

Mathematik für Biologie

Prof. Dr. Thomas P. Wihler

Mathematisches Institut
Universität Bern

Herbst 2009

Uin. Beld

Inhaltsverzeichnis

Vorwort	6
1 Diskrete Wachstumsmodelle	7
1.1 Lineares Wachstum	7
1.2 Exponentielles Wachstum	9
1.3 Die Fibonacci-Folge I	12
1.3.1 Ein Modell für Hasenpopulationen	12
1.3.2 Explizite Berechnungsformel	13
1.3.3 Fibonaccizahlen in Natur und Kunst	16
1.4 Etwas Matrizenrechnung	17
1.4.1 Matrizen und Vektoren	17
1.4.2 Rechnen mit Matrizen	19
1.5 Die Fibonacci-Folge II	22
1.6 Alterstrukturen und Wachstum mit Leslie-Matrizen	27
1.6.1 Ein einfaches Kormoranenmodell	27
1.6.2 Allgemeines Leslie-Modell	37
1.7 Aufgaben	42
2 Kontinuierliche Populationsmodelle	47
2.1 Wachstum, Zerfall und Änderungsraten mittels Ableitung	48
2.2 Exponentielles Wachstum	50
2.3 Logistisches Wachstum	52
2.4 Ernte und Jagd	54
2.5 Zusammenleben zweier Arten	57
2.5.1 Das Räuber-Beute Modell von Lotka-Volterra	58
2.5.2 Konkurrenz	62
2.6 Aufgaben	69
3 Numerische Berechnungen	75
3.1 Numerische Approximation von Differentialgleichungen	75
3.1.1 Explizite Euler-Methode	76
3.1.2 Weitere Verfahren	82
3.2 Bifurkationen	83
3.3 Numerisches Gleichungslösen	87
3.3.1 Grafische Lösung	89

3.3.2	Bisektionsverfahren	90
3.3.3	Newton-Methode und Varianten	93
3.3.4	Implizite numerische Verfahren für Differentialgleichungen	96
3.4	Aufgaben	100
4	Stochastische Modelle	103
4.1	Markov-Prozesse	103
4.1.1	Gerichtete Graphen und Übergangsmatrizen	104
4.1.2	Ein Drei-Baum-Ökosystem-Modell	105
4.2	Genetik	108
4.2.1	Anwendung: Pflanzenzuchtprogramm	109
4.2.2	Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	111
4.3	0-1-Versuche	113
4.3.1	Binomialverteilung	113
4.3.2	Poissonverteilung	114
4.3.3	Capture-Recapture Methode	118
4.4	Ein Ansatz aus der Spieltheorie	120
4.4.1	Falken und Tauben	122
4.4.2	Stabilität	123
4.5	Aufgaben	128
5	Diskrete Fourier-Transformation und Analyse von periodischen Daten	131
5.1	Bestimmung der Koeffizienten	132
5.2	Aufgaben	138
A	sin- und cos-Funktionen	139
B	Ableitungsregeln	145
C	Kurzeinführung in MATLAB und OCTAVE	147
	Abbildungsverzeichnis	158
	Literaturverzeichnis	159

Vorwort

Wie zählt man die Fische in einem See? Wie funktioniert das Zusammenspiel zwischen einer Räuber- und einer Beuteart? Wie erntet man ökologisch sinnvoll?

Es gibt verschiedenste Möglichkeiten, der Beantwortung solcher und ähnlicher Fragen näher zu kommen. Beispielsweise geben Experimente und Beobachtungen im Labor oder in der freien Natur Einsicht in biologische Vorgänge. Gewonnene Erkenntnisse können dann eingesetzt werden, um Entwicklungen besser zu verstehen, Voraussagen zu machen, oder geeignete Anpassungen vorzunehmen.

Eine weitere, ergänzende Möglichkeit ist die Beschreibung von biologischen Prozessen mit Hilfe von mathematisch formulierten Modellen. Hierbei unterstreichen wir, dass die quantitative Untersuchung der Natur mit Hilfe der Mathematik typischerweise ein äusserst schwieriges Unterfangen ist. So spielen beispielsweise in der Biologie oftmals viele verschiedene Faktoren mit, wobei manche nur schwierig zu beschreiben oder gar nicht vorhersehbar sind. Ausserdem können Parameter bei der Anwendung von mathematischen Modellen in der Natur häufig nur in grober Näherung geschätzt werden. Mathematische Modelle sind daher oft stark vereinfachte Beschreibungen der Wirklichkeit; Resultate müssen dementsprechend vorsichtig und richtig eingereiht werden. Dennoch ist es möglich, auch mit Hilfe von einfachen Modellen, Einsicht in biologische Phänomene zu gewinnen. Das Ziel dieses Kurses ist es, einen kleinen Einblick in dieses interessante Gebiet zu geben.

Der vorliegende Kurs stellt eine Einführung in verschiedene bekannte und klassische Themenbereiche der Mathematik für Biologie dar, die entweder direkt mit der Biologie verknüpft sind oder nützliche Werkzeuge in der mathematischen Untersuchung derselben sind. Wir betrachten einfache diskrete und kontinuierliche Wachstumsmodelle für Populationen (Kapitel 1 und 2), sowie stochastische Ansätze (Kapitel 4). Ausserdem behandeln wir numerische Aspekte, die beispielsweise beim Rechnen mit Wachstumsmodellen ein wichtiges Hilfsmittel sind (Kapitel 3). Ferner befassen wir uns mit der diskreten Fourier-Transformation zur Untersuchung von periodischen Daten (Kapitel 5).

Dieses Skript ist ausschliesslich für die Studentinnen und Studenten des Studiengangs Biologie im 1. Semester der Universität Bern gedacht. Jede Vervielfältigung ist untersagt.

Anregungen und Hinweise zu Tippfehlern sind herzlich willkommen und können direkt an wihler@math.unibe.ch geschickt werden.

Thomas P. Wihler
20. August 2009

Uin. Beld

1

Diskrete Wachstumsmodelle

Wir betrachten eine gewisse Spezies oder eine Eigenschaft einer Art, die sich über einen gewissen Zeitraum hinweg entwickelt. Um die Zeit messen zu können, führen wir eine passende Zeiteinheit (ZE) ein. Diese Zeiteinheiten können, vom Zusammenhang abhängig, sehr unterschiedlich sein. Beispielsweise würde zum Aufzeichnen der Weltbevölkerung eine Zeiteinheit von 1 Jahr vorstellbar sein, während für die Entwicklung einer Bakterienkultur $ZE = 1$ Stunde oder sogar weniger angemessen wäre. In den folgenden Betrachtungen legen wir uns auf keine spezifische Zeiteinheit fest, sondern skalieren die Dauer von einem Zeitpunkt zum anderen auf 1 (z. B. 1 Jahr, 1 Monat, etc.).

Bei Wachstumsmodellen geht es darum, die Entwicklung einer Spezies (zum Beispiel die Anzahl der Individuen in einer Gegend) oder einer Eigenschaft zu quantifizieren. Ausgehend von einem gegebenen Anfangswert N_0 (es können auch mehrere Werte sein), möchte man die weitere Entwicklung beschreiben. Wie gross ist der Wert nach einem Zeitschritt, nach zwei, nach drei, etc.? Im folgenden benutzen wir die folgende Schreibweise: N_0 steht für den Anfangswert, N_1 für den Wert nach einem Zeitschritt, N_2 für den Wert nach zwei Zeitschritten, und N_n für den Wert nach n Zeitschritten.

1.1 Lineares Wachstum

Betrachten wir ein erstes Beispiel eines Wachstumsmodells: Das Alter eines gefällten Baumes lässt sich ungefähr an der Anzahl der Ringe im Baumstamm ablesen. Grob gesagt entsteht mit jedem Lebensjahr eines Baumes ein weiterer Ring. Bezeichnen wir die Anzahl der Ringe im Baumstamm nach n Zeiteinheiten (hier $1 ZE = 1$ Jahr) mit N_n , so ergibt sich aus der Beobachtung sehr einfach das folgende Wachstumsmodell:

$$(1.1) \quad N_n = N_{n-1} + 1, \quad n = 1, 2, 3, \dots,$$

mit $N_0 = 0$. In Worten: Die Anzahl Ringe nach n Zeiteinheiten ist gleich der Anzahl der

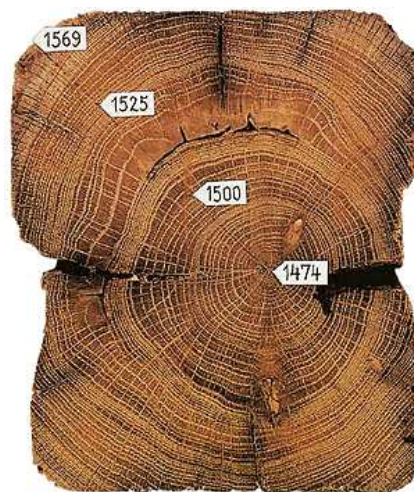


Abbildung 1.1: Baumringe.

Ringe zum vorherigen Zeitpunkt (also nach $n - 1$ Zeiteinheiten) plus ein Ring der im letzten Zeitschritt hinzukam.

Eine Berechnungsvorschrift der Form (1.1) nennt man *rekursiv*: Der neue Wert wird in Abhängigkeit eines oder mehrerer vorheriger Werte ausgedrückt. Im Gegensatz dazu ermöglicht eine *explizite* Formel die Berechnung direkt in Abhängigkeit von n , ohne dass vorherige Werte ausgerechnet werden müssen. In unserem Beispiel lässt sich sofort eine explizite Formel herleiten:

$$(1.2) \quad N_n = n.$$

Gleichung (1.2) beschreibt ein sogenannt *lineares* Modell. Allgemein gilt:

Ein Wachstumsmodell heisst **linear**, wenn die betrachtete Grösse in jedem Zeitschritt um eine konstante *additive* Grösse a ($a \neq 0$) zu- bzw. abnimmt, d.h.

$$N_n = N_{n-1} + a.$$

Auch hier lässt sich eine explizite Darstellung leicht finden. Mit der Rekursionsformel gilt

$$\begin{aligned} N_n &= N_{n-1} + a \\ &= (N_{n-2} + a) + a = N_{n-2} + 2a \\ &= (N_{n-3} + a) + a = N_{n-3} + 3a \\ &\vdots \\ &= N_0 + an, \end{aligned}$$

wobei N_0 die Anfangspopulation ist. Wir erhalten:

$$(1.3) \quad \boxed{N_n = an + N_0.}$$

Wir stellen ein Beispiel von linearer Zu- bzw. Abnahme in Abbildung 1.2 dar. Die Koordinaten eines geplotteten Punktes entsprechen dem Zeitpunkt n (horizontale Achse) und dem zugehörigen Wert N_n (vertikale Achse). Sie liegen alle auf einer Geraden mit Steigung a und vertikalem Achsenabschnitt N_0 .

Beispiel 1.4 Eine Tierpopulation mit einem Anfangswert von $N_0 = 100$ Tieren wachse linear. Nach 3 Jahren hat sie eine Grösse von $N_3 = 160$ Tieren erreicht. Wie lautet das entsprechende Wachstumsgesetz (1 ZE = 1 Jahr)? Wir suchen eine Formel der Form (1.3) für eine unbekannte Konstante a . Wir wählen $n = 3$ in (1.3) und erhalten: $160 = N_3 = 3a + N_0 = 3a + 100$, d.h. $a = 20$. Damit ergibt sich das lineare Wachstumsgesetz $N_n = 20n + 100$. $\square$

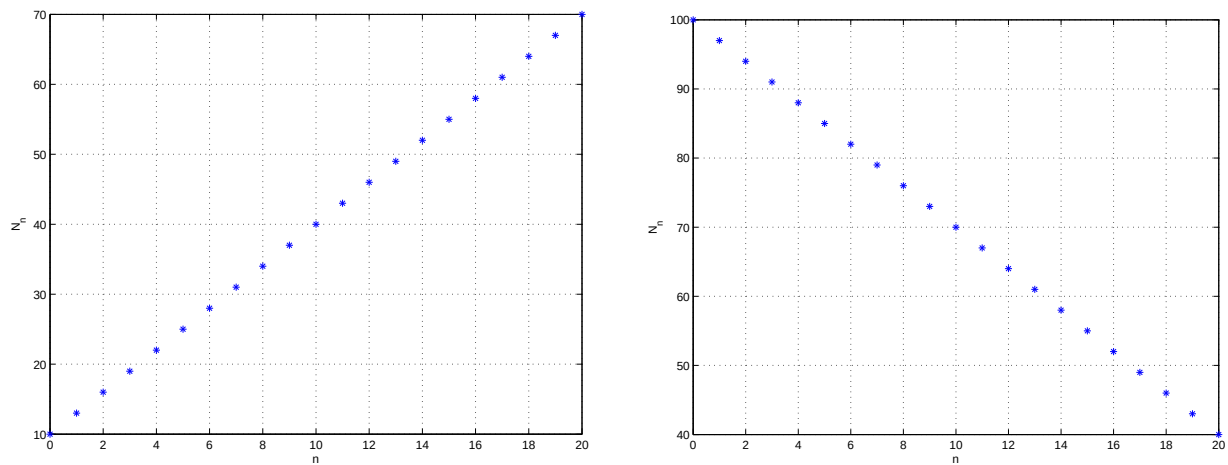


Abbildung 1.2: Links: Lineares Wachstum, $N_n = 3n + 10$. Rechts: Lineare Abnahme, $N_n = -3n + 100$.

1.2 Exponentielles Wachstum

Ein Einzeller teile sich pro Stunde zweimal. Wie viele Zellen sind nach 1, 2, 3, ..., n Zeitschritten entstanden (1 ZE = 1 Stunde)? Die erste Teilung entsteht nach einer halben Stunde. Daraus ergeben sich aus der anfänglich einen Zelle zwei Zellen. Beide teilen sich nun innerhalb der nächsten halben Stunde wieder. Folglich sind nach einer Stunde aus einer Zelle 4 Zellen entstanden, d.h. $N_1 = 4$. Jede dieser 4 Zellen teilt sich im Laufe der nächsten Stunde wiederum zweimal, d.h. wir erhalten zunächst 8 und dann 16 Zellen. Folglich gilt: $N_2 = 16$. Führt man diese Überlegungen weiter, so ergibt sich die folgende Tabelle:

Anzahl Zeitschritte (Stunden) n	0	1	2	3	4	5	...
Anzahl Zellen N_n	1	4	16	64	256	1024	...

Wir sehen, dass die Anzahl der Zellen sehr schnell zunimmt. Von einem Zeitschritt zum anderen teilt sich jede Zelle zweimal, d.h. aus einer Zelle entstehen während einem Zeitschritt 4 neue. Rekursiv können wir also schreiben:

$$N_n = 4N_{n-1} \quad (N_0 = 1).$$

Eine explizite Form ergibt sich durch sukzessive Anwendung dieser Rekursionsvorschrift:

$$N_n = 4N_{n-1} = 4^2N_{n-2} = 4^3N_{n-3} = \dots = 4^n N_0 = 4^n.$$

Ein solches Wachstumsgesetz heisst *exponentiell*. Allgemein definieren wir:

Ein Wachstumsmodell heisst **exponentiell**, wenn die betrachtete Grösse in jedem Zeitschritt um einen konstanten *multiplikativen* Faktor b zunimmt (falls $b > 1$) oder abnimmt (falls $0 < b < 1$), d.h.

$$(1.5) \quad N_n = bN_{n-1}.$$

Eine explizite Formel folgt wie zuvor aus der Rekursionsvorschrift:

$$\begin{aligned} N_n &= bN_{n-1} \\ &= b(bN_{n-2}) = b^2N_{n-2} \\ &= b(bN_{n-3}) = b^3N_{n-3} \\ &\vdots \\ &= b^n N_0. \end{aligned}$$

Somit erhalten wir

$$(1.6) \quad N_n = N_0 b^n,$$

wobei N_0 auch hier die Anfangspopulation bedeutet.

In Abbildung 1.3 sehen wir diese Formel in grafischer Form. Wir tragen auf der horizontalen Achse n und auf der vertikalen Achse den zugehörigen Wert von N_n auf (oben). Weiter stellen wir die Punkte mit den Koordinaten (N_{n-1}, N_n) dar (Mitte); auffallend ist, dass diese Punkte auf einer Geraden (mit Steigung b) durch den Nullpunkt liegen. Dies folgt direkt aus der Beziehung (1.5). Schliesslich bemerken wir noch, dass

$$\log(N_n) = \log(N_0 b^n) = n \log(b) + \log(N_0).$$

Wenn wir auf der horizontalen Achse n und auf der vertikalen Achse $\log(N_n)$ aufzeichnen, so liegen die erhaltenen Punkte auf einer Geraden mit Steigung $\log(b)$ und horizontalem Achsenabschnitt $\log(N_0)$ (unten). In einem solchen (sogenannt *halb-logarithmischen*) Plot werden also auf der horizontalen Achse mit *gleichen Abständen* die Zehner-Potenzen von N_n (die sich ja genau mit $\log(N_n)$ berechnen lassen) aufgezeichnet. Dies ist eine gute Methode, wenn herausgefunden werden soll, ob eine Grösse exponentiell wächst oder abnimmt.

Untersuchen wir die Grössenänderung der Werte im Wachstumsgesetz (1.5) während eines Zeitschritts, so erkennen wir

$$N_{n+1} - N_n = bN_n - N_n = N_n (b - 1).$$

Daraus folgt, dass, die Zunahme (oder Abnahme) der Grösse N_n im n -ten Zeitschritt proportional zu N_n selbst ist. Falls N_n beispielsweise die Anzahl der Individuen einer Population beschreibt, so verhält sich der Populationszuwachs im aktuellen Zeitschritt beim exponentiellen Wachstumsmodell proportional zur aktuellen Populationsgrösse.

1.2 EXPONENTIELLES WACHSTUM

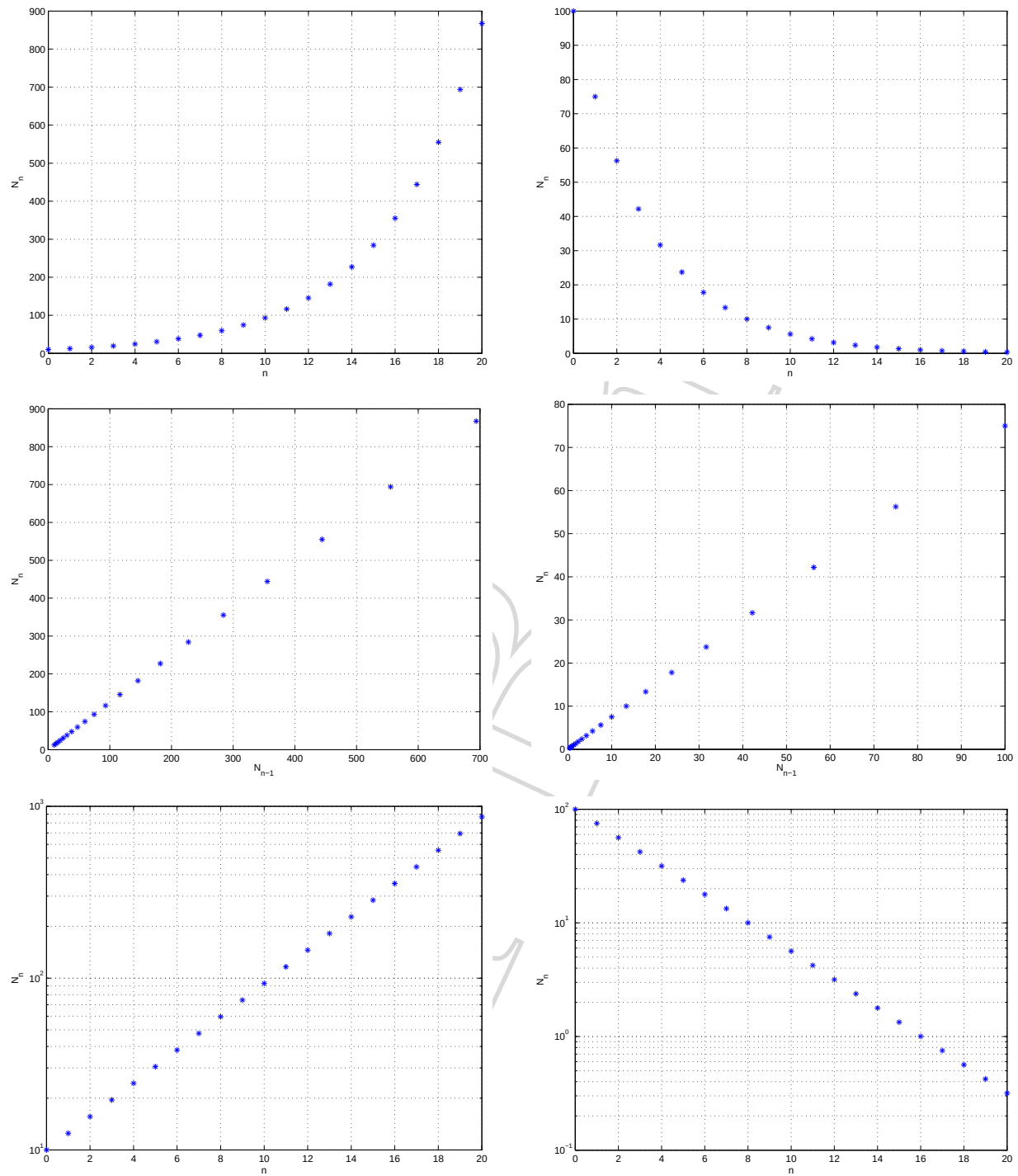


Abbildung 1.3: Links: Exponentielles Wachstum, $N_n = 10 \left(\frac{5}{4}\right)^n$. Rechts: Exponentielle Abnahme, $N_n = 100 \left(\frac{3}{4}\right)^n$.

Ausserdem bemerken wir, dass das relative Wachstum im n -ten Zeitschritt, gegeben durch

$$(1.7) \quad r_n = \frac{N_{n+1} - N_n}{N_n},$$

beim exponentiellen Wachstum konstant ist und den Wert $b - 1$ hat. Die Zahl $b - 1$ ist positiv bei Wachstum ($b > 1$) und negativ bei Zerfall ($0 < b < 1$). Umgekehrt gilt auch, dass ein Wachstumsgesetz mit konstantem relativen Wachstum von der Form (1.6) ist (ausser, wenn $r_n = 0$). Die Zahl r_n wird **Wachstumsrate** (falls $r_n > 0$) oder **Zerfallsrate** (falls $r_n < 0$) genannt. Im Beispiel des Einzellern am Anfang dieses Abschnitts ergibt sich eine konstante Rate von $r = b - 1 = 3 = 300\%$.

Die Definition (1.7) der Wachstums- bzw. Zerfallsrate ist nicht auf exponentielle Modelle beschränkt und wird auch zur Angabe des relativen Wachstums bei anderen Modellen verwendet. Für das lineare Wachstumsmodell (1.1) erhalten wir beispielsweise die (von n abhängige) Rate

$$r_n = \frac{a(n+1) + N_0 - an - N_0}{an + N_0} = \frac{a}{an + N_0}.$$

Wir sehen, dass hier die Wachstumsrate mit fortlaufendem n immer mehr abnimmt. Mathematisch ausgedrückt, $r_n \rightarrow 0$ mit $n \rightarrow \infty$.

1.3 Die Fibonacci-Folge I

1.3.1 Ein Modell für Hasenpopulationen

Leonardo von Pisa (ab dem 18-ten Jahrhundert auch Fibonacci genannt) beschäftigte sich mit der Modellierung von Hasenpopulationen. Dabei ging er von folgendem einfachen Modell aus:

- Hasen werden in einem Monat erwachsen (1 ZE = 1 Monat).
- Die Hasen sind unsterblich.
- Jedes erwachsene Hasenpaar erzeugt in jedem Monat ein junges Hasenpaar. Junge Hasenpaare können sich noch nicht fortpflanzen.

Um dieses Modell quantitativ auszudrücken, bezeichnen wir mit N_n die Anzahl der Hasenpaare nach n Monaten. Am Anfang gehen wir von genau einem jungen Hasenpaar aus, also $N_0 = 1$. Dieses Paar wird während des ersten Monats erwachsen, erzeugt in dieser Zeit aber noch keine Jungen. Daher gilt $N_1 = 1$. Im nächsten Monat gebärt das Paar ein Paar Junghasen und wir erhalten $N_2 = 2$. Die ersten Monate der Population sind in Abbildung 1.4 grafisch dargestellt.

Überlegen wir uns, was im n -ten Monat passiert. Sicherlich setzt sich die Population zum Zeitpunkt n zusammen aus den Hasenpaaren, die es zum Zeitpunkt $n - 1$ bereits gab, sowie deren Jungtieren:

$$N_n = N_{n-1} + \text{Anzahl junge Hasenpaare, die während des } n\text{-ten Zeitschritts geboren werden.}$$

Wie viele junge Hasenpaare entstehen während dem n -ten Zeitschritt? Laut dem Fibonacci-Modell erzeugt jedes *erwachsene* Paar genau ein junges Hasenpaar (die Jungtiere zum Zeitpunkt $n - 1$ erzeugen im ersten Lebensmonat noch keinen Nachwuchs). Also gilt

$$N_n = N_{n-1} + \text{Anzahl Hasenpaare, die zum Zeitpunkt } n - 1 \text{ bereits erwachsen sind.}$$

Welche Hasenpaare sind zum Zeitpunkt $n - 1$ erwachsen? Alle, die es zum Zeitpunkt $n - 2$ schon gab. Somit folgt die rekursive Formel:

$$(1.8) \quad N_n = N_{n-1} + N_{n-2}, \quad n = 2, 3, 4, \dots, \quad (N_0 = N_1 = 1).$$

Es folgt die berühmte Fibonaccifolge:

$$1, 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, 89, 144, \dots$$

Wir bemerken, dass in diesem Modell, im Gegensatz zu den vorherigen Wachstumsmodellen, die Berechnung des neuen Wertes N_n in der Formel (1.8) zwei frühere Werte benötigt (also nicht nur einen Wert).

1.3.2 Explizite Berechnungsformel

Wir untersuchen die Rekursion (1.8) zunächst grafisch. Dazu tragen wir für jedes n den Punkt mit den Koordinaten (N_{n-1}, N_n) in ein Koordinatensystem ein; siehe Abbildung 1.5. Wir sehen, dass sich die Punkte in Abbildung 1.5 mit zunehmendem n immer deutlicher auf einer Geraden durch den Nullpunkt befinden. Daraus folgt, dass

$$N_n \approx \rho N_{n-1},$$

wo ρ die Steigung dieser Geraden ist. Die Überlegungen in Abschnitt 1.2 legen daher die Vermutung nahe, dass die Fibonaccizahlen, zumindest näherungsweise, einem exponentiellen Wachstumsgesetz folgen. Wir machen deshalb den folgenden Ansatz für eine explizite Formel von N_n :

$$N_n = ab^n,$$

mit zu bestimmenden Konstanten a, b . Einsetzen in (1.8) ergibt:

$$ab^n = ab^{n-1} + ab^{n-2}.$$

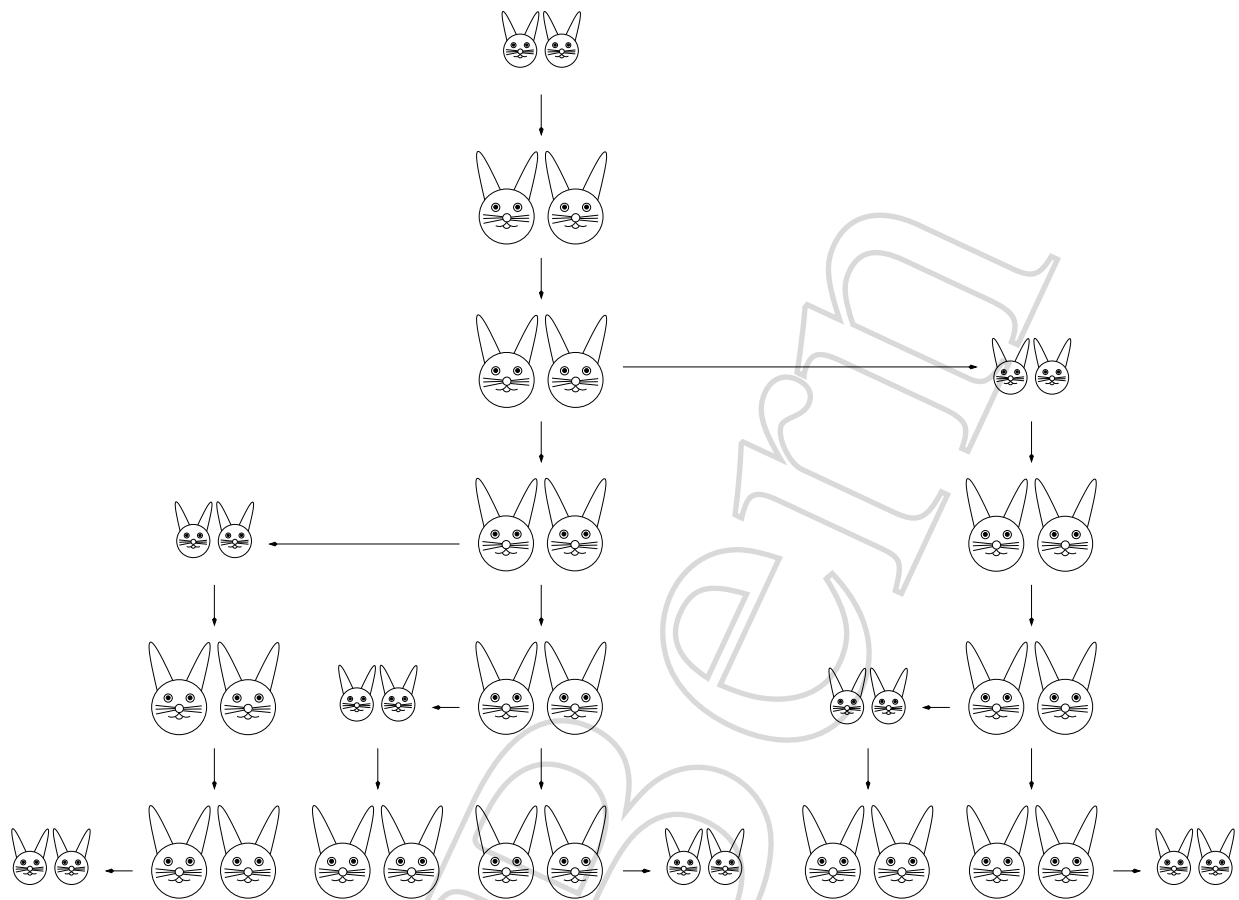
Wir kürzen den Faktor a und formen passend um:

$$b^{n-2} (b^2 - b - 1) = 0.$$

Diese Gleichung ist genau dann erfüllt (für $n > 2$), wenn

$$(1.9) \quad b = 0 \quad \text{oder} \quad b^2 - b - 1 = 0.$$

1 DISKRETE WACHSTUMSMODELLE



Wir sind an einer Lösung $b \neq 0$ interessiert, d.h. wir konzentrieren uns hier auf die zweite der obigen Gleichungen. Dies ist eine quadratische Gleichung mit den zwei Lösungen¹

$$(1.10) \quad b_1 = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5}, \quad b_2 = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5}.$$

Wir erhalten also zwei verschiedene mögliche Lösungen der Fibonaccifolge:

$$\begin{aligned} \tilde{N}_n &= a_1 b_1^n = a_1 \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5} \right)^n, \\ \hat{N}_n &= a_2 b_2^n = a_2 \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5} \right)^n. \end{aligned}$$

Sind dies tatsächlich Lösungsformeln für (1.8)? Zunächst bemerken wir, dass die Fibonaccifolge eindeutig definiert ist, und sich daher eigentlich nicht zwei Lösungsformeln ergeben können. Betrachten wir die Formel für $\tilde{N}_n$, so soll gelten $\tilde{N}_0 = 1$. Dies führt auf $a_1 = 1$. Aber dann gilt $\tilde{N}_1 = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5} \neq 1$, d.h., für $n = 1$ ist die Formel bereits unrichtig. Gleiches beobachten wir für die zweite Lösungsformel.

Nun bemerken wir aber, dass die Summe $N_n = \tilde{N}_n + \hat{N}_n$ zweier Lösungen von (1.8) ebenfalls eine Lösung ist. In der Tat gilt

$$\begin{aligned} N_n &= \tilde{N}_n + \hat{N}_n \\ &= (\tilde{N}_{n-1} + \tilde{N}_{n-2}) + (\hat{N}_{n-1} + \hat{N}_{n-2}) \\ &= \underbrace{(\tilde{N}_{n-1} + \hat{N}_{n-1})}_{=N_{n-1}} + \underbrace{(\tilde{N}_{n-2} + \hat{N}_{n-2})}_{=N_{n-2}}, \end{aligned}$$

d. h., N_n ist Lösung von (1.8). Zusammenfassend haben wir die folgende Lösungsformel:

$$(1.11) \quad N_n = a_1 b_1^n + a_2 b_2^n.$$

Die Konstanten a_1 und a_2 ergeben sich aus $N_0 = N_1 = 1$. Es soll gelten

$$\begin{aligned} 1 &= N_0 = a_1 + a_2 \\ 1 &= N_1 = a_1 b_1 + a_2 b_2. \end{aligned}$$

Die erste Gleichung impliziert $a_2 = 1 - a_1$. Somit können wir a_2 in der zweiten Gleichung ersetzen:

$$1 = a_1 b_1 + (1 - a_1) b_2.$$

Es folgt

$$a_1 = \frac{1 - b_2}{b_1 - b_2} = \frac{1 - \frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5}}{-\sqrt{5}} = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{\sqrt{5}} \right),$$

¹Allgemein hat die quadratische Gleichung $x^2 + px + q = 0$ die beiden Lösungen $x_{1,2} = -\frac{p}{2} \mp \sqrt{\frac{p^2}{4} - q}$.

und

$$a_2 = 1 - a_1 = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{1}{\sqrt{5}} \right).$$

Daher,

$$N_n = \frac{1}{2} \left(1 - \frac{1}{\sqrt{5}} \right) \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5} \right)^n + \frac{1}{2} \left(1 + \frac{1}{\sqrt{5}} \right) \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5} \right)^n.$$

Wie verhält sich N_n nach vielen Monaten (d.h. für grosses n)? Um diese Frage zu beantworten, schreiben wir die Formel (1.11) etwas um:

$$N_n = a_1 b_1^n + a_2 b_2^n = b_2^n \left(a_1 \left(\frac{b_1}{b_2} \right)^n + a_2 \right).$$

Ausrechnen ergibt $b_1/b_2 \approx -0.3820$. Für grosse n gilt dann $(b_1/b_2)^n \approx 0$, d.h.,

$$N_n \approx a_2 b_2^n = \frac{1}{2} \left(1 + \frac{1}{\sqrt{5}} \right) \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5} \right)^n.$$

Dies bestätigt unsere anfängliche Vermutung, dass die Fibonaccifolge asymptotisch exponentiell zunimmt. Die Rate (für grosse n) beträgt

$$r_n \approx b_2 - 1 = \left(\frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5} \right) - 1 = 61.803\%.$$

1.3.3 Fibonaccizahlen in Natur und Kunst

Fibonaccizahlen treten an verschiedensten Stellen in der Natur auf. Beispielsweise lassen sich im Aufbau von zahlreichen Blüten oder Baumzapfen, oder bei der Anordnung von Zweigen gewisser Pflanzen die Fibonaccizahlen auffinden. Betrachten wir zum Beispiel eine Sonnenblumenblüte, so sehen wir ineinander verschachtelte Spiralen (im Uhr- und Gegenuhrzeigersinn), die aus dem Zentrum nach aussen zeigen; siehe Abbildung 1.6. Obwohl die Anzahl der Spiralen ändern kann, ist ihre Anzahl immer eine Fibonaccizahl. Auch im Tierreich wurde die Fibonaccifolge aufgefunden. Abbildung 1.7 (linkes Bild) zeigt die Schale eines Nautilus. Das rechte Bild illustriert, wie deren Aufbau mit den Fibonaccizahlen zusammenhängt (die Seitenlängen der verschachtelten Quadrate folgen der Fibonaccifolge).

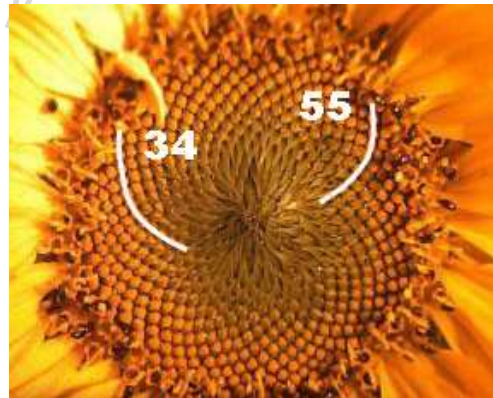


Abbildung 1.6: Verschachtelte Spiralen bei der Sonnenblume.

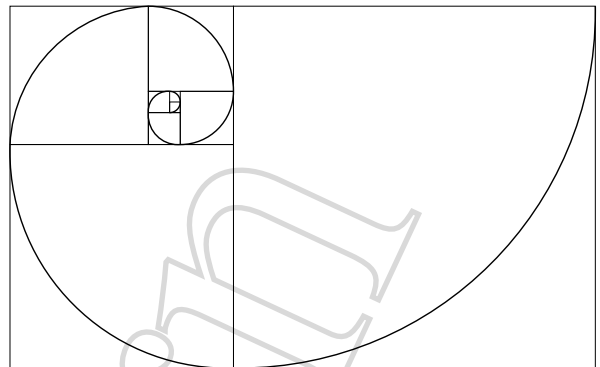


Abbildung 1.7: Nautilus und Fibonaccizahlen.

Die Zahl $\left(\frac{1}{2}(1 + \sqrt{5})\right)^{-1} = \frac{1}{2}(\sqrt{5} - 1)$, die für grosse n immer mehr dem Verhältnis N_{n-1}/N_n von aufeinanderfolgenden Fibonaccizahlen entspricht, heisst auch *goldener Schnitt*. Diese Zahl wird oft als Längenverhältnis in der Kunstmalerei oder Architektur verwendet (zum Beispiel beim Einteilen von Himmel und Land bei einem Landschaftsbild) und führt zu Kunst- oder Bauwerken, die für das menschliche Auge als besonders harmonisch gelten.

1.4 Etwas Matrizenrechnung

In der Entwicklung einer Population oder, allgemeiner, eines biologischen Systems, spielen oftmals viele verschiedenen Faktoren eine Rolle. Ausserdem kommt es häufig vor, dass man nicht nur eine Grösse, sondern mehrere gleichzeitig beschreiben möchte, oder dass Grössen zu einem Zeitpunkt von mehreren Grössen in den vorhergehenden Zeitpunkten abhängen. So benötigen wir beispielsweise Daten aus zwei vorhergehenden Zeitpunkten zur Berechnung von N_n in (1.8).

Um verschiedene Grössen zusammenzufassen und gemeinsam kontrollieren zu können, bietet sich die Matrizen- und Vektorrechnung als nützliches Werkzeug an.

1.4.1 Matrizen und Vektoren

Wir definieren eine **Matrix** als einen *rechteckigen Block* von Zahlen, der aus einer Anzahl m von Zeilen und n Spalten besteht; Das Paar $m \times n$ nennen wir das Format der Matrix. Ein Beispiel einer 4×3 -Matrix ist

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 3 & 4 & -1 \\ -1 & 2 & 0 \\ -3 & 11 & 4.3 \\ 4 & -12 & 0 \end{pmatrix}.$$

Um über die einzelnen Einträge einer Matrix sprechen zu können, bezeichnen wir den Eintrag in der i -ten Zeile und j -ten Spalte einer Matrix $\mathbf{A}$ mit $A_{i,j}$. Im obigen Beispiel wäre also

$$A_{2,3} = 0, \quad A_{4,1} = 4, \quad A_{3,3} = 4.3, \quad \text{etc.}$$

Allgemein lässt sich eine $m \times n$ -Matrix also wie folgt schreiben:

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} A_{1,1} & A_{1,2} & A_{1,3} & \cdots & A_{1,n} \\ A_{2,1} & A_{2,2} & A_{2,3} & \cdots & A_{2,n} \\ A_{3,1} & A_{3,2} & A_{3,3} & \cdots & A_{3,n} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ A_{m,1} & A_{m,2} & A_{m,3} & \cdots & A_{m,n} \end{pmatrix}.$$

Ein **Vektor** ist hier eine Matrix, die aus lediglich einer Spalte besteht:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \\ v_3 \\ \vdots \\ v_m \end{pmatrix}.$$

Hier lassen wir den zweiten Index (Spalte) beim Bezeichnen der Einträge weg. Es sei bemerkt, dass wir Matrizen üblicherweise mit Grossbuchstaben schreiben, während Vektoren durch Kleinbuchstaben dargestellt werden.

Basierend auf dem Satz von Pythagoras führen wir noch die Länge (auch Euklidische Norm) eines Vektors ein:

$$\|\mathbf{v}\| = \sqrt{v_1^2 + v_2^2 + v_3^2 + \cdots + v_m^2}.$$

Die Länge des Vektors $\mathbf{v} = \begin{pmatrix} 2 \\ -2 \\ 1 \end{pmatrix}$ ist also $\|\mathbf{v}\| = \sqrt{2^2 + (-2)^2 + 1^2} = \sqrt{9} = 3$.

Mit Hilfe der Norm lässt sich jeder Vektor $\mathbf{v}$ auf die Länge 1 *normieren*, indem man ihn mit dem Faktor $\frac{1}{\|\mathbf{v}\|}$ multipliziert. Dadurch wird lediglich die Länge eines Vektors verändert, während seine Richtung und Orientierung dieselben bleiben. Im vorherigen Beispiel hat somit der Vektor

$$(1.12) \quad \frac{\mathbf{v}}{\|\mathbf{v}\|} = \frac{1}{3} \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{2}{3} \\ -\frac{2}{3} \\ \frac{1}{3} \end{pmatrix},$$

die Länge 1 und die gleiche Richtung und Orientierung wie der ursprüngliche Vektor $\mathbf{v}$.

Vektoren können auch grafisch dargestellt werden. Dazu identifizieren wir beispielsweise die Einträge eines Vektors mit den Koordinaten eines Punktes im Raum. Der Vektor zeigt dann vom Nullpunkt zu diesem Punkt und wird *Ortsvektor* für diesen Punkt genannt; siehe Abbildung 1.8.

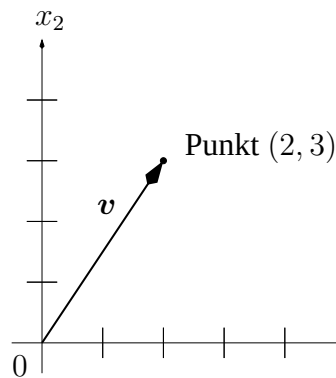


Abbildung 1.8: Darstellung des Vektors $v = \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \end{pmatrix}$ im zweidimensionalen Koordinatensystem.

1.4.2 Rechnen mit Matrizen

Matrizen und Vektoren können elementweise addiert und subtrahiert werden. Natürlich müssen sie dazu dasselbe Format haben:

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 3 & -2 & 0 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 3 & 0 & 2 \\ -1 & -2 & 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 4 & 2 & 7 \\ 2 & -4 & 3 \end{pmatrix},$$

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 3 & -2 & 0 \end{pmatrix} - \begin{pmatrix} 3 & 0 & 2 \\ -1 & -2 & 3 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 & 2 & 3 \\ 4 & 0 & -3 \end{pmatrix}.$$

Matrizen lassen sich auch mit einem beliebigen Faktor multiplizieren. Dies geschieht wiederum elementweise:

$$2 \cdot \begin{pmatrix} 1 & 2 & 5 \\ 3 & -2 & 0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 2 & 4 & 10 \\ 6 & -4 & 0 \end{pmatrix}.$$

Etwas komplizierter ist die Multiplikation zweier Matrizen. Betrachten wir dazu zunächst die Multiplikation einer Matrix A , die nur aus einer Zeile besteht mit einer Matrix B , die nur eine Spalte hat. Das Resultat ist eine Zahl und wird wie folgt berechnet:

$$(1.13) \quad A \cdot B = \begin{pmatrix} A_{1,1} & A_{1,2} & A_{1,3} & \cdots & A_{1,n} \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} B_{1,1} \\ B_{2,1} \\ B_{3,1} \\ \vdots \\ B_{n,1} \end{pmatrix}$$

$$= A_{1,1}B_{1,1} + A_{1,2}B_{2,1} + A_{1,3}B_{3,1} + \cdots + A_{1,n}B_{n,1}.$$

So erhalten wir beispielsweise

$$\begin{pmatrix} 2 & 3 & 0 & -1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 4 \\ -5 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix} = 2 \cdot 4 + 3 \cdot (-5) + 0 \cdot 1 + (-1) \cdot 1 = 8 + (-15) + 0 + (-1) = -8.$$

Allgemeiner ist nun die Multiplikation zweier Matrizen A, B wie folgt definiert: Der Eintrag im Matrixprodukt $A \cdot B$ in der i -ten Zeile und j -ten Spalte ist gegeben durch die Multiplikation der i -ten Zeile von A mit der j -ten Spalte von B nach der Regel (1.13).

Beispiel 1.14 Wie lautet das Matrixprodukt von

$$\begin{pmatrix} 2 & -1 & 0 \\ 1 & 1 & 4 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 2 & 2 & -1 \\ 3 & -1 & 0 \\ 0 & 3 & 5 \end{pmatrix} = ?$$

Um den Eintrag in der ersten Zeile und ersten Spalte des obigen Produktes auszurechnen, multiplizieren wir die erste Zeile der ersten Matrix mit der ersten Spalte der zweiten Matrix nach Regel (1.13):

$$(2 \quad -1 \quad 0) \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \\ 0 \end{pmatrix} = 2 \cdot 2 + (-1) \cdot 3 + 0 \cdot 0 = 4 - 3 + 0 = 1.$$

Nach dem gleichen Prinzip berechnen sich die anderen Einträge des Matrixprodukts.

Eintrag 1. Zeile / 2. Spalte:

$$(2 \quad -1 \quad 0) \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -1 \\ 3 \end{pmatrix} = 2 \cdot 2 + (-1) \cdot (-1) + 0 \cdot 3 = 4 + 1 + 0 = 5.$$

Eintrag 1. Zeile / 3. Spalte:

$$(2 \quad -1 \quad 0) \cdot \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \\ 5 \end{pmatrix} = -2.$$

Eintrag 2. Zeile / 1. Spalte:

$$(1 \quad 1 \quad 4) \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ 3 \\ 0 \end{pmatrix} = 5.$$

Eintrag 2. Zeile / 2. Spalte:

$$(1 \quad 1 \quad 4) \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -1 \\ 3 \end{pmatrix} = 13.$$

Eintrag 2. Zeile / 3. Spalte:

$$(1 \quad 1 \quad 4) \cdot \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \\ 5 \end{pmatrix} = 19.$$

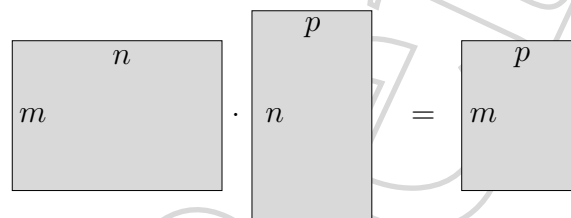
Also erhalten wir:

$$\begin{pmatrix} 2 & -1 & 0 \\ 1 & 1 & 4 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 2 & 2 & -1 \\ 3 & -1 & 0 \\ 0 & 3 & 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 5 & -2 \\ 5 & 13 & 19 \end{pmatrix}.$$

□

Wir halten die folgenden Regeln für die Matrixmultiplikation zweier Matrizen A und B fest:

1. Das Produkt $A \cdot B$ kann nur dann berechnet werden, wenn A gleich viele Spalten wie B Zeilen hat. Sonst ist das Produkt nicht definiert.
2. Die Produktmatrix hat das Format (Anzahl Zeilen von A) $\times$ (Anzahl Spalten von B). Schematisch:



3. Im Allgemeinen gilt $A \cdot B \neq B \cdot A$, das heisst, die Faktoren bei der Matrixmultiplikation sind üblicherweise *nicht* vertauschbar. Beispiel:

$$\begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -1 & 4 \\ -1 & 10 \end{pmatrix}, \quad \text{aber} \quad \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 3 & 4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 7 & 10 \\ 2 & 2 \end{pmatrix}.$$

4. Es gilt

$$(1.15) \quad (\alpha A) \cdot B = A \cdot (\alpha B) = \alpha(A \cdot B),$$

wo α eine beliebige Zahl sein darf. Weiter haben wir

$$(A + B) \cdot C = A \cdot C + B \cdot C$$

und

$$(1.16) \quad (A \cdot B) \cdot C = A \cdot (B \cdot C),$$

wobei C eine beliebige Matrix sein kann, deren Format so ist, dass die obigen Matrixmultiplikationen definiert sind.

Die Multiplikation einer Matrix mit einem Vektor ist durch die Matrixmultiplikation definiert, wobei der Vektor als Matrix mit nur einer Spalte aufgefasst wird. Das Resultat ist immer ein Vektor:

$$\begin{pmatrix} 3 & 3 \\ 2 & -1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 1 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 3 \cdot 1 + 3 \cdot 2 \\ 2 \cdot 1 + (-1) \cdot 2 \\ 1 \cdot 1 + 1 \cdot 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 9 \\ 0 \\ 3 \end{pmatrix}.$$

Beispiel 1.17 Wir betrachten die Matrix

$$A = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Multiplizieren dieser Matrix mit dem Vektor $\begin{pmatrix} 2 \\ -5 \end{pmatrix}$ ergibt

$$A \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 5 \\ 2 \end{pmatrix}.$$

Erneutes Multiplizieren der Matrix A mit diesem Resultat führt zu

$$A \cdot (A \cdot v) = A \cdot \begin{pmatrix} 5 \\ 2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 \\ 5 \end{pmatrix}.$$

Mit Verweis auf (1.16) kann dies auch anders berechnet werden:

$$A \cdot (A \cdot v) = (A \cdot A) \cdot v = A^2 \cdot v.$$

Es gilt

$$A^2 = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix}$$

und daher

$$A^2 \cdot v = \begin{pmatrix} -1 & 0 \\ 0 & -1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} 2 \\ -5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -2 \\ 5 \end{pmatrix}.$$

In beiden Fällen erhalten wir dasselbe Resultat. □

1.5 Die Fibonacci-Folge II

Die Fibonacci-Folge soll im Zusammenhang mit Matrizen nochmals betrachtet werden. Zunächst erinnern wir uns an die Definition,

$$N_n = N_{n-1} + N_{n-2}, \quad N_0 = N_1 = 1.$$

Wir erweitern diese Rechenvorschrift um eine scheinbar redundante Zeile und fassen in Vektorform zusammen:

$$\begin{pmatrix} N_n \\ N_{n-1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} N_{n-1} + N_{n-2} \\ N_{n-1} \end{pmatrix}.$$

Nach den Regeln der Matrixmultiplikation können wir auch schreiben:

$$\begin{pmatrix} N_n \\ N_{n-1} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} N_{n-1} \\ N_{n-2} \end{pmatrix}.$$

Nun führen wir für jedes $n \geq 1$ den Vektor

$$\mathbf{v}_n = \begin{pmatrix} N_{n-1} \\ N_n \end{pmatrix}$$

ein. Ausserdem,

$$(1.18) \quad \mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Damit lässt sich die Fibonacci-Folge auch wie folgt beschreiben:

$$(1.19) \quad \mathbf{v}_n = \mathbf{A} \cdot \mathbf{v}_{n-1}, \quad n = 1, 2, 3, \dots,$$

mit Anfangsvektor

$$\mathbf{v}_0 = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_0 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Eine direkte Berechnungsformel ergibt sich nun sofort durch sukzessives Anwenden dieser Rekursionvorschrift:

$$\mathbf{v}_n = \mathbf{A} \cdot \mathbf{v}_{n-1} = \mathbf{A}^2 \cdot \mathbf{v}_{n-2} = \mathbf{A}^3 \cdot \mathbf{v}_{n-3} = \dots = \mathbf{A}^n \cdot \mathbf{v}_0.$$

Es gilt:

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} 2 \\ 1 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_2 = \begin{pmatrix} 3 \\ 2 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_3 = \begin{pmatrix} 5 \\ 3 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_4 = \begin{pmatrix} 8 \\ 5 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_5 = \begin{pmatrix} 13 \\ 8 \end{pmatrix}, \mathbf{v}_6 = \begin{pmatrix} 21 \\ 13 \end{pmatrix}, \dots$$

Wie erwartet, sehen wir sowohl in der ersten als auch in der zweiten Komponente der Vektoren die Glieder der Fibonacci-Folge.

