

# Prooi-predator dynamiek: de wiskunde van kat en muis

Vincent A.A. Jansen  
School of Biological Sciences  
Royal Holloway, University of London  
Egham, Surrey, TW20 0EX  
Verenigd Koninkrijk  
(e-mail: vincent.jansen@rhbnc.ac.uk)

May 29, 2001

## Inleiding

De kat, sinds lang huisgenoot van de mens, fungeert tegenwoordig doorgaans als huisgenoot en schootpoes. Vroeger was de kat echter in huis als ongediertebestrijder en gespecialiseerd in het verwijderen van muizen en ratten. Waarom is dat zo? Zoals iedereen weet vangen katten muizen, maar daarom is het nog helemaal niet zo logisch dat poes *alle* muizen in huis tot de laatste toe zal vangen en eten. Als het aan de kat ligt, waarom dan niet een muisje overlaten? Muizen planten zich snel genoeg voort en door niet alle muizen op te eten zou poes zich verzekeren van voldoende eten zonder al te veel moeite te hoeven doen om het te vinden. Toch werkt het schijnbaar niet zo, anders hadden we poes nooit in huis genomen, maar je kunt je afvragen hoe het komt dat als roofdieren de neiging hebben hun prooien tot de laatste toe op te eten, waarom er dan in de natuur überhaupt predatoren (een duur woord voor roofdieren) en prooien te vinden zijn. Met deze vraag zijn we in het domein van de populatiedynamiek aangeland: de studie van de veranderingen in populatiegroottes. Wiskundige modellen zijn een veelgebruikt hulpmiddel in de populatiedynamiek. In dit hoofdstuk zal ik het

verhaal vertellen van de populatiedynamiek van roof- en prooidieren en de wiskundige modellen die daarbij van pas komen.

## Een bioloog en een wiskundige

Tijdens de eerste wereldoorlog was visserij op de Adriatische Zee maar in beperkte mate mogelijk vanwege zeemijnen. Voor de vissers was dit een moeilijke tijd: niet alleen was het gevaarlijk uit te varen, ook vingen ze relatief meer haaien dan in vergelijking met de vooroorlogse situatie. De haai, ongewenste bijvangst, is een roofvis die leeft van dezelfde vissoorten als waar de vissers op uit zijn.

Deze observatie verwonderde de bioloog d'Ancona, toen hij in de jaren na de oorlog de vangstresultaten analyseerde. Hij verwachtte dat door de verminderde visserij inspanning de populaties van voor de vissers bruikbare vissen zou toenemen, omdat die het zwaarst bevestigd worden. Op de een of andere manier schenen juist de haaien baat gehad te hebben bij de verminderde visvangst.

Het verhaal gaat dat d'Ancona op een goede dag zijn schoonvader om raad vroeg. De schoonvader wist weinig van vissen maar was Vito Volterra, een professor in de wiskundige physica (of heet dat theoretische natuurkunde in het Nederlands). Volterra formuleerde desgevraagd een simpel wiskundig model om roof- en prooivispopulaties te beschrijven (zie kader). Dit model was korte tijd eerder ook door Alfred Lotka geformuleerd en is daarom bekend geworden als het Lotka-Volterra model. Het voorspelt dat de evenwichtsdichtheid van de roofdieren evenredig is met de populatiegroeisnelheid van de prooien. De prooidieren zelf profiteren niet van hun toegenomen groei. Integendeel, de evenwichtsdichtheid (de dichtheid is het aantal individuen per eenheid van oppervlakte) van de prooien is evenredig met de sterftesnelheid van de rovers. Wordt er minder gevestigd dan neemt de sterftesnelheid van de haaien af en volgens het model zou dat moeten resulteren in kleinere prooipopulaties. Verminderde visserijdruk laat de prooipopulaties sneller groeien. Het model voorspelt dus dat de roofdierpopulaties, de haaien in dit geval, in dichtheid toenemen. Dit was precies wat d'Ancona had waargenomen.

Het Lotka-Volterra model voorspelt nog een eigenschap van de interactie tussen roof- en prooidieren. Gevolgd over de tijd, vertonen de dichtheden typische schommelingen. Eerst neemt de prooidichtheid toe. Als gevolg van het toegenomen voedselaanbod neemt dan de dichtheid van de roofdieren toe.

De rovers verschalken vervolgens zoveel prooien dat eerst de prooidichtheid sterk afneemt, gevolgd door de dichtheid roofdieren die hun eigen voedselbron hebben uitgeput. Als dit gebeurd is zijn we weer terug bij af en herhaalt de cyclus zich. Deze predator-prooi cycli zijn te vergelijken met de schommelingen van een ongedempte slinger: eenmaal in gang gezet, blijft de slinger dezelfde uitslag vertonen, met een regelmaat waar je een uurwerk op kunt baseren.

