

Inteligencija glavonožaca (Mollusca, Cephalopoda)

Šlopar, Neven

Undergraduate thesis / Završni rad

2009

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:212552>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2024-05-12**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



**SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK**

INTELIGENCIJA GLAVONOŽACA (Mollusca, Cephalopoda)

CEPHALOPOD INTELLIGENCE (Mollusca, Cephalopoda)

SEMINARSKI RAD

Neven Šlopar
Preddiplomski studij Znanosti o okolišu
(Undergraduate Study of Environmental sciences)
Mentor: Doc. dr. sc. Jasna Lajtner

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1. UVOD	2
2. INTELIGENCIJA GLAVONOŽACA	3
2.1 OPĆENITO	3
2.2 KOMUNIKACIJA I MIMIKRIJA	3
2.3 TEHNIKE LOVA	10
2.4 UČENJE, MANIPULACIJA, KOORDINACIJA I SAMOSVIJEST	11
3. ZAKLJUČAK	20
4. LITERATURA	21
5. SAŽETAK	26
6. SUMMARY	27

1. UVOD

Što je to inteligencija? Snalaženje u novonastalim situacijama je najpopularnija i nekakva „narodna“ definicija. Ali inteligencija nije samo to. Inteligencija je mentalna karakteristika koja se sastoji od sposobnosti za učenje iz iskustva, prilagodbe na nove situacije, razumijevanja i korištenja apstraktnih pojmova, i korištenja znanja za snalaženje u okolini (<http://hr.wikipedia.org/wiki/Inteligencija>). A kada su u pitanju životinje? Opće je poznato da ima inteligentnih životinja. Naravno ne na razini čovjeka, ali kod životinja se može primijetiti da komuniciraju na vrlo visokoj razini, koriste oruđa, rješavaju jednostavne probleme, snalaze se u prostoru, pa čak pokazuju emotivne reakcije i imaju određenu dozu samosvijesti. Ali kada se sisavci izbace iz razmatranja, ostane što? Običnom čovjeku će pasti na pamet pametna vrana koja baca orahe sa krošnje kako bi se razbili pri udarcu o tlo, ili čak u novije vrijeme bacanje istih oraha pod kotače automobila. Nekom drugom će pasti na pamet hobotnica. Često se mogu čuti priče o pametnim hobotnicama koje su zbunjivale zaposlenike akvarija u kojima su se nalazile radnjama za koje se mislilo da su nesposobne. Nije li začudno kako se inteligencija povezuje sa jednim beskrležnjakom. I to je i cilj ovog rada: utvrditi da li je inteligencija glavonožaca samo mit ili u njihovim mekanim tijelima stvarno čuči nešto više.

3. INTELIGENCIJA GLAVONOŽACA

3.1 OPĆENITO

Nema lakog načina za usporedbu inteligencije između različitih vrsta. Intuitivno klasificiramo životinjsku inteligenciju koristeći tri kriterija: koliko je bogat repertoar ponašanja životinje, da li je ponašanje kompleksno i adaptivno ili više stereotipno i refleksno, te koliko brzo životinja može učiti i pamtit (Hochner, 2008). I glavonošci su se pokazali vrlo dobrima po sva tri kriterija, posebice hobotnica.

Inteligencija glavonožaca ima važan komparativni aspekt u razumijevanju inteligencije, zato što se oslanja na živčani sustav fundamentalno različit od onog u kralježnjaka. Pripadnici razreda Cephalopoda, posebice podrazreda Coleoidea, se smatraju najinteligentnijim beskralježnjacima i važan su primjer napredne kognitivne evolucije životinja. Proučavanje njihove inteligencije je problematično, jer zaista nije lako raditi sa tim potpuno drugačijim organizmima koji su lukavi i dobro prilagođeni okolišu u kojem žive, koji je također potpuno drugačiji od našeg. Kod glavonožaca je opisano i klasično uvjetovanje (Fiorito i Scotto, 1992; http://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod_intelligence), a neke studije su pokazale da hobotnice prakticiraju učenje opažanjem, ali oko tih podataka se još spori. U svakom slučaju tu je impresivna moć snalaženja u prostoru i učenje o istom, tehnike lova, te komunikacije koje glavonošce izdižu nad ostale beskralježnjake.

Mnogi eksperimenti izvršeni i objavljeni pri „Stazione Zoologica“ u Napulju naveli su znanstvenike da glavonošce, a posebice običnu hobotnicu (*Octopus vulgaris*, Cuvier) treba smatrati glavnim objektom u našim nastojanjima da shvatimo sposobnost učenja životinja (Barbato i sur., 2007).

3.2 KOMUNIKACIJA I MIMIKRIJA

Najimpresivnija odlika glavonožaca je njihova koža. Konstantno je u promjeni; i bojom, i teksturom. Boja i tekstura kože su pod kontrolom složenih neuromuskularnih mehanizama koji je tako čine vrlo kompleksnim i sofisticiranim organom. Kako je opisao Cowdry (1911) promjene u koži su rezultat kretanja kromatofora, velikih stanica koji sadrže pigmente raspoređene čitavom površinom tijela u površinskom sloju kože. Dublji slojevi

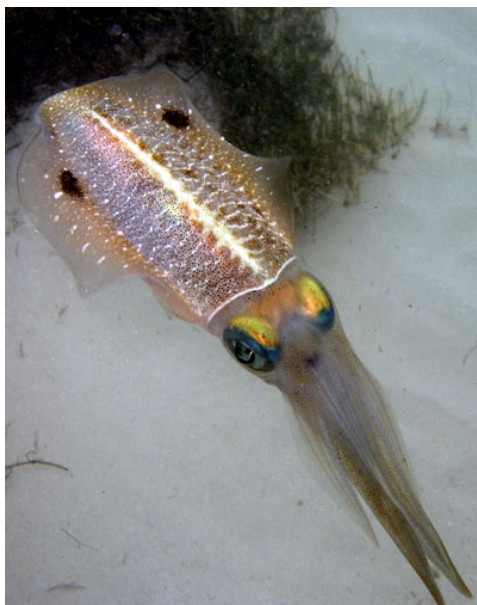
iridofora i leukofora služe za refleksiju svjetlosti. Direktna neuralna kontrola znači da se boja kože i uzorak mogu promijeniti za čak 30 milisekundi, i to na površini manjoj od četvornog milimetra (Mather, 2006). Podjednakim rasprostiranjem tih stanica pigmentirana površina se povećava i životinja postaje sve tamnija, a s druge strane nejednakom raspodjelom u različitim dijelovima tijela može se proizvesti velik broj tjelesnih uzoraka (Cowdry, 1911; prema Barbato i sur., 2007). Svaki glavonožac ima sposobnost da proizvede na desetke takvih uzoraka koji odgovaraju okolišnim faktorima (stapanje s pozadinom (slika 1), udvaranje, agresija...). Packard (1995), koji je cijeli život posvetio istraživanjima u ovom polju, je otkrio da kontrola uzoraka nije striktno lokalna. Živčane naredbe za kompleksne prikaze poput „zebre“ ili pjega koje simuliraju oči (slika 2) se najvjerojatnije šalju iz optičkog reznja, detaljiziraju se u lateralnim bazalnim reznjevima a onda se šalju u kromatoforne reznjeve za izvedbu (Mather, 2006). Razmatrajući adaptivnu vrijednost, tjelesni uzorci se proizvode iz dva glavna razloga: prvi je poznat još od Aristotela – za skrivanje od predatora, drugi je za komunikaciju (sa pripadnicima iste vrste isto kao i sa pripadnicima drugih vrsta, primjerice upozorenje predatorima) (Barbato i sur., 2007).



Slika 1. *Sepia officinalis* se kamuflirala na pješčanoj podlozi
(slika preuzeta s <http://en.wikipedia.org/wiki/Chromatophore>)

Mimikrijska sposobnost glavonožaca je izvanredna. Imaju pregršt načina na koje se mogu praviti da su nešto što ustvari nisu. Sposobni su nestati u trenu preuzimajući karakteristične forme i nijanse pozadine, pritom koristeći sve što im se „nađe pri ruci“ da bi

se bolje zakamuflirali (školjke, kamenčiće, ostatke plijena...), mogu se praviti da su alge njišući se u skladu sa gibanjem mora na morskom dnu ili plutati nošeni strujom.



