Altruizam u zadružnih kukaca

Gregov, Karla

Undergraduate thesis / Završni rad

2014

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: https://urn.nsk.hr/urn:nbn:hr:217:892287

Rights / Prava: In copyright / Zaštićeno autorskim pravom.

Download date / Datum preuzimanja: **2024-03-28**



Repository / Repozitorij:

Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb







SVEUČILIŠTE U ZAGREBU

PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

BIOLOŠKI ODSJEK

ALTRUIZAM U ZADRUŽNIH KUKACA

ALTRUISM IN EUSOCIAL INSECTS

SEMINARSKI RAD

Karla Gregov

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: doc.dr.sc. Zoran Tadić

Zagreb, 2014.

SADRŽAJ

1. UVOD.....2

1.1. Život kukaca u zadruzi.....2
1.2. Altruizam.....2

2. ALTRUIZAM I HAMILTONOVO PRAVILO.....3

3. EVOLUCIJA EUSOCIJALNOSTI.....4

4. ALTRUIZAM: DOBROVOLJAN ILI PROVOĐEN SILOM.....5

4.1. Izbjegavanje prisile.....7
4.2. Prednosti prisile.....8
4.3. Uloga prisile u evoluciji eusocijalnosti.....8

5. ZAKLJUČAK.....9

6. LITERATURA.....10

7. SAŽETAK.....11

8. SUMMARY.....11

1. UVOD

1.1. ŽIVOT KUKACA U ZADRUZI

Zadruge kukaca kao što su mravi, pčele i ose se sastoje od jednog ili malog broja fertilnih jedinki (matica ili kraljica) te većeg broja sterilnih ili gotovo sterilnih jedinki (radnika). Dok je glavni zadatak matice liježenje jajašaca, radnici obavljaju niz zadataka kao što su pravljenje gnijezda, stjecanje i obrada hrane te briga za brojno potomstvo matice. Takav tip društva konkurira po učinkovitosti ljudskom ili je čak sofisticiranije i kompleksnije u svojoj organizaciji, komunikaciji, podjeli rada te sustavu kasti. Postoje tzv. primitivne eusocijalne vrste u kojima matice i radnici nisu morfološki različiti i gdje matice konroliraju radnike fizičkim nasiljem. S druge strane nailazimo na tzv. visoko eusocijalne vrste gdje se matice morfološki razlikuju od radnika te ih kontroliraju feromonima. Zašto se neke vrste organiziraju u zadruge? Koje su to evolucijske sile koje su dovele do prijelaza iz solitarnog u socijalni način života? Kako takve zadruge tako učinkovito funkcioniraju tj. kakva pravila slijede takve zadruge? Kako se ta pravila donose i provode(Gadagkar, 2009.)?

1.2. ALTRUIZAM

Prirodna selekcija je „ dizajnirala „ pojedince da se ponašaju sebično te da misle primarno na svoje interese. Međutim, ne ponašaju se životinje sebično cijelo vrijeme, često pojedinci surađuju jedni s drugima. No nekad ponašanje nekih pojedinaca ide u drugu krajnost – altruizam. Altruizam zadružnih kukaca je zbunjivao znanstvenike desetljećima. U ovom radu razmatramo upravo altruizam u zadružnih kukaca jer je to jedan od najekstremnijih primjera altruizma te pokušavamo dokučiti kako je evoluirao i zašto je toliko učinkovit (Davies i sur., 2012.).

