Diskrete Populationsmodelle für Einzelspezies

Lisa Zang

30.10.2012

Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Inhaltsverzeichnis

Einführung: Einfache Modelle

- Überlappende Generationen bei allen Modellen mit Differentialgleichungen wichtig
- jedoch bei einigen Spezies keine Überschneidung von Generationen, deshalb stetige Modelle naheliegend
- verschiedene Spezies, aber unterschiedliche Zeitschrittlänge; Bsp.: Fruchtfliege (1 Tag), Bakterien (Minuten/Stunden),...

Einführung: Einfache Modelle

- Setze hier Zeitschrit $t = 1$
- Verbindung mit Populationswachstum $t + 1$
- bezeichnet durch N_{t+1}

$\Longrightarrow$ allgemeine Form: $N_{t+1} = N_t F(N_t) = f(N_t)$

Einführung: Einfache Modelle

- $f(N_t)$ ist eine nichtlineare Funktion
- analytisch nicht lösbar, jedoch trotzdem wichtige Aussagen möglich
- Fortschritte durch Benutzung von Differentialgleichungen, auch in anderen Bereichen
  - Biomechanik
  - (vor allem) Ökologie

Einführung: Einfache Modelle

- Nach Bestimmung von $f(N_t)$ rekursive Berechnung einfach
- Bestimmung von $f(N_t)$ schwierig, da abhängig von bestimmten Parametern
- Deshalb muss man verschiedene Lösungen für die Gleichung in der allgemeinen Form betrachten.

Einführung: Einfache Modelle

- Kein proportionales Wachstum bei den meisten Spezies
- stimmt schon nach sehr kurzer Zeit nicht mehr, außer evtl. bei Bakterien
- $N_{t+1} = rN_t \Longrightarrow N_s = r^t N_0$ wenn $F(N_t) = r > 0$

Einführung

- Erste kleine Änderung
- $N_{t+1} = rN_s \quad , \quad N_s = N_t^{1-b} \quad , \quad b$ konstant
- N_s Überlappende Population, die sich fortpflanzen kann
- b abhängig von N_s, sodass $N_s \leq N_t$
- Zur Paarung bereiter Teil der Population kann nicht größer sein als die gesamte Population.

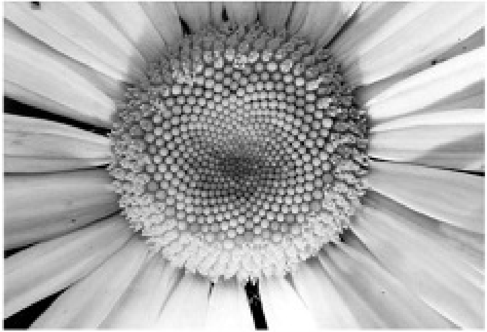
Exkurs: Fibonacci-Folge

- Population von Hasen: 2 Hasen $\to$ 4 Hasen $\to$ 6 Hasen
- Formel: $N_{t+1} = N_t + N_{t-1}, t = 2, 3, \ldots$
- Setze $N_1 = 1$, $N_2 = 1 \Longrightarrow$ Fibonacci Folge: $1, 1, 2, 3, 4, 5, 8, 13$
- nach Lösen der Differentialgleichung $N_{t+1} = N_t + N_{t-1}$ erhält man: $N_t \approx \frac{1}{2}(1 + \frac{1}{\sqrt{5}})\lambda_1^t$, wobei λ Eigenwert ist

Exkurs: Fibonacci-Folge

- Verhältnis von Fibonacci-Zahlen $N_t/N_{t+1} = \frac{\sqrt{5}-1}{2}$
- in Gemälden teilt der Horizont das Bild in diesem Verhältnis
- erscheint in vielen natürlichen Phänomenen
- auch bekannt als **goldener Schnitt**

