

MICHAŁ WOYCIECHOWSKI

*Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: michal.woyciechowski@uj.edu.pl*

DOBÓR KREWNIACZY A EWOLUCJA OWADÓW EUSOCJALNYCH

DZIEDZICZNA BEZPŁODNOŚĆ

Dobór naturalny jako główny czynnik ewolucji biologicznej, jak zaproponował w 1859 r. Karol DARWIN w dziele *O powstawaniu gatunków*, wydawał się nie tłumaczyć mechanizm powstania i utrzymywania się układów, zwanych eusocjalnymi. Zgodnie z dość powszechnie przyjętą definicją WILSONA (1971) układy tego typu muszą spełniać trzy warunki. Tworzą je (i) osobniki należące, do co najmniej dwóch pokoleń, (ii) wychowujące wspólnie potomstwo, zwykle pochodzące od jednej lub kilku matek (królowych), a co za tym idzie (iii) część osobników tworzących to wspólne gniazdo jest całkowicie bezpłodna lub ma znacznie ograniczoną płodność (robotnice). Tak zaawansowane układy społeczne były bardzo dobrze znane Darwinowi, który obserwował eusocjalne błonkówki (Hymenoptera; mrówki, osy, pszczoły) i termity (Isoptera). Obecnie wiemy, że gatunki eusocjalne istnieją także u nielicznych przedstawicieli innych rzędów owadów, takich jak przyłżeńce (Thysanoptera), chrząszcze (Coleoptera) i pluskwiaki równoskrzydłe (Homoptera; mszyce), a nawet u kilku gatunków krewetek, czy ssaków (golce). Nie wymienia się tu jednocześnie takich ssaków jak szakal czerpatkowaty i mangusta karłowata, czy licznych ptaków posiadających pomocników, które spełniają trzy niezbędne warunki zaproponowane przez Wilsona. Podobne przypadki u owadów nazywa się czasowo-eusocjalnymi i kwalifikuje się je do prymitywnie eusocjalnych gatunków.

Rozważając dobrze sobie znane przykłady bezpłodnych robotnic u mrówek, pszczół i termitów, Darwin doskonale orientował się, że stanowią one jedną z poważniejszych przeszkód dla założeń jego teorii. Nie był bowiem w stanie wyjaśnić, jak dziedziczą się cechy bezpłodnych osobników. Cały problem wydawał się być wręcz absurdalny, gdyż poszukiwano odpowiedzi na pytanie, czy bezpłodność może być dziedziczna? W nieco mniej drastycznej formie sprowadzało się to do wyjaśnienia mechanizmów utrwalenia się zachowań altruistycznych drogą doboru naturalnego. Altruistycznych, czyli takich, które ograniczają płodność czy szanse przeżycia altruisty na rzecz zwiększenia szansy przeżycia i wydania potomstwa biorcy tego altruistycznego zachowania. Dziś bardziej precyzyjnie powinniśmy powiedzieć o ograniczaniu i zwiększaniu dostosowania, odpowiednio altruisty i biorcy jego zachowań.

Trzeba przyznać, że intuicja Darwina, próbującego rozwiązać problem bezpłodnych robotnic u eusocjalnych owadów, była nadzwyczaj trafna. Sugerował on mianowicie, że dobór naturalny należy stosować zarówno do rodziny, jak i osobników. Dziś wiemy, że właściwe rozwinięcie tego stwierdzenia było możliwe po zaakceptowaniu teorii Mendla, której jak wiadomo Darwin nie znał. Konieczne były też późniejsze odkrycia badaczy, którzy w 1908 roku niezależnie stworzyli matematyczne podstawy genetyki populacyjnej, znane dziś pod nazwą reguły Hardy'ego i Weinberga (CROW 1999; patrz artykuł ŁOM-

NICKIEGO *Spotkanie teorii Darwina z genetyką* w tym zeszycie KOSMOSU). Potrzebne były też kolejne dokonania FISHERA (1918) i WRIGHTA (1922), którzy zaproponowali jak obliczać genetyczne pokrewieństwo między osobnikami. Wszystkie te odkrycia były niezbędne, by móc stworzyć matematyczne podstawy teorii zwanej dziś teorią doboru krewniaczego lub też regułą Hamiltona (HAMILTON 1964a, b). William D. Hamilton podstawy swej teorii przedstawił w dwóch pracach, z których pierwszą poświęcił ogólnym założeniom doboru krewniaczego (ang. kin selection), zresztą nazwanego tak po raz pierwszy przez MAYNARDA SMITHA (1964), zaś drugą – ewolucji układów eusocjalnych u haplodiploidów, czyli u owadów z diploidalnymi samcami i haploidalnymi samcami, co jest regułą u błonkówek.

Idea Hamiltona potrzebowała kilkunastu lat by przebić się do świadomości biologów, choć jej główne przesłanie jest nadzwyczaj proste: określa ono warunki, w jakich dobór może prowadzić do powstania zachowań altruistycznych. Te warunki, to spełnienie nierówności

$$c/b < r,$$

w której c to koszt altruisty, b zysk biorcy tego altruistycznego zachowania, przy czym obie te wartości mierzone są dostosowaniem, zaś r to współczynnik pokrewieństwa łączący dawcę i biorcę, mierzony udziałem wspólnych genów dawcy i biorcy, pochodzących od niedawnego wspólnego przodka. W nierówności tej nie ma ograniczeń, by altruista nie posuwał się w swych zachowaniach tak daleko jak to robi wiele robotnic pszczoł i mrówek, które całkowicie rezygnują ze swej reprodukcji. Altruista może więc całkowicie zaniechać swej reprodukcji, jeśli tylko w wyniku jego działań krewniak, najlepiej bliski, powiększy swe dostosowanie odpowiednio wysoko (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Poziomy doboru, adaptacje* w tym zeszycie KOSMOSU). Najważniejsza jest bowiem skuteczna propagacja genów altruisty, mniej ważne jest, czy robi to on sam, czy dzięki jego altruistycznym działaniom jego krewniak, noszący przynajmniej w części r geny altruisty. Jednym słowem ważne jest łączne dostosowanie altruisty (ang. inclusive fitness).

