

R. RABBINGE

populatiemodellen voor fruitspint en roofmijten

12

In deze bijdrage wordt ingegaan op de bouw en evaluatie van simulatiemodellen die inzicht in de populatiedynamica van fruitspint en roofmijten verschaffen. Zulke modellen kunnen mede de basis leggen voor de biologische bestrijding van de schadelijke fruitspintmijt. De modeltechnieken zoals beschreven in artikel 05 en 06 zullen worden toegepast in grote modellen voor populaties van fruitspint en roofmijten (Rabbinge (2)). De bouw van de modellen zal worden uitgelegd aan de hand van relatiediagrammen.

relatiediagrammen van fruitspint en roofmijt

In figuur 12.1 is de levenscyclus van het fruitspint *Panonychus ulmi* gegeven. Volwassen ♀♀ leggen eieren die zich ontwikkelen via verschillende jeugdstadia tot volwassen ♀♀ of ♂♂; de ♀♀ produceren een volgende generatie eieren; deze cyclus kan zich gedurende 5 à 6 keer per jaar herhalen. Een combinatie van daglengte, gemiddelde dagtemperatuur en voedselkwaliteit induceert bij een deel van de groep jeugdigen de 'wintervormen'; deze zijn niet te onderscheiden van de 'zomervormen'. Echter, de 'winter ♀♀' leggen hun eieren niet op de bladeren maar op de stam of de stengel van de boom, op beschutte plaatsen, waar de 'wintereieren' overwinteren. In het voorjaar komen deze eieren uit, als aan een bepaalde combinatie van temperatuursom en koudebehoefte is voldaan.

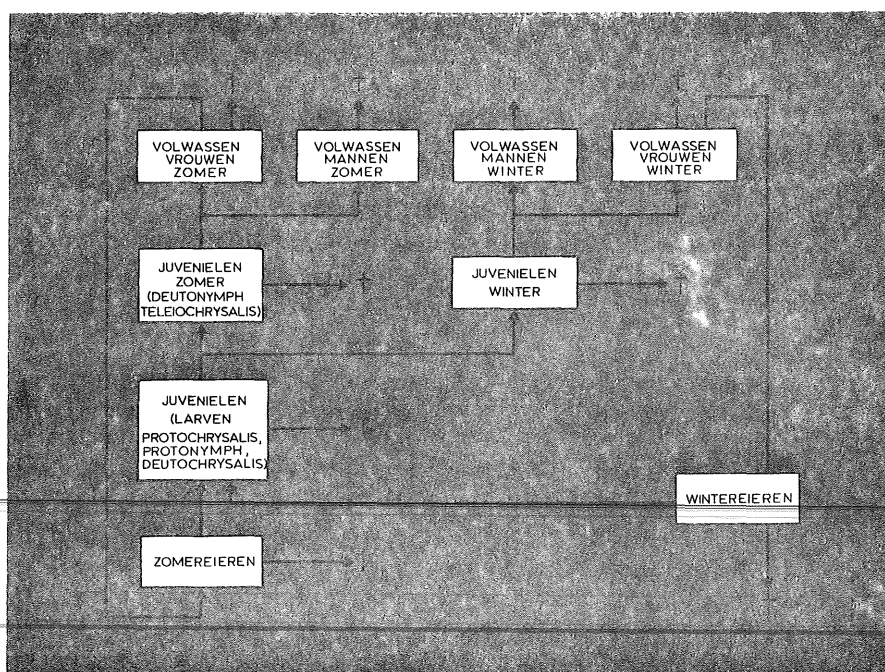
In figuur 12.2 is een relatiediagram van het uitkomen gegeven. De snelheid waarmee wintereieren uitkomen, wordt bepaald door het aantal wintereieren en door de hulpvariabele 'start', die wordt beïnvloed door de externe variabele koudeperiode, daglengte en temperatuur. Na een aantal leeftijdsklassen te zijn gepasseerd, ontstaan de juvenielen. Dit onderscheid in leeftijdsklassen is gemaakt om, zoals in artikel 05 is uiteengezet, de dispersie in het uitkomen van de wintereieren na te bootsen. Immers, van een verzameling eieren van precies dezelfde leeftijd, een cohort, komen niet alle eieren tegelijkertijd uit. Er is steeds een spreiding in de tijd als gevolg

van allerlei niet volledig bekende oorzaken.

