# 西方蜜蜂蜂箱繁荣程度的数学建模

MATHIEU KOHLI

arXiv:2302.13454v1 [math.HO] 27 Feb 2023

目录

引言 1
1. 能量、物质与蜜蜂 2. 蜂巢加热 3. 可利用的花源 4. 为蜜蜂分配花源 5. 花粉/蜂蜜交换率 6. 捕食者 7. 本地蜜蜂 参考文献 1
2
4
6
7
9
10
11

## 引言

伊索的著名寓言《蚂蚁与蚱蜢》强调了生物必须在生存（蚂蚁）与繁殖（蚱蜢）之间作出选择。西方蜜蜂蜂群也面临同样的两难：它们究竟应当采集花蜜，以生产能够帮助它们熬过冬季寒冷的蜂蜜，还是应当选择将花粉带回蜂巢，以培育幼蜂？当然是两者兼顾，但比例应当如何？它们又应当飞到哪里去寻找最佳资源？

我们从数学角度探讨这些问题。
我们只考虑健康的蜂群，并假设它们会优化资源的利用；通过蜂窝定理 [1]，我们已经知道它们在特定情况下确实如此。

## 1. 能量、物质与蜜蜂

为了“构建”一只蜜蜂，蜂群必须用一定重量的花粉（物质）和一定重量的蜂蜜（能量）喂养幼虫。蜜蜂离开蜂巢后直至死亡，不会发生显著的形态变化，因此我们首先近似假设，它“包含”的花粉和蜂蜜的数量保持不变。显然，蜜蜂离开蜂巢后仍会继续进食，但这只是为了补偿其生命活动过程中自然损失的能量，并对抗身体的物质损耗；也就是说，蜜蜂进食是为了维持身体的恒定。换言之，如果我们只关注能量和物质，一只蜜蜂可以被视为一个盒子，里面隐藏着恒定数量的花粉和蜂蜜。

1.1. **能量**。 蜂巢内有三种能量形式：蜂蜜、蜜蜂和蜂蜡。

$$E = \mu M + \alpha N + \gamma C,$$

其中， $E$ 表示能量， $M$ 和 $C$ 分别表示蜂巢内所含蜂蜜和蜂巢的重量， $N$ 表示蜂群中的蜜蜂数量（包括在蜂巢外觅食的采集蜂）。

由于我们需要记录精确的信息， $N$ 可视为 $\mathbb{R}^{\mathcal{L}} \times \mathbb{R}$ 的一个元素，其中

$\mathcal{L}$ 表示雌蜂的最长寿命（以天计）。分量 $N_i$表示年龄为 $i$ 的蜜蜂数量，而 $N_{\mathcal{L}+1}$ 表示蜂巢内雄蜂的数量。

为使符号保持一致，我们考虑 $\alpha \in \left(\mathbb{R}^{\mathcal{L}} \times \mathbb{R}\right)^*$。每只蜜蜂“包含”恒定能量这一假设，可表示为一个余向量 $\alpha$，其 $\mathcal{L}$ 前几个分量包含一个固定常数。

现在我们可以研究蜂巢中能量的时间演化。首先，我们必须定义“蜂巢”的含义。我们将“蜂巢”视为一个黑箱，其中包括花粉和蜂蜜储备、蜂蜡蜂巢，以及属于蜂群的所有活蜜蜂（甚至包括那些飞到距离其他蜜蜂数英里之外的采集蜂）。我们有：

$$\boxed{\frac{\mathrm{d}E}{\mathrm{d}t} = \mu \frac{\delta M_{foraging}}{\mathrm{d}t} - \alpha \frac{\delta N_{death}}{\mathrm{d}t} - \pi N - h\left(T, N, N_{males}, N_{nurses}, N_{larvae}\right),} \tag{1.1}$$

在之前的能量“资产负债表”中：

- $\frac{\delta M_{foraging}}{\mathrm{d}t}$ 表示用进入蜂巢的花蜜生产的蜂蜜量，减去将这些花蜜转化为蜂蜜所消耗的蜂蜜量。
- $h$ 表示蜂巢加热的成本。
- $\pi N$ 表示蜂巢的“家庭开支”。

1.2. **物质**。 可以针对花粉写出一个类似于 1.1 的方程，但花粉方程中没有对应于 $h$ 的项。

**1.3. 蜂群规模**。 我们将 $N_j$ 定义为年龄为 $j$ 天的蜜蜂数量。我们还知道，蜜蜂在蜂群中的任务取决于其年龄。如果蜜蜂在 $D_i$ 岁至 $D_{i+1} - 1$岁之间执行其第 $i$项任务，我们就可以计算出执行特定任务的蜜蜂数量，即

$$\tilde{N}_i = \sum_{d=D_i}^{D_{i+1}-1} N_d.$$

我们考虑存活率

$$s \quad : \quad [|0, \mathcal{L}|] \quad \longrightarrow \quad [0, 1],$$

其中，我们读取至少存活 $i \in [|0, \mathcal{L}|]$ 天的蜜蜂所占的比例。存活率取决于幼虫时期蜜蜂所食用花粉的质量。 [2]