EUSOCJALNE HAPLODIPLOIDY

Chociaż Hamilton swe przełomowe prace rozpoczął od ogólnej teorii opisującej warunki konieczne do utrwalenia się zachowań altruistycznych (HAMILTON 1964a), jest bardzo prawdopodobne, że to sytuacja, którą opisał u haplodiploidów nasunęła mu te ogólne wnioski (HAMILTON 1964b). Zauważył on, że samce os, mrówek i pszczoł są haploidami i dlatego ich wszystkie plemniki niosą ten sam zestaw genetycznej informacji (brak mejozy przy spermatogenezie). W efekcie całe ich diploidalne potomstwo, które rozwija się w samice, jest ze sobą bliżej spokrewnione (Tabela 1) niż potomstwo diploidalnych gatunków ($r = 0,5$). Co ważniejsze, pełne siostry błonkówek są ze sobą bliżej spokrewnione (0,75) niż matka z córką (0,5). Skoro tak, to nierówność Hamiltona łatwiej spełnić, gdy $r = 0,75$, niż gdy osiąga ono wartość 0,5. Należy zatem oczekiwać, że zachowania altruistyczne będą częstsze względem siostr niż własnych córek. To jest, według Hamiltona powód, dla którego wśród błonkówek jest tyle gatunków eusocjalnych i powstawały one w tej grupie owadów niezależnie znacznie częściej niż u innych diploidalnych gatunków.

Przedstawione tu argumenty nie przekonują tych, którzy sugerują, że skoro od współczynników pokrewieństwa zależy tak wiele, to wszystkie błonkówki powinny być eusocjalne. Tymczasem większość błonkówek (rośliniarki – Symphyta, owadziarki – Parasitica) nie wykazuje najmniejszych oznak życia społecznego. Nawet wśród żądłówek (Aculeata) eusocjalność nie jest powszechna, tak jak u pszczoł, gdzie tylko ok. 10% to gatunki eusocjalne, zaś pozostałe, to samotnie wychowujące swe dzieci samice.

Ten często pojawiający się zarzut przecenienia znaczenia doboru krewniaczego w ewolucji eusocjalności (HÖLLDOBLER i WILSON 2008), łatwo jest odrzucić, zwłaszcza u haplodiploidów. Jest oczywiste, że układy eusocjalne mogły powstać tylko tam, gdzie istniała już wcześniej opieka nad potomstwem. Co więcej, potomstwo takiej samicy musiało mieć szanse spotkać swe młodsze rodzeństwo wymagające opieki. Taka sytuacja, jak wiadomo, nie ma miejsca u większości błonkówek, których samice składają jaja w tkankach roślin (rośliniarki) lub ciele innych bezkręgowców, głównie owadów (owadziarki), więcej się swym potomstwem nie interesu-

jąc. Nie ma więc możliwości, by potomstwo takich samic, nawet jeśli rozwija się razem ze swym rodzeństwem, miało szanse spełnić rolę robotnicy z gniazda pszczoły czy mrówki. Podobnie jest u samotnych pszczół, u których samice giną wcześniej nim pojawi się pokolenie ich dzieci. W takiej sytuacji także ich dzieci nie mają szans napotkać młodsze rodzeństwo. Tam gdzie samica błonkówki żyje dostatecznie długo i sukcesywnie wychowuje swe potomstwo, które spotyka w swym gnieździe młodsze rodzeństwo, z którymi łączy je wysokie pokrewieństwo ($r = 0,75$), układy eusocjalne są regułą.

Jak już wspomniano, układy eusocjalne spotyka się nie tylko u haplodiploidalnych błonkówek. Okazuje się, że eusocjalne przyłżeńce i chrząszcze są także haplodiploidami (CRESPI 1992, KENT i SIMPSON 1992), co szczególnie u chrząszczy należy do wyjątku. Potomstwo eusocjalnych przyłżeńców rozwija się sukcesywnie wewnątrz galasu (gniazda), który stworzyła ich matka. Jej najstarsze potomstwo (żołnierze) różni się od młodszego rodzeństwa pewnymi cechami, które pozwalają na skuteczną obronę przed pasożytami ich gniazda, w którym rozwija się wciąż młodsze rodzeństwo. Taki „jednorodzinny galas” powoduje, że narażający się w jego obronie żołnierze nie tracą życia w imię „powszechnego bezpieczeństwa”, tylko dla lepszego sukcesu sióstr, z którymi łączy je pokrewieństwo $r = 0,75$.

Eusocjalne haplodiploidalne chrząszcze hodują grzyby ambrozjowe, służące im za pokarm, podobnie jak to robią niektóre mrówki i termity. Odbywa się to w korytarzach, jakie dla swego potomstwa drąży długowieczna samica w drzewach eukaliptusowych. Jej starsze córki pomagają matce w wychowaniu młodszego rodzeństwa. I znów takie „jednorodzinne galerie korytarzy” są zasiedlone przez blisko spokrewnione ($r = 0,75$) potomstwo jednej tylko samicy.

