



Blick in die Wissenschaft | 31

Forschungsmagazin der Universität Regensburg

Warum begehen Menschen Gewaltakte?

Multi- und interdisziplinäre Gewalterklärungen

Deutschland – Land mit fehlender Kultur und Tradition für Kinderschutz

Risiko: Flirt

Annäherung und sexueller Übergriff aus psychologischer
und kulturwissenschaftlicher Sicht

Menschen brauchen Hilfe, andere schauen nur zu?

Der Bystander-Effekt

Gewalt und Aggression:

Was sieht der Unfallchirurg – was wissen wir über die
Opferperspektive?

Auge um Auge, Mandibel um Mandibel

Tödliche Kämpfe im Ameisenstaat

Nagezahn um Nagezahn

Translationale Tiermodelle für Aggression

Zwischen humaner Religion und schädlichen Glaubensmächten

Ambivalente Beziehungen
zwischen Religion und Gewalt

Radikale Ästhetik wider antijüdische Gewalt

Pogrome in Text und Bild

Das Konzentrationslager – das *ganz Andere*?

Geschichtsbild, Wahrnehmungsprozesse
und die Literatur der Überlebenden

„Lasciate ogni speranza voi ch’entrate!“

Formen des Widerstands in „totalen Organisationen“

Gewalt Mensch – Tier

Geschichte und Begründung
des Verbots der Tierquälerei

Demokratie und Gewalt

Spuren einer Transformationsgeschichte



Blick in die Wissenschaft
Forschungsmagazin
der Universität Regensburg
 ISSN 0942-928-X, Heft 31/24. Jahrgang

Herausgeber

Prof. Dr. Udo Hebel
 Präsident der Universität Regensburg

Redaktionsbeirat

Prof. Dr. med. Reinhard Andreesen
 Prof. Dr. rer. pol. Susanne Leist
 Prof. Dr. rer. nat. Christoph Meinel
 Prof. Dr. phil. Ursula Regener
 Prof. Dr. rer. nat. Klaus Richter
 Prof. Dr. phil. Hans Rott

Universität Regensburg, 93040 Regensburg
 Telefon (09 41) 9 43-23 00
 Telefax (09 41) 9 43-33 10

Verlag

Universitätsverlag Regensburg GmbH
 Leibnizstraße 13, 93055 Regensburg
 Telefon (09 41) 7 87 85-0
 Telefax (09 41) 7 87 85-16
 info@univerlag-regensburg.de
 www.univerlag-regensburg.de
 Geschäftsführer: Dr. Albrecht Weiland

Abonnementservice

Bastian Graf
 b.graf@univerlag-regensburg.de

Anzeigenleitung

Corinna Kestler
 info@univerlag-regensburg.de

Herstellung

Universitätsverlag Regensburg GmbH
 info@univerlag-regensburg.de

Einzelpreis € 7,00

Jahresabonnement

bei zwei Ausgaben pro Jahr
€ 10,00 / ermäßigt € 9,00
 für Schüler, Studenten und Akademiker
 im Vorbereitungsdienst (inkl. 7% MwSt)
 zzgl. Versandkostenpauschale € 1,64 je
 Ausgabe. Bestellung beim Verlag

Für Mitglieder des **Vereins der Ehemaligen Studierenden der Universität Regensburg e.V.** und des **Vereins der Freunde der Universität Regensburg e.V.** ist der Bezug des Forschungsmagazins im Mitgliedsbeitrag enthalten.



Henning Ernst Müller



Inga Neumann



Isabella von Treskow

Gewalt

in verschiedenen Formen steht mehr denn je im Fokus der gesellschaftlichen Aufmerksamkeit. Zum einen erlebt Deutschland politische Gewalt mit neuer Stärke, etwa die rassistischen Angriffe auf Flüchtlingsunterkünfte oder die Protestaktionen der Gegner der europäischen Krisenpolitik anlässlich der Eröffnung der neuen Zentrale der EZB. Zum anderen sind wir mit verheerenden politischen Zuständen und Kriegssituationen in vielen Ländern der Erde konfrontiert, etwa in der Ukraine, in Syrien oder im Irak, v. a. mit der exzessiven und medial verbreiteten Grausamkeit des IS, mit Machtkonflikten, die Flüchtlinge nach Deutschland treiben. Gewalt findet ebenfalls, wenn auch weniger sichtbar, in privatem Rahmen statt: Gewalt gegen Kinder, Gewalt in der Familie, sexuelle Gewalt.

