Computerondersteund modelleren
biologie

Populaties in beweging

Universiteit Utrecht
Centrum voor Didactiek van Wiskunde en Natuurwetenschappen
Ontwikkelgroep Dynamisch Modelleren

Voorwoord

Dit lesmateriaal is een onderdeel van het project *Computerondersteund modelleren.* Behalve voor biologie is er ook materiaal voor scheikunde en natuurkunde. In dit boekje leer je hoe je het computerprogramma *Powersim* kunt gebruiken voor het *modelleren* van *dynamische verschijnselen.* Met 'modelleren' wordt bedoeld: het ontwerpen, bouwen en testen van een computermodel. En 'dynamische verschijnselen' zijn situaties waarin verschillende grootheden in de loop van de tijd veranderen, maar daarbij ook elkaar beïnvloeden.

In deze module gaat het om dynamische verschijnselen in een populatie konijnen. Je krijgt inzicht in de oorzaken van de schommelingen in aantal die je bij konijnen ziet als je ze een aantal jaren zou volgen. Het belang daarbij van voedsel, het weer, vijanden, ziekten, maar ook het toeval; dat alles komt aan de orde. Aan het eind kun je zelf nog kiezen uit een aantal onderwerpen, waarbij dieper op een bepaald thema wordt ingegaan.

Naast dit lesmateriaal is er nog een *basishandleiding* voor gebruik van het computerprogramma *Powersim*. Deze handleiding geeft een overzicht van de basishandelingen waarmee je in de computer modellen bouwt. Aanvullende informatie over het project Computerondersteund modelleren vind je op www.cdbeta.uu.nl/model. Daar vind je ook de benodigde software en de modellen waarnaar in de tekst verwezen wordt.

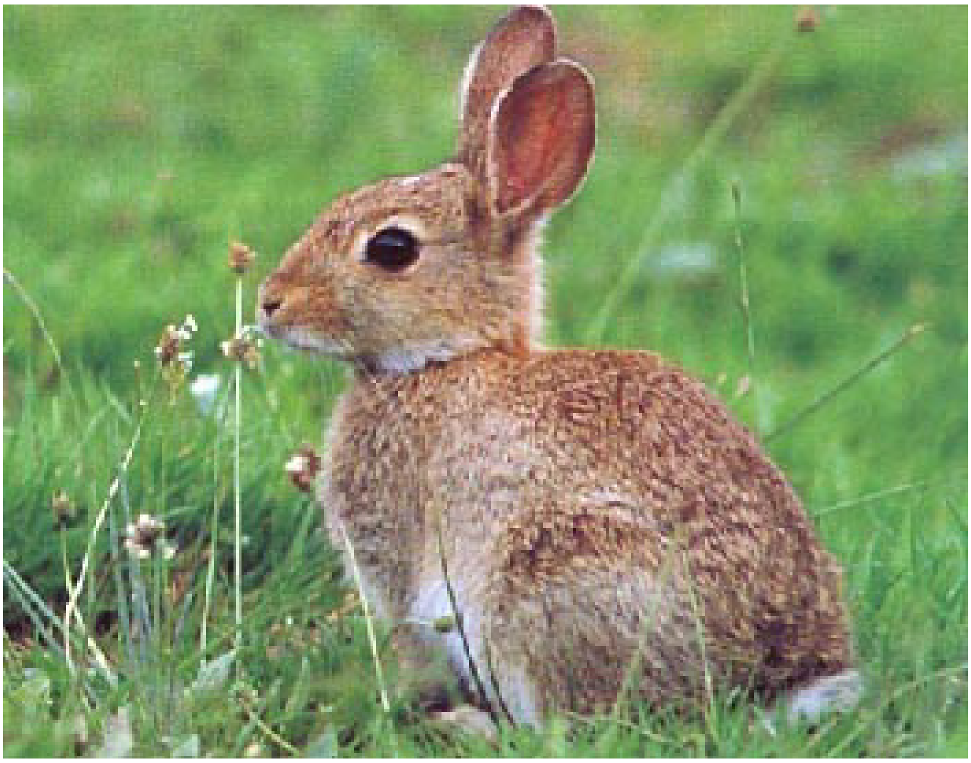
Meer onderwijs over modelleren op: http://www.cdbeta.uu.nl/model

Centrum voor Didactiek van Wiskunde en Natuurwetenschappen
Universiteit Utrecht
Postbus 80.000
3508 TA Utrecht

Computerondersteund modelleren, Populaties in beweging
René Westra en Elwin Savelsbergh

Inhoud

Inleiding



Als je om je heen kijkt in een Nederlands duingebied, zie je regelmatig sporen van konijnen. Af en toe zie je ook het konijn zelf. Nu is af en toe een konijn heel aardig, maar als het er veel worden, dan kan de vegetatie flink te lijden hebben van vraat. Aan de andere kant wordt het konijn zelf ook gegeten, bijvoorbeeld door de vos. Als er weinig konijnen zijn dan zullen de vossen op zoek gaan naar ander voedsel, bijvoorbeeld muizen of de zorgvuldig beschermde broedvogels in de buurt. De konijnen spelen zodoende een rol in het ecosysteem, en de grootte van de konijnenpopulatie is van belang voor de andere spelers in dat systeem.

De grootte van een konijnenpopulatie is niet constant: soms is de sterfte hoger, soms de geboorte en dat hangt van allerlei factoren af die zelf ook weer veranderen. De ontwikkeling van de populatie is dus een dynamisch proces. Dit onderdeel van de ecologie, het beschrijven, verklaren en voorspellen van veranderingen van populaties in de tijd, staat daarom ook wel bekend als populatiedynamica. In deze module zullen we ons vooral bezighouden met de populatiedynamica van konijnen.

The sky is the limit: exponentiële groei

Konijnen zijn van oorsprong afkomstig uit Spanje, Zuid-Frankrijk en Noord-Afrika. Vanaf de 13e eeuw hebben zij hun areaal sterk uitgebreid, waarbij ze ook in onze omgeving terechtkwamen. In Europa hebben ze zich naar het noorden toe verspreid tot Zuid-Zweden en naar het oosten tot Polen. In Nederland hebben konijnen een steeds groter gebied gekoloniseerd [1] (zie figuur 1).

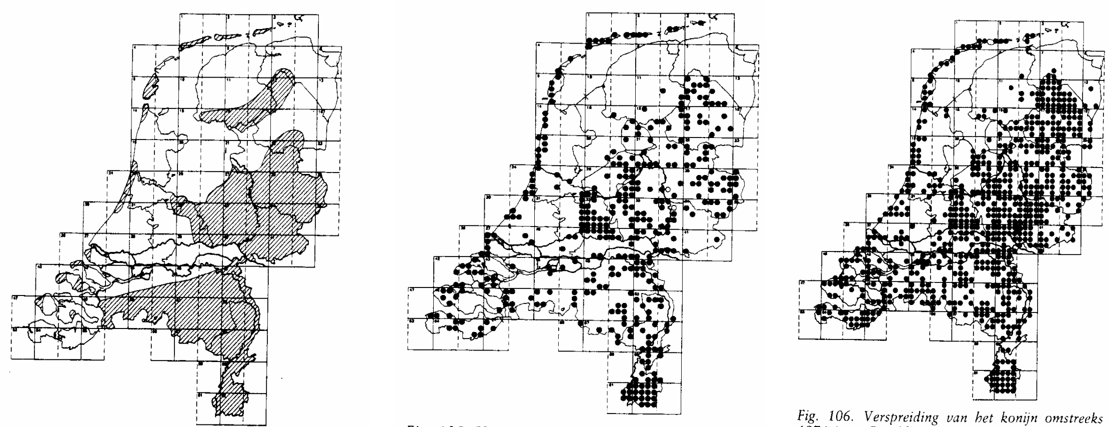


Fig. 104. Verspreiding van het konijn, 1851-1865 (naar De Rijk, 1988).

Fig. 105. Verspreiding van het konijn, 1946-1969. ● : vangst, vondst of veldwaarneming, ook van holen en keutels.

Fig. 106. Verspreiding van het konijn omstreeks 1974 (naar Broekhuizen & Kemmers, 1976). ● : vangst, vondst of veldwaarneming, ook van holen en keutels.

Figuur 1 De verspreiding van konijnen in Nederland

Om hun succes te verklaren, denk je in eerste instantie aan hun spreekwoordelijke voortplanting. Om een schatting te kunnen maken van de voortplantingssnelheid van het konijn vind je hier wat gegevens[2]. Bij de voortplantingssnelheid is het vrouwtje (voedster) de beperkende factor. Mannetjes (rammelaars) zijn er wel bij nodig, maar daar zijn er meestal wel genoeg van in de buurt. Een vrouwtje kan heel wat jongen produceren: een worp bestaat uit gemiddeld zes jongen en de draagtijd is ongeveer een maand. Een halve maand na de worp kan het vrouwtje alweer opnieuw bevrucht worden. Per jaar kan een vrouwtje zo gemiddeld 30 jongen produceren of, als we alleen naar de vrouwtjes kijken, 15 vrouwtjes. Een gezond konijn leeft zo'n vijf jaar. Over de levensduur van één vrouwtje gerekend betekent dat dus 75 vrouwtjes.

Er is echter ook sterfte en als je de ontwikkeling van het aantal konijnen wilt bekijken, moet je die ook meenemen. We kijken dan niet meer naar het individuele konijn maar naar de populatie konijnen. Dat is een groep konijnen (soortgenoten) die met elkaar in een bepaald duingebied leeft en zich daar voortplant. In ons land strekt dat gebied zich uit langs de hele Nederlandse Noordzeekust, maar Schiermonnikoog, Texel en Ameland hebben ieder hun eigen konijnenpopulatie.

---

[1] S. Broekhuizen (red.): Atlas van de Nederlandse zoogdieren, 1992

[2] R.M. Lockley: Het leven der konijnen, 1976

1 Leg uit dat de konijnen van Schiermonnikoog, Texel, Ameland en Castricum wel tot één soort behoren, maar niet tot één populatie. Wat moet je weten van hondsviooltjes en zandviooltjes in een duingebied om vast te stellen of er sprake is van één of van twee populaties?

Het aantal konijnen in de Amsterdamse Waterleidingduinen verandert niet alleen door geboorte en sterfte. Er kunnen individuen uit een ander gebied bij komen of naar een ander gebied vertrekken (migratie). Dat maakt het alleen maar moeilijker. Om daar even geen last van te hebben verleggen we onze aandacht voorlopig naar een populatie konijnen in een afgesloten gebied zodat we alleen rekening hoeven te houden met geboorte en sterfte.

Uitgaande van een gemiddelde levensduur van 5 jaar nemen we aan dat ieder jaar 1/5e deel van de populatie sterft. Dit is de sterftesnelheid *s*.

2 Zelfs als ieder konijn een levensduur van precies vijf jaar heeft, volgt daaruit niet per se dat ieder jaar 1/5 van de konijnen sterft. Welke aanname over de populatie is daarvoor nog meer nodig?

Het aantal geboorten bedraagt 15 keer de populatie. Dit is de geboortesnelheid *g*. In formule:

toename = $g \times$ populatie

afname = $s \times$ populatie

nieuwe populatie = oude populatie + toename – afname

Vaak wordt een formule in symbolen geschreven. Als we de grootte van de populatie weergeven met de letter *K* van konijnen, dan krijgen we:

$$K_{nieuw} = K_{oud} + g \times K_{oud} - s \times K_{oud}$$

Als je begint met een populatie van 20 konijnen, dan sterven er in het eerste jaar $1/5 \times 20 = 4$ konijnen en worden er $15 \times 20 = 300$ konijnen geboren. Aan het eind van het jaar zijn er dan $20 - 4 + 300 = 316$ konijnen.

