UPPSALA
UNIVERSITET

Kastsystem som bisyssla

Eusocialitet hos honungsbin (A. mellifera)

Krisztina Csiki

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2017
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Innehållsförteckning

1. Sammanfattning **2**
2. Introduktion **2**
2.1 Bakgrund 2
2.2 Syfte och frågeställning 3
3. Den eusociala organisationen **3**
3.1 Vad är en kast? 3
3.2 Den haplodiploida genetiken hos Hymenoptera 4
4. Honungsbins livshistoria **5**
4.1 Reproduktionen 5
4.2 Kastdifferentieringen 6
4.3 Livet som fullvuxen 7
4.4 Bieffekter - Reproduktionskontroll 7
5. Teorier om eusocialitet **8**
5.1 Släktselektion och haplodiploidi 8
5.2 Ekologins och livshistorians roll 9
5.3 Monogamihypotesen 10
6. Diskussion **11**

Tack **12**
Referenser **13**
Etikbilaga **18**

1. Sammanfattning

Eusocialitet är ett avancerat socialt system som karaktäriseras av att individer från flera generationer lever tillsammans och att de är uppdelade i kaster – grupper av individer som var och en är specialiserade på en viss uppgift. Detta har främst observerats hos insekter inom ordningarna Hymenoptera (bin, getingar, myror) och Isoptera (termiter), men även hos mer komplexa arter som räkor och mer nyligen hos däggdjursgruppen mullvadsgnagare som nakenråttan. Arter inom Hymenoptera har även den speciella haplodiploida genuppsättningen, vilket gör dem till extra intressant objekt för den beteendeekologiska forskningen. I denna uppsats undersöks och diskuteras de mest inflytelserika teorierna om eusocialitetens evolution och framgång: Hamiltons släktselektion och haplodiploidihypotesen, Boomsmas monogamihypotes samt livshistorians och ekologins roll. I dagsläget verkar monogamihypotesen vara den ledande teorin och har fått starkt experimentellt stöd. I syfte att förklara och exemplifiera hur ett eusocialt system kan vara uppbygg, har jag använt det väl studerade honungsbiet *Apis mellifera* som modellorganism. Även reproduktionskontroll tas upp som exempel på vilka konflikter som kan uppstå i kolonin.

2. Introduktion

2.1 Bakgrund

År 1966 forskade den amerikanska, numera pensionerade, entomologen Suzanne Batra på vägbin vid University of Kansas. Hon observerade då ett sofistikerat samarbetsbeteende hos dessa bin, då alla individer i populationerna verkade vara uppdelade i grupper där de i sin tur specialiserade sig på att utföra en viss syssla (Batra 1966). Hon myntade begreppet eusocialitet från grekiskans ”eu” = god/verklig. Senare upptäcktes detta även hos andra insekter som myror och getingar inom ordningen Hymenoptera, liksom hos termiter (Isoptera). Wilson (1971) karaktäriserade eusocialitet hos insekter enligt tre kriterier: individerna i en population ska leva tillsammans i överlappande generationer, de ska samarbete i uppfödandet av unga och slutligen ska det finnas minst en steril kast inom populationen. Dessa kriterier utökades av Crespi och Yanega (1995), då de argumenterade att Wilsons kriterier var alltför vaga. De ansåg att det centrala i begreppet snarare var närvaron av *specialiserade* kaster. Med ”specialiserade” syftade de på att individerna i olika grupper blir beteendemässigt påverkade för att utföra en specifik uppgift, och att detta fastställdes innan könsmognad. Reproduktionen skulle också vara begränsad till vissa kaster, och minst en kast skulle hjälpa till i uppfödandet av de unga (Crespi och Yanega 1995). Detta kan alltså ses som en utvidgning av Wilsons kriterium om sterila kaster.

Socialitet hos djur klassas efter hur välorganiserat arternas sociala liv är. Fler exempel på dessa klasser förutom eusocialitet är presocialitet, parasocialitet samt subsocialitet (Michener 1969). Dessa kommer dock inte att tas upp närmare i uppsatsen.

Eusocialitet klassas idag som den mest avancerade organisationen av socialt beteende i djurriket. Även eusocialitet kan delas upp i underkategorier (Crespi och Yanega 1995; Boomsma 2007, 2009). Den första är de obligat eusociala arterna, vars kastsystem är helt fixerat. Detta innebär i praktiken att en individ under sin livstid aldrig kommer att kunna ”byta” kast, exempelvis på grund av morfologiska förändringar som hindrar individen från att utföra andra uppgifter. Inom Hymenoptera fastställs kasten innan förpuppning (Boomsma 2009). Man säger att en individ inom en obligat eusocial art inte är totipotent. Totipotens innebär i detta sammanhang att en organism har förutsättningar att anta fler än en roll, då till

exempel morfologin inte är ett hinder för olika uppgifters eller beteendens utförande. Detta gäller alltså inte de sociala insekterna tillhörande ordningen Hymenoptera (bin, getingar och myror) eller Isoptera (termiter), som är obligat eusociala. De fakultativt eusociala arterna karaktäriseras däremot av just totipotens. Åtminstone några av kasterna har möjlighet att – när det behövs - reproducera, trots att de tidigare tillhört en arbetande kast. Den senare kategorin, till skillnad från den första, har observerats hos de mer nyligen upptäckta eusociala arterna. Exempel på dessa är nakenråttan *Heterocephalus glaber* samt ”Damaraland mole rat” *Fukomys damarensis* (Jarvis 1981).

Det som gör ämnet särskilt intressant, inte minst för forskning inom beteendeekologi, är att arter som uppvisar ett eusocialt systemet ger unika möjligheter för forskare att studera fenomen som altruism och släktselektion (”kin selection”) (Queller och Strassmann 1998). Just de sociala insekterna inom ordningen Hymenoptera är speciella då de har blivit utsatta för konvergent evolution av eusocialt beteende överlägset flest gånger i jämförelse med andra taxa (Crozier 2008). De har dessutom en annan egenskap som innebär ännu en utmaning - de har en haplodiploid genuppsättning. Dessa två aspekter har uppenbarligen gjort insekterna framgångsrika, men de leder samtidigt oundvikligen till risker för att olika typer av sociala och könsrelaterade konflikter ska uppstå – konflikter som är unika för just dessa system.

2.2 Syfte och frågeställning

I denna uppsats behandlas frågan om vilka teorier som finns för eusocialitetsfenomenet och varför det blivit en evolutionärt stabil strategi (ESS). Honungsbiet (*Apis mellifera*) med dess haplodiploida genetik används som modell för hur ett sådant system kan vara uppbyggt, och kort nämns också ett exempel på vilka konsekvenser som systemet kan medföra.

3. Den eusociala organisationen

För att få en djupare förståelse för teorierna om varför eusocialitet finns och även de konflikter som kan uppstå, behövs först ett konkret exempel på hur systemet kan vara uppbyggt. För detta ändamål har jag i uppsatsen fokuserat på honungsbin (*A. mellifera*) vars hela genom nu har sekvenserats (Honeybee Genome Sequencing Consortium 2006). Först definieras begreppet kast, därefter följer en beskrivning av honungsbiets haplodiploida genuppsättning.

3.1 Vad är en kast?

Det eusociala samhället är minst sagt välorganiserat. Varje individ tillhör en så kallad kast, vilket definieras som en grupp individer som är specialiserade för att utför en viss uppgift (Crespi och Yanega 1995). Själva uppdelningen av sysslorna har jag valt att kalla uppgiftsfördelning (”task allocation”) (Gordon 1996) och kan ske genom två olika mekanismer: temporär polyethism respektive polymorfism.

