

De dynamica van een hertenpopulatie

Verslag 1 Modellen en Simulatie

18 februari 2014

1 Inleiding

Om de groei van een populatie te beschrijven, kunnen vele verschillende modellen worden gebruikt, en welke meer geschikt is hangt af van de situatie, ons doel en de beschikbare hulpmiddelen. Het groeiproces zal bijvoorbeeld veranderen als er een concurrerende populatie in het leefgebied komt, in dat geval zijn we genoodzaakt het model aanpassen. Maar ook op eenzelfde situatie kunnen we meerdere modellen loslaten. Het probleem is vaak om een middenweg te vinden tussen eenvoud en complexiteit. Een te eenvoudig model dat met veel factoren geen rekening houdt, zal de werkelijkheid op lange termijn niet meer goed beschrijven. Een complex model heeft het nadeel dat berekeningen erg lastig worden. Expliciete oplossingen zijn al snel praktisch niet meer mogelijk, zodat we ons moeten beroepen op numerieke benaderingen met uitgebreide computersimulaties.

In dit verslag beschouwen we een aantal modellen voor de grootte door de tijd heen van een hertenpopulatie. Eerst gaan we uit van logistische groei. Hoewel de beschrijvende formule eenvoudig is, kan een logistisch groeimodel zeer complex gedrag vertonen. We kunnen echter wel zeggen waar de dekpunten liggen en of ze stabiel zijn. De stabiele dekpunten zullen in de praktijk, als ons model goed genoeg is, de waarden zijn waaromheen de populatiegrootte kan schommelen. Daarna breiden we het model uit door te kijken wat er gebeurt als er op de herten gejaagd wordt, en onderzoeken we het verband tussen het jaarlijks aantal afgeschoten herten, de dekpunten en hun stabiliteit.

2 Dynamische modellen

Stel dat we een grootte $P(t) = P_t$ willen modelleren die afhangt van de tijd t . We moeten dan kiezen of we een discreet of continu model gaan gebruiken. Een continu model geeft voor elk tijdstip t in een interval de waarde van P_t . Bijvoorbeeld $P_t = e^t$ is een continu dynamisch model, in dit geval van exponentiële groei. Hier hebben we gelijk een expliciete formule voor P_t , maar in veel modellen is die er niet. Vaak wordt zo'n model gegeven door een differentiaalvergelijking of een stelsel van zulke vergelijkingen, waarin behalve de functie P zelf ook eerste of hogere orde afgeleiden van P_t kunnen voorkomen. Bijvoorbeeld de vergelijking $P'(t) = 3P_t(1 - P_t)$ geeft aan dat de groeisnelheid van P op tijdstip t evenredig is met $P_t(1 - P_t)$. Dit groeiproces kan zo goed benaderd worden als we willen door bijvoorbeeld de tijd onder te verdelen in kleine tijdstapjes van grootte Δt . Als we $P(t)$ hebben benaderd, kunnen we $P(t + \Delta t)$ benaderen door een lijnstukje te trekken met richtingscoëfficiënt $P'(t)$. Soms is er een expliciete oplossingsformule voor een differentiaalvergelijking, soms moet men beroep doen op numerieke benaderingen.

Door een continu interval op te delen in stapjes van grootte Δt hebben we eigenlijk van het continue model een discreet model gemaakt. Een discreet model beschrijft P_t alleen op losse tijdstippen t , bijvoorbeeld voor elke seconde of elk jaar. Voor de groei van een niet al te grote populatie is het prima om een discreet model te gebruiken.

3 Een hertenpopulatie

We beschouwen een populatie herten op een groot landgoed. We proberen een discreet model op te stellen voor de populatiegrootte met als tijdstap een jaar. Het aantal herten aan het einde van jaar n noemen we N_n . We bekommeren ons er niet om dat N_n mogelijk niet geheel is, we kunnen N_n zien als de verwachtingswaarde van de grootte.

