

# Устарел ли дарвинизм?

Дискуссионный семинар, посвященный юбилею Чарльза Дарвина

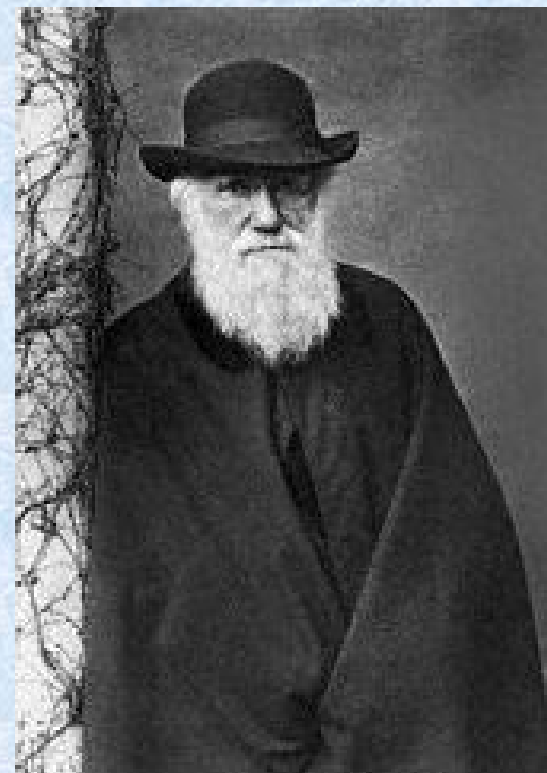
## Чарльз Дарвин и современная социобиология: от насекомых до человека

**В. Е. Кипятков**

Санкт-Петербургский государственный университет  
Кафедра энтомологии



**Charles Robert Darwin**  
1809-1882



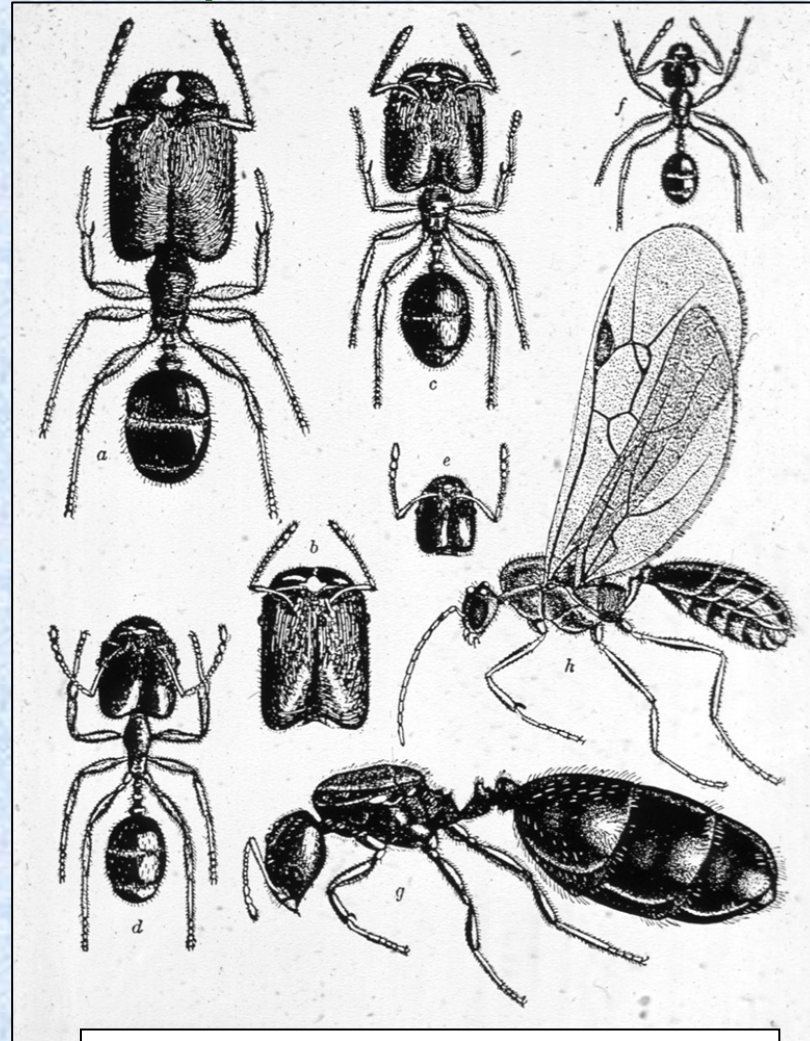
## Истоки социобиологии в идеях Дарвина

Чарльз Дарвин (1859) рассматривал бесплодных рабочих у насекомых, ведущих социальный образ жизни, как одно из самых серьезных затруднений для теории естественного отбора:

**Действительно**, "рабочий муравей весьма сильно отличается от своих родителей и совершенно стерилен; поэтому приобретенные модификации в строении или инстинкте он никогда не мог последовательно передавать своему потомству" (Дарвин, 1991, с. 231).

«Однако эта трудность <...> уменьшается и, по моему мнению, даже совершенно исчезает, если вспомнить, что **отбор может быть применен к семье**, так же как и к отдельной особи, и привести к желательной цели» (Дарвин, 1991, с. 231).

### Идея группового отбора



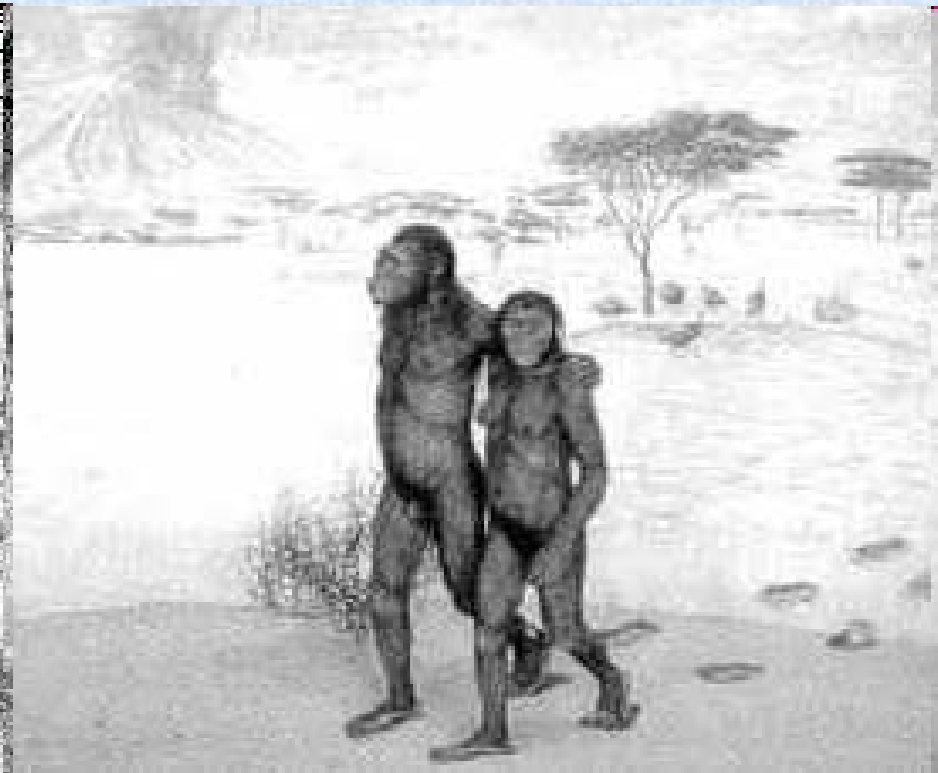
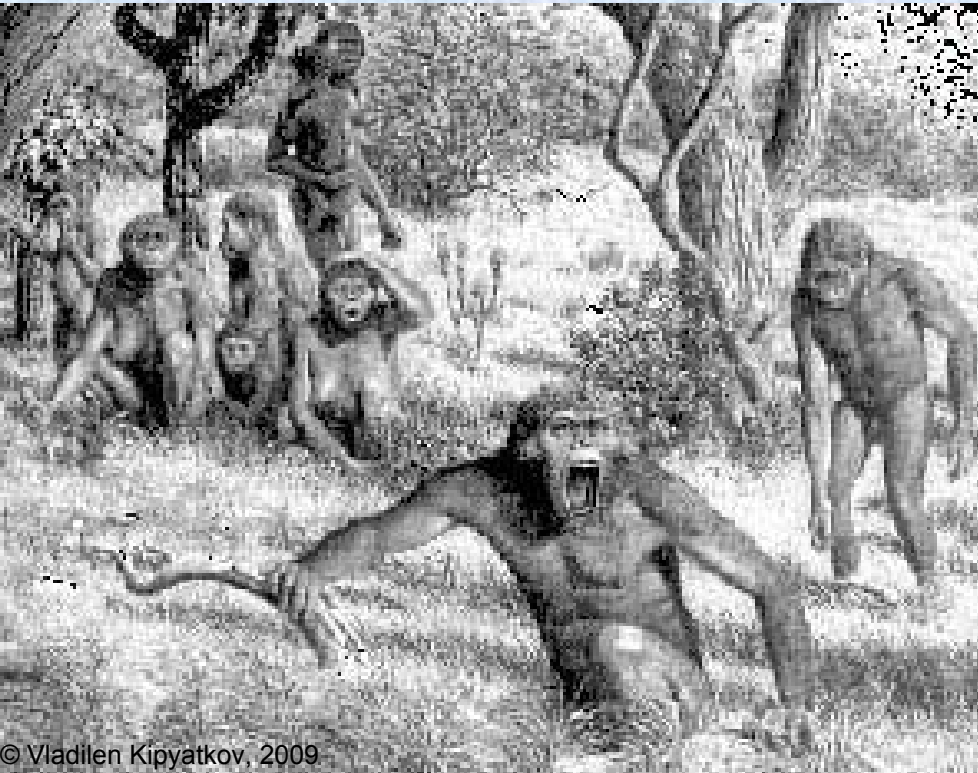
Социальный полиморфизм у муравья *Pheidole instabilis*

## Истоки социобиологии в идеях Дарвина

В книге "*Происхождение человека и половой отбор*" (1871)

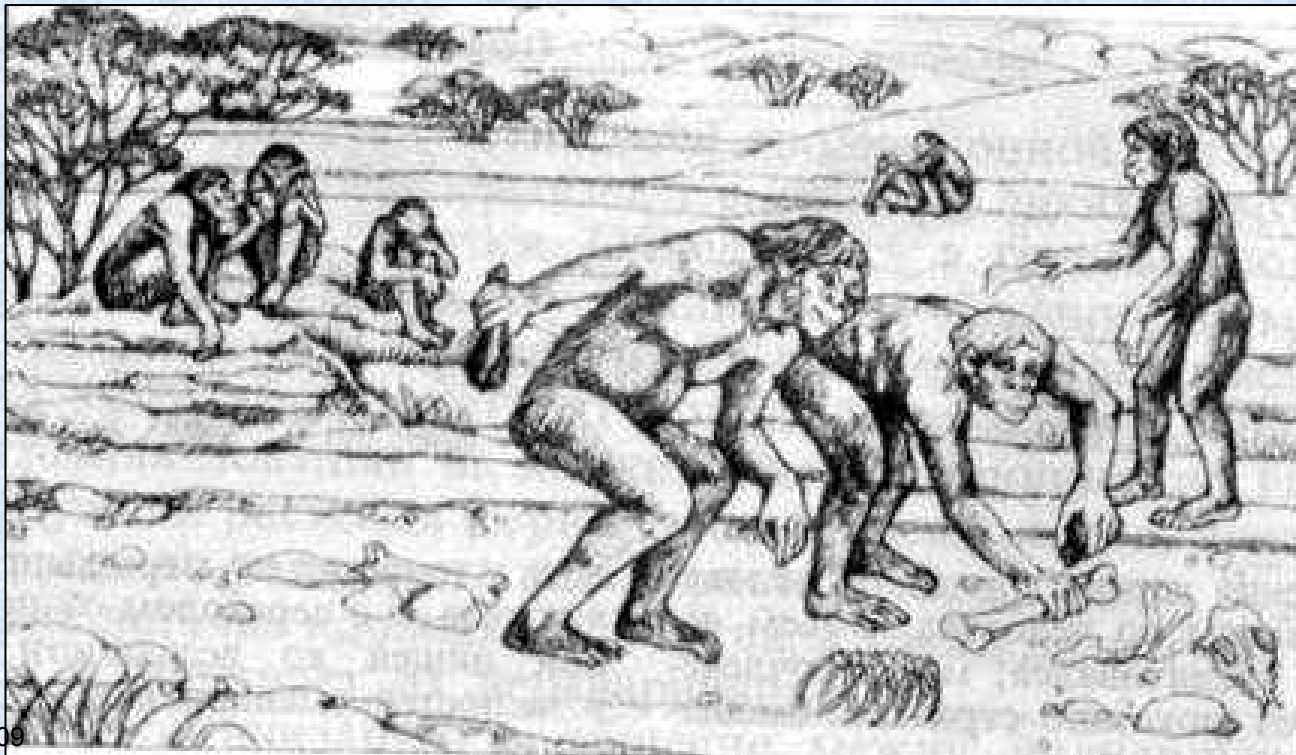
Чарльз Дарвин использует идею группового отбора для объяснения возникновения взаимопомощи и "нравственного чувства" у предков человека.

"... a tribe including many members who <...> were always ready to give aid to each other and sacrifice themselves for the common good, would be victorious over most other tribes; and **this would be natural selection**" (Darwin, 1871, с. 166).



## Истоки социобиологии в идеях Дарвина

- В трудах Дарвина фактически можно найти элементы всех более поздних теорий: группового и родственного отбора, происхождения альтруизма, эволюции общественных насекомых и социального поведения человека.
- Он высказал целый ряд глубоких идей, не оцененных в его время, но оказавшихся продуктивными в будущем.
- Развитие идей Дарвина во второй половине XX века положило начало новым направлениям исследований и привело к возникновению **современной социобиологии.**

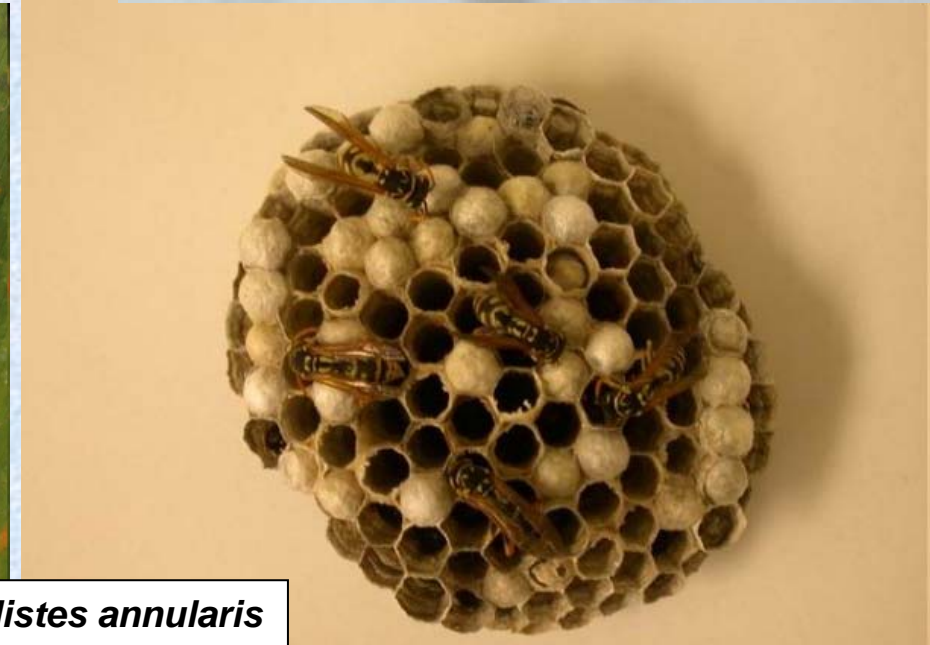


## Важнейшие идеи Дарвина:

1. "Общество" насекомых – это объединение особей, принадлежащих к двум поколениям, – **родительскому** (особи фертильной касты) и **дочернему** (стерильные рабочие, являющиеся потомками фертильных особей).

- Следовательно, разделение на касты всегда происходит между двумя последовательными поколениями насекомых.

- Только в начале XX столетия удалось подтвердить это очень важное заключение.



Paper wasp *Polistes annularis*

## Важнейшие идеи Дарвина:

**1.** "Общество" насекомых – это объединение особей, принадлежащих к двум поколениям, – **родительскому** (особи фертильной касты) и **дочернему** (стерильные рабочие, являющиеся потомками фертильных особей).

- Следовательно, разделение на касты всегда происходит между двумя последовательными поколениями насекомых.

- Только в начале XX столетия удалось подтвердить это очень важное заключение.



# Происхождение и эволюция общественных насекомых

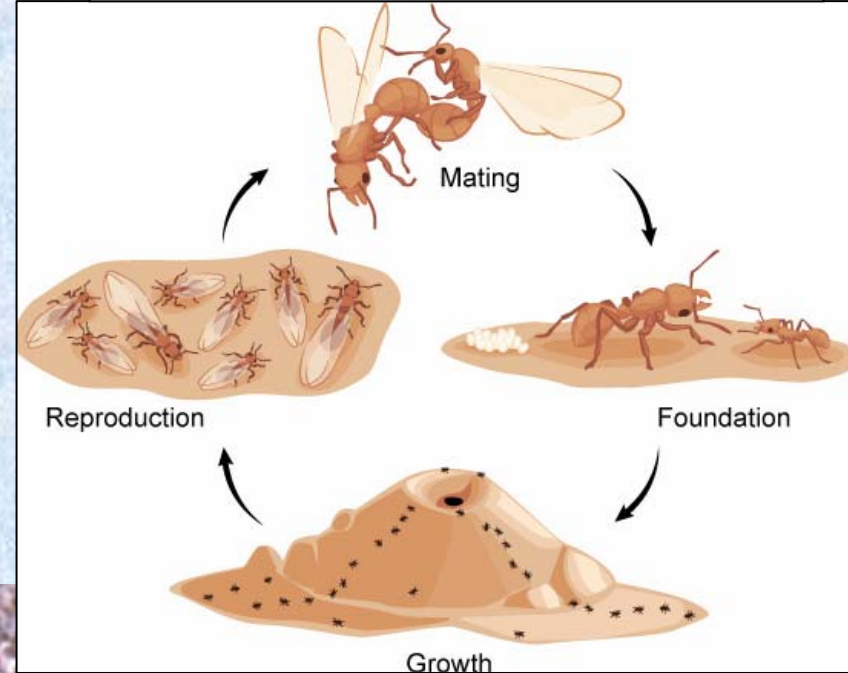
## Важнейшие идеи Дарвина:

1. "Общество" насекомых – это объединение особей, принадлежащих к двум поколениям, – **родительскому** (особи фертильной касты) и **дочернему** (стерильные рабочие, являющиеся потомками фертильных особей).

• Следовательно, разделение на касты всегда происходит между двумя последовательными поколениями насекомых.

• Только в начале XX столетия удалось подтвердить это очень важное заключение.

## Жизненный цикл колонии муравьев



A young meat ant queen (*Iridomyrmex purpureus*). Little Desert National Park, Victoria, Australia

## Важнейшие идеи Дарвина:

**2.** Бесплодные рабочие работают "на благо" фертильных самок и самцов, способствуя их «цветению» и обеспечивая выращивание большего числа их плодовитых потомков – основателей новых колоний.

- Следовательно «альтруизм» рабочих насекомых направлен на близких родственников – родителей, сестер и братьев.
- Эта идея, прямо следующая из рассуждений Дарвина, в середине XX столетия положила начало **теории родственного отбора**, объяснившей эволюцию альтруизма не только у общественных насекомых, но и у всех животных и человека.



