

УДК: 638.132+631.95:001.891.57

Моделирование продуктивности нектаропродуктивных (агро)экосистем

Кудряков А.В.*

*Лаборатория биологической и медицинской физики Уральского государственного
университета, Россия, 620083, г. Екатеринбург*

Аннотация. Рассматривается класс нектаропродуктивных (агро)экосистем. Большую роль в формировании продуктивности таких экосистем играют насекомые-опылители, в особенности медоносные пчелы, которые являются основными сборщиками нектара. В работе предлагается комплексная модель нектаропродуктивных экосистем, реализующая метод теоретической оценки и планирования продуктивности в зависимости от разнообразных условий. Наибольшее внимание в работе уделяется процессу фуражировки (сбора корма). На основе модели разработано программное приложение, с которым были проведены имитационные эксперименты. Исследованы факторы продуктивности. Показано, что, помимо объективных факторов, продуктивность нектаропродуктивных экосистем зависит от целевых установок семей медоносных пчел, или принципов их оптимального функционирования. В частности, это приводит к снижению собирательной активности при любом ухудшении условий фуражировки и, как следствие, к падению продуктивности при увеличении расстояния до нектароносных растений. Показано, что максимизация нектарной продуктивности и максимизация опылительного эффекта (зерновой продуктивности) достигаются при разном числе семей. Модель может иметь самостоятельную теоретическую ценность, а также способна давать практические рекомендации для планирования и управления указанными экосистемами в пчеловодной отрасли сельского хозяйства.

Ключевые слова: моделирование, агроэкосистемы, оценка продуктивности, теория фуражировки, медоносные пчелы

I. ВВЕДЕНИЕ

Оценка биологической продуктивности экосистем является важной практической задачей. Нектаропродуктивные экосистемы включают в себя фитоценозы, выделяющие нектар и пыльцу, которые обладают очень ценными пищевыми свойствами. Выделение нектара и пыльцы способствует привлечению насекомых-опылителей, опылительная деятельность которых имеет огромное значение в повышении семенной (зерновой) продуктивности нектаропродуктивных агроэкосистем, и широко используется человеком в сельском хозяйстве.

Теоретические методы оценки продуктивности агроэкосистем существуют уже довольно давно и хорошо разработаны (например, [1-2]). Основу их составляет моделирование продукционных процессов в системе почва-растения-атмосфера. Однако развитие такого подхода было осуществлено и годится в полной мере только для агроэкосистем традиционного типа, которые представляют собой посевы таких видов ветроопыляемых культур, как пшеница, картофель, кукуруза и т.д. Уже в случае энтомофильных культур (гречиха, подсолнечник) зерновая продуктивность будет

* E-mail: anton.kudryakov@usu.ru

определяться опылительным успехом растений, т.е. зависеть от деятельности насекомых-опылителей [3], среди которых наибольшее значение имеют медоносные пчелы. Это связано с массовостью медоносной пчелы, ее высокой склонностью к сбору и накоплению нектара, а так же способностью жить в управляемых условиях, созданных человеком.

Традиционные модели продуктивности экосистем неявно основываются на факте, что сбор «урожая» производится человеком и, причем, полностью. В случае нектаропродуктивных экосистем нектар разбросан среди огромного числа цветков, и его сбор человеку непосредственно не доступен. Эту исключительную функцию также выполняют медоносные пчелы. Успех этой деятельности зависит от внешних экологических факторов, объективного состояния семей медоносных пчел в период медосбора [4], а так же от их собственных целевых установок, поскольку цели функционирования семей могут не совпадать с целями человека [5].

Таким образом, конечная продуктивность нектаропродуктивной экосистемы может сильно отличаться от количества созревшего «урожая», т.е. нектара, выделенного растениями. И этот факт нужно обязательно учитывать. Существующие эмпирические способы оценки являются очень грубыми и не учитывают специфики конкретных условий [6]. Теоретические методы оценки продуктивности для указанного класса экосистем не известны.

Цель настоящей работы – предложить метод теоретической оценки продуктивности класса нектаропродуктивных экосистем в зависимости от различных экологических факторов и выявить внутренние закономерности, влияющие на эту продуктивность. Для этого в работе сначала дается описание модели экосистемы, а затем – результаты ключевых экспериментов с моделью и их подробный анализ.

Разработка модели экосистемы опиралась на методологию системного анализа, в частности, на концепцию поэтапного, нисходящего моделирования [7]. Основное внимание уделено процессу сбора нектара семьями медоносных пчел (фуражировке), приводящему к конечной нектарной и семенной продуктивности. Фуражировка рассматривается на различных уровнях: концептуальном, формальном коллективном и индивидуальном уровнях. Нижележащие процессы цветения и секреции нектара в фитоценозах имеют второстепенное значение и учитываются на данном этапе феноменологически. В то же время, структура модели цветения и нектаровыделения является масштабируемой и позволяет детализировать физические свойства процессов без изменения вышележащих подмоделей модели экосистемы. Влияние погодных факторов учтено в рамках модели семьи [4], однако в настоящей работе это влияние не учитывается, чтобы не усложнять имитационные эксперименты.

II. МОДЕЛЬ НЕКТАРОПРОДУКТИВНОЙ ЭКОСИСТЕМЫ

Нектарная продуктивность экосистемы, полезная для человека, может быть оценена как количество нектара, принесенного всеми (N) пчелиными семьями за вычетом потребленного ими на собственные нужды (E) в течение сезона, причем эта продуктивность всегда ниже количества выделенного нектара (P_H) в радиусе эффективного лета:

$$H = \int_{\text{сезон}} J_i^* dt - \sum_{i=1}^N E_i < P_H, \quad (1)$$

где

$$J_i^*[\Phi] = \sum_{i=1}^N \int_{\text{биотоп}} \Phi_i(t, \mathbf{r}) \cdot j^*(t, \mathbf{r}) d^2 \mathbf{r} \quad (2)$$

– суммарный поток нектара, создаваемый всеми семьями; $j^*(t, r)$ и $\Phi_i(t, r)$ – поток нектара от одного фуражира и плотность числа фуражиров i -ой семьи, работающих на участке r .

Семенная продуктивность экосистемы в случае энтомофильных культур связана с интенсивностью посещения цветков фуражирами. Таким образом, для оценки продуктивности нектаропродуктивных экосистем фуражировка играет существенную роль, и необходима модель этого процесса.

Концептуальная модель фуражировки

Фуражировка является очень сложным процессом, включающим в себя различные уровни и принципы. Поэтому перед формализацией процесса была разработана его концептуальная модель (рис. 1).

Биологически фуражировка семей медоносных пчел организована на двух иерархических уровнях: коллективном (уровне семьи) и индивидуальном (уровне отдельного фуражира) [8-9]. На коллективном уровне каждой семьей решаются задачи координации индивидуальных усилий и принятия решения о целесообразности фуражировки. А именно: в каждый момент времени семья располагает определенным трудовым ресурсом, т.е. числом фуражиров ($F_E^{\max}(t)$ на рис. 1). Перед ней стоит задача: 1) решить, сколько фуражиров $F_E(t)$ должно участвовать в фуражировке, и 2) как их распределить по окружающей территории. Каждое решение из множества стратегий S_{CL} приводит к конкретному набору результатов Ξ_i (затраты, смертность, и т.д.), среди которых и продуктивность семьи, достигаемая благодаря используемой ею стратегии.

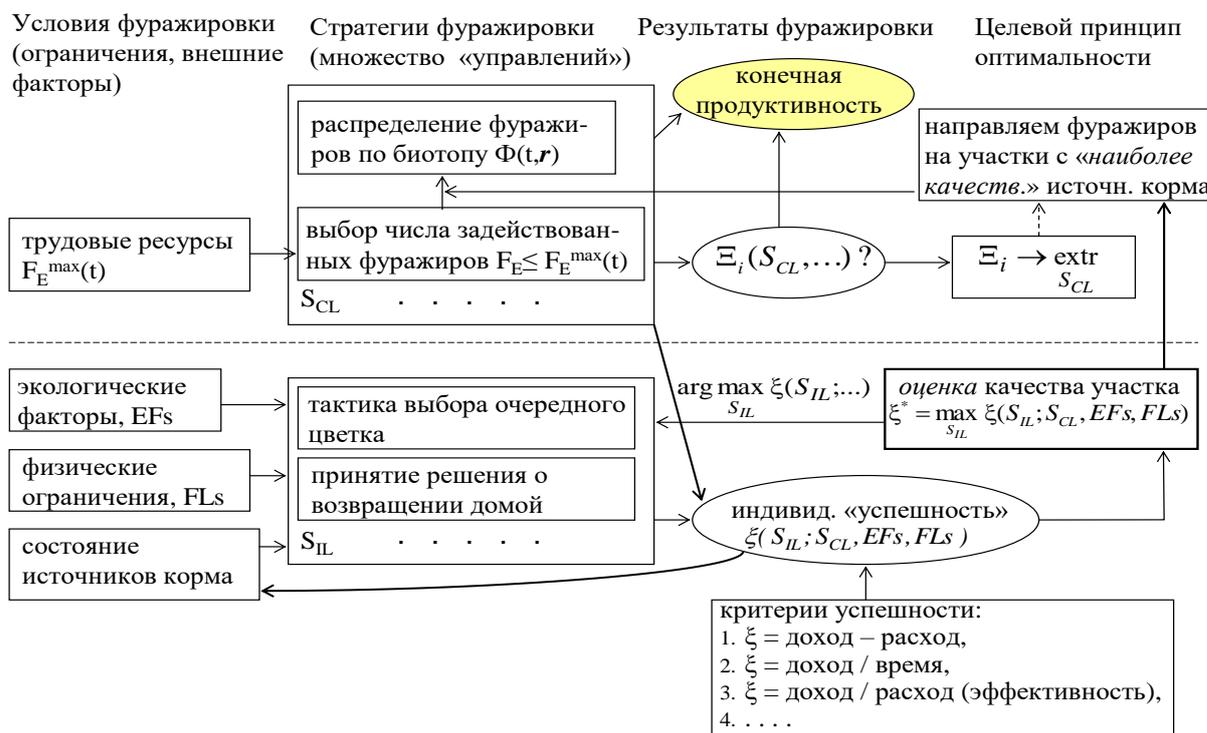


Рис. 1. Концептуальная модель процесса фуражировки. S_{CL} и S_{IL} – множество доступных стратегий на колониальном и индивидуальном уровнях (разделены пунктирной линией).

Функционирование семьи диктуется стремлением к оптимальности, что подтверждается многочисленными экспериментальными и теоретическими исследованиями [10-14, 4]. Поэтому это свойство может быть положено в основу моделирования коллективной фуражировки: задача оптимизации по критериям, в

качестве которых выбираются результаты функционирования семьи, будет давать необходимое решение (как, например, известная теорема предельной полезности [15, 14]). Однако такой подход на колониальном уровне практически не пригоден, поскольку: 1) формальные критерии оптимальности семьи точно не известны, 2) не учитываются биологические механизмы реализации цели, которые могут занижать реальную результативность семей по сравнению с идеальной [16, 14].

