



W 2010 r. troje autorów – Martin Nowak, Corina Tarnita i E. O. Wilson – opublikowało artykuł w “Nature” (odnośnik i link poniżej) mający na celu wyjaśnienie ewolucji *eusocjalności* u owadów: zjawiska, gdzie kolonia zawiera różne „kasty”, które wykonują różne zadania i gdzie przynajmniej jedna kasta jest sterylna. Na przykład, u pszczoł zazwyczaj jest jedna płodna królowa, która produkuje całe potomstwo, grupa sterylnych samic („robotnice”), które bronią ula i opiekują się larwami, oraz płodne samce, „trutnie”, które zasadniczo nie robią niczego poza współzawodniczeniem o kopulację z następnym pokoleniem królowych. Niereprodukujące się kasty istnieją (choć nie wszechobecnie) u Hymenoptera (mrówki i osy), jak również wśród niektórych innych zwierząt, takich jak termity (Isoptera) i golce.

Trudno zrozumieć, jak dla jednostki może być korzystne wyewoluowanie sterylności, która jest jawnie nieadaptacyjna. Darwin pierwszy zauważył ten problem. W każdym razie jedno z rozwiązań obejmuje *dobór krewniaczy*: myśl, że gen może promować poświęcenie osobistej reprodukcji, jeśli jest to zrekompensowane z nawiązką przez rosnącą liczbę krewnych – krewnych, którzy także mają ten gen „poświęcenia”. Okazuje się, że zgodnie z prostym wyliczeniem, które obejmuje wazenie korzyści reprodukcyjnych dla krewnych (ocenianych przez stopień pokrewieństwa) kontra koszt poświęcenia własnej reprodukcji, istotnie można wyewoluować geny, które spowodują utratę zdolności reprodukcyjnej – jeśli podnoszą ją u krewnych. Taki dobór krewniaczy był ważnym wyjaśnieniem

ewolucji eusocjalności. Niektórzy uważają, że jest tak z powodu osobliwej "[haplodiploidalnej](#)" natury dziedziczenia u Hymenoptera, gdzie samiec, który zapładnia królową jest haploidalny (ma tylko jeden zestaw chromosomów), a płodna królowa jest diploidalna z normalnym podwójnym zestawem. W takim wypadku robotnice są bliżej spokrewnione z siostrami niż z własnym potomstwem, co pomaga im wyewoluować tendencję powstrzymywania się od posiadania własnego potomstwa i produkowania większej liczby sióstr; tj. stają się sterylne i pomagają królowej wychowywać jej potomstwo. Inni kwestionują znaczenie haplodiploidalności w eusocjalności. Dowód na dobór krewniaczy jest jednak nadal wyraźny. Na przykład, eusocjalność u Hymenoptera wyewoluowała kilka razy, ale zawsze w linii rodowej, w której królowa kojarzy się z jednym samcem, a nie z wieloma: statystycznie istotne odkrycie (Hughes 2008; odnośnik i link poniżej). To jest ważne, ponieważ w takich wypadkach potomstwo jest bliżej spokrewnione ze sobą niż potomstwo różnych ojców. Ponadto, Bob Trivers pokazał, że inne wzory u pszczoł, mrówek i os – szczególnie zaobserwowane proporcje samców do reprodukcyjnych samic w koloniach – także szły według tego, co prognozował dobór krewniaczy. Istnieją jeszcze inne eksperymenty behawioralnego rozpoznania krewnych i nie-krewnych, które popierają wagę pokrewieństwa. Artykuł Nowaka i in. atakował jednak całą tę wiedzę, twierdząc, że dobór krewniaczy i pokrewieństwo nie tylko nie są ważne dla ewolucji eusocjalności, ale są nieważne *ogólnie*. (Ed Wilson, na przykład, spędził ostatnie pięć lat na argumentowaniu w książkach i wykładach, że dobór krewniaczy jest błędną koncepcją w biologii ewolucyjnej i że dobór grupowy jest znacznie ważniejszy.) Nowak i in. użyli dość skomplikowanego modelu doboru kolonii, w którym matka i całe potomstwo były genetycznie *identyczne* i twierdzili, że pokrewieństwo było konsekwencją eusocjalności, nie zaś jej motorem napędowym.

Jak pisałem w owym czasie, ich wyrzucenie pokrewieństwa i doboru krewniaczego z modelu wydawało się dziwaczne, ponieważ *nie zmieniali stopnia pokrewieństwa w swoim modelu*. Jeśli tego nie robisz, jak możesz powiedzieć, że jest ono nieważne w ewolucji eusocjalności? Specjaliści z tej dziedziny znaleźli

także inne problemy zarówno z modelem Nowaka i in., jak z ich wnioskami o bezużyteczności doboru krewniaczego (patrz **tutaj**, gdzie są wszystkie moje posty na ten temat). Ponad 120 ekspertów w tej dziedzinie napisało list do "Nature", krytykując wnioski Nowaka i in. Ale Nowak, Tarnita i Wilson upierają się nadal.

