Leibnizschule Hannover

- Seminararbeit -

Gekoppelte Populationen

Modellierung und Analyse

K.K

Schuljahr: 2010

Fach: Mathematik

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung

Das Thema dieser Arbeit ist die diskrete Modellierung und die Analyse von „Gekoppelten Populationen“. Genauer bedeutet dies, dass auf die Modellierung mittels Differenzengleichungen eingegangen wird, nicht auf die Methoden der Differentialgleichungen. Das Ziel dieser Arbeit besteht darin wiederzugeben, was eine gekoppelte Population ist, was man sich vor der Modellierung überlegen muss und wie man die Ergebnisse interpretieren kann. Ein sinnvoller Aufbau für diese Seminararbeit erschien mir daher, zuerst zu definieren, was gekoppelte Populationen sind und welche Fachbegriffe man bei diesen verwendet. Hiernach soll an konkreten Beispielen erläutert werden, wie man bei der Modellierung vorgeht. Die Beispiele sind dabei so gewählt, dass man die Theorie direkt in einem größeren Zusammenhang einordnen kann.

Interessant sind gekoppelte Populationen aufgrund ihrer Anwendungsmöglichkeiten, da die Methoden in verschiedenen wissenschaftlichen Disziplinen zur Modellierung natürlicher Prozesse genutzt werden. Man zählt die Methode daher zur angewandten Mathematik.

Da viele Quellen sich eher auf einem Niveau der Hochschulmathematik befinden, ist es schwierig für Schüler, verständliche Quellen zu finden, andere waren wiederum zu oberflächlich. Sehr geholfen hat mir jedoch das Buch „Anwendungsorientierte Mathematik“ von Joachim Engel, das leicht verständlich und anschaulich ist und trotzdem die Themen niveauvoll und vollständig wiedergibt. Mittels dieses Buches arbeitete ich mich auch in das Thema ein. Dabei untersuchte ich zuerst, wie die Gleichungen der Populationen aussehen und was es bei ihnen zu beachten gibt. Hiernach erarbeitete ich selbst einige Beispiele und stellte diese in einem Tabellenkalkulationsprogramm dar. So konnte ich die Werte verändern und schnell die Veränderungen untersuchen. Sehr geholfen haben mir auch verschiedene Kopien meines betreuenden Fachlehrers und einige über das Internet zugängliche Dateien von verschiedenen Hochschulen.

2 Erläuterungen

2.1 Gekoppelte Population

Eine gekoppelte Population ist grundsätzlich eine Population, die von mehreren Wachstumsfaktoren und mindestens einer anderen Population abhängt, d.h. die Wachstumsrate der Population wird von einer anderen beeinflusst. Dieser Zusammenhang lässt sich gut an einem Beispiel zeigen: „Junge werden alt, Alte sterben“.[1] Die Mitglieder der Population der Jungen werden zu Mitgliedern der Population der Alten. Gibt es mehr Junge, können auch mehr alt werden. Die Wachstumsrate der Population der Alten ist also von der Population der Jungen abhängig. Es gibt aber auch Fälle von gekoppelten Populationen, in denen nicht nur die Mitglieder einer Population Mitglieder einer anderen werden, sondern auch welche, in denen mehrere Populationen miteinander wechselwirken.

Eine gekoppelte Population ist, wie schon gesagt, auch von mehreren Wachstumsfaktoren abhängig. Hierbei unterscheidet man zwischen dichteab- und dichteunabhängigen Faktoren, die zusammen mit den Abhängigkeiten von anderen Populationen in einem Multispeziesmodell zusammengefasst werden. Im weiteren Verlauf soll dies nun näher ausdifferenziert werden.

