Michał Woyciechowski
Zakład Pszczelnictwa
Akademii Rolniczej
Al. 29 Listopada 52
31-425 Kraków

Ewolucja układów eusocjalnych – głównie u haplodiploidów

The evolution of eusociality – mainly in haplodiploids

1. Wstęp

Nie sposób wyjaśnić, jak powstawały układy eusocjalne bez odwoływania się do teorii doboru krewniaczego. Przyjęcie tej teorii dało szczególne efekty w badaniach ewolucji zachowań haplodiploidów, których teoretyczne modele często znajdowały potwierdzenie w faktach empirycznych. Kilka przekonywających tego przykładów staram się przedstawić w tym opracowaniu, zwracając jednocześnie uwagę, że nie wszystkie strategie zachowań spotykanych u gatunków eusocjalnych można i należy tłumaczyć doborem krewniaczym. Stwierdzenie to nie jest w żadnym przypadku równoznaczne z negowaniem omawianej tu teorii.

2. Układy eusocjalne i ich występowanie

Do gatunków eusocjalnych, nazywanych też w polskiej literaturze właściwie społecznymi, zalicza się zwykle te, których przedstawiciele spełniają trzy warunki zaproponowane przez Michenera (1969): 1) żyją w koloniach składających się z co najmniej dwóch pokoleń, 2) opiekują się potomstwem, 3) posiadają reprodukcyjny podział pracy (osobniki należące do kast o ograniczonej w różnym stopniu płodności pracują na rzecz potomstwa kasty w pełni płodnej, często morfologicznie różnej). Trzeba wyraźnie stwierdzić, że warunki te nie są zbyt precyzyjnie określone i dlatego wielokrotnie proponowano inne definicje ograniczające przedstawione tu warunki lub też wprowadzające nowe. Tak np. Crespi i Yanega (1995) proponują, by eusocjalnymi nazywać jedynie te układy, które tworzą co najmniej dwie grupy nieodwracalnie zdeterminowanych osobników (kast), różniących się niepełnym repertuarem zachowań charakterystycznych dla swego gatunku. Sherman i in. (1995) uważają natomiast, że współdziałanie w wychowywaniu potomstwa (*cooperative breeding*) przechodzi, u różnych gatunków, w sposób ciągły w eusocjalność z całkowicie bezpłodnymi kastami. Sam fakt zróżnicowania życiowego sukcesu reprodukcyjnego osobników z jednej grupy wspólnie wychowującej potomstwo jest więc wystarczający, by można było mówić o układzie eusocjalnym. Poziom zróżnicowania tego sukcesu reprodukcyjnego decydowałby natomiast o tym, czy dany układ nazywać prostym czy zaawansowanie eusocjalnym. Nie rozstrzygając o racjach czy wadach obu

przedstawionych tu poglądów, w opracowaniu tym przyjąłem traktować za eusocjalne określone grupy systematyczne czy konkretne gatunki przedstawione w tabeli I. Jest to bodaj najczęściej stosowana klasyfikacja, która jest nie tylko efektem merytorycznych argumentów, ale też historycznych zaszłości wynikających m. in. z niezależnego rozwoju badań entomologicznych i teriologicznych. Uważam jednak, że przedstawione spektrum zachowań eusocjalnych jest w pełni wystarczające do wsparcia ogólnej dyskusji na temat ich ewolucji.

Tab. I. Grupy systematyczne, u których znane są układy eusocjalne
Systematic groups with eusocial behaviour

Gromada Class	Rząd Order	Gatunek lub liczba gatunków Species or number of species
Crustacea	*Decapoda*	Synalpheus regalis
Insecta	*Isoptera*	ok. 2 200 gatunków about 2 200 species
	Thysanoptera	*Oncothrips tepperi, O. habrus*
	Homoptera	10 gatunków z rodzajów (10 species from these genera): *Astegopteryx, Ceratovacuna, Pseudoregma, Colophina, Pemphigus*
	Coleoptera	*Austoplatypus incompertus*
	Hymenoptera	ok. 16 tys. gatunków about 16 thousand species
Mammalia	*Rodentia*	*Heterocephalus glaber, Cryptomys damarensis*

Wśród skorupiaków znany jest dotychczas jeden tylko gatunek eusocjalnej krewetki *Synalpheus regalis*, żyjącej na rafach koralowych w rejonie Ameryki Środkowej (Duffy 1996). Kolonie tej krewetki, liczące od 3 do 300 osobników, zajmują wewnętrzne kanały gąbek. Wśród członków gniazda jest jedna płodna samica i jej niepłodne potomstwo obu płci, pochodzące od jednego ojca. Głównym zadaniem robotników–krewetek jest obrona gniazda przed innymi krewetkami. Wydaje się, że ilość pokarmu, docierającego z wodą do wewnętrznych kanałów gąbek, jest wystarczająca do wyżywienia kolonii. Warto też zaznaczyć, że u tego eusocjalnego gatunku samce i samice są diploidami, tak jak u większości zwierząt.

Niewątpliwie najwięcej eusocjalnych gatunków spotkać można wśród owadów. Termity (*Isoptera*) to ok. 2 200 gatunków – wszystkie uważane są za eusocjalne. Mimo tak dużej liczby gatunków wydaje się, że układy eusocjalne powstały w tej grupie owadów tylko raz (Wilson 1971). Termity są diploidami i, co ważne, kasta robotnic i żołnierzy rekrutuje się z samic i samców. Nowe gniazdo termitów zakłada

zawsze para osobników. Samiec-król regularnie zapładnia samicę–królową, żyjącą niekiedy kilkanaście lat.

Dwa gatunki eusocjalnych przyłżeńców (*Thysanoptera*) posiadają morfologicznie różną od form płciowych kastę żołnierzy, o zdecydowanie ograniczonej płodności. Kolonie tych haplodiploidalnych owadów zamieszkują wnętrze bronionych przez siebie galasów, tworzonych na dwóch gatunkach australijskich akacji. Żołnierze są wyłącznie diploidalnymi samicami, ale stwierdzono także, że haploidalne samce angażują się niekiedy w obronę kolonii (Crespi 1992).

