

М.А. НОВАК, К.Е. ТАРНИТА, Э.О. УИЛСОН

ЭВОЛЮЦИЯ ЭУСОЦИАЛЬНОСТИ¹

При эусоциальности некоторые особи снижают свой репродуктивный потенциал, ухаживая за потомством других особей. Эта система отношений представляет собой енаболее продвинутую форму социальной организации, играя доминирующую роль в жизни социальных насекомых и человека. На протяжении последних четырех десятилетий теория родственного отбора, основывающаяся на концепции итоговой приспособленности (*inclusive fitness*), оставалась главным теоретическим инструментом в объяснении эволюции истинной социальности. Здесь мы показываем ограничения этого подхода. Мы утверждаем, что построение продуманных моделей на базе стандартной теории естественного отбора можно рассматривать в качестве более просто подхода, имеющего все преимущества перед обозначенным ранее. На этом пути открываются возможности получить правдоподобные интерпретации эмпирических данных.

M.A. Nowak, C.E. Tarnita, E.O. Wilson. The evolution of eusociality. Eusociality, in which some individuals reduce their own lifetime reproductive potential to raise the offspring of others, underlies the most advanced forms of social organization and the ecologically dominant role of social insects and humans. For the past four decades kin selection theory, based on the concept of inclusive fitness, has been the major theoretical attempt to explain the evolution of eusociality. Here we show the limitations of this approach. We argue that standard natural selection theory in the context of precise models of population structure represents a simpler and superior approach, allows the evaluation of multiple competing hypotheses, and provides an exact framework for interpreting empirical observations.

На протяжении последних 50 лет множество теорий в социобиологии концентрировали внимание на феномене эусоциальности, суть которого в том, что часть взрослых особей участвуют в воспроизведении потомства, тогда как другие полностью либо частично исключены из этого процесса и заняты заботой о потомстве размножающейся части социума. Как же могло такое генетически детерминированное самоотверженное (*selfless*) поведение возникнуть на базе естественного отбора, суть которого, как кажется, полностью противоречит подобному ходу событий? Этот вопрос волновал биологов еще со времен Дарвина, который указывал на этот парадокс (обнаруженный в то время у муравьев) как на обстоятельство, наиболее противоречащее всей его теории. Решение, которое было предложено великим натуралистом, состояло в следующем: каста стерильных рабочих — это нечто вроде вегетативных органов растения, порождаемых самкой-царицей.

По мнению Дарвина, таким образом, объектом отбора служит община как целое. Современные исследователи побочного (*collateral*) альтруизма сосредоточились (вслед за Дарвином) на муравьях, пчелах и прочих эусоциальных насекомых, поскольку именно у большинства их видов члены социальных группировок очевидным образом подразде-

¹ *Nature* 2010 V. 466(26): 1057–062

лены на касты размножающихся и стерильных индивидов. Важно подчеркнуть, что эусоциальность не является неким побочным (marginal) феноменом в природе. Биомасса одних только муравьев составляет более половины биомассы всех прочих насекомых и превышает таковую наземных позвоночных, если не считать людей (Holldobler, Wilson, 1990). Последние, которых также можно в известной степени (loosely) считать эусоциальными (Foster, Ratnieks, 2005), доминируют по численности среди наземных позвоночных. «Суперорганизм» как производное эусоциальности часто оказывается загадочным по своему устройству, представляя собой особый уровень биологической организации.

Взлет и падение теории итоговой приспособленности

На протяжении последних 40 лет сильнейшее воздействие на объяснения генетической эволюции эусоциальности и даже социального поведения в целом оказала теория отбора родичей (kin selection theory). В ее основе лежат представления об итоговой приспособленности (inclusive fitness). Если следовать их принципам, то при оценке действий индивида (actor) следует учитывать их суммарный эффект как на собственную приспособленность данной особи, так и на приспособленность другого участника взаимодействия² (recipients). Считается, что этот эффект тем значительнее, чем выше степень родства между двумя такими индивидами.

Эта мысль впервые была высказана Ходлейном в 1955 г., а основа теории как таковой заложена Гамильтоном (Hamilton, 1964). Центральная идея обоих этих авторов была формализована вторым из них как неравенство $R > c/b$, в том смысле, что кооперация должна поддерживаться естественным отбором в случае, если степень родства выше, чем отношение потерь (c — cost) к выигрышу (b — benefit). Параметр R (степень родства) в понимании Гамильтона означал долю генов общих для альтруиста и реципиента, связанных общностью происхождения. Отсюда следовало, что общими окажутся именно гены альтруизма. Например, альтруизм разовьется (will evolve) если выигрыш брата или сестры окажется выше более чем в два раза, чем потери альтруиста ($R=1/2$) или в восемь раз — в случае двоюродных брата либо сестры ($R=1/8$).

Из-за их оригинальности и кажущейся объяснительной силы представления об отборе родичей получили широкое распространение в качестве краеугольного камня социобиологии. Однако не сами эти взгляды в их абстрактной форме первоначально вызвали одобрение биологов, а следствие, которое нашло выражение в виде «гипотезы гапло-диплоидии», по Гамильтону. Гапло-диплоидия есть система определения пола, при которой оплодотворенные яйца дают самок, а неоплодотворенные — самцов. В результате сестры оказываются более близкородственными друг другу ($R=3/4$), чем дочери своей матери ($R=1/2$). Эта система определения пола свойственна отряду перепончатокрылых, куда входят муравьи, пчелы и осы. Таким образом, сообщества альтруистических особей могут, на почве отбора родичей, чаще возникать (evolve) среди

² Поняти «взаимодействие» рассматривается здесь в самом широком смысле, без ограничения какими-либо временными рамками.

перепончатокрылых, нежели в тех филумах, где господствует дипло-диплоидная система определения пола.

В 1960-х и 1970-х гг. почти все виды, у которых обнаруживали эусоциальность, относились к отряду перепончатокрылых³. Казалось, что взгляды Гамильтона подтверждаются. Вера в то, что гапло-диплоидия и эусоциальность есть феномены причинно взаимосвязанные распространялась во всех учебниках. Ход мыслей отвечал методологическим концепциям, идущим еще от Ньютона (логические умозаключения от общего принципа к изучению частных случаев в природе – Wilson, 1971, 1975) и казался необратимым. Все это привело к быстрому ветвлению суперструктуры социобиологии на базе предполагаемой ключевой роли отбора родичей.

