3 Stochastische Dynamik

Bisher haben wir angenommen, dass Populationen unter der Dynamik von ihrem Startwert aus einer festen Bahn folgen. Jegliche Zufallsprozesse werden dadurch ignoriert. In vielen Fällen ist diese vereinfachende Sichtweise auch ausreichend. Meist interessieren wir uns in erster Linie fr die Gleichgewichte, die nach längerer Zeit erreicht werden. Wenn die Population sich genügend weit im Inneren des Attraktionsbereichs eines Gleichgewichts befindet sind die Auswirkungen (kleinerer) stochastischer Schwankungen vernachlässigbar: es wird dennoch mit hoher Wahrscheinlichkeit dasselbe Gleichgewicht erreicht. Umgekehrt sind stochastische Prozesse immer dann besonders wichtig, wenn die Population durch stochastische Störungen in den Attraktionsbereich eines anderen Gleichgewichts kommen kann. Wir haben gesehen, dass dies z.B. bei chaotischer Dynamik der Fall ist. Der vielleicht wichtigste Fall ist jedoch, wenn das alternative Gleichgewicht bedeutet, dass die Population ausstirbt. Typischerweise ist ein solches stochastisches Aussterben besonders in kleinen Populationen relevant.

3.1 Verzweigungsprozesse

Die einfachste Modellklasse für eine stochastische ökologische Dynamik sind die Verzweigungsprozesse. Die relevanten Größen sind Wachstumsraten und Aussterbewahrscheinlichkeiten von Populationen. Verzweigungsprozesse sind individuenbasiert, das heißt Ereignisse wie Geburten oder Tode betreffen je einzelne Individuen der Population. In einem allgemeinen Verzweigungsprozess können diese Individuen verschiedene Typen haben, wobei ein Typ genetische oder Umweltfaktoren repräsentieren kann, wie zum Beispiel den Genotyp oder den Geburtsort in einer räumlich strukturierten Population. Geburts- und Todesraten können sich dann je nach Typ unterscheiden. Im einfachsten Modell, dem sogenannten Galton-Watson-Prozess, gibt es jedoch nur einen einzigen Individuentyp.

Der Galton-Watson Prozess (GWP)

Der GWP ist der Prototyp eines Verzweigungsprozesses in diskreter Zeit. Er geht davon aus, dass es einen einzigen Typ von Individuen gibt. Jedes Individuum produziert während seiner Lebenszeit (eine Generation) Nachkommen entsprechend einer Verteilung ρ_{GW} und stirbt dann. Der GWP ist durch die folgenden Bedingungen an ρ_{GW} definiert:

- ρ_{GW} ist für alle Individuen identisch,
- ρ_{GW} ist für jedes einzelne Individuum von der Zahl der Individuen in der Population und der Anzahl der Nachkommen der anderen Individuen unabhängig,
- ρ_{GW} ist über die Generationen konstant.

Biologisch bedeutet dies, dass verschiedene Individuen einer Population nicht interagieren, insbesondere stehen sie nicht in Konkurrenz zueinander. Das ist im Allgemeinen eine sehr einschränkende Bedingung, die aber gerade im Grenzfall kleiner Populationen erfüllt sein kann, solange die Ressourcen noch nicht knapp werden.

Sei nun X_n die Anzahl der Individuen in der Generation n und $Z_{i,n}$ die Anzahl der Nachkommen des i-sten Individuums in der Generation n. Gemäß der Definition des Prozesses sind alle $Z_{i,n}, i \leq X_n$ unabhängig und identisch verteilt (i.i.d.) nach ρ_{GW}. Wir definieren

$$\rho_{\mathrm{GW}}: \quad Z_{i,n} = k \quad \text{mit Wahrscheinlichkeit} \quad p_k. \tag{1}$$

und Erwartungswert

$$E[Z_{i,n}] = \sum_{k=0}^{\infty} k p_k := \mu. \tag{2}$$

Die Nachkommen aller Individuen in Generation $n-1$ bilden die neue n-te Generation des Prozesses,

$$X_n = \sum_{i=1}^{X_{n-1}} Z_{i,n-1}. \tag{3}$$

Die erwartete Populationsgröße

Der Standardansatz zur Berechnung (oder zum Beweis) von Eigenschaften eines Verzweigungsprozesses ist die Induktion über die Generationen, wobei der Induktionsschritt die bedingte Erwartung verwendet,