Wśród pluskwiaków równoskrzydłych (*Homoptera*; czasem zaliczanych jako podrząd rzędu *Hemiptera* – pluskwiaków) jest znanych 10 gatunków ze sterylną kastą żołnierzy. Wszystkie są diploidalnymi mszycami, należącymi do jednej rodziny *Pemphigidae*, tworzącymi galasy zakładane przez jedną samicę i jej partenogenetyczne potomstwo (Itô 1989).

Nie potwierdzone są informacje o eusocjalnym diploidalnym chrząszczu *Austoplatypus incompertus* żyjącym w drewnie żywych australijskich eukaliptusów (Kent i Simpson 1992). Biologia tego gatunku przypomina pod pewnymi względami biologię niektórych gatunków naszych korników. Zapłodniona, posiadająca spermatekę, samica zakłada niezależny system korytarzy, który zamieszkuje z około pięcioma swymi niezapłodnionymi córkami.

Wśród wszystkich błonkówek (*Hymenoptera*) jedynie 6 do 8% to gatunki eusocjalne należące do sześciu rodzin: *Vespidae*, *Sphecidae*, *Halictidae*, *Anthophoridae*, *Apidae* i *Formicidae*. Ich liczba nie przekracza prawdopodobnie 16 tysięcy, w tym 12 do 15 tysięcy to mrówki (Snelling 1981). Co ważne, układy eusocjalne powstawały tu co najmniej kilkanaście razy (Wilson 1971). Generalną zasadą wśród błonkówek jest determinacja płci wynikająca z haplodiploidalności i fakt, że robotnicami są zawsze osobniki diploidalne, czyli osobniki żeńskie.

Do eusocjalnych ssaków zalicza się dwa gatunki z rodziny *Bathyergidae* (kretoszczury), żyjące w pustynnych i półpustynnych, tropikalnych rejonach Afryki (Jarvis i in. 1994). Gryzonie te, zwane też golcami, jak wszystkie ssaki są diploidami, a kastę robotnic tworzą samice i samce.

Od dawna istnienie układów eusocjalnych ze sterylnymi kastami przysparzało ewolucjonistom wielu teoretycznych problemów. Wilson (1971) twierdzi, że trudności w wytłumaczeniu tego zjawiska były jednym z ważnych argumentów przeciw teorii Lamarcka, zakładającej, jak wiadomo, dziedziczenie cech nabytych. Ale i Darwin (1859) miał wiele kłopotów z wyjaśnieniem, jak doszło w ewolucji do powstania bezpłodnych robotnic. Twierdził on, że dobór na poziomie rodziców, czyli właściwie na poziomie kolonii, uzasadnia powstanie sterylnych kast robotnic. Wyjaśnienia te można by dziś umieścić na pograniczu teorii doboru grupowego i

hipotezy zwanej „*parental manipulation*", które to poglądy i dziś mają swych zwolenników (Alexander 1974).

Do chwili obecnej nie ma jednej hipotezy, która wyjaśniałaby powstanie układów eusocjalnych u wszystkich przedstawionych tu diploidalnych i haplodiploidalnych grup zwierząt. Prawdopodobnie hipoteza taka musiałaby być zbyt ogólna, bowiem układy te powstawały niezależnie wielokrotnie, a i przyczyny, które do tego doprowadziły, były różne.

3. Ewolucja eusocjalnych diploidów

Wydaje się, że najłatwiej jest wyjaśnić powstanie eusocjalnych mszyc, u których sterylni żołnierze bronią zamkniętej w galasie kolonii, założonej przez rozmnażającą się partenogenetycznie samicę. Ponieważ wszyscy członkowie takiej kolonii to klon genetycznie identycznych osobników, właściwie należy raczej szukać wyjaśnienia, dlaczego układy eusocjalne są w tej grupie owadów tak rzadkim zjawiskiem. Wiadomo bowiem, że u wielu gatunków mszyc klony osobników tworzą niezależne kolonie. Co więcej, obecność żołnierzy u mszyc jest znacznie częstszym zjawiskiem niż eusocjalność, tyle tylko, że u tych nieeusocjalnych gatunków funkcja ta pełniona jest czasowo, w określonym wieku, jako etap rozwoju osobniczego, i nie przeszkadza w dalszym rozwijaniu się w pełni płodne osobniki (Itô 1989).

Znacznie dawniej niż eusocjalne mszyce znane były eusocjalne termity. Mimo to, nawet dla tej grupy owadów, nie ma dotychczas jednej hipotezy wyjaśniającej jednoznacznie genezę ich strategii zachowań. Najczęściej przedstawiane hipotezy wiążą układy socjalne termitów z faktem istnienia w ich przewodach pokarmowych bakterii i pierwotniaków, głównie wiciowców, umożliwiających gospodarzowi trawienie celulozy. Pierwszy zwrócił na to uwagę Cleveland (1926), ale również Wilson (1971) i Alexander (1974) w swych rozważaniach na temat ewolucji zachowań socjalnych zgodnie twierdzą, że konieczność posiadania, jeszcze w okresie larwalnym, odpowiednich mikroorganizmów w przewodzie pokarmowym zmuszała termity do elementarnych zachowań społecznych. To z kolei na zasadzie konkurencji grup rodzinnych doprowadziło do układów eusocjalnych. Wyjaśnienie Dawkinsa (1976) jest jeszcze bardziej spekulatywne. Otóż sugeruje on, że to symbiotyczne bakterie i pierwotniaki z przewodów pokarmowych termitów tak pokierowały ewolucją swych gospodarzy, by móc się łatwiej przenosić z jednego osobnika na inne. Trudno dziś eksperymentalnie zweryfikować tę hipotezę.