3 Neem het aantal van 20 konijnen als startwaarde en bereken de populatiegrootte aan het eind van jaar 1, 2 en 3. Vul hieronder in.

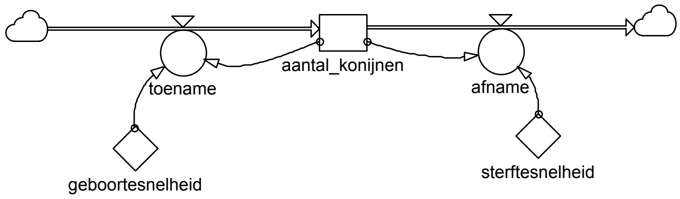
Jaar 1:

Jaar 2:

Jaar 3:

Je ziet, het gaat hard. Het gaat echter nog niet hard genoeg: de jongen uit jaar 1 wachten niet met voortplanten tot het jaar voorbij is: ze zijn al na enkele maanden geslachtsrijp en dragen vanaf dat moment zelf ook weer bij aan de bevolkingsgroei. Je krijgt dus een 'rente-op-rente' effect zoals je dat ook uit de wiskunde kent. Om het effect daarvan te onderzoeken is het handig om de computer het rekenwerk te laten doen. We gebruiken daarvoor het programma Powersim. Waarschijnlijk zou deze berekening op je grafische rekenmachine nog iets sneller gaan, maar het voordeel van Powersim boven je grafische rekenmachine is dat je met Powersim ook de ingewikkelder berekeningen verderop in dit boekje kunt uitvoeren.

In Powersim begint het maken van een model met het tekenen van een schema waarin alle variabelen en hun relaties worden weergegeven. Daarna pas vul je de benodigde getallen en formules in. Het schema voor de groeiende konijnenpopulatie is weergegeven in figuur 2.



Figuur 2 Powersimmodel van groei en sterfte in een konijnenpopulatie.

4 Je ziet een afbeelding van een model van de bovenbeschreven groei van de populatie konijnen. Start Powersim en bouw dit model op het scherm na:

- **a** Het belangrijkste onderwerp van het model is het aantal konijnen. Begin daarom met het plaatsen van het aantal konijnen in je model. Je gebruikt hiervoor een voorraadgrootheid (📖 p. 5, De betekenis van de symbolen in een model). Deze krijgt de naam 'aantal konijnen'.
- **b** Vervolgens voeg je de geboorten toe. Geboorten kun je zien als een instroom van nieuwe konijntjes in de 'voorraad' konijnen die al aanwezig is. Daarvoor gebruik je de instroompijl (📖 p.17, Stroomgrootheid plaatsen). Het bolletje dat aan de instroompijl hangt krijgt de naam 'toename'.
- **c** Nu volgt de afname door sterfte. Deze konijnen verdwijnen uit de aanwezige voorraad konijnen. Daarvoor gebruik je dezelfde stroompijl, alleen is het hier een uitstroompijl: hij wijst uit de konijnenvoorraad. Het bolletje heet hier 'afname'.
- **d** Zoals je in de formules al hebt gezien hangt de toename af van de geboortesnelheid. Die moet je eerst in het model invoegen. Omdat de geboortesnelheid constant is neem je hiervoor een 'constante' Deze geef je de juiste naam en je trekt een relatiepijl naar 'toename'.
- **e** Hoe meer konijnen er zijn, hoe harder de toename gaat. De toename hangt dus niet alleen af van geboortesnelheid maar ook van het aantal konijnen dat al aanwezig is. Dit geef je aan met een relatiepijl van de konijnenvoorraad naar toename.

f De afname hangt op dezelfde manier af van de sterftesnelheid en het aantal aanwezige konijnen. Geef ook dit aan in het model.

Nu is de modelschets af. Alle relaties zijn aangegeven, alleen heb je nog geen aantallen ingevuld en ook geen formules. Het model weet nu dus wel wat waarvan afhangt, maar nog niet hoe het hiermee moet rekenen. In alle vakjes waar een vraagteken staat moet nog iets ingevuld worden.

g Dubbelklik op aantal_konijnen en vul in het vak *Definition* voor het beginaantal 20 in.

h Dubbelklik op geboortesnelheid. Vul bij Definition als waarde 15 in.

i Vul als waarde voor sterftesnelheid 1/5 in (of 0.2).

j Je ziet nu nog vraagtekens bij toename en afname. Dubbelklik op het vraagteken van toename. Je ziet nu onder *Linked Variables* de variabelen waarmee je toename kunt uitrekenen. Je moet nu bij *Definition* een formule invullen waarin je deze variabelen gebruikt. In dit geval wordt dat:

```
geboortesnelheid * aantal_konijnen.
```

k Doe hetzelfde bij de uitstroompijl met aantal_konijnen en sterftesnelheid.

l Tenslotte moet het model nog weten hoeveel jaar het moet doorrekenen. Dat kun je instellen onder *Simulate | Simulation Setup*. Als je hier voor de Stoptime bijvoorbeeld 10 invult dan rekent het model van jaar 0 tot 10.

Het model heeft nu alle noodzakelijke gegevens om te gaan rekenen. Om ook nog te zien wat de uitkomsten zijn moet je een tabel invoegen (🕮 p. 12, Resultaten weergeven in grafiek of tabel). Om het aantal konijnen in de tabel te zien moet je het vakje van 'aantal_konijnen' in de tabel slepen. Vervolgens laat je het model doorrekenen (🕮 p. 8, Model starten).

5 Neem de modeluitkomsten over in de middelste kolom (Aantal konijnen) van de onderstaande tabel (de rechterkolom komt pas bij opgave 6 aan de beurt).

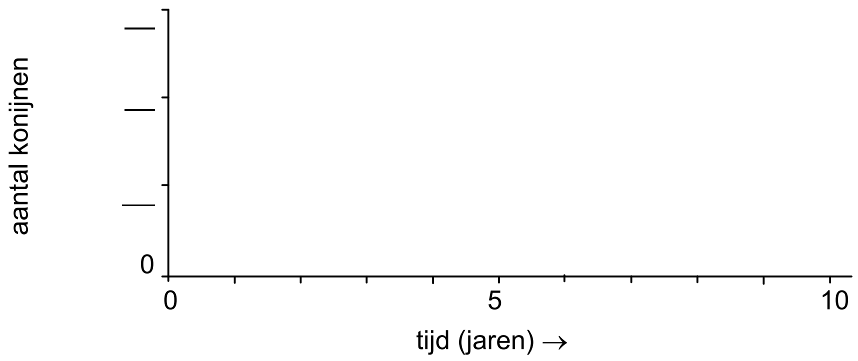
Jaar	Aantal konijnen	Aantal konijnen (bij stapgrootte 0,5)
1:		
2:		
3:		
4:		
5:		
6:		
7:		
8:		
9:		
10:		

Tot nu toe heeft het model hetzelfde gedaan wat je bij opgave 3 met de hand gedaan hebt, alleen voor een paar extra jaren. Nu willen we onderzoeken wat het effect is als de jongen al na enkele maanden geslachtsrijp zijn.

6 Stel dat de jongen al na een half jaar gaan meedoen aan de voortplanting, dan moet je dus steeds het aantal konijnen na een halfjaar uitrekenen en dat aantal gebruiken voor de voortplanting van het volgende halfjaar. In Powersim kan dat door de rekentijdstap in te stellen op een half: kies Simulate | Simulation Setup en vul in het hokje Time Step de waarde 0,5 in[3]. Laat het model opnieuw doorrekenen en neem voor de hele jaren de uitkomst over in de kolom ‘Aantal konijnen bij stapgrootte 0,5’ van opgave 5. Sla je model nu op als konijn1.sim.

7 Wat verandert er als je de tijdstap nog kleiner maakt (bijv. 3 maanden, 1 maand, 1 week)?

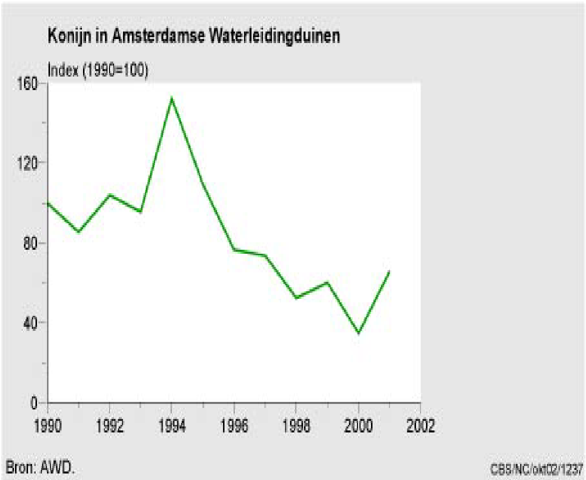
8 De groeipatronen die je tot nu hebt gezien zijn voorbeelden van exponentiële groei. Uitgezet in een grafiek krijg je een meer of minder steile J-curve. Start konijn1.sim op en voeg een grafiek in (📖 p. 12, Resultaten weergeven in grafiek of tabel). Schets het verloop van de grafiek hieronder, geef het schaalbereik van de y-as aan.

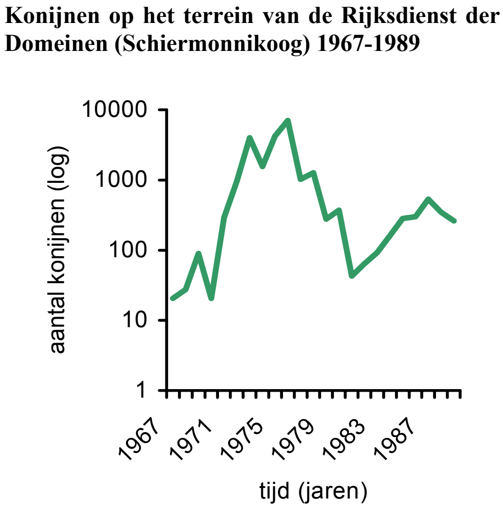


[3] Het hangt van de instellingen van je computer af of je hier een komma of een punt moet gebruiken. Op de meeste computers is dit een komma. Dat is anders bij het invullen van formules in Powersim, daar gebruik je altijd een decimale punt

Remming: logistische groei

Tot nu toe hebben we onderzocht wat er zou gebeuren als het konijn zich in paradijselijke omstandigheden ongehinderd kan voortplanten. De werkelijkheid ziet er anders uit. Voor het schrijven van deze onderwijsmodule zijn we op zoek gegaan naar gegevens over de ontwikkeling van de konijnenpopulaties in Nederlandse natuurgebieden. We ontdekten dat er maar weinig betrouwbare tellingen gedaan zijn. Wel is duidelijk dat er in de loop van de jaren regelmatig forse veranderingen optreden (zie figuur 3).





Figuur 3 Historisch verloop van twee konijnenpopulaties

9 Bedenk een mogelijke oorzaak van de sterke stijging in 1994 (links) en 1973 (rechts).

Sommige veranderingen zijn eenvoudig te verklaren. Zo werd in 1991 voor het eerst de ziekte VHS gesignaleerd bij Nederlandse konijnen. In de jaren daarna groeide dit uit tot een epidemie waardoor de konijnenpopulatie sterk afnam. Die epidemie is echter al lang weer voorbij en toch blijft de populatie nog ver onder de oude omvang. Dat de populatie in de eerste jaren na 1991 nog sterk stijgt lijkt ook niet echt logisch.