Поэтому используется другой подход (рис. 1), основанный на эмпирической закономерности, что семья направляет своих фуражиров на «наиболее качественные» источники корма [9-10]. Есть основание считать, что эта стратегия фактически и реализует состояние, близкое к оптимальному с точки зрения максимизации приноса корма [16, 14]. Однако при попытке моделирования возникает фундаментальная проблема: какие источники следует считать наиболее «качественными»? В ряде работ качество источников отождествлялось с такими характеристиками как: сладость нектара, обилие нектара, близость источника [9-10, 17-18]. Во всех случаях рассматривается какая-то одна характеристика источника при равноправных других, что не позволяет учесть одновременное влияние всего комплекса экологических факторов.

Модель развивает концепцию, что качество источников объективно не определено, и оценивается каждым отдельным фуражиром по результатам своей работы на конкретном участке [9-10, 17, 14]. В модели делается важное утверждение, что под *оценкой качества* источников нектара следует понимать *максимальную успешность*, достигаемую фуражирами на множестве применяемых ими стратегий (S_{IL}) в конкретных условиях фуражировки (рис. 1). Среди условий, влияющих на успешность: 1) экологические факторы, 2) физико-физиологические ограничения фуражиров (интенсивность метаболизма, грузоподъемность), и 3) состояние источников нектара, обратным образом зависящее от их эксплуатации фуражирами. Кроме этого, результат фуражировки будет зависеть от используемого *критерия* успешности. Существует ряд альтернатив (рис. 1), которые приводят к различным модельным предсказаниям. Путем тщательных исследований было установлено, что поведение фуражиров лучше всего описывает критерий максимизации энергетической эффективности, т.е. отношения полученной энергии к затраченной [10-13].

В итоге, в концептуальной модели объединяются различные экспериментальные и теоретические представления, и учитываются наиболее важные связи. Состояние трудовых ресурсов $F_E^{\max}(t)$ описывается моделью семьи [4], состояние источников корма – моделью взаимодействия с фуражирами, моделью цветения и нектаровыделения. Формальная сторона модели целиком основывается на идеях, изложенных выше.

Модель коллективной фуражировки

Территориальное перераспределение фуражиров на колониальном уровне биологически основано на механизме вербовки [8-10]. В семье имеются свободные U -фуражиры (unemployed), ожидающие «приглашения» на работу, и активные E -фуражиры (employed), уже работающие на источниках корма. Возможно несколько типов элементарных процессов перехода между U и E состояниями [19]:

1. Вербовка (recruitment) U -фуражиром активным E -фуражиром на участок r :

$$E(\mathbf{r}) + U \xrightarrow{P_r(\xi_{tr}^*)} E(\mathbf{r}) + E(\mathbf{r}) ,$$

2. Оставление (abandonment) E -фуражиром участка r по прибытии в гнездо:

$$E(\mathbf{r}) \xrightarrow{P_a(\xi_{tr}^*)} U ,$$

3. Спонтанное переключение U -фуражира на самостоятельный поиск источников (scouting):

$$U \xrightarrow{v_s} E(\mathbf{r}),$$

4. Прямое переключение E -фуражира с участка \mathbf{r}' на более ценный участок \mathbf{r} под воздействием другого E -фуражира (direct switching):

$$E(\mathbf{r}) + E(\mathbf{r}') \xrightarrow{P_{ds}(\xi_{t,r}^* > \xi_{t,r'}^*)} E(\mathbf{r}) + E(\mathbf{r}'),$$

здесь $P_r(\xi_{t,r}^*)$, $P_a(\xi_{t,r}^*)$, $P_{ds}(\xi_{t,r}^* - \xi_{t,r'}^*)$ – вероятности реализации соответствующих переходов (поведенческих решений), зависящие от оценки качества источников нектара $\xi_{t,r}^*$ в момент времени t в окрестности участка \mathbf{r} ; v_s – интенсивность переключения на разведку. Четвертый переход в литературе не описан, однако его существование должно повышать эффективность системы вербовки, поэтому он может реализовываться в семье.

По системе реакций 1-4 может быть легко записано кинетическое уравнение, описывающее процесс динамического (адаптивного) распределения плотности числа E -фуражиров по биотопу. Впервые для распределенных источников подобное уравнение было предложено в работе [19]. В обобщенном виде (включая переход 4) его можно записать так:

$$\begin{aligned} \frac{\partial \Phi_E(t, \mathbf{r})}{\partial t} = & \tau_{trip}^{-1}(t, \mathbf{r}) \left\{ \gamma P_r(\xi_{t,r}^*, \xi_0^r) [1 - P_a] F_U(t) - P_a(\xi_{t,r}^*, \xi_0^a) + \right. \\ & \left. + \gamma [1 - P_a] \tau_{hive} \int_{\text{биотоп}} d^2 \mathbf{r}' \frac{P_{ds}(\xi_{t,r}^* - \xi_{t,r'}^*) \Phi_E(t, \mathbf{r}')}{\tau_{trip}(t, \mathbf{r}')} \right\} \Phi_E(t, \mathbf{r}) + v_s p_s(\mathbf{r}) F_U(t), \quad (3) \\ F_U(t) = & F_E^{\max}(t) - F_E(t) > 0, \\ F_E(t) = & \int_{\text{биотоп}} \Phi_E(t, \mathbf{r}) d^2 \mathbf{r} \leq F_E^{\max}(t), \end{aligned}$$

где τ_{trip} – полное время, затрачиваемое фуражиром на 1 рейс; τ_{hive} – характерное время, проводимое фуражиром в гнезде между рейсами; $F_U(t)$ и $F_E(t)$ – число свободных и, соответственно, занятых фуражиров; $p_s(\mathbf{r})$ – вероятность, что фуражир-разведчик выберет участок в окрестности точки \mathbf{r} ; γ – константа пропорциональности (доля вербующихся фуражиров).

Было показано, что вероятность оставления источников нектара P_a монотонно убывает, а вероятность вербовки P_r монотонно возрастает с увеличением качества источников нектара $\xi_{t,r}^*$ [18, 8, 10]. Кроме этого, существуют пороговые значения ξ_0^r и ξ_0^a качества источников, которые не являются фиксированными, а увеличиваются вместе с интенсивностью приноса нектара. А в работе [10] функции распределения $P_r(\xi_{t,r}^*)$ и $P_a(\xi_{t,r}^*)$ имеют χ -образный вид. Поэтому в модели $P_r(\xi_{t,r}^*)$ и $P_a(\xi_{t,r}^*)$ были аппроксимированы следующим образом:

$$\begin{aligned} P_r(\xi_{t,r}^*, \xi_0^r) &= f(\xi_{t,r}^*, \xi_0^r, \Delta\xi, \varepsilon), \\ P_a(\xi_{t,r}^*, \xi_0^a) &= 1 - \theta f(\xi_{t,r}^*, \xi_0^a, \Delta\xi, \varepsilon), \quad (4) \\ f(\xi, \xi_0, \Delta\xi, \varepsilon) &= \frac{1}{1 + \varepsilon \frac{\xi - (\xi_0 + \Delta\xi/2)}{\Delta\xi/2}}, \end{aligned}$$

где функция f напоминает функцию распределения Ферми-Дирака, известную из квантовой физики. Ее достоинство перед другими аппроксимирующими функциями,

используемыми в экологии, состоит в простоте интерпретации ее параметров: ξ_0 – точка начала характерного роста функции, $\Delta\xi$ – ширина переходной зоны, $\varepsilon \ll 1$ – характерное значение функции в точке роста (было выбрано $\varepsilon = 0.01$). Из интерпретации работы [10] было положено, что пороговые значения меняются по закону:

$$\begin{aligned}\xi_0^r(t) &= 2 + mF_E(t) / F_E^{\max}(t), \\ \xi_0^a(t) &= \xi_0^r(t) - 1,\end{aligned}\tag{5}$$

где m – параметр модели (см. табл. 1 в разделе IV).

Параметр θ в (4) был введен для того, чтобы функция P_a имела не нулевую асимптотику при увеличении $\xi_{i,r}^*$ (было выбрано $\theta = 0.99$). Физический смысл этого в том, что E -фуражир всегда может оставить даже самый качественный источник нектара.

В модели учитывалось, что фуражиры могут работать только в течение трудового дня, продолжительность которого зависит от множества факторов. Для простоты была принята фиксированная продолжительность: уравнение (3) интегрировалось в промежутке от 9:00 часов утра и до 18:00 вечера каждого дня. Начальное условие для нового дня состояло в том, что 70% активных E -фуражиров начинало работу с источников нектара предыдущего дня – и только 30% забывали (или предпочитали игнорировать) о своих источниках и начинали трудовой день как неактивные U -фуражиры. Такая тактика семьи из литературы не известна, однако на модели можно показать, что в не сильно изменчивой среде это оправдано и приводит к большему успеху семьи по сравнению с ситуацией, когда *все* фуражиры забывают информацию о состоянии окружающей среды прошедшего дня.

Модель индивидуальной фуражировки во фрагментарной среде

Для того чтобы замкнуть систему уравнений (3)-(5), необходимо иметь модель качества источников нектара $\xi_{i,r}^*$ на каждом участке r в момент времени t . Качество источников находится, согласно концептуальной модели (рис. 1), как оптимальная эффективность рейса, достигаемая фуражирами при эксплуатации этих источников. Для простоты принимается, что фуражир может управлять только числом посещаемых цветков (т.е. длительностью своего рейса). Энергетическая эффективность рассчитывается на основе модели индивидуальной фуражировки.

Каждый фуражир в процессе своей деятельности находится в 3 основных состояниях: 1) пребывание в гнезде (*hive*), 2) полет на участок и обратно, 3) сбор корма на участке. Последнее состояние включает в себя два более простых, циклически повторяющихся, состояния: поиск нового источника (*flying*) и «обработка» источника (*handling*). Каждому состоянию соответствуют следующие характеристики: интенсивность расхода энергии (a), величина «добычи» (R) и длительность (τ). Источники нектара (цветки) случайным образом разбросаны в среде, поэтому периоды между их посещением и состояние являются так же случайными величинами. Однако в модели достаточно рассматривать их средние величины.

Интенсивность метаболизма в полете линейно возрастает с массой переносимого груза Z [11]:

$$a_f = a_f^0 + a_f^1 Z,\tag{6}$$

в свою очередь, количество добытого нектара уменьшается за счет расходов на полет. В результате, суммирование по всем состояниям фуражир приводит к набору связанных уравнений (и рекуррентному уравнению для Z). Не вдаваясь в подробные выкладки, можно прийти к обобщению формул работ [11-12]:

$$\begin{aligned} \xi(N_f) &= \frac{e_0 c g(N_f)}{e(N_f)}, \\ g(N_f) &= h(N_f) - e(N_f)/(e_0 c), \\ h(N_f) &= (1 - \nu) R N_f, \\ e(N_f) &= [2a_f^0 + a_f^1 Z(N_f)] d / V + A N_f + \frac{e_0 c B \tilde{R}}{2} N_f^2 \left[1 - \frac{B N_f}{3} \right] + \tau_{hive} a_h + O(B^3) + O(N_f^{-1}), \quad (7) \\ Z(N_f) &= \tilde{R} N_f [1 - B N_f / 2] + O(B^2) + O(N_f^{-1}), \\ \tau_{trip}(N_f) &= 2d / V + (\tau_h + \tau_f) N_f + \tau_{hive}, \\ \tilde{R} &= (1 - \nu) R - A / (e_0 c), \\ A &= a_h \tau_h + a_f^0 \tau_f, \quad B = a_f^1 \tau_f / (e_0 c) \sim 10^{-4}, \end{aligned}$$

где $\xi(N_f)$, $g(N_f)$, $e(N_f)$ и $\tau_{trip}(N_f)$ – конечная эффективность, чистый принос нектара, затраты энергии и, соответственно, времени на 1 рейс, в котором было посещено N_f источников; $h(N_f)$ и $Z(N_f)$ – среднее количество собранного нектара и масса груза после посещения N_f источников (всегда $Z < h$ из-за расходов нектара на полет); d и V – расстояние до участка r и скорость прямого полета; c – концентрация сахара в нектаре, e_0 – содержание энергии в единице сахара; \tilde{R} , A и B – промежуточные обозначения.

