

Mathematische Modellierung der Populationsdynamik eines Bienenvolkes

A mathematical model of the population-dynamics in a honeybee colony

Thomas Schmickl

Institut für Zoologie, Karl-Franzens-Universität Graz, Universitätsplatz 2, A-8010 Graz, Tel.: +43 316 380 8759, schmickl@nextra.at, <http://zool33.uni-graz.at/schmickl/>

Abstract

The intra-colonial population dynamics of honeybees show a characteristic seasonal pattern. This pattern of colony development and of age demography is mainly dependent on three factors: on the egg laying activity of the queen, on the rate of brood survival and on the longevity of adult bees. This article describes a mathematical population model of a honeybee colony which I created to investigate the ultimate effects of several environmental factors on the colony development.

Keywords

Honeybee, population dynamics, mathematical model, simulation, superorganism

Zusammenfassung

Die Populationsstärke von Honigbienenvölkern zeigt einen charakteristischen Jahresverlauf. Die Größe und Alterszusammensetzung der Bienen innerhalb einer Kolonie wird maßgeblich von der Eilegetätigkeit der Königin, von der Überlebensrate der Brut und von der Lebenserwartung der adulten Bienen bestimmt. In diesem Artikel stelle ich ein mathematisches Populationsmodell einer Bienenkolonie vor, mit dem die Auswirkungen verschiedener Umwelteinflüsse auf die Kolonie untersucht werden können.

1. Einleitung

Die Populationsgröße und die Altersstruktur eines Bienenvolkes zeigt im Jahresverlauf ein charakteristisches Muster. Dieses Muster ist vor allem von den klimatischen Gegebenheiten und von der Bienenart (bzw. -rasse) abhängig. In Mitteleuropa zeigen Völker der Species *Apis mellifera* L. ein rasantes Wachstum der Population im Frühjahr, welches im Falle einer Volksvermehrung durch einen Schwarmabgang einen kurzzeitigen Einbruch erleben kann. Nach Erreichen des Populations-Maximums im Sommer schrumpft die Population wieder stark, bis sie sich auf eine sogenannte „Überwinterungsstärke“ einpendelt, welche in der Regel zwischen 30% und 50% der Maximalvolkstärke des Sommers liegt. Dieser Jahreszyklus erscheint aus evolutionsbiologischer Sicht „sinnvoll“, da er geeignet ist die „inklusive Fitneß“ eines Volkes zu begünstigen:

Der rasche Anstieg der Population im Frühjahr bis zum Zeitpunkt des Schwärmens erhöht die Wahrscheinlichkeit eines erfolgreichen Schwarmabganges, da für diesen einige Bedingungen erfüllt sein müssen: Die Population adulter Bienen in der Kolo-

nie muß aus möglichst vielen und möglichst jungen Bienen bestehen, welche beim Schwärmen mit der alten Königin das mütterliche Nest verlassen. Bevor der Schwarm erfolgreich eigene Brut aufziehen kann muß erst die neue Behausung gefunden werden und die erste Wabe gebaut werden, es ist für den Schwarm also ein brutloser Zeitraum von einigen Tagen zu überbrücken. Bis dann die ersten neuen Bienen des Schwarmes schlüpfen vergehen aufgrund der Brut-Entwicklungsdauer weitere 21 Tage. Je größer der Schwarm ist und je jünger die darin enthaltenen Bienen sind, um so eher überlebt der Schwarm das kommende Jahr. Im zurückgebliebenen Volk müssen zum Zeitpunkt des Schwärmens möglichst viele Brutzellen gefüllt sein, da in diesem Volk die neue Königin erst schlüpfen muß und sie danach einige Tage mit Hochzeitsflügen (zur Begattung) verbringt. Somit muß auch das zurückgebliebene Volk eine Pause in der Brutproduktion kompensieren. Je mehr Brut noch von der alten Königin vor dem Abgang des Schwarmes gelegt wurde, um so höher sind die Überlebenschancen der zurückgebliebenen Kolonie. Da diese „vorbereitete“ Brut erst in den Tagen und Wochen nach dem Schwarmabgang schlüpft, ist der „Peak“ der Population im Laufe des Sommers zu erwarten.

Die rasche Abnahme der Population im Herbst ist ebenfalls eine fitneß-steigernde Anpassung. Die „Überwinterungsvolksstärke“ stellt eine Optimierung der Überlebenschancen in den Wintermonaten dar: Weniger Bienen wären nicht in der Lage das Innenklima der Kolonie durch aktives Heizen und durch Abgabe von Ruhestoffwechsel-Wärme aufrechtzuerhalten. Zu viele Bienen würden hingegen zuviel Honig durch ebendiese Heiztätigkeit verbrauchen und könnten dadurch das Überleben der Gesamtkolonie gefährden. Aus oben genannten Abhängigkeiten kann man ableiten, daß der charakteristische Jahresverlauf der Populationsdynamik in Honigbienenvölkern eine hochoptimierte Anpassung an die Art und Weise ist, wie sich Honigbienenvölker vermehren.

