

Tre-dimensionel model af Spruce Budworm-udbrud

Kenneth Hagde Mandrup Nielsen og Kasper Bjerling
Søby Jensen, ph.d-studerende ved Roskilde Universitet i
hhv. matematisk modellering og matematikkens didaktik.

I sidste nummer af LMFK-bladet havde vi en artikel under overskriften ”En-dimensionel model af Spruce Budworm-udbrud”. Her præsenterede vi den simpleste mulige model til at beskrive og forklare, at bestanden af sværmeren *Spruce Budworm*, i skove i den canadiske provins New Brunswick, eksploderer med ca. 35 års mellemrum. Sværmerens larver spiser grannåle og slår i løbet af et udbrud ca. 80% af de voksne balsamgrantræer ihjel, med store økonomiske tab for bl.a. papirindustrien til følge. Uden for udbruddene overlever Spruce Budworm med en bestand på ned til 5 larver pr. træ, mens det i de ca. 10 år et udbrud varer, topper ved ca. 20.000 larver pr. træ.

Modellen blev opstillet af matematikeren Donald Ludwig i 1978, hvor han foresimplede en model med ca. 31.000 variable til en model med blot 3 variable. I den forrige artikel lod vi kun én af disse variere. I denne vil vi gøre modellen 3-dimensionel, ved at lade dem alle variere.

Udvidelse af modellen

De tre variable som indgår i Ludwigs model er følgende:

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

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

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

Variablen B beskriver densiteten af larver, målt i ”antal pr. landareal”. Landarealet er i originalarbejdet målt i ”acre”, svarende til ca. 4.050 m². I den første artikel udledte vi følgende model for B :

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

Det første led er en klassisk logistisk vækst, hvor r_B er populationens vækstrate og K_B er systemets bærekapacitet for populationen. Det andet led korrigerer for rovdyrs (især fugles) fortæring af larverne. Idet det antages, at tilbøjeligheden til fortæring vokser med kvadratet af densiteten, angiver β den maksimale fortæring og α hvor hurtigt denne max-grænse nås, når populationen vokser.

Variablen S beskriver larvernes kvantitative leverum, i form af det samlede overfladeareal af grene pr. landareal. Grenarealet måles i ”tsf”, dvs. ”ten square feet”, svarende til ca. 0,93 m², mens landarealet igen måles i ”acre”. Variablen aggregerer især information om aldersfordelingen af træerne. En ung skov svarer til små S -værdier, fordi træerne er små, mens en moden skov svarer til store S -værdier. Denne fordeling er relevant, fordi larven trives bedst i modne træer.

Variablen E er et relativt mål for tilgængeligheden af mad og energi for larverne i det leverum, de har til rådighed. Energi-reserven måles på en dimensionsløs skala fra 0 til 1. Variablen forsøger med andre ord at indfange kvaliteten af larvernes leverum (uanset størrelse). I en moden skov i slutningen af et udbrud, vil S være stor, mens E vil være lille.

Når der introduceres flere variable, kan disse influere på parametrene i den hidtil opstillede ligning. Allerede i den første artikel forklarede vi hvorfor K_B og α bør afhænge proportionalt af S :

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

Kigger vi på S og E , har begge dele at gøre med almindelig biologisk vækst. Det er derfor meget oplagt at lægge en logistisk vækst som grundlag for begge ligninger, idet vi kalder vækstraterne r_S og r_E , og bærekapaciteterne K_S og K_E . K_S er altså den maksimale grænse, som grenoverfladearealet vil vokse til under ideale betingelser. Ideal betingelse er når energireserven er maksimal svarende til $E = K_E$. Bærekapaciteten for S kan altså udtrykkes som brøkdelen $\frac{E}{K_E}$ af en maksimal værdi K_S .

Korrektioner til første artikel:

Der indsneg sig et par meningsforstyrrende fejl i den første artikel, som vi her bringer korrektioner til.

Side 16, 2. kolonne: Ligningen $r_B \left(1 - \frac{B}{K_B} \right) = \beta \frac{u}{\alpha^2 + u^2}$

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

Side 17, Figur 4b: Pilene omkring den midterste lodrette linje (den for u_c) skal pege væk fra linjen.

Side 20, Figur 11: På 1.-aksen er sat variabelen t – den skal ændres til r_S .

Side 20, Referencer:

Vi skrev, at der ikke eksisterede dansk litteratur om modellen. Der findes dog en RUC-projektrapport fra 1985, med titlen ”*Ecological Policy Design*” (findes på Roskilde Universitetsbibliotek som *NAT BAS 1984/85:46*), som især beskæftiger sig med de oprindelige modeller og det politiske spil omkring dem.

