КОМПЬЮТЕРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОДЕЛИРОВАНИЕ 2025 Т. 17 № 2 С. 261–275
DOI: 10.20537/2076-7633-2025-17-2-261-275

Ки&М

АНАЛИЗ И МОДЕЛИРОВАНИЕ СЛОЖНЫХ ЖИВЫХ СИСТЕМ

УДК: 519.8

Оптимальность для каждого индивидуума не гарантирует оптимальности всего сообщества: почему медоносные пчелы не анализируют танцы?

В. М. Терешко[a]

Лаборатория биофизики возбудимых сред, Институт теоретической и экспериментальной биофизики,
Россия, 142290, Московская область, г. Пущино, ул. Институтская, д. 3

E-mail: [a] val.ter01294@gmail.com

Получено 02.12.2024, после доработки — 10.03.2025.
Принято к публикации 13.03.2025.

Мы разработали модель кормодобывания колонии медоносных пчел на основе уравнений «реакция – диффузия». Работающие пчелы передают информацию о своих источниках пищи с помощью танца, а соискатели работы в улье могут выбрать любой понравившийся им танец и, таким образом, присоединиться к эксплуатации соответствующего источника. Мы рассматриваем две стратегии выбора танцев: целенаправленную, когда пчелы анализируют информацию на танцполе и выбирают самый энергичный и длительный танец, отвечающий самому прибыльному источнику, и просто случайный выбор первого попавшегося танца. Моделирование показало, что наибольшую прибыль (приток пищи в улей) обеспечивает именно случайный выбор танца, как бы это парадоксально на первый взгляд ни звучало. Оптимизация прибыли каждым агентом под себя (целенаправленный выбор танцев) является скорее недостатком для колонии, а «неоптимальность» в выборе танца может быть результатом полезной эволюционной адаптации.

Ключевые слова: колония медоносных пчел, кормодобывание, оптимальность

Работа проведена в рамках государственного задания № 075-00224-24-03.

COMPUTER RESEARCH AND MODELING
2025 VOL. 17 NO. 2 P. 261–275
DOI: 10.20537/2076-7633-2025-17-2-261-275

Ки&М

ANALYSIS AND MODELING OF COMPLEX LIVING SYSTEMS

UDC: 519.8

Individual optimality does not guarantee community optimality: why don't honeybees analyze dances?

V. M. Tereshko[a]

Laboratory of biophysics of excitable media, Institute of theoretical and experimental biophysics, 3 Institutskaya st., Pushchino, Moscow region, 142290, Russia

E-mail: [a] val.ter01294@gmail.com

Received 02.12.2024, after completion — 10.03.2025.
Accepted for publication 13.03.2025.

We developed a model of honeybee colony foraging based on reaction – diffusion equations. Employed bees transmit information about their food sources using dance, and job seekers in the hive can choose any dance they like and thus join the exploitation of the corresponding source. We consider two strategies of dance selection: a targeted one, when bees analyze information on the dance floor and choose the most energetic and longest dance corresponding to the most profitable source, and a simple random choice of the first dance they encounter. Modelling showed that the greatest profit (food influx into the hive) is provided by the random choice of dance, as paradoxical as it may seem at first glance. Optimization of profit by each agent for itself (targeted choice of dances) is rather a disadvantage for the colony, and "non-optimality" in dance choice can be the result of useful evolutionary adaptation.

Keywords: honeybee colony, foraging, optimality

Citation: *Computer Research and Modeling*, 2025, vol. 17, no. 2, pp. 261–275 (Russian).

The work was fulfilled within the framework of the state assignment No. 075-00224-24-03.

Введение

Одним из разновидностей искусственного интеллекта является коллективный, или так называемый роевой, интеллект [Meyer, Bonabeau, 2001; Rosenberg, Baltaxe, Pescetelli, 2016; Rosenberg, Willcox, 2018]. Также его можно было бы назвать сетевым интеллектом. Здесь упор делается не на создание некоего «супермозга», способного в одиночку решить все задачи, а на сообщество относительно функционально простых, но взаимодействующих между собой агентов. По отдельности такие агенты способны только на простые вычисления или даже просто на переключение из одного состояние в другое, скажем переход из пассивного (невозбужденного) в активное (возбужденное) состояние, подобно нейронам головного мозга. Однако они способны обмениваться информацией между собой и в результате такого взаимодействия решать действительно сложные задачи [Lewis, Bekey, 1992; Karaboğa, 2005; Dorigo, Birattari, Stützle, 2006; Martens, Baesens, Fawcett, 2010; Chakraborty, Kar, 2017; Thrun, Ultsch, 2021; Карпенко, 2021; Казакова, 2022]. Коллективный интеллект, таким образом, является возникающим, или эмерджентным, свойством сложной системы.

Рассмотрим сложное сообщество, состоящее из множества взаимодействующих агентов, которые занимаются поиском ценных для них ресурсов в окружающей среде. Те агенты, которые находят ценный, с их точки зрения, ресурс, передают информацию о нем другим агентам. Последние способны оценить информацию от разных источников и выбрать наилучший, по их критериям, ресурс для его дальнейшей эксплуатации.

Предположим, что агенты выполняют эти задачи с разной степенью эффективности. Рассмотрим два типа сообществ. Первое сообщество состоит из идеально функционирующих агентов. Информация передается точно, тщательно анализируется, выбирается всегда оптимальный вариант, который безошибочно идентифицируется в окружающем пространстве.

Вторая колония состоит из неидеально функционирующих агентов. Агенты являются «безалаберными»: информация передается с ошибками, никто не хочет утруждать себя анализом полученной информации и выбирает первую попавшуюся. Агенты, получившие приблизительную информацию, часто не способны найти нужный источник, теряются по дороге или случайно могут найти совершенно другой ресурс.

Можно сказать, что агенты первого сообщества, в отличие от второго, выполняют свои задачи на локальном уровне оптимальным образом. Обеспечит ли это глобальную оптимальность для всего сообщества?

В живой природе имеются прекрасные представители описанных выше сообществ: это колонии общественных насекомых. Давайте ответим на поднятые выше вопросы на примере колонии медоносных пчел, участвующей в процессе кормодобывания.

1. Неидеальная обработка информации в колонии медоносных пчел

С формальной точки зрения медоносные пчелы не являются идеально функционирующими агентами. Колония зачастую имеет дело с неполной или неточной информацией, а сами пчелы совершают ошибки или то, что на первый взгляд кажется ошибкой. Рассмотрим это в деталях.

