

# Ökologie und Epidemiologie

Joachim Hermisson 2020

(unter Verwendung von Vorlagen von JH, Ellen Baake und Reinhard Bürger)

28. September 2020

## Literatur

- Sarah P. Otto, Troy Day: A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution, Princeton University Press (~ 72 Euro)
- Mark Kot: Elements of Mathematical Ecology, Cambridge University Press (~ 62 Euro)
- Nicholas F. Britton: Essential Mathematical Biology, Springer
- Josef Hofbauer, Karl Sigmund: Evolutionary Games and Population Dynamics, Cambridge University Press (~ 49 Euro)
- Peter Yodzis: Introduction to Theoretical Ecology (1989), Harper & Row.  
PDF: [www.rug.nl/research/institute-evolutionary-life-sciences/tres/\\_downloads/bookyodzis.pdf](http://www.rug.nl/research/institute-evolutionary-life-sciences/tres/_downloads/bookyodzis.pdf)

## Biologie und Mathematik

Es ist wohl keine Übertreibung zu sagen, dass nicht alle großen Biologen talentierte Mathematiker waren. Charles Darwin schreibt zu diesem Thema in seiner Autobiographie von 1876:

*During the three years which I spent at Cambridge my time was wasted, as far as the academical studies were concerned, as completely as during the three years which I spent at Edinburgh and at school. I attended mathematics, and even went during the summer of 1828 with a private tutor (a very dull man) to Barmouth, but I got on very slowly. The work was repugnant to me, chiefly from my unbeing able to see any meaning in the early steps in algebra. This impatience was very foolish, and in the after-years I have deeply regretted that I did not proceed far enough at least to understand something of the great leading principles of mathematics for men thus endowed seem to have an extra sense. But I do not believe that I should ever have succeeded beyond a very low grade.*

Dennoch verdankt Darwin den entscheidenden Durchbruch zu seiner Theorie der natürlichen Selektion einer Kombination von Naturbeobachtung und mathematischer Modellierung, wie er selbst ausdrücklich betont:

*In October 1838, that is, fifteen months after I had begun my systematic enquiry, I happened to read for amusements ‘Malthus on Population’, and being well prepared to appreciate the struggle for existence which everywhere goes on from long-continued observation of the habits of animals and plants, it at once struck me that under these circumstances favourable variations would tend to be preserved, and unfavourable ones to be destroyed. The result of this would be the formation of new species. Here then I had at last got a theory by which to work.*

Die mathematischen Einsichten von Thomas Malthus (1766-1834), dessen *Essay on the Principle of Population* (1798) Darwin mehr zufällig in die Hände bekam, werden wir im ersten Teil der Vorlesung ausführlich besprechen.

Natürlich hat sich seit den Zeiten Darwins in der Biologie viel getan. Generell wird mathematische Modellierung überall dort wichtig, wo die Wissenschaft über das Sammeln von Daten und Fakten (klassisch: neue Spezies beschreiben, heute: Funktion eines Gens beschreiben) hinausgeht und das Gewinnen von neuen Einsichten aus diesen Fakten das Ziel ist. Nach dem Physiker Sir William Bragg ist letzteres die eigentliche Bestimmung jeder Wissenschaft:

*The important thing in science is not so much to obtain new facts, but to discover new ways to think about them.*

Da die Biologie so komplex und vielfältig ist wie keine andere Naturwissenschaft, steht häufig noch das Sammeln von Daten und Fakten an erster Stelle. Zunehmend können heute aber immer größere Mengen an Daten in kurzer Zeit gewonnen werden (Sequenzdaten, Genexpressionen), sodass nicht das Sammeln selbst, sondern die Gewinnung neuer Erkenntnisse aus diesen Daten zum vorrangigen Ziel wird. Dies erfordert oft komplexe Modelle – eine zunehmende Mathematisierung der Wissenschaft ist die Folge.

Es wird in dieser Vorlesung nicht möglich sein, einen umfassenden Überblick über Modelle und Methoden der mathematischen Biologie zu geben. Das Ziel ist es vielmehr, eine Idee

davon zu vermitteln, was es heißt “mathematisch zu modellieren” und mit welchen Methoden man in Modellen zu biologischem Verständnis kommen kann. Dies wird im ersten Teil der Vorlesung beispielhaft anhand einiger Modelle aus der Ökologie und der Epidemiologie geschehen. Im zweiten Teil werden Modelle aus der Populationsgenetik und der (evolutionären) Spieltheorie behandelt.

