

ПРОСТАЯ МОДЕЛЬ ФУНКЦИОНАЛЬНО-ВОЗРАСТНОГО СОСТАВА ПЧЕЛИНЫХ СЕМЕЙ И НЕКОТОРЫЕ ЕЕ ПРИЛОЖЕНИЯ

© 2006 А.В. Кудряков

Уральский государственный университет, г. Екатеринбург

В работе представлена простая математическая модель функционально-возрастного состава семей медоносных пчел (*Apis Mellifera*), детально показывающая, как по известным данным среднесуточной яйценоскости матки можно количественно оценить общее число пчел, число летных пчел и пчел-кормилиц, количество личинок, закрытого расплода в семье и др., а также их изменение в течение пчеловодного сезона. Структура модели базируется на основных сведениях о биологической структуре пчелиных семей (наличие только одной матки, преимущественно возрастное разделение труда) и некоторых упрощающих допущениях о количественных характеристиках внутри семьи (средняя продолжительность жизни и сроки функционального разделения труда приняты фиксированными и одинаковыми для всех членов семьи, преждевременной смертностью пренебрегается и др.). Модель опирается на найденные из литературы эмпирические данные о динамике яйценоскости матки для пчелиных семей в условиях умеренной климатической зоны и главного медосбора, начинающегося примерно в первой декаде июля (в основном с липы). Результаты моделирования представлены в наглядной графической форме. На их основе обсуждаются общие закономерности развития (в частности, функционально-возрастного состава) семей, которые удается выявить с помощью модели. А именно, указывается, что поведение яйценоскости и биологическая организация последовательности возрастного распределения труда у пчел, похоже, носят оптимальный характер с точки зрения наилучшей выживаемости (быстрейшее весеннее развитие, максимум медосбора, максимум пчел, идущих в зимовку). В качестве другого приложения модели показывается возможность постановки обратной задачи для этой модели, которая может быть полезна для расширения познавательных возможностей прямого биологического эксперимента.

Введение

В последнее время интерес к математическому моделированию в пчеловодстве неуклонно возрастает. Прежде всего, это относится к моделированию процесса зимовки пчелиных семей (журнал Пчеловодство за последние 15 лет). Другой аспект теоретического моделирования – динамика роста пчелиных семей – проработан к настоящему времени еще крайне слабо. Имеется лишь несколько статей [5-7], отражающих некоторые успехи в этой области. Однако основные положения и структура моделей в этих статьях остались не раскрытыми, поэтому они не доступны конструктивному обсуждению.

За рубежом этот вопрос проработан гораздо лучше. Известно около десятка работ, в которых предлагаются модели динамики роста пчелиных семей [10-13]. Но, как правило, все они ограничиваются только вычислением общего количества пчел и расплода, и формальным сравнением с имеющимися данными

из литературы. Глубокие закономерности развития, которые должны быть присущи всем пчелиным семьям, при этом не обнаруживаются.

Работа призвана способствовать дальнейшему развитию математических моделей в пчеловодстве и выявлению более тонких закономерностей на их основе.

Описание модели

Математическое описание жизнедеятельности пчел всецело опирается на знание биологической структуры пчелиной семьи. Тот факт, что в семье имеется только одна самка, кладущая оплодотворенные яйца, уже формирует вполне определенную структуру математической модели. Все определяется яйценоскостью матки. От нее, прежде всего, зависит, сколько рождается и отходит пчел в любое интересующее нас время. Конкретное число зависит от средних сроков биологического развития пчелы. Основных из них два: время

развития яйца во взрослую особь (r) и средняя продолжительность жизни пчелы (T).