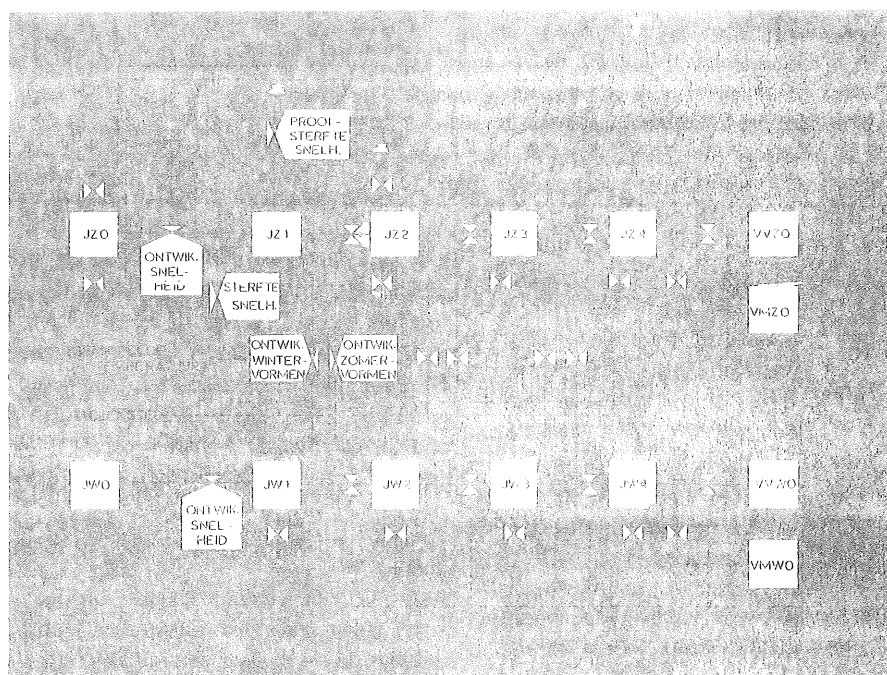
Niet alle wintereieren komen uit en ontwikkelen zich tot juvenielen. Een deel van de eieren gaat vroegtijdig dood, wat in het relatiediagram (fig. 12.2) is weergegeven door een stroom van eieren, die uit de leeftijdsklassen in het niets verdwijnen. De omvang van deze stroom wordt bepaald door het in de leeftijdsklasse aanwezige aantal individuen en een relatieve sterftesnelheid, die in dit model door de temperatuur bepaald is.

De larven die uiteindelijk ontstaan, ontwikkelen zich via een aantal leeftijdsklassen, die wederom dienen om de spreiding te imiteren, tot protochrysales. In het relatiediagram van figuur 12.3 is aangegeven hoe vanuit de eerste leeftijdsklasse via zes leeftijdsklassen een groep jeugdstadia ontstaat, die gevoelig is voor diapauze-inductie. De morfologisch te onderscheiden jeugdstadia, die niet gevoelig zijn voor diapauze-inductie, larve, protochrysalis, protonymph en deutochrysalis zijn in dit relatiediagram weergegeven. Ook nu gaat een deel van de individuen gedurende deze ontwikkeling dood als gevolg van een combinatie van fysische factoren (temperatuur en

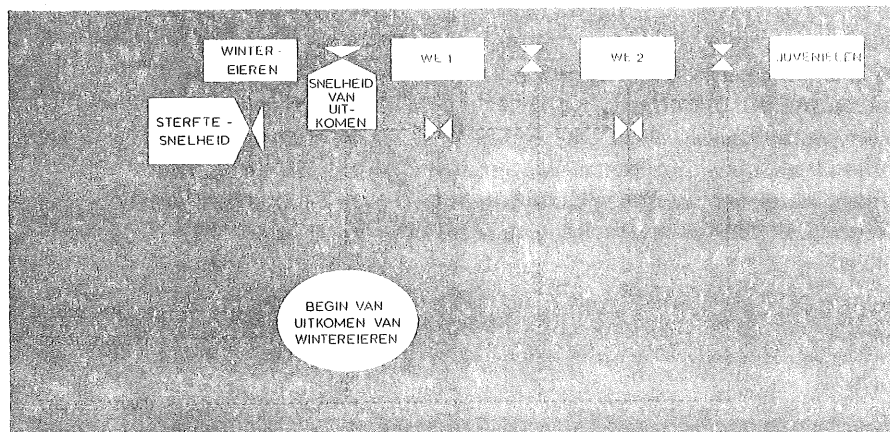
12.1 Levenscyclus van het fruitspint, *Panonychus ulmi*.



relatieve luchtvochtigheid) en biotische factoren zoals predatie. Deze uit de ontwikkelingsstroom verdwijnende individuen worden weergegeven door naar boven en beneden gerichte stromen. In de laatste leeftijdsklasse treedt een splitsing op in 'zomervormen' en 'wintervormen', uit de eersten ontstaan de ♂♂ en ♀♀ die de zomereieren op de bladeren produceren, uit de tweede groep ontstaan de ♀♀, die hun eieren op de stam en takken leggen ter overwintering. De diapauze-inductie vindt plaats door een combinatie van daglengte, temperatuur en voedselconditie. In figuur 12.4 is de ontwikkeling van de voor diapauze-inducerende factoren gevoelige stadia (deutonymph en teleio-chrysalis) weergegeven. Aangezien diapauze-inductie een onder sommige omstandigheden reversibel proces is, zijn in het relatiediagram