В модели учитывается, что растения могут иметь долю своих цветков ν принципиально пустыми [20]. Это является частью их репродуктивной стратегии: привлечь как можно больше опылителей, но затратить при этом по возможности меньше ресурсов (нектара). В настоящей работе полагается $\nu = 0$, но в будущем предполагается показать на самой модели, что $\nu > 0$ – действительно рациональная стратегия для растений.

Из-за фундаментального свойства (6) расходы энергии $e(N_f)$ растут быстрее, чем $O(N_f)$, в результате, при затянувшемся рейсе, эффективность фуражировки падает, и фуражир принимает решение о возвращении домой. Не вдаваясь в механизмы биологической реализации, формально он решает следующую оптимизационную задачу:

$$\begin{cases} \xi \rightarrow \xi^* = \max_{N_f} \xi(N_f), \\ N_f^* = \arg \max_{N_f} \xi(N_f), \\ \tau_{trip}(N_f) \leq \tau_{trip}^{\max}, \\ Z(N_f) \leq Z^{\max}. \end{cases} \quad (8)$$

Ограничения в (8) учитывают конечную грузоподъемность фуражира Z^{\max} и ограниченность продолжительности рейса τ_{trip}^{\max} . Последнее связано с социальной природой медоносных пчел: они не могут долгое время находиться в изоляции, им нужен информационный и пищевой контакт с семьей [13, 8].

Тогда N_f^* – оптимальное число источников нектара (цветков), посещаемое фуражиром на участке r , а ξ^* – и есть его оценка качества источников нектара на том же участке.

Поток нектара от 1 фуражира, используемый в формуле (2), равен $j^* = g^* / \tau_{trip}^*$, где звездочками обозначены оптимальные в смысле (8) величины. Оставшийся параметр

R , имеющий смысл средней массы нектара, получаемой фуражиром на источнике (цветке), определяется моделью нижележащего уровня.

Модель взаимодействия фуражиров с источниками нектара

Взаимодействие фуражиров с источниками нектара носит сложный характер. С одной стороны, даже на локальном участке имеется огромное множество случайно разбросанных цветков, часть из которых непрерывно распускается, часть – увядает. В живущих цветках происходит непрерывная секреция нектара, параллельно с этим цветки посещаются и опустошаются фуражирами. Происходит это в случайные моменты времени, так что фуражир никогда не знает, сколько нектара ему попадет на следующем цветке.

С другой стороны, число фуражиров на участке так же не постоянное и зависит от множества факторов: времени и энергетических затрат на поиск очередного цветка, среднего «вознаграждения» R (reward), получаемого фуражиром на цветке, которое, в свою очередь, зависит от числа фуражиров на участке, числа цветков, интенсивности нектаровыделения в них, и т.д. Каждый цветок за время своей жизни посещается разными фуражирами и, наоборот, – за время своего рейса каждый фуражир посещает несколько сотен цветков.

Таким образом, систему источники-фуражиры можно охарактеризовать как стохастическую неравновесную систему, состоящую из двух сортов многочастичных подсистем с переменным числом «частиц» (есть процессы «рождения» и «уничтожения»).

Для описания процесса взаимодействия в этой системе была использована функция распределения $n(v, \tau; t, \mathbf{r})$ плотности числа цветков по массе нектара в них v , возрасту τ в момент времени t в окрестности точки \mathbf{r} . Функция распределения описывается следующим кинетическим уравнением:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \dot{v}(t, \mathbf{r}) \frac{\partial n}{\partial v} + \frac{\partial n}{\partial \tau} = \delta(v - v_0) \delta(\tau) \sigma(t, \mathbf{r}) - \frac{s(t, \mathbf{r})}{\rho(t, \mathbf{r})} n(v, \tau; t, \mathbf{r}) + \delta(v) \frac{s(t, \mathbf{r})}{\rho(t, \mathbf{r})} \int_0^\infty dv n(v, \tau; t, \mathbf{r}), \quad (9)$$

$$\rho(t, \mathbf{r}) = \int_0^\infty dv \int_0^{\tau_0} d\tau n(v, \tau; t, \mathbf{r}) = \int_{t-\tau_0}^t dt \sigma(t, \mathbf{r}), \quad (10)$$

$$s(t, \mathbf{r}) = (\tau_f + \tau_h)^{-1} \sum_{i=1}^N \tilde{\Phi}_i(t, \mathbf{r}), \quad (11)$$

где $\delta(v)$ – дельта-функция Дирака; $\dot{v} = \dot{v}(v, \tau; t, \mathbf{r})$ – интенсивность секреции нектара в цветках в момент времени t в окрестности точки \mathbf{r} , зависящая в общем случае от возраста цветка τ и объема нектара v , уже содержащегося в нем; $\sigma(t, \mathbf{r})$ – интенсивность цветения (распускания новых цветков); $s(t, \mathbf{r})$ – интенсивность посещений фуражирами; $\rho(t, \mathbf{r})$ – плотность числа открытых цветков; $\tilde{\Phi}_i(t, \mathbf{r})$ – плотность числа фуражиров i -ой семьи, фактически находящихся на участке \mathbf{r} . В приближении квазиравновесия

$$\tilde{\Phi}_i(t, \mathbf{r}) = \omega_i(t, \mathbf{r}) \Phi_{E,i}(t, \mathbf{r}), \quad (12)$$

где $\omega_i < 1$ – удельное время, проводимое фуражиром в поле, рассчитывается на основе формул (7).

Формула (11) учитывает обратное влияние плотности фуражиров на последующий успех фуражировки и, поэтому, крайне важна (рис. 1). При записи уравнения (9) принималось, что цветки распускаются уже с некоторым количеством нектара $v_0 > 0$, живут в течение среднего времени τ_0 , после чего увядают. Делалось также предположение, что фуражиры не могут удаленно определить количество нектара в

цветке, поэтому посещение цветков происходит наугад и без каких-либо явных предпочтений (с одинаковой интенсивностью). Однако известно, что фуражиры могут пользоваться рядом средств, позволяющим им избегать недавно посещенные цветки [21-22]. Это повышает эффективность фуражировки, и было бы интересно подтвердить этот факт в будущем на самой модели.

С помощью уравнения (9) уже можно вычислить среднее количество нектара R в цветках. Однако это уравнение является интегро-дифференциальным и слишком сложно для решения, поэтому было предложено упрощенное описание для укороченной функции распределения $n(v; t, \mathbf{r})$:

$$\frac{\partial n}{\partial t} + \dot{v}(t, \mathbf{r}) \frac{\partial n}{\partial v} = \delta(v - v_0) \sigma(t, \mathbf{r}) - \frac{s(t, \mathbf{r})}{\rho(t, \mathbf{r})} n(v; t, \mathbf{r}) + \delta(v) s(t, \mathbf{r}) - \sigma(t - \tau_0, \mathbf{r}) \frac{n(v; t, \mathbf{r})}{\rho(t, \mathbf{r})}, \quad (13)$$

где плотность числа цветков $\rho(t, \mathbf{r})$ вычисляется аналогично (10) и фактически не зависит от $n(v; t, \mathbf{r})$. Таким образом, уравнение (13) представляет собой линейное дифференциальное уравнение в частных производных первого порядка и значительно легче для численного решения. Последний член в (13) имеет феноменологический характер и описывает процесс отхода старых цветков.

Тогда величина R , необходимая для модели индивидуальной фуражировки, есть

$$R(t, \mathbf{r}) = \rho(t, \mathbf{r})^{-1} \int_0^{\infty} dv v n(v; t, \mathbf{r}). \quad (14)$$

В приближении квазиравновесия ее можно отождествить со средним количеством нектара, получаемом фуражиром на цветке, т.е. если в течение одного рейса фуражира состояние среды меняется не слишком сильно. Это выполняется, если плотность фуражиров не слишком высока (в действительности всегда $\Sigma \Phi \ll \rho$).

Модель физических процессов цветения и нектаровыделения в фитоценозе

До сих пор нигде в явном виде не использовались физические свойства источников нектара (слово «цветок» употреблялось для наглядности): $\dot{v}(v, \tau; t, \mathbf{r})$ и $\sigma(t, \mathbf{r})$ – были интенсивностями выделения нектара и рождения абстрактных источников. И только на данном ниже лежащем уровне моделирования эти источники отождествляются с реальными источниками нектара, в качестве которых могут быть приняты цветки, корзинки, соцветия, и т.д. На этом уровне функции $\sigma(t, \mathbf{r})$ и $\dot{v}(v, \tau; t, \mathbf{r})$ описывают процессы цветения и нектаровыделения в реальных фитоценозах.

В действительности указанные процессы зависят от очень большого числа факторов: видовой принадлежности, погодных-климатических и почвенных условий, времени на разных масштабах (времени сезона, фазы цветения, возраста цветка, времени суток, времени с момента последнего посещения фуражиром) [23-26]. Есть указания, что нектаровыделение зависит от объема нектара в цветках и даже от посещаемости опылителями [25]. Цветение – так же сложный процесс [27].

Существуют детальные модели, описывающие различные физиологические процессы в растениях [1-2, 28], однако аналогичные модели для процессов цветения и нектаровыделения на физическом уровне не известны. Построение таких моделей сдерживается недостаточностью экспериментальной базы. Поэтому в настоящей работе используется простая феноменологическая модель [29-30].

Интенсивность цветения σ предполагается постоянной на протяжении всей фазы цветения. Цветок представляется сосудом конечного объема v^{\max} ; нектар секретируется с постоянной скоростью \dot{v} на протяжении всего времени жизни цветка, если только цветок не наполнился до предела [29]. Таким образом:

$$\dot{v}(v, \tau; t, \mathbf{r}) = \begin{cases} \dot{v}^i, & \text{если } v < v^{\max, i}, \quad t \in [t_b^i; t_b^i + T_b^i], \quad \mathbf{r} \in S^i \quad \forall \tau \\ 0, & \text{иначе} \end{cases}$$

$$\sigma(t, \mathbf{r}) = \begin{cases} \sigma^i, & \text{если } t \in [t_b^i; t_b^i + T_b^i - \tau_0^i], \quad \mathbf{r} \in S^i \\ 0, & \text{иначе} \end{cases} \quad (15)$$

где t_b^i - начало цветения, T_b^i - продолжительность цветения (bloom), S^i - территория, занимаемая i -ым видом нектароносных растений в фитоценозе. Интенсивности нектаровыделения \dot{v}^i и цветения σ^i оценивались по следующим очевидным формулам (индекс вида опущен) [6]:

$$\dot{v} = \frac{P_s}{\Xi \tau_0 c}, \quad \sigma = \frac{\Xi}{T_b - \tau_0}, \quad (16)$$

где P_s - среднее количество сахаров, выделяемое видом на единице площади в средней полосе; Ξ - характерная плотность числа цветков, достигаемая растениями за время цветения; τ_0 - среднее время функционирования цветка; c - характерная концентрация сахара в нектаре (принималась так же постоянной). Указанные характеристики уже являются табличными данными, установленными в практической деятельности при различных условиях [24-26, 6, 31].

