

Evoluutio vaikuttaa muurahaisten tulevaisuudennäkymiin

SANJA MARIA HAKALA, JONNA KULMUNI JA HEIKKI HELANTERÄ



Muurahaisten yhteiskunnat ovat perherakenteiltaan monimuotoisia. Joskus pesässä on vain yksi kuningatar, jolloin yhteiskunta on tiivis ydinperhe. Joskus kuningattaria voi olla useita satoja. Tämä muuntelu on keskeinen osa muurahaisten ekologiaa, sillä kuningattarmäärän säätely liittyy siihen, miten muurahaiset levittäytyvät uusille alueille ja kuinka geneettisesti monimuotoisia muurahaisyhteiskunnat ovat. Tässä artikkelissa käsittelemme perherakenteiden vaihtelun syitä ja seurauksia. Erityisesti tarkastelemme Suomessa elävien ja paljon tutkittujen *Formica*-suvun muurahaisten yhteiskuntien sisäisiä konflikteja ja lajien tulevaisuudennäkymiä.

Perhesuhteet sosiaalisuuden evoluution keskiössä

Yhteiskuntahyönteisten, kuten muurahaisen, termitien ja sosiaalisten mehiläisten ja ampiaisten menestys perustuu työnjaolle: kuningattaret munivat ja työläiset pitävät huolen jälkeläisistä ja ravinnonhankinnasta sekä pesän ylläpidosta ja puolustuksesta. Evoluution silmissä työläiset ovat äärimmäisiä altruisteja, jotka ovat uhranneet oman lisääntymiskykynsä auttaakseen muita lisääntymään. Tämä on sukulaivalinnan tulos. Sukulaivalinnan teoria on yksi evoluutioteorian keskeisiä osia ja selittää miten sosiaalinen käyttäytyminen on voinut syntyä. Teoria korostaa sukulaisuussuhteiden merkitystä yksilöiden välisten vuorovaikutusten selittäjänä (Hamilton 1963). Sukulaivalinnan logiikalla itsensä uhraaminen muiden hyödyksi kannattaa, jos avunsaajat ovat lähisukulaisia, jotka todennäköisesti kantavat auttajan kanssa samoja geenimuotoja. Tällainen erittäin pitkälle viety yhteistyö onkin alun perin kehittynyt ydinperheissä, joissa työläiset avustavat äitiään lisääntymisessä ja kasvattavat omia täyssisariaan (Boomsma & Gawne 2018). Tällöin sukulaisuus yhteiskunnan jäsenten kes-

ken on mahdollisimman korkea, ja eturistiriidat eri geneettisten linjojen välillä ovat matalimmillaan. Kun lähisukulaisista yksi erikoistuu lisääntymiseen ja loput tämän jälkeläisten hoitoon ja ravinnonhankintaan, on yhteistyön evoluutio edennyt huippuunsa.

Läheskään kaikki hyönteisyhteiskunnat eivät kuitenkaan ole ydinperheitä. Päinvastoin: etenkin muurahaisten yhteiskuntarakenteet vaihtelevat pienistä yhden kuningattaren ydinperheistä jättimäisiin yhteiskuntiin, joissa kuningattaria voi olla satoja, jopa tuhansia. Lisää vaihtelua perhesuhteisiin tuovat isät, koska kuningattaret ovat voineet paritella useiden koiraiden kanssa. On jopa mahdollista, että nykyisistä muurahaislajeista vain vähemmistö elää ydinperheissä, ja enemmistö pesissä, joissa on useita sukulinjoja joko isien tai äitien puolelta (Heinze 2007; Boomsma ym. 2014). Tämä pätee myös *Formica*-suvun muurahaisiin, joiden perhesuhteet ovat olleet suomalaisen muurahaistutkimuksen ytimessä jo vuosikymmeniä (Kuva 1; Tietolaatikko 1). Tässä suvussa on näkyvillä koko perherakenteiden jatkumo: yhdessä päässä ovat ydinperheet, joissa yksi kuningatar tyttärineen asuttaa yhtä pesää, ja toisessa valtavat "superkoloniat", joissa useat moniku-



Kuva 1: *Formica*-alasuvut.

- Punakekomuurahainen (*F. rufa*). Kuva: Arnstein Staverløkk.
- Karvaloviniska (*F. exsecta*), jonka heinän pilkkomiseen tarvittavat vahvat leukalihakset muodostavat *Coptoformica* -alasuvulle tunnusomaiset ulokkeet pään takaosaan. Kuva: Arnstein Staverløkk.
- Mustamuurahainen (*F. fusca*) on Suomen eniten tutkittu *Serviformica*-alasuvun laji. Kuva: Arnstein Staverløkk.
- Tupsukekomuurahaisen (*F. aquilonia*) neulasista rakennettu pesä, jonka pinnalla parveilee satoja parittelulennolle valmistautuvia koiraita. Kuva: Sanja Hakala.
- Samettimuurahaisen (*F. cinerea*) maanalaisessa superkoloniassa on useita oviaukkoja. Kuva: Sanja Hakala.
- Mustamuurahaisen (*F. fusca*) kanton koverrettuja pesäkäytäviä. Tämä laji elää usein myös kivien alla maapeissä. Kuva: Sanja Hakala.
- Loviniskamuurahaisen heinäpesiä monipesäisestä yhteiskunnasta, jossa pesien välillä kulkee polkuja. Kuva: Frode Ødegaard.

ningattariset pesät muodostavat jopa useita hehtaareja kattavia monipesäisiä verkostoja, jolloin alueen kaikki pesät kuuluvat samaan yhteiskuntaan (Helanterä 2022). Välille mahtuu yksittäisten pesien yhteiskuntia, joissa kuningattaria on kourallinen kussakin, ja muutamien pesien rykelmiä.

Muutos perherakenteessa on seurausta muutoksesta käyttäytymisessä, erityisesti levittäytymiseen liittyen (Hakala ym. 2019): Ydinperhe säilyy ydinperheenä, koska nuoret siivekkäät muurahaisprinsessat lähtevät kotipesästään parittelulennolle ja perustamaan uusia pesiä kauas kotipesän reviiristä, ja vain vanha kuningatar jatkaa lisääntymistä kotipesässä. Monikuningattariset suurperheet taas syntyvät, kun osa prinsessoista jättääkin lentämättä. Ne parit-

televat pesässä tai sen tuntumassa, pudottavat siipensä ja jäävät kotipesäänsä lisääntymään siellä jo olevien sukulaistensa oheen. Myös työläisten käytöksessä tapahtuu muutoksia. Toisin kuin ydinperheessä, monikuningattarisessa yhteiskunnassa työläiset hyväksyvät monta lisääntyjää, vaikka se madaltaakin sukulaisvalinnan kannalta keskeistä pesän asukkaiden välistä sukulaisuutta ja saattaa johtaa lisääntymiseen resurssikilpailuun ja ristiriitoihin (Kuva 2; Tietolaatikko 2) yhteiskunnan sisällä. Jos työläiset auttavatkin kaukaisempaa sukulaistaan lisääntymään oman äidin sijasta, työläisten näkökulmasta auttamisen hyödyt laskevat. Monila muurahaislajeilla yhteiskuntia on kumpaakin tyyppiä, joko sekaisin samassa populaatiossa tai eri populaatioihin jakaantuneena (Booms-

Tietolaatikko 1: Suomessa tutkitaan monia *Formica*-suvun muurahaislajeja.

