

In de populatiebiologie wordt veel met modellen gewerkt die, ondanks de dynamiek van populaties, vaak tot de statische modellen behoren. Hier zullen voorbeelden van dynamische modellen ter sprake komen, waarbij de effecten van de fysische factoren op snelheden, zoals reproductiesnelheid, ontwikkelingssnelheid en sterftesnelheid, in rekening worden gebracht.

Aan de orde komen:

- modellen van exponentiële groei;
- modellen van logistische groei;
- ontwikkeling en dispersie;
- modellen waarin leeftijdsverdelingen worden gehanteerd.

De uiteengezette principes hebben een ruime toepasbaarheid. Het principe van artificiële dispersie, gebruikt om dispersieverschijnselen na te bootsen, kan worden toegepast bij het simuleren van transport- en diffusieverschijnselen in bodem of lucht en bij simulatie van transportverschijnselen in planten.

### modellen van exponentiële groei

In de voorgaande artikelen is de exponentiële groei van populaties van eenvoudige organismen gedemonstreerd. De groeisnelheid van de populatie ( $GR$ ) is evenredig met de omvang van de populatie:

$$GR = RGR \times A \quad (05.1)$$

waarin  $GR$  = groeisnelheid  
 $RGR$  = relatieve groeisnelheid van de populatie  
 $A$  = hoeveelheid organismen

De differentiaalvergelijking voor exponentiële groei luidt:

$$\frac{dA}{dt} = RGR \times A \quad (05.2)$$

De analytische oplossing voor deze vergelijking is:

$$A = IA \times \exp(RGR \times t) \quad (05.3)$$

met als voorwaarde dat  $RGR$  constant is.

$IA$  = het aantal organismen op tijdstip 0.

$$A_2 = A_1 + RGR \times A \times DELT \quad (05.4)$$

$A_2$  = aantal organismen op tijd 2  
 $A_1$  = aantal organismen op tijd 1, één tijdstap eerder  
 $DELT$  = tijdstap.

Van welke veronderstelling moet men uitgaan om deze wijze van integreren mogelijk te maken?

*oefening (05.1):* Als  $A$  wordt uitgedrukt in aantal en de tijd in dagen, wat is dan de dimensie van  $RGR$  en  $GR$ ? Geef op zijn minst drie milieuvorwaarden waaraan moet zijn voldaan om een situatie te bereiken waarin de relatieve groeisnelheid onafhankelijk is van de hoeveelheid organismen en van de tijd.

*oefening (05.2):* Bereken met een rekenlineaal of een rekenmachine waarin getabuleerde waarden van de functie  $e^x$  voorkomen, de waarde van  $A$  na 0, 2, 6 en 10 dagen als de relatieve groeisnelheid  $0.3 \text{ dag}^{-1}$  bedraagt en initiële aantal organismen 2 bedraagt. Herhaal deze procedure door numeriek te integreren met tijdstappen van 6 uur, 12 uur en 1 dag.

\*Dr.ir. R. Rabbinge is verbonden aan de Vakgroep Theoretische Teeltkunde van de Landbouwhogeschool, Wageningen.

Een CSMP III listing van het zojuist beschreven probleem van exponentiële groei luidt als volgt:

```
TITLE EXPONENTIËLE GROEI
A = INTGRL (IA, GR)
GR = RGRxA
INCON IA = 2.
PARAM RGR = 0.3
TIMER FINTIM = 10., OUTDEL = 1., DELT = 0.25
OUTPUT A
METHOD RECT
END
STOP
ENDJOB
```

De berekening wordt in dit geval uitgevoerd met tijdstappen van 6 uur DELT = 0.25 en kan eenvoudig worden herhaald voor andere tijdstappen DELT = 0.5 en DELT = 1; respectievelijk 12 uur en 1 dag, door tussen de END- en STOP-regel de volgende statements te leggen:

```
TIMER DELT = 0.5
END
TIMER DELT = 1.
END
```

Voor de uitleg van de verschillende gebruikte labels, subroutines en functies wordt verwezen naar Kettenis en Elzas, artikel 04. In figuur 05.1 zijn de resultaten opgenomen van de berekeningen zoals ze door de computer worden gegeven.