Betrachtet man die Gesamtkolonie als Superorganismus, dessen Vermehrung durch den Prozeß des Schwärmens erfolgt, so stellt die enorme Brutproduktion im Frühjahr eine Maximierung der Vermehrungsrate R , die Einstellung der „Überwinterungsvolksstärke“ im Herbst eine Minimierung der Sterblichkeitsrate S dar. Interpretiert man die Fitneß des Superorganismus als das Produkt der beiden Faktoren „Überleben“ und „Fruchtbarkeit“ (im

Sinne von Darwin und Hamilton), so stellen beide Anpassungen der Altersstruktur eine fitneßsteigernde Maßnahme dar. Es gilt noch zu erwähnen, daß in dieser Anpassung der Populationsstruktur noch weitere Optimierungen gesehen werden können: Der Zeitraum einer annähernd konstanten maximalen Population der adulten Bienen über den Sommer begünstigt das erfolgreiche Sammeln von Nektar und Pollen in der Umwelt, ein Faktor der die Überlebenschancen der Kolonien im Winter erhöht. Die im Herbst erzeugten Bienen weisen einen deutlich größeren Fettkörper und eine deutlich höhere Langlebigkeit auf, was ebenfalls eine Erhöhung der Überwinterungschancen der Kolonie bedeutet (Kunert und Crailsheim 1988).

Alle im vorigen Abschnitt aufgeführten Anpassungen der Populationsstruktur über den Jahresverlauf resultieren jedoch letztendlich aus einem einfachen Verhalten eines einzigen Individuums im Stock: Der Eilegetätigkeit der Königin. Viele Studien haben jedoch gezeigt, daß sowohl Wetterfaktoren wie auch die Versorgungslage des Stockes in bezug auf Pollen (=„Lagerstand“) die Überlebensrate der Bienenbrut stark beeinflussen. So wirken sich Kälteperioden (Wille et al. 1985; Dustmann und von der Ohe 1988; Blaschon et al. 1999) ebenso auf die Larvensterblichkeit aus wie Regenperioden oder imkerliche Eingriffe. Auch die Alterstruktur der Population (Ammen-zu-Larven-Verhältnis) wirkt sich auf das Überleben der Larven aus, was sich zeitverzögert dann wiederum auf das zukünftige Ammen-zu-Larven-Verhältnis auswirkt. Die Populationsentwicklung eines Volkes ist folglich nicht leicht vorherzusagen, selbst wenn die durchschnittliche Eilegetätigkeit der Königin bekannt ist. Zu viele Abhängigkeiten und Rückkopplungsschleifen beeinflussen das Schicksal der von der Königin gelegten Eier.

Um diese Abhängigkeiten analysieren zu können und die zeit-verzögerten Auswirkungen von imkerlichen (oder wissenschaftlichen) Stockeingriffen abschätzen zu können, habe ich ein mathematisches Modell einer Bienenpopulation entwickelt. Das Modell inkludiert die Auswirkungen des Wetters sofern dieses den Erfolg von Sammelflügen beeinträchtigt. Das Modell inkludiert auch den Stoffwechsel des Superorganismus, also das Eintragen, Verwerten und Lagern von Ressourcen (Nektar, Honig, Pollen).

2. Modellbildung

Das Modell HoPoMo (Honeybee population model) ist ein alterstrukturiertes Populationsmodell, welches auf Basis von Differenzgleichungen erstellt wurde. Die Differenzgleichungen repräsentieren die

Änderungen der Systemvariablen (z.B. die Zahl der gelegten Eier) von einem Tag zum Nächsten. Das Modell arbeitet in diskreten Schritten mit einer Breite von einem Tag. Das Modell besteht aus 60 derartigen Differenzgleichungen, von denen jede jeweils eine Systemvariable beschreibt.

In meinem Modell betrachte ich die tägliche Eilegerate der Königin als gegeben. Ein idealisierter Jahresverlauf wurde der Literatur entnommen (Bodenheimer 1937). Um spezielle Königinnen simulieren zu können, kann dieser Jahresverlauf über den Parameter „ELRbase“ moduliert werden, Schwankungen, d.h. Abweichungen von diesem idealisierten Jahresverlauf, können über den Parameter „ELRstoch“ in das Modell inkludiert werden. Entsprechend der Notation des „Stock-and-Flow“-Modellings entstammen die gelegten Eier einer sogenannten „Quelle“, welche als kleine Wolke links oben in Abbildung 1 zu sehen ist. Wie bei derartigen alterstrukturierten Populationsmodellen üblich, werden die gelegten Eier eines Tages in einer Kohorte zusammengefaßt. Diese Kohorte altert nun pro Simulationsschritt um einen Tag, wird also im Stock-and-Flow-Modell (siehe Abb. 1) von links nach rechts weitergeschoben. Die Kompartimente „Eggs“, „Larvae“, „Pupae“ und „Adult bees“ kennzeichnen die verschiedenen Entwicklungsstadien die von jeder Kohorte durchlaufen werden. In der Natur überleben aber nicht alle Eier, Larven und Puppen diesen Entwicklungsprozeß, weswegen ich in jedem Kompartiment auch einen eigenen „Leak-Flow“ eingebaut habe („mortality1“ bis „mortality4“). Gestorbene Individuen verlassen über sogenannte „Senken“ wieder das Modell (dargestellt als kleine Wolken in Abbildung 1).

In meinem Modell wird auch der verfügbare Platz der Kolonie berücksichtigt. Dies ist nötig, da bei wissenschaftlichen Experimenten oft Beobachtungsstöcke eingesetzt werden, in denen der Platz für die Brutaufzucht stark limitiert ist. Über den sogenannten „comb factor“ wird das Verhältnis zwischen gefüllten (Brut, Pollen, Nektar, Honig) und leeren Zellen berechnet. Dieser Faktor beeinflusst ebenfalls die Eilegetätigkeit der Königin.