Suomessa elää 20 *Formica*-suvun lajia (Laji.fi 2022), jotka on sijoitettu viiteen eri alasukuun, tosin ryhmän taksonomia on jossain määrin epäselvä, ja jotkin lajit myös risteytyvät keskenään (Purcell ym. 2016; Hakala ym. 2018; Pamilo & Kulmuni 2022). Kolme lajirikkainta alasukua ovat suuria neulaspesiä rakentavat punaruskeat kekomuurahaiset (*Formica s.str.* tai *F. rufa*-ryhmä), pienempiä heinäpesiä rakentavat punaruskeat loviniskamuurahaiset (*Coptoformica*), ja maanalaisia pesiä rakentavat mustamuurahaiset (*Serviformica*). Lisäksi Suomessa elävät omiin ryhmiinsä luettavat verimuurahainen (*F. sanguinea*) ja mustapäamuurahainen (*F. uralensis*). Kaikissa alasuviissa ilmenee vaihtelua sosiaalisissa rakenteissa, mikä tekee suvusta erinomaisen tutkimuskohteen sosiaalisuuden evoluution ymmärtämiseksi (Seifert 2018).

Suomen kekomuurahaislajeissa on sekä useimmiten yksikuningattarisia lajeja (punakekomuurahainen *F. rufa*, karvakekomuurahainen *F. lugubris*), että liki aina monipesäisiä superkolonioita muodostavia lajeja (tupsukekomuurahainen *F. aquilonia* ja kaljukekomuurahainen *F. polycytena*, joista jälkimmäisestä elää Suomessa lähinnä risteymäpopulaatioita (Tietolaatikko 3), ja myös lajeja joilla on sekä yksi- että monikuningattarisia pesiä (kantomuurahainen *F. truncorum* ja niittymuurahainen *F. pratensis*) (Elias ym. 2005; Helanterä ym. 2016; Schultner ym. 2016). Myös loviniskamuurahaisilla (joista on tutkittu lähinnä karvaloviniskaa *F. exsecta* ja kaljuloviniskaa *F. pressilabris*) on lajinsisäistä vaihtelua yksikuningattarisuudesta superkoloniaalisuuteen asti (Kennedy ym. 2014; Schultner ym. 2014; Sundström & Vitikainen 2021). Mustamuurahaisella (*F. fusca*) ja pohjanmustamuurahaisella (*F. lemani*) on sekä yksi- että monikuningattarisia pesiä, mutta ei monipesäisyyttä tai superkolonioita, kun taas joillakin sukulaisilla, kuten samettimuurahaisella (*F. cinerea*) on myös superkolonioita (Goropashnaya ym. 2001; Hannonen ym. 2004; Seppä ym. 2009).

ma ym. 2014). Näiden lajien perimä siis mahdollistaa kaksi hyvin erilaista käyttäytymismallia.

Suurperheessä elämisen ekologiset hyödyt

Mitkä tekijät ovat monikuningattarisuuden taustalla, eli milloin ydinperhe kannattaa laajentaa suurperheeksi? Hypoteeseja on monia. Lisäkuningatarten tuoma geneettinen monimuotoisuus voi parantaa yhteiskunnan mahdollisuuksia taistelussa taudinaiheuttajia vastaan, tai tehostaa toimintaa työläisten suuremman monimuotoisuuden kautta. Helpoiten mitattavat hyödyt ovat kuitenkin ekologisia. Useampi kuningatar on ikään kuin yhteiskunnan henkivakuutus kallisarvoisen kuningattaren kuoleman tai yhteiskunnan osan tuhoutumisen varalta. Useampi kuningatar myös kasvattaa yhteiskunnan kokoa, koska ne voivat yhdessä tuottaa enemmän työläisiä. Tämä puolestaan nostaa pesän kilpailukykyä ja voi olla tarpeen naapuripesiä vastaan kamppailtaessa – muurahaisten pahimpia vihollisia ovat usein toiset

muurahaiset, joten paikallisessa kilpailussa hyödylliseen yhteiskunnan kasvuun panostaminen voi hyvinkin kannattaa. Monikuningattarisuus mahdollistaa myös monipesäisen yhteiskuntarakenteen, missä yksi yhteiskunta voi silmikoimalla laajeta hallitsemaan suurempia alueita (Ellis & Robinson 2014). Monikuningattarisuus on siis ekologisesti menestyksekkäs strategia: pesän eliniän lisäksi sen koko ja kilpailukyky kasvavat (Rosengren ym. 1993). Äärimmillään tämä kilpailuetu on superkolonioissa: tiheä polkujen yhdistämä pesäverkosto syrjäyttää kilpailijat laajalta alueelta ja hallitsevan superkoloniaalisen yhteiskunnan muurahaistiheys kasvaa hyvin suureksi (Helanterä 2022).

Monikuningattarisuus muistuttaa sosiaalisena käyttäytymisenä useiden lintujen ja nisäkkäiden yhteisöllistä lisääntymistä, esimerkiksi kotihiirinaaraiden tapaa synnyttää poikasensa jaettuun pesäkoloon ja jakaa myös ravinnonhaun ja imetyksen kustannukset (Auclair ym. 2014). Tällainen yhteistyö on erityisen hyödyllistä silloin, kun elinympäristö on vaihteleva



Kuva 2. Muurahaisyhteiskunnan elämään liittyy monta vaihetta, joista syntyy jännitteitä pesän yksilöiden välille.

- a) Tämä yksikuningattarisen pesän tuottama niittymuurahaiskoiras (*F. pratensis*) on työläisille keskimäärin vähemmän sukua kuin saman pesän tuottama prinsessa. Työläisten edun mukaista olisi kasvattaa enemmän prinsessoja, kun taas muniva kuningatar hyötyy molemmista sukupuolista yhtä lailla. Kuva: Sanja Hakala.
- b) Niittymuurahaisprinsessa (*F. pratensis*) lähdössä häälenolle. Koiraiden ja prinsessojen kasvattamiseen ja niiden levittäytymispäätöksiin liittyy runsaasti ristiriitoja. Kuva: Sanja Hakala.
- c) Kaksi samassa yhteiskunnassa elävää mustamuurahaiskuningatarta (*F. fusca*). Tällä lajilla työläiset tunnistavat, kumpi kuningattarista on niille enemmän sukua, ja pystyvät hoivaamaan sen jälkeläisiä enemmän. Kuva: Martina Ozan.
- d) Jonkin mustamuurahaislajin (*Serviformica*) kuningatar, työläisiä ja eri ikäisiä jälkeläisiä. Pesän jokaisella kastilla saattaa olla toisistaan poikkeavat mieltymykset sen suhteen, kuinka resurssit jaetaan. Kuva: Pan Weterynarz.
- e) Mustamuurahaistoukka (*F. fusca*) ja muna. Kuva: Unni Pulliainen.
- f) Toukka on imenyt munan tyhjiin, ja jäljellä ovat vain kuoret. Sisarusten välinen kannibalismi on hyvä esimerkki siitä, ettei pesän elämä ole auvoista ja ristiriidatonta. Kuva: Unni Pulliainen.

tai äärimmäinen olosuhteiltaan, jolloin yksin lisääntyminen todennäköisesti epäonnistuisi (McLeod & Wild 2014). Myös muurahaisilla monikuningattarisuuden on havaittu olevan yhteydessä hankaliin ympäristöoloihin ja pesäpaikkojen vähyyteen tai voimakkaaseen kilpailuun (Herbers 1986; Bourke & Heinze 1994; Heinze & Rueppell 2014). Sen, kannattaako jäädä lisääntymään aivan sukulaisten lähelle resurssikilpailun ja haitallisen sisäsiittoisuuden uhallakin, määrää yhtäältä se, miten epävarmaa levittäytymisen onnistuminen on (Ronce 2007). Toisessa vaakakupissa taas on yhteiskunnan sosiaalinen rakenne; kuinka monta kuningatarta siellä jo on, kuinka läheisiä sukulaisia ne ovat, ja mitkä ovat uuden tulokkaan lisääntymismahdollisuudet (Hakala ym. 2019). Muurahaisten

evoluutiota ohjaavat aina sekä yhteiskunnan sisäiset perhekuviot ja valintapaineet, että ulkoisen ympäristön rajoitteet. Yhdessä ne määräävät luonnonvalinnan tulokset sekä sen, kuinka populaatiot sopeutuvat tulevaisuuden elinympäristöihin.

