

חשיבה מחוץ לקונכייה

אבולוציה של אינטליגנציה בתמנונים ובדיונונים

מעובד על פי המאמר¹:

Amodio P., Boeckle, M., Schnell, A.K., Ostojíc, L., Fiorito, G. & Clayton, N.S. (2019): Grow Smart and Die Young: Why Did Cephalopods Evolve Intelligence? Trends in Ecology & Evolution 34(1): 45-56.

לפרימטים, קיים מתאם בין מוח גדול וחיים איטיים וארוכים גם בעופות וביונקים אחרים (Minias & Podlaszczuk, 2017), וכל אלה מצביעים על תהליכים אבולוציוניים דומים של התפתחות אינטליגנציה בקבוצות רחוקות יחסית.

מחלקת הסילוניות (תמנונים, דיונונים) מעלה סימני שאלה בכל הנוגע להשערה שאינטליגנציה הופיעה באבולוציה מתכנסת בשל לחצים סוציו-אקולוגיים. רוב היצורים המשתייכים למחלקה הם רכיכות חסרות קונכייה הנחשבות לקבוצה המתקדמת ביותר מבחינה קוגניטיבית בין חסרי החוליות. מצד אחד, יש לסילוניות מערכת עצבים גדולה יחסית בעלת מורכבות דומה למערכות עצבים של בעלי חוליות (Hochner, 2006), והן מפגינות מגוון של התנהגויות גמישות (Mather & Dickel, 2017); מהצד האחר, אין יחסים חברתיים מורכבים בין הפרטים באוכלוסייה (Boal, 1996), תוחלת חייהם נמוכה (עד שנתיים בממוצע), אין דאגה הורית ובחלק מהמינים הרבייה גורמת למוות (Rocha et al., 2001). אילו גורמים אפוא יכולים להסביר התפתחות אינטליגנציה ביצורים אלה?

מדוע מיוחסת אינטליגנציה לתמנונים ולדיונונים?

פתרון בעיות ושימוש בכלים

פתרון בעיות ושימוש גמיש בכלים הם התנהגויות המעידות על אינטליגנציה גבוהה. בסביבתם הטבעית מצליחים תמנונים להראות גמישות רבה בפתרון בעיות, כמו טריפה של צדפות: בהתאם לגודלו של הטרף, תמנונים יכולים לפתוח את שתי קשוות הצדפה בעזרת זרועותיהם, או לקדוח חור בקשוות כדי להזריק פנימה רעלנים המשתקים את הטרף (Fiorito & Gherardi, 1999). התמנונים לומדים לשפר מיומנות זאת עם הניסיון,

בשבי מראים תמנונים יכולת לפתור גם בעיות מלאכותיות כמו להסיר מכסי הברגה מצנצנות או לפתוח קופסאות אטומות כדי לזכות בטרף נסתר מן העין

מבוא

בעולם החי קיים מגוון רחב של יכולות קוגניטיביות, החל ברפלקסים פשוטים וכלה באינטליגנציה - אוסף של יכולות קוגניטיביות מורכבות, כמו פתרון בעיות, קוגניציה חברתית ויכולת תכנון. מגוון זה מצביע על גמישות התנהגותית, שמשמעותה יכולתם של יצורים לשנות את התנהגותם בהתאם לנסיבות ועל פי ניסיונות קודמים, כלומר - יכולתם ללמוד.

פרימטים הם מודל נפוץ לחקר אבולוציית האינטליגנציה מפני שקל לזהות אצלם יכולות קוגניטיביות מורכבות. מחקרים שנערכו בתחום העלו את ההשערה שלפיה האינטליגנציה הגבוהה של פרימטים התפתחה במהלך האבולוציה כהתאמה אקולוגית המקנה יתרון במציאת מזון ועיבודו (Janmaat et al., 2016); וכהתאמה חברתית, ככלי קוגניטיבי שבאמצעותו הפרימטים מתחרים זה בזה, משתפים פעולה זה עם זה או לומדים זה מזה. כלי זה מקנה יתרון ביצירת קשרים חברתיים מורכבים וכל הכרוך בהם (van Schaik & Burkart, 2011). נוסף על כך, נמצא מתאם בין גודלו היחסי של המוח, תוחלת חיים ארוכה וקצב חיים איטי, יחסית, שהצביע על קו-אבולוציה של תכונות אלה. תוחלת החיים הארוכה הקנתה כנראה יתרון להשקעה הרבה הכרוכה בהתפתחות מוח גדול; ולחלופין הייתה תוצאה של ירידה בתמותה מסיבות חיצוניות כמו תאונות, בזכות האינטליגנציה הגבוהה של הפרטים (Street et al., 2017).

