

ANDRZEJ WNUK

*Pracownia Etologii
Zakład Neurofizjologii
Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN
Pasteura 3, 02-093 Warszawa
Katedra Entomologii Stosowanej
Wydział Ogrodnictwa, Biotechnologii i Architektury Krajobrazu
Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego w Warszawie
02-776 Nowoursynowska 159
E-mail: andrzej_wnuk@sggw.pl*

NEUROBIOLOGICZNE KORELATY ROZWOJU BEHAWIORALNEGO ROBOTNIC OWADÓW SPOŁECZNYCH

WPROWADZENIE

U owadów najbardziej zaawansowana forma życia społecznego, tzw. eusocjalny lub właściwie społeczny poziom organizacji, wykształciła się w szczególności w rzędzie błonkówek (Hymenoptera). Mrówki (Formicidae) oraz pszczoły (Apoidea), podobnie jak inne eusocjalne zwierzęta, swój sukces ewolucyjny zawdzięczają w znacznym stopniu trzem cechom stanowiącym jednocześnie kryteria występowania eusocjalnego poziomu organizacji: (i) występowaniu rozrodczego podziału pracy pomiędzy członkami kolonii, (ii) współpracy w opiece nad potomstwem oraz (iii) współpracy międzypokoleniowej (potomstwo pomaga rodzicom) (MICHENER 1961; WILSON 1971; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 2009; GODZIŃSKA 2006b; WNUK i GODZIŃSKA 2008).

W społeczeństwach błonkówek występuje nie tylko tzw. rozrodczy podział pracy, wyrażający się w tym, że osobniki mniej płodne lub wręcz bezpłodne pracują na rzecz potomstwa osobników bardziej płodnych, lecz również tzw. polietyzm, czyli podział pracy wyrażający się w występowaniu u robotnic długotrwałych specjalizacji

behawioralnych (WILSON 1971; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 2009). Specjalizacjom tym towarzyszą również zmiany w obrębie układu nerwowego, będące wyrazem adaptacji robotnic do pełnienia określonych funkcji (GRONENBERG 2008).

Badania nad związkiem mózg-zachowanie w obrębie błonkówek dotychczas skupiały się głównie na pszczole miodnej (*Apis mellifera*), która szybko stała się owadzim organizmem modelowym w neurobiologii zachowania (GALIZIA i współaut. 2012). Ostatnio coraz więcej badaczy kieruje swoją uwagę także w stronę mrówek, które jako wysoko uorganizowane owady społeczne charakteryzują się bogatym repertuarem zachowań i tworzą społeczeństwa pod wieloma względami bardzo podobne do społeczeństw ludzi (GODZIŃSKA 1997, FOSTER i RATNIEKS 2005, WNUK 2008, HARDISTY i CASSILL 2010).

W pracy tej przedstawione zostaną wybrane zagadnienia dotyczące rozwoju behawioralnego mrówek oraz jego neuroanatomicznych i neurochemicznych korelatów, z uwzględnieniem najnowszych badań prowadzonych w tym zakresie.

PODZIAŁ PRACY I ROZWÓJ BEHAVIORALNY OWADÓW SPOŁECZNYCH

PRZEJŚCIE OPIEKUNKA-ZBIERACZKA

Podział pracy (polietyzm) może być determinowany cechami morfologicznymi osobników (polietyzm kastowy) lub zależnie od wieku robotnic (polietyzm wiekowy, czasowy). Polietyzm kastowy i wiekowy często współwystępują i wspólnie kształtują zachowania poszczególnych robotnic (WILSON 1971; OSTER i WILSON 1978; HÖLLDOBLER 1983; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 2009). W społeczeństwach owadów robotnice z reguły zaczynają życie od prac wykonywanych wewnątrz gniazda i pełnienia funkcji opiekunek potomstwa i królowej, a dopiero później przechodzą do aktywności na zewnątrz gniazda, głównie pełniąc funkcję zbieraczek (DOBRZAŃSKA 1959; WILSON 1971; OSTER i WILSON 1978; HÖLLDOBLER 1983; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 2009; AMDAM 2011). Przejście to określa się jako przejście opiekunka-zbieraczka lub jako zmiana statusu behawioralnego robotnicy (FÉNÉRON i JAISON 1995, FAHRBACH i współaut. 1998, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006). Jest ono związane z modyfikacjami repertuaru behawioralnego robotnicy, które odzwierciedlają w znacznej mierze zmiany progów odpowiedzi stanowiących elementy złożonych wzorców zachowań (robotnica staje się bardziej lub mniej reaktywna na bodźce wyzwajające lub modulujące określone zachowania) (PAGE i MITCHELL 1990, ROBINSON 1992, PAGE i współaut. 1998, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006).

Przejście opiekunka-zbieraczka obok zmian behawioralnych może również obejmować znaczne modyfikacje innych elementów fenotypu osobnika, a w szczególności modyfikacje w zakresie neuroanatomii i neurochemii określonych struktur układu nerwowego, stanu hormonalnego organizmu, metabolizmu cukrów i białek, morfologii i funkcjonowania gruczołów wydzielania zewnętrznego, zawartości lipidów w ciele oraz ekspresji wielu genów (ROBINSON 2002, WHITFIELD i współaut. 2006, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006). Wraz z przejściem do pełnienia funkcji zbieraczki następuje także pogorszenie zdolności uczenia się asocjacyjnego opartego na węchu (BAKER i współaut. 2012) i spadek odporności (AMDAM i współaut. 2004), obserwuje się też zmiany profilu białek (WOLSCHIN i AMDAM 2007). Głębokie modyfikacje fenotypu, zachodzące podczas

zmiany statusu behawioralnego robotnic społecznych błonkówek, są w znacznym stopniu wyrazem procesów rozwojowych mających charakter dojrzewania (DURST i współaut. 1994; FAHRBACH i współaut. 1998, 2003). Jak wykazały niedawne badania polskich badaczy (MOROŃ i współaut. 2008, WOYCIECHOWSKI i MOROŃ 2009), moment przejścia od aktywności wewnątrz gniazda do bardziej ryzykownych prac wykonywanych na zewnątrz gniazda zależy jednak nie tylko od wieku robotnicy, lecz również od oczekiwanego dalszego czasu jej życia.

Zależne od wieku długotrwałe specjalizacje behawioralne robotnic owadów społecznych i towarzyszące im charakterystyczne zmiany innych elementów fenotypu stanowią jeden z najlepiej poznanych przykładów tzw. polifenizmu sekwencyjnego, czyli występowania serii odmiennych fenotypów podczas kolejnych etapów rozwoju ontogenetycznego osobnika (FAHRBACH 1997, MICHENER 1961, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006).

ZJAWISKO REWERSJI BEHAVIORALNEJ

Obok wymienionych powyżej czynników, rozwój behawioralny owadów społecznych jest również silnie uzależniony od kontekstu społecznego, w którym przebiega ontogeneza osobnika (ROBINSON 1992, ROBINSON i współaut. 1997, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006, AMDAM 2011). Na tempo oraz kierunek rozwoju behawioralnego robotnicy wpływa nie tylko jej wiek, lecz również różne parametry określające stan demograficzny grupy społecznej, w której skład wchodzi (kolonii lub fragmentu kolonii), takie jak: wiek, wielkość, struktura wiekowa wyrażająca się jako stosunek liczbowy młodych robotnic do starych, brak lub obecność królowej oraz liczba i stadium rozwojowe potomstwa (WILSON 1971; HÖLLDOBLER i WILSON 1990, 2009).

