

Perforazioni sulle conchiglie di *Luria lurida* (Gastropoda: Cypraeidae) ad opera di *Octopus vulgaris* (Cephalopoda: Octopodidae)

Mauro Doneddu

via Palau, 5, 07029
Tempio Pausania (OT),
Italia, doneddumauro@
tiscali.it

Riassunto

Viene studiata l'attività predatoria di *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 su *Luria lurida* (Linnaeus, 1758). Su 33 conchiglie di *L. lurida* raccolte nelle tane del cefalopode, l'84,84% risulta perforato dal cefalopode stesso. La localizzazione dei fori non è casualmente distribuita: la maggior parte di essi (66,66%) si trova, infatti, in una piccola area della superficie basale della conchiglia, in prossimità dell'apice. Questa selettività sembra essere determinata dalla presenza della ghiandola epatica, che si trova in corrispondenza dell'area selettivamente perforata. Alcune conchiglie presentano perforazioni multiple, e la presenza di più di un foro sulla stessa conchiglia risulta essere in relazione con la presenza di perforazioni al di fuori dell'area preferenziale di attacco.

Abstract

The hole-drilling behaviour of the common octopus (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797) is described on shells of *Luria lurida* (Linnaeus, 1758) collected from octopus lairs in the Western Mediterranean (NE Sardinia). Out of 33 shells, 28 (84.84%) were drilled by the cephalopod. The distribution of boreholes on the shells is not random, as most of them (66,66%) occurs within a small area (about 10% of shell surface), on the apertural side near the shell apex. The drilling location seems to be related with the occurrence of the hepatic gland of the prey, which could be the target organ for the injection of toxins and lytic substances by the cephalopod. Few shells showed more than a single borehole: multiple drillings appear to be significantly related to the presence of perforations outside the specific drilling area.

Parole chiave

Octopus vulgaris, *Luria lurida*, predazione, perforazione della conchiglia.

Introduzione

Capita frequentemente di trovare, nelle tane abitate dal polpo comune (*Octopus vulgaris* Cuvier, 1797), conchiglie vuote di bivalvi e gasteropodi, insieme a carapaci e zampe di crostacei. Si tratta, con tutta probabilità, dei resti delle prede del cefalopode, che rimangono per lungo tempo nella tana o nei suoi pressi. Sono spesso questi piccoli cumuli di gusci vuoti che attirano l'attenzione del subacqueo consentendogli di individuare il rifugio del polpo. Tra queste conchiglie mi è capitato talvolta di rinvenire anche nicchi di *Luria lurida* (Linnaeus, 1758). Pur essendo queste conchiglie per lo più prive di qualsiasi valore collezionistico, in quanto solitamente corrose, incrostate e danneggiate, le ho raccolte, a partire dal 1984, per rilevarne le misure a fini statistici. Ben presto mi accorsi che la maggior parte di esse presentavano uno o, meno frequentemente, più fori, quasi sempre localizzati nella stessa zona della conchiglia. L'intento di rilevare la frequenza e localizzazione di questi fori mi fornì una motivazione aggiuntiva a quella iniziale per raccogliere altri esemplari.

Il materiale finora raccolto, sebbene non abbondante, sembra poter fornire dati utili allo studio del fenomeno di predazione ad opera del polpo sui gasteropodi, considerando anche il fatto che i dati disponibili in letteratura sono ancora scarsi. Col presente lavoro si è cercato di stabilire se le perforazioni sul nicchio di *Luria lurida*

per opera di *Octopus vulgaris* siano casualmente distribuite o dimostrino una localizzazione preferenziale.

Materiali e metodi

A tutt'oggi le conchiglie di *L. lurida* predate da polpi che ho potuto raccogliere sono 33. Di queste ben 28 presentano uno o più fori, mentre 5 conchiglie ne sono prive. Tutte le conchiglie di *Luria lurida* esaminate provengono da varie località della Sardegna nord-orientale. Esse sono state raccolte, nel corso degli anni dal 1984 al 2008, manualmente durante immersioni in apnea a profondità sempre inferiore ai 5 m, in tane di polpi. Le tane sono state riconosciute come tali per la presenza, al loro interno, del polpo stesso, invariabilmente *Octopus vulgaris*, o per la presenza dei caratteristici cumuli di conchiglie vuote e carapaci di crostacei.