Een heel eenvoudige mogelijkheid is de discrete versie van exponentiële groei: $N_{n+1} = N_n + gN_n - sN_n = (1 + g - s)N_n$ voor constanten g en s , de geboorte- en sterftfactor. Dit model gaat ervan uit dat elk jaar een fractie s van het aantal herten sterft en een fractie g geboren wordt. Als $1 + g - s < 1$, ofwel $g < s$, dan sterft de populatie uit, als $g = s$ dan is het aantal herten constant. Als $g > s$ groeit de populatie onbeperkt, en bovendien explosief: $N_n = (1 + g - s)^n N_0$. Dat laatste is natuurlijk niet realistisch. Daarom maken we het model wat complexer: we kiezen

$$N_{n+1} = \kappa \left(1 - \frac{N_n}{b}\right) N_n \quad (1)$$

voor nader te bepalen constanten κ en b . Deze recursie beschrijft *logistische groei* met logist κ en verzadigingswaarde b . We kunnen b zien als de maximale populatiegrootte. De groeisnelheid is nu niet meer alleen afhankelijk van de populatiegrootte, maar ook van het verschil tussen de huidige en de maximale grootte. Er staat een grotere rem op de groei naarmate de populatie groter wordt. We willen κ en b zo kiezen dat N_n nooit groter kan worden dan b , want anders zou $N_{n+1} < 0$.

3.1 De populatie in rust

We nemen aan dat $b = 1000$ voor de populatie in ons landgoed. We vereenvoudigen de berekeningen door de variabele $x_n := N_n/1000$ in te voeren. Uit (1) volgt

$$x_{n+1} = \frac{N_{n+1}}{1000} = \frac{\kappa(1 - N_n/1000)N_n}{1000} = \kappa \frac{N_n}{1000} \left(1 - \frac{N_n}{1000}\right) = \kappa x_n (1 - x_n),$$

zodat de recursie bepaald wordt door

$$x_{n+1} = \kappa x_n (1 - x_n). \quad (2)$$

We bepalen eerst een aantal intrinsieke eigenschappen van de recursie (2) zelf, zonder te denken aan populatiegroei. Ten eerste merken we op: als $0 \leq \kappa \leq 4$, en $x_0 \in [0, 1]$, dan is $x_n \in [0, 1]$ voor alle $n \in \mathbb{N}$. Dit kunnen we gemakkelijk met inductie inzien. Voor $\kappa = 0$ is het duidelijk, want dan is $x_n = 0$ voor alle $n > 0$. Stel dus dat $\kappa > 0$. Er geldt dat $x_{n+1} = f(x_n)$, met $f(y) = \kappa y(1 - y) = \kappa(-y^2 + y)$. Omdat $[0, 1]$ een gesloten interval is en f continu is, neemt f een maximum en een minimum aan op dit interval, en deze extrema worden bereikt op de rand ($y = 0$ of $y = 1$) of als $f'(y) = 0$. De afgeleide $f'(y) = \kappa(-2y + 1)$ is nul precies dan als $y = \frac{1}{2}$. De mogelijke extreme waarden van f

zijn dus $f(0) = 0$, $f(\frac{1}{2}) = \frac{1}{4}\kappa$ en $f(1) = 0$. We concluderen dat het maximum van f op $[0, 1]$ gelijk is aan $\frac{1}{4}\kappa$, en het minimum aan 0. Dus als $0 \leq \kappa \leq 4$, dan beeldt f het interval $[0, 1]$ naar zichzelf af, dus als $x_k \in [0, 1]$ dan is ook $x_{k+1} \in [0, 1]$.