Zmiany kontekstu społecznego mogą prowadzić do przyspieszenia tempa rozwoju behawioralnego robotnicy, jego opóźnienia, a nawet odwrócenia (ROBINSON i współaut. 1997, ROBINSON 2002, HÖLLDOBLER i WILSON 2009, AMDAM 2011). To ostatnie zjawisko, tzn. powrót zbieraczki do pełnienia funkcji opiekunki potomstwa, nosi nazwę rewersji behawioralnej. U pszczoł proces ten jest naturalnym elementem cyklu rozwojowego w sytuacji, gdy rodzina pszczoła ulega podziałowi, kiedy to po rójce królowa pozostaje

w towarzystwie grupy robotnic-zbieraczek, z których część będzie musiała ponownie zająć się opieką nad potomstwem (ROBINSON i współaut. 1992). Rewersja behawioralna może zajść także na skutek naturalnych zmian demograficznych, prowadzących do deficytu młodych osobników pełniących rolę opiekunek, np. jako skutek drapieżnictwa czy choroby lub tzw. uzurpacji kolonii przez zbieraczki pochodzące z obcej kolonii (ROBINSON 1992, GODZIŃSKA 2006b). W warunkach doświadczalnych proces rewर्सji behawioralnej można indukować stosując techniki tzw. inżynierii społecznej i tworząc sztuczny fragment kolonii o pożądanej wielkości i składzie (ROBINSON i współaut. 1997, WNUK i GODZIŃSKA 2006), na przykład złożony z samych zbieraczek i potomstwa (larw i poczwerek) (np. WNUK i współaut. 2011).

U pszczoły miodnej rewर्सja behawioralna jest stosunkowo dobrze poznana i wiąże się z powrotem niemal wszystkich cech fenotypu zbieraczki do stanu charakterystycznego dla opiekunki. Proces ten obejmuje m. in. reaktywację gruczołów gardzielowych służących do karmienia larw, zmiany neurohormonalne, immunologiczne i zmiany profilu białek. U zrewertowanych opiekunek nie wytwarzają się też deficyty procesów uczenia się charakteryzujące stare zbieraczki (m.in. AMDAM 2011; FAHRBACH i współaut. 1998, 2003; ROBINSON i współaut. 1992, 1997; TOTH i ROBINSON 2005, GODZIŃSKA 2006a, WNUK i GODZIŃSKA 2006, WOLSCHIN i AMDAM 2007). Co ciekawe, u robotnic pszczoły miodnej pewne modyfikacje fenotypu cechujące opiekunki zrewertowane (łącznie z regeneracją gruczołów gardzielowych) można indukować w grupach złożonych z samych zbieraczek nawet wtedy, gdy nie są one eksponowane na potomstwo: wystarczy do tego sama nieobecność młodszych robotnic (HUANG i ROBINSON 1996). Ostatnio wykazano też, że u

robotnic pszczoły miodnej podczas przejścia opiekunka-zbieraczka występują modyfikacje epigenetyczne, które podczas rewर्सji behawioralnej ulegają w większości odwróceniu (HERB i współaut. 2012).

Rewर्सja behawioralna została opisana również u mrówek, ale towarzyszące jej procesy są poznane znacznie słabiej. Wiele wskazuje na to, że u mrówek zjawisko rewर्सji behawioralnej jest procesem jakościowo różnym od rewर्सji behawioralnej występującej u pszczoły miodnej i najprawdopodobniej nie obejmuje aż tak daleko idących zmian fenotypu (LENOIR 1979, SORENSEN i współaut. 1984). Wiadomo jednak, że w grupach składających się z samych zbieraczek lub wyłącznie ze starych robotnic część osobników angażuje się w różne formy opieki nad potomstwem (ERHARDT 1931, WEIR 1958, DOBRZAŃSKA 1959, LENOIR 1979, SORENSEN i współaut. 1984, MCDONALD i TOPOFF 1985, CALABI i TRANIELLO 1989, FÉNERON 1993, GODZIŃSKA i współaut. 1999, WNUK i współaut. 2011) i że proces ten może zajść w czasie krótszym niż 24 godziny od wystawienia grupy zbieraczek na obecność potomstwa (LENOIR 1979, SORENSEN i współaut. 1984, MCDONALD i TOPOFF 1985, WNUK 2007, WNUK i współaut. 2011). Jakość zachowań opiekuńczych opiekunek zrewertowanych mrówek jest jednak różna i waha się od małej wydajności, prowadzącej do wysokiej śmiertelności potomstwa (LENOIR 1979, WNUK i współaut. niepublikowane), po w pełni wydajną opiekę (MCDONALD i TOPOFF 1985). Należy też pamiętać, że zbieraczki mrówek, które nie przeszły rewर्सji behawioralnej, nie są zupełnie pozbawione zdolności do wykazywania pewnych form opieki nad potomstwem, a pod niektórymi względami (na przykład jeśli chodzi o zanoszenie do gniazda potomstwa znalezionego poza nim) przewyższają nawet opiekunki (LENOIR 1981).

NEUROANATOMICZNE UWARUNKOWANIA ROZWOJU BEHAWIORALNEGO OWADÓW SPOŁECZNYCH

Przejście opiekunka-zbieraczka wiąże się z licznymi modyfikacjami anatomicznymi w obrębie określonych struktur układu nerwowego. Większość klasycznych badań na ten temat przeprowadzono na pszczole miodnej, jednak w ostatnich latach coraz częściej obiektem zainteresowań naukowców stają się także mrówki z kilku gatunków należących do dwóch podrodzin, Formicinae i Myrmicinae.

U robotnic pszczoły miodnej istotne zmiany zachodzące w toku rozwoju osobniczego dotyczą przede wszystkim tzw. ciała grzybkowatego, które jest strukturą odgrywającą krytyczną rolę w integracji informacji napływającej z różnych narządów zmysłów oraz w procesach uczenia się i pamięci (BICKER i MENZEL 1989, MENZEL i współaut. 1994, SCHULZ i ROBINSON 1999, GALIZIA i współaut.

2012), a także płatów czułkowych, uczestniczących w przetwarzaniu informacji pochodzących z receptorów chemicznych i dotykowych znajdujących się na czułkach (GALIZIA i współaut. 2012). Podczas przejścia opiekunka-zbieraczka ciało grzybkowate przechodzi wewnętrzną reorganizację. W trakcie tego procesu zwiększa się objętość neuropilu, w którym tworzą się połączenia synaptyczne pomiędzy wypustkami neuronów, a zmniejszeniu ulega objętość tzw. komórek Kenyona – podstawowych neuronów budujących ciało grzybkowate (WITHERS i współaut. 1993). Zmiana statusu behawioralnego robotnicy pszczoły miodnej wiąże się także ze wzrostem objętości wargi (ang. lip) oraz kołnierzyka (ang. collar), będących strukturami ciała grzybkowatego, wchodzącymi w skład tzw. kielicha, które odbierają oraz integrują informacje pochodzące, odpowiednio, z płatów czułkowych i wzrokowych (DURST i współaut. 1994). Do niedawna przypuszczano, że zmiany te są skutkiem doświadczenia nowo nabywanego przez zbieraczki na skutek przejścia do środowiska na zewnątrz ula, bogatszego w bodźce, głównie wzrokowe (ang. experience-dependent model) (DURST i współaut. 1994, WITHERS i współaut. 1995). Dalsze eksperymenty wykazały jednak, że zmiany anatomiczne w ciele grzybkowatym są raczej wyrazem zarówno procesów rozwojowych przygotowujących opiekunkę do pełnienia funkcji zbieraczki, jak i efektem doświadczenia zdobytego przez zbieraczkę (FAHRBACH i współaut. 2003).