Yksilöiden ja yhteiskunnan ominaisuudet kytkeytyvät pesän kuningatarmäärään

Erialaisten ympäristöolojen lisäksi yhteiskuntien sosiaalinen rakenne on yhteydessä moneen muuhunkin muurahaisten biologian osa-alueeseen, eikä aina ole selvää, mikä on syy ja mikä seuraus. Pesien "sosiaalinen fysiologia", johon kuuluu esimerkiksi resurssien jakaminen yhteiskunnan eri toimintoihin sekä erilaiset keinot

Tietolaatikko 2: Yhteistyöhön liittyy aina ristiriitoja.

Kun yksilöiden välinen sukulaisuusaste yhteiskunnassa laskee, erilaiset lisääntymiseen ja resurssien jakoon liittyvät ristiriidat lisääntyvät, koska yhteiskunnan eri jäsenet eivät saa tasapuolisesti kelpoisuushyötyä kaikista jälkeläisistä. Yhteiskunnan kuningatarmäärään ja niiden levittäytymiskäyttäytymiseen liittyvät ristiriidat vaikuttavat sen toimintaan suuresti (katso varsinainen teksti), mutta myös resurssien jakamiseen työläisten vs. prinsessojen ja koiraiden tuottamiseen liittyy ristiriitoja – ei ainoastaan kuningatarten ja työläisten välillä, mutta myös kehittyvien jälkeläisten ja aikuisten välillä.

Yhteiskunnan tuottamat toukat saattavat esimerkiksi yrittää lisätä omia resurssejaan syömällä pesän muita jälkeläisiä eli munia – tällaisen kannibalismin on osoitettu olevan yleisempää niillä lajeilla, joiden pesissä on enemmän kuningattaria eli alhaisempi sukulaisuus (Schultner ym. 2014). Oleellinen kysymys monikuningattarisen yhteiskunnan sisäisiä ristiriitoja tutkittaessa on se, kykenevätkö yksilöt tunnistamaan lähisukulaisensa. Yleensä oletetaan, että läheisten ja kaukaisten sukulaisten tunnistaminen on vaikeaa, ja tämä informaation rajallisuus, sosiaalinen sokeus, on tärkeä syy pesien harmonian edes jonkinlaiselle säilymiselle. Mustamuurahaiset sitä vastoin näyttävät olevan poikkeuksellisen tarkkoja sukulaisten tunnistajia. Sekä työläiset että kuningattaret pystyvät arvioimaan, kuinka läheistä sukua ketkäkin pesän jäsenet ovat, ja muuttamaan käyttäytymistään sen mukaan (Hannonen & Sundström 2003; El-Showk ym. 2010; Helanterä ym. 2023).

Pesän tuottamien lisääntymiskykyisten jälkeläisten sukupuoleen liittyvä ristiriita on monimutkaisempi: jos yhteiskunnassa on vain yksi, yhden kerran paritellut kuningatar, se jakaa 50 % geenimuodoistaan kaikkien jälkeläisten kanssa, niiden sukupuolesta riippumatta – mutta työläiset ovat paljon enemmän sukua prinsessoille (75 %) kuin koiraille (25 %). Äärimmäisessä tapauksessa tämä voi johtaa työläisten rajuihin toimiin: pesissä, joissa työläisten sukulaisuus prinsessoihin on kaikkein korkein, työläiset surmaavat koirastoukat, ja ohjaavat näin vapautuvan ravinnon kehittyville prinsessoille, sisarilleen (Sundström ym. 1996). Kun kuningatarmäärä, tai niiden kanssa paritelleiden koiraiden määrä laskee, työläisten keskimääräinen sukulaisuus kaikkiin jälkeläisiin laskee – näin ristiriita muuttaa muotoaan, muttei koskaan kokonaan katoa.

Konflikti syntyy myös siitä, että monien muurahaislajien työläisetkin pystyvät munimaan, vaikka parittelukyvyttöminä munivatkin ainoastaan hedelmöittymättömiä, koiraksi kehittyviä munia. Myös monilla *Formica*-suvun lajeilla geneettiset tutkimukset ovat paljastaneet, että työläiset ujuttavat omia muniaan kuningatarten munien sekaan (Helanterä & Sundström 2005, 2007). Tällöin toiset työläiset näyttävät puuttuvan peliin ja poistavan näiden soololijoiden munat – kasvatetuissa jälkeläisissä työläisten poikia ei ole havaittu.

koordinoida yhteisön toimintaa (Friedman ym. 2020), on monikuningattarisissa yhteiskunnissa varsin erilainen kuin yksikuningattarisissa. Tämä näkyy usein myös yksilötason muutoksina. Monikuningattarisissa, ja erityisesti monipesäisyyteen siirtyneissä suurissa yhteiskunnissa, kuningattaret ovat usein lyhytikäisempiä, pienikokoisempia ja huonompia levittäytymään kuin yksikuningattaristen pesien kuningattaret (Rosengren & Pamilo 1983; Keller 1993). Sosiaalisen rakenteen, yhteiskunnan sosiaalisen fysiologian ja ekologisen ympäristön välillä on evolutiivisia takaisinkytkentöjä (Hakala 2020).

Kuningatarten määrä esimerkiksi vaikuttaa siihen, miten kiivasta yhteiskunnan sisäinen kilpailu on. Tämä voi vuorostaan vaikuttaa prinsessojen kokoon ja kuntoon, mitkä taas osaltaan vaikuttavat siihen, kannattaako niiden lähteä yrittämään oman pesän perustamista vai jäädä kotiin kilpailemaan (Sundström 1995). Näin siis yhteiskunnan eri käyttäytymismallit ja fysiologiset piirteet kehittyvät rinta rinnan toistensa evoluutioon vaikuttaen.

Erityisen monimutkainen tilanne on lajeilla, joilla on yhtä aikaa useamman tyyppisiä sosiaalisia rakenteita. Kun parittelut erityyppisistä

yhteiskunnista tulevien yksilöiden välillä yhdistävät eri muodot samaan geenipooliin, miten varmistetaan, että toisiaan tukevat ominaisuudet periytyvät yhdessä eivätkä sekoitu toisen muodon ominaisuuksiin? Yksi ratkaisu löytyy perimän erikoisesta rakenteesta: useissa muurahaisryhmissä on kehittynyt supergeenejä, eli kytkeytyneitä geenikokonaisuuksia, joissa jopa satoja geenejä periytyy toisiinsa kytkeytyneinä yhdistelminä, ilman että rekombinaatiolla on mahdollisuutta sekoittaa alleeleja supergeenin kahden eri version välillä. Nämä "sosiaalisuus-kromosomit" voivat kontrolloida samaan aikaan useita erityyppisille yhteiskunnille tyypillisiä ominaisuuksia kuten kuningatarten käytöstä ja sitä, hyväksyvätkö työläiset pesään yhden vai useamman lisääntyvän kuningattaren. Tällä hetkellä sosiaalisia supergeenejä tiedetään syntyneen ainakin viidessä eri muurahaissuvussa toisistaan riippumatta (*Solenopsis*, *Formica*, *Cataglyphis*, *Pogonomyrmex* ja *Leptothorax*; Kay ym. 2022). Sosiaalista monimuotoisuutta esiintyy kuitenkin myös lajeilla, joilla ei ole sitä kontrolloivia supergeenejä (Favreau ym. 2022).

Kahden sosiaalisen tyyppin säilyminen voi selittyä samanaikaisesti sekä ekologialla että perimän sisäisillä tekijöillä, tai niiden yhteispeleillä. Eri yhteiskuntatyyppit ovat erikoistuneet erilaisiin elintyyleihin, jotka pärjäävät hiukan erilaisissa ympäristöissä: Esimerkiksi *Formica selysi* -mustamuurahaisella (meikäläisen samettimuurahaisen keskieuropalainen lähisukulainen) monikuningattariset pesät ovat ekologisesti dominoivia ja valtaavat ennen pitkää vakaat ja pysyvät elinalueet. Laji kuitenkin levittäytyy uusille alueille pääasiassa yksikuningattarisista pesistä tulevien pesiä perustavien kuningatarten avulla, joten yksikuningattarinen muoto säilyy valtaamalla aina uusia elinpaikkoja (Fontcuberta ym. 2021). Jopa lajin monikuningattariset pesät syntyvät todennäköisesti pääasiassa yksikuningattarisesta yhteiskunnasta lentäneen kuningattaren perustamina, koska jos tällainen kuningatar parittelee monikuningattarisen pesän koiraan kanssa, kaikki sen

naaraspuoliset jälkeläiset, niin työläiset kuin tytärukuningattaretkin, kantavat monikuningattarisuuden mahdollistavaa supergeenin muotoa ja pesä muuttuu lopulta monikuningattariseksi (Fontcuberta ym. 2021).



