

EWA J. GODZIŃSKA

*Pracownia Etologii, Zakład Neurofizjologii  
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN  
Pasteura 3, 02-093 Warszawa  
e-mail: e.godzinska@nencki.gov.pl*

## DEFINICJA I CELE POZNAWCZE NEUROSOCJOBIOLOGII

W naukach biologicznych niezwykle inspirującą rolę odgrywa redukcjonizm, czyli przekonanie, że w ostatecznym rozrachunku wszystkie zjawiska i procesy rozgrywające się na wyższych poziomach organizacji występujących w układach ożywionych (takich, jak poziom osobniczy i społeczny) można będzie wyjaśnić poprzez odwołanie się do procesów rozgrywających się na poziomach niższych, a zwłaszcza na poziomie molekularnym i submolekularnym. W ostatnich latach przeświadczenie to uległo jednak zachwianiu, gdyż z coraz większą jasnością zaczęto uzmysławiać sobie, że przepływ informacji pomiędzy różnymi poziomami organizacji układów żywych nie jest jednokierunkowy, lecz dwukierunkowy. Wciąż rosnąca liczba przykładów dowodzi, że procesy rozgrywające się na poziomach niższych nie tylko wpływają w sposób kształtujący na zjawiska rozgrywające się na poziomach wyższych, lecz same również kształtowane są przez sygnały napływające z tych poziomów, a w szczególności z poziomu społecznego. Staje się więc oczywiste, że pełne i satysfakcjonujące wyjaśnienie uwarunkowań przyczynowych całokształtu zjawisk rozgrywających się w układach oży-

wionych nie będzie mogło zostać osiągnięte jedynie na drodze badań sięgających w głąb ich mikrostruktury. Konieczna jest w tym celu doświadczalna analiza procesów rozgrywających się na wszystkich poziomach organizacji, a także rozwikływanie skomplikowanej sieci przepływu informacji łączącej ze sobą te poziomy (ROBINSON i współaut. 1997, GODZIŃSKA 1999, PAGE i ERBER 2002, INSEL i FERNALD 2004).

Neurosocjobiologia (= socjoneurobiologia, ang. social neuroscience), to nowo powstająca dyscyplina naukowa stawiająca sobie za cel analizę takich właśnie dwukierunkowych współzależności pomiędzy środowiskiem społecznym osobnika a jego układem nerwowym. Przedmiotem zainteresowania neurosocjologii jest więc, z jednej strony, neurobiologiczne podłoże procesów, zjawisk i więzi społecznych, z drugiej strony zaś, wpływ kontekstu społecznego na wszelkie cechy składające się na fenotyp osobnika, a w szczególności na strukturę i funkcjonowanie jego układu nerwowego oraz na ekspresję jego zachowań (ROBINSON i współaut. 1997, GODZIŃSKA 1999, INSEL i FERNALD 2004).

## METODY I TECHNIKI BADAWCZE NEUROSOCJOBIOLOGII

Współczesna neurosocjobiologia posługuje się całym spektrum metod i technik badawczych, obejmującym zarówno techniki zaczerpnięte z klasycznej neurofizjologii i etologii, jak i najnowsze techniki molekularne oraz nieinwazyjne techniki badania aktywności mózgu. Prawdziwy przełom na-

stał się w socjobiologii zwłaszcza z chwilą zastosowania w niej na szeroką skalę metod badawczych biologii molekularnej. To właśnie dzięki nim możemy obecnie poznawać rzeczywiste, a nie tylko pozorne stosunki pokrewieństwa panujące w badanych przez nas w grupach społecznych i rozwikływać rze-

czywiste szlaki przepływu genów w populacjach (HUGHES 1998, GODZIŃSKA 1999, PILOT i współaut. 2005). Wciąż szersze zastosowanie metod molekularnych do analizy zjawisk społecznych doprowadziło ostatnio do wydzielenia badań nad tymi zagadnieniami w odrębną dyscyplinę naukową, określaną jako socjogenomika (ROBINSON 1999, ROBINSON i współaut. 2005).

Także i w badaniach z dziedziny neurosocjologii szczególnie interesujące wyniki uzyskuje się obecnie dzięki technikom umożliwiającym przesledzenie roli pojedynczych genów w mediacji zachowań społecznych i ich neurobiologicznego podłoża. Należy tu wymienić przede wszystkim badania z użyciem tzw. mutantów nokautowych, czyli osobników, u których unieczynniono określony gen (ALCOCK 2001, KONOPKA 2004). I tak, na przykład, badania mysich mutantów nokautowych *oxtr*<sup>-/-</sup>, pozbawionych genu *oxtr* odpowiedzialnego za syntezę oksytocyny, hormonu produkowanego przez tylny płąt przysadki mózgowej, wykazały, że związek ten odgrywa kluczową rolę w zapamiętywaniu przez samca zapachu samicy. Samce pozbawione genu *oxtr* wykazują „społeczną amnezję”: nie są w stanie zapamiętać zapachu samicy i za każdym kolejnym z nią spotkaniem obwąchują ją równie długo (FERGUSON i współaut. 2000).

Bardzo ciekawe wyniki przynoszą też doświadczenia, w których dzięki specjalnym nośnikom wirusowym można przenieść określony gen do wybranej struktury organizmu osobnika należącego do tego samego lub do innego gatunku (DUNIEC 2004, LIM i współaut. 2004). Dzięki takim zabiegom, tak zwanym transfekcjom, można, na przykład, podwyższyć gęstość receptorów określonego neuroprzekaźnika w wybranym ośrodku mózgu i indukować w ten sposób u osobnika poddanego takim manipulacjom głębokie modyfikacje zachowania. Szczególnie spektakularne wyniki przyniosło zastosowanie tej metody w badaniach neurochemicznego podłoża monogamii u amerykańskich norników z rodzaju *Microtus*. Jak się okazało różne gatunki z tego rodzaju różnią się istotnie pod względem biologii rozrodu. Podczas gdy samce nornika łąkowego (*Microtus pennsylvanicus*) i nornika górskiego (*Microtus montanus*) są poligamiczne i nie uczestniczą w opiece nad potomstwem, samce nornika preriowego (*Microtus ochrogaster*) i nornika sosnowego (*Microtus pinetorum*) tworzą związki monogamiczne i pomagają partner-

ce w wychowaniu młodych. W tworzeniu więzi pomiędzy samcem i samicą u monogamicznych norników uczestniczy cały szereg hormonów i neuroprzekaźników, a przede wszystkim dopamina oraz dwa hormony produkowane przez tylny płąt przysadki mózgowej, oksytocyna i wazopresyna (INSEL 2003, INSEL i FERNALD 2004). Gdy porównano mózgi samców z gatunków monogamicznych i poligamicznych, stwierdzono, że u samców monogamicznego nornika preriowego gęstość receptorów wazopresynowych V1aR w brzusznej gałce bladej jest znacznie wyższa niż u samców poligamicznego nornika górskiego (INSEL i YOUNG 2000). Jak się następnie okazało, przy pomocy nośnika wirusowego zawierającego gen *V1aR*, pochodzący od monogamicznego nornika preriowego, można było zwiększyć gęstość receptorów wazopresyny V1a w brzusznej gałce bladej mózgu samców poligamicznego nornika łąkowego. Samce nornika łąkowego, których mózg upodobniono w ten sposób do mózgu monogamicznego nornika preriowego, zachowywały się podobnie jak samce z gatunków monogamicznych: szukały bliskości określonej, znanej już sobie partnerki (LIM i współaut. 2004).