Zmiany w objętości neuropilu podobne do tych, jakie obserwuje się u pszczoły miodnej występują również u robotnic mrówki gmachówki *Camponotus floridanus* (podrodzina Formicinae). Objętość neuropilu zmienia się u nich wraz z wiekiem robotnicy oraz pełnią przez nią funkcją: najmniejsza jest u osobników nieaktywnych, zwiększa się u osobników opiekujących się potomstwem, a największa jest u zbieraczek (GRONENBERG i współaut. 1996).

Bardziej szczegółowe badania neuroanatomii robotnic trzech gatunków mrówek z rodzaju *Pheidole* (*P. dentata*, *P. pilifera* i *P. morrisi*), należących do różnych kast morfologicznych i będących w różnym wieku, ujawniły szereg różnic w morfologii mózgu (MUSCEDERE i TRANIELLO 2012). W doświadczeniu tym wykazano, że w porównaniu z robotnicami *major* (dużymi i posiadającymi duże głowy), robotnice *minor* (mniejsze i posiadające mniejsze głowy) mają stosunko-

wo większe ciała grzybkowate i płaty czułkowe, przy jednoczesnym proporcjonalnie mniejszym rozmiarze płatów wzrokowych. Ponieważ mrówki z rodzaju *Pheidole* kierują się głównie sygnałami chemicznymi i w bardzo małym stopniu wzrokiem, wynik ten może sugerować, że rozmiar neuropilu w różnych strukturach ich mózgu jest powiązany z różnorodnością zadań, jakich podejmują się robotnice. U tych gatunków robotnice *minor*, a także robotnice starsze, częściej angażują się w zadania na zewnątrz gniazda i to u nich właśnie najlepiej rozwinięte są części mózgu odpowiedzialne za przekazywanie i przetwarzanie najbardziej strategicznych bodźców zmysłowych (a więc bodźców chemicznych). Mniejsze proporcje objętości płatów wzrokowych w stosunku do ciała grzybkowatego i płatów czułkowych u robotnic *minor* nie są najprawdopodobniej związane z mniejszą sprawnością układu wzrokowego tych robotnic, lecz raczej stanowią odzwierciedlenie nieproporcjonalnie większego inwestowania w neuropil odpowiedzialny za przetwarzanie sygnałów chemicznych. Co więcej, różnice w rozmiarach płatów wzrokowych mózgu robotnic *minor* i *major* mogą także wynikać z różnic w rozmiarach samych oczu, a dokładniej liczby ommatidiów, która jest różna u obu grup robotnic (MUSCEDERE i TRANIELLO 2012).

Intensywne zmiany zachodzące w toku rozwoju ontogenetycznego w obrębie układu nerwowego opisano także u innych gatunków mrówek. Przejście do pełnienia funkcji poza gniazdem u robotnic *Cataglyphis fortis* związane jest, przykładowo, z reorganizacją kompleksów synaptycznych, tzw. mikroglomeruli: zarówno w kołnierzyku, jak i wargach ciała grzybkowatego obserwuje się spadek ich liczby, przy jednoczesnym ogólnym wzroście objętości kielicha. Najprawdopodobniej jednak proces ten nie jest inicjowany przez mechanizmy wewnętrzne, lecz zależy od wcześniejszej ekspozycji osobników na światło. Okazuje się bowiem, że u mrówek w wieku charakterystycznym dla zbieraczek, lecz trzymany przez cały czas w ciemności, liczba mikroglomeruli jest porównywalna z liczbą tych struktur, jaką obserwuje się u osobników wykonujących prace wewnątrz gniazda (STIEB i współaut. 2010). Dodatkowo, u robotnic, które pracowały już na zewnątrz gniazda, a następnie powróciły do pełnienia zadań wewnątrz gniazda zaobserwowano częściowe cofnięcie się procesów reorganizacyjnych w tych strukturach

(STIEB i współaut. 2011), co może być uznane za neuroanatomiczny korelat rewersji behawioralnej. Wiadomo też, że u blisko spokrewnionego gatunku, *C. bicolor*, wyjście robotnicy na zewnątrz gniazda wiąże się ze znacznym wzrostem rozmiarów ciała grzybkowatego, głównie w miejscach wejść sygnałów wzrokowych (KÜHN-BÜHLMANN i WEHNER 2006), co, podobnie jak w opisywanym wyżej przypadku pszczoły miodnej, może mieć związek z przejściem do pełnienia funkcji w środowisku bogatszym w bodźce wzrokowe. Z kolei u robotnic *C. albicans* od chwili wyklucia z poczwarki przez okres następnych 60 dni zachodzi w mózgu proces eliminacji tzw. kolbek synaptycznych. Nie przebiega on jednak w każdym obszarze mózgu równocześnie: we wzrokowym centrum integracyjnym ciała grzybkowatego, kołnierzyku, proces ten rozpoczyna się najpóźniej, co związane jest również z intensywnym wzrostem odbieranych bodźców wzrokowych (SEID i WEHNER 2009).

Różnice w budowie kłębuszków węchowych robotnic mrówek o odmiennym statusie behawioralnym zaobserwowano również u dwóch gatunków mrówek grzybiarek: *Atta vollenweideri* i *A. sexdens* (podrodzina Myrmicinae). U obu gatunków w płatach czułkowych robotnic *major*, które wykonują zadania na zewnątrz gniazda (podobnie jak robotnice *minor* omawianych wcześniej mrówek *Pheidole*), stwierdzono obecność jednego większego kłębuszka, makroglomerulusa, który towarzyszył licznym mniejszym kłębuszkom o zbliżonych do siebie rozmiarach. Z kolei u robotnic *minor* zaleziono jedynie mniejsze kłębuszki o podobnej wielkości (KLEINEIDAM i współaut. 2005). Autorzy uważają, że obecność makroglomerulusa u robotnic *major* wynika z pełnionej przez niego funkcji, czyli z uczestnictwa tej struktury w procesie wykrywania szlaku w oparciu o feromony, chemiczne związki sygnałowe o działaniu wewnątrzgatunkowym.

NEUROCHEMICZNE UWARUNKOWANIA ROZWOJU BEHAVIORALNEGO OWADÓW SPOŁECZNYCH

UDZIAŁ AMIN BIOGENNYCH

Aminy biogenne stanowią bardzo ważną klasę związków chemicznych mających istotny wpływ na fizjologię owadów społecznych oraz biorących decydujący udział w regulacji wielu ich zachowań, działając w charakterze neuroprzekaźników i neurohormonów (OSBORNE 1996, ROEDER 1999, ROEDER i współaut. 2003). Do najważniejszych i najczęściej badanych amin biogennych należą: dopamina (DA), serotonina (5-HT) oraz oktopamina (OA). Na szczególną uwagę zasługuje tu oktopamina, amina biogenna stanowiąca u bezkręgowców funkcjonalny analog noradrenaliny. Liczne badania wykazały udział OA w wielu różnych procesach fizjologicznych oraz potwierdziły jej rolę w kontroli szeregu zachowań, gdzie amina ta działa jako neurohormon, neuroprzekaźnik i neuromodulator (ROEDER 1999, 2005; ROEDER i współaut. 2003). Miejscem oddziaływania najsilniejszego wpływu OA jest jednak układ nerwowy owadów, gdzie uczestniczy ona między innymi w regulacji podziału pracy owadów społecznych, co zostało dobrze udokumentowane u pszczoły miodnej (WAGENER-HULME i współaut. 1999; SCHULZ i ROBINSON 1999, 2001; SCHULZ i współaut. 2002a, b; BARRON i współaut. 2007; BLOCH i MESHI 2007).

