J. GOUDRIAAN*

concurrentie 07

Evenals in artikel 05 en 06 wordt één van de kernonderwerpen uit de planten- en dieren-ecologie besproken. Er zal worden aangetoond hoe met behulp van eenvoudige formules en simulatiemodellen de ingewikkelde problemen van concurrentie tussen organismen kunnen worden gehanteerd. Aan de orde komen:
- concurrentie tussen primitieve organismen van één soort;
- concurrentie tussen primitieve organismen van twee of meer soorten (mengculturen);
- concurrentie tussen hogere organismen (planten) van één soort;
- concurrentie tussen hogere organismen (planten) van twee of meer soorten;
- simulatie van concurrentie.

concurrentie tussen individuen van één soort

theorie

Zoals we in de artikelen 05 en 06 zagen, groeit een verzameling van primitieve organismen onder constante omstandigheden exponentieel. Dit komt tot uitdrukking in de volgende vergelijking voor A als functie van de tijd:
(07.1), (07.2).

In de loop van de tijd kan een factor die voor de groei nodig is, beperkend gaan worden. Dit komt tot uiting in een verkleining van de relatieve groeisnelheid r met een vermenigvuldigingsfaktor f die tussen 0 en 1 ligt. We krijgen een eenvoudig model van intraspecifieke (binnen de soort met zichzelf) concurrentie als we f definiëren als
(07.3)

waarbij A_m de maximumwaarde van A voorstelt. We kunnen ons A_m voorstellen als de draagkracht van het milieu. Vermenigvuldiging van het rechterlid van vgl. (07.2) met f geeft de bekende logistische groeivergelijking
(07.4).

De afhankelijkheid van de snelheid dA/dt van A (figuur 07.1a) is een parabool met een maximum voor $A = A_m/2$. De geïntegreerde vorm van vgl.(07.4), de logistische groeicurve, is in figuur 07.1b afgebeeld.
De vergelijking voor A als functie van de tijd is nu:
(07.5), (07.6).

oefening (07.1):
Ga na dat vgl.(07.5) en (07.6) gelijkwaardig zijn.

oefening (07.2):
Ga na, dat de afgeleide naar de tijd van vgl.(07.5) of (07.6) vgl.(07.4) oplevert.

simulatieprogramma

Voor de zuivere logistische groei is een simulatiemodel natuurlijk niet nodig, omdat we vgl. (07.6) direct zouden kun-

$$A = A_i \exp(rt) \qquad (07.1)$$

waarbij A = aantal organismen op tijdstip $t = 1$
A_i = initiële aantal organismen op tijdstip $t = 0$
r = relatieve groeisnelheid van de verzameling
t = tijd

De met vgl (07.1) overeenkomende differentiaalvergelijking is

$$\frac{dA}{dt} = rA \qquad (07.2)$$

$$f = (1 - A/A_m) \qquad (07.3)$$

$$\frac{dA}{dt} = rA\,(1 - A/A_m) \qquad (07.4)$$

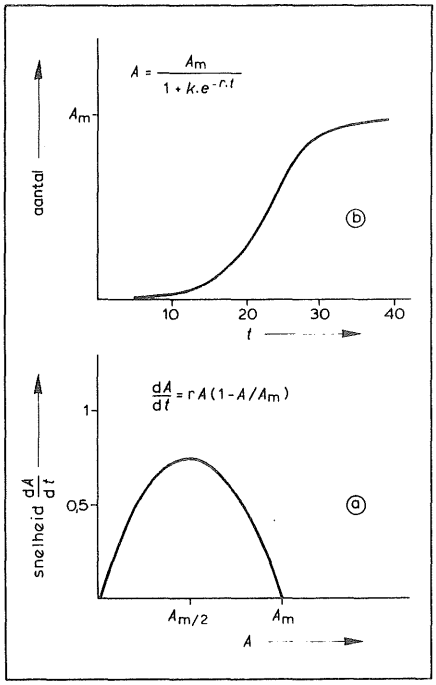
$$A = \frac{A_m A_i \exp(rt)}{A_i \exp(rt) + A_m - A_i} \qquad (07.5)$$

maar het is gemakkelijker om dit verband in de volgende vorm te onthouden:

$$\frac{A}{A_m - A} = \frac{A_i}{A_m - A_i} \exp(rt) \qquad (07.6)$$

waaruit blijkt dat $A/(A_m - A)$ exponentieel groeit.

*Dr.ir. J. Goudriaan is verbonden aan de Vakgroep Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool.