Zeichnen wir die obigen Vektoren, wie in Abbildung 1.8 gezeigt, in ein Koordinatensystem ein, so erhalten wir im wesentlichen Abbildung 1.5. Insbesondere liegen die Endpunkte der Vektoren für wachsende Iterationszahl n immer mehr auf einer Geraden durch den Nullpunkt. Das bedeutet: Die Vektoren $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots$ zeigen für steigendes n immer mehr in eine feste Richtung, d.h., sie werden immer mehr parallel zueinander. Wir können dies auch dadurch erkennen, dass wir die Vektoren der Folge $\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \mathbf{v}_3, \dots$ auf die Länge 1 normieren (wie in (1.12) gezeigt). Dies resultiert in

$$(1.20) \quad \begin{aligned} \frac{\mathbf{v}_1}{\|\mathbf{v}_1\|} &= \begin{pmatrix} 0.89443 \\ 0.44721 \end{pmatrix}, & \frac{\mathbf{v}_2}{\|\mathbf{v}_2\|} &= \begin{pmatrix} 0.83205 \\ 0.55470 \end{pmatrix}, & \frac{\mathbf{v}_3}{\|\mathbf{v}_3\|} &= \begin{pmatrix} 0.85749 \\ 0.51450 \end{pmatrix}, \\ \frac{\mathbf{v}_4}{\|\mathbf{v}_4\|} &= \begin{pmatrix} 0.84800 \\ 0.53000 \end{pmatrix}, & \frac{\mathbf{v}_5}{\|\mathbf{v}_5\|} &= \begin{pmatrix} 0.85166 \\ 0.52410 \end{pmatrix}, & \frac{\mathbf{v}_6}{\|\mathbf{v}_6\|} &= \begin{pmatrix} 0.85027 \\ 0.52635 \end{pmatrix}, \dots \end{aligned}$$

Es wird ersichtlich, dass die normierte Vektorfolge gegen einen Vektor

$$\hat{\mathbf{v}} = \begin{pmatrix} 0.85 \dots \\ 0.52 \dots \end{pmatrix}$$

konvergiert, der die angestrebte *stabile Richtung* der Folge v_1, v_2, v_3 beschreibt. Für jede genügend grosse Iterationszahl n ist somit der Vektor v_n ein (ungefähres) skalares Vielfaches von $\hat{v}$. Wir können daher schreiben

$$(1.21) \quad v_n \approx \alpha_n \cdot \hat{v},$$

wo α_n (oder manchmal auch $-\alpha_n$) die Länge $\|v_n\|$ von v_n ist. Hier erinnern wir uns, dass die Länge von $\hat{v}$ gleich 1 ist. Für unsere weiteren Betrachtungen ersetzen wir " $\approx$ " in (1.21) durch " $=$ " mit der Begründung, dass die Näherung für ansteigende n immer mehr zur Gleichheit wird (die Gleichheit gilt aber eigentlich nur im Grenzfalle $n \rightarrow \infty$).

Unser Ziel ist es nun, den Richtungsvektor $\hat{v}$ direkt aus der Matrix A zu gewinnen, ohne die normierte Vektorfolge (1.20) zu betrachten. Wir beginnen mit Einsetzen von (1.21) in (1.19). Mit

$$v_n = \alpha_n \cdot \hat{v}, \quad v_{n-1} = \alpha_{n-1} \cdot \hat{v},$$

erhalten wir

$$A \cdot (\alpha_{n-1} \cdot \hat{v}) = \alpha_n \cdot \hat{v}.$$

Aus (1.15) folgt, dass $A \cdot (\alpha_{n-1} \cdot \hat{v}) = \alpha_{n-1} \cdot (A \cdot \hat{v})$, und daher

$$\alpha_{n-1} \cdot (A \cdot \hat{v}) = \alpha_n \cdot \hat{v},$$

und somit

$$A \cdot \hat{v} = \frac{\alpha_n}{\alpha_{n-1}} \cdot \hat{v}.$$

Da weder das Produkt $A \cdot \hat{v}$ noch der Vektor $\hat{v}$ von n abhängen, muss auch der Quotient $\frac{\alpha_n}{\alpha_{n-1}}$ unabhängig von der Iterationszahl n und somit für alle n gleich sein (natürlich bemerken wir hier, dass dies wegen des obigen Ersetzens von $\approx$ durch $=$ eigentlich nur näherungsweise zutrifft). Wir führen für α_n/α_{n-1} eine neue (für alle n gleichwertige) Zahl ein:

$$(1.22) \quad \lambda = \frac{\alpha_n}{\alpha_{n-1}}.$$

Es gilt also

$$(1.23) \quad \boxed{A \cdot \hat{v} = \lambda \cdot \hat{v}}.$$

Aus den obigen Überlegungen wissen wir, dass Vektoren $\hat{v}$ und Zahlen λ , die die Gleichung (1.23) erfüllen, für das asymptotische Verhalten der Iteration (1.19) eine wichtige Rolle spielen. Wir nennen diese Grössen **Eigenvektoren** resp. **Eigenwerte** der Matrix A . Hierbei bemerken wir, dass der Nullvektor (Vektor, der nur Nullen als Komponenten hat) kein Eigenvektor ist; Eigenwerte dürfen allerdings Null sein.

Wir halten die folgenden wichtigen Tatsachen fest:

- Die Gleichung (1.23) ist nur für quadratische² Matrizen sinnvoll (warum?).

²Eine quadratische Matrix ist eine Matrix, die gleich viele Zeilen wie Spalten hat.

- Eine Matrix kann mehrere verschiedene Eigenwerte λ haben (maximal so viele wie die Matrix Zeilen resp. Spalten hat).
- Für jeden Eigenwert gibt es Eigenvektoren, die entweder nur eine oder sogar verschiedene Richtungen haben können. Es gibt maximal so viele verschiedene Richtungen, wie es Zeilen resp. Spalten in der Matrix hat.
- Ist ein Vektor v ein Eigenvektor, so ist auch jedes beliebige skalare Vielfache $\beta \cdot v$ (wo β eine beliebige, von Null verschiedene, Zahl ist) dieses Vektors ein Eigenvektor.

Beispiel 1.24 Wir suchen die Eigenvektoren und Eigenwerte der Matrix (1.18). Ziel ist es also, Vektoren $\hat{v} = \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix}$ und Zahlen λ zu finden, für die gilt

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix} = \lambda \begin{pmatrix} v_1 \\ v_2 \end{pmatrix},$$

oder als Gleichungssystem geschrieben:

$$(1.25) \quad \begin{aligned} v_1 + v_2 &= \lambda v_1 \\ v_1 &= \lambda v_2. \end{aligned}$$

Wir setzen die zweite Gleichung in die erste ein und erhalten

$$\lambda v_2 + v_2 = \lambda^2 v_2.$$

Also gilt

$$v_2(\lambda^2 - \lambda - 1) = 0.$$

Diese Gleichung ist genau dann erfüllt, wenn

$$(1.26) \quad \bigcirc v_2 = 0 \quad \text{oder} \quad \lambda^2 - \lambda - 1 = 0.$$

Die zweite Gleichung kennen wir bereits von (1.9) – (1.10). Sie hat die zwei Lösungen

$$\lambda_1 = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{5}, \quad \lambda_2 = \frac{1}{2} + \frac{1}{2}\sqrt{5}.$$

Dies sind die Eigenwerte der Matrix A .

Welches sind die Eigenvektoren? Betrachten wir den Eigenwert λ_1 . Setzen wir ihn in das Gleichungssystem (1.25) ein, so ist die zweite Gleichung in (1.26) erfüllt. Wir können also v_2 beliebig wählen, z. B. $v_2 = 1$. Dann erhalten wir sofort aus der zweiten Gleichung in (1.25):

$$v_1 = \lambda_1 v_2 = \lambda_1.$$

Der zu λ_1 gehörige Eigenvektor ist also gegeben durch

$$\hat{v}_1 = \begin{pmatrix} \lambda_1 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -0.6180 \dots \\ 1 \end{pmatrix}.$$

Genau gleich finden wir den zu λ_2 gehörigen Eigenvektor

$$\hat{v}_2 = \begin{pmatrix} \lambda_2 \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.6180 \\ 1 \dots \end{pmatrix}.$$

Ausserdem sind beliebige Vielfache dieser Vektoren ebenfalls Eigenvektoren (zu jeweils denselben Eigenwerten λ_1, λ_2). Normieren wir die Eigenvektoren auf Länge 1, so gilt:

$$\frac{\hat{v}_1}{\|\hat{v}_1\|} = \begin{pmatrix} -0.5257\dots \\ 0.8506\dots \end{pmatrix}, \quad \frac{\hat{v}_2}{\|\hat{v}_2\|} = \begin{pmatrix} 0.8506\dots \\ -0.52573\dots \end{pmatrix}.$$

□

Bemerkung 1.27 Die Tatsache, dass wir für die Matrix A in (1.18) Eigenvektoren mit zwei verschiedenen Richtungen finden können, legt den Verdacht nahe, dass es für die Iteration (1.19) zwei verschiedene Richtungen gibt, entlang derer sie sich stabilisiert. Falls es tatsächlich zwei solche stabile Richtungen gibt, hängt die von einer Folge angestrebte Richtung vom Startvektor der Iteration ab.

- Für den Startvektor $v_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \end{pmatrix}$ sehen wir aus Abbildung 1.5, dass sich die Vektoren $v_1, v_2, \dots$ in Richtung des zum zweiten Eigenwert λ_2 gehörigen Eigenvektors bewegen.
- Wählen wir als Startvektor $v_0 = \begin{pmatrix} \lambda_1 \\ 1 \end{pmatrix}$, so sehen wir in Abbildung 1.9, dass die erste Eigenrichtung angestrebt wird.

Somit treten also tatsächlich für die Iteration (1.19), abhängig vom Startvektor der Iteration, zwei verschiedene Stabilisierungsrichtungen auf.

Bemerkung 1.28 Obwohl es für die Iteration (1.19) zwei mögliche Stabilisierungsrichtungen gibt, lässt sich zeigen, dass die Folge von Vektoren $v_1, v_2, \dots$ für *fast alle* Startvektoren v_0 die Richtung $\hat{v}_2$ des zum zweiten Eigenwert λ_2 gehörigen Eigenvektors anstrebt. Dies hängt damit zusammen, dass

$$|\lambda_2| > |\lambda_1|$$

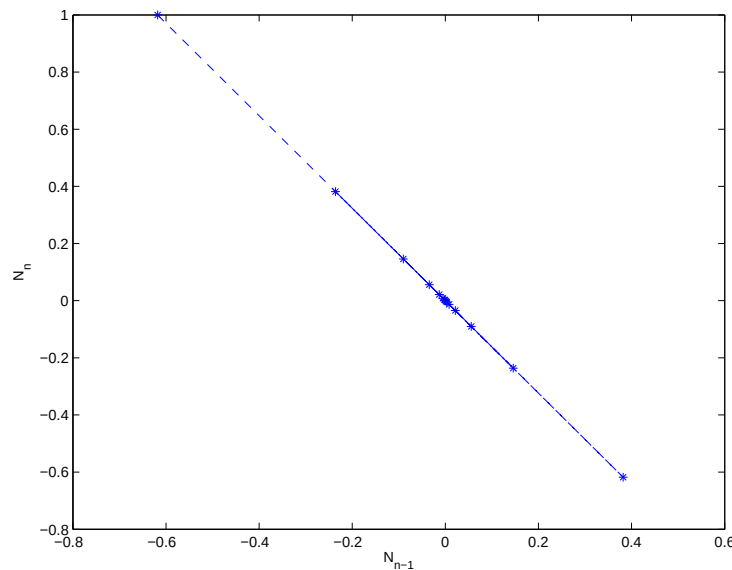
ist³. Wir sagen, dass λ_2 ein *dominanter Eigenwert* und der zugehörige Eigenvektor ein *dominanter Eigenvektor* ist.

³Für eine Zahl $|x|$ bedeutet hier $|x|$ der *absolute Betrag* einer Zahl x :

$$|x| = \begin{cases} x & \text{falls } x \geq 0 \\ -x & \text{falls } x < 0 \end{cases}.$$

Für komplexe Zahlen $z = a + ib$ (wobei a, b reell sind), lässt sich dieser Begriff verallgemeinern:

$$|z| = \sqrt{a^2 + b^2}.$$

Abbildung 1.9: Verlauf der Folge (1.19) mit Startvektor $\begin{pmatrix} 1 \\ -\lambda_1 \end{pmatrix}$.

Ganz allgemein gilt *häufig* (nicht immer) für Matrix-Vektor-Iterationen der Form (1.19), dass diese sich für *fast alle* Startvektoren v_0 entlang des dominanten Eigenvektors stabilisieren (also entlang des Eigenvektors der zum Eigenwert mit dem grössten Betrag gehört).

1.6 Alterstrukturen und Wachstum mit Leslie-Matrizen

1.6.1 Ein einfaches Kormoranenmodell⁴

Im Jahre 1970 lebten rund 450 Kormorane in der Schweiz. Für 1992 wurde ihr Januarbestand von der Vogelwarte Sempach auf über 8400 geschätzt. Es war nur eine Frage der Zeit, bis die Kormorane auch in der Schweiz ansässig wurden. Seit einigen Jahren leben Kormorane das ganze Jahr an einigen Orten im Schweizer Mittelland und pflanzen sich auch fort. Das Wachstum der Kormoranenpopulation hat nun zwei Ursachen, Zuwanderung und Vermehrung der zugewanderten Tiere. Der einst schützenswerte Vogel wird stellenweise zu einem Problemfall. Die Kormorane fischen beispielsweise den Lindtkanal leer. Folglich gibt es einen Interessenkonflikt unter Naturschützern zwischen jenen, welche die Fische und jenen, welche die Vögel schützen möchten. Das Zusammenwirken von Einwanderung und Vermehrung lässt sich anhand eines stark vereinfachten mathematischen Modells untersuchen; siehe [20].

Populationsdynamik lässt sich im Realexperiment nur beschränkt untersuchen, da die interessanten Parameter nicht willkürlich veränderbar sind. Mathematische Modellbildung gestattet zu

⁴Dieser Abschnitt folgt [20].

studieren, wie sich verschiedene Parameter auf die Entwicklung von Modellpopulationen auswirken. Allerdings stellt sich dann die Frage, inwiefern Schlüsse, die in der Modellsituation gezogen wurden, auch die Realsituation betreffen. Folgerungen aus dem Modell können aber Hinweise geben, in welche Richtung die Wildbiologen ihre Aufmerksamkeit lenken sollten. Bei der Modellbildung tritt eine beträchtliche Abstraktion auf. Das spezifische Verhalten der Kormorane ist für uns nur insofern von Belang, als diese Vögel von Natur aus umherziehen, seit einiger Zeit aber sesshaft werden und sich an ihren Standorten vermehren. Das Beuteverhalten betrachten wir hier nicht. Wir gehen davon aus, dass sich die Vermehrung der Kormorane im n -ten Zeitschritt (hier nehmen wir für eine Zeiteinheit ZE gerade die Dauer der Jugendzeit eines Kormorans) *proportional* zur momentanen Populationsgrösse verhält. Ein solches Modell taugt für die grobe Beschreibung der Vermehrung der niedergelassenen Tiere. Allerdings vernachlässigen wir hier die Zuwanderung. Es gilt also:



Abbildung 1.10: Kormorane.

$$(1.29) \quad \begin{aligned} \text{Vermehrung im } n\text{-ten Zeitschritt} &= q \cdot (\text{momentane Population}) \\ N_n - N_{n-1} &= qN_{n-1}, \end{aligned}$$

wobei q ein passender Proportionalitätsfaktor ist. Würden wir eine konstante Zuwanderung miteinbeziehen wollen, so wäre dies eine von der Gesamtpopulation eher unabhängige Zahl m , um die sich die Population in jedem Zeitabschnitt additiv vermehrt:

$$N_n - N_{n-1} = qN_{n-1} + m.$$

Für das Modell (1.29) folgt sofort, dass die Wachstumsrate

$$r_{n-1} = \frac{N_n - N_{n-1}}{N_{n-1}} = q$$

konstant ist. Aus Abschnitt 1.2 wissen wir bereits, dass sich daraus ein exponentielles Wachstumsgesetz ergibt. Es gilt:

$$N_n = N_0(1 + q)^n.$$

Daraus ergibt sich

$$(1.30) \quad N_n = (1 + q)N_{n-1},$$

d.h., $1 + q$ hat die Rolle eines Vermehrungsfaktors in jedem Zeitschritt.

Die Diskussion dieses Modells ist sehr einfach und folgt sowohl intuitiv als auch mathematisch aus (1.30): Das Wachstum hängt wie folgt von der Wachstumsrate ab (vorausgesetzt wird natürlich dass $N_0 > 0$):

- $q = 0$, kein Wachstum, die Population bleibt konstant. Es gilt $N_n = N_{n-1} = N_{n-2} = \dots = N_0$.
- $q > 0$, positives Wachstum. Der Vermehrungsfaktor $1 + q$ in jedem Zeitschritt ist grösser als 1, und die Population wächst exponentiell schnell.
- $-1 < q < 0$: Der Vermehrungsfaktor $1 + q$ in jedem Zeitschritt ist kleiner als 1. Die Population geht exponentiell zurück.

Wir machen nun einen alternativen Ansatz, um die Entwicklung einer Kormoranenpopulation zu beschreiben. Er soll eine Generationenstruktur (Jungtiere und erwachsene Tiere) beinhalten. Wir gehen von den folgenden Annahmen aus:

1. Das Wachstum erfolgt unbeschränkt. Die Ressourcen, Nahrung und Lebensraum stehen in ausreichendem Umfang zur Verfügung. Es gibt keine Rückkoppelungen.
2. Die Population ist in zwei Altersklassen eingeteilt, Jungtiere und erwachsene Tiere.
3. Es werden im Modell nur die weiblichen Tiere betrachtet. Der Zustand der Population wird vollständig durch Paare (j_n, a_n) beschrieben. Mit j_n wird die Anzahl der weiblichen Jungtiere und mit a_n die Zahl der weiblichen erwachsenen Tiere je zum n -ten Zeitpunkt bezeichnet. Es wird weiter angenommen, dass die Gesamtpopulation je zu Hälfte aus Männchen und aus Weibchen besteht.
4. Jedes erwachsene Weibchen hat im Mittel $r > 0$ weibliche Nachkommen pro Zeitschritt, d.h., es gilt:

$$(1.31) \quad j_n = r a_{n-1}.$$

5. Die Chance dafür, dass ein Jungtier einen Zeitschritt überlebt, bezeichnen wir mit p . Hier ist p eine *Wahrscheinlichkeit*, also eine Zahl zwischen 0 und 1 = 100%, die wie folgt verstanden wird: von 100 Tieren überleben durchschnittlich $100 \cdot p$ Tiere. Die entsprechende Überlebenschance für ein erwachsenes Tier ist q ($0 \leq q \leq 1$). Somit haben wir

$$(1.32) \quad a_n = p j_{n-1} + q a_{n-1}.$$

Fassen wir die Gleichungen (1.31) und (1.32) in Vektorform zusammen, so erhalten wir

$$(1.33) \quad \begin{pmatrix} j_n \\ a_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} r a_{n-1} \\ p j_{n-1} + q a_{n-1} \end{pmatrix} = \underbrace{\begin{pmatrix} 0 & r \\ p & q \end{pmatrix}}_{=L} \cdot \begin{pmatrix} j_{n-1} \\ a_{n-1} \end{pmatrix}.$$

Im einem konkreten Beispiel müssen zusätzlich noch die Anfangswerte j_0, a_0 spezifiziert werden. Wie in Abschnitt 1.5 beim Untersuchen der Fibonaccifolge, liegt auch hier ein Wachstumsmodell in Matrixform vor. Der Ansatz, Populationsmodelle in dieser Weise darzustellen, geht unter anderem auf P. H. Leslie [13] zurück. Die Matrix L in der obigen Gleichung nennen wir daher *Leslie-Matrix*.

Für numerische Berechnungen oder Computersimulationen benötigen wir konkrete Werte für die Modellparameter p, q, r . Einige darunter lassen sich durch Feldbeobachtungen eingrenzen:

- Im vierten Lebensjahr wird ein Kormoran fortpflanzungsfähig. Somit muss im hier verwendeten Modell die Länge eines Zeitschrittes 3 Jahre dauern.
- Kormorane legen im Mittel zwischen 3 und 4 Eiern pro Jahr. Die Zahl der weiblichen Nachkommen pro Zeitschritt beträgt somit $4.5 \leq r \leq 6$ (3 bis 4 Eier pro Jahr, d.h. 9 bis 12 Eier pro ZE, davon die Hälfte Weibchen).
- Gemäss Beobachtungen sterben in den ersten drei Lebensjahren rund 36%, 22%, 16% der Kormorane, danach jährlich zwischen 7% und 14% der Weibchen. Für die Überlebenschance der Jungvögel ergibt sich $0.64 \cdot 0.78 \cdot 0.84 \approx 0.42 = 42\%$, d.h., $p = 0.42$, oder gröber gerechnet $1 - 0.36 - 0.22 - 0.16 = 0.26 = 26\%$, d.h. $p = 0.26$. Wir wählen $0.25 \leq p \leq 0.50$.
- Rechnet man mit einer mittleren Lebenserwartung der Kormorane von etwa 3 bis 10 Jahren, so kommt man auf $0.25 \leq q \leq 0.65$ als plausibles Fenster für die Werte von q .

Betrachten wir eine Kormoranenpopulation ohne Zuwachs mit den folgenden Parametern:

$$r = 4.5, \quad p = 0.42, \quad q = 0.60.$$

Die zugehörige Lesliematrix lautet also

$$(1.34) \quad L = \begin{pmatrix} 0 & r \\ p & q \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 & 4.5 \\ 0.42 & 0.6 \end{pmatrix}.$$

Nun wollen wir mit Hilfe des mathematischen Modells einigen interessanten Fragen nachgehen. Natürlich müssen wir hier nochmals unterstreichen, dass das Modell, seiner Einfachheit zufolge, lediglich als Indikator für Voraussagen und entsprechend notwendige Anpassungen gelten kann, nicht aber als vollständige Beschreibung der realen Ereignisse in der Natur.

1. Wächst die Population, bleibt sie konstant, oder stirbt sie gar aus?
2. Stellt sich (vielleicht nach langer Zeit) ein stabiler Zustand ein?

Um Einsicht in die Entwicklung der Population zu gewinnen, bestimmen wir die Eigenwerte und zugehörige Eigenvektoren der Matrix L . Diese können wir von Hand tun oder mit Hilfe eines Computerprogramms. Manche wissenschaftlichen Taschenrechner ermöglichen dies ebenfalls. Wir verwenden die Software MATLAB oder die sehr ähnliche frei verfügbare Software OCTAVE; siehe auch Anhang C. Mit dem Befehl `eig` können Eigenwerte und Eigenvektoren bestimmt werden:

```
octave:1> L = [ 0.00 4.50
               0.42 0.60 ]
```

L =

```
0.00000    4.50000
0.42000    0.60000
```

```
octave:2> [EV, EW] = eig(L)
```

EV =

```
-0.97104   -0.93498
 0.23890   -0.35470
```

EW =

```
-1.10712    0.00000
 0.00000    1.70712
```

Die Diagonalelemente der Matrix EW sind die Eigenwerte von L , und die entsprechenden Spalten von EV enthalten zugehörige Eigenvektoren. Hier erhalten wir also:

1. Eigenwert: $\lambda_1 = -1.10712$, mit zugehörigem (normierten) Eigenvektor

$$\hat{v}_1 = \begin{pmatrix} -0.97104 \\ 0.23890 \end{pmatrix};$$

2. Eigenwert: $\lambda_2 = 1.70712$, mit zugehörigem (normierten) Eigenvektor

$$\hat{v}_2 = \begin{pmatrix} -0.93498 \\ -0.35470 \end{pmatrix}.$$

Wie in unserem Beispiel mit der Fibonaccifolge erwarten wir, dass sich die Iteration (1.33) entlang einer der zwei durch die Eigenvektoren bestimmten Richtungen stabilisiert. Natürlich hängt dies von den Anfangswerten ab. In unserem Kormoranensystem gilt immer $j_0 \geq 0$ und $a_0 \geq 0$. Es lässt sich dann für die Iteration (1.33) leicht zeigen, dass für alle weiteren Zeitpunkte ebenso gilt

$$(1.35) \quad j_n \geq 0, a_n \geq 0, \quad n = 1, 2, 3, \dots$$

Dies lässt sich auch intuitiv mit unserer Vorgehensweise beim Erstellen des mathematischen Modells begründen. Was folgt daraus?

Der Eigenvektor $\hat{v}_1$ enthält eine negative und eine positive Komponente. Würde sich unsere Iteration entlang dieser Richtung stabilisieren, würde dies bedeuten, dass es (zumindest nach vielen Zeitschritten) eine negative Anzahl Jungtiere und eine positive Anzahl erwachsene Tiere gäbe, oder umgekehrt. Dies kann wegen (1.35) für nicht-negative Anfangswerte aber nicht zutreffen. Der Eigenvektor $\hat{v}_1$ scheidet daher als Stabilisierungsrichtung aus.

Nun bemerken wir, dass Vielfache, also auch negative Vielfache, von Eigenvektoren ebenfalls Eigenvektoren zum gleichen Eigenwert sind. Der Eigenvektor

$$-\hat{v}_2 = \begin{pmatrix} 0.93498 \\ 0.35470 \end{pmatrix}$$

ist also ebenfalls ein Eigenvektor zum Eigenwert λ_2 und hat nur positive Komponenten. Somit liegt die Vermutung nahe, dass für die Entwicklung einer Kormoranenpopulation nach obigem Modell mit Leslie-Matrix L in (1.34) der Eigenwert λ_2 und der Eigenvektor $-\hat{v}_2$ eine bestimmende Rolle einnehmen. Wir erwarten, dass sich die Iteration entlang der Richtung $-\hat{v}_2$ stabilisiert, d.h.

$$(1.36) \quad \begin{pmatrix} j_n \\ a_n \end{pmatrix} \approx \alpha_n \hat{v}_2,$$

wo α_n ein geeigneter Skalierungsfaktor ist; vgl. (1.21). Dies lässt sich auch dadurch begründen, dass λ_2 der dominante Eigenwert von L ist; vgl. Bemerkung 1.28.

Die Stabilisierung der Iteration entlang des Eigenvektors $-\hat{v}_2$ bedeutet, dass sich immer mehr ein stabiles Verhältnis zwischen den beiden Einträgen der Vektoren in der Vektorfolge $v_0, v_1, v_2, \dots$ einstellt. Das angestrebte Verhältnis entspricht dem Verhältnis der Komponenten im Eigenvektor $\hat{v}_2$ resp. $-\hat{v}_2$:

$$(1.37) \quad \frac{j_n}{a_n} \approx \frac{1. \text{ Komponente von } \hat{v}_2}{2. \text{ Komponente von } \hat{v}_2} = 2.6360.$$

Praktisch heisst dies, dass sich nach (möglicherweise vielen) Zeitschritten immer mehr ein konstantes Verhältnis von 1 : 2.6 zwischen Jungtieren und erwachsenen Kormoranen abzeichnet.

Es bleibt natürlich noch die Frage, ob die Population überhaupt zunimmt. Um diese Frage beantworten zu können, erinnern wir uns an die Tatsache, dass für einen Eigenwert gilt

$$(1.38) \quad \lambda \approx \frac{\alpha_n}{\alpha_{n-1}};$$

vgl. (1.22). Daraus folgt, dass die Folge der α_n genau dann zunehmend ist, wenn $\lambda > 1$. Dies ist hier der Fall, da $\lambda_2 = 1.70712 > 1$. Damit folgt aus (1.36), dass auch die Folge der j_n und a_n zunehmend sein muss.

Wir fassen zusammen: Für nicht-negative Anfangswerte j_0 und a_0 (wobei nicht beide Null sein sollten), wächst die Population an und das Verhältnis der Jungtiere und erwachsenen Kormorane stabilisiert sich entsprechend der Einträge des Eigenvektors $-\hat{v}_2$.

Rechnen wir die der obigen Leslie-Matrix entsprechenden Populationszahlen mit $a_0 = 20$ Paaren und $j_0 = 0$ Jungtierenpaaren aus, so erhalten wir (siehe auch Abbildung 1.11):

1.6 ALTERSTRUKTUREN UND WACHSTUM MIT LESLIE-MATRIZEN

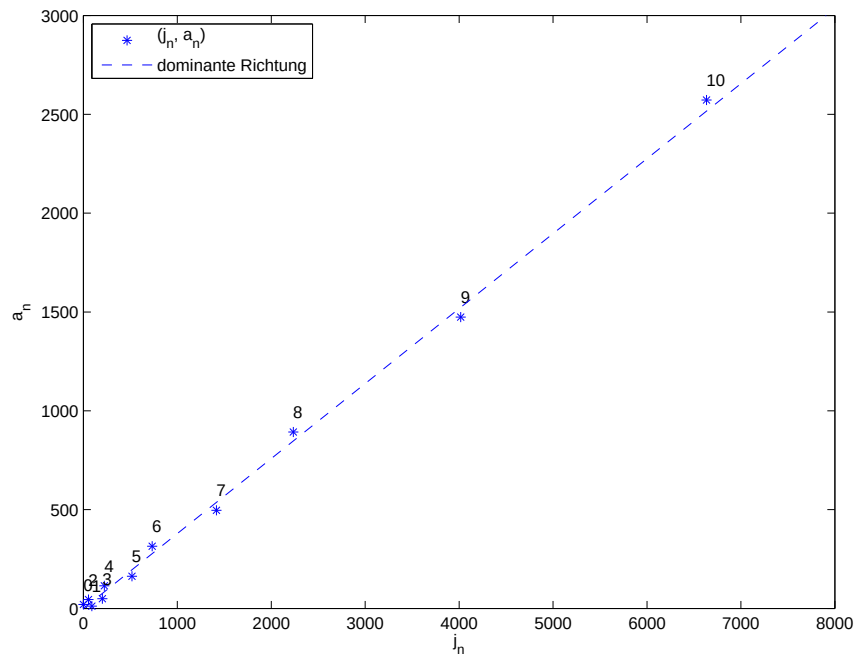


Abbildung 1.11: Kormoranenmodell mit Lesliematrix L in (1.34) und $(j_0, a_0) = (0, 20)$.

Zeitschritt n	0	1	2	3	4	5	6	7
Jungtiere j_n	0	90	54	203	224	517	733	1416
Erwachsene Kormorane a_n	20	12	45	50	115	163	315	497

Normieren wir im 7. Zeitschritt den Vektor $\begin{pmatrix} 1416 \\ 497 \end{pmatrix}$, so resultiert der Vektor $\begin{pmatrix} 0.94357 \\ 0.33118 \end{pmatrix}$. Hier sehen wir bereits die Annäherung an den zweiten Eigenvektor $-\hat{v}_2$. Das Verhältnis zwischen Jungtieren und erwachsenen Kormoranen gleicht sich entsprechend dem Verhältnis der Komponenten des dominanten Eigenvektors (vgl. (1.37)) an:

$$\frac{j_7}{a_7} = \frac{1416}{497} \approx 2.8491.$$

Wir schliessen unsere Betrachtungen zum Kormoranenmodell mit zwei weiteren Beispielen ab. Hier betrachten wir das gleiche Modell, mit verschiedenen Leslie-Matrizen:

$$\text{a) } L = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 0.5 & 0.5 \end{pmatrix}, \quad \text{b) } L = \begin{pmatrix} 0 & 0.9 \\ 0.5 & 0.5 \end{pmatrix}.$$

Resultate zu Beispiel a):

```
octave:1> L = [ 0.00 1.00
               0.50 0.50 ]
```

1 DISKRETE WACHSTUMSMODELLE

L =

```
0.00000  1.00000
0.50000  0.50000
```

```
octave:2> [EV, EW] = eig(L)
```

EV =

```
-0.89443  -0.70711
 0.44721  -0.70711
```

EW =

```
-0.50000  0.00000
 0.00000  1.00000
```

Es gibt zwei Eigenwerte und zugehörige Eigenvektoren,

$$\lambda_1 = -\frac{1}{2}, \quad \hat{v}_1 = \begin{pmatrix} -0.89443 \\ 0.44721 \end{pmatrix},$$

$$\lambda_2 = 1, \quad \hat{v}_2 = \begin{pmatrix} -0.70711 \\ -0.70711 \end{pmatrix}.$$

Wie stabilisiert sich dieses Modell? In Frage kommt nur die Richtung des Eigenvektors $\hat{v}_2$, da die Komponenten von $\hat{v}_1$ unterschiedliche Vorzeichen haben. Wir erwarten also ein Annähern entlang des Vektors $-\hat{v}_2$, was in unserem Beispiel ein Verhältnis von 1:1 zwischen jungen und erwachsenen Tieren bedeutet. Ausserdem bemerken wir: Der dominante Eigenwert ist 1, d.h., im Rückblick auf (1.38) ist weder Wachstum noch Rückgang zu erwarten. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass sich eine feste Population einstellen wird, mit festen Grössen der einzelnen Generationen. Mit einer Anfangspopulation von $a_0 = 20$ erwachsenen Kormoranenpaaren und $j_0 = 0$ Jungtierpaaren gilt,

Zeitschritt n	0	1	2	3	4	5	6	7
Jungtiere j_n	0	20	10	15	13	14	13	13
Erwachsene Kormorane a_n	20	10	15	13	14	13	13	13

was unseren Vermutungen entspricht. Auch in der grafischen Darstellung (siehe Abbildung 1.12) ist die Annäherung an einen festen Zustand klar erkennbar.

Resultate zu Beispiel b):

1.6 ALTERSTRUKTUREN UND WACHSTUM MIT LESLIE-MATRIZEN

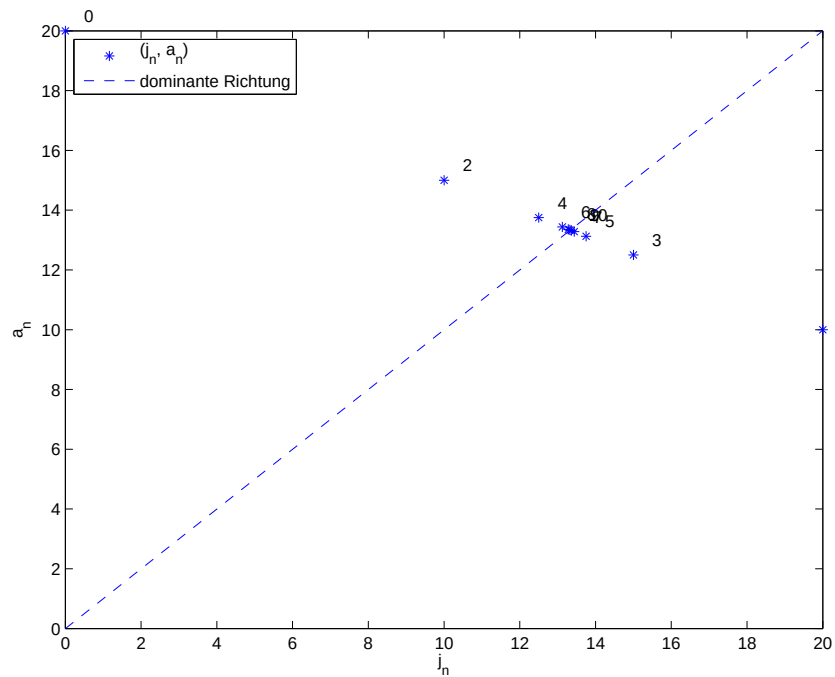


Abbildung 1.12: Kormoranenmodell mit Lesliematrix aus Beispiel a).

```
octave:1> L = [ 0.00 0.90
               0.50 0.50 ]
```

L =

```
0.00000    0.90000
0.50000    0.50000
```

```
octave:2> [EV, EW] = eig(L)
```

EV =

```
-0.88807    -0.68171
0.45971    -0.73162
```

EW =

```
-0.46589    0.00000
```

1 DISKRETE WACHSTUMSMODELLE

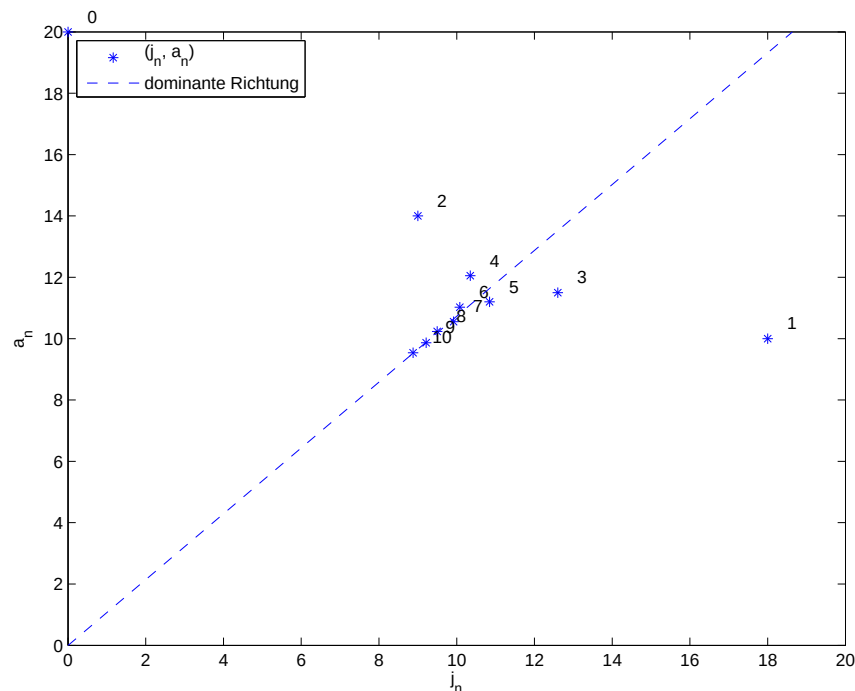


Abbildung 1.13: Kormoranenmodell mit Lesliematrix aus Beispiel b).

0.00000 0.96589

Es gibt erneut zwei Eigenwerte und zugehörige Eigenvektoren,

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -0.46589, & \hat{v}_1 &= \begin{pmatrix} -0.88807 \\ 0.45971 \end{pmatrix}, \\ \lambda_2 &= 0.96589, & \hat{v}_2 &= \begin{pmatrix} -0.68171 \\ -0.73162 \end{pmatrix}.\end{aligned}$$

Der angestrebte Richtungsvektor ist $-\hat{v}_2$. Der zugehörige Eigenvektor $\lambda_2 = 0.96589 < 1$ deutet auf einen (wegen $\lambda_2 \approx 1$ langsamen) Rückgang der Population hin. Eine Rechnung mit $a_0 = 20$ und $j_0 = 0$ illustriert dies (siehe auch Abbildung 1.13):

Zeitschritt n	0	1	2	3	4	5	6	7
Jungtiere j_n	0	18	9	13	10	11	10	9
Erwachsene Kormorane a_n	20	10	14	12	12	11	11	11

Es ist klar, dass eine realistische Simulation viel genauere Daten erfordert, als die Feldbeobachtungen zu liefern vermögen. Von den uns verfügbaren Beobachtungsdaten sind die Überlebenswahrscheinlichkeiten der erwachsenen Tiere mit einer Unsicherheit um 50% behaftet. Unter diesen Umständen kann kaum ein mathematisches Modell überprüfbare Voraussagen machen.

Dazu kommt der Einwand, dass die Parameter in der Natur nicht so genau konstant bleiben, wie dies das Modell erfordert. Die Veränderung in den Wachstumsraten wird auch dokumentiert in [26]. Damit sind natürlich einige wesentliche Modellannahmen in Frage gestellt. Im Vergleich etwa zu physikalischen Modellsituationen ist die Lage in der Biologie in der Regel weit komplexer. Dass die für mathematische Modellbildung nötige Abstraktion dann die Güte der Voraussagen beeinträchtigt, erstaunt an sich wenig. Überraschend ist, dass schon geringe Variationen der Parameter das Modellverhalten stark beeinflussen.

Mit Sicherheit ist der Hauptmangel des Modells, dass es keine Wachstumsbegrenzung durch Rückkoppelung im Sinne eines Zusammenspiels zwischen Räubern und Beute gibt. Wir werden uns etwas später mit solchen Modellen befassen. Sie haben typischerweise eine mathematisch kompliziertere Struktur als die Leslie-Modelle, die wir in diesem Abschnitt betrachten.

Sinnvolle ökologische Massnahmen zur Kontrolle von Beständen lassen sich nicht durch Matrixmodelle mit konstanten und zudem unsicheren Parametern begründen. Eine dauernde Überwachung von Tierbeständen und adaptiven Massnahmen sind unvermeidlich. Modellrechnung und Beobachtung müssen sich gegenseitig ergänzen. Insbesondere ist es vorsichtig, Massnahmen zur Bestandesreduktion (Jagd, Konkurrenz, Seuchen) vor einer effektiven Umsetzung in mathematischen Modellen zu simulieren, um auf künftige Entwicklungen vorbereitet zu sein.

1.6.2 Allgemeines Leslie-Modell

Der obige Ansatz, der in die Entwicklung einer Population verschiedene Generationen einbezieht, lässt sich einfach verallgemeinern. Während im Kormoranenmodell zwei Generationen – Jungtiere und erwachsene Kormorane – berücksichtigt werden, kann die Alterstruktur einer Population noch detaillierter in ein Modell eingebaut werden. Nehmen wir dazu an, dass es in einer Population m verschiedene Generationen gibt. Hierbei besteht die erste Generation aus allen Individuen, die zwischen 0 und 1 Zeiteinheiten alt sind, die zweite Generation aus allen Individuen, die zwischen 1 und 2 Zeiteinheiten alt sind, etc. Die m -te Generation bildet sich dann aus allen Individuen, die ein Alter zwischen $m - 1$ und m Zeiteinheiten haben. Wir gehen davon aus, dass kein Individuum in der Population älter als m Zeiteinheiten wird.

Wir bezeichnen mit $N_{n,1}$ die Anzahl der Individuen, die sich zum Zeitpunkt n in der ersten Generation befinden (also gerade geboren wurden). Weiter sei $N_{n,2}$ die Anzahl der Individuen, die zum Zeitpunkt n in der zweiten Generation (also zwischen 1 und 2 ZE alt) sind, usw. Die Alterstruktur der Population zum Zeitpunkt n lässt sich als Vektor darstellen:

$$\mathbf{v}_n = \begin{pmatrix} N_{n,1} \\ N_{n,2} \\ N_{n,3} \\ \vdots \\ N_{n,m} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \# \text{ Individuen im Alter von 0 bis 1 ZE zum } n\text{-ten Zeitschritt} \\ \# \text{ Individuen im Alter von 1 bis 2 ZE zum } n\text{-ten Zeitschritt} \\ \# \text{ Individuen im Alter von 2 bis 3 ZE zum } n\text{-ten Zeitschritt} \\ \vdots \\ \# \text{ Individuen im Alter von } m - 1 \text{ bis } m \text{ ZE zum } n\text{-ten Zeitschritt} \end{pmatrix}.$$

Nun beziehen wir die Vermehrung in das Modell mit ein. Dazu nehmen wir an, dass jede Generation eine gewisse Anzahl Junge erzeugt: Generation 1 erzeugt durchschnittlich J_1 Junge pro ZE und Individuum, Generation 2 erzeugt durchschnittlich J_2 Junge pro ZE und Individuum,

..., Generation m erzeugt J_m Junge pro ZE und Individuum. Die Anzahl der neugeborenen Jungtiere im aktuellen Zeitabschnitt macht die neue 1. Generation des nächsten Zeitabschnitts aus und besteht aus

$$(1.39) \quad N_{n+1,1} = J_1 N_{n,1} + J_2 N_{n,2} + \dots + J_m N_{n,m}$$

Individuen.

Es fehlt noch die Beschreibung der Überlebenschancen von Generation zu Generation. Wir bezeichnen die Überlebenschancen der 1. Generation mit p_1 (gemessen in %, d.h. $100 \cdot p_1$ von 100 Individuen überleben), die Überlebenschancen der 2. Generation mit p_2 , etc. Die neue zweite Generation wird nun von den Überlebenden der 1. Generation gebildet:

$$(1.40) \quad N_{n+1,2} = p_1 \cdot N_{n,1}.$$

Genau gleich gilt

$$(1.41) \quad \begin{aligned} N_{n+1,3} &= p_2 \cdot N_{n,2} \\ N_{n+1,4} &= p_3 \cdot N_{n,3} \\ &\vdots \\ N_{n+1,m} &= p_{m-1} \cdot N_{n,m-1}. \end{aligned}$$

Die m -te Generation überlebt nicht.

Fassen wir die Gleichungen (1.39) – (1.41) in Vektorform zusammen, so gilt:

$$\begin{pmatrix} N_{n+1,1} \\ N_{n+1,2} \\ N_{n+1,3} \\ N_{n+1,4} \\ \vdots \\ N_{n+1,m} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} J_1 N_{n,1} + J_2 N_{n,2} + \dots + J_m N_{n,m} \\ p_1 \cdot N_{n,1} \\ p_2 \cdot N_{n,2} \\ p_3 \cdot N_{n,3} \\ \vdots \\ p_{m-1} \cdot N_{n,m-1} \end{pmatrix},$$

oder äquivalent,

$$(1.42) \quad \mathbf{v}_{n+1} = \mathbf{L} \cdot \mathbf{v}_n,$$

mit der Matrix

$$(1.43) \quad \mathbf{L} = \begin{pmatrix} J_1 & J_2 & J_3 & \cdots & J_{m-1} & J_m \\ p_1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \cdots & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_3 & \cdots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & & \ddots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & p_{m-1} & 0 \end{pmatrix}.$$

Startend von einer anfänglichen Altersverteilung, gegeben durch einen Vektor v_0 , entwickelt sich eine Population im Leslie-Modell nun nach der Vorschrift (1.42). Dies ist eine Vektoriteration, wie wir sie schon von den Fibonaccizahlen oder vom Kormoranenmodell her kennen. Auch hier gilt: wenn alle Komponenten von v_0 positiv sind (d.h. keine negative Anfangspopulation), so haben auch alle weiteren Vektoren $v_1, v_2, \dots$ nur positive Komponenten.

Aussagen über Wachstum, Stillstand, oder Rückgang der Population, sowie über das Konvergieren gegen eine stabile Verteilung lassen sich nun ähnlich wie zuvor mit Hilfe der Eigenvektoren und Eigenwerte der Leslie-Matrix L diskutieren.

Es lässt sich mathematisch beweisen, dass es bei Leslie-Matrizen immer einen positiven Eigenwert gibt, der dominant ist. Der zugehörige Eigenvektor hat Komponenten, die *alle das gleiche Vorzeichen haben*. Er gibt die Richtung an, entlang derer sich die Iteration (1.42) (fast immer) stabilisiert.

Wir betrachten zwei fiktive menschliche Bevölkerungen. Als Zeiteinheit wählen wir 10 Jahre. Hier betrachten wir lediglich die Alterstufen zwischen 0 und 50 Jahren, da die Generationen der über 50-jährigen nur noch sehr wenig zur Vermehrung der Bevölkerung beitragen. Gegeben seien

$$L_1 = \begin{pmatrix} 0 & 0.05 & 0.75 & 0.25 & 0.1 \\ 0.98 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.99 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.99 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.95 & 0 \end{pmatrix}, \quad L_2 = \begin{pmatrix} 0 & 0.53 & 1.7 & 1.33 & 0.3 \\ 0.52 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.59 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.67 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.44 & 0 \end{pmatrix}.$$

Bei L_1 könnte es sich um eine Leslie-Matrix einer Population im technologisch hochentwickelten Zustand handeln (grosse Überlebenswahrscheinlichkeiten, kleine Kindersterblichkeit, wenig Nachkommen), während L_2 eine vorindustrielle Bevölkerung beschreiben könnte (kleinere Überlebenschancen und grosse Kindersterblichkeit, grössere Vermehrung).

Wir betrachten die Eigenwerte und Eigenvektoren dieser Matrizen.

```
octave:1> L1 = [0    0.05 0.75 0.25 0.1
               0.98 0    0    0    0
               0    0.99 0    0    0
               0    0    0.99 0    0
               0    0    0    0.95 0];
```

```
octave:2> [EV, EW] = eig(L1)
```

EV =

```
0.4907 -0.0507+0.2674i -0.0507-0.2674i 0.0076-0.0180i 0.0076+0.0180i
0.4663 0.3238-0.0834i 0.3238+0.0834i -0.0511+0.0048i -0.0511-0.0048i
0.4476 -0.2647-0.3197i -0.2647+0.3197i 0.0753+0.1134i 0.0753-0.1134i
0.4297 -0.2192+0.4662i -0.2192-0.4662i 0.1708-0.3185i 0.1708+0.3185i
0.3959 0.6135          0.6135          -0.9208          -0.9208
```

1 DISKRETE WACHSTUMSMODELLE

EW =

```

1.0313  0          0          0          0
      0 -0.3394+0.7218i  0          0          0
      0  0          -0.3394-0.7218i  0          0
      0  0          0          -0.1762+0.3287i  0
      0  0          0          0          -0.1762-0.3287i

```

Die Eigenwerte von L_1 sehen wir auf der Diagonalen der Matrix ew. Die entsprechenden (auf Länge 1 normierten) Eigenvektoren sind die Spalten der Matrix ev. Wir sehen, dass es einen reellen positiven Eigenwert (dominanter Eigenwert) $\lambda_1 = 1.0313$ und vier komplexwertige Eigenwerte (mit negativen Realteilen) gibt. Das Modell wird sich somit entlang des ersten Eigenvektors

$$\hat{v}_1 = \begin{pmatrix} 0.4907 \\ 0.4663 \\ 0.4476 \\ 0.4297 \\ 0.395 \end{pmatrix}$$

stabilisieren, der zum Eigenwert λ_1 gehört. Da λ_1 leicht grösser als 1 ist, erwarten wir einen sanften Zuwachs der Bevölkerung.

