

JOANNA H. ŚLIWOWSKA¹, MARCIN T. GÓRECKI², PIOTR TRYJANOWSKI²

¹ *Zakład Histologii i Embriologii Zwierząt*

² *Zakład Zoologii*

Instytut Zoologii

Uniwersytet Przyrodniczy w Poznaniu

Wojska Polskiego 71c, 60-625 Poznań

E-mail: joanna.sliwowska@gmail.com

WPROWADZENIE DO NEUROEKOLOGII – CZYLI CZY ZNAJOMOŚĆ UKŁADU NERWOWEGO ZWIERZĄT POZWALA ZROZUMIEĆ ICH RELACJE ZE ŚRODOWISKIEM?

WPROWADZENIE

Neuroekologia jest nauką na pograniczu fizjologii i anatomii układu nerwowego oraz ekologii. Wyrasta ona z potrzeby wyjścia poza badania układu nerwowego u szczurów, myszy czy ludzi, prowadzonych przez neurobiologów w warunkach laboratoryjnych. W ostatnich latach badacze docenili zdobycze etologów obserwujących zachowania zwierząt w warunkach naturalnych i odkryli potrzebę zrozumienia mechanizmów neurobiologicznych leżących u podstaw kształtowania się tych zachowań.

Pojęcie neuroekologii wprowadził SHERRY (2006), nazywając tak dział biologii zajmujący się badaniami mózgu i zdolności poznawczych organizmów, korzystający z metod porównawczych właściwych biologii ewolucyjnej. Neuroekologia zatem zmierza do zrozumienia zdolności poznawczych i mechanizmów za nie odpowiadających, odwołując się do doboru naturalnego, zwłaszcza wpływu warunków środowiskowych.

Podstawowym celem opracowania jest zaprezentowanie polskiemu Czytelnikowi tej nowej, rozwijającej się dyscypliny z pogranicza neurobiologii i ekologii. Do tego celu posłużą przykłady badań, które skupiają w sobie elementy obu dyscyplin naukowych.

Chociaż neuroekologia jest nauką stosunkowo nową, to sugestie o związkach wykorzystania zasobów środowiska ze zdolnościami poznawczymi pojawiały się już wcześniej w pracach ekologów behawioralnych (KREBS i DAVIES 1978), a niektórzy jej początków upatrują wręcz w myśli samego DARWINA (1872). Badania dotyczące zagadnień znajdujących się w kręgu zainteresowań neuroekologów klasyfikowane były wcześniej jako neuroetologiczne i wyszukiwanie tego terminu w bazach PubMed z 12 września 2011 r. owocuje 197 publikacjami. Natomiast pojęcie „neuroekologia” (ang. neuroecology) w tej samej bazie odnosi się do 56 publikacji. Zupełnie brakuje jednak informacji o tej dziedzinie w języku polskim i co zaskakujące, nie ma nawet odpowiednika neuroekologii w polskiej i anglojęzycznej wersji Wikipedii.

Klasyczne podręczniki ekologii (jeszcze) nie poświęcają miejsca neuroekologii, choć powstało już kilka ważnych podsumowań poświęconych tej nowej i prężnie rozwijającej się dziedzinie (SHERRY 2006 i prace tam cytowane). Poniżej prezentujemy omówienie badań stanowiących „klasykę” neuroekologii i odpowiedzialnych za dynamiczny rozwój tej dyscypliny w ostatnich latach.

UCZENIE SIĘ I ROZPOZNAWANIE ZAPACHÓW

Percepcja i komunikacja węchowa są niezwykle ważne dla zwierząt oraz ich ekologii i w tej dziedzinie powstało wiele badań, które dzisiaj można by zaklasyfikować jako neuroekologiczne. W niniejszej części tego artykułu omówimy przykłady uczenia z wykorzystaniem bodźców zapachowych. Tego rodzaju uczenie się ma miejsce m.in. w rozpoznawaniu obecności drapieżnika przez norniki, w trakcie wyboru partnera u myszy, kiedy samica rozpoznaje za pomocą zmysłu węchu samca, czy u owiec, które rozpoznają „po zapachu” swoje nowo narodzone potomstwo, bądź też w czasie uczenia się w okresie neonatalnym u szczurów i królików. Zagadnienia te szczegółowo opisano w niedawno opublikowanej pracy przeglądowej (KABA 2010). Również w Polsce ukazała się praca przeglądowa dotycząca wykorzystania bodźców zapachowych w reakcjach strachu przed drapieżnikiem (JĘDRZEJSKA i JĘDRZEJSKI 1989).

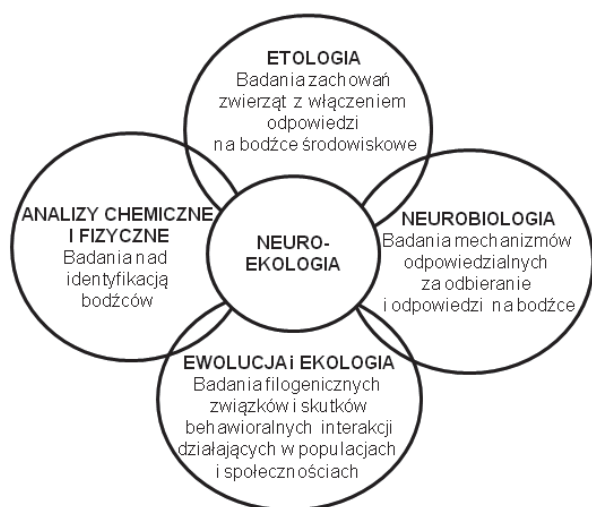
Zanim przejdziemy do omawiania poszczególnych przykładów zachowań, musimy krótko wprowadzić pojęcia niezbędne do zrozumienia anatomii i fizjologii węchu. Jama nosowa u większości ssaków zawiera neurony chemosensoryczne zlokalizowane w nabłonku węchowym i organie lemieszowo-nosowym (ang. vomeronasal organ). W obrębie detekcji sygnałów węchowych wyróżnia się pod względem anatomicznym i funkcjonalnym dwa uzupełniające się systemy: główny system węchowy (ang. main olfactory system) i system lemieszowo-nosowy (lub dodatkowy) (ang. vomeronasal system). Badania wykazały, że u ssaków występuje ok. 1000 receptorów węchowych, a detekcja sygnałów zapachowych może prowadzić do zmian w układzie neuroendokrynowym i w poziomie wydzielanych hormonów.

W konsekwencji wiele gatunków zwierząt wyposażonych w neurony sensoryczne zapamiętuje zapachy i unika miejsc niebezpiecznych, tj. pachnących drapieżnikiem (KATS i DILL 1998). Należy jednak podkreślić, iż mechanizm bardzo podobny do nauki zapachów, ale oparty niekoniecznie na skojarzeniach zapachowych, wykazuje wiele zwierząt aktywnie unikających miejsc penetrowanych przez drapieżniki. Strach przed drapieżnikiem i unikanie miejsc jego zwiększonej aktywności wykazują bowiem zwierzęta charakteryzujące się ograniczoną detekcją zapachów, np. większość ptaków. Wyniki

badania mogą świadczyć o tym, że unikają one zakładania terytoriów w miejscach zwiększonej aktywności żerowiskowej drapieżnika (HROMADA i współaut. 2002), a nawet tylko nor, czyli miejsca gdzie drapieżnik jest tylko rzadko widoczny dla potencjalnych ofiar (TRYJANOWSKI i współaut. 2002). Badania eksperymentalne wskazują jednak, że trudno czasami rozróżnić pomiędzy unikaniem drapieżnika a ewentualnych nieczystości, np. kału drapieżnika, i związaną z nim obecnością patogenów i pasożytów (EKNER i TRYJANOWSKI 2008).

Ponadto, badania ekologiczne nad uczeniem się zapachów zostały ostatnio poszerzone o aspekty neurofarmakologiczne i behawioralne wskazujące na występowanie u szczurów beta-adrenergicznych receptorów węchowych w części mózgu zwanej podwzgórzem (w brzusznej części jądra przedśledzkowego; ang. dorsal premamillary nucleus) związanych z rozpoznawaniem zapachów drapieżnika (DO MONTE i współaut. 2008, PAVESI i współaut. 2011). Oprócz wspomnianej tutaj funkcji związanej z zachowaniami agresywnymi i obronnymi, podwzgórze pełni również wiele innych ważnych funkcji i jest kluczową strukturą mózgu, niezwykle istotną dla podstawowych funkcji fizjologicznych (zachowań reprodukcyjnych, wzrostu i metabolizmu, regulacji łaknienia i przyjmowania pokarmu, kontroli temperatury ciała, czy regulacji cyklu snu i czuwania). Ponadto, podwzgórze pełni ważną funkcję w kontroli reakcji stresowych, o których powiemy w dalszej części tego artykułu.

Wracając do omawianych powyżej badań dotyczących zachowań w stosunku do drapieżnika mogą one służyć jako przykład badań neuroekologicznych. Ta rozwijająca się nauka czerpie wiedzę z wielu wcześniej powstałych dziedzin, co ilustruje Rycina 1. Niewątpliwie etologia, czyli badania zachowań zwierząt i odpowiedzi na bodźce środowiskowe (w tym przypadku obecność drapieżnika i związanych z jego występowaniem bodźców zapachowych) stanowiły inspirację do badań. Jednakże, aby poznać mechanizmy leżące u podstaw tego typu zachowań dokonano analizy chemicznej, czyli identyfikacji bodźców, jak i przeprowadzono eksperymenty neurobiologiczne. Powyższy przykład obrazuje również fakt, że aby badania zakwalifikowane zostały jako neuroekologiczne muszą spełniać kryterium „z pogranicza”, czyli sku-



Ryc. 1. Neuroekologia jako dziedzina nauki.

Neuroekologia leży na pograniczu nauk neurobiologicznych i ekologicznych. Nauka ta bada zachowania zwierząt w ich naturalnym środowisku. Neuroekologia poszukuje również mechanizmów neurobiologicznych odpowiedzialnych za odbieranie i reakcję na bodźce środowiskowe. Nauka ta korzysta z wiedzy z zakresu ewolucji i wykorzystuje analizy chemiczne i fizyczne do identyfikacji bodźców.

piąć w sobie zarówno aspekt ekologiczny, jak i neurobiologiczny. Oczywiście postulat rozwijania neuroekologii jest bardziej wymagający niż wcześniejsze kierunki badań

(patrz Ryc. 1), gdyż nie jest możliwy do realizowania przez jednego naukowca. Musi natomiast być to program grupy różnych specjalistów badających to samo zagadnienie z odmiennych perspektyw badawczych.

NEUROBIOLOGIA ROZPOZNAWANIA WARTOŚCI PARTNERA. JAK SIĘ TEGO UCZĄ MYSZY?