2. ALTRUIZAM I HAMILTONOVO PRAVILO

Ponašanje se smatra altruističnim ako traži žrtvu u smislu vlastite reprodukcije, ali ujedno pomaže drugom pojedincu. Primjer altruizma koji ćemo obraditi jest sterilnost članova zadruge da bi se pomoglo podići potomstvo matice u zadružnih kukaca. Znanstvenik Bill Hamilton je pokazao kako socijalno ponašanje može biti definirano na temelju utjecaja koje to ponašanje ima na razmnožavanje pojedinca koji se tako ponaša (činitelj) ili na razmnožavanje pojedinca prema kojem je to ponašanje usmjereno (primatelj). Ponašanje koje je dobro za činitelja, a na štetu je primatelja smatra se sebičnim, ponašanje koje koristi i činitelju i primatelju je uzajamno korisno, ponašanje koje je na štetu činitelja, a koristi primatelju je altruistično te naposlijetku ponašanje koje je štetno i za činitelja i za primatelja je inat. Sebičnost te uzajamno korisno ponašanje mogu biti objašnjeni činjenicom da tako pojedinci maksimiziraju svoj reproduktivni uspjeh. Za altruizam i inat potrebno je uzeti u obzir njihov indirektan utjecaj. Najpoznatiji primjer pomaganja jest roditeljska skrb što nije ni čudno gledajući sa stanovišta gena. Vjerojatnost da jedan roditelj ima istu kopiju gena kao i njegov potomak (mlado) jest 0,5. Ovaj broj se naziva koeficijent srodnosti koji se u Hamiltonovu pravilu označava slovom r. No potomci nisu jedina rodbina koja ima istu kopiju nekog gena prenešenu razmnožavanjem. Tako je koeficijent srodnosti između brata i sestre 0,5, za baku i unuke iznosi 0,25 te za rođake 0,125. Bill Hamilton je shvatio važnu posljedicu srodnosti u evoluciji altruizma, ukazajući na činjenicu da se gen može prenositi ne samo roditeljskom skrbi, već i skrblju za brata, sestru, rođake ili druge srodnike. Pojam inkluzivni fitness označava utjecaj koji neko ponašanje ima na reproduktivni uspjeh činitelja (izravni fitness) te srodnika na koje to ponašanje utječe (neizravni fitness). Tako inkluzivni fitness ne uključuje sav reproduktivni uspjeh činitelja ili njegovog srodnika (primatelja), već samo onaj uspjeh koji je počinjen zbog tog određenog ponašanja činitelja. Jedan od načina izračunavanja teorije inkluzivnog fitnessa je Hamiltonovo pravilo. Prema tome pojedinac će se radije ponašati tako da poveća svoj inkluzivni fitness, tj. pomoći će i srodnicima koji nose kopije njegovih gena. Ako činitelj pretrpi trošak ili štetu (C) te time primatelj ima koristi (B), onda će gen koji uzrokuje altruizam povećati frekvenciju ako vrijedi rB-C>0. Ako zamislimo da pojedinac ima izbor između podizanja vlastitog potomstva te pomaganja majci oko njezinog potomstva, srodnost njega i njegovog potomstva je 0,5, isto kao i njegova srodnost s majčinim potomstvom (uz pretpostavku da imaju istog oca). U tom slučaju izraz postaje B/C>1 te bi se pojedincu više isplatilo pomagati majci ako ona proizvede više potomstva nego što bi on. Ta

se situacija događa kod zadružnih kukaca te stoga matica prenosi gen za altruizam na slijedeće generacije. Hamiltonovo objašnjenje za altruizam zahtjeva dovoljno visok koeficijent srodnosti te se postavlja pitanje kako životinje razlikuju bliskog od dalekog srodnika. Jedna od ideja se zove efekt zelene brade, a sastoji se od „prepoznavajućih alela“ koji se očituju fenotipski. Takav bi gen imao tri funkcije: fenotipsko očitovanje, prepoznavanje signala u drugima te suradnja s onima koji nose taj signal (zelenu bradu). Laurent Keller i Ken Ross su otkrili primjerak gena za zelenu bradu u vrste mrava *Solenopsis invicta* (Davies i sur., 2012.). Kod ove vrste gnijezdo ima mnogo matica. Gen za zelenu bradu je Gp-9 lokus. Radnici s b alelom na Gp-9 lokusu koriste miris da bi odredili da li određena matica isto nosi taj alel te ih dekapitiraju ako toga alela nemaju. Drugi način za prepoznavanje bliskog srodnika bi bio na bazi nekih genskih znakova koji se mogu fenotipski prepoznati. Na primjer, ako je neki aspekt mirisa genski uvjetovan, tada bi bliži srodnici sličnije mirisali. Međutim, odabir bliskog srodnika može biti važan i bez diskriminacije. Hamilton je upravo to istaknuo, jer ograničena raširenost neke populacije dovodi do visoke srodnosti između pojedinaca. Tada ne bi dolazilo do diskriminacije jer bi pojedinci vrlo vjerojatno bili bliski srodnici (Davies i sur., 2012.).