Voor zover ik weet zijn deze schommelingen niet bekend van de vispopulaties in de Middellandse Zee, maar bij zoogdierpopulaties zijn min of meer regelmatige schommelingen in aantallen inderdaad gevonden. Zo heeft bijvoorbeeld de 'Hudson Bay Company' de aantallen pelsdieren bijgehouden die per jaar gevangen werden in hun handelsgebied in Canada over een periode van ongeveer 50 jaar. De pelzen van lynxen en hun prooi, sneeuwschoenhazen, schommelen min of meer regelmatig over de jaren. Andere voorbeelden zijn de aantallen woelratten en marters in de Scandinavische toendra. Ook op dit punt geeft het model van Lotka en Volterra dus een juiste voorspelling. Toch is het niet zo dat alle prooi- en roofdierpopulaties schommelen met de regelmaat van de klok: de meeste populaties fluctueren niet zo sterk en niet zo regelmatig. Het merendeel van de zoogdier populaties met regelmatige heftige schommelingen zijn gevonden in koudere klimaten, waarom is niet bekend.

## Waarden en hun gasten

Niet alleen vissen en zoogdieren eten elkaar: veel insektenlarven worden als voedsel gebruikt door andere insekten. Vaak zijn het niet de volwassen dieren die de prooien consumeren, maar hun larven. Sluipwespen, bijvoorbeeld, verlammen rupsen van andere insekten en leggen er dan hun eieren in of op. Nadat de eieren uitkomen verorberen de wespenlarven op hun gemak de verlamde rups. Biologen noemen de onwelkome gasten parasieten of parasitoiden, de arme rups gastheer of waard. Vanzelfsprekend zegt deze woordkeuze niets over hoe biologen denken over cafébazen.

Het gastheer-parasiet systeem is in de jaren 30 van de vorige eeuw wiskundig beschreven door de Australiërs Nicholson en Bailey. Insekten hebben vaak gescheiden generaties, dat wil zeggen dat alle individuen min of meer simultaan eieren leggen, larven worden en verpoppen zodat de volwassenen van de ene generatie die van de andere nooit zien. Voor huisvliegen is dit niet

zo, maar voor sommige vlinders, bijvoorbeeld, klopt dit wel. Het Nicholson-Bailey model beschrijft volwassen parasieten die allemaal tegelijkertijd op zoek zijn naar gastheren. De parasieten hebben een beperkte tijd om gastheren te vinden. Wordt een gastheer gevonden dan legt de parasiet er een ei op. Uit geparasiteerde gastheerlarven komt aan het eind van een seizoen een parasiet. Ongeparasiteerde larven verpoppen tot een gastheer. Het model beschrijft de dichtheden van gastheren en parasieten over de generaties (zie kader).

Evenals het Lotka-Volterra model voorspelt het model van Nicholson en Bailey dat de dichtheden van gastheren en parasieten sterk schommelen. In dit model slaat de slinger steeds verder uit als hij eenmaal in beweging is gezet. De schommelingen worden uiteindelijk zo sterk dat de parasieten de gastheren tot de laatste toe parasiteren, om dan vervolgens zelf te verdwijnen. Volgens dit model zijn gastheer-parasiet systemen dus gedoemd uit te sterven.

## Over uitbuiken en draagkracht

Predator-prooi cycli komen veel minder algemeen voor dan het Lotka-Volterra model voorspelt. Gastheer-parasiet systemen komen algemeen voor en vertonen vaak min of meer constante dichtheden, in tegenspraak met de fluctuaties voorspelt door het Nicholson-Bailey model. Dit geeft aan dat iets in de modellen niet klopt. Om het model de werkelijkheid beter te laten beschrijven moet het verbeterd worden. Voor het Lotka-Volterra model is aangenomen dat het aantal prooien dat een roofdier per eenheid van tijd (zeg, een dag) te pakken krijgt, evenredig toeneemt met de prooidichtheid. Deze aanname is duidelijk niet altijd te rechtvaardigen: omdat prooidieren tijd nodig hebben om de gevangen prooidieren te consumeren en verteren. Wordt dit “uitbuiken” in aanmerking genomen dan heeft het aantal per tijdseenheid geconsumeerde dieren een bovengrens. Een aanschouwelijk voorbeeld van dit principe wordt geleverd door leeuwen in natuurparken in Afrika, deze zijn doorgaans slapend of soezend te vinden nadat ze zich aan een prooi te goed hebben gedaan. Het is duidelijk niet zo dat als er twee keer zoveel prooien zouden zijn, dat leeuwen dan ook twee keer zoveel zouden eten.

De manier waarop het aantal gevangen en gegeten prooien afhangt van de prooidichtheid heet de functionele respons. De standaard beschrijving van de functionele respons is geformuleerd door de bioloog Holling. Hij redeneerde

dat een roofdier een vaste tijd nodig heeft om een prooi te verwerken. Bij een lage prooidichtheid neemt het aantal gevangen prooien evenredig toe met de prooidichtheid, maar bij een hoge prooidichtheid is er een maximum aan het aantal prooien dat een rover kan verwerken. Holling testte zijn formule voor de functionele respons niet met leeuwen maar met zijn secretaresse! Hij knipte schuurpapieren schijven uit die de geblindoekte secretaresse moest zoeken en ze dan via een sleuf een doos doen, wat per schijf een zekere tijd kost.

