

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU
ODJEL ZA AKVAKULTURU
PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Dorotea Lasić

Kognitivne sposobnosti učenja obične hobotnice
***Octopus vulgaris* Cuvier, 1797**

ZAVRŠNI RAD

Dubrovnik, lipanj 2019

SVEUČILIŠTE U DUBROVNIKU
ODJEL ZA AKVAKULTURU
PREDDIPLOMSKI STUDIJ AKVAKULTURA

Dorotea Lasić

Kognitivne sposobnosti učenja obične hobotnice
***Octopus vulgaris* Cuvier, 1797**

ZAVRŠNI RAD

Mentorica:

izv. prof. dr. sc. Sanja Tomšić

Dubrovnik, lipanj 2019.

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

SAŽETAK

Obična hobotnica *Octopus vulgaris* Cuvier 1797 je značajna i komercijalno važna vrsta u Jadranu. Vrlo je dobro prilagođena svom okolišu i ima visoko razvijen živčani sustav kao i tehnike lova i obrane od predatora. Inteligencijom nadmašuje veliki broj filogenetski odvedenijih skupina. Te njene osobine i široka rasprostranjenost i sposobnost adaptacije je čine pogodnom vrstom za istraživanje kognitivnih sposobnosti učenja i kod drugih životinja. U posljednje vrijeme, provedena su brojna istraživanja u tu svrhu. Pronađeno je da *O. vulgaris* pokazuje visoku razvijenost ne samo jednostavnog, nego i asocijativnog učenja. Radi svojeg načina života je izražena sposobnost prostornog učenja. Iako je samostalna vrsta, prima znanja od drugih jedinki svoje vrste i efikasna je u rješavanju kompleksnih zadataka. Njena sposobnost učenja i razvijena sposobnost pamćenja imaju temelje u njenim biološkim karakteristikama.

Ključne riječi: *Octopus vulgaris*, beskralježnjaci, učenje, uvjetovanje, pamćenje

ABSTRACT

The common octopus *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797 is a commercially important species in the Adriatic sea. It is very well adapted to its environment and it has a highly developed neural system as well as hunting and predator defense mechanisms. With its intelligence it outsmarts a number of phylogenetically more divergent groups. These traits and its prevalent distribution make it a suitable species for research of cognitive and learning abilities in other animals. In the recent times, a number of studies have been conducted and papers published on this topic. It has been found that *O. vulgaris* exhibits a high ability of not only simple but also associative learning. Their ability of spatial learning is expressed especially due to solitary lifestyle. Although it is a solitary species, it receives knowledge from other members of the same species and is effective in solving complex tasks. The ability of *O. vulgaris* to learn and remember has a foundation in its biological characteristics.

Keywords: Octopus vulgaris, invertebrates, learning, conditioning, memory

SADRŽAJ

1. UVOD.....	6
2. JEDNOSTAVNO UČENJE.....	8
2.1. Habitucija.....	8
2.2. Senzitivizacija	9
3. ASOCIJATIVNO UČENJE.....	11
3.1. Klasično uvjetovanje.....	11
3.2. Diskriminacija.....	12
4. PROSTORNO UČENJE.....	14
5. SPOSOBNOST RJEŠAVANJA PROBLEMA.....	17
6. VIZUALNO UČENJE.....	21
7. PAMĆENJE.....	24
7.1. Pamćenje naučenog ponašanja.....	24
7.2. Prepoznavanje jedinki.....	25
8. MEHANIZMI UČENJA.....	26
8.1. Igra.....	26
8.2. Adaptacija.....	27
8.3. Evolucija učenja.....	28
9. ZAKLJUČAK.....	30
10. POPIS LITERATURE.....	31

1. UVOD

Obična hobotnica, *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. je mekušac koji pripada razredu glavonožaca, odnosno Cephalopoda, u podrazredu Coleoidea, redu Octopoda, podredu Incirrata i porodici Octopodidae (Molluscabase, 2019).

Karakteriziraju je mišićav, vrećast plašt do 40 cm duljine i osam krakova s po dva reda prijanjaljki koji mogu dodati još metar duljine, a kod mužjaka je treći krak s desne strane preobražen u hektokotilus. Ima mrežastu kožu s četiri bijele točke, dvije između očiju i dvije na dorzalnoj strani (Sanchez i sur., 2015). Nemaju ljuske, peraje ni kućicu. Iz plaštene šupljine izlazi lijevak na kojem nema poklopca. Oči su vrlo visoko razvijene. Zbog posebnih pigmentnih stanica, kromatofora i iridocita, koža ima promjenjivu boju (Matoničkin i sur., 1998).



Slika 1. Vanjski izgled obične hobotnice, *Octopus vulgaris* (Sanchez i sur., 2015)

Svoj život započinje u obliku paraličinke, koja je morfološki vrlo slična odrasloj jedinci te radi nedostatka metamorfoze se ne smatra pravom ličinkom. Razlikuje se od odrasle jedinke po tome što je planktonski oblik, a na kraju paraličinačkog stadija tone na dno i prelazi u odrasli stadij. Dostiže spolnu zrelost s nešto manje od godinu

dana starosti. Nakon mrijesta ženka polaže oplođena jaja u nakupine koje nalikuju grozdovima. Ženka skrbi za položena jaja prozračujući ih vodom iz lijevka. Nakon izvaljivanja jaja, ženka ugiba (Von Boletzky i Villanueva, 2014).

Obična hobotnica je rasprostranjena u neritičkoj provinciji u svim oceanima svijeta i brojnim morima, ali je teško odrediti njezin stvarni raspon (FAO, 1984). Nalazi se u umjerenim, suptropskim i tropskim područjima. Isključivo je morska, stenohalina vrsta (Sanchez i sur., 2015). Bentoska je vrsta koja preferira stjenovite obale s procjepima i rupama gdje nalazi svoje utočište. Temperatura i dostupnost hrane su najvažniji čimbenici koji utječu na preživljavanje, stopu rasta i abundanciju ove vrste.

Najviše se hrani rakovima, ribom, mekušcima i mnogočetinašima. Vrlo je uspješan predator. Svoj plijen ubija pomoću cephalotoksina kojeg luči stražnjim žlijezdama slinovnicama. Njeni predatori uključuju čovjeka, ribe, morske sisavce i druge glavonošce. Od njih se brani mimikrijom i izlučivanjem crnila. (Sanchez i sur., 2015.)

Aristotel je prvi put opisao inteligenciju hobotnice, nazivajući je glupom životinjom radi jednostavnosti kojom su je ljudi lovili, ali istraživanja sredinom 20. stoljeća su pokazala da je hobotnica znatiželjna i inteligentna životinja koja se brzo adaptira na nove situacije, što je čini idealnim modelom za proučavanje kompleksnog ponašanja beskralježnjaka (Hochner i sur., 2006). Neurofiziolozi su zanimljiv organizam za proučavanje živčanih impulsa, a fiziolozi zbog svoje razvijene inteligencije. Kao jedan od najvećih beskralježnjaka u Jadranu, također imaju veliku važnost u ribarstvu. Svrha ovog završnog rada bila je napraviti pregled istraživanja kognitivne sposobnosti učenja ove ekonomski i ekološki važne vrste.

2. JEDNOSTAVNO UČENJE

Jednostavno ili neasocijativno učenje se odnosi na promjenu reakcije životinje prema podražaju bez ikakve promjene u samom podražaju. Dijeli se na habituaciju i senzitivaciju (Mackintosh, 2015).

