

Modellierung des Einflusses von Koloniealter auf  
das Futtersuchverhalten von Ernteameisen -  
Ein Seminarbericht

Somer Kelef

29. August 2014

# 1 Einführung

Das Thema dieses Seminarberichtes ist die Rekapitulation der Studie aus [8]. Die Hypothese, dass 3-4 Jahre alte Kolonien ein aggressiveres Verhalten bei der Nahrungssuche zeigen, als ältere Kolonien, wird anhand einer agentenbasierten Simulation nachgewiesen. Die Ergebnisse des Modells werden mit den Ergebnissen aus einer Studie in New Mexico verglichen [7, 11]. Die Studie behandelt die Erstellung eines Berechnungsmodells von rivalisierenden Ameisenkolonien und knüpft an Daten von über 250 Kolonien der Gattung *Pogonomyrmex barbatus*, welche seit 1985 intensiv studiert wird. *Pogonomyrmex barbatus* gehört zu der Gattung der Ernteameisen, d.h. die Hauptnahrungsquelle sind Samen von Pflanzen sowie gelegentlich erbeutete Insekten [5]; sie kommt hauptsächlich in der Wüste Arizonas vor. Sie gehört der Gattung der Ernteameisen an, d.h. Hauptnahrungsquelle sind Samen von Pflanzen und gelegentlich erbeutete Insekten [8].

Bei dieser Gattung besteht eine innerartliche Konkurrenz, d.h. verschiedene Kolonien derselben Gattung können in eine Lage kommen, in der sie um die knappen Ressourcen kämpfen müssen. Dieses Verhalten bezieht sich nur auf die selbe Gattung und auf Ameisen aus unterschiedlichen Kolonien. Es ist auch von der zwischenartlichen Konkurrenz, also der Konkurrenz mit anderen Arten, abzugrenzen, welche bei *Pogonomyrmex barbatus* nur in geringem Maße vorhanden ist [1].

Beobachtet wurde, dass das Wachstum der Kolonie zu einer Mehrproduktion von Arbeiterameisen führt. Dies geschieht solange bis die Kolonie ausgereift in ihrer Größe ist. Der Raum, der für die Nahrungssuche genutzt wird, bleibt auf lange Sicht stabil. Auf kurze Sicht hängt er ab von angrenzenden bzw. umliegenden Kolonien [8, 9, 10]. Es zeigte sich, dass das Verhalten ändert, obwohl jedes Jahr so gut wie alle Ameisen ersetzt werden [8]. Außerdem scheint das Verhalten von älteren Kolonien (ab 5 Jahren) stabiler und weniger konkurrierend zu sein, während das Verhalten von jüngeren (3-4 Jahre) Kolonien konkurrierender zu sein scheint [8, 3]. Laut Gordon könnte es daran liegen, dass Kolonien vor dem fünften Jahr am schnellsten wachsen. In dieser Zeit wäre die Anzahl der Larven maximal. Dies führe dazu, dass wenige Arbeiter Nahrung für viele Larven und sich selbst bereitstellen müssen.

## 1.1 Hypothesen

Jüngere Kolonien sollten also aggressiver sein, weil die Kolonien am schnellsten wachsen und so genug Nahrung vorhanden sein muss. Diese Aggression führt zu einer gesteigerten Bereitschaft, Ameisen der gleichen Gattung zu attackieren. Da aber die Größe des Raumes, der für die Nahrungssuche genutzt wird, typischerweise für jüngere sowie ältere Kolonien gleich ist, wurden von folgenden Experimentalhypothesen formuliert, welche in der Studie auf Korrektheit geprüft worden sind.

**H1.** Der Raum für die Nahrungssuche von aggressiven Kolonien ist signifikant größer als der von passiven Kolonien.

**H2.** Der Raum für die Nahrungssuche von Kolonien, die 5 Jahre oder älter sind, ist signifikant größer als der von 3-4 Jahre alten Kolonien.

