Alternatieve evenwichten

-Alledaags of niet?-

Inleiding

Veranderingen in natuurlijke systemen lijken zich bijna altijd geleidelijk te voltrekken. Echter, soms voltrekken veranderingen zich snel en dramatisch, met alle gevolgen van dien voor bijvoorbeeld bewoners van een bepaald gebied, natuurbeschermers of natuurbeheerders. In de laatste jaren is op pijnlijke wijze duidelijk geworden dat ecosystemen en andere complexe systemen op niet-lineaire en dramatische wijze kunnen reageren op geleidelijk veranderende omstandigheden (zoals bijvoorbeeld het broeikaseffect of vermesting). Bij het terugdraaien van de veranderingen tot onder het niveau waarop de omslag plaats heeft gevonden, blijkt dan dat het teruggaan naar het eerdere (wenselijke) evenwicht niet bij dezelfde waarde gebeurt. Op een bepaald traject blijken er dus twee evenwichtsituaties te bestaan. Dit zijn alternatieve evenwichten en het feit dat er twee zijn voor een bepaalde parameterwaarde zorgt voor een typisch gedrag.

Evenwichten zijn in wiskundige zin strikt gedefinieerd als situaties waarin geen veranderingen plaatsvinden. Met andere woorden als je in een evenwicht start dan blijf je er. In een wiskundig model, dat veranderingen in de tijd beschrijft met behulp van differentiaalvergelijkingen, zijn evenwichten te vinden of te berekenen door de afgeleide naar de tijd op nul te stellen.

Eerst leggen we uit wat differentiaalvergelijkingen zijn en hoe je evenwichten kan berekenen. Daarna gaan we met voornamelijk grafische analyses uitzoeken wat er gebeurt als we een bepaalde parameter in een model laten variëren. Zo zien we ook dynamische systemen met een verrassende dynamica: op een bepaald traject van parameterwaarden vinden we zogenaamde alternatieve evenwichten. Veranderingen in positieve of negatieve zin van een parameterwaarden leiden dan tot plotselinge overgangen van het ene evenwicht naar het andere evenwicht.

We lichten de theorie van alternatieve evenwichten toe aan de hand van eenvoudige wiskundige modellen. Met deze modellen modelleren we de dynamiek van een systeem, i.e. de veranderingen in de loop van de tijd. Deze veranderingen worden verondersteld continu plaats te vinden. Daarom zijn de modellen hier gegeven als differentiaalvergelijkingen. Als doel van het analyseren van deze modellen hebben we het vergroten van het begrip over wat er gaande is, wanneer alternatieve evenwichten optreden, voor ogen.

Doel

Het bestuderen van alternatieve evenwichten en hun dynamica aan de hand van modellen.

WAGENINGEN UNIVERSITY
WAGENINGEN UR

Theorie

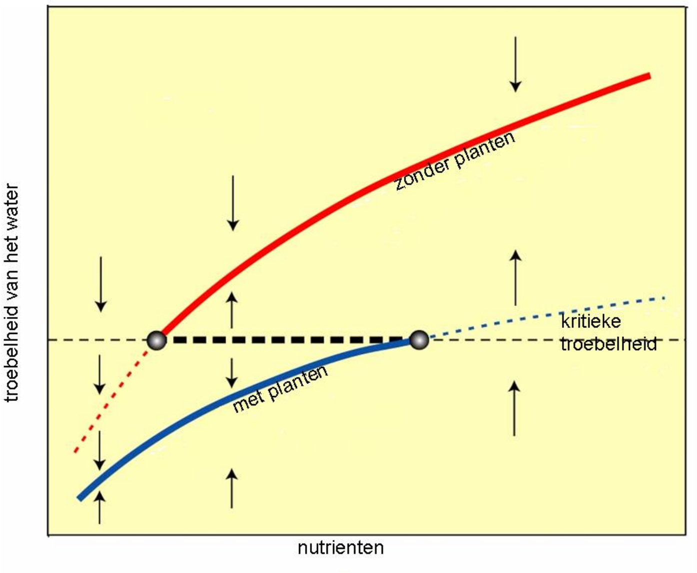
Ons beeld van de natuur is dat zij vrij constant is en enige mate van rust uitstraalt. Niet alleen is er relatief weinig lawaai als je in een natuurgebied bent, ook zijn er weinig drukke bewegingen. Mensen die jarenlang teruggaan naar dezelfde gebieden zien weliswaar veranderingen, maar het globale beeld verandert over het algemeen weinig. Er is meestal geen sprake van een plotselinge grote verandering. Het algemene gevoel heerst dat we in een redelijk voorspelbare en constante wereld leven. Dit idee is ook de basale verwachting van onderzoekers die interacties tussen planten en dieren of dieren onderling in ecosystemen bestuderen: veranderingen vinden wel plaats, maar deze voltrekken zich – naar menselijke maatstaven – vaak langzaam.