Zur Berechnung der gefüllten Pollenzellen wird eine Bilanz aus Polleneintrag und Pollenverbrauch berechnet. Eine ähnliche Berechnung wird auch mit Nektarzellen gemacht, wobei hier noch zusätzlich berücksichtigt wird, daß die Bienen überschüssigen Nektar „zu“ Honig verarbeiten (siehe Abbildung 1 nächste Seite).

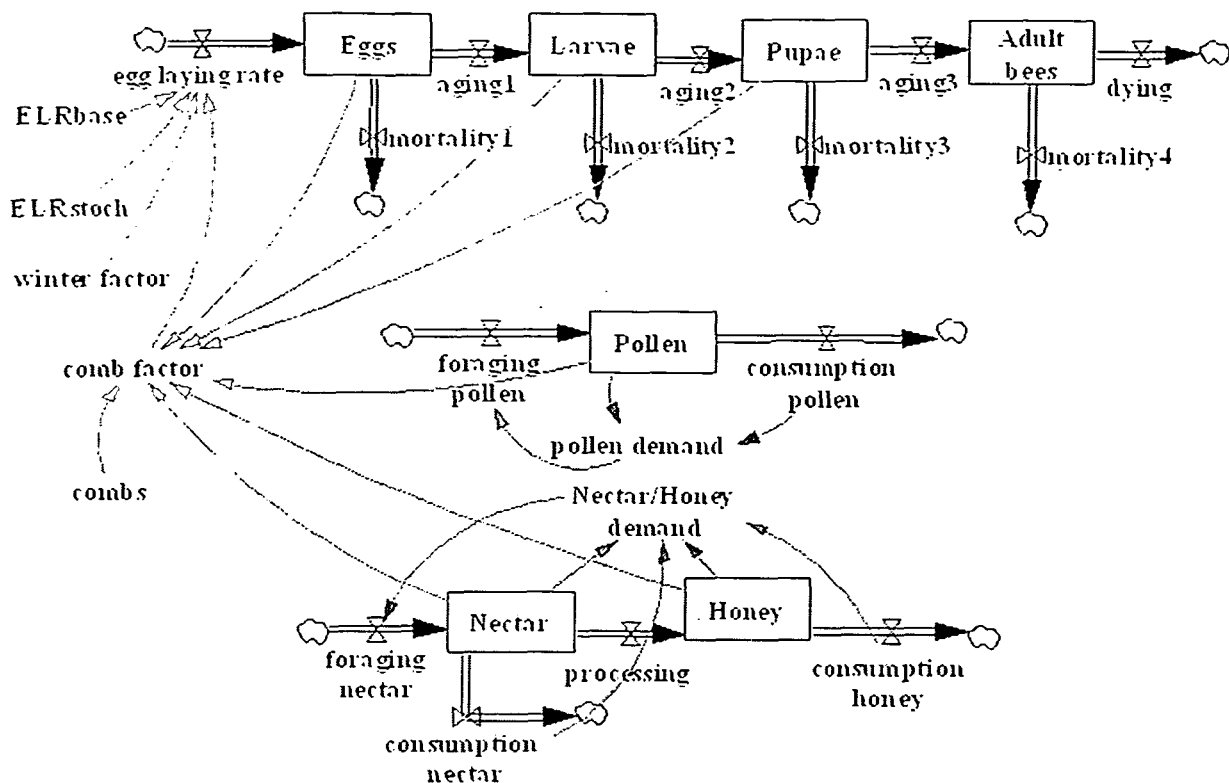


Abbildung 1: „Stock-and-Flow“-Diagramm des Bienenpopulations-Modells (stark reduziert). In diesem Diagramm werden nur jene Systemvariablen und -parameter gezeigt die zur Berechnung der Populationsstruktur und zur Berechnung der Ressourcen-Lagerstände benötigt werden. Doppelpfeile repräsentieren Materialflüsse, dünne einfache Pfeile symbolisieren Wirkungsabhängigkeiten. Vierecke symbolisieren Material-Kohorten, Worte ohne Rahmen symbolisieren Parameter und informelle Faktoren (Verhältnis-Zahlen).

