

Sommige wespen en vrijwel alle mieren leven in kolonies waarin de dieren gezamenlijk voor het nageslacht zorgen. Deze sociale levenswijze komt in verschillende vormen voor. Ook blijken er verschillende wegen te zijn waarlangs deze samenlevingsvormen in de loop van de evolutie ontstaan zijn. Welke wegen zijn dit en welke voordelen zijn er verbonden aan een sociale levenswijze. Dit hoofdstuk behandelt de theorieën die een antwoord op deze vragen proberen te geven.

INLEIDING

Eén van de opmerkelijkste eigenschappen van mieren en sommige wespen en bijen is wel het feit dat ze leven in vaak grote, complexe kolonies. Er zijn echter ook veel soorten wespen en bijen waarvan de vrouwtjes ieder afzonderlijk een nest maken. Deze soorten hebben dus een solitaire levenswijze. Er bestaan bovendien allerlei tussenvormen tussen een strikt solitaire levenswijze en de hogere vormen van socialiteit. Bij de mieren leven alle soorten in kolonies die zijn gekarakteriseerd door een hoge vorm van sociale organisatie. Bij wespen en bijen leeft slechts ongeveer vijf procent van de soorten in kolonies. Omdat bij de wespen en bijen allerlei tussenvormen van sociaal gedrag voorkomen, lenen deze twee groepen zich bij uitstek voor een vergelijkend onderzoek naar het ontstaan van socialiteit.

De kolonievormende soorten hebben vaak duidelijk herkenbare specialisaties van koninginnen en werksters. Er bestaan dan complexe vormen van communicatie tussen de dieren en de onderlinge taakverdeling van de werksters is efficiënt georganiseerd. Onderzoekers houden zich al lang bezig met het beschrijven en verklaren van de organisatie binnen wespen- en mierenkolonies. In dit hoofdstuk zal aandacht worden besteed aan deze onderzoeken en de daaruit voortgekomen theorieën. Een korte discussie over enkele begrippen (altruïsme, egoïsme, coöperatie en conflict) die een rol spelen in deze kwesties is te vinden in het kader hierover.

Voor wie meer wil lezen over de theoretische kanten van socialiteit is het boek *Survival strategies, cooperation and conflict in animal societies* (GAGAGKAR 1997) een aanrader. In dit boekje worden de moderne gedachten over evolutieprincipes simpel weergegeven. Speciaal over socialiteit bij wespen gaat *The social biology of wasps* (ROSS & MATTHEWS 1991). Ook *The insect societies* (WILSON 1971) is lezenswaardig en stimulerend. Over plooiwingswespen van het genus *Polistes* wordt uitgebreid geschreven in *Natural history and evolution of paper-wasps* (TURILLAZZI & WEST-EBERHARD 1996).

Dit hoofdstuk heeft de volgende opbouw:

1 Niveaus van socialiteit

De voornaamste vormen van sociale levenswijzen worden omschreven. Deze vormen kunnen in niveaus worden gerangschikt van minst naar meest sociaal.

2 Hoe is socialiteit ontstaan

Sociale levenswijzen zijn geleidelijk ontstaan via kleine stapjes. Deze stapjes worden op een rij gezet en geïllustreerd aan de hand van de biologie van Nederlandse wespensoorten.

3 Waarom is socialiteit ontstaan

Wat zijn de voordelen verbonden aan deze sociale levens-

wijzen en onder invloed van welke selectiedrukken zijn die ontstaan

4 Het conflict tussen koningin en werksters

Bij hoog ontwikkelde vormen van socialiteit is er vaak één vrouwtje (de koningin) dat zich voortplant. De andere vrouwtjes in het nest (de werksters) verzorgen het nageslacht van de koningin. Dit deel van het hoofdstuk behandelt de soms tegenstrijdige evolutionaire belangen van koningin en werksters in zulke samenlevingsvormen.

5 Andere sociale insecten

Socialiteit komt niet alleen bij Hymenoptera, maar ook bij andere insecten voor. Hier wordt kort ingegaan op socialiteit bij termieten, bladluizen en tripsen.

ALTRUISME EN EGOÏSME, COÖPERATIE EN CONFLICT

In de sociale evolutie van mieren en sommige wespen lijkt voortdurend een afweging plaats te vinden tussen altruïsme en egoïsme, en moet er worden gekozen tussen coöperatie (samenwerking) en conflict. Deze begrippen hebben in de spreektaal vaak een andere betekenis dan in wetenschappelijk taalgebruik. Met altruïsme bedoelt men in de gewone spreektaal het zich zonder bijbedoelingen inzetten voor en helpen van een ander. Het is tegenovergesteld aan egoïsme. In de wetenschappelijke literatuur heeft altruïsme een andere inhoud: het blijkt dat het verlenen van steun aan een soortgenoot op een zodanige wijze gebeurt, dat de steunverlener er zelf ook beter van wordt. Het steunverlenende individu kan te zijner tijd bijvoorbeeld het territorium overnemen, leider worden van de groep of, via de verwantschap met de geholpene, op indirecte wijze de eigen genen doorgeven. Altruïsme in deze zin is dus slechts een andere vorm van egoïsme. In de spreektaal heeft het woord betrekking op het direct zichtbare effect van het helpen van een ander. In wetenschappelijke zin is het een alternatief mechanisme voor het bereiken van voortplantingssucces.

Op een soortgelijke manier zijn de begrippen coöperatie en conflict met elkaar verweven. Van een afstandje bekeken is een mierenkolonie, met zijn vele facetten en complexe mechanismen, een wonderbaarlijk stelsel van coöperatie. Zodra we met een loep naar de details van die organisatie gaan kijken, ontdekken we op vele punten tegenstellingen. Eieren van de ene mier worden door anderen als voedsel gebruikt; de mannelijke larven, nakomelingen van de koningin, fungeren soms als voedselreserve voor vrouwelijke nakomelingen van diezelfde koningin. Ook bij de taakverdelingen in het nest komt het voor dat bepaalde individuen de anderen te snel af zijn: zij hebben het werk al verricht, omdat ze er geschikter voor zijn, waardoor anderen zich zullen specialiseren op meer gevaarlijke taken. Aan zulke details van de regelprocessen binnen de kolonie is te zien dat taakverdelingen via concurrentie tot stand komen.

NIVEAUS VAN SOCIALITEIT

Het zijn zeer uiteenlopende factoren die dieren ertoe brengen kolonies te vormen (KREBS & DAVIES 1993). Soms ontstaat een kolonie omdat geschikte nestplaatsen vlak bij elkaar liggen, zoals het geval kan zijn bij op kliffen broedende vogels, of in aggregaties nestelende wespen en bijen. Soms ook zoeken de ouderparen elkaar op voor ze aan een nest beginnen, om een betere bescherming van ieders jongen te krijgen. Wie wel eens door een meeuwenkolonie wandelt, ervaart hoe effectief de groepsverdediging daar is. Elke ouder verdedigt de eigen jongen en het gemeenschappelijk in de aanval gaan is een neveneffect van de geringe afstand tussen de nesten. Een ander mogelijk voordeel van het leven in groepen is de kleinere kans voor de individuele dieren om gepakt te worden door een predator. Deze verschillende factoren die een rol spelen bij het ontstaan en

het handhaven van groepsverbanden, hebben ook tot gevolg dat er, met name bij de sociale insecten, verschillende niveaus van socialiteit zijn geëvolueerd.

Om de verschillende vormen van kolonieverbanden met elkaar te kunnen vergelijken, wordt een aantal categorieën onderscheiden. In het onderstaande overzicht komen ze aan bod in een volgorde van minst naar meest sociaal.

Solitair

Solitair soorten maken geen nest of een nest dat niet in de buurt ligt van nesten van soortgenoten. De vrouwtjes leggen één of enkele eieren en komen niet meer op dezelfde plek terug. De meerderheid van de Nederlandse wespsoorten heeft een solitaire levenswijze.

Figuur 1

Een aggregatie van nesten van de bijenwolf *Philanthus triangulum*.



Aggregaties

Men spreekt van aggregaties als de afzonderlijke nesten van solitaire vrouwtjes dicht bij elkaar worden gevonden, terwijl de vrouwtjes niet samenwerken. Dit is vergelijkbaar met de wijze waarop meeuwen en roeken nestelen. Deze kolonievorm komt vaak voor bij wespen en bijen die hun nest graven in de grond of in dood hout. Het zijn vaak de gunstige omstandigheden ter plekke, zoals de grondsoort, de temperatuur en de vochtigheidsgraad, die ervoor zorgen dat soortgenoten dezelfde plaatsen aantrekkelijk vinden als nestelplaats.

Andere voordelen van het nestelen in grote aggregaties zijn het gemak om een partner vinden om mee te paren en de kleine kans op broeder-zuster paringen. Een deel van de jonge vrouwtjes migreert, meestal na te hebben gepaard, naar nieuwe gebieden. Van verschillende soorten is echter bekend

dat jonge vrouwtjes, nadat ze zijn uitgevlogen, meestal terugkeren naar hun geboorteplek om daar te nestelen. De kans dat de omstandigheden er in het volgende broedseizoen weer gunstig zijn is namelijk groter dan op een nieuwe plek.