3. EVOLUCIJA EUSOCIJALNOSTI

Ekstremni altruizam koji nalazimo u zadružnih kukaca je doveo do podjele rada i evolucije najvišeg stupnja socijalne organizacije (eusocijalnost). Glavna tema rasprave je da li je eusocijalnost evoluirala više puta kod opnokrilaca zbog njihove genetike ili ekologije. Kod njih se oplođena (diploidna) jajašca razvijaju u ženke, a neoplođena (haploidna) u mužjake. Hamilton je predložio da su, upravo zbog haplodiploidije, ženke srodnije sa svojim sestrama (r=0,75, uz pretpostavku da se matica samo jednom parila) nego sa svojim potomstvom (r=0,5) te je po tome Hamiltonovo pravilo zadovoljeno. No, po tome su ženke manje srodne sa svojom braćom (r=0,25) te ta činjenica ne ide u korist pravilu. Novija istraživanja su predložila moguće rješenje rasprave činjenicom da je stroga monogamija (ženke se pare samo sa jednim mužjakom) ključna za evoluciju eusocijalnosti. To bi značilo da je radnica jednako srodna sa svojom braćom i sestrama kao sa svojim potomstvom te bi u takvom slučaju bilo kakva mala korist od podizanja svoje braće (B/C>1) bila u korist razvitka eusocijalnosti. S druge strane, čak i mala šansa za parenje matice sa više mužjaka znači da će radnica biti u većem srodstvu sa svojim potomstvom. U tom slučaju bi trebala biti jako velika korist od

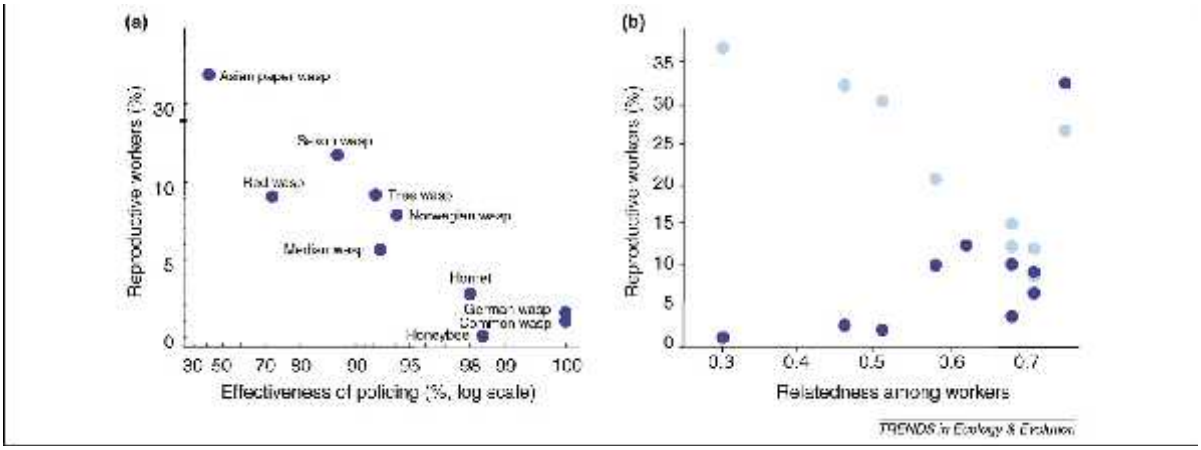
podizanja braće i sestara umjesto svog potomstva. Prvo je evoluirala monogamija koja je davala visoku srodnost, a kada su ekološki uvjeti doveli do dovoljno visokog omjera B/C evoluirala je eusocijalnost. Komparativna istraživanja pokazala su da je monogamija bila prvi stupanj u svim neovisnim začecima eusocijalnosti. Važni ekološki uvjeti uključuju „životno osiguranje“ - povlasticu dopuštanja pomoćnika da dovrše roditeljsku skrb nakon smrti majke (mravi, pčele i ose) i „obrana utvrde“ - povlastica ostanka u nastambi da obrane izvor hrane ili ga koriste kada nisu dobri uvjeti za migraciju (termiti). U nekih eusocijalnih vrsta, matice se pare s više mužjaka, no to je evolucijski razvijenije stanje koje je nastalo nakon što su radnici postali sterilni. Nadalje, te su vrste imale vremena da razviju podjelu rada te specijalizirana pomagačka ponašanja koja su im dala značajan omjer B/C. Genetika i ekologija, stoga, nisu kompetitirajuće teorije, već je bitno kako se one isprepliću te utječu jedna na drugu, što nam i naglašava Hamiltonovo pravilo (West, Gardner 2010.).