Slika 2. *Sepioteuthis sepioidea* – uzorak kojim oponaša oči na stražnjoj strani tijela
(slika preuzeta s <http://week.divebums.com/2008/Jan28-2008/index.html>)

Terensko istraživanje Hanlona i suradnika (1999) o ponašanju velike plave hobotnice (*Octopus cyanea*, Gray), uobičajene vrste u Indijskom oceanu i Pacifiku, zanimljivo je iz razloga što se radi o diurnalnoj vrsti i stoga se očekivala velika količina mimikrijskog ponašanja. Četiri metode sakrivanja su uočene: generalna sličnost pozadini, „countershading“ (tamnija dorzalna i svjetlija ventralna obojenost), disruptivna obojenost (vizualno odvajanje dijela tijela od ostatka) i sličnost nekom drugom objektu. Potonji oblik ponašanja, tj. jedan od njih je bio posebice zanimljivo, nazvan „pokretna stijena“. Hobotnica bi oponašala stijenu i vrlo polako se vršcima krakova kretala otvorenim područjima, a viđeni su i slučajevi oponašanja papigača (koje su posebice česte u zajedničkim staništima). Ali rezultati su bili začuđujući, naime nije koristila svoje izvanredne mogućnosti koliko je mogla i nalazila se na otvorenim područjima bez zaštite mimikrije duže periode vremena. Jedini prihvatljiv odgovor je to da se pouzdala u iznimnu sposobnost vrlo brzog i čestog mijenjanja tjelesnog uzorka, čak 1000 puta u sedam sati (<http://marinebio.org/species.asp?id=553>), i nemogućnosti riba (glavnih predatora) da formiraju uobičajenu predodžbu za lov (Curio, 1976; prema Barbato i sur., 2007). I druge vrste hobotnica su majstori mimikrije. Vrsta *Thaumoctopus mimicus*, Norman & Hochberg iako nedavno otkrivena proslavila se svojim repertoarom oponašanja. Može impersonalizirati više od 15 različitih vrsta izvijanjem krakova i promjenom boje, a

odabir vrste ovisi sa kojim se predatorom susreće (Slike 3 i 4). Primjerice pod napadom jedne vrste ribe, hobotnica oponaša morsku zmiju koja je njen prirodni neprijatelj i to na način da poprimi isprugano obojenje zmijske, zakopa šest krakova u dno, a sa preostala dva vijuga poput zmijske (http://news.nationalgeographic.com/news/2001/09/0920_octopusmimic_2.html).



Slika 3. *Thaumoctopus mimicus* oponaša zmijaču
(slika preuzeta s: <http://www.starfish.ch/c-invertebrates/octopus.html>)



Slika 4. *Thaumoctopus mimicus* oponaša jegulju
(slika preuzeta s <http://www.starfish.ch/c-invertebrates/octopus.html>)

Jedna od definicija komunikacije je bilo kakva podjela informacija između subjekata, tj. između individualnih jedinki u slučaju socijalne komunikacije u životinja. Informacija je u ovom slučaju nešto čijom se akvizicijom i upotrebom smanjuje nesigurnost. Proces komunikacije pomaže životinji da vrši izbor i da bira između alternativa. Stjecanjem informacije subjekt postaje sposobniji anticipirati i prigodno odgovoriti na događanja u okolini, te davati povratnu informaciju (Smith, 1997; prema Barbato i sur., 2007). Iako se nevizualni vidovi komunikacije glavonožaca tek trebaju istražiti, očito je da je najveći dio njihove komunikacije baziran na vizualnim oblicima i oslanja se na kompleksnost i učinkovitost njihovih očiju. Međutim, recentna istraživanja su pokazala neka neočekivana svojstva, posebice otkriće da mnoge vrste proizvode karakteristične polarizacijske uzorke u koži i da je, barem kod nekih vrsta, pojava polarizacijskih uzoraka povezana sa specifičnim ponašanjem. Dakle pojava polarizacije je povezana sa promjenama ponašanja pripadnika iste vrste. Dolazi se do zaključka da se polarizacija koristi za vizualnu komunikaciju u mediju u kojem ne može biti detektirana od strane polarizacijski neosjetljivih životinja poput mnogih predatorskih riba i morskih sisavaca, te je tako postala tajno sredstvo intraspecijske komunikacije (Shashar i sur., 2002; prema Barbato i sur., 2007). Vjerojatno je da se koža prvotno koristila za kamuflažu za zaštitu od riba, tek sekundarno za komunikaciju. Glavni argument za tu tezu je da oko glavonožaca, iako je vrlo razvijeno i slično oku kralježnjaka, ima samo jedan fotopigment i tako ne može prepoznavati sve boje koje koža može proizvesti (Budelmann, 1994; prema Mather, 2006).

Hanlon i Messenger (1996) iznijeli su velik broj prednosti koje nastaju korištenjem neuralno upravljanih kromatofora kao glavnih elemenata tjelesnih uzoraka, te tako i osnovice sustava komunikacije. Najvažniji su: brzina slanja signala i promjene istih zbog direktne neuralne kontrole iz mozga, gradacija intenziteta signala, potencijal za bilateralnu signalizaciju (jedinke mogu s jedne strane odbijati rivale, a s druge privlačiti seksualne partnere) i nemiješanje signala sa ostalim motoričkim funkcijama pošto su kromatofori neovisni od ostatka tjelesnih mišića. Razvoj kompleksnijih tjelesnih uzoraka za intraspecijsku komunikaciju je dobro proučen u nekoliko plitkovodnih vrsta poput: *Loligo plei*, Blainville (DiMarco i Hanlon, 1997), *O. vulgaris* i *O. cyanea* (Wells i Wells, 1972), *Sepia officinalis*, L. (Hanlon i Messenger, 1988), *Sepioteuthis sepioidea*, Blainville (Moynihan i Rodaniche, 1977, 1982).

Jedan od dobro istraženih intraspecijskih komunikacijskih prikaza je „Zebra uzorak“ obične sipe, *Sepia officinalis*, kojeg je prvog detaljno opisao Tinbergen (1939). Ovaj uzorak je vrlo uočljiv i intenzivno moduliran (crno – bijeli kontrast). Uključuje niz pruga i krugova,

položaj krakova je vrlo izražen i cijelo tijelo pošiljaoca je orijentirano prema primaocu. Mužjaci i ženke (Boal, 1997; prema Barbato i sur., 2007) koriste „zebru“ kao način upozoravanja suparnika. Često se pojavljuje u prenakrcanim akvarijima što može indicirati stres. Postoje i varijacije „zebre“, jedna od njih je „blijedo lice“ gdje jedan od subjekata ima blijede lice od drugog i tako poručuje da je u podređenom položaju, tj da ne želi izazvati borbu.

Sličan uzorak se nalazi i kod vrste *S. sepioidea*, gdje je zanimljiv aspekt lateralizacije centralnog živčanog sustava. Pojavljuje se „zebra“ uzorak (slika 5), najčešće kada se upozorava suparnika da se ne približavaju odabranoj ženki. Ali najzanimljivije je to da lignje mogu proizvesti „zebru“ na jednom boku kojom upozoravaju suparnike, a s druge strane uzorak kojim privlače ženku (Griebel i Mather, 2003; prema Mather, 2006). Dakle cijeli taj prikaz nije automatska emocionalna reakcija i tako je moguće da je pod kontrolom centralnog procesora u mozgu iz kojeg je poslan u središte za bilateralnu kontrolu. Lignje su uspjele kontrolirati svoje lateralne uzorke i možda odabrale dva sa različitim značenjima, poslane dvama različitim jedinkama (Mather, 2006).



Slika 5. *Sepioteuthis sepioidea* – „zebra“ uzorak (slika preuzeta s <http://reefguide.org/reefsquid.html>)

To što većina glavonožaca ima relativno sofisticiran način intraspecijske komunikacije ima dvije glavne implikacije za znanstvenike. Prvo, pošto je životinjska signalizacija prvotno oblik socijalne komunikacije, postoji generalni dojam da se bar neke vrste (*S. sepioidea*) raspoređuju u skupinama na temelju nečega više od jednostavnog nasumičnog odabira kojeg

nalazimo kod većine ribljih vrsta. Međutim, stupanj socijalizacije u glavonožaca ostaje nerazjašnjen. Nema dovoljno podataka da li oni mogu prepoznavati individualne jedinice (poput rodbine, bivših rivala ili seksualnih partnera) niti znamo da li komuniciraju o položaju izvora hrane ili razmjenjuju druge informacije koje bi mogle dodatno osnažiti skupinu, ali bilo je dokaza da jata Karipske koraljne lignje (*S. sepioidea*) imaju stražare koji suptilno prenose signale za opasnost (Barbato i sur., 2007).