## Mathematische Modelle in der Biologie

Jedes biologische Modell ist eine Abbildung eines Teils der Natur auf einen mathematischen Formalismus. Modelle sind immer Abstraktionen, d.h. vereinfachende Darstellungen der Wirklichkeit. Modellierung beginnt deshalb mit einer Reihe von Modellannahmen: Einige Aspekte eines in der Natur beobachteten Systems werden in das Modell integriert, weil wir davon ausgehen, dass sie für das vorliegende Problem wesentlich sind. Viele andere Aspekte werden ignoriert (bzw. es wird von ihnen abstrahiert), entweder weil sie wahrscheinlich unwichtig sind oder weil wir bewußt eine reduktionistische Perspektive einnehmen wollen. Im letzteren Fall hoffen wir, dass wir ein komplexes System verstehen können, indem wir (Gruppen von einzelnen) Faktoren nacheinander untersuchen. Wenn wir z.B. die zukünftige Bevölkerungsgröße in Österreich modellieren, sind die derzeitige Größe und die Altersstruktur sicherlich wesentlich. Andere Faktoren wie Fortschritte in der medizinischen Behandlung könnten ebenfalls einen gewissen Einfluss auf die Sterblichkeitsraten haben, können aber in einem einfachen Modell ignoriert werden. Noch andere Faktoren, wie Immigration, sind wahrscheinlich wichtig, aber eine Behandlung ohne Einwanderung könnte uns bereits wertvolle Informationen liefern bevor wir die Auswirkungen von Immigration in einem separaten Schritt untersuchen.

Je mehr Faktoren in ein Modell einbezogen werden, desto präziser und spezifischer wird es. Dies ist insbesondere für zuverlässige quantitative Vorhersagen erforderlich (Wettervorhersage, demographische Modelle). Größere Komplexität bedeutet aber immer auch weniger Handhabbarkeit und meist auch weniger Allgemeingültigkeit. Aus einem Modell, das genauso komplex ist wie das System, das es repräsentiert, können wir keine neuen Erkenntnisse gewinnen. Komplexe quantitative Modelle, die für Vorhersagen verwendet werden, können in der Regel nur durch Computersimulationen behandelt werden. Im Gegensatz dazu sind viele Fragen qualitativer Natur, ob zwei Arten koexistieren können oder wann es zu einem Ausbruch einer Infektionskrankheit kommen kann. In diesen Fällen ist es das Ziel der Modellierung, einen minimalen Satz von Faktoren zur Erklärung eines Phänomens zu finden. Ein Modell ist dann umso besser, je einfacher es ist.

Die Kunst der Modellierung besteht also darin, die wesentlichen Faktoren auszuwählen, die in ein Modell einfließen sollen. Dies erfordert einerseits eine gewisse Erfahrung mit dem zugrundeliegenden (z.B. biologischen) System. Andererseits erfordert es Verständnis des mathematischen Mechanismus, um zu erkennen, welche Faktoren entscheidende Konsequenzen haben können, auch wenn ihre Effekte zunächst klein aussehen. Zu diesem Zweck stützt sich die Modellierung auf einen breiten mathematischen Werkzeugkasten, der Elemente aus der Theorie stochastischer Prozesse, dynamischer Systeme, Differentialgleichungen und der Statistik enthält.

Auch wenn die Motivation für eine ernsthafte Modellbildung in ihrer Anwendung liegt, trägt sie auch in der Mathematik als eigenständiger Wissenschaft Früchte. Oft zeigen sich in der Anwendung neue Strukturen, die mit den verfügbaren mathematischen Methoden nur unzureichend beschrieben werden können. Historisch betrachtet gehen deshalb viele der bedeutendsten Entwicklungen in der Mathematik, wie die Differential- und Integralrechnung

oder die Wahrscheinlichkeitstheorie, auf ganz konkrete Probleme in der Anwendung zurück. Neben der Physik hat auch die Biologie immer wieder hierzu beigetragen, etwa bei der Entwicklung der mathematischen Statistik durch R.A. Fisher und durch wesentliche Impulse für die Theorie dynamischer Systeme und stochastischer Prozesse.

## Ökologie und Epidemiologie

*Oikos* = Haus, Wohnung. *Logos* = Wort, Studium von. Ökologie bezieht sich auf die wissenschaftliche Untersuchung lebender Organismen in ihrer natürlichen Umgebung. Sie ist eine vielfältige wissenschaftliche Disziplin und deckt verschiedene Ebenen der biologischen Organisation ab.

- Auf der individuellen Ebene diskutiert die *physiologische Ökologie* den Einfluss von Nahrung, Licht, Feuchtigkeit, Pestizidkonzentrationen usw. auf das Leben von Individuen.
- Die *Populationsökologie* untersucht die Wechselwirkungen von Populationen mit ihrer Umwelt und ihre Auswirkungen auf die Bevölkerungsstruktur und Demographie. Auf der gleichen Ebene diskutiert die *Verhaltensökologie* die Konsequenzen unterschiedlicher Verhaltensstrategien.
- Schließlich behandeln die *Gemeinschaftsökologie* und die *Ökosystemforschung* das Schicksal komplexer Ökosysteme mit zwei bis zehntausenden interagierender Arten und Artengruppen.

