

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND

Ruudi Angerpikk

PEAJALGSETE KOHASTUMUSED NING NEID KUJUNDANUD
VALIKSURVED

Bakalaureusetöö

12 EAP

Juhendaja: Toomas Esperk

Tartu 2025

INFOLEHT

Kaitsja nimi ja õppetool: Ruudi Angerpikk, Ökoloogia ja maateaduste instituut, Zoologia osakond, Entomoloogia õppetool

Töö pealkiri eesti keeles: „Peajalgsete kohastumused ning neid kujundanud valikusurved“

Töö pealkiri inglise keeles: „Cephalopod adaptations and the selective pressures that shaped them“

Märksõnad: Peajalgsete, kohastumused, valikusurved, fülogenees

Juhendaja: Toomas Esperk PhD, selgrootute zoologia kaasprofessor, Tartu Ülikool, zoologia osakond, entomoloogia õppetool, toomas.esperk@ut.ee

Kokkuvõte: peajalgsete on mitmekesine veelise eluviisiga selgrootute klass, kelle hulgas leidub märkimisväärselt mitmekesiseid seltse. Neid on vorminud paljud biotilised ja abiootilised valikusurved, mis on kujundanud erinevaid anatoomilis-käitumuslikke kohastumusi, mida hetkeseisuga koondatud ei ole. Antud töö võtab kokku peajalgsete tähtsamad kohastumused ning uurida neid suunanud valikusurveid.

Sisukord

Sissejuhatus	4
Metoodika	6
Peajalgsete fülogenees	7
Valikusurved	11
Peajalgsete kohastumused	13
Silmad	15
Kromatofoorid ja papillid	17
Nokk	19
Kesknärvisüsteem ja intelligentsus	21
Paljunemisstrateegiad	24
Järeldused	26
Kokkuvõte	28
Summary	29
Tänuavaldused	30
Lisad	31
Bibliograafia	35

Sissejuhatus

Kõiki organisme on nende evolutsioonis vorminud keskkond ja sealt lähtunud valikusurved: kättesaadav toit, abiootilised faktorid, röövlussurve, suhtlus ja konkurents teiste liikidega ning muud tegurid (Stearns ja Hoekstra, 2000). Looduslikud valikusurved on loonud tohutut varieeruvust mitte ainult seltside, vaid ka klasside tasandil, mille üheks markantsemaks näiteks on peajalgsete – veelise eluviisiga selgrootud, kelle morfoloogia ning elukeskkondade osas leidub väga suur mitmekesisus (Jereb ja Roper, 2005).

Peajalgsete on limuste hõimkonda kuuluv selgrootute klass, mille kõiki liikmeid iseloomustab haarmete, noka ja hästi arenenud silmade olemasolu. Tänapäeval elavad peajalgsete jaotatakse kaheks põhiliseks alamklassiks: laevukesed (*Nautilida*) ja kahelõpused ehk sisekojased (*Coleoidea*). Esimesse kuuluvad tänapäevaks kuut liiki hõlmavad nautilused ehk laevukesed, teise rühmade kümnehaarmeliste (*Decapoda*) ja kaheksahaarmeliste (*Octopoda*) esindajad seepiad, kalmaarid ning kaheksajalad, sh. ainus säilinud liik klaadist vampiirhaarmelised (*Vampyromorphida*). Peajalgsete on tänapäevaks teada ligikaudu 800 liiki (Jereb ja Roper, 2005).

Esimesed peajalgsete ilmusid üle 500 miljoni aasta tagasi (edaspidi MAT) varajases kambriumis (Jereb ja Roper, 2005) ning läbisid vähemalt kaks suuremat väljasuremislainet, mille käigus hukkus enamus vastavatel perioodidel elanud klaadi esindajatest – esimesed siluris ning teised mesosoikumis (Jereb ja Roper, 2005). Laevukesed evolutsioneerusid eraldi taksonoomilise üksusena välja paleosoikumi keskpaigaks, kahelõpused selle aegkonna lõpuks (Kröger jt, 2011).

Peajalgsete klass on tohutult mitmekesine nii elupaikade kui morfoloogia poolest: nad asustavad sisuliselt kõiki merelisi keskkondi ning nende morfoloogias leidub väga märkimisväärseid erinevusi (Villanueva jt, 2017). Klassisisesed erinevused nii kehaplaanide kui ka suuruste osas on arvestatavad ning peegeldavad nii divergentseid kui konvergentseid evolutsioneerumisi (Lindgren jt, 2012; Jereb ja Roper, 2005).

Ainus alamselts, millel on säilinud tõeline väline koda, on laevukesed. Kalmaaridel ning seepiatel on säilinud sisemised toesed nimega glaadius (i.k. *gladius*) ja seepialuu (i.k. *cuttlebone*). Kaheksajalgadel ja seltsi pisiseepialiste (*Sepiolida*) liikmetel puudub toes pea täielikult – kuigi tänaseks on teada, et uimeliste (*Cirrata*) alamseltsi kuuluvatel süvaveekaheksajalgadel võib leiduda väga tilluke reliktna toesejäänuk (Jereb ja Roper, 2005; Uribe jt, 2017).

Kõikidele peajalgsetele on iseloomulik haarmete (i.k *arms*) olemasolu. Kaheksahaarmeliste seltsi kuuluvatel liikidel on neid kaheksa ja sama arv haarmeid on ka kümnehaarmeliste liikidel, kuid viimastel lisandub kaheksale haarmele kaks saagi tabamiseks kasutatavat kombitsat (i.k *tentacles*) (Jereb ja Roper, 2006). Laevukeste liikide puhul varieerub haarmete (vahel nimetatud “viburiteks“, i.k *cirri*) arv ligikaudu viiekümnest kuni üle üheksakümneni ning erinevalt teiste peajalgsete haarmetest puuduvad neil iminapad (Jereb ja Roper, 2006).

Peajalgsetel on pälvinud selgrootute kontekstis palju tähelepanu oma erakordsuse poolest – neil on kõrgelt arenenud selgroogsetega võrreldavad silmad, närvisüsteem ning kehaehitus, mis erinevad kõigist teistest selgrootutest (Jaitly jt, 2022; Villanueva jt, 2017; Jereb ja Roper, 2005). Lisaks sellele on klassi esindajate puhul täheldatav väga kõrge intelligentsus nii eluviisiga evolutsioonilisel kohastumisel kui ka katsetes läbi viidud kognitiivsete ülesannete lahendamisel (Villanueva jt, 2017 ; Amodio jt, 2019).

Peajalgsete kohastumusi on uuritud enamasti empiiriliste üksikuurimuste kontekstis (Villanueva jt, 2017; Amodio jt, 2019). Mõningaid üksikuurimusi koondavaid ülevaateartikleid on küll ilmunud, aga need keskenduvad spetsiifilistele valikusurvele aspektidele, nagu näiteks röövlussurvele (Jaitly jt, 2022) või pelgalt peajalgsete rööveluviisile (Villanueva jt, 2017). Üldisemaid ja tähtsamaid kohastumusi ning neid kujundanud valikusurveid koondav töö hetkeseisuga puudub. Samuti puudusid varasemalt puuduliku andmestiku ja nüüdseks olemasolevate fülogeneesipuude puudumise tõttu võrdlevad fülogeneetised uurimused, mis nüüdseks on vähemalt teatud mastaabis olemas (Uribe jt, 2017; Sanchez jt, 2018; Lindgren jt, 2012).

Bakalaureusetöös uurin peajalgsete tähtsamaid füüsilisi kohastumusi ning üritan võimaluste piires analüüsida neid vorminud valikusurveid, keskendudes ennekõike kahelõpuseste esindajatele. Uurimuse kontekstis analüüsin kõigepealt valikusurveid ning kohastumusi üldisemalt, uurides seejärel fülogeneetilisi kokkulangevusi, konkreetseid anatoomilisi struktuure ühes nende varieeruvustega ning närvisüsteemi. Järeldustes toon välja tähtsamad kokkulangevused ning tendentsid kohastumuste ja valikusurvele osas.

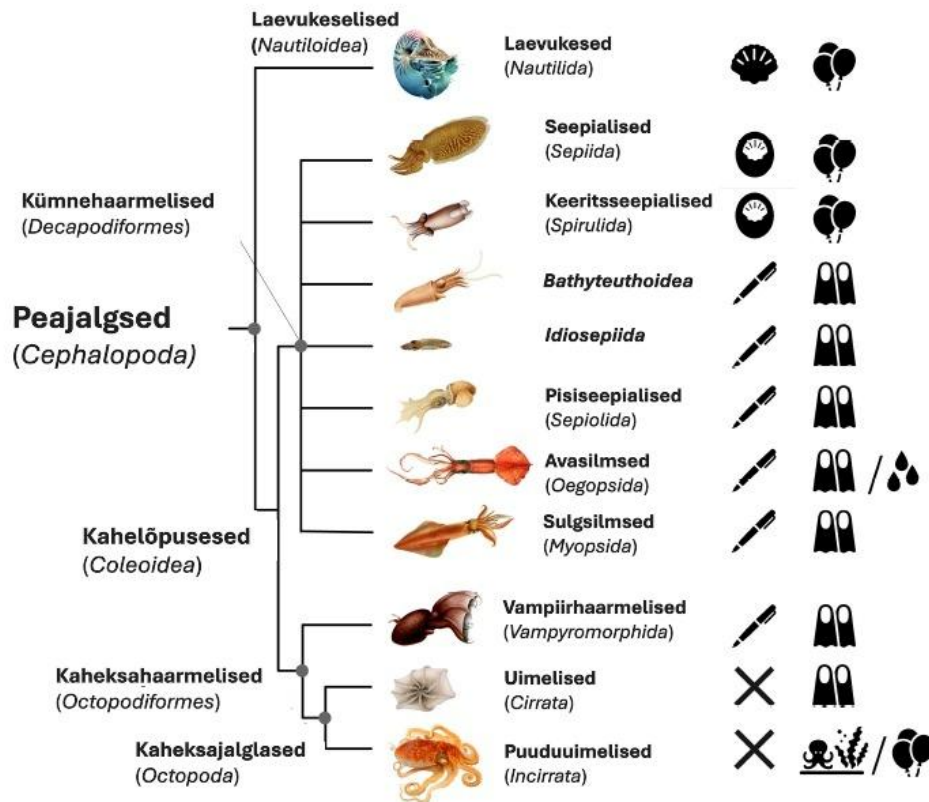
Metoodika

Töö kirjutamisel lähtusin algselt ennekõike Google Scholar'i portaalist (Internet 1), millele lisasin tulemuste kindlakstegemiseks ning kontrollimiseks ScienceDirecti/Elsevieri otsinguportaali (Internet 2) omad. Süsteemse ülevaate saamiseks rakendasin enne konkreetse anatoomilise struktuuri, käitumismustri või muu tunnuse sisestamist sõnakombinatsiooni „cephalopods AND evolution AND adaptation“. Antud fraasi ei kasutanud ma ainult siis, kui ühtegi asjakohast tulemust ei kuvatud; sel juhul lähtusin tulemustest, mis kuvati kombinatsioonide „cephalopods AND evolution“ või „cephalopods AND adaptation“ sisestamisel enne uuritava aspekti oma. Kui ka siis oli lähtuv valim liialt piiratud või asjakohaseid tulemusi napilt andev, otsisin vastavaid artikleid peajalgsete ja mõne konkreetse anatoomilise tunnuse märksõnade kaudu.