Inną ważną nowoczesną metodą stosowaną w badaniach z dziedziny neurosocjologii jest neuroobrazowanie, czyli analiza aktywności pracującego mózgu, przeprowadzana najczęściej w sytuacji, gdy osobnikowi prezentuje się określony bodziec lub gdy wykonuje on określone zadanie. Dwie najczęściej używane techniki neuroobrazowania to pozytonowa tomografia emisyjna (PET) oraz funkcjonalny rezonans magnetyczny (fMRI) (GUT i MARCHEWKA 2004). Analiza przy użyciu metody funkcjonalnego rezonansu magnetycznego może być obecnie dokonywana zarówno u ludzi, jak i u w pełni czuwających zwierząt, dzięki czemu możemy w coraz śmielszy sposób wnikać w mechanizmy leżące u podłoża nie tylko ich zachowań, lecz także ich wewnętrznych przeżyć (FERRIS i współaut. 2001, 2004). Doskonały tego przykład stanowią doświadczenia, w których metodę funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI) zastosowano do badań odpowiedzi samców marmozet (*Callithrix jacchus*), niewielkich naczelnych z rodziny pazurkowców (Callithricidae), na bodźce chemiczne pochodzące od samic znajdujących się w fazie receptywności płciowej (FERRIS i współaut. 2001, 2004). Ku ogromnemu zaskoczeniu badaczy okazało się, że percepcja sygnałów chemicznych pochodzących od

owulującej samicy powoduje w mózgu samca marmozety aktywację nie tylko ośrodków odpowiedzialnych za pobudzenie seksualne, takich jak przyśrodkowa okolica przedwzrostkowa (MPOA), ale także wielu innych części mózgu, a w szczególności obszarów odpowiedzialnych za procesy podejmowania decyzji, pamięć, emocje, zjawiska nagrody oraz złożone procesy poznawcze. Jak z tego wynika, zachowanie samca z tego monogamicznego gatunku podczas kontaktu z uprzednio nieznaną, atrakcyjną i receptywną samicą nie stanowi jedynie prostej odpowiedzi sterowanej wyłącznie przez popęd płciowy. Wręcz przeciwnie, sytuacja taka indukuje w jego mózgu zaawansowane, złożone procesy nerwowe.

Współczesne badania z zastosowaniem metody funkcjonalnego rezonansu magnetycznego rzucają niezwykle istotne światło również na neurobiologiczne podłoże zachowań społecznych ludzi. Między innymi, dzięki tej metodzie odkryto niedawno, że podczas euforycznych stanów towarzyszących uczuciu miłości – i to zarówno miłości romantycznej, jak i miłości rodzicielskiej – następuje aktywacja układu nagrody mózgu (czyli układu ośrodków i szlaków nerwowych odpowiedzialnego za rozpoznawanie bodźców i stanów korzystnych dla organizmu oraz za odczuwanie przyjemności i rozkoszy). Aktywacja ta, ludzko podobna do tej po podaniu kokainy lub agonistów receptorów opioidowych typu  $\mu$ , obejmuje przede wszystkim pole brzuszne nakrywki (VTA) oraz dopaminergiczne obszary prążkowia, bogate też w oksytocynę, wazopresynę i ich receptory. Co najciekawsze, aktywacji tej towarzyszy spadek lub niemal całkowity zanik aktywności kory przedczołowej, części mózgu odpowiedzialnej za najbardziej zaawansowane procesy poznawcze oraz za racjonalne myślenie. Tradycyjne przekonanie, że „miłość oślepia” znajduje więc obecnie w pełni obiektywne naukowe uzasadnienie (BARTELS i ZEKI 2000, 2004).

Dzięki zastosowaniu metody funkcjonalnego rezonansu magnetycznego odkryto również niedawno, że aktywacja układu nagrody mózgu towarzyszy nie tylko biernemu odczuwaniu miłości (pojawiającemu się, na przykład, w odpowiedzi na prezentację zdjęcia ukochanej osoby), lecz również aktywnemu wykonywaniu aktów altruizmu. W interesującym doświadczeniu RILLING i współprac. (2002) metodę tę zastosowano do badań aktywności mózgu kobiet grających w

klasyczną grę „Dylemat więźnia”. W grze tej dwaj odseparowani od siebie gracze, „więźniowie”, muszą zdecydować, czy zachować się w sposób lojalny wobec towarzysza (ryzykując dłuższe „uwięzienie”), czy też zdradzić partnera w nadziei na własną korzyść. Jak się okazało, u grających w tę grę kobiet zachowaniom lojalnym wobec partnerki towarzyszyła stała aktywacja obszarów należących do układu nagrody mózgu, a mianowicie jądra półleżącego, jądra ogoniastego, brzuszno-środkowej kory czołowej i orbitofrontalnej oraz przedniej części przedniej kory zakrętu obręczy (rACC) (RILLING i współprac. 2002).

Mimo spektakularnych osiągnięć badawczych, jakie pociągnęło za sobą stosowanie nieinwazyjnych technik badania aktywności mózgu, w neurosocjologii nadal stosuje się również bardziej tradycyjną metodę lezji (abłacji), czyli chirurgicznego usuwania określonych struktur mózgu w celu określenia ich roli w kontroli analizowanych zachowań. Jedną z często stosowanych obecnie metod jest wykonywanie lezji określonej struktury mózgu tuż po narodzinach zwierzęcia, a następnie śledzenie skutków tego zabiegu podczas rozwoju behawioralnego operowanych osobników (m. in. BAUMAN i współprac. 2004).

W badaniach z dziedziny neurosocjologii ważną rolę odgrywają również różne klasyczne i nowoczesne techniki histologiczne, stosowane, między innymi, w badaniach skutków stresu społecznego na morfologię neuronów oraz na neurogenezę (MCÉWEN 2000, BUWALDA i współprac. 2005). Także i tu rosnącą rolę odgrywają zaawansowane techniki, na przykład badania z użyciem mikroskopu konfokalnego (m. in. MIRESCU i współprac. 2004). Duże znaczenie ma też w neurosocjologii olbrzymi arsenał klasycznych i nowoczesnych technik etofarmakologicznych. Związki neuroaktywne mogą być podawane, między innymi, w postaci zastrzyków (m. in. BOULAY i współprac. 2000, KORCZYŃSKA i współprac. 2005) oraz jako lokalne mikroiniekcje lub wlewy dokonywane wprost do wybranych struktur mózgu (m. in. GINGRICH i współprac. 2000). Stosuje się również coraz częściej chroniczne podawanie takich związków w pokarmie (m. in. SCHULZ i ROBINSON 2001, SZCZUKA i GODZIŃSKA 2005), a ostatnio podaje się je nawet w postaci sprayu wchłanianego przez śluzówkę. Dzięki tej właśnie metodzie odkryto niedawno, że oksytocyna podana donosowo w postaci sprayu zwiększa istotnie zaufanie gracza do partnera w

grze, w której badana osoba mogła znacznie powiększyć swoje zyski, jeśli odważyła się

powierzyć część wygranych pieniędzy partnerowi (KOSFELD i współaut. 2005).

#### POLSKIE BADANIA NEUROBIOLOGICZNEGO PODŁOŻA ZJAWISK SPOŁECZNYCH

Neurobiologiczne podłoże zachowań społecznych jest już od dawna badane również w Polsce. Badania neurobiologicznych mechanizmów zachowań łowczych i społecznych kota domowego, prowadzone pod kierunkiem E. Fonberg w Instytucie Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN wykazały, między innymi, że ważną rolę w uzyskiwaniu i utrzymywaniu przez te zwierzęta tzw. dominacji łowczej (czyli dominacji wyrażającej się jako uzyskiwanie pierwszeństwa w dostępie do myszy) odgrywa ciało migdałowe (ZAGRODZKA i współaut. 1983). Badania polskich uczonych z Instytutu Farmakologii PAN w Krakowie, P. Popika i J. Vetulaniego, przyczyniły się w znacznym stopniu do poznania neurochemicznych mechanizmów leżących u podłoża tzw. pamięci społecznej u szczurów. Doświadczenia te rzuciły, w szczególności, istotne światło na rolę, jaką w zjawisku tym odgrywają wazopresyna i oksytocyna. W standardowych testach laboratoryjnych dorosły szczur zapamiętuje zapach młodego, uprzednio mu nieznanego osobnika najwyżej przez około 30 minut (THOR i HOLLOWAY 1982). Jak wykazali Popik i Vetulani ze współpracownikami, wazopresyna i małe, fizjologiczne dawki oksytocyny wywierają na pamięć społeczną szczura efekt stymulujący, wyrażający się między innymi w znacznym przedłużeniu okresu rozpoznawania społecznego. Natomiast duże dawki oksytocyny wywierają efekt przeciwny, amnestyczny (POPIK 1996).

