

R. RABBINGE

predator-prooimodellen

06

Aan de hand van een voorbeeld worden enkele algemene principes behandeld. Zo vertoont het proces van monstername in de experimentele ecologie grote overeenkomst met een aantal elementen uit het predatieproces. De relatie predator-prooi is in de populatiebiologie waarschijnlijk één van de meest gemodelleerde verschijnselen.

Uitgaande van de reeds klassieke snelheidsvergelijkingen van Volterra wordt ingegaan op wat ingewikkelder systemen van prooi-predator-relaties die niet meer analytisch zijn op te lossen, noch grafisch kunnen worden uitgewerkt. Verschijnselen als prooi-preferentie en verzadiging van de rover worden in de modellen verwerkt, evenals de stochastische aspecten van het predatie- en parasiteringsproces.

Aan de orde zullen komen:

- lotka-volterravergelijkingen voor predator-prooi-interacties;
- prooi-preferentie en verzadiging van de predator;
- stochastische en deterministische modellen;
- predator-prooi-relaties op populatieniveau.

lotka-volterravergelijkingen voor predator-prooi-interacties

De logistische groei-formule kan in predator-prooisystemen voor zowel prooi als predator worden toegepast, mits men een voorziening treft om het predatieproces in rekening te brengen. We komen tot de volgende populatiegroei-vergelijkingen (lotka-volterra-vergelijkingen): (06.1), (06.2).

Impliciet gelden bij deze vergelijkingen de volgende veronderstellingen:

1. dichtheden van soorten kunnen in één variabele worden uitgedrukt;
2. het effect van de interacties binnen de soorten is momentaan;
3. bij afwezigheid van predatie $cxy = 0$ volgt de prooi-populatie de logistische groeicurve;

voor de prooi : $\frac{dx}{dt} = (a - bx)x - cxy$ (06.1)

voor de predator: $\frac{dy}{dt} = -ey + dxy$ (06.2)

$\frac{dx}{dt} = 0$, dus $a - bx - cy = 0$ (06.3)

$\frac{dy}{dt} = 0$, dus $-e + dx = 0$ (06.4)

4. bij afwezigheid van de prooi sterft de predatorpopulatie exponentieel uit;
5. de snelheid waarmee de prooi gegeten wordt, is proportioneel met het produkt van de dichtheden van prooi en predator;
6. effecten van verzadiging van de predator e.d. worden verwaarloosd.

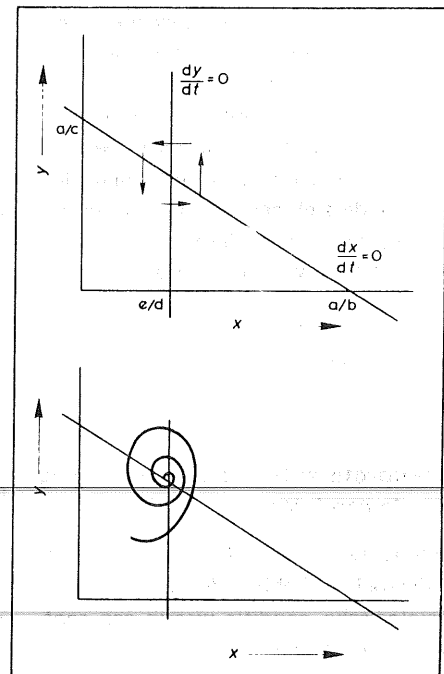
De evenwichtsvoorwaarden voor soort x (prooi) en soort y (predator) zijn: (06.3), (06.4).

In figuur 06.1 zijn deze evenwichtsvoorwaarden grafisch weergegeven, er ontstaat een convergerende, tegen de klok in gaande spiraalbeweging, als $b/c > 0$.