Wordt de functionele respons in het Lotka-Volterra model beschreven door Holling's formule, dan gedragen de oplossingen zich zoals die van het Nicholson-Bailey model: de schommelingen in de dichtheden worden steeds heftiger over de tijd. Uiteindelijk zullen beide populaties uitsterven. De functionele respons maakt de schommelingen sterker en is dus geen remedie.

Er is een tweede aanname in de Lotka-Volterra en Nicholson-Bailey modellen die niet conform de realiteit is: wanneer er geen rovers aanwezig zijn, neemt de prooipopulatie in beide modellen ongebreideld toe. Het is eenvoudig deze modellen zo te veranderen dat de prooi populatie niet ongelimiteerd kan toenemen. De populatiegrootte die de prooien bereiken zonder rovers heet de draagkracht van de populatie. Een prooi-predator model met draagkracht en een Holling functionele respons staat bekend als het Rosenzweig-MacArthur model (zie kader).

Wanneer de draagkracht van de prooipopulatie heel laag is kunnen de predatoren niet overleven. Voor een grotere draagkracht kunnen de rovers zich handhaven en gedragen de oplossingen zich als een gedempte slinger: na in het begin wat te slingeren gaan beide populaties naar een constante grootte. Dit gebeurt echter alleen als de draagkracht niet te groot is. Overschrijdt de draagkracht een drempelwaarde dan voorspelt het model hetzelfde gedrag als van een slingeruurwerk: de populaties vertonen regelmatige oscillaties met een constante grootte. De amplitude van de oscillaties (de uitslag van de slinger) hangt niet af van het eerste zetje en neemt toe met de draagkracht van de prooi populatie. Deze observatie leidt tot de vreemde conclusie dat, vanuit de optiek van de prooien, de wereld er slechter op wordt als de draagkracht van de prooipopulatie toeneemt: voor lage draagkracht hebben de prooien helemaal geen last van rovers, voor grotere draagkracht voorkomen de roofdieren dat de prooipopulatie ooit het door de draagkracht bepaalde populatie niveau bereikt. Voor nog grotere draagkracht gaan de dichtheden steeds heftiger schommelen waardoor de prooipopulatie zulke lage dichtheden kan bereiken dat voor uitsterven gevreesd moet worden. Deze

tegenintuïtieve voorspelling is bekend geworden als de “Paradox van de Verrijking”.

## De hypothese van Nicholson en Bailey

De conclusie die men uit deze theoretische studies kan trekken is dat prooi- en predatorpopulaties de neiging hebben te schommelen en dat deze schommelingen zo heftig kunnen zijn dat de populaties erdoor kunnen uitsterven. Om uit te vinden in hoeverre de modellen het bij het rechte eind hebben is herhaaldelijk geprobeerd om roof- en prooidierpopulaties in het laboratorium te houden en te observeren. Aangezien het niet praktisch is dit met katten en muizen of andere grotere dieren te doen worden deze experimenten opgezet met microorganismen, of mijten (kleine spinachtigen). Al deze experimenten laten overtuigend zien dat het niet eenvoudig is om prooi en rovers samen in leven te houden: evenals de kat en de muizen in huis hebben roofdieren de neiging hun prooi snel tot de laatste toe op te eten. In sommige experimenten gaat dit gepaard met de voorspelde schommelingen in de aantallen, maar meestal gebeurt dit vrijwel onmiddellijk en is er van schommelingen geen sprake. Dit komt waarschijnlijk omdat in de modellen dichtheden (aantal individuen per oppervlakte eenheid) beschreven worden. Wanneer in het laboratorium minder dan één dier overblijft sterft de populatie uit, en voortdurende schommelingen waarin van tijd tot tijd hele lage dichtheden bereikt worden zijn daardoor niet mogelijk. De modellen zijn dus zo slecht nog niet en de voorspelling van schommelende dichtheden wordt door de experimenten deels ondersteund. Als prooi- en predatorpopulaties echter de neiging hebben zo sterk te schommelen dat deze populaties daardoor tot uitsterven gebracht kunnen worden, moeten we ons afvragen hoe het komt dat in de natuur prooi- en roofdieren voortbestaan en waarom de schommelingen niet bij alle prooi en rovers gevonden worden.

Dezelfde vraag, hoe gastheren en parasieten in de natuur kunnen voortbestaan, stelden zich Nicholson en Bailey nadat ze hun model hadden geformuleerd. In hetzelfde artikel als waarin ze hun model presenteren, concluderen ze dat de voorspelde toename in de heftigheid van de schommelingen niet is wat we in de natuur waarnemen. Volgens hun komt dit omdat in werkelijkheid niet de hele populatie op een kluitje bij elkaar zit, maar dat een enkele gastheer af en toe kan ontsnappen en een nieuwe deelpopulatie stichten. Deze deelpopulatie zal op den duur ook gevonden worden door de parasieten. Als gevolg

daarvan zullen de populaties zich opsplitsen in veel kleine deelpopulaties die alle schommelen in aantallen. Als deze schommelingen onafhankelijk, en met name uit fase zijn, kan de populatie als geheel overleven. In de simpele modellen die ik tot nu toe beschreven heb is aangenomen dat verschillen tussen de deelpopulaties er niet toe doen. Volgens Nicholson en Bailey zouden zulke verschillen dus juist een cruciale factor zijn voor het voortbestaan van natuurlijke predator- en prooipopulaties.