[Obecnie, nowy artykuł w PLOS Biology](#) autorstwa Xiaoyun Liao, Stephena Ronga i Davida Quellera (odnośnik i link poniżej) pokazuje nie tylko, że model Nowaka i in. był dziwaczny i nie miał mocnych związków z ewolucją eusocjalności, ale jego trzy główne twierdzenia o ewolucji eusocjalności są wyraźnie błędne.

Liao i in. po prostu zróżnicowali stopień pokrewieństwa i inne założenia w modelu Nowaka i in., a po zrobieniu tego odkryli, że twierdzenia autorów o ogólności ich modelu, były błędne. Proszę pamiętać, że wnioski Liao i in. opierają się po prostu na manipulacji tym samym modelem, którego użyli Nowak i in., żeby ogłosić nieistotność doboru krewniaczego, oraz na nowych równaniach wypływających z tego modelu i skonstruowanych przy użyciu dokładnie tej samej strategii modelowania, jakiej używali Nowak i in.

Oto co znaleźli Liao i in., *kontra* Nowak i in.:

1. Pokrewieństwo istotnie pomaga w ewolucji eusocjalności, a więc dobór krewniaczy nie jest nieistotny. W odróżnieniu od Nowaka i in., Liao i in. różnicowali totalne pokrewieństwo, pozwalając pewnemu ułamkowi potomstwa w gnieździe na brak spokrewnienia "królową", zamiast po prostu czynić całe potomstwo jej klonami. (To mogłoby zdarzyć się przez imigrację owadów z innych gniazd lub królowe składające jaja w gniazdach innych królowych.) Odkryli, że pokrewieństwo istotnie czyni wielką różnicę: w warunkach, w których zachowanie robotnicy jest pod wpływem własnych genów, nie zaś tylko genów królowej, eusocjalność ewoluuje znacznie łatwiej, kiedy jest wyższe pokrewieństwo między królową a „robotnicą”. Innymi słowy,

wyższe pokrewieństwo (dobór krewniaczy) jest w tych okolicznościach przyczyną, nie zaś tylko konsekwencją ewolucji eusocjalności. Nowak i in. nie mieli racji i wszystkie oświadczenia tej grupy o bezużyteczności doboru krewniaczego, które są oparte na tym modelu, także są błędne.

2. Ewolucyjne interesy robotnic mogą różnić się od interesów królowej. Nowak i in. widzieli robotnice jako “roboty ewolucyjne”, które nie mogły mieć strategii ewolucyjnej różniącej się od strategii królowej. Jest to nieco dziwaczne, ponieważ wiemy z danych eksperymentalnych i z historii przyrody, że istnieje konflikt między królową a robotnicami (przewidywany przez teorię doboru krewniaczego) i wynik tego konfliktu widać w proporcjach płci produkowanych w gniazdach. Dalszym dowodem, że zachodzi konflikt, są sytuacje, w których królowa produkuje więcej samców niż tego “chcą” robotnice (tj. więcej niż leży w interesie genetycznym robotnic) i w tym wypadku robotnice zabijają te samce. Nie zdarzyłoby się to, gdyby interesy królowych i robotnic były zbieżne.

Liao i in. pokazali, że różnicowanie sposobu ekspresji genów zachowania i sterylności robotnicy – czy to tylko u królowej, czy tylko u potomstwa – ma znaczny wpływ na prawdopodobieństwo wyewoluowania eusocjalności. Jak przewiduje teoria doboru krewniaczego, eusocjalność ewoluuje znacznie łatwiej, kiedy królowa ma absolutną kontrolę nad zachowaniem (i płodnością) swoich robotnic. Kiedy robotnice mają coś do powiedzenia – to jest, kiedy ich geny, nie zaś geny królowej kontrolują ich zachowanie – nie jest tak łatwo wyewoluować eusocjalność, bo robotnice mają czasem ewolucyjny pęd do produkowania własnego potomstwa zamiast tylko wychowywać potomstwo królowej. Pokazuje to, jak przewiduje dobór krewniaczy i jak pokazują obserwacje, że istotnie istnieje konflikt interesów między królową a robotnicami.

