

# DIPLOMARBEIT

*Konstruktion und Simulation eines mathematischen Rahmenmodells  
biologischer Kommunikation mittels dynamischer Systeme*

Angefertigt am  
Institut für zelluläre und molekulare Botanik  
Abteilung für theoretische Biologie

Vorgelegt der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der  
Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn

Dezember 2010

Von

Markus Knappitsch

aus

Herne



# Inhaltsverzeichnis

<b>1. Einleitung</b>	<b>1</b>
1.1. Einleitung aus biologischer Sicht . . . . .	1
1.2. Einleitung aus mathematischer Sicht . . . . .	3
<b>2. Die Prinzipien kollektiven Verhaltens</b>	<b>7</b>
<b>3. Kommunikation in der Biologie</b>	<b>13</b>
3.1. Historisches zum Kommunikationsbegriff . . . . .	13
3.2. Biosemiotik: Was ist ein biologisches Zeichen? . . . . .	14
3.3. Biokommunikation: Einsichten aus der linguistischen Pragmatik . . . . .	15
<b>4. Mathematische Grundlagen</b>	<b>19</b>
4.1. Dynamische Systeme . . . . .	19
4.1.1. Kontinuierliche dynamische Systeme . . . . .	19
4.1.2. Lyapunov-Stabilität . . . . .	20
4.1.3. Dynamische Systeme mit Input und Output . . . . .	23
4.1.4. Input-to-state Stabilität . . . . .	24
4.2. Grundlagen der statistischen Informationstheorie . . . . .	30
4.2.1. Shannons allgemeines Kommunikationsmodell . . . . .	30
4.2.2. Die Definition von „Informationsgehalt“ . . . . .	31
4.2.3. Die informationstheoretische Entropie . . . . .	32
4.2.4. Transinformation (Synentropie) . . . . .	37
4.2.5. Predictive Information . . . . .	40
4.2.6. Kritik am Shannonschen Informationsbegriff . . . . .	41
<b>5. Ein mathematisches Modell biologischer Kommunikation</b>	<b>43</b>
5.1. Allgemeine Bemerkungen . . . . .	43
5.2. Nachrichtenempfänger als dynamische Systeme . . . . .	44
5.3. Das Grundmodell für die Kommunikation zwischen Agenten . . . . .	45
5.4. Das erweiterte Grundmodell . . . . .	51
<b>6. Dynamische Information</b>	<b>53</b>
6.1. Information in der Biologie . . . . .	53
6.2. Die relative Wichtigkeit einer diskreten Nachricht . . . . .	55

6.3. Die relative Wichtigkeit kontinuierlicher Nachrichtenkanäle . . . . .	58
<b>7. Anwendung 1: Trophallaxis in Bienenvölkern</b>	<b>63</b>
7.1. Trophallaxis in Bienenvölkern . . . . .	63
7.2. Darstellung des Modells . . . . .	64
7.3. Input-to-state Stabilität der Agenten . . . . .	65
7.4. Numerische Simulation . . . . .	66
7.5. Abschließende Bemerkungen . . . . .	67
<b>8. Anwendung 2: Organisation von Dominanzhierarchien</b>	<b>71</b>
8.1. Allgemeines zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien . . . . .	71
8.2. Darstellung des Modells . . . . .	72
8.3. Numerische Simulation . . . . .	73
8.3.1. Permanente Kommunikation . . . . .	74
8.3.2. Sporadische Kommunikation . . . . .	74
8.4. Abschließende Bemerkungen . . . . .	75
<b>9. Anwendung 3: Aufgabenteilung in Ameisenkolonien</b>	<b>77</b>
9.1. Entscheidungsprozesse in Ameisenkolonien . . . . .	77
9.2. Darstellung des Modells . . . . .	78
9.3. Input-to-state Stabilität des Signalspeichers . . . . .	78
9.4. Numerische Simulation . . . . .	79
9.5. Der Informationsgehalt eingehender Nachrichten . . . . .	80
9.6. Abschließende Bemerkungen . . . . .	82
<b>10. Zusammenfassung und Ausblick</b>	<b>87</b>
<b>A. Glossar</b>	<b>91</b>
<b>B. Programmlistings</b>	<b>101</b>
B.1. Listing für Kap. 7 . . . . .	101
B.2. Listing für Kap. 9 . . . . .	105
B.3. Listing für Kap. 8 . . . . .	108
<b>Abbildungsverzeichnis</b>	<b>111</b>
<b>Tabellenverzeichnis</b>	<b>113</b>
<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>115</b>
<b>Index</b>	<b>121</b>

# 1. Einleitung

τὰ πάντα ῥεῖ καὶ οὐδὲν μένει.  
(Alles fließt, nichts steht still.)

---

(Heraklit von Ephesos)

Die vorliegende Arbeit versucht zwei Perspektiven auf das komplexe Phänomen *Biokommunikation* darzustellen: die (formale) mathematische und die (begriffsbildende) biologische. Die Einleitung besteht somit aus zwei Teilen: einem mathematischen und einem biologischen. Es empfiehlt sich allerdings, beide Passagen wenigstens zu überfliegen. Im Wesentlichen wurden drei zentrale Punkte behandelt:

1. Es wurde ein mathematisches Rahmenmodell biologischer Kommunikation entwickelt. Dies erlaubt es, das Phänomen *Kommunikation in der Biologie* mathematisch fassbar zu machen (siehe Kap. 5).
2. Es konnte gezeigt werden, dass sich zahlreiche *Prinzipien kollektiven Verhaltens* aus der Struktur der Kommunikation in Tierkollektiven ergeben (siehe Kap. 2 und Kap. 7, 9 und 8).
3. *Dynamische Information* wurde als Alternative zum Shannon'schen Informationsbegriff zur Nutzung in der Biologie eingeführt (siehe Kap. 6).

Ich bedanke mich bei allen, die mich bei der Erstellung dieser Arbeit unterstützt haben. Insbesondere gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. Wolfgang Alt für die Betreuung der Arbeit, für die häufigen (oft philosophischen) Diskussionen und für seine Geduld mit meiner Ungeduld, sowie Herrn Prof. Dr. Jens Frehse für die freundliche Übernahme der Zweitkorrektur. Vielen Dank auch an die Bibliothekarinnen der Fachbibliothek Mathematik Frau B. Ballhorn und Frau B. Jakobs für die vielen aufmunternden Worte. Abschließend danke ich meiner wundervollen Freundin Katharina für ihre Geduld und für ihre Unterstützung während der letzten Monate.

## 1.1. Einleitung aus biologischer Sicht

Kollektive Phänomene zählen ohne Zweifel zu den faszinierendsten Prozessen, die sich in der Biologie beobachten lassen. Selbstorganisiert (siehe Glossar: Selbst-

organisation) vollbringen Organismen einfachster Bauart Leistungen, welche das menschliche Schöpfungspotential im direkten Vergleich gering aussehen lassen. Der Schöpfungskraft der Natur sind hier offenbar keine Grenzen gesetzt: vom schier unglaublichen Aggregationsphänomen des Schleimpilzes *Dictyostelium discoideum* [Haken 2006, Camazine et al. 2003], (siehe Abb. 1.1<sup>1</sup> sowie Glossar: *D. discoideum*, Turing Muster) über die Pilzgärten von Blattschneiderameisen [Hölldobler, Wilson 2010] bishin zur kollektiven Thermoregulation des Nestes bei der Hornisse *Vespa crabro* emergieren (siehe Glossar: Emergenz) in Systemen mit Elementen minimaler Funktionalität Muster und Eigenschaften, die uns innehalten und staunen lassen. Die moderne biologische Systemtheorie stellt einen umfangreichen Begriffsapparat zur Erklärung derartiger Phänomene zur Verfügung. Schlagworte wie *Emergenz*, *Selbstorganisation*, *Autopoiesis* und viele weitere haben schon lange ihren Einzug in die wissenschaftlichen Publikationen begonnen [Camazine et al. 2003, Erdi 2008, Mikhailov, Calenbuhr 2002]. Ebenfalls zentral für zahlreiche aktuelle Diskussionen in der biologischen Systemtheorie sind verschiedene Konzepte von biologischer *Information* und *Kommunikation* [Küppers 1996, Scarantino 2010]. Zahlreiche Arbeiten setzen sich mit der Anwendung des *Shannon'schen* Kommunikations- und Informationsbegriffes auf biologische Problemstellungen auseinander [Quastler 1953, Lyre 2002]. Ein grundlegendes Problem bei derartigen Ansätzen besteht in der statistisch-syntaktischen Natur des Shannon'schen Begriffapparates [Rechenberg 2003]. Als Mitarbeiter der *AT&T Bell Labs* (American Telephone & Telegraph Corporation Laboratories) veröffentlichte Shannon seine vielbeachtete Arbeit *A Mathematical Theory of Communication* [Shannon 1948], in der er sich der Frage zuwandte, wie eine verlustfreie Übertragung von Daten über elektronische Kanäle möglich sei. Das Shannon'sche Kommunikationsmodell (siehe Kap. 4.2) lässt jedoch sowohl die *Bedeutung* einer übermittelten Nachricht als auch deren *Wirkung auf den Empfänger* außen vor, was eine Anwendung dieser Konzepte auf die Biologie stark erschwert.

Die vorliegende Arbeit versucht, an diesem Punkt anzusetzen und eine mathematische Theorie elementarer biologischer Kommunikation zu entwickeln, welche die Wirkung einer Botschaft auf den Empfänger berücksichtigt und sich so um einen



Abbildung 1.1.: *D. discoideum*

<sup>1</sup>[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cf/Dictyostelium\\_Fruiting\\_Bodies.JPG](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cf/Dictyostelium_Fruiting_Bodies.JPG)

Brückenschlag zwischen Syntax und Semantik einer Nachricht bemüht. Zentral für die Umsetzung dieser Idee ist die Unterscheidung zwischen einer *Botschaft* und ihrer *Bedeutung*, bzw. zwischen *externen Signalgrößen* und *internen Kontrollgrößen*. Zunächst wird der biologisch-philosophische Hintergrund in den Kapiteln 2 und 3 diskutiert. In Kapitel 4 werden die benötigten mathematischen Begriffe und Konzepte sowohl aus dem Bereich dynamischer Systeme als auch aus der Informationstheorie eingeführt und erklärt. Die Kapitel 5 und 6 sind der eigentliche Kern der Arbeit, und verbinden im wesentlichen zwei Gedanken: zum einen werden Schwärme als dynamische Multiagentensysteme konzipiert, um den Fluss der externen Signalgrößen zu modellieren, zum anderen wird zudem jeder einzelne Agent seinerseits als dynamisches System aufgefasst, um seine Reaktion auf eine eingehende Botschaft mathematisch handhaben zu können. Dies ermöglicht das Konzept der dynamischen Information. Das dargestellte Modell soll anschließend in den Kapiteln 7, 8 und 9 erprobt und weiter erläutert werden. Neben einem Trophallaxis-inspirierten Modell zur Kommunikation in Bienenvölkern wird ein Modell zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien in Makakenherden behandelt. Abschließend werden auch Entscheidungsprozesse bei der Arbeitsteilung in Ameisenkolonien dargestellt. In Kapitel 10 werden dann die Ergebnisse zusammenfassend diskutiert, und einige grundsätzliche Fragen versucht zu beantworten:

- Wie erhält eine biologische Botschaft eine *Bedeutung*?
- Was ist und wie entsteht *soziale biologische Information* und wie wird sie verarbeitet bzw. weitergegeben?
- Ergibt sich eine positive Charakterisierung des Begriffes *Emergenz*? Was würde dies für die Konzeption biologischer Selbstorganisation bedeuten?

## 1.2. Einleitung aus mathematischer Sicht

Die große Komplexität des Phänomens *Kommunikation* ist unbestreitbar. Nur das Zusammenspiel zahlreicher Konzepte aus so verschieden erscheinenden natur- und geisteswissenschaftlichen Disziplinen wie der Mathematik, Biologie, Philosophie und Semiotik ermöglicht einen breiten Zugang zu dieser Erscheinung. Die vorliegende Arbeit bietet ein mathematisches Rahmenmodell elementarer biologischer Kommunikation durch den Versuch, aktuelle Ansätze aus der Bioinformationforschung zu mathematisieren [Rendall et al. 2009, Scarantino 2010]. Dies geschieht durch eine Verbindung zwischen dem Formalismus dynamischer Systeme [Haddad, Chellaboina 2008, Wiggins 1990] und der mathematischen Informationstheorie [Shannon 1948] zu einer *dynamischen Informationstheorie*. Dies wird in Kap. 5 für ein Rahmenmodell biologischer Kommunikation genutzt. Insbesondere

wird untersucht, inwieweit sich die in Kap. 2 dargestellten Prinzipien kollektiven Verhaltens [Sumpter 2006] aus der entwickelten Kommunikationstheorie ergeben. Die Anwendung dynamischer Systeme in der theoretischen Biologie hat sich als sehr fruchtbar erwiesen, und ist noch immer hochaktuell (Siehe z.B. [Prüß et al. 2007, Murray 2003, Haddad et al. 2006]).

Für  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$  ist ein *dynamisches System* auf  $\Omega$  ein Tupel  $(\Omega, \mathbb{R}, s)$ , mit  $s : \mathbb{R} \times \Omega \rightarrow \Omega$ , sodass gilt

1. Stetigkeit:  $s(\cdot, \cdot) \in C^0(\mathbb{R} \times \Omega, \Omega)$ ,  $s(\cdot, x) \in C^1(\mathbb{R}, \Omega)$ .
2. Konsistenz:  $s(0, x_0) = x_0 \quad \forall x_0 \in \Omega$ .
3. Halbgruppeneigenschaft:  $s(\tau, s(t, x_0)) = s(\tau + t, x_0) \quad \forall x_0 \in \Omega, t, \tau \in \mathbb{R}$ .

Ein grundlegendes Konzept bei der Untersuchung derartiger Systeme ist die sog. *Lyapunov-Stabilität* [Lyapunov 1892, Haddad, Chellaboina 2008]. Ein Gleichgewichtspunkt  $x(t) = x_e$  eines dynamischen Systems heißt *Lyapunov stabil*, wenn gilt:

$$\forall \varepsilon > 0 \exists \delta(\varepsilon) > 0 : x_0 \in B_\delta(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n \Rightarrow x(t) \in B_\varepsilon(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n, t \geq t_0,$$

was äquivalent dazu ist, dass sich nah beieinander liegende Systemtrajektorien nicht beliebig voneinander entfernen können.

Als „natürliche“ Verallgemeinerung betrachte man dynamische Systeme mit Input in Form von Störungen oder Steuerungen des Systems [Haddad, Chellaboina 2008]. Hierzu seien  $\mathcal{B} \subset \mathbb{R}^n$ ,  $U \subset \mathbb{R}^m$  und  $Y \subset \mathbb{R}^l$ . Ferner seien  $\mathcal{U} = \{u : [0, \infty] \rightarrow U \mid \|u\|_\infty < \infty\}$  die *Klasse der zulässigen Inputfunktionen* und  $\mathcal{Y} = \mathcal{C}^0([0, \infty], Y)$  die *Klasse der zulässigen Outputfunktionen*. Ein dynamisches System mit Input und Output  $\mathcal{G}$  auf  $\mathcal{B}$  ist ein Oktupel  $(\mathcal{B}, \mathcal{U}, U, \mathcal{Y}, Y, [0, \infty), s, h)$  mit  $s : [0, \infty) \times \mathcal{B} \times \mathcal{U} \rightarrow \mathcal{B}$  und  $h : [0, \infty) \times \mathcal{B} \times U \rightarrow Y$  sodass gilt:

1. Stetigkeit:  $s(\cdot, \cdot, u)$  ist stetig für alle  $u \in \mathcal{U}$ .
2. Konsistenz:  $s(t_0, z_0, u) = z_0 \quad \forall z_0 \in \mathcal{B}$  und  $u \in \mathcal{U}$ .
3. Determiniertheit:  $s(t, z_0, u_1) = s(t, z_0, u_2) \quad \forall t \in [t_0, \infty), z_0 \in \mathcal{B}$  und  $u_1, u_2 \in \mathcal{U}$  mit  $u_1(\tau) = u_2(\tau)$  für  $\tau \leq t$ .
4. Halbgruppeneigenschaft:  $s(\tau, s(t, z_0, u), u) = s(t + \tau, z_0, u) \quad \forall z_0 \in \mathcal{B}, u \in \mathcal{U}$  und  $\tau, t \in [t_0, \infty)$ .
5. Ausleseabbildung: Es existiert  $y \in \mathcal{Y}$  sodass  $y(t) = h(t, s(t, z_0, u), u(t)) \quad \forall z_0 \in \mathcal{B}, u \in \mathcal{U}$  und  $t \geq t_0$ .

Dies führt speziell auf Systeme der Form

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= f(x(t), u(t)), & x(t_0) &= x_0, & t &\in \mathcal{I}_{x_0} = [t_0, \tau_0) \\ y &= g(x) \quad (\text{Ausleseabbildung})\end{aligned}$$

mit  $x(t) \in \mathbb{R}^n$ ,  $u(t) \in \mathbb{R}^m$  und auf  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$  lokal Lipschitz-stetigem  $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  und stetigem  $g$ .

Eduardo D. Sontag entwickelte die sog. *Input-to-state* Stabilität ([Sontag 1989, Sontag, Wang 1995, Sontag 2007]) als konsequente Verallgemeinerung der klassischen Lyapunov-Stabilität auf derartige input/output Systeme. Dabei heißt ein nichtlineares, gestörtes System *input-to-state stabil* für jedes  $x_0 \in \mathbb{R}^n$ , wenn für jeden beschränkten Input  $u(t) \in \mathbb{R}^m$  die Lösung  $x(t)$  für  $t \geq 0$  existiert und

$$\|x(t)\| \leq \eta(\|x_0\|, t) + \gamma \left( \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\| \right), \quad t \geq 0$$

gilt, mit  $\eta(s, t) \in \mathcal{KL}$  und  $\gamma(s), s > 0, \gamma \in \mathcal{K}$  [Haddad, Chellaboina 2008] (Zur Definition der Klassen von Vergleichsfunktionen  $\mathcal{KL}$  und  $\mathcal{K}$  siehe Kap. 4.1).

In Kap. 4.1 werden diese Konzepte kurz dargestellt und einige Sätze zur Input-to-state Stabilität bei nichtlinear gekoppelten Feedback-Systemen bewiesen. Damit ist es möglich, die Beschränktheit des später zentralen Begriffes des *Speichers* eines Organismus unter der Systemdynamik zu zeigen, und somit biologisch nicht sinnvolle Fälle bereits theoretisch auszuschließen.

Kap. 4.2 behandelt die Grundlagen der mathematischen Informationstheorie. Als Mitarbeiter der *AT&T Bell Labs* (American Telephone & Telegraph Corporation Laboratories) veröffentlichte Shannon seine vielbeachtete Arbeit *A Mathematical Theory of Communication* [Shannon 1948], in der er sich der Frage zuwandte, wie eine verlustfreie Übertragung von Daten über elektronische Kanäle möglich sei. *Information* ist bei Shannon gleichbedeutend mit dem Konzept *Entropie*. Für eine diskrete Zufallsvariable  $X$  über einem endlichen Zeichenvorrat  $\{x_1, \dots, x_n\}$  definiert Shannon den *Informationsgehalt* eines Zeichens  $x_i$  als

$$I(x_i) = \log_2 \left( \frac{1}{p_i} \right),$$

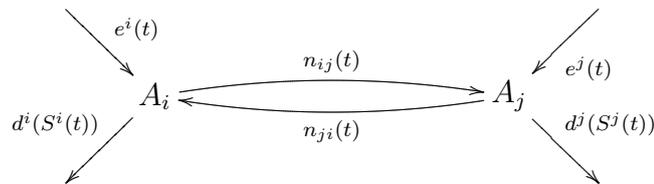
mit  $p_i = p(x_i)$ . Die Entropie von  $X$  ist definiert als der Erwartungswert  $\mathbb{E}$  von  $I(X)$ :

$$H(X) = \mathbb{E}(I(X)) = \sum_{i=1}^n p(x_i) I(x_i) = \sum_{i=1}^n p(x_i) \log_2 \left( \frac{1}{p_i} \right) = - \sum_{i=1}^n p(x_i) \log_2(p_i).$$

Es werden einige Sätze zur diskreten und stetigen Version der informationstheoretischen Entropie gezeigt, um in den späteren Anwendungen als mathematisches

Fundament für eine alternative Definition von Information zu dienen. Die Konzepte *Transinformation* [Applebaum 2008] und *predictive information* [Bialek, Tishby 1999, Der et al. 2008] bauen darauf auf.

Das Shannon'sche Kommunikationsmodell (siehe Kap. 4.2) lässt jedoch sowohl die *Bedeutung* einer übermittelten Nachricht als auch deren *Wirkung auf den Empfänger* außen vor, was eine Anwendung dieser Konzepte auf die Biologie stark erschwert. Durch die neu eingeführten *relativen Wichtigkeiten* von eingehenden Nachrichtenkanälen soll auf diese Problematik eingegangen werden. Somit ist es möglich, die Bedeutung eines eingehenden Zeichens durch die Wirkung auf den Empfänger zu bemessen, und mathematisch zugänglich zu machen. *Dynamische Information* wird als neues Konzept eingeführt und in Fallbeispielen untersucht. Ein wichtiger Teil der Arbeit ist Kap. 5, in dem das allgemeine Rahmenmodell biologischer Kommunikation in Form einer Erhaltungsgleichung für den Signalspeicher dargestellt wird. Der betrachtete Schwarm wird als dynamisches Multiagentensystem konzipiert. Schematisch lässt sich der Kommunikationsprozess zwischen den Agenten  $A_i$  und  $A_j$  dann wie folgt darstellen:



Neben den Kanälen  $(n_{ji}(t), n_{ij}(t))$  sollen auch Umgebungseinflüsse  $(e_i(t), e_j(t))$  und Effekte der Signaldissipation  $(d^i(S^i(t)), d^j(S^j(t)))$  in das Modell einfließen. Kap. 6 stellt das neue Konzept der dynamischen Information vor. Kap. 7- 9 präsentiert konkrete Anwendungen des Modells in Form von Simulationsexperimenten. Neben einem Trophallaxis-inspirierten Modell zur Kommunikation in Bienenvölkern wird ein Modell zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien in Makakenherden behandelt. Abschließend werden Entscheidungsprozesse bei der Arbeitsteilung in Ameisenkolonien simuliert.

## 2. Die Prinzipien kollektiven Verhaltens

---

Verbunden werden auch die Schwachen mächtig.

(Friedrich Schiller, *Wilhelm Tell*)

Schließen sich zahlreiche Tiere wie etwa Fische, Vögel oder Insekten zu einem Kollektiv zusammen, so zeigt dieses Eigenschaften, die keinem einzelnen Individuum zuzuschreiben sind. Das Kollektiv, der *Schwarm*, bringt emergente Eigenschaften hervor. Dies geschieht rein selbstorganisiert, denn es existiert weder ein Zentrum, noch gibt es grundsätzlich einen Anführer. Faszinierende Beispiele für derartiges Schwarmverhalten aus dem Bereich der Insekten geben die Myrmekologen Hölldobler und Wilson in ihrem Buch *Der Superorganismus* an [Hölldobler, Wilson 2010]. Obwohl staatenbildende Insekten nur 2 % der bekannten 900.000 Insektenarten ausmachen, wird vermutet, dass sie für die Hälfte der gesamten Insektenbiomasse verantwortlich sind. Als *Superorganismus* kann unter anderen die Gruppe der pilzzüchtenden *Blattschneiderameisen* genannt werden. Diese Arten legen Pilzfarmen an, indem sie gesammelten Blättern bestimmte Speichelsekrete zusetzen, um sich dann von den wachsenden Pilzen zu ernähren [North et al. 1997] (siehe Abb. 2.1(a))<sup>1</sup>. Neben dieser rudimentären Form des Ackerbaus sind einige Arten auch in der Lage, eine Art Viehzucht zu betreiben. So werden Blattläuse von Ameisen beschützt und „gemolken“ [Buckley 1983] (siehe Abb. 2.1(b))<sup>2</sup>. Nur im Kollektiv sind Ameisen in der Lage, derart komplexe Aufgaben zu verrichten, denn die Handlungsmöglichkeiten des einzelnen Individuums sind sehr beschränkt.

Neben dem Aspekt der funktionalen Überlegenheit bietet ein Schwarm auch weitere Vorteile: Das Kollektiv bietet z.B. Schutz vor Räubern. So lässt sich etwa beobachten, dass Fischschwärme einen größeren Räuber umfließen wie ein viskoses Fluid, und ihn so handlungsunfähig machen. Auch ist es für einen Angreifer häufig schwer, einzelne Individuen eines Schwarms gezielt zu verfolgen, da die angebotene Datenmenge einfach zu groß ist und einen Overload im visuellen Kanal des Jägers verursacht.

Die Vorteile eines Schwarms liegen also auf der Hand. Die Erklärung, warum

---

<sup>1</sup>[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cb/Atta\\_colombica\\_queen.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cb/Atta_colombica_queen.jpg)

<sup>2</sup>[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Melkende\\_ameise\\_honigtou2.JPG](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/5/5f/Melkende_ameise_honigtou2.JPG)



(a) Pilzgärten der Blattschneiderameisen

(b) „Viehzucht“

Abbildung 2.1.: (a): Pilzfarmen zur Ernährung der Kolonie (b): Viehzucht bei Ameisen: Ameisen „melken“ Blattläuse auf einem Zweig.

Schwärme emergente Eigenschaften hervorbringen ist allerdings alles andere als trivial. Wie bereits erwähnt, tragen systemtheoretische Begriffe wie Emergenz, Selbstorganisation und Information zum Verständnis der Mechanismen bei. Der Biomathematiker David Sumpter bemerkt hierzu [\[Sumpter 2006\]](#):

In recent years, the concept of self-organization has been used to understand collective behaviour of animals. The central tenet of self-organization is that simple repeated interactions between individuals can produce complex adaptive patterns at the level of the group.

Sumpter gibt eine interessante Charakterisierung der Prinzipien kollektiven Verhaltens an:

- **Integrität und Variabilität:** Jedes Individuum eines Schwarmes ist in der Regel in der Lage, eine ganze Reihe einfacher Aufgaben zu erfüllen. So können z.B. Honigbienen beliebig zwischen *Nahrungssuche*, *Brutpflege*, *Wachdienst* etc. wechseln.
- **Positive Rückkopplung:** Dieser Mechanismus verstärkt bestimmte Effekte. Zum Beispiel funktioniert der optimale Transport bei Ameisen über einen positiven Rückkopplungsmechanismus bei deren chemischer Kommunikation durch bestimmte Pheromone. Je mehr Tiere einen Pfad begehen, desto mehr chemische Botenstoffe markieren die Route, und umgekehrt nutzen dann mehr Individuen den stärker markierten Pfad.
- **Negative Rückkopplung:** Während positive Rückkopplung Muster hervorbringt, stabilisiert negative Rückkopplung diese. Suchen z.B. viele Ameisen

an derselben Stelle Nahrung, so wird diese rar. In der Folge werden mehr Ameisen ihre Suche auf ein anderes Gebiet ausdehnen. Würde nur ein positiver Rückkopplungsmechanismus greifen (jede Ameise sucht dort, wo viele andere suchen), wäre dies eine große Einbuße an Effizienz.

- **Reiz-Reaktionsschwellen:** Oft wechseln Tiere ihr Verhalten als Reaktion auf einen Reiz, der eine bestimmte Schwelle übersteigt. Wenn z.B. die Temperatur in einer Hummelkolonie einen bestimmten Wert übersteigt, beginnt ein größerer Teil der Tiere mit der Kühlung.
- **Führerschaft:** Zahlreiche Beispiele belegen, dass auch in selbstorganisierten Schwärmen ausgezeichnete Individuen existieren, welche die gesamte Gruppe katalysieren und organisieren. Individuen nehmen oft eine solche Rolle aufgrund des Besitzes bestimmter Informationen ein. Der Effekt wird dann durch Mechanismen positiver Rückkopplung verstärkt und wirkt so auf das Kollektiv zurück.

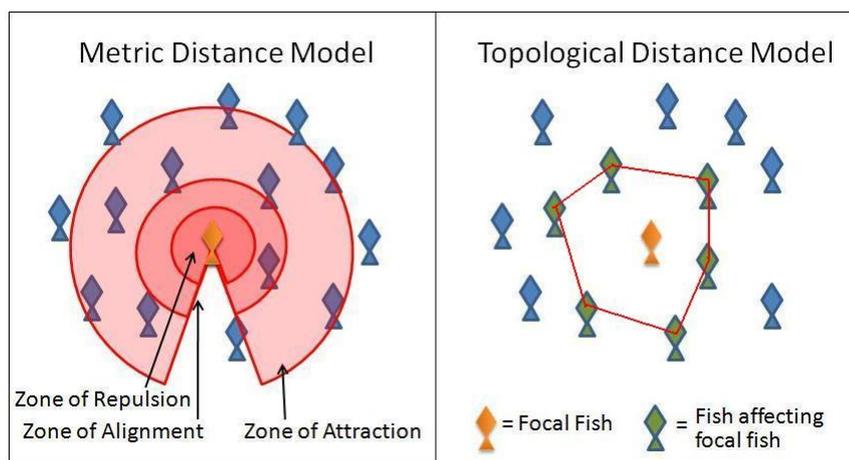


Abbildung 2.2.: Metrisches vs. topologisches Distanzmodell

- **Inhibition:** Dieser Prozess kann als ein aktives Analogon zur negativen Rückkopplung verstanden werden und hat somit eine regulierende Funktion. Die Ameise *Temnothorax albipennis* nutzt solche Mechanismen bei der Wahl eines neuen Nestes, indem Artgenossen ggf. einfach umgeleitet und so am Befüllen eines anderen Nestes gehindert werden.
- **Redundanz:** Schwärme besitzen oft eine Art *intrinsische Parallelität*. Dies führt dazu, dass wichtige Aufgaben auf zahlreiche Individuen verteilt und

parallel verrichtet werden. Eine Folge ist die hohe Ausfallsicherheit des Gesamtsystems, da die Aufgaben in diesem Sinne *redundant* verrichtet werden, d.h. es arbeiten z.B. mehr Individuen am Prozess Nahrungssuche als unmittelbar notwendig.

- **Synchronisation:** Synchronisation kann als raum-zeitlicher Selbstorganisationsprozess verstanden werden. So kann man etwa beobachten, wie sich der Beifall eines Publikums nach einem Konzertbesuch nach einiger Zeit synchronisiert. Nahezu alle kollektiven Bewegungssphänomene bedürfen offenbar ebenfalls eines Synchronisationsprinzips.

Organismus	Wissensch. Name	Kollektiver Prozess
Schleimpilze	<i>Dictyostelium discoideum</i> , <i>Polysphondylium violaceum</i>	Aggregationsmechanismen einzelner Zellen
Fische	Zahlreiche Arten	Koordinierte Bewegung im Fischschwarm
Langusten	<i>Panulirus Argus</i>	Massenwanderungen
Myxobakterien	<i>Myxococcus xanthus</i> , <i>Chondromyces apiculatus</i>	Kohäsive Bewegung von Individuen im Verband
Sperlinge	Zahlreiche Arten	Koordinierte Bewegung im Schwarm
Heuschrecken	<i>Schistocerca gregaria</i>	Koordinierte Bewegung im Schwarm

Tabelle 2.1.: Diverse kollektive Prozesse

Bewegungen im Schwarm erfordern ein hohes Maß an koordinativer Selbstorganisation. Das Individuum nutzt nur lokale Information zur Fortbewegung und muss dabei Kollisionen mit den Nachbarn vermeiden. 1986 formulierte Craig Reynolds auf der Basis von Computersimulationen drei einfache Regeln (sog. *flocking rules*) die von den Agenten einzuhalten sind [Reynolds 1987]:

1. Vermeide es, deinen Nachbarn zu nahe zu kommen; bewege dich ggf. fort (short range repulsion, separation).
2. Bewege dich ungefähr in dieselbe Richtung wie deine Nachbarn (alignment).
3. Bewege dich auf den Mittelpunkt deiner Nachbarn zu (long range attraction, cohesion).

Die Definition von *Nachbar* ist hier abhängig davon, ob ein metrisches oder topologisches Distanzmodell zugrunde gelegt wird: Im ersten Fall werden alle Individuen innerhalb eines bestimmten Radius beachtet, im zweiten die nächsten umgebenden Nachbarn (Siehe Abb.2.2 <sup>3</sup>).

Camazine et al. geben eine interessante Aufstellung zahlreicher kollektiver Prozesse [Camazine et al. 2003](Siehe Tab. 2.1).

Die meisten dieser Punkte sind offenbar direkt oder indirekt an die Kommunikationsprozesse in einem Schwarm gebunden. Es stellt sich daher die Frage, inwieweit sich die Prinzipien kollektiven Verhaltens aus einem mathematischen Modell biologischer Kommunikation ableiten lassen. In den Kapiteln 7 - 9 wird sich zeigen, dass dies zumindest zum Teil der Fall ist.

---

<sup>3</sup>[http://en.wikipedia.org/wiki/File:Metric\\_vs\\_topological\\_distance\\_for\\_animal\\_aggregations.png](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Metric_vs_topological_distance_for_animal_aggregations.png)



## 3. Kommunikation in der Biologie

All of the books in the world contain no more information than is broadcast as video in a single large American city in a single year. Not all bits have equal value.

(*Carl Sagan*)

### 3.1. Historisches zum Kommunikationsbegriff

Der Prozess der Kommunikation (von lat. *communicare*: teilen, mitteilen, teilnehmen lassen; gemeinsam machen, vereinigen) umgibt jedes Lebewesen permanent und ist essentiell für seine Existenz und sein Fortbestehen. Was allerdings bezeichnet dieser Begriff genau? 1974 schreibt der bedeutende Konstruktivist Ernst von Glaserfeld in *Signs, Communication and Language* [von Glaserfeld 1974]:

In everyday usage we are not often bothered by doubts as to what is meant by „communication“. We take it to mean that one conveys to another what he feels, thinks, knows, or does- and often also what he would like the other to do. Yet, when the life sciences investigate the phenomenon, the everyday concept quickly disintegrates.

Von Glaserfeld weist in seiner Arbeit auf die Bedeutung sowohl des Zeichenbegriffes als auch des Rückkopplungs-Konzeptes für den Kommunikationsbegriff hin.

Einen sehr allgemeinen Rahmen zur Beantwortung der Frage *Was ist Kommunikation?* stellt sicherlich Norbert Wieners Werk *Cybernetics: Or Control and Communication in the Animal and the Machine* dar [Wiener 1948]. Kybernetik (von altgr. *κυβερνητης*, *kybernétes* = Steuermann) wird von Norbert Wiener (Siehe Abb. 3.1<sup>1</sup>) definiert als die Wissenschaft der Kommunikation und Kontrolle (Regelung) von lebenden Organismen und Maschinen. Sie erforscht die grundlegenden Konzepte zur Steuerung und Regulation von Systemen jeglicher Art und ist damit eine *Strukturwissenschaft*. Wiener erkannte die Bedeutung des Kommunikationsbegriffes für das Verständnis von Mensch und Tier. So schreibt er in [Wiener 1948]: *... it is completely impossible to understand social communities, [...] without a*

<sup>1</sup>[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4d/Norbert\\_wiener.jpg](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/4/4d/Norbert_wiener.jpg)

*thorough investigation of their means of communication . . .*

Eine moderne Charakterisierung von *Biokommunikation* gibt Günther Witzany an [Witzany 2009]:

Der Kommunikationsbegriff in der Biologie kann sich zum einen auf die (zeichenvermittelten) Interaktionen zwischen Zellen, Geweben, Organen und Organismen zum Zwecke der Verhaltenskoordination aber auch auf die Informationsübertragung innerhalb eines Organismus beziehen, und auch auf die Übermittlung von Signalen und Nutzinformation zwischen zwei oder mehreren Einzelorganismen.

Der Kommunikationsbegriff ist offenbar sehr vielfältig und vereinigt viele Konzepte aus Natur-, Geistes- und Strukturwissenschaften in sich. Diese Vielfalt erschwert einen mathematischen Zugang, da oft nicht klar ist, auf welchen der zahlreichen Aspekte des Kommunikationsbegriffes sich eine mathematische Größe bezieht. Nachfolgend soll daher sowohl der Kommunikations- als auch der Zeichenbegriff etwas schärfer umrissen und aus der Perspektive der linguistischen Pragmatik beleuchtet werden.