Царица огненного муравья  
*Solenopsis invicta*,  
окруженная свитой рабочих



Царская пара термита *Macrotermes*



# Происхождение и эволюция общественных насекомых

## Важнейшие ид

2. Бесплодные рабо  
фертильных самок и  
«процветанию» и об  
большого числа их п  
основателей новых

- Следовательно «а  
насекомых направле  
родственников – род

- Эта идея, прямо сл  
Дарвина, в середине  
начала теории родст



Свита царицы у медоносной пчелы



Царица огненного муравья  
*Solenopsis invicta*,  
окруженная свитой рабочих



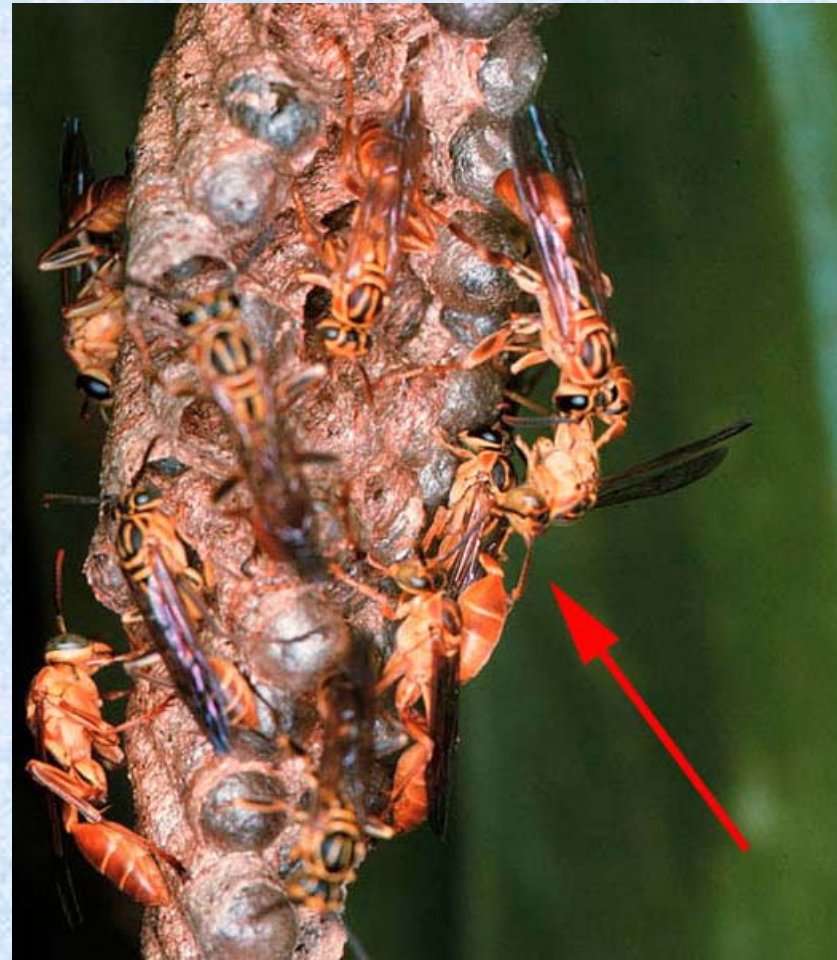
Царская пара термита *Zootermopsis nevadensis*

# Происхождение и эволюция общественных насекомых

## Важнейшие идеи Дарвина:

**3.** Основатели колонии общественных насекомых, т. е. родители всех остальных ее членов, могут производить на свет не только нормальных размножающихся потомков, но и бесплодных рабочих.

- Но как они это делают?
- Эту интереснейшую проблему удалось решить только в середине XX века.
- Плодовитая царица подавляет фертильность своих потомков, фактически стерилизуя их с помощью агрессивного поведения, выделяемых химических веществ – феромонов, или иными способами.



Доминирование царицы над рабочей осой у *Mischocyttarus* (Guanacaste, Costa Rica).

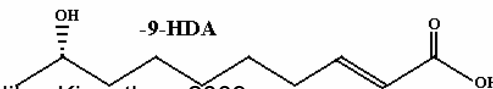
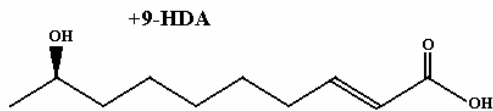
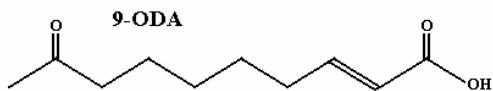
Доминирование у ос-полистов

## Важнейшие идеи Дарвина:

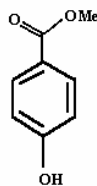
**3.** Основатели колонии общественных насекомых, т. е. родители всех остальных ее членов, могут производить на свет не только нормальных размножающихся потомков, но и бесплодных рабочих.

- Но как они это делают?
- Эту интереснейшую проблему удалось решить только в середине XX века.
- Плодовитая царица подавляет фертильность своих потомков, фактически стерилизуя их с помощью агрессивного поведения, выделяемых химических веществ – феромонов, или иными способами.

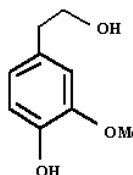
Active components of Queen Mandibular Pheromone



methyl p-hydroxybenzoate



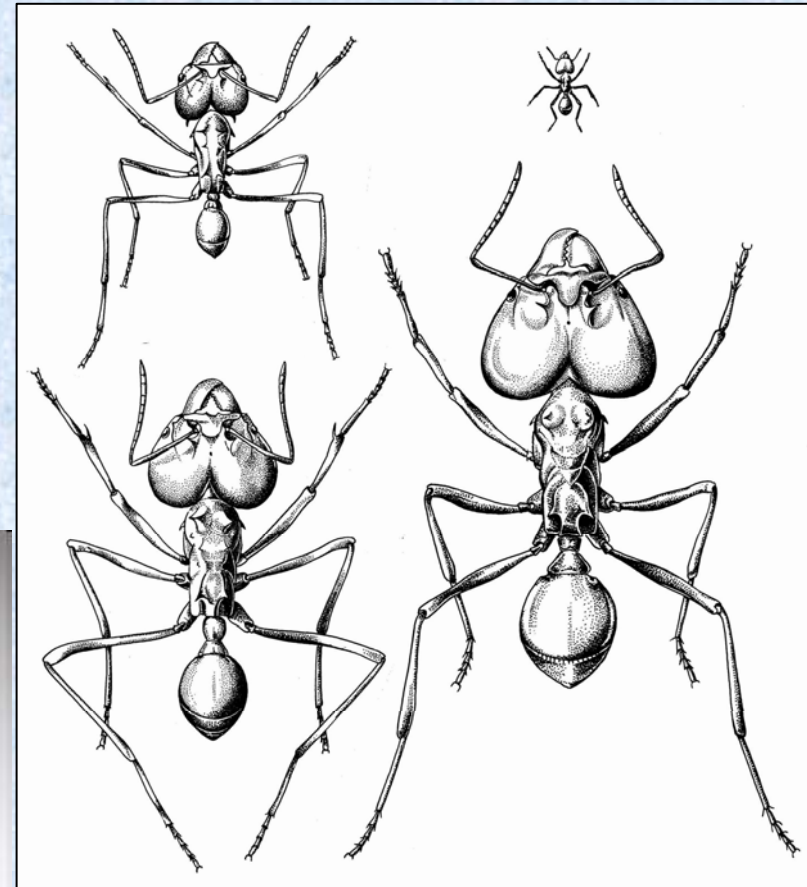
2-(4-hydroxy-3-methoxy)phenylethanol



Свита царицы медоносной пчелы и структура основных компонентов феромона мандибулярной железы

### Важнейшие идеи Дарвина:

4. Действие естественного отбора объясняет не только первоначальное возникновение бесплодных рабочих особей, но и **дальнейшую эволюцию стерильной касты** – развитие полиморфизма рабочих по размерам и строению тела, появление солдат и других специализированных особей.

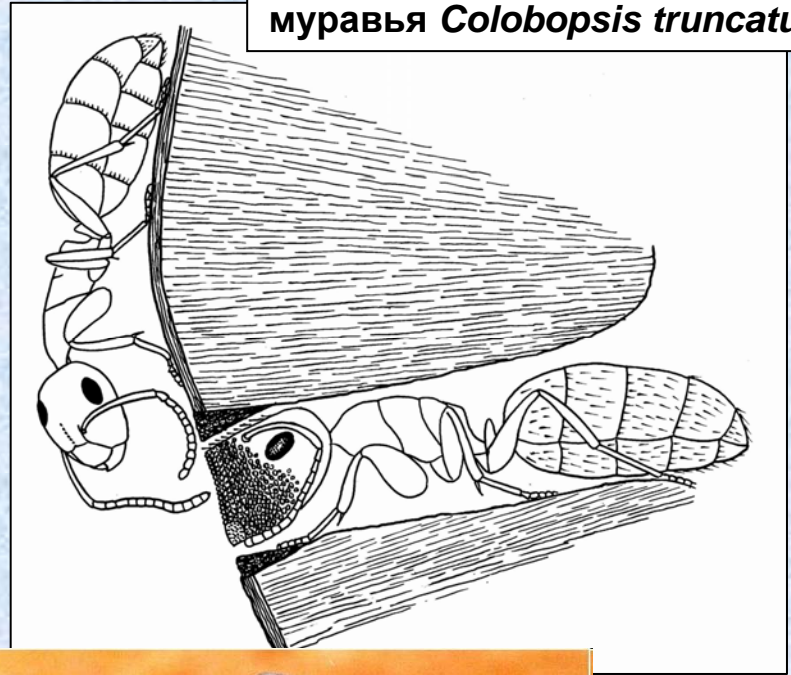


Полиморфизм рабочих у муравья-листореза *Atta cephalotes*

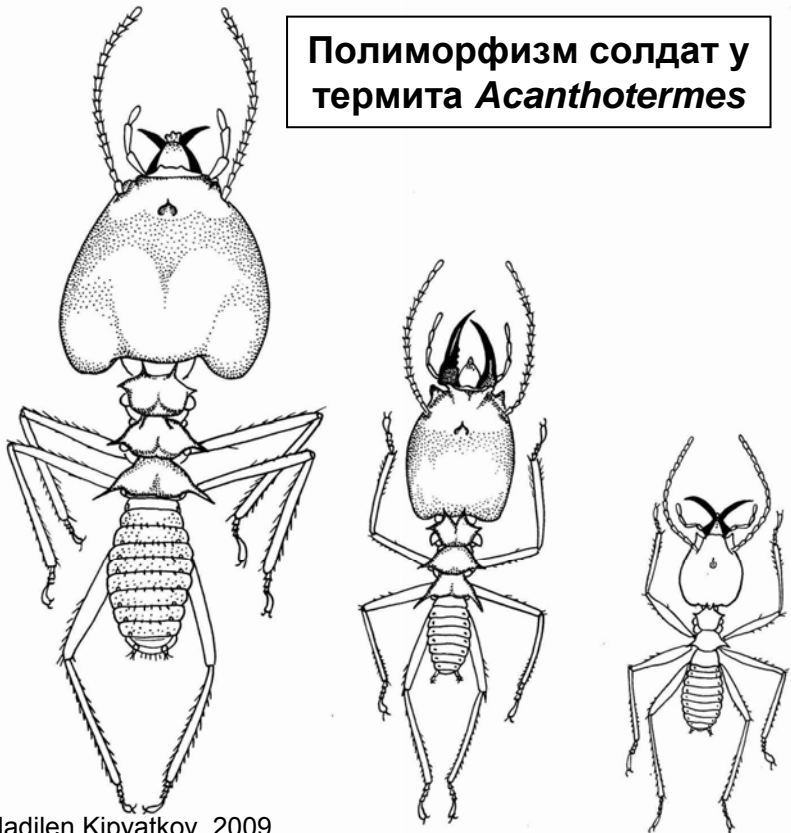
## Важнейшие идеи Дарвина:

4. Действие естественного отбора объясняет не только первоначальное возникновение бесплодных рабочих особей, но и **дальнейшую эволюцию стерильной касты** – развитие полиморфизма рабочих по размерам и строению тела, появление солдат и других специализированных особей.

"Пробкоголовые" солдаты у муравья *Colobopsis truncatus*



Полиморфизм солдат у термита *Acanthotermes*



Специализированная форма рабочих муравьев – "медовая бочка"

## Важнейшие идеи Дарвина:

4. Действие естественного отбора объясняет не только первоначальное возникновение бесплодных рабочих особей, но и **дальнейшую эволюцию стерильной касты** – развитие полиморфизма рабочих по размерам и строению тела, появление солдат и других специализированных особей.

- Однако каким образом в потомстве самки-основательницы возникают все эти формы стерильных особей?

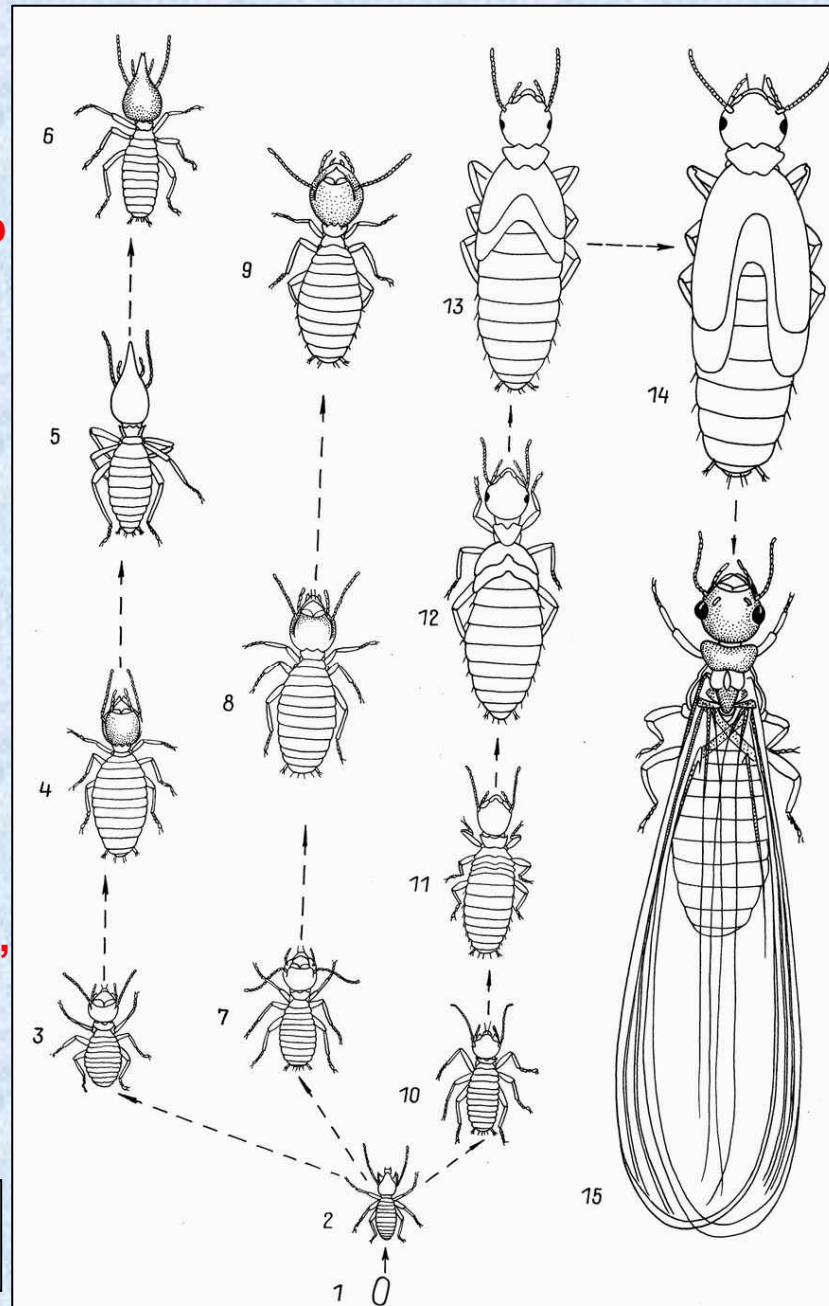
- Ответ на этот вопрос был получен только в XX столетии.

- Различия между кастами не являются генетическими.

- Они возникают в процессе развития в результате воздействия: кормления, гормонов, феромонов и других регуляторных факторов.

- Таким образом, касты – это **дискретные фенотипы**, или иначе **полифенизм**.

Развитие особей различных каст у термитов рода *Nasutitermes*



### Важнейшие идеи Дарвина:

**5.** Естественный отбор, ведущий к возникновению бесплодных рабочих, действует на семейные группы насекомых, благоприятствуя семьям, имеющим более эффективных рабочих.

- **Идея Дарвина о групповом отборе – сыграла огромную роль в эволюционной теории.**
- **Тем не менее «семейный отбор» Дарвина фактически эквивалентен отбору фертильных родителей.** Дарвин прекрасно это понимал:

«... я не сомневаюсь, что естественный отбор путем воздействия на фертильных муравьев или родителей мог бы произвести такой вид, который систематически давал бы бесполок особей» (Дарвин, 1991, с. 231).

**Здесь возникает очень важное противоречие, не замеченное во времена Дарвина и еще очень долгое время после него.**



## Нерешенная проблема:

- Почему потомки самки-основательницы колонии **«соглашаются»** со «стремлением» матери сделать их стерильными рабочими?
- Почему бы им не избежать стерилизации и, став плодовитыми, основать собственные семьи?
- Возникает противоречие между отбором, действующим на родителей, который благоприятствует возникновению стерильных рабочих, и отбором, действующим на потомков, который поддерживает отказ от стерилизации.
- Как разрешается это эволюционное противоречие, стало ясно лишь во второй половине XX века благодаря развитию **теории родственного отбора.**





## Возникновение теории родственного отбора

Дж. Холдейн (Haldane, 1932):

- Впервые высказал идею, что естественный отбор мог бы привести к развитию альтруистического поведения, если этот альтруизм направлен на близких родственников.

"Я мог бы отдать свою жизнь, в случае необходимости, ради спасения двух братьев или восьми двоюродных сестер"

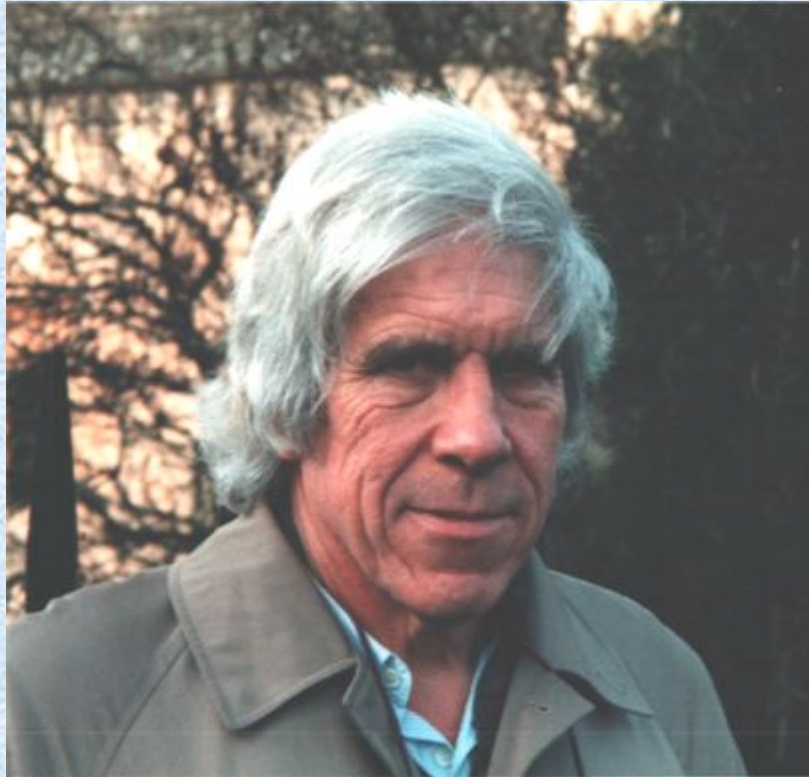


**John B. S. Haldane**  
1892 - 1964



## Теория Вильяма Гамильтона

William Hamilton (1964\*) – Разработал теорию эволюции социального поведения на основе родственности (“Kinship Theory”).



