



UPPSALA  
UNIVERSITET

# Evolution av sociala strukturer hos samhällsbyggande Hymenoptera

Sofia Hammerling

---

Independent Project in Biology  
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2011  
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

# Evolution av sociala strukturer hos samhällsbyggande Hymenoptera

Sofia Hammerling

Självständigt arbete i biologi 2011

## Sammandrag

Uppkomsten av samhällsbyggande insekter utgör idag ett komplext forskningsfält där teorier går isär och vävs samman. Utgångspunkten är allt som oftast sociala strukturer i en koloni, där fördelning av arbete, såsom reproduktion och födosök, är uppdelat mellan olika individer. Släktskapsteorin är en av två grundläggande teorier i vilken släktskap och selektion på individnivå är utgångspunkten för evolution av samhällsbyggande insekter. Bland sociala steklar är denna teori särskilt intressant, eftersom dessa arter har en haplodiploid könsbestämning som gör att helsyster är närmare släkt med varandra än hos diploida arter. Det nära släktskapet kan därmed vara grunden för att sociala och uppoffrande beteenden evolverat fram.

Den andra av de två grundläggande teorierna är gruppselektion. Förespråkare av denna teori hävdar att selektion kan ske på flera nivåer och därmed även på grupper av individer, det vill säga, kolonier där andelen samarbetande medlemmar är hög har högre fitness än andra grupper och på så sätt främjas evolutionen av sociala mönster hos insekter.

Fördelning av arbetsuppgifter i en koloni har gett upphov till skilda morfologier och beteenden inom samma art. Differentieringen är reglerad av det endokrina systemet som ger upphov till olika genuttryck, men de avgörande faktorerna varierar. Hos vissa arter är miljömässiga faktorer såsom föda och temperatur avgörande för om de ska utvecklas till reproduktiv individ eller arbetare, medan det hos andra arter är genetiskt förutbestämt. Huruvida detta är resultatet av konvergent evolution eller ej råder det delade meningar om. Sociala strukturer har uppkommit hos flera arter av Hymenoptera långt efter att de divergerade från en gemensam anfader, men det är möjligt att de modifierade generna i anspråk är desamma hos dessa arter. Identifiering av gener som styr differentieringen mot olika morfologier och beteenden är mycket begränsad, vilket gör det svårt att dra slutsatser kring bevarade mekanismer samt faktorer som uppkommit senare i de sociala insekternas historia.

## Introduktion

Getingar, myror och bin hör till ordningen steklar (Hymenoptera). De två förstnämnda hör till överfamiljen Vespoidea medan bin hör till överfamiljen Apoidea. Med undantag av några få arter är alla hanar haploida och uppkommer via partenogenes, det vill säga jungfrufödelse, medan honorna är diploida och uppkommer via befruktade ägg. Hanar kan således bara få döttrar. Alla myror och flera arter av bin respektive getingar är samhällsbyggande, även kallat eusociala. Detta är en form av socialt mönster som karaktäriseras av följande fyra punkter (Wilson 1971):

1. Flera vuxna individer som lever tillsammans
2. Överlappande generationer
3. Individerna i gruppen hjälps åt att ta hand om avkomman och boet
4. Reproduktionen är begränsad till en eller några få individer i gruppen medan övriga individer är sterila.

Det finns även en rad insekter som inte kan klassificeras som samhällsbyggande, men som utför

sociala beteenden. Dessa arter kallas presociala och innefattar fyra grupper (Michener 1969):

1. Subsociala - föräldrarna tar hand om sin avkomma under en period.
2. Kommunal - ett antal individer från samma generation som delar bo, dock utan att dela på vård av avkomma.
3. Kvasisocial - samma som kommunal, men i detta fall delar de på vård av avkomma.
4. Semisocial - samma som kvasisocial samt en uppdelning i reproduktiva - och övriga arbetsuppgifter.

Hos alla samhällsbyggande arter av Hymenoptera utgörs kolonierna till största del av honliga individer (Nationalencyklopedin 2011a). Arbetsuppgifterna är fördelade mellan drottning som står för reproduktionen och arbetare som sköter bo, avkomma, insamling av föda och försvar. Hanarna är oftast kortlivade och tjänar inget syfte i kolonin efter att de parat sig (Wilson 1971). Drottningen kan leva i upp till 15 år hos vissa arter av myror och under sin livstid hinna ge upphov till nära en miljon ägg (Ricklefs 2007). Hon parar sig vanligtvis bara vid ett tillfälle och förvarar sedan sperma i ett särskilt förvaringsorgan (Wilson 1971). Sociala insekter bygger bo av varierande form, material och storlek, men de fyller gemensamma funktioner såsom skydd mot fiender och väderomslag samt förvaring av föda (Brian 1983). Myror av släktet *Attini* använder dessutom sitt bo till att skapa ett utomordentligt bra klimat för svampodling. De samlar näring till svampen i form av växtdelar och håller parasiter och patogener borta från odlingen. Svampen i sin tur är källa till föda åt larverna i kolonin (Currie 2001). Boets arkitektur utgår vanligen från en av två huvudprinciper. Myrornas bo är indelat i olika rum mellan vilka larverna förflyttas beroende på ålder och behov medan getingar och bin bygger enskilda celler för var och en av sina larver. Avkomman förflyttas aldrig mellan celler utan växer och förpuppas i en och samma cell (Brian 1983).

Evolutionen har lett till att sociala insekter har specialiserat sig på olika typer av föda, både animalisk och vegetabilisk. Myror och getingar började dock som predatorer, men utvecklingen har lett till specialiseringar såsom exempelvis multna växtdelar, pollen och nektar. Samarbetet med insamling av föda och andra arbetsuppgifter kräver ett avancerat kommunikationssystem. Hur mycket föda som krävs, var den står att finna och hur den ska lagras förmedlas mellan medlemmar i en koloni via feromoner, doftspår och rörelser. En geting som upptäckt ett område med goda födoresurser lämnar efter sig ett doftspår på vägen tillbaka till boet, samlar ett antal arbetare samt ger information om avstånd innan de i samlad trupp ger sig iväg tillbaka till området (Brian 1983).

Begreppet naturligt urval innebär att miljön verkar på individer på sådant sätt att den bäst anpassade får flest avkomma, det vill säga hög fitness. Dessa individer för sina gener vidare till nästa generation (Nationalencyklopedin 2011b). Av denna anledning har eusociala arter varit svåra att förklara ur ett evolutionärt perspektiv. Det är förbryllande hur evolutionen har kunnat ge upphov till samhällen där reproduktionen är begränsad till en eller ett fåtal individer (Ratnieks *et al.* 2011).

I denna sammanställning kommer jag att fokusera på evolutionen av avancerade sociala insekter av ordningen Hymenoptera. Jag kommer att redogöra för några gällande teorier kring uppkomsten av sociala strukturer såsom specialisering av olika arbetsuppgifter samt utvecklingen av morfologiskt skilda individer inom samma art.

## **Hur uppkom samhällsbyggande insektskolonier?**

Hur evolutionen banat väg för icke-själviska individer är under ständig debatt. Motsättningarna inom forskarvärlden handlar inte sällan om på vilken eller vilka nivåer naturlig selektion sker (Wilson 2008) I början av 1960-talet uppstod en diskussion kring huruvida selektion kunde ske

mellan grupper istället för mellan individer (Wilson & Wilson 2007). En bland förespråkarna för gruppselektion var Wynne-Edwards (1962) som påstod att selektion endast kan ske mellan grupper. I sin bok "Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour" beskrev han selektion mellan grupper som en tävlan om resurser (Wynne-Edwards 1962). De populationer som överexploaterade sina områden skulle helt enkelt dö ut. En av hans kritiker var Williams som inte förkastade teorin, men betonade att det aldrig skulle kunna ske i praktiken. Enligt Williams är selektion på individnivå alltid starkare än selektion mellan grupper. I en grupp bestående av individer som samarbetar och gör "upppoffringar" för att resurserna ska räcka kommer en individ som "fuskar" alltid ha högre fitness än en "upppoffrande" individ (Williams 1966). En fuskares gener kommer då att spridas snabbare och efter ett antal generationer kommer gruppen bestå enbart av fuskare. Teorin om gruppselektion blev betraktad som naiv och blev ett mer eller mindre bannlyst koncept ända tills nyligen (Wilson & Edward 2008). Dagens förespråkare för gruppselektion har dock tillägnat sig en ny tolkning, så kallad fler-nivå-selektion (multi level selection, MLS) som utgår ifrån att selektion kan ske på fyra nivåer: gen-, cell-, individ-, och grupp-nivå (Okasha 2006). Även om selektion på individnivå anses vara av störst relativ betydelse är MLS idag en accepterad teori. Därför handlar forskning kring samarbetande organismer idag i betydande grad om konflikter mellan de selektiva krafterna på olika nivåer samt de evolutionära mekanismer som styr detta samspel (Nationalencyklopedin 2011c).