Er kleven ook nadelen aan het nestelen in aggregaties. Eén ervan is het verhoogde risico om slachtoffer te worden van parasieten. Doordat de afstanden tussen de nesten klein zijn, kunnen parasieten en predatoren de nesten van hun gastheren immers gemakkelijker vinden dan wanneer de nesten wijd verspreid zijn. Ook de verspreiding van ziekten verloopt in een aggregatie sneller.

Voorbeelden van Nederlandse wespsoorten die meestal in aggregaties nestelen zijn de bijenwolf *Philanthus triangulum* (fig. 1), de harkwesp *Bembix rostrata* en de behaarde rupsen-doder *Ammophila pubescens*.

Communaal en quasi-sociaal

Bij communale soorten bewonen verschillende vrouwtjes hetzelfde nest, maar ieder broedt er zelfstandig. De vrouwtjes maken hun broedcellen ieder in een eigen deel van het nest. Bij sommige soorten komt het voor dat meerdere vrouwtjes aan dezelfde broedcel werken. Dan brengen ze om beurten proviand naar de in aanbouw zijnde broedcel, en lijkt het van het toeval af te hangen wie de eieren legt. Deze variant van communale nestelen wordt *quasi-sociaal* genoemd.

Communaal nestelen is met name voordelig wanneer de bouw van het nest en de toegang ervan veel tijd en energie vergt. Ook kan het nest zo beter verdedigd worden tegen vijanden. Om dat te bereiken is geen specifieke taakverdeling nodig, maar is het voldoende dat de afzonderlijke vrouwtjes gemiddeld meer tijd thuis doorbrengen dan buiten het nest. Zo is er meestal wel één van de vrouwtjes thuis om het nest te bewaken.

Communaal nestelen komt weinig voor bij de Nederlandse wespsoorten. Het is bekend van de volgende graafwespen: *Cerceris arenaria*, *Crossocerus dimidiatus*, *C. elongatulus*, *C. megacephalus*, *Diodontus tristis*, *Ectemnius sexcinctus*, *Mellicolus arvensis* en *Stigmus solskyi* (ROSS & MATTHEWS 1991). Bij bijen komt het vaker voor.

Semi-sociaal

In een communale of quasi-sociale situatie hebben de vrouwtjes in het nest ongeveer gelijke reproductiekansen. Dit is niet zo bij semi-sociaal nestelende soorten. Bij deze soorten domineert het ene vrouwtje over de anderen en profiteert zij van de activiteiten van de ondergeschikte vrouwtjes. De dominante vrouwtjes hebben doorgaans een voorsprong in grootte of leeftijd ten opzichte van de ondergeschikte vrouwtjes, maar verschillen hier verder in lichaamsbouw niet van. Oudere vrouwtjes zijn eerder geslachtsrijp. De dominantie wordt bereikt door agressief gedrag van het oudere vrouwtje. Dit leidt tot een vorm van taakverdeling binnen het nest, ook al zijn alle vrouwtjes in staat zich voort te planten. De vrouwtjes die zich voortplanten kunnen als 'koninginnen' beschouwd worden, en de vrouwtjes die zich niet voortplanten als 'werksters'.

In Nederland zijn plooiwespsoorten van het genus *Polistes* een goed voorbeeld van soorten die semi-sociaal kunnen nestelen. Hierover gaat het kader 'Rangordes en sociaal gedrag bij de Franse veldwesp'.

RANGORDES EN SOCIAAL GEDRAG BIJ DE FRANSE VELDWESP

Het nest van de ook in Nederland voorkomende Franse veldwesp *Polistes dominulus* (Vespidae) bestaat uit een simpele raat van min of meer aan elkaar gebouwde cellen. Het wordt gesticht door één enkele koningin of door verschillende samenwerkende vrouwtjes. Dit nest is altijd bovengronds (fig. 2). Vrouwtjes kunnen solitair een nest stichten. Ze kunnen zich ook aansluiten bij een ander vrouwtje en dan als hulp fungeren, of ze kunnen proberen het nest van een ander vrouwtje over te nemen. Bij de Franse veldwesp (en verschillende andere *Polistes*-soorten) komen al deze opties voor. Het samen stichten van een nest heeft mogelijk voordelen wanneer er sprake is van predatie door vogels, die het op de larven en poppen hebben gemunt. Zo'n predator kan gemakkelijker een solitair vrouwtje ontwijken of elimineren dan een groep. Ook kan een groep zich beter verdedigen tegen soortgenoten, die het nest trachten over te nemen.

Het nest start gewoonlijk met een groep vrouwtjes, waarbij een hiërarchie ontstaat. Wanneer twee vrouwtjes elkaar voor het eerst op de nestplaats ontmoeten, naderen ze elkaar met geheven antennes. Zodra ze elkaar raken, richten ze zich op en trachten ze elkaar naar beneden te drukken. Dit gaat door totdat één van de vrouwtjes ondergeschikt gedrag gaat vertonen: ze drukt zich tegen de ondergrond en blijft bewegingsloos, soms biedt ze voedsel aan. Het dominante vrouwtje klimt op het ondergeschikte en betast haar met de antennes. Vanaf dit moment staat de rangorde van beide dieren vast. Weliswaar vertonen ze dezelfde gedragingen bij volgende ontmoetingen opnieuw, maar de intensiteit ervan is dan lager. Via de onderlinge ontmoetingen tussen alle vrouwtjes ontstaat de rangvolgorde onder de vrouwtjes.

Het dominante vrouwtje specialiseert zich in nestbouw, eileg en het voeren van de larven, terwijl de ondergeschikte vrouwtjes pulp en voedsel verzamelen en dat op het nest afgeven. Het nest is een gemeenschappelijke rustplaats, waar ondergeschikte dieren wijken voor dominante, wanneer ze elkaar op de raat ontmoeten.

Ondergeschikte vrouwtjes kunnen ook eieren leggen, maar die worden doorgaans opgegeten door het dominante vrouwtje, wanneer zij zelf een ei wil leggen. Eieren dienen ook als voedsel voor de larven als er geen ander voedsel is. Het dominante vrouwtje kan zelf een ei leggen en het dan aan haar larve geven.

Vrouwtjes die een ondergeschikte rang hebben, vertrekken soms naar naburige nesten, waar ze een hogere rang kunnen verwerven. Als op een nest het dominante vrouwtje sterft, wordt ze door een ander hooggeplaatst vrouwtje van het eigen nest opgevolgd. Voor ondergeschikte vrouwtjes is er dus altijd hoop zelf aan de voortplanting te kunnen deelnemen, daarbij geholpen door de werksters van de oorspronkelijke dominant. Daarnaast is gebleken

dat de groepen die in het voorjaar worden gevormd vaak bestaan uit zusters, die na de overwintering terugkeren naar de plaats waar ze geboren zijn (filopatrie). Voor zusters geldt, dat ze naast een mogelijke rol als opvolger van een dominant vrouwtje, ook langs indirecte weg hun genen doorgeven: de door Hamilton beschreven 'kin selection' theorie (zie paragraaf 'Verklaringen voor het ontstaan van socialiteit'). Beide elementen zijn belangrijke aspecten van de samenwerking bij het stichten van een nest.

Wat bepaalt nu welke van de samengekomen vrouwtjes zich tot het dominante vrouwtje zal ontwikkelen. Hierbij is het moment van activatie na de overwintering van groot belang. Zodra de vrouwtjes zich aan zonnewarmte blootstellen, beginnen ze zich hormonaal te ontwikkelen. Vrouwtjes met enkele uren voorsprong in deze ontwikkeling hebben grotere corpora allata (de hormonale klier waar het juveniel hormoon wordt aangemaakt) en ook grotere oöcyten in hun ovaria dan de andere vrouwtjes. Zelfs als het vrouwtje kleiner is, is dit bepalend voor de uitkomst van het geritualiseerde dominantiegevecht. De plek die ze uitkiezen voor hun overwintering kan dus bepalend zijn voor hun directe succes. Ook komen vrouwtjes aan het eind van de winter af en toe uit hun schuilplaats, meestal om gauw weer terug te keren, maar af en toe profiterend van de eerste voorjaarszon. Wie dit op het juiste moment doet zou zich daarom eerder gaan ontwikkelen dan de anderen.



Figuur 2

In nesten van de Franse veldwesp *Polistes dominulus* wordt de hiërarchie bepaald aan de hand van geritualiseerd agressief gedrag tussen de werksters.

Eusociaal

Bij de hiervoor beschreven vormen van socialiteit zijn alle vrouwtjes van dezelfde generatie, dus van ongeveer dezelfde leeftijd. Er bestaan echter ook samenwerkingsvormen van moeders met hun dochters: eusociale (of matrifiliale) kolonies. In eusociale kolonies bestaan nadrukkelijke verschillen tussen koninginnen en werksters. Deze verschillen ontstaan al in het larvale stadium. Koninginnen zijn meestal duidelijk groter en hebben een andere fysiologie. Agressief gedrag van de dieren in het nest heeft nog wel invloed op de hiërarchie tussen de werksters onderling, maar niet op het bepalen wie de rol van koningin zal krijgen.