Exkurs: Fibonacci-Folge

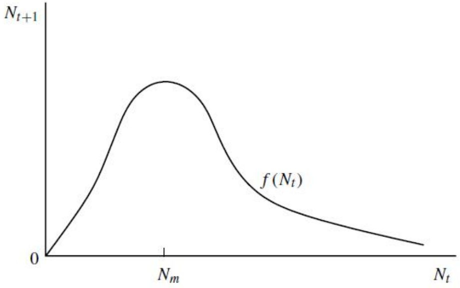


Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Exkurs: Fibonacci-Folge

- Sonnenblumenblüten drehen sich in Spiralen von der Mitte nach außen; Anzahl der Spiralen immer eine Zahl der Fibonacci-Folge
- $137,5^\circ$ ist der Fibonacci-Winkel zwischen zwei aufeinanderfolgenden Ästen von Bäumen
- $\Longrightarrow$ bis heute kein Erfolg bei der Simulation dieses Musters (z.B. Douady and Couder)

Einführung: Einfache Modelle



- Typischer Graph zu unserer allgemeinen Gleichung

Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

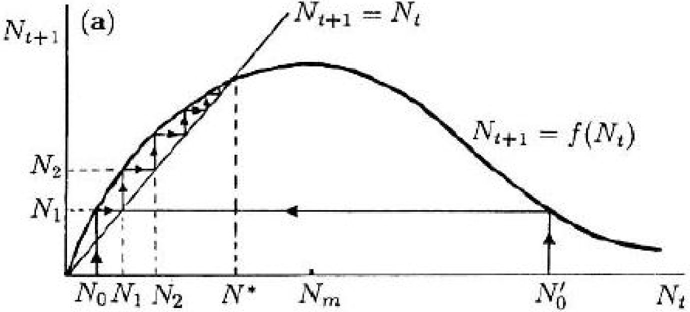
Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- Im Bezug auf $N_{t+1} = N_t F(N_t) = f(N_t)$
- Die Gleichgewichtszustände werden mit N^* bezeichnet.
- $N^* = f(N^*) = N^* F(N^*) \Longrightarrow N^* = 0$ oder $F(N^*) = 1$

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

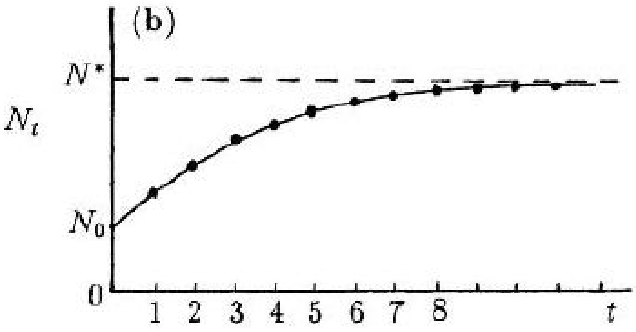
- Graphische Annäherung an den Gleichgewichtszustand
- Gleichgewichtszustände sind Kreuzungen der Kurven $N_{t+1} = f(N_t)$ und $N_{t+1} = N_t$
- Lösung N_t kann so angenähert werden:
  - Beginne bei N_0 und finde N_1 durch Bewegung an der N_{t+1} Achse.
  - Stoppe Bewegung bei $N_{t+1} = f(N_t)$.
  - Benutze dann $N_{t+1} = N_t$ mit N_1 anstatt N_0 und führe dies mehrmals durch.

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren



Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren



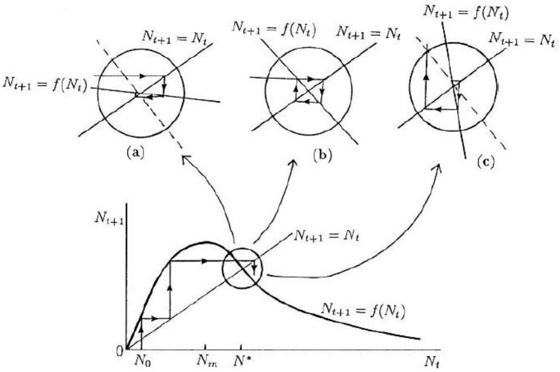
- $N_t \to N^*$ wenn $t \to \infty$

Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- Wenn wir nahe genug an N^* starten nähern wir uns monoton, solange $N_{t+1} = f(N_t)$ und $N_{t+1} = N_t$ sich passend schneiden
- Das bedeutet $0 < \left[\frac{df(N_t)}{dN_t}\right]_{N_t = N^*} = f'(N^*) < 1$
- $f'(N^*)$ ist der Eigenwert des Systems bei N^*
- jede geringfügige Störung bei N^* führt zu einem Zerfall zu $0 \Longrightarrow N^*$ stabiler Gleichgewichtszustand