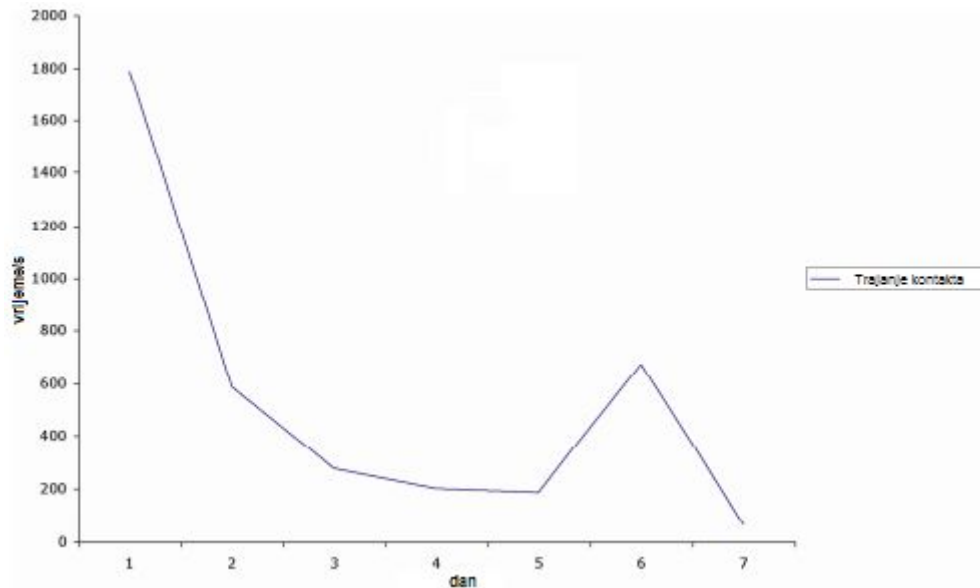
2. 1. Habituacija

Habituacija je smanjenje reakcije životinje na podražaj tijekom vremena. Ponavljanje podražaja rezultira navikavanjem na podražaj i postepenim izostankom reakcije.

Obična hobotnica pokazuje znakove habituacije prema objektima koji su joj dani, a nisu plijen, što se iskazuje na primjeru Lego kocke ubačene u tank (Slika 2.). Prva reakcija hobotnice je istraživanje Lego kocke, ali tijekom vremena hobotnica gubi interes (Slika 3.) i reakcija se smanjuje (Kuba i sur, 2008).



Slika 2. *Octopus vulgaris* proučava Lego kocku (Kuba i sur., 2008)



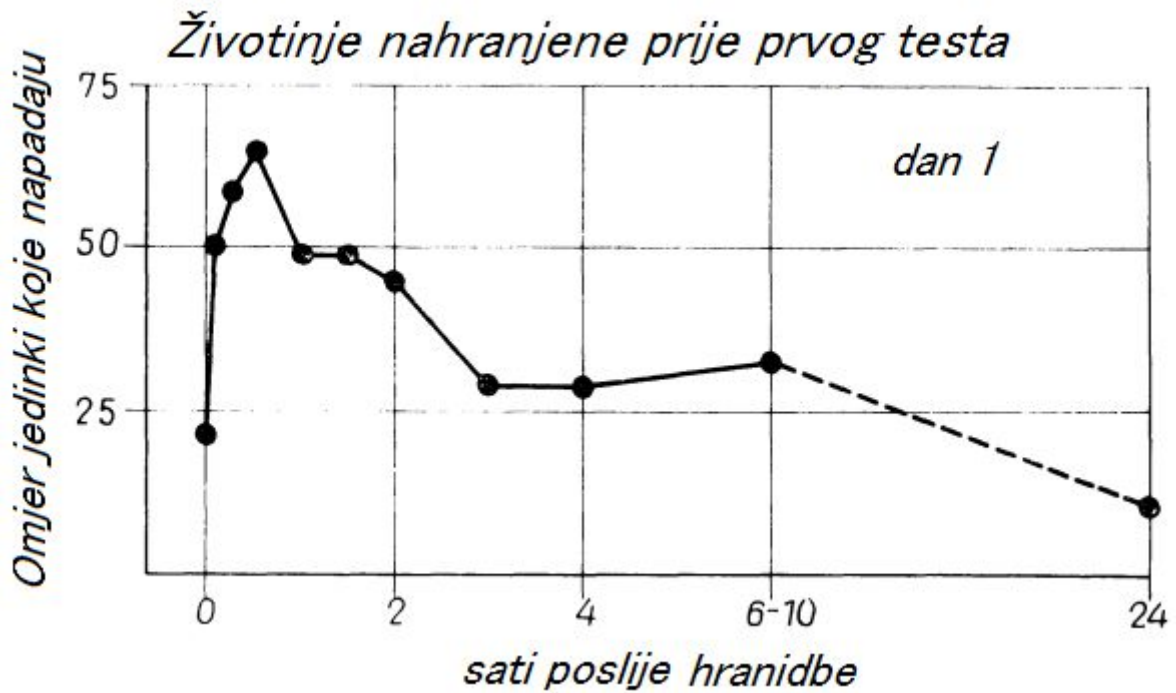
Slika 3. Trajanje kontakta obične hobotnice, *Octopus vulgaris* s Lego kockom tijekom vremena (Kuba i sur., 2008)

Promjena reakcije hobotnice na podražaj ovisi o vremenskim razmacima davanja podražaja. Podražaj koji se ponavlja više puta u jednom danu će imati više izraženu habituaciju od podražaja koji se ponavlja u većim intervalima od toga, kao na primjer jednom dnevno. To pokazuje da je habituacija kod hobotnice jača kratkoročno nego dugoročno. Moguće objašnjenje tome je kratak životni vijek same hobotnice, i moguća veća važnost kratkoročnih podražaja u njenom prirodnom okruženju (Kuba i sur., 2008).

2.2. Senzitivizacija

Za razliku od habituacije, senzitivizacija je povećanje reakcije životinje na podražaj.

Hobotnica mijenja svoj odgovor na podražaje ako je prije davanja samog podražaja nahranjena, na primjer, povećava se vjerojatnost napadanja bijelog pravokutnika koji je postavljen na rub njihovog tanka (Slika 4.). Hranjenje povećava odgovor na sve podražaje koji su zatim dani, pa je ovakvo učenje nespecifično i još uvijek neasocijativno (Wells, 1967).



Slika 4. Omjer jedinki vrste *Octopus vulgaris* koje napadaju bijeli pravokutnik u određenom vremenu nakon hranidbe (Wells, 1967)

Hobotnica ne zadržava osjetljivost na podražaje nakon hranjenja dugo, već tek nekoliko sati. Dakle, učinak senzitivacije na hobotnicu nije jak.

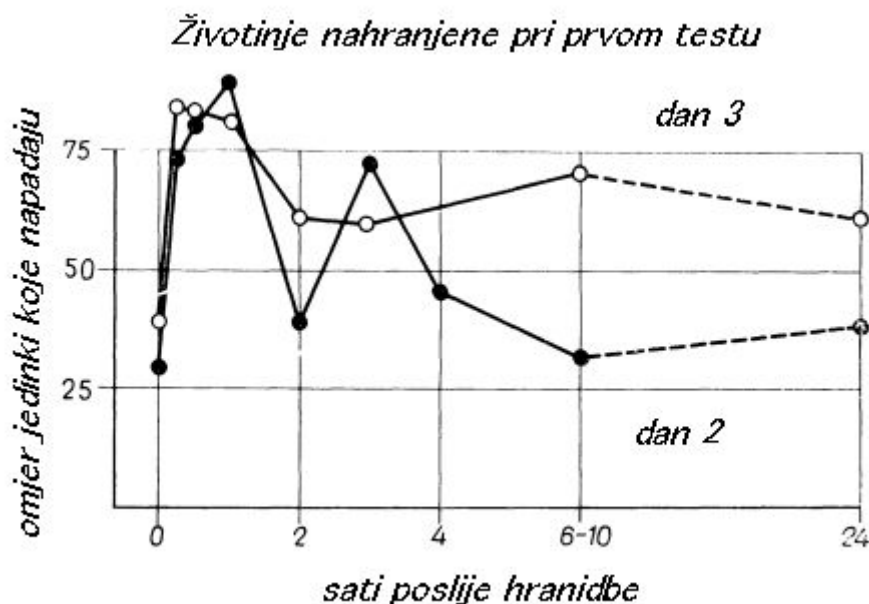
3. ASOCIJATIVNO UČENJE

Asocijativno učenje se razlikuje od jednostavnog zbog prisutnosti dvaju podražaja. Životinja uči povezivati podražaje i reakcije na podražaje također postaju povezane (Mackintosh, 2015).