Obie przedstawione tu hipotezy dotyczące termitów można odnieść po części do wyjaśnienia powstania eusocjalnych układów chrząszcza, którego głównym pożywieniem wydają się być symbiotyczne grzyby (*Ambrosiella* sp.), hodowane w wydrążonych w drewnie korytarzach. Samice tych chrząszczy mają nawet specjalne worki na tułowiu służące do przenoszenia zarodków grzybów. Wiadomo jednak, że

nie jest to jedyny gatunek chrząszcza, który przenosi grzyby i do tego ma zaawansowane formy opieki nad potomstwem. Te inne gatunki o zbliżonej biologii nie tworzą układów eusocjalnych (Wilson 1971).

Przedstawionych tu hipotez, uzasadniających eusocjalność termitów, nie sposób zaadaptować do wyjaśnienia powstania tych układów u innych diploidów, takich jak krewetki czy golce, nie mówiąc już o haplodiploidach. Trawienie u wszystkich tych grup nie jest bowiem tak zależne od symbiotycznych mikroorganizmów. Uważa się nawet, że zagrożenie eusocjalnych błonkówek przez pasożyty czy patogeny, które z łatwością przenoszą się między podobnymi osobnikami, stwarza nacisk selekcyjny na ograniczanie pokrewieństwa między członkami jednej kolonii, a tym samym zwiększanie ich różnorodności (Hamilton 1987, Sherman i in. 1988).

Brak jednej przekonywającej hipotezy uzasadniającej istnienie układów eusocjalnych u przedstawianej tu krewetki i u golców. W obu tych przypadkach zwraca się natomiast uwagę na znaczne pokrewieństwo, warunki ekologiczne i charakterystyczne elementy zachowań. Alexander i in. (1991) sugerują, że zasadnicze znaczenie, poza bliskim pokrewieństwem, ma budowa względnie bezpiecznego gniazda, w którym zapewniona jest wystarczająca ilość pokarmu, przy jednoczesnej silnej presji drapieżnictwa poza gniazdem. Również Duffy (1996) potwierdza znaczenie tych czynników dla zachowań eusocjalnej krewetki. Jarvis i in. (1994) sugerują dodatkowo, że trudne do przewidzenia zmiany środowiska, wynikające z nieregularnej pory deszczowej, są ważnym czynnikiem skłaniającym golce do tworzenia związków socjalnych. Zwraca też uwagę na sposób zdobywania pokarmu, w którego skład wchodzą głównie bulwy roślin rozmieszczonych losowo w terenie. Wydaje się, że golce poszukują tych bulw kopiąc długie korytarze w losowo wybranych kierunkach. W tych warunkach szansa natrafienia na bulwy jest tym większa, im więcej i im dłuższe korytarze zostaną wykopane. Liczniejsza grupa osobników stanowiących jedną kolonię ma szansę odszukiwać pokarm w sposób niemalże ciągły. Pojedyncze osobniki odnajdywałyby pokarm znacznie rzadziej, narażając się na długie okresy głodu i, co za tym idzie, na dużą śmiertelność.

Podsumowując hipotezy, które wyjaśniają powstanie układów wszystkich eusocjalnych diploidów, trzeba stwierdzić, że nie są one ze sobą całkowicie spójne, a nawet w zależności od potrzeb odwołują się do wzajemnie sprzecznych ekologicznych przyczyn. Sezonowe zmiany środowiska, czy charakter rozmieszczenia bulw odszukiwanych przez golce trudno porównywać ze stosunkowo stałymi warunkami panującymi na rafach koralowych i mało zmiennym rozmieszczeniem planktonu, będącego pokarmem krewetek. Wydaje się zatem, że zmuszeni jesteśmy jeszcze poczekać na hipotezę, którą będzie można odnieść do wszystkich diploidalnych eusocjalnych gatunków, jeśli w ogóle taka hipoteza kiedykolwiek zostanie zaproponowana. Bez wątpienia hipotezę o takim charakterze

przedstawił dla haplodiploidów Hamilton (1964), wyjaśniając przyczyny częstego powstawania układów eusocjalnych u błonkówek.

4. Ewolucja eusocjalnych haplodiploidów

4.1. Haplodiploidalność i determinacja płci u błonkówek

Wspominałem już, że u błonkówek układy eusocjalne są szczególnie często spotykane i że wielokrotnie powstawały niezależnie. Wiele wskazuje też na to, że powstawały tu one częściej niż we wszystkich pozostałych grupach zwierząt. Jest mało prawdopodobne, by była to kwestia przypadku. Hamilton (1964) był jednym z pierwszych, którzy zwrócili uwagę na haplodiploidalność błonkówek jako potencjalną przyczynę powstania układów eusocjalnych. Swe wyjaśnienie potwierdził genetycznym modelem opartym na pokrewieństwie osobników.

Aby obliczyć współczynniki pokrewieństwa u błonkówek, trzeba pamiętać, że są one haplodiploidalne. Fakt ten zaobserwował w 1835 roku ksiądz Jan Dzierżon u pszczoły miodnej, co potwierdził eksperymentalnie krzyżując rasę ciemnej pszczoły *Apis mellifera mellifera* (rasa ta występowała pierwotnie niemal na całym obszarze naszego kraju, w tym także na Śląsku Opolskim, gdzie Dzierżon przeprowadzał swe eksperymenty) z żółto zabarwioną pszczołą włoską *Apis mellifera ligustica*.

Dziś wiemy już, że determinacja płci u pszczoły miodnej nie jest związana jedynie z partenogenetycznym rozwojem trutni, ale jest też zależna od alleli seksualnych, w tzw. locus X, w parze homologicznych chromosomów (Woyke 1986). Jeśli allele w tym locus są homozygotyczne, nawet diploidalny zarodek rozwija się w trutnia – oczywiście diploidalnego. Co ważne, diploidalne trutnie są sterylne i dlatego w ewolucji pszczoły powstały przystosowania do rozpoznawania larw tych trutni tuż po ich wylęgnięciu się z jaj. Larwy te są przez robotnice zjadane i wychować można je wyłącznie w sztucznych warunkach, czego pierwszy dokonał Woyke (1963). Uważa się, że konsekwencją determinacji płci opartej na allelach seksualnych, które u pszczoły miodnej zajmują tylko jeden locus, a u innych błonkówek czasem kilka loci, jest stosunkowo częste pojawianie się diploidalnych samców u wielu gatunków tej grupy.