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren



Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

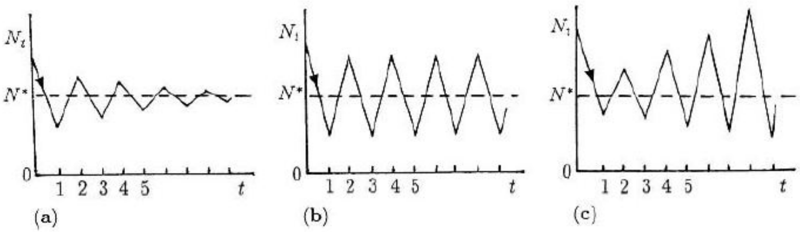
Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

a) $-1 < f'(N^*) < 0, N^*$ ist stabil mit abnehmenden Schwingungen bezüglich kleinen Störungen beim Gleichgewichtszustand

b) $f'(N^*) = -1, N^*$ ist stabil $\Longrightarrow$ periodische Lösungen für $N_{t+1} = f(N_t)$ möglich

c) $f'(N^*) < -1$, N^* instabil mit wachsenden Schwingungen

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren



- Korrespondierende Graphiken von Populationsentwicklungen zu den zuvor genannten Fällen

Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

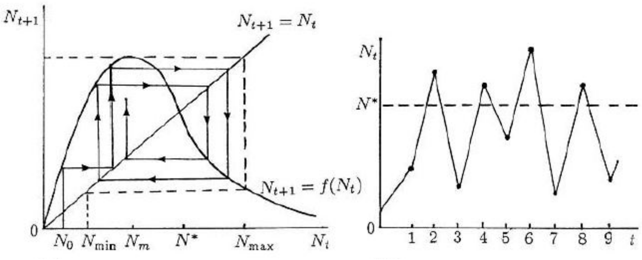
Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- $\lambda = f'(N^*)$ Eigenwert des Gleichgewichts bei N^* von $N_{t+1} = f(N_t) \Longrightarrow$ wichtig für das lokale Verhalten des stabilen Zustands
- Gleichgewicht stabil bei $-1 < \lambda < 1$
- Verzweigungspunkt bei $\lambda = \pm 1$, Lösung N_t ändert sich

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- $\lambda = 1$ Kurve $N_{t+1} = f(N_t)$ Tangente zu $N_{t+1} = N_t$ im stabilen Zustand $f'(N^*) = 1 \Longrightarrow$ Tangenten-Verzweigungspunkt
- $\lambda = -1$ wurde Gabelverzweigungspunkt genannt, nach genauerer Betrachtung ist periodischer **Verdopplungs-Verzweigungspunkt** eine bessere Bezeichnung

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren



- Netz für $N_{t+1} = fN_t$ mit Eigenwert $\lambda = f'(N^*) < -1$ und dazugehörige Populationsentwicklung

Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- Verhulst-Modell oft als **Cobwebbing** bezeichnet, dies kann aus Graphiken abgeleitet werden.
- Liefert gute Vorhersagen für das Verhalten von Populationen
- Kann von Aussagen über den Gleichgewichtszustand auch globale Aussagen ableiten

Verhulst-Modell: ein graphisches Lösungsverfahren

- Scheinbar unvorhersehbares Verhalten, obwohl es global beschränkt ist, sobald man sich instabile N^* anschaut
- Solche Lösungen nennt man **chaotisch**, diese werden nun analytisch untersucht, die graphischen Lösungen können hierbei sehr hilfreich sein

Chaos

- Betrachte als konkretes Beispiel
  $u_{t+1} = ru_t(1 - u_t) \quad , \quad r > 0$
- Gleichgewichtszustände und Eigenwerte λ sind hier:
  - $u^* = 0$, $\lambda = f'(0) = r$ und
  - $u^* = \frac{r-1}{r}$, $\lambda = f'(u^*) = 2 - r$

