

# Muurahaisyhdyskuntien sosiaalinen evoluutio

Liselotte Sundström

**”one special difficulty ... at first appeared insuperable, and actually fatal to my whole theory ... [The] neuters [of social insects] often differ widely in instinct and in structure from both the males and the fertile females, and yet, from being sterile, they cannot propagate their kind ... [And] the climax of the difficulty [is] ... the fact that the neuters of several ants differ, not only from the fertile females and males, but from each other, sometimes to an almost incredible degree ...” (Darwin 1859, *The Origin of Species*, pp. 236–238.**

Yhdyskuntaelämä on muurahaisilla hyvin vanha piirre, vanhin fossiililöytö on hirmuliskojen aikainen, noin 80 miljoonaa vuotta vanha, meripihkaan taltioitunut *Sphecomyrma*. Löydetyistä yksilöistä parhaiten säilyneellä on selkeästi työläismuurahaisia muistuttavia piirteitä – mm. siivet ja niiden kiinnikekohdat puuttuvat ja keskiruumiin rakenne on nykyajan työläisten kaltainen. Tästä päätellen muurahaiset jo tuolloin elivät yhdyskunnissa.

Yhdyskuntahyönteisille on ominaista että ne muodostavat kolonioita joiden sisällä vallitsee työnjako: vain osa yksilöistä (kuningattaret) lisääntyvät muiden (työläisten) huolehtiessa jälkeläistön hoidosta ja ravinnonhausta. Muista yhdyskuntahyönteisistä (mehiläiset, ampiaiset ja kimalaiset) poiketen yhdyskuntaelämä on nähtävästi kehittynyt vain kerran muurahaisten sukuhaarassa eikä nykymuurahaisista tunneta yhtään yksin elävää lajia. Mielenkiintoista kylläkin, eräillä muurahaislajeilla työläiset tuntuvat tehneen vallankumouksen. Näillä lajeilla ei ole kuningatarva vaan työläiset kierrättävät kuningattaren roolia keskenään.

Nykypäivän taksonien (lajiryhmien) ikää kuvastaa sekin että jo eoseeni-kaudelta (40–50 miljoonaa vuotta sitten) peräisin olevien fossiililöytöjen joukossa on täysin nykyajan kekomuurahaisten kaltaisia, jättiläisen kokoisia, jopa 15 cm pitkiä, *Formicium* sukuun kuuluvia yksilöitä. Kaikki löydetyt yksilöt ovat sukuyksilöitä, eli lisääntyviä koiraita ja naaraita mutta tämä ei tarkoita että lajit eivät olisi olleet sosiaalisia, vaan kaikki löydetyt yksilöt ovat nähtävästi hukkuneet suureen järveen häälientöjen aikana.

80 miljoonaa vuotta evoluutiota onkin tuottanut mitä moninaisimpia sopeutumia erilaisiin elinympäristöihin ja elintapoihin. Jo kauan ennen ihmisten esi-isien kehittymistä (noin 5 miljoonaa vuotta sitten) muurahaiset käyttivät työkaluja, harjoittivat maataloutta, pitivät kotieläimiä sekä kävivät sotaa. Esimerkkeinä mainittakoon lehdenleikkaajamuurahaiset (*Attini*), jotka käyttävät keräämiään lehtiä sieniviljelyidensä alustana, ja kotoiset kekomuurahaiset (*Formica*) paimentavat lehtikirvoja saadakseen niiltä sokeria ja proteiineja. Kutojamuurahaiset (*Oecophylla*) puolestaan käyttävät pesää rakentaessaan omien toukkiensa tuottamaa silkkiä ommellakseen lehtiä yhteen ja *Myrmecocystus*-suvun muurahaiset käyvät ritualisoitunutta sotaa reviiriensä rajoilla.