3.1. Klasično uvjetovanje

Klasično uvjetovanje je jednostavno povezivanje dvaju podražaja koji su zadani istovremeno ili u kratkom vremenskom intervalu. Ovo svojstvo se može iskoristiti da bi se životinja "istrenirala" na određeno ponašanje pomoću nagrada.

Ako se hobotnica nagradi hranom kad napadne bijeli pravokutnik postavljen u tanku, hobotnica pokazuje veću vjerojatnost da u budućnosti ponovno napadne isti taj oblik. Ako se nagrađivanje nastavi, vjerojatnost ponavljanja takvog ponašanja raste. Vjerojatnost ponašanja ostaje relativno stalna čak i nakon prestanka nagrađivanja (Slika 5.) (Wells, 1967).



Slika 5. Omjer jedinki vrste *Octopus vulgaris* koje napadaju bijeli pravokutnik nakon što su bile nagrađene hranom za takvo ponašanje (Wells, 1967)

3.2. Diskriminacija

Pomoću asocijativnog učenja, životinja može naučiti razlikovati slične podražaje uz prisutnost drugog podražaja, odnosno, nauči diskriminirati među podražajima (Tokuda i sur., 2015).

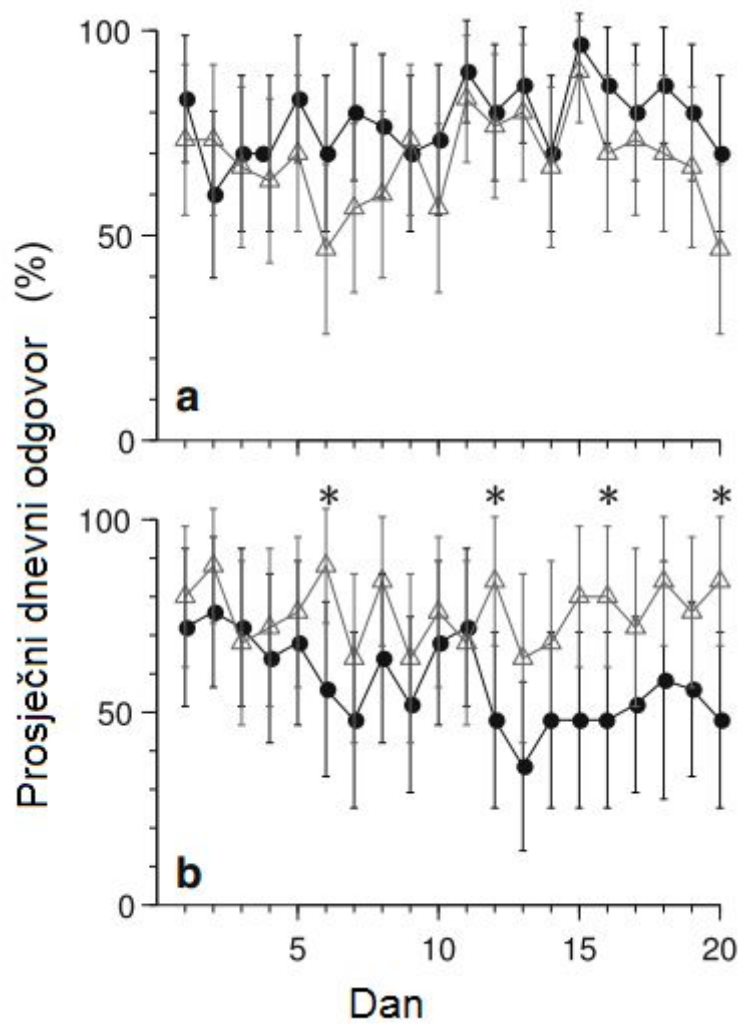
Ako se postave dva jednaka pravokutnika u tank s hobotnicom te se hobotnica nagrađuje hranom ako napada jedan pravokutnik, a kažnjava električnim šokom ako napada drugi pravokutnik, hobotnica će postupno više napadati pravokutnik za koji je nagrađivana, a manje onaj za koji je kažnjavana (Wells, 1967).

Moguće je i kombinirati više podražaja, pri čemu dolazi do uvjetne diskriminacije, odnosno diskriminacije prema podražajima u različitim uvjetima.

Kad se hobotnica nagrađuje hranom ako napada bačvasti predmet u tanku s aeracijom, ali ne i bez aeracije, hobotnica će povećanom vjerojatnosti napadati oblik u tanku s prozračivanjem. Isto vrijedi i u obratnom slučaju, odnosno hobotnica koja je nagrađivana za napadanje predmeta u tanku bez prozračivanja, ali ne i sa aeracijom, će početi češće napadati predmet u slučajevima bez prozračivanja (Tokuda i sur., 2015). Dakle, hobotnica pokazuje sposobnost uvjetne diskriminacije.

Veća uvjetna diskriminacija podražaja se pokazuje kod hobotnica koje su nagrađivane bez aeracije. Moguće je da mjehurići zraka u aeriranim tankovima odvlače pažnju hobotnice (Tokuda i sur., 2015).

Također, u ovom eksperimentu nije kažnjavano ponašanje koje se ne traži u eksperimentu, odnosno napadanje predmeta u uvjetima koji se ne traže. Zbog toga hobotnica nastavlja napadati predmet i kad nije za to nagrađena (Slika 6.).

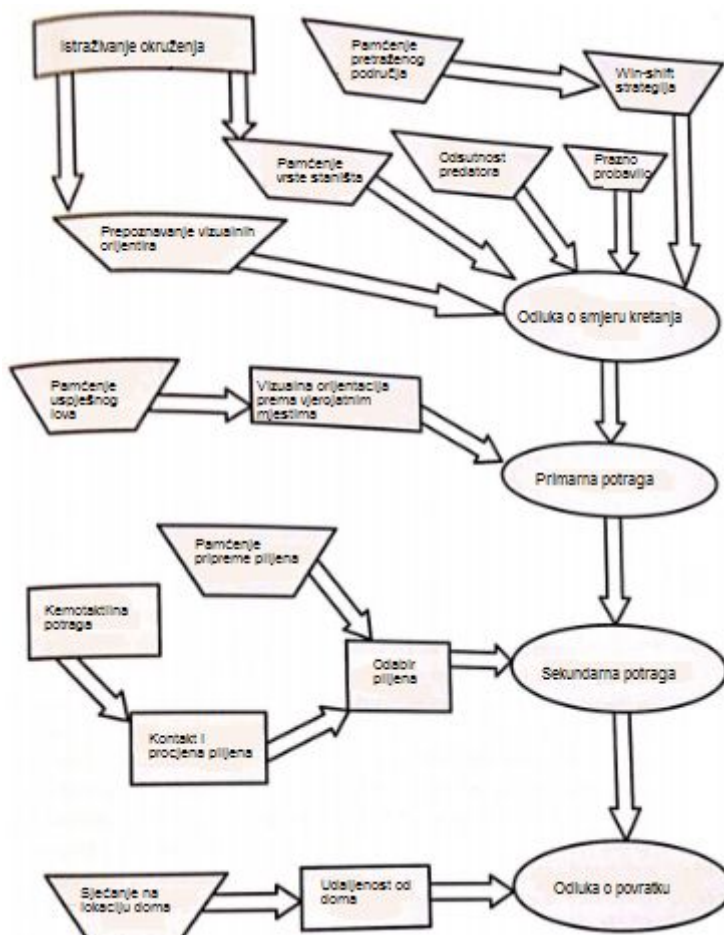


Slika 6. Graf (a) pokazuje napadanje predmeta kod vrste *Octopus vulgaris* nagrađivanih u uvjetima s aeracijom, a (b) bez aeracije. Trokuti prikazuju napadanje oblika u uvjetima bez aeracije, a krugovi s aeracijom. Razlika u omjeru napadanja u uvjetima s aeracijom je mnogo veća kad su hobotnice nagrađivane u uvjetima s aeracijom, što pokazuje veće stjecanje diskriminacije. Naročito velika odstupanja su označena zvjezdicom (Tokuda i sur., 2015)

4. PROSTORNO UČENJE

Prostorno učenje se odnosi na snalaženje životinje u prostoru, odnosno na prikupljanje i obradu podataka o svojem okruženju i donošenjem odluka temeljem toga (Mackintosh, 2015).