Kuivõrd mõningaid konkreetseid aspekte oli puhtalt varasemalt kirjeldatud otsingumeetodi näol raske leida, lähtusin tungival vajadusel osaliselt ka spetsiifilistest otsingutest – nt. „cephalopods AND w-shaped pupils“. Samuti oli kasuliku üldinfo ja silmaringi kontekstis abi väljastatud kirjandusest kolme üldkäsitluse näol (Jereb ja Roper, 2005; Birštein jt, 1982; Hanlon ja Messenger, 2018), millest varaseim käsitles laiemas valdkonnas potentsiaalselt mõnevõrra aegunud informatsioonist hoolimata limuste hulgas adekvaatselt ka peajalgseid. Lisaks kasutasin juhendaja väga pädevalt pakutud ressursse artiklite näol, millest mõned sisaldasid viidetena edasisi uurimisartikleid. Et autorile teadaolevalt ei ole peajalgsetele rakendunud valikusurveid tervikuna ja detailselt väga põhjalikult uuritud (või autoril neid tuvastada ei õnnestunud), viisin läbi ka eraldiseisva „cephalopods AND selection/selective pressures“ päringu, mille tulemusena õnnestus tuvastada valdavalt vaid juba varasemate otsingute käigus leitud artikleid.

Peajalgsete fülogenees

Fossiilne andmestik viitab, et esimesed peajalgsete arenesid välja ligikaudu 530 MAT varajases kambriumis. Esimene kindlakstehtud peajalgne on hiliskambriumi keskosast pärinev *Plectronoceras*, kes arenes tõenäoliselt torbiklimuse-laadsest esivanemast (Kröger jt, 2011). Peajalgsete ühist esivanemat iseloomustas kõrge ja koonilise kujuga kambriline koda, milles keha ning haarmed olid suunatud allapoole (Kröger jt, 2011). Peajalgsete esivanemana pakuti välja ka fossiilses andmestikus leiduvat liiki perekonnast *Nectocaris*, kuid selle hüpoteesi tõsiseltvõetavus on anatoomilise peenstruktuuri uurimise tulemusena kahtluse alla seatud ning hetkeseisuga ei ole välistatud, et tegemist on mõne muu keerdloomade (*Lophotrochozoa*) klaadi kuuluva loomaga (Kröger jt, 2011).

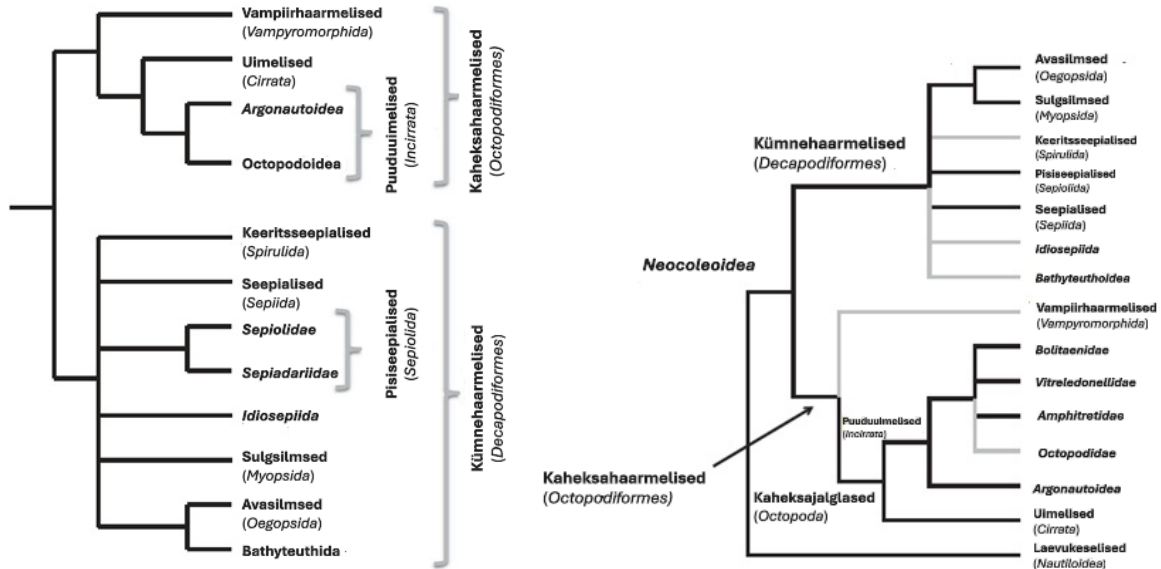


Joonis 1. Peajalgsete seltsid ühes mõnede hõljuvust reguleerivate kohastumustega - paremal asuvad ikoonid tähistavad koja olemasolu või puudumist (karp – väline koda, valge karp mustas ovaalis – seepialuu, pastakas – glaadius, X – sisemise koja puudumine) ning hõljuvust (õhupallid – hõljuvus gaasiga täidetud koja- või kehaavauste kaudu, lestad – hõljuvus hüdrodünaamiliste protsesside kaudu, piisad – hõljuvus sisemiste vedelikuga täidetud õõnsuste kaudu. Täiendav ikoon puuduimeliste (*Incirrata*) juures viitab bentiilisele eluviisile. Eestikeelne tekst autori poolt. Allikas: Jaitly jt, 2022.

Kõikide peajalgsete tõenäoliseks eellaseliseks peetavast kõrge kojaga torbiklimuse-laadsest esivanemast evolutsioneerunud järglaste seas toimus hilises paleosoikumis kojatüüpide suur mitmekesisustumine. Algsest peenikesest ning kergelt kõverast välisest kojast arenes väga mitmekesiseid kojatüüpe, mille kõik esindajad (sealhulgas ammoniidid, kes prominentsest välisest kojast hoolimata olid laevukestest kahelõpusestega lähedamalt suguluses) on peale laevukeste tänapäevaks välja surnud (Kröger jt, 2011; Jereb ja Roper, 2005)

Peajalgsete kahe alamklassi, laevukeste ja kahelõpuseste lahknemist on ajaliselt paigutatud ligikaudu 419-417 MAT (Kröger jt, 2011; Uribe jt, 2017), kuid vähemalt üks uuring on selle paigutanud tunduvalt hilisemaks, alles ligikaudu 270 MAT (Sanchez jt, 2018) ning kaheksa- ja kümneaarmeliste lahknemist hilispaleosoikumisse (Kröger jt, 2011). Molekulaaruuringud on peajalgsete fülogeneesi osas andnud teatavas mahus täpsustavaid teadmisi: nii on rühmade kaheksahaarmelised ja kümneaarmelised lahknemine arvatud jääma vahemikku 227-181 MAT, kaheksahaarmeliste rühmade uimeliste ja puuduimeliste lahknemine vahemikku 178-119 MAT ning kümneaarmeliste-sisesed tähtsamad lahknemised vahemikku 139-79 MAT. Märkimisväärne on asjaolu, et molekulaarsetest uuringutest lähtuvad teadmised on vastuolus eelnevate hüpoteesidega ning paigutavad klassisisesed lahknemised ajaliselt tunduvalt hilisemaks kui varasemalt eeldatud (Uribe jt, 2017).

Tänapäevaste klassi esindajate arenguloos mängib suurt osakaalu välise koja kadumine (Kröger jt, 2011; Jaitly jt, 2022). Kõikide peajalgsete eellasel oli väline koda olemas, kuid tänapäeval on see säilinud ainult laevukeste esindajatel; kõigil teistel on koda redutseerunud sisemiseks hõljumisfunktsiooni täitvaks organiks, enamustel kaheksahaarmeliste ja kõikidel pisiseepialiste liikidel on see täielikult redutseerunud. Asjaolu on muutnud peajalgsete fülogeneesi uurimise fossiilsele andmestikule tuginedes keeruliseks: pärast kambriliste kodade (*Phragmocone*) kadumist on fossiilset ainet väheselt ja fragmentaarselt, muutes kahelõpuseste arenguloo sellele tuginedes raskemini mõistetavaks (Kröger, 2011; Villanueva jt, 2017; Uribe jt, 2017). Esimeste peajalgsete evolutsioneerumisega ligikaudu 530 MAT ühtib välise koja hõljuvusfunktsiooni teke, mis ligikaudu 275 MAT redutseerus täielikult sisemiseks organiks (Villanueva jt, 2017). Peajalgsete evolutsioonis on ligikaudu samaaegselt täheldatud ka tagumise ja dorsoventraalse kehatelje muutumist, mis viitab keha pöördumisele allasuunatust enam-vähem horisontaalseks ning üleminekule varasemast tunduvalt aktiivsemale elustiilile (Kröger jt, 2011).



Joonised 2 ja 3. Kujutatud on kahe uuringu järgi aastatel 2014 ja 2017 koostatud peajalgsete fülogeneensipuid. Eestikeelne tekst autori poolt. Allikad: Allcock jt, 2014; Uribe jt, 2017.

Üldise reeglina on hiljutised uuringud toetanud enamike peajalgsete rühmade monofüleetilisust (Joonis 2; 3). Mõnede eranditena on välja toodud puuduimeliste (*Incirrata*) sekka kuuluvad kaheksajalgased (*Octopodidae*), kelle puhul toetavad molekulaaruuringud mittemonofüleetilist põlvnemist – seda perekonna kaheksajalg (*Octopus*) puhul (Uribe jt, 2017; Allcock jt, 2014). Perekond seepia (*Sepia*) on molekulaarsete andmete osas enamjaolt monofüleetiline, kuid *Sepiella* paigutamine selle hulka muudab rühma parafüleetiliseks (Uribe jt, 2017). Mitmete rühmade paiknemine klassis on jäänud ebaselgeks. Eriti vaidlusalusteks on olnud mh. vampiirhaarmeliste, *Idiosepioidea* ja keeritsseepialiste (*Spirulida*) paigutumine fülogeneesipuul (Uribe jt, 2017). Vampiirhaarmelised on tänapäevaks vaid ühest liigist koosnev rühm, keda on traditsiooniliselt peetud kaheksajalgadega lähedases suguluses olevaks: molekulaarsed uuringud on hüpoteesi kinnitanud ning paigutanud nad kaheksajalglaste sõsarrühmaks (Uribe jt, 2017).

Peajalgsete fülogeneesi uurides on tähelepanuväärseks asjaoluks kaheksa- ja kümnehaarmeliste eellasseisundite erinevus vastavate rühmade tänapäevasest eluviisist. Kaheksahaarmelised on valdavalt bentiline rühm, kuid nende eellased olid molekulaarsele andmestikule tuginedes väga tõenäoliselt pelaagilise eluviisiga (Sanchez jt, 2018). Sama kehtib kümnehaarmeliste kohta – kuigi nende elamissügavused on reeglina kaheksahaarmeliste omadest mitmekesisemad, oli nende ühine eellane tõenäoliselt bentiline (Sanchez jt, 2018). Peajalgsete hulgas tunduvad elupaikadevahelised

üleminekud olevat olnud suhteliselt sagedased ning sellest lähtuvalt on ka konvergentse evolutsiooni osatähtsus klassis suur (Lindgren jt, 2012).