10 Verklaar waarom de grote daling pas na 1994 inzet.

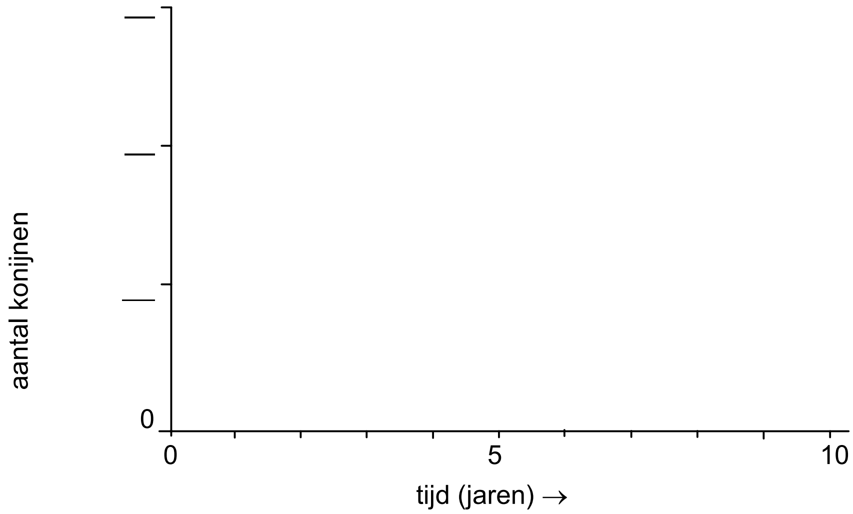
In het vervolg van deze module proberen we het verloop van zulke grafieken verder te verklaren en misschien ook te voorspellen. Mensen zoeken al heel lang naar verklaringen voor dit soort natuurverschijnselen. Een goed voorbeeld van het soort verklaringen waar mensen dan op komen is het onderstaande verhaal:

> Lang geleden maakte Frith de wereld. Hij maakte ook alle sterren en de wereld is een van de sterren. Hij maakte ze door zijn uitwerpselen over de hemel te verspreiden en daardoor komt het dat het gras en de bomen zo dicht op de wereld groeien. Frith doet de rivieren stromen. Zij volgen hem terwijl hij langs de hemel gaat en wanneer hij de hemel verlaat zoeken zij hem de hele nacht. Frith maakte alle zoogdieren en vogels, maar toen hij ze pas gemaakt had waren ze allemaal eender. De spreeuw en de torenvalk waren vrienden en beide aten zaden en vliegen. En de vos en het konijn waren vrienden en zij aten beiden gras. En er was gras in overvloed en er waren volop vliegen, omdat de wereld nieuw was en Frith de hele dag stralend en warm erop neer scheen.
>
> El-ahrairah nu verkeerde in die tijd onder de dieren en hij had vele vrouwen. Hij had zoveel vrouwen dat ze niet te tellen waren, en de vrouwen hadden zoveel jongen dat zelfs Frith ze niet kon tellen en zij aten het gras en de paardebloemen en de slaplanten en de klaver en El-ahrairah was de vader van allen.'
>
> 'En na een tijdje', vervolgde Paardebloem, 'na een tijdje begon het gras dun te worden en de konijnen zwierven overal heen, zich ondertussen vermenigvuldigend en etend. Toen zei Frith tegen El-ahrairah: "Prins Konijn, als je je volk niet in bedwang kunt houden, zal ik een manier vinden om ze in bedwang te houden. Dus let goed op wat ik zeg." Maar El-ahrairah wilde niet luisteren en hij zei tegen Frith: "Mijn volk is het sterkste ter wereld, want het plant zich sneller voort en eet meer dan welk ander volk ook. En daaruit blijkt hoezeer zij van Heer Frith houden, want van alle dieren reageren zij het meest op zijn warmte en vrolijkheid."
>
> Frith zou El-ahrairah meteen hebben kunnen doden, maar hij wilde hem in de wereld houden. (….) Hij maakte bekend dat hij een grote vergadering zou houden en dat hij op die vergadering elk zoogdier en elke vogel een geschenk zou geven om ieder van de anderen te doen verschillen. (…) En zo kwamen op hun beurt de vos, de hermelijn en de wezel. En Frith schonk elk van hen de slimheid en de felheid en de begeerte om te jagen en te doden en de kinderen van El-ahrairah op te eten. En zo gingen zij heen van Frith, van niets anders vervuld dan de honger om de konijnen te doden.
>
> uit *Waterschapsheuvel* van Richard Adams

De verklaring van Adams is nogal sprookjesachtig, met een opperwezen dat van bovenaf ingrijpt om de natuur bij te sturen. Als in dit verhaal het aantal konijnen teveel zou dalen, moet Frith opnieuw ingrijpen om de konijnen te helpen enzovoorts. Zo kun je natuurlijk verklaren dat het aantal konijnen dat we zien ongeveer in evenwicht blijft, maar als biologische verklaring is dit niet erg acceptabel. Wat we in ieder geval wel van Adams kunnen overnemen is het idee dat het konijn niet alleen op de wereld is. In biologentermen: het konijn maakt deel uit van een levensgemeenschap. Dat is de verzameling van alle levende wezens (bacteriën, schimmels, planten en dieren) die samen in een bepaald gebied, zoals ons duingebied, leven en invloed op elkaar uitoefenen.

11 In die levensgemeenschap zijn er allerlei factoren die ervoor zorgen dat de sterftesnelheid in de praktijk hoger uitvalt en de geboortesnelheid lager dan in het ideale geval, zoals in de eerste opgaven. Noem een aantal remmende factoren in de levensgemeenschap.

12 Probeer in het model wat er gebeurt als je *g* lager kiest en/of *s* hoger. Schets je resultaten voor een paar verschillende keuzes van *g* en *s*. Merk op dat bij een kleinere groeisnelheid het plaatje meer gaat lijken op de J-curves die je kent uit je biologieboek.



13 Afhankelijk van de waarden die je kiest voor *g* en *s* zijn er drie mogelijke toestanden: de populatie groeit, de populatie blijft gelijk, of de populatie daalt. Geef voor ieder van de drie gevallen aan welke relatie er bestaat tussen *g* en *s*.

Populatie groeit:

Populatie blijft gelijk:

Populatie daalt:

Je hebt dus gezien dat bij een geschikte keuze van *g* en *s* de populatie constant kan blijven. In dat geval geldt dus dat als er in het begin 1000 konijnen zijn, er altijd precies 1000 konijnen zullen zijn. Dat is echter niet wat je van een biologisch evenwicht verwacht. In de biologie gaan we ervan uit dat de regulatie van de konijnenpopulatie niet van buiten af opgelegd wordt, maar dat zich 'vanzelf' een bepaald niveau instelt doordat als er meer konijnen zijn de remmende factoren (zie vraag 11) steeds sterker worden, terwijl als er minder konijnen zijn, de omstandigheden voor de achterblijvers steeds gunstiger worden, waardoor de populatie weer toeneemt.

Konijnen tellen

Om te bepalen of de populatie toeneemt, afneemt of gelijk blijft is nog niet zo eenvoudig. Je zult allereerst op een aantal verschillende tijdstippen moeten achterhalen hoeveel konijnen er in rondlopen. Je kunt natuurlijk in het veld gaan zitten en tellen hoeveel er voorbij komen.

14 Geef enkele redenen waarom dit geen goede schatting oplevert van het aantal konijnen in dat gebied.

15 Een alternatief zou zijn de aantallen door jagers geschoten konijnen te tellen. In hoeverre is deze methode al dan niet betrouwbaar?

Om een betere schatting te krijgen worden verschillende methoden gebruikt. In plaats van de afschotgegevens van plezierjagers is in het verleden wel gebruik gemaakt van afschot volgens een vast protocol: ieder jaar op een vaste plek, gedurende een vaste tijd zoveel mogelijk konijnen schieten. Je kunt daar niet direct uit afleiden hoeveel konijnen er in dat gebied rondliepen, maar wel of het aantal toe- of afneemt. Een meer konijnvriendelijke methode is de merk-en-terugvangmethode (zie intermezzo).

Intermezzo Bepaling van de konijnendichtheid dmv. de merk-en-terugvangmethode

Eerst wordt in een gebied met een bekende oppervlakte een flink aantal konijnen gevangen. Zij krijgen een aluminium oormerkje, waarna ze weer worden losgelaten. Na een paar weken worden er opnieuw veel konijnen gevangen. Daarvan is een bepaald aantal gemerkt. Met behulp van de onderstaande formule wordt nu het totale aantal konijnen in een bepaald gebied geschat:

$$\frac{\text{aantal konijnen gemerkt}}{\text{totaal aantal konijnen}} = \frac{\text{gemerkte konijnen in tweede vangst}}{\text{totaal in tweede vangst}}$$

16 Deze methode kan een betrouwbaar beeld geven van het aantal konijnen op een niet al te groot eiland. Als je de methode toepast om het aantal konijnen in een deel van de Nederlandse duinen te bepalen zullen de resultaten minder betrouwbaar zijn. Leg uit waarom, gebruik daarbij de begrippen ‘populatie’ en ‘grenzen van het ecosysteem’.

Vaak is in de loop van de jaren de telmethode veranderd, bijvoorbeeld van afschot naar merken en terugvangen. Hoewel beide methoden ieder voor zich betrouwbare gegevens kunnen opleveren over populatiegroei of -afname, kun je geen goede conclusies trekken als in het ene jaar volgens een andere methode geteld is dan in het andere jaar.

17 Verklaar dit.

Dichtheidsafhankelijke regulatie

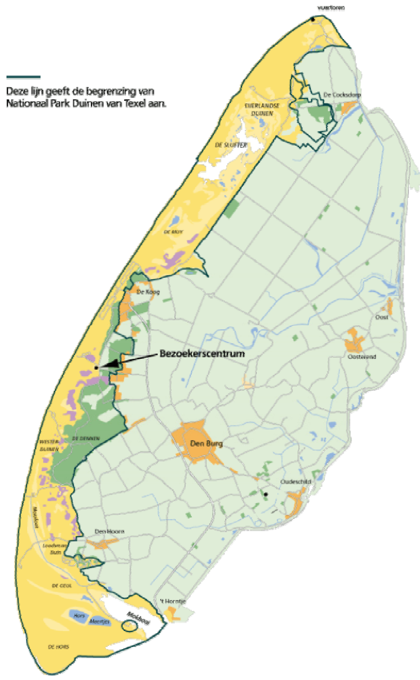
We hebben het nu wel over de aantallen konijnen, maar je zou op het eerste gezicht toch denken dat in een twee keer zo groot gebied ook dubbel zoveel dieren kunnen leven. Het lijkt daarom een goede aanname dat de omstandigheden meer afhangen van de dichtheid *D* dan van de populatiegrootte op zich. De dichtheid kun je berekenen met de formule:

$$D = K / A$$

waarin *A* de oppervlakte is van het leefgebied en *K* de grootte van de populatie konijnen.

18 Noem factoren die ongunstiger worden naarmate de dichtheid toeneemt. Waarop hebben deze factoren de meeste invloed, de sterftesnelheid of de geboortesnelheid?

19 Voer dichtheid in in je model. Ga uit van het duingebied van Texel met een oppervlakte van 4800 ha (1 ha = 10.000 m^2 = 0,01 km^2).



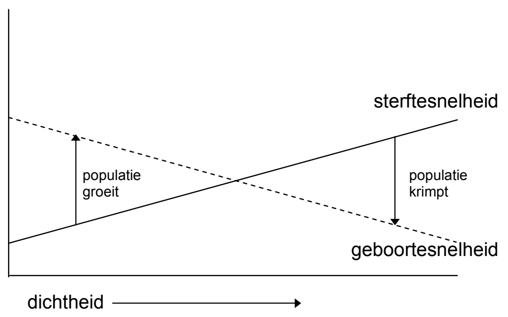
Figuur 4 Het duingebied van Texel.

Met behulp van de merk-en terugvangmethode heeft men bepaald dat er gemiddeld ongeveer 10 konijnen per ha voorkomen. Bereken hoeveel konijnen er dan zijn op Texel. Voer dit aantal in bij aantal_konijnen.