William D. Hamilton  
1936-2000

- Впервые показал, какое значение имеет наличие у родственных особей **генов, идентичных по происхождению**, для эволюции альтруизма.
- Эта работа Гамильтона не сразу была оценена по достоинству, а его идеи долго не находили понимания.
- Идеи Гамильтона положили начало совершенно новым концептуальным подходам в неodarвинизме и явились основой **социобиологии**, впервые последовательно изложенной в одноименной книге Эдварда Вильсона (Wilson, 1975).

\* Hamilton W.D. (1964). The genetical evolution of social behaviour I and II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16 and 17-52.

## Коэффициенты родственности

### Коэффициент родственности – это:

- доля "общих", "одинаковых" генов – это распространенное, но упрощенное и по сути неправильное определение.

### Более корректные определения:

### Коэффициент родственности – это:

1. Вероятность наличия у двух особей в данном локусе аллеля идентичного по происхождению.
2. Доля идентичных по происхождению генов в генотипе:
  - для родителей и потомков – это точная мера;
  - для всех прочих родичей – вероятностная.



# Коэффициенты родственности

## Вычисление коэффициентов родственности

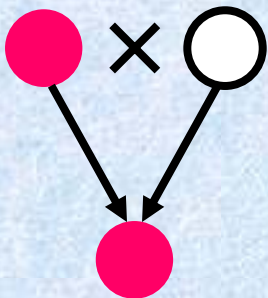
$$r = n(0.5)^L$$

$n$  – число "путей" передачи

$L$  – число поколений или мейозов

Коэффициенты родственности между разными родственниками (выделенными красным цветом):

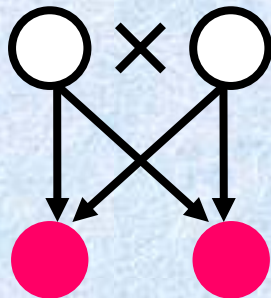
Родитель



Потомок

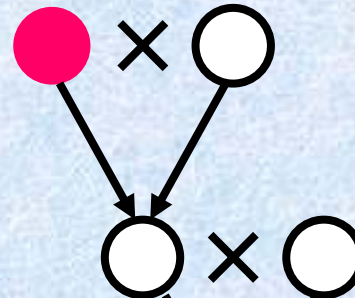
$$r = 1(0.5)^1 = 0.5$$

Бабушка



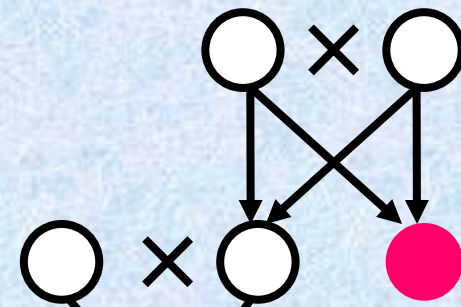
Братья и сестры

$$r = 2(0.5)^2 = 0.5$$



Внук

$$r = 1(0.5)^2 = 0.25$$



Тетушка

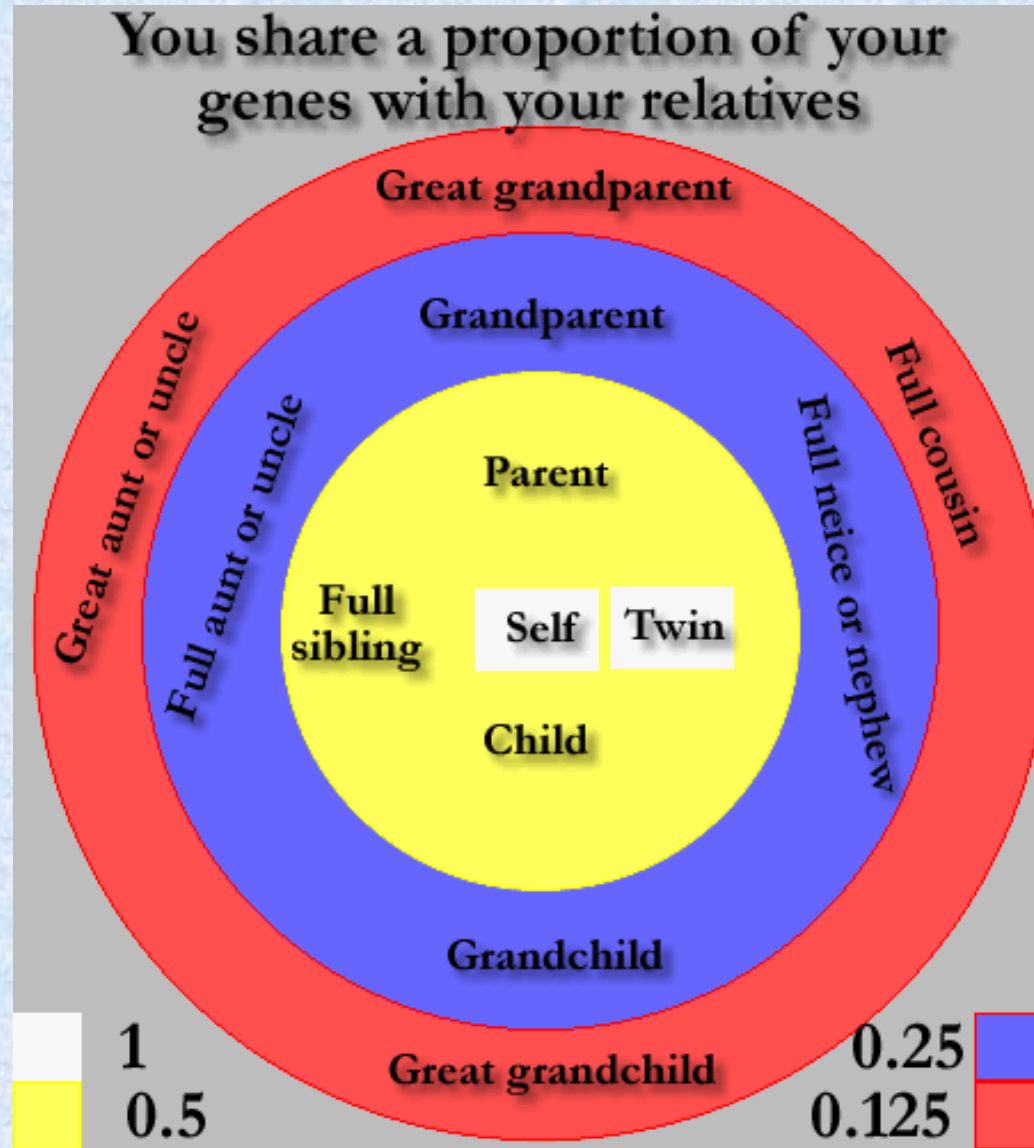
Племянник

$$r = 2(0.5)^3 = 0.25$$

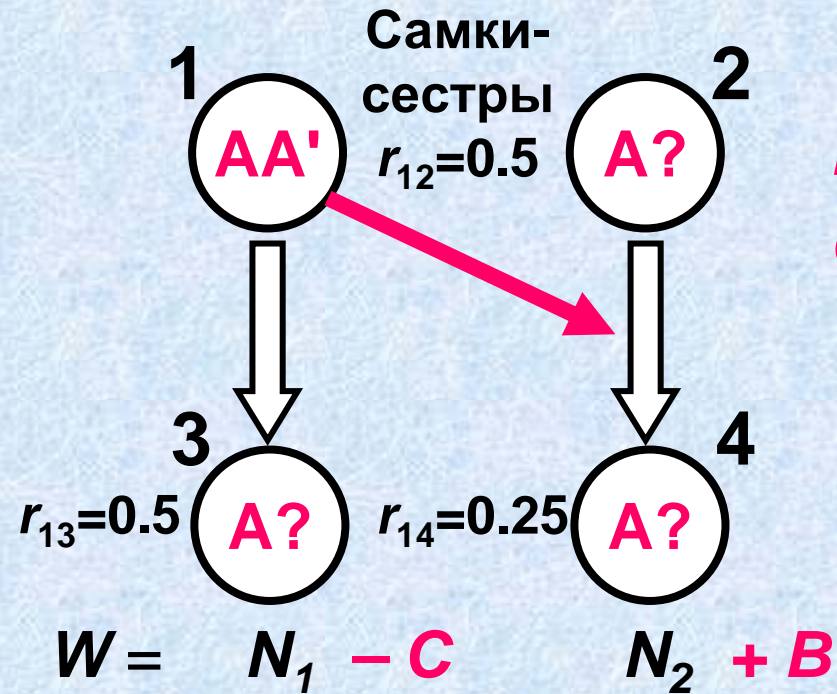
## Коэффициенты родственности

### Пояснение:

Что означает выражение "доля общих генов", "доля идентичных генов"?



## Основная теорема Гамильтона



$A'$  – “аллель альтруизма”

$N_1$  и  $N_2$  – число потомков самок 1 и 2

$B$  – выгода альтруизма для самки 2

$C$  – стоимость альтруизма для самки 1

Вероятность передачи самкой 1 аллеля  $A'$  своему потомку –  $r_{13} = 0.5$

Вероятность получения аллеля  $A'$  племянником –  $r_{14} = 0.5r_{12} = 0.25$

Выгода альтруизма для самки 1 =  $0.5B = r_{12}B$

Преимущество для аллеля альтруизма возникает, если выгода больше стоимости, т.е.:

$$r_{12}B > C$$

или

$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r}$$

## Основная теорема Гамильтона

$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r} = K \longrightarrow \text{“Эволюционный порог”}$$

выгодности альтруизма

### Биологический альтруизм – это генетический эгоизм

- Альтруистическое поведение, направленное на родственников, фактически **обслуживает эгоистические интересы особи**, способствуя передаче идентичных генов в следующее поколение.
- В конечном итоге **альтруизм особей порожден эгоистичностью генов.**

## Теория родственного отбора

### Особь производит потомство:

$N_1$  потомков особи выживает благодаря ее усилиям

Прямая приспособленность  
Прямой отбор

### Особь помогает родичу:

$N_2$  потомков родича выживает благодаря этой помощи

Непрямая приспособленность  
Косвенный отбор

$$W_1 = 0.5N_1 + rN_2$$

Совокупная  
приспособленность  
Родственный отбор

Приспособленность: число геномов, переданных особью 1 в следующее поколение.  $r$  – коэффициент родственности альтруиста с потомками реципиента.

Естественный отбор направлен на увеличение индивидуальной (дарвиновской) приспособленности особей.

Родственный отбор – это естественный отбор, направленный на увеличение совокупной приспособленности особей.



Следует подчеркнуть:

- Нет никакой необходимости предполагать **осознанность действий альтруиста.**
- Причины направленности альтруизма на родичей могут быть различными и необязательно связаны с решением или выбором особи.
- Неверно, что **альтруист “стремится передать свои гены в следующее поколение”** – *это просто удобный жаргон.*
- Такой результат возникает просто потому, что так действует естественный отбор.

### Решение проблемы, не замеченной Дарвином

- Почему потомки самки-основательницы колонии «соглашаются» со «стремлением» матери сделать их стерильными рабочими?
- Потому, что они близкие родственники и очень сходны генетически.
- Благодаря помощи дочерей их мать выращивает значительно больше плодовитых потомков.
- В результате родственного отбора гены, определяющие такое поведение дочерей, становятся все более многочисленными.
- Одновременно возникают и усложняются механизмы, позволяющие матери управлять поведением и развитием дочерей-рабочих.
- Так возникает каста рабочих.

### *Ropalidia marginata*



*Raghavendra Gadagkar*

- Почему бы им не избежать стерилизации и, став плодовитыми, основать собственные семьи?
- Потому, что в этом случае их совокупная приспособленность уменьшается, и родственный отбор воспрепятствует такому поведению.

## Теория родственного отбора

Название: “*kin selection*” (Maynard Smith, 1964).

Три перевода: “родственный отбор”, “отбор родичей”, или “кин-отбор”.

Maynard Smith, 1964:

### Родственный отбор как отбор групп

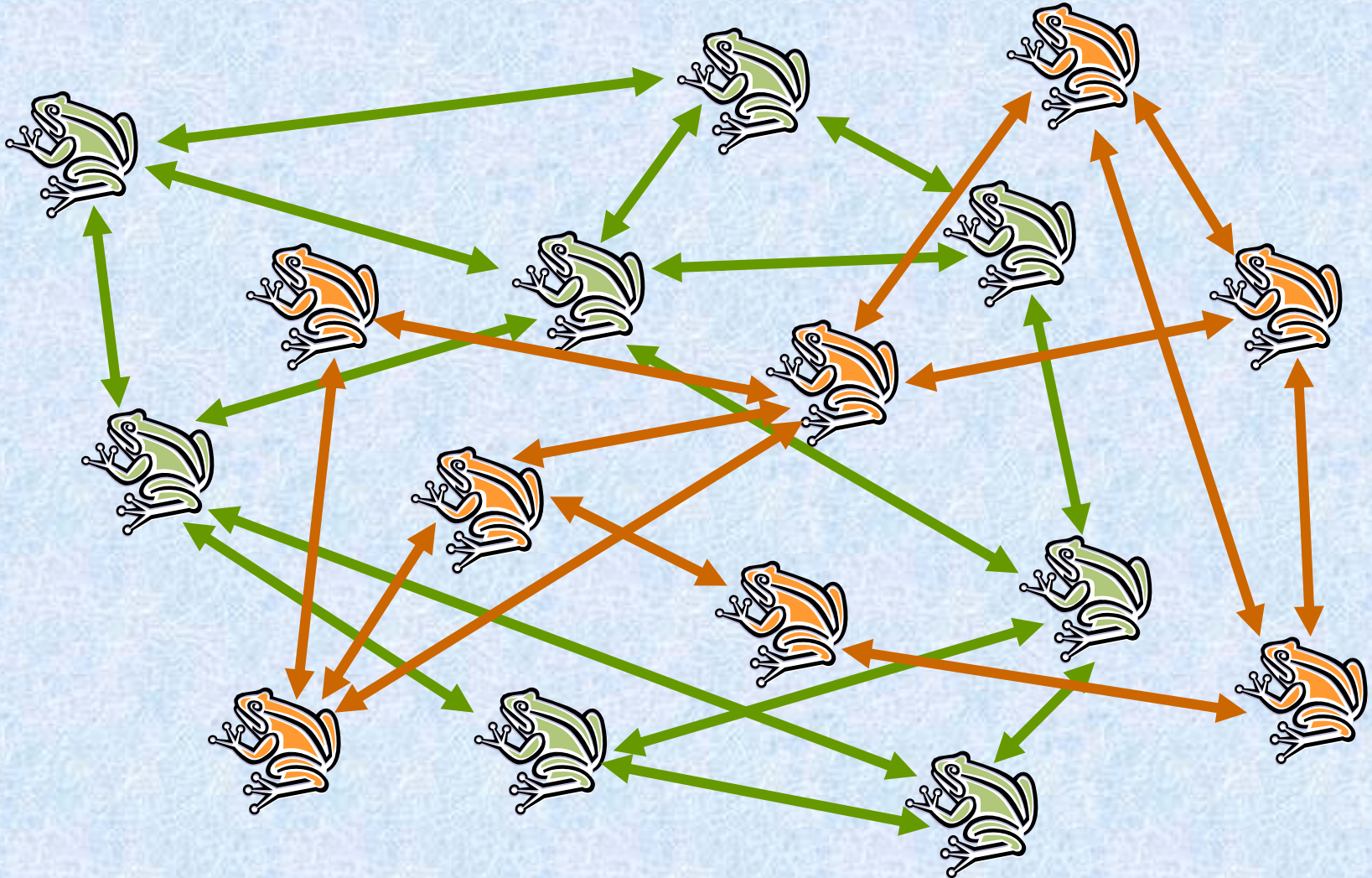
“Отбор, действующий на группы близко родственных особей, которые необязательно должны быть дискретными в пространстве и во времени”



