



## Razvoj družbenosti pri žuželkah

*Andrej Gogala*

Družbene skupnosti mravelj, medonosnih čebel, čmrljev, os in termitov so od nekdaj budile zanimanje in navduševale človeka. Delitev dela in sodelovanje osebkov pri skrbi za rast in razvoj skupnosti sta ga spominjala na odnose v človeški družbi. Vendar pa obstaja pomembna razlika med družbeno visoko razvitimi žuželkami in našo družbo. Medtem ko je večina ljudi plodnih in se razmnožujejo, je večina osebkov v družini žuželk jalovih in nimajo potomcev.

Razmnožujejo se le samci in plodne samice, ki jih je zelo malo. Praviloma je v eni žuželčji družini le ena plodna samica, ki je mati vsem delavkam v gnezdu in tudi mladim spolnim osebkom, ki se v družini pojavijo le v določenem letnem času. Delavke so običajno samice, ki pa jajčnikov praviloma nimajo razvitih in vse svoje življenje skrbijo za skupnost in negujejo svoje mlajše sestre in brate ter mater, ki večino časa le odlaga nova jajčeca.

Obstoj neplodnih Darwin uvrstil med njih mora pojasniti je oziroma naravne imenoval sam. Kako osebkih razvile lastne spolnih osebkov, če tomstva in svojih generacij na naslednjo generacijo ke požrtvovalno skrbijo se odpovejo lastnem





*Zlatonoga vitka čebela (Lasioglossum xanthopus) je samotarska vrsta. Foto: Andrej Gogala.*

V preteklih desetletjih se je uveljavila teorija odbiranja sorodstva (kin selection theory), ki jo je leta 1964 utemeljil britanski biolog W. D. Hamilton. Prava družbenost (evsocialnost), ki jo opredeljujeta delitev na spolne osebkke in neplodne delavke ter skupno življenje vsaj dveh generacij, se je pri žuželkah razvila dvanajstkrat in kar enajstkrat pri kožekrilcih (Hymenoptera). Torej je sklepal, da mora neka značilnost kožekrilcev spodbujati razvoj družbenosti. Posebnost kožekrilcev je način določanja spola osebkov. Samci se namreč razvijajo iz neoplojenih jajčec in so haploidni, imajo le en set kromosomov, podedovanih po materi, in ne dveh kot samice, ki podedujejo en set po materi in drugega po očetu. Zaradi tega vse sestre podedujejo enake očetove gene, le po materinih genih se lahko razlikujejo med seboj. V povprečju so njihovi geni enaki v petinsedemdesetih odstotkih. Če imajo samice čebel, mravelj ali os hčerke, imajo te le petdeset odstotkov njihovih genov. Torej naj bi bilo zanje bolje, da pomagajo sestram, ki so jim bolj sorodne kot hčere.

Teorija se je verjetno prijela tudi zato, ker uporablja matematiko, ta pa je značilna za znanosti, ki lahko vse izračunajo, še preden je pojav opazovan (fizika). Biologiji pogosto očitajo, da ni prava znanost, če temelji le na opazovanjih. Toda teorija odbiranja sorodstva ima mnogo pomanjkljivosti. Matica se lahko pari z več samci, zato so njene hčerke (delavke) manj sorodne med seboj. Vendar to dejstvo za teorijo ni usodno. Lahko si namreč predstavljamo, da se je parjenje z več samci razvilo šele po tem, ko se je družbenost že razvila. Omogoča namreč večjo prilagodljivost družine, saj se različne delavke različno odzivajo na spremembe v okolju.

Obstoj neplodnih delavk je že Charles Darwin uvrstil med najtežje probleme, ki jih mora pojasniti njegova teorija evolucije oziroma naravnega odbiranja, kot jo je imenoval sam. Kako so se lahko pri jalovih osebkkih razvile lastnosti, ki jih ločijo od spolnih osebkov, če vendar ne zapustijo potomstva in svojih genov ne morejo prenesti na naslednjo generacijo? Kako to, da delavke požrtvovalno skrbijo za svojo družino in se odpovejo lastnemu razmnoževanju?