W mózgu robotnic pszczoły miodnej poziom oktopaminy, serotoniny i dopaminy wzrasta wraz z wiekiem (HARRIS i WOODRING 1992, WAGENER-HULME i współaut. 1999), co najwyraźniej obserwuje się w ciele grzybkowatym (SCHULZ i ROBINSON 1999). Sam proces przejścia do pełnienia funkcji zbieraczki jest z kolei najsilniej skorelowany ze wzrostem poziomu OA w płatach czułkowych (SCHULZ i ROBINSON 1999, 2001; SCHULZ i współaut. 2002a, 2002b). Natomiast wzrost poziomu dopaminy i serotoniny stwierdzono u zbieraczek głównie w płatach wzrokowych (TAYLOR i współaut. 1992).

U zbieraczek pszczoły miodnej poza podwyższonym poziomem OA w mózgu i w szczególności w jego płatach czułkowych stwierdza się również wysoki poziom krążącego w hemolimfie hormonu juvenilnego (JH) (ROBINSON 1992, FAHRBACH 1997, ROBINSON i współaut. 1997). Okazuje się, że podanie JH lub jego analogów (np. metoprenu) powoduje przedwczesną ekspresję zachowań zbierackich (BLOCH i współaut. 2002). Natomiast usunięcie gruczołów produkujących ten hormon (łac. *corpora allata*) powoduje u opiekunek opóźnienie przejścia do pełnienia funkcji zbieraczki, co z kolei może zostać odwrócone poprzez podanie metoprenu lub

OA (SCHULZ i współaut. 2002b). Kiedy jednak opiekunkom zostanie podana OA, również spowoduje ona przedwczesną ekspresję zachowań zbierackich i, co więcej, proces ten zajdzie dużo szybciej niż w przypadku podania JH (SCHULZ i współaut. 2002b). Dodatkowo wiadomo też, że podanie metoprenu skutkuje podwyższeniem poziomu OA w płatach czułkowych (SULLIVAN i współaut. 2000). Wydaje się więc, że hormon juvenilny wraz z oktopaminą współuczestniczą w sterowaniu ekspresją zachowań zbierackich, jednak OA może działać także niezależnie od JH (SCHULZ i współaut. 2002b). Ostatnio dowiedziano także, że chroniczne podawanie oktopaminy w pokarmie podwyższa gotowość zbieraczek do odbywania lotów zwiadowczych (LIANG i współaut. 2012).

Rola oktopaminy w rozwoju behawioralnym mrówek jest poznana znacznie słabiej i nieliczne badania na ten temat wskazują, że jej działanie wykazuje odmienny charakter niż u pszczoły miodnej. O ile u mrówek z gatunku *Pheidole dentata* nie stwierdzono istotnych zmian poziomu OA w zależności od wieku robotnicy (SEID i TRANIELLO 2005), o tyle w przypadku robotnic mrówki śmawej (*Formica polyctena*) najwyższe poziomy OA w mózgu robotnic stwierdzono u opiekunek, a więc odwrotnie niż w przypadku pszczoły miodnej (WNUK i współaut. 2011). Co interesujące, u mrówek z tego gatunku podobne, niskie poziomy OA stwierdzono zarówno u zbieraczek, jak i u opiekunek zrewertowanych, czyli zbieraczek, które przeszły proces rewर्सji behawioralnej. Wydaje się więc, że, w odróżnieniu od pszczoł, u mrówek powrót zbieraczki do pełnienia funkcji opiekunki nie wiąże się z odwróceniem zmian neurochemicznych, przynajmniej w zakresie przebadanych amin biogennych (WNUK i współaut. 2011). Związek OA z ontogenezą mrówek zaobserwowano również w przypadku mrówki gmachówki *Camponotus floridanus*, u której porównano zawartość związków neuroaktywnych w mózgu osobników znajdujących się w różnych stadiach rozwojowych. Podwyższenie poziomu OA w mózgu stwierdzono jedynie przy przejściu ze stadium larwy do stadium poczwarki (PUNZO i WILLIAMS 1994). U robotnic *C. floridanus* stwierdzono także dramatyczny wzrost poziomu dopaminy w mózgu zachodzący pomiędzy stadium larwalnym a dorosłym i nieco mniej silnie wyrażony wzrost poziomu serotoniny. Z kolei u zbieraczek *P. dentata* stwierdzono wyż-

szy poziom serotoniny niż u opiekunek ze wszystkich badanych grup wiekowych, podczas gdy poziom dopaminy wzrastał równomiernie wraz z wiekiem robotnicy (SEID i TRANIELLO 2005). Natomiast u robotnic *F. polyctena* ani poziom 5-HT, ani DA nie zmienił się istotnie w zależności od specjalizacji behawioralnej (WNUK i współaut. 2011).

W przypadku robotnic *P. dentata* ustalono również, że wraz z wiekiem osobnika zmieniają się także wzorce immunoreaktywności serotonergicznej w płatach wzrokowych. Liczba neuronów serotonergicznych wzrastała zarówno u robotnic *minor*, jak i *major*, a dodatkowo starsze robotnice *major* cechowała wyższa liczba komórek serotonergicznych w płatach wzrokowych w porównaniu z robotnicami *minor* będącymi w tym samym wieku (SEID i współaut. 2008). Wydaje się więc prawdopodobne, że serotonina uczestniczy w rozwoju układu wzrokowego u robotnic *P. dentata*, dzięki któremu możliwe jest wykrywanie bodźców niezbędnych do wykonywania zadań na zewnątrz gniazda (SEID i TRANIELLO 2005, SEID i współaut. 2008). Dalsze badania wykazały jednak, że podanie inhibitora syntezy serotoniny, α -metylotryptofanu (AMTP), upośledza wykonanie zadania polegającego na podążaniu wzdłuż szlaku zapachowego, co sugeruje, że serotonina moduluje również procesy węchowe i/lub funkcje motoryczne związane z pełnieniem funkcji zbieraczki (MUSCEDERE i współaut. 2012).

UDZIAŁ KLASYCZNYCH NEUROPRZEKAŹNIKÓW AMINOKWASOWYCH KWASU γ -AMINOMASŁOWEGO (GABA) I GLUTAMINIANU (GLU)

W porównaniu z rolą amin biogennych, rola kwasu γ -aminomasłowego (GABA) i glutaminianu (Glu), należących do grupy klasycznych neuroprzebiegaczy aminokwasowych, w mechanizmach leżących u podstaw podziału pracy i rozwoju behawioralnego u owadów społecznych jest poznana znacznie słabiej. Pomimo że stan wiedzy na temat roli tych związków w kontroli procesów uczenia się i pamięci u pszczoły miodnej jest całkiem bogaty (wyczerpujące opracowanie można znaleźć w książce GALIZIA i współaut. 2012), niewiele wiadomo na temat ich udziału w regulacji rozwoju behawioralnego. Jedną z pierwszych wzmianek dotyczącą wahań poziomu tych neuroprzebiegaczy w mózgu robotnic pszczoły miodnej w zależności od wieku można znaleźć w pracy

