

TEKST NR 56

1982

EN - TO - MANGE

EN UNDERSØGELSE AF MATEMATISK ØKOLOGI

PROJEKTRAPPORT AF

TROELS LANGE

VEJLEDER: ANDERS MADSEN

TEKSTER fra

IMFUFA

ROSKILDE UNIVERSITETSCENTER
INSTITUT FOR STUDIET AF MATEMATIK OG FYSIK SAMT DERES
FUNKTIONER I UNDERVISNING, FORSKNING OG ANVENDELSER

En - to - mange. En undersøgelse af matematisk økologi.

af Troels Lange

IMFUFA tekst nr. 56 (1982), RUC.

138 sider. ISSN 0106-6242

Økologi er en videnskabelig disciplin af vital samfunds-mæssig betydning, hvor brugen af matematiske modeller konstituerer en underdisciplin: matematisk økologi, hvis udsagn indgår i grundlaget for vidtrækkende, politiske beslutninger vedrørende udnyttelse af naturressourcer.

Matematisk økologi er i den situation, at de modeller for økologiske systemer, der kan forstås og håndteres matematisk - simple modeller, repræsenterer meget forenklede økologiske systemer og tillader kun tentative og kvalitative konklusioner. Omvendt er modeller, hvis intention er at beskrive og forudsige virkelige økologiske systemers kvantitative opførsel, tvivlsomme i deres repræsentation og uhåndterlige og uigenremskuelige i henseende til matematiske egenskaber.

Projektet gennemgår grundtyperne af matematiske modeller for økologiske systemer, præsenterer og diskuterer et eksempel på en tilstræbt realistisk model, og undersøger et større udvalg af tidsskriftartikler fra 1976 og 1981 med henblik på at klarlægge, om der sker en udvikling i arten af matematiske modeller, der behandles i matematisk økologi, og i karakteren af resultater, der opnås, samt om der kan jagtliges karakteristiske træk af videnskabssociologisk karakter ved matematisk økologi som disciplin betragtet.

FORORD

Dette projekt er skrevet til modelbygningsmodulet (modul 2) i matematikoverbygningsuddannelsen på RUC. Dette moduls knudepunkt er matematikkens anvendelse - via matematiske modeller - i andre fagområder.

Rapporten er skrevet med tanke på matematiklærere, -studerende og andre matematikinteresserede. Denne kreds' vanthed med matematisk formalisme og generelle kendskab til matematiske teorier og begreber søges udnyttet til at gå dydere ind i problemerne, uden at der dog stilles særlige krav til matematisk-teknisk paratviden.

RUC i august 1982

INDHOLDSFORTEGNELSE

KAP. 1	OM PROJEKTET	3
KAP. 2	OM MATEMATISKE MODELLER I ØKOLOGI	6
	Lidt om økologi	6
	Om matematisk modelkonstruktion	7
	Matematiske modeltyper	13
	Om stabilitet	34
KAP. 3	NORDSØMODELLEN - ET FORSØG PÅ EN REALISTISK MODEL	46
KAP. 4	OM MATEMATISK ØKOLOGISK FORSKNING	59
	Artikler fra 1976	68
	Artikler fra 1981	89
	Karakteristik af forskningen og dens udvikling	110
	Sociologiske aspekter af matematisk økologi	124
KAP. 5	KONKLUSION PÅ PROJEKTET	128
	LITTERATURLISTE	130
	EFTERSKRIFT	E1-E6

KAPITEL 1

OM PROJEKTET

Projektets udgangspunkt er følgende iagttagelse: Simple, matematisk overkommelige modeller er ofte ikke særligt virkelighedstro og virkelighedstro matematiske modeller er ofte matematisk uoverkommeligt.

Dette forhold gælder utvivlsomt for matematiske modeller i et bredt spektrum af anvendelsesområder, men ikke mindst for det område, som dette projekt begrænser sig til, nemlig matematiske modeller for økologiske systemer, dvs. modeller der repræsenterer biologiske populationers dynamiske opførsel i deres samspil med omgivelserne, sig selv og hinanden.

Matematiske modeller har først i de seneste årtier gjort sig gældende inden for biologiske discipliner. Om baggrunden herfor skriver økologen Tom Fenchel:

Inden for naturvidenskaberne - først og fremmest fysikken - har den klassiske fremgangsmåde været opstillingen af en "model" af fænomenerne, som oftest formuleres matematisk. Modellerne kan anvendes til at forudsige nye sammenhænge, der igen kan efterprøves eksperimentelt.../ Inden for adskilige grene af biologien og herunder økologien er denne fremgangsmåde kun delvist og langsomt blevet accepteret. Dette har flere årsager. Biologien er traditionelt en deskriptiv videnskab, og økologer har i vid udstrækning følt deres opgave løst ved biotop og biotop at beskrive og måske kvantificere væsentlige årsagssammenhænge.../ En anden årsag er at biologiske systemer er langt mere komplicerede end ikke-biologiske, og dette gælder ikke mindst for populationer. Dette medfører igen, at modeller enten er stærkt forenklede og derfor har meget ringe forudsigelsesevne eller, at de bliver så komplicerede, at de bliver matematisk komplet uhåndterlige. (Fenchel (1977) p. 12).

Til gengæld er matematisk biologi - og herunder populationsdynamik - nu kendetegnet ved en voldsom vækst, i det mindste målt ved antallet af specialiserede tidsskrifter og artikler. Matematisk økologi synes derfor alene af denne grund værd at søge at tage temperaturen på.

Desforuden er disciplinen velegnet til at belyse nyere aspekter af anvendelsen af matematik i andre fagområder, idet matematik navnlig siden anden verdenskrig er trængt ind i en lang række fagområder uden for sit klassiske anvendelsesfelt i fysik.

Projektets hensigt er at undersøge om "afstanden" mindskes mellem overkommelige modeller for økologiske systemer og realistiske modeller. Eller anderledes udtrykt: Bevæger forskningsfronten sig og i givet fald i hvilken retning? Bliver man bedre til at håndtere komplicerede modeller eller viser der sig måder, hvorpå man ved at studere simple modeller kan blive klogere på mere indviklede?

Baggrunden for disse spørgsmål er, at man ud fra de økologiske systemers utrolige kompleksitet skeptisk kunne forestille sig, at det i realiteten ikke lader sig gøre at bygge blot nogenlunde realistiske modeller af økologiske systemer, men at disse indeholder stof til uendelig mange - interessante som uintersante matematiske problemstillinger, som - muliggjort af den samfundsmæssige opmærksomhed omkring økologiske forhold - omsættes til forskningsmiljøer og mange hyl demeter tidsskriftbind og konferencerapporter.

Dette forhold - en videnskabelig disciplin med et genstandsfelt af vital samfundsmæssig betydning - udgør et motiv for at undersøge netop matematiske modeller i økologi, men også for at udforske sociologiske forhold omkring disciplinen.

Matematisk økologi befinder sig i et spændingsfelt mellem en biologisk disciplin: økologi, og forskellige matematiske discipliner. Den praktiske økologiske forskning præsenterer problemstillingerne og leverer data, - de matematiske discipliner har modelbyggeklodserne og værktøjet til at analysere og forstå modellerne. Matematisk økologi er teoretisk økologi for økologerne og anvendt matematik for matematikerne. De aktive vi-

denskabsmænd/-kvinder inden for matematisk økologi vil typisk være biologer, der har lært sig noget ekstra matematik og matematikere, der har tilegnet sig noget økologi. For "traditionelle" fagfolk, biologer og matematikere, vil matematikken hhy. biologien begrænse deres mulighed for at forstå (endsige kritisere), hvad der foregår inden for feltet. Det er derfor nærliggende at spørge om, hvorvidt matematisk økologi isolerer sig fagligt og sociologisk fra "moder"-disciplinerne. Faglig isolation vil betyde, at disciplinen genererer og dyrker sine egne problemer, som på den ene side taber forbindelsen til økologien og på den anden side ikke er på omgangshøjde med matematikken: ikke i tilstrækkelig grad formår at indoptage nye matematiske udviklinger.

Sociologisk isolation vil betyde, at de udøvende folk inden for matematisk økologi samles i særlige organisatoriske enheder, publicerer i egne, specialiserede tidskrifter m.a.o. kommer til at udgøre et velafgrænset subsamfund i det videnskabelige samfund.

Projektets problem er grebet an på følgende måde. Den matematiske økologiske forskning undersøges i to år, 1976 og 1981, på baggrund af et systematisk udvalg af tidsskriftartikler fra disse år. Det sker i kapitel IV. Denne undersøgelse søges forinden gjort forståelig og meningsfuld:

I kapitel II diskutes grundlæggende forhold vedrørende modelkonstruktion og der gives en oversigt over matematiske modeltyper og deres økologiske interessante egenskaber.

I kapitel III præsenteres en tilstræbt virkelighedstro model for et praktisk og videnskabeligt interessant økologisk system i den hensigt at illustrere, hvilke problemer det afstedkommer, og at ridse op, hyilken samfundsmæssig sammenhæng matematisk økologi indgår i.

I det afsluttende kapitel V samles trådene til en konklusion på projektets problemstilling.

KAPITEL 2

OM MATEMATISKE MODELLER I ØKOLOGI

LIDT OM ØKOLOGI

Biologiske organismers livsvilkår bestemmes af det miljø, de lever i. Miljøet konstitueres både af de fysiske og kemiske forhold, der omgiver organismerne, og af andre organismer.

Økologi er lærén om biologiske systemer over individ-niveau, dvs. egenskaber ved populationer, samspillet mellem populationer, og om økosystemer, der foruden populationer omfatter deres abiotiske omgivelser. (Fenchel (1977) p 7). I forhold til de klassiske biologiske discipliner er økologien dels yngre, dels tværgående i sin bestræbelse på at forstå vekselvirkningsmønstrene i større naturområder.

Et økosystem betegner et større eller mindre område, der (stort set) hviler i sig selv m.h.t. stofkredsløb, men gennemstrømmes af en energistrøm.

Den gren af biologien, der har til opgave at undersøge egenskaberne ved populationer af organismer, kaldes populationsbiologi. Især ved studiet af populationers udvikling og forandring i tiden benytter man sig af matematiske modeller. Man taler om populationsdynamiske modeller, fordi man ved beskrivelsen af udviklingsforløb, processer i tid, må gøre sig forestillinger om drivkræfterne (dynamikken) i processen. For så vidt populationerne udgør et økosystem, taler man om systemøkologi.

Formålet med at bygge matematisk-økologiske modeller er at skabe mulighed for at overskue, forstå og/eller håndtere træk ved økosystemer (eller dele heraf), som er utilgængelige i den pågældende henseende. Økosystemers umiddelbare fremtræden besvarer ikke ethvert spørgsmål, som mennesker måtte ønske indsigt i. Matematiske modeller kan være redskaber i en bøvidst erkendelsesproces, - det der sædvanligvis betegnes videnskab.

OM MATEMATISK MODELKONSTRUKTION

(Afsnittet er stærkt inspireret af Birkmose et al. (1975). Citater herfra i det følgende er ikke markeret).

En matematisk model af et økosystem er en symbolsk, formel repræsentation af et område af virkeligheden. Modellen vil typisk være forenklet i forhold til virkelighedsområdet, thi hvis dette kunne overskues, forstås eller håndteres i sin kompleksitet ville begründelsen for at lave modellen bortfalde. Forenkling modsvares af informationstab. Dette er enhver modelbygnings dilemma. Hvorledes forenkles så meget, at modellen bliver tilgængelig, uden at tage så meget information, at den bliver uinteressant som model for virkelighedsområdet.

En matematisk model for et økologisk system kan defineres som en samling matematiske objekter udstyret med matematiske strukturer, således at ethvert af modellens objekter repræsenterer et objekt i økosystemet og således, at strukturerne på modellens objekter repræsenterer strukturerne på de objekter fra økosystemet, der repræsenteres af de pågældende objekter i modellen.

Denne definition er åbenlyst abstrakt, men tillader dog at diskutere indebyrden af repræsentationsforholdet mellem model og virkelighed.

For det første må der foretages en afgrænsning af det økologiske system. For at et enkelt økologisk system skal være en mindste enhed for livs beståen gennem lang tid, må det være uafhængigt af alle andre i den forstand, at alle de kemiske transformationer, der er nødvendige for opretholdelsen af dets populationer, sker inden for systemet. Det er ikke på forhånd givet, at jordens biosfære ikke er mindste sådanne enhed. Afgrænsningen af et økosystem, dvs. udpegningen af et biologisk system, der stort set hviler i sig selv m.h.t. stofkredsløb, er derfor ikke nødvendigvis triviell.

Økosystemets objekter vælges typisk til at være populationer (en population er en bestand af individer fra samme art), som altså dermed udpeges som økosystemets grundlæggende enheder i henseende til dets udvikling i tiden. Imidlertid består et økosystem almindeligvis af tusinder eller titusinder af arter, således at der blandt disse må udvælges et mindre antal, mens resten henvises til at være en del af miljøet. Det er opagt, at det ikke er givet, at dette lader sig gøre økologisk meningsfuldt. I praksis sker det arbitrært, men ikke nødvendigvis ubegrundet. (Fenchel (1977) p 140)

Afgrænsningen af økosystemet og valget af populationer forudsætter altså en række a priori antagelser om den biologisk-kemisk-fysiske virkeligheds beskaffenhed. Allerede på dette indledende trin i modelbygningsprocessen foreligger der elementer af modelbygnings uomgængelige a priori teoriladethed, uden at der hermed er sagt noget om antagelsernes status i forhold til sammenhængende teorier eller teoridele.

A priori teoriladetheden bliver synligere i de følgende dele af modelbygningsprocessen. Det næste skridt består i at udpege de strukturer i det økologiske system, som de valgte objekter indgår i; det vil især sige antagelser om drivkræfterne i de udvalgte populationers udvikling i tiden, såsom reproductionsevne, dødelighed, predationsmønstre (hvem æder hvem) m.v.

Valget af strukturer er ofte påvirket af forestillinger om valgmulighederne i det sidste led i modelkonstruktionen: valget af matematisk repræsentation af objekterne og strukturerne. Det er her, det springende punkt i modelkonstruktionen ligger, idet den matematiske repræsentation udtrykker hvilke objekter, der indvirker på hinanden, og på hvilken måde, de gør det. I en økologisk model angår det specielt, hvorledes tilstanden til et tidspunkt er påvirket af tilstandene til tidligere tidspunkter. Både i dette og det foregående trin er a priori teoriladetheden markant. Et økologisk system

fortæller ikke selv, hvorledes det er struktureret og langt mindre, hvorledes dets objekter og strukturer kan repræsenteres af matematiske objekter og strukturer.

Matematisk modelbygning påfører det videnskabelige ræsonnement karakteristiske træk. "Almindelig" videnskabelig ræsonneren er ikke formaliseret, men udgør en fortøbende proces indeholdende argumenter, vurderinger, antagelser o.s.v., som leder frem til konklusioner. I en sådan proces er der rige muligheder for fejlslutninger, logiske inkonsistenser, uudtalte forudsætninger og andet ukrudt på videnskabens mark, men også for dygtig anvendelse af erfaring, intuition, fornemmelser m.m. som i høj grad kan befordre kvaliteten af videnskabsprocessen. Konstruktionen af en dynamisk matematisk model kræver, at man gør sin viden og sine antagelser op og vælger en matematisk repræsentation heraf - eller måske snarere: man sorterer i sin viden og vælger sine antagelser efter de matematiske modeltyper, der står til ens rådighed. Derpå sættes modellen - så at sige - og man kan kun iagttage, hvor den sejler hen uden mulighed for kurskorrektion undervejs. Den matematiske models styrke er, at den tillader en logisk korrekt udledning af konsekvenserne af de forudsætninger, som modellen udtrykker. I forbindelse med økologiske systemer er humlen, at man føler sig bedre i stand til at udtrykke sine forestillinger om arten af økosystemers dynamiske vekselvirkninger end til at overskue konsekvenserne af deres virkning.

Det centrale problem vedrørende matematiske modeller er forholdet mellem model og virkelighed. Eller mere konkret: Hvordan og i hvilket omfang kan udsagn, der udledes af den matematiske model, tolkes som udsagn om det økologiske system. I og med modelbygningens fundamentale a priori teoriladethed er det klart at modellens udsagn - i oversat form - ikke nødvendigvis er sande. Sandhedsværdien er oven i købet ikke et ja-nej spørgsmål, thi modeludsagn kan være rigtige i visse henseender og forkerte i andre.

Forventningerne til en matematisk-økologisk models evne til at producere rigtige udsagn, dens kvalitet, er større, såfremt de forhold, der er taget i betragtning ved valget af objekter og strukturer, er i overensstemmelse med teorier eller teoridele, som fra andre sammenhænge er solidt underbyggede, end hvis der er tale om til lejlig-heden konstruerede antagelser om de økologiske forholdsbeskaffenhed. Man kan skelne mellem matematisk-økologiske modeller, der har til hensigt at forklare henholdsvis beskrive. En forklarende hensigt udspringer af et ønske om at førstå egenskaber ved et økologisk system, dvs. henføre iagttagelige fænomener til "dybereliggende" årsager og "mekanismer", dvs. til iboende og invariante egenskaber ved objekterne og strukturer imellem dem. I kraft af, at den matematiske model er en repræsentation af det økologiske systems objekter og strukturer, kan disse belyses på modellens præmisser via deres matematiske oversættelse. Hermed kan modellen bidrage til at udvikle en forklaringsramme for de træk ved økosystemet, der danner udgangspunkt for modelopbygningen.

Hvorvidt modellen har en forklaringsværdi, afhænger af, om den er en repræsentation af årsagssammenhænge, eller om den blot repræsenterer en systematisering af overfladefænomener. I så fald kan modellen intet forklare; dens rationale er at beskrive, dvs. konstatere overfladefænomenernes kvantitative eller kvalitative konstellation. Den beskrivelse en sådan model giver af det, den skal repræsentere, kan udmarket være præcis, men i og med at dens a priori teoriladethed ikke består i antagelser (teoretisk funderede eller ej) om det økologiske systems kausale virkemåde, kan en sådan model kun have beskrivelseseffekt, og ikke forklaringseffekt.

Dersom en matematisk model benyttes til prognoseformål, dvs. til at forudsige et økologisk systems tilstand til et senere tidspunkt må forudsigelser fra en model med ringe forklaringseffekt behandles med større skepsis, end hvis de kommer fra en model, hvis mekanismer støttes af velfunderede teorier. Dette gælder også selvom kvaliteten af en models a priori grundlag ikke står i noget entydigt forhold til dens forudsigelsesevne.

Inden for matematisk økologi skelner nogle forfattere mellem "strategiske" og "taktiske" modeller. (May (1973) p 10f. Jvnf også Reed (1977) p 77f). Strategiske modeller stræber efter at belyse generelle økologiske lovmæssigheder og udkrystallisere ideer om økologiske forhold. Modellerne repræsenterer økosystemers kvalitative egenskaber; præcise numeriske værdier spiller en mindre rolle bl.a. fordi de ofte er ukendte. Strategiske modeller tilstræber tydeligvis en forklaringseffekt. Taktiske modeller søger at simulere konkrete økosystemer kvantitativt på ebd og stræber efter størst mulig naturtro efterligning. De bygges ofte i forbindelse med praktiske problemer vedrørende ressourceudnyttelse, forurening m.v.. Taktiske modellers pragmatisme er ikke befordrende for etableringen af generelle økologiske principper, men hævder heller ikke dette som deres berettigelse. Denne modeltype tilsigter først og fremmest en beskrivelseseffekt, evt. på bekostning af svækkelse i a priori grundlagets teoretiske fundering.

Ved bygningen af en matematisk model for et økosystem, vil det typisk være sådan, at valget af strukturer på de økologiske objekter og deres matematiske repræsentation, ikke har nogen fyldig begrundelse i en udbygget og sammenhængende økologisk teoridannelse for det pågældende økologiske system. I lyset af de forudgående bemærkninger om troværdigheden af modellers forudsiger, er der således al mulig grund til forhåndsskepsis over for udsagn om økologiske forhold baseret på taktiske modeller. Disse modeller lider som alle økologiske modeller under økologiens svage teoridannelse, og derstil kommer at de i bestræbelserne på at simulere kvantitativt til tider dispenser fra den økologiske teori, der faktisk findes. Hertil kommer yderligere, at vurderingen af en taktisk models evne til at forudsige kun kan basere sig på evnen til at beskrive hidtil kendte forhold, men en sådan evne er ingen garanti for at modellen forudsiger den ukendte fremtid godt, netop fordi den ikke indeholder en fuldestgørende repræsentation af de mekanismer, der bestemmer udviklingen. Hvis en teoriløs - taktisk - model forudsiger godt i et længere tidsperspektiv er det tæt ved at være held.

Et vigtigt aspekt af dette er, at beskrivende modeller typisk er så store og matematisk komplicerede at de ikke er tilgængelige for matematiske analyser, der kunne blotlægge deres egenskaber. Sådanne modeller kan kun studeres på en datamaskine, men centrale egenskaber kan sådanne studier kun tillade gisninger om.

Matematisk økologi står derfor i dag i den situation, at modeller, der kan forstås matematisk, dvs. kvalitative, strategiske, simple modeller, er repræsentationer af meget forenklede økologiske systemer, således at deres forklaringskraft over for virkelige komplekse øko-systemer er ringe. Omvendt er store, beskrivende taktiske modeller matematisk uigenemsigtige og højest tvivlsomme i deres forklaringseffekt. Matematisk-økologiske modellers praktiske betydning ligger potentiel i at forudsige økosystemers tilstande, men her forholder det sig sådan, at de kvalitative modellers forudsigelser er troværdige, men uinteressante, fordi de angår uvirkelige økosystemer, mens de kvantitative, taktiske modellers forudsigelser angår virkelige økosystemer, men er utroværdige. Desværre betragtes de ikke altid også som uinteressante...

MATEMATISKE MODELTYPER

Vi skal nu se på hvilke valgmuligheder, der findes ved matematisk repræsentation af økologiske systemer. Det grundlæggende objekt i den type modeller, vi her begrænser os til, er en population, dvs. en samling af individer fra samme art inden for et begrænset område. Populationen er en af økologiens fundamentale enheder og populationsdynamiske modeller er helt dominerende i matematisk økologi.

Matematisk repræsenteres en population ved sin størrelse, der kan angives som antal individer, deres tæthed eller biomasse. Tilstanden for et økologisk system bestående af n populationer repræsenteres af et punkt i et n -dimensionalt tilstandsrum S . Populationsstørrelser er typisk ikke-negative hele eller reelle tal, så $S = \mathbb{N}_0^n$ eller $S = \mathbb{R}_0^n$; $\mathbb{N}_0 = 0, 1, 2, \dots$ og $\mathbb{R}_0 = \mathbb{R}_+ \cup \{0\}$. Et punkt $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$ i S repræsenterer en tilstand, hvor den i te population har størrelsen x_i , $i = 1, 2, \dots, n$. Spørgsmålet er nu, hvorledes forestiller om populationernes vekselvirkning repræsenteres som en dynamik på tilstandsrummet.

Et centralt valg står mellem en deterministisk og en stokastisk model. I deterministiske modeller udløser givne påvirkninger entydigt bestemte konsekvenser. Hændelserne i et sådant system er determinerede. I stokastiske modeller regnes ikke med entydigt bestemte effekter af givne påvirkninger, men med sandsynligheder for givne effekter af givne påvirkninger. Hændelserne i et sådant system kaldes probabilitistiske eller stokastiske.

En deterministisk model forudsiger ved at udpege et bestemt punkt i tilstandsrummet, som systemet vil befinde sig i til forudsigelsestidspunktet. En stokastisk models forudsigelse er en sandsynlighedsfordeling,

der for ethvert punkt i tilstandsrummet angiver sandsynligheden for at systemet befinner sig der til det pågældende tidspunkt. For så vidt en stokastisk model er relevant, er det en mere ambitiøs modeltype, idet den giver en fyldigere, mere kompleks beskrivelse end en deterministisk. Specielt muliggør en stokastisk model (i principippet) en vurdering af, hvor sandsynlig en observeret tilstand er i modellen, - en egenskab deterministiske modeller ikke har.

Deterministiske modellers styrke er, at man ofte kan regne længere på dem end på stokastiske. For alle modeller gælder dog, at deres a priori troværdighed er stærkt afhængig af, hvor vel kortlagte årsags-virkningsforholdene er i det modellerede system. Økologiske systemer er typisk komplekse, dvs. årsags-virknings forholdene er ikke enkle (f.ex. i sammenligning med Newton'sk mekanik) og let repræsenterbare med blot nogenlunde fuldstændighed. Processerne eller vekselvirkninger i økologiske systemer er oftest stokastiske af natur, eller forårsages af et stort antal uoverskuelige enkeltårsager. Derfor er der ingen tvivl om, at økologiske systemer vil være bedst repræsenteret af stokastiske modeller. Desværre er disse modeller oftest særdeles vanskelige eller umulige at regne på.

Grundmodeller

En måde, hvorpå man kan skaffe sig overblik over udbudet af matematiske modeller for populationdynamiske systemer, består i at se på hvilke modeller, der er til rådighed for økologiske systemer, som er pålagt en række simplificerende antagelser. På denne måde fremkommer fire grundmodeller, som de fleste andre modeller kan betragtes som modifikationer af. Grundmodellerne er opstillet under antagelse af, at alle individer i populationen er ens i henseende reproduction, død, fødevalg etc., at miljøet er konstant, at al information af betydning for systemets fremtid findes i dets nutidige tilstand, og at individernes geografiske fordeling i miljøet er uden betydning, evt. i kraft af, at tætheden for hver popula-

tion er ens i hele miljøet. I det følgende beskrives først grundmodellerne og til belysning simple eksempler herpå.

Dernæst præsenteres et katalog over de modifikationer, der følger af, at forudsætninger for grundmodellerne slækkes og erstattes af mere realistiske antagelser.

For en ordens skyld skal det oplyses, at gyldigheden af de formler, der forekommer i det følgende ikke nødvendigvis kan inddes umiddelbart, hvorimod deres fortolkning skulle fremgå af teksten. Formlernes funktion er især at antyde hvilken matematik, der er involveret i de forskellige modeller.

De fire grundmodeller udgøres af to deterministiske og to stokastiske. Forskellen inden for hvert par består i, at i den ene regnes den uafhængige variabel: tiden, kontinuert, mens den er diskret i den anden. En biologisk begründelse for de to typer tidsmål er, hvorvidt den centrale begivenhed: reproduktion af nye individer, sker løbende (kontinuert) eller til adskilte tidspunkter (diskret). Af grunde der siden klargøres opstilles de deterministiske modeller for et system bestående af n populationer, og de stokastiske for én population. Eksemplerne er derimod alle modeller for én population.

De første to grundmodeller er deterministiske. Tilstandsvariablen x er kontinuert variabel i tilstandsrummet $S = \mathbb{R}^n$. I den første model regnes tiden t for kontinuert. Det giver en deterministisk differentialligningsmodel:

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad x = x(t) \quad x(0) = x_0$$

f er en afbildung af tilstandsrummet S ind i $V = \mathbb{R}^n$.

Til et punkt x_1 i S tilordner f en vektor $f(x_1)$, nemlig tangenten til løsningskurven gennem x_1 . f determinerer systemet ved til enhver tilstand at angive udviklingsretningen (og intensitetén) fra tilstanden. Modellens notation dækker matematisk et system af n første ordens, sædvanlige, autonome, typiske ikke-lineære, koblede differentialequationer:

$$\frac{dx_i}{dt} = f_i(x_1, x_2, \dots, x_n) \quad x_i(0) = x_{i0} \quad i = 1, 2, \dots, n$$

("Sædvanlig er i modsætning til partiell og betyder, at x_i kun differentieres efter t , og "første ordens", at der kun indgår den første afledede. "Autonom" henviser til, at f kun afhænger af x , dvs. af tilstanden og ikke af t . "Ikke-lineær" betyder, at $f_i(x_1, \dots, x_n)$ ikke kan skrives som en linear kombination af x_i 'erne, og dermed at f ikke er en lineær afbildung. Det har som konsekvens, at der så godt som aldrig findes standardprocedurer til løsning af ligningssystemet samt at en række andre matematiske ubehageligheder optræder. "Koblede" betyder, at den afledede af x_i , foruden af x_i , afhænger af andre afhængige variable x_j , $j \neq i$, således at ligningerne ikke kan løses uafhængigt af hinanden).

Som eksempel på en differentialligningsmodel kan vi forestille os en population, som i ethvert lille tidsrum Δt reproducerer en konstant brøkdel $\lambda \cdot \Delta t$ af sin størrelse samtidig med at en anden konstant brøkdel $\mu \cdot \Delta t$ dør. λ og μ kaldes fødsels-henholdsvis dødsraten. Tilvæksten Δx gennem Δt er derfor givet ved

$$\frac{\Delta x}{x} = \lambda \cdot \Delta t - \mu \cdot \Delta t$$

eller

$$\frac{\Delta x}{\Delta t} = (\lambda - \mu) \cdot x$$

som i grænsen $\Delta t \rightarrow 0$ bliver til

$$\frac{dx}{dt} = (\lambda - \mu) \cdot x$$

Modellen har løsningen

$$x(t) = x_0 \exp[(\lambda - \mu)t]$$

hvor x_0 er populationsstørrelsen til tiden $t = 0$. Hvis $\lambda > \mu$ vokser populationen mod ∞ , hvis $\lambda = \mu$ forbliver den konstant, og hvis $\lambda < \mu$ aftager den mod 0. (I modsætning til den generelle model er denne lineær - og i sagens natur ikke koblet).

Den anden deterministiske grundmodel adskiller sig fra den første ved, at tiden er diskret. Herved fås en deter-

ministisk differensligningsmodel:

$$x(t+\tau) = f(x(t)) \quad x(0) = x_0$$

f er nu en afbildung af S ind i S :

For et system, der befinder sig i et vilkårligt punkt x i S til tiden t , angiver f dets tilstand til tidspunktet $t+\tau$. Ingen er der tale om et system af ligninger:

$$x_i(t+\tau) = f_i(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$$

$$x_i(0) = x_{i0} \quad ; \quad i = 1, 2, \dots, n$$

dennegang af første ordens differensligninger, dvs. tilstanden til et tidspunkt afhænger kun af det just forudgående tidspunkt. Modellen kan løses iterativt: efter k tidsrum af længde τ befinder systemet sig i tilstanden $x(k\tau)$ bestemt ved den tilstand der fremkommer, når f anvendes k gange på begyndelsestilstanden:

$$x(k\tau) = f^{(k)}(x_0)$$

Som et eksempel kan vi tænke os en population, hvis individer yngler med bestemte mellemrum τ (generations-tid) og ikke dør (i det mindste før efter mange generationstider). Modellen ser således ud:

$$x(t+\tau) = (1 + \lambda\tau) x(t) \quad x(0) = x_0 (\in \mathbb{R}_+)$$

eller

$$\frac{x(t+\tau) - x(t)}{\tau \cdot x(t)} = \lambda$$

hvoraf ses, at λ er reproductionsevnen for individ pr. tidsenhed.

Efter k generationstider er

$$x(t=k\tau) = (1 + \lambda\tau)^k x_0$$

Da $\lambda > 0$ vil populationen vokse ubegrænset. Omskrives løsningen udfra $k = t/\tau$ fås i grænsen $\tau \rightarrow 0$:

$$x(t) = (1 + \lambda\tau)^{t/\tau} x_0 \xrightarrow[\tau \rightarrow 0]{} x_0 \exp(\lambda t)$$

dvs samme løsning som i det første eksempel (med $\mu = 0$).

Mod begge disse modeller kan man indvende, at de ser

bort fra, at populationsstørrelsen ændres springvis og ikke kontinuert: individer fødes og dør i hele antal og især er populationsstørrelsen en sum af enkeltindivider, hvis bidrag (afkom, død) til denne er probabilistisk bestemt. Respekt for dette fører til valg af en stokastisk model, hvori populationsstørrelsen naturligt er diskret. Også her er der to grundmodeller, eftersom tiden regnes diskret eller kontinuert.

Det nævntes i begyndelsen af dette afsnit, at en af forudsætningerne for grundmodellerne var, at al information af betydning for systemets fremtid findes i dets nutidige tilstand. I en deterministisk ramme betyder det, at et systems tilstand til et tidspunkt t_2 kan deduceres ud fra kendskab til tilstanden til ethvert andet tidligere (el. senere) tidspunkt t_1 , og afhænger ikke af systemets historie forud for (el. efter) t_1 . Dette princip spiller en central rolle i klassisk fysik og fører i almindelighed til differentialequationsmodeller (eller 1. ordens differensligningsmodeller). Det analoge princip for systemer, der følger probabilistiske lovmæssigheder, siger, at sandsynligheden for at systemet vil være i en given tilstand til et tidspunkt t_2 kan udledes af kendskab til dets tilstand til et tidligere (ikke senere, tiden er nu ikke reversibel) tidspunkt t_1 og afhænger ikke af dets historie forud for t_1 . Stokastiske processer der tilfredsstiller denne betingelse kaldes Markov-processer. (Parzen, (1962) p 187). Markovegenskab er ofte det, der gør stokastiske processer matematisk tilgængelige, idet den muliggør opstilling af ligninger for sandsynlighedsfordelingens udvikling i tiden.

I de stokastiske grundmodeller er tilstandsrummet S diskret, $S = \mathbb{N}_0$ idet vi indskrænker os til en population. Dennes tilstand er en stokastisk variabel X_t . Nærmere betegnet er X_t en Markovkæde med kontinuert eller diskret parameter eftersom tiden t er kontinuert eller diskret (en Markovproces med diskret tilstandsrum kaldes en Markov-kæde).

Sandsynlighedsloven for en Markov-kæde specificeres af dens sandsynlighedsmassefunktion:

$$p(x, t) = P[X_t = x] \quad x \in S \quad t \geq 0$$

-hvor $P[X_t = x]$ betyder sandsynligheden for at X_t antager "værdien" x til tiden t - og dens betingede sandsynlighedsmassefunktion:

$$p(x, t; y, s) = P[X_t = x | X_s = y], \quad t \geq s \geq 0$$

hvor $P[X_t = x | X_s = y]$ er sandsynligheden for at X vil være i x til tiden t , hvis X er i y til tiden s . $p(x, t; y, s)$ kaldes også overgangssandsynlighedsfunktionen.

En Markov-kæde siges at være homogen (eller at have stationære overgangssandsynligheder) hvis $p(x, t; y, s)$ kun afhænger af afstanden mellem x og y , og altså hverken af tiden eller tilstanden selv.

Den grundlæggende relation, som overgangssandsynlighedsfunktioner opfylder er den såkaldte Chapman-Kolmogorov ligning:

$$P(x, t; y, s) = \sum_{\text{tilstande } i} p(x, t; i, u) p(i, u; y, s)$$

for alle tider $t > u > s > 0$ og alle tilstande x og y . Summationen er over hele tilstandsrummet.

