

---

# AITOSOSIAALISUUDEN EVOLUUTIO JA PISTIÄISET

---

OCTOBER 28, 2019  
MAIJA KAISA JOKELA  
Oulun yliopisto  
Opiskelija #2258452

# Sisällys

Sisällys.....	1
Tiivistelmä/Abstrakti .....	2
1. Johdanto .....	4
2. Teoreettinen viitekehys .....	5
2.1. Miksi aitososiaalisuus on hyödyllistä, miksi se menestyy niin hyvin? .....	6
2.2. Miksi aitososiaalisuus on niin harvinaista, jos se on menestykseltään niin ylivertaista?.....	7
2.3. Aitososiaalisuuden kehittymiselle tarpeelliset ominaisuudet .....	7
2.4. “ <i>Point of no return</i> ” ja fossiilit.....	8
3. Keskeiset nimet sosiaalisuuden evoluution tutkimuksen historiassa .....	9
3.1. Darwin .....	9
3.2. Hamilton.....	10
4. Vakiintuneet teoriat ja niiden kritiikki .....	11
5. Lähdeluettelo.....	14

## Tiivistelmä

Aitososiaalisuus on kehittynyt sosiaalisuuden muoto, joka on suuresti menestynyt järjestäytymisen muoto erityisesti hyönteisillä.

Aitososiaalisuuden tunnusmerkit ovat useamman sukupolven päällekkäisyys, uudesta sukupolvesta huolehtiminen sekä kastijako lisääntyjiin ja lisääntymättömiin.

Vertailussa järjestäytyneet ryhmät lyövät yksintoimijat kilpailussa resursseista ja isot ryhmät lyövät pienemmät ryhmät saman lajin sisällä.

Vaikka se onkin ylivoimaisen menestymisen tae hyönteismaailmassa, aitososiaalisuuden kehittymisen harvinaisuus selittyy sillä, että se vaatii tietynlaisten pre-adaptaatioiden evoluutiota yhdistettynä tietynlaiseen ympäristöön.

Kehityksen tasoja ovat:

1. Ryhmien muodostaminen.
2. Minimimäärä ja sopeutumiseen tarvittavia pre-adaptiivisia ominaisuuksia oikeanlaisena yhdistelmänä, jotka saavat aikaan tiiviin ryhmäytymisen. Usein yhdistelmä sisältää myös puolustettavan pesän.
3. Ryhmän pysyvyyttä edistävien mutaatioiden ilmeneminen. Todennäköisimmin mutaatio vaikuttaa vaimentavasti jälkeläisten pesän jättämiseen ja hajaantumiseen. Pysyvän pesän, jonka ryhmä jakaa, olemassaolo on tärkeää aitososiaalisten piirteiden säilymiselle ja vallitsevuudelle.
4. Ominaisuudet, jotka kehittyvät ryhmän jäsenten kanssakäymisestä ja niitä ohjaavat sekä muokkaavat ympäristötekijöistä johtuva luonnonvalinta. Monitasoinen valinta aiheuttaa muutoksia yhdyskunnan elinkaareen ja sosiaalisiin rakenteisiin, usein painottaen ääriominaisuuksia.

Aitososiaalisuuden ja sen kehittymisen tutkimus tapahtuu aitososiaalisten lajien käyttäytymistä sekä morfologiaa tutkimalla, geneettisellä tutkimuksella, sekä tutkimalla löydettyjä fossiileja.

Alkuperäinen evoluutioteoria selittää lisääntymiskyvyttömiä kastien ominaisuudet yhdyskunnalle tai lisääntymiskykyisille vanhemmille aiheutuvalla hyödyllä.

Läheiset sukulaisuussuhteet omaavissa yhteisöissä kannattaa siis usein toimia epäitsekkäästi, sillä se loppujen lopuksi auttaa omia geenejä siirtymään eteenpäin. Tätä kutsutaan sukulaivalinnaksi.

Selkeästi muotoillun teorian sukulaivalinnasta esitti W.D. Hamilton 1960-luvulla.

Hamiltonin teoria selitetään usein geenin tasolla. Esimerkiksi sukulaisten auttamista vahvistavan geenin kantaja, auttaa niitä, joilla todennäköisesti on sama geenin kopio ja tällä tavoin geeni edistää omaa leviämistään.