Так, если в некоторый день, определяемый временем t , матка отложила n_+ яиц, то в среднем они выйдут из ячеек через r дней, а отойдут еще через T дней позже. Можно сделать и обратное утверждение: изменение общего числа пчел в момент времени t равно числу вышедших пчел (а оно равно числу яиц, отложенных маткой r дней назад) за вычетом числа отошедших (которое опять же равно числу отложенных яиц, но еще на T дней раньше). Компактно эта громоздкая фраза легко записывается математически:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = n_+(t-r) - n_+(t-r-T)$$

или

$$n(t) = \int_{t-r-T}^{t-r} n_+(\tau) d\tau \quad (1)$$

Для определения функционально-возрастного состава семьи необходимо дополнительно знать сроки функционального разделения труда у пчел. В значительной степени они обусловлены сроками наибольшего развития соответствующих желез, ответственных за выполнение того или иного вида работ [4]. В литературе, однако, по этому вопросу имеются некоторые расхождения.

В табл. 1. приведены данные разных литературных источников и указаны временные диапазоны, выбранные в настоящей модели. В соответствии с этим, число пчел в разных функционально-возрастных группах вычисляется аналогично формуле (1). Так, напри-

мер, число пчел-кормилиц, летных пчел и личинок равно, соответственно:

$$\begin{aligned} n_{\text{корм}}(t) &= \int_{t-r-16}^{t-r-5} n_+(\tau) d\tau, \\ n_{\text{летн}}(t) &= \int_{t-r-T}^{t-r-20} n_+(\tau) d\tau, \\ n_{\text{лич}}(t) &= \int_{t-9}^{t-3} n_+(\tau) d\tau. \end{aligned} \quad (2)$$

Видим, что все действительно определяется только яйценоскостью матки n_+ и временными параметрами, отвечающими за сроки развития. Эти параметры зависят от множества факторов и не являются строго постоянными. Известно, например, что сроки развития желез могут варьироваться в зависимости от состояния и потребности семьи, а средняя продолжительность жизни пчел T меняется в течение года: во время главного медосбора она немного уменьшается, а примерно с начала осени начинает резко возрастать. Последнее связано со значительным снижением трудозатрат, что обеспечивает выживаемость пчел в течение зимовки.

Учесть изменение свободных параметров сложно, поэтому в простейшей модели берутся некоторые средние и постоянные значения. Это допустимо, если не пытаться моделировать состав семьи в осенне-зимний период.

При записи формул (1) и (2) было сделано неявное предположение, что все отложенные яйца развиваются во взрослую особь,

Таблица 1. Ориентировочные сроки функционально-возрастного разделения труда у пчел

фаза развития/ выполняемая функция	Средние сроки (от и до), в днях	Литературный источник	Выбранные значения
Фаза яйца	0÷3	Таранов Г.Ф., 1968.	0÷3
Фаза личинки	3÷9	Таранов Г.Ф., 1968.	3÷9
Фаза куколки (запечатанный расплод)	9÷ r	Таранов Г.Ф., 1968.	9÷21
Выкармливание личинок (секретирование молочка)	5÷12 3-6÷18-21 4÷15 12±2÷17±2	Лаврехин Ф.А., 1969. Лебедева В.П., 2001. Кривцов Н.И., 2002. Газизов Р.И., 2003.	5÷16
Восковыделение	12÷19	Таранов Г.Ф., 1968.	12÷19
Летная деятельность	14-21÷ T	Таранов Г.Ф., 1961.	20÷35

которая отходит только после достижения среднего возраста T . Иными словами, смертностью расплода от неблагоприятных условий (болезней) и разбросом продолжительности жизни взрослых особей в модели пренебрегается, т.к. обычно эти величины не велики (несколько %). Кроме этого, в модели игнорируется наличие трутней, поскольку их количество так же не значительно (<5%). Все выводы относятся к числу рабочих пчел.

Погрешность модели, связанная с выбором простейших предположений, по порядку величины будет пропорциональна величине малых параметров, характеризующих отклонение от идеальных условий (дисперсия средней продолжительности жизни, смертность расплода, доля трутней и др.), т.е. невелика.