Valikusurved

Valikusurved on osa loodusliku valiku väljendustest, mis vormivad elusorganismide kohastumusi (Stearns ja Hoekstra, 2000). Valikusurved võivad olla nii biootilist kui abiootilist päritolu. Kõige olulisemad biootilised valikusurved on teistelt organismidelt tulenev röövlussurve, konkurents teiste liikidega ning rööveluviisi puhul potentsiaalsed saakloomad. Abiootilised valikusurved tulenevad eluta keskkonnast ning sealt lähtuvatest väljakutsetest ümbritseva kujul – peajalgsete puhul neid ümbritsevast veekeskkonnast erinevais sügavusastmetes (Lindgren jt, 2012; Sanchez jt, 2018).

Tänapäevaste peajalgsete arenguloos on tähtsat rolli mänginud neile rakendunud röövlussurve ehk kõrgematel troofilistelt tasanditelt lähtuv valikusurve (i.k *top-down effect*, La Pierre ja Hanley, 2015). Pärast evolutsiooni käigus toimunud välise koja kadumist on nad olnud saakloomadeks mitmetele röövloomadele, ennekõike luukaladele, kellele peajalgsed nende pehme kehaehituse tõttu kergesti töödeldavaks saagiks on; seda ka suurekasvulised süvaveekalmaarid, kelle arengut on tõenäoliselt tugevalt suunanud nende ainsalt kiskjalt kašelotilt lähtunud surve (Jaitly jt, 2022; Kröger jt, 2011; Nilsson jt, 2012). Röövlussurvest mõjutatult on peajalgsetel arenenud mitmeid konkreetseid kohastumusi: reaktiivliikumine sifoonist pumbatava vee teel, paindlik käitumine röövloomade eest varjumisel ja nende vältimisel, kromatofooridest ja papillidest lähtuv krüpsis, varieeruvad paljunemisstrateegiad, tindipõiest lähtuva vedeliku kasutamine kaitseesmärgil ning mürgisus (Jereb ja Roper, 2005; Rocha jt, 2001; Villanueva jt, 2017; Amodio jt, 2019). Peajalgsete puhul kunagi läbivaks peetud ühekordne paljunemine esineb liikidel, kes elavad suure röövlussurve all ja ebastabiilsetes keskkondades; vähesemate röövloomadelt lähtuvate ohuteguritega ja stabiilsema elukeskkonnaga liikidel võib esineda elu jooksul mitmeid paljunemisi ning ovulatsioonivariante (Rocha jt, 2001).

Kuigi koja redutseerumisele ning selle lõplikule muutumisele sisemiseks hõljevusvahendiks või enamuse kaheksahaarmeliste puhul täielikule kadumisele evolutsiooni käigus pole täieliku kindlusega pakutavat vastust, on sellele fenomenile pakutud mitmeid hüpoteese. Üheks on tõenäoline asjaolu, et kiskjatel arenesid kohastumused välise koja purustamiseks ning kaitsefunktsioonilise olulisuse kaotanuna soositi kojata kiirust, intelligentsust kiskjatest hoidumisel ning värvi- ja peegeldajarakkudest (kromatofoorid, leukofoorid ja iridofoorid) lähtuvat varjevõimet (Kröger jt, 2011; Amodio jt, 2019; Mähger jt, 2008).

Röövluksurvele endale lisaks on tähtsad ka eelistatud või kättesaadavate saakloomade tekitatud valikusurved (i.k. *bottom-up effect*, La Pierre ja Hanley, 2015), kelle töötlemiseks on peajalgsetel arenenud erinevaid saagitabamisviise ning morfoloogilisi struktuure, millest nokk ning iminappade muudendid on mõned kõige prominentsemad (Roscian jt, 2022; Xavier jt, 2022; Kröger jt, 2011, Fuchs jt, 2021). Peajalgsete rööveluviis on suunanud mitmeid kohastumusi nii aktiivse saagijälituse kui varitsuse osas (Villanueva jt, 2017).

Kohastumuste hindamisel on kahtlemata olulised ka tihti tagaplaanile jäävad abiootilised tegurid (Lindgren jt, 2012; Stearns ja Hoekstra, 2000). Kuivõrd peajalgsetel asustavad mitmekesiseid veekeskkondi, on antud elupaigalisest varieeruvusest tulenevalt rakendunud ka erinevad surved. Pelaagilise eluviisiga peajalgsetel – enamasti kümnehaarmeliste esindajatel – esineb voolujooneline ja reeglina piklik mantel ja kehaplaan, samas kui põhjaeluviisiga liikidel on see ümaram. Avatud vees liikudes on biootilises kontekstis nii saagi tabamiseks kui röövloomade vältimiseks oluline kiirus, kuid taolist kehaehitust soosib ka keskkond ise: voolujoonelisus tagab sujuva liikuvuse ning kiiruse avatud ja takistusteta keskkonnas (Lindgren jt, 2012; Uribe jt, 2017). Paljudel pelaagilistel liikidel esineb ka osaline või teatud juhtudel (ennekõike *Oegopsida* seltsi kuuluvatel liikidel) täielikult redutseerunud sarvkest, mispuhul lääts on veega otsekontaktis (Lindgren jt, 2012). Samalaadselt puuduvad pelaagilistel liikidel reeglina nahatekstuuri muutvad papillid: kuigi nende kromatofoorid ja peegeldajarakud on kõrgelt arenenud, pole nahatekstuuri muutmisel erilist funktsiooni keskkonnas, mis kuhugi varjumist ei võimalda (Lindgren jt, 2012). Seevastu bentilistel liikidel, kelle elukeskkonnas esineb palju kive, vetikaid ning vees hõljuvat sadet, omavad sarvkesta sisuliselt alati: kuigi organ täidab ka teisi eesmärke, on üheks põhiliseks läätse ja silma tervikuna kaitsmine vees hõljuva detriidi eest, mida vee sügavametes kihtides leidub sadestumise tõttu oluliselt rohkem. Siiski pole sarvkesta olemasolu läbiv: süvaveelistel vampiirhaarmelistel ja uimelistel sarvkesta pole, samas kui bentilistel kaheksajalglastel esineb see alati ning sulgsilmsetel (*Myopsida*) pelaagilise eluviisiga kalmaaridel leidub sarvkest samuti (Lindgren jt, 2012; Allen jt, 2014). Sarnased kohastumused on tõenäoliselt tekkinud mitmete valikusurve tulemusena, mis on vorminud klassisiseseid konvergentseid kohastumusi (Lindgren jt, 2012).

Peajalgsete kohastumused

Kohastumus (i.k. *adaptation*) on elusorganismidele omane loodusliku valiku tulemusena tekkinud anatoomiline struktuur, käitumismuster või füsioloogiline omadus (Stearns ja Hoekstra, 2000). Kuivõrd peajalgsete näol on tegu elukeskkondadelt väga mitmekesise rühmaga, peegeldavad nende kohastumused erinevaid kujunemismustreid (Jereb ja Roper, 2005; Jaitly jt, 2022).

Peajalgsete perekonnad varieeruvad eluviisilt arvestatavalt, kuid kõikidele klassi liikmetele on omane hea silmanägemine, selgrootute kohta väga kõrgeks peetud intelligentsus, aktiivne rööveluviis ja nokk. Varieeruvad on hõljuvus, kromatofooridest ja papillidest lähtuv värvuse- ja tekstuurimuutmisvõime, haarmete ning iminappade arv ja ehitus, toese olemasolu, silmade peenstruktuur nii pupillikujude, sarvkesta kui spektritaju osas ning hõõrila olemasolu (Jereb ja Roper, 2005; Jaitly jt, 2022, Lindgren jt, 2012). Kohastumuste osas on oluline rõhutada keskkonnast lähtuvaid nii biotilisi (kisklussurve, liigipõhiselt spetsialiseerunud saak) kui abiotilisi (valguse intensiivsus, temperatuur, veeülgavus) tegureid (Lindgren jt, 2012; Jaitly jt, 2022). Peajalgseid iseloomustab selgrootute kontekstis märkimisväärselt suur intelligentsus, mida on võrreldud püüsoojaste loomade omaga (Jaitly jt, 2022; Villanueva jt, 2017).

Klassisisesele on täheldatav elukeskkonnast sõltuvalt konvergenti esinemine (Lindgren jt, 2012). Kuivõrd erinevad elukeskkonnad ning veesülgavused ühes varieeruvate väljakutsetega survestavad neis elavaid organisme erinevaid viisidel, avaldub see nähtus ka peajalgsete seas. Bentilise eluviisiga liikidel esineb väga tihti ümaram kehaehitus, sarvkest ja kõrgelt arenenud krüpsis. Pelaagilistes keskkondades elutsevatel liikidel esinevad tihti suhtlusemärgi täitvad bakterite elutegevuse tulemusena valgust tootvad rakud e. fotofoorid, mantlil paiknevad uimed, kohatine läbipaistvus ning paindlikum sisetoes – seda nii kaheksa- kui kümnehaarmeliste hulka kuuluvate liikide puhul (Lindgren jt, 2012). Sügavamates vetes elavatel liikidel on enamasti küllaltki kõrgelt arenenud silmad küll olemas, kuid nende kemoretseptioonivõime ühes kompimismeelega, mida saavutatakse mh. noka ümber ja haarmetel paiknevate mikroharjakestega, on valguse puudumisest mõjutatuna tunduvalt rohkem arenenud kui palju eredamates keskkondades elavatel pelaagilistel liikidel (Lindgren jt, 2012). Mõnedele siin toodud näidetele võib leida erandeid – nt. esineb uimeliste alamseltsi kuuluvatel süvaveekaheksajalgadel peapiirkonnas kaks väikest uime (Uribe jt, 2017), kuid ehituslikult on need siiski pelaagiliste kümnehaarmeliste omadest tunduvalt erinevad. Samuti leidub klassis erandeid, mille täpne ülesloetlemine käesoleva töö mahu ületaks:

nt. puudub üldise reeglina kaheksajalgadel sisemine toes täielikult, kuid mõnedel kaheksahaarmeliste liikmetel, ennekõike uimelistel, on sellest lähtunud äärmiselt redutseerunud relikv sisemise stiletipaari (i.k *paired stylets*) või kõhrelise uimetoese kujul siiski alles (Sanchez jt, 2018). Samalaadselt varieeruvad oluliselt peajalgsete haarmed: laevukestel esinevad arvukad viburilaadsed ja iminappadeta haarmed, samas kui mitmetel kalmaarilistel leidub iminapa ümber hammaste sõõr – mõnedel avasilmsete (*Oegopsida*) seltsi liikidel on haarmetel saagi tabamiseks arenenud teravad ogad või konksud, mida kasutatakse saaklooma vigastamiseks (Fuchs jt, 2021).

Kuigi kohastumusi saab vaadata osaliselt ühisest esivanemast lähtuvana, on vähemalt fotofooride puhul tõestatud, et peajalgsete hulgas on need iseseisvalt arenenud mitu korda ja kõige sagedamini pelaagiliste liikide hulgas. Sarnane on olukord sarvkestaga, mis on evolutsioonis tekkinud ja redutseerunud mitu korda, mööndavate eranditega enamasti veesügavusega seotult (Lindgren jt, 2012). Samuti on klassi liikmetel mitu korda toimunud iseseisvalt tindipõie redutseerumine või täielik kadumine (Sanchez jt, 2018). Järgnevas neljas alapeatükis uurin lähemalt tähtsamaid peajalgsete kohastumusi anatoomilisest aspektist ja närvisüsteemi kontekstis.