2.1.1 Dichteab- und Dichteunabhängiger Faktor

Ein dichteunabhängiger Faktor ist ein Faktor, der in seiner Mächtigkeit nicht von der aktuellen Populationsgröße abhängig ist. Das heißt es macht keinen Unterschied, ob die Population aktuell aus 100 oder 1000 Hasen besteht; der Faktor wirkt sich immer gleich stark aus. In der Biologie würde man sagen „[er ist] unabhängig von der Zahl der Individuen, die ein Biotop besiedeln.“[2] Dies wäre z.B. das Wetter oder Pestizide.
Für dichteabhängige Faktoren wiederum gilt: „Die Stärke ihrer Auswirkungen ist von der augenblicklichen Populationsdichte abhängig.“[3] Damit gemeint wäre z.B. Stress, wenn man davon ausgeht, dass mehr Individuen auf der gleichen Fläche auch mehr Stress verursachen, aber auch ein natürlicher Fressfeind, wie im späteren Verlauf noch erläutert werden soll.

2.1.2 Multispeziesmodell

Gekoppelte Populationen werden durch das Multispeziesmodell beschrieben, das eine Erweiterung des Ein-Spezies-Modells darstellt. Das Ein-Spezies-Modell beschreibt eine einzige dichteabhängige Population z.B. mithilfe einer logistischen Gleichung. Dies kann z.B. die Population von einer bestimmten Tierspezies sein. Bei Ein-Spezies-Modellen von Tieren sind die determinierenden Faktoren normalerweise die Geburten- und die Sterberate. Dieses Modell vernachlässigt aber den Einfluss anderer Spezien auf die Population. Hierzu entwickelte man das Multispeziesmodell, wobei man drei Grundtypen von gekoppelten Populationen unterscheidet:

[1] Engel, Anwendungsorientierte Mathematik, S.175
[2] Wikipedia: http://de.wikipedia.org/wiki/Populationsdynamik
[3] Wikipedia: http://de.wikipedia.org/wiki/Populationsdynamik

1. Räuber–Beute–Beziehung: Eine Spezies wird von einer anderen dezimiert. Dies führt zur Oszillation der Bestände.

2. Symbiotische Beziehung (mutualistische Beziehung): Beide Spezies bringen sich gegenseitigen Nutzen.

3. Konkurrenzbeziehung: Beide Spezies stehen im Wettbewerb. Dies wirkt sich negativ auf ihre Wachstumsraten aus.[4]

Diese Modelle sind die drei häufigsten in der Ökologie. Die Beschreibung dieser geht „maßgeblich auf das ökologische Wachstumsmodell von Lotka und Volterra in den 20er Jahren des 20. Jahrhunderts zurück."[5] .
Volterra stellte in seinem Buch „Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie" für die Räuber–Beute–Beziehung drei Regeln auf:

1. Die Populationsgrößen von Räuber und Beute schwanken periodisch. Dabei folgen die Schwankungen der Räuberpopulation phasenverzögert denen der Beutepopulation. Die Länge der Perioden hängt von den Anfangsbedingungen und von den Wachstumsraten der Populationen ab.

2. Die über genügend lange Zeiträume gemittelten Größen (Mittelwert) der Räuber- bzw. Beutepopulation sind konstant. Die Größe der Mittelwerte hängt nur von den Wachstums- und Schrumpfungsraten der Populationen, nicht aber von den Anfangsbedingungen ab.

3. Werden Räuber- und Beutepopulation gleichermaßen proportional zu ihrer Größe dezimiert, so vergrößert sich kurzfristig der Mittelwert der Beutepopulation, während der Mittelwert der Räuberpopulation kurzfristig sinkt.[6]

Diese Regeln bilden selten die Realität ab, werden aber in der Ökologie trotzdem häufig genutzt, da sie für eine grobe Schätzung ausreichend sind.

[4] Seminar-Multi-Spezies-Systeme.pdf, Seite 2
[5] Seminar-Multi-Spezies-Systeme.pdf, Seite 3
[6] Wikipedia: http://de.wikipedia.org/wiki/Volterra-Regeln

3 Modellierung und Analyse

3.1 Diskrete Modellierung

Die diskrete Modellierung ist eine Möglichkeit zur Annäherung an den Graphen einer Population mittels einer Folge (Differenzengleichung). Dargestellt werden soll dies an der Konkurrenz– und der Räuber–Beute–Beziehung.