**H3.** Der Raum für die Nahrungssuche von aggressiven 3-4 Jahre alten Kolonien ist wesentlich größer als der von passiven Kolonien, die 5 Jahre oder älter sind (Nullhypothese).

## 2 Das Modell

Als Modell wird eine agentenbasierte Modellierung gewählt, welche in einigen Studien als Modell gewählt wurde [6, 13, 12]. Diese Methode erlaubt die Modellierung komplexer stochastischer Vorgänge, welche schwer mathematisch zu beschreiben sind; das Systemverhalten resultiert aus dem Verhalten der einzelnen Agenten. Für die Modellierung wird Matlab 7.04 (R14) verwendet mit einer zeitlichen Auflösung von einer Sekunde. Es wird eine konstante Geschwindigkeitsmodellierung für die Ameisen gewählt, welche ihrer Durchschnittsgeschwindigkeit entspricht (Richtungswechsel einbezogen). Eine Simulation simuliert einen 5-Stunden Tag, welche ca. die Zeit ist, die die Ameisen täglich zur Nahrungssuche nutzen.

### 2.1 Modellannahmen

Es wurden folgende Modellannahmen von den Autoren getroffen. Anbei die Lektüre, welche zu den Begründungen für diese Annahmen führen. Die komplette Liste der Annahmen und deren Begründungen finden sich in der Masterarbeit einer der Autoren [2].

- Die Ameisen bewegen sich mit konstanter Geschwindigkeit [3], auch wenn sie Nahrung transportieren [14].
- Es existiert stets eine feste (durchschnittliche) Anzahl vom Bau losgehender Ameisen [13].
- Die Ameisen folgen zufällig statischer Route, welche vom Bau ausgeht. Diese Route wird an einem Punkt verlassen, um ab dort eine Irrfahrt zu beginnen (mathematisch beschrieben), welche das Ziel hat, Nahrung zu finden. Sie kehren nach der Suche zunächst zu diesem Punkt zurück, bevor sie dem Pfad zurück zum Bau folgen [10].
- Gesucht wird bis die Ameise in 1mm Reichweite zu einem Stück Nahrung ist. Hier heben sie dieses Stück auf [4].
- Sie interagieren nur mit Ameisen aus einem anderen Bau (*Auseinandersetzung*) [1].

- Die Nahrung ist homogen, d.h. es gibt keinerlei Unterschied zwischen den Nahrungsstückchen (außer die Position) [13].

## 2.2 Umgebung

In der Simulation wird eine torusförmige 50m x 50m Welt (wie in [13]) genutzt, welches als 400x400 Gitter aufgefaltet werden kann, wobei ein Quadrat des Gitters einer Größe von 125mm x 125mm entspricht (vgl. Abbildung 1). Eine Ameise sieht Nahrung mit einer Reichweite von 5mm und kann sie in 1mm Reichweite aufheben. Die modellierten Ameisen sehen Nahrung nur in der Zelle, in der sie sich gerade befinden. Dies ist eine Vereinfachung, welche durchgeführt wird, denn die Ameise ist nur mit einer Wahrscheinlichkeit von unter einem Prozent in 5mm Reichweite zur Kante einer Gitterzelle (so wird es in dem Paper begründet). Meiner Meinung nach sollte bei einer agentenbasierten Simulation (wo das Systemverhalten aus der Kumulation des Agentenverhalten resultiert) nicht angenommen werden bzw. mögliche daraus resultierende Fehler vorher ausgeschlossen werden.



**Abbildung 1:** Torusförmige Welt aufgefaltet

Für jede Zelle der Welt existiert eine Matrix mit Nahrungskoordinaten, welche eine maximale Nahrungsdichte von 1000 Samen/ $m^2$  haben kann. Diese Dichte berechnet sich aus einer anfänglichen Dichte von 625 Samen/ $m^2$  und einer Erneuerungsrate von 0.0017 Samen/ $m^2$ /s, welche einer durchschnittlichen Rate von 30.6 Samen/ $m^2$  pro 5-Stunden Simulationszyklus entspricht. Diese Werten stammen von [13] (Beobachtungen aus der Wüste).