Temporär polyethism beskriver ett kastsystem där en individs arbetsuppgifter är beroende av livscykeln (Gordon 1996). Exempelvis inleder en individ av getingsarten *Polistes dominulus* sitt liv med enklare uppgifter i boet, för att med åldern sedan byta till mer krävande arbetsuppgifter som födosökande (Shorter och Tibbetts 2009). Liknande uppdelning har även observerats hos *A. mellifera*. Polymorfism å andra sidan beskriver ett obligat eusocialt system där individer inom kasterna har utvecklat distinkta morfologiska former som lämpar sig särskilt väl för att utföra den specifika kastens arbetsuppgifter. Formerna kan antingen vara uteslutande storleksrelaterade (monomorfism), som i fallet med humlan *Bombus impatiens*

(Couvillon *et al.* 2010), eller involvera varierande proportioner och storlek i kroppsdelar (allometri). Det finns många intressanta och extrema exempel på allometri i insektsvärlden. Ett av dem är myrarten *Cephalotes persimilis*, vars soldatkast är utrustad med en bisarr sköldliknande utväxt på huvudet, som används för att blockera inkräktare från att ta sig förbi ingången till boet (Powell 2008). En annan myra (*Myrmecocystus mexicanu*) har en kast vars individer är så uppsvullna av föda att de är orörliga och fungerar som levande födoförråd åt de andra individerna i kolonin (Rissing 1984). Som exemplen illustrerar leder polymorfismen onekligen till att när kasttillhörigheten väl är fastställd, så är den också irreversibel. Konsekvensen av detta blir ett system där kasterna är beroende av varandra för att överleva.

3.2 Den haplodiploida genetiken hos Hymenoptera

Det finns mer än 150'000 arter inom Hymenoptera och alla, inklusive *A. mellifera*, uppvisar haplodiploidi (Normark 2003). Det är ett genetiskt system där hanar föds från obefruktade ägg genom partenogenes (en form av asexuell förökning hos djur) och har därför en enkel (haploid) genuppsättning medan honor föds från befruktade ägg och har en dubbel (diploid) genuppsättning. Detta observerades hos honungsbin redan på 1800-talet av den polske katolska prästen Dzierzon (1845), men teorin om könsbestämningen har med åren förfinats.

A. mellifera saknar könskromosomer. Könsbestämningen sker istället på molekylnivå med hjälp av den så kallade csd-genen (complementary sex determiner) som styrs av ett enda lokus (Mackensen 1951, Woyke 1963a, Beye *et al*. 2003). Om en individ föds som heterozygot för csd-lokuset, utvecklas den till en hona. Om den istället är hemizygot (endast en allel på csd-lokus, på grund av haploidi), utvecklas den till en hane. I vissa fall kan även hanar i inavlade kolonier födas som diploida och är då homozygota (Mackensen 1951). Till en början trodde man att dessa var mindre livskraftiga, eftersom inga fullvuxna sådana individer observerats. Det visade sig först senare att orsaken till larvernas plötsliga försvinnande snarare orsakades av att de konsumeras av sina systrar efter kläckning (Woyke 1963b) - troligen på grund av att de blir sterila och därför inte fyller någon funktion. Att låta dem växa upp skulle med andra ord innebära slöseri med resurser för kolonin som helhet. Mekanismerna för identifiering av de diploida hanarna liksom de faktorer som utlöser kannibalism är ännu inte helt kända, men diskuterades redan för 40 år sedan. De teorier som finns fokuserar på doftsignaler och år 2004 gjordes en studie där man noterade skillnader i sammansättning av larvernas kutikula-substanser. Detta skulle kunna vara orsaken till att larverna känns igen och elimineras (Santomauro *et al*. 2004).

Tabell 1. Släktskapskoefficienten (r) mellan en hane och dess släktingar respektive en hona och dess släktingar, för arten *Apis mellifera* (honungsbi).

	Far	Mor	Son	Dotter	Bror	Syster
Hane	-	1	-	1	0,5	0,5
Hona	0,5	0,5	0,5	0,5	0,25	0,75

En bihona och hennes döttrar har 32 kromosomer var (Honeybee Genome Sequencing Consortium 2006). Hälften av dessa delas av mor och dotter, medan andra hälften kommer från en haploid (16 kromosomer) hane. Denna hälft är alltså en exakt kopia av hela hanens genom, med undantag för mutationer. Resultatet blir att hälften av systrarnas arvsmassa alltid är identisk. Genomet från honan är dock bara delat till i genomsnitt 0,25 mellan systrar ($r=0,5\times0,5$), precis som i fallet hos diploida organismer, och därför blir det sammanlagda släktskapet mellan systrar $r=0,5+0,25=0,75$. Detta är högre än de 0,5 som gäller mellan diploida syskon och även högre än släktskapet mellan hona och dotter (Ricklefs och Relyea

2014, kap. 10). I fallet med söner är dessa haploida kloner av moderns genom - de har alltså ingen far och kan bara producera döttrar (r=1). Sönernas släktskap till modern blir också 1 samtidigt som den diploida moderns släktskap till samma söner är 0,5. Detta betyder också att släktskapet mellan bror och syster är lägre från systerns sida sett (r=0,25), jämfört med broderns släktskap till systern, som är samma som släktskapet mellan bröder (r=0,5). Se tabell 1 för en sammanfattning av släktskapskoefficienterna.

4. Honungsbins livshistoria

Honungsbin som grupp tros ha uppstått någon gång under den geologiska tidsåldern Oligocen (35-25 miljoner år sedan) i den indo-malajesiska regionen (Engel 1998). Idag känner man till sju arter av honungsbin av genuset *Apis*, och det finns över 40 underarter. De gemensamma karaktärsdragen för dessa är bland annat att de lever i bon av vax i perenna (fleråriga) kolonier, samt att de producerar honung. Den vanligaste och mest undersökta av dessa, som också domesticerats, är *A. mellifera*. Arten finns idag tack vare människan på alla kontinenter utom Antarktis och har på grund av den stora geografiska spridningen bildat ca 28 kända underarter som delas in i fyra ”grenar” (Engel 1999). Dessa är den nordväst-europeiska, sydväst-europeiska, mellanöstska respektive den afrikanska underartsgrenen. Ett bisamhälle kan innehålla upp till hela 80’000 individer under högsommaren och brukar ibland kallas för en superorganism, då den avancerade sociala organisationen får många insektskolonier att fungera som en enda stor enhet (Moritz och Southwick 1992). Uttrycket myntades av geologen James Hutton år 1789 och användes av honom inom geofysiologi. Wilson och Sober (1989) definierade uttrycket inom biologi som ”*a collection of single creatures that together possess the functional organization implicit in the formal definition of organism*”. Den evolutionsbiologiska forskarvärlden var kluven. Vissa menade att superorganism implicerade existensen av selektion på en högre nivå än individen, vilket var otänkbart, medan andra såg det som en möjlighet att få djupare förståelse för naturlig selektion (Moritz och Southwick 1992).

4.1 Reproduktionen

Individer av *A. mellifera* genomgår fullständig metamorfos i fyra livsstadier: ägg, larv, puppa och slutligen fullvuxen (Waller 1980, s.24-29). Svärmning är namnet på binas parningsritual som hos *A. mellifera* brukar äga rum sent på våren, då tillgången på föda är som störst. Den nya drottningen ger sig då av på sin bröllopsflygning (”nuptial flight”) (Heidinger *et al.* 2014), till en plats där hanarna (drönare) från flera kolonier aggregerar i väntan på att få para sig. Parningen med okända hanar gör att risken för inavel minimeras (Cook och Crozier 1995). Platsen är ofta belägen flera meter ovanför mark och gärna i anslutning till en glänta. Drönarna, vars enda väsentliga livsuppgift är att befrukta drottningar, känner igen en drottning via feromoner som hon utsöndrar och parar sig med henne i flykten (Gary 1963). Kasten är så pass specialiserade att individerna varken söker föda till kolonin eller producerar honung. De spenderar tre fjärdedelar av sin tid i vila och kan dessutom oftast bara befrukta en drottning vardera, eftersom parningsakten kräver dem på en dödlig energiinvestering och deras reproduktionsorgan (så kallad endophallus) slits av i samband med den kraftiga ejakulationen (Winston 1987, kap. 3). En och samma drottning kan däremot para sig med flera hanar (polyandri). I ett tyskt experiment (Schlüns *et al.* 2005) på *A. mellifera* fann man ett medelvärde på ca tolv lyckade parningar för drottningar som utförde två till tre bröllopsflygningar. Vidare visade Franck med kollegor (2002) att respektive drönares framgång i faderskap inte verkar bero på vilken plats i parningsordningen han har.