4. ALTRUIZAM - DOBROVOLJAN ILI PROVOĐEN SILOM

Iako teorija inkluzivnog fitnesa govori da je visoka srodnost ključ altruizma, novija teorija ukazuje na prenisku srodnost između nekih pojedinaca u zadrugama kukaca koja ne može direktno uzrokovati takav ekstremni altruizam kao što ga oni pokazuju. Umjesto toga, pokazalo se da su pojedinci često prisiljeni na altruističnо ponašanje. Po toj teoriji je altruizam u mnogim zadrugama nametnut, a nije dobrovoljan. U proteklih par desetljeća nekoliko važnih prisiljavajućih ponašanja otkriveno je u zadrugama kukaca. Ona se očituju u ponašanjima kao što su ubijanje jajašaca koje su radnici izlegli te sprečavanja ličinke da se razvije u maticu putem kontroliranja njezine prehrane. Takva prisila ide u prilog inkluzivnoj teoriji jer promovira altruizam, tj. smanjuje profit od pokušaja razmnožavanja pojedinca u korist podizanja srodnika koji nije njegov direktni potomak. Sama ideja nije nova: 1974. godine Richard Alexander je predložio da se altruizam u zadružih kukaca pojavljuje kao rezultat prisile roditelja nad potomcima u pomaganju podizanja svojih braće i sestara. Na primjer, kod vrste pčele *Apis mellifera* matica se pari sa otprilike 10 mužjaka te koeficijent srodnosti između radnika iznosi samo 0,3 te se postavlja pitanje kako tako niski koeficijent može dovesti do stvaranja zadruga u kojima manje od 1 na 1000 radnika uopće pokuša proizvoditi jajašca ili 1 od 10 000 ličinki ženki se razvije u maticu. Ova teorija govori da u odsustvu prisile to nije moguće. Kad bi svi radnici proizvodili jajašca, zadruga bi brzo izumrla. Optimalan broj radnika koji se smiju razmnožavati u odsustvu prisile može biti