Ligningen udtrykker, at sandsynligheden for processen $(y, s) \rightarrow (x, t)$ er summen af sandsynlighederne for alle mulige "mellemstationer" i til en vilkårlig, men fast mellemtid u :

$$(y, s) \rightarrow (i, u) \rightarrow (x, t)$$

Chapman-Kolmogorovligningen fører i tilfældet "kontinuert parameter (tid)" til diverse differentialligninger og i tilfældet "diskret parameter (tid)" til diverse rekursivee relationer for overgangssandsynlighedsfunktionerne.

Lad os se på et eksempel på en population, der beskrives af en Markov-kæde med kontinuert parameter. Vi betragter en population, som har begyndelsesstørrelse N_0 , og hvor sandsynligheden for at et individ reproducerer

et nyt individ i en lille tid Δt er $\lambda \Delta t + o(\Delta t)$. $o(\Delta t)$ er en funktion, der går hurtigere mod nul end Δt således at $\frac{o(\Delta t)}{\Delta t} \rightarrow 0$ for $\Delta t \rightarrow 0$. Sandsynligheden for flere afkom i Δt regnes negligerbar og i første omgang ser vi bort fra dødsfald. Sandsynligheden for en fødsel i en population af størrelsen N i tiden t er $\lambda N \Delta t + o(\Delta t)$. Sandsynligheden for at populationen har størrelsen N til tiden $t + \Delta t$ er

$$p(N, t + \Delta t) = p(N-1, t) \cdot \lambda \cdot (N-1) \Delta t + p(N, t) (1 - \lambda N \Delta t) + o(\Delta t)$$

dvs. enten var populationen på $N-1$ individer til tiden t med sandsynligheden $p(N-1, t)$ og formerede sig med 1 individ, eller populationsstørrelsen var N til tiden t med sandsynligheden $p(N, t)$ og formerede sig ikke i tidsrummet Δt . Af udtrykket fås, idet vi nu udelader $o(\Delta t)$:

$$\frac{p(N, t + \Delta t) - p(N, t)}{\Delta t} = -\lambda \cdot N \cdot p(N, t) + \lambda (N-1) \cdot p(N-1, t)$$

som i grænsen $\Delta t \rightarrow 0$ bliver til en differential-differens ligning:

$$\frac{\partial p(N, t)}{\partial t} = -\lambda \cdot N \cdot p(N, t) + \lambda (N-1) \cdot p(N-1, t)$$

Heraf kan $p(N, t)$ findes

$$p(N, t) = \binom{N-1}{N_0-1} e^{-\lambda N_0 t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-N_0}$$

som altså angiver sandsynligheden for at populationen har størrelsen N til tiden t . Modellen kaldes også en Yule-eller simpelfødselsproces. Det er den stokastiske analog til den deterministiske eksponentielle vækst i første eksempel (med $\mu = 0$). For at sammenligne hermed kan vi beregne middelværdien i den stokastiske model:

$$\bar{N}(t) = E(N(t)) = \sum_{N=N_0}^{\infty} N p(N, t) = N_0 e^{\lambda t}$$

Den er sammenfaldende med den deterministiske models forudsigelse.

Nu er middelværdier ikke nødvendigvis særligt sandsynlige. For at skønne over hvor tæt sandsynlighedsmassen er fordelt omkring middelværdien beregnes variansen:

$$\text{Var}(N(t)) = E([N(t) - \bar{N}(t)]^2) = N_0 e^{\lambda t} (e^{\lambda t} - 1)$$

Det gælder for enhver sandsynlighedsfordeling, at sandsyn-

ligheden for at en observeret værdi vil ligge inden for fire standardafvigelser (=kvadratroden af variansen; betegnes s.d.) fra middelværdien er mindst 0.9375 og mindst 0.99 for at ligge indenfor 10 standardafvigelser fra middelværdien. (Chebyshev's ulighed, Parzen (1960), p. 225 f.). Det er derfor meningsfuldt at udregne standardafvigelsen relativt til middelværdien:

$$[\text{Var}(N(t))]^{1/2} / \bar{N}(t) = (1 - e^{-\lambda t})^{1/2} / N_0^{1/2} \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} N_0^{-1/2} \text{ for } t \rightarrow \infty$$

Dvs.: hvis populationen er stor til at begynde med vil sandsynligheden for, at dens størrelse senere afviger væsentligt fra den deterministisk forudsagte være ringe.

Dette er dog ikke hele sandheden om den stokastiske analog til eksponentiel vækst, thi tillades dødsfald optræder kvalitativt nye træk. Et individ antages at dø i tidsrummet at med sandsynlighed μ . Med et ræsonnement analogt til den simple fødselsproces bliver den resulterende model:

$$\frac{\partial p(N, t)}{\partial t} = -N(\lambda + \mu) p(N, t) + \lambda(N-1) p(N-1, t) \\ + \mu(N+1) p(N+1, t)$$

Middelværdien bliver nu

$$\bar{N}(t) = N_0 e^{(\lambda - \mu)t}$$

altså igen som den deterministiske.

Variansen er

$$\text{Var}(N(t)) = \begin{cases} \frac{N_0(\lambda + \mu)}{(\lambda - \mu)} e^{(\lambda - \mu)t} (e^{(\lambda - \mu)t} - 1) & \lambda \neq \mu \\ 2N_0\mu t & \lambda = \mu \end{cases}$$

Standardafvigelsen relativt til middelværdien er nu

$$\frac{[\text{Var}(N(t))]^{1/2}}{\bar{N}(t)} = \begin{cases} \left(\frac{(\lambda + \mu)}{N_0} \right)^{1/2} \left(\frac{1 - e^{-(\lambda - \mu)t}}{\lambda - \mu} \right)^{1/2} & \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \begin{cases} N_0^{-1/2} \left(\frac{\lambda + \mu}{\lambda - \mu} \right)^{1/2} & \lambda > \mu \\ \infty & \lambda < \mu \end{cases} \\ \frac{2\mu t}{N_0} & \xrightarrow[t \rightarrow \infty]{} \infty \quad \lambda = \mu \end{cases}$$

Middelværdien, som var sammenfaldende med den deterministiske models populationsstørrelse, bliver for $\lambda \leq \mu$ en stedse mindre informativ karakteristik af populationens størrelse, fordi den relative standardafvigelse vokser ud over alle bredder - dvs. sandsynlig-

hedsmassen er ikke samlet omkring middelværdien. For $\lambda > \mu$ synes en deterministisk model tilstrækkelig, såfremt N_0 er stor nok. Der er dog et men; thi sandsynligheden for at populationen uddør til tiden t er

$$P(0, t) = \left(\frac{\mu e^{(\lambda-\mu)t} - \mu}{\lambda e^{(\lambda-\mu)t} - \mu} \right)^{N_0}$$

som er en ikke-aftagende funktion af t. Grænsesandsynligheden for uddøen er da

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P(0, t) = \begin{cases} \left(\frac{\mu}{\lambda} \right)^{N_0} & \lambda > \mu \\ 1 & \lambda \leq \mu \end{cases}$$

Dvs. sandsynligheden for at populationen uddør er altid større end 0. Hvis $\lambda > \mu$ og N_0 er stor, er den ganske vist lille, men den er der altid. Hvis N er lille kan den være betydelig og hvis $\lambda < \mu$ er uddøen sikker. Den deterministiske model kan ikke forudsige at uddøen er en mulig skæbne for populationen, når fødselsraten overstiger dødsraten, og slet ikke at den er sikker,

hvor denne model forudsiger en konstant størrelse.

(Pielou (1969) p 7ff).

Som eksempel på en Markov-kæde med diskret parameter kan vælges en population med diskrete generationer. I hver generation efterlader det i'et individ et antal afkom P_i og dør. Sandsynlighedsfordelingen for P_i er

$$P(P_i = k) = p_k \quad k = 0, 1, 2, \dots$$

Har den n'te generation størrelsen x_n bliver den næste

$$x_{n+1} = \sum_{i=0}^n P_i$$

Modellen kaldes også en forgrenings- eller Galton-Watson proces. Den har været studeret som en model for familienavne. Starter vi med en o'te generation bestående af 1 individ som i middel får m afkom, $m = E X_1$, med varians $\sigma^2 = \text{Var } X_1$, er middelværdien i den n'te generation

$$E X_n = m^n$$

Populationen vokser i middel ubegrænset, hvis $m > 1$.

Variancen er

$$\text{Var } X_n = \begin{cases} \sigma^2 m^{n-1} \frac{m^{n-1} - 1}{m-1} & m \neq 1 \\ n\sigma^2 & m = 1 \end{cases}$$

Standardafvigelsen relativt til middelværdien er

$$\frac{(\text{Var } X_n)^{1/2}}{\text{Ex}_n} = \begin{cases} \frac{\sigma}{m} \left(\frac{1-m^{n-1}}{m-1} \right)^{1/2} & n \rightarrow \infty \\ \infty & m < 1 \\ \sigma \sqrt{n} & m = 1 \end{cases}$$

Sandsynligheden q for at populationen, dvs. efterkommere af vort begyndelsesindivid, uddør på et eller andet tidspunkt er sandsynligheden for, at en generation har størrelsen 0: $q = P(X_n = 0 \text{ for et eller andet } n)$. Hvis q_n betegner sandsynligheden for uddøen i den n 'te generation, $q_n = P(X_n = 0)$, kan man vise at følgen $q_1, q_2, \dots, q_n, \dots$ er voksende og da den er opad begrænset ($q_n \leq 1$) er $q = \lim(q_n)$. Endvidere gælder, at q er givet som den mindste positive rod af polynomiet:

$$s = \sum_{k=0}^{\infty} p_k s^k$$

Består populationen oprindeligt af x_0 individer kan populationen betragtes som x_0 familier af efterkommere. Chancen for uddøen er da q^{x_0} (Karlin (1966) p 288 ff; Parzen (1962) p 199f; Christiansen og Fenchel (1977) p 110f).

Den tilfældighed, der forårsages af den stokastiske natur af de centrale begivenheder i individernes liv, er blevet betegnet demografisk stokasticitet, i modsætning til stokasticitet, der opererer på bestandsniveau og som hidrører fra stokastisk varierende miljø. - Herom senere. (Demografi betyder befolningsbeskrivelse eller -lære og defineres i midten af det 19. århundrede som "den matematiske Kundskab om Befolkningen". Demografi henviser altså oprindeligt og i øyrigt især til humane befolkningers matematiske (statistiske) egenskaber.)

Vi så i eksemplet med den simple fødsels- og dødsproces, at såfremt populationens begyndelsesstørrelse var stor, gav den analoge deterministiske model en rimeligt dækkende beskrivelse. May anfører i (May (1973) p 53), at det synes at være en gene-

raliserbar lære - også i flerartsmodeller - at såfremt alle populationer i et fødenet er store, vil middelværdierne tendere mod at være proportionale med de deterministiske populationsstørrelser, og variansen ligeså, således at de relative fluktuationer er af størrelsesordenen reciprok kvadratrod af populationsstørrelserne dvs. lille, hvis disse er store. Deterministiske modeller skulle altså i disse tilfælde være tilstrækkelige. Hertil må man føje, at der er eksempler på vekselvirkninger mellem populationer, hvor en stokastisk beskrivelse i væsentlig grad vil ændre modellens egenskaber. (Et sådant eksempel findes i Ravn og Bansler (1981) p 5off).

De fire grundmodeller og deres anvendelsesområder som stipuleret af May kan sammenfattes i følgende skema:

		Afhængig variabel x		
		kontinuert	diskret	
Uafhængig variabel t	kont.	deterministisk differential lign.	Markov-kæde kont. param.	tilvækst sker kontinuert
	disk.	deterministisk differens lign.	Markov-kæde diskret param.	tilvækst sker diskret
		x stor	x lille	

De eksempler, der i det foregående blev givet på grundmodellerne, var alle for én population. Øges antallet af populationer kompliceres modellerne betragteligt også indenfor grundantagelsernes rammer. Der optræder da ikke blot vekselvirkninger indenfor den enkelte population, men tillige mellem forskellige populationer.

En deterministisk differentialligningsmodel for n populationer kan generelt udtrykkes således :

$$\frac{dx_i}{dt} = g_i(x_1, \dots, x_n) \quad i=1, 2, \dots, n.$$

Man antager almindeligvis, at vekselvirkningerne påvirker vækstraterne, dvs. $\frac{dx_i}{dt}$, hvilket bevirket, at $g_i(x_1, \dots, x_n)$ har formen $x_i f_i(x_1, \dots, x_n)$. En vigtig modeltype fremkommer ved at Taylor-udvikle g_i 'erne med denne form omkring $0=(0, \dots, 0)$ og medtage led af 2. orden:

$$g_i(x_1, \dots, x_n) \approx g_i(0) + \sum_{j=1}^n \frac{\partial g_i}{\partial x_j}(0) x_j + \frac{1}{2} \sum_{j=1}^n \sum_{k=1}^n \frac{\partial^2 g_i}{\partial x_j \partial x_k}(0) x_j x_k$$

som reducerer til

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i (a_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j) \quad *$$

hvor

$$a_i = f_i(0) \quad b_{ij} = \frac{\partial f_i}{\partial x_j}(0)$$

Modeller af typen * er opkaldt efter Lotka og Volterra, som uafhængigt af hinanden opstillede og studerede sådanne modeller fra midten af 1920'erne og frem. Det karakteristiske ved denne type modeller er de konstante koefficienter (a_i 'erne og b_{ij} 'erne) og ikke-lineariteten forårsaget af de kvadratiske led $b_{ij}x_i x_j$. Fortegnet på b_{ij} koefficienten angiver vekselvirkningens art: $b_{ij} < 0$ betyder, at vekselvirkningen med art j hæmmer population i 's vækst. Etc. a_i er en "naturlig" fødsels- hhv. dødsrate afhængigt af fortegnet, dvs. frugtbartigheden hhv. dødeligheden, hvis arten var alene i verden uden rovdyr hhv. føde og uden interferens med sig selv.

Den tilsvarende differensligningsmodel ser således ud:

$$x(k+1) = f(x(k)),$$

eller

$$x_i(k+1) = f_i(x_1(k), \dots, x_n(k)) \quad i=1, 2, \dots, n$$

Også denne model findes i en Lotka-Volterra udgave (omend disse herrer vist ikke er ophavsmænd til den).

$$x_i(k+1) = x_i(k) (c_i + \sum_{j=1}^n b_{ij} x_j(k)), \quad i=1, \dots, n.$$

hvor c_i har samme betydning som a_i i differentialligningsmødellen.

Principielt kan de to stokastiske grundmodeller også opstilles generelt for n arter, $n > 1$, men jeg ved ikke præcis, hvordan det gøres og erindrer ikke at have set nogen arejde med en sådan modeltype. Vekselvirkning mellem flere arter vil betyde, at overgangssandsynligheden $p_i(x, t; y, s)$ for den i te population bliver en funktion af de andre populationers tilstand til alle tider (tidspunkter) fra og med s indtil t , hvilket i almindelighed vil være komplet uhåndterligt. (Tror jeg).

Varierende miljø.

I grundmodellerne antog vi at omgivelserne var konstante. Det gav sig udtryk i konstante fødsels- og dødsrater og -sandsynligheder og afkomsfordelinger. I de generelt formulerede modeller tog det form af, at parametre var konstante. I virkelige økologiske systemer er dette næppe gældende. Mere realistisk vil det være at antage, at omgivelserne varierer, enten som en regulær afhængighed af tiden (årstider f.eks.) eller mere eller mindre irregulært tilfældigt. Et typisk eksempel fremkommer ved at modificere en differentialaligningsmodel i overensstemmelse hermed :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t)$$

dvs. den aflede afhænger nu eksplisit af tiden. Såfremt miljøafhængigheden indføjes ved at lade en parameter a i modellen være en given funktion af tiden, $a=a(t)$ fås :

$$\frac{dx}{dt} = f(x, a(t))$$

I dette tilfælde bliver modellen ikke-autonom og selvom det nok komplicerer den noget optræder ingen egentlig nye fænomener. (Det siger May i hvert fald (May (1973) p 34)). Udtrykker tidsafhængigheden derimod irregulært varierende omgivelser kompliceres modellen betragteligt.

Undersøgelser over konsekvenserne af stokastisk miljø består typisk i at erstatte en eller flere parametre i en velkendt deterministisk model med stokastiske processer, og derpå sammenligne den nye models egenskaber med den oprindelige for at se, om kvalitatativt nye træk dukker op. I praksis er man henvist til at indføre stokasticitet som såkaldt Gaussisk hvid støj, hvilket indebærer, at fluktuationerne i omgivelserne er ukorrelerede, dvs. deres størrelse og retning til to forskellige tidspunkter er uafhængige af hinanden. Den stokastiske model bliver derved en såkaldt diffusionsproces, en undergruppe af Markov-processer. Endvidere simplificeres modellerne oftest (alltid?) ved at lade de stokastiske parametre indgå lineært :

$$\frac{dx_i}{dt} = u_i(x_1, \dots, x_n) + a_i v_i(x_1, \dots, x_n) \quad i=1, 2, \dots, n$$

Erstattes a_i 'erne med middelværdier, \bar{a}_i , plus muligvis indbyrdes korrellerede hvid støj-led, $\sigma_i(dW_i/dt)$, fås

$$\begin{aligned} \frac{dx_i}{dt} &= [u_i(x_1, \dots, x_n) + \bar{a}_i v_i(x_1, \dots, x_n)] dt \\ &\quad + \sigma_i v_i(x_1, \dots, x_n) dW_i, \quad i=1, 2, \dots, n \end{aligned}$$

Hvor det første led på højre side udgør det deterministiske modstykke. (Turelli (1978))

Hvid støj er matematisk et komplèkst fænomen, som skaber betydelige vanskeligheder i fortolkningen af ovenstående ligning, bl.a. fordi sædvanlig differential- og integralteori ikke slår til, men må erstattes af mere eller mindre heuristiske fremgangsmåder, hvorom der tilsyneladende ikke er fuld enighed. (Turelli (1978). Ricciardi (1977) p 148ff)

Tidsforsinkelse.

I de modeller, vi hidtil har betragtet, er kun den nutidige tilstand afgørende for systemets fremtidige tilstand. Ofte vil det være mere realistisk at antage, at også fortidige synder og fortjenester vil gøre sig gældende. Som prototype på en sådan situation, kan man tænke på en population, der græsser på en vegetation, hvis regenerationstid er T . Populationen følger en logistisk vækstlov (vækst mod en øvre grænse med lineært aftagende vækstrate) med begyndelsesvækstrate r og bæreevne K for vegetationen (= maksimal populationsstørrelse). Reguleringen af vækstraten antages at ske med en forsinkelse på T :

$$\frac{dx(t)}{dt} = r(1-x(t-T)/K)x(t)$$

som kaldes en differential-differensligning.

Som begyndelsesbetegnelse er tilstanden til tiden 0 : $x(0)$ nu ikke længere tilstrækkelig til at specificere en løsning. Det er nødvendigt at kende forhistorien, funktionen x , på et interval $[-T, 0]$. Uden tidsforsinkelse vokser populationen asymptotisk mod K , mens en passende stor tidsforsinkelse forårsager cykliske svingninger om K (May (1973) p 94ff).

Vil man undgå den begrænsning, der ligger i, at populationens dynamik afhænger af et eksakt tidspunkt i fortiden, kan denne indgå vægtet. Leddet $N(t-T)/K$ udskiftes da af integralet :

$$\int_{-\infty}^t N(s)Q(t-s)ds$$

- hvor funktionen Q specificerer, hvilken vægt de forskellige tidspunkter i fortiden tillægges.

Den resulterende model er nu en integrodifferentialligning.

Begge disse eksempler tilhører en generel klasse af ligninger: funktionaldifferentialligninger, som også indeholder andre typer af tidsforsinkelseseffekter. En generel formulering er

$$\dot{x}(t) = f(t, x_t) \quad (\$)$$

hvor " \cdot " betyder differentiation fra højre og x_t er funktionen $\theta \mapsto x(t+\theta)$, $\theta \in [-r, 0]$, dvs. x_t er indeholdt i mængden C af vektorfunktioner fra $[-r, 0]$ ind i tilstandsrummet S , (dvs. C er et uendeligt dimensionalt funktionsrum). Definitionsængheden D for f er indeholdt i $\mathbb{R} \times C$, og en begyndelsesbetegelse er et "punkt" $(t_0, \varphi) \in D$ - et begyndelsestidspunkt t_0 og en fortid φ - således at løsningen $x(t_0, \varphi)$ gennem "punktet" har $x_t(t_0, \varphi) = \varphi$ og iøvrigt opfylder $(\$)$ for t i et interval $[t_0 - r, t_0 + A]$, $A > 0$. Hvis $r=0$ reducerer modellen til en sædvanlig differentialligningsmodel. I modsætning til, hvad der gælder for denne modelklasse kan løsningskurven for en funktionaldifferentialligning skære sig selv.

I teorien for funktionaldifferentialligninger interesserer man sig ikke så meget for løsningskurver i et n -dimensionalt tilstandsrum (x -vektoren), men for løsningskurver i et funktionsrum (x_t 's bane i C), idet teorien da på mange måder bliver analog til teorien for differentialligninger. Det modsvares af en definition på et systems tilstand, som den del af systemet, der entydigt bestemmer dets tilstand til alle tider større end t , dvs. funktionen x_t og ikke vektoren $x(t)$. (Hale (1967), (1977))

En første ordens differensligningsmodel indeholder en tidsforsinkelser på 1 tidsenhed, som normalt vil være afstanden mellem reproduktionstidspunkterne, dvs. en generationstid. Såfremt en stokastisk model ønskes afhængig af fortiden mister den Markov-egenskaben, hvormed de ligninger, der styrer sandsynlighedsfordelingens udvikling i tiden almindeligvis bliver utilgængelige.

Aldersstruktur.

Individers alder kan være af stor betydning i populationers dynamik. Reproduktionsevnen er oplagt afhængig af alderen i mange tilfælde. Dødeligheden også. I de tilfælde, hvor en population "høstes" af mennesker vil det typisk ske, når individerne har nået en vis alder og dermed størrelse. En rovdyrpopula-

tions indhug i en byttedyrpopulation kan tænkes at afhænge af størrelsesfordelinger i de to populationer og dermed af deres aldersstruktur.

En population beskrives nu ikke blot ved sin størrelse, men også ved sin aldersfordeling : $x = x(t, a)$. a kan betegne alderen og være en kontinuert variabel eller betegne en aldersklasse. $x(t, a)$ angiver altså antallet af individer til tiden t med alderen a eller i aldersklassen a . Tiden t regnes i første tilfælde kontinuert og kan i andet tilfælde være både kontinuert og diskret. Dynamikken i en sådan model fremkommer ved at specifcere aldersafhængigheden af reproductionsevne, dødelighed og vekselvirkning med andre populationer. Aldersstruktur i en populationsdynamisk model er særligt tilfælde af fortidsafhængighed, idet antallet af individer til tiden t i alderen (aldersklassen) a afhænger af antallet af fødte individer til tiden $t-a$ og disses skæbne indtil tiden t .

En vigtig model for en population med kontinuert aldersstruktur er den såkaldte Lotka-model, efter samme Lotka som tidligere omtalt. I denne model regnes kun med reproduktive individer og deres reproduktive afkom, dvs. kvinder og døtre. Hvis kønsratioen er konstant og dødeligheden ens for de to køn er det ingen indskrænkning i modellens gyldighed.

Vi betragter en lukket population. $B(t)$ er antallet af kvindefødsler pr. tidsenhed i et tidsrum omkring tiden t for hele populationen; $l(a, t)$ er andelen af kvinder født til tiden $t-a$, som har overlevet til alderen a , dvs. til tiden t ; $m(a, t)$ er det gennemsnitlige antal kvindeafkom pr. tidsenhed til tiden t for en kvinde i alderen a , dvs. født til tiden $t-a$. Hvis $B_0(t)$ er antallet af kvinder født pr. tidsenhed omkring tiden t af kvinder, som var til stede til tiden $t=0$, er

$$B(t) = B_0(t) + \int_0^t B(t-a)l(a, t)m(a, t)da, \quad t > 0$$

idet integralet er antallet af kvindefødsler til tiden t af kvinder født efter $t=0$. Populationsstørrelsen $x(t)$ er

$$x(t) = \int_0^\infty B(t-a)l(a, t)da$$

Kendes B_0 , l og m til alle tider kan ligningen løses fuldstændigt.

Modellen er en såkaldt integralligning; det er et specialtilfælde af en funktionaldifferentialligning. En vigtig størrelse er nettoreproduktionsraten R_o , som angiver det gennemsnitlige antal kvindeafkom for en kvinde født til tiden t gennem hele hendes levetid :

$$R_o(t) = \int_0^\infty l(a,t)m(a,t)da$$

Hvis $R_o > 1$ (< 1) vil populationen vokse (aftage).

Samme tankegang kan bruges til at opstille en model for en population inddelt i aldersklasser. Populationen er nu karakteriseret af en vektor

$$x_n = (x_{0,n}, x_{1,n}, \dots, x_{k,n})$$

hvor $k+1$ er antallet af aldersklasser, og k en maksimal alder. Alle aldersklasser har samme længde (f.eks. 1 år). Hvert individ i aldersklasse j bidrager med m_j individer til øste aldersklasse, mens brøkdelen l_j overlever til næste aldersklasse. Dynamikken i modellen bliver hermed

$$x_{0,n+1} = m_0 x_{0,n} + m_1 x_{1,n} + \dots + m_k x_{k,n}$$

$$x_{j+1,n+1} = x_{j,n} - l_j$$

eller på matrixform :

$$x_{n+1} = M \cdot x_n$$

hvor

$$M = \begin{pmatrix} m_0 & m_1 & \dots & m_k \\ l_0 & 0 & & \\ & l_1 & 0 & \\ 0 & & l_{k-1} & 0 \end{pmatrix}$$

er en $(k+1) \times (k+1)$ -matrix. Er populationen givet ved en begyndelsestilstand x_0 vil den n tidsenheder senere være $M^n x_0$.

Modellen kaldes en Leslie-model efter P.H. Leslie, som arbejdede en del med denne modeltype fra o. 1945. (Pielou (1969) kap. 3 og 4.)

Rumlig udbredelse.

Hittil har det været forudsat, at populationernes rumlige fordeling i miljøet ikke spiller nogen rolle for modellens mekanismer. Tætheden af individer fra en population har været antaget

ens i hele området. Der har ikke været skjulesteder eller særligt gode jagtmarker eller græsgange. Men omgivelserne er ofte ikke homogene og dyr bevæger sig. Nogle på en nomadelignende måde i konstant søgen efter føde og andre livsfordenheder. Andre migrerer fra tid til anden eller bevæger sig dagligt omkring bostedet. Små dyr findes ofte pletvis i kolonier. Bevægelser i miljøet (vand, luft) kan føre små dyr med sig. Osv. To hovedgrupper af populationsdynamiske modeller synes at udgøre de hyppigst forekommende. Den ene angår pletvise (eng.: "patchy") omgivelser - f.ex. skadedyrsangreb på frugter, blædknopper o.lign. - hvor tætheden af hver population er jævn i hver plet, og beskriver populationsdynamikken i en plet og hver arts kolonisering af nye pletter. Den anden type angår et kontinuert, evt. begrænset miljø, hvor der kan forekomme advektion (dvs. strømninjer i miljøet fører individer med sig; kaldes også konvektion), diffusion (dvs. individer bevæger sig ved egen kraft) tilfældigt i miljøet) og intra- og interspecifikke vekselvirkninger (dvs. individernes reaktion på tilstedeværelsen af andre individer fra samme eller andre arter). En model af denne klasse kaldes en advektions-diffusions-reaktions model, eller blot reaktions-diffusions model, såfremt advektion ikke forekommer. (Terminologien skyldes, at denne type modeller oprinder fra kemiske problemer.) En generel formulering for et n-populations økosystem kan være :

$$\begin{aligned}\frac{\partial S_i}{\partial t} = & - \frac{\partial}{\partial x} (u_{x,i} S_i) - \frac{\partial}{\partial y} (u_{y,i} S_i) - \frac{\partial}{\partial z} (u_{z,i} S_i) \\ & + \frac{\partial}{\partial x} (K_{x,i} \frac{\partial S_i}{\partial x}) + \frac{\partial}{\partial y} (K_{y,i} \frac{\partial S_i}{\partial y}) + \frac{\partial}{\partial z} (K_{z,i} \frac{\partial S_i}{\partial z}) \\ & + F(S_j, t, x, y, z) \quad j=1,2,\dots,n ; \quad i=1,2,\dots,n\end{aligned}$$

hvor

$S_i = S(x, t)$ er tætheden eller koncentrationen på stedet $\underline{x} = (x, y, z)$ til tiden t

$\underline{u}_i = (u_{x,i}, u_{y,i}, u_{z,i})$ er advektionshastigheden

$\underline{K}_i = (K_{x,i}, K_{y,i}, K_{z,i})$ er diffusionskoefficient-vektoren

F_i er intra- og interspecifikke vekselvirkninger, afhængig af alle populationers tætheder, tid og sted

- alle for den i'te population. Hvis $u_i = K_i = 0$ og $F_i = F(S_j)$, $j=1,2,\dots,n$ reducerer modellen til den sædvanlige differential-ligningsmodel.

Til modellen hører randbetingelser, som kan være af forskellig art. En randbetingelse foreskriver betingelser på populations-tæthederne ved - eller populationsstrømmen (flux'en) over en rand x_b i miljøet.

F.ex. kan det forlanges, at populationshastigheden er en funktion af tiden

$$S_i(x, t) = G_i(t) \quad \text{ved } x = x_b$$

Evt. kan G_i være konstant 0, i hvilket tilfælde, der er tale om en absorberende rand. Der kan også foreskrives en flux over en rand

$$J_i = H_i(t) \quad \text{ved } x = x_b$$

som kan betegne immigration eller emigration. Hvis miljøet er lukket så

$$J_i = 0 \quad \text{ved } x = x_b$$

er der tale om en reflekterende rand. Andre typer randbetingelser forekommer. (Pielou (1969), Okubo (1980), Ricciardi (1977) p 43ff).

Hermed er mulighederne for variation over det populationalt-miske tema skitseret. Grundmodellerne for én eller flere arter : deterministisk/stokastisk x kontinuert/diskret tid, for et simplificeret populationssystem kan udbygges med varierende eller støjfyldt miljø, tidsforsinkelseseffekter, aldersstruktur og geografisk fordeling. Samtidig øges modellernes matematiske sværhedsgrad i almindelighed betragteligt. Grundmodellernes modtagelighed for variation er meget forskellige; det samme gælder indbyrdes kombinerbarhed. Antallet af arter bestemmer en nedre grænse for dimensionen af tilstandsrummet; rumlig fordeling kan føje flere dimensioner til modellen, og (kontinuert) tidsforsinkelse og aldersstruktur ændrer tilstandsrum-

met til et funktionsrum.

Den matematiske kompleksitet af økologiske modeller vokser allmindeligvis med dimensionen, eller omvendt, jo færre dimensioner des mere komplicerede (evt. realistiske) modeller kan behandles. I praksis er det tilstrækkeligt at skelne mellem modeller for én, to og mange arter. En-artsmodeller er alt andet lige betydeligt simplere end flerartsmodeller. To-artsmodeller (uden ekstra dimensioner) har planen som tilstandsrums, hvilket begrænser mulighederne for løsningernes forløb betragteligt sammenligning med mulighederne i modeller for 3 eller flere arter (herom senere).

OM STABILITET

De eksempler, der blev givet på grundmodellerne, var simple og syntes urealistiske. Det er de også i almindelighed, men de kan dog bruges til at påpege et af populationsbiologiens grundlæggende problemer. En population, der følger en eksponentiel vækstlov $x(t) = x_0 \cdot \exp(\lambda - \mu)t$ bliver med tiden uendelig stor, hvis reproduktionsevnen λ er større end dødeligheden μ , og den uddør hvis $\lambda < \mu$. Kun i grænsetilfældet, hvor λ er præcis lig μ holder den sig på en endelig størrelse. Den stokastiske model forudsagde, at populationen i middel voksede, hvis $\lambda > \mu$, dog med en sandsynlighed for at uddø, som ikke er nul. Hvis $\lambda < \mu$ uddøde den, da med sikkerhed. Men bortset fra Jordens humane befolkning og de dyrearter, ^{som} disse udrydder, synes økosystemers populationer netop at være karakteriseret ved at være endelige og ikke uddø inden for lange tidsrum. Så et fundamentalt problem for økologi er at forklare, hvorledes det går til, at populationer hverken uddør hvert andet øjeblik eller vokser ind i himlen. Hvilke vekselvirkninger sørger for, at differensen mellem fødselsraten og dødeligheden holder sig omkring nul? Disse simple overvejelser skal antyde, hvorfor matematiske modellers stabilitetsegenskaber spiller så stor en rolle, som tilfældet faktisk er.

Et økologisk vigtigt spørgsmål, som matematiske modeller for populationsdynamiske systemer bruges til at søge svar på, er derfor, hvorledes populationsstørrelserne vil opføre sig på langt sigt? Spørgsmålet kan stilles ud fra en praktisk interesse i at forudsige, hvorledes systemet vil reagere på påtænkte indgreb, eller hensigten kan være at forklare iagttagelser af systemet ved at bygge en model, som reproducerer iagttagelserne og repræsenterer økologisk acceptable strukturer.

Der er fire generelle træk ved et økosystem, som er af betydning, for en matematisk model, der skal repræsentere det.

Det første er økosystemets bestandighed. For den matematiske model betyder det, at det er dens opførsel på langt sigt, dvs. dens opførsel i grænsen, når tiden går mod uendelig, der skal korrespondere med økosystemet.

Det andet er, at man må forestille sig, at økosystemets dynamik er af en sådan beskaffenhed, at tilfældige fluktuationer i populationsstørrelserne forårsaget af f.eks. klimaets luner ikke får det til at bryde sammen. I den matematiske model bliver dette et spørgsmål om grænseopførslens response på perturbationer i begyndelsestilstande.

Det tredie træk ved økosystemet, der her skal trækkes frem, er dets fluktuerende karakter. I modelsammenhæng betyder det at de parametre, der fastlægger vekselvirkningens størrelse ikke er bekvemme konstanter eller simple funktioner af tiden, men stokastiske processer. I principippet skulle dette forhold ikke betyde noget for stokastiske modeller. (Men det gør det nu, bl.a. fordi parametrenes sandsynlighedsfordeling sjældent kendes og fordi det hurtigt bliver uoverskueligt med mange forskellige stokastiske processer i en model). For en deterministisk model betyder det et spørgsmål om, hvorledes ændringer i parameterværdierne svarende til usikkerheden på dem påvirker grænseopførslen.

Det fjerde træk er økosystemets komplekse karakter, der som konsekvens har, at funktioner, der bruges til at beskrive vekselvirkninger mellem populationerne, ofte ikke kan angives præcist. En vækstkurve f.eks. er typisk S-formet, men utallige funktionens graf er S-formet, og der er sjældent biologiske grunde til at udpege netop én som den rigtige. Der opstår heraf det problem, at man risikerer, at de konklusioner, der nås på baggrund af en matematisk model afhænger af de specifikke funktionelle

sammenhænge, som modellen indeholder, og at en lille ændring vil medføre andre konklusioner. I så tilfælde betegnes modellen strukturel ustabil.