Anche se non è mai stato possibile osservare una predazione in corso, è improbabile che i fori riscontrati sulle conchiglie siano da attribuire ad altri predatori perforatori, come Muricidi o Naticidi. I fori prodotti da questi tre gruppi di predatori hanno infatti un aspetto differente: sono a contorno esterno circolare e di forma troncoparaboloidale se prodotti da Naticidi (La Perna, 1990), a contorno esterno circolare ma di forma cilindrica se prodotti da Muricidi (Kowalewski, 1993), mentre quelli degli Ottopodidi sono molto variabili, potendo essere

	Conchiglie	Totale di fori nell'area specifica	Totale di fori al di fuori dell'area specifica	Totale fori
Nessun foro	5	0	0	0
Un foro	19	17	2	19
Due fori	5	6	4	10
Tre fori	3	3	6	9
Quattro fori	1	2	2	4
Totale	33	28	14	42

Tab. 1. Numero e localizzazione dei fori nelle 33 conchiglie di *Luria lurida* rinvenute in tane di *Octopus vulgaris* (Sardegna nord-orientale).

Tab. 1. Number and location of boreholes in 33 shells of *Luria lurida* from *Octopus vulgaris* lairs (NE Sardinia).

di forma tronco-conica (Fotheringham, 1974), cilindrici come nei Muricidi ma a contorno esterno più irregolare (Kowalewski, 1993), o a contorno esterno irregolare, poligonale od ovalare allungato, spesso con una scanalatura che si estende lungo l'asse maggiore e frastagliati lungo il bordo (Harper, 2002). Inoltre i fori da Ottopodidi sono, qualunque sia la loro forma, sempre molto piccoli (Fotheringham, 1974; Kowalewski, 1993; Harper, 2002), da 0,1 a 2 mm di diametro contro 0,3-8 mm nel caso di Muricidi e Naticidi (Kowalewski, 1993). L'aspetto dei fori in esame, di forma cilindrica ma tutti molto piccoli e a contorno piuttosto irregolare, corrobora l'ipotesi che il predatore sia il polpo. Al fine di verificare la casualità o meno delle perforazioni, sono stati effettuati test statistici del χ^2 .

Risultati

Delle 33 conchiglie ritrovate, 19 presentano un foro, cinque due fori, tre hanno tre fori ed una ha quattro fori, per un totale di 42 fori (Tab. 1). Solo 5 conchiglie risultavano integre. Sondati con uno spillo i fori sono risultati essere invariabilmente a tutto spessore; a tale riguardo c'è da dire che, nonostante l'apparente robustezza della conchiglia di *Luria lurida*, questa è spesso soli 0,6-0,7 mm e ciò può essere la causa del mancato riscontro di perforazioni incomplete.

I fori riscontrati appaiono a contorno subcircolare, con il bordo notevolmente irregolare per la presenza di sbeccature e graffi a raggiera che talvolta fanno assumere al foro stesso una conformazione a stella (Fig. 1) e con l'apertura esterna delle stesse dimensioni di quella interna, quindi di forma cilindrica, anche se la sottigliezza della conchiglia fa mal apprezzare questo carattere. Le dimensioni sono assai modeste, variando da 0,5 a 0,9 mm di diametro, corrispondendo a quanto già riportato per *Octopus vulgaris* od Octopodidae in generale (Arnold & Okerlund Arnold, 1969; Kowalewski, 1993; Harper, 2002).

I fori prodotti da Naticidi e Muricidi sono invece raramente inferiori al millimetro di diametro e spesso arrivano a dimensioni molto maggiori, sino a 7-8 mm (La Perna, 1992; Kowalewski, 1993). La rilevante differenza di dimensioni massime fra i fori prodotti dai gasteropodi predatori (Naticidi e Muricidi) e quelli operati dagli Ottopodidi ha una sua giustificazione funzionale: mentre i gasteropodi si nutrono delle carni della preda attraverso il foro, gli Ottopodidi lo utilizzano unicamente per iniettare le sostanze paralizzanti e litiche estraendo poi i tessuti rilassati e semicolliquati dall'apertura naturale della conchiglia (Steer & Semmens, 2003).

Si è cercato di verificare se, nel caso della predazione su *L. lurida*, *O. vulgaris* attui delle scelte non casuali, seguendo una specifica strategia. Innanzi tutto è stato eseguito il test di significatività (χ^2) sul numero di conchi-