4.2. Teoria Hamiltona – powstanie eusocjalnych haplodiploidów

Aby obliczyć pokrewieństwo osobników, Hamilton (1964) wykorzystał miarę zwaną współczynnikiem pokrewieństwa (r), stosowaną przez Fishera (1918) i Wrighta (1922). W ten sposób ocenić można rzeczywisty lub średni udział identycznych genów u osobników pochodzących od wspólnego niedawnego przodka. Oznacza to, że osobniki tego samego gatunku, ale nie posiadające niedawnego wspólnego przodka, są traktowane jako niespokrewnione ($r = 0$).

Tab. II. Współczynniki pokrewieństwa (*r*) między członkami rodzin diploidów i haplodiploidów, których matka kopulowała z jednym samcem
Coefficient of relationship (*r*) between members of diploid and haplodiploid families with a single mating mother

Pokrewieństwo między: Relationship between:	Diploidy Diploids	Haplodiploidy Haplodiploids
matką – córką mother – daughter	0,5	0,5
matką – synem mother – son	0,5	0,5
siostrą – siostrą sister – sister	0,25 + 0,25 = 0,5	0,5 + 0,25 = 0,75
siostrą – bratem sister – brother	0,25 + 0,25 = 0,5	0,25
ciotką – siostrzeńcem aunt – nephew	0,5/2 = 0,25	0,75/2 = 0,375

Porównując współczynniki pokrewieństwa w rodzinach diploidów i haplodiploidów (tab. II) łatwo zauważyć, że u haplodiploidów siostry są ze sobą silniej spokrewnione, mając większy udział wspólnych genów ($r = 0,75$) niż matka z córką ($r = 0,5$). Na tej podstawie Hamilton (1964) doszedł do wniosku, że samice błonkówek mogą skuteczniej rozprzestrzeniać swoje geny wychowując siostry, a nie córki. Wiedząc już, że pokrewieństwo między osobnikami ma zasadniczy wpływ na zachowania altruistyczne, można było przedstawić nierówność, będącą podstawą teorii doboru krewniaczego:

$$c/b < r.$$

Nierówność ta wyjaśnia, że zachowania altruistyczne mogły się utrwalić w ewolucji wówczas, gdy stosunek strat (*c*) w dostosowaniu osobnika działającego altruistycznie (dawcy) do zysków (*b*), jakie w wyniku takiego działania odnosi krewniak (biorca), jest mniejszy od współczynnika pokrewieństwa dawcy do biorcy. Chociaż Hamilton (*l. c.*) zwrócił główną uwagę na prawą stronę tej nierówności, to jednak do jej spełnienia potrzebne są odpowiednie wartości po stronie lewej. Wartości te są zależne nie tylko od warunków ekologicznych, ale też od możliwości i ograniczeń fizjologicznych organizmów, nie mówiąc już o całym bagażu ich genetycznie uwarunkowanych zachowań i strategii. Innymi słowy wszystko to, co decyduje o dostosowaniu osobnika. Podstawowe znaczenie w ewolucji zachowań eusocjalnych miał zatem fakt obecności przynajmniej jednego z rodziców w czasie całego rozwoju jego potomstwa, co najczęściej wiąże się z opieką nad tym

potomstwem. Warunek ten musieli spełniać wszyscy przodkowie gatunków eusocjalnych. Nie spełniało go m. in. wiele błonkówek, które pozostały samotnymi owadami.

Dziś wydaje się oczywiste, że choć Hamilton w 1964 roku nie wiedział jeszcze nic o eusocjalnych przylżeńcach, jego hipotezę odnieść można również do tych haplodiploidów. Nie jest to jednoznaczne z twierdzeniem, że wszystkie zachowania eusocjalne, w tym haplodiploidów, powstały w sytuacji wyższego pokrewieństwa sióstr niż rodziców z dziećmi. Inne drogi powstania kast o ograniczonej płodności są oczywiście możliwe i zwraca się na to uwagę najczęściej u najprostszych eusocjalnych os (West-Eberhard 1978). Tworzą one przejściowo tzw. układy semisocjalne (półspołeczne), tym tylko różniące się od eusocjalnych, że w kolonii brak dwóch pokoleń osobników (Michener 1969). Być może eusocjalne początki w tej właśnie grupie błonkówek są bliższe eusocjalnym diploidom. Może fakt, że u tych os spotyka się czasem angażowanie haploidalnych samców w prace na rzecz kolonii (Hunt i Noonan 1979) jest „szczątkowym" zachowaniem odziedziczonym po przodkach, u których tak jak u eusocjalnych diploidów osobniki obu płci pełniły funkcje robotnic.

4.3. Diploidy z haplodiploidalnymi zasadami

Hamilton (1972) sugerował, że w szczególnych przypadkach również u diploidów ewolucja zachowań altruistycznych względem rodzeństwa może ewoluować na tej samej zasadzie, jak u haplodiploidów. Bartz (1979) pierwszy przedstawił model potwierdzający to przypuszczenie, pokazując, że kojarzenie krewniacze może doprowadzić do sytuacji, w której osobniki są bliżej spokrewnione z rodzeństwem niż z własnym potomstwem. Model ten, wyjaśniający możliwą drogę powstania układów eusocjalnych termitów, opiera się na założeniu, że po panmiktycznym kojarzeniu (kojarzenie losowe, zwykle niekrewniacze) musi dojść do skojarzenia pary rodzeństwa. Wydaje się jednak, że rygorystycznie przestrzegana taka sekwencja kojarzeń, choć możliwa w już istniejących koloniach eusocjalnych, była mało prawdopodobna u ich przodków nie tworzących jeszcze takich struktur.

