

مدل‌سازی تأثیر تغییرات فصلی و مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار در کلونی زنبورعسل

شاهین باقری، مهدی میرزائی^۱ رضوان صالحی

گروه ریاضی کاربردی، دانشگاه تربیت مدرس

تاریخ دریافت: ۱۳۹۷/۵/۱۰ تاریخ پذیرش: ۱۳۹۷/۱۱/۱۳

چکیده: زنبورعسل به‌عنوان حشره‌ای است که عمده‌افشانی محصولات کشاورزی را انجام می‌دهد. در دهه‌های اخیر کاهش چشم‌گیر کلونی‌های زنبورعسل که به فروپاشی کلونی‌های زنبورعسل می‌انجامد، نگرانی جهانی را در پی داشته است. در همین راستا به‌منظور بررسی علل این واقعه، مدل‌سازی دینامیکی برای پیش‌بینی رفتار جمعیت کلونی زنبورعسل ارائه شده است. در اولین مدل‌های ارائه شده، تنها تأثیر نرخ مرگ‌ومیر بر روی جمعیت کلونی بررسی شده و در ادامه تأثیر غذا و تغییرات نوزادها به مدل‌ها اضافه شده است. در این مطالعه برای کامل کردن مدل‌های ارائه شده تأثیر تغییرات فصلی و نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار به مدل‌های قبلی اضافه شده است. نتایج این مدل‌سازی نشان می‌دهد که با افزایش نرخ مرگ‌ومیر به بیش از عدد $0/41$ ، کلونی منقرض می‌شود. علی‌رغم این‌که غذا در داخل کلونی وجود دارد. این پدیده یکی از علائم فروپاشی کلونی زنبورعسل است. به‌علاوه مدل ارائه شده حداقل غذای موردنیاز برای رشد کلونی در نرخ‌های مختلف مرگ‌ومیر را مشخص می‌کند.

واژه‌های کلیدی: زنبورعسل، مدل‌سازی دینامیکی، تغییرات فصلی، نرخ مرگ‌ومیر، انقراض کلونی.

رده‌بندی موضوعی (۲۰۱۰): ۳۷N۲۵، ۲۶A۱۸.

۱- مقدمه

با افزایش جمعیت جهان در دهه‌های اخیر، نیاز به غذا و پوشاک یک امر ضروری محسوب می‌شود. مطالعات انجام شده نشان می‌دهند که زنبورعسل توانایی گرده‌افشانی محصولات کشاورزی

را دارد. از حدود ۸۰ سال پیش که وزارت کشاورزی آمریکا نیاز به حشرات گرده‌افشان را ضروری دانست پرورش زنبورعسل نیز مورد توجه قرار گرفت [۱]. امروزه می‌دانیم محصولاتی که توسط زنبورعسل گرده‌افشانی می‌شوند دارای تنوع ژنتیکی بالاتری هستند [۲]. ارزش اکوسیستم گرده‌افشانی برای کشاورزی جهان حدود ۱۱۷ میلیارد دلار برآورد شده است. در سال ۲۰۰۹ نتایج مطالعات صورت گرفته نشان داد که تأثیر مستقیم حشرات گرده‌افشان بر روی محصولات تجاری آمریکا حدوداً به ارزش ۱۵ میلیارد دلار بوده که از این میزان حدود ۱۱/۵ میلیارد دلار، تأثیر مستقیم زنبورعسل بوده است، یعنی حدود ۷۰ درصد از محصولات را زنبورعسل گرده‌افشانی می‌کند [۱]. اما در چند سال اخیر شاهد کاهش چشم‌گیر کلونی‌های زنبورعسل، هستیم و این امر باعث نگرانی بسیاری از محققان شده است. این مسئله که به‌عنوان اختلال نابودی کلونی‌های زنبورعسل شناخته می‌شود، با علائمی از قبیل عدم حضور زنبور کارگر علی‌رغم حضور ملکه، عدم مشاهده زنبور مرده در داخل یا اطراف کلونی و وجود مواد غذایی ذخیره شده در داخل کلونی بدون حضور زنبور کارگر همراه است [۳]. رفتار دینامیکی اعضای کلونی‌های زنبورعسل پیچیده بوده و بقای اعضای کلونی به محیط‌زیست کلونی و چگونگی تقسیم‌کار در کلونی‌ها وابسته است. در مدل‌سازی دینامیکی کلونی زنبورعسل، مراحل مختلف رشد با توجه به عوامل تأثیرگذار از جمله بیماری‌ها و تغییرات فصلی مورد بررسی قرار می‌گیرد.

در کلونی سه نوع زنبور ملکه، کارگر (پرستار و چراگاه) و زنبور نر وجود دارد. زنبور ملکه تنها در داخل کلونی وظیفه تخم‌گذاری را بر عهده دارد به طوری که روزانه در شرایط مناسب آب و هوایی حدود ۱۰۰۰-۲۰۰۰ عدد تخم‌ریزی می‌کند. عمر زنبور ملکه حدود ۳-۴ سال است. زنبورهای کارگر در واقع تخم‌هایی هستند که پس از ۲۱ روز به زنبور جوان کارگر تبدیل شده و سپس توسط زنبورهای کارگر موجود در کلونی نگه‌داری و پرورش داده می‌شود [۴]. در واقع در ۳ روز ابتدایی پس از تخم‌گذاری به‌عنوان تخم و از روز سوم تا روز نهم به لارو و سپس به شفیره تبدیل می‌شوند. شفیره‌ها بعد از ۱۲ روز به زنبور جوان تبدیل می‌شوند که در این مدت نیاز به غذا ندارند و تنها باید دمای سلول آن‌ها تنظیم شود. زنبورهای جوان متولد شده به مدت ۴ روز وظیفه تمیز کردن سلول‌هایی که در داخل آن رشد کرده‌اند را دارند و سپس به زنبور بالغ تبدیل می‌شوند. زنبورهای بالغ یا به‌عنوان زنبور پرستار عمل می‌کنند که وظیفه تغذیه و پرورش تخم‌های ملکه پس از تخم‌ریزی را بر عهده دارند و یا متناسب با نیاز کلونی برای جمع‌آوری شهد، گرده، آب و بره موم به‌عنوان زنبور چراگاه به بیرون از کلونی می‌روند. طول عمر زنبورهای بالغ متناسب با وظیفه آن‌ها متغیر است. زنبور پرستار طول عمر بالاتری نسبت به زنبور چراگاه دارد [۵].