**John Maynard Smith**  
1920 - 2004

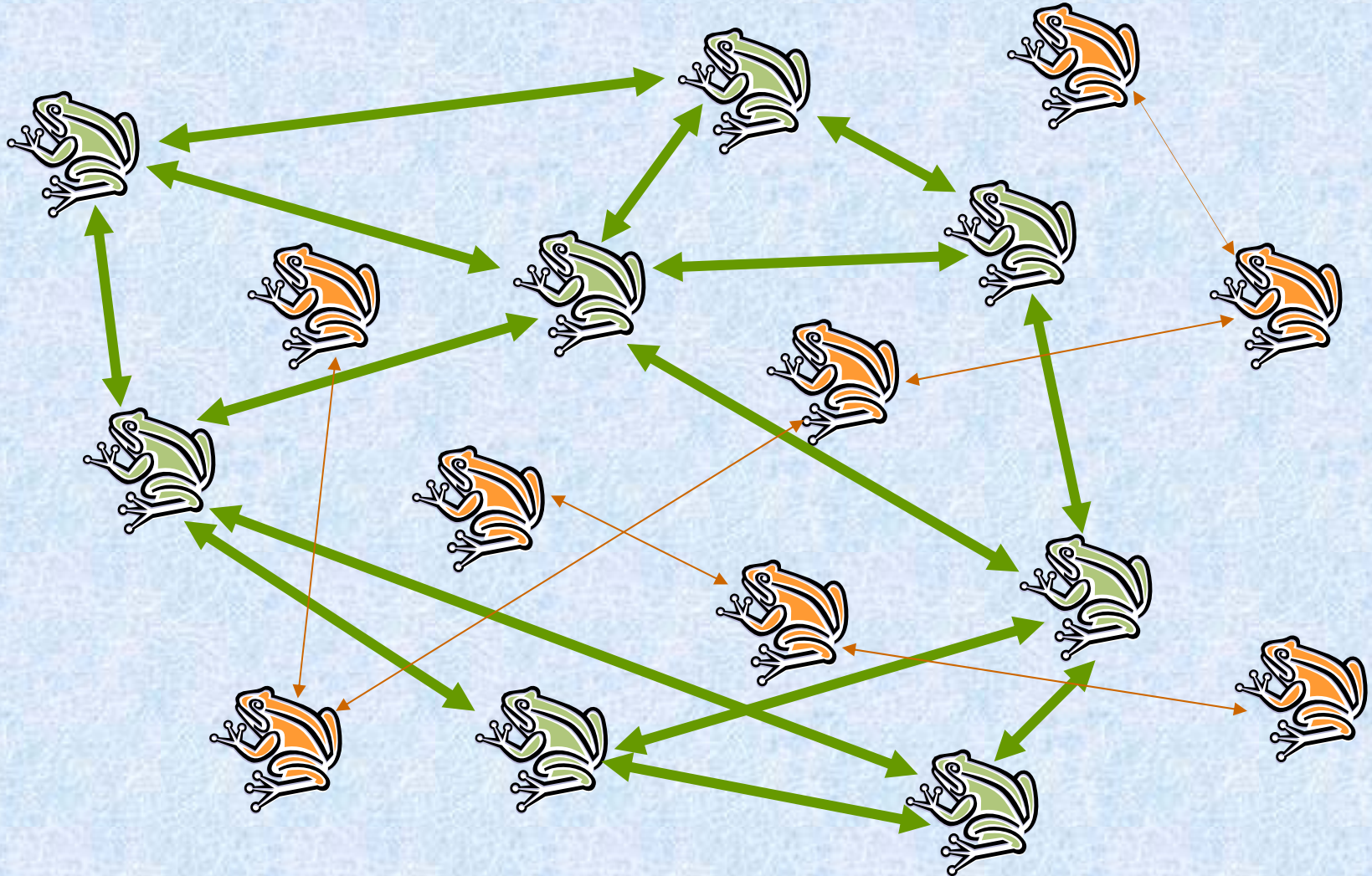
# Теория родственного отбора

## Родственный отбор как отбор групп родителей



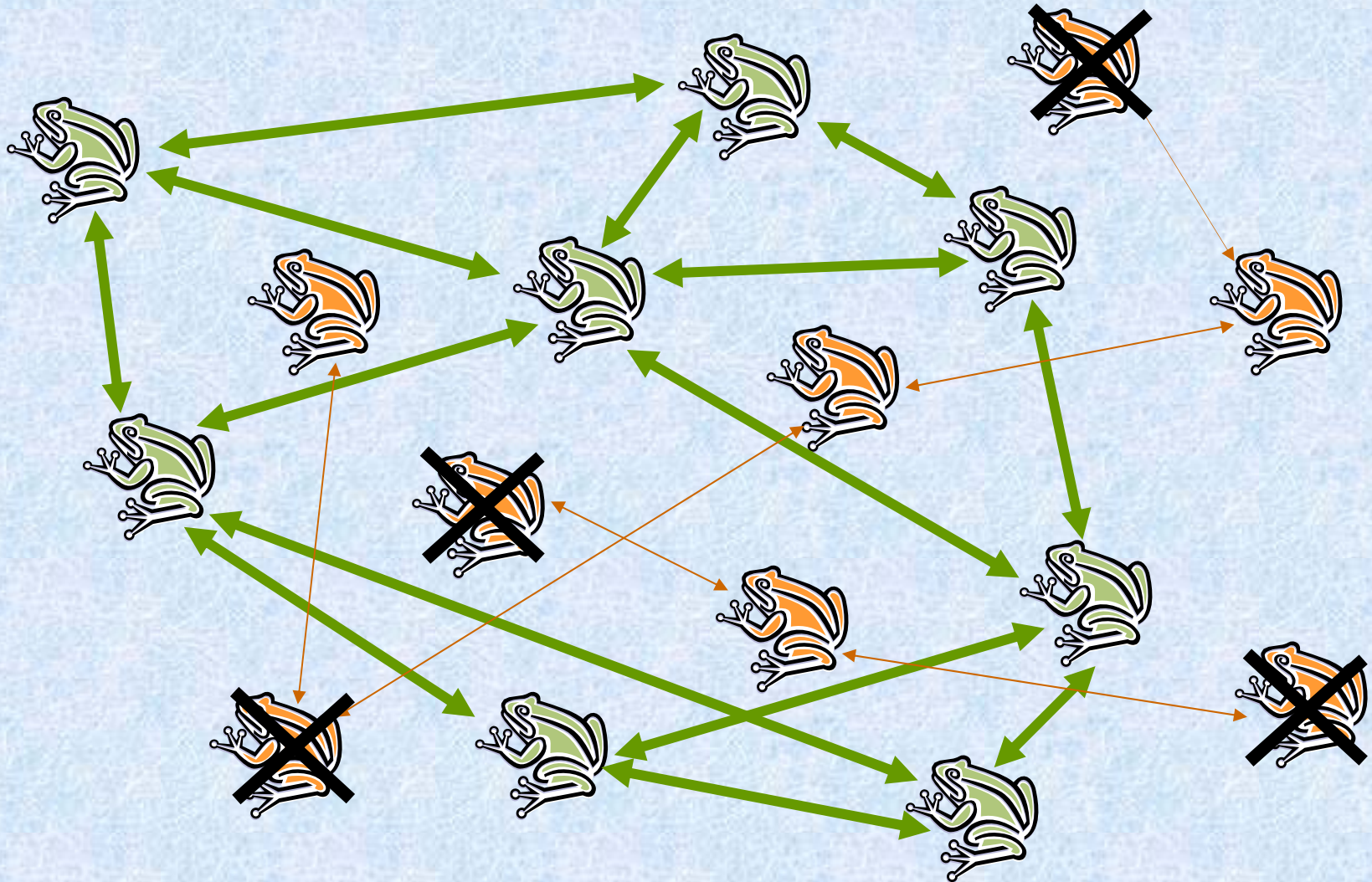
# Теория родственного отбора

## Родственный отбор как отбор групп родичей



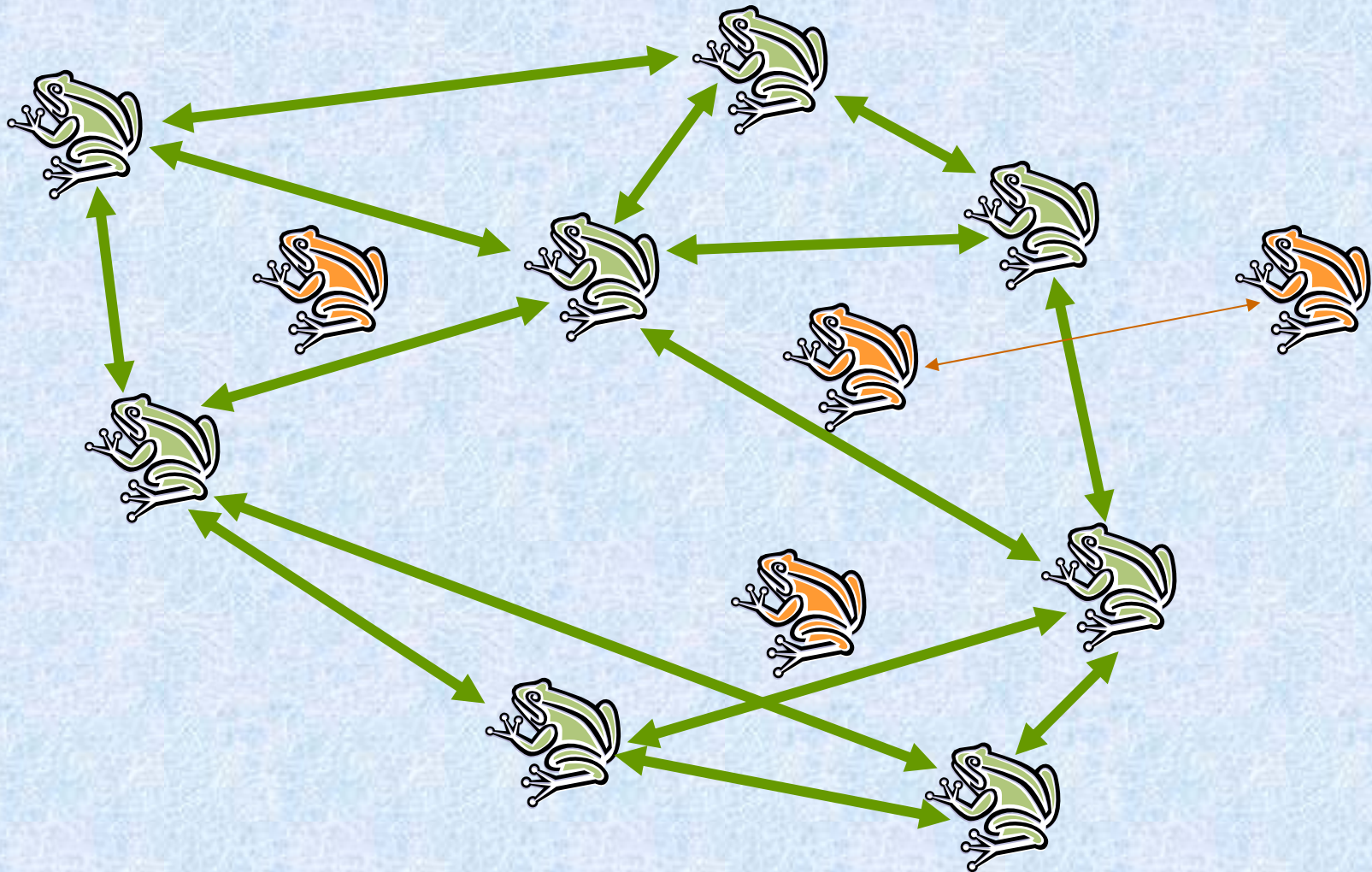
# Теория родственного отбора

## Родственный отбор как отбор групп родителей



# Теория родственного отбора

## Родственный отбор как отбор групп родичей



### Родственный отбор как отбор генов:

“Отбор генов, влияющих на социальное поведение, который осуществляется благодаря обусловленной родственностью общности этих генов между особями, участвующими в **социальных взаимодействиях**” (Bourke, A.F.G. and N.R. Franks, 1995. Social Evolution in Ants. p. 12).



Richard Dawkins

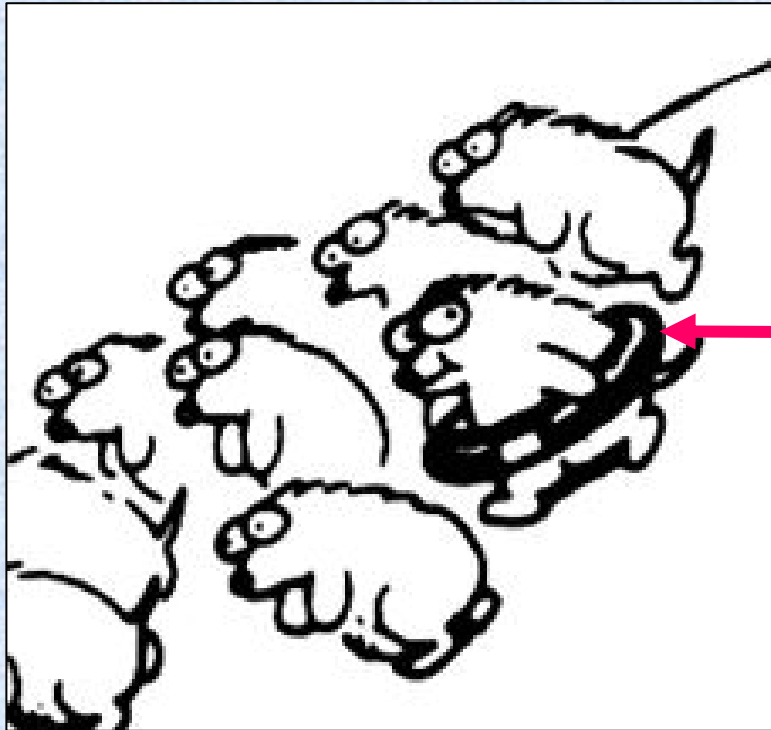
- Реальность родственного отбора подтверждает **геноцентристскую парадигму эволюции**, разработанную во второй половине XX столетия в работах Гамильтона (Hamilton, 1964, 1972), Вильямса (Williams, 1966) и Докинза (Dawkins, 1976, 1982).
- Теория родственного отбора позволяет формулировать **важные и нетривиальные предсказания**, которые подтверждаются фактами и специальными исследованиями, что не так уж часто бывает в эволюционной теории.



## Основные предсказания теории Гамильтона

**1. Альтруизм может возникать только между достаточно близкими родственниками.**

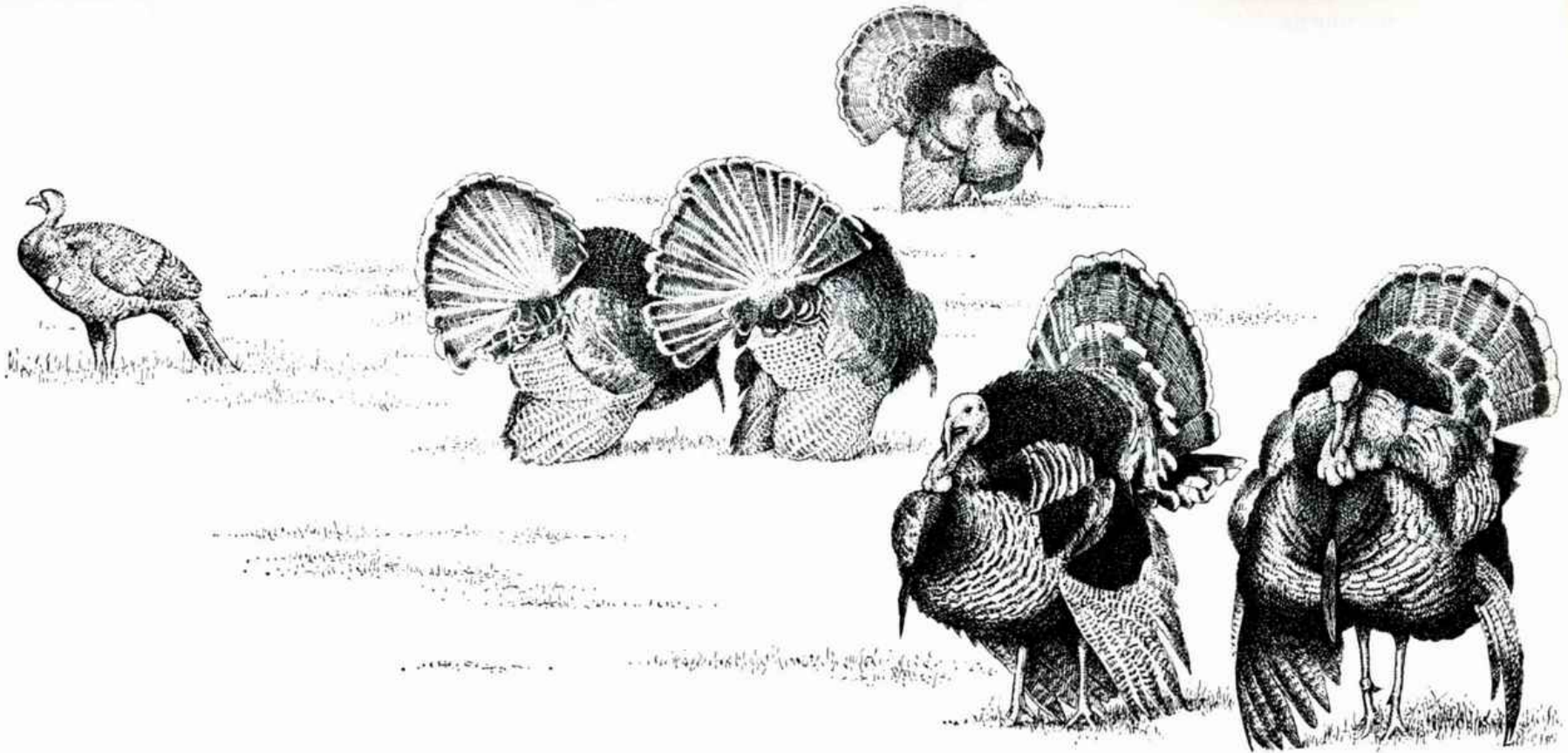
**Иначе: истинный (генетический) альтруизм невозможен.**



**Чистый альтруизм, самостерилизация или самоубийство на благо вида, не могут возникнуть в эволюции**



"Союзы братьев"



**Совместное ухаживание братьев у североамериканской дикой индейки**

**Alan H. Krakauer. Kin selection and cooperative courtship in wild turkeys. *Nature* 434, 69-72**

"Союзы братьев"



Lion siblings often cooperate as teams and benefit through kin selection.  
*Source: Scotch Macaskill*

© Scotch Macaskill ... www.wildlife-pictures-online.com

**Совместная охрана прайда у самцов-братьев льва**

## Примеры альтруизма среди родственников особей

### Кооперативное размножение и помощничество у животных

- Помощники – как правило, близкие родственники



Няньки и сторожа у  
сурикат

## Примеры альтруизма среди родственников особей

### Кооперативное размножение и помощничество у животных

- Помощники – как правило, близкие родственники

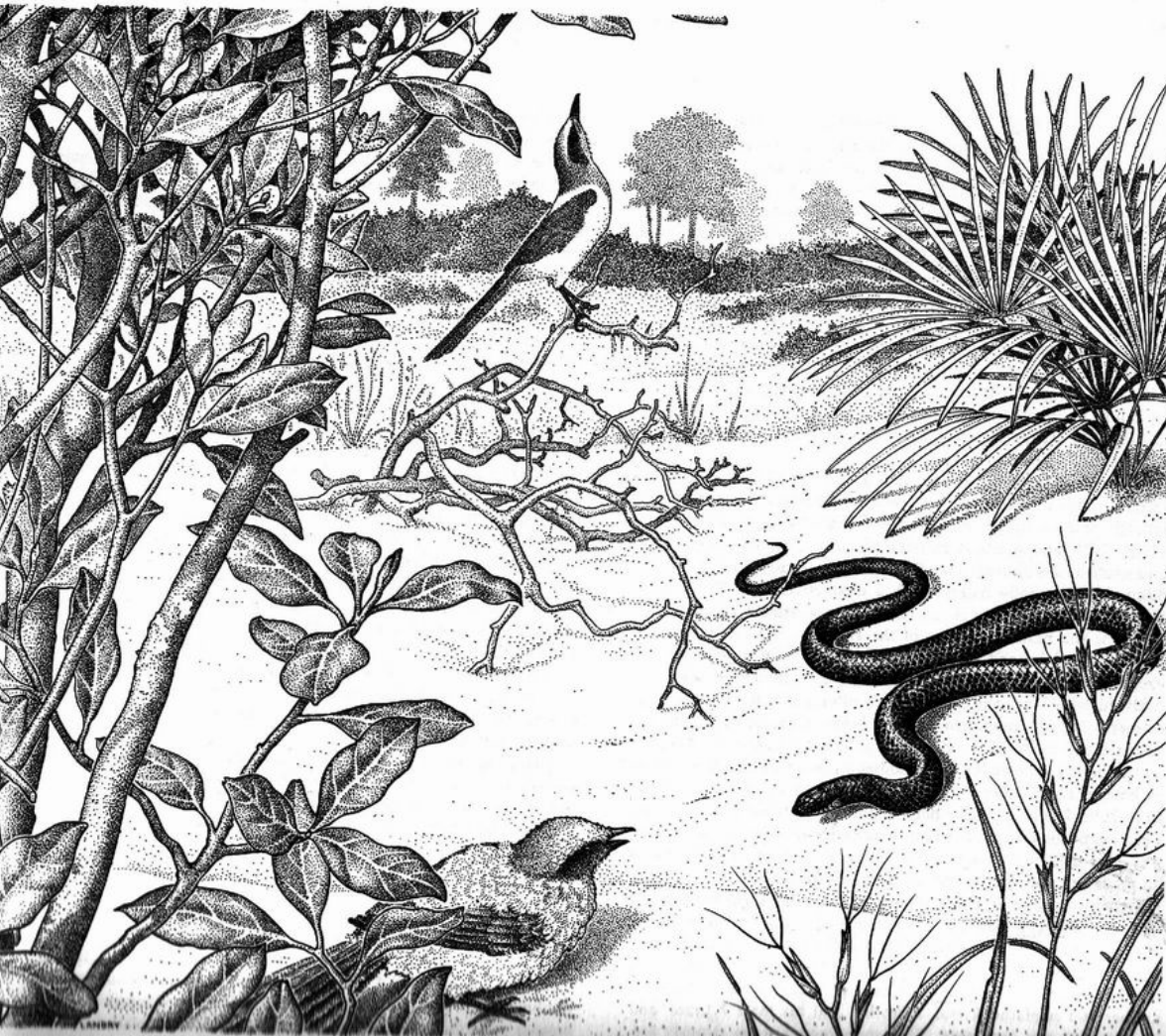


Кустарниковая сойка в шт.  
Флорида (США)

