

## II.B SUPERORGANISME OF INTERACTIEVE INDIVIDUEN?

Hans Somsen, juni 2001

*Abstract:* For an understanding of the functioning of social insect communities as homogeneous units, the term “super-organism” may not be constructive. A different notion is needed, which better accords with reality, and reflects phenomena such as the division of tasks amongst workers, self-organisation, synergy, and even the fylogenetic route to socialisation. By way of alternative, the term “tendency communities” therefore is proposed. Tendencies which structure communities as functional reproducing units are discussed and summarily explained.

Menig bewonderaar van een bosmierennest wordt door een werkster bekropen. Worden het er twintig, dan maakt de waarnemer zich als de wiedeweerga uit de voeten. Niet alleen om het veelvoudige gekriebel en gebijt, maar bovendien kan hij of zij niet meer controleren waarheen hun ondoorgroendelijke wegen leiden.

Daarmee bereikt de mierengemeenschap het bedoelde resultaat. Voor ons vormt het een ludiek voorbeeld van synergie der mieren, waarbij 20 gelijkgestemde mieren een groter effect sorteren dan 20 maal het resultaat van één mier. Er bestaat grote maatschappelijke belangstelling voor de synergie. Iedere moderne organisatie wil de synergie van het personeel graag vergroten en men kijkt daarvoor al tientallen jaren met belangstelling naar myrmicologische studies. De vraag wat de mierengemeenschappen dusdanig structureert dat zij een synergetisch resultaat boeken, is nog niet geheel opgelost. Deze structurering der gemeenschappen maken dat het handelen van individuele mieren gesommeerd wordt tot optimale oplossingen. Bij bestudering der structurering stuit men al gauw op het begrip "superorganisme"

Het was W. M. Wheeler die in 1910 de gemeenschappen van sociale insecten te vergeleek met een (super)organisme. Dat uitgangspunt heeft dienst gedaan om de eenheid van de gemeenschappen uit te drukken, maar belemmerd het inzicht in de interacties tussen individuen. Het begrip superorganisme heeft weinig nieuwe perspectieven geboden. Het uitgangspunt dat werksters te vergelijkt met de cellen van een organisme, is zelfs sterk in tegenspraak met de individualiteit van de leden der sociale insectencommunes. Het zijn de individuele acties van werksters die resulteren in de gerichte gezamenlijke resultaten van de gemeenschap. Ook verleent de sommering van gelijkgerichte werkster-capaciteiten aan het collectief een organische energie-inhoud, waaruit de stabiliteit in de handhaving der commune wordt bevorderd.

Enkele myrmicologen veronderstellen, kort weergegeven, dat het eerste nageslacht van de *Formicinae*-koninginnen, afgeleid van solitaire wespachtige vrouwtjes, geleidelijk zijn toegerust met verzorgend gedrag. Vervolgens en gelijktijdig ontstonden bij deze werksterachtigen morfologische verschillen, die de kansen voor het uitvliegende geslachtelijke broed verbeterden. Toereikend geprogrammeerde werkstermorfen weerspiegelen het belang der investeringen in de morfen in het broedresultaat. Volgens één theorie was de dominantie, die de vrouwtjes over hun eigen nageslacht gingen uitoefenen, verantwoordelijk voor die ontwikkeling. Een allengs langduriger gezamenlijk verblijf in de nesten, geïnitieerd door klimaatveranderingen, zou hier aan ten grondslag kunnen liggen. Deze "parental manipulation" is slechts één van de veronderstelde sociale routes. De veranderingen in hun leefwereld veranderden ook de status quo tussen individuele belangen en de belangen van de individuen gezamenlijk. Het nieuwe evenwicht kwam evolutionair tot uiting gebracht in zowel gedrag als afgeleide morfe. Het gedrag is vormgegeven door selectie van de impulsen. De impulsen en reacties van werksters zijn deels afgeleid van eigenschappen die functionele vrouwtjes al bezaten. Een gen die de status quo tussen de twee vormen van eigenbelang weergeeft berekende W.D. Hamilton (1964) als

$$B/C - 1/r > 1.$$

Daarin is B het totaal der baten dat het gen meebrengt en C de kosten of investeringen, die dat meebrengt. Verder geeft  $1/r$  de mate van relatie tussen "actor" en "recipient" aan, als het deel der genen die zij delen. Deze beroemde formule