W Polsce prowadzono również badania dotyczące neurobiologicznego podłoża zachowań społecznych bezkręgowców. Należy tu wspomnieć, w szczególności, osiągnięcia badawcze W. Kostowskiego i jego współpracowników, którzy w serii klasycznych prac zbadali wpływ szerokiego spektrum neuroprzekazników oraz agonistów i antagonistów ich receptorów na różne formy zachowań agresywnych mrówek z gatunku *Formica rufa*, wliczając w to agresywność wewnątrzgatunkową ujawniającą się podczas grupowego ataku robotnic z tej samej kolonii na intruza należącego do innego gatunku (KOSTOWSKI 1994).

Od kilku lat badania w dziedzinie neurosocjologii mrówek prowadzone są również pod moim kierunkiem w Pracowni Etoologii Instytutu Nenckiego PAN. Najważniejsze zagadnienie, jakimi się obecnie zajmujemy, to neurochemiczne podłoże więzi społecznych pomiędzy współtowarzyszami z tej samej kolonii, ze szczególnym uwzględnieniem roli hipotetycznego układu nagrody mózgu (BOULAY i współaut. 1999, 2000; GODZIŃSKA 2004; KORCZYŃSKA i współaut. 2005). Badamy również wpływ kontekstu społecznego na ekspresję określonych wzorców zachowań mrówek, a w szczególności zachowań łowieckich (SZCZUKA i GODZIŃSKA 1997, 2004a, 2004b) oraz tzw. zachowań ratunkowych, ujawniających się jako gotowość do spieszenia z pomocą współtowarzyszce, która znalazła się w sytuacji zagrożenia (CZECHOWSKI i współaut. 2002).

#### WYBRANE ZAGADNIENIA BADANE PRZEZ NEUROSOCJOBIOLOGIĘ

##### NEUROBIOLOGICZNE PODŁOŻE PROCESÓW, ZJAWISK I WIĘZI SPOŁECZNYCH

##### Rozpoznawanie społeczne

Pod pojęciem „rozpoznawanie społeczne” (ang. „social recognition”) kryje się rozpoznawanie całego szeregu cech ważnych w życiu społecznym, takich jak płeć, status rozrodczy i społeczny, czy też stopień spokrewnienia, a także rozpoznawanie poszczególnych osobników (INSEL i FERNALD 2004). Zdecydowanie najlepiej poznane jest roz-

poznawanie społeczne oparte na percepcji specyficznych bodźców węchowych. Wśród wyższych kręgowców decydującą rolę odgrywają w nim zapachy kodowane przez tzw. geny głównego układu zgodności tkankowej (ang. major histocompatibility complex, MHC). Geny te odgrywają, między innymi, decydującą rolę w kształtowaniu tzw. „podpisu chemicznego” gryzoni, czyli indywidualnego zapachu, tak charakterystycznego dla każdego osobnika jak odcisk palca (POPIK 1996).

W przypadku owadów społecznych kluczową rolę w zjawisku rozpoznawania się społecznego odgrywają inne związki, tak zwane węglowodory kutikularne. Każdy dorosły osobnik syntetyzuje specyficzne węglowodory kutikularne w swoim ciele tłuszczowym, a następnie magazynuje je w gruczołach zagardzielowych znajdujących się w jego głowie. Związki produkowane przez poszczególne osobniki są następnie wymieniane pomiędzy współtowarzyszami z tej samej kolonii podczas różnych form kontaktów społecznych, takich, jak wzajemne lizanie się, ocieranie się, transport, oraz, w szczególności, tak zwana trofalaksja, szczególna forma kontaktu społecznego obserwowana u większości gatunków mrówek. Podczas tak zwanej trofalaksji pokarmowej mrówka-dawczyni ofiarowuje towarzysze płynny pokarm przechowywany w wyspecjalizowanej części przewodu pokarmowego, tak zwanym „żołądku społecznym”. Kontakty trofalaktyczne mogą mieć jednak także i inną funkcję: wymianę i mieszanie węglowodorów kutikularnych, uwalnianych z gruczołów zagardzielowych partnerek. Następnie podczas czyszczenia ciała każda mrówka rozprowadza mieszaninę węglowodorów kutikularnych po całej powierzchni swojego ciała, w wyniku czego pojawia się na niej wysoce specyficzny złożony wzorzec zapachowy, tak zwana „wiza kolonii”. To właśnie dzięki percepcji owych wzorców, które można uwidocznic przy pomocy metody wysokoprężnej chromatografii cieczowej (HPLC), mrówki mogą odróżniać współtowarzyszek z tej samej kolonii od osobników obcych (CYBULSKA i GODZIŃSKA 1999, KORCZYŃSKA i współaut. 2004).

#### Rola układu nagrody mózgu w powstawaniu więzi międzyosobniczych

Coraz więcej danych doświadczalnych dowodzi, że w powstawaniu i utrzymywaniu się więzi międzyosobniczych ważną rolę odgrywa aktywacja układu nagrody mózgu (D'AMATO i PAVONE 1993, INSEL 2003, INSEL i FERNALD 2004). Jak już wspomniano, u znanych nam już norników z rodzaju *Microtus* w tworzeniu więzi pomiędzy samcem i samicą istotną rolę odgrywają nie tylko receptory oksytocyny i wazopresyny, lecz również receptory dopaminy, aminy biogennej odgrywającej kluczową rolę w funkcjonowaniu układu nagrody mózgu. Jak tego dowiodła GINGRICH wraz z współpracownikami (2000) w szczególnie eleganckim doświadczeniu, u samic nornika preriowego można zablo-

kować wytworzenie się więzi z określonym partnerem poprzez farmakologiczną blokadę receptorów D2 dopaminy w jądrze półleżącym, uzyskaną w wyniku mikroiniekcji antagonisty tych receptorów bezpośrednio do tej struktury mózgu. Mikroiniekcja agonisty tych receptorów pociąga za sobą natomiast znaczne ułatwienie tworzenia się takiej preferencji, i to nawet bez konieczności odbywania kopulacji.

Już od dawna wiadomo też, że u ssaków różnym formom przyjaznych kontaktów społecznych, takich jak iskanie się czy też zabawa, a także spotkanie z osobnikiem znanym po okresie rozłąki, towarzyszy aktywacja układu opioidowego mózgu (D'AMATO i PAVONE 1993). Ostatnio ważną rolę receptorów opioidowych w wytwarzaniu się więzi międzyosobniczych potwierdziły badania z użyciem myszy – mutantów nokautowych *Orpm*<sup>-/-</sup>, u których unieczynniono gen *Orpm* kodujący receptory opioidowe typu  $\mu$ . Jak się okazało, młode myszy – mutanty nokautowe *Orpm*<sup>-/-</sup> – ogóle nie zwracają uwagi na nieobecność matki, choć normalnie młode tego gatunku reagują na oddalenie się matki niepokojem i wzywają ją specjalnymi okrzykami. Badania te dowodzą, że kontakt z matką uaktywnia u młodych te same receptory w układzie nagrody mózgu, co silne narkotyki, takie jak morfina czy heroina (MOLES i współaut. 2004).