Het idee van stabiliteit, rust en evenwicht in de natuur is oud en terug te voeren tot aan de Griekse oudheid (Cooper, 2001). Als een bepaalde situatie verandert door bijvoorbeeld geleidelijke toename van neerslag, dan verwacht je niet dat er drastische veranderingen plaatsvinden, maar juist dat deze geleidelijk zijn. In de afgelopen jaren zijn er echter aanwijzingen beschikbaar gekomen uit beschrijvende en theoretische studies die ons erop wijzen dat veranderingen slechts tot op zekere hoogte geleidelijk zijn. Geleidelijke veranderingen kunnen namelijk ineens tot grote effecten leiden. Studies waaruit dit blijkt beschrijven systemen met verschillende evenwichtstoestanden, de zogenaamde alternatieve evenwichten. In dit experiment gaan we de theorie van alternatieve evenwichten verkennen aan de hand van relatief eenvoudige wiskundige modellen.

Waar zijn alternatieve evenwichten waargenomen?

Tot voor kort is aangenomen dat biologische, meteorologische en psychologische systemen continu en geleidelijk reageren op beïnvloedende omgevingsfactoren. Echter, er zijn voorbeelden in ondiepe meren, op koraalriffen en in huidige woestijngebieden, waar systemen in een relatief korte tijdspanne aanzienlijk veranderen (Scheffer *et al.*, 2001). Bovendien zijn deze veranderingen niet altijd eenvoudig terug te draaien.

Als een grasland niet wordt begraasd, groeit het normaliter langzaam dicht met struiken en zal het uiteindelijk een bos worden. Echter, in gebieden met genoeg planteneters blijft grasland vaak intact, omdat de planteneters de zaailingen en kleine bomen opeten. Uit een studie uitgevoerd in Botswana en Tanzania (zie Scheffer *et al.*, 2001) blijkt dat grasland en bos twee alternatieve evenwichten van hetzelfde systeem zijn. Rond 1890 nam het aantal olifanten daar door ziekte sterk af. De beginnende bomen werden niet meer weggegeten, waardoor het gras eerst overgroeid werd door struiken en later bos. De schaduw onder de bomen zorgt ervoor dat het gras geen kans meer krijgt. Op deze manier zorgt het ontstaan van een klein beetje bos voor het ontstaan van meer bos en is het gras uiteindelijk vervangen door bos. In dit voorbeeld is de situatie met bijna alleen gras de begintoestand, en het ene evenwicht. Het alternatieve evenwicht is de situatie met bos na massale sterfte van de olifanten. Wanneer begrazers, zoals runderen, in het bos worden geïntroduceerd om het gras terug te krijgen, gebeurt er eerst weer een hele tijd weinig en blijft het bos staan, maar als de begrazingsdruk erg hoog wordt, krijgen jonge bomen geen kans en dan kan uiteindelijk de situatie met bijna alleen gras weer terugkomen. Dit soort dynamica is typisch voor systemen met alternatieve evenwichten.



Figuur 1: Met planten is het water helder en tot aan een zekere nutriëntenrijkdom kunnen de planten het bolwerken, maar na dat kritieke punt switcht het systeem van de donkere lijn "met planten" naar de lichte lijn "zonder planten" en wordt het meer ineens heel troebel (rechtercirkel op de vette gestreepte horizontale lijn). Op de weg terug, bij het verlagen van de nutriëntenrijkdom blijft het systeem heel lang in de troebele toestand hangen en komen de planten pas bij een veel lagere nutriëntenrijkdom weer terug (linkercirkel).

Een ander voorbeeld gaat over het troebel of helder zijn van water in ondiepe meren. Ondiepe meren waren aan het begin van de twintigste eeuw helder met een lage hoeveelheid algen. In helder water groeien vele soorten planten en de daarvan afhankelijke organismen. In de loop van tijd echter kwamen er onder invloed van de mens telkens meer meststoffen zoals fosfaat en nitraat in het water (eutrofiëring). De geleidelijke toename had in het begin geen meetbare invloed op het systeem, maar op een gegeven moment nam opeens de algengroei drastisch toe, verdwenen de waterplanten en was het water erg troebel door de zogenaamde algenbloei. De waterplanten in dit specifieke probleem zorgen zelf voor helderder water, bijvoorbeeld door te zorgen dat er minder bodem opgewoeld wordt, en verbeteren op die manier de omstandigheden voor zichzelf (een zogenaamde positieve terugkoppeling). Als de algenpopulatie door de eutrofiëring zo sterk groeit dat sommige planten te weinig licht krijgen, dan sterven deze planten af. Als gevolg hiervan worden de omstandigheden voor andere planten ook moeilijker. Een neerwaartse spiraal zet in. Dit soort zelfstimulatie is een conditie voor alternatieve evenwichten. Dit wordt geïllustreerd in figuur 1.
Er zijn ook niet-biologische systemen met positieve terugkoppeling erin. Denk bijvoorbeeld aan de beurs: hier leidt minder vertrouwen tot daling van de prijzen van de aandelen, wat op zich weer leidt tot minder vertrouwen. Uiteindelijk leidt dit tot instorting van de koers: de beurskracht.

Ook de overheersende golfstromen in de oceanen vormen een voorbeeld. Zo'n golfstroom ontstaat door temperatuurverschillen en de dichtheid van water. Door een temperatuurstijging kan een toename van zoet water vanaf het Europese vasteland de stroming afremmen en eventueel tot stilstaan brengen. Uiteindelijk zou de golfstroom diametraal de andere kant op kunnen gaan stromen. De warme golfstroom, die bijvoorbeeld bij de zuidwestkust van Engeland voor een mild klimaat zorgt, zou dan koud water uit het noorden aanvoeren met alle gevolgen van dien. Dit zou zich relatief snel kunnen afspelen, namelijk binnen een periode van 10 jaar. Dit is het scenario dat in de film 'The day after tomorrow' wordt geschetst, maar de snelheid waarmee het in de film gebeurt lijkt niet reëel.