For variabelen E må gælde, at energireserven kommer under pres, når der er larver, der fortærer grannålene. Dette pres må afhænge af tætheden af larver pr. gren. Mest simpelt implementeres dette som et led proportionalt med $\frac{B}{S}$ (larver pr. gren-overfaldeareal), som trækkes fra den logistiske vækst.

Den samlede model kan nu opstilles som et system af tre koblede differentialligninger:

$$\frac{dB}{dt} = r_B B \left(1 - \frac{B}{K \cdot S} \right) - \beta \frac{B^2}{\alpha_1^2 \cdot S^2 + B^2}$$

$$\frac{dS}{dt} = r_S S \left(1 - \frac{S}{K_S \cdot \frac{E}{K_E}} \right)$$

$$\frac{dE}{dt} = r_E E \left(1 - \frac{E}{K_E} \right) - p \frac{B}{S}$$

Kvalitativ analyse

I den første artikel analyserede vi kvalitativt, hvordan den "hurtige" variabel B opfører sig, når de "langsomme" variable S og E holdes konstante. Her vil vi undersøge hvordan S og E opfører sig, når B holdes konstant. I første omgang søger vi derfor ligevægtspunkter for S og E :

$$\frac{dS}{dt} = 0 \Leftrightarrow S = 0 \vee S = \frac{K_S}{K_E} E$$

$$\frac{dE}{dt} = 0 \Leftrightarrow S = \frac{p K_E B}{r_E} \cdot \frac{1}{E(K_E - E)}$$

For at undersøge det dynamiske samspil mellem S og E kan disse to kurver plottes i et ES -plan. Den rette linje $S = \frac{K_S}{K_E} \cdot E$ udgør altså de punkter, hvor $\frac{dS}{dt} = 0$ mens kurven $S = k \cdot B \cdot \frac{1}{E(K_E - E)}$ udgør de punkter hvor $\frac{dE}{dt} = 0$. Vi kalder de to kurver for nulhædningskurverne for hhv. S og E . Bemærk, at også E -aksen er en nulhædningskurve for S . Da de to differentialkvotienter

begge afhænger af både S og E , er et punkt på en af nulhædningskurverne ikke i sig selv et ligevægtspunkt. Punkter, hvor kurverne skærer hinanden, er imidlertid ligevægtspunkter.

Den rette linje kender vi kvalitativt. Om kurven for $S = k \cdot B \cdot \frac{1}{E(K_E - E)}$, hvor $k = \frac{p K_E}{r_E}$, ser vi, at den har lodrette asymptoter for $E = 0$ og $E = K_E$. Da alle biologisk tilgængelige værdier af E ligger mellem disse to værdier, holder vi os til dette domæne. Det ses nemt, at mellem de to asymptoter har kurven minimum i $E = \frac{1}{2} K_E$. For et passende valg af værdier vil de to kurver altså se ud som på Figur 1, med punkterne A og B som ligevægtspunkter.

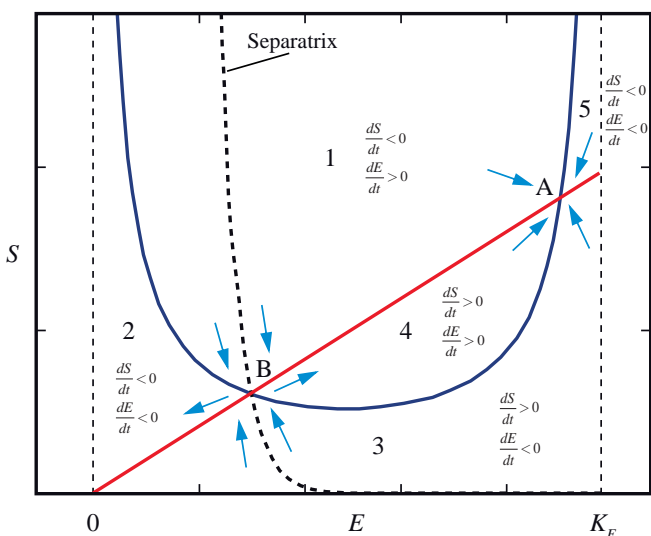
De to kurver deler planen i fem områder (på Figur 1 nummeret 1–5), inden for hvilke de to tidsafledte $\frac{dS}{dt}$ og $\frac{dE}{dt}$ ikke ændrer fortegn. Det ses nemt, at for $S > \frac{K_S}{K_E} \cdot E$ er $\frac{dS}{dt} < 0$ og omvendt. Ligeledes ses det nemt, at for $S < \frac{k \cdot B}{E(K_E - E)}$ bliver $\frac{dE}{dt} < 0$ og omvendt.