Pomembnejše je, da so le sestre kožekrilskim samicam sorodnejše kot hčere. Ko ima mlada matica potomce, so ti sestram stare matice manj sorodni, kot bi jim bile njihove lastne hčere. Potomci skupnosti, za katero delavke požrtvovalno skrbijo, torej njim niso sorodnejši, kot bi bili, če bi jih delavke zaplodile same. Le naslednja generacija pa je pomembna za evolucijo.

Kljub na prvi pogled privlačni teoriji tudi ni mogoče ugotoviti, kakšen naj bi bil selekcijski mehanizem, ki bi med potomci družine izbiral take, ki bi bolje sodelovali med seboj le zaradi sorodnosti. Če so si sestre zelo sorodne, je v najboljšem primeru vseeno, katera izmed njih bo imela potomce. Tiste, ki skrbijo za druge in same ne ležejo jajčec, ne morejo vplivati na lastnosti prihodnje generacije. Potomce bodo zapustile tiste, ki se kljub sorodnosti vseeno razmnožujejo, torej so najmanj prilagojene družbenemu življenju. To pa ne vodi v razvoj družbenosti. Poleg tega se je prava družbenost z jalovimi delavkami in delavci razvila tudi pri termitih, v spužvah živčih rakih in celo pri sesalcih slepih kužetih, ki imajo diploidne samce.

*Samice grintovčank (Halictus scabiosae) živijo v semisocialnih in evsocialnih družinah. Družabni pa so tudi njihovi samci, ki se zvečer zberejo k skupinskemu počitku.*

*Foto: Andrej Gogala.*

Skupna lastnost vseh živali, ki živijo v evsocialnih skupnostih, ni način določanja spola, temveč gradnja gnezd oziroma prebivališč, v katerih prebivajo in skrbijo za potomce. Mravlje, čebele, ose, termiti in slepa kužeta gradijo zapletene rove, sajte, celo več metrov visoke zgradbe in svoja gnezda gradijo v duplinah ali votlinah, ki jih v naravi pogosto primanjkuje. Tudi spužev, v katerih živijo evsocialni raki, ni dovolj za vse. Za gradnjo gnezd porabijo živali, ki gradijo gnezda, večino svojega časa in energije. Gnezda varujejo potomce in jim omogočajo varnejše prve življenjske korake. Taka gnezda je treba varovati pred zajedavci, tatovi zbrane hrane in vsiljivci. To je možno le v skupnosti, v kateri samo del članov zapušča gnezdo zaradi zbiranja hrane. Zasnova novega gneзда pa je zahteven in nevaren posel zaradi pomanjkanja primernih prostorov, plenilcev na prostem in velike porabe energije, ki jo mora v gra-



dnjo vložiti samica. Več kot polovica mladih samic samotarskih čebel pogine, preden zgradi svoje gnezdo. Torej je zanje bolje, če lahko uporabijo že zgrajeno gnezdo. Mnoge vrste čebel in os so zato razvile kleptoparazitsko življenje (tatinsko zajedavstvo). Ne gradijo lastnih gnezd, temveč svoja jajčeca podtikajo v gnezda drugih vrst, tako kot kukavice. Pri nekaterih vrstah pa se samice vračajo v rodna gnezda in skrbijo za potomstvo svoje matere ali sestre. Nastanejo družbene skupnosti.

Med čebelami lahko najdemo več oblik družbenosti. Najenostavnejše je komunsko življenje. Samice si delijo skupni vhod v gnezdo, v njem pa vsaka pripravlja svoje zarodne celice in na pripravljeno hrano odloži svoja jajčeca. Kvazisocialne skupnosti so podobne, vendar samice sodelujejo pri oskrbi zarodnih celic s hrano. V semisocialnih (poldružbenih) skupnostih pa si ena med njimi pridobi vodilni položaj. Ponavadi je to največja samica, ki si dominantnost pribori s fizično premočjo. Ostaja v gnezdu, ga varuje in preiskuje zarodne celice. Če v njih najde jajčece sostanovalke, ga požre in na njegovo mesto odloži svoje jajčece. Tako poskrbi, da zaplodi skoraj vse potomce v svoji skupnosti, v kateri druge samice, ki so pogosto njene sestre, letajo na pašo po pelod in medicino.