Betrachten wir die Matrix L_2 :

```

octave:1> L2 = [0    0.53 1.7   1.33 0.3
                0.52 0     0     0     0
                0    0.59 0     0     0
                0    0     0.67 0     0
                0    0     0     0.44 0 ];

```

```

octave:2> [EV, EW]=eig(L2)

```

EV =

```

-0.8515 -0.6214          -0.6214          -0.2395  0.0029
-0.4294  0.1609+0.4440i  0.1609-0.4440i  0.2856 -0.0118
-0.2457  0.3127-0.2609i  0.3127+0.2609i -0.3865  0.0540
-0.1596 -0.3446-0.2009i -0.3446+0.2009i  0.5938 -0.2808
-0.0681 -0.0460+0.2524i -0.0460-0.2524i -0.5992  0.9582

```

EW =

```

1.0312  0          0          0          0
      0 -0.2331+0.6432i  0          0          0

```

$$\begin{array}{ccccc}
0 & 0 & -0.2331-0.6432i & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & -0.4360 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & -0.1289
\end{array}$$

Hier gibt es drei reelle und zwei komplexe Eigenwerte. Nur der erste Eigenwert $\lambda_1 = 1.0312$ hat einen Realteil grösser als 0. Er ist dominant. Die Bevölkerungsstruktur wird sich folglich entlang des ersten Eigenvektors (multipliziert mit -1) stabilisieren:

$$\hat{v}_1 = \begin{pmatrix} 0.8515 \\ 0.4294 \\ 0.2457 \\ 0.1596 \\ 0.0681 \end{pmatrix}$$

Auch hier ist der dominante Eigenwert leicht grösser als 1, sodass ein leichter Anstieg der Bevölkerung erwartet wird.

Wenn wir die beiden Modelle für L_1 und L_2 vergleichen, so scheint deren Analysis zunächst sehr ähnlich. Trotzdem macht sich ein Unterschied sehr deutlich: Mit dem Eigenvektor $\hat{v}_1$ der ersten Bevölkerung sehen wir, dass sich die Population auf einen Zustand zubewegt, bei dem alle Altersgruppen etwa gleich stark vertreten sind (ausser die fünfte, die einen etwas kleineren Anteil hat). Beim zweiten Modell ist die Situation ganz anders. Betrachten wir dort die stabile Richtung, so erkennen wir deutlich, dass die erste Altersschicht sehr stark vertreten ist, während die Grösse der folgenden Altersgruppen jeweils um einen Faktor von etwa 2 kleiner sind. In den beiden Modellen stellt sich also langfristig eine ganz andere Alterstruktur ein.

Wie bereits beim Kormoranenmodell erwähnt, sind Leslie-Modelle mit konstanten Matrizen ungenügend, um eine langzeitige Entwicklung einer Population zu beschreiben. Viele Faktoren, wie medizinische, umweltbezogene oder wirtschaftliche Veränderungen, oder Zu- und Wanderungen, spielen bei der Entwicklung einer Bevölkerung eine wichtige Rolle. Eine mögliche Verbesserung des Leslie-Modells besteht darin, zeitabhängige Koeffizienten in die Leslie-Matrizen einzubauen. So wurden beispielsweise in vielen Teilen Westeuropas seit Beginn des letzten Jahrhunderts hohe Geburtenraten und niedrigere Lebenserwartung durch weniger Nachkommenszahlen und höhere Lebenserwartung abgelöst.

Weiterführende Literatur

Mehr über lineare Algebra und deren Anwendungen in der Biologie kann zum Beispiel in [1] gelesen werden. Anleitungen zur Benutzung von Matlab gibt es beispielsweise in [12, 22]. Die letztere Referenz ist im Internet zu finden (einfach nach “matlab primer” suchen). Für weitere Informationen über Wachstum und Zerfall zum Selbststudium sei auf

<http://www.swisseduc.ch/mathematik/>

verwiesen.

1.7 Aufgaben

1.1. Die folgenden Tabellen zeigen die zeitliche Entwicklung verschiedener Populationen. Können Sie aus den Zahlen lineare oder exponentielle Modelle erkennen?

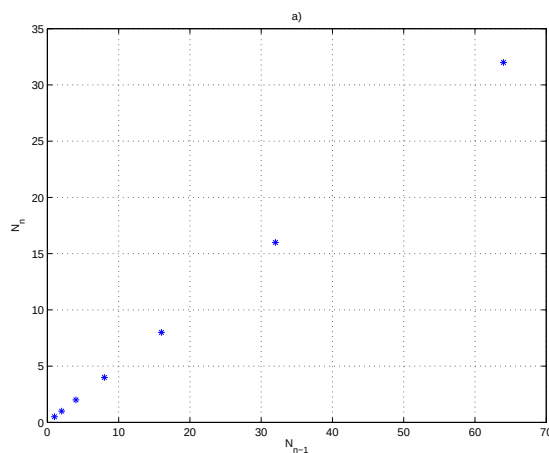
a)	n	0	1	2	3	4
	N_n	34	40.8	48.96	58.752	70.5024

b)	n	0	1	2	3	4
	N_n	15	18.6	22.2	25.8	29.4

c)	n	0	1	2	3	4
	N_n	25	25.8	26.6	27.6	28.4

d)	n	0	1	2	3	4
	N_n	24.3	8.1	2.7	0.9	0.3

1.2. Charakterisieren Sie die untenstehenden Populationsgraphen. Liegen lineare / exponentielle Zu- / Abnahme vor?



Finden Sie eine explizite Formel. *Hinweis:* Machen Sie einen Ansatz der Form $N_n = \alpha \cdot 3^n + \beta$ und bestimmen Sie die Konstanten α, β .

1.4. Wir betrachten die Iteration (1.8), aber mit Startwerten $N_0 = 1, N_1 = 2$.

- Wie lautet das (rekursive) Wachstumsgesetz für dieses Modell?
- Leiten Sie eine explizite Formel her.

1.5. Jeder Mensch hat 2 Eltern, 4 Grosseltern, ...

- Nach welchem Gesetz lassen sich die Anzahl der Vorfahren N_n in der 3., 4., ..., n -ten Generation bestimmen?
- Wie gross ist die Anzahl Ihrer Vorfahren vor 30 Generationen?
- Vergleichen Sie diese Zahl für eine Schätzung der Weltbevölkerung im Jahre 1.
- Was verblüfft Sie? Wie erklären Sie dieses Resultat?

1.6. Die untenstehende Tabelle zeigt die Bevölkerungsentwicklung der USA zwischen 1790 und 1860 (in Millionen).

Jahr	1790	1800	1810	1820	1830	1840	1850	1860
US-Bev.	3.93	5.31	7.24	9.64	12.87	17.07	23.19	31.43

Deuten diese Zahlen (zumindest näherungsweise) auf exponentielles Wachstum hin? Wenn ja, geben Sie ein Wachstumsgesetz in expliziter Form an.

1.7. Gegeben seien die Matrizen A, B, C, D und E mit den folgenden Formatangaben:

$$\begin{array}{ccccc} \mathbf{A} & \mathbf{B} & \mathbf{C} & \mathbf{D} & \mathbf{E} \\ (4 \times 5) & (4 \times 5) & (5 \times 2) & (4 \times 2) & (5 \times 4) \end{array}$$

Welche der folgenden Rechnungen sind wohldefiniert? Geben Sie für die entsprechenden Resultatmatrizen jeweils das Format an.

- $B \cdot A$
- $A \cdot C + D$
- $A \cdot E + B$
- $A \cdot B + B$
- $E \cdot (A + B)$

1.8. Gegeben seien

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} 1 & -2 & 0 \\ 2 & 3 & 1 \\ -4 & 0 & 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{B} = \begin{pmatrix} 3 & 6 & -2 \\ 0 & 0 & 1 \\ 2 & -2 & 1 \end{pmatrix}$$

Berechnen Sie

- $A + B$

- b) $3B$
- c) $2A - 5B$
- d) $A \cdot B$
- e) $A \cdot A - B \cdot A$.

1.9. Gibt es eine Matrix A vom Format 2×2 , sodass $A \cdot A$ nur Einträge 0 hat?

1.10. Wir betrachten die Matrix

$$A = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 0 & 4 \end{pmatrix},$$

und die Vektoriteration

$$v_n = A \cdot v_{n-1}, \quad v_0 = \begin{pmatrix} 2 \\ 5 \end{pmatrix}.$$

- a) Berechnen Sie die ersten vier Vektoren v_1, v_2, v_3, v_4 der Iteration.
 - a) Bestimmen Sie die Eigenwerte und zugehörige Eigenvektoren von A .
 - b) Entlang welcher Richtung wird sich die Vektoriteration stabilisieren? Begründen Sie Ihre Antwort.
- 1.11. Wir betrachten eine einjährige Pflanzenpopulation, die sich wie folgt verhält: Samen reifen am Ende des Sommers und ein gewisser Anteil davon überlebt den folgenden Winter. Wiederum ein bestimmter Anteil davon spriesst im Frühling; von den übrigen Samen überlebt ein Teil den nächsten Winter, wovon ein Anteil im nächsten Frühjahr spriesst. Länger überleben die Samen nicht. Aus diesen Annahmen lässt sich das Modell

$$N_n = \alpha_1 \sigma_1 \gamma N_{n-1} + (1 - \alpha_1) \alpha_2 \sigma_1 \sigma_2 \gamma N_{n-2}$$

herleiten. Erklären Sie dieses Modell und interpretieren Sie jeden der Parameter.

- 1.12. Wir betrachten das folgende (stark vereinfachte) Modell für Produktion und Abbau von roten Blutkörperchen (rBK). Wir setzen voraus, dass jeden Tag ein gewisser Anteil k ($0 < k < 1$) von rBK abgebaut wird und dass am gleichen Tag so viele neue rBK produziert werden, wie am vorherigen Tag abgebaut wurden. Dies führt zu

$$\begin{aligned} A_n &= (1 - k)A_{n-1} + N_n \\ N_n &= \gamma k A_{n-1}. \end{aligned}$$

Hier sind A_n die Anzahl rBK im Kreislauf und N_n die neuproduzierten rBK am Tag n .

- a) Erklären Sie diese Gleichungen.
- b) Leiten Sie eine Matrix-Vektor-Formulierung her und zeigen Sie, dass die entsprechende Matrix die Struktur einer Leslie-Matrix hat.
- c) Man kann Homöostase (Gleichgewicht im Körper) wie folgt definieren: Es gibt eine konstante Grösse G , sodass $A_n \rightarrow G$ für grosse n . Wie müssen die Parameter k und γ in diesem Modell sein, damit dies erreicht wird?

- 1.13. Wir betrachten das Kormoranenmodell mit einer konstanten Zuwanderung m in jedem Zeitschritt:

$$\begin{aligned}j_n &= r a_{n-1} \\ a_n &= p j_{n-1} + q a_{n-1} + m.\end{aligned}$$

Um eine Vektoriteration zu erhalten, führen wir den Vektor

$$\mathbf{v}_n = \begin{pmatrix} j_n \\ a_n \\ 1 \end{pmatrix}$$

ein.

- a) Zeigen Sie, dass das Modell geschrieben werden kann in der Form

$$\mathbf{v}_n = \mathbf{L}_+ \cdot \mathbf{v}_{n-1},$$

wobei

$$\mathbf{L}_+ = \begin{pmatrix} 0 & r & 0 \\ p & q & m \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}.$$

- b) Die obige Matrix $\mathbf{L}_+$ ist keine eigentliche Leslie-Matrix der Form (1.43). Insbesondere sind hier instabile Zustände möglich. Dies gilt zum Beispiel für $r = 1, p = q = 50, m = 60$. Berechnen Sie, ausgehend von $j_0 = a_0 = 0$ die ersten 15 Zeitschritte und zeigen Sie, dass sich kein stabiles Verhältnis zwischen jungen und erwachsenen Kormoranen einstellt.
- 1.14. Bei einer 2-jährigen Tierart sollen die 0- bis 1-jährigen durchschnittlich 4 Nachkommen und eine Überlebenschance von 75% haben. Die 1- bis 2-jährigen haben im Mittel 3 Nachkommen.
- Finden Sie die Leslie-Matrix für diese Art.
 - Bestimmen Sie die Eigenwerte und Eigenvektoren der Leslie-Matrix.
 - Beschreiben Sie, wie sich diese Population langfristig entwickelt.
 - Ausgehend von einer Population von 10 0- bis 1-jährigen Tieren, berechnen Sie die Entwicklung der Population in den ersten 5 Zeiteinheiten.

Uin. Beld

2

Kontinuierliche Populationsmodelle

Diskrete Populationsmodelle, wie wir sie im vorherigen Kapitel betrachtet haben, beschreiben eine Entwicklung zu gewissen, durch eine positive Zeiteinheit getrennten, Zeitpunkten. Die Dynamik, die sich zwischen diesen isolierten Zeitschritten abspielt, steht dabei nicht im Vordergrund oder wird durch solche Modelle gar nicht beschrieben. Das muss allerdings kein Nachteil sein. Wer zum Beispiel das Alter eines Baumes in Jahren zählen will, kann sich mit dem Zählen der Ringe begnügen, ohne den genauen Zeitplan der Entstehung eines neuen Rings im Laufe einer Zeiteinheit kennen zu müssen.

Es kann aber auch sein, dass die genaue Dynamik eines Systems von wichtiger Bedeutung ist. Wenn beispielsweise ein Ökologe die Entwicklung einer Muschelansiedlung entlang einer Küste beobachtet, kann es nützlich sein, die Muschelpopulation als Einheit, zum Beispiel als eine Fläche, zu betrachten, die sich im Laufe der Zeit dynamisch wandelt. Hier sind kontinuierliche Modelle sehr hilfreich. Während sie die *momentane* Dynamik eines Systems (mindestens im Modell) sehr gut darstellen, können diskrete Modelle oft nur Näherungen liefern (die auf Informationen an den diskreten Zeitpunkten basieren).

Abbildung 2.1 zeigt den Unterschied zwischen diskretem und kontinuierlichem Wachstum in einer einfachen Grafik; in beiden Fällen wächst die Population exponentiell an, wobei wir im kontinuierlichen Modell zusätzlich erkennen können, was zwischen den Zeitschritten geschieht. Wer mit kontinuierlichen Populationsmodellen arbeitet, sollte sich bewusst sein, dass Resultate ebenso kontinuierlich sein können. Wer beispielsweise im kontinuierlichen Modell in Abbildung 2.1 abliest, wie gross die Population im Jahr 2008 ist, wird eine Zahl von etwa 9'307'022.5747... erkennen. Offensichtlich ist eine nicht-ganze Populationszahl unnatürlich; eine geeignete Rundung ist deshalb ratsam (z.B. 9'307'000).

Wie in Kapitel 1 betrachten wir eine Anzahl von Individuen, die in einem Lebensraum leben. Ihre Anzahl bezeichnen wir mit N . Um Populationen kontinuierlich zu beschreiben, führen wir eine Zeitvariable t ein (in Abbildung 2.1 steht t für die Anzahl Jahre) und betrachten N (also die Anzahl der Individuen) als von t abhängige Grösse. Mathematisch ausgedrückt ist $N = N(t)$ eine Funktion der Zeitvariablen t .

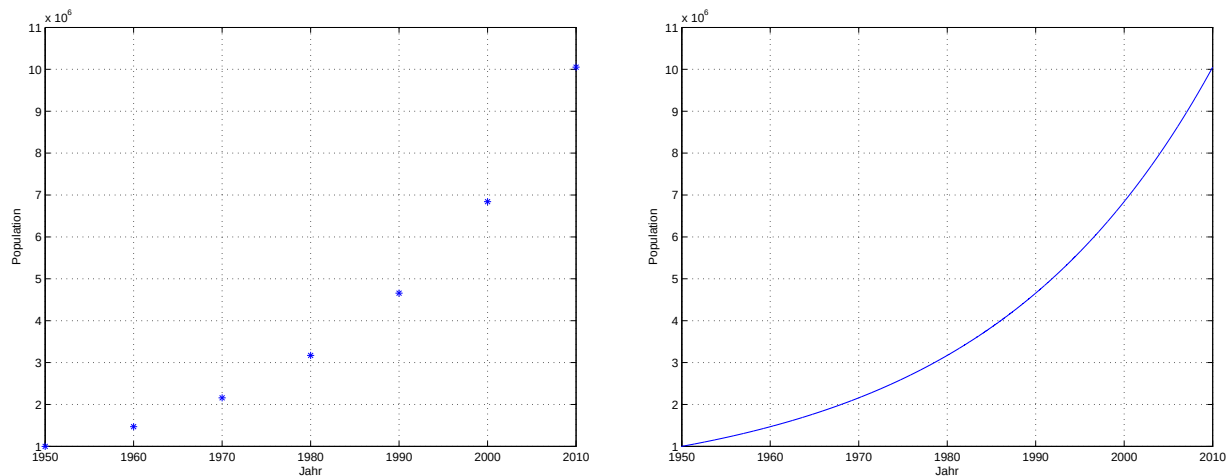


Abbildung 2.1: Diskretes (links) und kontinuierliches (rechts) Wachstumsmodell.

2.1 Wachstum, Zerfall und Änderungsraten mittels Ableitung

Wir stellen uns eine Population einer Spezies vor, die eine anfängliche (Zeitpunkt $t = 0$ Jahre) Anzahl von 100 Individuen hat und nach dem folgenden Wachstumsgesetz zunimmt:

$$(2.1) \quad N(t) = 100 + 10t^2.$$

Wir sehen, dass $N(0) = 100$ (wie vorausgesetzt) und beispielsweise $N(3) = 190$, d.h. nach drei Jahren hat die Population eine Grösse von 190 Individuen.

Ein wichtige Aufgabe besteht darin, die *momentane* Wachstumsgeschwindigkeit einer Population oder auch die Wachstumsrate zu bestimmen. Berechnen wir beispielsweise die Wachstumsgeschwindigkeit der obigen Population zum Zeitpunkt $t = 2$. Dazu bemerken wir zunächst, dass die Grösse der Population zum Zeitpunkt $t = 2$ den Wert $N(2) = 140$ Individuen hat. Einen kurzen Zeitabschnitt Δt später beträgt der Wert $N(2 + \Delta t) = 100 + 10(2 + \Delta t)^2 = 140 + 40\Delta t + 10\Delta t^2$. Die *durchschnittliche* Geschwindigkeit der Populationszunahme im Zeitabschnitt von 2 bis $2 + \Delta t$ ist dann gegeben durch

$$\frac{N(2 + \Delta t) - N(2)}{\Delta t} = \frac{140 + 40\Delta t + 10\Delta t^2 - 140}{\Delta t} = 40 + 10\Delta t.$$

Lassen wir Δt immer kleiner werden, $\Delta t \rightarrow 0$, dann nähert sich der Durchschnitt immer mehr der momentanen Zunahmegeschwindigkeit zum Zeitpunkt $t = 2$ Jahre: 40 Individuen/Jahr, d.h. der *momentane* Zuwachs der Population beträgt 40 Individuen pro Jahr.

Ganz allgemein ist die *momentane* Änderung (**Wachstumsgeschwindigkeit**) einer beliebigen Population N zu einem Zeitpunkt t genau gleich definiert. Wir betrachten zunächst die Population zum Zeitpunkt t und vergleichen deren Grösse mit der Anzahl Individuen einen kleinen

Moment $t + \Delta t$ später. Division durch Δt ergibt dann eine Näherung der Wachstumsgeschwindigkeit der Population zum Zeitpunkt t :

$$(2.2) \quad \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}.$$

Auch hier wird die Näherung umso genauer je kleiner Δt ist. Wir betrachten also den Grenzwert des obigen Ausdrucks mit $\Delta t \rightarrow 0$. Dies führt uns auf die bekannte Definition der **Ableitung**, bezeichnet mit N' oder $\frac{dN(t)}{dt}$, der Funktion N :

$$N'(t) \equiv \frac{dN(t)}{dt} = \lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{N(t + \Delta t) - N(t)}{\Delta t}.$$

Dies ist nun die Geschwindigkeit, mit der sich die Population momentan zum Zeitpunkt t entwickelt. Im obigen Beispiel gilt

$$N'(t) = 20t,$$

d.h., die Geschwindigkeit hängt von der Zeit ab und ist zu jedem Zeitpunkt anders.

Die **Wachstumsrate** einer Population zur Zeit t ist dann definiert als die relative Wachstumszunahme:

$$\text{Wachstumsrate zur Zeit } t = \frac{\text{Wachstumsgeschwindigkeit zur Zeit } t}{\text{Grösse der Population zur Zeit } t}.$$

In Formeln ausgedrückt, ist diese Grösse gegeben durch:

$$\frac{N'(t)}{N(t)}.$$

Für das Beispiel (2.1) gilt:

$$\frac{N'(t)}{N(t)} = \frac{20t}{100 + 10t^2}.$$

Mit zunehmendem t wird die Wachstumsrate immer kleiner, die Population wächst aber trotzdem stetig.

Im Anhang B geben wir die Ableitungen einiger wichtiger Funktionen an und fassen die wichtigsten Ableitungsregeln zusammen.

Ist die Grösse (in Abhängigkeit der Zeit) einer Population durch eine Funktion $N(t)$ gegeben und steht deren Ableitung $N'(t)$ zur Verfügung, so lassen sich damit einige wichtige Aussagen über die zeitliche Entwicklung der Population machen. Wir illustrieren dies anhand einer fiktiven Population; vgl. Abbildung 2.2.

- Ist die Ableitung N' zu einem gewissen Zeitpunkt t positiv, so folgt daraus, dass die Wachstumsgeschwindigkeit der Population (die ja gerade durch die Ableitung dargestellt wird) ebenfalls positiv ist, d.h. zum Zeitpunkt t wächst die Population. Die Grösse der Ableitung besagt dann, wie stark die Zunahme ist; die Wachstumsrate stellt diese Grösse relativ zur momentanen Populationsgrösse dar.

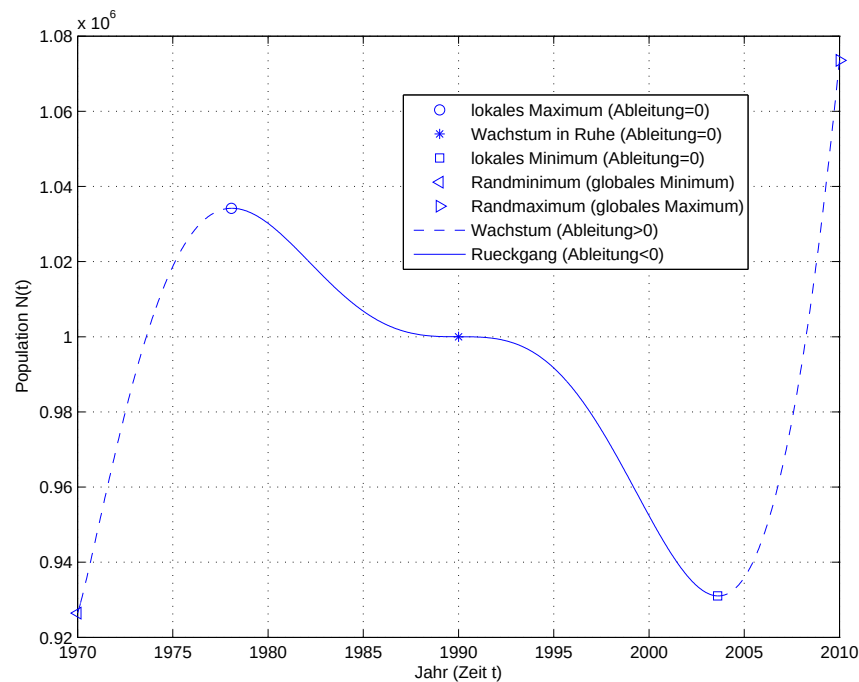


Abbildung 2.2: Diskussion einer Funktion.

- Analog bedeutet eine negative Ableitung zum Zeitpunkt t einen Rückgang der Population zum Zeitpunkt t .
- Ist die Ableitung zu einem Zeitpunkt t gleich Null, so kann dies verschiedene bedeuten: entweder befindet sich die Population zum Zeitpunkt t auf einem lokalen Minimum oder Maximum, oder das Wachstum resp. der Rückgang ruht.

Im Rahmen einer Funktionsdiskussion ist es wichtig, auch die Werte am Rand des betrachteten Intervalls (in unserem Beispiel den Startwert $t = 1970$ und Endwert $t = 2010$) miteinzubeziehen. In der Tat sehen wir, dass bei $t = 1970$ ein (sogar globales) Minimum und bei $t = 2010$ ein (globales) Maximum auftritt, obschon dort die Ableitung an diesen Punkten nicht gleich Null ist.

2.2 Exponentielles Wachstum

Im Folgenden werden wir einige einfache Populationsmodelle herleiten und diskutieren. Zunächst betrachten wir, genau wie in Abschnitt 1.2, eine Population, die proportional zu ihrer Grösse zunimmt. Dies ist eine naheliegende, allerdings oftmals nur kurzfristig geltende Annahme für viele Populationen in der Natur. Die Proportionalität zwischen der Grösse $N(t)$ und ihrer Zunahmegeschwindigkeit $N'(t)$ (wie oben diskutiert) bedeutet, dass es einen (konstanten)

Proportionalitätsfaktor r gibt, sodass

$$(2.3) \quad N'(t) = rN(t).$$

Wir müssen noch spezifizieren, wie gross die Population am Anfang (zum Beispiel $t = 0$) ist:

$$(2.4) \quad N(0) = N_0.$$

Eine Gleichung der Form (2.3) wird **Differentialgleichung** genannt, Gleichung (2.4) heisst **Anfangsbedingung**. Im Gegensatz zu “herkömmlichen” Gleichungen, wie zum Beispiel,

$$x^3 - 2x = 1,$$

wird hier nicht nach Werten, sondern nach Funktionen gesucht, die die entsprechende Gleichung erfüllen. Eine Differentialgleichung wird ausgedrückt durch eine unbekannte Funktion und eine oder mehrere ihrer Ableitungen.

Eine Lösung des obigen Populationsmodells ist eine Funktion, die die Differentialgleichung (2.3) und die Anfangsbedingung (2.4) erfüllt. Um sie zu finden, nehmen wir zunächst vereinfachend an, dass $r = 1$. Dann lautet die Differentialgleichung (2.3)

$$N'(t) = N(t).$$

Wir suchen also eine Funktion, die identisch zu ihrer Ableitung ist. Mit Blick auf Tabelle B.1 im Anhang B sehen wir, dass dies für die Exponentialfunktion e^t der Fall ist. Dies ist aber nicht die einzige Lösung. Tatsächlich sind alle Funktionen der Form $N(t) = ce^t$ ebenfalls Lösungen, denn es gilt (siehe Tabelle B.2, Multiplikation mit einer Konstanten):

$$N'(t) = (ce^t)' = c(e^t)' = ce^t = N(t).$$

Nun müssen wir noch die Anfangsbedingung (2.4) erfüllen, d.h.

$$N(0) = ce^0 = c \stackrel{!}{=} N_0.$$

Also,

$$c = N_0,$$

und somit ist die Lösung (mit $r = 1$) gegeben durch

$$N(t) = N_0 e^t.$$

Das Wachstum der Population ist unter den gegebenen Annahmen also exponentiell.

Für den allgemeineren Fall $r \neq 1$, schliessen wir intuitiv, dass das Wachstum umso schneller ist, je grösser r ist. Das führt uns zum Ansatz

$$(2.5) \quad N(t) = N_0 e^{rt},$$

und dies ist in der Tat die Lösung von (2.3) – (2.4). Die Wachstumsrate

$$(2.6) \quad \frac{N'(t)}{N(t)} = r$$

ist konstant. Dies entspricht genau den Resultaten beim diskreten Wachstum in Abschnitt 1.2.

Sowohl aus (2.5) als auch aus (2.6) sehen wir, dass die Population für $r < 0$ rückläufig und für $r > 0$ zunehmend ist. Für $r = 0$ folgt $N' \equiv 0$, d.h. die Grösse der Population ist konstant.

Wie bereits erwähnt, ist exponentielles Wachstum für viele Populationen der Biologie (und auch in verschiedensten anderen Anwendungen, wie zum Beispiel der Zinseszinsrechnung) ein, zumindest näherungsweise, gutes Modell. Allerdings kann der zeitliche Gültigkeitsbereich eines solchen Modells sehr beschränkt sein. So kann es beispielsweise sein, dass eine Tierpopulation, die ein neues Territorium bevölkert (z.B. eine Insel) exponentiell rasch zunimmt; nach einer gewissen Anfangszeit wird das Wachstum aber, bedingt durch verschiedenste Faktoren (beschränkter Platz, beschränkte Nahrungsquellen, etc.), auf natürliche Weise abgebremst werden. Dies ist im obigen Modell nicht berücksichtigt und bedarf einer geeigneten Verfeinerung.

2.3 Logistisches Wachstum

Wir wollen nun eine “Bremse” in das Modell des exponentiellen Wachstums einbauen. Genauer ist es unser Ziel, ein Modell zu definieren, welches eine Population nicht grösser als eine “obere Schranke” K werden lässt (d.h., die Population soll nicht grösser als K werden). Intuitiv müssen wir umso stärker bremsen, je stärker die Population zunimmt. Wir machen den folgenden Ansatz, ausgehend vom exponentiellen Modell,

$$(2.7) \quad N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right).$$

Wir sehen, dass der Term $\frac{N(t)}{K}$ (oder genauer $\frac{rN(t)^2}{K}$) als Gegengewicht zum exponentiellen Wachstum wirkt, und zwar umso stärker, je grösser die Population wird. Das Modell (2.7) heisst **logistisches Wachstumsmodell**; siehe [18, 27, 28].

Aus der Differentialgleichung lässt sich bereits folgendes schliessen:

- Am Anfang, wenn die Population noch relativ klein im Vergleich zur oberen Schranke K ist, ist der Term $\frac{rN(t)^2}{K}$ verhältnismässig klein. Das bedeutet, das Modell ist näherungsweise das exponentielle Wachstumsmodell (2.3). Wird die Population grösser, wird der Term immer wichtiger und das Wachstum wird abgebremst.
- Die obere Schranke ist tatsächlich K (unter der Voraussetzung, dass der Anfangswert $N(0) = N_0$ kleiner als K ist). Nehmen wir einmal an, es gäbe einen Zeitpunkt $\bar{t}$, an dem die Population über K hinauswächst. Dann gilt dort $N'(\bar{t}) > 0$ (positives Wachstum) und $N(\bar{t}) = K$. Setzen wir dies in die Differentialgleichung ein, so erhalten wir

$$0 < N'(\bar{t}) = rN(\bar{t}) \left(1 - \frac{N(\bar{t})}{K} \right) = rK \left(1 - \frac{K}{K} \right) = 0,$$

also ein Widerspruch. Mit einem ganz ähnlichen Argument lässt sich zeigen, dass $N(t)$ immer positiv ist (wenn $N_0 > 0$).

- Das Modell hat zwei konstante Lösungen. Wir können sie finden, indem wir in (2.7) die Ableitung $N'(t) = 0$ setzen:

$$0 = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right).$$

Diese Gleichung ist erfüllt für die beiden konstanten Funktionen

$$N(t) = 0 \quad \text{und} \quad N(t) = K.$$

Sind die Anfangswerte also 0 oder K , so wird sich die Population nicht verändern und bleibt immer gleich. Solche konstante Lösungen von Differentialgleichungen nennen wir daher auch **Gleichgewichtszustände**.

- Falls der Anfangswert $N(0) = N_0$ zwischen 0 und K (Gleichgewichtszustände) liegt, $0 < N_0 < K$, dann ist die Population immer wachsend und nie abnehmend, denn es gilt

$$N'(t) = \underbrace{rN(t)}_{>0} \underbrace{\left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)}_{>0, \text{ da } 0 < N(t) < K} > 0,$$

wobei wir die oben diskutierte Tatsache verwenden, dass $0 < N(t) < K$. Die Wachstumsgeschwindigkeit ist folglich immer positiv. Eine Population, die nicht abnimmt und durch eine obere Schranke beschränkt ist, wird sich immer mehr einem festen Maximalwert annähern. Im Fall des logistischen Modells ist dieser Wert K . Wäre er nicht K , so wäre er sicherlich kleiner. Dann würde aber wiederum mit der obigen Ungleichung folgen, dass $N'(t) > 0$ und die Population wäre immer noch wachsend und der maximale Wert noch nicht erreicht. Das Wachstum wird aber immer langsamer mit $N(t) \rightarrow K$ (da $N'(t) \rightarrow 0$). Wir sehen also, dass beim logistischen Wachstum immer mehr der Gleichgewichtszustand $N(t) = K$ angestrebt wird (falls $0 < N_0 < K$).

- Das Modell enthält zwei Parameter, r und K . K ist, wie oben gezeigt, die maximal mögliche Anzahl Individuen, und r steuert, wie schnell die Population gegen diese Anzahl strebt (ist also ein Massstab für die Dynamik der Population).

Unser Vorgehen hier ist typisch und nützlich: Anstatt eine explizite Lösungsformel von Differentialgleichungen zu suchen (die in den meisten Fällen ohnehin schwierig oder unmöglich zu lösen sind), führen wir eine *qualitative Analysis* durch. Mit relativ einfachen Überlegungen können bereits verschiedene Aussagen über gewisse *Eigenschaften* der Lösung gemacht werden.

Im Beispiel der logistischen Gleichung (2.7) gibt es allerdings tatsächlich eine explizite Lösungsformel. Für die Anfangsbedingung $N(0) = N_0$ ist die Lösung gegeben durch

$$(2.8) \quad N(t) = \frac{N_0 K e^{rt}}{K + N_0 (e^{rt} - 1)}.$$

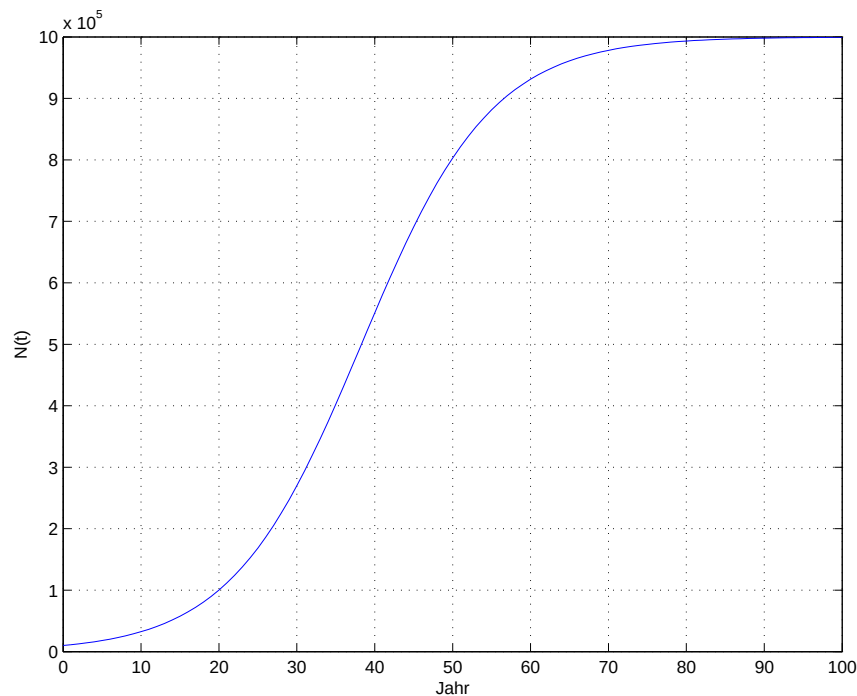


Abbildung 2.3: Logistisches Wachstum.

Eine grafische Darstellung für $N_0 = 10^4$, $K = 10^6$ und $r = 0.12$ sehen wir in Abbildung 2.3.

Bei der Frage, ob logistisches Wachstum in der Realität auftritt, muss man ähnlich vorsichtig wie bei allen anderen einfachen Wachstumsmodellen sein. Gewisse Bevölkerungsstatistiken belegen, dass in verschiedenen Regionen der Erde tatsächlich logistisches Wachstum beobachtbar ist oder war; aber auch in solchen Fällen muss der zeitliche Geltungsbereich mit Vorsicht begrenzt werden. Insbesondere kann es zu falschen Voraussagen kommen, wenn man annimmt, dass sich eine momentan logistisch wachsende Population auch in der Zukunft nach dem gleichen Gesetz verhalten wird. Beispielsweise lässt sich zeigen, dass sich das Bevölkerungswachstum in den USA zwischen 1790 bis ungefähr 1910 recht gut durch ein logistisches Gesetz modellieren lässt; siehe Abbildung 2.4. Die echten Daten nach 1910 stimmen aber mit den durch dieses Modell (mit den gleichen Parametern) vorausgesagten Zahlen nicht überein. Vergleichen wir die heutige Grösse der US-Bevölkerung (Stand 2008: ca. 300 Millionen), so sehen wir einen sehr deutlichen Unterschied zum in Abbildung 2.4 vorausgesagten Wert.

2.4 Ernte und Jagd

Wir betrachten eine Population $N(t)$, die sich nach dem logistischen Wachstum verhält. Nehmen wir an, dass es sich hierbei um Fische in einem abgeschlossenen Gewässer handelt. Es kann

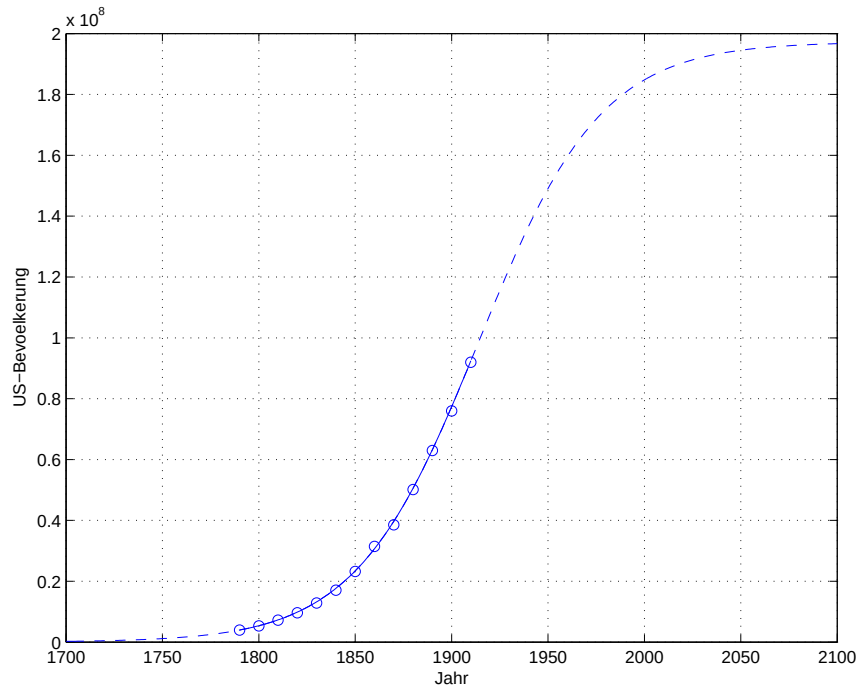


Abbildung 2.4: Logistisches Modell und US-Bevölkerung. Die 'o' stammen von aufgezeichneten Daten und die gestrichelte Linie entspricht dem diesen Daten angepassten logistischen Modell.

nun das Interesse aufkommen, die Tiere als Nahrungsquelle zu nutzen und in diesem Gewässer zu fischen. Dabei stellen sich einige wichtige Fragen: Wieviel darf gefischt werden, ohne dass dadurch die Reproduktion der Art gefährdet ist (Überfischen)? Gibt es eine Strategie, die einen maximalen Gewinn erlaubt und dennoch ökologisch vertretbar ist?

Nehmen wir an, dass Fische mit einer konstanten "Fangrate" $E > 0$ gefangen werden. Damit ist gemeint, dass die Wachstumsrate $N'(t)/N(t)$ der Fischpopulation um die Rate E reduziert wird. Daraus folgt, dass die Wachstumsgeschwindigkeit $N'(t)$ um $EN(t)$ vermindert wird, d.h., die Anzahl der Fische, die zu jedem Zeitpunkt gefischt werden, ist proportional zur Populationsgröße. Es ergibt sich das Modell:

$$(2.9) \quad N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - EN(t).$$

Wir formen diese Differentialgleichung etwas um:

$$\begin{aligned} N'(t) &= rN(t) \left(1 - \frac{E}{r} - \frac{N(t)}{K} \right) \\ &= r \left(1 - \frac{E}{r} \right) N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K \left(1 - \frac{E}{r} \right)} \right). \end{aligned}$$

Zwecks besserer Lesbarkeit definieren wir die Parameter

$$\tilde{r} = r \left(1 - \frac{E}{r}\right), \quad \tilde{K} = K \left(1 - \frac{E}{r}\right),$$

wobei wir bemerken, dass

$$\tilde{r} < r, \quad \tilde{K} < K.$$

Damit erhalten wir:

$$N'(t) = \tilde{r}N(t) \left(1 - \frac{N(t)}{\tilde{K}}\right).$$

Vergleichen wir diese Differentialgleichung mit (2.7), so sehen wir, dass auch hier ein logistisches Wachstumsmodell vorliegt, mit verminderter Rate $\tilde{r}$ des anfänglichen exponentiellen Wachstums und reduzierter oberer Schranke $\tilde{K}$.

Nun wollen wir auf die Fragen am Anfang dieses Abschnitts zurückkommen. Wie kann möglichst ertragreich gefischt werden und die Fischpopulation trotzdem erhalten bleiben? Wir bemerken:

- Ist die Fangrate E gross, dann ist die obere Schranke $\tilde{K}$ klein. In anderen Worten: Wird stark gefischt, dann bleibt die Population klein.
- Wird relativ wenig gefischt, so vermehren sich zwar die Fische, man profitiert aber zu wenig von der grösseren Menge.

Dazwischen scheint es eine gute Strategie zu geben, die den Gewinn maximiert: Wir fischen nur so viel, dass die Population genügend gross bleibt, und doch genug, um möglichst viele Fische zu fangen.

Aus unserer qualitativen Analysis in Abschnitt 2.3 wissen wir, dass sich die Populationsgrösse $N(t)$ beim logistischen Wachstum immer mehr der oberen Schranke nähert. Nach genügend langer Zeit gilt also:

$$N(t) \approx \tilde{K} = K \left(1 - \frac{E}{r}\right).$$

Das ständige “Fangvolumen” V ist dann (nach genügend langer Zeit nahezu) eine feste Grösse, die gegeben ist durch

$$V \approx EK \left(1 - \frac{E}{r}\right).$$

Wie muss nun E gewählt werden, dass V maximal wird? Dazu ersetzen wir “ $\approx$ ” durch “=” und betrachten V als Funktion von E . Das Maximum finden wir mittels der Ableitung:

$$V'(E) = K - \frac{2EK}{r} \stackrel{!}{=} 0.$$

Dies ergibt

$$E = \frac{r}{2}.$$

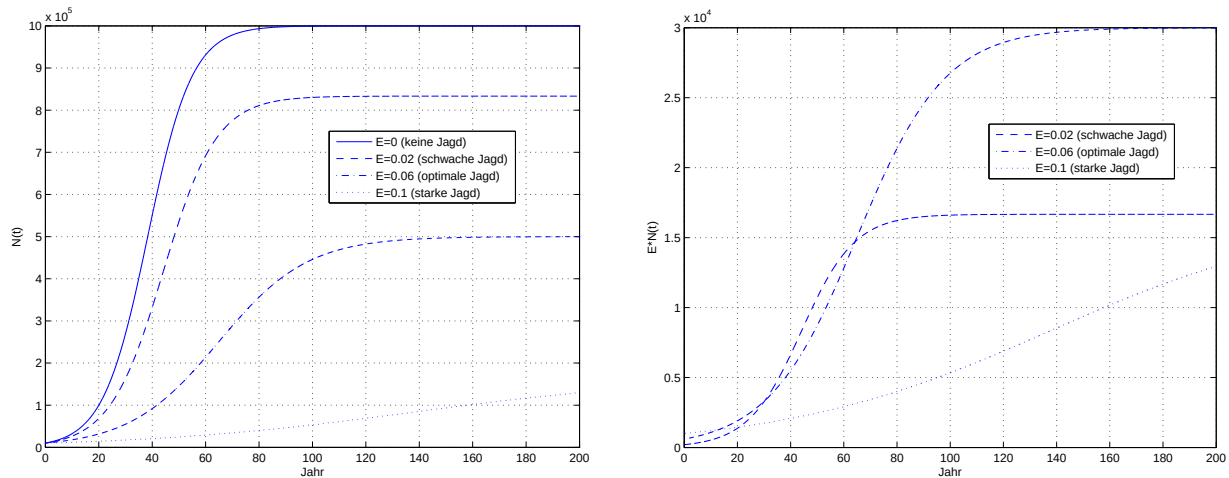


Abbildung 2.5: Erntemodell: Populationsentwicklung (links) und Gewinn (rechts).

Die maximale Fangmenge ist dann $V(r/2) = \frac{Kr}{4}$, und die Population behält eine feste Anzahl von $\tilde{K} = \frac{K}{2}$ Individuen.

Zusammenfassend ist es also am besten, die Population auf einer Grösse von $\frac{K}{2}$ zu halten. Dann ist der Gewinn am grössten und die Population selbst ist (zumindest in diesem Modell) nicht gefährdet.

Wir stellen die Lösung des Modells (2.9) in Abbildung 2.5 für verschiedene Werte von E grafisch dar. Als Parameter wählen wir

$$(2.10) \quad N(0) = 10^4, \quad K = 10^6, \quad r = 0.12.$$

Es ist klar ersichtlich, dass der Gewinn für $E = \frac{r}{2} = 0.06$ am höchsten ist. Die Population strebt dabei eine obere Schranke von $\frac{K}{2} = 5 \cdot 10^5$ an.

2.5 Zusammenleben zweier Arten

Wenn zwei oder mehr Arten in einem Lebensraum leben und interagieren, beeinflusst dies die Dynamik aller beteiligten Populationen. In diesem Abschnitt beschränken wir uns auf zwei Arten und unterscheiden für diesen Fall drei grundlegende Interaktionsmöglichkeiten:

1. Räuber und Beute: Die eine Population wächst, die andere wird kleiner.
2. Konkurrenz: Beide Populationen werden kleiner.
3. Symbiose: Beide Population nehmen zu.

In den folgenden zwei Abschnitten wollen wir einfache Modelle für die ersten zwei Situationen betrachten. Die gewonnenen Kenntnisse können dann in den Übungen beim Modellieren von Symbiosen angewandt werden.

2.5.1 Das Räuber-Beute Modell von Lotka-Volterra

Wir betrachten zwei Populationen, die sich als Räuber $R(t)$ und Beute $B(t)$ in einem Gebiet gegenüberstehen. Die beiden Populationen beeinflussen sich gegenseitig und hängen daher von der Zeit t ab. Ein einfaches Modell wurde von Volterra [29] im Zusammenhang mit Fischfang entwickelt. Ein analoger Ansatz wurde von Lotka [14, 15] für eine chemische Reaktion gemacht. Das Modell ist daher auch als Lotka-Volterra-Modell bekannt. Aus biologischer Sicht basiert es auf den folgenden Annahmen:

1. Unter der Annahme, dass es keine Räuber gibt, vermehrt sich die Beute proportional zu ihrer momentanen Grösse (d.h. exponentiell schnell).
2. Das Bejagen der Beutepopulation durch die Räuber ist proportional zur Räuberpopulation und der eigenen Population (d.h. die Wirkung der Räuber auf die Beute ist umso stärker, je mehr Räuber und Beute es gibt; wenn es viele Räuber gibt, wird viel gejagt und mit mehr Beute gibt es auch mehr Erfolg).
3. Unter der Annahme, dass es keine Beute gibt, wird die Räuberpopulation proportional zu ihrer Grösse kleiner (d.h. geht exponentiell schnell zurück).
4. Entsprechend der Annahme 2, geht das Modell davon aus, dass das Wachstum der Räuberpopulation ebenfalls proportional zur Beute- und Räuberpopulation ist.

Nun wollen wir diese vier Annahmen in ein mathematisches Modell einbauen. Voraussetzung 1 besagt, dass

$$B'(t) = aB(t),$$

falls keine Räuber vorhanden sind ($a > 0$ ist ein konstanter Proportionalitätsfaktor). In der Anwesenheit von Räubern sagt Annahme 2, dass die Geschwindigkeit des Beutewachstums proportional zur Räuber- und Beutepopulation abgebremst wird, d.h.,

$$-bB(t)R(t),$$

mit einem Faktor $b > 0$. Somit erhalten wir

$$B'(t) = aB(t) - bB(t)R(t) = B(t)(a - bR(t)).$$

Genau gleich finden wir eine zweite Differentialgleichung aus Sicht der Räuber:

$$R'(t) = R(t)(cB(t) - d),$$

mit zwei geeigneten Proportionalitätsfaktoren $c, d > 0$.

Zur Untersuchung des Problems machen wir die Vereinfachung $a = b = c = d = 1$. Damit ergibt sich das System von Differentialgleichungen

$$(2.11) \quad B'(t) = B(t)(1 - R(t))$$

$$(2.12) \quad R'(t) = R(t)(B(t) - 1),$$

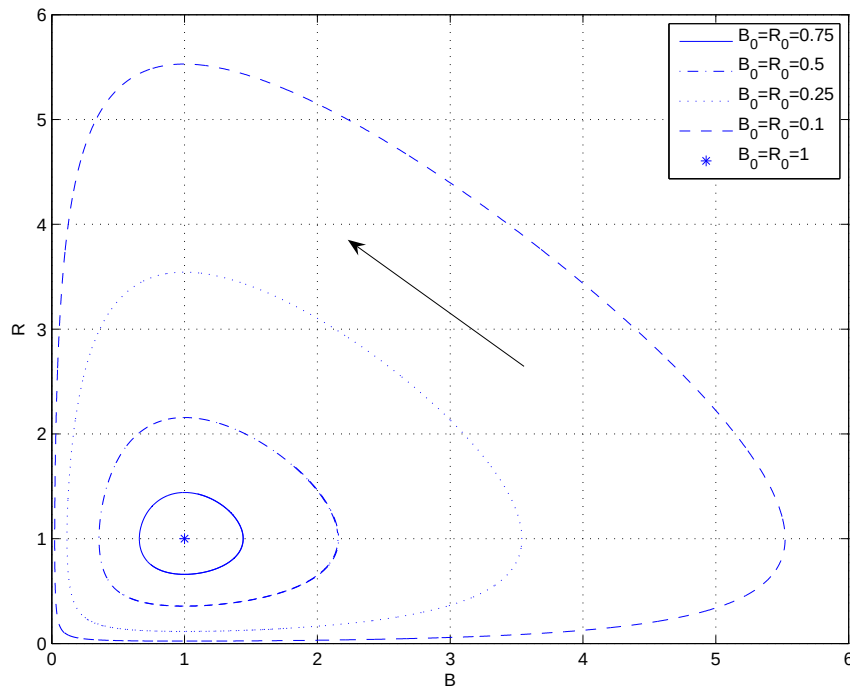


Abbildung 2.6: Lösungen zu den Lotka-Volterra Gleichungen.

für die unbekannten Funktionen B und R . Im konkreten Beispiel werden zusätzlich noch je eine Anfangsbedingung für B und R gestellt.

