

M.R. Adriaens

Plankton populaties in rivieren

Analyse van patronen in
planktonmodellen voor rivierstructuren

Plankton populaties in rivieren

Analyse van patronen in planktonmodellen voor rivierstructuren

Door

M.R. Adriaens

Voor het behalen van

Bachelor of Science

In Technische Natuurkunde en Technische Wiskunde

Bij de Technische Universiteit Delft,
Officieel verdedigd op 31 augustus 2020 om 18:30.

Begeleider TW:	Dr. ir. Y.M. Dijkstra,	TU Delft
Begeleider TN:	Dr. S.R. de Roode,	TU Delft
Commissie:	Prof. dr. ir. C. Vuik,	TU Delft
	Dr. ir. M. Rohde,	TU Delft

Samenvatting

Er wordt geschat dat 80% van al het zuurstof op aarde geproduceerd wordt door fytoplankton. Dit is een soort eencellige plant die voorkomen in wateren over de hele wereld. Deze kleine planten worden voornamelijk gegeten door zoöplankton, kleine organismen bestaand uit meestal enkele cellen. Afsterving of overbevolking van fytoplankton heeft ook verregaande gevolgen voor de rest van het maritieme ecosysteem. Fyto- en zoöplankton hebben populaties die een oscillerend patroon kunnen volgen. De groei van de ene beïnvloedt het voorkomen van de ander en zo ontstaat een interessante wisselwerking. Er zijn vele modellen die dit gedrag proberen te simuleren om zo inzicht te krijgen in de verschillende patronen die zichtbaar zijn in planktonpopulaties. Een van deze modellen is het model van Steele en Henderson uit 1992. Dat model is echter gemaakt voor wateren zonder ruimtelijke structuren. Om het model van Steele en Henderson ook toe te passen op stromend water in een rivier wordt in dit onderzoek een model beschreven voor planktonpopulaties in rivieren, waarbij de volgende onderzoeksvragen zijn gesteld:

- Welke patronen zijn er te vinden in het model van Steele en Henderson zonder convectie en diffusie?
- Wat is het effect van convectie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?
- Wat is het effect van diffusie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?
- Wat is het effect van convectie én diffusie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?

Om deze vragen te beantwoorden is een uitgebreide analyse gedaan van het planktonmodel van Steele en Henderson. Het paper dat Steele en Henderson hebben gepubliceerd focust zich op een specifiek deel van het model. Daarom is in dit verslag een analyse te vinden over de andere onderdelen van het model die Steele en Henderson niet hebben behandeld. Daarna is dit model geïntegreerd in een model voor een rivier in 1 dimensie. Door een massabalans op te stellen zijn convectie en diffusie toegevoegd aan de productietermen van Steele en Henderson. Het nieuwe model wordt op dezelfde manier geanalyseerd als dat van Steele en Henderson om te kijken wat er veranderd is.

Bij het model van Steele en Henderson is er bij bepaalde parameters sprake van een evenwichtspunt waar de planktonconcentraties heen convergeren. Bij andere parameters is er sprake van een limit cycle en blijft het systeem oscilleren. Door het toevoegen van convectie stroomt de rivier op ten duur leeg van plankton. De grens die ontstaat door de convectie zal zorgen voor numerieke diffusie. Hierdoor ontstaat er een gebied met lage zoöplanktonconcentraties en hoge fytoplanktonconcentraties achter de grens aan. Door aan Steele en Henderson diffusie toe te voegen verandert de frequentie van de oscillaties die ontstaan. Het toevoegen van de randvoorwaarden zorgt voor een sprong in frequentie en hogere diffusiecoëfficiënten zal zorgen voor een verdere toename. Dit gaat door totdat de diffusie te sterk is voor de productietermen en de oplossing weer een stabiel evenwichtspunt wordt. Als zowel convectie als diffusie toegevoegd worden, veranderen de frequenties van oscillaties in de rivier. Een grotere stroomsnelheid zal het domein van diffusiecoëfficiënten waarvoor een oscillatie ontstaat verkleinen en de frequentie over dit hele domein verhogen. Buiten dit domein is de oscillatie die bij diffusie en productie ontstaat, verandert in een evenwichtspunt door de toegevoegde convectie. Het blijkt dus dat toevoeging van convectie en diffusie kan zorgen voor een verandering van de frequentie van oscillaties en voor een verkleining van het domein dat oscillaties genereert. Om onderzoek te doen naar planktonpopulaties in rivier is het essentieel dat rekening wordt gehouden met de stroming en menging van het water.

Inhoud

Samenvatting.....	iii
1. Inleiding.....	1
2. Model.....	3
2.1 Model Steele en Hederson.....	3
2.1.1 Zelf-beschaduwende functie $f(P)$	4
2.1.2 Begrazing functie $g(P)$	5
2.1.3 Sterftcijfer $h(Z)$	6
2.1.4 Lichtintensiteit $I(t)$	6
2.1.5 Effecten op model.....	7
2.1.6 Evenwichten.....	8
2.2 Eigen model.....	14
2.2.1 Massabalans.....	14
2.2.2 Discretisatie.....	16
2.2.3 Tijdsintegratie.....	17
2.2.4 Parameters.....	18
3. Resultaten en discussie.....	20
3.1 Convectie.....	20
3.1.1 Convectie en productie.....	21
3.1.2 Modelresultaat.....	21
3.1.3 Analyse.....	22
3.1.4 Discussie.....	22
3.2 Diffusie.....	22
3.2.1 Diffusie en productie.....	23
3.2.2 Modelresultaat.....	24
3.2.3 Analyse.....	25
3.2.4 Discussie.....	31
3.3 Convectie en diffusie.....	31
3.3.1 Volledige model.....	32
3.3.2 Modelresultaat.....	32
3.3.3 Analyse.....	33
3.3.4 Discussie.....	34
4. Conclusie en aanbevelingen.....	35
4.1 Conclusie.....	35
4.2 Aanbevelingen.....	35
Bibliografie.....	37
Appendix I: Afleiding differentie.....	38
Appendix II: Figuren resultaten.....	40
Figuur 9.....	40
Figuur 11.....	41
Figuur 20.....	42
Lijst van figuren en tabellen.....	43
Appendix III: Modelcode.....	44

1. Inleiding

In wateren over de hele wereld komen organismen voor die we kennen onder de naam plankton. Dit zijn eencellige organismen en ze kunnen zowel plantaardig als dierlijk zijn. Het plantaardige plankton wordt fytoplankton genoemd en zij voeden zichzelf door fotosynthese. Via deze fotosynthese, zorgt fytoplankton voor 80% van de zuurstofproductie op aarde (Harris, 1986). Doordat fytoplankton producenten zijn, staan ze onderaan de voedselketen en zijn direct en indirect een grote voedselbron voor veel organismen in het water. Ook kan het voor grote overlast zorgen als bijvoorbeeld een hele zee een overvloed aan fytoplankton heeft en daarmee al het zonlicht blokkeert voor planten en dieren die in de zee leven (Hallegraeff, 2003). Daarom is het goed om patronen te kunnen ontdekken in planktonpopulaties en te kijken hoe deze patronen afhangen van plaatselijke parameters.

Fytoplankton heeft een natuurlijke vijand in eencellige dierlijke plankton, zoöplankton genaamd. Deze organismen grazen het fytoplankton en kunnen zich zo voortplanten. Dit zorgt voor een dynamica tussen beide. Als het fytoplankton genoeg zonlicht krijgt en begint met groeien en vermenigvuldigen, zorgt dit voor een overvloed aan voedsel voor het zoöplankton. Deze organismen kunnen zo groeien en vermenigvuldigen. Door een nu ontstane overvloed aan zoöplankton wordt er ook een overvloed aan fytoplankton opgegeten. De nu dalende populatie fytoplankton zorgt ervoor dat het zoöplankton niet genoeg eten meer beschikbaar heeft en ook zal afsterven. Ook zouden er andere invloeden van buitenaf kunnen zijn, zoals natuurlijke vijanden van het zoöplankton, die voor een afname van datzelfde zoöplankton zorgen. Zodra het zoöplankton verder afgestorven is, verdwijnt daarmee ook de natuurlijke vijand van het fytoplankton. Hierdoor kan de cyclus weer van voor af aan beginnen met de groei en vermenigvuldiging van het fytoplankton.

Al eeuwen is men bezig met het opstellen en analyseren van wiskundige modellen om deze complexe dynamica van plankton populaties te onderzoeken. Zo ontdekte Thomas Malthus in 1798 dat de groeisnelheid van een populatie afhangt van zijn grootte (Malthus, 1798). Dit is wat we exponentiële groei noemen en ook gezien werd in bijvoorbeeld bacterie- of konijnenpopulaties. Het basale model van Malthus was echter onbegrensd en hield nog geen rekening met een maximale populatie grootte dat mogelijk is in de leefomgeving (Verhulst, 1845). Hoe toepasbaar deze modellen al waren, toch werd er bijna niet omgekeken naar deze inzichten tot de ontwikkeling van de eerste prooi-roofdiermodellen een paar decennia later (Lotka, 1925) (Volterra, 1926). Niet veel later werd ook het eerste model voor fytoplankton ontwikkeld (Fleming, 1939). Dit model ligt nog steeds aan de basis van plankton modellen hedendaags. Biologisch oceanograaf Gordon Riley zag de beperking in dit model en zorgde voor een gelijkend model van de zoöplankton (Riley, 1947). Hiermee is in de jaren 40 van de 20^e eeuw al de basis gelegd voor planktonmodellen die tegenwoordig nog steeds gebruikt worden.

De opgezette vergelijkingen waren echter niet-lineair van aard en konden daarom niet analytisch worden opgelost. De eerste numerieke benaderingen moesten daarom met de hand worden uitgerekend en dat kon soms tot 30 uur duren voor 1 modelrun (Mills, 1989). Toen de eerste computers kwamen in de jaren 50 van de 20^e eeuw en met de snelle ontwikkeling hiervan in de decennia erna, ging ook de rekensnelheid van planktonmodellen omhoog. Door nieuw voorgestelde computertechnieken toe te passen, konden dezelfde modelruns nu in enkele minuten worden uitgerekend in plaats van 30 uur (Wroblewski, 1983). Wendy Gentleman noemt dit tijdperk lovend 'the Steele Age', vernoemd naar John Steele, een wiskundige en bioloog uit Schotland (Gentleman, 2002). Van de jaren 40 tot de jaren 90 van de 20^e eeuw heeft Steele tientallen papers geschreven over aanpassingen die de planktonmodellen steeds iets verder uitbreiden en nauwkeuriger maken en over analyses van parameters in zijn modellen. Vooral de sluiting van de vergelijkingen, in dit

geval de sterfte van zoöplankton door invloeden van buitenaf is een groot struikelblok gebleken en heeft voor veel verschillende voorstellen en varianten gezorgd, elk met zijn voor- en nadelen (bijv. (Hastings & Powell, 1991); (Steele & Henderson, 1992); (Caswell & Neubert, 1998)). Steele en Henderson hebben laten zien dat de keuze van deze sterftefactor door invloeden van buitenaf op zichzelf al kan zorgen voor verschillende cycli van de fytoplankton (Steele & Henderson, 1992). Daarnaast hebben ze laten zien dat enkele globale patronen die te vinden zijn in oceanen te simuleren zijn met een relatief eenvoudig model.

Het model van Steele en Henderson houdt echter geen rekening met ruimtelijke structuren die ontstaan door de stroming van water. Dit is echter wel van essentieel belang voor planktondynamica in rivieren (Lucas, Koseff, Monismith, Cloern, & Thompson, 1999). Het doel van dit onderzoek is daarom om te onderzoeken wat het effect van deze ruimtelijke structuren is op de patronen gevonden door Steele en Henderson. Daartoe worden de volgende onderzoeksvragen gesteld:

- Welke patronen zijn er te vinden in het model van Steele en Henderson zonder convectie en diffusie?
- Wat is het effect van convectie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?
- Wat is het effect van diffusie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?
- Wat is het effect van convectie én diffusie in een rivier op de uitkomsten van het plankton model van Steele en Henderson?

Om deze vragen te kunnen beantwoorden gaan we het originele model eerst goed analyseren en kijken of we kunnen begrijpen wat de verschillende onderdelen van het model voor effect hebben op de uitkomst. Daarna kunnen we dit model toepassen op een 1 dimensionale lengte, gelijkend aan een rivier, door gebruik te maken van een transiënte massabalans om zo Steele en Henderson te combineren met de convectie en diffusie die wordt gevonden in een rivier. Zodra we dit model hebben opgezet kunnen we deze met bekende numerieke technieken oplossen. De uitkomsten kunnen dan geanalyseerd worden door de patronen in planktonpopulaties te plotten en daar verschillende analyse technieken op toe te passen.

In hoofdstuk 2 is een uitgebreide analyse van Steele en Henderson te vinden en de toepassing van dat model in het eigen riviermodel. In hoofdstuk 3 zijn de resultaten van het riviermodel weergegeven en de analyses van deze resultaten. Ook is in hoofdstuk 3 een discussie van deze resultaten te vinden. In hoofdstuk 4 is daarna de conclusie getrokken uit de gevonden resultaten en toegepaste analyses. Ook staan in hoofdstuk 4 de aanbevelingen voor een verbetering van het huidige model en aanbevelingen voor vervolgstudies die gedaan kunnen worden na aanleiding van dit onderzoek.

2. Model

Een groot deel van de onderzoeken is gedaan voor wateren zoals oceanen, zeeën en meren. Maar een fundamenteel ander probleem doet zich voor bij stromende wateren zoals rivieren. Is het daarom ook mogelijk om de kennis, die de afgelopen 40 jaar is ontgonnen, te gebruiken voor een rivier?

Om die vraag te beantwoorden analyseer ik één van deze modellen. Dit model is: 'The role of predation in plankton models' van John H. Steele en Eric W. Henderson (Steele & Henderson, 1992). Hierin wordt de rol van de predatie term onderzocht. De voornaamste keuze om dit model te gebruiken is echter de eenvoud van de vergelijkingen en de vele figuren die gegeven worden. Echter, de exacte oorsprong en eenvoudige analyse van deze figuren ontbreekt. Daarnaast zijn de keuzes van de parameters niet duidelijk. Het is daarom goed om eerst te onderzoeken hoe dit model in elkaar zit. Kunnen de figuren worden gereproduceerd en kan worden achterhaald wat Steele en Henderson precies gedaan hebben. Daarna kan dit als basis gebruikt worden voor ons eigen model.

2.1 Model Steele en Henderson

Alle planktonmodellen gaan uit van een simpele basis. De veranderingen in de populaties kunnen worden weergegeven met de volgende differentiaal vergelijkingen. De variabele P staat voor de massa per volume eenheid (mg/m^3) ofwel concentratie van het fytoplankton en de variabele Z is hetzelfde, maar dan voor het zoöplankton:

$$dP/dt = \text{opname} - \text{begrazing}$$

$$dZ/dt = \text{groei} - \text{sterfte}$$

De tijdsafgeleiden hebben de eenheid mg/m^3 per drie dagen. Deze tijdseenheid is gekozen door Steele en Henderson zodat 100 tijdseenheden ongeveer overeenkomt met 1 jaar. Deze eenheid zal in dit verslag verandert worden in $\text{mg}/\text{m}^3/\text{s}$, zodat het een meer conventionele tijdseenheid heeft. Dit kan worden gedaan door aan het einde alle twee de vergelijkingen te delen door $3600 \cdot 24 \cdot 3$. In de vergelijkingen is te zien dat de concentratie van fytoplankton toeneemt als het nutriënten opneemt en dat het afneemt als het wordt begrazen door het zoöplankton. Daarnaast neemt de massa van het zoöplankton toe als het groeit door het eten van fytoplankton en neemt het af doordat het zoöplankton dood gaat, om wat voor reden dan ook. De begrazingsterm is niet hetzelfde als de groei term en dat komt doordat een deel van het begraasde fytoplankton niet omgezet wordt in groei maar wordt uitgescheden. Dit deel parametriseren Steele en Henderson met de factor $\alpha = 0.5$. Dit betekent dat 50% van de begrazing niet bijdraagt aan de toename van het zoöplankton, maar wel aan de afname van het fytoplankton.

De vergelijkingen Steele en Henderson gebruiken zien er als volgt uit:

$$\frac{dP}{dt} = I(t) * f(P) - Z * g(P)$$

$$\frac{dZ}{dt} = \alpha * g(P) * Z - \alpha * h(Z) * Z$$

Hierin zijn alle vier de termen weer terug te vinden, nu met elk een uitdrukking afhankelijk van P en Z. Het doel van Steele en Henderson is onderzoeken wat het effect is van de keuze van de functie h, te vinden in de dZ/dt vergelijking, op de evenwichten die zich instellen.

De functies f , g en h hebben allemaal een ander doel en vorm en worden in deze paper als volgt gegeven:

$$f(P) = \beta * P * \left(1 - \frac{P}{\gamma}\right)$$

$$g(P) = \frac{\lambda * P^n}{\mu + P^n}, \quad n = 1,2$$

$$h(Z) = \delta * Z^{m-1}, \quad m = 1,2$$

Deze functies zijn gebaseerd op veelgebruikte functies in de literatuur en zijn empirische parametrisaties van de onderliggende biologische fenomenen.

Hierin staan echter nog wel een aantal parameters die verduidelijking vragen:

- β : Deze parameter bepaalt de hoogte van de piek van de functie f . Deze hoogte is namelijk gegeven door $\beta\gamma/4$. Omdat f dezelfde eenheid moet hebben als dP/dt (de functie $l(t)$ is dimensieloos), moet β dus de eenheid $1/s$ hebben. Deze geeft dus aan hoe snel deze functie werkt. Hoe hoger β , hoe sneller het effect van f .
- γ : Deze parameter bepaalt de waarde van P waarbij het water verzadigd is, zodat zonlicht niet meer kan doordringen in het water. Dit is het maximum van de hoeveelheid fytoplankton. De eenheid hiervan is hetzelfde als P zelf, dus mg/m^3 .
- λ : Dit is vergelijkbaar met β , heeft als eenheid $1/s$. Het geeft aan hoeveel de grazing term wordt meegenomen in de verandering.
- μ : Dit is de half-verzadiging van de grazing. Dit betekent op welke waarde van P de grazing term, zonder de λ , de waarde een half heeft. Dat houdt in wanneer de zoöplankton de helft van hun eigen massa aan fytoplankton eten. De eenheid moet hetzelfde zijn als P^n , in dit geval $(mg/m^3)^n$ en is daarmee afhankelijk van n .
- δ : Dit is de predatie parameter en zegt hoeveel de predatieterm wordt meegenomen in elke tijdstap. De eenheid hiervan is $(m^3/mg)^{m-1}/s$ en is daarmee ook afhankelijk van m .

Om van al deze parameters af te komen normaliseren Steele en Henderson deze vergelijkingen door β , λ en μ gelijk te stellen aan 1. Dit is echter bij de tijdseenheid van 3 dagen, dus in ons model hebben β , λ een andere waarde: $\beta = \lambda = 1/3600/24/3 \text{ } 1/s$. Ook vervangen ze γ door c , de verzadigingswaarde genoemd, en δ vervangen ze door a , de sterftefactor genoemd. De set vergelijkingen ziet er nu als volgt uit:

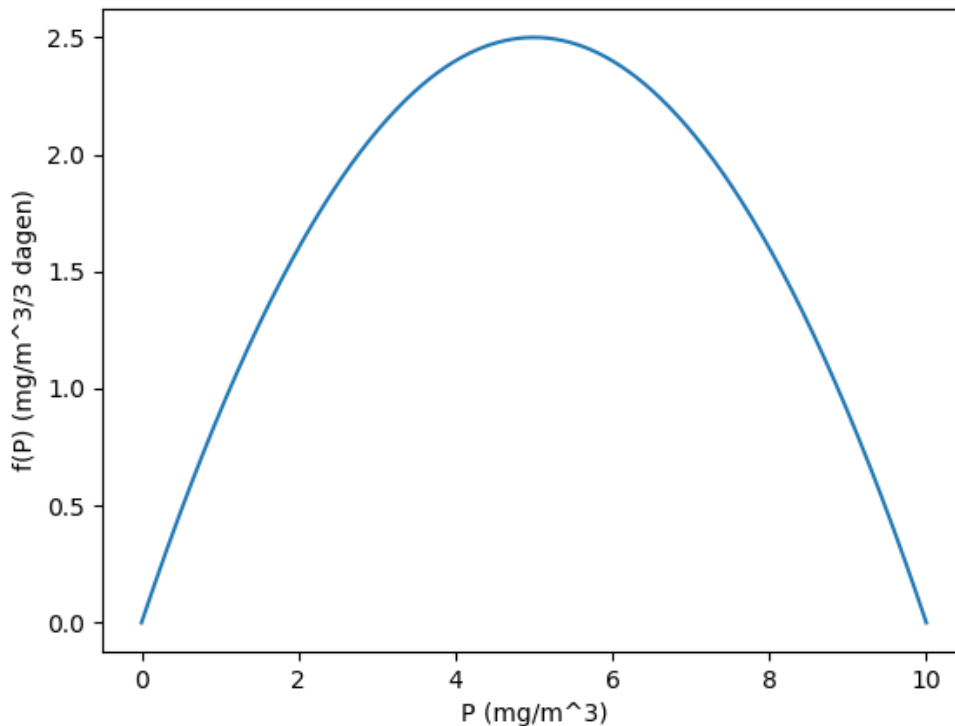
$$f(P) = \beta * P * \left(1 - \frac{P}{c}\right)$$

$$g(P) = \frac{\lambda * P^n}{1 + P^n}, \quad n = 1,2$$

$$h(Z) = a * Z^{m-1}, \quad m = 1,2$$

2.1.1 Zelf-beschaduwende functie $f(P)$

De functie f wordt genoemd als de zelf-beschaduwende functie en geeft de groeipotentie van de fytoplankton aan. De functie is gevisualiseerd hieronder voor $c = 10 \text{ } mg/m^3$, dit is de waarde die Steele en Henderson gebruiken in hun simulaties. De grafiek gebruikt de tijdseenheid van Steele en Henderson, dus voor $\beta = 1$ per drie dagen:



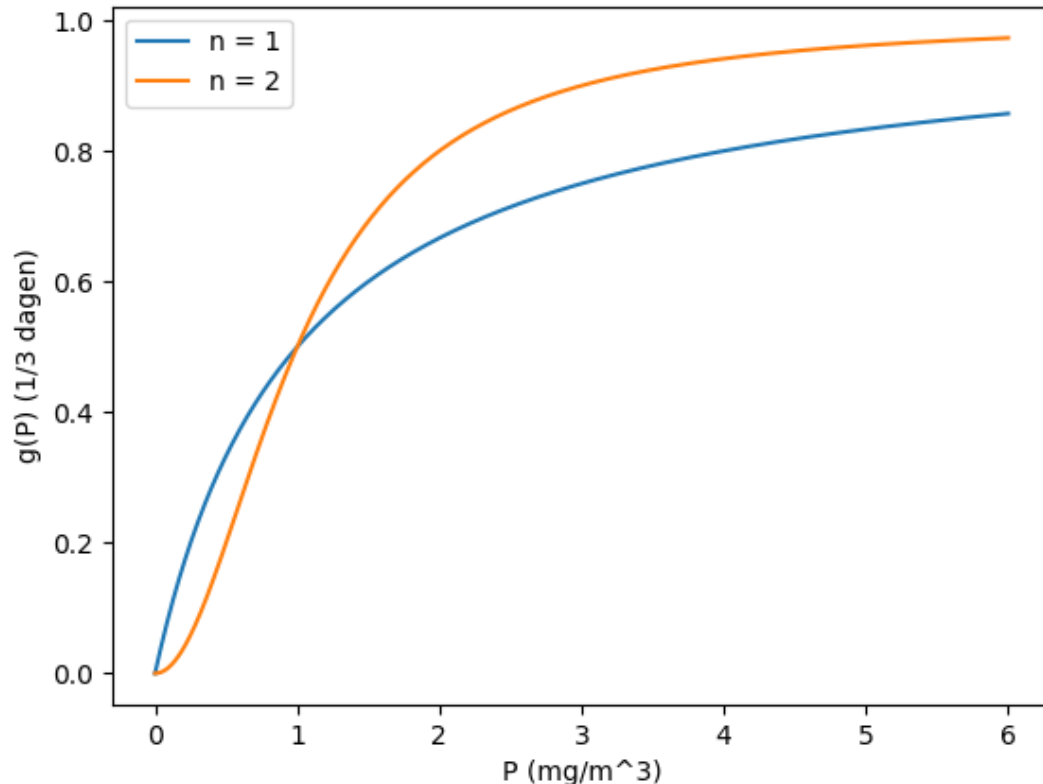
Figuur 1. De functie $f(P)$ weergegeven voor een tijdseenheid van drie dagen en een verzadigingswaarde van $c = 10 \text{ mg/m}^3$.