Zachowanie samic związane z rozpoznawaniem partnera i procesami kopulacyjnymi u myszy są jednymi z najlepiej poznanych procesów biologicznych, gdzie wykorzystywane jest uczenie się bodźców zapachowych (KABA 2010). U samicy, która odbyła kopulację powstają ślady pamięciowe związane z obecnością zapachowych sygnałów chemicznych zawartych w moczu samca. Jeśli samicę, u której w wyniku kopulacji doszło do zapłodnienia przez samca, poddamy działaniu sygnałów węchowych pochodzących z moczu samca należącego do innego szczepu w ciągu trzech dni od kopulacji, to u samicy tej rozwój ciąży zostanie przerwany. Zjawisko to zostało opisane po raz pierwszy u myszy w 1959 r. przez brytyjskiego zoologa BRUCE i od jej nazwiska zostało nazwane efektem Bruce (ang. Bruce effect). Obecnie na podstawie badań laboratoryjnych wiadomo, że efekt ten występuje u wielu gryzoni. Znaczenie adaptacyjne efektu Bruce jest od dawna dyskutowane w literaturze (np. SCHWANMEYER 1979, LABOV 1981). Korzyść samca jest raczej oczywista: dzięki przerwaniu ciąży samica jest szybciej gotowa do kolejnej kopulacji, zatem samiec, który wywołał efekt Bruce, będzie mógł mieć z nią potomstwo. Natomiast znaczenie dostosowawcze tego zjawiska dla samicy jest mniej jasne. Samica może jednak

również odnosić korzyść z efektu Bruce. Po pierwsze, obcy samiec mógłby w przyszłości zabić jej potomstwo pochodzące z kojarzenia z konkurentem, zatem przerwanie ciąży oszczędza samicy prawdopodobnie zmarnowanej inwestycji. Po drugie, samica może osiągnąć wyższy sukces reprodukcyjny rodząc potomstwo samca w jakimś sensie lepszego (np. o wyższej pozycji społecznej albo słabiej z nią spokrewnionego). Ciężarne samice kontrolują w pewnej mierze efekt Bruce (czemu sprzyja podatność na jego działanie tylko przez krótki czas w ciągu doby, który zwykle spędzany jest przez samice w gnieździe) szukając albo unikając kontaktu z zapachem nieznanych samców, a szukając częściej kontaktu z samcami dominującymi i pochodzącymi z innego szczepu (BECKER i HURST 2009).

Prowadzono liczne badania eksperymentalne mające na celu wyjaśnienie podstaw biologicznych tego zjawiska. Stwierdzono, że w efekcie Bruce biorą udział neurony sensoryczne lemieszowo-nosowe i neurony w obrębie dodatkowej opuszki węchowej oraz ich projekcje nerwowe. W czasie kopulacji zachodzi do wydzielania noradrenaliny, która poprzez receptory alfa2-adrenegiczne oddziałuje na kanały wapniowe, co prowadzi do wydzielania glutaminianu oddziałującego

z receptorami mGluR2. Aktywacja tych receptorów z kolei prowadzi do wydzielania neurotransmitera GABA, który hamuje zapoczątkowany w rezultacie działania pierwotnych bodźców węchowych proces (KABA 2010). Poznane są również szlaki nerwowe biorące udział w efekcie Bruce. Sygnał zapachowy wyczuwany przez samice, która wcześniej kopulowała z innym samcem i u której nastąpiło zapłodnienie, jest rozpoznawany i aktywuje neurony narządu lemieszowo-nosowego, a te z kolei aktywują neurony pobudzające szlaków nerwowych biegnący przez dodatkową opuszkę węchową i część mózgu, zwaną jądrem migdałowatym, do neuronów dopaminergicznych znajdujących

się w jądrze łukowatym podwzgórza (ang. arcuate nucleus, ARC), powodując wydzielanie dopaminy. Dopamina hamuje wydzielanie prolaktyny z przysadki mózgowej, co w następstwie prowadzi do spadku wydzielania progesteronu. Progesteron jest hormonem niezbędnym w procesach implantacji zarodka i rozwoju ciąży, a jego spadek powoduje zaburzenia i przerwanie ciąży (KABA 2010).

Wykazano, że zarówno główny system węchowy i system lemieszowo-nosowy (dodatkowy) połączone są siecią neuronów z jądrem migdałowatym i podwzgórzem i biorą udział w neuroendokrynowej i behawioralnej odpowiedzi występującej w efekcie Bruce (HALEM i współaut. 2001).

ROZPOZNAWANIE POTOMSTWA PRZEZ MATKĘ U OWIEC

Doświadczenie odgrywa ogromną rolę w procesach uczenia się powodując zmiany zarówno na poziomie mózgu, jak i zachowania. Jeśli takie doświadczenia są szczególnie silne i przypadają na ściśle określony okres życia, to ten czas nazywamy okresem krytycznym (ang. sensitive period). Procesy uczenia zachodzące w okresie krytycznym wywołują długotrwałe zmiany w rozwoju zachowań społecznych i emocjonalnych.

Owce są zwierzętami stadnymi, rozmnażającymi się sezonowo, stąd setki młodych przychodzi na świat w tym samym czasie i miejscu. Samica, krótko po wydaniu potomstwa, jest w stanie za pośrednictwem bodźców zapachowych rozpoznać je, a tworzenie się więzi między matką i potomstwem odbywa się już trzy godziny po porodzie. Jednocześnie matka wykazuje zachowania agresywne w stosunku do nie swoich potomków i karmi jedynie własne potomstwo. Przeprowadzono liczne eksperymenty w celu wyjaśnienia tych zachowań. Stwierdzono, że stymulacja pochwy i szyjki macicy w czasie porodu powoduje wydzielanie neurotransmi-

terów: noradrenaliny i acetylocholino, oraz hormonu oksytocyny w opuszkach węchowych (KENDRICK i współaut. 1992). Jednocześnie stwierdzono, że bodźce zapachowe pochodzące od jagniąt mają niewielki wpływ na wydzielanie neurotransmiterów czy aktywność elektryczną w opuszkach węchowych przed narodzinami. Natomiast wykazano, że po porodzie występuje wzrost liczby komórek w opuszkach węchowych, odpowiadających na bodźce zapachowe wydzielane przez jagnięta. Stwierdzono również, że wzrostowi liczby tych komórek towarzyszy zwiększenie poziomu neurotransmiterów cholinergicznych i noradrenergicznych (KENDRICK i współaut. 1992).

Wykazano również, że w mózgu owcy istnieje wiele obszarów, do których dociera informacja z systemu węchowego. Szlaki nerwowe biorące udział w przekazywaniu informacji zapachowej do mózgu są bardziej rozproszone, niż to miało miejsce w przypadku efektu Bruce, i obejmują m.in. jądro migdałowate i hipokamp (KENDRICK i współaut. 1997).

UCZENIE SIĘ ZAPACHÓW U MŁODYCH SZCZURÓW I KRÓLIKÓW

Młode szczurów i królików wymagają opieki i są we wczesnym etapie rozwoju zależne od docierających do nich bodźców zapachowych i dotykowych. Młode szybko uczą się rozpoznawać po zapachu swoją matkę, aby przyczepić się do jej sutków i zostać przez nią nakarmione (WILSON i współaut. 2004). Wykonano serię eksperymentów, na

podstawie których stwierdzono, że po urodzeniu występuje okres krytyczny do uczenia się rozpoznawania bodźców zapachowych i kształtowania się związanych z nimi zachowań. W doświadczeniach ze stymulacją okolicy przystnej młodych i użyciem bodźców zapachowych uzyskano podobne efekty jak te, występujące w sytuacji naturalnej, jeśli

chodzi o zachowania pomiędzy matką i jej nowo narodzonym potomstwem. Stwierdzono, że kształtowaniu się powyższych zachowań towarzyszy wydzielanie noradrenaliny i serotoniny w głównej opuszce węchowej oraz wzrost cAMP (WILSON i SULLIVAN 1992, CUI i współaut. 2007). Ten krytyczny okres kształtowania się powyższych zachowań kończy się 10 dni po urodzeniu, kiedy młode stają się już bardziej samodzielne (WILSON i współaut. 2004).

Zachowania te oparte są na uczeniu się z wykorzystaniem bodźców zapachowych i są niezbędne do przeżycia i maksymaliza-

cji sukcesu reprodukcyjnego. Przedstawione przykłady doskonale obrazują występowanie okresu krytycznego, w obrębie którego tego rodzaju zachowania mogą powstawać. Uczenie się jest w tych przypadkach związane ze zmianami zachodzącymi w głównym systemie węchowym i systemie lemieszowo-nosowym (dodatkowym) oraz w licznych szlakach nerwowych prowadzących do rozmaitych struktur mózgu. Powyższe przykłady również doskonale obrazują, że mózg jest organem niezwykle plastycznym, ciągle zmieniającym się i odpowiadającym na reakcje środowiska.

PODWZGÓRZE, STRES I NEUROEKOLOGIA

Struktura mózgu, zwana podwzgórzem, jest swoistym sterem, gdzie przecina się regulacja hormonalna całego organizmu, kontrolująca wiele podstawowych procesów życiowych, takich jak głód, sytość, agresja, reakcje seksualne, związki pomiędzy partnarami, opieka rodzicielska, czy stres. W niniejszej części przedstawimy kilka przykładów badań koncentrujących się na zagadnieniach stresu, które naszym zadaniem są doskonałym przykładem tematów do badań neuroekologicznych. W wyborze badań kierowaliśmy się również względami możliwości ich przeprowadzenia w warunkach naszego kraju. Reakcja na stres regulowana jest przez autonomiczny (wegetatywny) układ nerwowy i oś podwzgórze-przysadka mózgowa-nadnercza (PPN) (ang. hypothalamus-pituitary-adrenal, HPA) (ULRICH-LAI i współaut. 2009). W sytuacjach kryzysowych pierwsza fala obrony przejawia się w działaniu autonomicznego układu nerwowego i manifestowana jest wydzielaniem się hormonów adrenaliny i noradrenaliny. Natomiast działanie osi PPN polega na wydzielaniu kaskady hormonów w odpowiedzi na reakcję stresową. W sytuacji stresowej bodziec odbierany jest przez mózg i z podwzgórza wydzielany jest hormon uwalniający kortykotropinę – kortykoliberyna (CRH) i hormony pokrewne, co z kolei prowadzi do wydzielania hormonu adrenokortykotropowego (ACTH) przez przedni płat przysadki mózgowej oraz stymuluje uwalnianie glikokortykoidów (kortykosteronu u szczurów i kortyzolu u ludzi) przez gruczoł nadnerczowy.