07.1
Logistische groei.
a) De groeisnelheid als functie van de reeds aanwezige hoeveelheid.
b) De hoeveelheid als functie van de tijd.

nen gebruiken. Meestal zijn de concurrentiemechanismen echter niet zo eenvoudig als hier is aangenomen en moeten we wel een simulatiemodel gaan maken. Dit zou dan de volgende vorm kunnen hebben.

```
TITLE LOGISTISCHE GROEI
        A = INTGRL (AI, RGRxAxF)
INCON AI = 10.
PARAM RGR = 0.3
        F = AFGEN (FTB,A)
TIMER FINTIM = 100., DELT = 0.1, OUTDEL=2.
METHOD RECT
OUTPUT A
FUNCTION FTB=0.,1.,100., 1., 500., 0.5, 1000., 0.1, 10000., 0.
END
STOP
ENDJOB
```

De soorteigenschappen zijn in dit geval de relatieve groeisnelheid onder ongeremde omstandigheden RGR, en de reductie van de groei als gevolg van de soort zelf, die is weergegeven in de FTB.

oefening (07.3):
Het is instructief om na te gaan of u op grond van de uitvoer alleen, die u dan even als resultaat van een meting moet beschouwen, zou besluiten of de groei logistisch is of niet. Welke waarde zou u aan r en A_m uit vgl. (07.6) toekennen om de best passende curve te vinden?

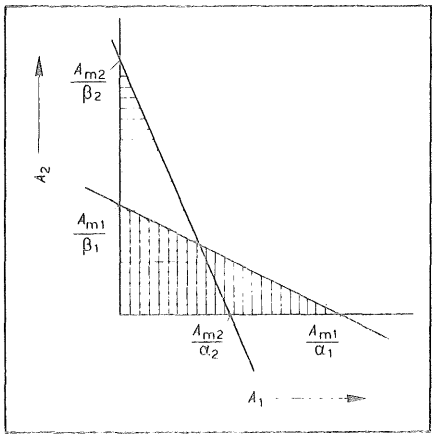
concurrentie tussen individuen van twee of meer soorten

De logistische groeiformule kan ook dienen om een eenvoudig model voor concurrentie tussen verscheidene soorten op te stellen. In de formule voor f (vgl. 07.3) wordt A vervangen door de som van de A's voor de verschillende soorten. Dan zijn de reductiefaktoren f voor alle soorten hetzelfde, maar omdat de r's verschillend kunnen zijn, is de groei niet meer zuiver logistisch. Een verdere complicering wordt verkregen door de A_m's verschillend te maken en in plaats van de gewone som de gewogen som van de A waardes te gebruiken om f voor beide soorten afzonderlijk te berekenen, bijvoorbeeld:
(07.7a), (07.7b).

$$dA_1/dt = r_1 A_1 \quad (1 - (\alpha_1 A_1 + \beta_1 A_2)/A_{m1}) \qquad (07.7a)$$

$$dA_2/dt = r_2 A_2 \quad (1 - (\alpha_2 A_1 + \beta_2 A_2)/A_{m2}) \qquad (07.7b)$$

waarin de α's en de β's de weegfactoren voorstellen.



07.2
Concurrentie tussen twee soorten volgens de vergelijkingen van Lotka-Volterra. De getrokken lijnen begrenzen de gebieden van positieve en negatieve groeisnelheid. In het horizontaal gearceerde gebied is de groeisnelheid van soort 2 positief, en in het verticaal gearceerde gebied die van soort 1. Op het snijpunt van beide lijnen zijn beide groeisnelheden nul en bestaat dus evenwicht.

waarin de α's en de β's de weegfactoren voorstellen.
Deze vergelijkingen kunnen niet analytisch worden opgelost, maar we kunnen wel een grafische methode gebruiken om de evenwichtspunten te vinden. In figuur 07.2 zijn in een grafiek de evenwichtslijnen met A_1 en A_2 langs de assen aangegeven. Links van de lijn is f positief en rechts van de lijn is f negatief.

oefening (07.4):
Is volgens figuur 07.2 evenwicht mogelijk? Waardoor is dit stabiel?
Maak zelf een nieuwe figuur waarin het evenwicht labiel is. Wat is de ecologische achtergrond van de verschillen tussen deze beide gevallen?

simulatie van concurrentie tussen eenvoudige organismen

Als we meer weten over het mechanisme van de concurrentie, is het beter dit expliciet te maken in de gebruikte vergelijkingen. Vaak worden de formules dan zo ingewikkeld dat we de methode van

