

Ameisen und ihre Evolution

J. HEINZE

Abstract: The evolution of ants. Ants (Formicidae) are among the greatest successes in animal evolution. They are nearly ubiquitous and play a dominant role in almost all terrestrial ecosystems, from tropical rainforests to the tundra-taiga ecotone. One obvious reason for their evolutionary triumph is sociality: all ants live in societies, which are characterized by a seemingly perfect division of labour between reproductives (queens) and non-reproductives (workers). Aim of this paper is to give a short overview on two aspects of ant evolution: the evolutionary mechanisms underlying the origin of cooperation and apparent altruism in social insects in general and the course of the diversification of ants during the last 100 million years as reflected in the fossil record.

Today most evolutionary biologists agree that the origin of animal societies with sterile castes is explained by "inclusive fitness theory" (HAMILTON 1964), according to which "genes for altruistic behaviour" can spread in a population when an individual instead of reproducing helps a relative and in this way significantly increases the number of the relative's offspring. Relatedness and the costs and benefits of helping therefore play a fundamental role in the evolution of non-reproducing workers. The importance of inclusive fitness is nicely documented by the dynamics of kin conflicts, which under certain circumstances govern the life in insect societies.

Haplodiploid sex determination, i.e., the development of unfertilised eggs to males and of fertilised eggs to females, has long been considered to be one of the driving forces in the multiple convergent evolution of sociality in the Hymenoptera. However, its role and the importance of the resulting relatedness asymmetries are currently questioned, and other characters of aculeate Hymenoptera, such as the occurrence of a strong sting in females, intensive maternal brood care, and nest provisioning might have been more decisive in the early evolution of social bees, wasps, and ants.

The oldest known ant fossils are from 100 million year old Cretaceous amber, and according to a recent phylogenetic analysis the origin of the monophylum Formicidae may date back as far as the middle Jurassic. Ants were much less abundant during these early periods than they are today. Their diversification and radiation is assumed to have taken speed with the advance of the angiosperms and respective herbivorous invertebrates that became available as prey for predatory ants, and the evolution of trophobiotic interactions with plant-sap feeding insects.

Key words: Ants, social evolution, inclusive fitness, radiation, haplodiploidy.

Einleitung

Ameisen (Formicidae) gehören weltweit zu den am weitesten verbreiteten und ökologisch erfolgreichsten Landtieren. Sie treten in nahezu allen terrestrischen Lebensräumen auf und spielen in fast allen Ökosystemen eine wichtige Rolle, von den Regenwäldern Südamerikas und afrikanischen Savannen bis hin zu den Nadelwäldern der nördlichen Hemisphäre. Nach einer viel zitierten Schätzung stellen sie in tropischen Regenwäldern gemeinsam mit den Termiten rund 1/4 der tierischen Biomasse, und auch aus den Mischwäldern gemäßiger Breiten sind sie als Räuber kleiner Wirbelloser und Beutetiere für größere Insekten und viele Wirbeltiere nicht wegzudenken (WILSON 1971; HÖLDOBLER & WILSON 1990).

Der evolutionäre Erfolg von Ameisen hat seine Ursache sicherlich in ihrem außergewöhnlichen Sozialverhalten. Im Gegensatz zu den meisten anderen Tier-

arten leben Ameisen immer in Gruppen zusammen. Einzige Ausnahme hiervon ist die kurze Phase der Koloniegründung durch Jungköniginnen. „Ameisenstaaten“ bestehen je nach Art aus einer oder mehreren Königinnen und Dutzenden, Tausenden oder sogar Millionen von Arbeiterinnen (Abb. 1). Sie sind durch eine effiziente Arbeitsteilung gekennzeichnet, in der die Königinnen Eier legen und die Arbeiterinnen die Brut der Königinnen aufziehen, sie mit Nahrung versorgen, das Nest gegen Feinde verteidigen und selbst zeitlebens meist keine Nachkommen produzieren. Männliche Tiere spielen im sozialen Leben dieser Staaten nur eine geringe Rolle: sie beteiligen sich nicht an den Arbeiten im Nest und sterben kurz nach der Paarung mit den Jungköniginnen. Ihr Spermium wird aber über Jahre oder sogar Jahrzehnte in einer Samentasche (Receptaculum seminis) im Hinterleib der Königin aufbewahrt und kann noch 20 oder 25 Jahre nach der Paarung Eier befruchten.

Abb. 1: Labornest einer nordamerikanischen *Leptothorax*-Art mit Arbeiterinnen, Königin (auf dem Bruthaufen in der Mitte des Nests), einer geflügelten Jungkönigin (teilweise von einer Arbeiterin verdeckt) und Larven. Natürliche Kolonien umfassen ebenfalls nur wenige Dutzend Individuen.



Beim Betrachten des störungsfreien Verkehrs auf einer Ameisenstraße, des fließbandartigen Blatttransports durch Blattschneiderameisen oder der sorgfältig aufeinander abgestimmten Brutpflege im Nest wird klar, dass ein reibungsloses Zusammenleben so vieler Individuen gut ausgeprägte Mechanismen der Kommunikation voraussetzt. Ameisen verständigen sich durch chemische Signale (Pheromone), die an den unterschiedlichsten Stellen des Körpers in speziellen Drüsen hergestellt wer-

den. Manche Pheromone markieren Nest, Territorium oder den Weg zur Futterquelle, andere dienen der Alarmierung der Nestgenossinnen oder sind Erkennungssignal der Königin (HÖLLDOBLER & WILSON 1990).