Niezwykle interesujące badania prowadzono na europejskim gatunku gryzonia, nornicy rudej (*Myodes glareolus*), która na-

leży do organizmów modelowych zarówno do badań środowiskowych, jak i laboratoryjnych. W jednym z badań przeprowadzono eksperyment, w którym samice, będące na tym samym etapie ciąży, poddano częstym spotkaniom (rodzaj stresu o charakterze socjalnym) i badano jaki ma on wpływ na potomstwo. W testach behawioralnych (10 minutowy test preferencji; ang. two-choice preference test) wykazano, że samce kierując się bodźcami zapachowymi wybierały samice, które nie zostały poddane stresowi w okresie prenatalnym, a nie te, które zostały poddane stresowi (MARCHLEWSKA-KOJ i współaut. 2003). Ponadto stres prenatalny również opóźnił dojrzewanie płciowe potomstwa, mierzone na podstawie wagi macicy i jąder oraz liczby pęcherzyków jajnikowych (KRUCZEK i MARCHLEWSKA-KOJ 1986, MARCHLEWSKA-KOJ i współaut. 2003). Stąd też wykazano, że zarówno opóźnienie dojrzewania płciowego, jak i obniżenie atrakcyjności seksualnej stanowią czynniki limitujące zdolności reprodukcyjne u tego gatunku. Badania te mają ważny aspekt ekologiczny, jako że nornice rude są zwierzętami z 3-4 letnimi cyklami populacyjnymi, podczas których następuje gwałtowny wzrost osobników w populacji, a następnie ich spadek (HENTTONEN 2000, NORRDHAL i Korpimäki 2002). W okresach wzrostu liczby osobników w populacji możliwe jest nagromadzenie czynników związanych ze stresem natury społecznej, który indukowany był w warunkach laboratoryjnych. Ponadto wykazano, że odpowiedzi w reakcji na stres prenatalny różnią się w zależności od płci. Stwierdzono na przykład, że stres prenatalny powoduje spadek aktywności u samic i przyczynia się do wzrostu agre-

sji u samców (MARCHLEWSKA-KOJ i współaut. 2003). Płciowo-zależna reakcja na stres jest powszechnie występującym zjawiskiem, ale jej znaczenie ekologiczne i ewolucyjne wymaga dalszych badań (ŚLIWOWSKA 2010). Poruszane zagadnienia są również interesujące w aspekcie teorii programowania prenatalnego (ang. fetal or early programming), która mówi, że czynniki środowiskowe, działające we wczesnych okresach rozwoju organizmu, mogą zmienić funkcjonowanie układu neuroendokrynowego i przyczynić się do występowania wielu chorób w późniejszym okresie życia. Wyniki ostatnich badań wykazują, że tzw. prze-programowanie (ang. re-programing) układów neuroendokrynowych organizmów może odbywać się poprzez mechanizmy epigenetyczne, czyli post-translacyjne modyfikacje DNA zachodzące bez zmian w sekwencji DNA i manifestujące się zmianami w ekspresji genów. Omawiane zagadnienia stanowią jeden z najbardziej intensywnie rozwijających się tematów badań z pogranicza neurobiologii. Pokazano na przykład, że w zależności od „sposobu opieki rodzicielskiej” zachodzą w mózgu potomstwa zjawiska o podłożu epigenetycznym, które prowadzą do kaskady długotrwałych zmian na poziomie molekularnym i komórkowym, które kształtują odpowiedź na stres u potomstwa. Przykładem takich zmian epigenetycznych są modyfikacje receptora dla glukokortykoidów (GR), zachodzące pod wpływem czynników środowiskowych działających we wczesnym okresie postnatalnym. Badania przeprowadzone w laboratorium kanadyjskiego naukowca Meaney’a wykazały, że potomstwo matek szczurów, które charakteryzują się

wysokim poziomem opieki macierzyńskiej ma większą ekspresję GR w strukturze mózgu, zwanej hipokampem i zmniejszoną odpowiedź na stres, przejawiającą się niższym poziomem kortykosteronu, w porównaniu z potomstwem matek wykazujących mniejsze zainteresowanie w stosunku do swoich młodych (WEAVER i współaut. 2004). Stwierdzono ponadto, że u podstaw tych różnic leżą mechanizmy epigenetyczne, takie jak różnice w metylacji eksonu 17 w promotorze dla GR (WEAVER i współaut. 2004). Niezwykle ciekawe dla badań neuroekologicznych wydaje się być badanie podobnych zjawisk w warunkach naturalnych.

Oprócz niewątpliwej roli podwzgórza w reakcji na stres wykazano również ogromny wpływ hipokampa, kory przedczołowej i ciała migdałowatego w reakcjach stresowych (ROOZENDAAL i współaut. 2009, ARNSTEN 2009, ULRICH-LAI i HERMAN 2009). Stwierdzono także, że chroniczny stres hamuje działanie osi podwzgórze-przysadka mózgowa-gonady, PPG (ang. hypothalamus-pituitary-gonadal axis, HPG), np. hamuje wydzielanie hormonu lutenizującego (LH) i owulację.

Innymi, niezwykle interesującymi badaniami, które mogą wchodzić w zakres zagadnień neuroekologicznych są eksperymenty dotyczące sytuacji stresowych działających w późniejszych okresach życia, jak np. stres wynikający z dużego zagęszczenia populacji oraz kształtowanie się hierarchii w stadach i towarzyszących im zmian neurohormonalnych (MARCHLEWSKA-KOJ 1997, TAMASHIRO i współaut. 2005). Zagadnienia te związane są z zachowaniami agresywnymi, w których bierze udział m.in. podwzgórze.

HIPOKAMP – STRUKTURA MÓZGU O NIEZWYKLE WAŻNYCH FUNKCJACH

Hipokamp (łac. *hippocampus*) należy do układu limbicznego i znajduje się w płacie skroniowym kresomózgowia. Potocznie używa się nazwy hipokamp, chociaż neuroanatomowie stosują nazwy: twór hipokampa (ang. hippocampal formation) lub formacja hipokampa, które są pojęciami szerszymi. Hipokamp składa się z: hipokampa właściwego, który z kolei dzieli się na trzy pola (lub cztery pola, zależnie od autora opracowania naukowego): CA1, CA2 i CA3 (ewentualnie CA4; łac. cornu Ammonis). Hipokamp właściwy wraz z regionami zwanymi zakrętem lub zawojem zębatym (ang. dentate gyrus, DG), podkładką hipokampa i korę

śródwęchową tworzy tzw. twór hipokampa (AMARAL 2007). Region zwany zakrętem (lub zawojem) zębatym jest szczególnie ważny, gdyż tam w okresie dorosłym zachodzi proces neurogenezy.

Nazwa hipokamp wywodzi się od greckiej nazwy gatunku ryby z rodzaju *Hippocampus* (gr. *hippos*, koń; *kampus*, strach morski), zwanego potocznie konikiem morskim, gdyż ta struktura mózgu przypomina swoim wyglądem tę rybę. Do poznania anatomii hipokampa przyczyniły się w znacznym stopniu badania włoskiego naukowca Camillo Golgi, który opracował nową metodę wizualizacji komórek nerwowych, zwaną

od jego nazwiska metodą Golgiego (GOLGI i współaut. 2001).

Hipokamp to niezwykle istotna część mózgu biorąca udział w procesach uczenia się, a zwłaszcza w powstawaniu procesów pamięciowych dotyczących odpowiedzi na pytania: co? gdzie? i kiedy? (tzw. pamięć jawna, zw. też deklaratywną). Badania *post mortem* mózgów pochodzących od alkoholików cierpiących na chorobę Wernickiego-Korsakowa, u których występowały zaburzenia pamięci, wykazały, wśród innych struktur mózgu, również znaczne uszkodzenia hipokampa (KOPELMAN i współaut. 2009). Badania przeprowadzone z udziałem jednego z najsłynniejszych w dziejach medycyny pacjenta, Henry'ego Molaisona (znany pod pseudonimem H.M.), cierpiącego na padaczkę, u którego dokonano resekcji dużej części hipokampa wraz ze znaczną ilością otaczających go tkanek, również wskazują na ogromne znaczenie tej struktury mózgu. Operacja, co prawda uwolniła go w dużym stopniu od aktów choroby, ale pozbawiła możliwości przekształcania nowych wspomnień z pamięci krótkotrwałej, na trwałe wspomnienia przechowywane w pamięci długotrwałej. Można więc powiedzieć, że pacjent ten został mentalnie zatrzymany w czasie (SCOVILLE i MILNER 2000). Od 2009 r. w Uniwersytecie San Diego w Kalifornii, naukowcy pod kierunkiem neuroanatomia Annese rozpoczęli projekt mający na celu poznanie szczegółowej anatomii mózgu tego pacjenta (MILLER 2009).

Na podstawie wielu badań stwierdzono, że hipokamp bierze udział w procesie zapamiętywania, a zwłaszcza w powstawaniu pamięci jawnej (deklaratywnej). Stwierdzono między innymi, że ta struktura mózgu potrzeba jest do powstawania jednej z form pamięci jawnej, pamięci przestrzennej, czyli zapamiętywania poszczególnych miejsc na podstawie charakterystycznych dla niego elementów (CLAYTON i KREBS 1995; CLAYTON i współaut. 2001, 2003).

W zakręcie zębatym hipokampa u dorosłych organizmów zachodzi również proces neurogenezy, czyli powstawania nowych komórek nerwowych. Przez ponad 100 lat w neurobiologii panował dogmat, że utrata neuronów w mózgu ludzkim jest nieodwracalna. Na początku lat 60. XX w. Altman przeprowadził serię eksperymentów przy użyciu metod autoradiograficznych, w których wykazał, m.in. że u szczurów powstają nowe neurony w okresie pourodzeniowym w części hipokampa zwanej zakrętem zębatym. Jednakże

jego badania były zbyt rewolucyjne na owe czasy i zostały zapomniane. Piętnaście lat później inny naukowiec, Kaplan, stosując autoradiografię i mikroskopię elektronową potwierdził wcześniejsze obserwacje Altmana (KAPLAN i HINDS 1977). Jego badania również nie zostały zauważone przez grono naukowe. Dopiero w latach 90. XX w., wraz z rozwojem nowej techniki z użyciem związku o nazwie BrdU (5-bromo-3'-deoksyurydyna) amerykański naukowiec Gäge i współpracownicy dostarczyli nowych dowodów na występowanie neurogenezy w hipokampie u dorosłych osobników (GROSS 2000). Na podstawie tych i wielu innych późniejszych eksperymentów wiadomo dzisiaj, że u gryzoni nowe neurony generowane są w czasie całego życia z populacji ciągle dzielących się komórek prekursorowych w części hipokampa zwanej zakrętem zębatym. Stąd nowe neurony wędrują do warstwy ziarnistej hipokampa, gdzie wytwarzają aksony i wykazują ekspresję białek, będących markerami dla dojrzałych neuronów (ERIKSSON i współaut. 1998, CHRISTIE i CAMERON 2006). W 1998 r. ERIKSSON i współpracownicy opublikowali pierwsze wyniki badań *post mortem* wskazujące, że neurogeneza zachodzi również w hipokampie dorosłego człowieka. Naukowcy ciągle poszukują odpowiedzi na pytania jaka jest funkcja nowych neuronów powstających w zawoju zębatym. Stwierdzono występowanie związków pomiędzy procesami usprawniającymi zapamiętywanie i uczenie się, takim jak bieganie czy stymulujące środowisko, które jednocześnie przyspieszają proces neurogenezy (VAN PRAG 2009, GOULD i współaut. 1999). Wykazano także, że w warunkach kiedy zdolności uczenia się znacznie się osłabiają, np. w czasie stresu czy w okresie starzenia się, obniżony jest również proces neurogenezy (WARNER-SCHMIDT i DUMAN 2006, JESSBERGER i GAGE 2008). Najnowsze prace profesora Gägego postulują kilka teorii na temat roli neurogenezy w procesach pamięciowych (DENG i współaut. 2009; AIMONE i współaut. 2010a, b). Teorie te bazują na obserwacji, że zawój zębaty nie jest strukturą stabilną, jako że powstają tam ciągle nowe neurony (AIMONE i współaut. 2010a) i składa się on z populacji komórek będących w różnym wieku. Dlatego też proponowana jest dynamiczna funkcja dla tych nowo powstałych neuronów. Teorie rozwijane w ostatnich latach koncentrują się na roli nowo powstałych neuronów w zawoju zębatym w różnych stadiach powstawania pamięci. Transgeniczne modele zwierząt, u

których proces neurogenezy jest upośledzony, dostarczają kolejnych dowodów na rolę neurogenezy w procesach uczenia się z udziałem hipokampa (DENG i współaut. 2009). Przy omawianiu procesów neurogenezy warto również zaznaczyć, że u ssaków proces ten w okresie dorosłym zachodzi również w opuszce węchowej (MOURET i współaut. 2009, WHITMAN i GREER 2009), a nowo powstałe komórki nerwowe biorą udział w percepcji bodźców zapachowych (NISSANT i PALLOTTO 2011).