Den biologischen, historischen und sozialen Ursachen von Gewalt und Aggression, ihren Folgen in Geschichte und Gegenwart für Individuum und Gesellschaft ebenso wie dem Zusammenhang von Aggression, Gewalttaten und medialer Wahrnehmung widmet sich der interdisziplinäre Themenverbund der Universität „Gewalt und Aggression in Natur und Kultur“. In dieser Ausgabe des Forschungsmagazins gibt er Einblicke in die Vielfalt seiner Perspektiven und Einzelthemen.

Der Themenverbund formierte sich 2010 als Zusammenschluss von etwa dreißig Forscherinnen und Forschern aus sieben Fakultäten der Universität Regensburg mit dem Ziel, sich mit unterschiedlichen Aspekten von Aggression bzw. Gewalt aus naturwissenschaftlicher, medizinischer sowie geistes- und gesellschaftswissenschaftlicher Sicht auseinanderzusetzen. Der Akzent liegt besonders auf neuen disziplinären Querverbindungen und daraus hervorgehenden Fragen – Amok und frühe Traumatisierung zählen beispielsweise dazu.

Wo Gewalt auftritt, wird schnell klar, dass sie nur bedingt eindimensional begriffen werden kann. Vielmehr verdeutlichen die im Verbund identifizierten komplexen Themenbereiche, dass eine interdisziplinäre Herangehensweise *conditio sine qua non* für eine weiterreichende Forschung ist. So beschäftigen sich an unserer Universität mit dem Thema Gewalt und Aggression sowohl empirisch arbeitende Disziplinen wie Biologie, Psychologie, Kriminologie und (Forensische) Psychiatrie als auch etwa hermeneutisch oder soziologisch arbeitende, z. B. kultur- und gesellschaftswissenschaftlich orientierte Disziplinen der Geisteswissenschaften. Dabei gilt es, sich mit zahlreichen fächer-spezifischen Unterschieden hinsichtlich der Begriffsdefinitionen, methodischen Ansätze und inhaltlichen Dimensionen auseinanderzusetzen.

Ein besonderes Anliegen ist dem Themenverbund, regelmäßig in öffentlichen Vortrags- und Diskussionsveranstaltungen über aktuelle Schwerpunkte zu informieren und eine Brücke zwischen Universität und Gesellschaft zu schlagen. Sowohl beteiligte Wissenschaftlerinnen und Wissenschaftler des Verbunds wie externe Experten und Forscherinnen oder Forscher anderer Universitäten diskutieren hierbei etwa zu den Themen „Amok und Jugendgewalt“ (2011), „Aggression und Kooperation“ (2012), „Widerstand in Organisationen“ (2014), „Dunkelfeld Pädophilie“ (2014) oder „Frühes Trauma – spätere Gewalt“ (2014).

Das zentrale Projekt des Themenverbunds ist der im Wintersemester 2013/2014 begonnene interdisziplinäre Masterstudiengang „Kriminologie und Gewaltforschung“, in dem die Forschungsgegenstände der Mitglieder des Themenverbunds in der Lehre zusammengeführt werden.



Auge um Auge, Mandibel um Mandibel

Tödliche Kämpfe im Ameisenstaat

Jürgen Heinze

„Tiere sind die besseren Menschen“, sagt der Volksmund und ist sich damit einig mit Konrad Lorenz und anderen Verhaltensforschern der 1950er Jahre, denen aggressive Interaktionen zwischen Tieren der gleichen Art viel milder erschienen als das oft mörderische Miteinander in der menschlichen Gesellschaft. Anstatt sich bei ihren Kämpfen um Ressourcen oder die Rangordnung gegenseitig mit den Hörnern aufzuspießen oder Reißzähnen zu zerfleischen, zeigen viele Tiere scheinbar „moral-analoges Verhalten“ oder gar eine „Tötungshemmung“. Das wahre Verhalten von Tieren entspricht diesen Vorstellungen aber bei Weitem nicht. Vielmehr steigern sich Kämpfe zwischen Rivalen gelegentlich soweit, dass sie zu Verletzungen oder zum Tod eines oder sogar beider Gegner füh-