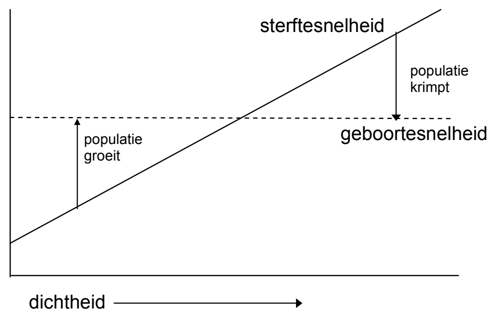
a Voeg een constante “oppervlakte” toe in je model met de waarde 4800 (ha).

b Zet een rekengrootheid “dichtheid” in je model met daarin een formule.

De geboorte- en de sterftesnelheid kunnen beide variabel zijn onder invloed van de dichtheid. Dat maakt het lastig precies in de vingers te krijgen wat er met de populatie gebeurt. We kunnen het ook iets vereenvoudigen zonder dat dit voor het modelresultaat uitmaakt. Je hebt in opgave 13 gezien dat de groei van de populatie uiteindelijk alleen afhangt van het verschil tussen *g* en *s*. Het maakt dus voor het uiteindelijke resultaat niet uit of je de geboorte laat dalen en de sterfte laat stijgen (figuur 5a) of dat je de geboorte constant houdt en de sterfte iets harder laat stijgen (figuur 5b).



Figuur 5a Geboorte- en sterftesnelheid beide afhankelijk van dichtheid.



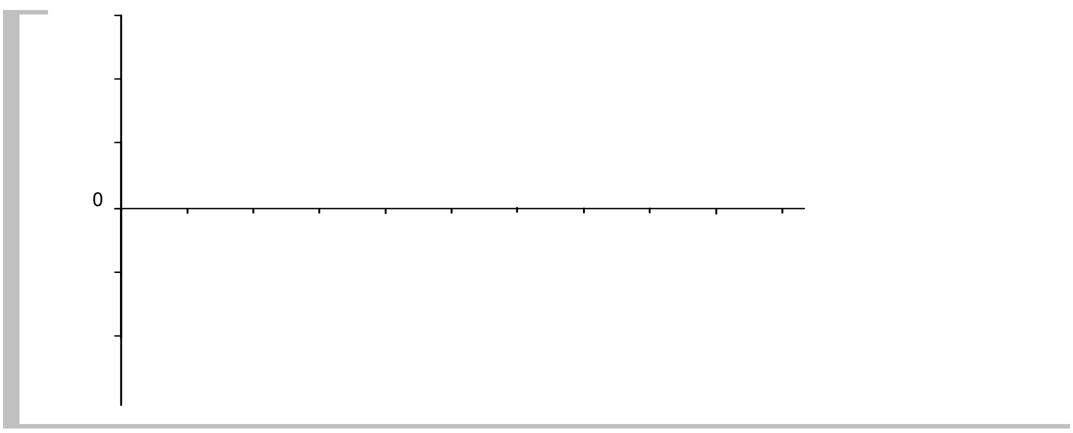
Figuur 5b Geboorte- en sterftesnelheid verlopen anders, maar het netto-effect blijft gelijk.

Uitgaande van figuur b zou je de reële sterftesnelheid kunnen beschrijven met de volgende formule:

$$s_{real} = s \times (1 + \text{dichtheid})$$

In je model moet je dan s_{real} toevoegen. De ‘afname’ is nu niet meer afhankelijk van *s* maar van s_{real}. Je moet nu s_{real} in plaats van *s* met een relatiepijl verbinden met aantal_konijnen.

20 Laat je model doorrekenen en schets hieronder het resultaat.



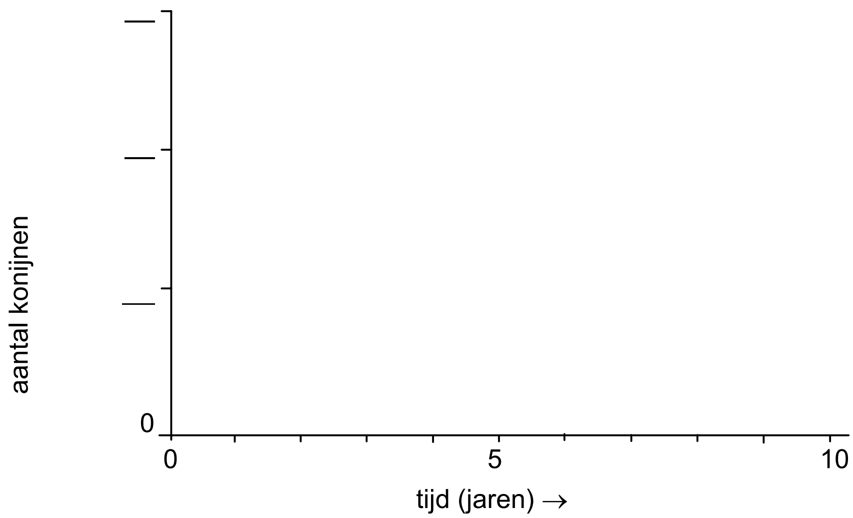
Je ziet dat er vreemde schommelingen optreden waarbij het aantal konijnen zelfs negatief wordt. Dat is natuurlijk niet realistisch. De negatieve aantallen worden veroorzaakt door de gebruikte manier van rekenen. We zijn eerder uitgegaan van de volgende formule:

nieuwe populatie = oude populatie + (toename - afname)

Als de netto-verandering negatief wordt, en het getal wordt groter dan de oude populatie, dan zal in de volgende rekenstap de nieuwe populatie negatief worden. Deze manier van rekenen is dus alleen geschikt als de verandering per rekenstap niet te groot is in verhouding tot de populatiegrootte. Om dit probleem te voorkomen kun je bij *Simulate* | *Simulation Setup* | *Integration Method* Euler vervangen door RK4 variable step, deze rekenmethode is minder gevoelig voor dit probleem (📖 p. 30, Appendix: Hoe Powersim rekent).

Sla het model op als konijn2.sim.

21 Onderzoek het gedrag van dit model voor verschillende waarden van *g*, *s,* het oppervlak *A* en het beginaantal konijnen (dus van de aanvangsdichtheid). Schets kwalitatief het verloop van de grafiek. Welke van deze factoren hebben wel invloed op de grootte van de uiteindelijke populatie, welke niet?[4]



Je ziet dat de populatie in het model uiteindelijk steeds op een vaste waarde uitkomt. Deze vaste waarde noemen we de draagkracht (C van carrying capacity) van het gebied.

[4] Als het goed is eindigt de populatie in je grafiek op een stabiel niveau (horizontale asymptoot). Soms lukt dat niet goed en blijft de grafiek op en neer springen. In dat geval moet je de Time Step waarmee het model rekent kleiner kiezen.

De Belgische wiskundige Verhulst heeft veel onderzoek gedaan aan dit groeimodel, dat ook wel bekend staat onder de naam logistische groei. Hij schreef de formule iets anders dan wij hier gedaan hebben. Hij nam de geboorte- en de sterftesnelheid samen tot een netto-groeisnelheid i en hij schreef:

dK/dt = i × K

waarin:

i = (g-s) × (1-K/C)

Het is niet direct duidelijk dat deze formule overeenkomt met het model dat we hiervoor gebruikt hebben, maar dat blijkt wel zo te zijn als je voor *C* als waarde kiest (zie wiskundig intermezzo hiernaast):

C = A × (g/s -1)

De formulering van Verhulst heeft twee belangrijke voordelen: ten eerste kun je in deze formule direct zien dat de groeisnelheid nul wordt als *K* = *C*. Ten tweede, en dat was zeker in de tijd van Verhulst nog belangrijker, kun je deze vergelijking met de hand oplossen (zie intermezzo).

Wij doen dat echter niet, we werken verder met Powersim.

22 Wat gebeurt er als je met een populatiegrootte ver boven de draagkracht begint? Schets de grafiek.

Intermezzo Afleiding Verhulst model

In de voorgaande paragraaf gebruikten we:

$$g = \text{constante}$$

$$s_{\text{real}} = s(1+\frac{K}{A})$$

De groeisnelheid *i* van de populatie was dus:

$$i = g - s(1+\frac{K}{A})$$

dat kun je herschrijven tot:

$$\begin{aligned} i &= g - s - \frac{sK}{A} \\ &= \frac{g-s}{g-s}\left(g - s - \frac{sK}{A}\right) \\ &= (g-s)\left(1 - \frac{sK}{A(g-s)}\right) \\ &= (g-s)\left(1 - \frac{K}{A(g-s)/s}\right) \\ i &= (g-s)\left(1 - \frac{K}{C}\right) \text{ met } C = A(g-s)/s \end{aligned}$$

De differentiaalvergelijking voor de groei van het aantal konijnen wordt nu:

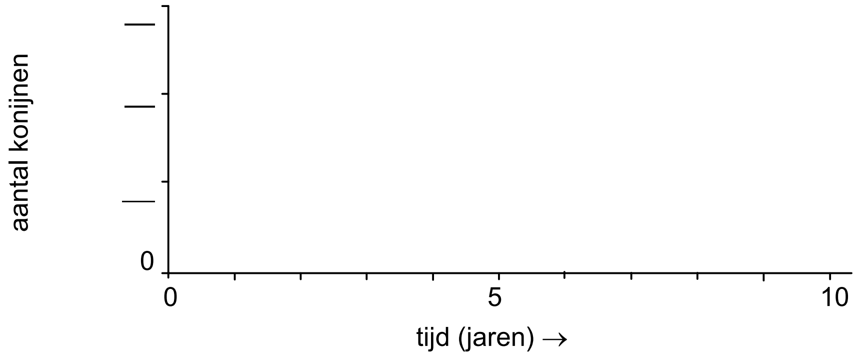
$$\frac{dK}{dt} = iK, \text{ met } K(0) = K_0$$

$$\frac{dK}{dt} = (g-s)\left(1-\frac{K}{C}\right)K$$

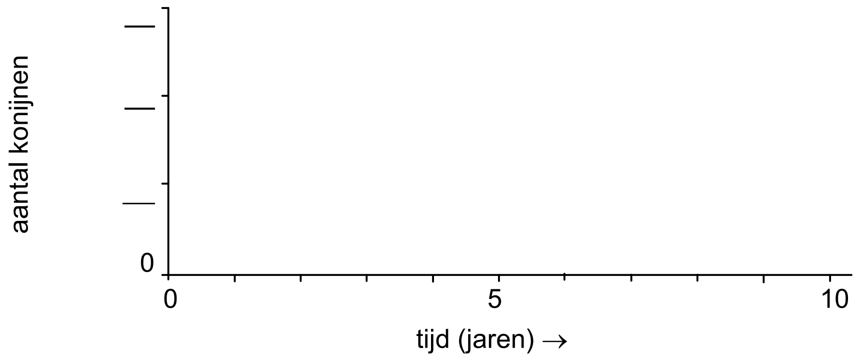
De differentiaalrekening levert de volgende oplossing (de grafiek kun je op je grafische rekenmachine bekijken):

$$K(t) = K_0 \, e^{(g-s)t} \, \frac{C}{C + K_0 \, \left(e^{(g-s)t} - 1\right)}$$

23 Bouw nu het model volgens de formulering van Verhulst in Powersim. Let op: anders dan in het vorige model heb je nu geen uitstroompijl, maar alleen een instroompijl voor de groeisnelheid *i*. De sterftesnelheid wordt al meteen van de geboortesnelheid afgetrokken. Als de sterftesnelheid groter wordt dan de geboortesnelheid, wordt *i* negatief. In Powersim gaat de instroom dan ‘tegen de stroom in’, zodat aantal konijnen zal afnemen. Voeg een grafiek in en laat het model voor een periode van 10 jaar doorrekenen.