Ponadto należy podkreślić, iż zmiany w wielkości poszczególnych struktur mózgu mogą zachodzić bez zmian w neurogenezie. Najbardziej znanym jest przykład trzech gatunków ryjówek z rodzaju *Sorex*, u których zachodzą sezonowe zmiany wysokości puszek mózgowej, gdzie rozmiary czaszki osiąga-

ją maksimum w maju-czerwcu, minimum zaś w okresie grudzień-luty (DEHNEL 1949). Zaobserwowany efekt znany jest w literaturze jako „zjawiskiem Dehnela”. Wykazano w serii eksperymentów, że zmiany w liczbie komórek nerwowych nie wpływają na obserwowane zmiany sezonowe w wielkości mózgu. Stwierdzono, że zarówno proces neurogenezy, jak i śmierci neuronów nie przyczyniają się w znacznym stopniu do obserwowanych, sezonowych zmian w wielkości mózgu u *Sorex* (BARTKOWSKA i współaut. 2008). Problem wyjaśnienia mechanizmu, jak i znaczenia ekologicznego tego zjawiska pozostaje nadal otwarty i może stanowić ciekawy temat do badań dla neuroekologów. Przypuszcza się, że zjawisko to spowodowane jest koniecznością oszczędzania energii, wynikającą z ograniczenia ilości pokarmu w zimie.

HIPOKAMP JAKO STRUKTURA MÓZGU BADANA PRZEZ NEUROETOLOGÓW I NEUROBIOLOGÓW

W niniejszej części pracy chcemy przedstawić kilka przykładów badań z pogranicza neuroetologii i neurobiologii ze szczególnym uwzględnieniem zmian zachodzących w hipokampie pod wpływem czynników środowiskowych. Prace te, naszym zdaniem, mogą stanowić przykłady z listy tematów badań kluczowych dla nowej dyscypliny naukowej jaką jawi się być neuroekologia. Omawiane będą zachowania takie jak: strategie rozrodu, chowanie pokarmu przez ptaki i zmienność sezonowa.

STRATEGIE ROZRODU A ZMIANY W WIELKOŚCI HIPOKAMPA

Nornik pensylwański (*Microtus pennsylvanicus*), jak większość ssaków, jest zwierzęciem poligamicznym. U tego gatunku samce konkurują o samice i mają kilkakrotnie większe terytoria od samic (GAULIN i FITZGERALD 1986, 1989; SPRITZER i współaut. 2005a, b). W badaniach laboratoryjnych stwierdzono także, że samce tego gatunku wykonują zadania związane z wykorzystaniem pamięci przestrzennej lepiej niż samice (GAULIN i FITZGERALD 1989). Mają one również lepsze wyniki w testach badających zdolność pamięciową związaną z orientacją przestrzenną, np. w labiryncie wodnym, a w naturze zajmują większe terytoria i posiadają większe areale osobnicze, wizytują więcej nor samic, a nawet częściej powtórnie odwiedzają swoje „wybranki” (SPRITZER i współaut. 2005b).

Zastanawiano się jaki jest mechanizm odpowiedzialny za tego typu zachowania. Badania przeprowadzone przez kanadyjską badaczkę Galea dowodzą, że samce z lepszymi zdolnościami przestrzennymi mają wyższy poziom testosteronu, w porównaniu z samcami wykazującymi mniejsze zdolności przestrzenne (GALEA i McEWEN 1999). Stwierdzono również, że samice potrafią za pomocą zmysłu węchu rozróżnić samce o różnym poziomie testosteronu (FERKIN i współaut. 1994, LEONARD i współaut. 2001).

Oprócz gatunków poligamicznych wśród norników występują także gatunki monogamiczne, do których należą nornik sosnowy (*Microtus pinetorum*) i nornik preriowy (*Microtus ochrogaster*), u których samce opiekują się potomstwem, a wielkości ich arealów osobniczych są takie same jak u samic. W przeciwieństwie do poligamicznych norników, u wspomnianych wyżej dwóch gatunków monogamicznych nie stwierdzono różnic płciowych, jeśli chodzi o zdolności rozwiązywania testów sprawdzających zdolności przestrzenne (FITZGERALD i MADISON 1983; GAULIN i FITZGERALD 1986, 1989).

Jak wspomniano powyżej, hipokamp bierze udział w procesach uczenia się związanych z orientacją w przestrzeni. Nie dziwi zatem, iż naukowcy zainteresowali się porównaniem wielkości tej struktury mózgu u poli- i monogamicznych norników. Wykazano, że poligamiczne samce norników mające więk-

sze terytoria, lepsze zdolności przestrzenne, posiadają również większy hipokamp, w porównaniu z samicami tego gatunku. Takich różnic płciowych nie stwierdzono natomiast w przypadku norników monogamicznych (JACOBS i współaut. 1990).

Na podstawie powyższych przykładów można wyciągnąć kilka interesujących wniosków. Współzawodnictwo pomiędzy samcami nornika pensylwańskiego o samice doprowadziło do wzrostu wielkości terytoriów u samców, któremu towarzyszyła selekcja w kierunku lepszych zdolności przestrzennych, potrzebna do dobrej orientacji na tak dużych terytoriach. Z kolei selekcja w kierunku zdolności przestrzennych, w konsekwencji doprowadziła do zmian ewolucyjnych w hipokampie.

Poznano również podstawy neurobiologiczne zachowań mono- i poligamicznych (INSEL 2003). Stwierdzono, że monogamiczne samice norników preriowych posiadają większą zdolność wiązania oksytocyny do jej receptora w jądrze półleżącym, w porównaniu z samicami gatunku poligamicznego. Wykazano ponadto, że samice monogamicznych norników preriowych, którym wstrzyknięto antagonistę oksytocyny, zachowywały się podobnie do gatunku poligamicznych norników górskich, nie wykazując długotrwałego zainteresowania w stosunku do partnera (WILLIAMS i współaut. 1994, INSEL i HULLIHAN 1995). Natomiast u samców norników stwierdzono, że rolę analogiczną do oksytocyny pełni wazopresyna (AVP). Wykazano, że samce monogamicznego gatunku norników mają podwyższony poziom wiązania tego hormonu w brzuszyn *pallidum*, w porównaniu z gatunkami poligenicznymi. Ponadto pokazano, że agonista AVP, aplikowany centralnie u samców norników preriowych przed łączeniem się w pary, zablokował rozwój preferencji partnerskich (WINSLOW i współaut. 1993).

Stąd też u norników występują płciowo-specyficzne mechanizmy odpowiedzialne za kształtowanie się związków partnerskich. Ponadto wykazano, że aktywacja mezolimbicznego systemu dopaminergicznego, a w szczególności aktywacja receptorów dopaminergicznych typu D2 w powłoce jądra półleżącego jest potrzebna do kształtowanie się długotrwałych więzi u norników preriowych. Wykazano, że agonista dopaminy podany do jądra półleżącego pobudza, a antagonist hamuje zachowania związane z wyborem partnerki u samców norników preriowych.

CZY ISTNIEJĄ ZALEŻNOŚCI POMIĘDZY SEZONOWYM CHOWANIEM POKARMU PRZEZ PTAKI I WIELKOŚCIĄ HIPOKAMPA?

Niektóre gatunki ptaków z rzędu wróblowych (*Passeriformes*) chowają pokarm. Mają one strategię chowania albo pojedynczych, albo kilku porcji pokarmu w różnych kryjówkach. Badania wykazały, że ptaki doskonale pamiętają, gdzie ukryły pokarm, zapamiętując pewne charakterystyczne punkty orientacyjne w obrębie kryjówek, a także kierują się kompasem słonecznym (COWIE i współaut. 1981, BALDA i WILTSCHKO 1989, SHERRY i współaut. 1989). Jak już wcześniej wspomnieliśmy, w procesie orientacji przestrzennej (w tym przypadku lokalizacji miejsc gdzie ukryty jest pokarm) bierze udział hipokamp (EMERY i CLAYTON 2004). Potwierdzają to badania polegające na zniszczeniu hipokampa, które prowadzi do selektywnych deficytów w pamięci przestrzennej (HAMPTON i SHETTLEWORTH 1996a, b).

Chowanie pokarmu jest zachowaniem sezonowym. Niektóre gatunki sikor zaczynają gromadzić i chować pokarm jesienią i kontynuują ten proces w czasie zimy i wczesną wiosną. Strategia ta jest krótkotrwała, gdyż pokarm ten jest odnajdowany i zjadany w ciągu kilku dni od czasu schowania (COWIE i współaut. 1981). Sądzi się, że strategia ta powstała, aby zrównoważyć różnice w dostępności pożywienia w czasie dnia i nocy (MCNAMARA 1990). Oprócz ptaków, które wykorzystują tę krótkotrwałą strategię, występują również takie gatunki, u których zgromadzony i schowany pokarm jest odnajdowany dopiero po kilku miesiącach. Tutaj strategia polega na gromadzeniu zapasów, kiedy jest dostępność pożywienia, i wykorzystywanie ich w okresie, kiedy ze względów klimatycznych jest go brak. U krukowatych, wśród których dobrze poznanym gatunkiem jest orzechówka popielata (*Nucifraga columbiana*), zbieranie i chowanie nasion sosny odbywa się jesienią, kiedy jest ich dużo. Ptaki te zimują na niższych wysokościach i wracają wiosną w celach lęgowych, kiedy to ponownie odnajdują zgromadzone poprzednio pożywienie (SHERRY 2006). Bardzo interesujące badania prowadzono również na innych ptakach z rodziny krukowatych, np. modrowronkach zaroślowych (*Aphelocoma californica*), które doskonale rozpoznają miejsca chowania pokarmu (CLAYTON i DICKINSON 1999). Fascynujące są także badania nad inteligencją krukowatych, przedstawione w pracy przeglądowej EMERY'EGO i CLAYTON

(2004). Ptaki te potrafią, np. używać narzędzi, aby osiągnąć określony cel.