3. Eusocjalność nie ewoluuje z takim trudem, jak to twierdzą Nowak i in. W swoim artykule Nowak i in. twierdzili, że eusocjalność “trudno wyewoluować”. Trudno jest ocenić takie

twierdzenie, bo trzeba zapytać „Trudno w stosunku do czego?” Ale Liao i in. pokazali, że niektóre z trudności w modelu Nowaka i in. istnieją z powodu dwóch chwiejnych założeń: 1) Poniżej pewnej wielkości kolonii żadna robotnica nie może dodać niczego do produkcji potomstwa przez kolonię, podczas gdy 2) powyżej tego progu istnieje ustalona liczba potomstwa, która nie zmienia się przez dodanie większej liczby robotnic.

Wydaje się to całkowicie nierealistyczne, dlaczego bowiem dwie robotnice nie miałyby dodać więcej potomstwa niż jedna i dlaczego – powyżej progu – więcej robotnic nie miałyby pomóc w wychowaniu więcej potomstwa przez lepszą obronę gniazda i opiekowanie się większą liczbą larw? Ponadto, dlaczego robotnice w dużych koloniach *pozostają* w tych koloniach, skoro ich obecność niczego nie dodaje według modelu „progu”? Powinny, zamiast tego, dołączyć do mniejszych kolonii, pchając je powyżej progu. I istotnie, kiedy Liao i in. dodali bardziej realistyczne założenia do modelu Nowaka i in. – cechę „stopniowości”, gdzie do pewnej granicy każda robotnica dawała wzrost produkcji potomstwa przez kolonię – eusocjalność ewoluowała łatwiej.

Jaki jest więc rezultat? Po pierwsze, że dobór krewniaczy, tj. pokrewieństwo między królową a jej potomstwem, odgrywa ważną rolę przyczynową w ewolucji eusocjalności. Nowak i in. mylili się całkowicie, zaprzeczając temu. Ponieważ zaś kolejne twierdzenia zarówno Nowaka, jak Wilsona o ewolucyjnej bezwartościowości doboru krewniaczego oparte były na modelu, *który nie mógł pokazywać tego, co twierdzili, że pokazuje* (ponieważ stopień pokrewieństwa był niezmienny), nie powinniśmy poważnie traktować ich odrzucenia doboru krewniaczego. Dobór krewniaczy pozostaje realnym i wartościowym poglądem w biologii ewolucyjnej – w rzeczywistości, jednym z najważniejszych kroków naprzód od lat 1950. – i, jak pokazałem w moich poprzednich postach, pomaga nam w zrozumieniu szerokiego zakresu zjawisk biologicznych.

Inne punkty są mniej ważne, ale też pokazują, że model Nowaka i in. jest zbyt ciasny, by podeprzeć uogólnienia o braku konfliktu między królowymi a robotnicami lub o „trudności” wyewoluowania eusocjalności. Tak, może być trudno wyewoluować taki dziwaczny system i może to wymagać niezwykłych okoliczności ekologicznych i/lub genetycznych, ale nie jest to tak trudne, przynajmniej w teorii, jak utrzymują Nowak i in.

Kończącą lekcją jest to, że wnioski biologiczne wyciągane na podstawie modelu są tylko tak dobre, jak wbudowane w model założenia biologiczne. Ponieważ założenia Nowaka i in. były obarczone błędami i ponieważ nie zbadali solidności modelu przy zróżnicowanych założeniach, doszli do błędnych wniosków. Ponieważ jednak Nowak i Wilson już byli słynnymi biologami ewolucyjnymi (szczególnie Wilson, który jest sztandarową postacią w tej dziedzinie) i ponieważ praca została opublikowana w „Nature”, ich wnioski zostały przyjęte ze zdecydowaną zbyt wielką powagą. Ta praca powinna była zostać recenzowana przez większą liczbę krytycznych specjalistów z tej dziedziny. Nawet ja, nie pracujący nad ewolucją eusocjalności, mogłem zobaczyć, że nie można zbywać wartości pokrewieństwa genetycznego na podstawie modelu, w którym nie pozwala się na zróżnicowanie pokrewieństwa!

Hughes, W. O. H., B. P. Oldroyd, M. Beekman, and F. L. W. Ratnieks. 2008. [Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality](#). Science 320:1213-1216.

Liao, X., Rong, S., and D. Queller, 2015. [Relatedness, conflict, and the evolution of eusociality](#). PLOS Biology | DOI:10.1371/

Nowak, M. A., C. E. Tarnita and E. O. Wilson. 2010. [The evolution of eusociality](#). Nature 466: 1057-1062.

[New paper shows that Nowak et al were wrong. Kin selection remains a valuable tool in evolutionary biology](#)

Why Evolution Is True, 27 marca 2015

Tłumaczenie: Małgorzata Koraszewska

Tłumaczenie ukazało się pierwotnie w [Listach z naszego sadu](#)