Lacy (1980, 1984) przewidywał podobną sytuację u gatunków diploidalnych, których płeć determinują pary chromosomów XX i XY. Jednocześnie zakładał on, że stosunkowo duża część genomu jest związana z chromosomami płci. W takiej sytuacji należałoby oczekiwać zachowań altruistycznych jedynie względem rodzeństwa tej samej płci, co dotychczas nie zostało potwierdzone.

Kawecki (1991) sugeruje powstanie altruistycznego genu na chromosomie X. Pozwalałoby to na ewolucję altruizmu dokładnie na zasadach przedstawionych u haplodiploidalnych owadów, choć w tym wypadku prowadziłoby to do konfliktu interesów ewolucyjnych między poszczególnymi chromosomami.

Jak dotychczas brak danych, które potwierdzają przewidywania przedstawionych tu modeli odnoszących się do eusocjalnych diploidów. Hipotezy te nie były też rozpatrywane w odniesieniu do innych niż termity diploidów. Nie sposób zatem ostatecznie ocenić, czy przedstawione zasady oparte na tych, które przedstawił Hamilton (1964) u haplodiploidów, odegrały istotną rolę w ewolucji eusocjalnych diploidów.

4.4. Monandria i jej konsekwencje

Hamilton (1964) doskonale wyjaśnił, dlaczego samice chętniej wychowują rodzone siostry zamiast własnych córek, nie wyjaśnił natomiast, dlaczego u wielu eusocjalnych gatunków większość samic–robotnic rezygnuje też ze składania niezapłodnionych jaj, z których lęgną się samce. Innymi słowy nie pokazał, jak doszło do powstania całkowicie sterylnej kasty robotnic. Problem ten nie jest wcale tak błahy, bowiem średnie pokrewieństwo samicy produkującej własne córki (0,5) i synów (0,5) jest takie samo jak robotnicy produkującej siostry (0,75) i braci (0,25). Tak więc zakładając równą proporcję płci nie ma powodów, by ewolucja szczególnie faworyzowała altruizm względem rodzeństwa, gdyż

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

Hamilton (*l. c.*) zdawał sobie z tego sprawę, ale jego wyjaśnienia w tym względzie nie były już oparte na teorii, którą tworzył. Twierdził bowiem, że u przodków gatunków eusocjalnych mogła istnieć tendencja do produkcji większej proporcji samic niż samców, wynikająca m. in. z konkurencji spokrewnionych samców o samice, tzw. LMC (*Local Mate Competition*). Rzeczywiście, jeśli udział samic (f) jest większy niż samców ($1 - f$), to

$$0{,}75f + 0{,}25(1 - f) > 0{,}5f + 0{,}5(1 - f).$$

Problem w tym, że bez względu na udział samic w płodnym potomstwie, jeśli robotnice są matkami wszystkich samców w swoim gnieździe, łączy je z tymi samcami średnio więcej wspólnych genów (0,375) niż z braćmi (0,25). A jeśli tak, to

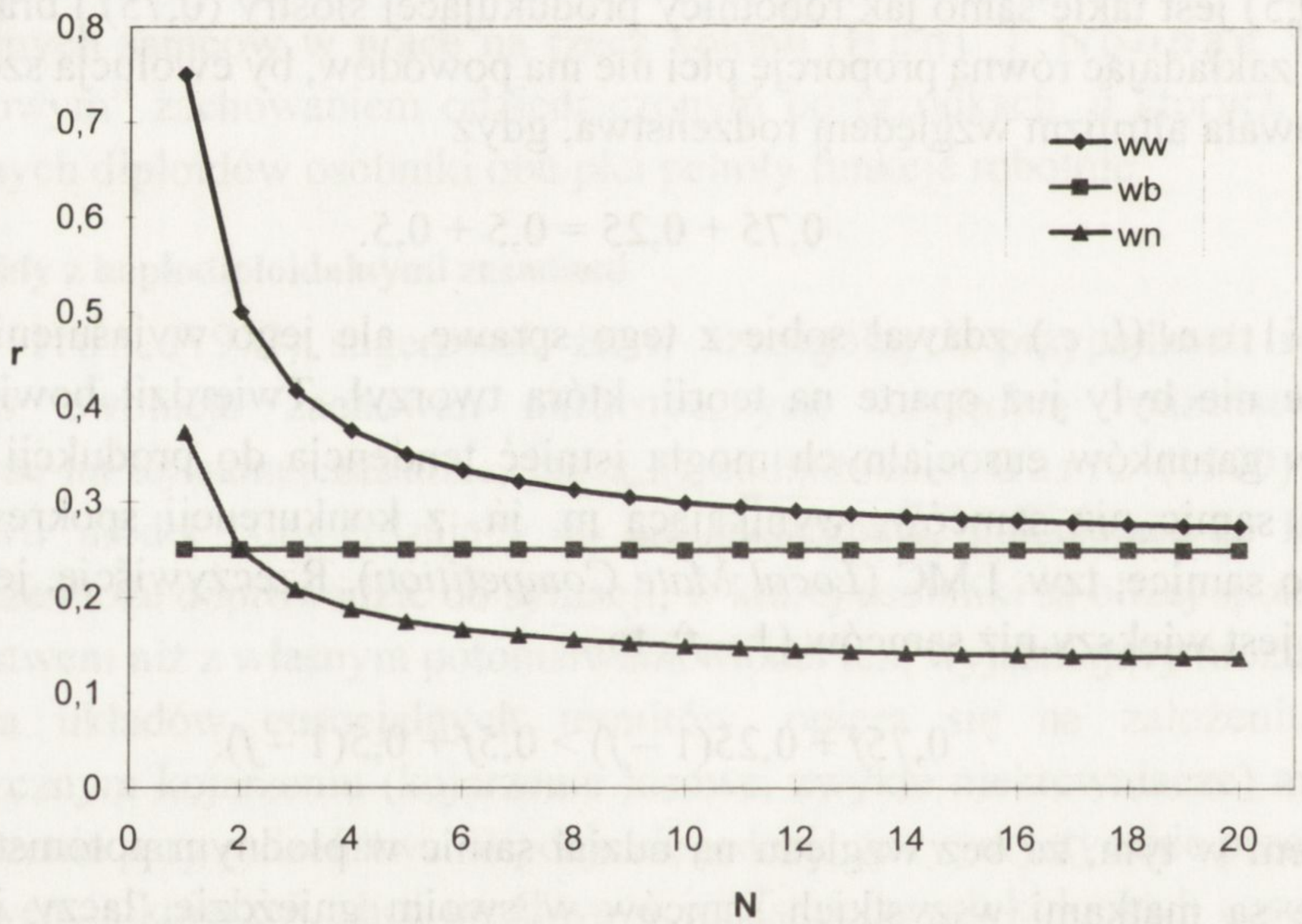
$$0{,}75f + 0{,}375(1 - f) > 0{,}75f + 0{,}25(1 - f).$$