Wśród eusocjalnych owadów, tylko mszyce i termity nie są haplodiploidami, ale przynajmniej u mszyc dobór krewniaczy miał niewątpliwie ogromny wpływ na ewolucję ich socjalnych zachowań. Eusocjalnych gatunków jest znanych zaledwie kilka, u tych mszyc, których partenogenetyczne rozmnażające się samice przygotowują dla swego potomstwa galasy, podobne do tych stworzonych przez eusocjalne przyłżeńce. Żołnierze, którzy bronią tych galasów przed pasożytniczymi muchówkami, stają więc w obronie swych klonów, genetycznie iden-

tycznych ($r = 1$). W tym wypadku wydaje się, że dobór krewniaczy, prowadzący do powstania układów eusocjalnych, powinien być jeszcze częstszy niż u haplodiploidów, a jeśli coś wzbudza niepokój, to jedynie fakt, że układy eusocjalne u mszyc są tak rzadkie, mimo że partenogenetyczne rozmnażanie jest powszechne. Tworzenie „jednorodzinnych galasów” u mszyc nie jest jednak zjawiskiem częstym, toteż zachowania obronne w koloniach mszyc, w których miesza się potomstwo wielu samic, miały niewielkie szanse powstać drogą doboru.

Wśród eusocjalnych owadów tylko u termitów między pełnym rodzeństwem dowolnej płci (po jednej matce i jednym ojcu), pokrewieństwo nie przekracza wartości 0,5, chyba, że u przodków termitów dochodziło często do krewniaczych kojarzeń. Do dziś nie ma też szeroko akceptowanej hipotezy, która wyjaśnia, jak doszło do powstania ich układów eusocjalnych. Warto może przypomnieć tu pomysł DAWKINSA (1976), który sugerował, że to pierwotniaki i bakterie z przewodów pokarmowych termitów doprowadziły do stworzenia tych układów, by zapewnić sobie łatwiejszą transmisję między gospodarzami. Jednak bardziej prawdopodobne są inne wyjaśnienia, w których zwraca się uwagę, że w równaniu Hamiltona, mamy trzy parametry. Poza pokrewieństwem (r), są tam jeszcze straty (c) i zyski (b), odpowiednio altruisty i biorcy. Ostatnie dwa z tych parametrów są równie ważne, by nierówność ($c/b < r$) mogła być spełniona, czyli by altruistyczne zachowania mogły się utrwalić. W dzisiejszych czasach, kiedy molekularne badania są tak powszechnie, łatwiej jest jednak oceniać stopień pokrewieństwa niż zależne od różnych zachowań straty i zyski w dostosowaniu. Na podobne trudności napotykamy chcąc wyjaśnić jak powstały eusocjalne układy u diploidalnych krewetek i gołców, czy pomocnicy u ptaków. Zwraca się uwagę, że brak partnerów płciowych lub ryzyko związane z zakładaniem własnego gniazda (zatem niskie c) sprzyjają opiece nad pełnym rodzeństwem, z którymi opiekunowie są u diploidów spokrewnieni w identycznym stopniu, co z własnym potomstwem (Tabela 1). Ta niezmiernie ciekawa dyskusja nie jest jednak tematem tego opracowania.

Przy tej okazji warto jeszcze przypomnieć jedną kwestię, na którą zwrócił już uwagę HAMILTON (1964a) w odniesieniu do

Tabela 1. Współczynniki pokrewieństwa (r) między członkami rodzin diploidów i haplodiploidów, których matka kopulowała z jednym samcem (wspólne geny pochodzące od ojca umieszczono w obwódce, wspólne geny pochodzące od matki podkreślono).

U diploidów udział wspólnych genów posiadanych przez rodzeństwo wynosi 0,5. Jest tak dlatego, że dowolny gen matki, poprzez haploidalne jajo, jest przekazywany potomkowi z prawdopodobieństwem 0,5. Ponieważ geny potomka pochodzą w połowie od matki, szansa, że ten sam gen znajdzie się u dwójki rodzeństwa wynosi $0,5 \times 0,5 = 0,25$. Tak samo jest z genami pochodzącymi od wspólnego diploidalnego ojca, a więc łącznie dwójka rodzeństwa dowolnej płci u diploidów będzie posiadała średnio 0,5 wspólnych genów. W przypadku haplodiploidów, geny matki przenoszone są do potomstwa tak samo jak u diploidów, ale geny ojca są identyczne w każdym jego plemniku, i stanowiąc będą w przyszłości połowę genów każdej jego córki, zatem pełne siostry posiadają średnio 0,25 identycznych genów od matki i 0,5 identycznych genów od ojca, co daje łącznie 0,75.

