Utrecht, 26 april 2013

Modellen en Simulatie
Populatiegroei

Gerard Sleijpen

Universiteit Utrecht
Department of Mathematics

http://www.staff.science.uu.nl/~sleij101/

Program

- Populatie groei van één soort, recursies
- Evenwichtspunten
- Periodieke banen
- Bifurcatie
- Chaos
- Catastrofe

N_n: aantal individuen eind tijdvak n.

Aanname [Malthus, 1798]: In ieder tijdvak: fractie s sterft, fractie g geboren

Model. $N_{n+1} = N_n + g\,N_n - s\,N_n = \kappa\,N_n$
met $\kappa = 1 + g - s$, κ is de **groeicoëfficiënt**

Oplossing. $N_n = (1 + g - s)^n\,N_0 = \kappa^n\,N_0$:
de groei is **exponentiëel**

Wat gebeurt er op den duur ($n \to \infty$)?

$$\begin{array}{|rcll|}\hline \kappa > 1 & \Rightarrow & N_n \to \infty & \text{voor } n \to \infty \\ 0 \le \kappa < 1 & \Rightarrow & N_n \to 0 & \text{voor } n \to \infty \\ \hline \end{array}$$
$$\kappa = 1 \quad \Rightarrow \quad N_n = N_0 \quad \text{alle} \quad n$$

Bezwaren tegen het Malthus model

- groeicoëfficiënt kan afhangen van N_n,
- groeicoëfficiënt kan afhangen van n,
- groeicoëfficiënt kan afhangen van N_n, $N_{n-1}, \ldots$
- groeicoëfficiënt kan beïnvloed worden door andere soorten,
- veranderingen kunnen optreden op elk tijdstip (tijdsvakgedachte niet houdbaar)
- groei kan plaats afhankelijk zijn

⋮

Modificaties

(groeicoëfficiënt hangt af van N_n)

Aanname:
De groeicoëfficiënt daalt als N_n groeit.

Model [Verhulst, 1840]:

$$N_{n+1} = \kappa_0 \left(1 - \frac{N_n}{N}\right) N_n - J$$

Model [Hassel, Lawton, May, 1976]:

$$N_{n+1} = \frac{\kappa_0}{\left(1 + \frac{N_n}{N}\right)^c} N_n$$

met κ_0, N en c bekende positieve constanten
(die experimenteel bepaald zijn).

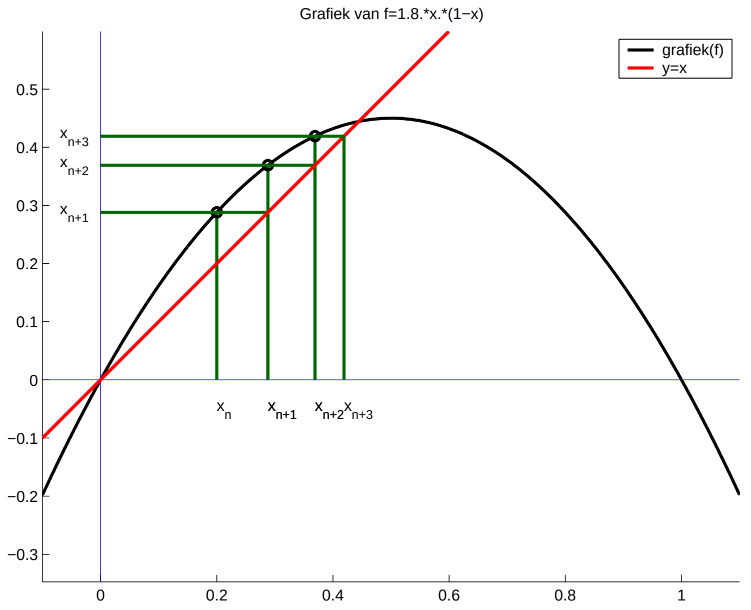
Analyse

Schaal. $x_n \equiv \frac{N_n}{N}$.