Применение модели

Результаты

Для получения явных результатов необходимо располагать данными изменения среднесуточной яйценоскости n_+ на достаточно широком интервале времени. К сожалению, таких данных в отечественной и зарубежной литера-

туре крайне мало. Для примера были использованы данные Газизова Р.И., полученные им на основе 15-летней работы по учету печатного расплода при естественном ритме развития в годовом цикле со свободно расширяющимся гнездом расплода при содержании в 2-х корпусных ульях [1]. Экспериментальный материал был получен им на пчелах среднерусской расы на территории Южного Урала в условиях, где до 70 % медосбора приходится на период цветения липы.

График эволюции биологической структуры семьи, приводимый в работе Газизова, отражает полное количество яиц, отложенных маткой с начала яйцекладки. Чтобы получить число яиц, отложенных за один день, было проведено численное дифференцирование этого графика. Данные были дополнены тем фактом, что яйцекладка заканчивается примерно к концу сентября. После этого полученные значения среднесуточной яйценоскости, известные только в отдельные моменты времени, были численно интерполированы непрерывной функцией $n_+(t)$. Конечный результат показан на рис. 1 (сплошная линия).

Затем, с помощью этой функции по формулам типа (2) был определен функциональ-

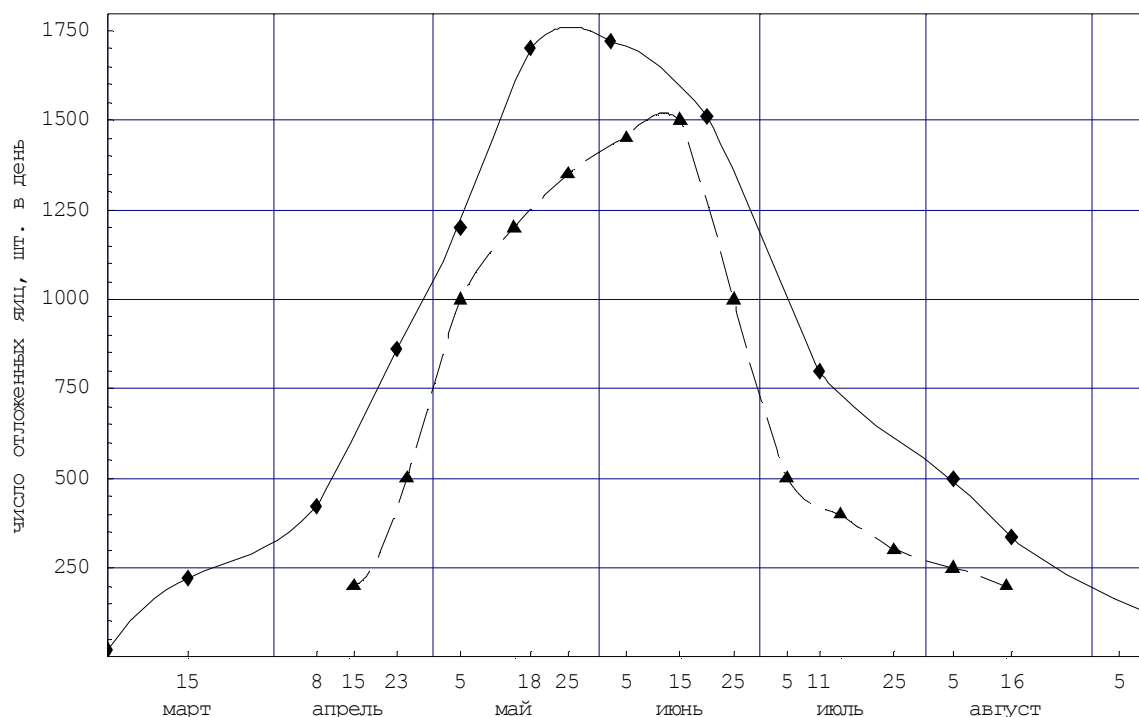


Рис. 1. Функция среднесуточной яйценоскости матки n_+ , полученная по данным Газизова (сплошная линия), и данным бывшей Тульской опытной станции (штрихованная линия)

