

Известия высших учебных заведений. Прикладная нелинейная динамика. 2023. Т. 31, № 4  
Izvestiya Vysshikh Uchebnykh Zavedeniy. Applied Nonlinear Dynamics. 2023;31(4)

Научная статья  
УДК 530.182

DOI: 10.18500/0869-6632-003049

EDN: VDDRLX

## Оптимальный баланс индивидуального и коллективного в кормодобывании медоносных пчёл

*В. М. Терешко*

Институт теоретической и экспериментальной биофизики, Пущино, Россия

E-mail: ✉val.ter@virgin.net

Поступила в редакцию 11.01.2023, принята к публикации 10.04.2023,

опубликована онлайн 30.06.2023, опубликована 31.07.2023

**Аннотация.** *Цель.* Ранее мы разработали минимальную модель кормодобывания в колонии медоносных пчёл, применимую для описания как процесса принятия решений, так и фазового перехода между двумя поведенческими модами колонии, индивидуальной и коллективной. В данной работе мы показываем, что эта модель применима также для определения оптимального разделения труда в колонии, а именно для определения оптимальных пропорций между разными типами фуражиров, разведчиками и рекрутами. *Модель.* Мы представляем этапы процесса кормодобывания в виде реакций химической кинетики, что приводит к уравнениям реакции–диффузии. Реакционная часть описывает динамические моды процесса кормодобывания: вербовку безработных фуражиров к прибыльным источникам пищи, отказ работающих фуражиров от источников, которые стали неприбыльными в результате их эксплуатации, и разведку. Диффузия описывает передачу информации в колонии медоносных пчёл. Мы предполагаем практически идеальную точность передачи и использования информации об источниках пищи в колонии, что моделируется очень малым коэффициентом диффузии работающих фуражиров в информационном пространстве. Напротив, коэффициент диффузии безработных фуражиров выбирается большим, чтобы обеспечить их полное перемешивание в информационном пространстве. Это моделирует одинаковую доступность к передаваемой информации для всех безработных фуражиров в улье. *Результаты.* Мы рассматриваем прибыль колонии на эксплуатируемом источнике пищи как количество фуражиров, работающих на данном источнике, взвешенное по его ценности для колонии. Найдено, что при росте интенсивности разведки прибыль колонии сначала растёт, а затем начинает падать, иллюстрируя таким образом, что существует оптимальный баланс разведчиков и рекрутов, который обеспечивает наибольший приток пищевого ресурса в колонию. *Заключение.* Оптимальное разделение труда в колонии медоносных пчёл, определяющее динамический баланс между исследованием и эксплуатацией в постоянно меняющейся окружающей среде, является залогом выживания колонии. Учитывая, что разведчики используют исключительно личную информацию, а рекруты пользуются всем преимуществом социума, то есть социальной информацией, можно сказать, что наша модель описывает оптимальный баланс между индивидуальным и коллективным в колонии.

**Ключевые слова:** колония медоносных пчёл, кормодобывание, разведка, вербовка к источнику, индивидуальное поведение, коллективное поведение, прибыль колонии, оптимальное соотношение фуражиров.

**Благодарности.** Работа проведена в рамках государственного задания № 075-00381-21-00.

**Для цитирования:** Терешко В. М. Оптимальный баланс индивидуального и коллективного в кормодобывании медоносных пчёл // Известия вузов. ПНД. 2023. Т. 31, № 4. С. 439–451. DOI: 10.18500/0869-6632-003049. EDN: VDDRLX

Статья опубликована на условиях Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).

## Optimal balance of individual and collective in honeybee foraging

V. M. Tereshko

Institute of Theoretical and Experimental Biophysics of the RAS, Pushchino, Russia

E-mail: ✉val.ter@virgin.net

Received 11.01.2023, accepted 10.04.2023, available online 30.06.2023, published 31.07.2023

**Abstract.** *Purpose.* Previously, we developed a minimal foraging model in a honey bee colony that is applicable to describe both the decision-making process and the phase transition between two behavioral modes of the colony, individual and collective. In this paper, we show that this model is also applicable to determine the optimal division of labor in the colony, namely, to determine the optimal proportions between different types of foragers, scouts and recruits. *Model.* We represent the steps in the foraging process as reactions of chemical kinetics, which leads to reaction–diffusion equations. The reaction part describes the dynamic modes of the foraging process: the recruitment of unemployed foragers to profitable food sources, that have become unprofitable as a result of their exploitation, and scouting. Diffusion describes the transfer of information in a honey bee colony. We assume almost perfect accuracy in the transmission and use of information about food sources in the colony, which is modeled by a very small diffusion coefficient of working foragers in the information space. On the contrary, the diffusion coefficient of unemployed foragers is chosen large to ensure their full mixing in the information space. This models the equal accessibility to transmitted information for all unemployed foragers in the hive. *Results.* We consider the profit of a colony on an exploited food source as the number of foragers working on that source, weighted by its value to the colony. It was found that with an increase in the intensity of scouting, the profit of the colony first grows, and then begins to fall, thus illustrating that there is an optimal balance of scouts and recruits, which ensures the greatest influx of food resources into the colony. *Conclusion.* An optimal division of labor in a honey bee colony, defining a dynamic balance between exploration and exploitation in a constantly changing environment, is essential to the survival of the colony. Considering that scouts use exclusively personal information, and recruits take advantage of social information, we can say that our model describes the optimal balance between the individual and the collective in the colony.

**Keywords:** honey bee colony, foraging, scouting, recruitment to the source, individual behaviour, collective behaviour, colony profit, optimal ratio of foragers.

**Acknowledgements.** The work was fulfilled within the framework of the state assignment No. 075-00381-21-00.

**For citation:** Tereshko VM. Optimal balance of individual and collective in honeybee foraging. *Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics.* 2023;31(4):439–451. DOI: 10.18500/0869-6632-003049

*This is an open access article distributed under the terms of Creative Commons Attribution License (CC-BY 4.0).*

### Введение

Для успешной жизнедеятельности колония медоносных пчёл должна эффективно исследовать и эксплуатировать окружающее пространство, то есть находить и использовать привлекательные источники, богатые нектаром и пыльцой. Считается, что на индивидуальном уровне такое поведение демонстрируют два типа фуражиров: разведчики, которые самостоятельно ищут пищу, и рекруты, которых товарищи по гнезду направляют к источникам пищи с помощью так называемого виляющего танца [1]. Первые ответственны главным образом за исследование окружающего пространства и в меньшей степени за эксплуатацию, а вторые сосредоточены исключительно на эксплуатации источников пищи.