Kontakty z młodymi są silnie nagradzające również i dla matki. Ostatnio, nieinwazyjne badania aktywności mózgu samic szczura, przeprowadzone z użyciem techniki funkcjonalnego rezonansu magnetycznego (fMRI), wykazały, że stymulacja dostarczana przez ssące oseski pobudza aktywność układu nagrody w mózgu karmiących szczurzyk silniej niż kokaina. Co ciekawe, kokaina pobudza silnie układ nagrody mózgu jedynie u dziewiczych samic szczura; u karmiących matek powoduje wręcz supresję aktywności układu nagrody (FERRIS i współaut. 2005).

Czy układ nagrody mózgu uczestniczy w kształtowaniu i podtrzymywaniu więzi społecznych także i u bezkręgowców? Jest to wciąż jeszcze kwestia otwarta. Na rzecz istnienia układu nagrody także i u tych zwierząt przemawiają obecnie dwie grupy danych doświadczalnych. Pierwsza z nich obejmuje wyniki badań nad neurobiologicznym podłożem zjawisk wzmocnienia dodatniego i nagrody występujących podczas szybkiego uczenia się węchowego u robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). Jak to wykazały

badania R. Menzla i jego współpracowników, pszczoła bardzo szybko uczy się wysuwać języczek w odpowiedzi na określony zapach, jeśli prezentacja takiego bodźca węchowego połączona jest z dostarczeniem jej nagrody pokarmowej w postaci kropli roztworu sacharozy. Szybkie uczenie się węchowe zachodzi również wtedy, jeśli nagroda pokarmowa zostaje zastąpiona przez elektryczną stymulację specyficznego neuronu VUMmx1, którego ciało znajduje się w zwoju podprzetykowym, a także wtedy, jeśli wykona się lokalną mikroiniekcję neuroprzekaźnika oktopaminy wprost do niektórych obszarów mózgu, które ten neuron unerwia (płatów czułkowych oraz ciała grzybkowatego) (MENZEL 1999, MÜLLER 2002).

Dalsze interesujące dowody na istnienie układu nagrody u bezkręgowców przyniosło odkrycie, że zjawisko uwrażliwienia się na kokainę, znane dotychczas jedynie u kręgowców, występuje również u muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*). *Drosophila* stała się nawet obecnie jednym z modelowych gatunków w badaniach poświęconych neurochemicznemu, molekularnemu i genetycznemu mechanizmowi uzależnień od substancji psychoaktywnych. Innymi zwierzętami bezkręgowymi używanymi w badaniach tego zagadnienia są wyplątki oraz skorupiaki – raki z gatunku *Orconectes rusticus* (WOLF i HEBERLEIN 2003, PANKSEPP i HUBER 2004).

Od kilku lat w Pracowni Etologii Instytutu Nenckiego prowadzone są badania mające na celu rzucenie światła na neurobiologiczne podłoże więzi społecznych u mrówek, a w szczególności na to, czy w ich tworzeniu się i utrzymywaniu uczestniczy zjawisko tzw. społecznej nagrody, dotychczas badane jedynie u kręgowców (D'AMATO i PAVONE 1993, PANKSEPP i współaut. 1997, INSEL 2003, MOLES i współaut. 2004). Bezpośrednią inspirację dla tych badań stanowiły rozważania belgijskiego pisarza i filozofa, MAETERLINCKA (1930), który w swojej klasycznej książce „Życie mrówek” wyraził przypuszczenie, że kontaktom trofalaktycznym pomiędzy współtowarzyszkami w koloniach mrówek towarzyszą efekty hedoniczne. Jak na razie, tak daleko sięgające spekulacje nie mogą jeszcze zostać poddane bezpośredniej, rygorystycznej weryfikacji doświadczalnej. Mogliśmy już jednak podjąć próbę doświadczalnego rzucenia światła na kwestię, czy podczas trofalaksji zachodzi uaktywnianie się hipotetycznego układu nagrody w mózgu mrówek. W serii doświadczeń przeprowadzonych we współpracy z zespo-

łem prof. A. Lenoira z Uniwersytetu im. F. Rabelais w Tours (Francja) oraz prof. A. Hefetz z Uniwersytetu w Tel Awiwie (Izrael) stwierdziliśmy, między innymi, że podczas spotkania dwóch współtowarzyszek z tej samej kolonii po okresie deprywacji społecznej obserwuje się u nich znacznie podwyższony poziom kontaktów trofalaktycznych (BOULAY i współaut. 1999, CYBULSKA i współaut. 2000). Wykazaliśmy następnie, że poziom owej trofalaksji indukowanej przez społeczną deprywację można w istotny sposób zredukować poprzez podanie mrówkom oktopaminy w postaci zastrzyków doodwłokowych (BOULAY i współaut. 2000). Jak już wspomniano, oktopamina jest neuroprzekaźnikiem odgrywającym istotną rolę w zjawiskach nagrody, wzmocnienia dodatniego i wzbudzenia obserwowanych podczas procesów uczenia się u robotnic pszczoły miodnej (MENZEL 1999, MÜLLER 2002). Jedno z możliwych wyjaśnień hamującego wpływu oktopaminy na trofalaksję indukowaną przez społeczną deprywację stanowi więc hipoteza postulująca, że podanie tego związku stanowi substytut nagradzających efektów towarzyszących trofalaksji.

Jak się jednak niedawno okazało, w zjawisku uwrażliwienia na kokainę u muszki owocowej (*Drosophila melanogaster*) szczególnie istotną rolę odgrywa nie oktopamina, lecz jej metaboliczny prekursor tyramina (MCCLUNG i HIRSH 1999). W procesie tym ważną rolę odgrywa też uwrażliwienie receptorów dopaminy, aminy biogennej odgrywającej zasadniczą rolę w funkcjonowaniu układu nagrody kręgowców (ANDRETIC i współaut. 1999). W jednej z najnowszych prac naszego zespołu (KORCZYŃSKA i współaut. 2005) porównaliśmy więc wpływ oktopaminy, tyraminy i dopaminy (podanych w postaci zastrzyków do jamy odwłoka) na zachowanie się robotnic mrówek z gatunku *Camponotus herculeanus*, podczas testu spotkania z współtowarzyszką po okresie deprywacji społecznej wynoszącym 5 lub 20 dni. Interesowało nas w szczególności ustalenie, czy także i teraz tyramina będzie miała silniejsze działanie niż oktopamina, wynik taki wskazywałby bowiem na istnienie wspólnego neurobiologicznego podłoża dla procesów uczestniczących w zjawisku uwrażliwienia na kokainę u muszki owocowej oraz w zjawisku trofalaksji indukowanej przez społeczną deprywację u mrówek. Jak się jednak okazało, jedynie oktopamina wywierała istotny wpływ na zachowania społeczne mrówek podczas testów spotkania, a w szczególności redukowała poziom trofa-

laksji, co w pełni potwierdziło wyniki wcześniejszych badań tego zagadnienia (BOULAY i współaut. 2000). Zarówno oktopamina, jak i tyramina wpływały natomiast istotnie i w podobny sposób na niektóre inne przejawy aktywności mrówek, między innymi, na pielęgnację ciała oraz na niektóre typy interakcji z elementami środowiska fizycznego. Dodatkowo, tyramina wpływała istotnie na dwa wzorce zachowań o niejasnej funkcji, tzw. „podrygiwania” (ang. „jerking”) oraz lizanie wnętrza próbówki, w której przebywały mrówki podczas testu spotkania. Natomiast dopamina nie wywierała istotnego wpływu na żaden aspekt zachowania się mrówek obserwowanego w czasie testów spotkania.