06.1 Evenwichtsvoorwaarden voor de predator - en prooi-populaties; er ontstaat een stabiel evenwicht als $b/c > 0$.

oefening (06.1):

Geef de bovenbeschreven benadering van het evenwicht weer in grafieken van y en x tegen de tijd. Onder welke voorwaarden gaat de convergerende spiraal over in een cirkel en wanneer wordt het een divergerende spiraalbeweging. Geef ook in deze beide gevallen de populatieverlopen in de tijd.



Om de resultaten van de verschillende parameterwaarden op de populatiefluctuaties van prooi en predator na te gaan, kan het volgende eenvoudige CSMP programma dienen:

```
TITLE PROOI-PREDATOR
PROOI = INTGRL (PI, GRPRO)
PRED = INTGRL (PRI, GRPRE)
GRPRO=(A - B x PROOI) x PROOI - C x PROOI x PRED
GRPRE = -E x PRED + D x PROOI x PRED
INCON PI = 10., PRI = 2.
TIMER FINTIM =50., DELT = .04, OUTDEL =5.
OUTPUT PROOI, PRED
METHOD RECT
END
STOP
ENDJOB
```

oefening (06.2):

Wat is in dit geval de tijdconstante van het systeem, wat zijn de dimensies van de verschillende parameters. Hoe kan de gevoeligheid van het systeem voor veranderingen in deze parameters het eenvoudigst worden nagegaan? Geef zelf waarden aan A, B, C, D en E.

De gepresenteerde vereenvoudigde voorstelling van predator-prooi-systemen kan ons inzicht in deze systemen vergroten, maar de waarde voor het verklaren van experimentele predator-prooisystemen is gering. Zo luidt veronderstelling 2, dat reacties van prooi respectievelijk predator momentaan zijn, onrealistisch; immers, een numerieke verandering van predatoren op veranderende prooidichtheden gaat over het algemeen gepaard met een aanzienlijke tijdvertraging. Ook de veronderstellingen 5 en 6 zijn onrealistisch, daar een predator niet ongelimiteerd kan blijven eten, maar door kan blijven gaan tot zijn maag vol is, en daarna en vaak al daarvoor, de nodige kieskeurigheid betracht of zijn eten laat staan.

prooipreferentie en verzadiging van de predator

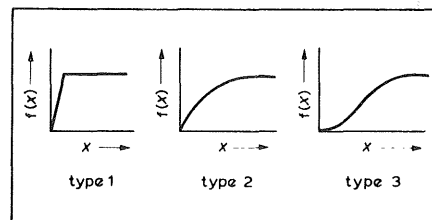
Holling (2), Fransz (1) en vele andere onderzoekers hebben de invloed van de fysiologische conditie waarin een roofvijand zich bevindt op de predatie van de rover nagegaan en het belang van deze grootheid voor het gedrag en daar-

mee voor de wederzijdse aantalsverloopbeïnvloeding van prooi en predator aangetoond.

Gedetailleerde beschouwingen over het predatiegedrag toonden aan, dat er een functionele responsie optreedt; bij toenemend aantal prooien per eenheid van oppervlak wordt de predatie-activiteit van de rover aanvankelijk groter, totdat een zeker niveau wordt bereikt. In figuur 06.2 zijn drie basiscurven van functionele responsie zoals Holling die onderscheidt, weergegeven. Type 1 is een vrijwel niet voorkomend type, alleen bij kreeftachtigen die zich door middel van filtering van water voeden met algen treedt deze responsiecurve op. Type 2 komt veelal voor bij ongewervelde roofvijanden. De verklaring voor deze responsiecurve is dat iedere moord op een prooi, de predator enige tijd kost en enige consumptietijd vergt, waardoor een toenemend aantal prooien per oppervlakte-eenheid op den duur niet meer resulteert in een toename van de predatiesnelheid. Daarnaast blijkt de maaginhoud van de rover bepalend te zijn voor zijn bereidheid tot doden. Is hij verzadigd, dan neemt deze drang als gevolg van fysiologische stimuli af, maar kan niet verhinderen dat lustmoordneigingen zoals die in vrijwel iedere predator aanwezig zijn, achterwege blijven. Toch heeft de combinatie van tijdgebrek en verzadiging de bovengrens voor de predatiesnelheid tot gevolg.

oefening (06.3):

Op welke wijze kan deze functionele responsie in de lotka-volterra modellen vgl. (06.1 en 06.2) worden verwerkt? Wijzig het simulatiemodel zodanig dat deze functionele responsie in rekening wordt gebracht.