Между эксплуатацией уже известных ресурсов и поиском новых должен существовать определённый (динамический) баланс. С одной стороны, даже при эксплуатации богатых источников всегда есть вероятность существования ещё не разведанных источников, которые обильнее, доступнее (в том числе и по сложности извлечения нектара из цветка), превосходят качеством пищевых компонентов и т. п. Использование последних сможет как увеличить объём, так и

повысить качество собираемого ресурса. Поэтому среди фуражиров должно быть достаточное количество разведчиков, способных отыскать новые источники.

Вышесказанное справедливо для произвольной, в том числе неизменной, окружающей среды. Последняя, конечно, является идеализацией в реальном мире. В процессе эксплуатации источники истощаются и становятся менее привлекательными для пчёл. В итоге фуражиры отказываются от таких источников, становятся временно безработными и ожидают в улье информацию о других, более привлекательных источниках. Такую информацию приносят в улей как фуражиры, работающие на рентабельных в данный момент источниках, так и разведчики.

В реальности же картина ещё сложнее из-за естественной изменчивости окружающей среды. В любой день одни растения расцветают, а другие естественным образом истощаются. Количество нектара в цветке зависит от относительной скорости секреции и реабсорбции. У разных цветков пики секреции наблюдаются в разное время суток [2]. Также концентрация нектара тесно связана с относительной влажностью окружающей среды. После дождя некоторые истощенные растения могут восстановить способность давать нектар [3]. Также следует учитывать, что неблагоприятные условия окружающей среды, такие как ураганы, ливни, град, могут повредить растения и кардинально изменить цветочный ландшафт.

Таким образом, колонии требуется достаточное количество разведчиков, чтобы в постоянно меняющейся среде находить прибыльные (на текущий момент) источники. Однако их количество не должно быть настолько большим, чтобы ограничить число рекрутов. Исследуя окружающее пространство, разведчики находят источники разного качества, как ценные для колонии, так и не очень. Рекруты же всегда нанимаются исключительно на прибыльные источники и совершают полёты на свой источник до тех пор пока последний сохраняет привлекательность в их глазах, что обеспечивает устойчивый поток пищевого ресурса в улей. Также танцоры, рекламируя свой источник, могут завербовать не одного, а несколько рекрутов, что максимизирует пищевой поток. Именно механизм вербовки новобранцев, или рекрутирование, обеспечивает эффективность эксплуатации.

Исходя из вышесказанного, естественным образом возникает вопрос: как найти компромисс между исследованием и эксплуатацией? Другими словами, как колония медоносных пчёл регулирует количество разведчиков и рекрутов в быстро меняющихся условиях окружающей среды? Как оказалось, это во многом зависит от структуры и распределения кормовых участков в окружающей среде [4, 5], но это по-прежнему является вопросом дискуссий [6].

Очевидно, что танцы полезны, если вероятность самостоятельного обнаружения источников пищи невысока, когда, например, участки цветов очень маленькие или очень далекие [7]. В этих условиях танцы полезны, поскольку достаточно единственного фуражира, который вовлечёт в процесс других [7]. Во всех случаях, когда ресурсы были малой плотности, танцующие колонии работают лучше, чем разведочные колонии [8].

Исследовать важность рекрутирующих танцев помогает техника создания так называемых дезориентированных танцев, когда без света или только с рассеянным светом пчёлы не могут передать местоположение источника пищи в процессе танца [4, 9, 10]. Исследования на уровне колонии при нормальном и дезориентированном танце показывают, что танец виляния улучшает кормопроизводство колонии в случаях сложности нахождения источников пищи [9], их непостоянства или недолговечности [5]. Также информация о местоположении источников была полезной, когда ресурсы были распределены неравномерно [4].

Также необходимо учитывать, что пчелиные семьи могут набирать вес всего за несколько недель в году. По этой причине критически важно, чтобы колония могла использовать доступные высококачественные ресурсы при хороших условиях кормодобывания, и танец, вероятно, будет играть важную роль в максимизации эффективности кормодобывания в такие периоды [8].

Однако в условиях высокой плотности ресурсов вербовка может нанести ущерб добыче пищи, потому что пчёлам не нужна социальная информация для достижения успеха в этом случае [10, 11]. Если затраты энергии и времени, связанные с использованием социальной информации, высоки и не приносят значительных преимуществ, то стратегия ожидания социальной информации становится контрпродуктивной [12].

Существуют две гипотезы о пчёлах-разведчиках: (i) только некоторые особи имеют склонность к разведке [13] или (ii) все пчёлы склонны к разведке [14].

Первая гипотеза предполагает генетически предопределённую специализацию пчёл. С. Дреллер предположил, что склонность собирателя к разведке имеет сильную генетическую основу, так что некоторые рабочие колонии будут преимущественно разведывать, а не следовать за вербовочными танцами. С помощью деструктивного отбора проб он определил, что есть генетическая основа для того, чтобы быть разведчиком или рекрутом [13]. Подобное влияние генотипа на склонность индивидуума к выполнению определенных задач было обнаружено ранее между сборщиками пыльцы и сборщиками нектара [15–19]. Вышеуказанное может привести к мысли, что разведчики являются генетически детерминированными специалистами-исследователями.

Вторая гипотеза предполагает универсальность агентов колонии и её возможную адаптивность к изменению внутренних и внешних условий. К первым относится, например, уровень запасов пищи в улье, а ко вторым изменения в окружающей среде. В рамках данной концепции роль насекомого определяется его реакцией на различные уровни стимулов, то есть функциональная организация колонии определяет роль индивидуума в ней [20, 21]. В свете такого понимания считается, что строгое разделение между разведчиком и рекрутом маловероятно [1]. Ключевой задачей здесь становится изучение механизмов, регулирующих распределение задач и разделение труда в сообществах насекомых [14, 22].

В средах, где наличие пищи меняется быстро и непредсказуемо, адаптивное распределение фуражиров между разведкой и наймом на работу (с помощью вербовки) является жизненно важным для колонии [23]. Вместе с тем, механизмы, определяющие адаптивность, не исключают влияния генетики, поскольку на порог ответа индивидуума вполне может влиять его генотип [24, 25].