Abb. 2: Aggressive Interaktionen im Ameisenstaat. Im oberen Bild schlägt eine dominante *Leptothorax*-Arbeiterin (links) eine sich subordinat duckende Arbeiterin mit ihren Antennen, im unteren Bild (Foto: K. Kolmer) versuchen zwei *Pachycondyla*-Königinnen, sich gegenseitig zu stechen. Aggressive Interaktionen führen zur Ausbildung von Hierarchien im Staat, in denen die ranghohen Individuen ihre Interessen auf Kosten der rangniederen Individuen durchsetzen.



Trotz der scheinbaren Harmonie im Staat können einzelne Individuen unterschiedliche Interessen haben, was die Aufteilung der Reproduktion oder die Aufzucht von weiblichen und männlichen Geschlechtstieren betrifft. Dadurch kommt es zu Konflikten zwischen der Königin und den Arbeiterinnen, zwischen Königinnen und auch innerhalb der Arbeiterinnenschaft. Sie äußern sich gelegentlich in offener Aggression (Abb. 2), in der Ausbildung von Dominanzhierarchien und im Fressen von Eiern und Brut und bestimmen maßgeblich die Struktur des Staates, der oft von gegenseitiger Kontrolle, Manipulation und Gegenmanipulation geprägt ist (HEINZE et al. 1994; BOURKE & FRANKS 1995; CROZIER & PAMILO 1996; HEINZE 2004; RATNIEKS et al. 2006).

Die Rolle von Ameisen in Ökosystemen, ihre Artenvielfalt und die Mechanismen, die ihrer Arbeitsteilung und ihrer leistungsfähigen Kommunikation zugrunde liegen, werden seit langem gründlich von Wissenschaftlern untersucht. Genauso intensiv wird aber auch die Entstehung ihrer Kooperation untersucht, denn hier bestehen augenscheinliche Parallelen zwischen den Ameisen und anderen sozialen Insekten einerseits und andererseits den wenigen Wirbeltieren, die in kooperativen Gruppen zusammenleben – inklusive des Menschen. Ob diese Ähnlichkeiten rein zufällig sind oder

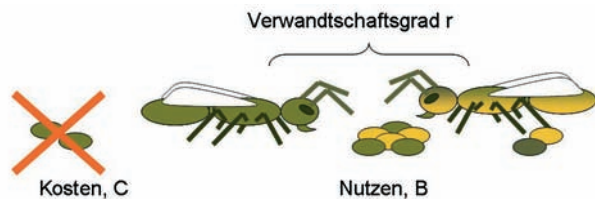


Abb. 3: Versinnbildlichung der „inclusive fitness theory“ HAMILTONS (1964). Anstatt selbst zwei Eier zu legen und zu erwachsenen Nachkommen heranzuziehen, hilft das linke Individuum einer Verwandten und führt dazu, dass sie zusätzlich zu ihren zwei Nachkommen sechs weitere produzieren kann. Ein solches, vermeintlich altruistisches Verhalten kann sich ausbreiten, wenn die Kosten der Hilfe (C) kleiner sind als der mit dem Verwandtschaftsgrad r gewichtete Nutzen (B): $C < rB$.

von den gleichen, grundlegenden Mechanismen der Evolution bedingt werden, kann nur die genaue Analyse der Entstehung und Aufrechterhaltung der Kooperation bei Tieren beantworten. Die hierbei zentrale Frage nach dem Ursprung von Ameisenstaaten beinhaltet zwei Aspekte, nämlich zum einen den der evolutionsbiologischen Prozesse, die eine Zusammenarbeit zwischen an sich egoistischen Individuen und die Aufgabe ihrer Autonomie überhaupt möglich gemacht haben, zum anderen den der tatsächlichen Vorgänge bei der Evolution von einzeln lebenden Vorfahren zu modernen Ameisenstaaten. Beide Aspekte sollen im Folgenden näher untersucht werden.

Egoistische Gene für altruistisches Verhalten

Fast ausnahmslos stimmen Biologen darin überein, dass DARWINs Evolutionstheorie und die darauf aufbauenden Theorien des „Neodarwinismus“ die Entstehung der vielfältigen Erscheinungsformen und Merkmale von Lebewesen am besten erklären (z. B. FUTUYMA 2005, KUTSCHERA 2006). Nach DARWIN (1859) konkurrieren Individuen miteinander ständig um Nahrung, Wasser, Schlafplätze und Paarungspartner, und sie müssen mit Krankheitserregern und Räubern fertig werden. Diejenigen, die in diesem „Kampf ums Dasein“ („struggle for life“, DARWIN 1859) auf Grund besonderer genetischer Merkmale erfolgreicher sind als andere, können mehr Nachkommen produzieren und damit auch mehr Kopien ihrer Gene in die nächste Generation vererben. Auf Dauer setzen sich somit diejenigen Gene in der Evolution durch, die den Organismus am besten an die Umwelt und den Konkurrenzkampf angepasst sein lassen. DAWKINS (1976) beschreibt dies mit seiner Metapher des „egoistischen Gens“.

Für Gene, die zu aufopferndem (altruistischen) oder gar selbstmörderischem Verhalten führen, wie etwa zum Stich der Honigbiene oder zur Explosion der sekretge-

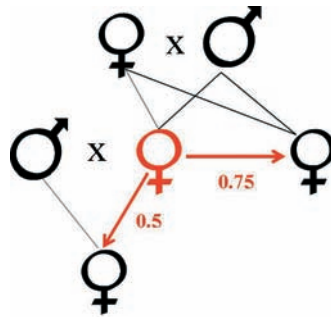


Abb. 4: Verwandtschaftsgrade, die sich aus der Haplodiploidie der Hymenopteren ergeben. Ein Hymenopterenweibchen ist mit seinen eigenen Nachkommen weniger eng verwandt ($r = 0.5$) als mit einer Schwester ($r = 0.75$).