Silmad

Kahelõpuseste alamklassi kuuluvate peajalgsete silmad on kõrgelt arenenud „kaameratüüpi“/läätsega silmad (Jereb ja Roper, 2005). Et kõik klassi liikmed on röövloomad ning nende saagitabamine põhineb ennekõike visuaalsel informatsioonil, omab kõrgelt arenenud silm füsioloogilis-ökoloogilisest perspektiivist suurt tähtsust. Kuigi peajalgsete nägemisteravus on reeglina kalade omast suurem, on nende silmad ehituslikus kontekstis võrreldavad selgroogsete (ennekõike luukalade) omadega (Hanke ja Kelber, 2019; Villanueva jt, 2017). Seda toetab ka peajalgsete nägemissagarate suurus kesknärvisüsteemis – süvaveelise eluviisiga liikide nägemissagarad on tihti väiksemad, kui ohtrama valgusega keskkondades elavatel liikidel (Pungor ja Niell, 2023). Kahelõpuseste sekka kuuluvatel peajalgsetel esinevad läätsega silmad rabdomeersete fotoretseptoritega. Kõige rohkem erinevad klassi teistest liikmetest laevukeste silmad, mis on ehituselt teist tüüpi (i.k *pinhole eye*), millel puudub lääts ning on seetõttu nägemisteravuselt madalama eristusvõimega (Barber, 2010). Peajalgsetel on suutelised vajadusest lähtudes ka oma silmi liigutama (Hanke ja Kelber, 2019) ning nende pupillikontraktsioon on ajaliselt loomariigis kiireimate seas (Villanueva jt, 2017). Kõikidel bentilistel kaheksajalgadel leidub sarvkest ning kümnehaarmeliste eellasseisundiks peetakse üheosalise sarvkesta olemasolu, mis on osadel seltsidel hiljem redutseerunud (Lindgren jt, 2012). Peajalgsete pupillide hulgas on keskkonnast lähtuvatest survetest ajendatult tekkinud väga suur mitmekesisus (joonis 4).



Joonis 4. Varieeruvad pupillikujude osas – vasakult paremale kaheksajalgase, kalmaarilise, seepia ja laevukese silm. Allikas: autori koostatud kollaaž allikate Internet 3 ja Internet 4 põhjal.

Lähemalt on uuritud hariliku kaheksajala (*Octopus vulgaris*), kaheksajala *Octopus australis* (Stubbs ja Stubbs, 2016) ja hariliku seepia (*Sepia officinalis*) silmi (Hanke ja Kelber, 2019; Imarazane jt, 2017). Klassis on täheldatav märkimisväärne pupillide mitmekesisus: kaheksahaarmeliste omad on intensiivse valguse puhul horisontaalsed pilud, seepiate puhul esineb ka U- ning W-kujulisi pupille (Hanke ja Kelber, 2019). Pupillitüüpide varieeruvuse osas mängib

olulist osa valguse silma sisenemine: seepiate U- ja W-kujulised pupillid võimaldavad ümbritsevat valgust silma suuremas mahus vastu võtta kui ümmargused pupillid (Villanueva jt, 2017) ning ülalt saabuvat valgust allpool asuva pimedusega tasakaalustada, mis viitab sellise pupilliehitusega liikide puhul suurele tähtsusele valguse koondamise osas. Valguse ebavõrdset sisenemist silma tasakaalustav efekt aitab seepiatel paremini röövloomadest hoiduda, leida saaki ning tajuda ka substraati, mille peale või kõrvale vajadusel varjuda (Mäthger jt, 2013).

Et peajalgsete silmad sisaldavad vaid üht tüüpi fotoretseptoreid, on neid traditsiooniliselt peetud värvipimedaks (Pungor ja Niell, 2023; Villanueva jt, 2017). Siiski on ka pakutud, et peajalgsete pupillitelje paiknemine ning niinimetatud „kromaatileine kõrvalekalle/aberratsioon“ võimaldab peajalgsetel piisavalt suure spektrierinevuse puhul värve tajuda – olemuslikult kujutab kromaatileine kõrvalekalle nägemisteravuses esinevat hägusust, mille puhul võib peajalgne ka värvi sellisel kujul nägemata selle erinevust muudest toonidest tajuda (Stubbs ja Stubbs, 2016). Silma ehitus varieerub nii liigi- kui elupaigapõhiselt: bentilistel liikidel leidub enamasti sarvkest, kuid pelaagilistel liikidel võib see puududa. Evolutsioonilisest kontekstist lähtudes on asjaolu jäänud ebaselgeks: kuigi kõigil bentilistel puuduimelistel on sarvkest olemas, ei leidu seda teistel süvavees elutsevatel kaheksahaarmelistel uimelistel ega ainsal elaval vampiirhaarmeliste esindajal *Vampyrotheuthis infernalis* (Lindgren jt, 2012).

Peajalgsete esindajate hulgas leidub loomariigi suurimaid silmi: hiidkalmaari (*Architeuthis dux*) ning koljatkalmaari (*Mesonychoteuthis hamiltoni*) silmad on kõige suuremad tänapäevaste loomade hulgas nii üldist suurust kui ka silma ja ülejäänud keha suurusvahekorda arvestades (Villanueva jt, 2017). Silmade suuruse puhul on välja pakutud erinevaid hüpoteese: kõige tavalisemaks funktsiooniks on peetud nende kasutust jahipidamisel, kuid alternatiivse teooriana on välja pakutud ka nende olulisust röövlusest hoidumisel. Kuigi nimetatud suurekasvuliste kalmaaride kõrgelt arenenud silmad leiavad kahtlemata kasutust ka saakloomade leidmisel, on nende põhilise eesmärgina teoretiseeritud kašelottidest kui nende ainsast kiskjast lähtuvast ohust hoidumist. Tõenäoliselt on süvaveekalmaaride silmad võimelised vaalade ujudes tekitatud mikroorganismidest lähtuvaid bioluminestsentsilaineid kaugelt tajuma, mis võimaldab neist tulenevat ohtu õigeaegselt tajuda ja põgeneda (Nilsson jt, 2012).

Kromatofoorid ja papillid

Peajalgsete klassis esineb kokku kolme tüüpi värvirakke: kromatofoorid, iridofoorid ja leukofoorid (Mäthger jt, 2008). Kromatofoorid kujutavad endast pigmendipõiekesi, mille küljes asuvad lihased on otseses ühenduses peajalgse ajuga; kromatofoori venitamisel või kokkusurumisel muutub selle sees paikneva pigmendi kontsentratsioon, ning seeläbi ka valguse toimetel peegelduv värvus ja organismi enda värv. Iridofoorid on mitmekihilised nahastruktuurid, mis on võimelised peegeldama valgust tagasi erinevate lainepikkustega ning seega ka varieeruvate toonidega (Mäthger jt, 2008). Leukofoorid koosnevad sfäärilistest osakestest nimega leukosoomid ning peegeldavad/pihustavad taustavalgust (*ambient wavelengths*), luues nahale mitte ainult valgeid mustreid ja laike, vaid peegeldavad tagasi ka endale langevaid lainepikkusi, luues seeläbi sama värvi, mis pealepaistval valgusel (Mäthger jt, 2008).

Papillid kujutavad endast kahelõpuseste klassi kaheksahaarmelistest ja seepiatest esindajatele omaseid hüdrostaatiliselt funktsioneerivaid nahastruktuure, mis võimaldavad lisaks kromatofooridest lähtuvatele värvidele muuta ka naha tekstuuri. Kalmaaridel papillid puuduvad. (Allen jt, 2014). Papille on lähemalt uuritud seepiate puhul, kus selgusid ehituslikud eripärad nahasiseste erektoorlihaste näol (Allen jt, 2013). Tekstuurimuutuse teeb võimalikuks lihaste hüdrostaatiline pikenemine ja lühenemine, mis mõjutab ka neile lähedal paiknevaid kromatofoorikihte. Papillidest lähtuvat tekstuurimuutust kasutatakse nii varjumis- kui signalisatsioonieesmärkidel, viimasel puhul kombineeritakse see sageli haarmete seadmisega kindlasse asendisse (Allen jt, 2013).

Värvirakkudest lähtuv värviavaldumine ning tekstuurimuutused näivad olevat tugevalt seotud konkreetse liigi elukeskkonnaga. Bentiliste liikide puhul on esikohal varjumine, nahatekstuuri muutumine ning situatsiooniliselt suhtlus varjumist mittevõimaldavas keskkonnas, samas kui pelaagilise eluviisiga liikidel on tähtsam märkimisväärselt kõrgelt arenenud krüpsis nii läbipaistvuse, valguse peegeldamise kui kõhtmisest piirkonnast lähtuva bioluminestsentsi osas. Märkimisväärne on asjaolu, et seltsiva eluviisiga pelaagilised kalmaarid kasutavad kromatofore sageli liigikaaslastele signaliseerimiseks (Lindgren jt, 2012; Allen jt, 2014).

Kromatofooride ja papillide esinemine sõltub konkreetsest liigist ning tema elukeskkonnast. Pelaagilistel liikidel leidub fotofoore tunduvalt rohkem kui teiste elukeskkondade liikidel, kuid tekstuurimuutust võimaldavad papillid puuduvad neil valdavalt täielikult (Lindgren jt, 2012).

Papille ja neist lähtuvat naha peenstruktuuri muutmisvõimet omavad ennekõike benthilised liigid – kuigi papillide morfoloogia ja kehapealne asetus on liigisiselt fikseeritud, varieeruvad need aspektid nii liigivaheliselt kui ka kaheksajalgade ja seepiate osas arvestatavalt (Allen jt, 2014). Nt. hariliku seepia (*Sepia officinalis*) puhul paiknevad papillid mantlil, peal ja haarmetel, liigil *Sepia apama* aga ainult peapiirkonnas; hariliku kaheksajala (*Octopus vulgaris*) papillid paiknevad üle terve keha ning lisaks esinevad neil mõlema silma all kolm ventraalselt papilli (Allen jt, 2014).

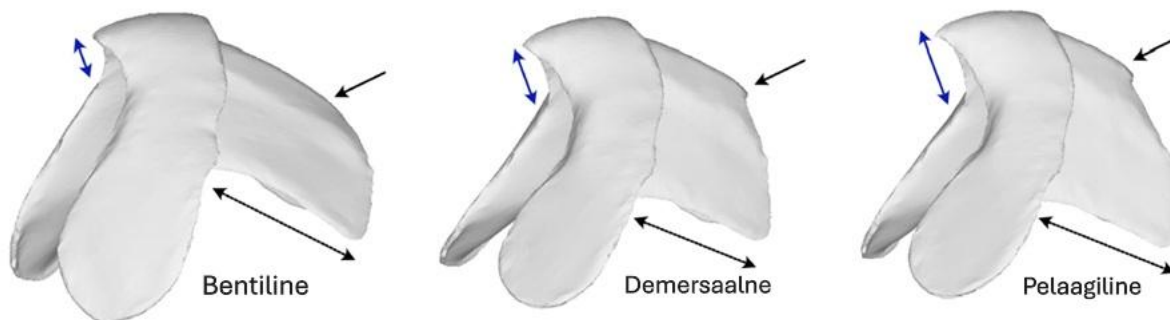
Nokk

Nokk on peajalgsetele selgrootute hulgas ainuomane kehaosa, millele lisaks leidub mõnedel liikidel ka limuste hõimkonnas laialt levinud hõõrel (Jereb ja Roper, 2005). Nokk on koostiselt kitiini- ja valgupõhine, jaotub üla- ja alanoka kujul kaheks osaks ning on valmikustaadiumis ehituslikult äärmiselt tugev (Xavier jt, 2022). Nokad evolutsioneerusid peajalgsetel fossiilsele andmestikule tuginedes tõenäoliselt devonis (Kröger jt, 2011).