Het is niet onmiddellijk duidelijk dat de Nicholson en Bailey hypothese dat verschillen tussen de populaties in verschillende delen van de ruimte tot demping van de schommelingen leiden, waar is. Natuurlijk is het zo dat de schommelingen in het gemiddelde over alle deelpopulaties minder sterk zijn wanneer ruimtelijk gescheiden populaties zo schommelen dat de ene deelpopulatie een piek vertoont terwijl de nadere in het dal zit. Het zwakke punt in deze redenering is echter dat de dichtheden niet onafhankelijk van elkaar schommelen omdat dieren van het ene deel naar het andere deel van de ruimte kunnen verhuizen. Wanneer veel dieren regelmatig verhuizen zullen verschillen tussen de deelpopulaties snel verdwijnen. Wanneer alle deelpopulaties op precies dezelfde manier en in fase schommelen zijn we terug bij het Nicholson-Bailey model.

Experimentele predator- en prooipopulaties lijken de bovenstaande hypothese enigszins te bevestigen. Gause, bijvoorbeeld, probeerde populaties van het pantoffeldiertje, een eencellige, en zijn predator *Didinium*, in leven te houden in een bekeerglas. Wanneer de pantoffeldiertjes alleen gehouden werden dan groeiden de populaties snel totdat ze hun draagkracht bereikten. Voegde hij vervolgens een klein aantal predator individuen toe aan het bekeerglas dan vermenigvuldigden de predatoren zich razendsnel ten koste van de prooipopulatie, om daarna te verdwijnen door gebrek aan prooien. Door echter een verdikkingsmiddel aan het water toe te voegen, kon Gause beide populaties in leven houden. In vergelijkbare experimenten is het later ook gelukt door de hoeveelheid verdikkingsmiddel goed te kiezen, predator- en prooiaantallen regelmatig te laten schommelen. Het toevoegen van een verdikkingsmiddel bemoeilijkt de beweging van de microorganismen. Dit heeft mogelijk hetzelfde effect als het vergroten van de ruimte.

Een beter bewijs dat de ruimtelijke schaal van belang is werd gegeven door de bioloog Huffaker die prooimijten en roofmijten als proefdieren gebruikte. De mijten, die kleiner dan een millimeter in grootte zijn, werden gehouden op sinaasappelen. Op één sinaasappel is het niet mogelijk beide populaties in leven te houden: de roofdieren moorden de prooien onmiddellijk

uit. Door een groot aantal sinaasappelen bij elkaar te leggen slaagde Huffaker erin een ruimtelijke arena te creëren waarin de populaties 3 duidelijke schommelingen vertonen alvorens uit te sterven. Huffaker vermoedde dat om te overleven de prooien zich sneller moeten verspreiden dan de roofmijten en probeerde diverse constructies uit om dit te bewerkstelligen. Een van de meer gedenkwaardige pogingen behelsde het opstellen van satéstokjes in de proefopstelling. Het idee was dat de prooimijten zich zouden kunnen laten afdalen door middel van een zelfgesponnen zijden draad. Roofmijten kunnen dat niet omdat ze geen spinzijde produceren. Het mocht echter niet baten: hij slaagde er niet in de prooi- en predatorpopulaties voor lange tijd samen in leven te houden. In een van zijn artikelen beschrijft Huffaker dat toen Nicholson zijn laboratorium bezocht deze ook geen concrete suggesties kon doen met betrekking hoe de populaties in leven te houden. Nicholson kan beschouwd worden als een van de leidende theoretische ecologen van zijn tijd. Dit laatste duidt erop dat het ontwerp van goede proefopzetten ernstig belemmerd werd omdat een goede theoretische basis voor ruimtelijke predator-prooipopulaties ontbrak. Huffaker kon dus alleen maar gokken en proberen hoe hij zijn experimenten moest ontwerpen.