Abb. 5: Ameise im baltischen Bernstein. Foto: S. Buchhauser.

füllten Arbeiterinnen der tropischen Ameise *Camponotus saundersi*, scheint in DARWINs Evolutionstheorie kein Platz zu sein. Wie sollten sich denn Gene durchsetzen, die bewirken, dass eine Ameisenarbeiterin sich nicht fortpflanzt, sondern für den Staat umbringt? Obwohl bereits DARWIN (1859) einen möglichen Ausweg aus diesem vermeintlichen Dilemma der Evolutionsbiologie skizziert hatte, wurde die Entstehung von Kooperation und Altruismus bei Tieren noch lange im Sinne LORENZ' (1963) „Selektion zum Wohl der Art“ interpretiert. Erst in den 60er Jahren machten WILLIAMS (1966) und andere Evolutionsbiologen deutlich, dass diese Vorstellungen nicht haltbar sind und die dauerhafte Entstehung von Kooperation und Altruismus nicht erklären können.

Einfacher und korrekter lassen sich solche Phänomene vom Standpunkt „egoistischer Gene“ aus verstehen. Für ein Gen in einem Organismus macht es keinen Unterschied, ob seine Kopien über die direkten Nachkom-

men des Organismus oder indirekt über die Nachkommen naher (Bluts)Verwandter weitergegeben werden (HAMILTON 1964). Nehmen wir an, eine besondere Genvariante (Allel) an einem bestimmten Genort führe dazu, dass ein Individuum auf eigene Nachkommen verzichtet, stattdessen aber einem Verwandten bei der Brutaufzucht hilft und dadurch die Anzahl der Nachkommen des Verwandten erhöht. Ein solches Allel kann sich erfolgreich in der Population ausbreiten, wenn in den, durch die Hilfe entstandenen, zusätzlichen Nachkommen mehr Kopien des Allels vorhanden sind als in den eigenen Nachkommen des Helfers vorhanden gewesen wären. Für die erfolgreiche Entstehung dieses vermeintlich altruistischen Verhaltens muss daher die Ungleichung $C < rB$ erfüllt sein, wobei C für die Kosten der Hilfe steht (Anzahl der direkten Nachkommen, die nicht produziert werden), B für den Nutzen der Hilfe (Anzahl der durch die Hilfe vom Empfänger der Hilfe produzierten Nachkommen) und r für die Verwandtschaft zwischen Helfer und Empfänger (Abb. 3). Die Verwandtschaft ist wiederum ein Maß für die Wahrscheinlichkeit, dass beide Individuen von gemeinsamen Vorfahren abstammungsidetische Kopien des Allels erhalten haben. Was auf der Ebene des Individuums wie Altruismus aussieht, ist auf der Ebene der Gene tatsächlich eine Möglichkeit der indirekten, egoistischen Ausbreitung.

Es mag eingewandt werden, dass diese Theorie der Verwandtenselektion (HAMILTON 1964) zwar tadellos auf dem Papier funktioniert, bisher aber noch kein einziges „Gen für altruistisches Verhalten“ identifiziert worden ist. Dies wird vermutlich auch so bleiben, denn genauso wenig, wie es **das eine** Gen für Aggression, für Intelligenz oder für den Stoffwechsel gibt, wird auch das komplexe Verhalten von Arbeiterinnen sozialer Insekten von Dutzenden oder Hunderten von Genen beeinflusst. Die erfolgreiche Züchtung von Haustieren mit besonderen Eigenschaften zeigt aber, dass auch komplexe Merkmale, die von vielen und bislang nicht einzeln ansprechbaren Genen bestimmt werden, eine erbliche Basis haben können und durch entsprechende Selektionsdrücke verstärkt oder abgeschwächt werden. Das Bild des „Gens für Altruismus“ ist daher ebenso eine Metapher wie das des „egoistischen Gens“, um nur schwer in exakte Worte zu fassende, populationsgenetische Vorgänge zu beschreiben.

Theoretisch könnte Altruismus auch zwischen Individuen entstehen, die nicht miteinander verwandt sind, aber durch Zufall in einem Altruismus-Gen (oder Gen-Komplex) übereinstimmen (HAMILTON 1964). DAWKINS (1976) beschrieb dies anschaulich als „Grüner-Bart-Effekt“. Individuen mit einem besonderen Erkennungsmerkmal, in DAWKINS' Beispiel eben einem grünen Bart, verzichten auf die eigene Fortpflanzung und helfen ande-

ren Grünbärtigen. Dadurch wird die Häufigkeit des Allels für grüne Bärte in der Population ansteigen. Allerdings ist der genetische Egoismus dieses Allels mit Kosten für alle anderen Gene im Genom des Helfers verbunden, da sie in den Nachkommen eines unverwandten Grünbärtigen nur mit einer geringeren Wahrscheinlichkeit in abstammungsidetischen Kopien vorliegen als in den direkten Nachkommen des Helfers. Durch die sich dadurch ergebenden Konflikte innerhalb des Genoms sollten Grüne-Bart-Allele rasch wieder verschwinden. Sind Helfer und Empfänger jedoch miteinander verwandt, so liegen alle Gene des Helfers mit der gleichen Wahrscheinlichkeit in abstammungsidetischen Kopien im Empfänger vor und intragenomische Konflikte bleiben aus. Ohne eine Verwandtschaftsbeziehung zwischen dem Helfer und dem Empfänger der Hilfe kann ein Verzicht auf die eigene Reproduktion in der Evolution auf Dauer nicht bestehen (FOSTER et al. 2006).

