

Der **Biologie-Preis 2007** wurde Frau Judith Korb, Osnabrück, für ihre bedeutenden wissenschaftlichen Arbeiten zur Soziobiologie der Termitenstaaten verliehen.

Evolution von Kooperation: Termiten, die anderen sozialen Insekten

JUDITH KORB

Evolution von Kooperation

Kooperation spielt eine zentrale Rolle in der Evolution des Lebens. Alle großen Übergänge sind durch Kooperation charakterisiert. Genome entstanden durch Kooperation zuvor unabhängiger Replikatoren, eukaryontische Zellen aus einer Symbiose prokaryontischer Vorfahren, und vielzellige Organismen, wie alle Pflanzen und Tiere, bestehen aus einem kooperierenden Verband verschiedener Zellen. So entwickelte sich im Laufe der Evolution durch Kooperation eine Hierarchie immer komplexerer Systeme, die neue Selektionseinheiten wurden und deren Untersysteme kaum mehr als eigenständig wahrgenommen werden. An der Spitze dieser Hierarchie kann man soziale Tiergruppen einschließlich des Menschen sehen.

Evolution biologisch stellt Kooperation jedoch ein Problem dar. Nach der klassischen Darwinianischen Selektionstheorie ist Evolution durch Konkurrenz um Nachkommenschaft gekennzeichnet. Deshalb ging man lange davon aus, dass Evolution und die Natur durch Kampf und Vernichtung geprägt seien. Selektion ist jedoch ein Automatismus, der auftritt, sobald Merkmale eine genetische Grundlage haben und es genetisch bedingte Variabilität in diesen Merkmalen gibt. Gene, die Merkmale kodieren, die zu mehr Nachkommen führen, sind in der Nachkommengeneration automatisch häufiger



Judith Korb, Professorin für Verhaltensbiologie an der Universität Osnabrück, Trägerin des Biologie-Preises 2007



als Gene, die zu weniger Nachkommenschaft führen. Eine notwendige Voraussetzung, damit Kooperation evolutionär erfolgreich sein kann, ist somit, dass sie zu mehr Nachkommen führt als Nicht-Kooperation oder Eigennutz. Dies kann z. B. dann der Fall sein, wenn kooperierende Einheiten ganz neue positive Eigenschaften besitzen, die mehr sind als die Summe ihrer Partner. Diese Bedingung ist jedoch nicht ausreichend, da in solchen Interaktionen ‚Betrüger‘ entstehen können, welche die Kooperation ausnutzen. Da solche Betrüger mehr Nachkommen haben als Nicht-Betrüger, setzen sie sich kurzfristig evolutionär durch. Dies führt langfristig dazu, dass die Kooperation zusammenbricht. Welche Mechanismen haben nun dazu geführt, dass Kooperationen nicht nur häufig entstanden sind, sondern vor allem auch, dass sie nicht wieder zusammenbrachen und wir deshalb heute eine ganze Hierarchie von Kooperationen, vom Gen bis zur menschlichen Gesellschaft, beobachten können? Gute Modelle, um Kooperation zu untersuchen, sind soziale Insekten. Sie sind vergleichsweise leicht zugänglich und experimentell manipulierbar.