מחקרים רבים מראים יכולות קוגניטיביות גבוהות גם בקבוצות הרחוקות אבולוציונית מפרימטים, כמו לווייתנים, פילים, עורבים ותוכים (Fox et al., 2017; Emery & Clayton, 2004). תגליות אלה מרחיבות את המחקר על התפתחות האינטליגנציה מעבר לפרימטים, ומעמיקות את הבנת התהליך. כך למשל, מסתמן שאינטליגנציה הופיעה פעמים רבות באבולוציה באופן בלתי תלוי (Roth, 2015). כמו כן, מבנים שונים במוח (נידופליום² בעופות או קורטקס ביונקים) יכולים לתמוך ביכולות קוגניטיביות מורכבות דומות (Güntürkün & Bugnyar, 2016). הדרישות האקולוגיות והחברתיות מיצורים אלה יחסית דומות, ולכן הממצאים תומכים בהשערה הסוציו-אקולוגית: אינטליגנציה התפתחה בנפרד בקבוצות אלה כמענה ללחצי ברירה טבעית דומים, אקולוגיים וחברתיים (Fox et al., 2017; Emery & Clayton, 2004). בדומה

¹ הגרסה המובאת כאן היא סקירה של תוכני המאמר המקורי, ונועדה להנגיש את המידע לציבור המורים לביולוגיה ולמדעי הסביבה. העיבוד כלל הוספת הסברים ואיורים לתכנים מורכבים, סינון מידע שאינו נקשר לרעיון המרכזי של הגרסה המעובדת, הגדרת מונחים מקצועיים, ובמידת האפשר קישור הדברים לתהליכי למידה והוראה. המעוניינים לקרוא את המאמר המקורי מוזמנים לפנות למקור המובא בתחילת הגרסה המעובדת.

² Nidopallium מבנה מפותח במיוחד בקצה המוח של ציפורים.



ולהתאים את מספר החורים לגודל הטרף (Marini, et al., 2017). התנהגויות אלה מראות שלמידה מאפשרת לתמנונים לבצע התאמה מדויקת של התנהגויות מולדות. בשבי מראים תמנונים יכולת לפתור גם בעיות מלאכותיות כמו **להסיר מכסי הברגה מצנצנות**, לפתוח קופסאות אטומות כדי לזכות בטרף נסתר מן העין (Amodio & Fiorito, 2013), או להוציא מְכלים דמויי האות "ר" מחריצים מלבניים (Richter, et al., 2016). היכולת שהפגינו התמנונים בניסויים אלה לא הייתה תוצאה של ניסוי וטעייה, ולכן היא מצביעה על יכולות קוגניטיביות גבוהות.

מינים מסוימים של סילוניות יכולים להשתמש בכלים, בדומה למינים של קופים, דולפינים ועורבים. לדוגמה, הם יכולים להשתמש בסילון מים למגוון צרכים: לחפור גומות בחול, לסלק שאריות מזון או להרחיק דגים אוכלי פגרים (Mann & Patterson, 2013). התנהגויות אלה נחשבות לשימוש מושכל בכלי (סילון מים) ולא כתגובה לגירוי בלתי רצוני, משום שנעשה בהם שימוש גם כתגובה לעצמים שצפים במים בדרך שהחוקרים סיווגו כמשחק (Mather & Anderson, 1999). תמנונים משתמשים גם בכלים מוצקים: מינים מסוימים יכולים להשתמש באבנים כדי לחסום את הכניסה למחילתם (Mather, 1994). **תמנוני הווריד** אוספים קליפות קוקוס ומשתמשים בהן כקונכייה, ואף נושאים אותן לשימוש עתידי, מה שמרמז על יכולת תכנון (Finn, et al., 2009).