在时间 $t$,

$$\tilde{N}_i\left(t\right) = \sum_{d=D_i}^{D_{i+1}-1} N_0\left(t-d\right) s(d).$$

此外，我们将 1。1 中的死亡项表示为

$$\boxed{\frac{\delta N_{death}}{\mathrm{d}t} = -\sum_{d=0}^{\mathcal{L}} N_d \left.\frac{\mathrm{d}s}{\mathrm{d}t}\right|_{t=d}.}$$

## 2. 蜂巢加热

蜜蜂加热蜂巢主要有两个原因：

- 维持育虫房的理想温度 $T_{brood} \simeq 35.5°C$ 这是哺育蜂的职责之一。为此，$\frac{N_{nurses}}{N_{larvae}}$ 必须足够高，哺育蜂才能照料所有幼虫。如果达不到这一要求，一些育虫房就会被弃置。
- 即使在冬季没有育虫房时，也要使蜂巢中心的温度高于最低值 $T_{center}$ [3]。

我们通过热方程研究体温调节，并参考了诸如 [3, 4] 之类的研究。为达到适宜的温度，可以采取不同的策略：

• 如果蜂巢处于活跃状态，就不会形成紧密的蜜蜂团块，每只蜜蜂都必须加热周围环境，因此蜂巢消耗的功率与参与加热过程的蜜蜂数量$N_h$ 以及目标温度 $T_{target}$ 与蜂箱外温度 $T_{out}$ 之差成正比：

$$h\left(N_h, T_{out}\right) = \theta N_h \left|T_{target} - T_{out}\right|.$$

• 当蜂巢处于非活跃状态时，例如冬季，蜜蜂可以选择更高效的方式来加热蜂巢。它们聚成紧密的蜂群，每只蜜蜂都尽可能靠近相邻个体。每只蜜蜂不再只加热自身，而是共同为蜂群加热。我们对整个蜂群应用热方程，以求出将蜂群中心的温度稳定在 $T_{target}$ 所需消耗的功率。为简化起见，我们假设蜂群是半径为$R$的球体。热方程如下：

$$\frac{1}{r^2}\frac{\partial}{\partial r}\left(r^2\frac{\partial T}{\partial r}\right) + Q(r) = \overbrace{\frac{\partial T}{\partial t} = 0}^{\text{stationarity}}. \tag{2.1}$$

注意， $T$ 是一个偶解析函数，满足 $T(0) = T_{target}$ 且 $T(R) = T_{out}$，因此我们可以写出

$$T(r) = T_{target} - \alpha r^{2\nu} + o\left(r^{2\nu}\right),$$

根据热方程以及 $T$ 是解析函数这一假设，可得

$$\begin{aligned} Q(r) &= 2\nu\left(2\nu+1\right)\alpha r^{2\nu-2} + o\left(r^{2\nu-2}\right), \\ &\simeq 2\nu\left(2\nu+1\right)\frac{T(r) - T_{target}}{r^2}, \\ &\simeq 2\nu\left(2\nu+1\right)\left(T(r) - T_{target}\right)\left(\frac{T'(r)}{2\nu\left(T(r) - T_{target}\right)}\right)^2 \end{aligned}$$

and

$$Q(r) \simeq \frac{2\nu+1}{2\nu}\frac{\left\|\overrightarrow{\text{grad}T}\right\|^2}{T(r) - T_{target}} \text{ for } r \simeq 0. \tag{2.2}$$

但是，蜂群中的一只蜜蜂只能根据其周围感知到的信息，“计算”它释放的热功率。尤其是，这只蜜蜂并不知道自己的确切位置 $r$ 在蜂群中的位置，因此它用来计算自身释放热量的公式不得依赖于 $r$。由于公式2.2 仅使用局部信息计算，因此它是蜜蜂计算自身释放热量的有效公式；又由于蜜蜂在蜂群中的任意位置 $x$ 都必须使用相同的公式，我们可以写成：

$$\boxed{Q(x) = \frac{2\nu+1}{2\nu}\frac{\left\|\overrightarrow{\text{grad}T}\right\|^2}{T(x) - T_{target}}.} \tag{2.3}$$

我们注意到，即使不存在球对称性，上述公式仍然成立；不过，为了简化计算，我们保留了这些对称性。

现在我们知道了每只蜜蜂释放的功率，就可以求出蜂群内部的温度，以及整个蜂群消耗的功率。以下温度

满足 2.1，是偶数，且满足 $T(0) = T_{target}$，$T(R) = T_{out}$：

$$\boxed{T(r) = T_{target} - (T_{target} - T_{out}) \left(\frac{r}{R}\right)^{2\nu}.} \tag{2.4}$$