Hamiltonin teorian keskeisyydestä huolimatta tiedeyhteisö on ristiriitainen sen paikkansapitävyydestä. Vaihtoehtoisia teorioita ja kaavoja on kehitelty runsaasti, mutta mikään niistä ei riitä selvittämään asioita tarpeeksi tarkasti tai todenmukaisesti tutkimuksen vaatimien käytännön kompromissien ja muuttujien määrän vuoksi.

# 1. Johdanto

Aitososiaalisuus ja sen ilmiöt ovat paljon tutkittuja aiheita, jotka herättävät vielä nykyäänkin kysymyksiä, kiinnostusta ja erimielisyyksiä tutkijoiden keskuudessa.

Erityisesti yhdyskuntien rakenne ja toiminta sekä evoluutio ovat askarruttaneet tieteilijöitä yli vuosisadan ajan.

Mikä on yhdyskunta? Monet eliöt muodostavat joukkoja, joko väliaikaisesti tai pysyvästi. Mutta jotkin eliölajit muodostavat sosiaalisesti monimutkaisemmin järjestäytyneitä joukkoja, joita usein kutsutaan yhdyskunniksi (Rubenstein, 2018).

Kaikista edistyneimmäksi katsotusta yhdyskuntamuodosta eli aitososiaalisesta yhdyskunnasta voidaan erottaa kolme pääominaisuutta: sukupolvien päällekkäisyys, uuden sukupolven hoitaminen yhteistyössä muiden yhdyskunnan jäsenten kanssa, sekä lisääntyviin ja lisääntymättömiin yksilöihin jakautuneet kastit (Queller, 2003).

Aitososiaalisten yhdyskuntien koko ja monimutkaisuus ovat hyvin vaihtelevia. Jotkin *Halictidae*-heimon mehiläisten yhdyskunnat koostuvat vain yhdestä kuningattaresta ja alle viidestä työläisestä, kun taas kotimehiläisen (*Apis mellifera*) yhdyskunta voi koostua yhdestä kuningattaresta ja yli 100,000 työläisestä (Danforth, 2007).

Tämä kirjallisuuskatsaus aitososiaalisuuden evoluutiosta käsittelee erityisesti hyönteisten *Hymenoptera*-lahkolla eli pistiäisillä tavattavia sosiaalisuuden muotoja ja evoluutiota.

Tarkastelussa ovat aitososiaalisuus ja työnjaon evoluutio erilaisissa sosiaalisissa pistiäisyhdyskunnissa, sekä erilaiset tutkimustavat että hypoteesit siitä millainen evoluution kulku on voinut tällaiseen sosiaaliseen järjestäytymiseen johtaa.

Olen käynyt lävitse laajan katsauksen erilaisia alan artikkeleita aina vanhoista perusteoksista uudempiin julkaisuihin.

## 2. Teoreettinen viitekehys

Aitososiaalisuutta voidaan pitää yhtenä elämänhistorian merkittävimmistä innovaatioista sekä yhtenä hienostuneimmista sosiaalisen järjestäytymisen muodoista, mihin yksilöt joukkona voivat yltää (Rust, 2016). Ottaen huomioon, että Darwinistisen luonnonvalinnan normi on lähempänä ”kaikki vastaan kaikkia” -asetelmaa, nousee keskeinen kysymys siitä, kuinka tämä eliöiden välinen sosiaalisen järjestäytymisen ja yhteistyön muoto on voinut kehittyä (Queller, 2003)? Aitososiaalisuus on joitain poikkeuksia lukuun ottamatta keskittynyt lähinnä hyönteisten maailmaan, hyvinä esimerkkeinä muurahaiset (Formicidae), mehiläiset (Anthophila), ampiaiset (Vespidae) sekä termit (Isoptera), jotka ovat olleet laaja-alaisen ja erikoistuneen tutkimuksen kohteena aina genetiikasta paleontologiaan (Wilson, 2005). Kuten johdannossa jo mainittiin, aitososiaalisesta yhdyskunnasta voidaan siis erottaa kolme pääominaisuutta: sukupolvien päällekkäisyys, uuden sukupolven hoitaminen yhteistyössä muiden yhdyskunnan jäsenten kanssa, sekä lisääntyviin ja lisääntymättömiin yksilöihin jakautuneet kastit (Queller, 2003).

Sen lisäksi, että yhdyskuntien työläiset ovat yleensä steriilejä, ne ovat usein myös morfologialtaan ja käyttäytymiseltään täysin erilaisia verrattuna lisääntyviin yksilöihin (Rubenstein, 2018).

