

| | | | |
|------------------------|----|-------|-----------------|
| Entomologica Austriaca | 13 | 15-24 | Linz, 17.3.2006 |
|------------------------|----|-------|-----------------|

Kollektive Sammel-Entscheidungen: Eine Multi-Agenten-Simulation einer Honigbienenkolonie

Th. SCHMICKL, R. THENIUS & K. CRAILSHEIM

Abstract: Collective decision-making in honeybees: A multi-agent simulation study. Honeybees show the impressive ability to choose the optimal nectar source out of several distributed sources in the environment. This decisions are made without any central unit of decision and without individual assessment of all nectar sources by all foragers. The decision making is the ultimate result of a process that involves competition among cohorts of foragers that advertise their foraging target via waggle dances. Finally, the cohort foraging on the optimal target succeed automatically and the main fraction of foragers of the colony converges to the optimal food source. We developed a multi-agent simulation of a foraging honeybee colony in which each single foraging bee is represented by an agent, that is an autonomous instance of a computer program. Using this simulation, we investigated the properties of the honeybee foraging system and we evaluated its efficiency in fluctuating environments.

Keywords: honey bee, foraging decisions, multi-agent simulation, mathematical modeling,

1. Einleitung

Honigbienen haben im Laufe der Evolution ein hoch-optimiertes, dezentrales System entwickelt, welches ihnen ermöglicht Nektarquellen besonders effizient auszubeten. Dieses System ist einzigartig im gesamten Tierreich, da es auf Tanzkommunikation basiert, welche es erfolgreichen Sammlerinnen ermöglicht zusätzliche Sammlerinnen zu ihrer Futterquelle zu rekrutieren. Nur wenn die Kolonie ihren Nektarertrag optimiert, d. h. pro investierter Menge Energie ein Maximum an gesammelter Menge Energie erwirtschaftet, kann die Überlebenschance der Kolonie erhöht werden. Bei der Beurteilung des Sammelerfolges ist zu berücksichtigen, dass die Stockbienen, also jene Bienen die im Stock arbeiten und nicht sammeln, einen permanenten Kostenfaktor darstellen. Auch die Brut ist ein beständiger Verbraucher von Energie. Weiters ist zu bedenken, dass Honigbienen nur bei Tage und bei flug-geeignetem Wetter sammeln, was bedeutet, dass in sämtlichen "Ruhezeiten" auch die Sammlerinnenschar die Energie-Bilanz verschlechtert. Nur wenn nach Abzug aller zuvor genannten Faktoren am Ende des Jahres ein ausreichender Vorrat an Energie (= mindestens 15-20kg Honig) erwirtschaftet wurde hat die Kolonie eine Überlebenschance während der Überwinterung. Da bei sozialen Insekten die Kolonie die sogenannte "unit of selection" repräsentiert, ist davon auszugehen, dass bei diesen Species die natürliche Auslese das

Sammelverhalten auf der Ebene der Gesamtkolonie optimiert hat. Bei Honigbienen hat dies zu einem äußerst anpassungsfähigen Kolonieverhalten geführt, zu dem unter anderem die effiziente parallele Ausbeutung von Nektarquellen zählt. Dieses System des kollektiven Nahrungserwerbs der Honigbienen ist im Folgenden detailliert beschrieben.