Det skal nævnes, at økologi handler om andet end stabilitet i den ovenfor antydede betydning, og at matematiske modeller også spiller en rolle i sådanne sammenhænge. For matematisk populationsbiologi spiller spørgsmål om stabilitet dog en dominerende rolle, således at det er berettiget af trække netop denne egenskab frem på dette sted.

Hidtil er det ikke præciseret, hvori et økosystems stabilitet består, udover en antydning af, at det indebærer alle populationers beståen. Dette ultimative kriterium opfyldes af en række forskellige opførsmuligheder for populationsstørrelserne. De kan være (næsten) konstante. De kan udvise regulære svingninger med en (næsten) fast periode. De kan fluktuere mere eller mindre irregulært - hvis fluktuationerne synes helt irregulære, uden system, taler man om kaotisk opførsel. I det følgende vil jeg diskutere matematiske modellers stabilitetsegenskaber. Jeg vil gøre det ud fra deterministiske differentialligningsmodeller - det er den dominerende modeltype, og derpå kommentere forholdene for diskrete modeller og stokastiske modeller.

En deterministisk differentialligningsmodel blev tidligere angivet på formen

$$\frac{dx}{dt} = f(x) \quad x \in S = \mathbb{R}^n \quad f: S \rightarrow \mathbb{R}^n$$

f er en differentiabel funktion med kontinuert afledet. En løsning til modellen er en vektorfunktion $x(t)$ der tilsfredsstiller modellen $dx(t)/dt = f(x(t))$ samt en begyndelsesbetingelse $x(0) = x_0$. En løsningskurve er en orienteret delmængde af S bestående af alle punkter hørende til en løsning. Familien af alle løs-

ningskurver kaldes faseportrættet.

Den enkleste form for stabilitet, som et økologisk system kan udvise, er en tilstand som er konstant, dvs. som ikke ændrer sig i tiden. Matematisk svarer det til, at den tidsaflede af $x(t)$ er 0, dvs. et punkt hvor $f(x) = 0$. Hvis et sådant ligevægtspunkt skal være økologisk interessant, må det være lokalt stabilt, dvs. såfremt systemet forstyrres lidt væk fra ligevægtstilstanden, skal dynamikken "trække" det "på plads" igen (asymptotisk, når $t \rightarrow \infty$) eller i det mindste sørge for at systemet ikke bevæger sig væk fra den oprindelige tilstand. En præcis definition på et stabilt ligevægtspunkt lyder:

Et ligevægtspunkt \bar{x} er lokalt stabilt, hvis der for enhver omegn U om \bar{x} findes en omegn U_1 om \bar{x} i U , således at enhver løsning med $x(0)$ i U_1 er defineret og i U for alle $t > 0$.

Et ligevægtspunkt er asymptotisk stabilt, hvis det desuden gælder, at $\lim_{t \rightarrow \infty} x(t) = \bar{x}$

Et ligevægtspunkt, der ikke er stabilt er ustabilt.

Det betyder, at der er en omegn U om \bar{x} , således at der for enhver omegn U_1 om \bar{x} i U er mindst en løsning $x(t)$ startende i $x(0)$ i U_1 , som ikke ligger helt i U .

Hvis et system befinder sig i en ustabil ligevægtstilstand, vil en forstyrrelse typisk medføre at systemet bevæger sig væk fra ligevægtstilstanden.

Omkring et asymptotisk lokalt stabilt ligevægtspunkt findes altså et område af tilstande, hvorfra systemet vil konvergere mod ligevægtspunktet. Området kaldes et tiltrækningsområde. Jo større det er, jo mere modstandsdygtigt er systemet overfor pludselige ændringer i populationsstørrelserne. Hvis området udgør hele tilstandsrummet vil systemet uanset begyndelsestilstand nærme sig vilkårligt tæt til ligevægtspunktet, som i dette tilfælde kaldes globalt stabilt. Hvis der findes flere asymp-

totisk, lokalt stabile ligevægtspunkter, vil der være tætliggende begyndelsestilstande, hvorfra systemet vil bevæge sig asymptotisk mod hver sit ligevægtspunkt, som kan repræsentere radikalt forskellige økologiske tilstande.

Det er hyppigt enkelt at identificere ligevægtspunkterne i et system - det består i at løse ligningssystemet $f(x) = 0$ - mens det kan være vanskeligere, at konstatere deres stabilitet. Der er to metoder til dette. Den ene er at studere faseportrættet for den afledede af f i ligevægtspunktet: $Df(\bar{x})$, der som matrix har $\{\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\bar{x})\}_{ij}$.

Dette fordi $Df(\bar{x})$ er den lineære afbildung, der approximerer f bedst i \bar{x} . Faseportrættet for $Df(\bar{x})$ - og dermed for f i en omegn om \bar{x} - karakteriseres af egenværdierne for $Df(\bar{x})$. Et kompleks tal λ er egenværdi for $Df(\bar{x})$, hvis der findes en egentlig vektor v i \mathbb{R}^n så $Df(\bar{x})v = \lambda \cdot v$. Egenværdier bestemmes af: $\det(Df(\bar{x}) - \lambda I) = 0$, I er et indenstående matris. Hvis ingen har positiv realdel er \bar{x} et stabilt ligevægtspunkt, og ved at asympotisk stabilt, hvis alle realdele er negative. Den numerisk mindste realdel bestemmer den hastighed, hvormed systemet vender tilbage til ligevægtstilstanden, såfremt det forstyrres. Hvis mindst en egenværdi har positiv realdel er \bar{x} ustabil.

En sådan undersøgelse af det lineariserede faseportræt omkring et ligevægtspunkt kaldes en lineariseret analyse. Den giver svar på spørgsmål om ligevægtspunktets lokale, men ikke dets globale stabilitet.

Den anden metode går ud på at konstruere en såkaldt Liapunov-funktion, som er en slags potential. En Liapunov-funktion V afbilder en omegn U om ligevægtspunktet \bar{x} ind i de reelle tal, er kontinuert på U og differentierbar på $U \setminus \{\bar{x}\}$, og har følgende egenskaber:

- 1) V har et minimum i \bar{x}
- 2) V er en ikke-voksende funktion på løsninger i $U \setminus \{\bar{x}\}$
dvs. når x (dvs. $V(x(t))$ er ikke voksende)

Hvis disse to betingelser er opfyldt, er \bar{x} et stabilt

ligevægtspunkt. Hvis der tillige gælder:

3) V er strengt aftagende på løsninger i $U \setminus \{\bar{x}\}$

- er \bar{x} et asymptotisk stabilt ligevægtspunkt. Hvis V er defineret og opfylder alle betingelser på hele tilstandsrummet er \bar{x} globalt stabilt.

systematisk
Der findes ingen/metode, til at finde Liapunov-funktioner. I mekaniske og elektriske systemer er energien ofte en Liapunov-funktion. Hvis der viser sig egenværdier med realdel 0 i en lineariseret analyse kan en sådan ikke afgøre om ligevægtspunktet er asymptotisk stabilt. En Liapunov-funktion vil i dette tilfælde kunne give svaret.

En ikke ualmindelig opførsel for økosystemer er svingende populationsstørrelser. I visse tilfælde synes svingningerne regulære, - med lidt god vilje - periodiske. I andre tilfælde synes forløbet helt tilfældig (stokastisk). Gentagen tilbagevenden til et tidligere tilstand kaldes rekurrens. Blandt rekurrens-fænomener er baner, der asymptotisk nærmer sig eksakt periodiske baner (grænsecykler) normalt de letteste at identificere. Vel at mærke i dimension en og to. Dvs for systemer med en eller to populationer. Årsagen er, at løsningskurver for et differentiabelt dynamisk system ikke kan skære hinanden eller sig selv. På en linie eller i planen er der derfor ret begrænsede og overskuelige grænseopførsmuligheder (grænsemængder): Enten går banen mod et ligevægtspunkt, eller en grænsecykel (- kun muligt i planen) (eller den er ikke begrænset, og det er økologisk urimeligt). I dimensioner større end eller lig tre er forholdene meget mere komplicerede. Grænsecykler og lukkede løsningskurver i sådanne dimensioner kan dels være meget vanskelige at identificere, f.eks. være svære at skelne fra transiente tilstande - dels have en overraskende form: En kompakt region kan indeholde uendelig mange periodiske løsninger med perioder der nærmer sig uendelig. Dette gælder ikke blot patologiske dynamiske systemer, men også strukturelt stabile. (Hirsch og Smale (1974))

Man kan indvende, at streng periodicitet, gentagen tilbagevenden til præcis den samme tilstand er for snæver en forestilling om gentagelsesfænomener. I naturen vil de så godt som altid være approximative. På den ene side kan man så sige, at en model, der udviser en passende periodicitet, kan være en rimelig model, men på den anden side kan dynamiske systemer også udvise næsten-gentagelse, og sådanne systemer kan også være modeller for økologiske gentagelsesfænomener. Tilstande i et dynamisk system som næsten-gentages kaldes "ikke-vandrende" i modsætning til "vandrende". Et punkt er vandrende, hvis det har en ømegn af tilstande, hvis baner aldrig vender tilbage til omegnen. Et vandrende punkt svarer til transient opførsel i det dynamiske system, dvs. et overgangsfænomen. Banen for et ikke-vandrende punkt p vil uendeligt ofte vende tilbage til en vilkårlig lille omegn om det. Der vil være punkter q. vilkårligt tæt på p, hvis baner uendeligt ofte vender tilbage til enhver omegn om p. Ikke-vandrende punkter svarer altså til observablae gentagelsesfænomener - omend af noget uregelmæssig eller kaotisk karakter (Chillingworth (1976)).

Lad os nu se på stabilitet for en deterministisk differentialsigningsmodel:

$$x_{n+1} = f(x_n)$$

Et ligevægtspunkt \bar{x} vil være bestemt ved at $\bar{x} = f(\bar{x})$.

Den lokale stabilitet af \bar{x} , kan som før undersøges ved at studere den lineære tilnærmelse til f i \bar{x} : $Df(\bar{x})$.

Forstyrres \bar{x} med Δx vil systemet til det følgende tidspunkt være i:

$$f(\bar{x} + \Delta x) \approx \bar{x} + Df(\bar{x})(\Delta x)$$

og efter n tidsrum ca. i

$$\bar{x} + Df(\bar{x})^{(n)}(\Delta x)$$

\bar{x} er stabilt, hvis forstyrrelsen dør ud, dvs. hvis

$$\|Df(\bar{x})^{(n)}(\Delta x)\| \rightarrow 0 \quad \text{for } n \rightarrow \infty$$

Dette er tilfældet hvis alle egenværdier for $Df(\bar{x})$

numerisk er mindre end 1.

En periodisk tilstand x^+ vil i en differensligningsmodel være bestemt af

$$x^+ = f^{(p)}(x^+)$$

hvor $f^{(p)}$ betyder den p'te itererede af f , og p perioden, dvs. det antal tidsrum, der går før x^+ gentages. Som før afhænger stabiliteten af x^+ af den afledede:

$$Df^{(p)}(x^+) = Df(f^{(p-1)}(x^+))Df(f^{(p-2)}(x^+)) \dots Df(x^+)$$

hvor egenværdierne for $Df^{(p)}(x^+)$ skal have modulus < 1 for at $x_0^+ (=x^+), x_1^+, \dots x_{p-1}^+, x_i^+ = f(x_{i-1}^+)$ er en lokal stabilt periodisk løsning (- kaldes en p-cykel).

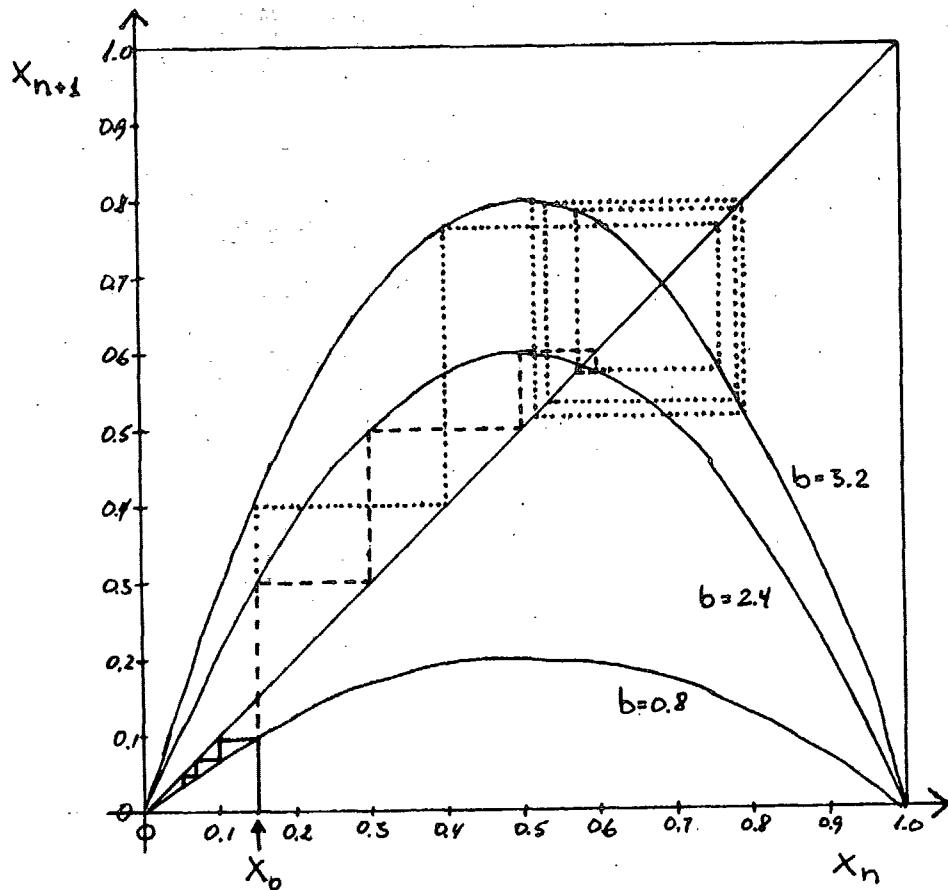
Differensligningsmodeller kan udvise utroligt kompliceret opførsel allerede i dimension én. Et simpelt og vigtigt eksempel kan illustrere dette:

$$x_{n+1} = f_b(x_n) \quad f_b(x) = bx(1-x) \quad 0 < b < 4 \quad f_b: [0,1] \rightarrow [0,1]$$

Denne model (og andre af samme type og i flere dimensioner) er studeret meget i de sidste 10 år, og i et populations-dynamisk perspektiv siden omkring 1975. (Se May (1976), May og Oster (1976) og Guckenheimer et al. (1977)). Modellen kan tænkes som prototypen på modeller af (insekt-) populationer, hvis generationer ikke overlapper og hvis reproduktionsrate er tæthedafhængig, dvs. aftager for store populationsstørrelser. (Det svarer til, at f_b først vokser med x mod et maksimum og derpå aftager og går mod 0.)

Det interessante ved modellen er den måde, hvorpå dens opførsel afhænger af b . Forløbet er let af følge grafisk

(se figuren):



Grafen for f_b for 3 værdier af b og forløbet fra et begyndelsespunkt i de 3 tilfælde.

Man starter ved en værdi x_0 på x_n -aksen, går op til kurven; værdien på x_{n+1} -aksen er x_1 . Dernæst går man vandret ind til diagonalen $x_{n+1} = x_n$ - dets x_n -koordinat er x_1 . Herfra går man op til kurven - værdien på x_{n+1} -aksen er x_2 . Osv. Figuren viser kurven for f_b for 3 værdier af b . For $b \leq 1$ går x_1 mod 0 uanset begyndelsesværdi. For $1 < b < 4$ har

kurven et skæringspunkt med diagonalen. Dette punkt er et ligevægtspunkt. Hvis $1 < b < 3$ er den afledede af f_b i skæringspunktet numerisk mindre end 1, så ligevægtspunktet er stabilt og tiltrækker alle begyndelsesværdier undtagen 0. Når b overskridt værdien 3 bliver ligevægtspunktet ustabil, og "spaltes" i 2 punkter, der udgør en stabil to-periodisk cykel, som tiltrækker alle begyndelsestilstande undtagen skæringspunktet med diagonalen og 0. En sådan proces, hvorved et stabilt ligevægtspunkt mister sin stabilitet og spaltes i to eller flere ligevægtspunkter, når en parameter værdi overskridt en kritisk grænse, kaldes en bifurkationsproces. Øges b bliver denne 2-cykel ustabil for en kritisk værdi af b og afløses af en stabil 4-cykel. Denne afløses igen af en stabil 8-cykel. Osv. De intervallser, hvori en 2^k -cykel er stabil bliver stadig mindre og processen opnår ved en kritisk værdi af $b = 3,57\dots$ hvor alle 2^k -cykler, $k = 0, 1, 2, \dots$, er tilstede, men ustabile. Det vil sige for $b > 3,57$ er der et utælligt antal begyndelsespunkter, som giver totalt aperiodiske forløb. Denne situation er døbt "kaos". For $b > 3,67\dots$ optræder ulige perioder - først meget lange, efterhånden kortere. En 3-cykel dukker op ved $b = 3.8284$. For b større end denne værdi optræder der cykler med enhver heltallig periode og et utælligt antal asymptotisk aperiodiske baner.

Konsekvensen af dette eksempel er, at såfremt en population beskrives af en model af denne type med en parameter værdi svarende til kaos, vil populationsstørrelsen udvise et forløb, der ikke kan skelnes fra en stokastisk proces. Til trods for, at at populations størrelse følger en deterministisk lovmæssighed vil den være uforudsigelig.

Spørgsmålet om stabilitet for stokastiske modeller har jeg ikke noget særligt overblik over, men lidt har jeg dog fundet frem til. Det følgende er baseret på Turelli (1978).

For ligevægtspunkter i diffusionsprocesser, dvs. den type

modeller, der fremkommer ved stokastisk ("hvid støj")- miljø findes definitioner på lokal og global asymptotisk stabilitet helt analoge med de deterministiske. Et punkt $\bar{x} = (\bar{x}_1, \dots, \bar{x}_n)$ er ligevægtspunkt for en diffusionsproces, hvis infinitesimal-momenterne er 0. (De n infinitesimale middelværdimomenter M_i er de tidsaflede af middelværdierne. De n^2 infinitesimale variansomenter V_{ij} er de tidsaflede af variancerne). Dette sikrer, at hverken systematiske eller stokastiske drivkræfter forskyder processen fra \bar{x} . Der er tre sædvanlige definitioner på sådanne punkters asymptotiske stabilitet; de korresponderer til tre standardbegreber på stokastisk konvergens, nemlig konvergens i sandsynlighed, konvergens med sandsynlighed én og konvergens i middelkvadrat (meansquare). (En følge af stokastiske variable Z_1, Z_2, \dots, Z_n siger at konvergere mod en stokastisk variabel Z i sandsynlighed, hvis $\lim_{n \rightarrow \infty} P[|Z_n - Z| > \epsilon] = 0$ for alle $\epsilon > 0$, og med sandsynlighed 1 hvis $P[\lim_n Z_n = Z] = 1$, og i middelkvadrat hvis $\lim_{n \rightarrow \infty} E[(Z_n - Z)^2] = 0$. Konvergens i sandsynlighed impliceres af de to andre, men implicerer ingen af dem. Konvergens med sandsynlighed én hverken implicerer eller impliceres af konvergens i middelkvadrat.)

I midlertid er disse definitioner ikke anvendelige i almindelighed, thi selvom M_i 'erne forsvinder ved et ligevægtspunkt, gør V_{ij} 'erne det sædvanligvis ikke. I så fald er der tre andre muligheder.

Den første er at undersøge, om der findes en stationær sandsynlighedsfordeling, som dels er 0 på randen, hvor en eller flere populationsstørrelser bliver 0, og som dels sandsynlighedsfordelingen konvergerer mod uanset begyndelsestilstand. For en praktisk betragtning kan denne stabilitetsdefinition være misvisende, idet sandsynlighedsmassen kan være koncentreret på små populationsstørrelser, hvor demografisk stokastisitet dels ugyldig-gør modellen, dels betinger uddøen med stor sandsynlighed. Med denne reservation in mente kan man sige, at kriteriet giver global, omend upræcis, information i form

af, at populationssystemet udviser persistens, dvs. det består vedvarende, på modellens præmisser. Desværre er ligningerne til bestemmelse af en stationær sandsynlighedsfordeling almindeligvis ufremkommelige i flere dimensioner.

Den anden mulighed forudsætter, at den stokastiske model's fluktuationer omkring den deterministiske ligevægtsstilstand ikke er for voldsomme. Der foretages en heuristisk, (= matematisk ikke-stringent) linearisering omkring dette ligevægtspunkt, hvilket fører til en såkaldt n-dimensional Ornstein-Uhlenbeck proces for fluktuationerne om ligevægtspunktet, der har det fortron at den har en kendt stationær sandsynlighedsfordeling. Heraf fremkommer en sammenhæng mellem varians-covarians matricen $\{ V_{ij} \}$ for fluktuationerne omkring ligevægtspunktet, miljøfluktuationerne og egenværdierne for den lineariserede afbildung i ligevægtspunktet. Denne sammenhæng kan bruges til at opstille et stabilitetskriterium.

Den tredie mulighed er at anvende middellevetiden som et stabilitetskriterium. Middellevetiden er middeltiden indtil en af populationerne uddør. Dette kriterium er generelt anvendeligt for stokastiske modeller i modsætning til de foregående, som - i hvert fald her - er diskuteret kun for diffusionsprocesser. Ofte er det nødvendigt her at indføre en positiv ekstinktionstærskel som kriterium for, hvornår en population er uddød. Middellevetiden som stabilitetsmål har det problem, at levetiden generelt afhænger af begyndelestilstanden. Derfor er der ikke nogen skarp grænse mellem stabilitet forstået som "lang" middellevetid og ustabilitet forstås som "kort". Den forudgående anden mulighed fører heller ikke et skarpt kriterium.

KAPITEL 3

NORDSØMODELLEN - ET FORSØG PÅ EN REALISTISK MODEL

Den såkaldte "Nordsø-model" vil her blive brugt som et eksempel på en realistisk matematisk model for et økologisksystem. Nordsømodellen er udviklet på Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser især af matematikeren K.P. Andersen og biologen Erik Ursin. Arbejdet startede i 1971 og et resultat blev publiceret i 1977. Hensigten med modellen er at beskrive Nordsøens øko-system under anvendelse af al tilgængelig biologisk viden, og helst så godt, at modellen kan give baggrundsviden for

"...beslutninger om, hvorledes man skal styre fiskeri og forurening, så man undgår en udvikling der ødelægger balancen i det økologiske system og dermed det naturgrundlag, som er basis for vor udnyttelse af havets ressourcer."

(Ursin i 1974, cit. fra Ravn og Bansler, (1981)

- dvs. modellen skal kunne forudsige konsekvenser af indgreb i økosystemet.

Udover denne brede hensigt var modelbyggerne også motiveret af et mere konkret problem. I følge traditionel opfattelse hos fiskeribiologer medfører et øget fiskeri en nedgang i fiskebestanden, men man havde observeret det overraskende forhold, at Nordsøens fiskebestand holdt sig konstant gennem 1960'erne, til trods for at fiskeriet øgedes kraftigt. Så man på de enkelte arter holdt overraskelsen sig: Bestanden af store torskefisk voksede sammen med fiskeriudbyttet, mens bestanden af sild og makrel omvendt mindsbedes kraftigt sammen med intensivering af fiskeriet.

Dette fænomen motiverede en hypotese om, at samspillet mellem arterne i Nordsøen, dvs. deres indbyrdes relation som rovdyr og byttedyr samt konkurrence om føden spiller en vigtig rolle for økosystemet, og at et ydre indgreb som fiskeri kunne ændre arternes sammensætning og predationsmønster (dvs. hvem spiser hvem, eller hvem spi-

ser man, når ens livret bliver for sjælden).

Denne hypotese skal også ses i lyset af, at den biologiske rådgivning, der lå - og ligger - til grund for reguleringen af fiskeriet i Nordsøen er baseret på modeller for hver enkelt art, som ikke omhandler artens samspil med andre arter.

Nordsøens øko-system er således ikke blot et anliggende af interesse for samfundet p.gr.a. den nødvendige regulation af fiskeriet, men påkalder sig også videnskabelig opmærksomhed ved at udfordre etablerede forestillinger. Den følgende beskrivelse af Nordsømodellen er lavet ud fra en hensigt om at give et indtryk af dens matematiske opbygning og antyde, hvilke antagelser, den hviler på. Beskrivelsen er lavet på baggrund af Ravn og Bansler (1981)

Nordsømodellens grundstruktur.

Nordsømodellen koncentrerer sig om at beskrive elleve af Nordsøens fiskearter, som er udvalgt efter deres økonomiske betydning. Desuden indgår primærproduktionen af plankton. Modellen findes i en idealversion, der inddrager alle de teorifragmenter, modelbyggerne har kunnet opdrive, og i en simplificeret prognoseversion, som er implementeret på en datamaskine og afprøvet på bl.a. data fra årene 1960-70. Desuden findes en reduceret model for nogle få arter. Den følgende omtale af modellens struktur og mekanismer dækker strengt taget kun idealmodellen, men i realiteten også prognosemodellen, idet forskellene imellem dem enten ikke berøres eller er uvæsentlige for sammenhængen her. Den reducerede model behandles ikke.

Nordsømodellen er konstrueret som en udvidelse af en "klassisk" model for en enkelt fiskeart, nemlig Beverton og Holt's, der blev introduceret i 1957 og siden har været brugt til fastsættelse af fiskekvoter. Beverton og Holt beskriver en art ved tre koblede sædvanlige førsteordens differentialligninger med tiden som uafhængig variabel. Den første ligning angiver et

individs vægtilvækst som funktion af vægten w:

$$\frac{dw}{dt} = Hw^m - kw^n \quad (1)$$

H er en stofopbygningsparameter, k er en stofnedbrydningsparameter, m og n er konstanter. Ligningen kaldes Bertanlaffys vækstligning. Dens biologiske rationale er: Såfremt fisks evne til at optage føde er proportional med tarmoverfladen og såfremt fisk med forskellig vægt er ligedannede, bør m være forholdet mellem/fiskens overflade og vægt, dvs. 2/3. Såfremt energiforbruget ved opretholdelsen af fiskens biologiske funktioner er proportional med vægten, bør n være 1. Ligningen forudsætter at fisken hele tiden får en konstant del af det den kunne spise (evt. selvfølgelig alt).

Den næste ligning udtrykker bestandens vækst (i antal individer) som funktion af fiskeriintensiteten F, dødelighed M og bestandsstørrelse N:

$$\frac{dN}{dt} = - (F + M) \cdot N \quad (2)$$

- dvs. den relative ændring i bestandsstørrelsen ($\frac{dN}{dt}/N$) er lig summen af fiskeintensitet og dødelighed. F er en ydre faktor i forhold til Nordsøen; man kan forstå F som noget i stil med "antal kubikmeter hav, hvorigennem der trækkes net, pr. tidsenhed" - korrigeret for forskellig effektivitet af fangstmetoder og redskaber. I praksis må F estimeres i modellen og dens egentlige betydning er derfor bestemt ved, at $F \cdot dt$ er en fisks chance for at blive fanget i tidsrummet dt. Dødeligheden M antages uafhængig af fiskens alder; en nyudklækket flok fisk ville gå hinsides på exponentiel vis, hvis kun naturlige årsager tyndede ud i rækkerne.

Den tredie ligning beskriver udbyttet Y (i vægt) som funktion af fiskeriintensitet, bestandsstørrelse og vægt:

$$\frac{dy}{dt} = F \cdot N \cdot w \quad (3)$$

Opfatter vi sættet afhængige variable (w, N, Y) som en vektor x kan vi skrive de tre ligninger som én ligning:

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

Som ligningerne står her, beskriver de udviklingen for en fiskebestand, der til tiden $t = t_0$ består af N_0 fisk af samme art med samme vægt w_0 med naturlig dødelighed M og som befiskes med intensitet F . For at beskrive en hel bestand af en fiskeart opdeler man den derfor efter alder i aldersklasser og forudsætter, at fisk af samme alder har samme vægt. (Det sørger ligning (1) også for.)

Aldersen og Ursin ønsker at inddrage samspillet mellem arterne. Hertil bruger de en fjerde ligning, der udtrykker tilvæksten i tiden i et individ fødeindtagelse R ved vægten w og en variabel f , der angiver et fødeniveau:

$$\frac{dR}{dt} = f \cdot h \cdot w^m \quad 0 \leq f \leq 1 \quad (4)$$

dR angiver den mængde føde fisken spiser i tiden dt . Hvis $f = 1$ får fisken alt hvad den kan æde; hvis $f = 0$ får den ingenting. h er en artsspecifik parameter. Fødeniveauet er et centralt begreb i modellen, idet f varierer med udbuddet af byttedyr og dermed åbner for inddragelse af arternes samspil i modellen.

I konsekvens af denne ligning modificeres de to første ligninger. I ligning (1) ændres stofopbygningsleddet: Af den indtagne føde assimileres en fast brøkdel v , således at $H \cdot w^m$ erstattes af $v \frac{dR}{dt}$. Dermed fås:

$$\frac{dw}{dt} = v \frac{dR}{dt} - k \cdot w^n \quad (1')$$

I ligning (2) udspaltes af den naturlige dødelighed

M en del M₂ som predationsdødelighed, dvs. dødelighed som bytte for andre fisk:

$$\frac{dN}{dt} = - (F + M + M_2) \quad (2')$$

Hver fiskeart opdeles i klasser efter alder. Enhver af disse aldersklasser beskrives af et system af ligninger (1'), (2'), (3) og (4). Aldersklasserne er nu grundenheden i modellen, idet andre aldersklasser har betydning for såvel den fødemængde, som en aldersklasse har til rådighed, som for det antal individer i aldersklassen, der bliver ofre for andre aldersklassers predation.

Gydning og klækning antages at ske på bestemte tidspunkter af året. Samtidig rykkes alle fisk en aldersklasse op.

Ovenstående beskriver grundstrukturen i modellen. Der er tale om en ikke-lineær deterministisk differential-ligningsmødæl koblet med en differensligningsmodel for forplantningen.

Nordsømodellens mekanismer i hovedtræk.

De omtalte fire ligninger for hver aldersklasse angiver kun modellens grundtræk; der mangler en nøjere angivelse af aldersklassernes vekselvirkning. Denne er indtil videre kun antydet i fødeniveauet f. (Der mangler også andet, men samspillet er mest detaljeret modelleret og udgør modellens centrale del. Derfor vil jeg koncentrere mig om det).

Fisk lever af fisk (og de der ikke gør det lever af plankton eller bunddyr), men ikke alle fisk er lige velegnede som bytte for enhver fisk. Små sild æder ikke store torsk, men nok omvendt. Andersen og Ursin har valgt at beskrive disse forhold på følgende måde:

(A) For hver aldersklasse i (f.eks. tre-årige torsk) opgøres det potentielle fødeudbud: En aldersklasse j udgør et fødeudbud på N_{wj} i vægt på fødemarkedet.

(B) Enhver aldersklasse j er karakteriseret af en eg-

nethed, G_{ij} , som føde for aldersklassen i. (Begrebet egnethed uddybes under pkt. (K).)

(C) For aldersklassen i udgør aldersklassen j derfor et fødeudbud $\Phi_{ij} = G_{ij} \cdot N_j \cdot w_j$

(D) Det samlede egnede fødeudbud Φ_i for aldersklassen i findes ved at summere over alle aldersklasser j:

$$\Phi_i = \sum_j \Phi_{ij} = \sum_j G_{ij} \cdot N_j \cdot w_j \quad (5)$$

(E) Af det samlede egnede fødeudbud Φ_i forbruger aldersklasse i pr tidsenhed $\frac{dR_i}{dt} \cdot N_i$ dvs. udnyttelsesgraden er

$$\frac{dR_i}{dt} \cdot \frac{N_i}{\Phi_i}$$

(F) Aldersklasse i's faktiske fortæring af de enkelte andre aldersklasser fås ved at sammenholde det egnede fødeudbud af aldersklasse j med i's udnyttelsesgrad:

$$\Phi_{ij} \cdot \frac{dR_i}{dt} \cdot \frac{N_i}{\Phi_i}$$

(G) Predationstabet for aldersklasse j fås ved at summere de enkelte predationstab til aldersklasserne i:

$$\sum_i \Phi_{ij} \cdot \frac{dR_i}{dt} \cdot \frac{N_i}{\Phi_i}$$

(H) Dette predationstab er givet i vægt; divideres det med den samlede biomasse af aldersklasse j fås predationsdødeligheden for et individ i denne aldersklasse:

$$M_{2j} = \frac{1}{N_j \cdot w_j} \cdot \sum_i \Phi_{ij} \cdot \frac{dR_i}{dt} \cdot \frac{N_i}{\Phi_i} \quad (6)$$

(I) Fødeniveauet for aldersklasse i (f_i) bestemmes af det egnede fødeudbud Φ_i og en størrelse $Q_i = \frac{V}{q_i \cdot w_i^r}$, hvor V er Nordsøens volumen og q_i og r såkaldte søgeparametre, således:

$$f_i = \frac{\Phi_i}{\Phi_i + Q_i} \quad (7)$$

(Argumentationen for dette udtryk er i følge Ravn og Bansler (1981), p 39-44, uklar, involverer en række ikke-trivielle antagelser og er behæftet med fejl i det matematiske råsonnement.) Man kan måske opfatte Q_i som fiskens

evne til at få mad. Udtrykket for f_i siger da, at hvis fødeudbuddet er stort (φ_i stor i forhold til Q_i) er fødeniveauet nær ved 1 og fisken spiser sig mæt og vokser optimalt. Omvendt hvis fødeudbuddet bliver mindre

(φ_i sammenlignelig med eller lille i forhold til Q_i) - da får fisken mindre at æde end den kunne ønske sig og tager ikke på i vægt, så hurtigt som den kunne.

(J) Som tidligere nævnt (ligning 4) er fødeoptagelsen for aldersklassen i bestemt af dens fødeniveau f_i gennem ligningen

$$\frac{dR_i}{dt} = f_i h_i w^m \quad (8)$$

som derfor kobler fødeoptagelsen til fødeudbuddet gennem f_i .

(K) Begrebet egnethed kan opfattes på følgende måde:
Lad alle aldersklasser være tilstede i samme antal.

Aldersklasse j 's egnethed som føde for aldersklasse i , G_{ij} , er da det antal fra aldersklassen j , som i ville æde. Der er her en central antagelse om, at i 's spisevaner - fødepræferencer - er uforandrede ved ændret bestandssammensætning - en antagelse som ikke formuleres hos Andersen og Ursin. G_{ij} kan derfor passende normeret også tolkes som sandsynligheden for at en fisk fra aldersklasse i æder en fisk fra aldersklasse j , hvis de to fisk mødes og uanset om den første fisk møder få eller mange andre fisk.