Sanja Hakala Hankoniemen hiekkarannalla heinäkuussa 2017 keräämässä samettimuurahaisen koteloita. Niistä kuoriutui myöhemmin laboratorioissa lentäviä koiraita ja kuningattaria. Kuva Tanya Troitsky.

Formica selysi -mustamuurahaisen supergeeniin liittyy geneettisesti itsekkäitä ominaisuuksia, jotka johtavat siihen, että monikuningattariset pesät eivät ikinä tuota jälkeläisiä, jotka kantaisivat vain yksikuningattarisuuden mahdollistavaa supergeenin muotoa (Avril ym. 2020). Supergeenin suhteen heterotsygoottisten kuningatarten munista kaikki ne, joissa ei ole monikuningattarisuuden mahdollistavaa muotoa, kuolevat ennen kuoriutumistaan; supergeenin monikuningattariseen muotoon liittyy tappava, äidin perimän kaltaista perimää suosiva ominaisuus (Avril ym. 2020). Vielä ei tiedetä, mikä mekanismi ilmiön taustalla on, mutta tämä tasapainottanee entisestään molempien sosiaalisten rakenteiden säilymistä populaatiossa. Sama supergeenirakenne on löydetty myös kotoisilta mustamuurahaisiltamme, joilla on sekä yksi- että monikuningattarisia pesiä, mutta itsekkään tappajageenin olemassaoloa ei ole näillä lajeilla vielä näytetty. Muiden vastikään löydettyjen muurahaisten supergeenien osalta ei vielä tiedetä, onko niissä vastaavia le-

taaleja ominaisuuksia.

Yhteiskunnat voivat hyötyä monikuningattarisuudesta, mutta uusien kuningatarten mukana kylvetään myös ristiriitojen siemeniä. Kun yhteiskunnassa on useampia kuningattaria, sen kaikkien jäsenten välinen sukulaisuus on alhaisempi kuin yhteiskunnassa, jossa on vain yksi kuningatar (Bourke & Franks 1995). Tällöin työläisten tekemä työ ei automaattisesti koidu niiden lähisukulaisen eduksi, ja epäitsekkyyttä suosiva sukulaisvalinta heikkenee. Tämä johtaa ristiriitojen lisääntymiseen: yhteiskunnan eri jäsenet eivät hyödy tasapuolisesti kaikista tuottamista jälkeläisistä (Tietolaatikko 2). Mitä suurempi yhteiskunta on, ja mitä alhaisemmaksi sukulaisuus laskee, sitä kannattavammiksi itsekkäät strategiat tulevat. Tästä syystä varsinkin kaikkein suurimpien, alhaisimman sukulaisuuden yhteiskuntien eli superkolonioiden,



Jonna Kulmuni Hankoniemellä tutkimusryhmänsä kanssa. Taustalla on tupsu- ja kaljukekumuurahaisristeymien pesä, jota ryhmä seuraa pitkäaikaistutkimuksessa ja selvittää miten vaihteleva ilmasto vaikuttaa pesän sisälämpötilaan ja muurahaisten selviytymiseen. Kuva Jonna Kulmuni.

evoluutiivinen vakaumus on heikolla pohjalla – on mahdollista että ne ovat pääasiassa väliaikaisia, lopulta ristiriitoihin kaatuvia altruismin ylilyöntejä (Helanterä ym. 2009, Helanterä 2022).

Monikuningattarisuus muuttaa perustavanlaatuisesti yhteiskuntien elinkiertoa, koska ne voivat teoriassa elää rajattomasti aina uusien

kuningatarten voimin. Tällainen pitkäikäinen, vahva yhteiskunta puolestaan vaikuttaa siinä elävien yksilöiden strategioihin – varsinkin nuorille prinsessoille ja koiraille aukenee perinteen muualle levittäytymisen sijaan myös vaihtoehto jäädä ja paritella kotiyhteiskunnassa, entisestään sitä kasvattaen. Koska sekä työläiset että kuningattaret voivat liikkua yhteiskunnan sisällä pesästä toiseen, ja yksi ainoa yhteiskunta voi levitä kattamaan kokonaisen populaation, yhteiskunnan sisäinen sukulaisuus on lopulta hyvin alhainen (Schultner ym. 2016). Toisaalta, jos yhteiskunta tosiaan laajenee hyvin suureksi, kaikki yksilöt eivät kuitenkaan sekoitu läpi koko alueen, mikä johtaa viskoosiin geneettiseen rakenteeseen (Hakala ym. 2020): Käytännössä yhteiskunnan sisällä lähemmissä pesissä yksilöt ovat läheisempää sukua, ja kaikki yksilöt ovat eniten tekemisissä lähisukulaisten kanssa. Yksittäisen kuningattaren siirtyminen vaikka vain muutamia pesiä kauemmas synnyinpesästään johtaa jo siihen, ettei se enää kilpaile oman äitinsä kanssa, vaan käyttää kaukaisempien sukulaisten tuottamia resursseja. Tämä auttaa osaltaan tasapainottamaan sosiaalisia ristiriitoja, ainakin väliaikaisesti. Toisaalta, jos valinta suosii prinsessoja, jotka tosiaan siirtyvät vain muutama pesänmitan päähän, saattaa yhteiskunnalla olla horisontissa ekologisia ongelmia.

Laskeva sukulaisuus voi johtaa ekologiseen umpikujaan

Yhteiskunnan sosiaalisen rakenteen muutoksella on kauaskantoisempiakin seurauksia. Koska monikuningattarisuus ja monipesäisyys liittyvät usein kuningatarten heikkoon levittäytymiseen niiden jäädessä kotipesään tai sen lähelle, kyky vallata uusia elinympäristöjä heikkenee (Hakala ym. 2020). Ääritapauksissa monipesäinen yhteiskunta voi muodostaa nielupopulaation, josta ei juuri lähdetä lennoille oman kotipiirin ulkopuolelle. Elinympäristöjen sirpaloituessa ihmisen toiminnan seurauksena tämä saattaa johtaa joidenkin lajien kantojen

heikkenemiseen. Tyypillisesti uusille elinalueille, kuten avohakkuille, levittäytyy ensin pioneerilajeja (kuten mustamuurahainen ja pohjanmustamuurahainen), joiden prinsessoista valtaosa jättää kotipesänsä ja lähtee lennolle. Myöhemmin saapuvat sosiaalisesti loisivat lajit, kuten kekemuurahaiset ja loviniskamuurahaiset, käyttävät hyväksi mustamuurahaisten pesiä (Punntila 2020). Vahvasti monikuningattariset lajit tai kuningatarmäärältään vaihtelevien lajien monikuningattariset muodot levittäytyvät uusille alueille hitaammin, etenkin jos ne joutuvat saapumaan paikalle lentäen, eivätkä siirtymällä ympäröivän metsän pesistä maata pitkin uudelle alueelle. Jalansijan alueella saatuaan ne kuitenkin valtaavat alaa pesien kasvun ja silmikoitumisen myötä, ja alkavat saada kilpailuetua elinympäristön muuttuessa metsän sukkessiossa (Punntila 2020; Sorvari 2017).