نکته بسیار مهم در بقای زنبورعسل مقدار غذای جمع‌آوری شده توسط اعضای کارگر کلونی است. در کلونی تعداد زیادی کارگر وجود دارد که وظایف آن‌ها متناسب با مقدار مواد غذایی تنظیم می‌شود به این معنی که با تغییر شرایط محیطی از جمله شرایط بارندگی و افزایش و کاهش دما،

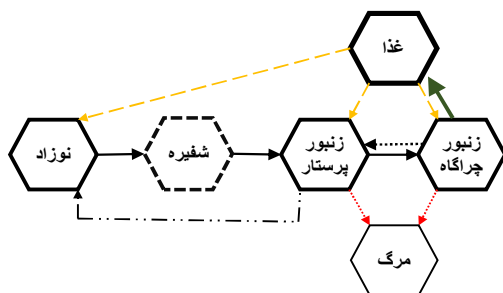
وظایف اعضای کلونی تغییر می‌کند تا کلونی بتواند بقا داشته باشد [۳ و ۴]. اقدامات لازم در زمان کمبود مواد غذایی (مانند کمبود در گرده موردنیاز) می‌تواند شامل عمل هم نوع خواری تخم‌ها به‌منظور تأمین پروتئین موردنیاز کلونی، کاهش نرخ رشد نوزادها، کاهش تغذیه آن‌ها و افزایش نرخ تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه باشد [۶]. در این حالت معمولاً زنبورهایی که به‌عنوان پرستار در داخل کلونی فعالیت می‌کنند، برای تأمین غذای موردنیاز کلونی به زنبور چراگاه تبدیل می‌شوند؛ اما زنبورهای پرستاری که به دلیل کمبود غذا در زمان زودتر به زنبور چراگاه تبدیل شده‌اند توانایی لازم برای جمع‌آوری مواد غذایی را ندارند [۵]. به‌علاوه با تبدیل شدن زنبور پرستار به زنبور چراگاه، تعداد زنبورهای داخل کندو برای پرورش و رشد نوزادها کاهش یافته و با کاهش آن‌ها، کلونی دچار انقراض می‌شود. مواد غذایی موجود در طبیعت در فصول مختلف سال متغیر است و زنبور چراگاه وظیفه جمع‌آوری مواد غذایی را بر عهده دارد؛ بنابراین شرایط خود را با تغییرات موجود سازگار می‌کند [۴].

از جمله مطالعات انجام شده تاکنون می‌توان به بررسی عوامل مختلف بر روی جمعیت زنبور عسل، تأثیر ملکه بر روی تقسیم‌کار اعضا و رفتار کلونی [۷]، تأثیر بلوغ زودرس زنبورهای پرستار بر روی انقراض کلونی [۸]، تأثیر گرده بر روی تنظیم رفتار اعضای کلونی [۶]، تأثیر بیماری نوزما بر روی دینامیک جمعیت کلونی [۹] و مدل‌سازی ریاضی تأثیر کنه‌های واروآ بر روی جمعیت کلونی زنبور عسل [۱۰] اشاره کرد. برای بررسی رفتار دینامیکی رشد کلونی‌های زنبور عسل ابتدا خوری و همکاران [۵] مدلی دینامیکی را ارائه دادند که در آن تأثیر نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای چراگاه را در انقراض کلونی بررسی می‌کرد. مدل آن‌ها شامل نوزاد، زنبور پرستار، زنبور کارگر چراگاه و غذا بوده است. این مدل تأثیر تغییرات فصل بر روی جمع‌آوری گرده و همچنین میزان مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار را لحاظ نمی‌کرد. نتایج مدل‌سازی آن‌ها منجر به معرفی نرخ بحرانی مرگ‌ومیر شد، بدین معنی که مدل، نرخ بحرانی مرگ‌ومیر را مشخص می‌کرد که با افزایش نرخ از این عدد، کلونی دچار انقراض می‌شد. دو سال بعد نویسندگان این مقاله، مدل خود را با در نظر گرفتن تأثیر مواد غذایی و تغییرات جمعیت نوزادها گسترش دادند [۱۱]. نتایج مدل آن‌ها تأثیر میزان مواد غذایی بر روی رشد و یا انقراض کلونی را به‌خوبی بیان می‌کرد به صورتی که تغییرات فصلی باعث تغییر در نرخ جمع‌آوری مواد غذایی موردنیاز کلونی می‌شد. به‌علاوه افزایش نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار که می‌تواند به دلیل آلوده شدن کلونی به بیماری‌هایی مانند کنه‌های واروآ باشد، باعث کاهش جمعیت زنبورهای پرستار می‌شود. این امر کاهش زنده ماندن نوزادها که نیاز به مراقبت توسط زنبورهای پرستار را دارند، در پی دارد و در نهایت می‌تواند منجر به انقراض کلونی شود. ما در این مقاله معادلات را به‌منظور لحاظ کردن تغییرات فصل و تأثیر مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار اصلاح کردیم و مدل را تعمیم دادیم. از آنجایی که مدل شامل معادلات دیفرانسیل تأخیری است از دستور dde23

نرم‌افزار متلب استفاده کردیم. حل معادله دیفرانسیل در این روش مبتنی بر روش رانگه-کوتا است. نرخ بحرانی مرگ‌ومیر کلونی را $0/41$ به‌دست آوردیم. با افزایش نرخ مرگ‌ومیر از مقدار بحرانی، کلونی دچار انقراض می‌شود. یکی از نشانه‌های انقراض کلونی، وجود غذا بدون حضور زنبور کارگر در کلونی است که مدل ما نیز به‌درستی این مسئله را پیش‌بینی می‌کند. به‌علاوه کمترین میزان غذای موردنیاز تا انقراض کلونی را به‌دست می‌آورد.