(L) Egnethed antages mere præcist at afhænge af rovfiskens og byttefiskens indbyrdes størrelsesforhold og af byttefiskens særlige sårbarhed over for rovdyret. Følgelig spaltes egnethedsindexet G_{ij} i en størrelsespræferencefaktor g_{ij} og en sårbarhedsfaktor e_{ij} : $G_{ij} = g_{ij} \cdot e_{ij}$

Størrelsespræferencefaktoren er her den centrale størrelse - dens indførelse er baseret på følgende tre antagelser:

I) rovfisk har en fortrukken byttestørrelse

II) forholdet mellem rovfiskens størrelse og dens foretrukne byttestørrelse er konstant gennem hele rovfiskens levetid

III) et bytte, der er dobbelt så stort som det foretrukne er lige så appetitligt som et, der er halvt så stort.

På baggrund af disse antagelser vælger Andersen og Ursin en logaritmisk normalfordelt størrelsespræferencekurve:

$$g_{ij} = \exp \left[- \frac{(\ln \frac{w_i}{w_j} - \gamma_i)^2}{2\sigma_i^2} \right]$$

- hvor γ_i er logaritmen til det foretrukne rovfisk-byttefiskstørrelsесforhold og spredningen σ_i er et mål for, hvor kræsen rovfisken er med hensyn til byttes størrelse.

(M) Modellen indeholder en særlig tæthedsafhængig dødelighed for fisk under et år, som stort set sikrer, at antallet af et-årige fisk er uafhængig af ægmængden. Baggrunden er, at fiskeårgangens størrelse varierer stærkt og man kender ingen forklaring herpå. Den tæthedsafhængige dødelighed er ikke en særlig god mekanisme i den forstand, at den enten reproducerer fænomenerne eller giver en acceptabel biologisk forklaring. Årgangenes uforudsigelige variation er et stort problem for modellens forudsigelsesevne.

Herved skulle hovedtrækene i Nordsømodellens mekanismer være beskrevet og dens matematiske karakter være fremgået. Alt i alt består den af ca. 300 almindeligvis ikke-lineære differentialequationer med et stort antal parametre. Det siger sig selv, at en sådan model kun kan løses ad numerisk vej på en datamaskine. Prognosemodellen er søgt justeret (kalibreret) med henblik på at beskrive fangsttal og andre data for perioden 1960-70. Regnetiden er knap 3 minutter (CPU-tid) pr. beregnet år på et større dataanlæg, hvilket er et stort og kostbar tidsforbrug.

I beskrivelsen er antydet en række - men langt fra alle - biologiske antagelser, som modellen er baseret på, An- tagelserne har varierende status. 1) Nogle er baseret på alment accepterede teorier - det gælder f.eks. for primærproduktionen (som dog ikke er med i prognosemo- dellen) og fødeniveau-begrebet (- men ikke udbygningen af vækstligningen). 2) Forfatterne opstiller egne hypote- ser, hvoraf den biologisk mest interessante er udpegnin- gen af størrelsespræferencekurven som vigtigste føde- valgsparameter. 3) Visse parametre indføres for at få modellen til at opføre sig rimeligere og tillægges bagefter en biologisk forklaring (ad hoc hypoteser). Det gælder centrale størrelser som søgerateparametren q og sårbar- hedsindexet ϵ . 4) Endelig indføres rent empiriske meka- nismer for fænomener, der ikke kan tillægges en biologisk forklaring. Det vigtigste eksempel herpå er den tætheds- afhængige dødelighed for spæde fisk.

Den biologisk-økologiske teoridannelse giver således ingen mulighed for at vurdere rimeligheden af de økolo- giske strukturer, som modellen repræsenterer og slet ikke afvigelsen fra virkeligheden.

Nordsømodellen indeholder et stort antal biologiske parametre, hvis talværdier enten slet ikke kendes el- ler kun yderst omtrentligt, men som der i princippet kunne tænkes fremskaffet talværdier for ved forsøg eller undersøgelser. I praksis vil det sikkert være umuligt, selv om lidt større oplysthed om de biologiske størrel- ser vil have stor ret i det nuværende mørke.

En a priori vurdering af modellen må således føre til betydelig skepsis overfor dens forklaringseffekt og validiteten af dens udsagn.

Ser vi dermed på hvad modellen kan, ja, så kan den be- skrive udviklingen i fiskefangsterne gennem 1960'erne nogenlunde - for nogle fiskearter helt godt for andre

knap så godt. Forinden må modellen kalibreres, hvilket indebærer at parameterværdier, som af den ene elleranden grund ikke kendes eller kendes særligt godt gættes eller estimeres ud fra modellens data med henblik på at få modellen til at passe bedst muligt på data.

Blandt disse er fiskeriintensiteten F - en i princippet selvstændigt kalkulerbar størrelse, som i praksis må sættes lig den fiskedødelighed, der har fiskeri som årsag - og en rekrutteringsparameter R , som fastlægges således, at antallet af et-årige fisk kommer til at stemme overens med det observerede antal et-årige fisk (rekrutter). For Nordsømodellen forholder det sig således, at alene disse parametres antal er større end det antal størrelser, der er målt, nemlig udbyttet Y fordelt på art, aldersklasse og fangstår. (En fyldigere argumentation for dette findes i Ravn og Bansler (1981), appendix D. Andersen og Ursin har overfor forfatterne erkendt, at overparametreringen er et faktum og at de ikke havde overvejet problemet under konstruktionen af modellen). Dertil kommer, at de parametre der estimeres udenfor modellen, efterkalibreres, dvs. underkastes en estiméringsproces i modellen for at forbedre dens overensstemmelse med observationen af fangster.

- At der er flere frie parametre end observerede størrelser, betyder, at modellen kan reproducere de observerede størrelser eksakt, og ikke nok med det; den kan gøre det for en uendelig mængde af parameterværdisæt.

Når løsninger af modellen afviger fra observationerne er afvigelsen ikke udtryk for modellens kvalitet, men for at kalibreringen ikke er ført til ende, eller mere bruntalt: for prisen på edb-tid.

En anden måde at vurdere Nordsømodellens validitet er at undersøge dens "bagudsigelseskvalitet", dvs. evne til at beskrive forløb der ligger forud for den peri-

ode, hvorpå den er kalibreret. Dette er forsøgt på en "middelalder-Nordsø" uden overbevisende resultat.

Alene Nordsømodellens størrelse forhindrer at dens stabilitetsegenskaber, dvs. faseportrættets udseende og dets følsomhed overfor ændringer i parameterværdi-sættet, undersøges med analytiske midler. Modellens størrelse udelukker også enhver systemstisk undersøgelse af dens stabilitetsegenskaber ved hjælp af edb-simulerede løsninger. Dette ville implicere systematisk variation af begyndelsesbetingelser i et tilstandsrum, hvis dimension er af størrelsesordenen 100 og af parameterværdier i et rum, hvis dimension måles i hundreder. Desuden ville en sådan numerisk følsomhedsundersøgelse principielt ikke kunne afgøre om modellen er stabil, men kun om den er ustabil.

Ovenstående ångår Nordsømodellens stabilitetsegenskaber. Noget andet er stabiliteten af øko-systemet i Nordsøen. Det udtales Nordsømodellen sig ikke uden videre om, idet dens 11 arter er udvalgt efter deres økonomiske betydning, som ikke behøver at være sammenfaldende med deres betydning for øko-systemets stabilitet og dynamik.

Ovenpå disse vurderinger af Nordsømodellens egenskaber (som uddybes og suppleres betydeligt i min kilde) kunne man fristes til at konkludere, at da modellens evne til at forklare centrale dynamiske mekanismer i Nordsøens øko-system synes beskeden, og da dens evne til at beskrive Nordsøens befiskede bestande er et spørgsmål om økonomi, og da der ingen grunde er til at nære tiltro til dens forudsigelser, så er den noget ubrugeligt makværk, og der er ingen grunde til at interesserer sig for den.

Præmisserne for og den første del af konklusionen vil jeg ikke forhindre nogen i at hævde, men det er ikke rigtigt, at Nordsømodellen er uinteressant, og netop dette er grunden til, at der er gjort så meget ud af

den her. Den er en eksemplarisk illustration af, hvilket kompleks af vanskeligheder, der er forbundet med at konstruere matematiske modeller af virkelige, praktisk (dvs. økonomisk) interessante øko-systemer.

Den bagvedliggende samfundsmæssige problemstilling er også interessant. På den ene side består den i et administrationsproblem (sådan forstår det i hvert fald): Vi har et økologisk system (Nordsøen), som i kraft af industrialiserede produktionsmetoder udnyttes så voldsomt, at dets regeneration og fortsatte udnyttelighed ikke er en given sag. I det mindste ikke uden begmænd til de involverede økonomiske sektorer. Ikke blot er der opstået en nødvendighed af en regulering af udnyttelsen af en naturressource, men menneskene i landene omkring Nordsøen konfronteres med en ikke usandsynlig mulighed for hele arters forsvinden. Det bekymrer ikke alle menneskene lige meget - arter forsvinder der mange af i disse år, selvom det mest er arter uden direkte økonomisk betydning og ikke lige uden for døren - men i hvert fald det politiske system er, som et minimum, tyunget til at administrere situationen. Problemet er da, at der ikke foreligger noget egentligt beslutningsgrundlag for en regulering af fiskeriet i Nordsøen. Den erfaring, at tidligere årtiers mere beskedne befiskning ikke syntes at forstyrre fiskebestandenes reproduktion er ikke tilstrækkeligt brugbar i en situation, hvor der af økonomiske grunde er behov for en optimal udnyttelse af ressourcerne.

Altså: Et samfundsmæssigt behov for administration af naturressourceudbyttelsen, både for at sikre økonomisk vigtige sektorer og for at undgå uacceptable økologiske konsekvenser af en ureguleret resourceudnyttelse. Det rejser det problem, at denne administration ikke lader sig praktisere rationelt (optimalt), fordi den viden om de økologiske systemer, der skulle udgøre et rationelt beslutningsgrundlag ikke findes. Problemet er et problem, fordi rationali-

tet foretrækkes af samfundet i sådanne anliggender. Ikke fordi der ikke kan administreres på et ikke-rationelt grundlag - det er der flere eksempler på, end på det modsatte -, men fordi det gør administrationen sårbar over for kritik og fører til kiv og ballade. Jævnfør EF's fiskeriforhandlinger i disse år.

Hermed er vi ovre på den anden side af den samfundsmæssige problemstilling bag Nordsømodellen, nemlig spillet mellem statsmagtens behov for rationalitet i sin administration og videnskabens mulige potentiiale for at opfylde dette behov. Man kan diskutere lødigt, lidenskabeligt og længe, om matematisk økologi er et tilbud fra det videnskabelige samfund til samfundet, eller om det er totalkapitalen med dens interesser i at sikre naturressourcernes fortsatte udnyttelighed som objekt for merværdiproduktion, der med statsmagten som agent foranlediger en videnskabsudvikling, hvis egentlige motiv sætter sig igennem uanset de videnskabelige subjekters egne bevæggrunde. - Det vil jeg lade stå hen, men dog ikke undlade at nævne et sammenfald af interesser, der kan iagttages: På den ene side legitimerer matematiske modeller beslutninger; stribevis, uanset om det belæg, de giver, er fyldigt eller spinkelt. Fiskekvoter er et eksempel - selvom Nordsømodellen ikke bruges endnu. Økonomisk politik er et andet. På den anden side legitimerer de forskning, og i denne sammenhæng forskerstillinger og driftsressourcer - ikke mindst edb-anlæg og -penge. Det er ikke helt enkelt at afgøre, om der er tale om et proforma-ægteskab: Statsmagten træffer sine beslutninger som det plejer, men med et uigennemsueligt belæg i matematiske modeller. Forskerne gør som de plejer: dyrker deres egne interesser. Men alligevel ikke helt. De matematiske modellers tal og underliggende tankegang farver og binder den politiske diskussion. Og matematikere og biologer laver faktisk matematisk økologi.

KAPITEL 4

OM MATEMATISK ØKOLOGISK FORSKNING

Dette kapitel omhandler den undersøgelse af nyere matematisk-økologisk forskning, der annonceredes i første kapitel. Jeg skal ikke gentage den almene begründelse for at foretage en sådan undersøgelse her, men koncentrere mig om undersøgelsens tilrettelæggelse og resultat.

Det problem, som undersøgelsen har til hensigt at klarlægge er for det første, om der sker en udvikling i arten af matematiske modeller, som behandles indenfor matematisk økologi, og i karakteren af resultater, - og i givet fald hvilken. - og for det andet, om der kan iagttages karakteristiske træk af videnskabssociologisk karakter ved matematisk økologi som disciplin betragtet.

Jeg har valgt at angribe problemet ved at undersøge tidsskriftartikler, som er det normale, umiddelbare resultat af forskningsarbejde. Denne fremgangsmåde kan naturligvis diskuteres. Man kunne f.eks. hævde, at en bedre indfaldsvinkel til den videnskabelige udvikling ville være at koncentrere sig om særligt prominente forskeres arbejde gennem en årrække, studere rapporter fra celebre konferencer og læse gode reviewartikler. Jeg vil ikke anfægte, at en brugbar undersøgelse kunne lægges til rette efter sådanne kriterier, men det vil blive en undersøgelse af elitens arbejde, og jeg ønsker at karakterisere et videnskabeligt subsamfunds arbejde, hvilket også omfatter de lavere videnskabelige rangklassers bidrag til historien. Endvidere har jeg faktisk haft særlig opmærksomhed henvendt på de "store" navnes arbejder - for så vidt jeg har identificeret dem - og læst status-opgørende artikler og oversigtsbøger.

Artiklerne er taget fra 2 årgange af tidsskrifter:

1976 og 1981. Dette valg er arbitrært med den restriktion, at årgangene skulle være af de nyere af hensyn til aktualiteten, men heller ikke ligge for tæt på hinanden, fordi der så kunne blive problemer med at få øje på en udvikling. På grund af tidsskrifternes redaktionsproces offentliggøres artikler ofte først et til to år efter, at de er modtaget, hvilket betyder, at det tager en vis tid inden nye resultater spredes. Andre kommunikationsformer (breve, preprints, diverse sammenkomster (konferencer m.v.) o.a.) bevirker dog ofte en hurtigere udbredelse i (dele af) det videnskabelige miljø.

I første omgang kiggede jeg på artikler i Journal of Mathematical Biology, som blev udset p.gr.a. en formodet høj koncentration af relevante artikler. Siden inddrog jeg også tidsskrifterne Theoretical Population Biology og Mathematical Biosciences for at undgå en mulig ensidighed i udbuddet af artikler. Andre kandidater kunne have været The American Naturalist, Biometrika, Journal of Theoretical Biology, Bulletin of Mathematical Biology, Journal of Animal Ecology og andre mindre betydningsfulde i denne sammenhæng. Jeg undersøgte på et tidspunkt referencerne til atten artikler af populationsdynamisk indhold i J. Math. Biol. vol. 12 og 13 (1981-82). Der refereredes til en bred vifte af tidsskrifter omfattende en snes biologiske eller økologiske tidsskrifter, en halv snes matematiske eller fysiske tidsskrifter samt en række andre. De tre her udvalgte tidsskrifter var blandt de allermest citerede. Dette tyder ikke på forhånd på, at skribenterne i J. Math. Biol. skulle udgøre en specielt lukket kreds med specielle, for helheden atypiske interesser. For de tre udvalgte tidsskrifter har jeg søgt nærmere oplysninger om deres eventuelle formål eller sigte, hvornår de begyndte at udkomme og sammensætningen af redaktionskomiteerne i henseende til nationalitet. Det gav følgende resultat.

Mathematical Biosciences er det ældste af de tre. Det

begyndte i 1967 og udgives af forlaget Elsevier, hjemmehørende i New York. Redaktionen er amerikansk. Det samme gælder 15 medlemmer af den 15 mand og 2 kvinder store "Editorial Board". (Tallene gælder 1976). I forordet til første nummer findes ikke en egentlig formålsangivelse; blot en henvisning til, at den viden-skabelige udvikling p.t. er vigtigst i biologi og medicin, og til dennes almene betydning for menneskeheden's livsvilkår. I "Information to authors" står, at tidsskriftet publicerer "carefully selected mathematical papers of both research and expository type devoted to the formulation, analysis, and numerical solution of mathematical models in the biosciences." I et nyt nummer (54: 1 (1981) p 1) anføres henvendt til potentielle artikelforfattere, at tidsskriftet optager artikler omhandlende matematiske modeller for biologiske systemer, f.eks. afprøvning af modeller med data, metoder til analyse af data og modeltilpasning ("fitting") ^{eller} matematiske egenskaber ved modeller. Det præciseres at den biologiske relevans bør være indlysende.

Theoretical Population Biology startede i 1971. Det udgives af Academic Press, som har hovedkontor i New York. "Editors" er hjemmehørende i USA. Det samme gælder 21 ud af 36 "associate editors". De resterende 15 er fordelt på 9 lande. (Tal fra 1976). Tidsskriftet har ikke offentliggjort et formål, men i "Information to Authors" angiver det, at ville publicere artikler om teoretiske aspekter af populationsbiologi, specielt inden for områderne økologi, genetik, demografi og epidemiologi. Der lægges vægt på teoriudvikling, men empiriske resultater af teoretisk betydning optages også.

Journal of Mathematical Biology er det yngste af de tre; det udkom første gang i 1974. Tidsskriftet udgives af Springer Verlag, ^{et}vesttysk-østrigsk-amerikansk forlag. Redaktionen er amerikansk-vesttysk. "Advisory Board" havde i 1976 29 medlemmer, 15 fra USA, 5 fra Vest-Tyskland og resten fordelt på 7 lande, herunder - som det eneste af de tre tidsskrifter - en fra USSR. Første

nummer bragte et "Editorial" under de mottoagtige overskrifter: "Experimental Results Motivated by Theory" og "Theoretical Work Disciplined by Biological Facts". Nedenfor fremføres, at tidsskriftet vil bringe artikler om biologiske emner (og fra grænseområder til medicin, fysik og kemi) "hvori ikke-triviel matematik leder til bedre forståelse af biologiske problemer samt matematiske artikler inspireret af biologisk forskning eller med principielt nye eksperimentelle data af relevans for matematiske modeller." Det hedder endvidere, at en model bør være så realistisk som muligt og dog simpel nok til at slutsninger kan drages fra dem, samt at man ikke vil publicere artikler om modeller, der både er matematisk og biologisk trivielle. (!)

Mathematical Biosciences er det største og bredeste tidskrift af de tre. De to andre repræsenterer specialiseringer i teoretisk populationsdynamisk hhv. teoretisk matematiske retning. Det fremgår, at det amerikanske islæt er fremtrædende.

I undersøgelsen er kun medtaget artikler, der eksplisit angiver at omhandle matematiske modeller for populations-systemers dynamik. Jeg er ikke gået på jagt efter artikler med indhold af mulig relevans herfor. Artikler med modeller for mikrobiologiske systemer (kemostat-modeller), for genetiske, evolutionsteoretiske og epidemiologiske forhold, for fødesøgning og optimale overlevelsesstrategier, samt rent demografiske modeller er ikke medtaget. Det samme gælder artikler med rent beskrivende (statiske) modeller eller med afprøvning af en model på data som eneste formål. Afgrænsningen er foretaget for dels at begrænse kravene til min baggrundsviden og dels at hindre for stor spredning i artiklernes problemstillinger og dermed deres brug af modeller.

Undersøgelsen omfatter indtil 10 artikler fra hver tidskrift og årgang, altså indtil 30 artikler fra hvert år. For så vidt der var flere end 10 artikler i en tidsskrift-

årgang er de første 10 medtaget. Da der ikke synes at være nogen tematisk systematik i den rækkefølge artiklerne bringes i, skulle de sikre tilfældighed i udvælgelsen. De på denne måde udvalgte artikler udgør mellem 50 og 100% af alle relevante i hvert tidsskriftårgang og 70% af alle i både 1976 og 1981. Hvorvidt artiklerne til sammen er repræsentative for forskningen i de to år, dvs. for det samlede udbud af artikler indenfor undersøgelseskategorien, kan ikke uden videre afgøres. Jeg vil dog hævde, at de i kraft af de tre tidsskrifters status af at være blandt de førende inden for matematisk biologi, og artikernes ikke helt beskedne antal - absolut og relativt til det samlede antal i årgangene - tegner et billede af forskningen i de to år som i sine kvalitative træk er vellignende.

Hver artikel er bearbejdet på to delvist sammenfaldende måder. Som det første har jeg lavet en beskrivelse med oplysninger om hvilken model eller hvilke modeller artiklen beskæftiger sig med, eventuelt hvorfor, og hvilke resultater den når frem til. Modellen angives i de fleste tilfælde - dog forudsættes det, at læseren erindrer afsnittet om matematiske modeltyper, idet teknisk-matematiske oplysninger og forklaringer om betydningen af parametre m.m. er holdt på et minimum. Knapheden bunder dels i plads-hensyn, dels i, at interessen i denne sammenhæng er centreret om modellernes matematiske karakter. Resultaterne er beskrevet kvalitativt. Interessen angår deres art: påvises løsninger med en bestemt type grænseopførsel, er en eller flere ligevægtsløsningers lokale eller globale stabilitet undersøgt, beregnes middellevetider og deres sandsynlighedsfordeling m.m. Så vidt muligt er tillige antydet, hvordan resultatet adskiller sig fra egenskaber ved en grundmodel, som modellen er en modifikation af.

Som det andet har jeg med henblik på repræsentation i et skema karakteriseret modellerne efter følgende punkter:

- a) Hvormange populationer omhandler artiklens model(ler).
- b) Hvilken grundmodel hører modellen under.

- c) Hvilke modifikationer af grundmodellen foretages.
- d) Hvilken karakter har modellen - er den generel eller specifik.
- e) Hvilke matematiske metoder benyttes til at nå frem til resultater.
- f) Hvilken type resultater frembringes.

- Klassifikationen gælder den model, som artiklen faktisk beskæftiger sig med, og ikke en evt. mere generel klasse af modellen som artiklens forfatter måtte henvise til i indledningen. Om de enkelte punkter, klassifikationen inden for dem og problemer forbundet hermed, følgende:

Ad a) Antallet af populationer angiver en nedre grænse for tilstandsrømmets dimension. Denne kan dog ændres betragteligt af modifikationer - specielt blive til et funktionsrum.

Ad b-c) Grundmodellerne og modifikationerne - 4 af hver - er som beskrevet i kap. 2. Modifikationerne er underopdelt i varianter: miljøvariation i deterministisk og stokastisk, og resten i kontinuert og diskret. Det har i visse tilfælde voldt vanskeligheder af klassificere en model, som en grundmodel plus en modifikation. Problemet angår især modeller for population i et stokastisk varierende miljø. Som omtalt under denne modifikation i kap. 2 gøres dette ofte ved til en kendt differential-ligningsmodel at føje en stokastisk variabel, hvorved den resulterende model bliver en stokastisk (differentiallignings-) model (i dette tilfælde). Trods dette skift i grundlæggende karakter er grundmodellen i disse tilfælde klassificeret som deterministisk.

Ad d) Jeg har søgt at vurdere om en model med tilhørende betingelser - og dermed også resultaterne - er en generel eller specifik. Vurderingen er et skøn, som ikke altid er let og behæftet med usikkerhed. Kriteriet har været karakteren af den dynamik en model repræsenterer. Hvis denne f.ex. er udtrykt ved funktionelle relationer

og disse er angivet eksplisit eller med strenge restriktioner uddover det økologisk begrundede, er der tale om en specifik model. Hvis kun funktionernes kvalitative karakter er pålagt bånd af økologisk rimeligt begrundet karakter er der tale om en generel model. Det er det mest specifikke element af modellen, der afgører dens karakter.

Klassifikationen er relativ i forhold til modellens type:

En differentialaligningsmodel er ikke specifik, fordi den altid vil være et specialtilfælde af en funktional differentialaligning-model, men vurderes på differentialalignings-model-præmisser.

Ad e) Jeg har hæftet mig ved, om resultater blev opnået ved analytiske metoder, ved numérisk løsning eller ved simulation af modellen. Skelnen mellem de to sidste kan være vanskelige.

Af f) I lyset af, at den vigtigste klasse af egenskaber ved matematiske modeller for populationssystemer angår løsningers grænseopførsel, deres type og stabilitet, er resultaterne kategoriseret efter om de

- i) vedrører løsningers grænseopførsel, evt. i form af påvisning af en løsningstype (periodisk f.eks.), men ikke stabilitet over for perturbationer af begyndelsestilstande
- ii) vedrører løsningers lokale stabilitet eller give anden lokal information
- iii) giver global information f.ex. angiver grænseopførslen af alle løsninger.

Oplysningerne a) til f) afkrydses i et skema og suppleres med bemærkninger, hvor det skønnes nødvendigt. Den fulde karakteristik af en artikel og dens model(ler) fås altså ved at sammenholde beskrivelsen med oplysningerne i skemaet.

Ideen med skemaet er, at det sætter antal på modeltyper og resultattyper. Hvis skemaets oplysninger om hver artikel repræsenterer væsentlige karakteristikker af dens bidrag til forskningen, vil skemaet for et års artikler

indeholde en karakteristik af dette års forskning. Sammenholdes skemaet fra 1976 med det fra 1981 vil ligheder og forskelle imellem dem pege på et træk af udviklingens forløb. Disse kan føjes sammen med det indtryk, som læsning af artikelbeskrivelserne giver, til en forhåbentligt sigende konklusion.

Der har været vanskeligheder forbundet med at gennemføre det her skitserede undersøgelsesprogram. Min matematiske horisont har måttet udvides betragteligt, for at artiklerne skulle falde nogenlunde inden for synsvidde. Det har været en spændende proces. I de allerfleste tilfælde er det lykkedes mig at finde ud af, hvilke modeller der er på tale. Beviser har jeg intet forsøg gjort på at forstå; derimod indholdet af sætninger og anderledes opgjorte resultater. Det er sket i nogle tilfælde, at jeg ikke har kunnet forstå, hvad resultaterne gik ud på, specielt jo, hvis forfatteren ikke har gjort sig den ulejlighed at fortolke sine resultater i økologisk sammenhæng eller blot uden brug af (for mig) uforståelig notation. Hypsigst er jeg kommet til kort (eller har haft for lidt tid) i forsøg på at forstå, hvad de særlige betingelser, hvorunder resultaterne blev til, egentlig indebar. Hovedvægten har jeg lagt på en præcis registrering af hvilken model, der var tale om, og hvilke - især hvilken slags - resultater, der blev opnået - og det tror jeg er lykkes i næsten alle tilfælde. Der skal dog nok være ting, jeg har misforstået eller pointer, der har undgået min opmærksomhed.

Herefter følger artikelbeskrivelser for 1976 - 30 i alt. Artiklerne er forsynet med et reference-nummer, bestående af nummeret på tidsskriftsbindet efterfulgt af et løbenummer. Artiklerne fra Mathematical Biosciences (MBS) bringes først, dernæst fra Theoretical Population Biology (TPB) og til sidst fra Journal of Mathematical Biology (JMB). Umiddelbart efter beskrivelserne følger skemaet for 1976-artiklerne. Det er delt op i tre del-skemaer, idet artiklerne er samlet efter populationsantal.

Dette er gjort dels fordi ét skema for alle artiklerne er uoverskueligt og vanskeligt at bringe på A4-format i læsbar form, dels fordi populationsantallet udpeger delvist selvstændige forskningsfelter inden for hovedfeltet. Læseren anbefales at studere en artikels klassifikation i skemaet umiddelbart efter læsning af beskrivelsen. Det omtalte referencenummer bruges som indgang i skemaet. Heretter gentager proceduren sig for 1981-artiklerne - af dem er der 24.

ARTIKLER FRA 1976.

28-1 Random Differential Equations as Models of Ecosystems :

Monte Carlo Simulation Approach.

Jawahar Lal Tiwari & John E. Hobbie

Dept. Zool., N-Carolina State University, USA.

MBS 28 (1976) 25-44.

I en differentialligningsmodel for økosystemet i en tundra-sø :

$$\frac{dx}{dt} = f(x(t), u(t), t)$$

$x = (x_1, \dots, x_5)$ er tilstandsvektoren, $u = (u_1, u_2)$ karakteriserer omgivelserne (solindstråling, vandtemperatur), undersøges effekten af at indføre tilfældighed i 1) begyndelsesbetingelser 2) omgivelserne 3) modellens 31 parametre 4) alle de tre forudgående samtidigt. Begyndelsesbetingelser, omgivelser og parametre antages Gaussfordelte omkring deres middelværdi (som for omgivelserne er tidsafhængig). For hver specifikation løses modellen numerisk, i hver af de 4 situationer 9 gange og middelværdien og standardafvigelsen som funktion af tiden estimeres og sammenlignes med den "deterministiske" løsning, dvs. modellen løst med middelværdierne som specifikation. Den stokastiske middelværdi afviger i tilfælde 3) og 4) betydeligt fra den "deterministiske" løsning.

28-2 Limit Theorems for the Supercritical Galton-Watson Process in Varying Environments.

Robert T. Goettge.

Dept. Math., Univ. Colorado, USA.

MBS 28 (1976) 171-190

Den klassiske Galton-Watson proces (den fjerde grundmodel, s. 21f) generaliseres til at tillade afkomsfordelingen at variere med tiden. Artiklen beskæftiger sig med at bestemme under hvilke betingelser, der findes en asymptotisk vækstrate for populationsstørrelsen. (Superkritisk henviser til, at middelantallet af afkom pr. individ er større end 1, hvilket er betingelsen for, at sandsynligheden for uddøen er mindre end 1, hvilket igen er en a-priori betingelse for en asymptotisk vækstrate). En række grænsesætninger for den klassiske model generaliseres til denne proces med varierende miljø. Artiklens nær-

mere resultater er hyldet i for mig uforståelige begreber og notationer. Der er ingen økologisk tolkning af resultaterne.

28-3 Time Delay In Prey-Predator Models

N. MacDonald

Dept. Natural Philosophy, Univ. Glasgow, Skotland

MBS 28 (1976) 321-330

I Lotka-Volterra modellen for byttedyr-rovdyr vekselvirkning indføres tidsforsinkelse i rovdyrets response på byttekonsumtion :

$$\begin{aligned}\frac{dN_1}{dt} &= \varepsilon_1 N_1 - \alpha N_1 N_2 \\ \frac{dN_2}{dt} &= -\varepsilon_2 N_2 + \beta N_2 \int_0^{\infty} F(z) N_1(t-z) dz\end{aligned}$$

Dvs. en integrodifferentialligningsmodel. To metoder angives til reduktion af modellen til 2 eller flere koblede differentialequationer. Den første er eksakt, men afhænger af et specifikt valg af F ($F(z) = a \exp(-az)$). Den anden er approximativ, baseret på momenterne af F :

$$\gamma = \int_0^{\infty} F(z) z dz \quad \delta = \int_0^{\infty} F(z) \frac{z^2}{2} dz$$

og Taylorudvikling af $N_1(t-z)$ om $z = 0$. Samme metoder anvendes på en Lotka-Volterra-mødel med begrænset byttedyropulation og en, hvor tillige rovdyrets appetit er begrænset. I alle tilfælde angives stabiliteten af ligevægtspunkter eller kriterier herfor, mens eksistensen af grænsecykler undersøges numerisk ved simulation.

28-4 Niche Overlap and Environmental Variability

Peter B. Abrams

Inst. Animal Resource Ecol., Univ. Br. Columbia, Vancouver, Canada.

MBS 28 (1976) 357-372

Artiklen knytter sig til en diskussion om hvilken sammenhæng, der er mellem artsforskellighed i forskellige dyresamfund og graden af omgivelsernes variation. Den undersøgte model er en modificeret Lotka-Volterra-mødel for n konkurrerende arter:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i(t) (k_i - N_i(t) - \sum_{j \neq i} \alpha_{ij} N_j(t) + \mu_i(t)) \quad i=1, 2, \dots, n$$

hvor modifikationen udgøres af $\mu_i(t)$, som er en stokastisk variabel, der angiver pr. capita vækstratens afvigelse fra dens

værdi i konstante omgivelser. Forskellige typer omgivelsesvariationer modelleres ved forskellige antagelser om krydskorrelationer mellem $\mu_i(t)$ og $\mu_j(t)$. Modellen studeres numerisk i en differenslignings udgave (dt erstattes af Δt) ved Monte Carlo-simulation med henblik på at finde den maximale variation (st. afvigelsen på $\mu_i(t)$), som ikke fører til udryddelse af en art inden for 15.000 tidsintervaller. Et system med 2 arter studeres med $\mu_i(t)$ og $\mu_j(t)$ hhv. ikke-korrelerede, positivt korrelerede og negativt korrelerede. Der er to eksempler for et system med 4 arter. Hovedresultatet er, at høj grad af korrelation signifikant fremmer tolerancen overfor miljøfluktuationer.

29-1 Limiting Behaviour for Several Interacting Populations

Anthony Leung

Dept. Math., Univ. Cincinnati, USA

MBS 29 (1976) 85-98

Artiklen beskæftiger sig med systemet

$$\begin{aligned} dx/dt &= x(a - bx - \sum_{i=1}^n c_i y_i) \\ dy_i/dt &= \alpha_i y_i (x - \beta_i) \quad i=1, 2, \dots, n; \quad a, b, c_i, \alpha_i, \beta_i > 0 \end{aligned}$$

som er en model for n rovdyr, der konkurrerer om 1 bytte. Grænseopførslen studeres for alle løsninger med positive begyndelsesbetingelser, med den begrænsning, at der er et rovdyr k , hvis α - hhv. β - værdi begge er de mindste blandt α 'erne hhv. β 'erne: $\alpha_k = \min_{1 \leq i \leq n} \alpha_i$ og $\beta_k = \min_{1 \leq i \leq n} \beta_i$. Hvis $b_k < a/b$ er grænsetilstanden et punkt, som afhænger af begyndelsesbetingelserne. Hvis $b_k \geq a/b$ uddør alle rovdyrene. Systemet kan ikke udvise grænsecykler. Resultaterne opnås analytisk. Modelen er specifik.

29-2 Random Population Clusters and Transport

K. Gopalsamy

School of Math. Sciences, Flinders Univ., South Australia.

MBS 29 (1976) 259-272

I artiklen opstilles en generel model for en population, hvis individer føder, dør og migrerer afhængig af tid, alder og sted: $n = n(t, a, x)$. Den lokale populationsbevægelse er i ret-

ning mod lavere tæthed. Modellen er en partiell differential-ligning i to uafhængige variable (tid og alder) med grænsebe-tingelser: Den kan reduceres til en parabolsk partiell diffe-rentialligning. I én steddimension og under specifikke dødelig- heds- og dispersionsantagelser 1) løses modellen og 2) studer- res derpå i to stokastiske tilfælde. I det første er fødsels- stederne tilfældigt fordelte - ligningerne til bestemmelse af forventningsværdi for $n(t,a,x)$ og varians opstilles. I det an- det følger fødselsstederne en Poisson-fordeling og kuldstørrel- serne en Gauss-fordeling; den karakteristiske funktion og sandsynlighedstæthedsfunktionen hørende til populationstæthe- den studeres.