## 2.3 Allgemeines Verhalten

Eine Ameise kann sich zu jeder Zeit nur einer der folgenden acht Zustände befinden, welche ihr Verhalten definiert:

1. Im Bau
2. Auf Pfad (losgehend)
3. Auf Pfad (zurückkehrend)
4. Zufällige Nahrungssuche
5. Auf dem Weg zum Pfad
6. Auseinandersetzung

7. Kampf

8. Tod

Vorab Erkundungen und Verhalten innerhalb des Ameisenbaus sind nicht Teil des Modells. Die Ameisen starten vom Bau mit einer festen Anzahl startender Ameisen pro Zeiteinheit und folgen einer zufällig ausgewählten von zwei Routen mit konstanter Geschwindigkeit. Sie folgen der Route für eine zufällige Zeit lang und suchen dann von diesem Punkt aus zufällig nach Nahrung. Die Nahrungssuche wird durch einen *biased random walk* (wie in [13]), also eine driftende Irrfahrt simuliert, welche dafür sorgt, dass sich die Ameisen mit einer Geschwindigkeit von 0.25cm/s weg vom Bau bewegen. Der Geschwindigkeitsvektor wird dazu zwischen den Simulationsschritten mit einer normalverteilten Zufallsvariable permutiert, welche eine Standardabweichung von 0.6 Radianen und einen Bias von 0.01 weg vom Nest besitzt.

Die Autoren entschieden sich nach Experimenten dafür, eine Ameise alle 2 Sekunden vom Bau losgehen zu lassen, begründet wird dies durch die Beobachtungen in [13]. Im Modell wurde eine Sammelrate von 3000-4000 Samen/Tag erreicht, welche mit den Beobachtungen aus [13] übereinstimmt.

Es ist nicht bekannt, wie die Ameisen entscheiden, wann sie den gewählten Pfad verlassen, eine Exponentialverteilung dieser der Zeiten, aber der der Pfad verlassen wird brachte die beste Annäherung an die Realität (vgl. [2]).

Die Entfernung zwischen den Ameisennestern wurde auf 10m gesetzt (vgl. [3] und Durchschnittsabstand von 10.8m bis 12.9m vgl. [8]). Die drei Kolonien wurden an den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks platziert und die möglichen Pfade der Ameisen wurden so platziert, dass sie ein Aufeinandertreffen der Ameisen provozierten, Abbildung 2 zeigt dies.

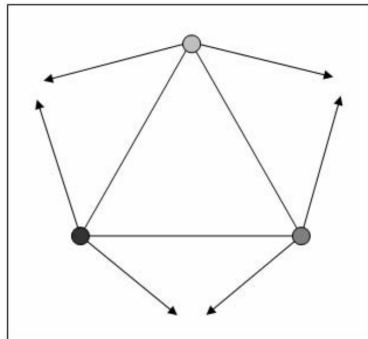
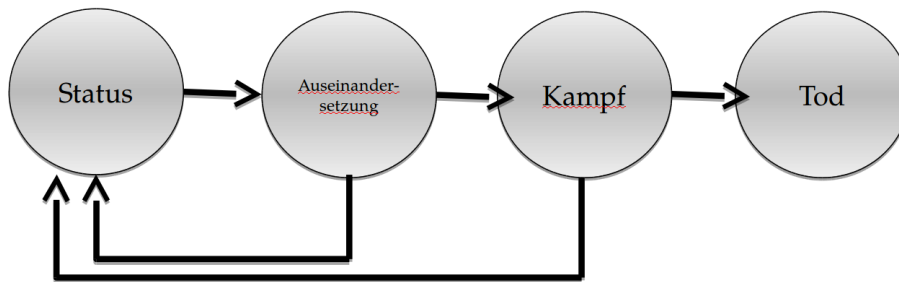