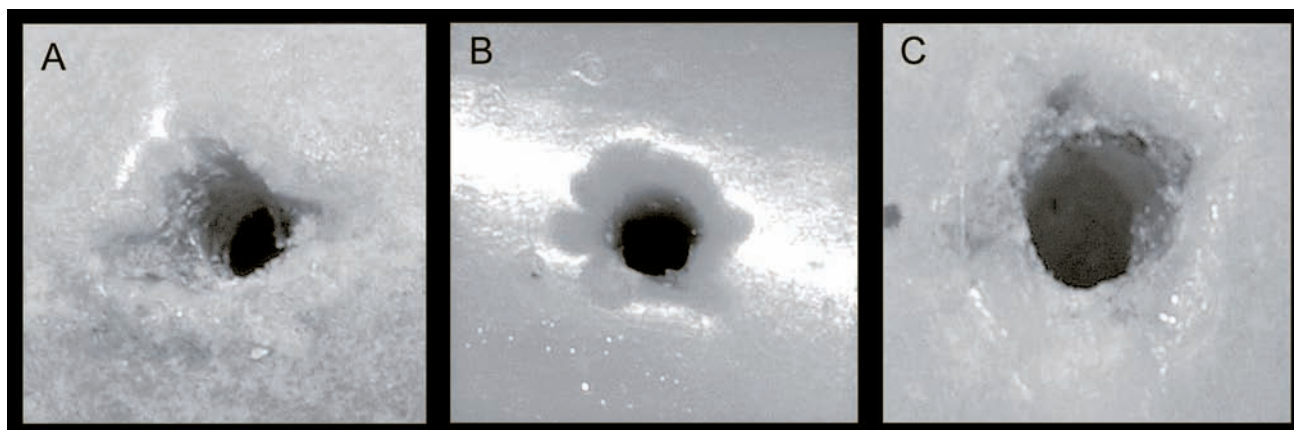


Fig. 1. Particolare dei fori. **A.** 0,8 mm di diametro. **B.** 0,7 mm di diametro. **C.** 0,9 mm di diametro.

Fig. 1. Close-up of boreholes. **A.** 0,8 mm in diameter. **B.** 0,7 mm in diameter. **C.** 0,9 mm. in diameter.

glie perforate (28) e non perforate (5). La preferenza nell'attuare la predazione tramite perforazione del nicchio, con un valore di $\chi^2 = 16,03$ e 1 grado di libertà è altamente significativa ($P < 0,0005$).

La maggior parte dei fori riscontrati sono localizzati in una ristretta area della conchiglia, sulla superficie basale, nell'estremità posteriore del lato columellare, che corrisponde alla zona attorno all'apice della spira (Fig. 2). L'area sulla quale è stata rilevata la maggior frequenza dei fori, misurata con un calibro ad ansa per superfici, è di circa 3 cm² in una conchiglia di 52 mm di lunghezza. Tale superficie è più o meno il 10% della superficie totale della conchiglia. Se i fori fossero praticati casualmente, su un totale di 42 fori rilevati, ci si dovrebbe aspettare quindi un numero di fori pari a 4,2 (10%). Per contro i fori in tale area sono 28 (66,66%) mentre nel restante 90% della superficie della conchiglia se ne contano solo 14 (33,33%). Degli altri 14, ben 11 sono comunque situati sulla superficie basale (10 sul lato columellare ed 1 su quello labiale), e solo 3 sulla superficie dorsale o laterale. Anche la preferenza nell'operare la perforazione nell'area specifica appare significativa: $\chi^2 = 149,85$ e 1 grado di libertà, a cui corrisponde un livello di confidenza superiore al 99,99%: la possibilità che la distribuzione delle perforazioni sia dovuta a pura casualità è, quindi, estremamente improbabile.

Dalla Tab. 1 si può notare che se consideriamo solo le conchiglie con un unico foro, ben 17 fori (89,47%) sono nell'area preferenziale e solo 2 (10,53%) al di fuori di essa. Se invece prendiamo in esame le conchiglie con più di un foro, 11 (47,83%) di questi sono nell'area preferenziale e 12 (52,17%) al di fuori di essa. Quindi i due comportamenti statisticamente devianti, cioè presenza di più perforazioni e perforazioni al di fuori dell'area preferenziale, sembrano significativamente associati, con un valore di χ^2 pari a 8,11 e 3 gradi di libertà.

Discussione

Octopus vulgaris è una specie sedentaria, comune in Mediterraneo, che vive tra 0 e 200 m di profondità (Roper & al., 1984). Si tratta di un predatore opportunista, con dieta comprendente organismi molto diversi, appartenenti ad almeno cinque differenti Phyla: Chordata, Arthropoda, Mollusca, Echinodermata e Anellida (Gonçalves & Martins, 1994; Smith, 2003; Ambrose & Nelson, 2008). Mostra scarsa selettività nella scelta delle prede (Katsanevakis & Verriopoulos, 2004), ma tra queste sembra che i molluschi conchigliati siano molto frequenti (Gonçalves & Martins, 1994; Aguado Giménez & Garcia Garcia, 2002; Smith, 2003; Ambrose & Nelson, 2008).