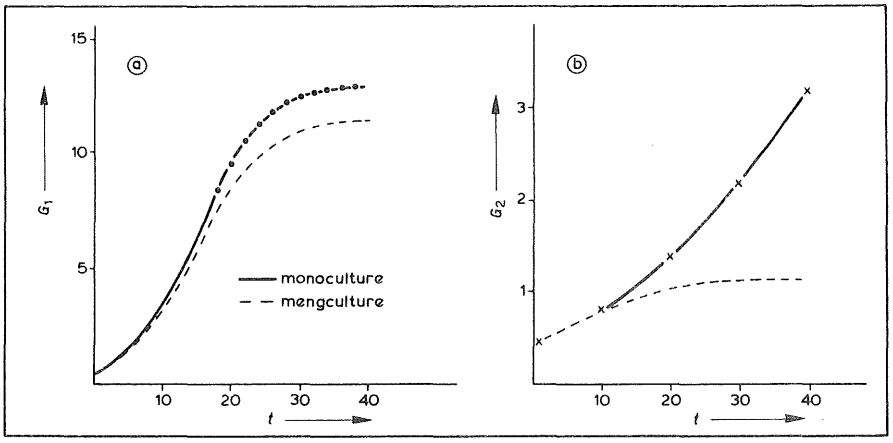
de analytische wiskunde moeten verlaten en een simulatietechniek gebruiken. Een voorbeeld is de simulatie van concurrentie tussen twee gistsoorten. Al groeiend produceert de gist alkohol. Beide soorten doen dit met een verschillende conversiefactor en hebben ook een verschillende relatieve groeisnelheid. De groeisnelheid van beide gistsoorten wordt geremd door alkohol in de oplossing, zodat de concurrentie in dit geval plaatsvindt via remming door afvalprodukten. De groei van beide soorten is volledig tot stilstand gekomen bij 1.5% alkohol, en voor de eenvoud nemen we aan dat de remming tussen 0 en 1.5% lineair verloopt. Op grond van deze veronderstelling verloopt de groei van een enkele soort vrijwel logistisch. De alkohol-produktiesnelheid is immers evenredig met de groeisnelheid, zodat afgezien van de initiële hoeveelheid de hoeveelheid alkohol evenredig is met de hoeveelheid gist zelf, zodat we de veronderstelling voor de logistische groei terug hebben; zie ook artikel 05.

oefening (07.5):
Druk de draagkracht A_m (de maximale gisthoeveelheid) uit in de conversiefactor en in het maximaal te verdragen alkoholpercentage. Let op de dimensies.

Bij gemengde cultures is de groei voor de afzonderlijke soorten niet meer logistisch, maar we kunnen dan weer laten zien dat we het systeem kunnen herleiden tot de vergelijkingen 07.7a en 07.7b. Als we een simulatieprogramma hebben, zullen we zoiets over het algemeen niet doen, omdat het duidelijker is het alkoholpercentage expliciet te blijven simuleren. Toch zijn dit soort vingeroefeningen nuttig om het inzicht in het gedrag van systemen te vergroten. In figuur 07.3a wordt een voorbeeld van een dergelijk simulatieprogramma, geschreven in CSMP gegeven; in figuur 07.3b worden de uitkomsten van de simulaties weergegeven.

concurrentie tussen planten

We keren nog even terug naar een hoger abstractieniveau om proefresultaten van concurrentieproeven tussen planten weer te geven.(1).



07.3a
Simulatieprogramma voor de groei van twee gistsoorten in mengculture. Monoculture kan worden gesimuleerd door de initiële hoeveelheid IG van één van beide soorten op nul te stellen.

07.3b
De gesimuleerde groei van twee gistsoorten, in monoculture en in mengculture.

Bij een soort alleen (intraspecifiek) kan de droge stof per eenheid van grondoppervlak als functie van de zaaidichtheid vaak als volgt worden weergegeven:

$$O = \frac{B Z O_m}{BZ + 1} \qquad (07.8)$$

waarin Z de zaaidichtheid is, O_m de maximaal mogelijke opbrengst en B een schijnbare ruimte die per plant onder ongestoorde ontwikkeling wordt ingenomen. O_m en B zijn beide functies van de tijd, maar Z is constant.

oefening (07.6):
Wat kunnen de dimensies zijn van O, B, Z en O_m?
Wat stelt O, Z voor? Wat is lim O/Z voor Z gaat naar nul?

Een gesloten gewasdek heeft vaak een konstante groeisnelheid van maximaal ongeveer 200 kg droge stof ha^{-1} dag^{-1}, zodat O_m waarschijnlijk een lineaire functie van de tijd is. B is de schijnbare ruimte per plant als de plant ongestoord kan groeien. Daarom neemt B waarschijnlijk exponentieel toe met de tijd. Deze theoretische overwegingen kunnen helpen om proefresultaten te interpreteren. De waarden van O_m en B op een bepaald moment kunnen het eenvoudigst uit standdichtheidsproeven worden gevonden, door $1/O$ uit te zetten tegen $1/Z$.

oefening (07.7):
Ga na dat dit verband lineair is. Waar kunnen we in deze grafiek B en O_m terugvinden?