Wir diskutieren kurz die Gleichgewichtszustände des obigen Systems. Damit ist wieder eine Lösung $(B(t), R(t))$ gemeint, die zeitlich konstant ist, d.h. es gibt im System weder Veränderungen in der Beute- noch in der Räuberpopulation. Mathematisch bedeutet dies, dass die Ableitungen B' und R' gleich Null sind. Aus den Gleichungen (2.11) – (2.12) folgt dann:

$$B(t)(1 - R(t)) = 0, \quad R(t)(B(t) - 1) = 0.$$

Diese Gleichungen sind erfüllt, falls

$$B(t) \equiv 0 \quad \text{und} \quad R(t) \equiv 0$$

oder

$$B(t) \equiv 1 \quad \text{und} \quad R(t) \equiv 1.$$

Sind die Anfangswerte für (B, R) also $(0, 0)$ oder $(1, 1)$, so bleiben beide Populationen immer gleich.

Was passiert, wenn die Anfangsbedingungen aber andere Werte haben? Wir stellen die Lösung für verschiedene Paare von Startwerten dar, wobei wir annehmen, dass $B_0 = R_0$. Die Lösungen plotten wir zu jedem Zeitpunkt t als Punkte im zweidimensionalen Koordinatensystem, wobei

wir als erste Komponente jeweils B und als zweite Komponente R zeichnen. Die so erhaltenen Graphen heissen auch *Trajektorien* und hängen von den Anfangswerten ab. In Abbildung 2.6 präsentieren wir einige Trajektorien. Der Pfeil deutet dabei die Richtung (d.h. den zeitlichen Ablauf) der Kurven an.

Auffallend ist, dass die Trajektorien in Abbildung 2.6 geschlossene Kurven sind. Dies bedeutet, dass sie zu ihrem Ausgangspunkt zurückkehren. Die gefundenen Lösungen, und somit die Populationen von Räuber und Beute, verhalten sich also periodisch in der Zeit.

Weiter erkennen wir, dass das Modell eine gewisse Instabilität zeigt: Betrachten wir beispielsweise die Kurven zu den relativ nahe beieinander gelegenen Anfangswerten $B_0 = R_0 = 0.1$ und $B_0 = R_0 = 0.25$, so sehen wir, dass die entsprechenden Trajektorien teilweise relativ weit auseinander gehen. In anderen Worten: kleine Störungen in den Anfangsdaten können grössere Veränderungen hervorrufen. Ein solches Verhalten ist instabil und im betrachteten biologischen Zusammenhang ein Hinweis darauf, dass das Modell zu einfach ist, um Populationen in der Wirklichkeit zu beschreiben. Trotzdem ist das Lotka-Volterra-Modell ein guter Ausgangspunkt für komplexere Modelle.

Einer der Nachteile im Lotka-Volterra Modell ist die etwas unrealistische Annahme, dass die Beutepopulation für sich alleine exponentiell wächst und damit in Abwesenheit der Räuber unbeschränkt zunimmt. Hier kann zum Beispiel Abhilfe geschaffen werden durch Ansetzen eines logistischen Wachstums der Art. Ausserdem gibt es natürlich auch viele verschiedene Möglichkeiten, den Effekt der jeweiligen anderen Art ins Modell einzubauen. Wir verweisen auf [17, Abschnitt 3.3] und die Übungen für genauere Betrachtungen.

Lässt sich das Lotka-Volterra Modell dennoch in der Natur vorfinden? Die kanadische Hudson Bay Company hat ausführliche Daten zwischen 1845 bis 1930 über ihre Felfänge von Schneehasen und Luchsen festgehalten. Dies ist einer der wenigen Aufzeichnungen, die sich über eine solch lange Zeit erstreckt. Die Daten können als Messgrundlage für die Räuber-Beute Wechselwirkung zwischen Schneehasen und Luchsen benutzt werden, wobei man von der (möglicherweise fraglichen) Annahme ausgeht, dass die Zahlen von eingefangenen Tieren in festem Verhältnis zu den entsprechenden Gesamtpopulationen in der Wildnis stehen. In Abbildung 2.8 ist die Anzahl der Felle beider Arten



Abbildung 2.7: Luchs mit Jungtier (oben), Schneehase (unten).

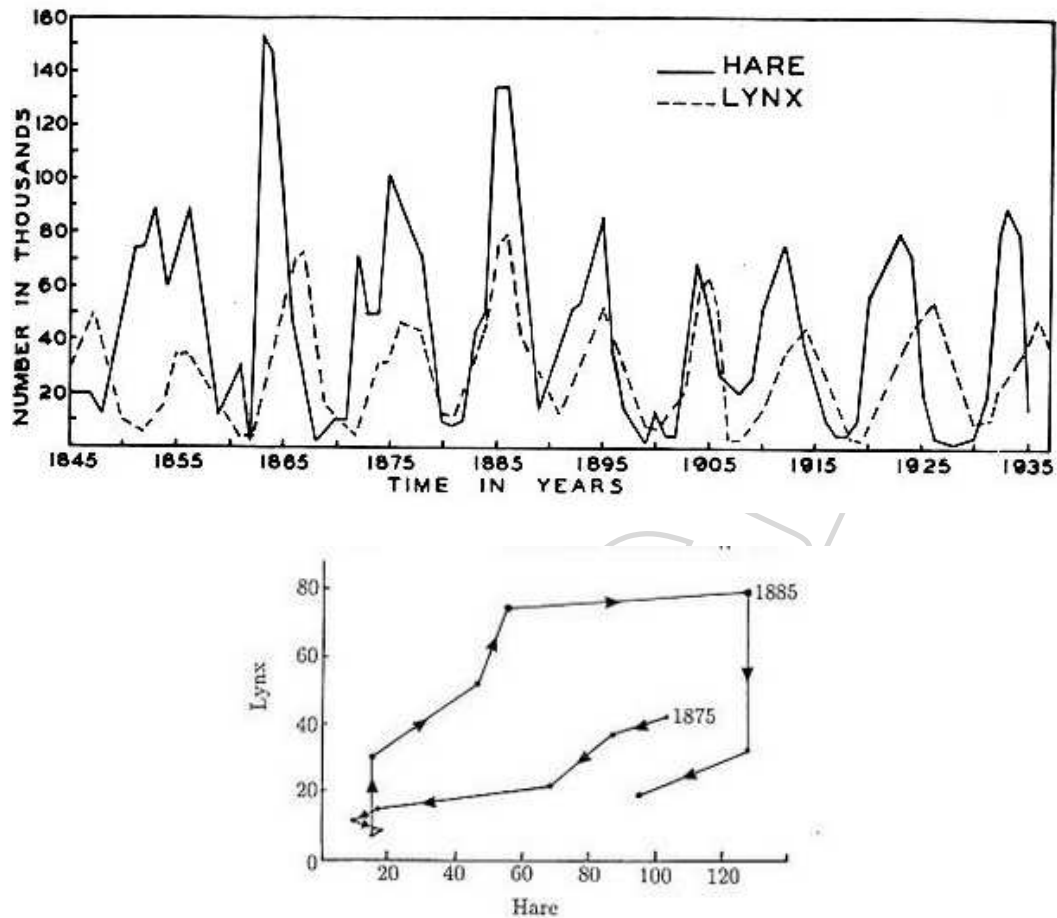


Abbildung 2.8: Schwankungen von Luchs- und Schneehasenfellen.

als Funktion der Jahreszahl als auch als Trajektorie dargestellt (siehe auch [9]).

Zunächst fällt auf, dass die Populationszahlen, wie im Lotka-Volterra Modell, oszillieren. Allerdings bemerken wir, dass die Richtung der Trajektorie, im Gegensatz zu Abbildung 2.6, dem Uhrzeigersinn folgt. Dies kommt daher, wie im oberen Bild von Abbildung 2.8 ersichtlich, dass die Oszillationen in der Luchspopulation jenen der Hasenpopulation vorausgehen. Jagen die Hasen also die Luchse? Hier gibt Gilpin [9] zwei mögliche Interpretationen: Man könnte beispielsweise vermuten, dass die Hasen eine Krankheit an den Luchs weitergeben, die dann die Luchspopulation dezimiert. Allerdings ist keine solche Krankheit bekannt. Eine andere Erklärung, die schon eher der Wirklichkeit entsprechen könnte, ist, dass die Felljäger einen Einfluss haben: In Jahren mit kleineren Populationen konzentrierten sie sich vielleicht auf andere Tätigkeiten und fingen erst wieder mit dem Jagen an, als sich die Populationen wieder vergrößert hatten; ausserdem waren Luchsfelle lukrativer und somit wurde dem Jagen der Luchse möglicherweise mehr Aufwand gewidmet.

Wer Tiergesellschaften und ihr Zusammenleben genau beobachtet, entdeckt eine Vielfalt von Verhaltensmustern und komplexe Interaktionen: Die Arten unterscheiden sich meist schon im Verhalten innerhalb der eigenen Gruppe, wie sie wandern, bei der Fortpflanzung, in der Art der bevorzugten Nahrung, in der Anfälligkeit gegen Krankheiten, in der Anpassungsfähigkeit an die Lebensumstände. Diese ganze Vielfalt lässt sich mit mathematischen Mitteln schwierig oder überhaupt nicht erfassen. Kommt dazu, dass jede mathematische Formulierung von Ursache und Wirkung voraussetzt, dass bekannte Gesetzmässigkeiten vorliegen, die sich messen und quantitativ beschreiben lassen. In der Biologie sind aber die Modellparameter kaum je hinreichend genau bekannt, und es ist keine Theorie des Verhaltens in Sicht, die allgemein anerkannte Gleichungen liefern könnte. Mathematische Populationsmodelle sind bestenfalls als stark vereinfachende Beschreibungen einer komplexen Wirklichkeit zu betrachten. Der Frage, ob ein mathematisches Modell tatsächlich einen Ablauf in der Natur, zumindest ausreichend gut, beschreibt, kann eigentlich nur durch ausführliche Beobachtungen nachgegangen werden. Es genügt auch nicht, mathematische Modelle aufzustellen, die gewisse Phänomene widerspiegeln können (wie zum Beispiel die Oszillationen des Lotka-Volterra Modells); es ist ebenso wichtig solche Beobachtungen fundiert biologisch zu erklären.

2.5.2 Konkurrenz

Seefahrer pflegten jeweils auf einsamen Inseln Schafe und Ziegen auszusetzen, um bei späteren Besuchen eine Quelle von Frischfleisch vorzufinden. Es zeigte sich, dass in der Regel bei einem Besuch nach etlichen Jahren jeweils nur noch eine Tierart vorhanden war. Das Verschwinden einer Art kann mannigfache Gründe haben: Krankheiten, Klimafaktoren oder die Konkurrenz durch die schliesslich Überlebenden.

Wir besprechen hier ein einfaches Modell, wie zwei Tierarten – beispielsweise beides Vegetarier – in einem Lebensraum zusammenleben. Der Einfachheit halber sprechen wir von Schafen $S(t)$ und Ziegen $Z(t)$. Wegen der beschränkten Ressourcen ist es plausibel, ein Modell zu verwenden, bei welchem die Entwicklung jeder Art für sich alleine nach einem logistischen Gesetz erfolgen würde, also

$$S'(t) = rS(t) \left(1 - \frac{S(t)}{K}\right), \quad Z'(t) = qZ(t) \left(1 - \frac{Z(t)}{L}\right),$$

wobei r, q geeignete positive Faktoren und K, L die oberen Schranken für die Schafs- resp. Ziegenpopulation sind. Weiter nehmen wir an, ähnlich wie im Räuber-Beute Modell, dass das Wachstum beider Populationen proportional zur Anzahl der Schafe und Ziegen gehemmt wird. Damit erhalten wir das Modell

$$(2.13) \quad \begin{aligned} S'(t) &= rS(t) \left(1 - \frac{S(t)}{K} - \frac{aZ(t)}{K}\right) \\ Z'(t) &= qZ(t) \left(1 - \frac{Z(t)}{L} - \frac{bS(t)}{L}\right), \end{aligned}$$

mit zwei positiven Modellkonstanten a, b . Wir bemerken, dass die Vorzeichen in diesem System

anders sind als im Räuber-Beute Modell. Dies führt unter anderem dazu, dass hier keine periodischen Lösungen zu erwarten sind.

Wir wollen uns mit den Gleichgewichtszuständen dieses Systems befassen. Für welche Lösungen gilt also $S'(t) \equiv Z'(t) \equiv 0$? Offenbar ist $S(t) \equiv Z(t) \equiv 0$ ein Gleichgewicht. Dies ist aber aus biologischer Sicht nicht interessant, da hier die Populationen immer auf Null bleiben. Ein weiteres Gleichgewicht kann durch Lösen des Gleichungssystems

$$(g_1) \quad 1 - \frac{S(t)}{K} - \frac{aZ(t)}{K} = 0$$

$$(g_2) \quad 1 - \frac{Z(t)}{L} - \frac{bS(t)}{L} = 0$$

berechnet werden. Beide Gleichungen stellen Geraden im (S, Z) -Koordinatensystem dar.

- Die erste Gerade g_1 geht durch die Punkte $(S = 0, Z = \frac{K}{a})$ und $(S = K, Z = 0)$. Auf g_1 gilt $S'(t) = 0$. Oberhalb von g_1 haben wir $S'(t) < 0$ und unterhalb $S'(t) > 0$ (warum?).
- Die zweite Gerade g_2 enthält $(S = 0, Z = L)$ und $(S = \frac{L}{b}, Z = 0)$. Auf ihr gilt $Z'(t) = 0$. Oberhalb von g_2 haben wir $Z'(t) < 0$ und unterhalb $Z'(t) > 0$.

Nehmen wir einmal an, dass

$$(2.14) \quad L < \frac{K}{a}, \quad K < \frac{L}{b}.$$

Dann haben die beiden Geraden einen Schnittpunkt P , der das gesuchte Gleichgewicht markiert; vgl. Abbildung 2.9. Weiter sehen wir, dass die zwei Geraden die Ebene in vier Sektoren $I - IV$ teilen:

- Sektor I liegt oberhalb von beiden Geraden. Dort sind die Ableitungen S' und Z' beide negativ. Die Populationen werden also kleiner. Sie bewegen sich Richtung Gleichgewicht, oder "wechseln" in einen der Sektoren III oder IV .
- Sektor II liegt unterhalb beider Geraden. Die Ableitungen $S'(t), Z'(t)$ sind dort positiv. Die Populationen wachsen also, und wiederum gibt es eine Bewegung zum Gleichgewichtspunkt hin oder einen Übergang in einen der Sektoren III oder IV .
- Im Sektor III gilt $S' > 0$ und $Z' < 0$, d.h. die Schafspopulation wächst und die Ziegenpopulation nimmt ab. Es gibt also auch hier eine Bewegung zum Gleichgewicht, oder einen Wechsel in die Sektoren I oder II .
- Ähnliches wie für Sektor III lässt sich für Sektor IV sagen.

Intuitiv folgt: Entweder laufen die Trajektorien auf direktem Weg zum Gleichgewichtspunkt, oder sie haben ab einem gewissen Zeitpunkt die Tendenz (nachdem sie vielleicht einige Male den Sektor gewechselt haben), das Gleichgewicht anzustreben. Diese intuitiven Überlegungen lassen sich auch mathematisch begründen. Insbesondere gilt: zwei Populationen, die sich nach dem

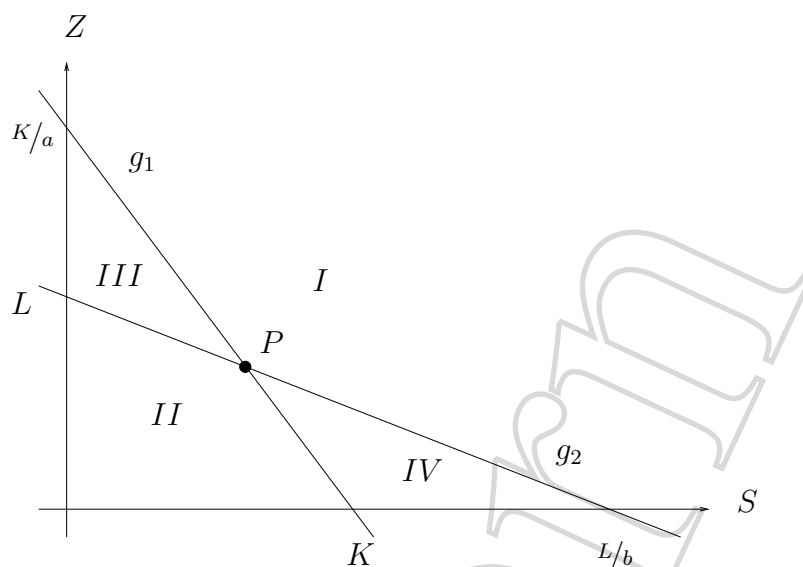


Abbildung 2.9: Beispiel einer grafischen Darstellung im Konkurrenzmodell mit Schnittpunkt.

Modell (2.13) verhalten und deren Parameter die Bedingungen (2.14) erfüllen, sind stabil, d.h., sie bewegen sich stets gegen ein Gleichgewicht. Beide Arten überleben und die Populationen konvergieren je gegen einen festen Wert.

Im obigen Bild haben wir die beiden Populationen als Punkte $(S(t), Z(t))$ in einem zweidimensionalen Koordinatensystem aufgefasst. Wenn kein Gleichgewichtszustand ($S'(t) = Z'(t) = 0$) vorliegt, bewegen sich diese Punkte mit der Zeit und hinterlassen als Spur eine Trajektorie. Wie schnell und in welche Richtung sich die Punkte in diesem Koordinatensystem fortbewegen, hängt von der vektoriellen Geschwindigkeit

$$\begin{pmatrix} S'(t) \\ Z'(t) \end{pmatrix}$$

zum Zeitpunkt t ab. Die Geschwindigkeitsvektoren definieren eine “Strömung” im Koordinatensystem, welche die Dynamik der Populationen genau erkennen lässt. Sie lässt sich ganz einfach zeichnen; mit dem Differentialgleichungssystem (2.13) gilt nämlich

$$\begin{pmatrix} S' \\ Z' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} rS \left(1 - \frac{S}{K} - \frac{a}{K}Z\right) \\ qZ \left(1 - \frac{Z}{L} - \frac{b}{L}S\right) \end{pmatrix}.$$

Somit können wir das Geschwindigkeitsfeld darstellen, in dem wir für jeden Punkt (S, Z) mittels der obigen Formel den Vektor $\begin{pmatrix} S' \\ Z' \end{pmatrix}$ berechnen und diesen am Punkt (S, Z) ansetzen.

Beispiel 2.15 Wir stellen die Populationsdynamik einmal für ein konkretes Beispiel dar. Als Parameter wählen wir

$$a = 1, \quad b = \frac{1}{3}, \quad K = 2, \quad L = 1, \quad r = 1, \quad q = 1.$$

Die Bedingungen (2.14) sind erfüllt. Das Geschwindigkeitsfeld und das (auf Länge 1) normierte Geschwindigkeitsfeld sehen wir in Abbildung 2.10. Es ist klar ersichtlich, dass das Feld zum Gleichgewichtspunkt hinführt. Dies bestätigt die obige qualitative Analysis. $\square$

Beispiel 2.16 Betrachten wir die Situation, wo nur eine Bedingung in (2.14) erfüllt ist:

$$a = 1, \quad b = \frac{3}{2}, \quad K = 1, \quad L = 2, \quad r = 1, \quad q = 1.$$

Hier gilt

$$(2.17) \quad L \not< \frac{K}{a}, \quad K < \frac{L}{b}.$$

Auch hier kann eine qualitative Argumentation wie oben gemacht werden; vgl. Abbildung 2.11. Aus den gleichen Gründen wie zuvor, sind im obersten und untersten Sektor beide Ableitungen S' , Z' negativ resp. positiv. Die Geschwindigkeitsvektoren zeigen daher zum mittleren Sektor. Im mittleren Sektor führt das Feld zum Punkt $(0, L)$. Abbildung 2.12 zeigt dieses Verhalten grafisch. Es folgt, dass in diesem Modell langfristig nur die Ziegen überleben; $S(t)$ strebt gegen 0, $Z(t)$ gegen L . $\square$

Neben (2.14) und (2.17) sind noch die folgenden zwei Fälle möglich:

$$L < \frac{K}{a}, \quad K \not< \frac{L}{b}$$

oder

$$L \not< \frac{K}{a}, \quad K \not< \frac{L}{b}.$$

Allgemein lässt sich zeigen: falls die Bedingungen (2.14) nicht beide erfüllt sind, überlebt im Modell (2.13) immer nur eine der beiden Spezies. Welche Art dies ist, hängt von den Parametern und in gewissen Fällen auch von den Anfangspopulationen ab. Eine genauere Diskussion folgt in den Übungen.

2 KONTINUIERLICHE POPULATIONSMODELLE

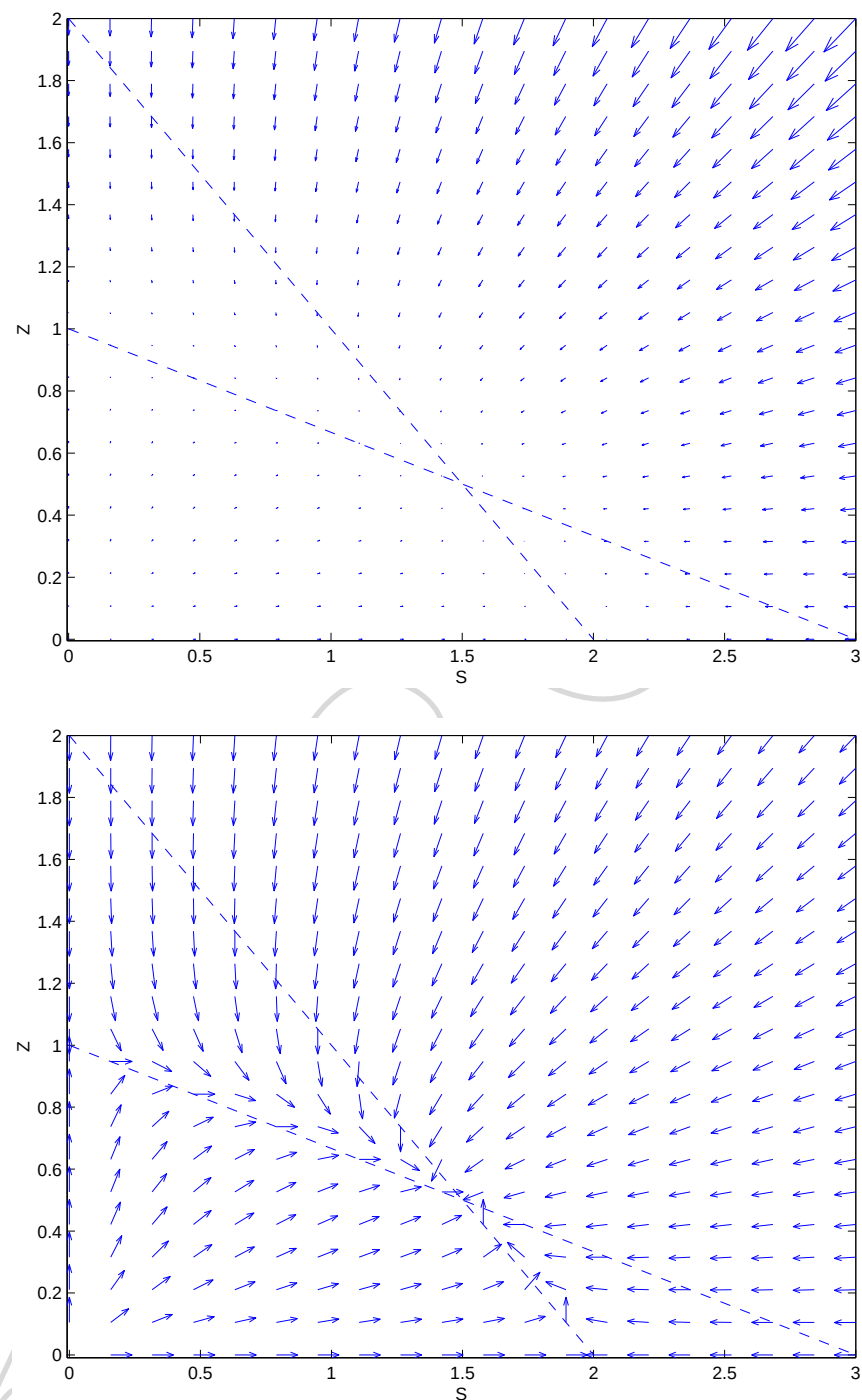


Abbildung 2.10: Geschwindigkeitsfeld für das Konkurrenzmodell mit stabilem Gleichgewicht; beide Arten überleben.

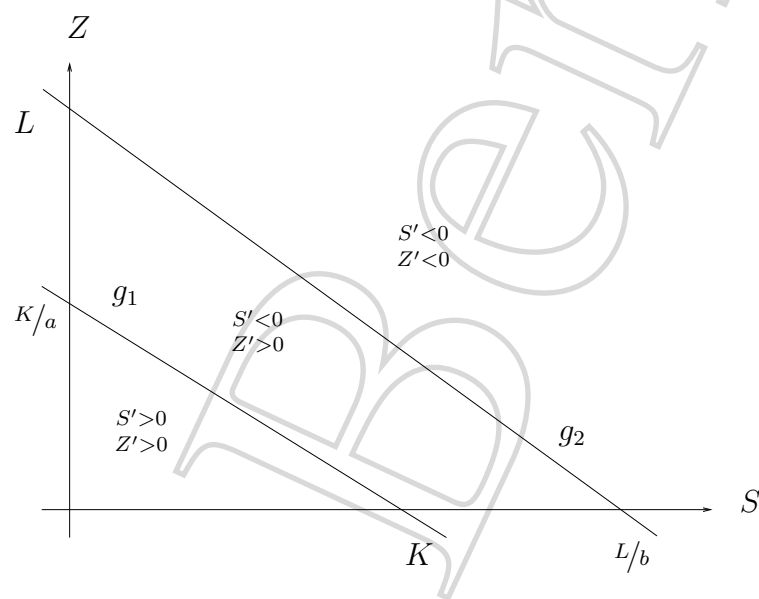


Abbildung 2.11: Beispiel einer grafischen Darstellung im Konkurrenzmodell ohne Schnittpunkt im Bereich $S, Z \geq 0$.

2 KONTINUIERLICHE POPULATIONSMODELLE

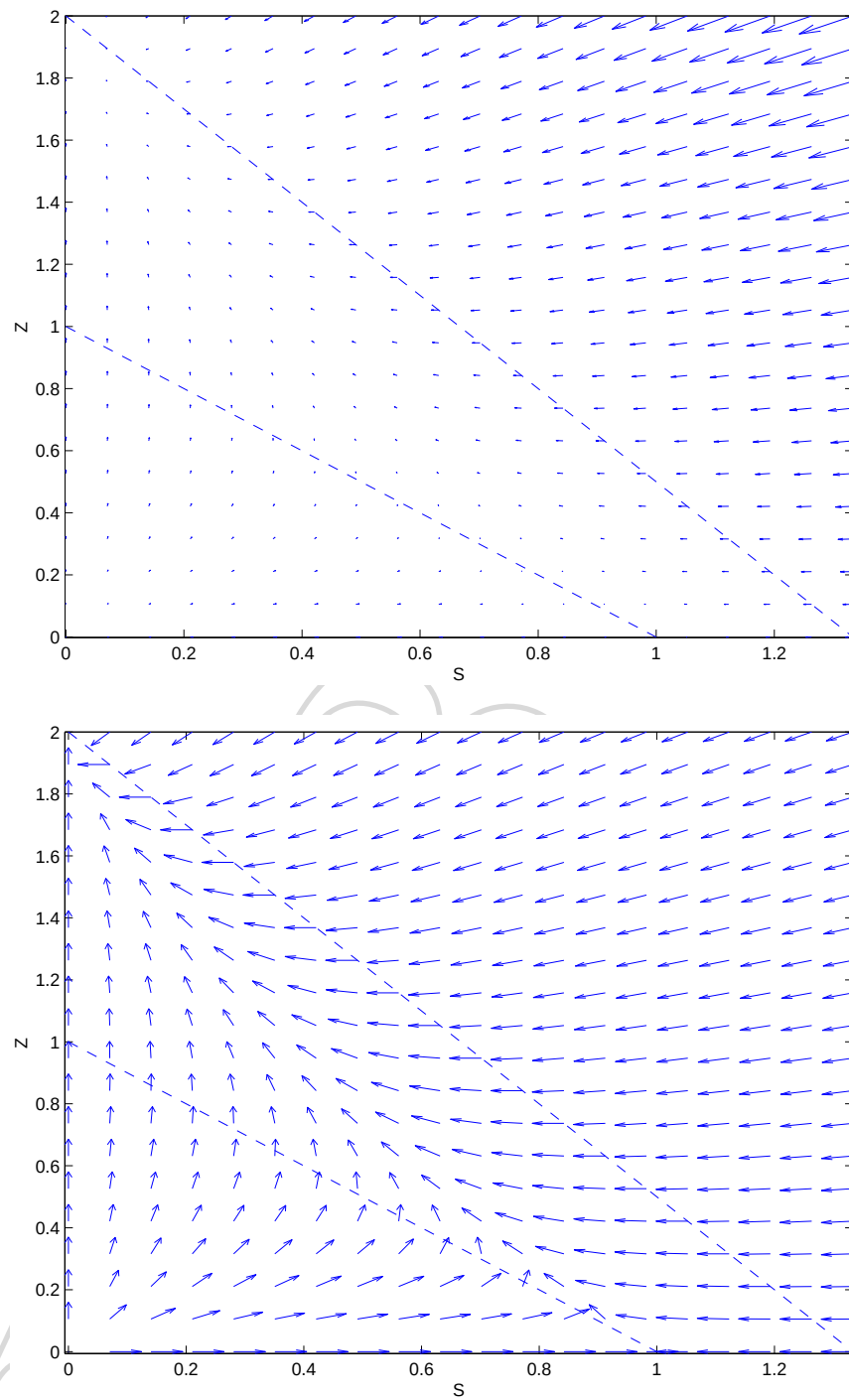


Abbildung 2.12: Geschwindigkeitsfeld für das Konkurrenzmodell; Ziegen überleben.

2.6 Aufgaben

2.1. Wir betrachten eine Population, die sich nach dem folgenden Gesetz verhält:

$$N(t) = (1000t + 500)e^{-t}, \quad t \geq 0.$$

a) Zeigen Sie, dass

$$N'(t) = -500(2t - 1)e^{-t}, \quad t \geq 0.$$

- b) Benutzen Sie a) um zu bestimmen, für welche Zeitabschnitte die Population wächst bzw. zerfällt.
 c) Bestimmen Sie alle Punkte, bei denen die Population minimal resp. maximal ist im Bereich $0 \leq t \leq 10$.

2.2. a) Wir betrachten das Wachstumsmodell

$$N(t) = (t + N_0)^p, \quad t \geq 0,$$

wobei $p > 0$ eine Konstante ist. Zeigen Sie, dass die Wachstumsrate immer positiv aber abnehmend ist.

b) Weiter sei

$$N(t) = \sinh(\alpha t), \quad t \geq 0,$$

wobei $\alpha > 0$ konstant und $\sinh(\alpha t) = \frac{1}{2}(e^{\alpha t} - e^{-\alpha t})$ der “Sinus hyperbolicus” ist. Wie verhält sich die Wachstumsrate dieses Modells für grosse Zeiten t ? Was folgt daraus?

2.3. Beschreibt

$$N(t) = N_0 \cdot 2^t$$

ein exponentielles Wachstum? Wenn ja, was ist die Wachstumsrate?

2.4. Eine Population ernähre sich von einer Ressource mit konstanter Gesamtgrösse R . Ein Teil A der Ressource sei frei verfügbar. Der restliche Teil $B = R - A$ sei bereits im Besitz von bestimmten Individuen der Population. Wir nehmen an dass B (und somit auch A) von der Populationsgrösse N abhängt. Genauer machen wir den einfachen Ansatz

$$(2.18) \quad B(N) = \gamma N,$$

wobei $\gamma > 0$ eine Konstante ist. Wir nehmen an, dass die Wachstumsrate der Population von B abhängt, und zwar von der Form

$$(2.19) \quad \frac{N'(t)}{N(t)} = \alpha B(N(t)) - \beta,$$

mit Konstanten α, β .

a) Erklären Sie die zwei Gleichungen (2.18) und (2.19).

- b) Zeigen Sie, dass hier ein logistisches Wachstumsmodell vorliegt.
 c) Bestimmen Sie die Werte der Parameter K und r im logistischen Modell (2.7).

2.5. Leiten Sie mit Hilfe von (2.8) eine explizite Lösungsformel des Ernte-Jagd-Modells (2.9) her.

2.6. Wir betrachten das Wachstumsmodell

$$N'(t) = rN(t)^2, \quad N(0) = N_0,$$

wobei $r > 0$ eine Konstante ist.

- a) Zeigen Sie, dass

$$N(t) = \frac{1}{\frac{1}{N_0} - rt}$$

eine Lösung des Modells ist. Folgern Sie, dass die Population in endlicher Zeit beliebig gross wird.

- b) Sei

$$N'(t) = rN(t)^2 \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right), \quad N(0) = N_0,$$

ein verbessertes Modell.

- i) Finden Sie die Gleichgewichtszustände (d.h. die konstanten Lösungen) des Modells.
- ii) Zeigen Sie, dass 0 eine untere und K eine obere Schranke des Modells ist (falls $0 \leq N_0 \leq K$).
- iii) Für $0 < N_0 \leq K$ beweisen Sie, dass

$$\lim_{t \rightarrow \infty} N(t) = K.$$

Die exakte Lösung soll nicht berechnet werden.

2.7. F. E. Smith [23] hat die Wachstumsrate von Populationen des Wasserfloh "Daphnia magna" abhängig von der Intensität der Nahrungsaufnahme beschrieben:

$$\frac{N'(t)}{N(t)} = r \left(1 - \frac{F}{K}\right).$$

Hier sind

- r die Rate eines anfänglich exponentiellen Wachstums,
- F die Intensität der Nahrungsaufnahme (d.h., die Nahrung, die N Tiere aufnehmen ist gegeben durch FN),
- und K eine obere Schranke.

Abbildung 2.13: Wasserfloh *Daphnia magna*.

Weiter nahm er an, dass

$$(2.20) \quad F = c_1 N + c_2 N',$$

mit zwei konstanten Parametern c_1 und c_2 .

- Erklären Sie den Ansatz für die Gleichung (2.20) der Intensität F .
- Leiten Sie die Differentialgleichung

$$N'(t) = rN(t) \left(\frac{L - N(t)}{L + \gamma N(t)} \right)$$

her, wobei $\gamma = \frac{rc_2}{c_1}$ und $L = \frac{K}{c_1}$.

- Betrachten Sie den Fall $c_2 = 0$ und zeigen Sie die Verwandtschaft des Modells zum logistischen Wachstumsmodell auf.
 - Zeichnen Sie den Graph von $\frac{L-N}{L+\gamma N}$ in Abhängigkeit von N .
 - Welches sind die Gleichgewichtszustände des Modells?
 - Wie verhält sich die Population langfristig?
- 2.8. Wir betrachten das Konkurrenzmodell (2.13). Es wurde bereits gezeigt, dass die Entwicklung der beiden Populationen abhängt von der Wahl der Parameter. Wir haben die folgenden vier Fälle unterschieden:
- Fall 1: $L < \frac{K}{a}$ und $K < \frac{L}{b}$.
 - Fall 2: $L < \frac{K}{a}$ und $K > \frac{L}{b}$.
 - Fall 3: $L > \frac{K}{a}$ und $K < \frac{L}{b}$.
 - Fall 4: $L > \frac{K}{a}$ und $K > \frac{L}{b}$.
- Betrachten Sie Fall 2 und 4: Wie verhalten sich die beiden Populationen langfristig? Hängt dies von den Ausgangspopulationen ab? Führen Sie eine grafische Analysis wie beim Konkurrenzmodell durch.
 - Interpretieren Sie die vier Fälle aus biologischer Sicht. Ziehen Sie dabei die Bedeutung der Parameter mit ein.

- 2.9. Beddington und May [3] haben die Interaktion zwischen Bartenwalen B und deren Hauptnahrungsquelle Krill H wie folgt mathematisch beschrieben:

$$\begin{aligned} B'(t) &= rB(t) \left(1 - \frac{B(t)}{bH(t)} \right) \\ H'(t) &= qH(t) \left(1 - \frac{bH(t)}{K} - \frac{cB(t)}{K} \right). \end{aligned}$$

Hierbei wird bei der ersten Gleichung (Bartenwale) von einem logistischen Wachstum ausgegangen, wobei die obere Schranke von der Grösse der Krillpopulation abhängt. Die zweite Gleichung (Krill) ist analog zur "Beutegleichung" im Räuber-Beute-Modell von Lotka-Volterra, allerdings basierend auf einem logistischen Wachstum der Population.

Führen Sie eine grafische Analysis wie beim Konkurrenzmodell durch.

- 2.10. Wir betrachten einen See, in dem Fischer jagen. Dabei gehen wir von den folgenden Annahmen aus:

- Die Fische vermehren sich in Abwesenheit der Fischer nach dem logistischen Gesetz.
- Das Jagen durch Fischer reduziert die Fischpopulation mit einer Rate, die sowohl proportional zu der Anzahl der Fischer als auch proportional zur Anzahl der Fische ist.
- Die Fischer zieht es mit einer Rate zum See, die proportional zur Grösse der Fischpopulation ist.
- Die Fischer, die an den See zum Fischen kommen, nehmen mit einer Rate ab, die proportional zur Anzahl der Fischer ist, die sich bereits am See befinden.

Formulieren Sie ein mathematisches Modell für das obige Fischer-Fisch-System.

- 2.11. Wir betrachten das Konkurrenzmodell (2.13) mit der folgenden Modifikation für das individuelle Wachstum (in Abwesenheit der anderen Art): Nur eine Art wachse nach dem logistischen Modell, die andere aber exponentiell (d.h. es gibt keine obere Schranke).

- Passen Sie das Konkurrenzmodell entsprechend an.
- Untersuchen Sie das Modell grafisch. Zeigen Sie, dass hier immer nur eine Art überlebt.

- 2.12. In gewissen Experimenten mit zwei sich konkurrenzierenden Hydra-Arten H_1 und H_2 wurde festgestellt, dass das Überleben beider Arten nur dann gewährleistet werden kann, wenn stetig ein bestimmter Anteil jeder Art aus dem System weggenommen wird. Ein entsprechendes mathematisches Modell könnte wie folgt aussehen:

$$\begin{aligned} H_1' &= rH_1 \left(1 - \frac{H_1}{K} - \frac{aH_2}{K} - \frac{m}{K} \right) \\ H_2' &= qH_2 \left(1 - \frac{H_2}{L} - \frac{bH_1}{L} - \frac{p}{L} \right) \end{aligned}$$

- a) Erklären Sie diese Gleichungen.
- b) Betrachten Sie den Fall $K = 100$, $L = 90$, $a = 1.2$, $b = 0.8$, $m = 2$, $p = 10$. Zeigen Sie grafisch, wie beim Konkurrenzmodell, dass hier beide Arten überleben. Erklären Sie weiter, dass dies nicht der Fall ist für $m = p = 0$.

2.13. Wir betrachten zwei Arten A und B , die in Form einer Symbiose zusammenleben.

- a) Erstellen Sie ein Modell nach analogen Prinzipien wie im Konkurrenzmodell (2.13). Benutzen Sie die folgenden Annahmen:
 - Jede Art für sich wächst nach dem logistischen Gesetz.
 - Das gemeinsame Zusammenleben der zwei Arten beeinflusst die Wachstumsraten der beiden Populationen positiv (und zwar jeweils proportional zur Grösse der eigenen und proportional zur Grösse der anderen Population).
- b) Stellen Sie für das Modell die Geraden mit $A' = 0$ und $B' = 0$ im $A - B$ -Koordinatensystem dar. Für welche Wahl der Parameter ergibt sich ein Schnittpunkt (was bedeutet dieser)? Wann ergibt sich kein Schnittpunkt?
- c) Betrachten Sie die Fälle in (b) (mit/ohne Schnittpunkt) separat und untersuchen Sie jeweils, wie sich die beiden Populationen A und B langfristig verhalten.

Unipol

3

Numerische Berechnungen

Der Nordamerikanische Fichtentriebwickler (*Choristoneura fumiferana* oder auch “Spruce Budworm” in Englisch) ist ein Waldschädling, der vorallem in Kanada wohlbekannt ist.

Ludwig et al. [16] haben das folgende Wachstumsmodell für die Entwicklung dieser Art vorgeschlagen:

$$(3.1) \quad N'(t) = W - R.$$

Hier bezeichnet $N(t)$ die Anzahl der Tiere zur Zeit t . Weiter ist

$$(3.2) \quad W = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right)$$

ein Wachstumsterm (logistisches Wachstum) und

$$(3.3) \quad R = \frac{BN(t)^2}{A^2 + N(t)^2}.$$

ein Räuberterm, der beispielsweise den Einfluss insektenfressender Vögel darstellt. Die Konstanten A, B, r, K sind Parameter, die geeignet gewählt werden müssen.

In diesem Abschnitt wollen wir anhand des obigen Modells (oder geeigneten Vereinfachungen davon) zeigen, dass und wie numerische Berechnungen und Methoden auf dem Taschenrechner oder Computer ein wichtiges Werkzeug beim Untersuchen von komplizierteren Modellen sind.



Abbildung 3.1: Spruce budworm.

3.1 Von kontinuierlich zu diskret: Numerische Approximation von Differentialgleichungen

Obschon die Lösung von (2.7) bekannt ist (siehe (2.8)), lässt sie sich nicht mehr so einfach intuitiv herleiten, wie wir dies für das exponentielle Wachstumsmodell tun konnten. Zur Lösung von Differentialgleichungen gibt es eine Reihe von Techniken, die sich in manchen Beispielen als nützlich erweisen. Dennoch sind viele Differentialgleichungen in der Praxis nicht explizit lösbar, das heisst, es gibt keine Möglichkeit, die Lösung als Formel, ausgedrückt durch Elementarfunktionen, darzustellen. Trotzdem möchte man in vielen Anwendungen eine konkrete Lösung zur Hand haben, beispielsweise um ein Modell simulieren und genauer untersuchen zu können. In

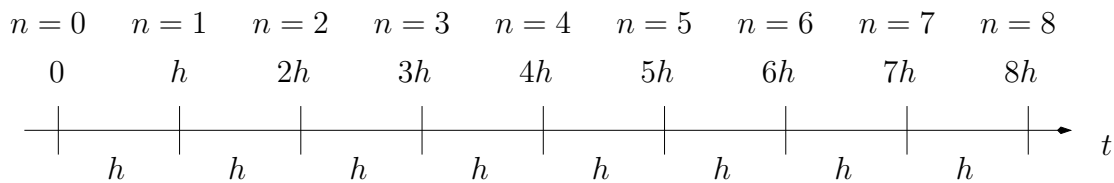


Abbildung 3.2: Diskretisierung der Zeitvariable.

der Praxis genügt es dabei oftmals, eine ausreichend gute Näherung der (unbekannten) exakten Lösung zu finden.

Um Näherungslösungen von Differentialgleichungen zu berechnen, gibt es viele verschiedene Methoden. Oftmals basieren sie auf der Idee, die Differentialgleichung in ein diskretes Problem umzuwandeln. Dieser Vorgang heisst **Diskretisierung**. Im Zusammenhang mit Populationsmodellen bedeutet dies, dass wir ein kontinuierliches Modell durch ein diskretes Modell ersetzen. Dabei sollen die Lösungen der beiden Modelle möglichst “nahe” beieinander liegen. Die diskrete Lösung wird oftmals auch **numerische Lösung** genannt.



3.1.1 Explizite Euler-Methode

Wir wollen hier eine einfache, in der Praxis häufig verwendete Methode betrachten. Als Beispiel nehmen wir die Differentialgleichung (3.1) – (3.3), zunächst mit $B = 0$, d.h., die logistische Gleichung (2.7). Wir wollen sie durch ein diskretes Modell approximieren. Zu diesem Zweck führen wir zunächst eine Zeiteinheit ein, die dem zeitlichen Unterschied zweier aufeinanderfolgender Zeitpunkte im diskreten Modell entspricht. Wir bezeichnen diese Grösse mit $h > 0$. Die entsprechenden Zeitpunkte (Diskretisierungspunkte) sind nun 0 ($n = 0$), h ($n = 1$), $2h$ ($n = 2$), $3h$ ($n = 3$), etc.; vgl. Abbildung 3.2. Unser Ziel ist es, die Lösung von (2.7) näherungsweise an diesen Diskretisierungspunkten zu bestimmen. Wir bezeichnen die Näherungswerte der exakten Lösung am n -ten Zeitpunkt nh mit N_n . Es soll also gelten

$$N_n \approx N(t = nh),$$

wo $N(t = nh)$ der Wert der exakten Lösung von (2.7) zur Zeit $t = nh$ ist. Nun ersetzen wir die Ableitung N' in (2.7) durch eine Näherung wie in (2.2). Hier verwenden wir $\Delta t = h$:

$$(3.4) \quad N'(nh) \approx \frac{N(nh + h) - N(nh)}{h} \approx \frac{N_{n+1} - N_n}{h}.$$

1. Eingabe: r , K (Modellparameter), N_0 (Anfangpopulation), h Zeiteinheit (Diskretisierungsparameter).
2. Definiere $N_{\text{old}} = N_0$.
3. Berechne

$$N_{\text{new}} = N_{\text{old}} + h * r * N_{\text{old}} * (1 - N_{\text{old}} / K).$$
4. Update: $N_{\text{old}} = N_{\text{new}}$.
5. Gehe zu 3 und iteriere solange wie gefragt.

Algorithmus 3.1: Diskrete Lösung der logistischen Gleichung mittels explizitem Eulerverfahren.

Wenn wir nun die Gleichung (2.7) am Zeitpunkt $t = nh$ auswerten und den obigen näherungsweisen Ausdruck für die Ableitung einsetzen, folgt:

$$\frac{N_{n+1} - N_n}{h} \approx r N_n \left(1 - \frac{N_n}{K}\right).$$

Um unser diskretes Modell zu finden, ersetzen wir $\approx$ durch $=$ und lösen nach N_{n+1} auf:

$$(3.5) \quad N_{n+1} = N_n + hr N_n \left(1 - \frac{N_n}{K}\right).$$

Dies ist eine Rekursionsvorschrift, die, ausgehend von einem Startwert N_0 (den wir gleich wählen wie im kontinuierlichen Modell), das Berechnen der weiteren Werte $N_1, N_2, N_3, \dots$ an den diskreten Zeitpunkten $n = 1, 2, 3, \dots$ erlaubt. Für die spezielle Wahl $h = 1$ der diskreten Schrittweite, heisst das Modell (3.5) **diskrete logistische Gleichung**.

Die hier verwendete Diskretisierungsmethode wird häufig **explizites Eulerverfahren** genannt. Algorithmus 3.1 zeigt, wie sich dies für die logistische Gleichung in der Sprache eines Computerprogramms implementieren lässt.

Wir testen dieses Verfahren anhand des Beispiels in Abbildung 2.3 ($N_0 = 10^4$, $K = 10^6$, $r = 0.12$) für verschiedene Werte von h . Die Werte der diskreten Näherungslösung an den Zeitpunkten werden durch gerade Linien (sogenannte lineare Interpolation) verbunden; die Funktion, die zum jeweiligen Graphen gehört nennen wir $N_{\text{numerisch}}$. In Abbildung 3.3 zeigen wir die diskrete Lösung $N_{\text{numerisch}}$ für $h = 20, 10, 5, 1$, und in Abbildung 3.4 vergleichen wir die numerische Lösung mit der exakten Lösung $N(t)$ durch Plotten des absoluten Fehlers

$$|N(t) - N_{\text{numerisch}}(t)|$$

3 NUMERISCHE BERECHNUNGEN

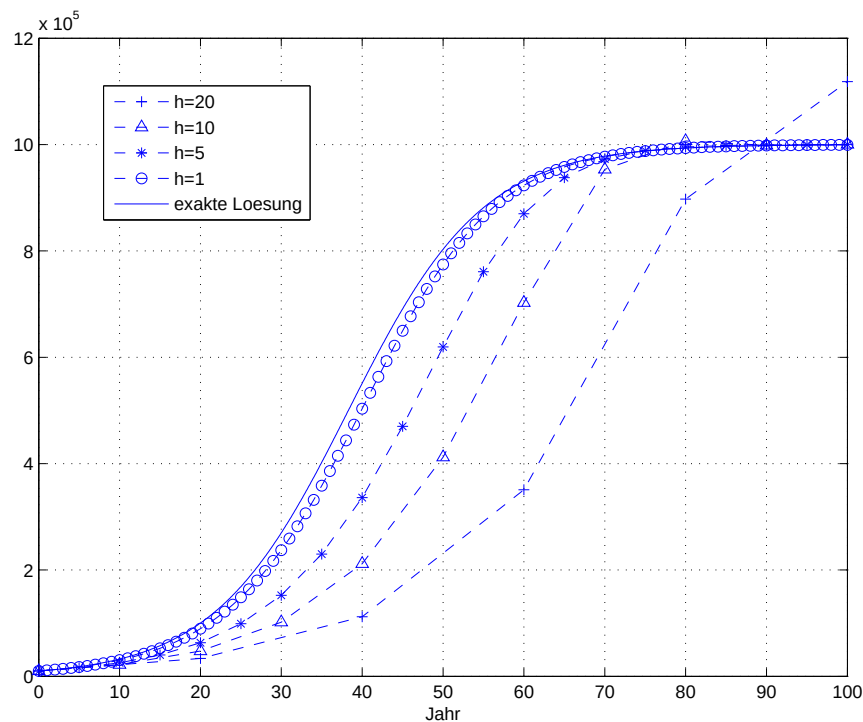


Abbildung 3.3: Numerische Lösung mittels explizitem Eulerverfahren und exakte Lösung der logistischen Gleichung.

und des relativen Fehlers,

$$\frac{|N(t) - N_{\text{numerisch}}(t)|}{|N(t)|}.$$

Wie intuitiv erwartet, sehen wir, dass die diskrete Approximation die kontinuierliche Lösung umso näher approximiert, je kleiner der Schritt h ist.