Peajalgsete nokk on koorudes tihti habras ning suhteliselt vähearenenud (Xavier jt, 2022). Kuigi vastsestaadiumis areneb ja tugevneb nokk kiiresti, on see eluetapi varajasel perioodil teistsuguse funktsiooniga: hammustamise ja saagi tükeldamise asemel on see spetsialiseerunud vähkide kehavedelike imemisele ning kehavälise seedimise abistamisele. Et peajalgsete nokk kasvab elu jooksul väliste häirijate puudumisel järkjärguliselt, saab seda potentsiaalselt kasutada ka konkreetsete isendite vanuse määramiseks (Xavier jt, 2022; Roscian jt, 2022).

Noka ehitust peajalgsetel on peetud tavapäraselt vähevarieeruvaks ning ennekõike liigi fülogeneetilisest põlvnemisest sõltuvaks, kuid kahelõpuseste geomeetris-morfomeetrisest andmestikku kasutanud uuringud on viidanud asjaolule, et selle kuju võib sõltuda konkreetse liigi elamissügavusest ning elutegevuseks kasutatavast substraadist. Eriti varieeruv on peajalgsete alanokk (Joonis 5), mille kuju järgi on võimalik teha järeldusi nii suhtelise troofsustaseme kui ka elamissügavuse kohta. Nii on pelaagiliste ja bentiliste peajalgsete nokk hoolimata fülogeneetilisest sugulusastmest sarnane ning see viitab noka arengule nii täpsemast funktsioonist kui ökoloogilistest teguritest mõjutatuna. Pelaagiliste liikide nokk on mehhaaniliselt ehituselt sobiv kalade ning teiste kestata saakloomade tükeldamiseks, samas kui bentilises keskkonnas elavate liikide oma on ehituslikult spetsialiseerunud vähkide kesta purustamiseks (seda peajalgsete suumuskulatuuri arvestamata, mida on hetkeseisuga vähe uuritud) (Roscian jt, 2022). Aastal 2023 ilmunud ning 18 Vahemeres elava liigi põhjal läbi viidud uuring vaidles eeltoodud väitele vastu: kuigi uurimistulemuste järgi teatav ökoloogiline signaal troofsustaseme põhjal eksisteeris, oli fülogeneetiline sugulus konkreetses uuringus sellest oluliselt suurema osakaaluga (Sánchez-Márquez jt, 2023). Kuigi uuring käsitles liike kaheksajalgade, seepialiste, pisiseepialiste ja kalmaaride seltsidest, on see siinkirjutaja arvates nii valimi suuruselt kui regionaalselt piiratuselt liiga väike, et selle järgi tervet klassi hõlmavaid järeldusi teha.

Eraldi on uuritud ka peajalgsete noka läbistamisvõimet kõva materjali osas. Nokaotsa (*rostrum*) suurus, pikkus ning teravus mõjutasid katsetes materjali läbistamist oluliselt. Tulemused viitasid tõdemusele, et pikema ja teravam nokaotsaga liikidel on saagi läbistamine lihtsam, kuid ehituslikult on sedalaadi nokad mehhaanilistele mõjudele vastuvõtlikumad ning võivad kergemini vigastada saada; sama asjaolu täheldati ehituslikult paksude ja tihedate nokkade osas (Wang jt, 2024).



Joonis 5. Bentilise, demersaalse ja pelaagilise peajalgse alanokk. Märgitud jooned rõhutavad erinevaid morfoloogilisi varieeruvusi, sh. alanoka nokaotsa etteulatuvus ja teravus, nokajuurel esinev mulk ning laius. Eestikeelne tekst autori poolt. Allikas: Roscian jt, 2022.

Peajalgsetel leidub ka hõõrel, kuid kaheksahaarmeliste sekka kuuluvatel liikidel on see tugevalt redutseerunud ning keerisseeplialiste seltsi kuuluvatel liikidel on see arengu käigus täielikult kadunud (Clarke ja Trueman, 1997). Hõõrla kui tõenäoliselt fülogeneetiliselt eellasseisundis esineva organi kadumise kohta nii kaheksahaarmeliste ja eriti keerisseeplialiste hulgas on hetkeseisuga vähe infot ning seda suunanud surved on jäänud uurimata.

Kesknärvisüsteem ja intelligentsus

Peajalgsed on selgrootute seas kõige kõrgemalt arenenud närvisüsteemiga klass (Darmaillacq jt, 2017). Kuigi nende kesknärvisüsteem koosneb viiest kuni kuuest kokkukasvanud ganglionist, on need ülesehituselt äärmiselt keerukad ning nende ajude puhul on eristatavad erinevad sagarad, millele on õnnestunud leida funktsionaalsel tasandil analooge püsisoojaste seast (Ponte jt, 2020; Pungor ja Niell, 2023). Neuronite arv varieerub taksonite lõikes, kaheksajalgadel on neid kuni 500 miljonit (Amodio jt, 2019). Kõige keerukama kesknärvisüsteemiga on kaheksahaarmeliste esindajad, kõige lihtsamaga laevukeste liigid (Shigeno jt, 2018).

Peajalgseid iseloomustab selgrootute kontekstis erakordselt kõrge intelligentsus (Jaitly jt, 2022). Traditsiooniliselt on taolise intelligentsuse tekkele pakutud kaks põhilist lähtehüpoteesi: ökoloogilise ja sotsiaalse intelligentsuse hüpotees. Esimene kujutab endast enamjaolt generalistliku (mitmekesiste toiduallikatega, ka saakloomade osas) toitumislaadiga liikide intelligentsust, kelle kõrgem kognitiivne tase on tekkinud seoses toiduleidmisega seotud väljakutsete lahendamisega; teine sotsiaalse eluviisiga organisme, kelle intelligentsus on lähtunud rühmas elamisest tulenevatest survetest omavahelisel suhtlemisel, hierarhiakehtestustel jne (Amodio jt, 2019). Kuna peajalgsed ning eeldatavalt ka nende esivanemad on valdavas osas mitteseltsiva eluviisiga ning selle kriteeriumi järgi viimase hüpoteesi jaoks sobimatud, on nende uurimise puhul lähtunud esimesest – ökoloogilise intelligentsuse hüpotees pakub tekkepõhjusena välja toidu otsimisel ning omandamisel eksisteerivad väljakutsed, mis on eriti levinud generalistliku toitumisega liigirühmade seas. Et peajalgsed reeglina sotsiaalsed organismid ei ole, on ka nende kõrge intelligentsuse tekkeks peetud generalistliku ning röövlusele tugineva toitumuse olemasolu ühes röövloomade vältimisega (Amodio jt, 2019; Villanueva jt, 2017).

Peajalgsete ajutüüpide ning konkreetsete sagarate puhul on täheldatav teatud sarnasuste esinemine liikidel, kel on sarnane elulaad ning ökoloogiline nišš, kuid pole fülogeneetiliselt lähedaselt suguluses (Ponte jt, 2020). Läbiviidud uuringud osutavad asjaolule, et aju struktuur sõltub lisaks fülogeneetilistele teguritele suures osas liigi enda vahetust keskkonnast ning elustiilist: suurt osatähtsust omab saak, millele püüdmisele konkreetne liik spetsialiseerunud on ning vahetust keskkonnast lähtuvad surved kiskjate jmt osas (Ponte jt, 2020). Ühine joon kõigi peajalgsete juures on nägemissagarate väga suur osatähtsus, mis moodustavad ajust ligikaudu kaks kolmandikku (Pungor ja Niell, 2023). Erinevalt teistest peajalgsetest moodustavad laevukeste ajust suurema osa

haistmissagarad, mis viitab nende suhteliselt vähem arenenud silmade osakaalule (Barber, 2010). Et silmad on energeetilises kontekstis nõudlikud elundid ja veekeskkonnas nähtavuse tõttu tihti väheefektiivsemad, muudab see kahelõpuseste kõrgelt arenenud silmade ja nägemissagarate olemasolu evolutsioonilises kontekstis äramärgitavaks asjaoluks. Peajalgsete kesknärvisüsteemi kõrget organiseeritust iseloomustab ka aju-verebarjääri olemasolu, mis puudub kõigil teistel limustel (Abbot ja Pinchon, 1987).

Tänapäevaste peajalgsete ühise esivanema aju eellasseisundiks peetakse ganglionipaarist koosnevat sõõri (Shigeno jt, 2018), millest arenesid välja kõik tänapäevased ajutüübid. Märkimisväärne nüanss eellasseisundi edasiarengu juures on tõenäoliselt olnud nägemissagarate osatähtsuse suurenemine: teistest varasemalt lahknud ning kõige pikemalt muutumatult püsinud laevukeste klassi esindajate puhul on haistmissagarad tunduvalt suuremad ning nägemissagarad nõrgemalt arenenud, mis viitab silmanägemise tähtsuse väga arvestatavale suurenemisele klassi evolutsiooni käigus (Barber, 2010).

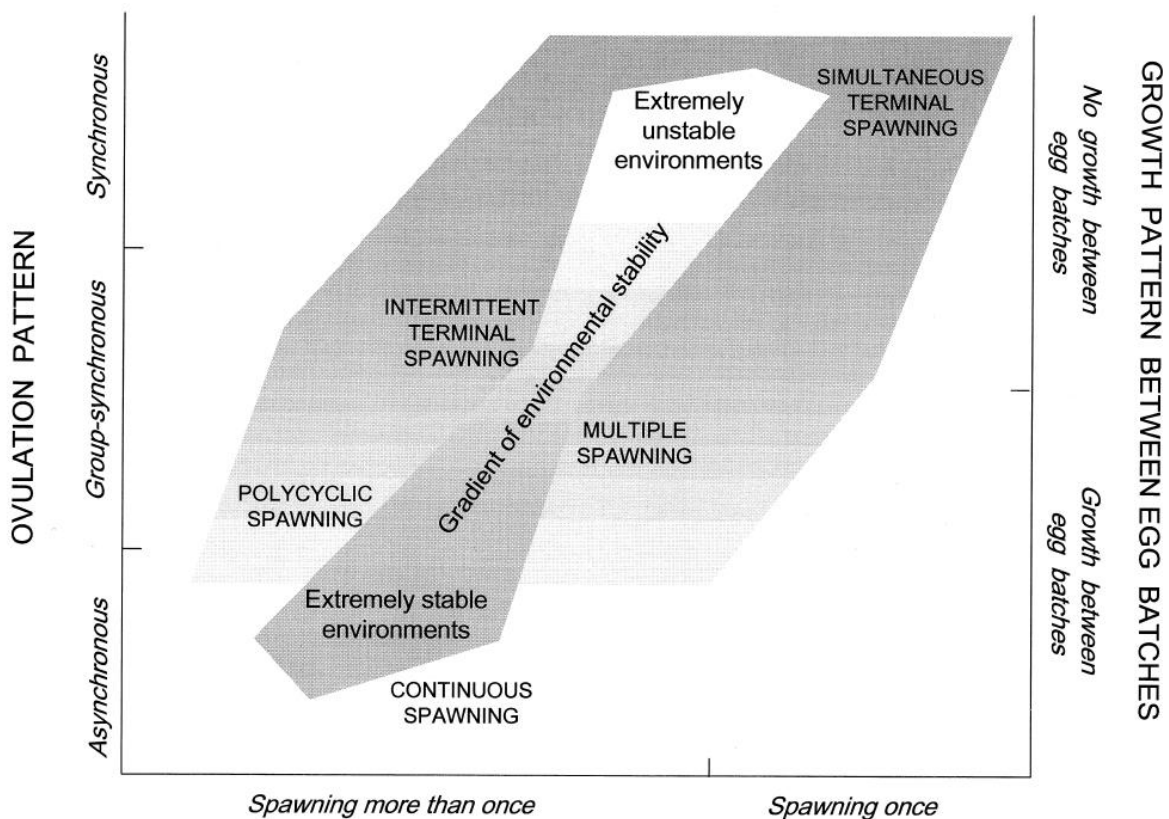
Nagu varasemalt viidatud, on peajalgsetel kõrgelt arenenud kesknärvisüsteemiga ühtivalt võimelised märkimisväärselt paindlikuks käitumiseks: seda nii saagi tabamise kui ka rõvloomadest hoidumise osas. Et nende pehme välise kojata keha muudab nad saakloomadeks mitmete kiskjatele (ennekõike luukaladele), on neil arenenud kiskjate vältimiseks mitmeid käitumuslikke eripärasid (Villanueva jt, 2017).