现在，如果蜂群中有 $N$ 只蜜蜂，$R$ 与 $N^{1/3}$ 成正比，而蜂群用于加热自身的功率为

$$\begin{aligned}
h(N, T_{out}) &= \int_0^{R(N)} \int_\theta \int_\phi Q(r) r^2 \mathrm{d}r\mathrm{d}\theta\mathrm{d}\phi, \\
&= \int_0^{R(N)} Q(r) r^2 \mathrm{d}r \int_\theta \mathrm{d}\theta \int_\phi \mathrm{d}\phi, \\
&= \int_0^{R(N)} 2\nu \left(2\nu + 1\right) \left(T_{target} - T_{out}\right) \left(\frac{r}{R(N)}\right)^{2\nu} \mathrm{d}r \int_\theta \mathrm{d}\theta \int_\phi \mathrm{d}\phi, \\
&= \int_0^1 2\nu \left(2\nu + 1\right) \left(T_{target} - T_{out}\right) x^{2\nu} R(N) \mathrm{d}x \int_\theta \mathrm{d}\theta \int_\phi \mathrm{d}\phi.
\end{aligned}$$

The 前一个表达式与 $R$（$N$）（$T_{target} - T_{out}$）成正比，因此我们可以得出 t

$$\boxed{h(N, T_{out}) = \mathcal{K} N^{1/3} \left(T_{target} - T_{out}\right).} \tag{2.5}$$

## 3. 可获得的花源

为了将花蜜带回蜂巢，采集蜂必须到达花卉资源，尽可能多地吸取花蜜，然后返回蜂巢。如果我们考虑一种花蜜品质最佳的基准花，则以 $q_0$ 表示一只蜜蜂能够运输的花蜜中所含的能量量子，减去蜂巢将这部分花蜜转化为蜂蜜所需消耗的能量（例如，其中包括排出蜂巢内水分的成本）。

对于采集蜂每次前往这种基准花采集花蜜的行程，蜂巢获得的能量盈余为

$$q_0 - \sigma d - \text{ foraging cost},$$

其中，$d$ 是蜂巢与花卉资源之间的距离。
存在一个距离 $d_{max}$（大于 $10km$），超过该距离后，蜜蜂觅食者便不会再前往采集花蜜 [5, 6]。该距离 $d_{max}$ 对应着采集的能量收益为零的临界点，因此，当 $q_0$ 与内在品质最优的基准花相关联时，

$$q_0 - \sigma d_{max} = 0 \Longrightarrow \sigma = \frac{q_0}{d_{max}}.$$

蜂巢从一只蜜蜂在距离 $d$ 处的花朵 $f$（不一定是基准花）上觅食所获得的能量收益为

$$q_f - q_0 \frac{d}{d_{max}} - \text{ foraging cost}. \tag{3.1}$$

现在我们必须计算采集成本。采集过程包含两个不同的部分：蜜蜂要么在花朵上采集花蜜，要么在不同花朵之间穿梭。由于觅食是与花朵之间的共生活动，花朵自然希望尽量减少蜜蜂前来造访的不便。然而，为了传播花粉，花朵又希望蜜蜂在花朵之间尽可能多地往返；而由于花朵以花蜜作为回报，蜜蜂便“同意”了这一耗费颇高的过程。

我们忽略访问一朵花的成本，花和蜜蜂都会“试图”将其降至最低，并

着重关注从一朵花跳到另一朵花的成本。
在一次前往花田的行程中，每只蜜蜂都必须拜访一定数量的$m_f$ 朵花（$f$为花的种类），才能采满花蜜。每朵花之间的平均距离为

$$\overline{d} = \begin{cases} \frac{k_2}{\sqrt{\rho_f}} & \text{if the flowers grow in a field,} \\ \frac{k_3}{\sqrt[3]{\rho_f}} & \text{if the flowers are on a bush or a tree,} \end{cases}$$

其中，$\rho_f$ 对应花卉密度。
此外，我们可以测量 $v_{hop}$，即蜜蜂在花朵间跳飞时的平均速度，它不同于 $V$，也就是蜜蜂长距离飞行时的速度。由于我们已根据 3.1 知道以速度 $V$ 飞行距离 $d$所需的能量，因此可以推导出在花朵间跳飞的能量消耗等于

$$q_0 \frac{1}{\sqrt[n]{\rho_f}} \frac{k_n m_f v_{hop}}{d_{max} V}.$$

事实上，根据 [7, 8]，飞行耗散功率与蜜蜂的速度成正比。 $\frac{v_{hop}}{V}$ 的指数可以根据飞行类型进行调整。文献 [9]研究了蜜蜂特有的飞行模式。