Wir wollen nun das explizite Eulerverfahren für eine allgemeine Klasse von Differentialgleichungen

$$(3.6) \quad N'(t) = F(N(t)),$$

herleiten. Hier ist F eine gegebene Funktion. Zum Beispiel ist für das logistische Modell

$$F(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K} \right).$$

Wiederum führen wir diskrete Zeitpunkte mit Abstand $h > 0$ ein und approximieren die exakte Lösung in jedem Zeitpunkt durch einen Näherungswert, sodass

$$N_n \approx N(nh).$$

3.1 NUMERISCHE APPROXIMATION VON DIFFERENTIALGLEICHUNGEN

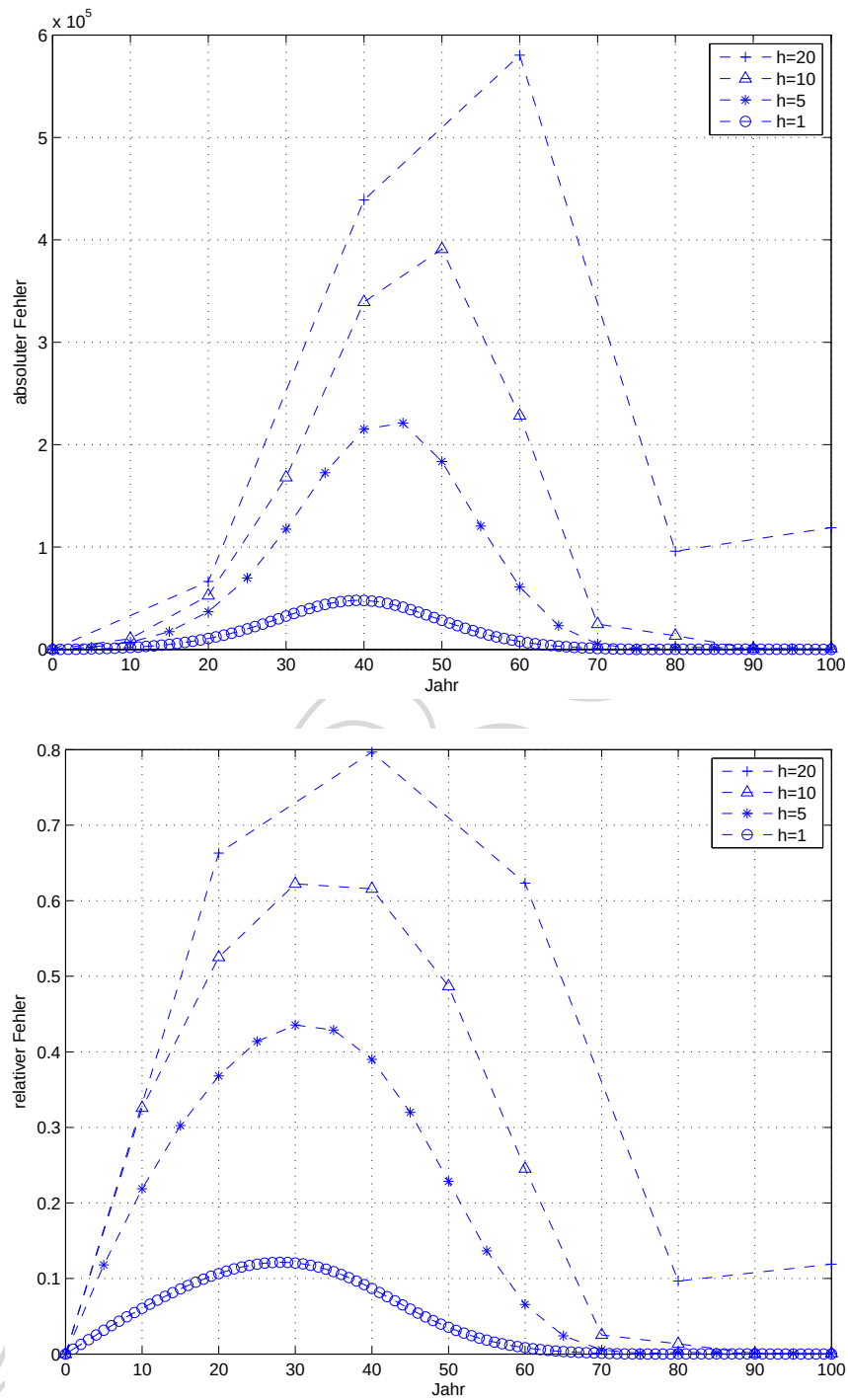


Abbildung 3.4: Fehler zwischen numerischer und exakter Lösung der logistischen Gleichung. Absoluter Fehler (oben) und relativer Fehler (unten).

1. Eingabe: h Zeiteinheit (Diskretisierungsparameter).
2. Definiere $N_{\text{old}} = N_0$.
3. Berechne
$$N_{\text{new}} = N_{\text{old}} + h * F(N_{\text{old}}).$$
4. Update: $N_{\text{old}} = N_{\text{new}}$.
5. Gehe zu 3 und iteriere solange wie gefragt.

Algorithmus 3.2: Näherungslösung von (3.6) mit dem expliziten Eulerverfahren.

Weiter ersetzen wir die Ableitung N' durch die Näherung (3.4). Einsetzen in (3.6) ergibt:

$$\frac{N_{n+1} - N_n}{h} \approx F(N_n).$$

Dies führt zum expliziten Eulerverfahren für die approximative Lösung von (3.6):

$$(3.7) \quad N_{n+1} = N_n + hF(N_n).$$

Als Programmiercode lässt sich dies wie in Algorithmus 3.2 schreiben.

Beispiel 3.8 Wir betrachten jetzt die Gleichung (3.1) – (3.3) mit $B \neq 0$. Es werden die folgenden (biologisch eher unrealistischen) Werte gewählt:

$$(3.9) \quad A = \sqrt{2}, \quad B = 1, \quad r = 1, \quad K = 1.$$

Dies ergibt die Differentialgleichung

$$N'(t) = N(t) (1 - N(t)) - \frac{N(t)^2}{2 + N(t)^2},$$

d.h. (3.6) mit

$$f(N) = N (1 - N) - \frac{N^2}{2 + N^2}.$$

Die Diskretisierung mit Hilfe der expliziten Eulermethode (3.7) lautet dann

$$N_{n+1} = N_n + h \left[N_n (1 - N_n) - \frac{N_n^2}{2 + N_n^2} \right].$$

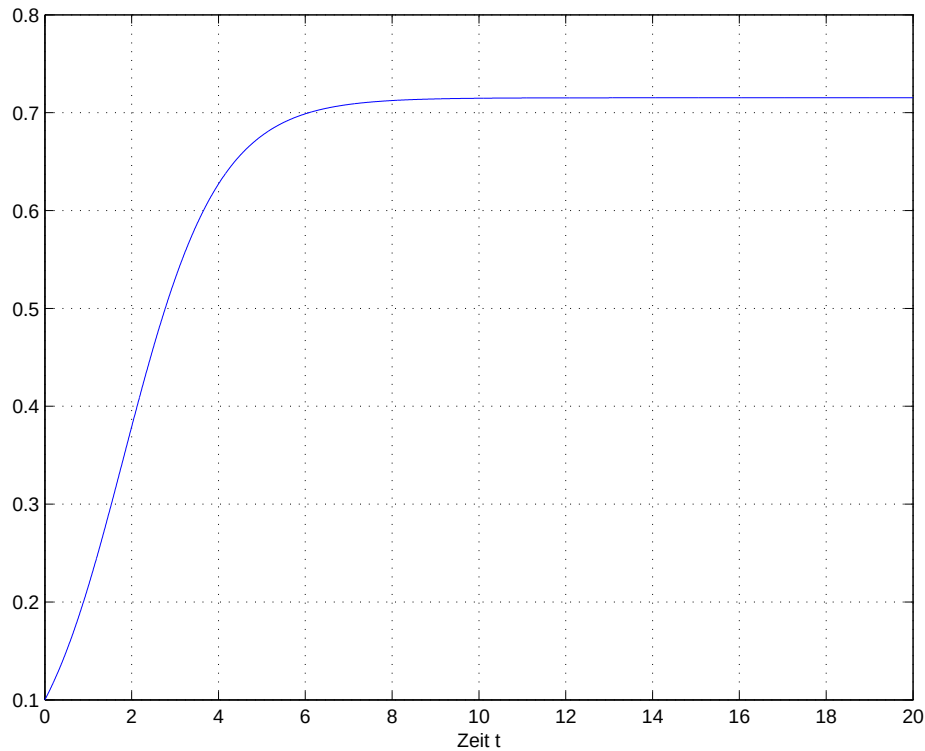


Abbildung 3.5: Berechnungen zum Spruce-Budworm-Modell.

Mit $h = \frac{1}{100}$ und $N_0 = 0.1$ erhalten wir

$$N_1 = N_0 + \frac{1}{100} \left[N_0 (1 - N_0) - \frac{N_0^2}{2 + N_0^2} \right] \approx 0.100850 \dots$$

$$N_2 = N_1 + \frac{1}{100} \left[N_1 (1 - N_1) - \frac{N_1^2}{2 + N_1^2} \right] \approx 0.101706 \dots$$

$$N_3 = N_2 + \frac{1}{100} \left[N_2 (1 - N_2) - \frac{N_2^2}{2 + N_2^2} \right] \approx 0.102568 \dots$$

$\vdots$

Dies sind die diskreten Näherungen der exakten Werte $N(0.01) \approx N_1$, $N(0.02) \approx N_2$, $N(0.03) \approx N_3$, Allgemein haben wir $N(nh) \approx N_n$. In Abbildung 3.5 sehen wir eine grafische Darstellung der numerischen Lösung (wobei die diskreten Werte durch gerade Linien verbunden sind). Wir sehen, dass die Lösung einem Gleichgewichtszustand von näherungsweise 0.72 entgegengeht. $\square$

Beispiel 3.10 Die Berechnungen für Abbildung 2.5 (Ernte/Jagd-Modell mit Parametern wie

in (2.10)) wurden mit der expliziten Euler-Methode gemacht,

$$N_{n+1} = N_n + h \left[rN_n \left(1 - \frac{N_n}{K} \right) - EN_n \right],$$

wobei $h = 0.01$ gewählt wurde. □

Beispiel 3.11 Das Verfahren (3.7) lässt sich auf Systeme von Differentialgleichungen verallgemeinern. Hier wird jede Gleichung einzeln mit der numerischen Methode diskretisiert. Dies ist typischerweise auch für andere Diskretisierungsverfahren möglich. Als Beispiel betrachten wir das Räuber-Beute-Modell (2.11) und (2.12) von Lotka-Volterra. Die Diskretisierung mit der expliziten Eulermethode lautet hier:

$$\begin{aligned} B_{n+1} &= B_n + hB_n(1 - R_n) \\ R_{n+1} &= R_n + hR_n(B_n - 1), \end{aligned}$$

mit Anfangswerten B_0, R_0 . Um die Periodizität der Lösungen erkennen zu können, muss eine genügend genaue numerische Lösung berechnet werden. Dazu muss der diskrete Zeitschritt klein sein. Wir wählen h in der Grössenordnung von 10^{-4} . Dies führt zu den Trajektorien in Abbildung 2.6, die mit Hilfe der expliziten Eulermethode berechnet wurden. □

3.1.2 Weitere Verfahren

Es gibt eine grosse Zahl von Näherungsverfahren für die numerische Lösung von Differentialgleichungen. Viele wurden sowohl numerisch als auch mathematisch gründlich untersucht und dienen als Standardwerkzeug in modernen Computercodes. Sie unterscheiden sich durch vielerlei Faktoren wie zum Beispiel: Genauigkeit, Geschwindigkeit, Stabilität, Problemklassen für die sie besonders geeignet sind, etc. Eines der sehr bekannten Verfahren ist das explizite Eulerverfahren, das wir hier diskutiert haben; es ist einfach zu implementieren, funktioniert für eine grosse Anzahl von Differentialgleichungen, benötigt allerdings oft sehr kleine Schrittweiten h für präzise Approximationen (was relativ viel Rechenzeit erfordern kann) und bringt (wie alle expliziten Verfahren) gewisse Stabilitätsbedingungen an h mit sich (d.h. h muss klein genug sein, um Stabilität des Verfahrens zu gewährleisten; wir werden dies in den Übungen etwas genauer untersuchen).

4-stufiges Runge-Kutta-Verfahren

Ein Beispiel eines Verfahrens, das höhere Genauigkeit als das explizite Eulerverfahren hat, ist die klassische 4-Schritt Runge-Kutta-Methode, die in der Praxis sehr häufig eingesetzt wird. Wie die Eulermethode ist sie ein explizites Verfahren, und der Zeitschritt h muss aus Stabilitätsgründen klein genug sein. Die Methode angewandt auf (3.6) ist wie folgt definiert: Ausgehend von N_n

berechne

$$\begin{aligned}K_1 &= F(N_n) \\K_2 &= F\left(N_n + \frac{h}{2}K_1\right) \\K_3 &= F\left(N_n + \frac{h}{2}K_2\right) \\K_4 &= F(N_n + hK_3),\end{aligned}$$

und anschliessend

$$N_{n+1} = N_n + \frac{h}{6}(K_1 + 2K_2 + 2K_3 + K_4).$$

Implizite Methoden

Explizite Verfahren zeichnen sich dadurch aus, dass sich N_{n+1} direkt aus N_n berechnen lässt. Das ist bei sogenannten *impliziten* Verfahren typischerweise anders. Als Beispiel betrachten wir das **implizite Euler-Verfahren**:

$$(3.12) \quad N_{n+1} = N_n + hF(N_{n+1}).$$

Wir sehen, dass N_{n+1} implizit gegeben ist (via die Funktion F) und die Lösung einer möglicherweise komplizierten Gleichung in jedem Zeitschritt erfordert. Mit der numerischen Lösung solcher Gleichungen werden wir uns in Abschnitt 3.3.4 etwas beschäftigen.

Es gibt die folgende wichtige Verallgemeinerung der expliziten und impliziten Eulermethode:

$$(3.13) \quad N_{n+1} = N_n + h((1 - \theta)F(N_n) + \theta F(N_{n+1})).$$

Hier ist θ ein zu wählender, fester Parameter. Das Verfahren heisst **θ -Verfahren**. Man sieht sofort, dass (3.13) mit $\theta = 0$ das explizite Eulerverfahren (3.7) und für $\theta = 1$ die implizite Eulermethode (3.12) ergibt. Eine wichtige Wahl ist $\theta = \frac{1}{2}$, die sogenannte **Trapezmethode** (implizit), welche eine höhere Genauigkeit als das θ -Verfahren für andere Werte von θ , d.h. $\theta \neq \frac{1}{2}$, hat.

Weiterführende Literatur

Für weitere numerische Lösungsmethoden von Differentialgleichungen und Informationen verweisen wir auf [6, 10, 11, 19].

3.2 Bifurkationen¹

Wir betrachten erneut die diskrete logistische Gleichung (3.5) mit Schrittweite $h = 1$:

$$(3.14) \quad N_{n+1} = N_n + rN_n \left(1 - \frac{N_n}{K}\right), \quad n = 0, 1, 2, \dots$$

¹Die folgenden Ausführungen folgen [2, Abschnitt 3.6].

3 NUMERISCHE BERECHNUNGEN

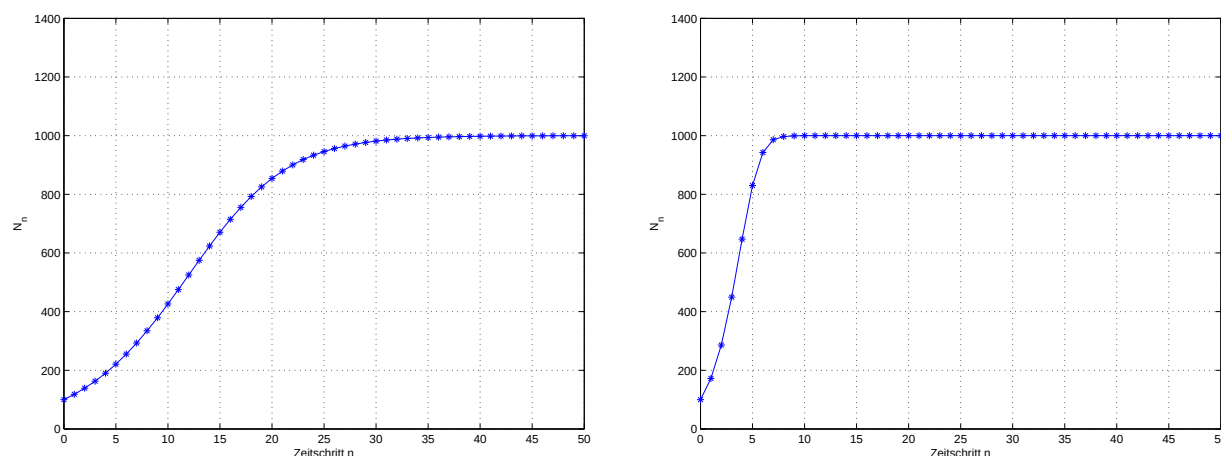


Abbildung 3.6: Diskretes logistisches Wachstums mit $K = 1000$, $N_0 = 100$, und $r = 0.2$ (links) und $r = 0.8$ (rechts).

Nehmen wir an, dass $K = 1000$ und $N_0 = 100$. Ziel der folgenden Beobachtungen ist die numerische Untersuchung der Rechenvorschrift (3.14) für verschiedene Werte von r .

Logistisches Wachstum: Der linke Graph in Abbildung 3.6 zeigt das Verhalten der obigen Rekursion für $r = 0.2$. Wir stellen fest, dass das Wachstum sehr ähnlich ist wie beim kontinuierlichen logistischen Wachstumsmodell (siehe Abschnitt 2.3): Nach einer anfänglich exponentiellen Wachstumsphase flacht der Graph ab und strebt immer mehr gegen die obere Schranke $K = 1000$. Erhöhen wir r auf den Wert $r = 0.8$, erkennen wir, dass die Kurve am Anfang wesentlich steiler anwächst und schneller abflacht; siehe Abbildung 3.6, rechtes Bild. Das Grundverhalten bleibt aber gleich (nämlich logistisch, d.h., exponentieller Anstieg und Abflachung gegen eine obere Schranke).

Oszillatorisches Verhalten: Wird $r > 1$, so ist es möglich, dass die Populationsgröße die obere Schranke K übersteigt. Anschliessend, d.h., in der nächsten Iteration, fällt sie wieder unter die Schranke K . Danach wird sie wieder grösser als K usw. Es entsteht eine *gedämpfte Oszillation*, die mit wachsenden Zeitschritten n immer schwächer wird; siehe Abbildung 3.7 (links) für $r = 1.9$. Erhöhen wir r weiter, dann wird die Amplitude der gedämpften Oszillation ebenfalls stärker.

Dieses Verhalten ist deutlich anders als bei der kontinuierlichen logistischen Gleichung und hebt den Unterschied zwischen kontinuierlichen und diskreten Modellen hervor. Im kontinuierlichen Modell nimmt der Term $1 - \frac{N(t)}{K}$ mit wachsender Populationsgröße $N(t)$ stetig ab gegen 0. Die Ableitung $N'(t)$ wird dann immer kleiner und der Graph von $N(t)$ flacht ab, wenn $N(t)$ gegen K strebt. Anders gesagt: Da das kontinuierliche Modell *jeden* Zeitpunkt t betrachtet, werden auch kleinste Änderungen in der Populationsgröße, die sich in beliebig kleinen Zeitabständen

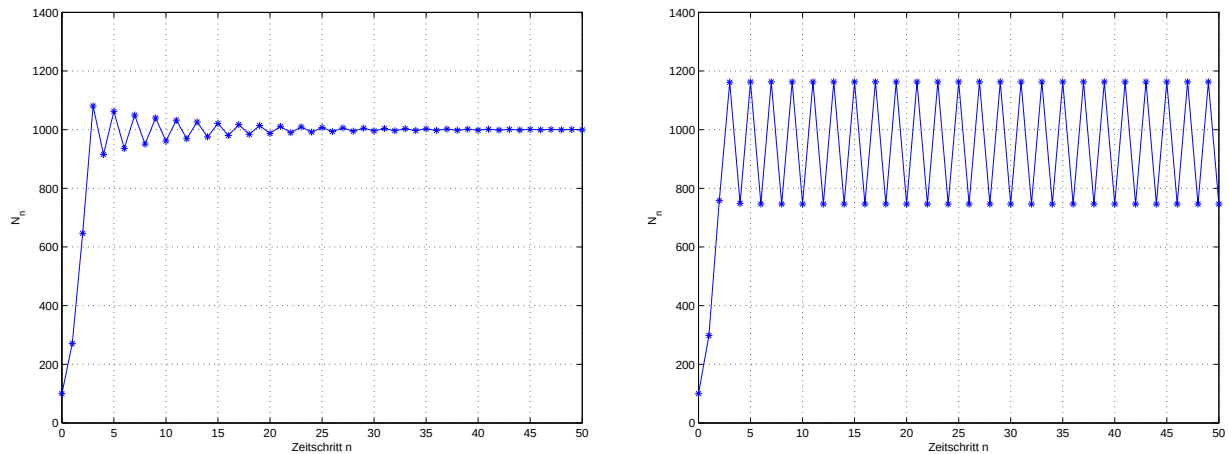


Abbildung 3.7: Diskretes logistisches Wachstums mit $K = 1000$, $N_0 = 100$, und $r = 1.9$ (links) und $r = 2.2$ (rechts).

ereignen können, sofort bemerkt, und die Ableitung $N'(t)$ und damit das Wachstum direkt angepasst. Dieser kontinuierliche “Kontrollmechanismus” verhindert eine Überschreitung der oberen Grenze K .

Im diskreten Modell ist die Situation anders: Hier schreiten wir in voneinander *getrennten* Zeitabständen vorwärts, ohne die Dynamik der Population zwischen den Zeitschritten zu berücksichtigen (also nicht wie im kontinuierlichen Kontext, wo wir *alle* Zeitpunkte t betrachten). Das diskrete Wachstumsmodell ist deshalb in einem gewissen Sinne weniger “fein” als das kontinuierliche, und der oben erwähnte “Kontrollmechanismus” kann weniger schnell reagieren. Deshalb kann es vorkommen, dass die obere Schranke K kurzfristig überschritten wird. Dieser “Irrtum” wird dann mit einer leichten Verspätung im nächsten Schritt wieder korrigiert. Damit kann ein oszillatorisches Verhalten entstehen.

Wird r erneut grösser, beispielsweise $r = 2.2$, so ist die Population N_n nach wie vor oszillierend, aber die Amplitude bleibt konstant und es gibt keine Dämpfung mehr; vgl. Abbildung 3.7 (rechts). Wir nennen dies einen *2er-Zyklus*, da sich die Population (nach anfänglichem Wachstum) immer zwischen zwei Grössen hin und her bewegt. Es lässt sich beweisen, dass für jedes r im Bereich $2.0 \leq r < 2.4$ ein 2er-Zyklus entsteht, mit wachsender Amplitude für wachsendes r .

Periodenvervielfachung und Chaos: Irgendwann zwischen $r = 2.4$ und $r = 2.5$ werden die 2er-Zyklen instabil. Beim Wert $r = 2.5$ ist ein 4er-Zyklus entstanden; siehe Abbildung 3.8 (links). Erhöhen wir r leicht, so entsteht ein 8er-Zyklus, dann ein 16er-Zyklus usw.

Für $r \geq 2.6$ beobachten wir ein komplett neues Verhalten. Anstatt regelmässiger Zyklen ändert sich die Populationsgrösse wie “zufällig” in jedem Zeitschritt; siehe Abbildung 3.8 (rechts) für $r = 2.7$. Dieses Verhalten kann als *chaotisch* bezeichnet werden.

Etwas nüchterner ausgedrückt, bedeutet “Chaos” auch “Instabilität”. Es ist charakteristisch

3 NUMERISCHE BERECHNUNGEN

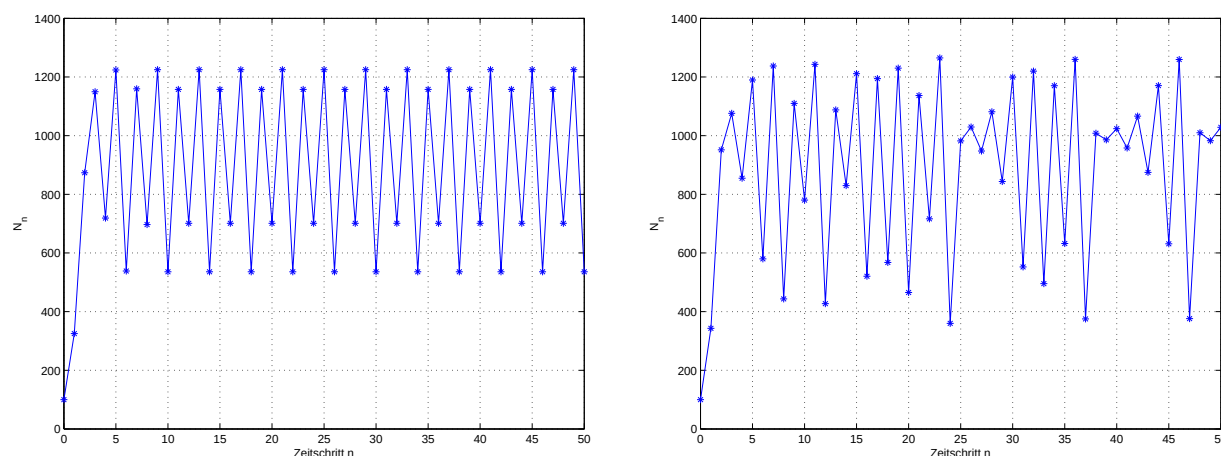


Abbildung 3.8: Diskretes logistisches Wachstums mit $K = 1000$, $N_0 = 100$, und $r = 2.5$ (links) und $r = 2.7$ (rechts).

für chaotische Systeme, dass sie sehr instabil bezüglich kleinen Änderungen sind. Wir können dies hier sehr anschaulich demonstrieren: In Abbildung 3.9 betrachten wir die Entwicklung der diskreten logistischen Gleichung mit $r = 2.7$ für die Werte $N_0 = 100$ und $N_0 = 101$ von Anfangspopulationen. Schon nach wenigen Zeitschritten sehen die Graphen stark unterschiedlich aus! Also hat eine kleine Abweichung in den Anfangsdaten schon nach kurzer Zeit grosse Auswirkungen. Dies ein typisches Merkmal von chaotischem Verhalten. Würden wir das gleiche Experiment für den nicht-chaotischen Bereich $r < 2.6$ durchführen, so würden die Graphen auch trotz verschiedener Anfangswerte sehr bald ununterscheidbar aussehen.

Die Entdeckung, dass einfache Populationsmodelle wie die diskrete logistische Gleichung chaotisches Verhalten zeigen können, hat wichtige Auswirkungen. Einerseits könnte man vermuten, dass Aufzeichnungen von Populationen, deren Grösse “zufällig” zu variieren scheint, durch schwer zu quantifizierende Effekte wie Klima oder Umwelteinflüsse erklärbar sind. Andererseits liegt die Vermutung nahe, dass “zufälliges” Verhalten in einer Populationsgrösse auch durch eine nichtlineare Antwort auf gewisse Kontrollmechanismen für die maximale Kapazität einer Population entstehen kann.

Bifurkationen: Fassen wir die obigen Beobachtungen zusammen, so stellen wir fest: Für verschiedene Bereiche von r weist das diskrete logistische Wachstumsmodell sehr verschiedene Verhaltensweisen auf. Wenn immer sich das *qualitative Verhalten* eines Modells für einen oder mehrere Parameter ändert, so nennen wir dies eine *Bifurkation*. Dieser Begriff wird auch bei kontinuierlichen Modellen verwendet, wo er sich auf qualitative Veränderungen im Lösungsverhalten von Differentialgleichungen in Abhängigkeit von einem oder von mehreren Modellparametern bezieht.

Die Bifurkationen in unserem Beispiel lassen sich gut grafisch darstellen. Dazu zeichnen wir in

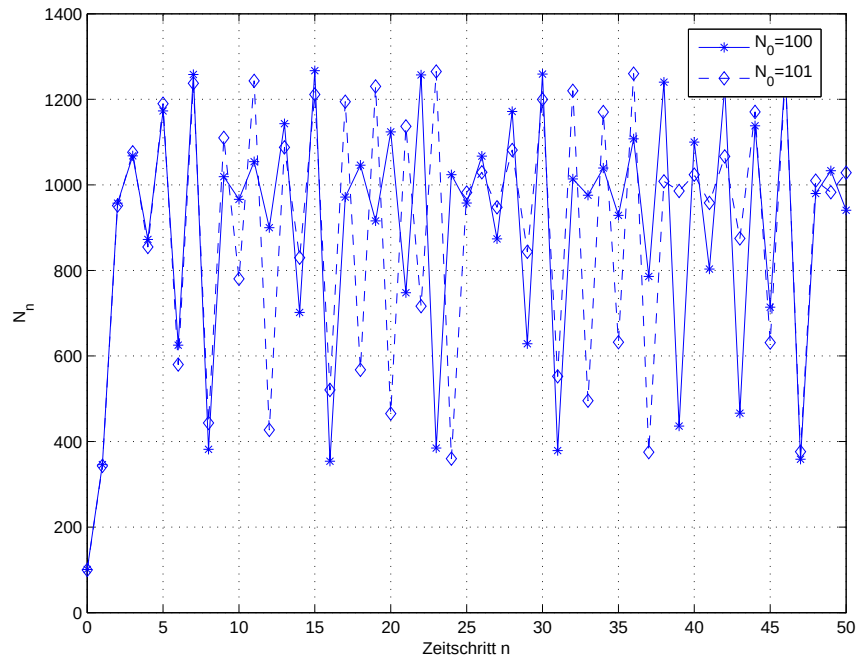


Abbildung 3.9: Diskretes logistisches Wachstum mit $K = 1000$, $r = 2.7$, und Anfangspopulationen $N_0 = 100$ und $N_0 = 101$.

einem Koordinatensystem für verschiedene Werte von r die möglichen Gleichgewichtszustände auf. Im Bereich $0 < r < 2$ ist dies genau die obere Schranke K . Beim 2er-Zyklus im Bereich $2 \leq r < 2.4$ gibt es zwei feste Werte, beim 4er-Zyklus gibt es vier, etc. Dabei entsteht das berühmte Feigenbaumdiagramm; siehe Abbildung 3.10. Es zeigt, wie sich die verschiedenen Bereiche von r auf das Verhalten der Populationsgrösse auswirken. Insbesondere wird auch sichtbar, bei welchen Werten von r sich das Verhalten der Populationsgrößen ändert, d.h., wo Bifurkationen auftreten.

3.3 Numerisches Gleichungslösen

Wir wollen die Gleichgewichtszustände von (3.1) bestimmen, wobei wir nun den Fall $B \neq 0$ zulassen wollen. Wir sind also an den konstanten Lösungen, $N'(t) \equiv 0$, der Differentialgleichung interessiert. Für sie gilt

$$W = R.$$

Einsetzen der obigen Terme für W und R ergibt:

$$rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) = \frac{BN(t)^2}{A^2 + N(t)^2}.$$

3 NUMERISCHE BERECHNUNGEN

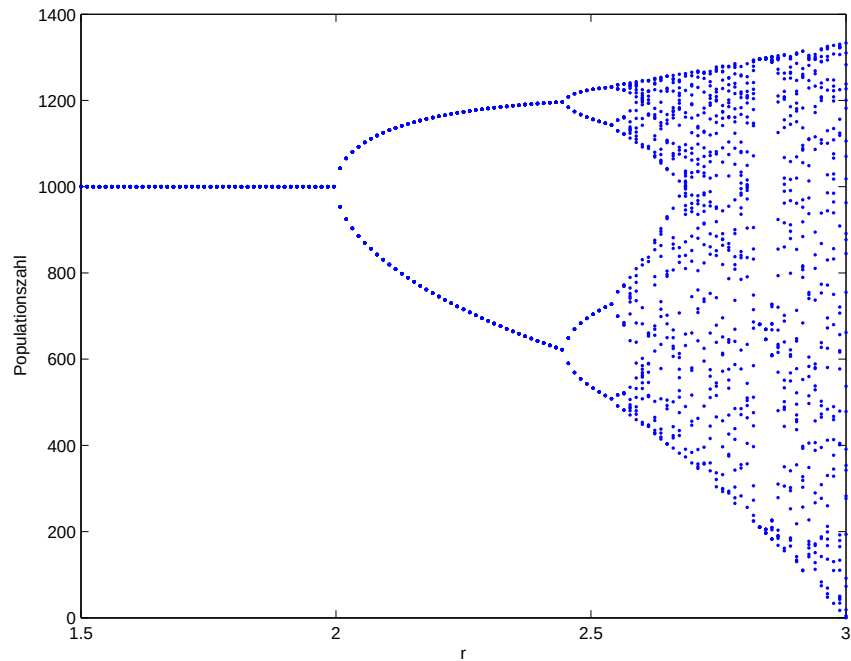


Abbildung 3.10: Bifurkationsdiagramm für das diskrete logistische Wachstumsmodell mit $K = 1000$ und $N_0 = 100$.

Umformen führt zu

$$N(t) \left[r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - \frac{BN(t)}{A^2 + N(t)^2} \right] = 0.$$

Diese Gleichung ist genau dann erfüllt, falls

$$N(t) = 0$$

oder

$$r \left(1 - \frac{N(t)}{K} \right) - \frac{BN(t)}{A^2 + N(t)^2} = 0.$$

Der erste Gleichgewichtszustand $N(t) = 0$ ist aus biologischer Sicht weniger interessant (kein Wachstum, keine Jagd). Befassen wir uns mit der zweiten Gleichung und formen sie noch etwas um:

$$N(t)^3 - KN(t)^2 + \left(A^2 + \frac{BK}{r} \right) N(t) - KA^2 = 0.$$

Weitere Gleichgewichtszustände können nun gefunden werden, indem wir die Lösungen dieser Gleichung finden. Zur Vereinfachung wählen wir die Parameter wie in (3.9). Damit erhalten wir

$$(3.15) \quad N^3 - N^2 + 3N - 2 = 0,$$

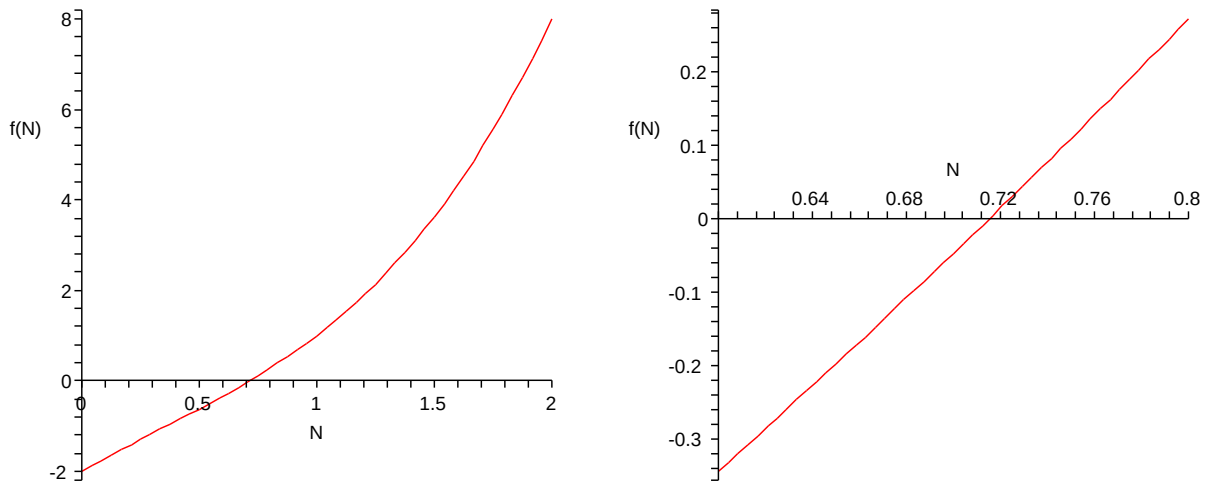


Abbildung 3.11: Grafisches Gleichungslösen.

wobei wir die Abhängigkeit von t weglassen; Gleichgewichtszustände sind ja sowieso konstante und somit zeitunabhängige Lösungen.

Die Gleichung (3.15) ist **nichtlinear**. Das explizite Lösen von nichtlinearen Gleichungen ist oft schwierig oder sogar unmöglich. Dennoch gibt es eine Vielzahl von Methoden, die eine (oft beliebig genaue) Berechnung einer Näherungslösung erlauben. In den folgenden Abschnitten wollen wir einige bekannte Näherungsverfahren besprechen.

3.3.1 Grafische Lösung

Die Gleichung (3.15) lässt sich grafisch in einem Koordinatensystem darstellen. Dazu plotten wir für einen gewissen Bereich von Werten N jeweils den Punkt mit erster Koordinate N (horizontale Achse) und zweiter Koordinate $N^3 - N^2 + 3N - 2$ (vertikale Achse) im Koordinatensystem. In anderen Worten: Wir zeichnen den Graph der Funktion

$$f(N) = N^3 - N^2 + 3N - 2.$$

Die gesuchten Lösungen sind dann die Schnitte (auch **Nullstellen von f** genannt) dieses Graphen mit der horizontalen Koordinatenachse; siehe Abbildung 3.11 (links). Wir erkennen, dass es eine Lösung im Bereich $[0,6, 0,8]$ gibt. Begrenzen wir die Darstellung auf diesen Bereich, so ergibt sich, wie durch Anwenden einer Lupe, ein wesentlich genaueres Bild; siehe Abbildung 3.11 (rechts). Die betrachtete Lösung befindet sich in der Nähe von 0,715. Wer eine genauere Näherungslösung braucht, kann nun einfach dieses Verfahren wiederholen und den Darstellungsreich in der Nähe der gesuchten Lösung immer enger machen.

3.3.2 Bisektionsverfahren

Die grafische Lösungsmethode lässt sich einfach in Form eines Algorithmus automatisieren. Wiederum starten wir ausgehend von einem Bereich, in dem sich eine Lösung befindet. In unserem Beispiel können wir, wie oben, das Intervall

$$I = [0.6, 0.8]$$

wählen. Wie lässt sich dieser Bereich verkleinern? Eine naheliegende Methode ist die Aufspaltung in zwei halb so grosse Teilbereiche:

$$\tilde{I}_1 = [0.6, 0.7], \quad \tilde{I}_2 = [0.7, 0.8].$$

In welchem der beiden Teilbereiche befindet sich nun die Lösung? Hierzu erinnern wir uns, dass Lösungen von (3.15) Punkte sind, an denen der Graph der Funktion f die horizontale Achse schneidet. Insbesondere hat f links und rechts eines solchen Punktes wechselndes Vorzeichen (wir nehmen hier an, dass der Graph von f die horizontale Achse nicht nur berührt, sondern vollständig schneidet). Wir müssen also jenen Teilbereich finden, in dem sich das Vorzeichen von f ändert. Dies können wir beispielsweise durch Auswerten an den Intervallenden herausfinden. Für den ersten Teilbereich $\tilde{I}_1$ gilt

$$f(0.6) = -0.344, \quad f(0.7) = -0.047.$$

Für $\tilde{I}_2$ erhalten wir

$$f(0.7) = -0.047, \quad f(0.8) = 0.272.$$

Das Vorzeichen wechselt im zweiten Teilintervall. Dort befindet sich also sicherlich eine Lösung von (3.15). Damit ist ein neuer, halb so grosser Bereich

$$I = [0.7, 0.8]$$

bestimmt. Wir engen diesen Bereich weiter ein durch erneutes Halbieren:

$$\tilde{I}_1 = [0.7, 0.75], \quad \tilde{I}_2 = [0.75, 0.8].$$

Auswerten an den Intervallgrenzen ergibt

$$f(0.7) = -0.047, \quad f(0.75) = 0.109375, \quad f(0.8) = 0.272.$$

Somit enthält $\tilde{I}_1$ eine Lösung. Auch hier können wir durch Halbieren dieses Bereiches weiterfahren und eine noch genauere Lösung ermitteln. Diese Methode wird **Bisektionsverfahren** genannt.

In Algorithmus 3.3 ist das Bisektionsverfahren für eine allgemeine Gleichung der Form

$$(3.16) \quad f(N) = 0$$

dargestellt.

1. Bestimme einen Bereich $I = [a, b]$, in dem sich eine Lösung von (3.16) befindet. Wir nehmen an, dass in I genau eine Lösung vorkommt und dass die Funktion f dort verschiedenes Vorzeichen hat.
2. Halbiere I in zwei Teilbereiche:

$$\tilde{I}_1 = \left[a, \frac{a+b}{2} \right], \quad \tilde{I}_2 = \left[\frac{a+b}{2}, b \right].$$

3. Bestimme

$$f(a), \quad f\left(\frac{a+b}{2}\right), \quad f(b).$$

4. Wenn

$$\text{Vorzeichen von } f(a) \neq \text{Vorzeichen von } f\left(\frac{a+b}{2}\right),$$

dann befindet sich eine Lösung im ersten Intervall $\tilde{I}_1$; in diesem Fall, ersetze I durch $\tilde{I}_1$ und starte wieder bei 2. Ansonsten enthält $\tilde{I}_2$ eine Lösung; dann ersetze I durch $\tilde{I}_2$ und starte ebenfalls wieder bei 2.

Iteriere so lange, bis die gewünschte Genauigkeit erreicht ist.

Algorithmus 3.3: Bisektionsverfahren.

Angewandt auf (3.15) (mit Startbereich $[0.6, 0.8]$) erhalten wir die folgende Sequenz von Näherungswerten (jeweils die Mitte des momentanen Intervalls):

0.7000000000000000
 0.7500000000000000
 0.7250000000000000
 0.7125000000000000
 0.7187500000000000
 0.7156250000000000
 0.7140625000000000
 0.7148437500000000
 0.7152343750000000
 0.7150390625000000
 ⋮

Die exakte Lösung ist $0.71522523843510 \dots$. Dies ist der Gleichgewichtszustand des Modells in Beispiel 3.8, den wir bereits in Abbildung 3.5 erkennen konnten.

Wie lange soll iteriert werden? Nehmen wir an, dass der Anfangsbereich eine Länge L hat (im obigen Beispiel $L = 0.8 - 0.6 = 0.2$). Wir möchten die Lösung auf eine vorgegebene Genauigkeit von τ ("Fehlertoleranz") berechnen, d.h. es soll gelten

$$(3.17) \quad |N - \tilde{N}| \leq \tau.$$

Hier ist N die exakte Lösung von (3.16) und $\tilde{N}$ die numerische Lösung aus dem Bisektionsverfahren. Der Wert $\tilde{N}$ berechnet sich als Mitte des momentan betrachteten Intervalls $[a, b]$, also

$$\tilde{N} = \frac{a + b}{2}.$$

Damit haben wir

$$|N - \tilde{N}| \leq \left| N - \frac{a + b}{2} \right| \leq \frac{b - a}{2},$$

da $a \leq N \leq b$. Die Fehlerabschätzung (3.17) ist also sicherlich erfüllt, falls

$$\frac{b - a}{2} \leq \tau.$$

Nach m Schritten mit dem Bisektionsverfahren wurde der ursprüngliche Bereich (Länge L) m -mal halbiert. Deshalb gilt

$$b - a = \frac{L}{2^m}.$$

Daraus folgt

$$\frac{b - a}{2} = \frac{1}{2} \frac{L}{2^m} = \frac{L}{2^{m+1}}.$$

Somit soll gelten

$$\frac{L}{2^{m+1}} \leq \tau.$$

Auflösen dieser Ungleichung nach m zeigt, dass wir höchstens

$$m = \frac{\ln\left(\frac{L}{\tau}\right)}{\ln 2} - 1$$

Schritte (m aufrunden auf die nächste ganze Zahl) des Bisektionsverfahrens durchzuführen brauchen, um (3.17) zu erfüllen, d.h., die numerische Lösung bis auf eine Toleranz von τ berechnen zu können.

Für $L = 0.2$ reichen daher

$$m = \frac{\ln\left(\frac{0.2}{0.001}\right)}{\ln 2} - 1 \approx 6.64385619,$$

aufgerundet also 7, Schritte des Bisektionsverfahrens, um die Lösung einer Gleichung auf einen Fehler von $\tau = 0.001$ genau zu finden.

3.3.3 Newton-Methode und Varianten

Die dritte Methode, die wir besprechen wollen, ist in der Praxis sehr beliebt. Die Grundidee ist hierbei, die Funktion f in Gleichung (3.16) durch eine "einfachere" Funktion zu approximieren, sodass die Gleichung einfach lösbar wird.

Nehmen wir an, eine grobe Näherungslösung $N^{(0)}$ von (3.16) sei bekannt. Wir wollen nun die Funktion f in der Nähe von $N^{(0)}$ durch eine Funktion der Form

$$\ell(N) = \alpha N + \beta$$

annähern, wobei α, β zu bestimmende Konstanten sind. Es soll gelten

$$f(N^{(0)}) = \ell(N^{(0)}) \quad \text{und} \quad f'(N^{(0)}) = \ell'(N^{(0)}).$$

Aus der ersten Bedingung folgt

$$f(N^{(0)}) = \alpha N^{(0)} + \beta.$$

Die zweite Bedingung impliziert

$$f'(N^{(0)}) = \alpha.$$

Somit folgt

$$\alpha = f'(N^{(0)}) \quad \text{und} \quad \beta = f(N^{(0)}) - \alpha N^{(0)} = f(N^{(0)}) - f'(N^{(0)})N^{(0)}.$$

Wir erhalten

$$\ell(N) = f'(N^{(0)})N + f(N^{(0)}) - f'(N^{(0)})N^{(0)} = f(N^{(0)}) + f'(N^{(0)})(N - N^{(0)}).$$

Die Näherungsfunktion ℓ wird auch **Taylorapproximation erster Ordnung** oder **Linearisierung** von f an der Stelle $N^{(0)}$ genannt. Geometrisch ist der Graph von ℓ eine Gerade, die den Graph von f an der Stelle $N^{(0)}$ als Tangente berührt; vgl. Abbildung 3.12.

Anstelle von Gleichung (3.16) lösen wir nun die Gleichung

$$(3.18) \quad \ell(N) = 0,$$

d.h. $f(N^{(0)}) + f'(N^{(0)})(N - N^{(0)}) = 0$. Diese Gleichung hat die Lösung

$$N^{(1)} = N^{(0)} - \frac{f(N^{(0)})}{f'(N^{(0)})}.$$

Dies ist eine Näherungslösung von (3.16), die typischerweise besser ist als $N^{(0)}$. Das sehen wir auch in Abbildung 3.12 (hier wurde $N^{(0)} = 1$ gesetzt): Die Lösung von (3.18) ist der Schnitt des Graphen von ℓ mit der horizontalen Achse; der Schnittpunkt liegt näher beim Schnitt des Graphen von f mit der horizontalen Achse als $N^{(0)}$.

Wir bezeichnen die obige Näherungslösung mit $N^{(1)}$. Nun können wir eine verbesserte Lösung finden, indem wir diese Methode wiederholen: Bestimmen der Linearisierung von f beim

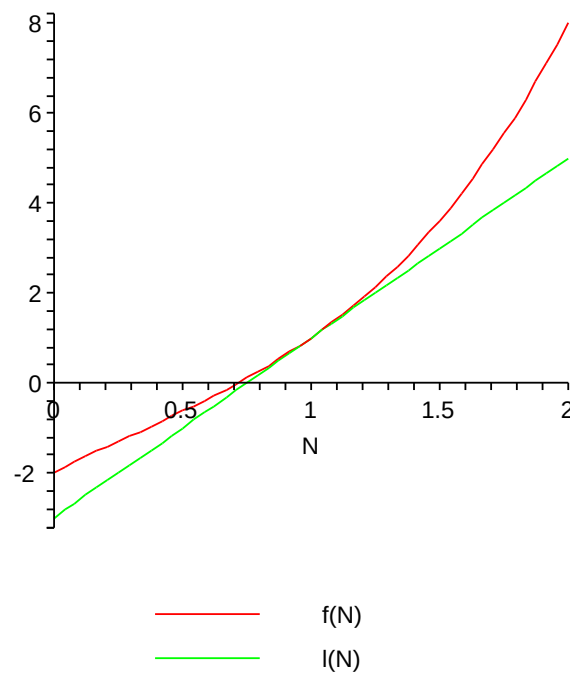


Abbildung 3.12: Taylorpolynom erster Ordnung an der Stelle $N^{(0)} = 1$ für Gleichung (3.15).

Punkt $(N^{(1)}, f(N^{(1)}))$ und Berechnung des Schnittpunkts der Tangenten mit der horizontalen Achse. Wir erhalten, genau wie oben,

$$N^{(2)} = N^{(1)} - \frac{f(N^{(1)})}{f'(N^{(1)})}.$$

Der Wert $N^{(2)}$ liegt nun wiederum näher bei der exakten Lösung als $N^{(1)}$. Wiederholung dieses Verfahrens entspricht der Iteration

$$(3.19) \quad N^{(m+1)} = N^{(m)} - \frac{f(N^{(m)})}{f'(N^{(m)})}, \quad m = 0, 1, 2, \dots,$$

mit Startwert $N^{(0)}$; siehe Algorithmus 3.4. Sie wird so lange ausgeführt, bis eine gewünschte Genauigkeit erreicht ist. Diese Methode heisst **Newton-Raphson-Methode** (oder oftmals **Newton-Methode**).

Beispiel 3.20 Anwenden des Verfahrens auf Gleichung (3.15) bedeutet

$$N^{(m+1)} = N^{(m)} - \frac{(N^{(m)})^3 - (N^{(m)})^2 + 3N^{(m)} - 2}{3(N^{(m)})^2 - 2N^{(m)} + 3}, \quad m = 0, 1, 2, \dots$$

1. Wähle eine Näherungslösung N_0 von (3.16).
2. Berechne eine verbesserte Lösung

$$N_1 = N_0 - f(N_0) / f'(N_0)$$
3. Update: $N_0 = N_1$
4. Gehe zu 2, bis die gewünschte Genauigkeit erreicht ist.

Algorithmus 3.4: Newton-Raphson-Methode für Gleichung (3.16).

Mit $N^{(0)} = 1$ erhalten wir die Folge von Näherungswerten:

$$(3.21) \quad \begin{array}{l} 1.0000000000000000 \\ 0.7500000000000000 \\ 0.71568627450980 \\ 0.71522531691972 \\ 0.71522523843509 \\ \vdots \end{array}$$

Wir sehen, dass die Methode sehr schnell konvergiert. Dies ist einer der Gründe, weshalb das Verfahren sehr beliebt ist. $\square$

Praktische Aspekte und Varianten

- Das Newton-Raphson-Verfahren setzt voraus, dass die Ableitung von f , zumindest an gewissen Stellen, berechenbar ist. Dies ist nicht immer der Fall! Allerdings lässt sich die Ableitung durch eine Näherung, wie in (2.2), ersetzen:

$$f'(N^{(m)}) \approx \frac{f(N^{(m)} + \Delta) - f(N^{(m)})}{\Delta}.$$

Wir wählen $\Delta = N^{(m-1)} - N^{(m)}$. Somit,

$$f'(N^{(m)}) \approx \frac{f(N^{(m-1)}) - f(N^{(m)})}{N^{(m-1)} - N^{(m)}}.$$

Daraus folgt das folgende numerische Verfahren für die Lösung von (3.16):

$$N^{(m+1)} = N^{(m)} - \frac{f(N^{(m)})(N^{(m)} - N^{(m-1)})}{f(N^{(m)}) - f(N^{(m-1)})}.$$

Diese Methode heisst **Sekantenverfahren**. Wir bemerken, dass diese Methode zwei Startwerte $N^{(0)}$ und $N^{(1)}$ benötigt.