brengt dus het belang tot uitdrukking, dat het individu heeft bij het resultaat van de gemeenschap. Het betekent dat gedragingen en hun stimuli mede moeten zijn geselecteerd op de effecten voor het geheel der gemeenschap. Er vond bovendien een evolutionaire afweging van belangen plaats, van de gedragingen zodanig dat die onder alle voorkomende omstandigheden optimaal nut vertegenwoordigden. Deze selectie leidde tot een netwerk van gedragingen. Ik spreek van een netwerk omdat de gedragingen verbonden door gezamenlijke stimuli aangevuld met een extra stimulus. De structuur kwam ook tot stand omdat de door stimuli opgeroepen neigingen een bepaalde sommeerbaarheid en overstembaarheid ten opzichte van elkaar kregen. Met andere woorden, de reacties op stimuli werden optimaal gedoseerd. Dat netwerk bracht de mate van socialisatie tot uitdrukking door investeringen in voorzieningen het gedrag van de morfen bepalen. Zulk een netwerk, dat de onderlinge sociale belangen van de handelingen optimaliseert, kunnen we zien als de structuur van de gemeenschap. De socialisatie was een proces waarin een "speltheoretische" belangenafweging plaatsvond voor de gedrags-elementen. De speltheorie lijkt een uitgebreide versie van het "boter- kaas- en eierspeltje", zódanig dat zet en tegenzet leiden tot het optimale resultaat voor beide tegenspelers. De balans tussen de krachten van spelers, tussen belangengroepen, tussen individu belang en haar belang bij de gemeenschap, wordt ook wel weergegeven als de ESS: "Evolutionary stable strategy". Als voorbeeld voor de ESS worden vaak vogels gehanteerd: tussen de groep agressieve "haviken" en vluchtende "duiven" (in karakter) van een soort, ontstaat een verhouding die het succes van beide strategieën optimaal weergeeft.

B. Hölldobler & E.O. Wilson (1990) en A.F.G Bourke & N.R. Franks (1995) bespreken het superorganisme in hun beider boeken. Zoals we uit het voorgaande kunnen afleiden, spooft de opgeroepen metafoor echter niet met de fylogenie uit een van oorsprong solitaire wespesoort. De wordingsgeschiedenis van een socialiserende soort moet wel een toenemende consensus weergeven, tot uiting gebracht in de interacties tussen individuen. De interacties tussen cellen van een organisme verschillen wezenlijk van die tussen samenwerkende individuen. Het romantische idee van een mierenest dat in perfecte harmonie slechts één doel nastreeft, alsof het één lichaam vertegenwoordigt, is allang achterhaald. We weten nu hoe de koninginnen van menig polygyne mierensoort succesvol kunnen samenleven in een nest: De werksters in zulke nesten zijn onderling minder gerelateerd en eten vaker wederzijds de mannelijke werkstereieren op. Als resultaat behouden de koninginnen zelf een groter reproductief succes. Vraat van broed naast andere agressieve acties van individuen, zijn evenals altruïstische gedrags-elementen, geselecteerd als vormgeving van het geheel. We moeten wel concluderen dat individuele neigingen werden geselecteerd en gedoseerd als optimalisatie van het totaal resultaat der individuen in een nest. Ook neigingen, afhankelijk van sekse, morfe en leeftijdsgroep zijn evolutionair ingepast in het optimale totaalresultaat. Het effect der individuele stimuli die neigingen oproepen raakten geselecteerd op het belang dat de gemeenschap voor het individu bezat. Deze neigingen of *tendensen* tot individueel gedrag optimaliseerden het gemeenschapsbelang en gaven het vorm. Om die reden is het meer dan nuttig om in plaats van een "superorganisme" een term te

gebruiken die de opbouwende elementen van de sociale gemeenschap goed weergeven.