Wat verstaan we onder een model?

In dit experiment staan wiskundige modellen centraal. We geven daarom eerst een korte introductie over wat we onder een model verstaan. Een algemene definitie van een model is 'een vereenvoudigde weergave van de werkelijkheid'. Deze definitie behelst dus beschrijvingen met woorden (bijv. sociologie), fysische constructies (modelbouw) en wiskundige modellen. Er zijn verschillende parallellen tussen bijvoorbeeld een landkaart als een fysisch model en een wiskundig model. Wanneer we een proces modelleren is het heel belangrijk om te bepalen wat het doel van het model is. Net zoals van eenzelfde gebied kaarten bestaan voor wandelaars, fietsers, toeristen, treinreizigers en automobilisten, zo kan eenzelfde proces met verschillende wiskundige modellen worden beschreven. De centrale vraag is welke aspecten van de werkelijkheid er gemodelleerd dan wel genegeerd (moeten) worden.

Modellen hebben grofweg twee doelen: ze kunnen helpen om ingewikkelde systemen beter te begrijpen en je kan voorspellingen doen met modellen. Onze weersvoorspellingen zijn bijvoorbeeld op heel ingewikkelde modellen gebaseerd. In de wetenschap zijn de aspecten begrip en voorspelling van groot belang. Voorspellingen, die niet uitkomen, geven wetenschappers de mogelijkheid het model te verwerpen als een goede beschrijving van de werkelijkheid. Ingewikkelde modellen geven echter niet altijd inzicht in de processen die verantwoordelijk zijn voor het gedrag van het (ingewikkelde) systeem. Simpele modellen kunnen dan wellicht inzicht verschaffen in de processen die zich werkelijk afspelen. Dit soort strategische modellen wordt vaak gebruikt. Hier gaan we met dit type modellen werken.

Uitvoering

Modelleren van dyamische systemen met behulp van differentiaalvergelijkingen

Voordat we beginnen aan systemen met alternatieve evenwichten geven we eerst een inleiding over de bouwstenen die nodig zijn om een model te maken. We gaan hier vooral kijken naar de groei van een populatie planten of dieren. Voor het modelleren van populatiegroei worden vaak differentiaalvergelijkingen gebruikt. In een differentiaalvergelijking wordt de verandering in een variabele N in de tijd (dN/dt) geschreven als een functie van die variabele zelf f (N) (vergelijking (1) geeft de algemene formulering).

$$\frac{dN}{dt} = f(N) \qquad (1)$$

Als de functie $f(N)$ een positief getal oplevert, dan groeit de populatie en de populatie neemt in aantallen af als $f(N)$ negatief is. We beschouwen reële getallen voor de variabele N. In het geval van populatiegroei ofwel de verandering in populatiegrootte wordt de verandering in de tijd dus geschreven als een functie van de populatiegrootte. Op deze manier is niet alleen populatiegroei te beschrijven met differentiaalvergelijkingen, maar ook bijvoorbeeld de verandering van de temperatuur in een ruimte en de snelheid van een vallende steen.

Als wij N de populatiegrootte noemen dan is zijn afgeleide dN/dt de snelheid van verandering van de populatiegrootte. De groei van populaties wordt al enkele eeuwen angstvallig bestudeerd, omdat in het verleden niet geheel duidelijk was of de snelgroeiende menselijke populatie genoeg voedsel zou kunnen produceren voor zijn toekomstige populatiegrootte. In 1798 beschreef Malthus de groei van de menselijke populatie als een exponentieel groeiend geheel, in wiskundige termen:

$$\frac{dN}{dt} = [\text{groei door reproductie}] - [\text{sterfte}] = aN - sN = rN \qquad (2)$$

met N de hoeveelheid mensen, a het aantal geboorten per individu per tijd en s de kans om te sterven per individu per tijd. Dat houdt netto in dat de relatieve (populatie)groei-snelheid wordt gegeven door r. Malthus nam aan dat de teelt en beschikbaarheid van voedsel lineair zou groeien in de tijd en concludeerde daarom dat het onvermijdelijk was dat er hongersnood zou ontstaan. De door hem genoemde “positive checks” zoals oorlog en ziekte zouden het optreden van hongersnoden alleen maar uitstellen.

<u>Opdracht 1</u>
(a) Laat door te differentiëren zien dat de oplossing van vergelijking voldoet aan $N(t) = N_0 e^{rt}$
(b) Leg aan de hand van een plaatje uit waarom Malthus deze voorspelling deed.

Grenzen aan de groei?!