Однако к 1990-м годам гипотеза гапло-диплоидии стала утрачивать свою правдоподобность. Этой объяснительной схеме никогда не соответствовали термиты. Позже эусоциальные виды были обнаружены и среди других дипло-диплоидных организмов. Таковыми оказались жуки подсемейств *Platypodinae* (*Curculionidae*), креветки из нескольких независимых друг от друга филетических линий креветок рода *Synalpheus*, живущих в губках и голый землекоп среди млекопитающих.

В результате гипотеза гапло-диплоидии была отвергнута даже исследователями общественных насекомых (Queller, Strassmann, 1998; Linksvayer, Wade, 2005; Wilson, 2008). Хотя несостоятельность этой гипотезы не стала сама по себе фатальной для теории итоговой приспособленности, начали накапливаться другие данные, не соответствующие ее главной идее, согласно которой именно феномен родства между особями есть движущая сила возникновения эусоциальности. Было обращено внимание на редкость эусоциальности как продукта эволюции и на ее удивительно неравномерное распространение в животном мире. Огромное число видов из основных таксонов практикуют или гапло-диплоидное определение пола, или клональную репродукцию, которая предполагает наиболее тесное родство особей. Однако среди них, насколько известно, только у галлообразующих тлей система отношений может рассматриваться в качестве эусоциальности. Среди примерно 70000 видов паразитоидных и прочих перепончатокрылых со сходным образом жизни не было найдено эусоциальных, хотя всей этой группе свойственно гапло-диплоидное определение пола. Не найдены они и среди 4 000 видов пилильщиков и рогохвостов, относящихся к отряду перепончатокрылых, несмотря на то, что их личинки нередко образуют тесные агрегации кооперативного характера (Queller, Strassmann, 1998; Linksvayer, Wade, 2005; Costa, 2006; Wilson, 2008).

В дальнейшем оказалось, что давление отбора в социальных группировках ослабляет преимущества тесного родства по побочной линии. Поощряется усиление генетического разнообразия при межгрупповом отборе у муравьев *Pogonomyrmex occidentalis* (Cole, Wiernacz, 1999) and *Acromyrmex echinator* (Hughes, Boomsma, 2004), что обусловлено, по крайней мере во втором случае, фактором устойчивости к болезням. То же самое

³ Это странно слышать, поскольку к моменту опубликования работ Гамильтона был прекрасно известен факт существования эусоциальности у термитов, о чем он не мог не знать, и на что ему указывали тогда многие критики его воззрений.

было определено установлено в отношении медоносной пчелы. Давления отбора, противодействующие преимуществам тесного родства (countervailing forces) касаются также изменчивости в предрасположенности стать членом субкасты рабочих у *Pogonomyrmex badius*, что может усиливать распределение труда и улучшать приспособленность (fitness) общины. Впрочем, эта гипотеза должна еще быть проверена (Rheindt et al., 2005). Далее, увеличение стабильности температуры в гнезде с увеличением генетического разнообразия его обитателей установили для медоносной пчелы (Jones, 2004) и муравьев рода *Formica* (Schwander et al., 2005). Сюда же можно отнести дизруптивный отбор, направленный против связующей роли тесных генеалогических связей (nepotism), внутри общин социальных насекомых, а также общие негативные эффекты инбридинга (Wilson, Holldobler, 2005). Большая часть таких селективных сил действует посредством группового отбора, а в случае социальных насекомых — на уровне отбора между общинами.

В период своего длительного существования теория итоговой приспособленности стимулировала бесчисленное количество исследований по генеалогиям, что стало рутинным занятием в социобиологии. Были выдвинуты всевозможные гипотетические объяснения таких явлений как пертурбации в соотношениях инвестиций в воспроизводство репродуктивных самцов и самок, а также конфликты в сообществах животных и их разрешение. Все это стимулировало множество исследований в природе и лаборатории по корреляциям разных параметров, что косвенным образом поддерживало влияние концепции родственного отбора.

Но при том, что эти воззрения играли роль парадигмы, доминировавшей в теоретическом изучении феномена эусоциальности на протяжении 40 лет, их продуктивность должна быть признана весьма скудной (meagre).

За тот же самый период времени эмпирические исследования эусоциальных видов шли вперед быстрыми шагами, выявляя все новые богатые детали их кастовой организации, способов коммуникации, цикличности в жизни сообществ, а также все те феномены, которые могут служить почвой для отбора как на индивидуальном, так и на межгрупповом уровне. В некоторых случаях социальное поведение было исследовано в плане причинности на всех уровнях биологической организации от молекулярного до экосистемного. Почти ничто в этой работе не было стимулировано или продвинуто вперед догматами теории итоговой приспособленности, которая в итоге превратилась в чистую абстракцию, живущую своей собственной жизнью (Fletcher et al., 2006).

Ограничения теории итоговой приспособленности

Многие исследователи-эмпирики, изучающие родство между индивидами, при использовании аргументов этой теории, полагают, что те имеют под собой солидный теоретический фундамент. Но это не так. Теория итоговой приспособленности — это математическая модель частного характера (particular mathematical approach), имеющая множество ограничений в своем применении.

Это ни коим образом не общая теория эволюции. Она не описывает ни эволюционную динамику, ни характер частотного распределения генов (Wolf, Wade, 2001; Doebeli, Hauert, 2006; Traulsen, 2010).

Впрочем, есть один вопрос, который мог бы быть поставлен в рамках теории итоговой приспособленности. Он состоит в следующем: какая именно стратегия наиболее ожидаема в устойчивом эволюционном процессе? Мы собираемся показать, что уже при попытках ответить на этот вопрос использование положений теории итоговой приспособленности требует убедительных предположений, которые невозможно проверить при имеющихся у нас возможностях получения эмпирических данных.

В приложении к этой статье (секция А)⁴ даны общие контуры предлагаемого нами математического подхода, ориентированного на стандартную теорию естественного отбора. Задачей было понять, каковы могут быть основания для того, чтобы отдать преимущество той или иной поведенческой стратегии перед конкурирующей с ней. Во внимание принимали такие показатели, как темп мутаций и интенсивность отбора. Затем были рассмотрены ограничения отбора слабой силы, с которым имеет дело теория итоговой приспособленности (Grafen, 1984; Frank, 1998; Rousset, 2004; Traulsen, 2010).

В таком случае все индивиды имеют примерно одинаковую приспособленность (fitness), так что какая-либо одна из двух стратегий не имеет существенных преимуществ перед другой. В рамках предсказаний дарвиновской теории естественного отбора удалось показать, что теория итоговой приспособленности может быть сформулирована строгим образом только с учетом целого ряда предположений (assumptions), накладывающих свои ограничения.