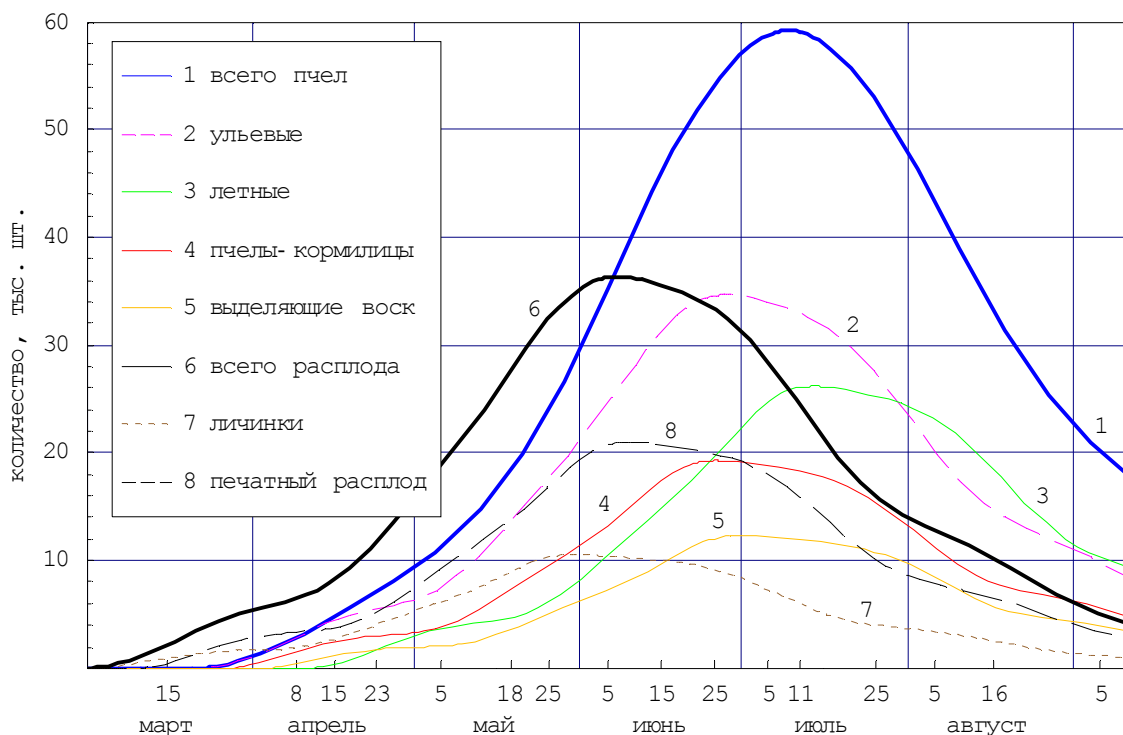


Рис. 2. Функционально-возрастной состав пчелиной семьи на протяжении пчеловодного сезона