### 3.2. Biosemiotik: Was ist ein biologisches Zeichen?

Eine populäre Definition des Begriffes *Biosemiotik* gibt Ib Ravn [Ravn 1995] :

*(Biosemiotik ist) das Studium der lebenden Natur, betrachtet als Zeichensystem (Semiotik=Zeichentheorie, von gr.  $\sigma\epsilon\mu\epsilon\iota\omicron\nu$  (semeion: Zeichen). Im weiteren Sinne bezeichnet Biosemiotik das Studium der Kommunikationssysteme verschiedener Organismen.*

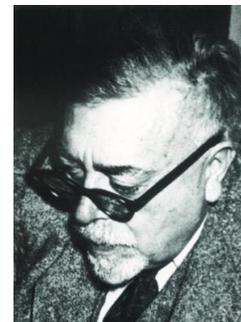


Abbildung 3.1.: Norbert Wiener

Beispiele sind die Schreie, Gesten und Grimassen, die die soziale Hierarchie innerhalb einer Pavianherde signalisieren [Reed et al. 1997], aber auch die Tanzsprache der Bienen, die Duftsignale der Ameisen, die hormonellen Wechselwirkungen zwischen Zellen in Tieren und Pflanzen und biochemische Signale innerhalb der Zelle. Diese Darstellung enthält bereits wesentliche Aspekte. Die interdisziplinäre Arbeitsweise der Biosemiotik abstrahiert von der konkreten Art des übermittelten Zeichens bei biologischen Kommunikationsprozessen und macht sie so den Methoden der Semiotik, der Zeichenlehre, zugänglich [Sharov 1991]. Damit kann Biosemiotik als

allgemeine, qualitative Theorie biologischer Kommunikation verstanden werden. In dieser Rolle war sie sicherlich auch mitverantwortlich für den *pragmatic turn* in der Biologie, der sich durch eine Abwendung vom bisherigen Semantikbegriff der Semiotik zu pragmatischen Konzepten auszeichnet. Als Subdisziplin der Biosemiotik beschäftigt sich die *Tiersemiotik* (auch *Zoosemiotik*) konkret mit der zeichentheoretischen Analyse von Tierkommunikation. Die Art und Weise in der Lebewesen Zeichen austauschen, ist mannigfaltig:

- Ameisen nutzen chemische Botenstoffe und direkten Kontakt zur Kommunikation [Hölldobler, Wilson 2010].
- Fledermäuse nutzen eine auf Ultraschall basierende Form der propriozeptiven Autokommunikation: Sie sind zugleich Sender und Empfänger einer Nachricht, um sich so über ihre Umgebung zu informieren.
- Makaken nutzen Schreie als akustische Signale zur Organisation von Dominanzhierarchien [Reed et al. 1997].
- Pflanzen nutzen Photo-, Thermo- und Mechanorezeptoren, die physikalische Umgebungsreize aufnehmen können, um Informationen über ihre Umwelt zu sammeln .
- Die Chemotaxis des Modellorganismus *Dictyostelium discoideum* ist nur möglich aufgrund von Chemorezeptoren, welche die c-AMP Konzentration außerhalb des Organismus messen [Haken 2006], [Loomis 1982].
- Fische und Vögel in Schwärmen orientieren sich bei der Bewegungskoordination visuell an ihren Nachbarn [Camazine et al. 2003].

Zahlreiche weitere Beispiele lassen sich leicht finden. Offenbar kann ein biologisches Zeichen durch verschiedene Signale übermittelt werden, die sehr unterschiedliche Modalitäten aufweisen können [Kappeler 2009](Siehe Tab. 3.1).

Die Bedeutung eines Zeichens ist sowohl Kontext- als auch Empfänger-abhängig, und keine Eigenschaft des Zeichens an sich. In Kap. 5.3 wird daher zunächst ein Modell für die reine Signalübertragung eingeführt, der pragmatische Aspekt der Signale kommt in Kap. 5.2 durch die Konzeption des Empfängers hinzu.

### 3.3. Biokommunikation: Einsichten aus der linguistischen Pragmatik

Der Kommunikationswissenschaftler T.C. Scott-Phillips schreibt in *Defining biological communication* [Scott-Phillips 2008]:

Signalart	olfaktorisch	akustisch	optisch	vibratorisch	elektrisch
Kosten	gering	hoch	gering	hoch	hoch
Reichweite	weit	weit	gering	gering	gering
Hindernis- Überwindung	gut	gut	schlecht	schlecht	gut
Flexibilität	gering	hoch	variabel	hoch	hoch
Persistenz	hoch	gering	variable	gering	gering

Tabelle 3.1.: Modalitäten biologischer Signale

The article concludes that signals and hence communication are best defined with reference to adaption, and that if it is to be discussed at all information should be seen only as an emergent property of communication and certainly not as a defining quality .

Zentral in der aktuellen Debatte um die Natur biologischer Kommunikation ist die Wirkung einer Nachricht auf den Empfänger. Die Bedeutung einer Nachricht, übermittelt durch ein wie auch immer geartetes Signal oder Zeichen oder Kette von Zeichen ist keine Eigenschaft der Nachricht an sich, sondern determiniert durch ihren *funktionalen* oder auch *adaptiven* Effekt. Neben einer *syntaktischen* Ebene beinhaltet eine Botschaft also auch stets eine *semantische* und *pragmatische*; man spricht in diesem Zusammenhang auch von der *semiotischen Dreidimensionalität* einer Botschaft (Siehe Abb. 3.2). Scott-Phillips betont die besondere Bedeutung der linguistischen Pragmatik bei der Konzeption von Biokommunikation [Scott-Phillips 2008]:

The first point, then, is that while much linguistics (e.g. formal semantics; . . .) typically defines meaning in a denotative way, as a relationship between an utterance and the phenomenon it refers to in the world, pragmatics offers an alternative approach that can form the basis for a more consilient approach to meaning.

Die Interpretation einer erhaltenen Nachricht hängt stets stark von dem raumzeitlichen Kontext ab, in dem sie eintrifft. So reagieren bestimmte Ameisen auf ein Alarmsignal in der Nähe ihrer Kolonie etwa mit aggressivem Verhalten, in weiterer Entfernung allerdings mit Flucht [Hölldobler, Wilson 2010].

Nachrichtenempfänger werden in 5.2 als dynamische Systeme mit Input modelliert. Das macht es möglich, sowohl Individuum-Individuum-Botschaften als auch passive Umgebungsinformation auf den internen Systemzustand einwirken zu lassen. Zentral ist hier wieder die Gegenüberstellung von Botschaft und Bedeutung.

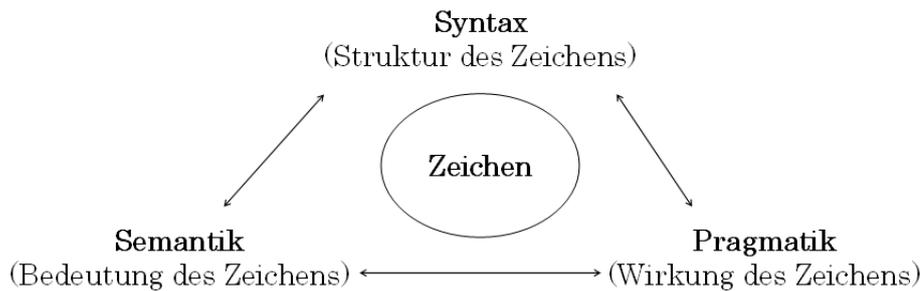


Abbildung 3.2.: Semiotische Dreidimensionalität

Die Myrmekologen Bert Hölldobler und Edward O. Wilson bemerken in *Der Superorganismus* [Hölldobler, Wilson 2010]:

Insgesamt gesehen ist es bei der Erforschung der Kommunikation von Tieren ganz wesentlich, die Botschaft von der Bedeutung zu unterscheiden, insbesondere im Bezug auf den Kontext, den Verhaltensstatus von Sender und Empfänger sowie den Ort, an dem das kommunikative Verhalten stattfindet.

Das Verhalten der Ameisengattung *Pogonomyrmex* illustriert diesen Gedanken. Im Territorium jeder Kolonie existiert eine Kernzone, die für Mitglieder anderer Kolonien derselben Art absolut tabu ist. Die Aktionsräume großer Kolonien überlappen sich zwar häufig, jedoch finden in den Randzonen Kämpfe zwischen Arbeiterinnen nur statt, wenn sie direkt aufeinander treffen. Die Kämpfe werden ferner in der Kernzone mit wesentlich höherer Intensität ausgeführt als in den überlappenden Randbereichen. Setzt man zwei kämpfende Ameisen aus einer Kernzone jedoch in der Peripherie des Aktionsraumes ab, so lassen die Kontrahenten nach wenigen Sekunden voneinander ab [Hölldobler, Wilson 2010].

Es scheint, als wären sich die Vertreter von Biologie und linguistischer Pragmatik darin einig, dass es sowohl sinnvoll ist, Botschaft und Bedeutung zu trennen, als auch die Bedeutung einer Botschaft über ihre semantopragsmatische Wirkung auf den Empfänger zu charakterisieren.



## 4. Mathematische Grundlagen

---

I think the next century will be the century of complexity.

(Stephen Hawking, Januar 2000)

In diesem Kapitel werden die benötigten mathematischen Grundlagen dargestellt, die zur Konstruktion des Rahmenmodells in Kap. 5 benötigt werden. Zum einen sind dies kontinuierliche dynamische Systeme mit einer Störung, welche zu gewöhnlichen Differentialgleichungen mit einem Input führen. Zum anderen werden auch die Grundlagen der mathematischen Informationstheorie dargestellt (Siehe z.B. [Haddad, Chellaboina 2008, Wiggins 1990, Grüne 2006, Applebaum 2008], auf denen die folgenden Abschnitte basieren).

### 4.1. Dynamische Systeme

#### 4.1.1. Kontinuierliche dynamische Systeme

**Definition 4.1 (Dynamisches System)** Sei  $\Omega \subset \mathbb{R}^n$ . Ein dynamisches System auf  $\Omega$  ist ein Tupel  $(\Omega, \mathbb{R}, s)$ , mit  $s : \mathbb{R} \times \Omega \rightarrow \Omega$ , sodass gilt

1. *Stetigkeit:*  $s(\cdot, \cdot) \in C^0(\mathbb{R} \times \Omega, \Omega)$ ,  $s(\cdot, x) \in C^1(\mathbb{R}, \Omega)$ .
2. *Konsistenz:*  $s(0, x_0) = x_0 \quad \forall x_0 \in \Omega$ .
3. *Halbgruppeneigenschaft:*  $s(\tau, s(t, x_0)) = s(\tau + t, x_0) \quad \forall x_0 \in \Omega, t, \tau \in \mathbb{R}$ .

$s_t(x) : \Omega \rightarrow \Omega$  wird als *Fluss* bezeichnet. Für  $x_0 \in \Omega$  ist  $s_{x_0}(t) = s(t, x_0)$  die *Trajektorie* durch  $x_0$ .

Die Bedingungen 2.-3. lassen sich für  $s_t$  auch schreiben als: 2.  $s_0(x_0) = x_0$ , 3.  $(s_\tau \circ s_t)(x_0) = s_\tau(s_t(x_0)) = s_{\tau+t}(x_0)$ . Aus Bedingung 1. und 3. folgt, dass die Abbildung  $s_t : \Omega \rightarrow \Omega$  stetig ist mit einer stetigen Inversen  $s_{-t}$ .  $s_t$  generiert daher für  $t \in \mathbb{R}$  eine einparametrische kommutative Gruppe von Homöomorphismen auf  $\Omega$ :

**Lemma 4.1**  $s_t$  generiert für  $t \in \mathbb{R}$  eine einparametrische kommutative Gruppe von Homöomorphismen auf  $\Omega$  in Bezug auf die Komposition.

**Beweis zu Lemma 4.1** •  $s_t$  ist injektiv:

Für  $y = z$  gilt  $s(t, y) = s(t, z)$ , denn

$$\begin{aligned} y &= s(0, y) \\ &= s(-t + t, y) \\ &= s(-t, s(t, y)) \\ &= s(-t, s(t, z)) \\ &= s(-t + t, z) \\ &= s(0, z) \\ &= z. \end{aligned}$$

•  $s_t$  ist surjektiv, denn

für  $y \in \Omega$  gilt  $s_t(x) = y$  für  $x = s(-t, y)$ .

•  $s_{-t}$  ist die Inverse von  $s_t$ , denn

$$\begin{aligned} (s_t \circ s_{-t})(x) &= s_t(s_{-t}(x)) \\ &= s_t(s(-t, x)) \\ &= s(t - t, x) \\ &= s_0(x) \\ &= x. \end{aligned} \quad \square$$

Betrachte nun  $f : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$  mit

$$f(x) := \left. \frac{d}{dt} s(t, x) \right|_{t=0}. \quad (4.1)$$

Für  $x \in \mathbb{R}$  entspricht  $f(x)$  dem Tangentenvektor an  $s_t(x)$  in  $t = 0$ . Genügt  $s_t : \Omega \rightarrow \Omega$  den Axiomen 1.-3., und setzt man  $x(t) = s(t, x_0)$ , so gilt

$$\dot{x}(t) = f(x(t)); \quad x(0) = x_0, \quad t \in \mathbb{R}. \quad (4.2)$$

### 4.1.2. Lyapunov-Stabilität

Der Stabilitätsbegriff ist zentral bei der Analyse dynamischer Systeme. Im Wesentlichen geht es hierbei um eine Untersuchung der Ausbreitung von Störungen bestimmter Zustände wie etwa Gleichgewichtspunkten des Systems, Grenzzyklen etc. Der russische Mathematiker Alexander Michailowitsch Lyapunov legte in seiner 1892 erschienen Arbeit *The General Problem of the Stability of Motion* den

Grundstein für die moderne Stabilitätstheorie ([Lyapunov 1892]), und prägte damit die sogenannte *direkte Methode* zur Stabilitätsanalyse (s.u.). Man betrachte zunächst das nichtlineare dynamische System

$$\dot{x}(t) = f(x(t)), \quad x(t_0) = x_0, \quad t \in \mathcal{I}_{x_0} = [t_0, \tau_0), \quad (4.3)$$

mit dem Zustandsvektor  $x(t) \in \mathcal{D} \subset \mathbb{R}^n$ , lokal lipschitzstetigem  $f : \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}^n$  und dem maximalen Existenzintervall  $\mathcal{I}_{x_0}$  der Lösung.  $x_e$  heißt ein *Gleichgewichtspunkt* oder auch *Equilibrium* des Systems 4.3, falls  $f(x_e) = 0$  gilt. Zentral bei der Untersuchung dynamischer Systeme sind verschiedene Stabilitätskonzepte, die nun eingeführt werden sollen.

**Definition 4.2 (Stabilität)** *Ein Gleichgewichtspunkt  $x(t) = x_e$  des Systems 4.3 heißt...*

- Lyapunov stabil, wenn gilt:

$$\forall \varepsilon > 0 \exists \delta(\varepsilon) > 0 : x_0 \in B_\delta(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n \Rightarrow x(t) \in B_\varepsilon(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n, t \geq t_0.$$

- Semistabil, wenn gilt:  $x_e$  ist Lyapunov stabil, und

$$\exists \delta > 0 : x_0 \in B_\delta(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) \text{ existiert}$$

und ist Lyapunov stabiler Punkt.

- Asymptotisch stabil, wenn gilt:  $x_e$  ist Lyapunov stabil, und

$$\exists \delta > 0 : x_0 \in B_\delta(x_e) \cap \overline{\mathbb{R}}_+^n \Rightarrow \lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_e.$$

- Global asymptotisch stabil ( $x_e$ -GAS), wenn für alle  $x_0 \in \overline{\mathbb{R}}_+^n$  gilt:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = x_e.$$

Im Folgenden werden hinreichende Bedingungen sowohl für Lyapunov- als auch asymptotische Stabilität eines dynamischen Systems angegeben. Betrachte dazu eine  $\mathcal{C}^1(\mathcal{B}, \mathbb{R})$  Funktion  $V : \mathcal{B} \supset \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}$ , deren Ableitung entlang der Trajektorien von 4.3 gegeben ist durch

$$\dot{V}(x(t)) := \nabla V(x(t))f(x(t)).$$

Man beachte die Abhängigkeit von  $\dot{V}(x(t))$  von der Systemdynamik 4.3, da aufgrund der Kettenregel gilt

$$\dot{V}(x(t)) = \left. \frac{d}{dt} V(s(t)) \right|_{t=t_0} = \nabla V(x(t))f(x(t)). \quad (4.4)$$

Dabei bezeichnet  $s(\cdot) = s_{x_0}(\cdot) = s(\cdot, x_0)$  die Lösung von 4.3 mit der Anfangsbedingung  $x(t_0) = x_0$ . Ist  $\dot{V}(x(t)) < 0$ , dann sinkt  $V(x(t))$  entlang der Lösung  $s(t, x)$  von 4.3 durch den Punkt  $x \in \mathcal{B}$ .

**Satz 4.1 (Lyapunovs direkte Methode)**

Sei  $\mathcal{D}$  offen mit  $\mathbb{R}^n \supset \mathcal{D} \supset \overline{\mathbb{R}_+^n}$ .  $x_e \in \mathcal{D}$  sei ein Equilibrium des Systems 4.3. Man betrachte das dynamische System 4.3 und nehme an, dass eine  $\mathcal{C}^1(\mathcal{D}, \mathbb{R})$  Funktion  $V : \mathcal{D} \rightarrow \mathbb{R}$  existiert, sodass

$$V(x_e) = 0 \quad (4.5)$$

$$V(x) > 0, \quad x \in \mathcal{D}, \quad x \neq x_e \quad (4.6)$$

$$\nabla V(x)f(x) \leq 0, \quad x \in \mathcal{D}. \quad (4.7)$$

Dann ist die Gleichgewichtslösung  $x(t) = x_e$  Lyapunov stabil. Gilt zudem, dass

$$\nabla V(x)f(x) < 0, \quad x \in \mathcal{D}, \quad x \neq x_e, \quad (4.8)$$

dann ist die Gleichgewichtslösung  $x(t) = x_e$  asymptotisch stabil.

**Beweis des Satzes 4.1** Ein Beweis findet sich in [Haddad, Chellaboina 2008].

### 4.1.3. Dynamische Systeme mit Input und Output

Neben obigen „gewöhnlichen“ dynamischen Systemem kann man eine Verallgemeinerung angeben, welche *Systeminput* (Störung) und *Systemoutput* berücksichtigt [Haddad et al. 2005, Haddad, Chellaboina 2008].

**Definition 4.3 (Gestörtes dynamisches System mit Output)**

Seien  $\mathcal{B} \subset \mathbb{R}^n$ ,  $U \subset \mathbb{R}^m$  und  $Y \subset \mathbb{R}^l$ . Ferner seien  $\mathcal{U} = \{u : [0, \infty] \rightarrow U \mid \|u\|_\infty < \infty\}$  die Klasse der zulässigen Inputfunktionen und  $\mathcal{Y} = \mathcal{C}^0([0, \infty], Y)$  die Klasse der zulässigen Outputfunktionen. Ein dynamisches System mit Input und Output  $\mathcal{G}$  auf  $\mathcal{B}$  ist ein Oktupel  $(\mathcal{B}, \mathcal{U}, U, \mathcal{Y}, Y, [0, \infty), s, h)$  mit  $s : [0, \infty) \times \mathcal{B} \times \mathcal{U} \rightarrow \mathcal{B}$  und  $h : [0, \infty) \times \mathcal{B} \times U \rightarrow Y$  sodass gilt:

1. *Stetigkeit:*  $s(\cdot, \cdot, u)$  ist stetig für alle  $u \in \mathcal{U}$ .
2. *Konsistenz:*  $s(t_0, z_0, u) = z_0 \quad \forall z_0 \in \mathcal{B} \text{ und } u \in \mathcal{U}$ .
3. *Determiniertheit:*  $s(t, z_0, u_1) = s(t, z_0, u_2) \quad \forall t \in [t_0, \infty), z_0 \in \mathcal{B} \text{ und } u_1, u_2 \in \mathcal{U} \text{ mit } u_1(\tau) = u_2(\tau) \text{ für } \tau \leq t$ .
4. *Halbgruppeneigenschaft:*  $s(\tau, s(t, z_0, u), u) = s(t + \tau, z_0, u) \quad \forall z_0 \in \mathcal{B}, u \in \mathcal{U} \text{ und } \tau, t \in [t_0, \infty)$ .

5. *Ausleseabbildung*: Es existiert  $y \in \mathcal{Y}$  sodass  $y(t) = h(t, s(t, z_0, u), u(t)) \forall z_0 \in \mathcal{B}, u \in \mathcal{U}$  und  $t \geq t_0$ .

Analog zur Konstruktion von 4.1 führt dies auf Systeme folgender allgemeiner Form.

**Definition 4.4 (Differentialgleichungssystem mit Input und Output)**

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= f(x(t), u(t)), & x(t_0) &= x_0, & t &\in \mathcal{I}_{x_0} = [t_0, \tau_0) \\ y &= g(x) & & & & \text{(Ausleseabbildung)} \end{aligned}$$

mit  $x(t) \in \mathbb{R}^n$ ,  $u(t) \in \mathbb{R}^m$ , auf  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$  lokal Lipschitz-stetigem  $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  mit  $f(0, 0) = 0$  und auf  $\mathbb{R}^n$  stetigem  $g$ . Ein Input ist eine meßbare Funktion  $u : \overline{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \mathbb{R}^m$  mit  $\|u\|_\infty := \sup\{|u(t)|, t \geq 0\} \leq \infty$ . Für  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  und  $u \in L_\infty^m$  bezeichnet  $x(t, x_0, u)$  die Trajektorie des Systems mit Anfangswert  $x(t_0) = x_0$  und Input  $u$ .

Diese Voraussetzungen sollen für die nächsten Abschnitte gelten und werden nicht stets erneut genannt. Ferner wird die Ausleseabbildung in den folgenden Ausführungen vernachlässigt, da vor allem der interne Zustand eines Systems später von Interesse sein wird.

#### 4.1.4. Input-to-state Stabilität

Geeigneterweise führt man für dynamische Systeme mit Input die Eigenschaft der *input-to-state Stabilität* ein, welche sicherstellt, dass für einen beschränkten Systeminput auch der interne Zustand beschränkt bleibt [Sontag 1989, Sontag, Wang 1995, Sontag 2007]. Dass dies für lineare Systeme stets der Fall ist zeigt das Lemma 4.2.

**Lemma 4.2 (Stabilität linearer Systeme mit Input.)**

Für das lineare System

$$\dot{x}(t) = Ax(t) + Bu(t), \quad x(0) = x_0, \quad t \geq 0 \tag{4.9}$$

mit  $x(t) \in \mathbb{R}^n$ ,  $u(t) \in \mathbb{R}^m$  und asymptotisch stabilem  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  und  $B \in \mathbb{R}^{n \times m}$  gilt

$$\|x(t)\| \leq \gamma e^{-\beta t} \|x(0)\| + \frac{\gamma}{\beta} \|B\| \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\| \tag{4.10}$$

mit  $\beta, \gamma \in \mathbb{R}$ .

**Beweis zu Lemma 4.2** *Zunächst gilt*

$$x(t) = e^{At}x(0) + \int_0^t e^{A(t-\tau)}Bu(\tau)d\tau. \quad (4.11)$$

Für asymptotisch stabiles  $A \in \mathbb{R}^{n \times n}$  gilt  $\|e^{At}\| \leq \gamma e^{-\beta t}$ , wobei  $t \geq 0, \gamma > 0$  und  $0 < \beta < -\rho(A)$ , mit  $\rho(A) = \max\{\operatorname{Re}\lambda : \lambda \in \operatorname{spec}(A)\}$ . Damit gilt

$$\begin{aligned} \|x(t)\| &\leq \gamma e^{-\beta t}\|x_0\| + \int_0^t \gamma e^{-\beta(t-\tau)}\|B\|\|u(\tau)\|d\tau \\ &\leq \gamma e^{-\beta t}\|x_0\| + \gamma\|B\| \int_0^t e^{-\beta(t-\tau)}d\tau \cdot \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\| \\ &\leq \gamma e^{-\beta t}\|x_0\| + \frac{\gamma\|B\|}{\beta} \cdot \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\|. \end{aligned}$$

Man benutze hierzu bei der dritten Abschätzung die Höldersche Ungleichung, und beachte weiterhin dass

$$\int_0^t e^{-\beta(t-\tau)}d\tau = \frac{1}{\beta} [e^{-\beta(t-\tau)}]_0^t = \frac{1}{\beta} \underbrace{(1 - e^{-\beta t})}_{\leq 1} \leq \frac{1}{\beta}$$

gilt. □

Dass dies für nichtlineare Systeme nicht allgemein gilt, zeigt das folgende Beispiel:

**Beispiel 4.1** *Betrachte das Anfangswertproblem*

$$\dot{x}(t) = -x(t) + x^2(t)u(t), \quad x(0) = x_0, \quad t \geq 0.$$

Für  $u(t) \equiv 0$  ist das System offenbar global asymptotisch stabil. Allerdings ist für  $x_0 = 2$  und  $u(t) \equiv 1$  die Lösung gegeben durch

$$x(t) = \frac{1}{1 - 0.5e^t}.$$

Für einen beschränkten Input besitzt die Lösung also eine endliche Fluchtzeit, siehe Abb. 4.2.

Es bedarf also eines allgemeineren Stabilitätskonzeptes, das nachfolgend entwickelt werden soll. Zunächst einige Definitionen.

Die Klassen  $\mathcal{K}$ ,  $\mathcal{K}_\infty$  und  $\mathcal{KL}$  von sogenannten *Vergleichsfunktionen* werden wie folgt eingeführt:

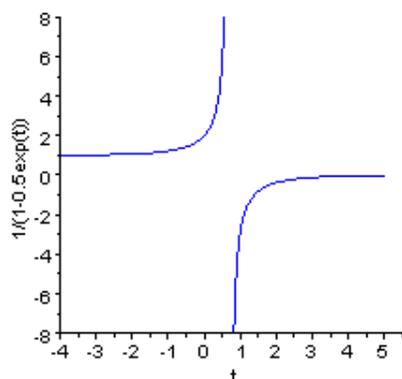


Abbildung 4.1.: Graph der Lösungstrajektorie für Beispiel 4.1. Offenbar existiert eine endliche Fluchtzeit  $t_f = \ln(2)$ .

**Definition 4.5** ( $\mathcal{K}, \mathcal{K}_\infty$  und  $\mathcal{KL}$ )

$$\mathcal{K} = \{ \alpha : \overline{\mathbb{R}}_0^+ \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_0^+ \mid \alpha \in C^0(\overline{\mathbb{R}}_0^+, \overline{\mathbb{R}}_0^+), \alpha(0) = 0, \alpha \text{ streng steigend} \}$$

$$\mathcal{K}_\infty = \{ \alpha \in \mathcal{K} \mid \alpha \text{ unbeschränkt} \}$$

$$\mathcal{KL} = \{ \beta : \overline{\mathbb{R}}_0^+ \times \overline{\mathbb{R}}_0^+ \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_0^+ \mid \beta \in C^0(\overline{\mathbb{R}}_0^+ \times \overline{\mathbb{R}}_0^+, \overline{\mathbb{R}}_0^+),$$

$$\beta(\cdot, r) \in \mathcal{K}, \beta \text{ strikt konvergent gegen } 0 \text{ in } r \}$$

Nun ist es möglich, eine Charakterisierung der *Input-to-state Stabilität* über Vergleichsfunktionen anzugeben:

**Definition 4.6 (Input-to-state Stabilität (ISS))**

Das nichtlineare, gestörte System 4.9 ist input-to-state stabil für jedes  $x_0 \in \mathbb{R}^n$ , wenn für essentiell beschränkten Input  $u(t) \in \mathbb{R}^m$  die Lösung  $x(t)$ ,  $t \geq 0$  von 4.9 existiert und

$$\|x(t)\| \leq \eta(\|x_0\|, t) + \gamma \left( \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\| \right), \quad t \geq 0 \quad (4.12)$$

gilt, mit  $\eta(s, t) \in \mathcal{KL}$  und  $\gamma(s), s > 0, \gamma \in \mathcal{K}$ .

**Beispiel 4.2** Wie oben dargestellt, ergibt sich mit

$$\eta(\|x_0\|, t) = \hat{\gamma} e^{-\beta t} \|x_0\|$$

und

$$\gamma \left( \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\| \right) = \frac{\hat{\gamma}}{\beta} \|B\| \sup_{0 \leq \tau \leq t} \|u(\tau)\|,$$

dass lineare Systeme die ISS Eigenschaft besitzen.

In Analogie zu Satz 4.7 lassen sich nun Bedingungen für die input-to-state Stabilität des Systems 4.9 angeben.

**Definition 4.7 (ISS-Lyapunov-Funktion)**

Es sei  $V \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}_0^+)$ . Weiterhin seien  $\alpha_1, \alpha_2, \sigma, \chi \in \mathcal{K}_\infty$ . Es gelte

$$\alpha_1(\|x\|) \leq V(x) \leq \alpha_2(\|x\|) \quad \forall x \in \mathbb{R}^n.$$

Es gelte weiter

$$\nabla V(x) \cdot f(x, u) \leq -\sigma(\|x\|) \quad \forall x \in \mathbb{R}^n, u \in \mathbb{R}^m \text{ mit } \|x\| \geq \chi(\|u\|).$$

$V$  heißt ISS-Lyapunov-Funktion.

**Satz 4.2 (Input-to-state Stabilität)**

Seien  $x(t) \in \mathbb{R}^n$ ,  $u(t) \in \mathbb{R}^m$  und  $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  mit  $f(0, 0) = 0$  auf  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m$  lokal Lipschitz-stetig. Ein Input sei eine meßbare Funktion  $u : \overline{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \mathbb{R}^m$  mit  $\|u\|_\infty := \sup\{|u(t)|, t \geq 0\} \leq \infty$ . Dann ist das System

$$\dot{x} = f(x, u)$$

genau dann ISS, wenn eine ISS-Lyapunov-Funktion existiert.

**Beweis des Satzes 4.2** Der Beweis findet sich in [Sontag, Wang 1995].

Input-to-state Stabilität hat einige interessante Eigenschaften und Konsequenzen:

**Lemma 4.3** Folgerungen aus der ISS-Eigenschaft

1. Jedes ungestörte ISS-System ist 0-GAS.
2. Für alle  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  bleibt für  $\|u\|_\infty < \delta$  die Trajektorie eines ISS-Systems in einer Kugel um 0 mit dem Radius  $r = \eta(\|x_0\|, 0) + \gamma(\delta)$ .
3. Mit  $\|u\|_\infty < \delta$  gilt  $\lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t)\| \leq \gamma(\delta)$ . Die Trajektorie nähert sich der Kugel mit Radius  $\gamma(\delta)$  an.

**Beweis zu Lemma 4.3**

1. Da  $\gamma \in \mathcal{K}$  gilt  $\gamma(0) = 0$ . Aus der Definition der ISS-Eigenschaft folgt für den störungsfreien Fall  $\|x(t)\| \leq \eta(\|x_0\|, t)$ . Da  $\eta \in \mathcal{KL}$  gilt  $\lim_{t \rightarrow \infty} \eta(\|x_0\|, t) = 0$ , also  $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = 0$ , was zu zeigen war.

2. Da  $\eta \in \mathcal{KL}$ , gilt für  $t > 0$

$$\forall x_0 \in \mathbb{R}^n : \eta(\|x_0\|, t) < \eta(\|x_0\|, 0).$$

Da  $\|u\|_\infty < \delta$  und  $\gamma \in \mathcal{K}$  gilt damit für alle  $x_0 \in \mathbb{R}^n$  wegen der ISS Eigenschaft

$$\|x(t)\| \leq \eta(\|x_0\|, 0) + \gamma(\delta), \text{ also } x(t) \in \mathcal{B}_r(0) \text{ für } t > 0.$$

3. Wegen  $\eta \in \mathcal{KL}$  und  $\|x(t)\| \leq \eta(\|x_0\|, t) + \gamma(\delta)$  für  $t > 0$  gilt

$$\begin{aligned} \lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t)\| &\leq \lim_{t \rightarrow \infty} (\eta(\|x_0\|, t) + \gamma(\delta)) \\ &= \lim_{t \rightarrow \infty} \eta(\|x_0\|, t) + \gamma(\delta) \\ &= \gamma(\delta). \end{aligned}$$

**Lemma 4.4** Für  $V \in C^1(\mathbb{R}^n, \overline{\mathbb{R}}_+)$  sind folgende Eigenschaften äquivalent:

1. Es existieren  $\chi, \sigma \in \mathcal{K}_\infty$  mit

$$\nabla V(x) \cdot f(x, u) \leq -\sigma(\|x\|) \quad \forall x \in \mathbb{R}^n, u \in \mathbb{R}^m \text{ mit } \|x\| \geq \chi(\|u\|).$$

2. Es existieren  $\alpha, \beta \in \mathcal{K}_\infty$  mit

$$\nabla V(x) \cdot f(x, u) \leq -\alpha(\|x\|) + \beta(\|u\|) \quad \forall x \in \mathbb{R}^n, u \in \mathbb{R}^m.$$

**Beweis zu Lemma 4.4**

• 1.  $\Rightarrow$  2.: Es gelte 1. Sei  $\beta(r) = \max(0, \tilde{\beta}(r))$  mit

$$\tilde{\beta}(r) = \max_{\substack{\|x\| \leq \chi(\|u\|) \\ \|u\| \leq r}} (\nabla V(x) f(x, u) + \alpha(\chi(\|u\|))).$$

$\beta(r)$  ist stetig, und es gilt  $\beta(0) = 0$ . Man kann annehmen dass  $\beta \in \mathcal{K}_\infty$  (Sonst majorisiere man  $\beta$  durch eine  $\mathcal{K}_\infty$ -Funktion). Dann gilt die Behauptung da

$$\beta(r) \geq \sup_{\|u\|=r} \nabla V(x) f(x, u) + \alpha(\|x\|).$$

• 2.  $\Rightarrow$  1.: Folgt direkt aus der Definition.

Ein Beispiel verdeutlicht den Nutzen des Satzes 4.2:

**Beispiel 4.3 (Input-to-state Stabilität)** Betrachte das System

$$\dot{x}(t) = -x(t)^3 + u(t)x(t).$$

Sei  $V(x) = \frac{1}{2}x^2$ , und seien  $\alpha_1(|x|) = \alpha_2(|x|) = \frac{1}{2}x^2$ .

Dann gilt

$$\alpha_1(|x|) \leq V(x) \leq \alpha_2(|x|),$$

und weiterhin

$$\begin{aligned} \nabla V(x) \cdot (-x^3 + ux) &= -x^4 + ux^2 \\ &= -(1 - \theta)x^4 - \theta x^4 + ux^2, \text{ mit } 0 \leq \theta \leq 1 \\ &\leq -(1 - \theta)x^4 \quad (:= \sigma(|x|)), \text{ falls } |x| \geq \left(\frac{|u|}{\theta}\right)^{\frac{1}{2}} \quad (:= \chi(|x|)). \end{aligned}$$

Damit ist das System nach Satz 4.2 ISS.

Dynamische Systeme mit Input können sowohl hintereinander geschaltet als auch über Feedbacks gekoppelt werden. In jedem Fall bleibt die ISS Eigenschaft erhalten, falls die Teilsysteme diese besitzen. Die folgenden Sätze präzisieren diesen Gedanken.

**Satz 4.3 (Kaskaden)**

Es seien  $z(t) \in \mathbb{R}^n$  und  $x(t) \in \mathbb{R}^m$  für  $t \geq t_0$ . Für den Input  $u : \bar{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \mathbb{R}^l$  gelte  $u \in L_\infty^l$ .  $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^n$  und  $g : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^l \rightarrow \mathbb{R}^m$  seien lokal Lipschitz-stetig. Betrachte ein System in Kaskadenform (Siehe Abb. 4.3(a)).

$$\begin{aligned} \dot{z} &= f(z, x), \text{ mit } f(0, 0) = 0, \\ \dot{x} &= g(x, u), \text{ mit } g(0, 0) = 0. \end{aligned}$$

Das zweite System sei ISS, das erste sei ISS, falls  $x$  als Input betrachtet wird. Dann ist das gekoppelte System ebenfalls ISS.