- Die Newton-Raphson-Methode und das Sekantenverfahren lassen sich auf Systeme von nichtlinearen Gleichungen erweitern. Ausserdem werden die Verfahren auch oft in der Optimierung eingesetzt, wo nach Nullstellen von Ableitungen zur Auffindung von Minima oder Maxima gesucht wird.
- In der Praxis kann es sein, dass die Berechnung der Ableitung aufwendig ist (besonders bei Systemen). Dann wird manchmal über mehrere Schritte in der Iteration (3.19) die Ableitung nicht neu berechnet, sondern derselbe Wert beibehalten. Solche Verfahren heissen **Quasi-Newtonverfahren**. Sie benötigen oftmals mehr Schritte für eine gewünschte Genauigkeit der numerischen Lösung, haben aber eine kleinere Berechnungszeit in jedem Schritt.
- Das Newton-Raphson-Verfahren kann gewisse Instabilitäten aufweisen. Beispielsweise kann es vorkommen, dass die Methode nicht gegen die nächst gelegene Lösung (falls es mehrere gibt) oder überhaupt nicht konvergiert. Hier helfen oft sogenannte **gedämpfte Newtonmethoden**. Die Idee ist, die Differenz zwischen zwei Iterationen zu verkleinern. Man betrachtet zum Beispiel

$$N^{(m+1)} = N^{(m)} - \varkappa \frac{f(N^{(m)})}{f'(N^{(m)})},$$

mit einem Parameter $\varkappa$, der typischerweise (aber nicht immer) kleiner als 1 gewählt wird. Solche Methoden konvergieren üblicherweise langsamer gegen die exakte Lösung, liefern aber robustere Resultate.

- Wann soll die Iteration gestoppt werden? Ein mögliches Kriterium besteht darin, die Differenz zweier aufeinanderfolgender Iterationswerte zu vergleichen,

$$|N^{(m)} - N^{(m-1)}|.$$

Wenn dieser Wert kleiner ist, als eine vorgeschriebene Toleranz, dann wird die Lösung N_m als genügend genau akzeptiert.

3.3.4 Anwendung auf implizite Verfahren für die numerische Lösung von Differentialgleichungen

Betrachten wir nochmals das Populationsmodell (3.1) mit (3.2) und (3.3), d.h.

$$(3.22) \quad N'(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) - \frac{BN(t)^2}{A^2 + N(t)^2}.$$

Als Anfangswert sei $N(0) = N_0$ gegeben. Zur numerischen Lösung solcher Probleme haben wir bereits die explizite Eulermethode (3.7) kennengelernt. Alternativ wollen wir nun die Trapezregel anwenden. Sie entspricht dem θ -Verfahren (3.13) mit $\theta = \frac{1}{2}$:

$$(3.23) \quad N_{n+1} = N_n + \frac{h}{2} (F(N_n) + F(N_{n+1})),$$

wobei in unserem Beispiel

$$F(N) = rN \left(1 - \frac{N}{K}\right) - \frac{BN^2}{A^2 + N^2}.$$

Betrachten wir die Berechnung von N_1 aus N_0 . Hier gilt

$$N_1 = N_0 + \frac{h}{2} (F(N_0) + F(N_1)).$$

Dies ist eine nichtlineare Gleichung für N_1 , die gelöst werden muss, um den Wert N_1 zu berechnen. Wir können dies beispielsweise mit dem Newton-Verfahren tun. Dazu bringen wir die Gleichung in die Form (3.16), d.h.,

$$f(N_1) = N_0 + \frac{h}{2} (F(N_0) + F(N_1)) - N_1 = 0.$$

Zur Anwendung des Newton-Verfahrens brauchen wir die Ableitung von f :

$$\begin{aligned} f'(N) &= \frac{df(N)}{dN} = \frac{d}{dN} \left(N_0 + \frac{h}{2} (F(N_0) + F(N)) - N \right) \\ &= \frac{h}{2} F'(N) - 1 \\ &= \frac{h}{2} \left(r - \frac{2rN}{K} - \frac{2A^2BN}{(A^2 + N^2)^2} \right) - 1. \end{aligned}$$

Nun berechnen wir eine Folge von Näherungswerten $N_1^{(0)}, N_1^{(1)}, N_1^{(2)}, \dots$ von N_1 mit dem Newton-Verfahren,

$$N_1^{(m+1)} = N_1^{(m)} - \frac{f(N_1^{(m)})}{f'(N_1^{(m)})}, \quad m = 0, 1, 2, \dots,$$

bis die numerische Näherung von N_1 genügend genau bestimmt ist; eine Iterationszahl von $m = 15$ ist in der Praxis üblich, d.h. wir akzeptieren $N_1^{(15)}$ als gute Näherung der exakten Lösung N_1 (wir bemerken allerdings, dass die Iterationszahl auch bedeutend höher sein kann, je nach Beispiel). Als Startschätzung nehmen wir $N_1^{(0)} = N_0$.

Mit dem Wert N_1 nach dem ersten Zeitschritt, lässt sich nun der Wert N_2 genau gleich bestimmen: Einsetzen von N_1 in (3.23) und numerisches Lösen nach N_2 mit der Newton-Raphson-Methode. Danach, analoge Berechnung von N_3 , etc.

3 NUMERISCHE BERECHNUNGEN

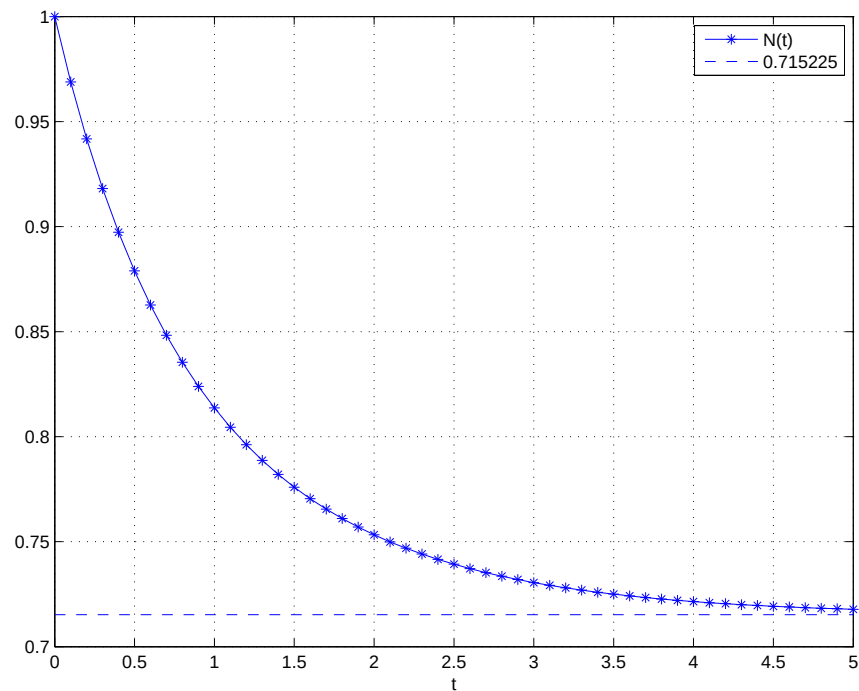


Abbildung 3.13: Numerische Berechnung von (3.22) mit dem Trapezverfahren ($h = 0.1$); die gestrichelte Linie zeigt den Gleichgewichtszustand (3.21).

Wir führen die numerische Simulation von (3.22) mit $N(0) = N_0 = 1$ und Parametern wie in (3.9) durch. Wir berechnen 50 Zeitschritte mit jeweiligem Abstand $h = 0.1$. Abbildung 3.1 zeigt die numerische Lösung. Wir sehen, dass sie gegen den in (3.21) berechneten Gleichgewichtszustand konvergiert. In jedem Zeitschritt wird, wie oben besprochen, mit Hilfe des Newton-Verfahrens eine nichtlineare Gleichung gelöst. Die entsprechenden Folgen von Näherungslösungen sind für die ersten 4 Zeitschritte in Tabelle 3.3.4 ersichtlich (hier ist $m = 10$ genügend).

Weiterführende Literatur

Siehe zum Beispiel [5, 19].

1. Zeitschritt	2. Zeitschritt	3. Zeitschritt	4. Zeitschritt
1.00000000000000	0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441
0.96891191709845	0.94181846717037	0.91812575747246	0.89731196491162
0.96886993134952	0.94178626980147	0.91810083115225	0.89729250796630
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916
0.96886993127239	0.94178626975555	0.91810083112441	0.89729250794916

Tabelle 3.1: Resultate der Newtoniteration für die ersten 4 Zeitschritte in der Lösung von (3.22) mit der Trapezmethode.

3.4 Aufgaben

- 3.1. Wir betrachten die Differentialgleichung für das exponentielle Wachstumsmodell mit Wachstumsrate $r = 2$:

$$N'(t) = 2N(t), \quad N(0) = 1.$$

Wir führen eine diskrete Zeiteinheit $h > 0$ ein und diskretisieren das Modell mit verschiedenen Methoden.

- Schreiben Sie die explizite Eulermethode für dieses Problem auf und berechnen Sie eine Näherung von $N(1)$ mit $h = \frac{1}{4}$.
- Wiederholen Sie (a) für die implizite Eulermethode und für das Trapezverfahren.
- Berechnen Sie den exakten Wert $N(1)$ und vergleichen Sie ihn mit den drei verschiedenen Näherungslösungen in (a) und (b).
- Wir betrachten nochmals die explizite Eulermethode, allerdings mit beliebigem Zeitschritt $h > 0$.
 - Schreiben Sie das Verfahren auf.
 - Drücken Sie die diskrete Lösung N_n bei $t = nh$ durch N_{n-1} aus.
 - Finden Sie eine explizite Formel für N_n .
 - Wieviele Iterationen der diskreten Methode sind nötig, um bei $t = 1$ anzukommen?
 - Kombinieren Sie (iii) und (iv), um die Approximation des exakten Werts $N(1)$ zu finden, der durch das explizite Eulerverfahren berechnet wird. Was geschieht mit $h \rightarrow 0$? Benutzen Sie, dass

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \left(1 + \frac{q}{n}\right)^n = e^q$$

gilt für alle Zahlen q .

- 3.2. Betrachten Sie die Differentialgleichung

$$N'(t) = rN(t), \quad N(0) = N_0,$$

mit $r < 0$ und $N_0 > 0$.

- Zeigen Sie, dass die exakte Lösung gegen 0 geht, wenn $t \rightarrow \infty$.
 - Diskretisieren Sie das obige Problem mit der expliziten Eulermethode. Für welchen Bereich von Schrittweiten $h > 0$ gilt $N_n \rightarrow \infty$, wenn $n \rightarrow \infty$?
 - Wiederholen Sie b) für die implizite Eulermethode.
- 3.3. Wir betrachten drei Chemikalien, die miteinander reagieren. Die jeweiligen Konzentrationen (in %) seien zeitabhängig und gegeben durch die Funktionen $A(t)$, $B(t)$, $C(t)$. Wir nehmen an, dass sie das folgende Differentialgleichungssystem erfüllen

$$\begin{aligned} A' &= -4A + 10BC \\ B' &= 4A - 10BC - 3B^2 \\ C' &= 3B^2. \end{aligned}$$

Die Anfangskonzentrationen sind gegeben durch A_0, B_0, C_0 , wobei gilt, dass

$$A_0 + B_0 + C_0 = 1 = 100\%.$$

- a) Zeigen Sie mittels einer *einfachen* Rechnung, dass hier immer gilt

$$A(t) + B(t) + C(t) = 1 = 100\%$$

für alle Zeiten $t \geq 0$ (Konzentrationserhaltung).

- b) Formulieren Sie die explizite Euler-Methode für das obige System durch separate Diskretisierung der einzelnen Differentialgleichungen.
- c) Führen Sie einen Schritt mit der expliziten Euler-Methode (mit $h = 1$, Startwerte $A_0 = B_0 = C_0 = \frac{1}{3}$) durch und finden Sie somit eine Approximation von $A(1)$, $B(1)$, $C(1)$. Zeigen Sie, dass die Konzentrationserhaltung auch für die diskrete Lösung gilt. Stimmt dies auch für allgemeine Startwerte?
- d) Hat das System einen Gleichgewichtszustand mit $A(t) + B(t) + C(t) = 1$?

- 3.4. Berechnen Sie eine Näherung von $\sqrt{2}$. Betrachten Sie dazu die Gleichung

$$x^2 - 2 = 0.$$

- a) Verwenden Sie das Bisektionsverfahren, um die obige Gleichung zu lösen. Der Anfangsbereich ist $[1, 2]$. Wie viele Iterationen sind nötig, um die Lösung bis auf einen Fehler von 0.1 zu berechnen? Führen Sie diese Iterationen aus.
- b) Lösen Sie die Gleichung mit der Newton-Raphson-Methode und einem Anfangswert von $x^{(0)} = 2$. Führen Sie 5 Schritte durch.
- c) Vergleichen Sie die Lösungen in a) und b) mit dem exakten Wert von $\sqrt{2}$.
- 3.5. Ausgehend von einer Anfangspopulation von $N_0 = 1000$ Individuen wachse eine Population nach dem Gesetz

$$N(t) = 1000 \cdot 2^t.$$

Eine zweite Population mit dreimal so grosser Anfangspopulation nehme linear zu mit einer Geschwindigkeit von 1000 Individuen pro Zeiteinheit:

$$M(t) = 1000t + 3000.$$

Zu welchem Zeitpunkt “überholt” die erste Population die zweite Population? Stellen Sie eine Gleichung auf und bringen Sie sie in die Form $f(t) = 0$. Lösen Sie die Gleichung mit

- a) dem Bisektionsverfahren (Anfangsbereich $[2, 3]$). Führen Sie 3 Schritte durch. Benutzen Sie die Fehlerabschätzung aus der Vorlesung, um eine Aussage über die Genauigkeit der Lösung zu machen.
- b) dem Newtonverfahren (Startwertschätzung $t^{(0)} = 2$). Führen Sie 3 Schritte aus.
- c) Die einzige *positive* Lösung (es gibt noch eine negative) ist 2.44490755... Welche der Lösungen in (a) und (b) ist genauer?

3.6. Betrachten Sie die Funktion

$$g(x) = x^3 - x.$$

- Bestimmen Sie alle Nullstellen von g .
- Schreiben Sie die Newton-Methode für dieses Problem auf.
- Führen Sie die Newton-Methode mit dem Startwert $x^{(0)} = \frac{1}{\sqrt{3}}$ durch. Was geschieht?
- Führen Sie zwei Schritte der Newton-Methode mit Startwert $x^{(0)} = \frac{1}{\sqrt{5}}$ durch. Was fällt Ihnen auf?
- Beheben Sie die Schwierigkeiten in (a) und (b) durch Wahl eines besseren Startwerts und führen Sie drei Iterationen durch. Gegen welche Nullstelle strebt die Näherungsfolge (dies hängt vom Startwert ab)?

3.7. Betrachten Sie die Funktion

$$g(x) = x^3 - x.$$

- Bestimmen Sie alle Nullstellen von g .
- Schreiben Sie die Newton-Methode für dieses Problem auf.
- Führen Sie die Newton-Methode mit dem Startwert $x^{(0)} = \frac{1}{\sqrt{3}}$ durch. Was geschieht?
- Führen Sie zwei Schritte der Newton-Methode mit Startwert $x^{(0)} = \frac{1}{\sqrt{5}}$ durch. Was fällt Ihnen auf?
- Beheben Sie die Schwierigkeiten in (a) und (b) durch Wahl eines besseren Startwerts und führen Sie drei Iterationen durch. Gegen welche Nullstelle strebt die Näherungsfolge (dies hängt vom Startwert ab)?

3.8. Wir betrachten nochmals Abbildung 3.9, wo wir das diskrete logistische Wachstum für $r = 2.7$ und zwei verschiedene Anfangspopulationen $N_0 = 100$ und $N_0 = 101$ betrachtet haben. Wiederholen Sie dieses Experiment für $r = 2.5$ und $r = 1.9$. Was stellen Sie fest? Für gegebenes r , untersuchen Sie die Differenz zwischen den beiden Graphen, die zu den verschiedenen Anfangspopulationen gehören.

3.9. Wir betrachten die diskrete logistische Gleichung mit $K = 1$:

$$N_{n+1} = N_n + rN_n(1 - N_n).$$

- Drücken Sie N_{n+2} durch N_n aus.
- Angenommen, es gibt eine Lösung mit 2er-Zyklus. Dann bewegt sich N_n zwischen zwei Werten S_1 und S_2 für genug grosse n . Für diese Werte muss (näherungsweise) gelten:

$$S_1 = X_n = X_{n+2}, \quad \text{und} \quad S_2 = X_{n+1} = X_{n+3}.$$

Bestimmen Sie aus diesen Gleichungen die Werte von S_1 und S_2 (beachten Sie, dass eine Gleichung vom Grad 4 für S entsteht; sie hat die zwei Lösungen 0 und 1; zwei weitere Lösungen, nämlich die gesuchten Werte S_1 und S_2 , ergeben sich dann aus einer quadratischen Gleichung).

4

Stochastische Modelle

In Kapitel 1 haben wir unter anderem das (diskrete) lineare und exponentielle Wachstum kennengelernt. In diesen Modellen wird davon ausgegangen, dass die Individuenzahl N_{n+1} zum Zeitpunkt $n + 1$ durch die Anzahl N_n von Individuen zum Zeitpunkt n genau bestimmt und berechenbar ist. Ein solches Wachstumsmodell heisst *deterministisch*.

Ein typisches Merkmal deterministischer Modelle besteht darin, dass zufällige Effekte nicht miteinbezogen werden. Während dies für viele Naturgesetze (zum Beispiel in der Physik) durchaus realistisch ist, kann das Zufallsprinzip in der Natur jedoch sicherlich nicht generell ausgeschlossen werden. Dazu gehören auch Effekte, die vielleicht deterministischen Charakter haben, sich aber nicht oder nur sehr schwer quantitativ spezifizieren lassen. Beispielsweise ist es bei vielen Arten in einem gewissen Sinne zufällig, ob *einzelne* Nachkommen männlich oder weiblich sind. Statistisch gesehen, kann es aber durchwegs sein, dass sich in der *Gesamtmenge* der Individuen, insbesondere in einer grossen Bevölkerung, eine prozentuale Verteilung zwischen weiblichen und männlichen Mitgliedern herausstellt, die über viele Zeitschritte hinweg fest bleibt. Daraus lässt sich dann die Chance (Wahrscheinlichkeit) angeben, mit der ein Nachkomme weiblich oder männlich sein wird. Eine ähnliche Idee haben wir bereits bei den Leslie-Modellen (Abschnitt 1.6) gesehen: Während das Überleben eines einzelnen Individuums möglicherweise schwer voraussagen ist und Effekten unterliegt, die sich nicht alle quantifizieren lassen, lässt sich dennoch eine *durchschnittliche* Überlebenswahrscheinlichkeit einer Generation angeben, die sich auf Messungen innerhalb einer grossen Individuenzahl stützt.

Wachstumsmodelle, die zufällige Effekte miteinbeziehen, heissen *stochastisch*. Sie sind Gegenstand der folgenden Abschnitte.

4.1 Markov-Prozesse

Wir betrachten ein sich zeitlich entwickelndes System, bei dem es verschiedene Zustände gibt, die zufällig angenommen werden können. Hier gehen wir davon aus, dass die Wahrscheinlichkeit für den Zustand, in dem sich das System zum Zeitpunkt $n + 1$ befindet, *nur* vom Zustand zum Zeitpunkt n abhängt. Solche Vorgänge nennt man **(diskrete) Markov-Prozesse** oder **Markov-Ketten**.

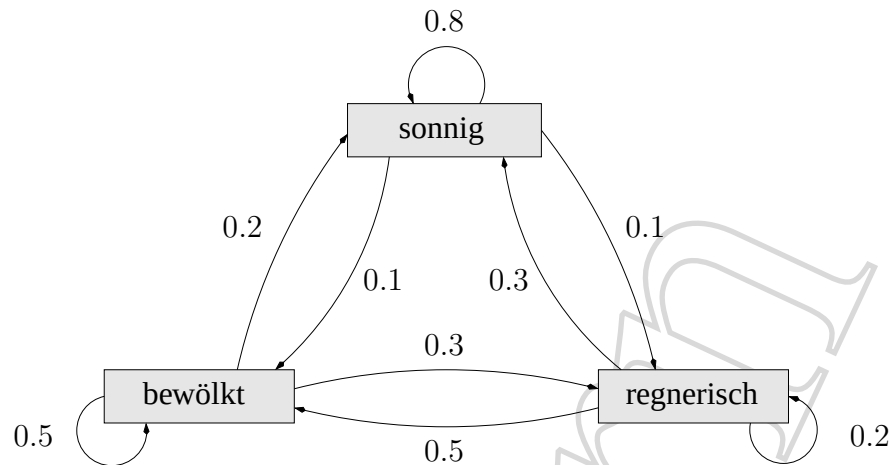


Abbildung 4.1: Gerichteter Graph für das Wettermodell.

4.1.1 Gerichtete Graphen und Übergangsmatrizen

Nehmen wir an, das Wetter in einem Gebiet werde beschrieben durch drei verschiedene Zustände

Zustand 1: sonnig
 Zustand 2: bewölkt
 Zustand 3: regnerisch

Wenn das Wetterverhalten im gegebenen System einem Markov-Prozess unterliegt, so bedeutet dies nun: Abhängig vom momentanen Zustand (zum Beispiel “sonnig”) treten die drei möglichen Zustände “sonnig”, “bewölkt” oder “regnerisch” im nächsten Zeitschritt mit gewissen bekannten Wahrscheinlichkeiten ein. Die Dynamik des Systems lässt sich einfach durch einen **gerichteten Graphen** darstellen; siehe Abbildung 4.1. Hier illustrieren die Pfeile den Wechsel von einem Zustand (zum Zeitpunkt n) in einen anderen oder denselben Zustand (zum Zeitpunkt $n + 1$). Die entsprechenden Zahlen zeigen, mit welcher Wahrscheinlichkeit dies geschieht. Damit ist der Markov-Prozess vollständig beschrieben. Beispiel: Jetzt ist es gerade bewölkt, dann wird zum nächsten Zeitpunkt das Wetter mit Wahrscheinlichkeit $0.2 = 20\%$ sonnig sein, mit Wahrscheinlichkeit $0.3 = 30\%$ regnerisch sein, und mit Wahrscheinlichkeit 0.5% gleich bleiben.

Diese Wahrscheinlichkeiten lassen sich auch tabellarisch präsentieren:

		Zeitpunkt n			
		Zustände	sonnig	bewölkt	regnerisch
Zeitpunkt $n + 1$	sonnig	0.8	0.2	0.3	
	bewölkt	0.1	0.5	0.5	
	regnerisch	0.1	0.3	0.2	

Die Zahlen in der Tabelle können auch als Einträge einer bestimmten Matrix geschrieben werden:

$$P = \begin{pmatrix} 0.8 & 0.2 & 0.3 \\ 0.1 & 0.5 & 0.5 \\ 0.1 & 0.3 & 0.2 \end{pmatrix}$$

Diese Matrix heisst die zum Markovprozess zugehörige **Übergangsmatrix** oder **Systemmatrix**. Wie der gerichtete Graph, bestimmt auch sie den Markovprozess eindeutig. Wir beachten, dass die Einträge von P sich in jeder Spalte zu 1 addieren; dies liegt daran, dass, ausgehend vom aktuellen Zustand, die Summe der Wahrscheinlichkeiten für die möglichen Zustände im folgenden Zeitpunkt zusammen $1 = 100\%$ ergeben müssen.

Allgemeiner betrachten wir nun einen Markov-Prozess, welcher k verschiedene mögliche Zustände hat. Dann bezeichnen wir mit $p_{j,i}$ (Reihenfolge der Indizes beachten!) die Wahrscheinlichkeit, mit der das entsprechende System vom (momentanen) Zustand i während des nächsten Zeitschritts in den Zustand j wechselt:

$$(4.1) \quad \boxed{\text{Zustand } i} \xrightarrow[1 \text{ Zeitschritt } n \rightarrow n+1]{\text{Wahrscheinlichkeit } p_{j,i}} \boxed{\text{Zustand } j}$$

Auch hier betrachten wir die Übergangsmatrix:

$$P = \begin{pmatrix} p_{1,1} & p_{1,2} & \cdots & p_{1,k} \\ p_{2,1} & p_{2,2} & \cdots & p_{2,k} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ p_{k,1} & p_{k,2} & \cdots & p_{k,k} \end{pmatrix}$$

Wie oben gilt, dass die Summe der Einträge in jeder Spalte der Matrix P gleich 1 ist.

4.1.2 Ein Drei-Baum-Ökosystem-Modell

Wir betrachten ein grosses Waldgebiet, in dem es drei verschiedene Klassen 1, 2, 3 von Bäumen gibt (hier kann eine Klasse auch mehrere Baumarten beinhalten). Wir nehmen an, dass alle Bäume etwa gleich alt werden. Ausserdem erneuert sich der Wald stetig, d.h., an die Stelle eines alten Baums tritt ohne Unterbruch ein neuer Baum. Wir gehen davon aus, dass der Wechsel der Baumgenerationen mit *festen* Wahrscheinlichkeiten erfolgt. Wird also beispielsweise ein alter Baum der Klasse 2 ersetzt durch einen neuen Baum der Klasse 3, so geschieht dies immer mit derselben Wahrscheinlichkeit. Wir bezeichnen diese Zahl mit $p_{3,2}$. Ganz allgemein folgen wir der Notation (4.1): wird ein alter Baum einer Klasse i (wo i gleich 1, 2 oder 3 sein kann) ersetzt durch einen jungen Baum einer Klasse j (hier darf j ebenfalls gleich 1, 2 oder 3 sein), so geschieht dies immer mit genau der gleichen Wahrscheinlichkeit, die wir mit $p_{j,i}$ bezeichnen.

Es liegt hier erneut ein Markov-Prozess vor. Die Übergangsmatrix lautet:

$$P = \begin{pmatrix} p_{1,1} & p_{1,2} & p_{1,3} \\ p_{2,1} & p_{2,2} & p_{2,3} \\ p_{3,1} & p_{3,2} & p_{3,3} \end{pmatrix}.$$

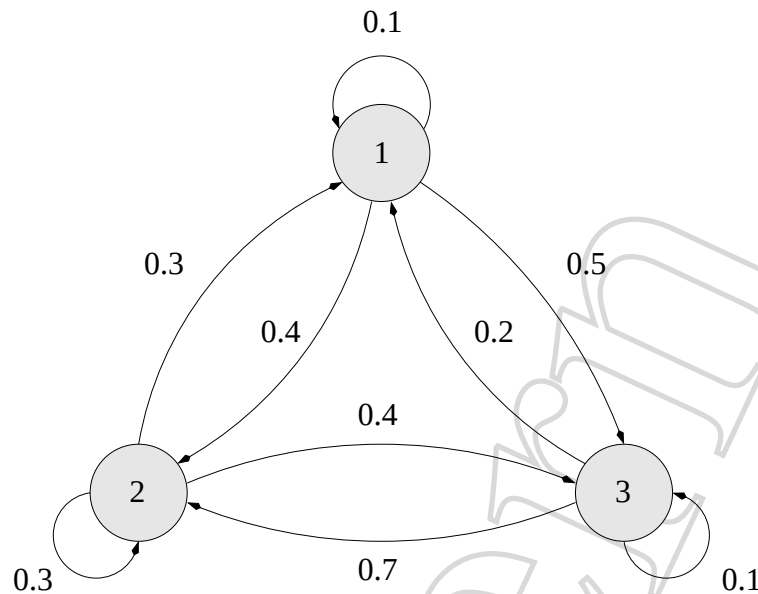


Abbildung 4.2: Gerichteter Graph für das Baummodell.

Betrachten wir ein konkretes Beispiel:

$$(4.2) \quad \mathbf{P} = \begin{pmatrix} 0.1 & 0.3 & 0.2 \\ 0.4 & 0.3 & 0.7 \\ 0.5 & 0.4 & 0.1 \end{pmatrix}.$$

Dies bedeutet beispielsweise, dass auf einen alten Baum aus der Klasse 2 mit den Wahrscheinlichkeiten $p_{1,2} = 0.3$, $p_{2,2} = 0.3$, $p_{3,2} = 0.4$ ein Baum aus der Klasse 1, 2 bzw. 3 folgt. Der zum Modell zugehörige gerichtete Graph ist in Abbildung 4.2 dargestellt.

Nun wollen wir die langfristige Entwicklung eines Waldes mit der obigen Systemmatrix betrachten. Dazu bezeichnen wir mit a_n , b_n und c_n die (prozentualen) Anteile der Baumklassen 1, 2, und 3 zum Zeitpunkt n . Hier deutet der Index n den Iterationsschritt an, d.h., $n = 0$ entspricht der anfänglichen Verteilung der Klassen, $n = 1$ der Verteilung nach einem Zeitschritt, etc. Es gilt:

$$\begin{aligned} a_n = & (\text{Anteil } a_{n-1} \text{ der Klasse 1}) \cdot (\text{Wahrscheinlichkeit, dass ein Baum der Klasse 1} \\ & \text{durch einen Baum der Klasse 1 ersetzt wird}) \\ & + (\text{Anteil } b_{n-1} \text{ der Klasse 2}) \cdot (\text{Wahrscheinlichkeit, dass ein Baum der Klasse 2} \\ & \text{durch einen Baum der Klasse 1 ersetzt wird}) \\ & + (\text{Anteil } c_{n-1} \text{ der Klasse 3}) \cdot (\text{Wahrscheinlichkeit, dass ein Baum der Klasse 3} \\ & \text{durch einen Baum der Klasse 1 ersetzt wird}). \end{aligned}$$

Daher

$$a_n = a_{n-1}p_{1,1} + b_{n-1}p_{1,2} + c_{n-1}p_{1,3}.$$

Genau gleich erhalten wir

$$\begin{aligned} b_n &= a_{n-1}p_{2,1} + b_{n-1}p_{2,2} + c_{n-1}p_{2,3} \\ c_n &= a_{n-1}p_{3,1} + b_{n-1}p_{3,2} + c_{n-1}p_{3,3}. \end{aligned}$$

Die drei Gleichungen lassen sich schreiben in Form einer Matrix-Vektoriteration,

$$(4.3) \quad \begin{pmatrix} a_n \\ b_n \\ c_n \end{pmatrix} = \mathbf{P} \cdot \begin{pmatrix} a_{n-1} \\ b_{n-1} \\ c_{n-1} \end{pmatrix},$$

wobei $\mathbf{P}$ die Matrix in (4.2) ist.

Am Anfang muss $a_0 + b_0 + c_0 = 100\% = 1$ gelten, denn die einzelnen prozentualen Anteile von Baumklassen ergeben zusammen 1. Es lässt sich einfach nachrechnen, dass dies für alle Iterationen so bleibt, d.h., wir haben immer $a_n + b_n + c_n = 1$. Weiter lässt sich zeigen, dass der betragsmässig grösste Eigenwert von $\mathbf{P}$ gleich 1 ist, und dass es genau einen zugehörigen Eigenvektor gibt, dessen Komponenten alle positiv sind und die Summe 1 haben (es lässt sich zeigen, dass dies bei Systemmatrizen immer der Fall ist). Unseren früheren Ausführungen zu Folge, ist dies auch der Vektor entlang dem sich die Vektoriteration (4.3) stabilisiert.

Als Beispiel berechnen wir die Eigenwerte und Eigenvektoren der Matrix $\mathbf{P}$ in (4.2) mit OCTAVE:

```
octave:1> P = [ 0.1 0.3 0.2
                0.4 0.3 0.7
                0.5 0.4 0.1 ];
```

```
octave:2> [EV, EW] = eig(P)
```

```
ev =
```

```
0.3717      0.3873 + 0.2236i    0.3873 - 0.2236i
0.7540      -0.7746            -0.7746
0.5416      0.3873 - 0.2236i    0.3873 + 0.2236i
```

```
ew =
```

```
1.0000      0      0
0      -0.2500 + 0.0866i    0
0      0      -0.2500 - 0.0866i
```

Wir erhalten einen Eigenwert $\lambda_1 = 1$ mit zugehörigem Eigenvektor

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} 0.3717 \\ 0.7540 \\ 0.5416 \end{pmatrix};$$

die anderen beiden Eigenwerte sind hier komplexwertig, mit Betrag kleiner als 1. Um die langfristige Verteilung der Baumklassen zu berechnen, dividieren wir den Vektor v_1 durch die Summe seiner Komponenten, sodass die Summe der Komponenten des neuen Vektors genau gleich 1 ist:

```
octave:3> v1 = ev(:,1)

v1 =

    0.3717
    0.7540
    0.5416

octave:4> w1 = v1/sum(v1)

w1 =

    0.2229
    0.4522
    0.3248
```

Der berechnete Vektor w_1 zeigt uns nun die langfristige Verteilung der Bäume: etwa 22.3% Bäumen der Klasse 1, 45.2% Bäume der Klasse 2 und 32.5% der Klasse 3. Allerdings sei hier die wichtige Bemerkung gemacht, dass die einzelnen Wahrscheinlichkeitszahlen in der Matrix P typischerweise mit der Zeit variieren und das obige Modell deshalb eine klare Vereinfachung der Wirklichkeit darstellt und – wenn überhaupt – nur innerhalb eines beschränkten zeitlichen Rahmens gültig sein kann.

4.2 Genetik

In diesem Abschnitt beschäftigen wir uns mit der Vererbung von Genen bei Lebewesen. Betrachten wir ein Gen einer gewissen Spezies, welches durch zwei Allele A und a bestimmt ist. Hierbei sind die Paarungen AA , Aa (gleichbedeutend mit aA) und aa möglich (Genotypen), und diese bestimmen, wie das einem Gen entsprechende Merkmal auftritt. Bei Menschen wird beispielsweise die Augenfarbe auf diese Weise bestimmt. Ebenso ist die Farbe bei Löwenmäulchen durch zwei Gene festgelegt.

Nehmen wir weiter an, dass jedes Individuum von beiden Eltern *zufällig* je ein Allel A oder a erhält. Wenn also ein Elternteil vom Genotyp Aa und der andere vom Genotyp aa ist, so wird das Junge mit gleicher Wahrscheinlichkeit entweder das Allel A oder das Allel a vom ersten Elternteil erhalten, und mit Sicherheit ein Allel a vom zweiten Elternteil bekommen. Das Junge wird also Genotyp Aa oder aa haben. Die entsprechenden Wahrscheinlichkeiten berechnen sich

Genotyp des Jungen	Genotypen der Eltern					
	$AA - AA$	$AA - Aa$	$AA - aa$	$Aa - Aa$	$Aa - aa$	$aa - aa$
AA	1	$\frac{1}{2}$	0	$\frac{1}{4}$	0	0
Aa	0	$\frac{1}{2}$	1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0
aa	0	0	0	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	1

Tabelle 4.1: Vererbungswahrscheinlichkeiten.

wie folgt:

Wahrscheinlichkeit für Aa (resp. für aA)

$$\begin{aligned}
 &= \underbrace{(\text{Wahrscheinlichkeit für } A \text{ vom Elternteil 1})}_{=\frac{1}{2}} \cdot \underbrace{(\text{Wahrscheinlichkeit für } a \text{ vom Elternteil 2})}_{=1} \\
 &+ \underbrace{(\text{Wahrscheinlichkeit für } a \text{ vom Elternteil 1})}_{=\frac{1}{2}} \cdot \underbrace{(\text{Wahrscheinlichkeit für } A \text{ vom Elternteil 2})}_{=0} \\
 &= \frac{1}{2} \cdot 1 + \frac{1}{2} \cdot 0 = \frac{1}{2},
 \end{aligned}$$

und

Wahrscheinlichkeit für aa

$$\begin{aligned}
 &= (\text{Wahrscheinlichkeit für } a \text{ vom Elternteil 1}) \cdot (\text{Wahrscheinlichkeit für } a \text{ vom Elternteil 2}) \\
 &= \frac{1}{2} \cdot 1 = \frac{1}{2}.
 \end{aligned}$$

Also wird das Junge mit gleicher Wahrscheinlichkeit (jeweils 50%) entweder den Genotyp Aa oder aa haben. Die Menge aller möglichen Fälle von “Elternkombinationen” und die Wahrscheinlichkeiten der Genotypen für die Jungen sind in Tabelle 4.1 zusammengefasst.

4.2.1 Anwendung: Pflanzenzuchtprogramm

Ein Gärtner hat eine grosse Population von Pflanzen mit einer gewissen Verteilung aller möglichen Genotypen AA , Aa und aa . Er möchte nun ein Zuchtprogramm durchführen, bei dem jede Pflanze jeweils mit dem Genotyp AA gepaart wird. Die Pflanze wird dann geerntet und ersetzt durch die Jungpflanze. Wie sieht das langfristige Ergebnis dieses Zuchtprogramms aus?

Wir bezeichnen mit p_n , q_n , r_n die Anteile (als Bruchteil der Gesamtpopulation) der Pflanzen vom Genotyp AA , Aa bzw. aa zum Zeitpunkt n :

Typ	AA	Aa	aa
Anteil	p_n	q_n	r_n

Es muss gelten

$$p_n + q_n + r_n = 1 \quad \text{und} \quad p_n \geq 0, q_n \geq 0, r_n \geq 0.$$

Die Anfangsverteilung ist gegeben durch Zahlen p_0, q_0, r_0 . Mit Hilfe von Tabelle 4.1 können wir die folgende Beziehung herleiten für den Anteil der AA -Individuen nach n Zeitschritten:

$$\begin{aligned} p_n &= \text{alle Genotypen, die mit } AA \text{ kombiniert zu } AA \text{ führen können,} \\ &\quad \text{multipliziert mit deren Wahrscheinlichkeit für die Erzeugung von } AA \\ &= AA \cdot 1 + Aa \cdot \frac{1}{2} \\ &= p_{n-1} + \frac{1}{2}q_n. \end{aligned}$$

Genauso gilt

$$q_n = Aa \cdot \frac{1}{2} + aa \cdot 1 = \frac{1}{2}q_{n-1} + r_{n-1}.$$

Bei einer Paarung mit AA kann der Genotyp aa nicht entstehen, also $r_n = 0$. Zusammengefasst erhalten wir

$$\begin{aligned} p_n &= p_{n-1} + \frac{1}{2}q_n \\ q_n &= \frac{1}{2}q_{n-1} + r_{n-1} \\ r_n &= 0, \end{aligned}$$

oder in Matrix-Vektor-Form:

$$\begin{pmatrix} p_n \\ q_n \\ r_n \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/2 & 1 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} p_{n-1} \\ q_{n-1} \\ r_{n-1} \end{pmatrix}.$$

Um die langfristige Entwicklung der Population vorhersagen zu können, berechnen wir die Eigenwerte und zugehörigen (normierten) Eigenvektoren der Iterationsmatrix:

$$\lambda_1 = 1$$

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_2 = \frac{1}{2}$$

$$\mathbf{v}_2 = \frac{1}{\sqrt{2}} \begin{pmatrix} 1 \\ -1 \\ 0 \end{pmatrix}$$

$$\lambda_3 = 0$$

$$\mathbf{v}_3 = \frac{1}{\sqrt{6}} \begin{pmatrix} 1 \\ -2 \\ 1 \end{pmatrix}.$$

n	p_n	q_n	r_n
0	0.33333	0.33333	0.33333
1	0.50000	0.50000	0.00000
2	0.75000	0.25000	0.00000
3	0.87500	0.12500	0.00000
4	0.93750	0.06250	0.00000
5	0.96875	0.03125	0.00000
6	0.98438	0.01562	0.00000
7	0.99219	0.00781	0.00000
8	0.99609	0.00391	0.00000
9	0.99805	0.00195	0.00000
10	0.99902	0.00098	0.00000
11	0.99951	0.00049	0.00000
12	0.99976	0.00024	0.00000
13	0.99988	0.00012	0.00000
14	0.99994	0.00006	0.00000
15	0.99997	0.00003	0.00000

Tabelle 4.2: Resultate für die Entwicklung einer Pflanzenpopulation bei anfänglich gleicher Verteilung aller Genotypen.

Der Eigenwert $\lambda_1 = 1$ ist dominant. Wir erwarten eine langfristige Annäherung des Verteilungsvektors gegen v_1 , d.h.

$$\begin{pmatrix} p_n \\ q_n \\ r_n \end{pmatrix} \rightarrow \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}, \quad \text{für } n \rightarrow \infty;$$

siehe auch Tabelle 4.2. Dies bedeutet, dass es nach langer Zeit nur noch Pflanzen vom Genotyp AA in der Population geben wird.

4.2.2 Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

Wir betrachten eine Anfangsverteilung der Genotypen AA , Aa , aa im Verhältnis

$$p_0 : q_0 : r_0 \quad (p_0 + q_0 + r_0 = 1, p_0, q_0, r_0 \geq 0).$$

Wie sieht die Verteilung, nach einem Zeitschritt aus? Der Anteil p_1 wird gebildet aus den Paarungen $AA - AA$, $AA - Aa$, $Aa - AA$ und $Aa - Aa$. Die Paarung $AA - AA$ entsteht mit Wahrscheinlichkeit p_0^2 und erzeugt immer ein AA -Junges. Die Chance für eine $AA - Aa$ -Paarung beträgt $p_0 q_0$ und sie hat mit Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{2}$ einen Nachkommen vom Genotyp AA . Genau dasselbe gilt für $Aa - AA$. Schliesslich erzeugt die Paarung $Aa - Aa$, die mit Wahrscheinlich-

keit q_0^2 auftritt, ein AA -Junges mit einer Chance von $\frac{1}{4}$. Somit folgt

$$p_1 = p_0^2 + p_0 q_0 + \frac{1}{4} q_0^2 = \left(p_0 + \frac{1}{2} q_0 \right)^2.$$

Analog erhalten wir:

$$\begin{aligned} q_1 &= 2p_0 r_0 + p_0 q_0 + \frac{1}{2} q_0^2 + q_0 r_0 = 2 \left(p_0 + \frac{1}{2} q_0 \right) \left(\frac{1}{2} q_0 + r_0 \right) \\ r_1 &= \frac{1}{4} q_0^2 + q_0 r_0 + r_0^2 = \left(\frac{1}{2} q_0 + r_0 \right)^2. \end{aligned}$$

Auch hier gilt

$$\begin{aligned} p_1 + q_1 + r_1 &= \left(p_0 + \frac{1}{2} q_0 \right)^2 + 2 \left(p_0 + \frac{1}{2} q_0 \right) \left(\frac{1}{2} q_0 + r_0 \right) + \left(\frac{1}{2} q_0 + r_0 \right)^2 \\ &= (p_0 + q_0 + r_0)^2 = 1. \end{aligned}$$

Wir sagen, dass sich eine Population im **Hardy-Weinberg-Gleichgewicht** befindet, falls

$$(4.4) \quad p_0 : q_0 : r_0 = p_1 : q_1 : r_1.$$

Dies bedeutet, dass die Verhältnisse in der Verteilung der Genotypen über alle Zeitschritte gleich bleiben (denn, wenn (4.4) gilt, dann gilt mit den gleichen Argumenten auch $p_2 : q_2 : r_2$ usw.).

Für welche Wahl von p_0, q_0, r_0 liegt ein Hardy-Weinberg-Gleichgewicht vor? Es muss gelten

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{p_1}{q_1},$$

d.h.

$$\frac{p_0}{q_0} = \frac{(p_0 + \frac{1}{2} q_0)^2}{2 (p_0 + \frac{1}{2} q_0) (\frac{1}{2} q_0 + r_0)},$$

oder

$$2p_0 \left(\frac{1}{2} q_0 + r_0 \right) = q_0 \left(p_0 + \frac{1}{2} q_0 \right).$$

Dies ist genau dann erfüllt, wenn

$$q_0^2 = 4p_0 r_0.$$

Ein langzeitiges Hardy-Weinberg-Gleichgewicht ist in der Wirklichkeit eher nicht zu erwarten, auch wenn eine Population sich momentan in dieser Situation befindet. Grund dafür sind beispielsweise äussere Faktoren, die das stabile Verhältnis beeinträchtigen können.

4.3 0-1-Versuche

Wir stellen uns ein Experiment vor, das genau zwei mögliche Ergebnisse hat: zum Beispiel “1” und “0”, “Erfolg” oder “Fehlschlag”, “Sonntag” oder “Werktag”, “Kopf” oder “Zahl” beim Münzwurf. Die entsprechenden Wahrscheinlichkeiten bezeichnen wir mit p und q . Es gilt immer $p + q = 1$, da sich die Wahrscheinlichkeiten für die beiden Ergebnisse zu 100% addieren. Ein solches Experiment heisst **0-1-Versuch** oder **Bernoulli-Versuch**.

4.3.1 Binomialverteilung

Nehmen wir an, dass wir einen 0-1-Versuch 5-mal durchführen, mit Wahrscheinlichkeit p für 1 und q für 0. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass bei den 5 Versuchen genau 3-mal eine 1 auftritt?

Betrachten wir als Beispiel einmal das mögliche Ergebnis

$$1 - 0 - 0 - 1 - 1,$$

welches genau 3-mal eine 1 hat. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Versuch dieses Resultat ergibt? Die Antwort ergibt sich als das Produkt der einzelnen Wahrscheinlichkeiten:

$$p \cdot q \cdot q \cdot p \cdot p = p^3 q^2.$$

Wir bemerken, dass die Potenzen von p und q genau den Häufigkeiten entsprechen, mit welchen die Einsen und Nullen in der Folge auftreten. Die Reihenfolge ist nicht entscheidend für die Wahrscheinlichkeit. Wie viele Folgen mit dreimal 1 gibt es? Eine kombinatorische Überlegung zeigt: es gibt

$$\binom{5}{3} = \frac{5!}{(5-3)!3!} = 10$$

Folgen mit 3 Einsen und 2 Nullen. Die Wahrscheinlichkeit, eine solche Folge zu erhalten ist also $10p^3q^2$.

Nun stellen wir die allgemeinere Frage: Der Versuch wird s -mal durchgeführt. Mit welcher Wahrscheinlichkeit erhalten wir x -mal eine 1? Jede Folge, die x -mal eine 1 hat, erscheint mit Wahrscheinlichkeit

$$p^x q^{s-x}.$$

Wie viele solcher Folgen gibt es? Antwort:

$$\binom{s}{x} = \frac{s!}{(s-x)!x!}.$$

Wir haben also gezeigt:

Bei einem 0-1-Experiment, mit Wahrscheinlichkeit p für 1 und $q = 1 - p$ für 0, welches s -mal durchgeführt wird, ist die Wahrscheinlichkeit, x -mal eine 1 zu erzielen gegeben durch

$$(4.5) \quad B(x) = \binom{s}{x} p^x q^{s-x} = \binom{s}{x} p^x (1-p)^{s-x}.$$

Die Funktion B heisst **Binomialverteilung** mit Parametern p und s .

Beispiel 4.6 Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass mindestens zwei von fünf Kindern in einer Familie Mädchen sind (wenn Mädchen und Jungen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit geboren werden)? Es empfiehlt sich, zunächst das Gegenteil dieser Frage zu betrachten: Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass keines oder eines der 5 Kinder ein Mädchen ist? Die Wahrscheinlichkeit für ein Mädchen resp. einen Jungen beträgt $p = 1 - p = 0.5$. Somit tritt das Gegenteil der ursprünglichen Frage mit einer Wahrscheinlichkeit von

$$B(0) + B(1) = \underbrace{\binom{5}{0} p^5 (1-p)^0}_{\text{Wahrscheinlichkeit, dass kein Kind ein Mädchen ist}} + \underbrace{\binom{5}{1} p^4 (1-p)^1}_{\text{Wahrscheinlichkeit, dass ein Kind ein Mädchen ist}} = 0.5^5 + 5 \cdot 0.5^5 \approx 18.7\%.$$

Daher lautet die Antwort auf die Frage: 81.3%. □

Beispiel 4.7 Durch einen Nachrichtenkanal werden Zeichen 0 und 1 übertragen. Wegen Störungen (Blitze, Öffnen und Schliessen von Schaltern, etc.) wird manchmal eine gesendete 0 als 1 empfangen oder umgekehrt. Wir nehmen an, dass jedes Zeichen mit der Wahrscheinlichkeit $q = 0.2$ geändert wird. Es soll die Botschaft “1” übermittelt werden. Um die Nachricht vor Störungen zu schützen wird “11111” gesendet. Der Empfänger kann also $2^5 = 32$ verschiedene Nachrichten empfangen. Bei der Interpretation der Botschaft zählt die Mehrheit der gesendeten Zeichen. Mit welcher Wahrscheinlichkeit wird die Nachricht richtig entschlüsselt?

Die Nachricht wird richtig gelesen, wenn 3-mal, 4-mal oder 5-mal eine “1” gesendet wird. Die Wahrscheinlichkeit dafür ist

$$\begin{aligned} B(3) + B(4) + B(5) &= \underbrace{\binom{5}{3} p^3 q^2}_{\text{Wahrscheinlichkeit, dass 3-mal 1 gesendet wird}} + \underbrace{\binom{5}{4} p^4 q^1}_{\text{Wahrscheinlichkeit, dass 4-mal 1 gesendet wird}} + \underbrace{\binom{5}{5} p^5 q^0}_{\text{Wahrscheinlichkeit, dass 5-mal 1 gesendet wird}} \\ &= 10p^3 q^2 + 5p^4 q + p^5 \approx 94.2\%. \end{aligned}$$

Wir erwarten also eine richtige Übermittlung in ca. 94.2% aller Fälle. □

4.3.2 Poissonverteilung

Die Poissonverteilung ist grob gesprochen eine Näherung der Binomialverteilung, mit der sich etwas einfacher rechnen lässt. Wir nehmen dazu an:

- die Versuchsanzahl s ist *sehr gross* und

- die Wahrscheinlichkeit p , bei einem einzelnen Versuch eine 1 zu erzielen, ist *sehr klein*.

Wir führen einen neuen Parameter ein

$$\lambda = sp.$$

Nun sind wir wiederum daran interessiert, wie gross die Wahrscheinlichkeit ist, bei einem solchen 0-1-Versuch x -mal eine 1 zu erhalten. Das Resultat wird durch die Binomialverteilung (4.5) berechnet.

Nun wollen wir eine Approximation von $B(x)$ finden, die leicht berechenbar ist. Dazu halten wir λ fest und berechnen für ein gegebenes x :

$$\begin{aligned} \frac{B(x+1)}{B(x)} &= \frac{\binom{s}{x+1} p^{x+1} q^{s-x-1}}{\binom{s}{x} p^x q^{s-x}} = \frac{\frac{s!}{(s-x-1)!(x+1)!} p q^{-1}}{\frac{s!}{(s-x)!x!}} = \frac{s-x}{x+1} \cdot \frac{p}{q} = \frac{sp - xp}{(x+1)q} \\ &= \frac{\lambda - xp}{(x+1)q} = \frac{\lambda}{(x+1)q} \left(1 - \frac{xp}{\lambda}\right) = \frac{\lambda}{(x+1)q} \left(1 - \frac{x}{s}\right). \end{aligned}$$

Nun können wir für grosse s die Näherung

$$\frac{x}{s} \approx 0,$$

verwenden. Ausserdem gilt für kleine p

$$q = 1 - p \approx 1.$$

Daher folgt

$$\frac{B(x+1)}{B(x)} \approx \frac{\lambda}{x+1},$$

woraus sich die Rekursionsvorschrift

$$(4.8) \quad B(x+1) \approx \frac{\lambda}{x+1} B(x)$$

ergibt. Wir haben

$$B(0) = \binom{s}{0} p^0 (1-p)^s = (1-p)^s = \left(1 - \frac{\lambda}{s}\right)^s.$$

Für grosse Werte von s gilt näherungsweise

$$\left(1 - \frac{\lambda}{s}\right)^s \approx e^{-\lambda},$$

wobei e die Eulerzahl (B.1) ist, und daher

$$B(0) \approx e^{-\lambda}.$$

Mit der näherungsweisen Rekursionsformel (4.8) erhalten wir

$$\begin{aligned}
 B(x) &= \frac{\lambda}{x} B(x-1) \\
 &= \frac{\lambda}{x} \left(\frac{\lambda}{x-1} B(x-2) \right) = \frac{\lambda^2}{x(x-1)} B(x-2) \\
 &= \frac{\lambda^2}{x(x-1)} \left(\frac{\lambda}{x-2} B(x-3) \right) = \frac{\lambda^3}{x(x-1)(x-2)} B(x-3) \\
 &\vdots \\
 &= \frac{\lambda^x}{x!} B(0).
 \end{aligned}$$

Zusammenfassend folgt

$$B(x) \approx \frac{\lambda^x}{x!} e^{-\lambda}$$

Für grosse Versuchszahl s und kleine Wahrscheinlichkeit p in jedem einzelnen Versuch, wird die Binomialverteilung B in (4.5) angenähert durch

$$(4.9) \quad P(x) = \frac{\lambda^x}{x!} e^{-\lambda},$$

wobei $\lambda = sp$. Die Funktion P heisst **Poissonverteilung**.