Som tidigare konstaterats föds haploida drönarna ur obefruktade ägg, medan honorna föds ur befruktade ägg och utvecklas antingen till arbetare eller till nya drottningar. Drottningen har kontroll över befruktningen av sina ägg eftersom hon är utrustad med en så kallad spermatheca - ett säckliknande organ som fungerar som ett spermieförråd där hon förvarar spermier från hanarna hon parat sig med (Zennouche *et al.* 2015). Detta organ möjliggör för drottningen att själv bestämma om hon, via den så kallade spermapumpen, vill pumpa ut spermier i samband med äggläggning eller inte (Winston 1987, kap. 3). På så sätt kan hon alltså kontrollera sin avkommas kön. De befruktade äggen (honor) lägger hon dessutom i olika utformade vaxceller beroende på om hon avser att producera nya drottningar eller arbetare (Winston 1987, kap. 3). Även de flesta arbetare har en spermatheca, med skillnaden att den är underutvecklad eller helt dysfunktionell (Gotoh *et al.* 2013). Det är en central del av polymorfismen mellan drottningen och resten av honorna och leder till att de sistnämnda rent fysiologiskt bara är kapabla att producera hanlig avkomma (Gotoh *et al.* 2013). Det vill säga att de kan lägga ägg, men kan varken para sig eller förvara spermier.

4.2 Kastdifferentieringen

Vad är det egentligen som möjliggör att en hona kan utveckla så skilda fysiologiska egenskaper? Den arbetande kasten består uteslutande av ca 20’000-40’000 diploida (Page och Peng 2001), sterila honor och en av deras uppgifter är att bygga bikupans vaxceller där kolonins största och enda reproduktiva honliga individ – drottningen - lägger sina ägg (Waller 1980, s. 24-29). Byggandet av vaxceller utförs av bin som är 6-10 dagar gamla. Efter äggkläckning som sker efter ungefär tre dygn, vårdas och matas larverna av de yngsta arbetarna (0-6 dagar gamla), i en vecka. Det är detta larvstadium som är viktigt för binas fortsatta fysiologiska utveckling, eftersom födan de matas determinerar den slutgiltiga kasttillhörigheten (Waller 1980, s. 24-29).

Alla bihonor matas till en början med en så kallad drottningsubstans som är rik på protein. Efter tre dagar byts drottningsubstansen ut mot en blandning av nektar och pollen för bin som ska utvecklas till arbetare, medan de blivande drottningarna föds upp på en fortsatt drottningsubstansdiet. Både kostens mängd och kvalitét verkar leda till skillnaden i beteendemönster och att de nya drottningarna till skillnad från arbetarna kan bilda ett fullutvecklat reproduktivt organ (Waller 1980, s. 24-29). En epigenetisk mekanism föreslogs bland annat av Maleszka (2008) och senare av Lyko med kollegor (2010). I de sistnämndas studie undersöktes metylering av kvävebasen cytosin i arbetare respektive drottningars hjärnvävnad, och de fann en signifikant skillnad på nästan 600 gener som skiljde sig i metyleringsgraden mellan dessa två kaster. Resultaten indikerar att metyleringen påverkar uttrycket av gener i ett annars identiskt genom. Drönarna, som ska växa sig större än både drottningen och arbetarna, matas en riklig pollendiet. Även hos denna kast fann man ett unikt metyleringsmönster (Lyko *et al.* 2010).

Efter det livsavgörande larvstadiet följer förpuppningen, som varar en till två veckor beroende på kast (Canadian Agriculture and Food Museum, 2015). Förpuppningen inleds med att larven spinner en kokong runt sig samt att arbetarbina stänger in den i vaxcellen. Larven vilar utan föda och börja utveckla sin slutliga, fullvuxna form (Canadian Agriculture and Food Museum, 2015). Under denna tid är den första kroppsdelen som utvecklas huvudet, medan vingarna utvecklas strax före individen tuggar sig ur puppan som fullvuxen individ.

4.3 Livet som fullvuxen

Omkring den 20:e levnadsdagen når bina sin fullvuxna form (Waller 1980, s. 24-29) och de nya arbetarna börjar då vårda nya larver, medan de arbetare som byggt vaxceller från 16 till 20 dagars ålder går över till att ta emot pollen och honung från de äldsta, födosökande arbetarbina. Ett arbetarbi börjar födosökande när den nått ca 20 dagars ålder (efter förpuppningen) och fortsätter sedan med denna syssla livet ut. Livslängden kan variera kraftigt, särskilt i regioner med tydlig årstidsväxling och långa vintrar. Arbetare som föds på hösten stannar inne i kupan under vintern och kan därefter leva i några månader, medan bin födda på våren jobbar intensivt under sommaren och dör efter bara några veckors tid (Page och Peng 2001). En drönare har en livstid på ca åtta veckor. Drottningen, å andra sidan, har en förväntad livslängd på 20 gånger så lång tid som en arbetare (Maleszka 2008, Page och Peng 2001). En betydande faktor verkar vara mängden drottningsubstans som respektive kast matas (Wang *et al.* 2014, Yang *et al.* 2017). Med åldern minskar drottningens produktivitet och feromonerna som hon utsöndrar (Bortolotti och Costa 2014, kap. 5), vilket får arbetarna att reagera med att föda upp nya drottningar. I slutet av denna process dödar de normalt den gamla drottningen. Vilken individ som blir den nya bestäms av en kamp på liv och död (Winston 1987, kap. 3). Om en ensam individ färdigutvecklas tidigare än de övriga, dödar hon dem genom att ta sönder vaxcellerna de ligger i innan de hinner färdigutvecklas – i annat fall slåss de tills bara en kvarstår (Winston 1987, kap. 3; Châline 2004). Efter detta kan hon lägga de haploida drönaräggen, men för att producera sina diploida arbetare behöver hon ge sig av på sin första bröllopsflygning.

4.4 Bieffekter – Reproduktionskontroll

Två helsystrar av *A. mellifera* är alltså besläktade till 75% (r=0,75). Med en mor och potentiella avkommor är släktskapet 50% (r=0,5), och med en bror bara 25% (r=0,25). De arbetande honorna stannar därför kvar hos drottningen för att hjälpa henne att föda upp fler systrar, men de är fortfarande kapabla att producera egna söner eftersom att det inte krävs någon parning för detta (Gotoh *et al.* 2013). Hos arter där drottningen endast parar sig med en hane är släktskapet mellan en hona och hennes systerson 37,5% (r=0,375), vilket innebär att hon är närmare besläktad med en systerson än med sin egen bror (Ratnieks och Visscher 1989). De krockande intressena vad gäller hanar är den största anledningen till konflikt i ett bisamhälle (Wenseleers *et al.* 2004) eftersom det ligger i drottningens intresse att få sina egna söner uppfödda, medan arbetarna har större intresse av egna söner alternativt systersöner för att maximera sin fitness. Studier visar att söner från arbetarbin mycket riktigt är vanligare i monoandra eusociala arter än hos polyandra (Ratnieks och Visscher 1989). I arter där drottningen däremot parar sig med flera hanar, som i fallet hos *A. mellifera*, kvarstår fördelen vad gäller egna söner men minskar fö systersöner, eftersom det finns en risk för att systern inte är helsyster (en halvsyster har r=0,125). Resultatet av detta är ett fenomen som jag valt att kalla reproduktionskontroll (”worker policing”). Se tabell 2 för släktskapskoefficienter.

Tabell 2. Visar släktskapskoefficienten (r) mellan en arbetare (hona) och hennes hanliga släktingar, för arten *Apis mellifera* (honungsbi). r för son > systerson > bror > halvsyster-son.