ren. Modelle der Spieltheorie, insbesondere das grundlegende „Falke-Taube-Spiel“, erklären dies mit den Kosten und Nutzen, die den Kontrahenten aus der Aufgabe oder Fortführung einer aggressiven Interaktion entstehen. Mittlerweile sind die Modelle zwar sehr viel ausgefeilter und lassen neben Verzicht und Eskalation weitere Optionen zu, aber selbst mit diesem einfachen Szenario lässt sich erklären, in welchen Fällen Tiere Artgenossen töten [1]: Für ein Individuum kann es sich auszahlen, eine Interaktion eskalieren zu lassen, wenn die umstrittene Ressource von einzigartigem Wert oder das Risiko, bei der Eskalation selbst geschädigt zu werden, gering ist. Unsere Beobachtungen von tödlichen Kämpfen im Ameisenstaat belegen dies recht eindrücklich.

Die kriegesischen Ameisen

Ameisen werden seit biblischen Zeiten immer wieder als Vorbild für die menschliche Gesellschaft herangezogen: „Gehe hin zur Emmeissen du Fauler, sihe jre weise an vnd lerne“, übersetzte Luther Salomos Sprüche 6,6. Dabei wussten schon die alten Griechen, dass Ameisenstaaten sich gegenseitig bekämpfen – immerhin entstanden die kriegesischen Myrmidonen, die unter Achilles' Führung gen Troja zogen, laut Ovid aus einfachen Ameisen (altgr. Ameise: μύρμηξ). Und tatsächlich zeigen Hunderte ausführlicher Studien, dass viele Ameisenarten ihre Nester und Fouragier-Areale äußerst aggressiv gegen Artgenossinnen verteidigen. Bei den Honigtopfameisen in den Halbwüsten im Südwesten der USA enden solche Territorialgefechte nicht selten in der kompletten Zerstörung des schwächeren Staats inklusive des Verschleppens seiner Brut und der Honigvorräte in Form von an der Nestdecke hängenden, kugelförmigen mit Nektar vollgestopften Arbeiterinnen.

Aber wenigstens im Inneren des Staates scheint es doch wohl organisiert und harmonisch zuzugehen. Die Ansicht, dass alle Nestgenossinnen selbstlos und ohne Reibereien zum Wohl des gesamten Staates arbeiten, lässt sich jedoch leider auch nicht aufrechterhalten. Untersuchungen der letzten Jahrzehnte haben dieses Bild vom konfliktfreien Superorganismus so weit geändert, dass Insektenstaaten bereits als Polizeistaaten bezeichnet wurden, gekennzeichnet von gegenseitiger Überwachung, Manipulation, Bestrafung – und eben auch von tödlich endenden Kämpfen (Heinze 2004).

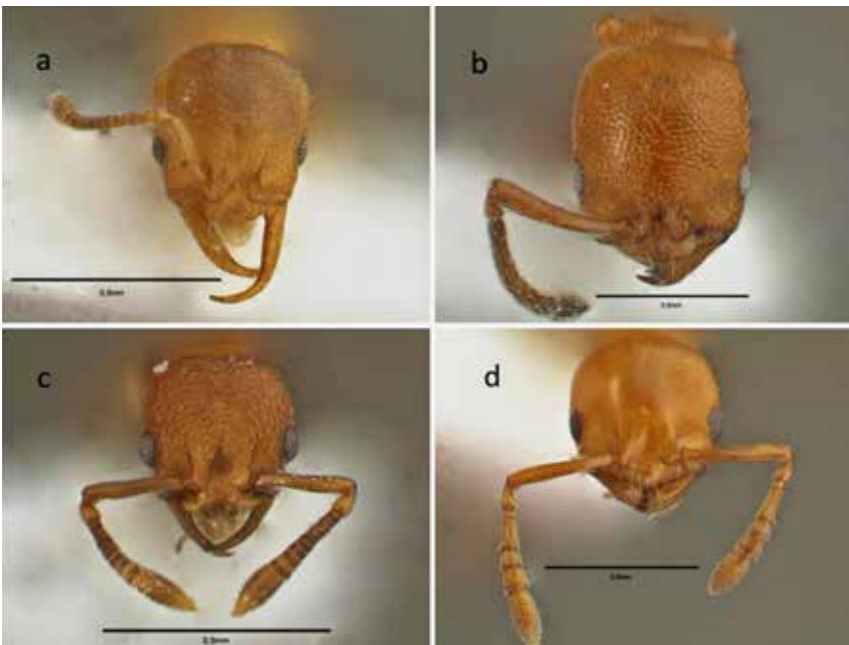
In Regensburg untersuchen wir seit fast 15 Jahren die aggressiven Interaktio-