We bepalen de dekpunten van (2) voor elke waarde van κ met $0 \leq \kappa \leq 4$, en gaan na of ze stabiel zijn. Omdat $x_{n+1} = f(x_n)$, komt het zoeken naar dekpunten op hetzelfde neer als het bepalen van de oplossingen van $f(y) = y$. We lossen dus de vergelijking $\kappa(-y^2 + y) = y$ op, ofwel

$$\kappa^2 + (1 - \kappa)y = 0.$$

Dit kunnen we schrijven als $y(\kappa y + 1 - \kappa) = 0$, met als oplossing

$$y = 0 \quad \text{of} \quad y = \frac{\kappa - 1}{\kappa} \quad (\kappa \neq 0).$$

Dit zijn dus de dekpunten van f . Als $\kappa = 0$, dan is 0 het enige dekpunt, want in dat geval is $f(y) = 0y(1 - y) = 0$ voor alle y . Als $\kappa = 1$ vallen de twee dekpunten samen.

Nu gaan we de stabiliteit van de dekpunten na. Uit Stelling 1.2.2 van [1] volgt dat, als we voor het domein V van f heel \mathbb{R} nemen,¹ een dekpunt p stabiel is als $|f'(p)| < 1$ en instabiel als $|f'(p)| > 1$. Omdat $|f'(0)| = |\kappa(-2 \cdot 0 + 1)| = |\kappa|$, is het dekpunt 0 stabiel als $0 \leq \kappa < 1$ en instabiel als $1 < \kappa \leq 4$. Als $\kappa = 1$ geeft de stelling geen uitsluitel over de stabiliteit.

Verder geldt dat

$$\left|f'\left(\frac{\kappa - 1}{\kappa}\right)\right| = \left|\kappa\left(-2\frac{\kappa - 1}{\kappa} + 1\right)\right| = \left|-2(\kappa - 1) + \kappa\right| = \left|-\kappa + 2\right|.$$

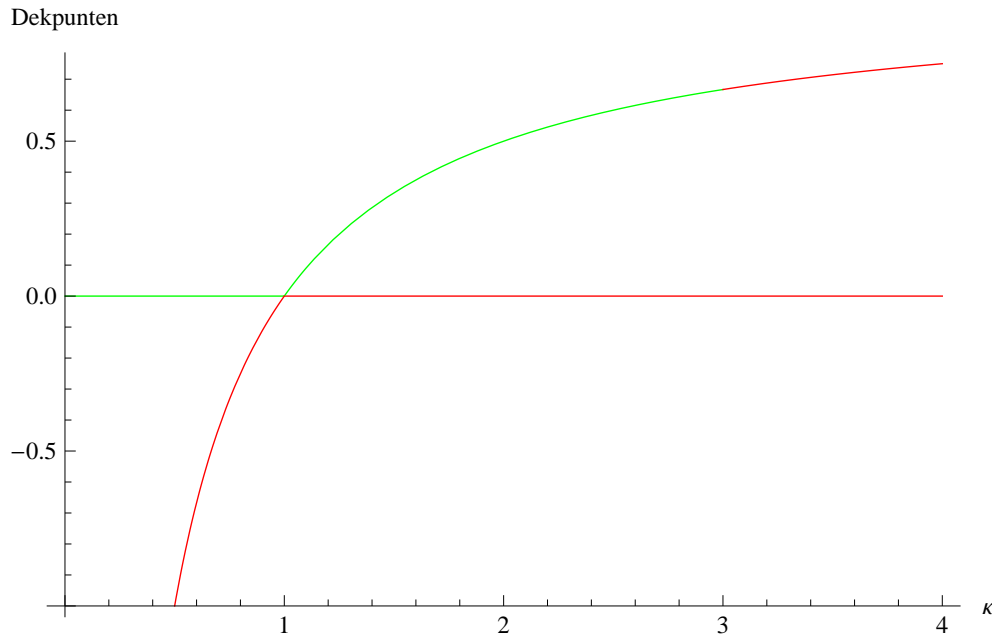
Het dekpunt $(\kappa - 1)/\kappa$ is dus stabiel als $-1 < -\kappa + 2 < 1$, ofwel, als $-3 < -\kappa < -1$, ofwel, als $\kappa \in]1, 3[$. Het is instabiel als $\kappa \in]0, 1[$ of $\kappa \in]3, 4]$. Als $\kappa = 1$ of $\kappa = 3$ geeft Stelling 1.2.2 geen uitsluitel.