Ieder soort heeft een habitat waarbinnen het de variaties in principe kan opvangen. Dat komt tot uiting als een mierensoort zich in haar habitat vestigt, door aangepaste nestbouw en levenswijze. De mieren lijken hun gedrag op de omstandigheden aan te passen door impulsen die van hun situatie uitgaan. Een groeiende mierengemeenschap veroorzaakt andere omstandigheden voor het individu. K. Gösswald (1989) e.a. constateerden een verschil in gedrag van de individuen binnen grote gemeenschappen vergeleken bij kleine nesten. De eenheid binnen de gemeenschappen bij alle sociale soorten lijkt daarom gebaseerd op tendensen in individuele gedragingen. Een structuur van individuele tendensen, die de gemeenschappen vorm geeft, ontstond door de selectie van de mate waarop de individuen op een stimulus reageren. De intensiteitverschillen van stimuli doseerden de neigingen tussen agressie en tropholaxie, tussen broedzorg en zelfverzorging, tussen binding aan het nest en de jacht op voedsel, etc.

Deze verschillen in de impact der stimuli, hormonen, feromonen en aanrakingen bevatten, evenals de reacties op omgevingsfactoren, de selecties uit ervaringen van vele generaties. De opslag van evolutionaire ervaringen in een structuur van tendensen is verantwoordelijk voor de unieke verdeling der taken, zelforganisatie en zelfreguleringen der soorten. Het oriënteert de nesten van Rode bosmieren op een gunstige zonnestraling, het doet clusters als één massa naar favoriete plaatsen bewegen en het vormt de fronten van optrekkende legers trekmiere. De structuur van individuele tendensen bekort de routes naar voedsel, beveiligd de nesten, maakt de defensie massaal. Hoe belangrijk het inzicht in deze werking voor onze eigen samenleving is, blijkt wel uit het artikel dat "Forum Formicidarum" van mei 2001 overnam uit NRC Handelsblad: 'Mierengedrag inspireert computerontwerpen en microrobots'. Een zinvolle term voor de structurering, die de mieren als eenheid doet functioneren, dient aan deze individuele tendensen te refereren. Tendensen zijn verre van exclusief voor sociale insecten, maar bij hen zijn zij zodanig evolutionair op de gemeenschap afgestemd geraakt, dat zij het geheel structureren. Daarom karakteriseer ik deze sociale gemeenschappen, om het gezamenlijke effect der individuen liever als "**Tendenscommunes**".

Tendensen is te kenmerken als de kans dat zij door een stimulus met zekere sterkte worden opgeroepen. De kansverdeling geldt zowel een individuele respons als het aantal reacties binnen een groep ontvangers. Tendensen kunnen voortkomen uit een combinatie van stimuli, zoals bij een verstoort nest blijkt: De vluchtneigingen van een groep vluchtende werksters worden daar aangevuld met feromonale invloeden van het verspreid liggende broed. De combinatie leidt tot transport van het broed naar veilige diepten door een substantieel deel van de werksters. Stimuli kunnen elkaar ook overstemmen. De vluchtreactie gaat over in agressiviteit in de onmiddellijke nabijheid van een vijandige geur. De neiging tot het "random" patrouilleren rond de nestingen wordt omgezet in het volgen

van reuksporen naar voedselbronnen of naar slagvelden. Tendensen zijn afhankelijk van individuele verschillen, die de verdeling van taken mede bepalen. Enkele individuele verschillen die van invloed zijn op de reactie zijn de individuele homeostase, het hormo-feromonale complex, de cerebrale aansturing, de plaats en de situatie:

\*) *De homeostase* bepaalt, door een individueel niveau van de eigen lichaamsstoffen, de reacties op hormonen, feromonen en de respons op de prikkels die de omringende wereld en nestgenoten veroorzaken. Met de homeostase van een organisme bedoelt men de handhaving van een constant inwendig milieu ter uitvoering van alle lichaamsfuncties. Alle afwijkingen in homeostase resulteren in een reflexachtige activiteit van zenuw- en hormoonsystemen, die het evenwicht moeten herstellen. De homeostatisch bepaalde stimulering veroorzaakt binnen monomorfe mieren nesten een verdeling in fictieve kasten. Dat komt doordat de homeostase afhankelijk is van leeftijd, formaat en morfe, (polyethisme). Leeftijd- en formaat-polyethisme leiden tot een individuele voorkeur voor geuren en taken, zoals tot broedzorg door jongere of kleinere exemplaren van monomorfe soorten. Het betreft een bijzondere vorm van structurering door tendensen, afhankelijk van de intensiteit der stimuli door verschillen in homeostase. De "fictieve kasten", die dat vormt, zijn overigens niet zo strikt als de term wel suggereert, eerder treedt in het mierenleven tijdelijk een verschuiving der tendensen op. Bij polymorfe soorten overheerst de homeostase, verbonden met de morfe, de voorkeuren voor bepaalde taken. Bij deze morfes zijn de tendensen sterk, maar niet geheel onoverstembaar.