### Släktskapsteorin

Flera teorier kring uppkomsten av samhällsbyggande insekter har presenterats. En av de tidigare framställda är den så kallade släktskapsteorin (Smith 1964) som formulerades av Hamilton (1964). Denna teori innebär att en individ, istället för att höja sin direkta fitness genom egen avkomma, kan tjäna på att öka sin inkluderade fitness (eng. inclusive fitness) genom att bidra till fitness för nära släktingar. En släkting delar med viss sannolikhet gener med individen som utför ett altruistiskt beteende, det vill säga ett beteende där en individ offerar sin egen reproduktion för att främja en annans (Hamilton 1964). För att sådana altruistiska beteendemönster ska utvecklas krävs enligt Hamiltons regel följande:

$$rB - C > 0 \text{ där,}$$

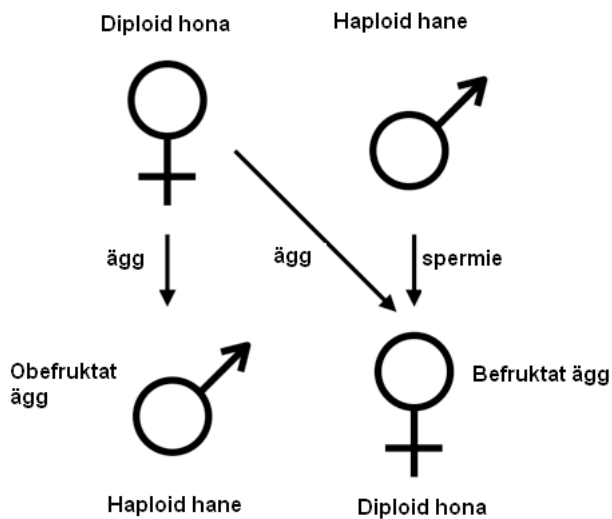
$r$  = Släktskapskoefficienten, som anger sannolikheten att en kopia av en gen hos donatorn av ett altruistiskt beteende återfinns hos mottagaren

$B$  = Den fördel mottagaren av ett altruistiskt beteende får i form av ökad fitness

$C$  = Kostnaden för donatorn

Ur denna formel framgår att ju högre kostnaden är i förhållande till fördel för mottagaren desto högre värde för släktskapskoefficienten krävs för att altruism ska selekteras. Det finns flera metoder för att räkna värdet på  $r$ , men de flesta leder dock fram till ungefär lika värden. För diploida organismer är  $r = 0,5$  för en individ till sin avkomma, vilket den även är mellan två helsyskon. Mellan individer som delar endast en gemensam förälder är  $r = 0,25$  och så vidare (Ricklefs 2007). Hamilton (1964) konstaterade även att det krävs någon form av släktskapsigenkänning (eng. kin recognition) mellan individer för att de ska kunna avgöra släktskapet. Feromoner eller karakteristiska morfologier skulle kunna vara exempel på detta Dawkins (1976) myntade, utifrån Hamiltons teori om släktskapsigenkänning, begreppet "gröna skäggalleler" (eng. green beard alleles). Idén är att dessa skulle kunna ge bäraren förmågan att direkt upptäcka andra individer som bär på en kopia av samma allel (Dawkins 1976).

De flesta arter inom kategorin samhällsbyggande Hymenoptera har haplodiploid könsbestämning



**Figur 1.** Haplodiploid könsbestämning. Omritad efter University of Rochester (2011).

(figur 1) (Nationalencyklopedin 2011c). Detta innebär att det förekommer individer med enkel- respektive dubbel uppsättning gener inom samma art som ger upphov till en asymmetrisk fördelning av släktskap mellan syskon. Då en hanes gameter framställs via mitos kommer hans avkomma garanterat att ha identisk genuppsättning från honom, vilket innebär att helsysstrar är närmare släkt med varandra,  $r = 0,75$ , än i diploida organismer. Mellan bröder är släktskapet motsvarande en halv medan en systers släktskapskoefficient till sin bror bara är 0,25. En mor har, likt diploida organismer, 50 % chans att återfinna en kopia av sina gener hos både söner och döttrar, eftersom hanen är haploid och honor uppstår genom sexuell förökning (Crozier 1970). Om en arbetarhona valde att ta hand om sina yngre bröder i lika stor utsträckning som sina yngre sysstrar skulle hennes genomsnittliga släktskap till syskonen bli motsvarande 0,5. I

sådant fall skulle hon tjäna lika mycket på att föda upp sin egen avkomma (Trivers & Hare 1976). Detta kan enligt släktskapsteorin vara en orsak till att könsfördelningen är skev. En koloni bestående av sysstrar har således högre benägenhet att utveckla altruistiska beteenden än en koloni med blandade kön. Dels på grund av att sysstrar är närmare släkt med varandra än med sina bröder, men också för att de är närmare släkt med varandra än med sin egen avkomma. Det ger dem således högre inkluderad fitness att ta hand om sin mors avkomma än vad det ger dem direkt fitness att ta hand om sin egen avkomma (Hamilton 1964).

Släktskapsteorin är utsatt för debatt av flera skäl. Bland de samhällsbyggande insekterna inom ordningen Hymenoptera finns varierande former av sociala strukturer. Polyandri och polygyni är förekommande. Det förstnämnda innebär att en drottning i en koloni parar sig flera gånger och det andra innebär att det finns flera reproduktiva drottningar i en och samma koloni (Wilson 1971). Båda dessa fall ger upphov till lägre släktskap mellan individer i en koloni (Hamilton, 1964), vilket motsäger teorin om släktskap som uppkomsten av samhällsbyggande insekter (Wilson 2008). Förespråkare av teorin har förklarat detta genom att peka på monandri som den sociala ursprungsstrukturen och att övriga former av sociala strukturer sedan utvecklats ur den (Hughes *et al.* 2008). Det finns även ett signifikant samband mellan totipotens, i detta fall ett embryos möjlighet att utvecklas till drottning eller arbetare, och monandri. Hos arter med polyandri är arbetarna i de flesta fall helt sterila och tjänar således fortfarande på att bidra till ökad fitness för avlägsna släktingar då de inte har möjlighet att föda upp egen avkomma. Att kolonier med större genetisk diversitet härrör ur familjer där alla arbetare är sysstrar kan vara på grund av selektion för ökad resistens mot parasiter (Hughes *et al.* 2008). Faktumet kvarstår att polyandri även förekommer hos arter av Hymenoptera där arbetarna förvisso har förlorat förmågan att reproducera sig sexuellt, men behållit fungerande äggläggningsmekanismer så att de kan lägga ägg som ger upphov till söner via partenogenes (Wilson 1971). Detta är en källa till interna konflikter om reproduktion mellan medlemmar av en koloni som hotar systemet. Då släktskapet mellan syskon i en koloni sjunker, minskar inkluderad fitness för individen och intresset för att producera egen avkomma ökar bland arbetarna. Att lägga ägg drar dock fokus från arbetet i boet och skulle på sikt minska fitness för hela kolonin. Många arter förhindrar detta genom ett så kallat polis-beteende där arbetare eller drottning uppträder aggressivt och förstör ägg som inte producerats av kolonins drottning (Ratnieks *et al.*