1.1 Das System des verteilten Futtersammelns bei Honigbienen

Am Morgen schwärmen "Spurbienen" aus, um die Umgebung nach neuen, bis dato unbekannt, Nektarquellen abzusuchen. Zusätzlich fliegen erfahrene Sammlerinnen zu Nektarquellen, welche sie am Vortag ausgebeutet haben. Beide Gruppen von Bienen vollführen bei Erfolg des Fluges nach ihrer Rückkehr spezielle Tänze, die andere wartende Bienen über diese Futterquellen informieren. Auf diese Weise gelangt die Kolonie am Morgen zu aktuellen Informationen über die Lage und den Status der verwertbaren Futterquellen. Für Quellen die nahe am Stock liegen wird ein sogenannter Rundtanz vollführt, welcher keinerlei Richtungsinformation enthält. Für entfernte Quellen wird ein Schwänzeltanz ausgeführt, welcher sowohl die Entfernung der Futterquelle als auch ihren Winkel relativ zur Sonne in codierter Form enthält. Mathematisch ausgedrückt signalisiert eine erfolgreiche Sammelbiene einen Vektor an die interessierten Stockbienen (= die Nachtänzerinnen), welcher vom Stock zur Futterquelle weist. Auf diese Weise werden die Nachtänzerinnen einerseits zu eigenständigen Sammelflügen angeregt, andererseits aber auch zur beworbenen Futterstelle geleitet (FRISCH 1965). Der gesammelte Nektar wird von den Sammelbienen in der Nähe des Stockeinganges an Abnehmerbienen übergeben, welche den Nektar in weiterer Folge zu den Lagerorten transportieren. Dadurch werden die Sammlerinnen schnell entleert und können sehr rasch wieder zu einem neuen Sammelflug aufbrechen. Der eingelagerte Nektar wird in weiterer Folge entweder gleich konsumiert oder in höher konzentriertem Zustand als Honig eingelagert.

Da von einer Kolonie in der Regel mehrere Quellen gleichzeitig ausgebeutet und daher auch gleichzeitig betanzt werden, können wir den Tanzboden der Kolonie als kollektives Gedächtnis der Bienenkolonie betrachten. Der dort verfügbare und für neue interessierte Bienen verwertbare Pool an Informationen wird ständig durch zwei parallele Prozesse aktualisiert und erweitert:

- 1.) Es fliegen auch tagsüber einige Spurbienen weiter die Umgebung ab und suchen nach neuen Futterquellen.
- 2.) Die Tanzkommunikation zwischen Vor- und Nachtänzerin ist mit einem gewissen Fehler behaftet, welcher zusammen mit dem Wind zu einem Verflug der rekrutierten Sammlerinnen führt. Auch auf diesem Wege werden oft neue Futterquellen entdeckt und dann von der Kolonie erschlossen (FRISCH 1965).

1.2 Die Optimierung der Ausbeutung von Nektarquellen

Wie kann nun eine Kolonie ihre verteilte Sammlerinnen-Schar effizient auf die Futterquellen verteilen? Aus oben beschriebenen Such- und Kommunikationsprozessen geht hervor, wie sich die Informationen über potentielle Sammelziele im Stock verteilen. Die Tanzrekrutierung repräsentiert eine positive Rückkoppelungsschleife, welche die Zahl der Sammlerinnen einer Quelle stetig erhöht. Dies geschieht solange bis der Pool an potentiellen Sammlerinnen ausgeschöpft ist. Systemanalytisch betrachtet liegt also eine

Konkurrenzsituation vor: Die Futterquellen konkurrieren miteinander um den Pool der insgesamt verfügbaren Sammlerinnen. Für eine Effizienzsteigerung der kollektiven Sammeltätigkeit der Gesamtkolonie ist es aber nötig, dass bevorzugt Nektarquellen angefliegen werden, welche folgende Kriterien erfüllen:

Kriterium 1: Die Quelle sollte möglichst nahe am Stock liegen, so dass die Sammlerinnen möglichst viele Sammelflüge pro Tag dorthin unternehmen können.

Kriterium 2: Der angebotene Nektar sollte eine möglichst hohe Zuckerkonzentration enthalten, so dass die Energieausbeute pro Sammelflug möglichst hoch ist.