06.2 Basistypen van de functionele responsiecurven van de predatiesnelheid ten opzichte van de prooidichtheid.

Holling's type 3 van functionele responsie is vooral van toepassing op gewervelde roofvijanden. De verklaring voor dit type responsiecurve moet men vooral zoeken in de acceptatie van verscheidene soorten voedsel door dit type predator. Al naar gelang de aanwezigheid van de geprefereerde prooi-soort, wordt meer naar dit voedsel overgeschakeld. Deze overschakeling komt aarzelend op gang, maar door het toenemend aantal stimuli ontstaat een zeker leergedrag, dat resulteert in een meer dan proportionele toename van de predatiesnelheid met toenemende prooidichtheid.

Vervolgens treedt evenals bij functionele responsie type 2 als gevolg van tijdgebrek en verzadiging een afname van de predatie-activiteit op, waardoor uiteindelijk de gegeven S-vormige curve ontstaat. Wat de vorm van deze functionele responsie curven betekent voor het al dan niet optreden van een stabiel of labiel evenwicht en het voorkomen van divergerende of convergerende populatiefluctuaties van prooi respectievelijk predator, wordt hier niet besproken. In het kader van deze cursus voert dat wellicht te ver; geïnteresseerden wordt verwezen naar: Maynard Smith (3).

Als gevolg van de functionele responsie kan de reproductiesnelheid van de rover toenemen, wat kan leiden tot een numerieke responsie van de rover op de dichtheid van de prooien. De combinatie van functionele en numerieke responsie kan leiden tot regulatie van prooidichtheden door roofvijanden, maar conclusies ten aanzien van deze regulatie zijn alleen mogelijk als enerzijds de interacties tussen prooi en predator bekend zijn, en anderzijds experimentele ervaring met het prooi-predatorsysteem is opgedaan.

Een hoeksteen bij deze beschouwingen vormt de functionele responsie. De verbale verklaring voor de vorm van de curven, zoals die in het voorgaande is gegeven, werd door Holling geformuleerd in een wiskundig model, waarmee hij het verloop van het predatieproces kon doorrekenen. Zoektijden, handeltijden en eettijden van de predator worden berekend en benut om het uiteindelijk resultaat, de predatiesnelheid bij een gegeven prooidichtheid, uit te rekenen. De wiskundige formulering is niets anders dan een stelsel gecompliceerde differentiaalvergelijkingen, die langs analytische weg moeilijk zijn op te lossen. Daarom is de formulering van het probleem in de vorm van een simulatiemodel de aangewezen weg om uit de moeilijkheden te geraken.

Daarnaast is er nog een reden om met een simulatiemodel te komen. Binnen het predatieproces van een individuele predator spelen enige stochastische verschijnselen een rol; discrete gebeurtenissen zoals het doden van een prooi hebben een zekere kans om te gebeuren binnen een zekere tijdsperiode. Het effect van deze stochastische elementen op het predatieproces bij een individuele predator kan met een simulatiemodel worden nagegaan.