\*) *Het hormo-feromonale complex* dat een individu op een zeker moment doet functioneren, is mede het gevolg van zijn "historie". Is de mier langdurig betrokken bij de broedzorg of de nestbouw, dan vertoont zij een grote betrokkenheid. De tijdelijke cerebrale koppeling tussen geuren, plaatsen en taken, die we *leergedrag* noemen, speelt bij die agitatie een rol. Daardoor specialiseren de Rode bosmieren zich bij een rupsenplaag op de rupsen die de calamiteit vormen., en bezitten ze waarde voor de bosbouw. De stimuli die een geleerd gedrag overrulen moeten relatief sterker zijn om tot een nieuwe taak op te kunnen roepen. Als na een calamiteit veel werksters met buitendienst zijn gedood, gaat een groter contingent jonge werksters met binnendienst naar buiten om voedsel te halen. De stimulus van honger is dan sterker dan de stimulus tot de aanwezigheid tendens. Ook de dominantie van de koninginnen en de sterkte van het werksterleger zijn producten van hormonale en feromonale invloedssferen en bepalen wederzijds de neigingen de aard van de broedproductie en -verzorging.

\*) *Een cerebrale programmering* waarbij beide voorgaande oorzaken zijn betrokken veroorzaakt de preoccupatie bij de pasgeborenen voor bepaalde taken. De interactie tussen hormonen en hersenen

veroorzaken een vast verloop in de beïnvloeding van tendensen. Zo zijn in *Formica* nesten veelal grote clusters roestende, wat flegmatieke werksters waar te nemen. Meerdere proeven, waarbij onderzoekers pas uitgesloten werksters afzonderden, lijken erop te wijzen dat er flegmatieke, weinig gemotiveerde en wat onkundige werksters ontstaan, wanneer zij de eerste stappen van hun programma niet konden uitvoeren, zoals de zorg voor eieren. Op natuurlijke basis kan dat proces plaatsvinden wanneer "te veel" werksters die taak al waarnemen. De clusterende flegmatieke werksters vervullen in luxe nestsituaties, onder anderen, een stabiliserende rol in het veroorzaken van "hot spots" die de ventilatie bevordert op plaatsen met een verhoogd koolzuurgehalte. Het is zelfs mogelijk dat de feromonale invloed van een cluster flegmatieken, met een lagere metabolie, feromonaal de stabiliteit der nestsituatie weergeven. Voor koninginnen en werksters zou dat als één van de stimuli kunnen fungeren tot het produceren van geslachtelijk broed. In ieder geval lijken deze reservetroepen van flegmatieken een stabiliserende inpassing te hebben verworven met hun afgeleide tendensen.

\*) *De plaats* in of om het nest doet een eigensoortige binding bij de werksters ontstaan met het takenpakket daar ter plaatse, als een deel van het leerproces. Het klimaat dat er heerst en het materiaal ter plaatse kan de individuen bewegen een broedvorm uit te sorteren en op een plaats met het gunstigste klimaat te deponeren. Merkwaardigerwijs wordt een werkster, door de geur van, bijvoorbeeld, eieren, zo geprogrammeerd, dat zij hun gunstige klimaat opzoekt. De feromonen lijken de eigen homeostatische voorkeuren enigszins te overrulen. Het sorteren komt als tendens voort uit leergedrag aangevuld met een extra stimulus, waarbij plaats, geur, klimaat en sorteertaak worden gekoppeld. Een andere sorteertendens geldt het (nest)materiaal. Daardoor kunnen soms aparte afvalhopen gevormd worden voor dode mieren en voor poppenhuiden. De tendens bij rode bosmieren om onder de toplaag grover materiaal te leggen, kan het gevolg zijn van de aantrekkingskracht van het materiaal dat daar ter plaatse niet langer opweegt tegen de moeite die het vervoeren kost. In ieder geval boeken de doseringen van tendensen belangrijke resultaten voor het functioneren en vormgeven van de nesten. In het geval van het deponeren van het nestmateriaal der rode bosmieren, zou de balans der tendensen tot energiebeperking en aantrekkingskracht van het grove materiaal, de isolatie van de nesten kunnen verzorgen. Isolatie treedt op wanneer, bij snelle afkoeling, de gevormde holtes vol waterdamp raken.