De verhouding O/O_m wordt wel de 'relatieve ruimte' genoemd en aangegeven door RS (relative space). Als we de afgeleide van RS naar de tijd nemen, vinden we

$$dRS/dt = \frac{dB/dt}{B} RS\,(1 - RS) \qquad (07.9)$$

oefening (07.8):
Ga dit na.

Deze vergelijking lijkt veel op die van de logistische groei, vooral als B exponentieel groeit, zodat de verhouding $\frac{dB/dt}{B}$ constant en gelijk aan de relatieve groeisnelheid is. Dit resultaat betekent dat omgekeerd de geïntegreerde vorm van de logistische vergelijking (07.5) uit te drukken is in een hyperbool als in vgl. (07.8).
U kunt dit als volgt doen: vervang A in vgl. (07.5) door RS.
A_m is dan dus 1. De initiële waarde van RS is:

$$RS_i = \frac{B_i Z}{B_i Z + 1} \qquad (07.10)$$

Aannemende dat B als functie van de tijd verloopt als $B_i \exp(rt)$ vinden we:

$$RS = \frac{B Z}{B Z + 1} \qquad (07.11)$$

oefening (07.9):
Ga dit na, zowel vgl. (07.10) als (07.11).

simulatie

Vergelijking (07.9) kunnen we als volgt in een simulatiemodel zetten.

```
TITLE CONCURRENTIE
INITIAL
INCON DBDTI = 0.0003
      RSI = BxZ/(BxZ+1)
      B= AFGEN (BTB, 0.)
FUNCTION BTB = 0., 0.001,3.,0.002,7.,0.005,10.,0.01,13.,0.02,17.,0.05, . . .
               20.,0.1,23.,0.2,27.,0.5,30.,1.,33.,2.,37.,5.,40.,10.
PARAM Z=5.
DYNAMIC
   B= AFGEN (BTB, TIME)
   DBDT = DERIV (DBDTI, B)
   RS = INTGRL (RSI, DBDT/BxRSx(1-RS))
TIMER FINTIM = 40., OUTDEL= 1.
OUTPUT RS,B
END
STOP
ENDJOB
```

In dit programma wordt de DERIV-functie gebruikt, die de afgeleide naar de tijd van het argument, in dit geval B, berekent. Omdat het systeem op tijd nul nog geen verleden heeft, moet de afgeleide worden geïnitialiseerd. Dit gebeurt door aan het eerste argument, in dit geval DBDTI, een waarde te geven, met een INCON statement, die met de initiële helling van B overeenkomt. Het is ook mogelijk DBDTI in het INITIAL te berekenen, bijvoorbeeld als

```
DBDTI = (AFGEN (BTB, 0.001) – AFGEN (BTB, 0.))/0.001
```

Overigens is de uitkomst van de simulatie weinig gevoelig voor een juiste initialisering van afgeleiden. Een waarschuwing voor het gebruik van DERIV-functies is op zijn plaats. Ze mogen nooit in een informatiekringloop voorkomen (zie figuur 07.4). Dit is iets waar u zelf op moet letten, want de CSMP-compiler test hier niet op.

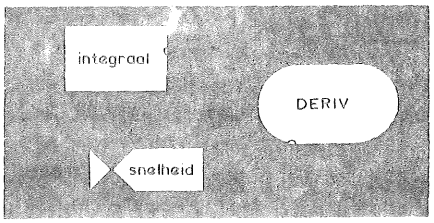
oefening (07.10);
Ga voor uzelf na wat de betekenis is van het volgende programma en probeer het te draaien.

```
TITLE SICO
      Y=INTGRL(1.,DYDT)
      DYDT=DERIV(2.,Y)
TIMER FINTIM=10.,OUTDEL=1.
OUTPUT Y,DYDT
END
STOP
ENDJOB
```

De onzinnigheid van dit programma is duidelijk. In een wat groter programma kan men vaak moeilijker zien waardoor het gebruik van de DERIV-functie tot onzin leidt.
Als stelregel moet daarom worden gehanteerd, dat *alleen* directe invoer- of uitvoervariabelen met behulp van de DERIV-functie bewerkt mogen worden. In het gegeven programma is aan deze eis voldaan, omdat B een invoervariabele is.

mengculturen (interspecifiek)