## Примеры альтруизма среди родственников особей

### Кооперативное размножение и помощничество у животных

- Помощники – как правило, близкие родственники

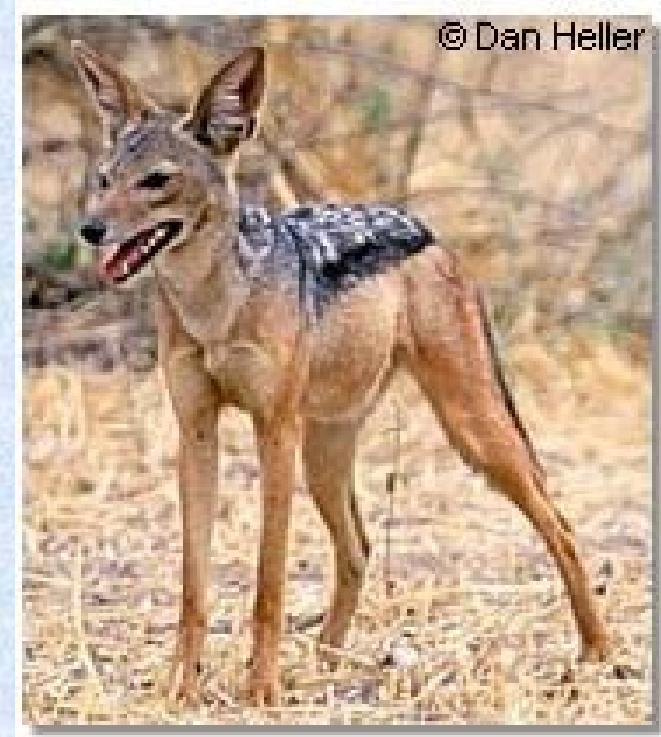
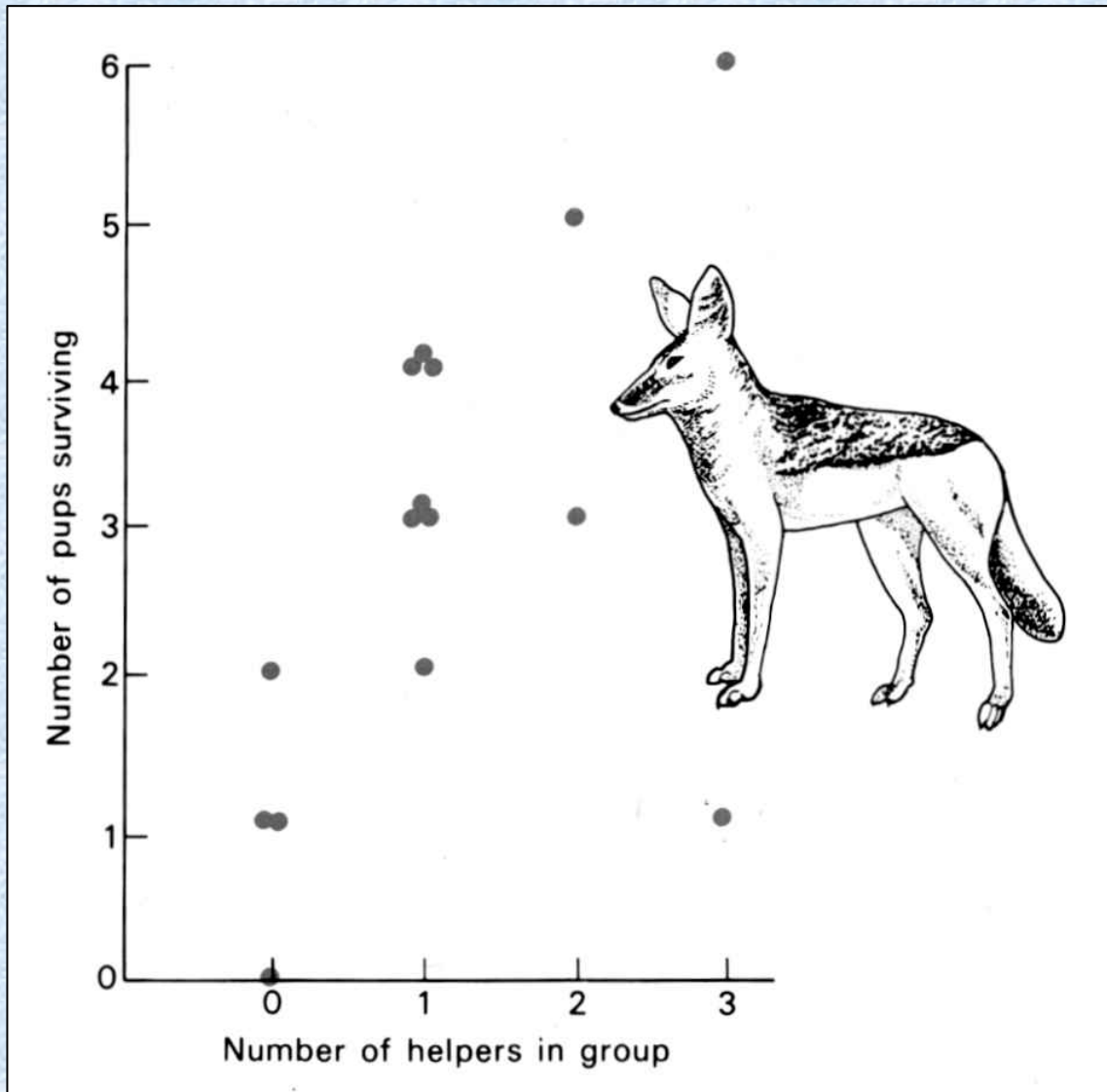


Кустарниковая сойка в шт.  
Флорида (США)

## Примеры альтруизма среди родственников особей

### Кооперативное размножение и помощничество у животных

- Помощники – как правило, близкие родственники



Чепрачный шакал

## Примеры альтруизма среди родственных особей

### Эусоциальность у насекомых – это "абсолютный альтруизм"

- Стерильные особи (рабочие и солдаты) – это прямые потомки насекомых – основателей колонии (самки-царицы или царской пары).
- Они "проявляют альтруизм" по отношению к своим родителям.
- Поэтому мы находим среди общественных насекомых **максимально возможное проявление альтруизма** – полную стерильность и готовность погибнуть на благо колонии (т.е. для успешного размножения родителей).



Самопожертвование у медоносной пчелы



Самопожертвование у солдат термитов



### 2. Возникновение альтруизма требует специфических условий.

- Необходимо наличие факторов, **понижающих «эволюционный порог»** выгоды альтруизма  $K$ .

$$\frac{B}{C} > \frac{1}{r} = K$$

“Эволюционный порог”  
выгоды альтруизма

$C$  – стоимость альтруизма для особи 1

$B$  – выгода альтруизма для особи 2

$r$  – коэффициент родственности между особями

## Факторы, способствующие возникновению альтуизма

### 1. Ограниченность ресурсов

- Эусоциальные млекопитающие



Бесшерстные кротовые крысы, или иначе  
«голые землекопы» *Cryptomys damarensis*  
(Южная Африка)

## **2. Важность защиты жилища**

- принцип **“Мой дом – моя крепость”**

### **Возникновение социальности с разделением на касты у:**

- **Галловых тлей**
- **Галловых трипсов**
- **Креветок, обитающих в губках**
- **Некоторых пауков, клещей и др. членистоногих**

## 2. Важность защиты жилища

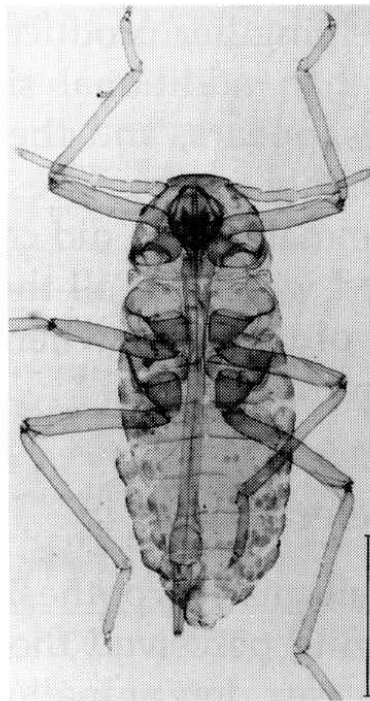
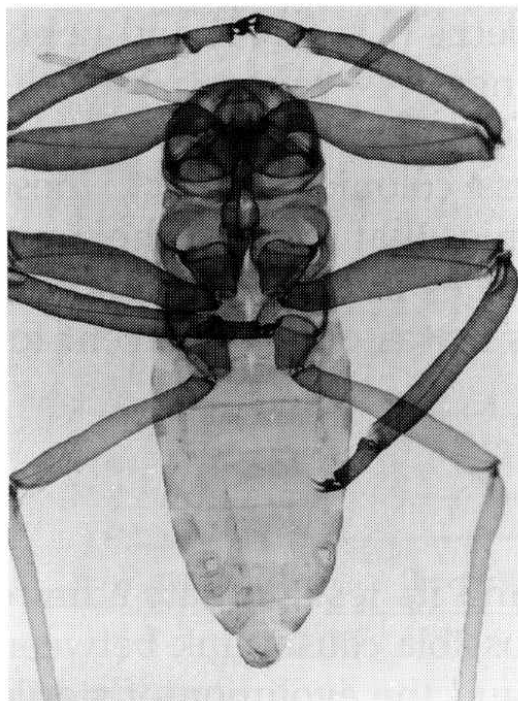
- принцип “Мой дом – моя крепость”



Обитающие в галлах тли *Pemphigus*

## 2. Важность защиты жилища

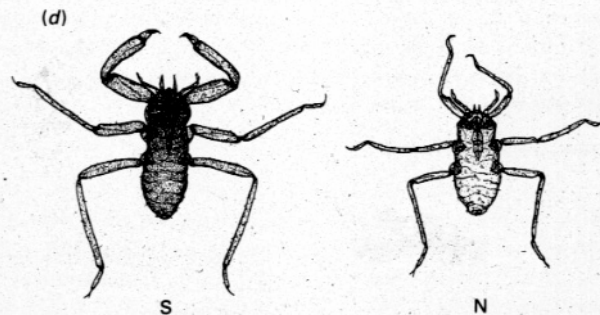
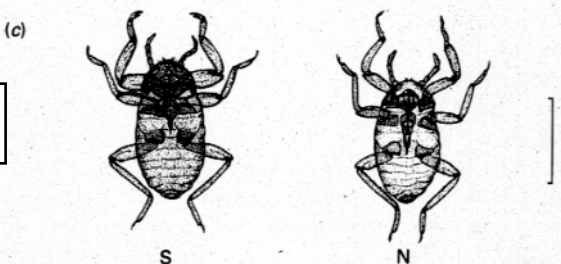
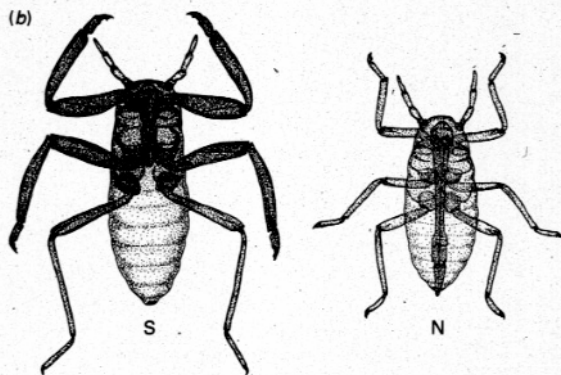
- принцип “Мой дом – моя крепость”



*Pemphigus*

*Colophina*

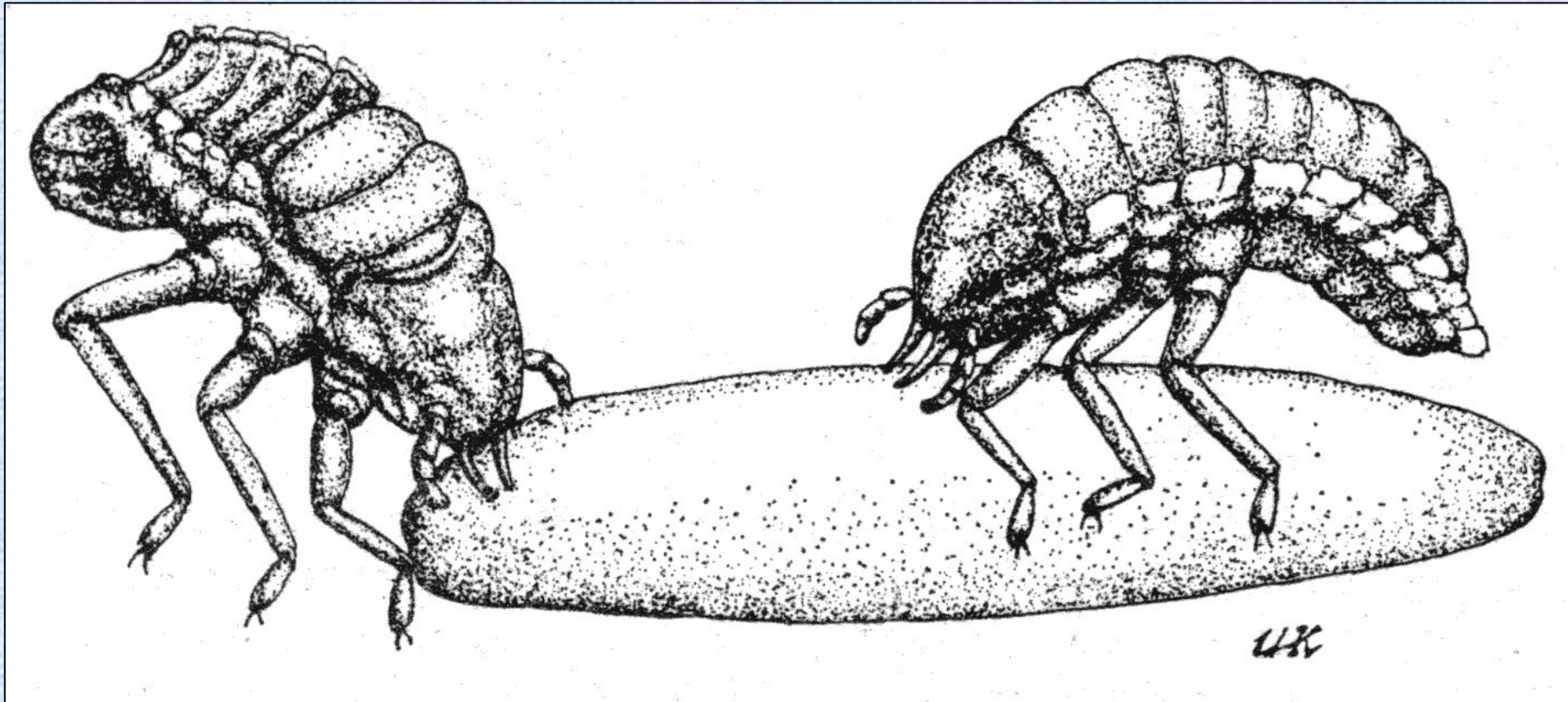
*Pseudoregma*



Солдаты тлей, обитающих в галлах

## **2. Важность защиты жилища**

- принцип **“Мой дом – моя крепость”**



**Солдаты тлей нападают на яйцо мухи-тахины, отложенное в галл**

## 2. Важность защиты жилища

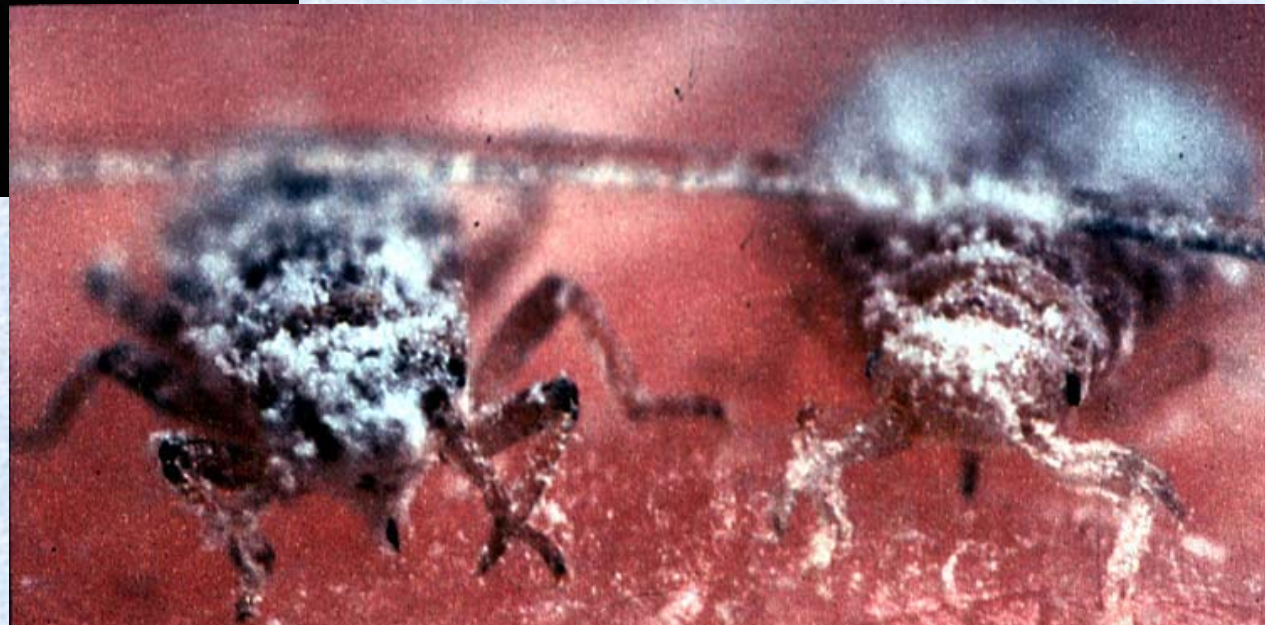
- принцип “Мой дом – моя крепость”



Soldiers of *Pempigus spyrothecae* attacking a larva of *Syrphus ribesii*

**2. Важность защиты жилища**

- принцип **“Мой дом – моя крепость”**



**Gall soldiers of *Astegopteryx* piercing human flesh**

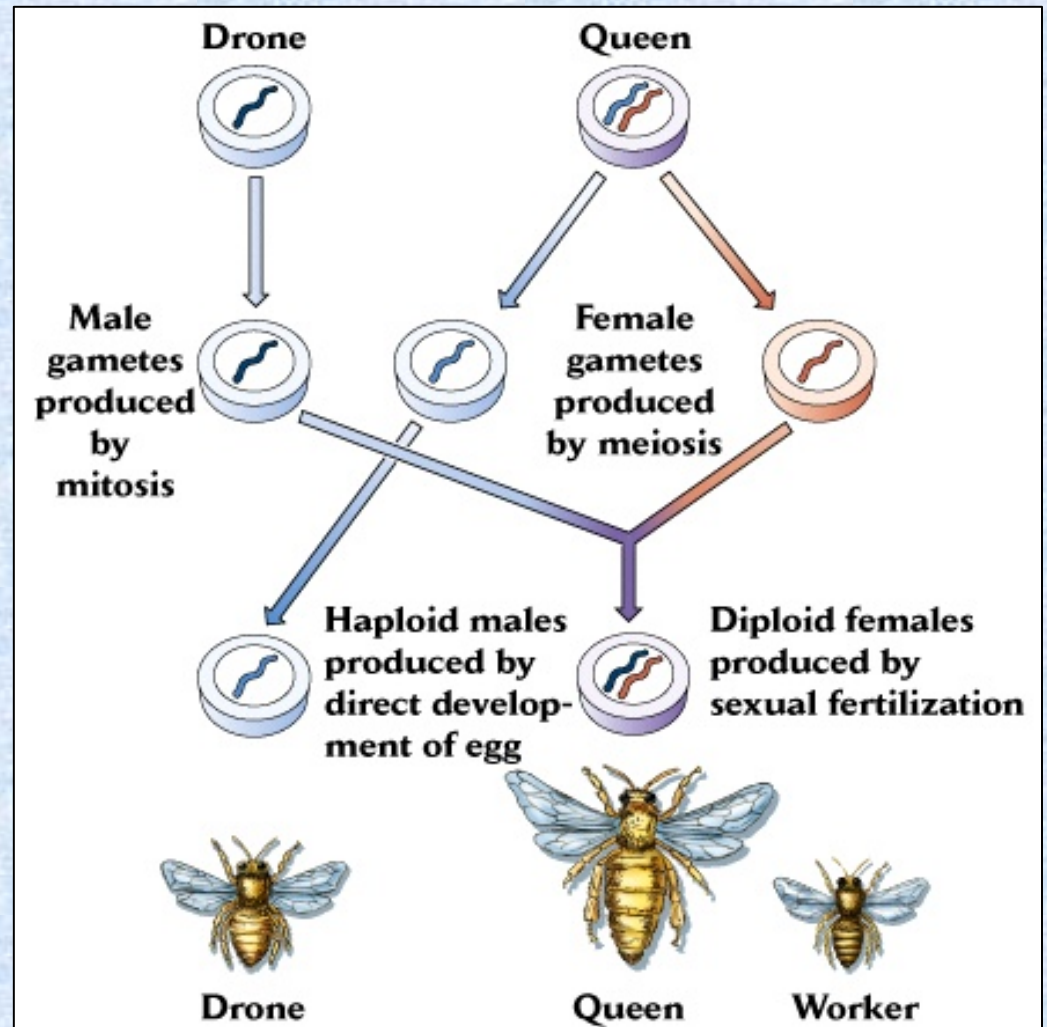


### 3. Гапло-диплоидное определение пола

- У насекомых из отряда перепончатокрылых (муравьев, пчел, ос и др.) самки развиваются из оплодотворенных яиц и являются диплоидными, а самцы – из неоплодотворенных яиц и являются гаплоидными.