Diese berühmte Näherung stammt von Siméon-Denis Poisson. Sie ist viel besser als man eigentlich erwarten würde. In der Tat ist sie gut brauchbar für $0 < p < \frac{1}{10}$, und durch Umbenennung von “Erfolg” und “Fehl Schlag” ist sie genauso gut für $\frac{9}{10} < p < 1$.

Beispiel 4.10

- a) In 100 cm^3 einer Flüssigkeit befinden sich 100 Viren. Damit werden 100 Versuchstiere geimpft, indem jedem Tier 1 cm^3 der Flüssigkeit verabreicht wird. Wie viele Tiere werden nicht infiziert?

Lösung: Auch hier ist eine Umformulierung nützlich. Wir verteilen 100 Viren auf 100 Tiere. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein *bestimmtes Tier* (sagen wir, das Tier mit der Nummer 17) keinen Virus bekommt? Wir verteilen den ersten Virus. Die Wahrscheinlichkeit, dass er in Tier Nr. 17 gerät ist $p = \frac{1}{100}$ (denn es gibt 100 Tiere). Beim zweiten Virus ist die Wahrscheinlichkeit wiederum $p = \frac{1}{100}$, dass er in Tier Nr. 17 gerät, etc. Dies wird $s = 100$ -mal durchgeführt und daher $\lambda = sp = 1$. Die Wahrscheinlichkeit, dass Tier Nr. 17 kein Virus befällt, ist mit der Poissonverteilung etwa

$$P(0) = e^{-1} = 0.368 = 36.8\%.$$

Von 100 Tieren werden also durchschnittlich 37 Tiere nicht infiziert.

- b) Dieses Skript hat etwa 140 Seiten. Nehmen wir an, es gibt darin 20 Druckfehler. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass sich auf dieser Seite (Seite 116)

- (i) genau ein Druckfehler befindet,
- (ii) mindestens zwei Druckfehler befinden?

Lösung für (i): Wir formulieren die Aufgabe etwas um. 20 Druckfehler sollen auf 140 Seiten zufällig verteilt werden. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass genau einer davon auf dieser Seite steht? Wir interpretieren dieses Problem als 20-fachen Versuch: Jedes Verteilen eines Druckfehlers ist ein Versuch. Im ersten Versuch wird also der erste Druckfehler verteilt. Die Wahrscheinlichkeit, dass er auf die aktuelle Seite zu liegen kommt, ist $p = \frac{1}{140}$ (da es 140 Seiten zur Auswahl gibt). Auch beim 2. Druckfehler (2. Versuch) ist die Wahrscheinlichkeit $p = \frac{1}{140}$, dass er auf diese Seite fällt, etc. Dies wird $s = 20$ gemacht, also gilt $\lambda = sp = \frac{1}{7}$. Mit der Poissonverteilung ist die Wahrscheinlichkeit, dass auf dieser Seite genau ein Fehler auftritt näherungsweise

$$P(1) = \frac{\left(\frac{1}{7}\right)^1}{1!} e^{-\frac{1}{7}} = \frac{1}{7} e^{-\frac{1}{7}} = 0.124 = 12.4\%.$$

Lösung für (ii): Das Gegenteil von “mindestens zwei Druckfehler” ist “kein oder ein Druckfehler”. Die Wahrscheinlichkeit dieses Resultats ist

$$P(0) + P(1) = e^{-\frac{1}{7}} + \frac{1}{7} e^{-\frac{1}{7}} = 0.867 + 0.124 = 0.991 = 99.1\%.$$

Die Wahrscheinlich für mindestens zwei Druckfehler auf dieser Seite ist somit

$$1 - P(0) - P(1) = 0.9\%.$$

- c) Folgendes beruht auf einer wahren Begebenheit (mit vereinfachten Zahlen): Genau ein Jahr vor dem 100. Geburtstag einer Firma kündigte die Direktorin an: “Für alle Kinder von Mitarbeitern, die am Jubeltag geboren werden, wird ein Sparkonto von 5000 Fr. eingerichtet”. Es werden rund 730 Kinder von Mitarbeitern pro Jahr geboren, d.h. durchschnittlich 2 pro Tag. Man hat also etwa 10000 Fr. Auslagen zu erwarten. Um Schwankungen zu berücksichtigen, werden 25000 Fr. eingeplant. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass das Geld nicht reicht?

Lösung: Wir verteilen 730 Geburten auf 365 Tage und stellen die Frage: Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass keine, 1, 2, 3, 4 oder 5 Geburten auf den Jubiläumstag fallen (in diesen Fällen würde das Geld reichen)? Jede der 730 Geburten betrachten wir als Versuch, und jede Geburt kommt mit Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{365}$ auf den Jubiläumstag zu liegen. Also gilt $\lambda = ps = \frac{730}{365} = 2$. Das Geld reicht somit mit Wahrscheinlichkeit

$$P(0) + P(1) + P(2) + P(3) + P(4) + P(5) = \sum_{i=0}^5 \frac{2^i}{i!} e^{-2} = 98.3\%.$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass das Geld nicht reicht, ist also sehr klein, nämlich 1.7%. In Wirklichkeit wurden übrigens viel mehr als nur zwei Kinder am Jubeltag geboren... (wieso)?

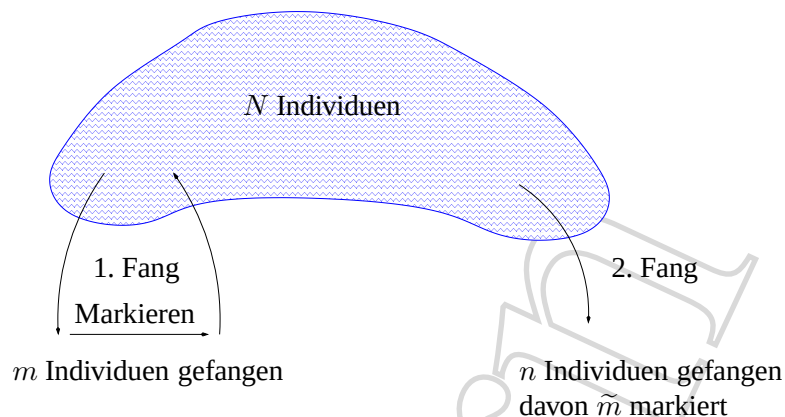


Abbildung 4.4: Capture-Recapture-Methode

□

4.3.3 Capture-Recapture Methode

Die Capture-Recapture Methode wird gerne in der Ökologie eingesetzt, um Populationsgrößen zu schätzen. Ein weiteres Anwendungsgebiet ist die Epidemiologie, wo man sich unter anderem für den Gesundheitszustand (z.B. Verbreitung von Rot-Grün Blindheit, HIV-Infektionen, etc.) einer Bevölkerung interessiert.

Wir betrachten hier als Beispiel die Schätzung der Grösse einer Forellenpopulation in einem abgeschlossenen Gewässer. Wie geht man vor, ohne dabei der Umwelt zu schaden? Angenommen im Gewässer gibt es N Forellen. Diese Zahl wollen wir, zumindest in guter Näherung, bestimmen. Wir führen unsere Zählung in zwei Etappen durch. Zunächst fangen wir eine Anzahl m von Forellen, die wir jeweils markiert und sofort wieder freilassen. Nun warten wir ein paar Tage und hoffen, dass sich die markierten und unmarkierten Tiere möglichst gut und gleichmässig vermischen. Dann machen wir einen zweiten Fang von n Forellen und zählen die Anzahl der markierten Tiere $\tilde{m}$ in diesem Fang; vgl. Abbildung 4.4.

Bei guter Vermischung liegt es nun nahe, dass das Verhältnis zwischen den markierten Tieren $\tilde{m}$ und der Gesamtzahl n der gefange-

Feuerwehr pumpt Krokodil-Teich leer

Die Feuerwehr hat das mysteriöse Krokodil in einem Dorfteich im Nordosten Frankreichs (NEWS berichtete) noch nicht gefasst – obwohl sie das Gewässer per Echolot abgesucht hat. Hierbei wurde zwar ein «Objekt» geortet, es könnte aber auch ein Fischschwarm gewesen sein. Um jeden Zweifel auszuräumen, soll der Teich nun leergepumpt werden.

Abbildung 4.3: Aus NEWS-Ausgabe vom 22.6.2009.

nen Tiere im zweiten Fang etwa dem Verhältnis zwischen allen markierten Tieren m im Gewässer und der gesuchten Gesamtzahl N der Forellen entspricht. D.h.,

$$\frac{\tilde{m}}{n} = \frac{m}{N}.$$

Auflösen dieser Gleichung nach N ergibt

$$(4.11) \quad N = \frac{mn}{\tilde{m}}.$$

Diese sehr einfache Capture-Recapture Methode wird auch *Lincoln-Petersen Methode* genannt. Sie wird dann verwendet, wenn man sich auf zwei Fänge beschränken möchte und wenn man davon ausgehen kann, dass sich an der zu zählenden Population während den beiden Fängen nichts ändert¹.

Es stellt sich die Frage: Wie zuverlässig ist die durch die obige Methode gefundene Schätzung? Diese muss nämlich, beispielsweise bei schlechter Mischung, nicht unbedingt sehr genau sein. Solche Fragen können mit statistischen Methoden beantwortet werden. Hier wollen wir eine etwas andere Frage stellen: Wie gross ist die Chance auf ein gutes Resultat, verglichen zur Möglichkeit, ein schlechtes Ergebnis zu ermitteln?

Betrachten wir ein konkretes Beispiel: Wir nehmen an, es gibt $N = 5000$ Forellen. Davon werden beispielsweise $m = 100$ gefangen, markiert und wieder freigelassen. Nach einer Woche werden $n = 200$ Tiere gefangen. Wir erwarten, dass davon etwa

$$\tilde{m} = \frac{100}{5000} \cdot 200 = 4$$

markiert sind. In der Wirklichkeit muss dies aber natürlich nicht der Fall sein. Tatsächlich ist ein Fang von 0 bis 100 markierten Tieren möglich. Die Schätzung, die sich aus Formel (4.11) ergibt, ist nur für $\tilde{m} = 4$ ganz genau und wird immer ungenauer je mehr die Anzahl der markierten Tiere $\tilde{m}$ beim zweiten Fang von 4 abweicht. Bei 7 markierten Tieren im zweiten Fang, zum Beispiel, würden wir die Gesamtzahl aller Forellen auf

$$N \approx \frac{100 \cdot 200}{7} = 2857$$

schätzen, was einem relativen Fehler von

$$\frac{5000 - 2857}{5000} = 43\%$$

entspricht und schon relativ stark von der Wirklichkeit abweicht. Allerdings liegt die Vermutung nahe, dass es unwahrscheinlicher ist, 7 markierte Tiere als 4 markierte Tiere zu fangen. Wir

¹Manchmal wird auch die Formel

$$N = \frac{(m+1)(n+1)}{\tilde{m}} - 1$$

gebraucht, die unter Umständen etwas robuster sein kann.

wollen untersuchen, wie gross unsere Chancen sind, mit dieser “Capture-Recapture” Methode richtig zu liegen.

Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit $\tilde{m} = 0, 1, 2, 3, 4, \dots, 100$ markierte Fische zu fangen? Es werden $n = 200$ Fische beim zweiten Fang gefangen. Bei jedem Fisch ist die Chance, dass er markiert ist $p = \frac{m}{N} = \frac{100}{5000} = \frac{1}{50}$ (wobei wir hier annehmen, dass ein gefangener Fisch sofort wieder freigelassen wird, sodass es immer gleichviele markierte Fische im See gibt). Bei der Poissonverteilung gilt also

$$\lambda = n \cdot \frac{m}{N} = 4.$$

Daher ist die Wahrscheinlichkeit, $\tilde{m}$ markierte Fische zu erhalten näherungsweise gegeben durch

$$P(\tilde{m}) = \frac{4^{\tilde{m}}}{\tilde{m}!} e^{-4}.$$

Allgemein erhalten wir die Formel

$$P(\tilde{m}) = \frac{\left(\frac{mn}{N}\right)^{\tilde{m}}}{\tilde{m}!} e^{-\lambda} = \frac{\lambda^{\tilde{m}} e^{-\lambda}}{\tilde{m}!},$$

wobei wir hier zur Gültigkeit der Poissonverteilung annehmen, dass $\frac{m}{N} < 0.1$. Die Wahrscheinlichkeit, genau richtig zu liegen, beträgt näherungsweise $P(\lambda)$.

Für $\lambda = 4$ und $\tilde{m} = 0, 1, \dots, 10$ führen wir die entsprechenden Zahlen in der folgenden Tabelle auf:

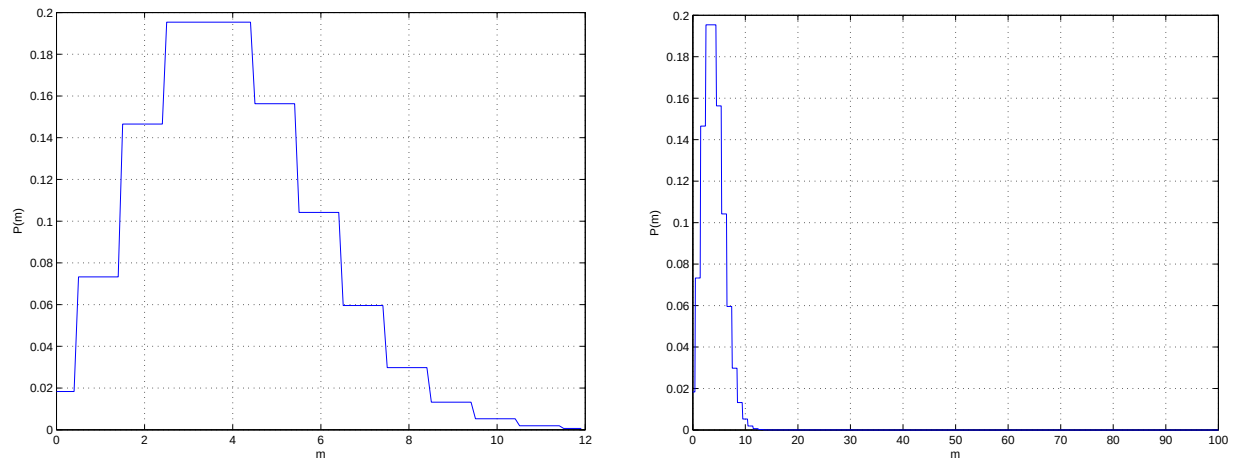
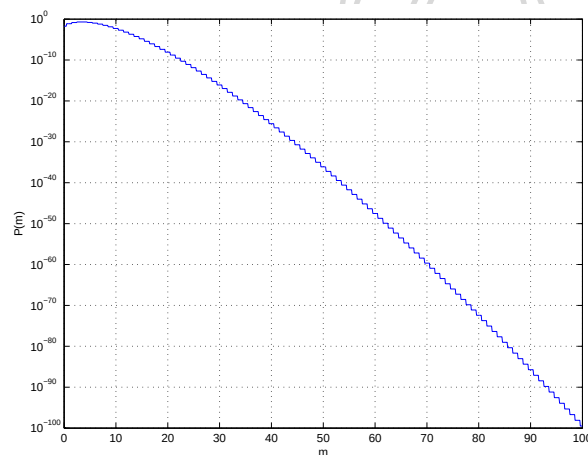
$\tilde{m}$	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
$P(\tilde{m})$ (in %)	2	7	15	20	20	16	10	6	3	1	1

Wir erkennen, dass die Chancen, einigermassen richtig zu liegen, grösser sind als das Risiko, ein falsches Resultat zu erhalten. Dies sehen wir auch deutlich, wenn wir die Funktion P grafisch aufzeichnen; vgl. Abbildungen 4.5 – 4.6. So ist die Wahrscheinlichkeit, dass wir richtig liegen oder nur um eins daneben liegen, bereits 56%. Bei 3 markierten Tieren im zweiten Fang, wäre unsere Schätzung der Gesamtzahl $\frac{100 \cdot 200}{3} = 6667$ und bei 5 markierten Tieren ist diese Zahl $\frac{100 \cdot 200}{5} = 4000$. Das entspricht einem relativen Fehler von maximal $\frac{1667}{5000} = 33\%$.

Wie man vorgehen muss, um das Risiko einer grösseren Fehlschätzung unter einer vorgegebenen Toleranz zu halten, ist eine Kernfrage der Statistik. Wir begrenzen unsere Betrachtungen hier auf die Berechnung der Wahrscheinlichkeiten der möglichen Ergebnisse und benutzen diese als einen einfachen Indikator für die Güte der Methode.

4.4 Ein Ansatz aus der Spieltheorie

Unterhaltungsspiele basieren typischerweise auf einer Anzahl Regeln (“Spielregeln”) und gewissen Möglichkeiten, Punkte zu gewinnen. Zum Beispiel dürfen sich bei vielen Brettspielen die Figuren nach festgelegten Regeln bewegen; Spieler können durch bestimmte Züge die eigenen Figuren in eine vorteilhafte Position bringen oder die Figuren des Gegners schlagen. Wie können die Möglichkeiten des Spiels eingesetzt werden, um eine siebringende Strategie zu entwickeln?

Abbildung 4.5: Poissonverteilung für $\lambda = 4$.Abbildung 4.6: Semilogarithmische Darstellung der Poissonverteilung für $\lambda = 4$.

Das Konzept des gesellschaftlichen Spiels lässt sich auch auf andere, teilweise sehr komplexe, Systeme übertragen. So kann man beispielsweise versuchen, Vorgänge und Strategien in der Wirtschaft durch Regeln zu beschreiben und zu untersuchen. Auch in der Biologie werden solche Ansätze gemacht. Wie verhalten und entwickeln sich Populationen von Individuen oder deren Eigenheiten, wenn sie durch gewisse Verhaltensweisen beschrieben werden können? Sind gewisse Verhaltensweisen erfolgreicher als andere, gibt es stabile Zustände, oder stellen sich neue Verhaltensweisen ein? Solche und ähnliche Fragen sind beispielsweise für Evolutionsbiologen interessant.

In diesem Abschnitt diskutieren wir einen sehr einfachen spieltheoretischen Ansatz für das Verhalten zweier Räuber-Beute-Arten.

$E(\downarrow, \rightarrow)$	F	T
F	$\frac{1}{2}(G - V)$	G
T	0	$\frac{1}{2}G$

Tabelle 4.3: Ertragstabelle für Falken und Tauben.

4.4.1 Falken und Tauben

Stellen wir uns ein Territorium vor, in dem zwei verschiedene Arten, die sich durch unterschiedliche Verhaltensmuster (“Strategien”) auszeichnen, leben. Traditionell wird in der Spieltheorie oft das Beispiel von Falken und Tauben verwendet. Wir nehmen an, dass sich die beiden Tierarten wie folgt verhalten:

- *Falken (F)*: Die Strategie des Falken besteht darin, alles mit Gewalt zu erreichen. Er kämpft, bis der Gegner Schaden erleidet oder sich freiwillig zurückzieht.
- *Taube (T)*: Die Taube ist defensiv. Sie zieht sich zurück, wenn sie vom Gegner angegriffen wird.

Beim Zusammentreffen zweier Tiere geht es darum, etwas zu verteidigen oder sogar etwas zu gewinnen. Dabei kann es sich um eine Futterquelle, ein Revier, oder eine andere Ressource handeln. Wir nehmen an, dass bei einem Kampf sowohl ein Gewinn G als auch ein Verlust V entstehen kann (oder weder noch) und legen die “Regeln” beim Aufeinandertreffen zweier Individuen wie folgt fest:

- Falke gegen Falke: Jeder hat eine 50%-Chance entweder die Ressource zu gewinnen, oder beispielsweise mit einer Verletzung als mögliche Schadensform aus dem Kampf herauszu-gehen. Der durchschnittliche Ertrag beträgt also $E(F, F) = \frac{1}{2}G - \frac{1}{2}V$.
- Falke gegen Taube: Die Taube zieht sich sofort zurück und der Falke gewinnt die Ressour-ce. Ertrag für den Falken ist somit $E(F, T) = G$, die Taube geht leer aber ohne Schaden aus, $E(T, F) = 0$.
- Taube gegen Taube: Jeder zieht sich zurück mit der Hälfte der Ressource. Ertrag für jeden: $E(T, T) = \frac{1}{2}G$.

Hier benutzen wir die Notation $E(A, B)$, um den Ertrag einer Begegnung von zwei Tieren A und B , aus der Sicht von A , auszudrücken. Wir fassen die obigen Regeln in Tabelle 4.3 zusammen.

Nun wollen wir versuchen, Aussagen über eine Falken-Tauben-Population, die nach obigen “Spielregeln spielt”, herzuleiten. Nehmen wir dazu an, dass am Anfang (Zeitpunkt $n = 0$) die Falken einen Anteil p_0 ($0 \leq p_0 \leq 1$) der Gesamtpopulation ausmachen (der Anteil der Tauben an der Gesamtpopulation ist folglich $1 - p_0$). Zudem gehen wir für jedes Tier von einer anfänglich gleichen Grundressource R_0 im betrachteten Gebiet aus. Wie verhält sich nun die Population im

ersten Zeitschritt? Wir machen die Annahme, dass jedes Tier genau in einen Kampf verwickelt ist. Dann gilt: Die durchschnittliche Ressource pro Falke nach $n = 1$ Zeiteinheit beträgt

$$(4.12) \quad \begin{aligned} R_1(F) = & \text{Grundressource } R_0 \\ & + (\text{Ertrag eines Falken im Kampf gegen einen Falken}) \cdot (\text{Anteil der Falken}) \\ & + (\text{Ertrag eines Falken im Kampf gegen eine Taube}) \cdot (\text{Anteil der Tauben}). \end{aligned}$$

In Formeln:

$$R_1(F) = R_0 + p_0 E(F, F) + (1 - p_0) E(F, T).$$

Analog erhalten wir für die durchschnittliche Ressource einer Taube nach dem ersten Zeitschritt:

$$R_1(T) = R_0 + p_0 E(T, F) + (1 - p_0) E(T, T).$$

Der durchschnittliche Ressource pro Tier im ersten Zeitschritt ist dann

$$\bar{R}_1 = p_0 R_1(F) + (1 - p_0) R_1(T).$$

Nun machen wir weiter die Annahme, dass die Reproduktionsfähigkeit einer Art proportional von ihren Ressourcen abhängt. Nach dem ersten Zeitschritt beträgt also der Anteil der nächsten Falkengeneration

$$p_1 = p_0 \frac{R_1(F)}{\bar{R}_1}.$$

Der entsprechende Anteil Tauben ist

$$(1 - p_0) \frac{R_1(T)}{\bar{R}_1} = \frac{\bar{R}_1 - p_0 R_1(F)}{\bar{R}_1} = 1 - \frac{p_0 R_1(F)}{\bar{R}_1} = 1 - p_1.$$

Damit bleibt die Summe der Anteile von Falken und Tauben gleich 1. Diese Formeln lassen sich nun für jeden Zeitschritt iterieren, so dass wir, beispielsweise mit numerischen Hilfsmitteln, die Entwicklung der Falken- bzw. Taubenpopulation in den weiteren Zeitschritten berechnen können.

Der obige Ansatz für eine Population zweier Arten lässt sich einfach abstrahieren. Beispielsweise können wir an Stelle von Falken und Tauben auch andere Systeme (Biologie, Wirtschaft, etc.) betrachten, die nach den obigen Falken- und Taubenstrategien funktioniert. Selbstverständlich können auch mehr als zwei Arten und komplexere "Spielregeln" betrachtet werden.

4.4.2 Stabilität

Definieren wir zunächst den Begriff der Stabilität eines Zusammenlebens verschiedener Verhaltensweisen: Eine Verhaltensweise S (Strategie) heisst **stabil**, falls sie die folgende Eigenschaft besitzt: Angenommen, fast alle Individuen einer Population verhalten sich nach der Strategie S , dann sollen die Ressourcen dieser Individuen immer grösser sein (und bleiben) als die Ressourcen jeder anderen Verhaltensweise, d.h. keine andere Verhaltensweise kann überhand nehmen. Etwas anders ausgedrückt könnte man sagen: Auch wenn es kleine Ausreisser in der Verhaltensweise gibt, wird S die dominante Verhaltensweise bleiben.

Wir wollen diese Definition nun quantifizieren, d.h. mathematisch ausdrücken. Betrachten wir dazu eine Population mit zwei Verhaltensweisen, die hauptsächlich aus Individuen bestehen, die sich nach einer Strategie S_1 verhalten, sowie einer kleinen Gruppe mit einer Häufigkeit von p , die nach einer anderen Strategie S_2 handelt. Die erste Strategie S_1 ist dann nach obiger Definition stabil, falls ihre Ressource

$$(4.13) \quad R_1 = R_0 + (1 - p)E(S_1, S_1) + pE(S_1, S_2)$$

grösser als die Ressource

$$(4.14) \quad R_2 = R_0 + (1 - p)E(S_2, S_1) + pE(S_2, S_2)$$

der Population S_2 ist. Dann wird die zweite Strategie nicht dominant werden. Stabilität von S_1 erfordert also

$$(4.15) \quad R_1 > R_2.$$

Da die Häufigkeit der Strategie S_2 klein ist (d.h. $p \approx 0$), können wir die letzten Terme in (4.13) – (4.14) vernachlässigen. Daher benötigen wir

$$R_0 + (1 - p)E(S_1, S_1) > R_0 + (1 - p)E(S_2, S_1),$$

oder

$$E(S_1, S_1) > E(S_2, S_1).$$

Nun kann es sein, dass

$$E(S_1, S_1) = E(S_2, S_1).$$

In diesem Fall müssen wir die letzten Terme in (4.13) – (4.14) mitberücksichtigen. Ungleichung (4.15) gilt dann, falls

$$E(S_1, S_2) > E(S_2, S_2).$$

Zusammenfassend sind folgende Bedingungen für die Stabilität von Strategie S_1 über Strategie S_2 notwendig:

$$(4.16) \quad \begin{array}{l} \text{entweder} \\ E(S_1, S_1) > E(S_2, S_1) \\ \text{oder} \\ E(S_1, S_1) = E(S_2, S_1) \text{ und } E(S_1, S_2) > E(S_2, S_2). \end{array}$$

Diese Bedingungen wurden eingeführt im Artikel [25]. Eine Strategie S_1 , die diese Bedingungen erfüllt heisst *evolutionär stabile Strategie (ESS)*. Wir bemerken, dass die Bedingungen nur von den Strategien S_1 und S_2 abhängen und nicht von den einzelnen Zeitschritten.

Als Beispiel untersuchen wir nun die Stabilität der Falken-Tauben-Population in Abschnitt 4.4.1. Wir betrachten zunächst eine Taubenpopulation, die von einer kleinen Falkeneinheit gestört wird. Wir betrachten also $S_1 = T$ (Tauben) und $S_2 = F$ (Falke). Es gilt

$$\frac{1}{2}G < G,$$

und daher $E(T, T) < E(F, T)$. Somit ist weder die erste noch die zweite Bedingung in (4.16) erfüllt. Die Strategie "Tauben" also ist instabil, d.h. eine kleine Falkenpopulation kann in eine Taubenpopulation wesentlich eingreifen und dominant werden.

Wie steht es um eine Population, die sich wie Falken verhält, mit einigen wenigen Tauben? Wir brauchen

$$E(F, F) > E(T, F).$$

Dies ist dann der Fall, wenn (vgl. Tabelle 4.3)

$$\frac{1}{2}(G - V) > 0,$$

also für

$$G > V.$$

Wenn wir uns die zweite Bedingung in (4.16) betrachten, so erfordert diese

$$E(F, F) = E(T, F) \text{ und } E(F, T) > E(T, T),$$

oder äquivalent

$$G = V.$$

Mindestens eine dieser Bedingungen ist erfüllt, falls $G \geq V$. Dies bedeutet, dass die Falkenstrategie stabil ist, falls der Gewinn mindestens so gross ist wie das Schadensrisiko. Eine dominierende Falkenstrategie wird dann dominierend bleiben.

Was geschieht, wenn $V > G$, d.h. falls das Risiko, zu Schaden zu kommen, grösser ist, als die Chance, Gewinn zu machen? Unserer obigen Analysis zufolge ist eine solche Situation nicht stabil. Intuitiv lässt sich dies wie folgt erklären: Besteht eine Population weitgehend aus Falken, werden die Tauben (oder die Taubenstrategie) stärker, da in einer solchen Population mehrheitlich Falken auf andere Falken treffen und sich so gegenseitig erheblich schaden (da $V > G$); die Tauben können sich dann ungehindert vermehren. Werden die Tauben jedoch zu häufig, erweist sich deren Strategie als insgesamt nachteilig, denn Falken treffen in diesem Fall hauptsächlich auf Tauben und gewinnen Ressourcen, ohne dabei kämpfen zu müssen. Daraus folgt: Weder die Falkenstrategie allein noch die Taubenstrategie allein sind stabil für $V > G$. Sobald die Häufigkeit einer der beiden Arten (Strategien) in einer Population zu stark zunimmt, erweist sich die Alternative als erfolgreicher. Man kann daher vermuten, dass die natürliche Auslese möglicherweise ein Gleichgewicht herstellt, d.h., eine *Mischstrategie*, die zu einem gewissen Anteil wie ein Falke und zu einem anderen Anteil wie eine Taube reagiert.

Betrachten wir deshalb ein System, in dem sich Individuen nicht nur als Falke oder Taube verhalten, sondern auch nach einer *gemischten* Falken-Tauben-Verhaltensweise, die wir mit I bezeichnen, handeln können. Dabei gehen wir davon aus, dass die Strategie I zufällig zu einem Anteil q als Falke und zu einem Anteil $1 - q$ als Taube auftritt:

$$I \text{ "=" } qF + (1 - q)T.$$

Kann eine solche Strategie für $G < V$ stabil sein? Für welches q ist dies so?

Falls I eine ESS ist, so gilt

$$(4.17) \quad E(F, I) = E(T, I) = E(I, I).$$

Wir zeigen $E(F, I) = E(I, I)$; die Gleichheit $E(T, I) = E(I, I)$ folgt aus demselben Argument. Sicherlich gilt

$$(4.18) \quad E(F, I) \leq E(I, I),$$

sonst wäre I nach (4.16) keine ESS. Nehmen wir einmal an, dass $E(F, I) < E(I, I)$. Dann gilt

$$\begin{aligned} E(I, I) &= qE(F, I) + (1 - q)E(T, I) \\ &< qE(I, I) + (1 - q)E(T, I). \end{aligned}$$

Daraus folgt

$$E(I, I) < E(T, I).$$

Das ist aber nicht möglich, da I eine ESS ist (vgl. (4.16)). Also kann in (4.18) nur Gleichheit gelten, $E(F, I) = E(I, I)$.

Die Gleichheit (4.17) gilt auch dann, wenn es mehr als zwei “Grund-Strategien” gibt (siehe [4]).

Wir wollen nun untersuchen, für welche Wahl von q , die Strategie I eine ESS ist. Dazu berechnen wir zunächst

$$\begin{aligned} E(F, I) &= qE(F, F) + (1 - q)E(F, T) = q \left(\frac{1}{2}G - \frac{1}{2}V \right) + (1 - q)G \\ &= q \left(-\frac{1}{2}G - \frac{1}{2}V \right) + G, \\ E(T, I) &= qE(T, F) + (1 - q)E(T, T) = (1 - q)\frac{1}{2}G = -q\frac{1}{2}G + \frac{1}{2}G. \end{aligned}$$

Die erste Gleichung in (4.17) impliziert

$$q \left(-\frac{1}{2}G - \frac{1}{2}V \right) + G = -q\frac{1}{2}G + \frac{1}{2}G.$$

Auflösen führt zu

$$q = \frac{G}{V}.$$

Ist die gemischte Strategie I mit obigem q stabil? Um dies klarzumachen, müssen wir die Bedingungen (4.16) prüfen für (T, I) und (F, I) . Wegen der Gleichheit (4.17) ist die erste Bedingung in der zweiten Linie von (4.16) erfüllt. Wir müssen also zeigen, dass die zweite Bedingung ebenfalls gilt:

$$E(I, F) \stackrel{?}{>} E(F, F), \quad E(I, T) \stackrel{?}{>} E(T, T).$$

Wir haben mit $G < V$

$$E(I, F) = q \underbrace{E(F, F)}_{=\frac{1}{2}(G-V)} + (1-q) \underbrace{E(T, F)}_{=0} = \underbrace{q}_{<1} \underbrace{\frac{1}{2}(G-V)}_{=E(F,F)<0} > E(F, F).$$

Ausserdem,

$$E(I, T) = q \underbrace{E(F, T)}_{=G} + (1-q) \underbrace{E(T, T)}_{=\frac{1}{2}G} = \underbrace{(1+q)}_{>1} \underbrace{\frac{1}{2}G}_{=E(T,T)} > E(T, T).$$

Somit ist gezeigt, dass die Strategie I mit $q = G/V$ eine ESS ist. Biologisch bedeutet dies, dass in einem Zusammenleben zweier Arten, bei dem das Schadensrisiko relativ hoch ist im Vergleich zum Gewinn, gemischte Strategien erwartet werden können.

Die Theorie der ESS ist hilfreich, wenn der Vorteil einer Strategie von ihrer Häufigkeit in einer Population abhängt. Im obigen Falken-Tauben-Beispiel haben wir gesehen, dass eine Strategie von Vorteil ist, solange sie selten ist, jedoch von Nachteil, wenn sie häufig ist. Allgemein bedeutet dies: Eine ESS ist dann von Nutzen, wenn die beste Strategie davon abhängt, wie sich die Umgebung verhält. Kämpfen ist nur eines der Beispiele. Kooperation statt Egoismus oder Ehrlichkeit statt Täuschung sind zwei weitere. Das Geschlechterverhältnis in einer Population ist ebenfalls eine ESS. Es ist von Vorteil, zum selteneren Geschlecht zu gehören, was in den meisten Fällen zu einem Gleichgewicht von 50:50 führt.

Weiterführende Literatur

Eine Einführung in Wahrscheinlichkeitstheorie und Statistik mit vielen Beispielen gibt beispielsweise das Buch [8]. Einige interessante Anwendungen, auch aus der Biologie, sind in [1] enthalten. Für spieltheoretische Betrachtungen in der Biologie sei beispielsweise [24] genannt.

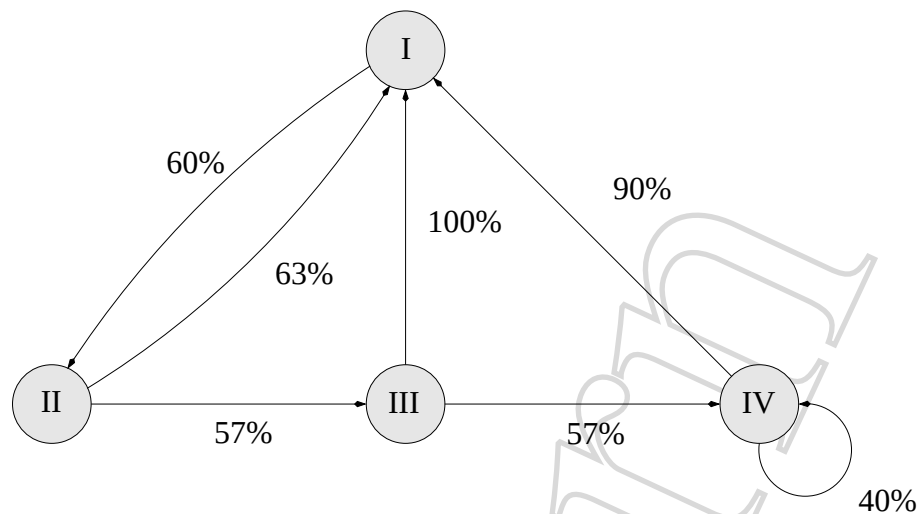


Abbildung 4.7: Dynamik einer Blauwalpopulation.

4.5 Aufgaben

4.1. (Populationsdynamik) Wir betrachten eine Population von weiblichen Blauwalen. Die Population wird in die folgenden Altersgruppen eingeteilt:

- I: 0 bis 3 Jahre
- II: 4 bis 7 Jahre
- III: 8 bis 11 Jahre
- IV: mindestens 12 Jahre.

Die Populationsdynamik wird durch den gerichteten Graphen in Abbildung 4.7 beschrieben.

- Begründen oder widerlegen Sie die Aussage: Das langfristige Überleben der Population ist sichergestellt.
- Angenommen, die Population hat schon lange unter gleichen Bedingungen gelebt. Welche prozentuale Verteilung der Tiere auf die Altersklassen ist zu erwarten?
- Angenommen, das mittlere Alter in den Altersklassen werde durch folgende Tabelle beschrieben:

Altersklasse	I	II	III	IV
mittleres Alter	1	5	9	14

Welches ist das mittlere Alter der ganzen Population, falls die Altersverteilung stabil ist?

4.2. (Wetter) In einer Region verlaufe das Wetter durchschnittlich nach der folgenden Beobachtung:

- Ist es heute überwiegend sonnig, so ist es mit einer Wahrscheinlichkeit von $\frac{5}{6}$ auch morgen überwiegend sonnig.
 - Wenn es heute eher regnerisch ist, so ist es auch morgen mit einer Wahrscheinlichkeit von $\frac{2}{3}$ regnerisch.
- a) Erklären Sie, dass hier ein Markov-Prozess vorliegt. Zeichnen Sie den gerichteten Graphen und bestimmen Sie die Systemmatrix.
 - b) Heute ist ein sonniger Montag. Erstellen Sie eine Wetterprognose für Dienstag und Mittwoch.
 - c) Wie verhält sich das Wetter im langfristigen Schnitt?
- 4.3. (DNA) Chemisch gesehen ist die DNA eine Nukleinsäure, ein langes Kettenmolekül (Polymer) aus Einzelstücken, den sogenannten Nukleotiden. Jedes Nukleotid besteht aus einem Phosphat-Rest, einem Zucker und einer von vier organischen Basen mit den Kürzeln A (Adenin), T (Thymin), G (Guanin) und C (Cytosin). Innerhalb der Protein-codierenden Gene legt die Abfolge der Basen die Abfolge der Aminosäuren des jeweiligen Proteins fest: Im genetischen Code stehen jeweils drei Basen für eine bestimmte Aminosäure.
- a) Wie viele geordnete Reihen der vier Basen sind auf einer Länge von 1000 Nukleotiden möglich?
 - b) Wie viele geordnete Reihen der vier Basen sind auf einer Länge von 1000 Nukleotiden möglich, wenn alle 4 Basen gleich häufig auftreten?
- 4.4. (Genetik) Berechnen Sie die einzelnen Einträge in Tabelle 4.1.
- 4.5. (Genetik)
- a) Ein Gen habe ein dominantes Allel A und ein rezessives Allel a . Die Wahrscheinlichkeit, dass ein Jungtier eines der beiden Allele von einem Elternteil erhält ist je 50%. Ein Männchen mit Phänotyp A (d.h., es ist entweder homozygot AA oder heterozygot Aa) wird mit einem Weibchen mit Phänotyp a (also aa) gekreuzt. Das Jungtier hat den Phänotyp A . Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass das Männchen heterozygot ist?
 - b) Von einem Gen existieren drei Allele A , B und C . Wir nehmen an, dass A sowohl B als auch C dominiert, und dass C von B dominiert wird. In einer Population gebe es 36% Individuen vom Phänotyp A , 39% vom Phänotyp B und 25% vom Phänotyp C . Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Junges aus einer A - B -Phänotyp Paarung den Phänotyp C hat?
- 4.6. (Rot-Grün-Blindheit) Eine Population bestehe aus 46.9% Frauen und 53.1% Männern. Bei den Männern trete die "Rot-Grün-Blindheit" mit 8% auf. Wie viele von 1000 Männern sind durchschnittlich rot-grün blind?
- 4.7. (Blutgruppen) In einer Population seien die Blutgruppen wie folgt verteilt:

Blutgruppe	0	A	B	AB
Anteil	50%	20%	25%	5%

Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, in einer Stichprobe von 20 Personen

- a) weder A noch AB vorzufinden?
- b) nur 0 vorzufinden?
- c) gleich viele Personen von jeder Blutgruppe vorzufinden?

- 4.8. 4% aller Fluggäste, die ein Ticket kaufen, erscheinen nicht. Fluggesellschaften wissen dies und verkaufen deshalb mehr Tickets als es Plätze gibt. Nehmen wir an, eine Fluggesellschaft verkauft für einen Flug 150 Tickets für 146 verfügbare Plätze. Wie gross ist die Wahrscheinlichkeit, dass alle Fluggäste einen Platz erhalten? Lösen Sie die Aufgabe exakt mit der Binomialverteilung und näherungsweise mit der Poissonverteilung.
- 4.9. (Capture-Recapture) In einem Naturpark soll die Anzahl der dort lebenden Wildhasen geschätzt werden. Dazu werden 1100 Hasen gefangen, am Ohr markiert und sofort wieder freigelassen. Kurze Zeit später werden im gleichen Gebiet 900 Hasen eingefangen. Man stellt fest, dass im zweiten Fang 99 Hasen markiert sind. Leiten Sie daraus eine Schätzung für die Grösse der Hasenpopulation her.
- 4.10. Wir betrachten das 3-Strategien-Spiel "Schere-Stein-Papier": Schere schlägt Papier, Papier schlägt Stein, und Stein schlägt Schere. Dabei erhält man bei einem Gewinn 1 Fr.; bei einer Niederlage müssen 1 Fr. an den Gegner bezahlt werden. Ausserdem führen wir noch die zusätzliche Regel ein, dass bei einem Gleichstand beide Gegner eine kleine Strafe ε einzahlen müssen. Wir haben also das folgende Tableau für die Erträge der möglichen Begegnungen:

$E(\downarrow, \rightarrow)$	Schere	Stein	Papier
Schere	$-\varepsilon$	-1	1
Stein	1	$-\varepsilon$	-1
Papier	-1	1	$-\varepsilon$

- a) Zeigen Sie, dass keine der Strategien "Schere", "Stein", oder "Papier" ein ESS ist.
- b) Für welche ε ist die Mischstrategie $I = \frac{1}{3}(\text{Schere}) + \frac{1}{3}(\text{Stein}) + \frac{1}{3}(\text{Papier})$ ein ESS?

5

Diskrete Fourier-Transformation und Analyse von periodischen Daten

Der Brunstzyklus von Säugetieren wird hormonell gesteuert; beim Hausrind dauert ein Zyklus etwa 21 Tage. Tabelle 5.1 enthält die über 103 Rinder gemittelten Progesteronwerte $P(t)$ (in ng pro ml Blutplasma) in Abhängigkeit der Zeit t seit Beginn der Brunst.

Wir stellen diese Daten grafisch dar; siehe Abbildung 5.1. Wenn wir davon ausgehen, dass sich diese Werte immer nach 21 Tagen wiederholen, so können wir die Progesteronwerte $P(t)$ als eine *periodische Funktion* der Zeit t (gemessen in Tagen) auffassen. Es ist naheliegend, dass eine periodische Funktion (zumindest in guter Näherung) als Überlagerung von Sinus- und Kosinusfunktionen, die ja ihrerseits ebenfalls periodisch sind (siehe Anhang A für eine kurze Repetition), geschrieben werden kann. Wir machen daher den Ansatz, dass die Daten in Tabelle 5.1 zu einer Funktion $P(t)$ gehören, die wie folgt aussieht:

$$(5.1) \quad \begin{aligned} P(t) \approx & \hat{a}_0 + \hat{a}_1 \cos\left(\frac{2\pi}{21}t\right) + \hat{b}_1 \sin\left(\frac{2\pi}{21}t\right) \\ & + \hat{a}_2 \cos\left(\frac{4\pi}{21}t\right) + \hat{b}_2 \sin\left(\frac{4\pi}{21}t\right) \\ & + \hat{a}_3 \cos\left(\frac{6\pi}{21}t\right) + \hat{b}_3 \sin\left(\frac{6\pi}{21}t\right) + \dots \end{aligned}$$

Hier sind $\hat{a}_0, \hat{a}_1, \dots$ und $\hat{b}_1, \hat{b}_2, \dots$ unbekannte Koeffizienten, die so gewählt werden sollen, dass

Zeit t [Tage]	0	3	6	9	12	15	18
Progesteronwert $P(t)$ [ng/ml]	0.17	0.94	4.08	6.35	7.31	7.92	1.34

Tabelle 5.1: Progesteronwerte beim Hausrind während eines Brunstzyklus.

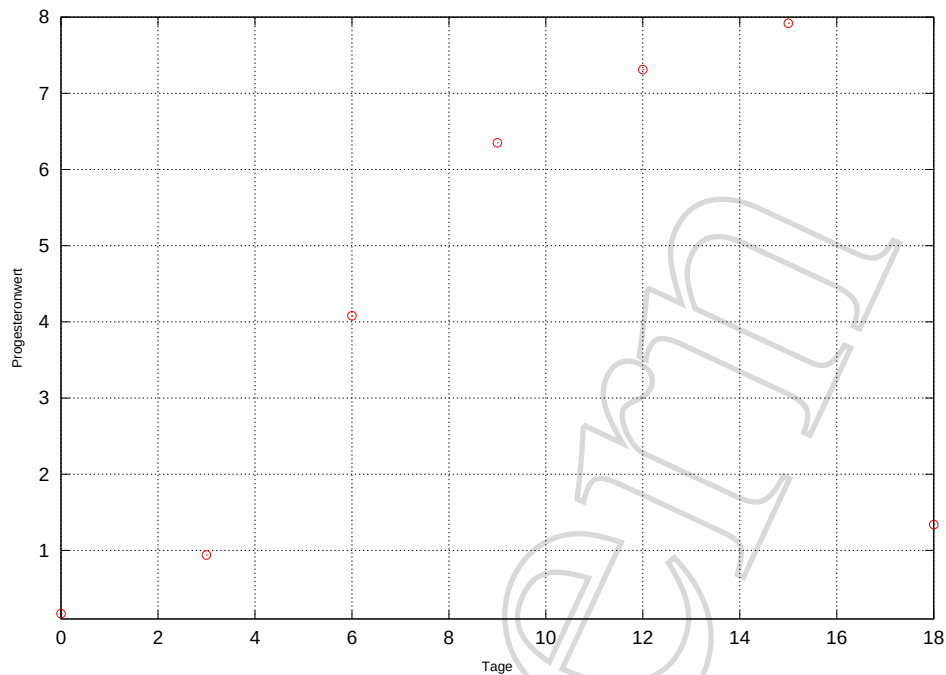


Abbildung 5.1: Progesteronwerte beim Hausrind während des Brunstzyklus.

die Approximation “ $\approx$ ” möglichst gut ist. Da die Funktionen

$$\cos\left(1 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \cos\left(2 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \cos\left(3 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \dots,$$

$$\sin\left(1 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \sin\left(2 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \sin\left(3 \cdot \frac{2\pi}{21}t\right), \dots$$

periodisch sind (mit Periodenlänge ≤ 21 (Tage)) und sich deren Werte alle nach einer Zeitdauer von 21 (Tagen) wiederholen, besteht die angesetzte Funktion (5.1) aus Funktionen, welche dem 21-tägigen Brunstzyklus¹ entsprechen.

5.1 Bestimmung der Koeffizienten

Die Berechnung der Koeffizienten $\hat{a}_0, \hat{a}_1, \dots$ und $\hat{b}_1, \hat{b}_2, \dots$ folgt einer systematischen Regel. Dazu müssen zunächst zwei Parameter bestimmt werden:

Periodenlänge L :	21 Tage
Abstand der Datenpunkte Δt :	3 Tage

¹In der Auswertung der Funktionen $\cos$ und $\sin$ verwenden wir hier die Winkelmessung im Bogenmass rad, in dem der Vollwinkel (360° [deg] im Gradmass) gleich 2π [rad] ist.

Dann definieren wir die Folge von Vektoren (mit jeweils $L/\Delta t$ Einträgen)

$$\mathbf{c}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ \vdots \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{c}_1 = \begin{pmatrix} \cos(0) \\ \cos(1 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \cos(2 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \cos(3 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \cos((L/\Delta t - 1) \cdot 2\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad \mathbf{c}_2 = \begin{pmatrix} \cos(0) \\ \cos(1 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \cos(2 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \cos(3 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \cos((L/\Delta t - 1) \cdot 4\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad \dots,$$

und ganz allgemein

$$(5.2) \quad \mathbf{c}_m = \begin{pmatrix} \cos(0) \\ \cos(1 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \cos(2 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \cos(3 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \cos((L/\Delta t - 1) \cdot 2m\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad m = 0, 1, 2, \dots$$

Genauso

$$\mathbf{s}_1 = \begin{pmatrix} \sin(0) \\ \sin(1 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \sin(2 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \sin(3 \cdot 2\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \sin((L/\Delta t - 1) \cdot 2\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad \mathbf{s}_2 = \begin{pmatrix} \sin(0) \\ \sin(1 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \sin(2 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \sin(3 \cdot 4\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \sin((L/\Delta t - 1) \cdot 4\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad \dots$$

Allgemein,

$$(5.3) \quad \mathbf{s}_m = \begin{pmatrix} \sin(0) \\ \sin(1 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \sin(2 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \sin(3 \cdot 2m\pi\Delta t/L) \\ \vdots \\ \sin((L/\Delta t - 1) \cdot 2m\pi\Delta t/L) \end{pmatrix}, \quad m = 1, 2, \dots$$

Ausserdem definieren wir den Vektor der Daten:

$$(5.4) \quad \mathbf{v} = \begin{pmatrix} P(0) \\ P(1 \cdot \Delta t) \\ P(2 \cdot \Delta t) \\ P(3 \cdot \Delta t) \\ \vdots \\ P((L/\Delta t - 1) \cdot \Delta t) \end{pmatrix}$$

Dann ist die (in einem gewissen Sinne) beste Wahl der gesuchten Koeffizienten gegeben durch die Formeln:

$$(5.5) \quad \begin{aligned} \hat{a}_0 &= \frac{\Delta t}{L} \langle \mathbf{c}_0, \mathbf{v} \rangle, & \hat{b}_1 &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{s}_1, \mathbf{v} \rangle, \\ \hat{a}_1 &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{c}_1, \mathbf{v} \rangle, & \hat{b}_2 &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{s}_2, \mathbf{v} \rangle, \\ \hat{a}_2 &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{c}_2, \mathbf{v} \rangle, & & \\ \vdots & & \vdots & \\ \hat{a}_m &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{c}_m, \mathbf{v} \rangle, & \hat{b}_m &= \frac{2\Delta t}{L} \langle \mathbf{s}_m, \mathbf{v} \rangle. \end{aligned}$$

Hier ist $\langle \cdot, \cdot \rangle$ das Skalarprodukt² von zwei Vektoren. Diese Zahlen nennen wir **diskrete Fourierkoeffizienten**. Alle Koeffizienten zusammen heissen **diskrete Fouriertransformierte** der gegebenen Daten. Die Funktion

$$(5.6) \quad \begin{aligned} &\hat{a}_0 + \hat{a}_1 \cos\left(\frac{2\pi}{L}t\right) + \hat{a}_2 \cos\left(\frac{4\pi}{L}t\right) + \hat{a}_3 \cos\left(\frac{6\pi}{L}t\right) \\ &+ \hat{b}_1 \sin\left(\frac{2\pi}{L}t\right) + \hat{b}_2 \sin\left(\frac{4\pi}{L}t\right) + \hat{b}_3 \sin\left(\frac{6\pi}{L}t\right) + \dots \end{aligned}$$

bezeichnen wir als **diskrete Fourierreihe**. Sie ist eine *kontinuierliche* Annäherung an die *diskreten Daten*.