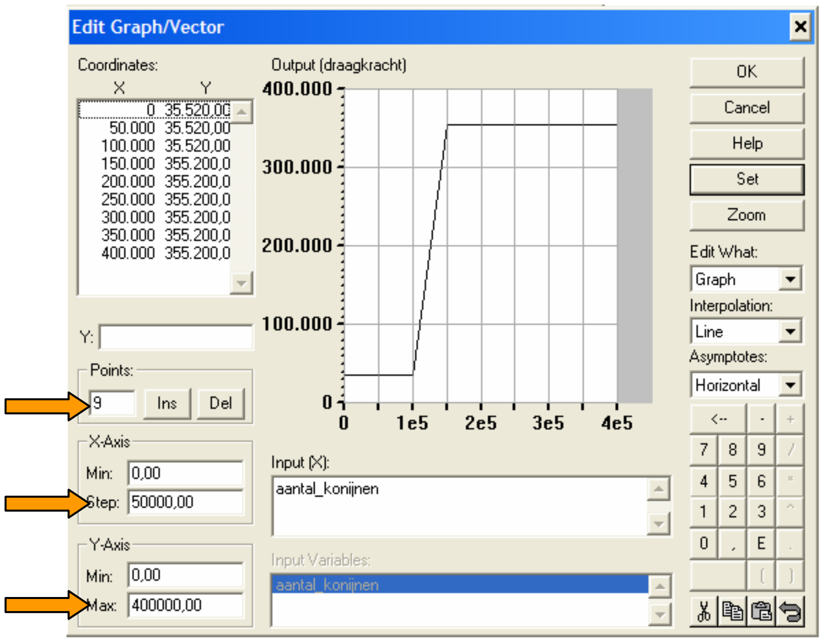
24 Deze grafiek lijkt niet erg op de S-curve uit je biologieboek: hij is veel steiler en hoekiger. Je kunt de grafiek meer laten lijken op de S-curve uit je boek door de waarde van slechts één modelvariabele aan te passen. Doe dit, schets het verloop van de grafiek en noteer welke aanpassing heeft geleid tot het gewenste resultaat. Sla dit model op als verhulst.sim.



In het model van Verhulst zie je dat de dichtheid altijd gelijk wordt aan de draagkracht. Je zou dus verwachten een populatie die door een epidemie gedecimeerd wordt na verloop van tijd weer op het oude niveau terugkeert. Zo'n situatie deed zich voor toen in 1991 onder de konijnen een VHS-epidemie uitbrak. De dichtheid liep sterk terug en is sindsdien nauwelijks gestegen, hoewel de ziekte inmiddels grotendeels is uitgewoed (zie figuur 3).

De oorzaak voor deze blijvende afname blijkt te liggen in de vegetatie die in de tussentijd van samenstelling veranderd is. De draagkracht wordt voornamelijk bepaald door de vegetatie, het voedsel voor konijnen. De ontwikkeling van de vegetatie hangt natuurlijk af van abiotische factoren als lichtintensiteit, temperatuur en zoutgehalte van de bodem, maar ook van de konijnendichtheid. Bij een lage dichtheid verandert de opbouw van de vegetatie. Als het aantal konijnen op het eiland gedurende enige tijd onder een kritische grens komt, kunnen planten zoals zandzegge en duinriet uitgroeien tot taaie volwassen planten, die niet eetbaar zijn voor een niet herkauwende diersoort als het konijn. Deze plantensoorten gaan dan in de vegetatie overheersen en de draagkracht daalt tot een fractie van de oorspronkelijke waarde. Anders dan in het model van Verhulst is aangenomen blijkt de draagkracht van een gebied dus geen constante.

25 We passen het model van Verhulst nu aan om de bovenbeschreven situatie goed weer te geven. Als kritische grens kiezen we een populatie van 100000 konijnen. Als de populatie onder die waarde daalt zakt de draagkracht naar 10% van zijn oorspronkelijke waarde. Maak de draagkracht *C* afhankelijk van *aantal_konijnen* met behulp van de functie Graph (p. 22, Een grafiek tekenen in plaats van een formule invullen).



Figuur 6 Een Powersimscherm met de Graph-functie.

Onderzoek in een model met vaste draagkracht en variabele draagkracht verschillende beginaantallen konijnen en vul onderstaande tabel in.

Beginaantal konijnen	Eindwaarde bij constante draagkracht	Eindwaarde bij variabele draagkracht
400000		
200000		
101000		
99000		
24000		
12000		
6000		

Prooi en predator: het Lotka-Volterramodel

Ook in het aangepaste Verhulstmodel bleek de konijnenpopulatie op een stabiel niveau te eindigen. Dat niveau kon hoog of laag zijn, maar uiteindelijk werd het aantal konijnen constant. In werkelijkheid fluctueert het aantal konijnen voortdurend. Dat wordt niet alleen veroorzaakt door veranderingen in de draagkracht. Er zijn nog andere factoren waar we rekening mee moeten houden zoals variaties in de temperatuur, de hoeveelheid zeewater die een duingebied binnenstroomt of het aantal predatoren (roofdieren) in dat gebied.

26 Geef aan bij welke van die drie factoren er sprake kan zijn van een verandering die afhankelijk is van de dichtheid van de konijnpopulatie. Leg ook uit dat alleen de door jou gekozen verandering of veranderingen regulerend kan of kunnen werken op de dichtheid van de konijnenpopulatie.

Figuur 7: A.J. Lotka

Figuur 8: predator en prooi

Figuur 9: V. Volterra

Van de relatie tussen konijnen en hun predatoren kun je modellen maken. De Italiaan Vito Volterra en de Amerikaan Alfred Lotka ontwierpen onafhankelijk van elkaar een model waarin prooien en predatoren elkaar beïnvloeden. Zij gingen van de volgende twee veronderstellingen uit:

- De sterfte van konijnen hangt mede af van het aantal vossen: hoe meer vossen, hoe meer konijnen worden opgegeten;
- De geboorte van vossen hangt mede af van het aantal konijnen: hoe meer konijnen, hoe meer jonge vossen.

In formule (met konijnenpopulatie K en vossenpopulatie V):

$$K_{\text{nieuw}} = K_{\text{oud}} + \underbrace{g \times K_{\text{oud}}}_{\text{geboorten}} - \underbrace{s \times K_{\text{oud}} \times V_{\text{oud}}}_{\text{opgegeten}}$$

$$V_{\text{nieuw}} = V_{\text{oud}} + \underbrace{c \times K_{\text{oud}} \times V_{\text{oud}}}_{\text{geboorten}} - \underbrace{m \times V_{\text{oud}}}_{\text{sterften}}$$

waarin g = geboortesnelheid konijnen; s = 'vraatkans' bij gegeven vossenpopulatie; c = 'omzettingsnelheid' van opgegeten konijnen in jonge vossen; m = sterftesnelheid vossen.

27 Bouw je model konijn1.sim uit tot een predator-prooimodel. Als gebied nemen we weer het eiland Texel (zie pag. 11). Zoals bekend leven daar gemiddeld zo'n 10 konijnen per hectare. Voor vossen is bij veldonderzoek een dichtheid van 2 vossen/km^2 gevonden, dus op 4800 ha zijn dat er 96. Ga ervan uit dat een vos elf jaar leeft en dat de vrouwtjesvos (het moertje) één keer per jaar vier jongen werpt.

a Schets eerst het model.

b De constanten *m* en *g* kun je zelf afleiden uit de beschikbare gegevens. De constanten *s* en *c* kun je niet afleiden uit de gegeven informatie: *s* is zoiets als de kans dat een konijn als het bij een vos in de buurt komt ook opgegeten wordt, *c* is zoiets als het aantal jongen dat een vos kan maken per opgegeten konijn. Beide hangen af van allerlei externe factoren (bijvoorbeeld hoeveel schuilmogelijkheden het landschap aan een konijn biedt of de mogelijkheid voor een vos om een partner te vinden). We weten echter wel één ding, namelijk dat in een evenwichtssituatie, waar *K* en *V* beide constant zijn, geldt:

$$g \times K = s \times K \times V$$

en

$$c \times K \times V = m \times V$$

Welke waarden vind je voor *s* en *c*, als je de waarden voor *K* en *V* invult en voor *g* en *m* afleidt? Vul de afgeleide en gevonden waarden hieronder in.

m =

g =

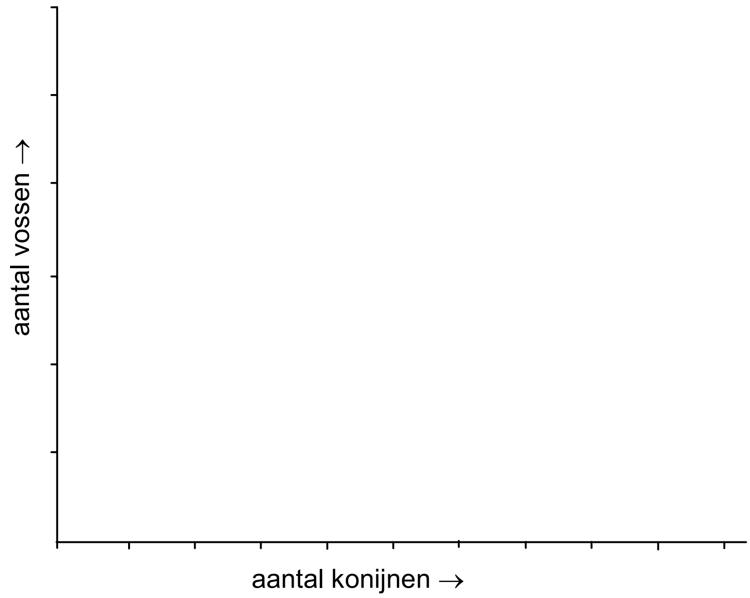
s =

c =

28 Een vos weegt gemiddeld 8 kg, een konijn gemiddeld 2 kg. In de ecologie geldt als vuistregel dat de verhouding in biomassa tussen producenten, consumenten 1^e orde en consumenten 2^e orde is als 100:10:1. Bereken met behulp van deze gegevens hoeveel vossen er op Texel zouden kunnen leven bij het gegeven aantal van 48000 konijnen. Verklaar het verschil met de gevonden waarde van 96 vossen.

29 Voeg een grafiek in voor het konijn en een voor de vos. Gebruik de RK4 integratiemethode (🕮 p. 24, Appendix: Hoe Powersim rekent). Laat het model nu een periode van 50 jaar doorrekenen. Wat is de periode van de schommelingen die je ziet optreden bij konijn en vos? En welk van de twee populaties bereikt steeds als eerste een top? Sla je model op als konvos.sim.

30 Voeg nu een xy-grafiek (fasediagram) in (🕮 p. 28, Appendix: Overzicht knoppen op de taakbalk) waarin je het aantal konijnen op de x-as weergeeft en het aantal vossen op de y-as. Laat het model doorrekenen. Teken de grafiek die je krijgt hieronder. Beweegt de grafiek met de klok mee of ertegen in? Verklaar de beweging die je ziet met behulp van de relatie tussen de aantallen prooidieren en predatoren.



Wanneer wordt een ziekte een epidemie?

Al in de inleiding zag je dat ook ziekten een sterke invloed kunnen hebben op het aantal konijnen. In 1953 bereikte het myxoma-virus ons land, waarna een heftige epidemie uitbrak, waarvan zeer veel konijnen het slachtoffer werden. In 1991 werden de konijnen opnieuw getroffen: nu door het VHS-virus. In veel gebieden liep de konijnenstand terug tot 10% van het aantal dat vóór het uitbreken van de VHS-epidemie onze duinen bevolkte. Zoals je in figuur 1 op blz. 7 zag begon het grote sterven pas na 1994, drie jaar na de eerste ziektegevallen. Hoewel de ziekte inmiddels geen epidemie meer vormt is het virus nog steeds in de populatie aanwezig. Om de een of andere reden kan het virus op dit moment geen epidemie veroorzaken. We proberen te verklaren hoe dat komt.