određen Hamiltonovim pravilom i iznosi 14 posto za vrste kao *Meliponula ferruginea* ili neke vrste bumbara kod kojih se matica pari s jednim mužjakom te 54 posto za vrstu *Apis mellifera.* Međutim, teorija također pokazuje da se visoki stupnjevi altruizma kod radnika događaju jer je prisutna prisila. Kod vrste *Apis mellifera* radnici selektivno ubijaju ili vrše agresiju te čak jedu jajašca koje su proizveli drugi radnici. Teorija nam pokazuje da takvo ponašanje može smanjiti postotak radnika koji uopće pokušavaju proizvesti jajašca. Iako je jedenja radnikovih jajašaca prvi put otkriveno kod vrste *Apis mellifera,* do sada je nađeno i kod nekih mrava, pčela i osa. Ubijanje radnikovih jajašaca od strane matice je isto široko rasprostranjeno te posebice učestalo kod vrsta koje imaju male zadruge. Ako jedenje ili bilo kakva agresija prema radnikovim jajašcima promiče altruizam na način da smanjuje mogućnost radnika da se razmnožava, predviđa se da će manje radnika proizvoditi jajašca u vrstama s učestalijim jedenjem jajašca. Ta predviđanja su točna, jer što je veća šansa da se njihova jajašca neće razviti, manje je radnika koje ih liježe (Sl. 1. (a)). Efekt prisile je vidljiv i uspoređivanjem reproduktivnog uspjeha radnika u zadrugama sa i bez matice. U zadrugama bez matice nema jedenja jajašaca te zadruga brzo izumire. S druge strane, u zadruzi medonosnih pčela u kojima nema matice, otprilike 40 posto radnika liježe jajašca. Ovaj postotak je bliže predviđanjima teorijama inkluzivnog fitnesa utemeljenim na dobrovoljnom altruizmu (54 posto) te puno veći od 0.01 – 0.1 posto radnika koji se razmnožavaju u zadrugama sa maticom. Zadruge bez matice nam daju uvid u zadruge kakve bi bile da nema prisile, tj. da je altruizam potpuno dobrovoljan. Rad se nastavlja, ali ne tako učinkovito jer se mnogo potencijalnog rada i energije troši na kompeticiju za razmnožavanje. Nedostatak prisile također znači da su zadruge bez matica dobre za istraživanje predviđanja teorije inkluzivnog fitnesa, tj. da veća stopa srodnosti vodi do većeg dobrovoljnog altruizma. To se pokazalo točnim, jer vrste s visokim stupnjem srodnosti imaju značajno manji postotak radnika koji liježu jajašca (Sl. 1. (b)). Pošto jedenje jajašaca ne škodi izravno radnicima, takav tip prisile je neizravan, no prisila može biti i izravna. Kod nekih mrava prema nekim radnicima se drugi radnici (oni koji se mogu pariti) odnose agresivno te im kao posljedica takvog ponašanja degeneriraju jajnici (Gobin i sur., 1998). Drugi osnovni primjer altruizma koji se događa u zadružnih kukaca jest pretvorba ličinke ženke u radnice umjesto u matice. Kad gledamo sa stajališta gena, ženke bi htjele biti matice, jer je svaka ženka srodnija sa svojim potomstvom nego sa sestrinim potomstvom. No kod mnogih vrsta jako malo ličinki se razvije kao matica (0.01 posto kod *Apis mellifera*). Teorija nam pokazuje da ovako mali broj matica nije zasnovan samo na dobrovoljnom altruizmu. Zapravo, modeli pokazuju da, ukoliko bi mogli birati, otprilike pola ličinki bi se razvilo u matice (*Apis mellifera*). Takva prevelika

produkcija matica je spriječena kontrolom prehrane ličinke koju provode odrasli radnici. Matice su veće te su, u posebnoj ćeliji, hranjene matičnom mliječi, a ličinke koje će postati radnici ne dobivaju potrebnu prehranu da bi postale matice te su odgajane u posebnim, manjim ćelijama. Međutim, kod roda *Melipona*, matice i radnici su iste veličine te su odgajane u identičnim ćelijama. Kao rezultat, radnici ne mogu vršiti pritisak na ličinke te se do 20 posto ličinki razvije u matice, što je mnogo više nego ih je potrebno, ali bliže brojci koja bi bila očekivana da se radi samo o dobrovoljnom altruizmu. Višak matica je nepotreban, jer ne mogu ni raditi niti osnovati nove neovisne zadruge te ih ubrzo radnici uklone.



SLIKA 1. Dokaz silom provođenog altruizma u zadružnih kukaca.(a) Komparativna analiza 9 vrsta osa te vrste *Apis mellifera* koja pokazuje da se znatno manje radnika pokušava razmnožavati ukoliko je veće šansa da će njegova jajašca biti pojedena (b) Paradoksalno, u zadrugama s maticom, više se radnika razmnožava što je veća srodnost među njima (tamno plave točke), no u zadrugama bez matice radnici pokazuju altruizam, tj. manje radnika se razmnožava što je veća srodnost.