۲- مدل‌سازی جمعیت کلونی زنبورعسل

برای بررسی رفتار دینامیکی زنبورعسل، ابتدا لازم است که با مراحل و شرایط رشد یک کلونی زنبورعسل بیشتر آشنا شویم.



شکل (۱): مدل‌سازی دینامیکی زنبورعسل: پیکان زرد نشان دهنده مصرف مواد غذایی، پیکان سبز نشان دهنده جمع‌آوری مواد غذایی توسط زنبورهای چراگاه، پیکان قرمز بیان‌کننده مرگ‌ومیر زنبورهای کارگر، پیکان سیاه نشان دهنده مراحل رشد تخم‌ها و تبدیل زنبورهای پرستار به کارگر چراگاه، پیکان نقطه‌چین نشان دهنده رفتار اجتماعی و پیکان دو نقطه خط بیان‌گر تأثیر زنبورهای پرستار بر روی زنده ماندن تخم‌ها است.

شکل ۱ به‌صورت شماتیک مدل ارائه شده همراه با اجزا و ارتباطات میان آن‌ها را نشان می‌دهد. فرض کنید که جمعیت نوزادها را با B ، جمعیت زنبورهای پرستار را H ، جمعیت زنبورهای چراگاه را با F و مقدار غذای جمع‌آوری شده توسط زنبورهای چراگاه را با f نمایش دهیم. تغییرات برحسب یک روز در نظر گرفته می‌شود، یعنی واحد زمانی یک روز است. نرخ تغییرات شفیره‌ها و تخم‌هایی که توسط ملکه تخم‌ریزی می‌شود و به زنبور جوان تبدیل می‌شوند با ϕ نمایش داده می‌شود و با توجه به مدل خوری و همکاران در معادله زیر صدق می‌کند:

$$\frac{dB}{dt} = LS(H, f) - \phi B(t), \quad (1)$$

که L میزان تخم‌گذاری ملکه در طول روز و $S(H, f)$ تابعی از زنبورهای پرستار و غذا است که میزان زنده ماندن تعداد تخم‌های ملکه در داخل سلول‌ها را مشخص می‌کند. تابع زنده ماندن تخم‌ها نیز به صورت زیر تعریف می‌شود:

$$S(H, f) = \frac{f^{\tau} H}{f^{\tau} + b^{\tau} H + v^{\tau}}, \quad (2)$$

که b و v پارامترهایی هستند که سرعت میل کردن $S(H, f)$ به ۱ را تعیین می‌کنند. در واقع هنگامی که $S(H, f)$ به سمت ۱ میل می‌کند، تمام تخم‌ها زنده می‌مانند و به زنبور جوان تبدیل می‌شوند، اما در عمل تمام تخم‌ها رشد نمی‌کنند و تنها درصدی از این تخم‌ها زنده می‌مانند؛ زیرا که زنده ماندن تخم‌ها به چندین عامل همچون دما، طول روز، تعداد زنبورهای کارگر کلونی، سن ملکه و مقدار مواد غذایی موجود و در دسترس بستگی دارد. در این مدل‌سازی، زنده ماندن تخم‌ها تنها وابسته به تعداد زنبورهای پرستار و مواد غذایی موجود در نظر گرفته شده است. قسمت اول از تابع $S(H, f)$ تابع زنده ماندن نوزادها زمانی که مقدار غذا برای تغذیه نوزادها و لاروها کم باشد را لحاظ می‌کند. باید توجه داشت که کمبود مواد غذایی زنبورهای پرستار را مجبور می‌کند که برای تأمین غذای نوزادهای مسن‌تر شروع به خوردن لاروهای جوان و تخم‌های چندروزه کنند تا بتوانند پروتئین موردنیاز لاروهای مسن‌تر را تأمین کنند. در این حالت $b > 0$ در نظر گرفته می‌شود و با توجه به رابطه $f^{\tau} / (f^{\tau} + b^{\tau})$ نرخ زنده ماندن تخم‌ها کاهش می‌یابد. دومین جمله در رابطه (۲) تأثیر زنبورهای پرستار بر روی میزان زنده ماندن تخم‌ها را مشخص می‌کند. در واقع زمانی که غذا به اندازه کافی در داخل کلونی وجود داشته باشد و تعداد زنبور پرستار برای تغذیه تخم و لاروها کم باشد، نرخ زنده ماندن تخم‌ها کاهش پیدا می‌کند. برای کنترل این امر از پارامتر v استفاده می‌شود [۱۱].

میزان تغییرات جمعیت پرستار H را به صورت زیر در نظر گرفته‌ایم. معادله زیر گسترش یافته مدل خوری و همکاران است. در واقع در این مدل، مرگومیر زنبورهای پرستار را به مدل قبلی اضافه کرده‌ایم:

$$\frac{dH}{dt} = \phi B(t - \tau) - HR(H, F, f) - m_H H, \quad (3)$$

زنبورهای جوان تازه متولد شده در واقع لاروهایی هستند که ۱۲ روز پیش به شفیره تبدیل شده‌اند و پس از مدت ۴ روز به زنبور پرستار تبدیل می‌شوند. در این مدل‌سازی برای سادگی، زنبورهای جوان، به‌عنوان زنبور پرستار در نظر گرفته می‌شوند. تغییرات جمعیت زنبورهای پرستار حاصل تبدیل شفیره‌ها به زنبور جوان، تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه و مرگومیر آن‌ها است. تولد شفیره‌ها با نرخ ϕ از جمعیت $B(t - \tau)$ و میزان تبدیل جمعیت زنبورهای پرستار به

زنبور به‌وسیله تابع $R(H, F, f)$ مشخص شده است. نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار نیز m_H در نظر گرفته شده است. مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار می‌تواند بر اثر بیماری همچون نوزما و یا کنه‌های واروا و یا پایان عمر طبیعی زنبور باشد [۱۲-۱۴].

در مدل ارائه شده، نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار به مدل ارائه شده توسط خوری و همکاران اضافه شده است. افزایش مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار منجر به کاهش نرخ تولد زنبورهای نوزاد می‌شوند. این مطلب در معادله (۲) نشان داده شده است. از طرفی زنبورهای پرستار بعد از مدت ۲۱ روز به زنبور چراگاه گرده تبدیل می‌شود. کاهش تعداد زنبورهای پرستار باعث کاهش زنبورهای چراگاه و در نتیجه کاهش نرخ جمع‌آوری مواد غذایی در کلونی می‌شود. این مطلب در معادله (۵) نشان داده شده است.

