

2 Effekte diskreter Dynamik in einer Dimension

Systeme in kontinuierlicher und diskreter Zeit

Zwischen diskreten dynamischen Systemen und Differentialgleichungen gibt es zahlreiche Entsprechungen, die in der folgenden Tabelle zusammengefasst sind.

	diskrete Zeit (n)	kontinuierliche Zeit (t)
dynamisches System	diskrete Iteration $x_{n+1} = f(x_n)$	Differentialgleichung $\dot{N}(t) = f(N)$
charakterisiert durch gibt an	Iterationsfunktion $f(x)$ Populationsgröße in der nächsten Generation	Geschwindigkeitsfunktion $f(N)$ Zuwachsrates der Population
graphischer Ansatz	Cobwebbing	Phasenliniendiagramm
Gleichgewicht	$f(x) = x$	$f(N) = 0$
Schnittpunkt mit	Winkelhalbierender	x -Achse
lokal stabil wenn	$ f'(x^*) < 1$	$f'(N^*) < 0$

Neben diesen Entsprechungen gibt es aber auch wichtige Unterschiede. Insbesondere sehen wir aus dem Phasenliniendiagramm, dass die Konvergenz zu einem Gleichgewicht im kontinuierlichen Fall immer monoton ist: ein Gleichgewichtspunkt kann im Zeitverlauf nie übersprungen werden (mathematisch folgt dies aus der Eindeutigkeit der Lösungen für Differentialgleichungen). Allgemeiner gilt:

- Zu jedem kontinuierlichen Prozess gibt es eine Menge an analogen diskreten Prozessen. Wie beim Übergang vom exponentiellen zum geometrischen Wachstum ergeben sich die entsprechenden diskreten Prozesse einfach dadurch, dass man die Populationsgröße nur in (beliebig gewählten) diskreten Zeitschritten aufzeichnet. Insbesondere die Gleichgewichtspunkte sind dann identisch.
- Umgekehrt gibt es nicht zu jedem diskreten Prozess einen analogen kontinuierlichen Prozess, der sich wie oben beschrieben durch eine gewöhnliche Differentialgleichung darstellen lässt. Dafür werden wir im nächsten Abschnitt einige konkrete Beispiele kennenlernen.

2.1 Nicht-lineare Prozesse in diskreter Zeit

Analog zum logistischen Wachstum in kontinuierlicher Zeit muss das Populationswachstum auch in biologisch realistischen Modellen in diskreter Zeit bei hohen Dichten verlangsamt und schließlich gestoppt werden (wie schon am Beispiel der Vogelpopulation argumentiert). Dafür müssen die mittlere Anzahl der Geburten b und der Tode d pro Individuum und Zeiteinheit von der Populationsgröße abhängen. Die Reproduktionsfunktion nimmt dann die allgemeineren Form

$$f(x) = x(1 + b(x) - d(x)) = xr(x) \quad (1)$$

an, in der b , d und r selbst Funktionen von x sind. Beim geometrischen Wachstum war die Reproduktionsfunktion eine Gerade. Man nennt den zugehörigen Prozess deshalb auch einen

linearen Prozess. Prozesse mit Iterationsfunktionen, die keine Geraden sind, nennt man entsprechend *nicht-lineare Prozesse.* In diesem Abschnitt werden wir Modelle von nicht-linearen Prozessen vorstellen. Wir wollen aber nicht einfach mit den fertigen Formeln beginnen, sondern diese aus einem biologischen Szenario ableiten.

Modellbildung IV: Fischpopulation

Betrachte eine Fischpopulation mit Größe N_t für den erwachsenen (adulten) Bestand. Während der Brutsaison produzieren die Adulten $L_t = bN_t$ Larven. Wir nehmen an, dass diese Larven während eines Jahres bis zur Fortpflanzungsreife heranwachsen und dass adulte Fische nur eine Saison überleben. Dann bilden die überlebenden Larven die adulte Population der nächsten Generation. Wir brauchen also ein Modell für das Überleben der Larven über ein Jahr.