Pokrewieństwo między:	Diploidy	Haplodiploidy
matką – córką	<u>0,5</u>	<u>0,5</u>
matką – synem	<u>0,5</u>	<u>0,5</u>
siostrą – siostrą	<u>0,25</u> + <u>0,25</u> = 0,5	<u>0,5</u> + <u>0,25</u> = 0,75
siostrą – bratem	<u>0,25</u> + <u>0,25</u> = 0,5	<u>0,25</u>
ciotką – siostrzeńcem	0,5/2 = 0,25	0,75/2 = 0,375

zaawansowanych układów eusocjalnych, takich jak te, spotykane u błonkówek i termitów. Otóż u wszystkich błonkówek, robotnicami są wyłącznie samice, które z racji haploidalności ich ojców są z siostrami bardziej spokrewnione niż samce ze swym rodzeństwem (Tabela 1). Natomiast u diploidalnych termitów, gdzie rodzeństwo łączy ten sam stopień pokrewieństwa bez względu na płeć (Tabela 1), rolę robotników spełniają zarówno samice, jak i samce. Robotników obu płci spotyka się także u diploidalnych gołców i krewetek, zaś haplodiploidalne chrząszcze potwierdzają zasadę obowiązującą u błonkówek, gdzie tylko samice-robotnice, wykazują altruistyczne zachowania względem rodzeństwa. Przedstawione tu zestawienie potwierdza dodatkowo rolę, jaką w ewolucji eusocjalności odegrała haplodiploidalność.

SAMCE I ICH POCHODZENIE

Choć pełne siostry haploidalnych ojców posiadają więcej wspólnych genów (0,75) niż matka z córką (0,5), to matka ze swymi synami jest bliżej spokrewniona (0,5) niż siostra z braćmi (0,25; wspólne geny pochodzą tylko od matki). Skoro tak, to samica, która zechce zrezygnować całkowicie ze swej reprodukcji i będzie się opiekować wyłącznie siostrami i braćmi nie odniesie większych ewolucyjnych zysków niż samica wychowująca własne córki i synów, gdyż

$$0,75 + 0,25 = 0,5 + 0,5.$$

Tak jest przy założeniu, że proporcja płci wychowywanego potomstwa jest w obu przypadkach jak 1:1. Można oczywiście przyjąć, co sugerował HAMILTON (1964b), że u przodków haplodiploidów, ze względu na konkurencję o partnerkę wśród krewniaków (ang. local mate competition, LMC), proporcja samic (F) była większa niż samców (M), a wówczas

$$0,75F + 0,25M > 0,5F + 0,5M,$$

ale dziś już wiemy, że ze względu na specyficzną determinację płci u błonkówek,

właśnie w tej grupie owadów jest wiele mechanizmów, które zabezpieczają przed krewniaczym kojarzeniem, a zatem występowanie LMC jest mało prawdopodobne. W tej sytuacji rozważyć warto jeszcze jedną strategię potencjalnych robotnic w pierwszych etapach powstawania układów eusocjalnych. Otóż mogły one zrezygnować z produkcji córek ($r = 0,5$) na rzecz sióstr ($r = 0,75$), ale nie zrezygnować z produkcji synów ($r = 0,5$) na rzecz braci ($r = 0,25$). Nawet jeśli przyjmiemy, że robotnicom w takim gnieździe trudno byłoby odróżnić własnych synów od synów innych sióstr, czyli od siostrzeńców, to i tak decydując się na ich wspólne wychowywanie robotnice zyskałyby więcej (robotnice z siostrzeńcem łączy połowa tych genów, które łączy siostry, czyli $r = 0,75/2 = 0,375$), niż gdyby wychowywały braci. W takiej sytuacji, nawet przy równej proporcji płci, robotnice składające tylko niezapłodnione, haploidalne jaja zyskają więcej niż w pełni sterylne robotnice, gdyż

$$0,75 + 0,375 > 0,75 + 0,25.$$

Można przypuszczać, że tak powstałe układy eusocjalne zaczęły przynosić olbrzymie ewolucyjne zyski nie tylko królowej, ale i robotnicom, poprzez wzrost produktywności całej rodziny. Jeśli tak, to rezygnacja robotnic z ograniczonej już i tak reprodukcji mogła być przez te robotnice zaakceptowana, na rzecz większej integracji kolonii, której królowa przejęła całą reprodukcję. Bardziej prawdopodobne jest jednak wymuszanie przez królową agresją całkowitej sterylności robotnic, co nie było trudne w niewielkich

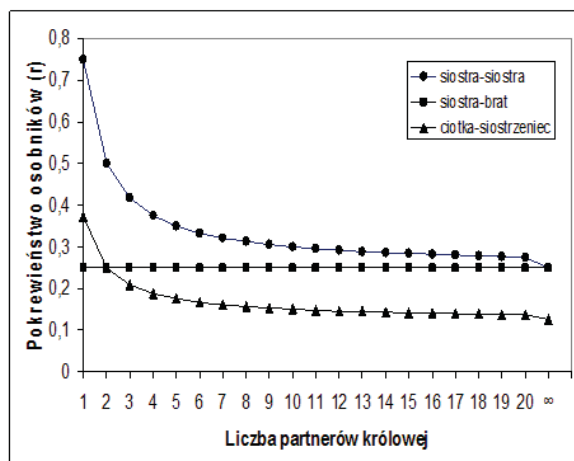
społecznościach. Wymuszanie takie do dziś spotykamy u trzmieli, czy prymitywnie eusocjalnych os. Mimo wszystko tego typu sytuacja nie stanowiła optymalnego rozwiązania z punktu widzenia interesu robotnic i można oczekiwać, że częstym przypadkiem były ich próby reprodukcji. Wydaje się jednak, że są inne jeszcze powody, które mogły skłonić robotnice do zaniechania własnej reprodukcji na rzecz matki-królowej. Problem ten będzie omówiony w kolejnej części.