## *Sosiaalisuuden evoluution ongelma*

Darwinin ajoista lähtien yhdyskuntahyönteisten evoluutio on ollut evoluutiobiologien erityisen huomion kohteena – tavoitteenaan ymmärtää eliöiden välisen yhteistyön syntyä ja evoluutiota. Miten luonnonvalinta, prosessi joka perustuu geenikopioiden siirtämiseen seuraavaan sukupolveen, voisi sallia lisääntymiskyvyttömiä yksilöiden säilymistä populaatiossa? Useimmilla

eliöillä geenikopioiden siirtyminen seuraavaan sukupolveen tapahtuu pääasiassa jälkeläisten kautta, mutta jo Darwin oivalsi että geenikopioita siirtyy seuraavaan sukupolveen ei ainoastaan jälkeläisten vaan myös sisarten kautta. Soveltamalla perheperspektiivisiä Darwin oli hyvin lähellä ratkaisua, mutta jätti sitten ongelman sikseen.

Kestikin miltei tasan sata vuotta ennenkuin vastikään Suomessa akateemikon tittelin saanut W. D. Hamilton vuonna 1964 tarjosi matemaattisen ratkaisun ongelmaan – sukulaivalintateorian. Ratkaisu on kaikessa yksinkertaisuudessaan nerokas: hyönteisyhdyskunnat koostuvat auttajista (työläiset) ja autettavista (kuningattaret), jolloin auttamiskäyttäytymisen voidaan odottaa yleistyvän populaatiossa kun auttamisesta saatu hyöty kerrottuna yksilöiden välisellä sukulaisuudella (yhteisten geenikopioiden osuus) on suurempi kuin auttamisesta aiheutuneet kustannukset (yksilö ei itse lisääny).

Ongelman ratkaisu perustuu pitkälti geeniperspektiivin käyttöön, jolloin tarkastellaan ehtoja määrätyn käyttäytymispiirteen yleistymiselle populaatiossa. Tässä kiteytyy eräs evoluutiobiologian keskeinen kiistelun aihe: millä tasolla luonnonvalinta operoi – ryhmän, yksilön vai geenin? Itse asiassa näiden kolmen tason välillä ei ole ristiriitaa, vaan kysymys on siitä tarkastellaanko ehtoja jonkin ominaisuuden (tai geenin) yleistymiselle populaatiossa, vai prosessia, jonka seurauksena tietyt yksilöt tai ryhmät valikoituvat jatkoon. Geenitason tarkastelun avulla voidaan määritellä ehdot geenien tai ominaisuuksien leviämiselle populaatiossa – tämä on puolestaan populaatiogenetiikan keskeisiä tavoitteita.

Yhdyskuntahyönteiset ovat olleet avainasemassa Hamiltonin sukulaivalintateorian testaamisessa. Muurahaisilla sukupuoli määräytyy kromosomiluvun perusteella siten, että naaraat kehittyvät hedelmöitetystä munista koiraiden kehittyessä hedelmöittämättömistä munista. Tämä johtaa poikkeuksellisen korkeaan sisarten väliseen sukulaisuuteen, jonka ajatellaan suosivan sisarten tuottamista omien jälkeläisten sijasta. Kyseessä ei kuitenkaan voi olla geneettisesti fiksoitunut ominaisuus, koska lisääntyvät yksilöt eivät voi olla tällaisen geenin kantajina. Kysymyksessä onkin ehdollinen reaktio, joka on geneettisen säätelyn alaisena.

### *Yhdyskunnat hegemonian perikuvana vai konfliktien taistelutantereena*

Hyönteisyhdyskuntien evoluution tutkimuksessa vallitsee kaksi traditiota. Perinteisesti yhdyskuntia on pidetty toiminnallisina yksikköinä, joiden etuna on niiden toimivuus ja kilpailukyky kokonaisuutena. Toinen traditio rakentuu Hamiltonin sukulaivalintateorialle ja ennustaa että yhdyskunnan yksilöillä voi olla erilaiset evolutiiviset intressit, koska ne eivät edusta yhtä kloonina vaan ovat geneettisesti erilaisia. Siten esimerkiksi kuningattaren ja työläisten välille voi syntyä konflikti siitä miten yhdyskunnan resurssit jaetaan eri tarkoituksiin, vaikka kaikkien edun mukaista on koota mahdollisimman paljon resursseja (ravintoa) mahdollisimman tehokkaasti. Sukulaivalintateorian myötä geneettinen perspektiivi on noussut keskeiseen asemaan yhdyskuntahyönteisten tutkimuksessa. Voidaankin erotella useampia analyysitasoja yksittäisten yhdyskuntien sukulaisuusrakenteen analyysistä aina yhdyskuntarakenteen kytkeytymiseen populaatioiden geneettiseen rakenteeseen.