	Bror	**Son**	**Systerson**	**Halvsyster-son**
Arbetarbi	0,25	0,5	0,375	0,125

Reproduktionskontrollen innebär att arbetarna förstör eller på andra sätt förhindrar överlevnaden av andra arbetares ägg, för att försäkra sig om att kolonins drönare uteslutande är drottningens söner. I *A. mellifera* sker oofagi, eller med andra ord konsumtion av äggen (Wenseleers *et al*. 2004). På detta sätt tror man att de försöker optimera sitt eget släktskap till

drönarna samtidigt som kostnaden blir att de offrar möjligheten att föda upp egna söner. Eftersom bidrottningen parar sig med många olika drönare samtidigt som andelen arbetarsöner är extremt låg (0,12%) (Visscher 1989), verkar reproduktionskontroll vara en trolig mekanism för bibehållandet av disciplin och ett effektivt samarbete hos honungsbin (Ratnieks och Visscher 1989). I drottningslösa kolonier är fenomenet ovanligare.

5. Teorier om eusocialitet

Med tanke på den allmänt erkända evolutionsteorin, är den första naturliga frågan som dyker upp: varför och hur kan eusocialitet över huvud taget existera? Vad finns det för potentiella anledningar till att en individ skulle offra sin egen reproduktionsförmåga för att bli del av en steril kast, och hur har sterila kaster kunnat överleva trots att de sterila individerna inte direkt för sina gener vidare? Denna paradox var ett mysterium även för Darwin, då han skrev sitt välkända vetenskapliga verk The Origin of Species år 1859. Han beskrev fenomenet som "*one special difficulty, which at first appeared to me insuperable, and actually fatal to my theory*" (Darwin 1859, kap. 7). Maynard Smith och Price introducerade år 1973 konceptet evolutionärt stabil strategi (ESS) - en teori som dels inspirerats av Hamiltons argument om könsfördelningskonflikter (1967) och dels av matematikens spelteori. En ESS är en strategi som ger individerna i en population tillräckligt hög reproduktiv fitness för att kunna undvika utkonkurrens av en annan, så kallad mutant strategi (Maynard Smith och Price 1973). Eftersom eusocialitet verkar ha haft en så stor framgång i vissa organismgrupper, måste den antas vara en ESS under vissa förutsättningar. Här presenteras några av de mest kända teorierna om vilka dessa förutsättningar kan ha varit.

5.1 Släktselektion och haplodiploidi

Eusocialitet har varit särskilt intressant i studier om altruism och släktselektion (Queller och Strassmann 1998). År 1963 skrev Hamilton en artikel där han argumenterade för att altruistiska beteenden kan uppstå när fördelarna av beteendet överväger kostnaderna av detsamma för den enskilda individen. Med fördel och kostnad syftade han på den genetiska likheten mellan aktören och mottagaren, och ställde upp detta i en ekvation, som senare kom att kallas Hamiltons regel (ekvation 1). Kortfattat innebär den att aktören och mottagaren för det altruistiska beteendet måste vara tillräckligt nära besläktade för att handlingen ska resultera i en större genetisk fördel än att till exempel själv reproducera. Denna hypotes skiljer sig från naturlig selektion på så sätt att den fokuserar mer på generna i sig än på individen. I sin artikel (Hamilton 1963) exemplifierar han detta med två hypotetiska varianter av en gen (g samt G), där G är allelen för det altruistiska beteendet och g är "noll". Enligt teorin är det inte beteendet i sig som ger fördelen, utan snarare att genen för beteendet gynnas då det är större sannolikhet att G återfinns i en nära besläktad individs genom än en mer avlägsen släktings. Följden av detta blir en större potentiell ökning av G i populationens genpool än om selektionen för allelen skett helt slumpmässigt. Detta gynnar allelens framfart. I fallet med en syster eller bror i en haploid art där r=0,5 krävs det att fördelen av beteendet är mer än två gånger så stor som förlusten.

$$rB > C$$

Ekvation 1. Hamiltons regel. B står för fördelen av en altruistisk handling och r står för släktskapskoefficienten mellan aktören och mottagaren av den altruistiska handlingen. C står för kostnaden för aktören att utföra handlingen.

Att en individ på detta sätt hjälper en släkting kom att kallas indirekt fitness, till skillnad från direkt fitness som kan sägas motsvara den klassiska selektionsteorin där individens enda mål är att själv reproducera. Teorin om att både direkt och indirekt fitness existerar kallas inklusiv fitness. Detta är också termen för summan av just direkt och indirekt fitness för en specifik individ. Samma år som Hamilton publicerade sin andra kända artikel i två delar med modeller för altruism (1964a, 1964b), myntades uttrycket ”kin selection” (Maynard Smith 1964) som ett förtydligande av att Hamiltons teori skiljer sig från gruppselektion. Såhär sammanfattade Hamilton (1964b) sin modell: ”*The social behaviour of a species evolves in such a way that each distinct behaviour-evoking situation the individual will seem value his neighbours' fitness against his own according to the coefficient of relationship appropriate to that situation*”. En individ skulle alltså vara mer benägen att hjälpa en nära släkting. Bourke och Franks (1995) uttryckte släktselektion som ”*the natural selection of genes for social actions via the sharing of these genes between the performer of the action and its relative (kin)*”.

De eusociala insekterna kan sägas ta detta till det extrema, eftersom den haplodiploida genetiken hos till exempel Hymenoptera innebär ovanligt höga släktskapskoefficienter (r i ekvation 1) mellan systrar. Det i sin tur ansåg Hamilton (1964) som ett idealförhållande för släktselektion och var enligt honom anledningen till benägenheten att utveckla det eusociala systemet med sterila kaster. Därför är också just Hymenoptera både populär och förhållandevis enkel att hantera i studier för att försöka förstå eusocialitetens evolution – särskilt i ljuset av släktselektion. Problemet med teorin ligger i att förklara hur systemet har kunnat etableras i de diploida arterna, där den genetiska drivkraften för eusocialitet inte verkar finnas eftersom en diploid individ är närmare besläktad med sin avkomma än med ett syskon.

5.2 Ekologins och livshistorians roll

En av anledningarna till att frågan om ekologins roll i kastspecialisering väcktes var på grund av det faktum att eusocialitet och kaster utvecklats fristående i många ordningar och genus, särskilt i Hymenoptera (Crozier 2008). Med andra ord är ofta arter med respektive utan det eusociala systemet oväntat nära besläktade. Huvudargumenten för evolutionen av eusocialitet ur ekologiskt perspektiv är att det varit fördelaktigt på grund av att arterna ofta lever i torra, karga miljöer där predationstrycket är högt och födan ojämnt distribuerad (Powell 2008, Sherman *et al.* 2017a, Lovegrove och Wissel 1988). I sådana situationer tjänar individerna både reproduktions- och födomässigt mer på att hålla ihop än att lämna sin familjegrupp för att starta en ny. Därför är också byggande av bon som placeras nära en födoresurs och samtidigt ger skydd mot rivaler, parasiter eller faror en vanlig egenskap hos eusociala arter (Wilson 2008).

Ett sådant exempel är det tidigare nämnda myr-genuset *Cephalotes*, som betraktas som en av de viktigaste för forskning om kastevolution (Darwin 1859, Powell 2008). De lever i tropikerna och delas in i fyra olika grupper efter hur tydlig polymorfismen i soldatkasterna är, i form av skölden på huvudet: arter med frånvaro av specialiserade soldater (vilket är den äldsta formen), soldater med en enklare utväxt på huvudet, arter med en inkomplett sköld samt arter med en komplett sköld (Baroni Urbani 1998). Observationer genom historien pekar på att de två förstnämnda kategorierna tenderar att bosätta sig i trädhåligheter med väldigt varierande ingångsstorlek som inte verkar korrelera med morfologiska karaktärer hos individernas huvud. Kolonier med de mer utvecklade soldaterna, å andra sidan, tenderar att välja håligheter med en ingångsstorlek som i högre grad motsvarar storleken på huvudskölden (Powell 2008). Detta indikerar att den ekologiska specialiseringen är tätt sammankopplad med den polymorfologiska specialiseringen inom soldatkasten. Vidare tros behovet av ekologisk specialisering i sig hos *Cephalotes* bero på de begränsningar som följer av den snäva realiserade nischen. De måste ockupera redan existerande håligheter, och därmed tvingas välja

mellan de ingångsstorlekar som finns tillgängliga (Powell 2008).

