksidacija i redukcija (Maoka, 2001).

Fox i Scheer (1941) potvrdili su da boju u zvjezdače, *Pisaster ochraceus* određuju dva karotenoidna pigmenta, što upućuje da potječu direktno iz hrane. Različite i često žive boje bodljikaša proizvode se djelovanjem pigmentnih stanica kože pomoću promjenjive kombinacije pigmenata, kao što su tamni melanin, crveni karotenoidi i karotenoproteini koji mogu biti plavi, zeleni ili ljubičasti. Pigmenti mogu biti osjetljivi na svjetlo i kao posljedica toga mnogi bodljikaši mijenjaju izgled u potpunosti kad padne noć. Reakcija se može brzo dogoditi - ježinac *Centrostephanus longispinus* mijenja izgled od crne do sivo-smeđe u samo pedeset minuta kada je izložen svjetlosti (Weber i sur. 1975). Danas su bodljikaši prepoznatljiviji po svojim često lijepim i svijetlim bojama koje obuhvaćaju gotovo sve zamislive nijanse. Te su boje rezultat velike raznolikosti organskih pigmenata s kinonima i karotenoidima (karotenoproteinima) kao najvažnijim skupinama. Pojedine pigmentne skupine i podgrupe pokazuju znatne razlike u njihovoj pojavi među glavnim razredima bodljikaša. Dok su karotenoproteini izolirani iz širokog spektra zvjezdača, naftokinoni su rasprostranjeni u ježinaca, a antrakinoni prevladavaju među stapčarima. Iako je specifična

funkcija većine pigmenata izoliranih iz bodljikaša još uvijek nepoznata, pretpostavlja se da igraju važnu ulogu u biološkoj obrani (Brasseur, i sur., 2017).

Preživljavanje nježnih i mekih glavonožaca bilo bi nezamislivo bez kamuflaže, odnosno adaptacijskih sposobnosti promjene boje i teksture kože. Pored skrivanja u pukotinama i malim rupama u koje se zavlače ovi dobro pokretljivi mekušci mekanog tijela, oslanjaju se također na sofisticirana tkiva i organe - kromatofore, iridofore, leukofore i papile - kako bi se uklopili u okolinu i poremetili obrise tijela, čineći pritom njihovo uočavanje otežanim. Premda mnogi glavonošci dijele ove osobine, u proteklom desetljeću, pozornost znanstvenika plijene obična hobotnica, *Octopus vulgaris*, majstor kamuflaže, *Thaumoctopus mimicus* i obična sipa, *Sepia officinalis* (Gilmor i sur., 2016). Najveća zagonetka osobina glavonožaca je mogućnost oponašanja boja u okolini jer se vjeruje da glavonošci nisu u mogućnosti raspoznavati boje (Sereni, 1930). Svakako je impresivno da oponašaju boju nevjerojatnom preciznošću unatoč tome što su slijepi za boje, a k tome još je nevjerojatnije da su sposobni oponašati boju i kad se oči uklone (Sereni, 1930), možda poznavanje boje pozadine nije potrebno za mimikriju. A možda mimikrija nije pravi pojam za ovaj fenomen. Dakle, postoji vjerojatnost da glavonošci mogu oponašati „poremećenost“ boja pozadine uz pomoć vizualnih znakova, a zatim modulirati koliko pigmenta prikazati na temelju razine detektirane svjetlosti. To bi zahtijevalo periferni foto-senzor. Mathger i sur. (2010) otkrili su molekule opsina u koži sipe, a strukturna razlika od opsina u očima je u jednoj amino kiselini, što znači da postoji mogućnost da glavonošci mogu detektirati ambijentalno svjetlo u okolini duž čitave svoje periferije, i prilagoditi boju kože i svjetla u skladu s tim.

U ovom radu, osim općih osobina bodljikaša i glavonožaca pojasniti će se i povezanost izabranih pigmenata s ove dvije skupine morskih beskralježnjaka. Uz definiciju i opis glavni cilj će se odnositi na obrazloženje funkcija i distribucija pigmenata kako u bodljikaša tako i u glavonožaca, a motiv izrade ovog rada jest potraga za širim saznanjima što su to pigmenti i zašto su tu.

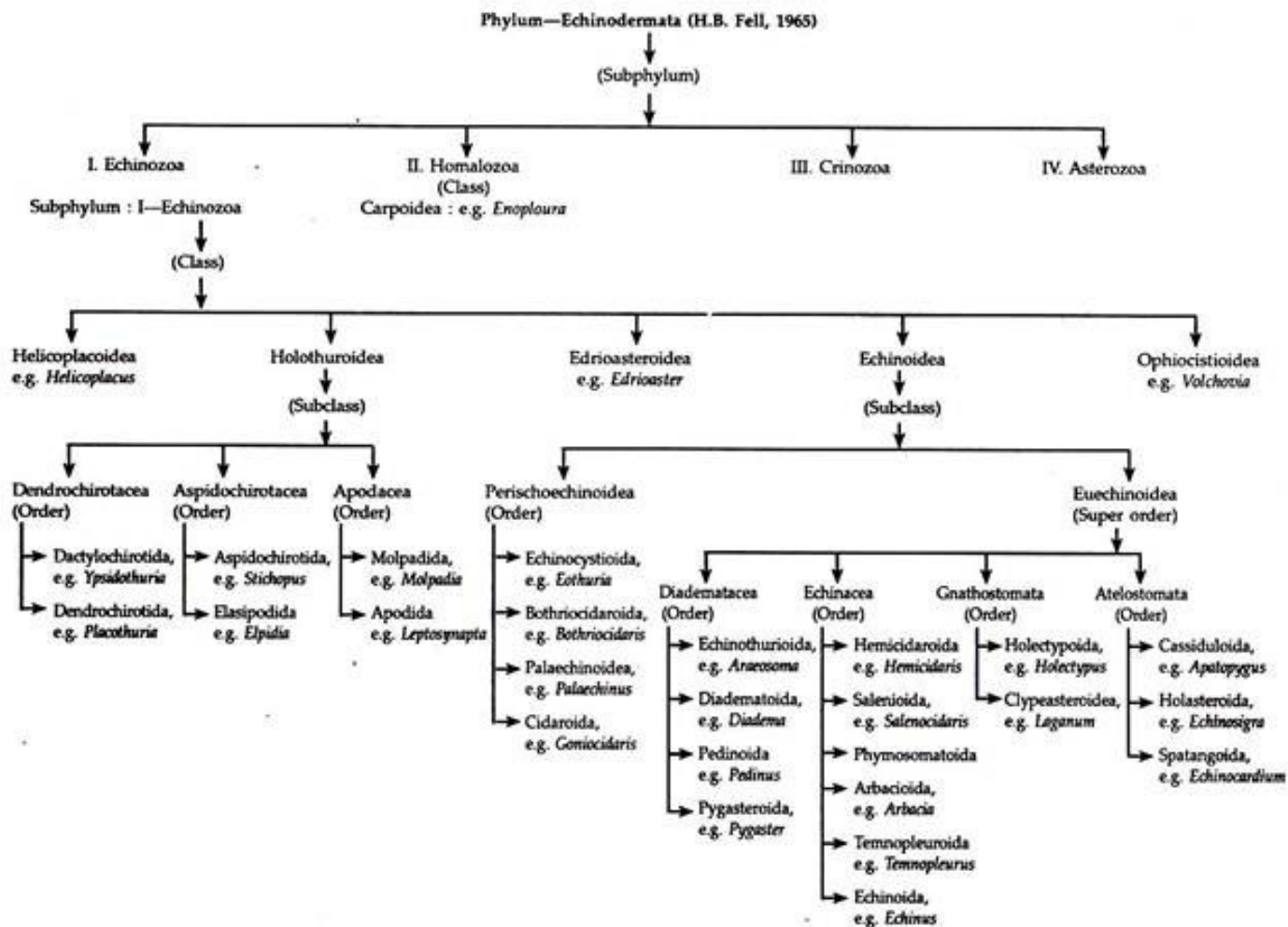


Slika 1. Obojenost u bodljikaša (Izvor: <https://escolakids.uol.com>)



Slika 2. Obojenost u glavonožaca (Izvor: <http://www.mdpi.com>)

2. Opće značajke bodljikaša i glavonožaca



Slika 3. Klasifikacija koljena Echinodermata

(Izvor: <http://www.biologydiscussion.com> Fell, H.B, 1965)

2.1 Biologija i ekologija bodljikaša

Bodljikaši su posebno dobro odijeljeni oblik životinjske organizacije. Svi su morske životinje koje su pričvršćene, pužu ili kopaju, te su različitih veličina i oblika, neki mogu biti dugački samo nekoliko milimetara dok postoje i oni veći od 1 m. Najobičniji bodljikaši su općepoznate zvjezdače, ježinci, trpovi, jer su svuda česti uz morske obale. Spominju se od prvih početaka zoologije. Već je Aristotel poznao različite ježince s grčkih obala, pa su i danas zadržali nazive po kojima ih navodi u svojim djelima, npr. *Echinus*, *Brissus*, *Spatangus* i dr. Ali tek su J.B Lamarck i G. Cuvier 1794. uveli poseban razred *Echinoderma*, bodljikaša koji su, kao i druge životinje zrakaste građe, žarnjake, uključili u koljeno *Radiana*, zrakaša. Zatim je R. Leukart polovicom 20. stoljeća izvijestio da su to enterocelne celomske životinje s pentaradijalnom simetrijom koja je nastala iz bilateralne simetrije i odredio ih kao oblik samostalne životinjske organizacije koji se može široko odijeliti od ostalih životinja (Matoničkin, Habdija i Primc-Habdija, 1999)

Premda se te životinje nazivaju bodljikašima neke nemaju bodlje, a radi prilagodba različitim načinima života. Iako su ih zbog zrakaste građe ubrajali među zrakaše, većinom nisu takvi. Sama zrakasto simetrična građa nije njihovo prvobitno svojstvo, nego su se postepeno izmijenili prilagođavanjem na sjedilački način života. Slobodne ličinke bodljikaša bilateralno su simetrične, te tek preobrazbom postaju zrakasto simetrične odrasle životinje. No, ni u njima nisu svi organi poslagani po toj simetriji. Prilagođavanjem posebnim načinima života mnogi odrasli bodljikaši postali su opet bilateralno simetrični (Matoničkin i sur., 1999).

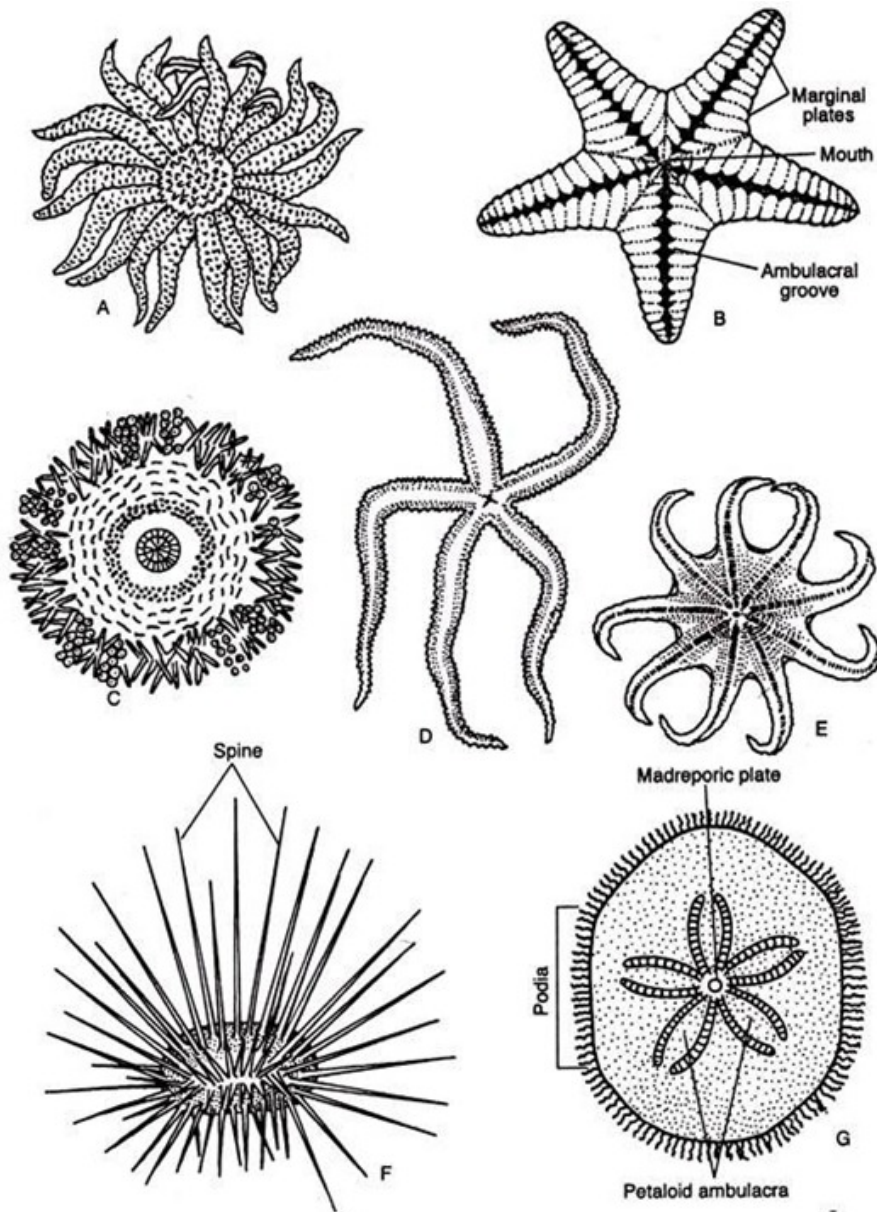


Fig. 21.27: Some important echinoderms. A. *Heliaster*. B. *Ctenodiscus*. C. *Arbacia*. D. *Zoroaster*. E. *Solaster*. F. *Diadema*. G. *Clypeaster*.

Slika 4. Rodovi unutar koljena Echinodermata (Izvor: <http://www.biologydiscussion.com>)

2.1.1. Tijelo

Na različito razvijenom tijelu bodljikaša razlikuje se usna, oralna, vršna, apikalna strana. S usne strane u sredini obično su usta, a s vršne strane kod mnogih je crijevni otvor redovito podalje od sredine, ali kod nekih je on i s usne strane, a ima i bodljikaša bez njega. Kod pričvršćenih stapčara vršna je strana okrenuta podlozi, a usna strana prema gore, što je prvobitan položaj bodljikaša koji su se najprije razvili kao sjedilačke životinje, a od njih su poslije nastali pokretni oblici. Kod njih je usna strana okrenuta dolje ili, ako zbog produžena tijela leže, usta su im okrenuta lateralno ili anteriorno (Matoničkin i sur., 1999).

Prema glavnoj osi njihova tijela, koja prolazi od središta usne strane do središta vršne strane, tijelo bodljikaša je razvijeno u zrakastoj simetriji. Ona je redovito peterozrakasta, te se oko glavne osi ponavlja u pet jednakih sporednih osi, pet zraka, antimera. Svaka je zraka bilateralno simetrična. Zrake, radiji kod nekih se bodljikaša više ili manje izbočuju na tijelu, npr. kod zvjezdača, stapčara i zmijača, pa su to dulji ili kraći izdanci ili kraci. Svi organi u tijelu bodljikaša koji su smješteni u smjeru zraka nazivaju se zrakasti to jest radijalni a oni smješteni između njih nazivaju se međuzrakasti odnosno interadijalni. Prema različitoj duljini usnovršne osi tijelo bodljikaša ima različit oblik. Kad je ona dulja od zrakastih osi, tijelo je duguljasto kao što je slučaj kod trpova, zato oni leže jednom stranom na dnu. Kad su sve osi približno jednake, tijelo je kuglasto, kao kod ježinaca. Ako su zrakaste osi mnogo dulje, tijelo je pločasto, kao kod zvjezdača. Od redovite petozrakaste simetrije kod bodljikaša moguće su i iznimke. Najčešći slučaj je četverozrakost, tetramerija i šesterozrakost, heksamerija. Stoga je češći slučaj zamijetiti utisnutu šestu zraku između pet redovitih zraka kod zmijača i zvjezdača, dok je kod ježinaca i trpova to rjeđa pojava (Matoničkin i sur., 1999).

Bodljikaši imaju dobro razvijen kožni skelet od spužvastih djelića vapnenca koji je uložen u mezodermalnoj usmini, kutisu. Svaka pločica sadrži kristal kalcita koji izlučuje živo mezenhimsko tkivo nazvano stroma. Kod trpova je skelet izgrađen od sitnih izbušenih pločica, kolutića ili sidrašca koja su raspršena u koži. Zvjezdače izgrađuju skelet od većih pločica i prečkica koje su međusobno pokretno povezane, dok su kod ježinaca to veće pločice koje nepomično spojene tvore čvrstu čahuru (Matoničkin i sur., 1999.).

Iznad mezodermalne usmine na koži nalazi se ektodermalni epiderm. On je često jako trepetljivak i u njemu ima žljezdanih i osjetnih stanica. Žlijezde su obično jednostanične, te najviše izlučuju sluz koja štiti površinu tijela. Kod malog broja bodljikaša pojedine žlijezde stvaraju luminaciju, odnosno proizvode svijetlost, npr. kod nekih zmijača, zvjezdača i ježinaca, ali svi oni svijetle na različite podražaje (Matoničkin i sur., 1999).

Na tom kožnom skeletu mnogi bodljikaši sadrže štipaljke i bodlje. Bodlje služe kao učinkovito sredstvo za obranu ovim mirnim i slabo pokretnim životinjama, te im također pomažu pri kretanju po morskom dnu. One se drže kožnog skeleta kuglastim zglobovima, na kojemu ih mišići pri njihovu dnu mogu pokretati na sve strane. Oblik bodlja je različit, a ovisi o njihovim prilagodabama. Unutrašnjost bodlji građena je od pravilnih spužvastih struktura koje u odnosu minimalnog utrošenog materijala postižu maksimalnu čvrstoću. Kao i čitav skelet, i one presvučene su epidermom, a samo se na vrhovima mekano tkivo otare, pa tu proviruju vapnenasti dijelovi. Bodlje su česte kod ježinaca, zvjezdača i zmijača, a uz to ježinci i zvjezdače također sadrže i štipaljke, pedicelarije, s dva ili tri kraka, koji su na vrhu duljeg ili kraćeg drška.

