

VORWORT

John Maynard Smith und Eörs Szathmáry haben in ihrem viel beachteten Buch „The Major Transitions in Evolution“¹ die aus ihrer Sicht wichtigsten evolutionären Übergänge aufgelistet. Dazu gehören unter anderem die Übergänge von sich replizierenden Molekülen zu Molekülpopulationen in Kompartimenten; von Prokaryoten zu Eukaryoten; von Einzellern zu Mehrzellern; von asexuellen Klonen zu sexuellen Populationen; von solitären Individuen zu Kolonien; und schließlich von Primatengesellschaften zu menschlichen Gesellschaften. Einer der erstaunlichsten evolutionären Übergänge ist die Entstehung von eusozialen Gruppen, welche die komplexesten Tiergesellschaften darstellen, in denen sich nur wenige Individuen fortpflanzen, während die überwiegende Mehrheit der Gruppenmitglieder dauerhaft steril bleibt, um als Arbeiter für die Nahrungsbeschaffung, Verteidigung und Aufzucht der Brut zu sorgen.

Vorstufen zur Eusozialität gibt es bei vielen Tierarten, doch nur bei einem vergleichsweise geringen Anteil aller Arten hat der evolutionäre Übergang zur voll entwickelten Eusozialität stattgefunden. Man findet sie insbesondere bei den Insekten. Vor allem eine Reihe von Hautflüglern (z. B. alle Ameisenarten, einige Bienen- und Wespenarten) und Termiten leben in eusozialen Organisationen. Bei Säugetieren gibt es Eusozialität beim Nacktmull und bei der Zwergmanguste. Obgleich also die eusozialen Arten nur einige Prozent aller Tierarten ausmachen, so haben sie doch eine sehr große ökologische Bedeutung. Ameisen stellen z. B. nur etwa 2% aller bisher bekannten Insektenarten, aber in vielen Landökosystemen macht ihre Biomasse ungefähr 70% der gesamten Insektenbiomasse und 25–30%

1 | Smith JM, Szathmáry E (1996) The major transitions in evolution. W.H. Freeman/Spektrum, Oxford. Deutsche Ausgabe (1998) Evolution, Prozesse, Mechanismen, Modelle. Spektrum, Heidelberg.

der gesamten tierischen Biomasse aus. Diese große ökologische Bedeutung beruht mit Sicherheit auf der eusozialen Organisation, die auf einem erstaunlichen Arbeitsteilungssystem beruht, das nicht nur die schon erwähnte reproduktive Arbeitsteilung, sondern auch eine komplexe Arbeitsteilung unter den sterilen Arbeiterkasten beinhaltet. Während ein solitärer Organismus meist nur wenige Aufgaben gleichzeitig verrichten und zur gegebenen Zeit nur an einem Ort sein kann, ist eine Ameisenkolonie aufgrund des Arbeitsteilungssystems befähigt, viele Aufgaben gleichzeitig zu bewerkstelligen und an mehreren Orten aktiv zu sein. In der Tat, eine evolutionär hoch entwickelte Ameisenkolonie funktioniert wie ein großer Organismus, der durch vielfältige Interaktionen von Hunderten, Hunderttausenden oder gar Millionen kleiner Organismen zu einem Superorganismus wird. Wie normale Organismen sind Superorganismen hochkomplexe Systeme, zusammengesetzt aus Teilen, die so funktionieren, dass das Überleben und die Fortpflanzung des Ganzen sichergestellt sind. Die reproduktiven Individuen, die Königinnen, sind gleichsam die Fortpflanzungsorgane, die sterilen Arbeiterinnen sind die somatischen Teile, die wiederum in verschiedene Funktionsbereiche aufgeteilt sind, und im Kollektiv für die optimale Fortpflanzung der Geschlechtstiere sorgen. Kann man aber alle Insektenstaaten als voll entwickelte Superorganismen ansehen?