In Figuur 1 zijn de dekpunten geplot voor $\kappa \in [0, 4]$.² De kromme lijn hoort bij het dekpunt $(\kappa - 1)/\kappa$ voor $\kappa \neq 0$, de horizontale lijn bij het dekpunt $\kappa = 0$. De dekpunten in het groene gebied zijn stabiel, die in het rode gebied niet. Van de dekpunten op de grenzen van groen en rood weten we niet of ze stabiel zijn. Het gebied van de kromme lijn onder de x -as hadden we ook weg kunnen laten, want we zijn alleen geïnteresseerd in dekpunten tussen 0 en 1. Immers, als $\kappa \in [0, 4]$ en $x_0 \in [0, 1]$ dan is $x_n \in [0, 1]$ voor alle n .

We concluderen dat er voor $0 \leq \kappa \leq 3$ precies 1 stabiel dekpunt is (behalve misschien voor $\kappa = 1$ of $\kappa = 3$, waar er 0 of 1 stabiele dekpunten zijn), en dat er voor $3 < \kappa \leq 4$ geen stabiel dekpunt is. Voor elke $\kappa \in [0, 4]$ zijn er twee verschillende dekpunten, behalve voor $\kappa = 0$ en $\kappa = 1$ waar 0 het enige dekpunt is.

¹Als we $V = [0, 1]$ nemen, wat op het eerste gezicht logischer lijkt, krijgen we problemen omdat 0 dan geen inwendig punt van V is. Verder is duidelijk dat voldaan is aan de voorwaarde dat f differentieerbaar is in zijn dekpunten, hij is immers differentieerbaar op heel \mathbb{R} .

²De figuren in dit verslag zijn gemaakt met *Mathematica* [2].



Figuur 1: De dekpunten en hun stabiliteit voor $\kappa \in [0, 4]$. De kromme heeft een verticale asymptoot bij $\kappa = 0$. De ligging van de stabiele dekpunten komt overeen met wat gesuggereerd wordt door de simulatie afgebeeld op pagina 14 van [1].

We keren weer terug naar onze hertenpopulatie. Stel dat gegeven is dat κ gelijk is aan $\frac{3}{2}$. Er zijn dus twee dekpunten, namelijk 0 en $(\kappa - 1)/\kappa = \frac{1/2}{3/2} = \frac{1}{3}$, en daarvan is alleen $\frac{1}{3}$ stabiel. Dit betekent dat als de grootte van de hertenpopulatie eenmaal in de buurt is van $1000/3$, de populatiegrootte rond deze waarde zal blijven schommelen, als ons model redelijk klopt.

3.2 De populatie onder druk van jacht

We gaan het model nu uitbreiden. De eigenaar van het landgoed jaagt namelijk op herten, en is van plan om jaarlijks J herten af te schieten, voor een nader te bepalen constante J . De constanten $\kappa = \frac{3}{2}$ en $b = 1000$ blijven gelijk, dus ons nieuwe model wordt

$$N_{n+1} = \frac{3}{2}N_n\left(1 - \frac{N_n}{1000}\right) - J. \quad (3)$$

We hebben nu

$$\begin{aligned} x_{n+1} &= \frac{N_{n+1}}{1000} = \frac{\frac{3}{2}N_n\left(1 - \frac{N_n}{1000}\right) - J}{1000} = \frac{3}{2} \frac{N_n}{1000} \left(1 - \frac{N_n}{1000}\right) - \frac{J}{1000} \\ &= \frac{3}{2}x_n(1 - x_n) - c, \end{aligned}$$