עורם של תמנונים ודיונונים מורכב מתאים ייחודיים שמסוגלים לפזר פיגמנטים וליצור מופע כהה, או לרכז אותם וליצור מופע בהיר

מניעת טריפה

מאפיין משמעותי ומוכר ביותר של התנהגות גמישה בקרב יצורים ממחלקת הסילוניות הוא יכולת ההסוואה שלהם. **עורם של תמנונים** ודיונונים מורכב מתאים ייחודיים המכונים כרומטופורים, שמסוגלים לפזר פיגמנטים וליצור מופע כהה, או לרכז אותם וליצור מופע בהיר. יחד עם מערך שרירים ועצבים מסוגלים דיונונים ותמנונים **לשנות את מרקם העור ואת צבעו** בתוך שניות ספורות ולהתאים אותו באופן מדויק למרקם ולצבע של הסביבה או לחקות מראה של יצורים ימיים אחרים (How et al., 2017). נוסף להתאמה לסביבה יכולים יצורים אלה להתאים את מראה עורם ומרקמו גם לסוג האיום. לדוגמה, דיונונים צעירים יוצרים על עורם עיניים מדומות כאשר הם נתקלים בטורפים בעלי כושר ראייה, אבל פותחים במנוסה כאשר הם נתקלים בטורפים בעלי חישה כימית (Langridge, et al., 2007); או מסווים את עצמם כאשר מתקרבים אליהם דגי מים פתוחים אבל פותחים במנוסה כאשר הם מזהים טורפים נייחים שאורבים להם (Hough et al., 2016). זאת ועוד, הם מסוגלים לשנות את מרקם העור שלהם ואת צבעו, כלומר להפוך לבלתי מוסווים, כדי לקבל אוכל כפרס (Hough et al., 2016). העובדה שהתנהגות ההסוואה של יצורים ממחלקת הסילוניות גמישה ונתונה למידה מעידה על מעורבות של תהליכים קוגניטיביים מורכבים.

התנהגות חברתית

השינוי המהיר של מרקם העור וצבעו אצל תמנונים ודיונונים משמש גם לתקשורת בין פרטים בני אותו המין (Lin et al., 2017). באמצעות מערכת מורכבת זאת הם יכולים להציג בד בבד אותות כנים ואותות מרמים: בתקופת החיזור מסוגלים דיונונים זכרים קטנים ליצור דגם של צבעי חיזור המפתים נקבה במחצית גופם הפונה אליה, ודגם של צבעי נקבה מתעתעים במחצית גופם השנייה הפונה לזכר מתחרה (Brown et al., 2012). הם עושים זאת רק כאשר יש זכר מתחרה יחיד בסביבה, כנראה משום שכאשר יש מספר גדול יותר של זכרים התרמית עלולה להתגלות (Brown et al., 2012). במיני תמנונים מסוימים נמנעים תמנונים מלהגן על הנקבה שבה זכו כאשר התמנון היריב גדול מהם, וכך מונעים לחימה וטריפה על ידי התמנון התוקף (Huffard et al., 2010).

תמנונים נצפו מתלווים לדגי **זקב**, שנראו מאותתים לתמנונים היכן נמצא הטרף (Vail et al., 2013). לכאורה אפשר היה לפרש התנהגויות אלה כשיתוף פעולה בין מינים בפעולת הציד, שבו לדגי הדקר יש יתרון ברדיפה אחר הטרף במים פתוחים, ואילו התמנונים יכולים להגיע לטרף בסדקים צרים יותר ובין סלעים. אולם עד כה לא נצפו תמנונים טורפים יחד עם דגי דקר, ולכן זו השערה בלבד. עדויות אלה מעלות את האפשרות שהתנהגות ציד יכולה להיות הקשר מעניין לחקר האינטליגנציה החברתית של תמנונים.