Kraci štivaljke učvršćeni su vapnenastim prutićem kojem je vrh često svinut i nazubljen, a dio drška često podupire vapneni štapić. Mišići pri dnu krakova primiću i odmiću njihove vrhove, čime se štivaljka otvara i zatvara. Također u nekim štivaljkama su i otrovne žlijezde. Najčešća uloga štivaljki je vezana za čišćenje bodlja i površine tijela od nečistoća to jest taloga koji se stalno nakuplja na tijelo bodljikaša, služe naravno pri hvatanju manjeg plijena i obranu od predatora. Privjesci kožnog skeleta kod ježinaca nazivaju se sferidiji ili kijačice, koji imaju kuglastu glavicu. Uloga im je trenutno slabo poznata iako postoje nagađanja da služe kao osjetilo ravnoteže (Matonićkin i sur., 1999).

2.1.2. Vodožilni (Ambulakralni sustav)

Kod bodljikaša je vrlo razvijen vodožilni ili ambulakralni sustav. To je splet velikog broja cjevčica koje su položene u radijusima ili zrakama njihova tijela. Ispunjene su tekućinom, uglavnom morskom vodom. Cjevčice su iznutra obložene trepetljivim epitelom koji pokreće njihov sadržaj. Vodožilni sustav bodljikaša počinje na površini tijela protocelnim mjehurićem koji je često pokriven pločicom. Mjehurić je smješten u jednoj međuzraci i njime je vodožilni sustav u vezi s morskom vodom. Pločica koja pokriva mjehurić ambulakralnog sustava ima velik broj rupica, stoga se još naziva i sitasta ili madrepora pločica. Od mjehurića vodožilnog sustava silazi prema jednaku kamena cjevčica, koja je tvrda zbog mnogo vapnenih tjelešaca uloženi u njenoj stjenci. Kamenu cijev slijedi crno obojeno spužvasto tijelo, poznato kao aksijalna žlijezda. U području žvakala kamena je cijev povezana s prstenastom cijevi iz koje izlazi 5 radijalnih cjevčica duž zraka. Na prstenastoj cijevi se nalazi 5 Polijevih mjehurića koji su međuzrakasto raspoređeni. Oni služe za spremanje tekućine u vodožilnom sustavu. Iz zrakastih cjevčica izlaze naizmjenični ili parni ogranci koji su različiti prema djelatnostima. Neki ogranci izbočuju samo površinsku kožu, pa služe za disanje, dok drugi ogranci imaju svrhu kao vodožilna pipala za primanje podražaja, te su prevučeni epitelom s mnogo osjetilnih stanica. Treći pak ogranci služe za kretanje kao prionjive ambulakralne nožice, podije. One se nižu u vodožilnim, ambulakralnim brazdama koje se protežu na površini tijela u zrakama iznad zrakastih cjevčica. Prionjive nožice su tanke zatvorene cjevčice koje na zatvorenom kraju sadrže malu pločastu prijanjaljku, a pri izlasku iz zrakaste cjevčice mišićasti mjehurić za skladištenje tekućine. Prilikom stezanja mjehurića, tekućina se potiskuje u donji dio nožice koja nabrekne i izboči se te pritisne prijanjaljku na podlogu. Ujednačenim radom stotinu nožica mogućnost dobre pokretljivosti imaju i veliki bodljikaši, a pravi primjer njihove snage očituje se kod većih zvjezdača koje su sposobne rastvoriti ljušturu kamenice. Dijelovi zraka iz kojih izlazi mnogo prionjivih nožica naziva se ambulakra, a dijelovi tijela između njih interambulakra. Osim mnogobrojnih mišića u vodožilnom sustavu, bodljikaši ih također imaju na površini tijela ali i ispod kože. Glatki mišići dominiraju, dok su poprečno-prugasti rijetki. Kod slabo pokretnih i mišići su slabo razvijeni. Ambulakralni sustav također ima svoju ulogu i pri ekskreciji (Matonićkin i sur., 1999).

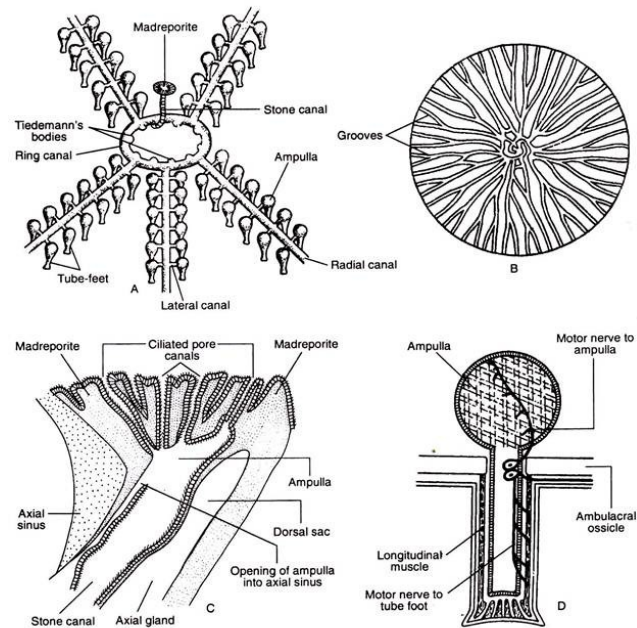


Fig. 21.7: A. Water vascular system in *Asterias*. Note that in *Asterias* the polian vesicles are absent. B. Enlarged view of the madreporite of *Asterias*. C. Diagrammatic view of the vertical section through the madreporite in *Asterias*. D. Diagrammatic sectional view of a tube-foot and its nerve supply in *Asterias*.

Slika 5. Prikaz građe vodožilnog sustava zvjezdače (Izvor: <http://www.biologydiscussion.com>)

2.1.3. Živčani sustav

Živčani sustav bodljikaša sastavljaju tri različita i odjeljena uređaja, te su sva tri neposredno ispod kože, djelomično još i u samom epitelu. Usni živčani sustav ima dva dijela: površinski i epineuralni. Sustav čini živčani prsten oko usta, od kojega izlaze zrakasti živci u pet zraka, a spuštene, hiponeuralni, usni živčani sustav je dublje u koži, odmah ispod površinskog i otprilike je jednako sastavljen. On je gotovo isključivo pokretački, pa ga ježinci s krutom, nepokretnom čahuricom nemaju. Treći je vršni, apikalni živčani sustav, koji je najjače razvijen kod stapčara jer upravlja pokretanjem njihovih velikih i gipkih krakova. Osjetila su kod bodljikaša slabo razvijena, ali su oni ipak osjetljivi na različite podražaje. Svi su osjetljivi na svjetlo, a osjetne stanice imaju najvjerojatnije, raspoređene po čitavoj koži (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.4. Probavilo

Probavilo bodljikaša je podulje crijevo koje uglavnom prolazi u smjeru glavne osi, ali kako je često dulje od tijela, smotano je nadesno. Obično je prohodno, samo zmijače nemaju crijevnog otvora, a kod zvjezdača ne služi za ispražnjivanje neprobavljenih ostataka, pa ga najčešće ni one nemaju. Oko usta bodljikaši imaju jako složeno žvakalo (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.5. Celom

Celom je kod svih odraslih bodljikaša u osnovi slično građen, samo s tom razlikom što je protocel kod stapčara i trpova više ili manje reduciran. Prvi par celomatskih vrećica, nije pentamerno razvijen, nego neparan aksijalni organ koji prolazi u obliku cijevi uspravno s glavnom osi tijela. Sastoji se od središnje aksijalne žlijezde (aksijalnog organa) koja nastaje bujanjem stijenke protocela, a možda u njegovoj izgradnji sudjeluje i mezenhim. Osim toga, njemu pripadaju lijeva i desna protocelna cijev koje su svojim celotelom priljubile čvrsto oko žlijezde. Aksijalna žlijezda povezuje oralni i aboralni prsten krvnih lakuna i krvne žile crijeva. Dugi lijevi protocel, kojemu je šupljina celotelom odvojena od krvnih lakuna aksijalne žlijezde, izlazi iz oralnog prstena metacela. On se proširuje blizu kože u protocelnu ampulu i često se otvara van kroz mnogobrojne trepetljikave cijevi. Stjenke tih cijevi obično su pojačane skleritima i završavaju u madrepornoj ploči. Desni protocel izgrađuje mali vršni mjehur koji je svojom šupljinom povezan s abolarnim prstenom metacela, ali nije povezan s lakunama žlijezde (Matoničkin i sur., 1999).

Druga lijeva celomska vrećica, mezocel (hidrocel= vodožilni ili ambulakralni sustav), smjestila se na oralnoj strani tijela. Njezin središnji dio obavlja prednje crijevo poput prstena. Taj mezocelni prsten povezan je pomoću tzv. kamene cijevi s mjehurićem protocela, a time i s vanjskim svijetom (Matoničkin i sur., 1999).

Iz prstena mezocela u svaki radijus izlazi druga radijalna cijev iz koje se odvajaju parne bočne cjevčice. Interradijalno iz mezocelnog prstena kod mnogih bodljikaša izlazi jedan ili više Polijevih mjehura, koji vjerojatno služe kao spremište za celomsku tekućinu kada se svi privjesci (lovke i nožice) uvuku. Treći par celomskih vrećica, metacel (somatocel) izgrađuje uglavnom vrlo prostranu tjelesnu šupljinu, kao i dva sustava cijevi, od kojih je jedan na usnoj a drugi na vršnoj strani tijela. Cijevi su obavijene celotelom pa se često označavaju i kao sinusi (Matoničkin i sur., 1999).

Svrha celomopora, koji su u većini slučajeva kod bodljikaša smješteni na madrepornoj ploči, još je nepoznat. Samo kod nekih jedinki je zapaženo da iz njih izlazi tekućina. Celomska tekućina pokreće se pomoću trepetljika celotela. Tim strujanjem raspršuju se po tijelu hranjive tvari preuzete iz crijeva, te kisik iz nožica ili škrge, jer krvotok povezan s organima za disanje postoji samo kod trpova. Celomska tekućina od hranjivih tvari sadrži bjelančevine i otopljene ugljikohidrate. U celomskoj tekućini postoji i velik broj amebocita koji nisu samo u glavnoj šupljini, nego i u cijevima ambulakralnog sustava. Kod trpova je opisano više od 8, a kod ježinaca 6 različitih oblika amebocita. Razlikuju se bojom i oblikom staničnog sadržaja i pseudopodijima (Matoničkin i sur., 1999).

Matoničkin (1999) navodi kako se dugo vremena smatralo da te stanice nastaju u aksijalnoj žlijezdi, u kojoj se nalaze vrlo često. Međutim, kada je kod ježinca, *Psamechinus miliaris* uklonjena aksijalna žlijezda i sva celomska tekućina, koja je nakon toga zamijenjena morskom vodom, dolazi do ubrzane izgradnje novih amebocita. Kasnijim istraživanjima dokazano je da glavni dio celomocita nastaje u vezivnom tkivu skeletnih pločica, što podsjeća na postanak krvnih stanica kralježnjaka u koštanoj srži.

Celomiti sudjeluju pri ekskreciji, a također imaju i funkciju zatvaranja rana. Amebociti se mogu slijepiti zajedno iznad ranjene površine, a da ne izgube svoju individualnost ili se sjedine pomoću plazmatskih nastavaka u pravu membranu. Posebni oblik zgrušavanja nastaje pošto se iznad aglutiniranih stanica razvije još jedna ekstracelularna vlaknata mreža (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.6. Krvožilni sustav

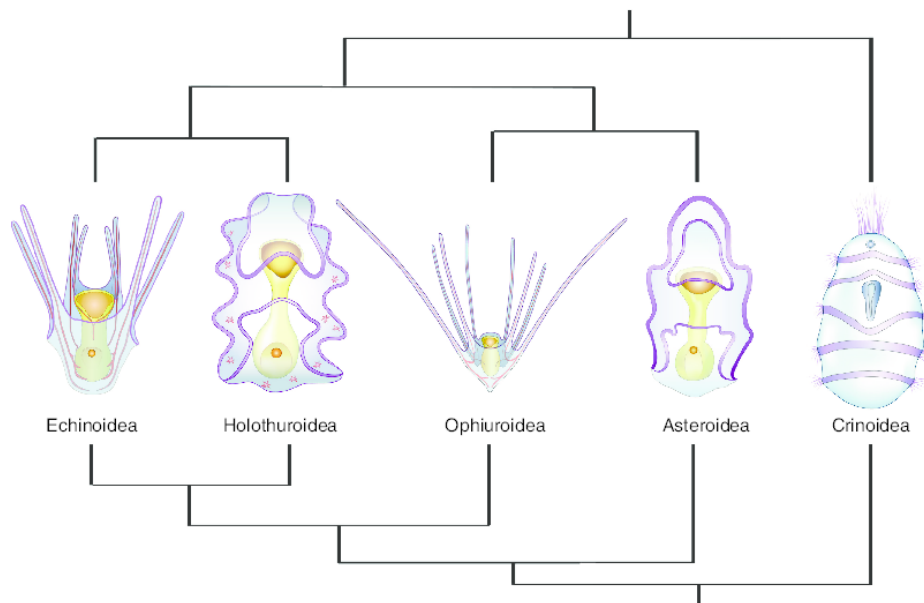
Krvožilni sustav bodljikaša je nepotpuno razvijen, pa i kad je posebno odijeljen, ipak ostane otvoren, npr. kod ježinaca, stapčara i trpova. Kao i živčani sustav i on prati uglavnom vodožilni sustav te je zbog toga i on zrakasto građen. Oko usta je obično prstenasta krvna žila od koje izlaze zrakaste žile, pa još dvije žile duž crijeva koje su međusobno povezane mnogobrojnim krvnim žilama, i razgranjenje u crijevu. Optjecanje krvi zbog mnogih složenih krvnih zatona je zamršeno. Šupljine krvotoka pripadaju kao i kod svih životinja blastocelu, i sastoje se samo od šupljina između organa. Nemaju dakle nikakav vlastiti epitel (endotel) i njihove su cijevi (lakune, odnosno sinusi) ograđene samo celotelom u kojem se može nalaziti vezivno tkivo i mišićna vlakna koja služe za pokretanje krvi u lakunama. Razlikuje se krvotok koji prati crijevo i u kojem se skupljaju hranjive tvari, od oralnog i aboralnog, tzv. raspoređivačkog sustava. Oralni sustav lakuna prostire se paralelno prema svim cijevima mezocela i metacela. Aboralni sustav lakuna prati spolne organe unutar šupljine aboralnih metacelnih cijevi i prelazi na stjenku gonada. Srce ne postoji (Matoničkin i sur., 1999).

Fiziologija krvotoka je gotovo neobrađena. Lakune koje su u vezi s aksijalnom žlijezdom, a prate prije svega živčani i spolni sustav, kao i mišiće nožica, prenose hranjive tvari. Kod trpova preuzimaju i prenošenje kisika koji dobivaju iz vodenih pluća. U trpova i zvjezdača lakune uz crijevo pulsiraju. Također postoji i ritmička kontrakcija mišićne osnovice vršnog mjehurića (interval 30 sekundi). Mjesta za difuziju kisika i ugljičnog dioksida su svi privjesci mezocela. Osim toga kod ježinaca postoji 10 pari "škruga" povezanih s oralnim metacelnim prstenom, a možda tu funkciju obavlja i nuscrijevo koje u dosta slučajeva postoji. Kod zvjezdača se nalaze mnogobrojne papule, kod zmijača burze, a kod trpova vodena pluća (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.7. Spolni sustav

Bodljikaši se gotovo uvijek rasploduju spolno. Obično su razdvojena spola, ali je spolno dvoličje jedva istaknuto. Tek se neke zvjezdače neznatno razlikuju po boji, a kod nekih ježinaca spolne kvržice mužjaka jače nego u ženki. Spolni uređaj bodljikaša je razmjerno jednostavan. Jajnici i sjemenici su slični, ali se već vanjštinom mogu raspoznati, jer su jajnici obično žućkasti ili crvenkasti dok su sjemenici bjelkasti. Obično je u svakoj međuzraki po jedno plodilo ili njihova skupina, no kod nekih ježinaca ima ih i manje, a kod trpova je samo jedno. Plodila su obično male vrećice, često i razgranjenje, i svaka se posebno otvara u međuzraci, kod nekih u blizini vršnog pola, kod drugih manje ili više odmaknuto, ili u blizini usta. Jajašca se obično oplođuju u vodi, a relativno mali broj bodljikaša su živorodni, pa se kod njih jaja oplođuju u tijelu ženke. Neke čak i njeguju svoje leglo, pa nose jajašca spremjena među bodljama ili u posebnim jamicama na površini tijela. Pojedine zvjezdače čine šupljinu za čuvanje jajašaca tako da svinu krakove prema dolje i preklope njima jajašca (Matoničkin i sur., 1999).

Razvitak bodljikaša prolazi većinom složenu preobrazbu. Njihova jajašca se nakon oplodnje gotovo uvijek brazdaju. Na blastuli izrastu trepetljike te ona ispliva iz jajnog ovoja i započne samostalan život. Gastrulacija se obavi uvraćanjem, invaginacijom. Produljenjem gastrule razvija se bilateralno simetrična ličinka dipleurula, koja je značajna za bodljikaše. Dipleurula je s unutarnje strane sedlasto udubljena, a rub te udubine je vrpčasto odebljan i optočen nizom trepetljika pomoću kojih ona pliva. Na dnu sedlaste udubine su usta, a blizu je i cijevni otvor (Matoničkin i sur., 1999).