4.1. IZBJEGAVANJE PRISILE

Ako su radnici u zadrugama prisiljeni na altruizam, prirodna selekcija se pobrinula da se razviju mehanizmi izbjegavanja takve prisile. U pčela roda *Trigona*, matice su odgajane u većim ćelijama, no u nekim slučajevima ženke u ćelijama za radnike izbjegnu svoju sudbinu pretvarajući se u patuljaste matice. Takve patuljaste matice mogu uspješno voditi zadruge, no nisu jako zastupljene. Kod vrste *Schwarziana quadripunctata* 86 posto matica su odgojene kao patuljaste, no samo ih 22 posto vodi svoje zadruge. Takav manji uspjeh u vođenju zadruga objašnjava zašto ih se samo 0.6 posto pretvori u patuljaste matice. Također postoje dokazi da radnici aktivno izbjegavaju agresiju i jedenje njihovih jajašaca. Kod vrste pčele *Apis mellifera capensis* radnici liježu jajašca koja neće biti pojedena, a moguće objašnjenje je

da kemijskim sastavom oponašaju jajašca koja je proizvela matica. Radnici kod vrste *Apis florea* i *Apis cerana* izbjegavaju jedenje svojih jajašaca liječenjem u drugu koloniju bez matice gdje nema prakse jedenja jajašaca. Radnici bumbara ponekad čak i ubiju svoju maticu da bi ju spriječili da pojede njihova jajašca.

4.2. PREDNOSTI PRISILE

Teorija inkluzivnog fitnessa pokazuje da prisila ima 2 glavne prednosti: povećava ukupno razmnožavanje zadruge te povećava srodnost između onih koji vrše prisilu i mladih matica, te mladih mužjaka. Prva prednost se pojavljuje kod vrsta u kojima se vrši agresija na radnike koji liježu jajašca jer ih se tako tjera na rad te je posljedica toga veće ukupno razmnožavanje zadruge. Spriječavanje proizvodnje viška matica također povećava razmnožavanje zadruge jer povećava proizvodnju radnika. Druga prednost je važna u selekciji matica koje vrše prisilu jedenjem jajašaca te drugih radnika koji također to rade. Kad matica jede jajašca koja nisu njezina, ona ima korist, jer je ona srodnija svojem potomstvu nego potomstvu svoga potomstva. Slično tome, kad radnici to rade i oni imaju korist jer su više srodni matičinim sinovima nego sinovima drugih radnika. Ova pojava se događa kada se matica pari s dva ili više mužjaka ili kad zadrugu vodi više matica koje su u međusobnom srodstvu. Novije analize provedene na više od 100 vrsta pokazuju da je takvo ponašanje učestalije kod radnika te da je niska produkcija mužjaka koje su izlegli radnici kod vrsta gdje su radnici srodniji matičinim sinovima nego sinovima ostalih radnika. No ipak je takvo ponašanje uočeno i u vrsta čije zadruge vodi matica koja se jednom pari te nam ta činjenica ukazuje i na neke, nama još nepoznate, koristi takvog ponašanja. Iako ovo objašnjenje mnogo toga pojašnjava, još se dosta toga treba saznati; mnoge vrste čije zadruge vodi matica koja se jednom pari imaju malu ili čak nemaju proizvodnju jajašaca kod radnika.

4.3. ULOGA PRISILE U EVOLUCIJI EUSOCIJALNOSTI

Naposlijetku, postavlja se pitanje je li prisila igrala važnu ulogu u evoluciji eusocijalnosti. U eusocijalnim vrstama postoje različiti stupnjevi prisile, npr. kod vrste ose *Polistes chinersis* matica ubije do 70 posto jajašaca koja su izlegli radnici, dok kod vrste pčele *Exoneura robusta* matica može spriječiti radnike koji su se parili da ponovno uđu u gnijezdo. Kod pčele *Lasioglossum zephyrum* matica vodi pčele koje skupljaju polen u posebne ćelije da ostave

polen te time povećava efikasnost rada čitave zadruge te istovremeno umanjuje mogućnost za lijeganje jajašaca kod radnika. Usprkos tome, ne znači da je prisila imala važnu ulogu u evoluciji eusocijalnosti, jer takvo ponašanje ima smisla samo u kontekstu eusocijalnosti i ne bi bilo potrebno prije. Nadalje, možemo se pitati postoje li bihevioralni ili fiziološki mehanizmi koji su mogli evoluirati prije eusocijalnosti, a da promiču altruizam kod kćeri. Jedan od takvih mehanizama bi bio premalo hranjenje nekih ličinki, čineći ih tako zakinutima, gotovo hendikepiranima te bi im se više isplatilo pomagati odgajati svoje bliske srodnike nego se razmnožavati. Iako bi postojanje kasti moglo ići u prilog ovoj teoriji, nema dokaza koji upućuju na to da su ženke prisiljene na uloge pomoćnika i odgajatelja, jer nisu dobivale određenu prehranu. Nema ni konkretnih dokaza da je roditeljska manipulacija imala značajnu ulogu u evoluciji eusocijalnosti. Budući da i roditelji i njihovo potomstvo imaju korist od prisile, predlaže se činjenica da bi eusocijalnost bila učestalija u prirodi da je evoluirala kao rezultat prisile (Ratnieks, Wenseleers 2007.).