Tehokas levittäytyminen olisi tärkeää myös olemassa olevien populaatioiden välisen geenivirran ylläpitämiseksi. Geenivirta kasvattaa paikallispopulaatioiden monimuotoisuutta, mikä auttaa niitä välttämään sisäsiittoisuudesta johtuvia ongelmia pienissä populaatioissa (Perrin & Goudet 2001). Geneettinen monimuotoisuus on olennaista populaatioiden tulevalle sopeutumiselle ja evoluutiolle, sillä geneettinen muuntelu on evoluution raaka-ainetta. Muurahaisten populaatioiden välinen geenivirta on tyypillisesti enemmän koiraiden ansiota, ja tämä on erityisen totta superkolonioissa, joissa suuri osa prinsessoista jää kotiin (Sundström ym. 2005, Hakala ym. 2019). Silloinkin kun prinsessat jäävät kotipesään tai levittäytyvät vain lyhyitä matkoja työläisten kantamina tai lähipesiin tunkeutuen, koiraat voivat lentää kauemmas parittelemaan muissa populaatioissa. Tämä ylläpitää geenivirtaa populaatioiden välillä, mutta ei auta uusien alueiden valloittamisessa, tai pelasta populaatiota, jonka oma kuningatartuotanto on heikkoa. Koska muurahaiskoiraita on tutkittu hyvin vähän, on vielä epäselvää, kuinka sosiaaliset valintapaineet vaikuttavat niiden levittäytymisen evoluutioon.

On merkkejä siitä, että samoin kuin kuningattarille, myös koiraille voi koitua kelpoisuusetuja paikallisesta parittelusta kauas levittäytymisen sijaan, mikä saattaa jopa johtaa heikkenevän lentokyvyn evoluutioon (Hakala 2020). Jos populaatioissa on liikaa valintapaineita, jotka suosivat kotipesään jäämistä levittäytymisen kustannuksella, saattaa tilanteesta syntyä evolutiivinen ansa, joka lopulta johtaa populaation romahtamiseen.

Yhteiskuntien erilaisten perherakenteiden kytkös erilaisen levittäytymiskäyttäytymisen ja -menestyksen kanssa selittää osaltaan, miksi sosiaalista vaihtelua on olemassa. Tällainen ekologisten ja sosiaalisten valintapaineiden yhteispeli saattaa kuitenkin johtaa ennakoimattomiin tuloksiin muuttuvissa elinympäristöissä, erityisesti muurahaisten kaltaisilla lajeilla, joilla populaatiokoot pesinä laskettuna ovat usein pieniä (Seppä 2009). Geneettisen monimuotoisuuden, ja erityisesti kuningatarmäärän monimuotoisuuden ja siihen liittyvän levittäytymisen monimuotoisuuden, ylläpitäminen onkin olennaista *Formica*-lajien selviytymiselle tulevaisuuden muuttuvissa elinympäristöissä. Oman jännittävän lisänsä tähän monimuotoisuusyhtälöön tuo se, että monet *Formica*-lajit risteytyvät keskenään (Tietolaatikko 3). Jos haluamme ymmärtää populaatioiden ja pesien nykyistä sosiaalista rakennetta ja tulevaa kykyä sopeutua, sukulaivalinnan huomioonottaminen on joka tapauksessa olennaista.

Suurten yhteiskuntien itsekkäät tyttäret

Monikuningattarisuus ja siihen oleellisesti kytkeytyvä levittäytymiskyky ovat malliesimerkki keskeisestä evoluutioteorian viestistä: luonnonvalinnan muovaamat piirteet eivät aina edesauta lajin pitkäaikaista menestystä. Luonnonvalinta on lyhytnäköinen prosessi, joka ohjaa yksilöiden ja sukulinjojen piirteitä suuntiin, jotka maksimoivat yksilön geenien menestyksen tässä ja nyt. Nyt nähtävät ominaisuudet ovat tulosta menneisyyden valintapaineista,

eivät välttämättä sopeumia nykyiseen tai ainaakaan tulevaan ympäristöön. Kuningatarmäärän evoluution ymmärtäminen helpottuu tässä valossa. Se, että yhdessä keossa on satoja, jopa tuhansia kuningattaria, ei ole sen nykyisten asukkaiden menestymisen kannalta edullista – saatikka lajin tulevaisuuden! Se on menneisyyden yksilötason päätösten tulos.

Monikuningattarisuuden ekologisten hyötyjen ja haittojen ohessa on siis analysoitava niitä yksilötason piirteitä, jotka määrittävät yhteiskunnan kuningatarmäärää. Tästä näkökulmasta yhteiskunnissa on kaksi keskeistä toimijaa: nuoret prinsessat, joiden päätös pesästä lähteminen tai sinne jääminen pohjimmiltaan on, sekä työläiset, jotka säätelevät prinsessojen kehitystä. Koska työläiset kasvattavat prinsessat toukista aikuisiksi, ne määräävät niiden ruokintaa säätelemällä prinsessojen määrän ja niiden fyysisen kunnon, ja pystyvät ylivoimaisesti runsaslukuisimpana joukkona päättämään kuka pesään saa jäädä (Beekman & Ratnieks 2003). Sukulaisvalinnan teemojen kannalta keskeistä on näiden kahden tahon välinen ristiriita siitä, kuka lähtee ja kuka jää. Työläisten näkökulmasta uusi kuningatar ei välttämättä tuo merkittävää lisäarvoa, ja niiden kannalta voisi olla parempi, että useampi prinsessa lähtee ja parantaa näin todennäköisyyttä levittää yhteisiä geenejä uusille alueille, välttäen kilpailua sukulaisten kanssa. Prinsessan itsekkästä näkökulmasta taas voisi olla kannattavaa välttää lähtemisen riskit ja jäädä kotipesään, vaikka hintana olisi lisääntynyt kilpailu pesässä olevien kuningarten kanssa. Vanhat lisääntyvät kuningattaret eivät puolestaan nekään luultavasti hyödy uusista kuningattarista, mutta niiden vaikutusmahdollisuudet prinsessojen kohtaloon ovat työläisiä heikommat.

Levittäytyminen riippuu kahdesta seikasta: yksilöiden fyysisestä kyvystä levittäytyä ja niiden halusta tehdä niin. Fyysiseen kykyyn vaikuttaa olennaisesti työläisten kehittyville prinsessoille antama hoiva: lentämiseen tarvittavien lihasten kasvatus, ja pesänperusta-

miseen tarvittavat rasva- ja proteiiniresurssit vaativat runsaasti ravintoa (Helms 2018). Kantomuurahaisella, jolla on sekä yksi- että monikuningattarisia pesiä, on havaittu, että yksikuningattaristen pesien prinsessoilla ja koirailta on paremmat resurssit ja lentolihakset (Sundström 1995; Johnson ym. 2005). Toisaalta useampaa *Formica*-lajia vertailtaessa tämä ei vaikuta olevan yleinen sääntö, ja kuningatarmäärästä riippumatta kaikkien lajien prinsessat olisivat kyllä kykeneviä lentämään ja perustamaan uusia pesiä (Hakala 2020). Se, että superkoloniaalisissa lajeissa niin suuri osuus prinsessoista jättää lentämättä, vaikka ne saavat yhteiskunnalta siihen tarvittavat resurssit, saattaa siis olla puhtaasti käyttäytymistason päätös.

Mitkä tekijät laukaisevat päätöksen siitä, lähteäkö vai jäädä? Muutamia vuosia sitten yrityksemme tutkia superkoloniaalisen tupsukekomuurahaisen kuningarten käytöstä saivat yllättävän käänteen, joka paljasti kokonaan



Heikki Helanterä Pyhätunturin kansallispuistossa vuonna 2020. Tässä kekomuurahaisia ainoastaan ihailaan, ei kerätä. Kuva Krista Mäkinen.

Tietolaatikko 3: Sisarlajien geenit auttavat sopeutumisessa muuttuvaan ympäristöön.