Een basisexperiment is de vervangingsreeks, waarbij in een reeks proefvelden zaad van de ene soort in toenemende mate vervangen wordt door dat van de andere soort. Aan de uiteinden van de reeksen staan de monocultures van beide soorten. De opbrengsten van beide soorten op een bepaald moment kunnen worden uitgezet tegen de relatieve zaaidichtheid van de ene soort (van de andere is complementair).
De relatieve zaaidichtheid van soort 1 bedraagt: 1.0, 0.8, 0.5, 0.2, 0, en de relatieve zaaidichtheid van soort 2: 0., 0.2, 0.5, 0.8, 1.0.
De relaties zijn lang niet altijd rechtlijnig. Dat is alleen het geval als de planten zover van elkaar af staan dat ze geen last van elkaar hebben, of als de planten zoveel op elkaar lijken dat ze een gelijke concurrentiekracht bezitten.
Over het algemeen zal echter één soort gedeeltelijk door de ander worden verdrongen, zodat zijn curve in de vervangingsreeks concaaf loopt. Het is best mogelijk dat deze 'zwakke' soort in monoculture meer opbrengt dan zijn 'sterkere' concurrent. Dit betekent dat bij herhaald uitzaaien volgens de oogstverhouding de kans groot is dat de minst opbrengende op den duur de overhand krijgt (Montgomery-effect, De Wit (1)).
De Wit (1) definieerde een relatieve opbrengst als de verhouding van de opbrengst van één soort in mengculture gedeeld door die van die soort in monoculture.
Het blijkt uit experimenten dat in de meeste gevallen de som van de relatieve opbrengsten (RYT = relative yield total) niet significant van één verschilt. RYT is groter dan één als de soorten duidelijk om verschillende ruimtes concurreren, bijvoorbeeld vroege en late aardappelen, een gras en een vlinderbloemige soort. RYT is kleiner dan één, als één van beide soorten een virus draagt dat schadelijk is voor de ander (2). In verreweg de meeste gevallen geldt echter voor concurrentie tussen grassen en granen



07.4
Relatiediagram van een ongewenste informatie kringloop die een DERIV-funktie bevat.

onderling dat RYT één is. Bovendien blijkt dat de kromlijnige relaties weer met een hyperbool benaderd kunnen worden:

$$RY_1 = k_{12}z_1/(k_{12}z_1 + z_2) \qquad (07.12)$$

en idem voor soort 2 met wisseling van de subscripten 1 en 2. z_1 is Z_1/Z_m, zodat $z_1 = 1-z_2$. k wordt de relatieve verdringingscoëfficiënt genoemd.

---

oefening (07.11):
Ga na dat RYT één is als $k_{12} = k_{21}^{-1}$

De opbrengst in monoculture zullen we aangeven met M. Stel nu dat we een vervangingsreeks uitvoeren, waarbij het zaad van soort 2 niet ontkiemt. Dan kunnen we de vergelijkingen (07.8) en (07.12) beide toepassen.

---

oefening (07.12):
Voor dit laatste geval heeft het geen zin k_{12} van subscripten te voorzien. Druk nu B en O_m uit in k, M en Z_m.

---

simulatie van mengcultures

Vergelijking (07.12) geeft een momentopname. Enige tijd later kunnen de concurrentieverhoudingen wel weer omgedraaid zijn. We verkrijgen een dynamisch stelsel vergelijkingen, door te postuleren dat vergelijking (07.9) ook in mengcultures geldt. De reduktiefactor $(1-RS)$ moeten we dan voor beide soorten vervangen door $(1-SRS)$ waarbij SRS de som van de relatieve ruimtes RS_1 en RS_2 is. Dit geeft een meer algemene formulering dan die met behulp van de interactiefactoren k_{12} en k_{21}, omdat B en O_m onafhankelijk zijn van de zaaidichtheid. Als we het verloop van B voor beide soorten kennen, kunnen we de waarden van k op elk tijdstip en voor elke zaaidichtheid door simulatie vinden.
Het gegeven programma voor de simulatie van de groei van één soort met behulp van vgl. (07.9) is triviaal, omdat we de afgeleide van RS hadden gevonden door de vgl. (07.11) te differentiëren. Het simulatieresultaat moet dus identiek zijn met een directe oplossing van vgl. (07.11). Bij twee soorten is het simulatieresultaat niet meer zo eenvoudig voorspelbaar. Het programma wordt:

```
TITLE CONCURRENTIE
INITIAL
INCON DBDTI1=0.0003,DBDTI2=0.001
      RSI1=B1xZ1/(B1xZ1+1)
      RSI2=B2xZ2/(B2xZ2+1)
PARAM Z1=2.5,Z2=2.5
      B1=AFGEN(BTB1,0.)
      B2=AFGEN(BTB2,0.)
FUNCTION BTB1=0.,0.001,3.,0.002,7.,0.005,10.,0.01,13.,0.02,17.,0.05,20.,0.1,...
                23.,0.2,27.,0.5,30.,1.,33.,2.,37.,5.,40.,10.
FUNCTION BTB2=0.,0.001,3.,0.004,5.,0.01,8.,0.04,10.,0.1,12.,0.25,15.,0.3,...
                20.,0.4,40.,0.4
DYNAMIC
      B1=AFGEN(BTB1,TIME)
      B2=AFGEN(BTB2,TIME)
      DBDT1=DERIV(DBDTI1,B1)
      DBDT2=DERIV(DBDTI2,B2)
      RS1=INTGRL(RSI1,DBDT1/B1xRS1x(1-SRS))
      RS2=INTGRL(RSI2,DBDT2/B2xRS2x(1-SRS))
      SRS=RS1+RS2
TIMER FINTIM=40.,OUTDEL=1.
OUTPUT RS1,RS2,SRS
PAGE GROUP
END
STOP
ENDJOB
```