		Spieler B	
		„Falke“	„Taube“
Spieler A	„Falke“	$(V-C)/2$ $(V-C)/2$	V 0
	„Taube“	0 V	$V/2$ $V/2$

1 Auszahlungsmatrix des „Falke-Taube-Spiels“ von John Maynard Smith und George Price. Zwei Spieler streiten sich um eine Ressource mit dem Wert V . Sie haben dabei nur zwei Verhaltensweisen zur Verfügung: „Falke“ bedeutet, den Streit so lange eskalieren zu lassen, bis es zu ernsthaften Verletzungen oder sogar zum Tod kommt (Kosten C), „Taube“ bedeutet, zu drohen, aber aufzugeben, wenn der Kontrahent nicht selbst nachgibt. „Falke“ gewinnt gegen „Taube“ und erhält die gesamte Ressource, während „Taube“ leer ausgeht. „Taube“ gegen „Taube“ führt zur Aufteilung der Ressource, „Falke“ gegen „Falke“ zu ernsthaften Beschädigungen und einem dadurch stark verringerten Wert der Ressource. Welche der beiden Strategien sich durchsetzt, hängt von den exakten Werten von V und C ab. In der Natur gibt es natürlich noch zahllose weitere Verhaltensmöglichkeiten, die in neueren spieltheoretischen Modellen berücksichtigt werden.



2 Die Ameise *Cardiocondyla obscurior* nistet in Hohlräumen in Pflanzenmaterial, z. B. in zusammengerollten Citrus-Blättern, wie hier in einer Versuchsplantage der Estação Experimental de Lemos Maia in Una, Brasilien (Bilder J. Heinze). Das obere kleine Bild zeigt zwei Arbeiterinnen bei der Brutpflege (Bild L. Schrader).



3 Frontalansicht der Köpfe verschiedener *Cardiocondyla*-Männchen: a) *C. obscurior*, b) *C. venustula*, c) *C. „latifrons“*, d) *C. batesii*. Die flügellosen Männchen von *C. obscurior* und *C. „latifrons“* benutzen ihre säbelförmigen Mandibeln, um Rivalen auszuschalten, Männchen von *C. venustula* verteidigen Territorien im Nest mit ihren kräftigen, gezähnten Mandibeln, und Männchen von *C. batesii* tolerieren sich gegenseitig – ihre Mandibeln sind relativ schwach ausgeprägt (Bilder S. Frohschammer und C. Klingenberg).

nen von Männchen und Königinnen in den Staaten verschiedener Ameisenarten. Die Gattung *Cardiocondyla* hat sich dabei als besonders gut geeignetes Modellsystem erwiesen. Je nach Art leben die 2–3 mm winzigen Ameisen in erbsengroßen Kammern im Boden, in Steinritzen oder in kleinen Hohlräumen in Pflanzen, wie zum Beispiel in sich nicht weiter entwickelnden

Anlagen von Kokosnüssen oder zusammengefalteten Citrus-Blättern [2]. Komplette *Cardiocondyla*-Staaten bestehen aus einigen Dutzend Arbeiterinnen und einer oder wenigen Königinnen. Im Labor lassen sie sich bequem in Petrischalen mit Gipsboden halten, wobei ein kleines, von einem Glasplättchen abgedecktes Loch im Gips als eigentliches Nest, der Rest der Pe-

trischale als Areal zum Futtersuchen dient. Unter dem Binokular lassen sich die Ameisen in diesen Kunstnestern gut beobachten und mit etwas Ausdauer wird man früher oder später Zeuge heftiger Antennengefechte und Beißereien, die nicht selten zum Tod eines oder sogar beider Beteiligten führen.

Tödlich endende Kämpfe kommen bei *Cardiocondyla* in zwei verschiedenen Zusammenhängen vor. Zum einen kämpfen die Männchen von *C. obscurior*, *C. minutior* und vielen anderen tropischen Arten äußerst aggressiv um die Möglichkeit, sich mit Jungköniginnen zu verpaaren. Zum anderen kämpfen die Jungköniginnen einiger südostasiatischer Arten selbst um die Übernahme bereits etablierter Nester. Im Folgenden sollen die ultimativen und proximalen Ursachen beider Kämpfe erläutert werden.