U svojem prirodnom okruženju, radi svojeg načina lova, odnosno prikupljanja plijena iz okoliša, hobotnica pokazuje izraženu sposobnost za prostorno učenje. Hobotnica prepoznaje lokaciju svojeg doma i lokacije mogućeg plijena temeljene na istraživanju, promatranju okruženja i svojim prošlim iskustvima uspjeha i tako donosi odluke o svojem kretanju kroz prostor. Hobotnica odlučuje gdje ići i koliko dugo se zadržati na određenom mjestu (Mather i sur., 2014).

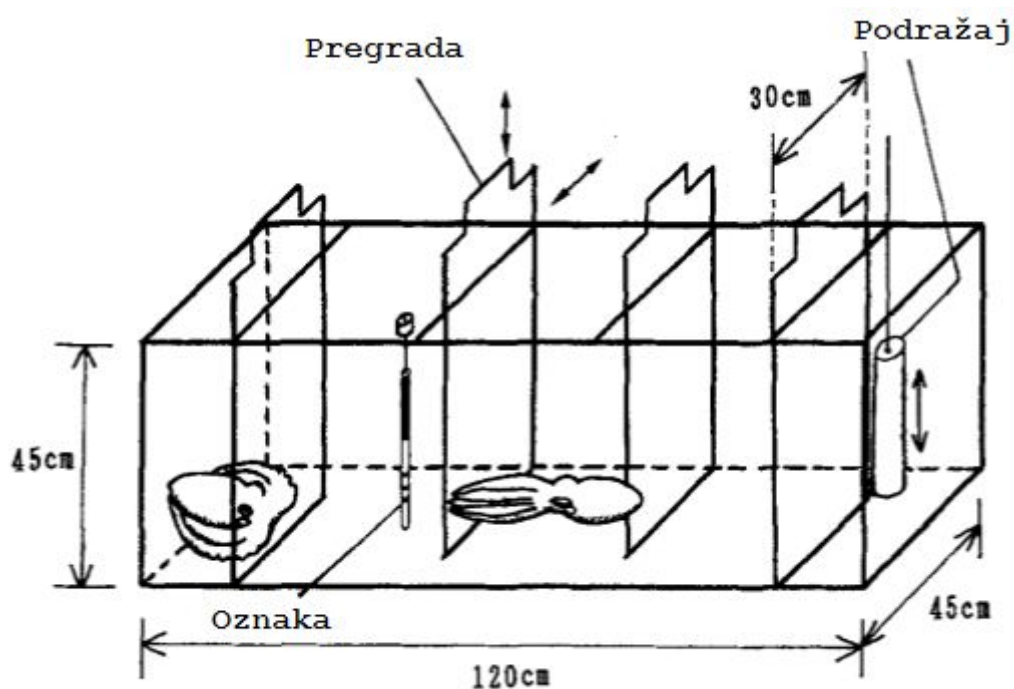


Slika 7. Tijek odluka obične hobotnice, *Octopus vulgaris* u prostoru za vrijeme lova (Mather i sur., 2014)

Također je zanimljiv povratak prema domu, odnosno skloništu na kojem se hobotnica zadržava (Slika 7.). Hobotnica bira svoj dom tamo gdje su povoljni uvjeti, poput veličine i zaštićenosti od predatora, i zadržava se u njemu oko desetak dana. Tijekom navedenog razdoblja se uvijek njemu vraća, što pokazuje prostornu osviještenost vezanu za to mjesto (Mather, 1994).

U zatočeništvu, prostorno učenje životinja se uglavnom iskazuje u eksperimentima s labirintom, pri čemu životinja mora zaobići prepreke kako bi došla do nagrade.

Na primjer, ako se hobotnica stavi u labirint s hranom na kraju, hobotnica će pokušati doći do hrane (Moriyama i Gunji, 2010).



Slika 8. Primjer labirinta (Moriyama i Gunji, 2010)

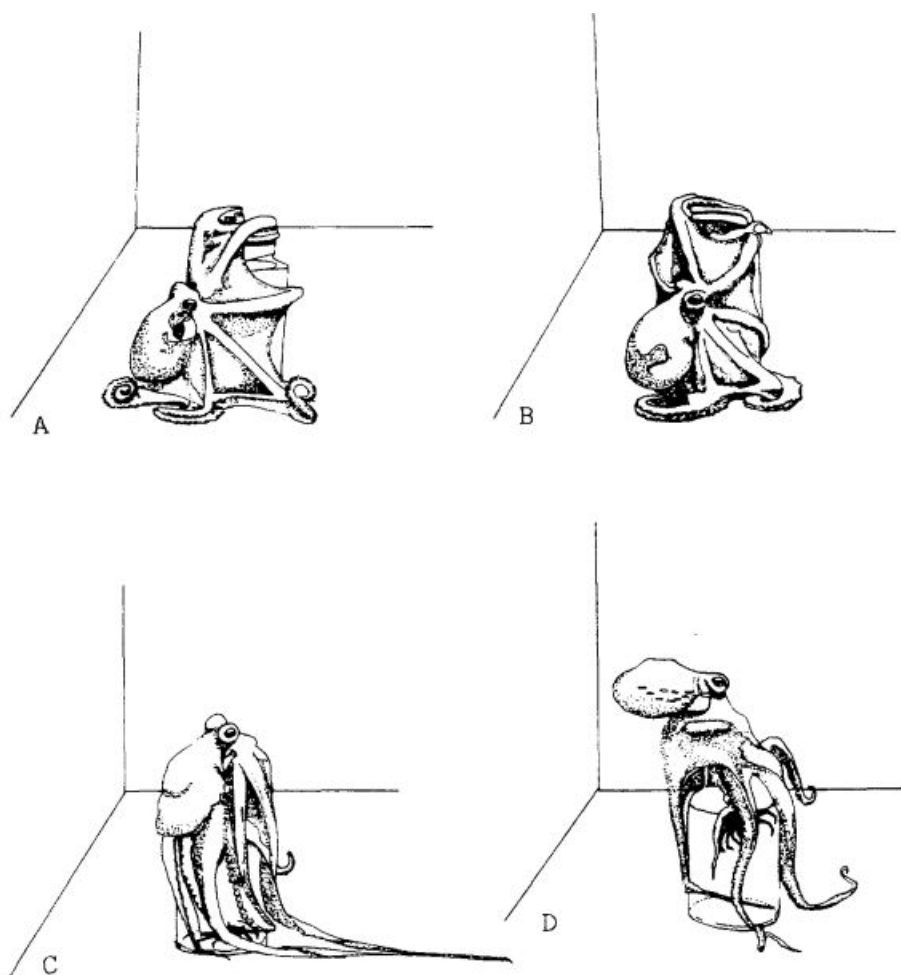
Hobotnica odmah uspješno prolazi kroz labirint i dolazi do hrane (Slika 8.). Ponovnim testiranjem se smanjuje vrijeme prolaska, odnosno hobotnica mijenja svoje kretnje kako bi brže i efikasnije došla do hrane, pri čemu kombinira kretnje koje su joj jednostavnije za napraviti i kretnje kojima brže dolazi do cilja (Moriyama i Gunji, 2010).