Geneettiset tutkimukset ovat paljastaneet, että lajien välinen risteytyminen ja geenivirta lajista toiseen on luultua yleisempää. Aiemmin risteymien ajateltiin olevan epäkelpoja luonnonoikkuja, jotka eivät voi jatkaa sukua. DNA-sekvensointimenetelmien kehittyessä on kuitenkin huomattu, että useiden lajien perimässä on toisesta lajista peräisin olevaa DNA:ta. Tämä pitää paikkansa myös ihmisen kohdalla ja vuoden 2022 lääketieteen Nobel -palkinto myönnettiin ruotsalaiselle geneetikolle, Svante Pääbölle, joka on mm. tutkinut nykyihmisen risteytymistä muiden varhaisten ihmislajien kanssa. Myös muurahaiset risteytyvät ahkerasti. Suomen kekomuurahaislajeista viiden tiedetään risteytyvän keskenään, joidenkin niistä usean eri lajin kanssa (Satokangas ym. 2023).

Risteytymisellä voi olla mutkikkaita seurauksia, kuten kekomuurahaistutkimukset ovat paljastaneet. Tupsu- ja kaljukekomuurahaisten risteymiä on tutkittu Suomessa jo parikymmentä vuotta. Risteymämuurahaisten munien kuoriutumistodennäköisyys laboratoriossa on 84 % alhaisempi kuin tupsukekomuurahaisen, paikallisen vanhemmaislajin (Beresford 2021). Toisaalta monikuningattariset ja superkoloniaaliset yhteiskunnat voivat tuottaa tuhansia munia päivässä, eivätkä kaikki munat kuoriudu tai selviä aikuisiksi tupsukekomuurahaisellakaan. Siksi heikon kuoriutumisprosentin ekologinen merkitys on vielä epäselvä. Lisäksi risteymäkoiraiden kuolleisuus on korkea myös toukkakehityksen aikana, vaikka naaraat näyttävätkin hyötyvän risteytymisestä (Kulmuni & Pamilo 2014).

Miksi risteytymistä esiintyy niin paljon, jos sillä on selkeitä haitallisia vaikutuksia? Eteläisemmän Euroopan laji kaljukekomuurahainen, joka elää Suomessa esiintymisalueensa pohjoisreunalla, saattaa risteytyä täällä siitä yksinkertaisesta syystä, että harvinaisena lajina sen on vaikea löytää oman lajin parittelukumppaneita. Toisaalta lajien elintavat voivat luoda risteymäpopulaation synnylle otolliset olosuhteet. Kekomuurahaiset tunkeutuvat usein joko oman tai toisen lajin pesiin parittelunsa jälkeen. Kalju- ja tupsukekomuurahaisten kaltaisilla lajeilla, joilla on taipumus sekä tällaiseen loisintaan että monikuningattarisuuteen, nuoret prinsessat saatetaan hyvinkin hyväksyä ylimääräisiksi kuningattariksi valmiisiin monikuningattarisiin pesiin, joissa työläiset eivät ole turhantarkkoja kuningatarten suhteen. Jos kekomuurahaisprinsessa päätyy sisarlajin pesään, sen jälkeläisillä on tarjolla ylen määrin vääränlaisia parittelukumppaneita heti kotipesän käytävillä, ja pesä voi ajan mittaan muuttua eriasteisten risteymien sekoitukseksi (Seifert ym. 2010). Suuri määrä munivia kuningattaria myös tarkoittaa sitä, että risteymämunien ja -toukkien suuri kuolleisuus ei koidu yhteiskunnan kohtaloksi.

Risteytymisellä voi olla myös positiivisia vaikutuksia. Tupsukekomuurahainen on sopeutunut kylmään ilmastoon ja kärsii lämpimistä talvista. Jos talvi on lämmin, talvehtivien yksilöiden aineenvaihdunta kiihtyy ja ne alkavat käyttää rasvavarastojaan (Sorvari ym. 2014). Nämä rasvavarastot olisivat kuitenkin ensiarvoisen tärkeitä keväällä, kun pesät heräävät, eikä muuta ruokaa vielä ole tarjolla. Rasvavarastojen käyttö talvella heikentää kevään lisääntymismenestystä. Etelä-Suomesta tunnetaan useita risteymäpopulaatioita, joissa tupsukekomuurahainen on risteytynyt eteläisen kaljukekomuurahaisen ja punakekomuurahaisen kanssa (Satokangas ym. 2023). Risteymäpopulaatiot elävät lämpimämmillä paikoilla ja niiden pesät ovat sisältä lämpimämpiä kuin tupsukekomuurahaisen. Laboratoriokokeissa risteymät kestävät kuumia olosuhteita paremmin kuin tupsukekomuurahainen, joka vajoaa kuumakoomaan selvästi aiemmin kuin risteymät (Martin-Roy ym. 2021). Ilmaston lämmitessä voi voittaja olla eteläisen ja pohjoisen lajin risteymä, joka pärjää paremmin lämpimissä olosuhteissa. Evoluution aikaperspektiivissä saattaakin olla hyödyllistä, jos lajit eivät eriydy sisarlajeista kokonaan, vaan mahdollisuus risteytymiseen ja geenivirtaan säilyy, vaikka se olisi yksilötasolla haitallista. Naapurilajilta saadut geenit voivat auttaa sopeutumisessa uuteen ympäristöön, kuten tiedetään tapahtuneen muun muassa *Heliconius*-suvun perhosten, kotihiiren ja Tiibetissä asuvien ihmisten kohdalla.

uuden näkökulman tähän ristiriitaan. Havaitimme työläisten tappavan itse kasvattamiaan prinsessoja pesissä, josta ne eivät pystyneet lentämään pois (Lindgren 2019). Vaikuttaa siltä, että evoluutio on ajanut nämä yhteiskunnat tilanteeseen, jossa itsekkäiden prinsessojen voi olla kannattavampaa yrittää jäädä pesään työläisten aggression uhallakin kuin lähteä koettamaan onneaan muualla. Lisäntymiskykyisiksi kasvatettujen yksilöiden surmaaminen voi vaikuttaa järjettömältä resurssien tuhlaukselta, mutta sukulaisuuden ollessa matala ristiriitoin saattaa hukkoa iso osa yhteiskunnan resursseista. Työläisten aggressivisuus, jos se luonnonoloissa ajaa edes osan prinsessoista häälenolle, lienee käytännössä kelvollinen ratkaisu mahdottomalta tuntuvaan umpikujaan – ainakin joidenkin sukupolvien ajan. Vastaavanlaisia kuningatarten joukkosurmia, joko toukka- tai aikuisvaiheissa, on havaittu myös muilla muurahaislajeilla, joiden yhteiskunnat ovat erittäin monikuningattarisia (Keller ym. 1989; Vargo & Passera 1991; Passera ym. 1995; Reuter ym. 2001; Klobuchar & Deslippe 2002).

Muurahaisten menestyminen on tärkeää ekosysteemille

Muurahaisten parittelu- ja levittäytymiskäyttäytyminen on monimutkaisten syiden summa, ja muodostaa valtaisan ekologis-evoluutiivisen vuorovaikutusvyöhydin. Tämä kokonaisuus määrittää niin pesien sisäisen geneettisen rakenteen kuin geenien liikkeitä populaatioiden ja jopa lajien välillä (Tietolaatikko 3). Muurahaiset ovat luontomme avainlajeja: ne ovat ekosysteemi-insinöörejä, jotka muokkaavat maaperää, levittävät siemeniä, tarjoavat pesissään elinpaikkoja muille lajeille ja kontrolloivat saalistamiensa lajien populaatioita. Sillä, millaisia muurahaispopulaatiota luonnossamme on ja kuinka ne voivat, on kauaskantoisia seurauksia ekosysteemien tasolla. On keskeistä ymmärtää, miten muurahaiset selviävät ihmisten muokkaamassa maailmassa, ja miten ne löytävät

pesäpaikkansa metsien, soiden, niittyjen ja tuntureiden muuttuessa dramaattisesti tulevina vuosikymmeninä ilmastonmuutoksen ja luontokadon seurauksena. Muurahaisten selviytymisen avaimet ovat yksilöiden käyttäytymispäätöksissä ja niiden evoluutiossa, joka voi sekä ratkoa ongelmia että luoda uusia.