Peajalgsete käitumuslikud eripärad avalduvad mitmeti ning hõlmavad sealhulgas tööriistade kasutamist (Amodio jt, 2022). Huvitavateks ning teatavat intelligentsust demonstreerivateks käitumusmustriteks saab pidada nii veejugade pritsimist ründavate kiskjate poole kui ka tindi vallandamist sisemisest põiest, mida võidakse kasutada nii kiskjate tõrjumiseks kui ka saagi pimestamiseks (Amodio jt, 2022). Peajalgsetel kasutavad ka abiootilist laadi tööriistu: kaheksajalgade seas on levinud uru blokeerimine kividega lähedalasuvate rõvloomade heidutamiseks ning mõne liigi puhul esineb ka urust väljaspool liikudes detriidist „rüü“ valmistamine nt. kookspähklikoortest (Villanueva jt, 2017; Amodio jt, 2022; Jaitly jt, 2022). Peajalgsetel on vajadusel võimelised erinevatest värvi- ja tekstuuirakkudest lähtuvalt matkima nii ümbritsevat substraati (papille omavate liikide puhul ümbritsevad kivid, liiv, vetikad) kui ka mürgiseid loomi nagu meremaod (Jaitly jt, 2022).

Mõnede peajalgsete hulgas on täheldatud võimet teha piiratud mastaabis koostööd teiste liikidega. Mõndasid puuduimeliste liikide esindajaid on dokumenteeritud ühes meriahvenatega ja teiste kaladega saakloomi jahtimas, teistel seltsidel analoogset käitumist täheldatud ei ole. Asjaolu on üks põhjustest, miks just puuduimelised on paigutatud kõige intelligentsemate ja paindlikuma käitumisega peajalgsete hulka (Jaitly jt, 2019).

Paljunemisstrateegiad

Peajalgseid on klassikaliselt peetud elus vaid ühe korra paljunevateks (semelpaarseteks) organismideks (Ibáñez jt, 2021). Tänapäevaks on peajalgsete paljunemises täheldatud siiski vähemalt viite erinevat strateegiat: ühekordne paljunemine (*simultaneous terminal spawning*, ovulatsioon sünkroonne) ning mitmekordse paljunemise neli alatüüpi (*polycyclic*, *intermittent terminal*, *multiple* ja *continuous spawning*) (Rocha jt, 2001). Mitmekordsete paljunemiste puhul on selle võimaldajaks erinevat tüüpi ovulatsioonivariandid: mõnede peajalgsete munasarjad on suutelised peale paljunemist osaliselt taastuma, teiste munarakud küpsevad asünkroonselt ning munetakse pikema perioodi vältel. Samamoodi varieerub munemistevaheline kasv – mõnedel liikidel see jätkub, kuid teistel mitte. Kõige pikemalt valmikustaadiumis elavate tänapäevaste peajalgsete laevukeste puhul on paljunemine polütsükliline ning leiab aset igal aastal (Rocha jt, 2001).



Joonis 6. Peajalgsete paljunemistüüpe illustreeriv graafik, kus on välja toodud keskkonnastabiilsuse gradiendi ning kasvumustri suhe reprodktiivstrateegiatega nii munemise, kasvu kui ovulatsioonimustrite osas. Vasakus küljes ovulatsioonimustrid (asünkroonne, grupisünkroonne ja sünkroonne ovulatsioon), all munemiskorrad elu jooksul (korduvalt või ühekordselt), paremal vanemlooma kasv või selle puudumine munemiste vahel. Allikas: Rocha jt, 2001.

Tänapäevaste peajalgsete esivanemate ühiseks paljunemisstrateegiaks on välja pakutud asünkroonset ovulatsiooni, mis keskkonnast mõjutatult evolutsioneerus hiljem mitmeteks erinevateks strateegiateks (Ibáñez jt, 2021). Paljunemisstrateegia lahknemist viieks ülalnimetatud tüübiks on suunanud keskkondade stabiilsus: kui stabiilne keskkond ühes väiksema röövlussurvega (mis esineb ka laevukeste puhul nende kaitsva välise koja tõttu) soosib elu jooksul jätkuvat kasvu ja asünkroonset ovulatsiooni, siis ebastabiilsed keskkonnad kõrge röövlussurvega on kujundanud tõelist semelpaarsust ning vahepealsed keskkonnad vahepealseid paljunemisstrateegiaid varieeruva vanemlooma munemistevahelise kasvamisega ning sünkroonsuse varieeruvusega ovulatsiooni osas (Joonis 6).

Mõnedel seltsidel (ennekõike kaheksahaarmelistel) esineb vanemhool (Rocha jt, 2001). Kui valdavas enamuses hoolitseb munade eest emasloom, siis tänapäevaks on vähemalt ühel kalmaariliigil (*Sepioteuthis lessoniana*) tuvastatud potentsiaalselt ka isase osaline vanemhool munemispaike kontrollimise (i.k. *location probing*) näol (Sampaio jt, 2021). Kuigi kindla kalmaariliigi puhul pole selle käitumismustri täpne arengupõhjus teada, demonstreerib see selgelt isase paaritumisjärgset tegevust enda järeltulijate huvides (Sampaio jt, 2021).

Paljunemisstrateegiate osas mängib olulist rolli peajalgsete lühike eluiga: enamus liike elavad maksimaalselt paar aastat ning sisuliselt kõik on saagiks mitmetele röövloomadele. Et pikaealisus on viimasel põhjusel ebatõenäoline, on evolutsioon nende puhul tõenäoliselt soosinud paljunemisstrateegiaid, mis hõlmavad valdavalt paljunemist nii varakult ja paljude järglastega, kui võimalik ning seda ka siis, kui vanemloomad ise varsti pärast paljunemist hukuvad (Amodio jt, 2019; Rocha jt, 2001).

Järeldused

Varasemates peatükkides välja toodud kohastumuste kontekstis on täheldatavad mitmed huvitavad kokkulangevused. Selgelt väljenduv on kohastumuste avaldumine vastavalt keskkonnast tingitud survetest: pelaagilise eluviisiga liikidel on keha voolujoonelisem kui bentilistel, kelle puhul on kehaplaan reeglina ümaram. Sama drastilised on varieeruvused silmade vahel: vee sügavametes kihtides esinev sarvkiht, mis madalama sügavusega organismide puhul puuduvad, ning pupillikuju mitmekesisus ümmargustest ja vertikaalsetest U- ning W-kujulisteni (Lindgren jt, 2012; Mäthger jt, 2013).

Paljunemisstrateegiate mitmekesisus võrreldavalt varasemalt üleüldiseks peetud semelpaarsusega on arvestatav, sõltudes nii elueast kui ümbritsevast keskkonnast lähtuvast ohust suhtelisele elupikkusele. Nii on pikima eluea ja välise kojaga laevukesed elus igaaastaselt paljunevad, samas kui paljudel kaheksa- ja kümnehaarmelistel esineb tõeline semelpaarsus ühes vahepealsete vormidega (Ibáñez jt, 2021; Rocha, 2001).

Kuigi mitmeid peajalgsete kohastumusi on nähtud eelkõige vastusena neile rakenduvale röövlussurvele (Jaitly jt, 2022), on mitmete autorite ning siinhulgas siinkirjutaja arvamuseks, et sisuliselt kõigi kohastumuste teket saab vaadata vastusena rohkematele valikusurvetele. Varieeruvused peajalgsete nokakuju osas on evolutsioneerunud selgelt eelissaakloomade töötlemiseks, järgides potentsiaalselt teatavaid sarnasusi fülogeneetilise põlvnemise osas (Roscian jt, 2022; Wang jt, 2024); samuti on sarvkesta olemasolu või vähemalt selle prominentsus sõltuv ümbritsevas keskkonnas leiduvast detriidist ning muudest häirivatest teguritest, kuigi ka fülogeneetilisest põlvnemisest lähtudes: kõigil süvaveepeajalgsetel neid pole ning leidub pelaagilisi liike, kellel on sarvkest olemas (Lindgren jt, 2012). Mis puudutab paljunemismustreid, siis näivad need sõltuvat keskkonnast lähtuvatest elupikkust mõjutavatest faktoritest: suurema röövlussurve ning ebastabiilsema keskkonnaga liikidel esineb kas täielik semelpaarsus või mõni vahevormidest, samas kui väiksema röövlussurvega ning stabiilsemates keskkondades elavad peajalgsete võivad paljuneda elus korduvalt ning paljunemiste vahel ka edasi kasvada (Rocha jt, 2001).

Saadaolevat andmestikku uurides on selge, et keskkonnal üldiselt (seda nii biotiliste kui abiotiliste tegurite näol) on peajalgsete evolutsioonilisel mitmekesisustumisel olnud väga suur roll (Lindgren jt, 2012; Jaitly jt, 2022; Amodio jt, 2019). Peajalgsete on suutnud koloniseerida sisuliselt

kõiki merekeskkondi ning nende anatoomiline mitmekesisus on sellest lähtuvalt tohtu (Jaitly jt, 2022).

Edasiste uuringute fookuseks võiks autori arvates olla mitte ainult uuritavate organite ning suuremate anatoomiliste struktuuride peenkäsitus, vaid neid vorminud vastavate survete kindlakstegemine ning üksteisega suhestamine. Kas sarvkesta esinemine võib olla pelgalt kohastumus vees hõljuva detriidi ja muu vastu või leidub sellel ka teisi põhjuseid, arvestades et mõnedel süvavees elutsevatel peajalgsetel seda ei esine ning leidub pelaagilisi liike, kellel see struktuur olemas on? Samuti väärib käsitlemist küsimus fülogeneetilise põlvnemise osatähtsus kindlate kohastumuste kujunemisel laiahaardelise valimi puhul. Kui suures mahus on võimalik kindlaks teha mitmete erinevate valikusurvete mõju ühele kindlale anatoomilisele struktuurile ning millises mastaabis? Kõik on küsimused, mis vääriksid sügavamat uurimist ning eriti sedavõrd bioloogiselt mitmekesise ja erakordse klassi puhul kui peajalgset.