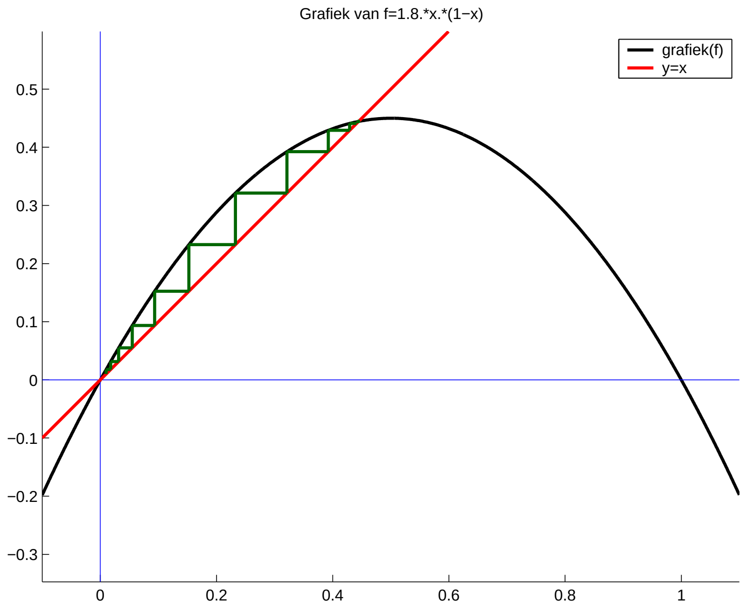
Dan $\boxed{x_{n+1} = f(x_n)}$ met

- Malthus: $f(x) = \kappa\, x$
- Verhulst: $f(x) = \kappa_0\,(1 - x)\, x - b$ met $b \equiv J/N$.
- Hassel, Lawton, May: $f(x) = \dfrac{\kappa_0}{(1 + x)^c}\, x$.
- Ricker: $f(x) = \kappa_0\, e^{-x}\, x$.

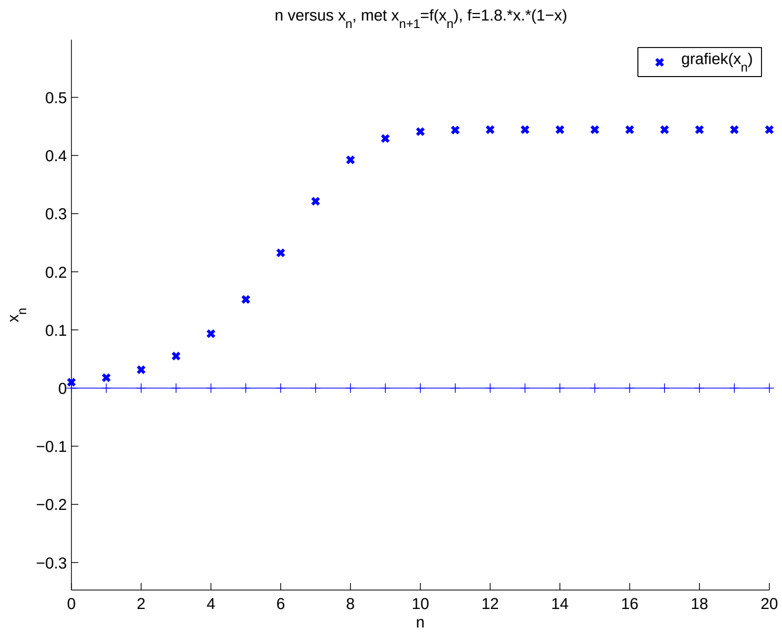
Grafische analyse



Grafische analyse



Logistische groei



Terminologie

Voor **beginwaarde** x_0 is $(x_0, x_1, x_2, \ldots)$ een **baan**

van de **recursie** als $\boxed{x_{n+1} = f(x_n) \quad \text{alle} \quad n}$

De baan is in **evenwicht** als $x_0 = x_1 = x_2 = \ldots$

$\Leftrightarrow \quad x_0 = \alpha$ met α het **evenwichtspunt**: $\alpha = f(\alpha)$.

De baan is op **den duur bijna** in evenwicht als

$x_n \to \alpha$ voor $n \to \infty$ met α het evenwichtspunt

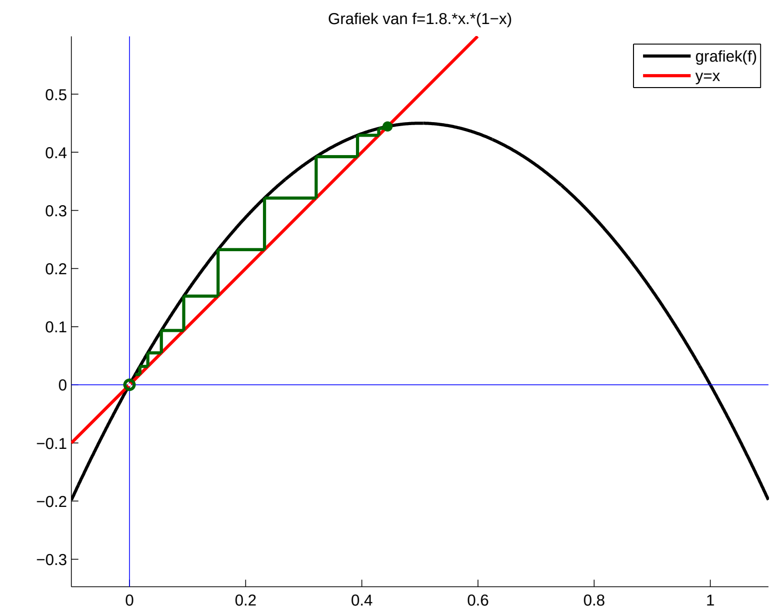
Het evenwicht(spunt α) is **stabiel (Lyapunov)** als

1) $x_n \to \alpha \quad (n \to \infty)$ voor alle $x_0 \approx \alpha$ (**attractief**) en