Ei ole itsestään selvää, että muurahaisten yhteiskunnat selviävät ympäristön muutoksista. Muurahaisyhteiskunnat pysyvät paikallaan, joten sopivien olosuhteiden perässä paikasta toiseen siirtyminen tapahtuu ainoastaan kuningattarien levittäytymisellä ja uusien yhteiskuntien perustamisella. Tulevaisuuden muurahaispopulaatioiden kohtalon määrää se, kuinka halukkaita nuoret prinsessat ovat jättämään pesänsä, kenen kanssa ne parittelevat ja kuinka ne perustavat uusia pesiä. Yksittäisten yksilöiden päätökset määräävät sen, mikä laji löytää mihinkin elinympäristölaikkuun ja muodostavatko ne sinne pieniä ydinperheitä vai jättimäisiä miljoonien muurahaisten pesäverkostoja. Toki lajit myös sopeutuvat muutoksiin evoluutioprosessin kautta, ja luonnonvalinta uudessa ympäristössä muokkaa prinsessojen käytöstä. Tämä on kuitenkin hidas prosessi, joka ei välttämättä johda populaatioiden kannalta edulliseen lopputulokseen, vaan voi tuottaa yllätyksiä. Itsekään prinsessan strateginen kotona pysyminen voi olla evolutiivinen umpikuja – toisaalta taas vahinkoparittelu toisen lajin koiraan kanssa voi tuoda populaatioon tärkeitä uusia genejä ja auttaa populaatioita sopeutumaan muuttuvassa ympäristössä!

Kirjallisuus

- Auclair Y, König B, Ferrari M, Perony N & Lindholm AK 2014 Nest attendance of lactating females in a wild house mouse population: Benefits associated with communal nesting. *Anim Behav* 92: 143–149. Saatavissa: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.008>
- Avril A, Purcell J, Béniguel S & Chapuisat M 2020 Maternal effect killing by a supergene con-

- trolling ant social organization. *P Natl Acad Sci USA* 117: 17130–17134. Saatavissa: <https://doi.org/10.1073/pnas.2003282117>
- Beekman M & Ratnieks FLW 2003 Power over reproduction in social Hymenoptera. *Philos T R Soc B* 358: 1741–1753. Saatavissa: <https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1262>
- Beresford J 2021 The role of hybrids in the process of speciation; a study of naturally occurring *Formica* wood ant hybrids. Väitöskirja, Helsingin yliopisto. Saatavissa: <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/335389>
- Boomsma JJ & Gawne R 2018 Superorganismality and caste differentiation as points of no return: how the major evolutionary transitions were lost in translation. *Biol Rev* 93: 28–54. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/brv.12330>
- Boomsma JJ, Huszár DB & Pedersen JS 2014 The evolution of multiqueen breeding in eusocial lineages with permanent physically differentiated castes. *Anim Behav* 92: 241–252. Saatavissa: <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.03.005>
- Bourke AFG & Franks NR 1995 *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press.
- Bourke AFG & Heinze J 1994 The ecology of communal breeding: The case of multiple-queen leptothoracine ants. *Philos T R Soc* 345: 359–372. Saatavissa: <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0115>
- Elias M, Rosengren R & Sundström L 2005 Seasonal polydomy and uniclonality in a polygynous population of the red wood ant *Formica truncorum*. *Behav Ecol Sociobiol* 57: 339–349. Saatavissa: <https://doi.org/10.1007/S00265-004-0864-8>
- Ellis S & Robinson EJM 2014 Polydomy in red wood ants. *Ins Soc* 61: 111–122. Saatavissa: <https://doi.org/10.1007/s00040-013-0337-z>
- El-Showk S, van Zweden JS, d’Ettorre P & Sundström L 2010 Are you my mother? Kin recognition in the ant *Formica fusca*. *J Evol Biol* 23: 397–406.
- Favreau E, Lebas C, Stolle E, Priyam A, Pracana R, Aron S & Wurm Y 2022 No supergene despite social polymorphism in the big-headed ant *Pheidole pallidula*. *BioRxiv*, saatavissa: <https://doi.org/10.1101/2022.12.06.519286>
- Fontcuberta A, De Gasperin O, Avril A, Dind S & Chapuisat M 2021 Disentangling the mechanisms linking dispersal and sociality in supergene-mediated ant social forms. *P R Soc B* 288. Saatavissa: <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0118>
- Friedman DA, Johnson BR & Linksvayer TA 2020 Distributed physiology and the molecular basis of social life in eusocial insects. *Horm Behav* 122: 104757. Saatavissa: <https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2020.104757>
- Goropashnaya AV, Seppä P & Pamilo P 2001 Social and genetic characteristics of geographically isolated populations in the ant *Formica cinerea*. *Mol Ecol* 10: 2807–2818. Saatavissa: <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.t01-1-01410.x>
- Hakala SM, Ittonen M, Seppä P & Helanterä H 2020 Limited dispersal and an unexpected aggression pattern in a native supercolonial ant. *Ecol Evol* 10. Saatavissa: <https://doi.org/10.1002/ece3.6154>
- Hakala SM 2020 Social polymorphism and dispersal in *Formica* ants. Väitöskirja, Helsingin yliopisto.
- Hakala SM, Seppä P & Helanterä H 2019 Evolution of dispersal in ants (Hymenoptera: Formicidae): a review on the dispersal strategies of sessile superorganisms. *Myrmecol News* 29: 35–55. Saatavissa: <https://doi.org/10.25849/myrmecol.news>
- Hakala SM, Seppä P, Heikkilä M, Puntila P, Sorvari J & Helanterä H 2018 Genetic analysis reveals Finnish *Formica fennica* populations do not form a separate genetic entity from *F. exsecta*. *PeerJ* 6: e6013.
- Hamilton WD 1963 The Evolution of Altruistic Behavior. *Am Nat* 97: 354–356.
- Hannonen M & Sundström L 2003 Worker nepotism among polygynous ants. *Nature* 421: 910–910.

- Hannonen M, Helanterä H & Sundström L 2004 Habitat age breeding system and kinship in the ant *Formica fusca*. *Mol Ecol* 13: 1579–1588. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02136.x>
- Heinze J 2007 The demise of the standard ant (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 11: 9–20. Saatavissa: <https://doi.org/10.1038/srep12496>
- Heinze J & Rueppell O 2014 The frequency of multi-queen colonies increases with altitude in a Nearctic ant. *Ecol Entomol* 39: 527–529. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/een.12119>
- Helanterä H 2022 Supercolonies of ants (Hymenoptera: Formicidae): ecological patterns behavioural processes and their implications for social evolution. *Myrmecol News* 32: 1–22. Saatavissa: <https://doi.org/10.25849/myrmecol.news>
- Helanterä H, Kulmuni J & Pamilo P 2016 Sex allocation conflict between queens and workers in *Formica pratensis* wood ants predicts seasonal sex ratio variation. *Evolution* 70: 2387–2394. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/evo.13018>
- Helanterä H, Strassmann JE, Carrillo J & Queller DC 2009 Uniclonal ants: where do they come from what are they and where are they going? *Trends Ecol Evol* 24: 341–349. Saatavissa: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.01.013>
- Helanterä H, Sundström L 2005 Worker reproduction in the ant *Formica fusca*. *J Evol Biol* 18: 162–171. Saatavissa <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00777.x>
- Helanterä H, Sundström L 2007 Worker reproduction in *Formica* ants. *Am Nat* 170: E14–E25. Saatavissa <https://doi.org/10.1086/518185>
- Helanterä H, Ozan M & Sundström L 2023. Relatedness modulates reproductive competition among queens in ant societies with multiple queens. In Press, *Behav Ecol*
- Helms J 2018 The flight ecology of ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecol News* 26: 19–30.
- Herbers JM 1986 Nest site limitation and facultative polygyny in the ant *Leptothorax longispinosus*. *Behav Ecol Sociobiol* 19: 115–122. Saatavissa: <https://doi.org/10.1007/BF00299946>
- Johnson CA, Sundström L & Billen J 2005 Development of alary muscles in single- and multiple- queen populations of the wood ant *Formica truncorum*. *Ann Zool Fenn* 42: 225–234.
- Kay T, Helleu Q & Keller L 2022 Iterative evolution of supergene-based social polymorphism in ants. *P T R Soc B* 377. Saatavissa: <https://doi.org/10.1098/rstb.2021.0196>
- Keller L 1993 Queen number and sociality in insects. Oxford University Press.
- Keller L, Passera L & Suzzoni JP 1989 Queen execution in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis*. *Physiol Entomol* 14: 157–163. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1989.tb00947.x>
- Kennedy P, Uller T & Helanterä H 2014 Are ant supercolonies crucibles of a new major transition in evolution? *J Evol Biol* 27: 1784–1796. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/jeb.12434>
- Klobuchar EA & Deslippe RJ 2002 A queen pheromone induces workers to kill sexual larvae in colonies of the red imported fire ant (*Solenopsis invicta*). *Naturwissenschaften* 89: 302–304.
- Kulmuni J & Pamilo P 2014 Introgression in hybrid ants is favored in females but selected against in males. *P Natl Acad Sci USA* 111: 12805–12810.
- Laji.fi-tietokanta: <https://laji.fi/taxon/MX.204313/taxonomy?showTree=true> [viit-tauspäivä 91.1.2023]
- Lindgren R 2019 Kuningattarien tappaminen superkoloniaalisella tupsukekomuurahaisella (*Formica aquilonia*). *Pro gradu -työ, Helsingin yliopisto*.
- Martin-Roy R, Nygård E, Nouhaud P & Kulmuni J 2021 Differences in thermal tolerance be-