Primitief- en hoog-eusociaal

Er wordt onderscheid gemaakt tussen primitief-eusociaal en hoog-eusociaal. Primitieve eusocialiteit komt onder andere voor bij plooiwingswesp van het genus *Vespula* en bij

hommels van het genus *Bombus*. Hier overwintert een bevruchte koningin, die vervolgens in het voorjaar een nest sticht en daarin een aantal kleine vrouwtjes voortbrengt. Totdat deze vrouwtjes volwassen zijn, verzorgt zij alle taken binnen en buiten het nest. Daarna beperkt zij zich meer en meer tot het leggen van eieren. Na verloop van tijd schakelt de koningin over op het produceren van mannetjes door het leggen van onbevuchte eitjes (zie later in dit hoofdstuk), terwijl tegelijkertijd - in plaats van werksters - nieuwe koninginnen ontstaan uit de bevruchte eitjes. Deze geslachtsdieren verlaten het nest en paren, doorgaans met partners uit andere kolonies. De bevruchte jonge koninginnen zoeken spoedig een schuilplaats voor de winter. De mannetjes blijven zoeken naar een mogelijke volgende partner, maar sterven dan, evenals de achtergebleven koningin en werksters van de moederkolonie.

In hoog-eusociale kolonies is de kolonie permanent en be-

staan er geen solitaire levensfasen. De kolonie vermenigvuldigt zich door afsplitsing: een nest krijgt 'bijnesten' met een eigen koningin, die geleidelijk zelfstandig worden, of de scheiding komt snel tot stand, zoals bij het zwermen van honingbijen. Binnen een kolonie kan de koningin vervangen worden door één van haar dochters, waardoor de kolonies een lang leven hebben. In hoog-eusociale kolonies kan de koningin zich volledig toeleggen op het leggen van eieren, want zij maakt geen solitaire fase door waarin ze moet foerageren, een nest moet opbouwen en larven verzorgen. Hierdoor zijn de morfologische verschillen tussen werksters en koninginnen bij hoog-eusociale soorten groter dan bij primitief-eusociale soorten. Overigens komt hoge eusocialiteit niet voor bij wespen, maar alleen bij de honingbij en bij mieren.

Alle nu levende mieren leven in kolonies; ze zijn primitief-eusociaal dan wel hoog-eusociaal (de parasitaire soorten vormen uitzonderingen, hoewel ook deze ontstaan zijn uit eusociale soorten). De oudst bekende fossielen van mieren, afkomstig van New Jersey in de Verenigde Staten, zijn 80 miljoen jaar oud. Deze fossielen vertonen de kenmerken van werksters, wat er op wijst dat de socialiteit van mieren al heel oud is.

Mieren zijn bijzonder interessant vanwege de vele variaties in hun sociale structuur: sommige soorten hebben een kolonie met één koningin (monogyn), maar bij andere soorten komen verschillende koninginnen in de kolonie voor (polygyn). Er zijn ook soorten waarbij dezelfde kolonie verschillende nesten bewoont (polydomie). Dit kan zelfs zover gaan dat populaties van mieren in een groot aantal nesten op een oppervlak van tientallen hectares moeten worden beschouwd als één grote kolonie. Voorbeelden daarvan zijn de superkolonies van *Formica lugubris* in de Zwitserse Jura (CHERIX 1980) en van de Japanse soort *Formica yessensis* (HIGASHI 1983), waarbij de polydome kolonie honderden miljoenen werksters en een miljoen koninginnen omvat.

Overgangen binnen één nest

Het komt voor dat er in de ontwikkeling van één nest sprake is van verschillende sociale structuren. Zo kan bij een aantal primitief-sociale soorten een solitair vrouwtje een nest stichten. Wanneer haar dochters uitkomen en de moeder nog in de kracht van haar leven is, kan de kolonie primitief-eusociaal worden genoemd. Wanneer vervolgens de moeder dood gaat en één of enkele van haar dochters de dominante eilegster wordt, is de kolonie semi-sociaal geworden.

HOE IS SOCIALITEIT ONTSTAAN

Het ontstaan van sociale broedzorg in de evolutie is vermoedelijk een geleidelijk proces geweest. Een beeld hiervan kan worden verkregen uit de vergelijking en rangschikking van de broedzorg van de verschillende soorten wespen. De ontwikkeling van sociale broedzorg loopt van soorten die hun ei op een willekeurige plek leggen en er vervolgens geen aandacht meer aan besteden, naar soorten die hun eieren leggen in een grote, sociale kolonie die de larven verzorgt. Er bestaan verschillende beschrijvingen van de belangrijkste stappen in de overgang van solitair naar sociaal (EVANS 1958, EVANS & WEST-EBERHARD 1970, WHEELER 1928). In onderstaand overzicht staan de stappen die Evans (1958) onderscheidt. Deze

11 eusociaal

10 semi-sociaal

9 communaal

8 prooi kauwen

7 eileg, daarna progressief voeren

6 prooivangst, eileg, dan progressief voeren

5 kleine prooi, eileg, gevolgd door meer prooien (massabevoorrading)

4 nestbouw, vangst grote prooi, eileg, sluiten

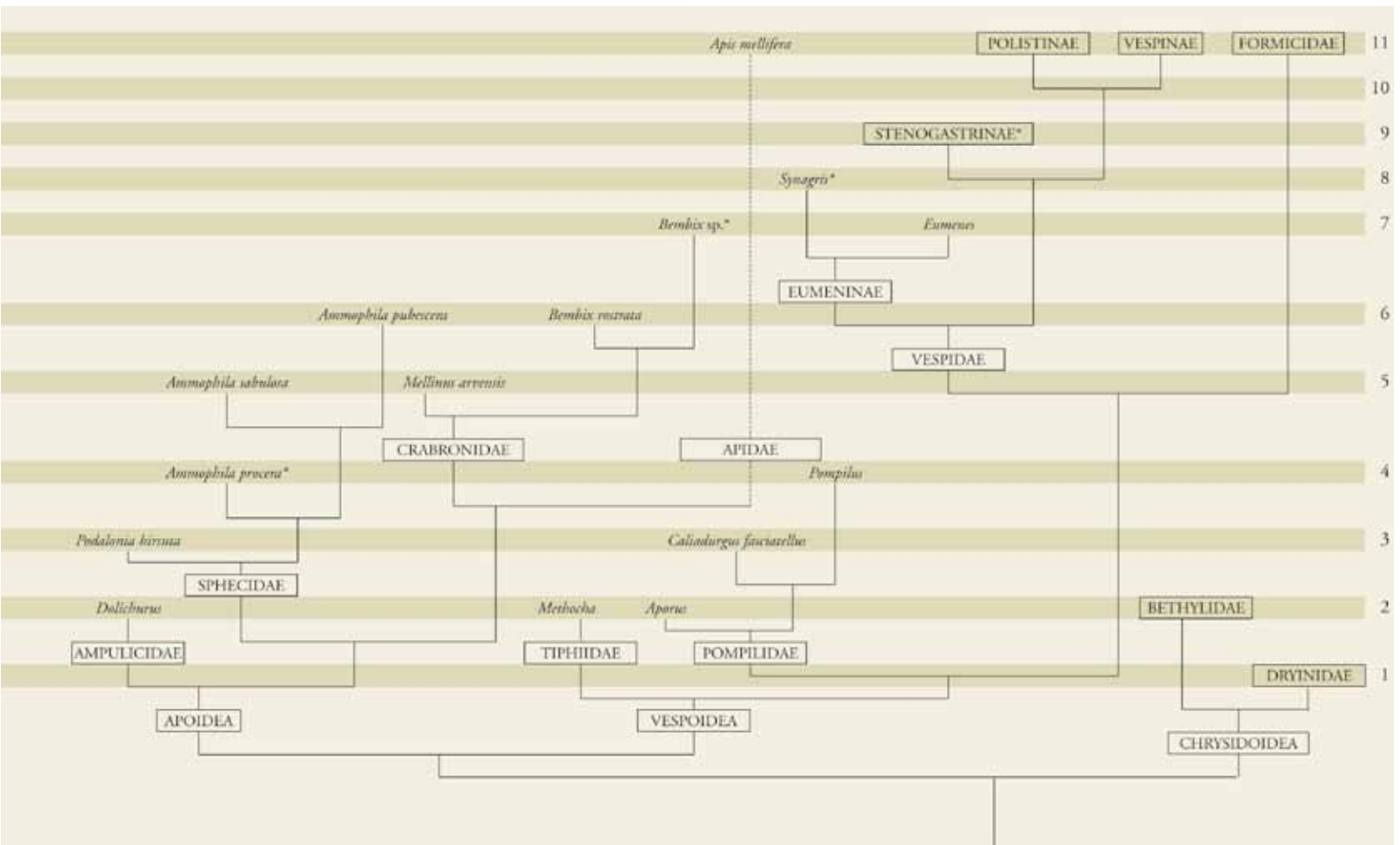
3 prooivangst, nestbouw, eileg, sluiten

2 prooivangst, holte, eileg (soms sluiten)

1 prooivangst, eileg

stappen kunnen elk geïllustreerd worden aan de hand van de biologie van nu bestaande wespensoorten. In figuur 3 zijn de Nederlandse wespengroepen (aangevuld met enkele buitenlandse voorbeelden) weergegeven in een 'ladder' van solitair (onderaan) naar sociaal (bovenaan). De onderlinge verwantschappen van de groepen zijn met lijnen aangegeven (over verwantschappen binnen de Aculeata is meer te lezen in hoofdstuk 3).