POLIANDRIA I POLIGYNIA W UKŁADACH EUSOCJALNYCH HAPLODIPLOIDÓW

Można sądzić, że ewolucyjne konsekwencje haplodiploidalności nie miałyby znaczenia dla ewolucji układów eusocjalnych, jeśli by u przodków tych owadów samice kopulowały nie z jednym (monandria), a z kilkoma (poliandria) samcami. Poliandria, która nie jest rzadka i dziś wśród eusocjalnych błonkówek, osłabia pokrewieństwo potomstwa takiej matki (Ryc. 1), przez co zmniejsza szanse zachowań altruistycznych między siostrami. Już przy dwóch partnerach matki, jej córki są ze sobą spokrewnione tak samo ($r = 0,5$), jak siostry zwykłych diploidów ($r = 0,5$), a pokrewieństwo to spada z każdym dodatkowym partnerem matki (Ryc. 1). Ten często podnoszony argument wydaje się być odrzucony po analizie, której niedawno dokonali HUGHES i współaut. (2008). Stwierdzili oni mianowicie, że przodkowie wszystkich ośmiu zbadanych, niezależnie ewoluujących linii eusocjalnych błonkówek, byli monandryczni, a poliandria, która się tam pojawiła, była wtórna. Analiza ta potwierdza więc, że wysokie pokrewieństwo potomstwa monandrycznych haplodiploidów było kluczowe dla ewolucji ich socjalnych zachowań. Jeśli tak, to należy rozważyć, co skłania samice do kopulacji z wieloma partnerami, co i dziś może zagrażać eusocjalnym układom.

Analizując pokrewieństwo samców, które mogą pochodzić albo od królowej albo od robotnic, zauważyliśmy już wcześniej, że przy jednym partnerze królowej robotnice są spokrewnione z siostrzeńcami bardziej ($r = 0,375$) niż z braćmi ($r = 0,25$). Zwrócono także uwagę, że przy monandrii robotnice nie mają powodów, by ograniczać dobrowolnie własną produkcję niezapłodnionych jaj, z których wychowują samce. Jednak w sytuacji, kiedy ich matka-królowa kopulowała z więcej niż dwoma partnerami, robotnice łączą

więcej wspólnych genów z braćmi (0,25) niż z siostrzeńcami (pokrewieństwo to zbliża się do 0,125; Ryc. 1). Dzieje się tak dlatego, że poliandryczne gniazdo składa się głównie z sióstr przyrodnich, pochodzących co prawda od tej samej matki, ale posiadających różnych ojców. Poliandria jest więc doskonałym sposobem do skłonienia robotnic, by zaniechały własnej reprodukcji haploidalnych jaj. Precyzyjniej rzecz ujmując, poliandria stwarza sytuację, w której to robotnice są zainteresowane by inne robotnice nie składały własnych jaj, a raczej zajęły się wychowywaniem braci. Jednocześnie każda z robotnic niezależnie osiągnie większy ewolucyjny zysk, jeśli w gnieździe wychowany będzie jej syn ($r = 0,5$), a nie brat ($r = 0,25$). Jest więc pole do konfliktu, który przewidziano najpierw teore-



Rycina 1. Pokrewieństwo między osobnikami w rodzinie społecznych błonkówek w zależności od liczby partnerów, z którymi kopulowała królowa (przyjęto założenie, że każdy z partnerów królowej jest ojcem takiej samej liczby diploidalnego potomstwa, pojawiającego się losowo w czasie całego życia królowej).

tycznie (WOYCIECHOWSKI 1985, WOYCIECHOWSKI i ŁOMNICKI 1987), a w kilka lat później odkryto, że w istocie istnieje on u pszczoły miodnej – sytuację tę nazwano (ang.) *worker policing* (RATNIEKS i VISSCHER 1989). Polega to na tym, że robotnice rozpoznają niezaplodnione jaja innych robotnic i niszczą je, pozostawiając jedynie jaja królowej. Do dziś *worker policing* zostało opisane u wielu poliandrycznych gatunków i choć nadal monandria jest uważana za częstszą strategię samic eusocjalnych haplodiploidów, to wciąż poszukuje się przyczyn regularnej poliandrii wielu gatunków.

Jest prawdopodobne, że poliandria, która, jak wiemy, wyewoluowała już po utrwaleniu układów eusocjalnych, stwarzała lepsze możliwości obrony przed pasożytami, w kolonii o większej genetycznej zmienności (HAMILTON 1987). Choć jest to najczęściej podnoszony argument zwracający uwagę na możliwe profity wynikające z poliandrii, to często wskazuje się także na zyski płynące z lepszej ergonomii kolonii o większej zmienności genetycznej robotnic. Różnice genetyczne nie tylko predysponują robotnice do lepszego wykonania różnorodnych zadań, ale też dają większe możliwości wykorzystania zasobów zmiennego środowiska.