Kokkuvõte

Peajalgsete kohastumused on mitmekesised ning peegeldavad nii nende põlvnemist, ökoloogilist nišši kui ka elupaika. Pärast välise koja kadumist ning sellele järgnevat tohutut mitmekesisustumist toimus klassis väga mitmeid anotoomilis-morfoloogilisi muutusi, mis lähtusid nii kohalikust keskkonnast, eelistatud saakloomadest ning röövlusest hoidumisest kui ka fülogeneetilise põlvnemisest. Valikusurved on suunanud nende teket nii biotiliste kui abiotiliste tegurite mõjul.

Peajalgsete fülogeneesis on suur roll konvergentse evolutsioonil ning erinevate elupaikade ja niššide hõivamisel, mis vormis klassi varasemast tunduvalt mitmekesisemaks. Sellest lähtuvalt on täheldatavad ka erinevate anotoomiliste struktuuride avaldumine: sarvkesta sagedane leidumine bentiilistes elupaikades, kuid selle mitteläbiv kohalolu pelaagilistes; pupillikuju varieeruvused erinevate valgusintensiivsustega keskkondades elutsemiseks, nokapeenstruktuur vastava saagi tükeldamiseks, kromatofooride, papillide ning peegeldajarakkude olemasolu ja paiknemine, prominentsus või puudumine ning paljunemisstrateegiate varieeruvus olenevalt liigi elueast ning vastavatest keskkonnast lähtuvatest survetest. Kõiki käsitletud anotoomilisi struktuure on vorminud mitmed valikusurved, mille osas on võimalik kindlaks teha erinevaid: ümbritsev keskkond abiotiliste teguritega nagu valgus, nähtavus, ümbritsev substraat; kui ka biotilised tegurid nagu saadaolev saak kui ka röövlloomadelt lähtuv surve. Kuivõrd konkreetsed surved on olnud erinevates keskkondades varieeruvad, on need loonud peajalgsete kujul äärmiselt mitmekesise klassi nii anotoomiliste struktuuride varieeruvuselt kui elustiilidelt.

Summary

Cephalopods display a remarkably diverse set of adaptations that reflect their phylogeny, ecological niche and natural habitat. Following the loss of the external shell and the resulting diversification, the class underwent several anatomic and morphological evolutionary adaptations that derived from selective pressures from the surrounding environment, preferred prey, deterring predators and some degree of phylogenetic influence. The resulting adaptations resulted from several biotic and abiotic selective pressures. However, the evidence regarding various cephalopod adaptations and the selection pressures influencing them remains elusive and fragmented, with no recent efforts to synthesize findings from relevant case studies. Utilizing a recently established phylogenetic framework, this bachelor's thesis provides an overview of key cephalopod adaptations and the selection pressures that shape them. Different simultaneous selection pressures seem to be responsible in shaping the adaptations in cephalopods. Moreover, convergent evolution in different branches of cephalopod phylogenetic tree highlights the significant role of shared environmental factors in shaping adaptations in cephalopods.

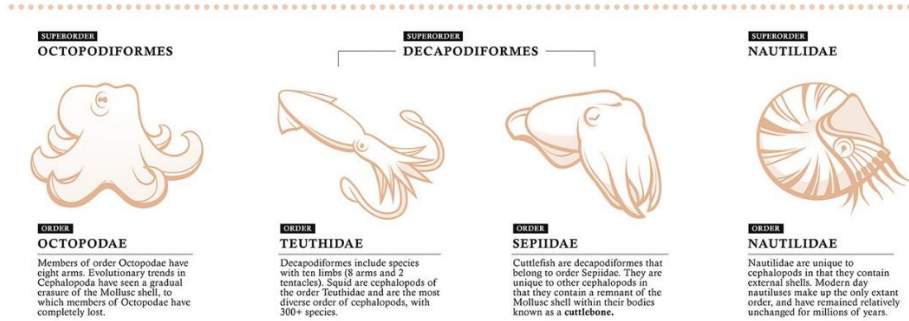
Tänuavaldused

Peaegu mitte ükski kirjatöö ei valmi täielikus üksinduses, ning akadeemiline kirjutis kõige vähem. Täpselt nii oli ka käesoleva tööga, ning autorit ümbritsevate inimesteta ei oleks saanud seda sündida.

Kõigepealt tänan sügavalt oma juhendajat Toomas Esperki, kelle ekspertiis, entusiasm, väga asjalik suunamine nii küsimuste kui üldise info osas ja äärmiselt heatahtlik ning mõistev suhtumine mind töö kirjutamisel hindamatult abistas. Olen tänulik oma perekonnale (eriti vanematele, vanaemadele, õdedele ja oma nõole) nende innustuste-kindlustuste, materiaalse abi ning kõige muu eest, samuti teistele ümbritsevatele lähedastele: veresugulastele-hõimlastele ja teistele, sealhulgas oma hetkel kõrghariduseta heale sõbrale (kes asjaolust hoolimata on targem kui nii mitmedki kaasealised, kellega ma oma kõrgkooliaastatel kokku puutunud olen) ning oma endisele elukaaslasele, kelle toetus oli nii vaimselt kui praktiliselt tohutu.

Viimasena soovin ma tänada oma ühepoolset muusat, kellest mõtlemine mind selle töö kirjutamisel innustas – kandku Granmamare sinised lained sind lahkelt bakalaureuseastme viimasesse aastasse.

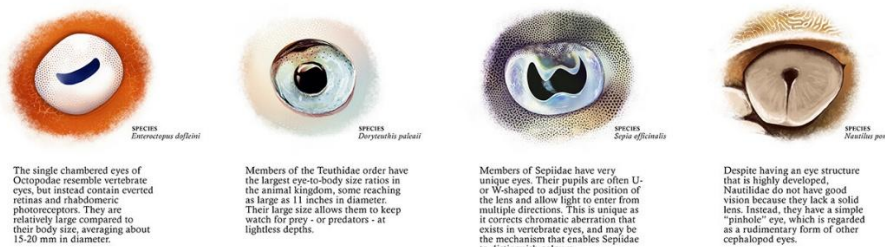
COMPARATIVE FUNCTIONAL ANATOMY OF CEPHALOPODS



TENTACLES



EYES



BEAKS

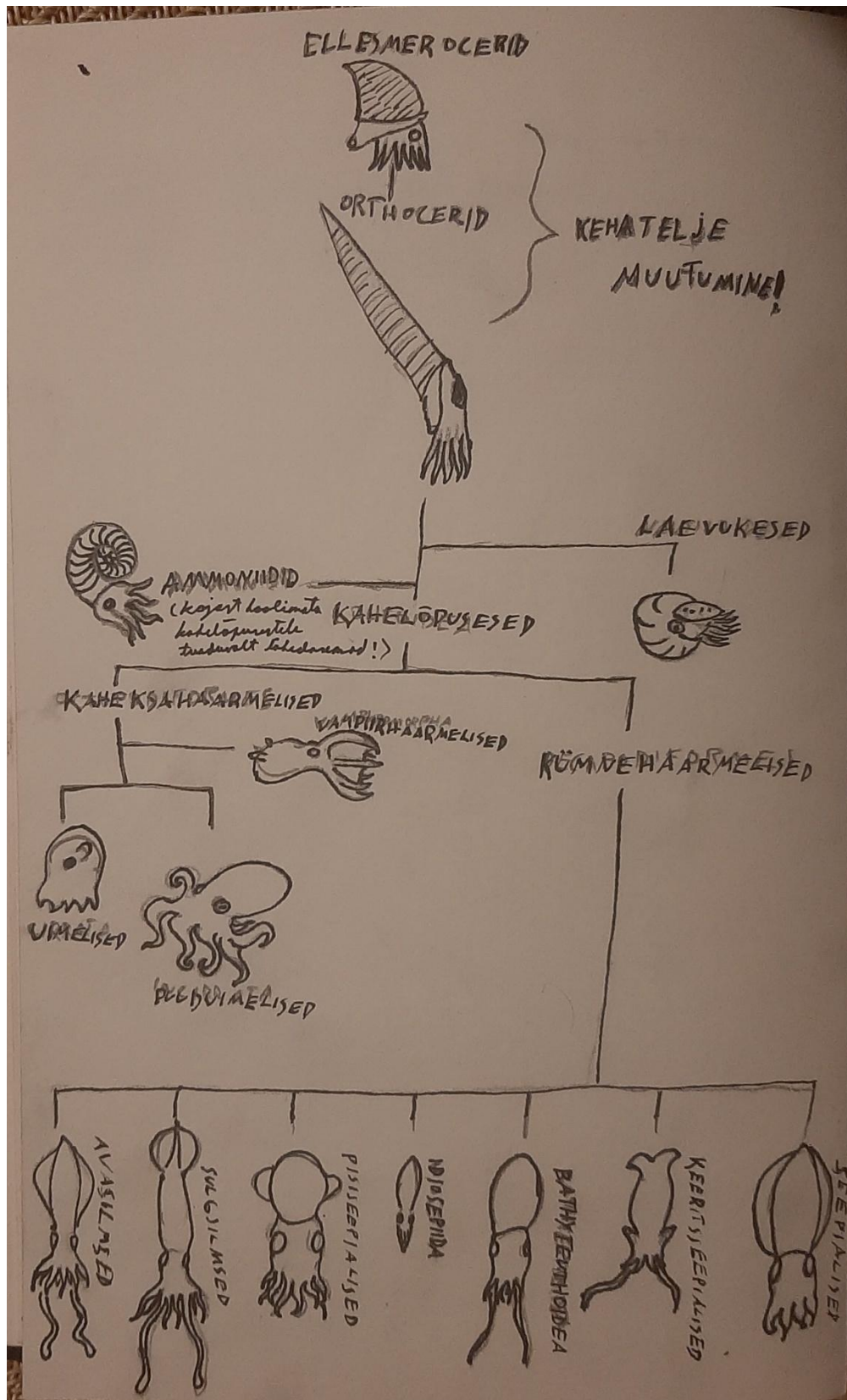


© Mark Nelson 2020. www.artofstudies.com

Lisa 1. Peajalgsete võrdlev funktsionaalne anatoomia nakkade, silmade, haarmete ja üldise kehaplaani näitel.
Allikas: Internet 5.



Lisa 2. Peajalgsete seltside esindajad. Vasakult paremale, ülevalt alla liikudes: puuduimeline, uimeline, vampiirhaarmeliste ainus esindaja *Vampyroteuthis infernalis*, *Idiosepiida*, *Bathyteuthoidea*, keeritsseepialine, sulgsilmne, avasilmne, seepialine, pisiseepialine, laevuke. Autori koostatud kollaaž allikate Internet 6-16 põhjal.



Lisa 3. Autori 20 minuti jooksul iseendale lohakalt visandatud sketš peajalgsete fülogeneesi mõtestamiseks.

Bibliograafia

Abbott NJ, Pichon Y. 1987. The glial blood-brain barrier of Crustacea and Cephalopods: a review. *J Physiol* 82:304–313.