В модели допускалось, что площади S^i , занимаемые растениями разных видов, могут перекрываться (на одном участке произрастает несколько видов). В этом случае по совокупности характеристик \dot{v}^i , σ^i , $v^{\max, i}$ вычисляются характеристики «эффективного» источника с той же самой суммарной сахаропродуктивностью P_s .

III. ЧИСЛЕННЫЕ МЕТОДЫ И ТЕХНИЧЕСКАЯ РЕАЛИЗАЦИЯ

Модель нектаропродуктивной экосистемы, описанная в системе уравнений (1)-(16), была выполнена в виде имитационной модели. Техническая реализация была осуществлена на базе современной среды визуального объектно-ориентированного моделирования AnyLogic 5.3.1, <http://www.xjtek.com/> [32].

Экосистема имела площадь 6х6 км². Линейный размер определялся из тех соображений, что медоносные пчелы летают, как правило, в радиусе 2-3 км [25]. Пространственный размер элементарной ячейки при дискретизации составлял порядка 20 метров. Распределенное уравнение коллективной фуражировки (3) без учета механизма прямого переключения, сводящееся к системе ОДУ, решалось стандартным методом Рунге-Кутта 4-5 порядка с контролем точности на шаге. Кинетическое уравнение в частных производных первого порядка (13) решалось путем сведения к конечно-разностной схеме для уравнений типа газовой динамики [33]. Ввиду жесткости системы (3), шаг интегрирования выбирался достаточно маленьким – порядка 3-5 минут. Шаг интегрирования для уравнения (13) менялся адаптивно в зависимости от интенсивности процесса нектаровыделения в каждой ячейке. Большая часть остальных уравнений решалась средой моделирования автоматически.

Большинство методов и алгоритмов были написаны в самой среде моделирования AnyLogic на языке JAVA, что позволило интегрировать их с уже существующей моделью семьи [4]. С целью оптимизации вычислительного процесса, все методы для распределенных уравнений были написаны на языке C++. Хранение параметров нектароносных растений было организовано во внешней базе данных, содержащей около двух десятков основных видов.

IV. ИДЕНТИФИКАЦИЯ ПАРАМЕТРОВ И АНАЛИЗ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ

Построенная модель содержит около двух десятков параметров, численные значения которых подлежали определению. Часть из них довольно хорошо известна из

натурных наблюдений, однако некоторые параметры установлены недостаточно надежно либо были неизвестны и, поэтому, требовалась их оценка по косвенным данным (табл. 1). С этой целью был проведен анализ чувствительности модели (рис. 2-4). Причем ставилась как прямая задача – оценка влияния на выходные характеристики неопределенности задания входных параметров, так и обратная – идентификация по известным наблюдательным данным параметров, значения которых априори были неизвестны. В ходе анализа и последующих экспериментов исследовались следующие выходные характеристики:

- G_1 – среднее количество нектара, полученного одной семьей с нектароносного участка за период цветения,
- E – количество нектара, затраченного семьей на фуражировку (нектаросбор),
- EFF – эффективность фуражировки ($= G_1 / E$),
- G_N – количество нектара, полученного всеми семьями ($= G_1 N$),
- UF – коэффициент использования массива нектароносных видов (доля принесенного нектара G_N относительно выделенного растениями на массиве),
- H – конечная нектарная продуктивность экосистемы, доступная для человека (G_N за вычетом потребленного семьями – см. формулу (1)),
- VR – средняя по массиву кратность числа посещений цветка за время его жизни (используется в качестве характеристики опылительной деятельности семей, повышающей семенную продуктивность экосистемы),
- T – средняя продолжительность одного фуражирного рейса,
- N_{fv} – среднее число цветков, посещенное фуражиром за один рейс.
- SQ – качество источников нектара (цветков) в некоторой точке ($= \xi^*$).

Параметры τ_h , τ_f . Ввиду того, что фуражировка сопряжена со значительными энергетическими затратами, средние времена, затрачиваемые фуражиром на обработку (τ_h) и поиск (τ_f) каждого цветка, должны быть существенными детерминантами успешности фуражировки и конечной продуктивности. Анализ чувствительности показал, что это действительно так (рис. 2). Однако конкретные значения величин τ_h и τ_f по данным литературы плохо согласуются друг с другом и лежат в широком диапазоне (0.2÷12) с [21, 35, 26]. Это связано с тем, что эти времена сильно зависят от различных факторов: морфологии цветка, длины хоботка у фуражира, объема нектара в цветке, плотности числа цветков, и т.д. [36] Поэтому их необходимо определять в каждом конкретном условиях.

Калибровка характерных значений параметров τ_h и τ_f в типичных условиях производилась по самой модели в ходе решения обратной задачи. Известно, что коэффициент использования нектароносных видов лежит в диапазоне (30÷50) % [6, 25], а число цветков, посещаемых фуражиром за рейс, колеблется от 250 до 1500 [37]. Это отсекает слишком низкие $\tau_f < 0.5$ с и слишком высокие значения $\tau_f > 3$ с (см. рис. 2). Параметр τ_h не значительно влияет на продуктивность семей, однако приводит к заметному изменению длительности фуражирного рейса. Известно, что длительность рейса колеблется в различных условиях в диапазоне (35÷65) минут [8, 25, 34], причем большая длительность соответствует менее благоприятным условиям. Эти данные практически исключают низкие $\tau_h \leq 1$ с и слишком высокие значения $\tau_h \geq 5$ с. Наиболее вероятный диапазон значений $\tau_h \in (1.5 \div 3)$ с, $\tau_f \in (0.6 \div 3)$ с. В модели было принято для гречиши $\tau_h = 1.5$ с, $\tau_f = 2.5$ с, однако эти же значения использовались и для других видов.

Таблица 1. Основные параметры, используемые в модели.

| Параметр | Смысл параметра (формула) | Оценочное значение | Способ оценки или источник |
|---------------------|--|-------------------------------|----------------------------|
| a_f^0 | интенсивность расхода энергии в полете порожняком (6) | $4 \cdot 10^{-2}$ Вт | [11-12, 10, 34] |
| a_f^1 | приращение интенсивности расхода энергии в полете на единицу груза (6) | $4.2 \cdot 10^{-4}$ Вт/мг | [11-12] |
| a_h | интенсивность расхода энергии в покое (на цветке, в гнезде) (7) | $4.2 \cdot 10^{-3}$ Вт | [11-12, 10] |
| τ_{hive} | характерное время пребывания в гнезде между рейсами (7) | 15 минут | [34] |
| τ_f | среднее время, затрачиваемое фуражиром на поиск нового цветка (7) | зависит от конкретных условий | анализ чувствительности |
| τ_h | среднее время, затрачиваемое фуражиром на «обработку» цветка (7) | зависит от вида цветка | анализ чувствительности |
| m | отвечает за повышение порогового качества источников с увеличением интенсивности фуражировки (5) | 5 | из интерпретации [10] |
| $\Delta\xi$ | ширина переходной зоны функции вероятности вербовки (4) | 2 | [10] |
| γ | относительная доля U -фуражиров, замечающих танец E -фуражира (3) | $5 \cdot 10^{-3}$ | расчет в тексте |
| ν_s | вероятность, что в течение дня U -фуражир переключится на разведку (3) | $5 \cdot 10^{-2}$ /день | расчет в тексте |
| V | скорость направленного полета фуражира (7) | 8 м/с | [11] |
| e_0 | содержание энергии в единице сахара (7) | 16.72 Дж/мг | [12] |
| τ_{trip}^{max} | максимальная длительность рейса (8) | 70 минут | [8, 25, 34] |
| Z^{max} | максимальная грузоподъемность фуражира (8) | 60 мг | [12, 34] |

Параметры a_f^0, a_f^1 известны из натуральных экспериментов (табл. 1), однако их вариации представляют теоретический интерес, т.к. связаны со стратегиями принятия решений, используемыми фуражирами во время сбора корма (рис. 3). Так, с увеличением энергетических затрат на перенос корма (a_f^1), расход нектара тем не менее уменьшается, т.к. сокращается число фуражиров, соглашающихся летать за кормом (VR на рис. 3), что будет приводить и к уменьшению общей продуктивности. Однако эффективность фуражировки падает слабо. Это объясняется тем, что фуражир оптимизирует эффективность своего рейса: чем выше коэффициент a_f^1 , тем раньше будет возвращаться фуражир и приносить корм все меньшими порциями, чтобы сократить расходы на перенос груза во время сбора. Если бы фуражир не оптимизировал свою деятельность, то это приводило бы к повышенной средней продолжительности рейса, что, скорее всего, не реализуется у семей медоносных пчел при фактических значениях a_f^0 и a_f^1 . Увеличение или уменьшение a_f^0 относительно фактического значения приводило бы к слишком заниженному или слишком

завышенному значению коэффициента использования (UF , рис. 3). Кроме этого, повышенные значения a_f^0 и a_f^1 не согласуются с другими данными. Так, согласно работе [38], расход сахара семьей на фуражировку составляет за активный сезон (~4 месяцев в средней полосе) 28-30 кг. Отсюда расход нектара (при 50% концентрации) за время работы на гречихе, которая цветет в течение месяца, должен равняться около 15 кг. Это хорошо согласуется с результатами моделирования (рис. 3), что подтверждает также надежность принятых значений параметров.

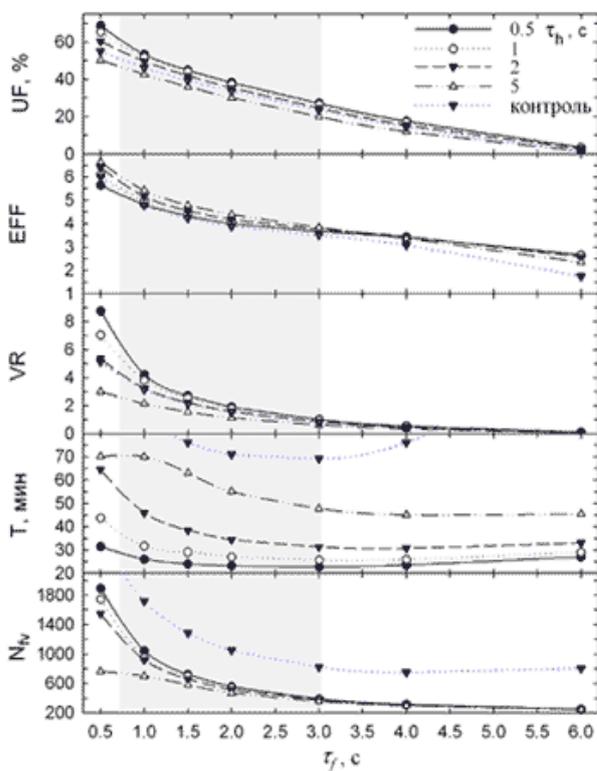


Рис. 2. Чувствительность модели к характерным временам, затрачиваемым фуражиром на поиск (τ_f) и обработку (τ_h) цветка в случае массива гречихи ($S=50$ га, $N=50$). «Контроль» - вариант опыта с отключенной оптимизацией эффективности индивидуальной фуражировки при $\tau_h = 2$ с. Затененная область показывает наиболее вероятные значения τ_f . Обозначения – см. раздел IV.