Termiter har varit populära att studera för denna hypotes eftersom de till skillnad från *A. mellifera* och andra insekter är både diploida och monogama. I deras system finns en så kallad ”kung” och ”drottning” som är det enda reproduktiva paret i kolonin, samt en arbetarkast och soldatkast som båda utvecklas från pluripotenta larver (Thorne 1997). Pluripotens liknar det tidigare nämnda totipotens, med skillnaden att en pluripotent individ inte har förutsättningar att anta precis alla olika kasttillhörigheter, men fler än en. Många element i termiternas livshistoria och ekologi delar de med andra eusociala - och även haplodiploida - arter, som att de är bobyggande, har en förhållandevis långsam utveckling, lång generationstid, genomgår metamorfos och lever i överlappande generationer (Thorne 1997). De ekologiska faktorer som möjligen lett till etablerandet av familjekolonier är den stora risken och/eller tidsinvesteringen som skulle krävas för att ge sig av och etablera en egen koloni. Också chansen att få ta över kolonin och därmed få reproducera, kan vara större än chansen att få reproducera i en ny koloni.

Nakenråttan *Heterocephalus glaber* lever, till skillnad från många andra jordlevande däggdjur, i stora sociala grupper med kastsystem (många andra jordlevande arter är solitära och aggressiva) (Jarvis 1981). *H. glaber* lever i de torra östafrikanska halvöknarna i stora underjordiska kolonier på upp emot 70 eller 80 individer. De rör sig genom tunnlar som kan sträcka sig 3 km (Bertram 1991). Gruppen består av en reproduktiv hona och flera arbetare – vissa individer verkar arbeta mer än andra men det är ännu oklart om de kan delas upp som separata arbetarkaster - vars uppgifter består av att gräva, söka och transportera föda till boet samt att transportera jord (Jarvis 1981). Det finns även en icke-arbetande kast som hjälper till att föda upp ungar och vars hanar verkar ha störst chans att para sig med den reproduktiva honan. Ungarna stannar generellt hos gruppen som vuxna (Jarvis 1981). En annan underjordisk mullvadsgnagare är *Cryptomys damarensis*. Den undviker inavel genom att endast para sig med individer utanför gruppen, och de få reproduktiva individerna hindrar i vanliga fall andra i kolonin från att reproducera sig genom social stress (Molteno och Bennett 2002, Sherman *et al.* 2017b, 2017c). Stressen leder till hormonstörningar som i sin tur orsakar utebliven ägglossning för de honliga individerna. I en laboratorieundersökning med *C. damarensis* av Molteno och Bennett (2002) konstruerade man artificiella underjordiska bon. Man observerade då att råttor som insamlats efter en kraftig regnperiod (då jorden blir lättare att gräva i) uppvisade en ökning i sexhormoner, som fick dem att i högre grad sprida sig bort från kolonin än kontrollgruppen. Lättandet av den sexuella inhibitionen kan ha att göra med de nya ekologiska förhållandena (regnet) som innebär en större sannolikhet för en individ som ger sig av att klara sig. På så sätt kan resultaten av undersökningen (Molteno och Bennett 2002) utgöra stöd för hypotesen om att eusocialitet kan vara plastisk.

5.3 Monogamihypotesen

Monogamihypotesen är den i dagsläget ledande teorin om eusocialitetens evolution i Hymenoptera och kan sägas vara en komplettering till släktselektionsteorin. Den föreslogs av Boomsma (2007, 2009) med anledning av att släktselektion i sin klassiska mening inte på ett tillfredsställande sätt kunde förklara polyandrin som uppvisas av vissa insekter, exempelvis *A. mellifera*. Hamiltons teori utgick ifrån att det var det höga släktskapet som var den utlösande faktorn till det eusociala systemet, men polyandri resulterar ju i ett minskat släktskap mellan de annars högt besläktade systrarna (r=0,75) eftersom de inte längre garanterat har samma far. Som tidigare nämnts fann man i en undersökning att en bihona haft tolv lyckade parningar vid parningsperiodens slut (Schlüns *et al.* 2005). Boomsma löste detta problem genom att föreslå att alla eusociala insekter passerat vad han kallar monogamifönstret (på engelska ”the monogamy window”), det vill säga att ursprungsläget för alla eusociala insekter var

monogami, men att polygami kan ha evolverat senare i vissa arter (Boomsma 2007, 2009). Han jämför övergången från monogami till polygami med övergången från encellighet till flercellighet.

Hughes med kollegor (2008) gjorde en mycket omfattande jämförande studie på 267 olika eusociala getingar, bin och myror (Hymenoptera) för att undersöka om det verkligen är släktskap som drivit evolutionen av eusocialitet framåt, eller om släktskapet i själva verket är ett resultat av eusocialiteten i sig. Den sistnämnda teorin föreslogs av Wilson (2008). I studien sammanställde de honors parningsfrekvenser för de 267 olika eusociala insektsarterna. Av dessa är de flesta monoandra, en fjärdedel är fakultativt polyandra med mindre än två effektiva parningar och nio klader är polyandra med mer än två effektiva parningar. Metoden som användes var ”ancestral state reconstruction”, vilket i evolutionsbiologi används för att kartlägga en viss arts ursprungliga karaktärer (i detta fall är karaktären ”typen av sexuellt band”). Alla åtta ursprung till eusocialitet visade sig ha evolverat från ett monogamt system (Hughes *et al.* 2008).

I samma studie (Hughes *et al.* 2008) visades också att polyandri endast evolverat i de undersökta grenar där totipotensen i de icke-reproduktiva kasterna förlorats (med andra ord: i de obligat eusociala arterna). Detta är ännu en stark indikator på att det är monoandri som gynnar uppkomsten av eusocialitet, även om många nu levande arter är polyandra. När totipotensen är förlorad hamnar kasterna i en situation där eusocialiteten blir svår att vända. Hamilton (1964) förutsåg faktiskt denna risk: *“…if the trend to multiple insemination occurs after the firm establishment of the worker caste, its threat to colonial discipline is a rather remote one*”.

6. Diskussion

Eusocialitet är utan tvekan en evolutionärt stabil strategi under vissa förutsättningar, annars hade den inte överlevt som socialt system. Att systemet, även om det inte kan sägas vara vanligt, evolverat konvergent i så många olika ordningar och genus (allt från de minsta insekter och räkor till däggdjur) har onekligen gjort det till ett fascinerande fenomen inom beteendeekologin. Många forskare har genom åren försökt lösa mysteriet som fick självaste Charles Darwin att på 1800-talet ifrågasätta sin egen teori om det naturliga urvalet, då han till en början inte kunde hitta en förklaring till varför sterilitet förekommer i djurriket (Darwin 1859, kap. 7). Forskarvärldens svårigheter att nå fullständig konsensus kring eusocialitetens evolution har lett till en mängd teorier, inte minst till den kanske mest kända släktselektionsteorin (Hamilton 1963 och 1964, Maynard Smith 1964), men också till andra som att omgivning, livshistoria, haplodiploidi respektive monogami skulle kunna vara den utlösande faktorn till systemets utveckling och framgång. De populäraste arterna att studera har varit insekter inom ordningen Hymenoptera där särskilt *A. mellifera* och myror använts flitigt (Rissing 1984, Hughes *et al.* 2008, Powell 2008, Lyko *et al.* 2010). Förmodligen på grund av att de är små och förhållandevis lätthanterliga, i kombination med deras intressanta genetik och det faktum att de var de första organismerna hos vilka eusocialitet upptäcktes. *A. mellifera* har dessutom varit extra behändig att studera då arten länge varit domesticerad på grund av dess honungsproduktion, som vi människor gladeligen utnyttjar. På så sätt har det blivit lätt att komma dem nära.