1. Angenommen, die Larven entwickeln sich während dieses Jahres gemäß eines (zeitlich kontinuierlichen) logistischen Modells ohne Geburten, d.h.,

$$\frac{\partial L_t(\tau)}{\partial \tau} = -m_1 L_t(\tau) - m_2 L_t^2(\tau), \quad (2)$$

wobei m_1 die Sterblichkeit aufgrund von extrinsischen (z.B. abiotischen) Faktoren misst und m_2 die dichteabhängige Komponente (z.B. aufgrund von Ressourcenkonkurrenz zwischen den Larven oder Jungfischen). Mit $L_t(0) = bN_t$ und der Dauer Δ einer Saison wird

$$L_t(\Delta) = \frac{bN_t m_1}{(bN_t m_2 + m_1) \exp[m_1 \Delta] - bN_t m_2}. \quad (3)$$

Damit erhalten wir das sogenannte *Beverton-Holt Modell*,

$$N_{t+1} = L_t(\Delta) = \frac{c_1 N_t}{1 + c_2 N_t} \quad (4)$$

mit positiven Konstanten

$$c_1 = b \exp[-m_1 \Delta] \quad , \quad c_2 = b \frac{m_2}{m_1} (1 - \exp[-m_1 \Delta]) .$$

2. Ein alternativer Ansatz geht davon aus, dass die Larven nicht primär untereinander, sondern mit ihren erwachsenen Artgenossen konkurrieren. Dies trifft insbesondere dann zu, wenn adulte Fische Eier und Larven ihrer eigenen Art fressen (was in der Tat für viele Arten zutrifft, bei denen die Prädation rein größenabhängig ist). Wir erhalten dann

$$\frac{\partial L_t(\tau)}{\partial \tau} = -m_1 L_t(\tau) - m_2 N_t L_t(\tau), \quad (5)$$

und

$$L_t(\Delta) = bN_t \exp[-(m_1 + m_2 N_t) \Delta]. \quad (6)$$

Dies führt auf das sogenannte *Ricker Modell*,

$$N_{t+1} = N_t \exp[r(1 - N_t/K)] \quad (7)$$

mit Konstanten

$$r = \log[b] - m_1 \Delta \quad , \quad K = \frac{\log[b] - m_1 \Delta}{m_2 \Delta} .$$

3. Schließlich können wir auch annehmen, dass Jungfische (unabhängig voneinander) mit Wahrscheinlichkeit s überleben und der dichteabhängige Wettbewerb ausschließlich unter den Erwachsenen stattfindet (z.B. um Brutplätze). Dann erhalten wir eine diskrete Version des logistischen Wachstums

$$N_{t+1} = rN_t \left(1 - \frac{N_t}{K}\right), \quad (8)$$

wobei $r = sb$ die Zahl der bis zur nächsten Saison überlebenden Larven pro adulten Fisch angibt.

Die Rekrutierung der neuen Generation mittels einer (strikt) monoton steigende Reproduktionsfunktion wie beim Beverton-Holt Modell wird als normal-kompensierend (*normal compensation*) bezeichnet: je mehr Eltern es gibt, desto mehr Nachkommen. Sie erreicht eine Asymptote von $N_t \rightarrow \infty$ bei $L_{\max}(\Delta) = c_1/c_2$. Im Gegensatz dazu ist die Reproduktionsfunktion des Ricker-Modells nicht monoton. Dasselbe gilt für das diskrete logistische Wachstumsmodell. In beiden Modellen ist die Rekrutierung überkompensierend (*over-compensating*). $L_{\max}(\Delta)$ durchläuft ein lokales Maximum und nähert sich für $N_t \rightarrow \infty$ dem Wert Null. Die biologische Herleitung der Modelle über die jährliche Erneuerung eines Fischbestands ist nur ein Beispiel. Alle drei Modelle können auf viele verschiedene Arten für unterschiedliche biologische Szenarien abgeleitet werden. Sie sind Standardmodelle der theoretischen Ökologie.