Z przedstawionej nierówności wynika, że bez względu na udział samic i samców w płodnym potomstwie produkowanym w gnieździe, ewolucyjnie stabilna strategia to taka, w której królowa produkuje wszystkie samice, zaś robotnice są matkami wszystkich samców. W rozumowaniu tym przyjęto, że jeśli wszystkie samce pochodzą od robotnic, to każda z nich posiada niewielu synów w stosunku do siostrzeńców. Nieistotnym uproszczeniem jest więc branie pod uwagę pokrewieństwa między ciotką a siostrzeńcem jako średniego pokrewieństwa

łączącego robotnice z produkowanymi przez nie samcami (tab. II). Oczywiście zakładamy, że to robotnice a nie królowa decydują o tym, czyje potomstwo i jakiej płci jest w gnieździe wychowywane. Pamiętać trzeba też o założeniu, które przyjęto na początku, a mianowicie, że wszystkie robotnice w gnieździe pochodzą od jednej monandrycznej królowej, a więc matki, która kopulowała z jednym samcem.

4.5. Polyandria i jej konsekwencje

Na wstępie rozważmy, jak będzie przedstawiało się pokrewieństwo robotnic i wychowywanego przez nie potomstwa w polyandrycznej kolonii, czyli takiej, której założycielka kopulowała nie raz, a wiele razy i to z niespokrewnionymi samcami (rys. 1). Z licznych obserwacji wynika bowiem, że LMC nie jest częstym zjawiskiem. Za typową strategię uznać raczej należy taką, jaką obserwuje się u pszczoły miodnej czy u większości mrówek, u których odbywa się zbiorowa rójka osobników uskrzydlonych z bardzo wielu kolonii (Woyciechowski 1992).



Rys. 1. Współczynniki pokrewieństwa (*r*) w kolonii eusocjalnych haplodiploidów zależnie od liczby partnerów królowej (*N*) (pokrewieństwo między: *ww* – robotnicami, *wb* – robotnicami i braćmi, *wn* – robotnicami i siostrzeńcami)
Coefficients of relationship (*r*) in eusocial haplodiploids dependent on number of queen's partners (*N*) (relatedness between: *ww* – workers, *wb* – workers and brothers, *wn* – workers and nephew)

Z przedstawionych współczynników pokrewieństwa (rys. 1) odczytać można, że wraz z liczbą partnerów królowej spada pokrewieństwo robotnic, które przestają być już „pełnymi" siostrami, a stają się coraz częściej siostrami przyrodnimi. Skoro spada pokrewieństwo robotnic, spada też pokrewieństwo tych robotnic z samcami pochodzącymi od wszystkich robotnic w gnieździe. Liczba partnerów królowej nie

ma wpływu jedynie na pokrewieństwo robotnic i ich braci. Co ważniejsze, w obecności monandrycznej królowej robotnice z siostrzeńcami łączy więcej genów niż z braćmi. Odwrotnie jest w obecności królowej polyandrycznej, której robotnice są bliżej spokrewnione z braćmi niż z siostrzeńcami. Należy zatem oczekiwać, że robotnice będą wychowywać swych synów, jeśli mają monandryczną matkę, zaś gdy mają polyandryczną, będą wychowywać tylko jej potomstwo obu płci (Woyciechowski i Łomnicki 1987). Istotne jest, że na straży tej zasady powinny stać same robotnice. Ratnieks i Visscher (1989) nazwali to policyjnym genem (*police gen*). Wiele wskazuje na to, że taki gen posiada m. in. pszczoła miodna, która jest wysoce polyandrycznym gatunkiem. Stwierdzono bowiem, że w rodzinach pszczelich regularnie pojawiają się jaja składane przez robotnice nawet w obecności matki, ale inne robotnice umieją te jaja rozpoznać i niszczą je nie dopuszczając do wychowania siostrzeńców (Ratnieks i Visscher 1989).

Wszelkie wątpliwości, które się nasuwają w związku z polyandrią, jej wpływem na pokrewieństwo sióstr i w efekcie na utrzymanie układu eusocjalnego wydają się być nieuzasadnione, kiedy zdamy sobie sprawę, jak znacznie wzrosło dostosowanie robotnic w porównaniu z ich samotnymi przodkami (Woyciechowski 1989).

4.6. Konflikt robotnic i królowej

Do połowy lat siedemdziesiątych nie zastanawiano się nad tym, że robotnice mają alternatywę – wychowywać własnych synów albo synów królowej. Również Trivers i Hare (1976) za typową sytuację uważali monandryczną królową i całkowicie sterylną kastę robotnic. Przy tych założeniach doszli oni do wniosku, że haplodiploidalność stwarza dodatkowe trudności w ocenie ewolucyjnie stabilnej proporcji płci. Nie jest bowiem dla robotnicy obojętne, czy kosztem określonych nakładów wychowa ona osobnika, który nosi 75% jej genów (siostra), czy tylko 25% (brat). Prostszą sytuację ma królowa, bowiem ze swoim potomstwem łączy ją zawsze połowa (50%) własnych genów. Zgodnie z tym, co przedstawili Trivers i Hare (*l. c.*) należy oczekiwać, że w interesie robotnic będzie, by nakłady na obie kasty seksualne były w 75% przeznaczone na samice, a jedynie w 25% na samce. Królowa zaś osiągnie najwyższe dostosowanie, gdy nakłady na jej płodne córki i synów będą równe, po 50%. Jest więc wystarczający powód do konfliktu robotnic i królowej o udział przeznaczanych na obie płcie nakładów. Jeśli proporcja nakładów przeznaczanych na samice i samce w płodnym potomstwie kolonii wynosi 3:1 (75:25), oznacza to, że wygrały robotnice, jeśli 1:1 (50:50) – wygrała królowa. Przedstawione przez Triversa i Hare'a (*l. c.*) dane były bliższe stosunkowi 3:1 na korzyść samic, co zinterpretowali oni jako zwycięstwo robotnic w ich konflikcie z królową–matką, konflikcie nazwanym *„worker–queen conflict”*.