Plaatsgebondenheid is vooral een belangrijke impuls voor de specialisering van werklustige werksters waarbij de aangevoerde "halfproducten" op een min of meer vaste plaats een verdere verwerking ondergaan. Er ontstaat dan een soort lopende band. Meerdere reeksen van werkzaamheden ontstaan naarmate de aanvoer en het aantal gemotiveerden

groter zijn dan de capaciteit van een "lopende band". Het tekent de structurering der gemeenschap door tendensen tot een optimale organisatie.

\*) *De omstandigheden* ter plaatse bepalen bij veel soorten de vorm van het nest. Binnen een habitatvoorkeur kan een reeks variaties in plaatselijke omstandigheden optreden, waarvoor de soorten optimaliserende tendensen hebben ontwikkeld. Veel aardnesten zijn enigszins bepaald door voorkeuren voor korrelgrootte en vochtigheid, andere mierensoorten variëren hun nest door de vorm van stronken, aanwezig materiaal, stenen, spleten, vocht- en zonnesituatie. Het beschikbare voedsel bepaalt de gemiddelde nestgrootte en verspreiding der satelietnesten van polydome soorten. De tendensen maken optimalisatie der actuele omgeving mogelijk, waarin de soort haar nest sticht. Al deze uitingen van actueel aanpassingsvermogen duidt op de selectie van stimuli der omgeving, tot het oproepen van aanpassende tendensen. De aanpassingen aan de omgeving maken onvermoede zelforganiserende oplossingen zichtbaar. Veelal is de zelforganisatie nauw verbonden met de synergie van een gemeenschap. Dat laatste komt omdat de oplossingen vaak afhankelijk zijn van het statistische resultaat uit een grotere groep werksters met variërende tendensen. Het ontstaan van geurpaden, nestaanpassingen, benutting der voedingsbronnen etc. ontstaat uit een soort steekproef der patrouillerende werksters. De evolutionaire dosering der stimulussterkte maakt in principe, voor ieder stadium van het nest, een optimalisering mogelijk van de ingezette werkkraft.

In het kader van dit inleidende artikel moeten we meerdere aspecten van de structurering der tendenscommunes onbesproken laten. Wellicht kom ik nog eens nader op het onderwerp terug. We dienen dan de tendensen voortkomend uit de actuele omgeving nader te bespreken. Veel "ervaringen" der soorten zijn daarin evolutionair tot uitdrukking gebracht. Verder verdienen de selectie van tendensen, hun stimuli- soort en hun respons een nadere beschouwing. Het belang van de gemeenschap is tijdens de sociale route in de individuele tendensen tot uitdrukking gebracht. Daarom zijn tendensen, als bouwstenen in de gemeenschapsvorming, vruchtbaar ter bestudering van de sociale routes. Tenslotte zouden we kunnen belichten hoe tendensen participeren in het ontstaan van synergie.

Men heeft zich al eeuwen verbaasd over "De wijsheid der mieren", als de sommering van het gedrag der individuen, dat het volk structureert. De bestudering van de tendensen der individuen, de stimuli die hen oproepen, blijft een grote uitdaging. Deze studie lijkt me kansrijker, wanneer we sociale gemeenschappen als tendenscommunes gestructureerd weten.

Literatuur:

Bourke A.F.G and N.R. Franks

1995 *Social Evolution in Ants*. Princeton University Press,

Princeton

Gösswald K. 1989 *Die Rote Waldameise I & II* Aula Verlag, Wiesbaden

Hamilton W.D. 1963 The evolution of altruistic behavior. *American Naturalist* nr 97

1964 The genetical evolution of social behaviour I,

*Journal of Theoretical Biology* 7

Hölldobler B. and E.O. Wilson

1990 *The ants*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge.

Wheeler W.M. 1910 *Ants, their structure, development and behavior*

Columbia University Press, New York and London