$$E[X] = E_Y[E[X|Y]].$$

Wir interessieren uns für die erwartete Populationsgröße in der n-ten Generation, $E[X_n]$. Wir verwenden $E[X_n|X_{n-1}] = E[\sum_{i=1}^{X_{n-1}} Z_{i,n-1}] = X_{n-1}\mu$ und $E[X_0] = X_0$ für die Startgeneration. Mittels Induktion ergibt sich dann

$$E[X_n] = E[E[X_n|X_{n-1}]] = \mu E[X_{n-1}] = \mu^n X_0. \tag{4}$$

Aussterbewahrscheinlichkeit

Eine zentrale Größe für einen Verzweigungsprozess ist die Wahrscheinlichkeit für das Aussterben der Population. Sei π_n die Wahrscheinlichkeit dafür, dass die Population in Generation n ausgestorben ist, d.h. $\pi_n = Pr[X_n = 0]$. Insbesondere ist dann

$$\pi_\infty := \lim_{n\to\infty} \pi_n = \lim_{n\to\infty} Pr[X_n = 0]$$

die Wahrscheinlichkeit, dass die Population überhaupt je aussterben wird. Analog dazu ist $1 - \pi_\infty$ die Wahrscheinlichkeit, dass sie für immer überlebt. Da die Folge π_n monoton ist mit oberer Schranke 1, ist sie immer konvergent. Da sich die Nachkommen verschiedener Individuen in der Startpopulation völlig unabhängig voneinander entwickeln, gilt immer $\pi_n[X_0 = m] = (\pi_n[X_0 = 1])^m$. Wir können uns im Folgenden also auf den Fall $X_0 = 1$ konzentrieren. In diesem Fall haben wir $\pi_1 = p_0$ und für π_n gilt die folgende Rekursion:

$$\pi_{n+1} = \phi(\pi_n) \quad \text{mit} \quad \phi(t) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k t^k. \tag{5}$$

Um dies zu sehen, beachte dass das Startindividuum mit Wahrscheinlichkeit p_k genau $X_1 = k$ Nachkommen hat. Die Wahrscheinlichkeit, dass alle diese k Nachkommen in Generation $n+1$ keine Nachkommen haben ist π_n^k. Dabei kann die Rekursion mit Hilfe der Erzeugendenfunktion $\phi(t)$ von ρ_{GW} ausgedrückt werden. Da π_n für $n \to \infty$ konvergiert, muss π_∞ ein Fixpunkt von ϕ sein,

$$\pi_\infty = \phi(\pi_\infty) = \sum_{k=0}^{\infty} p_k \pi_\infty^k. \tag{6}$$

Wir wollen nun diese Fixpunktgleichung verwenden, um die Aussterbewahrscheinlichkeit für einen allgemeinen GWP zu bestimmen. Dafür nehmen wir zuerst zwei Trivialfälle des Prozesses aus: Sein einerseits $p_0 > 0$ (anderenfalls kann der Prozess nie aussterben) und $p_0 + p_1 < 1$ (anderenfalls wird er für $p_0 > 0$ immer aussterben). Dann gilt

Satz Die Aussterbewahrscheinlichkeit π_∞ ist durch die kleinste Lösung der Fixpunktgleichung $\pi_\infty = \phi(\pi_\infty)$ gegeben. Es gilt stets $\pi_\infty > 0$ und $\pi_\infty < 1$ genau dann wenn $\mu > 1$ ist.

Beweis Wegen $\phi(1) = 1$ ist $\pi_\infty = 1$ immer eine Lösung der Fixpunktgleichung. Außerdem sind $\phi'(t) = \sum_{k=1}^{\infty} kp_k t^{k-1}$ und $\phi''(t) = \sum_{k=2}^{\infty} k(k-1)p_k t^{k-2}$ positiv für $t \in (0,1)$. $\phi(t)$ ist also monoton steigend und linksgekrümmt. Insbesondere ist $\phi'(1) = \mu$. Wegen $0 < \phi(0) = p_0 < 1$ muss $\phi(t)$ deshalb genau dann einen weiteren Schnittpunkt mit der Winkelhalbierenden für $0 < t^* < 1$ haben, wenn $\mu > 1$ ist. Die Konvergenz zum kleinsten Fixpunkt lässt sich am besten grafisch nachvollziehen ("cobweb"-Bild für die Rekursion): wie für eine diskrete Reproduktionsfunktion ist immer das Gleichgewicht stabil, bei dem $\phi'(t) < 1$ ist.