Drugo je otkriće da neke vrste posjeduju komunikacijski sustav s iznimnom dozom fleksibilnosti i složenosti, što je nagnalo neke autore da iznesu svoje zaključke kako se ovdje ustvari radi o jeziku (Moynihan i Rodaniche, 1982; prema Barbato i sur., 2007). Provedena je komparativna analiza kod vrste *S. sepioidea* sa svrhom evaluacije karakteristika komunikacijskih signala korištenih od strane pripadnika vrste sličnih ljudskim jezicima. Zaključak je bio taj da njihov sustav komunikacije iskazuje neku količinu odgovarajućih osobina složenog repertoara ptica i primata. Uz prenošenje i primanje signala, njihovu izmjenjivost, specijalizaciju, samovolju i individualnost Moynihan i Rodaniche predložili su da komunikacijski sustav lignje sadrži i semantiku – da pridružuju signale i neke osobine svijeta koji ih okružuje. Isto tako autori su ustanovili da se različiti signali ne razlikuju samo po veličini (fizičkoj) već i po snazi, preciznosti i specifičnosti poslanih poruka. Uočene su tri kategorije signala: „nagovijesni“ (kodiraju puno informacija, poput imenica i glagola), „modifikatorski“ (kodiraju manje informacija, poput priloga i pridjeva) i „pozicionalni“ (pomoćni, početni signali za druge reakcije). Završni zaključak je bio da komunikacijski sustav ove skupine ispunjava mnoge od preduvjeta za ono što se obično definira jezikom.

Nešto opreznije rješenje su ponudili Hanlon i Messenger (1996). Zaključili su da je komunikacija vrlo raširena pojava u životinjskom svijetu da mnoge životinje (uključujući glavonošce) provode znatnu količinu vremena signalizirajući vezano uz najvažnije životne aspekte (napad, obrana, reprodukcija...). Ali koliko god kompleksan komunikacijski sustav bio, poruke koje šalju su relativno malobrojne i jednostavne. Ti komunikacijski sustavi su „zatvoreni“ ili „konačni“ pošto životinja „ima za reći“ samo nekoliko stvari vezanih uz uspješan akt reprodukcije, zaštitu pomlatka ili interakciju sa predatorom. Za razliku od toga, pravi jezik je „otvoreni“ ili „produktivni“ sustav komunikacije sa virtualno beskonačnim brojem poruka (Hockett, 1960; prema Barbato i sur., 2007). Čovjek veoma lako može slagati nove riječi sastavljanjem fragmenata već poznatih riječi, što niti jedna životinja ne može. Dakle, unatoč bogatstvu signala koje glavonošci koriste, nema nikakvih dokaza bogatstvu značenja iza njih. Isto tako očiti je nedostatak fraza, različitih načina jezika, „rečenice“ nemaju jasno definiran početak niti pauze unutar njih, ne postoji mogućnost komuniciranja o

objektima koji su prostorno i vremenski udaljeni i o potencijalu da signali mijenjaju značenje u odnosu na relativnu poziciju komponenti. Očito je da nam naše sadašnje znanje i razumijevanje njihove komunikacije ne može potvrditi da se radi o pravom jeziku, ali kao što je već navedeno, njihova potpuna različitost od nas nam otežava potpuno razumijevanje.

3.3 TEHNIKE LOVA

Iako su glavonošci vrlo star razred, današnji glavonošci iz podrazreda Coleoidea su relativno nedavno pristigli, prije samo 200 milijuna godina, poput sisavaca ili pravih riba. Prije njih Amoniti i njima slični oklopljeni glavonošci su vladali morima, ali ih je kompeticija okretnih i brzih riba brzo izbacila iz igre (sve osim roda *Nautilus*). Glavonošci koji su preživjeli su bili pravi evolucijski kontrarevolucionari koji su okrenuli oružja kralježnjaka protiv njih samih. Riješili su se ljušture i postali brzi poput lignje ili lukavi i neuhvatljivi poput sipe i hobotnice. Hobotnice, nezaštićene i ranjive, počele su se skrivati u skloništima, poput ranih ljudi u pećinama. Poput ljudi postali su raznovrsni lovci, koristeći širok repertoar prikradanja i tehnika lova. Da bi se zaštitili razvili su odličnu prostornu koordinaciju i naučili su pretraživati područja gdje love metodički i efikasno. Mather i O'Dor saznali su da obična hobotnica provodi samo 7 % svog vremena loveći, a australa sipa samo 3 % (<http://discovermagazine.com/2003/oct/feateye>).

Za razliku od ostalih mekušaca glavonošci su svi aktivni predatori (uz mogući izuzetak divovske lignje *Magnapinna sp.* (http://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod_intelligence)), te su evolucijski zahtjevi za lociranjem i ubijanjem plijena bili pokretačka snaga razvoja njihove inteligencije.

Humboldtove lignje (*Dosidicus gigas*, Orbigny) su poznate po tome da love jata riba pritom pokazujući iznimnu kooperaciju i komunikaciju i to je prvi takav primjer u svijetu beskralježnjaka. Bilo je čak i napada na ljude a pretpostavlja se da su neki završili i smrtnim posljedicama (<http://outside.away.com/outside/features/200607/sea-of-cortez-humboldt-squid-1.html>).

Iako su rakovi glavni izvor hrane za mnoge vrste hobotnica, također predstavljaju opasnost sa svojim moćnim kliještima i potencijalom da izmore hobotnice dugotrajnom potjerom, zato će hobotnice često radije tražiti mreže za jastoge i elegantno ući i izaći i pritom se pogostiti unutra. Isto tako je poznato da se penju na ribarske brodove i skrivaju u spremištima sa mrtvim ili umirućim rakovima (http://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod_intelligence).

Tokom napada na plijen *O. vulgaris* mijenja boju i teksturu kože, najvjerojatnije zbog stapanja sa pozadinom ili dezorijentacije plijena. Nakon uočavanja plijena (primjerice raka) nakon kratkog vremena se baca na njega, prekriva ga i hvata. Uzorci ponašanja iskazanog tokom predacije nisu isključivo motoričke prirode: hobotnica mijenja boju iz osnovne (najčešće smeđe) u raznobojnu varijantu (išarana, pjegasta, „leopard“ varijanta) u vrijeme završnog dijela napada, te ponovo u smeđu, iskazujući više ili manje promjena teksture kože. Mnogi autori su bili zaintrigirani tim promjenama i pitanjem da li bi se one aktivirale ovisno i o prirodi poticaja (prirodni ili umjetni). Opći zaključci su bili da se takve promjene događaju i kada se radi o umjetno induciranom poticaju, ali ne zato što su to naučeni odgovori već zato što su vezani za promjene lokomotornih aktivnosti koje se događaju tokom napada. Iako promjena boje može ponekad poslužiti u funkciji kriptične obojanosti (Packard i Sanders, 1969; prema Barbato i sur., 2007) podaci prikupljeni istraživanjem pokazuju da čak i slučajevi kada obojanost očito skriva životinju, procesi koju ju kontroliraju nisu nezavisni od lokomotornih prilagodbi, i njihova korelacija je složena. Dakle, mišićna aktivnost je potrebna za kromatske promjene tokom predacije (Barbato i sur., 2007).

Primijećeno je da hobotnice osjećaju bol (primjerice u kontaktu sa vlasuljama), ali ni to ih ne sprečava da budu uspješni predatori. MacLean (1983) je usporedio predatorske rakove iz roda *Calappa* i hobotnice. Dao im je rakove samce sa vlasuljom na kućici. Predatorski rakovi su odustali čim se jednom bili dobro opečeni. Hobotnica je probala nekoliko pristupa poput prikradanja odozdola, polaganog šuljanja sa samo jednim ispruženim krakom i ispuhivanja mlaza vode na raka sve dok nije našla pravo rješenje (Mather, 2006).

3.4 UČENJE, MANIPULACIJA, KOORDINACIJA I SAMOSVIJEST

Moć manipulacije objektima, esencijalna za korištenje oruđa, prisutna je kod glavonožaca. Vrlo osjetljive prijanjalke i prehenzilni krakovi hobotnica, lignja i sipi su učinkoviti u držanju i manipulaciji objekata poput ljudskih ruku. Ali mogućnost manipulacije ne znači ništa ako se ne zna koristiti. Da li glavonošci imaju tu sposobnost? Primijećeno je kod drugih beskralježnjaka da ne znaju koristiti bihevioralne kapacitete koje su se razvile za jednu situaciju u drugoj gdje bi im mogli poslužiti jednako dobro. Hobotnice su generalisti i čini se da mogu birati kada će i kako koristiti svoje sposobnosti. To se jako lijepo vidi kod korištenja istisnute vode iz lijevka. Koriste je za pomicanje kamenja i ograđivanje rupa u kojima žive (što bi se skoro moglo nazvati korištenjem oruđa), za odbijanje riba koje im se

približe, te čak i za igru. Takva raznolikost korištenja jednog pomagala bi mogla biti rezultat visoko razvijenog centralnog živčanog sustava, ali još mnogo rigoroznog proučavanja treba provesti (Mather, 2006).