Hamiltons släktselektionteori fick ett stort genomslag när den föreslogs på 60-talet som drivkraft för eusocialitet och har överlevt i snart 60 år. De flesta andra teorier i dagsläget kan sägas härstamma från denna samt inklusiv fitness, vilket ger intrycket av att det är en vedertagen teori även om den genom åren har utvecklats och förfinats av forskare som exempelvis Boomsma (2007, 2009). Ett undantag är E.O. Wilson (2008) som föreslog en något överraskande teori om att drivkraften i släktselektion inte nödvändigtvis skulle vara graden av släktskap eller miljön, utan snarare gruppselektion och olika föranpassningar (”preadaptions”) och en fenotypisk disposition hos en individ där tröskeln för att påbörja en viss syssla kan vara olika hög (Wilson 2008). En individ med en låg sådan tröskel skulle enligt Wilson vara mer benägen att påbörja beteendet än en annan med högre tröskel. Det bör dock nämnas att han inte helt motsatte sig möjligheten att det i vissa fall är generna som är den drivande faktorn. En annan teori uppstod 2012 när återigen E.O. Wilson i sin bok ”The Social Conquest of Earth” föreslog att man kan applicera eusocialitet på människor. Boken bygger till stor del på olika artiklar han skrivit främst en som han var med och skrev år 2010 (Wilson *et al.* 2010). Den upprörde en del forskare och han fick hela 137 svar senare i samma tidskrift, som menade att han missförstått flera årtionden av forskning. En av forskarna som skrev en kritisk recension om Wilsons bok var Gintis (2012). Även Dawkins (2012) skrev en väldigt kritisk och uppmärksammad recension där han ifrågasatte om Wilson verkligen förstått konceptet släktselektion.

I dagsläget verkar monogamihypotesen (Boomsma 2007, 2009) vara den ledande teorin för eusocialitetens evolution hos insekter. Den erbjuder en lösning till bristerna i Hamiltons teori genom att kombinera denna med idén om ett gemensamt ursprungligt parningssystem. Detta kan då förklara förekomsten av eusocialitet hos polygama, haplodiploida arter. Samtidigt finns också bevis för att även ekologin har en påverkan på predispositionen att utveckla eusocialitet (Molteno och Bennett 2002, Powell 2008). Slutsatsen blir att det verkar finnas ett samspel mellan gener (släktselektion och haplodiploidi) och omgivning (ekologin), även om en speciell genuppsättning kan göra en viss organism mer benägen att utveckla eusocialitet.

Något som inte tas upp i denna uppsats men som kan bidra till en djupare förståelse i ämnet är att studera fall där systemet fallit samman på grund av att det inte längre är en ESS. Exempel på sådan forskning är den om kolonikollaps (”colonial collapse disorder”) (vanEngelsdorp *et al.* 2009), liksom det ovanliga anarkisyndromet (”anarchic syndrome”) (Barron *et al.* 2001). Även mer forskning med fokus på diploida organismer och de få eusociala däggdjuren man vet om behövs, för att slipa på kunskapen om orsakerna till eusocialitetens evolution och framgång även hos dessa arter.

Tack

Jag vill rikta ett tack till min handledare Stefan Bertilsson, professor i biologi med inriktning mot limnologi på Evolutionsbiologiskt centrum vid Uppsala universitet. Tack även till mina kurskamrater Emil Henriksson, Emma Hellkvist och Marcus Nyström för värdefulla synpunkter under arbetets gång!

Referenser

Baroni Urbani C. (1998). “The number of castes in ants, where major is smaller than minor and queens wear the shield of the soldiers”. Insectes Sociaux. **45**: s. 315-333. DOI: 10.1007/s000400050091

Barron A.B., Oldroyd B.P., Ratnieks F.L.W. (2001). “Worker Reproduction in Honey-Bees (*Apis*) and the Anarchic Syndrome: A Review”. Behavioral Ecology and Sociobiology. 50: s. 199-208. DOI: 10.1007/s002650100362

Batra S. W. T. (1966). "Social behavior and nests of some nomiine bees in India (Hymenoptera, *Halictidæ*)". Insectes Sociaux. **13**: s. 145–153. DOI: 10.1007/BF02223020

Bertram B. (1991). “Underground Mysteries”. Nature. **357**: s. 29. DOI: 10.1038/354029a0

Beye M., Hasselmann M., Fondrk K., Page R.E., Omholt S.W. (2003). “The Gene csd is the Primary Signal for Sexual Development in the Honeybee and Encodes an SR-Type Protein”. Cell. **114**: s. 419-429. DOI: 10.1016/S0092-8674(03)00606-8

Boomsma J.J. (2007). “Kin selection versus sexual selection: why the ends do not meet”. Current Biology. **17**: s. R673-R683. DOI: 10.1016/j.cub.2007.06.033

Boomsma J.J. (2009). “Lifetime monogamy and the evolution of eusociality”. Philosophical transaction of the Royal Society of London. **364**: s. 3191-3208. DOI: 10.1098/rstb.2009.0101

Bortolotti L. och Costas C. (2014). ”Neurobiology of Chemical Communication”, kap. 5 Chemical Communication in the Honeybee Society. CRC Press/Taylor & Francis. ISBN: 978-1-4665-5341-5

Bourke A.F.G. och Franks N.R. (1995). “Social evolution in ants”. Princeton University Press,
Princeton, N.J. ISBN: 9780691044262

Canadian Agriculture and Food Museum (2015). “Life in a hive – stages of development”. http://bees.techno science.ca/english/bees/life-in-a-hive/stages.php hämtad: 5/5-2017

Châline N. (2004). “Reproductive conflict in the honeybee”, kap. 1 General Introduction. PhD Thesis. University of Sheffield.

Chapman T.W., Crespi B.J., Kranz B.D, Schwarz M.P. (2000). “High relatedness and inbreeding at the origin of eusociality in gall-inducing thrips”. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America. **97**: s. 1648-1650. DOI: 10.1073/pnas.020510097

Cook J.M. och Crozier R.H. (1995). “Sex determination and population biology in the Hymenoptera”. Trends in Ecology and Evolution. **10**: s. 281-286. DOI: 10.1016/0169-5347(95)90011-X

Couvillon M.J., Jandt J.M., Duong N., Dornhaus A. (2010). “Ontogeny of worker body size distribution in bumble bee (*Bombus impatiens*) colonies”. Ecological Entomology. **35**: s. 424-435. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2010.01198.x

Crespi B.J. och Yanega D. (1995). “The definition of eusociality”. Behavioral Ecology. **6**: s. 109-115. DOI: 10.1093/beheco/6.1.109

Crozier R.H. (2008). “Advanced eusociality, kin selection and male haploidy”. Australian Journal of Entomology. **47**: s. 2-8. DOI: 10.1111/j.1440-6055.2007.00621.x

Darwin C. (1859). “The Origin of Species”, kap. 7 Instinct: Objections to the theory of natural selection as applied to instincts: neuter and sterile insects.

Dawkins R. (2012). “"The Descent of Edward Wilson”. Prospect. URL: http://www.prospectmagazine.co.uk/magazine/edward-wilson-social-conquest-earth-evolutionary-errors-origin-species Hämtad: 20/4-2017

Dzierzon J. (1845). Bienenzeitung.