U sikor wykazano, że wielkość hipokampa podlega zmienności sezonowej, osiągając największe rozmiary w październiku, w czasie kiedy rozpoczyna się gromadzenie pokarmu (SMULDERS i współaut. 1995). Jednak do tej pory, pomimo wysiłku kilku grup badawczych, nie udało się potwierdzić badań laboratoryjnych, badaniami przeprowadzonymi w warunkach naturalnych. Jednym z czynników ograniczających porównanie tego typu badań może być trudność związana z niemożliwością doprowadzenia w warunkach laboratoryjnych do takiej samej intensywności zachowań zmierzających do gromadzenia pokarmu, jak to ma miejsce w warunkach naturalnych. Istnieją też spore ograniczenia w badaniach chowania pokarmu, gdyż dotychczasowe prace były skoncentrowane głównie na poznaniu gatunków wykorzystujących stosunkowo łatwo przechowywany pokarm, np. nasiona. Budowanie obrazu ewolucji tego rodzaju zachowań tylko na tej grupie dostępnych materiałów może prowadzić do błędów. Zagadnienie to szerzej dyskutują ANTCZAK i współpracownicy (2005a). Autorzy ci nawiązują przede wszystkim do własnych badań obejmujących dwa gatunki drobnych wróblowców, dzierzby: srokosza (*Lanius excubitor*) i gąsiora (*L. collurio*). Dzierzby po zabiciu ofiary, część zdobyczy nakłuwają na kolce lub inne ostre przedmioty (ANTCZAK i współaut. 2005a, b). Nakłuwanie i tworzenie spiżarni, to adaptacja ewolucyjna do spożywania ofiar dużych i zawierających toksyczne substancje w skórze, takich jak np. ropuchy (ANTCZAK i współaut. 2005b). Wykazano również, że ta adaptacja ma też inne korzyści i funkcje. U gatunków takich jak srokosz, na początku sezonu lęgowego głównie samce wieszają upolowane ofiary na widocznych miejscach i to w dużej ilości (ANTCZAK i współaut. 2005b). Takie ofiary, to przekazywanie informacji o jakości właściciela terytorium, swoiste słupki graniczne. Kolorowe jaszczurki, owady, ptaki zawieszane na krzewach rozmieszczonych w całym terytorium srokosza, to swoiste ornamenty informujące zarówno o zdolnościach łowieckich samców, jak i zasobności terytorium. Zatem nie dziwi, że zdolności tworzenia spiżarni, czasu nakłuwania ofiar i pamięć przestrzenna rozmieszczenia tych miejsc jest lepiej wykształcona u samców, gdyż z racji doboru znajdowała się pod sil-

niejsza presją właśnie u tej płci (KEYNAN i YOSEF 2010).

„USKRZYDLONA” NEUROGENEZA W HIPOKAMPIE

Kwestia zmian sezonowych w wielkości hipokampa w warunkach naturalnych u ptaków pozostaje nadal sprawą otwartą. Natomiast wiadomo, że u dorosłych ptaków występują w hipokampie zmiany sezonowe dotyczące procesu neurogenezy. Eksperyment wyjaśniający to zagadnienie przeprowadzili BARNEA i NOTTEBOHM (1994), którzy odłowili występujące w warunkach naturalnych sikory jasnoskrzydłe (*Poecile atricapillus*). Następnie wstrzyknęli im tymidynę zawierającą atomy trytu (marker nowo powstałych komórek), po 6 tygodniach ponownie odłowili te ptaki i badali neurogenezę w hipokampie. Stwierdzili oni, że proces neurogenezy odbywa się u nich w ciągu całego roku, a liczba nowych komórek nerwowych jest największa w okresie, kiedy ptaki gromadzą pokarm. Te wyniki mogą wskazywać na to, że być może wzmożony proces neurogenezy, przypadający na okres gromadzenia i chowania pokarmu, ma związek z procesami pamięciowym, które są niezwykle intensywne w tym czasie i umożliwiają późniejsze odnalezienie kryjówek z pokarmem.

Inne, niezwykle ciekawe badania tej samej grupy badaczy przeprowadzone zostały na populacji młodych (3 miesięcznych) i dorosłych sikor jasnoskrzydłych (BARNEA i NOTTEBOHM 1996). Osobniki te odłowiono w naturalnych warunkach ich występowania i wstrzyknięto im tymidynę, a po 6 tygodniach badano hipokamp. Stwierdzono zwiększoną produkcję neuronów w formacji hipokampa u osobników młodocianych, w porównaniu z dorosłymi. Mając na uwadze rolę hipokampa w procesach uczenia się badacze tłumaczy, iż ta zwiększona produkcja neuronów może wiązać się ze wzmożonymi procesami uczenia się nowego środowiska u osobników młodocianych.

Eksperymenty prowadzone na kanarkach wykazały, że w ścianach bocznych komór mózgu występują prekursorzy komórek nerwowych, które u dorosłych samic kanarków ulegają podziałowi i migrują do jądra kontrolującego śpiew (ang. higher vocal center, HVC) (GOLDMAN i NOTTEBOHM 1983), nazywanego również *hyperstriatum ventrale, pars caudale*. W ten sposób wykazano, że u ptaków w okresie dorosłym występuje proces neurogenezy. Sugerowano równocześnie, że te nowo powstałe neurony mogą brać udział w

naucę śpiewu (GOLDMAN i NOTTEBOHM 1983). Ponadto wykazano, że w przypadku śpiewu samców kanarka (*Serinus canaria*) występuje dodatnia korelacja pomiędzy ekspresją białka, mózgowego czynnika wzrostu nerwów (ang. brain-derived neurotrophic factor, BDNF) w HVC, a długością śpiewu. Wykazano również, że przeżywalność nowych neuronów jest większa u kanarków, które śpiewały, w porównaniu z nieśpiewającymi (LI i współaut. 2000). Zagadnienie związane ze śpiewem i neurogenezą zostały omówione w niedawno opublikowanej pracy przeglądowej przez NOTTEBOHMA i LIU (2010).

ZWIĄZKI POMIĘDZY WIELKOŚCIĄ HIPOKAMPA, POZIOMEM HORMONÓW PŁCIOWYCH I NEUROGENEZĄ

Jako że badania przeprowadzane w laboratoriach wykazały występowanie różnic płciowych w zachowaniach i strukturze hipokampa przypuszczano, że różnice te mogą być związane z poziomem hormonów płciowych. Badania przeprowadzane na norniku pensylwańskim wykazały, że istnieją różnice płciowe w wielkości hipokampa, ujawniające się w cyklu sezonowym. Stwierdzono również, że wielkość hipokampa fluktuuje

w okresie płodnym i niepłodnym u nornicy rudej i u wspomnianej już wcześniej sikory jasnoskrzydłej. Wykazano, że u nornika pensylwańskiego wysoki poziom estradiolu (hormonu płciowego żeńskiego) u samic oraz wysoki poziom testosteronu (hormonu płciowego męskiego) jest związany z większym hipokampem, w porównaniu do osobników o niższych poziomach tych hormonów. Stwierdzono ponadto, że estradiol i progesteron cyrkulujące we krwi, wpływają na morfologię hipokampa u dorosłych samic szczura, prowadząc do wzrostu liczby kolców dendrytycznych (miejsc związanych z powstawaniem pamięci w komórkach nerwowych), czy liczby synaps (połączeń pomiędzy neuronami) w dendrytach znajdujących się w warstwie CA1 w hipokampie (WOLLEY i współaut. 1990, GALEA i współaut. 2006).

Wyżej wymienione badania, choć niezwykle interesujące i wskazujące na związki pomiędzy poziomem hormonów płciowych i wielkością hipokampa, były przeprowadzane jedynie w warunkach laboratoryjnych lub w znacznym stopniu kontrolowanych przez badaczy. Zasadne zatem jest pytanie zadawane przez klasycznych ekologów, czy podobne zależności występują w naturze?

WPLYW PASOŻYTA NA ZACHOWANIE ŻYWICIELA, CZYLI O TYM JAK „INTRUZ” ATAKUJE UKŁAD NERWOWY I ZMIENIA ZACHOWANIE ŻYWICIELA

Manipulowanie zachowaniem gospodarza przez pasożyta tak, by zwiększyć skuteczność transmisji zakażenia jest ważnym tematem badań, już wcześniej prowadzonych przez parazytologów, epizoosocjologów i etologów, z niewielkim udziałem neuroetologii. Jednakże podłoże fizjologiczne manipulacji zachowaniem żywiciela przez pasożyta, który oddziałuje na jego układ nerwowy i zmienia jego zachowanie, jest jeszcze stosunkowo słabo poznane.

Wpływ pasożyta na żywiciela jest bardzo dobrym przykładem ilustrującym koncepcję fenotypu rozszerzonego (DAWKINS 2003), według której geny organizmu wpływają również na inne organizmy i nieożywione elementy jego otoczenia, przez co zwiększają szanse swojej replikacji. Pasożyty mogą wpływać na różne aspekty funkcjonowania organizmów żywicieli: ich wzrost i rozwój, rozrodczość (a nawet płeć) oraz zachowanie (COMBES 1999). W dalszej części na przykła-

dach przedstawiamy zmiany zachowania żywiciela przez wpływ na jego układ nerwowy.

JAK *TOXOPLASMA GONDII* MANIPULUJE ZACHOWANIEM SWOICH ŻYWICIELI?

Jednym z najbardziej znanych przykładów tego typu oddziaływań jest *Toxoplasma gondii*. Ostatecznymi żywicielami tego pierwotniaka są jedynie przedstawiciele rodziny kotowatych, natomiast pośrednimi mogą być wszystkie ssaki i ptaki. Żywiciel ostateczny zaraża się od pośredniego drogą pokarmową (zjadając go), gdyż otorbione osobniki *T. gondii* osadzają się w tkankach żywicieli pośrednich. W interesie pasożyta leży zatem, by żywiciel pośredni zachowywał się w sposób ułatwiający jego schwytanie przez drapieżnika. Najbardziej ewidentnym przykładem takiej manipulacji jest zmiana zachowania zarażonych szczurów wędrownych (WEBSTER 2001). Zarażone szczury wykazują większą aktywność, mniejszą neofobię i lękli-

wość oraz nie unikają zapachu kota (ściółki skropionej kocim moczem), a nawet go preferują oraz łatwiej łapią się w żywołówki. Jednocześnie, zarażone szczury nie odbiegają od pozostałych pod względem pozycji społecznej i sukcesu kopulacyjnego. Jako że pozycja społeczna i sukces kopulacyjny są osiągane przez szczury w wyniku twardej konkurencji, nic nie wskazuje na gorszą kondycję zarażonych osobników. Wskazuje to na specyficzność wpływu *T. gondii* na behavior szczurów: pasożyt wpływa na te aspekty zachowania szczurów, które z kolei mają wpływ na ryzyko bycia schwytanym przez drapieżnika.

Zmiany behawioralne spowodowane przez *T. gondii* u zarażonych myszy domowych przynajmniej częściowo przypominają zmiany obserwowane u szczurów: np. zarażone myszy wykazują większą neofilię, mają gorszą pamięć i osiągają gorsze wyniki w testach dotyczących uczenia się (WEBSTER 2001).