De waarde van de functie f zit dus tussen de 0 en $2,5 \text{ mg/m}^3$ per drie dagen. Dit zijn realistische waarden, want gebruikelijke groeiwaarde van fytoplankton zit tussen de 0 en 1 mg/m^3 per dag (Örnólfssdóttir, Lumsden, & Pinckney, 2004). Zodra f in de buurt van 0 of c komt, wordt de functie klein en zorgt voor een kleine groei in de fytoplanktonconcentratie. De functie is eerst aan het stijgen, omdat hoe meer fytoplankton er is, hoe meer fytoplankton er bij kan komen, door het exponentiële gedrag van groei in de natuur. Dit is bijvoorbeeld te zien bij bacteriën. Stel dat bacteriën elke dag zichzelf kunnen verdubbelen. Dan zal 1 bacterie de eerste dag maar 1 groeien. Maar de tweede dag zullen er al 2 bijkomen en de dag erna 4, etc. Hierdoor zorgt een toename van fytoplankton ook voor een grotere toename aan fytoplankton. Hier zit echter in het geval van fytoplankton een limiet aan. Er is in water maar een maximale concentratie fytoplankton mogelijk, voordat het verzadigd is. Deze verzadiging wordt door c geparametriseerd. De waarde van c is de concentratie waarbij er geen zonlicht meer kan doordringen in het water en de hoeveelheid fytoplankton niet meer kan toenemen. Hier komt de naam voor de 'zelf-beschaduwende functie' vandaan.

2.1.2 Begrazing functie $g(P)$

De functie g is de begrazing functie, ofwel de factor die bepaalt hoe groot deel van de zoöplankton aan het grazen is afhankelijk van de concentratie fytoplankton. Omdat deze functie altijd een proportie aangeeft zit deze altijd tussen 0 en 1 per drie dagen. Deze eenheid zal hier laten zien worden. In ons eigen model wordt deze begrazing een factor $3600 \cdot 24 \cdot 3$ kleiner, om de begrazing per seconde weer te geven. Zodra er geen fytoplankton meer is, zal de proportie zoöplankton dat kan eten ook 0 zijn. Zodra er meer en meer fytoplankton komt, zal de hoeveelheid voedsel voor de zoöplankton toenemen, totdat het verzadigd bij 1 per drie dagen. Dan heeft elke zoöplankton genoeg te eten. De parameter n die nog te zien is in de functie, bepaalt vooral het gedrag bij lage hoeveelheden fytoplankton. Voor elke waarde van n gaat deze functie voor grote P asymptotisch naar 1 per drie dagen toe, daarom is vooral het gedrag bij lage P waarden interessant. De twee opties voor n die genoemd worden in deze paper zijn 1 of 2. Voor de waarde van 1 krijg je een hyperbolische relatie die met een positieve richtingscoëfficiënt door de waarde van 0 fytoplankton

gaat. Voor de waarde 2 krijg je een S-vormige grafiek die juist met richtingscoëfficiënt 0 door de waarde 0 gaat. Dit is goed te zien in de volgende grafiek. Ook is goed te zien dat de convergentie naar 1 per drie dagen veel sneller gaat voor $n = 2$. Deze grafiek is met de tijdseenheid die Steele en Henderson gebruiken dus $\lambda = 1$ per drie dagen:



Figuur 2. De functie $g(P)$ voor een tijdseenheid van 3 dagen en voor $n = 1$ en $n = 2$.

De keuze voor n staat nog vrij en is vooral afhankelijk van de omstandigheden van het water, zoals ligging en zoutgehalte.

2.1.3 Sterftcijfer $h(Z)$

Dan hebben we de keuze van functie h . Deze wordt ook wel het sterftcijfer van het zoöplankton genoemd. Deze geeft aan welk deel van het zoöplankton per tijdseenheid sterft door invloeden van buitenaf, zoals grotere dieren die deze zoöplankton opeten. De twee vormen die besproken worden in de paper zijn voor m gelijk aan 1 en 2. Voor $m = 1$ is de functie gelijk aan een constante a . Dit betekent dat op elk tijdstip een even groot percentage van het zoöplankton zal sterven, ongeacht hoeveel ervan is. Voor $m = 2$ krijg je een lineair verband tussen h en Z met richtingscoëfficiënt a . Dit zorgt ervoor dat hoe meer zoöplankton er is, hoe groter de kans wordt dat het zoöplankton sterft. Dit zou je kunnen verklaren doordat als er heel veel zoöplankton is, de kans dat het plankton wordt opgegeten door een ander dier ook groter is. Daarnaast is de concentratie zoöplankton ook van invloed op de hoeveelheid roofdieren, omdat ook deze in hoeveelheid kan toenemen en afnemen. Beide opties van m zijn een mogelijkheid, afhankelijk van de keuze die gemaakt wordt in een model. Deze keuze is weer afhankelijk van de omstandigheden die gesimuleerd willen worden.

2.1.4 Lichtintensiteit $I(t)$

Als laatste wordt de functie $I(t)$ beschreven als een periodieke functie met een lage amplitude. In het figuur van Steele en Henderson is te zien dat het gaat om een sinus met periode van 100 tijdseenheden (300 dagen) en een amplitude van 0.5 om evenwichtswaarde van 1 heen. Deze

amplitude en sinusöide vorm zijn arbitrair en mag op basis van andere argumenten ook anders gekozen worden. Maar Steele en Henderson hebben besloten om op deze manier de intensiteit van het zonlicht over een jaar eenvoudig te parametriseren. Hierbij is een jaar hier afgerond op 300 dagen. De functie bepaald het effect van zonlicht op de functie f , die de groeipotentie weergeeft.

De functie $I(t)$ kan gelijk worden gesteld aan 1, dus de oscillatie weghalen, wanneer men het effect van variabele zonlichtintensiteit buiten beschouwing wil laten.

2.1.5 Effecten op model

Nu hebben we gezien hoe de functies f , g , h en I eruit zien en wat ze betekenen. Maar welk effect heeft dit op het model.

Ten eerste is er f die de groeipotentie van f aangeeft, maar daarmee ook zorgt voor een soort barrière waar de concentratie fytoplankton niet buiten kan komen. Komt f te dicht in de buurt van c , dan zal f naar $0 \text{ mg/m}^3/\text{s}$ gaan en kan het niet meer verder stijgen. Daarnaast zorgt deze functie voor een exponentiële groei van P voor kleine hoeveelheden. Daar zegt de functie f dat hoe hoger P wordt hoe sneller de concentratie fytoplankton ook kan toenemen. Alles tezamen zal f zorgen voor exponentiële groei aan het begin en zodra de piek te hoog wordt, wordt de groei geremd en wordt uiteindelijk $0 \text{ mg/m}^3/\text{s}$.

Ten tweede is er de functie g die de proportie aangeeft van zoöplankton dat te eten heeft. Zodra P richting 0 mg/m^3 gaat, zal de proportie ook naar 0 gaan. Dit zal voorkomen dat de concentratie fytoplankton ooit onder de 0 mg/m^3 komt, iets wat in de echte wereld niet kan. Met andere woorden: de afname van P gaat naar $0 \text{ mg/m}^3/\text{s}$ als P naar 0 mg/m^3 gaat. Voor de rest zorgt een toename van fytoplankton ook voor een toename van g en dus zal de afname van P steeds harder gaan hoe groter P wordt. Dit zorgt ervoor dat zolang de concentratie zoöplankton niet 0 is de concentratie fytoplankton altijd zal afnemen als het te hoog wordt. De functie f werd daar namelijk steeds kleiner, maar g wordt steeds groter. Deze zal dus op een gegeven moment zorgen voor een daling totdat f weer groot genoeg is en kan zorgen voor een toename. De functies f en g samen kunnen dus al het oscillerende gedrag van P verklaren. En deze oscillaties zullen nooit buiten 0 en $c \text{ mg/m}^3$ komen.

Ook zit de functie g in de vergelijking voor de zoöplankton. Dit betekent dat een deel van de verdwijnende fytoplankton zorgt voor de groei van de zoöplankton. Dit is logisch, omdat het zoöplankton het fytoplankton eet. Niet alles wordt omgezet, een deel wordt uitgescheiden, vandaar de factor α , die deze proportie aangeeft. Het gedrag zal hetzelfde zijn als in de andere vergelijking, alleen nu tegenovergesteld. Zodra de concentratie fytoplankton naar 0 gaat zal de toename term van de zoöplankton ook naar 0 gaan. Als er geen fytoplankton meer is, kan het zoöplankton niet eten. En als er veel fytoplankton is, zal de g functie 1 naderen en kan al het zoöplankton eten. Dit zal dus zorgen voor exponentiële groei van Z .

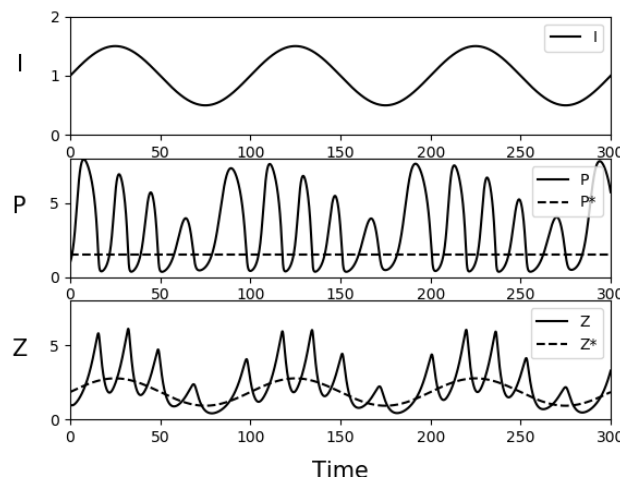
Daarnaast hebben we de functie h in de sterfte term van de zoöplankton. De keuze van $m = 1$ zal zorgen voor een vaste proportie van de zoöplankton dat sterft en de sterfte is dus lineair met de concentratie zoöplankton. Zodra we $m = 2$ kiezen, zal de proportie lineair zijn met de concentratie zoöplankton. Dit zal ervoor zorgen dat de sterfte kwadratisch toeneemt met Z , waardoor pieken in Z van kortere duur zullen zijn.

Als laatste de functie $I(t)$. De functie I zit in dezelfde term als f , maar zal dit alleen een klein beetje veranderen over de tijd. Het zal ervoor zorgen dat f nog eens vermenigvuldigd wordt met een factor tussen de 0.5 en 1.5 , afhankelijk van de fase in de lichtoscillatie. Alle grenswaarden en het gedrag zullen niet veranderen. Er zal wel een extra oscillatie in het systeem komen met de periode van 300

dagen. De functie I voorkomt wel, dat de populaties permanent stabiel worden, omdat er altijd een variatie in de vergelijking optreedt over de tijd.

2.1.6 Evenwichten

Met deze functies en daarmee differentiaal vergelijkingen kunnen we nu het model in elkaar zetten. Omdat de paper van Steele en Henderson ook figuren laat zien van modelruns kan vergeleken worden of ons model goed overeenkomt. De volgende figuur is onze zelfgecreëerde modeluitdraai, waarbij gebruik is gemaakt van $m = 1$ en $n = 2$:



Figuur 3. Reproductie van modeluitdraai van Steele en Henderson. Beide assen hebben in dat paper geen eenheden. De evenwichtswaarde van zowel P als Z is toegevoegd als stippellijn.

De assen hierin hebben geen duidelijke eenheid, die geven Steele en Henderson ook niet expliciet. Na verdere analyse is gebleken dat de tijdseenheid gegeven is als drie dagen. Dat betekent dat er 900 dagen in de grafiek staan. Daarnaast is de eenheid van de P en Z gegeven door mg/m^3 . Deze grafiek is exact de grafiek gegeven in de paper van Steele en Henderson en geeft dus aan dat het model goed geïmplementeerd is. De gestippelde lijn is wel extra toegevoegd en dat is de evenwichtsooplossing. Wat opvalt, is dat zowel de waarde van P als Z oscilleert, maar dat Z ook nog een oscillerende evenwichtstoestand heeft en P niet. Wel is het effect van I nog steeds te zien bij P, omdat de amplitude van de oscillatie varieert met dezelfde frequentie als de functie I.

Om deze evenwichtstoestanden te berekenen worden de differentiaalvergelijkingen oplossen voor een stabiele toestand. Dat betekent dat dP/dt en dZ/dt allebei 0 $\text{mg}/\text{m}^3/\text{s}$ moeten zijn. Die beide samen geven de volgende vergelijkingen, met P^* en Z^* als de evenwichtswaarden:

$$I(t) * f(P^*) - Z^* * g(P^*) = 0$$

$$\alpha * g(P^*) * Z^* - \alpha * h(Z^*) * Z^* = 0$$

Daarna de functies ingevuld voor $m = 1$ en $n = 2$ geven de volgende evenwichtsfuncties:

$$P^* = \sqrt{\frac{a}{1-a}}$$

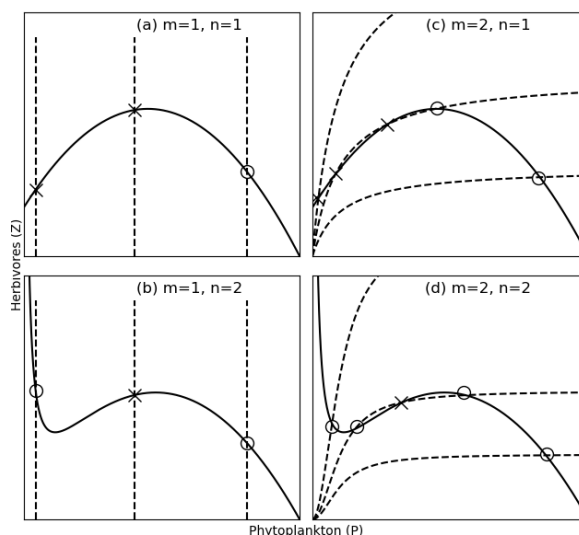
$$Z^* = \frac{I(t) * f(P^*)}{g(P^*)}$$

Hierin is ook te zien waarom de evenwichtswaarde van P een constante is en dat die van Z oscilleert, namelijk door de $I(t)$ term.

De stippelijnen zijn de evenwichtswaarden, maar die kunnen verschillend van karakter zijn. Er zijn zogenaamde evenwichtspunten en limit cycles. Beide evenwichten kunnen stabiel zijn en de oplossing zal daar dan heen convergeren. Ze kunnen ook instabiel zijn en dan juist steeds verder weg bewegen. We zullen eerst kijken naar de evenwichtspunten, die kunnen we goed analyseren. De meest gebruikte methode hiervoor is de lineaire stabiliteitsanalyse. Als eerste wordt er een matrix opgesteld. Stel we noemen dP/dt y_1 en dZ/dt noemen we y_2 dan ziet de matrix er als volgt uit:

$$M = \begin{pmatrix} \frac{\partial y_1}{\partial P} & \frac{\partial y_1}{\partial Z} \\ \frac{\partial y_2}{\partial P} & \frac{\partial y_2}{\partial Z} \end{pmatrix} \Bigg|_{P=P^*, Z=Z^*}$$

Je vult het evenwichtspunt in in de Jacobiaan matrix en bepaalt daarna de eigenwaarden van de 2 bij 2 matrix. Deze twee eigenwaarden zeggen of het evenwichtspunt stabiel of instabiel is. De evenwichtsfuncties kunnen geplotted worden voor alle waarden van m en n in de functies f, g en h. Dat geeft de volgende grafieken, ook te vinden in Steele en Henderson.



Figuur 4. Visualisatie van de evenwichten voor verschillende combinaties van P en Z. De doorgetrokken lijn is $dP/dt=0$, de stippelijne is $dZ/dt=0$. In elke grafiek is $dZ/dt=0$ weergegeven voor $a=0.2$, $a=0.27$ en $a=0.9$ van links naar recht respectievelijk. Kruisjes geven instabiele evenwichtspunten aan en rondjes zijn de stabiele evenwichtspunten.

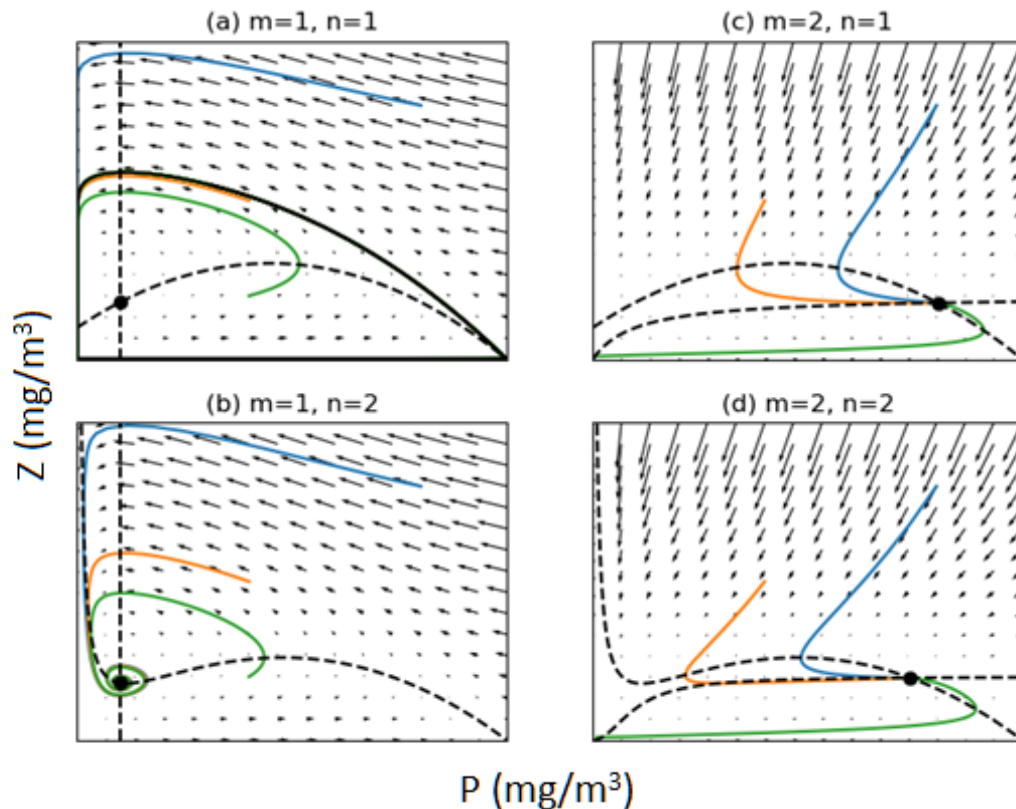
In deze grafiek zijn net als in Steele en Henderson de eenheden niet gespecificeerd, net als de limieten op de x- en y-as. Onze eigen analyse geeft dat ook deze keer P en Z een eenheid van mg/m^3 hebben. Daarnaast zit P tussen 0 en $10 mg/m^3$ en zit Z tussen 0 en $5 mg/m^3$.

Elke grafiek heeft drie gestippelde lijnen die waarvoor dZ/dt gelijk is aan $0 mg/m^3/s$. Steele en Henderson hebben gekozen om drie verschillende waarden van a te gebruiken. Dat is ook in ons model gedaan, om de vergelijking makkelijker te maken. Deze waarden worden nergens gespecificeerd, maar door verschillende waardes uit te testen is het gelukt de grafiek na te bootsen door $a = 0.2$, $a = 0.27$ en $a = 0.9$ te gebruiken voor de stippelijnen. De doorgetrokken lijnen zijn de lijnen waarvoor dP/dt gelijk is aan $0 mg/m^3/s$. Dus zodra de doorgetrokken lijn snijdt met een stippelijne, zitten we op het evenwichtspunt, hier zijn beide tijdsafgeleiden gelijk aan $0 mg/m^3/s$. Als we dit punt daarna invullen in onze matrix M en de eigenwaarden berekenen, kunnen we erachter

komen wat voor een soort evenwichtspunten het zijn. De kruizen geven instabiele evenwichten aan en de circels geven de stabiele evenwichten aan. Bij het invullen is gebleken dat de gevonden soorten evenwichten overeen kwamen met die van Steele en Henderson.