stochastische en deterministische modellen

Het doel van de simulatiemodellen van het predatieproces is de berekening van de verwachtingswaarde van de aantallen gedode prooien door de predator als functie van de tijd. De gemiddelde verwachtingswaarden zijn het gemiddelde resultaat van een groot aantal experimenten met een enkele predator. Omdat de tijd tussen vangsten een toestandsvariabele met een zekere kansverdeling is, is ieder experiment een stochastische proces met een variabel aantal vangsten in een begrensd tijdsinterval. De verwachtingswaarde van de vangsten wordt geschat door het totale aantal vangsten in een verzameling van experimenten te delen door het aantal experimenten. Het is nu de vraag of er verschillen ontstaan in uitkomsten tussen deterministische en stochastische modellen van dit predatieproces. Bij deterministische modellen wordt gerekend met de verwachtings-

waarden en krijgen we ook alleen een verwachtingswaarde als uitkomst; bij de stochastische modellen wordt naast de verwachtingswaarde de variantie uitgerekend. In het hierna volgende zullen de deterministische en de stochastische methoden om een predatieproces te simuleren, worden gegeven en de uitkomsten vergeleken.

Stel dat P het aantal prooien is dat gedood wordt in een op zichzelf staand predatieproces en stel dat de gemiddelde voortbewegingssnelheid van de predator V een uniforme standaardkansverdeling heeft met gelijke waarschijnlijkheden voor gelijke intervallen tussen 0 en 1. Als de veranderingssnelheid van P proportioneel is met V dus:

$$\frac{dP}{dt} = cV \quad (06.5)$$

dan is een eenvoudig stochastisch model van dit experiment in CSMP als volgt:

```
TITLE STOCHAST. PREDATIE
V = RNDGEN (M)
FIXED M
PARAM M = 31579.
INCON PI = 0.
PARAM C = 10.0
P = INTGRL (PI, C x V)
TIMER FINTIM = 24.0, DELT = 1.0,
METHOD RECT OUTDEL = 1.
```

Het statement $V = RNDGEN (M)$ houdt in, dat op iedere tijdstap $DELT$ een waarde van V wordt gegenereerd met een z.g. random-generator. M is een arbitrair oneven geheel getal dat nodig is om de random-generator, een CSMP-functie, te initialiseren. PI is de initiële waarde van P op tijd 0 en C is een constante die op 10 is gezet. Het programma werkt met tijdstappen van 1 uur en werkt een etmaal af. Om de verwachtingswaarde van P (EP) te berekenen, dient het experiment een groot aantal malen, bijvoorbeeld 1000x herhaald en de som gedeeld te worden door het aantal herhalingen. In het navolgende, in de computertaal FORTRAN geschreven, gedeelte wordt deze berekening uitgevoerd. Lezers die niet met deze taal vertrouwd zijn, kunnen dit gedeelte overslaan.

```
TERMINAL
PARAM NREP = 1000.
```

```
INCON SUMP = 0., TELLER = 0.
SUMP = SUMP + P
TELLER = TELLER + 1.
IF (TELLER.GE.NREP) GOTO 1
CALL RERUN
GO TO 2
1 EP= SUMP/TELLER
WRITE (6, 100) EP
100 FORMAT (H1, F10.4)
2 CONTINUE
END
STOP
ENDJOB
```

Het TERMINAL-gedeelte wordt slechts éénmaal per run uitgevoerd op het moment dat TIME de waarde FINTIM bereikt heeft.

In dit eenvoudige geval is een analytische oplossing van de $\epsilon(P)$ mogelijk, omdat P de som is van een aantal stochastische variabelen:

$$\epsilon(P) = PI + 24 \times \epsilon(cV) \quad (06.6)$$

$$\epsilon(cV) = \int_0^1 cV dV = \frac{1}{2} cV^2 \Big|_0^1 = 5. \quad (06.7)$$

$$\epsilon(P) = 0 + 24 \times 5 = 120. \quad (06.8)$$

Toepassing van een deterministisch model voor dit op zichzelf staande experiment is mogelijk, door in plaats van de variabele V de verwachtingswaarde van V $\epsilon(V) = 0.5$ te gebruiken. Het CSMP programma luidt dan:

```
TITLE DETERM. PREDATIE
PARAM V = 0.5, C = 10.0
INCON PI = 0.0
P = INTGRL (PI, C x V)
TIMER FINTIM = 24., DELT = 1., OUTDEL = 1.
METHOD RECT
OUTPUT P
END
STOP
ENDJOB
```