## 2.1. Miksi aitososiaalisuus on hyödyllistä, miksi se menestyy niin hyvin?

Miksi valita aitososiaalisuus? Miksi siihen päätyneet lajit ovat ilmiön harvinaisuudesta huolimatta niin ylivoimaisesti menestyviä muihin sosiaalisuuden muotoihin verrattuna? Vain 2% tunnetuista hyönteislajeista on aitososiaalisia, mutta silti on arvioitu näiden lajien muodostavan suurimman osan koko maailman hyönteisten biomassasta (Wilson, 2008). Aitososiaalisuus muurahaisilla ja termitteillä sen peruuttamattomalla tasolla on avain niiden ekologiseen dominanssiin ja on jopa muokannut joitain piirteitä niiden sisäisessä lajinkehityksessä. Niiden yhdyskunnat ovat järjestelmällisesti ylivoimaisia verrattuna yksineläviin (*solitary*) ja esiaitososiaalisiin (*pre-eusocial*) kilpailijoihin, etuinaan pesätovereiden välinen altruismi ja kyky järjestää joukkojen koordinoituja toimintoja pääasiassa feromoneilla tapahtuvan kommunikation avulla (Wilson, 2005). Vertailussa järjestäytyneet ryhmät lyövät yksintoimijat kilpailussa resursseista ja isot ryhmät lyövät pienemmät ryhmät saman lajin sisällä (Hölldobler & Wilson, 1990). Aitososiaalisuuden edistynyt yhdyskuntarakenne kaikkine muine hyötyineen vaikuttaa kehittyneen hyönteisillä pysyvien ravinnonlähteiden läheisyydessä sijaitsevien pesäpaikkojen puolustukseksi. Kaikilla aitososiaalisuuden esiasteita ilmentävillä lajeilla käyttäytyminen suojelee pysyvää, puolustettavissa olevaa resurssia pedoilta, loisilta ja kilpailijoilta. Resurssi koostuu poikkeuksetta pesästä sekä luotettavasta ravinnonlähteestä, joka sijaitsee sopivalla etäisyydellä pesästä (Wilson, 2008). Yhdyskunnassa toiset yksilöt lisääntyvät toisten keskittyessä altruistiseen auttamiseen, resurssien keräämiseen yhdyskunnan hyväksi ja hoitamaan lisääntymiskykyisten yksilöiden eli kuningattarien (ja joissain tapauksissa kuninkaiden) jälkeläisiä (Ratnieks, 2009).

Altruismiksi kutsutaan käyttäytymistä, joka hyödyttää toisia altruistisen yksilön jälkeläistuotannon kustannuksella (Wilson, 2005).

## 2.2. Miksi aitososiaalisuus on niin harvinaista, jos se on menestykseltään niin yliveraista?

Aitososiaalisuus on ollut harvinaista evoluution historiassa, todistettavasti johtuen sopivien ympäristön paineiden yhdistelmän puutteesta. Ensimmäiseksi lajilta vaaditaan edistynyttä ravinnon provisiointia. Toiseksi tarvitaan ympäristö, joka kallistaisi vastakkain toimivien voimien tasapainon ryhmävalinnan hyväksi yksilöllisen suoran valinnan sijaan. Nämä saavat aikaan sen, että jälkeläiset pysyvät enemmän syntymäpesässään auttamassa, kuin hajaantuvat perustamaan omat pesänsä (Wilson, 2005 & 2008).

Pistiäisten sosiaalisessa käyttäytymisessä on suuria eroavaisuuksia lajien välillä. Jotkin lajit muodostavat yhteisöjä, missä aikuiset, lisääntymiskykyiset naaraat jakavat pesän. Naaraat eivät tee yhteistyötä ravinnon hankinnassa tai jakamisessa jälkeläisille, mutta kollektiivisella pesän puolustuksella on omat hyötynsä esim. pesäloisten torjunnassa. Tätä sosiaalisemmilla lajeilla pesän jakavat naaraat osoittavat merkkejä työnjaosta, jolloin jotkin yksilöt osallistuvat ravinnon keräämiseen ja pesän puolustukseen, kun taas toiset munivat suurimman osan kollektiivin munista. Kun nämä naaraat kuuluvat samaan sukupolveen, tällaista yhteisöä kutsutaan semisosiaaliseksi. Kun naaraat ovat päällekkäisistä sukupolvista yhteisöä kutsutaan aitososiaaliseksi (Danforth, 2007).