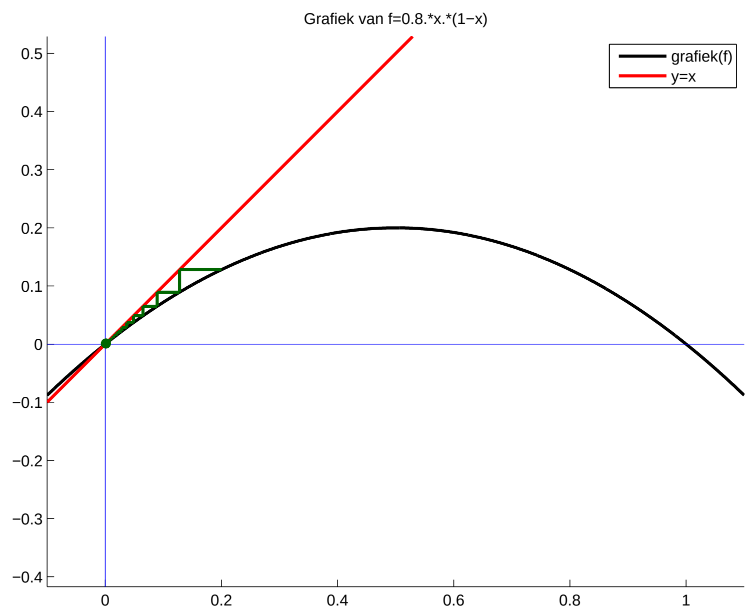
2) $x_n \approx \alpha$ voor alle n voor alle $x_0 \approx \alpha$.

Anders is het evenwicht **instabiel**.

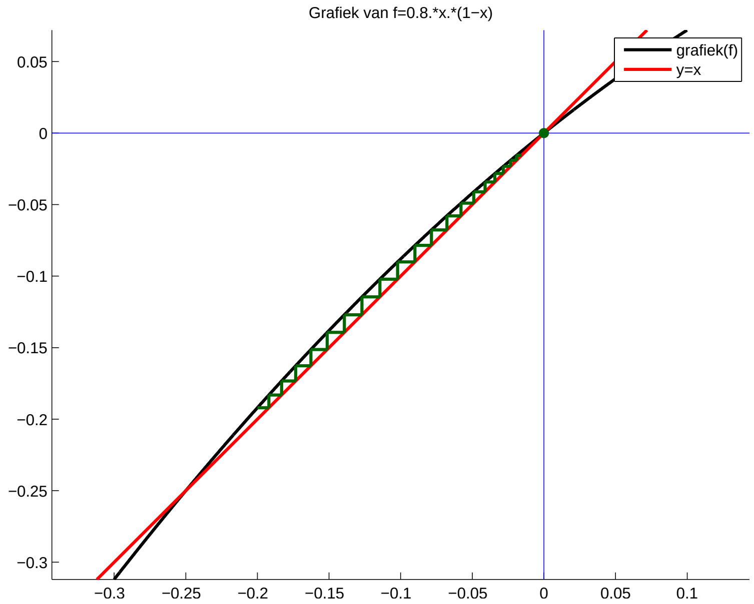
Grafische analyse



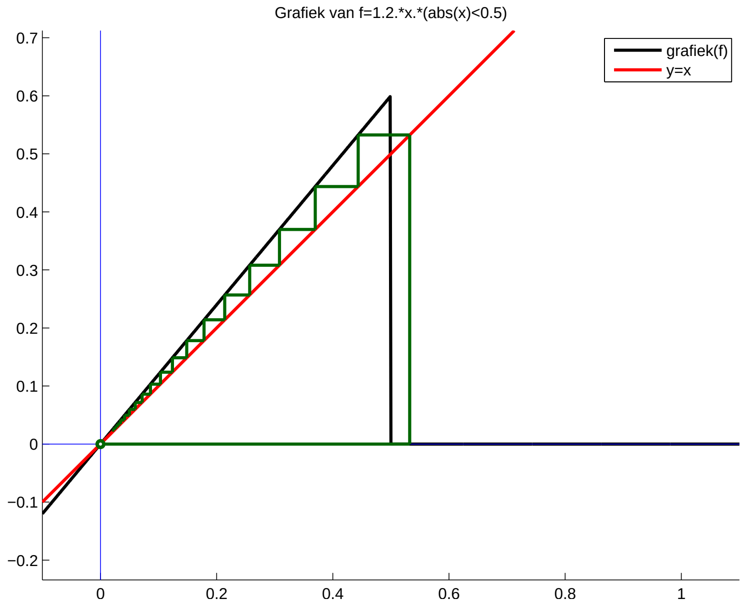
Grafische analyse



Grafische analyse



$x_0 \approx \alpha \;\; \Rightarrow x_n \to \alpha \; (n \to \infty)$. Echter $x_0 \approx \alpha \not\Rightarrow x_n \approx \alpha$



Relevant

Let op: niet alle resultaten die wiskundig relevant zijn, hoeven in het toepassingsgebied relevant te zijn.

Als $x_{n+1} = f(x_n)$ de groei van een populatie in de biologie modelleert (x_n aantal individuen in jaar n), dan $x_n \geq 0$.