Die Wechselwirkungen von Populationsdynamik und evolutionärer Dynamik sind Gegenstand der *evolutionären Ökologie*. Viele Zweige der ökologischen Forschung verwenden mathematische Modelle. So bedient sich die Verhaltensökologie beispielsweise spieltheoretischer Methoden, um die Auswirkungen von Verhaltensstrategien zu untersuchen. Die Evolutionsökologie stützt sich stark auf die mathematischen Modelle der Evolutionsgenetik. Das Thema dieser Vorlesung muss enger gefasst werden und wird sich hauptsächlich auf die Populationsökologie konzentrieren, wo wir die Dynamik von Populationsgrößen und ihre Gleichgewichte untersuchen. Als wesentliche Anwendung werden wir in einem zweiten Teil dann Modelle der Epidemiologie besprechen, die die Dynamik von infektiösen Krankheiten in einer Population beschreiben.

# 1 Elementare Populationsdynamik in einer Dimension

Populationsgrößen biologischer Arten und ihre zeitliche Entwicklung gehören zu den fundamentalsten Bestimmungsgrößen der Ökologie. Mathematisch ist der dynamische Prozess des Populationswachstums und -rückgangs ganz allgemein eine Funktion von Faktoren, die einer Population immanent sind (z.B. ihr Reproduktionspotenzial, ihr Lebenszyklus oder ihre Dichte) und von Umweltbedingungen. Die Umwelt umfasst alle Ressourcen, die für das Gedeihen einer Population unerlässlich sind, wie Nahrung und Raum, sowie Faktoren, die ihre Größe verringern können, wie Raubtiere und Krankheiten. In der Natur sind viele dieser Faktoren in der Tat selbst dynamische Populationen, die als Nahrungsquelle, Konkurrent, Raubtier oder Parasit eine direkte Auswirkung auf die Dynamik der fokalen Population haben. Da die dynamischen Prozesse von (z.B.) Raubtieren und Beutetieren interagieren, erhalten wir schnell ein komplexes mehrdimensionales Problem. Mit diesen Komplexitäten werden wir uns zweiten und dritten Kapitel der Vorlesung ausführlich beschäftigen. In einem ersten Schritt gehen wir jedoch vereinfachend davon aus, dass wir alle Wechselwirkungen mit anderen dynamischen Aspekten der Umwelt ignorieren können und modellieren die Dynamik einer einzelnen isolierten Population. Biologisch ist solch eine vereinfachte Betrachtung manchmal gerechtfertigt, zum Beispiel wenn sich die Dynamik der interagierenden Populationen auf verschiedenen Zeitskalen abspielt: entweder viel schneller, so dass wir davon ausgehen können, dass sich die interagierende Population in einem dynamischen Gleichgewicht befindet, oder viel langsamer, so dass sich die Größe einer interagierenden Population über die interessierenden Zeitspannen nicht wesentlich ändert. Als weitere wesentliche Annahme gehen wir davon aus, dass die Population unstrukturiert ist. Dies bedeutet, dass alle Individuen der Population als gleichwertig behandelt werden. Insbesondere gibt es keine Altersklassen, keine phänotypischen Unterschiede (die für die Dynamik von Bedeutung sind), und wir können die Verteilung der Population über den physischen Raum ignorieren.

## 1.1 Deterministische Prozesse in diskreter Zeit

Viele Prozesse in der Natur werden als in der Zeit kontinuierlich ablaufend betrachtet. Für andere, wie beispielsweise das Wachstum einer Insektenpopulation mit getrennten Generationen oder für Kreuzungsexperimente, ist eine *diskrete Zeitskala* sinnvoller, auf der nur bestimmte Zeitpunkte, z.B. Vielfache der Generationsdauer  $\Delta t$ , angegeben werden. Eine diskrete Betrachtungsweise entspricht oft auch der experimentellen Situation, wo meist nicht kontinuierlich, sondern in regelmäßigen Abständen gemessen wird. Messen wir beispielsweise die Populationsgröße  $x$  zu den Zeitpunkten  $0, \Delta t, 2\Delta t, 3\Delta t, \dots$ , so bilden die Werte  $x_0, x_1, x_2, \dots$  eine Folge, die die zeitliche Veränderung des Systems beschreibt. Eine Folge ist iterativ (oder rekursiv) definiert, wenn eine Vorschrift  $f$  gegeben ist, wie man ein Folgenglied aus dem jeweils vorhergehenden gewinnt:

$$x_{n+1} = f(x_n). \quad (1)$$

Die Iterationsfunktion  $f$  wird im populationsbiologischen Zusammenhang auch als *Reproduktionsfunktion* bezeichnet. Sie stellt eine dynamische Regel dar, die angibt, wie sich die Populationsgröße von einem Zeitschritt (Generation, Jahr) zum nächsten verändert. Die zugehörige Folge heißt auch Zeitverlauf oder Populationsentwicklung.