De technologische vooruitgang in combinatie met anticonceptie biedt de huidige mens iets meer perspectief. Omdat in werkelijkheid een populatie niet altijd met een constante factor groeit, maar er beperkingen optreden door bijvoorbeeld honger en of koude, geeft vergelijking (2) een nogal slechte beschrijving van een echte populatie. In een differentiaalvergelijking die in 1920 al gebruikt werd om de groei van een gistpopulatie te beschrijven is geprobeerd die remmingen ook wiskundig op te nemen (Pearl, 1927). Het zogenaamde logistische model (benoemd door Verhulst, 1845) is een uitbreiding van het Malthusiaanse, exponentiële populatiemodel. De beperking die de groei op een bepaald niveau ondervindt, is in het model ingebouwd door de groei in het model te vermenigvuldigen met een extra term. Als de populatie met een grootte tussen 0 en *K* start, gaat *N/K* naar 1 naarmate de populatiegrootte toeneemt, en de totale groei gaat dus richting nul. Bij een start boven *K* wordt de groei negatief. Het logistische model ziet er als volgt uit:

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \qquad (3)$$

met opnieuw *N* als de populatiegrootte en *r* als relatieve groeisnelheid, maar met *K* als de zogenaamde draagkracht van de omgeving voor de specifieke dieren- of plantensoort die wordt gemodelleerd. In het Engels wordt de draagkracht *K* aangeduid als "carrying capacity", en het staat voor de maximale grootte van een populatie. Deze draagkracht komt tot stand omdat de omgeving niet meer organismen kan onderhouden, bijvoorbeeld door beperkt aanbod aan voedsel of nestgelegenheid.

Evenwichten van differentiaalvergelijkingen

We willen hier uiteindelijk graag naar alternatieve evenwichten in eenvoudige modelsystemen kijken. Daartoe is het van belang om eerst uit te leggen wat een evenwichtsituatie van een differentiaalvergelijking is. Een evenwicht wordt gedefinieerd als een toestand waarin geen verandering meer plaats vindt in de loop van de tijd. Simpel gezegd: als het systeem in een evenwichtstoestand start, dan blijft het er. Voor een differentiaalvergelijking is dit in een eenvoudige formule samen te vatten:

$$\frac{dN}{dt} = f(N) = 0 \qquad (4)$$

Immers de groei is gelijk aan de sterfte als er evenwicht is. Om nu bijvoorbeeld de evenwichten van de differentiaalvergelijkingen (2) en (3) uit te rekenen, moeten we in de respectievelijke vergelijkingen *dN/dt* op nul zetten. Doordat *dN/dt* uitgedrukt is als een functie van *N*, zijn we dus eigenlijk op zoeken naar de nulpunten van de functie *f(N)*. Als voorbeeld, geven we de oplossing voor de volgende differentiaalvergelijking:

$$\frac{dN}{dt} = 2N - 4$$

Voor het vinden van het evenwicht moeten we bepalen wanneer de functie aan de rechterkant van het "=" teken nul is. Immers, als deze afgeleide nul is, dan verandert de grootheid *N* niet meer. Het evenwicht wordt dus gegeven door:

$$2N - 4 = 0 \quad \rightarrow \quad N = 2$$

Opdracht 2
Vind zelf de evenwichten van de volgende differentiaalvergelijkingen

$$\frac{dN}{dt} = f(N)$$

waarin $f(N)$ verschilt. De letters die gebruikt worden voor de parameters (bijvoorbeeld K, a en r) stellen positieve getallen voor.

(a) $\frac{dN}{dt} = 2(N-K)$ (b) $\frac{dN}{dt} = 1-\frac{N}{K}$

(c) $\frac{dN}{dt} = N^2 - K$ (d) $\frac{dN}{dt} = a\,N$

(e) $\frac{dN}{dt} = rN\left(1-\frac{N}{K}\right)$

Opdracht 3:
Maak met Excel een grafiek met de functie $f(N)$ op de y-as en N op de x-as voor de differentiaalvergelijking van de logistisch groeiende populatie (2e). Neem daartoe een niet zo grote waarde voor r, bijvoorbeeld tussen 0 en 3 en een grote waarde voor K (tussen 50 en 150). Aanwijzingen voor het maken van zulke plaatjes staan in de bijlage. Natuurlijk kan je ook een grafische rekenmachine gebruiken.

Groei en begrazing

Nu gaan we uit van de logistische groei van een populatie van bijvoorbeeld planten. Behalve planten zijn er in een omgeving ook planteneters. We nemen voor de eenvoud aan dat de populatie planteneters een constant deel van de plantenpopulatie per tijd consumeren. Zo komen we tot het volgende model:

$$\frac{dN}{dt} = [\text{groei}] - [\text{begrazing}] = r\,N\left(1-\frac{N}{K}\right) - b\,N \overset{def}{=} g(N) \qquad (5)$$

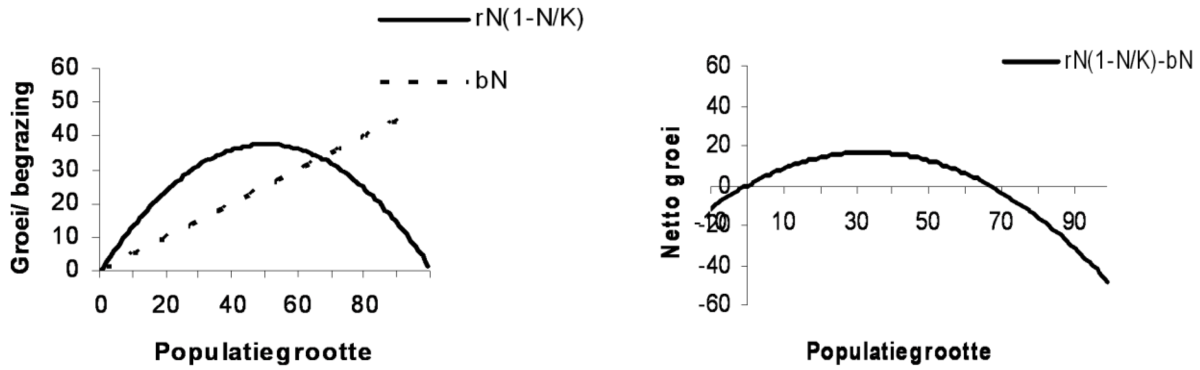
waarin de parameter b staat voor de begrazingdruk. De evenwichten van model (5) zijn eenvoudig te bepalen. In model (5) hebben we de functie $g(N)$ gedefinieerd, omdat we er dan in het vervolg gemakkelijk naar kunnen verwijzen.

