

En-dimensionel model af Spruce Budworm-udbrud

Jensen, Kasper Bjerling Søby; Nielsen, Kenneth Hagde Mandrup

Published in:
LMFK-Bladet

Publication date:
2011

Document Version
Tidlig version også kaldet pre-print

Citation for published version (APA):
Jensen, K. B. S., & Nielsen, K. H. M. (2011). En-dimensionel model af Spruce Budworm-udbrud. *LMFK-Bladet*, 2011(1), 15-20. http://lmfk.dk/artikler/data/artikler/1101/1101_15.pdf

General rights

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain.
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal.

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact rucforsk@kb.dk providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

En-dimensionel model af Spruce Budworm-udbrud

KENNETH HAGDE MANDRUP NIELSEN OG KASPER BJERING
SØBY JENSEN, ph.d-studerende ved Roskilde Universitet i
hhv. matematisk modellering og matematikkens didaktik.

Matematisk biologi er en tværfaglig disciplin, hvor matematiske metoder benyttes til via modellering at bearbejde biologiske problemstillinger. I to artikler – nr. 2 vil blive bragt i næste nummer – vil vi fremstille et eksempel på et sådant samarbejde, som i sin umiddelbare fremstilling ligger udover gymnasiets kernestof, men som matematisk alligevel kan behandles med begreber og værktøjer, der er tilgængelig i kernestoffet fra A-niveau og måske også bruges på B-niveau, samt danne grundlag for faglige samspil med biologi, herunder studieretningsopgave og -projekt.

Historisk baggrund

I New Brunswick, en af Canadas østligste provinser, registrerede man i 1770, 1806, 1878, 1912 og 1949 voldsomme udbrud af sværmeren *Spruce Budworm*, hvis larve spiser nåle fra grantræer. Særlig hårdt går det udover træer af arten *balsamgran* (i ædelgran-slægten). I normaltstanden findes der ca. 5 larver i et træ, men ved udbrud vokser bestanden på ca. fire år til 2000 larver pr. træ og i de følgende par år til 20.000. Herefter falder bestanden over en årrække tilbage til normalbestanden og efterlader hovedparten af de fuldvoksne balsamgrantræer døde.

Sådanne udbrud havde i efterkrigstiden store økonomiske konsekvenser for New Brunswick, hvor 20% af indkomsterne kom fra træ til avisproduktionsindustri. Derfor blev der intens arbejdet på at håndtere disse udbrud, bl.a. ved at sprøjte med gift. Denne løsning blev dog også i sig selv meget dyr. For at udvikle økonomisk rentable strategier, måtte der matematiske modeller på banen.

Årstallene indikerer en forholdsvis fast cyklus for udbrud med 35–40 års mellemrum, idet vi gætter på, at et udbrud i starten af 1840'erne enten ikke er blevet registreret eller er blevet forhindret af særlige forhold, fx en skovbrand. En model til at begribe denne dynamik blev udviklet af en gruppe økologer, dataloger og matematikere. Modellen delte skoven ind i 393 områder, som hver blev beskrevet med 78 tilstandsvariable. Altså en model med i alt 30.654 variable. En sådan model er svært overskuelig og kræver enorm computerkraft (især på tidspunktet i slutningen af 1970'erne).

En dag deltog matematikeren Donald Ludwig i et populært ikke-matematisk foredrag om problemet og modellen. På den baggrund opstillede han en langt simplere model, som indfanger den samme grundlæggende dynamik. I Ludwigs model optræder blot tre variable. Modellen taber dermed en hel række af detaljer. Men hvad der tabes i detaljeret viden, vindes i videnskabelig indsigt. Modellen kan fx simplere forklare,

hvorfor Spruce Budworm udvikler sig i epidemiske cykler, samt hvorfor disse svinger med en periode på ca. 35 år.

Opstilling af model

De tre udvalgte variable i Ludwigs model er:

B : Budworm-densiteten – målt i ”larver pr. landareal”.

S : Larvernes leverum – målt i ”grenoverfladeareal pr. landareal”.

E : Larvernes energireserve, dvs. tilgængelighed af mad/energi – målt på skala fra 0 til 1.

Essentielt for analysen bliver det, at variabelen B karakteriseres som hurtig, mens S og E karakteriseres som langsomme, fordi larvedensiteten ændrer sig hurtigere og mere intensivt end deres leverum og energireserver. Første skridt i Ludwigs analyse – som vi vil holde os til i denne artikel – er at undersøge den ”hurtige” variabels opførsel, når de langsomme holdes konstante.

Som udgangspunkt for budworm-densiteten lægges en klassisk logistisk vækst¹⁾:

$$\frac{dB}{dt} = r_B B \left(1 - \frac{B}{K_B} \right)$$

Her udgør parameteren r_B vækstraten, når populationen vokser under ideelle betingelser – dvs. eksponentielt som $B(t) = B_0 \cdot e^{r_B t}$. Parameteren K_B udgør systemets bærekapacitet, altså en maksimal grænse for populationens størrelse i de konkrete omgivelser. Med ideelle vækstbetingelser forstås således $B \ll K_B$.