Fakt, że jedynie oktopamina, nie zaś tyramina, wywierała hamujący wpływ na poziom trofalaksji indukowanej przez deprywację społeczną przemawia przeciwko hipotezie postulującej istnienie wspólnego neurobiologicznego podłoża dla procesów uczestniczących w zjawisku trofalaksji indukowanej przez społeczną deprywację u mrówek oraz w zjawisku uwrażliwienia się na kokainę opisanym u muszki owocowej. Nie wyklucza to jednak, że kontaktom trofalaktycznym mrówek towarzyszy zjawisko tzw. społecznej nagrody, gdyż oktopamina również odgrywa ważną rolę w zjawiskach wzmocnienia dodatniego/nagrody u owadów (MENZEL 1999, MÜLLER 2002). Jedynie dalsze badania będą mogły rozstrzygnąć, czy układ nagrody odgrywa istotną rolę w tworzeniu więzi społecznych również w świecie bezkręgowców.

#### WPLYW KONTEKSTU SPOŁECZNEGO NA FENOTYP OSOBNIKA

##### Skutki przegranej/wygranej w walce o dominację/terytorium oraz stresu społecznego

Jak już wspomniano, przedmiotem zainteresowania neurosocjologii jest nie tylko neurobiologiczne podłożo zjawisk i więzi społecznych, lecz również wpływ sygnałów pochodzących z poziomu społecznego na fenotyp osobnika. Jak powszechnie wiadomo, na bazie tego samego genotypu może się rozwinąć wiele różnych fenotypów. Zjawisko to jest określane jako plastyczność fenotypowa lub polifenizm. W przypadku polifenizmu sekwencyjnego seria odmiennych fenotypów pojawia się kolejno u tego samego osobnika (EVANS i WHEELER 2001).

Szczególnie głębokie i wielotorowe modyfikacje fenotypu mogą pojawić się jako

skutki zwycięstwa/porażki w walce o dominację lub/i terytorium, uzyskania statusu dominanta/osobnika podporządkowanego, a także różnych odmian stresu społecznego. Częstym skutkiem hormonalnym porażki w walce, niskiej pozycji w hierarchii społecznej oraz stresu społecznego jest podwyższenie poziomu kortykosteroidów, hormonów stresu wydzielanych przez korę nadnerczy, idące w parze z jednoczesnym spadkiem poziomu hormonów płciowych (w szczególności, testosteronu). Taki właśnie wzorec zmian hormonalnych, występujący u szerokiego spektrum kręgowców, od ryb aż po ssaki, odzwierciedla podstawową funkcję walk o terytorium/dominację: zdobycie dostępu do rozrodu (m. in. ELOFFSON i współaut. 2000, HARDY i współaut. 2002, PARKER i współaut. 2002).

Zmiany hormonalne pojawiające się w odpowiedzi na zmiany statusu społecznego mogą być też powiązane ze zmianami morfologii określonych neuronów. Na przykład, u samców afrykańskiej ryby gębacza Burtona (*Haplochromis burtoni*) zmiany statusu społecznego (posiadanie terytorium – jego utrata – jego brak – jego ponowne zdobycie) są skorelowane nie tylko ze zmianami ubarwienia (bardziej jaskrawobłękitnego u posiadaczy terytorium), lecz również ze zmianami wielkości tzw. neuronów GnRH, umiejscowionych w przodomózgowiu i wydzielających tzw. hormon gonadotropowy wywierający stymulujący wpływ na gruczoły rozrodcze. Neurony te ulegają zmniejszeniu u samców, które terytorium utraciły, rozrastają się zaś po zdobyciu przez samca terytorium (FRANCIS i współaut. 1993, WHITE 2002).

Stres społeczny związany z porażką w walce, statusem osobnika podporządkowanego lub/i z koniecznością życia w nadmiernym zagęszczeniu może prowadzić do głębokich modyfikacji morfologii określonych neuronów również w przypadku ssaków. U szczurów oraz u wiewióreczników z rodzaju *Tupaia* stres społeczny prowadzi, między innymi, do atrofii rozgałęzień dendrytycznych neuronów z obszaru CA3 w obrębie hipokampa, wywiera też efekt hamujący na neurogenezę zachodzącą w zakręcie zębatym hipokampa (MCEWEN 2000, BLANCHARD i współaut. 2001, BUWALDA i współaut. 2005). Negatywne skutki stresu społecznego doznanego we wczesnym dzieciństwie mogą utrzymywać się bardzo długo. U osesków szczura, które codziennie na okres trzech godzin były oddzielane od matki, stwierdza się poważne

zaburzenia neurogenezy w zakręcie zębatym hipokampa także po osiągnięciu przez nie dorosłości (MIRESCU i współaut. 2004, KARTEN i współaut. 2005).

Wbrew temu, co pierwotnie przypuszczano, indukowane przez stres zmiany w hipokampie nie muszą jednak prowadzić automatycznie do zmniejszenia zdolności uczenia się i plastyczności zachowań. Jak to stwierdzili BARTOLOMUCCI i współaut. (2002), u wiewióreczników z gatunku *Tupaia belangeri* osobniki poddawane chronicznemu stresowi społecznemu radziły sobie nie tylko nie gorzej, lecz wręcz lepiej podczas uczenia się stosunkowo trudnego zadania wymagającego od nich zaawansowanych zdolności poznawczych w zakresie pamięci przestrzennej. Działo się tak mimo wystąpienia u nich obniżonego poziomu neurogenezy w zakręcie zębatym hipokampa. Podobne wyniki uzyskano także i dla szczurów, i to w kilku różnych rodzajach sytuacji doświadczalnych (BUWALDA i współaut. 2005).

Nie istnieje też ścisła korelacja pomiędzy pozycją zwierzęcia w hierarchii dominacji a poziomem stresu psychospołecznego, jakiemu jest ono poddane. Dowiodły tego, między innymi, badania stanu hormonalnego podporządkowanych samiczek tamaryny białoczonej (*Saguinus oedipus*). Te niewielkie naczelnne z rodziny pazurkowców (Callithricidae) żyją w grupach rodzinnych, w których młode osobniki pełnią funkcję pomocników, asystując przy wychowaniu potomstwa starszych osobników, które uniemożliwiają im dostęp do rozrodu poprzez supresję hormonalną. Jak to wykazali ZIEGLER i współaut. (1995), mimo braku dostępu do rozrodu, młode podporządkowane samiczki, żyjące w swojej grupie rodzinnej, nie miały podwyższonego poziomu hormonów stresu. Poziom kortyzolu podwyższył się u nich natomiast wtedy, gdy umożliwiono im rozród (umieszczono je razem z nowym samcem), ale jednocześnie rozdzielono je z grupą rodzinną. Podobny brak podwyższonego poziomu hormonów stresu stwierdzono też u młodych samców orangutana, u których rozwój trzeciorzędowych cech płciowych był zahamowany wskutek obecności dominanta (MAGGIONCALDA i współaut. 2002).