Slika 6. Tipovi ličinka koljena Echinodermata (Izvor: Arnone i sur., 2015)

Kod starijih ličinaka trepetljikavi se obrub više ili manje nabere, proširi u mnogobrojne nastavke, štoviše izvuče u duge krakove koje podupiru i vapnenasti prutići. Još sličnije ishodišnoj ličinki dipleuruli ostanu ličinke trpova. Kod njih se trepetljikava vrpca izvuče samo u uskaste nastavke, pa je takva ličinka aurikularija. Ličinke zvjezdača su jako slične aurikulariji, a ono po čemu se razlikuju je to što sadrže posebno odijeljen nadusni režanj, pa se označuju kao bipinarija. Ličinke zmijača i ježinaca imaju dugačke nastavke optočene trepetljikavom vrpcom koje podupire poseban skelet što se razvije samo kod tih ličinaka kao dugački, često isprečkani prutići. Ličinke takvog tipa se nazivaju pluteus, odnosno kod zmijača ophiopluteus a kod ježinaca ehinopluteus. Dok ličinke bodljikaša plivaju morem, tijekom vrlo složene preobrazbe dio njihova tijela počne se preobražavati u tijelo odraslog bodljikaša, koje dobiva peterozračnu simetriju. Kod bodljikaša koji se brinu za leglo, pa se jajašca razvijaju na ženki ili pak u njoj, nema slobodnih ličinaka, te je preobrazba posve nestala (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.8. Regeneracija

Bodljikaši su veoma sposobni obnavljati svoje tijelo, jedino ježinci zbog svoje krute čahure obnavljaju samo bodlje i štipaljke. Najveće obnavljanje zabilježeno je kod trpova, koji kao reakciju na neke podražaje ili nepovoljne prilike izbace čitavu utrobu te je obnove za kratko vrijeme, od 9 dana do 4 tjedna. Kod mnogih trpova mogu se prednji ili stražnji dio tijela obnavljanjem upotpuniti do čitave životinje, pa se neki tako nespolno razmnožavaju. Zvjezdače, zmijače i stapčari dobro obnavljaju krakove koje su izgubili ili koje su odbacili samoosakaćivanjem, autonomijom. Također i oni se mogu ovim metodama nespolno razmnožavati. Tako se neke zvjezdače i zmijače prepolove kroz usnu ploču, te svaka obnovi dio usne ploče koji nedostaje, ali i krakove (Matoničkin i sur., 1999).

2.1.9. Ekologija

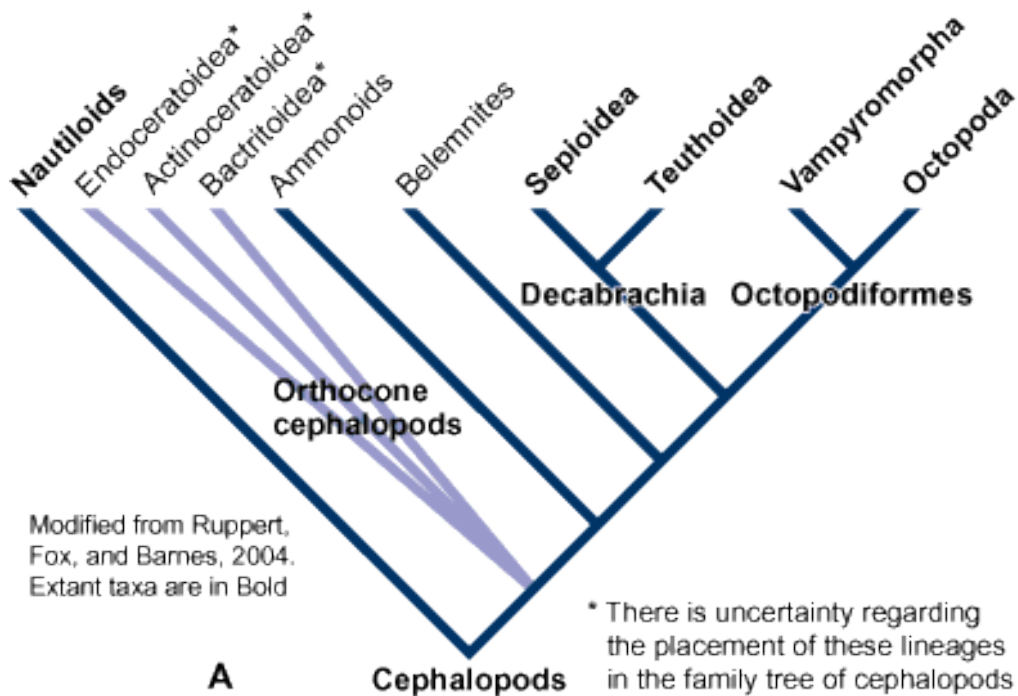
Bodljikaši su morske životinje koje žive od obalnih pličina do velikih dubina (i dublje od 7000 m). Uz malobrojne iznimke svi se drže dna. Stapčari su djelomično pričvršćeni za dno, a ostali su pokretni. Pričvršćeni stapčari zadržavaju se obično u mirnoj vodi morskih dubina. Pokretni bodljikaši borave na kamenitu ili pećinastu dnu, a neki na pjeskovitu ili muljevitu. Mnogi se stanovnici mekana dna u njega i zakopaju, naročito ježinci, pritom ima i ježinaca koji izvrtu rupe u tvrdom kamenu. Trpovi, ježinci, osobito zmijače, rado se zadržavaju na koraljima.

Bodljikaši se hrane različitom hranom. Stapčari svojim dugim kracima hvataju biljni i životinjski plankton. Trpovi se također djelomično hrane planktonom, a djelom gutaju mekani sediment i probavljaju hranu koja je u njemu sadržana. Zmijače preživljavaju djelomice od detritusa, a povremeno su i grabežljivice. Zvjezdače su također djelomice grabežljive, pa svladavaju i veće životinje, npr. puževe, školjkaše i ribe, a

povremeno se hrane i detritusom. Velike zvjezdače probavljaju hranu najviše izvanstanično, fermentima, a dijelove na koje ne djeluju fermenti, i fagocitozom (Matonićkin i sur., 1999).

Malobrojna su skupina životinja među kojima nema pravih nametnika. Ipak sami stradaju od velikog broja drugih nametničkih životinja koje su razvile posebne prilagodbe upravo prema bodljikašima, npr. mnoge praživotinje, oblići, veslonošci, vitičari pa i puž, *Entoconcha mirabilis*. Najviše se rasprostranjuju plivajućim ličinkama: njega legla je česta kod arktičkih, a još češća kod antarktičkih bodljikaša, gdje ima malo obalnog područja, pa bi plivajuće ličinke odlutale daleko na pučinu i otvoreno more te bi tada propale. Odrasli bodljikaši imaju malo neprijatelja. Jedu ih ribe, raci i puževi, a dio se i međusobno potamani, te veći jedu manje. Bodljikaši rastu poprilično lagano, a neke zvjezdače i trpovi mogu živjeti do 10 godina starosti (Matonićkin i sur., 1999)

2.2 Biologija i ekologija glavonožaca



Slika 7. Klasifikacija razreda Cephalopoda

Izvor: <http://www.ucmp.berkeley.edu>

Glavonošci su po strukturnoj složenosti i ponašanju ne samo najrazvijeniji beskolutičavci nego općenito pripadaju među najsloženije građene beskralježnjake. Svi su morski i diocenični, a uglavnom su grabežljivci. Neke vrste pojedinih skupina pokazuju složen oblik prirodnog ponašanja koji je sličan pticama, a u mogućnostima učenja i treniranja nadmašuju ih samo neki viši kralježnjaci (Matoničkin, Habdija i Primc-Habdija, 1998).

To je vrlo stara životinjska skupina koja je davno prošla vrhunac u svom razvoju. Od oko 730 današnjih vrsta samo je mali broj onih koje su živjele u ranijim geološkim dubinama. Do danas je opisano oko 10.000 fosilnih vrsta. Ime im je dao Cuvier 1796. godine zbog dugačkih krakova oko glave. Neke od njih poznao je već i Aristotel. Ljuštire nekih vrsta važne su u paleontologiji kao provodni fosili za ispitivanje relativne starosti slojeva. Današnje su vrste od ekonomskog značaja jer se mnoge koriste kao hrana. Variraju u veličinama. Postoje vrste koje mogu dostići veličinu od nekoliko centimetara (neke sipe), dok *Architeuthis* može narasti i do nevjerojatnih 18 metara, pa se danas među glavonošcima nalaze najveći živi beskralježnjaci (Matoničkin i sur., 1998).



Slika 8. *Architeuthis* (*Architeuthis dux*) (Izvor: <http://marinebio.org>)

2.2.1. Tijelo

Bilateralno simetrično tijelo glavonožaca podijeljeno je na glavu i trup. Glava je odijeljena od trupa uskim vratnim područjem koje je otvoreno na trbušnoj strani. Na tome se mjestu nalazi ulaz u plaštanu šupljinu. Plaštanu šupljinu ograđuje plašt koji je na leđnoj strani čvrsto spojen s tijelom, dok je na trbušnoj strani slobodan, stvarajući prostranu plaštanu šupljinu iz koje izlazi lijevak. Oči i kraci daju glavi poseban izgled. Oči su dostigle visok stupanj u razvoju. Nalaze se s obje strane glave i prilično su velike. U nekim specifičnostima slične su očima kralježnjaka. Kraci su ispred očiju i njihova uloga je višestruka. Upotrebljavaju se za hvatanje plijena, puzanje, a kod mužjaka nekih vrsta imaju ulogu kod razmnožavanja. Krakova ima 8 ili 10, te se prema tomu razlikuju Octobranchia i Decabranchia (osmokračnjaci i desetokračnjaci). Kod desetokračnjaka dva su kraka dulja i na kraju imaju proširenja s prijanjaljkama. Na ostalim kracima prijanjaljke su s unutrašnje strane. Broj i raspored se mijenja prema vrsti (Matoničkin i sur., 1998).

Iza glave je trup koji ima različit oblik s obzirom na način života pojedine vrste. Leđna strana je nešto zaobljena, a trbušna plosnata. Stražnji dio je kod plivača šiljast, a kod puzača zaobljen. Plaštana je šupljina kod vrsta koje plivaju okrenuta prema dnu, dok je strana na kojoj se nalazi ostatak ljuske okrenuta prema gore. To označavanje strane tijela olakšava orijentaciju, ali ni u kojem slučaju donja strana tijela nije homologna trbušnoj strani nekih drugih mekušaca (npr. mnogoljušturaša). Trbušnoj strani najčešće pripada područje tzv. zametne ploče, na kojoj su usta, kraci, lijevak, crijevni otvor, a možda i škrge. To se potvrđuje i time što krakove i lijevak inervira pedalna ganglija slično kao stopalo ostalih mekušaca. Dio iza crijevnog otvora je stražnja strana utrobne vrećice. To je zbog toga što je anteriorno-posteriorna os pomaknuta u dorzoventralni pravac, tako da je glava u istom pravcu s produljenom utrobom, a stopalo postaje izlazni lijevak plaštane šupljine (Matoničkin i sur., 1998).

Stopalo glavonožaca vrlo je izmijenjeno i njemu odgovaraju lijevak i kraci. Vrlo pokretljivi kraci oko usta ne mogu se homologizirati s kaptukulama koponožaca i usnim nastavcima školjkaša jer ih ne inervira cerebralni, nego pedalni ganglij. Osim toga nastaju na rubu zametne ploče koja predstavlja trbušnu stranu zametka. Oni se tek poslije potiskuju sa strane tijela prema glavi, stvarajući okousni prsten. Homologija lijevka i stopala dokazuje se položajem lijevka na trbušnoj strani trupa, a i embriološkim te paleontološkim podacima. Kod prastarog nautilusa i kod zametka svih glavonožaca stopalo je izgrađeno od 2 režnja koji se naknadno spajaju u cijev (Matoničkin i sur., 1998).

Unutar lijevka nalazi se kod indijske lađice, a i kod većine deseterokračnjaka, žljezdana ploča i poklopac. Žljezdana ploča koja se može usporediti sa stopalnom žljezdom drugih mekušaca, ima značajan oblik za pojedine rodove glavonožaca. Kod sipe se sastoji od 4 pojedina dijela, a kod hobotnice od vrpčaste

tvorevine koja se savija u obliku cik-cak crte. Poklopac lijevka, koji kod osmokračnjaka ne postoji, pričvršćen je s leđne strane (Matoničkin i sur., 1998).

Na svim kracima dvoškržnjaka nalaze se prijanjaljke koje su različita oblika, ali djeluju na isti način, tj. na osnovi vakuuma. Kod velikog mužjaka promjer im može biti 4 cm. U osmokračnjaka prijanjaljke imaju široku osnovu i širok prsten za stezanje. Jaka mišićavost omogućuje njegovo prijanjanje za podlogu stvaranjem vakuuma. Kod deseterokračnjaka osnovica prijanjaljke je izgrađena kao tanki držak, a prsten je ojačan rožnatom tvari, koja s unutarnje strane stvara zubiće usmjerene prema središtu. Ti zubići mogu nestati, osim jednog, koji se u tom slučaju jako produlji i dobiva oblik zakačke. Kako se plijen opire, mišići pojačaju svoj rad, što smanjuje prostor na prijanjaljki, a time se pojačava prijanjanje. Prijanjaljke sa zakačkom su osobito prikladne za hvatanje meduza, riba, rakova i školjkaša (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.2. Plašt

Plašt se kod zametka pojavljuje kao nabor na vrhu tijela koji poslije raste na jednu i drugu stranu. Na gornjoj strani plašt je prirašten uz trup. Na donjoj strani čini plaštanu šupljinu koja se može proširiti i suziti, što omogućuje ulaženje i istiskivanje vode, a to je vrlo važno za kretanje i disanje. Brzo istiskivanje vode kroz lijevak stezanjem prstenastih mišića plašta omogućuje kretanje u određenom pravcu. Kada jaki mišići plaštane stjenke suze rubove plašta, plaštani nabor se zatvori i istovremeno istisne vodu kroz cijev lijevka; stoga se životinja kreće unatrag. U plaštanoj šupljini i na škragama nema trepetljika, koje su vrlo važne u mnogim procesima kod ostalih mekušaca. Kod glavonožaca je nedostatak trepetljikavosti funkcionalno nadomješten snažnim mišićima koji potpomažu strujanju vode (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.3. Ljuska

Malo je glavonožaca kod kojih postoji čitava ljuska, kao kod indijske lađice. Tako *Spirula* ima malenu komorastu ljusku povijenu prema trbušnoj strani, a u njoj se nalazi samo vrh utrobne vreće životinje. Ljuska *Spirula*-e je najjednostavniji oblik ljuske među današnjim dvoškržnjacima, i može se usporediti sa septalno pregrađenim dijelom ljuske kod fosilne skupine belemnita, koji su živjeli od srednjeg perma do krede. Septalno pregrađeni dio ljuske odgovara ljusci *Spirula*-e i četveroškržnjaka, a naziva se fragmakon. Na leđnoj strani se fragmakon produžuje u tanki list, nazvan proostrakum. Proostrakum i fragmakon su veoma tanki i nježni. Iz tog razloga se rijetko sačuvaju među fosilima iako su izgrađeni od vapna. Dio koji se obično označuje kao "belemnit" donji je dio ljuske, tzv. rostrum, koji je masivan i ugrađen na vrh fragmakona (Matoničkin i sur., 1998).

Kod nekih glavonožaca ljuska je reducirana ili je uopće nema. Ako postoji (sipa), onda je izgrađena u obliku vapnene pločice smještene na leđnoj strani ispod kože (sipovina). Leđna strana takve ljuske

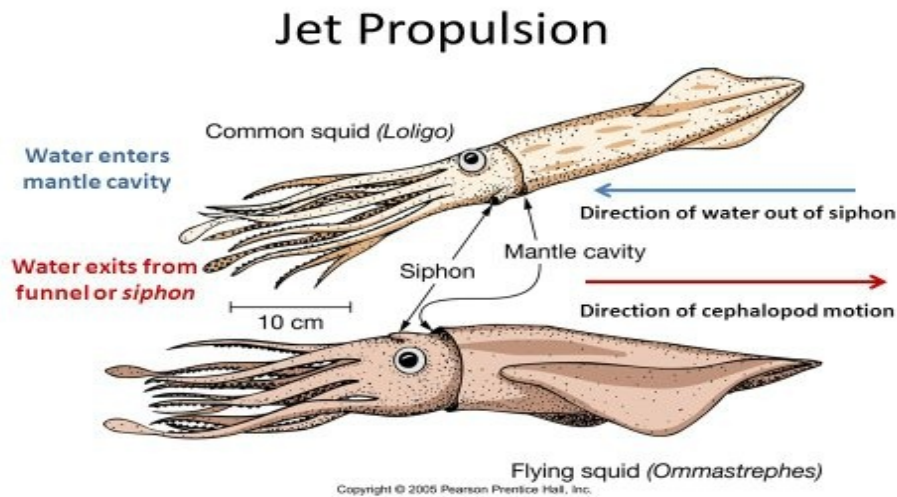
pokrivena je rožnatim listićem – proostrakumom, a zadnji dio stvara mali konus – fragmakon, koji završava rostrumom. Glavni dio ljušture sastavljen je od čvrstih vapnenačkih pločica, a prostor između pločica je spužvast. Oblik takve ljuske može se usporediti s kućicom mezozoičnih belemnita. Građa vrste *Belosepia* (fosilna vrsta slična današnjoj sipi) omogućuje nam da zaključimo kako rožnati proostrakum sipe odgovara leđnom proostrakumu belemnita, a mali rostrum sipe bio je zastupan kod belemnita s 10-12 cm dugim rostrumom. Od čunjaste ljuske (fragmakona), belemnita očuvan je samo stražnji kraj. Na čitavom ostalom dijelu fragmakona u sipe, nestao je njezin trbušni dio i sifo, a pregrade su se brzo zbližile. Međuprostori koji odgovaraju komoricama belemnita ispunili su se spužvastom vapnenastom tvari. Iz svega se može zaključiti da u svim bitnim dijelovima ljuska sipe odgovara izmijenjenoj kućici belemnita. Šupljine u ljusci su ispunjene plinom, uglavnom dušikom, s prosječnim tlakom 0,8 atmosfera. Kod drugih današnjih glavonožaca, npr. u lignje, od čitave ljuske očuvao se samo rožnati listić, proostrakum, a kod hobotnice i muzgavaca ljuska može biti reducirana na listić ili dva malena štapića. Pri tome, za razliku od ostalih mekušaca, uključujući i njihove paleozojske pretke, glavonošci nemaju ljusku u koju bi se mogli uvući (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.4. Mišići

Raspodijeljeni su na plašt, lijevak i krakove s prijanjaljkama, "peraje" i na područje koje čini vezu između glave i utrobne vreće. U plaštu je više slojeva prstenastih i uzdužnih mišića. Uzdužna su mišićna vlakna izvana i iznutra, a prstenasta su u debelom sloju između njih. Položaj ljuske na gornjoj strani sipe čine nepotrebnim izgradnju leđnih mišića, pa je stoga ljuska koja daje čvrst oslonac za bočne dijelove plašta presvučena samo tankom kožicom. Stjenka lijevka sastoji se od prstenastih i uzdužnih mišićnih vlakana a lijevak je povezan s trupom pomoću dva mišića koji su lijevo ili desno od stražnjeg crijeva. Kontrakcija tih mišića upravlja otvor lijevka prema dolje i unatrag. Njihovi antagonisti izlaze s donje strane glavene čahure prema gornjem zidu lijevka. "Peraje" sipe sastoje se od leđnog i trbušnog lista, a između njih su mišićna vlakna. Na leđnoj strani je široka mišićna pruga koja čini vezu s mišićima plašta (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.5. Plivačke sposobnosti

Glavonošci plivaju izbacivanjem vode u mlazovima kroz lijevak. Lignja usisava i izbacuje vodu iz plaštane šupljine izmjeničnim stezanjem i ispuživanjem antagonističkih prstenastih i uzdužnih mišića plašta. Kad se prstenasti mišići ispuže, a uzdužni stegnu, ovratnik se proširi i voda prodre u plaštanu šupljinu između plašta i glave. Stezanjem prstenastih mišića ovratnik se potisne do glave i voda iz plaštane šupljine može izaći samo kroz lijevak.