La protezione offerta dalla conchiglia dei molluschi è neutralizzata dal cefalopode in vari modi: rompendola col robusto becco (Harper, 2002), divaricando le valve nei bivalvi (Fiorito & Gherardi, 1999), estraendo il mollusco dei gasteropodi per semplice trazione (McQuaid, 1994). Ma tra le varie tecniche adottate è nota anche la perforazione del nicchio, come ben documentato da

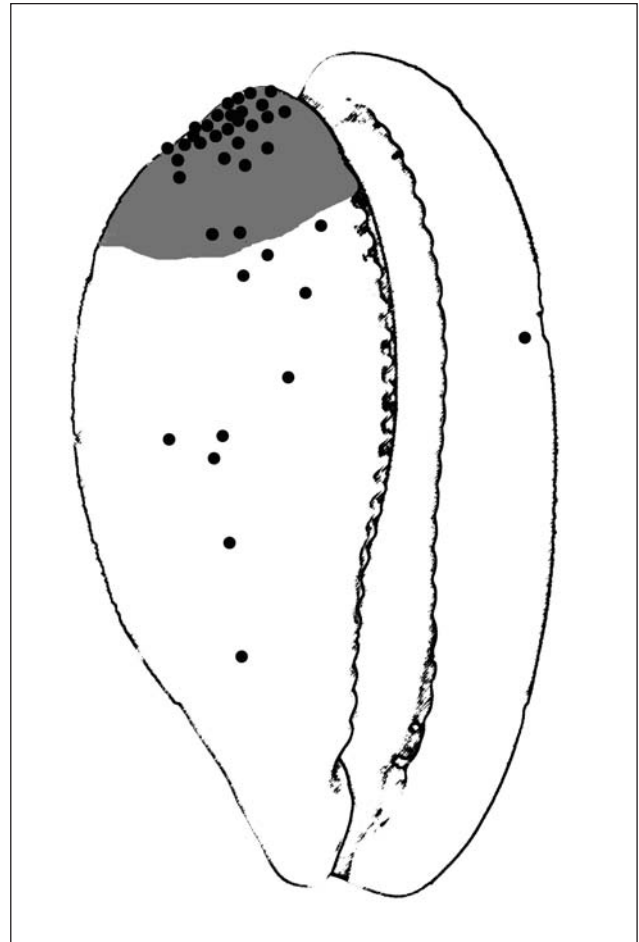


Fig. 2. Distribuzione complessiva dei fori di *Octopus vulgaris* sulla conchiglia di *Luria lurida*.

Fig. 2. Overall distribution of boreholes by *Octopus vulgaris* on the shell of *Luria lurida*.

molti lavori (Wodinsky, 1969; Guerra & Nixon, 1987; Nixon & Maconnachie, 1988; Mather & Nixon, 1990; McQuaid, 1994; Cortez & al., 1995; Fiorito & Gherardi, 1999). È noto che la perforazione dei nicchi da parte degli Ottopodidi è il risultato dell'azione combinata di radula (Hartwick et al., 1978) e della papilla salivare, che ha una protuberanza dentiforme con funzione di radula accessoria (Nixon, 1979, 1980). L'azione meccanica è potenziata dall'effetto chimico ed enzimatico della secrezione della ghiandola salivare (Nixon & al., 1980; Griesley & Boyle, 1990). Quando il foro è completato, il polpo inietta una tossina che induce il rilassamento muscolare dei molluschi predati (Ghiretti, 1959; Young, 1965; Nixon, 1979). La tossina contenuta nella saliva degli Ottopodidi è attiva anche sui crostacei: essa è in grado, una volta iniettata, di causare paralisi e inibizione della respirazione nei granchi (Key & al., 2002). Nel caso del moscardino, *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798), tale effetto si manifesta in 1-2 minuti, e la morte sopravviene in 10 minuti. Ma la saliva degli Ottopodidi contiene, oltre alle neurotossine paralizzanti, un complesso di proteine dagli effetti tossici non tutte ancora completamente studiate. Ad esempio quella di *E. cirrhosa* ha effetti emolitici sugli eritrociti dei mammiferi e forte attività tossica sugli insetti (Key et al., 2002). Alcune proteine in essa contenute, come la tiramina e la cefalotossina, sono tos-

sine usate per paralizzare e uccidere la preda, mentre altre, come la triptamina ossidasi, causano la lisi dei tessuti della preda i quali divengono così una sorta di gelatina più semplice da ingerire da parte del predatore (Wells, 1978).