Analyse des Beverton-Holt Modells

Betrachte die Reproduktionsfunktion des Beverton-Holt (oder auch Verhulst) Modells,

$$N_{t+1} = F(N_t) = \frac{c_1 N_t}{1 + c_2 N_t}. \quad (9)$$

Reproduktionsfunktion und Populationsentwicklung sind in Abb. ?? gezeigt, im Vergleich zum geometrischen Wachstum ($c_2 = 0$).

- Im Gleichgewicht gilt

$$N(1 + c_2 N) = c_1 N$$

und damit

$$N_1^* = 0, \quad N_2^* = \frac{c_1 - 1}{c_2}.$$

Für $c_1 > 1$ ist $N_2^* > 0$ und biologisch relevant.

- Mit

$$F'(N) = \frac{\partial F(N)}{\partial N} = \frac{c_1}{(1 + c_2 N)^2} \leq c_1 = F'(0)$$

und $F'(N_2^*) = 1/c_1 < 1$ für $c_1 > 1$, wenn $N_2^* > 0$ ist. Wir bekommen deshalb monotone Konvergenz gegen N_2^* für $c_1 > 1$ und ansonsten monotone Konvergenz nach $N_1^* = 0$.

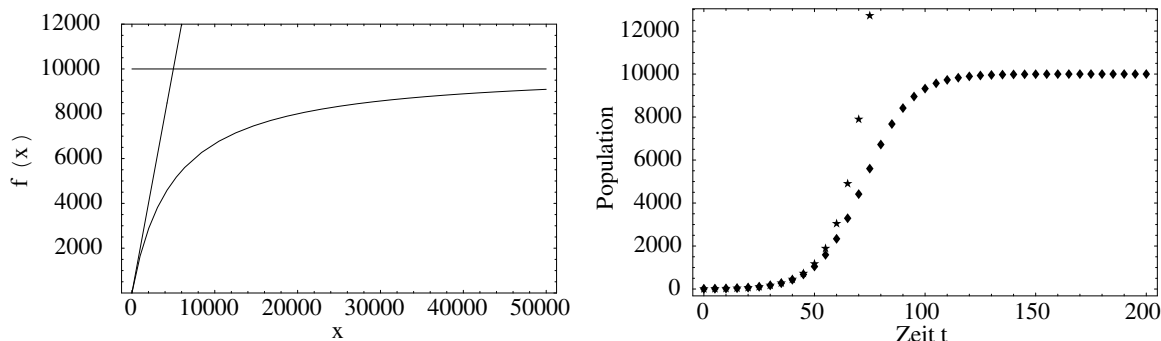


Abbildung 1: Reproduktionsfunktionen (links) und Populationsentwicklung (rechts) für das Beverton-Holt Modell mit $N_0 = 1$, $c_1 = 1.1$, $c_2 = 1/10000$ und geometrisches Wachstum mit $r = c_1 = 1,1$. Zeit in Generationen gemessen; jede 5. Generation ist gezeigt (Rauten = Beverton-Holt, Sterne = geometrisch).

Analyse des Ricker Modells

Wir betrachten die Reproduktionsfunktion

$$N_{t+1} = F(N_t) = N_t \exp[r(1 - N_t/K)]. \quad (10)$$

- Wir erhalten die Gleichgewichte

$$N_1^* = 0, \quad N_2^* = K.$$

- Die Ableitung ist

$$F'(N) = \left(1 - \frac{Nr}{K}\right) \exp[r(1 - N/K)].$$

und damit

$$\Lambda_1 = F'(0) = \exp[r] > 1, \quad (11)$$

$$\Lambda_2 = F'(K) = 1 - r. \quad (12)$$

- Wir haben ein eindeutiges Maximum von $F(N)$ bei $N_{\max} = K/r$ (und ein Minimum bei $N_{\min} = 0$).