**Beweis des Satzes 4.3** Sei  $y = (z, x)^T$  und  $h(y, u) = (f(z, x), g(x, u))^T$ . Für beide Systeme existieren nach Satz 4.2 Lyapunov-Funktionen  $V^f$  und  $V^g$ , mit

$$\begin{aligned} \nabla V^f(z) \cdot f(z, x) &\leq -\alpha^f(\|z\|) + \beta^f(\|x\|) \text{ und} \\ \nabla V^g(x) \cdot g(x, u) &\leq -\alpha^g(\|x\|) + \beta^g(\|u\|). \end{aligned}$$

Betrachte  $V(y) = V^f(z) + V^g(x)$ . Dann gilt mit Lemma 4.4

$$\begin{aligned} \nabla V(y) \cdot h(y, u) &= \nabla V^f(z) \cdot f(z, x) + \nabla V^g(x) \cdot g(x, u) \\ &\leq -\alpha^f(\|z\|) + \beta^f(\|x\|) - \alpha^g(\|x\|) + \beta^g(\|u\|) \\ &\leq -\alpha^f(\|z\|) - \beta^f(\|z\|) + \beta^g(\|u\|). \end{aligned}$$

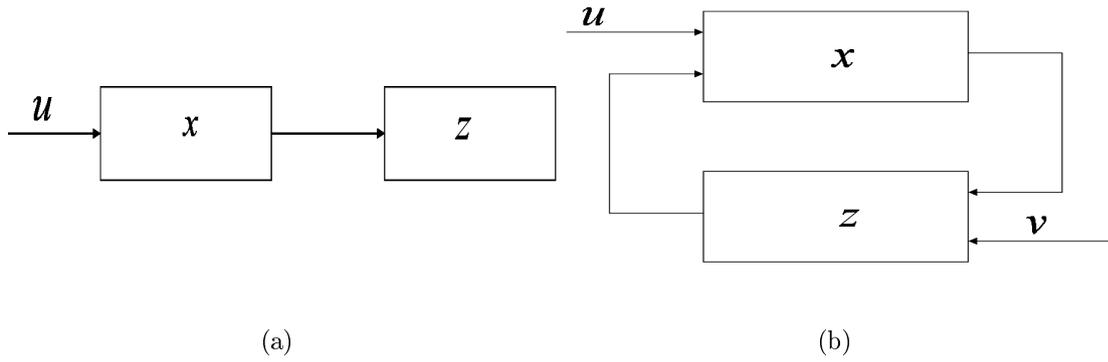


Abbildung 4.2.: (a): Kaskade zweier ISS Systeme (b): Feedback Systeme.

Beachte hierzu, dass man nach Reskalierung von  $V^f \rightarrow \rho^f(V^f)$  und  $V^g \rightarrow \rho^g(V^g)$  mit  $\rho^f, \rho^g \in \mathcal{K}_\infty$  annehmen kann, dass  $\alpha^g(r) \geq 2\beta^f(r)$  gilt. Definiere nun

$$\tilde{\alpha}(r) := \min_{\|z,x\|=r} \{\alpha^f(\|z\|) + \beta^f(\|x\|)\}.$$

Es gilt  $\tilde{\alpha}(r) \in \mathcal{K}_\infty$ , und

$$\tilde{\alpha}(r) \leq \alpha^f(\|z\|) + \beta^f(\|x\|).$$

Mit

$$\nabla V(y) \cdot h(y, u) \leq -\tilde{\alpha}(\|y\|) + \beta^g(\|u\|)$$

ist  $V$  daher eine ISS-Lyapunov Funktion für 4.13, und das System ist ISS.  $\square$

#### Satz 4.4 (Feedback Systeme)

Seien  $z(t) \in \mathbb{R}^n$  und  $x(t) \in \mathbb{R}^m$ . Für die Inputs  $u : \bar{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \mathbb{R}^p$  und  $v : \bar{\mathbb{R}}_+ \rightarrow \mathbb{R}^q$  gelte  $u \in L_\infty^p$  und  $v \in L_\infty^q$ .  $f : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^q \rightarrow \mathbb{R}^n$  und  $g : \mathbb{R}^m \times \mathbb{R}^n \times \mathbb{R}^p \rightarrow \mathbb{R}^m$  seien lokal Lipschitz-stetig, und es gelte  $f(0,0,0) = g(0,0,0) = 0$ . Betrachte ein gestörtes Feedback-System (Siehe Abb. 4.3(b)):

$$\begin{aligned} \dot{z} &= f(z, x, v) \\ \dot{x} &= g(x, z, u). \end{aligned}$$

Man betrachte  $(x, v)$  und  $(z, u)$  jeweils als Input, und nehme an dass beide Teilsysteme ISS sind. Es gebe ferner ein  $\rho \in \mathcal{K}_\infty$  sodass für  $\eta$  und  $\gamma$  (Siehe Def. 4.6)  $(\eta + \rho) \circ (\gamma + \rho) \leq r \forall r \geq 0$  gelte. Dann ist auch das gekoppelte System ISS.

**Beweis des Satzes 4.4** Der Beweis verläuft analog zum Beweis des Satzes 4.3, mit der Existenz von ISS-Lyapunov-Funktionen und Lemma 4.4 sowie Def. 4.6. In [Haddad, Chellaboina 2008] wird auch ein alternativer Beweis über den operatortheoretischen Zugang angegeben.

## 4.2. Grundlagen der statistischen Informationstheorie

### 4.2.1. Shannons allgemeines Kommunikationsmodell

1948 veröffentlichte Claude Elwood Shannon seine grundlegende Arbeit *A mathematical theory of communication*, in der er den Grundstein für die moderne mathematische Informationstheorie legte [Shannon 1948, Shannon, Weaver 1949]. Shannon wandte sich der Frage zu, wie man eine verlustfreie Übertragung von Daten über elektronische Kanäle sicherstellen kann, und führte hierzu das Konzept der *Entropie* ein, um die *Informationsdichte* einer Nachricht zu bemessen. Die Entropie einer Nachricht ist ein Maß für deren mittleren Informationsgehalt, und hat die Einheit  $1\text{shannon}$  (1sh) (Shannon selbst nutzt in seiner Arbeit die Einheit *binary digit = Bit*).

Abb. 4.4 zeigt Shannons Konzept eines allgemeinen Kommunikationssystems. Es besteht im Wesentlichen aus fünf Teilen:

1. Die *Informationsquelle* produziert eine Nachricht (bzw. ein Zeichen) oder eine Folge von Nachrichten (bzw. Zeichen), die an den Empfänger gesendet werden soll.
2. Der *Sender* wandelt die Nachricht in ein Signal um, und dient somit der physischen Versendung der Botschaft.
3. Der *Kanal* ist das Medium, welches zum Übertragen der Nachricht vom Sender an den Empfänger genutzt wird. In realen Szenarien ist der Kanal im Allgemeinen verrauscht.
4. Der *Empfänger* operiert auf dem Signal quasi invers zum Sender, und wandelt das empfangene Signal wieder in eine Nachricht um.
5. Als *Informationssenke* bezeichnet man i.A. das Individuum, für welches die gesendete Botschaft bestimmt war.

### 4.2.2. Die Definition von „Informationsgehalt“

Jedes Zeichen  $x$  einer (gedächtnislosen) Informationsquelle  $X$  trete mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit  $p(x)$  auf. Hierdurch ist es möglich, den Informationsgehalt  $I(x) = -\log_2(p(x))$  zu bestimmen. Besitzt ein Zeichen die Auftrittswahrscheinlichkeit 0.5, so ist demnach sein Informationsgehalt gleich 1 Bit. Zeichen mit großer Auftrittswahrscheinlichkeit haben in Folge einen geringen Informationsgehalt, Zeichen, die selten auftreten, einen sehr hohen.

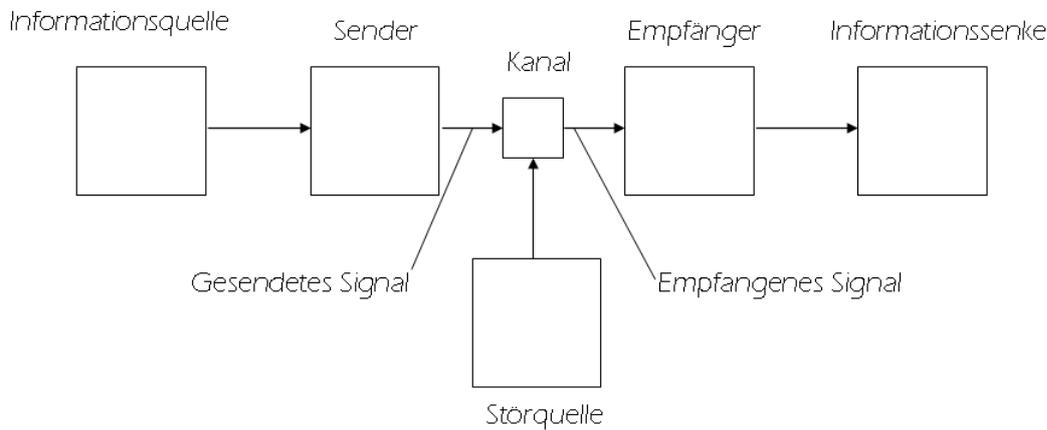


Abbildung 4.3.: Schema eines allgemeinen Kommunikationssystems nach Shannon.

**Definition 4.8 (Informationsgehalt)**

Sei  $X$  eine diskrete Zufallsvariable über einem endlichen Alphabet  $\{x_1, \dots, x_n\}$  (auch Zeichenvorrat genannt). Der Informationsgehalt eines Zeichens  $x_i$  ist definiert als

$$I(x_i) = \log_2 \left( \frac{1}{p_i} \right).$$

Dabei bezeichnet  $\log_2$  den Logarithmus dualis, und  $p_i$  die Auftrittswahrscheinlichkeit des Zeichens  $x_i$ . Der Informationsgehalt gibt die Anzahl der benötigten Bits an, die mindestens nötig ist, um ein einzelnes Zeichen  $x_i$  mit der Auftrittswahrscheinlichkeit  $p_i = p(x_i)$  zu kodieren bzw. zu übertragen.

Einige Beispiele verdeutlichen den Nutzen dieses Konzeptes:

**Beispiel 4.4 (Informationsgehalt beim Münzwurf und beim Würfeln)**

- Ein Münzwurf liefere als Ergebnis „Kopf“. Teilt man dies Jemandem mit, so ist der so übermittelte Informationsgehalt  $\log_2(1/p_{\text{Kopf}}) = \log_2(0.5) = 1$  Bit.
- Wirft man einen idealen Würfel, ist die Wahrscheinlichkeit eine „1“ zu würfeln gleich  $\frac{1}{6}$ . Der Informationsgehalt bei der Nachricht, dass eine 1 gewürfelt wurde, beträgt also  $\log_2(1/\frac{1}{6}) = 2.585$  Bit.

### 4.2.3. Die Informationstheoretische Entropie

Die *Entropie* eines zufälligen Ereignisses wird formal definiert als der Erwartungswert seines Informationsgehaltes. Anschaulich ist sie ein Maß für den mittleren Informationsgehalt einer Zeichenquelle.

#### Definition 4.9 (Informationstheoretische Entropie)

Sei  $X$  wie in Def. 4.8 gegeben. Die Entropie von  $X$  ist definiert als der Erwartungswert von  $I(X)$ :

$$H(X) = \mathbb{E}(I(X)) = \sum_{i=1}^n p(x_i) I(x_i) = \sum_{i=1}^n p(x_i) \log_2\left(\frac{1}{p_i}\right) = - \sum_{i=1}^n p(x_i) \log_2(p_i).$$

Falls  $p_i = 0$  für ein  $i$  gilt, trägt dieser Summand wegen  $\lim_{p_i \rightarrow 0} p_i \log_2(p_i) = 0$  nicht zur Summe bei.

Das folgende Lemma wird später mehrfach genutzt:

**Lemma 4.5** Für  $x \geq 0$  gilt  $\ln(x) \leq x - 1$ , mit Gleichheit genau dann, wenn  $x = 1$ .

#### Beweis zu Lemma 4.5

1.  $0 < x < 1$ . Wegen der Monotonie des Integrals folgt für  $\frac{1}{t} > 1$

$$\ln(1) - \ln(x) = \int_x^1 \frac{1}{t} dt \geq \int_x^1 1 dt = 1 - x,$$

also  $\ln(x) \leq x - 1$ .

2.  $x \geq 1$ . Wegen der Monotonie des Integrals folgt für  $\frac{1}{t} \leq 1$

$$\ln(x) - \ln(1) = \int_1^x \frac{1}{t} dt \leq \int_1^x 1 dt = x - 1.$$

Damit lässt sich nun zeigen, dass die Informationstheoretische Entropie beschränkt ist.

#### Satz 4.5 (Beschränktheit der Entropie)

Sei  $X$  wie oben. Dann gilt:

1.  $H(X) \geq 0$ , und  $H(X) = 0$  genau dann, wenn  $X$  einen Wert mit Sicherheit annimmt.

2.  $H(X) \leq \log_2(n)$ , und  $H(X) = \log_2(n)$  genau dann, wenn  $X$  gleichverteilt ist.

### Beweis des Satzes 4.5

1.  $H(X) \geq 0$  ist klar. Falls  $H(X) = 0$  gilt, so ist  $p(x_i) \log_2(p(x_i)) = 0$ . Daher existiert ein  $k \in \{1, \dots, n\}$  so dass  $p_i = 0$  für  $i \neq k$ , und  $p_k = 1$ .
2. Es gelte  $p_i > 0$  für  $i \in \{1, \dots, n\}$ . Dann folgt

$$\begin{aligned}
 H(X) - \log_2(n) &= -\frac{1}{\ln(2)} \left( \sum_{j=1}^n p_j \ln(p_j) + \ln(n) \right) \\
 &= -\frac{1}{\ln(2)} \left( \sum_{j=1}^n p_j [\ln(p_j) + \ln(n)] \right) \\
 &= -\frac{1}{\ln(2)} \sum_{j=1}^n p_j \ln(p_j n) \\
 &= \frac{1}{\ln(2)} \sum_{j=1}^n p_j \ln \left( \frac{1}{p_j n} \right) \\
 &\leq \sum_{j=1}^n p_j \left( \frac{1}{p_j n} - 1 \right) \\
 &= \sum_{j=1}^n \left( \frac{1}{n} - p_j \right) \\
 &= 0.
 \end{aligned}$$

Wegen  $\ln(x) \leq x - 1$ , mit Gleichheit genau dann wenn  $x = 1$ , gilt Gleichheit oben genau dann, wenn  $\frac{1}{p_j n} - 1 = 0$ , also  $p_j = \frac{1}{n}$  wie gefordert.  $\square$

Einer Anekdote zufolge wandte sich Shannon an das Universalgenie John von Neumann, um ihn um eine Empfehlung für die Bezeichnung dieser neu entdeckten Größe zu bitten. von Neumann antwortete ihm sinngemäß: *Sie sollten diese Größe „Entropie“ nennen, aus zwei Gründen: Erstens ist diese Größe der physikalischen Entropie sehr ähnlich. Zweitens weiß Niemand so recht was Entropie eigentlich ist, und so gewinnen sie jede Diskussion.* In Shannons Theorie wird also Entropie (Unordnung) und Information gleichgesetzt. Zur Veranschaulichung betrachte man etwa ein System aus  $n$  Teilchen. Sind diese z.B. räumlich hochgradig geordnet (z.B. in einem exakten rechteckigen Schema angeordnet), so ist der Informationsgehalt sehr gering. Je höher jedoch die Unordnung ist, desto höher ist auch der Informationsgehalt des Systems. Einige Beispiele illustrieren das Konzept der Entropie:

**Beispiel 4.5** • *Entropie des Münzwurfes.* Für eine Bernoulli-verteilte Zufallsvariable mit Parameter  $p$  gilt offenbar

$$H_B(p) = -p \cdot \log_2(p) - (1-p) \cdot \log_2(1-p).$$

$H_B(p)$  wird damit für  $p = \frac{1}{2}$  maximal. Für den Münzwurf gilt also offenbar  $p(\text{Kopf}) = p(\text{Zahl}) = 0.5$ , und damit

$$\begin{aligned} H &= -(p(\text{Kopf}) \cdot \log_2(p(\text{Kopf})) + p(\text{Zahl}) \cdot \log_2(p(\text{Zahl}))) \\ &= -(0.5 \cdot \log_2(0.5) + 0.5 \cdot \log_2(0.5)) \\ &= 1 \text{ Bit.} \end{aligned}$$

- Nimmt die Zufallsvariable  $X$  die Werte  $x_1, \dots, x_n$  jeweils mit der gleichen Wahrscheinlichkeit  $p_i = \frac{1}{n}$  an, so gilt für die Entropie in der Tat

$$H(x) = - \sum_{i=1}^n p_i \log_2(p_i) = - \sum_{i=1}^n \frac{1}{n} \log_2\left(\frac{1}{n}\right) = - \log_2\left(\frac{1}{n}\right) = \log_2(n).$$

Für einen idealen Würfel ist daher die Entropie gegeben durch  $H = \log_2(6) \approx 2.5849$  Bit.

**Bemerkung 4.1** Ferner ist es möglich, die Entropie natürlicher Sprachen zu bestimmen. Hierzu nähert man die Auftrittswahrscheinlichkeiten der Buchstaben des Alphabets durch deren relative Häufigkeiten in einem repräsentativen Text an. Für die deutsche Sprache berechnet man so einen Wert von 4,0629 Bit pro Zeichen ([Fox 2008]). Karl Kupfmüller bestimmte 1954 die Entropie der deutschen Sprache genauer, indem er die Auftrittswahrscheinlichkeiten von Buchstabenkombinationen berücksichtigte ([Kupfmüller 1954]). Es ergab sich hierbei ein Wert von 1,5 Bit je Buchstabe – damit liegt die Redundanz der deutschen Sprache bei etwa 3,2 Bit je Buchstabe. Anders ausgedrückt: etwa 68% der Zeichen eines deutschen Textes sind – aus der Sicht des Informationsgehalts der Nachricht – überflüssig.

Arbeitet man mit Wahrscheinlichkeitsdichten, lässt sich das Entropiekonzept auch für den stetigen Fall angeben (siehe [Applebaum 2008]):

**Definition 4.10 (Differenzielle informationstheoretische Entropie)**

Sei  $X$  eine stetige Zufallsvariable mit der Wahrscheinlichkeitsdichte  $f$  und Wertebereich  $(a, b)$ . Dann ist die differentielle Entropie von  $X$  gegeben durch

$$\begin{aligned} h(X) &= - \int_a^b f(x) \cdot \log(f(x)) dx \\ &= \mathbb{E} \left( \log \left( \frac{1}{f(x)} \right) \right). \end{aligned}$$

**Beispiel 4.6** Für eine gleichverteilte Zufallsvariable mit  $f(x) = \frac{1}{b-a}$  für  $x \in (a, b)$  ergibt sich

$$\begin{aligned} h(X) &= - \int_a^b \log\left(\frac{1}{b-a}\right) \frac{1}{b-a} dx \\ &= \log(b-a). \end{aligned}$$

**Bemerkung 4.2** Die für obige diskrete Entropie geltende Eigenschaft  $H(X) \geq 0$  ist im Falle stetiger ZV offenbar nicht gegeben. Wählt man in obigem Beispiel  $a$  und  $b$  derart, dass  $0 < b-a < 1$ , so ist dies verletzt.

**Lemma 4.6** Die Entropie einer normalverteilten ZV ist gegeben durch

$$h_N(X) = \log(\sigma(2\pi e)^{1/2}).$$

**Beweis zu Lemma 4.6** Die Entropie  $h_N(X)$  einer normalverteilten ZV  $X \sim N(\mu, \sigma^2)$  berechnet sich wie folgt:

$$\begin{aligned} h_N(X) &= - \frac{1}{\sigma(2\pi)^{1/2}} \int_{\mathbb{R}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2} \cdot \log\left(\frac{1}{\sigma(2\pi)^{1/2}} \cdot e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}\right) dx \\ &= - \frac{1}{\sigma(2\pi)^{1/2}} \cdot \log\left(\frac{1}{\sigma(2\pi)^{1/2}}\right) \cdot \int_{\mathbb{R}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2} dx \\ &\quad + \frac{1}{\sigma(2\pi)^{1/2}} \int_{\mathbb{R}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2} \cdot \frac{1}{2} \left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2 dx \\ &= \log(\sigma(2\pi)^{1/2}) + \frac{1}{\pi^{1/2}} \int_{\mathbb{R}} e^{-y^2} y^2 dy \end{aligned}$$

mit der Substitution  $y = \frac{x-\mu}{\sigma}$ . Mit  $\int_{-\infty}^{\infty} e^{-y^2} y^2 dy = \frac{1}{2}\pi^{1/2}$  folgt weiter

$$h_N(X) = \log(\sigma(2\pi)^{1/2}) + \frac{\log(e)}{\pi^{1/2}} \cdot \frac{1}{2}\pi^{1/2},$$

also

$$h_N(X) = \log(\sigma(2\pi e)^{1/2}).$$

**Satz 4.6** Für eine stetige Zufallsvariable  $X$  mit Dichtefunktion  $f$ ,  $\mathbb{E}(X) = \mu$  und  $\text{Var}(X) = \sigma^2$  gilt

$$h(X) \leq h_N(X)$$

mit Gleichheit genau dann, wenn  $X \sim N(\mu, \sigma^2)$ .

**Beweis des Satzes 4.6** Für den Beweis benutze man die Gibbs'sche Ungleichung für Dichtefunktionen: Für  $X$  wie oben gilt für jede Dichtefunktion  $g$

$$h(X) \leq - \int_a^b \log(g(x)) \cdot f(x) dx,$$

mit Gleichheit genau dann, wenn  $f = g$  f.ü. Sei nun  $X$  wie oben, und sei

$$g(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}.$$

Dann gilt

$$\begin{aligned} h(X) &\leq - \int_{-\infty}^{\infty} \log\left(\frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}\right) f(x) dx \\ &= - \int_{-\infty}^{\infty} f(x) \left( - \left( \log(\sigma\sqrt{2\pi}) + \frac{1}{2} \left( \frac{x-\mu}{\sigma} \right)^2 \right) \right) dx \\ &= \log(\sigma\sqrt{2\pi}) + \frac{1}{2\sigma^2} \int_{-\infty}^{\infty} (x-\mu)^2 \cdot f(x) dx \\ &= \frac{1}{2} \log(2\pi\sigma^2) + \frac{1}{2\sigma^2} \text{Var}(X). \end{aligned}$$

Es folgt

$$h(X) \leq \frac{1}{2} \log(2\pi e\sigma^2).$$

Die Gleichheit folgt direkt. □

#### 4.2.4. Transinformation (Synentropie)

Ein weiteres interessantes Maß für die übermittelte Informationsmenge ist die sog. *Transinformation* (engl. *mutual information*). Anschaulich stellt die Transinformation eines Kanals den mittleren Informationsgehalt dar, der vom Sender zum Empfänger gelangt (Siehe Abb. 4.5<sup>1</sup>), oder, abstrakter formuliert, wieviel Information man über eine Zufallsgröße erhält, falls man eine andere Zufallsgröße bereits kennt.

Zur Definition von Transinformation bedarf es zunächst der Definition *bedingter Entropie*. Die bedingte Entropie  $H(Y|X)$  sagt etwas darüber aus, wieviel Information noch in  $Y$  steckt, wenn  $X$  bereits bekannt ist. Es wird sowohl der diskrete als auch der kontinuierliche Fall angegeben.

#### Definition 4.11 (Bedingte Entropie)

<sup>1</sup>[http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cf/Entroy\\_XY.png](http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/c/cf/Entroy_XY.png)

1. *diskreter Fall:*

Seien  $X, Y$  zwei diskrete Zufallsvariablen über  $\{x_1, \dots, x_n\}$  und  $\{y_1, \dots, y_m\}$ . Die bedingte Entropie  $H(Y|X)$  von  $Y$  bei gegebenem  $X$  ist gegeben durch

$$H(Y|X) := - \sum_x \sum_y p(x, y) \log(p(y|x)).$$

2. *kontinuierlicher Fall:*

Seien  $X$  und  $Y$  zwei stetige Zufallsvariablen mit Werten in  $B_X \subset \mathbb{R}$  und  $B_Y \subset \mathbb{R}$ . Die entsprechende bedingte Entropie ist gegeben durch:

$$H(Y|X) := - \int_{B_X} \int_{B_Y} p(x, y) \log(p(y|x)) \, dx dy.$$

Auch für die Transinformation existiert sowohl eine diskrete als auch eine stetige Version:

**Definition 4.12 (Transinformation (Synentropie))**

1. *diskreter Fall:* Seien  $X, Y$  zwei diskrete Zufallsvariablen über den endlichen Alphabeten  $\{x_1, \dots, x_n\}$  und  $\{y_1, \dots, y_m\}$ . Die Transinformation von  $X$  und  $Y$  ist definiert als

$$\begin{aligned} I(X, Y) &:= H(X) - H(X|Y) = H(Y) - H(Y|X) \\ &= \sum_{y \in Y} \sum_{x \in X} p(x, y) \log \left( \frac{p(x, y)}{p(x)p(y)} \right). \end{aligned}$$

2. *kontinuierlicher Fall:*

Seien  $X$  und  $Y$  zwei stetige Zufallsvariablen mit Werten in  $B_X \subset \mathbb{R}$  und  $B_Y \subset \mathbb{R}$ . In diesem Fall gilt:

$$I(X, Y) := \int_{B_X} \int_{B_Y} p(x, y) \log \left( \frac{p(x, y)}{p(x)p(y)} \right) \, dx dy.$$

Genutzt wird der Transinformationsbegriff z.B. in der Extrapolation und Vorhersage von Zeitreihen in Form der sog. *predictive information*. Diese wird im nächsten Abschnitt behandelt.

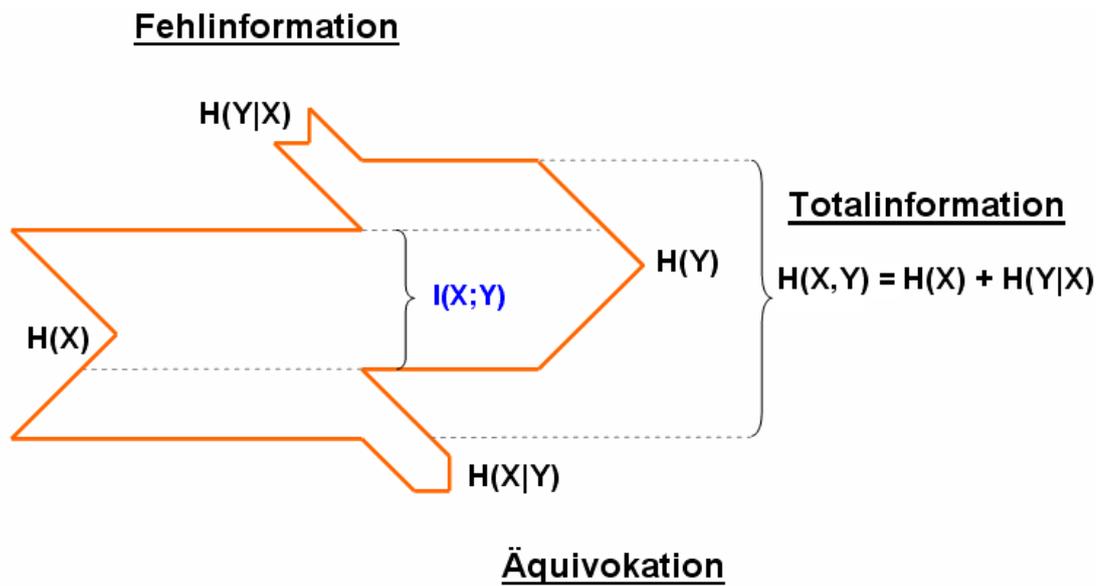


Abbildung 4.4.: Das Konzept der Transinformation.

**Bemerkung 4.3** Eine alternative Darstellung der diskreten Syntropie ergibt sich mit  $p(x) = \sum_y p(x, y)$  wie folgt:

$$\begin{aligned}
 I(X, Y) &: = H(X) - H(X|Y) \\
 &= -\sum_x p(x) \log(p(x)) + \sum_{x,y} p(x, y) \log(p(x|y)) \\
 &= \sum_{x,y} p(x, y) \log(p(x|y)) - \sum_{x,y} p(x, y) \log(p(x)) \\
 &= \sum_{x,y} p(x, y) \log\left(\frac{p(x|y)}{p(x)}\right).
 \end{aligned}$$

Mit dieser Darstellung lässt sich leicht das folgende Lemma beweisen:

**Lemma 4.7** Es gilt

$$0 \leq I(X, Y) \leq H(X),$$

mit Gleichheit links genau dann, wenn  $X$  und  $Y$  stochastisch unabhängig sind, sowie Gleichheit rechts, falls  $X$  total von  $Y$  abhängt.

**Beweis zu Lemma 4.7** Mit Lemma 4.5 gilt:

$$\begin{aligned}
-I(X, Y) &= \sum_{x,y} p(x, y) \log \left( \frac{p(x)}{p(x|y)} \right) \\
&= \log(e) \sum_{x,y} p(x, y) \ln \left( \frac{p(x)}{p(x|y)} \right) \\
&\leq \log(e) \sum_{\substack{x,y \\ p(x,y) > 0}} p(x, y) \left( \frac{p(x)}{p(x|y)} - 1 \right) \\
&= \log(e) \left( \sum_{\substack{x,y \\ p(x,y) > 0}} p(x)p(y) - 1 \right) \\
&\leq 0.
\end{aligned}$$

Die Gültigkeit der Gleichheiten ist offensichtlich.

Das Konzept der Symentropie trägt leider aus zahlreichen Gründen nichts zur Lösung der Probleme bei, die die Nutzung des Begriffes *Information* in der Biologie mit sich bringt. Sieht man davon ab, dass Transinformation ebenfalls wie die Shannon'sche Entropie eine rein syntaktische Größe ist, so eignet sie sich darüber hinaus auch nicht zur Bewertung eingehender Nachrichtenkanäle in Agenten, da sie lediglich ein Maß für die (Un-)Abhängigkeit zweier Zufallsgrößen darstellt, und somit nicht das Gewünschte leisten kann. Nachfolgend soll kurz auf *predictive information* eingegangen werden.

#### 4.2.5. Predictive Information

*Predictive Information* ist aus technischer Sicht die Transinformation zwischen Vergangenheit und Zukunft, und wird als Maß dafür gesehen, was man aus der Beobachtung der Vergangenheit eines Systems über dessen zukünftige Entwicklung aussagen kann. Bialek und Tishby<sup>2</sup> ([Bialek, Tishby 1999]) bemerken hierzu

Observations on the past provide some hints about what will happen in the future, and this can be quantified using information theory. The „predictive information“ defined in this way has connections to measures of complexity that have been proposed both in the study of dynamical systems and in mathematical statistics. In particular, the predictive information diverges when the observed data stream allows

<sup>2</sup><http://arxiv.org/pdf/cond-mat/9902341v1>

us to learn an increasingly precise model for the dynamics that generate the data, and the structure of this divergence measures the complexity of the model.

Sie charakterisieren *predictive information* wie folgt: Man betrachte eine Zeitreihe  $S = \{X_t | t = -T, \dots, -1, 0\}$  von  $t = -T$  bis  $t = 0$ . Dies legt die Vergangenheit fest. Die beobachteten Daten bezeichne man mit  $X_{past}$ , die zu beobachtenden mit  $X_{future}$ . Die Aufgabe ist, Vorhersagen über  $X_{future}$  aus der Kenntnis von  $X_{past}$  zu tätigen. Die *predictive information* wird wie folgt definiert.

**Definition 4.13 (Predictive Information)**

$$\begin{aligned} I_{pred}(T) &= \mathbb{E} \left( \log \left( \frac{P(X_{future}, X_{past})}{P(X_{future})P(X_{past})} \right) \right) \\ &= -\mathbb{E}(\log(P(X_{future}))) - \mathbb{E}(\log(P(X_{past}))) + \mathbb{E}(\log(P(X_{future}, X_{past}))). \end{aligned}$$

**Bemerkung 4.4** Ist  $X$  ein zeitdiskreter Markov-Prozess, so vereinfacht sich die Darstellung zu

$$I(X_{past}, X_{future}) = \mathbb{E} \left( \log \frac{p(X_{t-1}, X_t)}{p(X_{t-1})p(X_t)} \right).$$

Es ist klar, dass auch das Konzept der *predictive information* nicht zur Lösung des Problems beitragen kann, da sie keine Möglichkeit zur Bewertung eingehender Nachrichtenströme bietet, sondern lediglich ein Komplexitätsmaß für den internen Zustand eines Agenten darstellt.

#### 4.2.6. Kritik am Shannonschen Informationsbegriff

An den vorgestellten Konzepten und Definitionen wird das Problem bei der Anwendung dieser auf biologische Systeme bereits deutlich: die Wirkung einer Nachricht auf den Empfänger bleibt außen vor. Die semantische und pragmatische Ebene einer Botschaft werden nicht berücksichtigt, es handelt sich um rein statistische Größen. Shannon selbst bemerkt hierzu [Shannon, Weaver 1949]:

The fundamental problem of communication is that of reproducing at one point either exactly or approximately a message selected at another point. Frequently the messages have meaning; that is they refer to or are correlated according to some system with certain physical or conceptual entities. These semantic aspects of communication are irrelevant to the engineering problem. The significant aspect is that the actual message is one selected from a set of possible messages.

In der statistischen Informationstheorie ist der Informationsgehalt einer Nachricht eine global definierte, zeitlich unveränderliche Größe. Genaue Betrachtungen zeigen jedoch, dass in der Biologie eine lokale, zeitlich veränderliche Größe viel geeigneter wäre. Zum einen gewichten verschiedene Organismen dieselbe Nachricht in Abhängigkeit vom internen Zustand völlig anders, zum anderen ist es auch möglich, dass derselbe Organismus auf dieselbe Nachricht zu einer anderen Zeit völlig anders reagiert. Zur Illustration denke man etwa an eine Primatenherde mit einer gruppeneigenen Dominanzhierarchie. So wird etwa das Alphetier der Gruppe auf das einschüchternde Geschrei eines Gruppenmitgliedes gelassener reagieren als der Gruppenunterste, da das Alphetier i.A. nicht viel zu befürchten hat. Ist das Alphetier hingegen verletzt, so wird es ebenfalls der akustischen Attacke eine andere Gewichtung geben. Somit sollte der Informationsgehalt einer Nachricht kontextabhängig sein, zeitlich veränderlich, und lokal, d.h. vom inneren Zustand des Rezipienten abhängig. In den folgenden zwei Kapiteln soll versucht werden, ein solch alternatives Konzept vorzustellen.



## 5. Ein mathematisches Modell biologischer Kommunikation

Communication is ubiquitous in biology, and agreement on terms essential for scientific progress. Yet there is no agreed definition of biological communication. Definitions couched in terms of adaptation are often used, but there is significant variability in exactly which criteria are invoked. An alternative is to define communication in terms of information transfer.

---

(T. C. Scott-Phillips)

### 5.1. Allgemeine Bemerkungen

Die in den Kapiteln 2, 3 und 4 zusammengestellten Konzepte sollen nun in einem Rahmenmodell biologischer Kommunikation Anwendung finden. Wie bereits erwähnt, reicht der Shannonsche Informationsbegriff hierfür nicht aus; er bezieht sich nur auf die syntaktische Ebene der Kommunikation, und lässt semantische und pragmatische Belange außen vor.

Zentral für die folgende Ausarbeitung ist die Unterscheidung zwischen *externen Signalgrößen* und *Interne Kontrollgrößen*. Während die einen ausserhalb des Individuums lokalisiert werden können, und rein syntaktischer Natur sein sollen, repräsentieren die anderen die interne Verarbeitung einer eingehenden Nachricht, bzw. deren Wirkung auf den Empfänger. Hieraus ergibt sich auch direkt, dass die Antwort auf die Frage, wie einer übermittelten Nachricht eine Bedeutung, bzw. kausale Rolle zugeschrieben werden kann in der Konstruktion des Empfängers liegt.

Zunächst bedarf es also je eines mathematischen Modells für die Übermittlung der externen Signalgrößen, sowie deren internen Verarbeitung; im Anschluss muss die Schnittstelle zwischen Individuum und Außenwelt diskutiert und mathematisch zugänglich gemacht werden. Im Abschnitt 6.2 wird die relative Wichtigkeit einer Botschaft eingeführt. Damit ist es möglich, die Bedeutung einer Botschaft zu quantifizieren, und somit Semantik letztendlich meßbar zu machen.

## 5.2. Nachrichtenempfänger als dynamische Systeme

Wie in 3.3 bereits dargestellt, ist die Bedeutung einer Nachricht durch ihre Wirkung auf den Empfänger charakterisiert. Es erscheint daher sinnvoll, jeden Agenten  $A_i$  ( $i = 1, \dots, n$ ) in seiner Rolle als Nachrichtenempfänger wiederum als dynamisches System aufzufassen, dessen Verhalten durch die Systemtrajektorien in einem abstrakten Phasenraum beschrieben werden kann.