5. ZAKLJUČAK

Sterilnost radnika u zadružnih kukaca je najpoznatiji primjer altruizma. Jedan od njegovih uzroka je život u zadruzi, tj. zajednici bliskih srodnika kojima su određeni geni zajednički. Stoga je žrtvovanje svojih potomaka u zamjenu za odgajanje bliskih srodnika isplativo za cijelu zadrugu. Također, u kolonijama zadružnih kukaca kao važan uzrok altruizma nalazimo i prisilu. Bez nje, altruizam bi svejedno bio prisutan jer su srodstveni odnosi dovoljni da se mnogi pojedinci ponašaju altruistički. Međutim, takva društva bi bila sličnija zadrugama bez matica. Zadruge kukaca u kojima su mnogi pojedinci altruisti uglavnom su rezultat mehanizma prisile. Važnost prisile kao uzroka altruizma ne umanjuje ispravnost teorije inkluzivnog fitness-a. Dapače, zbog učinaka prisile, ona postaje dio te teorije.

6. LITERATURA

Davies N. B., Krebs J. R., West S. A. (2012.): Social Behaviours: Altruism to Spite, An Introduction to Behavioural Ecology, Fourth Edition,UK, 307-323.

Gadagkar, Raghavendra. (2009.): Interrogating an insect society. Proceedings of the National Academy of Sciences **106**: 10407-10414.

Gobin B., Peeters C., Billen J. (1998.): Production of trophic eggs by virgin workers in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*. Physiological entomology **23**: 329-336.

Habdija I., Primc Habdija B., Radanović I., Špoljar M., Matoničkin Kepčija R., Vujčić Karlo S., Miliša M., Ostojić A., Sertić Perić M. (2011.): Protista – Protozoa Metazoa – Invertebrata strukture i funkcije, Alfa d.d., Zagreb.

Ratnieks F. L. W., Wenseleers T. (2007.): Altruism in insect societies and beyond: voluntary or enforced. Trends in Ecology and Evolution **23**: 45-51.

West S. A., Gardner A. (2010.): Altruism, Spite, and Greenbeards. Science **327**: 1341-1344.

7. SAŽETAK

Kad se spominje altruizam, najučestaliji primjer jesu upravo zadružni kukci. Ekstremni altruizam koji nalazimo kod njih evoluirao je pod okriljem eusocijalnosti zbog visoke srodnosti u zadruzi te također zbog mehanizma prisile. Srodnost je bitna upravo zbog toga što se određeni gen može prenositi i pomaganjem bliskim srodnicima u odgajanju njihovih potomaka jer i oni (s određenom vjerojatnošću) nose kopije istog gena. Smatra se da je monogamija bila okidač za razvoj eusocijalnosti (a time i altruizma) dok su i ekološki uvjeti uvelike pomogli. Silom provođen altruizam također učvršćuje zadrugu te iako ima negativnu konotaciju zapravo je jedan od glavnih uzroka altruizma te pridonosi strogoj socijalnoj organizaciji.

8. SUMMARY

When we mention altruism the most common example we use to describe it are eusocial insects. The extreme altruism evolved because of their way of life (eusociality), specifically because of high relatedness and the mechanism of coercion. Relatedness is important because a certain gene can be transmited by helping close kin in rearing their offspring because they (with certain probability) have copies of the same gene. Monogamy was the trigger that started the evolution of eusociality (thereby starting the evolution of altruism) with a big help of their ecology. Enforced altruism also helps the colony and even though it has a negative conotation, it is really one of the main causes of altruism and it contributes to the strict social organization.