Należy też pamiętać, że podwyższony poziom hormonów stresu może cechować nie tylko osobniki podporządkowane, lecz również osobniki zajmujące wysoką pozycję

w hierarchii społecznej. Jak to podsumował niedawno znany amerykański badacz tych zagadnień, SAPOLSKY (2005), u naczelnnych zależności pomiędzy pozycją osobnika w hierarchii dominacji oraz poziomem stresu mogą być niezwykle skomplikowane. I tak, na przykład, w społecznościach, w których utrzymanie dominacji wymaga częstego jej potwierdzania poprzez kontakty fizyczne najwyższy poziom stresu dotyka osobniki zajmujące wysokie pozycje w hierarchii. W przeciwieństwie do tego, jeśli hierarchia panująca w grupie utrzymywana jest przez dominanta jedynie poprzez zastraszanie osobników podporządkowanych, najwyższy poziom stresu cechuje osobniki zajmujące w niej pozycje najniższe. Na zależność pomiędzy pozycją osobnika w hierarchii dominacji oraz poziomem stresu wpływa również, między innymi, stabilność hierarchii dominacji, łatwość, z jaką osobniki podporządkowane mogą uniknąć konfrontacji z dominantem, a także osobowość dominanta: jego przyjacielskość, umiejętności w zakresie skutecznego sprawowania społecznej kontroli, a także skłonność do traktowania sytuacji neutralnych jako stawianego mu wyzwania (SAPOLSKY 2005).

#### Polifenizm sekwencyjny w rozwoju behawioralnym społecznych błonkówek

U robotnic społecznych błonkówek (os, pszczoł i mrówek) polifenizm sekwencyjny występuje zarówno w postaci kolejnych stadiów rozwojowych (larwa, poczwarka, postać dorosła), jak również w obrębie stadium postaci dorosłej (MICHENER 1961, FAHRBACH 1997, ANDERSON i MCSHEA 2001, EVANS i WHEELER 2001). W początkowym okresie tej fazy rozwojowej robotnica zostaje wewnątrz gniazda, pełniąc przede wszystkim funkcję opiekunki potomstwa, a dopiero po pewnym czasie przechodzi do uczestnictwa w pracach wykonywanych na zewnątrz gniazda. Przejście to określane jest jako zmiana statusu behawioralnego. Towarzyszą mu głębokie modyfikacje całego szeregu ważnych cech fenotypu, a w szczególności modyfikacje neuroanatomii i neurochemii określonych struktur układu nerwowego, stanu hormonalnego organizmu, metabolizmu, morfologii i funkcji różnych gruczołów wydzielania zewnętrznego, dobrego wzorca aktywności oraz ekspresji określonych genów (ROBINSON 2002). Głębokim modyfikacjom ulega również repertuar behawioralny robotnicy: ekspresja

wzorców zachowań wykonywanych na zewnątrz gniazda idzie u niej w parze z jednoczesną supresją wzorców zachowań wykonywanych wewnątrz gniazda. Wiąże się to przede wszystkim ze zmianami progów odpowiedzi stanowiących elementy tych wzorców (ROBINSON 1992, PAGE i ERBER 2002).

Jak wykazały liczne badania doświadczalne przeprowadzone z użyciem metody tzw. inżynierii społecznej (czyli tworzenia sztucznych fragmentów kolonii o pożądanej wielkości i składzie), rozwój behawioralny robotnicy może być przyspieszony, opóźniony, a nawet odwrócony w wyniku zmian kontekstu społecznego. Zagadnienia te są najlepiej poznane w przypadku rozwoju ontogenetycznego robotnic pszczoły miodnej (*Apis mellifera*). Co ciekawe, w przypadku tzw. rewersji behawioralnej (odwrócenia rozwoju behawioralnego) wszystkie cechy fenotypu pszczoły charakterystyczne dla zbieraczki pokarmu wracają ponownie do stanu charakterystycznego dla opiekunki potomstwa, łącznie z ponownym uaktywnieniem się gruczołów produkujących воск oraz pokarm dla rozwijających się larw. Jedynie zmiany neuroanatomiczne są nieodwracalne (LENOIR 1979, ROBINSON i współaut. 1997, ROBINSON 2002).

#### Wpływ kontekstu społecznego na ekspresję określonych wzorców behawioralnych

Szczególnie uderzający przykład zależności ekspresji/supresji specyficznego wzorca behawioralnego od kontekstu społecznego przeanalizowaliśmy niedawno wraz z dr A. Szczuką w serii doświadczeń przeprowadzonych przez nas w Pracowni Etologii Instytutu Nenckiego. Jak wykazałyśmy w tych doświadczeniach, u rudych mrówek leśnych z gatunku *Formica polyctena* pełna sekwencja zachowania łowieckiego, zakończona zabranieniem ofiary do gniazda, ulega ekspresji nie tylko w warunkach środowiska naturalnego, ale także w stosunkowo małych grupach robotnic hodowanych w laboratorium w izolacji od królowej i larw. Dzieje się tak jednak jedynie wtedy, jeżeli liczebność takiej grupy przekracza graniczną wartość 30–40 osobników. W mniejszych grupach obserwuje się jedynie niepełne sekwencje zachowania łowieckiego, składające się z reguły z tym większej liczby elementów, im większa jest grupa robotnic. Wykazałyśmy też, że można w pełni prze-

widywalny, elastyczny i odwracalny sposób indukować doświadczalnie ekspresję/supresję pełnej sekwencji zachowania łowieckiego poprzez manipulowanie wielkością grupy, na przykład poprzez rozszczepianie lub też zlewanie ze sobą małych grup robotnic (SZCZUKA i GODZIŃSKA 1997, 2004a, 2004b). Udało nam się też wykazać, że oktopamina podawana chronicznie w pokarmie wpływa stymulująco na ekspresję zachowania łowieckiego u robotnic mrówki *Formica polyctena* hodowanych w niewielkich grupach składających się wyłącznie z robotnic. Efekt ten jest jednak znacznie słabszy niż efekt powiększenia grupy do wielkości powyżej 30–40 osobników, oraz niż efekt zastosowania silniejszych bodźców wyzwalających zachowania łowieckie (SZCZUKA i GODZIŃSKA 2005).

W wyniku współpracy z prof. W. Czechowskim z Muzeum i Instytutu Zoologii PAN oraz prof. M. Kozłowskim ze Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie opisaliśmy też interesujący przykład wpływu wywieranego na ekspresję specyficznego wzorca zachowań u mrówek przez tzw. allospecyficzny kontekst społeczny (czyli przez środowisko społeczne, w którym obecne są osobniki należące do innego gatunku). Jak zaobserwowaliśmy podczas terenowych obserwacji, mrówki z gatunków *Formica sanguinea* i *F. cinerea* udzielają aktywnej pomocy współtowarzyszkom zaatakowanym przez drapieżnika – larwę mrówkolwa (*Myrmeleon formicarius*). Zachowań takich nie stwierdzono jednak u mrówek z gatunku *Formica fusca* żyjących w jednogatunkowych koloniach. Jak się jednak okazało, robotnice *F. fusca* żyjące jako niewolnice w naturalnych koloniach mieszanych wraz z mrówkami z gatunku *F. sanguinea* spieszą z taką pomocą zaatakowanym współtowarzyszkom z tego gatunku, choć same nie są w stanie skłonić ich do udzielania im pomocy w takiej sytuacji. Dane te dowodzą, że chociaż w procesie ewolucji mrówki z gatunku *F. fusca* najwidoczniej utraciły zdolność do emitowania sygnałów wyzwalających skutecznie zachowania ratunkowe ze strony współtowarzyszek, repertuar behawioralny tych mrówek zawiera nadal wzorce zachowań ratunkowych, ulegające ekspresji w allospecyficznym środowisku społecznym kolonii mieszanej (CZECHOWSKI i współaut. 2002).