Ciekawe są również wyniki badań wskazujące na to, że zarażone owce wchodziły do hali udojowej statystycznie istotnie później od owiec nie zarażonych (kolejność wchodzenia do doju dojonych przeżuwaczy nie jest przypadkowa i jest podobna przynajmniej w krótkim czasie) (GÓRECKI i współaut. 2008). Nie jest jasne czy taki wpływ na zachowanie owiec może być korzystny dla pasożyta. Przeżuwacze są podstawowymi ofiarami kotowatych w Afryce, a owca gruboroga jest ofiarą pumy, zatem manipulowanie zachowaniem przeżuwaczy (w tym owiec) byłoby korzystne dla toksoplazmy.

Wydaje się prawdopodobne, że toksoplazma może wpływać na zachowanie wszystkich zarażanych ssaków (a także ptaków), a wpływ ten może być manipulacją.

Jednym z potencjalnych wyjaśnień jest podwyższanie poziomu dopaminy (co rzeczywiście stwierdzono u zarażonych gryzoni). Dokładny mechanizm nie jest znany, ale może być związany z wydzielaniem cytokinin (takich jak interleukina-2) na skutek pojawienia się stanu zapalnego, co w konsekwencji może prowadzić do podwyższenia poziomu dopaminy. Podejrzewa się, że nierównowaga poziomu dopaminy między regionem limbicznym a podkorowym w mózgu odgrywa rolę w rozwoju schizofrenii, co mogłoby tłumaczyć związek schizofrenii z toksoplazmą stwierdzoną u ludzi (FLEGR 2007). Tematy te wymagają dalszych badań w celu określenia

specyficznych efektów manipulacji pasożyta na układ nerwowy żywiciela.

PRZYWRA *MICROPHALLUS PAPILLOROBUSTUS* I KOLCOGŁÓW *POLYMORPHUS PARADOXUS*, A ZMIANY W ZACHOWANIU KIEŁŻY

Przywra *Microphallus papillorobustus* i kolcogłów *Polymorphus paradoxus* wywierają znaczący wpływ na zachowanie kielży (COMBES 1999, DAWKINS 2003). Metacerkarie (otorbione larwy) *M. papillorobustus* osadzają się niemal wyłącznie w głowie kielży, w pobliżu zwoju nerwowego (w innych częściach ciała tylko wtedy, gdy preferowane miejsce jest już zajęte). Zarażone kielże są „przyciągane” przez światło (zamiast od niego uciekać), przebywają w pobliżu powierzchni (zamiast na dnie), a na niebezpieczeństwo reagują zwiększoną ruchliwością (zamiast nieruchomieć). Zaburzone zachowanie skutkuje czterokrotnie większą szansą bycia zjedzonym przez mewę (żywiciela ostatecznego *M. papillorobustus*), co stwierdzono eksperymentalnie, wpuszczając do basenu w wolierze mew kielże zdrowe i zarażone, a następnie licząc kielże w basenie po upływie 24 godzin (COMBES 1999).

Z kolei larwy kolcogłowa (cystakan-ty) nie osadzają się w określonym miejscu ciała (zwykle znajdują się w jamie ciała). Zarażone kielże wykazują dodatnią fototaksję (podpływają do powierzchni wody, do strefy lepiej oświetlonej), przyczepiają się do pływających obiektów (włącznie z piórami kaczek krzyżówek *Anas platyrhynchos*, swych drapieżców, oraz włosów na nogach badaczy), a po podrażnieniu „koziołkują”. Wyżej stwierdzone aberracje behavioru sprawiają, że zarażone kielże są zjadane przez krzyżówki (ostatecznych żywicieli *Polymorphus paradoxus*) około czterokrotnie częściej niż zdrowe. Mimo że cystakan-ty nie umiejscawiają się w głowie kielży, powodują aberracje behavioru bardzo podobne do tych powodowanych przez metacerkarie. Wysunięto zatem hipotezę, że kolcogłów wpływa na zachowanie kielża za pomocą neurotransmiterów. Żeby to zbadać wstrzykiwano kielżom różne neurotransmitery. Najbardziej interesujące okazały się wyniki uzyskane przy użyciu serotoniny. Po godzinie od wstrzyknięcia serotoniny kielże przepływały do oświetlonej części akwarium. Istnieje potrzeba prowadzenia kolejnych badań zmierzających do potwierdzenia hipotezy, czy u kolcogłów

wpływ na zachowanie żywiciela ma związek z podwyższeniem poziomu serotoniny. Nie wiadomo jaki jest mechanizm tego zjawiska: pasożyt może wytwarzać serotoninę albo substancję, która się do niej upodoba, stymulować uwalnianie serotoniny przez żywiciela albo spowalniać degradację serotoniny wytwarzanej przez kielże (COMBES 1999).

WIRUSY RÓWNIEŻ WPŁYWAJĄ NA ZMIANY ZACHOWANIA

Kolejny przykład jest doskonale wszystkim znany: wściekłe psy kąsając, aktywnie roznoszą wirusa wścieklizny. Wścieklizna jest powodowana przez wirus neurotro-

powy, który w największej mierze niszczy hipokamp, dezorganizując zachowanie w przestrzeni i wprowadzając zmiany emocjonalne, na przykład znosząc percepcję niebezpieczeństwa, a zwiększając agresję (BAGLEY 2005).

Jak widać na podstawie wyżej omówionych przykładów pasożyty z różnych grup systematycznych potrafią manipulować zachowaniem żywiciela (m.in. przez oddziaływanie na układ nerwowy) w sposób dla siebie korzystny. Wyjaśnienie mechanizmów na poziomie układu nerwowego, które mogą być odpowiedzialne za obserwowane zmiany w zachowaniach żywicieli omawianych pasożytów może stanowić ciekawy temat dla neuroekologów.

PRZYSZŁE KIERUNKI ROZWOJU NEUROEKOLOGII

Jak wykazano na powyższych przykładach neuroekologia znajduje się w znakomitym położeniu leżąc na pograniczu nauk neurobiologicznych i ekologii, jest zatem zdolna do badania wpływu czynników środowiskowych na układ nerwowy i zmian zachowań organizmów. Jednak w przeciwieństwie do typowych badań neurobiologicznych, które z reguły ograniczają się do badań laboratoryjnych (kontrolowanych przez eksperymentatora), neuroekolodzy mogą badać wpływ środowiska na organizm żyjący w danym środowisku (nie ingerując w nie lub ingerując w minimalnym stopniu). Jak wykazaliśmy, badania te oczywiście są o wiele trudniejsze od badań laboratoryjnych. Trudność tkwi w powtarzalności przeprowadzanych obserwacji, gdyż czynniki środowiskowe w jednych badaniach mogą odbiegać od tych w innych badaniach, co utrudnia ich porównanie. Jednakże tego typu obserwacje przeprowadzane w naturalnym dla danych organizmów środowisku mogą również posłużyć jako inspiracja do przeprowadzania dalszych badań laboratoryjnych, w których można kontrolować poszczególne czynniki. Wyzwaniem dla naukowców prowadzących badania neuroekologiczne jest również stworzenie grup badawczych skupiających specjalistów z zakresu neurobiologii, fizjologii, ekologii, czy etologii (GREENBERG i METTKE-HOFMAN 2001).

Jak widzimy przyszłość neuroekologii? Wydaje się, że rozwój badań neuroekologicznych powinien pójść nie tylko w kierunku badania poszczególnych struktur tworzących układ nerwowy, ale też badań dotyczących

niższego poziomu organizacji, np. neuromediatorów (SHERRY 2006). Badania neuroekologiczne mogą być prowadzone na różnych poziomach organizacji: od klasycznej neuroanatomii, poprzez badania zjawisk elektrycznych zachodzących w neuronach i badań nad poznaniem molekularnych składników systemu przekazu sygnałów w neuronach, do badań behawioralnych. Takie całościowe podejście, choć trudne do realizacji, powinno przybliżyć obraz skomplikowanych interakcji jakie zachodzą pomiędzy organizmem a środowiskiem i znaleźć odpowiedzi na wiele ciekawych i nurtujących neuroekologów pytań. Tego typu podejście może być realizowane przez neuroekologów zarówno na polu badań kręgowców, jak i bezkręgowców, które zdaniem BYRNE'A i BATES (2006) również trzeba traktować jako systemy kognitywne. Przykładem takich prowadzonych badań jest m.in. wpływ neuromediatorów na zachowania społeczne i drapieżnicze mrówek (np. SZCZUKA i GODZIŃSKA 2008). Kolejnym, interesującym przykładem na zastosowanie podejścia neuroekologicznego jest także stwierdzenie wpływu relatywnej wielkości mózgu i ich poszczególnych struktur (i umiejętności radzenia sobie w nowym środowisku) na sukces w zasiedlaniu nowych obszarów, a zatem i zasięg, introdukowanych gatunków ptaków (SOL i współaut. 2005). Sukces introdukcji w dużej mierze uwarunkowany jest reakcją na stres danego organizmu i radzeniem sobie w trudnych sytuacjach. Warto w tym miejscu przypomnieć, że zarówno podwzgórze, jak i hipokamp są strukturami mó-

zgu niezwykle podatnymi na działanie stresorów, biorącą udział w regulacji odpowiedzi na stres (MC EWEN 2009). Zatem badania nad odpowiedzią organizmów na stres wydają się być niezwykle ciekawym tematem przyszłych badań neuroekologicznych. Badania nad tym, jak skuteczność odpowiedzi neuroimmunologicznej wpływa na sukces gatunków inwazyjnych może również stanowić intrygujący temat do badań neuroekologicznych (np. MØLLER i współaut. 2005). Przedstawione przez nas badania, np. dotyczące wzrostu objętości hipokampa u ptaków związanego z wykonywaniem zadań z użyciem pamięci przestrzennej są krytyczne dla przeżycia organizmu i także wymagają dalszych badań. W przyszłości przed neuroekologią stanie zadanie udzielenia odpowiedzi na pytanie, czy dobór działał na zdolności poznawcze zwierząt czy też inne czynniki (jakie?) są odpowiedzialne za korelację między wielkością poszczególnych części układu nerwowego i

zdolnościami poznawczymi. Omawiane przez nas przykłady dostarczają też przesłanek do zainteresowania się zmiennością płciową i porównywania zachowań i zmian w mózgach u samców i samic danego gatunku.

Percepcja i komunikacja węchowa jest niezwykle ważna dla zwierząt i ich ekologii i stanowi interesujący temat dla neuroekologów oraz rozwijający się obszar badawczy. Ponadto widzimy również potrzebę rozwoju badań na pograniczu ekologii i neurobiologii, zmierzających do wyjaśnienia fizjologicznego podłoża wpływu na układ nerwowy pasożytów wywołujących niekorzystne dla żywiciela zmiany zachowania.

Reasumując, powiązanie neurobiologicznego podłoża zachowań, a zwłaszcza zdolności poznawczych, z funkcjonowaniem zwierząt w środowisku jawi się jako podejście bardzo pomocne w badaniach ekologii zwierząt i ma przed sobą duże perspektywy.