Opdracht 4
(a) Bereken de evenwichten van differentiaalvergelijking (5).
(b) Maak ook met Excel een plaatje van de functie g (N) op de y-as en N op de x-as. Waarden voor K en r weer kiezen zoals aangeduid in opdracht 3. Neem de waarde van b niet al te groot, bijvoorbeeld tussen 0 en 5.

Stabiliteit van evenwichten

Het is je bij het uitvoeren van de opdrachten wellicht opgevallen dat de evenwichten ook grafisch snel te vinden zijn. In de onderstaande figuren zijn eerst (in het linkerplaatje) de twee afzonderlijke termen (groei en begrazing) uitgezet tegen de populatiegrootte. In het rechterplaatje is de hele functie ($g(N)$) tegen de populatiegrootte uitgezet. In de buurt van 70 ($N \approx 70$) blijkt de afname gelijk aan de groei voor deze speciale keuze van de parameters (zie figuurtekst). De rechtergrafiek kan ook worden gebruikt om eigenschappen van evenwichten te illustreren: als de populatie zich in de buurt van het evenwicht bevindt, hoe zal de populatie zich dan ontwikkelen?

(a) (b)



Figuur 2: In figuur (a) zijn de termen voor groei en begrazing afzonderlijk getekend voor de waarden K=100, r=1,5, b=0,5. Figuur (b) laat de grafiek van g(N), de netto groei van de populatie, zien.

Stel de populatiegrootte N is op een zeker moment 100. Met de waarden voor b, N en r die gebruikt zijn om figuur 2b te maken, blijkt bij die populatiegrootte de functie $g(N)$ negatief te zijn. Dit houdt in dat de populatiegrootte afneemt. Dit geldt voor alle waarden rechts van het positieve evenwicht $N \approx 70$. Vanaf de rechterkant wordt dit evenwicht dus altijd benaderd. Als we echter rechts van nul op een kleine populatiegrootte zouden starten, dan is de functie $g(N)$ positief en de populatie kan dan toenemen tot aan het positieve evenwicht $N \approx 70$. Als we links van het evenwicht $N = 0$ beginnen dan zitten we in een biologisch gezien niet realistische situatie, want een negatieve populatiegrootte kan niet. Wiskundig gezien echter kunnen we wel kijken wat er zou gebeuren: bij negatieve waarden voor N wordt ook de functie $g(N)$ en daarmee de verandering in de populatiegrootte negatief. De populatiegrootte zou dan dus steeds negatiever worden.

Samenvattend kunnen we over differentiaalvergelijking (5) zeggen dat het positieve evenwicht dus aantrekkend is en het nul-evenwicht afstotend. Dit houdt verband met de manier waarop de x-as wordt doorsneden: bij een doorsnijding met een positieve richtingscoëfficient blijkt het evenwicht afstotend (of instabiel) en bij een doorsnijding met een negatieve richtingscoëfficient blijkt het evenwicht aantrekkend (of stabiel).

Het Allee effect

Nu gaan we met de hier behandelde methoden een systeem met alternatieve evenwichten analyseren. Het model heeft als basis een logistische populatiegroei, maar bevat daarnaast termen die het zogenaamde Allee-effect nabootsen. Het Allee effect is een naam voor de gevolgen die lage dichtheden hebben op de voortplanting binnen een populatie. Denk daarbij aan bijvoorbeeld problemen met het vinden van partners. Het kan dan zelfs zo zijn dat de populatie bij lage waarden niet meer groeit maar afneemt. Het gehele wiskundige model staat in differentiaalvergelijking (6).

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right)\left(\frac{N}{K} - \frac{C}{K}\right) \qquad (6)$$

We behandelen dit model als eerste omdat de evenwichten in dit model vrij eenvoudig te vinden zijn.

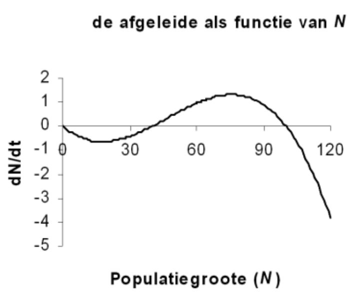
<u>Opdracht 5</u>

(a) Probeer zonder pen, papier of rekenmachine te bedenken wanneer in differentiaalvergelijking (6) dN/dt gelijk is aan nul.

(b) Wat is het effect van de extra term $\left(\frac{N}{K} - \frac{C}{K}\right)$ in differentiaalvergelijking (6)?