In der Praxis werden in der Funktion (5.6) oftmals nur endlich viele Terme aufsummiert (d.h. die Summe wird nicht unendlich lange fortgeführt, sondern “abgeschnitten”). Dazu verwenden

²Für zwei Vektoren

$$\mathbf{v}_1 = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \\ \vdots \\ x_n \end{pmatrix}, \quad \mathbf{v}_2 = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \\ \vdots \\ y_n \end{pmatrix}$$

mit gleich vielen Einträgen, nämlich n , ist das Skalarprodukt von $\mathbf{v}_1$ und $\mathbf{v}_2$ (geschrieben als $\langle \mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2 \rangle$) gegeben durch

$$\langle \mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2 \rangle = x_1 y_1 + x_2 y_2 + \dots + x_n y_n.$$

wir die Notation

$$(5.7) \quad P_n(t) = \hat{a}_0 + \hat{a}_1 \cos\left(\frac{2\pi}{L}t\right) + \hat{a}_2 \cos\left(\frac{4\pi}{L}t\right) + \hat{a}_3 \cos\left(\frac{6\pi}{L}t\right) + \dots + \hat{a}_n \cos\left(\frac{2n\pi}{L}t\right) \\ + \hat{b}_1 \sin\left(\frac{2\pi}{L}t\right) + \hat{b}_2 \sin\left(\frac{4\pi}{L}t\right) + \hat{b}_3 \sin\left(\frac{6\pi}{L}t\right) + \dots + \hat{b}_n \sin\left(\frac{2n\pi}{L}t\right).$$

Hier deutet der Index n die Anzahl der $\cos$ und $\sin$ Funktionen an, die verwendet werden. Die “abgeschnittene” Funktion heisst **Fourierreihe** n -**ter Ordnung**. Die Wahl der Anzahl Terme hängt vorallem ab von den Daten und der gewünschten Genauigkeit bei deren Approximation durch die Funktion $P_n(t)$.

Wir wollen nun die obigen Formeln auf unser konkretes Beispiel, dem Brunstzyklus des Hausrinds (Tabelle 5.1), anwenden. Wir machen hier eine Annäherung mit wenig Termen in (5.7) und wählen $n = 2$; in unserem Beispiel reicht dies für eine vernünftige Approximation aus (in anderen Anwendungen kann es aber durchaus nötig sein, mehr Terme zu verwenden). Mit $L = 21$ und $\Delta t = 3$ erhalten wir aus (5.2):

$$\mathbf{c}_0 = \begin{pmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{pmatrix}, \quad \mathbf{c}_1 = \begin{pmatrix} \cos(0) \\ \cos(6\pi/21) \\ \cos(12\pi/21) \\ \cos(18\pi/21) \\ \cos(24\pi/21) \\ \cos(30\pi/21) \\ \cos(36\pi/21) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.00000 \dots \\ 0.62349 \dots \\ -0.22252 \dots \\ -0.90097 \dots \\ -0.90097 \dots \\ -0.22252 \dots \\ 0.62349 \dots \end{pmatrix} \\ \mathbf{c}_2 = \begin{pmatrix} \cos(0) \\ \cos(12\pi/21) \\ \cos(24\pi/21) \\ \cos(36\pi/21) \\ \cos(48\pi/21) \\ \cos(60\pi/21) \\ \cos(72\pi/21) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.00000 \dots \\ -0.22252 \dots \\ -0.90097 \dots \\ 0.62349 \dots \\ 0.62349 \dots \\ -0.90097 \dots \\ -0.22252 \dots \end{pmatrix}.$$

Weiter gilt mit (5.3):

$$\mathbf{s}_1 = \begin{pmatrix} \sin(0) \\ \sin(6\pi/21) \\ \sin(12\pi/21) \\ \sin(18\pi/21) \\ \sin(24\pi/21) \\ \sin(30\pi/21) \\ \sin(36\pi/21) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.00000 \dots \\ 0.78183 \dots \\ 0.97493 \dots \\ 0.43388 \dots \\ -0.43388 \dots \\ -0.97493 \dots \\ -0.78183 \dots \end{pmatrix}, \quad \mathbf{s}_2 = \begin{pmatrix} \sin(0) \\ \sin(12\pi/21) \\ \sin(24\pi/21) \\ \sin(36\pi/21) \\ \sin(48\pi/21) \\ \sin(60\pi/21) \\ \sin(72\pi/21) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.00000 \dots \\ 0.97493 \dots \\ -0.43388 \dots \\ -0.78183 \dots \\ 0.78183 \dots \\ 0.43388 \dots \\ -0.97493 \dots \end{pmatrix}.$$

Schliesslich bekommen wir mit (5.4) und den Daten aus Tabelle 5.1:

$$\mathbf{v} = \begin{pmatrix} P(0) \\ P(3) \\ P(6) \\ P(9) \\ P(12) \\ P(15) \\ P(18) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0.17 \\ 0.94 \\ 4.08 \\ 6.35 \\ 7.31 \\ 7.92 \\ 1.34 \end{pmatrix}.$$

Daraus berechnen wir nun mit den Formel (5.5):

$$\begin{aligned}\hat{a}_0 &= \frac{\Delta t \langle \mathbf{c}_0, \mathbf{v} \rangle}{L} = \frac{28.110}{7} = 4.0157, \\ \hat{a}_1 &= \frac{2\Delta t \langle \mathbf{c}_1, \mathbf{v} \rangle}{L} = \frac{2 \cdot (-13.386)}{7} = -3.8246, \\ \hat{a}_2 &= \frac{2\Delta t \langle \mathbf{c}_2, \mathbf{v} \rangle}{L} = \frac{2 \cdot (-2.6321)}{7} = -0.75203, \\ \hat{b}_1 &= \frac{2\Delta t \langle \mathbf{s}_1, \mathbf{v} \rangle}{L} = \frac{2 \cdot (-4.4730)}{7} = -1.2780, \\ \hat{b}_2 &= \frac{2\Delta t \langle \mathbf{s}_2, \mathbf{v} \rangle}{L} = \frac{2 \cdot 2.0267}{7} = 0.57906.\end{aligned}$$

Nun können wir die “abgeschnittene” Fourierreihe $P_2(t)$ zu den Daten in Tabelle 5.1 aufschreiben:

$$\begin{aligned}P_2(t) &= 4.0157 - 3.8246 \cos\left(\frac{2\pi}{21}t\right) - 0.75203 \cos\left(\frac{4\pi}{21}t\right) \\ &\quad - 1.2780 \sin\left(\frac{2\pi}{21}t\right) + 0.57906 \sin\left(\frac{4\pi}{21}t\right).\end{aligned}$$

Zeichnen wir diese Funktion auf, so ergibt sich tatsächlich eine recht gute Approximation zu den gemessenen Daten; siehe Abbildung 5.2.

Bemerkung 5.8 In der Praxis gibt es eine sehr effiziente Methoden, die sogenannte “Fast Fourier Transform (FFT)”, um die diskreten Fourierkoeffizienten zu berechnen.

Weiterführende Literatur

Eine ausführliche Besprechung zum Thema bietet der Text [21], der auf

<http://www.swisseduc.ch/mathematik/schwingungen/>

frei verfügbar ist.

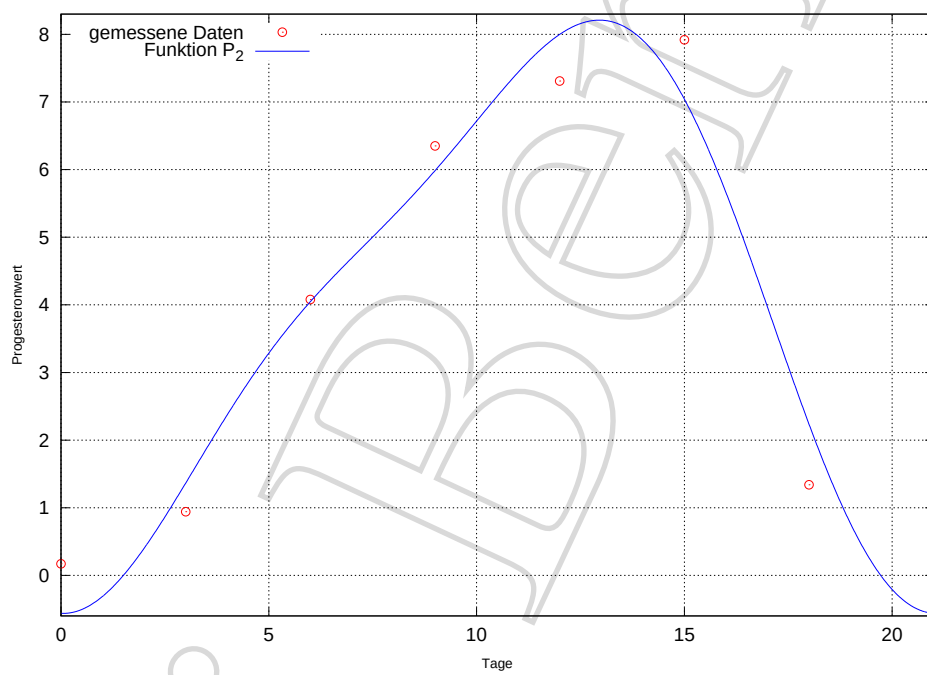


Abbildung 5.2: Progesteronwerte beim Hausrind: Vergleich der Daten mit der Näherungsfunktion $P_2(t)$.

5.2 Aufgaben

5.1. Die folgende Tabelle enthält die Monats-Mittelwerte der in Zürich in der 30-Jahre-Periode 1961–1990 gemessenen Temperaturen.

t [Monate]	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
T [°C]	−0.5	0.9	4.2	7.9	12.2	15.4	17.7	16.8	13.9	9.2	3.9	0.6

a) Bestimmen Sie die Koeffizienten $\hat{a}_0$, $\hat{a}_1$ und $\hat{b}_1$ der zu $T(t)$ gehörigen diskrete Fourierreihe

$$T_1(t) = \hat{a}_0 + \hat{a}_1 \cos\left(\frac{2\pi}{12}t\right) + \hat{b}_1 \sin\left(\frac{2\pi}{12}t\right).$$

b) Gleiche Aufgabe wie a) für die diskrete Fourierreihe 3. Ordnung

$$T_3(t) = \hat{a}_0 + \hat{a}_1 \cos\left(\frac{2\pi}{12}t\right) + \hat{a}_2 \cos\left(\frac{4\pi}{12}t\right) + \hat{a}_3 \cos\left(\frac{6\pi}{12}t\right) \\ + \hat{b}_1 \sin\left(\frac{2\pi}{12}t\right) + \hat{b}_2 \sin\left(\frac{4\pi}{12}t\right) + \hat{b}_3 \sin\left(\frac{6\pi}{12}t\right).$$

5.2. Von einer zunächst unbekannten Funktion $f(t)$ sind folgende Paare von Argument und Funktionswert bekannt.

t	0	1	2	3	4	5
$f(t)$	0	$3\sqrt{3}/8$	$3\sqrt{3}/8$	0	$-3\sqrt{3}/8$	$-3\sqrt{3}/8$

Bestimmen Sie die diskrete Fourierreihe 3. Ordnung $f_3(t)$ für $f(t)$, wie in Aufgabe 5.1 b) und interpretieren Sie das Resultat.

A

sin- und cos-Funktionen

Die Sinus- und Kosinusfunktionen sind definiert durch die unendlichen Reihen

$$(A.1) \quad \begin{aligned} \sin(x) &= x - \frac{x^3}{3!} + \frac{x^5}{5!} - \frac{x^7}{7!} \pm \dots \\ \cos(x) &= 1 - \frac{x^2}{2!} + \frac{x^4}{4!} - \frac{x^6}{6!} \mp \dots \end{aligned}$$

Hier ist, für jede beliebige natürliche Zahl n ,

$$n! = 1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4 \cdot 5 \cdot \dots$$

die Fakultät von n , d.h. das Produkt der ersten n Zahlen. Eine bekannte geometrische Interpretation für die obigen Funktionen lässt sich am Einheitskreis zeigen; vgl. Abbildung A.1.

Wir fassen einige wichtige Eigenschaften der Funktionen (A.1) zusammen, die für unsere Betrachtungen in Kapitel 5 wichtig sind:

- Die sin- und cos-Funktionen sind 2π -periodisch, d.h., es gilt für alle x :

$$\sin(x) = \sin(x + 2\pi), \quad \cos(x) = \cos(x + 2\pi).$$

Dies bedeutet, dass sich die Werte dieser Funktionen nach jedem Intervall der Länge $2\pi \approx 6.2832$ wiederholen; vgl. die Graphen in Abbildung A.2. Hier bemerken wir: In der Auswertung der Funktionen $\cos$ und $\sin$ verwenden wir hier die Winkelmessung im Bogenmass rad, in dem der Vollwinkel (360° [deg] im Gradmass) gleich 2π [rad] ist.

- Aus den obigen Bemerkungen folgt, dass die Funktionen

$$\sin(2\pi x), \quad \cos(2\pi x)$$

eine Periode der Länge 1 haben, denn

$$\begin{aligned} \sin(2\pi x) &= \sin(2\pi x + 2\pi) = \sin(2\pi(x + 1)), \\ \cos(2\pi x) &= \cos(2\pi x + 2\pi) = \cos(2\pi(x + 1)); \end{aligned}$$

vgl. Abbildung A.3.

A sin- UND cos-FUNKTIONEN

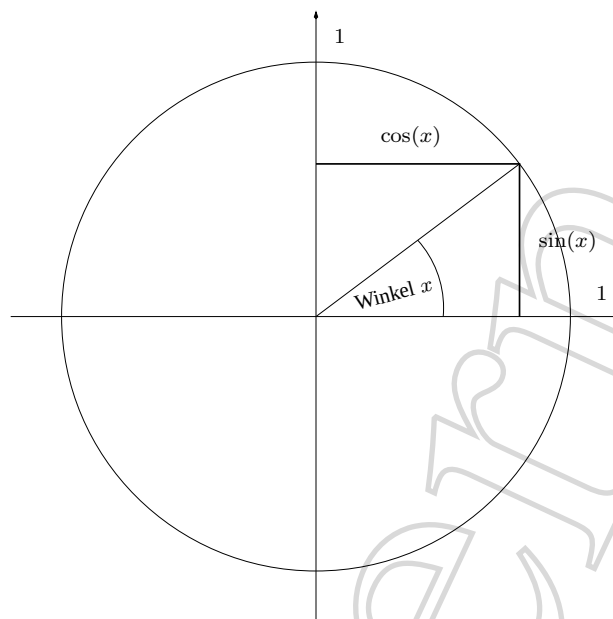


Abbildung A.1: Sinus- und Kosinuswerte am Einheitskreis.

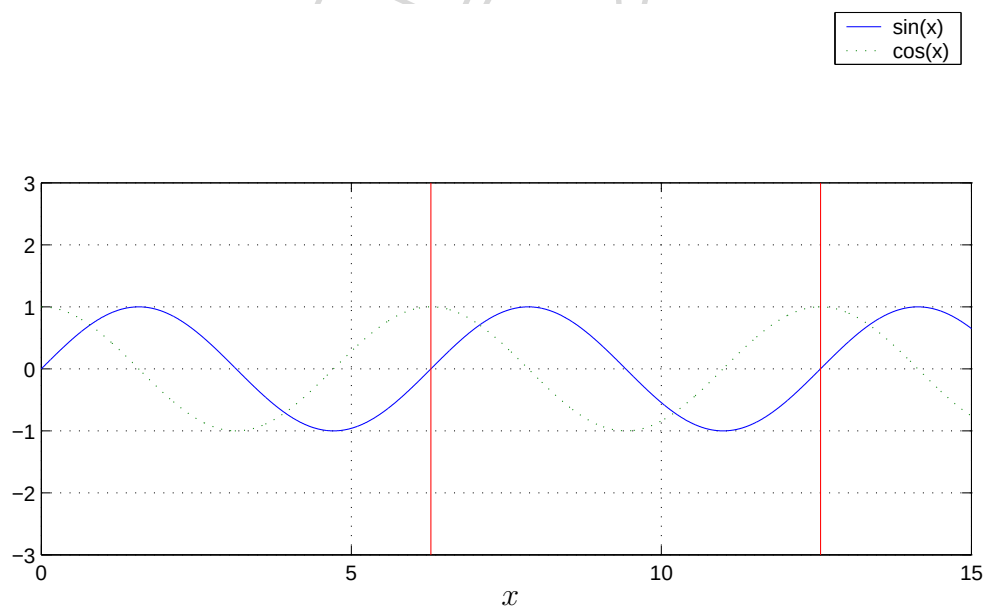


Abbildung A.2: Graphen der Sinus- und Kosinusfunktionen. Die vertikalen Linien zeigen die x -Werte 2π und 4π .

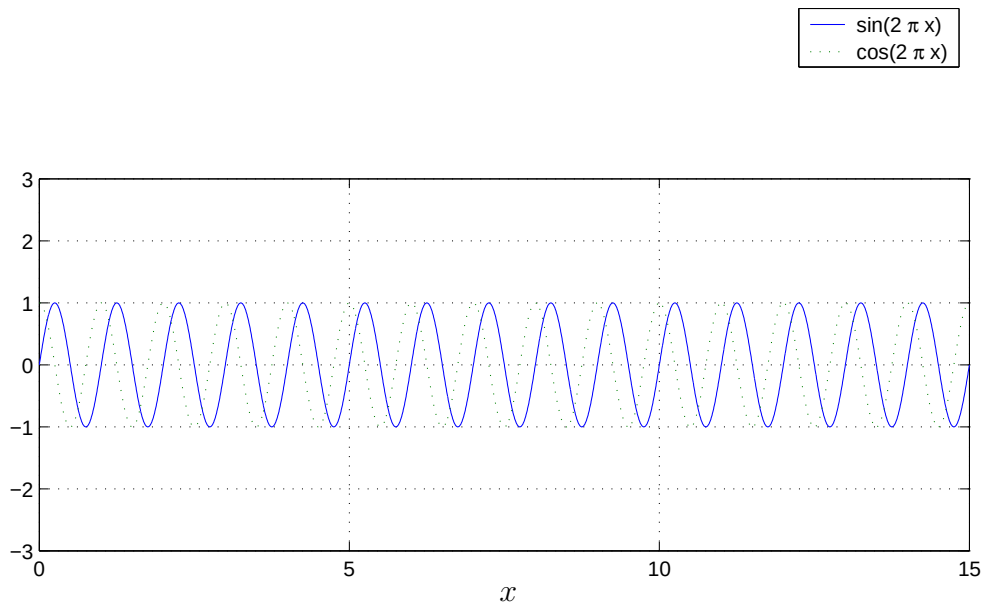


Abbildung A.3: Graphen von $\sin(2\pi x)$ und $\cos(2\pi x)$.

- Ähnlich folgt, dass die Funktionen

$$\sin\left(\frac{2\pi x}{L}\right), \quad \cos\left(\frac{2\pi x}{L}\right)$$

für eine beliebige Zahl L Periodenlänge L haben. Daraus folgt, dass die Graphen der obigen Funktionen in einem Intervall der Länge L genau einmal “hin- und herschwingen”; vgl. Abbildung A.4.

- Weiter gilt für jede Zahl k , dass die Graphen von

$$\sin\left(\frac{2k\pi x}{L}\right), \quad \cos\left(\frac{2k\pi x}{L}\right)$$

auf einer Länge von L genau k -mal hin- und herschwingen; vgl. Abbildung A.5. Die Zahl k/L heisst *Frequenz* und besagt, wie oft die entsprechenden sin- und cos-Funktionen auf einer Länge von 1 hin- und herschwingen.

- Die Werte der obigen sin- und cos-Funktionen bewegen sich zwischen -1 und 1 . Multiplizieren wir diese Funktionen mit einer Zahl A , dann bewegen sich die Graphen von

$$A \sin\left(\frac{2k\pi x}{L}\right), \quad A \cos\left(\frac{2k\pi x}{L}\right)$$

im Bereich zwischen $-A$ und A ; vgl. Abbildung A.6. Die Zahl A wird *Amplitude* genannt.

A sin- UND cos-FUNKTIONEN

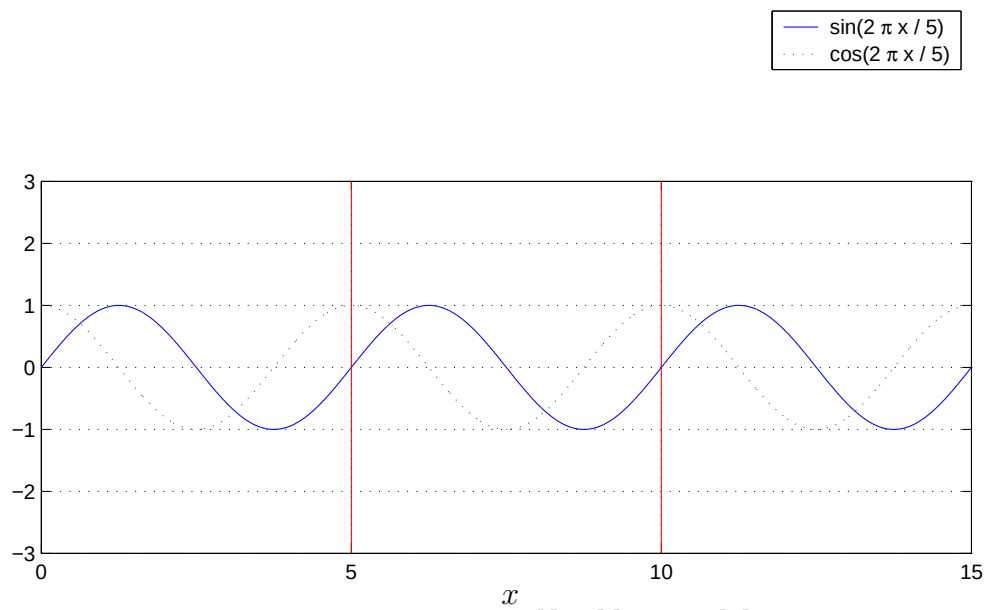


Abbildung A.4: Graphen von $\sin(2\pi x/5)$ und $\cos(2\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$).

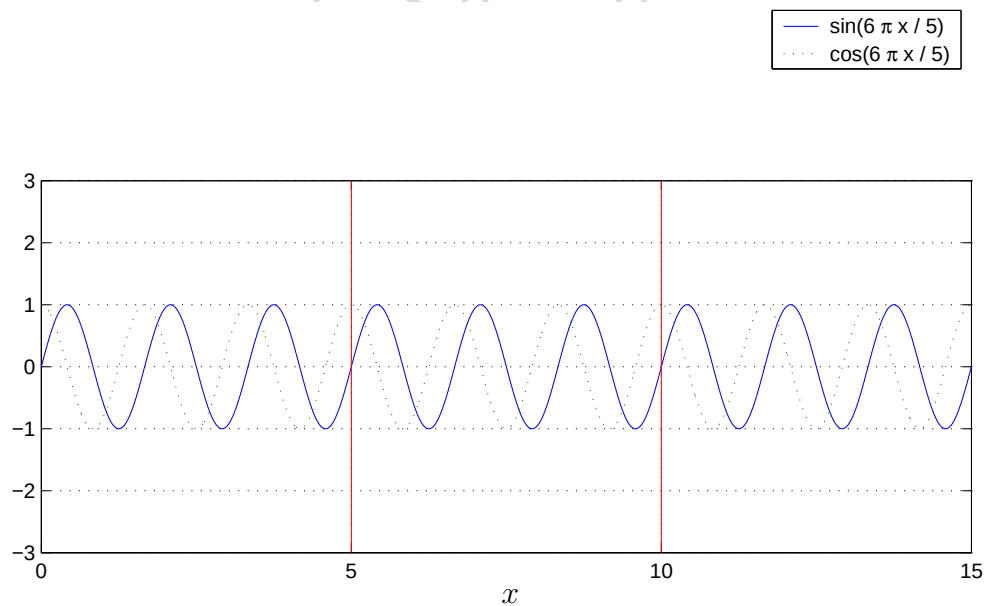


Abbildung A.5: Graphen von $\sin(6\pi x/5)$ und $\cos(6\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$ und $k = 3$).

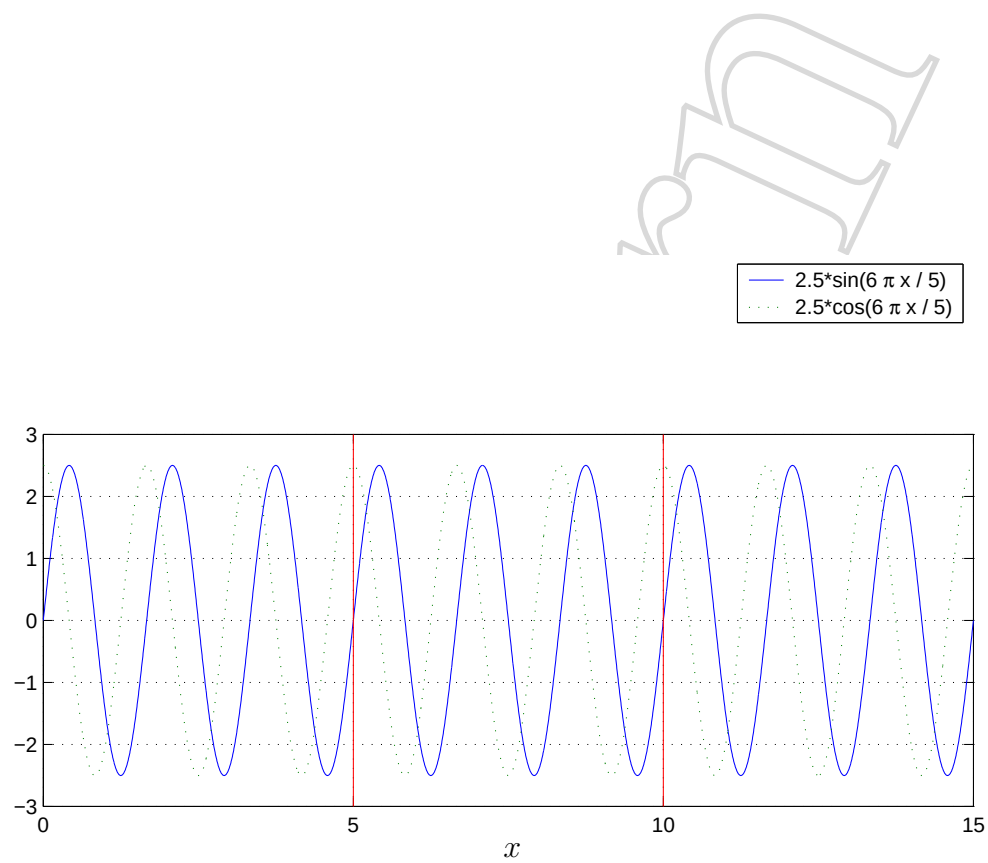


Abbildung A.6: Graphen von $\frac{5}{2} \sin(6\pi x/5)$ und $\frac{5}{2} \cos(6\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$, $k = 3$ und $A = \frac{5}{2}$).

B

Ableitungsregeln

In den Tabellen B.1 und B.2 führen wir die Ableitungen einiger Elementarfunktionen auf und geben die wichtigsten Ableitungsregeln an. Hier sind $a > 0$, $r \neq 0$ und c Konstanten. Weiter ist

$$(B.1) \quad e = 1 + \frac{1}{1 \cdot 2} + \frac{1}{1 \cdot 2 \cdot 3} + \frac{1}{1 \cdot 2 \cdot 3 \cdot 4} + \dots = 2.718281 \dots$$

die Eulerzahl, die auch als Basis des natürlichen Logarithmus dient. Die zugehörige Exponentialfunktion e^t wird oft auch (zum Beispiel auf vielen Taschenrechnern oder in Programmiersprachen) mit $\exp(t)$ bezeichnet. Die Exponentialfunktion hat die wichtige Eigenschaft, dass sie identisch mit ihrer eigenen Ableitung ist.

	Funktion $N(t)$	Ableitung $N'(t)$
Konstante Funktion	c	0
Potenzfunktionen	t t^2 t^3 $\vdots$ $t^r \ (r \neq 0)$	1 $2t$ $3t^2$ $\vdots$ rt^{r-1}
Exponentialfunktionen und Logarithmusfunktionen $e = 2.718281 \dots$ (Eulerzahl) $\log_a(t) = \text{Logarithmus von } t \text{ zur Basis } a$ $\ln(t) \equiv \log_e(t) = \text{natürlicher Logarithmus von } t \text{ (Basis } e), \ln(e) = 1$	e^t $a^t \ (a > 0)$ $\ln(t)$ $\log_a(t) \ (a > 0)$	e^t $\ln(a)a^t$ $\frac{1}{t}$ $\frac{1}{\ln(a)t}$
Trigonometrische Funktionen	$\sin(t)$ $\cos(t)$ $\tan(t) = \frac{\sin(t)}{\cos(t)}$	$\cos(t)$ $-\sin(t)$ $\tan(t)^2 + 1$

Tabelle B.1: Ableitung einiger wichtiger Funktionen.

	Funktion	Ableitung
Additions-/Subtraktionsregel	$M(t) + N(t)$	$M'(t) + N'(t)$
	$M(t) - N(t)$	$M'(t) - N'(t)$
Multiplikation mit einer Konstanten	$cN(t)$	$cN'(t)$
Produktregel	$M(t) \cdot N(t)$	$M'(t) \cdot N(t) + M(t) \cdot N'(t)$
Quotientenregel	$\frac{M(t)}{N(t)}$	$\frac{M'(t) \cdot N(t) - M(t) \cdot N'(t)}{N(t)^2}$
	$M(N(t))$	$M'(N(t)) \cdot N'(t)$

Tabelle B.2: Ableitungsregeln.

C

Kurzeinführung in MATLAB und OCTAVE

Im folgenden geben wir eine *sehr kurze* Einführung in die Programmiersprache MATLAB¹ und OCTAVE². Die beiden Programme sind in vielen Teilen in ihrer Benutzung sehr ähnlich oder sogar identisch. MATLAB ist kommerziell erhältlich und bietet dem Benutzer eine riesige Palette von Möglichkeiten für wissenschaftliche Berechnungen. Das Angebot in OCTAVE ist beschränkter, dafür ist das Programm frei erhältlich.

Grundoperationen

OCTAVE bietet die klassischen Grundoperationen

- + Addition
- Subtraktion
- * Multiplikation
- / Division
- ^ Potenzieren

```
octave:1> 3+2
```

```
ans = 5
```

```
octave:2> 5-2
```

```
ans = 3
```

```
octave:3> 6*4
```

```
ans = 24
```

¹MATLAB is a trademark of The MathWorks™

²© John W. Eaton and others, siehe <http://www.gnu.org/software/octave/index.html>

```
octave:4> 18/3
```

```
ans = 6
```

```
octave:5> 4^5
```

```
ans = 1024
```

```
octave:6> 4*(5-3)^3-4
```

```
ans = 28
```

Durch Anfügen von ; am Ende einer Eingabezeile, wird die Ausgabe unterdrückt:

```
octave:6> 4*4;
```

keine Ausgabe

Variablen

Objekte (d.h., Zahlen, Vektoren, etc.) können in OCTAVE in Form von Variablen abgespeichert werden (die beispielsweise als Buchstaben geschrieben werden), die dann in nachfolgenden Befehlszeilen wieder aufgerufen werden können.

```
octave:1> a = 5;
```

```
octave:2> b = 2;
```

```
octave:3> a + b
```

```
ans = 7
```

```
octave:4> c = a/b
```

```
c = 2.5000
```

Vektoren und Matrizen

Eine wichtige Eigenschaft von OCTAVE ist seine Fähigkeit, mit Vektoren und Matrizen rechnen zu können. Vektoren und Matrizen werden mit [...] geschrieben. Hierbei wird zwischen "Zeilen-" und "Spaltenvektoren" unterschieden. Durch das Einfügen von ; können Zeilen getrennt werden.

```
octave:1> v = [ 1 -3 4 ]
```

```
v =
```

```
1 -3 4
```

```
octave:2> w = [ 1; 5; -3 ]
```

```
w =
```

```
1  
5  
-3
```

```
octave:3> A = [ 3 4 5 5; 3 2 -3 1 ]
```

```
A =
```

```
3 4 5 5  
3 2 -3 1
```

Auf einen einzelnen Eintrag einer Matrix kann mit Hilfe der entsprechenden Zeilen- und Spaltennummer zugegriffen werden. Um beispielsweise den Eintrag in Zeile 2 und Spalte 3 der Matrix A auszugeben, schreiben wir:

```
octave:4> A(2,3)
```

```
ans = -3
```

Die erste Zahl in (,) ist immer die Zeilennummer, die zweite Zahl stets die Spaltennummer. Ganze Zeilen und Spalten können mit dem Doppelpunkt : abgefragt werden. Beispiel erhalten wir wie folgt die dritte Spalte und die erste Zeile der Matrix A:

```
octave:5> A(:,3)
```

```
ans =
```

```
5  
-3
```

```
octave:6> A(1,:)
```

```
ans =
```

```
3 4 5 5
```

Auch bei Matrizen und Vektoren lassen sich die Grundoperationen + und - (Summe resp. Differenz der jeweiligen Einträge von zwei Matrizen) anwenden. Wichtig ist allerdings, dass die entsprechenden Vektoren oder Matrizen das gleiche Format haben.

```
octave:7> B = [ 4 2 -2 1; 0 3 2 4 ]
```

```
B =
```

```
4 2 -2 1  
0 3 2 4
```

```
octave:8> A+B
```

```
ans =
```

```
7 6 3 6  
3 5 -1 5
```

```
octave:9> A-B
```

```
ans =
```

```
-1 2 7 4  
3 -1 -5 -3
```

```
octave:10> z = [ 3 -2 1 ]
```

```
z =
```

```
3 -2 1
```

```
octave:11> v+z
```

```
ans =
```

4 -5 5

```
octave:12> w+z
```

```
error: operator +: nonconformant arguments (op1 is 3x1, op2 is 1x3)
```

Im letzten Beispiel addieren wir einen Spalten- und einen Zeilenvektor. Da dies zwei verschiedene Formate sind (nämlich 3×1 und 1×3) und diese Rechnung deshalb nicht definiert ist, liefert OCTAVE eine Fehlermeldung.

Die Multiplikation mit einer Zahl erfolgt mit der Operation `*`. Das gleiche Symbol wird für die Matrix-Vektor- oder Matrix-Matrix-Multiplikation gebraucht (unter der Voraussetzung, dass die entsprechenden Matrizen oder Vektoren das richtige Format haben).

```
octave:10> C = [ 3 1 -2; 0 0 1; 3 2 5; 7 -1 -2 ]
```

```
C =
```

```
3  1 -2
0  0  1
3  2  5
7 -1 -2
```

```
octave:11> 2*C
```

```
ans =
```

```
6  2 -4
0  0  2
6  4 10
14 -2 -4
```

```
octave:12> (-1)*C
```

```
ans =
```

```
-3 -1  2
-0 -0 -1
-3 -2 -5
-7  1  2
```

```
octave:13> C*w
```

```
ans =
```

```
14  
-3  
-2  
8
```

```
octave:14> A*C
```

```
ans =
```

```
59    8   13  
7    -4  -21
```

```
octave:15> C*A
```

```
error: operator *: nonconformant arguments (op1 is 4x3, op2 is 2x4)
```

Im letzten Beispiel entsteht ein Fehler, weil die Formate der beiden Matrizen bei der Multiplikation $C*A$ nicht kompatibel sind.

Eintragsweise Operationen erfolgen mit den normalen Befehlen mit einem vorgeschobenen Punkt. Beispielsweise:

```
octave:1> v = [ 4 -6 ]
```

```
v =
```

```
4  -6
```

```
octave:2> w = [ 2 1 ]
```

```
w =
```

```
2    1
```

```
octave:3> v.*w
```

```
ans =
```

8 -6

```
octave:4> v./w
```

ans =

2 -6

Eigenwerte von Matrizen werden mit dem Befehl `eig` berechnet:

```
octave:1> A = [ 1 -1; 2 5 ]
```

A =

1 -1
2 5

```
octave:2> [V,D] = eig(A)
```

V =

-0.86286 0.28108
0.50545 -0.95968

D =

1.58579 0.00000
0.00000 4.41421

Wir bemerken, dass `eig` zwei Ausgabematrizen V und D liefert. Die Diagonaleinträge von D sind die Eigenwerte von A und die Spalten von V sind zugehörige Eigenvektoren.

Grafische Darstellung

Einfache Graphen können mit `plot` erzeugt werden. Betrachten wir beispielsweise die Exponentialfunktion

$$f(t) = e^{-t/2}.$$

Zunächst zeichnen wir sie an den diskreten Zeitpunkten $t = 0, 1, 2, \dots, 10$. Diese Punkte lassen sich in OCTAVE einfach erzeugen:

```
octave:1> t=0:1:10
```

t =

0 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10

Der Graph wird dann gezeichnet mit dem Befehl

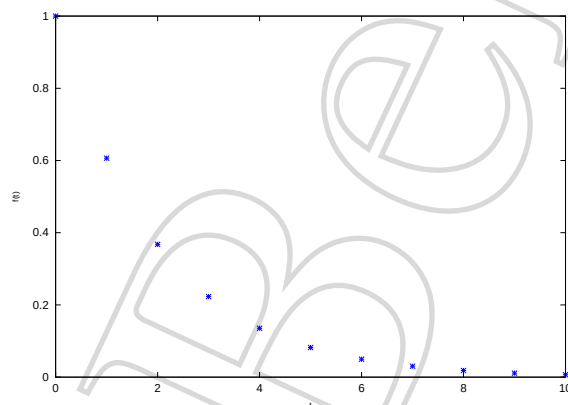
```
octave:2> plot(t,exp(-0.5*t),'*')
```

Die Koordinatenachsen beschriften wir mit den Befehlen

```
octave:3> xlabel('t')
```

```
octave:4> ylabel('f(t)')
```

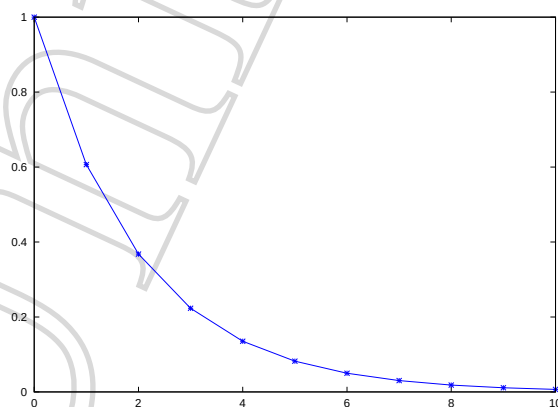
Das Ergebnis sieht wie folgt aus:



Alternativ lassen sich die Datenpunkte auch verbinden:

```
octave:5> plot(t,exp(-0.5*t),'*-')
```

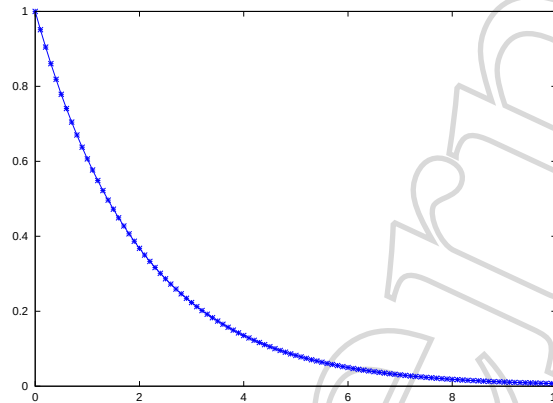
Dies ergibt:



Wir können auch kleinere horizontale Abstände wählen, z.B. mit Abstand 0.1 anstatt 1:

```
octave:6> t=0:0.1:10;  
octave:7> plot(t,exp(-0.5*t),'*-')
```

Hier ist die Zahl zwischen den beiden Doppelpunkten der Abstand zwischen zwei aufeinanderfolgenden t -Werten. Wir erhalten:



for-Schleifen

Um einen Befehl wiederholt auszuführen, können wir uns beispielsweise einer for-Schleife bedienen. Als Beispiel berechnen wir die Summe s aller Zahlen k von 1 bis 10. Dies funktioniert wie folgt:

```
octave:1> s = 0;  
  
octave:2> for k=1:10  
>     s = s + k;  
> end;
```

```
octave:3> s
```

```
s = 55
```

Funktionen

Neue Funktionen können in OCTAVE mit der function-Umgebung definiert werden. Als Beispiel schreiben wir eine Funktion, die die Summe aller Zahlen von 1 bis N berechnet:

```
function s = summe(N)  
  
s = 0;
```

```

for k=1:N
    s = s + k;
end;

return;

```

Hier ist N der Eingabe- und s der Ausgabewert. Eine Funktion wird mit `function` begonnen und kann mit `return` abgeschlossen werden. Der Funktionstext muss in einer eigenen Datei „`summe.m`“ abgespeichert werden (Format: „`Funktionsname.m`“). In OCTAVE wird die Funktion `summe` folgendermassen aufgerufen:

```

octave:1> summe(10)

ans =

    55

```

OCTAVE-Hilfe

Eine Erklärung für einen OCTAVE-Befehl kann mit der `help`-Funktion erhalten werden. Zum Beispiel liefert `help sqrt` Informationen zur Quadratwurzelfunktion `sqrt`:

```

octave:1> help sqrt

-- Mapping Function:  sqrt (X)
    Compute the square root of X.  If X is negative, a complex result
    is returned.  To compute the matrix square root, see *note Linear
    Algebra::.

```

`sqrt` is a built-in mapper function

Additional help for built-in functions and operators is available in the on-line version of the manual. Use the command `'doc <topic>'` to search the manual index.

Help and information about Octave is also available on the WWW at <http://www.octave.org> and via the help@octave.org mailing list.

Abbildungsverzeichnis

1.1	Baumringe. Quelle: Zentrum für Handwerk und Denkmalpflege Fulda.	7
1.2	Lineare Zu- und Abnahme.	9
1.3	Exponentielle Zu- und Abnahme.	11
1.4	Hasenvermehrung und Fibonaccifolge.	14
1.5	Die ersten 5 bzw. 15 Fibonaccizahlen.	14
1.6	Verschachtelte Spiralen bei der Sonnenblume. Quelle: Wikipedia, H. Haß.	16
1.7	Nautilus und Fibonaccizahlen. Quelle linkes Bild: Wikimedia, Chris 73.	17
1.8	Darstellung eines Vektors im 2d-Koordinatensystem.	19
1.9	Verlauf der Folge (1.19) mit Startvektor $\begin{pmatrix} 1 \\ -\lambda_1 \end{pmatrix}$	27
1.10	Kormorane. Quelle: Vogelwarte Sempach, Emile Barbelette.	28
1.11	Kormoranenmodell.	33
1.12	Kormoranenmodell mit Lesliematrix aus Beispiel a).	35
1.13	Kormoranenmodell mit Lesliematrix aus Beispiel b).	36
2.1	Diskretes und kontinuierliches Wachstumsmodell.	48
2.2	Diskussion einer Funktion.	50
2.3	Logistisches Wachstum.	54
2.4	Logistisches Modell und US-Bevölkerung. Quelle: [17].	55
2.5	Erntemodell: Populationsentwicklung und Gewinn.	57
2.6	Lösungen zu den Lotka-Volterra Gleichungen.	59
2.7	Luchs mit Jungtier, und Schneehase. Quelle: National Geographic.	60
2.8	Schwankungen von Luchs- und Schneehasenfellen.	61
2.9	Konkurrenzmodell I.	64
2.10	Geschwindigkeitsfeld für das Konkurrenzmodell; beide Arten überleben.	66
2.11	Konkurrenzmodell II.	67
2.12	Geschwindigkeitsfeld für das Konkurrenzmodell; Ziegen überleben.	68
2.13	Wasserfloh Daphnia magna. Quelle: [7]	71
3.1	Spruce budworm. Quelle: Natural Resources Canada	75
3.2	Diskretisierung der Zeitvariable.	76
3.3	Numerische Lösung der logistischen Gleichung.	78
3.4	Fehler zwischen numer. und exakter Lösung der logistischen Gleichung.	79
3.5	Berechnungen zum Spruce-Budworm-Modell.	81
3.6	Diskretes logistisches Wachstum I.	84
3.7	Diskretes logistisches Wachstum II.	85
3.8	Diskretes logistisches Wachstum III.	86

3.9	Diskretes logistisches Wachstum IV.	87
3.10	Feigenbaumdiagramm.	88
3.11	Grafisches Gleichungslösen.	89
3.12	Taylorpolynom erster Ordnung.	94
3.13	Numerische Berechnung mit Trapezverfahren.	98
4.1	Gerichteter Graph für das Wettermodell.	104
4.2	Gerichteter Graph für das Baummodell.	106
4.4	Capture-Recapture-Methode	118
4.3	Aus NEWS-Ausgabe vom 22.6.2009.	118
4.5	Poissonverteilung für $\lambda = 4$	121
4.6	Semilogarithmische Darstellung der Poissonverteilung für $\lambda = 4$	121
4.7	Dynamik einer Blauwalpopulation.	128
5.1	Progesteronwerte beim Hausrind I.	132
5.2	Progesteronwerte beim Hausrind II.	137
A.1	Sinus- und Kosinuswerte am Einheitskreis.	140
A.2	Graphen von $\sin(x)$ und $\cos(x)$	140
A.3	Graphen von $\sin(2\pi x)$ und $\cos(2\pi x)$	141
A.4	Graphen von $\sin(2\pi x/5)$ und $\cos(2\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$).	142
A.5	Graphen von $\sin(6\pi x/5)$ und $\cos(6\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$ und $k = 3$).	142
A.6	Graphen von $\frac{5}{2} \sin(6\pi x/5)$ und $\frac{5}{2} \cos(6\pi x/5)$ (d.h. $L = 5$, $k = 3$ und $A = \frac{5}{2}$).	143

Literaturverzeichnis

- [1] H. Anton and C. Rorres. *Elementary Linear Algebra, Applications Version*. Wiley & Sons, 9th edition, 2005.
- [2] B. Barnes and G. R. Fulford. *Mathematical Modelling with Case Studies*. CRC Press, 2nd edition, 2009.
- [3] J. R. Beddington and R. M. May. The harvesting of interacting species in a natural ecosystem. *Sci. Am.*, November(62–69), 1982.
- [4] D. T. Bishop and C. Cannings. A generalised war of attrition. *J. theor. Biol.*, 70:85–124, 1978.
- [5] G. Dahlquist and A. Björck. *Numerical Methods in Scientific Computing*. SIAM, 2008.
- [6] P. Deuflhard and F. Bornemann. *Scientific Computing with Ordinary Differential Equations*. Number 42 in Texts in Applied Mathematics. Springer-Verlag New York, 2002.
- [7] J. M. Drake. Are we underestimating species extinction risk? *PLoS Biol.*, 3(7), 2005.
- [8] A. Engel. *Wahrscheinlichkeitsrechnung und Statistik*. Verlag Ernst Klett, Stuttgart, 1973. Band I.
- [9] M. E. Gilpin. Do hares eat lynx? *Amer. Nat.*, 107:727–730, 1973.
- [10] E. Hairer, S. P. Nørsett, and G. Wanner. *Solving ordinary differential equations. I. Nonstiff problems*, volume 8 of *Computational Mathematics*. Springer-Verlag Berlin, 2nd edition, 1993.
- [11] E. Hairer and G. Wanner. *Solving ordinary differential equations. II. Stiff and differential-algebraic problems*, volume 14 of *Computational Mathematics*. Springer-Verlag Berlin, 2nd edition, 1996.
- [12] D. J. Higham and N. J. Higham. *MATLAB guide*. SIAM, 2nd edition, 2005.
- [13] P. H. Leslie. On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics. *Biometrika*, 33:183–212, 1945.
- [14] A. J. Lotka. Undamped oscillations derived from the law of mass action. *J. Amer. Chem. Soc.*, 42:1595–1599, 1920.

- [15] A. J. Lotka. *Elements of Physical Biology*. Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [16] D. Ludwig, D. D. Jones, and C. S. Holling. Qualitative analysis of insect outbreak systems: the spruce budworm and forest. *J. Anim. Ecol.*, 47:315–332, 1978.
- [17] J. D. Murray. *Mathematical Biology I*, volume 17 of *Interdisciplinary Applied Mathematics*. Springer Verlag, 2002.
- [18] R. Pearl. *The Biology of Population Growth*. A. A. Knopf, New York, 1925.
- [19] A. Quarteroni and R. Sacco and F. Saleri. *Numerical mathematics*, volume 37 of *Texts in Applied Mathematics*. Springer-Verlag Berlin, 2nd edition, 2007.
- [20] H. R. Schneebeli. Von Kormoranen, Eiern und Matrizen. www.swisseduc.ch/mathematik/, 2006.
- [21] H. R. Schneebeli and H. R. Vollmer. Skalarprodukte - schwingungen - signale. <http://www.swisseduc.ch/mathematik/schwingungen/>.
- [22] K. Sigmon. *MATLAB Primer*, 3rd edition, 1993.
- [23] F. E. Smith. Population dynamics in daphnia magna. *Ecology*, 44:651–663, 1963.
- [24] J. Maynard Smith. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, 1982.
- [25] J. Maynard Smith and G. A. Parker. The logic of animal conflict. *Nature*, 246:15–18, 1973.
- [26] W. Suter. Kormoran and Fische. *Veröffentlichungen aus dem Naturhistorischen Museum Bern*, 1, 1993.
- [27] P.-F. Verhulst. Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement. *Corr. Math. et Phys.*, 10:113–121, 1838.
- [28] P.-F. Verhulst. Recherche mathématiques sur le loi d’accroissement de la population. *Nouveau Mémoires de l’Académie Royale des Sciences et Belles Lettres de Bruxelles*, 18(3–38), 1845.
- [29] V. Volterra. Variations and fluctuations of a number of individuals in animal species living together. *Animal Ecology*, pages 409–448, 1931. Übersetzung des Originals von 1926 (italienisch).