3.2 Konkurrenzbeziehung

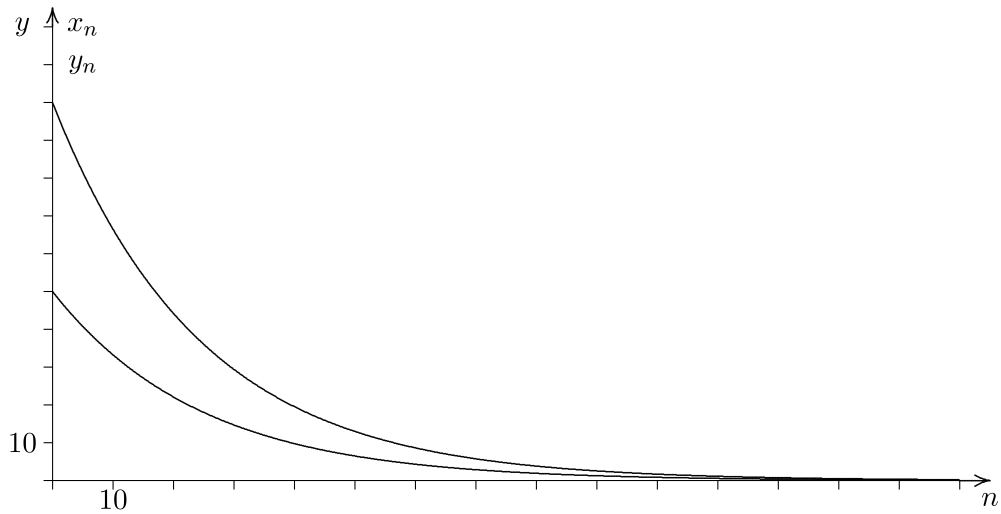
Wie man aus der Aufzählung in den Erläuterungen entnehmen kann, ist eine Konkurrenzbeziehung eine, in denen alle Populationen Schaden aufgrund der Beziehung nehmen. Dies ist z.B. in kriegerischen Außeinandersetzungen der Fall. Das Gleichungssystem, das diese Populationen beschreibt, sieht im einfachsten Fall so aus:

$$x_{n+1} = x_n - ay_n \tag{3.1}$$
$$y_{n+1} = y_n - bx_n \tag{3.2}$$

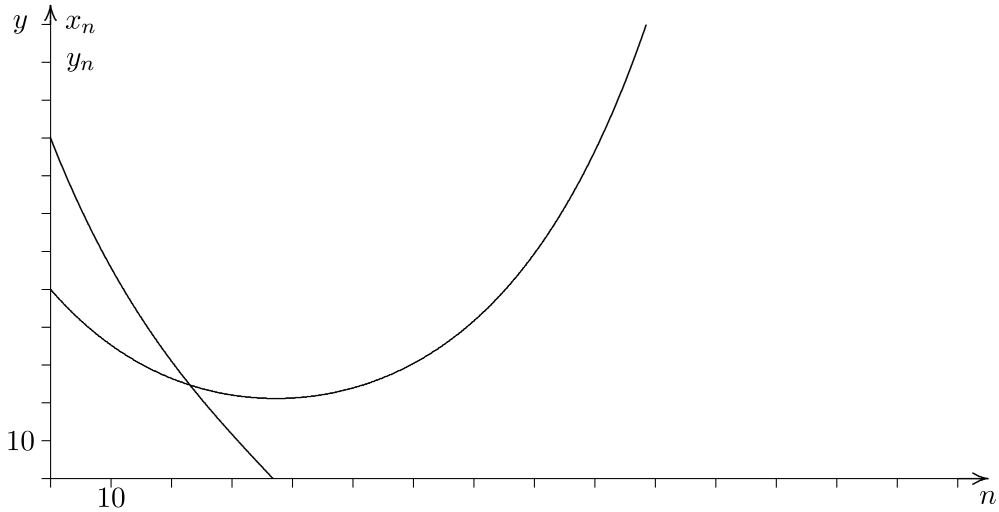
Dies sind zwei rekursive, d.h. durch sich selbst definierte, Gleichungen. Hier soll ay_n bzw. bx_n die Abhängigkeit von der jeweils anderen Population darstellen, wobei der Koeffizient die Stärke der Abhängigkeit angibt. Des Weiteren sind beide Koeffizienten dichteabhängige Faktoren, da sie in ihrer Auswirkung immer von den Größen der Populationen zum Zeitpunkt n determiniert sind. Das negative Vorzeichen stellt den Schaden dar, da sich die Populationen gegenseitig dezimieren. Nachfolgend ein Beispiel mit folgenden Bedingungen:

$$\begin{aligned} x_0 &= 100 \\ y_0 &= 50 \\ a &= 0,08 \\ b &= 0,02 \end{aligned}$$

Mit diesen Anfangswerten erhält man folgende Grafik:



In der Grafik ist der Verlauf beider Populationen zu sehen. Die anfangs größere Population x_n wird schneller dezimiert als y_n, so dass es scheint, dass die kleinere die Stärkere ist. Man sieht dies auch an den beiden Koeffizienten: a ist größer als b, x_n wird also von y_n stärker beeinflusst. Dies gleicht sich jedoch mit der Zeit aus und so streben beide Populationen gegen null. Beide Armeen wären in einer Schlacht also in etwa gleich stark. Was passiert aber bei anderen Startwerten? Im folgenden Beispiel ist x_0 90 und nicht 100:



Nach ca. 40 Zeiteinheiten hat die anfangs größere Population x_n den Wert 0 erreicht, sie ist also ausgelöscht. Die Werte unter 0 kann man für x_n vernachlässigen, denn eine negative Population macht keinen Sinn. y_n steigt ab diesem Zeitpunkt wieder an, das rechnerisch daran liegt, das die Population x_n nun negative Werte hat. Um dies am Beispiel der Schlacht zu verdeutlichen könnte man sagen, dass sich y_n nach den Verlusten der Schlacht wieder regeneriert.

Der nächste Schritt ist nun aus den beiden Gleichungen Differenzengleichungen 2. Ordnung (d.h. sie nehmen auf zwei vorherige Werte bezug) bilden, hier am Beispiel von (3.1):

$$\begin{aligned}
x_{n+1} &= x_n - ay_n \\
x_{n+1} &= x_n - a \cdot (y_{n-1} - bx_{n-1}) \\
x_{n+1} &= x_n - ay_{n-1} - abx_{n-1} \\
x_{n+1} &= x_n + x_n - x_{n-1} - abx_{n-1} \\
x_{n+1} &= 2x_n - (1 - ab)x_{n-1}
\end{aligned}$$

Zunächst ist für y_n $(y_{n-1} - bx_{n-1})$ einzusetzen, das sich aus dem Gleichungssystem (3.2) ergibt. Der nächste Schritt, nach dem Ausklammern, ist das y_{n-1} zu eliminieren, dessen Lösung sich aus der Gleichung (3.1) herleiten lässt. Der letzte Schritt ist eine Vereinfachung. Äquivalent zu der resultierenden Differenzengleichung ergibt sich die Gleichung $y_{n+1} = 2y_n - (1 - ab)y_{n-1}$ für die zweite Population.

In diesen Differenzengleichungen 2. Ordnung wird die Beziehung zur jeweils anderen nur durch die beiden Koeffizienten ausgedrückt. Interessant ist, dass beide Gleichungen gleich von a und b abhängen und trotzdem x_n in beiden betrachteten Fällen schneller „schrumpft" als y_n. Dies liegt am höheren Startwert.

Die Gleichungen sind nun aber noch immer rekursiv, schöner wäre es auf eine explizite Form zurückgreifen zu können, also auf eine Gleichung, in der man den n zugehörigen Wert direkt aus n ablesen kann.