Stelling. $I = [a, b] \subset \mathbb{R}$.

$f : I \to I$ continu differentieerbaar, $f(\alpha) = \alpha \in (a, b)$.

Het evenwicht is stabiel als $|f'(\alpha)| < 1$

instabiel als $|f'(\alpha)| > 1$.

Stelling. $I = [a,b] \subset \mathbb{R}$.

$f : I \to I$ continu differentieerbaar, $f(\alpha) = \alpha \in (a,b)$.

Het evenwicht is stabiel als $|f'(\alpha)| < 1$
instabiel als $|f'(\alpha)| > 1$.

Het geval $|f'(\alpha)| = 1$ vereist nadere analyse.

Bewijs. Lineariseer rond α:

$x_n = \alpha + \varepsilon_n$ dan

$$\begin{aligned} \varepsilon_{n+1} &= x_{n+1} - \alpha = f(x_n) - \alpha \\ &= f(\alpha + \varepsilon_n) - \alpha \\ &= f(\alpha) + \varepsilon_n f'(\xi) - \alpha \\ &= f'(\xi)\,\varepsilon_n \qquad \text{zekere } \xi \text{ tussen } \alpha \text{ en } x_n \end{aligned}$$

Voorbeeld. $x_{n+1} = f(x_n)$ met $f(x) \equiv \kappa_0\,(1-x)\,x$:

Evenwicht.

$$\alpha = \kappa_0(1-\alpha)\alpha \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} \alpha = 0 & \text{of} \\ \alpha = \frac{\kappa_0 - 1}{\kappa_0}. \end{cases}$$

Er is 'n evenwicht $> 0 \quad \Leftrightarrow \quad \kappa_0 > 1$.

Stabiliteit.

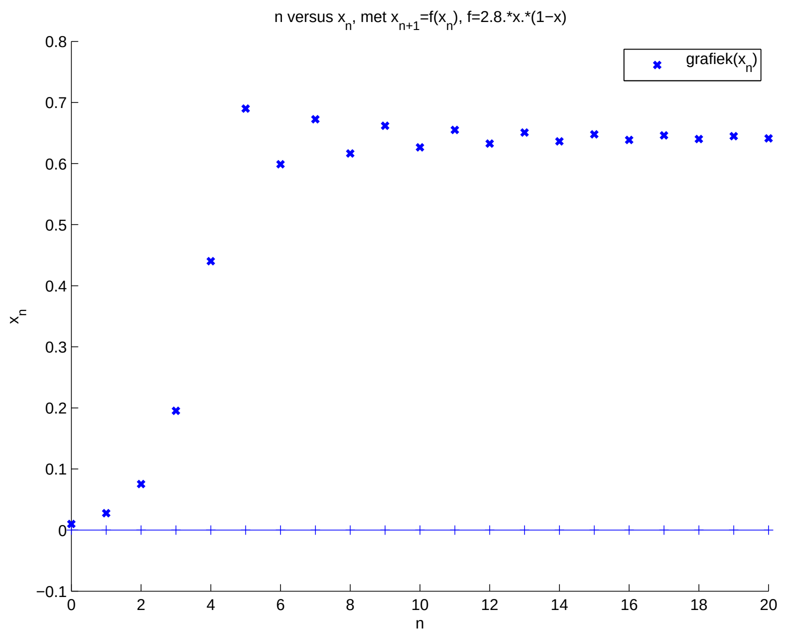
0 *stabiel evenwicht* (**uitsterven**) *als* $\kappa_0 < 1$.

Positief evenwicht stabiel (**logistische groei**)
als $1 < \kappa_0 < 3$.

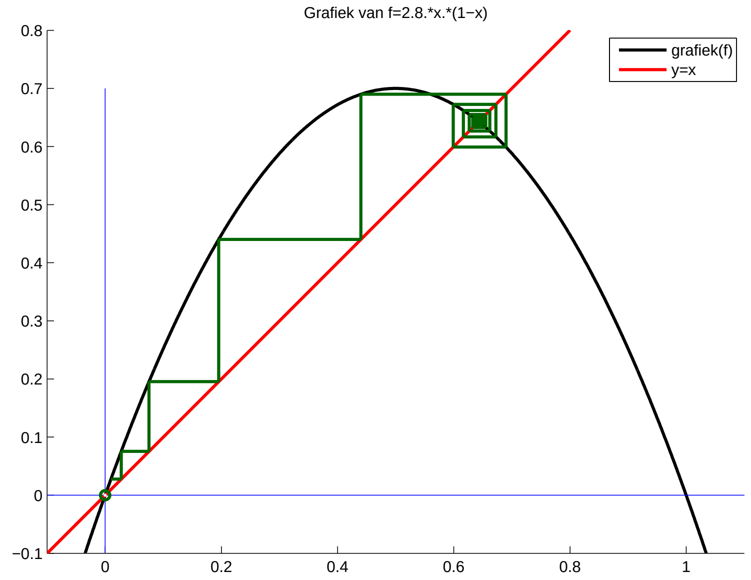
Bewijs.

$$f'(\alpha) = \kappa_0(1 - 2\alpha), \qquad f'\left(\frac{\kappa_0 - 1}{\kappa_0}\right) = 2 - \kappa_0$$

Grafische analyse



Grafische analyse



Voorbeeld. $x_{n+1} = f(x_n)$ met $f(x) \equiv \kappa_0 \,(1-x)\, x$:

Evenwicht.

$$\alpha = \kappa_0(1-\alpha)\alpha \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} \alpha = 0 \quad \text{of} \\ \alpha = \frac{\kappa_0 - 1}{\kappa_0}. \end{cases}$$

Er is 'n evenwicht $> 0 \quad \Leftrightarrow \quad \kappa_0 > 1$.