Существуют несколько моделей, определяющих оптимальные пропорции фуражиров [26–28]. Все эти модели являются специализированными, то есть они специально разрабатывались под решение вышеуказанной задачи.

В данной работе мы покажем, что наша минимальная модель кормодобывания медоносных пчёл способна демонстрировать оптимальную пропорцию разведчиков. В отличие от вышеуказанных моделей, она универсальна. Даже в усечённом виде (без учёта разведки) эта модель демонстрирует базовый принцип принятия решений, обеспечивающий успех колонии — выбор и эксплуатацию наилучших источников (из известных колонии на рассматриваемый момент времени) [29–31]. А полная модель уже демонстрирует как выбор лучших источников [32], так и фазовый переход от индивидуального поведения к комбинированному, индивидуальному плюс коллективному, где последнее играет доминантную роль в сборе ресурсов [33].

## 1. Минимальная модель кормодобывания

Выделим основные компоненты и стадии процесса добычи корма или фуражирования. Все фуражиры подразделяются на *работающих* и *безработных* [31, 33].

Работающие фуражиры ассоциированы со своим местом работы — цветочным участком. Возвращаясь в улей с добытым нектаром или пыльцой, фуражиры также несут информацию об источнике пищи и передают её сородичам в улье с помощью виляющего танца [20, 31, 33].

Безработные фуражиры не связаны с каким-либо определённым источником пищи. Можно сказать, что они не имеют «рабочего контракта». Безработные фуражиры делятся на *наблюдателей* и *разведчиков* [31, 33]. Первые — это резервная рабочая сила, которая ожидает в улье информацию об источниках пищи, и, получив эту информацию, может последовать к источнику и «устроиться» туда на работу. Сам процесс получения информации происходит путём наблюдения за танцами на небольшом участке возле входа в улей, называемого танцполом [20]. Вторые самостоятельно ищут источники пищи в окружающей среде. Если разведчики найдут ценный источник, то они могут перейти в разряд работающих на данном источнике.

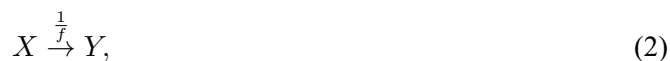
Медоносные пчёлы оценивают источник по своей внутренней шкале, главными критериями которой являются близость источника к улью, лёгкость извлечения нектара и его пищевая ценность, определяемая по концентрации сахаров, аминокислот и витаминов [20]. Несмотря на то, что пчёлы оценивают качество источника по множеству факторов, мы описываем фактор предпочтения единственным параметром, который можно назвать ценностью или прибыльностью источника [31, 33]. Эксперименты показывают, что таким параметром может быть чистая энергетическая эффективность источника нектара [20].

Обозначив работающих и безработных фуражиров  $X$  и  $Y$ , соответственно, представим этапы процесса кормодобывания в виде реакций химической кинетики.

Вербовка или рекрутирование в улье может быть описана автокаталитической реакцией, когда нанятый на работу наблюдатель, ставший после этого рекрутом, после отработки своей «смены», становится нанимателем для других наблюдателей:



Ранее прибыльный источник может потерять свою привлекательность для колонии, как вследствие его истощения в процессе эксплуатации, так и по природным причинам, естественным или катастрофическим. Отказ от неприбыльного источника нектара происходит обратно пропорционально его текущей ценности. В этом случае работающий фуражир переходит в пул безработных:



где  $f$  — ценность источника.

Разведка окружающего пространства — важная составляющая поведения пчелиной семьи. Разведчики также могут собирать нектар и пыльцу из обнаруженного ими источника, пополняя запасы в улье. В этом случае они переходят в разряд работающих фуражиров, однако становятся ими не в результате общественного найма, а самостоятельным путем:



Так как число разведчиков в общей массе фуражиров колонии невелико (в среднем 10% [20]), мы полагаем  $\varepsilon$  малым.

Разведчики, использующие *личную* информацию об источниках, которые они самостоятельно разыскали в ходе исследования окружающей среды, формируют *индивидуальный* режим кормодобывания. Напротив, рекруты, получающие работу посредством вербовки, то есть используя *социальную* информацию, формируют *коллективный* режим кормодобывания.

Стадии (1)–(3) приводят к следующим уравнениям реакции–диффузии:

$$\begin{aligned} \frac{\partial x(\mathbf{r}, t)}{\partial t} &= \left( y(\mathbf{r}, t) - \frac{1}{f(\mathbf{r}, t)} \right) x(\mathbf{r}, t) + \varepsilon y(\mathbf{r}, t) + D_x \frac{\partial^2 x(\mathbf{r}, t)}{\partial \mathbf{r}^2}, \\ \frac{\partial y(\mathbf{r}, t)}{\partial t} &= - \left( y(\mathbf{r}, t) - \frac{1}{f(\mathbf{r}, t)} \right) x(\mathbf{r}, t) - \varepsilon y(\mathbf{r}, t) + D_y \frac{\partial^2 y(\mathbf{r}, t)}{\partial \mathbf{r}^2}, \end{aligned} \quad (4)$$

где  $x$  и  $y$  — плотности, а  $D_x$  и  $D_y$  — коэффициенты диффузии работающих и безработных фуражиров, соответственно, а  $f(\mathbf{r}, t)$  — *пищевой ландшафт*, который присваивает значение ценности каждой точке пространства  $\mathbf{r}$ .

Отдельно следует сказать о пространстве  $\mathbf{r}$ . Мы полагаем, что в своём мозге пчёлы способны создавать информационную карту физического пространства для навигации и поиска нужных источников. В общем случае, пространство  $\mathbf{r}$  есть именно информационное пространство. Работающие фуражиры приносят информацию об используемых источниках в улей и передают её наблюдателям посредством танца. Точность передаваемой информации может моделироваться значением  $D_x$ . Полагаем, что эта информация используется рекрутами практически идеально, то есть они точно находят нужный источник и эксплуатируют его. Это моделируется очень малым коэффициентом диффузии  $D_x$  (информация об источнике не расплывается в пространстве  $\mathbf{r}$ , а точно локализуется на требуемом источнике). Обратная ситуация с коэффициентом диффузии  $D_y$ , который мы выбираем большим. Этот коэффициент моделирует доступ наблюдателей к передаваемой (танцорами) информации. Мы предполагаем, что передаваемая информация одинаково доступна всем наблюдателям в улье, что можно смоделировать, полностью перемешав последних в информационном пространстве. Таким образом, система (4) фактически моделирует динамику информации в колонии медоносных пчёл.