3o-1 Modelling and Optimal Control of Insect Pest Populations

N.F. Marsolan & W.G. Rudd

Dept. Chem. Engineering, Dept. Computer Science and Entomology.
Louisiana State University, USA

MBS 3o (1976) 231-244

En partial differentialligningsmodel for en skadedyrspopulation med kontinuert aldersstruktur undersøges m.h.p. at udvikle en økonomisk optimal (kontinuert) skadedyrskontrolstrategi, dvs. en optimal kontrol funktion. Modellen for denne kan ikke lø- ses analytisk, men numerisk approximativt. Modellen afprøves på et konkret tilfælde - et soyabønneskadedyr.

3o-2 The Ultimate and Transient Effects of a Catastrophe Which Eliminates a Fraction of an Age Group in a Population

Keith Tognetti

Univ. Wollongong, Australien.

MBS 3o (1976) 353-369

En population med aldersspecifik fødsels- og dødsrate be- skrives med en (Lotka) integralligning (kaldes i artiklen en Volterra-ligning, se s 30). Effekten af en katastrofe, som eliminerer en del af en aldersgruppe, undersøges m.h.p. dels dens asymptotiske virkning på populationsstørrelsen, dels fore- komst og varighed af transiente i fødselsrate og befolknings- størrelse. Det vises, at uanset fødsels- og dødsparametre vil tabet af en ung aldersgruppe have voldsommere virkning end tabet af en ældre. Vækstraten efter katastrofen afhænger af

den gennemsnitlige alder, som den eliminerede gruppe ville have reproduceret ved. For en plausibel populationsmodel vises, at inden for vide grænser for variation af døds- og fødselsparametrerne vil de transiente følger være reduceret til mindre end 1% efter få generationer. (!)

31-1 Spatial Structures in Predator-Prey Communities - a Nonlinear Time Delay Diffusional Model

J.D.Murray

Math.Inst., Oxford Univ., England

MBS 31 (1976) 73-85

En model for et byttedyr-rovdyr system med diffusion i én dimension og tidsforsinkelse undersøges m.h.p. vandrende bølge-løsninger, dvs. periodiske løsninger i tid og rum. Rovdyropulationens indhug i byttepopulationen antages at være relateret til denne, således at modellen reducerer til ligningen for byttedyret :

$$\frac{\partial v(x,t)}{\partial t} = \mu(v(x,t-\bar{T})) - \nu(v(x,t-\bar{T})) + D \frac{\partial^2 v(x,t)}{\partial x^2}$$

Første led på højre side repræsenterer byttets (indre) vækst og dødsproces, andet led rovdyrets predation og tredie led diffusion. En uniform ligevægtspopulation antages og perturbationen omkring denne betragtes. En lineær model (approximation kun med første ordens led i perturbationen) og en ikke-lineær (højere ordens led medtages) undersøges, og der findes stående bølger hhv. asymptotisk vandrende bølge-løsninger.

31-2 Periodic Solutions of Two Species Interaction with Lags

I.M. Cushing

Dept. Math., Univ. Arizona, USA

MBS 31 (1976) 143-156

Lotka-Volterra-modellen for 2 populationer modificeres med tidsforsinkelse i hver populations vekselvirkning med sig selv og den anden :

$$\begin{aligned} \frac{dN_i}{dt} = N_i (b_i - d_{ii}) \int_0^\infty N_j(t-s) d h_{ij}(s) \\ + d_{ij} \int_0^\infty N_j(t-s) d h_{ij}(s) \quad 1 \leq i, j \leq 2, i \neq j \end{aligned}$$

med (Stieltjes integral) $\int_0^\infty d h_{ij}(s) = 1 \quad 1 \leq i, j \leq 2$

Denne model har samme ligevægtspunkt, som den oprindelige. Artiklen angiver betingelser, hvorunder ligevægtspunktet bliver ustabilt (bifurkerer) og erstattes af ikke-konstante, positive ($N_i > 0$) periodiske løsninger. Der gættes på, at disse "overtager" ligevægtspunktets stabilitet, men det undersøges ikke (+ generelle teknikker findes ikke). Nogle konkrete eksempler undersøges. Dette bekræfter den grove regel om, at periodiske løsninger findes, såfremt "forsinkede" effekter af vekselvirkningen dominerer over "aktuelle".

I 1976 findes yderligere 10 artikler i MBS, hvis titler er:

A Subcritical branching process with state dependent immigration. 31, 175-190.

Graphical stability, enrichment and pest control by a natural enemy. 31, 207-226.

Stable limitcycles of time dependent multispecies interactions. 31, 259-274.

On the control of stochastic prey-predator models. 31, 341-350.

Lotka-Volterra equations with time-delay and periodic forcing term. 31, 351-375.

A solvable model in population dynamics. 32, 63-72.

Optimal control of age-dependent populations. 32, 155-164.

A supercritical branching process with state dependent immigration. 32, 187-202.

Transformation systems with time-dependent characteristics and population theory, 32, 239-274.

9-1 Age Structure Effects in Predator-Prey Interactions.

J.R.Beddington, C.A.Free.

Dept.Biol., Univ.York, England.

TPB 9 (1976) 15-24.

En simpel Lotka-Volterra-model for byttedyr-rovdyr veksel-virkning, ændres således, at byttepopulationen er tæthed-afhængig i fravær af rovdyr, og at generationstiden er forskellig for byttedyr og rovdyr. Diskret tid.

$$\text{Byttet : } N_{t+1} = N_t [1+r(1-N_t/K) - a_1 P_{1,t} - a_2 P_{2,t}]$$

dvs. vækst mod grænse K i fravær af rovdyr, a_1 og a_2 er angrebsrater for unge (P_1) og voksne (P_2) rovdyr. Unge rovdyr:

$P_{1,t+1} = \alpha a_2 N_t P_{2,t}$, dvs. kun voksne rovdyr reproducerer; frugtbarhed lineær funktion af konsumeret bytte. $P_{2,t+1} = s P_{1,t}$, dvs. s er andelen af unge rovdyr, der overlever til voksenhed og generationtiden for rovdyret er det dobbelte af byttedyrets.

En lineariseret analyse omkring ligevækstpunktet (N^*, P_1^*, P_2^*) i positiv oktant (N, P_1, P_2 alle > 0) fører til 2 kriterier for lokal stabilitet heraf i r, $q = N^*/K$, $\theta = a_2 s / a_1$, hvoraf det ene er kompleks og uden umiddelbar biologisk for-tolkning. Ligevægtspunktet er lokalt stabilt i et stort parameterområde. Simulation af brud på ligevægtsbetingelserne giver sameksistensmulighed i form af en to-punkt-grænsecykkel eller lukket grænsecykkel i åben oktant.

9-2 The Theory of Prey-Predator Oscillations.

M.G.Bulmer.

Dept.Biomath., Univ.Oxford, England.

TPB 9 (1976) 137-150

En simpel mekanisme til forklaring af cyklistisk væriende po-pulationer er byttedyr-rovdyr vekselvirkning. Kolmogorov viste i 1936, at en generel model for et rovdyr-byttedyr system:

$$dN_1/dt = N_1 F(N_1, N_2); \quad dN_2/dt = N_2 F_2(N_1, N_2)$$

under visse generelle, kvalitative betingelser på F_1 og F_2 har enten et stabilt ligevægtspunkt eller en stabil grænsecykel. I artiklen vises Kolgomorovs sætning under lidt ændrede - mere realistiske - betingelser end Kolmogorovs.

Miljøfluktuationers betydning for oscillationer i byttedyr-rovdyr systemer diskuteres. Fluktuationerne antages at være hvid støj og virke additivt på logaritmen til populationsstørrelserne. Omkring et stabilt ligevægtspunkt karakteriseret af komplekse egenværdier (et focus) vil miljøfluktuation drive (små) svingninger. En grænsecykel idealiseres til en cirkel (dvs. populationen varierer i harmoniske svingninger). Data (tidsrækker) for en 4-årscykel (ræve i Labrador, Canada) og en 10-årscykel (los i NV-Canada) undersøges statistisk for periodicitet v.hj.a. periodogrammer og resultaterne sammenlignes med spektret for den idealiserede grænsecykel. For lossen, som indgår i hare-los-systemet, et længe kendt eksempel på oscillérende byttedyr-rovdyr populationer, antyder undersøgelsen, at hare-cyklen ikke skyldes vekselvirkningen med lossen, men i stedet driver los-cyklen, og selv forårsages af andre - ukendte - årsager.

9-3 A Note on Difference-Delay Equations

Simon A. Levin, Robert M. May

Section of Ecology and Systematics, Cornell Univ., USA

Biol. Dept., Princeton Univ., USA

TPB 9 (1976) 178-187

En generel differens ligning for én population med en tæthedsafhængig regulation, der virker med eksplicit tidsforsinkelser T : $N_{t+1} = N_t F(N_{t-T})$. Studeres som en generalisation af tidligere etableret syntese mellem differentialligninger med tidsforsinkelser og første ordens differensligninger. Der angives en generel analytisk formel for grænsen mellem monoton og oscillérende dæmpning mod et lokalt stabilt ligevægtspunkt og for grænsen mellem dæmpede svingninger og selvopretholdende stabile grænsecykler (eller anden (evt. kaotisk) opførsel), dvs. grænsen for ligevægtspunktets tiltrækningsområde.

9-4 Discrete Time Models for Two-Species Competition

M.P.Hassel & H.N.Comins

Dept.Zoology and Appl.Entomology, Imperial College, London
England

TPB 9 (1976) 202-221

En model for to konkurrerende arter i en aldersklasse base-
ret på differensligninger præsenteres:

$$x_{n+1} = x_n [f(x_n + \alpha y_n)]^{-b}$$

$$y_{n+1} = y_n [g(x_n + \beta x_n)]^{-b'}$$

Modellen diskuteres analytisk med illustrerende simulation i henseende til

- a) formen på nul-isoklinerne for de to arter, der adskiller faseplanområder med negativ og positiv vækst
- b) betingelser for sameksistens
- c) modellens dynamiske egenskaber i tilfælde af sameksistens, dvs. de lokale stabilitetsforhold omkring ligevægtspunktet.

Modellens isokliner er rette linier ligesom i Lotka-Volterra-modellen, men i modsætning hertil kan populationen udvise dæmpede svingninger, stabile cykler og tilsyneladende kaos, afhængigt af konkurrencens intensitet.

Et specialtilfælde af modellen med to aldersklasser udviser markante forskelle i forhold til den forudgående :

nul-isoklinerne bliver ikke-lineære og flere ligevægtspunkter optræder, men kan ikke undersøges analytisk i samme detalje.

9-5 Coexistence of Species Competing for Shared Resources

Robert A.Armstrong, Richard McGehee

Dept.Ecol. & Behavioral Biol., Univ.Mинnesota, USA.

TPB 9 (1976) 317-328

Et system bestående af n konkurrerende populationer beskri-
ves af et sæt differentialligninger af generel form

$\frac{dx_i}{dt} = x_i f_i(x_1, \dots, x_n, t)$ $i=1, \dots, n$. Det vises, at popula-
tionerne kan sameksistere vedvarende på 4 ressourcer, som rege-
nererer efter en algebraisk relation i populationstæthedene.
Nærmere betegnet konstrueres en funktion f, således at, der
findes et område i tilstandsrummet i den positive orthant
(en "attractor block"), hvorom gælder, at enhver løsning star-

tende på randen bevæger sig ind i dets indre. Artiklen knyter sig til diskussionen om det "konkurrerende udelukkelsesprincip", som siger, at n arter ikke kan sameksistere i al evighed på færre end n ressourcer, "nicher" eller "faktorer". Dette princip er baseret på mere restriktive (og urimelige) antagelser end artiklens. Artiklens modeksempel består i, at populationerne succesivt udnytter ressourcerne og deres størrelser er ikke konstante. Det konkluderes, at det "konkurrerende udelukkelsesprincip" kun gælder i den form, at n konkurrerende arter kan ikke sameksistere på færre end n ressourcer med konstante populationsstørrelser.

Uden for sammenhængen kan oplyses, at artiklen benytter S Smale's interessante resultat i 3-2.

Specific

10-1 Stability of an Age/Population with Density Dependent Fertility,
Chris Rorres
Dept. Math., Drexel Univ., Philadelphia, USA.
TPB 10 (1976) 26-46

Artiklen modifierer en Lotka-integralligningsmodel for en population (se s. 29) Fertiliteten er en stykkevis kontinuert funktion af alderen og en kontinuert funktion af en vægtet populationsstørrelse, der skal tage højde for, at aldersgrupper kan have forskellig økologisk indflydelse på fertiliteten. Dødeligheden er uafhængig af populationsstørrelsen. Modellen er en ikke-lineær version af den klassiske Lotka (-Sharpe) model.

Artiklen antager en (vægtet) ligevægtspopulationstørrelse og finder tilstrækkelige betingelser for, at en begyndelses-aldersfordeling konvergerer mod en ligevægtsfordeling. Resultaterne angår dels begyndelsesfordelinger langt fra ligevægtsfordelingen, dels små forstyrrelser fra denne, herunder estimerer for den hast, hvormed sådanne forsvinder. Groft sagt er budskabet, at stabilitet fremmes, hvis maternitetsfunktionen (se s. 29) har samme form som vægtfunktionen til bestemmelse af den vægtede populationsstørrelse. Dette gælder ikke for humane populationer.

10-2 Nonvulnerability of Ecosystems in Unpredictable Environments

B.S.Goh

Dept.Math., Univ. W-Australia

TPB 10 (1976) 83-95En Lotka-Volterra-model for m populationer:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[b_i + \sum_{j=1}^m a_{ij} N_j \right] \quad i=1,2,\dots,m$$

har et globalt stabilt ligevægtspunkt \bar{N} , hvis der findes en positiv diagonal matrix C så $CA + A^T C$ er negativ definit.

($A = \{a_{ij}\}$), idet der da kan konstrueres en Liapunovfunktion for systemet. Effekten af et uforudsigeligt, stykkevis kontinuert miljø, $(u_1(t), u_2(t), \dots, u_n(t))$, antages at påvirke hver populations pr. capita vækstrate $(1/N_i(dN_i/dt))$ lineært:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i [b_i + \sum_{j=1}^m a_{ij} N_j] + u_i(t), \quad i=1,2,\dots,m$$

Givet a priori bånd på miljøet: $-\bar{\lambda} \leq u_r \leq \bar{\lambda}$, $r=1,2,\dots,m$, vil enhver løsning med $N_i(0) > 0$ bevæge sig ind i et nærmere defineret område omkring \bar{N} , såfremt den mindste egenværdi λ_0 for $-(CA + A^T C)/2$ opfylder $\lambda_0 > k\bar{\lambda}$, hvor k er en nærmere specifiseret konstant.

Kommentar: 1) Turelli (1978) skriver, at "Goh's konklusion synes stærkt afhængig af den måde støjen tillades at indgå i ligningerne". 2) For $m > 2$ findes for en given matrix A ikke med sikkerhed en endelig procedure til verifikation af, om A tilhører den undersøgte klasse. (Goh i 3-8)

10-3 On the Limit to Niche Overlap for Nonuniform Niches

Ross McMurtrie

Inst.Animal Resource Ecol., Univ.Brit.Columbia, Vancouver
Canada.TPB 10 (1976) 96-107

Artiklen knytter sig til diskussionen om "niche-overlap": hvor ens kan adskillige arter udnytte en enkelt ressource; denne diskussion knytter sig til diskussionen om det "konkurrerende udelukkelsesprincip". En tidligere model antog eksistensen af et ressource-kontinuum (f.ex. fødestørrelse),

hvorpå arterne havde deres "nicher", hver karakteriseret af en klokkeformet Gauss-udnyttelsesfunktion med samme spredning og ens afstand d mellem tilstødende niches. Arterne kunne sameksistere såfremt "niche-overlappet" w/d var mindre end en øvre grænse. Artiklen undersøger konsekvenserne for denne grænse, når antagelserne om ens spredning hhv. ligelig fordeling slækkes. Det nævnte kriterium holder for moderate afvigelser, men næppe hvis variationen bliver stor.

10-4 The Influence of Saturation on the Predator-Prey Relations

Boris Grüber

Faculty of Math.& Phys., Univ. Prag, Czechoslovakia.

TPB 10 (1976) 173-184

En Lotka-Volterra-model for et byttedyr-rovdyrssystem modificeres, så rovdyrets appetit har en øvre grænse. Når bytterpopulationen er mindre end en vis størrelse er modellen sammenfaldende med den originale model:

$$\frac{dx}{dt} = \epsilon x - \mu xz \quad \frac{dz}{dt} = \gamma xz - \delta z \quad 0 < x \leq \mu/\gamma$$

(x=bytte, z=rovdyr) og ellers:

$$\frac{dx}{dt} = \epsilon x - \mu z \quad \frac{dz}{dt} = \alpha z \quad \alpha = \gamma \mu - \delta \quad x \geq \mu/\gamma$$

$$\epsilon, \mu, \gamma, \delta, \alpha, \mu > 0$$

Den introducerede mæthedseffekt ændrer ikke ligevægtspunktet, men de periodiske løsninger omkring det bevares kun inden for en grænseoval. Udenfor optræder to typer oscillérende, ikke-periodiske løsninger, spiralerende omkring ligevægtspunktet. Den ene type spiralerer for evigt, mens den anden på et tidspunkt retter sig ud og går mod uendelig. Den sidste opførsel findes, når rovdyrets appetit ikke er for stor: $\mu < p(\delta + \epsilon)/\gamma$. Et rovdyr-byttedyrssystem (uden selvregulering) kan altså divergere i begge arter.

10-5 Alternatives to Lotka-Volterra Competition : Models of Intermediate Complexity

Thomas W.Schoener

Dept. Zool., Univ.Washington,USA

TPB 10 (1976) 309-333

En familie af modeller for to arter, der konkurrerer om samme ressourcer, undersøges: $dN_i/dt = R_i N_i [M_i(N_1, N_2)]$,

hvor M_i består af en sum af et eller flere af følgende led:

$$\text{Art 1 } I_{01}/(N_1 + \beta N_2) \quad I_{E1}/N_1 - \gamma_{11} N_1 - \gamma_{12} N_2 - C_1$$

$$\text{Art 2 } \beta I_{02}/(N_1 + \beta N_2) \quad I_{E2}/N_2 - \gamma_{22} N_2 - \gamma_{21} N_1 - C_2$$

I betegner et energi-input og alle konstanter er positive. De to første typer led adskiller modelfamilien fra den klassiske Lotka-Volterra konkurrence model. For alle modeller i familien gælder: At nul-isoklinerne aftager monotont, at isoklinerne er konkave (hvis ikke lineære), og at der ikke findes lukkede baner i første kvadrant. Dvs. (asymptotisk) periodiske løsninger er udelukket. Forskellige modeller fra familien, svarende til forskellige biologiske antagelser, undersøges. Modelfamilien synes at dække et bredt spektrum af antagelser om vekselvirkningens natur med tilsvarende mere nuancerede konklusioner til følge.

3-1 The Qualitative Analysis of a Difference Equation of Population Growth.

S.Smale & R.F.Williams

Dept. Math., Univ.California,USA; Math.Dept.,North Western Univ., USA

JMB 3 (1976) 1-4

Artiklens hensigt er at studere en velkendt differensligning $f_b: [0,1] \rightarrow [0,1]$, $f_b(x) = bx(1-x)$, specielt for parameter-værdien $b=3.83$. (Denne ligning er studeret meget som en prototypisk model for én population med ikke-overlappende generationer. Afhængig af b-værdien udviser modellen et spektrum af opførsel, fra globalt stabilt ligevægtspunkt til komplet kaos. For $b=3.8284$ optræder en 3-cykel, som bliver

ustabil for $b=3.8415$.) $b=3.83$ er i det kaotiske område.

Der har været megen analyse af dynamikken i det kaotiske område, men ingen kvalitativ analyse for nogen parameter-værdi. Det sidste er formålet, samt at relatere teorien for dynamiske systemer til anvendt matematik. Resultater:

f_b , $b=3.83$ er strukturelt stabilt, (tilfredsstiller Axiom A).

Den/attraktor er en periodisk bane med periode 3. Antallet af andre periodiske punkter for f_b angives ved en eksplisit formel. Den komplette dynamiske opførsel angives ret eksplisit: Der er en 1-punktskilde $\{0\}$; eneste anden kilde er en (hyperbolisk) mængde homeomorf til en Cantor-mængde Ω , og på Ω har dynamikken en simpel repræsentation.

3-2 On the Differential Equations of Species in Competition

S.Smale

Dept.Math., Univ.Calif., USA

JMB 3 (1976) 5-7

Målet er at vise, at de sædvanlige differentialligninger som bruges i økologi til at beskrive konkurrerende arter ikke siger meget, hvis antallet af arter er større end 3 eller 4, idet ligningene da er forenelige med enhver dynamisk opførsel i en vis rimelig forstand. Modellen er $dx_i/dt = x_i M_i(x)$, $i=1, \dots, n$, med tre generelle kvalitative betingelser på M_i . Resultater: Hvis $n=2$, tenderer løsningerne mod ligevægtspunkter, som i almindelighed er stabile. (Dette resultat er kendt). Hvis $n=3$ vil enhver løsning i det indre af R_+^3 oscillere efter en transitionsperiode; det gælder også pertuberede systemer. Hvis $n \geq 5$ kan modellen bringes til at udvise en række, højst mærkværdige former for opførsel. Specielt behøver den ikke at kunne approximeres af et strukturelt stabilt system, eller den kan have "strange attractors" med et uendeligt antal periodiske løsninger m.v.

3-3 Female Dominant Age-Dependent Deterministic population

Dynamics

C.O.A.Sowunni

Dept.Math., Univ.Ibadan, W.Nigeria

JMB 3 (1976) 9-17

Artiklens problem er at bestemme alders- og kønsspecifik tæthed i en population, givet fødsels- og dødsrater. Modellen er en integralligningsmodel af Lotka-type (se s 29), men for to køn. Tilgangen af nye individer (med alderen nul) afhænger af kvindernes alderstæthed og populationens størrelse. Overlevelsesfunktionens størrelse afhænger af alder og populationsstørrelse. Resultaterne omfatter 1) eksistens og entydighed af løsning 2) øvre grænse for populationsstørrelse som funktion af tiden 3) nødvendige hhv. tilstrækkelige betingelser for ligevægt.

3-4 Regulated Growth in Random Environment

B.Levikson

Div.Math., Purdue Univ., USA

JMB 3 (1976) 19-26

Artiklens problem er at finde betingelser for udslettelse hhv. konvergens mod bæreevne i en stokastisk analog til logistisk eller logistisk lignende vækstprocesser. Modellen er for en population med overlappende generationer og kontinuert variation. Populationsstørrelsen $N(t)$ er grænsen for processen $N_{\Delta t}(\cdot)$:

$$\Delta N_{\Delta t}(j\Delta t) \equiv N_{\Delta t}([j+1]\Delta t) - N_{\Delta t}(j\Delta t) = R_{\Delta t}(j)N_{\Delta t}(j\Delta t) - K_{\Delta t}(j)N_{\Delta t}^{\lambda}(j\Delta t) \quad (\lambda > 0, j=0,1,2,\dots)$$

Grænsen tages for $\Delta t \rightarrow 0, j \rightarrow \infty$ således at $j\Delta t \rightarrow t$ og

$\{R_{\Delta t}(j); K_{\Delta t}(j)\}_{j \geq 0}$ er passende skalerede stokastiske vektorer.

(Hvis $R_{\Delta t}(j)$ og $K_{\Delta t}(j)$ er konstanter, dvs $R_{\Delta t}(j) = r\Delta t$ og $K_{\Delta t}(j) = k\Delta t$, og $\lambda = 2$, er grænseprocessen den logistiske vækstproces: $dN(t) = (rN(t) - kN^2(t))dt$). Modellen er en diffusionsproces baseret på en differensligning. Grænsefordeleligner og deres tiltrækningsområder findes i tre tilfælde:
 1) vækstrate (R) stokastisk, bæreevne (K) konstant 2) vækstrate konstant, bæreevne stokastisk 3) både vækstrate og bæreevne stokastiske. Populationen uddør eller konvergerer mod bæreevne afhængigt af begyndelsessituationen og fluktuationernes størrelse.

- 3-5 On a Transcendental Equation in the Stability Analysis of a Population Growth Model

H.-O.Walther

Math.Inst., Univ. München, V-Tyskland

JMB 3 (1976) 187-195

En simpel model i overensstemmelse med, at en population i konstant (endeligt) miljø ikke kan vokse med konstant rate, men må nærme sig eller svinge omkring en grænse n^* , er en funktional-differentialligning: $\frac{dn(t)}{dt} = r(n_t)n(t)$, $t > 0$ (se s 28). Vækstraten r er en afbildung defineret på mængden af ikke-negative funktioner n . Artiklen interesserer sig for stabiliteten af sådan konstant løsning n^* . En lineariseret analyse fører til en transcendent egenværdi-ligning, hvor n^* er stabil, hvis alle egenværdier har negative realdele. Der findes betingelser, som sikrer, at alle realdele er negative, hhv. at der er egenværdier med positive realdele. Fordelingen af egenværdi i den komplexe plan findes i et simpelt tilfælde.

-
- 3-6 On the Stability of the Stationary State of a Population Growth Equation with Time-Lag

K.P.Hadeler

Lehrstuhl für Biomathematik, Univ.Tübingen, V-Tyskland

JMB 3 (1976) 197-201

Artiklen undersøger en population med logistisk vækst, hvor vækstraten afhænger kontinuert af fortiden. Det vises, at ligevægtsløsninger (= konstant funktion) bliver ustabil, hvis vækstraten afhænger mere af den fjernere end af den umiddelbare fortid.

-
- 3-7 A Condition for the Extinction of a Branching Process with an Absorbing Lower Barrier

H.-J.Schuh

Math.Inst., Univ. Erlangen Nürnberg, V-Tyskland

JMB 3 (1976) 271-287

Artiklen undersøger en Galton Watson proces (se s 22) med en tidafhængig nedre absorberende grænse. Det er en model for væksten af en population, der formerer sig til diskrete tidspunkter med fast afkomsfordeling, og således at populationen uddør, hvis den næste generation er mindre enden (tidsafhængig) grænse. Artiklen tilstræber at give nødvendige og tilstrækkelige betingelser for at populationen uddør.

3-8 Global Stability in Two Species Interactions

B.S.Goh

Dept.Math., Univ. W-Australia, Australien

JMB 3 (1976) 313-318

For Lotka-Volterra-modellen for 2 arter:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i [b_i + \sum_{j=1}^2 a_{ij} N_j], \quad i=1,2$$

vises, at tilstrækkelige betingelser for global stabilitet er 1) ligevægtspunktet er realisabelt (dvs. $N_i > 0$), 2) ligevægtspunktet er en lokal asymptotisk stabil løsning, 3) begge arter er underlagt tæthedsaftængig dødelighed som følge af intraspecifikke vekselvirkninger (dvs. $a_{ii} < 0$).

3-9 Convergence to the Equilibrium State in the Volterra-Lotka Diffusion Equations

F.Rothe

Lehrstuhl für Biomathematik, Univ. Tübingen, V-Tyskland

JMB 3 (1976) 319-324

En simpel Lotka-Volterra model for byttedyr-rovdyr forsyner med en rumdimension og diffusion:

$$\frac{\partial u}{\partial t} = \mu(1 - \gamma u - v) + D \frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \nu(\mu - 1) + D \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}$$

Diffusionskoefficienten er ens for byttedyr (u) og rovdyr (v). Byttedyret er tæthedsaftængigt ($-\gamma u$); det er rovdyret ikke. For visse randværdibetingelser findes en Liapunov-funktion, og to forskellige typer asymptotisk opførsel kan vises

at forekomme: enten konvergerer populationstæthederne mod deres ligevægtsværdier overalt, eller de oscillerer i tiden med ligelig rumlig tæthed.

3-10 Predator Prey Interactions with Time Delays

J.M.Cushing

Dept. Math., Univ. of Arizona, USA

JMB 3 (1976) 369-380

I Lotka-Volterra modellen for byttedyr-rovdyr gøres begge arters aktuelle vækstrate afhængige af den indbyrdes fortidige kontakt:

$$\begin{aligned} dN_1(t)/dt &= b_1 N_1(t) \left[1 - c_{11} N_1(t) - c_{12} \int_0^\infty N_2(t-u) dh_1(u) \right] \\ dN_2(t)/dt &= b_2 N_2(t) \left[-1 + c_{21} \int_0^\infty N_1(t-u) dh_2(u) \right] \\ b_1 > 0, \quad c_{ij} > 0, \quad dh_i(u) \geq 0, \quad \int_0^\infty dh_i(u) = 1 \end{aligned}$$

Artiklens hensigt er at tegne et komplet billede af løsningernes asymptotiske opførsel som funktion af parametrene. Det gøres ved analytiske studier af ligevægtspunkternes lokale stabilitet (- der er to ligevægtspunkter: $E_1: c_1 = 1/c_{21}$, $c_2 = (c_{21} - c_{11})/c_{21}c_{12}$ og $E_2: c_1 = 1/c_{11}$, $c_2 = 0$). Hvis bæreevnen for byttedyret ($=1/c_{11}$) bliver stor nok bliver ligevægtspunktet E_1 ustabilt, og der findes da kritiske værdier for byttedyrets fødselsrate (b_1) og rovdyrets dødsrate (b_2), hvor periodiske løsninger bifurkerer fra ligevægtspunktet. Et specifikt eksempel løses numerisk. Resultatet antyder, at de analytisk fundne fænomener er globale, dvs. at for faste parameterværdier tenderer enhver løsning enten mod E_1 eller E_2 , eller spiralerer udad ustabilt, eller mod en periodisk grænsecykkel (ikke nødvendigvis den samme for alle løsninger).

GRUND-MODEL	MODIFIKATION	KARRAK-TER	METODE	RESULTAT-TYPE
AR-T-KEL-NR.	1 28-2	X	X	?
	2 29-2	X	X	X ^c ?
	3 30-1	X	X	X ^c ? X ^c ?
	4 30-2	X	X	X ^c ? X ^c ? X ^c ?
	5 31-1 ^o	X	X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	6 9-3	X	X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	7 10-1	X	X	X ^c ? X ^c ? X ^c ? X ^c ?
	8 3-1	X	X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	9 3-3		X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	10 3-4 (X^c)	X	X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	11 3-5	X	X	X ^c X ^c X ^c X ^c X ^c
	12 3-6	X	X	? X X X ^c X ^c X ^c
	13 3-7	X	X	X ^c 2 X ^c 2

POPULATION 1976

BEMARKNINGER

- o Betingelser for eksistens af cyklop til at voksturte
- o Det. 2) side. foldele fødselssteder 3) stok. førdelse fødselsstear
og kultussærer. i dire. + sikk.-ligning. opstilles. bortes i 1)
- o Økonomisk optimal kontrolfunktion
- o Integralligning + specific katastrofe c Effekt af katastrofe
- o Egl. værdigr - boghedsmed + 1-dim C Anpass. til k. værdigr. voksturte
dvs. bølgeligning
- o Kriterier for lokal stabilitet og for dannelsen af ny
af den bakterie
- o I-linear lokal-integralign. + Tilstr. betingelser for værdier
gas med store udspredning fra sum af store produktioner
- o Komplet bestekniveau af dynamik. Strukturelle stabilitet
underlagt
- o Integrallign. for 2 kær. C Existens og entydighed af løsning
+ Variabel geop. storrelse; betingelser for lignings
ordningsprincip baseert på differens lign. + Betingelser for udestille
kær. værdigrus mod brenseme.
- o Betingelser for lokal stabilitet af konstant løsning
- o Stabilitet af konstant løsning i afhængighed af vægtgr.
portionsafhængigheden
- o Nødgr. og tilstr. betingelser for uaden

GRUND- MODEL	MODIFIKATION	KARAK- TER	METODE	RESULTAT- TYPE
AR- TI- KEL- NR.				
28-3	X	X	X X	grænsecykel
28-4	X	X	X X	o Maximal miljøvariation forenlig med persistens under forstørrelse jean- tevæller om vekstskalulation af virkning på de to arter. Givet f. nede til- o generel forståelse + betingelser for at periodiske løsninger gen. bifurkation fra lop.
31-2	X	X	X X	o 2 adelsklasser for voldigt + kritisk for lokale miljø. af lop: e. sim. af den mindste virke afstand.
9-1	X	X°	X C X	o Kademogonos sette. m. mere hidtil ikke betingelse + opgave dic- tabelske analyse af dato u.l.p. Vurdering af periodicitet
9-2	X°	Δ	X Δ	o to adelsklasser + Vinkel spektrum af dynamiske offensie konstantes med baggrund i miljø - boklinenes form og betingelser.
9-4	X	Δ	X Δ X	o metode ejplet i voldigt + fuldstændig konkavitet af løsninger
10-4	X°		X X	
10-5	X	X	X X	o En familie af modeller
3-8	X	X	X X	o Tilstr. betingelser for et globalt stabilt lop.
3-9	X	X	X X	o Diffusion i 1-dim. + For visse randværdier betingelser
3-10	X		X X	o Generel forståelse + Et simulert eksempel antyder globalitet

GRUND-MODEL	MODIFIKATION	KARAK-TER	METODE	RESULTAT-TYPE	BEMÆRKninger	
					ANDE	ANDE
1 28-1	X ^o kont. DETERMI-	X-X ^o	(X)	X	X	X
2 29-1	X			X	X ^o	X
3 9-5	X		(X)	X ^o	X	X
4 10-2	X			X	X	X
5 10-3	X ^o			X	XX	X
6 3-2	X			X	XX ^o	X

ARTIKLER FRA 1981

- 53-1 Persistence in Density Dependant Stochastic Populations

Charles Tier & Floyd B. Hanson

Dept. Math., Univ. of Illinois, USA

MBS 53 (1981) 89-117

I artiklen udledes formelt diffusionsapproximationer (dvs. ligninger for infinitesimal middel og varians) for en diskret tid, diskret populationsstørrelse (dvs. demografisk stokastisk), tæthedsfælles (Markov-) forgreningsproces i konstant miljø og i tilfældigt miljø. Miljøfluktuationerne indvirker på afkomsfordelingen. Modellen er for 1 population og den deterministiske analog er logistisk vækst. Den momentgenerende funktion for ekstinktionstidspunktet tilfredsstiller en 2.ordens differentialligning, hvis asymptotiske løsning findes. Denne giver en karakteristik af modellens proces for forskellige populationsstørrelser, og tillader beregning af momenterne for ekstinktionstiden og evidens for dens fordeling. Fire modeller med samme (lille) demografiske stokasticitet og forskellige typer miljøfluktuationer, heraf en uden, simuleres m.h.p. middelekstinktionstiden.