Es ist einleuchtend, dass Altruismus-Gene einen Organismus nicht in jeder Situation gleichermaßen beeinflussen dürfen, denn sonst würden alle Verwandten versuchen, sich gegenseitig zu helfen und niemand würde sich mehr fortpflanzen. Vielmehr muss sich der gleiche Genotyp unter unterschiedlichen Umweltbedingungen zum Helfer oder zum Empfänger der Hilfe entwickeln können. Die Kastendifferenzierung bei sozialen Insekten ist tatsächlich eines der besten Beispiele für eine solche „phänotypische Plastizität“ (WEST-EBERHARD 2003): befruchtete Eier, die sich zu Königinnen oder Arbeiterinnen entwickeln, unterscheiden sich meist nicht in ihrer genetischen Ausstattung, sondern nur darin, welche Gene zu welchem Zeitpunkt angeschaltet sind und welche nicht. Untersuchungen an Larven von Honigbienen, Hummeln und Termiten zeigen, dass in der sensitiven Phase der Kastendetermination unter anderem regulatorische Gene und Gene für Stoffwechsellzyme unterschiedlich stark aktiv sind (EVANS & WHEELER 2000; SCHARF et al. 2003; PEREBOOM et al. 2005). Ob eine weibliche Larve zur Jungkönigin oder zur Arbeiterin heranwächst, wird durch Umwelteinflüsse, wie Temperatur und Nahrungsverfügbarkeit, und durch das Vorhandensein ein Königin bestimmt. Bei den meisten Arten entstehen Jungköniginnen erst dann, wenn der Staat eine bestimmte Größe erreicht hat und es ausreichend Arbeiterinnen gibt, um die Brut der Königin zu versorgen.

Haplodiploidie und Verwandtenselektion

Der Verwandtschaftsgrad r ist einer der drei Faktoren in HAMILTONS Ungleichung $C < rB$, die die Evolution von Kooperation und altruistischem Verhalten beschreibt. Hilfe kann sich bei einem entsprechend günstigen Kosten-Nutzen-Verhältnis auch bei niedriger Ver-

wandschaft auszahlen. Falls ein Weibchen keinen Paarungspartner oder keine Nistmöglichkeit findet und kein enger Verwandter in seiner Nähe ist, so kann es Kopien der eigenen Gene immer noch besser dadurch indirekt verbreiten, dass es einer Cousine bei der Burtaufzucht hilft, als wenn es gar nichts tut. Ein hoher Verwandtschaftsgrad erleichtert aber die Entstehung von Altruismus.

Bei den meisten staatenbildenden Insekten, nämlich den sozialen Hymenopteren (Bienen, Wespen und Ameisen) liegen besonders enge Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Schwestern vor. Dies ist auf die haplodiploide Geschlechtsbestimmung zurückzuführen: Männchen entstehen aus unbefruchteten Eiern, sind haploid und vererben ihren einen Chromosomensatz komplett an ihre Töchter. Weibchen entstehen aus befruchteten Eiern, sind diploid und geben nur die Hälfte ihrer Gene an ihre Nachkommen weiter. Schwestern stimmen daher in 50 % ihrer von der Mutter geerbten Gene und in 100 % der väterlichen Gene überein (Abb. 4). Im Mittel ergibt sich somit eine Übereinstimmung von 75 %, d. h. ein Verwandtschaftsgrad r von 0.75. Im Gegensatz dazu beträgt der Verwandtschaftsgrad von Geschwistern beim Menschen und anderen Tieren, bei denen sowohl Männchen wie Weibchen diploid sind, nur 0.5.

Die speziellen Verwandtschaftsverhältnisse bei Hymenopteren und die sich darüber hinaus aus der Haplodiploidie ergebenden Phänomene, wie etwa, dass Männchen keine Söhne und keine Väter haben, spielen in Überlegungen zu Konflikten in Insektenstaaten eine wichtige Rolle. Welche Bedeutung der Haplodiploidie in der Evolution und Aufrechterhaltung und Strukturierung von Insektenstaaten zukommt, ist aber nicht eindeutig geklärt (REEVE 1993; JAFFE 2001; KORB & HEINZE 2004). Wegen der Haplodiploidie ist ein Hymenopterenweibchen mit seinen eigenen Nachkommen zu $r = 0.5$ verwandt, also weniger eng als mit seinen Schwestern ($r = 0.75$; Abb. 4). Scheinbar kann es daher Kopien seiner Gene besser dadurch verbreiten, dass es als Arbeiterin auf die eigenen Nachkommen verzichtet und seiner Mutter, der Königin, bei der Aufzucht zusätzlicher, fortpflanzungsfähiger Schwestern (Jungköniginnen) hilft. Hierin wird gelegentlich die Ursache dafür gesehen, dass Sozialverhalten bei Haplodiploiden mehr als zehnmal unabhängig voneinander entstanden ist, bei Tieren mit anderen Mechanismen der Geschlechtsbestimmung – darunter Termiten und Nacktmullen – aber nur fünf- oder sechsmal. Leider ist diese nahe liegende Erklärung in mehrfacher Hinsicht zu oberflächlich. Zum einen sind die dargestellten Verwandtschaftsverhältnisse nur für Staaten mit einer einzigen Königin (Monogynie), die sich nur mit einem Männchen ge-

paart hat (Monandrie), gültig. Vor allem bei Ameisen kommen aber sehr häufig Staaten mit vielen Königinnen vor (Polygynie), und bei einigen sozialen Insekten, beispielsweise Honigbienen, Blattschneider- und Wanderameisen, paaren sich die Königinnen mit mehreren Männchen (Polyandrie). Zum anderen haben wir die Rechnung ohne die männlichen Tiere aufgestellt. Mit ihren Brüdern sind Hymenopterenweibchen nur zu 0.25 verwandt, und wenn die Königin gleich viele Söhne wie Töchter produziert, mittelt sich die Verwandtschaft zwischen Arbeiterinnen und ihren Geschwistern zu 0.5. Der vermeintliche Vorteil aus der Haplodiploidie geht dadurch verloren.