Može se zaključiti da hobotnica koristi prostorno učenje i primjenjuje svoje znanje prostora kako bi na najefikasniji način došla do hrane.

5. SPOSOBNOST RJEŠAVANJA PROBLEMA

Ponekad je potrebno proći više kompliciranih radnji kako bi se obavio neki zadatak. Sposobnost životinja da obave takav zadatak smatra se kompleksnim rješavanjem problema (Mackintosh, 2015).

Hobotnica je pokazala vrlo izraženu sposobnost rješavanja problema (Slika 9.). U eksperimentu s rakom u staklenci zatvorenoj plastičnim poklopcem, hobotnica, nakon kratkog razdoblja istraživanja staklenke, učestalo uspješno otvara staklenku i hrani se rakom (Fiorito i sur., 1990).

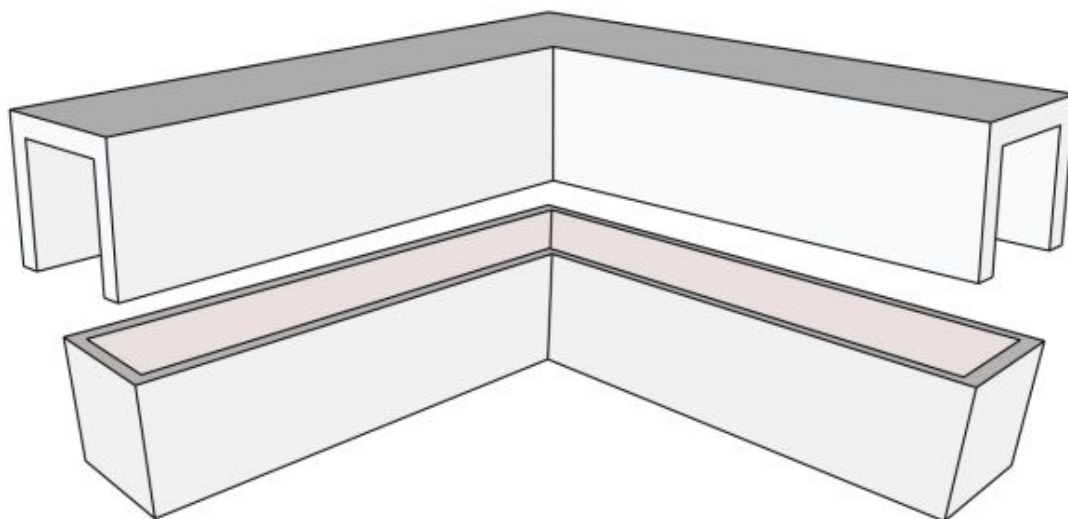


Slika 9. Rješavanje problema sa staklenkom. A - istraživanje staklenke, B - otvaranje poklopca, C - umetanje kraka u staklenku, D - vađenje raka (Fiorito i sur., 1990)

Hobotnica je već u prvom testu vrlo uspješno otvarala staklenku, ali tijekom više pokušaja vrijeme potrebno za otvaranje se smanjuje. Na početku svakog pokušaja postoji relativno stalan period istraživanja i napadanja staklenke čije trajanje se ne smanjuje s vremenom, ali vrijeme samog otvaranja se smanjuje. Moguće je da joj je to prvotno istraživanje potrebno, ali hobotnica ipak pokazuje sposobnosti učenja iz ranijih pokušaja (Fiorito i sur., 1990).

Provođeni su i testovi s kompleksnijim zadacima. Test je sadržavao pet stupnjeva, te samo životinje koje su uspješno obavile prethodni stupanj su testirane na sljedećem (Richter i sur, 2016).

Na nultom stupnju, hobotnici je ponuđena posuda u obliku slova L u koju je stavljen račić (Slika 10.). Zadatak hobotnice je otvoriti posudu i izvaditi hranu.



Slika 10. Posuda upotrebljavana u testiranju sposobnosti rješavanja problema obične hobotnice, *Octopus vulgaris* (Richter i sur, 2016)

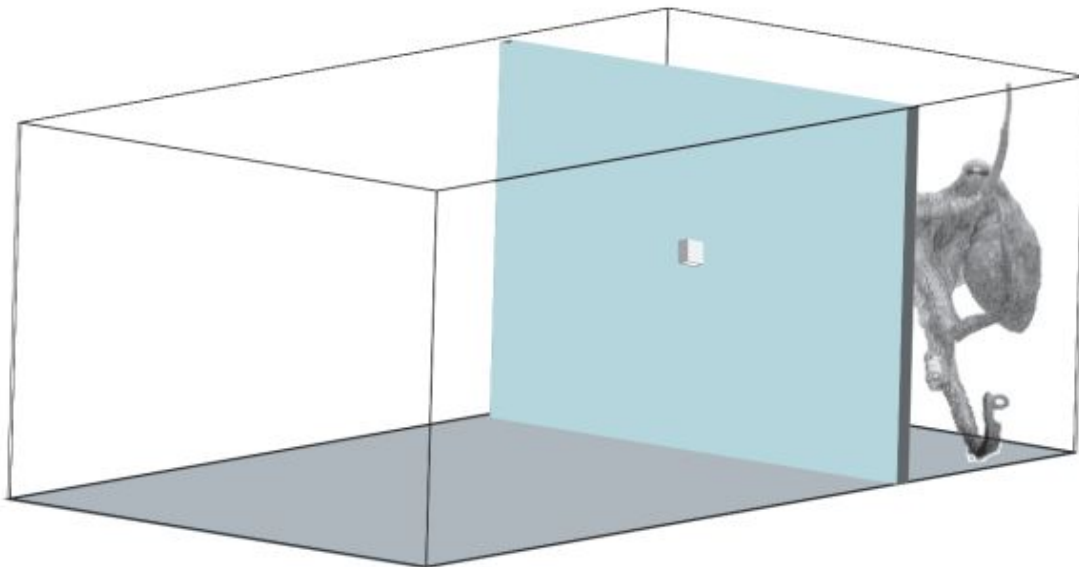
Na prvom stupnju, hobotnica je postavljena u tank s prozirnou pregradou koja ima rupu u obliku kvadrata (Slika 10.). Posuda je postavljena u rupu s jednim krakom okrenutim prema hobotnici, a drugim krakom prema vrhu tanka, tako da se jednostavnim izvlačenjem posuda ne može provući kroz rupu, nego je posudu prvo

potrebno okrenuti. Zadatak hobotnice je izvući eksperimentalnu posudu kroz rupu i izvaditi hranu.

Na drugom stupnju, pregrada je neprozirna, a posuda je ponovo okrenuta prema vrhu tako na već opisan način.

Na trećem stupnju, posuda se okreće na drugu stranu, odnosno drugi krak posude je okrenut prema dnu tanka.

Na četvrtom stupnju, posuda je okrenuta na nasumičnu stranu u bilo koju od moguće četiri pozicije.



Slika 11. Prikaz obične hobotnice, *Octopus vulgaris* u tanku s pregradom (Richter i sur., 2016)

Hobotnica pokazuje individualne razlike u vremenu koje je potrebno da savlada određeni stupanj i prijeđe na idući, ali testirane hobotnice uspješno savladavaju svaki stupanj, s tim da su najviše problema zadavala prva dva stupnja, koja naizgled zahtijevaju usvajanje najviše novih ponašanja. Hobotnice se vrlo brzo adaptiraju na manje promjene u zadatku. Dakle, hobotnica ponovo pokazuje sposobnost

rješavanja kompleksnih problema, uz mogućnost iskorištavanja već naučenog ponašanja u novim, drugačijim uvjetima.