- tween parental species could fuel thermal adaptation in hybrid wood ants. *Am Nat* 198: 278–294.
- Mcleod DV & Wild G 2014 The relationship between ecology and the optimal helping strategy in cooperative breeders. *J Theor Biol* 354: 25–34. Saatavissa: <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2014.03.003>
- Pamilo P & Kulmuni J 2022 Genetic identification of *Formica rufa* group species and their putative hybrids in northern Europe. *Myrmecol News* 32: 93–102. Saatavissa: <https://doi.org/10.25849/myrmecol.news>
- Passera L, Aron S & Bach D 1995 Elimination of sexual brood in the Argentine ant *Linepithema humile*: queen effect and brood recognition. *Entomol Exp App*. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1995.tb01928.x>
- Perrin N & Goudet J 2001 Inbreeding kinship and the evolution of natal dispersal. In *Dispersal*. Oxford University Press.
- Punntila P 2020 Ant community structure in successional mosaics of boreal forests. Väitöskirja, Helsingin yliopisto.
- Purcell J, Zahnd S, Athanasiades A, Türler R & Chapuisat M 2016 Ants exhibit asymmetric hybridization in a mosaic hybrid zone. *Mol Ecol* 25: 4866–4874. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/mec.13799>
- Reuter M, Balloux F, Lehmann L & Keller L 2001 Kin structure and queen execution in the Argentine ant *Linepithema humile*. *J Evol Biol* 14: 954–958. Saatavissa: <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2001.00345.x>
- Ronce O 2007 How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Ann Rev Evol Ecol S* 38: 231–253. Saatavissa: <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095611>
- Rosengren R & Pamilo P 1983 The evolution of polygyny and polydomy in mound-building *Formica* ants. *Acta Entomol Fenn* 42: 65–77.
- Rosengren R, Sundström L & Fortelius W 1993 Monogyny and polygyny in *Formica* ants: the result of alternative dispersal tactics. Teoksessa: Keller L (toim) *Queen Number and Sociality in Insects*. Oxford University Press.
- Satokangas I, Nouhaud P, Seifert B, Punntila P, Schultz R, Jones M, Sirén J, Helanterä H & Kulmuni J 2023 Extensive hybridisation between multiple differently adapted species may aid persistence in a changing climate. *Vertaisarvioinnissa, saatavilla biorXiv-palvelussa* <https://doi.org/10.1101/2023.01.25.525480>
- Schultner E, Gardner A, Karhunen M & Helanterä H 2014 Ant Larvae as Players in Social Conflict: Relatedness and Individual Identity Mediate Cannibalism Intensity. *Am Nat* 184: E161–E174. Saatavissa: <https://doi.org/10.1086/678459>
- Schultner E, Saramäki J & Helanterä H 2016 Genetic structure of native ant supercolonies varies in space and time. *Mol Ecol* 25: 6196–6213. Saatavissa: <https://doi.org/10.1111/mec.13912>
- Seifert B 2018 *The Ants of Central and North Europe*. Lutra Verlags- und Vertriebsgesellschaft.
- Seifert B, Kulmuni J & Pamilo P 2010 Independent hybrid populations of *Formica polycтена X rufa* wood ants (Hymenoptera: Formicidae) abound under conditions of forest fragmentation. *Evol Ecol* 24: 1219–1237.
- Seppä P, Helanterä H, Chernenko A, Trontti K, Punntila P & Sundström L 2009 Population genetics of the black ant *Formica lemani* (Hymenoptera: Formicidae). *Biol J Linn Soc* 97: 247–258.
- Seppä P 2009 Do ants (Hymenoptera: Formicidae) need conservation and does ant conservation need genetics? *Myrmecol News* 11: 161–172.
- Sorvari J, Haatanen MK & Vesterlund SR 2011 Combined effects of overwintering temperature and habitat degradation on the survival of boreal wood ant. *J Insect Conserv* 15: 727–731.
- Sorvari J 2017 Wood ant assemblages of For-

mica rufa group on lake islands and in mainland woodland in Central Finland. *Entomol Fenn* 29: 21–29.

Sundström L 1995 Dispersal polymorphism and physiological condition of males and females in the ant *Formica truncorum*. *Behav Ecol* 6: 132–139.

Sundström L, Chapuisat M, Keller L 1996 Conditional manipulation of sex ratios by ant workers: a test of kin selection theory. *Science* 274: 993–995. Saatavissa: <https://doi.org/10.1126/science.274.5289.993>

Sundström L, Seppä P & Pamilo P 2005 Genetic population structure and dispersal patterns in *Formica* ants - a review. *Ann Zool Fenn* 42: 163–177. Saatavissa: <http://www.annzool.net/PDF/anzf42/anzf42-163.pdf>

Sundström L & Vitikainen E 2021 The life history of *Formica exsecta* (Hymenoptera: Formicidae) from an ecological and evolution-

ary perspective. *Myrmecol News* 32: 23–40. Saatavissa: <https://doi.org/10.25849/myrmecol.news>

Vargo EL & Passera L 1991 Pheromonal and behavioral queen control over the production of gynes in the Argentine ant *Iridomyrmex humilis* (Mayr). *Behav Ecol Sociobiol* 28: 161–169 Saatavissa: <https://doi.org/10.1007/BF00172167>

Kirjoittajat ovat muurahaistutkijoita, joilla on takanaan yhteensä yli 50 vuoden kokemus muurahaistutkimuksesta. Tutkijatohtori Sanja Maria Hakala työskentelee Fribourgin yliopistossa, Sveitsissä. Jonna Kulmunin työpaikka on Amsterdamin yliopistossa (Institute for Biodiversity and Ecosystem Dynamics). Heikki Helanterän asemapaikka sijaitsee Oulun yliopiston Ekologian ja genetiikan tutkimusyksikössä ja Helsingin yliopiston Tvärminnen eläintieteellisellä asemalla.



Karvaloviniskan (*Formica exsecta*) pesä Utsjoella. Levittäytymiskäyttäytymisen tutkimus on tärkeässä roolissa kun yritämme ymmärtää, miten puurajalla elävät muurahaispopulaatiot pärjäävät muuttuvassa ympäristössä.