Bei näherem Hinsehen bemerkt man, dass die beiden Gleichungen Lucas-Gleichungen sind. Dies sind Gleichungen der Form $x_{n+1} = ax_n + bx_{n-1}$. Zuerst fällt auf, dass, wenn man a und b aus dem Term herausstreicht und man das x_{n-1} durch x_n ersetzt, erhält man eine spezielle exponentielle Gleichung „deren explizite Lösung $x_n = 2^n$ bekannt ist."[1] Von daher probieren für unsere Gleichung den Ansatz $x_n = q^n$. Ersetzt man nun x_n und dividiert

[1]Engel, Anwendungsorientierte Mathematik, S.158

hiernach durch q^{n-1} erhält man folgendes:

$$\begin{aligned} \frac{q^{n+1}}{q^{n-1}} &= \frac{aq^n + bq^{n-1}}{q^{n-1}} \\ q^{n+1-n+1} &= aq^{n-n+1} + b \\ q^2 &= aq + b \end{aligned}$$

Um die Lösung für q zu erhalten, können wir diese quadratische Gleichung nun mit der pq–Formel lösen und erhalten damit $q_{1,2} = \frac{a}{2} \pm \sqrt{\frac{a^2}{4} + b}$. Daraus ergeben sich zwei Folgen: $u_n = q_1^n$ und $v_n = q_1^n$. Nun gilt folgender Satz: „Für alle $r, s \in \mathbb{R}$ ist mit (u_n) und (v_n) auch die Folge (x_n) mit $x_n = ru_n + sv_n$ eine Lösung der [Lucas]-Gleichung.“[2] Somit gilt $x_n = rq_1^n + sq_2^n$. Dies ist die explizite Form.
Im vorliegenden Fall ist $a = 2$ und $b = -(1 - ab)$. Durch Einsetzen in diese allgemeine Lösung der Lucasgleichung erhält man: $q_{1,2} = 1 \pm \sqrt{ab}$. Nun berechnet man noch mit der ersten Form der Gleichung (3.1) x_1 und kann dann zusammen mit den Anfangsbedingungen r und s bestimmen. Mit den Anfangsbedingungen der zweiten Grafik erhält man für x_1 den Term $90 - 0,08 \cdot 50 = 86$. Als nächstes wird nun noch q_1 und q_2 berechnet:

$$\begin{aligned} q_{1,2} &= 1 \pm \sqrt{0,08 \cdot 0,02} \\ \Rightarrow q_1 &= 1,04 \wedge \\ q_2 &= 0,96 \end{aligned}$$

Daraus erhält man folgendes Gleichungssystem:

$$\begin{aligned} r + s &= 90 \\ 1,04r + 0,96s &= 86 \end{aligned}$$

Aus diesem Gleichungssystem ergibt sich $r = -5$ und $s = 95$, womit die explizite Darstellung lautet:

$$x_n = -5 \cdot 1,04^n + 95 \cdot 0,96^n$$

Auf dem gleichen Weg erhält man für die zweite Population die folgende Gleichung:

$$y_n = 2,5 \cdot 1,04^n + 47,5 \cdot 0,96^n$$

Eine symbiotische Beziehung hätte eine ähnliche Form und ließe sich auch ähnlich berechnen. Der einzige Unterschied läge im Vorzeichen von a und b, um den gegenseitigen Nutzen darzustellen. Man erhielte also folgendes Gleichungssystem, ohne das hier noch näher darauf eingegangen werden soll:

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= x_n + ay_n \\ y_{n+1} &= y_n + bx_n \end{aligned}$$

3.3 Räuber–Beute–Beziehung

Der Gedanke hinter der Räuber–Beute–Beziehung ist, dass in der Nahrungskette der Natur natürliche Fressfeinde einer Spezies existieren. Die Beute pflanzt sich in Abwesenheit des Fressfeindes normal fort, gleichzeitig wird der Bestand des Fressfeindes dezimiert, wenn