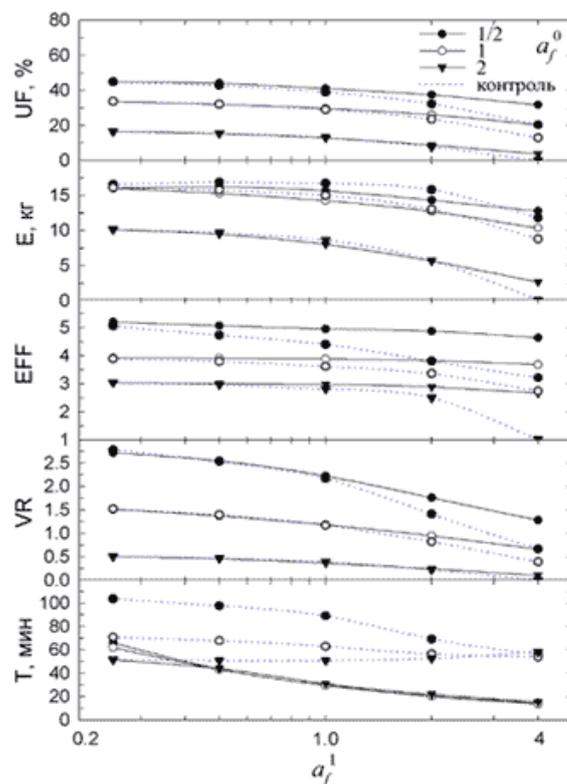


Рис. 3. Чувствительность модели к интенсивности расхода энергии во время фуражировки ($S=50$ га, $N=50$). «Контроль» - без оптимизации эффективности индивидуальной фуражировки при тех же значениях параметров. Указаны относительные множители от принятых значений параметров a_f^0 и a_f^1 (см. табл.1).

Параметры m и $\Delta\xi$ отвечают за стратегию принятия решения о вербовке на разведанные источники корма. Увеличение m и $\Delta\xi$ означает повышение характерного качества источников нектара, требуемого для того, чтобы свободные фуражиры «согласились» отправиться на эксплуатацию этих источников. Поэтому естественно, что с повышением порогового качества продуктивность и кратность посещений падают (все меньше фуражиров соглашаются работать на источнике), однако *эффективность* фуражировки *возрастает*, т.к. согласившиеся фуражиры работали на более качественных источниках ($SQ \sim EFF$, рис. 4).

Величины m и $\Delta\xi$ связаны с *внутренними* целевыми установками или, другими словами, с *внутренним* алгоритмом работы фуражиров. Высокое пороговое значение качества источников, с которым фуражиры сравнивают качество фактических

источников, будет приводить к ситуациям, когда семья игнорирует «слабые» нектароносные виды в ожидании более «сильных». Реальные условия окружающей среды, в которых вынуждены существовать семьи медоносных пчел, характеризуются сильной неопределенностью будущего состояния, поэтому, по всей видимости, для семей выгодна обратная стратегия. Она состоит в том, что семья «берется» за любой массив цветущих растений, не дожидаясь расцветания более качественного массива. Таким образом, низкие значения параметров m и $\Delta\xi$, которые следуют из прямых наблюдений (табл. 1), кажутся оправданным (см. раздел «Обсуждение»).

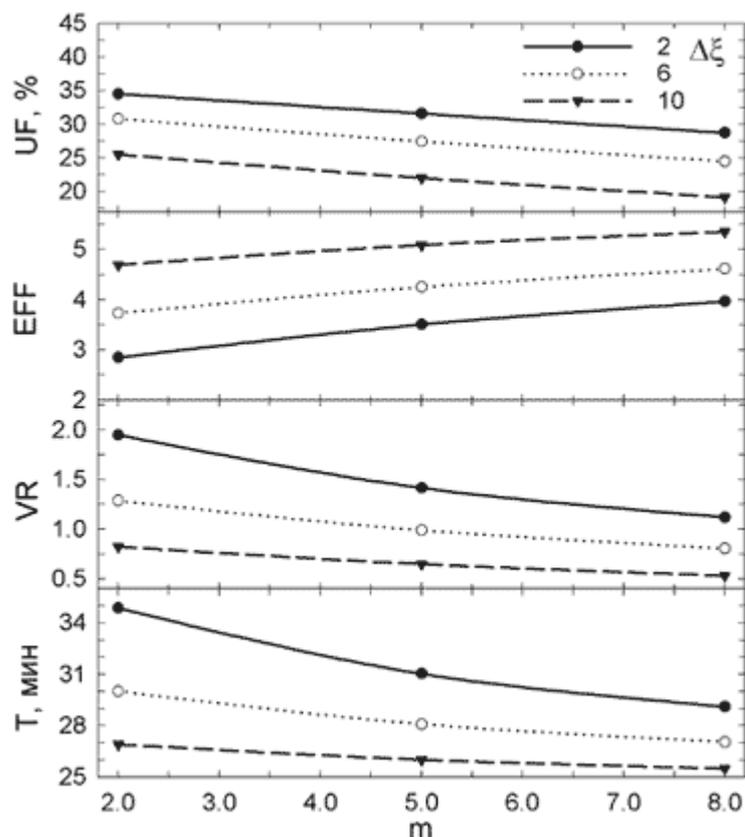


Рис. 4. Чувствительность модели к параметрам интенсивности процесса вербовки (см. табл. 1).

Параметры γ и v_s также связаны с процессом фуражировки, однако их значения в рамках модели (3) из литературы не известны. Оценка γ потребовала привлечения знания о биологических особенностях организации механизма вербовки.

Фуражир, прилетевший в гнездо, сообщает свободным U -фуражирам информацию о своем источнике с помощью так называемых танцев. Эти танцы совершаются на ограниченной области сотов. Кроме этого, танцы могут быть замечены только в ближайшей окрестности вербующего фуражира, которая имеет характерный размер около 5 см [17]. Параметр γ имеет смысл доли числа U -фуражиров, замечающих танец. Поэтому, принимая во внимание, что внутри радиуса вербовки при плотном размещении помещается около 100 пчел, и что общее число фуражиров в гнезде составляет около 20-30 тыс. [4], получаем оценку $\gamma \approx 5 \cdot 10^{-3}$.

Анализ чувствительности показал, что предсказания модели практически не меняются при масштабировании γ в несколько раз. Возможно, это связано с тем, что моделировалось цветение только однородных и стационарно цветущих массивов нектароносных растений. В реальных ситуациях имеется множество участков растений разных видов, которые непрерывно сменяют друг друга. Поэтому интенсивность (γ), с которой фуражиры вербуются на эфемерные источники нектара, в действительности может иметь большое значение для семьи.

Параметр v_s имеет смысл интенсивности переключения U -фуражира на независимый поиск новых источников корма. Поскольку число фуражиров-разведчиков семьи составляет около 5% [8], то было оценено $v_s \sim 5 \cdot 10^{-2}$ / день. Анализ чувствительности также показал независимость предсказаний модели от точности задания этого параметра. Причина этого аналогична – стратегия самостоятельного поиска источников корма выгодна только в случае нестабильности окружающей среды [39].

Остальные параметры модели являются второстепенными (см. табл. 1), и анализ чувствительности для них не проводился.

Стратегия оптимизации индивидуальной фуражировки

Помимо количественных характеристик процесса фуражировки, исследовалась чувствительность модели к *структурным* перестройкам функционирования семьи, а именно, к стратегиям фуражировки, которые могут использовать семьи. Ранее было показано, что стратегия оптимизации *коллективной* фуражировки приводит к существенному повышению эффективности нектаросбора и продуктивности экосистемы в целом [5]. Однако стратегия оптимизация эффективности *индивидуальной* фуражировки в той же работе не привела к значительным улучшениям продуктивности по сравнению с альтернативной стратегией, заключающейся в максимизации *скорости* приноса нектара.

Более тщательное исследование показывает (рис. 2, 3, и рис. следующего раздела), что эта стратегия действительно не приводит к особому повышению продуктивности в самом широком диапазоне условий фуражировки, хотя и сказывается на других характеристиках, в частности, на длительности рейса.

Таким образом, различить две указанные стратегии индивидуального уровня по наблюдательным данным можно [10-13], но по продуктивности они не отличаются, поэтому их можно было не разделять.

V. РЕЗУЛЬТАТЫ МОДЕЛИРОВАНИЯ

С помощью имитационной модели было проведено комплексное исследование различных факторов, влияющих на продуктивность нектаропродуктивных экосистем. Среди этих факторов рассматривались как объективные экологические условия, так и собственные стратегии фуражировки семей медоносных пчел.

Стратегия коллективной фуражировки

Стратегия коллективной фуражировки семей состоит в том, что семьи направляют своих фуражиров на участки с наиболее качественными источниками нектара. Были построены пространственные ландшафты качества источников нектара и плотности числа фуражиров (рис. 5). Оказалось, что качество источников (по оценке фуражиров) падает с расстоянием от семьи, поэтому фуражиры работают вблизи своего гнезда. Несмотря на большую площадь нектароносных ресурсов, характерное расстояние, в пределах которого летают фуражиры, составляет около 1 км (рис. 5). Это хорошо согласуется с данными натуральных наблюдений [8, 38]. Лишь в случае отсутствия ресурсов или их недостатка поблизости, фуражиры готовы летать и на большие расстояния ([8], и в разделе ниже).

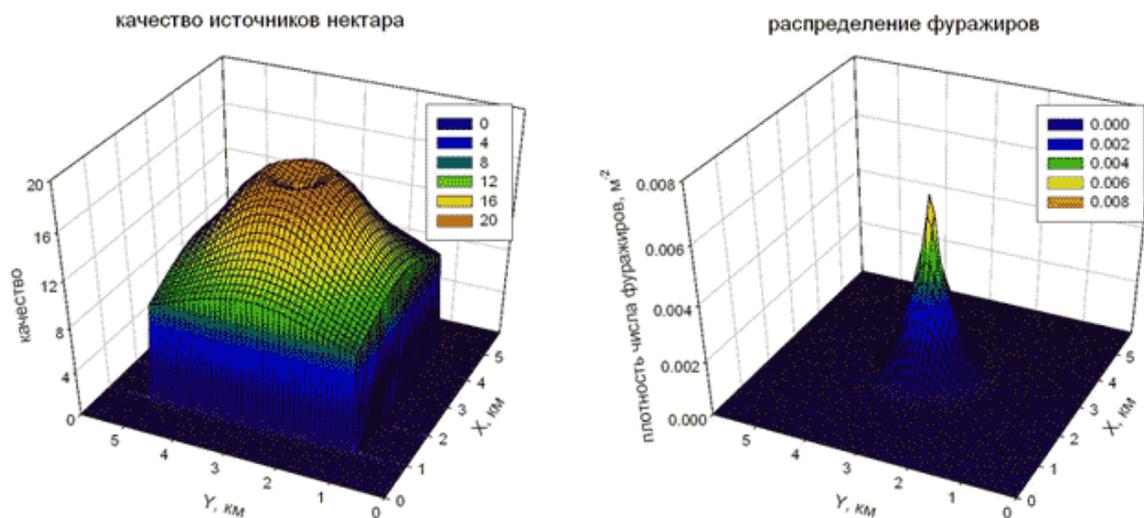


Рис. 5. Пространственные распределения качества источников нектара и плотности числа фуражиров, работающих на этих источниках. Семья находится в центре участка. Рассчитано в утреннее время для массива мать-и-мачехи, которая цветет повсеместно ($S=1600$ га).