Der erste Einwand kann teilweise dadurch entkräftet werden, dass Polygynie und Polyandrie vielleicht abgeleitete Merkmale sind, die erst sekundär und lange nach der eigentlichen Staatenbildung entstanden sind. Haben Arbeiterinnen im Lauf der Evolution monogynen und monandrischer Staaten erst einmal die Fähigkeit, sich zu paaren und befruchtete Eier zu legen, verloren, dann können sie ihre Fitness auch dann nur noch durch die Aufzucht der weiblichen Nachkommen der Königin erhöhen, wenn sich diese mehrfach verpaart haben sollte. Polygynie und Polyandrie sind tatsächlich mehrfach unter besonderen Lebensbedingungen aus Monogynie und Monandrie entstanden, während eine Rückkehr zu den ursprünglichen Verhältnissen eher selten vorkommt (HEINZE & FOITZIK, Manuskript). Polygynie scheint begünstigt zu sein, wenn die Überlebenswahrscheinlichkeit von Jungköniginnen bei der solitären Koloniegründung gering ist. In Gegenden mit langen, kalten Wintern, wie beispielsweise in Nordskandinavien oder Ostsibirien, sind die meisten Ameisenarten polygyn, und neue Kolonien entstehen durch Abspaltung von Königinnen und Arbeiterinnen aus etablierten Kolonien (HEINZE 1993).

Arbeiterinnen könnten die niedrige Verwandtschaft zu den Brüdern prinzipiell ausgleichen, indem sie unbefruchtete Eier zu eigenen Söhnen heranziehen. Bei den meisten Bienen, Wespen und Ameisen können sich Arbeiterinnen zwar nicht paaren und daher auch keine Töchter aus befruchteten Eiern produzieren, sie haben aber Ovarien und können aus unbefruchteten Eiern Söhne aufziehen. Dennoch durchbrechen Arbeiterinnen nur bei wenigen Arten das reproduktive Monopol der Königin (HAMMOND & KELLER 2004; HEINZE 2004). Hier gilt erneut, dass die heutige Situation vielleicht nicht die Verhältnisse bei der Entstehung von Insektenstaaten widerspiegelt. Damit die aus der Haplodiploidie resultierenden asymmetrischen Verwandtschaftsverhältnisse die Evolution der Staatenbildung fördern konnten, müssten einzelne, vielleicht ungepaarte weibliche Weibchen vorzugsweise männliche Nachkommen,

Weibchen, deren erste Töchter ihnen als Arbeiterinnen halfen, aber weibliche Nachkommen produziert haben.

In den Diskussionen darüber, welche Kräfte die Evolution der Staatenbildung bei Hymenopteren vorangetrieben haben, sind in den letzten Jahren verstärkt ökologische Faktoren an die Stelle der Haplodiploidie getreten, Faktoren, die letztlich das Verhältnis von Kosten und Nutzen in HAMILTONS Ungleichung bestimmen. Insbesondere sind hier das Vorhandensein eines stabilen Nests für die Brut und die Vorteile, die sich aus der Arbeitsteilung zwischen einem Individuum, das im sicheren Nest die Brut bewacht, und einem anderen, das Nahrung herbeischafft, zu nennen. Die Betonung von Kosten und Nutzen der Hilfe unabhängig von der Höhe des Verwandtschaftsgrads erleichtert es, die Entstehung von Tierstaaten auch bei Organismen zu erklären, die nicht haplodiploid sind. Hierzu gehören die Termiten, die immerhin die älteste und neben den Ameisen erfolgreichste Gruppe sozialer Insekten sind. Frühe Versuche, bei Termiten aufgrund von Inzuchtzyklen oder genetischen Besonderheiten der Geschlechtschromosomen Verwandtschaftsasymmetrien wie bei den haplodiploiden Bienen, Wespen und Ameisen nachzuweisen, durch die Geschwister untereinander enger verwandt gewesen wären als Eltern mit den Nachkommen, schlugen letztlich fehl (CROZIER & LUYKX 1985). Die Vorfahren der Termiten lebten vermutlich in Familienverbänden in verrottenden Holzstücken, die ihnen gleichzeitig als Nest und Nahrung dienten. Unter diesen Bedingungen war es günstiger, im sicheren Nest zu verbleiben und Verwandten bei der Aufzucht der Nachkommen zu helfen, als auszuwandern und sich ein eigenes Nest und einen Paarungspartner zu suchen.

Auch bei solitär lebenden Wespen und Bienen sind stabile Nester und Brutpflege weit verbreitet. Hinzu kommt, dass Weibchen über einen Wehrstachel verfügen, mit dem sie ihre Brut verteidigen können. Solitäre Hymenopteren verfügen damit in Ökologie und Verhalten über einige Voraussetzungen, die den Übergang zur Staatenbildung erleichtern könnten. Vorteile aus der Haplodiploidie, die sich für die Helfer aus der oben geschilderten Konzentration mancher Weibchen auf die Produktion von Töchtern ergaben, könnten die Evolution von Insektenstaaten zusätzlich beschleunigt haben.