To, że obecność wielu reprodukujących się samic w jednym gnieździe (poliginia), podobnie jak poliandria, obniża pokrewieństwo mieszkańców takiej kolonii, też bywa podnoszone jako argument mający świadczyć o przecenianiu znaczeniu haplodiploidalności dla istnienia eusocjalnych społeczeństw. Choć poliginia nie jest szczególnie rzadko spotykana obecnie, a jej istnieniu wielo-

krotnie próbowano nadać przystosowawcze znaczenie (wszelkie korzyści wynikające z większej zmienności robotnic, ale też szybszy rozwój kolonii i w efekcie przewaga konkurencyjna dużej kolonii, długowieczność kolonii, większa szansa dla sukcesu młodych królowych), wydaje się, że jest to zjawisko, które podobnie jak poliandria rozpowszechniło się już po ustabilizowaniu się układów eusocjalnych. Wielce prawdopodobną przyczyną tego zjawiska jest wewnątrzgatunkowe pasożytnictwo społeczne, które siłą rzeczy jest późniejsze niż powstanie układu eusocjalnego. Młoda królowa, która decyduje się na samotne założenie kolonii, ma małe szanse doprowadzenia jej do etapu produkcji kast seksualnych, co jest jedynym sposobem odniesienia sukcesu reprodukcyjnego. Jeśli takiej królowej uda się dostać do już dobrze funkcjonującej kolonii, może rozpocząć produkcję kast seksualnych niemal natychmiast. Nacisk ewolucyjny na stosowanie tego typu „pasożytniczych” strategii jest z pewnością bardzo duży, ale nie musi prowadzić do zniszczenia układów eusocjalnych. Po pierwsze, straty kolonii, która nie rozpoznała pasożytniczej królowej, mogą nie być tak duże, zwłaszcza wówczas kiedy królowa ta, po kopulacji, wróciła do własnego gniazda, w którym robotnicami są jej siostry. Po drugie, nawet jeśli pasożyt zostanie rozpoznany tylko przez prawowitą królową, nie musi ona podejmować agresywnych zachowań, by nie narazić się na jeszcze większą stratę – stratę życia lub zdrowia. W tej sytuacji obie strony mogą nadal funkcjonować, choć przy mniejszym reprodukcyjnym sukcesie, co jest normą w układach gospodarz-pasożyt.

KONFLIKT O PROPORCJĘ PŁCI POTOMSTWA

Choć teoria doboru krewniaczego powstała w poszukiwaniu przyczyn istnienia zachowań altruistycznych wśród zwierząt, po pewnym czasie stało się oczywiste, że można wykorzystać ją do wyjaśnienia przyczyn istniejących konfliktów między osobnikami. Wydaje się nawet, że to był moment przełomu, który doprowadził do burzliwego powstania wielu nowych koncepcji i kierunków poszukiwań biologów ewolucyjnych opartych na teorii doboru krewniaczego. Stało się to za sprawą pracy TRIVERSA i HARA (1976), którzy zwrócili uwagę na konflikt ewolucyjnych interesów królowej i robotnic (nazwany (ang.) *queen-workers*

conflict lub *parent-offspring conflict*) dotyczący proporcji płci płodnego potomstwa produkowanego w monandrycznej i monoginicznej kolonii, w której robotnice nie produkują własnego potomstwa. Ponieważ królowa-matka jest ze swym potomstwem spokrewniona w równym stopniu ($r = 0,5$) bez względu na jego płeć, zaś robotnice są znacznie bliżej spokrewnione z siostrami ($r = 0,75$) niż z braćmi ($r = 0,25$), to należy oczekiwać konfliktu między królową a robotnicami. Podłożem tego konfliktu jest maksymalny ewolucyjny zysk, który królowa osiągnie przy proporcji samic (F) do samców (M) jak 1:1, zaś robotnice, gdy

wśród płodnego potomstwa przeważają samice w stosunku 3:1 (dyskusja ta zakłada, że nakłady na wyprodukowanie samicy i samca są równe). Trivers i Hare analizując dane dotyczące wielu gatunków mrówek doszli do wniosku, że konflikt ten wygrywają robotnice, gdyż proporcja $F:M$ jest częściej zbliżona do 3:1, czyli tej optymalnej dla robotnic. Rezultaty tej pracy zostały uznane za pozytywnie rozstrzygnięty test sprawdzający teorię Hamiltona, a jednocześnie był to początek długiej dyskusji dotyczącej ewolucyjnie stabilnej proporcji płci u błonkówek. W dyskusji tej zajmowano się wpływem poliandrii, która osłabia istniejący konflikt, gdyż jej wynikiem jest zbliżone pokrewieństwo robotnic zarówno do sióstr

jak i do braci (Ryc. 1). Okazało się też, że jeśli w populacji istnieją gniazda monandryczne i poliandryczne, to należy oczekiwać, że te pierwsze będą produkować młode królowe, zaś te poliandryczne zmonopolizują w populacji produkcję samców (SUNDSTÖM 1994). Sprawa nie jest jednak tak prosta, ponieważ w każdym indywidualnym przypadku trzeba brać jeszcze pod uwagę proporcję płci w populacji, a także to, czy samica nie tworzy nowej kolonii wraz z rojem robotnic, jak to jest u pszczoły miodnej, u której do kosztów wyprodukowania królowej należy doliczyć jeszcze koszty roju, z którym opuszcza ona macierzyste gniazdo.