Resultate und Interpretationen

Wir sehen, dass die erwartete Wachstumsrate μ auch für die Aussterbewahrscheinlichkeit der entscheidende Parameter ist. Je nach ihrem Wert unterscheiden wir *subkritische* ($\mu < 1$), *kritische* ($\mu = 1$) und *superkritische* ($\mu > 1$) Verzweigungsprozesse. Während subkritische und kritische Verzweigungsprozesse immer aussterben, können superkritische Prozesse entweder aussterben (mit Wahrscheinlichkeit $\pi_\infty < 1$) oder ins Unendliche divergieren.

Biologisch heißt das, dass im subkritischen und kritischen Fall analog zum deterministischen Modell (geometrisches Wachstum) $N = 0$ das einzige langfristige Gleichgewicht ist: die Population stirbt sicher aus. Im superkritischen Fall kann die Population sich wie im deterministischen Fall dauerhaft etablieren und immer weiter anwachsen. Alternativ kann sie aber auch in diesem Fall mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit immer noch "stochastisch" aussterben.

Schwach superkritische Prozesse Nur für sehr wenige Nachkommenverteilungen lässt sich die Aussterbewahrscheinlichkeit geschlossen berechnen (siehe Übungsaufgabe 5.1). Im besonders interessanten Grenzfall eines nur schwach superkritischen Prozesses (μ nur wenig größer als 1) kann man aber eine allgemeine Näherungslösung angeben. Dazu definieren wir die Etablierungswahrscheinlichkeit $p_E := 1 - \pi_\infty$ und entwickeln die Fixpunktgleichung in p_E als kleinem Parameter,

$$1 - p_E = \phi(1 - p_E) \approx \phi(1) - p_E \phi'(1) + \frac{1}{2} p_E^2 \phi''(1) + \mathcal{O}\Big(p_E^3\Big).$$

Wir haben

$$\phi(1) = 1 \quad , \quad \phi'(1) = \mu \quad , \quad \phi''(1) = \sum_{k=2}^{\infty} k(k-1)p_k = \sigma^2 + \mu(\mu - 1).$$

wobei μ und σ der Erwartungswert und die Varianz der Nachkommenverteilung ρ_{GW} sind. Wenn wir Terme höherer Ordnung ignorieren erhalten wir so

$$p_E \approx \frac{2(\mu - 1)}{\sigma^2 + \mu(\mu - 1)}, \tag{7}$$

was eine sinnvolle Approximation ist solange p_E hinreichend klein ist. Wie angenommen ist p_E klein, wenn μ nicht viel größer als 1 ist. Außerdem wird die Etablierungswahrscheinlichkeit klein, wenn die Varianz in der Zahl der Nachkommen groß ist.

Übungsaufgaben 5

Aufgabe 5.1 1931 approximierte Alfred Lotka die Nachkommenverteilung amerikanischer Männer (also nur Väter/Söhne) in den 1920er Jahren durch eine Null-modifizierte geometrische Verteilung mit folgenden Werten:

$$p_0 = \frac{1}{2} \quad \text{und} \quad p_k = \left(\frac{3}{5}\right)^{k-1} \cdot \frac{1}{5} \quad \text{für } k = 1, 2, \ldots.$$

(a) Berechne die Erzeugendenfunktion dieser Verteilung (als geschlossenen Ausdruck) und daraus die mittlere Zahl männlicher Nachkommen.

(b) Berechne die Aussterbewahrscheinlichkeit einer männlichen Familienlinie (also eines “Nachnamens” zu dieser Zeit) unter der Annahme eines GWP.

Aufgabe 5.2 Man kann einen Verzweigungsprozess auch in kontinuierlicher Zeit definieren. Für den einfachsten Fall nehmen wir an, dass alle Individuen in einer Population unabhängig voneinander mit Rate b einen neuen Nachkommen erzeugen und mit Rate d sterben.

(a) Betrachte ein einzelnes Startindividuum. Was ist die Wahrscheinlichkeit, dass dieses beim nächsten Ereignis, das es selbst betrifft entweder (i) einen Nachkommen erzeugt oder (ii) stirbt?

(b) Wir wollen nun die Wahrscheinlichkeit ausrechnen, dass das Startindividuum für alle Zeiten in der Zukunft Nachkommen hat (also, dass seine Linie nicht ausstirbt). Dafür setzt man am besten eine Rekursion für die Gegenwahrscheinlichkeit (also die Aussterbewahrscheinlichkeit π_∞) an, indem man π_∞ durch die entsprechenden Größen nach dem nächsten Ereignis ausdrückt. Ermittle diese Rekursion und löse sie für π_∞. (Es gibt wie im diskreten Fall zwei Lösungen dieser Gleichung. Welche davon wird die richtige sein)?