Von solitär zu sozial

War die Frage nach den Mechanismen, die zur Kooperation zwischen Individuen und zur Entstehung von Insektenstaaten führten, schon nicht leicht zu beantworten, so muss auch die Antwort auf die Frage nach den tatsächlichen Übergängen zwischen einzeln lebenden und sozialen Tierarten und die Herkunft der Ameisen

vorläufig bleiben. Neue Fossilfunde und genetische Daten verlegen den Ursprung von Ameisen immer weiter in die Vergangenheit zurück. Insekten aus über 90 Millionen Jahre altem Bernstein, u. a. aus Frankreich, Nordamerika und Ostsibirien, belegen, dass bereits in der Kreidezeit mehrere Familien von Ameisen vorkamen. Vermutlich lebten sie bereits genauso in Staaten wie die heutigen Ameisen. Als Ur-Ameise galt lange die bereits vor 40 Jahren in New Jersey entdeckte *Sphecomyrma freyi*. Sie ist durch das Vorhandensein einer Metathorakdrüse eindeutig als Ameise charakterisiert, zeigt aber gleichzeitig Merkmale, die an solitäre Wespen erinnern, und steht damit an der Basis der Evolution und Radiation der Ameisen. In den letzten Jahren sind weitere Fossilfunde hinzugekommen, und derzeit gelten *Gerontofornica cretatica* aus dem französischen Departement Charente-Maritime und verschiedene Taxa aus Myanmar mit rund 100 Millionen Jahren als älteste bekannte Ameisen (NEL et al. 2004; ENGEL & GRIMALDI 2005). Die vergleichsweise große morphologische Vielfalt der Funde aus der Kreidezeit lässt darauf schließen, dass Ameisen bereits sehr viel früher entstanden sind. Dies wird durch phylogenetische Analysen auf der Basis von Gensequenzen rezenter Ameisen bestätigt. Unter Annahme einer gleichmäßig laufenden molekularen Uhr lässt sich für das Monophylum Formicidae ein Alter von rund 140 – 170 Millionen Jahren berechnen, d. h. die Ursprünge der Ameisen lagen im mittleren Jura (MOREAU et al. 2006). Von welchen wespenartigen Vorfahren Ameisen damals entstanden sind und welche der verschiedenen Vespoidea heute ihre nächsten rezenten Verwandten darstellen, ist immer noch unklar (RONQUIST et al. 1999). Die bereits in der Kreidezeit ausgestorbenen Armaniidae gelten als Bindeglied zwischen Ameisen und anderen Hymenopteren, ihre Lebensweise ist jedoch weitgehend unbekannt (GRIMALDI & AGOSTI 2000).

Fossilien von Ameisen machen nur weniger als ein Tausendstel der Insekten im Bernstein der Kreidezeit aus. Dies bedeutet, dass Ameisen in diesem Erdzeitalter wohl bei weitem noch nicht die gleiche ökologische Bedeutung hatten wie heute. Die größere Diversifizierung von Ameisen begann erst vor rund 50 bis 60 Millionen Jahren mit der Radiation räuberischer Ameisen. Rezentere Vertreter der Unterfamilie Ponerinae zeigen auch heute noch relativ ursprüngliche Merkmale: sie leben meist in kleinen Kolonien, die oft durch deutliche Interessenskonflikte zwischen Individuen gekennzeichnet sind (HEINZE et al. 1994), und die morphologischen Unterschiede zwischen Königinnen und Arbeiterinnen sind recht gering. Beispielsweise verfügen die Arbeiterinnen zahlreicher Arten über ein Receptaculum seminis, können sich paaren und befruchtete Eier legen. Bei einigen Arten wurden Königinnen im Lauf der Evoluti-

on sogar komplett durch begattete Arbeiterinnen ersetzt (PEETERS 1991). Die Lebensweise einiger als ursprünglich angesehenen Ameisen zeigt eine Reihe von Ähnlichkeiten zu der ursprünglicher Termiten, so dass es daraus vielleicht möglich ist, die Anfänge der Staatenbildung bei beiden Gruppen zu rekonstruieren, auch wenn es bei ihnen im Gegensatz zu Bienen und Wespen keine Übergänge zwischen solitärer Lebensweise und Staatenbildung gibt. THORNE & TRANIELLO (2003) heben hier unter anderem die weite Verbreitung aggressiver Interaktionen im Nest, beispielsweise in Form von Dominanzhierarchien und Eifraß, und die einfache Arbeitsteilung hervor. Aggressionen und eingeschränkter Kastendimorphismus sind allerdings ebenfalls Kennzeichen einiger Arten der als „modern“ angesehenen Unterfamilie Myrmicinae und könnten daher eher Anpassungen an kleine Koloniegößen als Relikte einer ursprünglichen Lebensweise sein.

Bereits im rund 45 Millionen Jahre alten baltischen Bernstein (Abb. 5) gehören Ameisen der „modernen“ Unterfamilien Formicinae, Myrmicinae und Dolichoderinae zu den am häufigsten auftretenden Insekten. Die anfänglich langsame Radiation der Ameisen wurde im mittleren Tertiär wohl dadurch beschleunigt, dass Ameisen sich durch Symbiosen mit Blattläusen und anderen Pflanzensaftsaugern zusätzliche Nahrungsquellen erschlossen (GRIMALDI & AGOSTI 2000; WILSON & HÖLDOBLER 2005). Das Zusammenleben mit Säftesaugern geht heute soweit, dass Königinnen einiger *Acropyga*-Arten beim Hochzeitsflug eine Wurzellaus zwischen den Mandibeln halten, die den Grundstock für die spätere „Läuseherde“ der Kolonie stellt (BUSCHINGER et al. 1987), und dass südostasiatische *Dolichoderus* mit ihren Blattläusen von Pflanze zu Pflanze ziehen (MASCHWITZ & HÄNEL 1985). Funde im dominikanischen Bernstein belegen, dass Ameisen bereits vor 15 bis 20 Millionen Jahren eng mit Läusen zusammenlebten (JOHNSON et al. 2000). Mit der Entstehung dieser Symbiose verbunden war vermutlich die Evolution der Fähigkeit, Exkrete von Blattläusen und andere flüssige Nahrung im Kropf zu transportieren, bei Bedarf hervorzuwürgen und an Nestgenossinnen zu verfüttern. Bei den meist räuberischen Ponerinen kommt eine solche „Trophallaxis“ nicht vor. Besonders artenreich sind Ameisen der Gattungen *Camponotus*, zu denen die mitteleuropäischen Rossameisen *C. ligniperda* und *C. herculeanus* gehören, und *Pheidole*, die im Mittelmeerraum zwar nur durch *P. pallidula* vertreten ist, alleine in Amerika aber über 600 Arten umfasst (WILSON 2003).