Engel M.S. (1998). ”Fossil honey bees and evolution in the genus *Apis* (Hymenoptera: Apidae)”. Apidologie. **29**: s. 265-281. DOI: 10.1051/apido:19980306

Engel M.S. (1999). "The taxonomy of recent and fossil honey bees (Hymenoptera: Apidae: *Apis*)". Journal of Hymenoptera Research. **8**: s. 165–196. ISSN: 1070-9428

Franck P., Solignac M., Vautrin D., Cornuet J-M, Koeniger G., Koeniger N. (2002). “Sperm competition and last-male precede in the honeybee”. Animal Behaviour. **64**: s. 503–509. DOI: 10.1006/anbe.2002.3078

Gary N.E. (1963). “Observations of mating behavior in the honey bee”. Journal of Apicultural Research. **2**: s. 3-13. DOI: 10.1080/00218839.1963.11100050

Gintis H. (2012). “Clash of the Titans”. BioScience. **62**: s. 987–991. DOI: 10.1525/bio.2012.62.11.8

Gordon D.M. (1996). “The organization of work in social insect colonies”. Nature. **380**: s. 121-124. DOI: 10.1038/380121a0

Gotoh A., Ito F., Billen J. (2013). “Vestigial spermatheca morphology in honeybee workers, *Apis cerana* and *Apis mellifera*, from Japan”. Apidologie. **44**: s. 133-143. DOI: 10.1007/s13592-012-0165-6

Hamilton W.D. (1963). "The evolution of altruistic behavior". American Naturalist. **97**: s. 354–356. DOI: 10.1086/497114

Hamilton W.D. (1964a). “The genetical evolution of social behaviour I”. Journal of Theoretical Biology. **7**: s. 1-16. DOI: 10.1016/0022-5193(64)90038-4

Hamilton W.D. (1964b). “The genetical evolution of social behaviour II”. Journal of Theoretical Biology. **7**: s. 17-52. DOI: 10.1016/0022-5193(64)90039-6

Heidinger I.M.M., Meixner M.D., Berg S., Büchler R. (2014). “Observation of the Mating Behavior of Honey Bee (*Apis mellifera L.*) Queens Using Radio-Frequency Identification (RFID): Factors Influencing the Duration and Frequency of Nuptial Flights”. Insects. **5**: s. 513-527. DOI: 10.3390/insects5030513

Honeybee Genome Sequencing Consortium (2006). “Insights into social insects from the genome of the honeybee *Apis mellifera*”. Nature. **443**: s. 931-949. DOI: 10.1038/nature05260

Hughes W.O.H., Oldroyd B.P., Beekman M., Ratnieks F.L.W. (2008). “Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality”. Science. **320**: s. 1213-1216. DOI: 10.1126/science.1156108

Jarvis J.U.M. (1981). “Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies”. Science. **212**: s. 571-573. DOI: 10.1126/science.7209555

Lovegrove B.G. och Wissel C. (1988). “Sociality in Molerats. Metabolic Scaling and the Role of Risk Sensitivity”. Oecologia. **74**: s. 600-606. DOI: 10.1007/BF00380059

Lyko F., Foret S., Kucharski R., Wolf S., Falckenhayn C., Maleszka R. (2010). “The Honey Bee Epigenomes: Differential Methylation of Brain DNA in Queens and Workers”. PLOS Biology. **8**: s. 1-12. DOI: 10.1371/journal.pbio.1000506

Mackensen O. (1951). “Viability and sex determination in the honey bee (*Apis mellifera L.*)”. Genetics. **36**: s. 500.509. PMCID: PMC1209536

Maleszka R (2008). “Epigenetic integration of environmental and genomic signals in honey bees”. Epigenetics. **3**: s. 188-192. DOI: 10.4161/epi.3.4.6697

Maynard Smith J. och Price G.R. (1973). "The logic of animal conflict". Nature. **246**: s. 15–18. DOI: 10.1038/246015a0

Michener C. D. (1969). "Comparative Social Behavior of Bees". Annual Review of Entomology. **14**: s. 299–342. DOI: 10.1146/annurev.en.14.010169.001503

Moritz R.F.A. och Southwick E.E. (1992). “Bees as Superorganisms: An Evolutionary Reality”, kap. 1 What is a superorganism?. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. ISBN: 978-3-642-84666-3

Normark B.B. (2003). “The evolution of alternative genetic systems in insects”. Annual Review of Entomology. **48**: s. 397-423. DOI: 10.1146/annurev.ento.48.091801.112703

Nowak M.A., Tarnita C.E., Wilson E.O. (2010). “The Evolution of Eusociality”. Nature. **466**: s. 1057–1062. DOI: 10.1038/nature09205

Page R.E. och Peng C.Y.S. (2001). ”Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera L.*). Experimental Gerontology. **36**: s. 695-711. DOI 10.1016/S0531-5565(00)00236-9.

Powell S. (2008). “Ecological specialization and the evolution of a specialized caste in Cephalotes ants”. Functional Ecology. **22**: s. 902–911. DOI: 10.111 l/j.l365-2435.2008.01436.x

Powell S. (2009). “How ecology shapes caste evolution: linking resource use, morphology, performance and fitness in a superorganism”. Evolutionary Biology. **22**: s. 1004-1013. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01710.x

Queller D.C. och Strassmann J.E. (1998). ”Kin selection and social insects”. Bioscience. **48**: s. 165-175. DOI: 10.2307/1313262

Ratnieks F.L.W. och Visscher P.K. (1989). ”Worker policing in the honeybee”. Nature. **342**: s. 796-797. DOI: 10.1038/342796a0

Ricklefs R. och Relyea R. (2014). ”Ecology – The Economy of Nature” (7:e upplagan), kap. 10 Social behaviors. W.H. Freeman and Company, New York. ISBN: 9781429249959

Rissing S.W. (1984). “Replete Caste Production and Allometry of Workers in the Honey Ant, *Myrmecocystus mexicanus* Wesmael (Hymenoptera: Formicidae)”. Journal of the Kansas Entomology Society **57**: s. 347-350. URL: http://www.jstor.org/stable/25084522?seq=1#page_scan_tab_contents Hämtad: 13/4-2017

Santomauro G., Oldham N.J., Boland W., Engels W (2004). ”Cannibalism of diploid drone larvae in the honey bee (*Apis mellifera*) is released by odd pattern of cuticular substances”. Journal of Apicultural Research. **43**: s. 69-74. DOI: 10.1080/00218839.2004.11101114

Schlüns H., Moritz R.F.A., Neumann P., Kryger P., Koeniger G. (2005). ”Multiple nuptial flights, sperm transfer
and the evolution of extreme polyandry in honeybee queens”. Animal Behaviour. **70**: s. 125–131. DOI: 10.1016/j.anbehav.2004.11.005

Sherman P.W., Jarvis U.M.J., Alexander R.D. (2017a). “The Biology of the Naked Mole-Rat”, kap. 5 The ecology of naked mole-rat colonies: burrowing, food, and limiting factors. Princeton University Press, Princeton. ISBN: 9780691601069

Sherman P.W., Jarvis U.M.J., Alexander R.D. (2017b). “The Biology of the Naked Mole-Rat”, kap. 11 Intracolonial aggression and nepotism by the breeding female naked mole-rat. Princeton University Press, Princeton. ISBN: 9780691601069

Sherman P.W., Jarvis U.M.J., Alexander R.D. (2017c). “The Biology of the Naked Mole-Rat”, kap. 14 Hormonal and behavioral aspects of reproductive suppression in female naked mole-rats. Princeton University Press, Princeton. ISBN: 9780691601069

Shorter J.R. och Tibbetts E.A. (2008). ”The effect of juvenile hormone on temporal polyethism in the paper wasp *Polistes dominulus*”. Insectes Sociaux. **56**: s. 7-13. DOI: 10.1007/s00040-008-1026-1

Thorne B.L. (1997). “Evolution of eusociality in termites”. Annual Review of Ecology and Systematics. **28**: s. 27-54. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.28.1.27

vanEngelsdorp D., Evans J.D., Saegerman C., Mullin C., Haubruge E., Nguyen B.K., Frazier M., Frazier J., Cox-Foster D., Chen Y., Underwood R., Tarpy D.R., Pettis J.S. (2009). “Colony Collapse Disorder: A Descriptive Study”. **4**: s. e6481. PLOS. DOI: 10.1371/journal.pone.0006481