*oefening (05.3):* Welke variabele beheerst in dit geval de eenheid van tijd?

Exponentiële groei van een populatie van primitieve organismen treedt alleen op als voldaan is aan de voorwaarden zoals geformuleerd bij oefening 05.1. Meestentijds is de relatieve groeisnelheid van de populatie sterk afhankelijk van

milieufactoren, waarvan de temperatuur een heel belangrijke is. Deze temperatuurafhankelijkheid van de relatieve groeisnelheid kan via een getabelleerde functie worden ingevoerd en de dagelijkse gang van de temperatuur kan worden geïntroduceerd via een functie die loopt tussen de dagelijkse maximum- en minimumwaarden (zie listing in figuur 05.2).

*oefening (05.4):* De fluctuatie van de temperatuur stelt meteen eisen aan de grootte van de tijdstap. Als de relatieve groeisnelheid van de populatie bij 15°C 0.2 dag<sup>-1</sup>, bij 20°C 0.3 dag<sup>-1</sup> en bij 25°C 0.33 dag<sup>-1</sup> bedraagt, de dagelijkse maximumtemperatuur 25°C is en de minimumtemperatuur 15°C, hoe groot is dan deze tijdstap? Bepaal daartoe de tijdconstante van het systeem; zie Ferrari, artikel 03.

1888 CONTINUOUS SYSTEM MODELING PROGRAM III VIM3 EXECUTION OUTPUT 888

```
TITLE EXPONENTIËLE GROEI
INCON IA = 2.
PARAM RGR = .3
TIMER FINTIM = 10., OUTDEL = 1., DELT = .25
OUTPUT A
METHOD RECT
END
*****
OTIMER VARIABLES RECT INTEGRATION START TIME = 0.000000+00
DELT DELMIN FINTIM PRDEL OUTDEL DELMAX
2.500000+01 1.000000-06 1.000000+01 0.000000+00 1.000000+00 1.000000+00
888 SIMULATION HALTED FOR FINISH CONDITION TIME 10.000
```

OUTPUT VARIABLE RANGES FOR ALL RUNS IN CASE

VARIABLE	MINIMUM	MAXIMUM	VARIABLE	MINIMUM	MAXIMUM
TIME	0.000000E+00	10.0000	A	2.00000	36.0885

TIME	A	*+* = A												
0.00000E+00	2.0000	I-----I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
1.0000	2.6709	I-----I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
2.0000	3.5670	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
3.0000	4.7636	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
4.0000	6.3616	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
5.0000	8.4957	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
6.0000	11.346	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
7.0000	15.152	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
8.0000	20.235	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
9.0000	27.023	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I
10.000	36.088	I-----I+	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I	I

1888 CONTINUOUS SYSTEM MODELING PROGRAM III VIM3 EXECUTION OUTPUT 888

05.1 Computeruitvoer van de berekening van de exponentiële groei.

```
TITLE EXPONENTIËLE GROEI MET TEMPERAATURAFHANKELIJKHEID
A = INTGRL (IA, GR)
GR = RGRxA
INCON IA = 1.
RGR = A*GEN (RCRTB, TEMP)
FUNCTION RCRTB = 0., 0., 10., 0.075, 20., 0.16, ., .,
30., 0.215, 40., 0.24, 50., 0.25
PARAM AVTMP = 20., AHPTMP = 10.
TEMP = AVTMP + AHPTMP * SIN (6.28 * TIME / 24.)
TIMER FINTIM = 48., OUTDEL = 1., DELT = .5
OUTPUT A, RGR
PAGE GROUP = 1
METHOD RECT
END
STOP
ENDJOB
```

05.2 Computerprogramma voor de berekening van de groei met een temperatuurafhankelijke relatieve groeisnelheid.

**modellen van logistische groei**

Zolang de relatieve groeisnelheid constant blijft, is de groei van de populatie exponentieel. In de bekende voorbeelden van Gause(1) met de groei van gistpopulaties bleek dit ook het geval te zijn, indien de groei onder aërobe omstandigheden met een voldoende hoeveelheid suiker en andere groeistoffen kan plaatsvinden. De eindprodukten CO<sub>2</sub> en H<sub>2</sub>O geven geen verontreiniging. Onder anaërobe omstandigheden daarentegen vindt alcoholproductie plaats die de knopvorming van de gistcellen remt. Deze remming van de knopvorming komt in de differentiaalvergelijking voor de groei van de populatie als volgt tot uiting:

$$\frac{dG}{dt} = RGR \times G \times (1.-RED) \tag{05.5}$$

waarin *G* =hoeveelheid gist  
*RGR*=relatieve groeisnelheid van de gistpopulatie  
*RED*=remmingsfactor