- 1 Bij de meest primitieve soorten vindt een vrouwtje een prooi en verlamt deze tijdelijk om er haar ei op te leggen. De wespenlarve leeft vervolgens aan de buitenzijde van de zich intussen nog voedende prooi.
- 2 De wespenlarve ontwikkelt zich beschermd in een holletje. Dit kan het hol van de prooi zijn, die er door de wesp in is overvallen en verlamd, maar de prooi kan ook door de wesp verstopt worden in een bestaande holte of spleet. De toegang tot de holte wordt dan vaak door de wesp afgesloten. Het verlammen van de prooi en het verstoppert ervan maken het moeilijker voor predatoren en parasieten om prooi of wespenlarve te lokaliseren.
- 3 De moederwesp stelt veel grotere eisen aan het hol. Na de prooi te hebben verlamd, gaat ze op zoek naar een bestaande holte. Vervolgens verandert ze dat, of ze graaft zelf een toegangstunnel met een verwijding aan het eind. Er is hier dus echt sprake van het maken van een nest. Vervolgens zoekt ze de verlamde prooi weer op en sleept die al lopend naar het nest, waarna ze er het ei op legt.



- 4 De moederwesp maakt eerst een nest, en gaat daarna pas op jacht. Ze brengt één grote prooi naar het nest en legt er een ei op. De toegangstunnel naar het nest wordt vervolgens afgesloten door de wesp. Vanaf deze fase is duidelijk dat de dieren beschikken over een ruimtelijk oriëntatievermogen, terwijl bij de voorafgaande, meer primitieve vormen, sprake kan zijn van een simpel rondzwerfen. De wespen moeten nu een geschikte plek vinden om een nest te maken. Veel van deze soorten leven dan ook in aggregaties. Sommige soorten maken voor elke larve een apart nest, andere maken een aantal cellen per nest en leggen in elke cel een ei. Omdat het lopend transporteren van prooien veel energie en tijd vraagt, jagen deze soorten in de nabijheid van hun nest.
- 5 Er wordt niet langer één grote prooi gevangen, maar verschillende kleine prooien, die het vrouwtje vliegend naar het nest brengt. Dit vergroot de actieradius van het vrouwtje. Na de voltooiing van de bouw van het nest vangt het vrouwtje een kleine prooi, waarop ze een ei legt, en vervolgens brengt ze in snel tempo nog een aantal van die kleine prooien naar het nest, waarna ze de ingang afsluit (*massabevoorrading*). Zo heeft de larve genoeg voedsel als deze uit het ei kruipt. Ook hier bestaan er soorten die per nakomeling een nest maken, terwijl andere soorten verschillende broedcellen in eenzelfde nest bouwen. Als een intermediaire vorm tussen stap 4 en 5 kunnen de soorten beschouwd worden die eerst een aantal kleinere prooien in de cel verzamelen en pas dan het ei leggen.

- 6 Het vrouwtje legt, net als bij stap 5, het ei op de eerste prooi en brengt vervolgens nog een aantal kleine prooien naar het nest. Deze prooien worden echter met grotere tussenpozen aangedragen. Er ontwikkelt zich een voerfrequentie die gelijke tred houdt met de ontwikkeling en de voedselbehoefte van de larve. Hier ontstaat een subsociale vorm van broedzorg. De wijze van voedselvoorziening heet in dit geval *progressieve bevoorrading*. De overgang van 5 naar 6 heeft als voordeel, dat er altijd maar weinig voedsel in de cel zit, en er dus minder te roven valt voor concurrenten en nestparasieten.
- 7 Het ei wordt in de cel gelegd nog voordat er een eerste prooi is gevonden. Wat voedselvoorziening betreft is dit geen grote overgang ten opzichte van stap 6, omdat het ei toch enige dagen nodig heeft om zich te ontwikkelen. Het is echter wel een grote verandering in het genetische programma voor het gedrag.
- 8 De prooi wordt niet in zijn geheel bij de larve gelegd, maar deze wordt eerst gekauwd en het gekauwde voedsel wordt bij de larve gelegd of de larve wordt er direct mee gevoerd.
- 9 De vrouwtjes hebben een gemeenschappelijk nest. Dit zijn communale soorten met een begin van taakverdeling, die meestal gebaseerd is op onderlinge concurrentie. Het kan bijvoorbeeld betekenen dat sommige vrouwtjes cellen maken die door andere vrouwtjes worden benut, maar ook dat een vrouwtje larven voert die niet haar eigen nakomelingen zijn (semi-sociaal).

Figuur 3

De verschillende niveaus van socialiteit en de huidige inzichten in de verwantschapsrelaties van wespen met elkaar in verband gebracht. Van onder naar boven zijn verschillende niveaus in de ontwikkeling van solitair naar sociaal weergegeven (de 'sociale ladder'). Elk niveau op de sociale ladder is genummerd en in een donker balkje gezet. Rechts hiervan worden in deze balkjes voorbeelden gegeven van soorten, genera of families waarop het betreffende sociale niveau van toepassing is. De verbindingslijnen geven de verwantschapsrelaties aan. Let op: indien een (super- of sub-)familienaam *tussen* twee donkere balkjes in staat, dan zegt dit niets over het sociale niveau. Voor verdere toelichting zie tekst. Taxa met een asterisk (*) komen niet in Nederland voor.

- 10 Het voeren van de larven is afhankelijk geworden van (honger)signalen, die de larven afgeven. Zulke hongersignalen kunnen vervolgens ook tot voedseloverdracht onder volwassen wesp en leiden (trophallaxis). Deze voedseluitwisselingen spelen een belangrijke rol in de dominantiehiërarchie, die ten grondslag ligt aan de taakverdeling. De taakverdeling onder de vrouwtjes kan zover gaan dat er voor het eerst onderscheid gemaakt kan worden tussen koninginnen en werksters. Dit verschil berust met name op verschillen in gedrag, en werksters kunnen nog een deel van de eieren produceren.
- 11 De koninginnen en werksters verschillen niet alleen in gedrag van elkaar, maar ook morfologisch. Deze verschillen ontstaan door verschillen in de hoeveelheid of in de samenstelling van het voedsel, dat ze als larven ontvangen. Werksters zijn vaak niet in staat om eieren te leggen, maar als ze dit wel kunnen, dan zijn het onbevuchte eieren. Hieruit ontstaan mannetjes. Bij sommige soorten leggen werksters 'trofische' eieren, die als voedsel dienen voor de larven of voor de volwassen dieren.

Deze hele reeks van vormen van broedzorg wordt geacht te zijn voortgekomen uit een evolutionaire wedloop tussen predatoren en parasieten enerzijds en de daaruit voortkomende aanpassingen anderzijds (EVANS & WEST-EBERHARD 1970). Ook de hierop aansluitende evolutie van socialiteit, stap 9 en verder, wordt beschouwd een reeks van evolutionaire stappen te zijn die de overlevingskansen van het nageslacht moeten vergroten.

Twee wegen naar socialiteit

Over het algemeen onderscheidt men twee wegen waarlangs socialiteit is ontstaan: de subsociale en de parasociale weg.

Subsociale route

In oude literatuur wordt de subsociale vorm van broedzorg veel genoemd als mogelijk begin van samenwerking tussen moeder en volwassen dochters. Bij deze vorm van broedzorg heeft de moeder contact met haar larven als gevolg van progressieve bevoorrading (zie stap 6 in de vorige paragraaf). Progressieve bevoorrading bindt het wijfje langdurig aan het nest. Dit is een voorwaarde voor het ontstaan van eusociale kolonieverbanden, waarbij de uitgekomen dochters thuisblijven en de moeder gaan helpen. Als de moeder dood gaat, kan onder de dochters vervolgens een nieuwe taakverdeling ontstaan, waarbij één dochter de rol van koningin vervult. Er is dus een overgang naar een semi-sociale fase.

Ook bij mieren is, getuige het progressief voeren, de subsociale route de weg geweest naar hogere vormen van socialiteit. Het uitwisselen van voedsel tussen volwassen dieren (trofalloxis, zie hoofdstuk 6) is mogelijk voortgekomen uit het regelmatig voeren van de larven. Bij de bijen daarentegen ontwikkelden voedseluitwisselingen tussen de imago's zich onafhankelijk van dit contact met de larven. Bijen zijn vooral massabevoorraders (zie stap 5 in de vorige paragraaf). Daar ontstaat de matrifiliale kolonie zonder een stadium met een 'gezinsverband'.

Het gemeenschappelijke aspect voor wespen, mieren en bijen is dat de productie en bescherming van het broed over een lange periode is uitgesmeerd, waardoor de ontmoeting tussen

de moeder en haar volwassen dochters wordt gerealiseerd.

Parasociale route

De tweede evolutionaire weg naar een matrifiliale vorm van broedzorg is de parasociale route (LIN & MICHENER 1972, MICHENER 1969, 1974). Hierbij wordt aan de bouw van het nest samengewerkt door een groepje vrouwtjes van ongeveer gelijke leeftijd, in een semi-sociaal verband. Tijdens deze constructiefase ontwikkelt zich een hiërarchie, die er toe leidt dat het dominante vrouwtje het merendeel van de eieren legt, terwijl de anderen zich specialiseren in bouwen, foerageren en verdedigen. Het dominante vrouwtje leeft doorgaans aanzienlijk langer dan haar helpers. Uit de gelegde eitjes ontstaan volwassen vrouwtjes die als werksters fungeren en de kolonie, in een matrifiliaal verband, verder uitbouwen. Aan het eind van het seizoen produceert de kolonie jonge vrouwtjes en mannetjes die het nest verlaten. Na bevruchting verspreiden de vrouwtjes zich en, na een overwintering, vormen ze een nieuwe groep die, opnieuw via samenwerking, een nest sticht. Zie ook het kader 'Rangordes en sociaal gedrag bij de Franse veldwesp'.