Komunsko življenje, kvazisocialnost in semisocialnost lahko razumemo tudi kot stopnje razvoja, ki vodi k visoko razvitim evsocialnim skupnostim. Tak razvoj pa ni nujen, lahko zastane na določeni stopnji ali se celo povrne k samotarskemu življenju samic, odvisno od razmer v okolju, ki vplivajo na vsako vrsto po svoje. Med vitkimi čebelami (*Halictidae*) je veliko samotarskih vrst in takih z različnimi oblikami družbenosti. Pri njih se je družbeno življenje razvilo večkrat in se večkrat vrnilo k samotarskemu življenju, saj si drugače ni mogoče razlagati, da je skoraj v vsakem od večjih rodov vitkih čebel nekaj družbenih in nekaj samotarskih vrst.

Ključni pogoj za razvoj skupnosti z jalovimi delavkami je ravno dosežek, ki je dominantnim samicam v semisocialnih skupnostih omogočil, da zaplodijo vse potomce v svojih gnezdih. Matice v evsocialnih družinah morajo namreč, ker so edine, ki prenašajo gene na potomstvo, s svojimi geni določati tudi lastnosti bodočih jalovih delavk in ne le prihodnjih spolnih osebkov. Tako matice kot delavke imajo vse gene, ki omogočajo razvoj osebkov v matico ali delavko. Kateri geni se bodo v določenem osebku izrazili, je odvisno od razmer v okolju, v katerem se razvijajo: od razpoložljive hrane, feromonov matice ali pač zgolj fizičnega nasilja dominantne samice, ki pri delavkah povzroča stres. Zadnja možnost je najprimitivnejša in jo v razvoju običajno kmalu zamenja vpliv kemičnih snovi, ki jih izloča matica, - feromonov. Podobno poteka razvoj mnogoceličnega organizma iz oplojene jajčne celice. Vse z delitvijo nastale celice imajo iste gene, vendar postanejo nekatere kožne celice, druge jetrne, tretje živčne in tako naprej, vse pod vplivom snovi, ki jih izločajo sosednje celice. Tudi zato lahko na evsocialno skupnost gledamo kot na nadorganizem (superorganizem). Ta pojem je že leta 1911 uvedel W. M. Wheeler.

Semisocialne skupnosti najpogosteje opazujemo kot stopnjo v razvoju družine vitkih čebel, recimo grintovčank (*Halictus scabiosae*). Tu sestre prezimijo v rodnem gnezdu in ga spomladi obnovijo. Ena med njimi postane funkcionalna matica. Ko v gnezdu dorasejo njene hčerke, ki prevzamejo vlogo delavk, svojih sester ne spusti več v gnezdo. Nekatere med njimi si skopljejo novo gnezdo v bližini in kmalu se jim pridružijo sostanovalke, ki se jim ne ljubi kopati rova. Kmalu nastane nova semisocialna skupnost, medtem ko je v starem gnezdu nastala prava družbenost (evsocialnost) z jalovimi neoplojenimi delavkami nove generacije.

Do evsocialnih skupnosti lahko pride tudi po drugi poti. Nekatere samotarske čebele, recimo male lesne čebele (rod *Ceratina*), ne





zaprejo zarodnih celic in odidejo kot druge samotarske vrste, temveč stražijo gnezdo in skrbijo za zarod. Čistijo celice ali prinašajo novo hrano. Tako skupnost imenujemo subsocialno (poddružbeno). Pri nekaterih vrstah kakšna od hčera ostane v gnezdu svoje matere kot delavka. Ker male lesne čebele tako kot čmrlje in medonosne čebele uvrščamo v družino Apidae, je to morda pot, ki je vodila do skupnosti, kakršno poznamo pri domači čebeli.