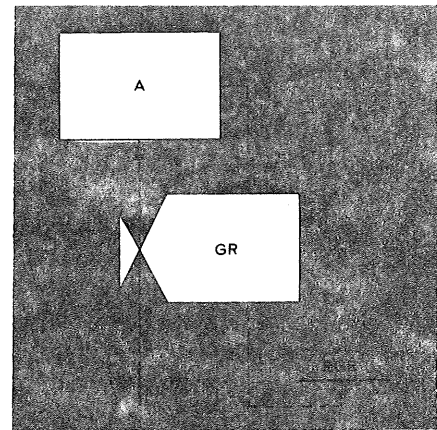
Aangezien de alcoholconcentratie in de oplossing evenredig is met de gishoeveelheid vermenigvuldigd met een alcoholproductiefactor, kan de remmingsfactor *RED* ook worden geschreven als: *G/GM*, waar *G* = hoeveelheid gist en *GM* = maximale hoeveelheid gist.

We nemen aan dat de remming evenredig is met de alcoholconcentratie. De geïntegreerde vorm van vergelijking (05.5) luidt nu:

$$G = \frac{GM}{1 + Ke^{-RGR \times t}} \tag{05.6}$$

*oefening (05.5):* Toon door differentiatie aan, dat vergelijking (05.6) de geïntegreerde vorm van vergelijking (05.5) is. Druk de initiële hoeveelheid gist uit in de constanten *K* en *GM*. Waarom geldt de differentiaalvergelijking alleen als de beginhoeveelheid van de gist klein is?

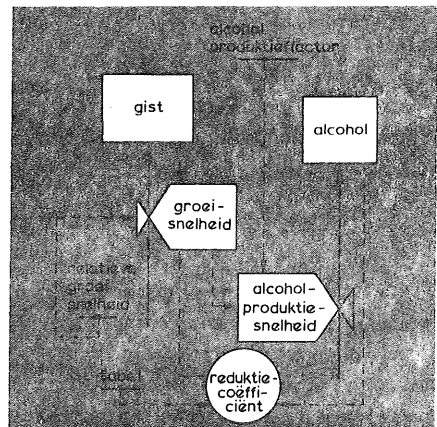
Door Goudriaan, artikel 07, wordt het geval van twee naast elkaar groeiende gistsoorten besproken. In figuur 05.3 wordt een CSMP-listing van een model gegeven, waarmee de groei van een soort gist wordt gesimuleerd.



05.4 Relatiediagram van groei.

**ontwikkeling en dispersie**

Tot nu toe werden alleen voorbeelden van populatiegroei van eenvoudige organismen gegeven. Het aantal toestandsvariabelen en hulpvariabelen is in deze gevallen gering, zie figuren 05.4 en 05.5, waarin de relatiediagrammen zijn weergegeven. Omdat dit de simulatiemodellen van eenvoudige organismen betreft, kan volstaan worden met het bijhouden van de aantallen organismen. Het beschouwen van grootte en ontwikkelingsstadium van de organismen is overbodig, omdat deze de relatieve groeisnelheid van de populaties hier nauwelijks beïnvloeden. Zodra meer ingewikkelde orga-