Der entscheidende Schritt zur mathematischen Modellierung eines biologischen Prozesses ist die Konstruktion der Reproduktionsfunktion aus biologisch motivierten Überlegungen über das System, das man beschreiben möchte. Im folgenden werden wir einige Beispiele hierfür

kennenlernen. In einem zweiten Schritt möchte man dann wissen, wie die Reproduktionsfunktion den Zeitverlauf des biologischen Prozesses bestimmt.

### Modellbildung I: Geometrisches Wachstum

Betrachten wir, um konkret zu werden, die Vogelpopulation auf einer Insel. Jedes Jahr wird die Populationsgröße bestimmt. Wie kann man die Entwicklung dieser Größe in einem Modell beschreiben? Für das einfachste Modell machen wir die folgenden Annahmen:

Als erstes nehmen wir an, dass die Populationsgröße im Folgejahr,  $x_{n+1}$ , nur von der aktuellen Populationsgröße  $x_n$  abhängt, und nicht von anderen in der Zeit veränderlichen Größen (wir vernachlässigen also z.B. Klimaschwankungen oder den Einfluß von Populationsgrößen anderer Vogelarten). Außerdem nehmen wir an, dass sich die Populationsgröße zwischen den Jahren nur durch Geburten und Todesfälle ändert. Wir setzen also an  $x_{n+1} = x_n + B_n - D_n$ , wobei  $B_n$  und  $D_n$  die Anzahl der Geburten und Todesfälle in einer Population der Größe  $x_n$  angibt. In der einfachsten Näherung sollten diese Zahlen einfach proportional zur ursprünglichen Zahl der Individuen sein, also  $B_n = bx_n$  und  $D_n = dx_n$ .  $b$  und  $d$  sind Konstanten und geben die *mittlere Zahl der Geburten und Todesfälle* in der Population pro Individuum und pro Jahr an. Mit der Definition  $r := 1 + b - d$  finden wir damit die Reproduktionsfunktion

$$x_{n+1} = f(x_n) = x_n + bx_n - dx_n = rx_n. \quad (2)$$

Die Reproduktionsfunktion  $f(x) = rx$  ist einfach eine Gerade durch den Ursprung (s. Abb. 3). Für jeden Anfangswert  $x_0$  können wir durch wiederholtes Anwenden der Iterationsvorschrift (2) die Entwicklung der Populationsgröße in aufeinanderfolgenden Jahren voraussagen, d.h:

$$x_1 = rx_0, \quad x_2 = rx_1 = r^2x_0, \quad \dots$$

Offensichtlich läßt sich der Zeitverlauf *explizit* angeben als geometrische Folge

$$x_n = r^n x_0. \quad (3)$$

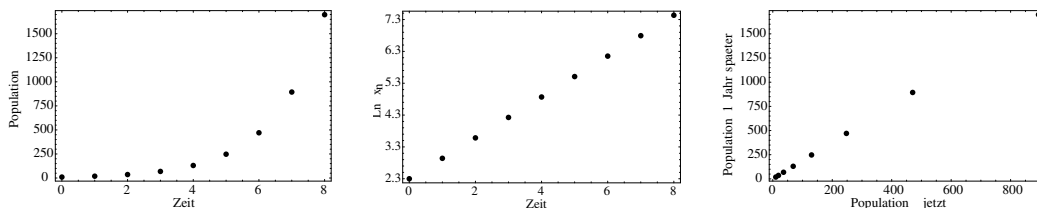


Abbildung 1: Geometrisches Wachstum einer Vogelpopulation. Links: Populationsgröße  $x_n$  als Funktion der Zeit  $n$  in Jahren; Mitte: Logarithmus der Populationsgröße (sog. halb-logarithmische Auftragung); rechts: Populationsgröße in der nächsten Generation als Funktion der aktuellen Größe (die Punkte liegen auf dem Graphen der Reproduktionsfunktion).