**定义 3.1**。 花 $f$ 的临界花卉密度自然可表示为

$$\rho_{crit,f} = \left( \frac{k_n m_f v_{hop}}{d_{max} V} \right)^n,$$

其中，若花卉资源是田地等表面，则 $n = 2$；若花卉资源是树或灌木，则 $n = 3$。

临界密度使我们能够实际写出每当一只蜜蜂在距离蜂巢 $d$ 处的花朵 $f$ 上觅食时，蜂巢所获得的收益：

$$q_0 \underbrace{\left( \frac{q_f}{q_0} - \frac{d}{d_{max}} - \sqrt[n]{\frac{\rho_{crit,f}}{\rho_f}} \right)}_{\mathcal{Q}_f}.$$

**定义 3.2.** 花卉资源 $f$ 的质量场是一个标量场，它将蜂巢从该花卉资源中能够获得的最佳产量值映射到蜂巢所在的地理位置 $x$

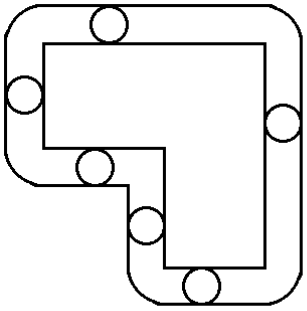
$$\begin{array}{rccc} \mathcal{Q}_f & : & \mathbb{R}^2 & \longrightarrow & [0,1] \\ & & x & \longmapsto & \max_{y \in \mathbb{R}^2} \left( \frac{q_f}{q_0} - \frac{d(x,y)}{d_{max}} - \sqrt[n]{\frac{\rho_{crit,f}}{\rho_f(y)}} \right), \end{array}$$

其中 $n$ 是该花卉资源的数学维度。

在花卉真空中，满足以下局部方程

$$\boxed{\left\| \overrightarrow{\text{grad}} \mathcal{Q}_f \right\| = \frac{1}{d_{max}}.} \tag{3.2}$$

这个局部方程有一种非常简单的几何解释：假设我们在地图上知道一条等质量线，比如某块地的边界，其质量为 0.7。若要找到质量为 0.6 的等质量线，就用直径为 $(0.7 - 0.6)$ $d_{max}$ 的“轮子”沿着这块地的边界滚动；轮子所能到达的、距离这块地最远的点，就构成质量为 0.6 的等质量线。



4. 将蜜蜂分派到花卉资源

冯·弗里施发现，蜜蜂会通过一种舞蹈模式来传达花卉资源的位置 [10]。如果一只蜜蜂发现了高质量的资源，它就会跳舞，招募适量的采集蜂来采集正在产生的花蜜。当在一朵花 $f$ 上觅食的蜜蜂数量 $\phi_f$ 达到最优时，

$$\frac{\phi_f}{t_{hive}+t_{flight}+t_{foraging}} = S\rho_f \frac{\lambda_f}{q_f},$$

其中， $S$ 是花卉资源的表面积， $\lambda_f$ 是花 $f$ 为蜜蜂提供的表面功率，且

$$t_{hive}+t_{flight}+t_{foraging} = t_{hive}+2\frac{d}{V}+m_f\left(\beta_f+\frac{k_n}{v_{hop}\sqrt[n]{\rho_f}}\right)$$

是蜜蜂在蜂巢与花之间往返运动的周期。我们已收集实验数据，例如可在 [11, 12, 13]中查阅。总之，我们将前往花卉资源 $f$ 的蜜蜂数量表示为

$$\boxed{\phi_f = S\rho_f \frac{\lambda_f}{q_f} \times \left(t_{hive}+2\frac{d}{V}+m_f\left(\beta_f+\frac{k_n}{v_{hop}\sqrt[n]{\rho_f}}\right)\right).} \tag{4.1}$$

前一个公式中的每一项都已明确说明，除了 $t_{hive}$ ，它表示觅食蜜蜂每次前往花卉资源后在蜂巢内停留的平均时间；以及$\beta_f$ ，它表示觅食蜜蜂在单朵花 $f$上停留的平均时间。

如果蜂箱向某一花卉资源派出最优数量的蜜蜂 $f$ ，蜂巢获得的功率（对应于1.1 中的一个加项）为

$$\boxed{\mu\frac{\delta M_{forag,f}}{\mathrm{d}t} = S\rho_f\lambda_f\frac{q_0}{q_f}\mathcal{Q}_f.} \tag{4.2}$$

结合上述公式，可以得到一个关于蜜蜂的核心概念。蜂巢在某一花卉资源上的效率，指的是每只蜜蜂在单位时间内带回蜂巢的资源量，可通过将4.2 除以4.1来计算。

**定义 4.1**。 蜂巢对花卉资源 $f$ 的效率为

$$\eta_f = \frac{q_0\mathcal{Q}_f}{t_{hive}+2\frac{d}{V}+m_f\left(\beta_f+\frac{k_n}{v_{hop}\sqrt[n]{\rho_f}}\right)}.$$