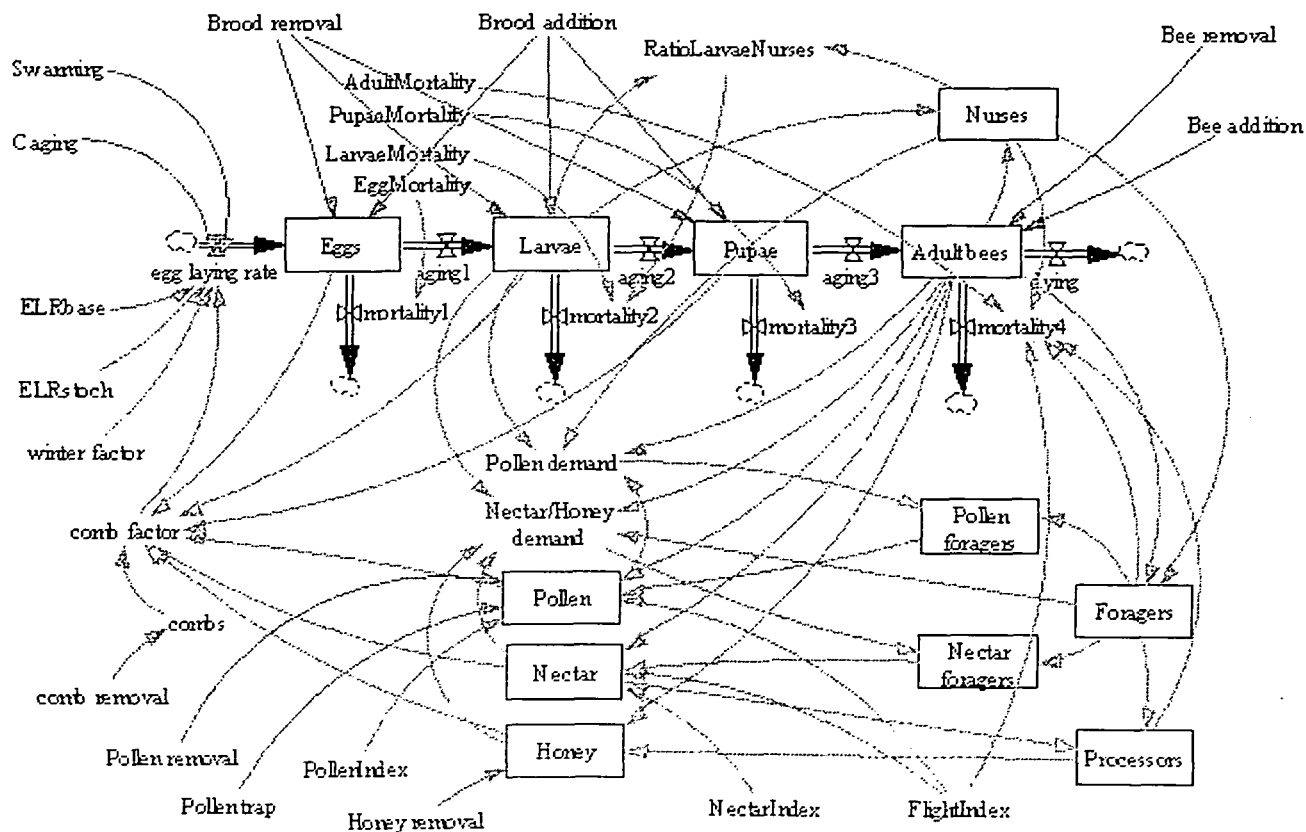


Abbildung 2: „Stock-and-Flow“-Diagramm des Gesamtmodells (geringfügig reduziert). Im Vergleich zu Abbildung 1 wurden zusätzlich die Arbeitsteilung und der Einfluß der imkerlichen (bzw. wissenschaftlichen) Eingriffe dargestellt. Der Einstrom und Verbrauch der Nahrungsressourcen wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit ausgeblendet. Doppelpfeile repräsentieren Materialflüsse, dünne einfache Pfeile symbolisieren Wirkungsabhängigkeiten. Vierecke symbolisieren Material-Kohorten, Worte ohne Rahmen symbolisieren Parameter und informelle Faktoren (Verhältnis-Zahlen).

Zusätzlich zu den in Abbildung 1 gezeigten Abhängigkeiten wurden noch weitere in das Modell eingefügt:

1.) Das Modell inkludiert die Arbeitsteilung der adulten Bienen. Diese teilen sich auf in: Ammen, Sammlerinnen und Nektar-Verarbeiterinnen. Ein niedriges Ammen-zu-Larven-Verhältnis erhöht die Brutmortalität. Eine hohe Ammenzahl erhöht den Pollenbedarf. Eine hohe Zahl an Nektarzellen erhöht die Zahl an Nektar-Verarbeiterinnen. Ein hoher Pollenbedarf erhöht die Zahl der Pollen-Sammlerinnen auf Kosten der Nektar-Sammlerinnen (siehe Abbildung 2).

2.) Wetterfaktoren beeinflussen den Sammelerfolg, die Flugaktivität und die Überlebenschancen von Sammlerinnen (in Abbildung 2 nicht dargestellt).

3.) Mithilfe einiger Modellparameter können imkerliche Eingriffe wie „Honig-Entnahmen“, „Pollenwaben-Entnahmen“, „Brutwaben-Entnahmen“ oder „Pollenfallen“ in Simulationsläufen durchgeführt werden (siehe Abbildung 2).

Es gibt einige Faktoren, die in diesem Modell nicht berücksichtigt wurden, da das Modell im derzeitigen Umfang von 60 Differenzgleichungen die Grenzen der beherrschbaren Komplexität erreicht hat. Das Hinzufügen weiterer Faktoren würde meist nur über weitere Gleichungen gelingen, das Gesamtmodell würde dann jedoch bald unüberschaubar werden. Die nicht im Modell berücksichtigten Faktoren sind: Weitere Ressourcen wie z. B. Propolis und Wasser, Tätigkeiten wie z. B. „Wächterin“, „Baubiene“, „Putzbiene“ oder „Totengräberbiene“. Weiters wurde nicht berücksichtigt, daß Nektar mit verschiedenen Zuckerkonzentrationen gesammelt wird. Bei der Berechnung des verfügbaren Platzes wurde der Umstand vernachlässigt, daß das Innere der Kolonie einer charakteristischen räumlichen Ordnung unterworfen ist.

3. Verwendete Modell-Parameter

Eines der größten Probleme bei der Erstellung eines mathematischen Modells ist die Parametrisierung. Im Vergleich zu physikalischen oder chemischen Modellen, wo man die erforderlichen Parameter in der Regel unter stabilen Laborbedingungen erheben kann, ist es in der Biologie oft schwierig an verlässliche Werte für Parameter zu gelangen.