1.1. Неточная передача информации

Известно, что медоносные пчелы более точно передают угловую информацию для более удаленных источников и менее точно для близлежащих целей [Frisch, 1967; Edrich, 1975; Gould, 1976; Towne, Gould, 1988]. На практике это выражается в уменьшении ошибки передачи направления или уменьшении угла танцевальной дивергенцией с увеличением расстояния до цели.

Есть разные гипотезы, объясняющие возникновение такой самонастраивающейся угловой дивергенции. Одна из них предполагает неспособность танцора, вследствие дефицита времени во время коротких полетов, собрать подробную навигационную информацию [Edrich, 1975]. Оппоненты приводят в пример тропические виды пчел, которые, несмотря на полеты, длящиеся всего несколько секунд, способны передать точную информацию, демонстрируя в танце малые углы расхождения [Towne, Gould, 1988]. Соответственно, альтернативная гипотеза предполагает возникновение углового расхождения в результате отбора, благоприятствующего неточности в передаче информации [Towne, Gould, 1988]. Предполагается, что естественный отбор должен благоприятствовать большому разбросу новобранцев, чтобы последние, находя новые неиспользованные цветки, раскрывали весь потенциал доступных ресурсов. А угол расхождения интерпретируется как полезная ошибка, оптимально настроенная на пространственное покрытие ресурсов в окружающей среде [Haldane, Spurway, 1954].

Вышесказанное подтверждается экспериментальными исследованиями с участием разных видов медоносных пчел. Ученые сравнивали поведение медоносных пчел умеренной климатической зоны, A. mellifera, с видами Apis, а именно A. cerana, A. florea и A. dorsata, из тропической зоны. Известно, что пчелы не передают информацию о направлении для очень близкорасположенных к улью источников пищи, а вместо этого исполняют ненаправленные хороводы, побуждающие новобранцев искать во всех направлениях вблизи гнезда [Frisch, 1967]. Показано, что тропические виды переходят от хороводов к направленным виляющим танцам для гораздо более близких целей, чем A. mellifera [Lindauer, 1957]. То есть тропические пчелы являются более точными. Данный феномен можно объяснить именно различием в пространственном распределении ресурсов для рассматриваемых сред. Растения умеренной зоны, как правило, опыляются ветром [Regal, 1982], поэтому цветы, как правило, разбросаны по большим площадям [Heinrich, 2004]. В противоположность тропические растения в основном опыляются насекомыми [Regal, 1982], и поэтому среди общей массы цветущих деревьев выделяются особенно богатые сгустки цветов [Heinrich, 2004]. Таким образом, тропические медоносные пчелы зачастую рекламируют в своем танце отдельное растение, в то время как танцоры из умеренных климатических зон, как правило, рекламируют большие ресурсные участки, состоящие из множества кустарников и трав.

1.2. Неидеальное или неудавшееся считывание информации

1.2.1. «Неправильное» считывание

Танцем передается информация о ценности источника и направлении к нему. Казалось бы, наблюдатели должны просто внимательно наблюдать за танцорами, чтобы выбрать наиболее понравившийся, то есть достаточной интенсивности и длительности, танец, и далее лететь на выбранный источник пищи. Парадоксальным является то, что наблюдатели, как правило, игнорируют все старания танцоров, не обращая должного внимания на передаваемую информацию, и просто выбирают первого попавшегося им танцора [Seeley, 1983; Seeley, 1995]. Другими словами, наблюдатели не сравнивают танцы.

Возникает законный вопрос: нужны ли в таком случае все усилия колонии по передаче информации? Да, нужны. Пчелы танцуют дольше за более привлекательные источники. Находясь на танцполе дольше, они, таким образом, имеют больше шансов быть выбранными. Причем играет роль не только временной фактор более длительного пребывания на танцполе, но и количественный фактор, отражающий количество танцоров. Действительно, танцоры с более длительным танцем привлекут больше рекрутов, которые в свою очередь привлекут новых рекрутов, и так далее. В итоге система стремится к тому состоянию, что в каждый отдельный момент времени большинство находящихся на танцполе танцоров будут представлять лучшие источники. В этом случае даже случайный выбор танцоров приведет в большинстве вариантов к выбору самых ценных источников.

1.2.2. Несостоявшиеся рекруты

Иногда наблюдателям не удается выбрать танец. При этом они могут как оставаться в улье и ожидать там новой информации, так и решить искать пищу самостоятельно. Существует гипотеза, что разведчики — это несостоявшиеся рекруты [Beekman et al., 2006]. То есть это те наблюдатели, которые не смогли идентифицировать танец (а следовательно, и соответствующий ему источник) и стали разведчиками поневоле.

Вышеуказанная гипотеза согласуется с экспериментальными данными, в частности с отрицательной корреляцией между доступным фуражом и долей фуражиров, занятых разведкой [Seeley, 1983]. При пищевом изобилии и легкой доступности корма увеличивается, соответственно, и количество танцев вербовки. В этом случае наблюдатели в улье смогут выбрать танец относительно легко, и в колонии будет большое количество рекрутов и небольшое количество разведчиков. Если же корм скуден, верно обратное: меньшее количество танцев вербовки приведет к меньшему количеству рекрутов и большему количеству разведчиков.

1.3. Неидеальное использование информации

Отличительной особенностью колоний общественных насекомых является то, что полученная социальная информация не всегда может быть эффективно использована. Даже выбрав танец, рекруты могут просто сбиться с пути и возвратиться в улей ни с чем либо оказаться на другом, случайно найденном, источнике [Seeley, 1983; Biesmeijer, de Vries, 2001]. Изначально явление «потерянных рекрутов» было открыто у муравьев Tetramorium caespitum, одна треть новобранцев которых, начавших следовать по феромонному следу, теряла его [Pasteels, Deneubourg, Goss, 1987]. В итоге получаем «случайных разведчиков». Показано, что для колонии медоносных пчел опытным собирателям, которые следили за танцами в поисках нового источника пищи, требовалось около 5 полетов, чтобы найти требуемый источник пищи [Seeley, 1983; Biesmeijer, de Vries, 2001]. Такого рода ошибки можно назвать ошибками использования информации, и, возможно, они имеют целенаправленное адаптивное значение для колонии, увеличивая разнообразие приносимой в улей информации.

В данной работе мы исследуем, как считывание информации с танцпола влияет на количество добытого нектара, или прибыль колонии. Для этого мы сравним две стратегии: целенаправленный выбор наилучшего, то есть самого интенсивного и длительного, танца, отвечающего самому богатому источнику пищи, и случайный выбор произвольного танца.