## Modellen krijgen de ruimte

In 1991, meer dan een halve eeuw nadat Nicholson en Bailey hun hypothese publiceerden, werd met behulp van een simulatie model gedemonstreerd dat de auteurs het, althans in theorie, bij het rechte eind hadden. Het simulatie model beschreef gastheer- en parasietpopulaties in een schaakbordachtige ruimte. Op elk vak van het schaakbord wordt de populatiegrootte in het volgende seizoen beschreven door het Nicholson-Bailey model. Bovendien kan op het einde van het seizoen een fractie van de aanwezige populatie zich naar de aangrenzende vakjes begeven. Dit model heeft niet 2 vergelijkingen, zoals het oorspronkelijke model, maar 2 voor elk vakje van het schaakbord. Het is daarom veel complexer dan het oorspronkelijke Nicholson-Bailey model en een wiskundige analyse is maar in zeer beperkte mate mogelijk. Het is echter relatief eenvoudig het ruimtelijke model te simuleren op een computer, een hulpmiddel dat Nicholson en Bailey niet tot hun beschikking hadden. De simulaties laten een bont patroon zien van plaatselijk verschillende schommelingen in de aantallen. Deze patronen, vaak spiraalachtige golven die zich door de ruimte verplaatsen, zijn erg decoratief omdat de gewoonte is de grootte

van de lokale populaties door verschillende kleuren aan te geven. (Hoewel dit laatste er voor de biologie weinig toe doet, denk ik zeker dat het sterk heeft bijgedragen aan de populariteit van dit onderzoek.) De totale aantallen over het hele schaakbord vertonen nog steeds schommelingen, maar deze zijn niet zo hevig als in het niet-ruimtelijke model, en op het schaakbord kunnen gastheer en parasieten samen voortbestaan. De ruimtelijke patronen kunnen eenvoudig gevonden worden, mits men een computer tot zijn beschikking heeft. Of, zoals een van de onderzoekers antwoordde toen hij gevraagd werd hoe hij deze patronen had ontdekt: “They jump at you” (ze zijn niet te missen). Met zo een model kunnen de voorwaarden onder welke de populaties overleven onderzocht worden.

Waarschijnlijk het eenvoudigste model om ruimtelijke predator- en prooi-populaties te beschrijven, is het Lotka-Volterra model in 2 gebieden, twee vakjes van het schaakbord zagezegd (zie kader). De oplossingen van dit eenvoudig ruimtelijke model vertonen nog steeds de karakteristieke schommelingen. Als de uitwijking van de schommelingen echter in het begin groot is, dan wordt de uitslag snel kleiner wanneer er verschillen in dichtheden tussen de twee gebieden bestaan. Als de uitslag van de schommelingen eenmaal kleiner is geworden verdwijnen ook de verschillen in dichtheden tussen de twee gebieden. Dit wijst op een interessant detail van de Nicholson-Bailey hypothese: de ruimtelijke verschillen verdwijnen wanneer de uitslag van de schommelingen klein is, maar nemen juist toe als de uitslag groot is. Te grote schommelingen zijn instabiel, alleen kleinere schommelingen kunnen langdurig optreden. Hiermee hebben we een mogelijke verklaring voor de paradox van de verrijking gevonden: als de schommelingen te groot worden, zijn ze instabiel en worden ze door de ruimtelijke interacties weer klein. Dit gedrag wordt vooral gevonden wanneer de prooien niet of nauwelijks bewegen. Dit werpt de vraag op of Huffaker zijn populaties langer in leven had kunnen houden wanneer hij niet de prooien maar de rovers een handje had geholpen met het van sinaasappel naar sinaasappel gaan.

Sinds 1991 zijn ruimtelijke interacties een populair onderwerp in de populatie biologie, en vooral aan de experimentele kant zijn er grote vooruitgangen geboekt. Er is inmiddels overtuigend experimenteel bewijs dat het voortbestaan van predator en prooi populaties afhangt van de ruimtelijke structuur. Wanneer de microorganismen *Didinium nasutum* met een andere prooi *Colpidium striatum* in een groot volume water worden gehouden, vertonen de aantallen heftige schommelingen en sterven de populaties snel uit. Wordt echter hetzelfde volume water verdeeld over kleinere potjes die met

buisjes met elkaar verbonden zijn, dan zijn de schommelingen sterk gedempt en overleven de populaties. Vergelijkbare experimenten zijn gedaan met mijten, zij het andere soorten dan die waar Huffaker mee werkte. Arne Janssen en collegas, biologen van de Universiteit van Amsterdam, hielden plantbewonende mijten en hun roofmijten op bonenplanten. Werd een aantal van deze planten bij elkaar gezet dan consumeerden de predatoren snel al hun voedsel en kwamen vervolgens van de honger om. In een andere proef werden groepjes planten bij elkaar gezet op eilandjes, piepschuim bakken die in een waterbad dreven. De eilandjes waren door bruggetjes met elkaar verbonden. In dit Venetië voor mijten konden de beide mijtenpopulaties voor meer dan 2 jaar in leven gehouden worden.

De experimenten en modellen laten overtuigend zien dat grote schommelingen in de aantallen mogelijk zijn en dat als dit gebeurt de populaties doorgaans geen lang leven beschoren is. Het voortbestaan van de populaties hangt dus af van het vermijden van deze schommelingen. Een mechanisme om dit te bereiken zijn verschillen tussen de dichtheden in de verschillende deelpopulaties. Wat echter precies het mechanisme is dat deze verschillen veroorzaakt en in stand houdt is nog steeds niet helemaal duidelijk.