Wat goed te zien is in de figuur is dat sommige keuzes voor de parameter a zorgen voor meerdere mogelijke evenwichten. Dat is te zien in de rechter twee grafieken waar $dZ/dt = 0$ de lijn voor dP/dt drie keer kruist bij $a = 0.27$ en daarom ook drie mogelijke evenwichten heeft. Naast de evenwichtspunten zijn er ook limit cycles. Ook hierin kun je het systeem in evenwicht beschouwen, alleen verandert het nog wel over de tijd. Het wordt een cyclus die zich steeds herhaalt. Ook bij limit cycles heb je stabiele en instabiele varianten. Bij deze evenwichten is het niet meer zo makkelijk met een exacte analyse te bepalen of het een stabiel of instabiel evenwicht is. Echter, we kunnen door de analyse van de evenwichtspunten wel iets zeggen over de limit cycles die hier omheen en tussen liggen. Tussen twee stabiele evenwichten moet namelijk een instabiel evenwicht zitten en andersom. Dit betekent ook dat zodra het enige evenwichtspunt dat er is instabiel is, daaromheen een stabiele limit cycle moet zitten. De waarden van P en Z zijn namelijk begrensd. De modeluitdraaien zullen dus altijd óf naar een evenwichtspunt convergeren die uit de stabiele oplossing moet komen, óf naar een limit cycle convergeren die om een instabiel evenwichtspunt heen ligt.

Een manier om evenwichten te visualiseren is door gebruik te maken van fase-diagrammen. Hierin kan de waarde van de twee differentiaal vergelijkingen op elk punt gevisualiseerd worden door een vector en kan de oplossing gevolgd worden als het zich een weg baant door het diagram richting ofwel een evenwichtspunt ofwel een cyclisch evenwicht. Een voorbeeld kan gezien worden hierna, voor parameter a gekozen als 0.5:

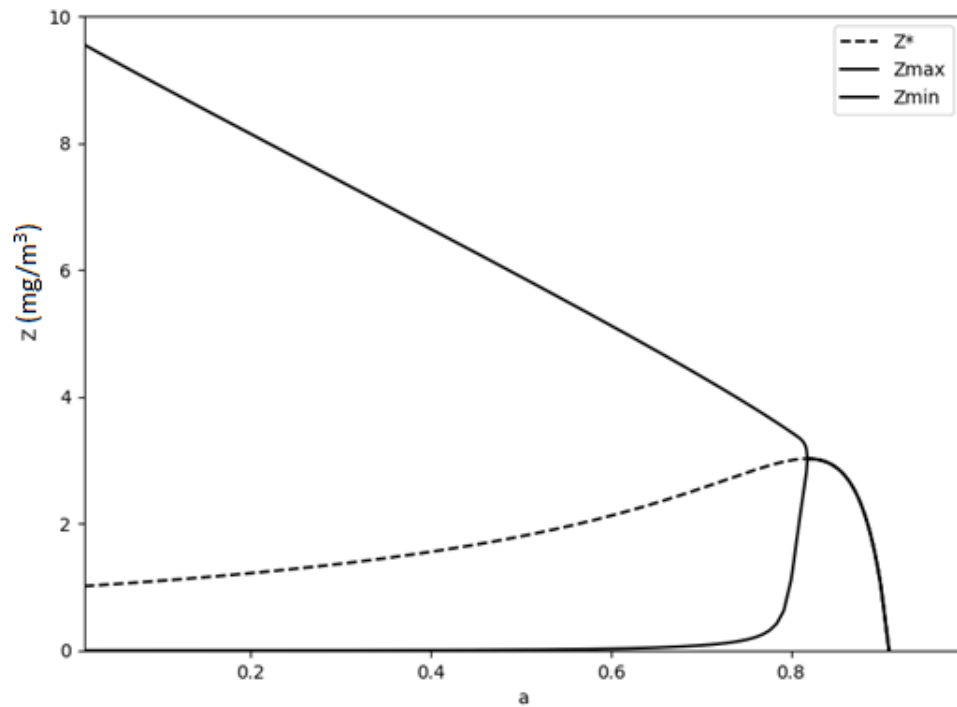


Figuur 5. Fasediagram van het Steele en Henderson model voor alle combinaties van m en n . Zwarte punten geven de evenwichtspunten aan op de kruispunten van de twee stippellijnen die $dP/dt=0$ en dZ/dt voorstellen. Zwarte doorgetrokken lijnen geven het voorkomen van een limit cycle weer.

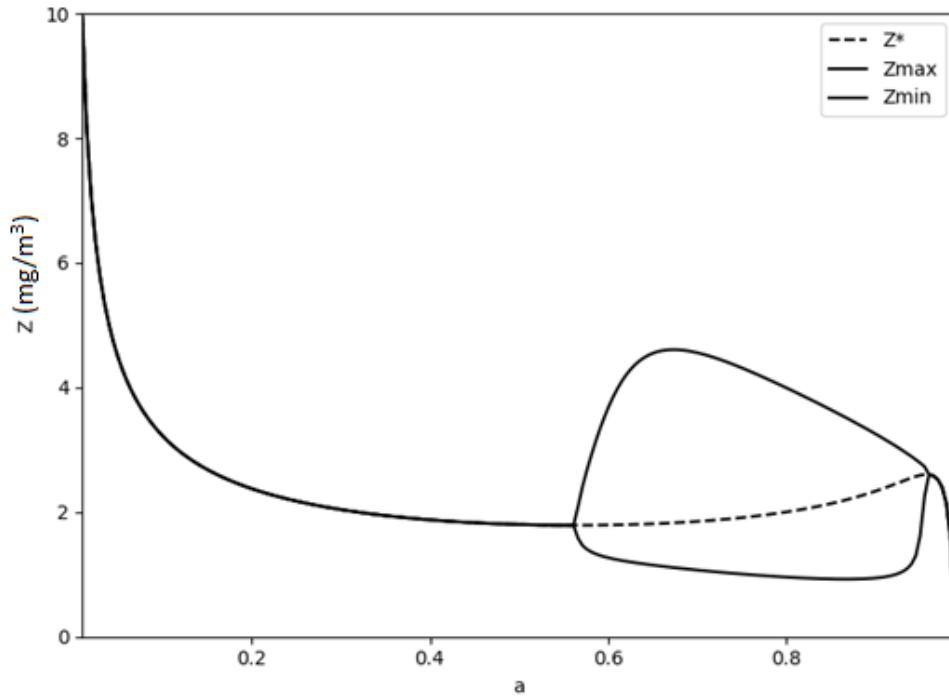
De lijnen uit het vorige diagram zijn meegenomen om aan te geven dat het evenwichtspunt nog steeds ligt op het snijpunt van $dP/dt = 0$ en $dZ/dt = 0$. Bij drie van de grafieken is te zien dat alle beginwaarden, te zien als de drie gekleurde lijnen, evolueren naar het evenwichtspunt. Behalve bij $m = 1$ en $n = 1$, waar het evenwichtspunt instabiel is en dus elke beginwaarde evolueert naar de limit cycle eromheen, te zien als zwarte lijn. Voor elke waarde van a zien deze fasediagrammen er anders uit. Ook is te zien dat alle drie de evenwichtspunten wel bereikt worden, maar het lijkt alsof de gekleurde lijnen eerst naar een van de twee stippellijnen toegaan en daarna die lijn volgen naar het snijpunt van beide stippellijnen. Dit geeft aan dat een van de twee vergelijkingen in het stelsel van differentiaalvergelijkingen sneller convergeert dan de ander.

Om aan te geven wat elke waarde van a geeft als evenwicht kunnen we gebruik maken van bifurcatiediagrammen. In die diagrammen zijn voor elke waarde van a de waarde van Z^* geplotted. We hadden hier ook P^* kunnen gebruiken, maar hebben deze keuze gemaakt, omdat de vorm van de lijnen in de vorige figuren dan behouden kan blijven. P^* is namelijk 1 op 1 met a te vertalen en zo houden we de y -as in stand. Op het moment dat het evenwichtspunt instabiel is en het dus convergeert naar de limit cycle eromheen, zal de grafiek zich splitsen in drie lijnen. De middelste is nog steeds het theoretische evenwichtspunt. De lijn erboven en eronder geven de minimale en de maximale waarde aan die in de cyclus worden bereikt. Voor (a), (b) en (c) van Figuur 5 zijn de evenwichtspunten analytisch uit te rekenen, zodat de middelste lijn geplotted kan worden. Maar bij (d) is het snijpunt tussen de twee stippellijnen in Figuur 5 alleen grafisch of met behulp van een programma als Wolfram Alpha te bepalen. Deze is dus niet geschikt om een bifurcatie diagram te

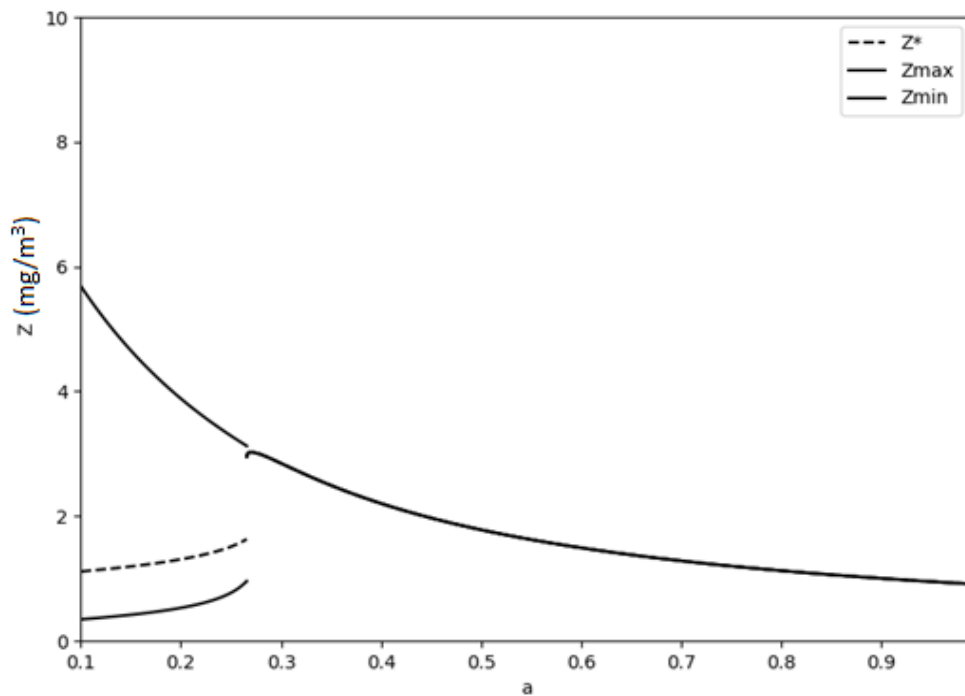
maken, omdat bij elke waarde van a het evenwichtspunt niet analytisch te bepalen is en dus niet om te zetten is tot een eenduidige formule om te plotten. Hierna zijn de drie bifurcatie diagrammen te zien voor respectievelijk (a), (b) en (c) uit Figuur 5:



Figuur 6. Bifurcatiediagram voor $m = 1$ en $n = 1$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.



Figuur 7. Bifurcatiediagram voor $m = 1$ en $n = 2$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.



Figuur 8. Bifurcatiediagram voor $m = 2$ en $n = 1$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.

In Figuur 6 en Figuur 7 is goed te zien dat er een gebied is met stabiele evenwichtspunten bij een bepaalde waarde van a en een gebied met een instabiel evenwichtspunt en dus een limit cycle bij andere waarden van a . Bij Figuur 8 ligt dit iets anders. Daar is duidelijk een scheiding tussen de twee gebieden zichtbaar. De overgangswaarde zit in het gebied waar er meerdere evenwichten mogelijk zijn, dus waar de stippellijn de doorgetrokken lijn passeerde in de plot met de kruisjes en rondjes. Er is voor gekozen om dit kleine overgangsgedebied niet mee te nemen in de analyse. Ook is hier te zien dat als we een waarde van 0.5 kiezen voor a dat alleen situatie (a) in een gebied zit met een instabiel evenwichtspunt. Ook dit komt overeen met de fase-diagrammen van Figuur 5, waarbij alleen (a) een zwarte cyclus liet zien en de rest een stabiel evenwichtspunt.

2.2 Eigen model

De verschillende termen in het model van Steele en Henderson zijn nu bekeken. Ook de verschillende evenwichten die ontstaan in hun model zijn onderzocht. Deze patronen ontstaan in het model van Steele en Henderson in stilstaand water, zonder enige ruimtelijke structuur. Nu gaan we die vergelijkingen proberen uit te breiden naar een model dat gebruikt kan worden voor een rivier.

2.2.1 Massabalans

We zullen stroomafwaarts definiëren als de positieve x -richting. De andere twee dimensies zullen we niet meenemen. Dat betekent dat we een gemiddelde concentratie plankton nemen over het hele doorstroomoppervlakte.

We beginnen met een microbalans over een klein stukje rivier van lengte dx . Dit stukje rivier heeft een doorsnede A die we constant nemen over het volumetje. De balansvergelijkingen ziet er heel algemeen als volgt uit:

$$\frac{d}{dt}(VP) = instroom - uitstroom + productie$$

$$\frac{d}{dt}(VZ) = instroom - uitstroom + productie$$

Hierin is V het volume van het stukje water, dus in dit geval $A \cdot dx$. De convectieve instroom is gegeven door de concentratie in de rivier stroomopwaarts die ons volume instroomt. Deze wordt gegeven door een stroomsnelheid v van de rivier, de doorstroomoppervlakte A en de concentratie plankton in de rivier stroomopwaarts. Dit zelfde geldt voor de convectieve uitstroom, maar dan gegeven met de snelheid en concentratie die gelden in ons volume en er dus uitstromen.

Naast convectie door de stroming van de rivier is er ook sprake van diffusie. Door concentratieverschillen in de rivier zullen er altijd stromen ontstaan van hoge naar lage concentraties. De grote van de diffusie kan gevonden worden met behulp van de wet van Fick voor een algemene concentratiefunctie c (Fick, 1855):

$$\phi'' = -D \frac{\partial c}{\partial x}$$

Deze geeft dat de massaflux in de x -richting door middel van diffusie gegeven wordt door een diffusiecoëfficiënt D en de gradiënt van de concentratie in de richting van x . Bij ons is c gegeven door de functies P en Z voor fytoplankton en zoöplankton respectievelijk. Zowel bij de instroom als uitstroom in ons volume is er sprake van diffusie afhankelijk van de gradiënt op die plek.

Als laatste hebben we de productie termen die gegeven worden door de vergelijkingen uit Steele en Henderson. Deze zijn echter vergelijkingen over de concentratie, dus voor totale hoeveelheden in een klein stukje water met constante doorsnede en diepte moeten we nog vermenigvuldigen met het volume $A \cdot dx$. Samen zorgt dat voor de volgende balans over ons kleine stukje volume:

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}(AdxP) &= A(x)v(x)P(x) + A(x) \left(-D(x) \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_x \right) - A(x+dx)v(x+dx)P(x+dx) - \\ & A(x+dx) \left(-D(x+dx) \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{x+dx} \right) + AdxI(t)f(P) - AdxZg(P) \\ \frac{\partial}{\partial t}(AdxZ) &= Av(x)Z(x) + A(x) \left(-D(x) \frac{\partial Z}{\partial x} \Big|_x \right) - A(x+dx)v(x+dx)Z(x+dx) - \\ & A(x+dx) \left(-D(x+dx) \frac{\partial Z}{\partial x} \Big|_{x+dx} \right) + Adxag(P)Z - Adxah(Z)Z \end{aligned}$$

Deze vergelijking kan vereenvoudigd worden doordat A en dx niet afhankelijk zijn van de tijd en dus uit de tijdsafgeleide gehaald kunnen worden. Wanneer we beide kanten dan delen door A en dx en de vergelijking omschrijven, ziet het er als volgt uit:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= -\frac{1}{A} \frac{A(x+dx)v(x+dx)P(x+dx) - A(x)v(x)P(x)}{dx} \\ & + \frac{1}{A} \frac{A(x+dx)D(x+dx) \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{x+dx} - A(x)D(x) \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_x}{dx} + I(t)f(P) - Zg(P) \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= -\frac{1}{A} \frac{A(x+dx)v(x+dx)Z(x+dx) - A(x)v(x)Z(x)}{dx} \\ & + \frac{1}{A} \frac{A(x+dx)D(x+dx) \frac{\partial Z}{\partial x} \Big|_{x+dx} - A(x)D(x) \frac{\partial Z}{\partial x} \Big|_x}{dx} + ag(P)Z - ah(Z)Z \end{aligned}$$

Hier zijn de Steele en Henderson vergelijkingen goed te zien als de laatste twee termen van de vergelijkingen. Nu kunnen we de limiet nemen van $dx \rightarrow 0$ en dan zien we dat we te maken hebben met partiële afgeleiden die ontstaan. Dit alles geeft uiteindelijk de volgende vergelijkingen:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= -\frac{1}{A} \frac{\partial(AvP)}{\partial x} + \frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left(AD \frac{\partial P}{\partial x} \right) + I(t)f(P) - Zg(P) \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= -\frac{1}{A} \frac{\partial(AvZ)}{\partial x} + \frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left(AD \frac{\partial Z}{\partial x} \right) + ag(P)Z - ah(Z)Z \end{aligned}$$

In een rivier is het waterdebiet overal hetzelfde, anders zou er water ophopen of verdwijnen op plekken in de rivier. Dit betekent dat de snelheid en dwarsdoorsnede niet constant zijn op zichzelf, maar het product van de twee wel. Dat zorgt voor een laatste vereenvoudiging:

$$\begin{aligned} \frac{\partial P}{\partial t} &= -v \frac{\partial P}{\partial x} + \frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left(AD \frac{\partial P}{\partial x} \right) + I(t)f(P) - Zg(P) \\ \frac{\partial Z}{\partial t} &= -v \frac{\partial Z}{\partial x} + \frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left(AD \frac{\partial Z}{\partial x} \right) + ag(P)Z - ah(Z)Z \end{aligned}$$

Hierbij moeten we nog bij elke vergelijking twee randvoorwaarden en een beginwaarde hebben. De randvoorwaarden zien er als volgt uit:

$$P(-L, t) = P_0, \quad Z(-L, t) = Z_0$$

$$P(0, t) = P_{N+1}, \quad Z(0, t) = Z_{N+1}$$

En de initiële waarde van P en Z kunnen we als volgt neerzetten:

$$P(x, 0) = P_i, \quad Z(x, 0) = Z_i$$

2.2.2 Discretisatie

Door de productietermen hebben we te maken met een stelsel van vergelijkingen die niet analytisch op te lossen is. We zullen daarom gebruik maken van numerieke benaderingen, specifiek de eindige differentie methode. We zullen onze rivier in eindige stukken opdelen van elk Δx lang. Bij een rivier van lengte L zorgt dit voor $N+1$ roosterpunten, met $N = L/\Delta x$. We zullen gebruik maken van achterwaartse differentie voor de convectie en centrale differentie voor de diffusie. De redenen en uitwerkingen van deze methodes staan in Appendix I. Nu komen we uit op de volgende vergelijkingen voor P, die voor Z zijn hetzelfde:

$$v \frac{\partial P}{\partial x} \Big|_{x_n} = v_n \frac{P_n - P_{n-1}}{\Delta x} + O(\Delta x)$$

$$\frac{1}{A} \frac{\partial}{\partial x} \left(AD \frac{\partial P}{\partial x} \right) \Big|_{x_n} = \frac{1}{A_n} \frac{A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}} P_{n+1} - (A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}} + A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}}) P_n + A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}} P_{n-1}}{\Delta x^2} + O(\Delta x^2)$$

Hierin zitten de dwarsdoorsnede en de diffusiecoëfficiënt op punten tussen de roosterpunten en zijn dus onbekend geacht. We zullen daarom deze waarden benaderen door het gemiddelde van de twee omliggende roosterpunten te pakken, bijvoorbeeld:

$$A_{n+\frac{1}{2}} = \frac{A_{n+1} + A_n}{2}$$

We kunnen deze vergelijkingen voor P en Z invullen in de differentiaalvergelijkingen en de termen verzamelen, de numerieke fouten verwaarlozend:

$$\frac{\partial P}{\partial t} = \left(\frac{A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} \right) P_{n+1} + \left(-\frac{A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}} + A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} - \frac{v_n}{\Delta x} \right) P_n + \left(\frac{A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} + \frac{v_n}{\Delta x} \right) P_{n-1} + I(t)f(P_n) - Z_n g(P_n)$$

$$\frac{\partial Z}{\partial t} = \left(\frac{A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} \right) Z_{n+1} + \left(-\frac{A_{n+\frac{1}{2}} D_{n+\frac{1}{2}} + A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} - \frac{v_n}{\Delta x} \right) Z_n + \left(\frac{A_{n-\frac{1}{2}} D_{n-\frac{1}{2}}}{A_n \Delta x^2} + \frac{v_n}{\Delta x} \right) Z_{n-1} + \alpha g(P_n) Z_n - \alpha h(Z_n) Z_n$$

Nu maken we een vector van **P** en **Z** met elk onbekende roosterpunt als een element in de vector. Dus de vectoren gaan van P_1 en Z_1 tot P_{N-1} en Z_{N-1} . Dat geeft de volgende vector vergelijkingen, waarin vermenigvuldigingen van vectoren elementsgewijs gaan:

$$\frac{\partial \mathbf{P}}{\partial t} = \mathbf{M} \mathbf{P} + \mathbf{V} + I(t)f(\mathbf{P}) - \mathbf{Z}g(\mathbf{P})$$

$$\frac{\partial \mathbf{Z}}{\partial t} = \mathbf{M}\mathbf{Z} + \mathbf{W} + \alpha g(\mathbf{P})\mathbf{Z} - \alpha h(\mathbf{Z})\mathbf{Z}$$

\mathbf{M} , \mathbf{V} en \mathbf{W} zien er als volgt uit:

$$\mathbf{M} = \begin{bmatrix} \left(-\frac{A_{1/2}D_{1/2} + A_1D_{1/2}}{A_1\Delta x^2} - \frac{v_1}{\Delta x} \right) & \left(\frac{A_{1/2}D_{1/2}}{A_1\Delta x^2} \right) & 0 & \dots & 0 \\ \left(\frac{A_{1/2}D_{1/2} + v_2}{A_2\Delta x^2} + \frac{v_2}{\Delta x} \right) & \left(-\frac{A_{2/2}D_{2/2} + A_{1/2}D_{1/2}}{A_2\Delta x^2} - \frac{v_2}{\Delta x} \right) & \dots & \dots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & \dots & \dots & \dots & \left(\frac{A_{N-1/2}D_{N-1/2}}{A_{N-1}\Delta x^2} \right) \\ 0 & \dots & 0 & \left(\frac{A_{N-1/2}D_{N-1/2} + v_N}{A_N\Delta x^2} + \frac{v_N}{\Delta x} \right) & \left(-\frac{A_{N+1/2}D_{N+1/2} + A_{N-1/2}D_{N-1/2}}{A_N\Delta x^2} - \frac{v_N}{\Delta x} \right) \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{V} = \begin{bmatrix} \left(\frac{A_1D_{1/2}}{A_1\Delta x^2} + \frac{v_1}{\Delta x} \right) P_0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \left(\frac{A_{N+1/2}D_{N+1/2}}{A_N\Delta x^2} \right) P_{N+1} \end{bmatrix}, \quad \mathbf{W} = \begin{bmatrix} \left(\frac{A_1D_{1/2}}{A_1\Delta x^2} + \frac{v_1}{\Delta x} \right) Z_0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ \left(\frac{A_{N+1/2}D_{N+1/2}}{A_N\Delta x^2} \right) Z_{N+1} \end{bmatrix}$$