- 53-2 Nonconstant Periodic Solutions in Predator-Prey Systems with Continuous Time Delay

Lo Sheng Dai

Dept. Math. & Stat., Univ. of Pittsburgh, USA

MBS 53 (1981) 149-157

Artiklen undersøger en model for et byttedyr-rovdyr system med tidsforsinkelser i rovdyrets response på konsumptionen af bytte:

$$\frac{dx_1}{dt} = x_1 (\varepsilon_1 - \alpha_1 x_1 - \gamma_1 x_2)$$

$$\frac{dx_2}{dt} = x_2 (-\varepsilon_2 - \alpha_2 x_2 + \gamma_2 \int_{-\infty}^t F(t-\tau) x_1(\tau) d\tau)$$

som, hvis $F(s)$ er en linearkombination af funktionerne e^{as} , $t^m e^{as}$, $a \in C$, er ækvivalent med en differentialligningsmodel. $F(t)$ vælges lig $a e^{-at}$, $a \in R$ (det svarer til en

svag tidsforsinkelse) hvorved modellen omformes til 3 koblede differentialequationer. Hvis parameterværdierne opfylder visse betingelser findes et positivt, globalt stabilt ligevægtspunkt. Det vises, at når disse betingelser brydes vil (for næsten alle begyndelsesbetingelser) enhver positiv løsning begynde at oscillere omkring ligevægtspunktet, og mindst én løsning er periodisk, dvs. (næsten) alle løsninger vil begynde at oscillere.

(Artiklen refererer til tidligere resultater i bl.a. 28-3 og 31-2)

54-1 Diffusion Models for Age-Structured Populations

M.E.Gurtin & R.C.MacCamy

Dept.Math., Carnegie-Mellon Univ., USA

MBS 54 (1981) 49-59

Artiklen undersøger integralligningsmodeller for én population med aldersstruktur og diffusion i én dimension. Dødeligheden antages en funktion af den rumlige populationstæthed $P=P(t,x)$ ($t=tid$, $x=sted$). Tre forskellige funktioner for aldersafhængigheden af det forventede antal fødsler hos et individ kombineres med to forskellige diffusionstyper: tilfældig diffusion og "antitrængsel"-diffusion. Forskellige transformationer fører til partielle differentialequationer for P , som viser at på bestemte kurver i tid og rum udvikler P sig som i modellen uden diffusion, bortset fra at dødsfunktionen bliver stedafhængig. For et begrænset miljø (interval) og to forskellige sæt randbetingelser opnås analytiske resultater for nogle af modellerne og gæt på resten for den asymptotiske opførsel: Med "antitrængsels"-diffusion og absorberende grænser findes (gættes på) en steady-state løsning for $P(x)$, hvis frugtbarheden er større end dødeligheden.

(Denne konklusion virker ikke overraskende. Under de antagelser, der gøres forsvinder aldersstrukturen helt i to af de seks modeller).

54-2 Predator-Mediated Coexistence and Extinction

S.B.Hsu

Dept.Appl.Math., Chiao-Tung Univ., Taiwan

MBS 54 (1981) 231-248

En model for et system af 2 konkurrerende byttedyr og et fælles rovdyr undersøges m.h.p. global information:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i \left[\alpha_i \left(1 - \frac{N_i}{K_i} \right) - \alpha_{ij} N_j - \alpha_{is} P \right] \quad j=1,2, \quad j \neq i, \quad i=1,2$$

$$\frac{dP}{dt} = P \left[\alpha_{s1} N_1 + \alpha_{s2} N_2 - D \right]$$

Modellen undersøges under den betingelse, at rovdyret kan overleve på hvert enkelt af de to byttedyr. Resultaterne består af: 1) Betingelser hvorunder det i'te byttedyr udryddes, $i=1,2$, 2) Betingelser, hvorunder grænseopførslen afhænger af begyndelsesbetingelserne ; 3) Betingelser, hvorunder alle tre populationer består , 4) I dette sidste tilfælde undersøges stabiliteten af det positive ligevægtspunkt numerisk; et bifurkationsdiagram skitseres på baggrund heraf - for et lille parametervindue haves en stabil grænsecykkel. Resultaterne gives en klar biologisk tolkning. I visse tilfælde kan et fælles rovdyr afstedkomme ellers umulig sameksistens af to konkurrerende byttedyr med identiske ressourcefornødenheder.

MBS vol. 55 (1981) og vol. 56 no 1/2 (1981) har ikke været tilgængelige for mig. De indeholder artikler med følgende titler:

On the Optimal Harvesting of Age-Structured Populations.

55 , 115-

The Response of Ecosystems to External Perturbations. 55 , 279-

An Optimal Harvesting Policy for a Logistic Model in a Randomly Varying Environment. 55 , 169-

Periodic Solutions to a Predator-Prey System with Periodic Coefficients. 55 , 27-

On the Stability of a Predator-Prey System with Egg-eating Predators. 56, 27-46.

Some Remarks on Periodic Harvesting of a Fish Population.
56, 47-70.

Interactive Competition Models and Isocline Shape. 56, 77-110.

- - - - -
57-1 Environmental Effects on the Linear Stability of a Three Species Food Chain Model

V.P.Shukla, J.B.Shukla & P.C.Das

Dept.Math., Indian Inst. of Technology, Kanpur, Indien

MBS 57 (1981) 35-58

Artiklen angiver en model for en fødekedæde bestående af tre populationer med diffusion i en dimension:

$$\begin{aligned}\frac{\partial x_1}{\partial t} &= x_1 f_1(x_1, x_2) + D_1 \frac{\partial^2 x_1}{\partial s^2} & 0 \leq s \leq L \\ \frac{\partial x_2}{\partial t} &= x_2 f_2(x_1, x_2, x_3) + D_2 \frac{\partial^2 x_2}{\partial s^2} & \text{et} \\ \frac{\partial x_3}{\partial t} &= x_3 f_3(x_2, x_3) + D_3 \frac{\partial^2 x_3}{\partial s^2} & 0 \leq s < \infty\end{aligned}$$

Modellen lineariseres omkring en rumligt uniform ligevægts-tilstand. Hermed fremkommer en model med konstante koefficenter (som afhænger af f_i 'erne gennem $\frac{\partial f_i}{\partial x_j}$ taget i ligevægtspunktet), og det er denne - evt. tilføjet konvektion (=advection, se p.31) - udtrykt ved et led $U_i \frac{\partial x_i}{\partial s}$ på venstresiden af lighedstegnene - der studeres i artiklen. Nærmere betegnet undersøges, hvorvidt tilføjelse af diffusion (og yderligere konvektion) ændrer (u-)stabilitet af ligevægtsløsninger under to forskellige randbetingelser. Afhængigt af de nærmere omstændigheder kan diffusion gøre en ustabil ligevægt stabil og en stabil ligevægt ustabil. Diffusion med konstant flux over randene kan ikke stabilisere en ustabil ligevægt. Konvektion stabiliserer altid. Den økologiske interpretation diskuteres ikke - og er ikke gennemsigtig.

- - - - -

57-2 The Sensitivity of Age-Structured Populations to Environmental Variability

Joseph W. Horwood & John G. Shepherd
 Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Directorate of
 Fisheries Research, Fisheries Laboratory, Lowestoft, England
MBS 57 (1981) 59-82

Artiklen undersøger en model for en population (af fisk) inddelt i aldersklasser (årgange) med reproduktion en gang om året. Populationen høstes (befiskes). Grundmodellen er en (let modifieret) Leslie-matrixmodel. Hensigten er, at undersøge betydningen af miljøvariationer, som i dette tilfælde antages at virke udelukkende på yngelrekrutteringen til den yngste aldersklasse. Frugtbarheden (æg-produktionen) antages at være tæthedafhængig. Først vises, at de voksne årgange kan slås sammen i en gruppe uden tab af information om ligevægtspunkter, såfremt de har samme overlevelses- og reproduktionsrater. Kriterier for lokal stabilitet undersøges nærmere (beliggenhed af dominerende rod i den karakteristiske ligning). For et konkret eksempel - model for sildebestanden i Nordsøen - vises det, at den tid, som det tager for en perturbation af ligevægtstilstanden at dø ud (returneringstiden), er et ubrugligt mål for den populationsstørrelsес-variанс, der følger af støj på yngeldødeligheden, dvs. for populationens følsomhed overfor miljøfluktuationer. Endvidere påvises, at en fiskestrategi sightende mod maksimalt udbytte ødelægger stabiliteten af udbyttet, hvis variansen i yngelproduktionen stiger med faldende population.

57-3 Bounds on the Dominant Eigenvalue of a Population Projection Model

Jim Shee Chun Tom

Dept. Engineering - Economic Systems, Stanford Univ., USA

MBS 57 (1981) 175-190

I en Leslie-matrix-model for en population inddelt i aldersklasser bestemmer den dominerende (dvs. største) egenværdi populationens vækstrate. Artiklen undersøger virkningen på den dominerende egenværdi af udvidelse af antallet af aldersklasser. Dette spørgsmål opstår, foni aldersklasse-inddelingen

ikke altid er triviel. Det vises, at såfremt nye aldersklasser har samme frugtbarhed og overlevelsesevne vokser den dominerende egenværdi mod en grænse, som er bestemt af et polynomium af lavere grad end det karakteristiske polynomium for egenværdierne.

19-1 Logistic Growth With Random Density Independent Disasters

Floyd B. Hanson & Henry C. Tuckwell

Dept. Math., Univ. of Illinois; Dept. Biomath., Univ. of California; USA

TPB 19 (1981) 1-18

Artiklen undersøger en model for en population, der vokser efter en logistisk vækstmodel i tiden mellem ulykker, der forekommer med Poisson-fordelte tidsintervaller, og som fjerner en fast brøkdel ϵ af populationen:

$$dN(t) = \lambda N(t) [1 - N(t)/K] dt - \epsilon N(t) d\pi(t, \lambda)$$

Modellen er en stokastisk differentialligning. Den giver anledning til en funktionaldifferentialligning for forventningsværdien for det tidspunkt, hvor populationen uddør (defineret som underskridelse af en grænse), dvs. middeloverlevelsestiden. Denne afhænger af populationens begyndelsesstørrelse. I det tilfælde, hvor to ulykker kan udslette populationen løses ligningen analytisk og sammenlignes med en tilsvarende model med ulykker med konstant virkning. Sandsynlighedsfordelingen for overlevelsestiden i de to modeller simuleres. Ligeledes simuleres løsninger af middellevetidsligningen - efter en omskrivning - for det tilfælde, hvor der skal 6 umiddelbart på hinanden følgende ulykker til at udslette populationen.

19-2 Density Independent Fluctuations of Population Size

Stanley Sawyer & Montgomery Slatkin

Dept. Math., Purdue Univ.; Dept. Zool., Univ. of Washington;
USA

TPB 19 (1981) 37-57

Artiklen undersøger en population i et miljø, der kan antage forskellige tilstande. Overgangen tilstandene imellem er en stationær Markovproces med givne betingede sandsynligheder, som tillige bestemmer i hvilken grad miljøet er autokorreleret i tid, dvs. dets forudsigelighed. Mens miljøet er i tilstand i styres populationens tilvækst af en deterministisk vækstlov: $dN/dt = r_i g(N)$, hvor g er fast, uafhængig af miljøtilstanden, kontinuert differentiabel og positiv for positive N . Artiklen angiver sandsynlighedsfordeling for overlevelsestiden, og undersøger tilfælde hvor populationen uddør lokalt i to tilfælde: 1) En lille del af populationen "overvintrer" indtil gunstige miljøtilstande indfinner sig. 2) Populationen genetableres af immigrerende individer med stokastisk fordelt ankomsttid.

19-3 Models for Spatially Distributed Populations: The Effect of Within-Patch Variability

Peter L. Chesson

Dept. Biol. Sci. and Marine Sci. Inst., Univ. of California,
USA

TPB 19 (1981) 288-325

Artiklen undersøger populationsmodeller for en population med følgende tre ingredienser: 1) Populationerne inddeltes i lokale del-populationer hørende til et delområde i rummet. Migration sker mellem områderne, 2) Den lokale populationsdynamik er ikke-lineær, 3) Der forekommer lokale stokastiske begivenheder. Lokale populationsstørrelser er hele tal og ændringer sker til diskrete tidspunkter. Den lokale populationsdynamik kan være af en vilkårlig form og rimelige deterministiske analoge former kan let identificeres.

(Hoved-) resultatet er, at lokale stokastiske fænomener almindeligvis har en systematisk effekt på den gennemsnitlige populationstæthed og at denne effekt ikke forsvinder ved store populationsstørrelser. Dette er i modstrid med hyppigt anførte antagelser (se side 23) om, at de stokastiske middelpopulationstætheder beskrives af de analoge deterministiske populationstætheder, når populationerne er store.

(Artiklen er ret lang og summarisk refereret).

- 20-1 Niche Overlap and Invasion of Competitors in Random Environments. I. Models without Demographic Stochasticity
 Michael Turelli
 Dept. Genetics, Univ. of Salifornia, USA
 TPB 20 (1981) 1-56

Denne meget lange og diskuterende artikel undersøger relationen mellem vedholdende, små til moderate niveauer af tilfældige miljøfluktuationer og grænser for enshed af konkurrerende arter. Den analytiske teori er baseret på udledningen af betingelser, hvorunder en lille population af en art vil tendere mod at vokse, når den forsøger at bosætte sig i et område med fluktuerende miljø, hvor en række konkurrenter har etableret sig. En generel approximation forudsiger, at effekterne af små niveauer af stokasticitet typisk vil være små. Approximations-teknikken anvendes på en klasse af symmetriske, diskret-tid, stokastiske analoger til Lotka-Volterra ligningerne med kryds-korrelation, men uden auto-korrelation. Indenfor klassen undersøges tre forskellige typer dynamik og tre forskellige, men stadigvæk simple, måder, hvorpå støjen kan indgå. En analytisk behandlelig klasse af modeller undersøges. For alle undersøgte modeller laves udstrakte Monte-Carlo simulationer. Det kvalitative resultat er alt ialt, at for en flok konkurrerende arter, der modelleres ædekvat af Lotka-Volterra ligninger indeholdende lave til moderate niveauer af tilfældige fluktuationer, kan praktiske grænser for enshed fås ved at ignore de stokastiske led og udføre en deterministisk analyse.

- 20-2 Stability and Bifurcation in Age-Dependent Population Dynamics
 K.E. Swick
 Dept. Math., City Univ., New York, USA
 TPB 20 (1981) 80-100

Artiklen studerer løsninger til integralligningen

$$B(t) = \int_0^t \phi(s) B(t-s) R_o(B(t-s)) ds \quad t > s$$

og begyndelsesbetingelse $B(t)$ givet for $0 \leq t < \beta$. Ligningen er en Lotka-model for en lukket population, hvor kun kvinderne (hunnerne) tælles. $B(t)dt$ er antallet af fødsler mellem t og $t+dt$, $R_0(B(\tau))$ er det gennemsnitlige antal døtre til kvinder født i år τ , også kaldet nettoreproduktionsraten. $\phi(s)ds$ er sandsynligheden for at en kvinde født til tiden $t-s$ føder en datter mellem s og $s+ds$, givet at hun lever så længe. α og β er aldersgrænserne for reproductionsevnen. $R_0(B)$ antages en aftagende funktion, hvilket reflekterer en hypoteze om, at kvinder i store årgange synes at producere færre børn end kvinder født i små årgange (evt. som følge af øget dødelighed, eller mere generelt økologisk: tæthedafhængig nettoreproduktionsrate). Ligningen har en ligevægt E hvis $R_0(E)=1$. Løsningerne til den lineariserede ligning omkring E karakteriseres i deres afhængighed af $-ER'(E)$. Der forekommer følgende typer: konvergens mod E , oscillation om E (grænsecykel) med periode 2μ (μ =middelfødselsalderen), i visse tilfælde ved bifurcation fra E , ustabilitet af E . Under videre betingelser på $R_0(B)$ angives globale resultater. Forskellige former for $R_0(B)$ studeres numerisk, og bifurkationsprocessen (som også studeres analytisk for to tilfælde af R_0 opfyldende generelle krav) sammenlignes med den tilsvarende for førsteordensdifferensligninger med 2 aldersklasser. Resultatet antyder, at kaos er mindre udbredt end studier (f.eks. 9-3 og 3-1) af første og anden ordens differensligninger antyder.

20-3 Theoretical Consequences of Competition between Successive Generations on Population Stability and Life Cycle Evolution
Grayson C. Brown

Dept. Entomologi, Univ. of Kentucky, USA

TPB 20 (1981) 150-167

Artiklen studerer en differensmodel for en population (af insekter) med to generationer pr. år, hvor den første tærer på den andens ressourcer:

$$N_{1,i} = \mu_1 N_{2,i-1} \exp \left[d_1 \left(1 - \frac{s_1 N_{2,i-1}}{K_1} \right) \right]$$

$$N_{2,i} = \mu_2 N_{1,i} \exp \left[d_2 \left(1 - \frac{s_2 N_{1,i}}{K_2} \right) \right]$$

hvor i betyder årstal. "Stabilitetslandskabet" i r_1 , r_2 -planen (dvs. områder karakteriseret af 1 ligevægtspunkt, 2 ligevægtspunkter, 2-cykel, 4-cykel, kaos, ustabilitet) studeres for forskellige nøjere specifikationer af modellen ved simulation. Mulige evolutionsstrategier med højnelse af stabiliteten/undersøges. *til følge*

20-4 On the Concavity of Island Biographic Rate Functions

Michael E. Gilpin & Robert A. Armstrong

Dept. Biol., Univ. of California; Dept. Ecol. & Evolution,
State Univ. New York; USA

TPB 20 (1981) 209-217

Artiklen undersøger en model for antallet S af arter på en ø isoleret fra et hovedland med P arter, som kan immigrere til øen og vokse der med givne sandsynligheder ("Island Biography"). Immigrationsraten $I(S)$ og ekstinktionsraten $E(S)$ antages a priori at være konkav funktioner. Sædvanlig teori antager S kontinuert variabel og er deterministisk. Artiklen opstiller en sandsynlighedsmodel for S antagende diskrete værdier. Modellen afprøves med $P=9$ for en række forskellige immigrations- og ekstinktionssandsynligheder, som alle bekræfter konkaviteten af $I(S)$ og $E(S)$.

11-1 Constant-Rate Stocking of Predator-Prey Systems

F. Brauer & A.C. Soudack

Dept. Math., Univ. of Wisconsin-Madison, USA; Dept. Electrical Engineering, Univ. of British Columbia, Canada

JMB 11 (1981) 1-14

I artiklen undersøges en nogenlunde generel model for et rovdyr-byttedyr-system med specifik udsætning:

$$\frac{dx}{dt} = x f(x,y) - F \quad \frac{dy}{dt} = y g(x,y) - G$$

hvor $-F \geq 0$ og $-G \geq 0$ er udsætningsrater for byttedyr hhv. rovdyr. Tillige antages

$$\frac{\partial f}{\partial y} < 0 \quad \frac{\partial g}{\partial x} > 0 \quad \frac{\partial g}{\partial y} \leq 0 \quad g(J,0) = 0 \quad \text{for } J > 0$$

til

svarende/rovdyr-byttedyr karakteren af systemet. Det vides, at enhver løsning vil nærme sig et stabilt ligevægtpunkt eller en stabil grænsecykel. De globale stabilitetsforhold kortlægges i deres afhængighed af nul-isoklinernes udseende med udsætning i den ene eller den anden art eller i begge. I det sidste tilfælde angives resultatet af numeriske simulationer. Udsætning af predatorer (f.eks. en fiskeart) fremmer udryddelse af byttepopulationen. Udsættelse af bytte (føde), eventuelt kombineret med moderat rovdyr-udsætning, er en sikrere måde at øge rovdyr-populationens størrelse. (!)

11-2 Multiple Limit Cycles in Predator-Prey Models

Alan Hastings

Dept. Math., Univ. of California, USA

JMB 11 (1981) 51-63

Artiklen undersøger et rovdyr-byttedyr-system i et "pletvist" miljø. Det angives 5 regler, som beskriver plettilstandene og transitionsraten og resulterer i modellen:

$$\frac{dx}{dt} = Dx(1-x-y) - P(x)y$$

$$\frac{dy}{dt} = P(x)y - y$$

x og y angiver den brøkdel af pletter, hvor byttedyr har bosat sig uden hhv. med følgeskab af rovdyr. $D > 0$, $P(0)=0$, $P' > 0$, $P'' < 0$, $P(1) > 1$. Modellen har et ligevægtpunkt og det er dettes stabilitet og bifurkation af grænsecykler fra det, der undersøges. Analysen gennemføres for $P(x)=px^{\frac{1}{2}}$, $p > 1$, lokalt omkring ligevægtpunktet. Det interessante er, at der findes et område i (p, D) -planen med to bifurkationsgrænsecykler, en stabil og en ustabil, og at systemets dynamik kan ændres dramatisk af små parameterændringer omkring kritiske værdier.

11-3 Equilibrium Solutions of Age-Specific Population Dynamics
of Several Species

Jan Prüss

Fachbereich 17 der Univ. - Gesamthochschule, Paderborn, V-Tyskland

JMB 11 (1981) 65-84

Artiklen undersøger en model for n arter med aldersspecifik vekselvirkning. Tæthedsfunktionen $u_i(t, x)$ for den i'te population opfylder generelt (t =tid, x =arter):

$$\frac{\partial u_i(t, x)}{\partial t} + \frac{\partial u_i(t, x)}{\partial x} + d_i(x)u_i(t, x) + \phi_i(x, u(t))u_i(t, x) = 0$$

$$u_i(t, 0) = \int_0^\infty b_i(x)u_i(t, x)dx \quad t, x \geq 0 \quad u_i(0, x) = u_{i0}(x)$$

hvor $d_i(x)$ og $b_i(x)$ er døds- og fødselsraten, som kun afhænger af alder, $u(t) = (u_1(t), \dots, u_n(t))$ er populationsstørrelsesvektoren.

Artiklen betragter modellen som en ordinær differentialligning i et Banach-rum (dvs. et uendelig dimensionalt (funktions-) vektorrum):

$$u' = Au + F(u).$$

Artiklen undersøger for nærmere betingelser på F (dvs. f_i 'erne) (seperabilitet m.m.) eksistens og lokal stabilitet af løsningen.

(Jeg forstår ikke meget af artiklens matematik - det ser ud som om det er funktional-differentialligninger, der arbejdes med. Forfatteren interpreterer ikke sine antagelser og resultater biologisk. Jeg kan ikke afgøre, hvor restriktive de gjorte antagelser er.)

- - - - -

11-4 Competition Systems with Periodic Coefficients: A Geometric Approach

P. de Mottoni & A. Schiaffino

Istituto per le Applicazioni del Calcolo "M. Picone" CNR, Rom; Istituto Matematico "G. Castelnuovo", Univ. Rom, Italien
JMB 11 (1981) 319-335

Artiklen beskæftiger sig med den asymptotiske opførsel af ikke-negative løsninger til systemet

$$\frac{dv_1}{dt} = v_1(A_1 - a_{11}v_1 - a_{12}v_2)$$

$$\frac{dv_2}{dt} = v_2(A_2 - a_{21}v_1 - a_{22}v_2)$$

hvor A_i , a_{ij} ($i,j=1,2$) er 1-periodiske funktioner i tiden (dvs. f.eks. $A_i(t+1)=A_i(t)$); $a_{ij} > 0$, tidsgennemsnittet af $A_i: \bar{A}_i > 0$. Systemet er model for to konkurrerende arter. Først vises, at alle ikke-negative løsninger konvergerer mod en periodisk løsning med samme periode som koefficienterne. Sub-harmoniske løsninger, dvs. løsninger med periodelængder, der er multipla af grundperioden, er udelukket (smlg. 12-5). Dernæst studeres den globale struktur af mængden af alle periodiske løsninger. Det sker via en undersøgelse af fixpunkter for Poincare-afbildning T : er $(v_1(t), v_2(t))$ løsningen gennem begyndelsespunktet P sættes $T(P)=(v_1(1), v_2(1))$; 1-periodiske løsninger korresponderer 1-1 med fixpunkter for T . Artiklens resultater er (bl.a.): Den lokale asymptotiske stabilitet af ligevægtspunkterne på akserne (ét på hver) (svarende til udryddelse af den ene eller den anden art) er bestemt af de samme relationer mellem tidsgennemsnittet af koefficienterne som i den model, der fremkommer med disses tidsgennemsnit som koefficienter (dvs. en model af klassisk type). Der kan optræde 1-periodiske løsninger, som ikke har noget modstykke i det tidsgennemsnitlige system. Dvs. populationerne kan sameksistere i tilfælde hvor den klassiske model med konstante koefficienter ville have dømt den ene til uddøen. Alle fixpunkter for T (undtagen $(0,0)$) ligger på en "separatrix", der monoton forbinder ligevægtspunkterne på akserne. Dens tiltrækningsområde karakteriseres kvalitativt. Betingelser, som sikrer at kun et endeligt antal 1-periodiske løsninger forekommer, angives.

12-1 On a Resource Based Ecological Competition Model with Inference
Sze-Bi Hsu

Dept. Math., Univ. of Utah, USA

JMB 12 (1981) 45-52

Artiklen undersøger en model for et system, hvor 2 rovdyr

konkurrerer om et fælles byttedyr:

$$\frac{dR}{dt} = R \left[r(1 - \frac{R}{K}) - k_1 N_1 - k_2 N_2 \right]$$

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 [b_1 R - D_1 - \alpha_{21} N_2]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 [b_2 R - D_2 - \alpha_{12} N_1]$$

Byttedyret (R) vokser uden rovdyr med logistisk vækst mod K . Rovdyrene reproducerer proportionalt med tætheden af bytte (b_i), har konstant dødsrate (D_i) og - som det særlige træk ved modellen - interfererer med hinanden således, at vækstraterne mindskes (α_{ij}). Interferens betegner anden vekselvirkning end den, der består i at tære på samme ressource. Artiklen angiver betingelser for, hvornår den ene, den anden eller begge rovdyr-populationer uddør (globalt stabile ligevægtspunkter), samt for eksistens af et positivt ligevægtspunkt (svarende til sameksistens), som altid er ustabilt, men dog har en 2-dimensional stabil mangfoldighed gennem sig.

12-2 Coexistence Properties of Some Predator-Prey Systems Under Constant Rate Harvesting and Stocking

F. Brauer & A.C. Soudack

Dept. Math., Univ. of Wisconsin-Madison, USA; Dept. Electr. Engineering, Univ. British Columbia, Canada

JMB 12 (1981) 101-114

Første del af artiklen klassificerer den globale opførsel for et rovdyr-byttedyr-system, hvor der kan "høistes" eller udsættes i begge populationer med konstante rater:

$$\frac{dx}{dt} = x f(x,y) - F$$

$$\frac{dy}{dt} = y g(x,y) - G$$

Der er betingelser på partielle afledede af f og g (se 11-1), som karakteriserer 0-isoklinerne for systemet med $F=G=0$.

$F, G < 0$ er høstrater, $F, G > 0$ er udsætningsrater. Det vises fra tidligere arbejder, at alle ligevægtspunkter findes i et nærmere karakteriseret område af F, G -planen.

Anden del af artiklen undersøger en konkret model:

$$f(x,y) = \alpha(1 - \frac{x}{K}) - \frac{y}{x+A} \quad g(x,y) = \beta(\frac{x}{x+A} - \frac{y}{J+A})$$

Ved hjælp af simulation indtegnes for 5 forskellige sæt parameterværdier områder og grænser i F,G-planen, svarende til forskellige stabilitetsformer og overgange herimellem. Bl.a. vises et eksempel hvor byttepopulationen "høstes" og hvor en forøget rovdyr "høstning" bevæger systemet fra rovdyrekstinction til sameksistens af begge arter.

12-3 Some Results on Global Stability of a Predator-Prey System

Kuo-Shung Cheng, Sze-Bi Hsu & Song-Sun Lin

Dept. Appl. Math., National Chiao Tung Univ., Taiwan

JMB 12 (1981) 115-126

Artiklen opstiller betingelser for, at en model for et rovdyr-byttedyr-system har et globalt stabilt positivt ligevægtspunkt. Modellen er givet ved:

$$\frac{dx}{dt} = xg(x) - yp(x) \quad x(0) > 0$$

$$\frac{dy}{dt} = y[c_p(x) - D] \quad y(0) > 0$$

$g(x)$ er byttepopulationens vækstrate i fravær af rovdyr, $p(x)$ er rovdyrpopulationens responsefunktion og D dens dødsrate. De generelle antagelser om g og p er:

1) $g(0) > 0$, $\exists K > 0$: $g(K) = 0$ og $(x-K)g(x) < 0$ for $x = K$ (dvs.

$g(x) \geq 0$ for $x \leq K$; K er en maksimal bæreevne)

2) $p(0) = 0$ og $p'(x) > 0$ for $x \geq 0$.

Hertil føjes et krav om, at der skal eksistere et positivt ligevægtspunkt.

Givet dette angives to sæt betingelser - et geometrisk og et algebraisk - som sikrer at ligevægtspunktet er globalt stabilt. Til en udgave af Kolmogorov-model (omtales i 9-2) angives også en betingelse, der sikrer, at ligevægtspunktet er globalt stabilt og dermed, at en grænsecykkel er udelukket. De angivne betingelser gives ikke en biologisk fortolkning.

12-4 Predator-Prey Models in Periodic Fluctuating Environments

Martino Bardi

Istituto di Analisi e Meccanica, Univ. Padova, Italien

JMB 12 (1981) 127-140

Artiklen undersøger en model for et byttedyr-rovdyr-system med periodiske koefficienter:

$$dN_1/dt = N_1(b_1 - c_{11}N_1 - c_{12}N_2)$$

$$dN_2/dt = N_2(b_2 - c_{21}/N_1^\alpha - c_{22}N_2) \quad 0 < \alpha \leq 1$$

b_i , c_{ij} er periodiske funktioner med samme periode ω . Endvidere undersøges en model hvor rovdyrligningen er udskiftet med:

$$dN_2/dt = N_2(b_2 - c_{21}N_2/N_1^\alpha) \quad 0 < \alpha \leq 1$$

Artiklen etablerer kriterier for eksistens af en ω -periódisk løsning og visse tilstrækkelige, (og restriktive) betingelser for lokal uniform asymptotisk stabilitet. Resultaterne gives en økologisk fortolkning, som i det væsentlige siger, at rovdyrpopulationen uddør, hvis dens "indre" vækstrate (b_2) er mindre end en kritisk værdi. Det bør bemærkes, at løsningsrummet er et funktionsrum, og at jeg ikke er helt med på artiklens matematiske forehavende.

- - - - -

12-5 Forced Prey-Predator Oscillations

J.G. Blom, R. de Bruin, J. Grasman & J.G. Verwer

Dept. Math. & Dept. Appl. Math., Math. Centre, Amsterdam, Holland

JMB 12 (1981) 141-152

Artiklen er orienteret mod at forklare oscillationer i rovdyr-byttedyr-systemer. Den studerer modellen:

$$dx/dt = ax - bxy - ex^2$$

$$dy/dt = -cy + dxy$$

Ieddet $-ex^2$ adskiller modellen fra den oprindelige Lotka-Volterra model, og ophæver dennes strukturelle ustabilitet. Prisen er, at Lotka-Volterra modellens cykler erstattes af spiraler, dvs. dæmpede svingninger. Med tanke på sæsonsvingninger lader artiklen parameteren a være en periodisk funk-

tion af tiden: $a=a_0 + a_1 \cos 2\pi t$. Det vides, at periodisk tvungne differentialequationer almindeligvis har løsninger med samme periode som den dem påtvungne. Det interessante i forhold til oscillerende rovdyr-byttedyr-systemer er imidlertid, at der også kan forekomme subharmoniske løsninger, dvs. løsninger med perioder, der er multipla af den påtvungne periode. Sådanne løsninger søges med numeriske approximationsmetoder, bl.a. involverende en Poincaré-afbildning (se herom 11-4). For to parametersæt tegnes kort over attraktionsdomænerne for subharmoniske løsninger af 3.-6. orden (dvs. perioder af længde 3 til 6 gange grundperiodens). Deres stabilitet overfor ændringer i parameterværdierne undersøges ikke.

12-6 A Generalized Diffusion Model for Growth and Dispersal in a Population

Donald S Cohen & James D. Murray

Dept. Appl. Math., California Inst. of Technology, USA; Math. Inst.

Oxford Univ., England

JMB 12 (1981) 237-249

Artiklen undersøger, hvorledes en generaliseret diffusion spiller sammen med kinetik af logistisk type. Den generaliserede diffusion skulle være mere tilfredsstillende end den klassiske og i modsætning til denne kunne tillade ophobning og opretholde stabile rumligt ikke-uniforme strukturer. Den analyserede model er:

$$\frac{\partial n}{\partial t} = -Dn \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + D(A+3Bu^2) \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + 6DBu (\frac{\partial u}{\partial x})^2 + k_1 n - k_2 n^2$$

$n=n(x,t)$ er populationstætheden. (Sammenlign modellen med den "klassiske" p. 31). De rumligt homogene tilstande $n=0$ og $n=k_1/k_2$ er stabile for $k_1 < k_{1c}^- (< 0)$ hhv. $k_1 > k_{1c}^+ (> 0)$, hvor k_{1c}^- og k_{1c}^+ er kritiske værdier. I en ikke-lineær analyse undersøges løsningerne med k_1 tæt ved k_{1c}^- og k_{1c}^+ . Det viser sig, at der opstår rumligt ikke-uniforme løsninger, hvis mulige opførsel er mangeartet.

Jeg kan ikke overskue omfanget og dybden af artiklens analyse. Umiddelbart virker det underligt at lade $k_1 < 0$, fordi der så ikke er tale om en population med et vækstpotentiale og slet ikke logistisk vækst som hævdet. Artiklen giver ingen økolog-

gisk tolkning af sine resultater.

(I 1981 forekommer yderligere 6 artikler af undersøgelseskategoriens i JMB. Disse artikler er:

Optimal Fishery Policies for Size-Specific Density-Dependant Population Models - Fishery Economics. 12 265-294

Om Optimal Intrinsic Growth Rates for Populations in Periodically Changing Environments. 12 343-352

Steady States in Population Models with Monotone Stochastic Dynamics. 13 87-94

Instability of Non-Constant Equilibrium Solutions of a System of Competitive-Diffusion Equations. 13 105-114

On the Optimal Harvesting of Persistent Age-Structured Populations. 13 131-148

Primitivity and Convergence to Stability. 13 241-246

GRUND-MODEL	MODIFIKATION	KARAK-TER	METODE	RESULTAT-TYPE	1981	
					POPULATION	BEMÆRKNINGER
AR-TIL-KEL-NR.	Kont. DETERMI-					
53-1	X	X	X	X	X	o Automatiske momentgeneratorende det. for levetid. + snule af middlevejstrekken med/uden stop indgårer på forskellig måde afhængeligt; handles med de forskellige teknikker + steady-state løsning under det specifikke antagender
54-1		X	X	X	X	o Virkende på yngelproduktion + følgesomme øvrigt med præstation
57-2	X	X	X	X	X	o Givende for dominerende egenskaber ved blygtide og allevi slænse
57-3	X	X	X	X	X	o Stokastiske differencetrekninger : det. pop. væsent m. stok. forudsig af virkningen + middelværdie i enkel mod af levetid o Det. populat - virkning varierer stort m. m. aktuelle tilstan- de. + selv forudsig m. blygtide o Simulationsprocess ; kæs
19-1	X°	(X)	X	X	X	
19-2	X°	(X)	X	X	X	
20-2		X	X	XX	X	o To adgangssæt + kort over stable blygtide i parabelplan
20-3	X			X	X	o Generelt resultat i tiden. + gennemgående resultinger betegnes som stabile parabolplaner
12-6	X			X°	X	

2 POPULATION 1981

BEMÄRKNINGER

KARAKTERISTIK AF FORSKNINGEN OG DEN UDVIKLING.