Slika 9. Mlazni pogon u lignje (Izvor: www.pathersonprenticehall.com)

Lijevak se može usmjeriti na različite načine, što omogućuje plivanje u mnogo pravaca. "Peraje" na plaštu slabo se pokreću kada životinja pliva polako ili se zadržava na mjestu. Međutim pri brzom plivanju "peraje" se snažno pokreću. One su ipak važnije kao stabilizatori nego organi za kretanje (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.6. Živčani sustav i osjetni organi

Zbog vrlo aktivnog života živčevlje je postiglo visok stupanj organizacije i veliku koncentraciju. U mozgu se mogu raspoznati cerebralni, pedalni, pleuralni i visceralni ganglij, koji su u tom sjedinjavanju izgubili svoju individualnost. Ta velika koncentracija postignuta je tako što su komisure i konektive izvanredno skraćene. Osjetni organi glavonožaca vrlo su složeni i djelotvorni. Statocisti su kod dvoškržnjaka zatvoreni u hrskavičavu čahuru u glavi, a inervira ih cerebralni ganglij. Kod indijske lađice su blizu pedalnog ganglija. Oni mogu odrediti položaj tijela, slično kao labirint unutarnjeg uha kralježnjaka. Osjetne stanice za dodir i druga mehanotaktilna osjetila smještene su u epidermu, a osobito su gusta na kracima i ostalim istaknutim dijelovima tijela. Organi mirisa su dva osfradija koji su kod indijske lađice pri osnovici škruga. U kutu očiju kod dvoškržnjaka postoje dvije olfaktorne jamice koje inervira cerebralni ganglij. Neki teutoidi imaju rinofores. Oči su, svakako, najupadljiviji osjetni organi. Često se uspoređuju s očima sisavaca i navode primjer konvergentne evolucije. U oku je leća, osobito složene strukture koja ima fokalnu duljinu približno dva i pol puta svoga radijusa iako je gotovo okrugla. Zbog toga vanjski dijelovi leće imaju niži refrakcijski indeks nego središnji, te su u tome slični ribama (Matoničkin i sur., 1998).

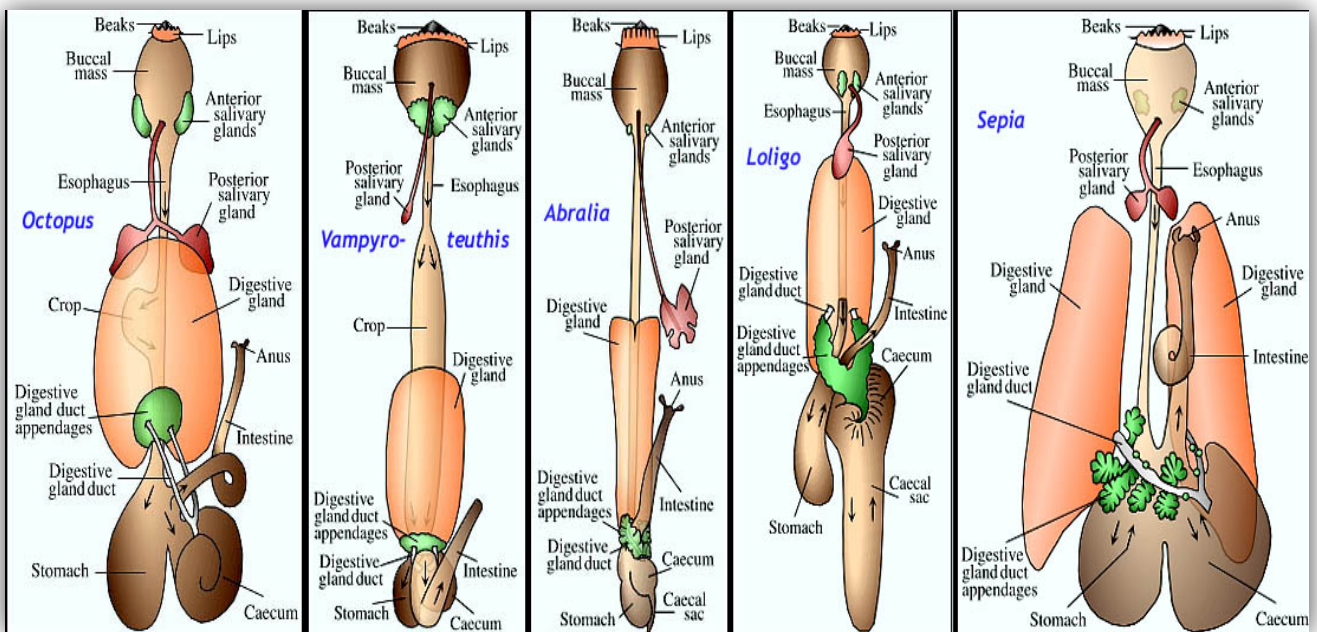
2.2.7. Hranjenje i probava

Svi glavonošci su aktivni makrofagni grabežljivci. Hrane se racima, školjkašima, puževima i ribama. Plijen hvataju kracima. Kod indijske lađice nema prijanjaljki za hvatanje plijena, nego malobrojne žlijezde koje izlučuju ljepljive tvari za prihvaćanje plijena. Ostali glavonošci imaju na kracima s unutarnje strane prijanjaljke koje se čvrsto pripiju za plijen. Kada kraci prinesu plijen ustima, snažno ga prihvate čeljusti, koje su ukrštene poput kljuna papige. U usnoj šupljini je i trenica. Tipična trenica ima 5 zubića u svakom poprečnom nizu. U usnu šupljinu otvaraju se dva para slinskih žlijezda. Prednji par izlučuje sluz u kojoj su neki probavni enzimi (dijastaza, pepsin). Stražnji par su otrovne žlijezde, te otrov djeluje veoma brzo. Raci ugibaju ubrzo poslije uboda, a poznati su i slučajevi da je ubod osmokračnjaka usmrtio i čovjeka (Matoničkin i sur., 1998).

Jednjak je mišićav i njegova se peristaltika koristi pri gutanju. On može biti jednostavna cijev, ali je kod indijske lađice i osmokračnjaka katkada proširen na distalnom kraju u volju. Jednjak je povezan sa želucem koji je s unutarnje strane naboran. Želudac se sastoji od tri dijela: kutikularizirane želučane vreće s jakim mišićima, dijela koji povezuje želučanu vreću i cekum, te sami cekum. U nekih glavonožaca cekum je jednostavna vreća dok je kod drugih spiralan. U gornji dio cekuma otvara se velika probavna žlijezda koja je kod pojedinih glavonožaca jako diferencirana. Sipa ima parne probavne žlijezde, koje su kod drugih glavonožaca spojene u jedan organ. Probavna žlijezda je podijeljena na dva nejednaka dijela: prednji (veći dio), nazvan jetra te stražnji (manji dio), gušterača. Jetra je uvijek smeđa, dok je gušterača bjelkasta. Također jetra je kompaktna, a gušterača mjehurasta. Često se oba organa zajednički nazivaju hepatopankreas. Međutim oni se ne mogu usporediti s jetrom i gušteračom u kralježnjaka (Matoničkin i sur., 1998).

Probava počinje u želucu, a potpuno završava u cekumu ili jetri. U cekumu se obavlja i znatan dio apsorpcije. Njegov spiralni dio pokriven trepetljikama odvaja veće čestice i vraća ih u želudac. Kad postoji volja, ona je samo spremište za hranu prije probave. Gotovo svi enzimi potrebni za probavu u želucu i cekumu nastaju u žlijezdi srednjeg crijeva. U jetri i u gušterači su dokazane proteaze, peptidaze i lipaze, ali se enzimi iz tih dvaju područja biokemijski razlikuju. Jetreno područje izlučuje samo onda kada je u želucu hrana, dok gušterača izlučuje neprestano, a enzimi se spremaju u cekumu. Obilježje probavila u glavonožaca je što se rektalna žlijezda pretvorila u žlijezdu s crnilom. Crnilo, poznato kao sepija, dugo se upotrebljavalo kao boja u slikarstvu. Boja u prvom redu sadrži melanin. Međutim, neki dubinski primjerci izlučuju svijetleće crnilo. Ono služi kao zaštita, jer ispuštanjem crnila životinja postaje nevidljiva za napadača. Za probavilo glavonožaca, u usporedbi s probavilom drugih mekušaca, značajno je da je trepetljikavost u probavilu smanjena i nadomještena mišićima. Jedino u cekumu postoje trepetljikavi listići

za razdvajanje hranjivih čestica. Također, svi stvaraju jake proteine koje mogu izlučiti i izvan tijela, te u nekim slučajevima probava počinje prije nego hrana uđe u tijelo. Probava je u velikom slučaju slična probavi viših karnivornih kralježnjaka (npr. sokola). Iskorištavanje hrane je brzo i veliko, pa je ispravno govoriti o glavonošcima kao o životinjama s višim stupnjem metabolizma, kakav je među beskralježnjacima prisutan još samo kod kukaca (Matoničkin i sur., 1998).



Slika 10. Usporedba građe probavnog sustava kod različitih vrsta glavonožaca (Izvor: <http://tolweb.org>)

2.2.8. Organi za disanje

Na leđnoj strani plaštane šupljine kod indijske lađice su dva para škrga (četveroškržnjaci), a kod svih ostalih postoji samo jedan par (dvoškržnjaci). Strujanje vode kroz plaštanu šupljinu kod ostalih mekušaca je posljedica rada trepetljika, dok je kod glavonožaca kretanje vode uzrokovano isključivo mišićima plašta. Škrge kod glavonožaca su modificirani ktenidiji. Oni se izvode iz arheogastropodnog tipa ktenidija, kakvi su i danas kod jednostavnijih članova drugih skupina mekušaca. Iako su rubovi listića na ktenidijama glavonožaca ojačani skeletnim elementima, središnja os još sadrži dovodnu i odvodnu krvnu žilu, a protjecanje krvi kroz plosnate škržne listiće još je uvijek u istom pravcu. Međutim, ovdje imamo još jednu pojavu koja ne postoji kod ostalih mekušaca. Naime, kod glavonožaca su crijevni, ekskrecijski i spolni otvor anatomski u drugačijem položaju nego kod ostalih mekušaca. Ipak su funkcionalno te strukture u istom odnosu prema ktenidijama i optjecanju u plaštu, to jest one su na izlaznoj strani škrga. Usprkos nedostatku sustava trepetljika, koji bi omogućavao povratno strujanje, postoji zbog rada mišića mogućnost

uzimanja kisika u mnogo većim količinama. Strujanje vode kroz plaštanu šupljinu uzrokovano radom mišića mnogo je uspješnije i brže, što je vrlo važno kod aktivnih glavonožaca (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.9. Krvožilni sustav

Glavonošci imaju razvijeniji i relativno složeniji optjecajni sustav nego ostali mekušci. Oni među mekušcima zauzimaju poseban položaj i zbog toga što imaju zatvoren optjecajni sustav s kapilarama između arterija i vena. Usprkos tome, optjecajni sustav je u osnovi sličan sustavu kod ostalih mekušaca. Svaka škrga ulazi u pretkomoru srca, pa tako indijska lađica s 4 ktenidije ima i 4 pretkomore, a druge vrste glavonožaca s dvije ktenidije imaju dvije pretkomore. Aorta koja vodi krv iz komore ubrzo odvaja jednu granu prema utrobi, dok se druga nastavlja prema glavi, gdje se razgranjuje prema različitim organima glave i krakova. Krv se vraća iz kapilara složenim venoznim sustavom. Utrobne vene vraćaju krv iz utrobe, plaštane iz plašta, a prednja vena cava iz glave. Sve one ulaze u dovodne škržne žile koje imaju škržna srca. Škržna srca tjeraju krv u škrge, odakle krv odlazi odvodnom škržnom venom u pretkomoru srca. Kolanjem krvi upravlja škržna žlijezda (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.10. Endokrini organi

Kod glavonožaca su dobro razvijeni epitelno-endokrini organi koji su na očnim drščima (optičke žlijezde). Te su žlijezde uključene u kontrolu razmnožavanja. Endokrine su također mezodermalne škržne žlijezde, koje imaju funkciju sličnu adrenalnim žlijezdama kralježnjaka. Očne su žlijezde u nezrele ženke hobotnice malene i blijede. Međutim, ako se jajnici povećavaju, one postaju deset puta veće i narančaste. Istraživanjima je ustanovljeno da hormoni iz očnih žlijezda kontroliraju razvoj jajnika. Oni uzrokuju skupljanje hranjivih tvari u oocite, a možda djeluju i na folikularne stanice oko oocita (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.11. Nefridiji

Najveći dio glavonožaca ima tipične nefridije s nefridioporama koje se otvaraju u plaštanoj šupljini. U osrčju se otvaraju renoperikardijalni otvori koji su ostatci nefrostoma. Perikardijalne žlijezde mogu u osrčju skupljati nešto dušičnih ostataka, ali se ipak nefridiji s dušičnim ostacima ponajviše opskrbljuju putem krvotoka. Nefridiji su povezani i sa slezenom, jer i ona sudjeluje u ekskreciji (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.12. Celom

Celomska je šupljina podijeljena na trbušni prednji dio (perikardijalni prostor), u kojem se nalazi srce, te na perivisceralni dio, koji je ograničen na utrobu. On je u nekih lignji proširen daleko naprijed iznad

perikardijalne šupljine. Povećanje celoma djelomično je posljedica redukcije hemocelnih lakuna, jer se optjecaj glavonožaca većinom događa u proširenim arterijama, venama i kapilarama (Matoničkin i sur., 1998).

2.2.13. Spolni sustav i razvoj

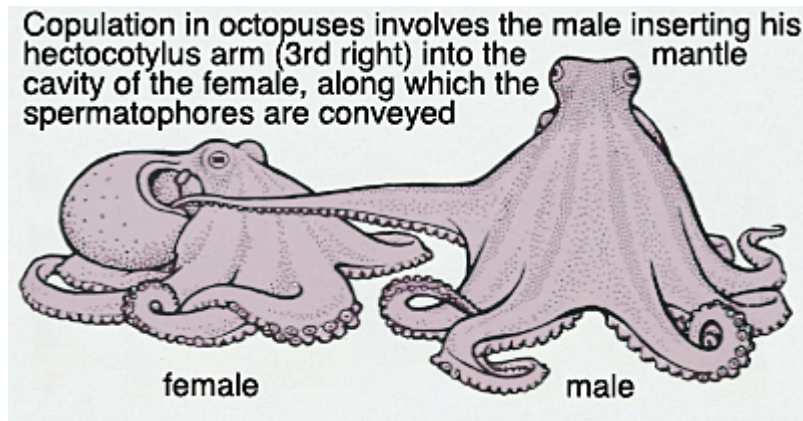
Glavonošci su jednospolci. Spolno dvoličje je kod njih vrlo izraženo jer su mužjaci često manji, a imaju i hektokotilizirani krak kao pomoćni organ pri kopulaciji. Uvijek postoji samo jedna gonada koja je na stijenci celoma u stražnjem dijelu tijela. Zrele spolne stanice padaju u celom. odakle ulaze u celomodakte, koji su preuzeli ulogu gonodukta. Iz njih spolne stanice dolaze u plaštanu šupljinu. Ženke osmokračnjaka i mnogi teutoidi imaju parne jajovode koji se nalaze s jedne i druge strane tijela i prolaze prema stražnjem dijelu plaštane šupljine. Indijska lađica ima slabo razvijen lijevi jajovod, dok je desni normalan. U drugih glavonožaca desni je jajovod malen, a lijevi funkcionalan. S jajovodom je povezano nekoliko žlijezda. Jajovodna žlijezda izlučuje bjelanjak i ovoj oko jajeta. Na mjestu gdje jajovod prelazi u plaštanu šupljinu mogu biti nidamentalne žlijezde. One izlučuju želatinozne tvari oko jajeta, a u nekim slučajevima i tvari koje se u dodiru s vodom stvrdnu pa služe za pričvršćivanje jaja na predmete (Matoničkin i sur., 1998).