Sukulaivalintateorian ja yhdyskuntahyönteisten tutkimuksen tieteellinen merkitys ei rajoitu vain näihin ryhmiin. Sukulaivalintateorian avulla voidaan luonnonvalinnan voimakkuutta kvantifioida kun tunnetaan vuorovaikutuksessa olevien osapuolten geneettiset suhteet. Siten sukulaisuusperspektiivin käyttö mm. sukupuolijakaumien tulkinnessa mahdollistaa johtopäätöksiä

siitä kuka kontrolloi energian kulkua yhteisössä: vanhemmat (kuningatar) vai jälkeläiset (työläiset)? Populaatiotason analyysit puolestaan antavat uutta tietoa lajien leviämisbiologiasta jolloin voidaan ennalta tunnistaa elinympäristön pirstoutumisen seurauksena uhanalaisiksi joutuvat lajit.

### *Yhdyskunnan sisäisten konfliktien voimakkuus riippuu sen jäsenten sukulaisuussuhteista*

Pistiäisten (joihin muurahaiset, mehiläiset, ampiaiset ja kimalaiset kuuluvat) erikoisesta sukupuolenmääräytymismekanismista johtuen yhdyskunnan jäsenten keskinäiset sukulaisuussuhteet eivät ole symmetrisiä. Tästä johtuen eri yksilöillä on erilaiset kokonaiskelpoisuuden funktiot, joita oletetaan maksimoitavan. Esimerkiksi työläiset (jotka aina ovat naaraita) ovat läheisempää sukua sisarilleen kuin veljilleen, mutta kuningatar on aina yhtä läheistä sukua naaras- ja koirasjälkeläisilleen. Evoluutioteorian mukaan työläisten tulisi kokonaiskelpoisuuttaan maksimoidakseen tuottaa sitä sukupuolta jolle ne ovat lähempää sukua - eli naaraspainotteista sukupuolijakaumaa. Kuningattarille taas on edullisinta tuottaa tasapuolisesti naaraita ja koiraita. Siten kolonioiden kuningatarten ja työläisten välille syntyy konflikti tuotettavasta sukupuolijakaumasta. Sosiaalisuuden evoluutiota voidaan analysoida ja sukulaisvalinnan ennusteita testata tarkastelemalla tämän konfliktin ratkaisua.

Edellä esitetty pätee mikäli kussakin yhdyskunnassa on yksi, kerran paritellut kuningatar. Muurahaisten sosiaalinen elämä on kuitenkin paljon monivivahteisempi. Useilla lajeilla kuningattaret voivat paritella useamman koiraan kanssa ja populaatiot koostuvat yhdyskunnista, joista osalla on kerran paritellut kuningatar ja osalla on useamman koiraan kanssa paritellut kuningatar. Tämä vaikuttaa suoraan työläisten ja kuningatarten välisen konfliktin voimakkuuteen ja laatuun, koska parittelukertojen kasvun myötä yhdyskunnan geneettinen rakenne muuttuu.