WAAROM IS SOCIALITEIT ONTSTAAN

Pas sedert het boek van Niko Tinbergen (1951), *The study of instinct*, werd de wetenschappelijke wereld zich er van bewust dat er twee heel verschillende manieren zijn om een antwoord te geven op de vraag: 'waarom is socialiteit ontstaan'. Enerzijds zijn er de mechanismen van de ontwikkeling van het individu en van de interacties tussen de individuen, die van belang zijn. We kunnen 'waarom' vervangen door het woord 'hoe' om hier antwoorden te vinden, zoals in de vorige paragraaf is gedaan. Anderzijds is er de vraag naar de evolutionaire oorsprong, en die kunnen we formuleren als 'waartoe dient het'. Het zijn de twee karakteristieke kanten van de biologie, een tweeledigheid die we niet aantreffen bij de andere natuurwetenschappen.

Het 'waartoe' leidt tot onderzoek naar de selectiedrukken die op lange termijn aanpassingen veroorzaakten, het 'hoe' concentreert de aandacht op de mechanismen van het moment. Op een lange tijdschaal moeten de mechanismen een reeks van kleine veranderingen hebben ondergaan om aanpassing mogelijk te maken. Het ontstaan van socialiteit toont aan, dat er blijkbaar zulke selectiedrukken waren. Via welke evolutionaire lijnen zou dat zijn verlopen. Er zijn veel theorieën geformuleerd (zie kader 'Vroege verklaringen voor het ontstaan van socialiteit'), waarvan er tegenwoordig drie nog een belangrijke rol spelen.

Drie theorieën

De wijze waarop vrouwtjes tot samenwerking komen moet altijd samenhangen met de voordelen, die er voor ieder van hen aan die vorm van samenwerking verbonden zijn. Voor de ontwikkeling van sociale verbanden zijn drie verschillende theorieën geformuleerd: mutualisme, manipulatie en *kin selection*. De theorieën over mutualisme en manipulatie verwijzen direct naar de processen en mechanismen, zoals deze zich afspelen in een kolonie. De kin selection-theorie doet geen uitspraak over de aard van de processen waarmee het resultaat wordt bereikt. Daardoor sluiten deze drie theorieën elkaar niet noodzakelijkerwijs uit.

VROEGE VERKLARINGEN VOOR HET ONTSTAAN VAN SOCIALITEIT**Darwin en de sociale insecten**

De kern van de evolutietheorie van Charles Darwin is, dat de individuen van een soort op allerlei wijzen met elkaar in competitie zijn: om het beste voer, de beste broedplaatsen, de beste seksuele partners, etc. De individuen die het meest succesvol zijn in deze competitie, zullen de meeste gelegenheid hebben om hun eigen erfelijke eigenschappen in de populatie door te geven. Deze individuen hebben de hoogste 'fitness'. De relatieve fitness van een individu wordt ook wel omschreven als de mate van aanpassing aan de specifieke kenmerken van de omgeving. De omgevingsfactoren fluctueren weliswaar, maar het totaal van de erfelijke eigenschappen binnen de populatie zal zich aan het gemiddelde van deze omgevingsfactoren aanpassen.

Bij het ontwikkelen van zijn evolutietheorie begreep Darwin dat de hooge sociale insecten een uitdaging vormden voor zijn theorie. Immers, werkers zijn gespecialiseerd in het verrichten van taken die van groot belang zijn voor het reproductiesucces van hun koningin, maar ze komen zelf niet tot voortplanting. Waar komt de erfelijke achtergrond vandaan die tot de vorming en functionering van werkers leidt?

In Darwins tijd was over erfelijkheid nog maar weinig bekend. Hij publiceerde zijn 'Origin of Species' in 1859, enige decennia voordat Mendel zijn erfelijkheidsproeven deed, en 40 jaar voordat Hugo de Vries deze proeven van Mendel in de wetenschappelijke aandacht bracht. Darwins verklaring voor het ontstaan van werkers is dan ook opmerkelijk correct te noemen.

Darwin wees erop, dat het succes van een mierenkolonie moet worden gemeten aan het aantal nieuwe kolonies dat wordt voortgebracht. Omdat de werkers dochters zijn van de koningin, wordt door het hele complex van erfelijke informatie van de koningin bepaald hoe werkers er uit zien, hoe ze functioneren, en zelfs hoeveel er zullen werken aan de verschillende taken. De efficiëntie van de kolonie zit verborgen in het complex van erfelijke eigenschappen dat is ondergebracht in de koningin. Deze efficiëntie leidt tot haar reproductiesucces, dat in dit geval wordt uitgedrukt in het aantal nieuwe kolonies dat zij voortbrengt in vergelijking met het succes van andere koninginnen van dezelfde soort in dezelfde omgeving. Iedere toevallige genetische mutatie die leidt tot een beter functioneren van het totaal van haar werkers zal in de

populatie in frequentie gaan toenemen.

In moderne literatuur staat vaak dat de sociale insecten voor Darwin een dilemma vormden, waarvoor hij geen oplossing wist. Nu, een kleine 150 jaar na dato, zijn we wetenschappelijk echter niet eens veel verder dan een nadere invulling van Darwins gedachte.

De kolonie als superorganisme

De evolutietheorie legt de nadruk op de onderlinge competitie van sex- en soortgenoten. Hiervan lijkt in een insectenkolonie met onderlinge samenwerking geen sprake. De insectenkolonie werd daarom rond het begin van de 20e eeuw vergeleken met het lichaam van solitaire meercellige organismen: zoals een meercellig organisme gespecialiseerde organen heeft om zichzelf in stand te houden, zo werden in de insectenkolonie ook groepen van individuen onderscheiden die zorg droegen voor de voeding, verdediging en voortplanting van de kolonie. Dit leidde ertoe, dat men de insectenkolonie ging beschouwen als een superorganisme, een organisme waarvan de afzonderlijke organen zijn verzelfstandigd (WHEELER 1911, 1928). Deze visie werd vervolgens decennialang geheel verworpen. Het ontdekken van selectieprocessen die zich afspelen op het niveau van de kolonie maakte, dat er recent weer aandacht is gekomen voor het begrip superorganisme (HÖLLEDOBLER & WILSON 1990).

Een belangrijk verschil tussen een organisme en een superorganisme is de mate waarin de componenten genetisch identiek zijn. Een meercellig individu ontstaat uit een enkele (bevruchte) eicel. Deze deelt zich, en de delingsproducten vormen daarna de verschillende organen. De meeste cellen waaruit een organisme is opgebouwd, zullen zich niet via hun delingsproducten kunnen voortzetten in een volgend individu, maar ze kunnen dat zonder meer overlaten aan de cellen die de geslachtscellen produceren, want in hun genetische samenstelling zijn ze volkomen identiek aan deze cellen. In tegenstelling daarmee ontstaan de individuen waaruit een kolonie is opgebouwd ieder uit een nieuwe eicel. Deze eicellen, en soms ook de bevruchtende spermacellen, zijn genetisch gezien onderling verschillend. Daarom zijn de in een evolutionair perspectief te beschouwen interesses van de leden van een kolonie niet gelijk. De betekenis hiervan komt elders in dit hoofdstuk aan bod.

Mutualisme

Eén van de theorieën over het ontstaan van sociale broedzorg is die van het mutualisme (LIN & MICHENER 1972). Samen nestelen levert voordeel op met betrekking tot de nestbouw, voedselverwerving en verdediging van het nest. Wanneer de samenwerkende vrouwtjes van een soort gemiddeld meer nakomelingen produceren dan hun solitair nestelende soortgenoten, is er een selectiedruk om tot samenwerking te komen. Dat hoeft niet te betekenen dat het reproductiesucces voor ieder van de samenwerkende vrouwtjes gelijk is: een klein vrouwtje zou het misschien alleen niet redden en ze zou als hulp bij een groter vrouwtje betere kansen kunnen hebben op enig nageslacht, terwijl het grotere vrouwtje profiteren kan van de activiteiten van haar helpster.

Manipulatie

Een tweede verklaring staat bekend als manipulatie (ALEXANDER 1974, ALEXANDER & SHERMAN 1977, MICHENER 1974, MICHENER & BROTHERS 1974). Wanneer twee vrouwtjes op dezelfde plaats willen nestelen, kan het sterkste vrouwtje er belang bij hebben het zwakkere mee te laten werken. Het nest is dan eerder klaar en ze hoeft er zelf minder energie in te steken. Het sterkere vrouwtje kan achteraf een belangrijk deel van

de door het andere vrouwtje verrichte werk via agressie opeisen. In het geval van een matrifiliaal nest zijn kleine dochters beter te manipuleren dan grote. De eerste werkers die zo'n nest voortbrengt, zijn doorgaans dan ook klein. Dat maakt hun mogelijkheden om elders zelfstandig te nestelen geringer, zodat er niets anders op zit dan als helper te fungeren. Ook de afwezigheid van mannetjes in de populatie beperkt de reproductieve mogelijkheden van de dochters.