Чем выше прибыль, тем эффективней процесс кормодобывания. На языке теории оптимизации критерий оптимальности в данном процессе — это максимизация притока пищи в улей, или, другими словами, максимизация прибыли. С этой точки зрения мы и оцениваем успешность, или оптимальность, поведенческих стратегий колонии.

2. Коммуникация через танец

Когда пчела-собиратель, или фуражир, обнаруживает богатый источник нектара или пыльцы, она хочет поделиться об этом открытии со своими товарищами по улью, чтобы привлечь последних к освоению данного источника. Делает она это через особый механизм коммуникации — танец виляния, совершаемый в области улья, называемой танцполом [Seeley, 1995]. Фуражиры от разных источников совершают свой танец, а пчелы в улье, или рекруты, получают варианты своего дальнейшего трудоустройства.

Танец — это символическое сообщение, в котором закодирована наиболее важная для рекрутов информация. Каждый фуражир самостоятельно оценивает свой источник по множеству параметров, таких как количество нектара, его пищевая ценность (качество сахаров, витаминов и аминокислот), легкость извлечения нектара, расстояние и направление от улья. Эти параметры интегрируются в значение, которое можно назвать *прибыльностью* источника.

Прибыльность источника регулируется силой танца, то есть его продолжительностью и интенсивностью. Продолжительность танца также тесно коррелирует с расстоянием от источника до улья, она монотонно увеличивается с расстоянием полета. Примечательно, что пчелы способны определить прямой путь к пище, даже если они добирались туда окольным путем, используя врожденный механизм интеграции пути [Dyer, 2002].

Своим танцем пчела также указывает направление (относительно солнца и с учетом движения последнего) до источника пищи. На вертикальном танцполе направление вверх всегда кодирует проекцию солнца на горизонт, то есть азимут. Тогда угол вправо или влево от направления вверх указывает на соответствующее отклонение рекламируемого источника от солнечного азимута. Именно под таким углом танцор и совершает свой виляющий пробег.

Эксперименты показывают, что пчелы обладают врожденным шаблоном, описывающим общую схему движения солнца [Dyer, Dickinson, 1994; Dyer, Dickinson, 1996]. Пчелы корректируют этот шаблон с опытом, приближая его все более к фактическому курсу движения солнца. Так, если солнце закрыто облаками, но имеются просветы голубого неба, то фуражиры экстраполируют положение солнца, ориентируясь на поляризованные узоры рассеянного света [Frisch, 1967; Wehner, Rossel, 1985]. А в полностью пасмурный день, когда ни солнце, ни поляризованный свет не видны, они делают такую экстраполяцию по другим ориентирам [Frisch, 1967; Dyer, 1991].

Пчелы танцуют только за богатые источники. Однако пороговый уровень танца определяется не только прибыльностью источника, но также и условиями добычи пищи в целом, такими как приток нектара в колонию и даже текущая погода. Об общем притоке нектара в колонию фуражир может судить по времени, которое она тратит на поиск пчелы-приемщицы нектара. Если выгрузка нектара происходит быстро, то это указывает на недостаток пищи в улье, и наоборот. Чем ниже приток нектара в колонию, тем ниже и порог для танца. Эта адаптация позволяет колонии использовать более широкий спектр источников нектара, когда корм становится редким, тем самым поддерживая приток энергии в улей, и использовать только высокодоходные источники, когда корм становится обильным.

3. Модель

Наша модель строится на основе ранее разработанной модели процесса кормодобывания в колонии медоносных пчел [Tereshko, 2020; Терешко, 2023]. Новое здесь — это рассмотрение динамики нектара, меняющегося как в результате внутренних, так и внешних процессов.

Мы разделяем кормодобывающих пчел, или фуражиров, на *работающих* и *безработных* [Tereshko, 2000; Tereshko, Lee, 2002; Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020; Терешко, 2023]. С точки зрения кормодобывания работающие — это те, которые приносят доход (нектар). Для остальных фуражиров мы используем устоявшиеся терминологию — безработные. Хотя заметим, что это активные безработные, находящиеся в поиске работы. Их можно также назвать соискателями.

Работающие фуражиры эксплуатируют определенный цветочный участок, как если бы они подписали рабочий контракт с этим «местом работы». Конечно, контракт на определенный период времени, до тех пор, пока данный участок является привлекательным для пчел. Затем работающие фуражиры могут сменить место своей работы. Будучи *общественными* насекомыми, работающие фуражиры заняты не только эксплуатацией, но также и коммуникацией. С помощью так называемого виляющего танца они передают своим собратьям в улье информацию об источнике пищи, призывая последних присоединиться к ним [Seeley, 1995; Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020]. Можно сказать, что они также занимаются рекламой и рекрутируют на работу.

Безработные фуражиры — это те, которые в текущий момент не ассоциированы с каким-либо определенным источником пищи. Они делятся на *наблюдателей* и *разведчиков* [Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020; Терешко, 2023]. Первых можно назвать резервной рабочей силой, желающей трудоустроиться. Они располагаются возле танцпола, небольшого участка у входа в улей, и выбирают понравившийся им танец. Именно так, через социальную информацию, наблюдатели «устраиваются на работу». В отличие от наблюдателей разведчики ищут пищу самостоятельно. Мы не придерживаемся концепции жесткой генетической предрасположенности функционала действий пчел, когда определенные особи рождаются исключительно для разведки, а другие исключительно для рекрутирования через социальную информации [Calderone, Page, 1988; Dreller, Fondrk, Page, 1995; Page et al., 1995; Dreller, 1998]. Напротив, мы считаем, и для этого есть множество экспериментальных и теоретических подтверждений [Seeley, 1983; Seeley, 1995; Theraulaz, Bonabeau, Denuebourg, 1998; Fewell, Bertram, 1999; Biesmeijer, de Vries, 2001], что колония является адаптивной системой, гибко подстраивающейся к внутренним и внешним условиям. В рамках этой концепции фуражиры могут адаптивно менять род своей деятельности: например, наблюдатель, если он не видит подходящих для себя танцев, может решить исследовать окружающую среду самостоятельно, то есть стать разведчиком. И обратное, если разведчик не нашел ценный источник, он может подключиться к пулу наблюдателей.