Upravljanje ponašanjem od strane centralnog živčanog sustava je primijećeno i kod sipe (u razvojnom kontekstu). Sipe imaju relativno velika jajašca i mladi su bentički organizmi, tako da je njihovo ponašanje podosta slično odraslima i njihov razvoj se može pratiti od ranog stadija. One su vizualni predatori i koriste krakove kojima hvataju male račiće. Mlade sipe imaju ograničen odabir plijena (vrste račića iz roda *Mysis*) i pokušavaju loviti samo umjetne mamce koje izgledaju poput tih račića. Odrasle sipe vrlo brzo nauče da ne love račiće koji se nalaze unutar testne epruvete (Messenger, 1977; prema Mather, 2006), dok mlade sipe na uspijevaju to naučiti do jednog mjeseca starosti (tek tada prestaju uzaludno uloviti račiće kroz epruvetu) i tek tada proširuju izbor i na druge vrste plijena. Messenger (1973) je otkrio da je kod tek izlegnutih sipa (za razliku od odraslih) vertikalni režanj mozga (područje za pohranu vizualnih informacija) jako slabo razvijen. Tek sa jednim mjesecom starosti, uz ekstenzivno razvijanje tog područja uspijevaju naučiti da odgovaraju na nove vizualne podražaje. Zanimljivo je to da iako im je rano učenje ograničeno, sipe koje su rasle u obogaćenom (hranom) području su rasle primjetno brže u prvom mjesecu i također imale bolji razvoj dugoročnog pamćenja (Dickel i sur. 2000; prema Mather, 2006). Restrikcija ranog učenja, zbog strukturalnog razvoja je paralelna razvoju živčanog sustava i ponašanje kod mladih sisavaca, a također i slična refleksnom ponašanju ljudske dojenčadi. Isto tako je primijećena veza ponašanja i specifičnih područja mozga krajem životnog vijeka. Dvogodišnja sipa je sporije obavljala motoričke zadatke, ali je pokazivala više varijabilnosti prilikom učenja od jednogodišnje (Santrock i sur., 2003; prema Mather, 2006).

Iako se glavonošci ne mogu prepoznati u ogledalu (spominje se kasnije u tekstu), da li je moguće da imaju neko jednostavnije poimanje sebe. Anatomske razlozi se ne slažu, naime 3/5 neurona hobotnice se nalaze izvan centralnog živčanog sustava, dakle dosta je disperziran (Packard, 1972; prema Mather, 2006). To je najvjerojatnije nužnost da bi se kontrolirao fleksibilni mišićni hidroskelet krakova. Takva bi lokalizacija kontrole kretanja značila da je centralni živčani sustav ne koordinira ili monitorira (Gutfreund i sur., 1996; prema Mather, 2006) slično kao kod kukaca i njihovih segmentalnih ganglija, te da je ograničen. Merker (2005) je istakao da je moguće da je adaptivno da takve informacije (o prostornom razmještaju) na budu dostupne svijesti, kao što su programi za lokomociju kralježnjaka smješteni u leđnoj moždini. Koliko centralizirane kontrole je ustvari potrebno da bi se smatralo da životinja ima centralni procesor? Iako su detalji pokreta krakova kontrolirani iz

neuralnih mreža njih samih, to ne znači da mozak tu ne igra nikakvu ulogu. Ustvari Byrne i suradnici (2006) su uočili da individualne hobotnice kao što imaju omiljeno oko za gledanje (Byrne i sur., 2002), posjeduju i jedan krak za obavljanje zadataka, koji favoriziraju nad ostalima (Mather, 2006).

Anatomija potvrđuje ono što ponašanje govori. Hobotnice i sipe imaju veće mozgove (ako ih se tako može nazvati pošto hobotnice na posjeduju pravi mozak već skupinu sraslih neuralnih ganglija), relativno prema tijelu naravno, nego većina riba i gmazova. U prosjeku veće od svih životinja osim ptica i sisavaca iako im se struktura razlikuje od tipičnog mozga kralježnjaka. „Omotan“ je oko jednjaka umjesto da leži unutar lubanje, ali nabrani režnjevi su prisutni kao naznake kompleksnosti, te izražena vizualna i taktilna memorijska središta. Čak i generira sličan elektronski potpis. Elektroencefalogrami drugih beskralježnjaka pokazuju samo neurednu nazubljenu liniju, dok se kod hobotnica i sipa vide polagani valovi slični onima u kralježnjaka. Uzorak sličan, ali i nešto slabiji, onima koji se susreću u dupina, pasa i ljudi (<http://discovermagazine.com/2003/oct/feateye>).

Tek kada usporedimo broj neurona (varijablu koja je možda i važnija nego odnos veličine prema tijelu) vidimo koliko hobotnica iskače iz beskralježnjačkog svijeta. Njen živčani sustav sadrži oko 500 milijuna živčanih stanica, više od četiri reda veličine nego ostali mekušci (puž vinogradnjak ~ 10 000) i više od dva reda veličine nego najnapredniji kukci (žohar i pčela primjerice oko milijun neurona), koji su po svemu sudeći sljedeći nakon glavonožaca. Broj neurona u hobotnice dobrano nadmašuje broj neurona u žabe (~16 milijuna), miša (~50 milijuna) i štakora (~100 milijuna), a nije puno manji nego broj neurona u psa (~600 milijuna), mačke (~milijarda) i rezus majmuna (~dvije milijarde) (Hochner, 2008.)

Anderson (2001) je uočio nešto što bi se moglo nazvati osobnošću u vrlo mladih hobotnica. Ne može se reći ih da ta činjenica direktno povezuje sa svijesti, ali manifestacije individualnih razlika (koje se uredno susreću kod kralježnjaka), prema kojima svaka jedinka ima nešto drugačiji način odgovora na isti poticaj, sugerira da svaka jedinka gradi nešto drugačiji centralni živčani sustav tokom života.

Istraživanja su pokazala da se hobotnice dobro znaju snalaziti u prostoru. Juvenilne hobotnice bi u periodu od tjedan dana zauzele neko manje područje (dom) s kojeg bi redovito kretale u traženje hrane i u njega se vraćale. To vraćanje je bilo očigledan dokaz prostorne memorije, jer za razliku od puževa ne bi se vraćale istim putem svakom prilikom (Cook i sur., 1969; prema Mather, 2006). I kada bi ih se namjerno udaljilo u nepoznatom smjeru, koristeći prečice, uspjele bi pronaći put do „kuće“. Još zanimljivije je da neko vrijeme ne bi posjećivale

područja koja su već obišla, što indicira postojanje epizodnog pamćenja o lokacijama koje su posjetile. Ovakva istraživanja su ekološki prigodan način da se izuči memorija glavonožaca, jer očito je da hobotnice zaista prate svoju poziciju u prostoru na više razina i moraju koristiti centralno upravljanje da bi to uspijevale (Mather, 2006). Nažalost ovakve situacije nisu dovoljno istražene i trebalo bi im se više posvetiti u budućnosti.

Sutherland (1963) je posebice bio zainteresiran za vizualno raspoznavanje hobotnica. Saznao je da hobotnice puno lakše raspoznaju horizontalne i vertikalne oblike od nakošenih, što je odlika koju dijele sa sisavcima. Isti tako mogle su se istrenirati da raspoznaju zrcalne slike, slične slike, prizore zarotirane za 90°. Muntz (1970) je zaključio da nema jednostavnih pravila za procjenu kako hobotnice procjenjuju vizualne figure (Mather, 2006).

Tijekom prvih sedamdeset godina prošlog stoljeća povećao se napor znanstvenika da prouče memorijski kapacitet i sposobnost učenja hobotnice. Te studije pokazale su da je *O. vulgaris* sposobna naučiti razlikovati različite objekte koristeći vizualne i taktilne osjete, iako se čini da nisu sposobne za kros-modalitet (Michels i sur., 1987; prema Barbato i sur., 2007). Također je primijećeno i učenje opažanjem. Ukratko, prethodno netrenirana hobotnica izvodila je zadatak vizualnog raspoznavanja nakon kratke demonstracije od strane pripadnika iste vrste (s kojom se prethodno radilo na istom zadatku) i rezultati su bili na razini sličnoj njihovog demonstratora (oko 10% grešaka, (Fiorito i Scotto, 1992; prema Barbato i sur., 2007). Učenje opažanjem (opservacijsko učenje) je bilo brže nego individualno učenje i prisjećanje na zadatak je bilo točno i stabilno najmanje pet dana nakon opservacije.