میزان تغییرات زنبورهای کارگر چراگاه یعنی F نیز به‌وسیله معادلات زیر مشخص می‌شود:

$$\frac{dF}{dt} = HR(H, F, f) - mF, \quad (4)$$

جمله اول بیان‌کننده میزان تبدیل زنبور پرستار به زنبور کارگر چراگاه و جمله دوم بیان‌گر میزان مرگ‌ومیر زنبور کارگر چراگاه است. میزان تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه از رابطه زیر به دست می‌آید:

$$R(H, F, f) = \alpha_{\min} + \alpha_{\max} \left(\frac{b^r}{b^r + f^r} \right) - \delta \left(\frac{F}{F + H} \right), \quad (5)$$

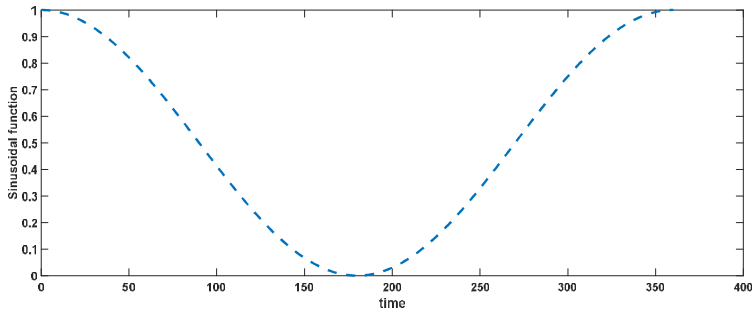
که α_{\min} نرخ تبدیل زنبورهای پرستار به زنبور چراگاه در زمانی است که غذا به‌اندازه کافی در داخل کلونی وجود دارد و هیچ زنبور چراگاهی وجود نداشته باشد. مهم‌ترین دلیلی که باعث تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه می‌شود کمبود مواد غذایی ذخیره شده در داخل کلونی است که با پارامتر α_{\min} کنترل می‌شود. α_{\max} نرخ تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه در زمانی است که میزان مشخصی از مواد غذایی در داخل کلونی وجود نداشته باشد. مقدار غذای ذخیره شده در داخل کلونی با استفاده از پارامتر b تنظیم می‌شود که تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه وابسته به میزان غذای f مشخص می‌کند. قسمت آخر از عبارت فوق رفتار اجتماعی زنبورها را بیان می‌کند. به بیان ساده، این جمله میزان زنبورهای کارگر چراگاه به پرستار را به میزان δ مشخص می‌کند. معمولاً حدود ۱/۳ زنبورهای بالغ می‌توانند به‌عنوان زنبور کارگر چراگاه باشند [۱۱، ۱۵ و ۱۶].

میزان تغییرات مقدار غذای f ذخیره شده به‌صورت زیر بیان می‌شود:

$$\frac{df}{dt} = u(t)cF - \gamma_B B(t) - \gamma_H H(t) - \gamma_F F(t), \quad (۶)$$

که c نرخ جمع‌آوری مواد غذایی توسط زنبور کارگر چراگاه است که در داخل کلونی ذخیره می‌شود، γ_B مقدار غذای مصرفی توسط تخم‌ها و لاروها، γ_H مقدار غذای مصرفی توسط زنبورهای پرستار و γ_F مقدار غذای مصرفی توسط زنبورهای کارگر چراگاه است. برای سادگی مدل‌سازی نرخ مصرف مواد غذایی توسط زنبورهای پرستار و زنبورهای کارگر چراگاه یکسان در نظر گرفته می‌شود و با γ_A نشان داده می‌شود. در فصل‌های مختلف سال نرخ جمع‌آوری مواد غذایی توسط زنبورهای چراگاه متفاوت است، مثلاً در فصل بهار به علت افزایش نرخ بارندگی، میزان رشد گیاهان بیشتر و مواد غذایی که توسط زنبورهای چراگاه جمع‌آوری می‌شود، افزایش می‌یابد. در فصل تابستان با افزایش دما، میزان گرده مصرفی برای نوزادان کاهش پیدا می‌کند، در حالی که میزان شهد جمع‌آوری شده توسط زنبورهای چراگاه افزایش می‌یابد. در فصل پاییز شاهد کاهش مواد غذایی جمع‌آوری شده توسط زنبورهای کارگر هستیم. برای بیان چنین رفتاری از تابع $u(t)$ استفاده می‌کنیم که رفتار سینوسی دارد و در شکل ۲ نشان داده شده است. با یکسان‌سازی نرخ مصرف مواد غذایی زنبور پرستار و چراگاه از معادله (۶) به معادله زیر می‌رسیم:

$$\frac{df}{dt} = u(t)cF - \gamma_B B(t) - \gamma_A (H + F). \quad (۷)$$



شکل (۲): نمودار تغییرات فصل با شروع از اواخر خردادماه و اوایل تیرماه. با گذشت زمان تا بهمن‌ماه مقدار غذای در حال کاهش بوده و سپس از بهمن‌ماه با شروع فصل زنبورداری به دلیل بالا رفتن دما مقدار غذای افزایش پیدا می‌کند.

