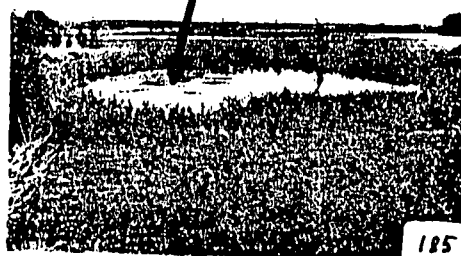
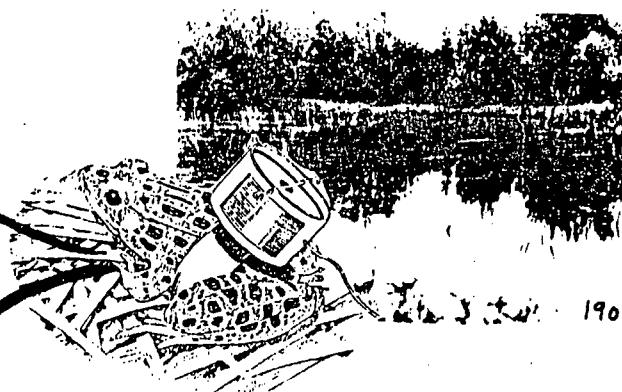


matematiske vandringer



- MODEL BETRAGTNINGER OVER
SPREDNING AF DYR MELLEM
SMÅBIOTOPER I AGERLANDET -



Projektdeltagere:

Per H. Jensen

Lene V. Rasmussen

Vejleder:

Jørgen Larsen

TEKSTER fra

IMFUFA

ROSKILDE UNIVERSITETSCENTER

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

MATEMATISKE VANDRINGER - Modelbetragtninger over spredning af dyr mellem småbiotoper i agerlandet.

af Per Hammershøj Jensen og Lene Vagn Rasmussen

IMFUFA tekst nr. 58/83, RUC. 109 sider. ISSN 0106-6242

RESUME:

Projektet omhandler modelbetragtninger over spredning af dyr (og planter) mellem små afgrænsede biologiske områder, småbiotoper, i agerlandet.

Udgangspunktet er, at mange vilde dyr- og plantearter er truet, idet deres levesteder i de senere år har undergået såvel kvantitative som kvalitative ændringer.

Vi har i rapporten set på ø-teorien som beskrivelsesapparat for spredning af dyr og planter biotoperne imellem. Hensigten er her efter at se på om matematiske beskrivelser af dyrs spredningsmuligheder giver en mere overskuelig tilgang til landskabsplanlægning end den biologiske teori alene.

I forbindelse med dette indeholder projektet overvejelser omkring brugen af matematisk økologiske modeller.

Derefter diskuteres valg af modeltype. Deterministiske og stokastiske modeller behandles, og for de stokastiske modeller ser vi på de modeller, der indtil nu er udviklet for spredning af objekter i tid og rum. Det drejer sig om "Random walk" modeller med analytisk løsning og computersimulationsmodeller. I begge tilfælde omtales eksempler på disse modeller.

Til sidst diskuteres disse modellers anvendelighed til beskrivelse af biotopmønsterets betydning for dyr og planter spredningsmuligheder.

MATEMATISKE VANDRINGER

- MODEL BETRAGTNINGER OVER SPREDNING AF DYR MELLEM SMÅBIOTOPER
I AGERLANDET -

PROJEKTDELTAGERE: Per Hammershøj Jensen
Lene Vagn Rasmussen

VEJLEDER: Jørgen Larsen

RUC 1983

INDHOLDSFORTEGNELSE.

<u>1. INDLEDNING</u>	<u>1</u>
1.1 UD GANGSPUNKT	2
Præsentation af gruppen	2
Projektets idebaggrund	2
Opsummering	5
1.2 PROBLEMFORMULERING	6
Foreløbig problemformulering	6
Endelig problemformulering	6
<u>2. SMÅBIOTOPERNES HISTORIE OG NU VÆRENDE TILSTAND</u>	<u>8</u>
Småbiotopernes oprindelse	9
Tilbagegang i antallet af småbiotoper	10
Kvalitative forandringer	12
Opsummering	13
<u>3. BIOLOGISK TEORETISK BAGGRUND</u>	<u>15</u>
Barrierer	16
Korridorer	17
Trædesten, hvilesteder	17
Areal	18
<u>4. OVERVEJELSER OM KRING MATEMATISKE MODELLER</u>	<u>20</u>
Matematisk-økologiske modeller og deres formål	21
Forenklinger	22
Biologiske forsimplinger	23
Matematiske forsimplinger	23
Forholdet mellem model og virkelighed	24
<u>5. VALG AF MODELTYPE</u>	<u>25</u>
5.1 SPREDNING AF DYR OG PLANTER	27
Opsummering	28
Modelvalg	29

5.2 DETERMINISTISKE OG STOKASTISKE MODELLER	30
Deterministiske modeller	30
Stokastiske modeller	31
Sammenligning af deterministiske og stokastiske modeller	33
5.3 DESKRIPTIVE MODELLER	36
Statistiske modeller	36
Klassifikationsmodeller	38
 6. STOKASTISKE MODELLER MED ANALYTISK LØSNING	
<u>ANDRE MODEL-TILGANGE</u>	<u>43</u>
6.1 STOKASTISKE MODELLER MED ANALYTISK LØSNING	43
Random walk model i en dimension	44
Eksempler på diffusion i en dimension	45
Random walk model i to dimensioner	49
Eksempler på diffusion i to dimensioner	50
Opsummering	54
6.2 ANDRE MODEL-TILGANGE	55
 7. COMPUTERSIMULATIONSMODELLER	<u>58</u>
7.1 OM MONTE CARLO SIMULATION	60
7.2 HAGERSTRANDS DIFFUSIONSMODEL	62
Modellen	62
Modelkontrol	67
Opsummering	69
7.3 SPREDNING AF FOLK OG KULTURER I POLYNESIEN	70
Modellen	70
Oversigt over simulationsprocessen	72
Modelkontrol	75
Opsummering	75
7.4 ØKOLOGISKE SIMULATIONSMODELLER OVER SPREDNING	76
Kitchings model	76
Siniff og Jessens model	77
Programmet for Kitchings model	81
Resultater	83
Modelkontrol for Kitchings model	84
Modelkontrol for Siniffs model	87
Opsummering	88

8. DISKUSSION	89
---------------	----

Modeltype	90
-----------	----

Modellen	90
----------	----

Modeldiskussion	94
-----------------	----

BILAG	97
-------	----

Bilag 1	98
---------	----

Bilag 2	100
---------	-----

LITTERATURLISTE	104
-----------------	-----

1. INDLEDNING.



1.1 UD GANGSPUNKT.

Denne rapport er udarbejdet af to studerende på matematik overbygningen, RUC, i forbindelse med gennemførelsen af modul 2. Projektet er afviklet på RUC i perioden fra 1. september 1982 til 1. februar 1983.

Præsentation af gruppen.

Vi er begge uddannede som biologer. Derfor har vi i projektet lagt vægt på at forbinde vores tidligere arbejde i biologi med vores matematikuddannelse. Derudover er vi begge lærere, og er derfor interesserede i at kunne forbinde vores matematiske og biologiske baggrund i undervisningssituationen.

Vi har i projektet arbejdet videre i forlængelse af vores specialeområder som biologer for at se om en matematisk tilgang kunne afklare og anskueliggøre nogle af de biologiske problemstillinger, vi har været inde på.

Projektets idebaggrund.

Formålet med projektet er at udvikle nogle modelbetragtninger over spredning af dyr/planter mellem småbiotoper i det danske agerland (ved småbiotoper forstår vi mergelgrave, småsøer, små lunde, hegn, grøfter m.m.). Disse modelbetragtninger vil vi bruge til at vurdere, hvor sammenhængende småbiotopmønstret er i et område. Kort sagt, alt efter hvor let dyrene har ved at komme rundt mellem småbiotoperne i et område, opfattes biotopmønstret som mere eller mindre sammenhængende.

Der er en begyndende tendens til - på forskellige planer, - at interessere sig for betydningen af den tilbagegang i antallet af småbiotoper, der er foregået i en årrække.

I de sidste par år har der i amterne foregået et stort registreringsarbejde af småbiotoper, især af småsøer. Desuden er søer over 0,1 ha blevet omfattet af fredningslovens § 43. I henhold til denne lov må der ikke ske ændringer af naturlige søers tilstand uden tilladelse fra amtsrådet (Miljøministeriet 1978). Der er med denne lov skabt lovhjemmel for bevarelse af små vådområder. Loven har dog begrænset

betydning, da de berørte lodsejere ofte ikke er bekendt med loven, og lovens overholdelse ikke kontrolleres.

På RUC har der i flere år været arbejdsgrupper, der har beskæftiget sig med registrering af tilbagegang i antallet af småbiotoper, Byrnak m.fl. 1979 og andre. Foruden en historisk gennemgang af småbiotopers tilbagegang, har disse projekter været baseret på et ønske om at afklare, hvilke forarmelser i den danske natur en reduktion i antallet af småbiotoper kunne medføre. Et flerårigt forskningsprojekt på RUC har foretaget et omfattende registreringsarbejde for at afdække, hvordan biotopmønsteret har set ud og ser ud i dag i det danske agerland. I denne forbindelse er der i 4 km² områder blevet registreret hegn, grøfter, småbeplantninger, vådområder m.m. 13 steder i Østdammark (personlig samtale Peder Agger og Jesper Brandt). Arbejdet er suppleret med teoretiske overvejelser over biotopmønsterets betydning for forekomsten af vilde dyr og planter i agerlandet ud fra en øteoretisk synsvinkel (herom senere) (Biotopgruppen 1982). I denne rapport kommer gruppen i slutningen ind på en række anvisninger, der synes at give en fornuftig planlægning af biotopmønsteret, fig 1.1. Det er en slags vejledning i landskabspleje, der vil kunne føre til en ændring af den nuværende udvikling.

Vi startede vores projekt som et forsøg på at opstille et index, der kunne sammenfatte disse "design principper" og eventuelle andre forhold på en enkel matematisk måde. Det ville selvfølgelig være fordelagtigt med et enkelt matematisk udtryk, der kunne anvendes således, at man ud fra sine undersøgelser kunne udtrykke en sammenhang mellem biotopmønsteret og antallet af plante- og dyrearter i området.

Det omtalte index skulle ikke bare udtrykke den rumlige udstrækning af biotoper i landskabet. Det skulle udtrykke den rumlige placering og udstrækning i forhold til dyrs og planters udbredelsesmuligheder.

Et incitament til projektet er derfor at udvikle et beskrivelsesapparat for spredning (og dermed også isolation) af dyr og planter mellem småbiotoperne og bidrage med yderligere argumenter til, at småbiotoper bevares som naturelement.

Et andet incitament til at behandle dette emne er i forhold til vores fremtid som undervisere. Det er der flere grunde til. Vi mener øteo-

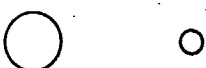
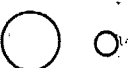
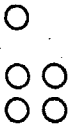
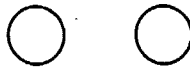
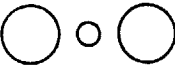
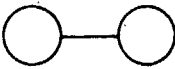
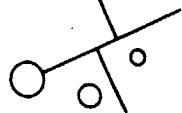
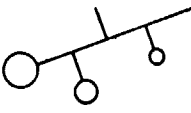
DÅRLIGERE		BEDRE	
	AFSTAND		lille afstand, store immigration, store artsindhold,
	STØRRELSE		stort areal, store bestande, mindre extinctionsrate, store artsindhold,
	FORM		mindre randzone, færre opportunister, flere specialister, store artsindhold,
	AREALVARIATION		store nicherigdom, store artsindhold,
	TRÆDESTEN		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	KORRIDOR		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	SPREDNINGSNET		mindre barriere, store immigration, store artsindhold,
	TRUNKERING		stort areal, store bestande, mindre extinctionsrate, store artsindhold,
	HABITATDIVERSITET		store nicherigdom, store artsindhold,
	BESKYTTELSSEZONE		færre katastrofer, store artsindhold,
UNGE BIOTOPER	ALDER	GAMLE BIOTOPER	færre opportunister, flere specialister, store artsindhold,
PLANTER ELLER BIOTOPER AF SAMME (ENS) ALDER	ALDERSVARIATION	ALDERSSPREDNING I BIOTOPER SÅVEL SOM TRÆER	store nicherigdom, store artsindhold
PLANTEDE OG ETABLEREDE BIOTOPER	HISTORIE	RESTER AF OPRINDELIG NATUR SELVGROET OG SPONTANE NATURFÆNOMENER	hjemmehørende arter giver flere nicher til andre arter, store artsindhold

Fig. . Design-principper for biotopmønstre. (Biotopgruppen 1982)

rien er et oplagt emne til at vise økologiske principper med, og anvendt i forbindelse med småbiotopernes funktion i det omgivende land, er det en måde at henlede elevernes/kursisternes opmærksomhed på det nære miljø omkring dem. Ligeledes ser vi det som en mulighed, med et emne som dette, at arbejde med temaundervisning fremfor fagopdelt undervisning. Ved en videre udvikling af dette projekt ligger der nogle muligheder for at integrere de nuværende fag biologi, geografi og matematik om nærmiljø, forvaltning og meget mere. Endelig er der på mange skoler efterhånden installeret små datamaskiner, vi vil derfor gerne have et overblik over nogle modelkørsler på disse, således at vi kan lære eleverne/kursisterne at bearbejde indsamlede datamaterialer på fornuftig og kritisk vis.

Opsummering.

Projektet er ment som en slags "udredning" omkring en lille del af problematikken om småbiotopudviklingen i Danmark. Vi håber således, det kan bruges i videre forskningsarbejde på geografi/biologi institutionerne på RUC.

Endvidere er vi overbeviste om, at dele af rapporten kan benyttes (i bearbejdet form) i undervisningen i gymnasiet o.l. Det er specielt de meget underholdende simulationsmodeller til sidst i projektet, der vil kunne danne udgangspunkt for diskussioner om model kontra virkelighed, sandhedsværdi og anvendelse af computere i forudsigelser.

1.2 PROBLEMFORMULERING.

Foreløbig problemformulering.

Vi startede som nævnt med at ville konstruere et index, der skulle give et mål for, hvor sammenhængende (eller isoleret) et områdes biotoper var.

Traditionelt bruger man index-metoden til at vise noget om et bestemt forhold, som egentlig er umuligt at måle. Man kan tænke på et forureningsindex, et prisstigningsindex eller et ariditetsindex som eksempler.

Et forureningsindex kan bruge de forskellige dyrearters resistens overfor forurening som et udtryk for forureningen. Hvis der er mange "forurenings-resistente" arter og få af de følsomme arter, så er området forurennet.

Prisstigningsindexet udregnes ved at tage prisstigningerne på forskellige udvalgte varer, tjenesteydelser, boligudgifter o.s.v. Disse prisstigninger vægtes i et bestemt forhold til hinanden. Til sidst fås noget, som siges at udtrykke prisstigningerne.

Ariditetsindexet kan f.eks. tage den årlige middelnedbør og dividere med den årlige middel evapotranspiration. Det er et groft mål, som ikke tager hensyn til nedbørens fordeling på de enkelte måneder.

Hvis vi skulle overføre disse tanker på vores projekt, så bestod opgaven i at analysere os frem til forskellige faktorer, som kunne have betydning for et områdes sammenhængsgrad og vægte disse faktorer nogenlunde korrekt i forhold til hinanden. Til sidst kunne vi så nå frem til at sammenstille disse faktorer i form af et index, som vi så siger udtrykker biotopernes sammenhængsgrad.

Vi forlod ret hurtigt i projektforsløbet dette mål. Den tilgængelige viden på området var for sparsom til at opstille et index. Så det var ikke muligt at udrede, hvad de betydende faktorer i et sådant index skulle være.

Endelig problemformulering.

I stedet for fandt vi det relevant at undersøge selve dynamikken i spredningen af vilde dyr og planter. Vi ville derfor udtrykke spredningen af dyr (og planter) i tid og rum.

Vores overordnede problemstilling er derfor:

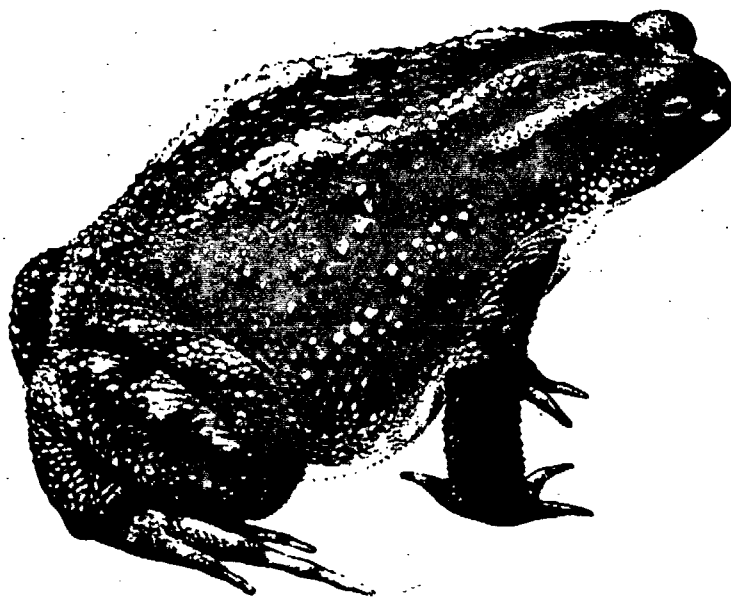
På hvilken måde kan matematiske modeller udtrykke spredningen af dyr (og planter) i tid og rum; og i hvor stor udstrækning kan modellerne hjælpe med til at afklare, hvad der i biotopmønsteret har betydning for dyrs (og planter) spredningsmuligheder?

Gennem besvarelsen af dette overordnede mål, kan vi ligeledes få opfyldt vores ønske om at lære noget om forskellige modeltyper og deres muligheder og begrænsninger.

Vi vil med projektet se, hvor langt vi kan komme i besvarelsen af følgende spørgsmål:

- Hvilke idealiseringer er nødvendige for at kunne bygge modellen?
- Er disse forsimplinger såvel matematisk som biologisk forsvarlige?
- Eksisterer der tilstrækkeligt med empiri til at kunne opstille modellen?
- Hvilke typer af modeller vil kunne give en indgang til modellen?
- Hvor langt kan vi komme med den enkelte modeltype i beskrivelsen af isolation?
- Er det ud fra det nuværende grundlag muligt at give nogle indfaldsvinkler til opbygningen af en matematisk model over biotopstrukturen og isolation i denne?
- Giver de matematiske beskrivelser en mere overskuelig tilgang til problemerne i forbindelse med landskabsplanlægning end den "rå" biologiske viden. Er en sådan model overhovedet relevant?

2. SMÅBIOTOPERNES HISTORIE OG NUVÆRENDE TILSTAND.



2. SMÅBIOTOPERNES HISTORIE OG NUVÆRENDE TILSTAND.

Vi vil i dette afsnit kort beskrive småbiotopernes oprindelse og historie og påpege den store tilbagegang, der er sket i antal i dette århundrede. Derudover vil vi se på de kvalitative ændringer, der er sket i det omgivende miljø, de dyrkede marker.

Småbiotopernes oprindelse.

Vi har valgt kun at beskæftige os med én type af småbiotoper i denne sammenhæng, nemlig småsøer. Det er de p.t. bedst registrerede og indeholder det største spektrum af habitater. Der findes såvel kunstige (mergelgrave, tørvegrave, grusgrave o.lign.) som naturlige søer (lavninger, dødishuller o.lign.) I Vejle kommune er således 52% af søerne naturlige (71 ud af 126 undersøgte søer), resten er kunstige, se tabel 2.1. (Jørgensen 1979)

Tabel 2.1. Vejle kommunes småsøer fordelt efter søtype. (Jørgensen 1979)

	Antal	Procent
Lavning	71	52
Mergelgrav	19	14
Tørvegrav	1	1
Grusgrav	2	2
Opstemning	12	9
Branddam	27	20
Andet	4	3
Ialt	136	101

136 af kommunens 274 søer er undersøgt. Der findes ingen større søer i kommunen (større, dvs over 1oha).

Naturlige søer: De naturlige søers oprindelse går tilbage til sidste istid.

Kunstige søer: I 1800-tallet ændredes landbruget fra en feudalistisk struktur med godsejere og fæstere til en mere kapitalistisk funderet form med et stort antal selvejende bønder og godser med købt arbejdskraft (Byrnak 1979). Der skete samtidig en stor stigning i landbrugsproduktionen, dels ved indlemmelse af nye arealer, dels ved forbedret teknologi. Der blev oprettet en lang række husmandsbrug. Disse var ofte placeret på marginal jorde (inclusiv sø- og moseområder), som ved

ihærdig indsats blev inddraget i landbrugsarealet. Efter landbrugskrisen i 1820-erne blev der udført en del jordforbedrende arbejde. Moser og andre vandlidende arealer især på øerne og det østlige Jylland blev drænet, mens man i det øvrige Jylland satsede på hedeopdyrkning (Byrnak 1979).

Mergelgrave: I perioden 1840-1880 anvendte man især mergel til jordforbedring. I denne periode opstod der selvsagt mange mergelgrave. På øerne og i Østjylland var det almindeligt på de gode jorde, at næsten hver anden mark havde en mergelgrav (Byrnak 1979). Kalkning har generelt erstattet mergling efter århundredeskiftet.

Tørvegrave: Allerede før 1800-tallet var store skovområder blevet ryddet. Denne udvikling fortsatte i 1800-tallet og træ blev efterhånden en mangleware. Derfor fik tørv en stadig større betydning som brændsel, og der opstod mange tørvegrave (Byrnak 1979).

Grusgrave: Grusgrave er formentlig opstået fra midten af 1800-tallet og frem til idag, især i forbindelse med store lokal trafik anlæg (Byrnak 1979)

Sammenfattende kan siges, at størstedelen af de kunstige småsøer er opstået i 1800-tallet. De er placeret på arealer, som har været udnyttet til landbrugsproduktion, og de har haft en driftsmæssig betydning.

Tilbagegang i antallet af småbiotoper

Vi har også valgt at illustrere tilbagegang i biotopantal ved småsøer. Desuden vil vi se på hvilke typer af småsøer som nedlægges. Det bilde, der gør sig gældende for tilbagegang i antallet af småsøer, har vi en formodning om også gælder for andre småbiotoper som hegn, grøfter m.m. Dette bekræftes af Byrnak m.fl. 1979 i en undersøgelse af småbiotopers historiske udvikling i nogle udvalgte områder i Hornsherred. Denne rapport viser tilbagegangen i småsøer og moser under et i henholdsvis Sønder Vestud sogn (Møn) og en del af Hornsherred (mellem Munkholmbroen og Lundby) i de sidste ca. 100 år (Byrnak 1979). Tabel 2.2 og 2.3.

I de to områder tilsammen er der sket en reduktion i antallet på 56% (110 ud af 197 er forsvundet) og i arealet på 37% (10,5 ha ud af 28,5 ha).

Tabel 2.2 Søernes tilbagegang i antal og areal i Sønder Vestud.
(Byrnak 1979)

- i 1888/89 var der i alt <u>27</u> småsøer
med et samlet areal på2,0ha
- i 1978 var der i alt <u>10</u> småsøer
med et samlet areal på0,8ha

Over hele undersøgelsesperioden er antallet således reduceret med 63% og arealet med 62%.

Tabel 2.3 Søernes tilbagegang i antal og areal i Hornsherred.
(Byrnak 1979)

- i 1894/96 var der i alt <u>170</u> småsøer
med et samlet areal på26,8ha
- i 1978 var der i alt <u>77</u> småsøer
med et samlet areal på17,5ha

Over hele undersøgelsesperioden er antallet således reduceret med 55% og arealet med 35%.

Reduktionen i søernes antal er større end reduktionen i søernes areal hvilket indikerer, at det især er de mindste småsøer, som er forsvundet i de to beskrevne områder.

Årsagerne til småsøernes tilbagegang kan findes i landbrugets udvikling. I begyndelsen af 1900-tallet og til dels i slutningen af 1800-tallet var nedlægning af søerne begrundet med et ønske om at inddrage uopdyrkede områder i landbrugsarealet. Efter 1940-erne var der yderligere en tendens til udvikling af rationelle storlandbrug (Byrnak 1979).

Inddragelse af nye landbrugsområder ved dræning påbegyndtes allerede i begyndelsen af 1800-tallet. Afvandingen startede først på øerne og i Østjylland, men udviklingen accelererede på landsplan fra midten af 1830-erne. Dræningen stagnerede sidst i 1950-erne, herefter var der mere tale om omlægningen af dræningen (Byrnak 1979).

I 1900-tallet er landbrugsproduktionen steget meget. Dette skyldes en omfattende mekanisering og specialisering. Hermed følger fordele ved stordrift, idet den øgede mekanisering stiller krav om ensartede og store marker (Byrnak 1979). Med denne udvikling følger et ønske om, at inddrage moser, tørve- og mergelgrave og andre småsøer i omdriften. Dette øger landbrugsarealet, men det vigtigste er, at det øger effektiviteten af de store maskiner.

Det er som beskrevet ovenfor især de mindste småsøer (vandhuller), som ønskes fjernet, og som derfor fyldes op. Tabellen 2.4. viser at denne udvikling ikke er afsluttet.

For Vejle kommune gælder det, at 40% af de 136 undersøgte småsøer er truet af tørlægning, tilgroning eller opfyldning (Jørgensen 1979).

Tabel 2.4 Oversigt over antallet af vandhuller, der er truet af ødelæggelse i Vejle kommune (Jørgensen 1979).

Trussel	Antal
Udtørring	32
Tilgroning	19
Opfyldning	21
Jord	12
Sten	16
Byggeaffald	7
Halm	7
Skrot	8
Husholdningsaffald	11
Grene	11
Andet	2
Møddingvand	2

Den enkelte sø kan være truet på flere måder, f.eks. både af udtørring og opfyldning. Man kan derfor ikke summere antallet af trusler i tabel 2.4, men må vurdere dem enkeltvis.

Kvalitative forandringer

Det er ikke blot de kvantitative ændringer, der har betydning når spredningsmuligheder mellem småbiotoper betragtes. Samtidig med nedgangen i antal er dyrkningsmåden af det omgivende land ændret.

Vi vil her kun ridse nogle af de ændringer op, der fører til at dyr og planter eksistensmuligheder forringes udenfor biotopen, og dermed forøger barrieren for spredning mellem småbiotoperne. En dybere gennemgang findes hos Biotopgruppen (1982).

1. Ændrede afgrøder. Kornarealet er i stadig vækst på bekostning af roe- og græsarealer. I 1981 var kornarealet (helt overvejende byg) på $1787 \cdot 10^3$ ha, mens roe- og græsareal m.m. var på $1100 \cdot 10^3$ ha (statistisk tiårsoversigt 1982). Den tilsvarende arealfordeling var i 1950-54 for kornareal $1311 \cdot 10^3$ ha og roer, græs m.m. $1791 \cdot 10^3$ ha (Bælum 1973). Det betyder færre vintergrønne marker. Endvidere betyder den ensidige dyrkning af korn år efter år, at der sker en ensretning af plantesamfundene og en forringelse af jordens struktur (Biotopgruppen 1982). Alt dette betyder, at dyrs spredningsmuligheder i dette ensartede miljø forringes, da fourageringsmuligheder og tilflugtsmuligheder er mindsket..

2. Ændrede dyrkningsmetoder.

Anvendelsen af herbicider i stærkt øgede mængder har især ramt forekom-

sten af vilde planter i markerne. Dette er sket med en forskydning fra flerårige til etårige ukrudtsarter (Biotopgruppen 1982). Fra pesticider, der nu også anvendes "forebyggende" foruden i bekæmpelsesøjemed, kendes der flere eksempler på, at disse gifte er blevet akkumuleret i fødekæden, hvor især de sidste led bliver ramt (rovdyr)..

Desuden er anvendelse af kunstgødning øget betydeligt som følge af manglende husdyrhold, især på øerne. Kunstgødning udvaskes lettere og bevirker en stærk eutrofiering i småsøer, moser, vandløb m.m. Disses artsammensætning af dyr reduceres og en anden vegetation vinder frem herved. Som eksempel kan nævnes at vegetationen vokser op og skygger for vandets opvarmning, hvorved paddernes ynglesucces kan anfægtes (Fog m.fl. 1981).