Chaos

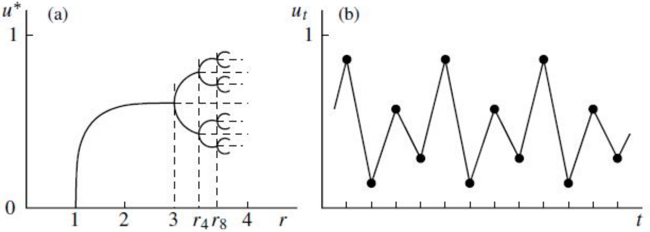
- Erste Verzweigung bei $r = 1$
- Zweite Verzweigung bei $r = 3$
- Betrachte weitere Iterationen, um das Verhalten bei $r = 3$ zu bestimmen.
- Erste Iteration wäre hier die Gleichung selbst und die zweite Iteration:
  $u_{t+2} = f''(u_t) = r[ru_t(1 - u_t)][1 - ru_t(1 - u_t)]$

Chaos

- Die zweite Iteration hat zwei weitere stabile Zustände
- Diese unterscheiden sich wieder in eine stabile und eine periodische Lösung
- In der vierten Iteration findet man ebenfalls zwei weitere stabile Zustände
- Hier sehen wir, dass der Name Gabelverzweigung nicht ausreicht und nennen sie Periodische Verdopplungsverzweigung.

Chaos

- p-periodische Lösungen werden zu $2p$-periodischen Lösungen
- Abstand zwischen Verzweigungen wird kleiner



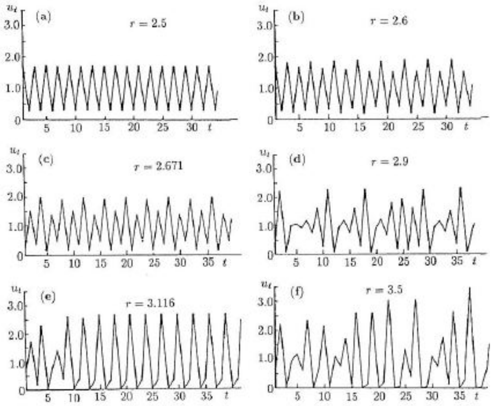
Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Chaos

- Sarkovskii (1964) zeigte, sobald eine ungerade periodische Lösung für einen Wert r_3 existiert, dann gibt es unregelmäßige oder chaotische Lösungen.
- r_3 ist hier eine Tangentenverzweigung
- Typische Kennzeichen von Chaos sind: explosives Wachstum, Einbruch und langsame Erholung

Chaos

- Verhalten üblich für Differentialgleichungen vom Typ $N_{t+1} = N_t F(N_t) = f(N_t)$
- Besitzen alle Verzweigungen, die in größeren periodischen Lösungen zu Chaos führen.
- Graphik zeigt die Wege zum Chaos
- Wechsel zwischen periodischen und aperiodischen Lösungen



Quelle: J. D. Murray: Mathematical Biology: I. An Introduction, Third Edition, Springer

Chaos

- Wiederholung des Musters periodisch-aperiodisch erfolgt immer wieder
- diese Art von Modellen wird des Öfteren auch als Chaos Theorie betitelt
- auch nicht diskrete Modelle erforscht, wie z.B. das Lorenz-System (1963)
- mittlerweile viele interessante Ergebnisse, vor allem im Bereich der periodische Verdopplung

Chaos

- Eine einfache Methode, um die Existenz von Chaos zu beweisen, wurde von Li und anderen (1982) entwickelt.
- Sei $n \in \mathbb{N}$ eine ungerade Zahl und für u_t existiere irgendein $f(u_t)$
- Zusätzlich gilt: $f^n(u_t; r) < u_t < f(u_t; r)$, sodass eine ungerade periodische Lösung entsteht, die Chaos impliziert.
- Berechnung der Iteration $u_{t+1} = f(u_t; r) = u_t \exp[r(1 - u_t)]$, wenn $r = 3$ und $u_0 = 0.1$
- $\Longrightarrow u_7 = f^5(u_2) < u_2 < f(u_2) = u_3$, daraus folgt: $n = 5$ ist die Ungleichgewichtsvoraussetzung, sodass $r = 3$ chaotisch ist

Zusammenfassung

- zwei Möglichkeiten, Lösungen der Gleichung vom Typ $N_{t+1} = N_t F(N_t) = f(N_t)$ zu erhalten
- ein graphischer Ansatz, um die kritischen Punkte auszumachen
- ein analytischer Ansatz um das Verhalten an diesen noch genauer zu untersuchen
- kann so die Existenz von chaotischen Systemen zeigen und versuchen deren Verhalten vorhersagen