Visscher P.K. (1989). “A quantitative study of worker reproduction in honey bee colonies”. Behavioral Ecology and Sociobiology. **25**: s. 247-254. DOI: 10.1007/BF00300050

Waller G.D. (1980). “Beekeeping in the United States – Agricultural handbook number 335”, Honey bee life history. s. 24-29. ISBN: B000H9M246

Wang H., Zhang S.W., Zeng Z.J., Yan W.Y. (2014). Nutrition affects longevity and gene expression in honey bee (*Apis mellifera*) workers. Apidologie **45**: 618-625. DOI 10.1007/s13592-014-0276-3

Wenseleers T., Hart A.G., Ratnieks F.L.W. (2008). “When Resistance Is Useless: Policing and the Evolution of Reproductive Acquiescence in Insect Societies”. American Naturalist. **164**: s. E154-E167. DOI: 10.1086/425223

Wilson D.S och Sober E. (1989). ”Reviving the Superorganism”. Journal of Theoretical Biology. **136**: s. 337-356. DOI: 10.1016/S0022-5193(89)80169-9

Wilson E.O. (1971). “The insect societies”. Belknap Press, Cambridge, MA. ISBN: 674454901

Wilson E.O. (2008). “One Giant Leap: How Insects Achieved Altruism and Colonial Life”. Bioscience. **58**: s. 17-25. DOI: 10.1641/B580106

Wilson E.O. (2012). “The Social Conquest of Earth”. Liveright Publishing Corporation, NY. s. 51. ISBN: 9780871404138

Winston M.L. (1987). ”The biology of the honeybee”, kap. 3 Form and Function. Harvard University Press. ISBN: 9780674074095

Woyke J. (1963a). “Drone larvae from fertilized eggs of the honeybee”. Journal of Apicultural Research. **2**: s. 19-24. DOI: 10.1080/00218839.1963.11100052

Woyke J. (1963b). “What happens to diploid drone larvae in a honeybee colony?”. Journal of Apicultural Research. **2**: s. 73–75. DOI: 10.1080/00218839.1963.11100063

Yang W.C., Tian Y.Y., Han M.F., Miao X.Q. (2017). “Longevity extension of worker honey bees (*Apis mellifera*) by royal jelly: optimal dose and active ingredient”. PeerJ. **5**: s. e3118. DOI: 10.7717/peerj.3118

Zennouchea O.S., Iguer-Ouadab M., Benmeradic N., Mohammedid A. (2015). “Structure and organization of the spermatozoa within the spermatheca of honey bee queens Apis mellifera intermissa L.”. Journal of Apicultural Research. **54**: s. 577–581. DOI: 10.1080/00218839.2016.1173426

Etikbilaga

Bakgrund
Begreppet ”eusocialitet” myntades år 1966 och kommer från grekiskans ”eu” som betyder god eller verklig (Batra, 1966). Det är ett socialt system hos vissa flocklevande djur, som karaktäriseras av en organisation med kaster (Crespi och Yanega 1995). En kast är en grupp individer som är specialiserade på vissa sysslor. Tre andra kriterier för eusocialitet är att flocken lever i överlappande generationer, minst en kast är steril, samt att reproduktionen är begränsad till en kast. Det ska också finnas kaster som tar hand om de reproduktiva individernas avkommor. Detta sociala system har varit viktigt att studera för fenomen som släktselektion och altruism, men precis som i många andra biologiska forskningsområden ställs man inför frågan huruvida man kan rättfärdiga experiment med försöksdjur.

Etisk frågeställning
Är det nödvändigt samt etiskt försvarbart att använda djur i forskning om eusocialitet?

Diskussion
Forskningen om eusocialitet har främst gjorts på insekter. De populäraste grupperna är getingar, bin och myror. Andra insekter som används flitigt är termiter, men de senaste 30 åren har även vissa mullvadsgnagare som till exempel nakenråttor använts. I nuläget är detta den enda kända däggdjursgruppen som uppvisar beteendet. Försöken på de eusociala arterna görs både via observationer *in vivo* och *in vitro*. Försök *in vivo* går till så att man observerar en koloni som etablerats på naturlig väg, medan försök *in vitro* kan innebära stress för djuren, då man ingriper och hanterar dem på ett sätt som kan orsaka smärta eller obehag.

Först bör man återigen understryka att eusocialitet alltså inte upptäckts hos andra däggdjur än mullvadsgnagare. Av den anledningen är det svårt att hävda att man istället borde bedriva forskningen på människor. Fördelen med försök på människor hade dock varit att vi är förmögna att själva välja om vi vill delta i studier eller inte, men eftersom eusocialitet inte finns hos människor, måste djurförsök ur den aspekten alltså kunna ses som rättfärdigade.

Vidare kan man då fråga sig om det finns någon djurgrupp som är mer lättmotiverad att använda än en annan. Människan har en tendens att känna starkare för det hon kan relatera till. Av den anledningen förutsätter jag att de flesta är överens om att det då känns mer etiskt att använda sig av insekter än exempelvis mullvadsgnagare, som ju är däggdjur precis som vi. Däggdjur har ett mer avancerat känsloliv än insekter, vars hjärnor är betydligt mindre komplexa och ses som primitiva i jämförelse då de saknar många delar som våra är utrustade med. Viktigt att förstå är dock att detta inte är samma sak som att de inte kan känna smärta. Skillnaden ligger mer i att de inte kan reflektera över den smärta eller stress de utsätts för på samma sätt som vi och andra däggdjur. Jag tror att detta är anledningen till att vi inte värderar deras lidande lika högt. Dessutom har forskningen fokuserat mest på just insekter, men med största sannolikhet av andra skäl än vad som känns mer eller mindre etiskt rätt. Motiveringen har snarare varit det faktum att det var den första - och i dagsläget också största – organismgrupp där eusocialitet observerats, att många av dessa arter har en annorlunda genuppsättning (haplodiploidi) samt att insekter är både billigare och lättare att hantera än större och mer komplexa arter.

Men borde man forska om eusocialitet över huvud taget? Ger det verkligen så mycket insikt att det är värt att utsätta djur, oavsett om det är den minsta primitiva insekt eller ett komplex

däggdjur, för *in vitro*-försök? Dessa kan ju leda till stress då man exempelvis flyttar runt bidrottningar mellan kolonier eller manipulerar larvers födointag. När det gäller mullvadsgnagare river man ibland upp deras underjordiska bon och separerar alternativt tillför individer för att göra någon slags tvångsetablering av en ny koloni i labbet. Individernas beteende i den nya kolonin observeras sedan genom exempelvis en glasruta där man kan se de underjordiska gångar som de lever i.

Forskningen ger först och främst en större förståelse för fenomen inom området beteendeekologi. Observationer av eusocialitet har både bidragit till uppkomsten respektive utvecklingen av teorier rörande släktselektion och altruism, men har också varit viktig i genetisk forskning med tanke på att det behövts kunskap om haplodiploidi för att kunna dra rimliga slutsatser och bygga allmängiltiga teorier. Dock innebär det förstås en ekonomisk kostnad och denna forskning har än så länge inga direkta praktiska tillämpningar, förutom möjligtvis att underlätta för exempelvis biodlare att förstå varför insekterna beter sig som de gör. Man måste helt enkelt bestämma sig för om man anser att de teoretiska framstegen är tillräckliga för att rättfärdiga forskning som involverar försöksdjur, inom ett område som ännu inte har särskilt många praktiska tillämpningar.

Källor

Batra S. W. T. (1966). "Social behavior and nests of some nomiine bees in India (Hymenoptera, *Halictidæ*)". Insectes Sociaux. **13**: s. 145–153. DOI: 10.1007/BF02223020

Crespi B.J. och Yanega D. (1995). “The definition of eusociality”. Behavioral Ecology. **6**: s. 109-115. DOI: 10.1093/beheco/6.1.109