3. Endrede bearbejdningsmetoder.

Halmafabrænding og den øgede trafik med tunge redskaber i markerne er med til at nedsætte jordsøgende og jordboende organismers eksistensmuligheder.

Opsummering.

Når antallet af småbiotoper går ned, øges afstanden mellem de tilbageværende, og korridorer i form af hegn, grøfter med videre bortfalder. Det forringer dyrenes spredningsmuligheder.

Men yderligere bliver spredningsmulighederne for vilde dyr og planter reduceret ved at barriererne bliver større som følge af den ensidige landbrugsproduktion. Denne kommer også til at påvirke dyrenes eksistensmuligheder i selve biotopen, hvor antropogene påvirkninger nemt får følger på grund af småbiotopernes ringe areal. Det kan illustreres med følgende eksempel:

Fra tidligere år (især 1940-erne) foreligger der registrering af paddeder på 525 lokaliteter og krybdyr på 80 lokaliteter, som igen undersøgtes i 1981. 44% af lokaliteterne var uforandrede, 33% lidt forandrede, 11% meget forandrede og 12 % var helt forsvundet. Af de små vandhuller var alene 26% forsvundet. Men på 2 trejdedele af lokaliteterne var der en hel eller delvis tilbagegang af paddearter, og på ca. halvdelen af stederne var alle arter væk. Egentlig biotoptab kan således kun "forklare" en fjerdedel af paddelokaliteternes forsvinden. (Fog citeret af

3. BIOLOGISK TEORETISK BAGGRUND.



3. BIOLOGISK TEORETISK BAGGRUND.

Den biologiske teori der ligger til grund for denne rapport, er beskrevet af Mac Arthur og Wilson (1967). De beskæftiger sig med øers størrelse og geografiske isolation og hvad det betyder for artsdiversiteten på øerne.

I forbindelse med vores problemstilling findes i Biotopgruppens forskningsrapport fra 1982 en gennemgang af ø-teorien og de enkelte begreber anvendt i ø-teorien i forhold til småbiotoper. Det ligger udenfor denne rapports område at indgå i en detaljeret redegørelse af begreberne i form af referater fra andre undersøgelser o.lign.

Det der har interesse for os, er den del af ø-teorien, der beskæftiger sig med spredning af arter eller taxomer mellem de enkelte øer.

Ved spredning vil vi i denne rapport forstå sandsynligheden for at en given organisme når fra én biotop til en anden med "succes" (dvs. sandsynligheden for at den ikke dør undervejs).

Under denne spredning kan landskabet opfattes som bestående af et system/mønster af biotoper og barrierer, korridorer, trædesten og hvilesteder mellem biotoperne. Dette vil vi betegne som områdets biotopmønster.

Alt efter artens eller taxomens muligheder for at sprede sig mellem biotoperne, kan en biotop betragtes som mere eller mindre isoleret.

I vores problem er det ikke øer, men landøer, vi beskæftiger os med. En landø bliver anvendt som betegnelse for et relativt homogent afgrænset område (småbiotop), hvor arterne kan opretholde bestande, omgivet af områder hvor de yanskeligt (eller slet ikke) kan klare sig, Disse områder adskiller sig markant fra småbiotoperne i økologisk sammensætning, og dermed udgør de en barriere for spredningen.

Barrierer.

Om en art er til stede på en ø er foruden de "biologiske betingelser" afhængig af øens geografiske placering i forhold til andre øer. Ved større afstand øerne imellem vil udvekslingen af arter vanskeliggøres. Afstanden mellem øerne har forskellig betydning alt efter hvilke arter,

der betragtes.

I agerlandet med småbiotoper er udvekslingen af arter småbiotoperne imellem vigtig, da småbiotopen netop p.gra. deres ringe størrelse let vil blive udsat for katastrofer (her både naturlige og menneskeskabte). Disse katastrofer kan føre til en arts uddøen i småbiotopen, og det er derfor nødvendigt med spredning af arter fra andre småbiotoper til genetablering/genkolonialisering af arten i den pågældende biotop. Sandsynligheden for genetablering af artens tilstedeværelse i småbiotopen er således afhængig af afstanden.

Det er ikke alene afstanden, der udgør en barriere for udveksling af arter mellem småbiotoperne, men i høj grad også karakteren/beskaffenheden af småbiotopernes omgivende miljø. Her kan der være tale om marker med forskellige afgrøder, med dertilhørende anvendelse af forskellige slags og mængde af pesticider o.lign., og hvorvidt marken ligger brak i en periode eller ej.

Det er artsspecifikt, hvad der er barriere. For de aquatiske arter er landjorden en håndgribelig barriere. En asfalteret vej er f.eks. ikke en barriere for en fugl, men for en padde er det ofte en uoverkommelig barriere, således at der ikke forekommer nævneværdig udveksling af arter mellem 2 områder adskilt af en bred vej.

Ved barrierer forstår vi dermed dels afstanden mellem biotoperne og dels beskaffenheden af området der omgiver biotoperne.

Korridorer.

I agerlandet kan der forekomme områder, der kan fungere som korridorer mellem småbiotoperne. Det er områder, der kan fungere som vandringsveje, idet raste-, beskyttelses- og fourageringsmuligheder er til stede. Det betyder at en art lettere vil kunne spredes mellem småbiotoperne og dermed reduceres betydnngen af afstanden.

I vores problemstilling opfattes hegn, grøftekanter o.lign. som korridorer mellem vandhuller og mindre beplantninger for f.eks. padder.

Trædesten, hvilesteder.

Spredningen mellem 2 biotoper kan foruden korridorer blive nemmere,

hvis der er trædesten mellem biotoperne. Mac Arthur og Wilson (1967) definerer trædesten som en ø, der ligger nærmere den ø, indvandringen oprindelig er foregået fra, således at vandrende arter vil benytte træstenen til en nemmere måde at komme til indvandringsøen på. Det er desuden en forudsætning at arterne, der bruger trædestenen, skal kunne etablere en population på trædestenen.

I vores forbindelse er det mere interessant at beskæftige sig med øer, hvor arten ikke kan etablere en population på stedet, men som kan fungere som raste og fourageringssted. Disse kaldes hvilesteder.

Areal.

Arealet af småbiotoperne er af betydning.

I forbindelse med småbiotoperne er denne problematik mest relevant i forhold til, hvor let en katastrofe indtræder. Småbiotoperne kan opfattes som bestående af en relativ stabil zone (kernezone), som ligger centralt i biotopen beskyttet af en yderzone (randzone), der i højere grad er udsat for påvirkninger fra omgivelserne, det være sig naturligt forekommende påvirkninger (f.eks. klimasvingninger) eller menneskeskabte påvirkninger (f.eks. støj, biocider o.s.v.).

Randzonen er for småbiotoperne relativ stor, da arealet af selve småbiotopen er relativt lille. Det betyder at området har en øget sandsynlighed for at komme ud i katastrofer, hvilket i første omgang især vil ramme de bestande, der i forvejen er små.

For padder er der en nedre grænse for, hvor de yngler, idet vandhullet skal have en vis størrelse, så udtørring undgås i perioden inden voksenstadiet. Ligeledes er der en øvre grænse for, hvor padder yngler. I en undersøgelse over paddernes udbredelse i vandhuller i Århus kommune, blev der registreret flest padder i vandhuller under 0,1 ha 201 lokaliteter ud af ialt 320 paddelokaliteter, d.v.s. 63 %, var under 0,1 ha (Skriver 1981).

Et af de centrale punkter i øteorien er artsantallets afhængighed af øens areal, jo større arealet af øen er jo flere arter.

Mac Arthur og Wilson (1967) har beskrevet artsantallets afhængighed af øens areal ud fra følgende ligning:

$$S = c A^z$$

hvor S = artsantallet for en given taxom på øen

A = arealet

c = område- og artsgruppe specifik konstant

z = konstant, der ikke ændres væsentligt med taxom eller region

Dette forhold er også forsøgt overført til problematikken omkring landøer. Se figur 3.1.

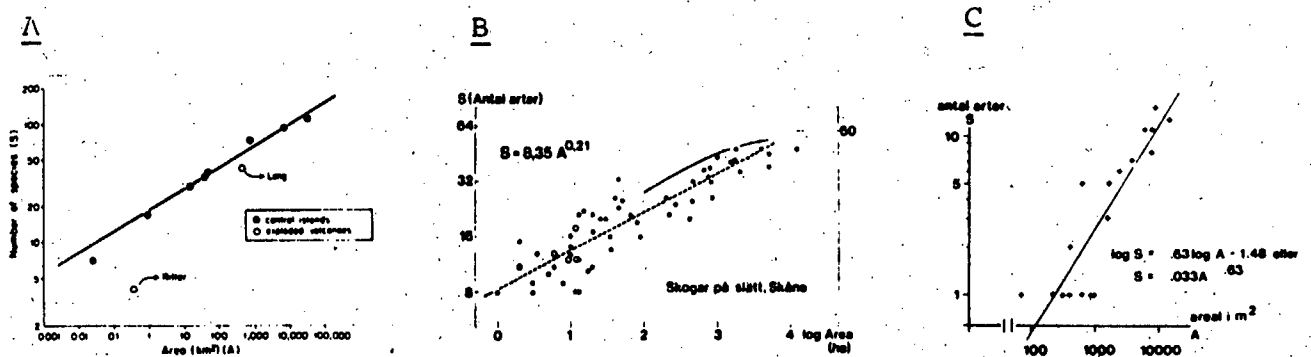


Fig 3.1. Tre eksempler på artsantal/ø-areal relationer.

A. Fugle på øer ved New Guinea efter Diamond 75, B. Fugle i i skånske skove efter Svensson 78, C Fugle i agerlands-biotoper i et 4 km^2 stort landbrugsområde med ialt 22 moser og mangelgrave. Hornsherred, fra en pilotoptælling i 1979 (Biotopgruppen, upubl.)

(Biotopgruppen 1982)

Vi vil ikke komme nærmere ind på denne formel, da vore småbiotopers areal ligger inden for et snævert interval.

Graden af småbiotopers isolering bestemmes som ovenfor af afstand indbyrdes, barrierers og korridorers art og størrelse set i forhold til den enkelte art eller taxom.

4. OVERVEJELSER OMKRING MATEMATISKE MODELLER.



4. OVERVEJELSER OMKRING MATEMATISKE MODELLER.

(Afsnittet er skrevet med inspiration fra tidligere RUC-projekter, Jeffers 1978, m.m.)

Vi vil i dette afsnit behandle matematisk modelbygning over økologiske emner. Det er meningen herigennem at anskueliggøre nogle af de problemer, der er forbundet med modelkonstruktion på økologiske emner, inden vi i kap. 8 behandler modelkonstruktion inden for vores problemområde, nemlig spredning af arter småbiotoper imellem i det danske agerland.

Matematisk-økologiske modeller og deres formål.

En matematisk model er en symbolsk fremstilling af en del af virkeligheden. Forstået på den måde, at de objekter, der indgår i modellen, er sammensat og karakteriseret ved matematiske relationer. Modeller af økologiske/biologiske områder vil derfor være forenklet i forhold til den virkelighed, der beskrives. Dette skyldes, at modellen netop ved sin forenkede fremstilling skulle være mere håndterbar at arbejde med, end at arbejde med hele det komplekse økosystem.

Formålet med at bygge matematisk-økologiske modeller er derfor at åbne mulighed for bedre at kunne forstå og overskue komplicerede forhold i et økosystem. I denne forbindelse er det naturligvis foruden forståelse af økosystemet meningen, at udvikling af matematiske modeller kan bidrage til en dybere erkendelse af dynamikken i systemet.

Derudover er der en om sig gribende interesse for at se på matematiske modellers anvendelse som redskab for at udtale sig om, hvordan et økosystem vil udvikle sig ved givne ydre påvirkninger.

I forbindelse med udviklingen af en matematisk model over et økosystem er det derfor vigtigt at se på, hvilke forhold, det er, der ønskes afdækket ved modellen. Disse forskellige synsvinkler, som kan anlægges på problemet, vil naturligvis få konsekvenser for, hvilken model man i givet fald vælger. Om det er fiskeriøkonomiske interesser, forureningsbekæmpelse, planlægning af ressource udnyttelse eller andet.

Men modellens opgave er ikke blot at besvare spørgsmål, men også at rejse dem. Gennem arbejdet med modeller kan der identificeres nye

uerkendte faktorer og forbindelser, der kan vise sig at være afgørende. Modelarbejdet kan således inspirere til feltarbejde og forsøg - som i sidste ende er den eneste kilde til ny viden - i modsætning til nye spekulationer.

Forenklinger.

En matematisk models formelle repræsentation af virkeligheden medfører et informationstab.

Der er derfor en balance mellem at forenkle så meget, at modellen bliver håndterlig, uden at der er tabt så megen information, at modellen er uinteressant, fordi den har fjernet sig helt fra den komplekse virkelighed, der skulle beskrives.

Den modsatte grøft, at forsøge at fremstille virkelighedstro matematiske modeller, medfører ofte at modellerne bliver så sammensatte og uigennemskuelige, at de ikke bidrager til en større erkendelse.

Det er svært at bestemme det optimale niveau for forfinelse i modellen. Umiddelbart skulle man tro, at en indbygning af mange subsystemer i modellen ville betyde, at den bedre efterlignede det komplicerede i det virkelige system. Selvom dette argument lyder intuitivt rigtigt, så forholder det sig ikke helt sådan. Beregninger over den totale usikkerhed ved modelforudsigelser har vist et mere kompliceret mønster. De systematiske skævheder i forudsigelser ved at abstrahere et virkeligt system ned til nogle få subsystemer er omvendt proportional med kompleksiteten, men der er en medfølgende stigning i usikkerheden, som skyldes fejlmålinger af de enkelte parametre i modellen. Hvis et stigende antal parametre indbygges i modellen, så må hver og en af dem kvantificeres i felten eller ved laboratorie eksperimenter, og disse estimer er aldrig fejlfri. Hvis disse fejl føres videre i simulationen, bidrager de til at gøre modellens forudsigelser usikre. Derfor kan der være en grund til at reducere antallet af subsystemer i sin model. (Jeffers 1978)

Modsætningen mellem forenkling og komplicering i sin modelbygning er overhovedet et af de vanskeligste problemer i processen. Dette dilemma er behandlet i Lange 1982, hvor han efter at have undersøgt en systematisk udvalgt mængde af tidsskriftartikler indenfor matematisk økologisk forskning fra 1976 og 1981 bliver bekræftet i sin

opfattelse af 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 økosystemer er ringe. Omvendt er store, beskrivende taktiske modeller matematisk uigennemsigtige og højst tvivlsomme i deres forklarings effekt."

Biologiske forsimplinger.

Begrænsning i virkelighedsområde.

Et første problem ved opstilling af en økologisk model er at afgrænse det system, der arbejdes med.

Det betyder at der sker et informationstab ved denne udvælgelse og idealisering, inden der endnu er kommet matematik ind i problemstillingen. Det modelområde vi ser på i vores eksempel er et idealiseret landskab bestående af småbiotoper og marker med eventuelle korridorer og barrierer for spredningsobjekterne.

Begrænsning af undersøgelsesobjekter i det definerede virkelighedsområde.

I vores tilfælde ser vi ikke overordnet på spredning af arter mellem småbiotoper, men på spredning af en enkelt dyregruppe med nogle bestemte egenskaber. Dette valg er i høj grad påvirket af, hvilken matematisk tilgang, vi forestillede os kunne anvendes. Ligeledes ser vi heller ikke på gensidig påvirkning arter og individer imellem.

Matematiske forsimplinger.

Som det fremgår er valget af strukturer/objekter ofte påvirket af forestillinger om valgmulighederne ved matematisk repræsentation. Derefter udtrykker den matematiske repræsentation, hvilke objekter, der indvirker på hinanden, og på hvilken måde de gør det. Det er derfor vigtigt at bemærke, at så snart en matematisk struktur er lagt ned over objekterne, er de begrænset til kun at agere efter denne struktur. Den valgte matematiske repræsentation af objekterne giver derved en begrænsning udover den biologiske begrænsning, der i forvejen

er foretaget. Begge disse forhold skal vurderes ved udtalelser om modellens troværdighed.

Forholdet mellem model og virkelighed.

Efter opstillingen af en model skal forholdet mellem model og virkelighed vurderes. Der kan være fejlslutninger, udtalte forudsætninger og meget andet, der kan gøre modellens udsagn forkerte. Grunden til dette kan ligge i et manglende teoretisk fundament under modellen, fordi der ikke findes en udbygget og sammenhængende teoridannelse for det pågældende økologiske system. Dette resulterer ofte som ovenfor nævnt i, at man sorterer sin viden og vælger sine antagelser efter de matematiske modeltyper, der står til ens rådighed. I stedet for den mere ideelle situation, hvor man gør sin viden op og vælger en matematisk repræsentation heraf.

I den model vi ønsker at beskrive omkring spredning af organismer mellem småbiotoper står vi uden et velargumenteret teoretisk fundament.

Det bevirker at modellen får karakter af at være beskrivende fremfor forklarende, og derfor bliver en simulering af et konkret økologisk problem. Om det i forlængelse af dette er muligt at opstille økologiske lovmæssigheder på det behandlede område, vil vi lade stå åbent.

Arbejdet vil således dreje sig om indledende studier, hvor modelarbejdet vil få beskrivende karakter. Vi håber på trods af dette, at vi kan bidrage med at finde manglende tråde i den nuværende erkendelse omkring spredning mellem småbiotoper og henlede opmærksomhed på den naturforarmelse, der sker.

5. VALG AF MODELTYPE.



5. VALG AF MODELTYPE.

I dette kapitel vil vi nærmere afgrænse vores problemstilling og sætte denne i forhold til forskellige modeltyper.

Kapitlet vil forme sig som følger:

Vi vil gennemgå, hvad modellen skal kunne rumme omkring spredning af dyr og planter mellem småbiotoper.

Vi vil herefter beskrive forskellige modeltypers egenskaber. Hovedforskellene mellem deterministiske og stokastiske modeller vil blive ridset op. Efter omtale af disse to modeltyper vil vi præsentere nogle deskriptive modeller, da vi senere i rapporten vil lægge vægt på behandling af indsamlede data statistisk eller ved klassifikation.

5.1 SPREDNING AF DYR OG PLANTER.

Vores problem drejer sig om spredningen af dyr og planter, men vi trænger til en nærmere definition af problemstillingen, før vi kan tage stilling til valget af modeltype.

Spredning af dyr og planter forekommer ved selvstændig vandring og/eller ved mere eller mindre passiv transport med vind, vand, dyr m.m.

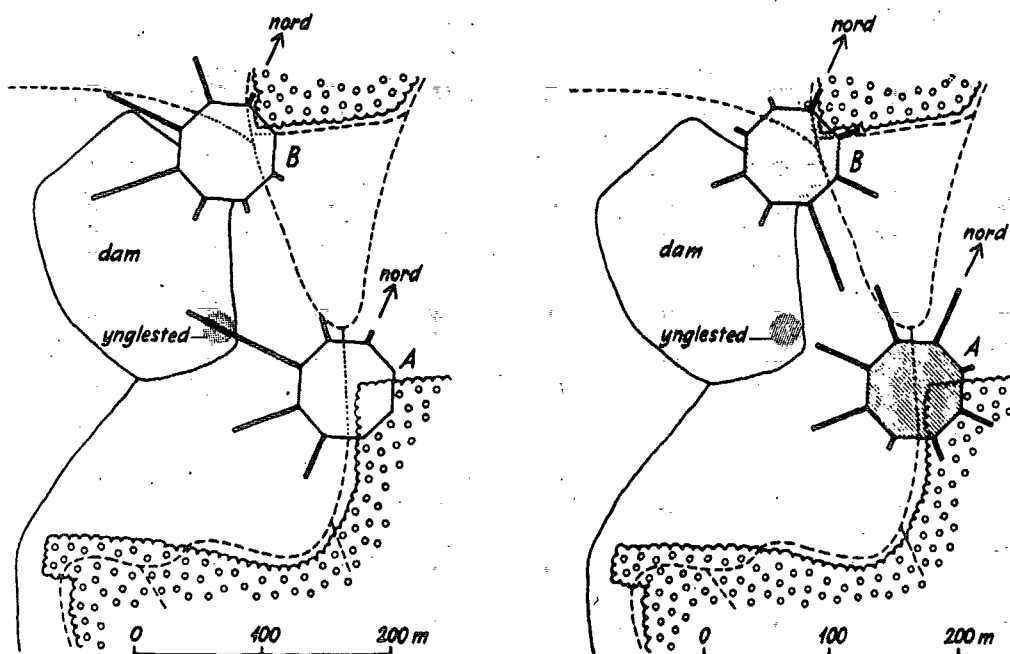
For vores problemstilling er det væsentligt at skelne mellem migration og diffusion, to yderpunkter i inddelingen af populationers bevægelser. Migration er retningsbestemt vandring velkendt fra f.eks. fugletræk, grashoppevandring, laks og ål. Diffusioner, som modsætning består af bevægelser, der tilsyneladende er målløse og uden bestemt retning.

For spredningen af planter gælder det, at det betragtet på et plan er fuldkommen tilfældigt, hvordan planter spredes. Planter spredes kun passivt. På et andet plan er det dog ikke tilfældigt, vinden blæser oftest fra et bestemt verdenshjørne, vandstrømme har en bestemt retning o.s.v.

For spredning af dyr er det lidt mere kompliceret. Her er migration og diffusion de to yderpunkter på en skala, hvor de fleste dyr befinder sig et sted imellem, og hvor både tilfældige og målrettede bevægelser spiller sammen.

Vi vil give et eksempel på kompliceret spredningsadfærd. Lad os tage en skruptudse, den opholder sig i yngletiden i vandhuller og skovsøer, men uden for yngletiden går de på land og findes også i skove, haver m.m. Der er altså periodiske vandringer, som vi ikke kan regne med er helt tilfældige i deres retning, man må regne med en vis hukommelse, og alligevel indeholder de også et element af tilfældighed.

Der er ikke helt enighed om brugen af betegnelserne diffusion og spredning. Men i det store hele bruges "diffusion" om fuldkommen tilfældige bevægelser. Mens man ellers bruger ordet "spredning" for mere orienteret bevægelse.



Et yderligere element i vores problemstilling er så selve spredningsprocessen. Hvorfor vandrer dyrene? I hvor stor udstrækning vandrer de? Hvordan vandrer de? Skal vi indkorporere barrierer og korridorer for vandringen? Skal vi operere med modstand mod en nytilkommen art i et område? Kan vi få nichekrav ind i modellen?

Den modeltype vi søger, skal derfor derfor kunne behandle den slags spørgsmål.

Et element, der er særdeles ultimativt for valget af model, er spørgsmålet om repræsentation af rummet. Modellen skal kunne operere i tid og rum. Det skyldes vores problems karakter, hvor det netop er et dyrs spredningssucces eller mangel på samme, der skal vurderes i relation til en bestemt opbygning af dette dyrs omgivelser, og hvor omgivelserne består af øer, der ligger på bestemte pladser i forhold til hinanden.

Opsummering.

Vi søger en model, der kan vise noget om dyrs (og planters) spredning i et typisk biotoplandskab i Danmark, hvor biotoperne ligger som øer imellem marker, veje, byer m.v. modellen skal sige noget om dyrs vandringsmuligheder mellem disse landøer, og om spredningsmuligheder-

ne øges gennem en bestemt planlægning af biotopstrukturen.

Modelvalg.

Vores udgangspunkt for løsningen af problemet med at undersøge dyrs bevægelser er at finde frem til en stokastisk computersimulation. Metoden forudsætter at vi kan abstrahere de faktiske dyrebevægelser til bestemte elementer, f.eks. hastighed, bevægelsesretning og aktivitets og hvileperioder. Man kan enten lade disse forhold bygge på virkelige data eller på teoretiske overvejelser, såsom sandsynlighedsfordelinger. De nødvendige fordelinger kan herefter programmeres ind i en computer for at simulere dyrenes bevægelser.

Inden vi beskriver disse computersimulationer, vil vi kort ridse op, hvilke andre modeltyper, der også kunne tænkes at anvendes til at beskrive problemet. Dette for at få et overblik over de forskellige modeltypers egenskaber og begrænsninger.

5.2 DETERMINISTISKE OG STOKASTISKE MODELLER.

I dette afsnit vil vi beskrive to alternativer, der kunne anvendes til at bygge en model over spredning. Der første er en deterministisk model, den anden er en stokastisk model, for hvilken der kan findes en analytisk løsning.

Vi vil ud fra et meget simpelt og tænkt eksempel vise forskellen på de to modeltyper. Eksemplet har derfor ingen betydning i sig selv.

Deterministiske modeller.

En deterministisk model forudsiger entydigt konsekvensen af givne påvirkninger. Det betyder, at hvis vi kender systemets tilstand og de parametre, der påvirker systemet på et givent tidspunkt, kan vi forudsige systemets tilstand til andre tidspunkter.

Vi vil anvende et simpelt eksempel til at illustrere, hvordan et problem kan beskrives med en deterministisk model og senere med en stokastisk model.

Det vi vil beskrive er vækstprocesser, hvor fødselsraten (og dermed tiden) er bestemmende for populationens størrelse. Populationens individer betragtes i et begrænset tidsrum og med ubegrænset nærings-tilførsel, således at ingen af populationens individer dør. Desuden er der set bort fra indbyrdes påvirkninger individerne imellem i populationen og fra ydre påvirkninger af populationen. Reproduktionen foregår regelmæssigt.

Ændringen i populationsstørrelsen (N) i et "lille" tidsrum dt afhænger hermed kun af fødselsraten (λ):

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N$$

Løsningen af denne ligning m.h.t. N med kendt begyndelsespopulationsstørrelse (N_0) er:

$$N = N_0 e^{\lambda t}$$

Løsningen til differentialligningen viser, at der er eksponentiel vækst i populationen. Alle individer i populationen deltager i reproduktionen med et forudsigeligt resultat, hændelser (populationsstørrelsen til et givet tidspunkt) er dermed determinerede. I denne deterministiske model vil det derfor altid være muligt til et givet

tidspunkt at forudsige populationens størrelse med et og kun et resultat.

Med nogle få undtagelser er det ikke lykkedes os at finde nogen eksempler på deterministiske modeller over spredning. De få undtagelser er forskellige epidemiologimodeller, der grundlæggende består af forskellige differentialligninger. Disse ligninger beskriver udviklingen i potentielle sygdoms"optagere", syge og tidligere syge. Der indbygges dog også forskellige stokastiske træk i modellerne. Men modellerne er indenfor spredningsproblematikken på et grundlæggende niveau, vi har derfor ikke kunnet bruge dem til at analysere vores problem med. Vi vil komme med en nærmere omtale af epidemiologimodellerne i afsnit 6.2.

Stokastiske modeller.

Mens der er mange kausale sammenhænge i fysikken, der kan beskrives ved hjælp af deterministiske modeller, stiller sagen sig anderledes indenfor økologi. Modeller for økologiske systemer må tage variabiliteten af organismerne, habitaterne og deres indbyrdes sammenhæng i betragtning.

Processerne i et økologisk system er oftest stokastisk af natur. Der er et element af tilfældighed i dels en enkelt delproces og dels i de påvirkninger fra det omgivende miljø, der influerer på samme delproces.

I en stokastisk model beregnes ikke entydigt bestemte konsekvenser af de givne påvirkninger. Der fås sandsynligheden for en given konsekvens af givne påvirkninger. En stokastisk models forudsigelser er en sandsynlighedsfordeling, der for enhver hændelse angiver sandsynligheden for, at denne hændelse indtræffer til det pågældende tidspunkt. D.v.s. at ved at lade en række hændelser indtræffe i forlængelse af hinanden, kan vi ved at gøre dette flere gange ikke få ét forudsigeligt resultat, men flere forskellige.

Vi vil igen se på eksemplet med vækst i en population. Fra eksperimenter og undersøgelser viser det sig, at der ikke foregår fuldstændig regelmæssig reproduktion for hvert individ i populationen. Væksten i populationen kan derfor beskrives som en stokastisk proces.