Kin selection

De derde verklaring staat bekend onder de naam *kin selection* (verwanten selectie, HAMILTON 1964). Deze theorie gaat ervan uit dat evolutie is gebaseerd op het zo succesvol mogelijk doorgeven van het genetisch materiaal, en daarbij zijn de individuen van een soort in onderlinge concurrentie. Van belang voor een individu is de representatie van het eigen genenmateriaal in de toekomstige populatie, met andere woorden het eigen reproductiesucces in vergelijking met dat van anderen. De genen kunnen doorgegeven worden met de klassieke voortplanting, maar ook door een naaste verwant te helpen bij diens voortplanting: met dat individu heeft de helper immers veel genetisch materiaal gemeen. Wanneer de kansen op eigen voortplanting ge-

ring zijn, terwijl de verwant dankzij de gegeven hulp een groter nakomelingschap kan produceren, zou hulp geven, voor wat betreft het verspreiden van de eigen genen, voordeliger kunnen zijn dan pogen zichzelf voort te planten.

Wespen en mieren en de kin selection-theorie

De kin selection-theorie heeft een bijzondere toepassing gevonden bij de verklaring van de socialiteit van wespen, mieren en andere Hymenoptera. Bij deze insectengroep ontstaan mannetjes uit onbevuchte (haploïde) eieren en vrouwtjes uit bevruchte (diploïde) eieren. Terwijl een moeder met haar zonen en dochters in dezelfde mate verwant is (in ieder ei zit 50% van haar genetisch materiaal), is de verwantschap tussen broers en zussen onderling niet gelijk. Zusters hebben ook erfelijke factoren van hun vader ontvangen, terwijl zonen geen vader hebben. Omdat tijdens de reductiedeling telkens een willekeurige helft van het erfelijk materiaal van de moeder in de eicelkern terecht komt, zijn de (nog) onbevuchte eieren onderling gemiddeld voor 50% identiek. Een mannetje is daardoor gemiddeld 50% verwant met zowel zijn broers als zijn zussen. Maar een vrouwtje heeft ook genen van haar vader en die hebben de mannetjes niet. Voor haar is de verwantschap met een broer slechts gemiddeld 25%.

Bij de vorming van sperma vindt geen reductiedeling plaats, dus alle spermatozoën zijn genetisch gelijk, zowel aan elkaar als aan de onbevuchte eicel waaruit hun vader ontstond. Wanneer twee zusjes dezelfde vader hebben, hebben ze naast de gemiddelde verwantschap van 50% via het haploïde

ide ei van moeder's zijde, ook een 100% verwantschap via de haploïde spermacel van vaderszijde. Als diploïde individuen zijn ze dus gemiddeld voor 75% identiek (fig. 4). Dat betekent, dat een jong vrouwtje dat geboren wordt in het nest waarin ook haar moeder nog aanwezig is, beter een bevrucht ei van haar moeder kan opkweken tot een volle zus dan dat ze zelf een nakomeling voortbrengt waarmee ze immers, door de reductiedeling voorafgaand aan de productie van dat ei, voor 50% identiek is.

Deze gedachte is weliswaar aantrekkelijk voor het verklaren van het zo veelvuldig voorkomen van allerlei vormen van socialiteit bij wespen en mieren en andere Hymenoptera, maar het veronderstelt dat aan een aantal evolutionaire randvoorwaarden voldaan is, die voorafgaan aan deze genetische basis van de sociale evolutie.

Allereerst is het nodig, dat alle nakomelingen van eenzelfde vader afstammen: met een halfzus is een jonge dochter maar voor 25% verwant. Er is daarom een paringsbiologie nodig waarbij het vrouwtje met slechts één mannetje paart. Meestal betekent dit in de praktijk, dat ze slechts éénmaal in haar leven paren zal.

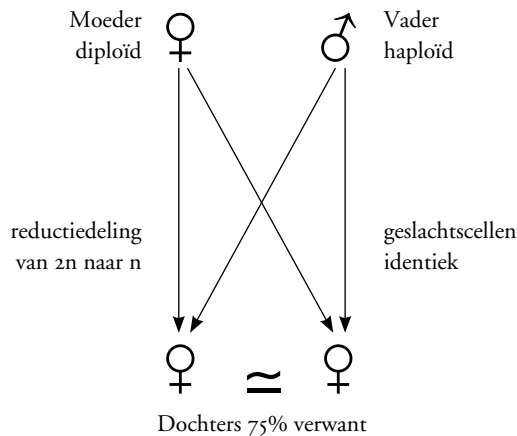
Verder is het nodig dat de dochter haar moeder kan ontmoeten. In een eerdere paragraaf werd al duidelijk dat er, bij de aanloop naar de koloniestructuur, een evolutionaire serie in de ontwikkeling van de broedzorg werd gevonden, waarbij het nest een steeds grotere waarborg leverde voor het opgroeien van het nageslacht. In deze reeks ontstaat op een zeker punt de situatie, dat het oudste vrouwtje in het nest vrijwel zeker de moeder is van jonggeboren vrouwtjes. De jonge vrouwtjes kunnen de voortplanting dan dus aan het dominante vrouwtje overlaten, want hun hoge verwantschap met de te verzorgen larven is dan zeer waarschijnlijk. Een mechanisme waarmee werksters kunnen vaststellen dat het oude, dominante vrouwtje daadwerkelijk hun moeder is, is niet noodzakelijk.

De oude moeder moet natuurlijk nog wel goed kunnen functioneren, en daarvoor is het nodig dat er een evolutieproces is dat ervoor zorgt dat de moeder steeds langer in leven blijft.

Tenslotte heeft het voor een dochter alleen maar zin om voor de eieren en larven van haar moeder te zorgen, als de moeder meer bevruchte eieren (vrouwtjes) dan onbevuchte (mannetjes) produceert. De dochter is immers slechts voor 25% verwant met haar broertjes. Kolonies van mieren, wespen en bijen zijn dan ook opgebouwd uit vrouwelijke werksters. De mannetjes worden alleen in korte perioden, voorafgaand aan het voortplantingsseizoen, geproduceerd.

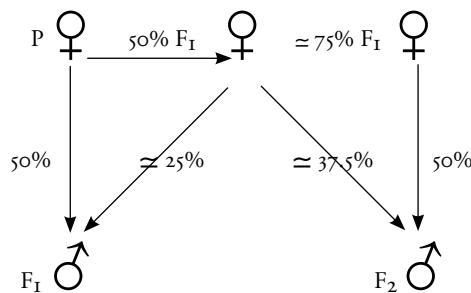
Figuur 4

De onderlinge verwantschap van volle zusters. Bij de vorming van het ei, in de diploïde moeder, treedt een reductiedeling op, waardoor de haploïde eieren gemiddeld 50% van hun chromosomen gemeen hebben. Worden ze bevrucht, met het genetisch identieke sperma van de haploïde vader, dan resulteert dit in een onderlinge verwantschap van gemiddeld 75%.



Figuur 5

Het conflict: wie produceert de mannetjes? Op grond van de verwantschappen geeft een dochter, ook als zij zelf geen eieren kan leggen, de voorkeur aan zonen vna haar zuster boven die van haar moeder. P: het ouderdier, de moeder van de kolonie. F1: haar nakomelingen van de eerste generatie. F2: nakomelingen van de tweede generatie.



**HET CONFLICT TUSSEN KONINGIN EN WERKSTERS
Wie produceert de mannetjes?**

In figuur 5 is aangeduid dat, theoretisch gezien, meewerkende dochters liever zelf de mannetjes voortbrengen dan dat ze dit aan hun moeder zullen overlaten: met de eigen zonen zijn ze voor 50% verwant, met hun broertjes slechts 25%. Een werkster zal dus in eerste instantie zelf zo'n haploïde ei willen produceren. Mocht ze daartoe niet in staat zijn, dan zal ze de voorkeur geven aan de zoon van een zus boven de zoon van haar moeder, omdat ze meer met de zus dan met de moeder verwant is. De theorie voorspelt dan ook, dat er op kolonieniveau een tegenstelling is tussen de

evolutionaire belangen van de werksters en die van de koningin. Dat conflict is er niet ten aanzien van de productie van vrouwtjes, zelfs niet wanneer de werksters hebben kunnen paren.

Deze simpele, maar fundamentele verschillen in de genetische interesses van de leden van een kolonie geven in alle duidelijkheid aan, waarom het oudere idee de kolonie te beschouwen als een superorganisme onvolkomen is. Tegelijkertijd geven deze schema's niet meer aan dan het begin van de sociale evolutie. In het rijke scala van levensvormen zijn soorten te vinden die geheel voldoen aan deze modellen, maar de meeste soorten hebben een ingewikkelder biologie. Theoretici hebben dan ook meer complexe modellen bedacht om zulke vormen te verklaren.

Investeringsratio's

Voor veel soorten is inmiddels aangetoond dat er inderdaad een genetisch-evolutionair conflict is tussen de belangen van werksters en koninginnen, en dat dit bepalend is voor belangrijke aspecten van de biologie van een soort. Belangrijk in dit verband is de gedachte dat investeringen in zonen gelijk zouden moeten zijn aan die in dochters (FISHER 1930). Immers, wanneer één van de twee seksen minder voorkomt dan de andere, is het gemiddelde reproductieve succes van de zeldzame sekse groter dan dat van de meer algemene sekse. Hierdoor ontstaat een selectiedruk die het produceren van de zeldzame sekse bevordert. Dat leidt ertoe dat er een evenwicht ontstaat waarbij in beide seksen evenveel wordt geïnvesteerd. Als het mannetje bijvoorbeeld twee maal zo zwaar is als het vrouwtje, dan zal het evenwicht liggen bij twee vrouwtjes voor ieder mannetje. In plaats van het zware mannetje kan een vrouwtje evengoed twee dochters produceren. Het mannetje heeft dan gemiddeld tweemaal zoveel kans op een partner als het vrouwtje. Hij zal dus ook tweemaal zoveel nakomelingen hebben. Daarmee is de extra investering in een zwaar mannetje weer in evenwicht met de investering in twee vrouwtjes.