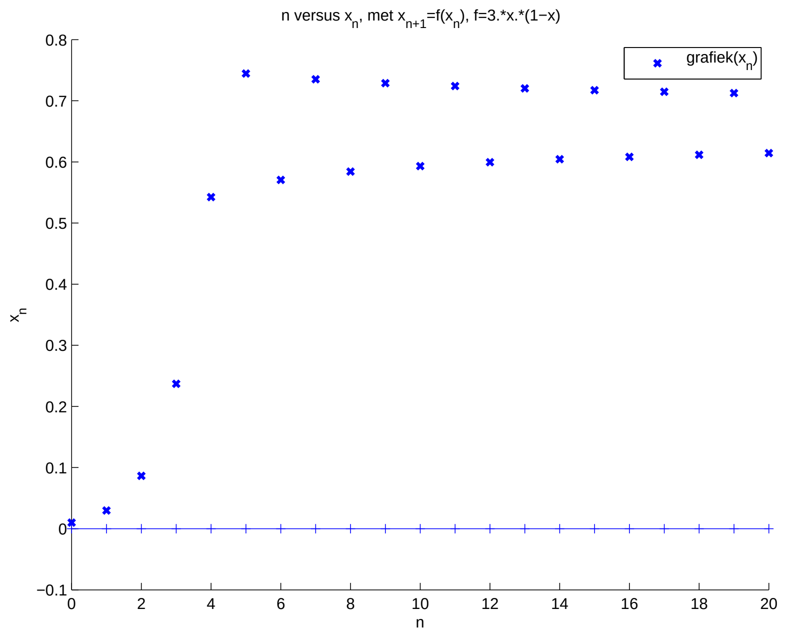
Stabiliteit.

0 *stabiel evenwicht* (**uitsterven**) *als* $\kappa_0 < 1$.

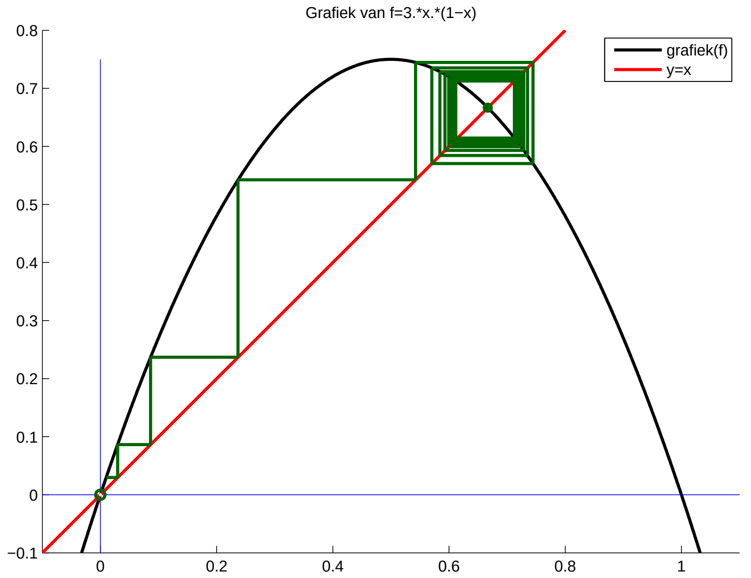
Positief evenwicht stabiel (**logistische groei**) *als* $1 < \kappa_0 < 3$.

Wat als $\kappa_0 \approx 1$ of als $\kappa_0 \approx 3$, of $\kappa_0 = 3.2$?