Važno je primijetiti da je *O. vulgaris* solitarna životinja i da su opažanja o promjeni njenog ponašanja na temelju opservacije pripadnika iste vrste vjerojatno pokazatelj vrlo velike adaptivne vrijednosti (pogotovo kada se uzme u obzir njihov kratak životni vijek). Gore spomenute studije o sposobnostima učenja hobotnica su se pretežno posvetile analizi načina na koji živčani sustav hobotnice usklađuje njeno ponašanje (kao odgovor na poticaj). I na temelju toga se došlo do zaključka da je učenje u hobotnica povezano s barem dva memorijska sustava koji uključuju nekoliko režnjeva mozga.

Još jedan dokaz posebnosti hobotnica pružili su Mather i Anderson (1999). Promatrali su dvije hobotnice kako kontinuirano odguruju plastičnu igračku pomoću mlaza vode iz svojih lijevaka do ulazne cijevi za vodu u akvariju, igračka bi se vratila i one bi to činile duže periode vremena. Dakle nešto kao vodena verzija nabijanja loptice o zid. Pretpostavka da je to igra ne mora značiti puno pošto postoji mnogo primjera igranja u životinjskom svijetu, ali manipulacija okolinom u isto vrijeme govori mnogo više (Mather, 2006).

Wells i suradnici (1978) testirali su taktilno raspoznavanje hobotnica na oblike tako što su stavljali valjke na ispružene krakove. Uočili su manji stupanj raspoznavanja nego što je bio slučaj sa vizualnim, te drugo područje mozga (subfrontalni režanj) odgovorno za pohranu taktilnih podataka. Hobotnice su mogle raspoznati gladak od užlijebljenog valjka, ali nisu mogle razlikovati orijentaciju brazdi ili linearne brazde od mreže istih. Nisu ih mogle raspoznati po težini, niti po različitim teksturama, iako su mogle raspoznati kocku od kugle. Ova ograničenja mogu biti vezana za djelomičan transfer centralnih informacija u krakove, koji posjeduju veliku dozu lokalne kontrole (Gutfreund i sur., 1996, Rowell, 1963, 1966; prema Mather, 2006). Još jedna solucija je da te dimenzije jednostavno nisu bitne hobotnicama. Ove studije odvijale su se prije nego su ljudski istraživači dovoljno dobro razumjeli haptiku, aktivno istraživanje taktilnih podražaja (Mather, 2006).

Druga istraživanja sugeriraju da su kemotaktilna osjetila hobotnice puno osjetljivija nego što gore navedena istraživanja nalažu. Tijekom otvaranja ljuštura školjkaša, kojima se hrane, hobotnice su koristile tri tehnike: otvaranje ljuštura silom, grickanje ruba ili bušenje kroz ljušturu i to sve dok im ljuštura nije u vidnom polju (ne vidi se od krakova koji ju obuhvaćaju). Fiorito i Gherardi (1999), McQuaid (1994) i Steer i Semmens (2003) zaključili su da hobotnica koristi metodu pokušaja i pogreške. Prvo bi pokušala brzim pristupom koji troši mnogo energije – otvaranje silom tako što bi razvukle polovice ljuštura jednu od druge. Ako to ne bi bilo uspješno krenule bi sporijim principom bušenja ili grickanja ruba, te ubacivanja paralitičkog toksina koji bi tada oslabio mišić zatvarač koji je držao ljušturu spojenom. Mather (u izdavanju) je primijetila da kada bi se ljuštura ojačala žicom, hobotnica (*Enteroctopus dofleini*, Wülker) ne bi nastavila s povlačenjem već bi odmah prešla na bušenje ili grickanje. Primijećeno je da napor pri otvaranju utječe na odabir plijena. Školjkaši debelih ljuštura iz roda *Protothaca* su rijetko kada bile birane dok su zatvorene, tada su češći izbor bile školjkaši tanjih školjki, poput onih iz roda *Mytilus*. Potpuno drugačija bi bila priča kada bi se ponudile poluotvorene školjke. Ovakva fleksibilnost u odabiru načina otvaranja školjki ukazuje na centralno donošenje odluka (Mather, 2006). Fleksibilnost je primijećena i kod biranja mjesta bušenja koje nije bilo nasumično, baš suprotno. Obično bi se hobotnice odlučile na bušenje točno iznad mišića zatvarača, ili kroz najtanje područje školjke, ovisno o vrsti hobotnice. Odgovarajuće mjesto bušenja bi se naučilo kroz nekoliko pokušaja u juvenilnih hobotnica i promijenilo bi se ako bi se promijenili i drugi faktori. Wodinsky (1973) je blokirao mjesto iznad mišića aduktora, ali hobotnice bi probušile cement, izvadile gumenu podstavu i nastavile s bušenjem. Kada bi se mjesto prekrilo metalnom pločicom, bušile su koliko god blizu odgovarajućeg mjesta su mogle. Opet je centralna živčana jedinica obavila

svoj posao, ali ovaj put bez vizualnih znakova umiješanih. Dakle, hobotnice su posao obavile bez vizualnog kontakta okrećući školjku, i namještajući je na pravo mjesto koristeći više krakova (Mather, 2006).

Jedna začuđujuća situacija kada se činilo da *O. vulgaris* ne uči se dogodila kada su joj Fiorito, Von Planta i Scotto (1990) dali staklenu bocu sa rakom unutra. Hobotnica bi je otvorila nakon nekog vremena, ali u ponovljenim pokusima to nije radila ništa brže. Mather i Anderson su nedavno ponovili pokus sa *E. dofleini* uz malu promjenu. Kada su namazali staklenku kemijskim stimulansima dobivenima od sleđa, vrijeme otvaranja se značajno smanjilo kroz 10 ponavljanja. Ovaj pokus je posebno važan zbog integracije vizualnih i kemotaktilnih informacija (Mather, 2006).

Postoje mnogi pristupi dokazivanja svijesti (samosvijesti), neki od njih su jezik, metakognicija (znanje o znanju), i mogućnost iskazivanja vlastitih misli, ali to je sve gledano kroz antropocentričnu prizmu (iako se ranije spominje mogućnost vizualnog jezika lignji). Ideja da životinje imaju nekakvu formu primarne svijesti daje mnogo toga što treba razumjeti i istražiti. Iako bi u potpunosti drugačija organska struktura mogla vršiti sličnu funkciju, evaluacija svijesti se bazira na sličnosti neuralnih struktura i funkcija sa onih u ljudi. Isto tako mogla bi se bazirati na kompleksnosti i fleksibilnosti ponašanja grupe ispitivanih životinja. Koristeći ova dva principa Edelman i suradnici (2005) razmatrali su mogućnost formiranja svijesti u ptica i glavonožaca. Za glavonošce su zaključili da je situacija otvorena ali se ništa još ne može dokazati. Razumljivo je da su bili oprezni u povlačenju paralela na tako velikim filogenetskim udaljenostima zbog kontroverznosti područja i manjka informacija o strukturi i funkciji živčanog sustava glavonožaca (Mather, 2006)

Metakognicija u jednostavnijem obliku je utvrđena u primata jednostavnim testom sa ogledalom, raspoznavanjem slike u ogledalu kao sebe, a ne kao drugog pripadnika vrste. Kako stvari stoje glavonošci nemaju tu mogućnost, pošto su uglavnom solitarni i neosjetljivi na stimulse koji uključuju pripadnike iste vrste, a i nisu u potpunosti ovisni o vidu. Tako su muške sipe, suočene sa ogledalom, pokazale agresivno ponašanje i pale ovaj test (Mather, 2006).

Studije o anatomiji mozga i povezanosti sa ponašanjem u glavonožaca sugeriraju mnoge sličnosti sa kralježnjacima, jedna od njih je lateralizacija funkcija koja se katkad dovodi u vezu sa svijesti (Klein, 1984; prema Mather, 2006) Mozak hobotnice je bilateralno simetričan, a oči (koje predstavljaju čisti slučaj konvergentne evolucije sa kralježnjacima, slika 6) su smještene lateralno sa frontalnim preklapanjem od oko 10°. Takav smještaj očiju znači da hobotnice, poput sisavaca, imaju uglavnom monokularna i lateralna

vidna polja i da projekcije iz svakog oka idu samo u jednu polutku mozga. Prisutnost optičkog režnja u kojeg oko šalje projekcije se čini ključnom za raspoznavanje na temelju vizualizacije i odstranjivanjem polovice režnja dolazi do povećavanja netočnih odgovora vezanih uz vizualne poticaje (Wells, 1978; prema Mather, 2006). U velikom broju vizualno/memorijskih testova uočeno je da ako se koristi samo jedno oko, do prisjećanja će doći ako se test ponovi sa istim okom. Uz iznimne treninge hobotnice su se mogle prisjetiti razlika koristeći i drugo oko (važno je napomenuti da su 1993. godine Remy i Watanabe dokazali da ptice to ne mogu nikako izvesti). Ako se veza između dviju polutka mozga presiječe nakon pokusa, hobotnica je u stanju ponoviti pokus sa „netreniranim“ okom, ali ako se to učinilo prije, onda je ponavljanje onemogućeno.