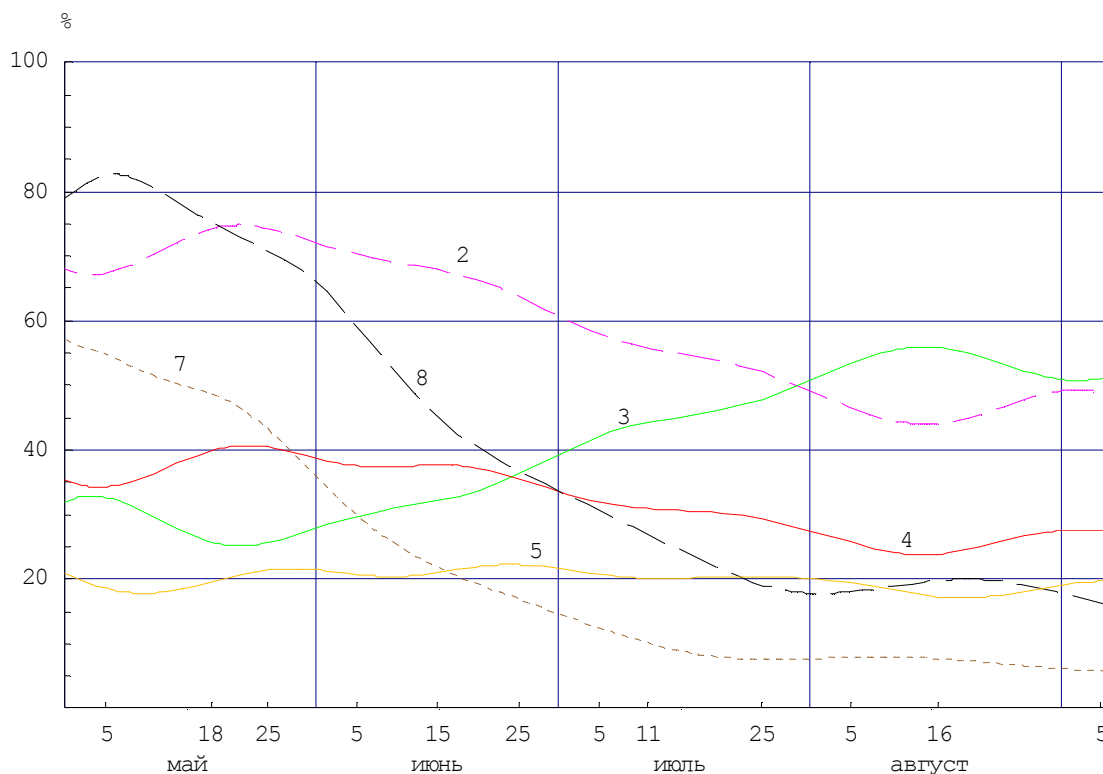


Рис. 3. Функционально-возрастной состав семьи в процентном отношении от общего числа пчел (обозначения те же, что и на рис. 2)

но-возрастной состав семьи. Было вычислено общее число пчел, число ульевых и летных пчел, число пчел-кормилиц и пчел, способных к восковыделению, общее количество расплода, в том числе личинок (нуждающихся в кормлении) и печатного. Результаты при-

ведены на рис. 2. Для большей наглядности на рис. 3 состав семьи приведен в процентном отношении от общего числа пчел.

При построении графиков учитывались только пчелы, выведенные в текущем сезоне. Учет перезимовавших пчел не составля-

ет принципиального труда и выполняется точно так же, однако для этого необходимо знать изменение продолжительности жизни $T(t)$ с конца лета до конца весны следующего года. Кроме этого, физиологическое состояние перезимовавших пчел-кормилиц уже не соответствует их календарному возрасту, и требуются дополнительные усложнения, учитывающие этот факт.

Все выводы, сделанные в работе, относятся к умеренной климатической зоне (средней полосе России). Вычисления были выполнены в известной компьютерной математической системе Mathematica 5.1.

Обсуждение

График яйценоскости (рис.1) имеет характерные черты, общие для всех пчелиных семей. Для сравнения на рис.1. штрихованной линией показаны независимые данные среднесуточной яйценоскости, полученные бывшей Тульской опытной станцией (1926) по 8 семьям среднерусских пчел [2].

Имеется общая закономерность: матка начинает яйцекладку примерно в конце февраля – начале марта (на штрихованном графике не показано), постепенно яйценоскость возрастает со временем, а после очистительного облета (~ первая декада апреля) начинает расти быстрее, достигает высокого уровня еще до начала главного медосбора (обычно не позже, чем за $r+20 \sim 40$ дней) и держится на нем в течение времени, совпадающим примерно с продолжительностью главного медосбора (~20 дней). Затем яйценоскость резко падает, но, начиная примерно с главного взятка (первая декада июля для медосбора с липы), скорость падения снижается.