Neparni svinuti sjemenovod obično ima žljezdasto proširenje (sjemeni mjehurić), a i žlijezdu prostatu koja zatvara spermije u spermatoforni ovoj. Spermatofori, koji su često dugački do 1 cm, spremaju se u proširenom stražnjem dijelu izvodne cijevi, tzv. spermatofornoj vrećici (Matoničkin i sur., 1998).

Kopulacija se obavlja pomoću krakova mužjaka. Mužjaci glavonožaca, kada su spolno zreli, imaju najčešće jedan hektokotilizirani krak, ili im je jedan par krakova promijenjen za tu svrhu (dvoškržnjaci). Male izmjene u položaju, obliku i veličini prijanjaljki mogu se zapaziti na hektokotilusu kod desetokračnjaka. Tako su kod lignji npr. diferencirane samo prijanjaljke, dok kod sipe srednji dio kraka nema nikakve prijanjaljke, nego se može izgraditi uzdužni žlijeb. Najveće promjene se mogu zapaziti na hektokotiliziranom kraku roda jedrilca i osmokračnjaka (Matoničkin i sur., 1998).

Najveći dio glavonožaca ima jaja bogata hranjivim tvarima. Najčešće su promjer jaja veličine do 9 mm. Hranjive tvari nastaju iz folikularnih stanica. Zbog tako građenih jaja brazdanje je ograničeno na mali dio animalnog pola jajeta (diskoidalno brazdanje) i stvara diskoidalnu blastulu. Nema znakova spiralnog brazdanja, koje je zastupljeno kod ostalih mekušaca. Kod razvoja glavonožaca, na prednjem rubu zametne ploče javlja se usni otvor, a blizu stražnjeg ruba crijevni. S obje strane nastaju pupovi krakova. Između bočnog ruba i položaja crijevnog otvora nastaje par nabora, koji su polovice budućeg lijevka. Slobodni rubovi kasnije srastu u jednu cijev. Kao što je slučaj kod ostalih prostomija, i ovdje zametna ploča predstavlja trbušnu stranu te kasnije i glavu, koja u početku ima jaka parna ektodermalna zadebljanja

(cerebralni i očni ganglij i par očnih jamica). Kod kasnijeg razvoja tijelo se produži te pupovi krakova dolaze u položaj ispred usta. Mezoderm nastaje iz stražnjeg dijela zametne ploče i stvara dvije zametne stanične pruge. Usna šupljina, radula, i s njima povezani dijelovi nastaju iz stomodeuma, a stražnji dio rektuma iz proktodeuma. Živčani sustav nastaje iz ektoderma, te kasniji razvoj ide vrlo brzo (Matoničkin i sur., 1998).



Slika 11. Kopulacija u hobotnice (Izvor: <https://kyletatt.scienceblog.com>)

2.2.14. Ekologija

Glavonošci uglavnom žive do godinu dana, ali su poznati i primjerci trogodišnjih lignji i višegodišnjih osmokračnjaka. Sigurno je da i golemi glavonošci imaju više godina. Glavonošci žive u moru gdje nastanjuju dubine i do čak 5000 metara. Svi su grabežljivci, osim roda *Chiroteuthis*, koje love plankton. Prehrana im se najčešće zasniva na racima, ribama, puževima i dr., dok se stanovnici dna hrane uglavnom rakovima i školjkašima. Školjkaše otvaraju pomoću prijanjaljka na krakovima, a u rakove uštrcaju probavnu tekućinu koja ih rastapa te ih isiše. Mnogi imaju svjetleće organe (Matoničkin i sur., 1998.). Godišnje se u Jadranu ulovi više od 600 tona glavonožaca, a među njima najviše hobotnica, muzgavaca, lignja i sipa.

Pigmenti u bodljikaša

Organski pigmenti biokromi nalaze se kod svih bodljikaša. Ehinokromi (uključuju spinokrome) sadrže purpurne, crvene i zelene naftokinone koji su poznati samo kod ježinaca i nekih homopternih kukaca. Tamne melanine imaju sve zmijske, ježinci i trpovi. Karotenoidi su prisutni u koži kod svih bodljikaša. Crvene su ili narančaste boje, ali kad se spoje s bjelančevinom, postaju zeleni, plavi ili purpurni (Matoničkin i sur., 1999).

3.1 Spinokromi

Spinokromi su crveni ili purpurni pigmenti prirodno zastupljeni u svim dijelovima tijela morskih ježinaca, te je poznata i njihova farmakološka uloga.

Iako je definicija sekundarnih metabolita slabo definirana, smatraju se prirodnim spojevima, produktima metabolizma koji nisu izravno uključeni u rast i razmnožavanje živih organizama. Umjesto toga, poznato je da povećavaju stopu preživljavanja kod organizama koji ih posjeduju (Demain, A.L i Fang, 2000). Sekundarni metaboliti imaju više različitih uloga: služe kao obrambene molekule u borbi protiv parazita ili predatora, kao posrednici između simbiotskih organizama (Caulier, i sur., 2013) te kao spolni hormonski glasnici i transportni agensi (Demain i sur., 2000; Wardlaw, 1984)

Među brojnim morskim beskralježnjacima, bodljikaši sadrže mnoge veoma zanimljive spojeve kao što su PoliHidroksiNaftokinoni (PHNQ) koji su uključeni u pigmentaciju ježinaca (Kornprobst, 2005). Poznati još kao spinokromi ili ehinokromi, ove molekule su prisutne u svakom organu ježinaca (Brasseur i sur; 2017). Otprilike trideset različitih molekularnih struktura je već identificirano u literaturi i uglavnom su to derivati polihidroksi-1,4-naftokinona nadomješteni s etilnim, acetilnim, metoksi i amino skupinama (Kornprobst, 2005; Thomson i sur; 1991; Mischenko i sur. 2005; Zhou i sur; 2011).

Iako su obojene molekule te sudjeluju u pigmentaciji, njihova kemijska struktura upućuje i na druge bioaktivne uloge. Te funkcije, iako slabo poznate, predmet su nekolicine studija. Pojedine utvrđuju da spinokrome sudjeluju u obrambenim mehanizmima ježinaca, kao npr. sprječavanje nastajanja biofilma zbog njihovih fungicidnih i antibakterijskih aktivnosti (Stekhova i sur., 1988; Haug i sur., 2002 i Shankarlal i sur., 2011). Neka pak istraživanja pripisuju protuupalna svojstva upravo spinokromima.

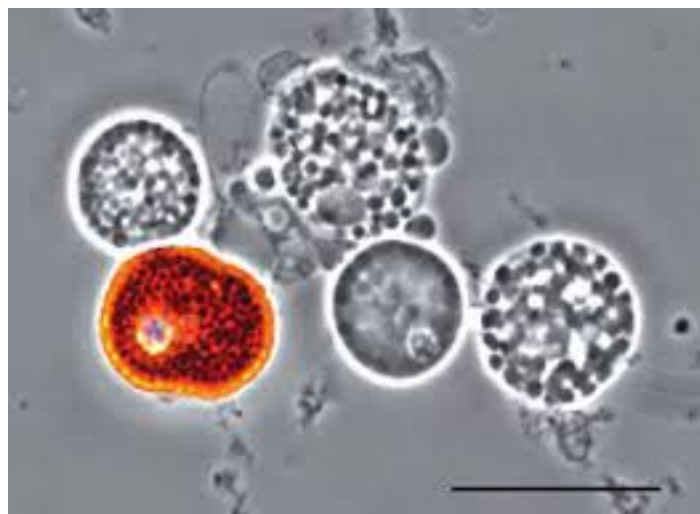
Spinokromi su također prisutni u gametama i embrijima, a ova prisutnost može biti povezana s UV zaštitom radi štetnog zračenja na molekule DNK i RNK, te je zbog toga očita važnost spinokroma u embriogenezi (Shapiro, 1946; Tanaka, 1981).

Bioaktivni učinci ovih pigmenata također su istraživani u medicinske svrhe, npr. antioksidativni učinci su istraživani kako bi se uklonile reaktivne vrste kisika, a povezane s procesom starenja te raznih bolesti kao što su: tumori, dijabetes, degenerativne bolesti i arterioskleroza (Floyd, 1999; Pham-huy, 2008; Uttara, 2009). Istaknuto je i to da spinokromi iz morskih ježinaca smanjuju koncentraciju glukoze te pospješuju sintezu fosfolipida u jetri. Poznato je da je ehinokrom A, komercijalno dostupan kao Histokrom u Rusiji, terapija za liječenje bolesti vida i za suzbijanje srčanog udara (Kovaleva i sur., 1999; Lebedev i sur., 2005).

Svaki spinokrom posjeduje specifičan antibakterijski spektar koji povećava zaštitu ježinaca od bakterijskih i parazitskih infekcija. Istraživanjima je dokazano da su komercijalno dostupni antibiotici učinkovitiji u borbi protiv sojeva bakterija zastupljenih u ljudi, isto tako se pokazalo da su spinokromi učinkovitiji u borbi protiv morskih bakterija te su iz tog razloga potencijalni kandidati za zamjenu klasičnih antibiotika u akvakulturi (Akinbowale i sur., 2006; Kathleen i sur., 2016).

Učestale studije istražuju antioksidacijske molekule koje pružaju zaštitu od nastanka ROS-a (reaktivnih kisikovih spojeva) te sukladno tome sprječavaju i oštećenja samih stanica (Pham-huy i sur., 2008; Uttara i sur., 2009). Poznato je da su spinokromi antioksidativni agensi u ježinaca, te su isti više koncentrirani kod ježinaca koji nemaju izraženo ponašanje "skrivanja" tj. naseljavanja pukotina i zaštićenih područja (Brasseur i sur., 2017).

Konačno, na osnovu ovih podataka možemo doći do zaključka da spinokromi pokazuju zanimljive bioaktivnosti, kao što su: antibakterijsko, antioksidativno i protuupalno djelovanje afirmirajući njihovu biološku ulogu u mehanizmima obrane, kao i sudjelovanje u radu imunološkog sustava (Brasseur i sur., 2017).

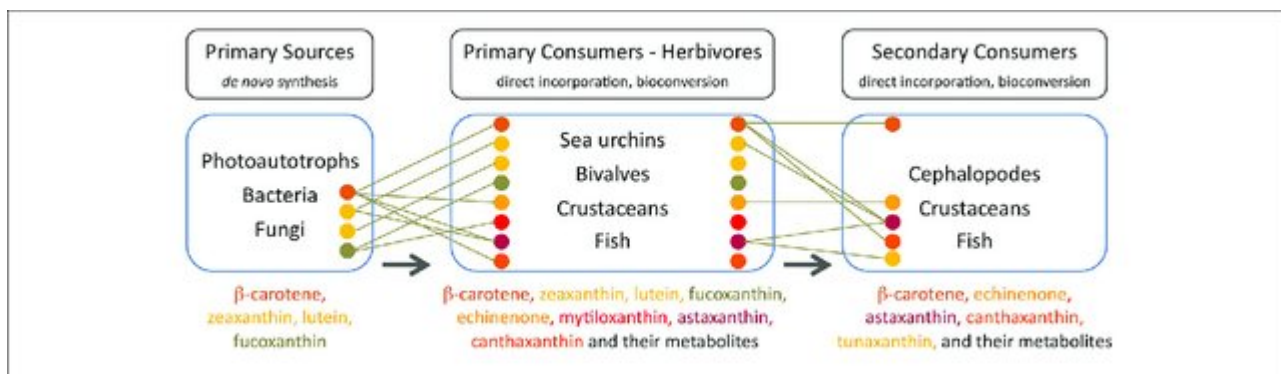


Slika 12. Mikroskopski prikaz ehinokrom A (Izvor: Coates i sur., 2018)

3.2 Karotenoidi

Karotenoidi su široko rasprostranjeni, prirodni pigmenti, obično crvene, narančaste ili žute boje (Goodwin 1980, 1984; Matsuno i Hirao 1989). Oni se pojavljuju ne samo kao slobodni oblici nego i kao esteri, glikozidi, sulfati i karotenoproteini. Karotenoidi sastavljeni od osam izoprenoidnih jedinica u molekuli nazivaju se karoteni, npr. β -karoten. Oksidirani derivati nazivaju se ksantofili, npr. α -ehinenon, astaksantin, zeaksantin i fukoksantin. Do danas je poznato oko 700 različitih karotenoida (Britton, 2004).

Neke od glavnih uloga karotenoida u organizmu su aktivnost provitamina A, fotoprotekcija, zaustavljanje radikala, pigmentacija te imunološka modulacija (Bendich, 1994; Krinsky, 1994; Matsuno 1991). Koncentracije karotenoida povremeno su visoke u reproduktivnim organima gljiva, algi i životinja, što nam govori o važnoj ulozi i u reprodukciji (Goodwin, 1984).



Slika 13. Važni karotenoidi na trofičkim razinama hranidbenog lanca u moru (izvor: Carvalho i Caramujo, 2017).

3.2.1. Distribucija karotenoida u ježinaca

Najveća razina pigmentacije kod ježinaca nalazi se u gonadama. β -karoten-4 je prvi izoliran iz gonada vrste, *Paracentrotus lividus* (Lederer, 1935.) i nazvan je ehinenon (Goodwin i Taha, 1950.). β -ehinenon zajedno s α -ehinenonom (Fox i Hopkins, 1966.) su izolirani kao glavni karotenoidi u gonadama mnogih vrsta ježinaca. Međutim β -karoten je dominantan u gonadama primitivnih ježinaca, *Prionocidaris baculosa*, *Phyllachantus dubius* i *Eucidaris metularia* (red Cidaroida). U *Asthenosoma jimnai* i *Araeosoma owstoni* (red Echinothurioida), dominantni su β -karoten, β -ehinenon i kantaksantin, a kod vrste *Peronelle Japonica* (red Clypeasteroida) astaksantin je najviše zastupljen (Matsuno i Tsushima, 2001).

Tablica 1. Koncentracija karotenoida u gonadama kod različitih vrsta ježinaca (Izvor: J.M. Lawrence, 2007)

Table 1 Carotenoids in the gonads (ovaries and testes) of sea urchins.

| Species | Carotenoid concentration (% of the total carotenoid) | | | | | | Reference |
|--|--|------|------|------|------|--------|-----------|
| | Car. | Ech. | Can. | Ast. | L+Z | Others | |
| Cidaroida | | | | | | | |
| <i>Prionocidaris baculosa</i> | 56.7 | 32.2 | + | – | – | 11.1 | 1 |
| <i>Phyllacanthus dubius</i> | 60.4 | 21.5 | – | – | – | 18.1 | 1 |
| <i>Eucidaris metularia</i> | 76.4 | 18.2 | – | – | – | 5.4 | 1 |
| Echinothurioida | | | | | | | |
| <i>Asthenosoma ijimai</i> | 20.0 | 35.5 | 10.1 | 4.6 | – | 29.8 | 1 |
| <i>Araeosoma oswtoni</i> | 19.6 | 39.3 | 5.8 | 12.0 | – | 23.3 | 1 |
| Diadematoidea | | | | | | | |
| <i>Diadema savigny</i> | 40.5 | 46.0 | 1.2 | – | 5.5 | 6.8 | 1 |
| Clypeasteroidea | | | | | | | |
| <i>Clypeaster japonicus</i> | 5.0 | 77.0 | 11.8 | + | 1.2 | 5.0 | 1 |
| <i>Scaphechinus mirabilis</i> | 5.0 | 85.0 | + | + | 2.4 | 7.6 | 1 |
| <i>Astriclypeus manni</i> | 16.9 | 70.2 | 1.1 | – | 4.0 | 7.8 | 1 |
| <i>Peronella japonica</i> | 1.0 | 10.0 | 2.2 | 65.7 | – | 21.1 | 1 |
| Spatangoida | | | | | | | |
| <i>Brissonia agassizi</i> | 4.5 | 80.0 | + | + | 0.7 | 14.8 | 1 |
| Arbacioida | | | | | | | |
| <i>Glyptocidaris crenularis</i> | 22.4 | 56.5 | 1.5 | – | – | 19.6 | 1 |
| Echinoida | | | | | | | |
| <i>Paracentrotus lividus*</i> | 4.5 | 65.0 | – | – | 3.4 | 27.1 | 2 |
| <i>Echinostrephus aciculatus*</i> | 13.0 | 70.3 | 2.0 | – | 3.7 | 11.0 | 1 |
| <i>Anthocidaris crassispina*</i> | 16.0 | 66.1 | 2.7 | – | 6.0 | 9.2 | 1 |
| <i>Echinometra mathaei*</i> | 7.2 | 73.8 | – | – | 6.5 | 12.5 | 1 |
| <i>Helicoidaris erythrogramma*</i> | | | | | | | |
| Ovaries | 1.3 | 93.4 | 0.7 | – | – | 4.6 | 1 |
| Testes | 4.0 | 91.8 | 0.6 | – | – | 3.6 | 1 |
| <i>H. tuberculata*</i> | | | | | | | |
| Ovaries | 11.1 | 70.6 | 0.7 | – | 6.0 | 11.6 | 1 |
| Testes | 19.1 | 65.5 | 1.5 | – | 3.1 | 10.8 | 1 |
| <i>Ternstroemia torenumaticus*</i> | 9.5 | 72.4 | 2.3 | 1.1 | 2.3 | 12.4 | 1 |
| <i>Mespilia globulus*</i> | 31.2 | 39.9 | 14.4 | 0.2 | 4.7 | 9.6 | 1 |
| <i>Pseudocentrotus depressus*</i> | 5.1 | 79.6 | 1.2 | – | 0.6 | 13.5 | 1 |
| <i>Tripneustes gratilla*</i> | 21.8 | 66.0 | + | – | 1.9 | 10.3 | 1 |
| <i>Lytechinus variegatus*</i> | | | | | | | |
| Ovaries | 13.2 | 74.7 | – | – | 2.2 | 9.9 | 3 |
| Testes | 20.9 | 65.3 | – | – | 3.9 | 9.9 | 3 |
| Eggs | 5.8 | 83.5 | – | – | 3.2 | 7.5 | 3 |
| <i>Hemicentrotus pulcherrimus*</i> | 9.9 | 45.6 | 2.2 | – | 17.0 | 25.3 | 1 |
| <i>Strongylocentrotus intermedius*</i> | 12.1 | 70.3 | 1.6 | – | 1.6 | 14.4 | 1 |
| <i>S. nudus*</i> | 33.3 | 57.0 | + | – | 1.0 | 8.7 | 1 |

Većina istraživanja koja opisuju karotenoide u gonadama ježinaca ne rade razlike između testisa i ovarija kao ni gametogenih stadija razvoja. Koncentracije karotenoida u jajnicima vrste, *Helicoidaris erythrogramma* i *H. tuberculatus* su mnogo veće od onih u testisima iako su profili slični (Matsuno and Tsushima 2001). U međuvremenu, kod vrste, *Strongylocentrotus franciscanus* i *Lytechinus variegatus*, koncentracije karotenoida i profili testisa i jajnika se međusobno ne razlikuju (Lawrence i sur., 2004).