۳- شبیه‌سازی

برای شبیه‌سازی مدل ارائه شده از نرم‌افزار متلب استفاده کردیم. تخم‌ریزی ملکه در طول روز را برابر با $L=2000$ در نظر گرفتیم. در صورتی که ذخیره غذا به اندازه کافی در کلونی باشد، نرخ

تبدیل زنبورهای پرستار به زنبور کارگر چراگاه را برابر $a_{\min} = 0/25$ در نظر می‌گیریم. این فرض بیان می‌کند که در صورت نبود زنبور کارگر چراگاه، زنبورهای پرستار ۴ روز پس از تولد به زنبور چراگاه تبدیل می‌شوند. اگر بیش از یک‌سوم جمعیت کلونی زنبور کارگر چراگاه باشد، آنگاه نرخ تبدیل کاهش پیدا می‌کند و زنبور پرستار کمتری به زنبور چراگاه تبدیل می‌شود که این مطلب با نرخ رفتار اجتماعی $\delta = 0/75$ مدل می‌شود. پارامتر میزان تأثیر زنبور پرستار بر زنده ماندن نصف تخم‌هایی که توسط ملکه تخم‌گذاری شده، با $V = 5000$ تعریف می‌شود که در واقع دلیل مردن تخم‌ها، کم بودن تعداد زنبورهای پرستار برای نگهداری و تغذیه آن‌ها است. پارامتر $a_{\max} = 0/25$ بیشترین نرخ تبدیل زنبور پرستار به زنبور چراگاه در صورت نبود زنبور چراگاه در داخل کلونی است [۱۷]. نرخ تبدیل تخم و لارو به شفیره را برابر با $\phi = 1/9$ در نظر گرفتیم که یعنی ۹ روز طول می‌کشد که تخم‌ها و لاروها به شفیره تبدیل شوند. همچنین ۱۲ روز طول می‌کشد که شفیره‌ها رشد کند و به زنبور جوان تبدیل شوند. مقدار پارامتر $b = 500$ به صورت حداقل غذای لازم برای زنده ماندن نیمی از تخم‌ها تعریف می‌شود.

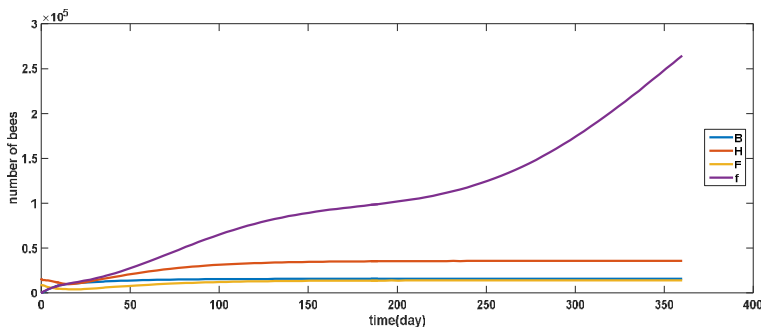
جدول (۱): پارامترهای مدل همراه با مقادیر و منابع.

پارامتر	توضیح	نرخ	واحد	منابع
L	ماکسیمم نرخ تخم‌گذاری ملکه	۲۰۰۰	روز/تخم	[۵]
v	حداقل تعداد زنبور پرستار برای زنده	۵۰۰۰	تعداد	[۵]
b	مقدار غذای موجود برای زنده ماندن	۵۰۰	گرم	[۱۱]
δ	پارامتر تعیین‌کننده رفتار اجتماعی	۰/۷۵	ندارد	[۵]
c	نرخ جمع‌آوری مواد غذایی توسط	۰/۱	گرم	[۱۱]
τ	زمان موردنیاز دگرذیسی سلول شفیره	۱۲	روز	[۱۱]
γ_A	مقدار غذای مصرفی هر زنبور کارگر در	۰/۰۰۷	گرم	[۱۱]
γ_B	مقدار غذای مصرفی تخم و لاروها قبل	۰/۰۱۸	گرم	[۱۱]
a_{\max}	ماکسیمم نرخ تبدیل زنبور پرستار به	۰/۲۵	ندارد	[۱۱]
a_{\min}	مینیمم نرخ تبدیل زنبور پرستار به	۰/۲۵	ندارد	[۱۱]
m_H	نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار	۰/۰۱۱	گرم	[۶]
B	تعداد اولیه نوزادها	۰	تعداد	[۱۱]
H	تعداد اولیه زنبور پرستار	۱۶۰۰۰	تعداد	[۱۱]
F	تعداد اولیه زنبور	۸۰۰۰	تعداد	[۱۱]
f	مقدار اولیه غذا	۰	تعداد	[۱۱]

مقدار غذای مصرفی را برحسب گرم در نظر می‌گیریم و زنبورهای چراگاه در صورت وجود غذای کافی در طبیعت، تقریباً به‌اندازه $c = 0/1$ گرم غذا در طول روز جمع‌آوری می‌کنند. لاروها و تخم‌ها

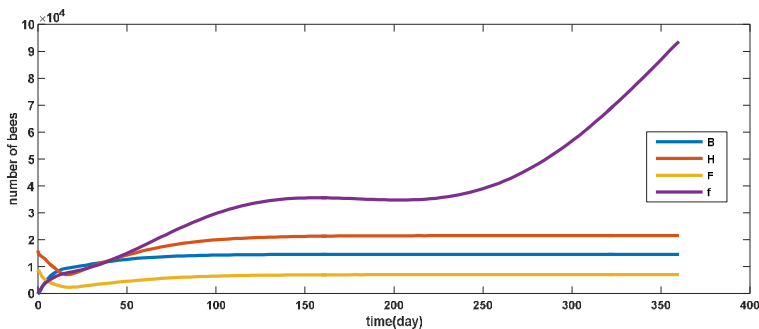
برای تبدیل به مرحله شفیرگی حدود $0/163$ گرم باید تغذیه کنند؛ بنابراین اگر مرحله تخم تا تبدیل شدن به شفیرگی حدود ۹ روز طول بکشد، در این صورت در طول هر روز به طور تقریبی $\gamma_A = 0/007$ گرم غذا توسط لاروها و تخمها مصرف می‌شود. همچنین برای ساده‌سازی، مقدار غذای مصرفی تخمها و لاروها در طول ۹ روز را یکسان در نظر گرفته‌ایم. همچنین مقدار غذای مصرفی توسط تخمها کمتر از غذای مصرفی توسط لاروها است. غذای تخمها در طول روزهای ابتدایی ژله رویال و در مرحله لارو عسل است. نرخ مصرف عسل در طول روز توسط زنبورهای بالغ $\gamma_B = 0/018$ گرم در نظر گرفته شده است. تأثیر مقدار غذای ذخیره شده در داخل کلونی زمانی که مقدار آن در حدود یک کیلوگرم باشد بسیار ناچیز است و اگر حداقل جمعیت زنبورهای پرستار 5000 در داخل کلونی باشد، کمبود زنبور پرستار احساس نمی‌شود. شبیه‌سازی‌های انجام شده با مقادیر اولیه $H = 16000$ و $F = 8000$ صورت گرفته است. همچنین نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای پرستار بر اثر بیماری‌ها $m_H = 0/011$ در نظر گرفته شده است. پارامترهای اشاره شده همراه با ذکر منابع در جدول ۱ آورده شده است.