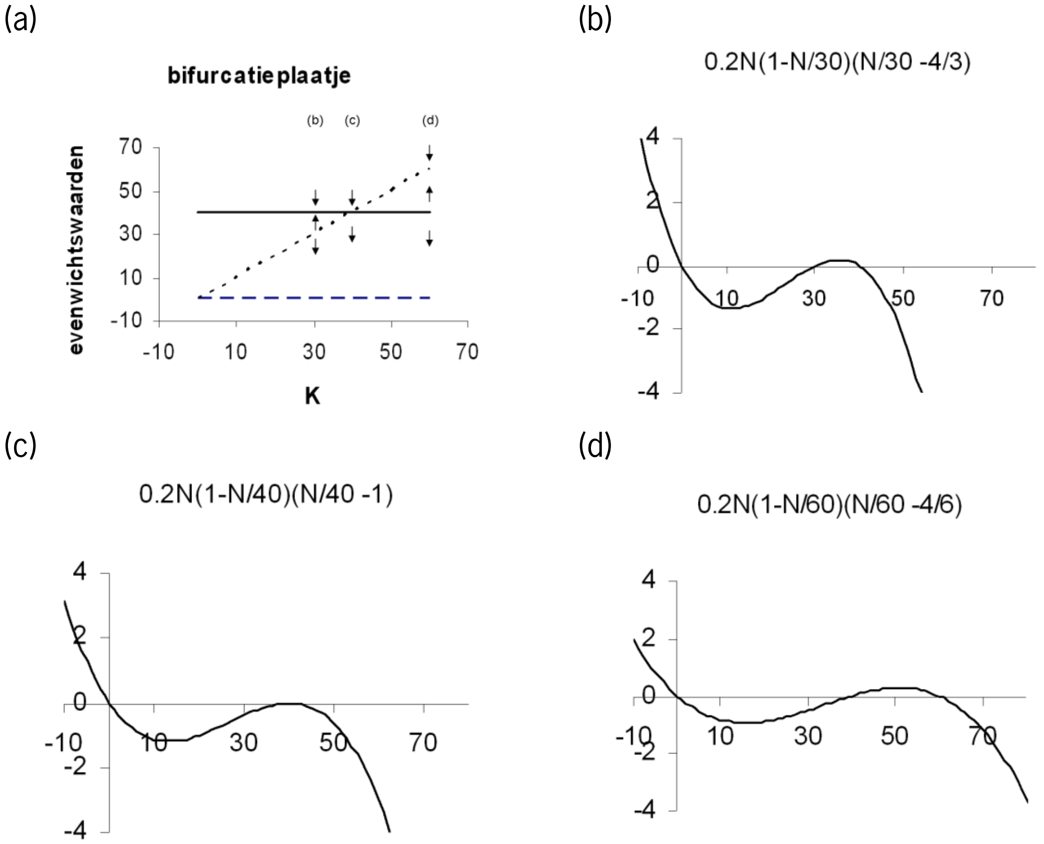
De evenwichten zijn ook te vinden door een grafiek te maken waarin de functie die de afgeleide beschrijft tegen de grootheid wordt uitgezet. In de onderstaande figuur is dat te zien. Het is duidelijk dat de functie driemaal de x-as snijdt. Het is duidelijk dat er drie evenwichten zijn.

Bifurcatieplaatjes: doel en interpretatie



Figuur 3: Het Allee effect in beeld gebracht (r=0,2 ,C=40, K=100)

Op dit moment is het misschien nog onduidelijk wat precies het verband is met de alternatieve evenwichten en de interessante niet eenduidige reactie op omgevingsfactoren. Echter we hebben dus te maken met drie evenwichtswaarden, die in de parameters uitgedrukt zijn N_1=0, N_2=C, en N_3=K. Het in beeld brengen van de evenwichten van differentiaalvergelijking (6) met de waarde voor C vastgezet op 40 en r op 0,2, terwijl de waarde van K varieert tussen bijvoorbeeld 0 en 100, is gedaan in figuur 4. Dit heet een bifurcatieplaatje en daarin is te zien hoe het gedrag van een systeem beschreven met een differentiaalvergelijking kan veranderen door verandering van één parameterwaarde.



Figuur 4: (a) verandering van evenwichten onder invloed van de parameter K: de getrokken lijn is van het N=C evenwicht, de gestippelde schuine lijn van het N=K evenwicht en de gestreepte horizontale lijn van het nul-evenwicht. (b), (c) en (d) geven de plaatjes van de afgeleide als functie van N voor respectievelijk de parameterwaarden K=30, 40 en 60 (r=0,2 en C=40).

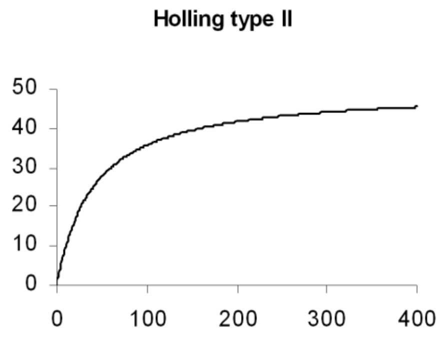
Uit figuur 4 blijkt dat als er drie evenwichten zijn het middelste evenwicht steeds het afstotende evenwicht is en dat er afhankelijk van waar je begint met de populatiegrootte twee verschillende eindpunten zijn. Bij een start links van het middelste evenwicht sterft de populatie uit omdat de groei dan negatief is en de populatiegrootte dus steeds verder afneemt. Dan is N=0 het aantrekkende evenwicht. Als de populatiegrootte al rechts van het middelste evenwicht punt ligt, dan komen we uiteindelijk in het grootste evenwicht uit omdat de populatiegroei daar positief is. Afhankelijk van de waarden voor C en K is dat het N=K of het N=C evenwicht. Het Allee-effect speelt alleen bij kleine populatiegrootten en daarom is een situatie zoals geschetst in figuur 4b niet realistisch, omdat de draagkracht K dan kleiner is dan de drempel voor het Allee effect. Wanneer C en K aan elkaar gelijk zijn dan zijn er maar twee evenwichten. Het kleinste evenwicht van deze twee is aantrekkend en de grootste is vanaf zijn rechterzijde aantrekkend en vanaf zijn linkerzijde afstotend (figuur 4c).