Прежде всего, все взаимодействия между особями, рассматриваемые теорией итоговой приспособленности, должны быть парными, но непременно с аддитивным эффектом (распространение влияния взаимодействий на всех особей, находящихся в родстве с коммуникантами). Это исключает из рассмотрения большинство событий (evolutionary games), которые включают более двух участников и ведут к синэргетическому эффекту (van Veelen, 2009). В частности, в общинах социальных насекомых многие решаемые ими задачи требуют сиюминутной кооперации многих особей, причем синэргетические следствия такого положения вещей самоочевидны.

Далее, критикуемая нами теория может быть применима только к некоторым особым популяционным структурам, статическим либо динамическим. Если речь идет о динамических структурах, внимание может быть направлено на две разные ситуации. В одном случае (global updating) некие две особи конкурируют друг с другом за допуск к репродукции независимо от их местонахождения в данный момент. В случае же парных взаимодействий интенсивность их не может устойчиво варьировать.

Без этих абстрактных допущений (mathematical assumptions), которые, кстати сказать, совершенно не обязательно выполняются в реальной обстановке, теория итоговой приспособленности работать не в состоянии. В их отсутствии либо невозможно оценить итоговую приспособленность особи, либо не удастся получить верные критерии того, чему естественный отбор будет благоприятствовать.

⁴ Эту часть работы мы не приводим. Приложения А, В и С заинтересованные читатели смогут найти на сайте www.nature.com/nature.

Мы приходим к следующему выводу: если можно представить себе ту ограниченную сферу реальности, где теория итоговой приспособленности окажется работоспособной, тогда предполагаемые ей условия идентичны тем, в которых справедлива и стандартная теория естественного отбора. Упражнения в вычислении значений итоговой приспособленности не дают ничего нового для биологических объяснений происходящего (Hamilton, 1964; Grafen, 1984; Fletcher, Doebeli, 2009).

Вопрос можно поставить так. Если мы имеем в своем распоряжении теорию, которая универсальна (стандартная теория естественного отбора), и другую, применимую лишь к узкому кругу событий (теория итоговой приспособленности), и если обе ведут к идентичным результатам, то почему следует отказываться от первой? Вопрос этот важен, поскольку будучи лишь одной из возможных моделей эволюции, теория итоговой приспособленности оказалась ошибочно признана справедливой для всей сферы эволюции социального поведения (West et al., 2007). Иногда выдвигается следующий аргумент: якобы представления об итоговой приспособленности дают интуитивную руководящую нить для понимания событий, для которых отсутствует адекватная модель популяционной генетики. Однако, как нам удалось показать, сами по себе аргументы критикуемой системы взглядов вводят в заблуждение (misleading) при отсутствии строго и детально сформулированной модели. Вполне возможны ситуации, когда все показатели родства между особями идентичны, но в одном случае отбор благоприятствует кооперации, а в другом — нет. И наоборот: две популяции характеризуются показателями родства, отвечающими противоположным крайностям спектра, но в обеих структурах эволюция в сторону кооперации невозможна. Стало быть, значение степеней родства самих по себе трудно интерпретировать, не имея строго продуманной теории.

Еще одно широко распространенное заблуждение состоит в том, что полагают, будто вычисления итоговой приспособленности проще, чем процедуры стандартных подходов. Но это не так. В тех случаях, когда теория итоговой приспособленности приемлема, и она, и стандартная теория естественного отбора находятся в равных положениях и требуют одних и тех же количественных данных. Впечатление, согласно которому подходы теории итоговой приспособленности проще в своем использовании, возникает из непонимания следующего обстоятельства: формула итоговой приспособленности включает в себя всех особей, чья приспособленность затронута последствиями данной акции, а не только тех, для которых значения платы либо выигрыша могут реально измениться.

Правило Гамильтона почти никогда не соблюдается

В теории итоговой приспособленности часто делаются попытки дать некое правило Гамильтона, но оказывается, что сделать это в высшей степени затруднительно. В упрощенной «Дилемме узника» взаимодействие между субъектом, стремящимся к кооперации и тем, кто избегает ее описывается а терминах платы и выигрыша (Nowak, 2006; Ohtsuki et al., 2006; Traulsen et al., 2006; Taylor et al., 2007; Antal et al., 2009; Tar-nita, Antal et al., 2009) и принимает вид:

$$\text{«нечто»} > n/b^5 \quad (1)$$

⁵ n — потери, b — выигрыши

Это умозаключение непосредственно вытекает из линейности при слабом отборе (Tarnita, Ohtsuki et al., 2009) и не имеет ничего общего с рассуждениями в рамках теории итоговой приспособленности. Неравенство (1) есть правило Гамильтона, если это «нечто» равносильно степени родства (R). По теории итоговой приспособленности мы имеем $R = (Q - Q') / (1 - Q')$, где Q — средняя степень родства двух взаимодействующих индивидов, а Q' — средняя степень родства для популяции в целом. Если мы возьмем сценарий, в котором теория итоговой приспособленности работает, тогда на ее основе могло бы быть выведено неравенство (1), но обычно бывает так, что пресловутое «нечто» не отражает собой степеней родства.

Сказанное обычно оставляют в тени, но оно оказывается действительным для построения простейших возможных пространственных моделей (Ohtsuki, Nowak, 2006; Grafen, 2007). Таким образом, даже в ограниченной области применения теории итоговой приспособленности, правило Гамильтона неприменимо во всех случаях.

Возможно ли эмпирическое тестирование теории итоговой приспособленности?

Приверженцы теории итоговой приспособленности утверждают, что многие эмпирические данные подтверждают ее. На самом деле соответствия между такого рода данными и предсказаниями теории скорее мнимы и поверхностны. Для проверки полезности этой системы взглядов недостаточно получить данные по генетическому родству, с тем, чтобы затем искать корреляции с характером социального поведения. Вместо этого следует провести вычисления, соответствующие программе теории, а далее измерять каждый количественный параметр в формулах, предлагаемых теорией. Такая проверка никогда не проводилась.

При тестировании предсказаний теории итоговой приспособленности возникает еще одна сложность. Этот подход предлагает не более, чем еще один метод расчетов, пригодных для сценария с весьма ограниченным приложением к реальным ситуациям. При этом предсказания теории итоговой приспособленности оказываются теми же самыми, как и те, что проистекают из стандартной теории естественного отбора, поэтому можно сказать, что теория итоговой приспособленности не дает каких-либо предсказаний, которые были бы специфичными для нее.