## 2.3. Aitososiaalisuuden kehittymiselle tarpeelliset ominaisuudet

Voidaan olettaa, että aitososiaalisuuden evoluutio koostuu sarjasta evoluution tasoja, joista on tunnistettavissa seuraavat piirteet:

1. Ryhmien muodostaminen.



2. Minimimäärä ja sopeutumiseen tarvittavia pre-adaptiivisia ominaisuuksia oikeanlaisena yhdistelmänä, jotka saavat aikaan tiiviin ryhmäytymisen. Usein yhdistelmä sisältää myös puolustettavan pesän.
3. Ryhmän pysyvyyttä edistävien mutaatioiden ilmeneminen. Todennäköisimmin mutaatio vaikuttaa vaimentavasti jälkeläisten pesän jättämiseen ja hajaantumiseen. Ryhmän jakaman pysyvän pesän olemassaolo on tärkeää aitososiaalisten piirteiden säilymiselle ja vallitsevuudelle.
4. Ominaisuudet, jotka kehittyvät ryhmän jäsenten kanssakäymisestä ja niitä ohjaavat sekä muokkaavat ympäristötekijöistä johtuva luonnonvalinta.
5. Monitasoinen valinta aiheuttaa muutoksia yhdyskunnan elinkaareen ja sosiaaliin rakenteisiin, usein painottaen ääriominaisuuksia.

Primitiivinen aitososiaalisuus voi myös ilmentyä spontaanisti, aitososiaalisen käyttäytymisen laukaisevien sopivien pre-adaptaatioiden kehittyessä kerralla oikeaan aikaan oikeassa paikassa (Nowak, 2010).

#### 2.4. *“Point of no return”* ja fossiilit

*“Point of no return”* on vaihe evoluutiossa, jonka jälkeen lajin on lähes mahdotonta palata aitososiaalisuudesta takaisin esisosiaaliseksi tai yksineläväksi. Muutokset ovat edenneet niin pitkälle, ettei lajin edustaja selviä enää yksinään tai pysty lisääntymään. Nykytiedon mukaan sosiaalisesti järjestäytyneitä *“point of no return”*:in ohittaneita termiitti- ja muurahaislajeja oli olemassa jo yli 100 miljoonaa vuotta sitten.

Aitososiaalisuuden evoluution tutkimuksessa erittäin merkittävänä pidetty 99 miljoonaa vuotta vanha burmalainen meripihkalöytö paljastaa, että pistiäisillä sekä termiiteillä oli hyvin kehittyneitä sosiaalisuuden muotoja ja huomattavan suuri ekologinen diversiteetti jo mesotsooisella kaudella.

Burmalaisessa meripihkassa säilyneiden hyönteisten morfologiasta oli erotettavissa pitkälle erikoistuneet kastit lisääntymättömille ja lisääntyville yksilöille.

Fossiileja tutkittaessa voidaan havainnoida piirteitä, jotka ovat kehittyneet nimenomaan sosiaalista kanssakäymistä tai poikashoitoa varten, esimerkiksi nykyisin elävillä sosiaalisilla muurahaislajeilla pitkä ja niveltynyt antennin tyviosa mahdollistaa poikashoidon sekä muita sosiaalisia toimintoja. Voidaan siis olettaa, että samanlaiset piirteet fossiileissa ovat merkki lajin sosiaalisesta kehityksestä (Rust, 2016; Wilson, 2005).

### 3. Keskeiset nimet sosiaalisuuden evoluution tutkimuksen historiassa

#### 3.1. Darwin

Aitososiaalisuus vaatii sukulaisten välistä altruismia (collateral altruism), joka hyödyttää muita ja maksaa altruistille tämän lisääntymismenestyksen. Sukulaisten välisen altruismin olemassaolo on yksi evoluutiobiologian perusongelmista. Kuinka geeneihin koodattu altruistinen uhrautuminen voi kehittyä toisilleen sukua olevan joukon sisällä luonnonvalinnan seurauksena, ottaen huomioon teon geneettiset seuraamukset uhrautujan ollessa itulinjan umpikuja (Wilson, 2008)?

Saman ongelman kohtasi myös evoluutioteoriaa kehittävä Darwin. Hän pohti kuinka jälkeläisille voikaan periytyä vanhempien morfologiasta merkittävästi poikkeavia ominaisuuksia ja kuinka vanhemmistaan näin radikaalisti poikkeava yksilö voi ilmaantua luonnonvalinnan seurauksena? Tämän ongelman kanssa painiminen saattoi jopa viivyttää Darwinin evoluutioteoriaa käsittelevän teoksen, ”Lajien synnyn”, julkaisua.