Nel campione esaminato, 28 conchiglie su 33 presentano perforazione, e solo 5 non presentano perforazioni. Se si ipotizza che la presenza delle conchiglie non perforate nelle tane dei polpi non sia casuale ma esito della predazione da parte del cefalopode, bisogna ammettere una tecnica alternativa alla perforazione per superare la difesa opposta dalla conchiglia del gasteropode. Mather & Anderson (1994) osservano come *Octopus dofleini* (Wulker, 1910) attua tecniche diverse per vincere le difese dei bivalvi, cercando di usare per prime le meno dispendiose e lasciando per ultima la perforazione del nicchio, quando tutte le altre hanno fallito. La tecnica usata per prima, nel caso di bivalvi, consiste nel tentativo di divaricare le valve. Ottopodidi di grosse dimensioni riescono più spesso nel tentativo di forzare le valve, per cui sono soprattutto gli esemplari di dimensioni minori che ricorrono alla perforazione della conchiglia, come osservato per *Graneledone pacifica* Voss & Percy, 1990 da Voight & Grehan (2000). Fiorito & Gherardi (1999) espongono osservazioni simili per *O. vulgaris*: inizialmente il polpo tenta di divaricare le valve della preda per semplice trazione, se la tecnica fallisce allora perfora il nicchio. Anche nel caso dei gasteropodi la perforazione della conchiglia solitamente è attuata solo dopo il fallimento della più semplice tecnica di estrazione del mollusco per trazione (Wodinsky, 1969; McQuaid, 1994). Questa strategia è interpretata da McQuaid (1994) come conforme alla “*predictions of optimal foraging theory*” (Hughes, 1980), secondo la quale viene applicata per prima la tecnica che comporta il maggior risultato col minor dispendio di energia e di tempo. Infatti, la perforazione di una conchiglia è un’attività impegnativa sia in termini di dispendio energetico, sia soprattutto in termini di impiego di tempo: ad esempio la conchiglia di *Strombus raninus* Gmelin, 1791 è perforata da parte di *O. vulgaris* nei Caraibi, alla velocità massima di soli 1,25 mm per ora nel senso dello spessore (Arnold & Okerlund Arnold, 1969).

Per quanto riguarda la localizzazione del foro sulla conchiglia della preda Arnold & Okerlund Arnold (1969) rilevano che c’è una marcata preferenza da parte di *Octopus vulgaris* per un particolare settore della spira dei gasteropodi come sede nella quale praticare la perforazione. Un altro ottopodide, *Octopus mimus* Gould, 1852, perfora selettivamente le aree della conchiglia del bivalve *Protothaca thaca* (Molina, 1782) corrispondenti alle inserzioni muscolari e quelle della conchiglia del gasteropode *Concholepas concholepas* (Bruguère, 1789) presso l’apice, mentre i fori sono casualmente distribuiti sulle conchiglie dei Mitilidi *Perumytilus purpuratus* (Lamarck, 1819), *Acanthopleura ater* (Molina, 1782) e *Semimytilus algosus* (Gould, 1850) (Cortez et al., 1998). *Eledone cirrhosa* usa perforare selettivamente la cornea dei granchi, sua preda abituale, come via di accesso per la saliva velenosa che inocula nella preda (Grisley et al., 1996; Key et

al., 2002) mentre predilige l’apice della spira di *Littorina littorea* (Linnaeus, 1758) e di *Nucella lapillus* (Linnaeus, 1758) (Runham et al., 1997). Anche *O. vulgaris* mostra una certa selettività nelle aree da perforare nei granchi, oltre che nel carapace, anche sulle chele, sempre nella parte interna del loro penultimo segmento (propodite), direttamente sopra il muscolo che ne aziona il movimento (Wirtz, 1998). Anche *Octopus bimaculoides* Pickford & MacConnaughey, 1949 mostra selettività: tende a perforare le conchiglie dei bivalvi che preda prevalentemente in corrispondenza dell’inserzione del muscolo adduttore anteriore (Casey, 1999). Perforazioni selettive sono state osservate anche in *Octopus dierythraeus* Norman, 1993, che privilegia aree diverse della conchiglia nelle diverse specie predate: *Gafrarium pectinatum* (Linnaeus, 1758) è perforato in prossimità dei margini dell’estremità posteriore delle valve, *Anadara antiquata* (Linnaeus, 1758) lungo il margine ventrale, *Septifer bilocularis* (Linnaeus, 1758) e *Barbatia amygdalumtostum* (Röding, 1798) lungo tutti i margini, *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), *Telescopium telescopium* Linnaeus, 1758 e *Lambis lambis* Linnaeus, 1758 prevalentemente nella parte apicale della spira e *Turbo haynesi* Preston, 1914 in prossimità dell’ombelico (Steer & Semmens, 2003). Infine anche *Octopus rubescens* Bery, 1953 mostra spiccata selettività nella sua attività perforatoria su *Venerupis philippinarum* (Adams & Reeve, 1850) per l’area delle inserzioni dei muscoli adduttori (Anderson et al., 2008).