U četvrtom stupnju nije bilo značajne razlike među različitim pozicijama posude, što pokazuje da hobotnica stječe sposobnost strateškog rješavanja problema, umjesto oslanjanja na pamćenje pokreta.

U ovom slučaju nema značajnog smanjenja vremena potrebnog za uzimanje posude u daljnjim testiranjima. Pretpostavlja se da je to zbog vrlo brze početne adaptacije na rješavanje problema.

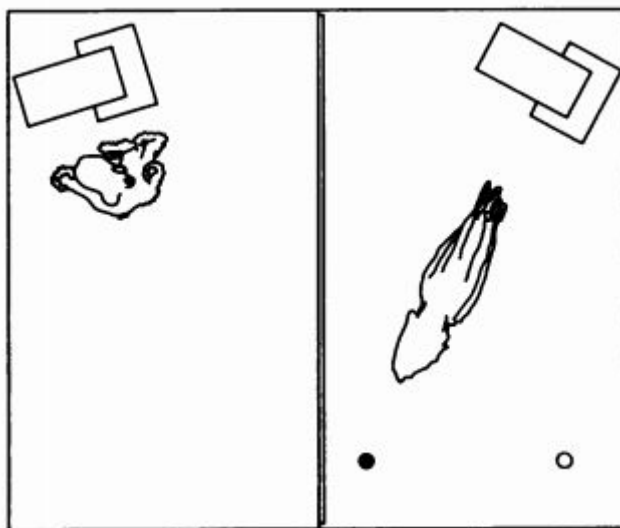
6. VIZUALNO UČENJE

Vizualno učenje ili socijalno učenje se odnosi na ponašanje koje životinja nauči temeljem promatranja tog ponašanja kod druge jedinke svoje vrste (Mackintosh, 2015).

Obična hobotnica je “vizualna” vrsta i vrlo često se oslanja na informacije stečene vizualnim podražajima kako bi obavljala zadatke (Gutnick i sur., 2011). Međutim, također je samostalna vrsta i ne komunicira s drugim jedinkama svoje vrste osim u razdoblju parenja, odnosno može se pretpostaviti da nema puno iskustva u promatranju ponašanja drugih jedinki.

Unatoč tome, hobotnica ima razvijenu sposobnost vizualnog učenja.

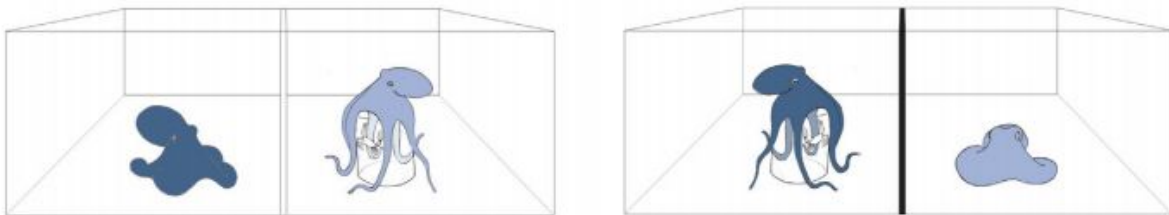
Ako hobotnica promatra drugu hobotnicu uvjetovanu da napada jednu od dvije različite loptice (Slika 12.), puno brže će naučiti ponašanje napadanja te loptice u odnosu na hobotnicu koja je uvjetovana bez promatranja. Ovaj učinak nije ovisan o vremenu pokušaja uvjetovanja hobotnice promatrača nakon promatranja, te se zadržava i do pet dana nakon promatranja. (Fiorito i Scotto, 1992).



Slika 12. Jedinka obične hobotnice, *Octopus vulgaris* promatra drugu jedinku u napadu na lopticu (Fiorito i Scotto, 1992)

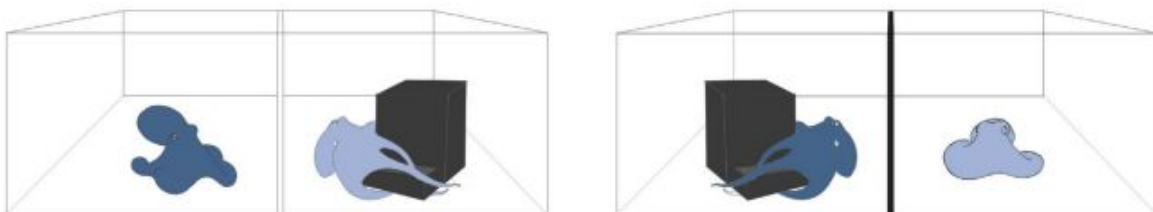
Sličan učinak se može primijeniti i kod kompleksnijih zadataka, odnosno rješavanja problema.

Kada se jedinki koja ne može samostalno otvoriti staklenku u kojoj je račić, omogući demonstracija druge hobotnice koja to može, hobotnica promatrač stječe sposobnost tog ponašanja (Slika 13.). Kod nekih jedinki je stopa uspjeha skočila s 0% do 90% nakon samo dvije demonstracije, pri čemu je kod kontrolne skupine jedinki, odnosno bez demonstracije, ukupno zabilježena prosječna stopa uspjeha približno 30% (Amodio i Fiorito, 2013).



Slika 13. Demonstracija otvaranja staklenke (Amodio i Fiorito, 2013)

U sličnom eksperimentu, hobotnici je zadana crna kutija čiju ladicu je potrebno otvoriti da bi se pronašao račić (Slika 14.). Za razliku od prethodno opisanog eksperimenta, hobotnica promatrač čak i nakon demonstracije nema visoku stopu uspjeha otvaranja ladice. Tek oko 50% jedinki promatrača nakon demonstracije uspješno otvaraju ladicu (Amodio i Fiorito, 2013).



Slika 14. Demonstracija otvaranja ladice (Amodio i Fiorito, 2013)

Mogući razlog je potreba obraćanja pozornosti na taktilne, a ne samo vizualne podražaje za uspješno otvaranje ladice (Amodio i Fiorito, 2013).

Hobotnica je vrlo pažljiv promatrač, i vidljivo obraća pozornost na demonstraciju što se iskazuje praćenjem hobotnice demonstratora pokretima očiju i glave (Fiorito i Scotto, 1992). Unatoč tome što je samostalna životinja, ima vrlo razvijenu sposobnost učenja od drugih jedinki, ali samo kod reagiranja na vizualne podražaje.

7. PAMĆENJE

7.1. Pamćenje naučenog ponašanja

Za životinju se može reći da je nešto naučila kad reagira na novu situaciju na temelju prijašnjih iskustava. Pamćenje se definira kao zadržavanje utjecaja prijašnjeg iskustva na ponašanje (Boycott i Young, 1955).

Ako se hobotnica istrenira da ne napada raka u prisutnosti bijelog kvadrata kažnjavanjem elektrošokovima, jedno vrijeme će izbjegavati napadanje, ali nakon tog razdoblja će ga ponovo napasti (Boycott i Young, 1955).

Vremensko razdoblje u kojemu reakcija napadanja izostaje ovisi o učestalosti podražaja. Ako se podražaj, odnosno rak s bijelim kvadratom učestalo pokazuje hobotnici, sjećanje se zadržava i do deset dana i hobotnica ne napada raka. Ako se podražaj ne prikazuje, to razdoblje se smanjuje na ne više od tri dana.

Tablica 1. Pregled broja napadanja po testu (Boycott i Young, 1955)

dan	skupina testova	broj testova u kojem je došlo do jednog ili više napada	ukupan broj napada u skupini
1	1	39	102
	2	21	24
	3	7	8
2	4	13	14
	5	8	9
	6	8	8
3	7	10	11
	8	7	7
	9	7	7

Sjećanje se zadržava u duljim razdobljima ako se nakon prvog zaboravljanja hobotnica opet uvjetuje. Prva duljina zadržavanja je jedan dan. U početku duljina zadržavanja sjećanja naglo raste, a zatim polako opada (Tablica 1.).