Det er derfor relevant at beskrive sandsynligheden for at et individ får et afkom eller ej i et givent tidsrum (Δt):

$$P(1 \text{ afkom}) = \lambda \Delta t + o(\Delta t)$$

$$P(0 \text{ afkom}) = (1 - \lambda \Delta t) + o(\Delta t)$$

Udviklingen fra N_0 individer kan derfor tage sig ud som følger i et "lille" tidsrum:

t	sands.	t + Δt
N_0	$N_0 \lambda \Delta t$	$N_0 + 1$
	$N_0 (1 - \lambda \Delta t)$	N_0

Det er nu muligt at beskrive sandsynligheden $p_N(t + \Delta t)$ for, at der til tid $t + \Delta t$ er N individer i populationen:

$$p_N(t + \Delta t) = p_N(t) (1 - \lambda N \Delta t) + p_{N-1}(t) (N - 1) \lambda \Delta t$$

Heraf fås differentialligningen:

$$\frac{dp_N(t)}{dt} = -\lambda N p_N(t) + \lambda (N - 1) p_{N-1}(t) \quad (1)$$

Denne ligning kan løses ved først at se på sandsynligheden for populationen N_0 til tid 0. Her er:

$p_{N_0}(0) = 1$ og $p_{N_0-1}(t) = 0$. Ved indsættelse i (1) fås:

$$\frac{dp_{N_0}(t)}{dt} = -\lambda N_0 p_{N_0}(t), \text{ hvis løsning er } p_{N_0}(t) = e^{-\lambda N_0 t}$$

$p_{N_0+1}(t)$ søges nu, idet $p_{N_0}(t)$ kendes kan ligning (1) anvendes igen:

$$\frac{dp_{N_0+1}(t)}{dt} = -\lambda (N_0 + 1) p_{N_0+1}(t) + \lambda N_0 e^{-\lambda N_0 t}$$

$$p_{N_0+1}(t) = N_0 e^{-\lambda N_0 t} (1 + c e^{-\lambda t})$$

Da $p_{N_0+1}(0) = 0$ kan c findes og bliver $-N_0$.

Sandsynligheden for at der er $N_0 + 1$ individer i populationen efter tid t er hermed:

$$p_{N_0+1}(t) = N_0 e^{-\lambda N_0 t} (1 - e^{-\lambda t})$$

Næste skridt er at finde sandsynlighedsfunktionen $p_{N_0+2}(t)$. Løsningen

for $p_{N_0+1}(t)$ indsættes i den oprindelige differentialligning. Denne løses efter samme princip som før. Løsningen, d.v.s. sandsynligheden for at få N_0+2 individer til tid t er :

$$p_{N_0+2}(t) = \frac{(N_0 + 1)N_0}{2} e^{-\lambda N_0 t} (1 - e^{-\lambda t})^2$$

(Løsningsmetoder efter Møller og Niss 1972). En detaljeret gennemgang af eksemplet findes i Bilag 1.

Den generelle løsning til differentialligningen for udvikling i sandsynlighed for populationsstørrelsen til en given tid bliver da:

$$p_N(t) = \binom{N-1}{N-N_0} e^{-\lambda N_0 t} (1 - e^{-\lambda t})^{N-N_0}, \quad N=N_0, N_0+1, N_0+2, \dots, t \geq 0$$

Denne sandsynlighedsfordeling kaldes en negativ binomialfordeling.

Ved denne simple problemstilling skal det bemærkes, at middelværdien af den stokastiske proces vil blive lig den deterministiske model, det er ikke nødvendigvis tilfældet generelt (Okubo 1981).

Middelværdien for den negative binomialfordeling kan beregnes efter følgende formel:

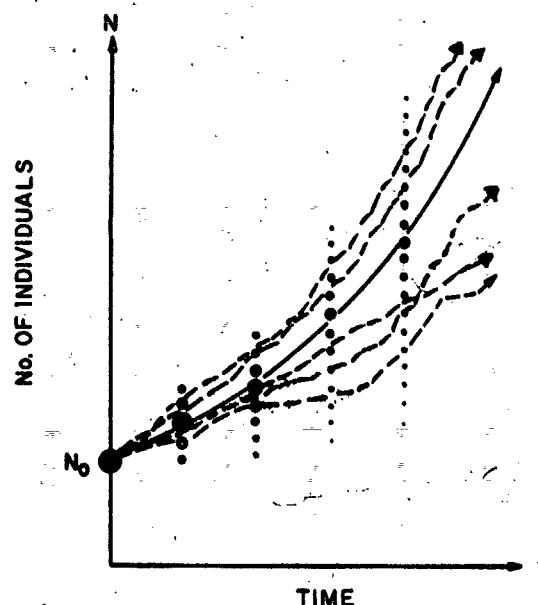
$$N_0 + \frac{N_0(1 - e^{-\lambda t})}{e^{-\lambda t}} = N_0 e^{\lambda t}$$

hvilket altså viser sig at svare til løsningsfunktionen i den deterministiske model (Okubo 1981).

Sammenligning af deterministiske og stokastiske modeller.

I figur 5.1 er de gennemgåede eksempler på en populations tilvækst i antal ved en konstant fødselsrate illustreret ud fra henholdsvis den deterministiske model og den stokastiske model. Den fuldt optrukne kurve viser udviklingen efter den deterministiske model. De stiplede kurver viser populationens størrelse efter fem simuleringer af den stokastiske proces.

Som det fremgår af figur 5.1, er der væsentlig forskel på en deterministisk og en stokastisk model. Dette skal naturligvis ses i sammenhæng med den troværdighed modellen har, det afhænger af, hvor god baggrundsteorien for modellen er, og af, hvordan teorien er beskrevet i modellen.



Figur 5.1: Populationens størrelse som funktion af tiden ved eksponentiel vækst. Vist for den deterministiske model (—) og for fem uafhængige udregninger af den stokastiske model (- - -).

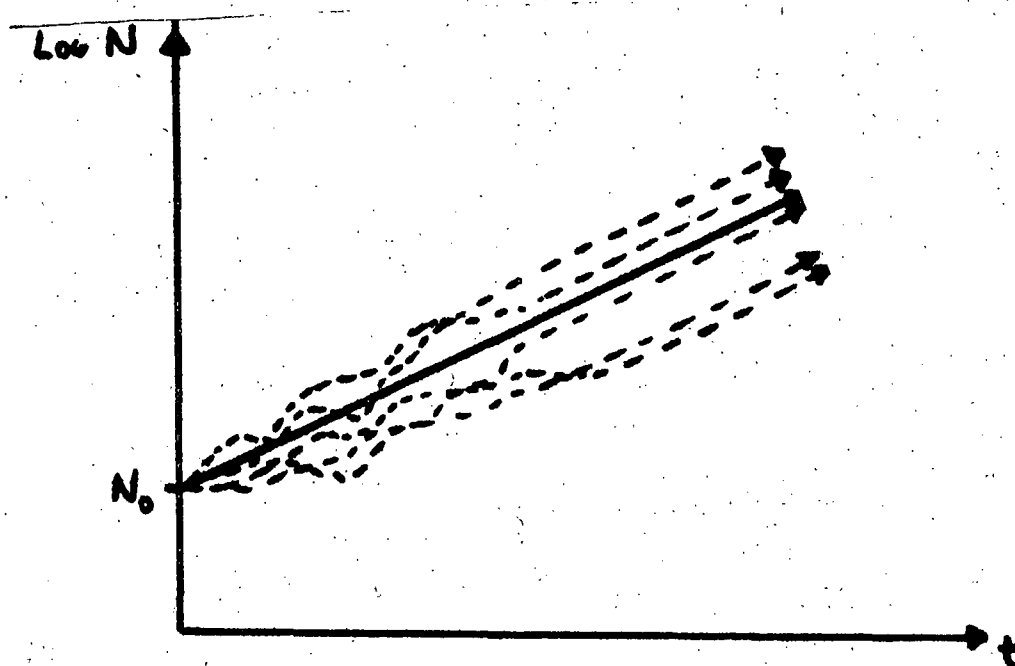
Ved kørsel af modellen over en endnu længere tidsperiode end illustreret i fig. 5.1 vil de stokastiske modelkørsler få samme forløb som den deterministiske modelkørsel, blot på et andet niveau. Illustreres dette ved tegning af de foregående grafer med en logaritmisk skala for antal dyr fås fig. 5.1a. Forklaringen på dette er, at populationen nu er så stor at udsving i tilfældige fødsler ikke ændrer populationsstørrelsen nævneværdigt.

Generelt vil deterministiske modeller kunne forudsige værdier for populationsstørrelsen efter "lange" tidsintervaller. Til gengæld er modellens biologisk-teoretiske baggrund i dette tilfælde stærkt forsimplet, hvorved troværdigheden bliver ringe.

Den stokastiske model tager højde for den vekslen, der kan være i forbindelse med et individs reproduktion, men ellers er dette eksempel selvfølgelig også groft forenklet.

Anvendelse af stokastiske modeller efter lange tidsintervaller vil ved flere uafhængige gennemkørsler udvise store svingninger og dermed umiddelbart illustrere for brugeren af modellen, at den næppe er troværdig til "langtidsprognoser". Desuden vil det kræve meget maskintid.

Men konklusionen er, at det er muligt i stokastiske modeller at indbygge forskellige tilfældige årsags-virkningsforhold.



Figur 5.1a. Logaritmen til populationsstørrelsen som funktion af tiden ved eksponentiel vækst, modellen er kørt over en lang tidsperiode. Vist for den deterministiske model (—) og for fem uafhængige udregninger af den stokastiske model (- - -).

I forbindelse med økosystemer, som småbiotoperne i agerlandet, er der ingen tvivl om, at stokastiske modeller bedst beskriver de vekselvirkninger, der er ved spredning af organismer i denne naturtype.

Spørgsmålet er derfor, om det er muligt at gøre dette, uden at der indgår for mange parametre, således at modellen bliver uoverskuelig og vanskelig at vurdere troværdigheden af.

I afsnit 6.1 vil vi se på de eksisterende stokastiske modeller med analytisk løsning, der omhandler spredning (eller nærmere diffusion).

5.3 DESKRIPTIVE MODELLER.

Statistiske modeller.

En anden form for sandsynlighedsmodeller end de stokastiske modeller (der beskriver hvordan en variabel formodes at "opføre sig") er statistiske modeller.

Statistiske modeller anvendes i forbindelse med analyse af datamaterialer. Ved at beskrive et datamateriale med en statistisk model kan man få reduceret datamaterialet fra at være en masse enkeltobservationer, til at beskrives som en fordeling, hvor kun få parametre giver fordelingen.

Det er væsentligt at gøre sig klart, at den statistiske model ikke er en baggrundsteori for datamaterialet, men kun en metode til at beskrive data. Modellen er med andre ord ikke en afspejling af mekanismer, der påvirker systemet, og kan dermed ikke være årsagsforklarende (dvs. det er en tænkt beskrivelsesform).

Det vanskeligste skridt ved den statistiske analyse er ofte at opstille den relevante statistiske model til behandling af ens observationer. Der er mange faktorer der spiller ind, når en model for observationerne skal opstilles. F.eks. måden observationerne er indsamlet på, den faglige problemstilling observationerne skal belyse, erfaringer fra analyse af lignende materialer mm. Den statistiske model skal være tilstrækkelig simpel til at videre analyse er mulig, og samtidig skal observationerne passe rimelig godt til denne model. (Andersen 1980).

Inden for vores problemfelt med spredning af arter mellem småbiotoper, kan vi opstille forskellige statistiske modeller, hvorunder forskellige hypoteser om datamaterialets beskaffenhed kan testes.

Vi er interesserede i om f.eks. spredningsmønstre kan beskrives med statistiske modeller. Det kan være fordelagtigt ved opstilling af stokastiske modeller at få data ind i modellen på denne form.

Statistiske analyser på et datamateriale kan på denne måde bidrage med nogle overvejelser over, hvilke vægtninger forskellige observationer skal have, om forskellige sæt af datamateriale kan slås sammen o.a. Desuden kan det undersøges om datamaterialet kan antages at

følge de forventede sandsynlighedsfordelinger eller om en nytænkning er nødvendig. I denne forbindelse tænker vi på de netop ikke velfunderede teoretisk-økologiske betragtninger.

Vi vil komme nærmere ind på, hvordan vi vil foreslå en anvendelse af statistiske modeller på vores emne i kap. 7.

Klassifikations modeller.

Den sidste modeltype vi finder væsentlig at beskrive i forhold til vores problemstilling, er klassifikationsmodeller (multivariate modeller).

Det er lige som de statistiske modeller . . . deskriptive modeller. Klassifikationsmodellerne kan anvendes til dataanalyse. Ved at afsøge naturlige grupperinger i data simplificeres beskrivelsen af store sæt af multivariate data.

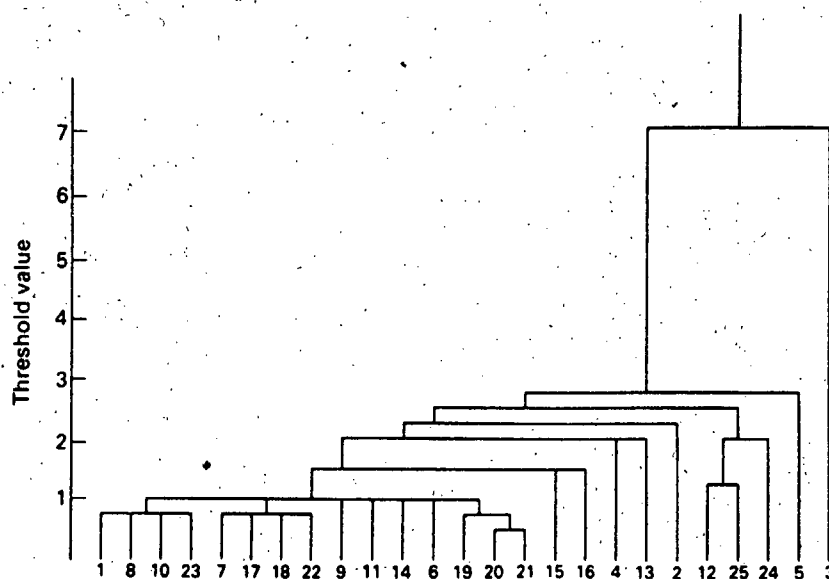
Ved denne klassifikation tildeles et antal egenskaber til hvert af elementerne i en i starten udefineret klasse. Elementerne samles så i delklasser (cluster), der på en eller anden måde er "nær" hinanden.

Der findes forskellige klassifikationsprocedurer, men det vi vil beskæftige os med her, er clusteranalyse.

Gruppering af dataelementerne ved cluster analysen resulterer i, at elementerne i én cluster har høj grad af naturlig sammenhæng indbyrdes, mens de enkelte cluster er relativt adskilte fra hinanden. Processen består i at afsætte hvert element/prøve som et punkt i et multidimensionalt rum ud fra de valgte variable egenskaber. Derefter bestemmes afstanden mellem elementerne/prøverne. Afstandene samles i en korrelationsmatrix (en trekants matrix). Der kan nu lægges afstandsgrænser ind for, hvornår to eller flere prøver/elementer er "nær" hinanden. De to eller flere prøver/elementer forbindes nu med hinanden ud fra deres afstandsmål, hvorved prøver/elementer med en bestemt afstand samles i en gruppe. Denne proces gentages efter en fastlagt skala (threshold value), og de i forvejen dannede clustre kan forbindes med hinanden på forskellige niveauer, Der dannes herved et "træ". Processen udføres på en computer ved at indkode prøverne/elementerne og de dertil hørende egenskaber. Computeren foretager afstandsregninger og sammensætter grupperingen iterativt (Kendall 1975).

Den grafiske præsentation af dette hierarkiske system kaldes et dendrogram (Jeffers 1978). Figur 5.2.

Ved brug af cluster analyser er det vigtigt, at den måde afstanden mellem to elementer/prøver udregnes på og den anvendte skalaopdeling, er baseret på veldefinerede matematiske formuleringer af problemet (Cormack 1971).



Figur 5.2 Dendrogram for cluster analysis of Lake District soils. (Jeffers 1978).

Et eksempel på anvendelse af en clusteranalyse på en problemstilling, der ligger op af vores, er foretaget i en RUC-rapport (Jensen m.fl. 1982). Grupper beskæftiger sig med et områdes bestand af padder set ud fra vandhullernes placering og egenskaber. En af clusteranalyserne drejede sig om en opdeling af vandhullerne i typer efter 8 udvalgte egenskaber.

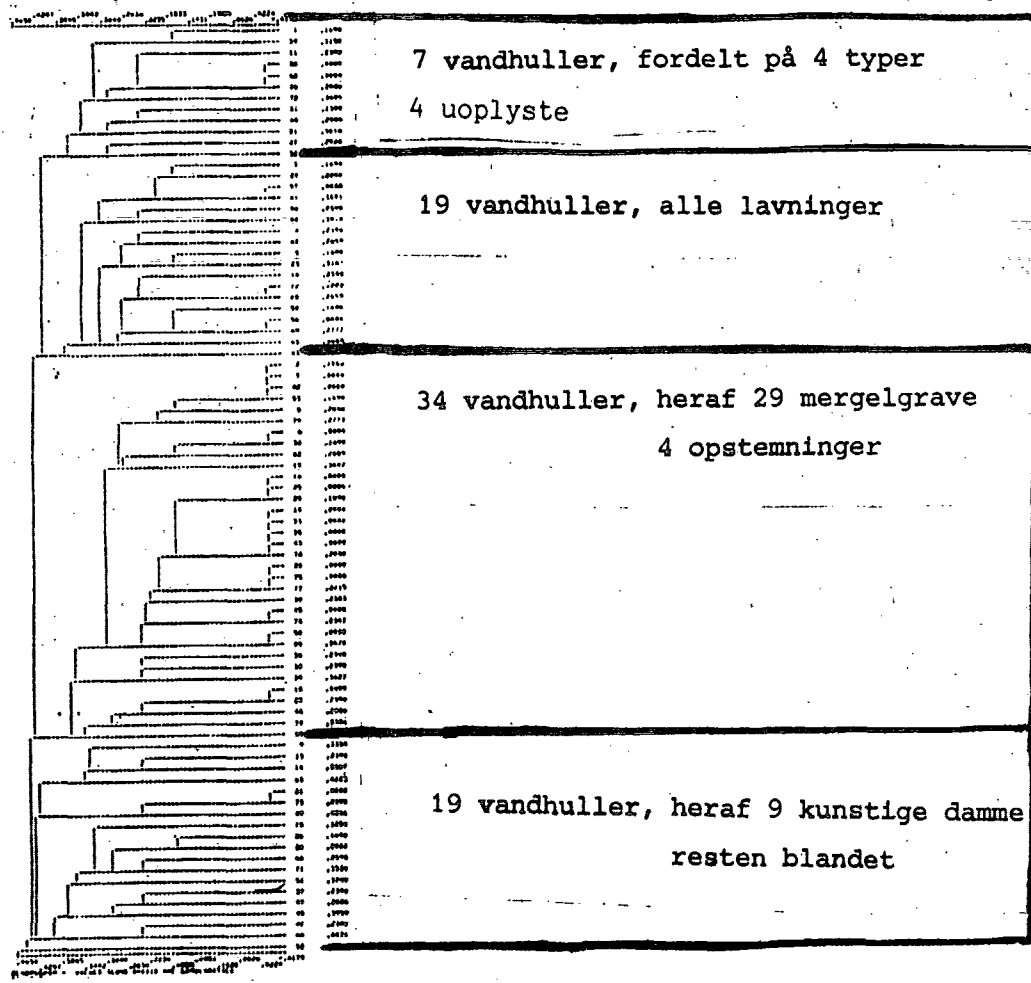
Det vi vil referere til er ideen, da metoden for beregning af afstandene og opdeling af disse ikke fremgår af rapporten. Desuden er de 8 udvalgte egenskaber for vandhullerne ikke diskuteret nærmere og noget tvivlsomme, hvis de indgår med lige vægtning.

Cluster analysen på 83 vandhuller med 8 udvalgte variable egenskaber ses i figur 5.3. Der er foretaget fire overordnede inddelinger i lodrette grupper. Ved sammenligning med registreringer af vandhulstyper i felten viste de fire inddelinger sig at indeholde vandhulstyperne angivet i figur 5.3.

Der er her opnået nogle grupperinger af vandhullerne efter ønskede kriterier til senere sammenligning med paddeforekomster.

I vores modelbetragtninger kan cluster analyse og eventuelle andre klassifikationsmodeller anvendes, således at grupperinger af småbiotoper kan foretages efter ønskede egenskaber. På denne måde kan der fastlægges nogle typer af småbiotoper, fremfor at arbejde med alle småbio-

Figur 5.3. Vandhulsegenskaber. (Jensen m.fl. 1982).



toper unyanceret.

Inddelingen kunne anvendes i beskrivelser af områder for at vurdere repræsentationen af forskellige typer småbiotoper, med dertil hørende forskellig fauna. Det ville vise noget om områdets alsidighed. Betydningen af dette er, at selv om der ligger mange vandhuller i et område, vil måske kun et enkelt være egnet for salamandre. D.v.s. noget om områdets kvalitet for forskellige faunagrupper kunne udledes.

6. STOKASTISKE MODELLER MED ANALYTISK LØSNING
ANDRE MODEL-TILGANGE.

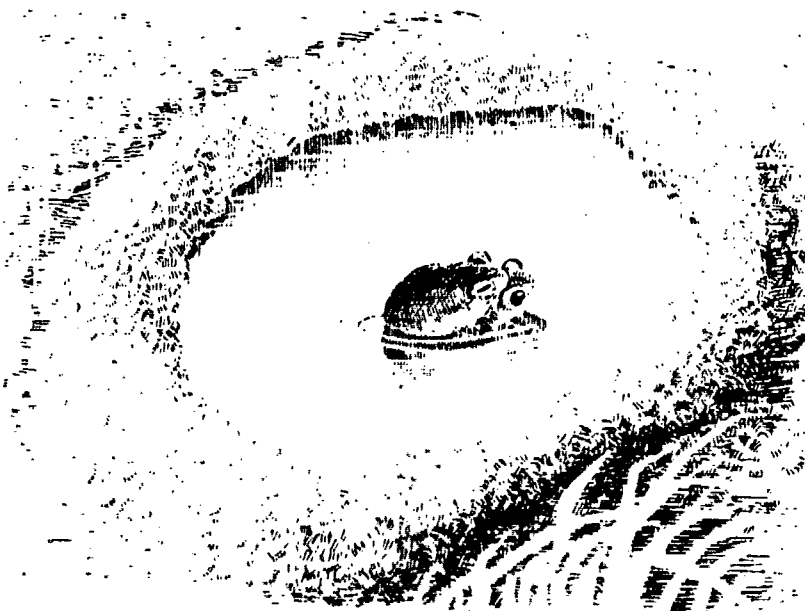


6. STOKASTISKE MODELLER MED ANALYTISK LØSNING.

ANDRE MODEL-TILGANGE.

Efter denne modelgennemgang vil vi vende os mod stokastiske diffusionsmodeller med en analytisk løsning. Dette fordi disse modeller umiddelbart ser anvendelige ud, da de beskæftiger sig med tilfældig spredning i rummet.

Endelig vil vi kort skitsere andre modeltilgange, vi har været inde på, men som vi har anset for uanvendelige.



6.1 STOKASTISKE MODELLER MED ANALYTISK LØSNING.

Både indenfor biologi og indenfor geografi og sociologi har der været gjort forsøg på at opbygge spredningsmodeller, der bygger på et stokastisk grundlag. Det skal allerede røbes nu, at ingen af dem, på det udviklingstrin de er på for øjeblikket, kan løse nogle af de problemer, vi har opstillet i vores projekt.

Grunden til, at vi medtager en beskrivelse af disse modeller, er for senere at diskutere disse i relation til computersimulations-modeller. En anden grund er, at vi vil vise, hvilken erkendelse i forhold til vores problemstilling denne vej kan give.

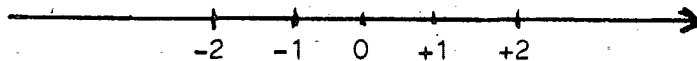
Vi vil først skrive om biodiffusionsmodeller, og vi bygger i vores fremstilling primært på inspiration fra Okubo (1980) og Pielou (1977). Der findes 2 klassiske eksempler på biodiffusionsmodeller i én og to dimensioner. Det drejer sig om Wilkinsons undersøgelse fra 1953 (her citeret fra Okubo 1980) over store og sulers evne til at finde hjem efter at være blevet forflyttet. Wilkinson sammenlignede teoretiske udregninger over flyvehastigheder og hjemvendelses-sandsynligheder med praktiske måleresultater over samme.

Den anden undersøgelse er lavet af Skellam, som i 1951 og 1952 undersøgte henholdsvis spredningen af egetræer i England siden sidste istid og spredningen af 5 undslupne muskrotter, som oprindeligt i 1905 var indført af en godsejer i Böhmen. De spørgsmål Skellam søgte at besvare gennem sine matematiske modeller var: 1) kan man forklare egens spredning som en diffusion, hvor egen kaster sine agern, som vokser op og kaster sine agern.....? 2) kan man opstille en matematisk model, der gør rede for muskrottens spredning, som den kom til udtryk i de indsamlede data?

Begge forfattere har brugt den modeltype, som kaldes RANDOM WALK, og det var Skellams arbejde i 1951, som kom til at lægge fundamentet for denne teoris anvendelse indenfor økologi. De teoretiske rødder stammer fra spekulationer over molekyle-diffusioner.

Random walk-model i én dimension.

(SE BILAG 2 FOR DEN FULDE UDLEDNING AF FORMLER)



Vi betragter en partikel, som bevæger sig i diskrete trin langs en linie. Vi antager, at til tiden $t=0$ er partiklen ved starten, $x=0$. Til venstre antager aksens værdierne $-1, -2, \dots$, og til højre værdierne $+1, +2, \dots$. Til hver af tiderne $t=1, 2, 3, \dots$ tager partiklen et trin til højre med sandsynligheden p eller til venstre med sandsynligheden $q=1-p$.

Idet vi nu lader v_{rn} betegne sandsynligheden for efter n trin at partiklen befinder sig på positionen $x=r$, kan man se, at v_{rn} er en binomial sandsynlighed:

$$v_{rn} = \binom{n}{j} p^j q^{n-j} = \binom{n}{\frac{n+r}{2}} p^{(n+r)/2} q^{(n-r)/2}. \quad (4.1)$$

Her er $\binom{n}{j}$ det antal måder på hvilken partiklen kan nå $x=r$ i n trin.

Trinlængden og tidsintervallerne tillades at blive uendelig små, og vi indfører driftkoefficienten (2c) og diffusionskoefficienten (2D).

$$2c = (p - q) \frac{\Delta x}{\Delta t} \quad \text{and} \quad 2D = \frac{4pq(\Delta x)^2}{\Delta t}.$$

Driftkoefficienten er en infinitesimal middelværdi. Den udtrykker "en foretrukken vandringsvej". Diffusionskoefficienten er en infinitesimal varians, der udtrykker vandringshastigheden.

Nu kan binomialfordelingen fra før tilnærmes med en normalfordeling af typen:

$$\phi(x, t) dx = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left[-\frac{1}{4Dt} (x - ct)^2\right] dx \quad (4.2)$$

Det er sandsynligheden for at partiklen til tiden t befinder sig i intervallet $(x-1/2dx, x+1/2dx)$. Hvis der ikke er nogen drift, altså $c=0$, får normalfordelingen formen:

$$\phi(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left(\frac{-x^2}{4Dt}\right). \quad (4.3)$$

Denne ligning er vigtig. Den bruges senere i Wilkinsons analyser.

Vi kan fra de samme præmisser som før udlede den partielle differential-ligning, som beskriver diffusion med drift (Fokker-Planck ligningen fra fysik). Den foregående ligning (4.2) er en løsning til denne differential-ligning.

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = -2c \frac{\partial \phi}{\partial x} + D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \quad (4.4)$$

Hvis der ikke er nogen drift, så $c=0$:

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \quad (4.5)$$

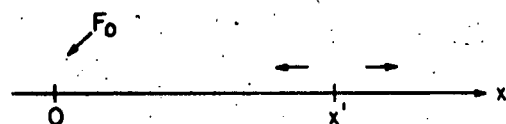
De udtrykker begge hvordan sandsynligheden for at være på position x til tiden t ændrer sig med tiden.

Eksempler på diffusion i én dimension.

Modeller for dyrs migration og tilbagevenden: Dyrs evne til at migrere og til at vende tilbage til samme udgangspunkt selv over enorme afstande har optaget forskere i mange år. Tilfældig søgning er blevet foreslået som en mulig mekanisme i denne tilbagevenden.