Durch Experimente konnte gezeigt werden (SEELEY 1994), dass erfolgreiche Sammelbienen die Zahl der Tanzrunden ihrer Schwänzeltänze modulieren, wobei sie für Quellen höherer Qualität mehr Runden vollführen als für Quellen mit niedriger Qualität. Die Qualität einer Quelle lässt sich mit folgender Gleichung am besten ausdrücken:

Qualitätsindex (Quelle) = (Ertrag - Kosten) / Kosten, (Gleichung 1),

wobei "Ertrag" jene Menge Joule repräsentiert, welche am Ende des Sammelfluges im Stock in Form von Nektar abgegeben werden konnten. "Kosten" repräsentiert die Energie-Kosten, welche durch den Sammelflug entstanden sind (ebenfalls in Joule). Es ist leicht zu sehen, dass entsprechend Gleichung 1 die Qualität einer Quelle steigt, je höher der Ertrag des Sammelfluges ist und je geringer die Kosten für den Flug sind. Es sind somit beide zuvor genannten Kriterien in dieser Gleichung enthalten, da die "Kosten" eine Funktion der geflogenen Wegstrecke sind und der "Ertrag" eine Funktion der Zuckerkonzentration und des Volumens des gesammelten Nektars ist. Es konnte gezeigt werden (SEELEY 1994), dass die positive Korrelation der Tanzrundenzahl mit diesem Qualitätsindex bereits automatisch dazu führt, dass ein Großteil der Bienen an der einträglichsten Nektarquelle sammelt. Dieses System funktioniert äußerst robust. Es funktioniert auch ohne dass die Nachtänzerinnen verschiedene Tänze verfolgen und vergleichen müssten. Studien haben gezeigt, dass Nachtänzerinnen mitten im Tanzgeschehen zur Tänzerin kommen und diese meist noch vor Tanzende verlassen. Somit kann die einzelne Nachtänzerin weder die Tanzdauer feststellen noch diese in Relation zu den Tänzen für andere Futterquellen setzen (SEELEY 1992). Und trotzdem konvergiert die Schar der Sammlerinnen nach einiger Zeit zur optimalen Nektarquelle. Diese Fähigkeit zur kollektiven Entscheidung, welche gänzlich ohne eine zentrale Entscheidungsinstanz funktioniert, beruht einzig und allein auf den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung: Je länger eine Quelle betanzt wird um so eher wird der Tanz von einer Nachtänzerin wahrgenommen und um so mehr Rekruten werden zu dieser Futterquelle geleitet. Der Pool der Sammlerinnen an dieser Quelle wächst dadurch schneller als der Pool der Sammlerinnen an anderen Quellen.

Ist eine so getroffene Entscheidung reversibel? Experimente (SEELEY et al. 1991) haben gezeigt, dass eine Bienenkolonie eine solcherart getroffene Entscheidung auch wieder rückgängig machen und sich im Laufe eines Tages für eine andere Futterquelle entscheiden kann. Dies tritt dann ein, wenn sich die aktuell massiv beflogene Quelle in ihrer Qualität verschlechtert (z. B. versiegt) oder wenn eine neue bessere Quelle

gefunden wird. Dazu ist es nötig, dass einerseits Spurbienen weiter nach neuen Futterquellen suchen, andererseits aber auch die schlechten Quellen nicht zur Gänze vernachlässigt (= "vergessen") werden, da sich diese im Tagesverlauf ja auch (in Bezug auf die Nektarqualität) verbessern können. Wenn es dann noch eine kleine Sammlerinnengruppe gibt, die diese Quelle ab und zu befliegt und inspiziert kann die Kolonie auf eine Verbesserung der Quelle viel schneller reagieren: Wäre die Quelle gänzlich verlassen worden, dann müsste sie erst von "Spurbienen" zufällig neu gefunden werden damit die neue Information den Tanzboden (und somit das "kollektive Gedächtnis") erreichen kann. Eine optimale Sammelstrategie besteht also nicht darin die beste Quelle zu erkennen und dann 100% der Sammlerinnen zu dieser Quelle zu schicken. Es ist in einer veränderlichen Umwelt vielmehr optimal die Größe der Sammlerinnengruppen entsprechend den Quellenqualitäten zu verteilen und keine der bekannten Quellen zur Gänze zu vergessen.

Um zu untersuchen wie sich Umweltfluktuationen auf die Sammelstrategien von Honigbienen auswirken, haben wir ein Computermodell der oben beschriebenen Prozesse erstellt. Mit diesem Modell wurden Umwelten mit verschiedenartigen Fluktuationen simuliert. Als Reaktion auf diese Umweltfluktuationen ermittelten wir die Zahl der Sammlerinnen welche in den Simulationsläufen zu den verschiedenen Nektarquellen rekrutiert wurden sowie auch den Netto-Honigertrag der Kolonien, welcher aus diesen Sammelstrategien resultierte.