## 5. 花粉/蜂蜜交换率

到目前为止，我们一直只关注为蜜蜂提供花蜜的花。那么花粉呢？蜂巢如何选择采集花蜜还是花粉？我们必须回到《蚂蚁与蚱蜢》的困境。蜂群的主要目标是熬过冬季。为了实现这一目标，蜂箱必须以物质与能量之间的最佳比例进入寒冷季节；这一比例可以“分解”为形成每只蜜蜂所需的能量与物质之比，再加上每只蜜蜂在冬季需要消耗的能量与用于构建该蜜蜂的花粉物质之比。

$$\mathcal{R}_{target} = \left.\frac{\text{Honey}}{\text{Pollen}}\right|_{\text{bee}} + \frac{\int_{winter} \mathcal{K} N^{1/3} \left(T_{target} - T(t)\right) \mathrm{d}t}{N \times \left.\text{Pollen}\right|_{\text{one bee}}}.$$

请注意，目标比率取决于将构成越冬蜂群的蜜蜂数量 $N$，并且该比率会随 $N$而降低。为确保蜂群繁荣，蜂群应考虑 $N$ 较小的最坏情况，因为这会确定一个目标比率 $\mathcal{R}_{target}$。随着冬季临近，可以更准确地预测 $N$，并且可以更精确地确定 $\mathcal{R}_{target}$。

蜂巢在任何时刻都处于以下三种情况之一：

- $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$，例如冬季过后蜂蜜耗尽时就会出现这种情况，
- $\mathcal{R}_{hive} > \mathcal{R}_{target}$，
- $\mathcal{R}_{hive} \simeq \mathcal{R}_{target}$，冬季前应当处于这种情况，并且在上述两种情况之间作为过渡阶段时也会出现这种情况。这种过渡意味着蜜蜂需要重新分配到新的花源，而这需要时间，因为蜜蜂需要探索新的地点，并且新的采集蜂必须替代老采集蜂。此外，蜂巢的大小受到蜂王的限制，因为蜂王只能以一定的速度产卵；同时也受到某一时刻负责照料蜂巢的哺育蜂数量的限制。蜂王对蜂巢增长的限制是线性的，而由哺育蜂数量带来的限制会随着卵很快变成哺育蜂而呈指数式减弱。由于蜂巢的大小受到这些因素的限制，当蜂巢从 $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$ 过渡到 $\mathcal{R}_{hive} > \mathcal{R}_{target}$时，需要更多花粉，但这将是渐进且连续的变化，而不是会导致 $\mathcal{R}_{hive}$ 超调的剧烈变化。这种超调对养蜂人很重要，因为他们会利用它来采集蜂蜜。

我们现在研究两种情况 $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$ 和 $\mathcal{R}_{hive} > \mathcal{R}_{target}$。
我们的目标是定义一个称为交换率的量 $\tau$，它表示以蜂蜜支付花粉的“价格”。

我们已经在定义 3.2中定义了产生花蜜的花的质量。对于花粉，我们将稍微修改这个公式。为了仿照定义 3.2，我们需要一朵只向蜜蜂提供花粉的参照花。对于任何其他产生花粉的花 $f$，其花粉相对于参照花的质量为

$$\frac{\tilde{q}_f}{\tilde{q}_0},$$

它表示以花 $f$的花粉喂养的蜜蜂的平均寿命与以参照花 [2]的花粉喂养的蜜蜂的平均寿命之比。$\tilde{q}$上的波浪号表示我们考虑的是花粉。

现在，花粉的质量为

$$\tilde{\mathcal{Q}}_f(\tau) = \overbrace{\tau \frac{\tilde{q}_f}{\tilde{q}_0}}^{\tilde{\mathcal{Q}}_{f,costless}(\tau)} \overbrace{- \xi \times \left(\frac{d}{d_{max}} + \sqrt[n]{\frac{\rho_{crit,f}}{\rho_f}}\right)}^{\tilde{\mathcal{Q}}_{f,cost}}, \tag{5.1}$$

其中，$\xi$ 表示蜜蜂因携带花粉而产生的空气动力学变化，作为第一近似值时可将其替换为 1。注意，在前面的质量

定义中，我们没有减去蜜蜂用于将其携带的花粉团聚集起来的蜂蜜所对应的项。实际上，这些蜂蜜并未从蜂群中损失，因为它们与将用于喂养其他蜜蜂的花粉混合在一起。

为了定义 $\tilde{\eta}_f(\tau)$，$\tilde{\eta}_{f,\ costless}(\tau)$ 以及 $\tilde{\eta}_{f,\ cost}$ 我们只需将 $\mathcal{Q}_f$ 替换为 $\mathcal{Q}_f(\tau)$，$\mathcal{Q}_{f,\ costless}(\tau)$ 或 $\mathcal{Q}_{f,\ cost}$ 见定义 4.1。
现在我们来解释如何定义 $\tau$。