En række undersøgelser over fugles og fisk's evne til at finde hjem har vist, at hypotesen med tilfældig søgning ikke er fuldstændig nonsens. Tilfældig søgning, i visse tilfælde sammen med nogen orienteringssans (f.eks. baseret på lugt), har vist sig at kunne forklare forsøgsresultaterne rent teoretisk. Vi kan prøve at bruge random walk modellen til at vise dette.

Der foregår en diffusion langs x -aksen. Udgangspunktet, $x=0$, er dyrets hjem, hvor det vil prøve at vende tilbage til. $x=x'$ er det punkt, hvor dyret er blevet transporteret hen til, og hvor det vil blive sluppet løs. Søfugle, som søger hjem langs kysten, er et praktisk eksempel på vores model i den ene dimension.



Diffusionsligningen er givet ved:

$$\frac{\partial S}{\partial t} = D \frac{\partial^2 S}{\partial x^2} \quad (4.6)$$

I forhold til (4.5) er der den ændring, at vi har ganget sandsynligheden Φ med det totale antal "partikler", der er sluppet løs. Dyrekonzentrationen S opnås heraf. Begyndelsessituationen er at alle individer N_0 er ved punktet $x=x'$ til tiden $t=0$.

Slutsituationen er, at alle fugle er nået hjem, de lander og falder til ro. Der er altså ingen flyvende fugle for $x=0$, altså $S=0$.

Hvis man løser (4.6) med hensyn til begyndelses- og slutbetingelser fås:

$$S(x,t) = \frac{N_0}{2(\pi Dt)^{1/2}} \left[\exp\left\{-\frac{(x-x')^2}{4Dt}\right\} - \exp\left\{-\frac{(x+x')^2}{4Dt}\right\} \right] \quad (4.7)$$

Det er ligningen for en Brownsk bevægelse med $x=0$ som absorberende grænse. Nu har vi opnået S og kan udregne fluxen af de hjemvendende fugle ved $x=0$.

Fluxen ved origo (F_0) er defineret som det antal fugle, der passerer gennem et plan vinkelret på x -aksen ved $x=0$ fra den positive side af x -aksen til den negative ^{pr. tidsenhed}. For denne diffusionsproces er fluxen givet ved:

$$F_0 = D \partial S / \partial x|_{x=0} \quad (4.8)$$

Vi indsætter (4.7) i (4.8) og får

$$F_0 = N_0 x' / 2t(\pi Dt)^{1/2} \exp(-x'^2/4Dt) \quad (4.9)$$

Nu kan vi udregne det antal fugle N , som vender tilbage før tiden t_0 efter at være sluppet løs:

$$N = \int_0^{t_0} F_0 dt = N_0 [1 - \Phi\{x'/2(Dt_0)^{1/2}\}]$$

Φ betegner fejlfunktionen

$$\Phi(a) = (2/\pi^{1/2}) \int_0^a e^{-b^2} db, \quad a \geq 0,$$

and its numerical values lie between $\Phi(0) = 0$ and $\Phi(\infty) = 1$.

Sandsynligheden for at vende tilbage før t_0 er derfor givet ved

$$p^* = 1 - \Phi\{x'/2(Dt_0)^{1/2}\}$$

Sandsynligheden for ikke at vende tilbage før t_0 er på lignende vis givet ved:

$$q^* = 1 - p^* = \Phi\{x'/2(Dt_0)^{1/2}\}$$

Fejlfunktionen har følgende egenskaber; dens værdi er nær ved 0, når argumentet er meget lille sammenlignet med 1, og dens værdi er nær 1 når argumentet er større end 2.

Med andre ord er hjemvendelsessandsynligheden næsten 1, når afstanden fra x' til hjemmet ($x=0$) er meget lille sammenlignet med den typiske diffusionsafstand ved tilfældig søgning, $2(Dt_0)^{1/2}$. Mens hjemvendelsessandsynligheden er næsten 0 når X' er større end $4(Dt_0)^{1/2}$. Man kan udregne gennemsnitshastigheden for hjemflyvningen V_h fra F_0 og N :

$$V_h(t_0, x') = \frac{\int_0^\infty x' / t F_0(t, x') / N(t_0, x') dt}{\int_0^\infty x' / t F_0(t, x') / N(t_0, x') dt} \\ = \frac{2D}{x'} \left[1 + \frac{x'}{(\pi D t_0)^{1/2}} \exp\left(-\frac{x'^2}{4D t_0}\right) \left\{ 1 - \Phi\left(\frac{x'}{2(D t_0)^{1/2}}\right) \right\}^{-1} \right]$$

Tilfældig søgning har altså det karakteristiske træk, at hjemvendelseshastigheden næsten er uafhængig af afstanden mellem punktet for løsslipning og hjemmet. Dette træk er siden blevet bekræftet af empiriske undersøgelser.

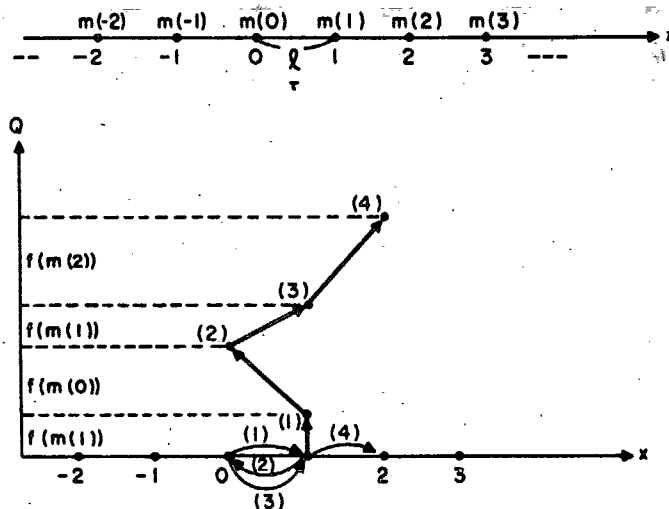
Wilkinson 1952 (citeret i Okubo 1980) gennemførte en sådan undersøgelse for kystfugle, som blev flyttet ned langs kysten, hvorfra de så skulle finde hjem. Man registrerede, hvor mange fugle, der var vendt hjem til en bestemt tid, og gennemsnitshastigheden for de hjemvendte fugle. Begge udregninger passede fint sammen med de tal, man kunne udregne fra ovenstående diffusionsligninger.

Man kan derfor ikke afvise, at disse kystfugle ikke havde nogen navigationsegenskaber, men at de bevægede sig fuldkommen tilfældigt. Hvis disse kystfugle har navigationsegenskaber, så skal der nye og mere detaljerede undersøgelser til for at bevise det.

Modellen udtrykker kun dyrets bevægelse som tilfældig diffusion. Spredningen er således gjort uafhængig af alle andre forhold. Det er kun tilfældig bevægelse i et givent område, der er lineært, vi kan udtale os om med modellen.

Model for dyrespredningens afhængighed af fødeudbud. Et andet eksempel på endimensional random walk modeller, hvor der inddrages én anden betydende parameter for diffusionsprocessen, vises her.

Det drejer sig om en model over et dyr, som spreder sig tilfældigt, mens det samler føde, som er placeret i hvert gitterpunkt. Det giver en model for nomadisme. (Her citeret fra Okubo 1980)



6.1. Random walk model in which an animal moves at random as it collects food (m) located at each grid point. L : step length, τ : step time interval, $f(m)$: rate of food consumption, Q : accumulated amount of food

Til en begyndelse er dyret ved startstedet, $x=0$. L er trinlængden, τ er tidsintervallet mellem successive trin og $m(x)$ er den fødemængde, der er placeret ved x . Ved hvert punkt spiser dyret en fødedel $f(m)$ som er afhængig af $m(x)$.

Nu sætter vi $p(x, Q, t) dx dQ$ til at være sandsynligheden for efter tiden t , at dyret er ved x og har fået en fødemængde Q . Vi skal nu udlede en ligning for p .

Da dyret til tiden $t - \tau$ er at finde enten i $x - L$ eller $x + L$ og har modtaget en fødemængde på $Q - f(m)$ får vi

$$p(x, Q, t) = \frac{1}{2} p(x - L, Q - f(m(x)), t - \tau) + \frac{1}{2} p(x + L, Q - f(m(x)), t - \tau)$$

Vi har forudsat, at der ikke er drift og at sandsynligheden for at dyret bliver på et givet punkt i flere tidsintervaller er nul.

Hvis vi udvikler højre side i en Taylor række og omgrupperer får vi:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -\frac{f}{\tau} \frac{\partial p}{\partial Q} + \frac{1}{2} \frac{L^2}{\tau} \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + \dots \quad (4.11)$$

De højere led i udviklingen med hensyn til ℓ, f, τ er blevet droppet. Vi lægger følgende bånd på ℓ, f, τ idet de nærmer sig nul:

$$\lim_{f, \tau \rightarrow 0} f/\tau = F(m(x)), \quad \lim_{\ell, \tau \rightarrow 0} \ell^2/2\tau = D.$$

Grænsen for (4.11) er, idet højereordens leddene nu går mod nul:

$$\frac{\partial p}{\partial t} = -F(m(x)) \frac{\partial p}{\partial Q} + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} = -\frac{\partial(Fp)}{\partial Q} + D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2}. \quad (4.12)$$

$F(m(x))=F(x)$ kan betragtes som en "hastighedskomponent" i Q-aksens retning. Individuer, der bevæger sig i x-aksens retning med diffusionskoefficienten D bliver samtidig båret i Q-aksens retning af et flow F. Resultatet bliver en fordeling i x, Q-planen med sandsynlighedsfordelingen p (se figur 6.1). Resultatet er altså en sandsynlighedsfordeling for, at dyret befinder sig på et bestemt sted og har indtaget en bestemt fødemængde.

Ligning (4.12) kan løses for p for et givent $F(m(x))$. Man kan således udregne sandsynligheden for efter tiden t at dyret overlever under givne grænser for x og Q.

Vi kan se, at man ved at påføre en parameter mere til den oprindelige ligning kommer til indviklede udtryk. Så videreudviklinger ad denne vej synes umulige i løsningen af vores problem!

Random walk modeller i to dimensioner.

Spredningen i én dimension kan kun blive et særtilfælde i økologisk sammenhæng. Det mest relevante er to måske tre dimensioner. Der er udviklet en differentialligning i to dimensioner svarende til den ovenfor (4.5) i én dimension. Hvis man ligeledes her ser bort fra driften, $c=0$, fås:

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \nabla^2 \phi, \quad (4.13)$$

hvor $\nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x^2} + \frac{\partial^2}{\partial y^2}$.

og hvor $D = \epsilon^2 / 4 \Delta t$.

Den simultane fordeling af x og y koordinaterne til tiden t gives af følgende ligning:

$$\phi(x, y, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp\left[-\frac{(x^2 + y^2)}{4Dt}\right] \quad (4.14)$$

Denne er løsningen til (4.13), svarende til at til tid $t=0$ er $(x, y) = (0, 0)$ med sandsynlighed 1.

Eksempler på diffusion i to dimensioner.

Spredning af muskrotten. Vi er nu kommet til det klassiske arbejde af Skellam fra begyndelsen af 50'erne. Her undersøgte han sammenhængen mellem teoretiske modeller for muskrottens spredning med faktiske registreringer af dens spredning.

Vi bruger random walk modellen i to dimensioner. Her har vi tidligere set på sandsynligheden for, at en partikel, som ved start, $t=0$, befinder sig i origo, til tiden t befinder sig i et område $x_{-1/2}^{+1/2} dx$ og $y_{-1/2}^{+1/2} dy$. Hvis vi i stedet ser på en hel population, der til tiden $t=0$ befinder sig i begyndelsespunktet, så er $\phi(x, y, t) dx dy$ den del af populationen, som forventes at være i dette område til tiden t .

Eftersom vi interesserer os for, hvordan tætheden af dyr aftager i forhold til afstanden ind til centrum for diffusionen, vil vi gå over til polære koordinater.

$$x = r \cos \theta; \quad y = r \sin \theta; \quad dx dy = r dr d\theta,$$

$$\phi(r, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{4\pi Dt} \exp\left(\frac{-r^2}{4Dt}\right) dr d\theta.$$

Vi skriver nu $4D = a^2$. Så er a^2 middelværdien på kvadratet af flytningen i tidsintervallet $[0, 1]$.

$$\phi(r, \theta, t) dr d\theta = \frac{r}{\pi a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr d\theta.$$

Når vi integrerer over θ fås $\phi(r, t)$, den forventede del af populationen, hvis afstand til origo ligger i størrelsesordenen $r \sim 1/2$ dr

$$\phi(r, t) = \int_0^{2\pi} \frac{r}{\pi a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) d\theta = \frac{2r}{a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right).$$

Vi vil nu gerne bestemme den hastighed, hvormed populationen spredes. Eftersom der ikke er nogen drift, vil niveaukurverne sprede sig i voksende cirkler, som ringe i vand. For at finde den forventede grænsecirkel, som afgrænser hele populationen til tiden t , vil vi se på p_t , den del af populationen, som til tiden t forventes at være fjernere end R_t fra diffusionscenteret.

$$p_t = \int_{R_t}^{\infty} \frac{2r}{a^2 t} \exp\left(\frac{-r^2}{a^2 t}\right) dr = \exp\left(\frac{-R_t^2}{a^2 t}\right).$$

Hvisnu antallet af individer i populationen er N og vi sætter $p_t = 1/N$ så svarer det til at vælge en værdi for p_t , hvor kun et individ i populationen forventes at være fjernere end R_t , altså alle individer på nær et er forventet at findes indenfor cirklen med radius R_t .

$$\frac{1}{N} = \exp\left(\frac{-R_t^2}{a^2 t}\right)$$

$$R_t^2 = a^2 t \ln N.$$

Arealet af den cirkel, som indeholder den ekspanderende population er, som det ses, proportional med den tid, der er gået siden diffusionens start. N betragtes som konstant, men vi kunne gå videre og se, hvad der sker, når populationen får lov til at ændre sig, og når vi betragter dette over mange generationer.

Hvis populationen til start består af N_0 individer og vokser eksponentielt som følge af en simpel fødsels- og dødsproces, så vil der til tiden t være $N_t = N_0 e^{ct}$ individer, c er vækstraten.

Derfor er $\ln N_t = ct + \text{en konstant}$. For små N_0 eller store t kan vi sætte $\ln N_t \approx ct$. Radius til tiden t af den cirkel, der indeholder populationen, som både spreder sig og formerer sig, er givet ved:

$$R_t^2 = a^2 t \ln N_t = a^2 t^2 c.$$

Vi ser i dette tilfælde at radius (snarere end areal) i cirklen som indeholder populationen, er proportional med t .

Skellam sammenlignede dette resultat med de registreringer over 23 år, der var gjort af muskrottens spredning efter at være blevet introduceret til Europa i 1905 (se figur 6.2.).

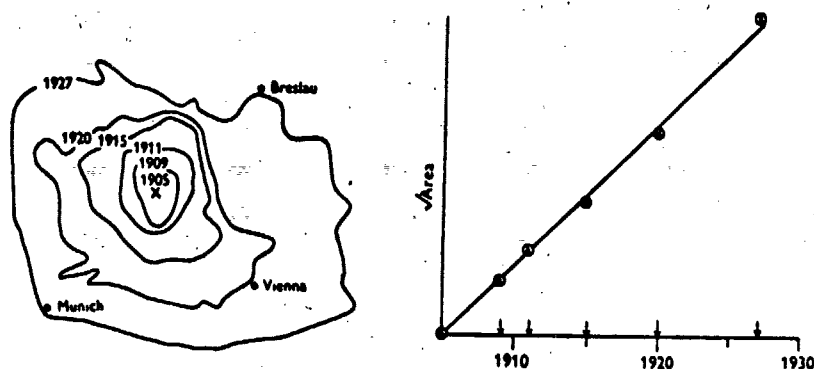


Fig. 6.2 Spread of muskrats in Europe. (Left): Apparent boundaries of muskrat dispersal for various years. (Right): Relation between the effective radius of inhabitation and time. The circles are observed values, and the line is based on the theory (from Skellam, 1951)

Man kan se at konturerne for spredningen ikke er cirkulære, men Skellam fandt ingen tegn på drift, så han opfattede hver kontur som et estimat af πR_t^2 . Endvidere er antagelsen af eksponentiel vækst en rimelig tilnærmelse ud fra betragtningen, at det er et nyligt introduceret dyr uden konkurrerende dyr i området.

Eftersom arealet indenfor grænserne er πR^2 , vil kvadratroden af arealet være proportional med t . I fig. 6.2 ses dette forhold faktisk at fremkomme. De fem punkter ligger næsten på en ret linie, som går gennem origo.

Resultatet burde være kontrolleret gennem en uafhængig udledning af c (vækstraten) og a (som er $2\sqrt{D}$), men det er ikke gjort. Det ville kræve meget detaljererede undersøgelser over muskrottens økologi.

Eftersom de teoretiske overvejelser og de virkelige data stemmer godt overens, er det rimeligt at antage, at muskrottens spredning i Europa i det store og hele er resultatet af en tilfældig diffusion.

Spredning af egetræer.

Skellam har brugt samme resonnement som ovenfor i vurderingen af egetræers spredning i Nordengland. Hvis vi går ud fra ligningen:

$$R_t^2 = a^2 t^2 c = 4 D t^2 c$$

og følgende vurderinger, kan vi udregne spredningshastigheden.

Egen har siden sidste istid på 20 000 år spredt sig gennem Nordengland 1 000 km ialt. Egen producerer ikke agern før 60 til 70 års alderen.

Det giver omkring 300 generationer siden sidste istid.

Det antages at egen producerer 9 millioner dattertræer. Det virker alt for stort, men skal ses i forhold til, at det er et træ i fronten af spredningen, vi ser på.

Vi har så $e^c = \frac{N}{N_0} \leq 9\,000\,000/1$ eller at $c \leq \ln 9\,000\,000 / \text{generation}$. Dette sættes ind i ligningen ovenfor, R_t sættes lig med 1 000 km og $t = 300$ generationer.

Vi får $D \geq 0.1735 \text{ km}^2 / \text{generation}$. Eftersom middelværdien på kvadratet på afstanden kan defineres som $4 D$ pr. generation, er middel spredningsafstanden defineret som kvadratroden af denne, og derfor $2\sqrt{D} \geq 0.83 \text{ km}$

Denne afstand er meget større end den afstand med hvilken agern spredtes fra et forældretræ, hvis man laver uafhængige undersøgelser af dette. Man kan derfor konkludere, at andre faktorer (ud over passiv spredning) har spillet ind for egens spredning. Man har mistanke til, at små gnavnere spiller en afgørende rolle som spredere.

Udregningerne er senere blevet kritiseret, idet det siges, at en diskret tidsmodel ville være mere velegnet, når der er sådan et gab mellem de forskellige generationer, som det er tilfældet for egen. Men ellers må man nok sige, at random walk modellen her har givet en støtte til hypotesen om, at egen ikke har kunnet sprede sig som den har, uden hjælp "udefra"hvilket vel ikke undrer nogen.

Opsummering.

Vi har nu gennemgået en række random walk modeller, hvor man rent analytisk kunne komme frem til forskellige træk, som må gælde for diffusionen. Der ligger en række forudsætninger i disse modeller, som vi skal prøve at opregne:

- 1) Hele grundideen i modellen er, at dyrene søger vej helt tilfældigt, dyrene har ingen hukommelse og de søger vej uafhængigt af hinanden. Den "tilfældige søgen" betragter vi som et særtilfælde i naturen, og derfor er modellen højst urealistisk for de fleste dyregrupper. Ligeledes er forudsætningen om, at der ingen "forstyrrelser" er mellem dyrene, ingen tiltrækning - ingen frastødning, højst urealistisk.
- 2) Diffusionen foregår med en konstant diffusionskoefficient. Det passer dårligt sammen med at dyrebewægelser varierer i tid og rum afhængig af sådanne faktorer som forskellighed i omgivelserne, valg af habitat og variationer i dyrenes opførsel.
- 3) Der er ingen sammenhæng mellem på hinanden følgende trin, selvom man må gå ud fra, at dyrs bevægelser indenfor et kort tidsrum har en tendens til at fortsætte i den samme retning, som det gjorde umiddelbart før. Og sådan kunne man fortsætte i det uendelige, men ovenstående er de vigtigste indvendinger.

De omtalte modeller er alle "de store træks" modeller, hvor ambitionsniveauet i afklaringen er lagt på at udforske de store principper i økologien. Det står nu også klart, hvor begrænset udbyttet af disse modeller er, ihvertfald set i forhold til vores problemstilling.

Selvom der findes forsøg på at modificere disse tilfældigsøgningsmodeller, så der indbygges en vis grad af orienteringsevne hos dyrene, så ligger analyseniveauet alligevel langt fra det niveau, vi kræver for at løse vores problemstilling.

Okubo (1980) skriver om disse komplicerede modeller, at de har en tendens til at tilsløre de basale træk ved komplicerede økologiske systemer, således at man farer vild i en jungle af rodede ligninger.

Vi mener ikke, at et så kompliceret problem, som spredningen af dyr mellem småbiotoper kan løses ad analytisk vej. Alt for mange huller i det teoretiske fundament vil gøre modellerne utroværdige. Så hellere simulere en proces (se senere).

6.2 ANDRE MODEL-TILGANGE.

Vi har så prøvet at vurdere, om forskning indenfor andre diffusionsstudier er så langt fremme, at det er anvendeligt for os. Vi har gennemgået forskellige oversigter over matematiske modeller anvendt på diffusionsstudier i kemi/fysik, geografi og andre sociale fag og indenfor biologi. Endvidere har vi søgt i Science Citations Permuterm Index for 1981 og 82 på en række ord som "diffusion, model, mathematical model, spatial, biotop, dispersal," Og vi har i Science Citation søgt på alle de væsentligste af de artikler, vi har fundet frem.

Derudover har vi gennemgået alle indholdsfortegnelserne for Mathematical Review fra årene 1975-82 for gruppe 92 (biology and social science).

Resultaterne var meget begrænsede!

Vi fattede dog håb til to grupper af modeller, som vi undersøgte nærmere. Den første gruppe består af de modeller, der er udviklet indenfor epidemiologi. Det er altså modeller, der skal prøve at opklare trækene ved spredning af sygdomme. Der findes en stor tradition for modelarbejde indenfor dette område. På trods af det, er resultaterne på et meget grundlæggende niveau i forhold til spredning. Som naturligt er, ser modeller mere på sygdomsprocessens særtræk. Vi undersøgte Bartlett (1960), Bailey (1957), Kendall (1965) med flere. Endvidere har vi læst den oversigt Haggett (1977) giver over epidemiologimodeller. På baggrund heraf kan vi konkludere, at selv de mest udviklede epidemiologimodeller, som også inddrager rumlige forhold (Bartlett 1960) ikke kommer længere end til at kunne estimere, hvor hurtigt en mæslingeepidemi kan sprede sig!

Som den anden mulighed fattede vi håb til modeller, udviklet indenfor geografi/sociale fag af Rapoport og kolleger (Brown 69). Deres arbejde blev påbegyndt helt tilbage i 50'erne. Det drejer sig om stokastiske modeller, som benytter sig af grafteori. De kalder modellerne for "tilfældige" eller "skæve net" (random or biased nets).

Et tilfældigt eller skævt net er defineret som et sæt af knuder forbundet med envejs kanter (orienterede kanter) med det karakteristiske træk, at knuderne spreder sig (eller trækker sig sammen) med tiden. Knuder bliver føjet til nettet (eller fjernet) ved at blive "fanget" af nyformede kanter.

Alle de knuder, der er forbundet i nettet, besidder den egenskab, som skal spredtes (eksempel: sygdom, rygte, nyhed...). Alle andre knuder kan blive føjet til nettet via en kant fra en af de knuder, der allerede er i nettet.

Hvis netmodellen bliver anvendt på spredningen af et objekt, så er knuderne i nettet, de der allerede har objektet. Knuder udenfor nettet er de, der ikke har objektet, men som er potentielle modtagere. Tilstedeværelsen af en orienteret kant mellem to knuder indikerer, at objektet er spredt fra den ene til den anden.

De anvendte modeller opererer med en procedure, hvor 1) hver knude udsender en eller flere kanter i en tidsperiode lige efter, at knuden selv er føjet til nettet, 2) de udsendte kanter "fanger" nye knuder i følge en sandsynlighedsfordeling og 3) knuder udsender kun kanter i perioden lige efter at den første gang er knyttet til nettet.

Hvis de nye knuder føjes til nettet fuldstændig tilfældigt, siger man, at nettet er tilfældigt. Hvis de nye knuder føjes til efter forskellige sandsynligheder, således at nogle har lettere ved det end andre, siges nettet at være skævt (biased).

Rapoport har lavet modeller med forskellige "biases". Hvad der kunne lyde relevant for os er "island model bias", hvor kanterne opdeles i et antal gensidigt udelukkende undergrupper. Indenfor gruppen er meddelelsesmønsteret tilfældigt. Men mellem grupperne er det ikke tilfældigt. Det kan forestille et område med landsbyer, hvori meddelelsen spredes tilfældigt indenfor de enkelte byer, men mellem byerne spredes den i overensstemmelse med afstanden, omvendt proportionalt.

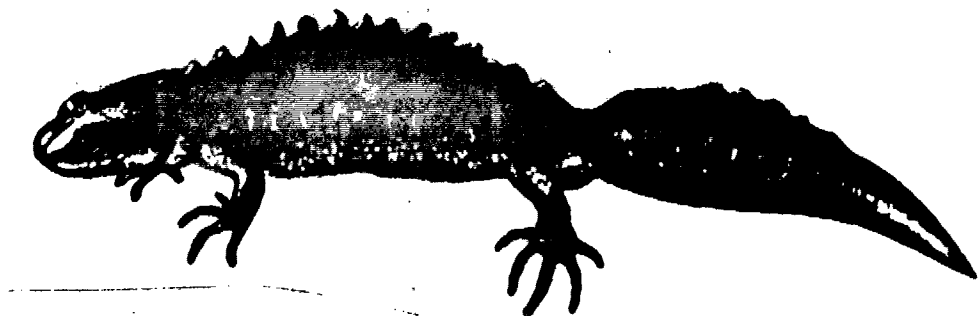
Der er mange elementer i Rapoports og hans kollegers arbejde, der kunne tillempes vores problemstilling. Vi kunne for eksempel forestille os $\emptyset$ -modellen på følgende måde: knuderne udenfor nettet repræsenterer potentielle levesteder for et dyr. Knuderne i nettet repræsenterer dyr indenfor en allerede beboet biotop. Et dyr herfra kan så sende en kant ud mod de potentielle biotoper (knuder) som på den måde kan blive indfanget d.v.s. biotopen bliver koloniseret. Spredningen af dyrene, indfangningen af nye knuder, kan være dækket af en sandsynlighedsfordeling.

Vi viger tilbage fra at gå videre i spekulationerne, så vidt vi kan se, bliver det meget svært indenfor denne models rammer, at få indplaceret de mange forskellige krav, vi har til netop spredningens dynamik: præcise koordinater for, hvor dyret befinder sig, overlevelseschance, van-

dringshastighed, barrierer, korridorer og orienteringsevne i en eneste sandsynlighedsfordeling.

Vi vil derfor gå videre til simulationsmodeller, hvor det for os er mere umiddelbart gennemskueligt, hvordan vi kunne tilrettelægge et studium i dyrs spredning i et biotoplandskab.

7. COMPUTERSIMULATIONSMODELLER.



7. COMPUTERSIMULATIONSMODELLER.

Dette kapitel omhandler den type af stokastiske modeller, vi har fundet anvendelig til vores problemstilling, nemlig computersimulationsmodeller.

Først vil vi kort omtale ideen bag disse modeller. Denne benævnes Monte Carlo simulation.

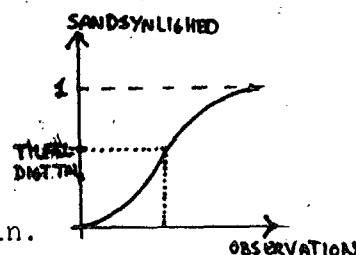
Dernæst vil vi beskrive tre konkrete simulationsmodeller for spredningsprocesser. Det drejer sig om spredning af landboreformer i Sverige (Hägerstrand 1976), spredning af folk og kultur i Polynesien (Levison m.fl. 1973), økologiske simulationsmodeller over spredning (Kitching 1970 og Siniff 1969). Under hver enkelt modelgennemgang vil vi se på deres metode og deres modelkontrol og til sidst opsummere, hvad vi har fået af inspiration fra modellerne.