הסכרים אפשריים להתפתחות אינטליגנציה במחלקת הסילוניות

רוב היצורים ממחלקת הסילוניות³ הם חסרי קונכייה. קונכיית הרכיכות שהיו אבותיהם הקדמונים עברה שינוי לפני כ-275 מיליון שנים (Kröger et al., 2011), והפכה לקונכייה פנימית (בדיונונים) או נעלמה כליל (בתמנונים). ההשערה היא ששינויים אלה התרחשו כתוצאה מתחרות עם יצורים ימיים אחרים: אובדן הקונכייה אפשר לסילוניות לאכלס טווח רחב יותר של נישות אקולוגיות, ואכן תפוצתם של דיונונים ותמנונים רחבה מאוד, החל באזורים טרופיים וכלה באזורי הקטבים, וכן בעומקים שונים בים. ועם זאת, היעדר הקונכייה יצר לחץ טריפה חזק, ועלייה בשיעור התמותה מפגיעות חיציניות. ייתכן ששינויים אקולוגיים אלה תרמו להופעת התאמות מתוחכמות



במחלקת הסילוניות, כמו עדשת העין וכרומטופורים בעור, ובד בבד להתפתחות אינטליגנציה ותוחלת חיים קצרה.

בהתאם לתיאוריה האקולוגית שלפיה אינטליגנציה התפתחה באבולוציה כהתאמה לאתגרים במציאת מזון, יצורים ממחלקת הסילוניות נתקלים באתגרים רבים באיסוף מזונם. טווח היצורים שהם ניזונים מהם רחב. לדוגמה, תמנון דרום אפריקאי ניזון מ-35 יצורים שונים, ובהם דגים, צדפות, מינים אחרים של סילוניות ואף פרטים בני אותו המין (Smith, 2003). נוסף על כך, יש מיני סילוניות שניזונים מיצורים קשים להשגה, או שמתחדשים רק זמן רב לאחר שנטרפו. בהתאם לכך נמצא שתמנונים נמנעים מלבקר באתרים שבהם צדו וכילו מקורות מזון לפני ימים ספורים, דבר המצביע על עדכון הזיכרון כדי ליצור חיפוש יעיל של מזון (Boal, 1996). זאת ועוד, תמנונים ניזונים מטרף שיש לגלות ולהוציא (מתוך צדפות או מסדקים בין אלמוגים או סלעים). גילוי והוצאה כאסטרטגיה למציאת מזון הם גורם המשפיע על התפתחות של אינטליגנציה (King, 1986), משום שנדרשת יכולת לפתח אסטרטגיות פעולה חדשות, וכן למידה ויכולת התחמקות מטורפים בתהליך המתמשך של הוצאת הטרף.

לעומת זאת, אין לכאורה עדויות התומכות במניע החברתי להתפתחות אינטליגנציה בקרב יצורים ממחלקת הסילוניות. בניגוד ליחסים המורכבים המתקיימים בין זוגות עורבים או בין פרטים בלהקת שימפנזים, יצורים אלה חיים במבנים חברתיים פשוטים כמו קבוצות של דיונונים שאין בהן זהות לפרטים או היררכיה; או התנסות ספוראדית במצבים חברתיים בקרב תמנונים (Boal, 1996). עם זאת, יש לאמץ דרכי התבוננות אחרות באתגרים החברתיים של יצורים אלה. אף שתמנונים מוגדרים כיצורים סוליטריים⁴, בעבור חלק ממיני התמנונים מצטברות תצפיות על פרטים החולקים גומחה ומזון לאורך זמן (Scheel, D. et al., 2016). נוסף על כך, אסטרטגיית הרבייה של יצורים המשתייכים למחלקת הסילוניות מבוססת על הזדווגות עם פרטים רבים ותקופות רבייה קצרות. ביצורים רבים מהם קיימת תופעה של קניבליזם, וייתכן שחלק מהתנהגויות הרבייה (התנהגויות חיזור, מנחי הזדווגות ומופעים ייחודיים לזוויג) התפתחו משום שהן מקטינות את הסיכוי לקניבליזם במהלך החיזור והרבייה (Sauer et al., 2016). אפשר לשער שהתפתחותן

של התנהגויות גמישות ושל למידה הקנתה יתרון חשוב בתהליך רבייה שעלול להסתיים במוות.