Dal campione soggetto ad esame in questo studio è evidente che anche nel caso di predazione su *L. lurida*, *O. vulgaris* usa perforare selettivamente una ristretta porzione della conchiglia attorno all’apice. La predilezione per questa area non può essere dovuta ad una minore resistenza offerta dalla conchiglia, in quanto lo spessore di questa in *L. lurida* è notevolmente uniforme, essendo leggermente maggiore solo in prossimità del labbro, come verificato sul materiale in esame. Alla luce della teoria del foraggiamento ottimale (Hughes, 1980), si può ipotizzare che la scelta dell’area da perforare da parte del polpo sia determinata dalla particolare vulnerabilità delle parti molli della preda site in corrispondenza di tale area; nel caso specifico di *L. lurida* l’area preferenziale di perforazione dà accesso alla ghiandola epatica. Durante una permanenza, nell’ottobre del 2000, nello stato messicano di Quintana Roo, sulla costa settentrionale della penisola dello Yucatan, ritrovai nella tana di un polpo, *Octopus* cf. *vulgaris*, due conchiglie vuote di *Luria cinerea* (Gmelin, 1791). Entrambe presentavano un piccolo foro nella stessa area che è selettivamente perforata in *Luria lurida* (Fig. 3F-G). La predilezione di tale area, nella perforazione delle conchiglie di cipree, non è quindi una caratteristica esclusiva della popolazione mediterranea di *Octopus vulgaris* e conferma l’ipotesi che la scelta dell’area da perforare nelle cipree, da parte dei polpi, sia dettata dall’efficacia della predazione.

L’ultimo dato risultante dall’esame del campione, cioè che la presenza sulla stessa conchiglia di più perforazioni e perforazioni al di fuori dell’area preferenziale sembrano significativamente associati. Ciò potrebbe indicare una minor efficacia da parte delle perforazioni al