Det er nu hensigten, at sammendrage artikelbeskrivelserne og -klassifikationerne til en karakteristik af den matematisk-økologiske forskning og dens udvikling, som den repræsenteres af artiklerne. I første omgang søger jeg at komme så langt, som det er muligt, alene udfra artiklernes skemaklassifikation. På forhånd kan man frygte, at denne fremgangsmåde vil være for håndfast og ufølsom overfor vigtige nuancer. Det undersøges derfor om det billede, der på denne måde tegnes, må modificeres eller suppleres udfra den fyldigere, men også vanskeligt bearbejdelige information, der ligger i artikelbeskrivelserne. Karakteristikken af forskningen og dens udvikling skel på flere niveauer. I første omgang gives en summarisk karakteristik af feltet som helhed. Dernæst undersøges delforskningsområderne bestående af modeller for 1, 2, 3 eller n populationer hver for sig og i lidt større detaljer. På denne baggrund vendes dernæst tilbage til feltet som helhed med en samlet vurdering.

Artiklernes forskning under ét.

I det følgende skema er de tidligere skemaer råt og brutalt talt sammen: Først enkeltvis: Hvor mange modeller for 1 population havde deterministisk kontinuert grundmodel, hvor mange havde tidsforsinkelse som modifikation, osv.. Derefter er talt sammen på tværs af antal populationer. Da det samlede antal artikler i de to år er uens, er totaltallene nederst angivet relativt, dvs. multipliceret med 100/30 hhv. 100/24. Optællingen omfatter samtlige krydser, der ikke er i parantes, og summen på tværs kan derfor være større end antallet af artikler, der ligger til grund. Skemaet tegner følgende billede af de undersøgte artiklers forskning:

Modeller for én population er de hyppigste, tæt fulgt af modeller for to, der er dobbelt så hyppige som modeller for n arter. Deterministiske grundmodeller dominerer. Stokastiske grundmodeller forekommer næsten ikke til trods for, at mange forfattere henviser til betydningen af demografisk stokastiske effekter, som netop repræsenteres af denne modeltype. Langt

ÅRGANG	ANTAL POPUL.	GRUND- MODEL		MODIFIKATION						KARAK- TER	METODE	RESULTAT- TYPE	
		Kont. DETERMI- NISK	Kont. STOKA- DISKR.	det. MILJØ- STOK. VARIATION	Kont. TIDSFOR- SINKELSE	Kont. ALDEDS- DISKR. STRUKTUR	Kont. GEOGRAFIK DISKR. VARIATION	Integ. ANDET	ANTAL MODI- FIKATIONER				
6	1	13	52	2	12	22	5	2	31	1	102	1	1112105423
7	2	11	101		23		21		380	14	1011144451		
0	n	6	6		21				420	114	511	1033	
1	Σ	30	213	235	52	52	3	31	8202	3625	2835	108107	
7	1	9	331	4	232	2	072		9813	5216			
2	2	8	8	31		1		350	178112260				
0	3	3	3			2		210	33000121				
0	n	4	11	2	1	1	2121		133021112				
1	Σ	24	1541	361	3342	226	153		22222226	86109			
RELATIVE TALL													
1976	43	37	7010	7	1017	177	177	10	104	27677	102085	93720	33273323
	020	80	7	27	23	25	10	14	0.8				
1981	38	38	6317	4	13254	4	1313	178	88	256313	892	92825	33254238
	1317	79	4	38	4	25	25	17	0.9				

12
3 n

TAL FOR ANTAL POPULATIONER
ER PLACERET SÅLEDES

SAMMENFAELLING AF KLASSEFIKATIONSSKEMAERNE

de fleste modeller er kontinuerte i tiden. Grundmodellerne modificeres typisk med én komplikation, hvoraf miljøvariation og aldersstruktur er de hyppigste, selvom ingen modifikation kan siges at dominere. De stokastiske hhv. kontinuerte varianter af modifikationerne er hyppigere end de deterministiske hhv. diskrete. Geografisk variation er med en enkelt undtagelse enten i én dimension eller endeligt diskret, og der er fortsat langt til modeller, der har en duft af realitet over sig. De "andre" modeltyper er integralligninger af Lotka-type og stokastiske modeller, som ikke kan siges at have en deterministisk grundmodel som udgangspunkt. Modellerne er helt overvejende specifikke i karakter og undersøges ligeså overvejende med analytiske metoder. Artiklerne lægger ofte ud med halvgenerelle modeller, men den model, der faktisk undersøges, er næsten altid ret specifik, og der argumenteres navnlig ikke for, at den specifikke model skulle være særligt økologisk rimelig. Hyppigst findes blot en henvisning til, at modeller af denne art forekommer i litteraturen. De opnåede resultater fordeler sig nogenlunde jævnt på de fire typer. I ca. 2/3 af tilfældene opnås lokal eller global information; heraf global i mere end halvdelen.

Udvikling fra 1976 til 1981 generelt.

Ovenstående baserede sig på fællestræk ved artiklerne og deres modeller. Søges spor af en eventuel udvikling kan man hæfte sig ved følgende træk; stadigvæk fra samme skema:

- a) 3-arts-modeller optræder i 1981, men ikke i 1976. Fratrækkes disse fra 1981-tallene er fordeling på 1-, 2- og n-arts-modeller præcis den samme. Præcisionen er sikkert en tilfældighed, men tendensen næppe.
- b) Fordelingen mellem deterministiske og stokastiske grundmodeller er stort set den samme i de to år; for deterministiske modeller er der antydning af en mindre forskydning mod diskrete modeller. Miljøvariation og geografisk variation forekommer hyppigere i 1981, aldersstruktur er det samme, mens tidsforsinkelse bliver sjælden. Der er måske en forskyd-

ning mod stokastisk miljø, diskret aldersstruktur og (relativt) diskret geografi inden for de respektive modifikationer. Med andre modeltyper, herunder integralligninger, sker der ingen ændring. Andelen af modeller med to modifikationer vokser en smule, men det gennemsnitlige antal modifikationer holder sig stort set uændret (0,8 mod 0,9).

c) Der er færre generelle og halvgenerelle modeller i 1981 end i 1976. For de halv-generelles vedkommende kan der være tale om en uensartet klassifikationspraksis fra min side. I 1981 er der flere eksempler end i 1976 på, at modeller undersøges med både analytiske og numeriske metoder (nemlig 6 af 24 mod 5 af 30 - dette må aflæses af grundskeærne). Der er således en tendens til mere sammensatte metoder med analysen som den centrale. Tendensen er måske vigtig, idet et sådant metodesamspil især forekommer blandt de artikler, der efter min vurdering er de vægtigste (I 1976: TPB 9-2; i 1981: MBS 53-1, TPB 20-1, JMB 12-5). Hvad endelig resultaterne angår synes der at være en forskydning mod global information, ligesom resultaterne af typen "andet" forekommer mere interessante i 1981 end i 1976.

Ovenstående kan sammenfattes til, at der i hovedtrækkene ikke fremtræder markante udviklinger i artiklerne fra 1976 til 1981. På detaljeniveau kan noteres fremkomsten af 3-arts-modeller, næsten-forsvinden af tidsforsinkelsesmodifikationen, bortfald af generelle modeller, mere brug af sammensatte metoder og lidt fyldigere og fuldstændigere informationer. Bortset herfra er lighedstrækkene mere iøjnefaldende end forskellene.

Den samme procedure som i det foregående er brugt til at karakterisere artiklerne generelt vil nu blive anvendt på hvert af de delforskningsområder, som modeller for hhv. 1, 2, 3 og n populationer udgør. Som supplement til sammenstillingsskemaet og de oprindelige skemaer gentages oplysningerne (uden bemærkningerne) i de sidste her; men repræsenteret på en lidt

anden måde, nemlig i et skema, der som vandret indgang har modifikationerne og som lodret indgang grundmodeller, model-karakter, metode og resultattyper. Hver artikel repræsenteres i de relevante rubrikker med det nummer, der står helt til venstre i de oprindelige skemaer. Disse nye skemaer er en mere visuel repræsentation af den pågældende modelgruppe, idet rubrikkernes forskellige grader af udfyldelse tegner et kort. Gennemgangen af delforskningsområderne sigter mod at fremdrage karakteristika og nuancer, som ikke kom frem i den generelle vurdering, og forsåvidt denne er gyldig for delområderne vil gentagelse blive søgt undgået.

Modeller for 1 population, generelt.

Deterministiske grundmodeller dominerer, men gruppen er den eneste, hvori stokastiske grundmodeller og integralligninger forekommer. Disse modeltyper er altså ikke i det foreliggende artikeludvalg forsøgt udvidet til flere arter. En ansats findes for integralligningers vedkommende i JMB 3-3 (1976), hvor modellen omfatter to køn. Deterministiske grundmodeller findes i kombination med alle modifikationer, stokastiske kun med varierende miljø, og integralligningerne er Lotkas model for en aldersstruktureret population evt. modifieret. Integralligningsmodellen I2 (MBS 54-1, 1981) med geografisk variation omskrives til en partiel differentialligning, hvormed der ikke nås langt. Grundmodellerne findes i alle kontinuerte og diskrete udgaver.

Alle modifikationer forekommer - med aldersstruktur og miljøvariation som de foretrukne. Miljømodifikationer findes sammen med begge typer grundmodeller og som stokastisk analog til logistisk vækst (A10, JMB 3-10, 1976). Tidsforsinkelse og geografisk variation indbygges kun i deterministiske modeller. Aldersstruktur findes også kun i deterministisk form, dels som modifikation, dels som integralligningsmodeller. Der er modeller med to modifikationer; den ene næsten altid geografisk variation.

Modellernes variation og undersøgelsesmetoderne afviger ikke

MODIFIKATION		1 POP		1981		MODIFIKATION	
MILJØ	Ø	FORTID	Ø	MILJØ	Ø	ALDER	GEO-
Z		KONT.	Ø	Z		KONT.	GRAFI-
INGE		DET.	Ø	INGE		DET.	-
GRUND- MODEL		STOK.	Ø	GRUND- MODEL		STOK.	
DET.	KONT.	DET.	Ø	DET.	KONT.	DET.	Ø
DISCR.	DISCR.	X	Ø	DISCR.	DISCR.	X	Ø
STOK.	KONT.	STOK.	Ø	STOK.	KONT.	STOK.	Ø
DISCR.	DISCR.	DISCR.	Ø	DISCR.	DISCR.	DISCR.	Ø
ANDET	ANDET	ANDET	Ø	ANDET	ANDET	ANDET	Ø
KA	GENE- REL	KA	Ø	KA	GENE- REL	KA	Ø
RAK	SPECI- EL	RAK	Ø	RAK	SPECI- EL	RAK	Ø
TER	Ø	TER	Ø	TER	Ø	TER	Ø
ME	ANAL.	ME	Ø	ME	ANAL.	ME	Ø
TO	NUH.	TO	Ø	TO	NUH.	TO	Ø
DE	SIM.	DE	Ø	DE	SIM.	DE	Ø
RE	GRAMM. OPF.	RE	Ø	RE	GRAMM. OPF.	RE	Ø
SUL	LOKAL INF.	SUL	Ø	SUL	LOKAL INF.	SUL	Ø
TAT	GLOBAL INF.	TAT	Ø	TAT	GLOBAL INF.	TAT	Ø
ANDET	ANDET	ANDET	Ø	ANDET	ANDET	ANDET	Ø
Σ	1	1	2	2	5	2	2
					Σ	4	2
						2	3
						3	2

115

MODIFIKATION		1 POP		1976		MODIFIKATION	
MILJØ	Ø	FORTID	Ø	MILJØ	Ø	ALDER	GEO-
Z		KONT.	Ø	Z		KONT.	GRAFI-
INGE		DET.	Ø	INGE		DET.	-
GRUND- MODEL		STOK.	Ø	GRUND- MODEL		STOK.	
DET.	KONT.	DET.	Ø	DET.	KONT.	DET.	Ø
DISCR.	DISCR.	X	Ø	DISCR.	DISCR.	X	Ø
STOK.	KONT.	STOK.	Ø	STOK.	KONT.	STOK.	Ø
DISCR.	DISCR.	DISCR.	Ø	DISCR.	DISCR.	DISCR.	Ø
ANDET	ANDET	ANDET	Ø	ANDET	ANDET	ANDET	Ø
KA	GENE- REL	KA	Ø	KA	GENE- REL	KA	Ø
RAK	SPECI- EL	RAK	Ø	RAK	SPECI- EL	RAK	Ø
TER	Ø	TER	Ø	TER	Ø	TER	Ø
ME	ANAL.	ME	Ø	ME	ANAL.	ME	Ø
TO	NUH.	TO	Ø	TO	NUH.	TO	Ø
DE	SIM.	DE	Ø	DE	SIM.	DE	Ø
RE	GRAMM. OPF.	RE	Ø	RE	GRAMM. OPF.	RE	Ø
SUL	LOKAL INF.	SUL	Ø	SUL	LOKAL INF.	SUL	Ø
TAT	GLOBAL INF.	TAT	Ø	TAT	GLOBAL INF.	TAT	Ø
ANDET	ANDET	ANDET	Ø	ANDET	ANDET	ANDET	Ø
Σ	1	1	2	2	5	2	2
					Σ	4	2
						2	3
						3	2

D = DETERMINISTISK

D = DETERMINISTISK
O = TO MODIFIKATIONER
Ø = TO MODIFICATIONER

A = ANDGET

I = INTEGRALLIGGING

fra det generelle billede. Dog forekommer sammensatte metoder ikke i 1976 og 3 gange i 1981. Modsat det generelle biltede angår resultaterne i højere grad grænseopførsel og "andet" end lokal og global stabilitet. Gruppen af typen andet er heterogen; størstedelen angår sandsynlighedsfordelinger. En årsag til den lille andel af stabilitetsresultater kan være, at modifikationerne hyppigst fører til funktionsløsningsrum, som er vanskelige at have med at gøre i henseende til stabilitet af løsninger.

Udvikling i modeller for 1 population.

Bortset fra at diskrete deterministiske grundmodeller synes at øge deres antal, synes der ikke at være nogen forskel i fordelingen på grundmodeller (herunder integralligningsmodelle). Tidsforsinkelser, som var pænt repræsenteret i 1976, er helt fraværende i 1981. Her samler modifikationerne sig om stokastisk miljø og aldersstruktur. Der er en generel og en halv-generel model i 1976, men kun specifikke i 1981. Integralligningsmodellerne bliver sværere. Sammensatte metoder er bedre repræsenteret i 1981. Lokale og globale resultater synes at blive relativt mindre hyppige. Til gengæld er resultaterne under "andet" fyldigere i 1981 for modeller med stokastisk varierende miljø (f.eks. MBS 53-1, 57-2, TPB 19-1) og for en af integralligningsmodellerne (TPB 20-2).

Som en samlet vurdering kan man sige, at dette delforskningsfelt ikke præges af iøjnefaldende udviklinger. Der er ingen tegn på kvalitativ udvikling i arten af modeller, der behandles, eller - med de netop omtalte modeller for stokastisk miljø som en mulig undtagelse - i de resultater, der opnås.

Modeller for 2 populationer, generelt.

Spektret af modeller for to populationer er mindre righoldigt end tilfældet er for modeller med én population. Nok forekommer alle modifikationer, omend ikke i alle varianter, men kun med deterministiske grundmodeller som udgangspunkt - og næsten udelukkende kontinuerte. Knap halvdelen af artiklerne rummer differentialligningsmodeller uden modifikationer. For

MODIFIKATION		POP 1981		MODIFIKATION	
GRUND-MODEL	ZEG	MILJO	ZEG	GRUND-MODEL	ZEG
DET.	KONT. ⑥ 8	FORTID	KONT. 6	DET.	KONT. 6
DISCR.		KONT.	10	DISCR.	10
STOK	KONT.	KONT.	10	STOK	KONT.
KONT.		KONT.	10	KONT.	10
ANDET		DISCR.	1	ANDET	1
INTG-GRAL				INTG-GRAL	
ANDET				ANDET	
KA-REL	⑤			KA-REL	
RAK	⑥ 8	3		RAK	6
TER-SPECI-FIK	7 9	2 ③ 1 3	4	TER-SPECI-FIK	2 5 4 7
ME-ANAL.	7 ⑨ 8	⑤ 1 3 1 1	10	ME-ANAL.	6 5 4 7
TO-NUM.	⑥	6	12	TO-NUM.	8
DE-SIM.	2	1	1	DE-SIM.	5
GRANS-OPE.		1 3	4	GRANS-OPE.	7
RE-LOKAL-INF.	⑥	1	4	RE-LOKAL-INF.	7
SUL-GLOBAL-INF.	7 ⑨ 8	2	⑥	SUL-GLOBAL-INF.	4
TAT-ANDET		⑤	5	TAT-ANDET	6
			1		
					3
					3
					1
					3
					3

MODIFIKATION		POP 1976		MODIFIKATION	
GRUND-MODEL	ZEG	MILJO	ZEG	GRUND-MODEL	ZEG
DET.	KONT. ⑥ 8	FORTID	KONT. 6	DET.	KONT. 6
DISCR.		KONT.	10	DISCR.	10
STOK	KONT.	KONT.	10	STOK	KONT.
KONT.		KONT.	10	KONT.	10
ANDET		DISCR.	1	ANDET	1
INTG-GRAL				INTG-GRAL	
ANDET				ANDET	
KA-REL	⑤			KA-REL	
RAK	⑥ 8	3		RAK	6
TER-SPECI-FIK	7 9	2 ③ 1 3	4	TER-SPECI-FIK	2 5 4 7
ME-ANAL.	7 ⑨ 8	⑤ 1 3 1 1	10	ME-ANAL.	6 5 4 7
TO-NUM.	⑥	6	12	TO-NUM.	8
DE-SIM.	2	1	1	DE-SIM.	5
GRANS-OPE.		1 3	4	GRANS-OPE.	7
RE-LOKAL-INF.	⑥	1	4	RE-LOKAL-INF.	7
SUL-GLOBAL-INF.	7 ⑨ 8	2	⑥	SUL-GLOBAL-INF.	4
TAT-ANDET		⑤	5	TAT-ANDET	6
			1		
					3
					3

disse opnås der typiske globale resultater. På nær en statistisk analyse af data falder alle resultater inden for de tre specificerede typer med tyngdepunkt omkring stabilitetsforhold.

Udvikling i modeller for 2 populationer.

Spektret at modifikationer synes bredere i 1976 end i 1981. Tidsforsinkelse og aldersstruktur mangler næsten fuldstændigt i 1981. Miljøvariation skifter fra at være stokastisk i 1976 til at være periodisk i 1981. Sådanne modeller er næsten en dille i JMB i denne årgang. Der er mere global information i 1981 end i 1976. Det betyder dog ikke nødvendigvis, at artiklernes resultater er vigtigere i 1981. To-arts-modeller er i dette år et næsten rent JMB-fænomen (7 ud af 8). Modellerne er oftest ret specifikke og resultaternes økologiske fortolkning er fraværende i nogle tilfælde og tynde i de fleste af resten (f.eks. JMB 11-1,2; 12-2,3,4). Undtagelsen er JMB 12-5. I 1976 var der i TPB flere artikler med mere perspektiv end de nævnte fra 1981: 9-1, 9-2 og 10-5. På den anden side synes jeg brugen af Poincare-afbildninger i studiet af modeller med periodiske koefficienter er matematisk interessant, og denne type modeller må også i principippet være økologisk vigtige, men der er et stykke vej før resultaterne har andet end mulige økologiske fortolkninger, (måske med JMB 12-5 som undtagelsen). - Dette gælder dog måske også de ovenfor fremhævede artikler fra TPB. Det er dog uomtvisteligt, at der i dette tidsskrift i langt højere grad end i JMB diskutes populationsdynamik og ikke bare matematiske modeller. Med MBS forholder det sig mere blandet.

Konklusionen for dette delområde er, at der ikke synes at ske nogen næneværdig udvikling fra 1976 til 1981. Modellerne med periodiske koefficienter betegner muligvis en udvikling. Til gengæld synes jeg at kvaliteten i modellernes økologiske perspektivering i gennemsnit er dalende.

Modeller for 3 populationer.

Der er tre modeller af denne type i 1981 og ingen i 1976. Den

ene (MBS 57-1) undersøger om diffusion og konvektion kan stabilisere en fødekedæ på 3 led sådan, som det tidligere er set, hvor kæden består af 2 led. De to andre (MBS 54-2 og JMB 12-1) har samme forfatter og handler om to konkurrerende byttedyr med fælles rovdyr hhv. to rovdyr konkurrerende om et byttedyr. Artiklerne og deres referencer tyder på, at tre-arts-modeller nok er set tidligere - i hvert fald som specialtilfælde af n-arts-modeller, men at de bortset herfra konstitueres som et nyt delforskningsfelt i løbet af tiden fra 1976 til 1981. Modellen med fødekæden og diffusion er ret speciel, økologisk ufortolket og - tror jeg - uinteressant. De to andre modeller er mindre specielle, men stadig specifikke, og uden modifikationer. For dem opnås der påne globale resultater. De kan betragtes som en nøjere konkretisering af modeller for n konkurrerende arter, mens den førstnævnte model er en udvidelse af tilsvarende 1- og 2-arts-modeller til tre arter.

Modeller for n populationer, generelt.

Der er intet sammenfald mellem modelltyperne i de to år, men to sæt problemstillinger går igen: niche-teori og afvigelse mellem stokastiske og deterministiske modeller. (TPB 10-3 og 20-1; MBS 28-1 og TPB 19-3). Større ligheder er der i modellernes karakter, Dog er der én generel i 1976 og ingen sådan i 1981. I begge årene undersøges én model med to metoder. Resultaterne angår typisk "andet" og er ret forskellige.

Udvikling i modeller for n populationer.

Alle modellerne i 1976 har en deterministisk differentialligningsmodel som grundmodel. Fire er uden modifikationer; dog er én atypisk (5-1976 (TPB 10-3)). De to resterende har varierende miljø. I 1981 er der to vidt forskellige stokastiske modeller. Nr. 1 (TPB 19-3) har stokastisk miljø og diskret geografi. Nr. 3 (TPB 20-4) er atypisk. Endvidere er der to vidt forskellige deterministiske modeller. Den ene (4(JMB 11-3)) kontinuert med aldersstruktur og den anden diskret med stokastisk miljø. Der er to "større" artikler i hvert år. I 1976 er det TPB 9-5 og JMB 3-2 som begge er rene differentialligningsmodeller, halvgenerel hhv. generel, med globale re-

sultater og interessant indhold. I 1981 er det TPB 19-3 og 20-1, som er halv-generel hhv. på vej til at være det. Begge har inbygget stokastisk varierende miljø, den første tillige diskret geografi, begge behandler væsentlige temaer og når væsentlige resultater. Disse to artikler overgår langt deres tematiske fæller fra 1976. Omvendt findes der i 1981 ikke noget magen til de to gode artikler fra 1976. Sammenfattende kan siges, at det er gået fremad på den stokastiske miljø-front, mens det synes at stå i stampe på den front, der vedrører anvendelsen af dynamisk system teori (og som Stephen Smale, forfatteren til JMB 3-2, er en hovedekspONENT for. Resultatet i denne artikel benyttes i øvrigt i den anden).

Sammenfattende vurdering.

Den generelle karakteristik af matematisk økologisk forskning, repræsenteret ved de undersøgte artikler, der blev givet i begyndelsen af dette afsnit, synes kun at måtte uddybes på to punkter af betydning i lyset af gennemgangen af delforskningsområderne. Undersøgelserne af stokastisk varierende miljø synes at give mere underbyggede og inddoldsfyldte resultater og anvendelsen af dynamisk systemteori synes ophørt med at give nye væsentlige resultater. (Jeg kan desværre ikke komme ind på, hvad teorien for dynamiske systemer går ud på, men henviser til Hirsch og Smale (1974), Chillingworth (1976), Striegler (1979), Rosen (1970), Ott (1981), Ruelle (1980), Zeeman (1976). Et par stikord kan være: strukturel stabilitet, bifurcation, "strange attractor" m.m.)

Imidlertid synes resultater på netop disse to områder at gøre livet sværere for matematik-økologer. Smale's fremtalte resultat (JMB 3-2 (1976)) siger, at "Kolmogorov's" sætning for 2 konkurrerende arter ikke kan generaliseres til højere dimensioner; thi hvis vekselvirkningerne mellem n:konkurrerende populationer beskrives kvalitativt vil intet kunne siges om systemets opførsel. "Kolmogorov's" sætning giver fuldstændig global information om faseprotrættet. (Kolmogorov's sætning er for et byttedyr-rovdyr-system, men vistes i 1967 for en tilsvarende konkurrencemodel - deraf gæseøjnene. Kolmogorovs artikel findes i Scudo og Ziegler (1978), konkurrencemodellen i Hirsch og Smale (1974); se også Reed (1977) og May (1973).) Chesson's

artikel fra 1981 (TPB 19-3) behandler en model for n populationer i et stokastisk miljø, men med lokal (geografisk) stokastisk variation. Modellen er stokastisk, synes ikke alt for specifik, og har deterministisk analog. Det ubehagelige resultat er, at middelpopulationstætheden i et område afviger systematisk fra den deterministisk bestemte. Dette kan ses som kontrast til den øvrige fremgang for modeller med stokastisk varierende miljø, som bestod i en underbygning af, at man faktisk kan tillade sig at se bort fra små/moderate fluktuationer. Såfremt det er rigtigt, at der ikke kan ses bort fra geografisk heterogenitet er dette resultat ikke meget værd. Min konklusion på undersøgelsen er derfor, at nok bliver man lidt bedre til at undersøge på modeller - det er som man må forvente i en kumulerende videnskabelig disciplin - men set på afstand synes udviklingen beskeden, hvis ikke stagnérende. Et par citater fra feltets egne folk bestyrker mig i dette, selvom det muligvis er ufrivilligt.

Redaktionen af Math.Bio.Sci. følte sig i en tidligere refereret "editorial" i 1981 (54: 1, p.1) foranlediget til at pointere følgende:

Papers om mathematical aspects of models which were originally suggested by biological problems but which are now primarily of historical interest may not be considered sufficiently relevant by the editors. Many papers on the Lotka-Volterra-models and some of the papers om Leslie-matrix models now fall in this class.

Robert M. May, en central skikkelse i matematisk økologi, konkluderede i 1980 i en oversigt over ^{de} sidste otte års arbejde med matematisk teori for biologiske populationers dynamik således:

As spelled out explicitly in the introduction, this review has concentrated narrowly on relatively simple models for the dynamical behaviour of populations (mainly single populations), ignoring dispersal and other spatial complications. Even within this restricted framework, however, we have seen that an astonishingly rich spectrum of behaviour is possible. / The understanding that emerges is useful in several ways. First

much of the work has intrinsic mathematical interest... Second, the work helps explain the wide range of dynamical behaviour actually observed in biological populations, relating the dynamics to the life history parameters (and to the interactions among species). Third, increased knowledge about the dynamical properties of non-linear equations with stochastic coefficients can provide helpful insights in the management or control of natural populations. (May 1981) (Min understregning)

Ovenstående er på nær en uvedkommende parantetisk bemærkning den fulde konklusion. Lidt frækt kan den læses som, at man efterhånden har matematiske modeller der kan udvise et ligeså varieret spektrum af opførsel som biologiske populationer, og hvis man bliver bedre til det med stokastiske koefficenter kan det være det kan bruges i praksis.

Det tredje og sidste citat er fra samme konferencerapport, som May-citatet og skyldes en person med samme status nemlig Simon A. Levin. Igen er det fra konklusionen - denne gang på en artikel, der begyndte med at spørge, hvor mange arter der kan sameksistere i et givet habitat (\approx lille område), opstillede en lang liste af mulige forklaringer og nu konkluderer:

...That there are so many possible mechanisms makes somewhat less surprising the coexistence of large numbers of species when a naive interpretation of the competitive exclusion principle would seem to dictate otherwise; but it hardly solves the problem, which is to determine the relative importances of the various mechanisms and to explain species diversity. The central challenge facing both theoreticians and field biologists is not the further elaboration of the list of possible causes, but the development of methodologies to assign relative importances to particular factors in specific situations. It seems unlikely that this can be achieved with pencil and paper alone: what are needed are controlled experimental manipulations of natural systems specifically designed to test conjectures. Mathematical theory can serve a role by suggesting and directing experimentation, but without data theories remains pie-in-the-sky. (Levin, samme sted som May ovenfor, p.188) (Mine understregninger; pie-in-the-sky betyder noget i stil med luftsteg og vindfrikadeller.)

Levin henviser her til matematisk økologis Achilles-hæl:

manglen på data. Dette problems omfang antydedes i kapitlet om Nordsømodellehn.

Disse tre citater af folk med et betydeligt kendskab til matematisk økologi synes ikke at anfægte min konklusion, snarere tvært imod.

SOCIOLOGISKE ASPEKTER AF MATEMATISK ØKOLOGI.

I artikelbeskrivelsernes hoved blev forfatterens (forfatternes) institutionstilhørsforhold registreret. Disse oplysninger vil nu blive brugt til at undersøge, hvorledes det viden-skabelige miljø omkring matematisk økologi er sammensat i hen-seende til tre komponenter: 1) faglig sammensætning, 2) in-stitutionstype og 3) national baggrund.

ad 1) En forfatters faglige baggrund og faglige miljø iden-tificeres med vedkommendes fagligt-institutionelle tilhørs-forhold: En skribent der angiver at høre hjemme på et mate-matisk institut (eller noget, der ligner) regnes for matema-tiker af uddannelse og havende matematikere som nærmeste kolleger. Og så fremdeles. Dette vil givetvis holde stik for klassiske fagdiscipliner som matematik, biologi etc., men for nyere hybriddannelser som "biomatematik" eller "computer-science og entomologi (insektlære)" er det uvist, hvad ud-dannelsesbaggrunden er og hvilken art fagligt miljø, der er tale om. I hovedtræk - og andet skal jeg ikke bruge - er fag-betegnelserne dog næppe helt ved siden af som karakteristik af en forfatters faglige miljø og vil i det mindste indsnævre mulighederne for uddannelsesbaggrund.

ad 2) Med institutionstype tænker jeg på kategorier af typen universitet, teknisk højskole, statsligt forskningscenter, institutioner hørende under et fagministerium (á la Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelse). Heller ikke dette er nogen utvetydig kategorisering - universitetters karakter kan variere meget fra land til land. I mangel af bedres havelse får det dog være i denne sammenhæng.

Årsagen til at undersøge forfatternes faglige baggrund bunder i, at matematisk økologi er en nyere disciplin uden egen grunduddannelsestradition. Dens faglige profil og dynamik vil derfor påvirkes af, hvor dens udøvere har deres faglige udgangspunkt. Hensigten med at opgøre institutionstilhørsforhold er at undersøge om anvendt-forskning-institutioners videnskabelige personale er involveret i matematisk økologi, eller om det er et rent universitetsfænomen. Er det første tilfældet kan det tages som indicium på et praktisk-økonomisk-statsligt engagement. Hvis det andet er tilfældet kan ikke uden videre sluttes modsat.

En optælling af antallet af forfattere fordelt på faglig baggrund, tidsskrift og årgang viser følgende karakteristiske træk:

- i) Matematik er for forfatterne i alle tre tidsskrifter den hyppigst forekommende faglige baggrund. Tidsskrifterne er dog tydeligt forskellige i denne henseende, idet matematik dominerer indtil det totale i JMB, mens der er stor spredning for TPB's vedkommende. I MBS var spredningen i 1976 næsten ligeså stor som i TPB, men i 1981 er forfatternes baggrund indsnævret til at være næsten rent matematisk.
- ii) Summeres alle fag og fagkombinationer med biologisk islæt og tilsvarende for matematik fremgår det, at biologisk baggrund er ca. dobbelt så hyppigt som matematisk i TPB. I MBS er der i 1976 ca. halvt af hver, men i 1981 forskydes vægten som nævnt helt mod matematik.
- iii) Anvendt matematik - og i denne sammenhæng kan ingeniør-baggrund sikkert regnes med hertil - er i 1981 en tydeligt hyppigere baggrund end i 1976. En tilsvarende forskydning mod anvendelse af biologiske fag er det sværere at sige noget sikkert om, men det er min fornemmelse, at fremkomsten af marin biologi i 1981, og endda som den bedst repræsenterede faglige baggrund, kan tages som udtryk for en sådan tendens.

Hvad institutionstype angår, er universiteter helt dominerende. I 1976 forekommer ikke andre tilhørsforhold blandt forfatterne. I 1981 optræder enkelte andre: et teknologisk institut i Indien (MBS 57-1, 3 forfattere), et ministerielt fiskerilaboratorium i England (MBS 57-2, 2 forfattere), et statsligt forskningscenter i Italien (JMB 11-2, 2 forfattere - det er et gæt på hvad C.N.R. står for) og et matematisk center i Holland (JMB 12-5, 4 forfattere). Uden at kende disse institutioner gætter jeg på, at de er statslige forskningsinstitutioner - med danske pendenter i Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser, Risø o.lign. Forekomsten af matematisk økologisk forskning blandt videnskabeligt personale på institutioner af denne type kan måske ses i sammenhæng med, at de statslige forskningsbevillinger gennem det sidste tiår i OECD-lande (NB: omfatter ikke Indien) er blevet forskudt relativt væk fra universiteter og over på statslige forskningsinstitutioner. Når fiskeribiologer/-matematikere på et fiskerimisterielt fiskerilaboratorium gør sig gældende i det videnskabelige miljø er det udtryk for et praktisk-statsligt engagement i udviklingen af matematisk økologi. Og på to måder: Dels i kraft af, at sådanne institutioner findes og er bemanded med personale, der kan gøre sig gældende på videnskabelige tidsskrifters præmisser, Dels i dette tilfælde i kraft af artiklens indhold.

Det videnskabelige miljø omkring matematisk økologi består for halvdelen vedkommende af folk fra USA. To tredjedele af resten hører hjemme i Vesteuropa. Resten kommer fra Canada, Australien, Taiwan m.fl.. Spektret af nationaliteter er nogenlunde lige bredt i alle tre tidsskrifter i 1976. I 1981 er bedragene i TPB rent amerikanske, mens JMB og MBS stadigt er brede; JMB har dog flere europæiske bidrag end MBS.

På baggrund af ovenstående kan det konkluderes, at det videnskabelige miljø omkring matematisk økologi hovedsageligt udgøres af matematikere og hovedsagelig hører hjemme på universiteter i USA. Denne konklusion dækker strengt taget kun den del af matematisk økologi, der kommer til udtryk i de tre

valgte tidsskrifter, men jeg tror ikke, at den vil rokkes væsentligt ved at inddrage andre tidsskrifter.