Однако для пищевого ландшафта и работающих фуражиров, а именно динамикой и распределением последних мы интересуемся в первую очередь, это пространство может быть рассмотрено как физическое пространство. В этом случае пищевой ландшафт представляет собой распределение источников в реальном физическом пространстве, на которых концентрируются работающие фуражиры.

## 2. Динамический баланс

Для простоты анализа мы считаем, что пищевая ценность источников не меняется со временем. Вместе с тем ландшафт может меняться по своей структуре: в нём могут появляться новые компоненты — обнаруженные новые источники пищи, которые мы тоже считаем неизменными по их пищевой ценности. После того как пчёлы обнаружат все источники в рассматриваемом пространстве, далее они функционируют в «замороженном» ландшафте, когда  $f(\mathbf{r}, t) = f(\mathbf{r})$ .

Проведём компьютерное моделирование, решив систему (4) численно. Мы используем явный метод численного интегрирования уравнений в частных производных, когда пространство и время разбиваются на дискретные равномерные подынтервалы, а производные заменяются их конечно-разностными аппроксимациями. Численное интегрирование выполняется на двумерной решетке размером 10 на 10, с шагом по пространству и времени 0.2 и 0.0002, соответственно, что гарантирует устойчивость и сходимости явной схемы. На границах данного пространства,  $\Omega$ , отсутствуют потоки:  $\frac{\partial x}{\partial \mathbf{r}}|_{\mathbf{r} \in \Omega} = 0$ ,  $\frac{\partial y}{\partial \mathbf{r}}|_{\mathbf{r} \in \Omega} = 0$ .

Предполагается, что в начальный момент подавляющее число фуражиров являются безработными: начальная плотность работающих и безработных фуражиров в каждой из ячеек составляет  $x_0 = 0.001$  и  $y_0 = 1$ , соответственно. Другими словами, в начальный момент колония обладает минимальной информацией о доступных источниках, но её информационный ресурс велик. Коэффициент диффузии работающих фуражиров  $D_x = 0.001$ , что предполагает практически идеальную идентификацию источников пищи рекрутами. С другой стороны, коэффициент диффузии безработных фуражиров  $D_y = 10$ , что обеспечивает равную доступность наблюдателей к передаваемой (танцорами) информации.

Зададим пищевой ландшафт набором значений ценности  $q$ :  $f = f(q(\mathbf{r}, t))$ . Так как мы проводим численное интегрирование на двумерной решётке, то этот набор конечен, а его размер определяется соответственно размером решётки и шагом интегрирования по пространству.

Рассмотрим ландшафт с тремя пространственно разделёнными нишами, определяемыми ярко выраженными значениями ценности, за пределами которых ценность минимальна. Везде за пределами ниш уровень ценности может быть сколь угодно мал, но не равен нулю, чтобы предотвратить уход в бесконечность коэффициента отказа от неприбыльных источников, который обратно пропорционален ценности (см. уравнение (2)). Предполагается, что сначала, а именно до момента времени  $t = 60$ , пчёлам известна информация только о двух источниках пищи:

$$q(r_1, r_2, t < 60) = \begin{cases} 0.8 & \text{для } r_1 = 1, r_2 = 9, \\ 0.6 & \text{для } r_1 = 9, r_2 = 9, \\ 0.001 & \text{для всех остальных } r_1, r_2, \end{cases} \quad (5a)$$

а с наступлением этого момента они открывают третий источник, и им открывается весь ландшафт:

$$q(r_1, r_2, t \geq 60) = \begin{cases} 0.8 & \text{для } r_1 = 1, r_2 = 9, \\ 0.6 & \text{для } r_1 = 9, r_2 = 9, \\ 2 & \text{для } r_1 = 5, r_2 = 1, \\ 0.001 & \text{для всех остальных } r_1, r_2. \end{cases} \quad (5b)$$

Вышеуказанные ландшафты представлены на рис. 1, *a* и *b*, соответственно.

Заметим, что для чистоты эксперимента мы провели численное интегрирование с двумя вариантами пищевого ландшафта. Первый вариант описан в этой статье. Альтернативно мы «сгладдили» вышеприведённый ландшафт оператором диффузии. Коэффициент такой диффузии и время её действия были малыми, что предотвратило сколь-нибудь значимое расплывание источников, но, в то же время, действие диффузии было достаточным, чтобы обеспечить гладкость функции. В итоге получились гауссовы пики, как и должно быть при работе диффузии. Проведённое интегрирование этих двух вариантов привело к качественно идентичным результатам.

Пчёлы считают источник прибыльным, если его ценность превышает уровень, называемый порогом прибыльности [29–31, 33]. В нашей системе этот порог составляет  $T_p = \frac{1}{x_0 + y_0 - \varepsilon}$ . Пчёлы начинают танцевать только за те источники, ценность которых превышает этот порог. В этом случае привлекаются рекруты, то есть включается коллективная мода кормодобывания. Для источников, ценность которых ниже этого порога, добыча пищи происходит только индивидуально,

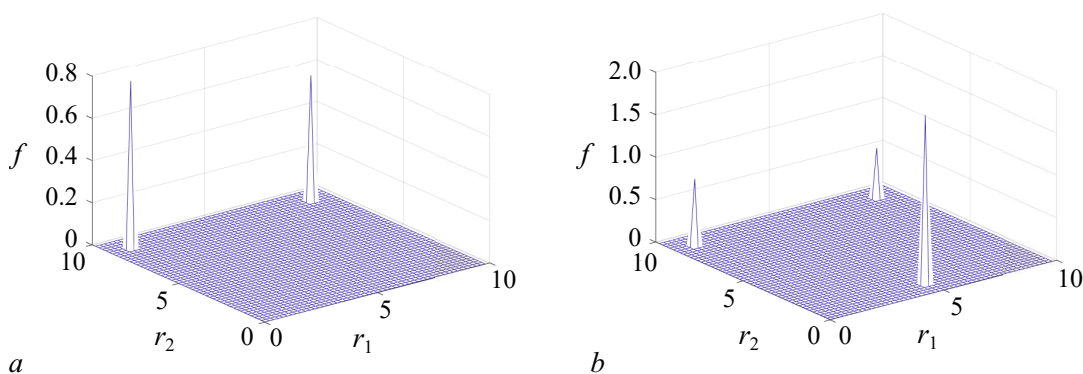


Рис. 1. Пищевой ландшафт, доступный колонии до  $t = 60$  (*a*) и после  $t = 60$  (*b*). Ценность источников на заднем плане обоих рисунков составляет, слева направо,  $f(\mathbf{r}) = 0.8$  и  $0.6$ , а ценность источника на ближнем плане на рис. *b* составляет  $f(\mathbf{r}) = 2$