Все эти характерные особенности изменения яйценоскости проявляются не случайно. Они обеспечивают функционирование семьи как целого в оптимальном (в некотором смысле) режиме и, как следствие, обнаруживают себя и в функционально-возрастном составе семьи. Модель помогает выявить эти закономерности.

Действительно, на рис. 2. видно, что летные пчелы накапливаются в семье, начиная с середины апреля (т.е. примерно через $r+20$

~ 40 дней после начала яйцекладки). Как раз в это время начинают зацветать первые медоносы. Поэтому более раннее или более позднее начало яйцекладки с этой точки зрения не целесообразно т.к. в первом случае приводило бы к простоя летных пчел, а во втором – к упущенной возможности скорейшего весеннего развития. Это уже наводит на мысль, что яйценоскость матки подстраивается под фенологические сроки цветения основных нектаро- и пыльценосных растений данной местности.

В самом деле, уже с апреля семья интенсивно готовится к главному медосбору. Однако это проявляется не только в росте среднесуточной яйценоскости, что приводит к очень быстрому (экспоненциальному) росту силы семьи, но и в точной подстройке отмеченного выше пика яйценоскости к главному взятку. Благодаря этому максимальная сила семьи достигается примерно к началу главного взятка (рис. 2). Число летных пчел так же выходит на высокий уровень уже к началу июля и держится на нем примерно до конца первой декады августа. Вместе с этим количество личинок к началу главного медосбора быстро уменьшается, что уменьшает затраты семьи на их выкармливание. Следовательно, в такой семье все готово для встречи главного медосбора.

Интересно отметить, что это было бы невозможно, если бы летную работу выполняли пчелы не старших возрастов, а младших. В этом случае максимумы числа летных пчел и личинок, обусловленные одним и тем же максимумом яйценоскости, были бы ближе друг к другу (как у кривых числа личинок и пчел-кормилиц на рис. 2) и повышение нектарособирательного потенциала всегда бы сопровождалось и повышенной необходимостью отвлекаться на выкармливание расплода.

Значит, такая организация последовательности выполнения работ у пчел не случайна. И вообще: переход пчел от выполнения одной функции к другой всегда происходит преимущественно в такой возрастной последовательности, в которой это необходимо для максимально эффективного развития в годовом цикле. Это хорошо иллюстрирует рис. 2.

Так, весной еще задолго до главного медосбора, когда имеется большое количество открытого расплода (личинок), требуется и большое количество пчел-кормилиц, поэтому после достижения максимума личинок в первую очередь следует и максимум пчел-кормилиц (рис. 2). Затем, по мере естественного развития и подготовки к главному медосбору, требуются дополнительные ячейки для складывания нектара, и возникает потребность в пчелах, интенсивно синтезирующих воск. Как раз в это время (середина-конец июня) число пчел, физиологически способных к восковыделению, выходит на высокий уровень (рис. 2), а в природе имеется уже достаточный взятки, чтобы обеспечить эту способность, т.к. известно, что пчелы могут выделять воск только при поступлении свежего нектара [3]. Затем наступает главный взятки, которому так же соответствует максимум летных пчел, описанный выше. Таким образом, потребности семьи своевременно обеспечиваются необходимым для этого функциональным составом.

С другой стороны, порядок следования максимумов числа личинок, пчел-кормилиц и т.д. определяется, в соответствии с формулами (2), средним возрастом пчел в каждой из этих групп и происходит в точно такой же последовательности, что и смена функциональных обязанностей пчелы по мере ее взросления (табл. 1). В итоге получается, что для обеспечения наиболее оптимального развития семьи (максимального медосбора) молодые пчелы должны заниматься именно выкармливанием личинок, более старшие – наряду с выкармливанием уметь выделять воск (строить соты), а самые взрослые – летать за взятком.