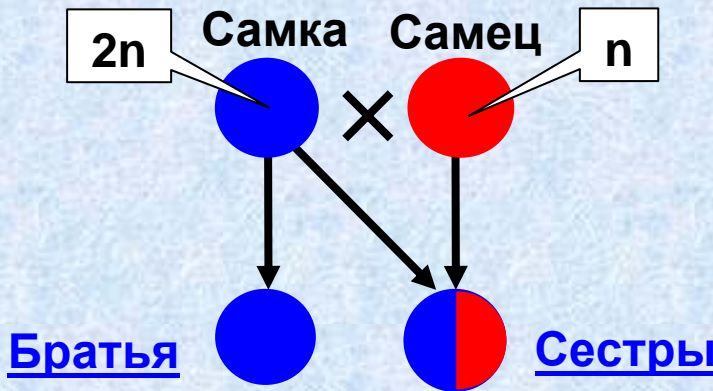


Касты медоносной пчелы



### 3. Гапло-диплоидное определение пола

- Возникает **асимметричность коэффициентов родственности**:



Самцы не имеют отца.  
Все их гены – от матери  
Поэтому коэффициент  
родственности между  
братьями:

$$r = 1 \times 0.5 = 0.5$$

Коэффициент родственности  
между братьями и сестрами:

Половина генов от отца – они одинаковы у  
всех сестер.  
Вторая половина генов – от матери; среди них  
в среднем  $\frac{1}{2}$  идентичны.  
Поэтому коэффициент родственности между  
сестрами:

$$r = 0.5 + (0.5)^2 = 0.75$$

$$r = 0.5 \times 0.5 = 0.25$$

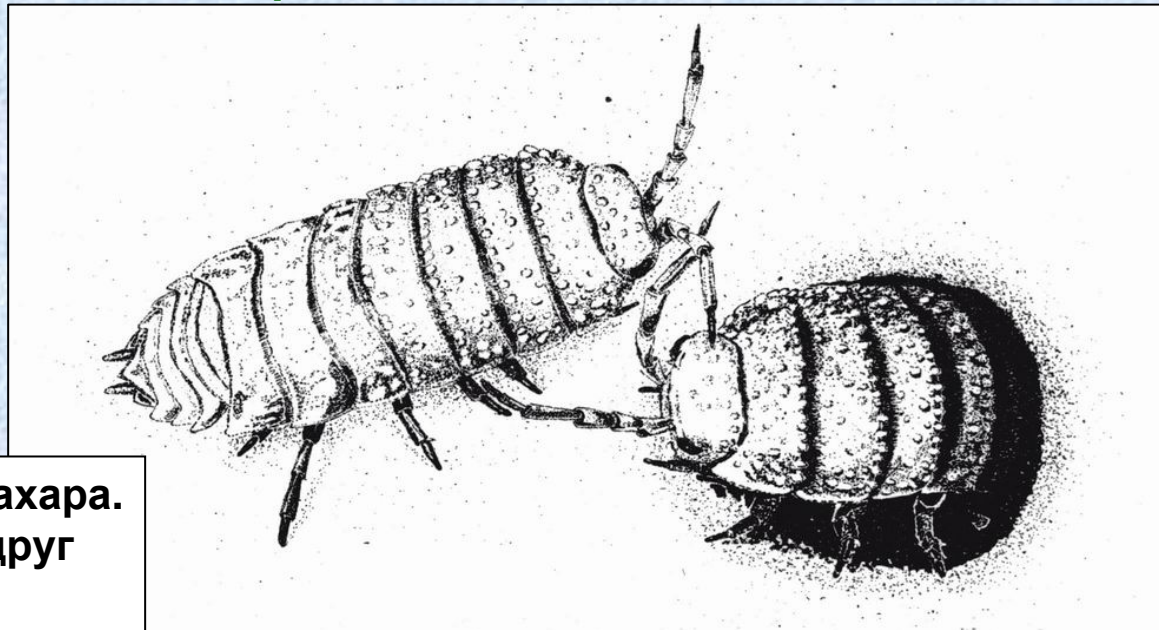
### 3. Гапло-диплоидное определение пола

- Для самок перепончатокрылых эволюционный порог возникновения альтруизма в полтора раза ниже, если они будут выращивать вместо потомков своих сестер, которые имеют с ними не  $\frac{1}{2}$ , а  $\frac{3}{4}$  идентичных по происхождению генов.
- Отсюда – тенденция к возникновению эусоциальности среди перепончатокрылых.
- Однако: если самки выращивают не только своих сестер, но и братьев в соотношении 1:1, то средняя родственность с ними будет 0.5, и никакого преимущества это не даст.
- Поэтому значение гаплодиплоидии для возникновения эусоциальности многие специалисты оспаривают.
- Тем не менее, гапло-диплоидность – это очень важный фактор в эволюции перепончатокрылых.

## Основные предсказания теории Гамильтона

### 3. Развитие способности к узнаванию родственников.

- Модель эволюции путем родственного отбора не требует способности к узнаванию родственных особей.
- Однако, такая способность могла бы значительно ускорять эволюцию альтруизма, направленного на родственников.
- Это предсказание прямо следовало из теории Гамильтона.
- Гипотеза о возможности узнавания родственников ("kin recognition"), особенно у насекомых, казалась фантастичной еще в начале семидесятых годов.



Мокрица Реомюра в пустыне Сахара.  
Члены одной семьи узнают друг  
друга по запаху.

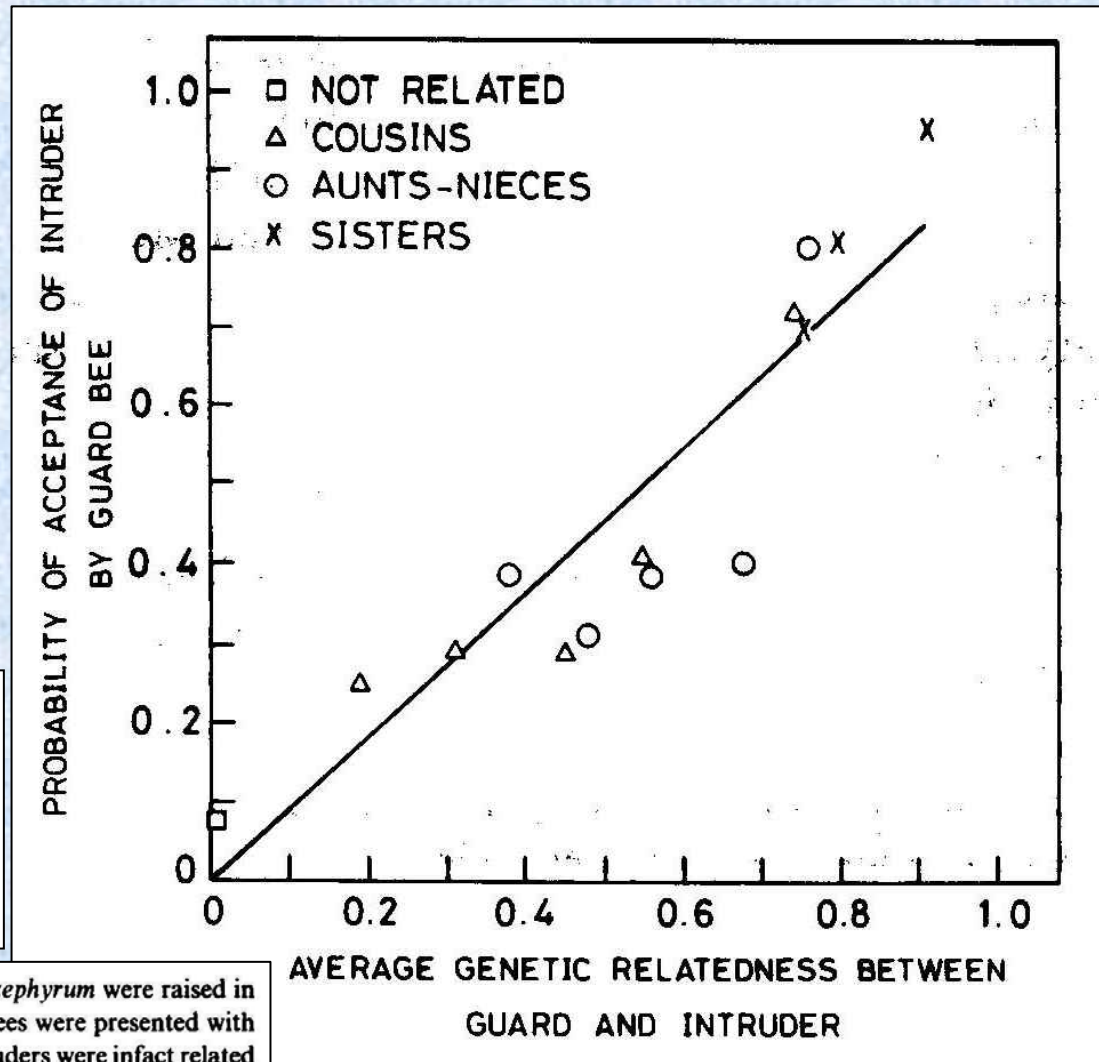
Fig. 7.1. Deux cloportes de Réaumur à proximité de l'entrée de leur terrier. Le cloporte gardien palpe son partenaire revenant d'une sortie d'approvisionnement. Une fois ce dernier reconnu, l'entrée du nid sera dégagée par le gardien (d'après un dessin de Ingrid Kropsch).

## Развитие способности к узнаванию родственников

- Первые экспериментальные работы были выполнены в конце 70-х.



Пчела-сторож *Lasioglossum zephyrum* у входа в норку различает входящих пчел по степени родственности (Greenberg, 1979)



**Figure 2.** Individuals of the primitively eusocial bee *Lasioglossum zephyrum* were raised in the laboratory. In artificially constituted laboratory colonies guard bees were presented with intruder bees whom they had never encountered before. But these intruders were in fact related to the guard bees as sisters, aunts, nieces, cousins or were unrelated to them. The probability of acceptance into the nest of the intruder bee by the guard bee was significantly positively correlated with the average genetic relatedness between guard and intruder bees. After Greenberg (1979). Copyright AAAS.

## Развитие способности к узнаванию родственников

- К настоящему времени феномен **подтвержден на множестве видов – позвоночных и беспозвоночных.**
- **Возникла и успешно развивается совершенно новая область науки.**

### **Kin recognition in social insects and other animals—A review of recent findings and a consideration of their relevance for the theory of kin selection**

**RAGHAVENDRA GADAGKAR**

Centre for Ecological Sciences, Indian Institute of Science, Bangalore 560012, India

MS received 23 May 1985; revised 26 November 1985

**Abstract.** Kin selection is a widely involved social behaviour in animals. Proponents of the correlation between asymmetries in g

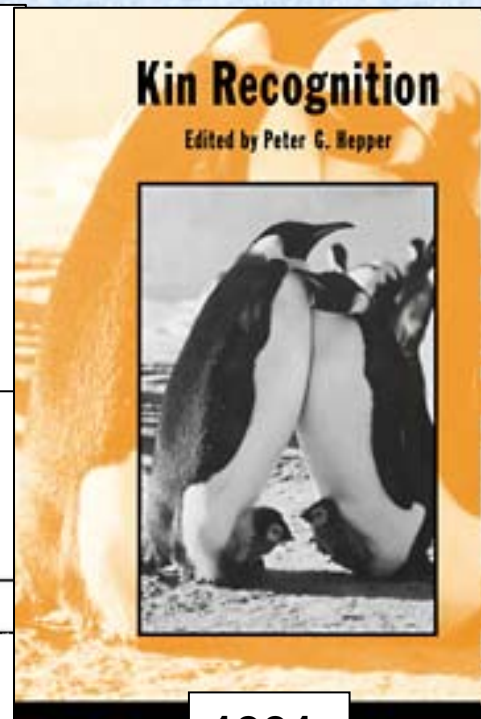
*Behavior Genetics, Vol. 18, No. 4, 1988*

#### *Introduction*

### **Kin Recognition in Animals: Empirical Evidence and Conceptual Issues<sup>1</sup>**

**Andrew R. Blaustein,<sup>2</sup> Richard H. Porter,<sup>3</sup> and Michael D. Breed<sup>4</sup>**

Among the most important conceptual breakthroughs in evolutionary biology are the concepts of inclusive fitness and kin selection (Hamilton, 1964; Maynard Smith, 1964). These concepts have made a tremendous



1991



# Развитие способности к узнаванию родственников

## Кутикулярные углеводороды – феромоны узнавания насекомых



**Fig. 1** Gas chromatograms of the cuticular hydrocarbons in *Polyergus rufescens* slave-maker workers reared by two different host species (*Formica gagates* and *Formica rufibarbis*) and of host workers

**Спектр кутикулярных углеводородов муравьев-амазонок и их рабов очень сходен**

acta ethol (2001) 3:67–82

© Springer-Verlag and ISPA 2001

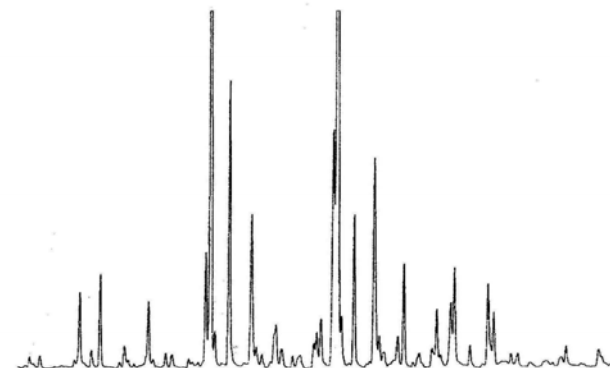
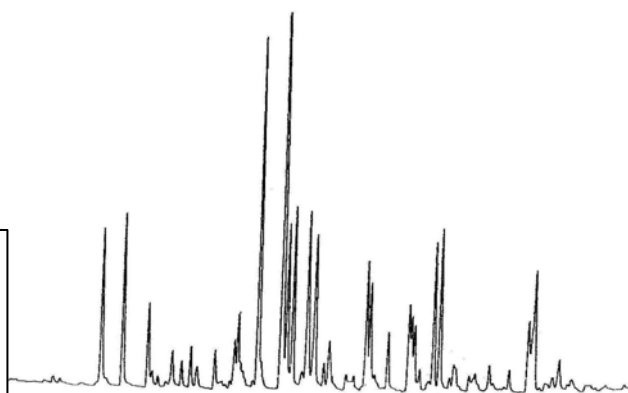
REVIEW

Patrizia D'Ettore · Jürgen Heinze

### Sociobiology of slave-making ants

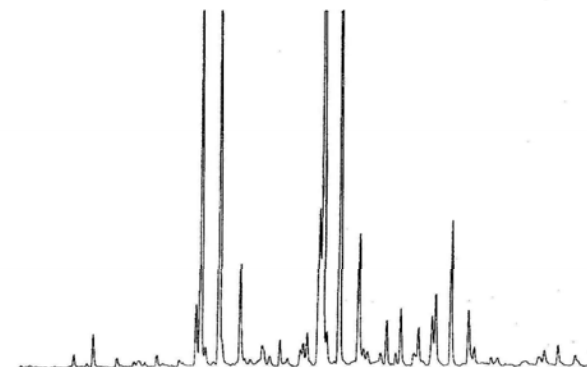
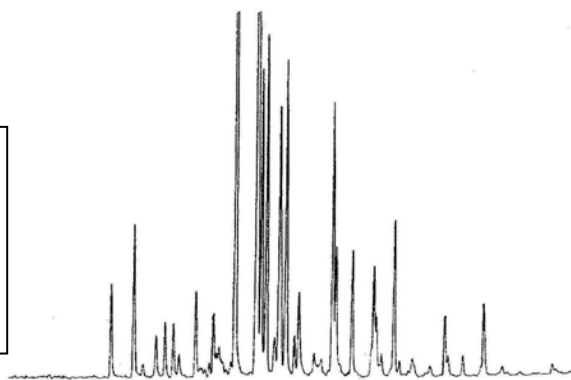
*P. rufescens* workers reared by *F. gagates*

*P. rufescens* workers reared by *F. rufibarbis*



*Formica gagates* workers

*Formica rufibarbis* workers



### 4. Появление nepoтизма.

- Если животные могут отличать своих от чужих, то нельзя ли развить и способность различать степень родственности?
- А если так, то было бы очень выгодно **"дозировать" альтруизм** в зависимости от степени родственности с конкретным индивидуумом!
- Так в эволюции может возникнуть **непотизм**.

**Непотизм** (от лат. *nepos*, род. п. *nepotis* – внук, племянник) – раздача папами римскими ради укрепления своей власти доходных должностей, высших церковных званий или земель близким родственникам. Был широко распространён в XV–XVI веках. В более широком современном смысле nepoтизм – это **кумовство** (Википедия).



### Непотизм у человека

- Альтруизм у людей исходно пропорционален степени родства.
- **Кумовство, «семейственность»** – самые обычные явления во всех обществах.



#### Фамусов:

"При мне служащие чужие очень редки;  
Всё больше сестрины, свояченицы детки;

<...>

Как станешь представлять к крестишку ли, к местечку,  
Ну как не порадеть родному человечку!..."