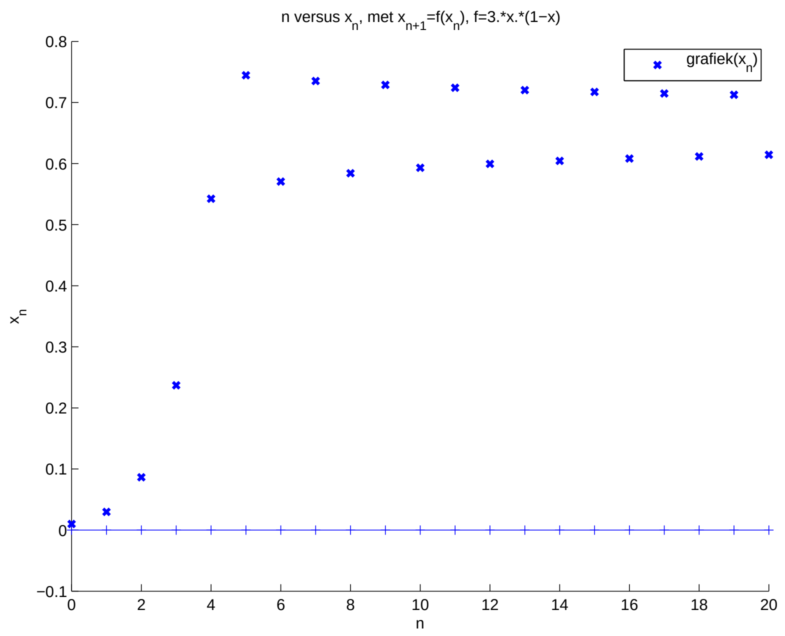
Grafische analyse



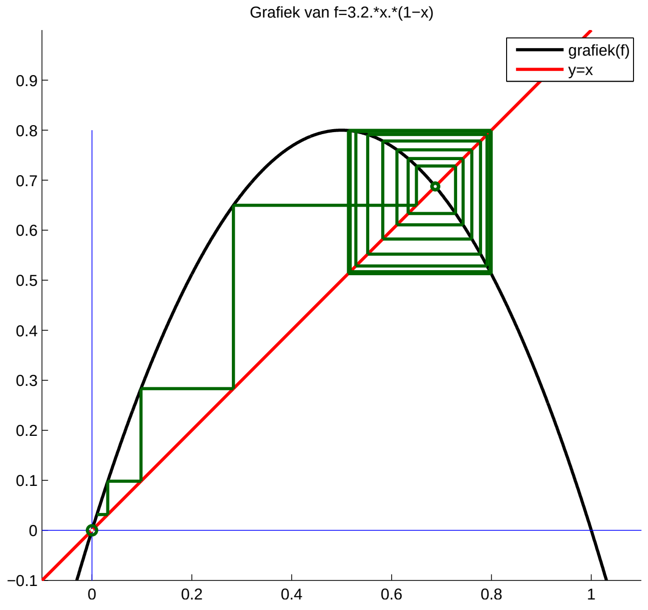
Grafische analyse



Grafische analyse



Grafische analyse



Voorbeeld. $x_{n+1} = f(x_n)$ met $f(x) \equiv \kappa_0 \,(1-x)\, x$:

Evenwicht.

$$\alpha = \kappa_0(1-\alpha)\alpha \quad \Leftrightarrow \quad \begin{cases} \alpha = 0 \quad \text{of} \\ \alpha = \frac{\kappa_0 - 1}{\kappa_0}. \end{cases}$$

Er is 'n evenwicht $> 0 \quad \Leftrightarrow \quad \kappa_0 > 1$.

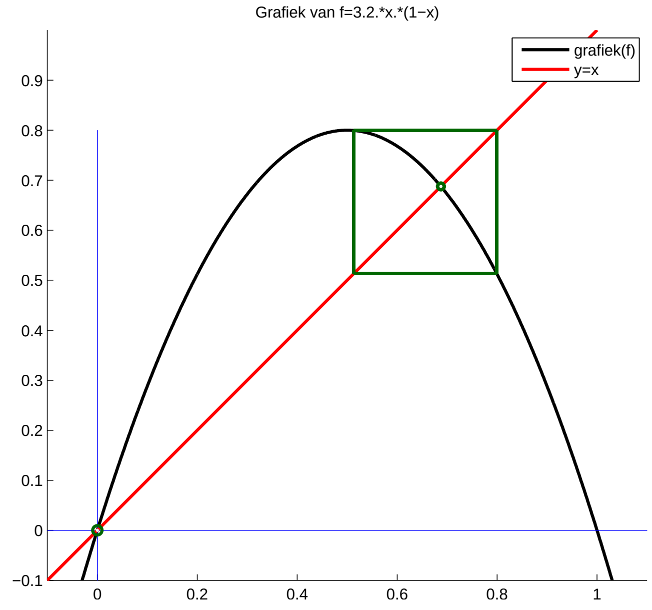
$\kappa_0 = 3.2$. Evenwicht > 0 is instabiel.

Experimenteel.

De baan (x_n) *wordt op den duur bijna 2-periodiek.*

Deze 2-periodieke baan lijkt stabiel te zijn.

Grafische analyse



Baan (x_n) is **2-periodiek** als $x_0 = x_2 = x_4 = \ldots$
$x_1 = x_3 = x_5 = \ldots,\ x_0 \neq x_1$

Schrijf $\alpha = x_0$ en $\beta = x_1$ en stel dat $\alpha \neq \beta$.

Baan is 2-periodiek $\Leftrightarrow$ $\beta = f(\alpha)$ & $\alpha = f(\beta)$

$\Leftrightarrow$ baan (x_{2n}) is in evenwicht m.b.t. $f \circ f$ en
$\alpha = f \circ f(\alpha)$ (& $\beta = f \circ f(\beta)$).