PODZIAŁ PRACY – DODATKOWY ZYSK Z UKŁADU EUSOCJALNEGO

Reprodukcyjny podział pracy jest atrybutem wszystkich eusocjalnych układów, choćby z racji ich definicji, o czym już wspomniano. Wynika z tego, że reprodukcujące się osobniki (zwykle królowa) i kasta z ograniczoną reprodukcją (robotnice) siłą rzeczy poświęcają swój czas różnym zadaniom. Mówiąc jednak o podziale pracy badacze odnoszą się zazwyczaj do innego znanego faktu, polegającego na tym, że młodsze robotnice wykonują częściej prace w obrębie gniazda, zaś starsze poza nim, zbierając materiał na gniazdo czy pokarm dla całej kolonii. Jest wiele hipotez, które tłumaczą powstanie tej „uzgodnionej” dla całej kolonii strategii, nazwanej także polietyzmem wiekowym. Sugeruje się m.in. korzyści wynikające z możliwości uczenia się robotnic przy wielokrotnym powtarzaniu tej samej czynności lub też większej wydajności pracy robotnic, które wykonują w określonym czasie jedno i to samo zadanie, nie tracąc czasu na przemieszczanie się czy poszukiwanie coraz to innego zajęcia. Wydaje się jednak, że największą korzyścią płynącą z polietyzmu wiekowego jest przedłużanie średniej długości życia robotnic w kolonii, co z kolei przekłada się na wyższy sukces rozrodczy całej kolonii (WOYCIECHOWSKI i KOZŁOWSKI 1998). Ten cel można osiągnąć, kiedy osobniki o wyższej oczekiwanej długości życia (młode i zdrowe) podejmują się prac, z którymi wiąże się niewielkie ryzyko śmierci, zaś osobniki o krótszej oczekiwanej długości życia (stare

lub/i chore) przechodzą do wykonywania koniecznych, ale ryzykownych zadań. Hipoteza ta jak dotąd została potwierdzona nie tylko modelami matematycznymi (WOYCIECHOWSKI i KOZŁOWSKI 1998, TOFILSKI 2009), ale też eksperymentami przeprowadzonymi na mrówkach (MOROŃ i współaut. 2008) i pszczołach (WOYCIECHOWSKI i MOROŃ 2009). W obu tych przypadkach, osobniki młode i zdrowe pracowały częściej w bezpiecznym gnieździe, podczas gdy osobniki stare, chore i okaleczone, których oczekiwana długość życia była istotnie krótsza, rozpoczynały niebezpieczną pracę furazerek w relatywnie młodszym wieku.

Przedstawione tu przykłady dodatkowych ewolucyjnych korzyści płynących z podziału pracy nie rozwiązują wszelkich problemów związanych z tą powszechną u eusocjalnych gatunków strategią. Problem w tym, że przyczyny, które doprowadziły do polietyzmu wiekowego, istniały już przed utrwaleniem się układów eusocjalnych. Nim te układy powstały, dochodziło przecież do kontaktów blisko spokrewnionych osobników o różnej oczekiwanej długości życia, a także prace wykonywane przez te osobniki wiązały się z różnym ryzykiem śmierci. Jest więc bardzo prawdopodobne, że pierwsze elementy podziału pracy był strategią wcześniejszą niż powstanie układów eusocjalnych, a jeśli tak, to warto próbować ocenić, jaki był wpływ tej strategii na utrwalenie się tych układów.

SPOŁECZEŃSTWO PEŁNE SPRZECZNYCH INTERESÓW CZY SUPERORGANIZM?

Kolonia eusocjalnych błonkówek, to z pewnością grupa silnie powiązanych ze sobą osobników, nie tylko przez fakt użytkowania wspólnego gniazda i podziału pracy, ale też z powodu ich pokrewieństwa. Jednak w przypadku większości owadów eusocjalnych, kolonii nie tworzy klon identycznych genetycznie osobników, jak to jest u mszyc. U błonkówek, osobniki w kolonii mają różne geny, a w związku z tym mają też różne ewolucyjne interesy. W sytuacji poliginii, która, jak już wspomniano, może powstawać na drodze pasożytnictwa społecznego, w jednym gnieździe mogą znajdować się nawet całkowicie niespokrewnione osobniki pochodzące od różnych matek i różnych ojców. Użycie terminu „superorganizm”, do określenia tak zróżnicowanych układów, a jednocześnie jako tytuł ostatniej książki HÖLLDOBLERA i WILSONA (2008), raczej wprowadza zamieszanie, tym większe, że wywołane przez niekwestio-

nowane autorytety wśród badaczy owadów eusocjalnych. To zamieszanie jest spowodowane nie tylko brakiem precyzyjnej definicji superorganizmu, ale też twierdzeniem, że w ewolucji eusocjalności większą rolę odegrał dobór grupowy niż dobór krewniaczy. Jest to jednoznaczne z sugestią, by rozważać dobór na poziomie superorganizmów, choć jak sami autorzy podkreślają, poszczególne osobniki tego superorganizmu muszą pozostawać na określonym poziomie genetycznego pokrewieństwa. Wprowadzanie jeszcze jednego, słabo zdefiniowanego poziomu doboru, wydaje się mało atrakcyjne i kompletnie zbędne w sytuacji, kiedy modele matematyczne z konieczności odwołują się do frekwencji poszczególnych alleli (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO *Poziomy doboru, adaptacje* w tym zeszycie KOSMOSU), a więc do znacznie niższego poziomu doboru.

UWAGI KOŃCOWE

Zakrawa na ironię, że teoria doboru krewniaczego, która tłumaczy sytuację, w jakich mogą powstawać zachowania altruistyczne drogą doboru naturalnego, najsilniejsze wsparcie uzyskiwała po ujawnieniu przykładów konfliktów, które występują w koloniach owadów społecznych. Pierwszym przykładem było wskazanie na możliwość konfliktu królowej i robotnic o proporcję płci płodnego potomstwa. Kolejnym przykładem było wskazanie źródeł konfliktu o produkcję samców. Tym razem stronami konfliktu były nie tylko królowa i robotnice, ale przede wszystkim same robotnice. W poliandrycznej kolonii robotnice odnoszą większy ewolucyjny zysk, kiedy składają własne niezaplodnione jaja, ale jednocześnie strzegą by inne robotnice nie składały takich jaj. W efekcie poliandria skłania robotnice do wychowywania braci, a nie siostrzeńców.