Ich habe die Parameter für mein Modell aus der Literatur oder aus eigenen Experimenten mit realen Bienen entnommen. Bei der Literaturrecherche fand ich oft weit auseinander liegende Angaben für bestimmte Modellparameter vor. Aus diesem Grund unterzog ich das Modell zuerst einer ausgedehnten Sensitivitätsanalyse.

In einer derartigen Analyse werden einzelne (oder

mehrere) Modellparameter innerhalb einer gewissen Spannweite variiert und es wird gemessen wie stark die Simulationsergebnisse von den jeweiligen Parameter-Werten abhängen. Je sensitiver das Modell auf eine Parameterveränderung reagiert um so wichtiger ist es, diesen Parameter in der Realität exakt zu erheben. In einer ersten Reihe von Sensitivitätstests habe ich alle Modellparameter innerhalb einer Spannweite von $\pm 15\%$ der Standardwerte gestreut („uniform random sampling“). Mit diesen zufällig gestreuten Parameterwerten wurde dann ein Simulationslauf durchgeführt. Dieser Ansatz wurde 1000 mal wiederholt, für jeden Parameter wurden in diesen Läufen also 1000 verschiedene Werte aus dem oben genannten Wertebereich zufällig gewählt. Abbildung 3 zeigt die zusammengefaßte Darstellung der daraus resultierenden Populationsdynamiken für ein Jahr. Die Hälfte aller Simulationsläufe zeigen sehr ähnliche Jahresverläufe in bezug auf die prognostizierten Populationen von adulten Bienen und Brut. Dies ist in Abbildung 3 an der geringen Spannweite zwischen den beiden grauen Linien (1. Quartile und 3. Quartile) zu erkennen.

Im Großen und Ganzen zeigten diese Ergebnisse, daß das Modell nicht besonders sensitiv auf die verwendeten Modellparameter reagiert.

In einer zweiten Serie von Sensitivitätstests wollte ich herausfinden, auf welche Parameter das Modell am sensitivsten reagiert. Dazu habe ich in diesen Läufen nicht alle Parameter gleichzeitig variiert. Vielmehr habe ich nur einen einzelnen Parameter um $\pm 50\%$ variiert, während alle anderen Parameter auf ihren Standardwerten eingestellt blieben. Es zeigte sich, daß das Modell am sensitivsten auf die Mortalitätsparameter reagiert, was im Allgemeinen für ein Populationsmodell nicht ungewöhnlich ist. Von allen Mortalitätsraten die im Modell verwendet wurden reagierte das Modell auf die Mortalitätsrate der adulten Bienen am sensitivsten.

Gerade diese Mortalitätsraten-Parameter sind in meinem Modell sehr gut abgesichert, da es über die Mortalitätsraten von adulten Bienen und von Bienenbrut sehr gute und detaillierte Aufzeichnungen in der Literatur in Form von „survivorship curves“ und „life tables“ gibt (Fukuda und Sekiguchi 1966; Fukuda und Sakagami 1968; Sakagami und Fukuda 1968; Visscher und Dukas 1997). Über die Mortalität von Bienenbrut in Abhängigkeit von Wetterbedingungen und in Abhängigkeit von der Versorgungslage des Stockes habe ich im Vorfeld selbst einige empirische Studien durchgeführt, die in die Parametrisierung des Modelles eingeflossen sind (Schmickl und Crailsheim 2001; Schmickl und Crailsheim 2002; Schmickl et al. 2003).

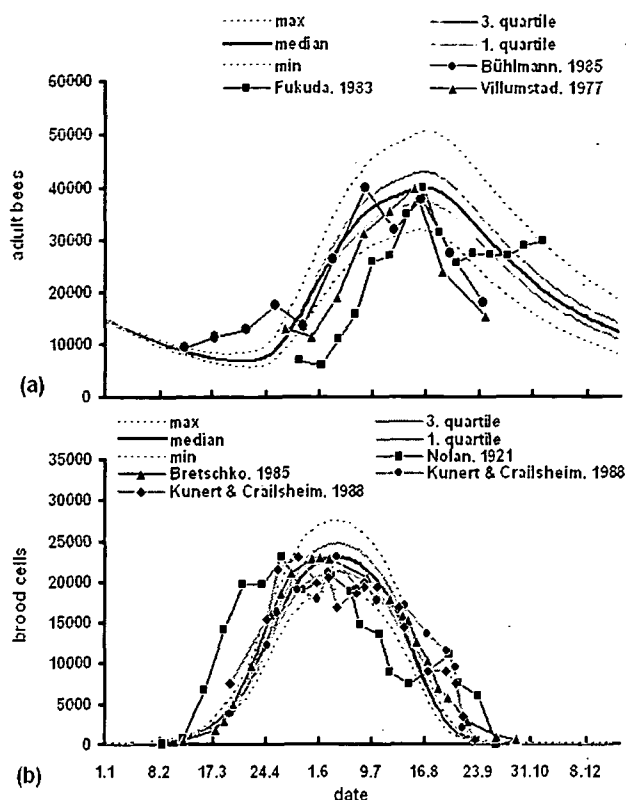


Abbildung 3: Sensitivitätsanalyse des Modells mit „multiple random sampling“ der verwendeten Modellparameter innerhalb einer Spannweite von $\pm 15\%$. Gezeigt werden Mediane der Läufe, Quartillen und Extremwerte. $N=1000$ Simulationsläufe. (A) Population adulter Bienen im Jahresverlauf. (B) Brutumfang im Jahresverlauf. In beide Grafiken wurden empirisch ermittelte Populationsdaten aus verschiedenen Literaturstellen als Referenz (normalisiert) dargestellt.