Enhver løsning til differentialligningssystemet vil til enhver tid befinde sig i et punkt i ES -planen. Fortegnsanalysen kan vise, hvilken vej løsningen udvikler sig fra dette punkt. I område 4 er begge hældninger positive, hvorfor både E og S vokser. Vi bevæger os altså opad og mod højre. I område 2 og 5 er det omvendt, så der bevæger vi os nedad og mod venstre. I område 1 bevæger vi os nedad og mod højre, mens vi i område 3 bevæger os opad og mod venstre. Dermed er det oplagt at A er et stabilt ligevægtspunkt. Hvis vi starter en simulering med (E, S) -værdier tæt på A, vil udviklingen falde ind mod punktet A.

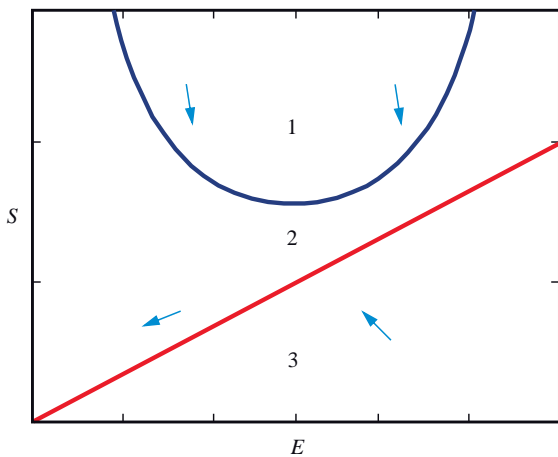
For ligevægtspunktet B er det mere besværligt. Starter vi tæt på B i område 2 eller 4, bevæger løsningen sig oplagt væk fra B mod hhv. $(0, 0)$ og A. Starter vi derimod i område 1 eller 3, må vi se på den såkaldte separatrix. Separatrixen består af to særlige løsningskurver, som begge konvergerer mod B. Den ene starter i område 1, den anden i område 3.

Et startpunkt til venstre for separatrixen vil med tiden falde ind i område 2 og derefter mod $(0, 0)$, mens et startpunkt til højre for separatrixen vil falde ind i område 4 og derefter mod A. B er således et ustabil ligevægtspunkt, fordi en simulering, der starter tæt på B, vil bevæge sig væk fra B (med mindre startpunktet ligger præcist på separatrixen).

Fortolkningen af dette er, at separatrixen angiver en overgang mellem to kvalitativt forskellige skæbner for skoven. Starter en simulering til venstre for separatrixen, vil denne gå mod $(0, 0)$, dvs. skoven uddør. Starter en simulering til højre for separatrixen, vil denne gå mod A, som er et punkt, hvor skoven er i en naturlig balance og derfor hverken vokser eller mindskes. Analysen har hertil baseret sig på en konstant Spruce Budworm-tæthed. Hvis vi nu forestiller os, at denne tæthed ændres, fx at den bliver større, så kan vi hæfte os ved, at nulhædningskurven for E er proportional med B . Øges B , vil denne kurve således flytte sig opad. Det kunne fx give den situation, der er vist på Figur 2.



Figur 1
Nulhædningskurven for $S(t)$ (rød) og for $E(t)$ (blå) afbilledet i ES -planen, som dermed deles i 5 områder, inden for hvilke hældningerne har samme fortegn.



Figur 2
Nullhædningskurverne for store værdier af B .

Nu findes der ikke længere ligevægtspunkter, hvilket ses ved, at de to kurver ikke skærer hinanden. Planen opdeles nu blot i 3 områder. En løsning der starter i område 1 eller 3 vil falde ind i område 2 og derfra mod $(0, 0)$. For en passende stor population af Spruce Budworms, vil skoven altså uundgåeligt dø.

Vi kan altså nu give et kvalitativt første bud på, hvordan skoven og Spruce Budworm populationen spiller sammen. For små populationer (se Figur 3a) ligger det stabile ligevægtspunkt stort set i (K_E, K_S) , mens det ustabile stort set ligger i $(0, 0)$. For en lille population vil skoven altså altid vokse til sin maksimale størrelse og frodighed, medmindre E er meget lille. På Figur 3b er populationen 50 gange større end på Figur 3a. Resultatet er, at de to ligevægtspunkter flytter mod hinanden. Når B flytter til højre, øges risikoen for at skoven dør ud. Når A falder, bliver ligevægtsskoven mindre og fattigere. På Figur 3c er populationen vokset yderligere og de to ligevægtspunkter faldet sammen. Dette er en kritisk grænse. Vokser populationen yderligere, forsvinder begge ligevægtspunkter og, jf. Figur 2, uddør skoven.