Intrasexuelle Selektion:

Konkurrenz um Paarungschancen

Das Paarungsverhalten vieler Ameisenarten ist recht unspektakulär. Männchen und Jungköniginnen sind geflügelt und verlassen ihr heimatliches Nest zu einem bestimmten Zeitpunkt im Jahr, um sich dann in großen Aggregationen mit Geschlechtstieren anderer Staaten zum Hochzeitsflug zu sammeln. Nach der Paarung mit einem oder wenigen Männchen werfen die Königinnen ihre Flügel ab und verkriechen sich im Boden, um eine neue Kolonie zu gründen. Die Männchen sterben nach dem Hochzeitsflug. Aufgrund der räumlichen und zeitlichen Begrenzung der Paarungsaktivitäten ist es für Männchen unmöglich, ein Territorium oder einen Harem gegen die Vielzahl von Konkurrenten zu verteidigen – um Weibchen zu kämpfen lohnt sich für ein Ameisenmännchen nicht. Daher ist der Körperbau der Männchen auch nicht für Aggressionen ausgelegt: Sie sind meist grazil gebaut und weisen im Gegensatz zu den Männchen anderer Tierarten keine besonderen Waffen auf. Die Wahrscheinlichkeit, dass sich Männchen mit einer Vielzahl von Jungköniginnen verpaaren können, ist gering. Es ist daher evolutiv nicht „sinnvoll“, schwere Hoden heranzutragen, die den Spermienvorrat einige Tage nach dem erfolgten Hochzeitsflug wieder auffüllen könnten. Bei fast allen Ameisenarten beginnen die Männchen ihr Liebesleben mit zurückgebildeten Hoden und einer limitierten Spermienmenge, die für nur eine oder wenige Kopulationen ausreicht. Der Hochzeitsflug

lässt somit wenig Spielraum für sexuelle Selektion, also Männchenkämpfe oder Partnerwahl. Für die meisten anderen Typen des Paarungsverhaltens von Ameisen gilt prinzipiell das Gleiche.

Die Gattung *Cardiocondyla* macht hier jedoch eine Ausnahme. Neben den herkömmlichen geflügelten Männchen kommen bei *Cardiocondyla* flügellose Männchen vor („ergatoide Männchen“ [3], die ihr heimatliches Nest nie verlassen. Statt zu Hochzeitsflügen aufzubrechen, versuchen sie, die im Nest schlüpfenden Königinnen für sich zu monopolisieren, indem sie alle anderen Männchen eliminieren: Sie zerteilen sie mit ihren stark entwickelten Mandibeln (Kieferzangen) oder beißen ihnen kurzerhand den Kopf oder den Hinterleib ab. Erfolgreiche Männchen können somit einen Harem von Dutzenden von Jungköniginnen erobern. Verglichen mit den anderen, eher ephemeren Ameisenmännchen sind ergatoide *Cardiocondyla*-Männchen extrem langlebig und potent – das Männchen einer südostasiatischen Art überlebte in einer Laborkolonie mehr als ein Jahr und selbst Monate alte Methusalems haben noch voll ausgebildete Hoden, die kontinuierlich neue Spermien bilden.

Mit dem Falke-Taube-Modell lässt sich sehr gut erklären, warum *Cardiocondyla*-Männchen versuchen, sich gegenseitig zu töten, anstatt den Zugang zu den Jungköniginnen ritualisiert und beschädigungsfrei zu regeln. Zum einen besteht für ein bereits etabliertes Männchen nur ein geringes Risiko darin, einen frisch geschlüpften Rivalen zu töten: Dessen Cuticula ist noch nicht ausgehärtet, seine Mandibeln sind weich und stellen für das ältere Männchen kaum eine Bedrohung dar. Ganz allgemein können Interaktionen eskalieren, wenn für den Aggressor nur ein geringes Risiko besteht, seinen Rivalen auszuschalten. Die gelegentlich bei Löwen oder Schlankaffen (Hanuman-Languren) beobachtete Kindstötung (Infantizid) entspricht genau diesem Schema: Übernimmt ein neues Männchen einen Harem, tötet es den Nachwuchs seines Vorgängers und sorgt so dafür, dass die Weibchen schnell wieder paarungsbereit sind, statt weiter Jungen zu säugen. Genau wie bei *Cardiocondyla* haben die Jungen den Kiefern des älteren Männchens wenig entgegenzusetzen. Letzteres geht also bei seinem Infantizid kein Risiko ein.