2006). Detta beteende kan, enligt släktskapsteorin, ha sitt ursprung i att det ligger i arbetarens intresse att ingen tid spillas på att föda upp brorsöner eller halvbrorsöner som de är mer avlägset släkt med,  $<0,25$ , än sina systrar och bröder även om de bara har en förälder, drottningen, gemensam. Drottningen å sin sida, har naturligtvis ett större intresse att föda upp egna söner än sina döttrars söner (Ratnieks 1988). Polisbeteendet har observerats i flera arter av Hymenoptera såsom exempelvis honungsbi, *Apis mellifera*, vanlig geting *Vespula vulgaris* (Foster and Ratnieks 2001) och i ett flertal myrarter (eg. Iwanishi *et al.* 2003, Endler *et al.* 2004). I enlighet med släktskapsteorin visar Wenseleers *et al.* (2004a) i en teoretisk modell att polisbeteende kan minska arbetarreproduktion om släktskapet är  $< 1$ . I teorin skulle alltså lägre släktskap i en koloni leda till ökat polisbeteende. Empiriska studier på detta har gjorts på bland annat *Vespinae rufa*, där man jämfört faderskap, andel ägg lagda av arbetare respektive drottning samt grad av polisbeteende. *V. rufa* har relativt små kolonier som antas vara en effekt av låg polyandri. I ett försök av Wenseleers *et al.* (2005) analyserades individer av arten *V. rufa* i fyra mikrosatellitloci för att åskådliggöra andel släktskap och således graden av polyandri. Därefter filmade man getingarnas beteende, det vill säga hur stor andel ägg som lades av arbetare samt polisbeteende. I resultatet kunde konstateras, i enlighet med teorin, att polyandrin var låg, vilket även polisbeteendet var. Det kan även tas i beaktande att man hos andra arter av *Vespula* där polyandrin är hög har observerat en hög grad av polisbeteende (Foster and Ratnieks 2001).

### Gruppselektion

“The problem of group selection is to determine if and how those traits that are advantageous to the group, yet outside the realm of individual selection, can be selected for, and conversely, how those traits that are disadvantageous to the group, yet within the realm of individual selection, can be blocked.” Så beskrev Wilson (1975) ett evolutionärt dilemma i sin artikel ”A theory of group selection”. Även om den aktuella synen på gruppselektion har förändrats mycket sedan 60-talet, bygger den på teorier som framfördes då. En sådan teori var *höstacksmodellen* som utvecklades av teoretikern Smith. En population är indelad i mindre karaktärsgrupper (eng. trait groups) av storlek N inom vilka interaktioner som påverkar fitness utförs (gruppen kan till exempel vara utsatt för predation). Gruppen består av typerna A och B. den första bär på en altruistisk gen medan den andra bär en självisk. På individnivå sker selektion för typ B, men grupper med högre andel A har högre fitness än andra grupper. Med återkommande regelbundenhet blandas alla karaktärsgrupper i en stor grupp där varje individ ger upphov till exakt en avkomma varpå alla individer åter delar in sig i mindre grupper av storlek N. Den återkommande uppsamlingen och blandningen av karaktärsgrupper skulle då förhindra att den altruistiska genen blir utrotad genom individselektion. Smith var själv skeptisk till om hans exempel skulle förekomma i naturen. Enligt hans teori kunde en altruistisk gen bara fixeras genom genetisk drift, vilket skulle kräva små karaktärsgrupper och begränsad spridning för att inte nya själviska gener skulle ta över (Smith 1964). Detta var trots allt en ansats till MLS, det vill säga att selektion kan arbeta på flera nivåer (Okasha 2006). Wilson utvecklade en teori som var mycket lik höstacksmodellen, men där han tog fasta på att genetisk drift inte var den enda möjligheten för en altruistisk gen att fixeras, utan att andelen A respektive B i varje karaktärsgrupp var avgörande för om gruppen skulle drivas mot individselektion (fler B) eller gruppselektion (fler A) (Wilson 1975).

Stöd för MLS har studerats både i fält och i laboratorium. Ett exempel på det förstnämnda är lejonhonors beteende vid försvar av sitt territorium. Somliga individer tar på sig ledarrollen och riskerar livet för ett område medan andra individer är högst obenägna att stå upp för sitt revir. De som intar ledarrollen betalar ett högre pris, men gruppen som helhet hade haft betydligt lägre fitness om den hade saknat individer som var benägna att samarbeta (Heinsohn & Packer 1995). Ett exempel på studium i laboratorium berör gruppselektion av två varianter av mjölbagge: *Tribolium castaneum* och *Tribolium confusum*. Ett lika stort antal av vardera art placerades i små flaskor där

de tilläts bilda täta populationer tillsammans. På så sätt samevolverade de båda varianterna och utvecklade förmåga att bilda täta samexisterade kolonier. Efter ett antal generationer valde man ut flaskor i vilka tätheten hos *T. castaneum* var som högst och prövade att odla dessa mjölbagg, dels tillsammans med andra samevolverade mjölbagg av samma generation, men från andra flaskor, dels tillsammans med sina respektive ursprungliga stammar, det vill säga *T. castaneum* och *T. confusum* som ej odlats tillsammans. Resultatet utföll så att hög täthet uppnåddes i det förstnämnda fallet, men ej i det andra, vilket tyder på att egenskapen att uppnå hög populationsdensitet hade selekterats på grupp nivå. Förmågan var ärvbar, men kunde inte uttryckas i samvaro med de ursprungliga stammarna (Goodnight 1990).

När MLS appliceras på evolutionen av samhällsbyggande insekter blir släktskap snarare en konsekvens än en orsak. Svaret antas istället finnas i några få betydelsefulla preadaptioner samt kraftig gruppselektion. Uppkomsten av en mutation i en allel som får en individ att stanna i sitt bo kan ha varit tillräckligt för att föregångarna till samhällsbyggare ska ha uppstått om det gav fördelar att leva i grupp gentemot ett solitärt liv. För att kriterierna för en samhällsbyggande koloni ska uppfyllas krävdes också en form av fenotypisk plasticitet, där individer kunde dela på arbetet och överlåta reproduktion till någon eller några få individer. En sådan egenskap kan ha uppstått på individnivå för anpassning till skiftande miljöförhållanden (Wilson 2008). Ett exempel på detta har observerats hos exempelvis den japanska stambosbyggande biet *Ceratina flavipes*. I de allra flesta fall lever denna art solitärt, bygger bo, lägger ägg och försörjer boet med pollen. I sällsynta fall har man dock upptäckt att de samarbetar två och två och delar på arbetet (Sakagami och Maeta 1987).

Cellulosasammansättningen i exoskelettet hos insekter har utsetts som en potentiell faktor till släktskapsigenkänning. Den kemiska sammansättningen kan till viss del vara genetiskt ärftlig och hjälper en individ att särskilja familjemedlemmar från övriga artfränder (El-Showk *et al.* 2009). Wilson och Hölldobler (2005) motsätter sig denna idé om att insekter skulle kunna avgöra hur nära släkt de är med varandra. I en tidig studie från 1903, kunde man visa på att prägling hos myror sker under ett tidigt stadium som vuxna individer. I studien placerade man flera nyblivna vuxna individer från olika myrarter tillsammans och lät dem präglas på varandra, varpå de kunde leva ihop utan någon större fientlighet (Fielde 1903).

I kritiken mot släktskapsteorin anser (Wilson 2008) det viktigt att poängtera att eusocialitet uppträder inte bara hos haplodiploida arter utan även hos diploida arter såsom termiter (Wilson 1971) och naken mullvadsträtta (Jarvis 1981). Dessutom finns ett mycket stort antal insektsarter som förökar sig genom partenogenes och trots detta inte är samhällsbyggande. Haplodiploiditet, enligt Wilson, borde därför inte ses som en avgörande faktor i evolutionen av eusociala kolonier (Wilson 2008).

## **Kaster hos samhällsbyggande insekter**

Sociala myror, getingar och bin har i sina kolonier flera funktionellt skilda individer som brukar benämnas "kaster". Myror har tre distinkta honliga kaster: Drottning, arbetare och väktare. De två sistnämnda kallas även liten respektive stor arbetare (Wilson 1971). Myror är unika i det avseende att de har morfologiska skillnader mellan arbetare. Övriga sociala arter inom Hymenoptera har enbart morfologiska skillnader mellan arbetare och drottning (Wheeler & Nijhout 1983). Hanar klassificeras sällan som en kast, då det aldrig förekommer olika morfologier eller skilda beteenden mellan hanar av samma art (Wilson 1971).

*Drottningen* är den fullt reproduktivt utvecklade kasten. De har vanligtvis välutvecklade vingar för att de ska kunna svärma, para sig och grunda nya kolonier (Wilson 1971). Det finns dock arter där drottningen saknar vingar. Hos arten *Rhytidoponera metallica* är hanarna vingbeklädda, men ej

honorna. Drottningen vandrar strax utanför boet där hon attraherar hanarna med hjälp av ett feromon istället för att aktivt söka upp dem (Hölldobler & Haskins 1977).