Soziale Insekten und Verwandtenselektion

Soziale Insekten (Termiten und soziale Hautflügler: Ameisen, einige Bienen und Wespen) leben in Gemeinschaften, Kolonien, die durch reproduktive Arbeitsteilung gekennzeichnet sind: Innerhalb einer Kolonie pflanzen sich nur einige wenige Tiere fort (bei sozialen Hautflüglern eine bis wenige Königinnen; bei Termiten i. d. R. eine Königin und ein König), während der Großteil der Tiere zumindest vorübergehend auf eigene Fortpflanzung verzichtet (Arbeiter, bei Termiten zusätzlich Soldaten). Diese Extremform kooperativen Verhaltens, bei dem Individuen sogar auf eigene Fortpflanzung verzichten, bezeichnet man als Altruismus. Wie altruistisches Verhalten evolutiv fortbestehen kann, was dazu führt, dass Individuen keine Nachkommen haben und damit die entsprechenden Gene nicht in die nächste Generation weitergegeben werden, war lange Zeit ein Rätsel. Die Lösung dafür ist die Erkenntnis, dass Gene nicht nur direkt über eigene Nachkommen (direkte Fitness), sondern auch indirekt über Nachkommen von nahen Verwandten (indirekte Fitness) weitergegeben werden können. Diese von W. D. Hamilton 1964 erarbeitete Verwandtenselektion kann in der so genannten Hamilton-Regel zusammengefasst werden. Dabei müssen die Kosten (‚costs‘, C), die ein Altruist hinsichtlich der eigenen Fortpflanzung hat, kleiner sein als der Nutzen (‚benefits‘, B), in Form zusätzlicher Nachkommen, den ein verwandter Hilfeempfänger durch die Hilfe erhält.

Die Nachkommen des Verwandten müssen dabei entsprechend dem Verwandtschaftsgrad (,relatedness', r) zwischen Altruist und Hilfeempfänger (ab-)gewichtet werden:

$$C < B \times r$$

In der Tat ist es bei sozialen Hautflüglern i. d. R. der Fall, dass die Arbeiterinnen, die Töchter der Königin sind, ihrer Mutter bei der Aufzucht von Geschwistern helfen. Dadurch, dass die Arbeiterinnen u. a. die Brutpflege, die Nahrungsbeschaffung und die Verteidigung des Nestes übernehmen, kann die Königin sich auf das Eierlegen spezialisieren. Diese Arbeitsteilung scheint der Grund des evolutiven und ökologischen Erfolges sozialer Hautflügler zu sein, die seit mehr als 100 Millionen Jahren fast alle terrestrischen Lebensräume in z. T. sehr hohen Dichten besiedeln. Als Schlüssel für die Entstehung des Altruismus der Hautflügler galt lange Zeit der außergewöhnlich hohe Verwandtschaftsgrad zwischen Vollschwestern ($r = 0.75$), der höher ist als der zwischen Eltern und deren Nachkommen ($r = 0.5$), so dass Schwestern aufzuziehen anscheinend eine höhere Fitness erzielt, als eigene Nachkommen zu haben. Die ungewöhnlichen Verwandtschaftsverhältnisse der Hautflügler beruhen auf deren ungewöhnlichem Geschlechtsbestimmungsmechanismus, bei dem Männchen sich aus unbefruchteten, haploiden Eiern entwickeln, während nur die Weibchen aus diploiden befruchteten Eiern entstehen.

Bei Termiten (Isoptera), den ältesten sozialen Insekten, sind dagegen beide Geschlechter diploid, sie entwickeln sich aus befruchteten Eiern. Termitengemeinschaften entstanden vor mindestens 130 Millionen Jahren unabhängig von denen der sozialen Hautflügler. Trotz ihrer Ähnlichkeit insbesondere mit Ameisengemeinschaften, die sich auch in dem Populärnamen ,weiße Ameisen' widerspiegelt, gehören die Termiten zu den Schaben. Diese unterschiedliche Abstammung wird bei genauerer Betrachtung der Gemeinschaften deutlich. Die Arbeiterinnen der sozialen Hautflügler sind Adulttiere, da sie zu den Insekten mit vollkommener Entwicklung gehören, bei denen die Jungstadien hilflose abhängige Larven sind. Im Gegensatz dazu gehören die Termiten zu den Insekten mit unvollkommener Entwicklung, bei denen die Jungstadien unterschiedlich selbständige Miniaturformen der Erwachsenen sind. Daher herrscht im Termitenstaat ,Kinderarbeit' vor. Während die Kolonien der sozialen Hautflügler fast ausschließlich aus Weibchen bestehen, setzen sich Termitenkolonien aus Männchen und Weibchen zusammen, und es gibt sowohl eine Königin als auch einen König, Arbeiterinnen und Arbeiter, Soldatinnen und Soldaten.