Fig. 1. Food landscape available to the colony before  $t = 60$  (*a*) and so after  $t = 60$  (*b*). The background source value for both figures is, from left to right,  $f(\mathbf{r}) = 0.8$  and  $0.6$  respectively, and the foreground source value in figure *b* is  $f(\mathbf{r}) = 2$

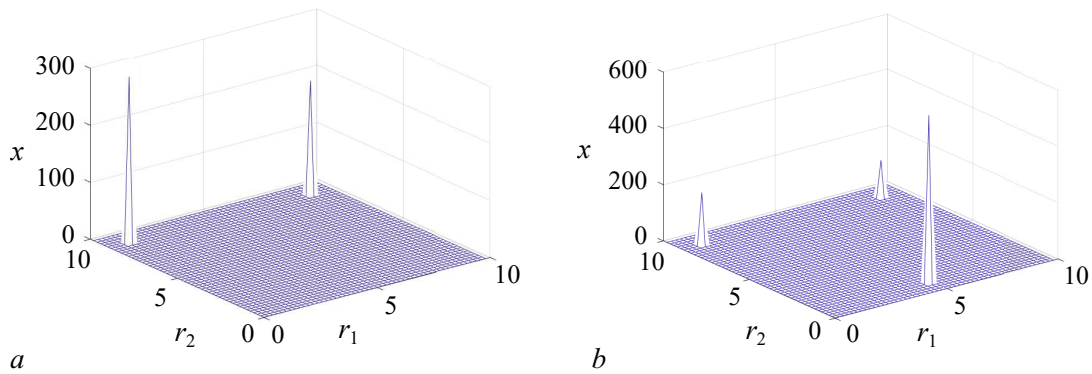


Рис. 2. Распределение плотности работающих фуражиров по пространству при  $t = 59.8$  (a);  $t = 200$  (b)  
 Fig. 2. Density distribution of working foragers at  $t = 59.8$  (a);  $t = 200$  (b)

без передачи информации товарищам по улью. В нашем случае ценность первоначально доступных источников (см. рис. 1, a) ниже порога, и поэтому при  $t < 60$  система находится в индивидуальной фазе кормодобывания. Далее колония находит прибыльный источник, ценность которого выше порога (см. рис. 1, b), и переходят к комбинированной фазе, включающей, как индивидуальную, так и коллективную компоненты поведения. В комбинированной фазе коллективная составляющая играет доминирующую роль, так как именно она (через вербовку) генерирует большинство фуражиров [33]. Поэтому не будет преувеличением называть комбинированную фазу коллективной, что отражает её суть.

Рассмотрим распределение плотности работающих фуражиров в заданном пищевом ландшафте для колонии с интенсивностью разведки  $\varepsilon = 0.1$ . Рис. 2, a демонстрирует распределение при  $t = 59.8$ , то есть в индивидуальной фазе. Как видно, фуражиры концентрируются на двух, известных к этому времени, источниках (плотности 293.3 и 201.9, соответственно). Если представить, что далее по времени пчёлам будут известны только эти два источника, указанные выше плотности не меняются, то есть это стационарные плотности для заданных параметров системы. Рис. 2, b демонстрирует распределение при  $t = 200$ , то есть уже в коллективной фазе кормодобывания. Сразу бросается в глаза, что основная масса работающих фуражиров концентрируется на прибыльном источнике, где плотность достигает 598.8. Вместе с тем плотность фуражиров на двух неприбыльных источниках уменьшается по сравнению с индивидуальной фазой (187.4 и 134, соответственно). Эти значения не меняются со временем, что говорит о их стационарности. При других значениях интенсивности разведки меняются только значения плотностей фуражиров, но картина качественно остаётся той же.

Таким образом, в коллективной фазе происходит перераспределение фуражиров: часть разведчиков переключается на наблюдение за танцами и становятся в итоге рекрутами. Так система подстраивается к изменившимся условиям (найденному прибыльному источнику в нашем случае), и возникает динамический баланс между разведчиками и рекрутами или, в более глобальном смысле, между исследованием и эксплуатацией.

### 3. Динамика прибыли и её оптимум

В стационарном, не зависящем от времени, пищевом ландшафте рассмотрим прибыль колонии  $P$  как общую по пространству плотность работающих фуражиров, взвешенных по ценности (в глазах пчёл) этого пространства:

$$P = \int_{\mathbf{r}} f(\mathbf{r})x(\mathbf{r}) d\mathbf{r}. \quad (6)$$



Упростим задачу, рассматривая дискретный набор пищевых источников с соответствующим им дискретным набором плотностей фуражиров. В этом случае определим прибыль  $P_d$ , как взвешенную (по ценности источников) сумму таких плотностей:

$$P_d = \sum_{i=1}^n f_i x_i, \quad (7)$$

где  $n$  — число источников пищи.

В принципе, можно рассматривать простые (невзвешенные) интеграл или сумму, и это тоже будет отражением прибыли колонии. Однако, если учесть, что ценность источника пищи — это комплексный показатель, включающий, например, такой компонент, как сложность извлечения нектара из цветка, мы считаем представленные выше определения прибыли более аргументированными.