Voortbouwend op deze theorie is een onderzoek uitgevoerd naar de investeringen die mierenkolonies van verschillende soorten doen in mannetjes en jonge koninginnen (TRIVERS & HARE 1976). Voor de koningin zouden gelijke investeringen in de twee seksen het gunstigst zijn (ze is met beide seksen 50% verwant), terwijl werksters een driemaal zo grote verwantschap hebben met hun zuster-koninginnen als met hun broertjes. Voor hen is een grotere investering in vrouwtjes dus gunstiger. Bij mierensoorten waar de koningin met slechts één mannetje paart en de koningin ook de eitjes levert voor de geslachtelijke vormen, is het interessant wiens belang de doorslag geeft. Als de koningin alles domineert, zou men een gelijke investering in mannetjes en vrouwtjes verwachten. Bij totale dominantie van de werksters, die immers de larven moeten voeren en intussen in staat zijn selectief bepaalde individuen op te ruimen, zou men echter een 1:3 verhouding in de investering in respectievelijk mannetjes en koninginnen verwachten. Als zowel de belangen van koningin als werkster een rol spelen, dan zou de verhouding tussen deze twee investeringsratio's in moeten liggen. In veel gevallen blijken de werksters inderdaad de uiteindelijke controle te hebben over de productie van en investering in beide geslachten (TRIVERS & HARE 1976). Dit wordt duidelijk in figuur 6.

Bij een aantal wespensoorten ligt deze controle echter bij

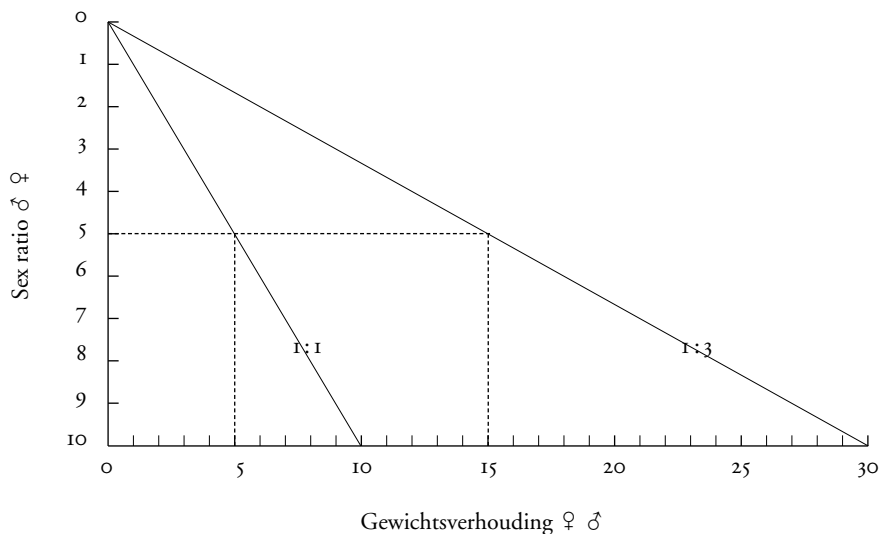
de koningin. Dit komt waarschijnlijk doordat het soorten betreft waarbij de kolonie slechts één seizoen bestaat en de ontwikkelingsduur van een individu veel korter is dan bij mieren.

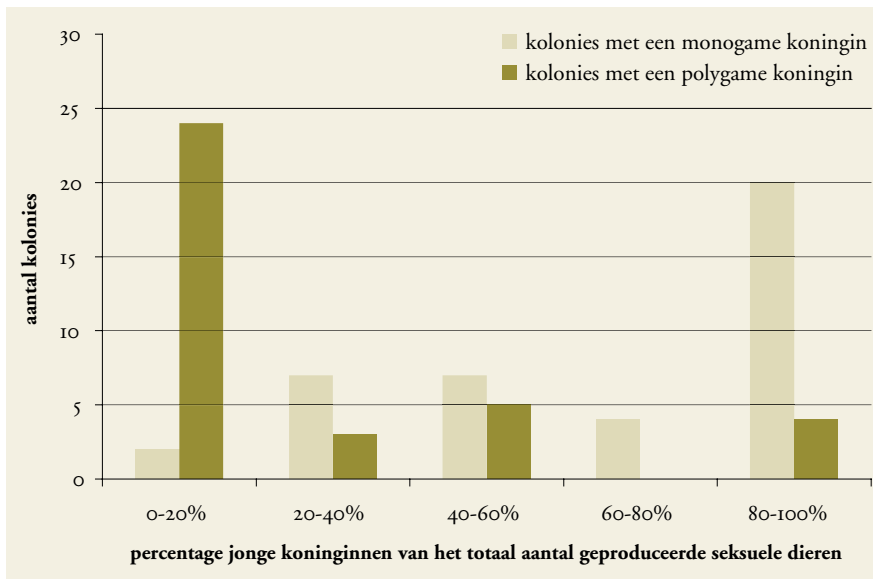
Split sex ratio's

Op Schiermonnikoog is waargenomen dat bepaalde nesten van de wegmier *Lasius niger* vooral mannetjes produceren, terwijl andere nesten in hetzelfde gebied juist koninginnen voortbrachten (VAN DER HAVE ET AL. 1988). Dit verschil begint met verschillen in de paringsbiologie. In kolonies waarvan de koningin met verschillende mannetjes heeft gepaard (polyandrische kolonies), is de verwantschap van een werkster met een opgroeiende jonge koningin gemiddeld laag, omdat het veelal een halfzus is. In kolonies waarvan de koningin slechts met één mannetje heeft gepaard (monandrische kolonies) is die verwantschap juist hoog, want het betreft dan volle zussen. Daardoor is er verschil in de optimale investeringsratio van de werksters tussen beide typen kolonies: in monandrische kolonies zou een ratio van 3:1 (jonge koninginnen: broertjes) voor de werksters optimaal zijn, in polyandrische kolonies een 1:1 ratio. Deze ratio's weerspiegelen immers hun genetische verwantschap, en een eventuele onevenwichtigheid op populatieniveau in de aantallen mannetjes en jonge koninginnen wordt gecompenseerd door de verhoogde paringskans van de zeldzame sekse. Maar deze ratio's gelden alleen, wanneer alle kolonies in de populatie gemiddeld hetzelfde doen, omdat alleen dan de paringskans van ieder geslachtsdier het omgekeerde is van wat een individuele kolonie als geslachtsverhouding heeft gekozen. Het door Fisher (1930) en Trivers & Hare (1976) bedachte mechanisme werkt daarom nog verder door. Voor de monandrische kolonies geldt immers dat er op populatieniveau nog steeds te veel mannetjes zijn, terwijl er voor de polyandrische kolonies te veel koninginnen worden geproduceerd. Dit levert een selectiedruk op die ertoe leidt, dat kolonies een extremere sex ratio produceren dan op grond van de verwantschappen binnen iedere kolonie van de werksters met de geslachtsdieren verwacht werd: in monandrische kolonies worden vooral koninginnen geproduceerd en in polyandrische kolonies vooral mannetjes. Dit wordt de 'split sex ratio' genoemd (fig. 7). Een split sex ratio is ook voor een aantal andere mierensoorten be-

Figuur 6

De verhoudingen in de investeringen in de mannetjes ten opzichte van koninginnen bij 21 soorten mieren, uitgezet tegen de verhouding in het gewicht (koninginnen vergeleken met mannetjes). Wanneer de koningin deze verhouding bepaalt, zullen bijvoorbeeld bij soorten waar de koningin vijf maal zo zwaar is als een mannetje, vijf mannetjes op elke koningin worden geproduceerd. Wanneer werksters de geslachtsverhouding bepalen, verwachten we een 1:5 verhouding in de productie pas, wanneer een koningin 15 maal zo zwaar als een mannetje is (zie stippe lijntjes). Voor de meeste soorten mieren werden verhoudingen gevonden die in de buurt liggen van de buitenste lijn in de figuur, wat erop duidt dat werksters de geslachtsverhouding reguleren (NAAR TRIVERS & HARE 1976).





Figuur 7

Bij *Formica truncorum* vond Sundström (1994) gedurende vier opeenvolgende jaren een overtuigend verband tussen de verhouding waarin een kolonie de koninginnen en mannetjes produceert (de sex ratio) en het al dan niet monogaam zijn van de koningin. Voor de populatie leidt dit tot een 'split sex ratio' (voor verdere uitleg zie tekst).

schreven (BOOMSMA 1993, SUNDRÖM 1994, 1995). Het is onbekend hoe de ene kolonie kan reageren op wat andere kolonies in het zelfde gebied doen, of hoe binnen een kolonie bekend kan zijn welk percentage koninginnen in de populaties met slechts één mannetje paarde en hoeveel met verschillende.