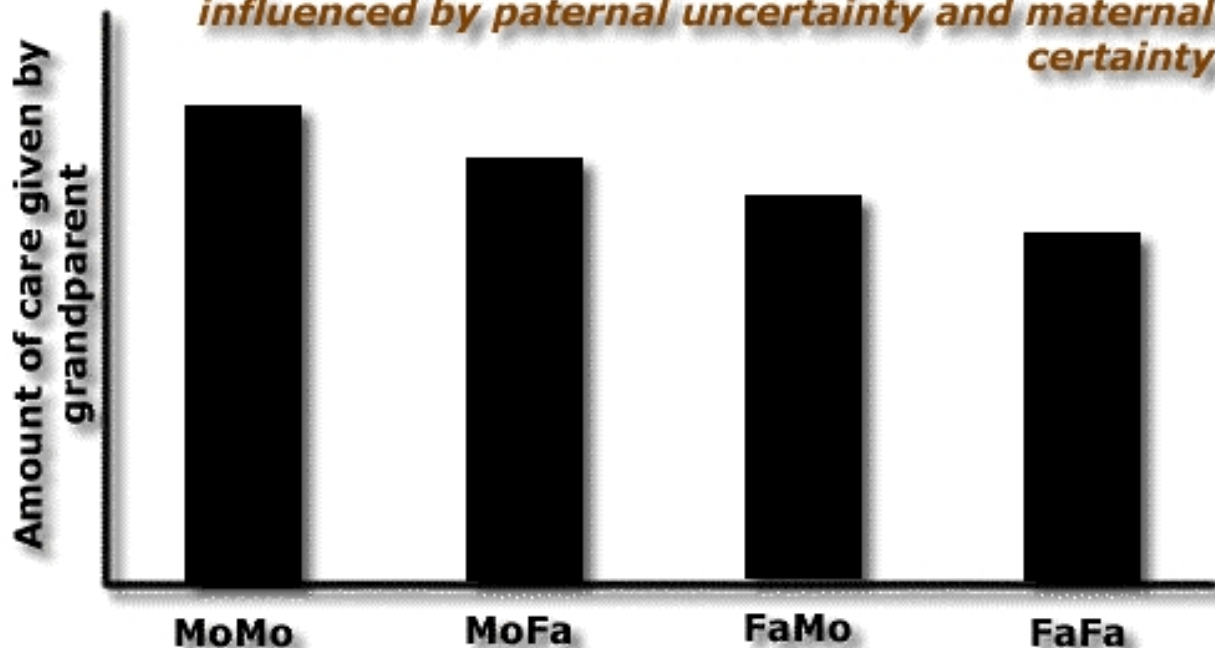
*А. С. Грибоедов "Горе от ума"*

## Непотизм у человека

- Степень родства зависит от многих причин.
- В частности, на проявление альтруизма влияет "неуверенность в отцовстве".



*The amount of care received by grandchildren is influenced by paternal uncertainty and maternal certainty*



*Redrawn from Figure 3.7 Barrett et al, 2002*

Euler and Weitzel (1996) found those grandparents on the father's side of the family (paternal grandparents - FaMo and FaFa) provided less care for their grandchildren than grandparents on the mother's side of the family (maternal grandparents - MoMo and MoFa).

## Эволюция nepoтизма

### Непотизм у животных? А тем более у насекомых?

#### Возможно ли это?

Одна из первых экспериментальных работ по насекомым:

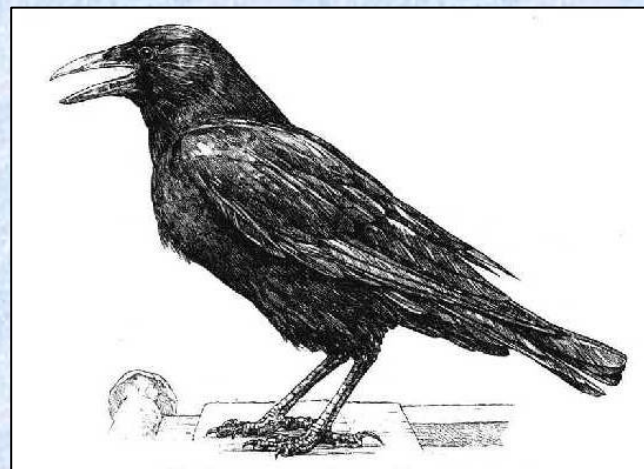
Page RE, Robinson GE, Fondrk MK (1989) Genetic specialists kin recognition and nepotism in honey-bee colonies. *Nature* 338 :576–579.

Пчелы-кормилицы чаще давали корм более родственным им личинкам, предпочитая полных сестер (full-sisters) и игнорируя полусестер (half-sisters).



Непотизм у животных

Северо-западная ворона в США



Ha, R.R., Bentzen, P., Marsh, J., Ha, J.C. 2003. Kinship and association in social foraging northwestern crows (*Coryvus caurinus*). *Bird Behavior*, 15, 65-75.

## Непотизм у животных

### Возможно ли это?

#### Северо-западная ворона в США

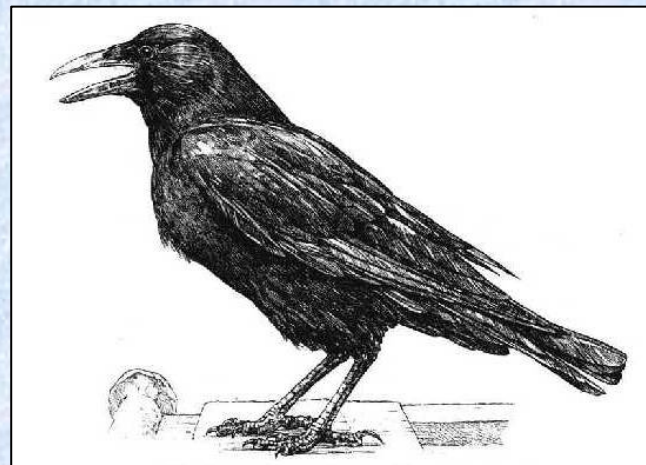


Table 2. Relatedness in Foraging Groups

Interaction	Relatedness of Scrounger to Foraging Group ( $r$ )		Relatedness of Scrounger to Producer ( $r$ )	
	Mean	Range	Mean	Range
Passive	0.031	-0.162–+0.155	0.056	-0.450–+0.449
Aggressive	0.019	-0.224–+0.269	-0.094	-0.450–+0.204

Passive scrounges ( $N = 20$ ) generally occurred between more closely related individuals, while aggressive scrounges ( $N = 17$ ) occurred among less closely related individuals. However, the mean relatedness of the scrounger to its foraging group did not differ between passive and aggressive scrounges.

Ha, R.R., Bentzen, P., Marsh, J., Ha, J.C. 2003. Kinship and association in social foraging northwestern crows (*Coryvus caurinus*). *Bird Behavior*, 15, 65-75.

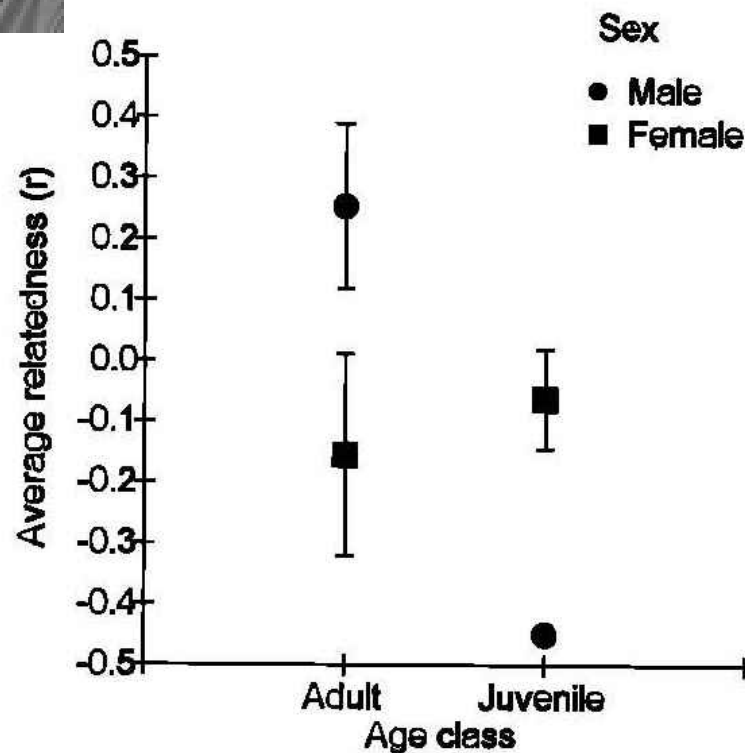


Figure 1. The average relatedness of interactors during a scrounge or scrounge attempt based on sex and age class. Error bars are  $\pm 2$  SE.

Непотизм у животных



# Kin Selection in Cooperative Alliances of Carrion Crows

Vittorio Baglione,<sup>1\*</sup> Daniela Canestrari,<sup>1</sup> José M. Marcos,<sup>2</sup> Jan Ekman<sup>1</sup>

In most cooperative vertebrates, delayed natal dispersal is the mechanism that leads to the formation of kin societies. Under this condition, the possibility that kin-based cooperative breeding is an unselected consequence of dispersal patterns can never be ruled out because helpers can only help their relatives. Here we show that a population of carrion crows (*Corvus corone corone*) fully fits the central prediction of kin selection theory that cooperative breeding should arise among relatives. On their territory, resident breeders are aided not only by nonbreeding retained offspring but also by immigrants (mainly males), with whom they share matings. Philopatry cannot account, however, for the high degree of genetic relatedness found between breeders and immigrants of the same sex that cooperate at a nest, indicating that crows actively choose to breed cooperatively with their relatives.

Черная ворона на Севере Испании

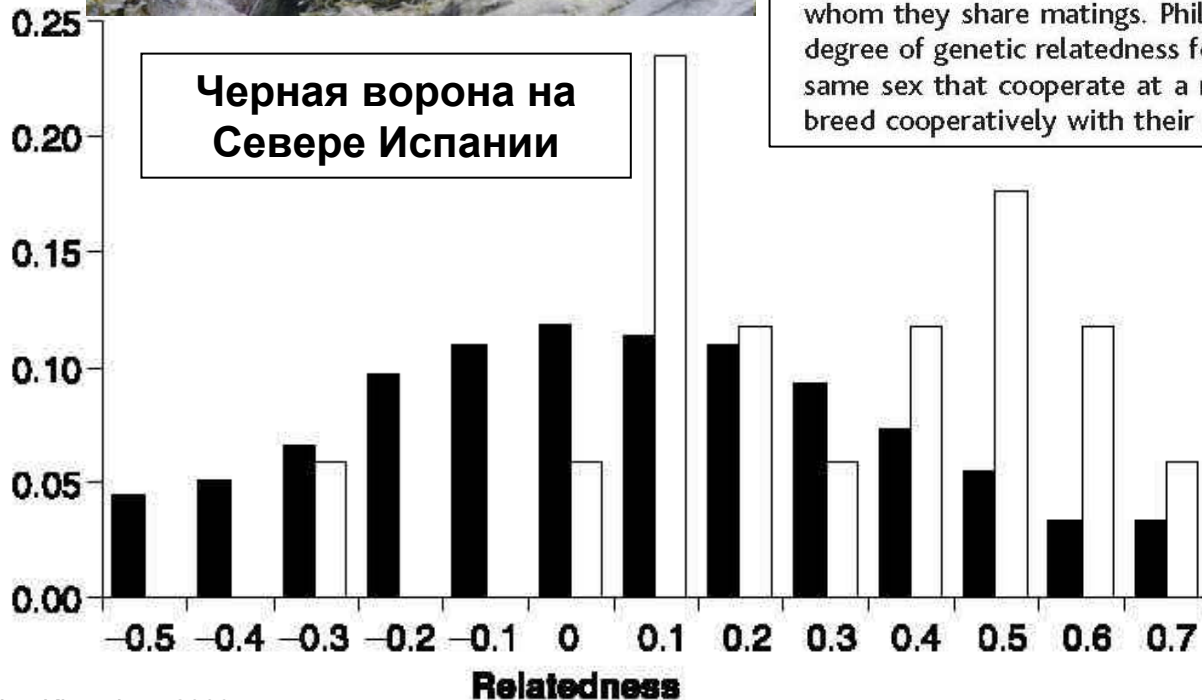
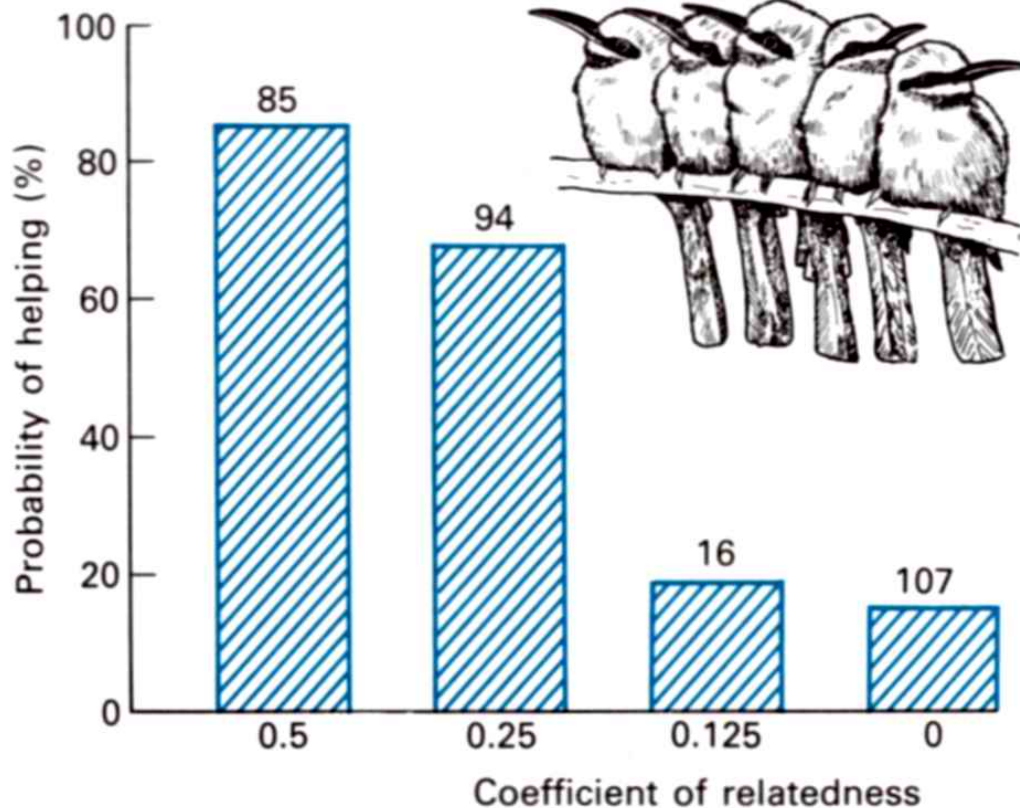


Fig. 1. Distribution of pairwise  $r$  estimates in the population (solid bars) and in the sample of same-sex immigrant and resident crows cooperating on a territory (open bars).

## Непотизм у животных

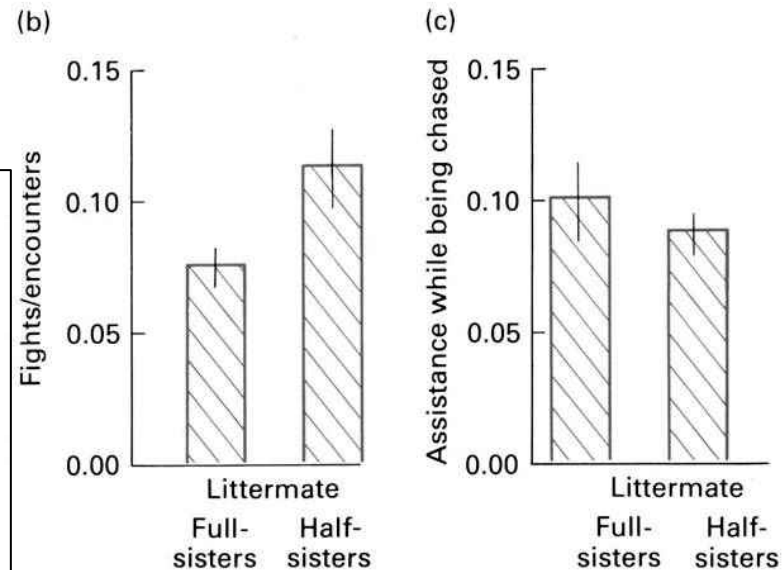
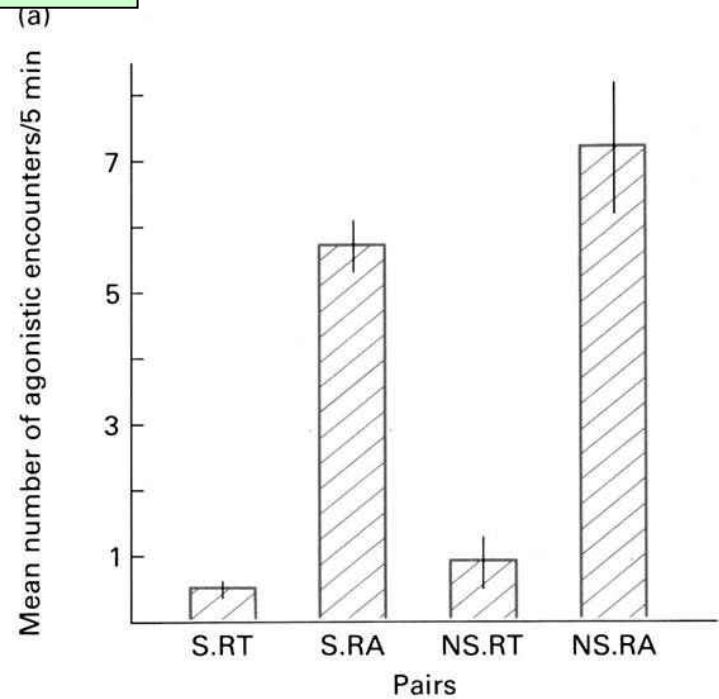


Белолобый медоед

**Fig. 12.6** White-fronted bee-eaters prefer to help close kin. The histograms show the probability that a non-breeder with a recipient nest available becomes an actual helper, plotted as a function of its coefficient of relatedness to the recipient nestlings. Numbers refer to number of potential helpers in each category. From Emlen and Wrege (1988).

## Непотизм у животных

Американская земляная белка (Belding's Ground Squirrel *Spermophilus beldingi*)



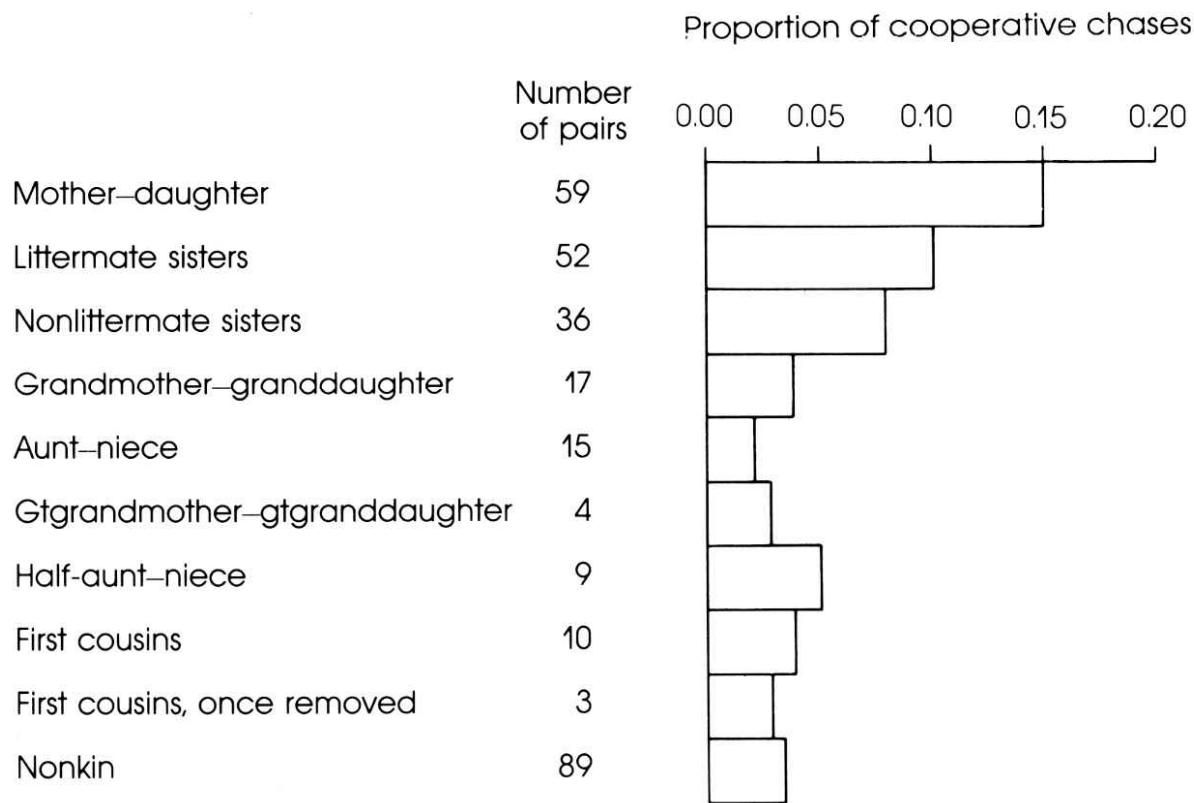
**Fig. 11.3** Kin recognition in Belding's ground squirrels. From Holmes and Sherman (1982). (a) Laboratory experiments: mean number ( $\pm 1$  SE) of agonistic encounters between pairs of yearling Belding's ground squirrels in arena tests. Non-siblings reared together (NS.RT) are no more aggressive than siblings reared together (S.RT). However non-siblings reared apart (NS.RA) are more aggressive than siblings reared apart (S.RA). (b) and (c) Field observations: aggression and co-operation among yearling females which were full or half-sisters (genetic relatedness determined by blood proteins). Full sisters are less aggressive to one another (b), and assist each other more (c).