## Epiloog

De belangrijkste drijfveer waarom biologen zich met dit onderzoek bezighouden is, denk ik, dat ze willen weten hoe de natuur werkt. Dat wil niet zeggen dat dit onderzoek geen alledaagse toepassingen heeft. In de natuurbescherming is het van groot belang de dynamiek van de te beschermen populaties te begrijpen. Het belang van ruimtelijke aspecten wordt bijvoorbeeld onderstreept door de aanleg van dassentunnels en cerviducten, die ervoor dienen anders geïsoleerde deelpopulaties met elkaar te verbinden. Een tweede mogelijke toepassing van dit onderzoek is de biologische bestrijding. In veel gevallen zijn natuurlijke vijanden milieuvriendelijke alternatieven voor insecticiden. Voor succesvolle toepassing van zo een bestrijdingsmethode is een goed begrip van de populatiedynamiek essentieel. Wiskundige modellen worden gebruikt om het optreden van plagen en plantenziekten te voorspellen.

De geschiedenis van prooi- en roofdier modellen illustreert de wisselwerking tussen theoretisch en experimenteel werk. Zonder d' Ancona's door observatie gemotiveerde vraag had Volterra zijn model niet geformuleerd. Gause deed zijn werk om modellen te toetsen. Nicholson en Huffaker had-

den niet de beschikking over een ruimtelijk model en Huffaker slaagde er niet in zijn populaties lang in leven te houden. De recente experimenten met ruimtelijke roof- en prooidier systemen zouden waarschijnlijk niet uitgevoerd zijn zonder de theoretische belangstelling in deze richting in de laatste 10 jaar. De functie van wiskundige modellen daarbij is deels om vragen te beantwoorden, maar zeker ook om nieuwe vragen op te roepen. De hypothese van Nicholson en Bailey heeft na driekwart eeuw bijgedragen tot belangrijke inzichten in de populatie biologie maar heeft nog steeds vele aspecten die onbeantwoord gebleven zijn.

## Verder lezen

De geschiedenis van de theoretische biologie is deels beschreven in: S.E. Kingsland, *Modelling Nature*, The University of Chicago Press, Chicago (1988).

Sommige hoofdstukken in het uiterst leesbare boek:

K. Sigmund, *Games of life*, Oxford University Press (1993) (ik meen me te herinneren dat er een nieuwe druk is bij Penguin maar kan de details niet vinden.) gaan over populatie dynamica.

Wat technischer boeken over deze onderwerpen zijn:

U. Dieckmann, R. Law, J. A. J. Metz: *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity*. Cambridge university Press, Cambridge (2000)

D. Tilman and P. Kareiva. *Spatial Ecology*, Princeton University Press, Princeton, 1997

M. Hassell, *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-parasitoid Interactions*. Oxford University Press, Oxford (2000)

## Kader

### Het Lotka-Volterra model

Dit model bestaat uit twee vergelijkingen: een voor de dichtheid van de prooien,  $H$ , en een voor de predatordichtheid,  $P$ . Deze twee differentiaal vergelijkingen beschrijven hoe de dichtheden over de tijd,  $t$ , veranderen. Voor dit model is aangenomen dat de populatiegroeisnelheid van de prooien evenredig is met de prooidichtheid met als evenredighedsconstante  $r$ , de *per*

*capita* (dat wil zeggen “per hoofd”) reproductie snelheid. In andere woorden, iedere prooi krijgt per tijdseenheid een vast aantal nakomelingen. Prooien worden gevangen door predatoren. Het aantal gevangen prooien per predator is evenredig met de prooidichtheid en is gegeven door  $bH$ , daarin is  $b$  een constante die beschrijft hoe goed prooien gevonden en gevangen kunnen worden. Het totaal aantal gevangen prooien per tijdseenheid is  $bHP$ . De vergelijking voor de prooidichtheid is

$$\frac{dH}{dt} = rH - bHP$$

Het aantal nakomelingen dat een predator produceert per gevangen prooi is gegeven door  $c$ . Het totaal aantal predatoren dat geboren wordt is dan  $cbHP$ . Hierbij wordt de aanvechtbare veronderstelling gemaakt dat voedsel zo gauw het gevangen wordt, wordt omgezet in nageslacht. Wat men zich daarbij voor moet stellen is dat de dichtheidsveranderingen plaats vinden op een tijdschaal die erg lang is ten opzichte van de tijdschaal van het vangen van de prooien. (Dit is een ingewikkelde zaak waar modelbouwers doorgaans aan voorbijgaan om zich het leven niet al te moeilijk te maken.) Predatoren hebben per tijdseenheid een vaste kans om dood te gaan, deze kans is  $\mu$ . De vergelijking voor de predatorichtheid is

$$\frac{dP}{dt} = cbHP - \mu P$$

Het evenwichtsdichtheden van dit stelsel zijn die waarden van  $H$  en  $P$  waarvoor de dichtheden niet veranderen. Dit kan gevonden worden door de rechterkant van deze vergelijkingen op nul te stellen. Het prooievenwicht is gegeven door  $\frac{\mu}{cb}$  en is evenredig met de sterftesnelheid van de predator. Het predatorevenwicht is gegeven door  $\frac{r}{b}$  en is evenredig met de geboortesnelheid van de prooi. Merk op dat als de prooigroeisnelheid toeneemt, bijvoorbeeld door verminderde visvangst, het prooievenwicht niet veranderd maar het predatorevenwicht groter wordt. Dit was Volterra’s antwoord op d’Ancona’s vraag.