Praca Triversa i Hare'a (1976), choć krytykowana za założenia nie w pełni zgodne z rzeczywistością i wieloznaczne dane, na których oparto tak generalny wniosek, wzbudziła jednocześnie bardzo ożywioną dyskusję i stała się po pracy Hamiltona (1964) jedną z częściej cytowanych prac odnoszących się do ewolucji zachowań eusocjalnych. W pracy tej zwrócono bowiem uwagę na bardzo istotny problem, z którego nie zdawano sobie sprawy w badaniach proporcji płci diploidów, a mianowicie, że ewolucyjnie stabilna jest taka proporcja płci, przy której spełnione jest równanie

$$N_f C_f / r_f = N_m C_m / r_m,$$

gdzie: N – liczba samic (f) lub samców (m), C – koszt wyprodukowania jednego potomka płci żeńskiej (f) lub męskiej (m), r – współczynnik pokrewieństwa z potomkiem żeńskim (f) lub męskim (m).

Nieco później zauważono, że przyczyny konfliktu robotnic i królowej zanikają w sytuacji, kiedy królowa kopuluje z wieloma samcami. Wzrost liczby partnerów królowej powoduje bowiem spadek pokrewieństwa robotnic z siostrami, zbliżając tę wartość do poziomu pokrewieństwa łączącego robotnice z braćmi (0,25; rys. 1). Fakt ten był nawet podawany jako istotna przyczyna utrwalenia się polyandrii u wielu błonkówek (Moritz 1985).

4.7. Inwestowanie w płeć – *sex allocation*

Problem ewolucyjnie stabilnej proporcji płci stał się ponownie aktualny, kiedy Boomsma i Grafen (1990, 1991) doszli do wniosku, że pokrewieństwo robotnic z ich wychowankami może być różne w jednej populacji. Sytuacja taka ma miejsce, gdy część królowych jest monandrycznych, a część polyandrycznych. Z modelu matematycznego, w którym oceniano dostosowanie robotnic wynikało, że w monandrycznej kolonii o dużej dysproporcji pokrewieństwa robotnic względem płodnych sióstr i braci (0,75:0,25), robotnice podniosą swe dostosowanie wychowując siostry–królowe. Jeśli natomiast, w wyniku polyandrii, dysproporcja w pokrewieństwie względem sióstr i braci jest mniejsza (np. 0,375:0,25 – przy dwóch partnerach królowej – patrz rys. 1), sukces robotnic będzie większy, jeśli nakłady przeznaczone na produkcję kast płciowych zostaną przeznaczone na wychowanie samców.

Przedstawiony tu teoretyczny problem związany z inwestowaniem w określoną płeć, czyli tzw. *sex allocation*, nie wzbudził większego zainteresowania do momentu, kiedy to Sundström (1994) przedstawiła wyniki potwierdzające przewidywania Boomsmy i Grafena (1990, 1991). Okazało się bowiem, że fińska populacja mrówki *Formica truncorum*, w której spotyka się regularnie kolonie z monandrycznymi i polyandrycznymi królowymi, zachowuje się zgodnie z

przewidywaniami. Oznacza to, że kolonie monandrycznych królowych produkują głównie młode królowe, zaś polyandrycznych królowych – głównie samce. Wkrótce Sundström i in. (1996) potwierdzili wcześniejsze wyniki, pokazując jednocześnie, że u *F. truncorum* proporcja płci seksualnego potomstwa, którą „proponuje" królowa i proporcja płci płodnego potomstwa wychowanego w jej kolonii, wskazują na wciąż istniejący konflikt między królową a robotnicami. Królowa bowiem składa jaja zapłodnione i niezapłodnione w jednakowej proporcji. To robotnice eliminując odpowiednio jaja zapłodnione lub niezapłodnione decydują o ostatecznych nakładach na obie płcie, różnych w zależności od seksualnej przeszłości królowej–matki.

5. Podsumowanie

Być może teoria doboru krewniaczego nie jest wystarczająca, by wyjaśnić powstanie wszystkich znanych dotychczas układów eusocjalnych u różnych grup zwierząt. Jednak już teraz posiadamy wystarczająco dużo danych, by twierdzić, że jedynie nepotyzm (popieranie krewnych) może drogą naturalnej selekcji doprowadzić do stabilnej ewolucyjnie, dziedzicznej bezpłodności, czyli do powstania kasty sterylnych osobników.

Dziękuję Adamowi Łomnickiemu, Adamowi Tofilskiemu i Krystynie Tworek za uwagi do ostatecznej wersji tego artykułu, którego zasadnicze fragmenty przedstawiłem w formie referatu na VI warsztatach na temat „Ekologia ewolucyjna i zagadnienia pokrewne" (Warszawa, 15 III 1997 r.).