U slučaju ponovnog napadanja raka, napad je uglavnom spor i oprezan, pokazujući da hobotnica još uvijek zadržava dijelove sjećanja iako ono nije cjelovito.

Glad hobotnice ne utječe na pamćenje. Gladna hobotnica zadržava pamćenje jednako onoliko vremena kao i nahranjena i ne napada raka, čak iako je jedini dostupni izvor hrane. Također, stres poput anestezije, operacije i elektrošoka ne utječe na duljinu zadržavanja pamćenja (Boycott i Young, 1955).

7.2. Prepoznavanje jedinki

Hobotnica također pokazuje sposobnost pamćenja drugih jedinki svoje vrste. Prema podacima istraživanja, potrebno razdoblje navikavanja na drugu jedinku nije dulje od 15 min, kada je zabilježeno "sjećanje" koje traje 24 sata (Tricarico i sur., 2011).

Jedinke koje su se ranije upoznale pokazuju manju međusobnu interakciju od jedinki koje se prvi put upoznaju. Manje su agresivne i dolazi do manjeg fizičkog kontakta, ali je zato više izraženo dominantno ponašanje. Ovo je uglavnom vizualno prepoznavanje.

8. MEHANIZMI UČENJA

8.1. Igra

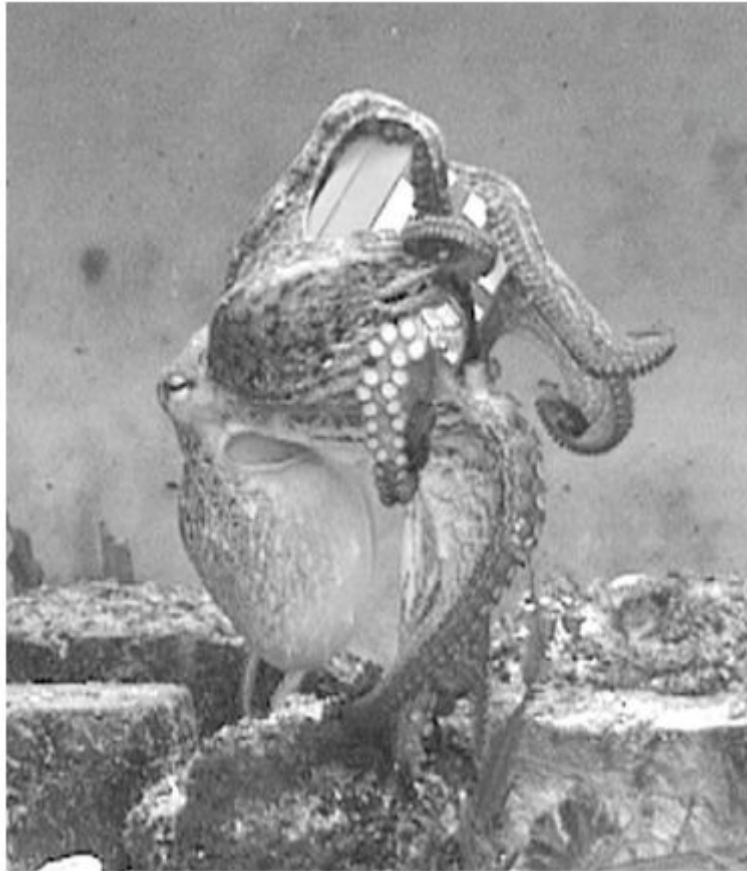
Igra je ponašanje koje nema definiranu funkciju ili svrhu, manifestira se u zdravoj životinji bez jasne namjere i razlikuje se od drugog ponašanja (Kuba i sur., 2003).

Hobotnica pokazuje ponašanje igre, ali neravnomjerno u različitim kategorijama. Tri su kategorije igre: društvena, lokomocijska i igra s predmetima.

Hobotnica je samostalna vrsta i ne pokazuje društvenu igru za koju je potrebna interakcija s drugim jedinkama.

Lokomocijsku igru je teško kategorizirati kod hobotnice zbog nedovoljnog poznavanja njenih uobičajenih i prirodnih kretnji.

Igra s predmetima je izražena kod hobotnice. Kad je hobotnici ponuđen predmet, ona prema njemu pokazuje širok spektar ponašanja koja imaju različite stupnjeve nalikovanja ponašanju prema hrani. Hobotnica može istraživati predmet svojim krakovima i prinostiti ga ustima što sličići tretiranju hrane, ali može pokazati i ponašanje koje ne nalikuje drugom ponašanju hobotnice, poput povlačenja predmeta, prebacivanja ga iz kraka u krak i guranja, što pokazuje da nije samo zamijenila predmet za plijen već je takva interakcija samoj sebi svrha (Kuba i sur., 2003).



Slika 15. Obična hobotnica, *Octopus vulgaris* povlači plutajuću Lego kocku prema dnu akvarija (Kuba i sur., 2003)

Igranje s predmetima proizlazi iz istraživanja, što se definira kao proces stjecanja znanja o živim ili neživim predmetima. Istraživanje ima važnu funkciju u procesima učenja i u prirodnom okolišu smanjuje opasnost od predatora i povećava mogućnost pronalaska hrane (Kuba i sur., 2014).

Za samu igru se smatra da ima svrhu učenja o funkcijama samog predmeta i mogućnosti njegove upotrebe i fizičke i psihičke vježbe.

8.2. Adaptacija

Hobotnica pokazuje sposobnost prilagodbe na nova okruženja temeljem već stečenih znanja procesom koji se naziva aklimatizacija. To je izraženo na primjeru

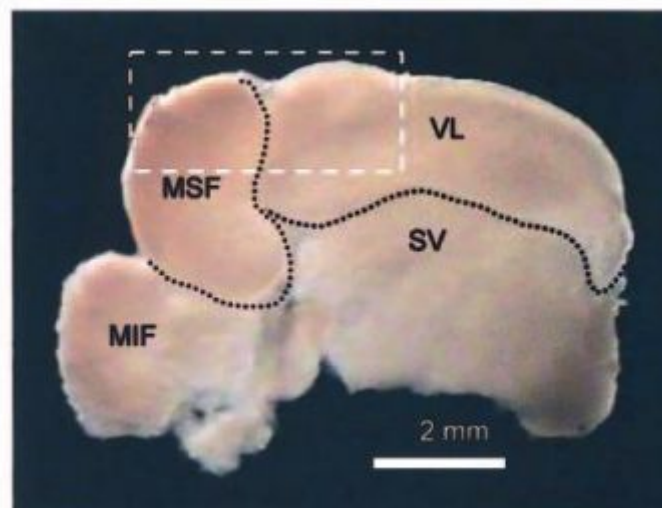
prenošenja jedinke iz divljine u laboratorijske uvjete, gdje se okoliš značajno smanjuje i ekološki uvjeti su različiti. Hobotnice i u zatočeništvu izražavaju spektar prirodnih ponašanja, poput predacije, te se uspješno adaptiraju na novo okruženje. Ova sposobnost se naziva kontekstualno učenje (Marini i sur, 2017).

Prirodna znatiželja i nedostatak straha prema novim situacijama su osobine zbog kojih hobotnica ima izraženu sposobnost adaptacije. Ova osobina također pogoduje razvoju sposobnosti učenja općenito.

Visoka sposobnost hobotnice na adaptaciju potječe od genske razine. Glavonošci su jedinstvena skupina po tome što mogu izmijeniti visoku količinu gena u svojoj RNA, što im omogućava prilagodbu svojeg fenotipa kako bi se bolje prilagodili različitim okruženjima (Liscovitch-Brauer i sur., 2017).

8.3. Evolucija učenja

Hobotnica, kao i drugi glavonošci, u svojem plaštu kao središte živčanog sustava ima mozak koji ima strukture vrlo slične onima kod kralježnjaka, što predviđa slične kognitivne mogućnosti. Zanimljiv je vertikalni režanj koji je vrlo morfološki i funkcionalno sličan hipokampusu kod sisavaca (Hochner i sur., 2006).