2.2.3 Tijdsintegratie

Nu moeten we alleen de tijdsintegratie nog uitvoeren met de gevonden vergelijkingen. We kunnen ten eerste voorwaartse Euler gebruiken. Dat zou er als volgt uit zien, met i de huidige iteratie:

$$\frac{\mathbf{P}_{i+1} - \mathbf{P}_i}{\Delta t} = \mathbf{M}\mathbf{P}_i + \mathbf{V} + I(t_i)f(\mathbf{P}_i) - \mathbf{Z}_i g(\mathbf{P}_i)$$

$$\frac{\mathbf{Z}_{i+1} - \mathbf{Z}_i}{\Delta t} = \mathbf{M}\mathbf{Z}_i + \mathbf{W} + \alpha g(\mathbf{P}_i)\mathbf{Z}_i - \alpha h(\mathbf{Z}_i)\mathbf{Z}_i$$

Dat zou omgeschreven naar \mathbf{P}_{i+1} en \mathbf{Z}_{i+1} het volgende geven:

$$\mathbf{P}_{i+1} = \mathbf{P}_i + \Delta t(\mathbf{M}\mathbf{P}_i + \mathbf{V} + I(t_i)f(\mathbf{P}_i) - \mathbf{Z}_i g(\mathbf{P}_i))$$

$$\mathbf{Z}_{i+1} = \mathbf{Z}_i + \Delta t(\mathbf{M}\mathbf{Z}_i + \mathbf{W} + \alpha g(\mathbf{P}_i)\mathbf{Z}_i - \alpha h(\mathbf{Z}_i)\mathbf{Z}_i)$$

Nu is elke tijdstap expliciet uit te rekenen doormiddel van de vorige tijdstap. Euler voorwaarts heeft echter te maken met een stabiliteitsvoorwaarde. Om te zorgen dat ons model onvoorwaardelijk stabiel is tijdens de tijdsintegratie is een overstap naar een impliciete methode wenselijk. Een voorbeeld daarvan is de achterwaartse Euler, die er als volgt uit ziet:

$$\frac{\mathbf{P}_{i+1} - \mathbf{P}_i}{\Delta t} = \mathbf{M}\mathbf{P}_{i+1} + \mathbf{V} + I(t_{i+1})f(\mathbf{P}_{i+1}) - \mathbf{Z}_{i+1}g(\mathbf{P}_{i+1})$$

$$\frac{\mathbf{Z}_{i+1} - \mathbf{Z}_i}{\Delta t} = \mathbf{M}\mathbf{Z}_{i+1} + \mathbf{W} + \alpha g(\mathbf{P}_{i+1})\mathbf{Z}_{i+1} - \alpha h(\mathbf{Z}_{i+1})\mathbf{Z}_{i+1}$$

De niet-lineariteit van de productie termen van Steele en Henderson zorgt er echter voor dat dit niet te gebruiken is. De vergelijking kan nu namelijk niet worden omgeschreven naar ' $\mathbf{P}_{i+1} = \dots$ ' en ' $\mathbf{Z}_{i+1} = \dots$ '. Een manier om dit te voorkomen is om de productie termen expliciet te houden. Dan behoud je

de meer stabiele integratie voor de convectie en diffusie termen door die impliciet te maken en zorg je voor een werkbare vergelijking door de productie expliciet te houden:

$$\frac{P_{i+1} - P_i}{\Delta t} = M P_{i+1} + V + I(t_i) f(P_i) - Z_i g(P_i)$$

$$\frac{Z_{i+1} - Z_i}{\Delta t} = M Z_{i+1} + W + \alpha g(P_i) Z_i - \alpha h(Z_i) Z_i$$

Dit is op zijn beurt om te schrijven naar de vergelijkingen die uiteindelijk ook gebruikt zijn in ons model:

$$P_{i+1} = (I - \Delta t M)^{-1} (P_i + \Delta t (V + I(t_i) f(P_i) - Z_i g(P_i)))$$

$$Z_{i+1} = (I - \Delta t M)^{-1} (Z_i + \Delta t (W + \alpha g(P_i) Z_i - \alpha h(Z_i) Z_i))$$

2.2.4 Parameters

In Steele en Henderson zijn veel parameters aanwezig. Voor dit onderzoek is er een keuze gemaakt voor een waarde bij elk van deze parameters. Deze waarden staan hieronder weergegeven, inclusief voor sommige een korte toelichting.

Tabel 1. Opsomming gekozen waarden voor parameters gebruikt in het model.

Lichtintensiteit	$I(t)$	1
Meeneemfactor $f(P)$	β	$1/3600/24/3 = 3.9 \cdot 10^{-6} \text{ 1/s}$
Meeneemfactor $g(P)$	λ	$1/3600/24/3 = 3.9 \cdot 10^{-6} \text{ 1/s}$
Half-verzadiging	μ	1 mg/m ³
Verzadigingswaarde	c	10 mg/m ³
Graad in $g(P)$	n	1
Graad in $h(Z)$	m	1
Deel opgenomen fytoplankton	α	0.5
Lengte rivier	L	1000 km = 10^6 m
Aantal gridpunten	N	10000
Aantal tijdstappen	T	10000
Grootte tijdstap	dt	20000 s
Randvoorwaarde ingang rivier	P_0	0 mg/m ³
Randvoorwaarde uitgang rivier	P_{N+1}	0 mg/m ³
Beginconditie rivier	P_i	1 mg/m ³

- We nemen de lichtintensiteit constant over de tijd. Ook in dat geval ontstaan er patronen die onderzocht kunnen worden. Dus de parametrisatie van de lichtintensiteit laten we buiten beschouwing.
- De waarde van de meeneemfactoren zijn hetzelfde als gekozen door Steele en Henderson, alleen met een factor omlaag geschaald door de andere tijdseenheid.
- De waarde van de verzadigingswaarde c is ook de waarde die Steele en Henderson gebruiken. Zij geven aan dat een waarde van minimum 10 mg/m³ nodig is, omdat deze een stuk groter verwacht wordt dan de half-verzadiging die 1 mg/m³ was.
- De waarde van m en n zijn gekozen om twee redenen. Als eerste omdat deze keuzes het eenvoudigst te analyseren zijn en in een groot domein sterftefactoren limit cycles geeft. Daarnaast geven Steele en Henderson in hun paper aan dat deze keuze van m en n

overeenkomt met zoetwateromstandigheden. Alle rivieren op aarde zijn zoetwater, dus is deze keuze gegrond zodat er een zoveel mogelijk realistisch model van een rivier ontstaat.

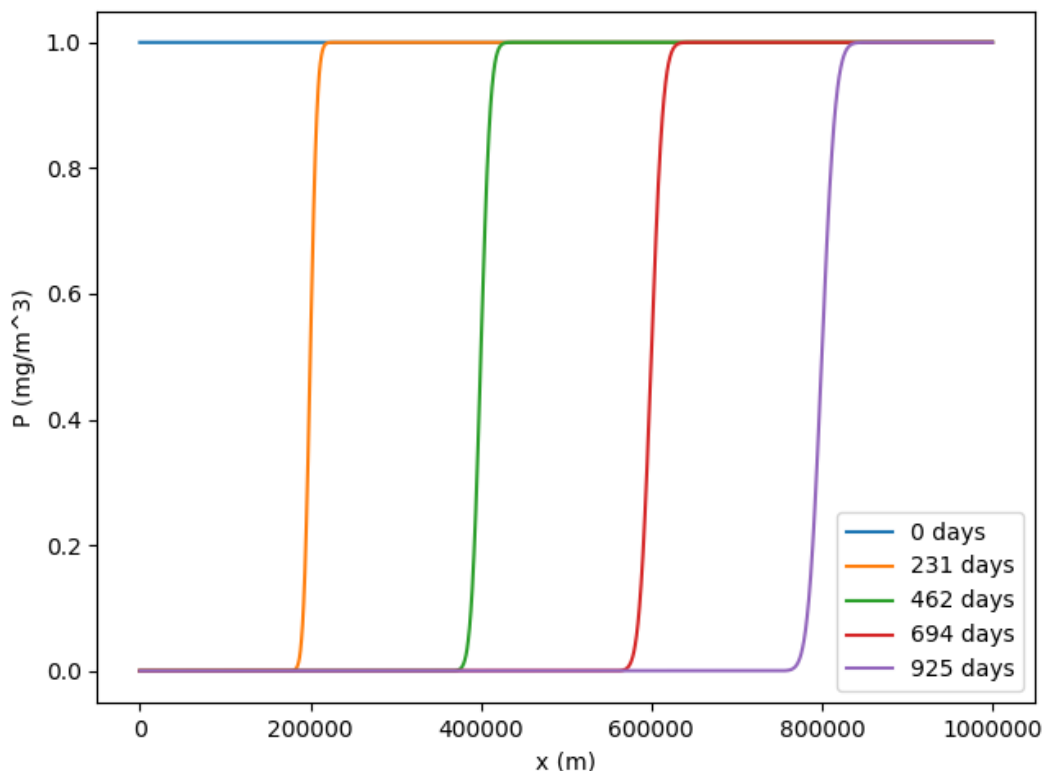
- De lengte van de rivier is gekozen zodat het de orde grootte van grote rivieren op aarde weergeeft. Hierdoor kunnen patronen die ontstaan zich voortplanten over de rivier zonder gelijk de zee in te stromen.
- De grootte van de tijdstap is zo groot mogelijk gekozen om aan de tijdschalen te voldoen waarin sommige termen zich pas laten gelden. Op een lange rivier kan het lang duren voordat convectie en diffusie van invloed is overal op de rivier. De tijdstap kan niet hoger, omdat de productietermen dan instabiel worden. De waarde van P kan buiten het bereik van 0 tot 10 mg/m^3 komen en daarna kan het model niet meer toegepast worden door het opblazen van termen.
- Het numerieke probleem is niet goed gesteld omdat de randvoorwaarden de beginconditie tegenspreekt. Hierdoor zouden problemen kunnen ontstaan, maar in dit geval gaat het goed dus kan het. We kunnen door deze keuze wel gebruik maken van dezelfde beginconditie als Steele en Henderson en de randen kunnen op 0 mg/m^3 gehouden worden, wat goed de realiteit weergeeft. Bij een bron van een rivier is namelijk vaak sprake van smeltwater wat nog geen plankton bevat. En zodra de rivier de zee instroomt, kan het plankton zich verspreiden over een veel groter volume dan in de rivier zelf, waardoor de concentratie in een keer veel kleiner kan worden.

3. Resultaten en discussie

In dit hoofdstuk staan de analyses over de verschillende termen die zijn toegevoegd aan het model van Steele en Henderson. Ook wordt elk resultaat kort bediscussieerd en teruggekoppeld naar echte rivieren.

3.1 Convectie

We beginnen om apart naar de convectie term te kijken. Deze term wordt veroorzaakt door de stroming van het water richting de zee. Het fyto- en zoöplankton aanwezig op $x = 0$ m wordt door deze stroming meegenomen door de rivier en zal uiteindelijk verdwijnen in de zee. Aan het begin van de rivier zal geen nieuwe plankton instromen. Het is daarom te verwachten dat de hoeveelheid plankton langzaam de zee instroomt en uiteindelijk de rivier leeg is van plankton. Doordat de rivier in de richting van de zee stroomt, zal de concentratie fyto- en zoöplankton op elke plek in de rivier alleen beïnvloed worden door de concentratie stroomopwaarts. Als we overal dezelfde beginconditie hebben en een randvoorwaarde aan het begin van de rivier die zegt dat er geen plankton instroomt, dan krijgen we te maken met een grens die zich langs de rivier beweegt. Dit is goed te zien in de volgende figuur waar begonnen is met een beginconditie van 1 mg/m^3 overal en de randvoorwaarde op $x = 0$ m van $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$. Dit figuur gaat uit van een stroomsnelheid van 0.01 m/s :



Figuur 9. Effect van convectie gevisualiseerd langs een rivier met stroomsnelheid 0.01 m/s . Initiële conditie van 1 mg/m^3 en een randvoorwaarde aan de linkerkant van 0 mg/m^3 .

Hier is de grens goed te zien als het overgangsgebied tussen waar de concentratie nog 1 mg/m^3 is en waar de concentratie 0 mg/m^3 is geworden. Deze overgang is niet helemaal discreet. Bij pure convectie zal deze grens discreet moeten zijn. Er is hier echter sprake van een model met een eindig

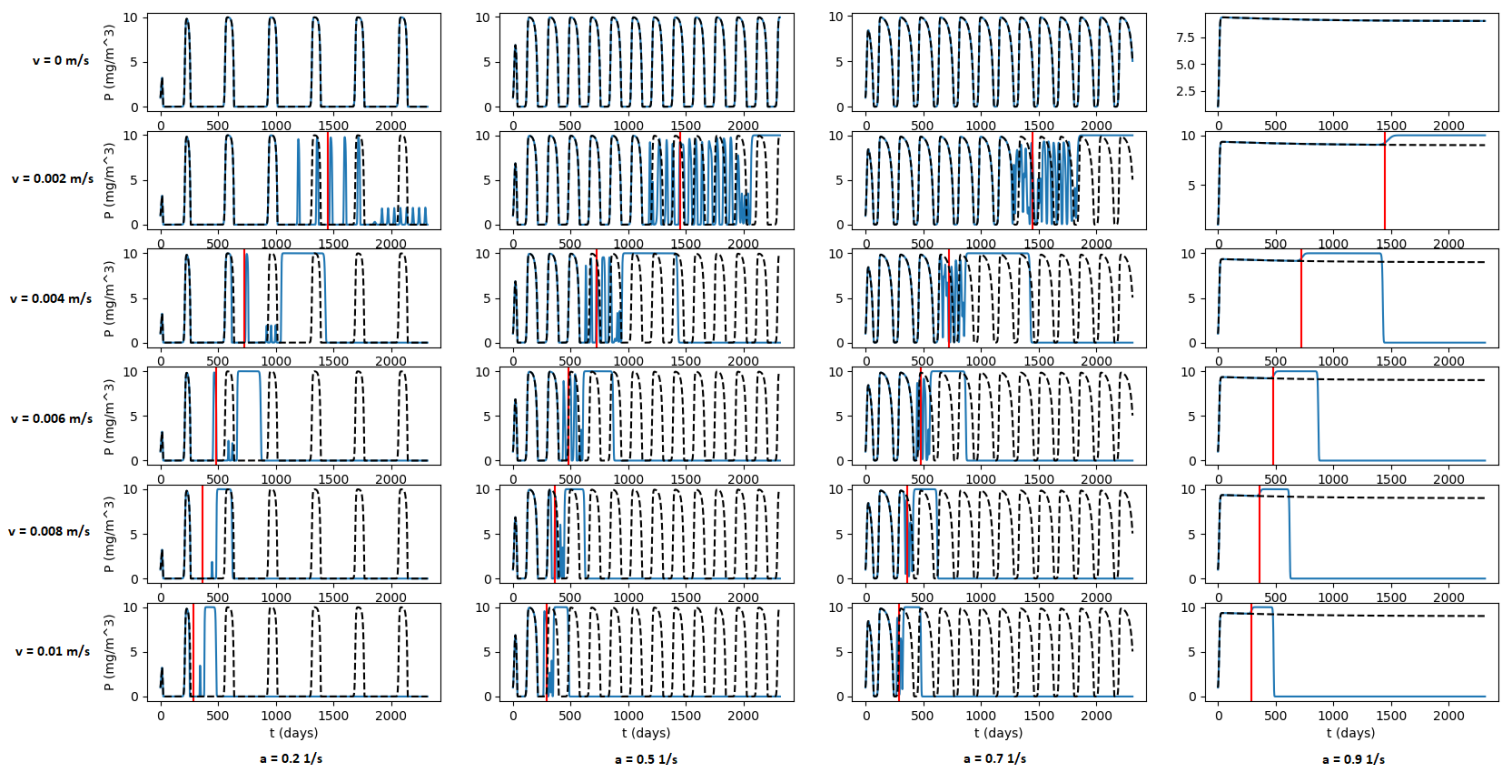
aantal punten. Hierdoor zal er numerieke diffusie optreden. Dat is het proces van 'doorlekken', wat hier goed te zien is aan de boven- en onderkant van de grens. Het is alsof er een bepaalde diffusie optreedt, vandaar de naam.

3.1.1 Convectie en productie

Wat gebeurt er nu zodra we de convectie combineren met de productietermen van Steele en Henderson? De rivier zal uiteindelijk leegstromen. Er stroomt water met concentratie 0 mg/m^3 de rivier in en zodra de waarde 0 mg/m^3 bereikt is op een specifiek punt op de rivier, worden alle productietermen daar 0 . De grens gaat zich dus nu weer verplaatsen door de rivier heen. Voor en na die grens is de oplossing gemakkelijk te voorspellen. Voordat de grens is aangekomen zal de oplossing eruit zien als Steele en Henderson, erna zal het een waarde 0 mg/m^3 zijn. Wat er rond de grens gebeurt, is niet zo gemakkelijk te voorspellen. Idealiter zou de grens oneindig dun zijn en zal de ene oplossing in één stap overgaan in de andere oplossing na de grens. Echter, door de numerieke diffusie zullen er in die grens veel verschillen optreden en er is dus een kans dat er aparte patronen ontstaan.

3.1.2 Modelresultaat

Om het effect van de convectie en productie samen te zien zijn verschillen snelheden getest en is gekeken wat het resultaat is op de fytoplankton concentraties in de rivier. De concentratie zoöplankton geeft een vergelijkbare grafiek en wordt daarom niet weergegeven:



Figuur 10. Effect van convectie op model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere sterftefactor en andere stroomsnelheid. Een vergrote versie is te vinden in Appendix II.

Hierin is elke grafiek een combinatie van een snelheid en een sterftefactor. De snelheid varieert tussen 0 , 0.002 , 0.004 , 0.006 , 0.008 en 0.01 m/s verticaal en de sterftefactor tussen 0.2 , 0.5 , 0.7 en 0.9 in de horizontale richting. Op elke x-as staat de tijd aangegeven die verstreken is op 25% van de rivier. Daar is op elk tijdstip de concentratie fytoplankton P geplot op de y-as. De zwarte stippellijn is de oplossing van Steele en Henderson, dus dat is zonder enige convectie. De blauwe lijn is met convectie toegevoegd. Te zien is dat bij een snelheid van 0 m/s de oplossingen hetzelfde zijn, zoals

hoort. De rode lijn geeft het moment aan dat de theoretische discrete grens aan zou zijn gekomen op 25% van de rivier. De grens met numerieke diffusie zit hier dus voor en na.

3.1.3 Analyse

De oplossingen voor en na de grens zijn precies zoals hierboven beschreven. Door numerieke diffusie ontstaat er toch afwijkend gedrag in de grens. Ten eerste produceren alle sterftefactoren die eerst een limit cycle gaven, dus dat zijn 0.2, 0.5 en 0.7, nu een patroon met een hogere frequentie tijdens de grens. De oplossing die eerst een stabiel evenwichtspunt gaf, dus $a = 0.9$, geeft dat patroon niet. De convectie zorgt dus niet voor een verandering van het soort evenwicht.

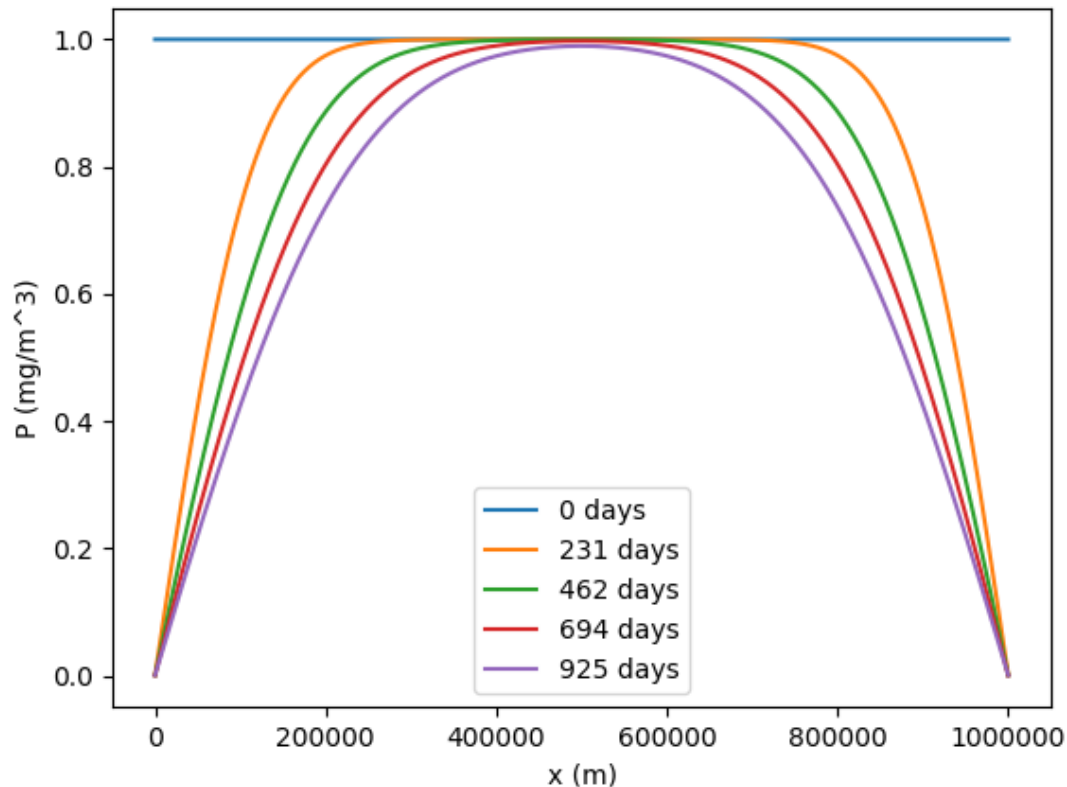
Als de andere drie sterftefactoren te maken krijgen met convectie, dan ontstaan er veel plaatselijke verschillen. Elk van deze waarden zorgt voor een andere potentiële limit cycle, wat snel verandert over de tijd. Hierdoor ontstaat er dus een moeilijk te voorspellen systeem. Na de grens komt er een deel dat nog eigenlijk $P = 0 \text{ mg/m}^3$ zou moeten worden, maar daarvoor is er eerst een gebied met waarde $P = 10 \text{ mg/m}^3$. Dit stuk komt door de numerieke diffusie aan de achterkant van de grens. Er is daar een stuk dat hele kleine waarden in concentratie aan plankton bevat voordat het echt $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$ wordt. Kleine waarden voor zowel de fyto- als zoöplankton zorgen voor dit effect. Als de zoöplankton namelijk heel dicht bij een concentratie van $Z = 0 \text{ mg/m}^3$ komt is in de modelvergelijkingen te zien dat de fytoplankton dan geen rem meer hebben op de groei, terwijl de groei van de zoöplankton laag blijft. De tweede term in de fytoplanktonvergelijking wordt dan namelijk verwaarloosbaar klein net als beide termen in de zoöplanktonvergelijking. De fytoplanktonconcentratie zal daarom snel naar $P = 10 \text{ mg/m}^3$ groeien waar het niet meer verder kan groeien door de zelf-beschaduwende functie $f(P)$. Pas als het deel van de rivier waar de concentratie exact $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$ is, en niet bijna 0, aankomt op 25% van de rivier, dan is de grens volledig voorbij en wordt de concentratie daadwerkelijk $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$. Door het afronden van de computer komt er namelijk een punt dat de waarde van P en Z niet meer heel dicht bij 0 mg/m^3 zitten, maar echt 0 mg/m^3 zijn. De numerieke diffusie zorgt er dus voor dat de concentratie zoöplankton wel gelijk zakt naar $Z = 0 \text{ mg/m}^3$ als de grens voorbij is, maar de concentratie fytoplankton $P = 10 \text{ mg/m}^3$ is zolang de 'staart' van de grens nog moet passeren.