شکل ۳ بیان‌گر تغییرات جمعیت زنبورهای پرستار، چراگاه و میزان غذای ذخیره شده با نرخ مرگ‌ومیر $m = 0/1$ است. همان‌طور که در شکل مشاهده می‌شود بعد از حدود ۱۰۰ روز جمعیت به حالت تعادل رسیده است و با گذشت زمان غذا در حال افزایش است. در این حالت جمعیت کلونی زنده می‌ماند و غذا برای گذراندن زمستان ذخیره‌سازی شده است، همچنین با افزایش مقدار غذای جمع‌آوری شده تا زمان ۱۰۰ روز جمعیت کلونی در حال افزایش بوده و سپس بعد از ۱۰۰ روز جمعیت کلونی ثابت مانده است. زمانی که نرخ مرگ‌ومیر زنبورهای کارگر کم باشد مقدار غذای ذخیره شده افزایش یافته و با افزایش مواد غذایی نرخ رشد جمعیت نیز بیشتر می‌شود و کلونی منقرض نمی‌شود.



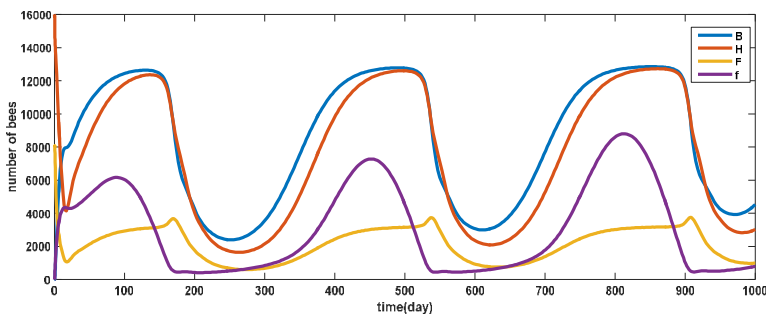
شکل (۳): نمودار تغییرات جمعیت نسبت به زمان با نرخ مرگ‌ومیر $m = 0/1$

در شکل ۴ نتایج شبیه‌سازی با نرخ مرگ‌ومیر $m = 0.2$ آورده شده است. در این حالت نیز، مشابه حالت قبل جمعیت کلونی ثابت می‌ماند و با گذشت زمان غذا افزایش می‌یابد. با این تفاوت که در این حالت که نرخ مرگ‌ومیر نسبت به حالت قبل افزایش یافته، میزان غذای ذخیره شده توسط زنبورها در 150 روز ابتدایی نسبت به حالت قبل کاهش پیدا کرده و با شروع فصل فعالیت زنبورها در بهمن‌ماه یعنی زمان $t = 210$ افزایش پیدا می‌کند. با تغییر مقدار m ، رفتار کلونی تغییر می‌کند. مشاهده کردیم که تا رسیدن m به مقدار $m = 0.41$ جمعیت دچار انقراض نمی‌شود، اما برای m های بزرگ‌تر از 0.41 رفتار کلونی تغییر می‌کند.



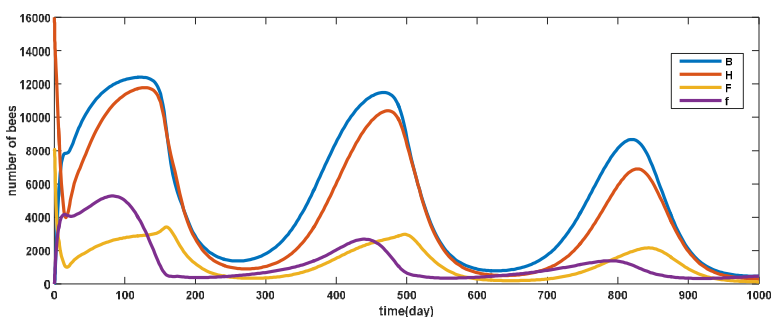
شکل (۴): نمودار تغییرات جمعیت نسبت به زمان با نرخ مرگ‌ومیر $m = 0.2$

شکل ۵ تغییرات جمعیت در زمانی است که نرخ مرگ‌ومیر در حالت بحرانی $m = 0.41$ است را نشان می‌دهد. جمعیت در طی ۳ سال شبیه‌سازی شده است. در این مدت میزان غذای جمع آوری شده و تعداد جمعیت نوزادها و زنبورهای بالغ تغییر نکرده است و هر سال رفتار مشابهی تکرار می‌شود. همچنین در این حالت، کلونی در حالت پایدار قرار دارد.

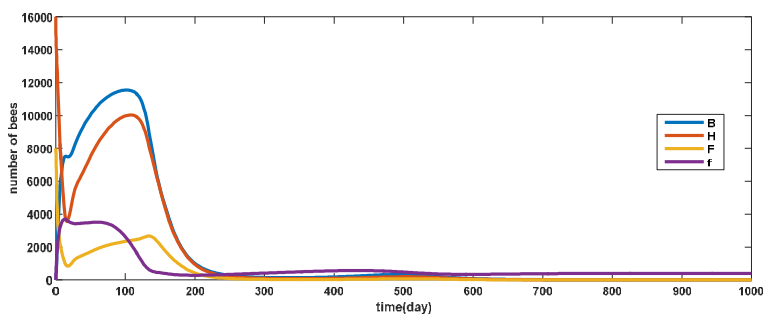


شکل (۵): نمودار تغییرات جمعیت نسبت به زمان با نرخ مرگ‌ومیر $m = 0.41$

شکل ۶ تغییرات جمعیت را در زمانی که نرخ مرگومیر از مقدار بحرانی عبور کرده و به $m = 0.42$ رسیده است را نشان می‌دهد. در این حالت، جمعیت کلونی بعد از مدت ۳ سال در حال کاهش است. با افزایش نرخ مرگومیر از مقدار بحرانی، زمان مورد انتظار برای انقراض کلونی نیز کوتاه‌تر می‌شود.