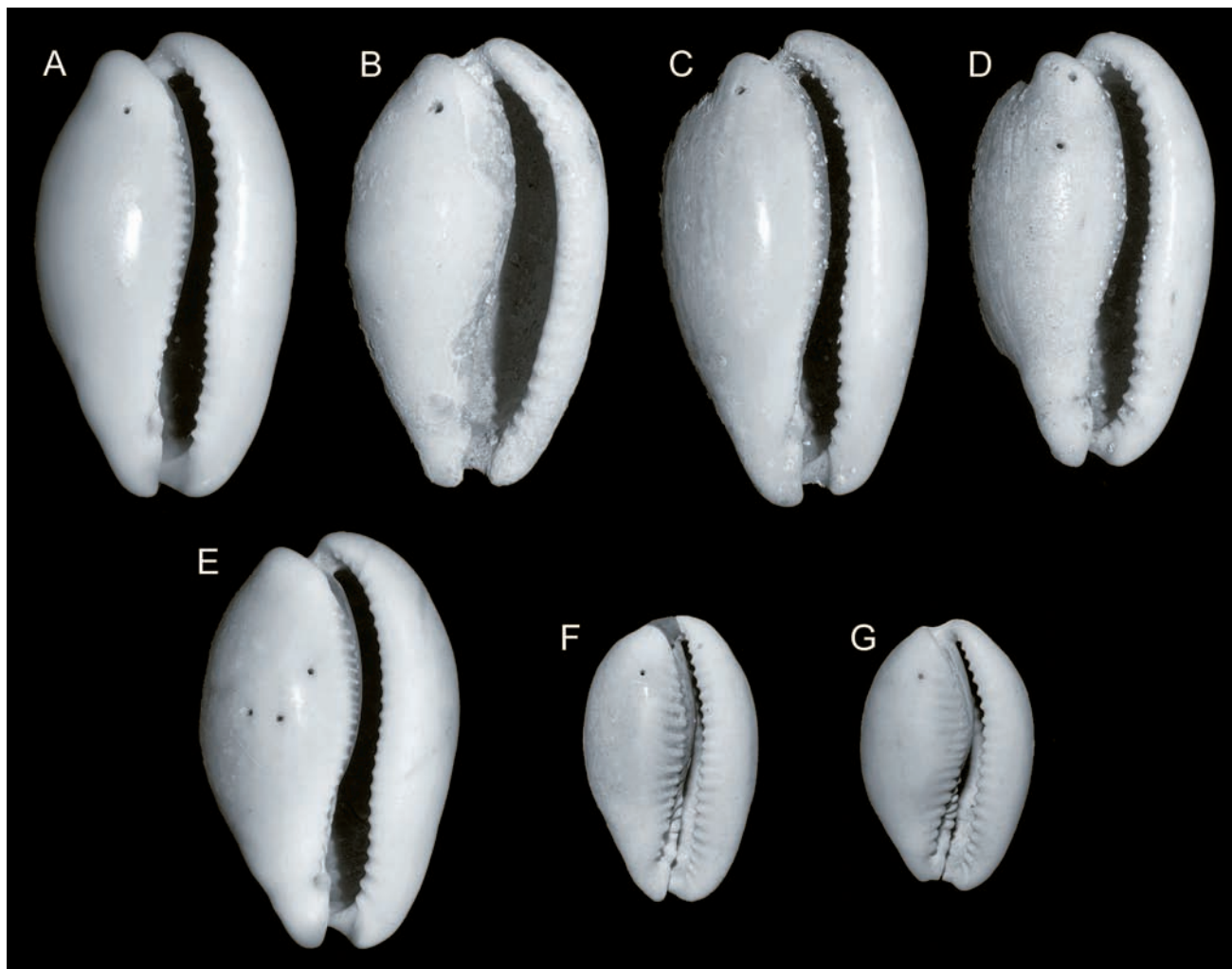


Fig. 3. A-E. Conchiglie di *Luria lurida* dalla Sardegna nord-orientale con perforazioni da *Octopus vulgaris*. Dimensioni delle conchiglie (altezza): **A.** 41 mm, **B.** 40,5 mm, **C.** 48,9 mm, **D.** 49,2 mm, **E.** 53,9 mm. **F-G.** Conchiglie di *Luria cinerea* da Quintana Roo, Messico, con perforazione da *Octopus cf. vulgaris*. Dimensioni delle conchiglie (altezza): **F.** 22,6 mm, **G.** 19,2 mm.

Fig. 3. A-E. Shells of *Luria lurida* from north-eastern Sardinia with drillholes by *Octopus vulgaris*. Size of shells (height): **A.** 41 mm, **B.** 40.5 mm, **C.** 48.9 mm, **D.** 49.2 mm, **E.** 53.9 mm. **F-G.** Shells of *Luria cinerea* from Quintana Roo, Mexico with boreholes by *Octopus cf. vulgaris*. Size of shells (height): **F.** 22.6 mm, **G.** 19.2 mm.

di fuori dell'area preferenziale, per cui il polpo è costretto ad effettuare altri fori, ad ulteriore corroborazione di quanto sopra ipotizzato.

Nel complesso è evidente che il comportamento predatorio di *Octopus vulgaris* a danno di *Luria lurida* è tutt'altro che casuale, ma risponde piuttosto ad una strategia ben definita.

Ringraziamenti

Si ringraziano il Dr. Giambattista Bello (Istituto Arion, Mola di Bari) e il Dr. Rafael La Perna (Dipartimento Geologia e Geofisica, Università di Bari), per la rilettura critica del manoscritto, i preziosi suggerimenti e per aver fornito utile bibliografia.

Bibliografia

AGUADO GIMÉNEZ F. & GARCÍA GARCÍA B. 2002. Growth and food intake models in *Octopus vulgaris* Cuvier (1797): in-

fluence of body weight, temperature, sex and diet. *Aquaculture International*, **10**: 361-377.

AMBROSE R.F. & NELSON B.V. 2008. Predation by *Octopus vulgaris* in the Mediterranean. *Marine Ecology*, **4** (3): 251-261.

ANDERSON R.C., SINN D.L. & MATHER J.A. 2008. Drilling localization on bivalve prey by *Octopus rubescens* Bery, 1953 (Cephalopoda: Octopodidae). *The Veliger*, **50** (4): 326-328.

ARNOLD J.M. & OKERLUND K. 1969. Some aspects of hole-boring predation by *Octopus vulgaris*. *American Zoologist*, **9** (3): 991-996.

CASEY E. 1999. Intelligent predation by the California Two-Spot Octopus. *The Festivus*, **31** (2): 21-24.

CORTEZ T., CASTRO B.G. & GUERRA A., 1995. Feeding dynamics of *O. mimus* (Mollusca: Cephalopoda) in northern Chile waters. *Marine Biology*, **123**: 497-503.

CORTEZ T., CASTRO B.G. & GUERRA A., 1998. Drilling behaviour of *Octopus mimus* Gould. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **224**: 193-203.

FIORITO G. & GHERARDI F. 1999. Prey-handling behaviour of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) on Bivalve preys. *Behavioural Processes*, **46**: 75-88.

FOTHERINGHAM N. 1974. Trophic complexity in a littoral boulderfield. *Limnology and Oceanography*, **19** (1): 84-91.