Če ima le ena od samic v skupnosti monopol nad razmnoževanjem, se lahko začnejo v genomu njenih potomcev kopičiti spremenjeni geni, ki določajo vedenje in telesno zgradbo delavk, kot tudi tisti, ki določajo lastnosti spolnih osebkov. Delavke se pogosto od matic ne ločijo le po vedenju, temveč tudi po velikosti, barvi, telesni obliki in drugih lastnostih. Pri mnogih mravljah obstaja celo več kast delavk, ki se ločijo po velikosti, obliki in vedenju.

*Delavke obrobljenih vitkih čebel (Lasioglossum marginatum) izletavajo iz podzemnega gnezda. Ta vrsta živi v večletnih evsocialnih družinah z velikim številom delavk.*

*Foto: Andrej Gogala.*

Med tekmovanjem z drugimi družinami (skupnostmi) iste vrste za vire hrane ter ob bolj ali manj uspešni gradnji gnezd in njihovem varovanju poteka naravno odbiranje. Lahko rečemo, da poteka izbor med boljše in slabše prilagojenimi družinami ali pa med boljšimi in slabšimi geni njihovih matic ter samcev, ki so jih oprášili. Če se osredotočimo na prvi vidik, govorimo o odbiranju skupin (group selection), drugi vidik pa nam pove, da se izbira pravzaprav le genome spolnih osebkov. Če je tako, so delavke le avtonomni, od telesa ločeni organi matice. Altruisti (nesebičneži) niso postali po lastni izbiri, temveč zato, ker je to koristno za skupnost, ali bolje povedano, njihovim staršem zagotavlja uspešnejše razmnoževanje.



Za konec se povrnimo k Darwinu. Kljub temu, da ni vedel ničesar o načinih dedovanja, je v svoji knjigi *O nastanku vrst* (1859) pravilno razložil nastanek jalovih delavk in razlik med njimi. Zapisal je: (...) *verjamem, da je naravno odbiranje z vplivanjem na plodne starše moglo izoblikovati vrsto, ki je redno zalegala jalovke, bodisi samo velike, bodisi majhne, ali končno, skupino delavk iste velikosti in zgradbe, hkrati pa še drugo skupino delavk, z drugačno velikostjo in zgradbo* (...). (Nekoliko skrajšan prevod Bogdana Gradišnika.)

#### Literatura:

- Darwin, C., 2009 (1859): *O nastanku vrst z delovanjem naravnega odbiranja ali ohranjanje prednostnih ras v boju za preživetje*. Ljubljana: Založba ZRC. 421 str.
- Gogala, A., 1990: *Grintovčanke: življenje divjih čebel*. *Proteus*, 53 (3): 83-89.
- Gogala, A., 1991: *Initiation of new nests in a social bee, Halictus scabiosae Rossi (Hymenoptera: Halictidae)*. *Opuscula zoologica fluminensia*, 67: 1-7.
- O'Toole, C., Raw, A., 1991: *Bees of the World*. Blandford, London. 192 str.
- Wilson, D. S., Wilson, E. O., 2007: *Rethinking the theoretical foundation of sociobiology*. *The Quarterly review of Biology*, 82 (4): 327-348.

Dedovanje barve dlake pri mačkah • Genetika

## Dedovanje barve dlake pri mačkah

Zala Prevorsek in Andrej Razpet

Domače mačke s številnimi barvnimi različicami predstavljajo idealen model za pojasnjevanje osnovnih načel mendelske genetike kot tudi za primere medsebojnih vplivov med geni. Mendelska genetika pojasnjuje primere, pri katerih majhno število genov vpliva na kvalitativne lastnosti, na primer na barvo in obliko. Pri tem se lastnosti najpogosteje dedujejo kot dominantne ali recesivne, vplivi okolja na izražanje teh lastnosti pa so zanemarljivi. V prvem delu bomo spoznali enostavne primere mendelske genetike, v drugem delu prispevka, ki bo objavljen v naslednji številki *Proteusa*, pa medsebojne vplive med geni (epistazo) in gene, ki se nahajajo na spolnem kromosomu.