Vækstparameteren r_B kan fortolkes som differensen mellem fødselsraten og dødsraten for Spruce Budworms, der får lov at udvikle sig isoleret og ideelt. I den virkelige verden er larverne imidlertid bytte for rovdyr, især fugle. Fuglens appetit på Budwormlarver er imidlertid afhængig af, hvor tilgængelige disse larver er. Ved meget små larvepopulationer kan rovdyr negligeres, men appetitten antages at vokse med kvadratet på populationen, dog således at denne når en mætningsgrad.

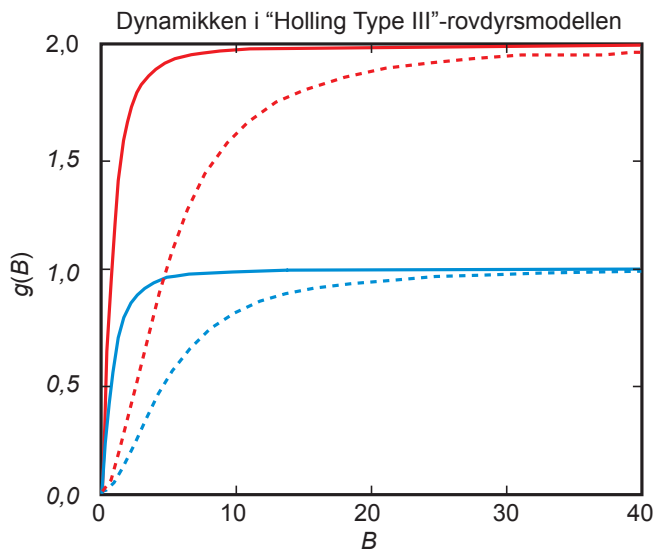
Ludwig modellerer rovdyrenes fortæringsrate med en såkaldt ”Holling Type III”-model:

$$g(B) = \beta \frac{B^2}{\alpha^2 + B^2}$$

For små B -værdier får udtrykket formen $g(B) = k \cdot B^2$,

hvor $k = \frac{\beta}{\alpha^2}$, altså kvadratisk vækst.

¹⁾ I den traditionelle formelsamling for gymnasiet, har formlen formen $y' = ay(M - y)$. Denne form er imidlertid ikke så anvendelsesorienteret, fordi størrelsen a ikke har en oplagt fortolkning.



Figur 1
Rovdyr-repsens i "Holling Type III"-model. De røde kurver har $\beta = 2$, mens de blå har $\beta = 1$. De faste kurver har $\alpha = 1$ mens de stiplede har $\alpha = 5$.

For store B -værdier, bliver den konstant β . Parameteren β er altså mætningen – dvs. det maksimale antal larver pr. landareal, som rovdyr fortærer i løbet af en tidsenhed. Parameteren α angiver, hvor hurtigt mætningen nås, idet der gælder, at

$$g(\alpha) = \frac{1}{2}\beta. \text{ Jo større værdier for } \alpha, \text{ jo langsommere nås mætningen.}$$

Se figur 1 for en grafisk fremstilling af dynamikken.

Hastigheden af larvernes udvikling fås da som differencen mellem det logistiske bidrag og $g(B)$:

$$\frac{dB}{dt} = r_B B \left(1 - \frac{B}{K_B}\right) - \beta \frac{B^2}{\alpha^2 + B^2}$$

De fire indgående parametre, r_B , K_B , α og β kan i den fulde tredimensionelle model afhænge af de to andre variable S og E . I den endimensionelle model vil vi blot se på to relevante sammenhænge:

$$K_B = K \cdot S \text{ og } \alpha = \alpha_1 \cdot S$$

Den første kan begrundes med, at bærekapaciteten må vokse med larvens leverum. Ligeledes vil et voksende leverum øge spredningen af larver og dermed sløve rovdyrenes adgang til byttet, hvilket kommer til udtryk i voksende værdier for α . I opstillingen af modellen ser vi bort fra disse sammenhænge, da vi antager at S og E er konstante, men i analysen af modellen får de alligevel betydning.

2)

$$r_B \left(1 - \frac{B}{K_B}\right) = R \frac{\beta}{\alpha} \left(1 - \frac{u}{K_B/\alpha}\right) = \beta \frac{B}{\alpha^2 + B^2} = \beta \frac{\alpha u}{\alpha^2 + \alpha^2 u^2} = \frac{\beta}{\alpha} \frac{u}{1 + u^2} \Leftrightarrow$$

$$R \left(1 - \frac{u}{Q}\right) = \frac{u}{1 + u^2}$$

Kvalitativ analyse

En kvalitativ analyse af en differentialligning, som den her opstillede, handler i første omgang om at kortlægge sammenhængen mellem på den ene side systemets parametre og på den anden side dets ligevægtpunkter, samt hvorvidt disse er stabile eller ustabile. Hvis disse begreber ligger dig fjernt, har vi lavet en kort gennemgang i et appendiks til sidst.

Vi interesserer os nu for, under hvilke betingelser at $\frac{dB}{dt} = 0$.