Рассмотрим теперь динамику прибыли колонии,  $P_d$ , при разных уровнях интенсивности разведки  $\varepsilon$ . За образец выберем колонию с очень низкой интенсивностью разведки,  $\varepsilon = 0.001$ , которую фактически можно считать системой без разведки. На рис. 3, *a-d* прибыль такой колонии отображена сплошной линией. Как и ожидается при таком низком уровне разведки, прибыль колонии минимальна в индивидуальной фазе, то есть при  $t < 60$ . Однако в коллективной фазе происходит взрывной рост прибыли, стабилизируемый с течением времени (см. рис. 3, *a-d*,  $t \geq 60$ ). Для простоты назовём рассмотренную динамику базовой.

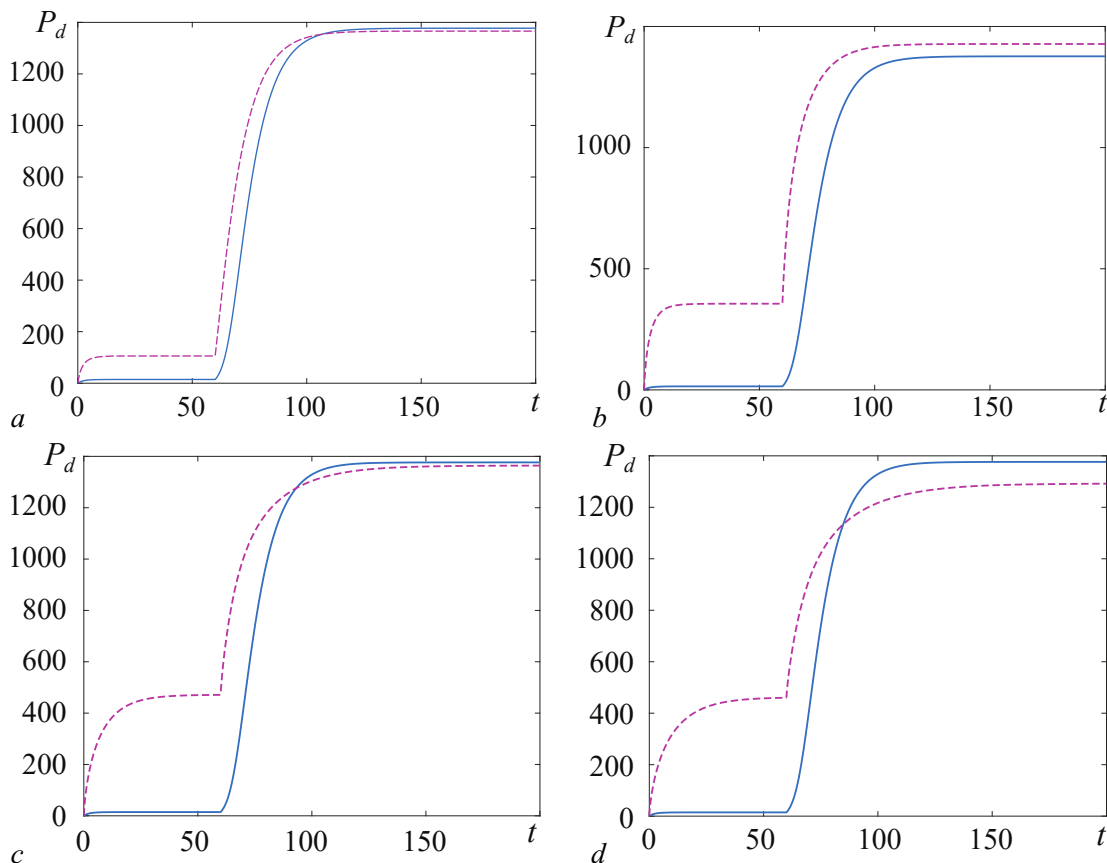


Рис. 3. Динамика прибыли колонии для разных уровней интенсивности разведки. Везде сплошная линия показывает динамику для  $\varepsilon = 0.001$ . Штриховая линия показывает динамику для:  $\varepsilon = 0.01$  (*a*);  $0.1$  (*b*);  $0.7$  (*c*);  $1.0$  (*d*)

Fig. 3. Colony profit dynamics for different levels of scouting intensity. Everywhere the solid line shows the dynamics for  $\varepsilon = 0.001$ . The dashed line shows the dynamics for:  $\varepsilon = 0.01$  (*a*);  $0.1$  (*b*);  $0.7$  (*c*);  $1.0$  (*d*)

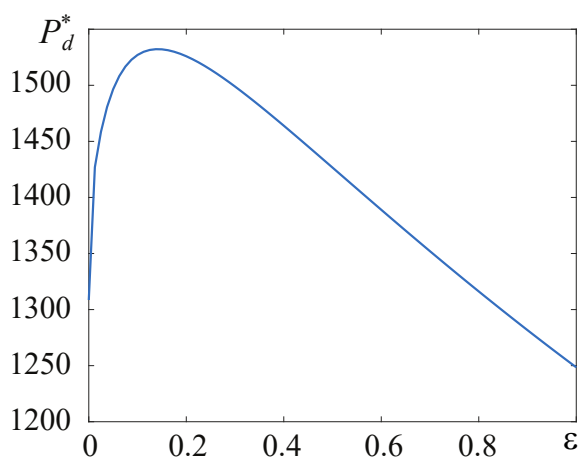


Рис. 4. Зависимость стационарного уровня прибыли колонии от интенсивности разведки

Fig. 4. Dependence of the stationary level of profit of the colony on the intensity of scouting

ясь немного ниже (см. рис. 3, *a*). С увеличением интенсивности разведки прибыль становится выше базовой (рис. 3, *b*,  $\epsilon = 0.1$ ). Однако дальнейшее увеличение интенсивности разведки приводит уже к снижению прибыли, которая падает ниже базовой (см. рис. 3, *c*,  $\epsilon = 0.7$  и рис. 3, *d*,  $\epsilon = 1.0$ ).

В соответствии с вышесказанным можно предположить, что существует некое оптимальное значение интенсивности разведки, которое обеспечивает наибольший приток пищевого ресурса в колонию. Чтобы подтвердить это, проведём простой эксперимент. В этот раз, для простоты, предположим, что пищевой ландшафт состоит из единственного источника, ценность которого достаточна для вербовки к нему безработных фуражиров из улья (источник на переднем плане, см. рис. 1, *b*). Предположим также, что этот источник известен пчёлам сразу, а не по прошествии некоторого времени, как ранее. Последнее просто ускорит выход прибыли колонии на её стационарный уровень,  $P_d^*$ . В нашем случае такой уровень стабильно обеспечивается при  $t \geq 60$  для любых значений  $\epsilon$ , рассматриваемых в этом эксперименте. Мы рассчитали стационарную прибыль колонии для интенсивности разведки от 0 до 1, и нашли, что оптимум прибыли достигается в диапазоне  $\epsilon = 0.125 \dots 0.15$  (рис. 4).