В приложении мы обсуждаем некоторые исследования, направленные на выяснение роли родства (kinship) в эволюции социального поведения. Мы настаиваем на том, что сведение проблемы к узкоограниченной теме степеней родства зачастую не дает возможности проникновения в биологическую сущность происходящих событий и препятствует постановке спектра конкурирующих друг с другом гипотез⁶.

Альтернативная теория эволюции эусоциальности

Первый шаг в эволюции эусоциальности — это формирование группировок в первоначально панмиктической популяции, что может происходить множеством разных спо-

⁶ О необходимости этого для прогресса науки см. в книге: А.М Веннер, П.Х. Уэллс. *Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? (главы 3, 10 и др.)*. Изд. «Языки славянских культур», 2011.

собов (Wade, 1976; Swenson et al., 2000; Gadagkar, 2001; Pepper, Smuts, 2002; Thorne et al., 2003; Fletcher, Zwick, 2004; Hunt, 2007; Khila, Abouheif, 2010; Wade et al., 2010). Например, когда убежища для гнезд или пищевые ресурсы, необходимые для данного вида, распределены локально; когда потомки склонны надолго оставаться со своими родителями; наконец, в результате чисто случайной концентрации особей на почве взаимного притяжения. Возможно формирование групп из неродственных особей, когда кооперация благоприятна для них в силу реципрокной взаимопомощи, которая ведет к синергетическим эффектам (Clutton-Brock, 2009).

Тот способ, которым формируется группа, вероятно, даже важнее для перехода в следующую эволюционную стадию, чем сам факт существования агрегаций. Здесь основную роль играют сплоченность особей и длительность их совместного существования. Во всех филетических линиях, где присутствуют виды с примитивной эусоциальностью (жалящие осы, пчелы подсемейств Halictinae и Xylocorinae, креветки *Synalpheus*, термиты сем. Termitidae, колониальные тли и трипсы, жуки-долгоносики Platypodidae, голый землекоп), для них характерно обитание групп в активно охраняемых «гнездах» (Wilson, 2008). В немногих случаях такие «крепости» создаются неродственными особями. Например, две общины термита *Zootermopsis angusticollis* могут объединиться. При этом пары репродуктивных особей (царь и царица) из разных гнезд конфликтуют между собой до тех пор, пока одна из них не будет вытеснена другой, после чего устанавливается единовластие (Johnset al., 2009). Эусоциальность характеризуется тем, что общину в большинстве случаев основывает единственная оплодотворенная самка (у перепончатокрылых) либо пара разнополых особей (прочие виды). Далее, независимо от способа основания общины, она растет за счет потомства основателей, которое выполняет роль неразмножающихся рабочих особей. Согласно теории итоговой приспособленности, тесное генеалогическое родство между членами общины — это наиболее важный показатель роли отбора родичей в становлении эусоциальности. Но такое родство как здесь, так и в других случаях, проще объяснить как следствие, а не причину этой системы взаимоотношений между особями (Wilson, Wilson, 2007, 2008).

В подобного рода семейных группировках может ускоряться распространение аллелей эусоциальности, но не это является причиной дальнейших событий. Причинный фактор мы видим в преимуществах охраны убежища (местопребывания) группы, особенно если такое гнездо требует существенной затраты усилий для его сооружения и если оно располагается в сфере достижимости необходимых кормовых ресурсов.

На второй стадии происходило накопление новых поведенческих признаков, которые делают более вероятным дальнейшее развитие эусоциальности. Все эти преадаптации возникают по тому же принципу, как и сооружение охраняемого гнезда одиночной особью на предшествующей стадии, а именно на основе индивидуального отбора. Все это оказывается следствием адаптивной радиации, при которой вид расщепляется и эти его фрагменты осваивают различные экологические ниши. По ходу этого процесса некоторые новые виды приобретают указанные преадаптации с большей вероятностью, чем другие. Иными словами, для объяснения трансформаций на этой стадии наиболее продуктивна теория, имеющая дело с преадаптациями.

Роль преадаптаций на той стадии, когда существует основа в виде способности конструировать гнездо, особенно очевидна у перепончатокрылых. Примером может быть документированная склонность к эусоциальному поведению у одиночных пчел, когда их группировки создают в эксперименте. У видов родов *Ceratina* и *Lasioglossum* насильно объединенные особи различными способами делят между собой обязанности, такие как добывание корма, создание новых камер в гнезде (tunnelling) и его защита (Sakagami, Maeta, 1987; Wcislo, 1997; Jeanson et al., 2005). Более того, по крайней мере у двух видов рода *Lasioglossum* самки практикуют следование друг за другом — поведение, характерное для примитивно эусоциальных пчел. Разделение труда выглядит здесь как результат предсуществующей поведенческой стратегии, суть которой в том, что индивид проявляет тенденцию решать задачи поочередно и переходить к следующей только после того, как выполнена предыдущая. На конечной, эусоциальной стадии этот алгоритм легко трансформируется в избегание особью той работы, которая уже проделана другими членами общины. Очевидно, что пчелы и осы существенным образом предрасположены к быстрому переходу на стадию эусоциальности, если естественный отбор будет благоприятствовать такой трансформации (Hunt, Amdam, 2005; Toth et al., 2007; Hunt et al., 2007).

Результаты опытов по формированию искусственных групп хорошо соответствуют модели фиксированного порога (fixed-threshold model), выдвинутой для объяснения возникновения эусоциальности у хорошо изученных социальных насекомых (Robinson, Page, 1989; Vonabeau et al., 1996). Согласно этой модели, индивидуальная изменчивость членов общины (будь то генетически детерминированная или чисто фенотипическая) находит выражение в различиях порога реагирования в готовности выполнять ту или иную задачу. При взаимодействии двух или более членов общины основную работу выполняет тот из них, которому свойственен наиболее низкий порог соответствующей реакции. Такая активность данной особи подавляет аналогичные проявления у партнеров, которые, таким образом, с большей вероятностью принимают на себя решение других задач.