Matemaattiset mallit ennustavat että työläisten tulisi kasvattaa etupäässä koiraita mikäli niiden kuningatar on kaksi kertaa paritellut ja etupäässä naaraita mikäli niiden kuningatar on vain kerran paritellut. Tämä näyttäisi selittävän ilmiötä joka on kauan askarruttanut tutkijoita – muurahaisilla yksittäiset pesät usein tuottavat joko koiraita tai naaraita. Yksittäisten kolonioiden sukulaisuusrakenne voidaan selvittää geneettisten merkkiominaisuuksien avulla ja tämä tieto voidaan kytkeä havaintuihin sukupuolijakaumiin. Tulokset ovat harvinaisen selviä – useilla lajeilla, joita on tässä suhteessa tutkittu, yhdyskunnat jakautuvat kahteen ryhmään – koirastuottajilla on kaksi kertaa paritellut kuningatar ja naarastuottajilla on kerran paritellut kuningatar. Tämä tulos, yhdistettynä havaintoon että kuningatar munii sekä naaras- että koirasmunia (jotka voidaan erottaa kromosomiluvun perusteella), osoittaa että työläiset kontrolloivat resurssien käyttöä. Kuningatar on siis lähinnä työläisten muniva orja.

Tarina ei kuitenkaan tähän lopu. Saavuttaakseen haluamansa sukupuolijakauman naaraita tuottavissa yhdyskunnissa työläiset tuhoavat kuningattaren munimia koiraita. Ne eivät kuitenkaan välittömästi sitä tee, vaan kasvattavat koirasmunia toukiksi käyttääkseen niitä ruokavarastona. Vasta naarastoukkien ollessa viimeisessä kasvuvaiheessa, jolloin ne tarvitsevat suuria määriä ravintoa, koirastoukat käytetään naaraiden ravintona. Muurahaisten naarasjohtoisessa yhdyskunnassa koiraat siis toisinaan redusoituvat lähinnä ravintovarastoksi.

Nämä havainnot heijastavat uusien, DNA-muunteluun perustuvien, geneettisten menetelmien

merkitystä evoluutiotutkimuksessa. Vahvaan teoriaan pohjautuva empiirinen työ onkin ominaista yhdyskuntahyönteisten tutkimukselle, ja samaa sukulaisvalintaan pohjautuvaa perspektiiviä on ryhdytty soveltamaan muihinkin eliöihin mielenkiintoisin tuloksin. Esimerkkinä mainittakoon yhdyskunnissa elävät afrikkalaiset mehiläissyöjät, joiden jälkeläiset auttavat seuraavan sukupolven jälkeläisten hoidossa vain mikäli ovat näille läheistä sukua.

### *Muurahaispopulaatioiden geneettinen rakenne*

Yhdyskuntaelämään liittyy myös muita piirteitä – muurahaisyhdyskunnissa voi olla useampia lisääntyviä kuningattaria. Pysyvästi monikuningattaristen yhdyskuntien kuningattaret ovat usein keskenään sukua, mikä viittaa siihen että yhdyskunnan omista tyttäristä osa jättää häälennon väliin ja jää emopesään lisääntymään pariteltuaan joko veljiensä tai pesälle saapuvien koiraiden kanssa. Tämänkaltaisen populaatioiden "viskositeetin" on osoitettu olevan tiiviisti kytkeytynyt sosiaalisuuden evoluutioon. Tavallaan monikuningattarisuuden syntyä voidaan pitää sosiaalisuuden evoluution toistumisena, koska yhdyskunnan kuningattaret muodostavat sosiaalisen ryhmän siinä missä yhdyskunnan työläisetkin.

Monikuningattarisuuden myötä yhdyskunnille avautuu uusia lisääntymiskeinoja: emokoloniasta pilkkoutuu uusia tytärkolonioita, jolloin sama kolonia voi monopolisoida kokonaisen suotuisan habitaattilaikun. Monelle tuttu ilmiö lienevät viholaiset (kusiaiset), joiden laajat monipesäiset yhdyskunnat valtaavat nurmikot.

Tämänkaltaiset muutokset yhdyskuntien sisäisessä rakenteessa projisoituvat myös laajemmalti populaatioiden geneettiseen rakenteeseen.