### Заключение

Фактически оптимальное разделение труда является залогом выживания колонии медоносных пчёл. Поэтому так важен правильный баланс между исследованием и эксплуатацией. Как мы увидели, система сама адаптивно подстраивается под значимые для колонии изменения в окружающей среде. Очевидно, что если разведчики обнаружат ценные, богатые пищевым ресурсом, источники, то рационально подключить других фуражиров колонии к их эксплуатации. Это происходит путём обмена информацией о найденном источнике с другими обитателями улья, используя универсальный язык пчёл — танец. В этом случае включается процесс вербовки рекрутов, то есть активизируется коллективная мода кормодобывания. Наша модель демонстрирует подобную адаптивность, когда при обнаружении прибыльного источника происходит поведенческий сдвиг в сторону усиления коллективной составляющей за счёт уменьшения разведчиков-индивидуалистов.

В отличие от разведчиков рекруты получают и используют социальную информацию. Насколько последняя эффективна, показывает взрывной рост прибыли колонии в коллективной фазе (см. рис. 3, *a-d*). Он начинается именно в тот момент, когда колония обнаруживает прибыльный источник и начинает вербовку на него безработных фуражиров. Механизм вербовки

Сравним вышеуказанную колонию с колониями, в которых разведка играет более значимую роль, а именно рассмотрим колонии с  $\epsilon = 0.01, 0.1, 0.7$  и  $1.0$  (см. рис. 3, *a-d*, штриховая линия для каждого варианта интенсивности разведки, соответственно). Во всех случаях динамика прибыли таких колоний напоминает базовую динамику, но с разными стационарными уровнями в индивидуальной и коллективной фазах. Как видим, в индивидуальной фазе прибыль для таких колоний везде выше базовой, причём рост прибыли пропорционален увеличению интенсивности разведки. Для коллективной фазы, а именно эта фаза является ведущей в кормодобывании реальной колонии, дело обстоит иначе. При  $\epsilon = 0.01$  в стационарном состоянии прибыль колонии практически равноценна прибыли базовой колонии, остава-

не что иное, как петля положительной обратной связи, то есть самоусиливающийся, автокаталитический, процесс. Такой рост ограничен конечностью пула безработных фуражиров, и заканчивается выходом системы в стационарное состояние. Сравнение стационарных уровней прибыли индивидуального и коллективного поведения наглядно иллюстрирует силу коллектива.

Учитывая, что вышеуказанный взрывной рост количества фуражиров соответствует изменению прибыльности пищевого ландшафта, можно фактически говорить о фазовом переходе в данном случае. Драматическое изменение количества работающих фуражиров связано с поведенческой перестройкой в колонии. Поэтому данный фазовый переход можно также назвать поведенческим переходом от индивидуального к коллективному.

При увеличении интенсивности разведки прибыль колонии сначала резко растёт, быстро достигая максимума, минуя который, она начинает медленно падать (см. рис. 4). Это косвенно подтверждает экспериментальные данные о том, что число разведчиков составляет в среднем 10% от общего числа фуражиров колонии [20].

Существует гипотеза, что разведчики — это неудавшиеся рекруты [25]. То есть это те наблюдатели, которые не смогли идентифицировать танец, а следовательно, и соответствующий ему источник, и решили искать пищу самостоятельно. Также есть потерявшиеся рекруты — те, которые смогли идентифицировать танец, но на пути к источнику потерялись, и случайно обнаружили другие, возможно даже новые, источники пищи [1, 14]. И тех и других можно назвать разведчиками поневоле. Учитывая вышесказанное, количество разведчиков коррелирует с количеством ошибок в системе, что, в свою очередь, говорит о некоем оптимальном (ненулевом) уровне ошибок в системе, дающем максимальную эффективность кормодобывания. Это тема для дальнейших исследований.

## References

1. Biesmeijer JC, de Vries H. Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2001;49(2–3):89–99. DOI: 10.1007/s002650000289.
2. Corbet SA, Unwin DM, Prÿs-Jones OE. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium*. *Ecol. Entomol.* 1979;4(1):9–22. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1979.tb00557.x.
3. Moore D, Van Nest BN, Seier E. Diminishing returns: the influence of experience and environment on time-memory extinction in honey bee foragers. *Journal of Comparative Physiology A*. 2011;197(6):641–651. DOI: 10.1007/s00359-011-0624-y.
4. Dornhaus A, Chittka L. Why do honey bees dance? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2004;55(4):395–401. DOI: 10.1007/s00265-003-0726-9.
5. Seeley TD. Progress in understanding how the waggle dance improves the foraging efficiency of honey bee colonies. In: Galizia C, Eisenhardt D, Giurfa M, editors. *Honeybee Neurobiology and Behavior*. Dordrecht: Springer; 2012. P. 77–87. DOI: 10.1007/978-94-007-2099-2\_7.
6. Schürch R, Grüter C. Dancing bees improve colony foraging success as long-term benefits outweigh short-term costs. *PLoS ONE*. 2014;9(8):e104660. DOI: 10.1371/journal.pone.0104660.
7. Beekman M, Lew JB. Foraging in honeybees—when does it pay to dance? *Behavioral Ecology*. 2008;19(2):255–261. DOI: 10.1093/beheco/arm117.
8. G'Anson Price R, Dulex N, Vial N, Vincent C, Grüter C. Honeybees forage more successfully without the “dance language” in challenging environments. *Science Advances*. 2019;5(2):eaat0450. DOI: 10.1126/sciadv.aat0450.
9. Sherman G, Visscher PK. Honeybee colonies achieve fitness through dancing. *Nature*. 2002; 419(6910):920–922. DOI: 10.1038/nature01127.
10. Donaldson-Matasci MC, Dornhaus A. How habitat affects the benefits of communication in