Trotz dieser fundamentalen Unterschiede, die u. a. das Verwandtschaftsargument als Erklärung für die Entstehung von Altruismus bei sozialen Insekten in Frage stellen (Termiten sind diploid und haben keine asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnisse), fehlten bislang systematische Untersuchungen an Termiten. Welche Faktoren fördern also die Entstehung und den Erhalt von Kooperation und Altruismus bei diploiden Termiten, bei denen es a priori keine genetische Prädisposition für Helfen gibt?

Kooperation und Altruismus bei Termiten

Geeignete Modellorganismen, um Kooperation/Altruismus zu untersuchen, sind Arten, bei denen dieses Verhalten fakultativ auftritt. Dies ist der Fall bei holzbewohnenden Termiten, denen ein totes Stück Holz gleichzeitig als Nest und als Nahrung dient und welches sie nie verlassen, um neue Nahrungsquellen zu erschließen. Ist das Nest aufgefressen, so stirbt die Kolonie. Diese phylogenetisch ursprüngliche Lebensweise ist heute unter den Termiten nicht mehr weit verbreitet (etwa 15 % aller Arten). Sie geht einher mit einer flexiblen Entwicklung der Arbeiter, die es diesen erlaubt, (i) altruistisch als Arbeiter oder Soldat im elterlichen Nest zu bleiben oder (ii) egoistisch über mehrere Stadien zum abwandernden geflügelten Geschlechtstier zu werden, welches eine eigene Kolonie gründet. Im Folgenden möchte ich mich auf die Arbeiter konzentrieren, u. a. deshalb, weil es innerhalb einer Kolonie nur wenige Soldaten (1 bis 5) gibt. Wenn Individuen als Arbeiter im Nest bleiben, haben sie weiterhin die Möglichkeit, als so genannte neotene Ersatzgeschlechtstiere die elterliche Fortpflanzungsposition zu erben, wenn der gleichgeschlechtliche Elternteil stirbt. Sie pflanzen sich dann mit einem Vollgeschwister oder dem anderen Elternteil fort. Diese flexible Entwicklung eröffnet die Möglichkeit, gezielt Faktoren auf ihren Einfluss für das Auftreten von Kooperation zu untersuchen.

In Freiland- und Laboruntersuchungen haben wir den Einfluss der verschiedenen Parameter der Hamilton-Regel bei der australischen Trockenholztermiten (Kalotermitidae) *Cryptotermes secundus* getestet. Bei dieser Art kommt es in etwa 15 % aller Kolonien zu einer Erhöhung des Verwandtschaftsgrades über $r = 0.5$ hinaus, wenn neotene Ersatzgeschlechtstiere inzuchten. Außerdem tritt in mehr als 25 % aller Kolonien ein Verwandtschaftsgrad kleiner als $r = 0.5$ auf, weil im selben Holzstamm unabhängig gegründete Kolonien häufig fusionieren. Weder eine Erhöhung noch eine Verringerung des Verwandtschaftsgrades innerhalb der Kolonien hatte jedoch Einfluss darauf, ob Individuen als Arbeiter im Nest bleiben oder als geflügelte Geschlechtstiere abwandern. Dies ist der Fall, obwohl wir zeigen

können, dass die Tiere zwischen unterschiedlich Verwandten zu unterscheiden vermögen.

Die Parameter B und C der Hamilton-Regel spiegeln ökologische Faktoren wider, die den Nutzen und die Kosten von Kooperation/Altruismus bestimmen. Unsere Untersuchungen haben gezeigt, dass die Größe des Holzblockes, die die Nahrungsverfügbarkeit einer *C. secundus*-Kolonie bestimmt, der wichtigste ökologische Faktor ist. Deshalb haben wir getestet, inwieweit eine Verringerung der Blockgröße, die beim allmählichen Auffressen einsetzt, Kooperation/Altruismus beeinflusst. Unterschritt die Masse eines Holzblocks einen gewissen Schwellenwert, dann gaben viele Arbeiter ihre Kooperation auf und entwickelten sich zu geflügelten Geschlechtstieren, die abwanderten, um eine eigene Kolonie zu gründen.