waarbij $c := J/1000$. Nu is dus $x_{n+1} = g(x_n)$ waarbij

$$g(y) = \frac{3}{2}y(1-y) - c. \quad (4)$$

3.2.1 Benodigd aantal slachtoffers bij gewenst dekpunt

De eigenaar van het landgoed wil een constant aantal van 200 herten op zijn landgoed. Hij wil dus J zo kiezen dat $N_{n+1} = 200$ als $N_n = 200$, ofwel dat $x_{n+1} = \frac{1}{5}$ als $x_n = \frac{1}{5}$. Met andere woorden, we willen dat $\frac{1}{5}$ dekpunt is van g , en omdat het model natuurlijk geen exacte weergave van de werkelijkheid is, moet het een stabiel dekpunt zijn om een ‘catastrofe’ te voorkomen bij kleine afwijkingen.

De dekpunten van g zijn de $y \in \mathbb{R}$ waarvoor $g(y) = y$, ofwel

$$\begin{aligned} y &= \frac{3}{2}y(1-y) - c; \\ y &= -\frac{3}{2}y^2 + \frac{3}{2}y - c; \\ \frac{3}{2}y^2 - \frac{1}{2}y + c &= 0; \\ 3y^2 - y + 2c &= 0; \end{aligned} \quad (5)$$

$$y = \frac{1 \pm \sqrt{1 - 24c}}{6}. \quad (6)$$

Omdat we alleen reële dekpunten beschouwen, zien we dat er geen dekpunt is als $1 - 24c < 0$ ofwel $c > \frac{1}{24}$, één dekpunt, namelijk $\frac{1}{6}$ als $c = \frac{1}{24}$, en twee verschillende dekpunten als $c < \frac{1}{24}$. Uit vergelijking (5) zien we ook dat y een dekpunt is van g dan en slechts dan als

$$c = \frac{1}{2}y - \frac{3}{2}y^2. \quad (7)$$

We willen dat $\frac{1}{5}$ een dekpunt is van g , dit is dus het geval precies dan als

$$c = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{5} - \frac{3}{2} \cdot \frac{1}{25} = \frac{1}{10} - \frac{3}{50} = \frac{5-3}{50} = \frac{1}{25}.$$

De eigenaar moet dus, als het aantal herten eenmaal 200 is, jaarlijks $J = 1000c = 1000/25 = 40$ herten afschieten om het jaar daarop weer (ongeveer) 200 herten te hebben. Of dit dekpunt, als J constant op 40 gehouden wordt, stabiel is, weten we nog niet. Er geldt dat

$$g(y) = \frac{3}{2}y(1-y) - c = -\frac{3}{2}y^2 + \frac{3}{2}y - c,$$

dus

$$g'(y) = -3y + \frac{3}{2}. \quad (8)$$

Voor het dekpunt $\frac{1}{5}$ van g voor $c = \frac{1}{25}$ geldt

$$|g'(\frac{1}{5})| = |-\frac{3}{5} + \frac{3}{2}| = |\frac{-6+15}{10}| = |\frac{9}{10}| = \frac{9}{10} < 1,$$

dus volgens Stelling 1.2.2 van [1] is dit dekpunt stabiel.

Stel nu dat de eigenaar van het landgoed een constant aantal van 100 in plaats van 200 herten op zijn landgoed wil. We willen dus dat $x_{n+1} = x_n$ als $x_n = \frac{1}{10}$, ofwel, dat $\frac{1}{10}$ dekpunt is van g . Van vergelijking (7) weten we dat dit een dekpunt is precies dan als

$$c = \frac{1}{2} \cdot \frac{1}{10} - \frac{3}{2} \cdot \frac{1}{100} = \frac{1}{20} - \frac{3}{200} = \frac{10-3}{200} = \frac{7}{200}.$$

Dat betekent dat er jaarlijks $J = 1000c = 7 \cdot \frac{1000}{200} = 35$ herten moeten worden afgeschoten. Is het dekpunt stabiel? Uit (8) volgt dat

$$|g'(\frac{1}{10})| = |-\frac{3}{10} + \frac{3}{2}| = |\frac{-3+15}{10}| = |\frac{12}{10}| = \frac{6}{5} > 1,$$

dus volgens Stelling 1.2.2 van [1] is het dekpunt niet stabiel. In de praktijk zal het dus niet mogelijk zijn om de populatiegrootte constant rond de 100 te houden zonder het aantal ‘slachtoffers’ per jaar te variëren.