Vi indser nemt at det gælder når:

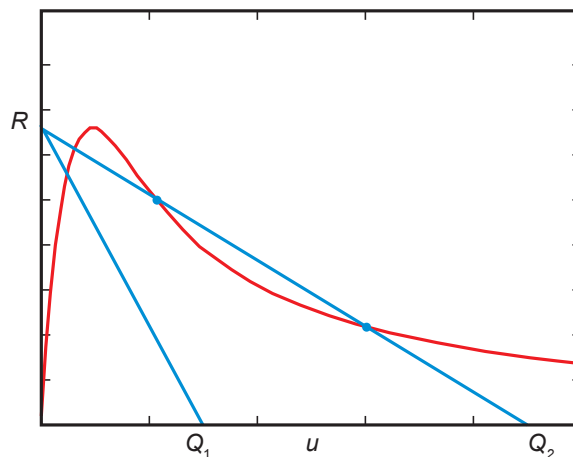
$$B = 0 \text{ eller } r_B \left(1 - \frac{B}{K_B}\right) = \beta \frac{u}{\alpha^2 + u^2}$$

Den første betingelse er oplagt rigtig. Hvis populationen er 0, må væksthastigheden også være 0 og dermed er der tale om et ligevægtpunkt. For den anden betingelse bemærker vi, at fire parametre er en stor mundfuld at analysere. Derfor laver vi en række substitutioner:

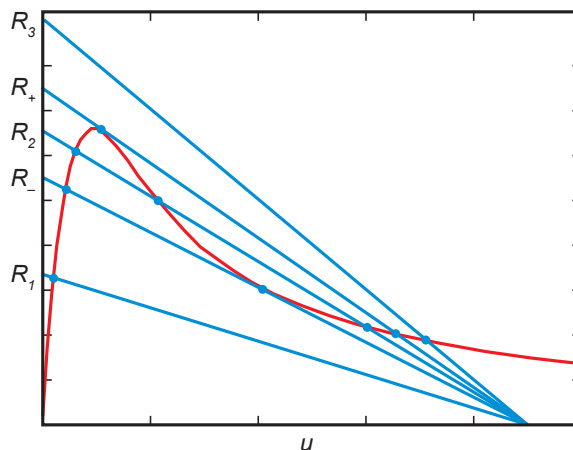
$$1) B = u\alpha \quad 2) R = \frac{\alpha}{\beta} r_B \text{ og } 3) Q = \frac{K_B}{\alpha}$$

Implementeres disse i udtrykket fås følgende simple udgave²⁾:

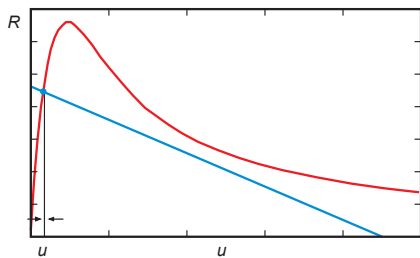
$$R \left(1 - \frac{u}{Q}\right) = \frac{u}{1 + u^2}$$



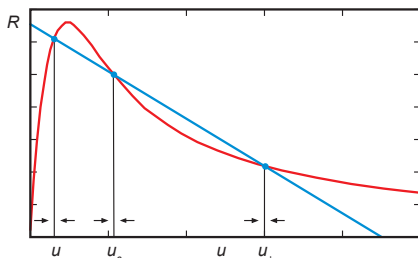
Figur 2 Skæring for fast R og varierende Q -værdier.



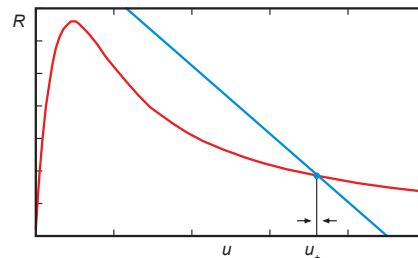
Figur 3 Skæringer for fast stort Q og varierende R .



Figur 4a Stabilitet for $R < R_-$



Figur 4b Stabilitet for $R_- < R < R_+$



Figur 4c Stabilitet for $R > R_+$

Det er nu størrelserne R og Q , der er afgørende for systemets dynamik. Når en ung skov vokser frem, vil dette matematisk være repræsenteret ved, at variabelen S vokser. Størrelsen af S vil kulminere kort efter udbruddets start og være faldet til et minimum ved dets afslutning. I løbet af denne cyklus vil Q forblive konstant med værdien $\frac{K}{\alpha_1}$, mens R vil ændre sig proportionalt med S .

Den kvalitative analyse handler nu om at undersøge, hvordan ligevægtspunkterne for larvebestanden B afhænger af forandring i R . En simpel måde at analysere dette på, er at plote hhv. højre og venstre udtryk i ovenstående ligning. Udtrykket til venstre er oplagt en ret linje, som skærer y -aksen i værdien R og x -aksen i værdien Q . Udtrykket til højre er en kurve der ikke afhænger af R og Q .