Griffiths i Perrot (1976), međutim izvještavaju o preferencijalnom taloženju β -ehinenona u jajima a ne u jajniku. β -ehinenona čini približno 90% dok β -karotena 8% karotenoida jajnih stanica vrste, *S. droebachiensis*. Slično povećano skladištenje β -ehinenona na štetu β -karotena nastaje dozrijevanjem jajnih stanica, vrste *Tripneustes gratilla* (Shina i sur., 1978). Pretpostavka je da se karotenoidi prenose s drugim hranjivim tvarima potrebnim za razvoj jajnih stanica. β -karoten, fukoksantin, fukoksantanol i fukoksantanol ester su uobičajeni i glavni karotenoidi kod većina ježinaca uz iznimku vrste, *A. ijimai* (Matsuno i Tsushima 2001). U vrste, *A. ijimai* β -ehinenon, α -ehinenon, astaksantin i aloksantin su glavni karotenoidi zajedno s derivatima astaksantina. Metabolički produkti fukoksantina putem prirodne prehrane (smeđe alge

i dijatomeje) biljojednih vrsta ježinaca nisu pronađeni kod karnivorne vrste, *A. ijimai*. Karotenoidni uzorci u probavilu su u direktnoj korelaciji s koncentracijom istih u hrani. Kako je već opisano, glavni pigmenti čahure i bodlja su naftokinoni (Fox i Hopkins, 1966). Suprotno očekivanjima, astaksantin je zabilježen kao glavni pigment u čahuri vrste, *P. japonica* (Kawaguti i Yamasu 1954).

Karotenoidi se pojavljuju skupa s naftokinonima u čahuri i bodljama kod svih ispitanih vrsta ježinaca.

Većinu ehinenona u gonadama (ovarijima i testisima) čine Z izomeri. Vernishin i Lukyanova (1993), međutim, navode da je samo E ehinenon primijećen u embrijima vrste, *S. intermedius*. Stoga mnogo toga upućuje na to da Z izomeri imaju specifičnu ulogu kod ježinaca, a vjerojatno je povezana s reprodukcijom (Lawrence, 2007).

3.2.2. Metabolizam karotenoida u ježinaca

Generalno, životinje nemaju sposobnost sintetizirati karotenoide, te oni koji se pronalaze u tijelu životinja se akumuliraju direktno iz hrane ili su djelomično modificirani metaboličkim reakcijama. β -ehinenon može biti izveden iz dijetalnog β -karotena preko β -isokriptoksantina koji se nalazi u gonadama ježinaca, na temelju špekulacija iz rezultata karotenoidne analize (Griffits i Perott, 1976). Prisutnost ovog oksidativnog metaboličkog puta dokazana je pokusima hranjenja vrste, *P. depressus* (Tsushima i sur., 1993).

3.2.3. Utjecaj karotenoida na boju gonada u ježinaca

Postoji znatan interes za umjetnu hranidbu u ježinaca u svrhu postizanja bogatije boje gonada za komercijalne svrhe. Hranjenje mikroalgama, *Phaeodactylum tricornutum* poboljšava boju gonada vrste, *Psammechinus miliaris* u usporedbi s makroalgom, *Laminaria saccharina* (McLaughlin i Kelly, 2001).

Kod vrste, *S. droebachiensis*, mikroalga, *Dunaliella salina*, sadrži E i 9-Z- β -karoten te je stoga učinkovitija u pružanju dobre obojenosti za razliku od sintetičkih β -karotena (Robinson i sur., 2002). Nije poznato zašto je prirodni β -karoten učinkovitiji od sintetičkog E- β -karotena, te je li boja gonada povezana s biološkom raspoloživosti, bioapsorpcijom ili biokonverzijom dodanih pigmenta u probavilu i gonadama. Ksantofili koji se koriste u hranidbi kao što su kapsantin, zeaksantin, lutein, astaksantin i fukoksantin su manje učinkoviti u postizanju odgovarajuće boje gonada od hrane obogaćene β -karotenom (Tsushima i sur., 1993; Kawakami i sur., 1998; Plank i Lawrence, 2002 i Robinson i sur., 2004).

Suprotno tome, β -ehinenon je učinkovitiji u postizanju odgovarajuće boje kod vrste, *P. depressus* (Tsushima i sur., 1997). Lawrence (2007) zaključuje da su β -karoten i β -ehinenon potrebni za akumulaciju karotenoida u gonadama te da su ksantofili manje učinkoviti.



Slika 14. Narančasta obojenost gonada ježinca (Izvor: Suckling i sur., 2011)

3.2.4. Uloga karotenoida u ježinaca

Karotenoidi su važni u prehrani životinja, imaju ulogu kao što je aktivacija provitamina A (Matsuno, 1991), imunološke modulacije (Bendich, 1994), kao antioksidansi te imaju ulogu zaštite od fotoosjetljivih oštećenja (Krinsky, 1994). Karotenoidi su važni u proizvodnji i razvoju jaja te u biološkim funkcijama ježinaca (Lawrence, 2007).

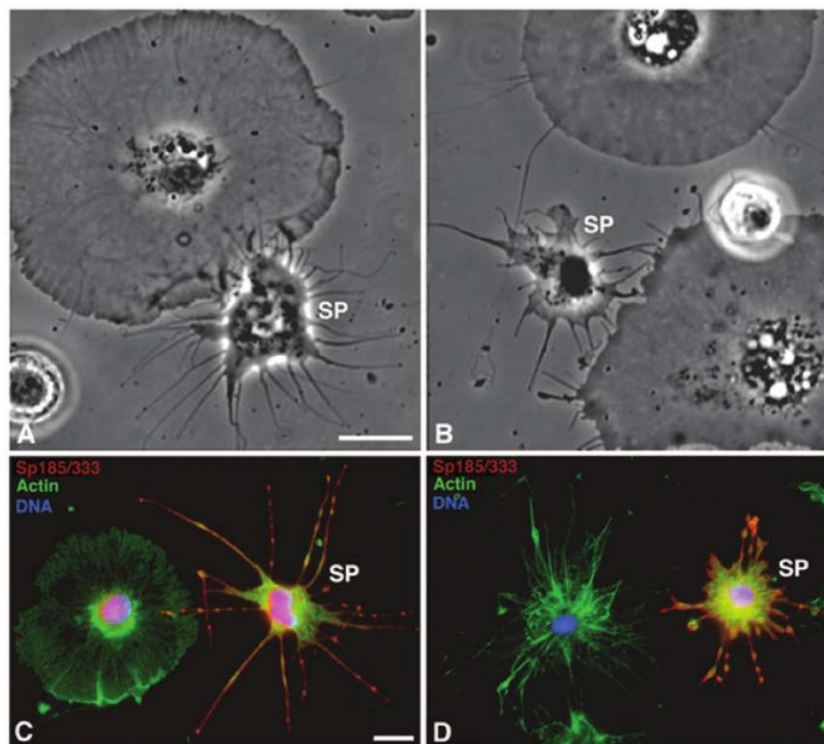
Utjecaj prehrane β -karotena, β -ehinenona i astaksantina na rast i kompetenciju ranih razvojnih stadija vrste, *P. depressus* bila je predmet istraživanja kao i usporedba uloga vitamina A i E (Tsushima i sur., 1997). Ustanovljeno je da se koncentracija karotenoida povećava u jedinka na hranidbenom režimu s β -ehinenonom u usporedbi s β -karotenom. β -ehinenon i β -karoten pokazali su značajne učinke na preživljavanje ličinki. Hranidba uz dodatak vitamina E nije imala značajan utjecaj na preživljavanje ličinki. Hrana bogata β -ehinenonom se pokazala najbolja za razvoj jajnih stanica i preživljavanje ličinki. Vitamin A i astaksantin nisu imali utjecaja ni na jajne stanice ni na preživljavanje ličinki. U slučaju vrste, *S. droebachiensis*, de Jong-Westman (1995.) navodi da β -karoten povećava rast gonada, njegov sadržaj u jajašcima i brzinu razvoja ličinki. Brojna istraživanja upućuju na to da karotenoidi, posebice β -karoten i β -ehinenon imaju značajan utjecaj na proizvodnju i razvoj jajnih stanica (Lawrence, 2007).

Također je zabilježeno da ksantofili utječu na fekunditet i kvalitetu jaja kod vrste, *P. depressus* (Kawakami i sur., 1998). Fukoksantin se ne akumulira u gonadama, ali ima pozitivan učinak na koncentraciju karotenoida u jajnim stanicama. Nadalje, vrlo je zanimljivo da je brojnost jajnih stanica veća u jedinka na hranidbenom režimu s fukoksantinom β -karotenom. Ksantofili (zeaksantin i lutein) u prehrani

odraslih jedinki pojačavaju kvalitetu jaja i proizvodnju mlađi kod vrste, *L. variegatus* u usporedbi s hranidbom β -karotenom (George i sur., 2001). Ksantofili kao što su: fukoksantin, lutein i zeaksantin ne utječu na boju gonada, ali potiču proizvodnju velikog broja potomaka i omogućavaju visoku stopu preživljavanja, što je opet od velikog značaja za akvakulturu (Lawrence, 2007)

U istraživanju bioloških obrambenih reakcija kod vrste, *P. depressus*, Kawakami i sur. (1998) su ispitali učinke β -karotena, β -ehinenona, astaksantina, fukoksantina, vitamina A i vitamina E na fagocitne aktivnosti. Otkrili su da karotenoidi, osobito β -karoten i β -ehinenon, olakšavaju fagocitozu, te također i fukoksantin utječe na fagocitne aktivnosti (Kawakami i sur., 1998). Fagocitne stanice *S. nudus*, proizvode reaktivne kisikove spojeve kada fagocitne stanice progutaju strano tijelo (Ito i sur., 1992). Ovi rezultati pokazuju da karotenoidi kao što su β -karoten, β -ehinenon i fukoksantin, imaju važnu ulogu u biološkoj obrani ježinaca zaustavljanjem reaktivnih kisikovih spojeva, kao i utjecaj na povećavanje broja fagocitnih stanica (Lawrence, 2007).

Lamare i Hoffman (2004) navode da karotenoidi mogu djelovati i kao fotoprotektanti u istraživanim vrstama roda, *Strongylocentrotus* modulirajući štetne učinke ultraljubičastog zračenja na biološke funkcije, također nagovještavaju da štite jaja bodljikaša od negativnih svjetlosnih učinaka, ublažavanjem učinaka reaktivnih kisikovih spojeva.



Slika 15. Fagocitne stanice u ježinaca (Izvor: Matranga i sur., 2012)

3. Pigmenti u glavonožaca

Pigmenti u glavonožaca se najčešće pronalaze u pigmentnim stanicama na koži poznate pod nazivima kromatofore. Samo kromatofore sudjeluju u bojanju tijela, ostali kožni elementi iridofore i leukofore, sudjeluju u promjeni boje elektronskim podražajima odnosno mišićnim kontrakcijama koje mijenjaju poziciju reflektirajućih bjelanjčevina. Također crnilo glavonožaca je najbogatije pigmentom melaninom.

4.1. Kromatofore

Koža se sastoji od epiderma i mezodermalne hipoderme. Epiderma je izgrađena od jednoslojnog epitela u kojem su mnogobrojne žljezdane stanice. U višeslojnoj hipodermi, na dijelu bliže površini, smještene su posebne pigmentne stanice. Dijele se na dvije vrste: kromatofore i iridocite (iridofore). U promjeni boje tijela sudjeluju samo kromatofori. Kromatofori su zapravo male plosnate stanice s jezgrom koje sadrže pigment. Omeđene su elastičnom membranom. Iz ekvatora kromatofora izlaze radijalna kontraktilna vlakanca, zapravo glatke mišićne stanice, svaka s jezgrom pri osnovici, koje su pričvršćene za elastičnu membranu (Matoničkin i sur., 1998).

Svaki kromatofor ima jedan pigment: žuti, crveni, smeđi, plavi, crveni, grimiznosmeđi ili crvenosmeđi. Pojedine vrste imaju različitu kombinaciju boja. Boja pigmenta potječe od omohroma koji pripadaju fenoksazonima. Kad se mišići stegnu, pigment se rasprši po stanici i tako je oboji, a kad se ispruže, pigment se skuplja u sredini i obojenost se gubi. Kromatofori su pod kontrolom bojilnih središta u mozgu, od kojih idu živčana vlakna neposredno do mišića kromatofora. Za jednu kontrakciju uzrokovanu izravnim električnim podražajem treba 0,14-0,5 sekundi kod lignje, a oko 1 sekunde kod sipe. Ponavljanje podražaja u kratkim razmacima dovodi do reakcije stapanja, što se javlja kao tetanička pojava (Matoničkin i sur., 1998).

Relativno brzo mijenjanje boje glavonožaca uzrokovano je time što se pigment kromatofora raspršuje pod kontrolom živčevlja, dok su bojilne stanice kod ostalih beskralježnjaka pod kontrolom hormona. Neke tvari u krvi također utječu na kromatofore. Tiramini djeluje slično adrenalinu, uzrokujući raspršenje, a time i tamniju boju. Betain djeluje slično acetilholinu tj. podražuje inhibitorna središta, što dovodi do ispružanja mišića, a time i do skupljanja pigmenta u sredini i svjetlije obojenosti. Hormoni dodani krvi ne djeluju specifično na vrstu (Matoničkin i sur., 1998). Transfuzija krvi između tamnih i svijetlih vrsta uzrokuje izmjenu boje. Kromatofori omogućuju izmjenu boje prema okolišu. Za vrijeme plivanja životinja je s ventralne strane svjetlija nego s dorzalne strane. Oštećenje vidnih živaca smanjuje, ali ne prekida izmjenu kromatofora i prilagođavanje okolišu. Ako se prijanjaljke na kracima odstrane, životinja postaje svjetlija.

Na tijelu crveno obojene lignje pojavi se žuto ili ljubičasto obojena pjega ako se životinja lagano ubode. Sivo-smeđa hobotnica postaje tamno obojena i crvena kada opazi neprijatelja ili ako primi udarac. Nakon toga može se dogoditi da boje privremeno nestane, te koža postane jasno bijela i pokrivena ljubičastim prstenima promjera oko 2 cm, iz kojih se uzdižu bradavice. Sipa ima crne, žute i narančaste kromatofore, kao i iridocite, koji svijetle intenzivno zeleno kad stoje iznad crnih kromatofora. Sipa iznad žutog dna postaje žuta do narančasta, a iznad zelenog ili plavog dna zelena (Matoničkin i sur., 1998).

Tablica 2. Veličina i gustoća kromatofora (Izvor: Messenger, 2001)

Table 1. *Size and density of chromatophores*

| Species | <i>Loligo plei</i> | <i>Alloteuthis subulata</i> | <i>Lolliguncula brevis</i> | <i>Sepia officinalis</i> | <i>Octopus vulgaris</i> |
|------------------------------------|--------------------|-----------------------------|----------------------------|--------------------------------------|-------------------------|
| Maximum diameter (μm) | 120–1520 | 140–1350 | | 300 | 300 |
| Density (mm^{-2}) | 8 | 3 | 6 | 200–500 (hatchling) 35–50 (adult) | 230 |

Based on data in Cornwell *et al.* (1997), Hanlon (1982), Hanlon & Messenger (1988), Packard & Sanders (1971).