Abbildung 2: Platzierung der Kolonien und deren Pfade

## 2.4 Auseinandersetzungen

Bei Antreffen auf eine andere Ameise mit Nahrung gibt es eine Auseinandersetzung auf einem Level, der vom Aggressionslevel der Ameise abhängt, die

die Nahrungs zuerst gefunden hat. Eine Auseinandersetzung führt entweder zu einem Kampf oder der Status der Ameisen kehrt zum vorherigen Zustand (vor dem Aufeinandertreffen) zurück. Ein Kampf führt entweder zum Tod einer der beiden Ameisen oder die Zustände der Ameisen kehren auf den Zustand vor dem Aufeinandertreffen zurück. In einem Experiment von Gordon [3] wurden in 17 Tagen und 34 Kolonien 1090 Auseinandersetzungen gemessen, also 1.9/Tag/Kolonie. In der Simulation (3 Kolonien) betrag dieser Wert 2.0, welcher tatsächlich dem beobachtetem Wert gut entspricht. Die untere Abbildung veranschaulicht den Übergang zwischen den Zuständen der Auseinandersetzung (Abbildung 3).



**Abbildung 3:** Übergang zwischen den Zuständen einer Auseinandersetzung

### 3 Experimente

Eine Reihe von Experimenten wurde entwickelt, um Hypothesen **H1-H3** zu testen. Eine Simulation läuft für 18.000 Iterationen, was einem 5-Stunden Ameisentag in der Hauptsaison entsprechen soll [13].

Erinnerung: Die Hypothesen handeln von der Größe des Suchraums in Abhängigkeit von Koloniealter und Aggressivität, daher werden folgende ausschlaggebende Parameter für Experimente gewählt:

**Die Koloniegröße.** Die Koloniegröße ist direkt abhängig vom Alter. Tabelle 1 aus [15] zeigt die Alters-Größen-Abhängigkeit (Werte aus [3]). Die Anzahl der aktiven Sammler ist halb so groß wie die Gesamtanzahl an Sammlern [6].

Koloniealter	Sammler	Aktive Sammler
1	432	216
2	967	484
3-4	2604	1302
$\geq 5$	3780	1890

**Tabelle 1:** Anzahl an Sammlern in Abhängigkeit vom Koloniealter

**Die Wahrscheinlichkeit einer Auseinandersetzung.** Die Aggressivität einer Kolonie ist bestimmt durch einen Parameter, welcher die Wahrscheinlichkeit einer Auseinandersetzung bei Antreffen einer Ameise aus einer anderen Kolonien beschreibt. Dieser Wert reicht von 0.0 (Passiv - Keine Auseinandersetzungen) bis 1.0 (Aggressiv - Immer Auseinandersetzungen). In den Experimenten wurde entweder 0.1 (für passive Kolonien) oder 0.9 (für aggressive Kolonien) gewählt.

Tabelle 2 aus [15] zeigt die 4 Experimente und ihre Parameter. Experimente 1 und 4 sind Kontrollexperimente, die zur Validierung der Ergebnisse dienen. Es werden drei Kolonien erstellt (vgl. Abbildung 2 auf Seite 5, wobei immer eine der Kolonien die Parameter aus dieser Tabelle erhält und alle anderen sind *alte*, *passive* Kolonien (5 Jahre alt und Aggressivitätslevel 0.1).

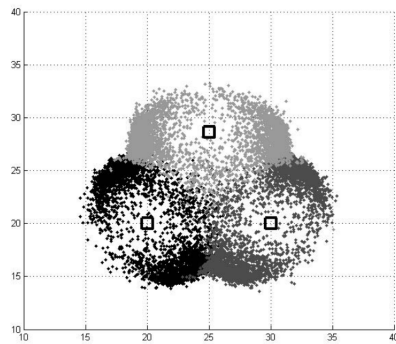
Experiment	Kolonieanzahl	Alter (eine Kolonie)	Aggressivität (eine Kolonie)	Beschreibung
1	3	3-4	0.1	Jung, passiv
2	3	5	0.1	Alt, passiv
3	3	3-4	0.9	Jung, aggressiv
4	3	5	0.9	Alt, aggressiv

**Tabelle 2:** Experimente und ihre Parameter

Die gesamte Liste aller Konstanten, welche für die Simulationen genutzt wurden (aber stets gleich blieben) findet sich im Paper [15].