Als we nu bovendien k_{12} en k_{21} voor deze zaaidichtheid als functie van de tijd willen weten, moeten we toevoegen:

a) aan het INITIAL
   Z =Z1 + Z2
b) en aan het DYNAMIC

```
      RSM1=B1xZ/(B1xZ+1)
      RSM2=B2xZ/(B2xZ+1)
      RY1=RS1/RSM1
      RY2=RS2/RSM2
      RYT=RY1+RY2
         K12=(Z2/Z1)xRY1/(1-RY1)
         K21=(Z1/Z2)xRY2/(1-RY2)
   PRINT K12,K21,RY1,RY2,RYT
```

* Deze vergelijkingen volgen uit vgl. (07.12) van de tekst.

Voor de duidelijkheid is de verhouding $Z1/Z2$ in de vergelijking gezet. Omdat deze verhouding constant is, kan men hem apart in het INITIAL uitrekenen en een eigen naam geven. In dit geval is de verhouding zelfs 1, zodat hij ook weggelaten zou kunnen worden. Zo'n soort vereenvoudiging is wel gewenst voor produktieprogramma's (mits voorzien van commentaar), maar niet voor een publikatietekst.

samenvatting

Uitgaande van de logistische groeivergelijking wordt de groei van organismen behorende tot dezelfde soort en tot verschillende soorten beschreven. De begrippen relatieve ruimte en relatieve opbrengst worden ingevoerd en gebruikt om formules te ontwikkelen die de populatiegroei van de organismen in mengcultures beschrijven. De onmogelijkheid deze toch nog betrekkelijk eenvoudige formules analytisch op te lossen, maakt de toepassing van dynamische simulatie in deze gevallen een dwingende eis.

literatuur

1. Wit, C.T. de: On competition. Versl. Landbouwk. Onderz. 66(8), Pudoc, Wageningen, 1960.

2. Bergh, J.P. van den: An analysis of yield of grasses in mixed and pure stands, Agric. Res. Report 714, Pudoc, Wageningen, 1968.

tabel 07.1

symbolentabel		dimensie
A	hoeveelheid organismen	(–)
AI	initiële waarde van A	(–)
F	reductiefactor	(–)
FTB	tabel voor F	(–)
RGR	relatieve groeisnelheid	(tijd^{-1})
B	schijnbare ruimte per rij	(m rij^{-1})
BTB	tabel voor B	(–)
DBDT	afgeleide van B	(m rij^{-1} dag^{-1})
DBDTI	initiële waarde van DBDT	(m rij^{-1} dag^{-1})
K_{12}	relatieve verdringingscoëfficiënt	(–)
K_{21}	relatieve verdringingscoëfficiënt	(–)
RS	relatieve ruimte	(–)
RSI	initiële waarde van RS	(–)
RSM	RS in monoculture	(–)
RY	relatieve opbrengst	(–)
RYT	som van de relatieve opbrengst	(–)
SRS	som van RS	(–)
Z	rijdichtheid	(rij m^{-1})
ALC	alcoholconcentratie	(–)
ALCP	alcoholproduktiesnelheid	(uur^{-1})
ALPF	alcoholproduktiefaktor	(g^{-1})
G	hoeveelheid gist	(g)
IALC	initiële waarde van ALC	(–)
IG	initiële waarde van G	(g)
LALC	FINISH-conditie voor alcoholconcentratie	(–)
MALC	maximale alcoholconcentratie	(–)
RED	reductiefaktor	(–)
REDT	tabel voor RED	(–)
RG	groei van gist	(g uur^{-1})
RGR	relatieve groeisnelheid	(uur^{-1})

Het rechterlid van deze vergelijking is r maal zo groot als die van de uitgangsvergelijking (07.6), zodat we dit ook mogen schrijven als r maal het linkerlid van vgl. (07.6).