FUCHSA i współaut. (1989), którzy stwierdzili, że poziom GABA i Glu w mózgu robotnicy pszczoły miodnej rośnie stopniowo po wykluciu się z poczwarki, osiągając maksimum po dziesięciu dniach, po czym ulega stopniowemu zmniejszeniu. W wyniku tego, poziom tych neuroprzekazników w mózgu robotnic pszczoły miodnej był podobny zarówno na początku, jak i pod koniec życia robotnicy. Maksymalne koncentracje GABA i Glu w mózgu w 10-tym dniu od chwili wyklucia się robotnicy z poczwarki wydaje się więc pokrywać z początkiem ekspresji zachowań prowadzących do budowania komórek plastra. Zaobserwowany spadek poziomu neuroprzekazników po tym okresie tłumaczony był z kolei procesami neurodegeneracyjnymi i zastępowaniem neuronów komórkami glejowymi (FUCHS i współaut. 1989). Więcej światła na zagadnienie regulacji rozwoju behawioralnego robotnic pszczoły miodnej rzuciło wspomniane już, najnowsze badanie LIANG i współaut. (2012), w którym wykazano, że chroniczne (przez 25-30 godzin) podawanie glutaminianu w pokarmie zwiększa skłonności robotnic do odbywania lotów zwiadowczych w poszukiwaniu nowych źródeł pokarmu, podczas gdy podanie inhibitora receptorów glutaminianergicznych hamowało ten efekt. Dodatkowo wykonano analizę ekspresji genów aktywnych zwiadowczyń, która ujawniła różnice w aktywności około 16% genów, w porównaniu z robotnicami pozostającymi w ulu. Pośród nich znajdowały się, między innymi, geny powiązane z ekspresją zachowań związanych z poszukiwaniem nowości (ang. novelty seeking), występujące także i u kręgowców, a kodujące m.in. receptory glutaminianergiczne. Ekspresja tych genów była wyższa u robotnic, które chętniej podejmowały się lotów zwiadowczych (LIANG i współaut. 2012). Z kolei HUNT i współaut. (2007), w wyniku identyfikacji genów cech ilościowych (QTL, ang. quantitative trait loci), wyznaczyli 128 genów biorących potencjalny udział w zachowaniu obronnym pszczoły miodnej, wśród nich między innymi gen kodujący receptor metabotropowy GABA-B-R1. Potencjalny związek tego genu z zachowaniami obronnymi robotnic pszczół pełniących funkcje strażniczek ula wymaga jednak dalszych badań.

W porównaniu z pszczolą miodną, informacje na temat występowania i roli GABA i Glu u mrówek są zaskakująco nieliczne: jak dotąd, opublikowano jedynie cztery prace poświęcone temu zagadnieniu (PUNZO i

GLANCEY 1985, PUNZO i WILLIAMS 1994, FELISBERTI i VENTURA 1996, DANG i współaut. 2002). Wiadomo jedynie, że u robotnic *minor* mrówki ogniowej *Solenopsis invicta* analiza zawartości aminokwasów w mózgu wykazała obecność zarówno GABA, jak i glutaminianu, przy czym poziom glutaminianu był około dwukrotnie wyższy niż poziom GABA (PUNZO i GLANCEY 1985). Z kolei u gmachówki *C. floridanus* zaobserwowano zależność poziomu GABA w mózgu od przynależności kastowej robotnic: u robotnic *minor* poziom GABA w mózgu był prawie dwukrotnie niższy niż u robotnic *major*. Wynik ten sugeruje więc, że GABA może odgrywać rolę w ekspresji zachowań stanowiących wyraz polityzmu kastowego. Poziom glutaminianu był jednak podobny u wszystkich robotnic (PUNZO i WILLIAMS 1994). Immunoreaktywność podobną do GABA-ergiczną odnaleziono także w płatach wzrokowych mrówek grzybiarek *Atta sexdens* (FELISBERTI i VENTURA 1996) oraz mrówek gmachówek *Camponotus japonicus* (DANG i współaut. 2002).

Najwięcej światła na udział GABA i Glu w regulacji podziału pracy i zmiany statusu behawioralnego u mrówek rzucają niedawne badania WNUKA (2012), który porównał zawartość tych związków w mózгах robotnic *F. polyctena* o różnym statusie behawioralnym. W doświadczeniu tym oznaczano poziom GABA i Glu w mózгах 5 grup robotnic *F. polyctena*, którymi były (1) młode mrówki w wieku 1-2 dni od chwili wyklucia się z poczwarki, (2) opiekunki potomstwa, (3) zbieraczki mające kontakt z opiekunkami oraz potomstwem (tzw. zbieraczki z kolonii), (4) zbieraczki pobrane w terenie ze szlaków i następnie pozbawione kontaktów z innymi grupami mrówek (tzw. zbieraczki izolowane) oraz (5) opiekunki zrewertowane, które wywodziły się z tej samej grupy wyjściowej mrówek, co zbieraczki izolowane (robotnice zebrane ze szlaku pokarmowego kilka metrów od gniazda). Wyniki analizy neurochemicznej wykazały przede wszystkim silne różnice pomiędzy zbieraczkami izolowanymi a pozostałymi grupami robotnic. Zbieraczki izolowane, które były eksperymentalnym odpowiednikiem zbieraczek spędzających najwięcej czasu w naturalnych warunkach poza gniazdem i mających najbardziej ograniczone kontakty z resztą kolonii, charakteryzowały się najniższym poziomem GABA oraz najwyższym poziomem glutaminianu w mózgu. Wyniki te sugerują, że zwiększona aktywność układu glutamina-

nergicznego, przy jednoczesnej obniżonej aktywności układu GABA-ergicznego, może wiązać się z przejściem robotnicy do pełnienia funkcji na zewnątrz gniazda. Co więcej, u najmłodszych robotnic badanych tuż po wykluceniu się z poczwarki zaobserwowano dwukrotnie wyższy poziom GABA, w porównaniu ze zbieraczkami izolowanymi. Być może więc aktywność układu GABA-ergicznego u robotnic mrówki ćmawej kształtuje progę ekspresji poszczególnych wzorców behawioralnych charakterystycznych dla określonego etapu rozwoju behawioralnego robotnicy.

Kolejnym, interesującym wynikiem było też stwierdzenie, że poziom GABA oraz stosunek GABA:Glu nie różnił się pomiędzy opiekunkami zwykłymi a opiekunkami zrewertowanymi, jednakże wykazywał istotne różnice pomiędzy opiekunkami zrewertowanymi i zbieraczkami izolowanymi, wywodzącymi się z tej samej wyjściowej grupy robotnic. Podobny wzorzec zależności można było zaobserwować także w przypadku glutaminianu (WNUK 2012). Wynik ten sta-

nowi silną przesłankę wskazującą na odwracalność niektórych procesów neurochemicznych towarzyszących przejściu opiekunka-zbieraczka u robotnic mrówki ćmawej. Jest to więc sytuacja odmienna niż w przypadku oktopaminy, której poziom nie powracał u zrewertowanych opiekunek *F. polyctena* do wartości uzyskiwanych dla zwykłych opiekunek (WNUK i współaut. 2011). Ostateczny dowód na odwracalność zmian poziomu neuroprzekazników aminokwasowych GABA i Glu, zachodzących w toku ontogenezy behawioralnej robotnic mrówki ćmawej, może jednak przynieść dopiero doświadczalne rozstrzygnięcie kwestii, czy to proces rewर्सji behawioralnej prowadzi do zmian neurochemicznych w mózgu robotnic, czy też może rewर्सję behawioralną przechodzą jedynie te zbieraczki, które są do tego predysponowane właśnie dlatego, że ich profil neurochemiczny zbliżony jest do profilu charakteryzującego zwykłe opiekunki.