05.5 Relatiediagram voor groei van gist waarbij de geproduceerde alcohol de groeisnelheid remt.

05.3 Computerprogramma geschreven in CSMP die de simulatie van de groei van een gist berekent.

```

TITLE GROEI GIST
G =INTGRL(IG,PG)
RG =RGR*G*(1.-RED)
PARAM RGR =0.2, GM=100,
RED =AFGN(REDT,G/GM)
AFGN REDT=0.,0., 1.,1.
INCON IG =1,
TIMER FINISH =50., OUTDEL=2., DELT=0.5
METHOD PECT
OUTPUT G
END
STOP
ENDJOB
    
```

nismen gesimuleerd moeten worden, is deze vereenvoudiging niet meer mogelijk; het aantal toestandsvariabelen neemt drastisch toe. Naast de aantallen dienen nu ook grootte en ontwikkelingsstadium te worden bijgehouden. Bijvoorbeeld: de simulatie van een keverpopulatie vergt het bijhouden van de aantallenlarven, poppen, volwassen ♀♀ en ♂♂ en de eieren. Aangezien de eiproduktie, maar ook de ontwikkelingssnelheid vaak sterk afhankelijk van de fysiologische conditie van het organisme, dient ook deze eigenschap te worden bijgehouden. De kennis van veel van de onderliggende fysiologische processen is onvolledig en vooral kwantitatief zeer fragmentarisch. Daarom moeten de doeleinden van de systeemanalyse drastisch beperkt worden, teneinde ook maar enige vooruitgang te boeken. Bij simulatie van het aantalsverloop van insecten kunnen we ons het best beperken tot het bijhouden van de aantallen in de verschillende morfologisch te onderscheiden ontwikkelingsstadia.

Bij demografische modellen dienen we ons te realiseren dat, al naar gelang de ontwikkelingsklasse, de eigenschappen van de organismen verschillen: alleen volwassen ♀♀ kunnen eieren leggen; de larven zijn het meest actief bij de vrucht. Ten behoeve van de administratie worden de organismen bij hun geboorte samengebracht in leeftijdscohorten; de leeftijd van iedere cohort wordt bijgehouden. In het geval van warmbloedige dieren is deze techniek toegestaan, maar bij koudbloedige dieren en bij planten geeft deze voorstelling van zaken aanleiding tot fouten, aangezien de ontwikkeling en veroudering van deze organismen in sterke mate afhankelijk van uitwendige factoren van het systeem, bijvoorbeeld de temperatuur. De fysiologische leeftijd van de organismen is door deze afhankelijkheid niet gelijk aan de absolute leeftijd van de organismen. De historie van de organismen, bijvoorbeeld hun ontwikkeling bij hoge, of juist bij lage temperatuur, dient daarom te worden vastgelegd in een *toestandsvariabele* die de fysiologische leeftijd uitdrukt. In veel gevallen gebeurt dit eenvoudig door een integraal van de temperatuur, de temperatuursom:

$$OS = \text{INTGRL} (0., \text{AMAX} 1 (0., (T - TT))) \tag{05.7}$$

waarin OS = ontwikkelingsstadium  
 T = de actuele temperatuur  
 TT = de drempelwaarde van de temperatuur voor ontwikkeling.

AMAX1 is een CSMP-functie die de grootste van de twee argumenten neemt, zodat in dit geval een ondergrens van 0 is geprogrammeerd. Voor het voorbeeld met de ontwikkelende kevers betekent dit bijvoorbeeld het volgende. Bij een temperatuursom van 100°C komen de eitjes uit, bij 150°C treedt de overgang naar poppen op, en bij 200°C de verpopping, bij 300°C sterven de volwassen ♀♀.

*oefening (05.6):* Welke zijn de impliciete veronderstellingen waarvan men uitgaat, door fysiologische veroudering en/of ontwikkeling op deze wijze te programmeren?

*oefening (05.7):* Bereken nu met de hand het ontwikkelingsstadium van de kevers na vijf dagen als:

- a. de temperatuur gedurende de hele periode 15°C is;
  - b. de temperatuur gedurende 12 uur van de dag 7°C is en de temperatuur gedurende de andere 12 uur 23°C is;
  - c. de temperatuur gedurende de hele periode 20°C is, en
  - d. De temperatuur gedurende 6 uur 17°C is en 21°C gedurende de andere 18 uur.
- Verklaar het verschil.

$$OS = \text{INTGRL} (0., \text{OSN}) \tag{05.8}$$

$$\text{OSN} = \text{AFGEN} (\text{OSNTB}, \text{TEMP}) \tag{05.9}$$

$$\text{AFGEN OSNTB} = (0., 0.), (7.5, 0.), (8., 01), (10., 02), (12.5, 04) \dots (15., 09), (20., 21), (25., 33), (30., 36) \tag{05.10}$$