Для пчел, участвующих в добычи корма, окружающее пространство — это прежде всего *пищевой ландшафт*, включающий как неинтересные с пищевой точки зрения участки, так и привлекательные цветочные поляны. Хотя медоносные пчелы оценивают источники по многим параметрам, эксперименты показывают, что внутренняя шкала пчелы для оценки пищевого ландшафта может создавать единственный комбинированный параметр, чистую энергетическую эффективность источника нектара, который и включает в себя все вышеперечисленные критерии [Seeley, 1995]. Поэтому мы описываем пищевой ландшафт некоторым фактором предпочтения, $f(\mathbf{r}, t)$, который предписывает значение ценности (в глазах пчел) каждой точке пространства $\mathbf{r}$ [Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020; Терешко, 2023]. Для непосредственно пищевых источников такой фактор можно назвать прибыльностью источника.

Нашей целью является разработка *минимальной* модели кормодобывания медоносных пчел, которая включает только *неотъемлемые* стадии данного процесса. Это позволит нам увидеть суть процесса, абстрагируясь от лишних деталей. Обозначим работающих и безработных фуражиров как X и Y соответственно и для наглядности представим стадии кормодобывания в виде реакций химической кинетики [Tereshko, 2000; Tereshko, Lee, 2002; Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020; Терешко, 2023].

Вербовка к источнику пищи происходит, когда работающий фуражир, исполняя танец, привлекает к своему источнику безработного фуражира:

$$Y + X \to 2X. \tag{1}$$

Очевидно, что это самоусиливающийся, или автокаталитический, процесс, когда нанятый на работу наблюдатель также становится нанимателем для других безработных фуражиров. Такой процесс ограничивается естественным образом конечностью рабочего ресурса колонии.

Работающие фуражиры сохраняют лояльность своей «компании», пока она приносит им прибыль. Источники истощаются как в результате их эксплуатации, так и по естественным, природным причинам. Также они могут потерять свою привлекательность или вообще перестать быть пищевым ресурсом вследствие природных катаклизмов. В этом случае происходит *отказ* от текущего ресурса, и работающие фуражиры переходят в пул безработных. Характерная скорость такого процесса обратно пропорциональна прибыльности источника пищи:

$$X \xrightarrow{\frac{1}{f}} Y. \tag{2}$$

Далее безработные фуражиры могут оставаться в улье и дожидаться информации о другой работе от своих работающих собратьев либо стать «свободными художниками» и искать пищу самостоятельно, то есть они становятся либо наблюдателями, либо разведчиками.

В динамически меняющемся пищевом ландшафте *разведка* — это необходимый компонент выживания колонии. Если разведчик находит ценный источник, он может начать эксплуатировать его, перейдя, таким образом, в разряд работающих фуражиров:

$$Y \xrightarrow{\epsilon} X, \tag{3}$$

где характерная скорость такого процесса, ϵ, полагается малой, учитывая небольшое количество разведчиков в общей массе фуражиров колонии медоносных пчел (в среднем 10 % [Seeley, 1995]).

Отметим важное отличие, с социальной точки зрения, двух типов воспроизводства работающих фуражиров. При вербовке наблюдатели, используя *социальную* информацию, становятся работающими в результате общественного найма. Разведчики же используют свою, *индивидуальную* информацию об источнике, то есть становятся работающими фуражирами самостоятельным путем.

Каждой точке пищевого ландшафта можно ассоциировать определенный уровень прибыльности, являющей суперпозицией основных (для пчел) компонентов — близости к улью, количества и качества нектара. Этот уровень отличен от нуля только для цветочных ниш: пространства без нектара не представляют для медоносных пчел никакой ценности, сколь бы близко к улью они ни находились. Заметим, что в вычислительном эксперименте этот уровень вне ниш очень мал, но не равен нулю, так как мы имеем коэффициент $\frac{1}{f}$ в системе.

Для простоты сосредоточим наше внимание только на ведущем компоненте прибыльности — количестве нектара. Мы рассматриваем период цветения растений. Полагается, что производство нектара происходит со скоростью γ, определяемой секрецией нектара в растении, а потребление нектара происходит со скоростью β, и оно линейно пропорционально количеству пчел, эксплуатирующих конкретный источник. Вышеуказанные скорости можно также назвать скоростями восстановления и истощения источников соответственно.

Тогда стадии (1)–(3) и описанная выше динамика прибыльности источников приводят к следующим уравнениям реакции – диффузии:

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

где x и y — плотности, D_x и D_y — коэффициенты диффузии работающих и безработных фуражиров соответственно, а $\widetilde{f}(\mathbf{r})$ — стационарный уровень нектара в отсутствие эксплуатации со стороны пчел или каких-либо других насекомых.

Заметим, что в нашу модель впервые включено уравнение для динамики нектара. В наших предыдущих работах для простоты анализа мы рассматривали пищевой ландшафт неизменным [Tereshko, 2000; Tereshko, Lee, 2002; Tereshko, Loengarov, 2005; Tereshko, 2020; Терешко, 2023].

Если рассматривать исключительно работающих фуражиров, функционирующих в пищевом ландшафте, то пространство **r** — это обычное физическое пространство. В этом случае пищевой ландшафт представляет собой распределение источников в реальном физическом пространстве, на которых концентрируются работающие фуражиры. Однако в общем случае система (4) моделирует динамику информации в информационном пространстве **r**, которое фактически является информационной картой физического пространства, созданного в мозге медоносной пчелы.

Как мы указали выше, коммуникация, обработка и использование информации не являются идеальными в колонии медоносных пчел, а происходят с кажущейся ненужной неточностью. В данной работе мы сосредоточим свое внимание на «неправильном» считывании информации с танцпола, когда наблюдатели не анализируют информацию, передаваемую танцорами, а выбирают первый попавшийся им танец. Для простоты другие коммуникационные и информационные компоненты мы считаем точными. Предположим, что танцоры передают точную информация о рекламируемом ими источнике, а рекруты точно находят нужный источник и эксплуатируют его. Это моделируется очень малым коэффициентом диффузии D_x, что обеспечивает локализацию моды x, отвечающей работающим фуражирам, на требуемом источнике.

В информационном пространстве коэффициент диффузии D_y моделирует доступ наблюдателей к передаваемой (танцорами) информации. Сильная диффузия в этом случае обеспечит полное перемешивание наблюдателей в информационном пространстве, что эквивалентно доступу ко всей передаваемой информации. Наша система устроена так, что выживает только самая ценная информация, то есть наблюдатели, при доступе ко всей информации, всегда выберут только самый прибыльный источник [Tereshko, 2000; Tereshko, Lee, 2002; Tereshko, Loengarov, 2005]. Напротив, слабая диффузия обеспечивает доступ только к локальной информации (во всяком случае на временной период танцев, который ограничен), что эквивалентно выбору первого попавшегося танца. В данной работе мы исследуем динамику системы при разных значениях D_y.