Vi vil ikke gøre noget ud af at vurdere om de opstillede modeller er dækkende for de problemer, de er beregnet til at beskrive. F.eks. virker Hägerstrand (1967) mere interesseret i dynamikken i processen end i det fænomen, der blev spredt. Vi vil heller ikke kommentere resultaterne af simulationerne, men henvise til originalrapporterne.

7.1 OM MONTE CARLO SIMULATION.

De følgende modeller bygger alle på Monte Carlo simulationsteknikken, som vi vil forstå som stokastiske modeller, der benytter sig af en tilfældig-tal generator i computere. Modellerne har det fælles træk, at de dele et forløb op i en række små trin, som reguleres af en eller flere sandsynlighedsfordelinger. Et trin kan f.eks. udregnes på følgende måde:

- 1) computeren udvælger et tilfældigt tal, 2) dette indsættes i den inverse kumulerede sandsynlighedsfordeling, 3) her aflæses den til sandsynligheden svarende observation, 4) denne observation sættes så ind i modellen til videre behandling. Processen gentages og et hændelsesforløb stykkes efterhånden sammen af disse enkelttrin.



Der er flere ting, det er nødvendigt at være opmærksom på ved anvendelsen af en sådan modeltype:

- 1) Ved at dele processen op i enkeltdele (f.eks. dødelighed, retning for vandringen, hastighed....) har man implicit antaget, at disse er uafhængige og diskrete. Det er altså subjektive forenklinger af en virkelighed, som kan være meget mere kompleks.

- 2) Et andet problem er spredningen i resultaterne. Hvis en simulationsmodel køres flere gange med de samme data, vil der komme forskellige resultater som følge af operationerne med de tilfældige tal. Den sædvanlige procedure burde derfor være at køre et stort antal simulationer for at opnå en række forskellige resultater, som man så kan udregne en middelværdi og en standardafvigelse for.

Man kan se af det tidligere eksempel med eksponentiel vækst (kap. 5), at stokastiske modeller har en meget stor spredning i resultaterne i de sidste tidsperioder. Det samme problem gør sig gældende for Monte Carlo simulation. Det betyder at man ved simulation (alt efter antal kørsler) får en til flere specifikke "løsninger" fremfor generelle "løsninger".

- 3) Dette problem fører videre til det næste. Når der er en spredning i de resultater, modellen kommer ud med, er det svært at fastlægge, hvor følsom modellen er overfor forandringer i de indbyrdes forbundne strukturer i selve programmet og i parameterværdierne (sensitivitetsanalyse). Vi har ikke fundet nogen forsøg på at løse denne problemstilling, men det må foregå gennem omfattende kørselsprogrammer, hvor parameterværdi-

erne ændres en lille smule, og hvor man så vurderer, hvad parameter-skiftet betyder ved at sammenligne gennemsnittene for en række kørsler.

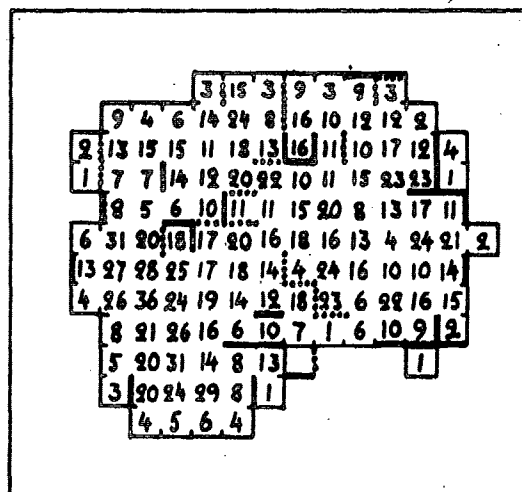
4) Et sidste problem, som vi vil nævne her, er kontrollen af modellen i forhold til virkeligheden. Der knytter sig specielle problemer til test af rumlige modeller, nemlig at der ikke er en etableret test, som kan sammenligne spredningen af dyr i en model med spredningen af dyr i virkeligheden. Dette problem vil vi komme tilbage til under gennemgangen af simulationsmodellerne. Lad os derfor vende os mod de konkrete modeller.

7.2. HÅGERSTANDS DIFFUSIONSMODEL.

Hågerstrands (1967) problem er at simulere spredningen af en bestemt ny landbrugsteknik i tid og i rum. Som empirisk materiale har han indførelsen af denne nye bestemte landbrugsteknik taget i et område i Sydsverige over 4 år (1929-32). Undersøgelsen går på dels hvor mange landmænd, der har optaget den nye teknik i det undersøgte område, dels hvor i området, disse personer bor.

Modellen.

Hovedtrækkende i modellen er, at Hågerstrand opdeler sit undersøgelsesområde i kvadrater på 5x5 km. Indenfor disse områder på 25 km² optæller han antallet af landmænd, der har mulighed for at optage den nye teknik (se figur 6.2).



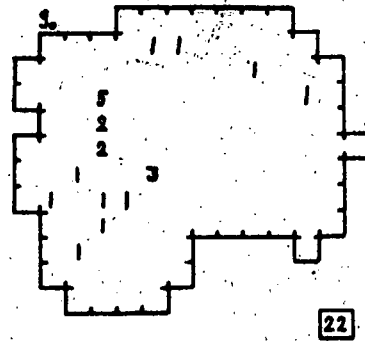
—— 0
 1/2

Figur 6.2. Model plane of "real-life" simulations. Figures give the number of farms per cell with less than twenty acres of tilled land. Broad black boundary: zero-contact; dotted boundary: half the number of contacts canceled.

Til "generationen" g_0 optæller han desuden, hvor mange der allerede har optaget den nye teknik. Det drejer sig om 22 personer, der rumligt er fordelt på den måde, der er vist på figur 6.3.

Hågerstand antager nu følgende: De personer, der har optaget den nye

Figur 6.3

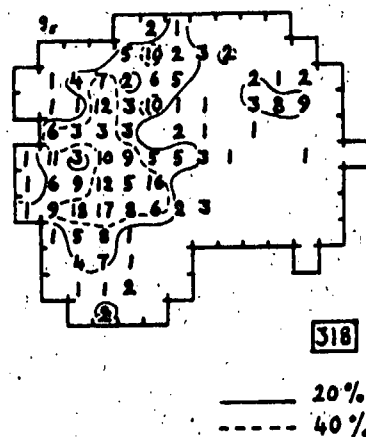


landbrugsteknik, vil reklamere for den hos naboer og slægtninge, venner og bekendte. På den måde vil denne fordelagtige nye landbrugsteknik (den er statssubsidieret) sprede sig fra mund til mund. Efter en kørsel (g_1) vil hver af de 22 oprindelige bærere af nyheden have meddelt sig til én anden person, som straks indser, at den nye teknik er god. Denne person optager teknikken uden modstand, og fra nu af kan personen være bærer af ideen sammen med de 22 første.

Til tiden g_2 vil de 22 gamle + de 22 nye bærere hver kunne henvende sig til én og kun én hver, og på den måde sprede nyheden endnu videre. Samtalerne mellem bærere og potentielle optagere foregår således kun ved parvise møder med bestemte intervaller. På et tidspunkt vil alle landmænd i et område have optaget den nye ide, men modellen opererer stadig med, at de kan få henvendelser fra bærere. Disse budskaber bliver slettet.

På baggrund af denne model når Hägerstrand frem til at fastlægge spredningen af det nye træk i området i Sverige. Resultatet bliver som vist på figur 6.4. Den viser situationen til tiden g_5 .

Figur 6.4



Simulation ser. 1

Det matematiske problem i modellen er at bestemme hvem en bærer kontakter hvorhenne. Det løses på følgende måde:

Hägerstrand konstruerer et såkaldt MIF (mean information field), som siger noget om sandsynligheden for, at en person i midterfeltet kontakter en person i samme eller et af de andre felter. Se figur 6.5.

0.0096	0.0140	0.0168	0.0140	0.0096
0.0140	0.0301	0.0547	0.0301	0.0140
0.0168	0.0547	0.4431	0.0547	0.0168
0.0140	0.0301	0.0547	0.0301	0.0140
0.0096	0.0140	0.0168	0.0140	0.0096

Figur 6.5 Hägerstrand's mean information field.

MIF'et skal tolkes på den måde, at i en afstand af over 15 km fra bæreren, vil der være sandsynligheden 0 for en kontakt. I afstanden 10-15 km vil der være sandsynligheden 0.0168 for kontakt (hvis man går vinkelret ud mod siden). I midterfeltet vil der være 0.4431 for kontakt. De resterende kontaktsandsynligheder kan aflæses ud af skemaet.

Hägerstrand har konstrueret dette MIF ud fra analyser af migrationer og telefonkontakter mellem folk. MIF udtrykker, at sandsynligheden for en kontakt aftager med omkring kvadratet på afstanden mellem de 2 punkter.

Men vi er ikke helt færdige med den side af sagen endnu. Vi har nu fået udtrykt, hvor stor sandsynligheden er for en kontakt fra midterfeltet i MIF'et til samme eller andre felter - hvis der var lige mange potentielle optagere af landbrugsteknikken i hver 5x5 km-celle. Det er der imidlertid ikke i virkeligheden. Idet N_i udtrykker det faktiske tal af potentielle optagere (bærere eller ikke-bærere) og idet P_i hentes fra MIF'et, udregnes nu sandsynligheden, Q_i , for at ramme den i'te celle:

$$Q_i = \frac{P_i N_i}{\sum_{i=1}^{25} P_i N_i}$$

Vi står nu f.eks. i den situation, at vi skal finde den person i den i'te celle, som en af de første 22 originale bærere skal kontakte i første kørsel (g_1).

Det gøres ved at udregne sandsynligheden for at celle i kontaktes for Q_1 til Q_{25} . Derefter udtrækkes, m , et tilfældigt tal mellem 0 og 1. Hvis m ligger mellem $Q_1 + \dots + Q_{i-1}$ og $Q_1 + \dots + Q_i$, vælges celle nr. i .

Nu har vi fundet cellen. Personen i cellen findes ved at udtrække et andet tilfældigt tal mellem 1 og N_i .

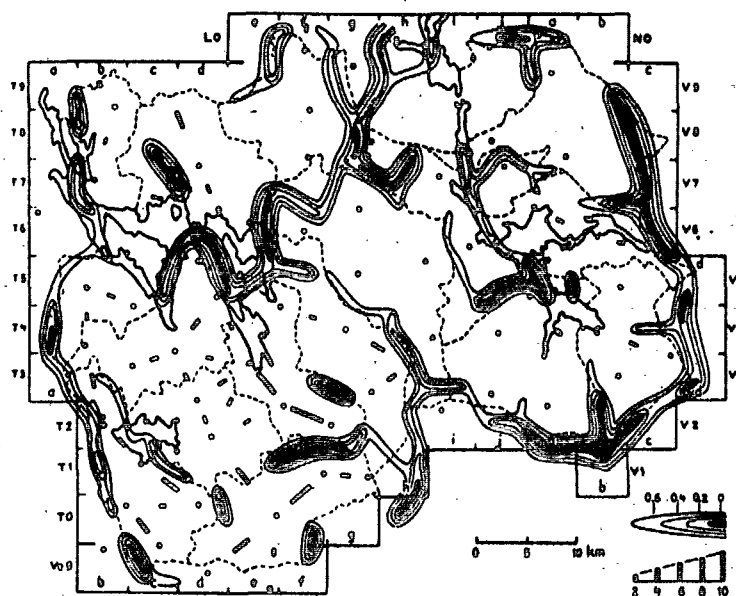
Således har vi nu fået fastlagt en person, som får overbragt nyheden, og som bliver bærer i næste omgang. De 21 andre nye bærere i g_1 fastlægges på lignende vis. Hvis en af de udtrukne personer er identisk med fortælleren, udtrækkes et nyt nummer.

Der er yderligere nogle komplikationer: Der er i det undersøgte område nogle barrierer for kommunikation i form af søer og store skove. De er synlige, når man analyserer telefon-samtale-materialet. De kan på figur 6.6 ses som sortfarvede dale.

I modellen bliver disse barrierer simuleret som $\frac{1}{2}$ -kontakt og 0-kontakt barrierer alt efter graden af barrieren (se figur 6.2). Hvis der i modellen bliver sluttet en "kontakt" tværs henover en 0-kontakt, bliver kontaktet droppet. Hvis der bliver sluttet en kontakt tværs henover 2 $\frac{1}{2}$ -kontakter bliver det betragtet som en 0-kontakt, den dropes.

Således kommer barrierer ind. Modellen opererer ikke med korridorer.

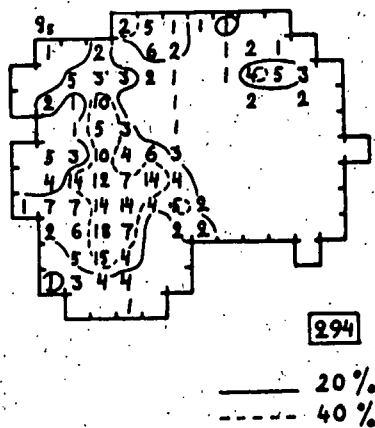
Endelig skal der tages hensyn til randeffekter. I virkeligheden kan oplysninger springe ud af undersøgelsesområdet og vende tilbage igen lidt senere i kørslerne. Det kompenseres derfor i modellen ved uden om det egentlige undersøgelsesområde at lægge et fiktivt gennemsnit-



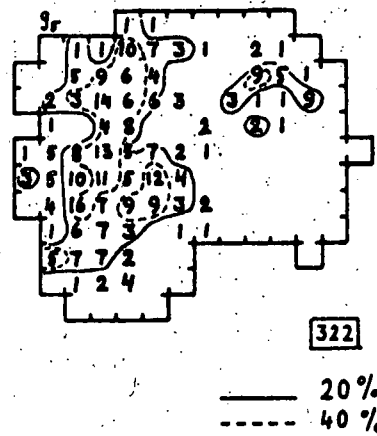
Figur 6.6. Irregularities in the number of telephone calls between neighboring settlements over a census week in 1950. For each pair, an expected number of calls was estimated, depending on number of subscribers and distance. Bars indicate 2, 4, 6 . . . times the expected number; ridges, 0.6, 0.4, 0.2 . . . times the expected number; black ridges, no calls.

ligt cellelag, hvorfra der kan komme oplysninger tilbage til undersøgelsesområdet.

Da det er en stokastisk model, vil den give forskelligt resultat for hver gang den køres. Det er derfor nødvendigt at køre den igennem mange gange for at få et vist gennemsnitsmål for, hvordan udviklingen foregår. Hågerstrand kørte den igennem 3 gange (begrænset computerkapacitet) og fik resultaterne (her sammenlignet med de originale empiriske tal) vist i figur 6.7. Simulationsserie 1 ses på figur 6.4.

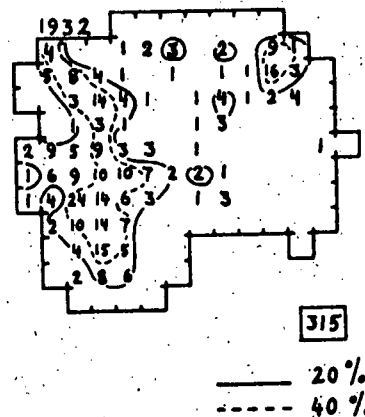


Simulation ser. 2



Simulation ser. 3

Figur 6.7 Simulation 2 og 3
(simulation 1 ses i fig. 6.4)
til sammenligning med det ob-
serverede antal optagere i
1932.



Observed number of adopters

Modelkontrol.

De følgende ideer har vi hentet fra Jeffers (1978).

Vi står nu med problemet at skulle vurdere det resultat, som Hågerstrand kom frem til. Der er flere niveauer i denne vurdering. Det første niveau er en subjektiv vurdering af om modellen giver nogle fornuftige resultater (verificering). Under hele modelopbygningsfasen har man naturligvis gjort sig sine tanker om, om de enkelte elementer i modellen lyder fornuftige, men når alle delene bliver sat sammen, hvordan er resultatet så?

Man skal dog passe på at man ikke forkaster modellen, bare fordi resultatet strider mod ens intuition. I stedet må man prøve at vurdere resultatet og prøve at finde en forklaring på uoverensstemmelsen.

Det næste trin er den objektive efterprøvning af modellen i forhold til

virkeligheden primært ved statistiske metoder (validering). Jeffers (1978) siger her, at mange videnskabsfolk fejlagtigt er opdraget til at tro, at god videnskab kommer fra at ændre én variabel af gangen, men sådan videnskab kan aldrig afdække vekselvirkningen mellem 2 eller flere faktorer. Derfor må en modelkontrol også omfatte forandringen i flere parametre på en gang.

Det tredje niveau for modelkontrol kan man kalde "sensitivitetsanalyse". Det er udforskningen af, hvilken effekt forandringer i input-variable og parametre har. Skaber det store eller små forandringer i modellens resultater.

Hvis vi vender tilbage til Hägerstrands model, så har der været en omfattende debat om vurderingen af resultaterne, og denne debat har også berørt elementer af en sensitivitetsanalyse.

Resultaterne fra Hägerstrands model er en serie kort, som viser et simuleret rumligt mønster for spredningen af denne nye landbrugsteknik. Der er et kort for hver "generation" af kørsler. En sammenligning af disse kort med kortene over den faktiske udbredelse er ikke simpel. For det første må testen sammenligne fordelingen af celler med 0, 1, 2.... optagere. Det gør Hägerstrand i sin artikel (1967) (tabel 4) med det resultat, at der er en meget rimelig overensstemmelse. Variationen mellem data og simulationer er ikke større end mellem simulationerne indbyrdes. Men for det andet må testen også vurdere graden af rumlig overensstemmelse mellem simulerede kort og virkeligheden. Og i og med at det er en stokastisk model, kan spørgsmålet være: Kan den fordeling som virkelighedens kort repræsenterer være et muligt resultat af den stokastiske model vi har bygget? Hvis vi kan svare "ja", vil det med andre ord sige, at virkeligheden og simulationerne kun adskiller sig fra hinanden ved tilfældigheder.

Der findes ikke nogen alment akcepteret test til sammenligning af forskellige rumlige spredningsmønstre. Den mest udbyggede analyse i forhold til Hägerstrands model findes hos Cliff og Ord (1973). Deres forslag er opbygget på følgende måde:

- 1) Lad modellen lave m uafhængige gennemkørsler. Ud fra disse m kort plus det ene virkelige udregnes et middeltkort, ved at tage middelværdien over de $(m+1)$ kort.
- 2) Hvert simuleret kort og det observerede kort testes i forhold til

middelkortet. Her kan f.eks. anvendes en χ^2 -test. I forhold til en rumlig sammenligning bruges andre metoder. Nulhypotesen formuleres nu som: Der er ingen systematiske forskelle mellem de enkelte kort og middelkortet.

- 3) H_0 forkastes derefter kun hvis forskellen mellem de simulerede og det observerede kort er så store, at det ikke kan forklares som en tilfældig hændelse.

Da Cliff og Ord brugte denne procedure på Hägerstrands model, viste de, at det observerede kort ikke kunne betragtes som et muligt udfald i en modelkørsel. De foreslår den forklaring, at Hägerstrands MIF aftager for hurtigt med afstanden.

Der er ingen tvivl om, at vurderingen af MIF's rolle i modellen er af central betydning for en sensitivitetsanalyse af modellen. Men en sådan er, efter hvad vi har kunnet undersøge, ikke lavet.

Opsummering.

Som afslutning på gennemgangen af Hägerstrands diffusionsmodel vil vi opsummere, hvad vi har fundet vigtigt i modellen, og dermed også det vi vil kunne arbejde videre med i vores egen modelopstilling.

Hägerstrands model var den første simulationsmodel vi stødte på i litteraturen, og derfor fik den en stor heuristisk betydning for os. Den førte os ind på at betragte dyrespredningen i simulations-termer. Det var her vi stiftede det første bekendtskab med udvælgelsen af tilfældige tal, som et middel til at fastlægge forskellige hændelser. Det var også her vores tanker blev rettet mod at fokusere på sandsynlighedsfordelinger til at beskrive spredningsprocessen.

Af den oprindelige fascination over modellen, er der stadig meget tilbage. Især kan vi bruge anvendelsen af barrierer, selvom det er en simpel måde det gøres på her. Endvidere er der MIF'et som et bud på afstandsrelationerne, og den elegante måde randproblemerne løses på (ved at lægge et celledag uden på undersøgelsesområdet). Endelig er der fremlæggelsen af resultaterne, anvendelsen af niveaukurver til at illustrere resultaterne bedre, og den omfattende modelkontrol, som Hägerstrands model har været udsat for. Vi har set bud på, hvordan man kan teste simulationer for det rumlige udbredelsesmønster.

7.3. SPREDNING AF FOLK OG KULTURER I POLYNESIEN.

I det følgende vil vi behandle en computersimulationsmodel udarbejdet af Levison mfl. (1973). Modellen er udsprunget af et ønske om at bidrage til at afklare, hvordan Polynesiens folk og kultur kan være spredt øerne imellem. Der findes en masse teorier på området, men ingen af disse har behandlet problemet tilfredsstillende.

Det skal med det samme nævnes, at det kun er problematikken i denne meget omfangsrige computersimulation, der interesserer os. Konklusioner fra rapporten vil derfor ikke blive refereret.

Spredningen af folk mellem øerne foregik naturligvis til søs. Faktorer der i denne forbindelse ansås for at være af betydning var drift (vind- og strømforhold) og til en vis grad også navigeret sejlads. Desuden blev rejsens længde rent tidsmæssigt vurderet i form af overlevelsessandsynligheder for båd og mandskab.

Som model valgtes en Monte Carlo-simulationsmodel, idet en præcis matematisk formulering af problemet ansås for umulig.

Modellen.

Den oprindelige kolonisation af Polynesien kendes ikke til bunds. Af denne årsag valgte forfatterne at lade mange forskellige udgangspositioner for spredning forekomme, nærmere bestemt 62. Starttidspunkterne blev fordelt jævnt over året, således at der for hver lokalitet var 2 starter pr. måned. Undersøgelsesområdet blev delt op i 5°-kvadrater (5 længde- og breddegrader) inden for hvilke vind- og strømforhold blev bestemt for hver måned.

Simulationsmodellen er tilstræbt at indeholde så mange som muligt af de parametre, der kan anses for at være af betydning ved rejse uden motor for en mindre båd og dens besætning. Disse er bestemt til følgende:

- 1) Tidslige og stedlige ændringer i vindretning og -styrke.
- 2) Strømretning og -hastighed (overfladedrift).
- 3) Den planlagte kurs og bådens sejlegenskaber.
- 4) Mandskabets overlevelseschancer og bådens sødygtighed.
- 5) Beliggenhed af rev, øer og kyster for landgang.

Vi vil i det følgende beskrive modelopstillingen for de enkelte parametre. Vurderingen af troværdighed af disse kan læses i originalrapporten.

1) Vinddata.

Vindretning og -styrke blev for hver 5° -kvadrat og for hver måned summeret fra perioden 1855-1938. Disse tal blev omregnet til sandsynligheder ud fra det totale antal observationer fra en måned. Herved fik man en sandsynlighedsmatrix for vindforhold hver måned for alle 5° -kvadrater i undersøgelsesområdet (hvilket var 4704 matricer).

Vindstyrke på 9 eller derover fik i modellen den betydning, at båden kun fik 50% chance for at fortsætte rejsen næste dag.

2) Strømdata.

Disse stammer fra britiske skibe fra 1854 til 1952 og er opgivet kvartalsvis. Der var 6 hastighedskategorier og 16 retninger. Disse er beregnet for 5° -kvadrater som for vindforholdene.

3) Navigation og sejlhastighed for båden.

I de fleste kørsle- regnedes ikke med navigation, men i fald at man gjorde så kun for første og eventuelt også anden dag. Derefter sejlede båden efter vinden og strømmen.

Bådens sejlhastighed blev vurderet i forhold til vindhastigheden ud fra tidligere erfaringer og forsøg med ikke-motordrevne både.

Strømforhold og sejlhastighed af båden regnedes i forholdet 1:1.

4) Overlevelse og rejsetid.

En del faktorer blev anset for væsentlige for hvor lange båd og besætning kunne overleve at rejse rent tidsmæssigt. En overlevelses-tabel blev opstillet, hvor forhold såsom hvor lange besætningen kan leve uden tilstrækkelig mængde ferskvand, temperaturforhold, føderessourcer på båden, antallet af både sunket i området og andet. Der blev sat maksimum rejsetid på 183 dage.

Rejsetiden kan derfor afhænge af ødelæggelse af båd og besætningens død, men også af at land blev nået.

5) Landgang.

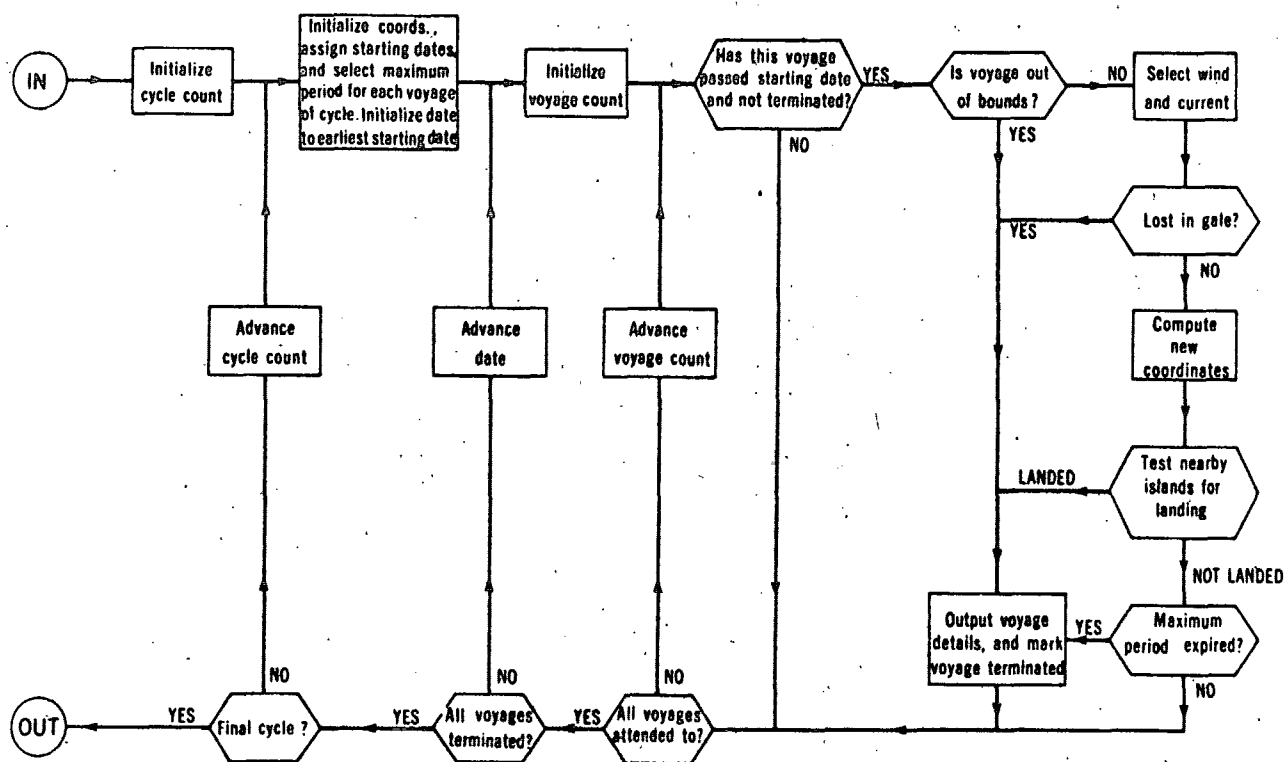
Alt hvad der stak op over vandet regnedes som land.

Båden skulle være sejlet/drevet ind til en radius på 19-56 km, alt efter højden på landet, for at båden kunne lande der. Kunne land ses fra båden regnedes der med at båd og besætning også nåede lokaliteten.

Oversigt over simulationsprocessen.

Kørslen af modellen foregik i "cykler" med 60 eller 62 starter pr. måned (alt efter om det var en lige eller ulige måned). Det skyldes at maskinen kun havde lagerkapacitet til vind og strømdata for en måned af gangen.