Другая преадаптация к эусоциальности у перепончатокрылых — это снабжение кормом личинок, прогрессирующее в процессе эволюции. На первой стадии развития этой формы заботы о потомстве самка сооружает гнездо, помещает в него парализованных жертв в количестве достаточном для выживания единственной личинки, запечатывает гнездо и приступает к постройке следующего. На следующей стадии самка уже сама неоднократно кормит и охраняет личинку в гнезде до момента ее взросления. Третья стадия характеризуется возникновением аллелей эусоциальности, за счет мутаций либо рекомбинаций. У перепончатокрылых, преадаптированных к эусоциальности, это событие может быть результатом единственной мутации. В дальнейшем нет необходимости в мутациях, детерминирующих новые формы поведения. Нужда состоит только в блокировании прежних. Для пересечения порога, знаменующего окончательный переход к эусоциальности, необходимо лишь, чтобы повзрослевшие отпрыски самки не рассеивались и не приступали к постройке собственных гнезд, но сохраняли верность месту своего рождения. На этом этапе средовые селективные силы оказывают достаточно

строгое воздействие, которое способствует лавинообразному закреплению преадаптаций. Группировка становится кооперативным объединением особей, достигшим эусоциальной стадии.

Гены эусоциальности до сих пор не выявлены, но известны по крайней мере два гена (или небольшие их ансамбли) которые ответственны за серьезные (major) изменения социальных характеристик за счет мутаций, приводящих к выключению генов, ответственных за преадаптивные признаки (silencing mutations in pre-existing traits). Более 110 миллионов лет назад у впервые появившихся видов муравьев (или их непосредственных предков из числа ос) генетическая регуляция развития крыльев изменилась таким образом, что работа некоторых генов оказалась под влиянием состава корма личинок и некоторых других средовых факторов. Так возникла каста бескрылых рабочих особей (Abouheif, Wray, 2002).

Другой пример касается муравья *Solenopsis invicta*. Мутация гена Gr-9 существенно уменьшает способность рабочих особей опознавать пришлых особей из других общин, равно как и делать различия между репродуктивными самками своего вида. В результате сформировалась линия мелких репродуктивных самок (микрогин), которые основывают плотные суперколонии, в которых отсутствуют границы между отдельными семьями. Такие муравьи заняли значительную часть ареала данного вида на юге США (Ross, Keller, 1998).

Эти примеры и надежды, которые возникают в связи с ними относительно дальнейших успехов в теоретических построениях и генетическом анализе, позволяют задуматься о четвертой фазе эволюции эусоциальности в животном мире. Как только родители и их потомки, занимающие подчиненное положение в общине, остаются вместе в общем убежище, естественный отбор оказывается направленным на выработку инноваций в сфере общения между членами объединения.

Если сфокусировать внимание на таких инновациях, становится возможным задуматься о том, каким должен быть новый стиль теоретического мышления. Примечательно, что разные роли репродуктивных особей и их неразмножающихся потомков не детерминированы генетически. Они управляются теми же самыми генами и их ансамблями, что делает программирование разных ролей гибким фенотипически (West-Eberhard, 2003). Для видов, практикующих примитивную эусоциальность, показано, что разные роли представляют собой альтернативные фенотипические версии одного и того же генотипа, по крайней мере в пределах данной касты. Другими словами, плодущая самка-царица и ее рабочие обладают одними и теми же генами, которые диктуют принадлежность к той или иной касте и характер разделения обязанностей. В то же время возможны различия между размножающимися и неразмножающимися особями по другим генам. Все это дает основания точке зрения, согласно которой подобные сообщества рассматриваются в качестве своего рода «сверхорганизма».

Если идти далее, то, по крайней мере в сфере социального поведения, преемственность сохраняется от царицы к царице, тогда как рабочих можно в каждой генерации рассматривать в качестве «надставок» (extension) плодущей самки или нескольких таких самок, скооперировавшихся друг с другом. Отбор же работает с качествами царицы и с

вне нее находящимися воплощениями ее генома. Эти идеи открывают путь для новой линии теоретических размышлений.

Четвертая фаза, о которой шла речь, — это важная сфера совместных приложений сил со стороны популяционной генетики и поведенческой экологии. Исследовательская программа, однако, едва ли начала осуществляться, что отчасти объясняется некоторым пренебрежением исследователей вопросами средовых давлений отбора на ранних этапах эволюции эусоциальности. То, что уже известно об образе жизни видов, находящихся на самых ранних стадиях этого процесса, в особенности об устройстве их гнезд и об интенсивности их защиты, говорит о первостепенной важности охраны гнезд от врагов (в том числе и паразитов), хищников и конспецифических конкурентов как первого шага в становлении эусоциального образа жизни. Однако было проведено очень мало полевых и лабораторных исследований для проверки этой гипотезы и тех, которые могли бы конкурировать с ней.

В пятой и последней фазе модификации жизненных циклов и кастовых систем идет у наиболее продвинутых эусоциальных видов на почве межобщинного отбора. В результате во многих филетических линиях были выработаны весьма дифференцированные и в высшей степени специализированные системы социальных отношений.

Кратко суммируя сказанное, мы видим, что теорию эволюции эусоциальности следует строить на анализе ряда последовательных стадий. Это (1). Формирование группировок. (2). Становление минимального количества поведенческих качеств, необходимых и достаточных для того, чтобы эти группы становились достаточно сплоченными (в частности, способности сооружать и защищать гнездовое убежище). (3). Мутации, способствующие сохранению единства группы во времени (подавляющие тенденции к расселению молодых особей). Преемственность функционирования гнездового убежища играет на этой стадии ключевую роль. При этих условиях примитивная эусоциальность может одновременно достичь следующей фазы на основе уже имеющихся преадаптаций. (4). Формирующиеся элементы системы отношений в общине (*emergent traits*) оттаиваются естественным отбором в соответствии с требованиями конкретной среды. (5). Многоуровневая селекция трансформирует жизненные циклы и социальную структуру общины, доводя их нередко до крайней специализации (*elaborate extremes*).

Мы не имеем здесь в виду эволюцию социального поведения человека, но видим в ней некие параллели с изложенным, которые, на наш взгляд, заслуживают внимания.

Математическая модель эволюции эусоциальности

Рассмотрим вид насекомых, ведущих одиночный образ жизни и практикующих простейшие способы заботы о потомстве. Оплодотворенная самка строит гнездо, откладывает в него яйца, а затем кормит там личинок. Личинки превращаются в имаго и покидают свое убежище. Мы предполагаем, что поведение, связанное с дисперсией потомства может быть изменено за счет генных мутаций. Допустим, существует мутантный аллель *a*, который диктует потомкам-самкам дальнейшее проживание в гнезде, где

они выросли. В нашей модели мы рассматриваем три типа самок: те, что обладают генотипами **AA** и **Aa**, улетают, тогда как самки **aa** продолжают придерживаться гнезда с вероятностью q , и, таким образом, становятся рабочими особями. Поскольку имеются в виду перепончатокрылые с гапло-диплоидной системой определения пола, самцы могут относиться лишь к двум типам: **A** и **a**, причем и те и другие покидают гнездо. Тогда среди спаривавшихся самок выделяются 6 типов: **AA-A**, **AA-a**, **Aa-A**, **Aa-a**, **aa-A** and **aa-a**. Первые две буквы означают генотип самки, а третья — генотип спермы, полученной ею при спаривании. Только самки **Aa-a** and **aa-a** оказываются основательницами новых общин, поскольку в их потомстве присутствуют дочери с генотипом **aa** (все дочери самок **aa** и половина дочерей самок **Aa-a**).