3.1.4 Discussie

Het effect wat hier is waargenomen is vooral een numeriek effect, veroorzaakt door de numerieke diffusie. Bij echte rivieren zal het echter ook altijd zo zijn dat er geen sprake is van perfecte convectie zonder enige diffusie. Het hiervoor beschreven effect is dus niet ondenkbaar. De numeriek ontstane grens is bij een echte situatie van een heel erg sterk stromende rivier nog steeds toepasbaar. Als daar de convectie vele malen groter is dan de diffusie, krijg je als het ware hetzelfde effect rond de grens en kan er dus wellicht een gebied met extreem veel fytoplankton ontstaan vlak na de grens.

3.2 Diffusie

De volgende term die verder wordt onderzocht is diffusie. Wat gebeurt er als er een rivier is met alleen maar diffusie? De diffusie term zorgt voor een afvlakking van extrema. Hoe groter de gradiënt in ruimtelijke concentratie is, hoe groter de diffusie term is en dat zal ervoor zorgen dat grote verschillen op kleine afstand worden voorkomen. Door de randvoorwaarden van $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$ is daarom te verwachten dat ook hier weer sprake zal zijn van een soort grens. De uitsmering van de waarden heeft ook even nodig en de diffusie richting de randen zal niet overal even snel gevoeld worden. In het volgende figuur is te zien wat er gebeurt als we beginnen met een concentratie van 1 mg/m^3 over de gehele rivier en op de randen nemen we de waarde 0 mg/m^3 . Dit probleem is niet goed-gesteld, omdat de randvoorwaarden conflicteren met de beginwaarde. Het probleem moet meer gezien worden als dat de buitenste twee gridpunten een concentratie van 0 mg/m^3 hebben en de rest ertussen 1 mg/m^3 . In Figuur 11 is uitgegaan van een diffusiecoëfficiënt van $200 \text{ m}^2/\text{s}$.



Figuur 11. Effect van diffusie gevisualiseerd in een rivier met diffusiecoëfficiënt $200 \text{ m}^2/\text{s}$. Initiële conditie is $1 \text{ mg}/\text{m}^3$ en randvoorwaarden zijn beide $0 \text{ mg}/\text{m}^3$.

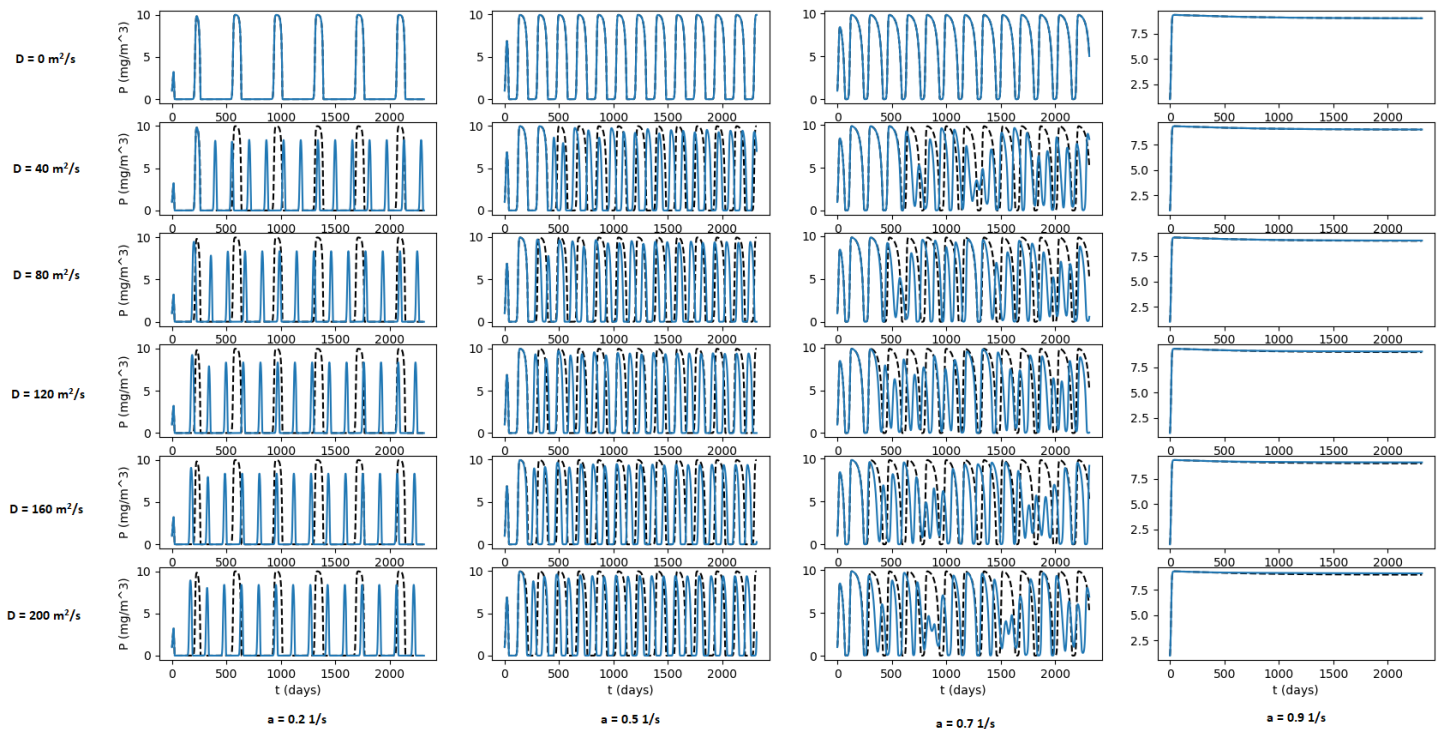
De concentratie blijft in het midden van de rivier dicht bij de beginwaarde, totdat de diffusie een significant effect gaat hebben. Vanaf dat moment wordt de concentratie overal beïnvloed door de randen. Wat gebeurt er nu als we ook de productietermen toevoegen aan de diffusie?

3.2.1 Diffusie en productie

De concentratie plankton is aan de randen $P = Z = 0 \text{ mg}/\text{m}^3$, maar zal in de rivier Steele en Henderson volgen. Zonder randen hebben naburige plekken in de rivier dezelfde Steele en Henderson oplossing en zal de diffusie daar niets doen. Zodra we randen toevoegen zal de diffusie initieel groot zijn aan de randen van de rivier, omdat het daar overgaat van een waarde groter dan $0 \text{ mg}/\text{m}^3$, naar een waarde van $0 \text{ mg}/\text{m}^3$ op de rand. De waarden verder van de rand af zullen minder beïnvloed worden door de diffusie als eerst. Het zal even duren voordat deze diffusie een significant effect heeft op een kwart van de rivier. Te verwachten is dat voordat dit gebeurt, de resultaten opnieuw ongeveer Steele en Henderson zullen volgen. Zodra de oplossing overal gaat afwijken van Steele en Henderson zullen plaatselijke verschillen gaan ontstaan in de concentraties langs de rivier en zullen eventuele pieken en dalen uitgesmeerd worden. Daarnaast worden de randen op een concentratie van $P = Z = 0 \text{ mg}/\text{m}^3$ gehouden, waardoor de pieken die eventueel ontstaan richting de randen lager zullen zijn dan meer in het midden van de rivier.

3.2.2 Modelresultaat

Om het effect van diffusie te onderzoeken hebben we het model laten runnen met verschillende diffusiecoëfficiënten. De resultaten zijn te zien in het volgende figuur, ook hier is alleen gekeken naar de concentratie fytoplankton:



Figuur 12. Effect van diffusie op model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere sterftefactor en diffusiecoëfficiënt. Een vergrote versie is te vinden in Appendix II.

Elke grafiek is een combinatie van een diffusiecoëfficiënt en een waarde voor de sterftefactor a . Van boven naar beneden is het respectievelijk een diffusiecoëfficiënt D van 0, 40, 80, 120, 160 en 200 m^2/s . Van links naar rechts is het respectievelijk een sterftefactor a van 0.2, 0.5, 0.7 en 0.9. Op de x-as staat de tijd weergegeven en op de y-as de concentratie fytoplankton. Er is een concentratie op 25% van de rivier gepakt, maar dit is dezelfde concentratie als op 75% van de rivier. Dit komt doordat de diffusie een symmetrische term is en de randvoorwaarden bij de in- en uitgang van de rivier hetzelfde zijn. De zwarte stippellijn geeft de oplossing van Steele en Henderson weer. Dat houdt in dat dit de oplossing zou zijn op 25% van de rivier als er geen diffusie zou zijn.

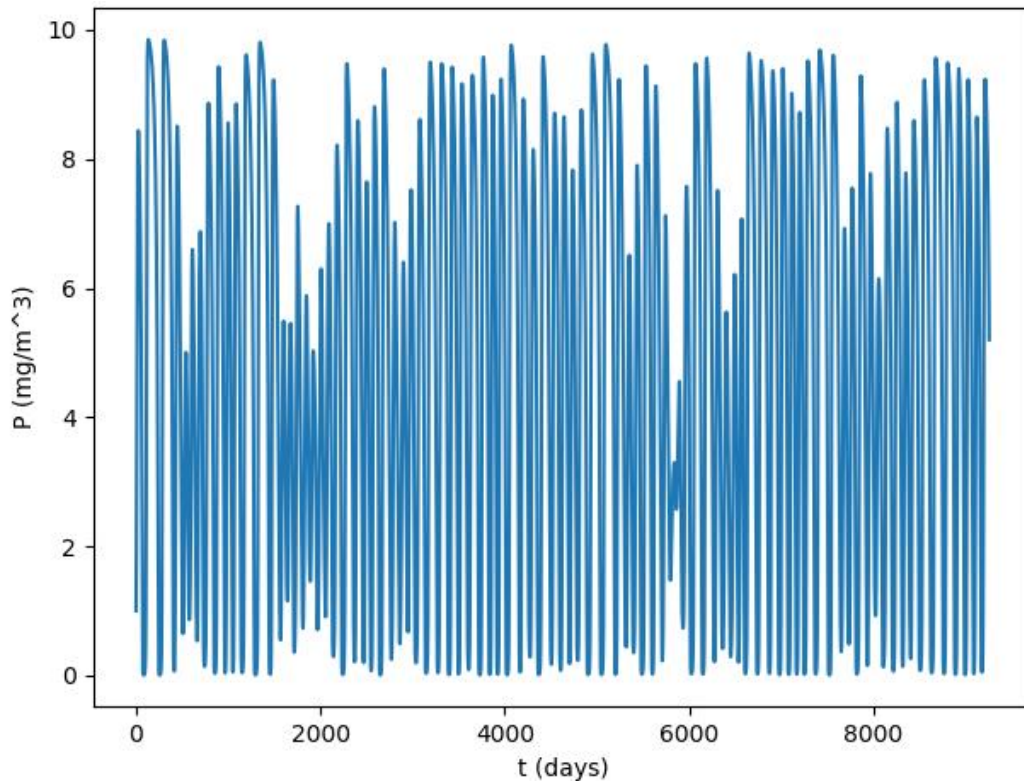
De blauwe lijn is de oplossing van het eigen model, met diffusie. Bij een diffusiecoëfficiënt van 0 is te zien dat de blauwe lijn gelijk loopt met de zwarte stippellijn, wat we ook verwachten. Maar bij het toevoegen van diffusie ontstaan er toch wat andere patronen.

Daarnaast is te zien dat de stabiele evenwichtoplossingen bij $a = 0.9$ ook stabiele evenwichten blijven en de oplossingen bij de andere sterfte factoren wel degelijk zijn veranderd.

Bij $a = 0.2$ en $a = 0.5$ is goed te zien dat de oplossing nog steeds een limit cycle is, alleen nu met een andere amplitude en frequentie. Bij $a = 0.7$ is dit nog niet het geval. Dit zou kunnen komen omdat het evenwicht zich pas later instelt dan op de grafiek te zien is, of omdat de diffusie zorgt voor een chaotisch systeem.

3.2.3 Analyse

Om dit te onderzoeken wordt het model nog een keer gerund en de oplossing met $a = 0.7$ en $D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$ nog een keer geplot. Deze keer door deze wat langer door te laten lopen in de tijd om te kijken of er een limit cycle ontstaat:



Figuur 13. Modelrun op 25% van de rivier voor een langere tijd met parameters $a = 0.7$, $D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$.

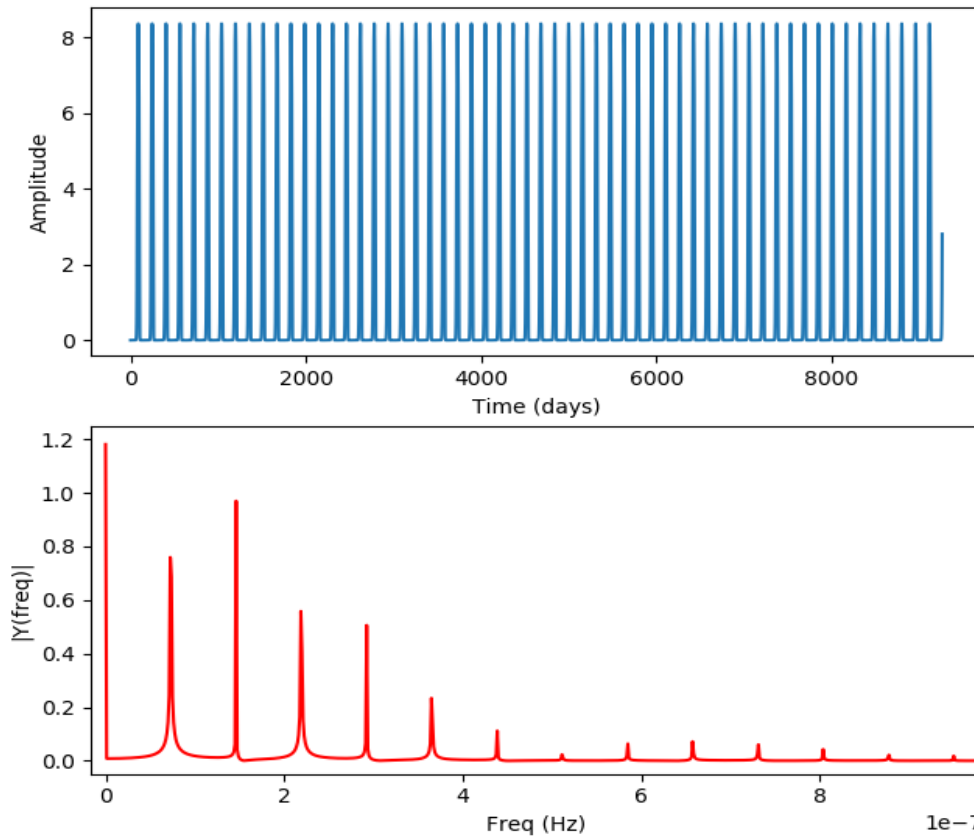
Hier is duidelijk te zien dat er zich geen limit cycle instelt. Er is dus sprake van een chaotisch systeem. Verder kijken heeft geen zin want als we het nog langer laten doorlopen is te zien dat de oplossingen langs de rivier niet meer symmetrisch zijn en dus niet meer kunnen voldoen. Deze asymmetrische oplossingen ontstaan na een te lange tijd als er kleine verschillen ontstaan door afronden aan beide kanten van de rivier. Zodra deze verschillen te groot worden is de symmetrie van het systeem verloren en de oplossingen zijn dan niet meer zoals hoort bij een diffusieprobleem. Voor $a = 0.7$ ontstaat dus een systeem dat chaotisch van aard is en gevoelig voor kleine numerieke fouten.

De limit cycles bij $a = 0.2$ en $a = 0.5$ vergen nog wat verder onderzoek. Dit is te verklaren door de diffusie. Omdat de waarde aan de randen 0 is, wordt de waarde op de rivier als het ware altijd omlaag getrokken. De diffusie term zorgt dus voor een uitstroom en voor netto een lagere productie. Als de waarde te hoog wordt naast de rand, dan zal de diffusie dit verschil willen verkleinen. Omdat de rand vaststaat op 0, zal dus de piek verlaagd worden.

Wat nog meer interessant is, is dat de frequentie van de pieken hoger is geworden, van zowel de limit cycles van $a = 0.2$ en $a = 0.5$, als van het chaotische systeem van $a = 0.7$. Bij alle drie is de duur van de oscillaties korter geworden. Dit in zichzelf is te verklaren door de diffusie. Deze zal pieken namelijk sneller omlaag trekken. Vooral als de zoöplankton concentratie laag is worden de productie termen snel weer groot. Hierdoor ontstaan er ook weer sneller nieuwe pieken. Als dit het geval is, dan zou de frequentie ook moeten toenemen met de grootte van de diffusiecoëfficiënt. Kijkend naar [Figuur 12](#) [Figuur 17](#) dan is te zien dat de frequentie ook daadwerkelijk lijkt toe te nemen met een

toenemende diffusiecoëfficiënt, maar heel zeker is het nog niet. Daarom is de frequentie van de oscillaties bij verschillende diffusiecoëfficiënten onderzocht.

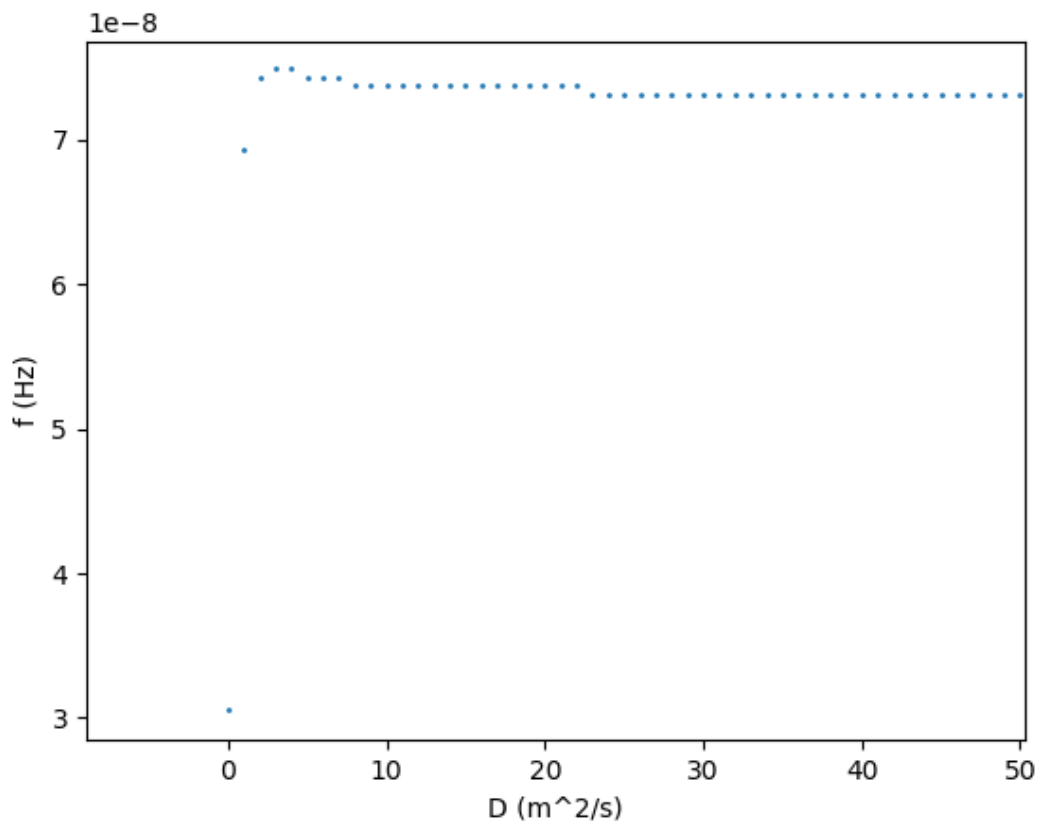
Om de frequentie van een oscillatie te achterhalen wordt een Fourier transformatie toegepast op het tijdsverloop van de concentratie fytoplankton of zoöplankton. Omdat de cycli van deze beiden elkaar beïnvloeden en altijd in fase lopen is het niet nodig om ze allebei te doen. Als we de originele tijdreeks en de Fourier transformatie plotten ziet dat er als volgt uit voor bijvoorbeeld $a = 0.2$ en $D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$:



Figuur 14. Limit cycle van modelrun en Fourier transformatie daarvan. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$.

Het eerste wat te zien is, is de grote piek bij een frequentie van 0 Hz, wat de gemiddelde waarde van de oscillatie weergeeft. Daarna zijn op verdere plekken pieken te zien. De eerste van deze pieken is de hoofdpiek en is de frequentie van de pieken in de fytoplankton grafiek. Dit kan bevestigd worden door te zien dat er 13 pieken in 2000 dagen zitten, wat neerkomt op een frequentie van $7.5 \cdot 10^{-8} \text{ Hz}$. De pieken daarna zijn allemaal boventonen hiervan en hebben een veelvoud van de frequentie van de hoofdpiek. Dat komt omdat de concentratie geen perfecte sinusoïde is en er dus meerdere samengestelde golf functies nodig zijn om het patroon te maken. Het feit dat de hoofdpiek niet de hoogste is en soms een boventoon een hogere piek vertoont is te verklaren door de discrete waarden van de frequenties. Soms ligt het precies tussen twee meetpunten in en wordt de 'energie' van de piek verdeeld over twee aangrenzende discrete frequenties.