Eksempel på kørsel, se figur 6.8.



Figur 6.8: Modeldiagram.

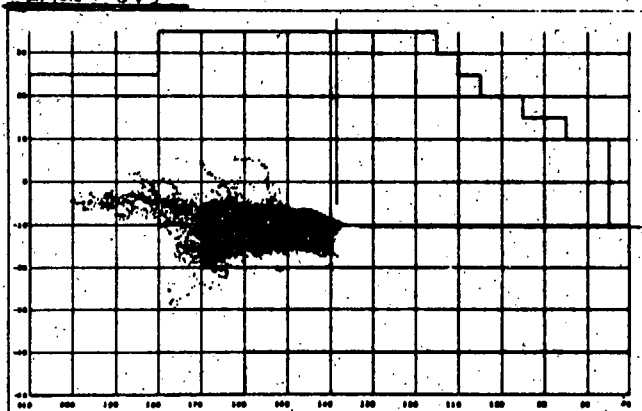
Fremgangsmåde:

- 1) Startkoordinater indtastes.
- 2) Rejselængde vælges tilfældigt mellem 0 og 1, herefter aflæses overlevelsestiden på en kumuleret sandsynlighedstabel. (Båd og mandskab kan maksimalt leve 183 dage)

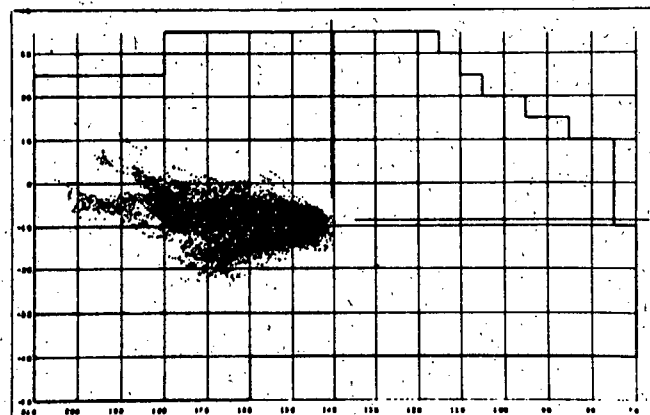
- 3) Vinddata vælges tilfældigt mellem 0 og 1 og aflæses på sandsynlighedstabel for den pågældende måned og for det pågældende sted.
- 4) Derefter beregnes sejlhastighed ud fra vinddata.
- 5) Strømforhold indkorporeres i modeller på samme måde som vinddata. Vind- og strømdata giver tilsammen kursen på sejladsen.
- 6) Det checkes herefter om der er mulighed for landgang på den 1. dag (dog er startøen undtaget de første 3 dage). Kun øer i en vis afstand fra startøen checkes.
- 7) Hvis der ikke er land ved destinationen og rejsen er bestemt til at vare mere end denne dag, fortsættes efter pkt. 3.

For de enkelte startlokaliteter er der lavet kort/figurer, der viser samtlige sejlladser derfra, og hvor destinationen for en båd er prikket ind for hver dag, den har sejlet. Se figur 6.9.

Figur 6.9



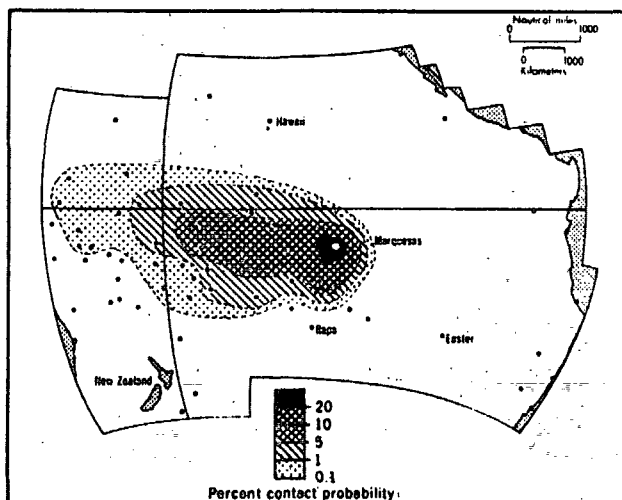
Fatuhiva (109): Voyage days computer map



Motuiti (6): Voyage days computer map

Disse figurer er brugt som udgangspunkt for at lave oversigter over, hvor lang tid det tager at rejse igennem de forskellige 5°-kvadrater. Desuden er de brugt til at danne grundlag for at lave en kontaktsandsynlighedsoversigt for hvilke øer der kan nås fra den pågældende startø. Se figur 6.10.

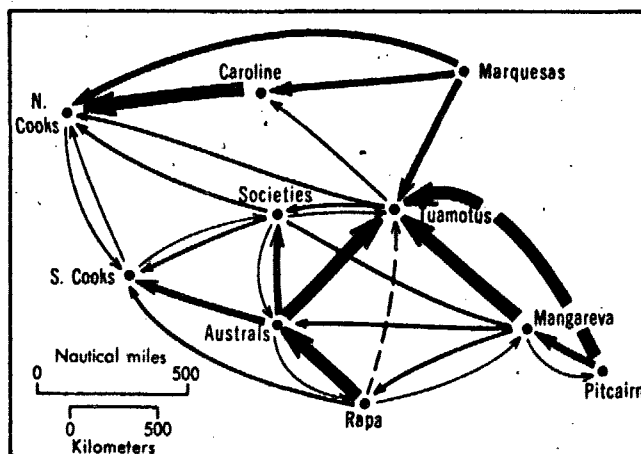
Af andre interessante eksperimenter, der blev kørt, var forsøg med at køre en beregning for kontaktsandsynlighed baglæns. Undersøgelser at denne art med at se på om kontaktede øer fra en bestemt startø også havde kontakt til startøer, hvis man kørte baglæns, viste at



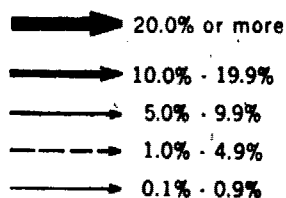
Figur 6.10 Marquesas Islands: Drift contact probabilities

dette sjældent var tilfældet. Dvs. at der oftest var tale om en-vejs-kontakter.

Den væsentligste konklusion på undersøgelsen blev samlet ved at lade computerprogrammet søge efter de mest hyppige driftkontakter. Dette resulterede i en oversigt over driftkontakt. Se figur 6.11. Dermed var korridorer i området anskueliggjort.



Drift contact probabilities



Figur 6.11 East-central Polynesia: Drift contact probabilities

Modelkontrol.

Egentlig modelkontrol er ikke foretaget. Forfatterne påpeger at validering af enhver simulationsmodel er vanskelig. Og i dette tilfælde, hvor historiske data yderligere er fragmentariske, er det ikke muligt at foretage statistiske udredninger. De foreslår derfor at se på om der er overensstemmelse mellem "drift-barrierer" og kulturelle forskelligheder.

Opsummering.

Hvad kan vi bruge fra denne simulationsmodel i arbejdet på selv at opstille en simulationsmodel?

Dels er metoden med at udvælge faktorer af betydning for rejsen særdeles anvendelig. Hastighed, overlevelse, årstidsvariation og landgang (at få øje på en ø og navigere hen til den) har direkte paralleller til vores problem, og kan let overføres.

Dels viser modellen ved sit negative eksempel, hvordan man kan komme ud i et kolossalt maskintidsforbrug, hvis ikke man behandler sine data statistisk.

Dels er fremlæggelsen af resultaterne, som en "spredningssky" af muligheder for hændelser, som igen kan opdeles af niveaukurver for procentvise sandsynligheder, særdeles illustrativt.

Endelig vil vi trække frem, at i modsætning til Hågerstrands model, ser denne mere på selve spredningsprocessens delelementer. Hågerstrand lod sit MIF repræsentere hele spredningsdynamikken. Dermed mener vi, at noget af forklaringsværdien ved modellen går tabt. Hvis man deler processen op i enkeltdelen, kan man bedre variere enkelte elementer i selve spredningsprocessen.

7.4 ØKOLOGISKE SIMULATIONSMODELLER OVER SPREDNING.

Vi bevæger os nu bort fra de geografiske modeller, og som det sidste i dette afsnit vil vi beskæftige os med eksisterende simulationsmodeller indenfor økologi.

Begge de modeller (Kitching 1970, Siniff 1969), vi her vil gennemgå, er blevet lavet i slutningen af 60'erne og er, så vidt vi har kunnet undersøge det, ikke blevet fulgt op af senere viderebearbejdnings. De var de første forsøg på computersimulation indenfor dette område af økologien og fulgte efter de analytiske modeller, vi tidligere har nævnt (Skellam, Wilkinson).

Kitchings model (1970) er i sit formål tæt knyttet til den samme problemstilling, som vi undersøger: spredning af dyr mellem diskrete ø-biotoper, habitater. Men mens Kitching er interesseret i at sige noget om, hvilken betydning forskellighederne blandt dyrene har for deres succes i spredningen - så vil vi gerne i stedet sige noget om, hvad forskellighederne i biotopmønsteret betyder for dyrenes spredningssucces.

Kitchings model.

Grundideen i modellen er at placere nogle biotoper i et område, som er opdelt i et fint netværk. Fra et centralt punkt i dette område simuleres udvandringen mod biotoperne i et antal kørsler. For hele systemet beregnes antallet af succesfulde udvandring. Det vil sige den procentdel, der når velbeholden frem til en ny biotop. Disse tal for succes relateres til de variable i modellen: afstanden fra startpunktet til biotoperne, dyrenes bevægelsesmønster og dyrenes dødsrate og bevægelseshastighed.

Begrænsninger i modellen.

For at forstå niveauet i resultaterne er det nødvendigt at se lidt på de begrænsninger, der er lavet i modellen:

1: "Habitaterne" er placeret tilfældigt i det kunstige maskinøkosystem. Hver habitat er givet en bestemt koordinat med en slags indflydelseskirke lagt rundt omkring. Radius i denne cirkel er proportional med den tiltrækning habitat har på dyrene. Dette er et forsøg på at

kvantificere sådanne faktorer som størrelse, successionstrin eller andre vigtige faktorer, som måtte tiltrække dyrene. Der er altså en hel del reduktion i forhold til virkeligheden i dette punkt.

Radierne er fordelt mellem to arbitrære grænser efter en normalfordeling. I modellen forløb det derefter sådan, at hvis et dyr krydsede disse cirkler, så var det succesfuldt nået frem, og det stoppede sin vandring.

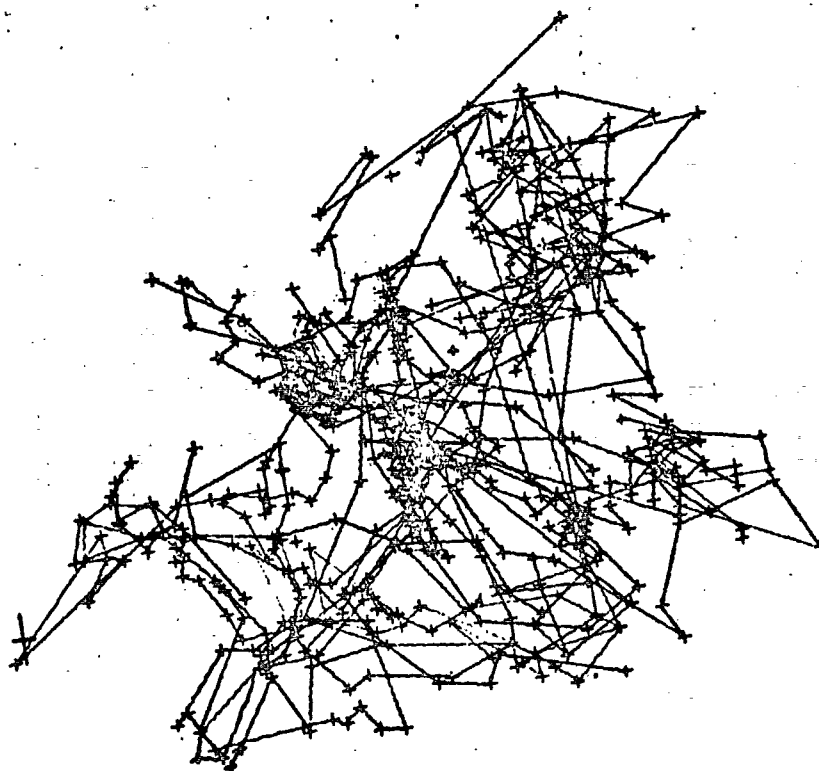
2: Den anden indskrænkning i modellen berører dyrenes dødelighed. Denne sættes til at være en konstant procentdel af de dyr, der har overlevet indtil begyndelsen af en ny simulationsperiode. Det repræsenterer en oversimplifikation. Der vil efter al sandsynlighed være en stigende sandsynlighed for dødsfald med tiden.

3: Dyrenes bevægelsesmønster blev fastlagt ud fra en statistisk behandling af data fra insektundersøgelser, og derfor er modellen begrænset af de specielle træk, som insektspredning frembyder. Undersøgelserne viste, at starten/"afsættet" fra en biotop er ligefordelt på alle verdenshjørner, men når først insekterne flyver, så er der størst sandsynlighed for, at de fortsætter lige frem. Men disse kurskorrektioner er iøvrigt normalfordelt omkring denne nulværdi (lige-ud-efter-næsen-flyvning). I simulationen blev startkursen derfor lagt tilfældigt, og korrektioner i kursen blev fordelt efter en normalfordeling omkring 0° .

Siniff's og Jessens model.

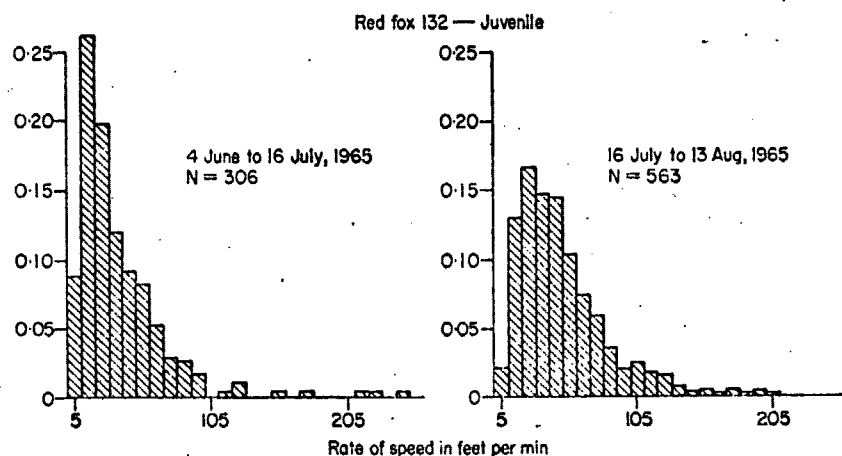
Til sammenligning vil vi inddrage den anden model, som vi omtalte i begyndelsen, Siniff (1969). Deres problem er at simulere ræves og snesko-hares bevægelser indenfor deres afgrænsede leveområde (fourageringsområde, home range). Simulationsmodellen, de anvendte, minder om Kitchings. Deres data for bevægelsesmønster er dog opnået ved telemetri, hvor der er fastgjort en radiosender til dyret og til bestemte tider fastlægges dyrets position (fixpunkter). De arbejder med pattedyr og ikke insekter. Endvidere er situationen anderledes end i Kitchings model. Ræven og haren holder sig begge indenfor deres "territorium", og det vil sætte sig igennem i de opnåede data. (fig. 6.12).

Dyrenes bevægelsesmønster blev opdelt i 1) den relative vinkel mellem 3 successive fixpunkter og 2) afstanden fra et fixpunkt til det næste. Ud fra de sidste data kunne man udregne dyrenes bevægelseshastighed, og dermed opstille en sandsynlighedsfordeling for forskellige hastigheder.



6.12 . An example of red fox movement as obtained from telemetry data.

Fordelingen af de forskellige hastigheder viser et karakteristisk mønster. Kurven har en hurtig stigning fra 0, og den flader langsomme ud mod højre både for ræv og hare (se figur 6.13)

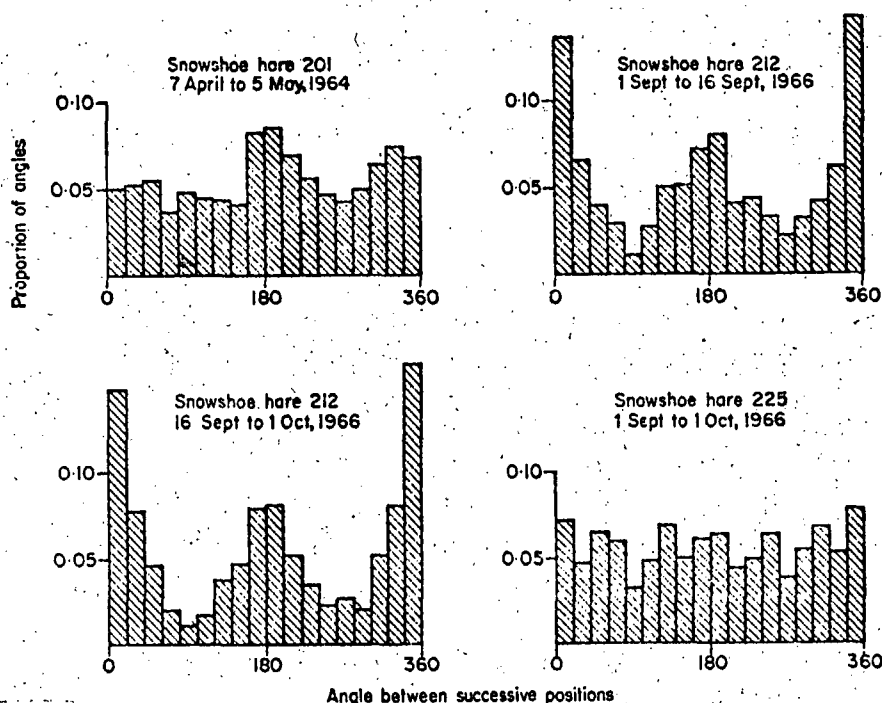


6.13. Some observed distributions of distance traveled per minute for red fox. These were obtained by using distance traveled in 8, 9, 10 and 11 minutes and dividing distance by time to obtain rate in feet per minute.

Dette ret ensartede billede af bevægelseshastigheden er, hvad man kunne vente, fordi man må regne med, at normal bevægelseshastighed, er ret konstant for voksne ræve og harer (Wilkinsons "bevis" i afsnit 6.1 for sin random walk model, nemlig at der skulle være en konstant tilbagevendel-

ses hastighed, smuldrer med disse data. Voksne dyr ser ud til at have en næsten konstant bevægelseshastighed - under alle omstændigheder!).

Spredningsretning: Ud fra de samme telemetri-data fik man også gennem analyse den relative fordeling af bevægelsesvinklerne. Disse data viste som for insekterne, at det almindeligste er lige-ud-bevægelse, men der var dog afvigelser fra dette mønster hos nogle harer. De viste 2 toppe - en for lige-ud-bevægelse og en for bag-ud-bevægelse. Det var harer med et langt og smalt territorium (se figur 6.14)



6.14 . Some observed distributions of relative angles turned (clockwise) between successive fixes for snowshoe hare.

Alle disse fordelinger blev gennem statistisk bearbejdning beskrevet som sandsynlighedsfunktioner. Fordelingerne har deres samlede sandsynligheder fordelt på omkredsen af en cirkel. 180° er ligeud, 0° er bagud. Arealet under de funktioner, der udtrykker fordelingerne, fra 0° til 360° er én. Der er tre typer funktioner:

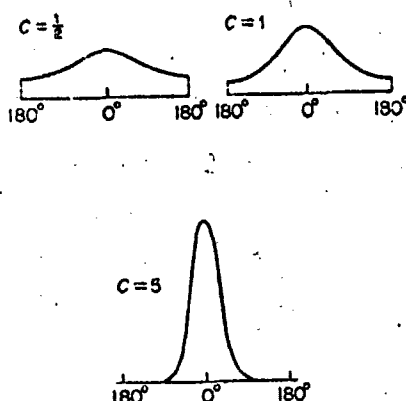
- 1: Hvis dyret ikke har nogen foretrukken vandringsretning vil alle sandsynlighederne på cirkelrperiferien være nogenlunde ens og følge en lige cirkulær fordeling.
- 2: Det andet teoretiske beskrivelsesapparat er den cirkulære normalfordeling. Denne type fordeling fremkommer, hvor dyret har én foretrukken bevægelsesretning.

$$f(x) = \frac{1}{2\pi I_0(c)} e^{c \cos(x-m)}$$

Integralet $I_0(c)$ står for en "Bessel-funktion".

Den kan slås op i en tabelsamling.

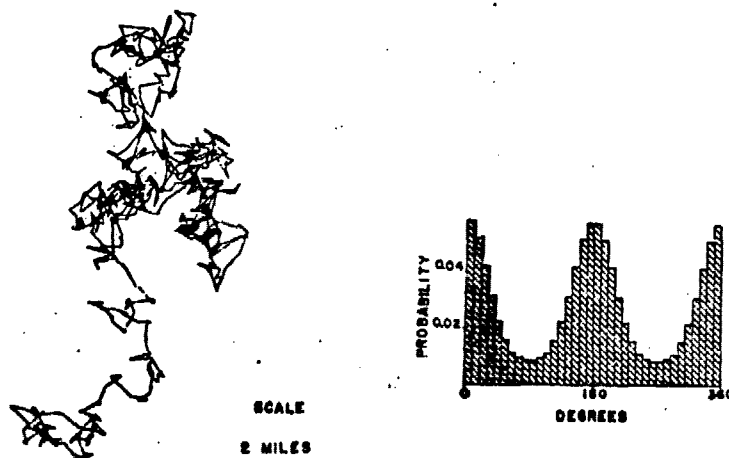
Funktionen $f(x)$ er karakteriseret ved to parametre: m (vinklen med maksimal sandsynlighed, d.v.s. bevægelsesretningen) og c (angiver formen på sandsynlighedsfordelingen. Ved stor c bliver spredningen mindre.)



6.15 . Linear diagrams of the circular normal distribution for different values of c , with point of maximum probability at zero. (After Batschelet, 1965.)

3: Den tredje teoretiske fordeling, vi vil beskrive, er ved bevægelse i to modsatte retninger. Denne har formen:

$$f(x) = \frac{1}{2\pi I_0(c)} e^{c \cos 2(x-m)}$$



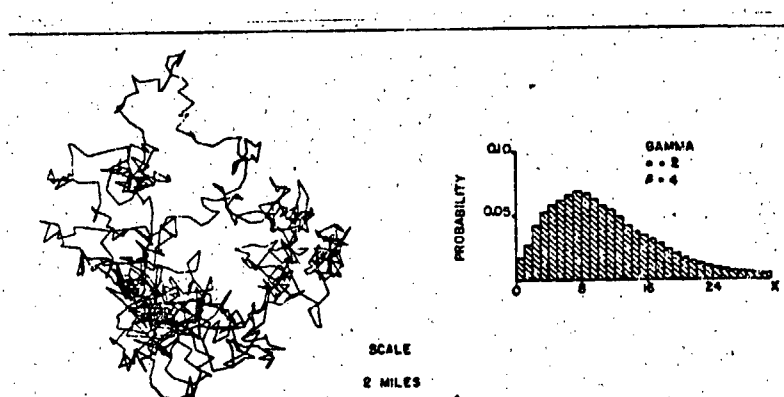
6.16 . Some examples of movement patterns obtained utilizing bimodal distribution in the simulation model to represent angle between successive fixes.

Det er vigtigt, at kunne teste om det er rimeligt at erstatte de oprindelige data med disse sandsynlighedsfunktioner. Fremgangsmåden for testning er at teste udfaldene mod de forventede ved en χ^2 -test.

Spredningsafstand: Endelig blev telemetridataene analyseret for fordelingen af sove- og bevægelsesperioder. De udledte data for hastighed, hvile og bevægelsesperioder blev sammenfattet i en gammafordeling. Tæthedsfunktionen for gammafordelingen er karakteriseret af to parametre: α (større end -1) og β (større end nul)

$$f(x) = \frac{1}{\beta^{\alpha+1} \Gamma(\alpha+1)} x^{\alpha} e^{-x/\beta}$$

Figur 6.17 viser eksempler på disse fordelinger, når α og β varierer. Selve gammaledet er en normeringsfaktor.



6.17 . Some examples of movement patterns obtained utilizing different distance travelled distributions in the simulation model. The mode of the distributions remains the same and only the variance is changed.

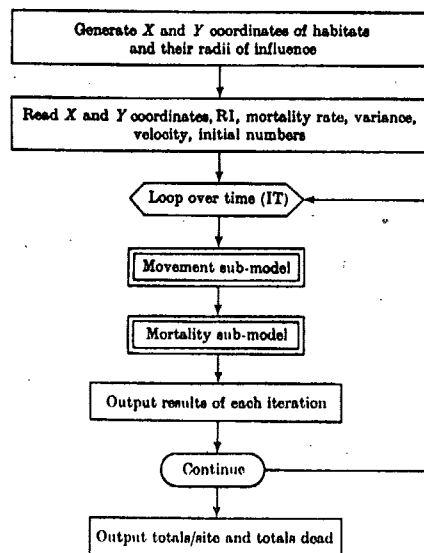
Vi har ikke andre eksempler på afstandsbetragtninger beskrevet som sandsynlighedsfordelinger. Men andre fordelinger end gammafordelingen ville uden tvivl komme på tale.

Som ved sprednings-retnings-fordelingerne kan parametrene α og β estimeres ud fra data og den forventede fordeling kan opstilles og testes mod de observerede data.

Et relevant spørgsmål at tage op i forbindelse med Siniff's model er om dyrenes bevægelser illustreret i fig. 6.12 ikke lige så vel kunne beskrives med random walk modellerne (Kap. 6). Vi vil dog ikke gå nærmere ind i denne diskussion her.

Programmet for Kitchings model.

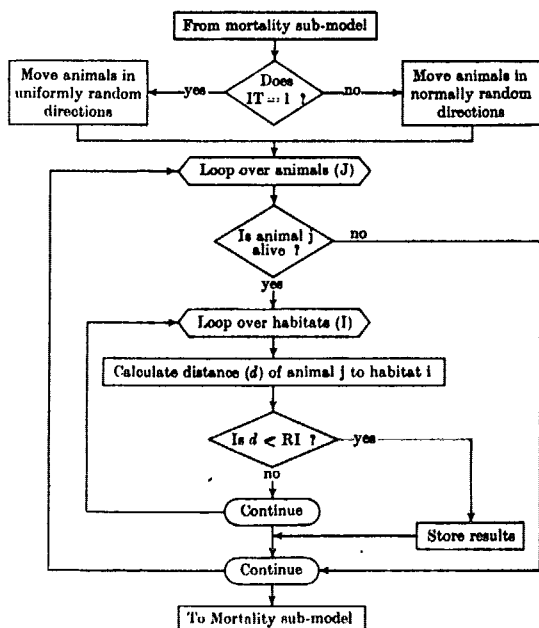
Vi forlader Siniff's model og vender tilbage til Kitchings model. Selve computerprogrammet er opbygget som vist på figur 6.18



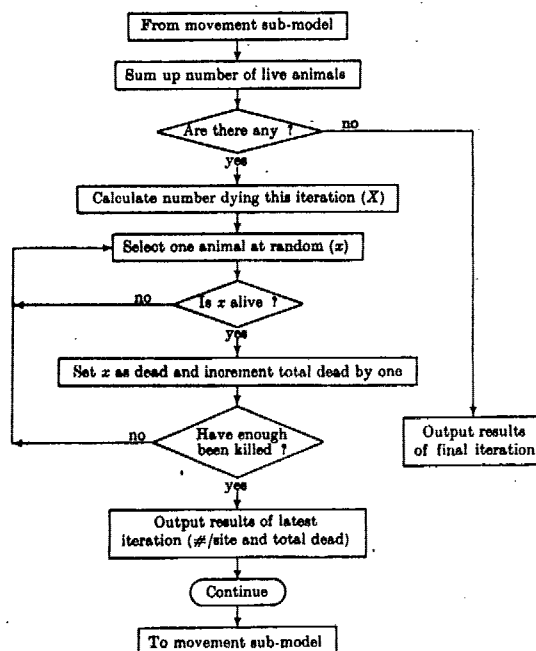
6.18 . Simplified flow-chart of the complete dispersal model

Programmet fastlægger først biotopernes placering og størrelse (radier, RI). De variable iøvrigt: dødsrate, variansen på normalfordelingen for spredningsretningen, bevægelseshastigheden og antal dyr, der skal bevæge sig, indtastes. Resten af programmet er baseret på en stor tidsløkke, som indeholder to submodeller: en bevægelsessubmodel og en døds-submodel.