Посмотрим, при каких условиях эусоциальный аллель **a** получает преимущество перед аллелем **A**, отвечающим за одиночный образ жизни. Как показано в приложении С, ход мыслей здесь следующий. В присутствии рабочих особей приспособленность (fitness) эусоциальной царицы повышается вдвое по сравнению с «одиночной» самкой: у нее выше плодовитость (fecundity), и ниже риск смертности. Она может оставаться в гнезде в то время, когда рабочие собирают корм для личинок и кормят их. Все это снижает для нее вероятность пасть жертвой хищника, повышает темп откладки яиц и способствует охране гнезда с ее стороны при содействии рабочих. Вместе с тем, можно видеть, что эусоциальный аллель получит большее распространение в ущерб «одиночному» лишь в том случае, если все эти преимущества в приспособленности достаточно велики и проявляются уже в общинах с малым числом членов. Кроме того, вероятность (q), что дочери **aa** останутся с матерью, должна находиться в определенном (иногда — узком) спектре значений. С другой стороны, если эусоциальный аллель станет доминантным, ему будет легче противостоять вытеснению его «одиночным» аллелем. Таким образом, модель иллюстрирует, почему эусоциальность возникает с трудом, но будет поддерживаться отбором как только установится.

В нашей модели фактор родства не является движущим в эволюции эусоциальности. Но после ее становления общины, естественным образом, оказываются состоящими из родственников, коль скоро дочери самки-основательницы воспроизводят следующие поколения членов объединения.

Взаимодействие между царицей и рабочими невозможно рассматривать в свете стандартной «Дилеммы узника», поскольку рабочие не являются независимыми агентами кооперации. Их качества зависят от генотипа царицы и характера спермиев, которые она получает от самца. Более того, дочери, оставляющие гнездо, не являются субъектами, отвергающими кооперацию (defectors). Они нужны для дальнейшего роста общины. Теория итоговой приспособленности неизменно заявляет, что она геноцентрична (gene-centred approach), но в действительности внимание в ней сконцентрировано на рабочих особях. Задается вопрос: почему эти особи ведут себя альтруистично и заняты выращиванием чужого потомства? Провозглашается, что ответ на этот вопрос требует специальной теории, выходящей за рамки стандартной концепции приспособленности в теории естественного отбора.

Мы попытались показать, что это не так. Наша математическая модель структуры общества, построенная на принципах популяционной генетики, иллюстрирует, что нет необходимости в том, что именуется теорией итоговой приспособленности. Конкуренция между эусоциальным и «одиночным» аллелями описана в форме стандартного уравнения селекции. Здесь нет ни парадоксального альтруизма, ни представления о неких эволюционных играх. Таким образом, продемонстрированный нами истинно геноцентрический подход к эволюции эусоциальности делает теорию итоговой приспособленности попросту ненужной.

Литература

- Abouheif E., Wray G. A. 2002. Evolution of the gene network underlying wing polyphenism in ants. *Science* 297: 249–252.
- Antal T., Ohtsuki H., Wakeley J., Taylor P. D., Nowak M. A. 2009. Evolution of cooperation by phenotypic similarity. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 8597–8600.
- Bonabeau E., Theraulaz G., Deneubourg J. L. 1996. Quantitative study of the fixed threshold model for the regulation of division of labour in insect societies. *Proc. R. Soc. Lond. B*: 263 1565–1569.
- Clutton-Brock T. 2009. Cooperation between non-kin in animal societies. *Nature* 462: 51–57.
- Cole B. J., Wiernacz D. C. 1999. The selective advantage of low relatedness. *Science* 285: 891–893.
- Costa J. T. 2006. *The Other Insect Societies* Harvard Univ. Press.
- Cowan D. P. 1991. Pp. 33–73 in *The social biology of wasps*. Eds Ross K. G., Mathews R. W. Comstock Pub. Associates.
- Doebeli M., Hauert C. 2006. Limits to Hamilton's rule. *J. Evol. Biol.* 19: 1386–1388.
- Duffy J. E. 2007. Pp. 387–409 in *Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms*. Eds Duffy J. E., Thiel M. Oxford Univ. Press.
- Fletcher J. A., Doebeli M. 2009. A simple and general explanation for the evolution of altruism. *Proc. R. Soc. Lond. B*: 276 13–19.
- Fletcher J. A., Zwick M. 2004. Strong altruism can evolve in randomly formed groups. *J. Theor. Biol.* 228: 303–313.
- Fletcher J. A., Zwick M., Doebeli M., Wilson D. S. 2006. What's wrong with inclusive fitness? *Trends Ecol. Evol.* 21: 597–598.
- Foster K. R., Ratnieks F. L. W. 2005. A new eusocial vertebrate? *Trends Ecol. Evol.* 20: 363–364.
- Frank S. A. 1998. *Foundations of social evolution*. Princeton Univ. Press.
- Gadagkar R. 2001. *The social biology of Ropalidia marginata: toward understanding the evolution of eusociality*. Harvard Univ. Press.
- Grafen A. 1984. Pp. 62–84 in *Behavioural Ecology* Ch. 3. Eds Krebs J. R., Davies N. B. Blackwell.
- Grafen A. 2007. An inclusive fitness analysis of altruism on a cyclical network. *J. Evol. Biol.* 20: 2278–2283.
- Hamilton W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour I II. *J. Theor. Biol.* 7: 1–16.
- Hülldobler B., Wilson E. O. 1990. *The ants*. Harvard Univ. Press.
- Hughes W. O. H., Boomsma J. J. 2004. Genetic diversity and disease resistance in leaf-cutting ant societies. *Evolution* 58: 1251–1260.
- Hunt J. H. 2007. *The evolution of social wasps*. Oxford Univ. Press.
- Hunt J. H., Amdam G. V. 2005. Bivoltinism as an antecedent to eusociality in the paper wasp genus *Polistes*. *Science* 308: 264–267.