4. Simulationsergebnisse

Die Simulationsläufe die im Rahmen der ersten Reihe von Sensitivitätsanalysen durchgeführt worden sind, wurden mit Aufzeichnungen der Bienenpopulationsdynamik aus empirischen Studien verglichen. In Abbildung 3 wurden einige dieser Studien als Referenzpunkte eingezeichnet. Es ist deutlich zu erkennen, daß die von Modell vorhergesagte Populationsdynamik den aus der Natur bekannten Jahresmustern sehr ähnlich ist. Um diesen Vergleich zu ermöglichen, mussten die empirischen Studien normiert werden, da diese Studien oft mit verschiedenen Stockgrößen und daher mit verschiedenen starken Populationen durchgeführt wurden. Die Normierung erfolgte relativ zum jeweiligen Maximalwert der Datenreihen.

Nachdem die Stabilität des Modells und die Vergleichbarkeit der Simulationsdaten mit der Realität festgestellt war, musste sich das Modell an einem simulierten Bienenexperiment „beweisen“. Als Vorlage diente ein Experiment von Martin Lindauer (Lindauer 1952). Drei Bienenkolonien wurden in unmittelbarer Nähe platziert, so dass sie den gleichen Witterungseinflüssen ausgesetzt waren. Unter Normalbedingungen sammelt nur ein kleiner Teil der Sammlerinnen

(ca. 10%) Pollen, während ein Großteil der Sammlerinnenschar Nektar sammelt. Dies wurde auch am Tag 1 des Experimentes so festgestellt (siehe Abbildung 4a). Nach drei Tagen schweren Regens wurde erneut der Anteil an Pollensammlerinnen erhoben (Tag 5, Abbildung 4a), dieser war durch den Regen auf 65%-85% angestiegen, ein Großteil der Sammlerinnen sammelte nun also Pollen. Dieser Effekt lässt sich durch die unterschiedliche Größe der Ressourcenlager in einer Bienenkolonie erklären. In einem Bienenvolk lagern immer nur Reserven für einige Tage ohne Pollennachschub (ca. 1000-15000 Zellen), während der eingelagerte Vorrat an Nektar und Honig ein Vielfaches davon ausmacht (viele hunderttausend Zellen, daher auch der Name „Honigbienen“). Drei Tage andauernder Regen hatte in diesem Experiment die Pollenlager stark reduziert. Aufgrund dieses Pollenmangels wurde ein Großteil der Sammlerinnen nach dem Ende der Regenphase für das Pollensammeln rekrutiert. Die Details des dahinter liegenden Regulationssystems sind in (Camazine 1993; Camazine et al. 1998; Vaughan und Calderone 2002) nachzulesen.

In den darauffolgenden Tagen fiel der Anteil der Pollensammlerinnen an der Gesamtschar der Sammlerinnen kontinuierlich ab, da sich die Pollenlager aufgrund der intensivierten Sammeltätigkeit nun wieder stetig füllten. Am Tag 10 war wieder annähernd das Ausgangsniveau von Tag 1 erreicht. Am Tag 11 wurde nun vor einem dieser Stöcke eine Pollenfalle installiert. Diese Pollenfalle ist eine Platte vor dem Stockeingang, die mit Löchern übersät ist, durch die nur die Bienen aber nicht die Pollenhörschen passen.

Durch diese Apparatur können die Bienen trotz gutem Wetter und reichem Pollenangebot kaum Pollen in den Stock schaffen. Wie in Abbildung 4a deutlich zu sehen ist, erfolgt auf diesen experimentellen Eingriff sofort eine Reaktion des Superorganismus: Er rekrutiert sofort einen deutlich höheren Anteil der Sammlerinnen zum Sammeln der verknüpften Ressource Pollen. Bei den beiden unbehandelten Stöcken blieb zur selben Zeit am selben Ort diese Steigerung aus, sie kann also gesichert als direkte Antwort auf den experimentellen Eingriff gewertet werden. In Abbildung 4b sind drei Simulationsläufe mit meinem Bienen-Populationsmodell dargestellt, bei denen eine exakt gleiche Behandlung durchgeführt wurde.

Bei allen drei Läufen wurde vom Tag 2 bis zum Tag 4 schweres Regenwetter simuliert, bei dem die Bienen nicht ausfliegen konnten. Bei einem der Simulationsläufe wurde zusätzlich am Tag 11 das Einsetzen einer Pollenfalle simuliert.