Piśmiennictwo

Alexander R. D. 1974 – The evolution of social behavior – Annu. Rev. Ecol. Syst. 5: 325–383.
Alexander R. D., Noonan K. M., Crespi B. J. 1991 – The evolution of eusociality (W: The biology of the naked mole-rat. Red. P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, R. D. Alexander) – Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 3–44.
Bartz S. H. 1979 – Evolution of eusociality in termites – Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 76: 5764–5768.
Boomsma J. J., Grafen A. 1990 – Intraspecific variation in ant sex ratios and Trivers–Hare hypothesis – Evolution, 44: 1026–1034.
Boomsma J. J., Grafen A. 1991 – Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera – J. Evol. Biol. 3: 383–407.
Cleveland L. R. 1926 – Symbiosis among animals with special reference to termites and their intestinal flagellates – Q. Rev. Biol. 1: 51–60.
Crespi B. J. 1992 – Eusociality in Australian gall thrips – Nature, 359: 724–766.
Crespi B. J., Yanega D. 1995 – The definition of eusociality – Behav. Ecol. 6: 109–115.
Darwin C. R. 1859 – On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life – John Murray, London.
Dawkins R. 1976 – The selfish gene – Oxford Univ. Press, New York.
Duffy J. E. 1996 – Eusociality in coral-reef shrimp – Nature, 381: 512–514.

Fisher R. A. 1918 – The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance – Trans. R. Soc. Edinb. 52: 399–433.
Hamilton W. D. 1964 – The genetical evolution of social behavior – J. Theor. Biol. 7: 1–52.
Hamilton W. D. 1972 – Altruism and related phenomena, mainly in social insects – Annu. Rev. Ecol. Syst. 3: 193–232.
Hamilton W. D. 1987 – Kinship, recognition, disease, and intelligence; constraints of social evolution (W: Animal societies: theory and facts. Red. Y. Ito, J. L. Brown, J. Kikkawa) – Japanese Scientific Society Press, Tokyo, Japan, 81–102.
Hunt J. H., Noonan K. C. 1979 – Larval feeding by male *Polistes fuscatus* and *Polistes metricus* (Hymenoptera: Vespidae) – Insectes Soc. 26: 247–251.
Itô Y. 1989 – The evolutionary biology of sterile soldiers in aphids – Trends Ecol. Evol. 4: 69–73.
Jarvis J. U. M., O'Riain M. J., Bennett N. C., Sherman P. W. 1994 – Mammalian eusociality: a family affair – Trends Ecol. Evol. 9: 47–51.
Kawecki T. J. 1991 – Sex-linked altruism: a stepping–stone in the evolution of social behaviour? – J. Evol. Biol. 4: 487–500.
Kent D. S., Simpson J. A. 1992 – Eusociality in the beetle *Austroplatypus incompertus* (Coleoptera: Curculionidae) – Naturwissenschaften, 79: 86–87.
Lacy R. C. 1980 – The evolution of eusociality in termites: a haplodiploid analogy? – Am. Nat. 116: 449–451.
Lacy R. C. 1984 – The evolution of termite eusociality: reply to Leinaas – Am. Nat. 123: 876–878.
Michener C. D. 1969 – Comparative social behaviour of bees – Annu. Rev. Entomol. 14: 299–342.
Moritz R. F. A. 1985 – The effects of multiple mating on the worker–queen conflict in *Apis mellifera* – Behav. Ecol. Sociobiol. 16: 375–377.
Ratnieks F. L. W., Visscher P. K. 1989 – Worker policing in honeybees – Nature, 342: 796–797.
Sherman P. W., Lacey E. A., Reeve H. K., Keller L. 1995 – The eusociality continuum – Behav. Ecol. 6: 102–108.
Sherman P. W., Seeley T. D., Reeve H. K. 1988 – Parasites, pathogens, and polyandry in social Hymenoptera – Am. Nat. 131: 602–610.
Snelling R. R. 1981 – Systematics of social Hymenoptera – Social Insects, 2: 369–453.
Sundström L. 1994 – Sex ratio bias, relatedness asymmetry and queen mating frequency in ants – Nature, 367: 266–268.
Sundström L., Chapuisat M., Keller L. 1996 – Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test to kin selection theory – Science, 274: 993–995.
Trivers R. L., Hare H. 1976 – Haplodiploids and the evolution of social insects – Science, 191: 249–263.
West-Eberhard M. J. 1978 – Polygyny and the evolution of social behavior in wasps – J. Kansas Entomol. 51: 832–856.
Wilson E. O. 1971 – The insect societies – Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
Woyciechowski M. 1989 – Ewolucja zachowań społecznych błonkówek – Kosmos, 38: 429–452.
Woyciechowski M. 1992 – Nuptial flights of ants (Hymenoptera, Formicidae) and their aerial aggregations (W: Biology and evolution of social insects. Red. J. Billen) – Leuven University Press, Leuven, Belgium, 41–45.
Woyciechowski M., Łomnicki A. 1987 – Multiple mating of queen and sterility of workers among eusocial Hymenoptera – J. Theor. Biol. 128: 317–327.

Woyke J. 1963 – Rearing and viability of diploid drone larvae – J. Apic. Res. 2: 77–84.
Woyke J. 1986 – Sex determination (W: Bee genetics and breeding. Red. T. E. Rinderer) – Academic Press, Orlando, San Diego, New York, 91–120.
Wright S. 1922 – Coefficients of inbreeding and relationship – Am. Nat. 56: 330–338.

Summary

Eusocial societies are traditionally characterised by a reproductive division of labour, an overlap of generations, and co-operative care of the breeder's young. So far there is no single hypothesis which could explain the origin of eusocial behaviour in all animals (Table I). Hamilton's kin selection theory is almost commonly accepted as one that explains the evolution of eusociality in haplodiploids but not in diploids, although in both cases high genetic relatedness of co-operative individuals is necessary. According to this theory if only one haploid male contributes to paternity the average relatedness between full sisters is higher than the relatedness between the mother and her daughters (Table II). This explanation has several general implications for understanding the evolution of altruistic behaviour by natural selection and permits to predict many exact behavioural strategies which can be verified experimentally. On these basis giving up of laying unfertilised eggs by workers in the polyandrous queens nests in Hymenoptera (Fig. 1), as well as evolutionerily stable strategy of sex ratio of allates in the nests dependent on worker's genetic diversity can be explained.

(wpłynęło: 28 IV 1997 r.)