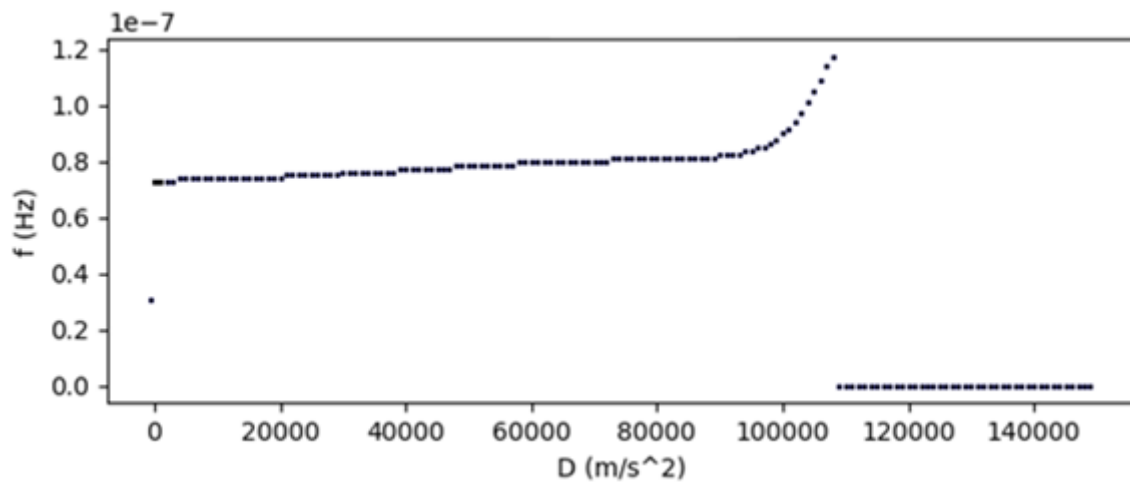
Nadat bij elke waarde voor de diffusiecoëfficiënt de frequentie van de hoofdpiek uit de transformatie is achterhaald, kunnen we kijken wat de invloed is van de diffusie op de frequentie. Hieronder is de plot te zien met diffusiecoëfficiënten van $0 \text{ m}^2/\text{s}$ tot $50 \text{ m}^2/\text{s}$ in stappen van $1 \text{ m}^2/\text{s}$ bij $a = 0.2$:



Figuur 15. Frequentie van oscillaties bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en 50 m²/s.

Er is goed te zien dat de frequentie bijna stapsgewijs toeneemt van 0 naar 1 m²/s. Hoe klein de stap ook gemaakt wordt, de frequentie bij 0 m²/s is altijd een stuk lager dan de frequentie bij een iets hogere diffusiecoëfficiënt. De voornaamste reden hiervoor is de toevoeging van de randvoorwaarden. Bij een diffusiecoëfficiënt van 0 m²/s is er nog geen sprake van randvoorwaarden en gedraagt de concentratie zich over de hele rivier hetzelfde. Bij het toevoegen van diffusie worden er echter ook randen toegevoegd die op 0 mg/m³ staan. Hierdoor veranderen de omstandigheden van het probleem en is het dus mogelijk voor de frequentie om in een stap omhoog te schieten bij het toevoegen van de diffusie. Bij het analyseren van de oplossingen is te zien dat de oscillaties ontstaan aan de randen en naar binnen toe bewegen in het midden van de rivier. Deze oscillaties worden door diezelfde randen ook snel naar beneden getrokken weer, dus kunnen er snel achter elkaar golven ontstaan die naar binnen toe bewegen. Hierdoor wordt de frequentie verhoogd ten opzichte van de oplossing zonder randen.

Het lijkt alsof de frequentie niet meer toeneemt voor grotere diffusiecoëfficiënten, maar zeker weten doen we het niet. Daarom gaan we kijken wat er voor hele grote diffusiecoëfficiënten gebeurt. Voor diffusiecoëfficiënten tot 150000 m²/s is de frequentie van de limit cycle voor $a = 0.2$ in stappen van 1000 m²/s geplot hieronder:

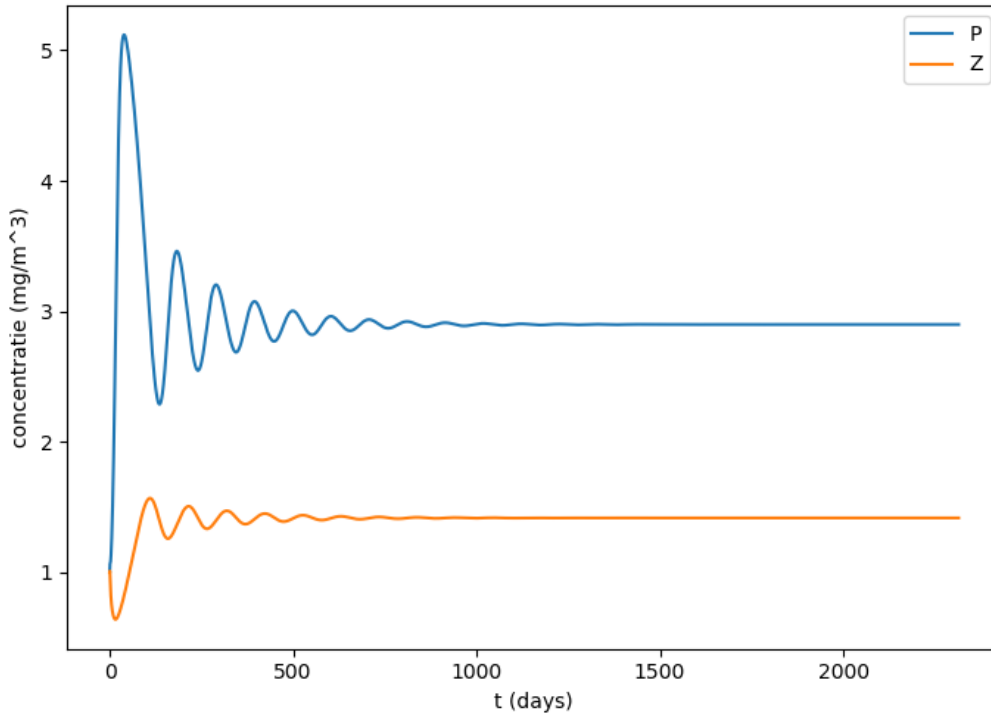


Figuur 16. Frequentie van oscillaties bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en 150000 m²/s.

Het eerste punt is $D = 0 \text{ m}^2/\text{s}$, overeenkomend met de oplossing van Steele en Henderson. Het eerst volgende punt is $D = 1000 \text{ m}^2/\text{s}$ en springt zoals verwacht gelijk omhoog naar de frequentie gevonden hiervoor. Daarna neemt de frequentie echter toe met een richtingscoëfficiënt van ongeveer $9 \cdot 10^{-13} \text{ 1/m}^2$. Dit gaat door tot ongeveer $D = 90000 \text{ m}^2/\text{s}$, waar de toename exponentieel begint te stijgen tot $D = 108000 \text{ m}^2/\text{s}$, waarna er geen limit cycle meer optreedt en de oplossing een stabiel evenwichtspunt is geworden.

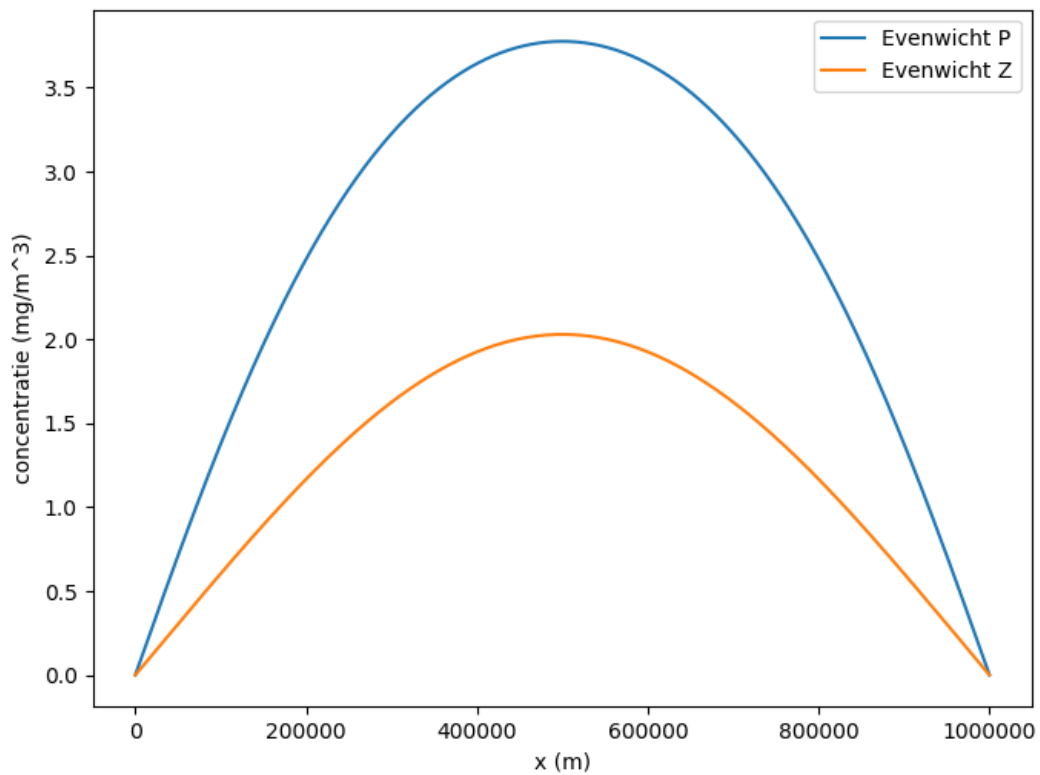
Zodra de diffusie namelijk te groot wordt, zal er een evenwicht ontstaan tussen de diffusie- en de productietermen. De productie zorgt voor een toename vooral in het midden van de rivier en de diffusie houdt vooral de randen naar beneden. Diffusie smeert alles uit en werkt als een demper voor zowel pieken als dalen. Als de diffusie te groot wordt, zal de positieve productie niet groot genoeg meer kunnen worden om deze term te overstemmen en daarom worden oscillaties onderdrukt. Als we ons model runnen met een diffusiecoëfficiënt die hoger is dan $108000 \text{ m}^2/\text{s}$, dan zien we ook dat dit het geval is. Je krijgt bij $D = 110000 \text{ m}^2/\text{s}$ bijvoorbeeld op 25% van de rivier:

(1)



Figuur 17. Modelrun met concentratie fytoplankton op 25% van de rivier over de tijd. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 110000 \text{ m}^2/\text{s}$.

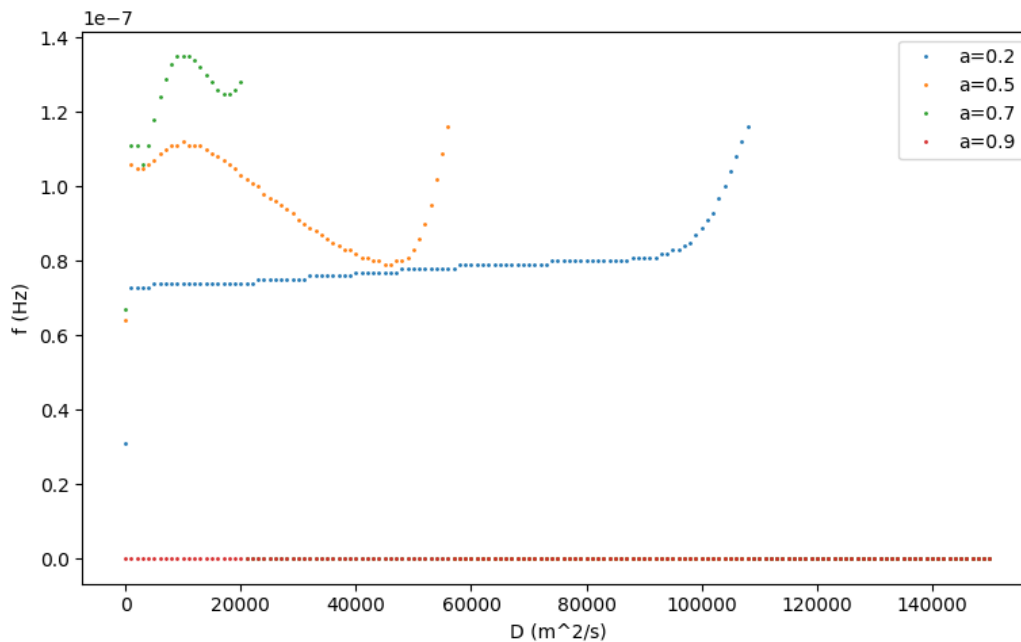
Hier is te zien dat de concentraties van fytoplankton en zoöplankton op 25% van de rivier allebei tot een evenwicht komen. Het concentratie verloop langs de rivier in het evenwicht ziet er als volgt uit:



Figuur 18. Modelrun met concentratie fytoplankton en zoöplankton over de rivier in evenwicht. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 110000 \text{ m}^2/\text{s}$.

Het evenwicht is een symmetrische vorm, lijkend op een parabool met randwaarden 0. Deze vorm is te verwachten voor een evenwicht van diffusie dat symmetrisch is en waarbij de randen op 0 worden gehouden.

Nu is het interessant om te kijken wat er bij de andere sterfteciftoeren gebeurt. Hieronder is in het figuur dezelfde grafiek als van figuur 8 geplot, alleen nu met $a = 0.5$, $a = 0.7$ en $a = 0.9$ toegevoegd:



Figuur 19. Frequentie van oscillatie in modelrun bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en 150000 m²/s. Weergegeven voor 4 verschillende sterfteciftoeren.

De rode stippen, voor $a = 0.9$, geven bij elke diffusiecoëfficiënt aan dat de frequentie van de limit cycle 0 Hz is. Dit komt overeen met de eerdere conclusie dat bij deze sterfteciftoer de oplossing altijd een stabiel evenwichtspunt is.

Ondanks dat de oplossing bij $a = 0.7$ geen limit cycle of evenwichtspunt was is de vorm toch hetzelfde als de lagere twee sterfteciftoeren. Hier is dus nog steeds een hoofdfrequentie van de oscillatie uit te halen en wordt op dezelfde manier beïnvloedt door de diffusie.

Zodra we de diffusie toevoegen vertonen alle drie de kleuren echter een ander gedrag. Alle drie stijgen ze eerst, maar in tegenstelling tot $a = 0.2$ dalen de andere twee lijnen weer. Wat ook duidelijk af te lezen is, is dat de frequenties hoger zijn voor een hogere sterfteciftoer. Dit is te verklaren met de vergelijkingen van hiervoor. Als de sterfteciftoer groter wordt, dan neemt de $h(Z)$ term toe en wordt de negatieve term dus groter. Hierdoor worden oscillaties sneller omlaag gehaald en kunnen nieuwe pieken sneller weer ontstaan. Die ontstaan namelijk als de concentraties laag zijn.

Daarnaast is de grootte van de diffusiecoëfficiënt, waarbij de oplossing stationair wordt, steeds kleiner. Bij $a = 0.2$ was deze grens nog te vinden bij $D = 108000$ m²/s. Bij $a = 0.5$ is deze te vinden bij $D = 57000$ m²/s en bij $a = 0.7$ al bij $D = 21000$ m²/s.

Om een verklaring te vinden voor dit gedrag is het goed om naar Figuur 6 te kijken. Hier is te zien dat hoe groter de sterfteciftoer wordt, hoe 'kleiner' de limit cycle. Dit houdt in dat de concentraties

van P en Z minder grote uitschieters hebben in de limit cycle. De maximale diffusie die deze limit cycle aankan om nog in stand gehouden te worden, is daarom ook kleiner bij hogere sterftecifactor.

Daarnaast geven 'kleine' limit cycles een kortere duur van de limit cycle. De frequentie van de limit cycles neemt daarom ook toe met de sterftecifactor. Hierdoor kun je ook zien dat de grafieken van $a = 0.2$, $a = 0.5$ en $a = 0.7$ op die manier boven elkaar lopen.

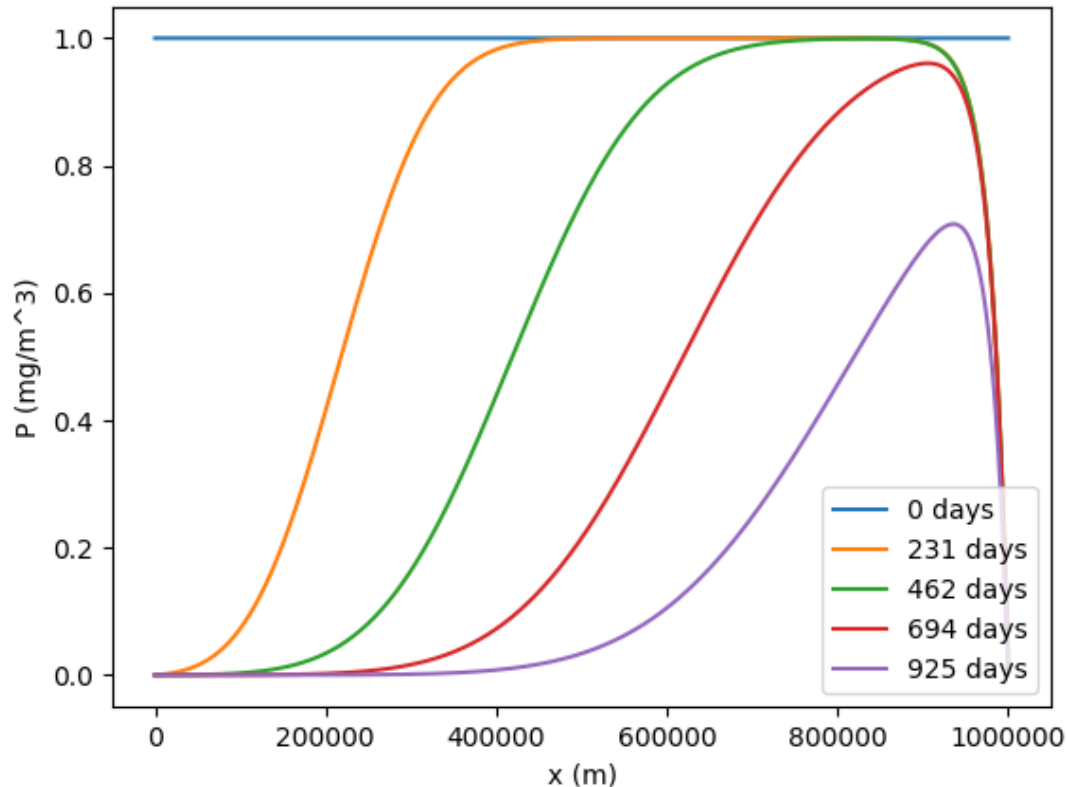
3.2.4 Discussie

Rivieren die voorkomen in de natuur hebben langs de stromingsrichting meestal een diffusiecoëfficiënt in ordegrrootte van $100 \text{ m}^2/\text{s}$ tot $1000 \text{ m}^2/\text{s}$. De effecten van de stijgende frequentie zijn vooral pas te merken bij ordegrroottes die een stuk hoger liggen.

De waarde waarbij het systeem verandert in een stabiel evenwichtspunt in plaats van een limit cycle is echter wel interessant. Er zijn namelijk waarden van de sterftecifactor die zonder diffusie een limit cycle waren, maar bij in de natuur voorkomende diffusiecoëfficiënten een evenwichtspunt zijn geworden. Deze grens wordt namelijk steeds lager als de sterftecifactor toeneemt. Er is dus een sterftecifactor waarbij de grens naar een evenwichtspunt al bij $1000 \text{ m}^2/\text{s}$ of zelfs al $100 \text{ m}^2/\text{s}$ ligt.

3.3 Convectie en diffusie

Nu zijn zowel de effecten van de convectie als de diffusie goed bekeken en is er gezien wat voor een effect deze apart hadden. Maar wat gebeurt er zodra we zowel convectie als diffusie hebben? In de volgende figuur is te zien wat een combinatie van convectie en diffusie voor een effect heeft op de beginconcentratie van $1 \text{ mg}/\text{m}^3$ in de rivier, dus nog zonder productietermen. Dit is voor $v = 0.01 \text{ m}/\text{s}$ en $D = 200 \text{ m}^2/\text{s}$:



Figuur 20. Effect van diffusie en convectie in een rivier samen gevisualiseerd. Stroomsnelheid is $0.01 \text{ m}/\text{s}$ en diffusiecoëfficiënt is $200 \text{ m}^2/\text{s}$.

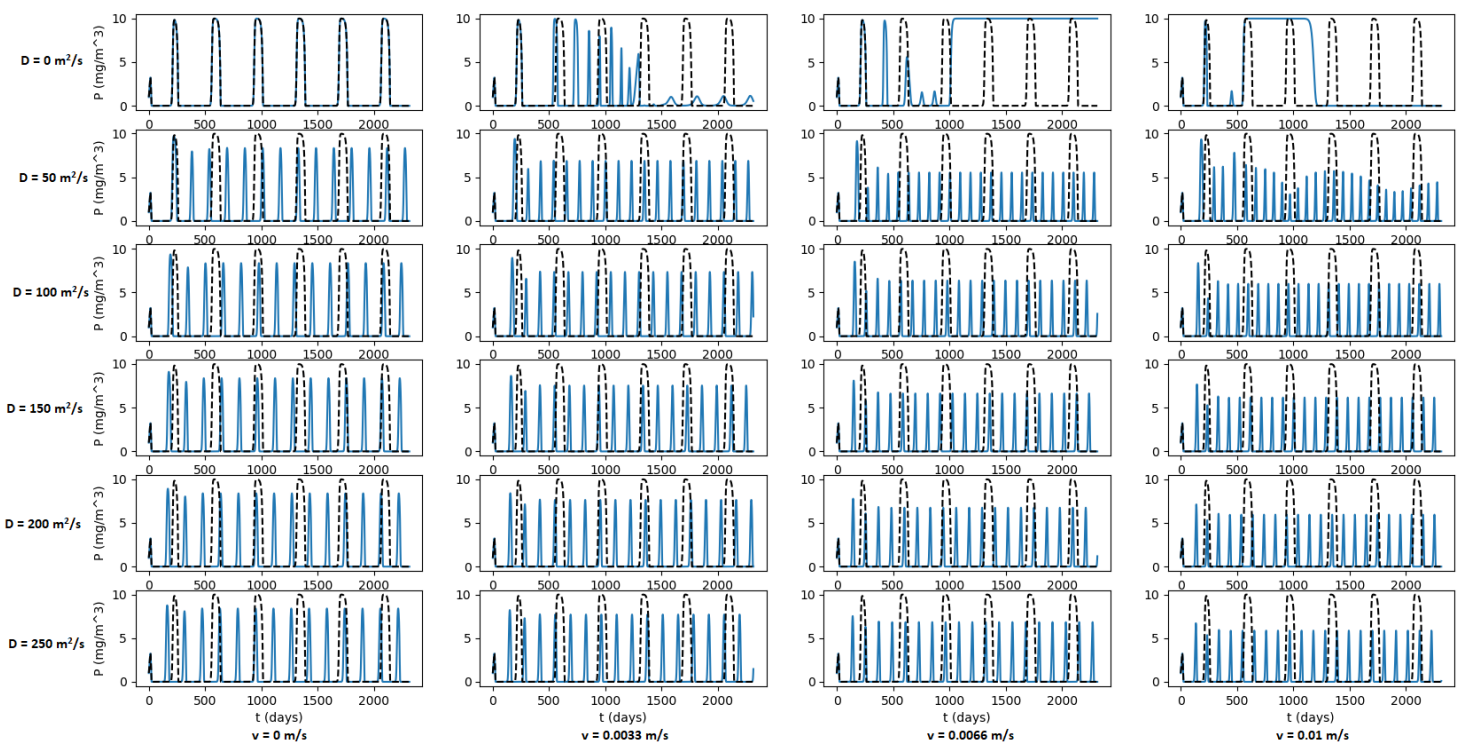
Het plankton stroomt dus nog steeds de rivier uit net als bij de convectie op zichzelf, alleen wordt alles nu veel meer uitgesmeerd. De numerieke diffusie van de convectie is nu ook minder zichtbaar, omdat deze overstemd wordt door de daadwerkelijk toegevoegde diffusie. Zal dit het effect dat de numerieke diffusie gaf ook weghalen en zal de diffusie nog steeds voor sneller oscillaties zorgen?