4.2. Ostali elementi odgovorni za promjenu koloracije

a) Iridofore (Iridociti)

To su višeslojne hrpe tankih hitinskih trombocita koji se izmjenjuju s slojevima citoplazme. Trombociti djeluju kao idealni reflektori četvrt-valne duljine te proizvode spektralne boje konstruktivnim smetnjama iako su sami bezbojni. Oni proizvode plave i zelene refleksije viđene kod mnogih vrsta glavonožaca: kao npr. plavi prsten nalik oku kod vrste *Octopus bimaculatus*, u zelenilu trbuha *Sepie officinalis* i u plavo-zelenim viđenih u središtu pojedinačnih slojeva vrste *Octopus vulgaris*. Iridofori su također široko rasprostranjeni u koži lignji (Mirow, 1972 i Mäthger i Denton, 2001).

b) Reflektorske stanice

Opisane su samo u vrste, *Octopus dofleini*, one su složene, nosu periferne setove listova lamela te se nazivaju reflektosomi, približne su veličine od 1,7 μm u promjeru i sadrže nakupine bjelančevinastih trombocita debljine 90 nm koji su razmaknuti jedni od drugih 60 nm. Leže ispod kromatofornih organa te se smatra da služe kao tankoslojni uređaj za ometanje, koji je odgovoran za plavo-zelene refleksije viđene kod živih vrsta životinja (Brocco i Cloney, 1980).

c) Leukofore

To su izdužene, spljoštene stanice, dugačke približno 20 μm te su prekrivene s oko 1000 malih čvorića, koji se zovu leukosomi. Bezbojne su, ali refraktilne, leukosomi raspršuju svjetlost da bi se proizveli praškasti bijelci koji se vide u incidentnom bijelom svjetlu. Pojavljuju se u velikim koncentracijama u raznim bijelim mrljama kod nekoliko vrsta hobotnica koje su toliko presudne kod kamufliranja za ometajuće ili epistreptične efekte (Cott, 1940; Packard, 1988). Kod sipe tvore bijele točke i trake koje se koriste za signalizaciju te su vjerovatno odgovorne za bijele točke kod vrste, *Sepioteuthis sepioidea* (Hanlon i Messenger, 1988). Treba, međutim, podsjetiti da će leukofori vjerno reflektirati incidentnu svjetlost preko čitavog vidljivog spektra i da će tzv. bijele površine biti plave u plavom svjetlu ili crvene u crvenom svjetlu (Messenger, 1974).

d) Mišići kože

U sipa i kod mnogo vrsta hobotnica nalaze se mišići u koži koji su organizirani tako da oblikuju papile, što može biti glavni sastav teksturnih uzoraka tijela. Papile mogu biti samo izbočine na koži ili se mogu proširiti kao šiljci veličine i preko 10 mm, poput onih iznad očiju, koji transformiraju izgled životinje (Packard i Sanders, 1971). Tek izlegnute sipe vrste, *Sepia officinalis* pokazuju šiljke kada su okružene grubim koraljnim algama, i to čak i kad je u staklenoj posudi, što pokazuje da se vizualni znakovi sami koriste kako bi se stvorile grube teksture koje pomažu pri kamuflaciji u takvom okruženju (Hanlon i Messenger, 1988). Kod vrste, *Octopus vulgaris* papile su smještene preko kružnih slojeva tako da podižu leukofore iznad svoje okoline, maksimizirajući učinkovitost tih široko-pojasnih reflektora. Mnoge hobotnice pogu podići svoje očigledne tamne papile preko očiju, te one mogu funkcionirati kao signali (Messenger, 2001).

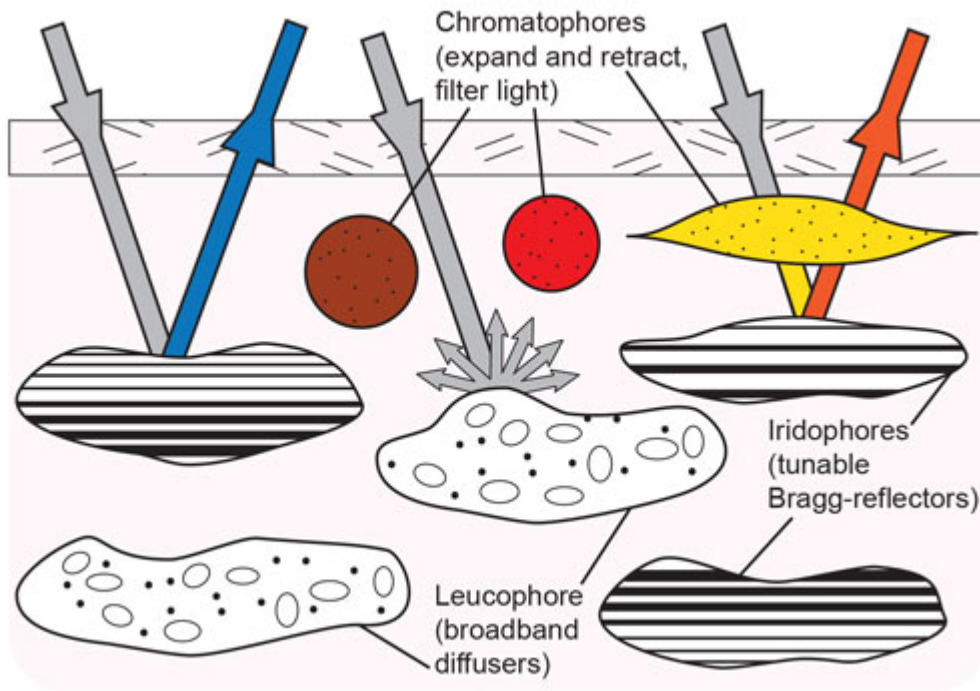
e) Mišići tijela

Mišići na krakovima, glavi i plaštu također doprinose uzorku tijela, jer će različite osobine svjetlosti i teksture proizvedene od različitih elemenata u koži biti prikazane na područjima tijela, npr. krakovi, čiji se stav može mijenjati. Životinja se, osim toga, može kretati na poseban način kao što su elementi izloženi tako da držanje tijela i kretanje doprinose završnom izgledu, kao boja i tekstura (Messenger, 2001).

4.3. Fukcija

Hobotnica ili sipa mogu se prilagoditi izgledu svoje okoline po svjetlini, boji, uzorku ili teksturi. Podudaranje svjetline postiže se kromatoforima, koji djeluju kao polutonski zaslon. Podudaranje boja postiže se kromatoforima, iridoforama i leukoforama. Crveni, žuti i narančasti pigmenti kromatofora mogu

se podudarati s većim valnim duljinama u okolišu, a strukturalnu zelenu, cijane i plave mogu proizvesti iridofori. Međutim, leukofori, kao široko pojasni reflektori, mogu reflektirati svjetlo bilo koje valne duljine preko cijelog spektra, kada se kromatofori zavlače, i vjeruje se da su ključni za usklađivanje boja kod hobotnica koje ne razlikuju boje (Messenger, 1979).



Slika 16. Složeni elementi mehanizma u koži glavonožaca odgovorni za promjenu izgleda (Izvor: <https://www.chemistryworld.com>)

U usklađivanju uzoraka pozadine, kromatofori vođeni živčanim sustavom omogućuju životinjama blisku prilagodbu različitim pozadinama. Na taj način, uniformno svjetlo, točkasti i trakasti uzorci kože lignje omogućuju joj da se vizualno uklopi s pijeskom i šljunkom različite grubosti. Osim toga, životinja nije samo u stanju procijeniti stupanj zrnatosti svoje okoline nego uzima u obzir i vlastitu veličinu prilikom odabira prikladnog uzorka tjelesne obojenosti (Hanlon i Messenger, 1988; Chiao i Hanlon, 2001). Podudaranje s teksturom pozadine je funkcija muskulature kože papila, te je također vizualno regulirana (Messenger, 2001).



Slika 17. Kamuflaža sipe na šljunčanoj podlozi (Izvor: <https://christayelichkoth.com>)

4.3.1 Komunikacija

Glavonožci također koriste kromatofore za komunikaciju s drugim životinjama, između svoje vrste i drugima, a ova pojava je detaljno istražena u nekoliko vrsta koje obitavaju u plitkim vodama, posebice kod vrste, *Sepia officinalis* (Tinbergen, 1939; Hanlon i Messenger, 1988), *Sepioteuthis sepioidea* (Moynihan i Rodaniche, 1982) te vrste, *Loligo plei* (Hanlon, 1982; Di Marco i Hanlon, 1997).

Nakon Hanlona i Messengera (1996) možemo odrediti krajnji izgled komuniciranja glavonožaca kao prikaz koji sadrži niz signala, od kojih je najočitiji kromatski; odnos između signala i prikaza je analogan između komponenti i uzoraka tijela. Neki prikazi kao što je deimatični prikaz, uključuje samo nekoliko signala, dok drugi naročito neki agonistički prikazi, sadrže mnogo signala. Prikazi, poput nekih uzoraka tijela često se oslanjaju na elemente nego na kromatofore, za njihov učinak: iridofore i leukofore mogu znatno doprinjeti nekim signalima. Na primjer, povlačenje specifičnih kompleta kromatofora će maksimizirati refleksiju povezanih leukofora kako bi se stvorile vidljive svjetlosne točke ili vrpce.

a) Interspecifični prikazi

Glavonožci mogu stvoriti prikaze kada se susreću s plijenom ili grabežljivcima. Tako sipa suočena s škampom može prikazati "prolazak oblaka" (tamni valovi koji se kreću po tijelu od vrha plašta do vrha krakova) ili signal s "tamnim krakovima" (prvi i/ili drugi par krakova pomiče se s jedne strane na drugu). Poruka je vjerojatno "stani i gledaj ovo", odvrćući pažnju od lovki koje će tada biti ispaljene prema plijenu (Messenger, 1968; Hanlon i Messenger, 1996). "Prolazak oblaka" je također zamijećen kod obične

hobotnice prilikom interakcije s rakom, vjerovatno prenoseći poruku da se pomakne, kako bi bio podložniji napadu (Packard i Sanders, 1969).

Prikazivanje prema potencijalnim grabežljivcima također je uobičajeno, a jedan je pokazatelj iznimno sličan kod sva tri glavna reda glavonožaca. Ovo je prijeteći ili zastrašujući prikaz koji je izvorno nazvan "dimantik" (Young, 1950) ali je sada poznat pod nazivom deimatik (Maldonado, 1970; Hanlon i Messenger, 1996). U svom punom izražaju deimatični prikaz uključuje širenje i sužavanje životinja blijeđeci u središtu a zatamnjujući se periferno, stvarajući tamne prstenove oko očiju, šireći zjenice te, kod sipa i lignji stvaraju se tamne točke u obliku oka na području plašta. Efekt ovog iznenadnog izgleda je prilično iznenađujuć oku promatrača: posebice zbog iznenadne promjene u veličini, što je uobičajeno kod mnogih varijanti deimatskog prikaza viđenih kod različitih vrsta glavonožaca (Hanlon i Messenger, 1996).

Deimatski prikaz je samo jedan tip prikaza koji viđen tijekom deimatičnog ponašanja, a drugi je „kitnjasti prikaz“ (Packard i Sanders, 1969), koji je većinom okarakteriziran posturalnim signalima. Ove pojave su također slične u sipa, lignji i hobotnica (Moynihan, 1975; Packard i Hochberg, 1977).

b) Intraspecifični prikazi

Najpoznatiji je primjerice, intenzivni „zebra prikaz“ europske sipe, *Sepia officinalis*, koji je prvi opisao Tinneberg, 1939 godine. Spolno zreli mužjaci obično ovo pokazuju ženkama, ili tijekom agonističkih susreta s drugim mužjacima. Prikaz se odlikuje brojnim značajkama koje su pronađene i u ostalim prikazima glavonožaca, i intra- i interspecifični: vrlo je upadljiv, moduliran intenzitetom (visoki crno-bijeli kontrast); uključuje niz pruga (ostali glavonožci pokazuju vrpce, linije ili šipke); uključuje i krugove (bijele mrlje na rukama i tamni prsten oko očiju); položaj krakova je pretjeran; te je cijelo tijelo „odašiljač“ usmjereno prema „prijemniku“. Neki od tih svojstava očigledno se mogu tumačiti kao uređaji za maksimiziranje učinkovitosti signala, drugi se mogu odnositi na vizualna svojstva ove vrste, npr. njihovu pretpostavljenu nemogućnost razlikovanja boja (Marshall i Messenger, 1996).

Boal (1997) također navodi da i ženke sipa upotrebljavaju intenzivni „zebra prikaz“ te navodi kako se čini da ga one upotrebljavaju za agonističko signaliziranje, te zapaža kako su ženke manje privlačne mužjacima kada pokazuju ovaj uzorak. Ovaj prikaz se najčešće očituje kod glavonožaca koji se nalaze u pretrpanim laboratorijskim spremnicima, a također može ukazivati i na stres (Boal i sur., 1999).

Do sada se poznaju samo najočiglednije kategorije komunikacije, kao što je sposobnost i motivacija tijekom reproduksijskih susreta, uključujući i sposobnost signalizacije za parenje te sposobnost borbe. Na primjer, mužjaci lignje daju signale ženkama koji upućuju na prosudbu ili daju signal da ostane blizu, dok ostalim mužjacima "govore" da se drže po strani te da su jači i sposobniji (Hanlon i Messenger, 1996).

Budući da potonji signal često uključuje očito povećanje veličine te očitovanje loše naravi, glavonožci koriste "nečasne" i također "časne" signale kao i mnoge druge životinje (Zahawi, 1987).

Još jedan podatak sugerira da signali u sipe ne samo da imaju dvije funkcije istovremeno, već imaju sposobnost i da signaliziraju svoje motivacijsko stanje (Adamo i Hanlon, 1996). Jedan signal znatno doprinosi intenzivnom prikazu zebre a poznat je pod nazivom "tamno lice". Može biti modificiran tako da bude znatno bljeđi od ostalih signala, a utvrđeno je da je kod mužjaka koji imaju bljeđe obojenje manja vjerojatnost da dođe u sukob ili fizički kontakt s drugim mužjacom. Takvi pojedinci očigledno šalju dvije poruke obližnjem mužjaku naglašavajući da je mužjak i da se ne kopulira s njim, ili šalje poruku da se povlači (Adamo i Hanlon, 1996).

Važno je spomenuti i vrlo zanimljive navode Shashara i suradnika (1996) koji su pokazali da sipa, *Sepia officinalis* može proizvesti upadljive polarizacijske uzorke na kracima i glavi. Ove uzorke gotovo sigurno proizvode iridofori, ali činjenica da se mogu uključiti ili isključiti odmah sugerira da su i kromatofori uključeni u ovaj prikaz. Unjihovom radu su također pokazali da sipe reagiraju drukčije na njihovu refleksiju u zrcalu ako specijalni filter namjerno iskrivljuje polarizacijski uzorak u njemu. Ovo podrazumijeva da su sipe, poput lignji i hobotnica, osjetljivi na polariziranu svjetlost i koriste polarizirane uzorke za intraspecijsku komunikaciju, veoma je važno da takvi uzorci moraju gotovo sigurno biti nevidljivi većini njihovih neprijatelja (kralježnjacima, odnosno ribama i sisavcima). Otkriće da lignja, *Loligo pealei* također pokazuje uzorke polarizacije na kracima koji se na neki način mogu mijenjati, sugerira da ovaj oblik sugnalizacije je vjerojatno široko rasprostranjen među glavonošcima (Shashar i Hanlon, 1997).

c) Posebne prednosti signalizacije s kromatoforima

Neurološki kontrolirani kromatofori glavonožaca posebno su dobro prilagođeni signalizaciji iz nekoliko razloga: sustav omogućuje brzu signalizaciju i brzu razmjenu signala, signali mogu biti stupnjevani prema intenzitetu, možda čak dopuštajući da se izražavaju "emocijama" (Moynihan, 1985), moguće je simultano bilateralno signaliziranje.

4.Literatura:

1. Adamo, S. A. i Hanlon, R. T. (1996). Do cuttlefish (Cephalopoda) signal their intentions to conspecifics during agonistic encounters? *Animal Behaviour* 52, 73–81.
2. Akinbowale, O. L., Peng, H., Barton, M.D. (2006). Antimicrobial resistance in bacteria isolated from aquaculture sources in Australia. *J. Appl. Microbiol.* 2006, 100, 1103–1113.
3. Aorey, 1966??
4. Bendich, A. (1994). Recent advances in clinical research involving carotenoids. *Pure Appl Chem* 66: 1017–1024.
5. Boal, J. G. (1997). Female choice of males in cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behaviour* 134, 975–988.
6. Boal, J. G., Hylton, R. A., Gonzalez, S. A., Hanlon, R. T. (1999). Effects of crowding on the social behavior of cuttlefish (*Sepia officinalis*). *Contemporary Topics* 38, 49–55.
7. Brasseur, L., Hennebert, E., Fiévez, L., Caulier, G., Bureau, F., Tafforeau, L., Flammang, P., Gerbaux, P., Eeckhaut, I. (2017). The Roles of Spinochromes in Four Shallow Water Tropical Sea Urchins and Their Potential as Bioactive Pharmacological Agents. *Marine Drugs*. 15-179.
8. Britton, G., Liaaen-Jensen, S., Pfander, H. (2004) Carotenoids. Handbook. Birkhäuser, Basel.
9. Brocco, S. L. & Cloney, R. A. (1980). Reflector cells in the skin of *Octopus dofleini*. *Cell and Tissue Research* 205, 167–186.
10. Carvalho, C. C. R., Caramujo, M. J. (2017). Carotenoids in Aquatic Ecosystems and Aquaculture: A Colorful Business with Implications for Human Health. *Front. Mar. Sci.* vol 4 (93).
11. Caulier, G. Flammang, P. Gerbaux, P. Eeckhaut, I. When are pellett become san attractant: Harmful saponins are kairomones attracting the symbiotic Harlequin crab. *Sci. Rep.*2013, 3, 2639.
12. Chiao, C.-C. & Hanlon R. T. (2001). Cuttlefish camouflage: visual perception of size, contrast and number of white squares on artificial checkerboard substrata initiates disruptive coloration. *Journal of Experimental Biology* 204, 2119–2125.
13. Coates, C.J., McCulloch C., Betts, J., Whalley, T. (2018). Echinochrome A Release by Red Spherule Cells Is an Iron-Withholding Strategy of Sea Urchin Innate Immunity. Department of Biosciences, College of Science, Swansea University, Swansea, UK.
14. Cott, H. B. (1940). Adaptive Coloration in Animals. Methuen, London.
15. David M. Pereira, Patrícia Valentão, Paula B. Andrade (2014): Marine natural pigments: Chemistry, distribution and analysis