Man kan fundere over, hvad sammensætningen af det videnskabelige miljø omkring matematisk økologi betyder for indholdet af den matematisk økologiske forskning. Uden noget større fagligt overblik er det svært at sige noget definitivt, men det forekommer mig slående, at de økologisk mest perspektiviske artikler hovedsageligt findes i TPB, hvor tillægsordet til biologi er "teoretisk" og ikke "matematisk"; og typisk er skrevet af folk i et biologisk orienteret miljø eller af sådanne i samarbejde med en matematiker. Eksempler er 1976: 9-2, 9-5, 10-5 og 1981: 19-1, 19-31 20-1. Med andre ord, virker det som om, at rene matematiske miljøer ikke beførdrer en fastholdelse og udvikling af det økologiske perspektiv i de modeller, der arbejdes med, og i de resultater, der sigtes mod.

I første kapitel hævdedes det, at matematisk økologi var et hastigt ekspanderende felt i henseende til mængden af artikler og specialiserede tidsskrifter. Dette er muligvis rigtigt for matematisk biologi som helhed, men synes ikke at være tilfældet for matematisk økologi. Nye tidsskrifter er mig bekendt ikke dukket op siden JMB i 1974, og antallet af artikler med matematisk økologisk indhold viser ingen vækst i de tre undersøgte tidsskrifter taget under ét. Taget hver for sig falder antallet i TPB og MBS, mens det stiger tilsvarende i JMB. I lyset af bemærkningerne i det forudgående afsnit kan også dette tolkes som et tegn på, at det faglige tyngdepunkt for matematisk økologi forskydes mod matematik.

KAPITEL 5

KONKLUSION PÅ PROJEKTET

Hensigten med dette projekt var, at "undersøge om "afstanden" mindskes mellem overkommelige modeller for økologiske systemer og realistiske modeller". Svaret på dette er: Nej, man bliver ikke bedre til at forstå komplicerede modeller.

Hensigten med projektet var også at undersøge sociologiske forhold omkring matematisk økologi betragtes som en videnskabelig disciplin.

Med forbehold for materialets repræsentativitet har det vist sig, at matematisk økologi i stigende grad dyrkes af matematiske i matematiske miljøer og i ringere grad af biologer eller andre folk i biologisk orienterede faglige miljøer. Et biologisk/økologisk beggrundsmiljø synes i højere grad end et matematisk at være befordrende for kvaliteten af perspektivet i forskningen.

Matematisk økologi er ikke sociologisk isoleret i den forstand, at udøverne er samlet i specielle organisatoriske enheder eller publicerer i rent matematisk-økologiske tidskrifter, men disciplinen har egne konferencer. Hvad tidskrifterne angår, er matematisk økologi dog afgrænselig til et lille antal hovedtidsskrifter, men det samlede spektrum af tidsskrifter, som matematikøkologer refererer til, er bredt.

Det er vanskeligere at svare på, hvorvidt matematisk økologi isolerer sig fagligt fra økologi og matematik. Udøverne i matematiske miljøer synes i et vist omfang at bruge økologien som påskud for at lave matematik, og dette sammen med "matematiske" matematikeres tilsyneladende voksende dominans er tegn på en stigende grad af isolation fra økologi. Matematisk økologi kan næppe i samme forstand tænkes at isolere sig fra matematik. Problemet på den front er, hvorvidt ma-

tematiske discipliner ligger inde med potentialer, som ikke udnyttes, fordi matematikøkologer er ukendte med dem. Dette spørgsmål har jeg ikke faglige forudsætninger for at svare fuldestgørende på. Det virker dog som om, at der i hvert fald er centrale personer i det matematikøkologiske miljø, som er på højde med udviklingen i potentielte relevante matematiske discipliner. I denne forbindelse kunne det have været interessant at kende udøvernes præcise faglige baggrund, deres uddannelse og øvrige videnskabelige produktion.

Situationen for matematisk økologi kan beskrives ved, at man har et paradigme - en måde, hvorpå man laver matematiske modeller for populationsdynamiske systemer, eller en begrebs- eller metoderamme - som er uudtømmeligt: Hvis den matematisk økologiske forskning, der er undersøgt her, er repræsentativ - og det har jeg ikke grunde til at tro, at den ikke er - vil den kunne fortsætte i samme spor meget længe uden at op-hobningen af resultater fører til et kvalitativer spring i evnen til at forstå matematisk økologiske modeller. Det er naturligvis principielt uforudsigeligt om der vil ske et sådant spring, men indtil da vil økologi være en uudtømmelig inspirations- og legitimationskilde for matematikere og matematisk interessererde biologer.

Samtidig er der al mulig grund til at frygte, at en vigtig samfundsmæssig diskussionsproces om forvaltningen af samlivet med vort naturgrundlag vil blive forplumret af uigen-nemsigtige matematiske modeller af tyvlsom lødighed, som vil blive brugt til at teknokratisere beslutningsprocesserne og forsyne dem med et illegitimit skær af rationalitet og utilgængelighed.

En, to, mange. En og to er modellerne. Mange er virkeligheden.

LITTERATURLISTE

Attermann, Emil, Lars C. Caspersen, Søren Lindkvist og Ján Stage: Matematiske modeller - opslag til en kritisk pædagogik. Institut for Elektroniske Systemer. Aalborg Universitetscenter, 1981.

Bartlett, H.S: An introduction to stochastic processes - with special reference to methods and applications. Cambridge, 1966.

Birkmose, Marianne et al.: En undersøgelse af modellen SMEC II. Roskilde Universitetscenter, OB I, 1975.

Botkin, Daniel B.: Can there be a theory of global ecology? J.Theor.Biol 96 (1982) 95-98.

Chillingworth, D.R.J.: Differential topology with a view to applications. London 1976.

Christiansen, F.B. og T.M. Fenchel: Theories of populations in biological communities. Berlin etc. 1977.

Dictionary of the history of science. Ed.: W.F. Bynum, E.J. Browne, Roy Porter. London and Basinstoke, 1981.

Fenchel, Tom: Almen økologi. 3. oplag. Akademisk Forlag 1977.

Global analysis. Proceedings of symposia in pure mathematics. Vol XIV. Ed.: Shing-Shen Chern og Stephen Smale. 1970

Guckenheimer, J., G. Oster og A. Ipaktchi: The dynamics of density dependent population models. J. Math Biol. 4 (1977) 101-147.

Hale, Jack K.: Theory of functional differential equations New York etc. 1977.

samme: Geometric Theory of functional-differential equations. I: Hale, Jack K. og Joseph P. LaSalle (eds): Differential equations an dynamical systems. New York og London, 1967, 247-266.

Hirsch, Morris W. og Stephen Smale: Differential equations, dynamical systems an linear algebra. New York, 1974.

Karlin, Samuel: A first course in stochastic processes. New York og London, 1966.

Levin, Simon A. og C. Philip Goodyear: Analysis of an age-structured fishery model. J. Math. Biol. 9 (1980) 245-274.

Lotka, Alfred J.: Elements of mathematical biology. New York 1956. (Genoptryk af opr. udg. fra 1925)

May, Robert M.: Stability and complexity in model ecosystems. Princeton 1973.

samme: Simple mathematical models with very complicated dynamics. Nature 261 (1976) 459-467.

samme: Bifurcations and dynamical complexity in ecological systems. I: Bifurcation theory and applications in scientific disciplines. Eds: Okan Gurel og Otto Rössler. Annals New York Academy of Sciences, vol 316, New York, 1979.

samme: The dynamics of natural and managed populations. I: The mathematical theory of the dynamics of biological populations. II. Eds: R.W. Hiorns og D. Cooke. London 1981.

samme og George F. Oster: Bifurcation and dynamical complexity in simple ecological models. Amer. Natur. 110 (1976) 573-599.

Okubo, Akira: Diffusion and ecological problems: Mathematical models. Biomathematics vol 10. Berlin etc. 1980.

Ott, Edward: Strange attractors and chaotic motions of dynamical systems. Rev. Mod. Phys. 53 (1981) 655-671.

Parzen, Emanuel: Modern probability theory and its applications. New York og London, 1960.

samme: Stochastic processes. San Francisco, 1962.

Pielou, E.C.: An introduction to mathematical ecology. New York, 1969.

Ravn, Annelise og Jørgen Bansler: Nordsømodellen. Undersøgelse af en større matematisk styringsmodel. Rapport nr 81/14 Datalogisk Institut, Københavns Universitet, 1981.

Reed, Jon: Noen matematiske modeller i økologi. Nordisk Matematisk Tidsskrift, 6 (1977) 77-100.

Ricciardi, Luigi K.: Diffusion processes and related topics in biology. Lecture notes in Biomathematics 14. Berlin 1977.

Rosen, Robert: Dynamical system theory in biology. Vol I: Stability theory and its applications. New York, 1970.

Ruelle, David: Strange attractors. Mathematical Intelligencer 2 (1980) 126-140.

Saaty, Thomas L.: Modern nonlinear equations. New York etc 1967.

Scudo, Francesco M. og James R. Ziegler: The golden age of theoretical ecology: 1923-1940. Berlin 1978.

Striegler, Leif S.: Strukturel stabilitet og katastrofer i systemer i og udenfor termodynamisk ligevægt. Tekst nr 15 i Tekster fra IMFUFA, Roskilde Universitetscenter 1979.

Theoretical ecology. Principles and applications. Ed.: Robert M. May. 1. udg. Philadelphia 1976. 2. udg. Oxford 1981.

Turelli, Michael: A reexamination of stability in random varying versus deterministic environments with comments on the stochastic theory of limiting similarity. Theor. Pop. Biol. 13 (1978) 244-267.

Zeeman, E.C.: Catastrophe theory. Scientific American 234 (4) 1976

EFTERSKRIFT

Foranstående projektrapport realiserer ikke ganske den oprindelige intention med projektet og den repræsenterer ej heller visse ikke uvæsentlige dele af den bagved liggende arbejdsproces. Det forlener rapporten med nogle mangler, som dette efter-skift skal råde bod på forinden udgivelsen i IKFUFA's tekstrække ved antydningsvist at skitsere nogle forhold, som fuldt udfoldet i særlig grad ville komplettere projektet. Nærmere bestemt drejer det sig om følgende:

- 1) Matematisk økologis historie i store træk.
- 2) Matematisk økologi set i lyset af udviklingen i den matematiske teori for differentiable dynamiske systemer (kvalitativ analyse): Hvad kan man i dag i matematisk økologi, som man ikke kunne for 50 år siden, som følge af den matematiske udvikling?
- 3) Hvilken rolle spiller simple, ikke-realistiske matematiske økologiske modeller?

Til punkterne 1 og 2 skal her opridses lidt kortfattet og sporadisk historisk baggrund i form af det efterfølgende skema samt disse kommentarer:

- i) Matematisk økologi - eller teoretisk økologi, som det også kaldes - har rødder i "befolkningssspørgsmålet", et stort discussionstema i det 19. århundredes Europa. Malthus kom med oplægges kort før år 1800 - befolkninger vil tendentielt vokse geometrisk (dvs. eksponentielt), fødevareproduktionen tendentielt aritmetisk (dvs. lineært). Den logistiske vækstlov blev "opfundet" af Verhulst i 1838, glemt igen og genopdaget i 1920 af Pearls.
- ii) Ordet "økologi" dannedes af Ernst Haeckel i 1866, men ideen er ældre, med rødder i det 17. århundredes begreb om "naturens økonomi". Økologi betegner læren om levende væseners tilpasning til ydre livsbetingelser: natur, klima, andre organismer etc. De første systematiske økologiske observationer blev gjort af plantogeografer tidligt i det 19. århundrede følgende A. von Humboldt's eksempel. Bestræbelserne rettede sig mod at korrellere vegetation og klima.

KVALITATIV ANALYSE

MATEMATISK ØKOLOGI

		<u>ØKOLOGI</u>
~1800	Malthus' lov. "Befolknings-spørgsmålet". Verhulst, lov 1838 (genopdaget 1920)	"Geografiisk botanik" - A. von Humboldt-traditionen.
~1859.	Darwin - "Arternes oprindelse"	
~1875~	(Fundamentalteori) Kvalitativ analyse af ikke-lineære differentialalligninger: 1) Topologisk (Poincaré) 2) Analytisk (Liapunov)	British Ecological Society 1913
1900		
1923-40	Matematisk økologi grundlægges af Volterra, Lotka, Kolmogorov m.fl.	Dyreøkologi selvstændiggøres fra planteøkologi. Laboratorieforsøg med Lotka-Volterra-modeller. Hare-los-cyklen opdages 1937.
1930-50	Liapunovs arbejder genopdages og videreudvikles. Russiske arbejder om strukturel stabilitet.	
≥1960	Fornyet udvikling: "Smale-traditionen". 1. fase: ~1959~1971: generiske egenskaber for dynamiske systemer. (Katastrofeteori.)	Opsving som følge af forbredede regnemuligheder (edb).
≥1970	2. fase: Bifurkationssteori, "strange attractors", "kaos".	Store systemøkologiske modeller. (Nordsømodellen påbegyndes 1971) (Miljø, økologi, forurening bliver politiske diskussions temaer.)

Efter Darwins værk om arternes oprindelse fokuseredes på planters og dyrs funktionelle og strukturelle tilpasning til livsbetingelserne og på kampen for overlevelse og naturlig udvælgelse. Fysiologiske behov var en nøgle til forståelse, og først 1890'ernes laboratorieeksperimenter med plantefysiologi muliggjorde en forståelse af plantogeografernes observationer. Kombinationen af plantogeografi og plantefysiologi skabte moderne økologi. Dyreøkologi var indtil 1930'erne et appendix til planteøkologi. British Ecological Society dannedes i 1913 og Ecological Society of America i 1915.

iii) På den matematiske front afklaredes i perioden 1875-1900 fundationale spørgsmål vedrørende eksistens, entydighed, kontinuitet af løsninger til differentialligninger. Samtidig grundlagdes kvalitativ analyse ud fra ønsket om at studere ikke-lineære differentialligningssystemer, hvis løsninger man ellers ikke (dvs. ved løsning af ligningerne) kunne skaffe sig et overblik over. Der var to tilgange til den kvalitative analyse: Poincaré's var rette mod faserummetts topologiske egenskaber; Liapunov's mod vektorfeltets analytiske struktur. Den information, man søgte, angik stabilitet, periodicitet, rekurrens m.m.

iv) Matematisk økologi eller populationsdynamik grundlagdes i 1920'erne og 30'erne af Volterra, Lotka, Kolmogorov m.fl. Volterrass udgangspunkt var iagttagelser af iøjnefaldende ændringer i fiskefangsternes sammensætning fra Adriaterhavet efter 1. verdenskrig, hvor fiskeriet havde været forstyrret. Lotka var (bl.a.) demograf, dvs. befolkningsstatistiker. I sin entusiastiske bog fra 1925 "Physical Biology" (siden genudgivet under titlen "Mathematical Biology") udforskede han matematisk biologis muligheder og formulerede et flot program for matematisk biologi. I denne periode formuleredes og studeredes simple (og mindre simple) modeller for enkle økologiske situationer: rovdyr-byttedyr, konkurrerende populationer etc. - modeller som matematisk økologis "2. bølge" fra slutningen af 60'erne i høj grad har arbejdet videre på. Lotkas og andres entusiasme var begrundet i, at de simple modeller på basis af økologisk rimelige (omend ufuld-

stændige) antagelser kunne afgive udsagn af teoretisk interesse eller i kvalitativ overensstemmelse med erfaringer. I 30'erne iværksattes de første laboratorieeksperimenter til efterprøvning af Lotka-Volterra-modeller under kontrollerede betingelser. Modellerne stimulerede også anden empirisk aktivitet: Hare-los-cyklen (eller rettere en af dem) "opdagedes" i 1937.

v) Liapunovs arbejder har tilsyneladende været glemt - de genopdages i 1930'erne og videreudvikles i Sovjet. I denne forbindelse er der bl.a. overvejelser om strukturel stabilitet, dengang betegnet "roughness" - sejhed.

vi) I Vesten tager en udvikling inden for teorien for dynamiske systemer for alvor fat kort før 1960. For egen regning har jeg inddelt denne i to faser: Første fase drejede sig om at finde og klassificere egenskaber som "de fleste" dynamiske systemer har - såkaldt generiske egenskaber. O. 1960 var det blevet klart, at i 2 dimensioner udgør mængden af strukturelt stabile flows en tæt og åben mængde i rummet af alle flows - hvordan forholder dette sig i højere dimensioner? Arbejdet med disse problemer afsluttedes i begyndelsen af 1970'erne med nogle "endelige" resultater. Anden fase er kendetegnet ved bifurcationsteori: Faseportrættets variation med en parameter og spektakulære fænomener som "strange attractors" og deterministisk "kaos".

vii) Ved hjælp af edb-teknikken forbedredes o. 1960 regnemulighederne betragteligt. Det gav mulighed for at bygge og undersøge større matematiske modeller af (bl.a.) økologiske systemer. (Nordsømodellen påbegyndtes i 1971 da Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser havde fået adgang til et større dataanlæg og det var blevet "in" med "team-work" i videnskabelige kredse.)

Eftersom matematisk økologi for matematikkens vedkommende i stor udstrækning er en anvendelse af den matematiske teori for dynamiske systemer kunne man tro, af den - for matematiske - iøjnefaldende udvikling inden for denne disciplin ville sætte tydelige spor inden for matematisk økologi.

Men det synes faktisk ikke at være tilfældet. Inden for matematisk økologi refereres der kun i ringe grad til teorien for dynamiske systemer. Smales artikel fra 1976 (JMB 3-1), som er den i artikeludvalget, der mest ligner et gennembrud, citeres næsten ikke - formentligt færre end 10 gange ialt siden - og uden at tråden for alvor tages op. Robert Rosen spæde i 1970 begrebet om strukturel stabilitet en stor fremtid inden for biologi, en fremtid som imidlertid synes at være udeblevet - i hvert fald inden for matematisk økologi. Rosen bevæger sig i feltet mellem dynamisk systemteori og biologiske discipliner; men til trods for at han er en flittig skribent og får sine artikler offentliggjort, citeres han næsten udelukkende af sig selv. - Det kunne være interessant at undersøge nøjere, hvad der bag disse iafntagelser gemmer sig af faglige og sociologiske omstændigheder.

Gennem projektrapporten har det været en pointe, at de - simple eller relativt simple - modeller, der studeres i matematisk økologi, lider af væsentlige mangler i henseende til at være fuldgyldige repræsentationer af virkelige økologiske systemer. Denne pointe har måske været tegnet op, så det kunne se ud som om simple modeller ingen berettigelse tillægges. Således forholder det sig imidlertid ikke. Forsimpelede modeller kan ikke bruges til eksakt beskrivelse af, for slet ikke at tale om forudsigelse om, økosystemer, men de er vigtige i mindst to andre henseender. Arbejdet med selv simple modeller kan afsløre svagheder i begrebsdannelsen inden for det faglige felt, som modelarbejdet foregår i, og kan derfor lede til en skærpet begrebsdannelse. Under arbejdet med projektet har jeg ikke været opmærksom på dette forhold og kan ikke give eksempler, men det forekommer oplagt interessant at undersøge økologiens historie i et sådant lys. Under eksaminationen mente den ene censor at vide, at arters økologiske roller som rovdyr, byttedyr m.m., var eksempler på begrebsdannelser, der var blevet klarere af de matematiske modeller.

Simple modeller er endvidere nyttige og vigtige, fordi de ændrer på forestillingerne om, hvad der kan betragtes som, eller forventes af være, normal opførsel for et økologisk

system. Uden matematiske modeller kunne økologiske systemer synes at være stabile selv under svære belastninger, og de, der viste sig ikke at være det, kunne hævdes at være undtagelser fra denne regel. I modellernes verden forholder det sig nærmest omvejledt. Eksemplerne på modelsystemer, der kan bryde sammen under bestemte betingelser, er allestedsnærværende. Læren herfra er, at ikke spørgsmålet om, hvorvidt et økologisk system kan bryde sammen, men under hvilke betingelser, det gør det, er det relevante. Og da der ingen grunde er til at tro - snarere tværtimod - at det skulle forholde sig anderledes med virkelighedstro modeller, at altså virkelige økologiske systemer generelt skulle være stabile og usårlige, ja da er de simple matematiske modellers budskab en ugyldiggørelse af bekvemme forestillinger om økologiske systemers stabilitet og en manen til forsigtighed i omgangen hermed.

Århus, november 1982.

- 1/78 "TANKER OM EN PRAKSIS" - et matematikprojekt.
Projektrapport af Anne Jensen, Lena Lindenskov, Marianne Kesselhahn og Nicolai Lomholt.
Vejleder: Anders Madsen.
- 2/78 "OPTIMERING" - Menneskets forøgede beherskelsesmuligheder af natur og samfund.
Projektrapport af Tom J. Andersen, Tommy R. Andersen, Gert Kreinoe og Peter H. Lassen.
Vejleder: Bernhelm Booss.
- 3/78 "OPGAVESAMLING", breddekursus i fysik.
Lasse Rasmussen, Aage Bonde Kræmmer, Jens Højgaard Jensen.
- 4/78 "TRE ESSAYS" - om matematikundervisning, matematiklæreruddannelsen og videnskabsrindalismen.
Mogens Niss. Nr. 4 er p.t. udgået.
- 5/78 "BIBLIOGRAFISK VEJLEDNING til studiet af DEN MODERNE FYSIKS HISTORIE".
Helge Kragh.
- 6/78 "NOGLE ARTIKLER OG DEBATINDLÆG OM - læreruddannelse og undervisning i fysik, og - de naturvidenskabelige fags situation efter studenteroprøret".
Karin Beyer, Jens Højgaard Jensen og Bent C. Jørgensen.
- 7/78 "MATEMATIKKENS FORHOLD TIL SAMFUNDSØKONOMIEN".
B.V. Gnedenko. Nr. 7 er udgået.
- 8/78 "DYNAMIK OG DIAGRAMMER". Introduktion til energy-bound-graph formalismen.
Peder Voetmann Christiansen.
- 9/78 "OM PRAKSIS' INDFLYDELSE PÅ MATEMATIKKENS UDVILTING". - Motiver til Kepler's: "Nova Stereometria Doliorum Vinarioum".
Projektrapport af Lasse Rasmussen...
Vejleder: Anders Madsen.
- 10/79 "TERMODYNAMIK I GYMNASIET".
Projektrapport af Jan Christensen og Jeanne Mortensen.
Vejledere: Karin Beyer og Peder Voetmann Christiansen.
- 11/79 "STATISTISKE MATERIALER"
red. Jørgen Larsen
- 12/79 "LINEÆRE DIFFERENTIALLIGNINGER OG DIFFERENTIALLIGNINGSSYSTEMER".
Mogens Brun Heefelt. Nr. 12 er udgået.
- 13/79 "CAVENDISH'S FORSØG I GYMNASIET".
Projektrapport af Gert Kreinoe.
Vejleder: Albert Chr. Paulsen

14/79 "BOOKS ABOUT MATHEMATICS: History, Philosophy, Education, Models, System Theory, and Works of Reference etc. A Bibliography".
Else Høyrup.

Nr. 14 er p.t. udgået.

15/79 "STRUKTUREL STABILITET OG KATASTROFER i systemer i og udenfor termodynamisk ligevægt".
Specialeopgave af Leif S. Striegler.
Vejleder: Peder Voetmann Christiansen.

16/79 "STATISTIK I KRÆFTFORSKNINGEN".
Projektrapport af Michael Olsen og Jørn Jensen.
Vejleder: Jørgen Larsen.

17/79 "AT SPØRGE OG AT SVARE i fysikundervisningen".
Albert Christian Paulsen.

18/79 "MATHEMATICS AND THE REAL WORLD", Proceedings of an International Workshop, Roskilde University Centre, Denmark, 1978. Preprint.

Bernhelm Booss & Mogens Niss (eds.).

Nr. 18 er udgået.

Bogudgivet på "Birkhäuser Verlag", 1979.

19/79 "GEOMETRI, SKOLE OG VIRKELIGHED".
Projektrapport af Tom J. Andersen, Tommy R. Andersen og Per H.H. Larsen.
Vejleder: Mogens Niss.

20/79 "STATISTISKE MODELLER TIL BESTEMMELSE AF SIKRE DOSER FOR CARCINOGENE STOFFER".
Projektrapport af Michael Olsen og Jørn Jensen.
Vejleder: Jørgen Larsen.

21/79 "KONTROL I GYMNASIET - FORMÅL OG KONSEKVENSER".
Projektrapport af Crilles Bacher, Per S. Jensen, Preben Jensen og Torben Nysteen.

22/79 "SEMIOTIK OG SYSTEMEGENSKABER (1)".
1-port lineært response og støj i fysikken.
Peder Voetmann Christiansen.

23/79 "ON THE HISTORY OF EARLY WAVE MECHANICS - with special emphasis on the role of relativity".

24/80 "MATEMATIKOPFATTELSER HOS 2.G'ERE".
a+b 1. En analyse. 2. Interviewmateriale.
Projektrapport af Jan Christensen og Knud Lindhardt Rasmussen.
Vejleder: Mogens Niss.

Nr. 24 a+b er p.t. udgået.

25/80 "EKSAMENSOPGAVER", Dybdemodulet/fysik 1974-79.

26/80 "OM MATEMATISKE MODELLER".
En projektrapport og to artikler.
Jens Højgaard Jensen m.fl.

Nr. 26 er p.t. udgået.

27/80 "METHODOLOGY AND PHILOSOPHY OF SCIENCE IN PAUL DIRAC's PHYSICS".
Helge Kragh.

28/80 "DIELEKTRISK RELAXATION - et forslag til en ny model bygget på væskernes viscoelastiske egenskaber".
Projektrapport, speciale i fysik, af Gert Kreinøe.
Vejleder: Niels Boye Olsen.

- 29/80 "ODIN - undervisningsmateriale til et kursus i differentialligningsmodeller".
Projektrapport af Tommy R. Andersen, Per H.H. Larsen og Peter H. Lassen.
Vejleder: Mogens Brun Heefelt
- 30/80 "FUSIONENERGIEN --- ATOMSAMFUNDETS ENDESTATION".
Oluf Danielsen. Nr. 30 er udgået.
Udkommer medio 1982 på Fysik-, Matematik- og Kemilærernes Forlag.
- 31/80 "VIDENSKABSTHEORETISKE PROBLEMER VED UNDERSKNINGSSYSTEMER BASERET PÅ MENGDELERE".
Projektrapport af Troels Lange og Jørgen Karrebæk.
Vejleder: Stig Andur Pedersen.
- 32/80 "POLYMERES STOFFERS VISCOELASTISKE EGENSKABER - BELYST VED HJÆLP AF MEKANISKE IMPEDANSMALINGER OG MOSSBAUER-EFFEKTMLINGER".
Projektrapport, speciale i fysik, af Crilles Bacher og Preben Jensen.
Vejledere: Niels Boye Olsen og Peder Voetmann Christiansen.
- 33/80 "KONSTITUERING AF FAG INDEN FOR TEKNISK-NATURVIDENSKA-BELIGE UDDANNELSER. I-II".
Arne Jakobsen.
- 34/80 "ENVIRONMENTAL IMPACT OF WIND ENERGY UTILIZATION".
ENERGY SERIES NO.1. Nr. 34 er udgået.
Publ. i "Renewable Sources of Energy and the Environment", Tycooli International Press, Dublin, 1981.
Bent Sørensen.
- 35/80 "HISTORISKE STUDIER I DEN NYERE ATOMFYSIKS UDVIKLING".
Helge Kragh.
- 36/80 "HVAD ER MENINGEN MED MATEMATIKUNDERVISNINGEN ?".
Fire artikler.
Mogens Niss.
- 37/80 "RENEWABLE ENERGY AND ENERGY STORAGE".
ENERGY SERIES NO.2.
Bent Sørensen.
-
- 38/81 "TIL EN HISTORIETEORI OM NATURERKENDELSE, TEKNOLOGI OG SAMFUND".
Projektrapport af Erik Gade, Hans Hedal, Henrik Lau og Finn Phasant.
Vejledere: Stig Andur Pedersen, Helge Kragh og Ib Thiersen.
- 39/81 "TIL KRITIKKEN AF VÆKSTØKONOMIEN".
Jens Højgaard Jensen.
- 40/81 "TELEKOMMUNIKATION I DANMARK - opslag til en teknologivurdering".
Projektrapport af Arne Jørgensen, Bruno Petersen og Jan Vedde.
Vejleder: Per Nørgaard.
- 41/81 "PLANNING AND POLICY CONSIDERATIONS RELATED TO THE INTRODUCTION OF RENEWABLE ENERGY SOURCES INTO ENERGY SUPPLY SYSTEMS".
ENERGY SERIES NO.3.
Bent Sørensen.

42/81 "VIDENSKAB TEORI SAMFUND - En introduktion til materialistiske videnskabsopfattelser".
Helge Kragh og Stig Andur Pedersen.

43/81 1. "COMPARATIVE RISK ASSESSMENT OF TOTAL ENERGY SYSTEMS".
2. "ADVANTAGES AND DISADVANTAGES OF DECENTRALIZATION".
ENERGY SERIES NO.4.
Bent Sørensen.

44/81 "HISTORISK UNDERSØGELSE AF DE EKSPERIMENTELLE FORUDSÆTNINGER FOR RUTHERFORDS ATOMMODEL".
Projektrapport af Niels Thor Nielsen.
Vejleder: Bent C. Jørgensen.

45/82

46/82 "EKSEMPLARISK UNDERSØGELSE OG FYSISK ERKENDELSE - I & II ILLUSTRERET VED TO EKSEMPLER".
Projektrapport af Torben O. Olseni, Lasse Rasmussen og Niels Dreyer Sørensen.
Vejleder: Bent C. Jørgensen.

47/82 "BARSEBÄCK OG DET VÆRST OFFICIELT-TÆNKELIGE UHELD".
ENERGY SERIES NO.5.
Bent Sørensen.

48/82 "EN UNDERSØGELSE AF MATEMATIKUNDERVISNINGEN PÅ ÅDGANGSKURSUS TIL KØBENHAVNS TEKNIKUM".
Projektrapport af Lis Eilertzen, Jørgen Karrebæk, Troels Lange, Preben Nørregaard, Lissi Pedersen, Laust Rishøj, Lill Røn, Isac Showiki.
Vejleder: Mogens Niss.

49/82 "ANALYSE AF MULTISPEKTRALE SATELLITBILLEDER".
Projektrapport af Preben Nørregaard.
Vejledere: Jørgen Larsen & Rasmus Øle Rasmussen.

50/82 "HERSLEV - MULIGHEDER FOR VEDVARENDE ENERGI I EN LANDSBY". ENERGY SERIES NO.6.
Rapport af Bent Christensen, Bent Høje Jensen, Dennis B. Møller, Bjarne Laursen, Bjarne Lillethorup og Jacob Mørch Pedersen.
Vejleder: Bent Sørensen.

51/82 "HVAD KAN DER GØRES FOR AT AFHJÆLPÉ PIGERS BLOKERING OVERFOR MATEMATIK?"
Projektrapport af Lis Eilertzen, Lissi Pedersen, Lill Røn og Susanne Stender.

52/82 "DESUSPENSION OF SPLITTING ELLIPTIC SYMBOLS"
Bernhelm Booss & Krzysztof Wojciechowski.

53/82 "THE CONSTITUTION OF SUBJECTS IN ENGINEERING EDUCATION".
Arne Jakobsen & Stig Andur Pedersen.

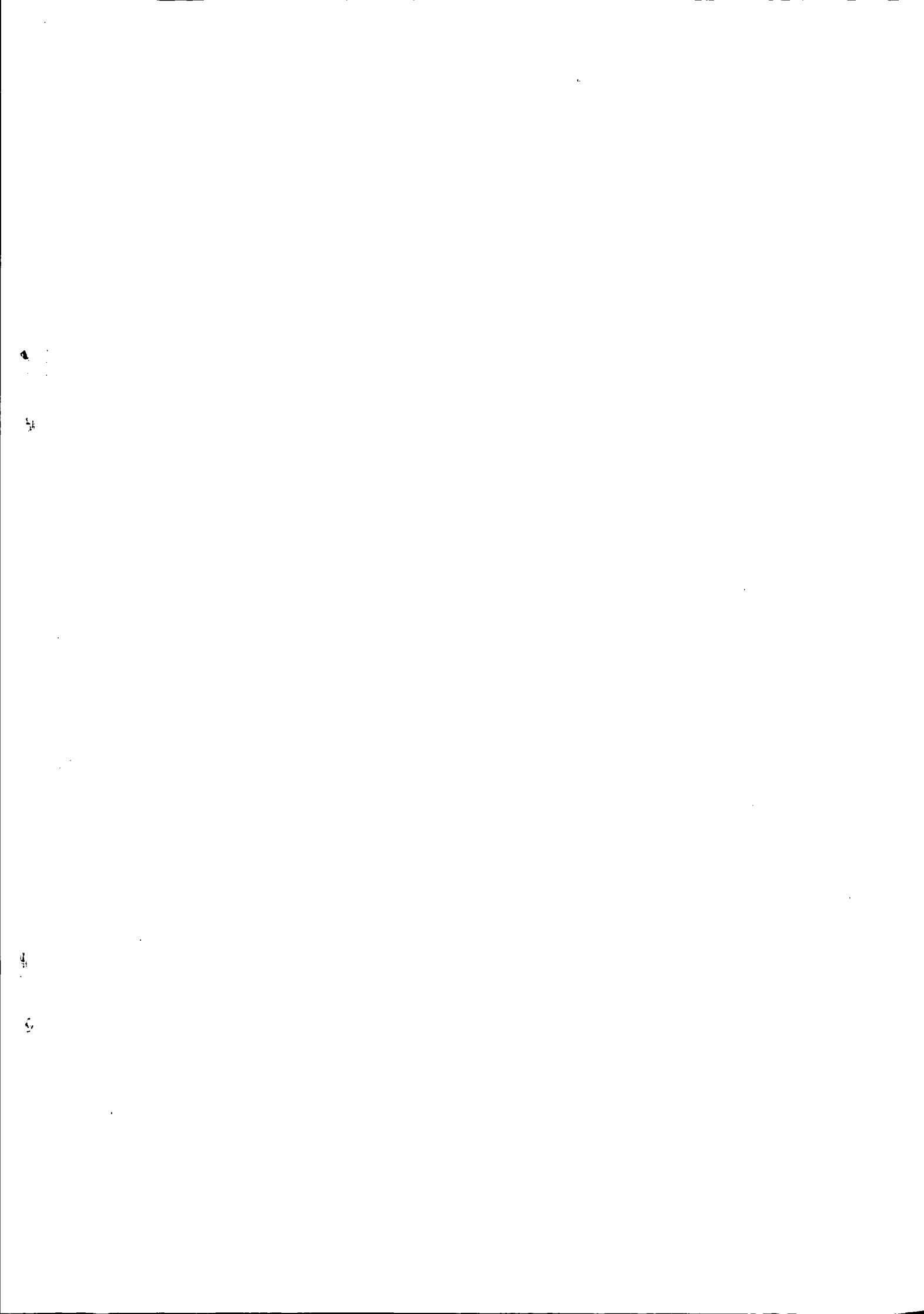
54/82 "FUTURES RESEARCH" - A Philosophical Analysis of Its Subject-Matter and Methods.
Stig Andur Pedersen & Johannes Witt-Hansen.

55/82 "MATÆMATISKE MODELLER" - Litteratur på Roskilde
Universitetsbibliotek.

En bibliografi.

Else Høyrup.





ISSN 0106-6242