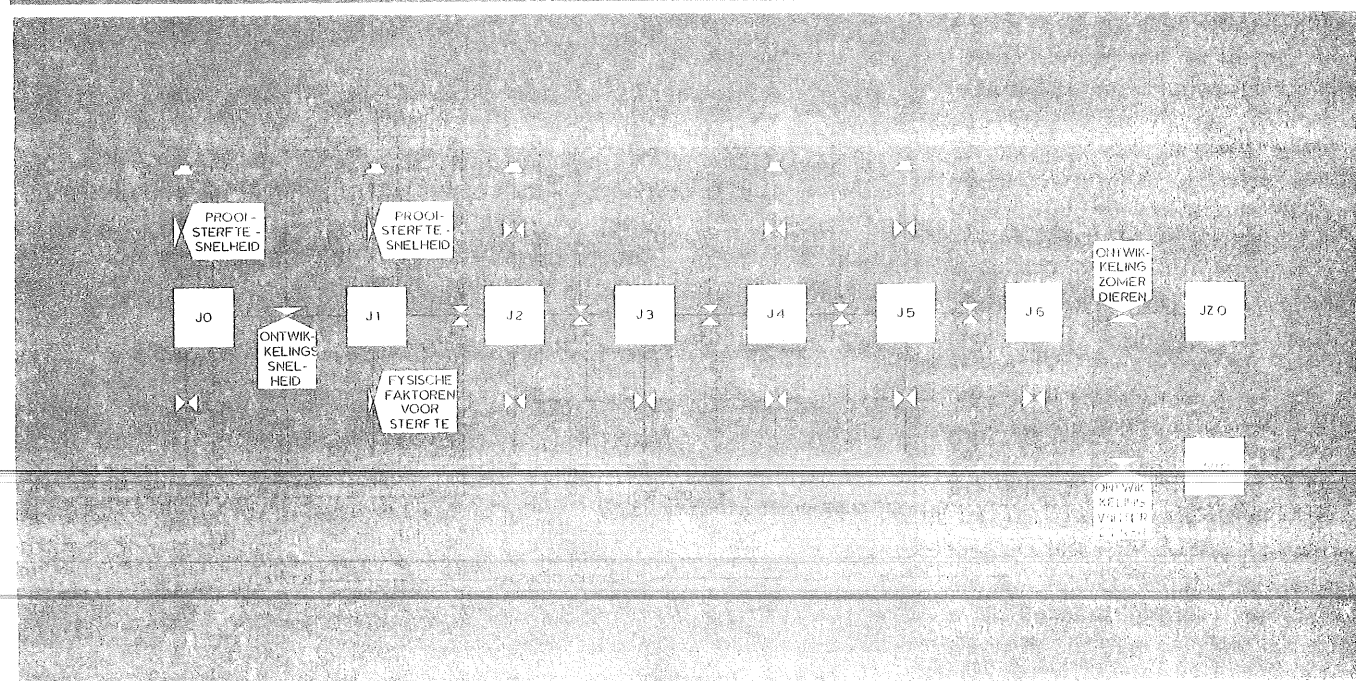


12.4 Relatiediagram voor de ontwikkeling van de juvenielen die gevoelig zijn voor diapauze-inductie. (deutonymph, teleio-chrysalis).



12.2 Relatiediagram voor de ontwikkeling van de winterstadien van het fruitspin.

12.3 Relatiediagram voor de ontwikkeling van de juvenielen van het fruitspin.

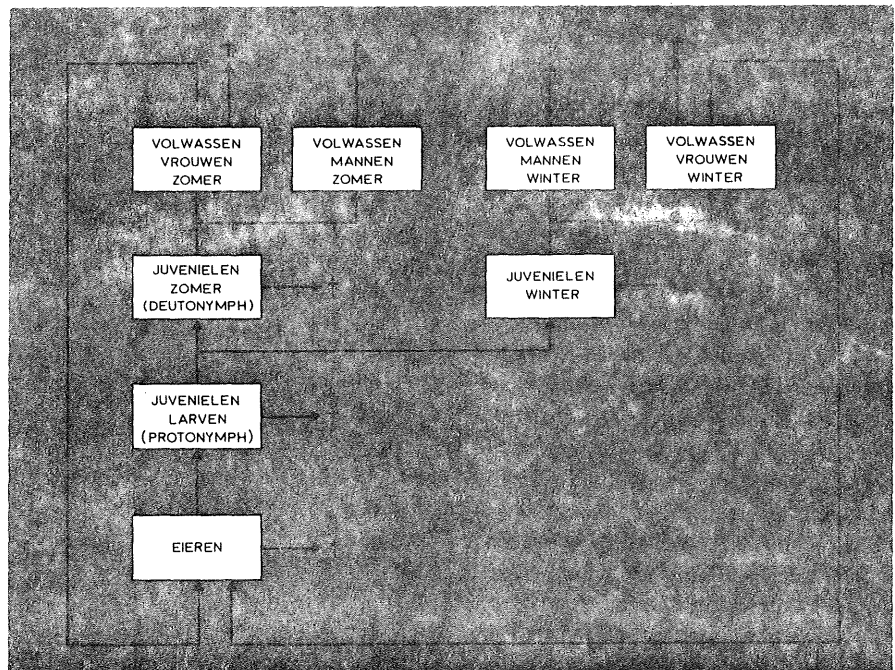


stromen in beide richtingen aangegeven. Er zijn vier leeftijdsklassen onderscheiden om de gemeten dispersie na te bootsen en om de morfologisch te onderscheiden stadia, die een verschil in responsie ten aanzien van predatie vertonen, weer te geven. Na het vierde stadium vindt wederom een splitsing in twee stromen plaats; de één voor ♀♀ en de ander voor ♂♂. Ook hier zien we gedurende de ontwikkeling sterfte, die in het relatiediagram van figuur 12.4 is weergegeven door de uit de leeftijdsklassen stromende individuen.

oefening (12.1):

Bereken voor ieder van de in de relatiediagrammen onderscheiden ontwikkelingsfasen de maximale relatieve dispersie, als gebruik wordt gemaakt van de methode van gecontroleerde dispersie om de gemeten dispersie na te bootsen.