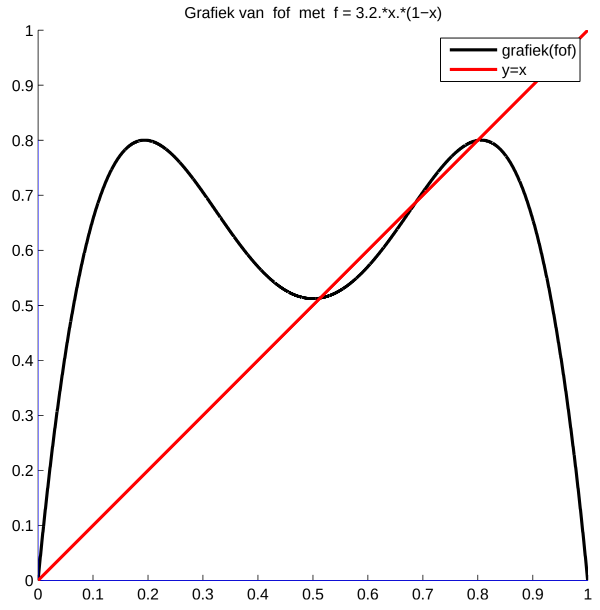
Baan is **op den duur bijna** 2-periodiek als

$$\begin{matrix} x_{2n} \to \alpha \\ x_{2n+1} \to \beta \end{matrix} \quad (n \to \infty)$$ en (α, β) vormt een 2-periodiek baan.

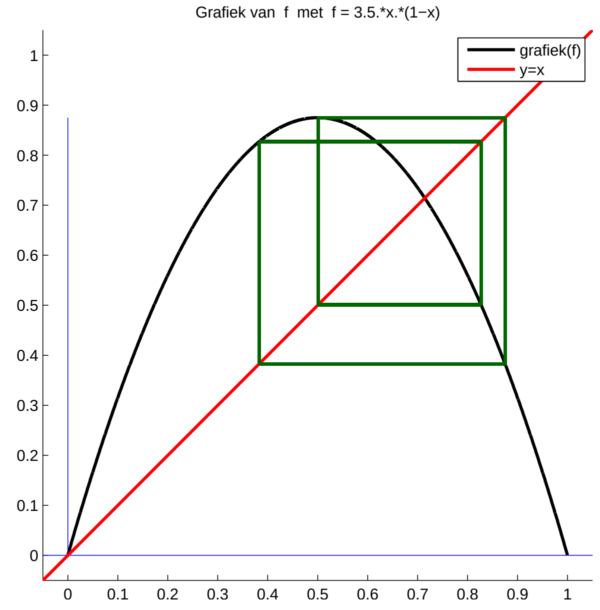
2-periodieke baan (α, β) is **stabiel** als