Slika 6. Oko hobotnice *Octopus vulgaris*

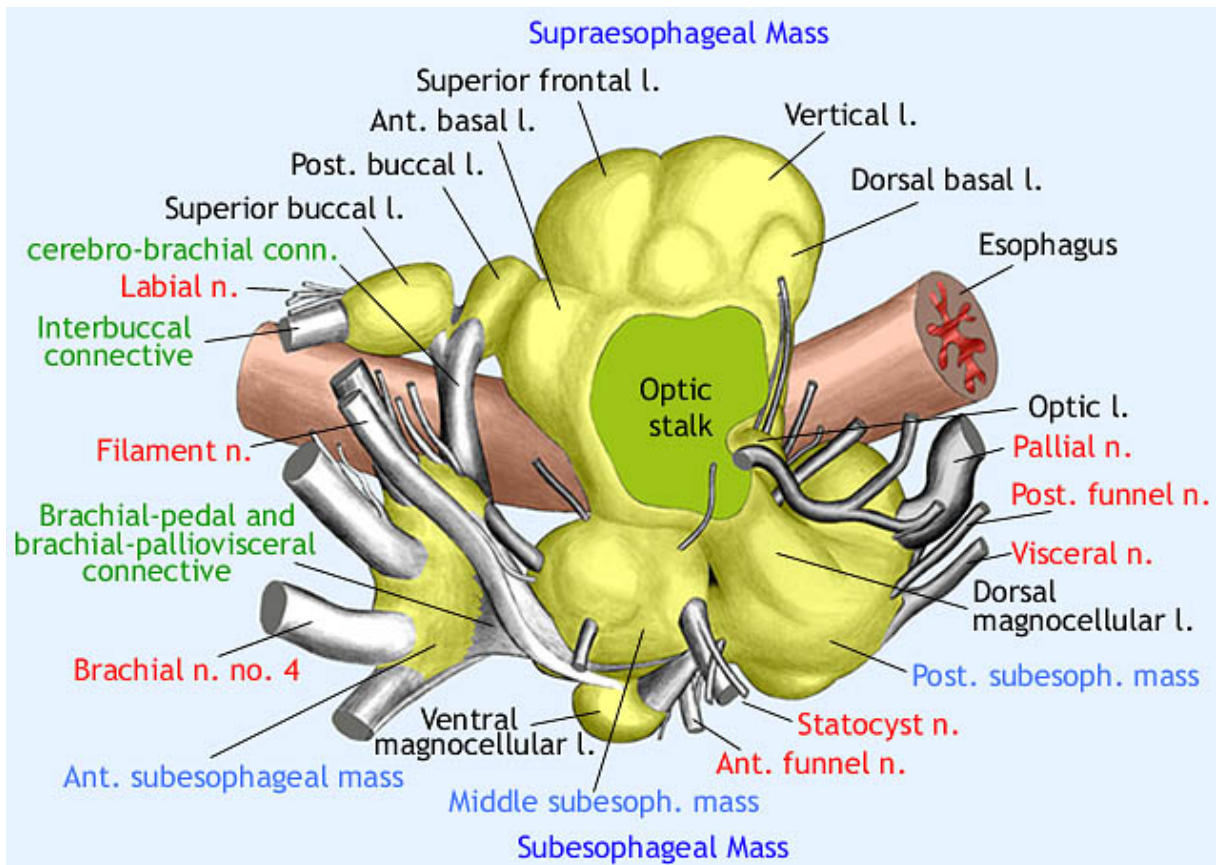
(slika preuzeta s <http://www.users.sbg.ac.at/~patzner/FotogalerienUW/Cephalopoda/Cephalopoda.htm>)

Spavanje je još jedno područje koje dovodi u vezu organizaciju mozga sa svijesti, čak postoji teza da je to direktna indikacija primarne svijesti, pošto postoji vrijeme kada je životinja svjesna i vrijeme kada nije (Papineau i Selina, 2000; prema Mather 2006). No ovdje nije još ništa dokazano pošto postoje naznake da i vinske mušice spavaju, a njih ne dovodimo u vezu sa samosvijesti (Nitz i sur., 2002; prema Mather, 2006). Mather (1988) je dokazala da hobotnice u divljini provode mnogo vremena u stanju koje izgleda poput sna: povlače se u domove, stanjuju im se zjenice, poprimaju karakteristično obojenje kože i ne reagiraju na vanjske podražaje. Detaljnije laboratorijsko istraživanje koje su proveli Anderson i Mather (2003) pod kontroliranim uvjetima, te daljnja istraživanja na tom polju su potvrdila i proširila to zapažanje. Pokazalo se da hobotnice, kada se stimuliraju tokom perioda sna (drži ih se budnima), spavaju puno duže tokom sljedećeg perioda. Isto tako pojavljuje se specifična

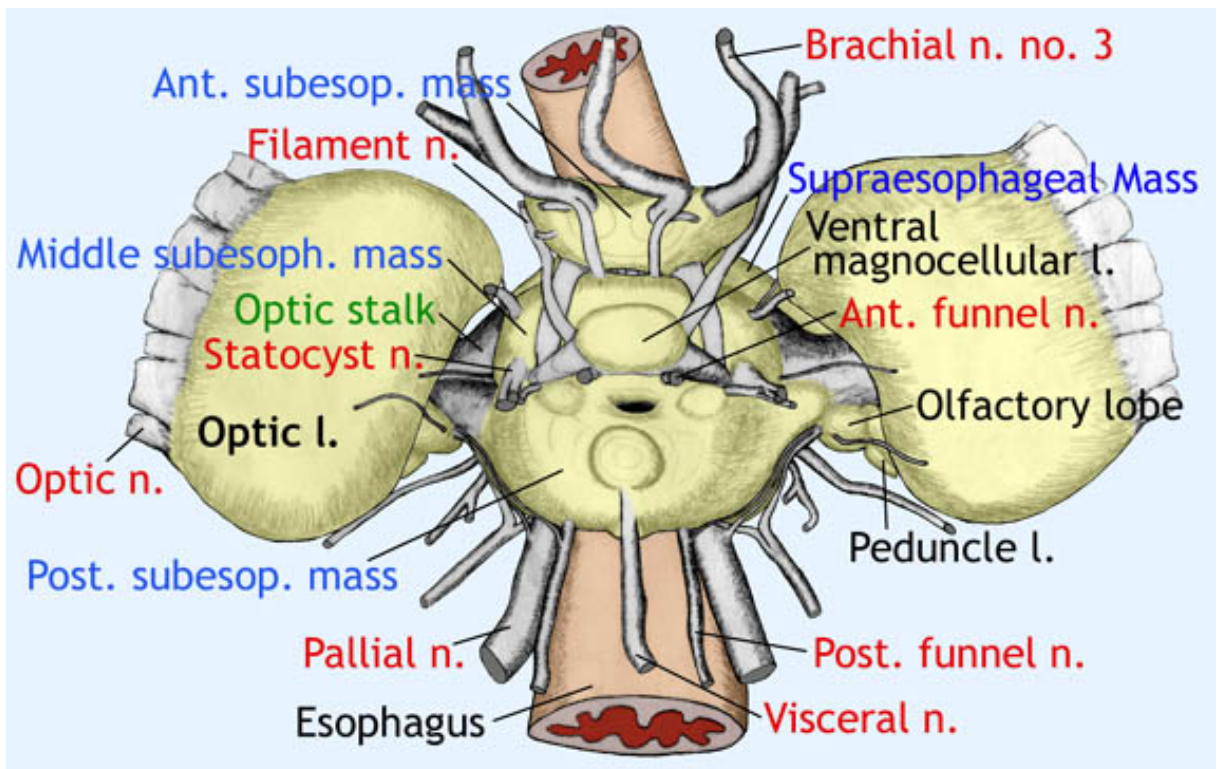
obojanost koja se na javlja inače, što je dovelo do zaključka da je to proces ekvivalentan REM fazi kod sisavaca (koja se povezuje sa jačanjem epizodnog pamćenja – vezanog uz specifična osobna iskustva). Kod liganja nije uočen san, ali je primijećeno da kada se odmaraju tokom dana, također pokazuju specifične promjene obojenosti, što navodi na zaključak da je to nekakav ekvivalent sna u hobotnica. San može, ali i ne mora biti u direktnoj vezi sa svijesti. Važnije bi se bilo usredotočiti na karakteristike sna da bi se saznalo više.