Ligevægtspunkterne vil findes der, hvor de to kurver skærer hinanden. Af figur 2 ses det, at for små værdier af Q kan kun findes ét ligevægtspunkt og for store værdier, kan der findes op til tre. Det vil senere vise sig, at Q har værdier, der er store nok til, at det er nok at undersøge tilfældet for store Q . Her vil der opstå 5 kvalitativt forskellige situationer, som vist på figur 3. Specifikt for $R = R_-$ og $R = R_+$ opstår en særlig situation med to ligevægtspunkter. For værdier mellem R_- og R_+ findes tre ligevægtspunkter, mens der i de øvrige tilfælde findes et enkelt ligevægtspunkt.

Vi kan ud fra figur 3 se, at når R er lille (dvs. skoven er ung), så er der ét ligevægtspunkt. Når skoven og dermed R vokser, vil der nås et kritisk punkt R_- med to ligevægtspunkter, hvorefter der bliver tre ligevægtspunkter indtil R når værdien R_+ . Herfra er igen ét ligevægtspunkt. Det centrale er nu at afgøre, hvilke af disse ligevægtspunkter, der er stabile, og hvilke, der er ustabile. Til dette bemærkes, at når den blå linje har større værdier end den røde kurve, så er $\frac{dB}{dt}$ positiv, og dermed er B og dermed u voksende. Vi bevæger os altså til højre i koordinatsystemet. Har den røde kurve større værdier end den blå linje, er det omvendt. Denne dynamik kan markeres med pile som på figur 4a, 4b og 4c. Det viser, at yderliggende ligevægtspunkter er stabile, mens et mellemliggende er ustabil.

Vi kan nu få en idé om, hvordan dynamikken i systemet er. Så længe R udvikler sig passende langsomt, vil u og dermed B hele tiden søge mod et stabilt ligevægtspunkt. For den unge skov er $R \ll R_-$ og $u(t)$ vil dermed søge mod u_- . Når R vokser, flytter u_- sig en lille smule, men grundlæggende forbliver bestanden lille.

Når R passerer R_- forbliver u_- stabilt, og populationen vil derfor fortsat ligge omkring dette ligevægtspunkt. Men når R på et tidspunkt passerer R_+ , så er u_+ eneste ligevægtspunkt og populationen vil vokse til den når denne værdi. Herefter vil R begynde at falde igen, fordi den store population af larver dræber de voksne træer. Når R er faldet til under R_+ vil u imidlertid fortsat søge mod ligevægtspunktet u_+ , som kun falder langsomt med R . Når R er faldet til under R_- vil u_- imidlertid igen være eneste ligevægtspunkt, og populationen vil falde drastisk til det tilhørende lave niveau.

De kvalitative overvejelser viser altså, at der findes to kritiske punkter for træbestandens størrelse, dvs. larvens leverum, S . Det ene nås af den unge skov, der vokser op. Punktet nås ret sent, men når det nås, vokser larvebestanden pludselig til en markant større størrelse. Omvendt vil der være et kritisk punkt for den døende skov, mindre end det kritiske punkt for den fremvoksende, hvor larvebestanden vil reduceres markant tilbage til en ”dvale”-tæthed.

Det er eksistensen af disse to kritiske punkter, som forklarer bestandens pludselige fremvækst, dens enormt effektive hærgen og dens pludselige tilbagefald til dens minimale niveau.

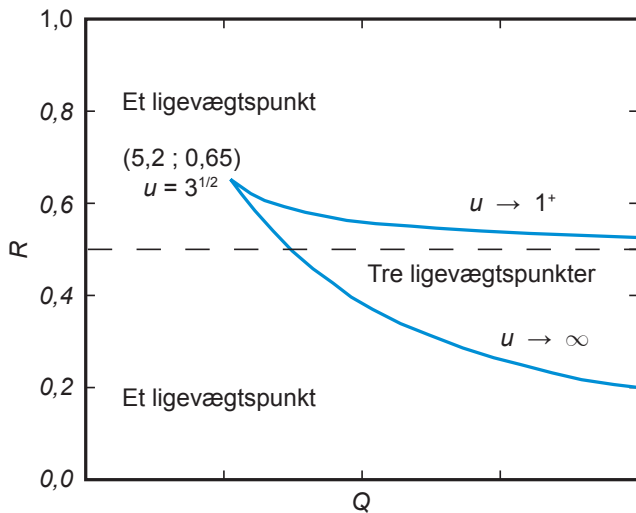
Den matematiske analyse kan gøres mere stringent end den her er fremstillet. Man kan for det første søge mere systematisk efter sammenhængen mellem R og Q og antal ligevægtspunkter. Kriteriet for at der er netop to ligevægtspunkter er, at der findes et punkt, hvor den blå linje er tangent til den røde kurve³⁾. Dette leder frem til følgende parameterfremstilling:

$$(Q, R) = \left(\frac{2u^3}{u^2 - 1}, \frac{2u^3}{(1 + u^2)^2} \right)$$

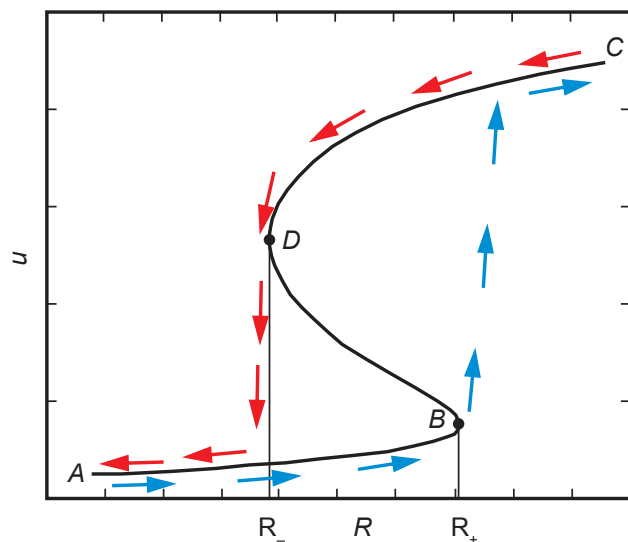
Parameterkurven ses i figur 5, hvoraf en række spændende oplysninger kan vrides ud. Eksempelvis skal gælde $Q > 5,2$ for at der er tre ligevægtspunkter.

Vi vælger nu at fiksere Q på en værdi over 5,2. Vi er da interesserede i at afbillede de u -værdier som for en given R -værdi er ligevægtspunkter. Vi omskriver:

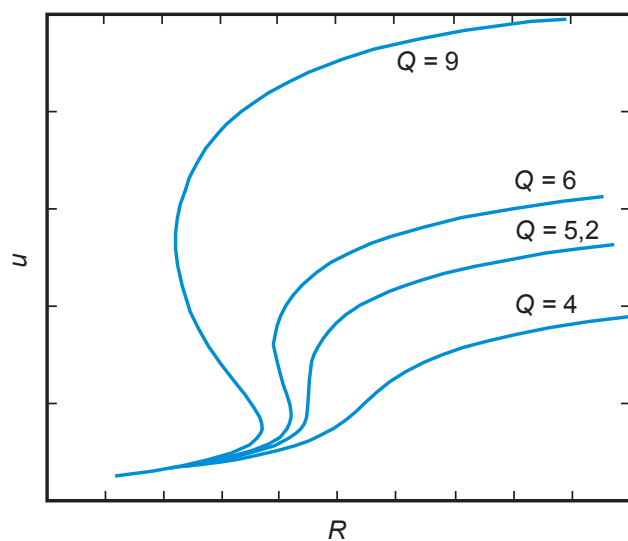
³⁾ Lad $f(u) = R(1 - \frac{u}{Q})$ og $g(u) = \frac{u^2}{1 + u^2}$ da er kriterierne:
 $f(u) = g(u)$ og $f'(u) = g'(u)$.



Figur 5
QR-værdier for $u \in [1,06;10]$. Kurven starter til højre vokser til punktet $(5,2 ; 0,65)$ og falder derefter mod 0.



Figur 6
Larvepopulationen gennemløber et såkaldt hystereseløop.



Figur 7
Kurver for ligevægtspunkter ved varierende R-værdier for fire forskellige faste Q-værdier.

$$R \left(1 - \frac{u}{Q}\right) = \frac{u^2}{1+u^2} \Leftrightarrow R = \frac{u^2}{(1+u^2) \left(1 - \frac{u}{Q}\right)}$$

Vi plotter nu dette udtryk i et (R, u) -koordinatsystem. På figur 6, hvor vi har valgt $Q = 9$, ses, at for små R -værdier er kun én tilhørende u -værdi, mellem værdierne R_- og R_+ er tre, og for $R > R_+$ er der igen kun én.

For langsomme stigninger i R -værdien, vil u -værdierne følge denne kurve (de blå pile) på stykket A til B. Derefter vil u -værdierne pludselig ligge langt fra ligevægt og vokse stejlt op mod den nye ligevægt. Når denne nås, vil u igen følge kurven indtil det maksimale punkt C.

Hvis R -værdierne derefter sænkes, følges kurven (de røde pile) til punktet D, hvorefter systemet igen ryger ”ud af ligevægt” og falder, til det igen rammer kurven og følger denne tilbage til punktet A, som repræsenterer den minimale larvepopulation.

På figur 7 ses det, hvordan formen på kurven afhænger af værdien af Q . Den enkelte kurve er afbilledet over domænet $u \in [0,3; Q-1]$. Dermed er systemets opførsel afdækket kvalitativt.

Numerisk analyse

Den kvalitative analyse kan ikke give os svar på, hvor hurtigt de beskrevne udviklinger faktisk går. Derfor må der tages numeriske metoder i brug. Det kræver at vi benytter værdier for de indgående parametre, $r_B, K_B = K \cdot S, \alpha = \alpha_1 \cdot S$ og β . For at estimere en værdi af S , bruges en bærekapacitet for det samlede ”leverum” kaldet K_S . Vi udtrykker S som en andel r_s af denne bærekapacitet.