Slika 16. Presjek mozga obične hobotnice, *Octopus vulgaris* (Hochner i sur., 2006)

Vertikalni ređanj je hijerarhijski najviši dio mozga kod hobotnice i odgovoran je za učenje i pamćenje. Kad je vertikalni ređanj odstranjen, životinja ne može usvajati novo uvjetovanje i narušena je njena sposobnost kratkotrajnog pamćenja. Hobotnica u vertikalnom ređnju ima iznimno visok broj interneurona (Hochner i sur., 2006).

Obična hobotnica je jedinstvena čak i među glavonošcima po tome što je njen mozak sastavljen od pet cilindričnih nabora, za koje se pretpostavlja da kao i nabori kod mozga kralježnjaka služe za povećanje moždane površine.

Kao i kod mozga viših kralježnjaka, najveći broj stanica povezuje mozak s osjetilima te ima ulogu pri pamćenju, a tek manji broj je povezan s motornim vlaknima (Matonićkin i sur., 1998).

Može se zaključiti da su, kao i mozak, sposobnosti pamćenje i učenja evoluirale konvergentno sa onima kod sisavaca. Ipak, hobotnica zadržava i neke sličnosti sa živčanim sustavima drugih beskralježnjaka. Vertikalni ređanj još uvijek ima morfološku strukturu sličnu ganglijima drugih beskralježnjaka, i struktura neurona je slična neuronima drugih beskralježnjaka. Komunikacija među neuronima je jedinstvena za vrstu i mreža neurona je ključna za procese učenja.

9. ZAKLJUČAK

Hobotnica je znatiželjna i inteligentna životinja koja pokazuje sposobnost širokog spektra različitih načina učenja. Uspješno prihvaća i prerađuje nove informacije od najjednostavnijih do kompleksnog rješavanja problema. Za učenje se najviše služi vizualnim podražajima, te taktilnim u obliku istraživanja.

Nagon za istraživanjem i nedostatak straha od novih situacija joj pomažu da prihvaća nove podražaje i adaptira se na nove situacije te bolje zadrži novo naučeno ponašanje.

Iako je samostalna vrsta, ima sposobnost prikupljanja znanja od drugih jedinki svoje vrste, poput vizualnog učenja i prepoznavanja lica.

Kratkoročno pamćenje je dobro izraženo, a dugoročno u manjoj mjeri zbog njihovog kratkog životnog vijeka. Ipak, s dovoljno vježbe mogu i dugoročno zadržati rezultate učenja.

Njena sposobnost učenja i adaptacije novim situacijama se također izražavaju u njezinim jedinstvenim biološkim karakteristikama.

10. POPIS LITERATURE

Amodio, P., Fiorito, G. 2013. Observational and Other Types of Learning in Octopus. *Handbook of Behavioral Neuroscience* 22: 293–302.

Fiorito, G., Scotto, P. 1992. Observational learning in *Octopus vulgaris*. *Science* 256: 545-547.

Fiorito, G., von Planta, C., Scotto, P. 1990. Problem Solving Ability of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda). *Behavioral and neural biology* 53: 217-230.

Gutnick, T., Byrne, R. A., Hochner, B., Kuba, M. 2011. *Octopus vulgaris* Uses Visual Information to Determine the Location of Its Arm. *Current biology* 21: 460-462.

Hochner, B., Shomrat, T., Fiorito, G. 2006. The Octopus: A Model for a Comparative Analysis of the Evolution of Learning and Memory Mechanisms. *The Biological Bulletin* 210(3): 308-317.

Kuba, M. J., Byrne, R. A., Meisel, D. V., Mather, J. A. 2006. Exploration and Habituation in Intact Free Moving *Octopus vulgaris*. *International Journal of Comparative Psychology* 19(4): 426-438.

Kuba, M. J., Gutnick, T., Burghardt, G. M. 2014. Learning from play in octopus. *U: Damailacq, A.-S., Dickel, L., Mather, J. A. (ur.) Cephalopod cognition. Cambridge University Press. Cambridge, 57-71.*

Kuba, M. J., Meisel, D. V., Byrne, R. A., Griebel, U., Mather, J. A. 2003. Looking at play in *Octopus vulgaris*. *Coleoid cephalopods through time* 3: 163-169.

Liscovitch-Brauer, N., Alon, S., Porath, H. T., Elstein, B. Unger, R., Ziv, T., Admon, A., Levanon, E. Y., Rosenthal, J. J. C, Eisenberg, E. 2017. Trade-off between Transcriptome Plasticity and Genome Evolution in Cephalopods. *Cell* 169: 191–202.

Mackintosh, N. J. 2015. Animal learning. *Encyclopaedia Britannica*.
<https://www.britannica.com/science/animal-learning>

Marini, G., De Sio, F., Ponte, G., Fiorito, G. 2017. Behavioral Analysis of Learning and Memory in Cephalopods. *U: Byrne, J. H. (ur.) Learning and Memory: A Comprehensive Reference*. Elsevier, 441-462.

Mather, J. A. 1994. "Home" choice and modification by juvenile *Octopus vulgaris* (Mollusca: Cephalopoda): specialized intelligence and tool use? *Journal of Zoology*, 233(3), 359–368.

Mather, J. A., Leite, T. S., Anderson, L. C., Wood, J. B. 2014. Foraging and cognitive competence in octopuses. *U: Damailacq, A.-S., Dickel, L., Mather, J. A. (ur.) Cephalopod cognition*. Cambridge University Press. Cambridge, 125-149.

Matoničkin, I., Habdija, I., Primc-Habdija, B. 1998. Razred Cephalopoda ili Siphonopoda - glavonošci. *U: Beskralješnjaci: biologija nižih avertebrata*. Školska knjiga. Zagreb, 621-636.

MolluscaBase, 2019. *Octopus vulgaris* Cuvier, 1797. Preko: World Register of Marine Species na:
<http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=140605> 2019-06-21.

Moriyama, T., Gunji, Y.-P. 2010. Autonomous Learning in Maze Solution by Octopus. *Ethology*, 103(6): 499–513.

Richter J. N., Hochner B., Kuba M.J. 2016. Pull or Push? Octopuses Solve a Puzzle Problem. *PLoS ONE* 11(3): 1-16.

FAO. 1984. *U*: Roper, C. F. E., Sweeney, M. J., Nauen, C. E. (ur.) FAO species catalogue. Vol.3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest to fisheries, str. 277

Sanchez, P., Villanueva, R., Patrizia, J., Guerra, A., Gonzalez, A. F., Sobrino, I., Balguerias, E., Pereira, J., Moreno, A., Allcock, A. L., Lefkaditou, E., Pierce, G. J., Iglesias, J., Piatkowski, U. 2015. *Octopus vulgaris*. *U*: Jereb, P., Allcock, A. L., Lefkaditou, E., Piatkowski, U., Hastie, L. C., Pierce, G. J. (ur.) Cephalopod biology and fisheries in Europe: II. Species Accounts. ICES Cooperative Research Report 325: 13-28.

Tokuda, K., Matsuda, R., Yamashita, Y. 2015. Conditional discrimination in *Octopus vulgaris*. *Journal of Ethology* 33(1): 35-40.

Tricarico E., Borrelli L., Gherardi F., Fiorito G. 2011 I Know My Neighbour: Individual Recognition in *Octopus vulgaris*. *PLoS ONE* 6(4): 1-9.

Von Boletzky, S., Villanueva, R. 2014. *Cephalopod Biology*. *U*: Iglesias J., Fuentes L., Villanueva R. (ur.) *Cephalopod Culture*. Springer, Dodrecht 3-16.

Wells, M. J. 1977. Sensitization and evolution of associative learning. *Symposium on Neurobiology of Invertebrates*: 391-411.