شکل (۶): نمودار تغییرات جمعیت نسبت به زمان با نرخ مرگومیر $m = 0.42$



شکل (۷): نمودار تغییرات جمعیت نسبت به زمان با نرخ مرگومیر $m = 0.50$

شکل ۷ مربوط به تغییرات جمعیت در زمانی است که نرخ مرگومیر به مقدار $m = 0.50$ رسیده است. در این حالت، زمان موردنظر برای انقراض کلونی کاهش یافته و بعد از یک سال منقرض می‌شود. همان‌طور که در شکل مشاهده می‌شود با انقراض کلونی مقدار کمی مواد غذایی در داخل کلونی وجود دارد که این یکی از علائم فروپاشی کلونی‌های زنبورعسل است که مدل ما نیز آن را به‌درستی نشان می‌دهد.

۴- بحث و نتیجه‌گیری

بررسی رفتار دینامیکی و مدل‌سازی ریاضی می‌تواند به درک و پیش‌بینی رشد جمعیت کلونی زنبورعسل کمک کند. در این مقاله تغییرات فصلی و نرخ مرگ‌ومیر بر روی زنبورهای پرستار را به مدل‌های قبلی اضافه کردیم. مراحل رشد و تقسیم‌کار زنبور کارگر از زمان رشد تخم تا زمان تولد و همچنین تقسیم‌کار در داخل کلونی را مدل‌سازی کردیم. با مدل‌سازی رفتار دینامیکی و تعیین نرخ بحرانی مرگ‌ومیر می‌توانیم پیش‌بینی‌های لازم مربوط به رشد و انقراض کلونی در شرایط مختلف را داشته باشیم. نتایج مربوط به شبیه‌سازی در حالت‌های مختلف در جدول (۲) داده شده است. نتایج با توجه به نرخ‌های متفاوت است. ستون اول مربوط به شبیه‌سازی رفتار دینامیکی ۱۵۰ روز اول و ستون دوم مربوط به شبیه‌سازی ۳۶۰ روز است.

جدول (۲): نتایج مربوط به مدل‌سازی با نرخ مرگ‌ومیرهای متفاوت به طوری که سرستون‌ها متغیرهای B, H, F, f است. در هر سرستون دو ستون وجود دارد که سمت چپ نتایج مربوط به ۱۵۰ روز اول و سمت راست نتایج ۳۶۰ روز است.

نرخ مرگ	نوزادها	پرستار	چراگاه	غذا
$m=0/10$	۱۵۶۲	۱۵۷۸	۳۳۶۰	۳۵۷۰
$m=0/20$	۱۴۴۴	۱۴۶۰	۲۰۶۶	۲۱۵۴
$m=0/41$	۹۰۰۳	۷۴۴۶	۹۱۷۲	۴۷۸۲
$m=0/42$	۷۱۴۹	۴۹۹۶	۷۶۹۷	۲۸۱۳
$m=0/50$	۳۸۱۴	۳۲۵	۳۷۶۱	۱۷۴

در این مدل‌سازی شروع فصل زنبورداری از اواخر خردادماه و اوایل تیرماه در نظر گرفته شده است. در واقع با وارد شدن به فصل تابستان به دلیل بالا بودن دما و کاهش رشد گیاهان نرخ جمع‌آوری مواد غذایی کاهش پیدا می‌کند (شکل ۲) و این کاهش نرخ تا اواخر آبان ماه ادامه پیدا می‌کند. با وارد شدن به فصل زمستان و شروع خواب زمستانی نرخ جمع‌آوری غذا توسط زنبورهای کارگر به صفر می‌رسد [۴] و از ابتدای ماه بهمن با توجه به افزایش دما در بعضی از مناطق و کوچ کلونی‌های زنبورعسل، زنبورهای کارگر کم‌کم از خواب زمستانی بیدار شده و نرخ جمع‌آوری مواد غذایی افزایش پیدا می‌کند (شکل ۲). با توجه به آنچه گفته شد، اگر شروع مدل‌سازی از اواخر خردادماه و اوایل تیرماه در نظر گرفته شود با توجه به وجود مواد غذایی در طبیعت، کلونی شروع به رشد کرده و مقداری مواد غذایی برای گذراندن زمستان و یا شرایط بد آب و هوایی ذخیره‌سازی می‌شود به طوری که جمع‌آوری غذا تا اوایل آبان ماه ادامه پیدا می‌کند و با شروع فصل زمستان و به دلیل شروع خواب زمستانی در حدود ۲ ماه نرخ جمع‌آوری مواد غذایی تغییر نمی‌کند و ثابت

می‌ماند (شکل ۳ نمودار f). در واقع زنبورها در خواب زمستانی دیگر مواد غذایی مصرف نمی‌کنند که این مطلب توسط نمودار غذا (f) در شکل‌های ۳ و ۴ نشان داده شده است. مقدار غذا حدود ۲ ماه ثابت می‌ماند و بعد از مدت دو ماه و شروع فصل زنبورداری افزایش پیدا می‌کند. توجه داشته باشید که در شکل ۳ رفتار نمودارها شبیه نمودارهای شکل ۴ است با این تفاوت که نرخ مرگومیر افزایش پیدا کرده است. با افزایش نرخ مرگومیر از مقدار $m=0.1$ به مقدار $m=0.2$ رفتار کلونی بهتر می‌شود، زیرا با توجه به یکسان در نظر گرفتن نرخ جمع‌آوری مواد غذایی، مصرف مواد غذایی و طول عمر زنبورهای کارگر چراگاه، با افزایش نرخ مرگومیر مصرف مواد غذایی کاهش پیدا می‌کند و کلونی رشد و ذخیره‌سازی بیشتری دارد. نتایج این توضیحات در جدول شماره ۲ دو سرستون آخر سمت راست بیان شده است. توجه داشته باشید در حالت $m=0.1$ در 150° روز اول و یا به عبارتی ۶ ماه اول، وضعیت کلونی نسبت به حالت $m=0.2$ بهتر است ولی در ۶ ماه بعدی با افزایش تعداد زنبورهای چراگاه نرخ جمع‌آوری مواد غذایی افزایش پیدا کرده است. به دلیل در نظر گرفتن نرخ مرگومیر زنبورهای پرستار در مدل، تعداد زنبورهای پرستار نسبت به زنبورهای چراگاه دارای رشد کمتری است.