Darwin käsitteli tätä aihetta teoksessaan useasti. Yleensä hän selitti luonnonvalinnan tuottamat ominaisuudet niiden hyödyllä yksilölle. Yrittämättäkään selittää tämän hyötysuhteen muutosta, Darwin kuittasi työläisten ominaisuudet yhdyskunnalle tai lisääntymiskykyisille vanhemmille aiheutuvalla hyödyllä.

Darwinin mainitsema yhdyskunnan hyöty voidaan ymmärtää ryhmävalinnan kautta. Tämä on luonnonvalintaa ei yksilöiden, vaan näiden muodostamien ryhmien välillä. Ryhmän selviytymistä hyödyttävät ominaisuudet saattavat olla yksilölle epäedullisia, mutta sen hyödyttäessä ryhmän selviytymistä, nämä ominaisuudet säilyvät ja lisääntyvät ryhmässä.

Darwin siis tunnisti, ettei yksilöillä ei ole geneettistä panosta vain omissa jälkeläisissään vaan kaikilla yksilön sukulaisilla on tämän kanssa yhteisiä geenejä vaihtelevina pitoisuuksina. Hän ei vain voinut perustaa päätelmäänsä pitävästi populaatiogenetiikkaan (Darwin, 1859; Sigmund, 2002; Ratnieks, 2011 & 2009).

### 3.2. Hamilton

Darwinin jäljissä seuranneiden populaatiogenetiikan ja evoluution tutkimuksen otettua isoja askeleita, ensimmäisen kunnollisen selkeästi muotoillun teorian sukulaisvalinnasta esitti W.D. Hamilton 1960-luvulla, vasta noin sata vuotta Darwinin jälkeen.

Hamiltonin teoria selitetään usein geenin tasolla. Esimerkiksi sukulaisten auttamista vahvistavan geenin kantaja, auttaa niitä, joilla todennäköisesti on sama geenin kopio ja tällä tavoin geeni edistää omaa leviämistään.

Hamiltonin sääntö esittää asian kutakuinkin seuraavasti: Ajatellaan että geeni saa sen kantajan A suorittamaan toiminnon vastaanottajaa B kohtaan. Tämän geenin frekvenssi lisääntyy, jos A:n ja B:n sukulaisuus (todennäköisyys sille, että A ja B jakavat saman

geenin kopiot) ylittää A:n fitnessin menettämisen ja B:n saaman fitnessin välisen suhdan.

Läheiset sukulaisuussuhteet omaavissa yhteisöissä kannattaa siis usein toimia altruistisesti, sillä se loppujen lopuksi auttaa omia geenejä siirtymään eteenpäin. Tätä kutsutaan sukulaivalinnaksi.

Hamiltonin esitys sukulaivalinnasta johti merkittävään edistykseen selitettäessä vahvat perhesiteet omaavien yhteisöjen sosiaalista käyttäytymistä ja salli uusien yksityiskohtien tavoittamisen tutkittaessa eturistiriitoja esimerkiksi veljien ja siskojen välillä *Hymenoptera*-suvun hyönteisillä, joiden koiraat syntyvät hedelmättömistä munista ja sukulaisuussuhteet eivät näin ole symmetrisiä (Sigmund, 2002).

Edellä mainittua sukupuolen määräytymistä kuvaavaa mallia kutsutaan haplodiploidiahypoteesiksi. Kuten sanottua *Hymenoptera*-suvun naaraat syntyvät hedelmöittyneistä munista ja niiden kromosomimäärä on 32 kromosomia. Naaraiden kromosomimäärä on diploidinen. Hedelmättömistä munista syntyneillä koirilla, joiden kromosomimäärä on haploidinen, on 16 kromosomia. Naarailla on isä, kun taas koiraat ovat isättömiä.

Edeltävän takia saman emon naarailla on enemmän yhteisiä geenejä kuin niillä on koiraiden tai vanhempiensa kanssa (Sigmund, 2002; Dawkins; 2006; Hamilton 1964a; Hamilton1964b).

Sukupuoli	Tytär	Poika	Emo	Isä	Täysi sisar	Täysi veli
Naaras	1/2	1/2	1/2	1/2	3/4	1/4
Koiras	1	0	1	0	1/2	1/2

taulukko 1. jaettujen geenien suhteellinen määrä haplodiploidisen lajin sukulaisten kesken

## 4. Vakiintuneet teoriat ja niiden kritiikki

Hamiltonin teorian toimiessa edelleenkin yhtenä aitososiaalisuuden tutkimuksen kulmakivenä, on sen paikkansapitävyyttä myös epäilty ja teoriaa kritisoitu.