In 1927 maakten de Schotten Kermack en McKendrick een wiskundig model waarin zij de ontwikkeling van een epidemie in een populatie probeerden te beschrijven. Na enkele latere aanpassingen zag hun model er als volgt uit:

Als VA_{oud} de vatbare konijnen weergeeft en Z_{oud} de konijnen die door een besmettelijke ziekteverwekker zijn aangestoken, dan geldt:

$$VA_{nieuw} = VA_{oud} + g \times VA_{oud} - b \times VA_{oud} \times Z_{oud}$$

$$Z_{nieuw} = Z_{oud} + b \times VA_{oud} \times Z_{oud} - v \times Z_{oud}$$

waarbij g = groeisnelheid konijnen (geboorte – natuurlijke sterfte), b = besmettelijkheid ziekteverwekkers en v = virulentie ziekteverwekkers (of ziekteverwekkende kracht = 1/verwachte levensduur van een besmet dier).

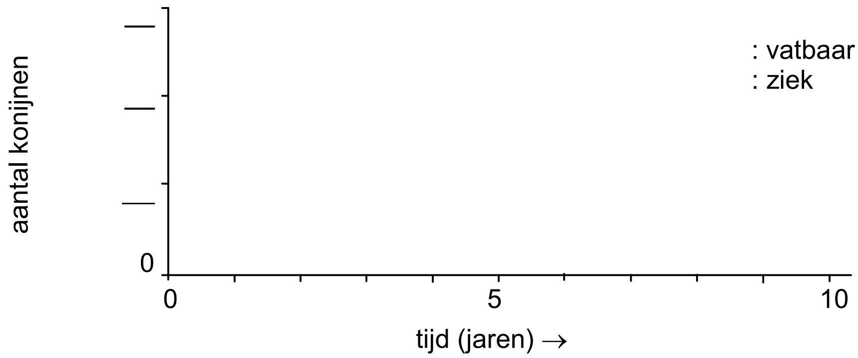
31 Welke aannames worden in dit model gedaan over het herstel en de voortplanting van zieke konijnen?

32 Maak een Powersimmodel met behulp van deze gegevens.

a Schets om te beginnen hieronder het model.

b Neem als beginwaarden voor vatbaren 50 en zieken 4. Neem voor de groeisnelheid g de waarde 14,8. Geef de besmettingskans b de waarde 0.00003 en ga ervan uit dat een besmet dier nog 1/12 jaar te leven heeft (virulentiegraad v = 12). Sla het model op als epid1.sim. Kies als rekenmethode RK4. Bij de normale instellingen voert Runge-Kutta de berekeningen correct uit, maar worden er in de grafiek te weinig puntjes getekend om de snelle veranderingen goed weer te geven waardoor alsnog een onzingrafiek ontstaat. Kies daarom een stapgrootte van 0.001 en laat het model een periode van 10 jaar doorrekenen.

c Schets het verloop van het aantal gezonde en zieke dieren in de tijd.



d Wat is de periode van het uitbreken van epidemieën?

e Onderzoek systematisch hoe de volgende factoren het verloop van de epidemie beïnvloeden:

Aantal zieke dieren dat in de populatie arriveert

Virulentie

Besmettelijkheid

Groeisnelheid

33 Epid1.sim gaat uit van exponentiële groei van de konijnenpopulatie. Latere onderzoekers namen daarmee geen genoegen en onderzochten wat er gebeurt als je een meer realistische groeifunctie gebruikt. Zij namen als groeifunctie voor de konijnenpopulatie het model van Verhulst (zie pag. 14).

a Bouw in je model edip1.sim een draagkracht in en pas de groeiformule voor de konijnenpopulatie zo aan dat deze overeenkomt met het model van Verhulst. Neem als waarde voor de draagkracht het getal dat je eerder gevonden hebt bij opgave 21. Sla het model op onder de naam epid2.sim.

b Laat het model doorrekenen. Zoals je ziet ontstaat er nu geen epidemie. Als je vergelijkt met de resultaten van epid1 dan zie je dat de epidemie daar pas uitbrak als de konijnenpopulatie voldoende groot was (bij ongeveer 400000 konijnen). Verklaar met deze observatie dat in dit model geen epidemie uitbreekt.

c Deze ziekte (met bijbehorende *v* en *b*) kan dus niet uitgroeien tot een epidemie. Dat wil natuurlijk niet zeggen dat dit ook voor andere ziekten geldt. De onderzoekers bestudeerden bij welke verhoudingen van *v* en *b* wel een epidemie kon uitbreken en bij welke niet. Probeer een aantal verhoudingen van *v* en *b.* Vul je resultaten in onderstaande tabel in. Trek een conclusie

verhouding *v* / *b*	wel of geen epidemie
500.000	
400.000	
300.000	
200.000	
100.000	

Een tussenbalans

Nu we een aantal modellen gemaakt hebben, is het goed even stil te staan bij de beperkingen die optreden door het doen van bepaalde aannames. De hierboven ontwikkelde modellen zijn erg helder: alles netjes in formules. De grafieken die er uit komen zijn ook redelijk 'netjes': een J-curve, een S-curve, een sinusgolf. Vergelijk dat nog eens met de historische grafiek op blz. 7, die ziet er veel grilliger en onvoorspelbaarder uit. Om de beperkingen van de gebruikte modellen duidelijk te maken nemen we het Lotka-Volterra model nog eens onder de loep:

$$K_{\text{nieuw}} = K_{\text{oud}} + \underbrace{g \times K_{\text{oud}}}_{\text{geboorten}} - \underbrace{s \times K_{\text{oud}} \times V_{\text{oud}}}_{\text{opgegeten}}$$

$$V_{\text{nieuw}} = V_{\text{oud}} + \underbrace{c \times K_{\text{oud}} \times V_{\text{oud}}}_{\text{geboorten}} - \underbrace{m \times V_{\text{oud}}}_{\text{sterften}}$$

waarin g = geboortesnelheid konijnen; s = vraatkans bij gegeven vossenpopulatie; c = 'omzettingsnelheid' van opgegeten konijnen in jonge vossen; m = sterftesnelheid vossen.

34 **a** Wat is de enige doodsoorzaak van de konijnen in het model? Is dat realistisch?

b Waar hangt de hoeveelheid per vos opgegeten konijnen van af? Leg je antwoord uit.

c Wat is de enige doodsoorzaak van de vossen in het model? Is dat realistisch? Leg je antwoord uit.

d Vossen hebben, zoals ieder zoogdier, een bepaalde draagtijd. Zit dat in het model, als je kijkt naar het formulegedeelte dat gaat over de geboorte van vossen?

e Leg uit wat een nadeel is van het feit dat het model geen onderscheid maakt tussen vossen of konijnen met een verschillende leeftijd.

35 Waarschijnlijk eet een vos niet alleen konijnen en wordt een konijn ook niet alleen door vossen gegeten. Welk ecologisch verschijnsel is in de modellen weggelaten?

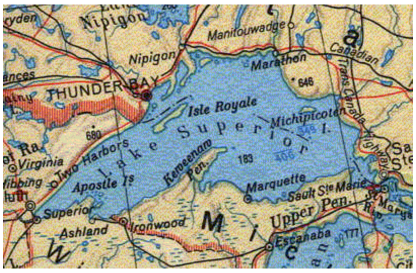
Hoewel we nu alleen de beperkingen van het Lotka-Volterra model besproken hebben, gelden voor het epidemiemodel soortgelijke problemen. Je zou natuurlijk deze modellen kunnen verbeteren: meer verschillende predatoren, een draagtijd invoeren, jonge en oude dieren onderscheiden, beperkte eetlust etc. Maar als je zo'n model tot in de laatste details verbeterd hebt, kun je nog niet precies voorspellen wat er in werkelijkheid gebeurt!

Eén reden waarom het precieze verloop in werkelijkheid onvoorspelbaar is, is het toeval. In de tot nu toe behandelde modellen zit geen toeval: als er K konijnen zijn en V vossen dan worden er precies $K \times V \times s$ konijnen opgegeten. In werkelijkheid hangt het er maar net van af of het konijn op het goede moment op de goede plaats is en als de vos net even een andere kant op loopt dan komt hij het konijn nooit tegen. Als je dat soort toeval in je model wilt verwerken heb je een heel ander soort model nodig waarin je niet meer de hele populatie met één getal kunt weergeven, maar waarin ieder konijn en iedere vos afzonderlijk een plaatsje heeft. Zulke modellen worden behandeld in het volgende hoofdstuk.

‘Random walk’

Er zijn modellen ontwikkeld waarin ruimte en toeval wel een rol spelen. Een voorbeeld daarvan zijn ‘random walk’-modellen. De basis van een random walk-model is een groot schaakbord. In ieder hokje kan een dier zitten (een konijn of een vos bijvoorbeeld) of het kan leeg zijn. Op t = 0 nemen alle dieren hun beginpositie in. Vervolgens gaan de dieren zich gedragen volgens bepaalde regels: alle dieren worden na iedere tijdstap één vakje verplaatst. In welke richting wordt door het toeval bepaald. Afhankelijk van waar ze terechtkomen kunnen er verschillende dingen gebeuren: bijv. als twee dieren van dezelfde soort in aangrenzende hokjes terechtkomen dan krijgen ze een jong; als twee dieren van verschillende soort elkaar tegenkomen wordt de prooi opgegeten; en als een predator bijvoorbeeld zes beurten achter elkaar niemand tegenkomt dan verhongert hij. Je zou dit model op een echt schaakbord kunnen naspelen maar met de computer gaat het natuurlijk sneller.

We gebruiken het random walk-model Isle Royale van EcoBeaker[5]. Omdat dit model gebruik maakt van elanden en wolven nemen we voorlopig afscheid van de konijnen en vossen. In dit model worden historische gebeurtenissen gesimuleerd. Isle Royale is een eilandje op ongeveer 25 km van de noordelijke kust van het Bovenmeer tussen Canada en de Verenigde Staten.



Figuur 10 Isle Royale

Figuur 11 eland

Figuur 12 wolf

Ongeveer 100 jaar geleden slaagde een aantal elanden erin, waarschijnlijk over het ijs, vanuit Canada dit eiland te bereiken. Er was voedsel in overvloed: gras, struiken en boompjes. De elandpopulatie groeide aanvankelijk exponentieel. In 1949 was er een zeer strenge winter. Een groot deel van het Bovenmeer vroor dicht. Een kleine troep wolven slaagde erin, Isle Royale te bereiken. Daar was de populatie elanden door voedseltekort getroffen, veel dieren waren ondervoed en een gemakkelijke prooi voor de wolven. Sinds die tijd onderzoeken biologen op dit eiland de relatie tussen prooi en predator intensief.

Zie http://www.nps.gov/isro/index.htm en http://www.nps.gov/isro/wolfmoos.htm voor informatie over dit gebied.

Open EcoBeaker HS. Klik op het Lab ‘Isle Royale’. Je krijgt eerst achtergrondinformatie. Door het veld van het Lab te verkleinen kom je in een scherm waarin je de volgende mogelijkheden ziet:

---

[5] Het programma Isle Royale van EcoBeaker is in een gratis demoversie te downloaden vanaf: http://www.ecobeaker.com. De demoversie heeft als beperkingen dat je je model niet kunt opslaan of afdrukken en dat je na 30 minuten het programma opnieuw moet starten.