Allcock, A., Lindgren, A. & Strugnell, J.M. 2014. The contribution of molecular data to our understanding of cephalopod evolution and systematics: a review. *Journal of Natural History* 49: 1–49. <https://doi.org/10.1080/00222933.2013.825342>

Allen JJ, Bell GRR, Kuzirian AM, Hanlon RT. 2013. Cuttlefish skin papilla morphology suggests a muscular hydrostatic function for rapid changeability. *J Morphol* 274:645–656. <https://doi.org/10.1002/jmor.20121>

Allen JJ, Bell GRR, Kuzirian AM, Velankar SS, Hanlon RT. 2014. Comparative morphology of changeable skin papillae in octopus and cuttlefish. *J Morphol* 275:371–390. <https://doi.org/10.1002/jmor.20221>

Amodio P, Boeckle M, Schnell AK, Ostojic L, Fiorito G, Clayton NS. 2019. Grow smart and die young: Why did cephalopods evolve intelligence? *Trends Ecol Evol* 34:45–56. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.10.010>

Barber VC. 2010. The sense organs of Nautilus. In: Saunders WB, Landman NH, editors. *Topics in Geobiology*. Dordrecht: Springer. Vol. 6, p. 223–230. https://doi.org/10.1007/978-90-481-3299-7_14

Darmaillacq AS, Mezrai N, O'Brien CE, Dickel L. 2017. Visual ecology and the development of visually guided behavior in the cuttlefish. *Front Physiol* 8:402. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00402>

Fuchs D, Hoffmann R, Klug C. 2021. Evolutionary development of the cephalopod arm armature: a review. *Swiss J Palaeontol* 140:27. <https://doi.org/10.1186/s13358-021-00241-z>

Hanke FD, Kelber A. 2019. The eye of the common octopus (*Octopus vulgaris*). *Front Physiol* 10:1637. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.01637>

Hanley, T.C. & La Pierre, K.J.L. 2015. *Trophic Ecology*. Cambridge University Press.

Hanlon RT, Messenger JB. 2018. *Cephalopod behaviour*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/9780511843600>

Ibáñez CM, Díaz-Santana-Iturrios M, López-Córdova DA, Carrasco SA, Pardo-Gandarillas MC, Rocha F, Vidal EAG. 2021. A phylogenetic approach to understand the evolution of reproduction in coleoid cephalopods. *Mol Phylogenet Evol* 155:106972. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2020.106972>

Jaitly R, Ehrnsten E, Hedlund J, Cant M, Lehmann P, Hayward A. 2022. The evolution of predator avoidance in cephalopods: A case of brain over brawn? *Front Mar Sci* 9:909192. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.909192>

Birštein JA, Vlastov BV, Giljarov MS, Zenkevič LA, Ivanov AV, Matekin PV, Filatova ZA, Akimuškin II, Beljajev GM, Baranova ZI, Vinogradova NG, Zatsepin VI. 1982. *Loomade elu* 2. köide. Selgrootud II. Tallinn: Kirjastus Valgus.

Jereb P, Roper CFE. 2005. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of cephalopod species known to date. Volume 1. Chambered nautilus and sepioids (Nautilidae, Sepiidae, Sepiadariidae, Idiosepiidae and Spirulidae). Rome: FAO. <http://repository.si.edu/xmlui/handle/10088/9926>

Kröger B, Vinther J, Fuchs D. 2011. Cephalopod origin and evolution: A congruent picture emerging from fossils, development and molecules. *Bioessays* 33:602–613. <https://doi.org/10.1002/bies.201100001>

Lindgren AR, Pankey MS, Hochberg FG, Oakley TH. 2012. A multi-gene phylogeny of

Cephalopoda supports convergent morphological evolution in association with multiple habitat shifts in the marine environment. *BMC Evol Biol* 12:129. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-12-129>

Mäthger LM, Denton EJ, Marshall NJ, Hanlon RT. 2008. Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods. *J R Soc Interface* 6:S149–S163. <https://doi.org/10.1098/rsif.2008.0366.focus>

Mäthger LM, Hanlon RT, Håkansson J, Nilsson DE. 2013. The W-shaped pupil in cuttlefish (*Sepia officinalis*): functions for improving horizontal vision. *Vision Res* 83:19–24. <https://doi.org/10.1016/j.visres.2013.02.016>

Nilsson DE, Warrant EJ, Johnsen S, Hanlon R, Shashar N. 2012. A unique advantage for giant eyes in giant squid. *Curr Biol* 22:683–688. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.02.031>

Ponte G, Taite M, Borrelli L, Tarallo A, Allcock AL, Fiorito G. 2020. Cerebrotypes in cephalopods: brain diversity and its correlation with species habits, life history, and physiological adaptations. *Front Neuroanat* 14:565109. <https://doi.org/10.3389/fnana.2020.565109>

Pungor JR, Niell CM. 2023. The neural basis of visual processing and behavior in cephalopods. *Curr Biol* 33:R1106–R1118. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.08.093>

Rocha F, Guerra A, González AF. 2001. A review of reproductive strategies in cephalopods. *Biol Rev Camb Philos Soc* 76:291–304. <https://doi.org/10.1017/s1464793101005681>

Roscian M, Herrel A, Zaharias P, Cornette R, Fernandez V, Kruta I, Cherel Y, Rouget I. 2022. Every hooked beak is maintained by a prey: Ecological signal in cephalopod beak shape. *Funct Ecol* 36:2015–2028. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.14098>

Sanchez G, Setiamarga DHE, Tuanapaya S, Tongtherm K, Winkelmann IE, Schmidbaur H, Umino T, et al. 2018. Genus-level phylogeny of cephalopods using molecular markers: Current status and problematic areas. *PeerJ* 6:e4331. <https://doi.org/10.7717/peerj.4331>

Sánchez-Márquez A, Navarro J, Kaliontzopoulou A, Farré M, Taite M, Escolar O, Villanueva R, Allcock AL, Fernández-Álvarez FÁ. 2023. Unravelling the phylogenetic and ecological drivers of beak shape variability in cephalopods. *Rev Fish Biol Fisheries* 33:221–239. <https://doi.org/10.1007/s11160-022-09744-5>

Sampaio E, Cheng SH, Rosa R. 2021. Location probing by males complicates sexual dynamics and successful mate-guarding in squid groups. *Ecology* 102:e03529. <https://doi.org/10.1002/ecy.3529>

Shigeno S, Andrews PLR, Ponte G, Fiorito G. 2018. Cephalopod brains: an overview of current knowledge to facilitate comparison with vertebrates. *Front Physiol* 9:952. <https://doi.org/10.3389/fphys.2018.00952>

Stearns, S.C. & Hoekstra, R.F. 2000. *Evolution: An Introduction*. Oxford University Press.

Stubbs AL, Stubbs CW. 2016. Spectral discrimination in color blind animals via chromatic aberration and pupil shape. *Proc Natl Acad Sci USA* 113:8206–8211. <https://doi.org/10.1073/pnas.1524578113>

Uribe JE, Zardoya R. 2017. Revisiting the phylogeny of Cephalopoda using complete mitochondrial genomes. *J Molluscan Stud* 83:133–144. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyw052>

Villanueva R, Perricone V, Fiorito G. 2017. Cephalopods as predators: a short journey among behavioral flexibilities, adaptations, and feeding habits. *Front Physiol* 8:598. <https://doi.org/10.3389/fphys.2017.00598>

Wang S, Didziokas M, Roscian M, Evans S, Rouget I, Herrel A, Moazen M, Souquet L. 2024. A

comparative analysis of the puncturing abilities of cephalopod beak rostra using engineering tools. *Mar Biol* 171:131. <https://doi.org/10.1007/s00227-024-04451-0>

Wilbur KM, Clarke MR, Trueman ER, eds. 1985. *The Mollusca*. Vol. 12: Paleontology and neontology of Cephalopods. New York: Academic Press.

Xavier JC, Golikov AV, Queirós JP, Perales-Raya C, Rosas-Luis R, Abreu J, Bello G, et al. 2022. The significance of cephalopod beaks as a research tool: an update. *Front Physiol* 13:1038064. <https://doi.org/10.3389/fphys.2022.1038064>

Kasutatud veebiallikad

Internet 1: Google Scholar. <https://scholar.google.com/>

Internet 2: ScienceDirect. <https://www.sciencedirect.com/>

Internet 3: Being cephalopod: Changing color in a color-blind world.

<https://misciwriters.com/2016/07/19/being-cephalopod-changing-color-in-a-color-blind-world/>
(vaadatud 15.05.2025)

Internet 4: Ryan Photographic – Nautilidae – Nautilus.

<https://www.ryanphotographic.com/nautilidae.htm> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 5: Artstation. Mark Belan. Comparative Functional Anatomy of Cephalopods.

<https://www.artstation.com/artwork/68ZPPn> (vaadatud 14.05.2025)

Internet 6: Britannica. Mollusks: Octopus. <https://www.britannica.com/animal/octopus-mollusk>

(vaadatud 15.05.2025)

Internet 7: Alamy. Dumbo Octopus (*Grimpoteuthis* sp.) <https://www.alamy.com/dumbo-octopus-grimpoteuthis-sp-image-courtesy-of-noaa-oceanos-explorer-program-gulf-of-mexico-2014-expedition-image466872739.html>

(vaadatud 15.05.2025)

Internet 8: Weebly, Coralreefregeneration. Cephalopod of the week #2: Vampire Squid

<https://cr2chicago.weebly.com/with-every-drop/archives/01-2013> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 9: Researchgate. The two-toned pygmy squid, *Idiosepius pygmaeus*.

https://www.researchgate.net/figure/The-two-toned-pygmy-squid-Idiosepius-pygmaeus-Decapodiformes-Idiosepiida-Photograph_fig4_335313250 (vaadatud 15.05.2025)

Internet 10: Science Photo Library. The Deepsea Squid, *Bathyteuthis* sp.

<https://www.sciencephoto.com/media/820871/view/deepsea-squid> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 11: Youtube. Kuvatõmmis videost “Spirula – Animal of the Week”.

<https://www.youtube.com/watch?v=d30ykYZsOK8> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 12: Wikipedia. Caribbean reef squid.

https://en.wikipedia.org/wiki/Caribbean_reef_squid (vaadatud 15.05.2025)

Internet 13: Alamy. Squid (*Abrialopsis atlantica*) Atlantic Ocean, close to Cape Verde.

<https://www.alamy.com/captive-squid-abrialopsis-atlantica-atlantic-ocean-close-to-cape-verde-atlantischer-ozean-nahe-kap-verde-image669610801.html> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 14: Tropical Fish Magazine. Raising *Sepia bandensis*: From Hatchling to Breeding

Adult. <https://www.tfhmagazine.com/articles/saltwater/raising-sepia-bandensis-from-hatchling-to-breeding-adult-full-article> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 15: Tumblr. Beauty Under The Waves, Bobtail Squid Appreciation.

<https://beautyunderthewaves.tumblr.com/post/706169831645413376/bobtail-squid-appreciation> (vaadatud 15.05.2025)

Internet 16: Monterey Bay Aquarium. Chambered Nautilus (*Nautilus* sp.)

<https://www.montereybayaquarium.org/animals/animals-a-to-z/chambered-nautilus> (vaadatud 15.05.2025)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Ruudi Angerpikk ,
(*autori nimi*)

annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

Peajalgsete kohastumused ning neid kujundanud valiksurved ,
(*lõputöö pealkiri*)

mille juhendaja(d) on Toomas Esperk ,
(*juhendaja nimi*)

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada Tartu Ülikooli digitaalarhiivi kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni;

olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile;

kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Ruudi Angerpikk

26.05.2025