Удивительно то, что такая последовательность выполнения работ, будучи оптимальной, не выбирается самой пчелой, а неизбежно диктуется ее физиологическими возможностями, в частности, развитием соответствующих желез. Позволителен вопрос: откуда такая поразительная согласованность?

Но вернемся к обсуждению состава пчелиной семьи. Из предыдущего ясно, что максимум числа пчел-кормилиц неизбежно бу-

дет всегда оказываться между пиками числа личинок и летных пчел, так что уже в июне будет всегда наблюдаться избыток молодых пчел. Это особенно хорошо видно на рис. 3. Доля пчел-кормилиц в июне держится на почти постоянном уровне 30-40%, тогда как доля личинок монотонно падает. Возникает повышенная вероятность роения. Но это – так же проявление глубокой закономерности в биологической организации жизни пчел, надежно обеспечивающее возможность размножения. Подтверждение этому можно находить и дальше.

Так, например, снижение скорости падения яйцекладки во время главного взятка, о котором упоминалось раньше, тоже не случайно. Несмотря на то, что уменьшение яйценоскости во время главного взятка выгодно для большего медосбора, оно не выгодно пчелам в виду предстоящей зимовки. В силу вступает другой критерий оптимальности. Чтобы удовлетворить им обоим, яйценоскость уменьшается до некоторого промежуточного уровня и к концу лета спадает уже медленнее. В результате, пчелам удается собрать и большое количество нектара, и накопить достаточное количество пчел для успешной зимовки. Имеются и другие закономерности, которые можно выявить с помощью теоретического моделирования.

В целом модель правильно подтверждает выводы Газизова о соотношении пчел-кормилиц и личинок, которое примерно с начала июня смещается в пользу первых (рис. 3). Весной на одну пчелу кормилицу приходится больше одной личинки, тогда как к июлю, наоборот, на одну личинку приходится 2-3 пчелы-кормилицы [1].

Для проверки других выводов модели требуется более детальное сопоставление.

Анализ чувствительности и постановка обратной задачи

Для предложенной модели возможна постановка так называемых *обратных задач*. Вместо прямого предсказания функционально-возрастного состава, можно обратить использование модели: по экспериментальным наблюдениям состава семьи оказывается воз-

возможным восстановить параметры модели. При достаточной точности модели их можно отождествить с действительными характеристиками. Например, по данным измерения печатного расплода (яйценоскости матки) и одновременного определения силы семьи (общего числа пчел) можно установить среднюю продолжительность жизни пчел T .

Практически это возможно благодаря тому, что прямые предсказания модели о численности семьи, как показал анализ чувствительности модели, очень сильно зависят от изменения входного параметра T . По данным Газизова максимальное значение n в течение сезона достигает уровня в 60 тыс. пчел. Этому уровню как раз соответствует, как видно из рис. 2, выбранное в модели значение $T=35$. Отклонение T на ± 5 дней приводит к практически линейному изменению максимума n примерно на ± 8 тыс. ($\pm 13\%$). Такое отклонение легко обнаружить экспериментально.

Значение $T=35$ дней близко к результатам, полученным в других работах с помощью прямого наблюдения (Ribbands, 1952).

Заключение

Модель достаточно реалистично описывает общие (усредненные) закономерности развития семей, соответствующие образцу сезонной изменчивости яйценоскости матки, полученному опытным путем Газизовым Р.И.

Однако известно, что яйценоскость может варьироваться в зависимости от очень большого количества факторов: климатических и погодных условий местности, видовой распространенности основных медоносных культур (типа взятка), индивидуальных особенностей матки (массы, возраста и др.), конкретных условий содержания, расы пчел и т.д. Чтобы описать индивидуальные различия состава пчелиных семей, необходимо использовать в модели и индивидуальные данные по яйценоскости матки. К сожалению, в литературе еще недостаточно статистического материала, который был бы собран в разнообразных экологических условиях обитания пчелиных семей. Поэтому все выводы нужно считать пока предварительными.