WPROWADZENIE DO NEUROEKOLOGII – CZYLI CZY ZNAJOMOŚĆ UKŁADU NERWOWEGO ZWIERZĄT POZWALA ZROZUMIEĆ ICH RELACJE ZE ŚRODOWISKIEM?

Streszczenie

Neuroekologia jest nauką na pograniczu neurobiologii i ekologii. Według twórcy terminu „neuroekologia” – D.F. Sherrego, celem tej dziedziny nauki jest zrozumienie jak dobór naturalny wpływa na zdolności poznawcze i ich neurobiologiczne podstawy. Choć neuroekologia jest stosunkowo młodą dziedziną nauki, która zaczęła rozwijać się w latach 80-tych dwudziestego wieku, to jej korzenie tak naprawdę sięgają czasów Darwina.

W niniejszej pracy przeglądowej autorzy prezentują przykłady badań z zakresu neuroekologii. W szczególności omówione zostały zagadnienia związane z niezwykle istotnym znaczeniem percepcji węchowej w świecie zwierząt, jak i rolą dwóch struktur mózgu – podwzgórza i hipokampa, odgrywających ważne funkcje w regulacji podstawowych procesów życiowych, reakcjach na bodźce środowiskowe i uczeniu się. Najpierw przedstawione zostały przykłady uczenia się z wykorzystaniem zmysłu węchu. Następnie omówiona została rola podwzgórza i hipokampa w odpowiedzi na stres u zwierząt.

Zaprezentowane zostały również przykłady badań wskazujące na rolę hipokampa w powstawaniu pamięci epizodycznej i pamięci przestrzennej. Przedstawiono także przykłady badań wskazujące na niezwykle istotną rolę nowych komórek nerwowych (powstających w procesie zwanym neurogenezą) w hipokampie u dorosłych zwierząt. Ponadto zaprezentowano przykłady strategii rozrodczych, zachowań związanych z chowaniem pokarmu i uczeniem się śpiewu u ptaków, czy zjawisk fizjologicznych pojawiających się w cyklach sezonowych, związanych ze zmianami w anatomii i funkcji hipokampa. Pokazano również przykłady badań nad wpływem pasożytów na funkcjonowanie układu nerwowego i behavior gospodarza. Na zakończenie zaproponowano kilka kierunków rozwoju badań neuroekologicznych. Autorzy mają nadzieję, że lektura tej pracy przeglądowej pozwoli Czytelnikom docenić osiągnięcia tej rozwijającej się dziedziny naukowej, próbującej zgłębić tajniki relacji pomiędzy neurobiologią i ekologią.

A SHORT INTRODUCTION TO NEUROECOLOGY

Summary

Neuroecology is the study of adaptive variation in cognition of the brain and bridges the gap between neuroscience and ecology. According to Sherry, who introduced the term “neuroecology” – the goal of this science is to understand how natural selection acts on cognition and its neural mechanisms. It is an emerging field of science originating in the

1980s, however, its roots can be traced back to Darwin's time. In this paper, several examples of studies in neuroecology are reviewed. The focus is on the issues related with extremely important role of the olfactory perception in animal world, and on the brain structures called the hippocampus and the hypothalamus. Firstly, the examples of olfactory learn-

ing are presented. Secondly, role of the hypothalamus and hippocampus in stress response in animals are discussed. Thirdly, the role of the hippocampus in memory formation (epidotic memory and spatial memory) is shown. Fourthly, a peculiar feature of mammalian adult hippocampus, its ability to generate new neurons, in a process called neurogenesis is emphasized. Thus, mating systems, food storing behavior, birds singing and seasonal changes in relation to anatomy and function of the hippocampus

are discussed. Fifthly, the impact of parasites on host behavior and functions on the nervous system are presented. Finally, several directions, in which this emerging and exciting field might develop, are presented. We hope that by the end of this paper the reader will have started to appreciate achievements in the new and exciting field of neuroecology, which helps us to understand the relationships between neuroscience and ecology.

LITERATURA

- AIMONE J. B., DENG W., GAGE F. H., 2010a. *Adult neurogenesis: integrating theories and separating functions*. Trends Cogn. Sci. 14, 325–337.
- AIMONE J. B., DENG W., GAGE F. H., 2010b. *Put them out to pasture? What are old granule cells good for, anyway?* Hippocampus 20, 1124–1125.
- AMARAL D. L. P., 2007. *Hippocampal neuroanatomy*. [W:] *The Hippocampus Book*. ANDERSEN P. M.R., AMARAL D., BLISS T., O'KEEFE J. (red). Oxford University Press, New York, 37–114.
- ANTCZAK M., HROMADA M., TRYJANOWSKI P., 2005a. *Spatio-temporal changes in Great Grey Shrike (Lanius excubitor) impaling behaviour: from food caching to communication signs*. Ardea 93, 101–107.
- ANTCZAK M., HROMADA M., TRYJANOWSKI P., 2005b. *Frogs and toads in the food of the Great Grey Shrike (Lanius excubitor): using larders and skinning as two ways to consume dangerous prey*. Anim. Biol. 55, 227–233.
- ARNSTEN A. F., 2009. *Stress signaling pathways that impair prefrontal cortex structure and function*. Nat. Rev. Neurosci. 10, 410–422.
- BAGLEY R. S., 2005. *Fundamentals of veterinary clinical neurology*. Blackwell Publishing, Oxford.
- BALDA R., WILTSCHKO W., 1989. *Sun compass orientation in seed-catching scrub jays (Aphelocoma coerulescens)*. J. Comp. Physiol. A 164, 717–721.
- BARNEA A., NOTTEBOHM F., 1994. *Seasonal recruitment of hippocampal neurons in adult free-ranging black-capped chickadees*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 91, 11217–11221.
- BARNEA A., NOTTEBOHM F., 1996. *Recruitment and replacement of hippocampal neurons in young and adult chickadees: An addition to the theory of hippocampal learning*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 93, 714–718.
- BARTKOWSKA K., DJAVADIAN R. L., TAYLOR J. R., TURLEJSKI K., 2008. *Generation recruitment and death of brain cells throughout the life cycle of Sorex shrews (Lipotyphla)*. Eur. J. Neurosci. 27, 1710–1721.
- BECKER S. D., HURST J. L., 2009. *Female behaviour plays a critical role in controlling murine pregnancy block*. Proc. R. Society B 276, 1723–1729.
- BRUCE H. M., 1959. *An exteroceptive block to pregnancy in the mouse*. Nature 184, 105.
- BYRNE R. W., BATES L. A., 2006. *Why are animals cognitive?* Curr. Biol. 16, R445–448.
- CHRISTIE B. R., CAMERON H. A., 2006. *Neurogenesis in the adult hippocampus*. Hippocampus 16, 199–207.
- CLAYTON N. S., KREBS J. R., 1995. *Memory in food-storing birds: from behaviour to brain*. Curr. Opin. Neurobiol. 5, 149–154.
- CLAYTON N. S., DICKINSON A., 1999. *Memory for the content of caches by scrub jays (Aphelocoma coerulescens)*. J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process. 25, 82–91.
- CLAYTON N. S., GRIFFITHS D. P., EMERY N. J., DICKINSON A., 2001. *Elements of episodic-like memory in animals*. Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 356, 1483–1491.
- CLAYTON N. S., BUSSEY T. J., DICKINSON A., 2003. *Can animals recall the past and plan for the future?* Nat. Rev. Neurosci. 4, 685–691.
- COMBES C., 1999. *Ekologia pasożytnictwa. Długotrwałe wzajemne oddziaływania*. PWN, Warszawa.
- COWIE R., KREBS J., SHERRY D., 1981. *Food storing by marsh tits*. Anim. Behav. 29, 1252–1259.
- CUI W., SMITH A., DARBY-KING A., HARLEY C. W., MCLEAN J. H., 2007. *A temporal-specific and transient cAMP increase characterizes odorant classical conditioning*. Learn. Mem. 14, 126–133.
- DARWIN C., 1872. *The expression of the emotions in man and animals*. John Murray, London.
- DAWKINS R., 2003. *Fenotyp rozszerzony*. Dalekosieźny gen. Prószyński i s-ka, Warszawa.
- DENG W., SAXE M. D., GALLINA I. S., GAGE F. H., 2009. *Adult-born hippocampal dentate granule cells undergoing maturation modulate learning and memory in the brain*. J. Neurosci. 29, 13532–13542.
- DEHNEL A., 1949. *Studies on the genus Sorex L.* Ann. Univ. M. Curie-Sklod. 4, 18–102.
- DO MONTE F. H. M., CANTERAS N. S., FERNANDES D., ASSREUY J., CAROBREZ A. P., 2008. *New perspectives on adrenergic mediation of innate and learned fear responses to predator odor*. J. Neurosci. 28, 13296–13302.
- EKNER A., TRYJANOWSKI P., 2008. *Do small hole nesting passerines detect cues left by a predator? A test on winter roosting sites*. Acta Ornithol. 43, 107–111.
- EMERY N. J., CLAYTON N. S., 2004. *The mentality of crows: convergent evolution of intelligence in corvids and apes*. Science 306, 1903–1907.
- ERIKSSON P. S., PERFILIEVA E., BJORK-ERIKSSON T., ALBORN A. M., NORDBERG C., PETERSON D. A., GAGE F. H., 1998. *Neurogenesis in the adult human hippocampus*. Nat. Med. 4, 1313–1317.
- FERKIN M. H., SOROKIN E. S., RENFROE M. W., JOHNSTON R. E., 1994. *Attractiveness of male odors to females varies directly with plasma testosterone concentration in meadow voles*. Physiol. Behav. 55, 347–353.
- FITZGERALD R., MADISON D., 1983. *Social organization of free-ranging population of pine vole, Microtus pinetorum*. Behav. Ecol. Soc. 13, 183–187.
- FLEGR J., 2007. *Effect of Toxoplasma on human behaviour*. Schizophr. Bull. 33, 757–760.
- GALEA L. A., MCEWEN B. S., 1999. *Sex and seasonal differences in the rate of cell proliferation in the dentate gyrus of adult wild meadow voles*. Neuroscience 89, 955–964.
- GALEA L. A., SPRITZER M. D., BARKER J. M., PAWLUSKI J. L., 2006. *Gonadal hormone modulation of hip-*