Wann ein Männchen schlüpft und aushärtet, bestimmt somit, ob es in der Männchenkonkurrenz um den Harem der Jung-

königinnen erfolgreich sein wird oder nicht: Das erste Männchen eliminiert alle, die nach ihm heranwachsen. Dies bedeutet natürlich auch für die Mütter der Männchen den Selektionsdruck, möglichst schnell Männchen zu produzieren – sie erhöhen damit ihre Chancen, Kopien der eigenen Gene nicht nur über ihre Töchter, sondern auch die Söhne weiterzugeben. Königinnen produzieren nach der Gründung eines neuen Insektenstaats üblicherweise erst einmal über mehrere Monate oder sogar Jahre nur Arbeiterinnen und beginnen mit der Aufzucht von Jungköniginnen und Männchen erst, wenn der Staat eine gewisse Größe erreicht hat. In von mehreren *Cardiocondyla*-Königinnen gemeinsam gegründeten Staaten konnten wir beobachten, dass sie zeitgleich mit den ersten Arbeiterinnen Söhne produzieren – ganz wie wir dies aufgrund des Konkurrenzvorteils für das älteste Männchen erwartet hatten.

beiterinnen an Antennen und Beinen gepackt, gezerrt und sozusagen „geachtet“. Im Gegensatz zur Eliminierung von Jungmännchen gehen in einem solchen Kampf beide Männchen ein hohes Risiko ein, denn nicht selten sind beide Männchen mit dem Sekret gekennzeichnet und werden infolgedessen von den Arbeiterinnen attackiert. In diesem Fall erklärt das Falke-Taube-Modell die tödlich endende Interaktion mit dem einzigartig hohen Wert der umkämpften Ressource: Ergatoide *Cardiocondyla*-Männchen haben kaum eine andere Möglichkeit, sich mit Jungköniginnen zu verpaaren als innerhalb ihres Nestes. Anstatt also aufzugeben und ohne die Aussicht auf Fortpflanzung zu überleben, kämpfen sie weiter um ihre Chance, zu siegen und Nachkommen zu produzieren. Die ähnlich fatal endende Konkurrenz zwischen den Männchen von Feigenwespen oder der parasitoiden



4 Ein älteres ergatoides Männchen von *C. obscurior* attackiert einen frisch geschlüpften Rivalen, dessen Cuticula noch hell und wenig ausgehärtet ist.

Während die Männchen der meisten *Cardiocondyla*-Arten ihre Rivalen sehr effizient zu einem sehr frühen Zeitpunkt ausschalten, schaffen es junge Männchen von *C. obscurior* gelegentlich, unentdeckt zu schlüpfen und ihre Cuticula auszuhärten. In einem solchen Fall kommt es dazu, dass sich zwei erwachsene Männchen gegenseitig mit ihren säbelförmigen Mandibeln packen und versuchen, sich mit Sekreten aus dem Enddarm zu bestreichen [4]. Wer dermaßen angeschnitten ist, wird von Ar-

Wespe *Melittobia* lässt sich ebenfalls dadurch erklären, dass sie fern ihres Geburtsorts (Feigenfrüchte bei Feigenwespen, Insektenpuppen bei *Melittobia*) nicht auf paarungswillige Weibchen stoßen.

Eines der Ziele unserer aktuellen Arbeiten ist nun, die genomische Grundlage der erstaunlichen morphologischen Variabilität von *Cardiocondyla* aufzudecken. Mit finanzieller Unterstützung durch die DFG gelang es, das Genom von *Cardiocondyla obscurior* zu sequenzieren. Durch den Ver-



5 Felsiges Bachbett im philippinischen Regenwald. Im Zuge unserer Untersuchungen zum Verhalten von *C. „argyrotricha“* und *C. „latifrons“* wurden unweit dieser Stelle auch Kolonien einer vorher unbekannten *Cardiocondyla*-Art entdeckt. Aufgrund der ungewöhnlichen Färbung wurde die Ameise mittlerweile als *C. pirata* beschrieben: links die Arbeiterin mit der den Artnamen inspirierenden Augenbinde in Seitenansicht, rechts ein Porträt des Männchens (Bilder von R. Schulz aus B. Seifert & S. Frohschammer 2013, ZooKeys 301: 13–24; Habitatsfoto: S. Frohschammer).

gleich der Genexpression in Larven von Jungköniginnen, Arbeiterinnen, ergatoiden Männchen und geflügelten Männchen konnten bereits erste Aufschlüsse über die genetischen Mechanismen der Differenzierung gewonnen werden.