Als geeignet erweist sich das Konzept des dynamischen Systems mit einem Systeminput  $u(t)$ , einem internen Systemzustand  $x(t)$  (inklusive internem Kontroller)) und einem Systemoutput  $y(t)$  (externe Signalgröße). Eine eintreffende Nachricht (Input) wird dann ggf. auf den internen Systemzustand einwirken, und sich somit auch auf den Systemoutput auswirken. Damit ist eine eingehende Nachricht durch ihre semantopragsmatische Wirkung charakterisiert.

Betrachtet man den internen Zustand eines Agenten als nichtlinear gesteuertes System gilt also

$$\dot{x}(t) = f(x(t), u(t), t) + \tilde{f}(t), \quad x(t_0) = x_0, \quad u(t) \in U, \quad t \geq t_0. \quad (5.1)$$

Hierbei ist  $x(t)$  der Zustandsvektor aus  $\Omega \subset \mathbb{R}^p$ ,  $u(t) \in U \subset \mathbb{R}^m$  der steuernde Input,  $f : \Omega \times U \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^p$ , und  $\tilde{f}(t) \in \mathbb{R}^p$  gegebenenfalls eine stochastische Störung. Darüber hinaus verfüge jeder Agent über einen internen,  $b$ -dimensionalen Signalspeicher  $S^i(t) = (S_1^i(t), \dots, S_b^i(t))$ .

Vor dem Eintreffen einer Nachricht befinde sich der Agent  $A_i$  in einem bestimmten Verhaltenszustand, beschrieben durch den Attraktor  $Z_0^i$ . Wurde die Nachricht empfangen, geht das System entweder in einen neuen Verhaltensattraktor  $Z_1^i$  über, oder bleibt ggf. unverändert im Zustand  $Z_0^i$ . Es ist ferner zum einen möglich, dass es mehrerer Nachrichten bedarf um von  $Z_0^i$  zu einem anderen Attraktor  $Z_a^i$  zu gelangen, sowie zum anderen, dass über stochastische Fluktuationen dieselbe Nachricht von  $Z_0^i$  sowohl nach  $Z_b^i$  als auch nach  $Z_c^i$  führen kann.

Nachfolgend werden einige Beispiele für die Verhaltensänderung des Agenten  $A_j$  als Reaktion auf eingehende Signalgrößen dargestellt. Dabei bedeutet die Notation  $A_j [Z_0^j](t)$ , dass sich der Agent  $A_j$  zum Zeitpunkt  $t$  im Verhaltensattraktor  $Z_0^j$  befindet. Es ist dabei noch zu beachten, dass auch die Signalgrößen  $e_j(t)$  aus der Umgebung auf den Zustand von  $A_j$  einwirken.

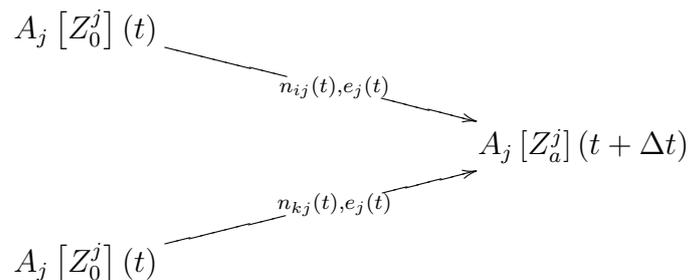
- Eine eingehende Signalgröße  $n_{ij}(t)$  des Agenten  $A_i$  an  $A_j$  ist bedeutungslos, falls sie sich nicht auf das Verhalten von  $A_j$  auswirkt:

$$A_j [Z_0^j](t) \xrightarrow{n_{ij}(t), e_j(t)} A_j [Z_0^j](t + \Delta t)$$

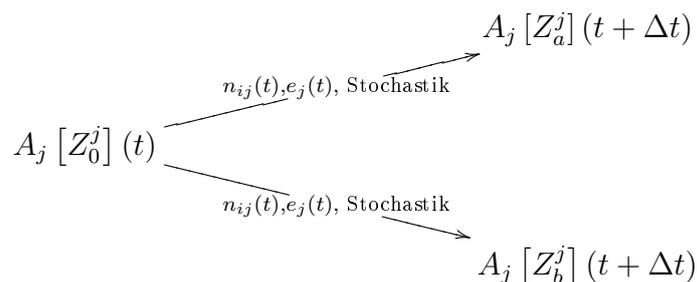
- Im einfachsten Fall führt die eingehende Signalgröße  $n_{ij}(t)$  zum Übergang in einen neuen Verhaltensattraktor  $Z_a^j$ :

$$A_j [Z_0^j] (t) \xrightarrow{n_{ij}(t), e_j(t)} A_j [Z_a^j] (t + \Delta t)$$

- Es ist sicher auch möglich, dass zwei verschiedene eingehende Signalgrößen  $n_{ij}(t)$  und  $n_{kj}(t)$  zu demselben neuen Verhaltensattraktor  $Z_a^j$  führen:



- Stochastische Störungen können dazu führen, dass dieselbe eingehende Signalgröße  $n_{ij}(t)$  entweder in den Attraktor  $Z_a^j$  oder auch den alternativen Attraktor  $Z_b^j$  führt:



Jeder Agent  $A_i$  soll im Folgenden charakterisiert sein durch einen internen Zustand  $x^i(t)$  sowie einen Speicherspeicher  $S^i(t)$ . Eingehende Nachrichtenströme wirken sich über einen Kontroller  $u^i(t)$  auf diesen internen Zustand aus, und verändern so das Verhalten des Nachrichtenempfängers. Im nächsten Abschnitt soll die Interaktion zwischen Agenten durch Signalströme modelliert werden.

### 5.3. Das Grundmodell für die Kommunikation zwischen Agenten

Ein Schwarm ist ein dynamisches, selbstorganisiertes, biologisches oder technisches Multiagentensystem, bestehend aus einer großen Anzahl einzelner, unterscheidbarer Individuen, die untereinander und mit ihrer Umgebung Information, Energie

und Materie austauschen. Für Schwärme gelten die in Kap. 2 dargestellten Prinzipien kollektiven Verhaltens. Der Unterschied zu rein physikalischen Vielteilchensystemen besteht offenbar in der Art und Weise, *wie* Information ausgetauscht wird. Insbesondere ist eine Nachricht nach 3.3 durch ihre semantopragsmatische Wirkung charakterisiert. Wie dieser Gedanke mathematisch gefasst werden kann, soll nachfolgend dargestellt werden. Als mathematisches Konzept für die Kommunikationsprozesse in einem Schwarm bieten sich *large scale dynamical systems* und die Gleichungen der *system thermodynamics* an [Haddad et al. 2005].

Gegeben seien also  $n$  Agenten  $A_1, \dots, A_n$ . Zunächst einige Konventionen :

- Jeder dieser Agenten verfüge über einen  $b$ -dimensionalen internen Signalpeicher  $S^i(t) = (S_1^i(t), \dots, S_b^i(t))$ , für den nun zunächst eine Erhaltungsgleichung gergeleitet wird.
- Der interne Zustand  $x^i = x^i(t)$  des Agenten  $A_i$  ist durch eine Kontrollgröße  $u^i(t) = h_u^i(S^i, x^i)$  ansteuerbar (Siehe Kap. 5.2).
- $n_{ij}(t) = h_n^{ij}(S^i, x^i)$  bzw.  $n_{ji}(t) = h_n^{ji}(S^j, x^j)$  seien die zeitabhängigen Signalströme der von  $A_i$  nach  $A_j$  bzw. von  $A_j$  nach  $A_i$  gesendeten Zeichen, welche nichtlinear vom internen Zustand und dem Signalpeicher des Agenten abhängen können, und als eine Art „Auslesefunktion“ agieren.
- Prinzipiell kann jeder Agent  $A_i$  mit jedem anderen Agenten  $A_j$  kommunizieren; geschieht dies nicht, so ist einfach  $n_{ij}(t) \equiv 0$ .

Die Kommunikationsprozesse

$$A_i \xrightarrow{n_{ij}(t)} A_j \text{ und } A_j \xrightarrow{n_{ji}(t)} A_i$$

sind *aktiv*, im Gegensatz zur erworbenen oder detektierten *Umgebungsinformation*  $e^i(t)$  des Agenten  $A_i$  (Siehe auch Abb. 6.1, *Detektierbare Information*). Für die Bilanzierung der Signaldichte bedenke man, dass zum einen der Empfänger eine Nachricht nicht zeitlich unbegrenzt im Gedächtnis behält, und zum anderen, dass gesendete Nachrichten ins Leere gehen können, d.h. ihren Bestimmungsort gar nicht erreichen. Hierzu führt man geeigneterweise eine Form der *Signaldissipation*  $d^i(S^i(t))$  ein, welche beide Phänomene des Signalverlustes einschließen soll. Ferner soll berücksichtigt werden, dass eine gewisse *Signalbandbreite*  $b$  existiert, auf der Signale übertragen werden. Schematisch lässt sich der Kommunikationsprozess zwischen den Agenten  $A_i$  und  $A_j$  wie folgt darstellen: Die verwendeten Größen sollen nun zunächst formal eingeführt werden:

- Der Signalstrom  $n_{ij}(t)$  von  $A_i$  nach  $A_j$  der Bandbreite  $b$  ist für  $i, j = 1, \dots, n, i \neq j$  gegeben durch:

$$n_{ij}(t) = h_n^{ij}(S^i(t), x^i(t)), \text{ mit } h_n^{ij} : \overline{\mathbb{R}}_+^b \times \mathbb{R}^p \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_+^b, t \in \overline{\mathbb{R}}_+.$$

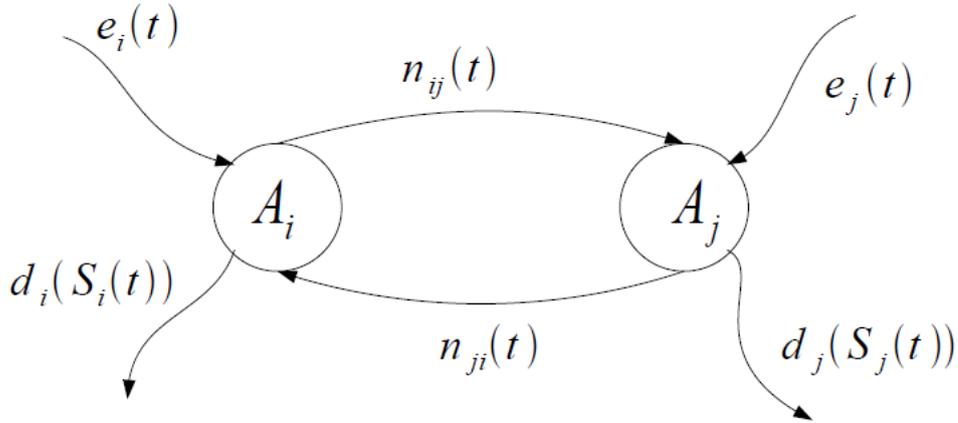


Abbildung 5.1.: Der Kommunikationsprozess zwischen zwei Agenten.

- Die eingehende bzw. gesammelte Umgebungsinformation  $e^i(t)$  in  $A_i$  der Bandbreite  $b$  wird dargestellt als:

$$e^i(t) = h_e^i(S^i(t), x^i(t)), \text{ mit } h_e^i : \overline{\mathbb{R}}_+^b \times \mathbb{R}^p \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_+^b, t \in \overline{\mathbb{R}}_+.$$

- Die Signaldissipation im Agenten  $A_i$ , in Abhängigkeit vom Signalspeicher  $S^i$  wird gewählt als:

$$d^i(S^i(t)) : \overline{\mathbb{R}}_+^b \rightarrow \overline{\mathbb{R}}_+^b, t \in \overline{\mathbb{R}}_+.$$

- Der interne Zustand  $x^i(t)$  des Agenten  $A_i$  ist gegeben durch das DGL-System

$$\dot{x}^i(t) = h_x^i(x^i(t), u^i(t)), \text{ mit } h_x^i : \mathbb{R}^p \times \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^p, t \in \overline{\mathbb{R}}_+.$$

- Der Kontroller des Agenten  $A_i$  in Abhängigkeit vom Signalspeicher und von dem internen Zustand wird gewählt als:

$$u^i(t) = h_u^i(S^i(t), x^i(t)) : , \text{ mit } h_u^i : \overline{\mathbb{R}}_+^b \times \mathbb{R}^p \rightarrow \mathbb{R}^m, t \in \overline{\mathbb{R}}_+.$$

Damit ergibt sich für die Signaldichte  $S^i(t) = (S_1^i(t), \dots, S_b^i(t)) \in \overline{\mathbb{R}}_+^b$  zum Zeitpunkt  $T$  im Agenten  $A_i$  komponentenweise die Erhaltungsgleichung

$$S_k^i(T) = S_k^i(t_0) + \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \int_{t_0}^T [n_{ji}^k(t) - n_{ij}^k(t)] dt - \int_{t_0}^T d_i^k(S^i(t)) dt + \int_{t_0}^T e_i^k(t) dt, \quad (5.2)$$

für  $i = 1, \dots, n, k = 1, \dots, b$ . Als Differentialgleichung für die Erhaltungsgrößen  $S_k^i(t)$  ergibt sich somit

$$\frac{d}{dt} S_k^i(t) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n [n_{ji}^k(t) - n_{ij}^k(t)] - d_i^k(S^i(t)) + e_i^k(t), \quad (5.3)$$

mit  $S_k^i(t_0) = S_{k,0}^i, t \geq t_0, i = 1, \dots, n, k = 1, \dots, b$ .

In Vektorform ergeben sich 5.2 und 5.3 mit  $S^i(t) = (S_1^i(t), \dots, S_b^i(t))$  für jeden Agenten  $A^i$  zu:

$$S^i(T) = S^i(t_0) + \int_{t_0}^T W^i(t) dt - \int_{t_0}^T d^i(S^i(t)) dt + \int_{t_0}^T e^i(t) dt, \quad (5.4)$$

bzw. als Differentialgleichung

$$\dot{S}^i(t) = W^i(t) - d^i(S^i(t)) + e^i(t), \quad S^i(t_0) = S_0^i, \quad (5.5)$$

mit

$$W^i(t) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n [n_{ji}(t) - n_{ij}(t)].$$

Zusammenfassend ergibt sich somit für jeden Agenten folgendes Modellsystem

**Definition 5.1 (Agenten als Nachrichtenempfänger (I))**

Für jeden Agenten  $A_i, i = 1, \dots, n$  und  $t \in \mathbb{R}_+$  gilt:

$$\overline{R}_+^b \ni \dot{S}^i(t) = h_S^i(n_{1i}(t), \dots, n_{i-1,i}(t), n_{i+1,i}(t), \dots, n_{ni}(t), S^i(t), e^i(t)), \quad (5.6)$$

$$S^i(0) = S_0^i, \quad (5.7)$$

$$\mathbb{R}^p \ni \dot{x}^i(t) = h_x^i(S^i(t), x^i(t), u^i(t)), \quad \text{mit} \quad (5.8)$$

$$x^i(0) = x_0^i, \quad (5.9)$$

$$\mathbb{R}^m \ni u^i(t) = h_u^i(S^i(t), x^i(t)). \quad (5.10)$$

Wie oben dargestellt ergibt sich  $h_S^i$  als

$$h_S^i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n [n_{ji}(t) - n_{ij}(t)] - d^i(S^i(t)) + e^i(t)$$

mit

$$n_{ji}(t) = h_n^{ji}(x^j(t), S^j(t)).$$

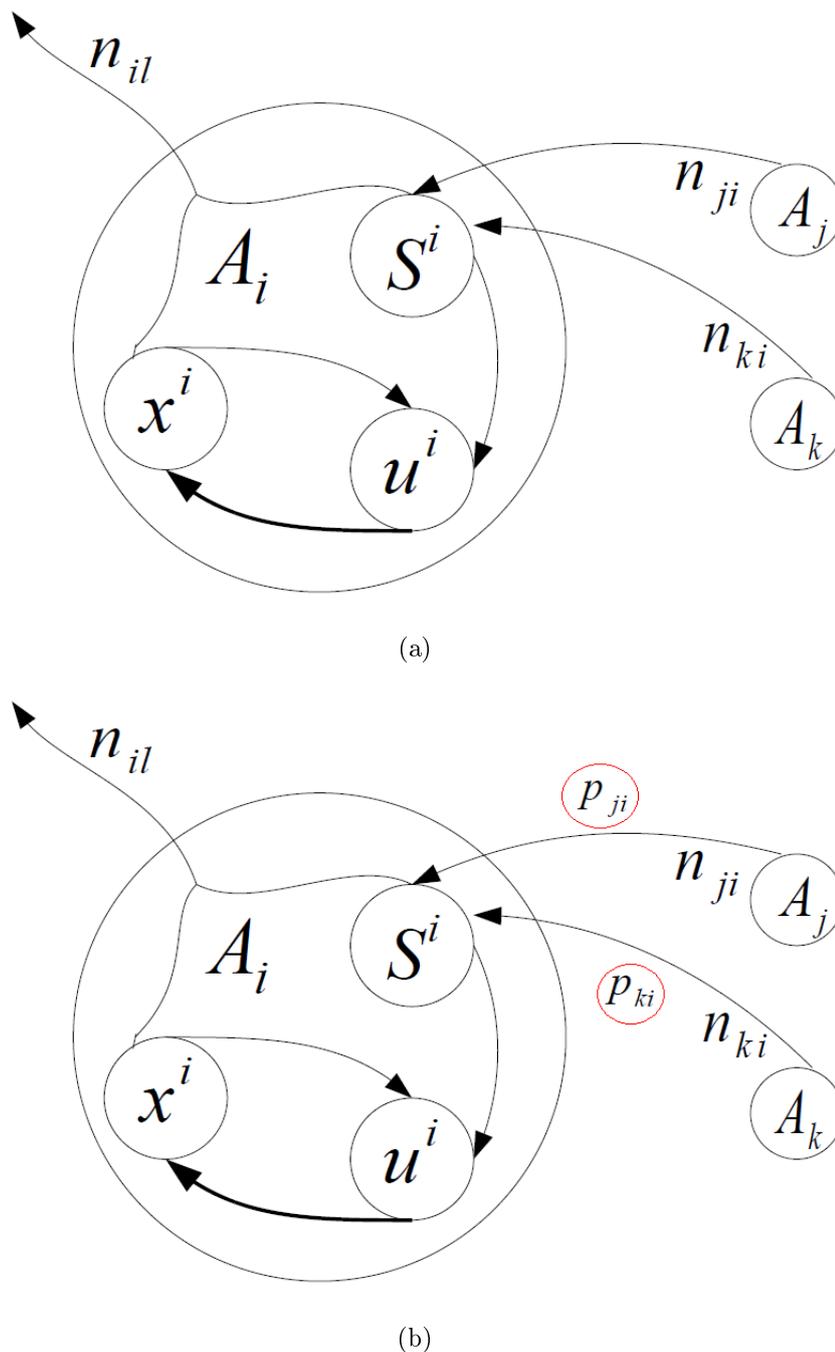


Abbildung 5.2.: (a): Schema eines Agenten  $A^i$  mit Signalspeicher  $S^i$ , internem Zustand  $x^i$ , Controller  $u^i$  sowie ein und ausgehenden Nachrichtenströmen. (b): Schema eines Agenten  $A^i$  mit Signalspeicher  $S^i$ , internem Zustand  $x^i$ , Controller  $u^i$  sowie ein und ausgehenden Nachrichtenströmen mit relativen Wichtigkeiten  $p_{ji}$  und  $p_{ki}$  (rot umrandet).

Abb. 5.2 gibt eine graphische Darstellung dieses Zusammenhangs. Beispiele für die Wahl geeigneter (speziesabhängiger) konstituierender Terme für  $n_{ji}$ ,  $e^i$ ,  $d^i$  etc. finden sich in den Kapiteln 7, 9 und 8 .

**Bemerkung 5.1** *Es stellt sich an dieser Stelle die Frage nach der Input-to-state Stabilität der Agenten. Schreibt man  $W^i(t) = W_+^i(t) + W_-^i(t)$ , mit*

$$W_+^i(t) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n n_{ji}(t) \quad \text{und} \quad W_-^i(t) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n n_{ij}(t),$$

und fasst die eingehenden Signale als Systeminput auf, dann lässt sich 5.5 schreiben als

$$\dot{S}^i(t) = - (d^i(S^i(t)) + W_-^i(t)) + \underbrace{W_+^i(t) + e^i(t)}_{=v(t) \text{ (Input)}}, \quad S^i(t_0) = S_0^i. \quad (5.11)$$

Das ungestörte System sei 0-GAS<sup>1</sup>. Der Input  $v(t)$  ist linear, sodass das System 5.5 für beschränkten Input dann die ISS-Eigenschaft besitzt. Nach Satz 4.3 ist damit auch jeder Agent als gekoppeltes System von  $S^i$  und  $x^i$  ISS, wenn zusätzlich vorausgesetzt wird, dass  $\dot{x}^i(t) = \hat{h}_x^i(S^i(t), x^i(t))$  ISS ist, und man  $S^i(t)$  als Input betrachtet.

Das gesamte Multiagenten System  $A_1, \dots, A_n$  ist ISS, wenn jeder einzelne Agent, betrachtet als dynamisches System, die ISS-Eigenschaft besitzt, und die Auslesefunktionen beschränkt sind, also  $\|n_{ij}(t)\|_\infty < \infty$  gilt für  $1 \leq i, j \leq n, j \neq i$ . Dies gilt induktiv nach Satz 4.4. Auch die Kopplung mehrerer Agenten ist ISS, das Gesamtsystem verhält sich für einen beschränkten Input also „vernünftig“, und bleibt beschränkt.

In den Kapiteln 7 - 9 führen konkrete Terme für die hier abstrakt eingeführten Größen auf Modelle verschiedener Tierkollektive. Auch stochastische Einflüsse in Bezug auf den Input werden mit einbezogen, der Bereich der meßbaren Funktionen wird dabei jedoch nicht verlassen (in Kap. 7 reguliert etwa eine zufällige Sprungfunktion (*random switch*) die Bewegung der Agenten). Neben Kommunikation in Bienenvölkern durch die Weitergabe von erbrochener Nahrung wird auch die Entstehung von Dominanzhierarchien in Primatenherden modelliert. Den Abschluss bildet ein Modell zu Entscheidungsprozessen bei der Arbeitsteilung in einer Ameisenkolonie. Auch die ISS-Eigenschaft der Signalspeicher wird in den Anwendungen durch einfache Rechnungen konkret überprüft. Im nächsten Abschnitt soll versucht werden, durch das Konzept der relativen Wichtigkeit einer eingehenden Botschaft eine semantopragsmatische Maßzahl zuzuweisen.

<sup>1</sup>Dies bedeutet folgendes: Falls keine Signale in den Speicher eingehen, entleert sich dieser für große Zeiten nahezu vollständig. Der Agent „vergift“ sozusagen zeitlich weit zurückliegende Signaleingänge.

## 5.4. Das erweiterte Grundmodell

Das obige Modell behandelt alle eingehenden Signale  $n_{ji}(t)$  an einen Agenten  $A_i$  gleich. In Abhängigkeit von Umgebungsbedingungen, internem Zustand etc. wird es jedoch häufig so sein, dass jede Nachricht mit einer bestimmten *relativen Wichtigkeit* aufgenommen wird. Man weist daher jedem Signal  $n_{ji}(t)$  eine relative Wichtigkeit  $p_{ji}(t)$  zu, für die gelte

$$\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n p_{ji}(t) = 1, \quad 0 \leq p_{ji}(t) \leq 1, \quad t \in \mathbb{R}_+.$$

Die relativen Wichtigkeiten sind an die internen Prozesse des Agenten gebunden, und daher potentiell funktional abhängig vom Signalspeicher und dem internen Zustand. Völlig analog zum Grundmodell in 5.3 ergibt sich das folgende modifizierte Modell (Siehe auch Abb. 5.2 (b)).

### Definition 5.2 (Agenten als Nachrichtenempfänger (II))

Für jeden Agenten  $A_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  und  $t \in \mathbb{R}_+$  gilt:

$$\overline{R}_+^b \ni \dot{S}^i(t) = h_S^i(n_{1i}(t), \dots, n_{i-1,i}, n_{i+1,i}, \dots, n_{ni}, S^i(t), x^i(t), e^i(t)), \quad (5.12)$$

$$S^i(0) = S_0^i, \quad (5.13)$$

$$\mathbb{R}^p \ni \dot{x}^i(t) = h_x^i(S^i(t), x^i(t), u^i(t)), \quad \text{mit} \quad (5.14)$$

$$\mathbb{R}^m \ni u^i(t) = h_u^i(S^i(t), x^i(t)), \quad (5.15)$$

$$x^i(0) = x_0^i. \quad (5.16)$$

Wie oben dargestellt ergibt sich  $h_S^i$  jedoch diesmal als

$$h_S^i = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n [p_{ji}(t) \cdot n_{ji}(t) - n_{ij}(t)] - S^i(t) + e^i(t)$$

mit

$$n_{ji}(t) = h_n^{ji}(x^j(t), S^j(t)).$$

Das erweiterte Grundmodell findet in Kap. 9 Anwendung. Das nächste Kapitel nutzt die relativen Wichtigkeiten des erweiterten Grundmodells zur Konstruktion des neuen Konzeptes der *dynamischen Information*.



## 6. Dynamische Information und die Bedeutung biologischer Zeichen

### 6.1. Information in der Biologie

1948 legte Claude Elwood Shannon mit seiner Arbeit *A Mathematical Theory of Communication* den Grundstein für die heutige Informationstheorie [Shannon 1948]. Teile dieses mathematischen Apparates werden in 4.2 dargestellt. Ein zentrales Problem bei der Anwendung dieser Ideen auf biologische Systeme wurde bereits erwähnt: Der Shannon'sche Informationsbegriff erweist sich als schwierig im Umgang mit Semantik, Pragmatik und Dynamik. Der Informationsgehalt einer Nachricht hängt nur von der Auftretenswahrscheinlichkeit der Zeichen der übermittelten Nachricht ab, nicht jedoch von deren *Bedeutung* (Semantik) oder kontextabhängiger *Wirkung auf den Empfänger* (Pragmatik). In der Biologie erweist sich diese Tatsache als großes Defizit, und wirft somit die Frage nach einer angemessenen Modifikation des Shannon'schen Informationsbegriffes auf, welche in der Lage ist, die Ebenen der Semantik und Pragmatik mit einzubeziehen.

Shannon selbst vermied den Gebrauch des Begriffes *Information* und sprach stattdessen von *Kommunikation*. Ein möglicher Grund für diese Entscheidung kann in der unglaublichen Komplexität und Vielfalt des Informationsbegriffes an sich gesehen werden, da eine einheitliche Formulierung und Konzeption aussichtslos erscheint. Evident ist aber auch, dass eine enge Kopplung zwischen (wie auch immer gearteter) Information einerseits und Kommunikation andererseits besteht, sodass biologische Kommunikationsprozesse nur im Verbund diskutierbar werden.

Wagner und Danchin [Wagner, Danchin 2009] geben durch ihre Taxonomie biologischer Information (siehe Abb. 6.1) einen interessanten Überblick über das Phänomen Information in der Biologie.

Trotz aller taxonomischen und definatorischen Bemühungen existiert jedoch bisher keine zufriedenstellende Charakterisierung des Phänomens *Information*. In Anlehnung an Carl Friedrich von Weizäcker [von Weizäcker 1981] mag man sich auf die Formulierung *Information ist, was Information erzeugt* berufen; vielleicht ist dies sogar ein wesentliches Charakteristikum biologischer Information. Der Informationsbegriff spielt in der Biologie und allgemein in der Theorie komplexer Systeme eine so herausragende Rolle, weil Information hier stets in irgendeiner Form *in-*

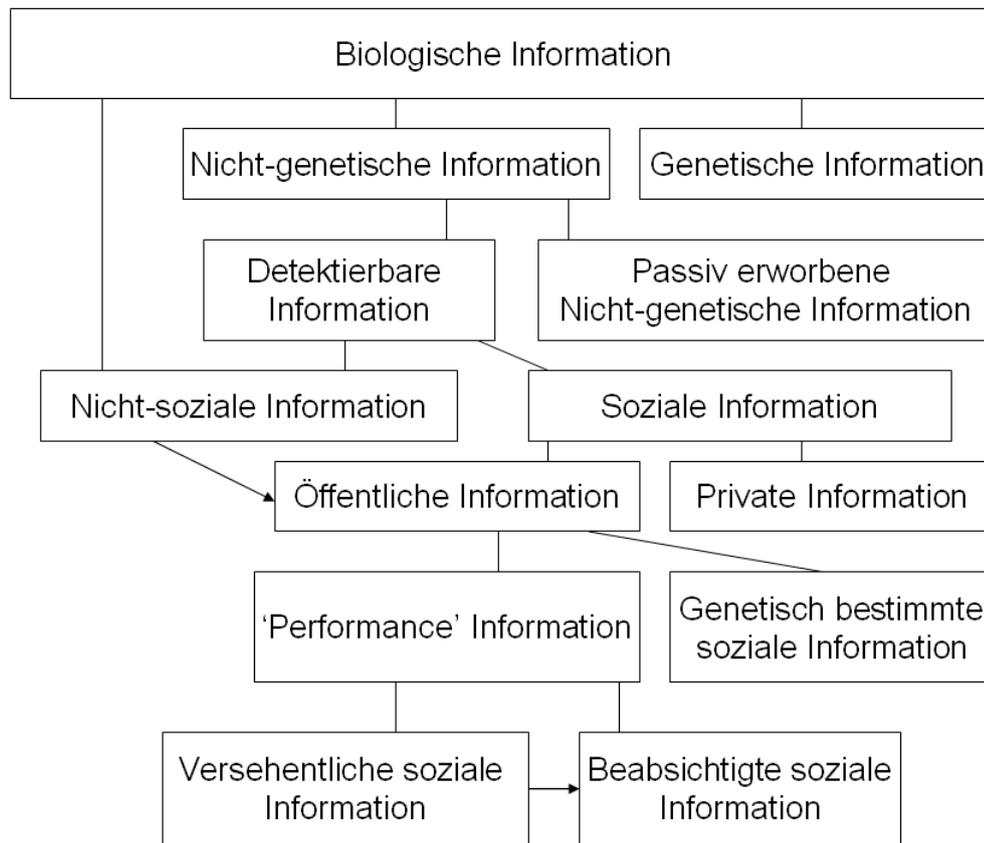


Abbildung 6.1.: Die Kategorien biologischer Information sind hierarchisch organisiert. Eine Theorie der Kommunikation in Schwärmen sollte auf die Konzepte der „Soziale Information“, „Öffentliche Information“ und „Private Information“ Bezug nehmen.

*interpretiert* wird, und ihr so eine bestimmte kausale Rolle zukommt. Sie bewirkt etwas, und ermöglicht so erst die Instantiierung bestimmter funktionaler Potentiale. So entscheidet etwa der Informationsfluß in einer Ameisenkolonie über deren Fortbestehen: würden etwa Informationen über die Lage einer Futterquelle nicht korrekt weitergeleitet (kommuniziert), würde die Nahrungsversorgung der Kolonie kollabieren, und der ganze Insektenstaat wäre in Gefahr. Biologische Information und Kommunikation scheinen also insbesondere auch zentrale Begriffe für das Verständnis von Schwarmverhalten zu sein. Man kann sogar noch weitergehen, und behaupten:

Steuerung ist ohne Information nicht möglich. Diese lapidare und völlig logische Erkenntnis hat man erst in den letzten Jahrzehnten so recht

begriffen. Und da die Existenz alles Lebenden auf dieser Erde (und vieler lebloser Dinge dazu - denken Sie an den Kompaß und das elektrische Licht!) von Steuerungsvorgängen abhängig ist, sind Information und Informationsübermittlung eine Grundvoraussetzung für jedwedes Leben.<sup>1</sup>

Nachfolgend wird versucht, eine alternative Charakterisierung von Information anzugeben: die sog. *dynamische Information*. Dynamische Information bezieht den inneren Zustand eines Agenten in den Prozess der Nachrichteninterpretation mit ein. Damit ist Information nicht die Eigenschaft einer Nachricht an sich, sondern eine Eigenschaft des Gesamtsystems „Nachricht - Empfänger“. Auch das Konzept der semiotischen Dreidimensionalität einer Botschaft findet sich in dieser Konstruktion wieder. *Soziale biologische Information* ergibt sich als dynamisches Element eines Tierkollektivs bzw. eines Schwarms, und wird damit zu einer dynamischen und lokalen Größe. Zunächst wird Hakens Konzept der relativen Wichtigkeit einer diskreten Botschaft dargestellt. Es wird erläutert, warum dieser Zugang problematisch ist, und das Gewünschte nicht leisten kann. In Kap. 6.3 wird dann das Konzept der *dynamischen Information* als eigene Konstruktion eingeführt.

## 6.2. Die relative Wichtigkeit einer diskreten Nachricht

Nachfolgend soll ein mögliches Konzept für die *relative Wichtigkeit* einer Botschaft bzw. eines Signals dargestellt werden (Siehe [Haken 2006]). Als Maß für die „pragmatische Bedeutsamkeit“ einer Botschaft bietet sich diese Größe zugleich als semantopragmatische Quantifizierung an, und ist somit ein erster Schritt zu einer Bemessung von *Bedeutung*. Naturgemäß sind die Gedanken zunächst eher grundsätzlicher bzw. skizzenhafter Natur.

Zunächst betrachte man den einfachsten Fall, einer einzelnen, diskreten Nachricht eines Senders an einen Empfänger. Dazu schreibe man jedem Verhaltensattraktor (Siehe 5.2) eine relative Wichtigkeit  $p'_j$  zu, sodass  $0 \leq p'_j \leq 1$  und  $\sum_j p'_j = 1$ . Führt das Eingehen der Botschaft  $j$  dazu, dass der Attraktor  $k$  erreicht wird, so sei  $N_{jk} = 1$ . Über Fluktuationen kann die Botschaft  $j$  das System zu verschiedenen Attraktoren führen, mit Verzweigungsraten  $M_{jk}$  mit  $\sum_k M_{jk} = 1$ . Man definiert nun die *relative Wichtigkeit* einer Botschaft  $j$  wie folgt.

**Definition 6.1 (Relative Wichtigkeit einer Botschaft)** Sei  $0 \leq p'_j \leq 1$  und  $\sum_j p'_j = 1$ , und  $M_{jk}$  so, dass  $\sum_k M_{jk} = 1$ . Die relative Wichtigkeit der Botschaft

<sup>1</sup><http://www.kybernetik.lauftext.de/jetzt-gehts-in-die-kurve/von-masse-energie-und-information/index.html>

$j$  sei gegeben durch:

$$p_j = \sum_k L_{jk} p'_k = \sum_k \frac{M_{jk}}{\sum_{j'} M_{j'k}} p'_k. \quad (6.1)$$

Leicht rechnet man die Normalisierungseigenschaft der  $p_j$  nach:

**Lemma 6.1 (Normalisiertheit der relativen Wichtigkeit)** Für obige  $p_j$  gilt

$$\sum_j p_j = 1.$$

**Beweis zu Lemma 6.1**

$$\begin{aligned} \sum_j p_j &= \sum_{k,j} \frac{M_{jk}}{\sum_{j'} M_{j'k}} p'_k \\ &= \sum_k \left( \sum_j \frac{M_{jk}}{\sum_{j'} M_{j'k}} \right) p'_k \\ &= \sum_k p'_k = 1 \end{aligned}$$

Man erinnere sich an die Definition der informationstheoretischen Entropie  $H$ :

$$H = - \sum_{i=1}^n p(x_i) \log_2(p_i).$$

Ersetzt man die relativen Häufigkeiten der Zeichen durch die relativen Wichtigkeiten, lässt sich wie folgt eine *semantische Entropie* definieren:

**Definition 6.2 (Semantische Entropie(n))**

$$S_0 = - \sum_j p_j \log_2(p_j)$$

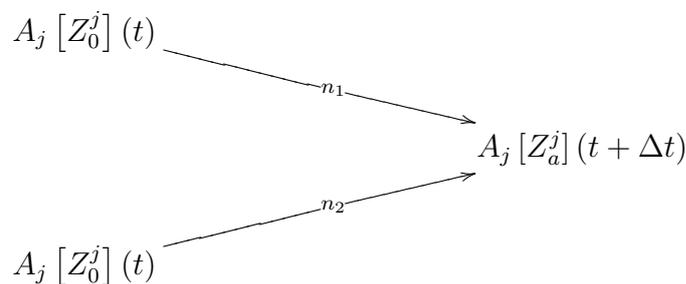
$$S_1 = - \sum_k p'_k \ln(p'_k)$$

Was sagt dies über den Informationszustand des Systems aus? Es liegt nahe, *Information* als dynamisches Element eines Systems aufzufassen. Information ist nichts statisches, sondern hängt stets von einem *vorher-nacher* Vergleich ab; erst durch die Auswertung einer Nachricht und einer resultierenden Verhaltensänderung ergibt sich eine Art *Informationsgehalt* der Botschaft. Diese Gedanken legen folgende Definitionen nahe:

**Definition 6.3**

- Gilt  $S_1 < S_0$ , liegt eine **Informationsreduktion** vor.
- Gilt  $S_1 = S_0$ , liegt eine **Informationserhaltung** vor.
- Gilt  $S_1 > S_0$ , liegt eine **Informationsgenerierung** vor.