## Эволюция nepoтизма

### Непотизм у животных

Американская земляная белка (Belding's Ground Squirrel *Spermophilus beldingi*)



Доля совместных нападений на посторонних особей в зависимости от степени родственности

## Непотизм у животных

Термиты *Cryptotermes secundus* предпочитают облизывать и кормить родственников особей, особенно в условиях недостатка пищи



biology  
letters

*Biol. Lett.* (2006) 2, 364–366  
doi:10.1098/rsbl.2006.0497  
Published online 30 May 2006

### Limited food induces nepotism in drywood termites

Judith Korb\*

*Biologie I, University of Regensburg, 93040 Regensburg, Germany*  
\*judith.korb@biologie.uni-regensburg.de

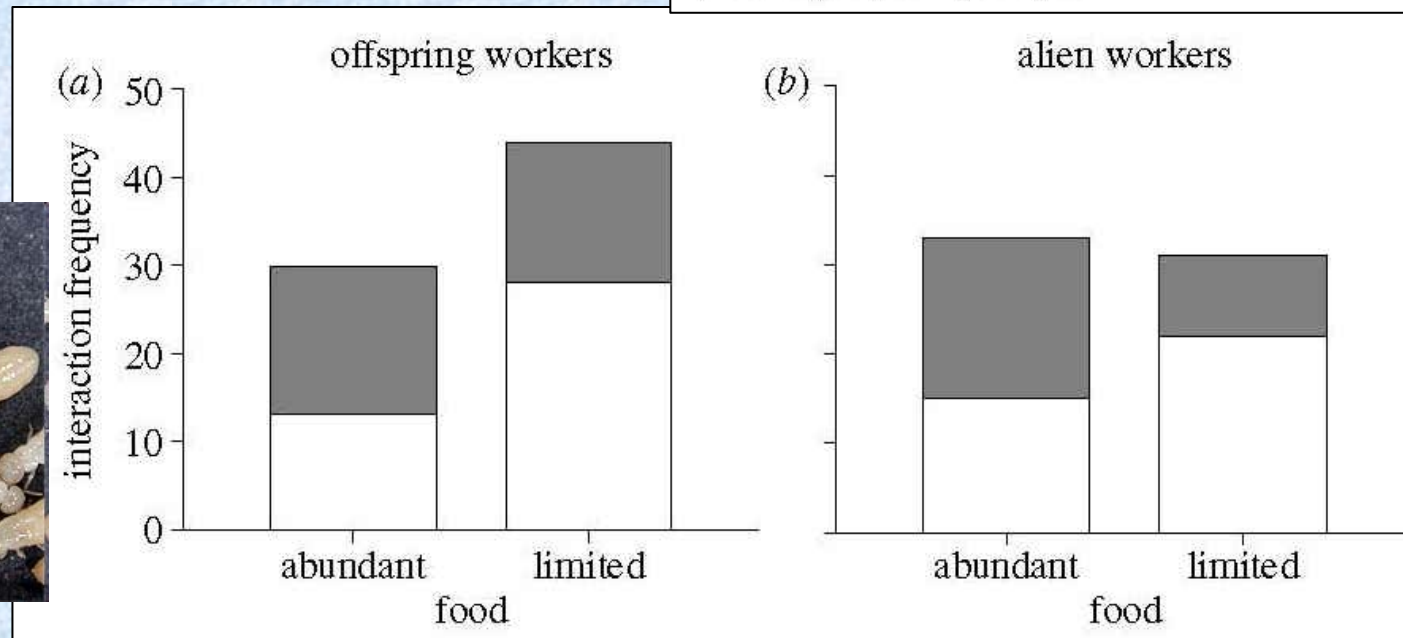


Figure 1. Interaction frequencies among (a) offspring workers and (b) alien workers under abundant and limited food conditions. Shown are the number of interactions in cooperative behaviours, allogrooming and proctodeal feeding, among nestmates; grey: interactions with non-relatives (offspring–alien interactions), white: interactions with relatives (offspring–offspring or alien–alien interactions).

## **Непотизм у животных**

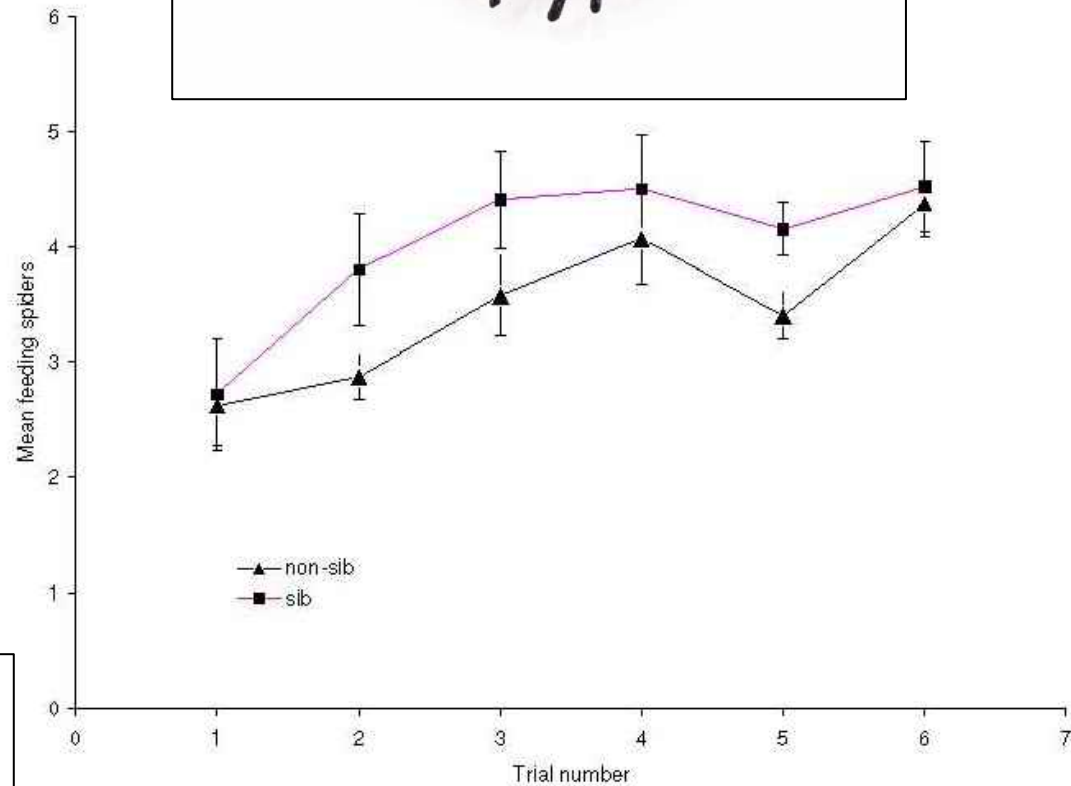
**Индийские социальные пауки *Stegodyphus tentoriicola* эффективнее кооперируются при охоте и питании с более родственными особями**



**Jasmin Ruch, Lisa Heinrich, Trine Bilde and Jutta M Schneider. Relatedness facilitates cooperation in the subsocial spider, *Stegodyphus tentoriicola*. *BMC Evolutionary Biology* 2009, 9:257**

## Непотизм у животных

Индийские социальные пауки *Stegodyphus tentoriicola* эффективнее кооперируются при охоте и питании с более родственными особями



**Figure 2**  
Effect of relatedness in large groups on mean number of feeding spiders per trial.

Jasmin Ruch, Lisa Heinrich, Trine Bilde and Jutta M Schneider. Relatedness facilitates cooperation in the subsocial spider, *Stegodyphus tentoriicola*. *BMC Evolutionary Biology* 2009, 9:257

### 5. Возникновение конфликтов генетических интересов.

- Асимметричность коэффициентов родственности у перепончатокрылых может быть причиной конфликтов генетических интересов царицы и рабочих особей.
- В первую очередь в тех случаях, когда рабочие могут откладывать яйца, которые развиваются в самцов, поскольку не оплодотворены.

Для царицы – выращивание собственных сыновей выгоднее, поскольку коэффициент родственности с ними **0.5**, а с сыновьями рабочих (внуками) – только **0.25**.

Поэтому царица должна препятствовать откладке яиц рабочими.

Для рабочих – также выгоднее выращивание собственных сыновей, поскольку коэффициент родственности с ними **0.5**, а с сыновьями царицы (братьями) – только **0.25**.

Поэтому рабочие должны "стремиться" к откладке собственных яиц.

## Конфликты генетических интересов

### Конфликт царицы и рабочих при выращивании самцов

Методы, используемые царицей, для контроля рабочих:

- **Агрессивное доминирование** (на ранних этапах эволюции)
- **Уничтожение яиц рабочих**



## Конфликты генетических интересов

### Конфликт царицы и рабочих при выращивании самцов

Методы, используемые царицей, для контроля рабочих:

- **Агрессивное доминирование** (на ранних этапах эволюции)
- **Уничтожение яиц рабочих**
- **Выделение феромонов, ингибирующих фертильность рабочих** (у большинства социально продвинутых видов)



## Конфликты генетических интересов

### Конфликт между рабочими в связи с выращиванием самцов

- Возникает в случае полиандрии – оплодотворении репродуктивных самок (цариц) несколькими самцами
- **Полиандрия** – обычное явление у медоносных пчел, шмелей, множества видов муравьев и ос.
- При полиандрии многие рабочие в колонии происходят от разных отцов, т.е. являются **полусестрами**, родственность между которыми составляет не **0.75**, как между полными сестрами, а всего лишь **0.25**, т.е. **в 3 раза меньше**.
- Если рабочие в такой ситуации будут откладывать яйца, то средняя родственность между ними и выращиваемыми самцами будет **значительно меньше 0.5** (т.е. родственности с братьями).
- В такой ситуации родственный отбор не способствует развитию фертильности у рабочих.
- Кроме того, возникает "**полицейское патрулирование рабочих**" ("worker policing"), которые находят и уничтожают яйца других рабочих, препятствуя таким образом появлению самцов из яиц рабочих.



## Полицейское патрулирование рабочих

Behav Ecol Sociobiol (2007) 61:1143–1149

DOI 10.1007/s00265-006-0327-5

ORIGINAL PAPER

### Worker policing and nest mate recognition in the ant *Formica fusca*

Heikki Helanterä · Liselotte Sundström



Рабочие муравьи не уничтожают яйца царицы, но поедают яйца рабочих. При этом яйца неродственных цариц и рабочих поедаются чаще

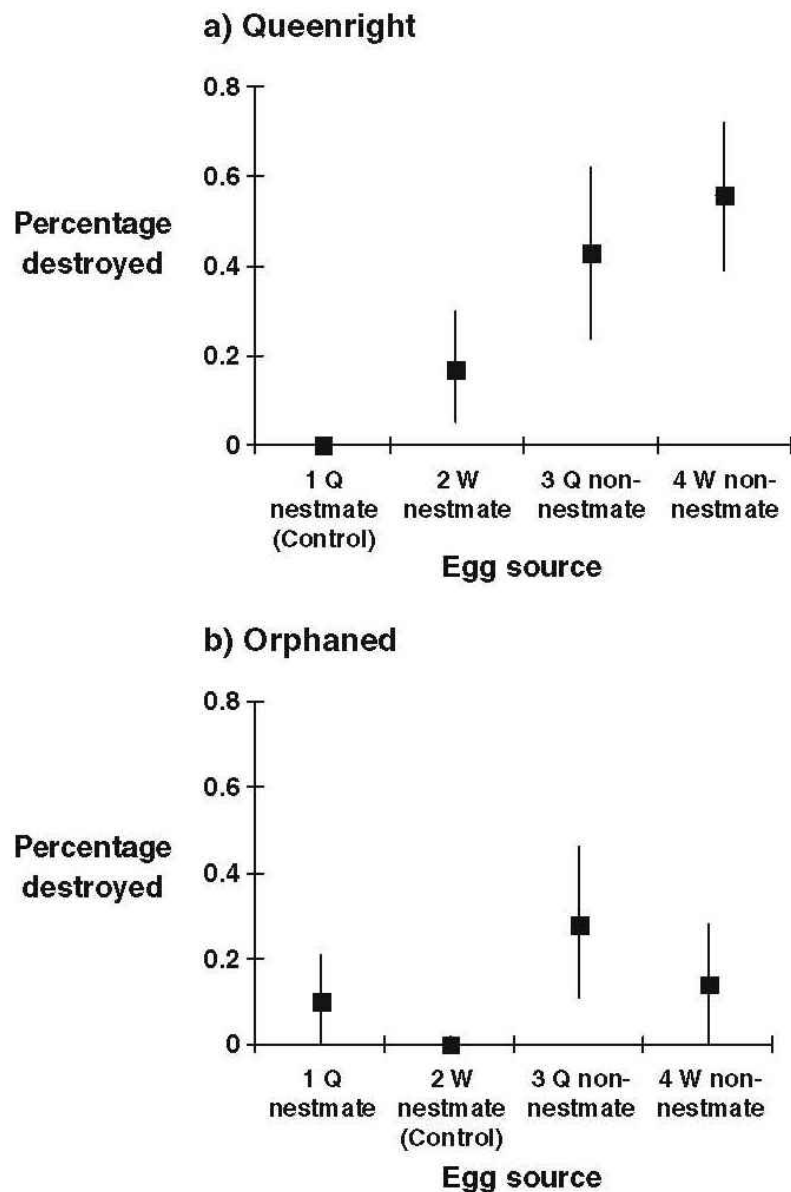


Fig. 3 Percentages of eggs policed in “Experiment II”. The bars indicate means and 95% CIs across nests

## Полицейское патрулирование рабочих

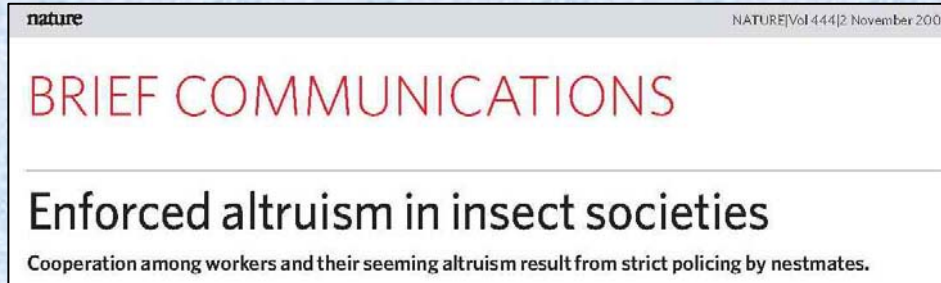
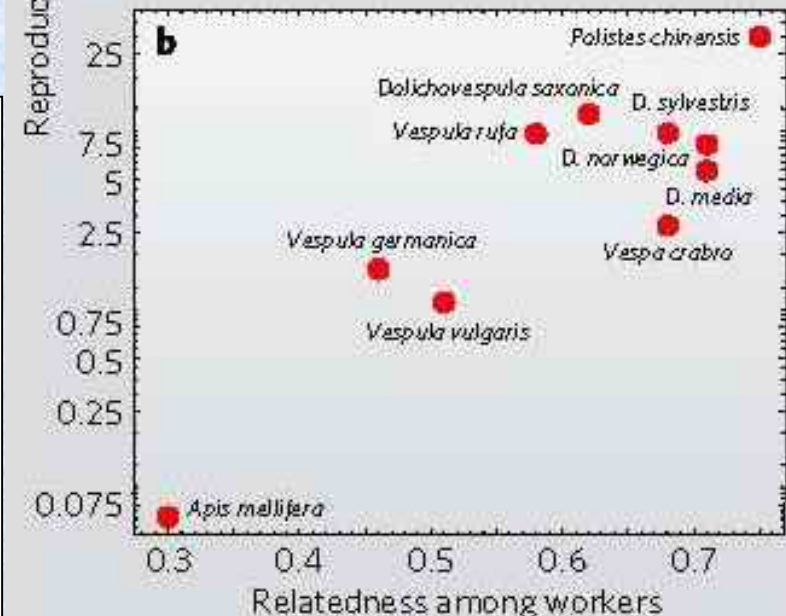
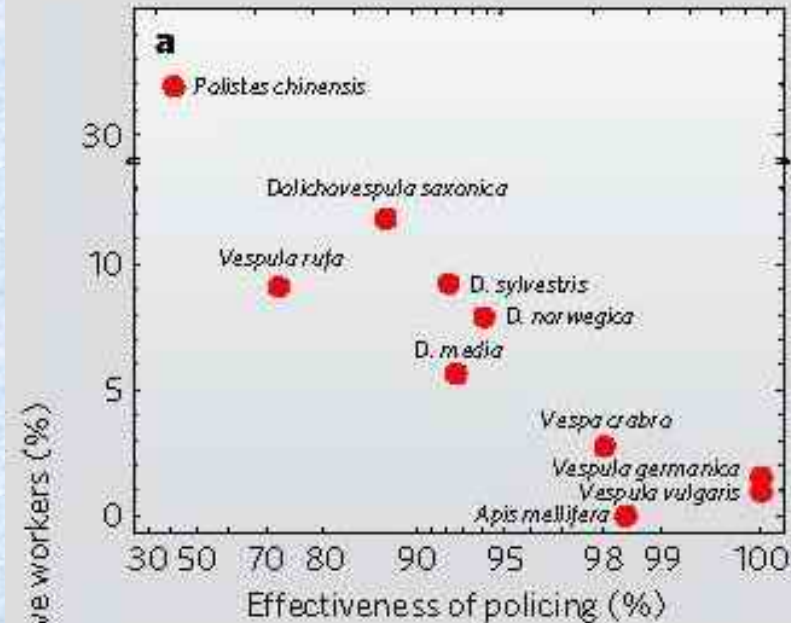


Figure 1 | The wasp *Vespa crabro*.

### Figure 2. Effect of sanctions and relatedness on worker altruism in social insects.

a, If altruism is enforced, more workers should remain sterile when their reproduction is more effectively policed by nestmates, which is what occurs ( $R = -0.94$ ,  $P = 0.00004$ ; effectiveness of policing is reverse log<sub>10</sub>-transformed). b, If altruism is voluntary, greater altruism and less worker reproduction should be seen when relatedness is high, but the opposite occurs ( $R = 0.82$ ,  $P = 0.004$ ; percentage of reproductive workers is log<sub>10</sub>-transformed). The effectiveness of policing is defined as the probability of worker-laid eggs being killed relative to queen-laid eggs; reproductive workers are shown as the percentage of workers with active ovaries (Tom Wenseleers, Francis L. W. Ratnieks. Nature. 2006. V. 442. P. 50.).



**Благодарю всех за  
внимание  
и долготерпение**