- pocampal neurogenesis in the adult. Hippocampus* 16, 225-232.
- GAULIN S., FITZGERALD R., 1986. *Sex differences in spatial ability: an evolutionary hypothesis and test.* Ann. Natur. 127, 77-88.
- GAULIN S., FITZGERALD R., 1989. *Sexual selection for spatial-learning ability.* Anim. Behav. 37, 322-331.
- GOLDMAN S. A., NOTTEBOHM F., 1983. *Neuronal production, migration, and differentiation in a vocal control nucleus of the adult female canary brain.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 80, 2390-2394.
- GOLGI C., BENTIVOGLIO M., SWANSON L., 2001. *On the fine structure of the pes Hippocampi major (with plates XIII-XXIII).* Brain. Res. Bull. 54, 461-483.
- GOULD E., BEYLIN A., TANAPAT P., REEVES A., SHORS T. J., 1999. *Learning enhances adult neurogenesis in the hippocampal formation.* Nat. Neurosci. 2, 260-265.
- GÓRECKI M. T., ANDRZEJEWSKA I., STEPPA R., 2008. *Is order of voluntarily entrance to milking parlour related to Toxoplasma gondii infection in sheep – A brief note.* Appl. Anim. Behav. Sci. 110, 392-396.
- GREENBERG R., METTKE-HOFMAN C., 2001. *Ecological aspects of neophobia and neophilia in birds.* Curr. Ornithol. 16, 119-178.
- GROSS C. G., 2000. *Neurogenesis in the adult brain: death of a dogma.* Nat. Rev. Neurosci. 1, 67-73.
- HALEM H. A., CHERRY J. A., BAUM M. J., 2001. *Central forebrain Fos responses to familiar male odours are attenuated in recently mated female mice.* Eur. J. Neurosci. 13, 389-399.
- HAMPTON R. R., SHETTLEWORTH S. J., 1996a. *Hippocampus and memory in a food-storing and in a nonstoring bird species.* Behav. Neurosci. 110, 946-964.
- HAMPTON R. R., SHETTLEWORTH S. J., 1996b. *Hippocampal lesions impair memory for location but not color in passerine birds.* Behav. Neurosci. 110, 831-835.
- HENTTONEN H., 2000. *Long-term dynamics of the bank vole Clethrionomys glareolus at Pallasjarvi, Northern Finnish taiga.* Pol. J. Ecol. 48, 87-96.
- HROMADA M., TRYJANOWSKI P., ANTCHAK M., 2002. *Presence of the great grey shrike Lanius excubitor affects breeding passerine assemblage.* Ann. Zool. Fennici 39, 125-130.
- INSEL T. R., 2003. *Is social attachment an addictive disorder?* Physiol. Behav. 79, 351-357.
- INSEL T. R., HULIHAN T. J., 1995. *A gender specific mechanism for pair bonding: oxytocin and partner preference formation in monogamous voles.* Behav. Neurosci. 109, 782-789.
- JACOBS L. F., GAULIN S. J., SHERRY D. F., HOFFMAN G. E., 1990. *Evolution of spatial cognition: sex-specific patterns of spatial behavior predict hippocampal size.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 87, 6349-6352.
- JESSBERGER S., GAGE F. H., 2008. *Stem-cell-associated structural and functional plasticity in the aging hippocampus.* Psychol. Aging 23, 684-691.
- JĘDRZEJEWSKA B., JĘDRZEJEWSKI W., 1989. *Wpływ płoszenia ofiar przez drapieżniki na układ drapieżca-ofiara.* Wiad. Ecol. 35, 3-21.
- KABA H., 2010. *Neurobiology of mammalian olfactory learning that occurs during sensitive periods.* Curr. Zool. 56, 819-833.
- KAPLAN M. S., HINDS J. W., 1977. *Neurogenesis in the adult rat: electron microscopic analysis of light radioautographs.* Science 197, 1092-1094.
- KATS L. B., DILL L. M. 1998. *The scent of death: chemosensory assessment of predation risk by prey animals.* Ecoscience 5, 361-394.
- KENDRICK K. M., GUEVARA-GUZMAN R., ZORRILLA J., HINTON M. R., BROAD K. D., MIMMACK M., OHKURA S., 1997. *Formation of olfactory memories mediated by nitric oxide.* Nature 388, 670-674.
- KENDRICK K. M., LEVY F., KEVERNE E. B., 1992. *Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sleep.* Science 256, 833-836.
- KEYNAN O., YOSEF R., 2010. *Temporal changes and sexual differences of impaling behavior in Southern Grey Shrike (Lanius meridionalis).* Behav. Processes 85, 47-51.
- KOPELMAN M. D., THOMSON A. D., GUERRINI I., MARSHALL E. J., 2009. *The Korsakoff syndrome: clinical aspects, psychology and treatment.* Alcohol 44, 148-154.
- KREBS J. R., DAVIES N. B. (red.), 1978. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach.* Blackwell, Oxford.
- KRUCZEK M., MARCHLEWSKA-KOJ A., 1986. *Puberty delay of bank vole females in a high-density population.* Biol. Reprod. 35, 537-541.
- LABOV J. B., 1981. *Pregnancy Blocking in Rodents: Adaptive Advantages for Females.* Amer. Nat. 118, 361-371.
- LEONARD S. T., FERKIN M. H., JOHNSON M. M., 2001. *The response of meadow voles to an over-mark in which the two donors differ in gonadal hormone status.* Anim. Behav. 62, 1171-1177.
- LI X. C., JARVIS E. D., ALVAREZ-BORDA B., LIM D.A., NOTTEBOHM F., 2000. *A relationship between behavior, neurotrophin expression, and new neuron survival.* Proc. Natl. Acad. Sci. USA 97, 8584-8589.
- MARCHLEWSKA-KOJ A., 1997. *Sociogenic stress and rodent reproduction.* Neurosci Biobehav Rev. 21, 699-703.
- MARCHLEWSKA-KOJ A., KRUCZEK M., KAPUSTA J., POCHRON E. 2003. *Prenatal stress affects the rate of sexual maturation and attractiveness in bank voles.* Physiol. Behav. 79, 305-310.
- MC EWEN B. S., 2009. *The brain is the central organ of stress and adaptation.* Neuroimage 47, 911-913.
- MCNAMARA J. M., 1990. *Why hoard? The economics of food storing in tits, Parus spp.* Behav. Ecol. 1, 12-23.
- MILLER G., 2009. *The brain collector.* Science 324, 1634-1636.
- MOURET A., MURRAY K., LLEDO P. M., 2009. *Centrifugal drive onto local inhibitory interneurons of the olfactory bulb.* Ann. N. Y. Acad. Sci. 1170, 239-254.
- MÖLLER A. P., ERRITZØE J., GARAMSZEGI L. Z., 2005. *Coevolution between brain size and immunity in birds: implications for brain size evolution.* J. Evol. Biol. 18, 223-237.
- NISSANT A., PALLOTTO M., 2011. *Integration and maturation of newborn neurons in the adult olfactory bulb – from synapses to function.* Eur. J. Neurosci. 33, 1069-1077.
- NORRDAHL K., KORPIMAKI E., 2002. *Changes in individual quality during a 3-year population cycle of voles.* Oecologia 130, 239-249.
- NOTTEBOHM F., LIU W. C. 2010. *The origins of vocal learning: New sounds, new circuits, new cells.* Brain. Lang. 115, 3-17.
- PAVESI E., CANTERAS N. S., CAROBREZ A. P., 2011. *Acquisition of pavlovian fear conditioning using B-adrenoceptor activation of the dorsal pre-mammillary nucleus as an unconditioned stimulus to mimic live predator-treat exposure.* Neuropsychopharmacology 36, 926-939.

- ROOZENDAAL B., MCEWEN B. S., CHATTARJI S. S., 2009. *Stress, memory and the amygdala*. Nat. Rev. Neurosci. 10, 423–433.
- SCHWAGMEYER P. L., 1979. *The Bruce Effect: an evaluation of male/female advantages*. Amer. Nat. 114, 932–938.
- SCOVILLE W. B., MILNER B., 2000. *Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions*. J. Neuropsychiatry. Clin. Neurosci. 12, 103–113.
- SHERRY D. F., 2006. *Neuroecology*. Annu. Rev. Psychol. 57, 167–197.
- SHERRY D. F., VACCARINO A. L., BUCKENHAM K., HERZ R. S. 1989. *The hippocampal complex of food-storing birds*. Brain. Behav. Evol. 34, 308–317.
- SLIWOWSKA J. H., 2010. *Prenatal alcohol exposure and its effects on hippocampal anatomy and function*. Nova Science Publishers, Inc., New York.
- SMULDERS T. V., SASSON A. D., DEVOOGD T. J., 1995. *Seasonal variation in hippocampal volume in a food-storing bird, the black-capped chickadee*. J. Neurobiol. 27, 15–25.
- SOL D., DUNCAN R. P., BLACKBURN T. M., CASSEY P., LEFEBVRE L., 2005. *Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environment*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 5460–5465.
- SPRITZER M., MEIKLE D., SALOMON N., 2005a. *Female choice based on male spacial ability and aggressiveness among meadow voles*. Anim. Behav. 69, 1121–1130.
- SPRITZER M., SALOMON N., MEIKLE D., 2005b. *Influence of scramble competition for mates upon the spacial ability of male meadow voles*. Anim. Behav. 69, 375–386.
- SZCZUKA A., GODZINSKA E. J., 2004. *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.
- TAMASHIRO K. L. K., NGUYEN M. M. N., SAKAI R. R., 2005. *Social stress: From rodents to primates*. Frontiers Neuroendocrinol. 26, 27–40.
- TRYJANOWSKI P., GOLDYN B., SURMACKI A., 2002. *Influence of the red fox (Vulpes vulpes) on distribution and number of breeding birds in an intensively used farmland*. Ecol. Res. 17, 395–399.
- ULRICH-LAI Y. M., HERMAN J. P., 2009. *Neural regulation of endocrine and autonomic stress responses*. Nat. Rev. Neurosci. 10, 397–409.
- VAN PRAAG H., 2009. *Exercise and the brain: something to chew on*. Trends Neurosci. 32, 283–290.
- WARNER-SCHMIDT J. L., DUMAN R. S., 2006. *Hippocampal neurogenesis: opposing effects of stress and antidepressant treatment*. Hippocampus 16, 239–249.
- WEAVER I. C., CERVONI N., CHAMPAGNE F. A., D'ALESSIO A. C., SHARMA S., SECKL J. R., DYMOV S., SZYF M., MEANEY M. M., 2004. *Epigenetic programming by maternal behavior*. Nat. Neurosci. 7, 847–854.
- WEBSTER J.P., 2001. *Rats, cats, people and parasites: the impact of latent toxoplasmosis on behaviour*. Microbes Infect. 3, 1037–1045.
- WHITMAN M. C., GREER C. A., 2009. *Adult neurogenesis and the olfactory system*. Prog. Neurobiol. 89, 162–175.
- WILLIAMS J., INSEL T., HARBAUGH C., CARTER C., 1994. *Oxytocin administered centrally facilitates formation of a partner preference in female prairie voles (Microtus ochrogaster)*. J. Neuroendocrinol. 6, 47–50.
- WILSON D. A., SULLIVAN R. M., 1992. *Blockade of mitral/tufted cell habituation to odors by association with reward: a preliminary note*. Brain Res. 594, 143–145.
- WILSON D. A., BEST A. R., SULLIVAN R. M., 2004. *Plasticity in the olfactory system: lessons for the neurobiology of memory*. Neuroscientist 10, 513–524.
- WINSLOW J. T., HASTINGS N., CARTER C. S., HARBAUGH C. R., INSEL T. R., 1993. *A role for central vasopressin in pair bonding in monogamous prairie voles*. Nature 365, 545–548.
- WOLLEY C., GOULD E., FRANKFURT M., MCEWEN B. S., 1990. *Naturally occurring fluctuation in dendritic spine density on adult hippocampal pyramidal neurons*. J. Neurosci. 10, 4035–4032.