Voor de roofmijten is een serie van relatiediagrammen te geven analoog aan die voor het fruitspint. In figuur 12.5 is de levenscyclus van de roofmijt *Amblyseius potentillae* gegeven. Via een aantal jeugdstadia (larve, protonymph, deutonymph), waarvan één gevoelig is voor de diapauze-bepalende factoren (deutonymph), vindt de ontwikkeling tot volwassen individuen plaats. In de figuur is dit weergegeven via een aftak naar de 'winterjuvenielen' waaruit de overwinterende stadia ontstaan. In dit geval overwinteren de volwassen ♀♀. Helaas is vaststelling van uiterlijke verschillen tussen z.g. 'zomer ♀♀' en 'winter ♀♀' onmogelijk. Het gedrag is wel duidelijk verschillend; de 'winter ♀♀' trekken naar de stam of de takken, waar ze op beschutte plaatsen onder bladlittekens e.d. overwinteren. Analooq aan de situatie beschreven voor het fruitspint wordt de ontwikkeling van eieren, juvenielen en volwassen ♀♀ en ♂♂ gesimuleerd met de methode van gecontroleerde dispersie, artikel 05. Ook nu zijn temperatuur en luchtvochtigheid de belangrijkste sturende variabelen en kunnen de morfologisch te onderscheiden stadia ook in het simulatiemodel worden onderscheiden door combinatie van leeftijdsklassen. In het jeugdstadium deutonymph blijkt de diapauze-inductie plaats te vinden. Ook nu is het proces weer reversibel, zodat



12.5 Levenscyclus van de roofmijt *Amblyseius potentillae*.

stromen van 'zomer' naar 'winter' vormen voorkomen.

Het effect van de prooi op de predator komt tot uiting in de beïnvloeding van ontwikkelingssnelheden en de reproductiesnelheid. Er blijkt bij zeer lage prooïchtheden een vertraging in de ontwikkelingssnelheid op te treden, die waarschijnlijk het gevolg is van een slechte fysiologische conditie van de rover; daarnaast blijkt de reproductiesnelheid van de rover sterk door zijn conditie te worden beïnvloed. Het verouderingsproces en het onderscheid dat ook hier weer wordt gemaakt tussen pre-ovipositie ♀♀ en reproductief actieve ♀♀, en de leeftijds-afhankelijkheid van de reproductie, illustreren eens te meer de sterke analogie van prooimijt en roofmijt, die gedetailleerde bespreking van de laatste overbodig maakt.

relatie prooi-predator

In de figuur 12.1 t/m 12.5 werd de ontwikkeling van prooi en predator geschetst, waarbij steeds de onderlinge relaties tussen prooi en predator werden weergegeven via hulpvariabelen die sterf-

tesnelheden (voor de prooi) en ontwikkelingssnelheden (voor de rover) beïnvloeden. In figuur 12.6 is deze prooi-predatorrelatie nog eens sterk vereenvoudigd weergegeven. De conditie van de predator is in belangrijke mate bepalend voor de relatieve predatiesnelheid en de prooibenutting van de predator. Deze beide grootheden (hulpvariabelen) zijn als volgt gedefinieerd: de *relatieve predatiesnelheid* is de bij een constante prooïchtheid bepaalde predatiesnelheid gedeeld door de dichtheid, onder overigens constante condities (temperatuur, oppervlak); de *prooibenutting* drukt de benutting uit van de gedode prooi door de predator. De in de figuur 12.6 sterk vereenvoudigd weergegeven relaties van prooi en predator berusten op een gedetailleerde analyse van het predatieproces op een wijze die nauw aansluit bij de in artikel 06 beschreven predator-prooi modellen. In de gedetailleerde predator-prooi modellen wordt het predatieproces op zichzelf nagebootst (Fransz, (1)) door simulatie van alle zich in de tijd voltrekkende handelingen van de predator zoals lopen, rusten, vreten en vangen. Stochastische elementen in het predatieproces zijn het al dan niet vangen van een ontmoetende prooi en het verlaten van een prooi. De kans van vangen en verlaten van de prooi door een predator hangt sterk af van de fysiologische conditie van de predator. Goed

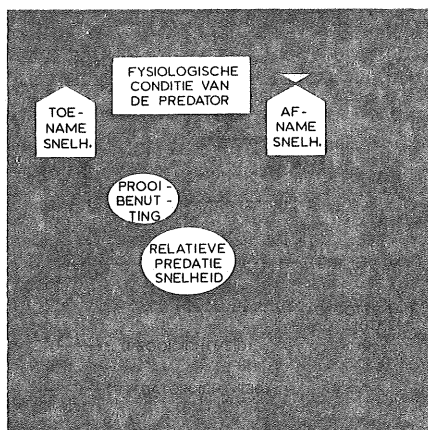
gevoede predatoren zullen een ontmoetende prooi niet altijd doden en zullen de wel gedode prooien slechts ten dele eten; slecht gevoede predatoren zijn weinig kieskeurig en doden vrijwel iedere ontmoetende prooi om die volledig te consumeren.