- Hunt J. H. et al. 2007. A diapause pathway underlies the gyne phenotype in *Polistes* wasps revealing an evolutionary route to caste-containing insect societies. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104: 14020–14025.
- Jeanson R., Kukuk P. F., Fewell J. H. 2005. Emergence of division of labour in halictine bees: Contributions of social interactions and behavioural variance. *Anim. Behav.* 70: 1183–1193.
- Johns P. M., Howard K. J., Breisch N. L., Rivera A., Thorne B. L. 2009. Non-relatives inherit colony resources in a primitive termite. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 17452–17456.
- Jones J. C., Myerscough M. R., Graham S., Oldroyd B. P. 2004. Honey bee nest thermoregulation: diversity supports stability. *Science* 305: 402–404.
- Khila A., Abouheif E. 2010. Evaluating the role of reproductive constraints in ant social evolution. *Phil. Trans. R. Soc. B* 365: 617–630.
- Linksvayer T. A., Wade M. J. 2005. The evolutionary origin and elaboration of sociality in the aculeate Hymenoptera: maternal effects, sib-social effects and heterochrony. *Q. Rev. Biol.* 80: 317–336.
- Nowak M. A. 2006. Five rules for the evolution of cooperation. *Science* 314: 1560–1563.
- Ohtsuki H., Hauert C., Lieberman E., Nowak M. A. 2006. A simple rule for the evolution of cooperation on graphs and social networks. *Nature* 441: 502–505.
- Ohtsuki H., Nowak M. A. 2006. Evolutionary games on cycles. *Proc. R. Soc. Lond. B* 273: 2249–2256.
- Pepper J. W., Smuts B. 2002. A mechanism for the evolution of altruism among non-kin: positive assortment through environmental feedback. *Am. Nat.* 160: 205–213.
- Queller D. C., Strassmann J. E. 1998. Kin selection and social insects. *Bioscience* 48: 165–175.
- Rheindt F. E., Strehl C. P., Gadau J. 2005. A genetic component in the determination of worker polymorphism in the Florida harvester ant *Pogonomyrmex badius*. *Insectes Soc.* 52: 163–168.
- Robinson G. E., Page, R. E. 1989. Pp. 61–80 in *The genetics of social evolution* Eds Breed, M. D., Page, R. E. Jr. Westview Press.
- Rousset F. 2004. *Genetic structure and selection in subdivided populations*. Princeton Univ. Press
- Ross K. G., Keller L. 1998. Genetic control of social organization in an ant. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 95: 14232–14237.
- Sakagami S. F., Hayashida K. 1960. Biology of the primitively social bee *Halictus duplex* Dalla Torre II. Nest structure and immature stages. *Insectes Soc.* 7: 57–98.
- Sakagami S. F., Maeta Y. 1987. Pp 1-16 in *Animals and societies: theories and facts*. Eds Ito Y., Brown J. L., Kikkawa, J. Japan Scientific Societies Press.
- Schwander T., Rosset H., Chapuisat M. 2005. Division of labour and worker size polymorphism in ant colonies: the impact of social and genetic factors. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 59: 215–221.
- Swenson W., Wilson D. S., Elias R. 2000. Artificial ecosystem selection. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 97: 9110–9114.
- Tarnita C. E., Antal T., Ohtsuki H., Nowak M. A. 2009. Evolutionary dynamics in set structured populations. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 106: 8601–8604
- Tarnita C. E., Ohtsuki H., Antal T., Fu F., Nowak M. A. 2009. Strategy selection in structured populations. *J. Theor. Biol.* 259: 570–581.
- Taylor P. D., Day T., Wild G. 2007. Evolution of cooperation in a finite homogeneous graph. *Nature* 447: 469–472.
- Thorne B. L., Breisch N. L., Muscedere M. L. 2003. Evolution of eusociality and the soldier caste in termites: influence of accelerated inheritance. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100: 12808–12813.
- Toth A. L. et al. 2007. Wasp gene expression supports an evolutionary link between maternal behavior and eusociality. *Science* 318: 441–444.
- Traulsen A. 2010. Mathematics of kin- and group-selection: formally equivalent? *Evolution* 64: 316–323.

- Traulsen A., Nowak M. A. 2006. Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 103: 10952–10955.
- van Veelen M. 2009. Group selection kin selection altruism and cooperation: when inclusive fitness is right and when it can be wrong. *J. Theor. Biol.* 259: 589–600.
- Wade M. J. 1976. Group selections among laboratory populations of *Tribolium*. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 73: 4604–4607.
- Wade M. J. et al. 2010. Multilevel and kin selection in a connected world. *Nature* 463: E8–E9.
- Wcislo W. T. 1997. Social interactions and behavioral context in a largely solitary bee *Lasioglossum dialictus figueresi* (Hymenoptera Halictidae). *Insectes Soc.* 44: 199–208.
- West S. A., Griffin A. S., Gardner A. 2007. Evolutionary explanations for cooperation. *Curr. Biol.* 17: R661–R672.
- West-Eberhard M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. Oxford Univ. Press. sociobiology. *Q. Rev. Biol.* 82: 327–348.
- Wilson D. S., Wilson E. O. 2008. Evolution “for the good of the group”. *Am. Sci.* 96: 380–389.
- Wilson E. O. 1971. *The insect societies*. Harvard Univ. Press.
- Wilson E. O. 1975. *Sociobiology: the new synthesis*. Harvard Univ. Press.
- Wilson E. O. 2008. One giant leap: how insects achieved altruism and colonial life. *Bioscience* 58: 17–25.
- Wilson E. O., Hülldobler B. 2005. Eusociality: origin and consequence. *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102: 13367–13371.
- Wcislo W. T. 1997. Social interactions and behavioral context in a largely solitary bee, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* (Hymenoptera, Halictidae). *Insectes Soc.* 44: 199–208.
- Wolf J. B., Wade M. J. 2001. On the assignment of fitness to parents and offspring: whose fitness is it and when does it matter? *J. Evol. Biol.* 14: 347–356

Комментарий главного редактора

Основная задача, которую мы ставили перед собой, публикуя перевод этой статьи, состояла в следующем. Мы хотели ознакомить читателя с тем, как авторитетные специалисты в области социобиологии расценивают сегодня центральную парадигму этого направления в изучении эволюции поведения. Речь идет о так называемой теории итоговой приспособленности и вытекающие из нее представления об «отборе родичей (kin selection).