2 Material und Methode

Wir haben einen "Honigbienen-Sammelsimulator" erstellt, welcher auf einem Multi-Agenten-Modell einer sammelnden Honigbienenkolonie beruht. Mit dieser Simulationsplattform ("honeybee forager simulator" = "HoFoSim") ist es uns möglich, diverse Fragestellungen aus dem Fragenkomplex "Sammelstrategie von Honigbienen" interaktiv zu untersuchen.

2.1. Der Aufbau des Multi-Agenten-Modells

Wie bei Multi-Agenten-Modellen üblich erfolgt der Aufbau (die Modellbildung) nach der Methode "bottom-up". Es werden dabei die proximalen Mechanismen im Verhalten einzelner Biene modelliert, also ihre Reaktionen auf die lokale Umgebung (WOOLRIDGER 2002, CAMAZINE et al. 2001, KENNEDY & EBERHART 2001, BONABEAU et al. 1999). Dies inkludiert auch Interaktionen mit anderen Bienen, sofern sich diese innerhalb eines gewissen "Kommunikationsradius" aufhalten. In anschließenden Simulationsexperimenten werden dann viele (Hunderte) Einzelbienen in einer gemeinsamen Umgebung generiert und die ultimativen Effekte des Gruppenverhaltens beobachtet, bzw. gemessen. In diesen Simulationsläufen stellt jede einzelne simulierte Biene einen eigenen abgekoppelten Prozess dar, die Summe aller dieser Prozesse wird vom Computer quasi-parallel abgearbeitet. Diese, prinzipiell getrennt ablaufenden Individualprozesse der Agenten (=Bienen) können sich gegenseitig nur unter bestimmten Umständen und über definierte Schnittstellen beeinflussen. Im vorliegenden Fall repräsentiert die Tanzkommunikation eine derartige Schnittstelle. Die veränderliche Umwelt (z. B. der veränderliche Nektarfluss in der Umgebung) wird von einem weiteren

speziellen Prozess abgearbeitet.

In unserer Simulation wurden die Agenten als finite Zustandsautomaten beschrieben, wobei die Zustände der Biene charakteristischen Verhaltenszuständen von Sammelbienen entsprechen: "im Stock ohne Information", "Tanzverfolgung", "Tanzen", "im Stock mit Information", "Sammelflug", "Suchflug", "Trinken an der Quelle", "Rückkehr mit Information", "Rückkehr ohne Information", "Nektarabgabe". Abbildung 1 zeigt diese Verhaltenszustände und die Übergänge zwischen diesen Verhaltenszuständen im Detail an. In unserer Simulation ist jeder dieser Verhaltenszustände mit einer bestimmten "Metabolismus-Rate" assoziiert, welche den aktuellen Energiebedarf des Agenten bestimmt. Die Energie wird aus dem Inhalt des Nektarmagens des Agenten gedeckt, fällt der Mageninhalt unter eine gewisse Schwelle, dann entnimmt der Agent aus dem globalen Honigvorrat der Kolonie eine bestimmte Menge Honig. Dies ist nur im Stock möglich, tritt diese Notfallsituation während des Fluges ein, so wird der Sammelflug abgebrochen und der Agent kehrt auf direktem Wege zum Stock zurück. Zusätzlich zum Verhalten der Agenten (Abbildung 1) war es folglich nötig die folgenden Faktoren im Modell detailliert auszugestalten:

- 1.) Jeder Agent besitzt einen eigenen simulierten Stoffwechsel, sein Energieverbrauch wird vom Aktivitätszustand und vom aktuellen Gewicht des Agenten beeinflusst (WOLF et al. 1999, STABENTHEINER et al. 2003).
- 2.) Jeder Agent besitzt einen Honigmagen definierter Größe. In diesem Honigmagen transportiert der Agent Nektar einer bestimmten Konzentration. Der Energiebedarf des Agenten wird durch Verbrauch eines adäquaten Anteils dieser Nektarladung gedeckt, was zu einer permanenten langsamen Gewichtsreduktion führt. Beim Trinken an der Futterquelle wird der gesammelte Nektar in den Nektarmagen aufgenommen, was zu einer plötzlichen starken Gewichtserhöhung führt. Bei der Ankunft im Stock wird der gesammelte Nektar dem globalen Honigvorrat der Kolonie hinzugefügt, was das Gewicht des Agenten wiederum spontan stark reduziert.
- 3.) Während des Simulationsverlaufes wird eine ständige Mengenbilanz pro Agent berechnet, welche in Summe gemeinsam mit dem globalen Kolonievorrat die Mengenbilanz der Gesamtkolonie ergibt. Da der Nektar (bzw. der Honig) in diesen verschiedenen Kompartimenten von unterschiedlicher Zuckerkonzentration ist, müssen auch alle Vermischungs- und Verdünnungsprozesse detailliert berechnet werden.

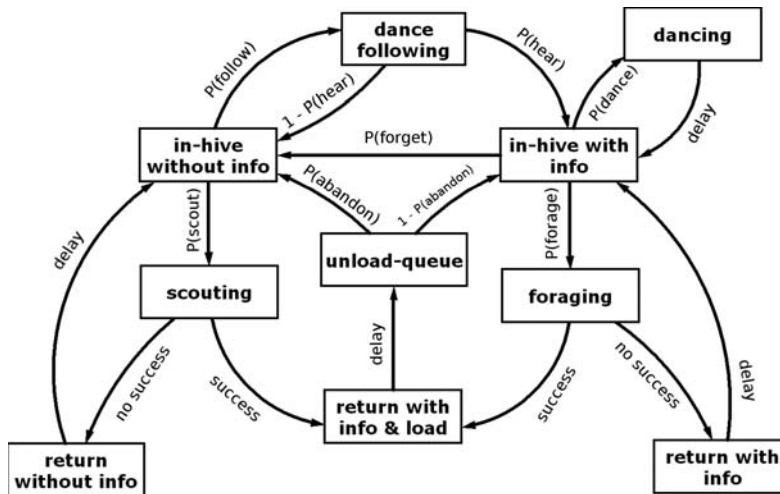


Abb. 1: Finiter Zustandsautomat der in unserer Multi-Agenten-Simulation das Verhalten einer Sammelbiene repräsentiert. Die Rechtecke symbolisieren Verhaltenszustände, die Pfeile symbolisieren Zustandsübertritte, also Verhaltensänderungen (SCHMICKL & CRAILSHEIM 2004).

In der Multi-Agenten-Simulation spielen aber nicht nur die Verhaltenszustände der Agenten eine entscheidende Rolle, auch die Arten der Zustandsübertritte, welche den Verhaltensänderungen der realen Bienen entsprechen, sind von hoher Bedeutung. Diese Übergänge können auf verschiedene Weisen ausgelöst werden:

- 1.) Externe Ereignisse: z. B. ein Agent trifft beim Sammelflug auf eine Futterquelle.
- 2.) Interne Ereignisse: z. B. ein Agent hat seinen Nektarmagen unter die "Notfallschwelle" entleert.
- 3.) Fixe Wahrscheinlichkeiten: z. B. die Wahrscheinlichkeit eine Nektar-Abnehmerbiene zu finden hängt vom Zahlenverhältnis der Sammelbienen zu Abnehmerbienen ab. Beide Parameter waren in unseren Versuchen konstant, somit war die daraus resultierende Wahrscheinlichkeit konstant.
- 4.) Stimulus-induzierte Reaktionen: z. B. die Wahrscheinlichkeit eine Quelle zu vergessen hängt von der Qualität (siehe Gleichung 1) der Quelle ab.

Die bei der Modellierung dieser Verhaltenswechsel verwendeten Parameter sind im Detail in SCHMICKL & CRAILSHEIM (2004) beschrieben.