**算法 5.1**。 *A)*当 $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$ 时，

我们按效率 $\eta_f$ 对花蜜资源列表排序，并利用效率 $\tilde{\eta}_{f,\ costless}(\tau)$ 对花粉资源列表作相同处理，以确定资源的排序（该排序不取决于 $\tau$ 的选择）。

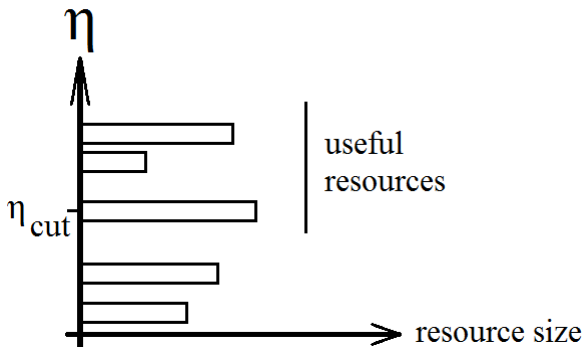
由于 $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$，蜂巢中的蜂蜜不足，因此：

- 我们在花粉资源上安排足够数量的蜜蜂，优先选择效率最高的资源，以便蜜蜂带回的总收益达到一个固定的最低值（在 $\mathcal{R}_{hive} < \mathcal{R}_{target}$ 的情况下，我们使用$\tilde{\eta}_{f,\ costless}(\tau)$ 而不是 $\tilde{\eta}_f(\tau)$。事实上，蜜蜂必须确保获取最低花粉收益，因此可以采取“无论如何都要做到”的策略），
- 其余采集蜂则被派往最有利于最大化花蜜收入的花蜜资源。

花蜜采集蜂被派往哪些花蜜资源，取决于一个数值 $\eta_{cut}$ ：高于该数值的花蜜资源才被视为有用。随后定义 $\tau$，使其满足

$$\tilde{\eta}_{cut,costless}(\tau) = \eta_{cut} + \frac{\sum\limits_{\substack{useful\\ pollinic\ f}} \phi_f \tilde{\eta}_{f,cost}}{\sum\limits_{\substack{useful\\ pollinic\ f}} \phi_f}.$$

在前一个公式中，我们认为，在不同花粉资源上觅食的蜜蜂会相互“补偿”成本，使它们承担相同的成本。这是合理的，因为我们关注的不是单只蜜蜂的尺度，而是蜂巢的整体尺度。此外，我们再次指出，$\phi_f$ 在花 $f$ 上觅食的蜜蜂数量由公式 *4.1*给出。




*B)*当 $\mathcal{R}_{hive} > \mathcal{R}_{target}$ 时，与蜂蜜相比，蜂巢中的花粉不足。

与前一种情况一样，我们首先安排少量蜜蜂采集最低限度的非稀缺资源（此处为花蜜）。这最低限度的采集量用于弥补能量损失，而能量损失受到外界温度和蜂巢中蜜蜂数量等参数的影响。

- 我们按照$\eta_f$ 指标，将足够数量的蜜蜂分配到最佳资源上，以采集适量的花蜜。这定义了

$$\eta_{cut} = \min\{\eta_f | f \ is\ visited\ by\ bees\}.$$

将一些蜜蜂派去采集花蜜资源后，剩下的采集蜂必须被派去采集花粉。对于任意的 $t \in \mathbb{R}^{+*}$，我们通过考察效率指标 $\tilde{\eta}_f$（$t$），对花源进行评估，并将蜜蜂派往最佳花源。 $\tilde{\eta}_{cut}$（$t$）可以按照定义 $\eta_{cut}$ 的相同方式定义。作为函数， $\tilde{\eta}_{cut}$ 在 $[0, t_0]$ 上等于零，并且连续、分段仿射，在 $t_0$以上严格递增。此外，如果 $t_0 < +\infty$ ，则存在一个值$t_1$ ，使得在其以上， $\tilde{\eta}_{cut}$ 是仿射且严格递增的。

在完成构建 $\tau$的算法描述后，我们将通过对方案进行“着色”，并据此构建 $\tilde{\eta}_{cut}$ 的图，来证明它满足的所有性质。

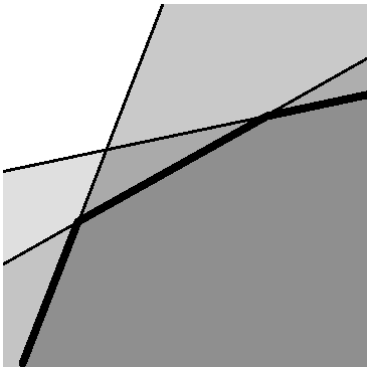
*i)* 在 $t_0 < +\infty$ 的情况下，存在 $\tau_1$ 使得 $\tilde{\eta}_{cut}(\tau_1) = \eta_{cut}$。 $\tau_1$ 通过$\tilde{\eta}_f$ 函数对应于一种将蜜蜂分配到资源上的方式，因此现在可以估算采集花粉的成本。随后，我们可以将这项成本估算纳入必须带回蜂巢的最少花蜜量中，并用这些新数据重新运行算法（情况 *B*）。这样会得到一个新的潜在交换率 $\tau_2$ ；但由于更多蜜蜂前去采集花蜜，前往花粉资源的蜜蜂就减少了，因此采集花粉的成本估算又会朝相反方向修正。我们继续计算 $\tau_3$, $\tau_4$, ... 请注意，根据构造，$(\tau_{2i})$ 与$(\tau_{2i+1})$ 相邻。于是，交换率定义为