Som numerisk metode benyttes Eulers metode, hvor man ud fra en startværdi beregner løsningskurven skridt for skridt ved at sige, at den i 'te værdi af B er givet som

$$B_i = B_{i-1} + \frac{dB}{dt}(B_{i-1}) \cdot \Delta t$$

På figur 8 er vist, hvordan dette kan se ud i Excell (med Ludwigs empiribaserede parameterværdier).

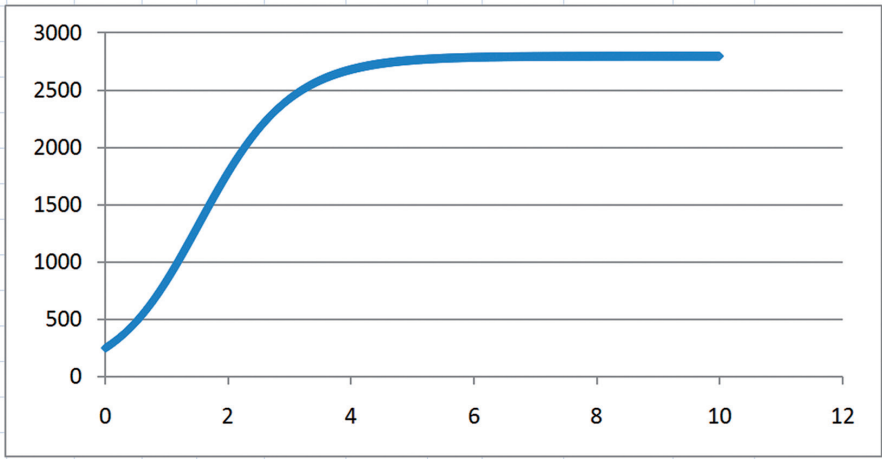
I cellen A2 angives starttiden, i cellen B2 startlarvedensiteten. I cellen C3 beregnes med den opstillede differentialligning, den til startværdierne hørende værdi af $\frac{dB}{dt}$. I Excel-notation:

$$=F\$2*B2*(1-B2/M\$2)-I\$2*B2^2/(N\$2^2+B2^2)$$

I cellen A3 beregnes næste tidsværdi med ”=A2+E\\$2” og i B3 næste larvedensitet med ”=B2+C2*E\\$2”. C3 fremkommer ved at kopiere C2. Og derefter fremkommer samtlige rækker ved at kopiere række 3. Den fremkomne graf er baseret på 1000 rækker. For nemheds skyld er der i cellen O2 angivet, hvor populationen slutter, da dette angiver den opnåede ligevægtsværdi.

Denne Excel-opsætning giver rig anledning til at eksperimentere med variationer. Som udgangspunkt er det især startværdien i celle B2 og størrelsen på leverummet angivet i K2, der er de mest interessante parametre at justere på. I figur 9a og 9b

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	
1	t	B	dBdt		dt	r_B	K	α_1	β	K_S	r_s	S	K_B	α	Bslut	
2		0	250	342,3736		0,01	1,52	335	1,11	43200	25440	0,3	7632	2556720	8472	2797,3
3		0,01	253	346,541												
4		0,02	257	350,7448												
5		0,03	260	354,9849												
6		0,04	264	359,2613												
7		0,05	268	363,5738												
8		0,06	271	367,9224												
9		0,07	275	372,3068												
10		0,08	279	376,727												
11		0,09	282	381,1827												
12		0,1	286	385,6739												
13		0,11	290	390,2003												
14		0,12	294	394,7617												
15		0,13	298	399,3579												
16		0,14	302	403,9887												



Figur 8
En opsætning i Excell, der kan simulere Spruce Budworm-udbrud.

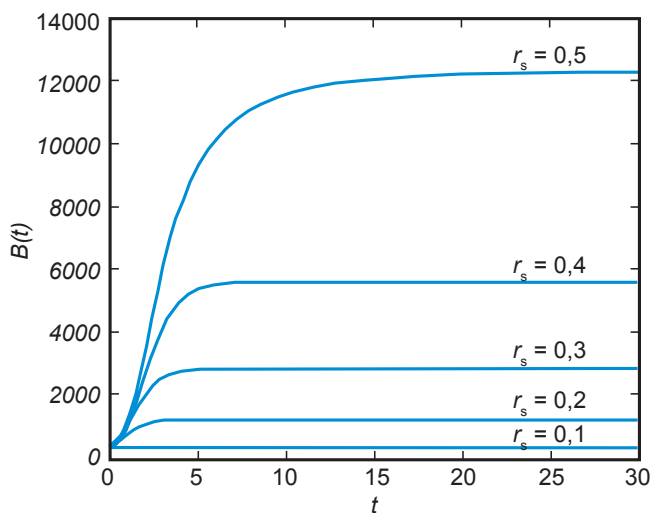
ses kurverne for $B(t)$ når $B(0) = 250$ og r_s varierer. Det ses, at springet fra $r_s = 0,5$ til $r_s = 0,6$ har en radikal effekt. I figur 9a ligger ligevægten i intervallet 250 – 12000. Ligevægten nås inden for ca. 5 år. På figur 9b ligger ligevægten i intervallet 5 – 8,5 millioner. Det virkelig store spring kommer først efter 5 – 10 år, men er overstået på under 5 år. Der er meget brede muligheder for at undersøge kvantitativt videre.