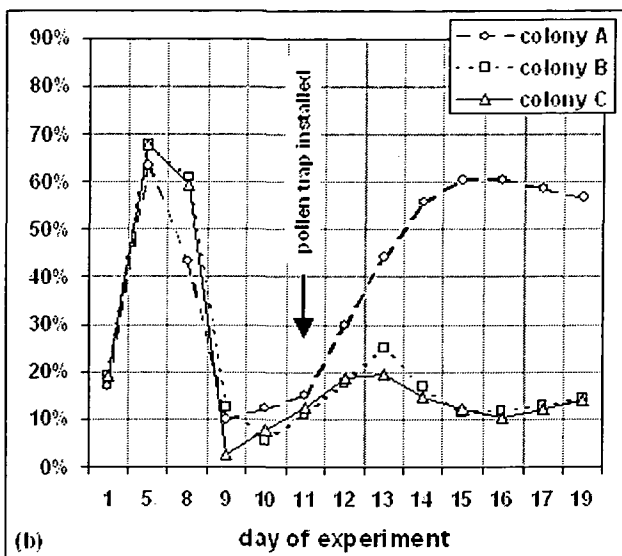
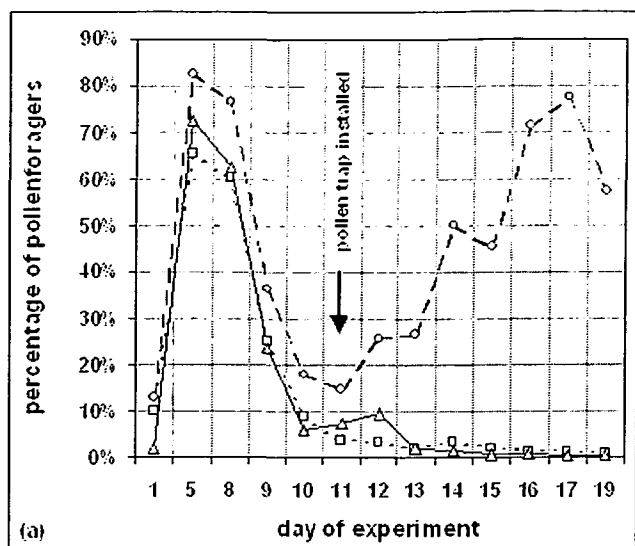


Abbildung 4: Vergleich von empirischen Daten mit Simulationsergebnissen. (a) Pollenfallenexperiment von Lindauer 1952. (b) Dasselbe Experiment mit drei simulierten Bienenkolonien basierend auf dem hier vorgestellten Modell. Der Ablauf des Experiments ist im Detail im Text beschrieben.

Aus dem Vergleich der Simulationsergebnisse (Abbildung 4b) mit den Daten des realen Experiments (Abbildung 4a) ergibt sich eine hohe Übereinstimmung. Die wesentlichen Charakteristiken der Reizantwort der Gesamtkolonie sind im Simulationsversuch deutlich zu erkennen.

5. Diskussion

Das hier beschriebene Populationsmodell hat sich als außerordentlich stabil und realitätsnahe erwiesen. Es gibt in der Literatur zwar bereits einige Modellierungsansätze für die Populationsdynamik in Bienenvölkern, diese sind aber in keiner Weise mit dem hier vorgestellten Modell vergleichbar. Die Modelle von Bodenheimer (Bodenheimer 1937) und von Fukuda (Fukuda 1971) sind rein statistischer Natur. Bei diesen Ansätzen wird die Zahl verdeckelter Brutzellen in bestimmten Zeitintervallen an Bienen-

kolonien gemessen und dann mit einer Modellrechnung die Zahl der Eier, Larven und Adultbienen berechnet. Es handelt sich also um rein statistische und deskriptive Modellierungsansätze, die entwickelt wurden um die Altersstruktur realer Bienenvölker zu einem bestimmten Zeitpunkt einzuschätzen.

Sie erlauben keine Prognosen und auch keine Simulationen von Eingriffen durch Imker oder Wissenschaftler.

Im Gegensatz dazu existiert ein weiterer Modell-Ansatz von Omholt (siehe Omholt 1986; Omholt 1992), welcher auf Basis von einigen wenigen Differentialgleichungen arbeitet. Obwohl dieser Ansatz meinem Modell prinzipiell ähnlich ist, gibt es deutliche und wichtige Unterschiede: Omholts Ansatz dient in erster Linie dazu zu erklären wie die jahreszeiten-typische Eilegedynamik einer Königin entstehen kann. Genau diese jahreszeitliche Eilegedynamik setze ich aber in meinem Modell als gegeben voraus (als Input-Parameter für Simulationsläufe). Die Methode von Omholt ist außerdem darauf beschränkt die Gegebenheiten in nördlich gelegenen Regionen zu simulieren (v.a. Norwegen), das jahreszeitliche Legemuster einer Bienenkönigin in Japan oder Palästina¹ kann mit seiner Methode nicht simuliert werden. Es sind auch Eingriffe und Ereignisse die das Legemuster der Königin beeinflussen mit dem Modellansatz von Omholt prinzipbedingt nicht simulierbar. Eine Ressourcenverwaltung (Honig, Nektar, Pollen) ist ebensowenig enthalten wie eine dynamische Aufteilung der Bienen auf verschiedene Arbeiterinnenkasten (Arbeitsteilung, Polyethismus).

Das von mir in diesem Artikel beschriebene Modell besitzt alle o. g. Schwachpunkte nicht. Es kann die Populationsdynamik in verschiedenen Regionen der Erde simulieren, man benötigt lediglich folgende Daten um das Modell für eine bestimmte Region zu parametrisieren: Eine Eilegekurve der Königin, die typisch für diese Region ist, ein Wetterprofil und eine Profil der jahreszeitlichen Ressourcenverfügbarkeit (Nektar, Pollen). Mein Modell ist auch in der Lage die Populationsdynamik in verschiedenen Stockgrößen, vom 20-Zargen-Vollvolk bis zum kleinen Beobachtungsstock, zu modellieren.

Es ist mit meinem Modell möglich eine Vielzahl von Eingriffen zu simulieren wie z.B. : Bienenzugabe, Bienenentnahme, Brutentnahme, Brutzugabe, Pollenfallen, Pollenentnahme, Käfigung der Königin auf einem kleineren Brutbereich, Honigentnahme und Zugabe oder Entnahme von leeren Waben.