Med den første artikel i erindring, ser mekanismerne ud som følger. En lille population Spruce Budworms lever i en ung skov¹⁾, som med tiden vokser op mod sin optimale tilstand. Som udgangspunkt påvirker dette ikke størrelsen af Spruce Budworm populationen, før en særlig høj kritisk grænse nås.

Her eksploderer populationen pludseligt. Dermed forsvinder skovens ligevægtspunkter, og den begynder at uddø. Spruce Budworm populationen vil først mindskes signifikant igen sent i skovens uddøen, når en særlig lav kritisk grænse nås. Da kollapser bestanden, og den næsten uddøde skov kan begynde at vokse op mod det optimale ligevægtspunkt igen.

Kvantitativ analyse

I den første artikel viste vi, hvordan man med Eulers metode og et Excell-regneark, kan frembringe numeriske løsningskurver til en førsteordens differentialligning. Da det ikke er specielt mere kompliceret at løse systemer af første ordens differentialligninger på samme måde, er dette gjort her. De Excell-koder, der er brugt, er kort gennemgået i et appendix. For at kunne se løsningskurverne, skal vi have dem afbilledet i samme koordinatsystem. Det er besværligt, fordi deres numeriske størrelser er ret forskellige (B ligger fra 0 til ca. 10 millioner, S fra 0 til ca. 25.000 og E fra 0 til 1). Derfor afbilder vi variabelens størrelse relativt til dens bærekapacitet. For E og S er det K_E og K_S . For B gælder, at dens bærekapacitet er proportional med den aktuelle værdi af S . Vi måler den derfor i forhold til dens størst mulige værdi, dvs. $K_{B, \max} = K \cdot K_S$.

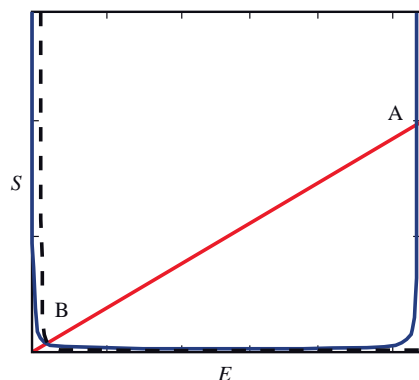
På Figur 4a ses resultatet af en simulering. Det fremgår, at noget oplagt må være helt galt. Ved at afgrænse akserne kan vi få et indblik i "fejlen" (se Figur 4b). Efter ca. 35 år (3500 tids-skridt), bliver værdierne for E negative. Den mulighed kunne vi godt have forudsagt. Når E kommer tæt på 0, kan ledet $-p \cdot \frac{B}{S}$ jo godt holde den afledte negativ²⁾. Og bliver en logistisk voksende variabel først negativ, går det hurtigt nedad. Første

¹⁾ Eller mere præcist i en skov, med en ung population af balsamgrantræer.

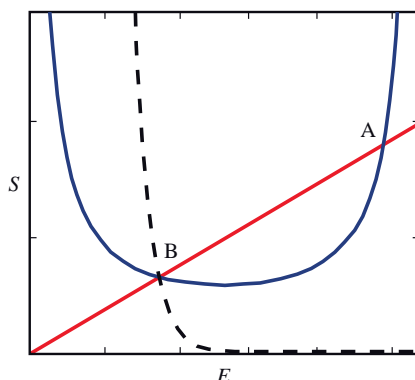
²⁾ E kan godt undgå at blive negativ, hvis brøken $\frac{B}{S}$ falder tilpas hurtigt mod 0. Dette afhænger af hvordan B og S falder. Formelt er kriteriet for små E -værdier:

$$-\frac{dE}{dt} \Delta t = -\left(r_E E \left(1 - \frac{E}{K_E} \right) - p \frac{B}{S} \right) \Delta t \approx \left(p \frac{B}{S} - r_E E \right) \Delta t < E \Leftrightarrow \frac{p \Delta t}{1 - r_E \Delta t} \cdot \frac{B}{S} < E$$

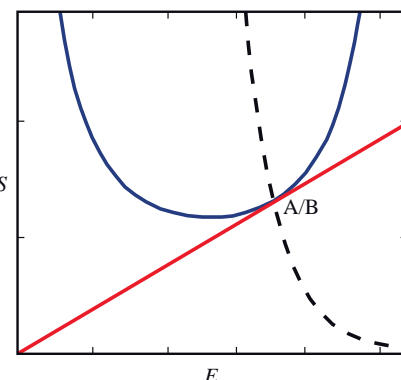
Bliver dette kriterium brudt blot én gang, vil E -værdierne blive negative.