Bij een geavanceerder manier om het ontwikkelingsstadium bij te houden, wordt de ontwikkelingssnelheid van de organismen gemeten bij verschillende temperaturen; de resulterende functie wordt opgenomen in de integraal: (05.8), (05.9), (05.10)

De integraal OS bepaalt de fysiologische leeftijd en daarmee de overgang van de ene leeftijdsklasse naar de andere. Binnen ieder morfologisch te onderscheiden stadium worden bijvoorbeeld vijf leeftijdsclassen onderscheiden. Deze leeftijdscohorten kunnen worden aangegeven door een serie achter elkaar geplaatste integralen, bijvoorbeeld voor de eieren: (05.11), (05.12), (05.13), (05.14)

De ontwikkelingssnelheid OSN in dag<sup>-1</sup> is een functie van de temperatuur zoals aangegeven met de functie OSNTB. De snelheden kunnen nu zo worden geprogrammeerd dat bij ontwikkelingsstadium 1 het uitkomen van de eitjes plaatsvindt, bij 1.5 de overgang naar poppen en bij 2.0 de verpopping.

Door het laatste statement wordt de volledige inhoud van de integralen H1 t/m H4 telkenmale als OS = 1/5 in één keer overgezet naar de integralen H2 t/m H5. PUSH = 0 als (OS - 1/5) < 0 en PUSH = 1 als (OS - 1/5) ≥ 0 (zie Kettenis, & Elzas, artikel 04).

$$H1 = \text{INTGRL} (H11, - \text{PUSH} \times H1 / \text{DELTA}) \tag{05.11}$$

$$H2 = \text{INTGRL} (H12, \text{PUSH} \times (H1 - H2) / \text{DELTA}) \tag{05.12}$$

$$H5 = \text{INTGRL} (H15, \text{PUSH} \times (H4 - H5) / \text{DELTA}) \tag{05.13}$$

$$\text{PUSH} = \text{INSW} (OS - 1/5, 0., 1.)$$

De definitie van het ontwikkelingsstadium luidt nu:

$$OS = \text{INTGRL} (0., \text{OSN} - (\text{PUSH} \times 1/5) / \text{DELTA}) \tag{05.14}$$

*oefening (05.8):* Waarom moet er gedeeld worden door DELT? Waarom wordt de term OS - 1/5 gebruikt en niet OS-1?

De simulatie van de ontwikkeling is nu een wel erg sterk vereenvoudigde situatie van de werkelijkheid geworden, omdat alle eieren tegelijkertijd uitkomen en alle larven tezelfdertijd veranderen in pop enz. In de werkelijkheid is de broedtijd voor eieren niet voor alle individuen gelijk. Van een groep eieren die zeer nauwkeurig op één tijdstip gelegd zijn, verschijnen de larven toch niet tegelijkertijd; er is een spreiding in de tijd die waarschijnlijk wordt veroorzaakt door geringe verschillen in de micro-omgeving en fysiologische eigenschappen tussen de individuele eieren. Om deze effecten van dispersie na te bootsen, kunnen de volgende methoden van simulatie worden gebruikt, daarbij aannemend dat de oorzaken van de dispersie vanzelfsprekend dienen te worden uitgezocht.

### modellen waarmee dispersie kan worden gesimuleerd

In artikel 03 (Ferrari) werd al ingegaan op het begrip vertraging. Er werd gedemonstreerd dat naarmate de orde van de vertraging groter werd, de dispersie ge-

$$N = \frac{(vt)^2}{\sigma^2} \quad (05.15)$$

waarin  $vt$  = de gemiddelde totale verblijfstijd in de na te bootsen ontwikkelingsklasse, en  
 $\sigma$  = de standaardafwijking.