### *Muurahaisten lisääntymisbiologia ja uhanalaisuus*

Geenivirran määrää kuvaavalla populaatioiden geneettisellä rakenteella on keskeinen merkitys, koska eri alueiden välinen geneettisen erilaistumisen aste heijastaa suoraan lajin lisääntymisbiologiaa ja sen kykyä levitä uusille alueille. Yleisesti voidaan sanoa että mitä suurempi populaatiokokoo (lisääntyvien yksilöiden lukumäärä) on, sitä hitaammin populaatiot erilaistuvat geneettisesti. Lajeille, joilla monikuningattarisuus on vallitseva ominaisuus, on ominaista että populaatiot ovat geneettisesti erilaistuneet suuresta populaatiokoosta huolimatta.

Metsiemme yleisimpiin kekomuurahaislajeihin kuuluva *Formica aquilonia* on tyypillinen esimerkki. Lajin yhdyskunnat ovat monikuningattarisia, jolloin samassa pesässä voi olla satoja lisääntyviä kuningattaria, jotka suurelta osin koostuvat naaraista jotka ovat jääneet emopesäänsä lisääntymään. Pekka Pamilon *F. aquilonia*lla tekemät alustavat tutkimukset Helsingin lähistöltä osoittavat myös vierekkäisten populaatioiden erilaistuneen geneettisesti. Tämä osoittaa lajin olevan suhteellisen heikko leviämään uusille alueille ja olemassaolevien populaatioiden olevan suhteellisen harvan yksilön perustamia. Sveitsin Jura-vuoristossa lähisukuisella lajilla tehdyt tutkimukset antavat hyvin samankaltaisia tuloksia: sukuyksilöiden keskimääräinen leviämisetäisyys on hyvin lyhyt.

Laji on selkeästi havumetsävyöhykkeen ominaislaji ja siten sopeutunut laajaan ja jatkuvaan

habitaattiin. Monikuningattarisuudesta johtuen yksittäiset pesät ovat lähes ikuisia, koska ne voivat rekrytoida uusia kuningattaria korvaamaan vanhuuttaan kuolleita. Jatkuvassa ympäristössä lyhytkantoinenkin leviäminen ennenpitkään johtaa lajin esiintymiseen yli koko alueen, kunhan leviämiseiteitä ei ole.

Ihmisen toiminnan myötä tilanne on kuitenkin muuttunut ratkaisevasti. Habitaatin pirstoutumisen myötä on syntynyt uusia leviämiseiteitä ja jäljellä olevat alueet pienenevät jatkuvasti. Prosessin jatkuessa yksittäisten alueiden koko ei riitä ylläpitämään kooltaan elinkykyistä populaatiota. Tilanne vielä kärjistyy kun huomioidaan yksittäisten pesien erikoistuminen pitkälti naaras- tai koirastuotantoon, ja että ne kykenevät tuottamaan pelkästään uusia työläisiä mikäli ravinnonsaanti on heikkoa. Koska pitkän matkan leviäminen on heikkoa on uusien sopivienkin laikkujen kolonisaatio erittäin harvinaista.

*F. aquilonia* on yleisin, havumetsien muurahaisyhteisön kilpailuhierarkiassa dominoiva, laji eikä yleisiä lajeja yleensä mielletä uhanalaisiksi. Matemaattiset mallit kuitenkin osoittavat että kohtuullinenkin elinympäristön pirstoutuminen ensi kädessä johtaa dominoivien, eli yleisten, lajien häviämiseen. Lisäksi häviäminen tapahtuu aikaviiveellä prosessin ollessa deterministinen. Siten metsiemme tällä hetkellä yleisin ja tunnusomaisin muurahaislaji saattaa olla matkalla kohti häviämistä vaikka se vielä tänä päivänä on yleinen. Tämä johtuu siitä että vanhat pesät vielä ovat hengissä, mutta uusia ei synny riittävästi. Populaatioiden geneettistä rakennetta tutkimalla ja lajien perusbiologiaa selvittämällä voidaan tällaiset tapaukset tunnistaa jo siinä vaiheessa kun toimenpiteet ovat vielä mahdollisia.

*Liselotte Sundström on vt. apulaisprofessori Helsingin yliopiston Ekologian ja systematiikan laitoksen populaatiobiologian osastolla.*