De analytische oplossing luidt in dit geval:

$$P = PI + 24c\epsilon(V) = 0 + 24 \times 10 \times 0.5 = 120. \quad (06.9)$$

De twee nu beschreven modellen waren van toepassing voor een op zichzelf staand predatieproces; de modellen kunnen evenwel ook worden aangepast voor

de berekening van de predatieresultaten in een populatiemodel. Dit wordt hier achterwege gelaten; voor meer informatie zie Fransz (1). De uitkomsten van het deterministische model en het stochastische model zijn in dit geval identiek; in beide gevallen bedraagt de verwachtingswaarde voor het aantal per etmaal gepredeerde prooien 120. Dit is anders, als het aantal per uur gedode prooien bijvoorbeeld proportioneel is met de wortel van de snelheid per uur. De resultaten bedragen dan bij analytische oplossing: (06.10), (06.11).

De verwachtingswaarde voor het aantal per dag gedode prooien bedraagt nu voor het *deterministische* model: (06.12) en voor het *stochastische* model: (06.13).

In dit geval blijken er dus verschillen te ontstaan; het deterministische model geeft onjuiste uitkomsten en dat verplicht ons dus in dit geval te werken met stochastische modellen. Wat zijn nu de gevolgen voor de populatieniveau?

oefening (06.4):

Voer berekeningen uit met een deterministisch model en een stochastisch model voor het predatieproces als de relatie tussen het aantal per uur gedode prooien en de gemiddelde voortbewegingsnelheid $cV^{3/2}$ bedraagt, waarbij $c = 8$. Voer de berekeningen ook uit voor $cV^{1/4}$ en $c = 6$.

predator-prooi-relaties op populatieniveau

Toepassing van het bovenstaande op populatieniveau betekent in geval van een deterministisch model geen enkele wijziging. Immers, de verwachtingswaarde van het gemiddelde van een variabele in een populatie met een identieke kansverdeling als die van de totale populatie is altijd aan de verwachtingswaarde van de variabele zelf. In feite is een deterministisch model van een enkel proces onzin, omdat individuen met precies de gemiddelde eigenschappen niet bestaan (vergelijk: het voorkomen van een gemiddeld individu in een menspopulatie). Het boven gegeven deterministische model voor het predatieproces geeft foutieve uitkomsten als er curvilineaire verbanden bestaan tussen stochastische

variabelen en toestandsvariabelen in het systeem, zoals in dit geval tussen de snelheid van voortbeweging en de fysiologische conditie van de rover. Een stochastische model voor een populatie van individuen betekent dat de snelheid van voortbewegen eveneens een kansverdeling bezit. De gemiddelde snelheid van voortbewegen bedraagt:

(06.14), waarin V_i de snelheid is van de onafhankelijke individuen in een enkel predatie-experiment. Volgens de centrale limietstelling is deze snelheid van voortbewegen normaal verdeeld als n groot is. De verwachtingswaarde en variantie van V_i zijn bekend, omdat de snelheden in een enkel predatie-experiment verdeeld zijn volgens een uniforme standaard kansverdeling: (06.15), (06.16) (06.17), (06.18).

In het model hoeft alleen het statement $V = \text{RNDGEN}(M)$ gewijzigd te worden om trekking uit een normaalverdeling met gegeven gemiddelden en standaard-

afwijking mogelijk te maken. Dit statement luidt: (06.19).

De aldus gegeven functie genereert een subroutine van CSMP die trekking uit een normaalverdeling met gemiddelde 0.5 en standaardafwijking $\sqrt{(1.0/(12.0 \times N))}$ verricht. De uitkomsten van dit model wijken eveneens af van het model voor het predatieproces bij een individu, als er een curvilineair verband bestaat tussen stochastische variabelen en toestandsvariabelen. Dit komt doordat de verwachtingswaarde van curvilineaire functies verschillen van de functie van de verwachtingswaarde.