In detailstudies is gebleken, dat bij een constante prooidichtheid en ook overigens constante omstandigheden, de predator een predatiesnelheid bezit voor ieder van de voorkomende prooi-soorten die varieert rond een bepaald gemiddelde dat slechts zeer geringe oscillaties vertoont en waarvan de hoogte voornamelijk wordt bepaald door de fysiologische conditie waarin de predator verkeert. Deze fysiologische conditie wordt het best weergegeven door de maaginhoud van de rover. Op populatieniveau wordt nu het begrip relatieve predatiesnelheid geïntroduceerd, waarmee de predatorpopulatie kan worden gekoppeld aan de prooi-populatie. Deze relatieve predatiesnelheid drukt het quotiënt van predatiesnelheid en prooidichtheid uit bij een bepaalde fysiologische conditie van de predator.

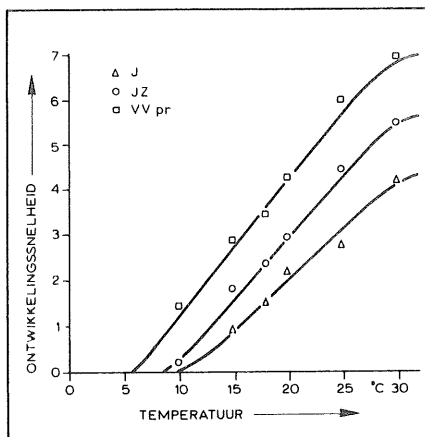
oefening (12.2):

Wat zijn de dimensies van respectievelijk de relatieve predatiesnelheid en de prooibenuiting?

Bepaling van de maaginhoud is in het onderhavige voorbeeld gemakkelijk, daar de maaginhoud van de rover zichtbaar is. De rovers consumeren de door pigmenten rood gekleurde prooien en deze pigmenten (carotenoïden en chlorophyll) zijn dank zij de transparantie van de rovers zichtbaar. Al naar gelang de kleur van de rovers is hun fysiologische conditie hoger of lager. Zoals in figuur 12.6 is aangegeven, kunnen nu de relatieve predatiesnelheid en de prooibenuiting worden afgelezen uit de conditie van de rover. Deze conditie is tevens bepalend voor ontwikkelingssnelheid en reproductiesnelheid van de rover. Daarbij zij opgemerkt, dat van de rover vier morfologisch te onderscheiden stadia actief bij het predatieproces betrokken zijn en dat voor ieder van deze stadia een verschil in predatiegedrag valt waar te nemen.



12.6 Relatiediagram voor de conditie van de rover, de belangrijkste toestandsvariabele om de prooi en predator aan elkaar te koppelen.



12.7 De ontwikkelingssnelheid ($\times 10$) van het fruitspint voor juvenielen (J), juvenielen gevoelig voor diapauze-inductie (JZ) en preovipositievrouwen (VV pr) per dag in relatie tot de temperatuur.

kwantificering van de relaties

De in de relatiediagrammen aangegeven relaties zijn nog slechts kwalitatief weergegeven. Om een simulatiemodel te maken, moet voor ieder van de relaties van sturende variabelen met snelheden en van toestandsvariabelen met snelheden de kwantitatieve relatie experimenteel worden vastgesteld. Dit betekent hier onder meer de bepaling van de temperatuur-afhankelijkheid van ontwikkelings-, reproductie- en sterftesnelheden. De experimenten vinden onder laboratoriumomstandigheden plaats en de aldus bepaalde responsiecurven worden in het simulatiemodel geïntroduceerd via getabelleerde functies. In figuur 12.7 is een voorbeeld van zo'n responsiecurve gegeven. Er blijkt in het meest voorkomende

traject van zome temperaturen een vrijwel lineair verband van ontwikkelingssnelheid met temperatuur te bestaan. Naast de bij constante temperatuur vastgestelde snelheden dient het effect van een fluctuerende temperatuur op de verschillende snelheden te worden nagegaan. Een niet-momentane reactie op temperatuur kan in het geval van fluctuerende omstandigheden de oorzaak zijn van aanzienlijke verschillen tussen metingen en simulaties. Experimentele toetsing van momentane temperatuurreacties leverde in dit geval als uitkomst, dat zowel reproductie- als ontwikkelingssnelheid onmiddellijk reageren op wijzigende temperaturen. Dit resultaat maakt toepassing van de eerder gegeven verbanden van temperatuur met ontwikkelingssnelheden, reproductiesnelheden enz. in de simulatiemodellen mogelijk.