גורם חשוב נוסף שעשוי היה לתמוך בהתפתחות אינטליגנציה בקרב תמנונים ודיונונים הוא לחץ הטריפה בשל היעדר הקונכייה (Packard, 1972). מגוון רחב של יצורים טורפים תמנונים ודיונונים, ולהם מגוון רחב של התנהגויות ציד וקליטה חושית. התנהגות ההסוואה המתוחכמת של יצורים ממחלקת הסילוניות מאפשרת להם להתאים את צבע גופם ומרקם עורם לסביבה בתוך שניות ספורות, למרות היותם עיוורי צבעים (Chiao et al., 2011). ללא ספק לחץ טריפה משפיע על הכשירות (fitness), ויכולת ההסוואה הגמישה של יצורים אלה מגבירה את כושר ההישרדות.

מחלקת הסילוניות (תמנונים, דיונונים) מעלה סימני שאלה בכל הנוגע להשערה שאינטליגנציה הופיעה באבולוציה מתכנסת בשל לחצים סוציו-אקולוגיים

מדוע אפוא לא התפתחה בקרב סילוניות תוחלת חיים ארוכה בדומה ליצורים אינטליגנטיים אחרים? תוחלת חיים היא תכונה מורכבת, הנובעת ממגוון גורמים פיזיולוגיים ואקולוגיים. חוסר יעילות באגירת שומן והשקעת אנרגיה מרובה בשחיית סילון הם גורמים פיזיולוגיים לתוחלת חיים קצרה של יצורים ממחלקת הסילוניות (O’Dor & Webber, 1986). נוסף על כך, אובדן הקונכייה במהלך האבולוציה גרם לרבייה והזדקנות מוקדמות, יחסית, שכן השקעה ברבייה בשלבי חיים מוקדמים ורבייה חד-פעמית בחיי הפרט היא אסטרטגיה בטוחה יותר כאשר הסיכוי לשרוד בשלבים מאוחרים יותר בחיי הפרט הוא נמוך בשל שיעורי תמותה גבוהים מסיבות חיציניות. בהשערה זאת תומכת העובדה שנאוטילוס, המין היחיד במחלקת הסילוניות שבו נותרה קונכייה, חי כעשרים שנים ומתרבה פעמים רבות במשך חי הפרט (Wood & O’Dor, 2000). נוסף על כך, באזורים עמוקים באוקיינוס שבהם מעטים הטורפים, חיים **דינון ערפדי** שמקיים כמה מחזורי רבייה במהלך חייו (Hoving et al., 2015), וכן תמנונים הדוגרים על ביציהם למשך תקופה הידועה כארוכה ביותר בעולם החי - חמישים חודשים (Robison et al., 2014). יחס הפוך בין לחץ טריפה לתוחלת חיים קיים גם בקבוצות אחרות, לדוגמה חרקים חברתיים (Keller & Genoud, 1997) וצדפות (Moss et al., 2016). זאת ועוד, **אחורני זימים** הם דוגמה לרכיכות שאיבדו את הקונכייה באופן בלתי תלוי במחלקת הסילוניות, ואפשר לזהות בהם התאמות להתמודדות עם עלייה בלחץ הטריפה: הסוואה, ייצור רעלים ותאי צריבה יחד עם תוחלת חיים קצרה (Wägele & Klussmann-Kolb, 2005). מעניין לציין שאחורני זימים לא פיתחו מוחות גדולים והתנהגות גמישה כשם שפיתחו תמנונים ודיונונים. סיבה אפשרית לכך היא שבאחרונים הקדימה האבולוציה של מוח גדול את היעלמות הקונכייה.

^[1] יצורים שרוב חייהם מתנהלים ביחידות, ללא חברת בני מינם

^[2] מלבד הנאוטילוס

Janmaat, K.R.L., Boesch, C.h., Byrne, R., Chapman, C.A., Goné Bi, Z.B., Head, J.S., Robbins, M.M., Wrangham, R.W. & Polansky, L.(2016): Spatio-temporal complexity of chimpanzee food: How cognitive adaptations can counteract the ephemeral nature of ripe fruit. American Journal of Primatology 78: 626–645.

Keller, L. & Genoud, M. (1997): Extraordinary life spans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. Nature 389: 958–960.

King, B. J. (1986): Extractive foraging and the evolution of primate intelligence. Human Evolution 1: 361.