Модель нуждается в дальнейшем разви-

тии. Те данные, которые требовалось определять из опыта, должны сами быть предметом математического моделирования. Два ближайших направления – моделирование продолжительности жизни пчел в течение всего годичного цикла и моделирование яйценоскости матки в зависимости от перечисленных факторов – уже прорабатываются автором. Для более плодотворной работы требуется кооперация усилий многих людей, специализирующихся в биологии и экологии пчелиных семей, а так же математическом (компьютерном) моделировании. Автор нуждается в их помощи.

Автор будет благодарен за любые отзывы и интерес, проявленные к работе, любую конструктивную критику и готов к открытому обсуждению и сотрудничеству в обозначенной области.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Газизов Р.И. Вывод пчелиных маток. Уфа, 2003.
2. Лаврехин Ф.А., Панкова С.В. Биология пчелиной семьи. М., 1969.
3. Таранов Г.Ф. Биология пчелиной семьи. М., 1961.
4. Таранов Г.Ф. Анатомия и физиология медоносных пчел. М., 1968.
5. Армеев В.Ф., Виллисов В.Д. и др. Имитационное моделирование в пчеловодстве. // Пчеловодство/ 1987. №7.
6. Швецов Л.И. Компьютерные исследования развития пчелиной семьи. // Пчеловодство. 1998. №4.
7. Швецов Л.И. Выравнивание силы пчелиных семей // Пчеловодство. 2000. №3.
8. Лебедева В.П., Лебедев В.И. Факторы, определяющие распределение функций пчел в семье // Пчеловодство. 2001. №8.
9. Кривцов Н.И., Бородачев А.В., и др. Интенсивная технология производства маточного молочка // Пчеловодство. 2002. №3.
10. McLellan A.R., Rowland C.M., Fawcett R.H. A monogynous eusocial insect worker population model with particular reference to honeybees // *Insectes Sociaux*, 1980. V.27. N.4.

11. Harris J.L. A model of honeybee colony population dynamics. // *J. of Apicultural Research*. 1985. V.24. N.4.
12. Omholt S.W. A model for intracolony population dynamics of the honeybee in temperate zones. // *J. of Apicultural Research*. 1986. V.25. N.1
13. Stalidzans E., Berzonis A. Analytical development model of bee colony. In: *Environmental Simulation*. Riga Technical University. 1999.
14. Ribbands C.R. Division of labour in the honeybee community // *Proc. Roy. Soc. Lond. (B)*. 1952. V. 140.

A SIMPLE MODEL OF THE HONEYBEE COLONY FUNCTIONAL-AGE COMPOSITION AND ITS SOME APPLICATIONS

© 2006 A.V. Kudryakov

Ural State University, Ekaterinburg

The simple mathematical model of the functional-age composition of honeybee (*Apis Mellifera*) colonies is proposed to show in detail as by known queen mean daily egg-laying data the overall bee number, foragers and nurse bees numbers, amount of eggs, closed brood in the colony and its seasonal changes can be quantitatively evaluated. The model structure is based on fundamental evidences about biological structure of honeybee colony (there is only one queen, age-specific mainly division of labor) and some simplifications on the quantitative colony's properties (mean lifespan and timing of functional labor division are considered to be constant and the same for all colony members, premature mortality is ignored, etc). The model is applied to the definite empirical data obtained from literature, reflecting the queen egg-laying dynamics that is typical for a colony at temperate zone and linden main honey gathering conditions. Modeling results are presented in graphics. General colony development relationships (functional-age composition particular) are discussed on the modeling basis. Namely, it is pointed that egg-laying strategy and biological organization of age-specific labor allocation order are probably optimal in bees from greatest survivability point of view (quickest spring development, largest honey gathering, and largest amount of bees to wintering). The possibility of inverse problem statement as other application is showed for this model. It can be useful for an expansion of cognitive possibilities of direct biological experiment.