## 4 Ergebnisse

Abbildung 4 zeigt die Orte aus Experiment 2, an denen Futter gefunden wurde. Wie in [1, 6] zeigt sich, dass die Areale sich kaum überlappen, obwohl die Pfade der Ameisen Konfrontationen provozieren und dass dort, wo sie sich überlappen, eine höhere Anzahl von Auseinandersetzungen besteht.



**Abbildung 4:** Orte, an denen Futter gefunden wurde

Die durchschnittliche Distanzen einer Ameise bis zum Ende der Simulation gibt Aufschluss über die Ausbreitung des Kolonieraums [2]. In Experiment 1 (*jung, passiv*) betrug die durchschnittliche Distanz 3.45m, in Experiment 2 (*alt, passiv*) waren es 3.57m, in Experiment 3 (*jung, aggressiv*) 3.59m und in Experiment 4 (*alt, aggressiv*) waren es 3.71m. Durch Erhöhung sowohl des Aggressivitätslevels (Wahrscheinlichkeit einer Auseinandersetzung), als auch des Koloniealters (Anzahl der Sammler), hat sich die durchschnittliche Distanz der Ameisen zum Nest erhöht. Interessant ist hier, dass die Ergebnisse aus Experiment 2 und 3 ähnlich sind.

Die Varianz wurde mit Hilfe von ANOVA (ein Matlab-Tool) analysiert, Tabelle 3 zeigt die Ergebnisse.

Einfluss	Summ. Quadrat	Freiheitsgrade	Gemittelter Fehler	F-Test	Wkt.
Aggression	21.4	1	21.37	10.65	0.0011
Alter	14.6	1	14.55	7.25	0.0071
Agg.*Alter	0.2	1	0.24	0.12	0.7291
Fehler	11897	5927	2.01		
Total	11935.9	5930			

**Tabelle 3:** ANOVA - Summierte Quadrate

Aggressivität und Koloniealter sind signifikant (mit einem Level von 0.01), wobei die Interaktion (Aggression\*Alter) nicht signifikant ist.

Im Modell haben ältere Kolonien größere Suchräume als jüngere, und aggressive Kolonien haben größere Suchräume als passive Kolonien. Dies unterstützt die Hypothesen **H1** und **H2**, außerdem konnte gezeigt werden, dass im Vergleich junge-passive und alte-aggressive Kolonien ähnlich große Suchräume haben. Weitere Tests der Autoren zeigten, dass mit einem 95%-Vertrauensintervall die Nullhypothese **H3** widerlegt ist.

Außer die Vergrößerung des Suchraums konnte nicht gezeigt werden, was der Vorteil der Aggressivität ist. Tabelle 4 zeigt, dass ein wesentlicher Anteil durch die aggressiven Kolonien zurückgelassen werden musste, weil viel zu Zeit in Auseinandersetzungen und Kämpfe investiert wurde. Außerdem starben wesentlich mehr (nahezu doppelt so viele) Ameisen, welche ihre Nahrung nicht zurückbringen konnten. Obwohl jüngere Kolonien so in der Lage sind die gleiche Suchraumgröße zu erreichen wie ältere Kolonien, ist damit der Vorteil der ihrer Aggressivität nicht erklärt.