Ein konkretes Beispiel verdeutlicht den Nutzen dieser Definitionen. Führen zwei Nachrichten zum selben Attraktor,



dann gilt für  $S_0$  bzw.  $S_1$ :

$$\begin{aligned} S_0 &= \frac{1}{2} \cdot \log_2\left(\frac{1}{2}\right) + \frac{1}{2} \cdot \log_2\left(\frac{1}{2}\right) = 1, \\ S_1 &= 1 \cdot \log_2(1) = 0. \end{aligned}$$

In diesem Fall wurde also Information reduziert. Beispiele für die Erhaltung und Generierung von Information lassen sich analog leicht angeben. Dennoch beinhaltet dieser Ansatz einige grundlegende Probleme:

- Die relativen Wichtigkeiten sind nicht zeitabhängig.
- Es scheint keine Möglichkeit zu geben die Verzweigungsraten zu bestimmen, die zur Berechnung der relativen Wichtigkeiten nötig sind.
- Der Term  $\log_2(p_j)$  in der Definition semantischer Entropien gewichtet Nachrichten mit geringer relativer Wichtigkeit ( $p_j \simeq 0$ ) höher als Nachrichten mit großer relativer Wichtigkeit ( $p_j \simeq 1$ ).

Das Gesamtkonzept scheint so daher nicht aufzugehen. Eine Alternative wird im nächsten Abschnitt vorgeschlagen.

### 6.3. Die relative Wichtigkeit kontinuierlicher Nachrichtenkanäle

Für den Fall kontinuierlicher Nachrichtenkanäle erweist sich die Übertragung obiger Gedanken als ungeahnt schwierig. Gibt man jedoch stetige, zeitabhängige relative Wichtigkeiten  $p_{ji}(t)$  mit

$$0 < p_{ji}(t) \leq 1 \text{ und } \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n p_{ji}(t) = 1$$

für den Nachrichtenkanal  $n_{ji}(t)$  des Agenten  $A_j$  an den Agenten  $A_i$  in funktionaler Form  $p_{ji}(t) := h_{ji}^p(S^i(t), x^i(t))$  vor, so lässt sich auch in diesem Fall eine ähnliche (kontinuierliche) Größe als *dynamische Information* definieren. Im Folgenden sei  $n \geq 3$ <sup>2</sup>,  $r_{ji}(t) := \frac{1-p_{ji}(t)}{n-2}$  und es sei stets  $\log = \log_2$ . Folgende Eigenschaft ist für ein späteres Beschränktheitslemma wichtig:

**Lemma 6.2** *Es gilt*

$$\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}(t) = 1.$$

**Beweis zu Lemma 6.2**

$$\begin{aligned} \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}(t) &= \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \frac{1 - p_{ji}(t)}{n - 2} \\ &= \frac{1}{n - 2} \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n (1 - p_{ji}(t)) \\ &= 1. \end{aligned}$$

Die Größe  $r_{ji}(t)$  ist so gewählt, dass ein Nachrichtenkanal mit hoher relativer Wichtigkeit eine hohe dynamische Information besitzt, und ist anschaulich eine Art *Abweisrate* für alle Kanäle (je größer die relative Wichtigkeit  $p_{ji}(t)$  ist, desto kleiner wird  $r_{ji}(t)$ ).

**Definition 6.4 (Dynamische Information des Kanals  $n_{ji}(t)$ )**

Für  $j \neq i$ ,  $1 \leq j \leq n$  sei

$$I_{ji}^0(t) = \log\left(\frac{1}{r_{ji}(t)}\right)$$

<sup>2</sup>Dies wird gefordert, damit jeder Agent Signale aus mindestens zwei Kanälen empfangen kann. Einem einzigen Kanal könnte man nicht konsistent eine relative Wichtigkeit zuordnen. Ein „Schwarm“ besteht daher aus mindestens drei Agenten.

die dynamische Information des Kanals  $n_{ji}(t)$ .

Somit ist für große relative Wichtigkeiten ( $p_{ij}(t) \simeq 1$ ) des Kanals  $n_{ji}(t)$  auch dessen dynamische Information groß. Summiert man dies über alle möglichen  $n-1$  Sender, so ergibt sich die dynamische Information des Agenten  $A_i$ :

**Definition 6.5 (Dynamische Information des Empfängers  $A_i$ )**

$$I_i(t) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \log\left(\frac{1}{r_{ji}(t)}\right).$$

Aus der Konstruktion ergeben sich einige elementare Eigenschaften.

**Lemma 6.3 (Eigenschaften der dynamischen Information)**

1.  $I_{ji}^0(t) > 0$ ,  $I_i(t) > 0$  für  $t \geq 0$  (Positivität der Information).
2.  $I_{ji}^0(t) \geq I_{ki}^0(t)$ , falls  $p_{ji}(t) \geq p_{ki}(t)$  (Die wichtigere Nachricht hat eine größere dynamische Information).
3. Für  $p_{ji}(t) = 0$  wird  $I_{ji}^0(t)$  minimal (Eine unwichtige Nachricht enthält geringe Information).

**Beweis zu Lemma 6.3**

1. Da  $0 \leq r_{ji}(t) < 1$  für  $1 \leq j \neq i \leq n$  und  $t \geq 0$  gilt  $\log(r_{ji}(t)) < 0$  und damit  $I_i(t) = -\sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \log(r_{ji}(t)) > 0$ .
2. Für  $p_{ji}(t) \geq p_{ki}(t)$  gilt  $r_{ji}(t) \leq r_{ki}(t)$ , und damit wegen der Monotonie des Logarithmus

$$I_{ji}^0(t) = -\log(r_{ji}(t)) \geq -\log(r_{ki}(t)) = I_{ki}^0(t).$$

3. Folgt direkt aus 2., da  $0 \leq p_{ji}(t) \leq 1$ .

**Bemerkung 6.1** Da

$$I_{ji}^0(t) = \log\left(\frac{1}{r_{ji}(t)}\right) = \log(n-2) + \log\left(\frac{1}{1-p_{ji}(t)}\right)$$

gilt, ist die dynamische Information nicht nur positiv, sondern besitzt für  $n \geq 3$  sogar eine positive untere Schranke. Somit „informiert“ auch ein unwichtiger Kanal noch seinen Empfänger in irgendeiner Art - es ist sozusagen nicht möglich, ohne Informationsaustausch zu kommunizieren, da jedes Signal interpretiert wird.

Als erklärendes Beispiel betrachte man Kap. 9 - dort ergeben sich die relativen Wichtigkeiten eingehender Botschaften direkt aus den relativen Wichtigkeiten der internen Zustände. Insbesondere beachte man auch Kap. 9.5 über den Informationsgehalt der Nachrichten. Für differenzierbare  $p_{ji}(t)$  kann man nun folgende Definitionen einführen:

**Definition 6.6 (Änderungen dynamischer Information)**

- Gilt  $\frac{d}{dt}I_i(t) < 0$ , liegt eine **Informationsreduktion** vor.
- Gilt  $\frac{d}{dt}I_i(t) = 0$ , liegt eine **Informationserhaltung** vor.
- Gilt  $\frac{d}{dt}I_i(t) > 0$ , liegt eine **Informationsgenerierung** vor.

Man beachte, dass die Größen  $I_{ji}^0(t)$  und  $I_i(t)$  an den Empfänger gebunden sind, und somit keine Eigenschaften der Nachrichtenkanäle an sich darstellen. Summiert man die dynamischen Informationsgehalte aller Empfänger, so kann dies als Gesamtinformationsgehalt des Kommunikationssystems zum Zeitpunkt  $t$  betrachtet werden. Auch hier ist *Information* also nichts statisches, sondern ein differentielles Element eines Systems.

Über den dynamischen Informationsgehalt lässt sich eine *semantische Entropie* definieren. Dies kann auf zwei Weisen geschehen: zum einen über die diskrete Entropie, zum anderen über die differentielle Entropie. Zunächst fasse man in obiger Definition die Zeit  $t$  als Parameter auf und setze  $r_{ji}(t) = r_{ji}^t$ . Die diskrete semantische Entropie wird nun analog zur informationstheoretischen Entropie als Erwartungswert des dynamischen Informationsgehaltes aller Kanäle definiert:

**Definition 6.7 (Diskrete semantische Entropie  $H_t$ )**

$$H_t = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}^t \log\left(\frac{1}{r_{ji}^t}\right).$$

**Lemma 6.4 (Beschränktheit der diskreten semantischen Entropie)**

Es gilt  $H_t \leq \log_2(n - 1)$ .

**Beweis zu Lemma 6.4**

Der Beweis funktioniert analog zu Satz 4.5. Es gelte  $r_{ji}^t > 0$  für  $j \neq i, j \in$

$\{1, \dots, n\}$ . Dann folgt mit Lemma 4.5 und Lemma 6.2

$$\begin{aligned}
H_t - \log_2(n-1) &= -\frac{1}{\ln(2)} \left( \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}^t \ln(r_{ji}^t) + \ln(n-1) \right) \\
&= \frac{1}{\ln(2)} \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}^t \ln \left( \frac{1}{r_{ji}^t(n-1)} \right) \\
&\leq \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}^t \left( \frac{1}{r_{ji}^t(n-1)} - 1 \right) \\
&= \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \left( \frac{1}{n-1} - r_{ji}^t \right) \\
&= 0.
\end{aligned}$$

Die Größe der diskreten semantischen Entropie kann als mittlerer dynamischer Informationsgehalt des Empfängers  $A_i$  zum Zeitpunkt  $t$  interpretiert werden. Man rufe sich nun die Definition der Entropie einer stetigen Zufallsvariablen  $X$  ins Gedächtnis. Dann gilt

$$\begin{aligned}
h(X) &= - \int_a^b f(x) \cdot \log(f(x)) dx \\
&= \mathbb{E} \left( \log \left( \frac{1}{f(x)} \right) \right).
\end{aligned}$$

Anstelle der Dichtefunktion  $f(x)$  nutze man nun indirekt die relativen Wichtigkeiten  $p_{ji}(t)$  über dem Zeitintervall  $[t_0, t]$  und erhält mit  $r_{ji}(t) := \frac{1-p_{ji}(t)}{n-2}$

$$h^0(t) = \mathbb{E}(I^0) = \int_{t_0}^t r_{ji}(\tau) \cdot \log\left(\frac{1}{r_{ji}(\tau)}\right) d\tau.$$

Summiert man dies über alle möglichen Sender  $j = 1, \dots, n, j \neq i$  so ergibt sich für die stetige semantische Entropie im Agenten  $A_i$  zum Zeitpunkt  $t$

**Definition 6.8 (Differenzielle semantische Entropie  $h_S(t)$ )**

$$h_S(t) = \mathbb{E}(I) = \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \int_{t_0}^t r_{ji}(\tau) \cdot \log\left(\frac{1}{r_{ji}(\tau)}\right) d\tau. \quad (6.2)$$

Die differentielle semantische Entropie kann als dynamischer Gesamtinformationsgehalt im Agenten  $A_i$  über den Zeitraum  $[0, t]$  interpretiert werden.

Eine einfache Rechnung zeigt, dass die semantische Entropie mit der Zeit wächst<sup>3</sup>:

**Lemma 6.5** *Es gilt*

$$\frac{d}{dt} h_S(t) \geq 0.$$

**Beweis zu Lemma 6.5** *Wegen des Hauptsatzes der Analysis gilt*

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} h_S(t) &= \frac{d}{dt} \left( \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \int_{t_0}^t r_{ji}(\tau) \cdot \log\left(\frac{1}{r_{ji}(\tau)}\right) d\tau \right) \\ &= \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n r_{ji}(t) \cdot \log\left(\frac{1}{r_{ji}(t)}\right) \\ &\geq 0, \end{aligned}$$

da  $0 \leq r_{ji}(t) \leq 1 \forall t \in \overline{\mathbb{R}}^+, 1 \leq i, j \leq n, i \neq j$ .

Die dynamische Information scheint ideal zur Anwendung bei (elementaren) biologischen Kommunikationsprozessen. Als dynamische und lokale Größe ist sie zeitlich veränderlich und ein Maß für die Stärke der Verhaltensänderung, die das Eintreffen einer Botschaft bei einem Agenten verursacht. Das Lemma 6.3 zeigt, dass die dynamische Information weitere wünschenswerte Eigenschaft hat, die man von einem biologischen Informationsbegriff „erwarten würde“.

---

<sup>3</sup>Eine Beschränkung der differentiellen semantischen Entropie analog zum Satz 4.6 ist hier nicht möglich, da im Allgemeinen

$$\int_{\mathbb{R}} r_{ji}(t) dt \neq 1$$

gilt.

## 7. Anwendung 1: Trophallaxis in Bienenvölkern

Die in Kap. 5 dargestellte Theorie soll nun durch konkrete Anwendungsbeispiele weiter erläutert und auf ihre Stichhaltigkeit getestet werden. Die Schwierigkeit liegt hier sicherlich in der Wahl der konstituierenden Terme für die in Kap. 5 abstrakt eingeführten Größen (etwa der Signalfluss  $n_{ij}(t)$  etc.), welche durch die biologischen Eigenheiten des betrachteten Schwarmsystems bestimmt sein sollten. So wird die Kommunikation über Pheromone in einer Ameisenkolonie anders ablaufen als die visuelle in einem Starenschwarm, und beide wiederum werden sich essentiell von akustischer Signalübermittlung in Huftierherden unterscheiden. Zunächst wird ein Trophallaxis-Modell zur Kommunikation in Bienenschwärmen dargestellt und im Kontext der Theorie untersucht. Anschließend soll der Entscheidungsprozess modelliert werden, der eine Ameise befähigt, zwischen den Alternativen „Patroulieren“ und „Ernten“ zu wählen, und mit dieser Aufgabe das Nest zu verlassen. Abschließend wird die selbstorganisierende Dynamik bei der Ausbildung von Dominanzhierarchien in Primatenherden untersucht.

### 7.1. Trophallaxis in Bienenvölkern

*Trophallaxis* bezeichnet die Weitergabe erbrochener oder verdauter Nahrung durch Mund-zu-Mund oder Anus-zu-Mund Fütterung bei Tieren. Insbesondere bei sozialen Insekten ist diese Form sozialer Interaktion weit verbreitet. Bei den Arbeiterinnen der Honigbiene *Apis mellifera mellifera* konnte nachgewiesen werden, dass nur 5 % der trophallaktischen Interaktionen dem Nahrungstransfer dienen. Der Großteil dieser Kontakte dient offenbar kommunikativen Zwecken, wie etwa der Weiterleitung von Information über den Standort einer Nahrungsquelle [Korst, Velthuis 1982].

Ein mathematisches Modell dieses Prozesses ergibt sich nach einigen Erläuterungen. Bringt man in einem Bienenstock eine künstliche Futterquelle an, nehmen die Bienen, die der Quelle am nächsten sind, einen Teil der Nährlösung auf. Ist deren Nektarspeicher voll, bewegen sich die Bienen von der Futterquelle weg, bis sie auf einen Artgenossen treffen. Nach einem Vergleich der Nektarressourcen gibt die Biene mit dem größeren Vorrat einen zur Differenz proportionalen Bruchteil ihres

Nektars an ihr Gegenüber weiter. Dieser Prozess soll nachfolgend modelliert und simuliert werden. Auch in der Bionik finden derartige Trophallaxis-inspirierten Modell Anwendungen in der Schwarmrobotik (Siehe z.B. [Schmickl, Crailsheim 2007], [Schmickl 2006]).

## 7.2. Darstellung des Modells

Man betrachte nun drei Agenten  $A_1, \dots, A_3$ , welche jeweils über einen Nektarspeicher  $R^i(t)$  und einen internen Zustand  $x^i(t)$  verfügen. Den internen Zustand  $x^i$  identifiziere man mit der Position des Agenten im Intervall  $[0, L]$ . Im Inneren des Intervalls  $[0, L]$  bewegen sich die Agenten solange fort, wie es ihr Nektarspeicher zulässt. Unterschreitet dieser einen kritischen Wert  $R_s$ , so verharren sie an ihrer Position, bis ein weiterer Agent in ihre Nähe kommt, und somit Nektartransfer über einen trophallaktischen Kontakt möglich wird. An den Intervallgrenzen 0 und  $L$  befinden sich zwei Nektarquellen. Befindet sich ein Agent an dieser Position, so verharret er dort, bis ein bestimmter Schwellenwert überschritten wird, und bewegt sich dann ins Intervallinnere weiter. Dieses Verhalten wird über den Kontroller  $u(t)$  gesteuert, in Abhängigkeit vom Nektarspeicher und der Position des Agenten. Beachtet man ferner den Eigenverbrauch der Biene zur Versorgung des eigenen Leibes mit Energie, so ergibt sich folgendes Beispielsystem für drei Agenten mit Nektarspeichern  $R^1 = R^1(t)$ ,  $R^2 = R^2(t)$  und  $R^3 = R^3(t)$ :

$$\begin{aligned} \dot{R}^1 &= -R^1 \cdot (r_c + r_t \cdot (t_{12} + t_{13})) + R^2 \cdot r_t \cdot t_{21} + R^3 \cdot r_t \cdot t_{31} + r_a \cdot a(x_1) \\ \dot{R}^2 &= -R^2 \cdot (r_c + r_t \cdot (t_{21} + t_{23})) + R^1 \cdot r_t \cdot t_{12} + R^3 \cdot r_t \cdot t_{32} + r_a \cdot a(x_2) \\ \dot{R}^3 &= -R^3 \cdot (r_c + r_t \cdot (t_{31} + t_{32})) + R^1 \cdot r_t \cdot t_{13} + R^2 \cdot r_t \cdot t_{23} + r_a \cdot a(x_3) \\ \dot{x}^1 &= u^1(t) \cdot v_0^1 \\ \dot{x}^2 &= u^2(t) \cdot v_0^2 \\ \dot{x}^3 &= u^3(t) \cdot v_0^3 \\ R^1(0) &= R_{1,0}, \quad R^2(0) = R_{2,0}, \quad R^3(0) = R_{3,0}. \end{aligned}$$

Die *consumption rate*  $0 < r_c \in \mathbb{R}$  (der Eigenbedarf), *transfer rate*  $0 < r_t \in \mathbb{R}$  und *addition rate*  $0 < r_a \in \mathbb{R}$  sind vorgegebene Systemparameter, ebenso die Geschwindigkeiten  $v_0^i \in \mathbb{R}_+$ .  $t_{ij} = t(x_i, x_j)$  steht für eine weiter unten bestimmte Transferfunktion, welche die Weite und Art des trophallaktischen Kontaktes reguliert. Hierbei steht  $x_i$  für die Position des Donators,  $x_j$  für die des Akzeptors.  $a(x) \in C^0$  modelliert die Futterquelle.

**Bemerkung 7.1** Die Wahl der Terme lehnt sich an das Grundmodell aus Kap. 5.3 an. Für den Agenten  $A_1$  gestaltet sich das z.B. wie folgt: Die Signaldissipation

$d^1(R^1(t))$  ist proportional zum Inhalt des eigenen Signalspeichers  $R^1(t)$ , der mit der Rate  $r_c$  abgebaut wird. Es ergibt sich somit  $d^1(R^1(t)) := r_c \cdot R^1(t)$ . Der Nachrichtenkanal  $n_{1j}(t)$  des Agenten  $A_1$  an den Agenten  $A_j$  reguliert die Weitergabe des virtuellen Nektars und ist hier konkret gegeben durch  $n_{1j}(t) := t_{1j} \cdot r_t \cdot R^1(t)$ , mit einer Übertragungsrate  $r_t > 0$ . Die Umgebungseinflüsse  $e^1(t) = h^1(R^1(t), x^1(t))$  werden repräsentiert durch die Nektarquellen an den Intervallenden durch den Term  $r_a \cdot a(x^1(t))$ . Der interne Zustand  $x^1(t)$  wird wie im Grundmodell dargestellt gesteuert durch den Kontroller  $u^1(t)$ , und ist hier gegeben durch  $x^1(t) := u^1(t) \cdot v_0^1$ . Wählt man analog die konstituierenden Terme für die übrigen Agenten, führt dies direkt auf das obige System von Differentialgleichungen.

### 7.3. Input-to-state Stabilität der Agenten

**Lemma 7.1** *Jeder Agent, betrachtet als dynamisches System, besitzt die ISS Eigenschaft.*

**Beweis zu Lemma 7.1** *Man nehme nun zunächst an, dass  $t(x_i, x_j) = \text{konst} = 1$  (Kommunikation ist also über das gesamte Intervall möglich) und vereinfachend  $a = a(t)$  gelte, und betrachte den Signalspeicher  $R^i$  eines einzelnen Agenten. Dann gilt zunächst*

$$\dot{R}^i(t) = \underbrace{-(r_c + 2 \cdot r_t)R^i(t) + \underbrace{r_t \cdot (R^j(t) + R^k(t)) + r_a \cdot a(t)}_{:=u(t) \text{ (Input)}}}_{:=f(R^i(t), u(t))}.$$

Nach Satz 4.2 genügt es zu zeigen, dass eine ISS-Lyapunov Funktion existiert. Betrachte also  $V(R) = \frac{1}{2}R^2$ . Dann gilt mit  $\delta = r_c + 2 \cdot r_t$

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial R^i} V(R^i) \cdot f(R^i, u) &= -\delta \cdot (R^i)^2 + R^i \cdot u \\ &= -\delta \cdot (1 - \theta) \cdot (R^i)^2 - \theta \cdot \delta \cdot (R^i)^2 + (R^i) \cdot u, \text{ mit } 0 \leq \theta \leq 1 \\ &\leq \underbrace{-\delta \cdot (1 - \theta) \cdot (R^i)^2}_{:=\sigma(|R^i|)}, \text{ falls } \theta \cdot \delta \cdot (R^i)^2 \geq R^i \cdot u, \text{ also } |R^i| \geq \underbrace{\frac{|u|}{\theta \delta}}_{:=\chi(|u|)}, \end{aligned}$$

Damit besitzt jeder Signalspeicher die ISS-Eigenschaft. Aufgrund des Satzes 4.3 über Kaskaden gilt dies somit auch für den Agenten als gekoppeltes System, da das  $x$ -Teilsystem offenbar ebenfalls ISS ist.

**Bemerkung 7.2** *Mithilfe von Satz 4.4 über gekoppelte Feedbacksysteme folgt somit, dass das Gesamtsystem 7.1 ebenfalls ISS ist.*

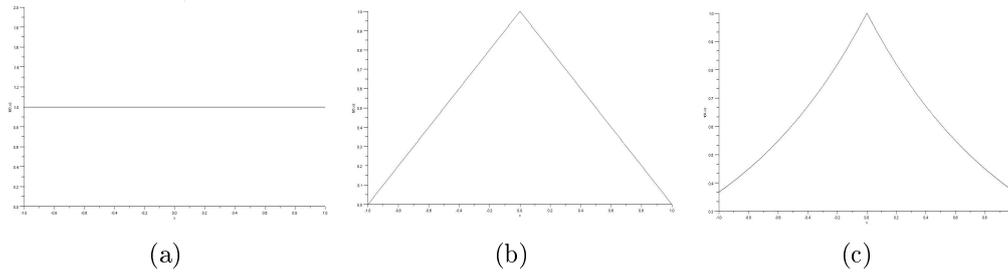


Abbildung 7.1.: (a): konstanter Transfer innerhalb eines bestimmten Distanzbereiches (b): Transfer über eine Dreiecksfunktion (c): exponentiell abfallender Transfer.

## 7.4. Numerische Simulation

Das obige dynamische System soll nun durch ein einfaches Euler Verfahren simuliert werden. Hierfür sind noch konstituierende Terme für den Controller  $u^i(t)$ , für die Transferfunktion  $t(x, y)$  und für die Futterquelle  $a(x, t)$  zu wählen. Zur Implementierung wurde das Scilab 5.2.2 Programmpaket verwendet. Das zugehörige Programmlisting ist in Kap. B.3 angegeben. Für die Controller  $u^i(t), i = 1, 2, 3$ , soll nach obiger Darstellung gelten:

$$u^i(t) = \begin{cases} \pm 1 \text{ zufällig,} & \text{für } x^i \in (0, L) \text{ und } R^i \geq R_s \\ H(R^i), & \text{sonst,} \end{cases}$$

mit

$$H(R^i) = \begin{cases} 0, & \text{falls } R^i < R_s \\ 1, & \text{falls } R^i \geq R_s \text{ und } x_i = 0 \\ -1, & \text{falls } R^i \geq R_s \text{ und } x_i = L. \end{cases}$$

$R_s$  stellt den Schwellenwert für die Nektarressourcen dar, unterhalb dessen der Agent auf dem Platz verharret.

Biologische Argumente in Bezug auf soziale Interaktionen legen für  $t(x, y)$  einige Wahlmöglichkeiten nahe ( $x$  gibt die Position des Donators an):

- $t_x^c(y) = t^c(x, y) = \chi_A$ , mit  $A = [x - \varepsilon, x + \varepsilon]$ , und  $\varepsilon > 0$ ,
- $t_x^d(y) = t^d(x, y) = \begin{cases} 1 - |y - x|, & \text{falls } |y - x| < 1, \\ 0 & \text{sonst.} \end{cases}$
- $t_x^m(y) = t^m(x, y) = \frac{1}{2}e^{-|y-x|}$ .

Bezeichnung	Abkürzung	Wert	Einheit
consumption rate	$r_c$	0.01	$\frac{1}{s}$
transfer rate	$r_t$	0.1	$\frac{1}{s}$
addition rate	$r_a$	50	$\frac{1}{s}$
Intervalllänge	L	50	cm
Geschwindigkeit	$v_0$	4	cm / s
Nektar-Schwellenwert	$R_{ref}$	100	$\mu\text{mol}$
Startwert $R^1$	$R^1(0)$	rnd	$\mu\text{mol}$
Startwert $R^2$	$R^2(0)$	rnd	$\mu\text{mol}$
Startwert $R^3$	$R^3(0)$	rnd	$\mu\text{mol}$
Startwert $x^1$	$x^1(0)$	rnd	cm
Startwert $x^2$	$x^2(0)$	rnd	cm
Startwert $x^3$	$x^3(0)$	rnd	cm

Tabelle 7.1.: Parameterwerte bei der Simulation

Abb. 7.1 zeigt Skizzen der Graphen obiger Transferfunktionen. Man nehme nun an, dass sich zwei Nektarquellen an den Intervallgrenzen befinden. Sei  $d$  die Kommunikationsdistanz der Agenten, innerhalb derer auch die Ressourcen an den Rändern erreichbar sind. Damit gilt

$$a(x) = \begin{cases} 1, & x \in [0, L] \setminus (d, L - d) \\ 0, & \text{sonst} . \end{cases}$$

Tabelle 7.4 zeigt die zugehörigen Parameterwerte bei der Simulation.

## 7.5. Abschließende Bemerkungen

- Die Abb. 7.2 (a) bis 7.2 (e) zeigen typische Trajektorienverläufe für die Signalspeicher und die Orte. Es zeigt sich, dass bei geringer Kommunikationsdistanz die Agenten nach geringer Zeit den eigenen Nektarspeicher soweit entleert haben, dass  $R^i \leq R_s$  gilt, und sie somit zum Erliegen kommen (Abb. 7.2 (a) und (b)). Bei höherer Reichweite findet sich rasch genug ein Partner zum trophallaktischen Kontakt, und auch zum Erliegen gekommene Agenten können hierdurch die Bewegung fortsetzen (Abb. 7.2 (c) und (d)). Bei sehr hoher Kommunikationsdistanz bleiben die virtuellen Nektarspeicher stets so gut gefüllt, dass für die gesamte Beobachtungszeit kein Agent zum Erliegen kommt (Abb. 7.2 (e) und (f)).

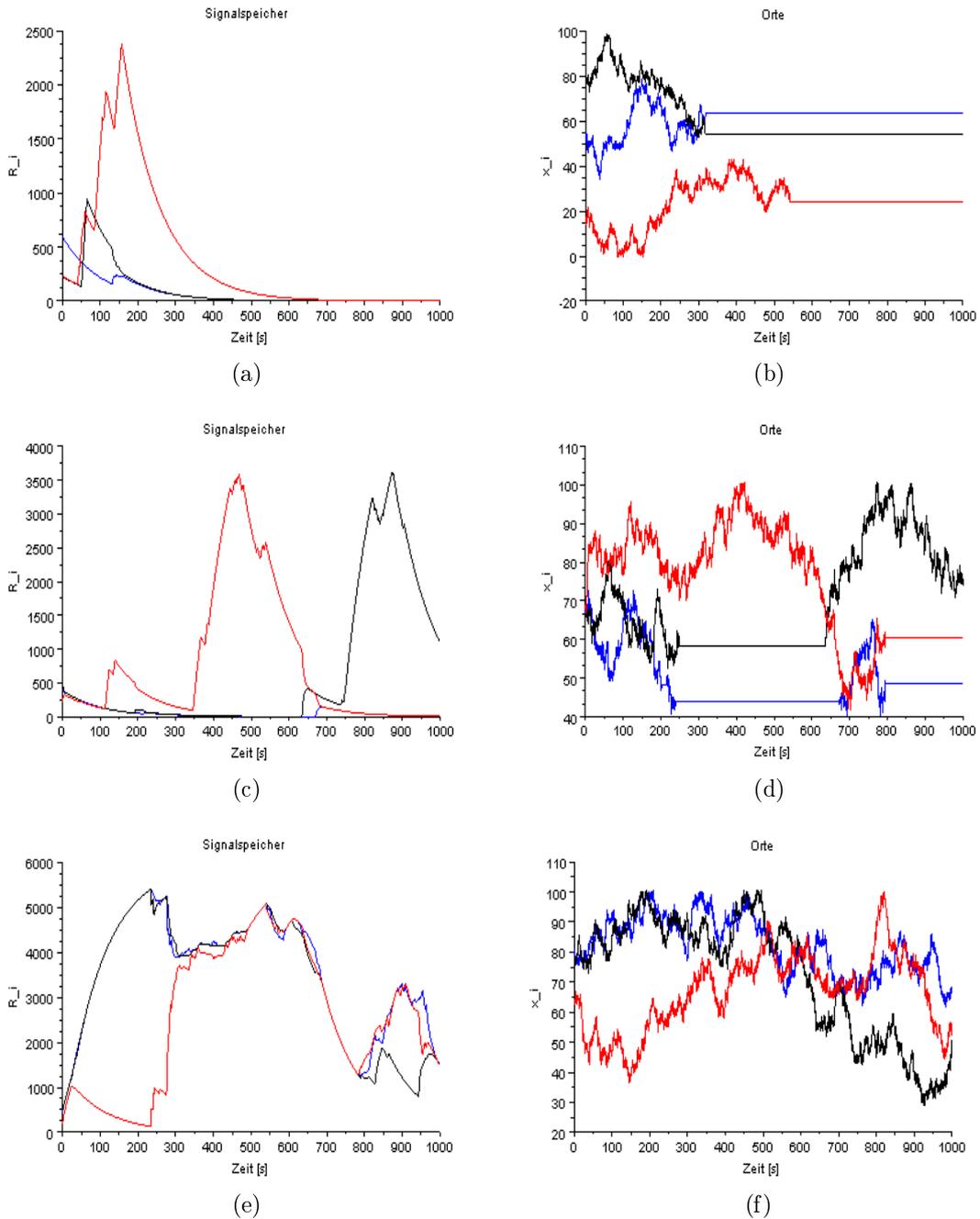


Abbildung 7.2.: (a): Trajektorien der Signalspeicher und (b): der Orte bei geringer Kommunikationsdistanz (Dist.=5, L=100). (c): Trajektorien der Signalspeicher und (d): der Orte bei mittlerer Kommunikationsdistanz (Dist.=10, L=100). (e): Trajektorien der Signalspeicher und (f): der Orte bei großer Kommunikationsdistanz (Dist.=25, L=100)

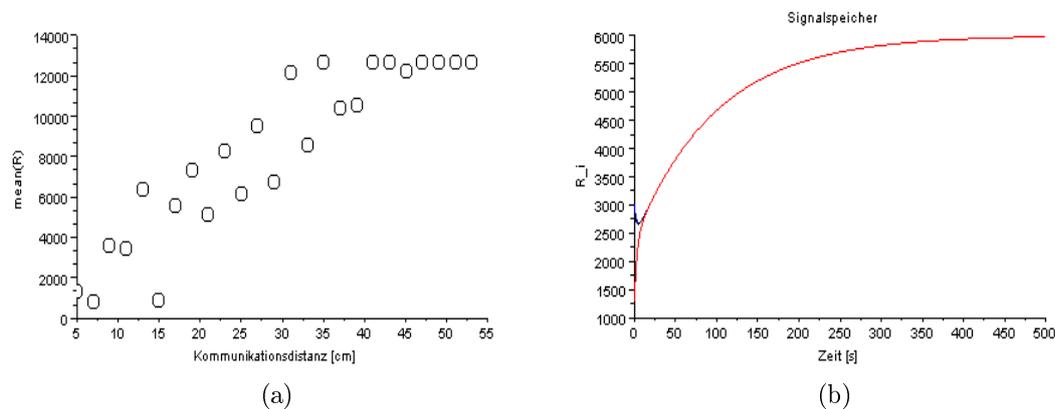


Abbildung 7.3.: (a): Plot der Werte für  $\bar{R}_{gesamt} = \bar{R}_1 + \bar{R}_2 + \bar{R}_3$  gegen die Kommunikationsdistanz für  $L = 100$ ,  $5 \leq \text{Distanz} \leq 55$  und je 500 Zeitschritte. (b): Der Grenzfall des Bienen-Modells (Maximale Kommunikation über das gesamte Intervall)

- Man betrachte nun den extremen Fall, dass Kommunikation über das gesamte Intervall möglich ist. Die Signalpeicher konvergieren dann rasch gegen das Maximum  $R_{max} = \frac{r_a}{r_c}$  (siehe Abb. 7.3(b)) und werden stationär.
- Es liegt die Vermutung nahe, dass eine große Kommunikationsdistanz förderlich für eine höhere Mobilität der Agenten ist. Untersucht man den mittleren Wert des Gesamtinhaltes an Nektar im System ( $\bar{R}_{gesamt} = \bar{R}_1 + \bar{R}_2 + \bar{R}_3$ ) so zeigt sich, dass dieser mit steigender Kommunikationsdistanz zunimmt (siehe Abb. 7.3 (a)). Der „Wohlstand“ unter den Agenten nimmt also mit ihrer Reichweite beim Kommunizieren zu und ermöglicht ihnen so eine längere Mobilität.
- Die beschriebenen Phänomene sind auch an den zugehörigen Phasenräumen ersichtlich (Siehe Abb. 7.4). Besonders deutlich wird der rasche Abfall aller Signalpeicher im Falle sehr geringer Kommunikation in Abb. 7.4 (b).