Bevægelsessubmodellen flytter hvert dyr et bestemt stykke i en bestemt retning bestemt af sandsynlighedsfordelingen. Afstanden til habitaterne udregnes nu, og det fastlægges, om et dyr er nået til en habitat.



6.19 Simplified flow-chart of the movement sub-model

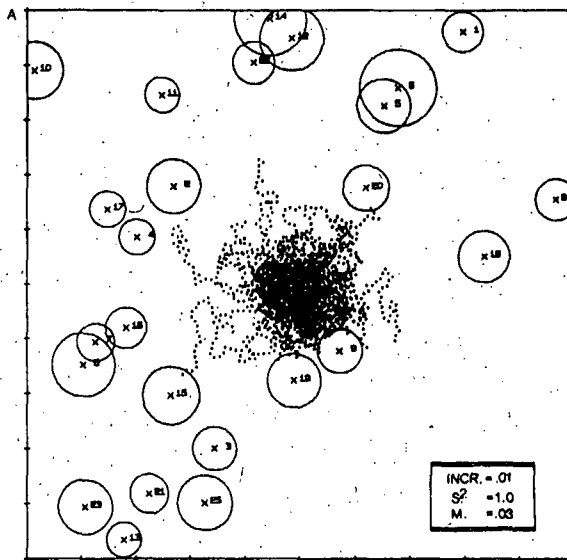


6.20 Simplified flow-chart of the mortality sub-model

Dødsfald-submodellen udvælger tilfældigt blandt de tilbageværende dyr dem, der skal dø i denne omgang. Antallet afgøres af den dødsrate, man har fodret maskinen med i begyndelsen.

Resultater.

Resultaterne kan man få skrevet ud i nogle meget underholdende diagrammer, hvor biotopernes placering og dyrenes placering efter hvert "trin" er indtegnet. På figur 6.21 ses fire prøver på disse udskrifter.



6.21 Scatter diagrams under various conditions. (Abbreviations: *INCR* increment/iteration; *S²* variance of the normal distribution; *M* percentage mortality/iteration)

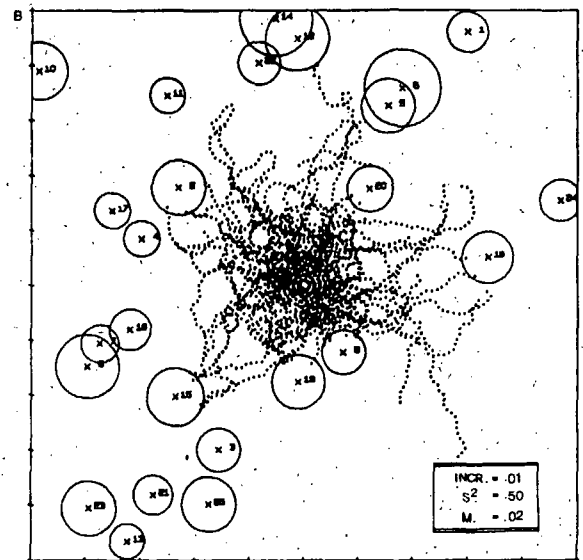


Fig. 6B

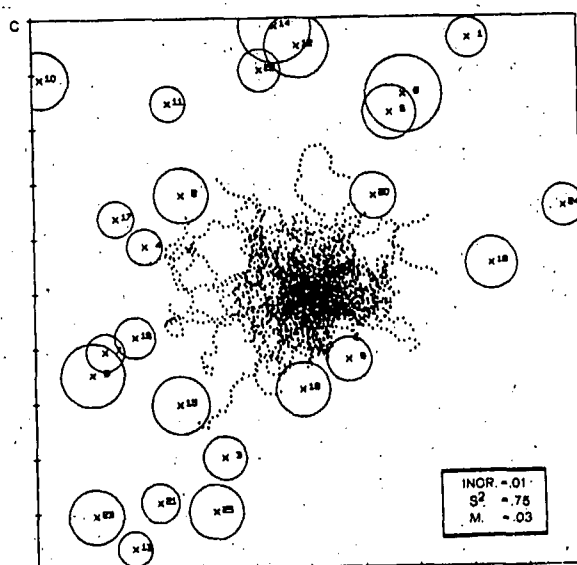


Fig. 6C

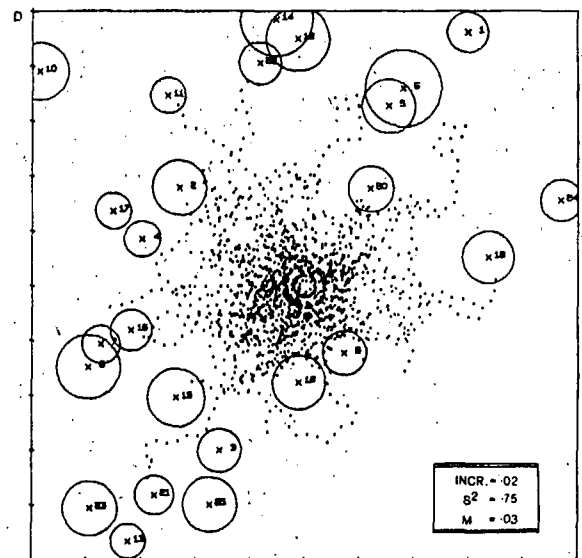


Fig. 6D

I figur a starter 100 dyr i midten af feltet. Der er en varians på 1.0 for normalfordelingen, der styrer deres vandring. Dødeligheden er sat til .03% for hvert trin, og hastigheden er 0.01 enheder pr. trin. På figur b, c og d er disse værdier ændret på forskellig vis.

Figur a viser, at dyrenes bevægelser mangler retning, at dyrene forbliver i nærheden af startpunktet og har en lille spredningssucces. Det skyldes den store varians på den cirkulære normalfordeling for valg af vinkler. Figur b viser større retningsstabilitet, videre spredning og større succes. Her er variansen gjort mindre (0.5), og dødeligheden er sat ned til 0.02%.

Figur c og d varierer kun med hensyn til hastigheden. Begge har en varians på 0.75 og en dødelighed på .03%. Den første kørsel har en trinlængde på 0.01 - den anden 0.02. Dyrenes hastighed har øjensynlig en stor effekt på spredningssuccessen.

Modelkontrol for Kitchingsmodel.

Kitching har lavet tre nærmere undersøgelser af modellens egenskaber. Den første undersøgte forholdet mellem den procentdel af dyrene, der nåede frem til en ny biotop, og denne biotops afstand til startpunktet. Den anden undersøgte effekten af ændringer i varians og dødelighed på antallet af succesfulde vandringer. Den sidste undersøgte, hvilken betydning forskellige hastigheder har for spredningssuccessen.

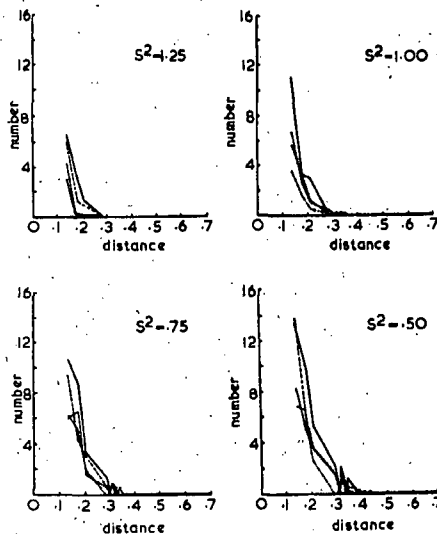
Ud fra synspunktet om at vurdere modellens sandhedsværdi, er det strengt taget kun den første undersøgelse, der har interesse. Idet det er den eneste, der findes uafhængige empiriske data for. Den vil vi derfor gennemgå nærmere.

Kitching kørte sin model 48 gange. De fordelte sig på 3 gentagne kørsler på 16 forskellige kombinationer af varianser og dødsrater. Fire forskellige varianser af normalfordelingen blev kombineret med fire forskellige dødsrater.

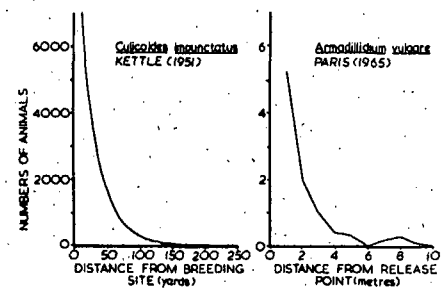
Forinden havde han dog sikret sig, at modellen var "stabil": Han var i stand til at opnå de samme resultater, når han startede med forskellige initialtal i "tilfældig-tal" generatoren. Denne sensitivitetsanalyse virker mildest talt lidt løs. Hvor dybt har han undersøgt problemet?

Hvornår betragter Kitching det, "som at der ingen afvigelse er"? Kort sagt det er en meget ufuldstændig sensitivitetsanalyse.

Et udpluk af de kørsler, som blev foretaget for at vise sammenhængen mellem biotopafstand og succes, er vist nedenfor.



6.22. Predicted curves of numbers of animals reaching each site versus the distance of the sites from the starting point of the dispersal. Four variances (S^2) of the normal distribution were used and four mortality rates for each variance. Key to lines: Solid line = 0.01 %/iteration; broken line = 0.02 %/iteration; dash-dot line = 0.03 %/iteration; dotted line = 0.04 %/iteration



6.23. Curves of number versus distance from starting point for *Culicoides impunctatus* and *Armadillidium vulgare*

Kurverne viser et fald i spredningen af dyrene. Det ligner en negativ eksponential-funktions forløb. Det samme forløb er set i en række empiriske undersøgelser (se figur 6.23). I de her viste to undersøgelser (Kettle 1951 og Paris 1965 citeret fra Kitching 1970) forsøgte forfatterne at "fitte" et matematisk udtryk, som kunne beskrive kurverne. Disse forslag er:

$$Y = a e^{bX} \quad (I) \quad Y = a + b \log X + c/X \quad (II) \quad Y = a + c/X \quad (III)$$

Y er tætheden af insekterne i enhver afstand fra startpunktet. X er afstanden til startpunktet. a er begyndelsestætheden af insekterne. B er en regressionskoefficient. c/X er en fortyndingsfaktor, som kommer af at insekterne spreder sig over et større areal.

Generelt er der en dødelighedsfaktor og en fortyndingsfaktor, som begge spiller ind og giver faldet i antallet med voksende afstand. Der er dog ikke fundet nogen almen funktion, der kan beskrive dette for forskellige insektgrupper eller dyregrupper.

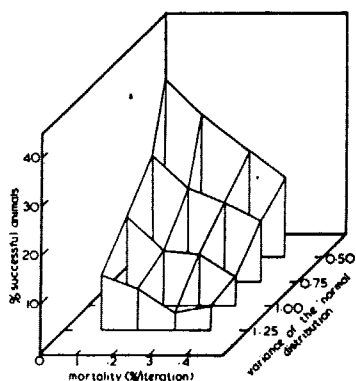
Sjovt nok nævner Brown (1969) nogle lignende relationer som (I) fra

geografiens område. En kurve af formen: $y = a D^{-b}$ giver det bedste fit for resultater, som ikke involverer permanente eller kostbare flytninger/bevægelser. Og en eksponentiel kurve af formen $y = a e^{-bD}$ repræsenterer det bedste fit til ægteskabs- og migrationsafstande.

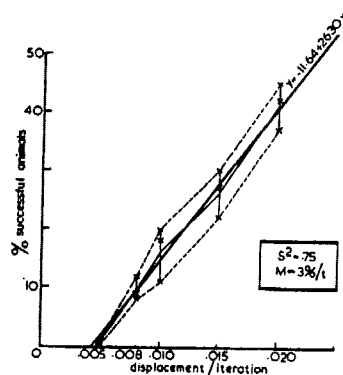
Der er nok ikke andet at sige til dette sammentræf af resultater indenfor geografi og økologi, end at den slags kurverrepræsentationer er særdeles medgørlige.

Iøvrigt indskrænker Kitchings modelkontrol sig til denne rent kvalitative: kurver fra simulationen ligner empiriske kurver. Så tilbage står en egentlig kvantitativ vurdering, som øjensynlig ikke kan lade sig gøre med den nuværende viden. Dermed peger modellen på nogle forskningsområder, der bør tages op for at fylde hullerne i vores viden om spredningsprocessen.

Disse huller er foruden den kvantitative sammenligning af spredningsafstands-relationerne også fremskaffelsen af data til sammenligning med de to andre undersøgelser, som Kitching lavede: 1) at spredningssuccessen aftager med stigende dødelighed og stigende varians (se figur 6.24) og 2) at der tilsyneladende er en simpel lineær sammenhæng mellem dyrets hastighed og deres spredningssucces (se figur 6.25).



6.24. Predicted graph of percentage success during dispersal versus mortality rate versus the variance of the normal distribution used in the model



6.25. Graph of the predicted linear relationship between the increment value and the percent success

Modelkontrol for Siniff's model.

Resultaterne fra disse modelkørsler er en række spor, som illustrerer dyrenes vandringer. Disse spor skal sammenlignes med de spor, man har fået fra de telemetriske undersøgelser. Forfatteren gør det ved at tage en enkelt egenskab ved dyrenes bevægelsesmønster, nemlig graden af klumpethed af fixpunkterne. Det fastlægges gennem en X^2 -test, at der er en stor grad af overensstemmelse mellem disse fixpunkters klumpethed og det man ville forvente, hvis de fulgte en negativ binomialfordeling

$$f(x) = \frac{(k+x-1)!}{(k-1)!x!} \left(\frac{m}{m+k}\right)^x \left(1 + \frac{m}{k}\right)^{-k}$$

$x=0, 1, 2, \dots$

Værdien af k vokser, når graden af klumpethed bliver mindre og variansen nærmer sig middelværdien.

Metoden er så at "fitte" en k -værdi ud fra observationerne. Den negative binomialfordeling med denne k -værdi testes mod det observerede materiale med en X^2 -test. Det samme gøres for de simulerede data.

TABLE 6.26

Estimates of the dispersion parameter (k) from fitting of the negative binomial to distributions derived from telemetry data

Animal	k parameter	Chi-square value
Red Fox 103; 8 April to 6 May 1964	0.421	8.245
Red Fox 103; 6 May to 3 June 1964	0.413	3.376
Red Fox 108; 10 April to 6 May 1964	0.190	10.450*
Red Fox 108; 6 May to 3 June 1964	0.132	1.953
Red Fox 132; 4 June to 16 July 1965	0.627	4.442
Red Fox 132; 16 July to 13 Aug. 1965	0.296	1.045
Snowshoe hare 225; 1 Sept. to 1 Oct. 1966	0.828	5.224*
Snowshoe hare 212; 1 Sept to 16 Sept. 1966	0.112	12.350*
Snowshoe hare 212; 16 Sept. to 1 Oct. 1966	0.103	5.437
Snowshoe hare 201; 16 Jan. to 29 Jan. 1964	0.310	1.999
Snowshoe hare 201; 11 Feb. to 16 Feb. 1964	0.189	6.691
Snowshoe hare 201; 7 April to 5 May 1964	0.381	11.804

* Significantly different from the predicted negative binomial distribution at the 0.05 probability level.

TABLE 6.27

Estimates of the dispersion parameter (k) from fitting of the negative binomial to distributions derived from the simulation model shown in Fig. 10.

Animal	k parameters		Chi-square values	
Red Fox 103	1.997	1.474	1.564	3.020
Red Fox 103	0.810	1.868	1.572	9.128*
Red Fox 108	1.287	2.482	2.368	3.154
Red Fox 108	1.532	0.662	5.055	3.507
Red Fox 132	2.622	2.723	0.387	4.127
Red Fox 132	0.682	4.802	9.547*	0.929
Snowshoe hare 225	2.340	0.876	2.388	2.928
Snowshoe hare 212	1.088	0.953	11.900*	2.655
Snowshoe hare 212	0.802	0.904	3.485	4.275
Snowshoe hare 201	1.241	1.022	5.777	1.289
Snowshoe hare 201	1.275	0.890	3.872	3.205
Snowshoe hare 201	0.866	0.736	4.714	4.844

* Significantly different from the predicted negative binomial distribution at the 0.05 probability level.

I tabel 6.26 og 6.27 kan observerede data og simulerede data sammenlignes. Det ses, at generelt er de observerede data mindst, svarende til en mere klumpet fordeling af fixpunkterne. Det skyldes sikkert, at modellen ikke eksplicit tager hensyn til, at dyrene har et "home range", som de ikke vil overskride. Derfor har de i virkeligheden en tendens til at vende tilbage til de samme steder gang på gang.

Det er en meget enkel test, der foretages her. Derfor er den også af begrænset udbytte. Man sammenligner ikke bevægelsesmønstre som sådan, men kun det enkelte træk - graden af klumpethed af fixpunkterne.

Opsummering.

Kitchings og Siniff's modeller ligger meget tæt på

vores modelønsker. Vi kan således bruge især Kitchings fremgangsmåde direkte i vores arbejde.

De tillempninger, vi behøver at foretage, er 1) kørsler med ændrede biotopmønstre, og undersøgelse af, hvilke konsekvenser, det får for dyrenes spredningssucces, 2) en uddybning af modellen til at gælde for større dyr (end insekter) og til at indeholde nogle flere træk ved biotopmønsteret (barrierer, korridorer).

Det vil vi behandle nærmere i den efterfølgende diskussion.

8. DISKUSSION.



8. DISKUSSION.

I det følgende vil vi opsummere resultaterne fra de foregående kapitler og bruge dem til at skitsere, hvordan vi kunne forestille os en model, der kunne bruges til at analysere biotopmønsterets betydning for spredning af dyr (og planter) småbiotoperne imellem. Til sidst vil vi diskutere denne model.

Modeltype.

Efter at vi har set på deterministiske modeller og stokastiske modeller med analytisk løsning, står det klart for os, at der ikke findes analytiske løsninger på vores problem.

At finde en funktion, der kan indeholde en proces med så mange elementer af tilfældighed som, hvor dyret befinder sig til bestemte tider, overlevelseschancer og omgivelsernes komplicerede struktur, synes umulig.

Det skyldes, dels at vi ikke har en velskrevet teoretisk økologisk viden at bygge matematiske formuleringer over, dels at en matematisk repræsentation af et komplekst system nemt bliver uigennemskuelig.

Hvorvidt man gennem undersøgelser og simulationer efterhånden kunne nå frem til en teori for spredning, og dermed også kunne opstille en stokastisk model med analytisk løsning med de og de vigtige parametre og indbyrdes sammenhænge, tør vi ikke spå om. Men opgaven synes umulig.

Med den mangel på teori, der er indenfor dyrespredning, er der derfor ikke noget alternativ til computersimulationsmodeller. Vi forestiller os, at en computersimulation måske kan afsløre, hvilke mekanismer der har betydning for beskrivelsen af dyrespredning. Sammen med empiriske undersøgelser kan de give os et billede af, hvad konsekvensen af forskellige spredningsteorier er. På den måde kan man måske komme frem til træk, der kan bekræftes ved sammenligning med virkeligheden.

Modellen.

Den model, som vi gerne så lavet, men som vi ikke har tid til selv at lave, skulle undersøge virkningen af et bedre biotopdesign/landskabsplanlægning for spredning af dyrene. Kan vi få en alsidigere natur gennem

en bevidst planlægning? - og hvad skulle denne planlægning bestå i ?

Det vil være naturligt at gribe fat i Kitchings model for dyrespredning og kombinere den med de analyser Biotopgruppen (1982) har foretaget. Den store mangel i Kitchings arbejde, set i forhold til vores problemstilling, er den unuancerede opfattelse af landskabet. Hvis vi et øjeblik vender tilbage til ø-teorien, så kan vi finde nogle af de faktorer, der har betydning i nuanceringen af landskabet.

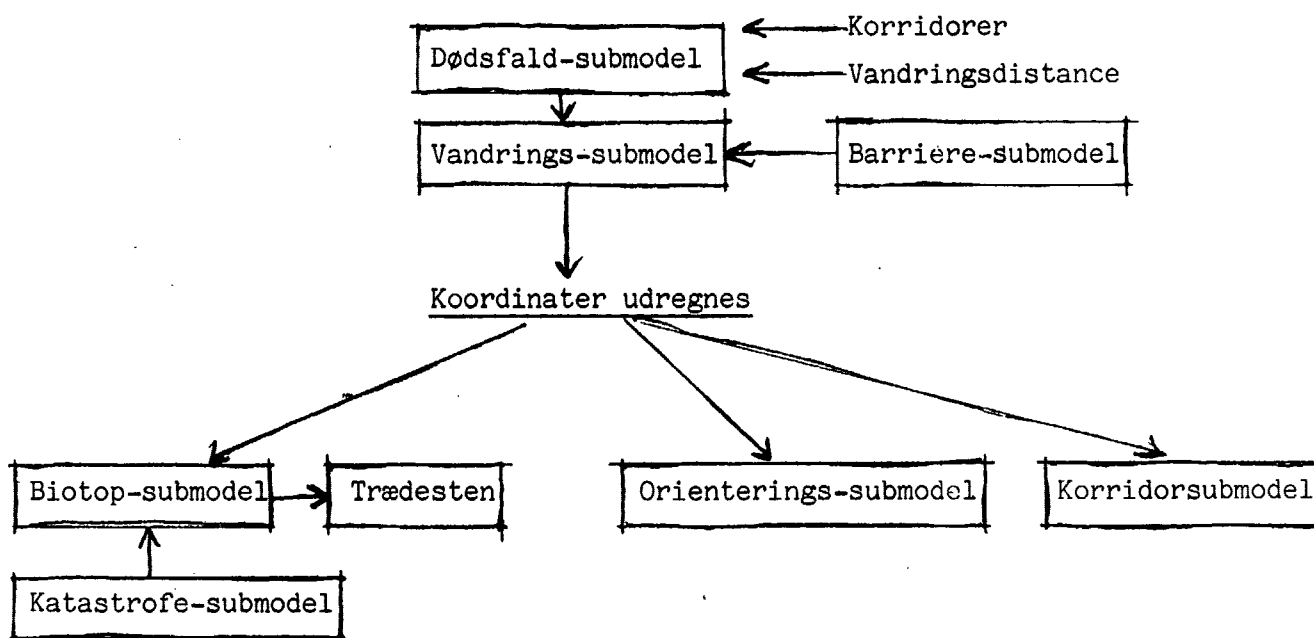
Den klassiske ø-teori siger, at biotopernes størrelse og afstand fra moderlandet er af betydning for artsantallet på øerne. Der opstår en ligevægt mellem immigration til øen og de enkelte arters overlevelseshance (ekstinction) på øerne. Selvom denne teori også er anvendelig på biotopøer, så må den alligevel modificeres. Følgende forhold skal taget i betragtning:

- 1) der er en kritisk minimumsstørrelse for biotoper. Under et vist areal vil visse arter ikke forekomme.
- 2) der er nichekrav, som i varierende grad er opfyldt på de enkelte biotopøer. Biotoperne er meget forskellige i det danske agerland, så det er nødvendigt at indarbejde alle disse differentieringer i modellen.
- 3) nogle arter er randfølsomme. De vil kun leve i biotopernes kernezone. Det får relativ stor betydning for biotopøer, fordi de er så små og derfor vil have en forholdsvis stor randzone.
- 4) i den klassiske ø-teori er barrieren mellem land og ø altid vand. For biotopøerne kompliceres dette forhold af at barrieren er heterogen. Dermed kommer variationerne mellem dyrene overfor forskellige barrierer også tydeligere til udtryk. En række etologiske træk spiller ind og gør visse barrierer uoverstigelige for nogen arter og ikke for andre.
- 5) centralt i ø-teorien er katastroferne, som udrydder arter på en gang på en ø. Biotopøerne er også udsat for katastrofer, men ligesom barriererne er de meget forskelligartede. Lige fra naturbetingede (udtøringer og bundfrysninger) over til menneskeskabte (afbrænding, pesticider og vandforurening).

Ud fra denne gennemgang ses det, at som et minimum skal Kitchings model udbygges med følgende elementer: Biotoperne skal differentieres. Barriererne mellem biotoperne skal differentieres. Katastroferne skal differentieres ud på forskellige typer. Desuden vil vi gerne have indarbejdet vandringskorridorer og trædesten i modellen.

Vi har forsøgt at tænke en sådan model igennem for padder. Vi har søgt i en del litteratur for at finde ud af, hvordan padder opfører sig (Heusser 1967, Jameson 1955, Vermehren 1972, Dole 1968, Oldham 1967), men det bragte nu kun yderligere forvirring, idet padderne har et indviklet spredningsmønster. Dyrene ligger tildækket eller nedgravet om vinteren. Om foråret vandrer de over stok og sten (uden særlig hensyn til barrierer og med ringe brug af korridorer) til "deres" vandhul, som de har en vældig fin evne til at finde. Der parrer de sig og vandrer tilbage til overvintringsstedet. På dette opholdssted (skove, haver, lunde) vandrer de en smule rundt. Der er således mulighed for spredning af padder til nye biotoper under forårsvandringen og ved sommervandringene. Men de nærmere omstændigheder ved disse vandringer, har vi ikke haft muligheder for at finde oplysninger for. Vi mangler empiriske data.

Vi vil derfor ikke driste os ud i alt for vilde spekulationer over, hvordan en model eventuelt kunne opbygges. Men som et første bud har vi opstillet følgende diagram:



Modellen simulerer spredningssuccessen for en dyregruppe under komplicerede ydre forhold. Modellen er bygget op omkring en Monte Carlo simulation, hvor spredningen, på individniveau, er simuleret ved tilfældige delprocesser, der er begrænsede på forskellig vis. Disse begrænsninger på delprocesserne er baseret på empiriske data fra den behandlede proces. Disse data kan som tidligere foreslået være behandlet statistisk, hvorved egnede sandsynlighedsfunktioner kan findes til beskrivelse af data. Eller der kan foretages klassifikationsanalyser på data for at afsøge grupperinger.

For hvert enkelt individ starter hvert trin med at afgøre om individet er levende eller dødt. Dette sker i dødsfald-submodellen. Denne submodel kunne passende udbygges, så overlevelseschancen afhænger af vandringsdistancen.

Selve det enkelte vandringsstrin reguleres af en vandrings-submodel. Vinkelkorrektioner og skridtlængde, indarbejdet i modellen som sandsynlighedsfunktioner, er hovedelementerne i denne submodel. Denne kunne udbygges til en mere detaljeret model gennem studier af virkeligheden. Det er oplagt at lade vandringsstrinnet afhænge af barrierens karakter. Denne barrieresubmodel må på en eller anden måde reducere sandsynligheden for at nå videre.

Efter at vandringsstrinnet er foretaget, udregnes de nye koordinater for dyret. Derefter foregår komplicerede vurderinger. Er dyret nået til en biotop, må biotop-submodellen afgøre, om dyrets nichekrav er opfyldt, således at det kan slå sig ned her. Alternativt kan biotopen betragtes som en trædesten, der øger chancerne for at komme videre. Er dyret ikke nået til en biotop, afgør orienterings-submodellen om dyret er så tæt på, at det vil ændre retning hen mod nærmeste biotop. Alternativt afgøres om dyret er nået til en korridor (evt. et hegn), som det så vil følge i de følgende trin. Dermed øges overlevelseschancerne måske også.

Modellen kunne eventuelt tage katastrofer i betragtning, således at dyrene med en vis sandsynlighed bliver udslettet fra den biotop, de er nået til.

Gennem dette omfattende apparat stykkes efterhånden et forløb sammen. Man kan lade 100 dyr vandre fra midten af planen, som Kitching gjorde det, eller man kan lade dem vandre fra flere biotoper samtidig. I begge tilfælde kunne man få udtrykt graden af succes som funktion af små ændringer i

biotopmønsteret. Og gennem omfattende kørsler kunne man måske komme frem til at vise fordelene ved visse biotopmønstre.

Det er blot spekulationer. Der forestår et omfattende feltarbejde for at finde data, udfra hvilke man kan estimere de forskellige sandsynlighedsfordelinger.

Modeldiskussion.

Der er flere fundamentale problemer, som vi vil diskutere i tilknytning til denne model.