Высокая плотность фуражиров в центре участка, сформировавшаяся вокруг наиболее доступных нектароносных растений, будет приводить к истощению цветков, что негативно сказывается на снижении их привлекательности для фуражиров (рис. 5). В будущем это приведет к оттоку фуражиров на более удаленные, но еще неистощенные источники, и т.д. Было обнаружено, что в итоге формируется пространственное волнообразное перераспределение фуражиров в течение трудового дня. Необходимость этого перераспределения диктуется стремлением семей к оптимальному сбору нектара. Моделирование фуражировки при равномерном стационарном распределении фуражиров по массиву нектароносных растений показало значительное уменьшение эффективности нектаросбора, т.е. ее невыгодность для семей [5], что действительно не реализуется в природе [9, 16, 19].

Суточная динамика фуражирной активности

Нестационарность суточной активности фуражиров обусловлена их взаимодействием с источниками нектара (цветками), поэтому зависит от нектаросекретирующей активности последних. И, действительно, утром, когда в цветках содержится относительно большое количество нектара, накопившегося за ночь, ценность цветков в это время для фуражиров оказывается высокой, и фуражиры устремляются на сбор нектара (рис. 6).

Однако дальнейший сценарий зависит от отношения «емкости среды» (характеризующейся суммарной интенсивностью нектаровыделения на участке) и числа семей (размера популяции). При низком отношении (рис. 6А), фуражиры быстро истощают цветки, привлекательность цветков падает, что приводит к оттоку трудовых ресурсов и падению интенсивности нектаросбора практически до нуля. Лишь к вечеру, накопившийся в цветках нектар может вновь вызвать слабую активность. В случае, когда емкость среды велика, цветки будут успевать частично восстанавливаться при отборе из них нектара, поэтому плотность фуражиров не упадет, а будет колебаться вместе со средним количеством нектара в цветках (со сдвигом по фазе) на протяжении всего дня (рис. 6Б). В результате этого посещаемость цветков и нектаросбор с них могут длиться весь день.

Периодический характер посещаемости цветков еще раз иллюстрирует стратегию оптимизации коллективной фуражировки, используемую семьями медоносных пчел.

Если бы семья не оттягивала свои фуражирные ресурсы во время истощения источников нектара, а «заставляла» их непрерывно эксплуатировать территорию, то это приводило бы к слишком высоким затратам, повышенной смертности и низкой конечной эффективности нектаросбора. Поэтому семья поступает иначе: ей выгодней собирать «урожай» относительно большими порциями, т.е. периодически.

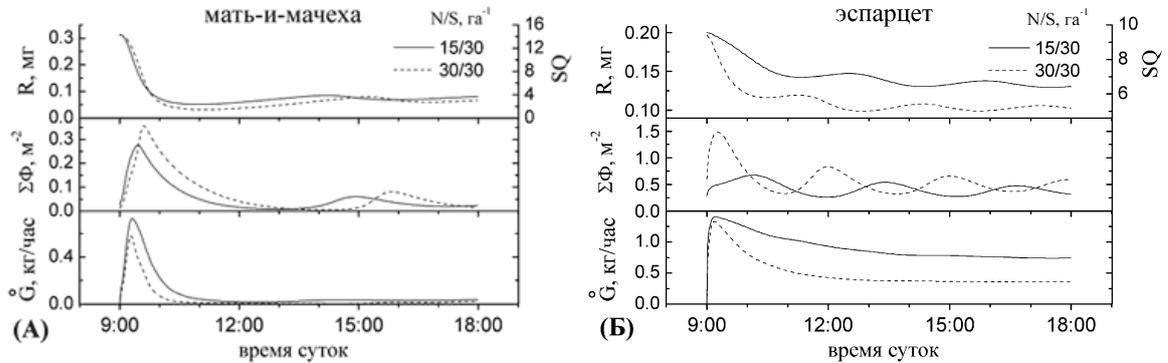


Рис. 6. Паттерны суточной динамики характеристик фуражировки (на расстоянии 100 метров от гнезда) при различных соотношениях числа семей и площади участка N/S на примере нектароносных видов с низким сахаровыделением (А) и высоким (Б); где R - средняя масса нектара в цветках (14), $\Sigma\Phi$ - плотность числа фуражиров, \dot{G} - интенсивность приноса нектара семьей. Видно, что паттерны суточной активности могут зависеть от отношения емкость среды/собираемый потенциал семей.

В реальной ситуации паттерны посещаемости зависят от большого числа неучтенных факторов: вида цветков (их морфологии и ритмов раскрытия), видовой принадлежности фуражиров (длины хоботка), температуры воздуха и др. [36] Однако важно, что даже в рамках простых модельных предположений о суточном постоянстве интенсивности нектаровыделения в цветках удалось показать, что паттерны посещаемости цветков не жестко определяются временем суток, а могут динамически зависеть от конкретных экологических условий.

Концентрация сахаров

Семьи медоносных пчел собирают нектар благодаря сахарам, содержащимся в нектаре. Поэтому склонность к нектаросбору и конечная продуктивность будут определяться содержанием сахаров в нектаре. Если нектар в цветках по каким-либо причинам стал более жидким (например, при увеличении влажности воздуха), то на получение единицы сахара придется собрать больше нектара, а, следовательно, затратить больше времени и энергии (т.е. того же сахара). Значит, эффективность фуражировки и оценка качества таких источников будут понижаться. Должна существовать некоторая характерная предельная концентрация сахара, ниже которой фуражиры не будут соглашаться на сбор нектара.

Модельный эксперимент, проведенный для выяснения этого вопроса, в целом подтвердил сделанные предположения (рис. 7). По мере уменьшения концентрации сахара, интенсивность нектаровыделения в каждой цветке в условиях опыта возрастала, поэтому сбор ($= E \cdot EFF$) и затраты нектара (E) так же возрастали (рис. 7). Однако качество источников и эффективность фуражировки уменьшались, так что все меньше фуражиров (VR) соглашалось эксплуатировать источники. В итоге, доля собранного сахара (UF) по мере уменьшения концентрации снижалась нелинейно. При концентрации 10-15% эффективность нектаросбора практически равна нулю, а при концентрации выше 40% продуктивность уже близка к оптимальной (рис. 7).

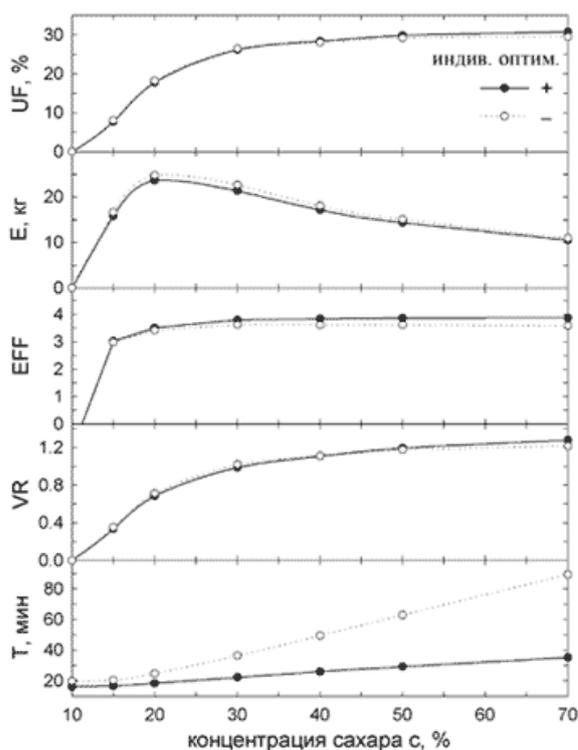


Рис. 7. Результативность фуражировки в зависимости от концентрации сахара *при фиксированном* суммарном количестве сахаров, выделяемых в нектаре (=90 кг/га). Фуражиры либо использовали (+) оптимизацию эффективности рейса, либо не использовали (-). ($S=50$ га, $N=50$).

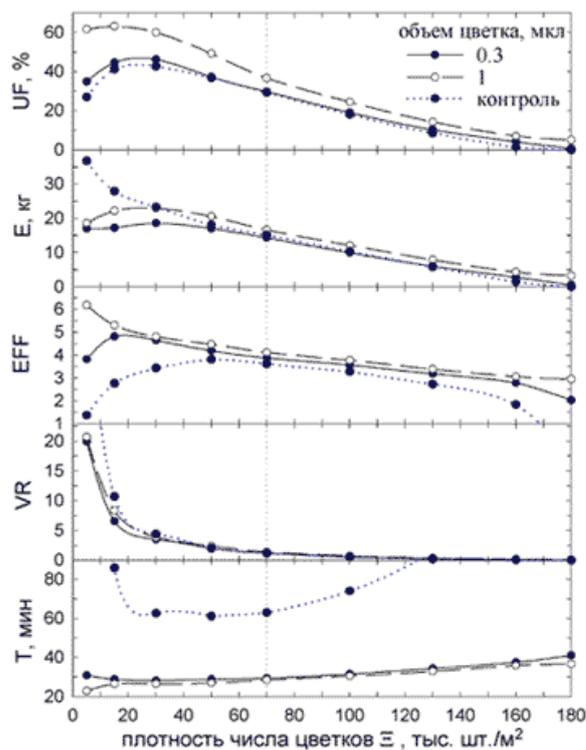


Рис. 8. Результативность фуражировки в зависимости от обилия числа цветков выделяющих заданное количество нектара ($S=50$ га, $N=50$). Видно, что чем среди большего числа цветков распределен кормовой ресурс, тем ниже эффективность фуражировки и конечная продуктивность. Вертикальной линией показана плотность числа цветков для гречихи.

Известно, что пчелы предпочитают концентрацию 30-50% [24, 26, 6], а не используют нектар в условиях искусственных кормушек при концентрации ниже 5-10% [24, 10]. Это косвенно согласуется с результатами моделирования.

Плотность числа цветков

Поскольку кормовые ресурсы в нектаропродуктивных экосистемах разбросаны среди огромного числа источников, которые необходимо посетить, продуктивность таких экосистем будет зависеть от плотности составляющих их фитоценозов. В модельном эксперименте варьировалась плотность числа цветков гречихи при фиксированном количестве нектара, который должен выделиться на единице площади за время ее цветения (рис. 8). Оказалось, что с увеличением плотности эффективность фуражировки монотонно снижается, что приводит к быстрому падению фуражирной активности и конечной продуктивности. Повышение длительности рейса связано с тем, что при увеличении плотности числа цветков, фуражиры вынуждены собирать нектар все меньшими порциями, для чего требуется посетить больше цветков.