$$\tau = \lim_{i \to \infty} \frac{\tau_i + \tau_{i+1}}{2}.$$

*ii)* $t_0 = +\infty$ 对应稀缺资源的情况：如果蜂巢全速运转，一些采集蜂可能会面临失业风险。蜂箱可以采取的一种策略是，将质量 $\mathcal{Q}$替换为效率 $\eta$，从而调整之前的算法。

我们仍需说明，如何通过给平面着色，轻松构建前一个算法（情况 B）中的 $\tilde{\eta}_{cut}$ 图。

对于每一种花卉资源 $f$，我们绘制 $\tilde{\eta}_f$的图，其中它是 $\tau$的仿射函数。我们将其下方图形涂成灰色，灰度与耗尽该资源所需的蜜蜂数量成正比 $\phi_f$，该数量由公式 4.1给出。当灰色区域重叠时，我们将这些灰度相加。因此，函数 $\tilde{\eta}_{cut}$ 的图可视为一道边界：一侧的灰色区域代表受分配去采集花粉资源的蜜蜂数量较少，另一侧则代表蜜蜂数量较多。



## 6. 捕食者

**6.1. 觅食活动期间的捕食**。实际上，在某一地区，蜜蜂为采集花蜜而觅食时所能到达的最大距离，并不是理论上的 $d_{max}$，即使花源稀缺，且位于 $d_{max}$ 的花是具有最佳$q_f$的参照花。事实上， $\frac{q_0}{d_{max}}$ 表示蜜蜂飞行一定距离所需的能量成本，但其中还存在一种未计入 $\frac{q_0}{d_{max}}$ 的额外成本，即对9蜜蜂的捕食成本___

从蜂巢前往花卉资源。为了纳入这一取决于当地动物群的成本，我们修改 $d_{max}$ 并将其转换为 $d_{max,\ local}$ 使得每距离单位飞往花卉资源的总成本为

$$\frac{q_0}{d_{max,local}},$$

这意味着，每距离单位的捕食成本可表示为

$$q_0\left(\frac{1}{d_{max,local}}-\frac{1}{d_{max}}\right).$$

当一只采集蜂被捕食而死亡时，蜂群所付出的能量当量成本为

$$\alpha+\tau\frac{\tilde{\alpha}q_0}{\tilde{q}_0}\times\overbrace{\frac{\mathcal{L}_{forager}}{2\mathcal{L}_{average}}}^{\substack{\text{pro rata}\\ \text{remaining}\\ \text{lifespan}}},$$

其中

- $\alpha$ 是“构建”一只蜜蜂所消耗的能量，该值作为系数出现在方程 1.1 ，
- $\tilde{\alpha}$ 是“构建”一只蜜蜂所需的花粉量（见 [14]），
- $\mathcal{L}_{forager}$ 是蜜蜂作为觅食蜂停留的平均时间， $\mathcal{L}_{average}$ 是一只蜜蜂的平均总寿命。关于这些寿命的数据，例如可以在 [13]中找到。

在飞往花卉资源的飞行过程中，单位时间内因捕食导致的死亡率可估计为

$$\boxed{\mathcal{P}_{flight}=V\times\frac{q_0\left(\frac{1}{d_{max,local}}-\frac{1}{d_{max}}\right)}{\alpha\left(1+\tau\frac{\tilde{\alpha}q_0}{\alpha\tilde{q}_0}\times\frac{\mathcal{L}_{forager}}{2\mathcal{L}_{average}}\right)}.}\tag{6.1}$$

同样，我们可以写出觅食地点上单位时间内的捕食率 $f$ a s

$$\boxed{\mathcal{P}_{foraging}=\frac{1}{\frac{1}{v_{hop}}+\frac{\beta_f\sqrt[n]{\rho_f}}{k_n}}\times\frac{q_0\left(\sqrt[n]{\rho_{crit,local}}-\sqrt[n]{\rho_{crit}}\right)}{\alpha k_n\left(1+\tau\frac{\tilde{\alpha}q_0}{\alpha\tilde{q}_0}\times\frac{\mathcal{L}_{forager}}{2\mathcal{L}_{average}}\right)}.}\tag{6.2}$$