Meer realistische modellen voor begrazing

We gaan nu weer terug naar het model over groei en begrazing. In werkelijkheid neemt begrazing niet tot in het oneindige toe, zoals gesuggereerd wordt door de term bN in vergelijking (5). Daarom is de volgende stap het meer realistisch modelleren van begrazing. Er is een punt waarboven planteneters niet meer planten kunnen eten, omdat ze verzadigd zijn. Ook al neemt de hoeveelheid planten toe, ze blijven “slechts” de maximale hoeveelheid *m* eten per individu per tijd. Dit gegeven nemen we mee in het model. Zo’n verzadigende functie wordt in de biologie Holling type II functionele respons genoemd en in figuur 5 is een plaatje geschetst.

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1-\frac{N}{K}\right) - B\frac{mN}{N+h} \qquad (7)$$

In deze formule staan nieuwe parameters: *B* stelt de hoeveelheid grazers voor, *m* de maximale hoeveelheid gegeten door één planteneter per tijdseenheid en *h* de waarde van de plantendichtheid waarbij de planteneter de helft van zijn maximale eetcapaciteit bereikt (halfverzadigingswaarde). De functie voor begrazing is nu niet meer lineair ten opzichte van de populatiegrootte (figuur 5).



Figuur 5: verzadigende begrazingsdruk y=50N/(40+N)

<u>Opdracht 6</u>

(a) Maak in Excel een vergelijkbare grafiek voor begrazing als functie van *N* (zie appendix) met de waarden *m*=0,3 en *h*=17.
(b) Om de evenwichten van vergelijking (7) te vinden is het handig om een plaatje te maken (als in figuur 3) met bijv. *K*=100, *r*=0,2 en *B*=20. Hou voor *m* en *h* dezelfde waarden aan als in onderdeel (a) van deze opdracht.

<u>Opdracht 7</u>

Gebruik potlood en papier om zelf de algemene formules voor de evenwichten van vergelijking (7) te vinden.

Deze functie is vrij eenvoudig, maar het is al mogelijk om in dit systeem de dynamica met alternatieve evenwichten na te bootsen. De veranderende factor in het systeem is de begrazingsdichtheid. Bij veranderende waarden voor *B* gebeurt er iets interessants: als er eerst weinig begrazing is dan is de evenwichtshoeveelheid planten hoog. Naarmate begrazing toeneemt, neemt die hoeveelheid langzaam af, tot aan een kritiek punt waarop de extra begrazing opeens een drastische afname in de hoeveelheid planten tot gevolg heeft. Het typische is nu dat als begrazing vanaf dat punt weer afneemt, de planten zich niet herstellen naar hun oude niveau. De plantenpopulatie is nu in een alternatief evenwicht. Het aantal planten gaat pas weer terug naar het oude niveau als de begrazing heel ver terug gedrongen is.

Het is vanzelfsprekend mogelijk om nog andere formuleringen te vinden voor de manier waarop de dichtheid aan grazers (B) invloed heeft op de populatiegrootte. De kunst bij het maken van modellen is om zowel de eenvoud en begrijpelijkheid van het model in de gaten te houden als de complexiteit van het onderwerp. Het eerste model met een lineaire afname term bijvoorbeeld is erg eenvoudig, maar geeft overduidelijk een incorrecte weergave van de begrazingsprocessen, ofwel is heel erg onrealistisch. Het model met de zogenaamde Holling type II voor de begrazing is ingewikkelder, maar al een stuk realistischer.

<u>Opdracht 8</u>
Maak voor vergelijking (7) een bifurcatieplaatje zoals in figuur 4a met *B* op de x-as en de formules voor de evenwichten (gevonden in opdracht 7) op de y-as. Neem voor *K*, *r*, *m* en *h* de waarden uit opdracht 6. Probeer aan de hand van het bovenstaande verhaal het bifurcatieplaatje te interpreteren.

<u>Opdracht 9 (deze is redelijk lastig)</u>
In deze opdracht hebben we weer een andere functie voor de begrazing voorgesteld.

$$\frac{dN}{dt} = rN\left(1-\frac{N}{K}\right) - B\frac{mN^2}{N^2+h^2} \qquad (8)$$

(a) maak voor m=0,3 en h=17 een grafiek van $\frac{mN^2}{N^2+h^2}$ op de y-as tegen N op de x-as.
(b) Probeer de evenwichten te vinden van de vergelijking (8).
(c) Druk de parameter B uit in de andere parameterwaarden en de evenwichtswaarden van N.
(d) Maak een bifurcatieplaatje met B op de x-as en de evenwichtswaarden op de y-as.