Neki dijelovi mozga glavonožaca pokazuju morfološku organizaciju vrlo sličnu onima područjima mozga koja obavljaju sličnu funkciju u kralježnjaka. Primjerice tri vanjska sloja optičkih režnjeva su organizirana na sličan način dubljim slojevima mrežnice. Sličnost utoliko začudnija pošto, hobotničini, tipično beskralježnjački, mehanizmi pretvaranja i fiziološki odgovor na svjetlo su potpuno različiti od kralješnjačkih. Isto tako vertikalni režanj slični hipokampusu, i u svojoj ulozi pri učenju i pamćenju, kao i u morfološkoj organizaciji. Ove i još neke sličnosti dokazuju da je u pogledu evolucijske konvergencije važnija mrežna povezanost nego svojstva pojedinih stanica (Hochner, 2008).

Uz sve nabrojane sličnosti postoje i mnoge razlike, posebice u građi mozga. Centralni živčani sustav kralježnjaka sastoji se od velikog mozga povezanog sa relativno malom leđnom moždinom. Za razliku od toga živčani sustav hobotnice sastoji se od tri dijela, gdje najveći dijelovi (optički režnjevi i lokalni živčani sustav krakova) leže izvan moždane kapsule. Optički režnjevi i krakovi su povezani sa mozgom relativno malim brojem živčanih vlakana. To sugerira da šalju već visoko obrađene informacije u mozak i dobivaju upute nazad, tj. da se velik dio planiranja, proračuna i izvedbe uobičajenih pokreta krakova odvija u njima samima (zato je i moguće inducirati prirodne pokrete krakova nakon njihove amputacije). Ovakav način organizacije je i možda optimalan za kontrolu velikog broja fleksibilnih udova i za procesuiranje informacija skupljenih iz milijuna receptorskih stanica koje se nalaze u koži i prijanjalkama. Isto tako većina vizualnog procesuiranja se odvija u optičkim režnjevima koji najvjerojatnije pohranjuju i dugoročnu memoriju (Hochner, 2008). Kao rezultat intenzivne cefalizacije, mozak hobotnice (slike 7 i 8) podsjeća na kralježnjački, ali zadržava tipična beskralježnjačka obilježja. Jasno su vidljive granice između pojedinih režnjeva, čija je organizacija u mozgu puno jednostavnija nego u kralježnjaka. Svaki režanj i dalje ima anatomsku organizaciju beskralježnjačkih ganglija sa tijelima neurona raspoređenim u vanjskom sloju. Neuroni su tipičnog beskralježnjačkog monopolarnog tipa, a tijela neurona i dendriti su loših električkih svojstava. Akcijski potencijal se generira samo pri prijelazu na aksone (Hochner, 2008).



Slika 7. Lateralni prikaz mozga hobotnice *Vampyroteuthis infernalis*
(slika preuzeta s http://tolweb.org/accessory/Cephalopod_Brain_Terminology)



Slika 8. Ventralni prikaz mozga hobotnice *Vampyroteuthis infernalis*
(Slika preuzeta s http://tolweb.org/accessory/Cephalopod_Brain_Terminology)

4. ZAKLJUČAK

Oko 780 danas živućih vrsta glavonožaca je opisano. Naseljavaju skoro sve ekološke niše u oceanima. Hobotnice, lignje i sipe poznate su po okusu svojeg mesa, reputaciji morskih čudovišta (priče Victora Hugoa i Julesa Vernea), te po svojoj inteligenciji.

Zanimljivo je da su hobotnice jedini stanovnici akvarija (osim naravno sisavaca, poput tuljana) kojima se zaposlenici potruže dati ime. To mora nešto govoriti. Isto tako je primijećeno kada ih se stavi velika količina na jedno mjesto, u akvarij dolazi do socijalizacije i stvaranja hijerarhije, što je u divljini neviđeno. Tako se izbjegavaju nepotrebni sukobi i slabije jedinke se pokoravaju jačima. (<http://discovermagazine.com/2003/oct/feateye>). I to mora nešto govoriti.

Dakle suma svega je da uspješnost glavonožaca ovisi o učenju, tako su pokazali laboratorijski testovi i terenska viđenja. Prakticiraju i učenje opažanjem. Vrlo su dobro prilagođeni okolini u kojoj žive, osjetila su im vrlo dobro razvijena, kao i tehnike lova i obrana od predatora. Inteligencijom nadmašuje velik broj filogenetski odvedenijih skupina, sve osim sisavaca i ptica.

Na pitanje zašto se nisu daljnje razvili, poglavito u pogledu inteligencije, ne može se lako dati odgovor. Ali se može dati par smjernica: ograničava ih respiratorni pigment koji nije dorastao visokim zahtjevima, kratak životni vijek a zasigurno i manjak socijalnog ponašanja (za koje se pokazalo da je bio velik podstrek razvoju inteligencije kod ljudi) te teško okruženje. Bilo bi zasigurno zanimljivo vidjeti što bi se desilo da su preci glavonožaca izašli na kopno.

Nažalost mi jednostavno o njima ne znamo dovoljno, fundamentalno su različiti. Neke stvari koje zbunjuju možda se otkriju u bližoj budućnosti. Tako da sve ostaje na tome što će se otkriti u budućnosti, kada budemo više naučili o toj posebnoj skupini.

5. LITERATURA

- Barbato, M., Bernard, M., Borelli, L., Fiorito, G. (2007): Body patterns in cephalopods “Polyphenism” as a way of information exchange, *Pattern Recognition Letters* 28, 1854–1864
- Boal, J.G. (1997): Female choice of males in cuttlefish (Mollusca: Cephalopoda). *Behaviour* 134, 975–988 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Budelmann, B. U. (1994): Cephalopod sense organs, nerves and the brain: Adaptations for high performance and life style, *Marine Behaviour and Physiology*, 25, 13–33 (citirano prema Mather, 2006)
- Byrne, R. A., Kuba, M., & Greibel, U. (2002): Lateral asymmetry of eye use in *Octopus vulgaris*, *Animal Behaviour*, 64, 461–468 (citirano prema Mather, 2006)
- Cook, A., Bamford, O. S., Freeman, J. D. B., & Teideman, D. J. (1969): A study of the homing habit of the limpet. *Animal Behaviour*, 17, 330–339 (citirano prema Mather, 2006)
- Cowdry, E.V. (1911): The colour changes in *Octopus vulgaris*, Lamarck, *Biological Ser.* 10, 1–53 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Curio, E. (1976): The Ethology of Predation. Springer-Verlag, Berlin (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Dickel, L., Boal, J. G., & Budelmann, B. U. (2000): The effect of early experience on learning and memory in cuttlefish, *Developmental Psychobiology*, 36, 101–110 (citirano prema Mather, 2006)
- DiMarco, F.P., 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 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Fiorito, G., & Gherardi, F. (1999): Prey-handling behaviour of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) on bivalve preys. *Behavioural Processes*, 46, 75–88 (citirano prema Mather, 2006)
- Fiorito, G., Scotto, P. (1992): Observational learning in *Octopus vulgaris*, *Science*, 256, 545–547 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Fiorito, G., Von Planta, C., & Scotto, P. (1990): Problem solving ability of *Octopus vulgaris* Lamarck (mollusca, cephalopoda). *Behavioral and Neural Biology*, 53, 217–230 (citirano prema Mather, 2006)

- Griebel, U., & Mather, J. A. (2003): Double signalling in *Sepioteuthis sepioidea*. Poster presented at the international cephalopod symposium and workshop, Phuket, Thailand. (citirano prema Mather, 2006)
- Gutfreund, Y., Flash, T., Yarum, Y., Fiorito, G., Segev, I., & Hochner, B. (1996): Organization of octopus arm movements: A model system for studying the control of flexible arms, *Journal of Neuroscience*, 16, 7297–7307 (citirano prema Mather, 2006)
- Hanlon, R. T., Forsythe, J. W., Joneschild, D. E. (1999): Crypsis, conspicuousness, mimicry and polyphenism as antipredator defences of foraging octopuses on Indo-Pacific coral reefs, with a method of quantifying crypsis from video tapes. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66, 1–22 (citirano prema Mather, 2006)
- Hanlon, R. T. & Messenger, J. B. (1996): Cephalopod behaviour, Cambridge University Press, Cambridge, England (citirano prema Mather, 2006)
- Hanlon, R.T., Messenger, J.B. (1988): Adaptive coloration in young cuttlefish (*Sepia officinalis* L.) – The morphology and development of body patterns and their relation to behaviour, *Philos. Trans. Roy. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 320, 437–487 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Hochner B. (2008): Octopuses, Quick guide, *Current Biology*, volume 18, issue 19, 897-898
- Hockett, C.F. (1960): The origin of speech, *Sci. Amer.* 203, 89–96 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Klein, D. G. (1984): The concept of consciousness: A survey. Lincoln, NB: University of Nebraska Press (citirano prema Mather, 2006)
- Kuba, M., Byrne, R. A., Meisel, D. V., & Mather, J. A. (2006): When do octopuses play? The effect of repeated testing, age and food deprivation on object play in *Octopus vulgaris*. *Journal of Comparative Psychology*, 120, 184–190 (citirano prema Mather, 2006)
- MacLean, R. (1983): Gastropod shells: A dynamic resource that helps shape benthic community structure, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 69, 151–174 (citirano prema Mather, 2006)
- Mather J.A. (2006): Cephalopod consciousness: Behavioural evidence, *Consciousness and Cognition* 17, 37–48
- Mather, J. A., & Anderson, R. C. (1999): Exploration, play, and habituation in octopuses (*Octopus dofleini*). *Journal of Comparative Psychology*, 113, 333–338 (citirano prema Mather, 2006)