*Arbetare* är helt eller delvis sterila och saknar vingar. Denna kast kan vara indelad i flera överlappande storlekar, subkaster. Arter med endast en typ av arbetare betecknas som monomorfa, de med två skilda storlekar på arbetare dimorfa och de med fler än två kallas polymorfa. De minsta utför uppgifter i boet såsom underhåll av bo och avkomma. De något större kan röra sig utanför boet i jakt på byte.

*Väktare* är stora arbetare, vanligtvis med påfallande stora huvuden och mundelar. Dessa utgör en kolonis försvar i boet eller utanför. Små till något större arbetare kan utgöra den enda existerande subkasten i en koloni, men väktare återfinns alltid med minst en subkast utöver denne.

Fördelning av arbete mellan arbetare är inte alltid bestämt av olika morfologier. Det finns även exempel på insekter som utför olika arbetsuppgifter i olika stadier av livet. Getingar och bin har inga morfologiskt skilda subkaster. Deras indelning av arbetsuppgifter styrs av mognad. Detta fenomen kallas åldersrelaterad- eller temporär polyetism. Både individer med särpräglade morfologier samt beteendemönster styrda av mognad är vanligen något plastiska och kan utföra uppgifter utöver dem de är destinerade för vid behov (Wilson 1971).

Uppdelning av reproduktion och arbete kring boet är som tidigare nämnts något som kännetecknar samhällsbyggande insekter. Hos flera arter är dock arbetet även fördelat mellan subkaster. *Pogonomyrmex badius* karaktäriseras exempelvis av två honliga, morfologiskt skilda subkaster, en mindre och en större (Cole 1968). Hur kan evolutionen främja utvecklingen av polymorfa subkaster? Specialisering kan ge ökad effektivitet i en koloni och selektion kan ha skett på gruppnivå, vilket även kan ha verkat på andelen av vardera subkast i en koloni. Hasegawa (1997) utformade en modell där selektionen verkar på gruppnivå för att uppnå en optimal fördelning av arbetsuppgifter. Ur ett evolutionärt perspektiv kan kolonier där det skett en fördelning av arbetsuppgifter och specialisering erfara en ökad fitness. Modellen redogör för den optimala kompositionen av vardera subkast hos en art av social insekt med två eller flera typer av arbetare. Hasegawa applicerade även modellen på empiriska studier av arten *Colobopsis nipponicus*, en myra med små respektive stora arbetare. De stora är specialiserade på förvaring av föda och försvar av bo medan de mindre tar hand om avkomman och söker föda (Hasegawa 1993). Enligt modellen bör cirka 20 % av en koloni hos denna art utgöras av stora arbetare och resten små. Detta stämmer bra överens med verkligheten (Hasegawa 1993). Anledningen till att fördelningen ej är jämn beror troligen på att en kolonis försvar inte förbättras avsevärt efter att ett visst antal stora arbetare uppnåtts. *C. nipponicus* bo innehåller ett begränsat antal ingångar som övervakas av en vakt genom att denne pluggar igen gången med sitt stora huvud. Fler än en vakt per ingång innebär slöseri på arbete och resurser för kolonin. Det ökade bidrag i form av föda som fler större arbetare innebär kan inte väga upp den förlust i fitness för hela kolonin som blir en följd av minskat antal små arbetare som föder upp avkomman. Fördelningen 2:8 kan även styrkas av manipulerade försök där man undersökt kolonier med olika fördelning av subkaster (Hasegawa 1997). Denna typ av selektion tar dock inte i beaktande den konflikt som uppstår om arbetarnas fitness varierar. I fallet *C. nipponicus* lägger ingen av subkasterna ägg, vilket utesluter denna typ av konflikt. Detta tycks även vara trenden för arter inom Hymenoptera med multipla kaster, men det finns undantag. I exempelvis *P. badius* har de större kasterna fler ägglädare än de små och har således olika reproduktiv förmåga (Smith *et al.* 2008). Detta kan dock kontrolleras via exempelvis polisbeteende (Ratnieks *et al.* 2006) eller, som hos arten *C. Smithi*, att ägg lagda av stora arbetare förvaras som föda till larver (Heinz *et al.* 1999). En annan aspekt är att en individs kastdifferentiering kan styras av yttre faktorer som regleras av andra, vuxna arbetare i kolonin.



## Genetik och miljö

Miljömässig kastdifferentiering, ECD (eng. environmental caste differentiation) såsom födokvalité, födokvantitet, temperatur, drottningferomoner och kolonistorlek förespråkas av släktskapsteoretiker och var länge den rådande teorin då man under många år trodde att alla sociala insektslarver var totipotenta (Wheeler 1986). I fall av ECD avgörs inte kast av genotyper utan snarare av olika genuttryck som är en effekt av miljöpåverkan (Wheeler 1986). Den aktuella uppfattningen är dock att det snarare finns ett kontinuum mellan MKD och genetisk kastdifferentiering, GCD (eng. genetic caste differentiation) då flera empiriska studier visar på detta. Det varierar från art till art hur mycket ECD eller GCD har betydelse för bestämning av kast. Frågan som lyfts är huruvida genetiska eller miljömässiga faktorer var först med att styra utvecklingen mot polymorfism (Schwander *et al.* 2010). Släktskapsteoretiker lyfter fram problemet med sterilitet i den strikt genetiska modellen. En gen som uttrycker sterilitet skulle snabbt gå förlorad och det är därmed inte rimligt att GCD var avgörande i ett tidigt skede av utvecklingen mot samhällsbyggande insekter (Seger 1981). Förklaringen kan dock vara mer komplex. Genetisk effekt kan bibehållas i sådant fall att det skulle röra sig om epistasis snarare än specifika anlag för respektive kast. Epistasis betyder att en gen är modifierad av en eller flera gener och detta skulle kunna ge upphov till olika kaster på genetisk basis (Nationalencyklopedin 2011d).

Många frågor står ännu obesvarade och en del är svåra att finna förklaring till. Ett exempel på detta är uppkomsten av fuskare som uppstår vid genetisk kastdifferentiering. En mutation som gör att en larv potentiellt kan utvecklas till drottning skulle öka dennes fitness och en sådan allel förväntas öka ju mindre släkt individerna i en koloni är med varandra. I motsats till detta står arten gaddlöst bi, *Melipona beecheii*. Hos denna art tycks ”valet” vara upp till varje individ. Ägg placeras i förslutna celler och utvecklas således helt utan inverkan från vuxna arbetare. De två kasterna inom denna art, reproduktiv eller arbetare, skiljer sig inte signifikant i storleken och kräver inte olika födoinslag under utvecklingen. Detta medför att många larver, närmare 16 %, utnyttjar detta för att utvecklas till drottningar. Detta trots att kolonierna är monogyna. Överskottet dödas kort efter att de krupit ut sina celler av vuxna arbetare (Wenseleers & Ratnieks 2004).

I en studie undersökte man kastdifferentiering i den röda samlarmyran *Pogonomyrmex barbatus*. Flera ätter sekvenserades för ett antal mikrosatelliter. Resultatet visade att alla arbetare var heterozygota medan alla drottningar var homozygota för ett särskilt locus. Hos denna art tycks genotypen vara helt avgörande för kastdifferentiering. Arten har alltid bara en drottning per koloni som parar sig med en eller flera hanar. Då de reproduktiva individerna som gav upphov till en koloni kom från samma ätt bestod avkomman enkom av drottningar, medan endast arbetare utvecklades då föräldrarna var från olika ätter. Det tycks således vara möjligt att ett selektivt tryck uppstått för polyandri i denna art, eftersom det krävts att drottningen parat sig med både inomättlingar och utomättlingar för att skapa en fungerande koloni (Volny & Gordon 2002).