Bei einigen primitiv eusozialen Ameisenarten kann sich jedes Individuum in der Sozietät voll reproduzieren, das heißt, auch Arbeiterinnen haben noch gut entwickelte Ovarien und eine funktionierende Samentasche. Zu unserer großen Überraschung – die Entdeckung ist noch gar nicht so lange her – zeigte sich, dass bei einigen Arten manchmal 80% der Individuen einer Kolonie begattet waren. Nachdem also nahezu jedes Individuum das Potential hat, sich zu reproduzieren, sollten Verhaltensprogramme in den Individuen von der Selektion gefördert werden, die einer Spezialisierung zur Arbeiterin entgegenwirken. Genau dies stellt man bei diesen Ameisenarten fest. Die Arbeitsteilung ist nicht sehr gut ausgeprägt, das Kommunikationssystem vergleichsweise primitiv, und die Kolonien sind relativ klein und hierarchisch organisiert, mit häufigen Konkurrenz- und Dominanzkonflikten. Kann man also in diesen Fällen von Superorganismen sprechen? Wenn man den Beginn der Eusozialität als wesentliches Definitionskriterium für den Superorganismus ansieht, muss man die rhetorische Frage bejahen. Ohne Zweifel haben diese ursprünglichen eusozialen Systeme superorganismische Merkmale, doch reibungslos funktionierende Superorganismen sind sie nicht. Es war ein wichtiger Schritt für die Weiterentwicklung hin zum wahren Superorganismus, als die hier-

archische Struktur, die sicher ursprünglicher Natur ist, von einigen Ameisenarten im Laufe der Evolution überwunden wurde und die Sozietäten sich zunehmend zu „egalitären“, netzartigen Organisationen entwickelten. Diese Kolonien konnten nun erstaunliche Größen erreichen und viele ökologische Nischen neu erschließen. Sie zeichnen sich durch hervorragende Arbeitsteilungs- und Kommunikationssysteme aus. Die Arbeiterinnen sind hoch spezialisiert; sie haben nahezu kein Reproduktionspotential. Diese oft riesigen Kolonien kann man zu Recht als hoch entwickelte Superorganismen bezeichnen. Innerhalb einer Kolonie gibt es nahezu keine Konflikte, dagegen sind territoriale Konflikte zwischen Nachbarkolonien sehr ausgeprägt. Man kann allgemein feststellen: Je größer die Kolonien, desto stärker der Konkurrenzkampf mit Nachbarkolonien, desto besser funktioniert die Kooperation und Arbeitsteilung innerhalb der Kolonie, und desto weniger bedeutsam sind kolonieinterne Konflikte. Daraus kann man schließen: Konflikte zwischen verschiedenen Gruppen fördern die Evolution von Kooperation und Altruismus innerhalb der Gruppe.

Da die Selektion an mehreren Phänotyp-Ebenen angreift („Multi-Level-Selection“), ist offensichtlich nicht nur das Individuum, sondern zunehmend die Kolonie oder Sozietät der Hauptangriffspunkt der Selektion. Die Kolonie (der Superorganismus) ist sozusagen der erweiterte Phänotyp, wie das Richard Dawkins treffend ausgedrückt hat. Natürlich werden am Ende nur die phänotypischen Merkmale durch die Selektion verändert, die auf genetischen Programmen beruhen, die den Arbeiterinnen von der Königin und ihren Paarungspartnern vererbt wurden, und die im Phänotyp der Arbeiterinnen in Erscheinung treten. Letztlich bewertet aber die Selektion die emergenten Merkmale des Superorganismus (etwa die angepasste Verteilung der Arbeiterinnen-Subkassen, Arbeitsteilungs- und Kommunikationssysteme), die durch das Zusammenwirken dieser genetisch kodierten Verhaltensweisen der Arbeiterinnen zustande kommen.

In den ersten Kapiteln dieses Buches beschreiben wir die theoretischen Grundlagen zur Evolution der Eusozialität und der Superorganismen. Einige wichtige Aspekte zur sozialen Evolution werden kontrovers diskutiert, und selbst die Autoren sind sich nicht in allen Punkten einig. Während ich den ökologischen Selektionsdruck und die genetische Familienverwandtschaft für den Beginn der Evolution der Eusozialität für ganz entscheidend halte, argumentiert mein Koautor Edward O. Wilson neuerdings, genetische Familienverwandtschaft sei von geringer oder gar keiner Bedeutung für die Evolution der Eusozialität. Wir haben uns geeinigt, dass im zweiten Kapitel, in dem die genetischen Grundlagen zur sozialen

Evolution behandelt werden, zu diesem Punkt meine Sicht dargestellt wird, wobei an den entscheidenden Stellen auf Veröffentlichungen meines Koautors verwiesen wird, in denen er seine Sicht vorstellt. Ich muss aber betonen, dass diese Kontroverse unsere gemeinsame Überzeugung zur Bedeutung der „Multi-Level-Selection“-Theorie und zum Superorganismus Konzept nicht in Frage stellt. Sonst hätten wir dieses Buch, das ja auf einer langjährigen Zusammenarbeit aufbaut, gar nicht schreiben können.

Würzburg und Tempe, Arizona

Bert Hölldobler