Kröger, B. Vinther, J. & Fuchs, D. (2011): Cephalopod origin and evolution: a congruent picture emerging from fossils, development and molecules. BioEssays 33: 602–613.

Langridge, K.V. Broom, M. & Osorio, D. (2007): Selective signalling by cuttlefish to predators. Current Biology 17: R1044–R1045.

Lin, C.Y., Tsai, Y.C. & Chiao, C.C. (2017): Quantitative analysis of dynamic body patterning reveals the grammar of visual signals during the reproductive behavior of the oval squid *Sepioteuthis lessoniana*. Frontiers in Ecology & Evolution 5: 30.

Mann, J. & Patterson, E.M. (2013): Tool use by aquatic animals. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences 368.

Marini, G. (2017): Behavioral Analysis of Learning and Memory in Cephalopods. In Learning Theory and Behavior, Vol. 1 of Learning and Memory: a Comprehensive Reference (2nd edn.) (Byrne, J.H., ed.), pp. 441–462, Oxford Academic Press.

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

Mather, J.A. & Anderson, R.C. (1999): Exploration, play and habituation in octopuses (*Octopus dofleini*). Journal of Comparative Psychology 113: 333–338.

Mather, J.A. & Dickel, L. (2017): Cephalopod complex cognition. Current Opinion in Behavioral Sciences 16: 131–137.

Minias, P. & Podlaszczuk, P. (2017): Longevity is associated with relative brain size in birds. Ecology & Evolution 7: 3558–3566

Moss D.K., Ivany, L.C., Judd, E.J., Cummings, P.W., Bearden, C.E., Kim, W.J., Artruc, E.G. & Driscoll, J.R. (2016): Lifespan, growth rate, and body size across latitude in marine Bivalvia, with implications for Phanerozoic evolution. Proceedings. Biological Sciences 283: 20161364.

O’Dor, R.K. & Webber, D.M. (1986): The constraints on cephalopods: why squid aren’t fish. Canadian Journal of Zoology 64: 1591–1605.

Packard, A. (1972): Cephalopods and fish: the limits of convergence. Biology Reviews 47: 241–307.

Richter, J.N., Hochner, B. & Kuba, M.J. (2016): Pull or push? octopuses solve a puzzle problem. PLoS One 11, e0152048.

Robison B., Seibel, B. & Drazen, J. (2014): Deep-sea octopus (*Graneledone boreopacifica*) conducts the longest-known egg-brooding period of any animal. PLoS One 9, e103437.

Rocha, F., Guerra, Á. & Gonzalez, Á.F. (2001): A review of reproductive strategies in cephalopods. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society 76: S1464793101005681.

Roth, G. (2015): Convergent evolution of complex brains and high intelligence. Biological Sciences 370: 2015.0049.

Sauer, W.H.H., Smale, M. & Lipinski, M. (2016): The location of spawning grounds, spawning and schooling behaviour of the squid *Loligo vulgaris reynaudii* (Cephalopoda: Myopsida) off the Eastern Cape Coast, South Africa. Marine Biology 114: 97–107.

Scheel, D. Godfrey-Smith, P. & Lawrence, M. (2016): Signal use by octopuses in agonistic interactions. Current Biology 26: 377–382.

Smith, C.D. (2003): Diet of *Octopus vulgaris* in False Bay, South Africa. Marine Biology 143: 1127–1133.

Street, S.E., Navarrete, A.F., Reader, S.M. & Lalanda, K.N. (2017): Coevolution of cultural intelligence, extended life history, sociality, and brain size in primates. Proceedings National Academy of Science U.S.A., 114: 7908–7914.

Vail, A.L., Manica, A & Bshary, R. (2013): Referential gestures in fish collaborative hunting. Nature Communication 4: 1765–1767.

Van Schaik, C.P. & Burkart, J.M. (2011): Social learning and evolution: the cultural intelligence hypothesis. Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences 366: 1008–1016.

Wägele, H. & Klussmann-Kolb, A. (2005): Opisthobranchia (Mollusca, Gastropoda) - more than just slimy slugs: Shell reduction and its implications on defence and foraging. Frontiers in Zoology 2: 3.