## SOCIAL NEUROSCIENCE

## Summary

Social neuroscience is a newly arising scientific discipline devoted to the experimental analysis of bi-directional information flow between social environment of the individual and its nervous system. Research in the domain of social neuroscience is focused both on neurobiological mechanisms underlying social phenomena and processes, and on downward influences of social context on the phenotype of the individual. In the present paper I discuss briefly main methods and techniques used by the scientists working in the field of social neuroscience. They include the use of transgenic animals (in particular, knockout mutants and genetically modified animals obtained by means of transfections with the use of viral factors), non-invasive techniques of the analysis of brain activity (in particular, functional magnetic resonance imaging), lesions of specific brain structures, and a wide spectrum of techniques employed in classical and modern histology and ethopharmacology. I also discuss some recent findings obtained in the research devoted

to the mechanisms involved in social recognition, to the role of the reward system of the brain in the mediation of affiliative behaviour and of social bonding, and of the effect of social context on the expression of behaviour, including effects of social stress on the hormonal state, neuronal morphology and neurogenesis, and effects of social context on behavioural development of social insects. The paper also contains a brief summary of main results of several studies carried out in Poland, including those carried out by my team in the Laboratory of Ethology of the Nencki Institute of Experimental Biology in Warsaw. Our current research is focused on two sets of problems, related to two main directions of information flow between various levels of organization encountered in insect societies: neurobiological mechanisms underlying social ties existing in ant colonies, and downward influences of social context on the expression/suppression of specific behaviour patterns.

## LITERATURA

- ALCOCK J., 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*. 7<sup>th</sup> ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- ANDERSON C. W., MC SHEA D. W., 2001. *Individual versus social complexity, with particular reference to ant colonies*. Biol. Rev. 76, 211-237.
- ANDRETIĆ R., CHANEY S., HIRSH J., 1999. *Requirement of circadian genes for cocaine sensitization in Drosophila*. Science 285, 1066-1068.
- BARTELS A., ZEKI S., 2000. *The neural basis of romantic love*. Neuroreport 11, 3829-3834.
- BARTELS A., ZEKI S., 2004. *The neural correlates of maternal and romantic love*. Neuroimage 21, 1155-1166.
- BARTOLOMUCCI A., DE BIURRUN G., CZECH B., VAN KAMPEN M., FUCHS E., 2002. *Selective enhancement of spatial learning under chronic psychosocial stress*. Eur. J. Neurosci. 15, 1863-1866.
- BAUMAN M. D., LAVENEX P., MASON W. A., CAPITANIO J. P., AMARAL D. G., 2004. *The development of mother-infant interactions after neonatal amygdala lesions in rhesus monkeys*. J. Neurosci. 24, 711-721.
- BLANCHARD R. J., MCKITTRICK C. R., BLANCHARD D. C., 2001. *Animal models of social stress: effects on behavior and brain neurochemical systems*. Physiol. Behav. 73, 261-271.
- BOULAY R., QUAGEBEUR M., GODZIŃSKA E. J., LENOIR A., 1999. *Social isolation in ants: evidence of its impact on survivorship and behavior in Camponotus fellah (Hymenoptera, Formicidae)*. Sociobiology 33, 111-124.
- BOULAY R., SOROKER V., GODZIŃSKA E. J., HEFETZ A., LENOIR A., 2000. *Octopamine reverses the isolation-induced increase in trophallaxis in the carpenter ant Camponotus fellah*. J. Exp. Biol. 203, 513-520.
- BUWALDA B., KOLE M. H. P., VEENEMA A. H., HUININGA M., DE BOER S. F., KORTE S. M., KOOLHAAS J. M., 2005. *Long-term effects of social stress on brain and behavior: a focus on hippocampal functioning*. Neurosci. Biobehav. Rev. 29, 83-97.
- CYBULSKA A., GODZIŃSKA E. J., 1999. *Trofalaksja: stary termin, nowe pytania*. Wszechświat 100, 4-6.
- CYBULSKA A., GODZIŃSKA E. J., WAGNER-ZIEMKA A., 2000. *Behaviour of dyads of ants reunited after social deprivation*. Biol. Bull. (Poznań) 37, 119-127.
- CZECHOWSKI W., GODZIŃSKA E. J., KOZŁOWSKI M. W., 2002. *Rescue behaviour shown by workers of Formica sanguinea Latr., F. fusca L. and F. cinerea Mayr (Hymenoptera: Formicidae) in response to their nestmates caught by an ant lion larva*. Ann. Zool. (Warsaw) 52, 423-431.
- D'AMATO, F. R., PAVONE, F., 1993. *Endogenous opioids: a proximate reward mechanism for kin selection?* Behav. Neural Biol. 60, 79-83.
- DUNIEC K., 2004. *Wirusowe nośniki genów w neurobiologii*. Materiały Konferencji „Nowe metody w neurobiologii”, 15 grudnia 2004, Warszawa, 13-17.
- ELOFSSON U. O. E., MAYER L., DAMSGARD B., WINBERG S., 2000. *Intermale competition in sexually mature arctic charr: effects on brain monoamines, endocrine stress responses, sex hormone levels, and behavior*. Gen. Comp. Endocrinol. 118, 450-460.
- EVANS J. D., WHEELER D., 2001. *Gene expression and the evolution of insect polyphenism*. BioEssays 23, 62-68.
- FAHRBACH S. E., 1997. *Regulation of age polyethism in bees and wasps by juvenile hormone*. Adv. Study Behav. 26, 285-316.
- FERGUSON J. N., YOUNG L. J., HEARN E., INSEL T. R., WINSLOW J., 2000. *Social amnesia in mice lacking the oxytocin gene*. Nat. Genet. 25, 284-288.
- FERRIS C. F., SNOWDON C. T., KING J. A., DUONG T. Q., ZIEGLER T. E., UGURBIL K., LUDWIG R., SCHULTZ-DARKEN N. J., WU Z., OLSON D. P., SULLIVAN JR J. M., TANNENBAUM P. L., VAUGHAN J. T., 2001. *Functional imaging of brain activity in conscious monkeys responding to sexually arousing cues*. Neuroreport 20, 2231-2236.