Suggesties voor verder onderzoek

Documentatie

- W. van der Werf, L.E.M. Vet, R.F. Hoekstra, C.A. Langeveld. Reader Population and Systems Ecology I: modelling of populations. Deze reader wordt gebruikt bij het vak 'Population and Systems Ecology, dat gegeven wordt aan Wageningen University als onderdeel van de opleiding biologie. De reader is verkrijgbaar bij de WUR- Shop verbonden aan het Grafisch Service Centrum van Wageningen University. Tel.: 0317-473711 / Email: wurshop.fb@wur.nl.
- Scheffer, M.; Carpenter, S.; Foley, J.A.; Folke, C. & Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 413: 591-596.
- Malthus, R.M. 1798. An Essay on the Principle of Population as It Affects the Future Improvement of Society, with Remarks on the Speculations of Mr. Godwin, M. Condorcet, and Other Writers. London. St. Paul's Church-Yard.
- Cooper, G. 2001. Must There Be a Balance of Nature? Biology and Philosophy 16: 481–506.
- Verhulst, P. F. 1845. Recherches mathématiques sur la d'accroissement de la population. Mem. Acad. Roy Belg., 20: 1-32

Oriëntatie op vervolgonderwijs

Het onderwerp van dit experiment kom je ook tegen in de volgende opleidingen van Wageningen University:
- Biologie
- Bodem, Water, Atmosfeer
- Bos- en Natuurbeheer
- Milieuwetenschappen

Kijk voor meer informatie op www.wageningenuniversity.nl.

Opmerkingen

Wageningen University aanvaardt geen enkele aansprakelijkheid voor schade die voortvloeit uit het verrichten van dit experiment buiten de campus van Wageningen University.

Auteurs

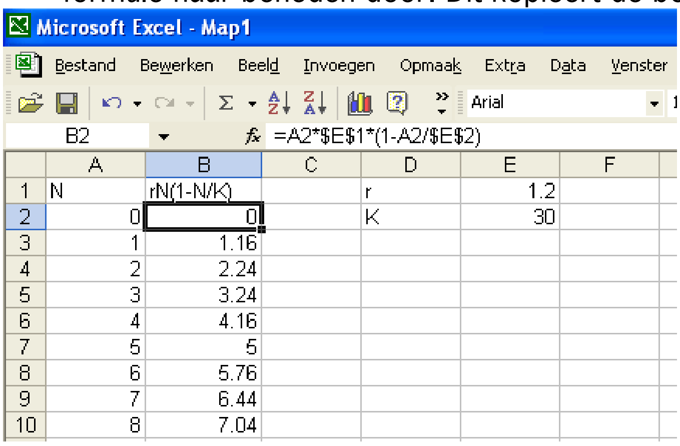
Tom Huisman; Tom.Huisman@wur.nl (VWO-campus)
Lia Hemerik; lia.hemerik@wur.nl (lsg Wiskundige en Statistische Modellen)

Bijlage

Eenvoudige differentiaal vergelijkingen in beeld brengen met Excel

Het maken van een grafiek van een differentiaalvergelijking is in Excel vrij eenvoudig. Omdat de verandering in de tijd een functie is van *N*, maak je eerst een kolom met oplopende waarden van *N*. Start Excel door op het icoontje dubbel te klikken. Ga met de muis in rijnummer 1 van kolomnummer A staan (dit heet cel A1) en typ bijvoorbeeld *N*. In Figuur 6 is te zien dat na het intoetsen van de “enter” toets de muis in cel A2 staat. Typ hier een 0 gevolgd door “enter”, en in cel A3 een 1 gevolgd door “enter”. Om de getallen van 0 tot en met 50 te krijgen, selecteer je met de muis eerst de cellen A2 en A3. Deze bevatten de cijfers 0 respectievelijk 1. Aan de linkeronderkant verschijnt een vierkantje. Als je met de muis op dit vierkantje gaat staan en de cellen naar beneden trekt, krijg je de gewenste getallen, te beginnen met 2.
In de tweede kolom komt de formule die aan de rechterkant van het “=” teken staat. Het invoeren van deze formule gaat als volgt:

- Ga in cel B1 staan en geef de kolom een naam
- Ga in cel B2 staan
- Ga daarna met de cursor naar de witte balk naast het ***fx*** teken.
- Druk op het “=” teken en voer de formule in
    - gebruik voor N de cel in de A-kolom ernaast
    - gebruik voor de parameters ook cellen
    - vergrendel de cellen met parameters met dollartekens,
      bijvoorbeeld cel E1 met E1;
      Dit houdt in dat je gemakkelijk een plaatje kan maken met andere waarden voor de parameters (in het voorbeeld hieronder de waarden voor *r* en *K*).
- Als laatste selecteer je weer de rechteronderhoek van de cel en “trek” je nu de formule naar beneden door. Dit kopieert de bewerking naar de cellen eronder.



	A	B	C	D	E	F
1	N	rN(1-N/K)		r	1.2	
2	0	0		K	30	
3	1	1.16				
4	2	2.24				
5	3	3.24				
6	4	4.16				
7	5	5				
8	6	5.76				
9	7	6.44				
10	8	7.04				

Figuur 6. Het resultaat van de beschreven bewerkingen is dit screenshot.