نمودار شکل ۵ مربوط به مدل‌سازی رفتار دینامیکی کلونی با نرخ مرگومیر $m=0.41$ به مدت ۳ سال است. با توجه به شکل ۵ کلونی در 150° روز و وارد شدن خواب زمستانی افت چشم‌گیری دارد و سپس با بیدار شدن و فعالیت زنبورهای کارگر کلونی دوباره شروع به رشد کرده است و منقرض نمی‌شود. در واقع این مقدار نرخ مرگومیر بحرانی است و با افزایش نرخ مرگومیر از این مقدار کلونی با گذشت زمان منقرض می‌شود (شکل ۶ و ۷).

در شکل ۷ نرخ مرگومیر $m=0.5$ در نظر گرفته شده است. کلونی با توجه به افزایش نرخ مرگومیر از مقدار بحرانی، پس از حدود ۱ سال منقرض می‌شود. توجه داشته باشید که در این حالت، علی‌رغم انقراض کلونی، غذا در کلونی وجود دارد و مقدار غذا همان‌طور که در جدول ۱ دیده می‌شود برابر مقدار غذای حالت $m=0.41$ در 150° روز اول است. با این تفاوت که در حالت بحرانی کلونی منقرض نمی‌شود ولی در این حالت کلونی منقرض می‌شود و این یکی از نتایج فوق‌العاده مدل ارائه شده در این مقاله است که توسط ایروانز و همکارانش در سال ۲۰۰۹ مطرح شده است [۳].

منابع

- [1] Betti, M., Wahl, L. and Zamir, M. (2017). Reproduction Number and Asymptotic Stability for the Dynamics of a Honey Bee Colony with Continuous Age Structure, *Bulletin of mathematical biology*, **79**, 1586-1611.

- [2] Gervasi, D. D. and Schiestl, F. P. (2017). Real-time divergent evolution in plants driven by pollinators, *Nature Communications*, **8**, 14691.
- [3] Evans, J.D., Saegerman, C.C. Mullin, Haubruge, E., Nguyen, B.K. and Frazier, M. (2009). Colony collapse disorder: a descriptive study, *PLoS one*, **4**, e6481.
- [4] Winston, M. L. (1992). The biology and management of Africanized honey bees, *Annual Review of Entomology*, **37**, 173-193.
- [5] Khoury, D. S., Myerscough, M. R. and Barron, A. B. (2011). A quantitative model of honey bee colony population dynamics, *PLoS one*, **6**, 18491.
- [6] Schmickl, T. and Karsai, I. (2017). Resilience of honeybee colonies via common stomach: A model of self-regulation of foraging, *PLoS one*, **12**, 0188004.
- [7] Messan, M. R., Page Jr M. R. and Kang, Y. (2018). Effects of vitellogenin in age polyethism and population dynamics of honeybees, *Ecological Modelling*, **388**, 88-107.
- [8] Perry, C. J., Søvik, E., Myerscough, M. R. and Barron, A. B. (2015). Rapid behavioral maturation accelerates failure of stressed honey bee colonies, *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **112** (11), 3427-3432.
- [9] Betti, M. I., Wahl, M. I. and Zamir, M. (2014). Effects of infection on honey bee population dynamics: a model, *PLoS one*, **9**, 110237.
- [10] Ratti, V., Kevan, P. G. and Eberl, H. J. (2017). A mathematical model of forager loss in honeybee colonies infested with *Varroa destructor* and the acute bee paralysis virus, *Bulletin of mathematical biology*, **79**, 1218-1253.
- [11] Khoury, D. S., Barron, A. B. and Myerscough, M. R. (2013). Modelling food and population dynamics in honey bee colonies, *PLoS one*, **8**, 59084.
- [12] Higes, M., Martín-Hernández, R., Botías, C., Bailón, E. G., González-Porto, A. V. and Barrios, L. (2008). How natural infection by *Nosema ceranae* causes honeybee colony collapse, *Environmental microbiology*, **10**, 2659-2669.
- [13] Ratnieks, F. L. and Carreck, N. L. (2010). Clarity on honey bee collapse, *Science*, **327**, 152-153.
- [14] Oldroyd, B. P. (1999). Coevolution while you wait: *Varroa jacobsoni*, a new parasite of western honeybees, *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 312-315.

-
- [15] Fahrbach, S. E. and Robinson, G. E. (1996). Juvenile hormone, behavioral maturation, and brain structure in the honey bee, *Developmental neuroscience*, **18**, 102-114.
- [16] Robinson, G. E., Page Jr, R. E., Strambi, C. and Strambi, A. (1992). Colony integration in honey bees: mechanisms of behavioral reversion, *Ethology*, **90**, 336-348.
- [17] Schulz, D. J., Huang, Z.Y. and Robinson, G. E. (1998). Effects of colony food shortage on behavioral development in honey bees, *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **42**, 295-303.

Modeling Seasonal Changes and Death Rate of Hive Bee in Honey Bee Colony

Shahin Bagheri, Mehdi Mirzaie, Rezvan Salehi

Department of Applied Mathematics, Tarbiat Modares University,
Tehran, Iran.

Abstract

Honey bee is the insect that mainly pollens agricultural products. In recent decades, colony failure rates as a global concern have increased. Some mathematical models have been proposed. In one of the first models the impact of bee death rates on population dynamics was studied and then the food availability and the rate of broods added to the model. Here we improve the model by considering seasonal changes and death rate of hive bees. Our results show that death rates higher than 0.41 lead to colony collapse. At higher death rates, despite of colony failure, food stored in colony and this is instance of colony collapse. Additionally, the model predicts the minimum food needed for colony in various death rates.

Keywords: Honey bee, Dynamical modeling, Seasonal changes, Death rate, Colony collapse.

Subject Classification (2010): 37N25, 26A18.