En annan studie genomförd av Hughes & Boomsma (2008) på arten *A. echinatio* visar på ett tydligt samband mellan arv och miljö. Liksom *P. Barbatus* har varje koloni en polyandrisk drottning. Kasterna är indelade i stora respektive små arbetare samt reproduktiv kast (Wilson 1971). I och med polyandrin finns flera ätter av helsyskon i varje koloni och frågan man ställde sig var om ätterna var genetiskt destinerade att utvecklas till respektive kast. Analysen visade att det fanns tre typer av ätter med genetiskt olika förutsättningar, men som alla var beroende av miljön för differentiering. Alla tycktes ha möjligheten att utvecklas till vederbörlig kast, men de hade olika tendenser för det. Den ovanligaste genotypen hade ett mycket lågt tröskelvärde för att utvecklas till drottning. Detta innebar att den under normal födotillförsel utvecklades till liten arbetare, men att det behövdes en mycket liten ökning i födoinslag för att den skulle utvecklas till reproduktiv kast. Sällsyntheten av denna typ kunde i sin tur troligtvis förklaras av att de vuxna arbetarna i kolonin detekterade och

negligerade dessa larver när de visade tecken på att utvecklas till drottningar (Hughes & Boomsma 2008).

## Hormonreglering

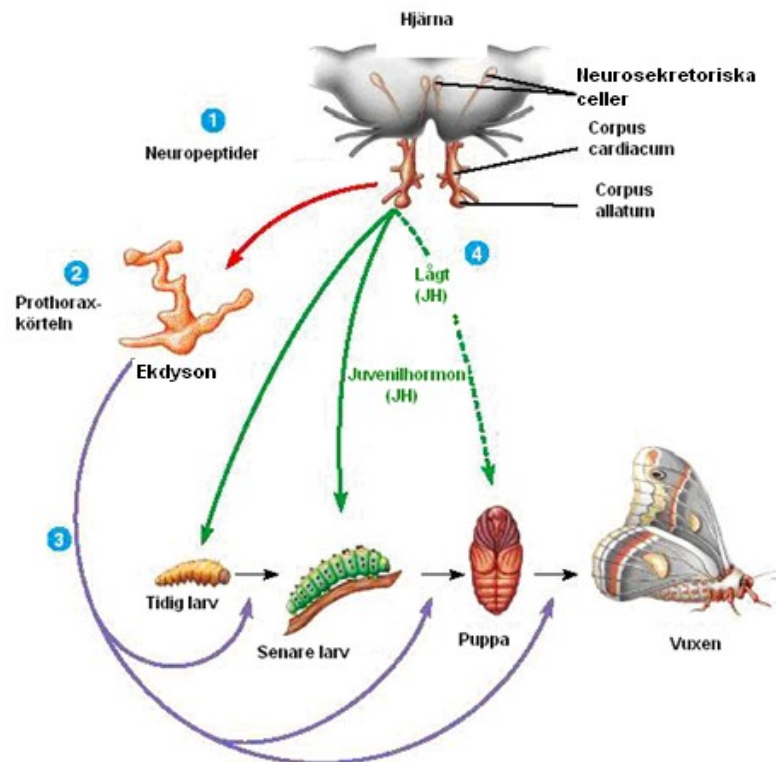
Juvenilhormon (JH) är ett samlingsnamn för ett antal mångsidiga opolära terpenier hos insekter, där den vanligaste formen betecknas JHIII (Nijhout 1994). Hormonet syntetiseras i *Corpora allata*, ett par körtlar i nära förbindelse med hjärnan, och utsöndras på signal av neuropeptider (Hartfelder 2000). De deltar i flera viktiga processer såsom metamorfos, äggutveckling och differentiering av olika fenotyper (Hartfelder 2000). Insekter har två olika former av metamorfos. Holometabola insekter genomgår fullständig förvandling medan hemimetabola genomgår ofullständig förvandling. I det senare fallet kallas larven nymf och den genomgår flera hudömsningar innan den når stadiet som vuxen, men den förpuppas ej. Den förstnämnda har tre tydligt skilda stadier som larv, puppa och slutligen vuxen individ. Larven, liksom hemimetabola insekter, genomgår flera hudömsningar, men måste slutligen förpuppas för att genomgå en total metamorfos då det mesta av larven bryts ned för att återuppbygga nya strukturer (Nationalencyklopedin 2011f). Alla arter inom Hymenoptera genomgår fullständig metamorfos (Nationalencyklopedin 2011a).

## Äggutveckling

Hos flera arter av Hymenoptera, både solitära och sociala, är JH essentiellt för reproduktionen. Då halterna i hemolymfan når en viss nivå är detta en signal till insektens oljekroppar att tillverka och utsöndra glykolipoproteinet vitellogenin som är en viktig komponent i äggens mognad, eftersom detta protein utgör själva gulan (Nijhout 1994).

## Metamorfo

Såsom namnet antyder bidrar JH till att omvandlingen från larv till vuxen inte går för fort. Metamorfosen drivs på av ett steroidhormon, ecdyson, som stimulerar bildandet av ett kutikula och övergången från larv till puppa (Williams 1961). Tidigt i larvens liv är nivåerna av JH höga vilket hämmar effekten av ecdyson, så att larven kan genomgå flera stadier mellan vilka den ömsar skinn innan den förpuppas (figur 2). I det femte och sista larvstadiet, efter att larven har nått en viss vikt, sjunker nivåerna av JH i hemolymfan. Detta är en signal till neurosekretoriska celler att utsöndra ett hormon (eng. prothoracicotropic hormone, PTTH) som i sin tur verkar stimulerande för en ökad produktion av ecdyson. De höga nivåerna av ecdyson i frånvaro av JH gör att larven börjar utveckla ett exoskelett, men för att detta inte ska ske utan att larven utvecklats till en vuxen individ stiger återigen nivån av JH. De höga hormonnivåerna bidrar tillsammans att larven förpuppas (Nijhout, 1994).



**Figur 2.** Juvenilhormonets och ekdysons reglering av metamorfosen hos en holometabol insekt. Omritad efter Perger (2011).

### Kastdifferentiering

JHs delaktighet i metamorfosen tycks vara bevarad genom alla insektstaxa, men den har även andra funktioner som modifierats hos olika insektsarter. En av dessa modifikationer har bidragit till polymorfism bland högt sociala insekter (Hartfelder 2000). I biet *Apis Mellifera* verkar JH på flera sätt i differentieringen mot olika kaster. I kolonin bestäms en individs kast utifrån den storleken på cellen ägget placeras i samt vilken typ av föda den blir matad med under larvstadiet. De vuxna vårdarbina har en grupp körtlar kring sina mundelar som utsöndrar en sammansättning av vatten, socker, proteiner och fettsyror. De larver som ska utvecklas till drottningar blir matade med en särskild sammansättning (eng. royal jelly) och denna typ av föda får hon även under hela sitt vuxna liv (Wilson 1971). Födan reglerar nivåer av JH i hemolymfan. De larverna med höga nivåer utvecklas till drottningar medan de med låga nivåer utvecklas till arbetare. I det sista larvstadiet stimuleras celledelning samtidigt som programmerad celledöd i ovarierna inhiberas hos de predestinerade drottningarna (Schmidt Capella & Hartfelder 1998). Drottningen är i sitt vuxna tillstånd betydligt större än arbetarna och har välutvecklade ovarier. Arbetarna är således morfologiskt skilda från drottningen, men som tidigare nämnts existerar inga morfologiskt skilda subkaster hos bin (Wilson 1971). Trots detta är de specialiserade på olika uppgifter. Denna närmast beteendemässiga åtskillnad mellan vuxna bin kallas åldersrelaterad polyetism och innebär att en individ utför arbetsuppgifter i boet som ung för att sedan bege sig iväg utanför boet i jakt på föda när den blir äldre. Uppgifterna i boet innefattar främst omhändertagande av larver samt uppbyggnad av boet medan de äldre samlar pollen eller nektar (Robinson 1992). Detta beteende har studerats hos biet *Apis mellifera*. Slutsatsen som dragits har varit att mekanismerna bakom detta fenomen styrs av arbetarinteraktioner. I försök då man simulerat predation av äldre, födosökande bin har de yngre, vårdande, övergått till att bli födosökare tidigare än normalt medan de snarare försenats i utvecklingen då äldre bin tvingats stanna i boet på grund av artificiellt skapat regn (Huang & Robinson 1996). Den inhiberande faktorn är, bland annat, ett feromon som förmedlas mellan

arbetare via uppkastning av föda från krävan hos födosökare till vårdare, så kallad trophollaxis. Feromonet etyloleat återfinns i tre gånger så stor mängd hos födosökare i förhållande till vårdare och de har dessutom en betydligt högre koncentration i krävan. Inhibitorn fördröjer den beteendemässiga mognaden hos mottagaren och på så sätt är uppdelning av arbetet socialt kontrollerat. Finns det många äldre bin i kolonin fördröjs initiering av födosökande beteende från vårdande beteende hos de unga bina, medan det, i fall av exempelvis högt predationstryck, sätts igång betydligt tidigare än normalt (Leonsini *et al.* 2004).