Det ses, at for $r_s = 0,5$ opnås ligevægten på ca. 12.300. Dette er altså populationen, når udbruddet opstår. Vælger vi denne startværdi for larvedensiteten og $r_s = 0,6$, kan man se et godt bud på kurven for et udbrud på figur 10. Udbruddet starter efter 5 år og på 5 år vokser tætheden til ca. 5 millioner. Herefter kan man sætte startdensiteten til 5 millioner og undersøge konsekvensen af fald i værdien af r_s . En analyse vil vise, at densiteten forbliver ”stor” (ca. 60.000) frem til $r_s = 0,0134$, mens densiteten kollapser for $r_s = 0,0133$ og falder til ca. 5, se figur 11.

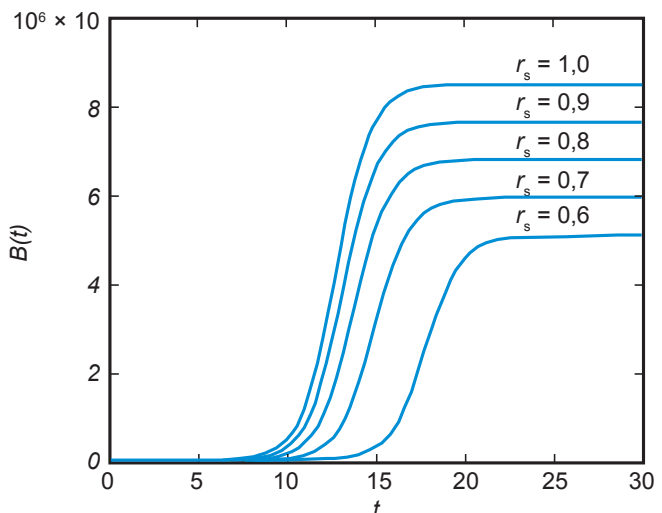
Didaktiske pointer

Vores væsentligste didaktiske pointe med dette eksempel er at vise, at matematik faktisk kan deltage aktivt i løsningen af biologiske problemer. Det er altså ikke nødvendigt at konstruere eksempler kunstigt, når nu der i den virkelige forskningslitteratur findes nogle, som er meget brugbare. Ovenstående kan bruges i såvel et rent matematikforløb om modellering, såvel som i et samspil med biologi, hvor økologisk teori om populationer bør kunne inddrages fra biologisk side.

Rent matematisk er det endvidere en pointe i dette eksempel, at selv matematik der ser kompliceret ud i forhold til det normale indhold i gymnasiet, kan analyseres med de begreber og værktøjer man finder i kernestoffet. Her er det ikke mindst brugen af differentialkvotienter og grafiske afbildninger, der spiller en væsentlig rolle. Der er altså ikke tale om noget, der rent teknisk ligger uden for kernestoffet, men snarere om nogle aspekter og anvendelser, som ligger udover ”det normale”.



Figur 9a Kurven for $B(t)$ ved små r_s -værdier.



Figur 9b Kurven for $B(t)$ ved store r_s -værdier.

Endeligt mener vi, at eksemplet kan bruges som en god introduktion til styrken i modellering med differentialligninger – ja, faktisk er det nok at kende til begrebet differentialkvotient. Der kan startes i de simple eksponentielle modeller, der kan udbygges til logistiske og derpå kompliceres yderligere. En særskilt pointe her er, at selv meget komplicerede differentialligninger kan analyseres kvalitativt og numerisk med for eleverne tilgængelige begreber og værktøjer. Man behøver altså ikke lade sig afgrænse til dem, der findes i formelsamlingen. Vi vil dog anbefale, at man lader eleverne programmere den numeriske algoritme (fx i Excel), så de får fornemmelsen af metodens arbejdsgang, frem for at bruge programmer, hvor ligningen blot tages ind i en ”black box”.

Den sidste pointe lader sig i øvrigt overføre til også at kunne behandle systemer af differentialligninger. Vi vil derfor følge denne artikel op med yderligere en om modellering af Spruce Budworm-udbrud i tre dimensioner, hvor også variablene S og E bliver inddraget dynamisk.