$$H1 = \text{INTGRL}(H11, -H1/RT) \quad (05.16)$$

$$H2 = \text{INTGRL}(H12, (H1 - H2)/RT) \quad (05.17)$$

•  
•  
•

$$HN = \text{INTGRL}(H1N, (H(N-1) - HN)/RT) \quad (05.18)$$

$$RT = \text{DEV}/N$$

$$H1 = \text{INTGRL}(H1, -H1 \times \text{PUSH} \times F/\text{DELT}) \quad (05.19)$$

$$H2 = \text{INTGRL}(0., (H2 - H1) \times \text{PUSH} \times F/\text{DELT}) \quad (05.20)$$

$$\text{PUSH} = \text{INSW}(OS - 1., 0., 1.) \quad (05.21)$$

$$OS = \text{INTGRL}(0., 1./(F \times B) - \text{PUSH}/\text{DELT}) \quad (05.22)$$

ringer werd. Van dit verschijnsel, dat door Goudriaan (2) wiskundig is geanalyseerd, wordt gebruik gemaakt om processen waarbij dispersie plaatsvindt, na te bootsen. Goudriaan toont aan, dat het verband tussen het aantal vertragen of leeftijdsklassen en gemiddelde ontwikkelingsduur of totale verblijfstijd en de standaardafwijking kan worden beschreven met: (05.15)

Het is dus nu mogelijk op grond van de gemeten ontwikkelingsduur (DEV) en de standaardafwijking het aantal klassen vast te stellen en deze in het simulatiemodel op te nemen. Geschreven in CSMP: (05.16), (05.17), (05.18)

#### *oefening (05.9):*

Hoe groot is  $\sigma$  als het aantal leeftijdsklassen één bedraagt. Neemt de gesimuleerde dispersie toe of af met een toename van het aantal klassen? Schrijf nog eens expliciet alle vooronderstellingen op die bij deze benadering zijn gemaakt. Welke eis moeten we in deze gevallen stellen aan de grootte van de tijdstap DELT?

Een nadeel van deze benadering, waarbij door een aantal integralen achter elkaar te plaatsen de dispersie in ontwikkeling

wordt nagebootst, is de constantheid van de relatieve dispersie. Nadat éénmaal een aantal klassen (integralen, boxcars) is gekozen, is daarmee de relatieve dispersie vastgelegd.

#### *oefening (05.10):*

Als de gemiddelde kiemperiode bij 15°C 20 dagen, bij 20°C 15 dagen en bij 25°C 10 dagen bedraagt en de standaardafwijking die we meten, bedraagt 5, resp. 3 en 1.5 dag, hoe groot is dan de relatieve dispersie in deze gevallen en het vereiste aantal leeftijdsklassen om dit proces correct te simuleren?

Om dit probleem van constante relatieve dispersie bij een vast aantal klassen te omzeilen, wordt een combinatie van de beide zojuist beschreven methoden gebruikt om ontwikkeling te simuleren. Bij de eerste methode konden we de fysiologische ouderdom van de organismen goed in rekening brengen, de dispersie werd echter volledig verwaarloosd. Bij de tweede methode werd dispersie nagebootst die voor alle omstandigheden dezelfde relatieve waarde bezit. De methode die we nu introduceren, zit tussen deze twee uitersten in: op tijdstippen die worden bepaald door de fysiologische ontwikkelingsfase wordt de inhoud van de integraal doorgeschoven naar de volgende klasse. Niet de volledige inhoud wordt verschoven, maar een deel, en dit gebeurt nadat een fractie van de in de eerdere methode gehanteerde fysiologische ontwikkelingsfasen is verstreken. In CSMP luidt deze formulering: (05.19), (05.20), (05.21), (05.22)

waarin  $B$  de verblijfstijd is in een leeftijdsklasse of boxcar. Voor  $F = 1$  wordt wederom de methode bereikt waarin geen enkele dispersie wordt gesimuleerd, en als  $F = \text{DELT}/B$ , wordt constante relatieve dispersie gesimuleerd. In de tussenliggende situaties is  $F$  gelijk aan

$$1 - N \times \left(\frac{\sigma}{vt}\right)^2, \text{ zodat de mate waarin}$$

wordt afgeweken van de situatie van volledig continue doorschuiving, zie vgl. (05.15) bepalend is voor de grootte van de fracties. Op deze wijze is een flexibele methode geïntroduceerd om

spreiding in ontwikkeling op een eenvoudige wijze na te bootsen.

**oefening (05.11):**

Welk aantal klassen moet nu in oefening 05.10 worden gebruikt?