Figuur 1a laat een oplossing (de grootheden  $H$  en  $P$  als functie van de tijd) van deze vergelijking zien. De dichtheden schommelen over de tijd, merk op dat de na verloop van tijd de dichtheden precies terugkomen bij het beginpunt; dit geldt voor alle beginpunten, en is het kenmerk van een ongedempte slinger.

## Het Nicholson-Bailey model

Dit model beschrijft hoe de dichtheden veranderen van generatie tot generatie en bestaat uit een gekoppeld stelsel van twee recurrente betrekkingen (ook wel differentie vergelijkingen geheten) voor de dichtheden van gastheren,  $H_t$ , en parasieten,  $P_t$  (het subscript duidt het nummer van de generatie aan). De aannames voor dit model zijn enigszins vergelijkbaar met die van het Lotka-Volterra model. Iedere gastheer produceert per generatie  $\lambda$  nakomelingen mits de gastheer niet geparasiteerd wordt. Wordt de gastheer geparasiteerd dan komt er uit de gastheer /'e/'en nieuwe parasiet. Parasieten zoeken ongericht en de kans voor een gastheer om niet geparasiteerd te worden als er  $P$  parasieten zijn is  $e^{-bP}$ . Deze term kan afgeleid worden door aan te nemen dat elke parasiet per tijdseenheid een kans  $b$  heeft om een gastheer te vinden, maar dat wanneer een gastheer gevonden is, dit geen tweede keer meer kan gebeuren. De kans voor een gastheer om geparasiteerd te worden is dan  $(1 - e^{-bP_t})$  als we aannemen dat de tijdseenheid zo gekozen is dat deze precies met de generatieduur overeenkomt. De vergelijkingen voor de aantallen in generatie  $t + 1$  zijn:

$$\begin{aligned}H_{t+1} &= \lambda e^{-bP_t} H_t \\P_{t+1} &= (1 - e^{-bP_t}) H_t\end{aligned}$$

Zijn de dichtheden van gastheren en parasieten in generatie 1 bekend, dan kan met deze betrekkingen de dichtheden in generatie 2 uitgerekend worden en zo verder. Figuur 1b laat zien hoe de dichtheden schommelen.

## Het Rosenzweig-MacArthur model

In plaats van aan te nemen dat de prooien ongeremd doorgroeien, zoals in het Lotka-Volterra model, neemt de groeisnelheid in dit model af en wordt nul als de prooipopulatie de zogeheten draagkracht,  $k$ , bereikt. De prooigroeisnelheid wordt nu beschreven door  $rH(1 - H/k)$ . De functionele respons, het aantal per tijdseenheid per predator gevangen prooien als functie van de prooidichtheid, is  $bH/(1 + bvH)$ . Deze formule kan afgeleid worden door aan te nemen dat een predator  $v$  tijdseenheden nodig heeft om een prooi te vangen, te eten en te verteren. Merk op dat dan het aantal gevangen prooien per tijdseenheid maximaal  $1/v$  is.

De differentiaalvergelijkingen voor de prooi- en predatordichtheden zijn

$$\begin{aligned}\frac{dH}{dt} &= rH \left(1 - \frac{H}{k}\right) - \frac{bHP}{1 + bvH} \\ \frac{dP}{dt} &= c \frac{bHP}{1 + bvH} - \mu P\end{aligned}$$

De predator sterft altijd uit als  $k < \frac{1}{b(c/\mu - v)}$ , de schommelingen zijn gedempt als  $k < \frac{c/\mu + v}{bv(c/\mu - v)}$ . Voor  $k$  groter dan deze drempelwaarde blijven de dichtheden voortdurend schommelen (Figuur 1c)

## Eenvoudig ruimtelijk Lotka-Volterra model

Een eenvoudig ruimtelijke model wordt verkregen door het Lotka-Volterra model voor twee identieke gebieden te koppelen via migratie. Deze gebieden nummeren we 1 en 2, de prooidichtheid in gebied  $i$  is gegeven door  $H_i$ , waarbij de index dus het gebied waarbinnen deze dichtheden gevonden worden aanduidt. De predatordichtheden worden op dezelfde manier aangeduid met  $P_i$ . Binnen een gebied wordt de verandering in de dichtheden gegeven door hetzelfde Lotka-Volterra model. Prooien en predatoren kunnen tussen de twee gebieden verhuizen, en prooi doet dit met kans  $m_h$ , een predator met kans  $m_p$ , beide per eenheid van tijd. De modelvergelijkingen voor gebied 1 zijn:

$$\begin{aligned}\frac{dH_1}{dt} &= rH_1 - bH_1P_1 + m_h(H_2 - H_1) \\ \frac{dP_1}{dt} &= cbH_1P_1 - \mu P_1 + m_p(P_2 - P_1)\end{aligned}$$

en die voor gebied 2:

$$\begin{aligned}\frac{dH_2}{dt} &= rH_2 - bH_2P_2 + m_h(H_1 - H_2) \\ \frac{dP_2}{dt} &= cbH_2P_2 - \mu P_2 + m_p(P_1 - P_2)\end{aligned}$$