4. Динамика прибыли при разных стратегиях выбора танца

Для колонии медоносных пчел можно ввести понятие *прибыли*, эквивалентное количеству добытой пищи (нектара, пыльцы, воды). Ранее мы рассмотрели гипотетический случай, когда пищевой ландшафт остается неизменным [Терешко, 2023]. Источники эксплуатировались, но предполагалось, что запасы пищи в них, скажем нектара, непрерывно восполняются. В данной работе мы рассматриваем динамически меняющийся пищевой ландшафт.

Рассмотрим прибыль колонии $P(t)$ как общую плотность работающих фуражиров, взвешенных по прибыльности пищевого ландшафта:

$$P(t) = \int_{\mathbf{r}} f(\mathbf{r}, t) x(\mathbf{r}, t)\, d\mathbf{r}. \tag{5}$$

В случае конечного числа отдельно расположенных пищевых ниш их можно рассматривать как дискретный набор пищевых источников с соответствующим им дискретным набором плотностей фуражиров. Тогда прибыль $P_d(t)$ определим как взвешенную (по прибыльности источников) сумму таких плотностей:

$$P_d(t) = \sum_{i=1}^{n} f_i(t) x_i(t), \tag{6}$$

где n — число источников пищи.

Для решения системы (4) мы используем явный метод численного интегрирования уравнений в частных производных, когда пространство и время разбиваются на дискретные равномерные подынтервалы, а производные заменяются их конечно-разностными аппроксимациями.

Моделирование происходит на двумерной решетке размером 10 на 10, с шагом по пространству и времени 0,2 и 0,0002 соответственно, что гарантирует устойчивость и сходимость явной схемы. Предполагается, что на границах исследуемого пространства, Ω, отсутствуют потоки:

$$\left.\frac{\partial x}{\partial \mathbf{r}}\right|_{\mathbf{r}\in\Omega} = 0, \qquad \left.\frac{\partial y}{\partial \mathbf{r}}\right|_{\mathbf{r}\in\Omega} = 0.$$

Мы полагаем подавляющее большинство фуражиров безработными в начальный момент времени и в соответствии с этим в каждой точке решетки выбираем $x_0 = 0{,}001$ и $y_0 = 1$. Также полагаем, что завербованные фуражиры, или рекруты, точно идентифицируют свой источник. Для этого выбираем исчезающе малую диффузию работающих фуражиров, $D_x = 0{,}001$, что предполагает их практически идеальную локализацию на источниках пищи. Мы рассматриваем два варианта диффузии безработных фуражиров, $D_y = 10$ и $D_y = 0{,}001$. Первый случай отвечает анализу всех танцев и выбору наилучшего из них, а второй — случайному выбору танца, ближайшего в данный момент к конкретному наблюдателю. Везде далее мы выбираем $\epsilon = 0{,}001$, а γ и β варьируем.

Рассмотрим пищевой ландшафт с тремя пространственно разделенными нишами (рис. 1). Предположим, что это все доступные источники пищи для колонии и никакие другие не будут открыты в дальнейшем. В начальный момент времени эти ниши обладают разной степенью привлекательности для медоносных пчел. Пространство за пределами этих ниш не представляет никакой ценности для пчел.

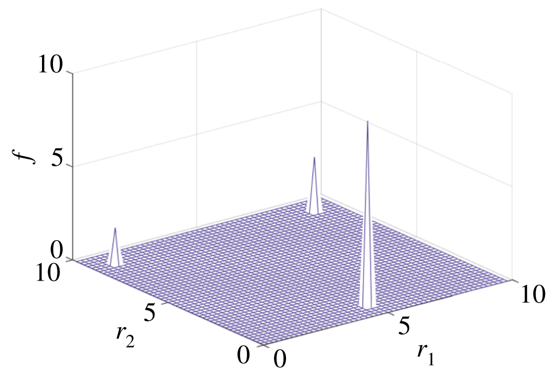

Рис. 1. Пищевой ландшафт при $t = 0$. Ценность источников на заднем плане составляет, слева направо, $f(\mathbf{r}) = 2$ и 3 соответственно, а ценность источника на ближнем плане составляет $f(\mathbf{r}) = 10$. Везде за пределами этих ниш $f(\mathbf{r}) = 0{,}001$

Исследуем динамику прибыли, обозначив ее стационарный уровень P_d^*, для разных значений параметров системы. Сначала зафиксируем скорость потребления нектара, выбрав $\beta = 0{,}8$, и рассмотрим, как динамика прибыли зависит от скорости производства нектара γ. Будем последовательно рассматривать сначала случай осознанного выбора наилучшего танца, а затем просто случайный выбор. При $\gamma = 0{,}5$ и $D_y = 10$ первоначально мы наблюдаем резкий рост прибыли к уровню $P_d \sim 65$ и такое же ее резкое падение практически до нуля, с последующей плавной колебательной сходимостью к стационарному уровню $P_d^* = 4{,}054$ (рис. 2, *а*). Если при том же значении γ мы выберем $D_y = 0{,}001$, то также первоначально видим резкий рост прибыли, однако сейчас к уже намного меньшему ее уровню, $P_d \sim 13$, а затем экспоненциальную сходимость к $P_d^* = 10{,}14$ (рис. 2, *б*). Различия в динамике логически объяснимы. Первый случай соответствует выбору наилучшего танца, отвечающего самому прибыльному источнику. Все фуражиры начинают эксплуатировать этот источник, прибыль резко растет, затем из-за избыточной эксплуатации нектар в нем истощается и прибыль резко падает. Наиболее прибыльным становится другой источник, фуражиры переключаются на него (новый пик прибыли) и так далее.