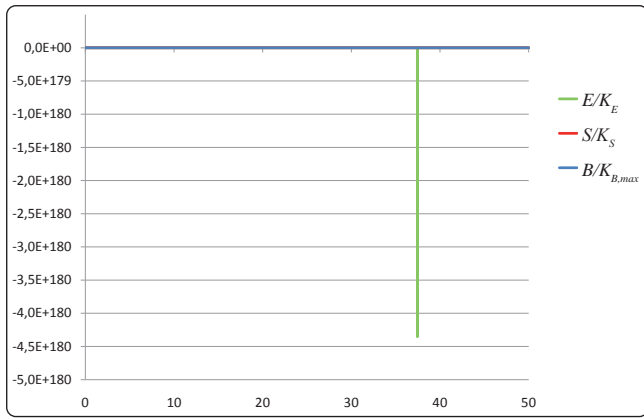
Figur 3a
Kurverne for små populationer af Spruce Budworm.



Figur 3b
Population, der er 50 gange større end på figur 3a.



Figur 3c
Population 100 gange større end i Figur 3a. Et ligevægtspunkt.

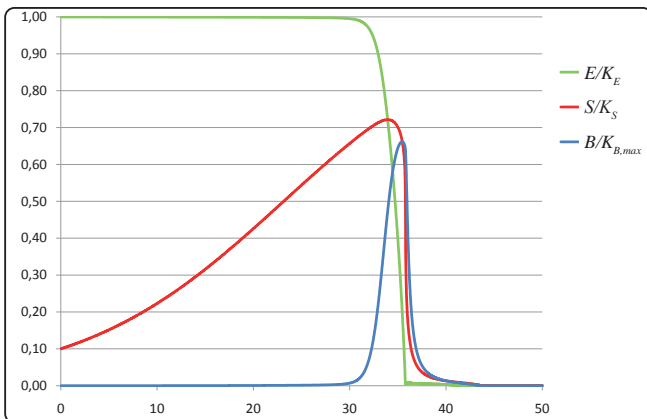


Figur 4a
Løsningskurver til de tre differentialligninger, frembragt med 5000 tidsskridt af længde 0,01.

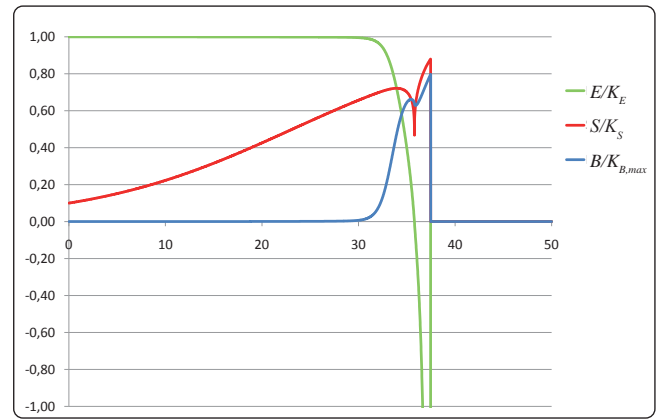
negative E -værdi er af størrelsesorden -10^{-3} . Efter yderligere 160 skridt er det -10^3 og blot 7 skridt senere kolliderer beregningerne med en E -værdi omkring -10^{180} . Så hvordan løser vi dette problem? Oplagt bør der justeres i modellen, men det venter vi lidt med. En anden løsning kan umiddelbart være at indlægge en logisk bestemmelse, som siger, at hvis E bliver negativ, skal værdien sættes til 0. Dette duer dog heller ikke, fordi vi i differentialligningen for S dividerer med E .

Den bedste løsning, vi har kunnet frembringe, har været at modificere Eulers metode, så værdien efter et skridt er den numeriske af den nye værdi, dvs. $E_i = |E_{i-1} + \frac{dE}{dt}(E_{i-1}) \cdot \Delta t|$. Denne ændring gennemføres også for B og S . En ny simulering giver resultatet vist i figur 5.

Nu har vi fået en opførsel, der langt henad vejen ligner det ønskede. Vi starter med en ung skov af bedste kvalitet og en meget tynd population af Spruce Budworms. Skoven vokser de første ca. 30 år op, uden at det ændrer nævneværdigt på populationen af Spruce Budworms. Men efter 30 år passerer skoven den kritiske størrelse, som blev beskrevet i første artikel. Antallet af Budworms vokser drastisk. Samtidigt begynder



Figur 5
Løsningskurver frembragt med modificeret Euler-metode. 5000 tidsskridt af længde 0,01.