PODSUMOWANIE

Rosnąca w ostatnich latach liczba badań nad neurobiologią rozwoju behawioralnego owadów społecznych świadczy o coraz większym zainteresowaniu tym tematem wśród badaczy. Owady społeczne są atrakcyjnym przedmiotem badań zależności pomiędzy mózgiem a zachowaniem z uwagi na ogromny repertuar zachowań (nie tylko społecznych) przy stosunkowo prostej (w porównaniu np. z kręgowcami) i dobrze poznanej (p. pszczoła miodna) budowie mózgu. Niektóre z nich mogą być również potencjalnymi kandydatami na organizmy modelowe w zupełnie nowych dla nich dziedzinach nauki. Na przykład, rewर्सja behawioralna u robotnic owadów społecznych coraz częściej przykuwa uwagę gerontologów, głównie z uwagi na to, że u pszczoły miodnej proces ten wiąże się nie tylko ze spowolnieniem czy zahamowaniem, ale nawet z odwracalnością niektórych zmian fenotypu ujawniających się w wyniku procesów starzenia się (AMDAM i współaut. 2005, WOLSCHIN i AMDAM 2007, MÜNCH i współaut. 2008, AM-

DAM 2011). Waga tego typu badań nabiera więc na znaczeniu pod względem zarówno biomedycznym, jak i społecznym. Obok pszczoły miodnej, również i mrówki mogłyby stanowić taki model, który byłby nawet dogodniejszy z uwagi na długowieczność robotnic (do kilku lat, podczas gdy pszczoła miodna żyje średnio ok. 6 tygodni) czy królowych (nawet ponad 20 lat), a także łatwość w manipulowaniu kontekstem społecznym przy zachowaniu ściśle kontrolowanych warunków doświadczalnych oraz dużą różnorodność obserwowanych zachowań (HÖLLDOBLER i WILSON 1990, GODZIŃSKA 1997, GODZIŃSKA i współaut. 1999, WNUK 2008). Istotne różnice jakościowe w charakterze procesów zachodzących podczas rozwoju ontogenetycznego i rewर्सji behawioralnej pszczół i mrówek świadczą o różnorodności mechanizmów odpowiedzialnych za ontogenezę i podział pracy u owadów społecznych również stanowią silny argument na rzecz badań porównawczych, nie ograniczających się do pojedynczego, dobrze poznanego gatunku.

NEUROBIOLOGICZNE KORELATY ROZWOJU BEHAVIORALNEGO ROBOTNIC OWADÓW SPOŁECZNYCH

Streszczenie

Obecny artykuł stanowi przegląd aktualnej wiedzy na temat neuroanatomicznych i neurochemicznych korelatów rozwoju behawioralnego robotnic owadów społecznych: pszczół i mrówek. Dyskusyjne są w nim zarówno dane literaturowe, jak i wyniki badań własnych autora. W koloniach owadów społecznych robotnice z reguły najpierw uczestniczą w pracach wykonywanych wewnątrz gniazda, a następnie, wraz z wiekiem, przechodzą do prac wykonywanych na zewnątrz gniazda. Procesowi temu, znanemu jako przejście opiekunka – zbieraczka towarzy-

szą między innymi modyfikacje neuroanatomiczne oraz neurochemiczne w obrębie całego mózgu lub/ i różnych jego struktur. Obecny artykuł omawia neurobiologiczne korelaty rozwoju behawioralnego robotnic społecznych błonkówek ze szczególnym zwróceniem uwagi na rolę amin biogennych i klasycznych neuroprzekaźników aminokwasowych oraz na różnice pomiędzy pszczołami i mrówkami. Autor porusza również kwestię odwracalności procesów uczestniczących w rozwoju behawioralnym robotnic (zjawisko rewersji behawioralnej).

NEUROBIOLOGICAL CORRELATES OF BEHAVIORAL DEVELOPMENT OF SOCIAL INSECT'S WORKERS

Summary

The present paper overviews current knowledge in neuroanatomical and neurochemical correlates of behavioural development in workers of social insects: honeybees and ants. Both literature data and the results of experimental research of the author are discussed. Social insect workers as a rule participate first in intranidal tasks and then switch to extranidal ones as they age. This process, known as the transition nurse – forager, is accompanied, among others, by neuroanatomical and neurochemical modifications taking place in various brain struc-

tures and/or in the whole brain. The present paper discusses neurobiological correlates of behavioural development of workers of social Hymenoptera with a particular stress laid on the role of biogenic amines and classical amino acid neurotransmitters and the differences between the honeybees and the ants. The author also deals with the question of reversibility of processes contributing to worker behavioural development (the phenomenon of behavioural reversion).

LITERATURA

- AMDAM G. V., 2011. *Social context, stress, and plasticity of aging*. Aging Cell 10, 18–27.
- AMDAM G. V., ŠIMÕES Z. L., HAGEN A., NORBERG K., SCHRÖDER K., MIKKELSEN Ø., KIRKWOOD T. B., OMHOLT S. W., 2004. *Hormonal control of the yolk precursor vitellogenin regulates immune function and longevity in honeybees*. Exp. Gerontol. 39, 767–773.
- AMDAM G. V., AASE A. L., SEEHUIS S. C., KIM FONDRK M., NORBERG K., HARTFELDER K., 2005. *Social reversal of immunosenescence in honey bee workers*. Exp. Gerontol. 40, 939–947.
- BAKER N., WOLSCHIN F., ADAM G. V., 2012. *Age-related learning deficits can be reversible in honeybees *Apis mellifera**. Exp Gerontol. 47, 764–772.
- BARRON A. B., MALESZKA J., VANDER MEER R. K., ROBINSON G. E., MALESZKA R., 2007. *Comparing injection, feeding and topical application methods for treatment of honeybees with octopamine*. J. Insect Physiol. 53, 187–194.
- BICKER G., MENZEL R., 1989. *Chemical codes for the control of behaviour in arthropods*. Nature 337, 33–39.
- BLOCH G., MESHI A., 2007. *Influences of octopamine and juvenile hormone on locomotor behavior and period gene expression in the honeybee, *Apis mellifera**. J. Comp. Physiol. A 193, 181–199.
- BLOCH G., SULLIVAN J. P., ROBINSON G. E., 2002. *Juvenile hormone and circadian locomotor activity in the honey bee *Apis mellifera**. J. Insect Physiol. 48, 1123–1131.
- CALABI P., TRANIELLO J. F. A., 1989. *Behavioral flexibility in age castes of the ant *Pheidole dentata**. J. Insect Behav. 2, 663–677.
- DANG Y. Y., LI Y. N., BAO X. X., 2002. *Distribution of GABA2-like immunoreactivity in the optic lobe neuropils of *Camponotus japonicus**. J. NE Normal. Univ. Nat. Sci. Ed. 34, 72–77.
- DOBZJAŃSKA J., 1959. *Studies on the division of labour in ants genus *Formica**. Acta Biol. Exp. 19, 57–81.
- DURST C., EICHMULLER S., MENZEL R., 1994. *Development and experience lead to increased volume of subcompartments of the honeybee mushroom body*. Behav. Neural Biol. 62, 259–263.
- ERHARDT S., 1931. *Über Arbeitsteilung bei *Myrmica* und *Messor* – arten*. Zeitschrift für Morphologie und ÖkologieTiere 20, 755–812.
- FAHRBACH S. E., 1997. *Regulation of age polyethism in bees and wasps by juvenile hormone*. Adv. Study Behav. 26, 285–316.
- FAHRBACH S. E., MOORE D., CAPALDI E. A., FARRIS S. M., ROBINSON G. E., 1998. *Experience-expectant plasticity in the mushroom bodies of the honeybee*. Learn. Mem. 5, 115–123.
- FAHRBACH S. E., FARRIS S. M., SULLIVAN J. P., ROBINSON G. E., 2003. *Limits on volume changes in the mushroom bodies of the honey bee brain*. J. Neurobiol. 57, 141–151.
- FELISBERTI F., VENTURA D. F., 1996. *Cerebral extraocular receptors in ants*. Tiss. Cell 28, 25–30.
- FÉNÉRON R., 1993. *Ethogenèse et reconnaissance interindividuelle: influence de l'expérience précoce*