Die Holzblockgröße spiegelt nicht nur die Nahrungsverfügbarkeit, sondern auch die potenzielle Langlebigkeit der Kolonie wider. Arbeiter in kleinen, weitgehend aufgefressenen Holzblöcken könnten somit zukünftig nur noch wenige Geschwister aufziehen. Sie hätten aber auch geringe Chancen, das elterliche Nest als neotenes Ersatzgeschlechtstier zu erben. Um den relativen Einfluss dieser beiden Komponenten (indirekte Fitness durch Geschwisteraufzucht versus direkte Fitness durch Erben des Nestes) zu bestimmen, führten wir Computersimulationen durch. Diese sollten vorhersagen, wie viele Arbeiter bei verschiedenen Koloniegroßen abwandern sollten, wenn sie ausschließlich blieben, um das Nest zu erben. Erstaunlicherweise stimmten diese Ergebnisse sehr gut mit dem im Freiland gefundenen Muster überein. Dies warf die Frage auf, ob die Arbeiter tatsächlich nur im elterlichen Nest blieben, um dieses später erben zu können, und nicht, um Geschwister aufzuziehen, wie generell angenommen. In einem Versuch testeten wir deshalb, ob die Anzahl der vorhandenen Eier und der Junglarven einen Einfluss auf das Verbleiben von Arbeitern im Nest hat. Dies war nicht der Fall. Gezielte Verhaltensbeobachtungen ergaben zudem, dass es tatsächlich keine Interaktionen zwischen den Arbeitern und den Eiern oder den Junglarven gab. Brutpflege, wie man sie bei sozialen Hautflüglern findet und auch bei diesen Termiten stets vorausgesetzt hat, fehlt.

Schlussfolgerungen

Ausgehend von unseren Befunden, scheint Brutpflege und die aus ihr resultierende indirekte Fitness, bei holzbewohnenden Termiten nicht die treibende Kraft für das Verbleiben von Individuen im Nest zu sein. Vielmehr scheinen diese zu bleiben, um die Reproduktionsposition im Nest erben

zu können. Dies ist deshalb vorteilhaft, weil die Kosten für die Abwanderung sehr hoch sind (> 99 % aller abwandernden Individuen sterben), während das Kosten-Nutzen-Verhältnis im Nest günstig ist. Im Nest gibt es u. a. keine Räuber, und Nahrung ist zunächst ausreichend vorhanden, so dass keine Konkurrenz mit Verwandten auftritt. Diese Termiten sind damit wenig altruistisch, und sie bleiben vor allem, weil dies direkte Vorteile für sie hat. Dieses System ist somit eine Kooperation (kein Altruismus), bei der Individuen kooperieren, weil alle einen direkten Fitnessnutzen haben. Das System ist evolutionär stabil, weil Betrüger Verwandte betrügen und dadurch sich selbst indirekt schaden würden. Diese Befunde können nur für die phylogenetisch ursprünglichen holzbewohnenden Termiten gelten. Andere Termiten, die zur Nahrungssuche das Nest verlassen müssen, betreiben Brutpflege, da dort beispielsweise die jungen Larven keinen Zugang zu Nahrung haben. Sie ähneln damit tatsächlich sozialen Hautflüglern. Allerdings stellen sie abgeleitete Systeme dar. Unsere Befunde deuten daraufhin, dass diese aus eher kooperativen Termitengemeinschaften hervorgegangen sind, wie man sie noch heute bei holzbewohnenden Termiten findet, die wenig altruistisch waren und bei denen Brutpflege eine geringe Bedeutung hatte.