2.2. Experimentelle Anordnung

Wir haben für die hier dargestellten Versuche das im Folgenden beschriebene Versuchsszenario geschaffen. Eine Kolonie bestehend aus 400 Sammelbienen und 500 Abnehmerbienen sammelte an zwei Futterquellen (Quelle A und Quelle B), die beide 400m vom Stock entfernt waren. Am Morgen bot Futterquelle A einen hochkonzentrierten Nektar (2.5 Mol/L Saccharoselösung), während Futterquelle B einen niedrig konzentrierten Nektar (1.0 Mol/L) anbot. Der maximale Nektarfluss bei beiden Quellen war auf "ad libitum" eingestellt, stellte also für die sammelnden Bienen keine

Beschränkung dar. Im Laufe des Versuchszeitraumes (= 8 Stunden) änderten sich diese Verhältnisse und am Versuchsende waren die beiden Qualitäten der beiden Futterquellen exakt vertauscht (A: 1.0Mol/L, B: 2.5Mol/L). Die Dauer dieser Qualitätsveränderungen (= Parameter "h") der Futterquellen wurde zwischen den Versuchsszenarien variiert. Alle Fluktuationen wurden symmetrisch ausgeführt, d.h. nach 4 Stunden waren beide Quellen von exakt gleicher Qualität. Ein Simulationsszenario von $h=0.01$ entsprach einer sehr plötzlichen Qualitätsveränderung mit einer Übergangsphase von nur 36 Sekunden, d.h. die Umwelt blieb beinahe den ganzen Simulationsverlauf unverändert. In einem Simulationsszenario von $h=8$ dauerte die Qualitätsveränderung der Quellen die gesamten 8 Stunden des Simulationsverlaufes an, es kam also zu ständigen leichten Veränderungen der Umwelt. Es wurden auch Szenarien simuliert, die zwischen diesen beiden Extremformen lagen, also $h=2$, $h=4$, und $h=6$.

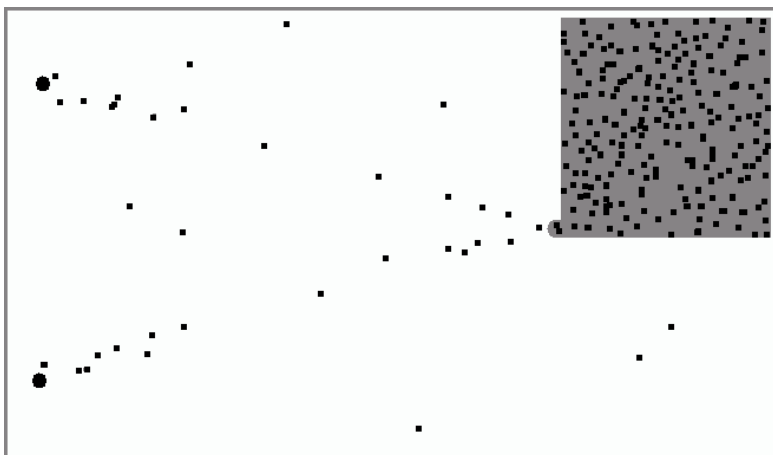


Abb. 2: Screenshot aus einem unserer Simulationsexperimente. 2 äquidistante Futterquellen (Kreise) unterschiedlicher Qualität (in bezug auf die Zuckerkonzentration des angebotenen Nektars) werden von Sammelbienen (kleine Vierecke) parallel ausgebeutet. Rechts oben ist das Stockinnere dargestellt, die Sammlerinnen können den Stock nur an einer Stelle (linke untere Ecke des Stockes) verlassen und betreten.

3. Ergebnisse und Diskussion

Unsere Multiagenten-Simulation konnte erfolgreich verschiedene Szenarien simulieren, deren Ergebnisse durch empirische Versuche bereits bekannt sind (Daten sind hier nicht gezeigt). Diese Tests bestätigen die Relevanz der Ergebnisse unserer Simulation. Aus diesen Vergleichstests leiten wir weiters ab, dass unsere Simulationsergebnisse auch in neuen, empirisch noch nicht getesteten Szenarien, von ausreichend hoher Relevanz sind. Mit den hier vorgestellten Szenarien untersuchen wir die Effizienz von emergenten Sammelentscheidungen, zu denen bis dato kein empirisches Material vorliegt.