Het kan bewezen worden dat verschillen in prooi en predator dichtheden tussen de twee gebieden in dit model altijd verdwijnen, zodat uiteindelijk de oplossing hetzelfde wordt als die van het enkele Lotka-Volterra model. De manier waarop dit gebeurt hangt echter af van de onderlinge verhouding tussen  $m_h$  en  $m_p$ . Als de prooien nauwelijks bewegen, maar de rovers

wel, (dus  $m_h \ll m_p$ ) kan het feit dat de twee gebieden gekoppeld zijn een aanzienlijke demping van de schommelingen teweeg brengen (Figuur 1d)

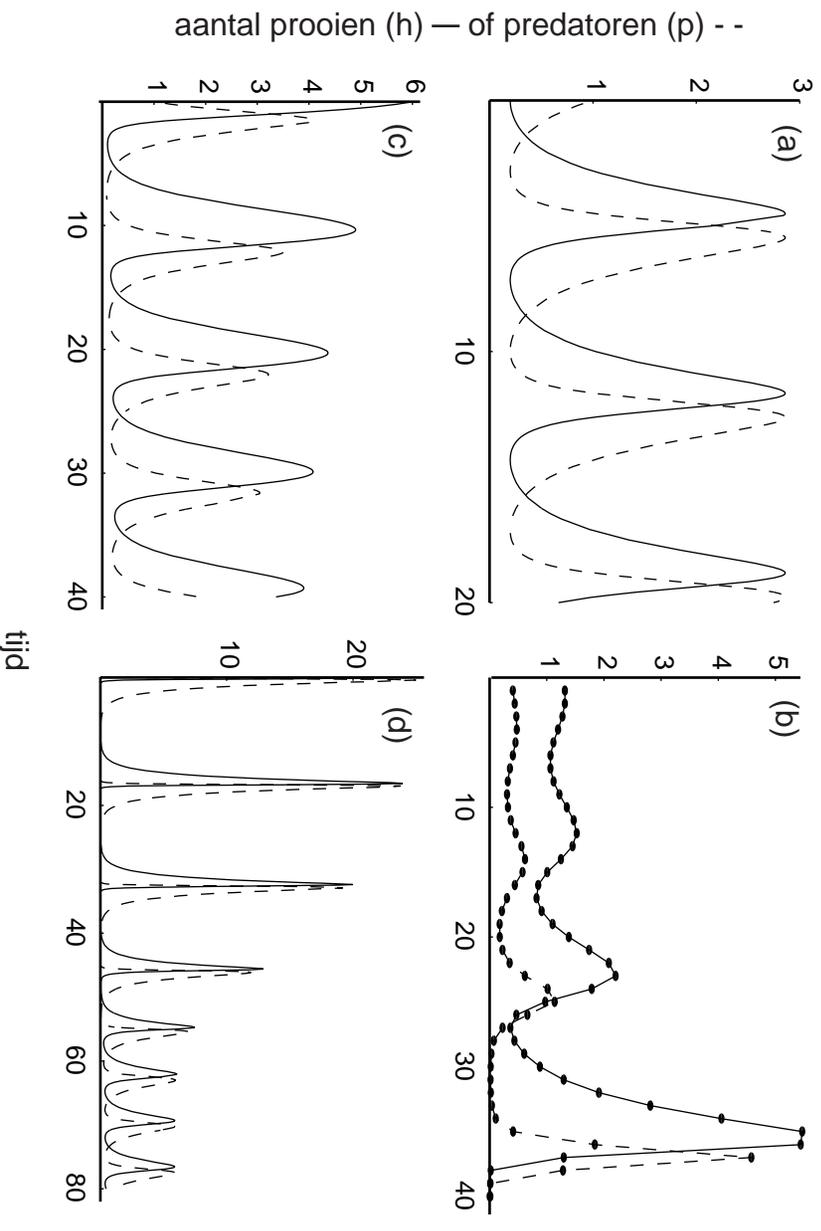


Figure 1: Oplossingen van (a) het Lotka-Volterra model (b) het Nicholson-Bailey model (c) het Rosenzweig-MacArthur model (d) het Lotka-Volterra model in twee gebieden (figuur laat alleen de totale aantallen over de twee gebieden zien). Parameters:  $r = \mu = b = c = 1$ ,  $\lambda = 1.5$ ,  $k = 7.5$ ,  $v = 0.25$ ,  $m_h = 0$ ,  $m_p = 1$ .