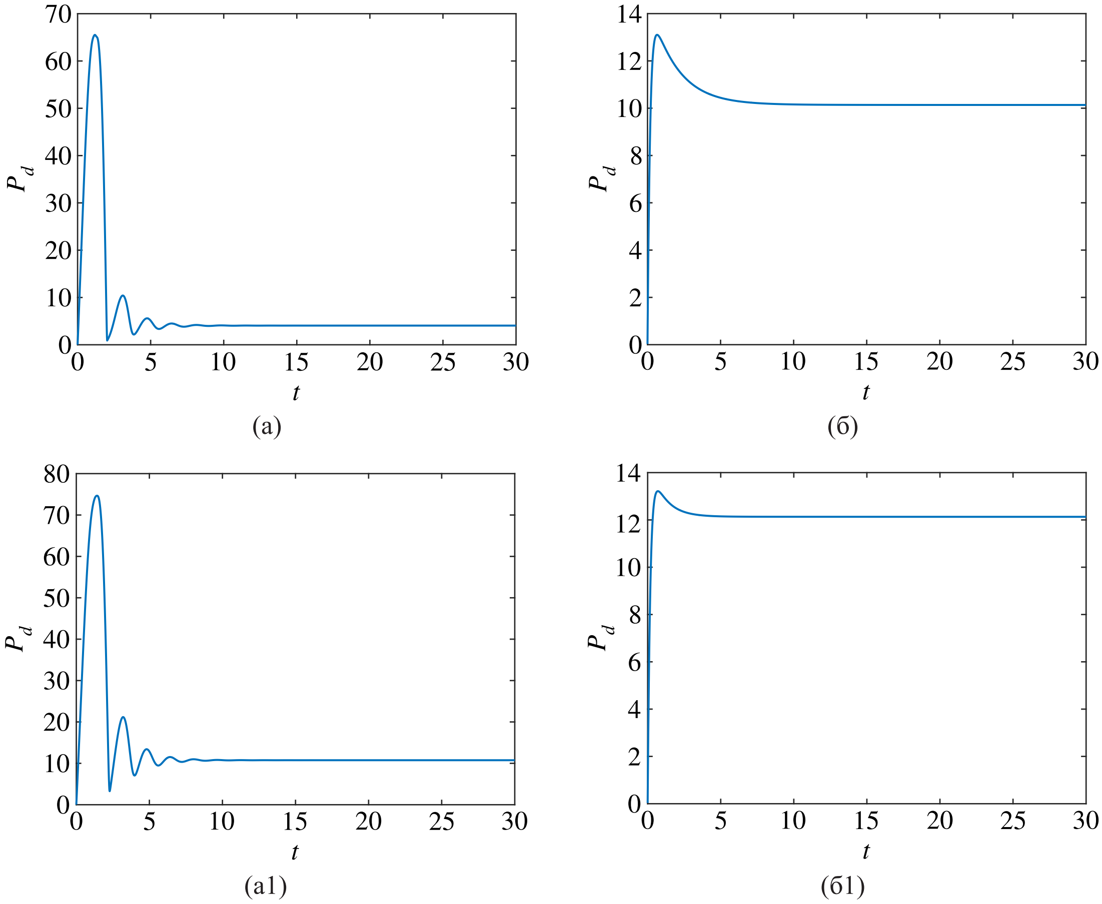

Рис. 2. Динамика прибыли колонии при β = 0,8: а) γ = 0,5, D_y = 10; б) γ = 0,5, D_y = 0,001; а1) γ = 1, D_y = 10; б1): γ = 1, D_y = 0,001

Мы наблюдаем колебательную сходимость к стационарному состоянию, отвечающему балансу восстановления и истощения нектара в источниках. Второй случай отвечает случайному выбору танцев. Так как за более прибыльные источники пчелы танцуют дольше и интенсивнее, то у последних больше шансов выбора. Таким образом, фуражиры распределяются по всем заслуживающим внимания источникам пропорционально их прибыльности. В итоге мы не наблюдаем роста прибыльности к таким высоким уровням, как в первом случае, но вместе с тем и ее резкого падения. И самое важное, что случайный, а не целенаправленный выбор оказывается более продуктивным для колонии.

Увеличим теперь γ в два раза, до 1. Картина качественно не меняется, но разница между стационарными уровнями прибыли уменьшается: P_d^* = 10,75 для целенаправленного выбора танцев и P_d^* = 12,13 для их случайного выбора (см. рис. 2, *а*1 и 2, *б*1 соответственно). Дальнейшее увеличение γ уменьшает вышеуказанную разницу вплоть до ситуации, когда стратегия целенаправленного отбора танцев становится предпочтительной.

Теперь зафиксируем скорость производства нектара, выбрав γ = 0,5, и рассмотрим, как динамика прибыли зависит от скорости потребления нектара β. Для β = 0,8 картина представлена на рис. 2, *а* и 2, *б*. Снизим скорости потребления нектара вдвое, до β = 0,4. Качественно картины подобны. Однако сейчас первоначальный рост прибыли происходит до более высоких значений, порядка $P_d \sim 110$, для случая целенаправленного выбора танцев (см. рис. 3, *а*). Это объяснимо, так как сейчас наиболее прибыльный источник дольше остается самым привлекательным и при-

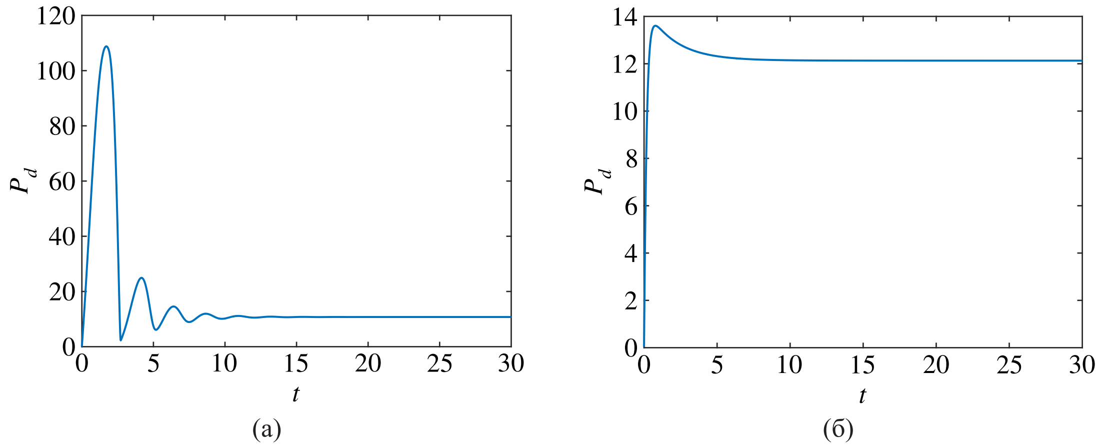

Рис. 3. Динамика прибыли колонии при $\gamma = 0{,}5$, $\beta = 0{,}4$: (а) $D_y = 10$; (б) $D_y = 0{,}001$

тягивает больше фуражиров. Также заметна разница в стационарной прибыли по сравнению со случаем более интенсивного потребления нектара: $P_d^* = 10{,}75$ для целенаправленного выбора танцев и $P_d^* = 12{,}13$ для их случайного выбора (см. рис. 3, *а* и 3, *б* соответственно). Заметим, что в стационарном состоянии значения прибыли те же, что и на рис. 2, *а*1 и 2, *б*1 соответственно. Это обусловлено тем, что стационарное значение нектара в источнике, в условиях его эксплуатации, а следовательно, и количество ассоциированных с ним фуражиров определяются соотношением $\frac{\beta}{\gamma}$. В обоих случаях, как на рис. 3, *а* и 3, *б*, так и на рис. 2, *а*1 и 2, *б*1, это соотношение равно 0,8. Дальнейшее уменьшение β, как и увеличение γ в предыдущем случае, делает стратегию целенаправленного отбора танцев оптимальной.