Figur 4b
Samme kurve som i figur 4a, men med 2. akse begrænset til $[-1; 1]$.

skoven at forfalde såvel kvantitativt (S) som kvalitativt (E). Budworm-populationen toppes efter ca. 5 år og dør derefter ud på ca. 5 år. I løbet af udbruddets samlede 10 år, uddør også skoven³⁾. Dette matcher ikke virkeligheden, hvor skoven jo vokser op igen og giver anledning til nye Spruce Budworm-udbrud.

Endelig model

For at kunne få en model, der lever op til de ønskede krav, må vi altså foretage en sidste modifikation af vores differentialligningssystem. Det er klart, at modifikationer der begrundes alene med, at de får modellen til at passe, vil fremstå som ”hokus pokus”. Ændringerne må derfor være velbegrundede i reelle svagheder ved den eksisterende model.

Den største svaghed i den foreløbigt opstillede model er en manglende sammenhæng mellem population og energireserve. Vi ser således, at bærekapaciteten for populationen er proportional med S , men uafhængig af E (den afhænger altså af leverum, men ikke fødevareresourcer). Denne uafhængighed vil vi gerne af med. Vi omdefinerer derfor bærekapaciteten til:

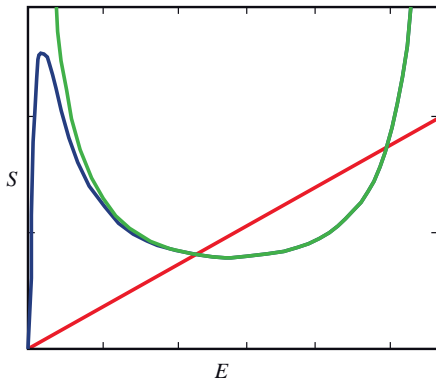
$$K_B = K \cdot S \cdot \frac{E^2}{T_E^2 + E^2}$$

Den ekstra faktor angiver en slags ”kritisk grænse” for energireserven, i form af en særlig tærskelværdi T_E . For $E \gg T_E$ vil faktoren være ca. 1. Men for værdier der nærmer sig T_E falder faktoren hurtigt. For $E = T_E$ er den således 0,5. Lave værdier af E bliver altså en begrænsende faktor for antallet af Spruce Budworm-larver, der kan leve i systemet.

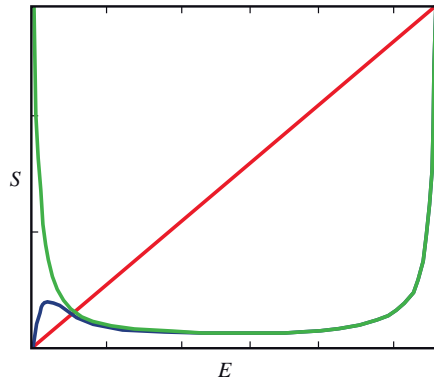
Der er et andet sted i modellen, vi også gerne vil korrigere. I differentialligningen for E optræder et ”pres” på energiresourcerne givet ved leddet $-p \cdot \frac{B}{S}$, altså en proportionalitet med tætheden af larver pr. grenoverfladeareal. Dette giver god mening for en sund skov, mens det i en udpint skov vil have mindre betydning, fordi de få energireserver ikke er let tilgængelige⁴⁾.

³⁾ Brugen af den modificerede Euler-metode gør, at man slutter med små oscillationer mellem positive værdier tæt på 0.

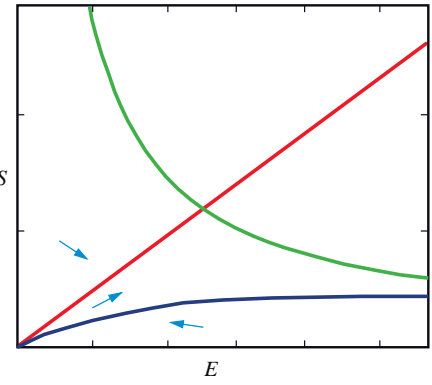
⁴⁾ Matematisk har det samtidigt den fordel, at spørgsmålet om, hvor vidt brøken $\frac{B}{S}$ falder hurtigt nok til at undgå negative E -værdier bliver mindre vigtig, fordi brøken ingen betydning har ved små E -værdier.