Zijn deze curvilineaire relaties afwezig, dan is toepassing van deterministische modellen mogelijk, en kan in populatiemodellen worden gerekend met de verwachtingswaarden. Als uit observaties en/of metingen blijkt dat er wel curvilineaire relaties bestaan tussen toestandsvariabelen en stochastische variabelen, zoals het vangen of het verlaten van een prooi en de conditie van de rover, dan

$$E(V) = E(\bar{V}) = 0.5 \quad (06.10)$$

$$E(V^{0.5}) = \int_0^1 V^{0.5} dV = 2/3 V^{3/2} \Big|_0^1 = 0.67 \quad (06.11)$$

De verwachtingswaarde voor het aantal per dag gedode prooien bedraagt nu voor het *deterministisch* model:

$$P = PI + 24 \times 10 \times (E(V))^{0.5} = 40 \times \left(\frac{1}{2}\right)^{0.5} = 169.7 \quad (06.12)$$

en voor het *stochastische* model:

$$E(P) = PI + 24 \times 10 \times E(V^{0.5}) = 0 + 24 \times 10 \times 0.67 = 160.8 \quad (06.13)$$

$$V = \sum_1^n V_i / n \quad (06.14)$$

$$E(V_i) = 1/2 \quad (06.15)$$

$$\text{var}(V_i) = \int_0^1 V_i^2 dV_i - \left(\int_0^1 V_i dV_i\right)^2 = 1/12 \quad (06.16)$$

$$\text{dus } E(V) = n/n \times 1/2 = 1/2 \quad (06.17)$$

$$\text{var}(V) = n/n^2 \times 1/12 = 1/(12n) \quad (06.18)$$

$$V = \text{GAUSS}(M, 0.5, (1.0/(12.0 \times N))^{0.5}) \quad (06.19)$$

dient bij de constructie van populatie-modellen het stochastisch model, voor het predatieproces bij één individu, een groot aantal malen te worden toegepast. Het spreekt vanzelf dat dit veel tijd vraagt en daardoor erg kostbaar is. In veel gevallen blijkt echter uit de simulaties van het predatieproces dat zich bij constante prooidichtheid na verloop van tijd een evenwicht instelt, waarbij de fysiologische conditie van de rover oscilleert met een geringe amplitude rond een bepaald niveau. Dit niveau hangt af van de predator en prooidichtheid en heel vaak ook van de temperatuur van het systeem. In deze evenwichtssituatie hebben de voortbewegingssnelheid en andere predatiesnelheid bepalende variabelen, eveneens een waarde die geringe afwijking naar boven of naar beneden vertoont. Deze eigenschap van vele predatorprooisystemen maakt het mogelijk bij ieder niveau van de fysiologische conditie van de predator de predatiesnelheid te berekenen uit de verwachtingswaarde van de samenstellende variabelen. In populatiemodellen van deze predator-prooisystemen kan dan worden volstaan door te rekenen met de verwachtingswaarden van de samenstellende variabelen van het predatieproces. In artikel 12 wordt op deze benadering uitgebreider ingegaan.

samenvatting

Eenvoudige modellen van predator-prooisystemen worden besproken. Uitgaande van de eenvoudige lotka-volterra-modellen wordt langzamerhand toegewerkt naar modellen waarin naast de aantallen van prooi en predator ook de fysiologische conditie van de rover wordt beschouwd. Het modelleren van de stochastische elementen van het predatieproces wordt besproken en de mogelijkheden voor stochastische en deterministische modellen voor individuen en populaties worden bekeken. Er wordt aangetoond hoe door gebruik te maken van stochastische modellen van het predatieproces bij individuen, een basis wordt gelegd voor toepassing van de uitkomsten van de modellen en de hiërarchisch hogere populatiemodellen.