verificatie van de modellen

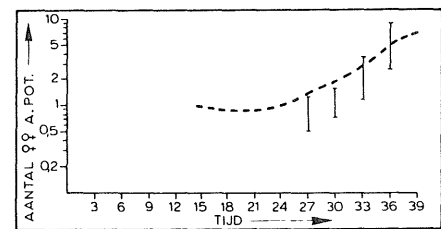
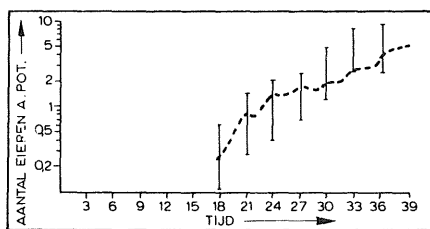
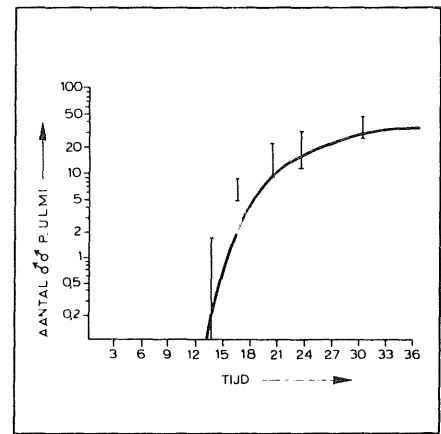
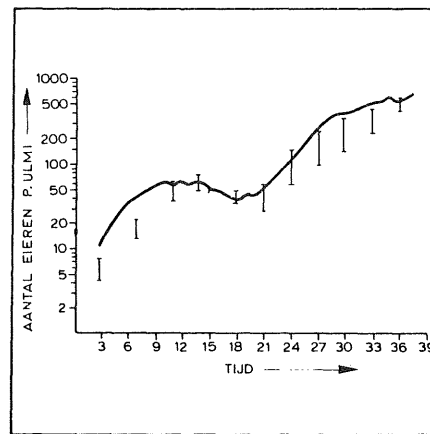
De constructie van modellen van herhaalbare systemen zonder vergelijking van de modeluitkomsten met de uitkomsten van experimenten is een zinloos gebeuren. In het hier behandelde voorbeeld is aan de verificatie-eis voldaan door toetsing van de modellen op verschillende integratieniveaus. Een tamelijk eenvoudige situatie is de simulatie van het populatieverloop van het fruitspint en de roofmijten in kleine ecosystemen onder gecontroleerde omstandigheden in klimaatkamer of kas. Kleine appelboompjes worden voor een deel ontdaan van hun bladeren. De proef wordt op gang gebracht door drie net volwassen ♀♀ van het fruitspint op de plant te zetten en na drie dagen daar één volwassen roofmijt ♀ bij te plaatsen. De populatiegroei wordt in een dergelijk klein systeem direct gemeten zonder monsters van bladeren te trekken. De proef wordt negen maal gedaan; dit aantal, gering voor het gestelde doel, kan wegens de tijdrovendheid van deze waarnemingen niet worden uitgebreid. In het model worden nu ingevoerd de initiële aantallen en starttijden van fruitspint en roofmijten, de actuele temperatuur en het oppervlak van het systeem.

oefening (12.3):

In welke grootheid (dimensie) komt het oppervlak van het systeem tot uiting?

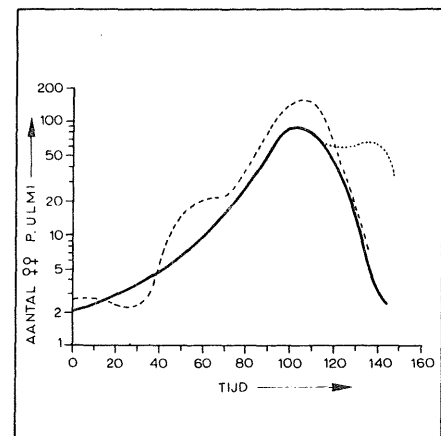
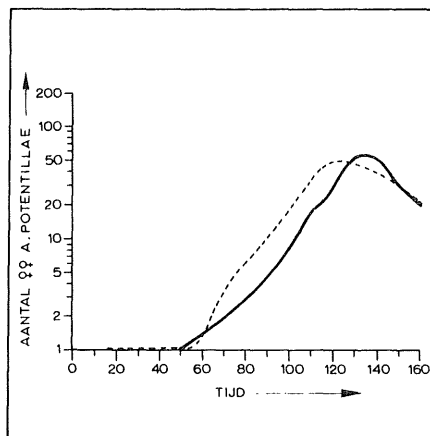
In de figuren 12.8 en 12.9 zijn de uitkomsten van de simulaties en de experimentele bepalingen gegeven. De simulaties leveren één populatiecurve per variabele, de metingen leveren betrouwbaarheidsintervallen. Naast de aantallen van fruitspint en roofmijt wordt ook de kleur van de roofmijten als maat voor de fysiologische conditie bekeken. De overeenstemming tussen experiment en simulatie wordt redelijk geacht. Nu is de stap naar een hoger integratieniveau, in dit geval een groter systeem, mogelijk. Dit grotere systeem is de veldsituatie. De resultaten van simulaties van de aantallen van rover en prooi zijn vergeleken met de gemiddelde resultaten van nauwkeurige populatietellingen in verscheidene boomgaarden gedurende één volledig seizoen. In figuur 12.9 worden de uitkomsten van deze metingen en simulaties gegeven. De overeenstemming in algemeen beeld van populatieverloop van rovers en prooien schept een zekere basis voor vertrouwen in het model; voorzichtigheid blijft evenwel geboden ten aanzien van conclusies en voorspellingen.

Naast verificatie van de uiteindelijke uitkomsten van het model is het in de meeste gevallen zinvol onderdelen van het model te testen. Dit is gebeurd met behulp van een onafhankelijk experiment over het predatiegedrag. De wijze van simuleren van predatie in dit model impliceert dat de predatiesnelheid van het ene 'prooiotype' alleen beïnvloed wordt door het andere 'prooiotype' via de maaginhoud van de predator. Het toetsen van deze hypothese vergt een onafhankelijk detail-experiment. Daartoe werd de predatiesnelheid van de predator nagegaan in een vervangingsreeks van twee 'prooiotypen'. Deze 'prooiotypen' betreffen de meest onaantrekkelijke prooien, de volwassen ♀♀, en de aantrekkelijkste prooien, de larven. De vervangingsreeks is uitgevoerd bij een constant gehouden dichtheid van in totaal 10 prooien per eenheid van oppervlak (in dit geval 3.8 cm²). De uitkomsten van dit experiment en van de simulatie zijn gegeven in figuur 12.10. De overeenstemming tussen simulatie en experiment is goed. De hier beschreven experimenten en de in artikel 07 door Goudriaan besproken concurrentieproeven tonen grote overeenkomst. Gou-



12.8 Gesimuleerde en gemeten populatie-dichtheden van de roofmijt *A. potentillae* en het fruitspint.

12.9 Populatieverloop van de dichtheden van fruitspint en roofmijten (gebroken lijn) en het gemeten gemiddelde van een groot aantal boomgaarden (getrokken lijn).