- Linksboven een veld dat verdeeld is in een groot aantal hokjes. Zo'n hokje kan leeg zijn, begroeid met gras (groen), bezet door een prooidier (eland, bruin) of door een predator (wolf, blauw). In de hokjes van het veld gelden regels. Staat een eland naast gras, dan wordt dat gras opgegeten. Staan twee elanden of twee wolven naast elkaar, dan komt er een dier bij. Staat een eland naast een wolf, dan verdwijnt de eland. Via een randomfunctie verplaatsen wolven en elanden zich, vandaar de naam 'random walk'.
- Linksonder een lijst met de mogelijke vullingen van een hokje en de groeisnelheid van gras.
- Rechtsboven een assenstelsel waarin je het populatieverloop van eland en wolf in de tijd kunt volgen (je kunt die grafiek vergroten).
- Rechtsonder de verkleinde achtergrondtekst.

36 Druk op de groene startpijl geheel linksonder. Je kunt het model laten pauzeren (2e knop van links) en laten stoppen (rode knop). Je ziet het veld zich vullen met gras waarop al vrij snel (na 20 jaar) een aantal elanden verschijnt. De elanden bewegen en eten het gras op. Het aantal elanden neemt aanvankelijk exponentieel toe. Wat is het verschil tussen dit model en je eigen model van exponentiële groei (konijn1.sim)?

37 Je ziet dat in dit random walk-model de draagkracht zit ingebouwd. Waaraan zie je dat? Wat valt je op als je het verloop van de grafiek vergelijkt met je eigen modellen konijn2.sim en verhulst.sim?

Stel dat er weer een extreem koude winter is, zodat een nieuwe groep elanden van het vasteland het eiland bereikt.

38 Zal het aantal elanden op Isle Royale toenemen? Leg je antwoord uit.

39 Je kunt dit met het model op de volgende manier nabootsen. Nadat je het model hebt gestopt, klik je linksonder bij Species op Moose en vervolgens op de Paint Button linksonder 2e knop van rechts. Als je nu met de muis in het veld klikt, wordt er een eland bijgeplaatst. Klik je linkermuisknop in, houdt ingedrukt en teken een rechthoekje. Laat nu de muisknop los. De rechthoek wordt geheel gevuld met elanden. Zet er ongeveer 25 bij en laat het model weer starten. Wat zie je in de grafiek?

40 Nu bootsen we de introductie van wolven na. Op dezelfde manier als boven beschreven introduceer je 15 wolven. Start de simulatie weer. Beschrijf overeenkomsten en verschillen met je model konvos. Verklaar de verschillen.

Start het Lab 'Isle Royale' nu opnieuw op. Laat via de pauzeknop 20 jaar verstrijken. Er zijn maar weinig elanden. Introduceer nu 5 wolven , dicht in de buurt van elanden. Start nu weer op. Herhaal deze werkwijze, maar nu introduceer je de 5 wolven niet dicht in de buurt van elanden.

41 Verklaar het verschil. Vergelijk het resultaat met de resultaten bij je model konvos.sim.

42 In welk opzicht is zo'n random walk-model realistischer dan de Powersimmodellen?

43 Leg uit dat zo’n random walk-model minder geschikt is om er voorspellingen mee te doen.

Keuzeonderwerpen

Met de inmiddels opgedane vaardigheid in het ontwerpen, bouwen en testen van een computermodel kun je nu aan de slag met een nieuw probleem. Volg een gestructureerde manier van werken, zoals je in de vorige delen van de opdracht ook hebt gedaan:

- Analyseer het probleem.
- Benoem groothe(i)d(en) en factor(en) die van belang zijn.
- Beschrijf de invloed van de groothe(i)d(en) en factor(en).
- Stel één (of meerdere) relatie(s) op.
- Breid je model uit met de nieuwe groothe(i)d(en), factor(en) en relatie(s).
- Doe een voorspelling over de uitkomst.
- Laat je model doorrekenen en controleer je voorspelling.
- Trek een conclusie.

Je kunt kiezen uit een vijftal onderwerpen.

1 De mogelijkheden van de functie *Graph*

Bij opdracht 25 heb je de mogelijkheid gezien om een verband tussen twee grootheden te schetsen, als je dat verband niet precies in een formule kunt vastleggen. Dat opent veel mogelijkheden. Zo is bij konijnen bekend dat de dichtheid niet alleen invloed heeft op de sterftesnelheid, maar ook op de geboortesnelheid. Als de dichtheid toeneemt, neemt niet alleen de worpgrootte af, maar treedt zelfs embryoresorptie op: een of meer embryo's worden door het moederlichaam afgebroken, waarna de vrijkomende bouwstoffen opnieuw worden gebruikt. Via de functie *Graph* kan dit dubbele verband makkelijk worden opgenomen in het model.

a Pas je model konijn2.sim in die zin aan. Onderzoek de effecten van verschillende verbanden, bijvoorbeeld een lineaire toename van de sterftesnelheid of afname van de geboortesnelheid en een exponentiële toename of afname daarvan.

b In het prooi-predatormodel van Lotka en Volterra zitten enkele onvolkomenheden. Bijvoorbeeld dat de vos bij toenemend aantal konijnen steeds meer konijnen eet en dat vossen niet doodgaan van de honger, maar alleen van ouderdom. Met behulp van *Graph* zijn deze onvolkomenheden gemakkelijk te verhelpen. Je kunt bijvoorbeeld een variabele 'eetsnelheid' invoeren, die via de functie *Graph* wordt verbonden met het aantal konijnen. Bij een bepaald aantal bereikt de eetsnelheid een plafond: de vos is verzadigd.

c Op deze weg verder gaand, kun je ook de geboortesnelheid en sterftesnelheid van vossen op hun beurt afhankelijk maken van deze variabele 'eetsnelheid'. Ga er vanuit dat er een redelijke mate van eetsnelheid moet bestaan om tot voortplanting te komen, weer met een bepaald maximum. Voor sterftesnelheid kun je een verband schetsen waarbij de snelheid daalt tot een bepaald minimum bij een hoge eetsnelheid.

2 Niet helemaal alleen op een eiland

De elanden in het random walk-model waren eerst helemaal alleen op Isle Royale. Later waren de wolven hun enige predator. Vaak zijn er echter meer diersoorten met dezelfde behoeften. Dan ontstaat er interspecifieke concurrentie. In het model konvos.sim heb je de ontwikkelingen bekeken van een populatie konijnen met een bepaalde draagkracht en hun relatie met vossen.

a Introduceer in dat model een populatie hermelijnen. Zij eten ook konijnen. Geef hen dezelfde geboorte-en sterftepercentages en beginaantallen als de vossen. Laat het model doorrekenen. Wat gebeurt er?

b Maak nu achtereenvolgens het beginaantal en het geboortepercentage van de hermelijn 10% kleiner en het sterftepercentage 10% groter. Laat het model doorrekenen. Wat gebeurt er? En hoe verklaar je dat?

Lager beginaantal:

Lager geboortepercentage:

Hoger sterftepercentage:

c De ecoloog Gause stelde in 1931 het uitsluitingsprincipe voor. Als twee diersoorten van hetzelfde voedsel leven, zal bij samenleven in één gebied een van beide soorten verdwijnen. Onder welke voorwaarde geldt deze regel?

3 Een eiland raakt bevolkt

Hoe gaat de kolonisatie van een eiland door dieren eigenlijk in zijn werk? In 1967 kwamen de Amerikaanse ecologen MacArthur en Wilson met een theorie over de kolonisatie van eilanden. Twee processen bepalen het aantal soorten op een eiland.

1. Immigratie = vestiging van nieuwe soorten: hoe meer soorten er al aanwezig zijn, hoe lager de immigratiesnelheid. Immers, misschien zijn er al dieren van de immigrerende soort of concurrenten die de immigratie verhinderen.

2. De extinctie = uitsterven van reeds aanwezige soorten: hoe meer soorten er aanwezig zijn, hoe hoger de extinctiesnelheid. Immers, bij een groot aantal soorten neemt de kans toe dat uitsterven optreedt bijvoorbeeld door concurrentie.

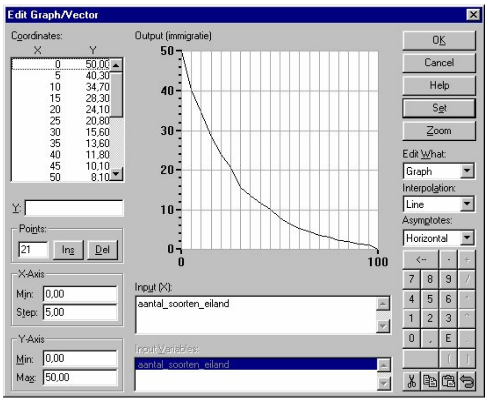
Zij legden deze relaties vast in de volgende formules:

$I = c_1 / S^2$

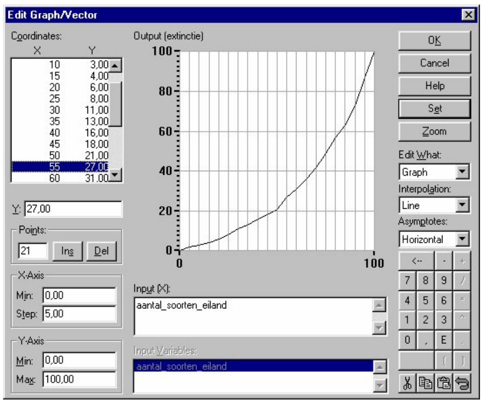
$E = c_2 \times S^2$

waarbij I = immigratie, E = extinctie, S = aantal soorten en c_1 en c_2 constanten zijn.

In een grafiek ziet dat er als volgt uit:

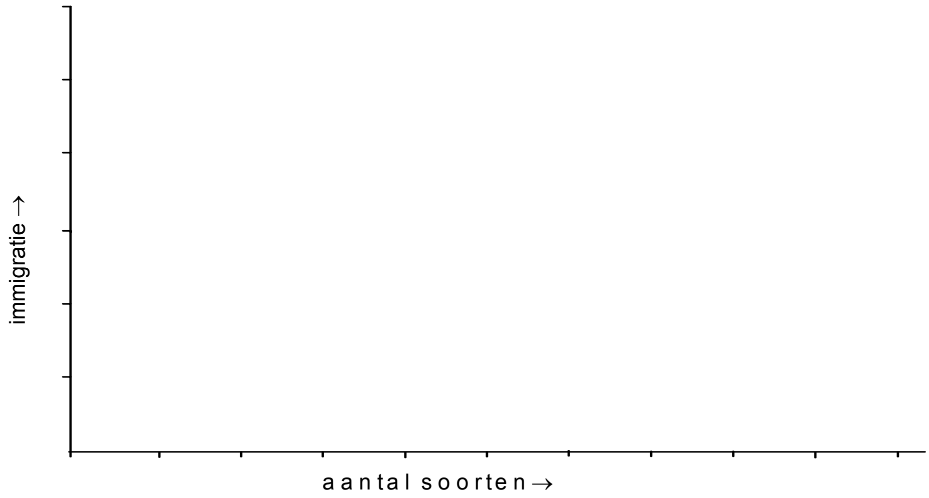


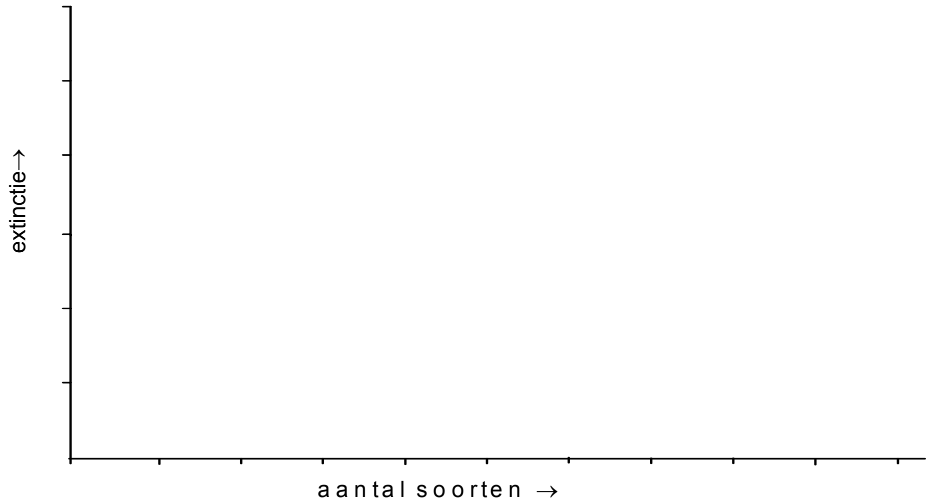
Figuur 13 Immigratie als functie van het aantal soorten