Figur 6a
Energitærskelværdiens betydning for stor larvepopulation.



Figur 6b
Energitærskelværdiens betydning for lille larvepopulation.



Figur 6c
Energitærskelværdiens betydning for meget lille larvepopulation. Zoom på området tæt ved (0,0).

Derfor gør vi også dette led afhængigt af den tærskelværdi, der nævntes ovenfor. Den samlede endelige model bliver altså:

$$\frac{dB}{dt} = r_B B \left(1 - \frac{B}{K \cdot S} \cdot \frac{T_E^2 + E^2}{E^2} \right) - \beta \frac{B^2}{\alpha_1^2 \cdot S^2 + B^2}$$

$$\frac{dS}{dt} = r_S S \left(1 - \frac{S}{K_S} \cdot \frac{K_E}{E} \right)$$

$$\frac{dE}{dt} = r_E E \left(1 - \frac{E}{K_E} \right) - p \frac{B}{S} \cdot \frac{E^2}{T_E^2 + E^2}$$

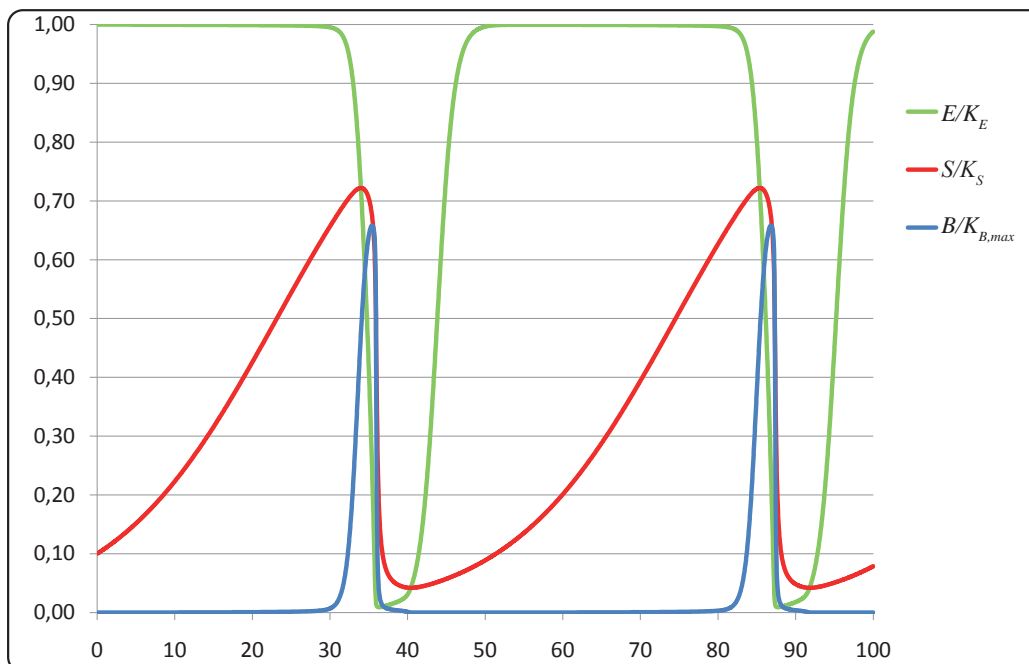
Man kan nemt indse effekten af ændringen ved kvalitativt at analysere opførslen af S og E ved forskellige konstantværdier af B . På Figur 6a – 6c ses nulhædningskurverne for S (rød) samt to udgaver af samme for E . Den blå angiver nulhædningskurven med tærskelværdifaktoren, mens den grønne angiver den tidligere viste nulhædningskurve, uden tærskelværdi.

På Figur 6a ses kurverne for en ”stor” larvepopulation. Det ses, at den kvalitative opførsel stort set er uændret, selvom kurven

er anderledes for små E -værdier. På Figur 6b er populationen $\frac{1}{10}$ af den på Figur 6a. Den kvalitative opførsel er nu anderledes. Området, der fører til sikker skovdød, er markant reduceret. På Figur 6c er populationen yderligere reduceret. Som det ses, ligger nulhædningskurven for E nu hele tiden under den for S . Som indikeret med pile ændrer dette dynamikken, således at for en passende lille larvepopulation, vil skoven med sikkerhed blive genskabt.

Hvis vi kører en simulering med den reviderede model, viser denne det samme resultat, se figur 7. Hvor skoven i den tidligere simulering døde ud, så bliver den her genskabt. Når larvepopulationen er blevet passende lille, genvinder skoven på få år hurtigt sin kvalitative tilstand.