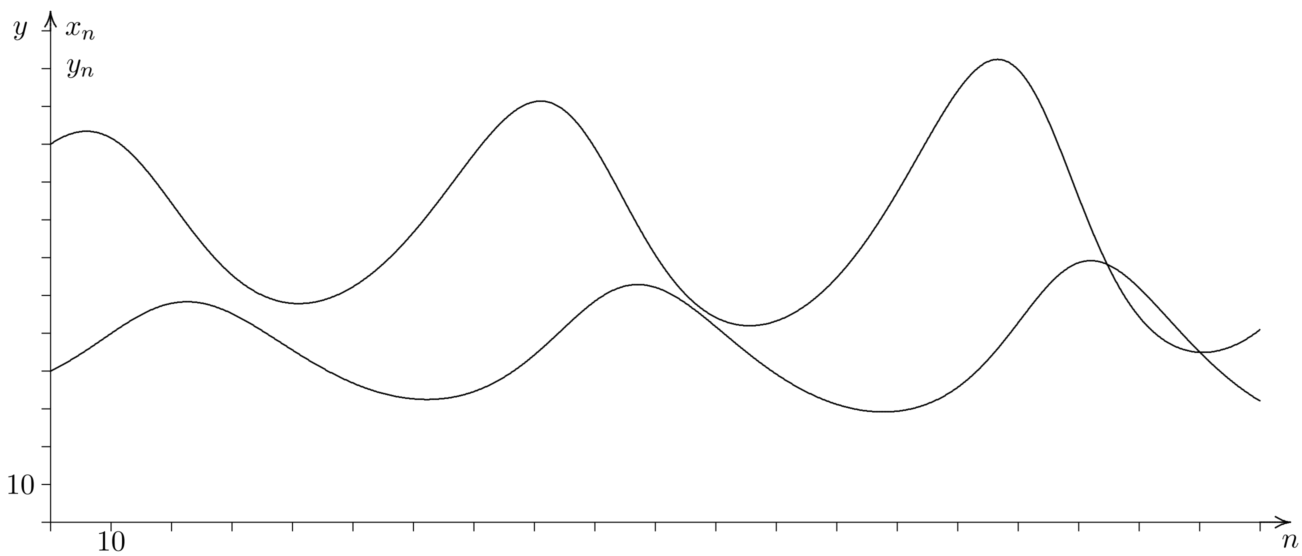
[2]Engel, Anwendungsorientierte Mathematik, S.158

sich keine Beute findet. Man geht davon aus, dass die Geburtenrate des Fressfeindes vom Bestand der Beute abhängt. Dies bedeutet: Gibt es genug zu jagen, pflanzen sich die Fressfeinde fort, aber es bedeutet auch, dass wenn es zu wenig zu jagen gibt, die Fressfeinde sterben. Gleichzeitig gilt, dass wenn es keine Jäger gibt, sich die Beute unbegrenzt vermehren kann. Man findet dieses Verhalten z.B. bei Füchsen und Hasen unter idealisierten Bedingungen (keine anderen Natureinflüsse, kein Konkurrenzverhalten untereinander etc.). Das Modell kann mit folgendem Gleichungssystem darstellt werden:

$$x_{n+1} = x_n + ax_n - bx_ny_n \tag{3.3}$$
$$y_{n+1} = y_n - cy_n + dx_ny_n \tag{3.4}$$