**Beispiel** In einer Vogelpopulation, die eine Insel neu besiedelt hat, werden pro Jahr und Individuum im Mittel 1.1 neue Vögel geboren und 0.2 sterben. Das führt zu geometrischem Wachstum mit  $r = 1.9$ , also  $x_n = r^n x_0$ , mit  $x_0 = 10$  in Zahlen:

Zeit $n$ (in Jahren)	0	1	2	3	4	5	6	7	8
Populationsgröße $x_n$	10	19	36	69	130	248	470	894	1698

Betrachtet man anstelle der Populationsgröße den (natürlichen) Logarithmus,

$$y_n = \ln(x_n) = \ln(r^n x_0) = n \ln(r) + \ln(x_0),$$

so erhält man einen linearen Anstieg mit Steigung  $\ln(r)$  und Achsenabschnitt ist  $\ln(x_0)$ . An dieser Darstellung läßt sich das geometrische Wachstum besonders leicht erkennen. Allgemein erhalten wir für eine Reproduktionsfunktion der Form  $f(x) = rx$  ein qualitativ unterschiedliches Verhalten abhängig vom Wert von  $r \geq 0$ :

$$\begin{array}{ll} r = 0 & \text{sofortiges Aussterben,} \\ 0 < r < 1 & \text{geometrisches "Schrumpfen",} \\ r = 1 & x_n = x_0 \text{ für alle } n, \\ r > 1 & \text{geometrisches Wachstum.} \end{array}$$

## Modellbildung II: Ein komplexeres Modell

Wir betrachten wieder das Beispiel der Vogelpopulation auf einer Insel. Im letzten Abschnitt hatten wir mit der Iterationsfunktion  $f(x) = (1 + b - d)x = rx$  ein sehr einfaches Modell für die zeitliche Dynamik der Populationsgröße konstruiert. Dieses Modell enthält zwei Parameter, die Geburtenrate  $b$  und die Todesrate  $d$ , die wir aus Beobachtungen im Feld schätzen können (die Dynamik hängt allerdings nur von der Differenz  $b - d$  ab). Um das Modell des geometrischen Wachstums realistischer zu machen, wollen wir nun einige Aspekte, die wir bisher vernachlässigt hatten, ergänzen:

- Jedes Jahr wandern einige Vögel vom Festland auf die Insel zu. Wir modellieren dies durch einen Beitrag  $A$  zu  $f(x)$ , wobei  $A$  einfach eine positive Zahl unabhängig von der Populationsgröße  $x$  ist.
- Bisher haben wir eine konstante Geburtenrate  $b$  angenommen. Die Zahl der Neugeborenen ist dann einfach proportional zur Populationsgröße  $B(x) = bx$ . Für sehr kleine Populationen ist das nicht realistisch. Der Grund ist, dass zur Produktion von Nachkommen erst einmal ein Partner gefunden werden muss. Dies gelingt bei kleiner Populationsgröße  $x$  nicht immer. Die effektive Anzahl der Geburten ist deshalb zunächst kleiner und erreicht erst für ein hinreichend großes  $x$  (wenn die Partnersuche kein Problem mehr ist) die Relation  $B(x) = bx$ . Biologisch nennt man dies einen *Alle-Effekt*.
- Eine weitere unrealistische Eigenschaft des geometrischen Wachstums-Modells ist es, dass Populationen unendlich groß werden können. In Wirklichkeit ist die Populationsgröße durch den beschränkten Vorrat an Nahrung und Platz immer begrenzt. Wir können dies in unserem Modell durch eine maximale Populationsgröße  $K$  (die sogenannte *carrying capacity*) berücksichtigen. Die Iterationsfunktion  $f(x)$  kann den Wert  $K$  nicht übersteigen, sondern nähert sich ihm für große  $x$  asymptotisch an.

Die Änderungen, die sich aus diesen Überlegungen für die Reproduktionsfunktion  $f(x)$  ergeben sind in der Abbildung 2 dargestellt.