Herefter kan den bygge sig kvantitativt op over en periode på ca. 40 år, før larvepopulationen igen vokser eksplosivt. Ud fra modellen kommer Spruce Budworm-udbruddene altså med ca. 50 års mellemrum, hvilket er lidt længere end i virkeligheden. Ligeledes er udbruddets længde reduceret fra ca. 12 år til ca. 7 år.



Figur 7
Løsningskurver for den endelige model. Tærskelværdien T_E er valgt til 0,035.

Didaktiske pointer

Donald Ludwigs model over Spruce Budworm udbrud, som vi har præsenteret over to artikler, er enormt benyttet til undervisning i matematisk biologi. Det er der gode grunde til. Modellen er på den ene side kompliceret nok til, at man oplever, at der er kød på den. Med 3 variable og 10 parametre er der rent faktisk noget modelmæssigt at diskutere. På den anden side er modellen ikke mere kompliceret, end at den kan studeres såvel kvantitativt som kvalitativt ved aktivering af basale begreber.

Det matematiske arbejde med modellen har endvidere ikke karakter af at være ren regnemaskineaktivitet. Der er tale om ganske solid matematisk begrebsaktivering og om at kunne

anvende teknikker til fx funktionsanalyse, som rækker udover det rent standardmæssige. Som case lever den altså op til såvel at være et eksempel på modellering og modeller, som at være en solid brug af matematisk teori om både funktioner og dynamiske systemer.

Man kan godt anklage vores case for at være for svær til gymnasieniveauet. Og det skal da indrømmes at arbejdet med casen er svært. Men det er på den anden side set heller ikke umuligt. Og sværhedsgraden kan varieres ganske meget. I Tuchinsky's hæfte "Man in Competition with the Spruce Budworm" fra 1981 (se referenceliste i første artikel), findes mange spændende opgaver.

Appendix: Formler i Excell

	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V
1	dt	r _B	r _S	r _E	K	K _S	K _E	α ₁	β	p		K _{B,max}
2	0,01	1,52	0,095	0,92	335	25440	1,00	1,11	43200	0,00195		8522400

Figur 8
Indtastede konstanter.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
1	t	B	dBdt	B/K _{B,max}	S	dSdt	S/K _S	E	dEdt	E/K _E
2	0	5	7,46	0,00	2544	217,51	0,10	1,00E+00	0,00	1,00
3	0,01	5	7,57	0,00	2546	217,68	0,10	1,00E+00	0,00	1,00
4	0,02	5	7,69	0,00	2548	217,84	0,10	1,00E+00	0,00	1,00

Figur 9
Startværdier og beregning af variable.

Som udgangspunkt for simuleringen er defineret en lang række konstanter. Værdierne er hentet Ludwigs originalartikel (se artikel i sidste nummer). Indtastningen er vist på Figur 8. Dog er værdien af $K_{B,max}$ beregnet med formlen " $=P2*Q2$ ".

Der angives startværdier for t , B , S og E i hhv. celle A2, B2, E2 og H2. Derpå beregnes variablene og de afledte som vist på Figur 9. Systemet fungerer grundlæggende som det blev præsenteret i den første artikel. De centrale formler er indtastet som vist her:

Celle C3:
 $=M\$2*B2*(1-B2/(P\$2*E2))-T\$2*B2^2/(S\$2^2*(E2)^2+B2^2)$

Celle F3:
 $=N\$2*E2*(1-(E2/Q\$2)*(R\$2/H2))$

Celle I3:
 $=O\$2*H2*(1-H2/R\$2)-U\$2*B2/E2$

Dertil kommer beregningen af de normerede variable i celle D2 (" $=B2/V\$2^2$ "), G2 (" $=E2/Q\$2^2$ ") og J2 (" $=H2/R\$2^2$ "). På grafen er tiden placeret på 1. akse og på 2. akse vises de til hvert tidspunkt hørende værdier i kolonnerne D, G og J.

De nye variabelværdier for et tidsskridt beregnes som den forrige værdi plus den senest beregnede væksthastighed gange tidsskridtets længde. For B bliver dette i celle B3 således til " $=B2+C2*L\$2$ " eller i den modificerede Euler-metode til " $=ABS(B2+C2*L\$2)$ ".

For afprøvning af den endelige model, skal tærskelværdien T_E indføres blandt konstanterne, fx i celle W2. Derpå skal tærskelledet " $(H2^2/(V\$2^2+H2^2))$ " ganges på de to relevante steder i celle C3 og I3. I litteraturen er der ikke givet nogen faktisk værdi for T_E , så man må prøve sig frem. Vi har haft gode resultater med værdien 0,035.