In jüngster Zeit hat die Erfolgsgeschichte der Ameisen eine neue Wendung erfahren. Durch menschliche Aktivitäten, wie den weltweiten Handel mit Früchten oder Zierpflanzen, wurden viele Tier- und Pflanzenarten

über biogeografische Barrieren hinweg verschleppt (KEGEL 1999). Darunter sind auch zahlreiche Ameisenarten. Mit der versehentlichen Einschleppung verbunden ist eine Reduktion der genetischen Variabilität, was offensichtlich dazu führt, dass der Nestgeruch, d. h. die Koloniespezifität der kutikularen Kohlenwasserstoffe, verloren geht. Invasive Ameisenarten haben daher meist keine voneinander abgegrenzten Einzelkolonien, die miteinander konkurrieren und sich gegenseitig in Schach halten. Vielmehr bilden alle Nester einer Population eine außergewöhnlich große und dichte „Superkolonie“ (TSUTSUI et al. 2000). In weiten Bereichen des westlichen Mittelmeerraums und Kaliforniens ist die ursprünglich aus Südamerika stammende Argentinische Ameise *Linepithema humile* mittlerweile die mit Abstand häufigste Ameisenart, was auf Grund ihres Beutespektrums weit reichende Konsequenzen für die Arthropodenfauna und wegen ihres anderen Verhaltens bei der Ausbreitung von Pflanzensamen sogar für die Flora hat (NESS & BRONSTEIN 2004). Mit zunehmendem Tourismus und dem seit kurzem zu beobachtenden Handel mit exotischen Ameisenkolonien als Haustier wird die globale Homogenisierung der Ameisenfauna weiter zunehmen (BUSCHINGER 2004). Die sich daraus für die Struktur und Stabilität natürlicher Ökosysteme ergebenden Gefahren lassen sich nicht abschätzen.

Zusammenfassung

Ameisen (Formicidae) gehören zu den erfolgreichsten Landtieren. Sie kommen nahezu weltweit vor und spielen in fast allen terrestrischen Ökosystemen, von tropischen Regenwäldern bis hin zum Übergang zwischen Taiga und Tundra, eine dominante Rolle. Ihr evolutionärer Erfolg ist durch ihre Sozialität begründet: Alle Ameisen leben in Staaten mit einer scheinbar perfekten Arbeitsteilung zwischen reproduktiven Königinnen und nicht-reproduktiven Arbeiterinnen. Ziel dieses Aufsatzes ist es, einen kurzen Überblick über zwei Aspekte der Evolution der Ameisen zu geben: zum einen die evolutionären Mechanismen, die zur Entstehung von Kooperation und vermeintlich altruistischen Verhaltensweisen geführt haben, zum anderen die Ursachen der Diversifizierung von Ameisen während der letzten 100 Millionen Jahren.

Literatur

- BOURKE A.F.G. & N.R. FRANKS (1995): *Social Evolution in Ants*. — Princeton University Press, Princeton, N.J.: ix + 1-529.
- BUSCHINGER A. (2004): Risiken und Gefahren zunehmenden internationalen Handels mit Ameisen zu Privat-Haltungszwecken (Hymenoptera: Formicidae). — *Myrmekol. Nachr.* **6**: 79-82.