**transport van warmte of ionen in de grond**

Er bestaat een grote overeenkomst tussen de zojuist beschreven methoden van simulatie van veroudering en ontwikkeling van organismen en fysische diffusie- en dispersieverschijnselen in tijd en ruimte. Zo kan het transport van warmte in de grond worden gesimuleerd met een analoog simulatiemodel, als dat voor de ontwikkeling van de organismen.

Voor dit doel wordt bijvoorbeeld een uniforme grondkolom op een ondoorlatende laag geplaatst. Om de temperatuur als functie van tijd en diepte te berekenen, wordt de kolom in 25 compartimenten van gelijke omvang verdeeld. De warmtetransportsnelheid van het ene compartiment naar het andere wordt berekend uit het temperatuurverschil tussen de compartimenten en de geleidbaarheid van het materiaal. Deze warmtetransportsnelheden worden geïntegreerd om de warmte-inhoud van ieder compartiment en aldus de temperatuur per compartiment te volgen.

**samenvatting**

Uitgaande van de meest eenvoudige modellen voor populatiegroei van eenvoudige organismen, exponentiële groei en logistische groei wordt toegewerkt naar modellen voor gecompliceerde organismen. Methoden om de leeftijdsverdeling van organismen in rekening te brengen en de ontwikkeling van deze organismen na te bootsen, worden besproken. In de meest geavanceerde modellen kan de variatie van de relatieve dispersie in afhankelijkheid van de temperatuur in rekening worden gebracht.

**literatuur**

1. Gause, G.F.: The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore, 1934.
2. Goudriaan, J: Dispersion in simulation models of population growth and salt movement in the soil. *Neth. J. agric. Sci.* 21 (1973): 269-281.

**uitwerking oefeningen bij artikel 05**

**05.1**

RGR heeft als dimensie dag<sup>-1</sup>  
GR heeft als dimensie aantal dag<sup>-1</sup>  
De voorwaarden luiden:

1. de externe omstandigheden zijn constant;
2. een onbegrensde hoeveelheid voedsel;
3. het organisme produceert geen remmende afvalstoffen.

**05.2**

op tijd 0 aantal 2  
op tijd 2 aantal 3.64  
op tijd 6 aantal 12.09  
op tijd 10 aantal 40.17

De overige berekeningen vinden plaats analoog aan oefening 3 uit artikel 03.

**05.3**

De relatieve groeisnelheid RGR.

**05.4**

De tijdconstante van het systeem bedraagt  $\frac{1}{0.33} = 3$  en tijdstappen van  $\frac{1}{4} \times 3 \text{ h} = \frac{3}{4} \text{ h}$  moeten voldoende klein worden geacht om het proces redelijk nauwkeurig na te bootsen.

**05.5**

Differentiatie van vgl. (05.6) gaat aldus:

$$\frac{dG}{dt} = \frac{-GM}{(1 + Ke^{-RGRxt})^2} \times (-K \times RGR \times e^{-RGRxt})$$

Aangezien  $G = \frac{GM}{1 + Ke^{-RGRxt}}$

kan deze uitdrukking worden herschreven als

$$\frac{dG}{dt} = G \times \frac{K \times RGR \times e^{-RGRxt}}{1 + K \times e^{-RGRxt}}$$

in welke de formule

$$\frac{K \times RGR \times e^{-RGRxt}}{(1 + K \times e^{-RGRxt})}$$

ook kan worden geschreven als

$$\left\{ 1 - \frac{1}{(1 + K \times e^{-RGRxt})} \right\} \times RGR$$

zodat de vergelijking nu wordt:

$$\frac{dG}{dt} = G \times RGR \times \left( 1 - \frac{1}{1 + K \times e^{-RGRxt}} \right)$$

Als nu wederom vgl. (05.6) in omgewerkte vorm  $\frac{GM}{G} = 1 + Ke^{-RGRxt}$  wordt ingevoerd in deze vergelijking, luidt de uiteindelijke formule

$$\frac{dG}{dt} = G \times RGR \times \left( 1 - \frac{G}{GM} \right)$$

Het uitdrukken van de initiële hoeveelheid gist in de constanten  $K$  en  $GM$ :

De initiële hoeveelheid gist wordt gevonden door  $t = 0$  in te vullen in vgl. (05.6).