Очевидно, что быстрое восстановление нектара, как и его медленное потребление пчелами, делает стратегии, ориентированные на преимущественную эксплуатацию самого прибыльного источника, более выигрышными. Однако оба этих варианта мало реалистичны. Действительно, в нашей модели γ — это усредненная скорость производства нектара. В реальности максимумы секреции достигаются у разных цветков в разное время суток [Corbet, Unwin, Prŷs-Jones, 1979]. Также часть выделенного нектара реабсорбируется самими растениями [Corbet, Unwin, Prŷs-Jones, 1979; Nepi, Stpiczyńska, 2008]. Поэтому неправомерно выбирать коэффициент γ большим. Также контрпродуктивной будет стратегия неспешного сбора нектара, так как колония должна с максимальной эффективностью использовать время цветения растений (а именно его мы рассматриваем в нашей модели). Поэтому неправомерно выбирать β малым. Таким образом, при биологически реалистичных параметрах именно случайный выбор танца будет оптимальной стратегией.

Заключение

Модель отвечает на вопрос, почему пчелы-наблюдатели не анализируют информацию на танцполе, а просто выбирают первый попавшейся им танец. Как бы это на первый взгляд парадоксально ни звучало, стратегия случайного выбора является наиболее эффективной. Такая стратегия позволяет распределить фуражиров по всем заслуживающим внимания (с точки зрения медоносных пчел) источникам пищи, пропорционально прибыльности этих источников, что, как показало моделирование, максимизирует прибыль колонии.

Обобщая на произвольные сложные системы, можно сказать, что *локальная оптимальность* для каждого элемента не гарантирует *глобальной оптимальности* всей системы. На первый взгляд кажется контринтуитивным то, что колония крайне ответственных агентов, которые досконально изучают предоставленную им информацию и всегда выбирают самый лучший вариант, проигрывает колонии «безответственных» агентов, которые не утруждают себя анализом информации и выбирают просто первый попавшийся им вариант. Однако такая логика работает только в случае локальной оптимизации на уровне агента, а не системы в целом. Здесь мы имеем *распределенную* систему, и задача заключается в *оптимальном распределении* агентов по различным источникам пищи. И в этом случае оптимизация прибыли каждым агентом под себя будет скорее недостатком, чем преимуществом.

Заметим, что колония медоносных пчел имеет и другой механизм распределения фуражиров по источникам пищи, который также может быть ассоциирован с ошибками в системе. Это менее точная передача информации в танцах о близлежащих источниках по сравнению с удаленными [Towne, Gould, 1988; Haldane, Spurway, 1954]. Невозможно не отметить логику такой стратегии. Действительно, посылать рекрутов на дальнее расстояние с неточной информацией крайне опрометчиво. Дальний полет потребует значительных энергетических затрат, которые, с неточной информацией, могут быть затрачены впустую. Вместе с тем на близкое расстояние можно рискнуть и специально не передавать очень точную информацию в надежде максимально распределить фуражиров по имеющимся пищевым источникам. По всей видимости, мы имеем дело с эволюционной адаптацией, когда пространственная точность танца и дисперсия поисковой активности рекрутов адаптивно настраиваются таким образом, чтобы соответствовать пространственному распределению ресурсов.

Вариации в передаче информации также помогают пчелам реагировать на изменения в среде кормления [Okada et al., 2014]. Разнообразные природные явления могут как разрушить, так и восстановить пищевые ресурсы. Например, после дождя даже внешне полузавядшие растения способны восстановиться и продолжить вырабатывать нектар [Moore, Van Nest, Seier, 2011]. Поэтому ошибки, повышая степень риска, могут тем не менее привести к успеху. Можно сказать, что ошибки являются средством гибкого поиска пищи в динамически меняющейся среде.

Резюмируем: а) кажущиеся ошибки являются, по-видимому, полезной эволюционной адаптацией; б) задача колонии, как сложной адаптивной системы, заключается в оптимальном распределении конечного числа своих агентов.

Список литературы (References)

Казакова Е. М. Краткий обзор методов оптимизации на основе роя частиц // Вестник КРАУНЦ. Физ.-мат. науки. — 2022. — Т. 39. — С. 150–174.

Kazakova E. M. Kratkii obzor metodov optimizatsii na osnove roya chastits [A concise overview of particle swarm optimization methods] // Vestnik KRAUNC. Fiz.-mat. nauki. — 2022. — Vol. 39. — P. 150–174 (in Russian).

Карпенко А. П. Современные алгоритмы поисковой оптимизации. Алгоритмы, вдохновленные природой. — М.: МГТУ им. Баумана, 2021.

Karpenko A. P. Sovremennye algoritmy poiskovoi optimizatsii. Algoritmy, vdokhnovlennye prirodoi [Modern search engine optimization algorithms. Algorithms inspired by nature]. — Moscow: MGTU im. Baumana, 2021 (in Russian).

Терешко В. М. Оптимальный баланс индивидуального и коллективного в кормодобывании медоносных пчел // Известия высших учебных заведений. — 2023. — Т. 31, № 4. — С. 439–451.

Tereshko V. M. Optimal’nyi balans individual’nogo i kollektivnogo v kormodobyvanii medonosnykh pchel [Optimal balance of individual and collective in honeybee foraging] // Izvestiya VUZ. Applied Nonlinear Dynamics. — 2023. — Vol. 31, No. 4. — P. 439–451 (in Russian).

Beekman M., Gilchrist A. L., Duncan M., Sumpter D. J. T. What makes a honeybee scout? // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2006. — Vol. 61. — P. 985–995.

Biesmeijer J. C., de Vries H. Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 2001. — Vol. 49. — P. 89–99.

Calderone N. W., Page R. E. Genotypic variability in age polyethism and task specialization in the honey bee, apis mellifera (hymenoptera: Apidae) // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1988. — Vol. 22. — P. 17–25.