- BUSCHINGER A., HEINZE J., JESSEN K., DOUWES P. & U. WINTER (1987): First European record of a queen ant carrying a mealybug during her mating flight. — *Naturwissenschaften* **74**: 139-140.
- CROZIER R.H. & P. LUYKX (1985): The evolution of termite eusociality is unlikely to have been based on a male-haploid analogy. — *Am. Nat.* **126**: 867-869.
- CROZIER R.H. & P. PAMILO (1996): *Evolution of Social Insect Colonies. Sex Allocation and Kin Selection.* — Oxford University Press, Oxford: vii + 1-306.
- DARWIN C. (1859): *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life.* — John Murray, London: 1-513.
- DAWKINS R. (1976): *The Selfish Gene.* — Oxford University Press, Oxford: xii + 1-224.
- ENGEL S. & D.A. GRIMALDI (2005): Primitive new ants in Cretaceous amber from Myanmar, New Jersey, and Canada (Hymenoptera: Formicidae). — *Am. Mus. Nov.* **3485**: 1-23.
- EVANS J.D. & D.E. WHEELER (2000): Expression profiles during honeybee caste determination. — *Genome Biol.* **2**: research0001.1-0001.6.
- FOSTER K.R., WENSELEERS T. & F.L.W. RATNIEKS (2006) Kin selection is the key to altruism. — *Trends Ecol. Evol.* **21**: 57-60.
- FUTUYMA D. (2005): *Evolution.* — Sinauer Ass., Sunderland, Mass.: 1-543.
- GRIMALDI D.A. & D. AGOSTI (2000): A formicine in New Jersey Cretaceous amber (Hymenoptera: Formicidae) and early evolution of the ants. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 13678-13683.
- HAMILTON W.D. (1964): The genetical evolution of social behaviour, I, II. — *J. theor. Biol.* **7**: 1-52.
- HAMMOND R.L. & L. KELLER (2004) Conflict over male parentage in social insects. — *PLoS Biol.* **2**: e248.
- HEINZE J. (1993): Life history strategies of subarctic ants. — *Arctic* **46**: 354-358.
- HEINZE J. (2004): Reproductive conflict in insect societies. — *Adv. Stud. Behav.* **34**: 1-57.
- HEINZE J. & S. FOITZIK (Manuskript) The evolution of queen numbers in ants: from one to many and back.
- HEINZE J., HÖLDOBLER B. & C. PEETERS (1994) Cooperation and conflict in ant societies. — *Naturwissenschaften* **81**: 489-497.
- HÖLDOBLER B. & E.O. WILSON (1990): *The Ants.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: xii + 1-733.
- JAFFE K. (2001): On the relative importance of haplodiploidy, assortative mating and social synergy on the evolutionary emergence of social behavior. — *Acta Biotheor.* **49**: 29-42.
- JOHNSON C., AGOSTI D., DELABIE J.H.C., DUMPERT K., WILLIAMS D.J., VON TSCHIRNHAUS M. & U. MASCHWITZ (2000): *Acropyga* and *Azteca* ants (Hymenoptera: Formicidae) with scale insects (Sternorrhyncha: Coccoidea): 20 million years of intimate symbiosis. — *Am. Mus. Nov.* **3335**: 1-18.
- KEGEL B. (1999): *Die Ameise als Tramp.* — Ammann Verlag, Zürich: 1-420.
- KORB J. & J. HEINZE (2004): Multilevel selection and social evolution of insect societies. — *Naturwissenschaften* **91**: 291-304.
- KUTSCHERA U. (2006): *Evolutionsbiologie, 2. Auflage.* — Uni Taschenbücher, Stuttgart: 1-304.
- LORENZ K. (1962) *Das sogenannte Böse.* — Borotha-Schoeler, Wien: xv + 1-415.
- MASCHWITZ U. & H. HÄNEL 1985. The migrating herdsman *Dolichoderus (Diabolus) cuspidatus*: an ant with a novel mode of life. — *Behav. Ecol. Sociobiol.* **17**: 171-184
- MOREAU C.S., BELL C.D., VILA R., ARCHIBALD S.B. & N.M. PIERCE (2006): Phylogeny of the ants: diversification in the age of Angiosperms. — *Science* **312**: 101-104.
- NEL A., PERRAULT G., PERRICHOT V. & D. NÉRAUDEAU (2004): The oldest ant in the Lower Cretaceous amber of Charente-Maritime (SW France) (Insecta: Hymenoptera: Formicidae). — *Geol. Acta* **2**: 23-29.
- NESS J.H. & J.L. BRONSTEIN (2004): The effects of invasive ants on prospective ant mutualists. — *Biol. Inv.* **6**: 445-461.
- PEETERS C. (1991): The occurrence of sexual reproduction among ant workers. — *Biol. J. Linn. Soc.* **44**: 141-152.
- PEREBOOM J.J.M., JORDAN W.C., SUMNER S., HAMMOND R.L. & A.F.G. BOURKE (2005): Differential gene expression in queen-worker caste determination in bumble-bees. — *Proc. R. Soc. Lond.* **B 272**: 1145-1152.
- REEVE H.K. (1993): Haplodiploidy, eusociality and absence of male parental and alloparental care in Hymenoptera: a unifying genetic hypothesis distinct from kin selection theory. — *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* **B 342**: 335-352.
- RATNIEKS F.L.W., FOSTER K.R. & T. WENSELEERS (2006): Conflict resolution in insect societies. — *Annu. Rev. Entomol.* **51**: 581-608.
- RONQUIST F., RASNITSYN A.P., ROY A., ERIKSSON K. & M. LINDGREN (1999): Phylogeny of the Hymenoptera: A cladistic reanalysis of Rasnitsyn's (1988) data. — *Zool. Script.* **28**: 13-50.
- SCHARF M.E., WU-SCHARF D., PITTENDRIGH B.R. & G.W. BENNETT (2003): Caste- and development-associated gene expression in a lower termite. — *Genome Biol.* **3**: R62.
- THORNE B.L. & J.F.A. TRANIELLO (2003): Comparative social biology of basal taxa of ants and termites. — *Annu. Rev. Entomol.* **48**: 283-286.
- TSUTSUI N.D., SUAREZ A.V., HOLWAY D.A. & T.J. CASE (2000): Reduced genetic variation and the success of an invasive species. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**: 5948-5953.
- WEST-EBERHARD M.J. (2003): *Developmental Plasticity and Evolution.* — Oxford University Press, Oxford: 11 + 1-794.
- WILLIAMS G.C. (1966): *Adaptation and Natural Selection.* — Princeton University Press, Princeton, N.J.: 10 + 1-307.
- WILSON E.O. (1971): *The Insect Societies.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: 15 + 1-548.
- WILSON E.O. (2003): *Pheidole in the New World.* — Harvard University Press, Cambridge, Mass.: 1-818.
- WILSON E.O. & B. HÖLDOBLER (2005): The rise of the ants: A phylogenetic and ecological explanation. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **102**: 7411-7414.

Anschrift des Verfassers:

Jürgen HEINZE

Biologie I

Universität Regensburg

93040 Regensburg

Germany

E-Mail: juergen.heinze@biologie.uni-regensburg.de