3.3.1 Volledige model

Het is te verwachten dat de uitkomst met productie afhangt van de sterkte van beide termen. Zodra de convectie te groot wordt ten opzicht van de diffusie, zal de rivier leegstromen. Als de diffusie veel groter is dan de convectie, zal er een oplossing komen die lijkt op de oplossingen met alleen diffusie. Alle andere combinaties zal iets daartussen in geven.

3.3.2 Modelresultaat

Er is voor gekozen om het effect van beiden weer te geven in grafieken bij een sterftfactor van $a = 0.2$, omdat die het grootste domein met limit cycles had:



Figuur 21. Effect van zowel convectie als diffusie op het model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere snelheid en diffusiecoëfficiënt. Sterftfactor is bij allemaal $a = 0.2$. Een vergrote versie is te vinden in Appendix II

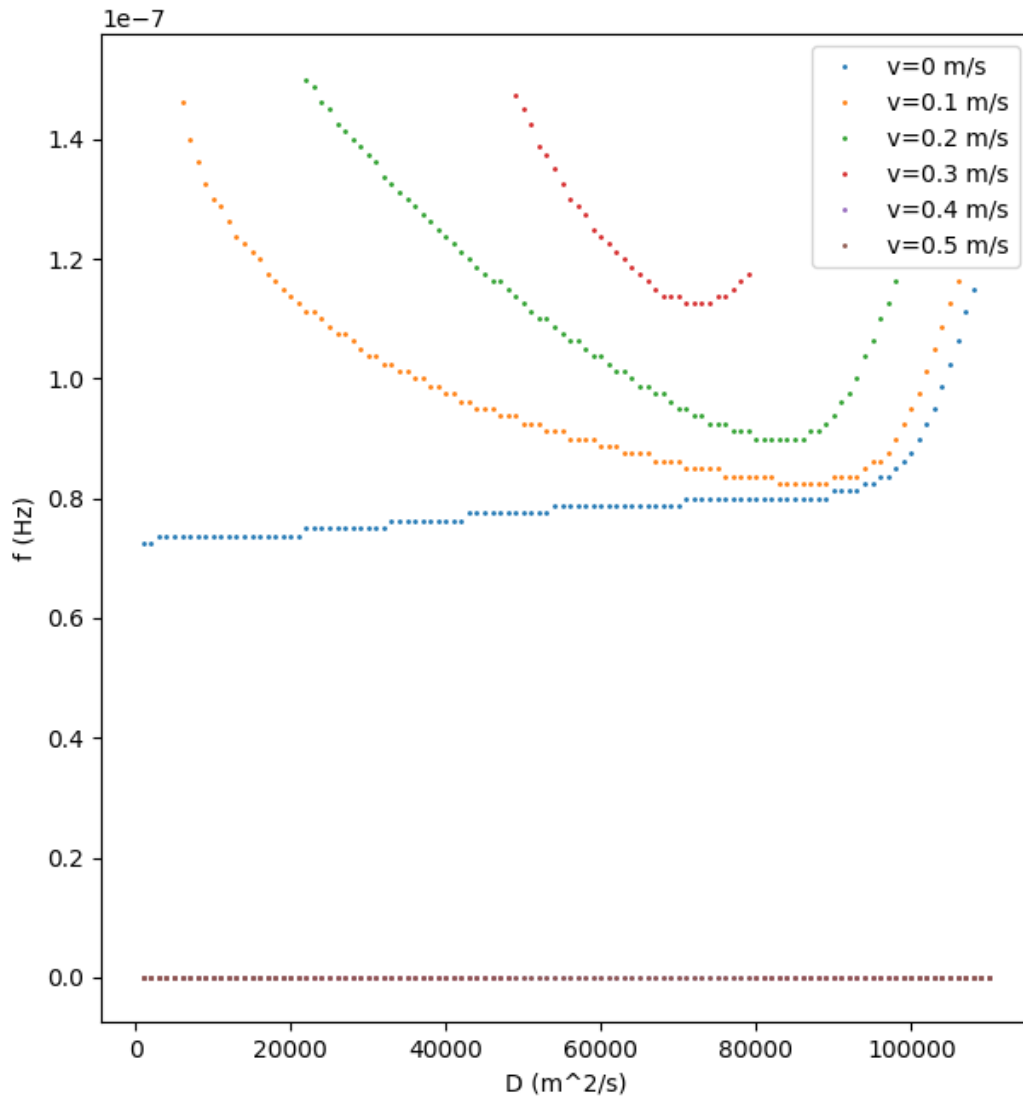
Hierin is op de x-as de tijd te zien verstreken op 25% van de rivier en op de y-as staat de concentratie fytoplankton. Verticaal gaan de grafieken oplopend in diffusiecoëfficiënt van 0, 50, 100, 150, 200 tot 250 m^2/s . Horizontaal loopt de stroomsnelheid op van 0, 0.0033, 0.0066 tot 0.01 m/s . De zwarte stippellijn is de oplossing die Steele en Henderson zou geven, dus zonder convectie en diffusie.

In het blauw is toegevoegd wat de nieuwe oplossing van het model is met de convectie en diffusie termen toegevoegd. Deze oplossingen geven nu allemaal limit cycles en is dus niet wat er verwacht werd. Behalve die zonder diffusie, maar dat hadden we al gezien in het onderdeel over alleen convectie. De verwachting dat een te grote snelheid zou zorgen voor een volledige uitstroom klopt niet.

Wat nog meer opvalt, is dat de oplossingen van links naar rechts ook een toenemende frequentie hebben. De convectie lijkt dus ook voor een toename in frequentie te zorgen. Dit is interessant om verder te onderzoeken.

3.3.3 Analyse

In figuur 11 is te zien wat het effect is van de diffusiecoëfficiënt op de frequentie van de oscillatie bij de fyto- en zoöplankton concentraties. Deze was voor elk sterftfactor anders. De sterftfactor van $a = 0.2$ heeft het grootste domein waarin er een oscillatie ontstaat in plaats van een stabiel evenwichtspunt. In het figuur hierna is te zien wat een toevoeging van convectie doet met deze resultaten.



Figuur 22. Frequentie van oscillatie bij verschillende diffusiecoëfficiënten tussen 0 en 110000 m²/s. Meerdere lijnen voor verschillende stroomsnelheden in de rivier.

De oplossing met $v = 0$ m/s is overeenkomstig met de oplossing uit Daarna liggen de frequenties steeds hoger voor toenemende snelheid en wordt het 'gebied' van oscillaties steeds smaller. Bij een snelheid van 0.4 en 0.5 m/s is er helemaal geen diffusiecoëfficiënt meer waarbij er een oscillatie ontstaat.

De diffusiecoëfficiënten waarvoor er een oscillatie ontstaat, wordt zowel aan de voor- als achterkant kleiner. In het gebied aan het begin is de convectie term nog groot ten opzichte van de diffusie term en zal deze meer effect hebben. Omdat de ingang van de rivier een instroom van concentratie 0 mg/m³ heeft zal convectie daar altijd zorgen voor een negatieve instroomterm de rivier in. Ook dit zorgt dus als het ware voor een extra negatieve productieterm, de oscillaties worden sneller naar

beneden gehaald en dus stijgt de frequentie. Als deze convectie term te groot wordt gaat zelfs de oscillatie eruit. Bij hogere diffusie termen is het effect van de convectie minder groot, al zorgt het voor een kleine extra negatieve term bovenop de diffusie. Hierdoor is de diffusiecoëfficiënt waarbij er geen oscillaties meer ontstaan lager bij een hogere snelheid. Deze convectie neemt een deel van de negatieve term die nodig is voor het uitdoven van de oscillatie voor zijn rekening.

3.3.4 Discussie

Deze resultaten zeggen eigenlijk dat limit cycles volgens ons model erg lastig zullen zijn in bestaande rivieren, waarbij alle parameters over de rivier constant blijven. Door de stroming van de rivier, die in het echt al wel in de orde grootte kan zijn van enkele meters per seconde, zullen de waarden van de diffusiecoëfficiënt waarvoor nog oscillaties mogelijk zijn verdwijnen. Oscillaties of in sommige gevallen zelfs limit cycles zullen dus vooral voorkomen op langzaam stromende rivieren of stilstaande wateren. De eventuele stroming van de rivier zal die optie wegnemen en er zal een evenwicht zich instellen langs de rivier die constant is over de tijd.

4. Conclusie en aanbevelingen

4.1 Conclusie

In dit onderzoek hebben we met succes het planktonmodel van Steele en Henderson geïntegreerd in een riviermodel. Over het model van Steele en Henderson is het volgende te concluderen:

- Het model van Steele en Henderson heeft patronen als het gaat om de concentraties fyto- en zoöplankton over de tijd. De afhankelijkheid van de sterftfactor kan het verschil zijn tussen een limit cycle en een stabiel evenwichtspunt. Voor verschillende parameters is bepaald welke van de twee evenwichten zich instelt en dat is te zien in de bifurcatiediagrammen.

Door het toevoegen van convectie en diffusie aan deze productietermen veranderen deze zelfde patronen. De oscillaties die ontstaan door de productietermen van Steele en Henderson worden op de volgende manieren beïnvloed:

- Convectie zorgt voor een uitstroom van de plankton. Echter, door de numerieke diffusie ontstaat er een gebied van hoge concentratie fytoplankton en een lage concentratie zoöplankton in de staart van de convectiegrens. Dit soort effecten kunnen zich voordoen als convectie vele malen groter is dan de diffusie in een rivier.
- Diffusie zorgt voor een verhoging van de oscillatiefrequentie. Door het toevoegen van de randvoorwaarden bij diffusie springt de frequentie omhoog. Voor $a = 0.7$ ontstaat er een oscillatie die chaotisch van aard is. Bij $a = 0.2$ en $a = 0.5$ ontstaan er limit cycles. Voor $a = 0.9$ gaan de concentraties plankton altijd naar een stabiel evenwichtspunt toe. Bij elke sterftfactor is er ander domein van diffusiecoëfficiënten waarbij er een oscillatie is en daarbuiten ontstaat er een evenwichtspunt. Voor rivieren waarbij de diffusie velen malen groter is dan de convectie, kunnen dus afhankelijk van de diffusiecoëfficiënt wel of geen oscillaties optreden in planktonconcentraties.
- Convectie en diffusie zorgen voor een hogere oscillatiefrequentie dan met diffusie alleen en er is geen sprake meer van uitstroom zoals bij alleen convectie. Hoe sterker de convectie, hoe hoger de frequentie van de oscillatie. Daarnaast wordt ook het domein van diffusiecoëfficiënten waarbinnen oscillaties optreden steeds kleiner voor toenemende convectie. Als een rivier harder gaat stromen, wordt het steeds minder waarschijnlijk dat er een oscillatie ontstaat.

Bij verschillende combinaties van stroomsnelheden en diffusiecoëfficiënten ontstaan verschillende frequenties aan oscillaties. Wat voor een effect ze hebben, daar hebben we antwoord op gekregen. Maar er zijn ook nog belangrijke vragen niet beantwoord. Wat is precies de achterliggende werking achter de overgang tussen bijvoorbeeld een limit cycle en een stabiel evenwichtspunt? Kunnen we met behulp van de vergelijkingen daar voorspellingen over doen? En kunnen we de geproduceerde patronen ook waarnemen in een echte rivier?

4.2 Aanbevelingen

Wat zou nog extra kunnen worden onderzocht in dit model?

- Om de stabiele evenwichtoplossingen te onderzoeken in de rivier kunnen de differentiaalvergelijkingen opgelost worden door bijvoorbeeld eigenfuncties te gebruiken.

De ruimtelijke vorm van het evenwicht langs de rivier zou hiermee opgebouwd kunnen worden. Omdat beide randen op 0 mg/m^3 staan zal de oplossing altijd opgebouwd kunnen worden met sinusoiden. Ook andere oplossmethoden zoals scheiding van variabelen en Green's function kunnen gebruikt worden om de oplossingen van de differentiaalvergelijkingen te vinden.

- Het effect van de randvoorwaarden. In dit onderzoek is gebruik gemaakt van homogene randvoorwaarden bij zowel de in- als uitgang van de rivier. Beide kanten werden op $P = Z = 0 \text{ mg/m}^3$ gehouden. De waarde van deze randen kan echter van invloed zijn op de resultaten. Als de randvoorwaarden kunnen worden aangepast naar een situatie die lijkt op echte rivieren, verandert dat dan iets aan de uitkomst van het model? In het geval dat er wellicht meerdere evenwichten mogelijk zijn bij een bepaalde set van parameters is de initiële conditie ook van belang. Die zou kunnen bepalen naar welk evenwicht het systeem convergeert.
- Het effect van het doorstroomoppervlakte. In het model is ruimte om een variabele doorstroomoppervlakte te hebben langs de rivier, zoals in de natuur ook voor kan komen. Deze toevoeging is echter niet gebruikt voor onze uitkomsten. Wat is het effect hiervan op de uitkomsten?
- Het effect van ruimtelijk variabele stroomsnelheid en diffusiecoëfficiënt. Door getijdestromingen en hoogteveranderingen kunnen plaatselijke verschillen optreden in de stroomsnelheid van het water en de diffusiecoëfficiënt. Wat voor een effect heeft de toevoeging van zo'n ruimtelijke variabele?
- Het effect van de lichtintensiteit. In het model van Steele en Henderson is ook een term aanwezig die de lichtintensiteit simuleert, variabel over een jaar. Deze term kan het systeem van een evenwichtspunt in een oscillatie krijgen. Kan de toevoeging van deze term ook in rivieren zorgen voor andere patronen?

Wat zou een vervolgonderzoek kunnen doen?

- Een uitbreiding van het model naar een 2 dimensionaal probleem of zelfs een 3 dimensionaal probleem. Door de toevoeging van extra dimensies kan ook rekening gehouden worden met fenomenen als de doordringdiepte van het zonlicht en de wrijving die het water ondervindt met de wand en de bodem van de rivier. Hierdoor komt het model een stap dichtbij situaties die voorkomen in de natuur.
- Een toevoeging van nutriënten en extra organismen. In het oorspronkelijke model is ook een vergelijking te vinden voor de hoeveelheid nutriënten die aanwezig is in het water. Dit zorgt voor een meer realistische beschrijving van de relatie tussen het plankton en zijn omgeving. Ook zouden organismen kunnen worden toegevoegd die ook onderdeel zijn van het voedselweb van het plankton. Natuurlijke vijanden of concurrenten kunnen een effect hebben op het voorkomen van het plankton en dus ook de patronen in de populaties.
- Een vervolgonderzoek zou het uitstroomgebied van een rivier, estuarium genaamd, kunnen modelleren. Hier gelden andere parameters dan in de rivier, waardoor patronen kunnen veranderen op het moment dat ze de zee in gaan stromen. Dit is een aanpassing die de werkelijkheid in kustgebieden beter kan simuleren.

Bibliografie

- Caswell, H., & Neubert, M. (1998). Chaos and closure terms in. *J. Plankton Res.* 20(9), 1837-1845.
- Fick, A. (1855). Ueber diffusion. *Annalen der Physik*, 170(1), 59-86.
- Fleming, R. H. (1939). The control of diatom populations by grazing. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer* 14, 210-227.
- Gentleman, W. (2002). A chronology of plankton dynamics in silico: how computer models. *Hydrobiologia*, 69-85.
- Hallegraeff, G. M. (2003). Harmful algal blooms: a global overview. *Manual on harmful marine microalgae*, 1-22.
- Harris, G. P. (1986). *Phytoplankton ecology: structure, function and fluctuation*. Berlijn: Springer.
- Hastings, A., & Powell, T. (1991). Chaos in a three-species food chain. *Ecology* 72(3), 896-903.
- Lotka, A. J. (1925). *Elements of physiological biology*. Baltimore: Williams & Wilkins.
- Lucas, L., Koseff, J., Monismith, S., Cloern, J., & Thompson, J. (1999). Processes governing phytoplankton blooms in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 187, 1-30.
- Malthus, T. R. (1798). *An essay on the principle of population as it affects the future improvement of society, with remarks on the speculations of Mr Godwin, M.* Londen: J. Johnson.
- Mills, E. L. (1989). *Biological Oceanography, An Early History*. Ithaca: Cornell University Press.
- Örnólfsson, E., Lumsden, S., & Pinckney, J. (2004). Phytoplankton community growth-rate response to nutrient pulses in a shallow turbid estuary, Galveston Bay, Texas. *Journal of Plankton Research*, 235-339.
- Riley, G. A. (1947). A theoretical analysis of the zooplankton population of Georges Bank. *J. mar. Res.* 6, 104-113.
- Steele, J., & Henderson, E. (1992). The role of predation in. *J. Plankton Res.* 14(1), 157-172.
- van den Akker, H., & Mudde, R. (2014). *Fysische transportverschijnselen*. Delft: Delft Academy Press.
- van Kal, J., Segal, A., Vermolen, F., & Kraaijevanger, H. (2019). *Numerical Methods for Partial Differential Equations*. Delft: Delft Academy Press.
- Verhulst, P. F. (1845). Mathematical researches into the law of population growth increase. *Nouveaux Mémoires de l'Académie Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, 1-42.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, 558-560.
- Vuik, C., Vermolen, F., van Gijzen, M., & Vuik, M. (2018). *Numerical Methods for Ordinary Differential Equations*. Delft: Delft Academic Press.
- Wroblewski, J. S. (1983). The role of modeling in biological. *Ocean Sci. Engineering* 8(3), 245-285.

Appendix I: Afleiding differentie

Taylor expansie voor algemene functie f afhankelijk van x :

$$f_{n+1} = f_n + \Delta x \frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\Delta x^2}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} + \frac{\Delta x^3}{6} \frac{\partial^3 f}{\partial x^3} + \dots$$

$$f_{n-1} = f_n - \Delta x \frac{\partial f}{\partial x} + \frac{\Delta x^2}{2} \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} - \frac{\Delta x^3}{6} \frac{\partial^3 f}{\partial x^3} + \dots$$

Het van elkaar aftrekken van deze vergelijkingen geeft het volgende:

$$f_{n+1} - f_{n-1} = 2\Delta x \frac{\partial f}{\partial x} + O(\Delta x^3)$$

Dit geeft na omschrijven:

$$\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{f_{n+1} - f_{n-1}}{2\Delta x} + O(\Delta x^2)$$

En op dezelfde manier met $n+1/2$ en $n-1/2$:

$$\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{f_{n+1/2} - f_{n-1/2}}{\Delta x} + O(\Delta x^2)$$

Dit is een centrale differentie, dus extra nauwkeurig. Maar wanneer convectie een stuk groter is dan diffusie, ofwel Péclet getal van groter dan 2, dan maakt deze methode structurele fouten. Het is daarom verstandig om achterwaartse differentie te gebruiken:

$$f_n - f_{n-1} = \Delta x \frac{\partial f}{\partial x} + O(\Delta x^2)$$

$$\frac{\partial f}{\partial x} = \frac{f_n - f_{n-1}}{\Delta x} + O(\Delta x)$$

Deze methode is minder nauwkeurig maar verzekert dat het goed gaat bij hoge Péclet getallen.