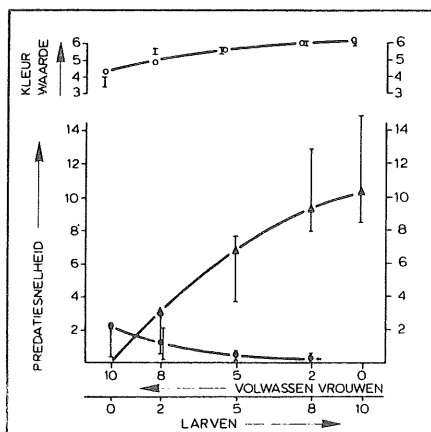
driaan toonde aan, hoe de opbrengst van een soort in mengcultuur kan worden bepaald met behulp van de kennis van de soort in een standdichtheidsproef.

oefening (12.4):

Toon dit aan door de z.g. functionele responscurve als een standdichtheidsproef te beschouwen.

Hier kan dezelfde benadering worden toegepast.

Op grond van de verificatie kan voldoende vertrouwen in de simulatiemodellen gesteld worden om ze te onderwerpen aan een gevoeligheidsanalyse. De gevoeligheidsanalyse wordt verricht om het effect na te gaan van structurele wijzigingen in het model en om het relatieve belang van verschillende functies en parameters te testen.



12.10 Gemeten en gesimuleerde predatiesnelheid door de roofmijt *A. potentillae* in een vervangingsreeks van volwassen vrouwen en larven van het fruitspint.

gevoeligheidsanalyse en toepassing

De gevoeligheidsanalyse van de modelstructuur vindt plaats door delen van het model buiten werking te stellen. Zo kan het effect van sterke ingrepen in het model bijvoorbeeld selectieve besputtingen nagegaan worden. Gevoeligheidsanalyse van snelheden, parameters en initiële waarden gebeurt door de initiële grootheden en parameters te variëren in een gebied dat valt binnen de betrouwbaarheidsintervallen van de meting van de desbetreffende parameter of functie. Als het effect van de betrokken factor relatief klein is, volgt hieruit de conclusie dat verdere experimenten in deze richting niet vereist zijn.

Het voert hier te ver de gevoeligheidsanalyse van het fruitspint-roofmijtmodel verder te bespreken. Er worden daarom slechts enkele concluderende opmerkingen gemaakt. Uit de gevoeligheidsanalyse bleek, dat de belangrijkste parameters in het systeem zijn: de ovipositiesnelheid en de predatiesnelheid van de volwassen vrouwelijke roofmijt, en de lengte van het jeugd stadium van de prooi. Van ondergeschikt belang zijn de effecten van abiotische mortaliteit bij zowel prooi en predator en de lengte van de pre-ovipositieperiode van prooi en predator. Eveneens van ondergeschikt belang is de predatieactiviteit van de jeugdstadia en de volwassen ♂ van de roof-

mijt. Het lijkt daarom geoorloofd in vereenvoudigde modellen de predatieactiviteit van de jeugdstadia en ♂ te verwaarlozen.

Onze kennis is ontoereikend en moet ter wille van toepassing van de modellen in praktijksituaties door middel van experimenteel onderzoek vergroot worden ten aanzien van de wintermortaliteit van de prooi en de predator. Voor beide schiet de kennis van het overwinteringsproces tekort. Vooral het stochastisch karakter van het percentage overlevenden bij de winterieren van fruitspint maakt verder onderzoek in deze richting dringend noodzakelijk. Een tweede relatief belangrijke, maar grotendeels onbekende functie betreft de invloed van de conditie van de predator op zijn ontwikkelingssnelheid. Meer gedetailleerd werk in deze richting is vereist, aangezien de huidige verbanden in het model berusten op een aantal voorlopige experimenten van Van de Vrie (3). Een derde aspect waarin deze eerste modellen tekortschieten, is de verspreiding van de dieren. De modelberekeningen zijn uitgevoerd voor 100 bladeren, een monstergrootte die normaliter wordt gehanteerd om de dichtheden in boomgaarden vast te stellen. In deze studie representeert het 100-bladerenmonster de boomgaard en de resultaten van de simulatie kunnen daarom worden toegepast op de hele boomgaard. De veronderstelling dat berekeningen voor een hele boomgaard mogelijk zijn, is ongeoorloofd, indien kan worden aangetoond dat de verschillen binnen de boomgaard dermate groot zijn dat beschouwing van het gemiddelde van de hele boomgaard onrealistisch is.