Критика, высказанная в статье в адрес этой системы взглядов, рисует типичную картину способа существования в науке того, что методологи именуют «господствующей концепцией». На первом этапе происходит усвоение некоей идеи на веру, вне зависимости от того, что представляют собой исходные посылы данных воззрений⁷. Затем заложенные в ней представления систематически тиражируются не только в специальных статьях, но также в популярной литературе и в учебниках для университетов. В результате концепция быстро превращается в догму, так что вопрос о соответствии ее реальности уже никого не интересует.

⁷ Как пишут авторы статьи: «Многие исследователи-эмпирики, изучающие родство между индивидами, при использовании аргументов этой теории, полагают, что те имеют под собой солидный теоретический фундамент. Но это не так. Теория итоговой приспособленности — это математическая модель частного характера...»

Можно лишь приветствовать, что авторы статьи все же поставили, наконец, такой вопрос. Для меня очевидно, что сделано это, к сожалению, с очень большим запозданием. Дело в том, что вся нереалистичность критикуемых представлений была довольно очевидна с самого начала. Еще в 1983 г. я писал: «Обещая противопоставить «анализ точных путей распространения гена» «беглым и праздным замечаниям» о полезности того или иного типа поведения для популяции и вида, В. Гамильтон (Hamilton, 1972) уповает на всеислие математического аппарата в деле решения вековых загадок биологии. Однако теоретические предпосылки этого направления уводят изучение эволюции биосоциальности в дебри абиологической схоластики. Это, во-первых, чрезмерный априоризм, в основе которого лежит биологическая неадекватность, нереальность главных исходных допущений, во-вторых, тенденциозность в отборе эмпирических данных, призванных подтвердить справедливость, биологическую работоспособность и прогностическую ценность модели. Поэтому алгебраические выкладки Гамильтона дают лишь обманчивую видимость объяснения эволюции социального поведения» (Панов, 1983: 295).

Строго говоря, отрицание несостоятельной концепции совсем не обязательно предполагает необходимость сразу же предложить замену ей. Как говорил А.А. Любищев, «Когда было показано, что нельзя составить гороскоп на каждого человека, ведь ничего не было предложено взамен». Авторы публикуемой нами статьи все же решили высказать альтернативу «теории итоговой приспособленности». Именно вопрос о том, насколько удачной оказывается эта альтернатива, представляется мне наиболее актуальным сегодня.

Они возвращаются к дарвиновской теории естественного отбора, одним из преткновений на пути которой стоит фундаментальная трудность в объяснении прогрессивного развития сложных биологических систем, будь то органы типа печени или мозга или же высоко дифференцированные программы поведения. Сам Дарвин прекрасно понимал, что такого рода структуры способствуют выживанию только после того, как они достаточно полно «укомплектованы». Только после этого возможно их «улучшение» путем постепенного накопления частных изменений. Как писал Дарвин, «Предположение о том, что глаз со всеми его филигранными механизмами регулировки фокуса хрусталика настройки на яркость света и коррекции сферических и хроматических aberrаций возник в результате естественного отбора — может показаться, будем смотреть правде в глаза, в высшей степени абсурдным».

Обсуждая эволюцию эусоциальности, как сложнейшей системы межперсональных взаимоотношений, авторы статьи отдают себе отчет в этих трудностях. Они пишут: «... можно видеть, что эусоциальный аллель получит большее распространение в ущерб «одиночному» лишь в том случае, если *все эти преимущества в приспособленности достаточно велики и проявляются уже в общинах с малым числом членов*. Кроме того, вероятность (q), что дочери *aa* останутся с матерью, должна находиться в определенном (иногда — узком) спектре значений» (курсив мой — Е.П.).

Хочу подчеркнуть, что, подчеркивая геноцентрический характер своей модели, авторы не избежали пороков, свойственных критикуемой ими теории итоговой приспособленности. Отозвавшись мимоходом критически о «парадоксальном альтруизме», они

предлагают вместо «гена альтруизма» конкурирующие друг с другом «эусоциальный аллель» и «аллель, ответственный за репродукцию в одиночку». Между тем, невозможно представить себе, чтобы столь сложные и многоплановый поведенческие фенотипы, могли бы быть детерминированы некоей простой генетической структурой, передаваемой от поколения к поколению без рекомбинаций, в виде интегрированной группы сцепления.

В принципе, предлагаемый авторами сценарий перехода от одиночного образа жизни к сугубо социальному выглядит вполне оправданным логически как последовательность неких стадий. В этой схеме я вижу два уязвимых момента. Первый из них отсылает нас в «убежище незнания», по словам того же А.А. Любищева. Реально ли допустить, *даже при самой грубой схематизации*, что переход юных перепончатокрылых от стратегии расселения после выхода из гнезда к стратегии пожизненного пребывания с матерью на положении рабочих особей, мог произойти в результате некоей «мутации». Такое, согласно аргументации авторов, возможно в случае муравьев (и термитов — Е.П.) за счет потери рабочими особями крыльев, но кажется сомнительным в отношении крылатых рабочих у ос и пчел.

Второй момент, заслуживающий критического анализа, касается проблемы преадаптаций. То, что они оказались важным звеном в построениях авторов, можно только приветствовать, поскольку здесь мы видим возврат от отвлеченных схем теории итоговой приспособленности к биологически оправданному взгляду на проблему⁸. Однако сама проблема преадаптаций не менее сложна в рамках «стандартного естественно отбора», чем вопрос о становлении сложных социальных систем.

Ведь переход от одиночного образа жизни у ос к тому, что авторы называют «прогрессивным снабжением личинки кормом («progressive provisioning») ничем не менее загадочен и труднообъясним, чем становление примитивной эусоциальности. Таким образом, апеллируя к важной роли преадаптаций на первых стадиях этого процесса, мы просто переносим проблему на более ранние стадии эволюции. А здесь снова придется усомниться в работоспособности теории естественного отбора при объяснении принципов эволюции в сфере социального поведения.

Эти заметки адресованы заинтересованным читателям в попытке насторожить их против опасности простых механистических объяснений в социобиологии.

Литература

- Мальшев С.И. 1966. Перепончатокрылые, их происхождение и эволюция. М.: Изд. АН СССР. 327 с.
- Панов Е.Н. (1983) 2009. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 421 с.
- Hamilton W. D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3: 193–232.

⁸ Подобного рода идеи были высказаны в блестящей форме одновременно с появлением теории итоговой приспособленности Гамильтона отечественным энтомологом С.И. Мальшевым (1966).