Konkurrenz um das mütterliche Nest

Auch beim zweiten Typ tödlich endender Interaktionen im Ameisenstaat spielt der Wert der umkämpften Ressource eine entscheidende Rolle. Allerdings geht es bei den Beißgefechten von *Cardiocondyla*-

Königinnen nicht um Paarungsmöglichkeiten, sondern um die alleinige Übernahme eines bereits etablierten Nestes. Alleine einen neuen Staat zu gründen ist oft erfolglos, denn viele frisch verpaarte Jungköniginnen werden gefressen oder von Parasiten befallen. Die Erfolgsrate steigt stark an, wenn Königinnen sich mit anderen Gründerinnen zusammentun. Allerdings findet diese Kooperation spätestens dann ein Ende, wenn die ersten Arbeiterinnen geschlüpft sind, die die Brut und die Königinnen mit Nahrung versorgen und verteidigen: Die Königinnen fangen an, sich gegenseitig zu attackieren, zu töten oder zumindest aus dem Nest zu werfen. Dass solche kooperativen Koloniegründungen bei Ameisen weit verbreitet sind, lässt darauf schließen, dass die Wahrscheinlichkeit, daraus als Siegerin hervorzugehen und das Nest zu übernehmen, größer ist als die, alleine erfolgreich einen neuen Staat zu gründen. Bei südostasiatischen *Cardiocondyla*-Arten konnten wir beobachten, dass Jungköniginnen nach dem Tod ihrer Mutter darum konkurrieren, den bestehenden Staat zu erben. *C. „latifrons“* oder *C. „argyrotricha“* (vorläufige Namen, da die Arten noch nicht wissenschaftlich beschrieben wurden) legen ihre Nester in Spalten in Felsblöcken an [5]. Solche Nester sind recht stabil, nur wenige Spalten haben aber genau die richtige Größe, Form und Ausrichtung. Die Chance, beim Auswandern aus dem mütterlichen Nest eine geeignete Nistmöglichkeit zu finden, ist damit gering und der extrem hohe Wert des alten Nests erklärt, warum die Kämpfe zwischen den Jungköniginnen eskalieren. Imker (und Bienenforscher) kennen ein ähnliches Verhalten von der Honigbiene: Dort rivalisieren Jungköniginnen nach dem Ausschwärmen der alten Königin und eines Teils der Arbeiterinnenschaft um die Übernahme des nun königinnenlos gewordenen Stocks und töten sowohl erwachsene als auch noch nicht geschlüpfte Konkurrentinnen durch gezielte Stiche.

In den Staaten vieler anderer sozialer Insekten tolerieren sich Königinnen aber weitgehend. So sitzen in den Nestern von *C. obscurior* meist mehrere Königinnen gemeinsam auf dem Bruthaufen, ohne dass es zu aggressiven Interaktionen kommt. Zu erklären ist diese gegenseitige Akzeptanz vermutlich damit, dass hier Nistmöglichkeiten nahezu unbegrenzt verfügbar sind. In von Pilzen oder Viren befallenen *Citrus*-Bäumen gibt es Dutzende der zusammengerollten Blätter, die in Brasilien

von *C. obscurior* als Nistmöglichkeit genutzt werden. Eine Kolonie mit mehreren Königinnen, der ihr Nest zu klein oder fragil geworden ist, kann sich leicht aufspalten und benachbarte Blattrollen besiedeln – Kämpfe um das ohnehin kurzlebige elterliche Nest „lohnen“ nicht. Königinnen einer weiteren *Cardiocondyla*-Art zeigen ein Zwischending zwischen tödlichen Kämpfen und Toleranz: Sie kämpfen mit Antennenschlägen und Bissen um ihren Platz in einer Hierarchie, in der sich nur die höchstrangigen Individuen bei der Brut aufhalten und Eier legen, während die anderen an die Peripherie des Nests gedrängt oder ganz vertrieben werden. Eines der Ziele unserer laufenden Arbeiten ist es, die Evolution der verschiedenen Verhaltensweisen aufzudecken und die der Variabilität zugrundeliegenden genetischen und ökologischen Ursachen zu identifizieren.