De huidige modellen kunnen, mits met de nodige voorzichtigheid, alleen worden toegepast om berekeningen te verrichten over het populatieverloop van prooi en predator gedurende het seizoen. Berekening over verschillende opeenvolgende jaren is bij gebrek aan kennis van het overwinteringsproces onmogelijk. Voorzichtigheid moet worden betracht, omdat ook de afwezigheid van andere predatoren en van alternatieve prooien, hoewel de laatste in sterk vereenvoudigde vorm zijn opgenomen, in de modellen een belangrijke invloed zouden kunnen uitoefenen.

discussie

De modellen van fruitspint en roofmijten tonen alle stappen van modelbouw en evaluatie. Tijdens de eerste stap wordt het systeem beschreven, de grenzen en de structuur; de tweede stap omvat kwantificering en mathematische beschrijving van de verschillende relaties. De derde stap, vaak nauw verweven met de tweede stap, betreft de koppeling van de verschillende relaties; dit is in feite de constructie van de modellen. In de vierde en laatste stap wordt het model op zijn waarde getest en wordt een gevoeligheidsanalyse uitgevoerd. De voordelen van een dergelijke systematische werkwijze worden hier nogmaals genoemd. Met behulp van de modellen kunnen een evenwichtige organisatie en verzameling van kennis worden gewaarborgd. Een voortdurende wisselwerking tussen modelbouw en experiment kan voorkomen dat veel tijd en experimentele inspanning worden besteed aan relatief onbelangrijke relaties, dat wil zeggen de relaties die weinig invloed uitoefenen op het eindresultaat. In het gegeven voorbeeld werd de vereiste nauwkeurigheid voortdurend langs iteratieve weg vastgesteld met behulp van de voorlopige modellen, teneinde zinloze nauwkeurigheidseisen aan ieder van de relaties te voorkomen.

samenvatting

In deze bijdrage zijn de ontwikkeling en bouw van een simulatiemodel voor de populatiegroei van fruitspint en roofmijten gegeven. De modelevaluatie, de gevoeligheidsanalyse en de mogelijke richtingen voor onderzoek, die uit deze gevoeligheidsanalyse volgen, worden eveneens beschreven.

literatuur

1. Fransz, H. G.: The functional response to prey density in an acarine system. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen 1974, 149 pp.
2. Rabbinge, R.: Biological control of fruit tree red spider mite. Simulation Monographs, Pudoc, Wageningen 1976, 234 pp.
3. Vrie, M. van de: Studies on prey predator interactions between *Panonychus ulmi* and *Typhlodromus potentillae* on apple in the Netherlands. Proc. FAO Conference Ecol. Bot. Plant Pest Contr. Rome 1973, 145-160.

uitwerking oefeningen bij artikel 12

12.1

Voor de winterdieren bedraagt het aantal leeftijdsklassen slechts 2 en mag de relatieve dispersie dus niet groter zijn dan $\frac{1}{\sqrt{2}}$

$$\text{daar } N = \left(\frac{\bar{x}}{\bar{\sigma}} \right)^2$$

$$\text{en dus } \frac{\sigma}{\bar{x}} = \sqrt{n}$$

voor de juvenielen: $\frac{1}{\sqrt{6}}$ en voor

de diapauze-inductiegevoelige juvenielen: $\frac{1}{\sqrt{4}}$

12.2

De dimensie voor de relatieve predatiesnelheid luidt:

aantal prooien per predator per tijd.

De dimensie voor de prooibenuutting is:

het aantal maaginhoudseenheden van de predator per gedode prooi.

12.3

Bij de berekeningen worden de prooi-aantallen en predatieraantallen uitgedrukt in dichtheden in het systeem. De grootte van het systeem zit impleciet verwerkt in deze aantallen en komt tot uiting bij de koppeling van de prooipopulatie aan de predatiepopulatie. Predatiesnelheden zijn gebaseerd op de aantallen per ruimtelijke eenheid en dus zit de grootte of het oppervlak van het systeem verborgen in de relatieve predatiesnelheid. Bij vergroting van het systeem dienen daarom de relatieve predatiesnelheden te worden vermenigvuldigd met de verhouding van de oppervlakken van het systeem waar de predatiesnelheden werden bepaald en het nieuwe grotere systeem.

12.4

De functionele responsiecurve kan worden beschreven met

$$PR = \frac{B \times D}{B \times D + 1} \times PRM$$

waarin D = prooidichtheid, PRM = maximum predatiesnelheid en B een schijnbaar oppervlak per prooi. Deze vergelijking is analoog

aan vgl. (07.8) uit artikel 07 van Goudriaan voor de resultaten van een standdichtheidsproef. Analooog aan de concurrentie tussen organismen kan nu worden gepoogd de resultaten van de vervangingsreeks van de prooitypen te berekenen met:

$$PR1 = \frac{B1 \times D1}{B1 \times D1 + B2 \times D2 + 1} \times PRM1$$

en voor prooitype 2

$$PR2 = \frac{B2 \times D2}{B1 \times D1 + B2 \times D2 + 1} \times PRM2$$

Deze eenvoudige formules blijken de juiste resultaten op te leveren, toch zijn ze slechts in beperkte mate bruikbaar, daar in de gevallen van hele hoge prooidichtheid uitsluitend aantrekkelijke prooitypen gegeten worden en de kans op doding van een onaantrekkelijk prooitype naar 0 nadert. Simulatie van de predatie blijft in gevallen geboden.