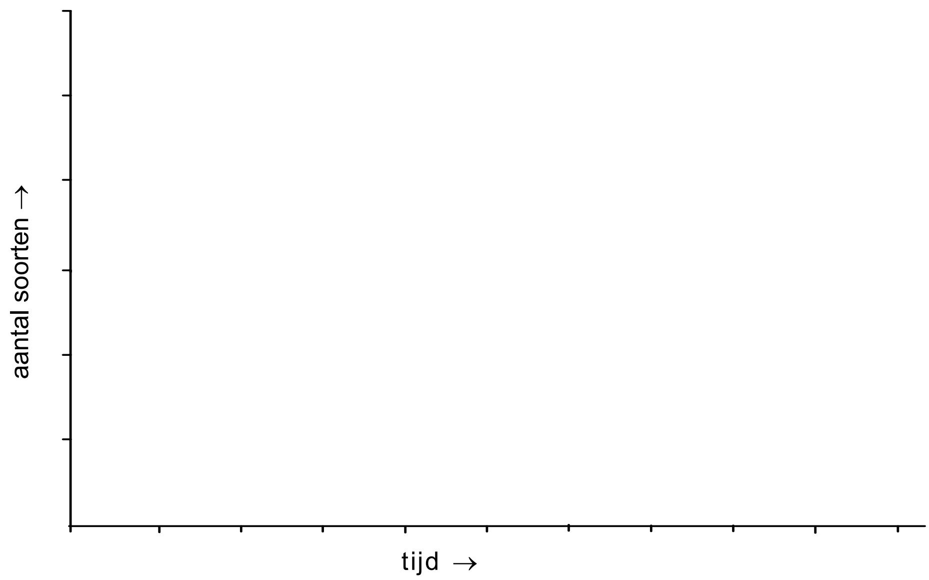


Figuur 14 Extinctie als functie van het aantal soorten

a Maak een Powersimmodel waarin je de hoeveelheidgrootheid S (het aantal soorten) laat afhangen van immigratie en extinctie. Begin met een onbewoond eiland. Gebruik de functie *Graph* om het verband tussen het aantal soorten en de extinctie / immigratie weer te geven. Maak twee fasediagrammen: een met op de x-as het aantal soorten en op de y-as de immigratie en een met op de x-as het aantal soorten en op de y-as de extinctie. Maak ook een grafiek van het aantal soorten tegen de tijd (in jaren). Laat het model doorrekenen voor een periode van 50 jaar. Teken de twee fasediagrammen en de grafiek hieronder. Verklaar je resultaten.


immigratie →
aantal soorten →


extinctie→
aantal soorten →


aantal soorten →
tijd →

b Als het aantal soorten op het eiland constant wordt, betekent dat dan dat er geen nieuwe soorten het eiland meer bereiken? Leg je antwoord uit.

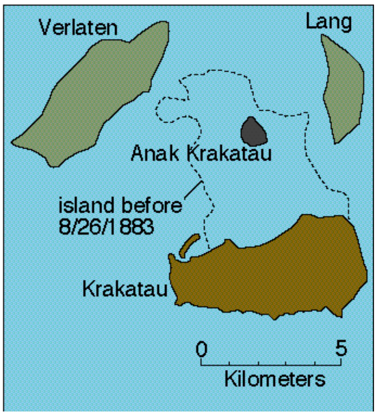
c Introduceer nu de constanten afstand (in km) en eilandgrootte (in ha) in je model. Bedenk welke invloed afstand heeft op de immigratie en eilandgrootte op de extinctie. Pas je formules voor immigratie en extinctie aan. Onderzoek het effect van afstandsverandering op het aantal soorten dat op het eiland kan wonen. Noteer welk verband je ontdekt.

d Onderzoek het effect van verandering van eilandgrootte op het aantal soorten dat op het eiland kan wonen. Noteer welk verband je ontdekt.

e Ook de biotoopvariatie op het eiland speelt een rol. Gebruik hiervoor een waarde van 1 (weinig verschil in biotoop) tot 5 (zeer gevarieerd terrein). Introduceer een nieuwe constante in je model. Pas de formule voor extinctie en / of voor immigratie aan. Bedenk dus hoe biotoopvariatie invloed heeft op een of beide rekengrootheden. Noteer hieronder je redenering.

f Als het aantal soorten onder de 1 komt, is het eiland weer onbewoond. Je kunt dit laten zien door een stoprunif-commando in te bouwen. Doe het zo dat je programma niet stopt met rekenen bij een aantal soorten van 0. Immers, dan wordt er uitgaande van een onbewoond eiland, niet eens begonnen met rekenen!

In 1883 vond er een grote vulkaanuitbarsting plaats op het Indonesische eiland Krakatau, 40 km van Java. Het hele eiland verdween in zee, alle soorten kwamen om. In 1930 rees een nieuw eilandje, Anak Krakatau (Maleis voor kind van Krakatau), op uit zee. De grootte van het eilandje is nu 176 ha, de biotoopvariatie is klein (waarde 1).



Figuur 15 de ligging van Krakatau

Figuur 16 Anak Krakatau

g Bereken hoeveel soorten er uiteindelijk op Anak Krakatau kunnen leven. En geef aan hoeveel jaar het duurt voordat dit aantal wordt bereikt. Vul hieronder in.

h Anak Krakatau groeit. Stel dat het in 2020 300 ha is en dat de biotoopvariatie is toegenomen (waarde 3). Wat wordt dan je uitkomst? Welke van de twee veranderingen heeft de meeste invloed gehad?

i Er is veel vulkanische activiteit. Stel dat Anak Krakatau in 2050 uiteenvalt in drie eilandjes met ieder een oppervlak van 100 ha, die ieder weer onbewoond beginnen. Hoe groot wordt het aantal soorten dan?

In ons land geldt de regel dat bij een ruilverkaveling 1% van het verkavelde gebied een natuurbestemming krijgt. Stel dat het gaat om 12000 ha ruilverkavelingsgebied. Door de plaatselijke vogelwerkgroepen wordt vastgesteld dat er vijf stukjes zijn met een hoge natuurwaarde. Die stukjes kun je als “eilandjes” beschouwen in een “natuur-onvriendelijk’ gebied.

Gebied	Aantal ha	Afstand tot ander natuurgebied (km)	Biotoopvariatie (waarde)	Aantal vogelsoorten
1	20	30	3	40
2	20	30	2	20
3	17	30	5	70
4	23	30	2	33
5	20	30	4	60
rest	11880	30	0.1	4

j Reken met je model door, wat de beste strategie is: alle vijf gebieden opeisen of het beste gebied nemen met een stuk omgeving erbij, zodat een gebied ontstaat van 120 ha met een gemiddelde biotoopverscheidenheid van 3 (door natuurvriendelijke maatregelen). Je mag ervan uitgaan dat het in alle gebieden steeds om dezelfde vogelsoorten gaat. Welk advies zou je uitbrengen aan de ruilverkavelingscommissie? Leg uit.

4 Niet iedereen in de populatie heeft gelijke kansen

Kijk nog eens naar je model konijn1.sim over exponentiële groei. Er wordt daar steeds aangenomen dat ieder konijn evenveel kans heeft om jongen te krijgen: leeftijd speelt geen rol. In werkelijkheid zijn er natuurlijk jonge en volwassen dieren, alleen de laatste planten zich voort. In de tekst hieronder is daar wel rekening mee gehouden.

-Of hazen. Laten we liever hazen nemen, die zijn levendiger dan mosselen. Hier op het aardappelveld moeten toch hazen zitten!

-Ik zie er geen, zei Robert.

–Daar heb je er twee!

En inderdaad, daar kwamen twee piepkleine witte hazen aangehuppeld die aan Roberts voeten gingen zitten.

–Ik geloof, zei de telduivel, dat het een mannetje een vrouwtje zijn. We hebben dus één paar. Zoals je weet, begint alles met één.

-Hij wil me wijsmaken dat jullie kunnen rekenen, zei Robert tegen de hazen. Dat gaat te ver! Ik geloof er geen woord van.

-Ach Robert, wat weet jij nu van hazen? We zijn wit zolang we jong zijn. Het duurt één maand tot we volwassen zijn. Dan wordt onze vacht bruin en willen we kindertjes hebben. Tot die geboren worden, een jongetje en een meisje, duurt het nog eens een maand. Onthoud dat maar.

-Willen jullie er altijd maar twee hebben? zei Robert. Ik dacht altijd dat hazen ontzettend veel jongen kregen.

-Natuurlijk krijgen we veel jongen, zeiden de hazen, maar niet in één keer. Elke maand twee, dat is voldoende. En onze kinderen doen het precies zo. Dat zul je wel zien.

-Ik denk niet dat wij hier zo lang blijven.

-Geen probleem , kwam de telduivel ertussen. Hier op het aardappelveld gaat de tijd veel sneller dan je denkt. Een maand duurt maar vijf minuten. Op dit horloge rinkelt de wekker elke keer als er een maand voorbij is. Als ik op het bovenste knopje druk, begint het te lopen. Zal ik?

-Ja, riepen de hazen.

-Goed.

De telduivel drukte in, het horloge tikte en de wijzer begon te bewegen. Toen hij bij de één was, rinkelde het. Een maand was voorbij, de hazen waren veel groter geworden en hun kleur was veranderd van wit in bruin.

Toen de wijzer op de twee stond, waren er twee maanden voorbij, en het hazenvrouwtje bracht twee piepkleine witte haasjes ter wereld.

Nu waren er twee hazenpaartjes, het jonge en het oude. Maar ze waren nog lang niet tevreden. Ze wilden nog meer kinderen hebben en toen de wijzer de drie had bereikt, rinkelde het alweer en bracht het oude hazenvrouwtje de volgende twee hazen ter wereld.

Robert telde de paartjes. Er waren er nu drie.

Toen de wijzer bij de vier aankwam telde hij er vijf, bij de vijf acht, bij de zes dertien en bij de zeven precies eenentwintig paartjes.

-Valt je iets op, Robert? vroeg de telduivel.

-Natuurlijk , antwoordde Robert. Dat zijn allemaal Bonatsji-getallen: 1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 ..

fragment uit *De telduivel* van Hans Magnus Enzensberger

a Welk verschil in aannames is er nog meer, behalve de verdeling in jonge en oude dieren, in vergelijking met konijn1.sim?

b Maak een Powersimmodel met behulp van de tekst. Laat het gedurende 24 maanden lopen.

Voeg een grafiek en een tabel in (📖 p. 12, Resultaten weergeven in grafiek of tabel) van het totale aantal paren konijnen. Is er veel verschil in het verloop van de grafiek met konijn1?

c Welke getallenreeks zie je in het aantal paren per maand? (in de tekst Bonatsji genoemd)?