3.2.2 Verband tussen aantal slachtoffers en dekpunten

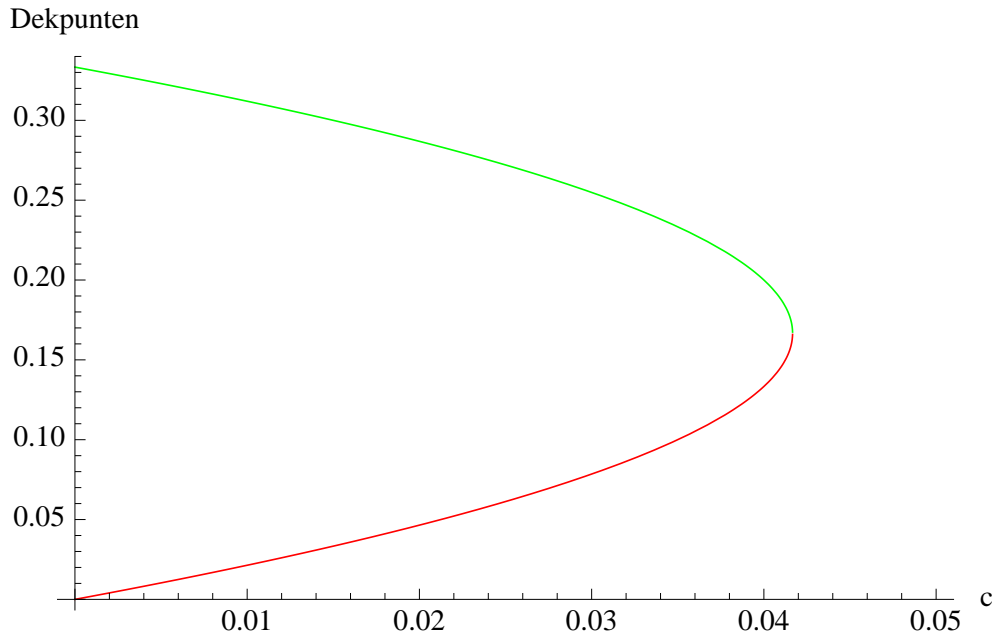
We weten dat de dekpunten van g gegeven worden door (6), en dat het aantal verschillende dekpunten gelijk is aan 0, 1 en 2 voor respectievelijk $c > \frac{1}{24}$, $c = \frac{1}{24}$ en $c \in [0, \frac{1}{24}]$. We gaan nu onderzoeken welke hiervan stabiel zijn. Als y een dekpunt is van g , weten we van Stelling 1.2.2 en vergelijking (8) dat het stabiel is als $|-3y + \frac{3}{2}| < 1$, ofwel,

$$\begin{aligned} -1 &< -3y + \frac{3}{2} < 1; \\ -\frac{5}{2} &< -3y < -\frac{1}{2}; \\ \frac{1}{6} &< 3y < \frac{5}{2}; \\ \frac{1}{6} &< y < \frac{5}{6}. \end{aligned}$$

Op dezelfde manier zien we dat $|-3y + \frac{3}{2}| > 1$ precies dan als $y < \frac{1}{6}$ of $y > \frac{5}{6}$, in dat geval is y instabiel, en dat $|-3y + \frac{3}{2}| = 1$ precies dan als $y = \frac{1}{6}$ of $y = \frac{5}{6}$, dan weten we niet of het stabiel of instabiel is.