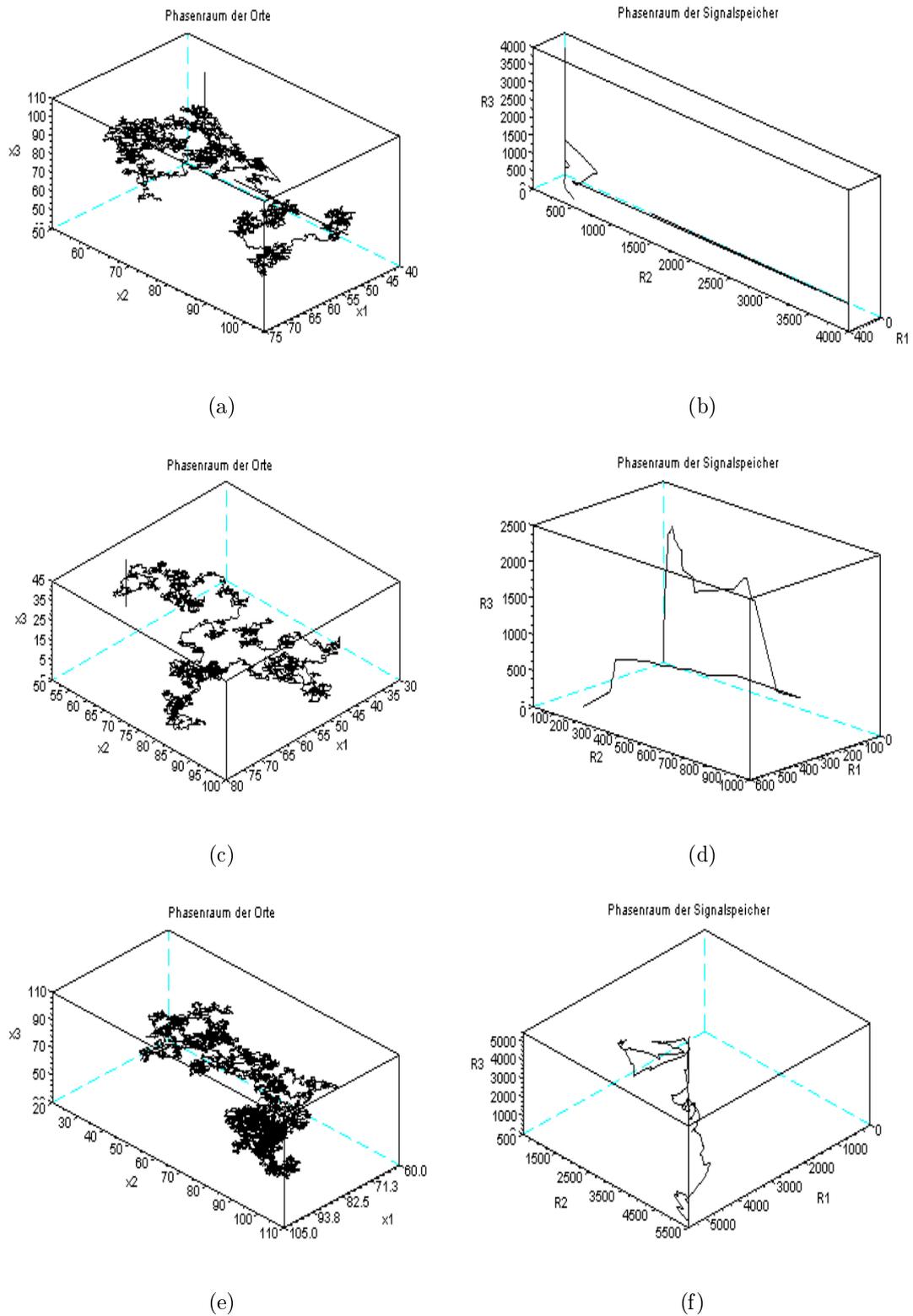


Abbildung 7.4.: (a), (c), (e): Die Phasenräume der Orte. (b), (d), (f): Phasenräume der Signalspeicher der drei Simulationen.

---

## 8. Anwendung 2: Organisation von Dominanzhierarchien

### 8.1. Allgemeines zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien

Die Rangordnung in Tierkollektiven wird in vielen Fällen durch Selbstorganisation ausgebildet. Insbesondere in Primatengruppen ist die Organisation solcher Dominanzhierarchien gut untersucht und noch immer Gegenstand aktueller Forschung. Im Folgenden soll auf den Einfluss von Kommunikation auf die Ausbildung der sozialen Rangordnung in Makakengruppen eingegangen werden.

Makaken (*Macaca*) sind eine Primatengattung aus der Familie der Meerkatzenverwandten. Die Gattung umfasst 22 Arten, die fast ausnahmslos in Asien beheimatet sind. Es sind vorwiegend fruchtefressende, in Gruppen zusammenlebende Tiere. Bekannte Vertreter sind Rhesusaffen *Macaca mulatta* (siehe Abb. 8.1 (b)<sup>1</sup>), der Rotgesichtsmakak (*Macaca fuscata*) und der Schopfmakak *Macaca nigra* (siehe Abb. 8.1 (a))<sup>2</sup>, siehe z.B. [Geissman 2002]. Die soziale Struktur der Makaken ist sehr komplex und differenziert, kann aber nach zwei Gesichtspunkten kategorisiert werden: Zum einen existieren Arten, welche hochgradig *despotische* Sozialstrukturen ausbilden. Diese zeichnen sich durch eine steile Hierarchie aus. In solchen Strukturen ist häufig z.B. schon an der Entfernung eines Gruppenmitgliedes vom Zentrum der Gruppe dessen Rang in der Gruppe zu erkennen. Zum anderen existieren Arten, die *egalitäre* Sozialstrukturen hervorbringen. Die Dominanzhierarchie ist hier weniger steil, viele Gruppenmitglieder sind gleichberechtigt. Die Einteilung ist nicht dichotom, denn Mischformen sind nicht nur denkbar, sondern eher die Regel (Siehe auch [Noser 2004]). Es soll im Folgenden gezeigt werden, dass sich die Selbstorganisation von Dominanzhierarchien durch die zu Grunde liegende Kommunikationsstruktur erklären lässt.

---

<sup>1</sup>[http://en.wikipedia.org/wiki/File:Rhesus\\_Macaques.jpg](http://en.wikipedia.org/wiki/File:Rhesus_Macaques.jpg)

<sup>2</sup><http://upload.wikimedia.org/wikipedia/de/c/cb/Schopfmakak-32.jpg>



Abbildung 8.1.: (a): Schopfmakak, (b): Rhesusmakak

## 8.2. Darstellung des Modells

Es soll die Entstehung der Dominanzhierarchie simuliert werden. In Anlehnung an das Grundmodell betrachte man hierzu im folgenden  $n$  Agenten  $A_1, \dots, A_n$ . Der  $i$ -te Agent  $A_i$  verfüge über den  $n$ -dimensionalen Signalspeicher  $S^i(t) = (S_1^i, \dots, S_n^i)^T$  und einen internen Zustand  $x^i$ . In jedem Zeitschritt tauschen alle Agenten untereinander Zeichen aus in Form von Drohgebärden, Kämpfen o.ä. Dies entspricht den Nachrichtenkanälen  $n_{ij}(t)$  und  $n_{ji}(t)$  zwischen den Agenten  $A_i$  und  $A_j$ . Für  $\alpha = 1$  findet dieser Prozess statt, für  $\alpha = 0$  kommt er nicht zustande (z.B. aufgrund einer zu großen räumlichen Entfernung der Agenten).  $S^i$  repräsentiert ein Abbild der Dominanzhierarchie aller Agenten, wie sie vom Agenten  $A_i$  wahrgenommen wird. Je größer der Eintrag  $S_k^i$  für  $1 \leq k \leq n$  ist, desto höher steht  $A_k$  in der Dominanzhierarchie der Gruppe aus Sicht von  $A_i$ . Der interne Zustand „produziert“ die Eigene Dominanz. Dies geschieht durch einen Vergleich des eigenen Dominanzwertes (gespeichert in  $S_i^i$ ) mit dem des Agenten  $A_j$  für alle  $1 \leq j \leq n, j \neq i$ . Das Vorzeichen des Terms

$$\Delta\omega_{ij}(t) = \omega_i(t) - \omega_j(t) = \frac{S_i^i(t)}{S_i^i(t) + S_j^i(t)} - \frac{S_j^i(t)}{S_i^i(t) + S_j^i(t)}$$

reguliert das Update des inneren Zustandes. Die relativen Wichtigkeiten  $p_{ki}(t)$  des Signalkanals von  $A_k$  an  $A_i$  ergeben sich als Anteil des „Dominanzanteils“ von  $A_k$  am Gesamtinhalt des Signalspeichers. Für jeden Agenten betrachte man somit

folgende  $n + 1$  Dgl'n (für  $1 \leq m \leq n$ ):

$$\begin{aligned}\dot{S}_1^i(t) &= -r_z S_1^i(t) + r_a^S \alpha_{1i}(t) \cdot x^1(t) \cdot p_{1i}(t) \\ &\vdots \\ \dot{S}_m^i(t) &= -r_z S_m^i(t) + r_a^S \alpha_{mi}(t) \cdot x^m(t) \cdot p_{mi}(t) \\ &\vdots \\ \dot{S}_n^i(t) &= -r_z S_n^i(t) + r_a^S \alpha_{ni}(t) \cdot x^n(t) \cdot p_{ni}(t) \\ \dot{x}^i(t) &= -r_z^x x^i(t) + r_a^x \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \alpha_{ik} (0.5 + 0.5 \cdot \Delta\omega_{ij}(t)).\end{aligned}$$

In Vektorform lässt sich dies einfacher schreiben als:

$$\dot{S}^i(t) = -r_z S^i(t) + r_a^S \sum_{k=1}^n n_{ki}(t) \cdot p_{ki}(t) \quad (8.1)$$

$$\dot{x}^i(t) = -r_z^x x^i(t) + r_a^x \sum_{\substack{j=1 \\ j \neq i}}^n \alpha_{ik} (0.5 + 0.5 \cdot \Delta\omega_{ij}(t)), \quad (8.2)$$

mit

$$\begin{aligned}n_{ki}(t) &= \alpha_{ki}(t) \cdot e_k \cdot x^k(t), \\ p_{ki}(t) &= \frac{S_k^i(t)}{\sum_{l=1}^n S_l^i(t)} \quad (\text{Relative Wichtigkeit des Kanals } n_{ki}(t)).\end{aligned}$$

und

$$\begin{aligned}\Delta\omega_{ij}(t) &= \omega_i(t) - \omega_j(t) \\ &= \frac{S_i^i(t)}{S_i^i(t) + S_j^i(t)} - \frac{S_j^i(t)}{S_i^i(t) + S_j^i(t)} \\ &= \frac{S_i^i(t) - S_j^i(t)}{S_i^i(t) + S_j^i(t)}\end{aligned}$$

### 8.3. Numerische Simulation

Die Simulation erfolgte durch ein einfaches Eulerverfahren mit der MATLAB-ähnlichen Programmiersprache Scilab 5.2.2. Das Modell wurde für  $n = 12$  Agenten implementiert. Die relativen Wichtigkeiten wurden zunächst außen vorgelassen, und als konstant ( $\frac{1}{n}$ ) gewählt. Zunächst betrachte man den „Extremfall“ maximaler Kommunikation, d.h.  $\alpha_{ki}(t) = 1, \forall t \geq 0$ . Anschließend wird der Fall sporadischer Kommunikation, d.h.  $\alpha_{ki}(t) = 0$  oder  $1$  zufällig,  $\forall t \geq 0$  untersucht.

Bezeichnung	Abkürzung	Wert	Einheit
Zerfallsrate Signalspeicher	$r_z$	0.003	$\frac{1}{h}$
Zerfallsrate interner Zustand	$r_z^x$	0.003	$\frac{1}{h}$
Übertragungsrate $S$	$r_a^S$	0.05	$\frac{1}{h}$
Übertragungsrate $x$	$r_a^x$	0.05	$\frac{1}{h}$
Startwerte $S^1, \dots, S^n$	$S^1(0), \dots, S^n(0)$	rand	-
Startwerte $x^1, \dots, x^n$	$x^1(0), \dots, x^n(0)$	rand	-

Tabelle 8.1.: Konstanten und Parameterwerte bei der Simulation des Modells.

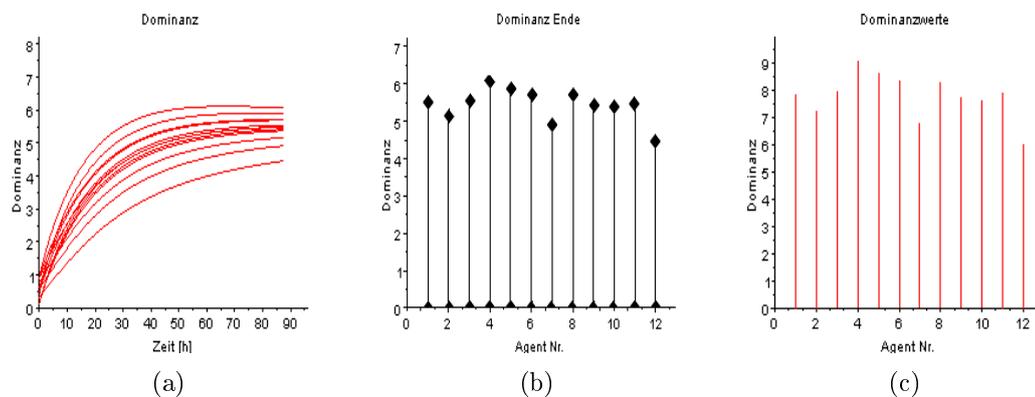


Abbildung 8.2.: (a): Die zeitliche Entwicklung der internen Dominanzwerte der Agenten. (b): Die Verteilung am Ende der Simulation. (c): Der Signalspeicher eines Agenten.

### 8.3.1. Permanente Kommunikation

Abb. 8.2 (a) zeigt den zeitlichen Verlauf der internen Dominanzwerte, sowie (b) deren Verteilung am Ende der Simulation. Die Abb. 8.2 (c) zeigt die Werte des Signalspeichers eines Agenten am Ende der Simulation, und lässt deutlich die Synchronisation erkennen. Die Abb. 8.3 (a)-(c) zeigen eine Simulation für sechs Agenten über einen längeren Zeitraum. Die Hierarchie kann nicht aufrecht erhalten werden, und die Trajektorien konvergieren gegen einen Gleichgewichtspunkt.

### 8.3.2. Sporadische Kommunikation

Auch im Falle sporadischer Kommunikation bildet sich nach kurzer Zeit eine Dominanzhierarchie aus. Abb. 8.4 zeigt exemplarisch den Signalspeicher eines Agenten, den zeitlichen Verlauf der Dominanzwerte sowie die Dominanzhierarchie zum Si-

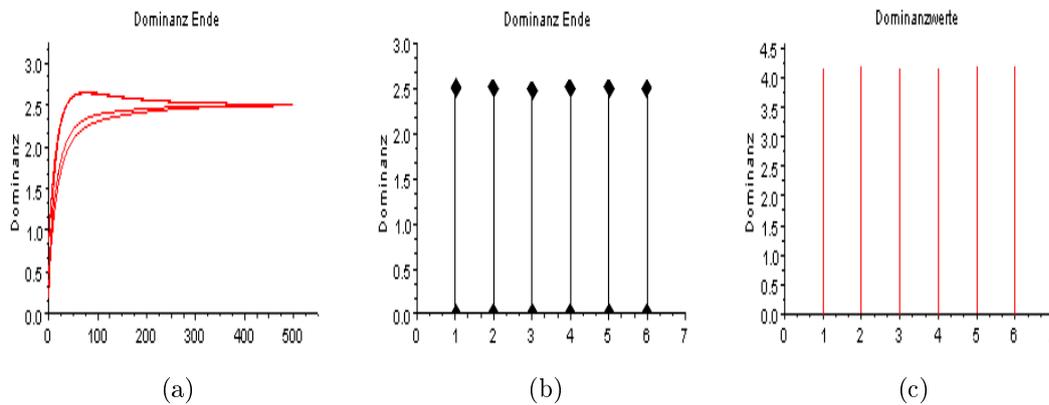


Abbildung 8.3.: Die zeitliche Entwicklung der internen Dominanzwerte der Agenten über einen langen Zeitraum zeigt, dass die Hierarchie nicht erhalten bleibt (a). Auch die Verteilung am Ende der Simulation (b) legt dies nahe.

Abbildung 8.3 (a) zeigt die Werte der Signalspeicher eines Agenten am Ende der Simulation, und lässt deutlich die Synchronisation erkennen.

## 8.4. Abschließende Bemerkungen

- Bei permanenter Kommunikation konnte in kurzer Zeit eine Dominanzhierarchie ausgebildet werden. Die Hierarchie in den Signalspeichern  $S^i$  (Die Wahrnehmung der Gruppe aus der Sicht der einzelnen Agenten) stimmt mit der Hierarchie in Bezug auf die Dominanzwerte  $x^i$  überein. Alle Agenten „erkennen die Hierarchie an“.
- Auch im Falle sporadischer Kommunikation wurde eine Hierarchie ausgebildet. Die benötigte Zeit war jedoch größer als im Falle permanenter Kommunikation.
- Die Simulationsergebnisse legen den Schluss nahe, dass die Selbstorganisation von Dominanzhierarchien auf die zugrunde liegende Kommunikationsstruktur zurückzuführen ist. Ebenfalls wird deutlich, dass auch Synchronisationsphänomene eine Folge dieser Kommunikationsstruktur sein können. Dies stützt die These, dass sich sowohl Synchronisation als auch Führerschaft als Prinzipien kollektiven Verhaltens aus der Kommunikationsstruktur des betrachteten Systems ergeben.

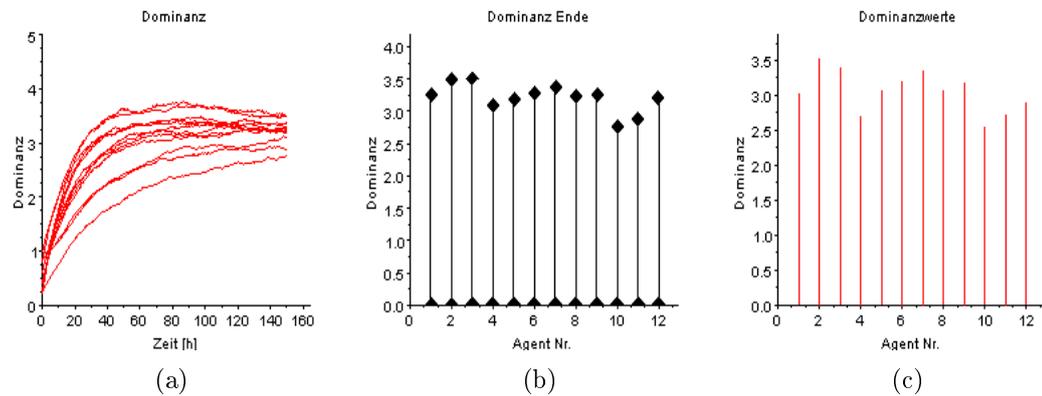


Abbildung 8.4.: (a): Die zeitliche Entwicklung der internen Dominanzwerte der Agenten. (b): Die Verteilung am Ende der Simulation. (c): Der Signalspeicher eines Agenten.

- Das Modell ist nicht ausreichend, um die ausgebildete Hierarchie permanent zu stabilisieren, wie Abb. 8.3 zeigt. Aus speichertechnischen Gründen wurde die Simulation hier mit einer kleineren Gruppe von sechs Agenten durchgeführt. Mit fortschreitender Zeit wird die Hierarchie abgebaut, und eine Equilibrierung der Zustände erfolgt: Das System stirbt den thermodynamischen Kältetod. Die Abb. 8.3 (a)-(c) geben dieses Szenario wieder. Auch in den Signalspeichern zeigt sich derselbe Effekt. Offenbar bedarf es weiterer Annahmen, um die ausgebildete Hierarchie dauerhaft zu stabilisieren. Insbesondere Verhaltensfaktoren und Gedächtnisleistungen der Individuen könnten hier eine Rolle spielen.

---

## 9. Anwendung 3: Aufgabenteilung in Ameisenkolonien

### 9.1. Entscheidungsprozesse in Ameisenkolonien

Ameisenkolonien sind selbstorganisiert und besitzen kein zentrales Kontrollorgan. Nur unter Nutzung lokaler Information ist es den Mitgliedern eines Ameisenstaates möglich, im Verhältnis zu ihrer Körpergröße gigantische Kolonien zu errichten, diese mit Nahrung zu versorgen und gegen Eindringlinge zu verteidigen. Ein ausgefeiltes Kommunikationssystem, basierend auf Pheromonen, macht dies möglich. Zentral für das Fortbestehen der Kolonie ist unter anderem die sinnvolle Verteilung der zur Verfügung stehenden Ressourcen auf die zu verrichtenden Arbeiten. Je nach Bedarf kann ein Kolonienmitglied verschiedene Aufgaben ausführen, wie etwa Nahrungssuche, Brutpflege oder auch Kontrollgänge in der Kernzone der Kolonie [Hölldobler, Wilson 2010].

Die rote Ernteameise (*Pogonomyrma barbatus*) (Siehe z.B. [Gordon 1985]) gehört zu den in südwest Amerika am weitesten verbreiteten Ameisenarten. Die hügelartigen Kolonien sind bis zu 10cm hoch, und im Durchmesser etwa 30-120cm breit. Die Kolonie ernährt sich von Pflanzensamen, welche sog. *Forager* ernten, und ins Innere des Nestes befördern. Die Sicherheit der Forager wird durch Kontrollgänge der *Patroller* gewährleistet. Kehren viele Patroller von ihren Kontrollgängen nicht zurück, so entscheiden sich am Nesteingang wartende Ameisen, nicht zur Samenerte auszurücken, sondern zu warten, und ggf. selbst als Patroller Kontrollgänge durchzuführen.

Beide Aufgaben sind also austauschbar und es stellt sich die Frage, wie die Arbeitsteilung in diesem Fall organisiert ist. Patroller und Forager begegnen sich am Nesteingang. Es kommt zum Kontakt der Antennen der Ameisen, die in der Lage sind cuticulare Kohlenwasserstoffsignaturen zu detektieren [Greene, Gordon 2003]. *P. barbatus* verfügen neben einem Nesteigenen Geruch auch über eine olfaktorische Kennzeichnung der Arbeit, die sie verrichten. Somit verfügen beide am Kommunikationsakt beteiligten Ameisen über die Information, welche Aufgabe der jeweils andere derzeit ausführt. Stellt ein Forager somit fest, dass fast ausschließlich Forager zum Nest zurückkehren, so wird er nach geraumer Zeit die Aufgabe eines Patrollers ausführen.

## 9.2. Darstellung des Modells

Man betrachte im Folgenden eine am Nesteingang wartende Ameise. Diese verfüge über einen zweidimensionalen Signalspeicher  $S(t) = (S^f(t), S^p(t))^T$ , sowie einen zweidimensionalen internen Zustand  $x(t) = (x^f(t), x^p(t))^T$ . Es soll ein Entscheidungsprozess simuliert werden, welcher festlegt, ob die betrachtete Ameise als Patroller oder als Forager das Nest verlässt. Man nehme hierzu an, dass die hereinkommenden Ameisen den Signalspeicher „aufladen“: Eingehende Forager laden den Signalspeicher für das Ernten auf, eingehende Patroller den für das Patrollieren. Dies geschieht wie oben dargestellt durch das Abtasten des Körpers mit den Antennen. Der Signalspeicher wirkt sich dann wie unten dargestellt über den Kontroller auf den internen Zustand  $x^f$  bzw.  $x^p$  aus, der als Bereitschaft zu patrouillieren bzw. zu ernten gesehen werden kann. Der internen Zustand wirkt sich über die Rückkopplung durch relative Wichtigkeiten wiederum auf den Signalspeicher aus. In jedem Zeitschritt wird per Zufall entschieden, wie viele Patroller oder Forager den Bau betreten. Für den Signalspeicher ergibt sich somit:

$$\dot{S}(t) = -r_z \cdot \begin{pmatrix} S^f(t) \\ S^p(t) \end{pmatrix} + r_f \cdot p_f(t) \cdot \begin{pmatrix} \alpha \cdot k^f \\ 0 \end{pmatrix} + r_p \cdot p_p(t) \cdot \begin{pmatrix} 0 \\ \beta \cdot k^p \end{pmatrix} \quad (9.1)$$

$$\dot{x} = \begin{pmatrix} u^f(t) \cdot x^f \\ u^p(t) \cdot x^p \end{pmatrix}, \quad (9.2)$$

mit den Kontrollern  $u^f(t)$  und  $u^p(t)$ :

$$u^f(t) = \frac{S^p}{S_{max}^p} \cdot \left(1 - \frac{S^f}{S_{max}^f}\right) \text{ und } u^p(t) = \frac{S^f}{S_{max}^f} \cdot \left(1 - \frac{S^p}{S_{max}^p}\right). \quad (9.3)$$

$r_z$  gibt die Zerfallsrate für die Signalspeicher an,  $r_f$  und  $r_p$  die Signalstärke bei Kontakt mit eingehenden Nestmitgliedern.  $p_f(t)$  und  $p_p(t)$  kodieren die *relativen Wichtigkeiten* der eingehenden Signale:

$$p_f(t) = \frac{x^f(t)}{x^f(t) + x^p(t)} \text{ und } p_p(t) = \frac{x^p(t)}{x^f(t) + x^p(t)}. \quad (9.4)$$

$\alpha, \beta$  sind Zufallszahlen zwischen Null und Eins,  $k^f$  und  $k^p$  regulieren die Anzahl der zum Antennenkontakt bereitstehenden Nestmitglieder. Ferner gilt  $S_{max}^f = \frac{r_z}{k^f}$  und  $S_{max}^p = \frac{r_z}{k^p}$ .

## 9.3. Input-to-state Stabilität des Signalspeichers

**Lemma 9.1** *Der Signalspeicher  $S$  besitzt die ISS-Eigenschaft.*

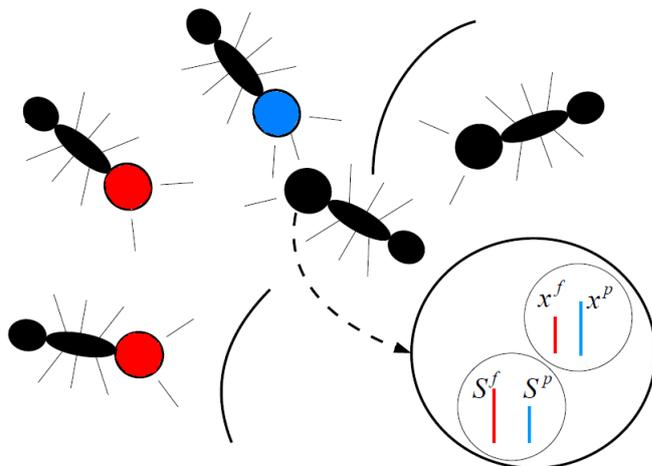


Abbildung 9.1.: Änderung des Signalspeichers und des internen Zustandes in Abhängigkeit von eingehenden Signalen.

**Beweis zu Lemma 9.1** Sei  $V(S) = \frac{1}{2}\|S\|^2$  und  $f(S, u)$  wie in 9.2 mit

$$u(t) = \begin{pmatrix} r_f \cdot p_f(t) \cdot \alpha \cdot k^f \\ r_p \cdot p_p(t) \cdot \beta \cdot k^p \end{pmatrix}.$$

Es gilt nun mit  $v(t) = \begin{pmatrix} k^f \\ k^p \end{pmatrix}$

$$\begin{aligned} \nabla V(S) \cdot f(S, u) &= -r_z \|S\|^2 + \langle S, u \rangle \\ &\leq -r_z(1 - \theta) \|S\|^2 - r_z \theta \|S\|^2 + \langle S, v \rangle \\ &\leq \underbrace{-r_z(1 - \theta) \|S\|^2}_{:=\sigma(\|S\|)}, \text{ falls } r_z \theta \|S\|^2 \geq \langle S, v \rangle, \text{ also } \|S\| \geq \underbrace{\frac{\|v\|}{r_z \theta}}_{:=\chi(v)}. \end{aligned}$$

## 9.4. Numerische Simulation

Das obige Modell soll nun durch ein einfaches Eulerverfahren simuliert werden. Zur Implementierung wurde das Scilab 5.2.2 Programmpaket verwendet. Das zugehörige Programmlisting ist in Kap. B.3 angegeben.

Die Tabelle 9.1 gibt eine Übersicht über die konkrete Wahl der Konstanten und Parameter. Die Abb. 9.2 (a)-(f) zeigen das grundsätzliche Verhalten der Trajektorien für den Signalspeicher, den Entscheidungsprozess und die relativen Wichtigkeiten der internen Zustände für einen fixen Startwert. Die dargestellten Simulationen

unterscheiden sich durch die Anzahl eingehender Ameisen verschiedener Typen. In der ersten Simulation kommen etwa gleich viele Arbeiter jeder Klasse an und die Zeit bis zur Entscheidung beträgt ca. 4.75s. Im zweiten Fall liegt das Verhältnis bei 3:5 und die benötigte Entscheidungszeit von ca. 2.6s ist beinahe halb so groß wie in der ersten Simulation. Die Simulation bricht ab, wenn die Differenz der relativen Wichtigkeiten der beiden Aufgaben hinreichend groß ist.

Bezeichnung	Abkürzung	Wert	Einheit
Zerfallsrate Signalspeicher	$r_z$	0.05	$\frac{1}{s}$
Signalstärke „forager“	$r_f$	1	-
Signalstärke „patroler“	$r_p$	1	-
Kontaktrate „forager“	$k^f$	1-15	$\frac{1}{s}$
Kontaktrate „patroler“	$k^p$	1-15	$\frac{1}{s}$
Startwert $S^f$	$S^f(0)$	0	-
Startwert $S^p$	$S^p(0)$	0	-
Startwert $x^f$	$x^f(0)$	1	-
Startwert $x^p$	$x^p(0)$	1	-

Tabelle 9.1.: Konstanten- und Parameterwerte bei der Simulation.

## 9.5. Der Informationsgehalt eingehender Nachrichten

In Kap. 6.3 wurde das Konzept des dynamischen Informationsgehaltes eingeführt. Unterbindet man den Entscheidungsprozess, so ist es möglich die relativen Wichtigkeiten  $p_f(t)$  und  $p_p(t)$  eingehender Nachrichten über einen längeren Zeitraum aufzuzeichnen. Siehe hierzu Abb. 9.4 und Abb. 9.5, in der für verschiedene Verhältnisse von Kontaktraten sowohl die relativen Wichtigkeiten als auch die dynamische Information  $I(t) = -(\log(1 - p_f(t)) + \log(1 - p_p(t)))$  dargestellt sind.

Wie die Graphiken zeigen, hemmen nah beieinander liegende Kontaktraten den Entscheidungsprozess<sup>1</sup>, während andere Verhältnisse diesen begünstigen<sup>2</sup>. Anhand von Abb. 9.5 lässt sich dies wie folgt veranschaulichen:

Zu Beginn wird der Signalspeicher durch Forager (blau) rascher aufgeladen. Der „Wunsch“ des Agenten das Nest als Patroler zu verlassen, wächst somit rascher an

<sup>1</sup>Es liegt schlichtweg nicht genug Information zur Entscheidungsfindung vor.

<sup>2</sup>In diesem Fall wird für den Agenten rasch klar, welches die wichtigere Aufgabe ist.

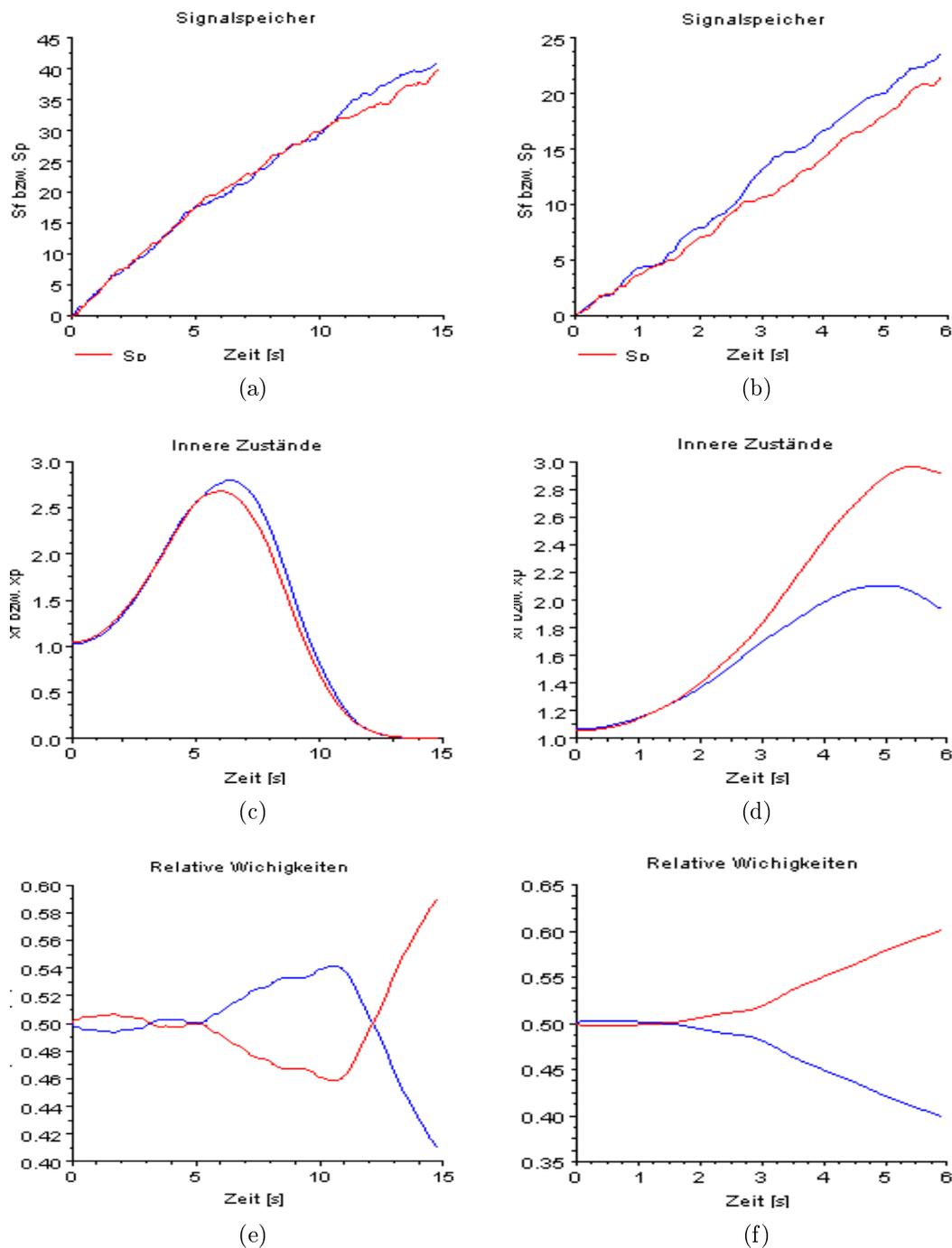


Abbildung 9.2.: (a): Trajektorien der Signalspeicher, (c): der internen Zustände und (e): der relativen Wichtigkeiten bei sehr geringer Differenz im Eingang von *Patroler* bzw. *Harvester* Signalen. Nach etwa 15 Sekunden wird die Entscheidung gefällt. (b): Trajektorien der Signalspeicher, (d): der internen Zustände (f): und der relativen Wichtigkeiten bei größerer Differenz im Eingang an *Patroler* bzw. *Harvester* Signalen. Die Entscheidung wird nach ca. 6 Sekunden gefällt.

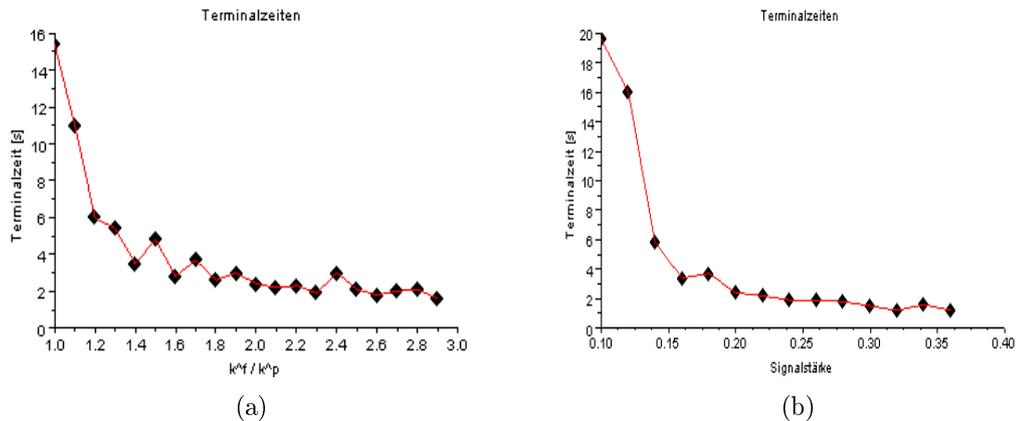


Abbildung 9.3.: (a): Terminalzeiten für wachsende Quotienten in der Kontakttrate eingehender Ameisen. (b): Terminalzeiten für verschiedene Signalstärken.

(9.5 (b)), was auch an der relativen Wichtigkeit deutlich wird. Bemerkenswert ist auch das Oszillationsverhalten der dynamischen Information für große Zeiten.