Auf Basis des Modells sind eine Vielzahl von Erweiterungen zur Zeit in Vorbereitung. Ich arbeite unter anderem daran auch die Population von Drohnen darstellen zu können. Auf Basis dieser Erweiterung soll dann ein *Varroa destructor*-Modell realisiert werden.

Abschließend kann gesagt werden, daß das hier beschriebene Modell HoPoMo das erste universell einsetzbare, vollständige Modell einer Bienenkolonie darstellt. Es kann in der Versuchsplanung sinnvoll eingesetzt werden und es kann auch versuchsbegleitend (Monitoring) und in der Schulung (Imker, Biologen) wertvolle Dienste leisten.

6. 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".

¹ In der Literatur findet man Populationsdaten von Honigbienen aus Norwegen, Deutschland, Schweiz, Österreich, Italien, USA, Palästina und Japan. V.a. die Daten aus Japan und Palästina weichen in ihrem Jahresrhythmus stark von den restlichen Daten ab.

7. Literatur

- BLASCHON, B., GUTTENBERGER, H., HRASSNIGG, N., CRAILSHEIM, K., 1999: Impact of bad weather on the development of the broodnest and pollen stores in a honeybee colony (Hymenoptera: Apidae). – Entomol. Gener., 24(1): 49-60.
- BODENHEIMER, F.S., 1937: Studies in animal populations. II. Seasonal population-trends in the honey-bee. – Quat. Rev. Zool., 12: 406-425.
- CAMAZINE, S., 1993: The regulation of pollen foraging by honey bees: How foragers assess the colony's need for pollen. – Behav. Ecol. Sociobiol., 32: 265-273.
- CAMAZINE, S., CRAILSHEIM, K., HRASSNIGG, N., ROBINSON, G.E., LEONHARD, B., KROPIUNIGG, H., 1998: Protein trophallaxis and the regulation of pollen foraging by honey bees (*Apis mellifera* L.). – Apidologie, 29: 113-126.
- DUSTMANN, J.H., VON DER OHE, W., 1988: Einfluß von Kälteeinbrüchen auf die Frühjahrsentwicklung von Bienenvölkern (*Apis mellifera* L.). – Apidologie, 19(3): 245-254.
- FUKUDA, H., SEKIGUCHI, K., 1966: Seasonal change of the honeybee worker longevity in Sapporo, North Japan, with notes on some factors affecting the lifespan. – Jap. J. Ecol., 16(5): 206-212.
- FUKUDA, H., SAKAGAMI, S.F., 1968: Worker brood survival in honey bees. – Res. Popul. Ecol., 10: 31-39.
- FUKUDA, H., 1971: Improvement of Bodenheimer's method for estimating individual number in honeybee colonies. – Jour. Fac. Sci., Hokaido Univ., Ser. VI, Zool., 18(1): 128-143.
- KUNERT, K., CRAILSHEIM, K., 1988: Seasonal changes in carbohydrate, lipid and protein content in emerging worker honeybees and their mortality. – J. Apic. Res., 27: 13-21.
- LINDAUER, M., 1952: Ein Beitrag zur Frage der Arbeitsteilung im Bienenstaat. – Z. Vergl. Physiol., 34: 299-345.
- OMHOLT, S., 1986: A model for intracolony population dynamics of the honeybee in temperate zones. – J. Apic. Res., 25(1): 9-21.
- OMHOLT, S., 1992: The heuristic value of mathematical modelling for elucidation of the honey production dynamics of *Apis mellifera* colonies. – Norw. J. Agric. Sci., 6(2): 99-110.
- SAKAGAMI, S.F., FUKUDA, H., 1968: Life tables for worker honeybees. – Res. Popul. Ecol., 10: 127-139.
- SCHMICKL, T., CRAILSHEIM, K., 2001: Cannibalism and early capping: strategies of honeybee colonies in times of experimental pollen shortages. – J. Comp. Physiol. A, 187: 541-547.
- SCHMICKL, T., CRAILSHEIM, K., 2002: How honeybees (*Apis mellifera* L.) change their broodcare behaviour in response to non-foraging conditions and poor pollen conditions. – Behav. Ecol. Sociobiol., 51: 415-425.
- SCHMICKL, T., BLASCHON, B., GURMANN, B., CRAILSHEIM, K., 2003: Collective and individual nursing investment in the queen and in young and old honeybee larvae during foraging and non-foraging periods. – Insectes Soc., 50: 174-184.
- SCHMICKL, T., CRAILSHEIM, K., 2004: Inner nest homeostasis in a changing environment with special emphasis on honey bee brood nursing and pollen supply. – Apidologie, 35: 249-263.
- VAUGHAN, D.M., CALDERONE, N.W., 2002: Assessment of pollen stores by foragers in colonies of the honey bee, *Apis mellifera* L. – Insectes Soc., 49: 23-27.
- VISSCHER, P.K., DUKAS, R., 1997: Survivorship of foraging honey bees. – Insectes Soc., 44: 1-5.
- WILLE, H., IMDORF, A., BÜHLMANN, G., KILCHENMANN, V., WILLE, M., 1985: Beziehung zwischen Polleneintrag, Brutaufzucht und mittlerer Lebenserwartung der Arbeiterinnen (*Apis mellifica* L.). – Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., 58: 205-214.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Entomologica Austriaca](#)

Jahr/Year: 2005

Band/Volume: [0012](#)

Autor(en)/Author(s): Schmickl Thomas

Artikel/Article: [Mathematische Modellierung der Populationsdynamik eines Bienenvolkes. 6-12](#)