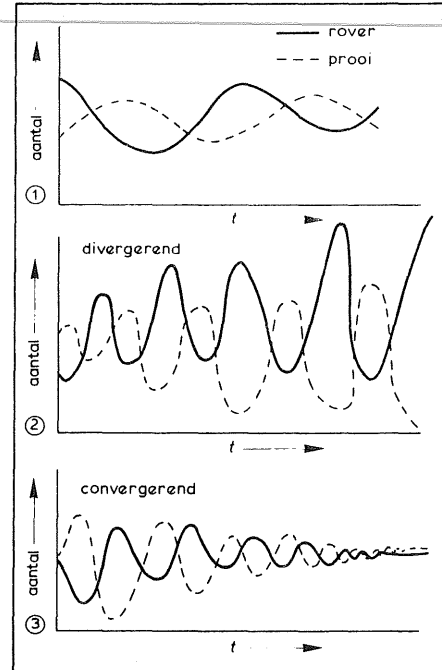
literatuur

1. Fransz, H.G.: The functional response to prey density in an acarine system. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 1974 149 pp.
2. Holling, C.S.,: The functional response of invertebrate predators to prey density. *Mem. Ent. Soc. Can* 48, (1966): 86 pp.
3. Maynard Smith, J.: Models in Ecology. Cambridge University Press, 1974, 146 pp.
4. Rabbinge, R.: Biological control of fruit tree red spider mite. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen, 1976, 228 pp.

uitwerking oefeningen bij artikel 06

06.1

In figuur 06.1 is y weergegeven tegen x . Met behulp van pijltjes staat in deze figuur aangegeven hoe de dichtheden van prooi en predator naar de evenwichtssituatie streven. In figuur 1 bij de antwoorden van artikel 06 is het verloop in de tijd aangegeven. In de figuren 2 en 3 zijn de relaties tussen de stabiliteit van een evenwicht en de helling van de lijn $\frac{dx}{dt} = 0$ gegeven.



- De voorwaarde voor een convergerende spiraal luidt : $\frac{b}{c} > 0$
- De voorwaarde voor een divergerende spiraal luidt : $\frac{b}{c} < 0$
- De voorwaarde voor een cirkel luidt : $b = 0$

06.2

De tijdconstante van het systeem kan men in dit geval moeilijk bepalen; alle relatieve snelheden zijn de inversen van tijdconstanten. Aangezien de waarden van A, B, C, D en E niet gegeven zijn, kan niet worden vastgesteld welke de kleinste tijdconstante is, die ook de tijdstappen bepaalt bij numerieke integratie. Gevoeligheidsanalyse gaat het eenvoudigst, door waarden in te vullen en reruns te maken met verschillende combinaties.

06.3

De eenvoudigste wijze waarop de functionele responsie wordt verwerkt is via een AFGEN-functie waarin de relatieve snelheid C wordt afgelezen van de prooidichtheid, dus AFGEN (CT, PROOI).

06.4

1. Als $c = 8$ en $cV^{3/2}$;

indien een stochastisch model wordt gehanteerd luidt de oplossing:

$$e(cV) = \int_0^1 cV^{3/2} dV = \left[\frac{2}{5} cV^{5/2} \right]_0^1 = \frac{16}{5}$$

$$e(P) = 0 + 24 \times \frac{16}{5} = 76,8$$

indien een deterministisch model wordt gehanteerd, luidt de oplossing:

$$P = 0 + 24 \times 8 \times (e(V))^{3/2} = 192/(2)^{3/2} = 67,88$$

2. Als $c = 6$ en $cV^{1/4}$

$$a) e(P) = 0 + 24 \times 6 \times e(V^{1/4}) = 0 + 24 \times 6 \times \left[\frac{4}{5} V^{5/4} \right]_0^1 = 115,2$$

$$P = 0 + 24 \times 6 \times (e(V))^{1/4} = 144/(2)^{1/4} = 121,1$$