Etyloleat tros vara kopplat till reglering av neuroendokrina vägar och genuttryck hos bin (Leonsini *et al.* 2004). Halten JH ökar med stigande ålder och i försök då man tillfört en syntetisk JH-analog, methopren, har man lyckats manipulera unga bin till en tidig initiering av födosöksbeteende (Robinson 1984). Detta tyder på att JH är starkt kopplat till biets förändring i beteendemönster. Unga bin har höga halter av vitellogenin som cirkulerar i kroppen. Detta är dock inte kopplat till motsvarande höga halter av JH på grund av att dess inverkan på vitellogeninsyntesen är av mycket liten betydelse hos bin. De båda substanserna verkar istället hämmande på varandra. De unga binas vitellogeninnivåer gör dem kapabla att partenogenetiskt ge upphov till hanar, men i närvaro av en drottning förhindras detta med hjälp av ett feromon utsöndrat av henne (Hartfelder & Engels 1998).

JH har bevarat sin roll i reproduktionen hos jordhumlan, *Bombus terrestris*. Hos denna art bestäms en individs reproduktiva status av halten JH. Höga nivåer innebär ökad reproduktiv förmåga och ett aggressivt, dominant beteende, dock ingen skillnad i beteende gällande specialisering av arbetsuppgifter (Cameron & Robinson 1990). Detta kan jämföras med *A. mellifera* där JH har förlorat sin roll i fråga om reproduktiv status på grund av den distinkta skillnaden i reproduktiv kapacitet mellan drottning och arbetare. En bidrottning har markant högre halter av vitellogenin än vad en arbetare i vårdarstadiet har, vilket avgörs redan då biet är larv (Hartfelder & Engels 1998).

Alla bin, getingar och humlor kan flyga, men avsaknad av vingar särskiljer vanligtvis arbetaren från den reproduktiva kasten hos myror. Hos de flesta myrarter kan dock vingämnen detekteras i både drottning- och arbetarlarver (Wheeler & Nijhout 1981). *P. megacephal* har de tre honliga kasterna drottning, liten arbetare och väktare. I ett tidigt stadium efter larvens sista hudömsning kan vingämnen detekteras hos vardera av de tre kasterna för att sedan försvinna hos de två sistnämnda innan förpuppning. Den lilla arbetarens vingämnen degenereras kort efter att de uppträtt medan väktarens börjar differentieras likt drottningens för att därefter degenereras till följd av apoptos. JH är en signal till den predestinerade arbetarlarven att utvecklas till den större kasten och bidrar troligen till karakteristiska drag hos denna såsom större huvud och mundelar. Differentiering av vingämnen kan även det vara en effekt av hormonet (Sameshima *et al.* 2004). Myran *Pheidole bicarinata* har utvecklas till väktare *in vitro* då den utsatts för methopren i det sena larvstadiet. Detta har troligtvis sin förklaring i att JH-analogen förlänger larvstadiet innan förpuppning och således bidrar till ökad storlek innan metamorfos (Wheeler & Nijhout 1983).

## Gener

Att olika kaster har skilda genuttryck är dokumenterat (Whitfield *et al.* 2006), men upptäckten av specifika gener för kastdifferentiering och deras funktion är ännu få. Identifiering av gener som reglerar födosök i *Drosophila melanogaster* (de Belle *et al.* 1989, Rodrigues *et al.* 1995) har dock lett till upptäckten av ortologer i *A. mellifera* (Ben-Shahar *et al.* 2002, Ben-Shahar *et al.* 2004), det vill säga kopior av gener som återfinns i de båda arterna och som härstammar från en gemensam anfader. Uttrycket av dessa kan i kontrast till den solitära insektens sökande efter föda för eget behov ha modifierats av evolutionen för att utveckla sociala insekter som söker föda till en hel koloni (Ben-Shahar *et al.* 2004). I ett experiment genomfört på modellorganismen *D. melanogaster*

fann man att små förändringar i mängd proteinkinase G (PKG) kan leda till variation i beteendemönster (Osborne *et al.* 1997). PKG är ett enzym som aktiveras av cGMP och är en del i signaltransduktionskedjan i celler (Nijhout 1994). Genen som kodar för PKG i *D. melanogaster* kallas ”for” och det finns två naturligt förekommande allellvariationer av denna, *for<sup>R</sup>* och *for<sup>S</sup>*. Individer med *for<sup>R</sup>* har en tendens att söka längre sträckor efter föda än de som är homozygota för *for<sup>S</sup>* (de Belle & Sokolowski 1987). Den förstnämnda fenotypen kallas ”rover” och den andra ”sitter”. Rovers har visat högre nivåer av PKG och för att undersöka om detta hade en direkt koppling till födosöksbeteende överuttrycktes *for*-genen i ”sitter-larven”, vilket fick dem att ändra sitt beteende från sitter till rover (Osborne *et al.* 1997).

*Malvolio (mvl)* är en annan gen kopplad till födobeteende hos *D. melanogaster* (Rodrigues *et al.* 1995). Denna kodar för ett transportprotein som transporterar mangan in i hjärnceller (Supek *et al.* 1996). Ett förhöjt uttryck av mRNA av denna gen ger en ökad respons på sukros hos individen. Sukros verkar som ett positivt stimuli som förhöjs med ökat uttryck av genen *mvl*. Hos *A. mellifera* har man hittat ortologer till både *for* och *mvl* som fått namnen *Amfor* (Ben-Shahar *et al.* 2002) respektive *Ammvl* (Ben-Shahar *et al.* 2004). Födosökare har högre nivåer av både *Ammvl*-mRNA och mangan i hjärnan än vårdare har, vilket tyder på att sukrosrespons kan vara en bidragande orsak till att arbetarbin börjar söka sig utanför boet i jakt på nektar och pollen. Då unga bin får extra mangan ökar sukrosresponsen och de blir födosökare tidigare än normalt (Ben-Shahar *et al.* 2004). *Amfor*-mRNA har också funnits i betydligt högre grad hos födosökare än vårdare. Genuttryck som styr åldersrelaterad polyetism hos bin är, som tidigare nämnts, socialt reglerat och utifrån detta har man manipulerat unga bin att utveckla födosöksbeteende mycket tidigare än normalt genom att placera dem i kolonier som saknar äldre bin. När man därefter undersökte dem noterade man en hög andel *Amfor*-mRNA hos de brådmogna födosökarna i förhållande till vårdarna (Ben-Shahar *et al.* 2002). Troligtvis är de båda födobeteendena bevarade mekanismer som modifierats av evolutionen för att responsen på ett visst stimuli i miljön ska ge upphov till förändrade beteendemönster hos sociala insekter (Ben-Shahar *et al.* 2004). Åldersrelaterad polyetism återfinns dock i flera arter av samhällsbyggande insekter såsom myror, getingar och termiter, så det är möjligt att detta beteende uppträtt flera gånger, oberoende av varandra (Wilson 1971). Polisbeteende är ett exempel på ytterligare ett socialt beteende som inte bara utövas av myror utan även av getingen *Vespula vulgaris* (Foster & Ratnieks 2001) och honungsbiet *A. mellifera* (Ratnieks & Visscher 1989). Detta tycks vara ett resultat av konvergent evolution, då de två sistnämnda arterna divergerade långt innan de utvecklade samhällsbyggande kolonier (Wilson 2008).

## Diskussion

Samhällsbyggande insekter omfattar en relativt heterogen grupp bland evertebrater. Några exempel ur kategorin är välkända och väldokumenterade, såsom skilda arter av Hymenoptera, till exempel *A. mellifera* och *V. vulgaris*, men även ett flertal arter av myra har utsatts för omfattande ekobiologiska studier. Från ett biologiskt perspektiv utgör sociala insekter och deras respektive samhällsstrukturer, ett intressant och komplicerat forskningsfält. En grundläggande problematik inom området består i att identifiera, beskriva och förklara de bakomliggande evolutionära mekanismerna. Under senare tid har en stor mängd studier rapporterats, som syftar till att koppla biokemiska och genreglerande mekanismer till sociala insekters beteende. Förståelse för hur skilda samhällsstrukturer bland insekter har kunnat uppstå och bevaras kräver alltså att erfarenheter från skilda forskningsfält såsom molekylär genetik, hormonreglering och evolutionsbiologi, kan sammanföras.