1) Hvordan er forholdet mellem realisme og kompleksitet?

Med de antydninger til en model, vi har givet ovenfor, har vi gjort Kitchings model meget mere kompliceret. Har vi hermed også gjort den mere realistisk?

Vi har gjort den mere realistisk i beskrivelsen af landskabet ved at inddrage flere helt nye træk i modellen. Vi har også gjort den mere realistisk ved at finpudse Kitchings model. De enkelte træk, f.eks. faste dødsrater, er erstattet med udtrækning af dyrets overlevelseschancer i sandsynlighedsfordelinger. Endvidere er enkelte parametre gjort afhængige af hinanden.

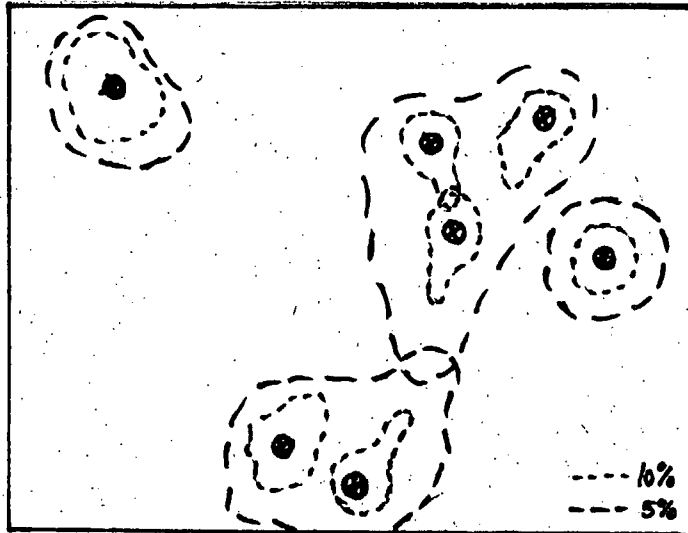
Måske har vi indføjet petitesser, som bare gør det hele uoverskueligt. Så vidt vi kan se, kan man afgøre det gennem at fjerne nogle af trække-
ne igen og se, om det gør den store forskel. Men dette er en vanskelig proces netop med stokastiske simulationer, der jo giver forskellige udfald.

Tilbage står bemærkningerne fra tidligere i projektet om at usikkerheden stiger, jo flere parametre, der gennem usikre feltmålinger indgår i modellen. Her må der en konkret usikkerhedsberegning til for at afgøre, om vores modelforslag er et vildskud.

2) Er usikkerheden på de sidste trin i en simuleringskørsel så stor, at det hele er rent legetøj?

Eftersom vi arbejder med en stokastisk model opdelt i en række små trin, vil usikkerheden ved simuleringer over lang tid være behæftet med en stor usikkerhed på de sidste trin. Vi vil derfor foretrække at lade resultaterne repræsentere på en anden måde end Kitching. Han lader de

enkelte dyrs spor aftegne sig, og det giver et forkert indtryk af sikkerhed i beregningerne. Vi vil foretrække, at man ud fra mange hundrede kørsler sammenstykker et landskab med en slags niveaukurver for spredningsprocenten.



Dermed gør det ikke så meget, at den enkelte kørsel er meget usikker. Hvis bare man laver nok kørsler, vil det samlede billede alligevel udtrykke en form for stabilitet. Og det er muligt at afgøre om nogle af biotoperne er uopnåelige, og ved yderligere kørsler med eventuelle indlagte korridorer vil det være muligt, at se hvilke forbedringer i biotopmønsteret, der vil øge spredningssuccessen.

3) Forvansker den diskrete modelopbygning virkeligheden?

Ved at opdele modellen i en række trin (med submodeller), som implicit gøres uafhængige af hinanden, begår man vold mod virkeligheden.

Man kunne f.eks. tænke sig, at vandringsvinklen er afhængig af vandringshastigheden, så der er en større tendens til at gå lige ud jo mere fart, man har på. Vi vil prøve at løse dette problem ved faktisk at gøre nogle parametre afhængige af hinanden. I modellen kan et sådant forhold f.eks. indarbejdes som følger, man kan lade størrelsen af en parameter influere på udformningen (f.eks. variansen) af en sandsynlighedsfordeling for en anden parameter.

Hvis man i modellen lader parameterne være uafhængige af hinanden, må man som et minimum teste, om de er det i virkeligheden.

4) Er modellen for simpel?

Selvom vi har gjort modellen kompliceret er naturen givetvis endnu mere

sammensat. Modellen er en biologisk forsimpning idet vi har udvalgt de træk, som vi for øjeblikket har viden om, burde have en betydning for dyrenes spredning. Vi har fravalgt ting, som vil gøre den for kompliceret, f.eks. at sætte flere arter sammen, at indarbejde dyrs formeringsrater og så videre.....

Videreudviklinger af modellen skal derfor ledsages af yderligere biologisk viden for at afsløre de vigtigste parametre for spredningen af en given taxom.

Modellen er også påvirket af matematiske forsimpninger. Den diskrete modelopbygning i submodeller og den matematiske repræsentation, f.eks. i form af sandsynlighedsfunktioner af data, er eksempler på dette. Desuden er hele området inddelt i felter (net), for at vi kan foretage vores positionsberegninger.

Modellen er en beskrivende ad hoc model, som ikke bygger på nogen fast defineret økologisk teori. Den er derfor højst usikker, men meget underholdende.

Det er nødvendigt at arbejde mere med modellen, end vi har gjort for at afklare, om det overhovedet er muligt at nå længere med en model, end man kunne have nået gennem biologiske undersøgelser alene.

BILAG.



BILAG 1.

Gennemgang af udregninger for vækst i en population, m.h.t. antal, beskrevet som en stokastisk proces i kap. 5. side 32.

Sandsynligheden for at et individ i en population får et afkom eller ej i et givent tidsrum (Δt) er:

$$P(1 \text{ afkom}) \sim \lambda \Delta t + o(\Delta t)$$

$$P(0 \text{ afkom}) \sim (1 - \lambda \Delta t) + o(\Delta t)$$

Det er nu muligt at beskrive sandsynligheden $p_N(t + \Delta t)$ for at der til tid $t + \Delta t$ er N individer i populationen:

$$p_N(t + \Delta t) = p_N(t)(1 - \lambda N \Delta t) + p_{N-1}(t)(N-1)\lambda \Delta t$$

$$\frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = -p_N(t)N\lambda + p_{N-1}(t)(N-1)\lambda$$

Herudfra kan der opstilles en differentialligning:

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{p_N(t + \Delta t) - p_N(t)}{\Delta t} = \frac{d p_N(t)}{d t}$$

$$\frac{d p_N(t)}{d t} = -\lambda N p_N(t) + \lambda (N-1) p_{N-1}(t) \quad (1)$$

Denne ligning kan løses ved først at se på sandsynligheden for populationen N_0 til tid 0. Her er:

$$p_{N_0}(0) = 1 \quad \text{og} \quad p_{N-1}(0) = 0, \text{ hvilket indsættes i (1):}$$

$$\frac{d p_{N_0}(t)}{d t} = -\lambda N p_{N_0}(t)$$

Løsningen til denne differentialligning er:

$$p_{N_0}(t) = e^{-\lambda N_0 t} \quad (\text{sandsynligheden for at der til tid } t \text{ stadig er } N_0 \text{ individer, d.v.s. at der ingen reproduktion har været})$$

$$p_{N_0+1}(t) \quad \text{søges nu, idet } p_{N_0}(t) \text{ kendes kan ligning (1)}$$

anvendes igen:

$$\frac{d \pi_{N_0+1}(\lambda)}{d\lambda} = -\lambda(N_0+1)\pi_{N_0+1}(\lambda) + \lambda N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda}$$

$$\pi_{N_0+1}(\lambda) = e^{-\int \lambda(N_0+1) d\lambda} \left(\int \lambda N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda} e^{\int \lambda(N_0+1) d\lambda} d\lambda + c \right)$$

$$\pi_{N_0+1}(\lambda) = N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 + c e^{-\lambda \lambda})$$

Da $\pi_{N_0+1}(0) = 0$ kan c findes:

$$0 = N_0 e^0 (1 + c e^0) \quad , \text{ heraf fås } c = -N_0$$

Sandsynligheden for at der er N_0+1 individer i populationen efter tid λ er hermed:

$$\pi_{N_0+1}(\lambda) = N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 - e^{-\lambda \lambda})$$

Næste skridt er at finde sandsynlighedsfunktionen $\pi_{N_0+2}(\lambda)$.

Løsningen for $\pi_{N_0+1}(\lambda)$ indsættes i den oprindelige differentialligning:

$$\frac{d \pi_{N_0+2}(\lambda)}{d\lambda} = -\lambda(N_0+2)\pi_{N_0+2}(\lambda) + \lambda(N_0+1)N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 - e^{-\lambda \lambda})$$

Denne løses:

$$\pi_{N_0+2}(\lambda) = e^{-\int \lambda(N_0+2) d\lambda} \left(\int \lambda(N_0+1)N_0 e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 - e^{-\lambda \lambda}) e^{\int \lambda(N_0+2) d\lambda} d\lambda + c \right)$$

$$\pi_{N_0+2}(\lambda) = \frac{N_0(N_0+1)}{2} e^{-\lambda N_0 \lambda} \left(1 - 2e^{-\lambda \lambda} + \frac{2c}{N_0(N_0+1)} e^{-2\lambda \lambda} \right)$$

Da $\pi_{N_0+2}(0) = 0$, er $\frac{2c}{N_0(N_0+1)} = 1$. c kan findes

og får værdien

$$c = \frac{N_0(N_0+1)}{2}$$

Løsningen, d.v.s. sandsynligheden for at få N_0+2 individer til tid λ er derfor:

$$\pi_{N_0+2}(\lambda) = \frac{N_0(N_0+1)}{2} e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 - e^{-\lambda \lambda})^2$$

De generelle løsninger til differentialligninger for udvikling i sandsynlighed for populationsstørrelsen er til en given tid og med de her givne forudsætninger:

$$\pi_N(\lambda) = \binom{N-1}{N-N_0} e^{-\lambda N_0 \lambda} (1 - e^{-\lambda \lambda})^{N-N_0}$$

(en negativ binomialfordeling).

DIAG 2. The Random Walk and Diffusion in One Dimension Kilde: Pieleu 1977.

Consider a particle that moves in discrete steps, at discrete times, along a line. Suppose at time $t=0$ the particle is at the origin $x=0$. To the left of the origin x takes the values $-1, -2, \dots$, and to the right $+1, +2, \dots$. At each of the times $t=1, 2, \dots$, the particle takes a step, to the right with probability p or to the left with probability $q=1-p$.

Let v_n be the probability that after n steps the particle will be at $x=r$. To get there it must have done a total of j steps to the right and $n-j$ steps to the left, with $r=j-(n-j)=2j-n$; then $j=(n+r)/2$ and $n-j=(n-r)/2$. The order of the steps is immaterial. Clearly, $n+r$ must be even, otherwise $v_n=0$.

We see that v_n is a binomial probability; that is

$$v_n = \binom{n}{j} p^j q^{n-j} = \binom{n}{\frac{n+r}{2}} p^{(n+r)/2} q^{(n-r)/2}.$$

Here $\binom{n}{j}$ is the number of ways in which the particle can reach $x=r$ in n steps.

Now let us pass to the limit, allowing both the step lengths and the time intervals to become infinitesimally small. First, let each step be of length Δx . We can now find the mean and variance of the displacement *per step*. The mean displacement will be positive if the net displacement is to the right of the origin and negative if to the left. We write the two possible events and their probabilities in the form of Table 11.1 and determine their mean and variance in the usual way.

The mean is $m=(p-q)\Delta x$ and the variance is

$$\begin{aligned}\sigma^2 &= (p+q)(\Delta x)^2 - (p-q)^2(\Delta x)^2 \\ &= 4pq(\Delta x)^2.\end{aligned}$$

Suppose now that the time interval between steps is of length Δt . In a period of length t approximately $t/\Delta t$ steps will be taken (or exactly $t/\Delta t$ if

TABLE 11.1

DISPLACEMENT i	PROBABILITY π	πi	πi^2
$+\Delta x$	p	$p \Delta x$	$p(\Delta x)^2$
$-\Delta x$	q	$-q \Delta x$	$q(\Delta x)^2$

t is a multiple of Δt). Then the total displacement in time t has mean and variance given to a very close approximation by

$$m_t = \frac{t}{\Delta t} (p-q) \Delta x \quad \text{and} \quad \sigma_t^2 = \frac{t}{\Delta t} \cdot 4pq(\Delta x)^2.$$

Now let both $\Delta x \rightarrow 0$ and $\Delta t \rightarrow 0$. At the same time $\Delta x/\Delta t$ and also $(\Delta x)^2/\Delta t$ must be allowed to take suitably chosen values; otherwise nonsensical results will be obtained. Note that since p and q , the probabilities of steps to right and left, do not change with time and the steps occur at equal intervals the expected displacement must be proportional to the time elapsed. So we may put $m_t = 2ct$ where $2c$ is a constant of proportionality. Likewise, since the steps are independent, σ_t^2 , the variance of the displacement at time t , is the sum of the variances pertaining to each step. Thus σ_t^2 is also proportional to t and we may write $\sigma_t^2 = 2Dt$ where $2D$ is another constant of proportionality. This is equivalent to putting

$$2c = (p-q) \frac{\Delta x}{\Delta t} \quad \text{and} \quad 2D = \frac{4pq(\Delta x)^2}{\Delta t}.$$

Thus we must allow Δx and Δt to tend to zero in such a way that c and D , hence the mean and variance of the displacement, remain finite. This is equivalent to requiring that the x - and t -scales be in appropriate ratio to each other. For the mean to remain finite it is also necessary that $p - q$ be small, of the same order of magnitude as Δx ; that is, we must have $p - q = O(\Delta x)$. Then

$$4pq = 1 - (p - q)^2 = 1 - [O(\Delta x)]^2 \rightarrow 1 \quad \text{as} \quad \Delta x \rightarrow 0,$$

hence

$$\frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} = 2D.$$

Also $p - q = c\Delta x/D$ and $p + q = 1$ and we have

$$p = \frac{1}{2} + \frac{c}{2D} \Delta x \quad \text{and} \quad q = \frac{1}{2} - \frac{c}{2D} \Delta x.$$

The two constants introduced, namely c and D , are known as the coefficients of *drift* and *diffusion*, respectively.

It will be recalled that v_m , the probability that a particle will be at position r at time n , is a binomial probability. As the steps become short and numerous, this probability may therefore be approximated by the normal probability function with mean $2ct$ and variance $2Dt$; that is,

$$\phi(x, t) dx = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left[-\frac{1}{4Dt} (x - 2ct)^2\right] dx$$

is the probability that at time t , the particle's position will be in the interval $(x - \frac{1}{2} dx, x + \frac{1}{2} dx)$. If there is no drift, that is, if $c = 0$,

$$\phi(x, t) = \frac{1}{\sqrt{4\pi Dt}} \exp\left(-\frac{x^2}{4Dt}\right). \quad (11.1)$$

Starting from the same premises, we shall now derive the partial differential equation that describes diffusion with drift (the Fokker-Planck equation of physics), and we shall also show that (11.1) is a solution of it when the drift is zero.

Write $\phi(x, t)$ for the probability that at time t the particle will be at position x . We can immediately write down the difference equation

$$\phi(x, t + \Delta t) = p\phi(x - \Delta x, t) + q\phi(x + \Delta x, t),$$

since for the particle to be at x at time $t + \Delta t$ it must have been at either $x - \Delta x$ or $x + \Delta x$ at time t .

Expanding both sides by Taylor's theorem and writing ϕ for $\phi(x, t)$ gives

$$\phi + \frac{\partial \phi}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots = \phi + (q - p) \frac{\partial \phi}{\partial x} \Delta x + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} (\Delta x)^2 + \dots$$

or, on dividing through by Δt ,

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} \Delta t + \dots = (q - p) \frac{\partial \phi}{\partial x} \frac{\Delta x}{\Delta t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} \frac{(\Delta x)^2}{\Delta t} + \dots$$

As before let Δx and $\Delta t \rightarrow 0$ in such a way that $(p - q) \Delta x / \Delta t \rightarrow 2c$ and $(\Delta x)^2 / \Delta t \rightarrow 2D$, whereas Δt and its powers (on the left-hand side) and $(\Delta x)^3 / \Delta t$ and higher terms (on the right-hand side) tend to zero. Then

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = -2c \frac{\partial \phi}{\partial x} + D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2}.$$

This is the Fokker-Planck equation for one-dimensional diffusion with drift.

If there is no drift so that $c = 0$,

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2}. \quad (11.2)$$

We now show that the normal probability function with mean zero, as given in (11.1), is a solution of (11.2). From (11.1)

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = \frac{e^{-x^2/4Dt}}{4\sqrt{\pi Dt^3}} \left(\frac{x^2}{2Dt} - 1 \right)$$

and

$$\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} = \frac{e^{-x^2/4Dt}}{4\sqrt{\pi Dt^3}} \left(\frac{x^2}{2Dt} - 1 \right),$$

so that $\partial \phi / \partial t = D(\partial^2 \phi / \partial x^2)$ as required.

Derivation of the Two-Dimensional Diffusion Equation

In ecological contexts we are far more often concerned with two dimensions than with one: It is therefore worthwhile to derive the two-dimensional diffusion equation *de novo* in the way shown by Skellam (1951), for instance.

Imagine that a particle that can move in any direction in the plane is displaced through a distance ϵ at times $t, t + \Delta t, t + 2\Delta t, \dots$. Then at any moment $t + \Delta t$ it must lie somewhere on a circle of radius ϵ centered on the position that it occupied at time t . Therefore $\phi(x, y, t + \Delta t)$, the probability density at time $t + \Delta t$ at the point (x, y) is the mean of $\phi(\xi, \eta, t)$

over all the points (ξ, η) on a circle of radius ε with center (x, y) . Thus

$$\phi(x, y, t + \Delta t) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(\xi, \eta, t) d\theta.$$

Putting $\xi = x + \varepsilon \cos \theta$ and $\eta = y + \varepsilon \sin \theta$, it is seen that

$$\phi(x, y, t + \Delta t) = \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \phi(x + \varepsilon \cos \theta, y + \varepsilon \sin \theta, t) d\theta. \quad (11.4)$$

Expanding the left-hand side in the form of a Taylor's series and writing ϕ for $\phi(x, y, t)$ gives

$$\phi(x, y, t + \Delta t) = \phi + \frac{\partial \phi}{\partial t} \Delta t + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} (\Delta t)^2 + \dots$$

Similarly, expanding the right-hand side gives

$$\begin{aligned} \frac{1}{2\pi} \int_0^{2\pi} \left[\phi + \varepsilon \left(\cos \theta \cdot \frac{\partial \phi}{\partial x} + \sin \theta \cdot \frac{\partial \phi}{\partial y} \right) \right. \\ \left. + \frac{\varepsilon^2}{2!} \left(\cos^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + 2 \cos \theta \sin \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial x \partial y} + \sin^2 \theta \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + \dots \right] d\theta, \end{aligned}$$

but, since

$$\int_0^{2\pi} \cos \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \cos \theta \sin \theta d\theta = 0$$

and

$$\int_0^{2\pi} \cos^2 \theta d\theta = \int_0^{2\pi} \sin^2 \theta d\theta = \pi,$$

this reduces to

$$\phi + \frac{\varepsilon^2}{2!} \cdot \frac{1}{2\pi} \left(\pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \pi \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right).$$

Equation 11.4 may now be written as

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} + \frac{1}{2!} \frac{\partial^2 \phi}{\partial t^2} \Delta t + \dots = \frac{\varepsilon^2}{4\Delta t} \left(\frac{\partial^2 \phi}{\partial x^2} + \frac{\partial^2 \phi}{\partial y^2} \right) + \text{negligible terms in } \varepsilon^3/\Delta t.$$

Therefore

$$\frac{\partial \phi}{\partial t} = D \nabla^2 \phi, \quad (11.5)$$

where $D = \varepsilon^2/4\Delta t$.

Here ε is the distance in the plane covered by an infinitesimal step of the particle, so that $\varepsilon^2 = (\Delta x)^2 + (\Delta y)^2$. Thus, if, as before, we put $(\Delta x)^2/\Delta t = 2D$, we have, analogously $\varepsilon^2/\Delta t = 4D$. Considerations of symmetry show that $\text{var}(x) = \text{var}(y) = 2Dt$. Thus the joint distribution of x and y , the coordinates of the particle at time t , has pdf

$$\phi(x, y, t) = \frac{1}{4\pi Dt} \exp \left[\frac{-(x^2 + y^2)}{4Dt} \right]$$

and this will be seen to be a solution of (11.5).

We now consider three applications of diffusion theory to ecological problems. In all three examples it is assumed that diffusion occurs without drift.

LITTERATURLISTE

- Andersen, A.H. 1980: Forelæsningsnoter. Statistik 1 bind 1+2. Afdeling for teoretisk statistik, matematisk institut. Århus Universitet.
- Bailey, N.I.J. 1957: The mathematical theory of epidemics. London.
- Bartlett, M.S. 1960: Stochastic population models in ecology and epideminology. London.
- Biotopgruppen, Agger, P m.fl. 1982: Biotopmønsterets betydning for forekomsten af vilde dyr og planter - en ø-teoretisk synsvinkel. Forskningsrapport nr. 24. Institut for geografi, Samfundsanalyse og datologi. RUC.
- Brown, L.A 1969: Diffusion research. Progress in geography vol. 1
- Byrnak m.fl. 1979: Agerlandets småbiotoper. Forskningsrapport nr. 9. Publ. Institut for geografi, samfundsanalyse og datologi. RUC.
- Bælum, J m.fl. 1973: Alt det nyeste. Det kongelige danske landhusholdningsselskab.
- Cliff, A.D. 1973: Spacial autocorrelation. London.
- Cormack, R.M. 1971: A review of classification. J.R. Statist. Soc (A), vol. 134, side 321-367.
- Fog, K og Berger, F 1981: En undersøgelse af padder og krybdyr - lokaliteter i Hovedstandsregionen. Foreløbig status 1981. Udarbejdet af Natur og Ungdom for Hovedstadsområdet.
- Haggett, P. 1977: Locational ananysis in human gography. London.
- Hägerstrand 1967: On Monte Carlo simulation of diffusion.

- Quantitative geography, part 1.
Studies in geography, 13
- Jeffers, J.N.R. 1978: An introduction to systems analysis: With ecological applications.
London.
- Jensen, G. m.fl. 1982: Pist pløjer ploven padder.
Nat. Bas, RUC
- Jørgensen, O.H. 1979: Vandhuller og søer i Vejle kommune.
Vejle.
- Kendall, D.G. 1965: Mathematical models of the spread of infection.
Mathematics and computer science in biology and medicine.
London.
- Kendall, M. 1975: Multivariate analysis.
London.
- Kitching, R. 1971: A simple simulation model of dispersal of animals among units of discrete habitats.
Oecologia (Berl) 7, side 95-116.
- Lange, T. 1982: En - to - mange.
En undersøgelse af matematisk økologi.
Tekst nr. 56, IMFUFA, RUC,
- Levison, M. m.fl. 1973: The settlement of Polynesia. A computer simulation.
Toronto.
- Mac Arthur, R.H. og Wilson E.O. 1967: The theory of island biogeography.
Princeton University Press.
- Miljøministeriet: Cirkulære om naturfredningslovens bestemmelser (§§ 43 og 45) om omlæg m.v. i forbindelse med visse vådområder (vandløb, søer og moser)
Miljøministeriets cirkulære nr. 222 af 1. dec. 1978.

- Møller, K.M. og Niss, M.: Indledende matematisk analyse for ingeniører. 1972: DIA-E.
- OKUBO, A 1980: Diffusion and ecological problems: Mathematical models. Biomathematics, vol. 10.
- Pielou, E.C. 1977: Mathematical ecology. New York.
- Siniff, D.B. og Jessen, C.R. 1969: A simulation model of animal movement patterns. Advances in ecological research, vol. 6 side 195-220.
- Skriver, P. 1981: Vandhuller, moser og søer i Århus kommune. En naturhistorisk undersøgelse af 1.345 våd-lokaliteter. Eget forlag.
- Statistisk tiårsoversigt 1982. Danmarks statistik

Litteratur om padder.

- Dole, J.W 1968: Ecology, 49:368-399
- Heusser, H. 1967: Mitt. Nat. Ges. Schaffh. 28: 101-111
- Jameson, D.L. 1955: Amer. Midland Nat. 54: 342-381
- Oldham, R.S. 1967: Ecology. 48: 477-491
- Vermehren, K. 1972: Springpaddernes adfærd, Haase.

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 Kreinøe 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 "NØGLE 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 UDVIKLING": - Motiver til Kepler's: "Nova Stereometria Dolliorum Vinarium".

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 Kreinøe.

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 - FORMAL 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 reality".

24/80 "MATEMATIKOPFATTELSE 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".
Helgø Kragh.

28/80 "DIELEKTRISK RELAXATION - et forslag til en ny model bygget på væskernes viscoelastiske egenskaber".
Projektrapport, speciale i fysik, af Gert Kretnøe.
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 "FUSIONSENERGIEN - - - ATOMSAMFUNDETS ENDESTATION".
Oluf Danielsen.
Nr. 30 er udgået.
Udkommer medio 1982 på Fysik-, Matematik- og Kemilærernes forlag.
- 31/80 "VIDENSKABSTEORETISKE PROBLEMER VED UNDERVISNINGSSYSTEMER BASERET PÅ MENGEDELÆRE".
Projektrapport af Troels Lange og Jørgen Karrebæk.
Vejleder: Stig Andur Pedersen.
- 32/80 "POLYMERE STOFFERS VISCOELASTISKE EGENSKABER - BELYST VED HJÆLP AF MEKANISKE IMPEDANSMALINGER OG MOSSBAUER-EFFEKTMALINGER".
Projektrapport, speciale i fysik, af Crilles Bach og Preben Jensen.
Vejledere: Niels Boye Olsen og Peder Voetmann Christiansen.
- 33/80 "KONSTITUERING AF FAG INDEN FOR TEKNISK-NATURVIDENSKABELIGE UDDANNELSER. I-II".
Arne Jakobsen.
- 34/80 "ENVIRONMENTAL IMPACT OF WIND ENERGY UTILIZATION".
ENERGY SERIES NO.1.
Bent Sørensen.
Nr. 34 er udgået.
Publ. i "Renewable Sources of Energy and the Environment", Tycooli International Press, Dublin, 1981.
- 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 Physant.
Vejledere: Stig Andur Pedersen, Helge Kragh og Ib Thiersen.
- 39/81 "TIL KRITIKKEN AF VÆKSTØKONOMIEN".
Jens Højgaard Jensen.
- 40/81 "TELEKOMMUNIKATION I DANMARK - oplæg 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 UNDERVISNING OG FYSISK ERKENDELSE - I+II ILLUSTRERET VED TO EKSEMPLER".

Projektrapport af Torben O. Olsen, 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 ADGANGSKURSUS TIL KØBENHAVNS TEKNISKUM".

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 Ole Rasmussen.

50/82 "HERSLEV - MULIGHEDER FOR VEDVARENDE ENERGI I EN LANDSBY". ENERGY SERIES NO.6.

Rapport af Bent Christensen, Bent Hove Jensen, Dennis B. Møller, Bjarne Laursen, Bjarne Lillethorup og Jacob Mørch Pedersen.

Vejleder: Bent Sørensen.

51/82 "HVAD KAN DER GØRES FOR AT AFHJÆLPE 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 "MATEMATISKE MODELLER" - Litteratur på Roskilde
Universitetsbibliotek.
En bibliografi.
Else Høyrup.

56/82 "ÉN - TO - MANGE" -
En undersøgelse af matematisk økologi.
Projektrapport af Troels Lange.
Vejleder: Anders Madsen.

57/83 "ASPECT EKSPERIMENTET" -
Skjulte variable i kvantemekanikken?
Projektrapport af Tom Juul Andersen.
Vejleder: Peder Voetmann Christiansen.

Nr. 57 er udgået.

58/83 "MATEMATISKE VANDRINGER" - Modelbetragtninger
over spredning af dyr mellem småbiotoper i
agerlandet.
Projektrapport af Per Hammershøj Jensen &
Lene Vagn Rasmussen.
Vejleder: Jørgen Larsen.

ISSN 0106-6242