Dit levert op

$$1/G = \frac{GM}{1 + K}$$

Wanneer de initiële hoeveelheid gist niet klein gekozen wordt, moet worden gecorrigeerd voor de initiële hoeveelheid alcohol die de groeisnelheid reduceert.

#### 05.6

De impliciete veronderstellingen waarvan men uitgaat door fysiologische veroudering en/of ontwikkeling zo te programmeren zijn:

- 1) er bestaat een lineair verband van de ontwikkelingsnelheid met de temperatuur;
- 2) de reactie op fluctuerende temperaturen is momentaan.

#### 05.7

Het ontwikkelingsstadium van de kevers na vijf dagen bedraagt .45 als de temperatuur gedurende de hele periode  $15^{\circ}\text{C}$  is. Indien 12 uur  $7^{\circ}\text{C}$  en 12 uur  $23^{\circ}\text{C}$  dan is het ontwikkelingsstadium na 5 dagen  $5 \times \frac{1}{2} \times .282 = .705$ . Indien 5 dagen constant  $20^{\circ}\text{C}$  dan is het ontwikkelingsstadium 1.05. Indien gedurende 5 dagen beurtelings 6 uur

$17^{\circ}\text{C}$  en 18 uur  $21^{\circ}\text{C}$ , dan bedraagt het ontwikkelingsstadium:

$$1/4 \times 5 \times .136 + 3/4 \times 5 \times .224 = 1.01$$

De verschillen in ontwikkelingsstadium kunnen worden verklaard uit de afwezigheid van respons bij  $7^{\circ}\text{C}$  en de meer dan evenredige toename bij temperatuurverhoging.

#### 05.8

Deling door DELT moet plaatsvinden om de overzetting van de ene boxcar naar de andere in één keer mogelijk te maken. Bij numerieke integratie vindt immers de bepaling van  $H_2$  als volgt plaats:

$$H_2 = H_1 + SH \times \text{DELT}$$

waarin SH = snelheid H.

Als SH =  $-H_1$  zoals in de beschreven methode op tijd PUSH = 1, dient niet met DELT vermenigvuldigd te worden; vandaar de deling door DELT.

OS-1/5 wordt hier gebruikt omdat  $N = 5$ , maar even goed had 100/5 gebruikt kunnen worden, als we bij 100 ontwikkelingseenheden de eieren of andere organismen volgroeid veronderstellen.

#### 05.9

Als het aantal leeftijdsklassen één bedraagt, is de standaardafwijking  $\sigma = \frac{\sqrt{t}}{B}$  = de verwach-

tingswaarde. In dat geval hebben we eenvoudig met een exponentiële afname te maken, of hier een volledig at random-gebeuren. Bij een toenemend aantal leeftijdsklassen neemt de standaardafwijking af, als  $N$  (= aantal leeftijdsklassen)  $\rightarrow \infty$  gaat de standaardafwijking  $\rightarrow 0$ .

De veronderstellingen zijn:

1. bij ontwikkelingsproeven is de ontwikkelingsduur normaal verdeeld;
2. er is een momentane reactie op fluctuerende temperatuur.

De grootte van DELT wordt in dit geval bepaald door de gemiddelde verblijfstijd in een leeftijdsklasse, want dit is de tijdconstante van het systeem. De kortste verblijfstijd is bepalend voor de grootte van de tijdstap.

#### 05.10

De relatieve dispersie bedraagt:

bij  $15^{\circ}\text{C}$  .25, bij  $20^{\circ}\text{C}$  .2 en bij  $25^{\circ}\text{C}$  .15.

Het aantal leeftijdsklassen bedraagt bij de methode van 'continue' simulatie en nagebootste dispersie  $N = (1/\text{rel. disp})^2$  bij  $15^{\circ}\text{C}$  16, bij  $20^{\circ}\text{C}$  25 en bij  $25^{\circ}\text{C}$  45.

#### 05.11

Het aantal leeftijdsklassen bedraagt indien de methode van gecontroleerde dispersie wordt gebruikt om de gemeten dispersie na te bootsten maximaal  $3/4 \times 16 = 12$  ( $3/4$  is een vuistregel).