- Mather, J. A., & O'Dor, R. K. (1991): Foraging strategies and predation risk shape the natural history of juvenile *Octopus vulgaris*. *Bulletin of Marine Science*, 49, 256–269 (citirano prema <http://discovermagazine.com/2003/oct/feateye>)
- Mather, J. A. (1988): Daytime activity of juvenile *Octopus vulgaris* in Bermuda. *Malacologia*, 29, 69–76 (citirano prema Mather, 2006)
- 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 (citirano prema Mather, 2006)
- Meisel, D. V., Byrne, R. A., Kuba, M., Griebel, U., & Mather, J. A. (2003): Circadian rhythms in *Octopus vulgaris*, *Berliner Palaöntologische Abhandlungen*, 3, 171–177 (citirano prema Mather, 2006)
- Merker, B. (2005): The liabilities of mobility: A selection pressure for the transition to consciousness in animal evolution. *Consciousness & Cognition*, 14, 89–114 (citirano prema Mather, 2006)
- Messenger, J. B. (1977): Prey capture and learning in the cuttlefish, *Sepia*. U: The biology of cephalopods, Eds. M. Nixon & J. B. Messenger, Academic, London, pp. 347–376 (citirano prema Mather, 2006)
- Messenger, J. B. (1973): Learning in the cuttlefish, *Sepia*. *Animal Behaviour*, 21, 801–824 (citirano prema Mather, 2006)
- Michels, J., Robertson, J.D., Young, J.Z. (1987): Can conditioned aversive tactile stimuli affect extinction of visual responses in Octopus? *Mar. Behav. Physiol.* 13, 1–11 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Moynihan, M., Rodaniche, A.F. (1982): The behavior and natural history of the Caribbean Reef Squid *Sepioteuthis sepioidea*. *Adv. Ethol.* 25, 1– 152 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Moynihan, M., Rodaniche, A.F. (1977): Communication, crypsis, and mimicry among cephalopods. U: How Animals Communicate, Ed. Sebeok, T.A., Indiana University Press, Bloomington, pp. 293–302 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Muntz, W. R. A. (1970): An experiment on shape discrimination and signal detection in Octopus. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 22, 82–90 (citirano prema Mather, 2006)
- Nitz, D. A., van Swinderen, B., Tononi, G., & Greenspan, R. J. (2002): Electrophysiological correlates of rest and activity in *Drosophila melanogaster*, *Current Biology*, 12, 1934–1940 (citirano prema Mather, 2006)

- Packard, A. (1995): Organization of cephalopod chromatophore systems: A neuromuscular image generator. U: Cephalopod neurobiology, Eds. N. J. Abbott, R. Williamson, & L. Maddock, Oxford University Press, Oxford, England, pp. 331–367 (citirano prema Mather, 2006)
- Packard, A. (1972): Cephalopods and fish: The limits of convergence, *Biological Reviews*, 47, 241–307 (citirano prema Mather, 2006)
- Packard, A., Sanders, G. (1969): What the octopus shows to the world. *Endeavour* 28, 92–99 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Papineau, D., & Selina, H. (2000): Introducing consciousness, Totem, New York (citirano prema Mather, 2006)
- Remy, M., & Watanabe, S. (1993): Two eyes and one world: Studies of interocular and intraocular transfer in birds. U: Vision, brain, and behavior in birds, Eds. H. P. Ziegler & H.- J. Bischof, The MIT Press, Cambridge, MA, pp. 333–350 (citirano prema Mather, 2006)
- Rowell, C. H. F. (1966): Activity of interneurons in the arm of Octopus in response to a tactile stimulation. *Journal of Experimental Biology*, 44, 589–605 (citirano prema Mather, 2006)
- Rowell, C. H. F. (1963): Excitatory and inhibitory pathways in the arm of Octopus, *Journal of Experimental Biology*, 40, 257–270 (citirano prema Mather, 2006)
- Santrock, J. W., MacKenzie-Rivers, A., Leung, K. H., & Malcomson, T. (2003): Life-span development, McGraw-Hill, New York (citirano prema Mather, 2006)
- Seth, A. K., Baars, B. J., & Edelman, D. B. (2005): Criteria for consciousness in humans and other mammals, *Consciousness and Cognition*, 14, 119–139 (citirano prema Mather, 2006)
- Shashar, N., Milbury, C.A., Hanlon, R.T. (2002): Polarization vision in cephalopods: Neuroanatomical and behavioral features that illustrate aspects of form and function. *Mar. Freshwater Behav. Physiol.* 35, 57–68 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Sinn, D. L., Perrin, N. A., Mather, J. A., & Anderson, R. C. (2001): Early temperamental traits in an octopus (*Octopus bimaculoides*), *Journal of Comparative Psychology*, 115, 351–364 (citirano prema Mather, 2006)
- Smith, W.J. (1997): The behavior of communicating, after twenty years. U: Communication , Eds. Owings, D.H., Beecher, M.D., Thompson, N.S., Plenum Press, New York & London, pp. 7–53 (citirano prema Barbato i sur., 2007)

- 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 Marine Biology and Ecology*, 290, 165–178 (citirano prema Mather, 2006)
- Sutherland, N. (1963): Shape discrimination and receptive fields. *Nature*, 197, 118–122 (citirano prema Mather, 2006)
- Tinbergen, L.(1939): Zur fortpflanzungsethologie von *Sepia officinalis* L., *Arch. Ne´erland Zool.* 3, 323–364 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Wells, M. J. (1978): *Octopus: Physiology and behavior of an advanced invertebrate*, Chapman and Hall, London (citirano prema Mather, 2006)
- Wells, M.J., Wells, J. (1972): Sexual displays and mating of *Octopus vulgaris* Cuvier and *O. cyanea* Gray attempts to alter performance by manipulating the glandular condition of the animals, *Anim. Behav.* 20, 293–308 (citirano prema Barbato i sur., 2007)
- Wodinsky, J. (1973): Mechanism of hole boring in *Octopus vulgaris*. *Journal of General Psychology*, 88, 179–183 (citirano prema Mather, 2006)

<http://discovermagazine.com/2003/oct/feateye>, 2009.

<http://marinebio.org/species.asp?id=553>, 2009.

http://news.nationalgeographic.com/news/2001/09/0920_octopusmimic_2.html, 2009.

<http://outside.away.com/outside/features/200607/sea-of-cortez-humboldt-squid-1.html>, 2009.

http://en.wikipedia.org/wiki/Animal_intelligence, 2009.

http://en.wikipedia.org/wiki/Cephalopod_intelligence, 2009.

http://en.wikipedia.org/wiki/Mimic_Octopus, 2009.

<http://hr.wikipedia.org/wiki/Inteligencija>, 2009.

6. SAŽETAK

Glavonošci su skupina koja se izdvaja od ostatka beskralješnjaka mnogim osobina a posebice svojom inteligencijom. Kroz mnoga znanstvena istraživanja uvidjelo se da se oslanjaju na učenje, i to učenje opažanjem. Vještina skrivanja im je nenadmašna, a tehnike lova usavršene. Vrlo se dobre snalaze u prostoru, a neki komuniciraju na visokoj razini. Svojim sposobnostima svrstavaju se do filogenetski vrlo udaljenih skupina: sisavaca i ptica.

7. SUMMARY

The cephalopods are a group that stands out from the rest of invertebrates by many features, and especially by their intelligence. It was found, through scientific research, that they rely heavily on learning, even observational learning. Their hiding skill is unmatched, and predation techniques brought to perfection. Cephalopod orientation ability is admirable and some of them communicate on elaborate level. By their intellectual capabilities they are approached to mammals and birds, groups phylogenetically distantly related.