При уменьшении плотности числа цветков продуктивность, наоборот, возрастает, однако при слишком низкой плотности продуктивность может даже упасть. Это связано с ограниченным объемом цветков, лимитирующим секрецию нектара. Более крупные цветки практически не сдерживают выделение нектара (рис. 8).

В реальных экосистемах плотность числа цветков может варьироваться в широком диапазоне значений: от $\sim 500/\text{м}^2$ для мать-и-мачехи до $\sim 180 \text{ тыс.}/\text{м}^2$ для донника белого. В модельном эксперименте на «гречихе» при плотности 180 тыс./ м^2 продуктивность оказалась близкой к нулю (рис. 8), тогда как для донника белого,

имеющего ту же плотность числа цветков, она в реальности выше нуля. Это объясняется большей сахаропродуктивностью цветков донника и, следовательно, привлекательностью его для фуражиров. При прочих же равных условиях справедлив общий вывод: нектаросбор и эффективность нектаросбора будут наибольшими для вида с меньшей плотностью числа цветков.

Расстояние

Расстояние от местообитания семей медоносных пчел до массивов нектароносных растений является важным фактором, влияющим на семенную и нектарную продуктивность экосистемы [25]. И действительно, результаты моделирования показывают (рис. 9), что при увеличении характерного расстояния, затраты на перенос корма возрастают. Это отрицательно сказывается на привлекательности растений для фуражиров ($SQ \sim EFF$) и все меньшая их доля ($\sim VR$) отправляется за кормом. В результате этого, принос нектара и опылительная деятельность фуражиров сокращаются. Уже на расстоянии 3-5 км (в зависимости от конкретных условий) продуктивность падает вдвое (рис. 9).

Важно отметить, что падение продуктивности связано со стремлением семей оптимизировать свою деятельность, а не расходом нектара на обратном пути: семья старается максимизировать не только сбор нектара, но и эффективность этого сбора. С увеличением расстояния эффективность фуражировки падает, поэтому семья экономит свои трудовые ресурсы в ожидании, что расцветут более близкие нектароносы. В противном случае изматывающая фуражировка привела бы к ранней смертности фуражиров, и семья собрала бы меньше нектара [12]. Хотя масса нектара, приносимого фуражирами, и уменьшается из-за расходов на обратный путь (~ 2 мг/км, рис. 9), это не объясняет значительной убыли продуктивности.

Интересно, что уменьшение массы приносимого нектара и длительности рейса на малых расстояниях (рис. 9) так же связано со стратегией оптимизации фуражировки, но уже на индивидуальном уровне. На близких расстояниях фуражиру выгодней разгружаться чаще и, наоборот, – при фуражировке на большие расстояния фуражир постарается принести как можно больше нектара, чтобы окупить свой рейс. Это поведение – общее свойство при центральной оптимальной фуражировке, подтвержденное экспериментально у пчел [13].

Размер популяции

Размер локальной популяции, т.е. число семей N может регулироваться человеком, поэтому было интересным выяснить вопрос, как влияет выбор N на полезную продуктивность экосистемы.

Рис. 10 показывает, что по мере увеличения N продуктивность отдельной семьи (G_1) падает. Это связано с возрастанием интенсивности истощения среды и закономерным снижением эффективности фуражировки вследствие истощения (в результате все меньше фуражиров семьи отправляется на сбор). Общая собирательная (UF , G_N) и опылительная (VR) деятельность все же возрастают вместе с N , однако при большом числе семей их увеличения уже практически не происходит (рис. 10).

Чистая продуктивность (H), напротив, сначала закономерно возрастает вместе с N , но затем, после достижения максимума, начинает убывать. Это связано с потреблением меда каждой семьей на собственные нужды, не связанные с фуражировкой (в среднем 2.5 кг/неделю [8]). Оптимальное число семей, при котором достигается максимум нектарной продуктивности, зависит от площади и вида нектароносных культур. В общем случае оно не совпадает с числом семей, необходимым для максимального опыления. Например, моделирование показывает, что в случае посевов гречихи с точки зрения максимума нектарной продуктивности наиболее выгодно содержать ($0.5 \div 1$)

семей на гектар. В то же время максимальный опылительный эффект достигается при 4 и более семей/гектар (рис. 10). Эмпирические методы оценки нектарной продуктивности до сих пор остаются очень грубыми, поэтому они не позволяют дифференцировать различные критерии продуктивности. Для гречихи указывается значение около 2 семей/гектар [6, 34], что не опровергает предсказания модели.

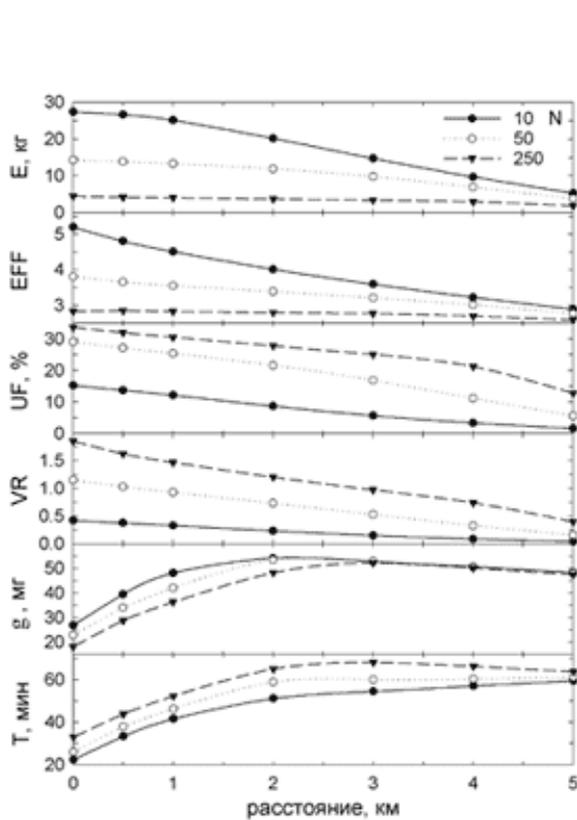


Рис. 9. Результативность фуражировки в зависимости от расстояния до массива гречихи при различном числе семей N ($S=50$ га), где g – средняя масса нектара, приносимая в гнездо фуражиром (7). Видно, что на расстоянии 3-5 км продуктивность падает вдвое.

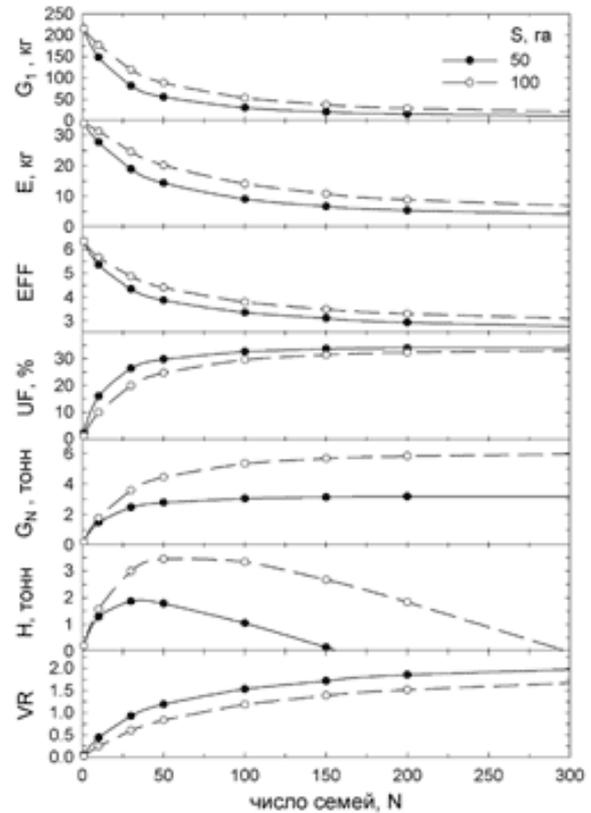


Рис. 10. Результативность фуражировки в зависимости от числа семей N , запланированных человеком, при различных площадях массива гречихи. Видно, что максимальная нектаропродуктивность (H) и максимальная семенная продуктивность ($\sim VR$) экосистемы будут достигаться при различном выборе числа семей N .

Модель показывает, что предельный коэффициент использования нектара (UF), выделяемого гречихой, равен 30% (см. рис. 10). На практике установлено, что коэффициент использования нектара для разных видов растений лежит в грубом диапазоне 30-50% [6, 26]. Учитывая, что гречиха имеет очень высокую плотность числа цветков, нижняя граница (30%) этого диапазона наиболее вероятна. При уменьшении плотности числа цветков или при улучшении условий фуражировки, предельный коэффициент использования возрастает (см. рис. 2, 8), так что по предсказаниям модели, он всегда лежит в диапазоне 30-60%. Это хорошо согласуется с имеющимися данными. Однако модель позволяет рассчитывать и оптимизировать продуктивность в произвольных экологических условиях с точки зрения любого заданного человеком критерия.

VI. ОБСУЖДЕНИЕ

Особенность модели

Ключевая особенность модели состояла в том, что концепция эффективности *индивидуальной* фуражировки [10-13, 17] использовалась для *интегральной* оценки качества источников нектара на *колониальном* уровне. В некоторых работах по фуражировке указывалась необходимость комплексного учета факторов, влияющих на качество источников нектара [17, 40]. Однако, в конечном счете, качество источников либо постулировалось [19, 40], либо связывалось со сладостью нектара [9-10, 17]. Предложенный подход на основе единого критерия позволил учесть одновременное влияние различных экологических факторов, а так же обратное влияние плотности числа фуражиров на процесс сбора корма (см. рис. 1 и форм. (11)). Последнее привело к нелинейной зависимости потока нектара J_i^* (2) от плотности числа фуражиров Φ и числа семей N , что нашло важное отражение в практических выводах.

Реализация предложенной концепции опиралась на модель взаимодействия источников нектара с фуражиром (9)-(11). В литературе аналоги этой модели не обнаружены, однако справедливость модели подкрепляется некоторыми экспериментальными наблюдениями. В недавней работе [29] указывается, что времена между двумя последовательными посещениями цветков распределены по экспоненциальному закону с параметром, который зависит от отношения плотности числа фуражиров и плотности числа цветков. Этот закон согласуется с уравнением (13), а при некоторых частных предположениях (стационарности потока случайных посещений и цветения) – прямо из него вытекает.

Модель цветения и нектаровыделения была проработана гораздо менее детально. Это связано с недостаточной изученностью эмпирических закономерностей и необходимостью их индивидуального учета для каждого вида растений [23-27]. Поэтому использовалась простая феноменологическая модель. Однако ее достоинство по сравнению со строгим подходом состояло в том, что 1) параметры модели легко оценивались по эмпирическим данным, 2) удалось охватить широкий видовой состав (агро)фитоценозов. Физическое описание цветения и нектаровыделения может быть реализовано в будущем, что соответствует методологии поэтапного, «вертикального» моделирования.