Damit können wir drei dynamische Regimes für das Ricker Modell unterscheiden.

1. Für $r < 1$ enthält das Intervall $I = [0, N_{\max}]$ beide Gleichgewichtspunkte. Da $F(N)$ in I monoton steigt erhalten wir monotone Konvergenz zum stabilen Gleichgewicht $N_2^* = K$ für jeden Startwert $N_0 \in I$. Für Startwerte $N_0 \notin I$ haben wir $F(N_0) \in I$ und dasselbe gilt nach dem ersten Schritt.
2. Für $1 < r < 2$ haben wir keine monotone Konvergenz mehr, aber immer noch $|\Lambda_2| < 1$. Daher ist $N_2^* = K$ immer noch lokal stabil. Die Populationsgröße nähert sich dem Gleichgewicht in gedämpften Schwingungen.
3. Für $r > 2$ ist $|\Lambda_2| > 1$ und wir haben kein stabiles Gleichgewicht mehr. Insbesondere erhalten wir für das Gleichgewicht bei $N_2^* = K$ oszillierende Divergenz. Da das Ricker-Modell eine endliche maximale Populationsgröße hat, stellt sich die Frage, wohin sich der Zeitverlauf entwickelt.

Übungsaufgaben 3

Aufgabe 3.1: Denken Sie sich eine Bakterienkultur, die mit $r = 1.5$ geometrisch wächst. In dieser Kultur tritt eine Mutante auf, die mit $r = 2.0$ geometrisch wächst; die Mutante wächst also schneller als der Wildtyp. Wie sieht die Reproduktionsfunktion für den Anteil der Mutanten an der Gesamtpopulation aus? (Hinweise: Man bezeichne mit w_n die Größe der Wildtyppopulation (in Generation n), mit m_n die Größe der Mutantenpopulation und mit $N_n := w_n + m_n$ die Größe der Gesamtpopulation. Betrachten Sie nun den Anteil p_n der Mutanten an der Gesamtpopulation. Versuchen Sie nun, p_{n+1} als Funktion von p_n auszudrücken. Verwenden Sie dazu das geometrische Wachstumsgesetz für w_n und m_n sowie die Tatsache, daß der Anteil der Wildtypen gleich $1 - p_n$ ist.) Kommt Ihnen die Gleichung bekannt vor?

Aufgabe 3.2: (Biologische Schädlingsbekämpfung) Die Generationen eines schädlichen Insektes sind streng getrennt. Jede Generation besteht aus gleich vielen Männchen und Weibchen. Weibchen und Männchen paaren sich rein zufällig und nur ein einziges Mal. Sei m_n die Zahl der fruchtbaren Männchen in der n -ten Generation, $2r$ ($r > 1$) sei die mittlere Zahl an Nachkommen pro (fruchtbarer) Paarung. Pro Generation werden $s > 0$ sterile Männchen freigelassen, die sich ansonsten wie die anderen Männchen verhalten. Ziel der Aktion ist es, die Insektenpopulation aussterben zu lassen.

- (a) Stellen Sie die Reproduktionsfunktion für m_n auf. (Hinweise: Da sich jedes Weibchen zufällig mit irgendeinem Männchen der Population paart, ist die Zahl der fruchtbaren Paarungen gleich der Zahl der Weibchen mal dem Anteil der fruchtbaren Männchen an den Männchen insgesamt; die Gesamtzahl der Männchen ist $m_n + s$.)
- (b) Bestimmen Sie die Fixpunkte der Reproduktionsfunktion. Zeichnen Sie die Reproduktionsfunktion für das Beispiel $r = 3/2$, $s = 1/2$ und lesen Sie die Stabilität der Fixpunkte aus der Zeichnung ab.
- (c) Wie groß muß s – für ein gegebenes m_0 – gewählt werden, damit die Insektenpopulation ausstirbt? (Hinweis: Verschieben Sie einen Fixpunkt.)