Kolejne zdziwienie może wywoływać fakt, że owady eusocjalne, które były pierwszym modelowym przykładem, na którym Hamilton wsparł swoją teorię, nadal są tematem bardzo ożywionej dyskusji, a nawet sporów. Odkrywane są wciąż nowe fakty, a ich interpretacja dostarcza argumentów zarówno tym, którzy dobór krewniaczy uważają za najważniejszą siłę sprawczą odpowiedzialną za powstawanie i obecne funkcjonowanie układów eusocjalnych, jak i tym, którzy minimalizują ewolucyjne znaczenie doboru krewniaczego. Jedno jest pewne, że na poparcie swych stanowisk obie strony intensywnie poszukują kolejnych argumentów, a rozstrzygnięcie ich sporu będzie miało, jak zwykle, konsekwencje znacznie wykraczające poza tradycyjny obszar zainteresowań badaczy owadów społecznych.

KIN SELECTION AND THE EVOLUTION OF EUSOCIAL INSECTS

Summary

Charles Darwin identified eusocial evolution in insects as a particular challenge to his theory of natural selection. A century later it was William Hamilton how provided a framework for kin selection theory, explaining evolution of altruistic behaviours and by this also the origin of eusociality in Hymenoptera.

Since in these insects males develop from haploid unfertilized eggs and females from diploid ones the females are more related to full-sisters (0.75) than to their daughters (0.5). As a result females would have higher inclusive fitness if they reared monandrous mother's offspring rather than their own. However,

this concept still remains contentious despite the fact that all evidence currently available indicates that obligatory sterile eusocial castes only arose via the association of lifetime monogamous parents and offspring. Unexpectedly support for Hamilton's rule came from examples of conflicts in eusocial insects, because the causes of these conflicts and their resolutions both are based on the inclusive fitness of

colony members. A conflict over sex allocation is predicted between the workers who rear the brood and the queen who lays the eggs. Worker policing, whereby workers selectively destroy eggs laid by their worker sisters, is predicted when the queen has few partners. These and other examples strongly suggest that an individual and not the superorganism (colony) is the basic level of natural selection.

LITERATURA

- CRESPI B. J., 1992. *Eusociality in Australian gall thrips*. *Nature* 359, 724-766.
- CROW J. F., 1999. *Anecdotal, Historical and Critical Commentaries on Genetics*. *Genetics* 152, 821-825.
- DARWIN C., 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. London, UK, J. Murray.
- DAWKINS R., 1976. *The selfish gene*. Oxford University Press.
- FISHER R. A., 1918. *The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance*. *Trans. R. Soc. Edinb.* 52, 399-433.
- HALDANE J. B. S., 1955. *Population genetics*. *New Biol.*, 18, 34-51.
- HAMILTON W. D., 1964a. *The genetic evolution of social behaviour. I*. *J. Theor. Biol.* 7, 1-16.
- HAMILTON W. D., 1964b. *The genetic evolution of social behaviour II*. *J. Theor. Biol.* 7, 17-52.
- HAMILTON W. D., 1987. *Kinship, recognition, disease, and intelligence; constraints of social evolution*. [W:] *Animal Society: Theory and factors*. ITO Y., BROWN J. L., KIKKAWA J. (red.). Japanese Scientific Society Press, Tokyo, 81-102.
- HÖLDOBLER B., WILSON E. O., 2008. *The super-organism*. New York, NY, Norton.
- HUGHES W. O. H., OLDROYD B. P., BEEKMAN M., RATNIEKS F. L. W., 2008. *Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality*. *Science* 320, 1213-1216.
- KENT D. S., SIMPSON J. A., 1992. *Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae)*. *Naturwissenschaften* 79, 86-87.
- MAYNARD SMITH J., 1964. *Kin selection and group selection*. *Nature* 201, 1145-1147.
- RATNIEKS F. L. W., VISSCHER P. K., 1989. *Worker policing in honeybees*. *Nature*, 342, 796-797.
- MOROŃ 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.
- SUNDSTÖM L. 1994. *Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants*. *Nature* 367: 266-268.
- TOFILSKI A., 2009. *Shorter-lived workers start foraging earlier*. *Insect Soc.* 56, 359-366.
- TRIVERS R. L., HARE H., 1976. *Haplodiploidy and the evolution of social insects*. *Science* 191, 249-263.
- WILSON E. O., 1971. *The insect societies*. Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- WOYCIECHOWSKI M., 1985. *Socjobiologia, ewolucja altruizmu a pszczelarstwo*. *Przegląd Zoologiczny* 29, 269-292.
- WOYCIECHOWSKI M., ŁOMNICKI A., 1987. *Multiple mating of queens and the sterility of workers among eusocial Hymenoptera*. *J. theor. Biol.* 128, 317-327.
- WOYCIECHOWSKI M., MOROŃ D., 2009. *Life expectancy and onset of foraging in the honeybee (*Apis mellifera*)*. *Ins. Soc.* 56, 193-201.
- WOYCIECHOWSKI M., KOZŁOWSKI J., 1998. *Division of labor by division of risk according to worker life expectancy in the honey bee (*Apis mellifera*)*. *Apidologie* 29, 143-157.
- WRIGHT S., 1922. *Coefficients of inbreeding and relationship*. *Am. Nat.* 56, 330-338.