- chez une fourmi ponerine (*Ectatomma tuberculatum* Olivier). Thèse Docteur Univ. Paris XIII, Paris.
- FÉNÉRON R., JAISSON P., 1995. *Ontogeny of nestmate brood recognition in a primitive ant, Ectatomma tuberculatum* Olivier (Ponerinae). *Anim. Behav.* 50, 9–14.
- FOSTER K. R., RATNIEKS F. L. W., 2005. *A new eusocial vertebrate?* *Trends Ecol. Evol.* 20, 363–364.
- FUCHS E., DUSTMANN H., STADLER H., SCHÜRMAN F. W., 1989. *Neuroactive compounds in the brain of the honeybee during imaginal life.* *Comp. Biochem. Physiol. C* 92, 337–342.
- GALIZIA C. G., EISENHARDT D., GIURFA M. (red.), 2012. *Honeybee neurobiology and behavior: a tribute to Randolph Menzel.* Springer Sciences, Business Media, Dordrecht Heidelberg London New York.
- GODZIŃSKA E. J., 1997. *Etologiczna analiza zachowania się i jego uwarunkowań przyczynowych.* *Kosmos* 46, 181–192.
- GODZIŃSKA E. J., 2006a. *Definicja i cele poznawcze neurosocjologii.* *Kosmos* 55, 137–148.
- GODZIŃSKA E. J., 2006b. *Owady społeczne: mity i fakty.* *Kosmos* 56, 371–381.
- GODZIŃSKA E. J., SZCZUKA A., KORCZYŃSKA J., 1999. *Maximum longevity of workers of three ant species under laboratory conditions (Hymenoptera: Formicidae).* *Pol. Pismo Entomol.* 68, 47–55.
- GRONENBERG W., 2008. *Structure and function of ant (Hymenoptera: Formicidae) brains: strength in numbers.* *Myrmecol. News* 11, 25–36.
- GRONENBERG W., HEEREN S., HÖLLDOBLER B., 1996. *Age-dependent and task-related morphological changes in the brain and the mushroom bodies of the ant *Camponotus floridanus*.* *J. Exp. Biol.* 199, 2011–2019.
- HARDISTY B. E., CASSILL D. L., 2010. *Extending eusociality to include vertebrate family units.* *Biol. Phil.* 25, 437–440.
- HARRIS J. W., WOODRING J., 1992. *Effects of stress, age, season and source colony on levels of octopamine, dopamine and serotonin in the honey bee (*Apis mellifera* L.) brain.* *J. Insect Physiol.* 38, 29–35.
- HERB B.R., WOLSCHIN F., HANSEN K. D., ARYEE M.J., LANGMEAD B., IRIZARRY R., AMDAM G. V., FEINBERG A. P., 2012. *Reversible switching between epigenetic states in honeybee behavioral subcastes.* *Nature Neurosci.* 15, 1371–1373.
- HÖLLDOBLER B., 1983. *Territorial behavior in the green tree ant (*Oecophylla smaragdina*).* *Biotropica* 15, 241–250.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E. O., 1990. *The ants.* Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- HÖLLDOBLER B., WILSON E. O., 2009. *The superorganism. The beauty, elegance and strangeness of insect societies.* W. W. Norton, New York, London.
- HUANG Z. Y., ROBINSON G. E., 1996. *Regulation of honey bee division of labor by colony age demography.* *Behav. Ecol. Sociobiol.* 39, 147–158.
- HUNT G. J., AMDAM G. V., SCHLIPALIS D., EMORE C., SARDESAI N., WILLIAMS C. E., RUEPPELL O., GUZMÁN-NOVOA E., ARECHAVALETA-VELASCO M., CHANDRA S., FONDRK M. K., BEYE M., PAGE R. E., 2007. *Behavioral genomics of honeybee foraging and nest defense.* *Naturwissenschaften* 94, 247–267.
- KLEINEIDAM C. J., OBERMAYER M., HALBICH W., RÖSSLER W., 2005. *A macroglomerulus in the antennal lobe of leaf-cutting ant workers and its possible functional significance.* *Chem. Senses* 30, 383–392.
- KÜHN-BÜHLMANN S., WEHNER R., 2006. *Age-dependent and task-related volume changes in the mushroom bodies of visually guided desert ants, *Cataglyphis bicolor*.* *J. Neurobiol.* 66, 511–521.
- LENOIR A., 1979. *Le comportement alimentaire et la division du travail chez la fourmi *Lasius niger*.* *Bull. Biol. Fr. Belg.* 113, 79–314.
- LENOIR A., 1981. *Brood retrieving in the ant *Lasius niger* L.* *Sociobiology* 6, 153–178.
- LIANG Z. S., NGUYEN T., MATTILA H. R., RODRIGUEZ-ZAS S. L., SEELEY T. D., ROBINSON G. E., 2012. *Molecular determinants of scouting behavior in honey bees.* *Science* 395, 1225–1228.
- MCDONALD P., TOPOFF H., 1985. *Social regulation of behavioral development in the ant, *Novomessor albisetosus* (Mayr).* *J. Comp. Psychol.* 99, 3–14.
- MENZEL R., DURST C., ERBER J., EICHMÜLLER S., HAMMER M., HILDEBRANDT H., MAUELSHAGEN J., MÜLLER U., ROSENBOOM H., RYBAK J., SCHÄFER S., SCHEIDLER A., 1994. *The mushroom bodies in the honeybees: from molecules to behaviour.* [W:] *Neural Basis of Behavioural Adaptations.* SCHILDBERGER K., ELSNER N. (red.), Fortschritte der Zoologie 39, Fischer Verlag, Stuttgart, 81–102.
- MICHENER C. D., 1961. *Social polymorphism in the Hymenoptera.* *Symp. R. Ent. Soc. Lond.* 1, 43–56.
- MORÓN D., WITEK M., WOYCIECHOWSKI M., 2008. *Division of labour among workers with different life expectancy in the ant *Myrmica scabrinodis*.* *Anim. Behav.* 75, 345–350.
- MÜNCH D., AMDAM G.V., WOLSCHIN F., 2008. *Ageing in a eusocial insect: molecular and physiological characteristics of life span plasticity in the honey bee.* *Funct. Ecol.* 22, 407–421.
- MUSCEDERE M. L., TRANIELLO J. F. A., 2012. *Division of labor in the hyperdiverse ant genus *Pheidole* is associated with distinct subcaste- and age-related patterns of worker brain organization.* *PLoS ONE* 7, e31618.
- MUSCEDERE M. L., JOHNSON N., GILLIS B. C., KAMHI J. F., TRANIELLO J. F. A., 2012. *Serotonin modulates worker responsiveness to trail pheromone in the ant *Pheidole dentata*.* *J. Comp. Physiol. A* 198, 219–227.
- OSBORNE R. H., 1996. *Insect neurotransmission: neurotransmitters and their receptors.* *Pharmacol. Therap.* 69, 117–142.
- OSTER G. F., WILSON E. O., 1978. *Caste and ecology in the social insects.* Princeton University Press, Princeton, N. J.
- PAGE R. E., MITCHELL S. D., 1990. *Self organization and adaptation in insect societies.* *Phil. Soc. Am.* 2, 289–298.
- PAGE R. E., ERBER J., KIM FONDRK M., 1998. *The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.).* *J. Comp. Physiol. A* 182, 489–500.
- PUNZO F., GLANCEY B. M., 1985. *Arginine concentration and free amino acids in the brain of various worker subcastes of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae).* *Comp. Biochem. Physiol. B* 81, 761–765.
- PUNZO F., WILLIAMS D. F., 1994. *Free amino acids and biogenic amines in the brain of the carpenter ant, *Camponotus floridanus* (Buckley) (Hymenoptera, Formicidae).* *Comp. Biochem. Physiol. C* 107, 387–392.
- ROBINSON G. E., 1992. *Regulation of division of labor in insect societies.* *Annu. Rev. Entomol.* 37, 637–665.
- ROBINSON G. E., 2002. *Genomics and integrative analyses of division of labor in honeybee colonies.* *Am. Nat. (Suppl.)* 160, 160–171.
- ROBINSON G. E., PAGE R. E. JR., STRAMBI C., STRAMBI A., 1992. *Colony integration in honey bees: mechanisms of behavioral reversion.* *Ethology* 90, 336–348.
- ROBINSON G. E., FAHRBACH S. E., WINSTON M. L., 1997. *Insect societies and the molecular biology of social behavior.* *BioEssays* 19, 1099–1108.