Appendiks: Begreber til analyse af differentialligninger

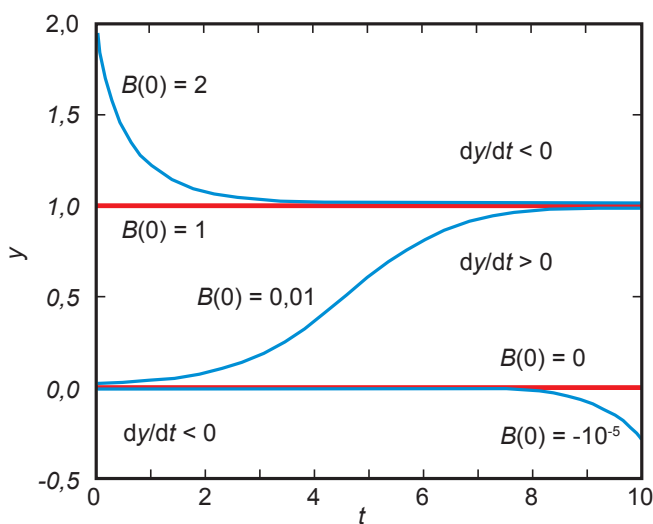
Givet en autonom differentialligning $\frac{dy}{dt} = F(y)$. Da er konstantfunktionen $y(t) = k$ et ligevægtspunkt, hvorom det gælder, at $F(k) = 0$. En sådan konstant-funktion er oplagt en løsning til differentialligningen, fordi en y -vækst på 0 bevarer y uændret og dermed væksten $F(y)$ uændret.

Eksempel:

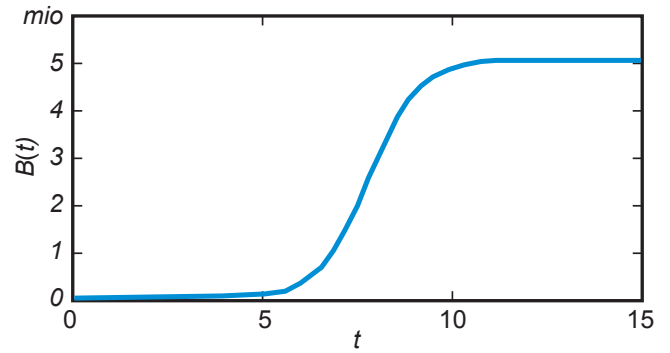
$$\frac{dy}{dt} = ay \left(1 - \frac{y}{K}\right) = 0 \Leftrightarrow y = 0 \vee y = K$$

Vi kalder derfor 0 og K for ligevægtspunkter.

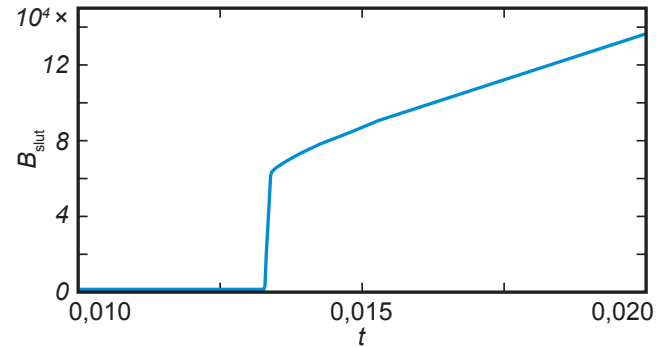
Entydighedsteoremet siger, at to løsningskurver ikke kan skære hinanden. Der er altså kun én løsningskurve til en given differentialligning, som kan gå gennem et givet punkt. Ligevægtspunkterne opdeler altså (t, y) -planen i områder, som andre løsninger må holde sig indenfor, se figur 12.



Figur 12
Logistisk vækst med varierende startbetingelse og parametrene $a = 1$ og $K = 1$.



Figur 10 Kurven for $B(t)$ hvis $B(0) = 12300$ og $r_s = 0,6$.



Figur 11) Slut-værdier for $B(t)$ når $B(0) = 5 \cdot 10^6$.

Samtidigt er $F(y)$ kontinuert. Derfor skifter $\frac{dy}{dt}$ ikke fortegn i de områder, der adskilles af ligevægtsløsninger. Da negative værdier for $\frac{dy}{dt}$ betyder, at kurven aftager og positive at den vokser, vil enhver kurve med startværdi ”tæt” på K gå mod K . Ligevægtspunktet $y = K$ siges derfor at være stabilt. For ligevægtspunktet $y = 0$ gælder, at kurver med start ”tæt” på 0 vil bevæge sig væk fra 0, som derfor siges at være ustabil.

En differentiallignings opførsel kan altså karakteriseres kvalitativt ved at bestemme dens ligevægtsløsninger samt afklare, om disse er stabile eller ustabile.

Referencer

Denne artikel er skrevet med afsæt i følgende fire kilder, som på det varmeste kan anbefales:

- Den originale artikel: *Qualitative Analysis of Insect Outbreak Systems: The Spruce Budworm and Forest* af Ludwig m.fl. i *Journal of Animal Ecology*, 47, 1978 (s. 315-332).
- Den populære undervisningsrettede introduktion: *Man in Competition with the Spruce Budworm*, af Tuchinsky, 1981 på forlaget Birkhäuser (findes på Roskilde Universitetsbibliotek).
- Den moderne lærebogsfremstilling: Afsnittet ”*Spruce Budworm Model*”, side 254-260 i Linda Allen’s ”*An introduction to Mathematical Biology*”, 2006, Pearson Education.
- En kort og let undervisningsrettet introduktion af Steve McKelvey på <http://stolaf.edu/people/mckelvey/envision.dir/spruce.html>

Der er ikke umiddelbart tilgængelig litteratur om modellen på dansk.