Nu is het makkelijk om het verband tussen c en de stabiliteit van de dekpunten te zien. Volgens (6) zijn de dekpunten bij c (voor $0 \leq c \leq \frac{1}{24}$) namelijk precies de getallen $\frac{1}{6} \pm \frac{1}{6}\sqrt{1-24c}$, en als $0 \leq c < \frac{1}{24}$ is het duidelijk dat de een in $]\frac{1}{6}, \frac{1}{3}]$ ligt en de ander kleiner is dan $\frac{1}{6}$. Dus $\frac{1}{6} + \frac{1}{6}\sqrt{1-24c}$ is stabiel en $\frac{1}{6} - \frac{1}{6}\sqrt{1-24c}$ instabiel. Als $c = \frac{1}{24}$ is het enige dekpunt $\frac{1}{6}$, en we weten niet of het stabiel of instabiel is.

In Figuur 2 zijn de dekpunten van g uitgezet tegen c . De dekpunten in het groene gebied zijn stabiel, die in het rode gebied instabiel. Van het dekpunt $\frac{1}{6}$ bij $c = \frac{1}{24}$, dat op de grens van het groene en rode gebied ligt, is ons onbekend of het stabiel is.



Figuur 2: De dekpunten van g en hun stabiliteit voor $c \in [0, \frac{1}{20}]$.

4 Conclusie

Een model dat vaak gebruikt wordt voor het verloop van een populatiegrootte N in de tijd is dat van logistische groei, die beschreven wordt door de recursie $N_{n+1} = \kappa N_n (1 - \frac{1}{M} N_n)$ voor constanten $0 \leq \kappa \leq 4$ en $M > 0$. De voorwaarde $\kappa \in [0, 4]$ is nodig om te zorgen dat de populatiegrootte tussen 0 en M blijft. Als bovendien $\kappa < 3$, wat in praktische situaties vrijwel altijd het geval is, is er een stabiel dekpunt.³

Door herschaling kunnen we M elimineren, ofwel $M = 1$ stellen. De functie x_n die we dan bestuderen is de verhouding tussen populatiegrootte en maximale grootte. In Figuur 1 worden de dekpunten bij $M = 1$ uitgezet tegen de waarden van κ , waarbij de stabiele dekpunten groen zijn gekleurd. In het geval dat wij bestuderen is $\kappa = \frac{3}{2}$, en is $(\kappa - 1)/\kappa = \frac{1}{3}$ het stabiele dekpunt.

We kunnen het model uitbreiden door te stellen dat er jaarlijks J herten worden afgeschoten door van de formule voor N_{n+1} nog eens J af te trekken. Als we een dekpunt $y \in [0, 1]$ van x_n op het oog hebben, kunnen we een J vinden zodat de recursie deze y als dekpunt heeft. Als $y \in [0, \frac{1}{3}[$ is $J > 0$, met andere woorden, er worden daadwerkelijk herten afgeschoten in plaats van erbij gezet. Als $y \in]\frac{1}{6}, \frac{5}{6}[$ is het dekpunt stabiel. Omgekeerd kunnen we voor elke $c = J/M$ bepalen welke dekpunten er zijn en welke stabiel zijn. Het blijkt dat er voor $c \in [0, \frac{1}{24}[$ twee dekpunten zijn, een stabiele en een instabiele.

³Een mogelijke uitzondering is $\kappa = 1$, maar vermoedelijk is het dekpunt hier ook stabiel, dat wordt in elk geval gesuggereerd door de simulatie van de figuur op pagina 14 van [1].

Voor $c > \frac{1}{24}$ zijn er geen dekpunten. In Figuur 2 worden de dekpunten uitgezet tegen c , waarbij de stabiele dekpunten groen zijn.

Referenties

- [1] Frits Beukers, *Modellen en Simulatie*, dictaat 2012
- [2] Wolfram Mathematica 7: <http://www.wolfram.com/mathematica>