Chakraborty A., Kar A. K. Swarm intelligence: A review of algorithms. — 2017.

Corbet S. A., Unwin D., Prŷs-Jones O. E. Humidity, nectar and insect visits to flowers, with special reference to *Crataegus*, *Tilia* and *Echium* // Ecological Entomology. — 1979. — Vol. 4. — P. 9–22.

Dorigo M., Birattari M., Stützle T. Ant colony optimization // IEEE Computational Intelligence Magazine. — 2006. — Vol. 1. — P. 28–39.

Dreller C. Division of labor between scouts and recruits: genetic influence and mechanisms // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1998. — Vol. 43. — P. 191–196.

Dreller C., Fondrk M. K., Page R. E. Genetic variability affects the behavior of foragers in a feral honeybee colony // Naturwissenschaften. — 1995. — Vol. 82. — P. 243–245.

Dyer F. C. Bees acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape // Animal Behaviour. — 1991. — Vol. 41. — P. 239–246.

Dyer F. C. The biology of the dance language // Annual review of entomology. — 2002. — Vol. 47. — P. 917–949.

Dyer F. C., Dickinson J. A. Development of sun compensation by honeybees: how partially experienced bees estimate the sun's course // Proceedings of the National Academy of Sciences. — 1994. — Vol. 91. — P. 4471–4474.

Dyer F. C., Dickinson J. A. Sun-compass learning in insects: Representation in a simple mind // Current Directions in Psychological Science. — 1996. — Vol. 5. — P. 67–72.

Edrich W. The waggle dance of the honey bee: a new formulation // Fortschritte der Zoologie. — 1975. — Vol. 23, No. 1. — P. 20–30.

Fewell J. H., Bertram S. M. Division of labor in a dynamic environment: response by honeybees (apis mellifera) to graded changes in colony pollen stores // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1999. — Vol. 46. — P. 171–179.

von Frisch K. The dance language and orientation of bees. — Cambridge, MA: Harvard University Press, 1967.

Gould J. L. The dance-language controversy // The Quarterly Review of Biology. — 1976. — Vol. 51. — P. 211–244.

Haldane J. B. S., Spurway H. A statistical analysis of communication in “Apis mellifera” and a comparison with communication in other animals // Insectes Sociaux. — 1954. — Vol. 1. — P. 247–283.

Heinrich B. Bumblebee Economics: with a new preface. — Cambridge, MA: Harvard University Press, 2004.

Karaboğa D. An idea based on honey bee swarm for numerical optimization. — 2005.

Lewis M. A., Bekey G. A. The behavioral self-organization of nanorobots using local rules // Proceedings of the IEEE/RSJ International Conference on Intelligent Robots and Systems. — 1992. — Vol. 2. — P. 1333–1338.

Lindauer M. Communication among the honeybees and stingless bees of India // Bee World. — 1957. — Vol. 38. — P. 34–39.

Martens D., Baesens B., Fawcett T. Editorial survey: swarm intelligence for data mining // Machine Learning. — 2010. — Vol. 82. — P. 1–42.

Meyer C., Bonabeau E. Swarm intelligence: A whole new way to think about business // Harvard Business Review. — 2001. — Vol. 79. — P. 106–114.

Moore D., Van Nest B., Seier E. Diminishing returns: the influence of experience and environment on time-memory extinction in honey bee foragers // Journal of Comparative Physiology A. — 2011. — Vol. 197. — P. 641–651.

Nepi M., Stpiczyńska M. The complexity of nectar: secretion and resorption dynamically regulate nectar features // Naturwissenschaften. — 2008. — Vol. 95. — P. 177–184.

Okada R., Ikeno H., Kimura T., Ohashi M., Aonuma H., Ito E. Error in the honeybee waggle dance improves foraging flexibility // Scientific Reports. — 2014. — Vol. 4. — P. 4175.

Page R. E., Waddington K. D., Hunt G. J., Fondrk M. K. Genetic determinants of honey bee foraging behaviour // Animal Behaviour. — 1995. — Vol. 50. — P. 1617–1625.

Pasteels J., Deneubourg J.-L., Goss S. Self-organization mechanisms in ant societies (i): Trail recruitment to newly discovered food sources // From individual to collective behavior in social insects. — 1987. — P. 155–175.

Regal P. J. Pollination by wind and animals: Ecology of geographic patterns // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. — 1982. — Vol. 13. — P. 497–524.

Rosenberg L., Willcox G. Artificial swarms find social optima (late breaking report) // 2018 IEEE Conference on Cognitive and Computational Aspects of Situation Management (CogSIMA). — 2018. — P. 174–178.

Rosenberg L. B., Baltaxe D., Pescetelli N. Crowds vs swarms, a comparison of intelligence // 2016 Swarm/Human Blended Intelligence Workshop (SHBI). — 2016. — P. 1–4.

Seeley T. D. Division of labor between scouts and recruits in honeybee foraging // Behavioral Ecology and Sociobiology. — 1983. — Vol. 12. — P. 253–259.

Seeley T. D. The wisdom of the hive. — Cambridge, MA: Harvard University Press, 1995.

Tereshko V. Kinetic phase transition in honeybee foraging dynamics: Synergy of individual and collective // Advances in Complex Systems. — 2020. — Vol. 23, No. 06. — 2050019.

Tereshko V. Reaction – diffusion model of a honeybee colony's foraging behaviour // Schoenauer M. (ed.). Parallel problem solving from Nature VI. — Lecture Notes in Computer Science. — Berlin: Springer-Verlag, 2000. — Vol. 1917. — P. 807–816.

Tereshko V., Lee T. How information-mapping patterns determine foraging behaviour of a honey bee colony // Open Systems and Information Dynamics. — 2002. — Vol. 9. — P. 181–193.

Tereshko V., Loengarov A. Collective decision-making in honey bee foraging dynamics // Computing and Information Systems Journal. — 2005.

Theraulaz G., Bonabeau E., Denuebourg J. N. Response threshold reinforcements and division of labour in insect societies // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. — 1998. — Vol. 265 (1393). — P. 327–332.

Thrun M. C., Ultsch A. Swarm intelligence for self-organized clustering // ArXiv. — 2021. — abs/2106.05521

Towne W. F., Gould J. L. The spatial precision of the honey bees' dance communication // Journal of Insect Behavior. — 1988. — Vol. 1. — P. 129–155.

Wehner R., Rossel S. The bee's celestial compass — a case study in behavioural neurobiology // Fortschritte der Zoologie. — 1985. — Vol. 31. — P. 11–53.