ANDERE SOCIALE INSECTEN

Sociale levensvormen beperken zich binnen de insecten niet tot de vliesvleugeligen. Alhoewel andere sociale insecten strikt genomen buiten het bestek van dit boek vallen, wordt er hier kort aandacht aan besteed. Het gaat om de termieten, sommige bladluizen en sommige tripssoorten. Alleen de laatste groep heeft met de Hymenoptera gemeen dat ze haplo-diploid zijn, waardoor de hoge mate van verwantschap tussen zussen ontstaat. Bij termieten en bladluizen ontstaat die grotere verwantschap op een andere wijze: respectievelijk via inteelt en via parthenogenetische voortplanting.

Termieten

Termieten (orde Isoptera) worden vaak in één adem genoemd met mieren, maar ze zijn hier totaal niet aan verwant. De nauwste verwanten zijn de oorwormen (Dermaptera). De bijna 3000 verschillende soorten (MYLES 1998) consumeren vooral dood, plantaardig materiaal, dat grotendeels uit cellulose bestaat. Ze kunnen dat niet zelf verteren, en gebruiken daarom symbionten in de darm. De cellulose wordt daarbij omgezet in suikers, die de termieten wel kunnen verteren. De 'lagere' termieten hebben een associatie met flagellaten, de 'hogere' met bacteriën. Ook zijn er soorten die daarnaast schimmels gebruiken, die ze kweken in aparte schimmeltuinen. Bovendien zijn de symbionten in staat atmosferische stikstof te gebruiken bij het opbouwen van aminozuren, de bouwstenen van de eiwitten. Door een deel van hun symbionten te verteren slagen de termieten erin aan de eiwitten te komen waarmee ze hun lichaam opbouwen.

Termieten zijn insecten met een onvolledige gedaantewisseling (hemimetabool): ze hebben geen popstadium, maar doorlopen vanaf het ei een reeks vervellingen, waarbij ze telkens een maatje groter worden. Bij zo'n vervelling verliezen ze, met de bekleding van hun einddarm, ook de daarin

verblijvende symbionten. Na de vervelling moeten ze die opnieuw opnemen. Ze doen dat door de anale uitscheidingen van andere termieten uit de kolonie op te nemen. Waarschijnlijk heeft deze noodzakelijke vernieuwing van de darmbewoners geleid tot de socialiteit van de termieten.

De afzonderlijke individuen ontwikkelen zich in een aantal zeer verschillende vormen. Iedere kolonie begint met een koningin en een koning: een volwassen vrouwtje en mannetje die elkaar buiten het oude nest vinden en samen aan een nieuw nest beginnen. Uit de eerste eitjes ontstaan zowel mannelijke als vrouwelijke larven, en deze ontwikkelen zich tot grote en kleine soldaten (met een stevig kopkapsel en flinke kaken) en werk(st)ers van verschillende formaten. Iedere grootte heeft een eigen specialisatie binnen de kolonie. Terwijl de werksters en soldaten bij mieren en andere Hymenoptera altijd volwassen, maar doorgaans steriele vrouwtjes zijn, bestaat een termietenkolonie uit mannetjes en vrouwtjes die niet volwassen geworden zijn. Ze missen de specifieke kenmerken van de volwassenheid: een geslachtelijke functie, vleugels en ogen, terwijl een groot deel van hun lichaam week en ongepigmenteerd blijft.

De regulatie van het ontstaan van de verschillende vormen berust vermoedelijk op de circulatie van hormoonachtige stoffen in de kolonie, mogelijk via de uitwisseling van anale uitscheidingen. Zulke interindividueel werkende stoffen worden feromonen genoemd. Iedere vorm produceert een eigen verbinding of specifieke mengverhouding van zulke feromonen. Als deze stoffen in voldoende mate in de kolonie circuleren, verhinderen ze dat een individu dat zich op een vervelling (en op de daarmee gepaard gaande differentiatie) voorbereidt, zich op een bepaalde manier gaat ontwikkelen. Wanneer er bijvoorbeeld te weinig soldaten in de kolonie zijn, is hun gezamenlijke productie van het feromoon dat de ontwikkeling van soldaten tegengaat, gering. Dieren die zich in het voorstadium van soldaat bevinden, kunnen zich nu bij de eerstkomende vervelling tot soldaat ontwikkelen. Op dezelfde wijze verhindert de koningin dat vrouwelijke individuen vervellen en het volwassen stadium bereiken, en de koning dat er volwassen mannetjes ontstaan. Als één van hen overlijdt, dan wordt het remmende feromoon niet langer geproduceerd, met als gevolg dat die ontbrekende vorm dus snel weer aangevuld wordt.

Bij sommige nakomelingen ontwikkelen de voortplantingsfuncties zich volledig terwijl de ogen en de vleugels onderontwikkeld blijven. Het zijn dus incomplete volwassenen, een soort substituu-koningen of -koninginnen, die niet uitvliegen maar wel paren. Dat gebeurt binnen de kolonie. Omdat bij een aantal soorten een kolonie vele decennia kan blijven bestaan, terwijl de individuen na enkele jaren sterven, betekent dit opvolgingsmechanisme, dat zonen en dochters van de stichters met elkaar paren. In de loop van de tijd neemt de mate van inteelt in de kolonie dan ook steeds verder toe. De verwantschap van 'helpende' individuen met de te verzorgen nakomelingen, oorspronkelijk 50% (gelijk aan eigen nakomelingen), wordt daardoor geleidelijk groter. Hier is de theorie van Hamilton (kin selection) van toepassing: helpen is uiteindelijk gunstiger dan zelf voortplanten. Natuurlijk produceert elke kolonie, op gezette tijden, een groot aantal volwassen mannetjes en vrouwtjes die wél uitvliegen, en die, nadat ze een partner hebben gevonden, beginnen aan de bouw van een nieuwe kolonie. Een goed

overzicht van de vormen en regulaties in termietenkolonies wordt gegeven door Lüscher (1974), Noirot (1990) en Noirot & Pasteels (1987).

Bladluizen

Bladluizen (orde Hemiptera) hebben een bijzondere levenscyclus. In het algemeen is er een vrouwtje dat zich vestigt op een voedselplant en vervolgens, via ongeslachtelijke voortplanting, alleen dochters voortbrengt (thelytoke parthenogenese). Deze dochters zijn genetisch volkomen identiek aan de moeder. In tegenstelling tot de moeder zijn ze meestal echter ongevleugeld en blijven ze op de plek waar ze werden geproduceerd. Ook deze dochters kunnen zich ongeslachtelijk voortplanten. Zo ontstaat er een kolonie van identieke bladluizen. Na verloop van tijd, bijvoorbeeld wanneer de voedselplant ongeschikt wordt, produceert deze kolonie weer geslachtelijke vormen, met vleugels, die zich verspreiden en paren. De bevruchte vrouwtjes, eventueel na een overwintering of overzomeringsperiode, beginnen dan een nieuwe cyclus.

Bij sommige bladluissoorten komen larven van een apart type voor, die soldaten worden genoemd. Deze soldaten beschermen hun 'normale' zusters doordat ze indringers aanvallen, zoals roofinsecten of soortgenoten van andere kolonies. Ze hebben daardoor een verhoogde sterftekans. Soldaten blijven in hun tweede larvestadium steken en zijn dus steriel. Omdat hun zusters zich wel verder ontwikkelen en zich ver-

menigvuldigen, planten de soldaten zich wel indirect voort. Net als bij termieten is er bij bladluizen een relatie tussen de mate van verwantschap in de kolonie en de aanwezigheid van differentiatie van individuen in voortplanters en verdedigers. En omdat ook de moeder nog aanwezig is, is hier sprake van een eusociale kolonie. Meer informatie is te vinden in Aoki (1982), Sakata & Itô (1991) en Stern & Foster (1996).

Tripsen

Tripsen (orde Thysanoptera) zijn kleine, slanke insecten met veerachtige vleugels. Ze leven van plantensappen. Net als termieten en bladluizen ondergaan ze een onvolledige gedaantewisseling. Socialiteit bij tripsen komt voor bij enkele Australische genera die gallen bewonen, met name op *Acacia*-bomen. De stichter van een kolonie brengt nakomelingen voort binnen zo'n gal. Enkele genera vertonen kleptoparasitisme: ze proberen de gallen van een andere nauwverwante soort binnen te dringen. De parasieten hebben alleen in het begin kans op succes, als het vrouwtje nog alleen is. Hun gastheren verdedigen zich namelijk door de productie van snel groeiende, kleine nakomelingen met onderontwikkelde vleugels. Deze dieren vallen de indringers aan. Later worden ook nakomelingen met normale vleugels geproduceerd. De dieren met kleine vleugels zijn zowel mannelijk als vrouwelijk. Ze hebben enig voortplantingsvermogen en paren zowel onderling als met hun gevleugelde broers en zusters. De gevleugelde vormen vliegen uit, zodat de vrouwtjes elders een nieuwe gal kunnen vormen.

Ook hier speelt de verwantschap een rol bij de verdediging van het 'nest' door gespecialiseerde vormen. Omdat deze tripsenkolonies nog maar 15 jaar geleden zijn ontdekt, bestaat er nog geen definitief beeld van de organisatie ervan, en evenmin van de verschillen die er zijn tussen soorten. Crespi & Mound (1996) geven een eerste overzicht.