Simulation	Nahrung gefunden	tote Sammler
jung, passiv	2843	90
alt, passiv	3327	102
jung, aggressiv	2787	177
alt, aggressiv	3304	208

**Tabelle 4:** Gefundene Nahrung und tote Ameisen



## 5 Schlussfolgerungen

Das Modell zeigte sich nicht-überlappende Suchräume des *P. barbatus* wie in [6] und außerdem die Abhängigkeit zum Kolonialalter und zur Aggressivität der Sammler. Der Einfluss von Alter und Aggressionslevel auf die durchschnittliche Distanz der Ameisen zum Nest stellte sich als signifikant heraus. Der Unterschied der Suchraumgrößen von jungen, aggressiven Kolonien und alten, passiven Kolonien stellte sich als unsignifikant heraus. Diese Ergebnisse unterstützen die Hypothesen **H1-H3** der Autoren. Dies lässt den Schluss zu, dass jüngere Kolonien ein erhöhtes Aggressionslevel als trade-off zwischen verlorenen Ressourcen (durch intraspezifische Auseinandersetzungen) und der Suchraumgröße haben.

Die Menge der gefundenen Nahrung hat sich nicht mit dem Aggressionslevel erhöht, dies kann durch die verschwendete Zeit in Auseinandersetzungen und einer erhöhten Anzahl toter Sammler erklärt werden. Die Autoren vermuten, dass dies auch auf echte Ameisen zutrifft und sie empfehlen eine Beobachtung der Suchraumgröße über eine größere Zeit. Es wird vermutet, dass eine stabile Suchraumgröße (über die gesamte Kolonielebensdauer hinweg) wichtiger sein muss als die im Frühstadium verlorene Ressourcen und Zeit.

## Literatur

- [1] B. HÖLDOBLER, C.J. LUMSDEN: *Territorial strategies in ants*. Science 210(4471), Seite 732–739, 1980.
- [2] DIETHE, T.: *Modelling changes in foraging and defensive behaviour of ant colony members as a result of inter-colony interactions*. Master’s thesis, University College London, 2006.
- [3] D.M. GORDON, A.W. KULIG: *Founding, foraging and fighting: colony size and the spatial distribution of harvester ant nests*. Ecology 77, Seite 2393–2409, 1996.
- [4] D.M. GORDON, R.E.H PAUL, K. THORPE: *What is the function of encounter patterns in ant colonies?* Animal Behaviour 45, Seiten 1083–1100, 1993.
- [5] D.M. GORDON, M. DEBORAH: *The Regulation of Foraging Activity in Red Harvester Ant Colonies*. The American Naturalist, Seite 509–518, 2002.
- [6] F.R. ADLER, D.M. GORDON: *Optimization, conflict and non-overlapping foraging ranges in ants*. American Naturalist 162(5), Seite 529–543, 2003.
- [7] GORDON, D.M.: *Group-level dynamics in harvester ants: young colonies and the role of patrolling*. Animal Behavior 35, Seiten 833–843, 1987.
- [8] GORDON, D.M.: *Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants*. American Naturalist 138, Seite 379–411, 1991.
- [9] GORDON, D.M.: *How colony growth affects foreigner intrusion in neighboring harvester ant colonies*. Behavioral Ecology and Sociobiology 31, Seite 417–427, 1992.
- [10] GORDON, D.M.: *The development of an ant colony’s foraging range*. Animal Behaviour 49, Seite 649–659, 1995.
- [11] GORDON, D.M.: *The regulation of foraging activity in red harvester ant colonies*. American Naturalist 159, Seite 509–518, 2002.
- [12] I.D. COUZIN, N.R. FRANKS: *Self-organized lane formation and optimized traffic flow in army ants*. Proceedings of the Royal Society of London, Series B 270, Seite 139–146, 2003.
- [13] R.J. SCHAFER, S. HOLMES, D.M. GORDON: *Forager activation and food availability in harvester ants*. Animal Behaviour 71(4), Seite 815–822, 2006.
- [14] S.A. MOREHEAD, D.H. FEENER JR.: *Foraging behavior and morphology: seed selection in the harvester ant genus, pogonomyrmex*. Oecologia 114, Seite 548–555, 1998.

- [15] TOM DIETHE, PETER BENTLEY: *Modelling the effects of colony age on the foraging behaviour of harvester ants*. ECAL 2007. Lecture Notes in Artificial Intelligence 4648 (Springer, Berlin 2007), Seiten 706–715, 2007.