Immer Ärger mit der Verwandtschaft?

Bei den meisten der hier beschriebenen Attacken kämpfen nicht nur Artgenossen, sondern die engsten Verwandten miteinander. Dabei gilt enge Verwandtschaft doch als Grundlage für Sozialität und gegenseitige Hilfe. Bereits Darwin vermutete 1859, dass

die natürliche Selektion auch am Phänotyp der gesamten Familie angreifen kann und Hamiltons Theorie der Verwandtenselektion stellte diese Annahme rund hundert Jahre später auf eine solide populationsgenetische Basis. Sollten daher nahverwandte *Cardiocondyla*-Männchen oder -Königinnen nicht pfleglicher miteinander umgehen und sich gegenseitig unterstützen, anstatt sich zu massakrieren? Und entzieht das Hauen und Stechen in Insektenstaaten nicht dieser Theorie das Fundament? Einer der Doyens der Ameisenforschung, E. O. Wilson, argumentiert in jüngster Zeit, dass Verwandtenselektion wegen Nepotismus und Vetternwirtschaft die Evolution der Kooperation sogar behindern kann. Genau genommen sind Kooperation und Konflikt aber nur zwei Seiten derselben Medaille und die Theorie der Verwandtenselektion kann sowohl den Altruismus der Arbeiterinnen als auch die im Insektenstaat auftretenden Rivalitäten erklären. Und im Zusammenhang mit den Kämpfen bei *Cardiocondyla* ist zu beachten, dass „Verwandtschaft“, wie sie in der Populationsgenetik definiert wird, kein absolutes Maß für genetische Übereinstimmung ist, sondern relativ zur durchschnittlichen Ähnlichkeit in einer Referenzpopulation gemessen wird. Für *Cardiocondyla*-Männchen und Jungköniginnen ist dies die Gesamtheit der Rivalen im eigenen Nest. Die lokale Konkurrenzsituation hebt somit Vor-

teile durch enge Verwandtschaft auf und Brüder töten Brüder, Schwestern töten Schwestern.

Literatur

- Sylvia Cremer, Masaki Suefuji, Alexandra Schrempf, Jürgen Heinze, The dynamics of male-male competition in *Cardiocondyla obscurior* ants. In: BMC Ecology 12 (2012), S. 7.
- Bert Hölldobler, Edward O. Wilson, The Ants. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1990.
- Jürgen Heinze, Bert Hölldobler, Fighting for a harem of queens: physiology of reproduction in *Cardiocondyla* male ants. In: Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 90 (1993), S. 8412–8414.
- Jürgen Heinze, Reproductive conflict in insect societies. In: Advances in the Study of Behavior 34 (2004), S. 1–57.
- Jan Oettler, Masaki Suefuji, Jürgen Heinze, The evolution of alternative reproductive tactics in male *Cardiocondyla* ants. In: Evolution 64 (2010), S. 3310–3317.
- Alexandra Schrempf, Jürgen Heinze, Sylvia Cremer, Sexual cooperation: mating increases longevity in ant queens. In: Current Biology 15 (2005), S. 267–270.
- John Maynard Smith, George Price, The logic of animal conflict. In: Nature 246 (1973), S. 15–18.
- Katsusuke Yamauchi, Yasuko Ishida, Rosli Hashim, Jürgen Heinze, Queen-queen competition by precocious male production in multiqueen ant colonies. In: Current Biology 16 (2006), S. 2424–2427.



Prof. Dr. rer. nat. Jürgen Heinze, geb. in Darmstadt. Studium der Biologie an der TH Darmstadt mit anschließender Promotion (1988) zu Königinnenpolymorphismus und funktioneller Monogynie bei Ameisen. 1988–1989 Postdoktorand an der Harvard Universität, Cambridge, MA. 1989–1995 Wissenschaftlicher Assistent am Biozentrum der Universität Würzburg. 1994 Habilitation zu Kooperation und Konflikt im Ameisenstaat. 1995–1996 Heisenberg-Stipendiat der DFG. 1996–2000 Professur für Zoologie an der Universität Erlangen-Nürnberg. Seit 2000 Lehrstuhl für Zoologie und Evolutionsbiologie an der Universität Regensburg.

Forschungsgebiete: Evolution alternativer Lebensweisen und Fortpflanzungstaktiken bei sozialen Insekten; funktionelle Genomik von Altern und Reproduktion bei Ameisen.