Auch hier zeigt sich der dynamische Charakter des neuen Informationsbegriffes. Information kann nicht als global definierte Größe gedacht werden, die einer Nachricht zukommt oder nicht, sondern muss an die Prozesse im Rezipienten gekoppelt sein. Information entsteht durch die Prozessabhängige Bewertung einer Nachricht durch den Empfänger, und ist damit eine lokale Größe.

## 9.6. Abschließende Bemerkungen

Die Simulationsergebnisse legen einige interessante Bemerkungen und Schlussfolgerungen nahe:

- Treffen beide Agententypen etwa gleichhäufig ein ( $k^f \simeq k^p$ ), dauert der Entscheidungsprozess nahezu doppelt so lange wie im Fall ungleichen Eintreffens (15s zu 6s, siehe Abb. 9.2). Die Ursache liegt in den relativen Wichtigkeiten der eingehenden Nachrichten. Diese können sich im Falle nah beieinander liegender Kontakttraten nicht rasch genug ausdifferenzieren und hemmen somit den Entscheidungsprozess (Siehe hierzu auch Abb. 9.4 und 9.5).
- Es zeigt sich, dass sowohl größere Differenzen in der Signalstärke als auch in den Kontakttraten eine rasche Entscheidung begünstigen (Siehe Abb. 9.3). Damit ist also nicht nur die Quantität der Kommunikation zwischen den

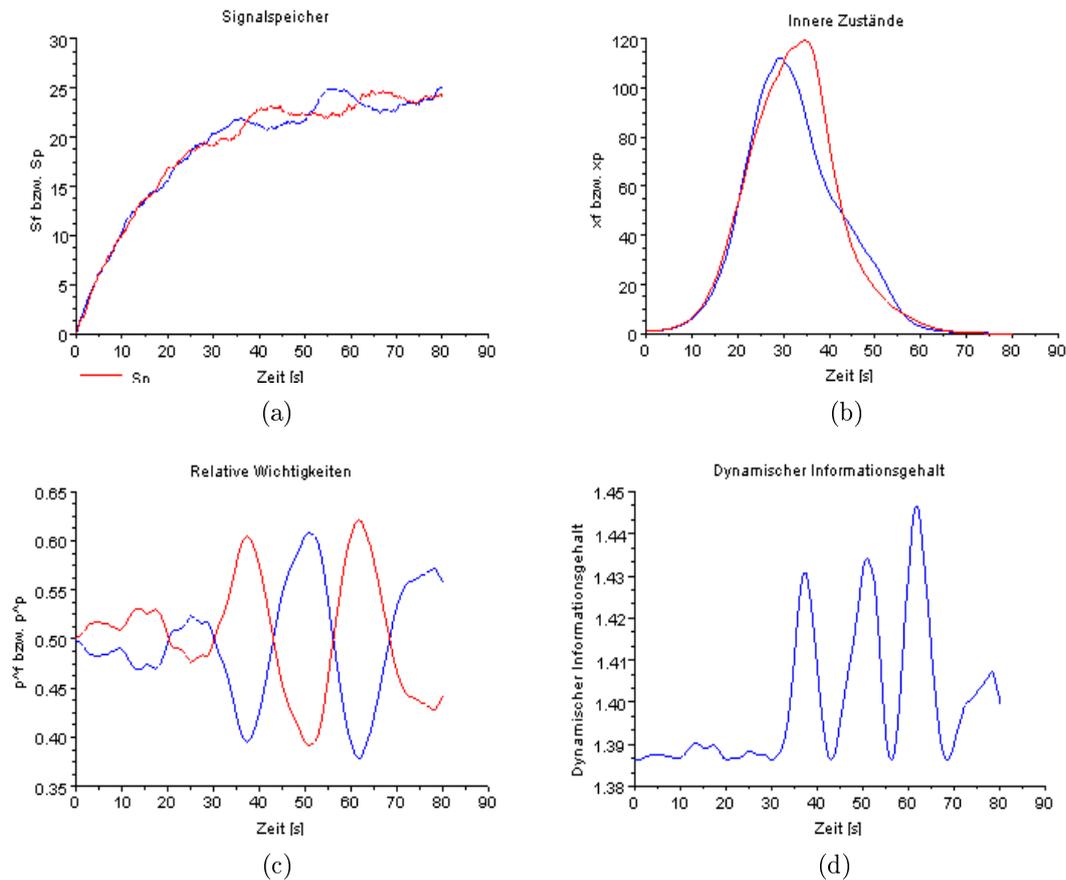


Abbildung 9.4.: Trajektorien der Signalspeicher (a), der inneren Zustände (b), der relativen Wichtigkeiten (c) und der dynamischen Information (d) für gleiche Kontaktraten ( $\frac{r_f}{r_p} = 1$ ). Der Entscheidungsprozess wird gehemmt, was insbesondere an der Entwicklung der relativen Wichtigkeiten sichtbar wird. Auch ein Anstieg der dynamischen Information ist erst sehr spät (ca. 30-35 s) zu erkennen. Die Verstärkung geringer stochastischer Fluktuationen führt nach längerer Zeit dennoch zu einem Anstieg der dynamischen Information.

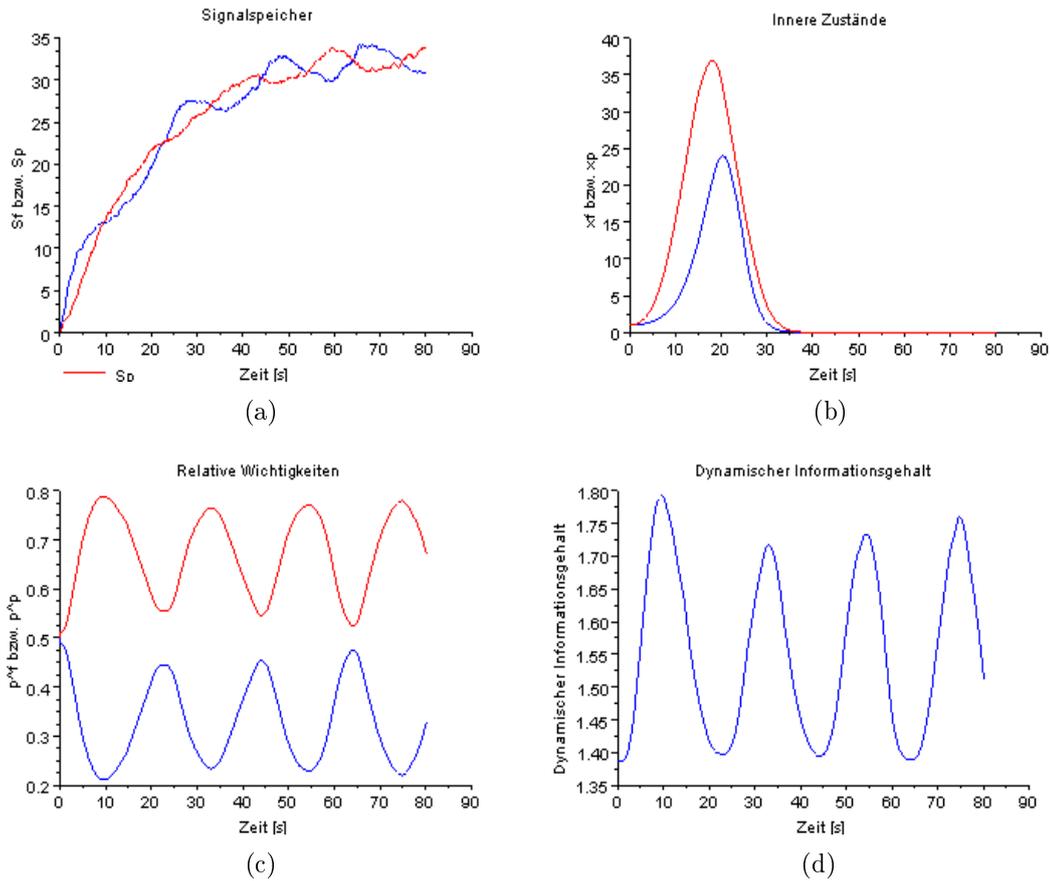


Abbildung 9.5.: Trajektorien der Signalspeicher (a), der inneren Zustände (b), der relativen Wichtigkeiten (c) und der dynamischen Information (d) für gleiche Kontaktraten ( $\frac{r_f}{r_p} = 0.5$ ). Die Trajektorien der relativen Wichtigkeiten laufen bereits nach kurzer Zeit stark auseinander und begünstigen somit den Entscheidungsprozess. Auch die dynamische Information im Agenten steigt rasch an. Dem Agenten „wird somit rasch klar“, welche Aufgabe die wichtigere ist.

Ameisen von Bedeutung, sondern auch die Qualität in Bezug auf die Signalstärke.

- Insbesondere zeigt sich auch die Bedeutung einiger *Prinzipien Kollektiven Verhaltens* (siehe Kap. 2): Zunächst *Positive Rückkopplung* zum einen, *negative Rückkopplung* zum anderen. Je häufiger Agenten eines bestimmten Typs wahrgenommen werden, desto geringer wird der interne „Wunsch“ dieselbe Aufgabe zu übernehmen. Ferner lassen die Simulationsergebnisse auch Rückschlüsse auf die Punkte *Integrität und Variabilität* und *Redundanz* zu. Nur durch effiziente Entscheidungsprozesse bei der Aufgabenverteilung ist es einem Kollektiv möglich, die zur Verfügung stehenden Ressourcen sinnvoll einzusetzen. Wie vermutet zeigt sich damit sehr deutlich die Kopplung zwischen der zugrunde liegenden Kommunikationsstruktur und den Prinzipien kollektiven Verhaltens.
- Das Konzept der dynamischen Information gibt interessante Einsichten in das System. Eine hohe dynamische Information begünstigt den Entscheidungsprozess, da in diesem Fall die relativen Wichtigkeiten weit auseinanderliegen. Geringe dynamische Information hemmt den Entscheidungsprozess, da sich hier die relativen Wichtigkeiten der Nachrichten kaum unterscheiden und somit sprichwörtlich nicht genug Information zur Entscheidung vorliegt.
- Die Konzepte aus Definition 6.6 sind ebenfalls deutlich zu beobachten. Dynamische Information kann sowohl generiert als auch reduziert werden. Beide Phänomene sind offenbar Teil eines Zyklusses, wie das oszillatorische Verhalten der dynamischen Information in Abb. 9.4 (d) und Abb. 9.5(d) zeigt. Eine Informationsgenerierung findet im Falle des Auseinanderlaufens der relativen Wichtigkeiten statt (der Entscheidungsprozess wird begünstigt). Eine Informationsreduktion findet statt, falls sich die relativen Wichtigkeiten annähern (der Entscheidungsprozess wird gehemmt).



## 10. Zusammenfassung und Ausblick

Ein System das nicht kommuniziert ist tot.

*(Gedanke bei einem Spaziergang im Wald)*

Die vorliegende Arbeit hat gezeigt, dass das vielschichtige Phänomen *Biokommunikation* entgegen aller Intuition in ein mathematisches Rahmenmodell eingebettet werden kann. Dies hat es möglich gemacht Gemeinsamkeiten in Systemen unterschiedlichster Modalität aufzuzeigen und quantitativ zu erfassen. Das Rahmenmodell abstrahiert von den konkreten Eigenheiten des betrachteten Modellsystems und bedient sich somit letztlich einer ähnlichen Methode wie die Biosemiotik, indem Kommunikation als ein *Zeichenaustauschprozess* aufgefasst wird.

Aus mathematischer Sicht war die Konstruktion nur möglich unter Rückgriff auf die Theorie dynamischer Systeme mit Input, die systemische Thermodynamik und die Shannon'sche Informationstheorie. Es hat sich gezeigt, dass auch abstrakte mathematische Konzepte in der Biokommunikation Anwendung finden und nutzbar sind. Ferner wurde deutlich, dass auch geisteswissenschaftliche (insbesondere philosophische) Konzepte bei der Bearbeitung eines so abstrakten Gebietes wie der Biokommunikation eine wichtige Rolle spielen.

Es konnte ferner gezeigt werden, dass die *Prinzipien kollektiven Verhaltens* eine Folge der Kommunikation in Kollektiven sind:

- **Integrität und Variabilität** sowie **Reiz-Reaktionsschwellen**:

Die Modellierung des Entscheidungsvorganges bei der Arbeitsteilung in Ameisenkolonien in Kap. 9 zeigt, dass die Selbstorganisation dieses Prozesses eine Folge der Signalverarbeitung in den Individuen ist. Sowohl Integrität und Variabilität als auch das typische Schwellenwert-Verhalten zeigten sich bei dem Entscheidungsprozess am „Nesteingang“. Auch die Rolle der neu eingeführten *dynamischen Information* war zentral für den Entscheidungsprozess. Es hat sich gezeigt, dass eine hohe dynamische Information den Entscheidungsprozess beschleunigt. Es liegt somit nahe anzunehmen, dass dynamische Information auch den Arbeitsteilungsprozess in der gesamten Kolonie katalysiert und damit ein wichtiges Element der Organisation derartiger Systeme repräsentiert.

- **Führerschaft:**

Führerschaftsphänomene ergeben sich ebenfalls aus dem Rahmenmodell, wie die Simulation zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien in Kap.8 gezeigt hat. Es war möglich eine Quasi-Hierarchisierung der Gruppe zu reproduzieren und somit ein Synchronisationsphänomen für die Signalspeicher zu beobachten. „Führerschaft“ als Prinzip kollektiven Verhaltens ist somit auch eine Folge der Kommunikation in der Gruppe. Die dargestellten Kommunikationsprozesse reichten jedoch nicht aus, um die Hierarchie permanent zu stabilisieren. Es ist nötig auch Gedächtnisleistungen und weitere Verhaltensfaktoren mit einzubeziehen.

- **Synchronisation:**

Wie im Modell zur Selbstorganisation von Dominanzhierarchien gezeigt, ergibt sich die Synchronisation aus der Struktur der Kommunikation. Es ist naheliegend anzunehmen, dass eine gute Kommunikation den Synchronisationsprozess katalysiert und sogar erst ermöglicht. Vermutlich sind Kommunikationsprozesse jedoch nicht ausreichend, um ausgebildete Synchronisationen dauerhaft zu erhalten. Auch im Trophallaxismodell aus Kap.7 sind Synchronisationsphänomene in den Signalspeichern zu beobachten.

Ein wichtiges Element des Rahmenmodells war die Größe *Dynamische Information*. Durch diese Konstruktion ist es nun möglich, den semantopragmatischen Informationsgehalt einer Botschaft zu bemessen und somit *Information* zu einem dynamischen, lokalen Konzept zu machen. Die Bewertung einer Nachricht findet durch den Rezipienten in Abhängigkeit vom inneren Zustand statt und ist somit keine Eigenschaft einer Nachricht an sich mehr. Eine Botschaft kann zum einen auf verschiedene Empfänger unterschiedliche Wirkungen haben und zum andern auf denselben Empfänger zu unterschiedlichen Zeitpunkten völlig verschieden einwirken. Da dieser neue Informationsbegriff somit lokal und dynamisch ist und ferner die semantopragmatische Ebene einer Botschaft beachtet, ist er für die Biologie einfacher zugänglich als der nachrichtentechnische, in dem Information eine global definierte, zeitlich unveränderliche Eigenschaft einer Nachricht ist.

Das Anwendungsbeispiel in Kap. 9.5 hat gezeigt, dass dynamische Information sowohl generiert als auch reduziert werden kann. Unerwarteter Weise führt die nichtlineare Kopplung der Systemgrößen dazu, dass die dynamische Information beschränkt bleibt und oszilliert.

Ferner ist es nun möglich, Antworten auf die eingangs gestellten Fragen zu finden:

- *Wie erhält eine biologische Botschaft eine Bedeutung?*

Die *Bedeutung* biologischer Botschaften konnte durch den Zugriff auf die Idee

der *semantopragmatischen Wirkung* begrifflich gefasst und durch die eingeführte Größe der *dynamischen Information* mathematisch präzisiert werden. Es hat sich herausgestellt, dass *Bedeutung* keine Eigenschaft einer Nachricht an sich ist, sondern in der Wahrnehmung derselben durch den Empfänger begründet ist. Demnach ist eine Nachricht umso „bedeutsamer“, je stärker die Verhaltensänderung ist, die sie im Empfänger verursacht, da sie in diesem Fall eine größere dynamische Information besitzt.

- *Was ist und wie entsteht soziale biologische Information und wie wird sie verarbeitet bzw. weitergegeben?*

Die in Abschnitt 6.3 eingeführte Größe der *Dynamischen Information* einer Botschaft ermöglicht die Definition eines differentiellen Konzeptes von *Information*. Information ist somit keine statische Systemeigenschaft, sondern eine dynamische Größe. Soziale biologische Information entsteht durch kommunikative Prozesse in Tierkollektiven und Schwärmen, sowie die daraus resultierenden Verhaltensänderungen. Je stärker eine eingehende Botschaft das Verhalten des Rezipienten beeinflusst, desto höher ist ihr semantischer Informationsgehalt. Die ausgehenden Signalkanäle hängen vom internen Zustand der Agenten ab. Wurde dessen Verhalten durch eine eingehende Nachricht stark beeinflusst, so wird dies im Allgemeinen durch seinen Output auch an andere Agenten weitergegeben.

- *Ergibt sich eine positive Charakterisierung des Emergenzbegriffes? Was würde dies für die Konzeption biologischer Selbstorganisation bedeuten?*

Das Konzept *dynamischer Information* ermöglicht eine positive Charakterisierung des Emergenzbegriffes. Ein Phänomen in einem Tierkollektiv bzw. einem Schwarm wäre demnach *emergent*, wenn es das Resultat einer Informationsgenerierung ist (siehe Abschnitt 6.3). Selbstorganisierte biologische Prozesse sind offenbar prädestiniert für die Erzeugung dynamischer Information, da hier Kommunikation stets ein zentrales Element der Selbstorganisation ist. Im Gegensatz zu den klassischen negativ-kritischen Emergenzcharakterisierungen (siehe Glossar: Emergenz) über die Begriffe Unvorhersagbarkeit und Irreduzibilität würde die positive Charakterisierung über die dynamische Information sogar eine Überprüfbarkeit von Emergenz ermöglichen.

Die Arbeit bietet zahlreiche Anknüpfungspunkte für weitere Überlegungen. Kontrolltheoretische Untersuchungen in Bezug auf Synchronisationsphänomene im vorgestellten Rahmenmodell wären insbesondere in Hinblick auf etwaige Anwendungen in der Technik interessant. So wäre es sicher nützlich zu wissen unter, welchen Bedingungen Systeminputs gefunden werden kön-

nen, welche bestimmte Effekte wie z.B. Synchronisation hervorrufen. Auch das Konzept der dynamischen Information bedarf weiterer Untersuchungen. Als ein möglicher Ansatz zur quantitativen Bemessung der Bedeutung von Botschaften bietet der Begriff viel Raum für weitere Überlegungen philosophischer und formaler Art, wie etwa die Frage nach einer systematischen Möglichkeit die relativen Wichtigkeiten aus den internen Prozessen abzuleiten. Auch die Anwendungsbeispiele lassen Freiraum für die weitere Bearbeitung. Das Entscheidungsmodell aus Kap. 9 berücksichtigt bisher keine Form von Rückkopplung beim Entscheidungsprozess, da dieser als Einzel- und nicht als Massenphänomen aufgefasst wird. Eine entsprechende Modifikation des Modells, bzw. dessen Anwendung auf mehrere Agenten steht noch aus.

Zur dauerhaften Stabilisierung in der Selbstorganisation von Dominanzhierarchien aus Kap. 8 bedarf es ebenfalls weiterer Überlegungen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass sich das Phänomen *Biologische Information* als sehr weitreichend und spannend erweist, und noch Gegenstand aktueller Forschung ist. Die Debatte um einen angemessenen Informationsbegriff für die Biologie ist noch nicht abgeschlossen und wird so auch weiterhin interessante Gedanken hervorbringen.

# A. Glossar

## Biosemiotik

(Biosemiotik ist) das Studium der lebenden Natur, betrachtet als Zeichensystem (Semiotik= Zeichentheorie, von Gr. semeion: Zeichen). Im weiteren Sinne bezeichnet Biosemiotik das Studium der Kommunikationssysteme verschiedener Organismen. Beispiele sind die Schreie, Gesten und Grimassen, die die soziale Hierarchie innerhalb einer Pavianherde signalisieren, aber auch die Tanzsprache der Bienen, die Duftsignale der Ameisen, die hormonellen Wechselwirkungen zwischen Zellen in Tieren und Pflanzen und biochemische Signale innerhalb der Zelle [Ravn 1995].

## Dictyostelium discoideum

Der Modellorganismus *Dictyostelium discoideum* (eine Art aus der Klasse der Schleimpilze (*Eumycetozoa*)) ist ein Paradebeispiel eines biologischen, selbstorganisierten Systems [Camazine et al. 2003, Haken, Haken-Krell 1989]. Das Verhalten dieses Lebewesens ist wahrlich skurril: Zunächst hat man es mit einzelnen, amöbenartigen Zellen zu tun. Wird die Nahrung knapp, aggregieren die Zellen, indem sie sich in einem chemischen Gradienten aufwärts bewegen, und so längerfristig alle zu einem Zentrum hinwandern. Dieser als *Chemotaxis* bekannte Prozess ist durch die Ausschüttung einer bestimmten Substanz (zyklisches Adenosinmonophosphat (c-AMP)) möglich, deren Konzentration durch Diffusion den chemischen Gradienten erzeugt. Tausende Zellen organisieren sich in Folge zu Pseudoplasmodien, sog. *Mounds*, aus denen sich *Slugs* bilden, die in der Lage sind, auf phototaktische, chemotaktische oder thermotaktische Reize mit Bewegung zu reagieren.

Höhepunkt der Entwicklung ist die sog. *Fruchtifikation*, die Ausbildung eines Fruchtkörpers, bestehend aus toten Stielzellen und keimungsfähigen Sporenzellen, die unter geeigneten Bedingungen in der Lage sind, erneut als Einzeller auszukeimen und einen neuen Entwicklungszyklus einzuleiten. Offenbar lassen sich auch hier obige Charakteristika selbstorganisierter Systeme ausmachen: Der Aggregationsmechanismus funktioniert nur aufgrund starker positiver Rückkopplung bei der c-AMP Konzentration, das System verhält sich

dynamisch, und bringt offenbar emergente Eigenschaften hervor. Ein einfaches mathematisches Modell [Murray 2003] dieses Aggregationsphänomens ergibt sich aus einer Erhaltungsgleichung für die Anzahl der Amöben  $n(x, t)$  und der c-AMP-Konzentration  $a(x, t)$ . Für  $n$  betrachte man die allgemeine Erhaltungsgleichung

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} + \nabla \cdot J = f(n(x, t)).$$

Dabei steht  $f(n)$  für einen Produktionsterm. Mit

$$J_{Diffusion} = -D\nabla n \text{ und } J_{Chemotaxis} = n\chi(a)\nabla a$$

ergibt sich der Fluss  $J = J_{Diffusion} + J_{Chemotaxis}$  zu

$$J = -D\nabla n + n\chi(a)\nabla a.$$

Bei der Formulierung der Erhaltungsgleichung für das c-AMP beachte man, dass dies zum einen diffundiert, zum anderen von den Amöben produziert wird. Es ergibt sich

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = g(a, n) + \nabla D_A \nabla a.$$

Insgesamt erhält man das folgende System:

$$\frac{\partial n(x, t)}{\partial t} = f(n(x, t)) - \nabla n\chi(a)\nabla a - \nabla D\nabla n \quad (\text{A.1})$$

$$\frac{\partial a(x, t)}{\partial t} = g(a, n) + \nabla D_A \nabla a. \quad (\text{A.2})$$

## Emergenz

Der Begriff Emergenz (lat. emergere: auftauchen, hervorkommen, sich zeigen) bezeichnet das spontane Auftreten neuartiger Strukturen und /oder Eigenschaften auf der Makroebene eines Systems auf der Grundlage von dessen Mikrozuständen. Der Begriff ist bis heute philosophisch brisant. Bereits die Britischen Emergentisten versuchten in den zwanziger Jahren des zwanzigsten Jahrhunderts Emergenztheorien als dritte Alternative zu einem reinen Mechanismus einerseits und einem substantiellen Vitalismus andererseits zu etablieren. Charles Dunbar Broad, einer der Hauptvertreter dieser philosophischen Strömung, gibt folgende Charakterisierung von Emergenztheorien an:

Emergent Theories. Put in abstract terms the emergent theory asserts that there are certain wholes, composed (say) of constituents A, B, and C in a relation R to each other; that all wholes composed of constituents of the same kind as A, B, and C in relations of the same kind as R have certain characteristic properties; that A, B, and C are capable of occurring in other kinds of complex where the relation is not of the same kind as R; and that the characteristic properties of the whole R(A, B, C) cannot, even in theory, be deduced from the most complete knowledge of the properties of A, B, and C in isolation or in other wholes which are not of the form R(A, B, C). The mechanistic theory rejects the last clause of this assertion [Broad 1925].

Zwei Charakteristika emergenter Eigenschaften werden hier bereits deutlich: zum einen sollen diese irreduzibel sein (dies sichert die Neuartigkeit), zum anderen deterministisch (andernfalls wäre das Auftreten solcher Eigenschaften willkürlich). Geht man weiterhin von einer naturalistischen Grundhaltung Broads aus, so erkennt man ihn als einen ersten Vertreter des schwachen Emergentismus. Stephan [Stephan 2007] fasst die grundlegenden Merkmale des schwachen Emergentismus in drei Punkten zusammen:

1. *Physischer Monismus*: Alle Entitäten dieser Welt sind aus physischen Bausteinen zusammengesetzt. Auch die als emergent charakterisierbaren Eigenschaften werden von Systemen instantiiert, die nur aus physischen Bausteinen bestehen.
2. *Systemische Eigenschaften*: Es gibt systemische Eigenschaften. Eine Systemeigenschaft heißt genau dann systemisch, wenn kein Bestandteil des Systems eine Eigenschaft dieses Typs hat.
3. *Synchrone Determiniertheit*: Die Eigenschaften und Verhaltensdispositionen eines Systems hängen nomologisch von dessen Mikrostruktur, d.h. den Eigenschaften seiner Bestandteile und deren Anordnung ab. Es kann keinen Unterschied in den systemischen Eigenschaften geben, ohne dass es zugleich Unterschiede in den Eigenschaften der Bestandteile des Systems oder in deren Anordnung gibt.

Viele biologische Systeme fordern die Verwendung eines solchen Emergenzbegriffes nahezu heraus. Oft sind Systemeigenschaften nicht auf Eigenschaften der Systemkomponenten reduzierbar. Ein Beispiel bilden hier sicherlich soziale Insekten wie Termiten, Bienen oder Ameisen, deren kollektive Leistungen weit über die Fähigkeit des einzelnen Individuums hinausgehen. Als Kritik am Emergenzbegriff sei noch angemerkt, dass er im Wesentlichen eine reine Negativcharakterisierung des Phänomens Emergenz liefert, und sich

somit den Vorwurf der Theorierelativität gefallen lassen muss. Damit ist gemeint, dass emergente Eigenschaften sich stets nur als relativ in Bezug auf eine bestimmte Theorie als irreduzibel erweisen, sich im Rahmen einer umfassenderen Theorie allerdings sehr wohl als reduzibel herausstellen könnten. Ein historisches Beispiel einer solchen Eigenschaft ist das Aufsteigen von Wasser in Pflanzen vor der Entdeckung der Kapillarität (Siehe [Broad 1925], [Stephan 2007]).

### Schwarm

Ein Schwarm ist ein dynamisches, selbstorganisiertes, biologisches oder technisches Multiagentensystem, bestehend aus einer großen Anzahl einzelner, unterscheidbarer Individuen, die untereinander und mit ihrer Umgebung Information und Energie austauschen.

Das kollektive Verhalten von Individuen in Schwärmen ist seit geraumer Zeit Gegenstand intensiver Untersuchung. Insbesondere die Übertragbarkeit der biologischen Prinzipien auf technische Systeme in der Bionik bzw. Schwarmrobotik ist hierbei von großem Interesse. So bieten dezentrale Kontrollmechanismen zahlreiche Vorteile gegenüber einer zentralen Steuerung: Neben der Ausfallsicherheit sind hier etwa noch die Skalierbarkeit und Flexibilität zu nennen.

Bewegungen im Schwarm erfordern ein hohes Maß an koordinativer Selbstorganisation. Das Individuum nutzt nur lokale Information zur Fortbewegung und muss dabei Kollisionen mit den Nachbarn vermeiden. 1986 formulierte Craig Reynolds auf der Basis von Computersimulationen drei einfache Regeln (sog. *flocking rules*) [Reynolds 1987] die von den Agenten einzuhalten sind:

1. Vermeide es, deinen Nachbarn zu nahe zu kommen; bewege dich ggf. fort (short range repulsion, separation).
2. Bewege dich ungefähr in dieselbe Richtung wie deine Nachbarn (alignment).
3. Bewege dich auf den Mittelpunkt deiner Nachbarn zu (long range attraction, cohesion).

Die Definition von *Nachbar* ist hier abhängig davon, ob ein metrisches oder topologisches Distanzmodell zugrunde gelegt wird: Im ersten Fall werden alle Individuen innerhalb eines bestimmten Radius beachtet, im zweiten die nächsten umgebenden Nachbarn (Siehe Abb.2.2).

### Selbstorganisation

Zahlreiche Prozesse und Systeme in der Natur organisieren sich räumlich,

zeitlich oder raumzeitlich ohne die Wirkung eines externen ordnenden Prinzips [Camazine et al. 2003]. Prozesse und Systeme die derartige Muster hervorbringen, bezeichnet man als selbstorganisiert. Beispiele für derartige Organisationsprozesse sind zahlreich und sicherlich Jedermann bekannt: Vom räumlichen Rillen-Muster des Wüstensandes über die raum-zeitliche Organisation von Vogelschwärmen, Verkehrssystemen und Menschenmassen in Städten, bishin zu zeitlichen Frequenzmustern bei der ärztlichen EKG Untersuchung durchziehen solche Phänomene unseren Alltag. Trotz scheinbarer Evidenz erweist sich der Begriff als sehr resistent gegenüber formalen Definitionen. Camazine et al. geben folgende Charakterisierung:

Self-organisation is a process in which pattern at the global level of a system emerges solely from the numerous interections among the lower-level components of the system. Moreover, the rules specifying interactions among the system's components are executed using only local information, without reference to the global pattern [Camazine et al. 2003] .

Ferner geben sie typische Charakteristika selbstorganisierter Systeme an: Selbstorganisierte Systeme...

- ... sind dynamisch.
- ... bringen emergente Eigenschaften hervor.
- .. verfügen über Mechanismen positiver und negativer Rückkopplung.

### Turingmuster

1952 zeigte Alan Turing in seiner Arbeit *The Chemical Basis of Morphogenesis*, dass chemische Reaktions-Diffusions-Systeme (RDS) spontan Strukturen ausbilden können [Turing 1952]. Dies ist zunächst verwunderlich, da Diffusion i.A. als glättender Prozess aufgefasst wird, und die Entstehung räumlicher Muster eigentlich unterbinden sollte. RDS zeigen jedoch auch die obigen von Camazine et al. angegebenen Charakteristika selbstorganisierter Systeme: RDS sind dynamisch, sie bringen emergente Eigenschaften hervor (Musterbildung) und verfügen über Mechanismen positiver (Aktivator-Substanz) und negativer (Inhibitor-Substanz) Rückkopplung (s.u.). Eine heuristische Herleitung der RDS Gleichungen gestaltet sich wie folgt:

Man betrachte einen Diffusionsprozess in drei Raumdimensionen.  $\Gamma = \partial\Omega$  sei die das Testvolumen  $\Omega \subset \mathbb{R}^3$  umschließende Fläche,  $c(\mathbf{x}, t)$  gebe eine Substanzkonzentration im Punkt  $\mathbf{x} \in \Omega$  zur Zeit  $t$  an.  $\mathbf{J}$  sei der Fluß der Substanz, und  $f = f(c, \mathbf{x}, t)$  sei eine Quelle der Substanz im Gebiet  $\Omega$ .  $\mathbf{n}$  bezeichne den äußeren Normalenvektor der Fläche  $\Gamma$ . Ein einfaches Erhaltungsgesetz ergibt

nun:

$$\frac{\partial}{\partial t} \int_{\Omega} c(\mathbf{x}, t) d\Omega = - \int_{\Gamma} \mathbf{J} \cdot \mathbf{n} d\Gamma + \int_{\Omega} f(c, \mathbf{x}, t) d\Omega.$$

Für stetig differenzierbares  $c(\mathbf{x}, t)$  ergibt sich mit dem Satz von Gauß hieraus

$$\int_{\Omega} \left[ \frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} - f(c, \mathbf{x}, t) \right] d\Omega = 0.$$

Da  $\Omega$  beliebig gewählt war, gilt als Erhaltungsgleichung für  $c$ :

$$\frac{\partial c}{\partial t} + \nabla \cdot \mathbf{J} = f(c, \mathbf{x}, t).$$

Für den Fall der klassischen Diffusion mit  $\mathbf{J} = -D\nabla c$  (Fick'sches Diffusionsgesetz) lässt sich dies schreiben als

$$\frac{\partial c}{\partial t} = f + \nabla \cdot (D\nabla c). \quad (\text{A.3})$$

Als systemische Form für  $m$  reagierende Substanzen mit Konzentrationen  $u_i(\mathbf{x}, t)$ ,  $i = 1, \dots, m$ , ergibt sich

$$\frac{\partial \mathbf{u}}{\partial t} = \mathbf{f} + \nabla \cdot (D\nabla \mathbf{u}). \quad (\text{A.4})$$

Turing betrachtet nun den Spezialfall zweier reagierender Substanzen mit Konzentrationen  $A(\mathbf{x}, t)$  und  $B(\mathbf{x}, t)$  sowie das zugehörige RDS

$$\begin{aligned} \frac{\partial A}{\partial t} &= F(A, B) + D_A \Delta A \\ \frac{\partial B}{\partial t} &= G(A, B) + D_B \Delta B, \end{aligned}$$

wobei  $F$  und  $G$  die i.A. nichtlineare Reaktionskinetik beschreiben. In Abwesenheit von Diffusion ( $D_A = D_B = 0$ ) nähern sich  $A$  und  $B$  einem homogenen Gleichgewichtszustand an; unter bestimmten Bedingungen allerdings, die im Folgenden abzuleiten sind, kann das System durch diffusionsgetriebene Instabilität räumlich inhomogene Muster ausbilden, falls  $D_A \neq D_B$ .