Факторы продуктивности и целевые принципы

Как демонстрируют результаты моделирования, продуктивность нектаропродуктивных экосистем определяется множеством экологических факторов и, в первую очередь, – деятельностью семей медоносных пчел [25]. Большую роль в этом играют целевые установки. Именно они диктуют стремление семей к медосбору [34, 38], но, в то же время, являются и сдерживающими факторами при не слишком благоприятных условиях фуражировки.

В самом деле, снижение продуктивности обусловлено не только ухудшением объективных условий, но и снижением «заинтересованности» пчел источниками нектара при повышении стоимости (в энергетическом смысле) нектаросбора с них. Это демонстрируют многие проведенные эксперименты (см. рис. 3, 6-8), но наиболее показателен эксперимент с увеличением расстояния (см. рис. 9). Уже на расстоянии 3-5 км продуктивность (нектаросбор) снижается вдвое. При чисто «механической» интерпретации, продуктивность должна снижаться только из-за повышения расходов энергии (нектара) и уменьшения доступного времени на сбор нектара в связи с увеличением времени на полет. Однако при известных рабочих характеристиках фуражиром, суммарное время на полет при фуражировке на расстояние 3 км составляет не более 15 минут, тогда как длительность рейса может достигать до 70 минут (см. табл. 1). Отсюда время на нектаросбор (и сам нектаросбор), при неизменном числе

задействованных фуражиров, должно уменьшиться только в $70 / (70 - 15) \approx 1.3$ раз, что ниже модельных результатов (см. рис. 9) и практических наблюдений [25]. Учет расходов так же не объясняет этого различия. Причина более заметного снижения продуктивности – в уменьшении доли фуражиров, соглашающихся летать за нектаром.

Эффективность фуражировки – важный ключ для понимания этой закономерности. Об этом свидетельствуют проведенные эксперименты (см. рис. 2-3, 5-10). Биологическая интерпретация этого в том, что продолжительность жизни фуражира уменьшается с увеличением его энергетических расходов [12]. Поэтому, фуражир (оптимизируя свою эффективность) и семья в целом (посылая меньше фуражиров на более «дорогие» источники) экономят свой биологический потенциал с тем, чтобы реализовать его при более подходящих условиях. Это проявляется как в течение трудового дня (см. рис. 6), так и на более крупном масштабе времени.

Однако при такой стратегии семья рискует своим медосбором, поскольку находится в непредсказуемых условиях окружающей среды. Медосбор в будущем может «сорваться» из-за засухи, дождей, похолодания, и тогда потенциал семьи в текущем сезоне будет не реализован. Стремление избежать этой крайней ситуации – и объясняет, почему часть фуражиров все-таки летает на «менее качественные» источники. Это подтверждается неожиданным результатом, обнаруженным в ходе анализа чувствительности модели к параметрам m и $\Delta\xi$, связанным со стратегией вербовки на источники нектара (см. раздел IV, рис. 4). Увеличение этих параметров приводит к *повышению* эффективности коллективной фуражировки (фуражиры соглашались летать только на «качественные» источники), однако семья, вопреки этому, выбирает *низкие* значения (см. табл. 1). Это как раз соответствует тому, что семья не рассчитывает на возможный медосбор в будущем и готова работать на текущих источниках, что повышает ее средний (многолетний) медосбор, или *надежность* медосбора.

Именно стремление к компромиссу между *надежностью* и *эффективностью* приводит к наблюдаемым стратегиям семей [10-12, 4], которые, как было неоднократно показано, в значительной степени влияют на конечную продуктивность экосистемы.

Практические рекомендации и перспективы

Сделанный выше вывод является очень важным, и его нужно учитывать даже в хозяйственной деятельности. Например, при попытке использования медоносных пчел в повышении семенной продуктивности агроэкосистемы. Как показывают результаты моделирования (см. рис. 10), максимизация опылительного эффекта не обязательно будет приводить к максимуму нектарной продуктивности, и наоборот, т.к. цели растений (опыление) и цели насекомых (медосбор) в общем не совпадают [3]. Поэтому стремление человека повысить опылительную деятельность путем простого увеличения числа семей будет оборачиваться для него уменьшением эффективности работы каждой семьи и, в конечном счете, снижением ее продуктивности.

Традиционные рекомендации по выбору оптимального числа семей N всегда основываются на линейной зависимости продуктивности от N [6, 34]. А в работе [31] делается утверждение, что расчеты по максимуму нектарной продуктивности и максимуму опыления чаще всего совпадают. Модель вносит в эти выводы коррективы.

В целом, проведенные эксперименты показывают, что модель довольно хорошо описывает известные закономерности и соответствует действительности по совокупности наблюдаемых характеристик (продуктивности, расходам энергии на фуражировку, предсказаниям оптимального числа семей, и т.д.). Поэтому она, при соответствующих дополнениях и упрощениях, может использоваться для оценки продуктивности реальных нектаропродуктивных (агро)экосистем.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Simulation of plant growth and crop production*. Eds. Penning de Vries F.W.T., van Laar H.H. Wageningen: Pudoc. 1982.
2. Бондаренко Н.Ф., Жуковский Е.Е., Мушкин И.Г. *Моделирование продуктивности агроэкосистем*. Л.: Гидрометеиздат. 1982. 142 с.
3. Фегри К., Пэйл Л. ван дер. *Основы экологии опыления*. М.: Мир. 1982. 379 с.
4. Кудряков А.В. Имитационное моделирование сезонного развития сообществ медоносных пчел (*Apis Mellifera*). В сб.: *Экология в меняющемся мире*. Материалы Всероссийской конференции молодых ученых. Екатеринбург: Академкнига. 2006. с. 111-119.
5. Кудряков А.В. Многоуровневая модель коллективной фуражировки семей медоносных пчел в нектаропродуктивных (агро)экосистемах. *Известия Челябинского НЦ РАН*. 2007 (в печати).
6. Пономарева Е.Г., Детерлеева Н.Б. *Медоносные ресурсы и опыление сельскохозяйственных растений*. М.: Агропромиздат. 1986. 224 с.
7. Антонов А.В. *Системный анализ*. М.: Высшая школа. 2006. 454 с.
8. Seeley T.D. *Honeybee Ecology: a study of adaptation in social life*. Princeton: Princeton University Press. 1985.
9. Seeley T.D., Camazine S., Sneyd J. Collective decision-making in honey bees: how colonies chose among nectar sources. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1991. **28**. 277-290.
10. Seeley T.D. Social foraging by honeybees: how colonies allocate foragers among patches of flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1986. **19**. 343-354.
11. Schmid-Hempel P., Kacelnik A., Houston A.I. Honey bees maximize efficiency by not maximizing their crop. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1985. **17**. 61-66.
12. Schmid-Hempel P. Efficient nectar collection by honey bees. I. Economic models. *J. Anim. Ecol.* 1987. **56**. 209-218.
13. Kacelnik A., Houston A.I., Schmid-Hempel P. Central-place foraging in honey bees: the effect of travel time and nectar flow on crop filling. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1986. **19**. 19-24.
14. Hirsh A.E., Gordon D.M. Distributed problem solving in social insects. *Annals of Mathematics and Artificial Intelligence*. 2001. **31**. 199-221.
15. Charnov E.L. Optimal foraging, marginal value theorem. *Theor. Population Biol.* 1976. **9**. 137-150.
16. Bartholdi J.J., Seeley T.D., Tovey C.A., Vate J.H.V. The pattern and effectiveness of forager allocation among flower patches by honey bee colonies. *J. Theor. Biol.* 1993. **160**. 23-40.
17. Vries H., Biesmeijer J.C. Modelling collective foraging by means of individual behavior rules in honey-bees. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1998. **44**. 109-124.
18. Beekman M., Oldroyd B.P., Myerscough M.R. Sticking to their choice – honey bee subfamilies abandon declining food sources at a slow but uniform rate. *Ecological Entomology*. 2003. **28**. 233-238.
19. Tereshko V., Lee T. How information-mapping patterns determine foraging behaviour of a honey bee colony. *Open Sys. & Information Dyn.* 2002. **9**. 181-193.
20. Sakai S. A model for nectar secretion in animal-pollinated plants. *Evolutionary Ecology*. 1993. **7**. 394-400.
21. Stout J.C., Goulson D. The influence of nectar secretion rates on the responses of bumblebees (*Bombus spp.*) to previously visited flowers. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2002. **52**. 239-246.
22. Giurfa M., Nunez J.A. Honeybees mark with scent and reject recently visited flowers. *Oecologia*. 1992. **89**. 113-117.
23. *Biology of nectararies*. Eds. Elias T.S., Bentley B.A. New York: Columbia University Press. 1983.

24. Зауралов О.А. *Растение и нектар. Образование и выделение нектара*. Саратов: Изд-во Саратовского университета. 1985. 180 с.
25. Глухов М.М. *Медоносные растения*. М.: Колос. 1974. 304 с.
26. Пельменев В.К. *Медоносные растения*. М.: Россельхозиздат. 1985. 144 с.
27. Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р.М. *Физиология цветения. Т.1. Факторы цветения*. М.: Агропромиздат. 1985. 192 с.
28. Мамонов Л.К., Ким Г.Г. *Математическое моделирование физиологических процессов у растений*. Алма-Ата: Наука. 1978. 176 с.
29. Rodriguez-Girones M.A., Santamaria L. Models of optimal foraging and resource partitioning: deep corollas for long tongues. *Behavioral Ecology*. 2006. **17**. 905-910.
30. Rodriguez-Girones M.A. Resource partitioning among flower visitors: extension of Possingham's model. *Evolutionary Ecology Research*. 2006. **8**. 765-783.
31. Параева Л.К. *Медоносные растения Западной Сибири*. Новосибирск: Зап.-Сиб. кн. изд. 1970. 167 с.
32. Карпов Ю. *Имитационное моделирование систем. Введение в моделирование с AnyLogic 5*. СПб.: БХВ-Петербург. 2005. 400 с.
33. Бахвалов Н.С., Жидков Н.П., Кобельков Г.М. *Численные методы*. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний. 2004. 636 с.
34. Таранов Г.Ф. *Биология пчелиной семьи*. М.: Сельхозгиз. 1961. 336 с.
35. Harder L.D. Flower handling efficiency of bumble bees: morphological aspects of probing time. *Oecologia*. 1983. **57**. 274-280.
36. Heinrich B. Resource partitioning among some eusocial insects: bumblebee. *Ecology*. 1976. **57**. 874-899.
37. Ribbands C.R. *The Behaviour and Social Life of Honeybees*. London: Bee Research Association Ltd. 1953.
38. Кривцов Н.И., Лебедев В.И. *Получение и использование продуктов пчеловодства*. М.: Нива России. 1993. 285 с.
39. Dechaume-Moncharmont F.-X., Dornhaus A., Houston A.I., McNamara J.M., Collins E.J., Franks N.R. The hidden cost of information in collective foraging. *Proceedings of the Royal Society*. 2005. **B272**. 1689-1695.
40. Dornhaus A., Klugl F., Oechslein C., Puppe F., Chittka L. Benefits of recruitment in honey bees: effect of ecology and colony size in an individual-based model. *Behavioral Ecology*. 2006. **17**. 336-344.

Материал поступил в редакцию 11.04.2007, опубликован 08.05.2007