Unsere Ergebnisse zeigen, dass die getesteten Fluktuationenmuster der Umwelt zu signifikanten Veränderungen der Verteilung der Sammlerinnen auf die beiden Futterquellen führten. Dieses kollektive Verhalten interpretieren wir als Anpassung der Sammelstrategie der Kolonie an die Fluktuationen der Umwelt. Es wurde bei Ameisen

gezeigt, dass diese eine einmal getroffene Sammelentscheidung nur schwer revidieren können, selbst wenn die Umwelt sich während des Versuchszeitraumes drastisch verändert (zitiert aus SUMPTER & PRATT 2003). Die Fähigkeit von Honigbienen zur permanenten Anpassung ihrer Sammelstrategie ist somit ein herausragendes Merkmal, selbst im Vergleich mit anderen sozialen Insekten. Da diese Entscheidungsfähigkeit ohne irgendeine zentrale Steuerungsinstanz funktioniert ist sie ein besonderes Phänomen innerhalb der Selbstorganisation biologischer Systeme, welches als "Schwarm-Intelligenz" oder "verteilte Intelligenz" bezeichnet wird (CAMAZINE et al. 2001, KENNEDY & EBERHART 2001, BONABEAU et al. 1999).

Zusätzlich zur Zahl der Sammlerinnen an den beiden Nektarquellen verglichen wir die Dynamik des globalen Honigvorrates der Kolonie in den getesteten Szenarien: Dabei stellten wir fest, dass in Hinblick auf diese Variable die Unterschiede zwischen den Szenarien deutlich geringer waren als in Hinblick auf die Verteilung der Sammlerinnen an den beiden Quellen. Wir können das Kolonieverhalten daher wie folgt charakterisieren: Die Zahl der Sammlerinnen an den beiden Futterquellen wurde durch das dezentrale Entscheidungssystem der Bienen in einer Weise moduliert die den Energieertrag der Kolonie annähernd konstant hält. Die Unterschiede im Netto-Honigertrag der Kolonie im Szenarien-Vergleich waren zwar gering, sie erwiesen sich aber als statistisch signifikant:

Bei der Betrachtung des Netto-Honigertrages der Kolonie am Ende des Simulationszeitraumes, also nach 8 Stunden Sammeltätigkeit, konnten wir eine eindeutige Abhängigkeit von der Art der Fluktuation erkennen. Bei Fluktuationen mit einer Übergangsdauer ($h \leq 1$) von maximal einer Stunde erwirtschaftete die Kolonie im Kollektiv rund 6ml mehr Honig (pro 8 Stunden) als bei längerer Übergangsdauer ($h > 1$). Zwischen Szenarien mit einer Übergangsdauer von 4, 6 und 8 Stunden Länge konnte kein signifikanter Unterschied im Energie-Nettoertrag gefunden werden. Wir folgern daraus, dass langsame Fluktuationen (und folglich beständig veränderliche Umwelten) für die Kolonie größere Kosten verursachen als plötzliche und starke Fluktuationen. In SCHMICKL & CRAILSHEIM (2004) haben wir fluktuationslose Umwelten mit fluktuierenden Umwelten verglichen und konnten die Kosten einer plötzlichen Umweltfluktuation mit ca. 30ml Honig ermitteln. Verglichen mit diesen Gesamtkosten, stellen die ermittelten 6ml "Zusatzkosten" für langsame Fluktuation zwar einen kleineren, aber dennoch signifikanten Kostenfaktor dar. In unserer Simulation erwirtschaftet die Kolonie innerhalb von 8 Stunden ohne Fluktuation maximal 80ml Honigreserven. Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass im Vergleich zu einer statischen Umwelt das Auftreten einer einzigen spontanen Umweltfluktuation Kosten für die Honigbienen-Kolonie verursacht, da sich der Netto-Honigertrag um rund 37% reduziert. Ist diese einmalige Fluktuation zusätzlich noch sehr langsam ($h > 1$ Stunde), so verringert sich der Ertrag nochmals um rund 7,5 %.