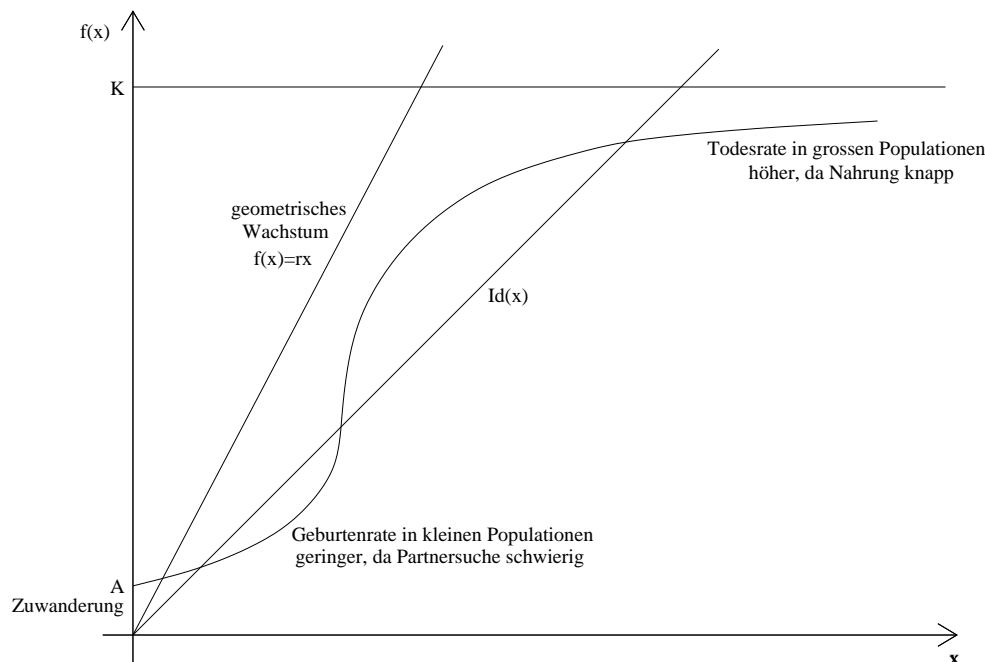


Abbildung 2: Reproduktionsfunktionen für das geometrische und das komplexere Modell.

### Modellanalyse I: Cobwebbing

Eine graphische Methode, die es erlaubt, auch für kompliziertere Reproduktionsfunktionen qualitative Aussagen über die Entwicklung der Populationsgröße zu treffen ist das sogenannte *Cobwebbing*:

1. Zunächst zeichnen wir den Graphen der Reproduktionsfunktion  $f$  und den Graphen der Winkelhalbierenden  $Id(x) = x$  und wählen den Anfangswert  $x_0$ .
2. Um  $x_1$  aus  $x_0$  zu bestimmen, wenden wir  $f$  auf  $x_0$  an, d.h.  $x_1$  ist der Funktionswert von  $f$  an der Stelle  $x_0$ . Wir zeichnen einen Pfeil von Punkt  $(x_0, x_0)$  zum Punkt  $(x_0, x_1)$  auf dem Graphen von  $f$ .
3. Um  $x_2$  aus  $x_1$  zu bestimmen, müssen wir zunächst den Wert  $x_1$  von der vertikalen auf die horizontale Achse übertragen. Dies erreichen wir dadurch, dass wir einen waagerechten Pfeil vom Punkt  $(x_0, x_1)$  auf dem Graphen von  $f$  zum Punkt  $(x_1, x_1)$  auf der Winkelhalbierenden zeichnen. Nun erhält man  $x_2 = f(x_1)$  analog zu Schritt 2 durch einen senkrechten Pfeil von  $(x_1, x_1)$  zum Punkt  $(x_1, x_2)$  auf dem Graphen von  $f$ .

Wenn man Schritt 3 von verschiedenen Anfangspunkten  $x_0$  aus wiederholt ausführt, erhält man das in Abb. 3 dargestellte Bild.

### Gleichgewichtspunkte

Von besonderem Interesse in einem dynamischen Prozess sind die Werte  $x^*$ , auf die sich die dynamische Variable (z.B. die Populationsgröße) einstellt wenn man lang genug wartet, also  $\lim_{n \rightarrow \infty} x_n = x^*$ . Wir definieren:



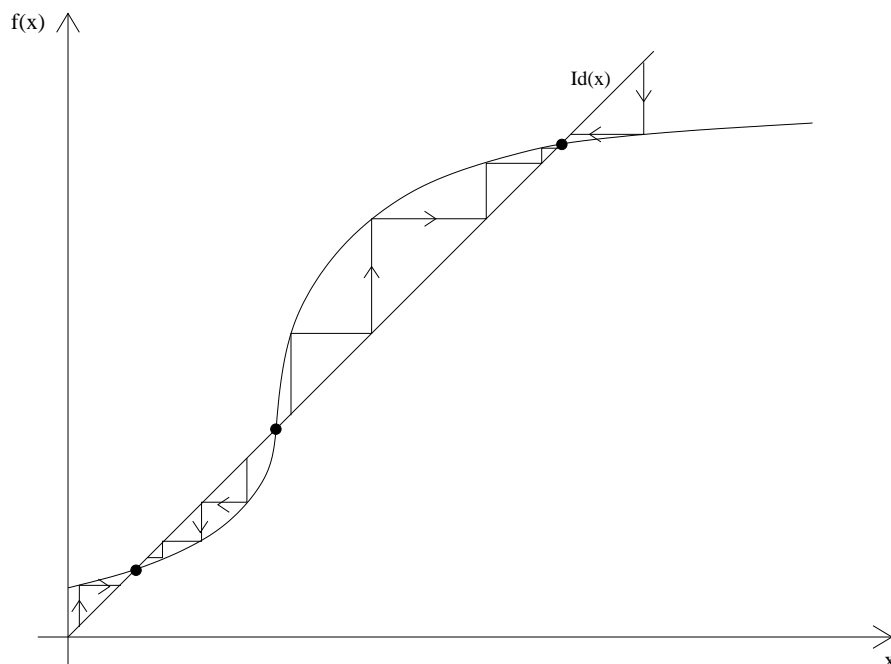


Abbildung 3: Iterationsfunktion und Cobwebbing für das Modell einer Vogelpopulation. Die Reproduktionsfunktion selbst gibt nicht die Populationsgröße als Funktion der Zeit an. Die Zeitentwicklung gewinnen wir erst durch das Cobwebbing.

**Definition: Gleichgewichts- oder Fixpunkt** Sei  $f$  eine Reproduktionsfunktion. Dann heißt eine Lösung  $x^*$  der Gleichung

$$f(x) = x \quad (4)$$

Fixpunkt oder Gleichgewichtspunkt. Ist  $x^*$  ein Fixpunkt und  $x_n = x^*$ , dann ist  $x_{n+1} = x_n = x^*$ . Graphisch lassen sich die Fixpunkte bestimmen als Schnittpunkte der Reproduktionsfunktion mit der Winkelhalbierenden. Wichtig für die Analyse des dynamischen Prozesses ist nun die Unterscheidung von stabilen und instabilen Fixpunkten:

- Ein Fixpunkt  $x^*$  heißt *global stabil*, wenn die Folge der  $x_n$  unabhängig vom Startwert  $x_0$  gegen  $x^*$  konvergiert.
- Ein Fixpunkt  $x^*$  heißt *lokal stabil*, wenn die Folge der  $x_n$  für solche  $x_0$ , die nah genug an  $x^*$  liegen, gegen  $x^*$  konvergiert.
- Ein Fixpunkt  $x^*$  heißt *instabil*, wenn er nicht lokal stabil ist.

**Kriterium für (lokale) Stabilität bzw. Instabilität:** Ob ein Fixpunkt stabil oder instabil ist, können wir am konkreten Beispiel meist leicht mit dem Cobwebbing herausfinden. Für die Vogel-Population erhalten wir zum Beispiel zwei stabile und einen instabilen Fixpunkt (siehe Abb. 3). Mit Hilfe des graphischen Verfahrens können wir aber auch ein allgemeines Kriterium für die lokale Stabilität eines Fixpunktes ermitteln. Wir betrachten dazu wie sich das Cobweb in Abhängigkeit der Steigung der Reproduktionsfunktion am Schnittpunkt mit der Winkelhalbierenden ändert. Wir sehen (vgl. Abb. 3):

- Ist die Steigung der Reproduktionsfunktion am Fixpunkt größer als 1,  $f'(x^*) > 1$  ( $f(x)$  schneidet die Winkelhalbierende von unten nach oben), so kommt man auf dem Cobweb immer weiter vom Fixpunkt weg: der Fixpunkt ist instabil.
- Ist die Steigung  $0 \leq f'(x^*) < 1$ , so nähert man sich auf dem Cobweb dem Fixpunkt von beiden Seiten aus an: der Fixpunkt ist (lokal) stabil. Dabei überspringt die Folge  $x_n$  das Gleichgewicht nicht, sondern bleibt jeweils auf einer Seite: *monotone Konvergenz*.
- Für  $-1 < f'(x^*) < 0$  ist der Fixpunkt ebenfalls lokal stabil, aber die Folge  $x_n$  überspringt das Gleichgewicht mit jedem Schritt. Wir haben *oszillierende Konvergenz* (oder gedämpfte Schwingungen).
- Ist die schließlich  $f'(x^*) < -1$ , so ist der Fixpunkt wiederum instabil (oszillierende Divergenz).
- Ist die Steigung genau gleich eins oder gleich  $-1$ , so läßt dieses Kriterium keine Aussage zu. Das Kriterium liefert auch keine Information über das *globale* Verhalten.

## Übungsaufgaben 1

**Aufgabe 1.1:** Ein Baum wächst jedes Jahr um  $\alpha$  cm.

- Geben Sie die Iterationsfunktion an und stellen Sie sie graphisch dar und führen Sie das Cobwebbing für ein beliebig gewähltes  $x_0$  durch.
- Geben Sie die Baumhöhe im  $n$ -ten Jahr explizit an. Um welche Folge handelt es sich?