- ROEDER T., 1999. *Octopamine in invertebrates*. Prog. Neurobiol. 59, 533–561.
- ROEDER T., 2005. *Tyramine and octopamine: ruling behavior and metabolism*. Annu. Rev. Entomol. 50, 447–477.
- ROEDER T., SEIFERT M., KÄHLER C., GEWECKE M., 2003. *Tyramine and octopamine: antagonistic modulators of behavior and metabolism*. Archiv. Insect Biochem. Physiol. 54, 1–13.
- SCHULZ D. J., ROBINSON G. E., 1999. *Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies: behaviorally related changes in the antennal lobes and age-related changes in the mushroom bodies*. J. Comp. Physiol. A 184, 481–488.
- SCHULZ D. J., ROBINSON G. E., 2001. *Octopamine influences division of labor in honey bee colonies*. J. Comp. Physiol. A 187, 53–61.
- SCHULZ D. J., BARRON A. B., ROBINSON G. E., 2002a. *A role for octopamine in honey bee division of labor*. Brain Behav. Evol. 60, 350–359.
- SCHULZ D. J., SULLIVAN J. P., ROBINSON G. E., 2002b. *Juvenile hormone and octopamine in the regulation of division of labor in honeybee colonies*. Horm. Behav. 42, 222–231.
- SEID M. A., TRANIELLO J. F. A., 2005. *Age-related changes in biogenic amines in individual brains of the ant *Pheidole dentata**. Naturwissenschaften 92, 198–201.
- SEID M. A., GOODE K., LI C., TRANIELLO J. F. A., 2008. *Age- and subcaste-related patterns of serotonergic immunoreactivity in the optic lobes of the ant *Pheidole dentata**. Dev. Neurobiol. 68, 1325–1333.
- SEID M. A., WEHNER R., 2009. *Delayed amonal pruning in the ant brain: A study of developmental trajectories*. Dev. Neurobiol. 69, 350–364.
- SORENSEN A. A., BUSCH T. M., VINSON S. B., 1984. *Behavioral flexibility of temporal subcastes in the fire ant, *Solenopsis invicta* in response to food*. Psyche 91, 319–331.
- STIEB S. M., MUENZ T. S., WEHNER R., RÖSSLER W., 2010. *Visual experience and age affect synaptic organization in the mushroom bodies of the desert ant *Cataglyphis fortis**. Dev. Neurobiol. 70, 408–423.
- STIEB S. M., HELLWIG A., WEHNER R., RÖSSLER W., 2011. *Visual experience affects both behavioral and neuronal aspects in the individual life history of the desert ant *Cataglyphis fortis**. Dev. Neurobiol. 72, 729–742.
- SULLIVAN J. P., JASSIM O., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 2000. *Juvenile hormone paces behavioral development in the adult worker honey bee*. Horm. Behav. 37, 1–14.
- TAYLOR D. J., ROBINSON G. E., LOGAN B. J., LAVERTY R., MERCER A. R., 1992. *Changes in brain amine levels associated with the morphological and behavioural development of the worker honeybee*. J. Comp. Physiol. 170, 715–721.
- TOTH A. L., ROBINSON G. E., 2005. *Worker nutrition and division of labour in honeybees*. Anim. Behav. 69, 427–435.
- WAGENER-HULME C., KUEHN J. C., SCHULZ D. J., ROBINSON G. E., 1999. *Biogenic amines and division of labor in honey bee colonies*. J. Comp. Physiol. A 184, 471–479.
- WEIR J. S., 1958. *Polyethism in workers of the ant *Myrmica* (Part II)*. Insect. Soc. 5, 315–339.
- WHITFIELD C. W., BEN-SHAHAR Y., BRILLET C., LEONCINI I., CRAUSER D., LECONTE Y., RODRIGUEZ-ZAS S., ROBINSON G. E., 2006. *Genomic dissection of behavioral maturation in the honeybee*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 103, 16068–16075.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. Belknap/Harvard University Press, Cambridge, MA.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1993. *Selective neuroanatomical plasticity and division of labour in the honeybee*. Nature 364, 238–240.
- WITHERS G. S., FAHRBACH S. E., ROBINSON G. E., 1995. *Effects of experience and juvenile hormone on the organization of the mushroom bodies of honey bees*. J. Neurobiol. 26, 130–144.
- WNUK A., 2007. *Fizjologiczne i etologiczne aspekty rewersji behawioralnej u robotnic mrówki čmawej (*Formica polyctena* Först)*. Praca magisterska, Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego, Warszawa.
- WNUK A., 2008. *Bezkręgowce jako organizmy modelowe: alternatywa dla kręgowców*. Prace i Materiały Zootechniczne 66, 166–168.
- WNUK A., 2012. *Neurochemiczne i społeczne uwarunkowania zachowań agresywnych mrówek*. Rozprawa doktorska, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Warszawa.
- WNUK A., GODZIŃSKA E. J., 2006. *Wpływ izolacji społecznej na fizjologię i zachowanie mrówek*. Kosmos 55, 177–196.
- WNUK A., WIATER M., GODZIŃSKA E. J., 2011. *Effect of past and present behavioural specialization on brain levels of biogenic amines in workers of the red wood ant *Formica polyctena**. Physiol. Entomol. 26, 54–61.
- WOLSCHIN F., AMDAM G. V., 2007. *Plasticity and robustness of protein patterns during reversible development in the honeybee (*Apis mellifera*)*. Anal. Bioanal. Chem. 389, 1095–1100.
- WOYCIECHOWSKI M., MOROŃ M., 2009. *Life expectancy and onset of foraging in the honeybee*. Insectes Soc. 56, 193–201.