Darwins framgångar inom det evolutionsbiologiska fältet fick enormt genomslag och hans principer står fortfarande som grundpelare i dagens forskning. Kanske är det detta individbaserade synsätt

som har gjort att sociala insekter varit så svåra att förklara ur ett evolutionärt perspektiv. De tidigaste teorierna, eg. släktskapsteorin, försöker förklara fenomenet samhällsbyggande insekter helt utifrån individen, medan de senare teorierna som snarare utgår ifrån ett grupperspektiv, tycks ha varit mer av ”utbrytarteorier”. Vilken nivå av selektion det än må röra sig om i verkligheten, så har somliga modeller varit en milstolpe i diskussionen kring uppkomsten av samhällsbyggande insekter. En av dessa är Hamiltons regel (Hamilton 1964) som förekommer i kursbokssammanhang. Empiriska studier, såsom fallet med de samevolverade mjölbaggarterna, har dock visat att släktskap inte alltid är en avgörande faktor för social evolution (Goodnight 1990).

Även i fråga om miljömässiga - och genetiska faktorerers inverkan har meningarna gått isär. Forskare har utvecklat flera idéer kring uppkomsten av morfologiskt skilda fenotyper inom samma art bland sociala insekter. Förespråkare för släktskapsteorin har utgått ifrån att varje enskild individs kastspecifika differentiering är helt utelämnad till miljöns påverkan (Wheeler 1986). Epistasis, det vill säga styrning av uttryck för gener via andra anlag, har dock visat sig avgörande för kastedifferentiering hos exempelvis *P. barbatus* (Volny & Gordon 2002) och idag verkar de båda teorierna närma sig varandra. Vilka vägar evolutionen tagit är inte lätt att utröna då så pass lite ännu är känt om vilka gener som styr kastedifferentiering och dess funktioner. Kanske är det av denna anledning som det finns så pass mycket utrymme för spekulationer.

Det är lockande att peka på haplodiploiditet som en gynnsam faktor i utvecklingen av samhällsbyggande insekter (Hamilton 1964), då denna typ av sociala strukturer uppkommit flera gånger i ordningen Hymenoptera (Wilson 1971), men bara en gång hos diploida insekter, eg. termiter (Wilson 1971). Släktskap och haplodiploid könsbestämning tycks dock spela en obefintlig roll i Sakagami och Maetas (1987) observation av det vanligtvis solitära biet *Ceratina flavipes* tillfälliga samarbete och uppdelning av reproduktiva - respektive övriga uppgifter. Huruvida termiter verkligen är de enda diploida insekterna med sociala strukturer är heller inte givet. Insekterna utgör en mycket stor del av jordens alla djur och många arter är ännu okända för människan. Kanske var det individens ökade chanser för överlevnad och således även reproduktion, vilket samarbete innebar, som ledde till att grupper uppstod och därefter specialiseringar på grund av att selektion kan verka på flera nivåer. Hur det än må vara med detta är det förvånande att inte ett större antal arter är eusociala med tanke på dessa insekters enorma framgång. Förhoppningsvis kommer forskning inom en snar framtid att ge mer klarhet i detta omdebatterade kapitel i evolutionens historia.

## Tack

Jag vill tacka min handledare Anna Brunberg samt mina opponenter Björn Eriksson, Vytautas Rindzevicius och Viktor Tsiamis. Särskilt tack till Anna Sundbärg och Ulf Hammerling för många goda råd och stort stöd under arbetets gång.

## Referenser

- Ben-Shahar Y, Dudek NL, Robinson GE. 2004. Phenotypic deconstruction reveals involvement of manganese transporter *malvolio* in honey bee division of labor. *Journal of experimental biology* 207: 3281-3288.
- Ben-Shahar Y, Robichon A, Sokolowski MB, Robinson GE. 2002. Influence of gene action across different time scales on behavior. *Science* 296: 741-744.
- Brian MV. 1983. *Social insects, ecology and behavioral biology*. Chapman and Hall, London.
- Cameron SA, Robinson GE. 1990. Juvenile hormone does not affect division of labor in bumble bee colonies (Hymenoptera, Apidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83: 626-631.

- Cole ACJ. 1968. *Pogonomyrmex* harvester ants: a study of the genus in North America. University of Tennessee Press, Knoxville.
- Crozier RH. 1970. Coefficients of relationship and the identity of genes by descent in the Hymenoptera. *American Naturalist* 104: 216-117.
- Currie CR. 2001. A community of ants, fungi, and bacteria: A multilateral approach to studying symbiosis. *Annual Review of Microbiology* 55: 357-380.
- Dawkins R. 1976. The genetical evolution of social behaviour. I. Oxford University Press, New York.
- De Belle JS, Hilliker AJ, Sokolowski MB. 1989. Genetic localization of *foraging* (*for*): A major gene for larval behavior in *Drosophila melanogaster*. *Genetics* 123: 157-163.
- De Belle JS, Sokolowski MB. 1987. Heredity of rover/sitter: Alternative foraging strategies of *Drosophila melanogaster* larvae. *Heredity* 59: 73-83.
- El-Showk S, van Zweden JS, d'Ettorre P, Sundström L. 2010. *Journal of evolutionary biology* 23: 397-406.
- Endler A, Liebig J, Schmitt T, Parker JE, Jones GR, Schreier P, Holldobler B. 2004. Surface hydrocarbons of queen eggs regulate worker reproduction in a social insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 2945-2950.
- Field A. 1903. Artificial mixed nests of ants. *The Biological bulletin* 5: 320-325.
- Foster KR, Ratnieks FL. 2001. Convergent evolution of worker policing by egg eating in the honeybee and common wasp. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 268: 169-174.
- Goodnight CJ. 1990. Experimental studies of community evolution. I: The response to selection at the community level. II: The ecological basis of the response to community selection. *Evolution* 44: 1614-1636.
- Hamilton W D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I & II. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-16.
- Hartfelder K. 2000. Insect juvenile hormone: from “status quo” to high society. *Brazilian journal of medical and biological research* 33: 157-177.
- Hartfelder K, Engels. 1998. Social insect polymorphism: hormonal regulation of plasticity in development and reproduction in the honey bee. *Current Topics in Developmental Biology* 40: 45-77.
- Hasegawa E. 1993. Nest defense and early production of the major workers in the dimorphic ant *Colobopsis nipponicus*. *Behavioral ecology and sociobiology* 33: 73-77.
- Hasegawa E. 1997. The optimal caste ratio in polymorphic ants: estimation and empirical evidence. *American Naturalist* 149: 706-722.
- Heinsohn R, Packer C. 1995. Complex cooperative strategies in group-territorial African lions. *Science* 269: 1260-1262.
- Heinz J, Foitzik S, Oberstadt B. 1999. A female caste specialized for the production of unfertilized eggs in the ant *Crematogaster smithi*. *Naturwissenschaften* 86: 93-95.
- Huang ZY, Robinson GE. 1996. Regulation of honey bee division of labor by colony age demography. *Behavior ecology and sociobiology* 39: 147-158.
- Hughes WO, Boomsma JJ. 2008. Genetic royal cheats in leaf-cutting ant societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105: 5150-5153.
- Hughes WO, Bot AN, Boomsma JJ. 2010. Caste-specific expression of genetic variation in the size of antibiotic-producing glands of leaf-cutting ants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 277: 609-615.
- Hughes WO, Oldroyd BP, Beekman M, Ratnieks FL. 2008. Ancestral monogamy shows kin selection is key to the evolution of eusociality. *Science* 320: 1213-1216.
- Hölldobler B, Haskins CP. 1977. Sexual calling behaviour in primitive ants. *Science* 195: 793-794.
- Iwanishi S, Hasegawa E, Ohkawara K. 2003. Worker oviposition and policing behaviour in the