Wood, J.B. & O’Dor, R.K. (2000): Do larger cephalopods live longer? Effects of temperature and phylogeny on interspecific comparisons of age and size at maturity. Marine Biology 136: 91–99.

מקורות

Amodio, P. & Fiorito ,G) .2013 :.(Observational and other types of learning in octopus. Handbook of Behavioral Neuroscience 22: 293–302.

Boal, J.G. (1996): Absence of social recognition in laboratoryreared cuttlefish, *Sepia officinalis* L. (Mollusca: Cephalopoda). Animal Behavior 52: 529–537.

Brown, C., Garwood, M.P. & Williamson, J.E. (2012): It pays to cheat: tactical deception in a cephalopod social signalling system. Biology Letters 8: 729–732.

Chiao, C.C., Wickiserc, J.K., Allena, J.J., Genterc, B. & Roger Hanlona, T. (2011): Hyperspectral imaging of cuttlefish camouflage indicates good color match in the eyes of fish predators. Proceedings National Academy of Sciences U. S. A. 108: 9148–9153.

Emery, N.J. & Clayton, N.S. (2004): The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes. Science 306: 1903–1907.

Finn, J.K., Tregenza, T., & Norman, M.D. (2009): Defensive tool use in a coconut-carrying octopus. Current Biology 19: R1069–R1070.

Fiorito, G. & Gherardi, F. (1999): Prey-handling behaviour of *Octopus vulgaris* (Mollusca, Cephalopoda) on Bivalve preys. Behavioral Processes 46: 75–88.

Fox, K.C.R., Muthukrishna, M. & Shultz, S. (2017): The social and cultural roots of whale and dolphin brains. Nature Ecology & Evolution 1: 1699–1705.

Güntürkün, O. & Bugnyar, T. (2016): Cognition without Cortex. Trends in Cognition Sciences 20: 291–303.

Hochner, B. Shomrat, T. & Fiorito, G. (2006): The octopus: a model for a comparative analysis of the evolution of learning and memory mechanisms. Biology Bulletin, 210: 308–317.

Hough, A.R., Case, J. & Geary Boal, J. (2016): Learned control of body patterning in cuttlefish *Sepia officinalis* (Cephalopoda). Journal of Molluscan Studies 82: 427–431.

Hoving, H.J.T., Laptikhovsky, V.V. & Robison, B.H. (2015): Vampire squid reproductive strategy is unique among coleoid cephalopods. Current Biology 25: R322–R323.

How, M.J., Norman, M.D., Finn, J., Chung, W.S, & Marshall, N.J. (2017): Dynamic Skin Patterns in Cephalopods. Frontiers in Physiology 8: 393.

Huffard, C.L., Caldwell, R.L., Boneka, F. (2010): Male–male and male–female aggression may influence mating associations in wild octopuses (*Abdopus aculeatus*). Journal of Comparative Psychology 124: 38–46.



סיכום

התפתחות אינטליגנציה גבוהה יחסית במחלקת הסילוניות מאתגרת את הקשר בין מבנים חברתיים מורכבים להתנהגות גמישה ולמידה. כותבי המאמר מציעים הסבר לכך באמצעות היסטוריית האבולוציה של יצורים אלה: היעלמותה של הקונכייה גרמה לעלייה משמעותית בשיעור התמותה ויצרה ברירה לטובת תוחלת חיים קצרה והתפתחות של אמצעי הגנה חלופיים. נוסף על כך, היא אפשרה אכלוס של נישות אקולוגיות חדשות המציבות בפני תמוננים ודיונונים אתגרים חדשים. נראה שבתחילה הופיעה אינטליגנציה ביצורים אלה בעיקר כהתאמה ללחץ של טריפה ולאתגרים במציאת מזון, ולא לה נוספו אתגרים חברתיים בעיקר בעונת הרבייה. כל אלה מראים שאינטליגנציה התפתחה בקרב תמוננים ודיונונים כתגובה ללחצי ברירה טבעית מעט שונים מאלו שפעלו על בעלי חוליות, ועל רקע של תוחלת חיים קצרה. מחקר של יצורים אלה יכול לחשוף נקודות מבט חדשות גם על התפתחות האינטליגנציה בבעלי חוליות בעלי מוח גדול.