GHIRETTI F. 1959. Cephalotoxin: the crab paralyzing agent of

- the posterior salivary glands of cephalopods. *Nature*, **183** (4): 1192-1193.
- GONÇALVES J.M. & MARTINS H.R. 1994. Despojos alimentares encontrados em abrigos de polvo comum (*Octopus vulgaris*) (Mollusca: Cephalopoda) do Faial (Acores): dados preliminares. Expedição Científica Faial 1993. *Relatórios e Comunicações do Departamento de Biologia*, **22**: 29-33.
- GRISLEY M.S. & BOYLE P.R. 1990. Chitinase, a new enzyme in *Octopus* saliva. *Comparative Biochemistry & Physiology*, **95B**: 311-316.
- GRISLEY M.S., BOYLE P.R. & KEY L.N. 1996. Eye puncture as a route of entry for saliva during predation on crabs by the octopus *Eledone cirrhosa* (Lamarck). *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, **202**: 225-237.
- GUERRA A. & NIXON M. 1987. Crab and mollusc shell drilling by *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) in the Ria de Vigo (north-west Spain). *Journal of Zoology*, **211**: 515-523.
- HARPER E.M. 2002. Plio-Pleistocene octopod drilling behavior in scallops from Florida. *Palaeos*, **17**: 292-295.
- HARTWICK E.B., THORARINSSON G., & TULLOCH L. 1978. Methods of attack by *Octopus dofleini* on captured bivalve and gastropod prey. *Marine Behavior and Physiology*, **5** (3): 193-200.
- HUGHES R.N. 1980. Optimal foraging theory in the marine context. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, **18**: 423-481.
- KATSANEVAKIS S. & VERRIOPOULOS G. 2004. Den ecology of *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797, on soft sediment: availability and types of shelter. *Scientia Marina*, **68** (1): 147-157.
- KEY L.N., BOYLE P.R. & JASPARS M. 2002. Novel activities of saliva from the octopus *Eledone cirrhosa* (Mollusca; Cephalopoda). *Toxicon*, **40** (6): 677-683.
- KOWALEWSKI M. 1993. Morphometric analysis of predatory drillholes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **102**: 69-88.
- LA PERNA R. 1990. Fori di predazione da Naticidi sui bivalvi della spiaggia di Catania. *Lavori S.I.M.*, **24**: 177-202.
- MATHER J.A. & ANDERSON R.C., 1994. Octopuses and clams: The packaging problem. In: *Abstracts of The Behaviour and Natural History of Cephalopods*, CIAC 94, Vico Equense, Napoli, Italy, p. 21.
- MATHER J.A. & NIXON, M. 1990. *Octopus vulgaris* drills Chiton. *Journal of Cephalopod Biology*, **1** (2): 113-116.
- MCQUAID C.D. 1994. Feeding behaviour and selection of bivalve prey by *Octopus vulgaris* Cuvier. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **177**: 187-202.
- NIXON M. 1979. Has *Octopus vulgaris* a second radula? *Journal of Zoology*, **187**: 291-296.
- NIXON M. 1980. The salivary papilla of *Octopus* as an accessory radula for drilling shells. *Journal of Zoology*, **190**: 53-57.
- NIXON M. & MACCONNACHIE E. 1988. Drilling by *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda) in the Mediterranean. *Journal of Zoology*, **216**: 687-716.
- NIXON M., MACCONNACHIE E. & HOWELL P.G.T. 1980. The effects on shells of drilling by *Octopus*. *Journal of Zoology*, **191**: 75-88.
- ROPER C.F.E., SWEENEY M.J. & NAUEN C.E., 1984. FAO species catalogue. Vol. 3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries. FAO Fisheries Synopsis, (125) Vol. 3: 1-277.
- RUNHAM N.W., BAILEY C.J., CARR M., EVANS C.A. & MALHAM S. 1997. Hole drilling in crab and gastropod shells by *Eledone cirrhosa* (Lamarck, 1798). *Scientia Marina*, **61** (suppl. 2): 67-76.
- SMITH C.D. 2003. Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. *Marine Biology*, **143**: 1127-1133.
- STEER M.A. & SEMMENS J.M. 2003. Pulling or drilling, does size or species matter? An experimental study of prey handling in *Octopus dierythraeus* (Norman, 1992). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **290**: 165-178.
- VOIGHT J.R. & GREHAN A.J. 2000. Egg brooding by deep-sea octopuses in the North Pacific Ocean. *Biology Bulletin*, **198**: 94-100.
- WELLS M.J. 1978. *Octopus. Physiology and Behaviour of an Advanced Invertebrate*. Chapman and Hall, London, 417 pp.
- WIRTZ P. 1998. Trapani al veleno. *Aquarium Oggi*, **5** (4): 8-9.
- WODINSKY J. 1969. Penetration of the shell and feeding on gastropods by *Octopus*. *American Zoologist*, **9** (3): 997-1010.
- YOUNG J.Z. 1965. The buccal nervous system of *Octopus*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, **249**: 27-43.