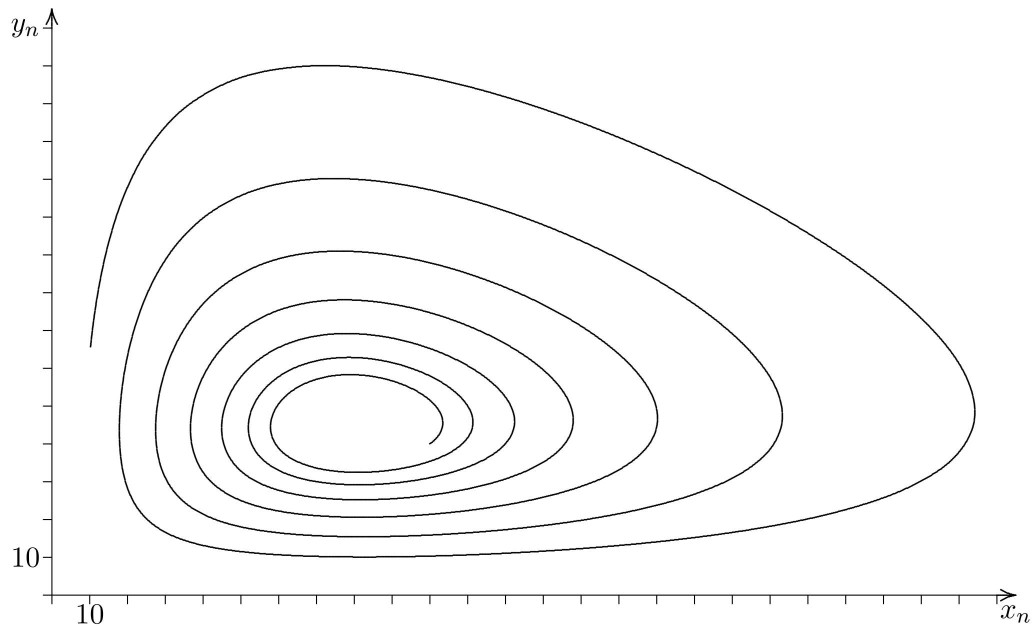
x_n ist hier die Population der Hasen und y_n die der Füchse. Der Faktor a gibt die Geburtenrate der Hasenpopulation an, wenn es keine Füchse gibt, bzw. c gibt die Sterberate der Füchse wieder, wenn es keine Hasen gibt. b gibt an, welcher Bruchteil der Hasen von den Füchsen gefressen wird und d gibt an, wie viele Füchse geboren werden, wenn genügend Hasen für die Jagd vorhanden sind. Man berechnet hierbei das Produkt der beiden Populationen, das die Anzahl der Begegnungen von Füchsen und Hasen darstellt; schließlich wird kein Hase gefressen, wenn er keinem Fuchs begegnet. Dies sind alles dichteabhängige Faktoren, da sie von der augenblicklichen Größe der Populationen abhängen. Nachfolgend nun beispielhaft Startwerte und die daraus resultierende Grafik einer Population:

$$\begin{aligned} x_0 &= 100 \\ y_0 &= 40 \\ a &= 0,09 \\ b &= 0,002 \\ c &= 0,08 \\ d &= 0,001 \end{aligned}$$



Die zu Anfang größere Population ist die der Hasen, die andere die der Füchse. Man sieht nun, dass die Bestände oszillieren. Man beachte, dass auf einen Abfall der Population der Hasen kurz darauf auch immer ein Abfallen der Population der Füchse vorzufinden ist. „Des Weiteren scheinen sich die Schwingungen gegenseitig aufzuschaukeln“.[3] Dies entspricht der ersten von Volterra aufgestellten Regel. Dieser Zusammenhang ist noch besser in einem Phasendiagramm darzustellen:

[3] vgl. Engel, Anwendungsorientierte Mathematik, S.183



Man sieht, dass der „Kreis“ immer „breiter“ zu werden scheint, dass dem Verhalten der Amplituden in der ersten Grafik entspricht. Bei anderen Werten für a, b, c und/oder d könnte auch der Fall eintreten, dass die Populationen sich gegenseitig auslöschen. In diesem Fall würde eine Population eine Achse im Phasendiagramm berühren.