6.2. **大黄蜂**。 蜜蜂之于大黄蜂，正如花粉之于蜜蜂。在这个类比中，从大黄蜂的角度来看，养蜂人可以被视为捕食者；如果这种捕食对养蜂人来说代价过高，他就不会冒险靠近蜂箱。

## 7. 本地蜜蜂

纵观全文，可以清楚地看到许多理由，说明应当保护适应当地环境的蜜蜂：

- 为了优化蜂巢的加热，选取一个系数 $\nu$ ，使蜂群内部的温度由公式 2.4给出。假设冬季越寒冷， $\nu$ 就必须越大，因此消耗的能量也越多。本地蜜蜂能够找到 $\nu$的正确取值。
- 为了在冬季生存，本地蜜蜂也知道要储存多少蜂蜜，这意味着它们能够正确计算 $\mathcal{R}_{target}$ 。
- 本地蜜蜂知道如何评估周围每种花的 $q_f$ 和 $\lambda_f$ 。
- 蜂巢在 $\mathcal{R}_{hive}>\mathcal{R}_{target}$ 和 $\mathcal{R}_{hive}<\mathcal{R}_{target}$ 之间的季节性调整必须与当地植物群落的节律同步。本地蜜蜂已经发现了与植物群落和谐相契的季节周期。
- 本地蜜蜂熟悉本地捕食者。

# 参考文献

[1] Hales, T. 蜂窝猜想。离散与计算几何，第25卷，第1-22页。（2001年）[2] Di Pasquale G, Salignon M, Le Conte Y, Belzunces LP, Decourtye A, Kretzschmar A, 等。花粉营养对蜜蜂健康的影响：花粉质量和多样性重要吗？PLoS ONE, ( 2013 10 1371 0072016 ) https://doi.org/ . /journal.pone. Fahrenholz, L., Lamprecht, I., Schricker, B.蜜蜂群的热学研究：蜂巢在夏季和冬季的体温调节，以及不同蜜蜂级型成员的产热。《比较生理学杂志》，B. 159. 551-560.（1989年）。10.1007/BF00694379。[4] Schmolz, E., Hoffmeister, D., Lamprecht, I. 对睡眠蜜蜂（喀尼阿蜜蜂）的代谢率和体温调节进行的量热研究。《热化学学报》，382.（2002年）。10.1016/S0040-6031(01)00740-7。[5] Greenleaf, S.S., Williams, N.M., Winfree, R. 等。蜜蜂觅食范围及其与体型的关系。《生态学》， 589 596 2007 10 1007 00442 007 0752 9 – ( )。https://doi.org/ . /s - - - Ratnieks Francis L. W., Shackleton Kyle 摇摆舞能否帮助蜜蜂比其体型所预期的飞得更远去觅食？《生态学与进化前沿》，(2015年) https://www.frontiersin.org/articles/ 10 3389 2015 00031 . /fevo. . H.R. Hepburn, C. Youthed, P. Illgner, S.E. Radloff, R.E. Brown 山地蜜蜂（西方蜜蜂）空气动力功率的产生《自然科学》，85, 389–390（1998年）。https://doi.org/ 10 1007 001140050520 . /s Hepburn, H., Radloff, S., Fuchs, S. 西方蜜蜂的飞行器官尺寸。《比较生理学杂志》，B 169, 107 112 1999 10 1007 003600050200 – ( )。https://doi.org/ . /s Douglas L. Altshuler, William B. Dickson, Jason T. Vance, Stephen P. Roberts, Michael H. Dickinson短幅高频翅膀拍动决定了蜜蜂飞行的空气动力学。《美国国家科学院院刊》102 ( 50 18213 18218 2005 10 1073 0506590102 ) - ( )。https://doi.org/ . /pnas. Von Frisch K.《蜜蜂的舞蹈语言与定向》。( )。哈佛大学出版社。[11] Kadmon, R., Shmida, A. 蜜蜂为采集花蜜而采用的离巢规则：一项野外测试。《进化生态学》， 142 151 1992 10 1007 02270708 – ( )。https://doi.org/ . /BF Nunes-Silva, P., Hrncir, M., Guimarães, J., Arruda, H., Costa, L., Pessim, G., Siqueira, J., De Souza, P., Imperatriz-Fonseca, V.L. 射频识别技术在蜜蜂研究中的应用。《社会性昆虫》，(2018年)。[13] Colin, Théotime, Warren, Ryan J., Quarrell, Stephen R., Allen, Geoff R., and Barron, Andrew B.利用自动化野外射频识别系统评估不同环境中单只蜜蜂的觅食表现。《生态圈》（2022年）13( 5): e4088。https://doi.org/10.1002/ecs2.4088[14] Ruedi Ritter, Christina Kast 花粉对于蜜蜂群落发育至关重要。《瑞士养蜂评论》第3期（2021年）电子邮箱：Mathieu.Kohli@protonmail.ch