Haplodiploidia-hypoteesi toimii vain, jos yhdyskunnassa on kerran pariutunut yksinäinen kuningatar ja ei polygyni isää. Se ei myöskään sovellu sosiaalisilta rakenteiltaan pistiäisiä muistuttavien aitososiaalisten termiittien kastien selittämiseen, sillä ne ovat kaikki diploideja.

Sukulaisvalinnalle on esitetty myös vaihtoehtoisia teorioita.

Aikoinaan kovan kritiikin kohteeksi joutunut, myöhemmin uutta kannatusta saanut, ryhmävalinnan malli. Tässä mallissa valinnan katsotaan koskevan yksilöiden sijaan ryhmiä. Tällä pyritään selittämään yksilölle epäedullisten ominaisuuksien säilymistä ryhmissä, niiden hyödyttäessä ryhmän selviytymistä. Tämän mallin ongelmana ovat kuitenkin itsekkäästi omien etujensa mukaan toimivat yksilöt, jotka eivät mahdu tämän mallin raameihin.

Vastavuoroisen altruismin malli ei perustu sukulaisuuteen tai edes saman lajin sisällä tapahtuvaan altruistiseen käytökseen. Siinä yksilön vaikuttimena on saada auttamalla muita itse altruistista apua. Malli kuitenkin vaatii eliöltä pitkää muistia ja vakaita suhteita avun kohteiden kanssa. Voidaan myös kyseenalaistaa, onko mallin kuvaama käytös altruismia vai pelkästään monimutkaisempaa itsekkyyttä.

Erilaisia sosiaalisen evoluution ja auttamisesta saatavan hyödyn yms. malleja on runsaasti ja mikään niistä ei anna täydellisen tyydyttävää vastausta tiedeyhteisön keskeisiin kysymyksiin. Tämä johtuu osittain matemaattisten mallien luomista helpottavien oletusten sekä kompromissien tekemisestä, tutkittavan aiheen ja syy-seuraus-suhteiden ollessa paljon monimutkaisempia ja miltei mahdottomia mitata

yleispätevällä ja käytäntöön soveltuvalla matemaattisella kaavalla (Rodrigues, 2016; Queller, 2003).

## 5. Lähdeluettelo

Danforth, B. (2007). Bees. *Current Biology* 17(5), R156-R161.

Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection*. London: John Murray.

Dawkins, R. (2006). *The Selfish Gene (30th Anniversary edition)*. Oxford University Press.

Hamilton, W. D. (1964a). The Genetical Evolution of Social Behavior: I. *Journal of Theoretical Biology*(7), 1-16.

Hamilton, W. D. (1964b). The Genetical Evolution of Social Behavior: II. *Journal of Theoretical Biology*(7), 17-52.

Hölldobler, B.;& Wilson, E. O. (1990). *The Ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press; Belknap Press.

Nowak, M. A. (2010). The Evolution of Eusociality. *Nature* 466(7310), 1057.

Queller, D. C. (2003). Eusociality. *Current Biology* 13(22), R861-R863.

Ratnieks, F. (2011). Darwin's Special Difficulty: The Evolution of "neuter insects" and Current Theory. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65(3), 481-492.

Ratnieks, F. L. (2009). The Evolution of Extreme Altruism and Inequality in Insect Societies. *Biological Sciences* 364(1533), 3169-3179.

Rodrigues, A. (2016). Models of Social Evolution: Can We Do Better to Predict 'Who Helps Whom to Achieve What'? *Biological Sciences* 371.

Rubenstein, D. R. (2018). Animal society. Teoksessa J. Vonk;& T. K. Shackelford (Toim.), *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior* (ss. 1-3). New York, NY, USA:

Springer International Publishing. doi:[https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6\\_1868-1](https://doi.org/10.1007/978-3-319-47829-6_1868-1)

Rust, J. (2016). Palaeontology: The Point of No Return in the Fossil Record of Eusociality. *Current Biology* 26(4), R159-R161.

Sigmund, K. (2002). Altruism. *Current Biology* 12(8), R270-R272.

Tschinkel, W. (2006). *The Fire Ants*. Cambridge, MA: Harvard University Press; Belknap Press.

Wilson, E. (2005). Eusociality: Origin and Consequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102(38), 13367-13371.

Wilson, E. O. (2008). One Giant Leap: How Insects Achieved Altruism and Colonial Life. *BioScience* 58, 17-25.