- myrmicine ant *Alphaenogaster smythiesi japonica* Forel. *Animal behaviour* 66: 513-519.
- Jarvis JUM. 1981. Eusociality in a mammal – cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212: 571-573.
- Leoncini I, Le Conte Y, Costagliola G, Plettner E, Toth AL, Wang M, Huang Z, Bécard JM, Crauser D, Slessor KN, Robinson GE. 2004. Regulation of behavioral maturation by a primer pheromone produced by adult worker honey bees. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 17559 -17564.
- Michener CD. 1969. Comparative social behavior of bees. *Annual Review of Entomology* 14: 299-342.
- Nationalencyklopedin 2011a. Steklar. WWW-dokument: <http://www.ne.se/lang/steklar>. Hämtad 2011-05-29.
- Nationalencyklopedin 2011b. Naturligt urval. WWW-dokument: <http://www.ne.se/lang/naturligt-urval>. Hämtad 2012-06-08.
- Nationalencyklopedin 2011c. Gruppselektion. WWW-dokument: <http://www.ne.se/gruppselektion>. Hämtad 2011-05-29.
- Nationalencyklopedin 2011d. Haplodiploidi. WWW-dokument: <http://www.ne.se/lang/haplodiploidi>. Hämtad 2012-06-08.
- Nationalencyklopedin 2011e. Epistasi. WWW-dokument: <http://www.ne.se/epistasi>. Hämtad 2011-05-29.
- Nationalencyklopedin 2011f. Holometabola insekter. WWW-dokument: <http://www.ne.se/holometabola-insekter>. Hämtad 2011-05-29.
- Nijhout HF. 1994. *Insect Hormones*. Princeton University Press, Princeton.
- Okasha S. 2006. *Evolution and the levels of selection*. 1<sup>st</sup> edition. Oxford University Press, New York.
- Osborne KA, Robichon A, Burgess E, Butland S, Shaw RA, Coulthard A, Pereira HS, Greenspan RJ, Sokolowski MB. 1997. Natural behavior polymorphism due to a cGMP-dependent protein kinase of *Drosophila*. *Science* 277: 834-836.
- Perger R. 2011. Coleop-Terra. WWW-dokument: <http://www.coleop-terra.com/metamorphosis1.html>. Hämtad 2011-06-21.
- Ratnieks FL. 1988. Reproductive harmony via mutual policing by workers in eusocial Hymenoptera. *American Naturalist* 132: 217-236.
- Ratnieks FL, Foster KR, Wenseleers T. 2011. Darwin's special difficulty: the evolution of "neuter insects" and current theory. *Behavioral ecology and sociobiology* 65: 481-492.
- Ratnieks FL, Visscher PK. 1989. Worker policing in the honeybee. *Nature* 342: 796-797.
- Ratnieks FL, Wenseleers T, Foster KR. 2006. Conflict resolution in insect societies. *Annual Review of Entomology* 51: 581-608.
- Ricklefs RE. 2007. *The economy of nature*. 5<sup>th</sup> edition. W.H. Freeman and Company, New York.
- Robinson GE. 1992. Regulation of division of labor in insect societies. *Annual Review of Entomology* 37: 637 -665.
- Robinson GE. 1984. Effects of a juvenile hormone analogue on honey bee foraging behaviour and alarm pheromone production. *Journal of Insect Physiology* 31: 277-282.
- Rodrigues V. 1995. *Malvolio*, the *Drosophila* homolog of house Nramp-1 (Bcg), is expressed in macrophages and in the nervous system and is required for normal taste behavior. *The EMBO Journal* 14: 3007-3020.
- Sakagami SF, Maeta Y. 1987. Sociality, induced and/or natural, in the basically solitary small carpenter bees (*Ceratina*). Itô Y, Brown JL, Kikkawa J (red.). *Animal Societies: Theories and Facts*, ss. 1-16. Japan Scientific Societies Press, Tokyo.
- Sameshima S, Miura T, Matsumoto T. 2004. Wing disc development during caste differentiation in the ant *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). *Evolution & development* 6: 336-341.



- Schmidt Capella IC & Hartfelder K. 1998. Juvenile hormone effect on DNA synthesis and apoptosis in caste – specific differentiation of the larval honey bee (*Apis mellifera* L.) ovary. *Journal of insect physiology* 44: 385 – 391.
- Schwander T, Keller L. 2008. Genetic compatibility affects queen and worker caste determination. *Science* 322: 552-552
- Schwander T, Lo N, Beekman M, Oldroyd BP, Keller L. 2010. Nature versus nurture in social insect caste differentiation. *Trends in Ecology & Evolution* 25: 275-282.
- Seger J. 1981. Kinship and covariance. *Journal of theoretical biology* 91: 191-213.
- Smith JM. 1964. "Group Selection and Kin Selection". *Nature* 201: 1145–1147.
- Smith CR, Anderson KE, Tillberg CV, Gadau J, Suarez AV. 2008. Caste determination in a polymorphic social insect: Nutritional, social, and genetic factors. *American Naturalist* 172: 497-507.
- Supek F, Supekova L, Nelson H, et al, . 1996. A yeast manganese transporter related to the macrophage protein involved in conferring resistance to mycobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: 5105 -5110.
- Trivers RL, Hare H. 1975. Haplidity and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- Volny VP, Gordon DM. 2002. Genetic basis for queen-worker dimorphism in a social insect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99: 6108-6111.
- Wenseleers T, Badcock NS, Erven K, Tofilski A, Nascimento FS, Hart AG, Burke TA, Archer ME, Ratnieks FL. 2005. A test of worker policing theory in an advanced eusocial wasp, *Vespula rufa*. *Evolution* 59: 1306-1314.
- Wenseleers T, Hart AG, Ratnieks FL. 2004a. When resistance is useless: policing and the evolution of reproductive acquiescence in insect societies. *American Naturalist* 164: E154-E167.
- Wenseleers T, Helantera H, Hart A, Ratnieks FL. 2004b. Worker reproduction and policing in insect societies: an ESS analysis. *Journal of Evolutionary Biology* 17: 1035-1047.
- Wenseleers T, Ratnieks FL. 2004. Tragedy of the commons in *Melipona* bees. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271: 310-312.
- University of Rochester 2011. Werren Lab. Haplodiploid Sex Selection. WWW-dokument: [www.rochester.edu/college/bio/labs/WerrenLab/WerrenLab-HaplodiploidSexDetermination.html](http://www.rochester.edu/college/bio/labs/WerrenLab/WerrenLab-HaplodiploidSexDetermination.html). Hämtad 2011-06-21.
- Wetterer JK. 1999. The ecology and evolution of worker size-distribution in leaf-cutting ants (Hymenoptera : Formicidae). *Sociobiology* 34: 119-144.
- Wheeler DE. 1986. Developmental and physiological determinants of caste in social hymenoptera – evolutionary implications. *American Naturalist* 128: 13- 34.
- Wheeler DE, Nijhout HF. 1981. Imaginal wing discs in larvae of the soldier caste of *Pheidole bicarinata* (Hymenoptera: Formicidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology* 10: 131-139.
- Wheeler DE, Nijhout HF. 1983. Soldier determination in *Pheidole bicarinata* : effect of methoprene on caste and size within castes. *Journal of insect physiology* 29: 847- 854.
- Whitfield CW, Ben-Shahar Y, Brillet C, Leoncini I, Crauser D, LeConte Y, Rodriguez-Zas S, Robinson GE. 2006. Genomic dissection of behavioral maturation in the honey bee. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103: 16068-16075.
- Williams CM. 1961. The juvenile hormone. II. Its role in the endocrine control of molting, pupation, and adult development in the *Cecropia* silkworm. *The Biological bulletin* 121: 572-585.
- Williams GC. 1966. *Adaptation and natural selection: a critique of some current evolutionary thought*. Princeton University press, Princeton.
- Wilson DS. 1975. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of*

- the United States of America 72: 143-146.
- Wilson DS, Hölldobler B. 2005. Eusociality: origin and consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 13367-13371.
- Wilson DS, Wilson EO. 2007. Survival of the Selfless. *New Scientist* 196: 42-46.
- Wilson DS, Wilson EO. 2008. Evolution "for the good of the group". *American Scientist* 96: 380-389.
- Wilson EO. 1971. *The insect societies*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Wilson EO. 2008. One Giant Leap: How Insects Achieved Altruism and Colonial Life. *BioScience* 58: 17-25.
- Wynne-Edwards VC. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. 3<sup>rd</sup> edition. Hafner Publisher, New York.