16. de Jong-Westman M., March B.E., Carefoot T.H. (1995a). The effect of different nutrient formulations in artificial diets on gonad growth in the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Can J Zool* 73: 1495–1502.
17. de Jong-Westman M., Qian P-Y, March B.E., Carefoot T.H. (1995b). Artificial diets in sea urchin culture: effects of dietary protein level and other additives on egg quality, larval morphometrics, and larval survival in the green sea urchin, *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Can. J. Zool.* 73: 2080–209.
18. Demain, A.L. i Fang, A. The natural functions of secondary metabolites. *Adv. Biochem. Eng. Biotechnol.* 2000, 69, 1–39.
19. Di Marco, F. P. i Hanlon, R. T. (1997). Agonistic behavior in the squid *Loligo plei* (*Loliginidae*, *Teuthoidea*): fighting tactics and the effects of size and resource value. *Ethology* 103, 89–108.
20. F. Delgado-Vargas, A. R. Jiménez & O. Paredes-López (2000): Natural Pigments: Carotenoids, Anthocyanins, and Betalains — Characteristics, Biosynthesis, Processing, and Stability, *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*, 40:3, 173-289
21. Floyd, R.A. Antioxidants, oxidative stress, and degenerative neurological disorders. *Soc. Exp. Biol. Med.* 1999, 222, 236–245.
22. Fox D.L., Hopkins T.S. (1966). The comparative biochemistry of pigments. In: Boolootian RA (ed.) *Physiology of Echinodermata*. Interscience Publishers, New York, pp 277–300.
23. Fox, D.L. (1976) *Animal biochromes and structural colors*, 2nd edition. Berkeley, Los Angeles and London: University of California Press
24. George S.B., Lawrence J.M., Lawrence A.L., Smiley J., Plank L. (2001). Carotenoids in the adult diet enhance egg and juvenile production in the sea urchin *Lytechinus variegatus*. *Aquaculture* 199: 353–369.
25. Goodwin TW, Taha M.M. (1950). The carotenoids of the gonads of the limpets *Patella vulgata* and *Patella depressa*. *Biochem J* 47: 244–249.
26. Goodwin, T.W. (1980). *The biochemistry of the carotenoids*. Vol. 1. Plants. Chapman and Hall, London.
27. Goodwin, T.W. (1984). *The biochemistry of the carotenoids*. Vol. 2. Animals. Chapman and Hall, London.
28. Gordon, M. (1948). Effects of five primary genes on the site of melanomas in fishers and the influence of two color genes on their pigmentation. In *The Biology of Melanomas*, p. 216 (Special publications of the New York Academy of Sciences, Vol. IV). New York: N. Y. Academy of Sciences

29. Griffiths M., Perrott, P. (1976). Seasonal changes in the carotenoids of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. *Comp Biochem Physiol* 55B: 435–441.
30. Hanlon, R. T. i Messenger, J. B. (1988). Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis*) the morphology and development of body patterns and their relation to behaviour. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 320, 437–487.
31. Hanlon, R. T. i Messenger, J. B. (1996). *Cephalopod Behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
32. Hanlon, R. T. (1982). The functional organization of chromatophores and iridescent cells in the body patterning of *Loligo plei* (Cephalopoda: Myopsida). *Malacologia* 23, 89–119.
33. Haug, T., Kjuul, A.K., Styrvold, O.B., Sandsdalen, E., Olsen, Ø.M., Stensvåg, K. Antibacterial activity in *Strongylocentrotus droebachiensis* (Echinoidea), *Cucumaria frondosa* (Holothuroidea), and *Asterias rubens* (Asteroidea). *J. Invertebr. Pathol.* 2002, 81, 94–102.7.
34. Hilliard, O. M. i Burt, B. L. (1979). Notes on some plants of Southern Africa chiefly from Natal. VIII. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh* 37(2): 285–325.
35. Ito T., Matsutani T., Mori K., Nomura T. (1992). Phagocytosis and hydrogen peroxide production by phagocytes of the sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Develop. Comp. Immunol.* 16: 287–294.
36. Kathleen, M.M., Samuel, L., Felecia, C., Reagan, E.L., Kasing, A., Lesley, M., Toh, S.C. Antibiotic Resistance of Diverse Bacteria from Aquaculture in Borneo. *Int. J. Microbiol.* 2016, 2016, 1–9.
37. Kawaguti S., Yamasu T. (1954). Carotenoid pigment in the test of cake-urchin, *Peronella japonica*. *Biol. J. Okayama. Univ* 3: 150–158.
38. Kawakami, T., Tsushima, M., Katabami, Y., Mine, M., Ishida, A., Matsuno, T. (1998). Effect of β , β -carotene, β -echinenone, astaxanthin, fucoxanthin, vitamin A and vitamin E on the biological defense of the sea urchin *Pseudocentrotus depressus*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 226: 165–174.
39. Kornprobst, J.M. *Substances Naturelles D'Origine Marine—Tome 2*; LAVOISIER S.A.S.: Cachan, France, 2005
40. Kovaleva, M.A., Ivanova, S.A., Makarova, M.N., Pozharitskaia, O.N., Shikov, A.N., Makarov, V.G. (2013). Effect of a complex preparation of sea urchin shells on blood glucose level and oxidative stress parameters in type II diabetes model. *Eksp. Klin. Farmakol.* 76, 27–30.
41. Krinsky, N.I. (1994). The biological properties of carotenoids. *Pure Appl Chem* 66: 1003–1010.
42. Lamare, M.D., Hoffman J. (2004). Natural variation of carotenoids in the eggs and gonads of the echinoid genus, *Strongylocentrotus*: implications for their role in ultraviolet radiation photoprotection. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 312: 215–233.
43. Lawrence, J.M., Montoya, R., McBride, S.B., Harris, L.G. (2004). Carotenoid concentrations and profiles in testes, ovaries and eggs of the sea urchins *Strongylocentrotus droebachiensis*,

- Strongylocentrotus franciscanus* and *Lytechinus variegatus*. In: Lawrence J.M., Guzmán, O, (ur.) Sea urchins: fisheries and ecology. DEStech Publications, Lancaster, pp 173–178.
44. Lawrence, J.M. (2007). Edible Sea Urchins: Biology And Ecology. Carotenoids in Sea Urchins, 159-167
 45. Lebedev, A.V., Ivanova, M.V., Levitsky, D.O. (2005). Echinochrome, a naturally occurring iron chelator and free radical scavenger in artificial and natural membrane systems. *Life Sci.*,76,863–875.
 46. Lederer, E. (1935). Echinenone and pentaxanthin; two new carotenoids in the sea urchin (*Echinus esculentus*). *Compt Rend* 201: 300–302.
 47. M. Bandaranayake, Wickramasinghe. (2006). Quality Control, Screening, Toxicity, and Regulation of Herbal Drugs. *Modern Phytomedicine: Turning Medicinal Plants into Drugs*. 25 - 57.
 48. Maldonado, H. (1970). The deimatic reaction in the praying mantis *Stagmatoptera biocellata*. *Zeitschrift für vergleichende Physiologie* 68, 60–71.
 49. Maoka T., Hashimoto K., Akimoto N., Fujiwara Y. Structures of five new carotenoids from the oyster *Crassostrea gigas*. *J. Nat. Prod.* 2001;64:578–581
 50. Marshall, N. J. & Messenger, J. B. (1996). Colour-blind camouflage. *Nature*, London 382, 408–409.
 51. Mäthger, L. M. i Denton, E. J. (2001). Reflective properties of iridophores and fluorescent ‘eyespot’ in the loliginid squids *Alloteuthis subulata* and *Loligo vulgaris*. *Journal of Experimental Biology* 204, 2103–2118.
 52. Matoničkin, I., Habdija, I., i Primc-Habdija, B. (1998). Beskralješnjaci: biologija nižih avvertebrata, razred *Cephalopoda* ili *Siphonopoda*, 621-636
 53. Matoničkin, Ivo, Habdija, Ivan i Primc-Habdija, Biserka (1999). Beskralješnjaci: biologija viših avvertebrata, koljeno *Echinodermata*, 500-512.
 54. Matsuno T, Hirao S (1989) Marine carotenoids. In: Ackman RG (ed.) *Marine biogenic lipids, fats, and oils*. Vol. 1. CRC Press, Boca Raton, FL, pp 251–388.
 55. Matsuno T, Tsushima M. (2001). Carotenoids in sea urchins. U: Lawrence JM (ur.) *Edible sea urchins: biology and ecology*. Elsevier Science B.V., Amsterdam, pp 115–138.
 56. Matsuno, T. (1991). Xanthophylls as precursors of retinoids. *Pure Appl Chem* 63: 81–8.
 57. Matsuno, Takao. (2001). Aquatic animal carotenoids. *Fisheries Science*. 67. 771 - 783.
 58. McLaughlin G, Kelly MS (2001) Effect of artificial diets containing carotenoid-rich microalgae on gonad growth and color in the sea urchin *Psammechinus miliaris* (Gmelin). *J Shellfish Res* 20: 377–382.

59. Messenger, J. B. (1968). The visual attack of the cuttlefish *Sepia officinalis*. *Animal Behaviour* 16, 342–357.
60. Messenger, J. B. (1974). Reflecting elements in cephalopod skin and their importance for camouflage. *Journal of Zoology, London* 174, 387–395.
61. Messenger, J. B. (1977). Evidence that Octopus is colour blind. *Journal of Experimental Biology* 70, 49–55.
62. Messenger, J. B. (1979a). The eyes and skin of Octopus: compensating for sensory deficiencies. *Endeavour. New Series* 3, 92–98.
63. Messenger, J. B. (1979b). The nervous system of *Loligo* IV. The peduncle and olfactory lobes. *Philosophical transactions of the Royal Society of London B* 285, 275–309.
64. Mirrow, S. (1972a). Skin color in the squids *Loligo pealii* and *Loligo opalescens*. I. Chromatophores. *Zeitschrift für Zellforschung* 125, 143–175.
65. Mirrow, S. (1972b). Skin color in the squids *Loligo pealii* and *Loligo opalescens*. II. Iridophores. *Zeitschrift für Zellforschung* 125, 176–190.
66. Mischenko, N.P.; Fedoreyev, S.A.; Pokhilo, N.D.; Anufriev, V.P.; Denisenko, V.A.; Glazunov, V.P. Echinamines A and B, first animated hydroxynaphthazarins from the sea urchin *Scaphechinus mirabilis*. *J. Nat. Prod.* 2005, 68, 1390–1393.
67. Moynihan, M. & Rodaniche, A. F. (1977). Communication, crypsis, and mimicry among cephalopods. U: *How Animals Communicate* (ur.) T. A. Sebeok, pp. 293–302. Indiana University Press, Bloomington.
68. Moynihan, M. & Rodaniche, A. F. (1982). The behavior and natural history of the Caribbean reef squid *Sepioteuthis sepioidea*. *Advances in Ethology* 25, 1–151.
69. Moynihan, M. (1975). Conservatism of displays and comparable stereotyped patterns among cephalopods. U: *Function and Evolution in Behaviour* (ur.) G. Baerends, C. Beer and A. Manning, pp. 276–291. Clarendon Press, Oxford.
70. Moynihan, M. (1985). *Communication and Noncommunication by Cephalopods*. Indiana University Press, Bloomington.
71. Muscatine, L. (1974). U: *Coelenterate Biology* (ur.) L. Muscatine and H. M. Lenhoff, p. 359, Academic Press, New York.
72. Packard A. (1988a). The skin of cephalopods (Coleoids): general and special adaptations. U: *The Mollusca, Vol. 11: Form and Function* (ur.) E. R. Trueman and M. R. Clarke, pp. 37–67. Academic Press, San Diego.

73. Packard, A. & Hochberg, F. G. (1977). Skin patterning in Octopus and other genera. U: The Biology of Cephalopods (ur.) M. Nixon and J. B. Messenger, pp. 191–231. Symposia of the Zoological Society of London 38.
74. Packard, A. & Sanders, G. (1969). What the octopus shows to the world. *Endeavour* 28, 92–99.
75. Packard, A. & Sanders, G. D. (1971). Body patterns of *Octopus vulgaris* and maturation of the response to disturbance. *Animal Behaviour* 19, 780–790.
76. Packard, A. (1988b). Visual tactics and evolutionary strategies. In *Cephalopods – Present and Past* (eds. J. Wiedmann and J. Kullmann), pp. 89–103. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
77. Parry, D. L. and P. Kott. (1988). Co-symbiosis in the *Ascidacea*, *Bull. Mar. Sci.* 42:149-153.
78. Pham-huy, L.A.; He, H.; Pham-huy, C. Free Radicals, Antioxidants in Disease and Health. *Int. J. Biomed. Sci.* 2008, 4, 89–96.
79. Plank L.R., Lawrence J.M. (2002). The effect of dietary carotenoids on gonad production and carotenoid profiles in the sea urchin *Lytechinus variegates*. *J. World Aquacult. Soc* 33: 127–137.
80. Robinson S.M., Lawrence J.M., Burridge L., Haya K., Martin J., Castell J., Lawrence A.L. (2004). Effectiveness of different pigment sources in colouring the gonads of the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensi*). U: Lawrence J.M., Guzmán O. (ur.) *Sea urchins: fisheries and ecology*. DEStech Publications, Lancaster, pp 215–221.
81. Robinson S.M., Castell J.D., Kennedy E.J. (2002). Developing suitable colour in the gonads of cultured green sea urchins (*Strongylocentrotus droebachiensis*). *Aquaculture* 206: 289–303.
82. Service, M.; Wardlaw, A.C. Echinochrome-A as a bactericidal substance in the coelomic fluid of *Echinus esculentus* (L.). *Comp. Biochem. Physiol. B Comp. Biochem.* 1984, 79, 161–165.
83. Sereni, E. (1930). The chromatophores of the cephalopods. *Biological Bulletin* 59, 247–268
84. Shankarlal, S.; Prabu, K.; Natarajan, E. Antimicrobial and Antioxidant Activity of Purple Sea Urchin Shell (*Salmacis virgulata*). *Am. J. Sci. Res.* 2011, 6, 178–181.
85. Shapiro, H. The Extracellular Release of Echinochrome. *J. Gen. Physiol.* 1946, 29, 267–275.
86. Shashar, N. & Hanlon, R. T. (1997). Squids (*Loligo pealei* and *Euprymna scolopes*) can exhibit polarized light patterns produced by their skin. *Biological Bulletin* 193, 207–208.
87. Shashar, N., Rutledge, P. S. & Cronin, T. W. (1996). Polarization vision in cuttlefish – a concealed communication channel? *Journal of Experimental Biology* 199, 2077–2084.
88. Shina A, Gross J, Lifshitz A (1978) Carotenoids of the invertebrates of the red sea (Eilat shore)-II. Carotenoid pigments in the gonads of the sea urchin *Tripneustes gratilla* (Echinodermata). *Comp Biochem Physiol* 61B: 123–128.

89. Stekhova, S.I. Shentsova, E.B. Kol'tsova, E.B. Kulesh, N.I. Antimicrobial activity of polyhydroxynaphthoquinones from sea urchins. *Antibiot. Khimioter.* 1988, 33, 831–833.
90. Suckling, C.C., Symonds, R.C., Kelly, M.S., Young, A.J. (2011). The effect of artificial diets on gonad colour and biomass in the edible sea urchin *Psammechinus miliaris*, *Aquaculture*, 318: 335–342.
91. Tanaka, Y. Distribution and redistribution of pigment granules in the development of sea urchin embryos. *Wilhelm Roux's Arch. Dev. Biol.* 1981, 190, 267–273.
92. Thomson, R.H. Distribution of naturally occurring quinones. *Pharm. World Sci.* 1991, 13, 70–73.
93. Tinbergen, L. (1939). Zur Fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis*. *Archives NeeUrlandaises de Zoologie* 3, 323–364.
94. Tsushima M, Kawakami T, Matsuno T (1993) Metabolism of carotenoids in sea-urchin *Pseudocentrotus depressus*. *Comp Biochem Physiol* 106B: 737–741.
95. Tsushima M., Matsuno T. (1997). Occurrence of 9'-Z- β -echinenone in the sea urchin *Pseudocentrotus depressus*. *Comp. Biochem. Physiol.* 118B: 921–925.
96. Uttara, B.; Singh, A.V.; Zamboni, P.; Mahajan, R.T. Oxidative Stress and Neurodegenerative Diseases: A Review of Upstream and Downstream Antioxidant Therapeutic Options. *Curr. Neuropharmacol.* 2009, 7, 65–74.
97. Vershinin A., Lukyanova O.N. (1993). Carotenoids in the developing embryos of sea urchin *Strongylocentrotus intermedius*. *Comp Biochem Physiol* 104B: 371–373.
98. Webb, D.A. (1939). Observations on the blood of certain ascidians, with special reference to the biochemistry of vanadium. *F. Exp. Biol.* **16**, 499–523.
99. Weber, K., Bibring, T., and Osborn M. (1975a). *Exp. Cell Res.* **95**, 111.
100. Weber, K., Pollack, R., and Bibring, T. (1975b). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **72**, 459.
101. Young, J. Z. (1950). *The Life of Vertebrates*. Clarendon Press, Oxford.
102. Zahavi, A. (1987). The theory of signal selection and some of its implications. U: *International Symposium on Biological Evolution* (ur). V. P. Delfino, pp. 305–327. Adriatica Editrice, Bari.
103. Zhou, D.-Y., Qin, L., Zhu, B.-W., Wang, X.D., Tan, H., Yang, J.F., Li, D.M., Dong, X.P., Wu, H.T., Sun, L.M. (2011). Extraction and antioxidant property of polyhydroxylated naphthoquinone pigments from spines of purple sea urchin *Strongylocentrotus nudus*. *Food Chem.*, 129, 1591–1597.

<http://escolakids.uol.com>

<http://www.mdpi.com>

<http://www.biologydiscussion.com>

<http://www.ucmp.berkeley.edu>

<http://marinebio.org>

www.pathersonprenticehall.com

<http://tolweb.org>

<http://kyletaitt.scienceblog.com>

<http://www.chemistryworld.com>

<http://christayelichkoth.com>

IZJAVA

S punom odgovornošću izjavljujem da sam završni rad izradio samostalno, služeći se navedenim izvorima podataka i uz stručno vodstvo mentorice izv.prof.dr.sc. Sanje Tomšić.

Mate Jozić