Danksagung

Dieser Artikel wurde gefördert durch den Fonds zur Förderung der Wissenschaftlichen Forschung (FWF), Projekt P15961-B06 und durch die Europäische Union "EU IST-FET-open project (IP) 'I-Swarm', no. 507006".

Zusammenfassung

Honigbienen haben die beeindruckende Fähigkeit aus mehreren Nektarquellen in der Umwelt die optimale Quelle auszuwählen. Dies geschieht ohne dass es eine zentrale Entscheidungsinstanz gibt und ohne dass die Sammlerinnen mehrere Quellen befliegen und vergleichen müssten. Die Entscheidung ist vielmehr das Endprodukt einer Konkurrenzsituation am Tanzboden, wo die Tänze für die beste Futterquelle nach einiger Zeit die meisten anderen Tänze verdrängen. Wir haben dieses System mit einer Multi-Agenten-Simulation nachgebildet, bei der jede einzelne Biene durch eine Instanz eines Computerprogramms repräsentiert wurde. Mithilfe dieser Computersimulation wurden die Eigenschaften des kollektiven Sammelverhaltens der Honigbienen eingehend untersucht und seine Effizienz in fluktuierenden Umweltsituationen evaluiert.

Literatur

- BONABEAU E., DORIGO M. & G. THERAULAZ (1999): Swarm intelligence. — From natural to artificial systems. Oxford University Press, New York.
- CAMAZINE S., DENEUBOURG J.-L., FRANKS N.R., SNEYD J., THERAULAZ G. & E. BONABEAU (2001): Self-organization in biological systems. — Princeton University Press, Princeton, USA, Oxford, U.K.
- FRISCH K. v. (1965): Tanzsprache und Orientierung der Bienen. — Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- KENNEDY J. & R.C. EBERHART (2001): Swarm intelligence. — Morgan Kaufmann Publishers, San Francisco, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo.
- SCHMICKL T. & K. CRAILSHEIM (2004): Costs of environmental fluctuations and benefits of dynamic decentralized foraging decisions in honeybees. — *Adaptive Behavior* **12**: 263-277.
- SEELEY T.D. (1992): Tactics of dance choice in honey bees: do foragers compare dances? — *Behavioral Ecology and Sociobiology* **30**: 59-69.
- SEELEY T.D. (1994): Honey bee foragers as sensory units of their colonies. — *Behavioral Ecology Sociobiology* **34**: 51-62.
- SEELEY T.D., CAMAZINE S. & J. SNEYD (1991): Collective decision-making in honey bees: how colonies choose among nectar sources. — *Behavioral Ecology Sociobiology* **28**: 277-290.
- STABENTHEINER A., VOLLMANN J., KOVAC H. & K. CRAILSHEIM (2003): Oxygen consumption and body temperature of active and resting honeybees. — *Journal of Insect Physiology* **49**: 881-889.
- SUMPTER D.J.T. und S.C. PRATT (2003): A modelling framework for understanding social insect foraging. — *Behavioral Ecology Sociobiology* **53**: 131-144.
- WOLF Th.J., SCHMID-HEMPEL P., ELLINGTON C.P. & R.D. STEVENSON (1989): Physiological correlates of foraging efforts in honey-bees: oxygen consumption and nectar load. — *Functional Ecology* **3**: 417-424.
- WOOLRIDGER M. (2002): An introduction to multiagent systems. — John Wiley & Sons, Chichester, England.

Anschrift der Verfasser: Mag. Dr. Thomas SCHMICKL
Mag. Ronald THENIUS
Univ.-Prof. Dr. Karl CRAILSHEIM
Institut für Zoologie,
Karl-Franzens-Universität Graz
Universitätsplatz 2, A-8010 Graz
E-Mail: schmickl@nexta.at,
theniusr@stud.uni-graz.at,
karl.crailsheim@uni-graz.at