$$\frac{A_m \frac{dA}{dt}}{(A_m - A)^2} = r \frac{A}{(A_m - A)}$$

of

$$A_m \frac{dA}{dt} = rA\,(A_m - A)$$

of

$$\frac{dA}{dt} = rA\,(1 - A/A_m)$$

vergelijk met vgl. *(07.4)*

07.3 De gesimuleerde waarde van A tot aan t=30 is weergegeven in figuur *07.5a* door middel van een getrokken lijn. Deze curve doet sterk denken aan een logistische groeicurve. De streeplijn geeft het resultaat van een zuivere logistische groei volgens de vergelijking

$$\frac{dA}{dt} = 0{,}25 \times A \times \left(1 - \frac{A}{1200}\right).$$

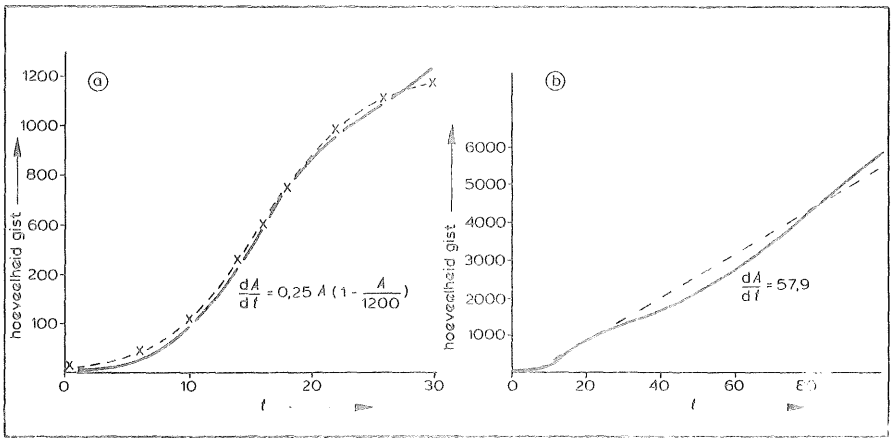
uitwerking oefeningen bij artikel 07

07.1. Vermenigvuldig beide leden van vgl. (07.5) met de noemer van het rechterlid, zodat geen deelstreep in de vergelijking meer voorkomt. Breng dan de termen met exp(rt) naar de rechterkant en neem ze samen. Deel beide kanten door $(A_m - A_i)$.
We houden dan vgl. (07.6) over.

07.2. Laten we uitgaan van vgl. (07.6). Differentiatie naar de tijd geeft

$$\frac{(A_m - A)\frac{dA}{dt} + A\frac{dA}{dt}}{(A_m - A)^2} = \frac{rA_i}{(A_m - A_i)}, \exp(rt)$$

$$\frac{A_m \frac{dA}{dt}}{(A_m - A)^2} = \frac{rA_i}{(A_m - A_i)} \exp(rt)$$



07.5a
Gesimuleerde groei (getrokken) en best passende logistische groei (streeplijn).

07.5b
Gesimuleerde groei over een ...ngere tijdsperiode en best passende lineair... roei (streeplijn).

De overeenkomst tussen beide curves is groot en zou heel acceptabel zijn als resultaat van curvefitting voor een meetreeks. Bij voortzetting van de simulatie tot t = 100 verandert het beeld volkomen (fig. 07.5b). De groei heeft een onregelmatig verloop en wordt nog het best benaderd door een rechte lijn volgens

$$\frac{dA}{dt} = 57.9.$$

Dit voorbeeld geeft aan hoe gemakkelijk een bepaald groeiverloop ten onrechte als logistisch kan worden bestempeld. Men trekt dan een verkeerde conclusie ten aanzien van de maximale waarde van A, die op grond van figuur 07.5a op 1200 wordt geschat. In werkelijkheid is A_m volgens de functie FTB gelijk aan 10 000.

07.4 Op het snijpunt van de beide lijnen zijn de snelheden van verandering van beide soorten nul, zodat evenwicht mogelijk is. De vraag is nu of een verstoring van dit evenwicht weer uitdempt (stabiel) of versterkt wordt (labiel). We kunnen dit nagaan, door ons een verstoring te denken naar een gebied waar één van beide soorten toeneemt en de ander afneemt. We kunnen dan gemakkelijk zien of we naar het evenwichtspunt toe of er juist vanaf bewegen. Een omslag in stabiliteit wordt verkregen door de lijnen voor beide soorten om te wisselen.
In het stabiele geval concurreren de soorten niet geheel en al om dezelfde ruimte; hun niches zijn iets verschillend. In het instabiele geval gebruiken zij de ruimte wederzijds sterker dan ze het zelf zouden doen; ze zijn onevenredig schadelijk voor elkaar. Een voorbeeld is de concurrentie tussen uitlopers aan één stengel.