**Aufgabe 1.2:** Radioaktive Isotope, wie  $C^{14}$ , zerfallen im Laufe der Zeit. Je nach Isotop zerfällt jedes Jahr ein fester Anteil des noch vorhandenen Materials. Man charakterisiert Isotope durch ihre *Halbwertszeit*, das ist der Zeitraum, innerhalb dessen die Hälfte des Materials zerfällt. Die Halbwertszeit von  $C^{14}$  ist 5730 Jahre.

- Geben Sie die Iterationsfunktion an und ermitteln Sie, wieviel Prozent des noch vorhandenen Materials pro Jahr zerfällt.
- Das Mischungsverhältnis des radioaktiven  $C^{14}$  und des nichtradioaktiven  $C^{12}$  im  $CO_2$  der Atmosphäre ist über geologische Zeitskalen konstant geblieben, und Pflanzen bauen es in demselben atmosphärischen Mischungsverhältnis in ihre organischen Moleküle (z.B. Cellulose, Lignin) ein. Wenn die Pflanze stirbt, nimmt sie kein neues  $CO_2$  mehr auf. Das radioaktive  $C^{14}$  in dem toten Pflanzenmaterial zerfällt (gemäß der uns bekannten Iterationsfunktion), das  $C^{12}$  bleibt unverändert. Somit sinkt das Verhältnis  $C^{14}/C^{12}$  im Laufe der Zeit ab. Geben Sie die Iterationsfunktion für dieses Verhältnis an.
- Bei einer Ausgrabung wird ein alter Holzrest gefunden, dessen  $C^{14}/C^{12}$  Verhältnis nur noch 23 % desjenigen Wertes beträgt, den man in lebendem Pflanzenmaterial findet. Finden Sie heraus, wann das Holz geschlagen wurde. Benutzen Sie dazu die vorher ermittelte Zerfallsrate.

**Aufgabe 1.3:** In zwei Behältern I und II befinden sich insgesamt  $\gamma$  Mol einer gelösten Substanz. Die Behälter sind durch eine Membran getrennt, die eine gewisse Durchlässigkeit für die Partikel besitzt. Die Beweglichkeit der Teilchen, die Durchlässigkeit der Membran und die Größe bzw. Form der Behälter sollen so sein, daß jeweils nach 1 min. ein Anteil  $\alpha$  der zuvor in I befindlichen Teilchen nach II gewandert ist und ein Anteil  $\beta$  der zuvor in II befindlichen nach I. Wenn  $x_n$  die Stoffmenge (in Mol) in I und  $y_n$  die Stoffmenge in II nach  $n$  Minuten ist, dann gilt

$$x_{n+1} = x_n - \alpha x_n + \beta y_n, \quad x_n + y_n = \gamma$$

wobei  $0 < \alpha + \beta < 1$  sein soll.

- (a) Berechnen Sie die resultierende Iterationsfunktion für die Stoffmenge in I, bestimmen Sie den Fixpunkt und die Stabilität.
- (b) Setzen Sie nun  $\gamma = 0.2$ ,  $\alpha = 0.2$  und  $\beta = 0.1$ . Ermitteln Sie (graphisch oder rechnerisch) für die ersten 5 Minuten die Zeitentwicklung für die Stoffmenge in I, und zwar für die Startwerte  $x_0 = 0$  und  $x_0 = 0.15$ . Zeichnen Sie beide Zeitverläufe in ein Bild. Auf welchen Wert werden sich die Stoffmengen in I und II einstellen?

**Aufgabe 1.4:** Ein Bienenvolk verliert während der Sommermonate in jeder Woche 20% der zu Beginn dieser Woche vorhandenen Arbeiterinnen (weil diese sterben oder nicht zum Stock zurückfinden). Es schlüpfen aber jede Woche 7000 neue Arbeiterinnen.

- (a) Wie lautet die Iterationsfunktion? Zeichnen Sie diese Iterationsfunktion. Gibt es Fixpunkte? Sind diese global oder lokal stabil?
- (b) Können Sie eine analoge Iterationsfunktion für die Zahl der Arbeiterinnen nach *zwei* Wochen angeben, also für  $x_{n+2}$  als Funktion von  $x_n$ ? Vergleichen Sie mit der Iterationsfunktion für eine Woche.

**Aufgabe 1.5:** Schauen Sie sich das Cobwebbing für unterschiedliche Iterationsfunktionen an und versuchen Sie hieraus Kriterien für die globale Stabilität von Fixpunkten zu formulieren. Hinweis: Das geht im allgemeinen Fall nicht so eindeutig wie für die lokale Stabilität. Man kann aber Kriterien für große Klassen von Iterationsfunktionen finden ( $f$  hat einen global stabilen Fixpunkt wenn ...).