### Osnove mendelske genetike

Gregor Mendel (1822-1884) je križal rastline graha z različnimi lastnostmi in

opazoval, kakšne lastnosti so imeli potomci. Spremljal je sedem različnih lastnosti: obliko in barvo semena, obliko in barvo stroka, barvo in položaj cveta ter dolžino stebela. Naštete lastnosti se dedujejo neodvisno druga od druge, saj se nahajajo na različnih kromosomih. Težava pri pojasnjevanju dedovanja na modelu graha pa je, da v zadnjem času ljudem raznolikost graha ni preveč znana. Verjetno pa mnogo več ljudi pozna različne barvne različice mačk, mnogi tudi opazajo, da se v istem leglu lahko pojavijo mačke različnih barv in vzorcev. Seveda je možno in pri nepasemskih mačkah kar običajno, da imajo lahko živali iz istega legla različne očete, zato se bomo v prispevku omejili le na primere z enim očetom.

Za najenostavnejši primer zamenjajmo barvo cvetov z barvo dlake. Na enem od kromosomov pri mački se nahaja gen, ki v eni



## Editorial

*Tomaž Sajovic*

## Entomology

**Development of Social Relationships in Insects**

*Andrej Gogala*

Social communities of ants, honey-bees, bumble-bees, wasps and termites have always been the source of wonder and amazement to people. Division of work and cooperation of individuals in their tendering for the growth and development of the community reminded us of the relationships within the human society. There is, however, an important difference between the highly developed social insects and our society. Whereas the majority of people is fertile and can reproduce the majority of individuals in the insect family is barren and without offspring. Only males and fertile females reproduce, and the latter are few. As a rule, there is only one fertile female in an insect family. She is the mother to all workers in the nest and to the young sexual individuals who only occur in the family in a specific season. Workers are usually females, as a rule without developed ovaries. They spend their lives providing for the community, taking care of their younger brothers and sisters and the mother, who spends most of her time laying new eggs. Even Charles Darwin admitted that the existence of infertile workers was the most difficult question to be explained by his theory of evolution or, as he called it, natural selection.

## Genetics

**Cat Coat Genetics**

*Zala Prevoršek and Andrej Razpet*

Domestic cats with their numerous colour variations represent an ideal model for the explanation of basic principles of Mendeli-

an genetics as well as for the examples of gene interaction. Mendelian genetics explains how a small number of genes influence qualitative properties, such as colour and shape. Properties are most often inherited as dominant or recessive and environmental impact on the expression of these properties is negligible. In the first part we will learn about the simple examples of Mendelian genetics. Part two will look into interactions between genes (epistasis) and genes on the sex chromosome.

## Rickettsiology

***Rickettsia hoogstraalii* strain Croatia, a new rickettsia species found in *Haemaphysalis sulcata* ticks**

*Maja Gračner*

*Rickettsia hoogstraalii* is an obligate intracellular bacterium associated with the fever group. It is widely distributed and has been detected in Croatia, Spain and the United States of America. The prototype strain of the bacterium *R. hoogstraalii* is the strain Croatia that was isolated in *Haemaphysalis sulcata* ticks collected in the year 2000 in the central Dalmatia region in Croatia. With the research conducted for her doctoral dissertation the author successfully determined a new rickettsia species *Rickettsia hoogstraalii* strain Croatia in the *Haemaphysalis sulcata* ticks collected from sheep in the region of central Dalmatia. Her work is resumed (also) in this article.

## Neurology

**Brain Development**

*Tina Bregant*

Brain development is determined by in-born genetic capacity or potential. It is often said that development is influenced by both nature (in the widest sense) and nurture (the influence of nutrition, the environment, learning). A strong, emotional-