07.5 De maximale gisthoeveelheid A_m wordt bereikt als een zodanige hoeveelheid alcohol geproduceerd is dat het alcoholpercentage het maximumniveau bereikt.
Dan geldt:

$$cA_m = VP_m/100$$

met

c	=	conversiefactor	m^3(alc)/kg (gist)
A_m	=	maximum hoeveelheid gist	kg (gist)
V	=	volume vat	m^3
P_m	=	maximumpercentage alcohol	$m^3\ m^{-3}$

07.6 In het eenvoudigste geval drukken we de opbrengsten uit in gewicht per m^2, de zaaidichtheid in aantal per m^2 en de schijnbare ruimte per plant in m^2.
We kunnen echter ook in rijen werken. Voor deze twee gevallen zijn de dimensies

	oppervlakte	rijen
O	kg m^{-2}	kg m^{-1}
B	m^2 plant^{-1}	m rij^{-1}
Z	plant m^{-2}	rij m^{-1}
O_m	kg m^{-2}	kg m^{-1}
O/Z	kg plant^{-1}	kg rij^{-1}

Uit de dimensie van O/Z is onmiddellijk duidelijk wat het voorstelt. Als Z naar nul gaat, wordt de plant of de rij niet gestoord door naburige planten. O/Z stelt dus de opbrengst per plant of per rij voor onder afwezigheid van concurrentie. Uit vgl. (07.8) blijkt dat deze waarde tevens gelijk is aan BO_m, zodat we B kunnen berekenen als we O_m kennen, of andersom.

07.7 Inverteer vgl. (07.8) we vinden dan

$$\frac{1}{O} = \frac{1}{O_m} + \frac{1}{BZO_m}$$

Hieruit blijkt dat O^{-1} lineair samenhangt met Z^{-1}, volgens een richtingscoëfficiënt $(BO_m)^{-1}$. Het snijpunt met de ordinaat geeft O_m^{-1} en het snijpunt met de abscis $-B$.

07.8 De uitdrukking voor RS is

$$RS = \frac{BZ}{BZ+1}$$

De afgeleide naar de tijd van Z is nul. De uitdrukking voor $\frac{dRS}{dt}$ is dus

$$\frac{dRS}{dt} = \frac{Z}{(BZ+1)^2} \cdot \frac{dB}{dt}$$

of

$$\frac{dRS}{dt} = \frac{BZ}{(BZ+1)^2} \cdot \frac{dB/Dt}{B}$$

of

$$\frac{dRS}{dt} = \frac{RS}{(BZ+1)} \cdot \frac{dB/dt}{B}$$

of

$$\frac{dRS}{dt} = \frac{dB/dt}{B} \cdot RS(1-RS)$$

07.9 Vervanging van A in vgl. (07.5) door RS met $RS_m = 1$ en $RS_i = \frac{B_iZ}{B_iZ+1}$ geeft

$$RS = \frac{\frac{B_iZ\exp(rt)}{(B_iZ+1)}}{\frac{B_iZ\exp(rt)}{(B_iZ+1)} + 1 - \frac{B_iZ}{(B_iZ+1)}}$$

Als we aannemen dat $B = B_i \exp(rt)$, levert uitwerking vgl. (07.11) op.

07.10 Het programma SICO is een voorbeeld van een cirkelredenering. Y wordt gevonden door DYDT te integreren. Het is zinloos te zeggen dat DYDT de afgeleide van Y is, het eerste statement impliceert dit al. Het is een zwakte van CSMP dat deze cirkelredenering niet met een foutmelding wordt afgestraft. Wat de computer nu doet, is de nieuwe waarde van DYDT gelijk maken aan die van de vorige tijdstap. Op deze wijze groeit Y lineair met een snelheid gelijk aan de initiële waarde van DYDT.

07.11

$$RYT = \frac{k_{12}z_1}{k_{12}z_1 + z_2} + \frac{k_{21}z_2}{k_{21}z_2 + z_1}$$

Als we aannemen dat $k_{21} = k_{12}^{-1}$ vinden we

$$RYT = \frac{k_{12}z_1}{k_{12}z_1 + z_2} + \frac{z_2}{z_2 + k_{12}z_1}$$

of

$$RYT = 1$$

07.12. Vlg. (07.12) kunnen we schrijven als

$$\frac{O}{M} = \frac{kZ/Z_m}{kZ/Z_m + (Z_m - Z)/Z_m}$$

of

$$O = \frac{kZM/Z_m}{(k-1)Z/Z_m + 1}$$

Deze uitdrukking is identiek met vgl. (07.8) als B gelijk is aan $(k\text{-}1)\ Z_m$ en O_m gelijk is aan

$$\frac{k}{(k-1)M}$$