Die zweite Regel von Volterra besagt, dass es einen Mittelwert gibt, um den die Populationen schwanken und der immer konstant bleibt. Im Phasendiagramm spricht man von einem Attraktor, um den sich das Phasendiagramm aufbaut bzw. auf den es hinzustrebt. Dieser Attraktor entspricht also diesem Mittelwert. Um ihn zu bestimmen setzt man $x_{n+1} = x_n$ bzw. $y_{n+1} = y_n$ und erhält folgende Gleichung (am Beispiel von x_n):

$$\begin{aligned} x_n &= x_n + ax_n - bx_n y_n \\ 1 &= 1 + a - by_n \\ 0 &= a - by_n \\ a &= by_n \\ \frac{a}{b} &= y_n = y^* \end{aligned}$$

Für x_n wäre dies dann äquivalent $\frac{c}{d} = x^*$. In unserem Beispiel liegt das Gleichgewicht dementsprechend bei $x^* = 80$ bzw. $y^* = 45$. Aus den Grafiken kann man erkennen, dass dies zu stimmen scheint. Herleiten lässt sich dies „aus den zugrunde liegenden Differentialgleichungen“[4] der Räuber–Beute–Beziehung von Volterra.

[4]vgl. Wikipedia: Volterra-Regeln

4 Resümee

In dieser Facharbeit wurde selbstverständlich nicht alles über gekoppelte Populationen gesagt, was es zu sagen gibt. Es ist ein großes und vielfach angewandtes Gebiet der Mathematik, dessen Methodik stetig verbessert wird. Anwendung findet dieses in der theoretischen Biologie, genauer in der Ökologie, also die Wissenschaft, die sich mit den Wechselwirkungen von verschiedenen Spezien beschäftigt, und der Epidemiologie, die sich mit der Ausbreitung von Krankheiten beschäftigt. Man entwickelte in diesen Gebieten verschiedene Modelle, die alle das Ziel gemeinsam haben die Realität abzubilden. Außerdem zeigt diese Arbeit nur die Grundlagen auf. Die diskrete Modellierung ist nur eine Annäherung an die Populationsgraphen. Die genaue Darstellung erfolgt über Differentialgleichungssyteme. Ein Beispiel für das Räuber–Beute–System von Volterra:

$$\begin{aligned}\dot{x}(t) &= ax(t) - bx(t)y(t)\\ \dot{y}(t) &= cy(t) - dx(t)y(t)\end{aligned}$$

Differentialgleichungssyteme dieser Art sind nur aufwendig zu lösen.
Des Weiteren sind die aufgezeigten Systeme sehr einfach gehalten, die wirklich Angewandten sind um einiges komplizierter. Versteht man diese aber, lassen sich so viele interessante Probleme der Biologie aus einen weiteren Blickwinkel betrachen.

Abschließend kann ich sagen, dass es bei der Bearbeitung des Themas einige Hürden zu bewältigen gab. Vieles an Arbeit wurde mir dadurch abgenommen, dass wir uns bereits im Seminarfach mit LaTeX auseinandersetzten und ich mich so vollkommen auf die Thematik der Seminararbeit konzentrieren konnte, so dass das Hauptproblem eher bei den Quellen lag. ...

5 Anhang

5.1 Literaturverzeichnis

(1) Joachim Engel: Anwendungsorientierte Mathematik, 4. Kapitel, 1. Auflage, Springer Verlag

(2) Kopien vom Fachlehrer

(3) http://de.wikipedia.org/wiki/Populationsdynamik, zuletzt geändert am: 19. Januar 2010 um 18:16 Uhr

(4) http://de.wikipedia.org/wiki/Volterra-Regeln, zuletzt geändert am: 3. Dezember 2009 um 20:49 Uhr

(5) http://de.wikipedia.org/wiki/Lotka-Volterra-Gleichungen, zuletzt geändert am: 17. Januar 2010 um 12:12 Uhr

(6) www.wiwi.uni-kl.de/dekanat/blank/Segelseminar2009/Pfingsten/Seminar-Multi-Spezies-Systeme.pdf

(7) http://de.wikipedia.org/wiki/Räuber-Beute-System, zuletzt geändert am: 13. Mai 2009 um 14:03 Uhr

(8) http://de.wikipedia.org/wiki/Ökologie, zuletzt geändert am: 26. Februar 2010 um 10:41 Uhr

(9) Hans-Joachim Bungartz, Stefan Zimmer, Martin Buchholz, Dirk Pflüger: Modellbildung und Simulation: Eine anwendungsorientierte Einführung, 2009, Springer Verlag