Maar het optellen van deze vergelijkingen geeft:

$$f_{n+1} + f_{n-1} = 2f_n + \Delta x^2 \frac{\partial^2 f}{\partial x^2} + O(\Delta x^4)$$

Dit geeft na omschrijven:

$$\frac{\partial^2 f}{\partial x^2} = \frac{f_{n+1} - 2f_n + f_{n-1}}{\Delta x^2} + O(\Delta x^2)$$

Stel dat we nu te maken hebben met een diffusie-term. Die ziet er dan uit als:

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right)$$

Waarbij c nog een functie is van x . We zullen hiervoor de nieuwe functie F definiëren:

$$F = c \frac{\partial f}{\partial x}, \quad \frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right) = \frac{\partial F}{\partial x}$$

We kunnen door centrale differentie dit schrijven als:

$$\frac{\partial F}{\partial x} = \frac{F_{n+\frac{1}{2}} - F_{n-\frac{1}{2}}}{\Delta x} + O(\Delta x^2)$$

En nu vervangen we F weer terug en krijgen we:

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right) = \frac{c \frac{\partial f}{\partial x} \Big|_{x_{n+\frac{1}{2}}} - c \frac{\partial f}{\partial x} \Big|_{x_{n-\frac{1}{2}}}}{\Delta x} + O(\Delta x^2)$$

Ook hier kunnen we weer centrale differentie gebruiken voor de termen boven de deelstreep en dan krijgen we het volgende:

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right) = \frac{c_{n+\frac{1}{2}} \frac{f_{n+1} - f_n}{\Delta x} + O(\Delta x^2) - c_{n-\frac{1}{2}} \frac{f_n - f_{n-1}}{\Delta x} + O(\Delta x^2)}{\Delta x} + O(\Delta x^2)$$

De twee fouttermen in boven de deelstreep liggen op een afstand Δx van elkaar en zijn gecorreleerd en vormen samen een fout van $O(\Delta x^3)$:

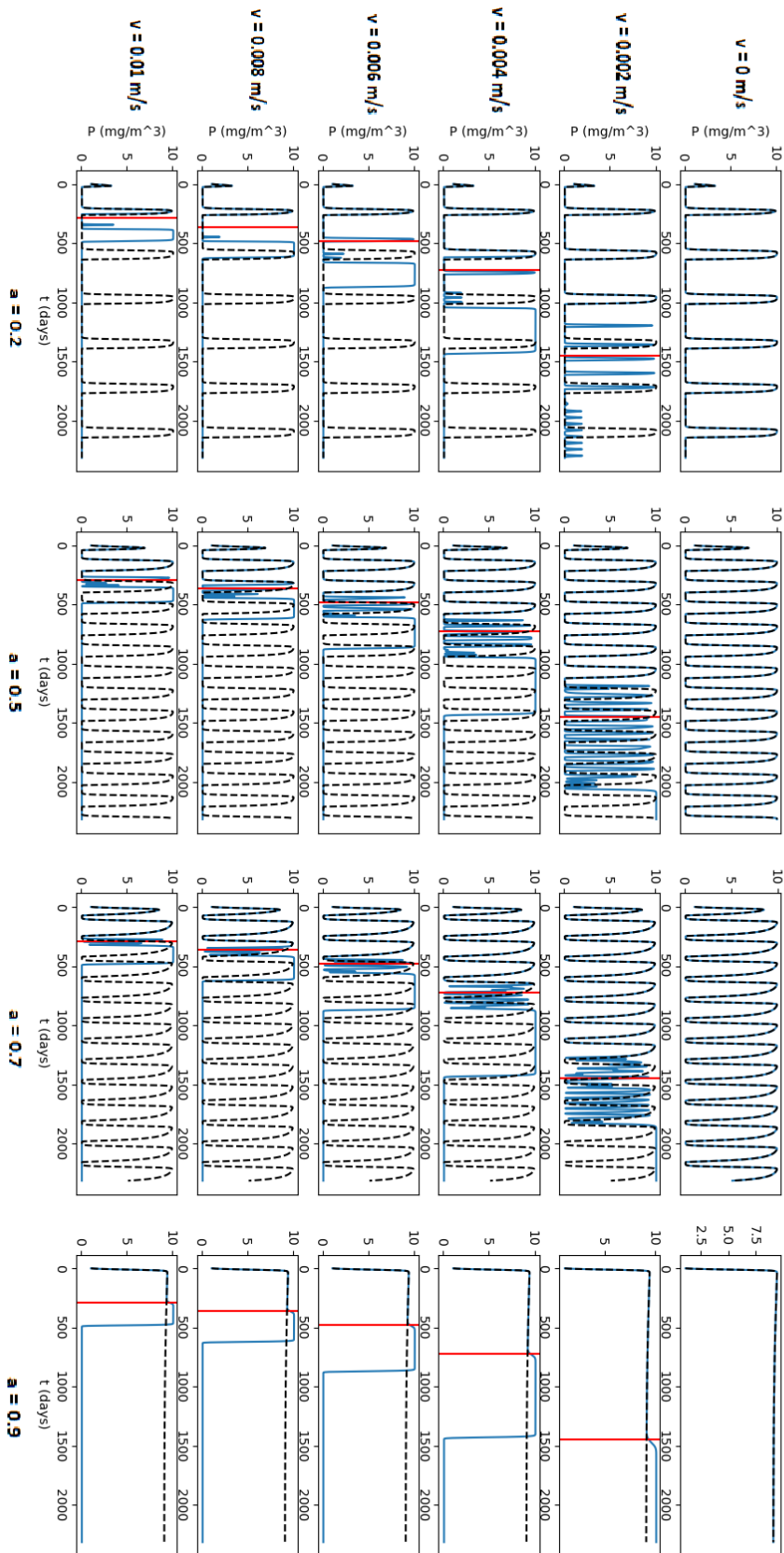
$$\frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right) = \frac{c_{n+\frac{1}{2}}(f_{n+1} - f_n) - c_{n-\frac{1}{2}}(f_n - f_{n-1})}{\Delta x^2} + O(\Delta x^2) + O(\Delta x^2)$$

Deze twee fouten zijn niet gecorreleerd en zullen dus samen nog steeds een fout van tweede orde opleveren. Al met al geeft dit in totaal:

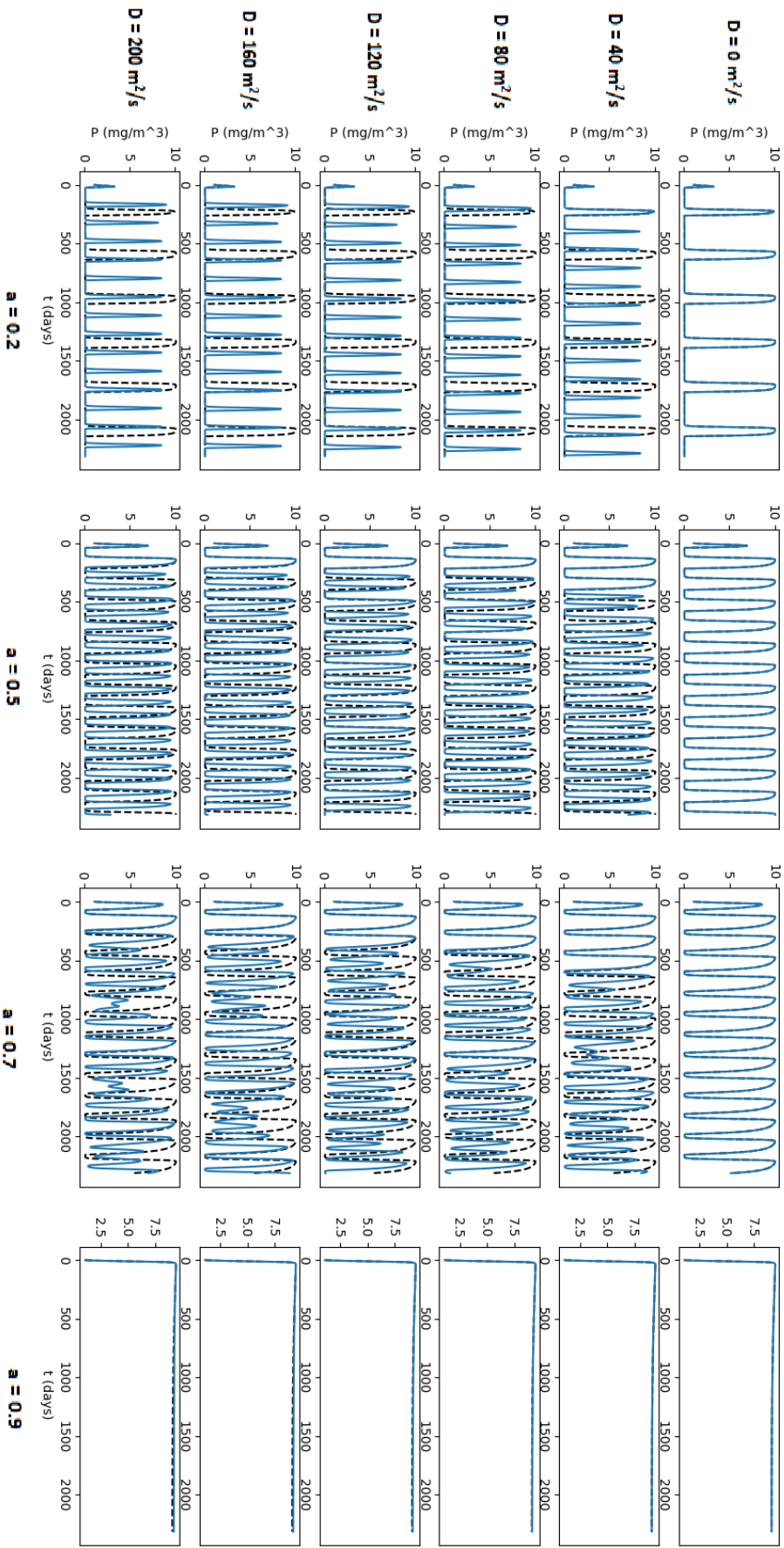
$$\frac{\partial}{\partial x} \left(c \frac{\partial f}{\partial x} \right) = \frac{c_{n+\frac{1}{2}} f_{n+1} - (c_{n+\frac{1}{2}} + c_{n-\frac{1}{2}}) f_n + c_{n-\frac{1}{2}} f_{n-1}}{\Delta x^2} + O(\Delta x^2)$$

Appendix II: Figuren resultaten

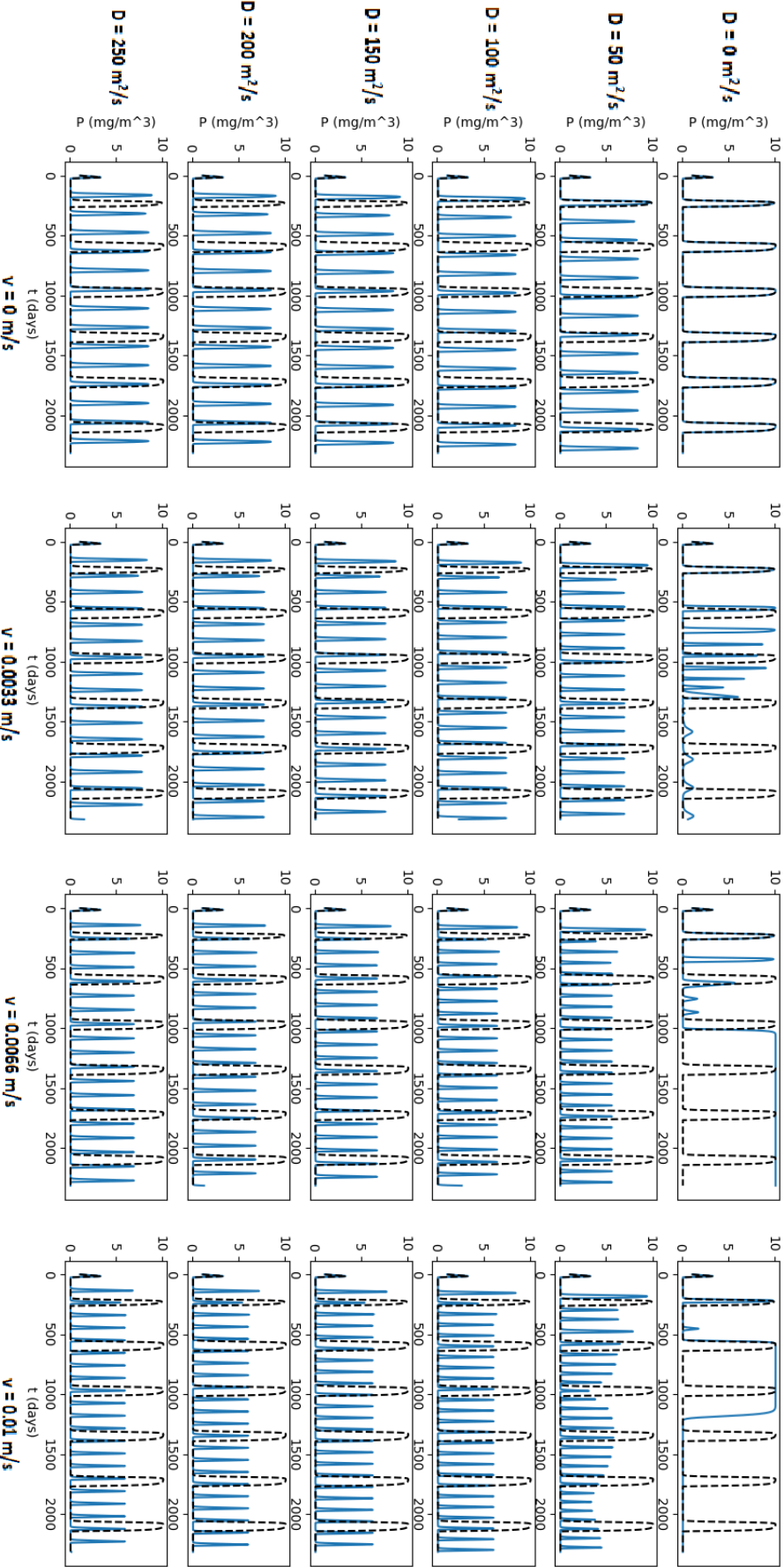
Figuur 9



Figuur 11



Figuur 20



Lijst van figuren en tabellen

Figuur 1. De functie $f(P)$ weergegeven voor een tijdseenheid van drie dagen en een verzadigingswaarde van $c = 10 \text{ mg/m}^3$.	5
Figuur 2. De functie $g(P)$ voor een tijdseenheid van 3 dagen en voor $n = 1$ en $n = 2$.	6
Figuur 3. Reproductie van modeluitdraai van Steele en Henderson. Beide assen hebben in dat paper geen eenheden. De evenwichtswaarde van zowel P als Z is toegevoegd als stippellijn.	8
Figuur 4. Visualisatie van de evenwichten voor verschillende combinaties van P en Z . De doorgetrokken lijn is $dP/dt=0$, de stippellijn is $dZ/dt=0$. In elke grafiek is $dZ/dt=0$ weergegeven voor $a=0.2, a=0.27$ en $a=0.9$ van links naar recht respectievelijk. Kruisjes geven instabiele evenwichtspunten aan en rondjes zijn de stabiele evenwichtspunten.	9
Figuur 5. Fasediagram van het Steele en Henderson model voor alle combinaties van m en n . Zwarte punten geven de evenwichtspunten aan op de kruispunten van de twee stippellijnen die $dP/dt=0$ en dZ/dt voorstellen. Zwarte doorgetrokken lijnen geven het voorkomen van een limit cycle weer.	11
Figuur 6. Bifurcatiediagram voor $m = 1$ en $n = 1$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.	12
Figuur 7. Bifurcatiediagram voor $m = 1$ en $n = 2$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.	13
Figuur 8. Bifurcatiediagram voor $m = 2$ en $n = 1$. De bovenste doorgetrokken lijn geeft het maximum weer in de limit cycle. De stippellijn is het theoretische evenwichtspunt. De onderste doorgetrokken lijn geeft het minimum weer in de limit cycle. Zodra de drie lijnen samen komen is er sprake van een stabiel evenwichtspunt.	13
Figuur 9. Effect van convectie gevisualiseerd langs een rivier met stroomsnelheid 0.01 m/s . Initiële conditie van 1 mg/m^3 en een randvoorwaarde aan de linkerkant van 0 mg/m^3 .	20
Figuur 10. Effect van convectie op model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere sterftfactor en andere stroomsnelheid.	21
Figuur 11. Effect van diffusie gevisualiseerd in een rivier met diffusiecoëfficiënt $200 \text{ m}^2/\text{s}$. Initiële conditie is 1 mg/m^3 en randvoorwaarden zijn beide 0 mg/m^3 .	23
Figuur 12. Effect van diffusie op model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere sterftfactor en diffusiecoëfficiënt.	24
Figuur 13. Modelrun op 25% van de rivier voor een langere tijd met parameters $a = 0.7, D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$.	25
Figuur 14. Limit cycle van modelrun en fourier transformatie daarvan. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 100 \text{ m}^2/\text{s}$.	26
Figuur 15. Frequentie van oscillaties bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en $50 \text{ m}^2/\text{s}$.	27
Figuur 16. Frequentie van oscillaties bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en $150000 \text{ m}^2/\text{s}$.	28
Figuur 17. Modelrun met concentratie fytoplankton op 25% van de rivier over de tijd. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 110000 \text{ m}^2/\text{s}$.	29
Figuur 18. Modelrun met concentratie fytoplankton en zoöplankton over de rivier in evenwicht. Parameters zijn $a = 0.2$ en $D = 110000 \text{ m}^2/\text{s}$.	29
Figuur 19. Frequentie van oscillatie in modelrun bij verschillende diffusiecoëfficiënten, variërend tussen 0 en $150000 \text{ m}^2/\text{s}$. Weergegeven voor 4 verschillende sterftfactoren.	30
Figuur 20. Effect van diffusie en convectie in een rivier samen gevisualiseerd. Stroomsnelheid is 0.01 m/s en diffusiecoëfficiënt is $200 \text{ m}^2/\text{s}$.	31
Figuur 21. Effect van zowel convectie als diffusie op het model gevisualiseerd. Elke grafiek heeft een andere snelheid en diffusiecoëfficiënt. Sterftfactor is bij allemaal $a = 0.2$.	32
Figuur 22. Frequentie van oscillatie bij verschillende diffusiecoëfficiënten tussen 0 en $110000 \text{ m}^2/\text{s}$. Meerdere lijnen voor verschillende stroomsnelheden in de rivier.	33
Tabel 1. Opsomming gekozen waarden voor parameters gebruikt in het model.	18

Appendix III: Modelcode

```
import numpy as np
import matplotlib.pyplot as plt
import scipy.sparse as sp
import time
import scipy.linalg as sl
from matplotlib.animation import FuncAnimation, FFMpegFileWriter

L = 1000000
N = 10000
dx = L/N
T = 10000
dt = 20000
m = 1
n = 1
gamma = 10
alpha = 0.5
a = 0.2
P0 = 0
x = np.linspace(0,L,N+1)
steps = 10000

def f(P):
    return P**(1-P/gamma)

def g(P,n):
    return P**n/(1+P**n)

def h(Z,m,a):
    return a*Z**(m-1)

def dP(l,P,Z,n):
    return l*f(P) - g(P,n)*Z

def dZ(P,Z,m,n,a):
    return alpha*g(P,n)*Z - alpha*h(Z,m,a)*Z

def init():
    ax.set_xlim(0,L)
    ax.set_ylim(0,10)
    ln.set_data(xdata,ydata)
    return ln,

def update(frame):
    xdata = x
    ydata = P1[frame,:]
    ln.set_data(xdata, ydata)
    return ln,

def init2():
    ax.set_xlim(0,steps)
    ax.set_ylim(0,10)
    ln.set_data(xdata,ydata)
    return ln,

def update2(frame):
    xdata.append(frame)
    ydata.append(P1[frame,int(25/100*N)])
    ln.set_data(xdata, ydata)
    return ln,

v = 0.2*np.ones(N+1)

A = 100*np.ones(N+3)
B = np.zeros(N+2)
for i in np.arange(0,N+2):
```



```

B[i] = (A[i]+A[i+1])/2

D = 100000*np.ones(N+3)
E = np.zeros(N+2)
for i in np.arange(0,N+2):
    E[i] = (D[i]+D[i+1])/2

M = np.zeros([3,N+1])
P = np.ones(N+1)
Z = np.ones(N+1)
C = np.zeros(N+1)

time1 = time.time()

for i in np.arange(0,N+1):
    M[0,i] = B[i]*E[i]/A[i+1]/dx**2
    M[1,i] = -(B[i]*E[i]+B[i+1]*E[i+1])/A[i+1]/dx**2 -v[i]/dx
    M[2,i] = B[i+1]*E[i+1]/A[i+1]/dx**2 +v[i]/dx
M[0,0] = 0
M[2,N] = 0
Q = np.row_stack((np.zeros([1,N+1]),np.ones([1,N+1]),np.zeros([1,N+1]))) -dt*M
print(M)
print(Q)
C[0] = P0*B[0]*E[0]/A[1]/dx**2 +v[0]*P0/dx

time2 = time.time()

fig,ax = plt.subplots(2,2)

legend1 = []
P1 = np.zeros([steps,N+1])
Z1 = np.zeros([steps,N+1])

print(len(P1))

i = 0
j = 0
while j<T:
    if j%(T/5)==0 and j!=0:
        ax[0,0].plot(x,P)
        ax[0,1].plot(x,Z)
        legend1.append(j)
    if j>=T-steps:
        P1[i,:] = P
        Z1[i,:] = Z
        i = i + 1
    l = 1# + np.sin((j+1)*dt**2*np.pi/300/3600/24)/2
    P = sl.solve_banded((1, 1), Q, P+dt*(C+dP(l,P,Z,n)/3/24/3600))
    Z = sl.solve_banded((1, 1), Q, Z+dt*(C+dZ(P,Z,m,n,a)/3/24/3600))
    j = j + 1

print(i)

time3 = time.time()
print('M matrix:'+str(time2-time1))
print('iterations:'+str(time3-time2))

t = np.linspace(T-steps, T, steps)*dt/3600/24
ax[1,0].plot(t,P1[:,int(25/100*N+1)])
ax[1,0].plot(t,P1[:,int(50/100*N+1)])
ax[1,0].plot(t,P1[:,int(75/100*N+1)])
ax[1,0].plot(t,P1[:,int(95/100*N+1)])
ax[1,1].plot(t,Z1[:,int(25/100*N+1)])
ax[1,1].plot(t,Z1[:,int(50/100*N+1)])
ax[1,1].plot(t,Z1[:,int(75/100*N+1)])
ax[1,1].plot(t,Z1[:,int(95/100*N+1)])

```

```

ax[0,0].set_xlabel('x')
ax[0,0].set_ylabel('P')
ax[0,1].set_xlabel('x')
ax[0,1].set_ylabel('Z')
ax[1,0].set_xlabel('t')
ax[1,0].set_ylabel('P')
ax[1,1].set_xlabel('t')
ax[1,1].set_ylabel('Z')
ax[0,0].legend(legend1)
ax[0,1].legend(legend1)
plt.show()

plt.plot(t,P1[:,int(25/100*N+1)])
plt.plot(t,Z1[:,int(25/100*N+1)])
plt.xlabel('t (days)')
plt.ylabel('concentratie (mg/m^3)')
plt.legend(['P', 'Z'])
plt.show()

plt.plot(x,P1[-1,:])
plt.plot(x,Z1[-1,:])
plt.xlabel('x (m)')
plt.ylabel('concentratie (mg/m^3)')
plt.legend(['Evenwicht P', 'Evenwicht Z'])
plt.show()

fig, ax = plt.subplots()
xdata, ydata = [], []
ln, = plt.plot([], [], 'r', animated=True)
f = np.arange(0,steps, 1)

ani = FuncAnimation(fig,update,frames=f,init_func=init,blit=True,interval=.01)

plt.show()
##
fig, ax = plt.subplots()
xdata, ydata = [], []
ln, = plt.plot([], [], 'r', animated=True)
f = np.arange(0,steps, 1)

ani = FuncAnimation(fig,update2,frames=f,init_func=init2,blit=True,interval=.01)

plt.show()

legend2 = []

for i in np.arange(0,100,20):
    plt.plot(P1[40000:int(i/100*N)],Z1[40000:int(i/100*N)])
    legend2.append(i/100)
plt.xlabel('P')
plt.ylabel('Z')
plt.legend(legend2)
plt.show()

Pmax = np.array([])
Pmin = np.array([])

for i in np.arange(len(P1[0,:])):
    Pmax = np.append(Pmax,max(P1[9000:i]))
    Pmin = np.append(Pmin,min(P1[9000:i]))

plt.plot(x,Pmax)
plt.plot(x,Pmin)
plt.xlabel('x')
plt.ylabel('P')
plt.show()

```