In skaliert Form stellt sich das folgende Anfangs-Randwert Problem:

$$\left. \begin{aligned} u_t &= \gamma f(u, v) + \Delta u \\ v_t &= \gamma g(u, v) + d\Delta v \end{aligned} \right\} \text{ in } \Omega \subset \mathbb{R}^2, \quad d = \frac{D_A}{D_B}, \quad (\text{A.5})$$

$$\left. \begin{array}{l} \nabla u \cdot n = 0 \\ \nabla v \cdot n = 0 \end{array} \right\} \text{ auf } \partial\Omega, \quad u(\cdot, t_0) = u_0, \quad v(\cdot, t_0) = v_0. \quad (\text{A.6})$$

Man betrachte nun einen stationären Zustand

$$(u_0, v_0) \text{ mit } f(u_0, v_0) = g(u_0, v_0) = 0,$$

und dessen Störung (man beachte: keine Diffusion, keine Reaktion. Für die folgende Darstellung siehe z.B. [Murray 2003], [Surulescu 2008])

$$w = \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix} \text{ mit } w_t = \begin{pmatrix} u_t \\ v_t \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \gamma f(u, v) \\ \gamma g(u, v) \end{pmatrix}.$$

Linearisierung um  $(u_0, v_0)$  ergibt

$$\begin{aligned} w_t &= \gamma \begin{pmatrix} f(u_0, v_0) + f_u(u_0, v_0)(u - u_0) + f_v(u_0, v_0)(v - v_0) \\ g(u_0, v_0) + g_u(u_0, v_0)(u - u_0) + g_v(u_0, v_0)(v - v_0) \end{pmatrix} \\ &= \gamma \begin{pmatrix} f_u(u_0, v_0) & f_v(u_0, v_0) \\ g_u(u_0, v_0) & g_v(u_0, v_0) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u - u_0 \\ v - v_0 \end{pmatrix} := \gamma Aw. \end{aligned}$$

Damit die Störung der Lösung  $w = ce^{\lambda t}$  des gewöhnlichen Differentialgleichungssystems  $w_t = \gamma Aw$  abklingt, muss offenbar  $Re(\lambda) < 0$  gelten; Der EW  $\lambda$  ergibt sich hierbei als Lösung von

$$\lambda^2 - \gamma(f_u + g_v)\lambda + \gamma^2(f_u g_v - f_v g_u) = 0.$$

Als hinreichende Bedingungen für die Stabilität ohne Diffusion ergeben sich durch einfache Rechnungen

$$f_u + g_v < 0 \text{ und } f_u g_v - f_v g_u > 0.$$

Mit Diffusion erhält man durch Linearisierung das System

$$\gamma Aw + D\Delta w \text{ mit } D = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & d \end{pmatrix}. \quad (\text{A.7})$$

Zur Analyse betrachte man zunächst das Eigenwertproblem

$$\Delta W + k^2 W = 0 \quad (\text{A.8})$$

$$(n \cdot \nabla)W = 0 \quad \forall x \in \partial\Omega, \quad (\text{A.9})$$

sowie dessen zeitunabhängige Lösungen  $W(x)$ . Gesucht sind nun Lösungen von A.7 der Form

$$w(x, t) = \sum_k c_k e^{\lambda(k)t} W_k(x), \quad (\text{A.10})$$

wobei  $W_k(x)$  die Eigenfunktion zur Wellenzahl  $k$  ist. Durch weitere Rechnungen ergeben sich die Eigenwerte  $\lambda(k)$  als Funktionen der Wellenzahl  $k$  als Lösungen von

$$\lambda^2 + \lambda [k^2(1 + d) - \gamma(f_u + g_v)] + h(k^2) = 0,$$

mit

$$h(k^2) = dk^4 - \gamma(df_u + g_v)k^2 + \gamma^2 \det(A).$$

Gesucht sind nun Moden  $k$  für die das System instabil wird, also  $\text{Re}(\lambda(k)) > 0$  gilt. Für  $h(k^2) < 0$  existiert eine Lösung obiger (in  $k^2$ ) quadratischer Gleichung, die für den gleichen Bereich von Wellenzahlen positiv ist, für die  $h < 0$  gilt (siehe Abb.A.1).

Der Bereich der instabilen Wellenzahlen  $k_1^2 < k^2 < k_2^2$  ergibt sich aus den Nullstellen  $k_1^2$  und  $k_2^2$  von  $h(k^2) = 0$  als

$$\begin{aligned} k_1^2 &= \frac{\gamma}{2d} [(df_u + g_v) - ((df_u + g_v)^2 - 4d \cdot \det(A))^{1/2}] < k^2 \\ &< \frac{\gamma}{2d} [(df_u + g_v) + ((df_u + g_v)^2 - 4d \cdot \det(A))^{1/2}] = k_2^2 \end{aligned}$$

Damit ergeben sich zusammenfassend als Bedingungen für die Erzeugung räumlicher Muster eines RDS mit zwei Reagenzien:

- $f_u + g_v < 0, \quad f_u g_v - f_v g_u > 0,$
- $df_u + g_v > 0, \quad (df_u + g_v)^2 - 4d(f_u g_v - f_v g_u) > 0.$

Die Darstellung muss hier aus Platzgründen leider sehr skizzenhaft bleiben. Eine hervorragende, moderne Ausführung findet sich in [Murray 2003]. Obige Rechnungen zeigen, dass RDS selbstorganisiert chemische Muster hervorbringen können, trotz, oder gerade wegen Diffusion. Derartige Musterbildungsprozesse werden für Formbildungsprozesse in der Biologie verantwortlich gemacht, wie z.B. der Morphogenese farbiger Muster auf Tierfellen. Hierbei wird von der Zelle nur dann Melanin produziert, wenn eine positive Abweichung der Chemikalienkonzentration gegenüber einer Referenzkonzentration wahrgenommen wird. Diese Referenzgröße ist in obigem Modell der homogene Gleichgewichtszustand  $(u_0, v_0)$ .

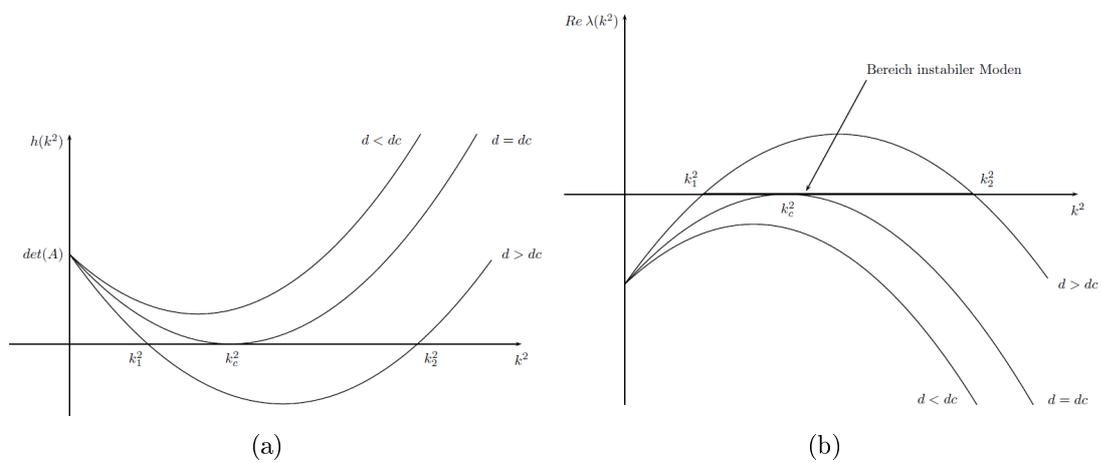


Abbildung A.1.: (a) Übersteigt der Diffusionskoeffizient  $d$  den kritischen Wert  $d_c$  wird  $h(k^2)$  in  $(k_1^2, k_2^2)$  negativ, und ermöglicht so die Instabilität des Systems. (b) Plot des größten Eigenwertes  $\lambda(k^2)$  als Funktion von  $k^2$ . Für  $d > d_c$  gibt es einen Bereich instabiler Wellenzahlen  $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ .



## B. Programmlistings

Die Simulationen wurden mit dem Scilab-5.2.2 Programmpaket erstellt, welches am *Institut national de recherche en informatique et en automatique* (INRIA) als kostenlose Alternative zu MATLAB konzipiert wurde. Ein kostenloser Download ist unter <http://www.scilab.org/> möglich.

### B.1. Listing für Kap. 7

```
// Erstellt und bearbeitet Okt. – Nov. 2010
// Scilab – 5.2.2
// von Markus Knappitsch
// markus.knappitsch@gmx.net

clear
rc    = 0.01; // 'consumption rate'
rt    = 0.1;  // 'transfer rate'
ra    = 60;   // 'addition rate'
L     = 100;  // Intervall Länge
n     = 10000; // Zeitschritte
h     = 0.1;  // Zeit-Schrittweite
v_0   = 8;    // Startgeschwindigkeit mm/s
R_ref = 50;   // Referenzwert für R, unterhalb
           // dessen die Agenten stehen bleiben

R_lad = 400;  // Referenzwert für R, unterhalb
           // dessen die Agenten weiter
           // laden an den Nektarspeichern
dist  = 25;  // Distanz Kommunikation in mm

// Initialisierung Vektoren
R1    = zeros(n,1);
R2    = zeros(n,1);
R3    = zeros(n,1);
x1    = zeros(n,1);
```

```

x2      = zeros(n,1);
x3      = zeros(n,1);

// Startwerte R in mg

R1(1) = 1500;
R2(1) = 1000;
R3(1) = 800;

//Random. Startwerte x in pos. mm.

x1(1) = round(0.8*L*rand(1))+1;
x2(1) = round(0.8*L*rand(1))+1;
x3(1) = round(0.8*L*rand(1))+1;

time(1)=0; //Startzeitpunkt

//transfer function: charakteristische Funktion |x-y|<= dist
function [tout]=t(p1,p2)
    if abs(p1-p2) <=dist then tout= 1;
        else tout =0;
    end
endfunction

// Transferfunktion Hütchen
// function [tout]=t(donator, rezeptor)
// if abs(donator-rezeptor) < 1 then tout
//                               = 1-abs(rezeptor-donator);
// else tout=0;
// end
// endfunction

//addition function
function [aout]=fa(xa)
    if (xa<=dist | xa >= (L-dist)) then aout= 1;
        else aout=0;
    end
endfunction

```

```

//controller u(x,R)

function [uout]=fu(xin , Rin)
    if (xin > 0) & (xin < L) & Rin >= R_ref then uout= 1-2*rand(1);
        elseif (xin > 0) & (xin < L)& Rin < R_ref then uout=0;
        elseif (xin <=0 | xin >= L) & (Rin < R_lad) then uout=0;
        elseif (xin<=0 & Rin >= R_ref) then uout =1;
        elseif(xin>= L & Rin >= R_ref) then uout = -1;
    end
endfunction

//dgl function

function [R1o,R2o,R3o,x1o,x2o,x3o]=f(R1i,R2i,R3i,x1i,x2i,x3i,ti)
    R1o=-rc*R1i -R1i*rt*t(x1i,x2i) - R1i*rt*t(x1i,x3i)
        + R2i*rt*t(x2i,x1i)+ R3i*rt*t(x1i,x3i)+ ra*fa(x1i);
    R2o=-rc*R2i -R2i*rt*t(x2i,x1i) - R2i*rt*t(x2i,x3i)
        + R1i*rt*t(x2i,x1i)+ R3i*rt*t(x2i,x3i)+ ra*fa(x2i);
    R3o=-rc*R3i -R3i*rt*t(x3i,x1i) - R3i*rt*t(x3i,x2i)
        + R2i*rt*t(x3i,x2i)+ R1i*rt*t(x3i,x1i)+ ra*fa(x3i);

    x1o= fu(x1i,R1i)*v_0;
    x2o= fu(x2i,R2i)*v_0;
    x3o= fu(x3i,R3i)*v_0;
endfunction

//n Iterationen Eulerverfahren

for i=2:n
    time(i)=time(1)+i*h;
    [j,k,l,m,n1,o]=f(R1(i-1),R2(i-1),R3(i-1),
                    x1(i-1),x2(i-1),x3(i-1),time(i));
    R1(i)=R1(i-1)+h*j;
    R2(i)=R2(i-1)+h*k;
    R3(i)=R3(i-1)+h*l;
    x1(i)=x1(i-1)+h*m;
    x2(i)=x2(i-1)+h*n1;
    x3(i)=x3(i-1)+h*o;
end

```

```
//Ausgabe Minima, Maxima
min(R1)
max(R1)
min(R2)
max(R2)
min(R3)
max(R3)

//Plot der Signalspeicher
plot2d( [ time , time , time ] , [ R1 , R2 , R3 ] , style = [ 2 1 5 ] )
xtitle( "Signalspeicher" , "t" , "R_i" )

//Plot der Orte
xset( "window" , 1 );
plot2d( [ time , time , time ] , [ x1 , x2 , x3 ] , style = [ 2 1 5 ] )

//Plot Phasenraum Signalspeicher
xset( "window" , 2 );
param3d1( R1 , R2 , R3 )
xtitle( "Phasenraum_der_Signalspeicher" , "R1" , "R2" , "R3" )

//Plot Phasenraum Orte
xset( "window" , 3 );
param3d1( x1 , x2 , x3 )
xtitle( "Phasenraum_der_Orte" , "x1" , "x2" , "x3" )
```

## B.2. Listing für Kap. 9

```

clear
rfz    = 0.05; // Zerfallsrate forage
rpz    = 0.05; // Zerfallsrate patrol
rf     = 1;    // forager addition rate
rp     = 1;    // patroller addition rate

Sfmax  = rf/rfz // Maximum Sf
Spmax  = rp/rpz // Maximum Sp

Tend   = 50;
dt     = 0.1; // Zeit-Schrittweite
t      = 0;
Tlist  =[t];
k1     = 5;
k2     = 5;
// Startwerte S
Sf     = [0];
Sp     = [0];
// Startwerte x
xf     = 1+[0.1*rand(1)];
xp     = 1+[0.1*rand(1)];
i      = 1;
pf     = 0.5;
pp     = 0.5;
pfvektor=[pf];
ppvektor=[pp];

// dgl function
function [Sfo, Spo, xfo, xpo]=f(Sfi, Spi, xfi, xpi)
    pf=((xfi)/(xfi+xfpi));
    pp=((xfpi)/(xfpi+xfi));

    Sfo=-rfz*Sfi + rf*pf*k1*rand(1);
    Spo=-rpz*Spi + rp*pp*k2*rand(1);

    xfo=(Spi/Spmax)*(1-Sfi/Sfmax)*xfi;
    xpo=(Sfi/Sfmax)*(1-Spi/Spmax)*xfpi;
endfunction

```

```

//Schleife für Euler
while (t<Tend)//@{abs(pf-pp)< 0.15)
  t=t+dt;
  i=i+1;

  [j1 ,j2 ,m1,m2]=f ( Sf(i-1),Sp(i-1),xf(i-1),xp(i-1));

  Sf=[Sf ,Sf(i-1)+dt*j1 ];
  Sp=[Sp ,Sp(i-1)+dt*j2 ];

  xf=[xf ,xf(i-1)+dt*m1 ];
  xp=[xp ,xp(i-1)+dt*m2 ];

  Tlist=[Tlist ,t ];

  pf=xf(i)/(xf(i)+xp(i));
  pp=xp(i)/(xf(i)+xp(i));

  pfvektor=[pfvektor ,pf ];
  ppvektor=[ppvektor ,pp ];
end

//Ausgabe
xset("window",1)
plot2d(Tlist,Sf,style=[2,5],leg="Sf@Sp")
plot2d(Tlist,Sp,style=5,leg="Sp")
xtitle("Speicher", "Zeit [s]", "Sf_bzw._Sp")

xset("window",2);
plot2d(Tlist,xf,style=2)
plot2d(Tlist,xp,style=5)
xtitle("Innere Zustände", "Zeit [s]", "xf_bzw._xp")

xset("window",3);
plot2d([Tlist],[pfvektor],style=[2])
plot2d([Tlist],[ppvektor],style=[5])
xtitle("Relative Wichtigkeiten", "Zeit [s]", "p^f_bzw._p^p")

xset("window",4);

```

---

```
plot2d ([ Tlist ], [ -log(1-pfvektor)-log(1-ppvektor) ], style=[2])  
xtitle ("Dynamischer_Informationsgehalt", "Zeit_[s]",  
"Dynamischer_Informationsgehalt")
```

### B.3. Listing für Kap. 8

```

clear
rz      = 0.03;      // Zerfallsrate S
rzx     = 0.05;      // Zerfallsrate x
raS     = 0.05;      // für Aufaddierung S
rax     = 0.05;      // für Aufaddierung omega
rad     = 1;
Tend    = 500;
dt      = 0.1;      // Zeit-Schrittweite
t       = 0;
Tlist   = [t];
Ende    = Tend/dt; // Anzahl Zeitschritte
tcounter= 1;
n       = 6;        //Anzahl Agenten
amps    = 1;
ampx    = 1;
S       = amps*rand(n,n,Ende);
x       = ampx*rand(n,Ende); //0.1*ones(n,Ende);//
dji     = 0;
nji     = 0;
Summe   = 0;
amp     = 1.2;      // Häufigkeitsamplitude Kommunikation;
A       = ones(n,n); //Extremfall Kommunikation
eps     = 0.0005;
abb     = 0;
while (t<Tend) //ℰ (abb < 1)
    t=t+dt;
    Tlist=[Tlist,t];
    tcounter=tcounter+1;
//Matrix für die Interaktionen
//A=round(amp*rand(n,n)); //amp reguliert hier Häufigkeit)
// for o=1:n
//   A(o,o)=1;
// end

for i=1:n //Schleife Agenten
    dxji=0;
    for k=1:n;

```

```

    if k <> i //keiner kämpft gegen sich selbst

        dxji=dxji+ A(i,k)*rax*(0.5+0.5*(S(i,i,tcounter-1)-
            S(i,k,tcounter-1))/(abs(S(i,i,tcounter-1))
            +abs(S(i,k,tcounter-1))));

    end

end
x(i,tcounter)=x(i,tcounter-1)+(-rzx*x(i,tcounter-1)+
    rad*dxji)*dt;

for j=1:n // Schleife Signalspeicherelemente
    Summe=0;
    for z=1:n
        Summe=Summe+S(i,z,tcounter-1);
    end
    pji=1;//S(i,j,tcounter-1)/Summe; //Relative Wichtigkeit

    dsji=-rz*S(i,j,tcounter-1)+A(i,j)*x(j,tcounter-1)*pji*raS;
    S(i,j,tcounter)=S(i,j,tcounter-1)+dsji*dt;
end // end for Speicherelement

end // end for Agenten

    if sum(abs(x(:,tcounter)-x(:,tcounter-1)))<eps
        abb =1;
    end

end // end while

//Ausgabe der Signalspeicher für Dominanzwerte A_1,...,A_n
xwerte=(1:n);
for l=1:n
    xset("window",l)

    //faktor=max(S(l,:,Ende));

```

```

//B=1/faktor* S(l, :, Ende);
//plot2d3(xwerte, B, style=[2], frameflag=1, rect=[0, -2, n+1, 1.1])
plot2d3(xwerte, S(1, :, tcounter), style=[5], frameflag=1,
         rect=[0, 0, n+1, 1.1*max(S(1, :, tcounter))])
xtitle("Dominanzwerte", "Agent_Nr.", "Dominanz")
end

// Zeitliche Entwicklung der Dominanzwerte über die Zeit

liste=(1:tcounter)
for l2=1:n
  xset("window", n+5)
  xtitle("Dominanz_Ende", "Zeit_h", "Dominanz")
  plot2d(Tlist, x(l2, [liste]), style=5, frameflag=1,
         rect=[0, 0, 1.1*t, 1.2*max(x(1, [liste]))])
end

// Dominanzwerte für t=Tend, geordnet
//xset("window", 100)
//plot2d3(xwerte, gsort(x(:, Ende)), style=-4, frameflag=1,
         rect=[0, min(x(:, Ende)), n+1, 1.2*max(x(:, Ende))])
//xtitle("", "t", "x")

// Dominanzwerte für t=Tend,
xset("window", 101)
plot2d3(xwerte, x(:, tcounter), style=-4, frameflag=1,
         rect=[0, 0, n+1, 1.2*max(x(:, tcounter))])
xtitle("Dominanz_Ende", "Agent_Nr.", "Dominanz")

```

# Abbildungsverzeichnis

1.1. <i>D. discoideum</i> . . . . .	2
2.1. „Ackerbau“ und „Viehzucht“ bei Ameisen . . . . .	8
2.2. Metrisches vs. topologisches Distanzmodell . . . . .	9
3.1. Norbert Wiener . . . . .	14
3.2. Semiotische Dreidimensionalität . . . . .	17
4.1. Lyapunov Stabilität . . . . .	22
4.2. Distanzmodelle . . . . .	25
4.3. ISS-Kopplung: Kaskadensystem und gestörtes Feedback-System . . . . .	29
4.4. Kommunikationssystem nach Shannon . . . . .	31
4.5. Transinformation . . . . .	39
5.1. Der Kommunikationsprozess zwischen zwei Agenten. . . . .	47
5.2. Schema eines Agenten . . . . .	49
6.1. Taxonomie biologischer Information . . . . .	54
7.1. Transferfunktionen . . . . .	66
7.2. Phasenräume des Bienenmodells . . . . .	68
7.3. Simulation der Bienen 1 . . . . .	69
7.4. Phasenräume des Bienenmodells . . . . .	70
8.1. Rhesusmakak, Schopfmakak . . . . .	72
8.2. Dominanzhierarchie im Fall permanenter Kommunikation . . . . .	74
8.3. Zerfall der Dominanzhierarchie für große Zeiten . . . . .	75
8.4. Dominanzhierarchie im Fall sporadischer Kommunikation . . . . .	76
9.1. Änderung des Signalspeichers und des internen Zustandes in Abhängigkeit von eingehenden Signalen. . . . .	79
9.2. 1. Simulation des Entscheidungsprozesses . . . . .	81
9.3. Terminalzeiten für verschiedene Kontaktraten . . . . .	82
9.4. Dynamischer Informationsgehalt . . . . .	83
9.5. Dynamischer Informationsgehalt . . . . .	84

A.1. Turingmuster . . . . .	99
-----------------------------	----

# Tabellenverzeichnis

2.1. Diverse kollektive Prozesse . . . . .	10
3.1. Modalitäten biologischer Signale . . . . .	16
7.1. Parameterwerte bei der Simulation . . . . .	67
8.1. Konstanten und Parameterwerte bei der Simulation des Modells. . .	74
9.1. Konstanten- und Parameterwerte bei der Simulation. . . . .	80



## Literaturverzeichnis

- [Applebaum 2008] David Applebaum. Probability and Information. An integrated approach. Cambridge University Press, Cambridge, 2008
- [Ashby 1962] W. Ross Ashby. Principles of the self-organizing system. Principles of self-organization: Transactions of the university of illinois Symposium. Pergamon Press, London, 1962, pp. 255-278
- [Barbieri 2009] Marcello Barbieri. For a scientific biosemiotics. *Biosemiotics*, **1**, Springer-Verlag, 2009
- [Barbieri 2008] Marcello Barbieri. What is biosemiotics?. *Biosemiotics*, **1**, Springer-Verlag, 2009, pp.1-3
- [Bertalanffy 2009] Ludwig von Bertalanffy. General System Theory. Foundations, Development, Applications. George Braziller, New York, 2009
- [Bialek, Tishby 1999] William Bialek, Naftali Tishby. Predictive Information. <http://arxiv.org/pdf/cond-mat/9902341v1>
- [Bonabeau et al. 1999] Eric Bonabeau, Marco Dorigo, Guy Theraulaz . Swarm Intelligence. From natural to artificial systems. Oxford University Press, 1999
- [Broad 1925] Charles D. Broad. The Mind and its Place in Nature. London, 1925
- [Buckley 1983] Ralf Buckley. Interaction between ants and membracid bugs decreases growth and seed set of host plant bearing extrafloral nectaries. *Oecologia*, **58**, Springer-Verlag, 1983, pp.132-136
- [Camazine et al. 2003] Scott Camazine, Jean-Louis Deneubourg, Nigel R. Franks, James Sneyd, Guy Theraulaz, Eric Bonabeau . Self-Organisation in Biological Systems. *Princeton Studies in Complexity*, Princeton University Press, Princeton, 2003
- [Dahmen, Reusken 2006] Wolfgang Dahmen, Arnold Reusken. Numerik für Ingenieure und Naturwissenschaftler. Springer-Verlag, Berlin, 2006
- [Der et al. 2008] Ralf Der, Frank Güttler, Nihat Ay. Predictive information and emergent cooperativity in a chain of mobile robots. *Artificial Life XI*, 2008

- [Erdi 2008] Peter Erdi. Complexity Explained. Springer-Verlag, Berlin, 2008
- [Farina 1996] Walter M. Farina. Food-exchange by foragers in the hive - a means of communication among honey bees? *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **38**, 1996, p. 59-64
- [Fox 2008] Dirk Fox. Entropie. *Datenschutz und Datensicherheit* **8**, 2008, p.543ff
- [Geissman 2002] Thomas Geissman. Vergleichende Primatologie. Springer-Verlag, Berlin, 2002
- [von Glaserfeld 1974] Ernst von Glaserfeld. Signs, Communication and Language. *Journal of Human Evolution*, **27**, 1974, pp. 465-474
- [Gordon 1985] Deborah M. Gordon. The dynamics of the daily round of the harvester ant colony (*Pogonomyrmex barbatus*). *Animal Behaviour*, **34,5**, 1985, pp. 1402-1419
- [Greene, Gordon 2003] Greene, M.J., Gordon, D.M., Cuticular hydrocarbons inform task decisions. *Nature*, **423**, 2003, p. 32
- [Grüne 2006] Lars Grüne. Mathematische Kontrolltheorie II: Nichtlineare Systeme. Vorlesungsskript. SS 2006, Universität Bayreuth. [http://www.math.uni-bayreuth.de/~lgruene/kontrolltheorie06/skript\\_kt2.pdf](http://www.math.uni-bayreuth.de/~lgruene/kontrolltheorie06/skript_kt2.pdf)
- [Haddad et al. 2005] Wassim M. Haddad, Vijaysekhar Chellaboina, Sergey G. Nersesov. Thermodynamics. A dynamical systems approach. Princeton Series in Applied Mathematics, Princeton, 2005
- [Haddad, Hui 2009] Wassim M. Haddad, Qing Hui. Complexity, self-organization, swarms and system thermodynamics. *Nonlinear Analysis. Real world applications*, **10**, Elsevier, 2009, pp. 531-543
- [Haddad, Chellaboina 2008] Wassim M. Haddad, V. Chellaboina. Nonlinear dynamical Systems and control: a Lyapunov-based approach. Princeton University Press, Princeton, 2008
- [Haddad et al. 2006] Wassim M. Haddad, Tomohisa Hayakawab, James M. Baileyc. Adaptive control for nonlinear compartmental dynamical systems with applications to clinical pharmacology. *Systems & Control Letters*, **55**, Elsevier, 2006, p. 62-70
- [Haken 2006] Hermann Haken. Information and Self-Organisation. Springer-Verlag, Berlin, 2006

- [Haken, Haken-Krell 1989] Hermann Haken, Maria Haken-Krell. Entstehung von biologischer Information und Ordnung. Wissenschaftliche Buchgesellschaft Darmstadt, Darmstadt, 1989
- [Hölldobler, Wilson 2010] Bert Hölldobler, Edward O. Wilson. Der Superorganismus. Springer-Verlag, Berlin 2010
- [Kappeler 2009] Peter Kappeler, Verhaltensbiologie. Springer-Verlag, Berlin, 2009
- [Korst, Velthuis 1982] P.J.A.M. Korst, H.H.W. Velthuis. The Nature of Trophalaxis in Honeybees, *Insectus Socius*, **29**, 1982, pp.209-221
- [Küppers 1996] Bernd-Olaf Küppers. Der semantische Aspekt von Information und seine evolutionsbiologische Bedeutung. *Nova Acta Leopoldina*, **294**, 1996, pp.195-219
- [Kupfmüller 1954] Karl Kupfmüller. Die Entropie der deutschen Sprache. *Fernmeldetechn. Zeitschrift* **7**, 1954, pp. 265-272
- [Loomis 1982] William F. Loomis. Dictyostelium Discoideum: A developmental system. Academic Press, New York, 1975
- [Lyapunov 1892] Alexander M. Lyapunov. The General Problem of the Stability of Motion. Kharkov Mathematical Society, Kharkov, 1892
- [Lyre 2002] Holger Lyre. Informationstheorie. Eine philosophisch-naturwissenschaftliche Einführung. UTB-Verlag, Stuttgart, 2002
- [Mikhailov, Calenbuhr 2002] Alexander S. Mikhailov, Vera Cahlenbuhr. From Cells to societies. Models of complex coherent Action. Springer-Verlag, Berlin, 2002
- [Murray 2003] James D. Murray. Mathematical Biology I: An Introduction. Springer-Verlag, Berlin 2003
- [Murray 2003] James D. Murray. Mathematical Biology II: Spatial Models and Biomedical Applications. Springer-Verlag, Berlin, 2003
- [North et al. 1997] R. D. North, C. W. Jackson, P. E. Howse. Evolutionary aspects of ant-fungus interactions in leaf-cutting ants. *Trends in Ecology & Evolution*, **12,10**, 1997, pp.386-389
- [Noser 2004] Stefan Noser. Selbstorganisierte Dominanz-Hierarchien in einer virtuellen Welt, Diplomarbeit an der Universität Zürich, Zürich, 2004

- [Prüß et al. 2007] Jan W. Prüß, Roland Schnaubelt, Rico Zacher. Mathematische Modelle in der Biologie: Deterministische homogene Systeme. Birkhuser-Verlag, 2007
- [Quastler 1953] Henry Quastler (Hrsg.), Information Theory in Biology. University of Illinois Press, Illinois, 1953
- [Ravn 1995] Ib Ravn. Chaos, Quarks und schwarze Löcher: Das ABC der neuen Wissenschaften. Verlag Antje Kunstmann GmbH, München, 1995
- [Rechenberg 2003] Zum Informationsbegriff der Informationstheorie. *Informatik Spektrum*, **14**, Springer-Verlag, Berlin, 2003
- [Reed et al. 1997] Caitlin Reed, Timothy G. O'Brien, Margaret F. Kinnaird. Male Social Behavior and Dominance Hierarchy in the Sulawesi Crested Black Macaque (*Macaca nigra*). *International Journal of Primatology*, **18**, **2**, 1997, pp. 247-260
- [Rendall et al. 2009] Drew Rendall, M. J. Owren, M. J. Ryan.. What do animal signs mean? *Animal Behaviour*, **78**, 2009, pp. 233-240
- [Reynolds 1987] Craig W. Reynolds. Flocks, herds and schools: A distributed behavioral model. Proceeding SIGGRAPH '87 Proceedings of the 14th annual conference on Computer graphics and interactive techniques, 1987
- [Rosenberg, McShea 2008] Alex Rosenberg, Daniel W. McShea. Philosophy of Biology. A Contemporary Introduction. Routledge, New York, 2008
- [Scarantino 2010] Andrea Scarantino. Animal communication between information and influence. *Animal Behaviour*, 2010, pp.1-5
- [Schmickl, Crailsheim 2007] Thomas Schmickl, Karl Crailsheim. Trophalaxis within a robotic swarm: bio-inspired communication among robots in a swarm. *Auton. Robot.*, **25**, 2008, pp. 171-188
- [Schmickl 2006] Thomas Schmickl. Trophalaxis among swarm-robots: A biologically inspired strategy for swarm robotics. Proceedings of BioRob 2006, Biomedical robotics and biomechatronics, Pisa, S. 377 - 382.
- [Scott-Phillips 2008] T.C. Scott-Phillips. Defining biological communication. *Journal of evolutionary Biology*, **21**, 2008, pp.387-395
- [Scott-Phillips 2010] T.C. Scott-Phillips. Animal communication: insights from linguistig pragmatics. *Animal Behaviour*, **79**, Elsevier, 2010

- [Sebeok 2000] Thomas Sebeok. Semiotics as Bridge between humanities and sciences. Semiotics and Information Sciences. Legas Press, Ottawa, 2000
- [Seyfarth et al. 2010] Robert M. Seyfarth, Dorothy L. Cheney, Thore Bergman, Julia Fischer, Klaus Zuberbühler, Kurt Hammerschmidt. The central importance of information in studies of animal communication. *Animal Behaviour*, **80**, Elsevier, 2010, pp. 3-8
- [Shannon 1948] Claude E. Shannon, A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, **Vol. 27**, pp. 379-423
- [Shannon, Weaver 1949] Claude E. Shannon, Warren Weaver. The mathematical Theory of communication. The University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 1949
- [Sharov 1991] Alexei Sharov. Biosemiotics: A Functional-Evolutionary Approach to the Analysis of the sense of Information. Biosemiotics. The Semantic Web. Mouton de Gruyter, Berlin, 1991
- [Sontag 1989] Eduardo D. Sontag. Smooth stabilization implies coprime factorization. *IEEE Transactions on Automatic Control*, **AC-34**, 1989, pp. 435-443
- [Sontag, Wang 1995] Eduardo D. Sontag, Y.Wang. On characterizations of the input-to-state stability property. *Syst. control Lett.*, **24**, 1995, pp 351-359
- [Sontag 2007] Eduardo D. Sontag. Input to state stability: Basic concepts and results. *Nonlinear and Optimal Control Theory*, Springer-Verlag, Berlin, 2007, pp.163-220
- [Sontag 2007] Eduardo D. Sontag. On the input-to-state stability property. *European J. Control*, 1995, pp.24-36
- [Stephan 2007] Achim Stephan. Emergenz: Von der Unvorhersagbarkeit zur Selbstorganisation. Menits Verlag, Paderborn, 2007
- [Sumpter 2006] David Sumpter. The principles of collective animal behaviour. *Phil. Trans. R. So. B*, **361**, pp. 5-22, 2006
- [Surulescu 2008] Christina Surulescu. Räumliche Musterbildung. Vorlesungsskript. IANS, Universität Stuttgart, 2008.  
[http://www.ians.uni-stuttgart.de/lehre/surulescu/ws0809/pdes\\_14.pdf](http://www.ians.uni-stuttgart.de/lehre/surulescu/ws0809/pdes_14.pdf)
- [Turing 1952] Alan M. Turing. The Chemical Basis of Morphogenesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, Vol.237, No. 641. (Aug. 14, 1952), pp. 37-72.

- [Wagner, Danchin 2009] Richard H. Wagner. Étienne Danchin, A taxonomy of biological Information. Preprint 2009
- [von Weizäcker 1981] Carl F. von Weizäcker. Die Einheit der Natur. Carl Hanser Verlag, München, 2003
- [Wiener 1948] Norbert Wiener. Cybernetics: Or Control and Communication in the Animal and the Machine. MIT Press. Cambridge, 1948
- [Wiggins 1990] S. Wiggins. Introduction to applied nonlinear dynamical systems and chaos. Springer Verlag, New York, 1990
- [Wirsching 2006] Günther Wirsching. Gewöhnliche Differentialgleichungen. Teubner Verlag, Wiesbaden, 2006
- [Witzany 2009] Günther Witzany. Biocommunication and Natural Genome Editing. Springer-Verlag, Berlin, 2009
- [Yockey 2005] Hubert P. Yockey. Information theory, evolution, and the origin of life. Cambridge University Press, Cambridge, 2005

# Index

- Chondromyces apiculatus*, 10  
*Dictyostelium discoideum*, 10, 15, 91  
*Eumycetozoa*, 91  
*Macaca fuscata*, 71  
*Macaca mulatta*, 71  
*Macaca nigra*, 71  
*Myxococcus xanthus*, 10  
*Panulirus Argus*, 10  
*Pogonomyrmex barbatus*, 77  
*Polysphondylium violaceum*, 10  
*Schistocerca gregaria*, 10  
*Temnothorax albipennis*, 9
- Agent, 44–46, 48, 51  
 Asymptotisch stabil, 21, 22
- Biokommunikation, 14  
 Biologische Information, 2, 53, 90  
 Biologische Kommunikation, 1, 6, 13, 15  
 Biosemiotik, 14, 91
- c-AMP, 15, 91
- Differentielle Entropie, 35  
 Dynamische Information, 3, 55, 59, 60, 80, 83, 84, 88
- Emergenz, 3, 89, 92  
 Empfänger, 31  
 Entropie, 32, 34, 35, 56  
 Erhaltungsgleichung, 96  
 Externe Signalgrößen, 43
- Führerschaft, 9, 88
- Flocking rules, 10, 94
- Gestörtes Feedback-System, 30
- Informationserhaltung, 57, 60  
 Informationsgehalt, 5, 31, 32  
 Informationsgenerierung, 57, 60  
 Informationsquelle, 31  
 Informationsreduktion, 57, 60  
 Informationssenke, 31  
 Input-to-state Stabilität, 5, 24, 26, 28, 29, 65, 78  
 Integrität und Variabilität, 8, 87  
 Interne Kontrollgrößen, 43  
 ISS-Lyapunov-Funktion, 26
- Kanal, 31  
 Kaskadensystem, 29  
 Kommunikation, 13  
 Kybernetik, 13
- Lyapuno stabil, 21  
 Lyapunov stabil, 4, 21
- Metrisches Distanzmodell, 11, 94  
 Musterbildung, 95
- Negative Rückkopplung, 8
- Positive Rückkopplung, 8  
 Pragmatic turn, 15  
 Pragmatik, 14, 53  
 Pragmatische Ebene, 16  
 Predictive information, 38, 40

- Reaktions-Diffusions-Systeme, 95  
Reiz-Reaktionsschwellen, 87  
Relative Wichtigkeit, 55, 56
- Schwarm, 7, 45, 94  
Selbstorganisation, 2, 3, 71, 77, 89, 94  
Semantik, 15, 53  
Semantische Ebene, 16  
Semantische Entropie, 56, 60, 62  
Semiotische Dreidimensionalität, 16,  
55  
Sender, 31  
Shannonsche Informationstheorie, 2, 5,  
30, 41, 53  
Signaldissipation, 46  
Speicher, 45–49  
Speicher, 78  
Synchronisation, 10, 75, 88  
Syntaktische Ebene, 16
- Topologisches Distanzmodell, 11, 94  
Transinformation, 37, 38  
Trophallaxis, 63
- Vergleichsfunktionen, 25, 26  
Verhaltensattraktor, 44
- Zoosemiotik, 15