- collectively foraging honey bees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2012;66(4):583–592. DOI: 10.1007/s00265-011-1306-z.
11. Dornhaus A, Klügl F, Oechslein C, Puppe F, Chittka L. Benefits of recruitment in honey bees: effects of ecology and colony size in an individual-based model. *Behavioral Ecology*. 2006;17(3):336–344. DOI: 10.1093/beheco/arj036.
  12. Dechaume-Moncharmont FX, Dornhaus A, Houston AI, McNamara JM, Collins EJ, Franks NR. The hidden cost of information in collective foraging. *Proc. R. Soc. B*. 2005;272(1573):1689–1695. DOI: 10.1098/rspb.2005.3137.
  13. Dreller C. Division of labor between scouts and recruits: genetic influence and mechanisms. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1998;43(3):191–196. DOI: 10.1007/s002650050480.
  14. Seeley TD. Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1983;12(3):253–259. DOI: 10.1007/BF00290778.
  15. Calderone NW, Page Jr RE. Genotypic variability in age polyethism and task specialization in the honey bee, *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1988;22(1):17–25. DOI: 10.1007/BF00395694.
  16. Calderone NW, Page Jr RE. Effects of interactions among genotypically diverse nestmates on task specialization by foraging honey bees (*Apis mellifera*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1992;30(3–4):219–226. DOI: 10.1007/BF00166706.
  17. Dreller C, Fondrk MK, Page Jr RE. Genetic variability affects the behavior of foragers in a feral honeybee colony. *Naturwissenschaften*. 1995;82(5):243–245. DOI: 10.1007/BF01133602.
  18. Page Jr RE, Waddington KD, Hunt GJ, Fondrk MK. Genetic determinants of honey bee foraging behaviour. *Animal Behaviour*. 1995;50(6):1617–1625. DOI: 10.1016/0003-3472(95)80015-8.
  19. Page Jr RE, Erber J, Fondrk MK. The effect of genotype on response thresholds to sucrose and foraging behavior of honey bees (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A*. 1998;182(4):489–500. DOI: 10.1007/s003590050196.
  20. Seeley TD. *The Wisdom of the Hive: The Social Physiology of Honey Bee Colonies*. Cambridge, MA: Harvard University Press; 1995. 318 p.
  21. Theraulaz G, Bonabeau E, Deneubourg JN. Response threshold reinforcements and division of labour in insect societies. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1998;265(1393):327–332. DOI: 10.1098/rspb.1998.0299.
  22. Fewell JH, Bertram SM. Division of labor in a dynamic environment: response by honeybees (*Apis mellifera*) to graded changes in colony pollen stores. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 1999;46(3):171–179. DOI: 10.1007/s002650050607.
  23. Visscher PK, Seeley TD. Foraging strategy of honeybee colonies in a temperate deciduous forest. *Ecology*. 1982;63(6):1790–1801. DOI: 10.2307/1940121.
  24. Jones JC, Myerscough MR, Graham S, Oldroyd BP. Honey bee nest thermoregulation: Diversity promotes stability. *Science*. 2004;305(5682):402–404. DOI: 10.1126/science.1096340.
  25. Beekman M, Gilchrist AL, Duncan M, Sumpter DJT. What makes a honeybee scout? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 2007;61(7):985–995. DOI: 10.1007/s00265-006-0331-9.
  26. Johnson LK, Hubbell SP, Feener Jr DH. Defense of food supply by eusocial colonies. *American Zoologist*. 1987;27(2):347–358. DOI: 10.1093/icb/27.2.347.
  27. Jaffe K, Deneubourg JL. On foraging, recruitment systems and optimum number of scouts in eusocial colonies. *Insectes Sociaux*. 1992;39(2):201–213. DOI: 10.1007/BF01249295.
  28. Anderson C. The adaptive value of inactive foragers and the scout-recruit system in honey bee (*Apis mellifera*) colonies. *Behavioral Ecology*. 2001;12(1):111–119. DOI: 10.1093/oxfordjournals.beheco.a000372.
  29. Tereshko V. Reaction-diffusion model of a honeybee colony's foraging behaviour. In: *Parallel*

Problem Solving from Nature PPSN VI. PPSN 2000. Vol. 1917 of Lecture Notes in Computer Science. Berlin, Heidelberg: Springer; 2000. P. 807–816. DOI: 10.1007/3-540-45356-3\_79.

30. Tereshko V, Lee T. How information-mapping patterns determine foraging behaviour of a honey bee colony. *Open Systems & Information Dynamics*. 2002;9(2):181–193. DOI: 10.1023/A:1015652810815.
31. Tereshko V, Loengarov A. Collective decision making in honey-bee foraging dynamics. *Computing and Information Systems*. 2005;9(3):1.
32. Loengarov A, Tereshko V. Phase transitions and bistability in honeybee foraging dynamics. *Artificial Life*. 2008;14(1):111–120. DOI: 10.1162/artl.2008.14.1.111.
33. Tereshko V. Kinetic phase transition in honeybee foraging dynamics: Synergy of individual and collective. *Advances in Complex Systems*. 2020;23(6):2050019. DOI: 10.1142/S0219525920500198.

*Терешко Валерий Михайлович* — окончил Могилёвский машиностроительный институт (ныне Белорусско-Российский университет) по специальности «Автоматизированные системы управления» (1986). Защитил диссертацию на соискание учёной степени кандидата физико-математических наук в Московском государственном университете имени М. В. Ломоносова по специальности «Математическая физика» (МГУ, 1993). Работал исследователем и преподавателем в Институте физики (Могилёв, Беларусь), McMaster University (Hamilton, Canada), DAMPT (Cambridge, UK), UMIST (Manchester, UK), Max Planck Institute for Mathematics in Sciences (Leipzig, Germany), University of the West of Scotland (Paisley, UK) и Объединённом институте проблем информации (Минск, Беларусь). В настоящее время работает ведущим научным сотрудником в Институте теоретической и экспериментальной биофизики РАН. Научные интересы — возникающее коллективное поведение, нелинейная динамика и управление хаосом, биологически основанная обработка информации, реакционно-диффузионная динамика и образование структур.



Россия, 142290 г. Пущино, Московская обл., ул. Институтская, 3  
Институт теоретической и экспериментальной биофизики РАН  
E-mail: val.ter@virgin.net  
ORCID: 0000-0002-0303-8990  
AuthorID (eLibrary.Ru): 1035653