- FERRIS C. F., SNOWDON C. T., KING J. A., SULLIVAN J. M. JR., ZIEGLER T. E., OLSON D. P., SCHULTZ-DARKEN N. J., TANNENBAUM P. L., LUDWIG R., WU Z., EINSPANIER A., VAUGHAN J. T., DUONG T. Q., 2004. *Activation of neural pathways associated with sexual arousal in non-human primates*. J. Magn. Reson. Imaging 19, 168-175.
- FERRIS C. F., KULKARNI P., SULLIVAN J. M. JR., HARDER J. A., MESSENGER T. L., FEBO M., 2005. *Pup suckling is more rewarding than cocaine: evidence from functional magnetic resonance imaging and three-dimensional computational analysis*. J. Neurosci. 25, 149-156.
- FRANCIS R. C., SOMA K., FERNALD R. D., 1993. *Social regulation of the brain-pituitary-gonadal axis*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 90, 7794-7798.
- GINGRICH B., LIU Y., CASCIO C., WANG Z., INSEL T. R., 2000. *Dopamine D2 receptors in the nucleus accumbens are important for social attachment in female prairie voles*. Behav. Neurosci. 114, 173-183.
- GODZIŃSKA E. J., 1999. *Socjobiologia molekularna: narodziny nowej dyscypliny naukowej*. Psychologia - Etologia - Genetyka 0, 33-65.
- GODZIŃSKA E. J., 2004. *Earth, planet of the ants*. Academia. The Magazine of the Polish Academy of Sciences No 3, 10-13.
- GUT, M., MARCHEWKA, A., 2004. *Funkcjonalny rezonans magnetyczny - nieinwazyjna metoda obrazowania aktywności ludzkiego mózgu*. Materiały Konferencji „Nowe metody w neurobiologii”, 15 grudnia 2004, Warszawa, 35-40.
- HARDY M. P., SOTTAS C. M., GE R., MCKITTRICK C. R., TAMASHIRO K. L., MCEWEN B. S., HAIDER S. G., MARKHAM C. M., BLANCHARD R. J., BLANCHARD D. C., SAKAI R. R., 2002. *Trends of reproductive hormones in male rats during psychosocial stress: role of glucocorticoid metabolism in behavioral dominance*. Biol. Reprod. 67, 1750-1755.
- HUGHES C., 1998. *Integrating molecular techniques with field methods in studies of social behavior: a revolution results*. Ecology 79, 383-399.
- INSEL T. R., 2003. *Is social attachment an addictive disorder?* Physiol. Behav. 79, 351-357.
- INSEL T. R., FERNALD R. D., 2004. *How the brain processes social information: searching for the social brain*. Annu. Rev. Neurosci. 27, 697-722.
- INSEL T. R., YOUNG L. J., 2000. *Neuropeptides and the evolution of social behavior*. Curr. Opin. Neurobiol. 10, 784-789.
- KARTEN Y. J. G., OLARIU A., CAMERON H. A., 2005. *Stress in early life inhibits neurogenesis in adulthood*. TINS 28, 171-172.
- KONOPKA W., 2004. *Zwierzęta transgeniczne w neurobiologii*. Materiały Konferencji „Nowe metody w neurobiologii”, 15 grudnia 2004, Warszawa, 21-26.
- KORCZYŃSKA J., SZCZUKA A., KIERUZEL M., MAJCZYŃSKI H., KHVOROSTOVA N., GODZIŃSKA E. J., 2005. *Effects of the biogenic amines, dopamine, tyramine and octopamine on the behavior of carpenter ant workers [Camponotus herculeanus (Hymenoptera: Formicidae)] during nestmate reunion tests carried out after a period of social isolation*. Sociobiology 45, 409-447.
- KORCZYŃSKA J., GODZIŃSKA E. J., KIERUZEL M., 2004. *Systemy porozumiewania się mrówek*. Wszechświat 105, 87-90.
- KOSFELD M., HEINRICHS M., ZAK P. J., FISCHBACHER U., FEHR E., 2005. *Oxytocin increases trust in humans*. Nature 435, 673-676.
- KOSTOWSKI W., 1994. *Zachowanie agresywne mrówek a substancje neuroprzekaznikowe*. Wszechświat 95, 115-119.
- LENOIR A., 1979. *Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi Lasius niger*. Bull. Biol. Fr. Belg. 113, 79-314.
- LIM M. M., WANG Z., OLAZÁBAL D. E., REN X., TERWILLIGER E. F., YOUNG L. J., 2004. *Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene*. Nature 429, 754-757.
- MAETERLINCK, M., 1930. *The life of the ant*. Cassel & Co, London, Toronto, Sydney.
- MAGGIONCALDA A. N., CZEKALA N. M., SAPOLSKY R. M., 2002. *Male orangutan subadulthood: a new twist on the relationship between chronic stress and developmental arrest*. Am. J. Phys. Anthropol. 118, 25-32.
- MCEWEN B. S., 2000. *The neurobiology of stress: from serendipity to clinical relevance*. Brain Res. 886, 172-189.
- MCCLEUNG C., HIRSH J., 1999. *The trace amine tyramine is essential for sensitization to cocaine in Drosophila*. Curr. Biol. 9, 853-860.
- MENZEL R., 1999. *Memory dynamics in the honeybee*. J. Comp. Physiol. A 185, 323-340.
- MICHENER C. D., 1961. *Social polymorphism in the Hymenoptera*. Symp. R. Ent. Soc. Lond. 1, 43-56.
- MIRESCU C., PETERS J. D., GOULD E., 2004. *Early life experience alters response of adult neurogenesis to stress*. Nature Neurosci. 7, 841-846.
- MOLES A., KIEFFER B. L., D'AMATO F. R. D., 2004. *Deficit in attachment behavior in mice lacking the  $\mu$ -opioid receptor gene*. Science 304, 1983-1986.
- MÜLLER, U., 2002. *Learning in honeybees: from molecules to behaviour*. Zoology 105, 313-320.
- PAGE R. E. JR., ERBER J., 2002. *Levels of behavioral organization and the evolution of division of labor*. Naturwissenschaften 89: 91-106.
- PANKSEPP J., NELSON E., BEKKEDAL M., 1997. *Brain systems for the mediation of social separation-distress and social reward - Evolutionary antecedents and neuropeptide intermediaries*. Ann. N. Y. Acad. Sci. 807, 78-100.
- PANKSEPP J. B., HUBER R., 2004. *Ethological analysis of crayfish behavior: a new invertebrate system for measuring the rewarding properties of psychostimulants*. Behav. Brain Res. 153, 171-180.
- PARKER T. H., KNAPP P., ROSENFELD J. A., 2002. *Social mediation of sexually selected ornamentation and steroid hormone levels in male junglefowl*. Anim. Behav. 64, 291-298.
- PILOT M., RUTKOWSKI R., MALEWSKA A., MALEWSKI T., 2005. *Zastosowanie metod molekularnych w badaniach ekologicznych*. Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa.
- POPIK P., 1996. *O wpływie hormonów tylnego płata przysadki na pamięć społeczną szczurów*. Kosmos 45, 291-301.
- RILLING J. K., GUTMAN D. A., ZEH T. R., PAGNONI G., BERNIS G. S., KILTS C. D., 2002. *A neural basis for social cooperation*. Neuron 35, 395-405.
- ROBINSON G. E., 1992. *Regulation of division of labor in insect societies*. Annu. Rev. Entomol. 37, 637-665.
- ROBINSON G. E., 1999. *Integrative animal behaviour and sociogenomics*. TREE 14, 202-205.
- ROBINSON G. E., 2002. *Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies*. Am. Nat. (Suppl.) 160, 160-171.
- ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., WINSTON M. L., 1997. *Insect societies and the molecular biology of social behavior*. BioEssays 19, 1099-1108.
- ROBINSON G. E., GROZINGER C. M., WHITFIELD C. W., 2005. *Sociogenomics: social life in molecular terms*. Nature Rev. 6, 257-270.
- SAPOLSKY R. M., 2005. *The influence of social hierarchy on primate health*. Science 308, 648-652.

- SCHULZ D. J., ROBINSON G. E., 2001. *Octopamine influences division of labor in honey bee colonies*. J. Comp. Physiol. A 187, 53–61.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 1997. *The effect of past and present group size on responses to prey in the ant Formica polyctena Först.* A. Neurobiol. Exp. 57, 135–150.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2004a. *The role of group size in the control of expression of predatory behavior in workers of the red wood ant Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae)*. Sociobiology 43, 295–325.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2004b. *The effect of gradual increase of group size on the expression of predatory behavior in workers of the red wood ant Formica polyctena (Hymenoptera: Formicidae)*. Sociobiology 43, 327–349.
- SZCZUKA A., GODZIŃSKA E. J., 2005. *Effect of oral administration of octopamine on the expression of predatory behaviour in workers of the ant Formica polyctena*. VII International Congress of the Polish Neuroscience Society, Kraków, 7–10 September 2005. Acta Neurobiol. Exp. 65, 318.
- THOR D. H., HOLLOWAY W. R., 1982. *Social memory of the male laboratory rat*. J. Comp. Physiol. Psychol. 96, 1000–1006.
- WHITE S. A., NGUYEN T., FERNALD R. D., 2002. *Social regulation of gonadotropin-releasing hormone*. J. Exp. Biol. 205, 2567–2581.
- WOLF F. W., HEBERLEIN U., 2003. *Invertebrate models of drug abuse*. J. Neurobiol. 54, 161–178.
- ZAGRODZKA J., BRUDNIAS-STĘPOWSKA Z., FONBERG E., 1983. *Impairment of social behavior in amygdalar cats*. Acta Neurobiol. Exp. 43, 63–77.
- ZIEGLER T. E., SCHEFFER G., SNOWDON C. T., 1995. *The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, Saguinus oedipus*. Horm. Behav. 29, 407–424.