$\Leftrightarrow \alpha$ (& β) stabiel evenwicht $f \circ f$

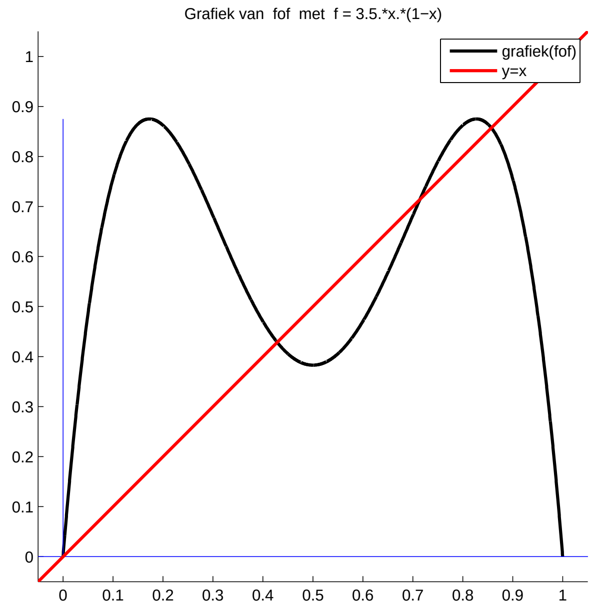
Grafische analyse



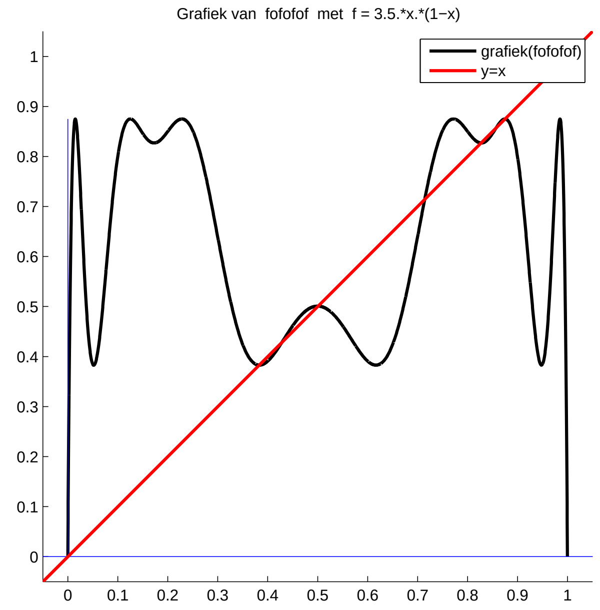
Grafische analyse



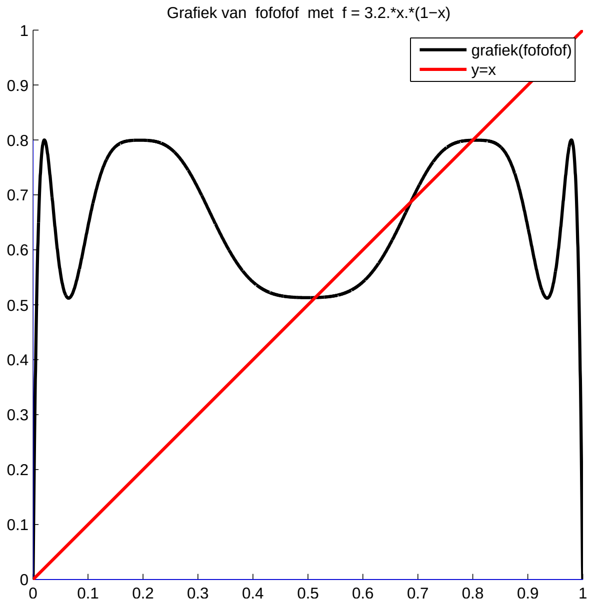
Grafische analyse



Grafische analyse



Grafische analyse



Conclusie.

Analyse techniek is toepasbaar.

Zelf soort fenomenen:

Stabiele en instabiele evenwichten
stabiele en instabiele periodieke banen

Kan je een instabiel evenwicht in de (biologische) praktijk waarnemen?

Kan je een instabiel evenwicht berekenen?

Kan je een stabiel evenwicht in de praktijk waarnemen?

Kan je een stabiel 2-periodieke baan in de praktijk waarnemen?

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

$$f(\alpha) = \alpha \qquad \Rightarrow \qquad f \circ f(\alpha) = \alpha$$

$$f(\alpha) = \beta \quad \& \quad f(\beta) = \alpha \qquad \Rightarrow \qquad \begin{array}{l} f \circ f(\alpha) = f(\beta) = \alpha \\ f \circ f(\beta) = \beta \end{array}$$

$$f(\alpha) = \beta,\ f(\beta) = \gamma,\ f(\gamma) = \delta,\ f(\delta) = \alpha$$

$$\Rightarrow \qquad \begin{array}{l} f \circ f \circ f \circ f(\alpha) = \alpha \\ f \circ f \circ f \circ f(\beta) = \beta \\ f \circ f \circ f \circ f(\gamma) = \gamma \\ f \circ f \circ f \circ f(\delta) = \delta \end{array}$$

Opmerking. $f(\alpha) = \alpha \qquad \Rightarrow \qquad |(f \circ f)'(\alpha) = |f'(\alpha)|^2$

$f(\alpha) = \beta\ \&\ f(\beta) = \alpha \qquad \Rightarrow \qquad |(f \circ f)'(\alpha) = |f'(\alpha)f'(\beta)|$

Bifurcaties

Voorbeeld. $\quad x_{n+1} = f(x_n) \quad$ met $\quad f(x) \equiv \kappa_0(1-x)x.$

Wat gebeurt als κ_0 oploopt vanaf $\kappa_0 = 0$?

Bifurcaties

Voorbeeld. $x_{n+1} = f(x_n)$ met $f(x) \equiv \kappa_0(1-x)x$.

Stabiel evenwicht verschuift

- tot zekere waarde κ_0 dan "splits" evenwicht in
stabiele 2-periodieke baan + 1 instabiel evenwicht,
- punten op stabiele 2-periodieke baan verschuiven
tot zekere waarde κ_0 dan splits deze baan in
1 stabiele 4-periodieke baan + 1 instab. 2-per. baan,
- punten op stabiele 4-periodieke baan verschuiven
tot zekere waarde κ_0 dan splits deze baan in
1 stab. 8-per. baan + 1 instab. 4-per. baan

⋮

Vanaf zekere κ_0 **chaos**.

Algemeen fenomeen.

De periode van de banen verdubbelt bij toenemende κ_0.
De banen met de lagere periode verdwijnen echter niet!

Als er een 2^ℓ-periodieke baan is,
dan is er ook een $2^{\ell-1}$-periodieke baan

De periode van de banen verdubbelt bij toenemende κ_0.
De banen met de lagere periode verdwijnen echter niet!

Als er een 2^ℓ-periodieke baan is,
dan is er ook een $2^{\ell-1}$-periodieke baan

Stelling. [Sharkovskii, 1964]
Als $f : [0,1] \to [0,1]$ continue is
en een 3-periodieke baan heeft,
dan heeft f, voor iedere $p \in \mathbb{N}$, een p-periodieke baan.

Chaos

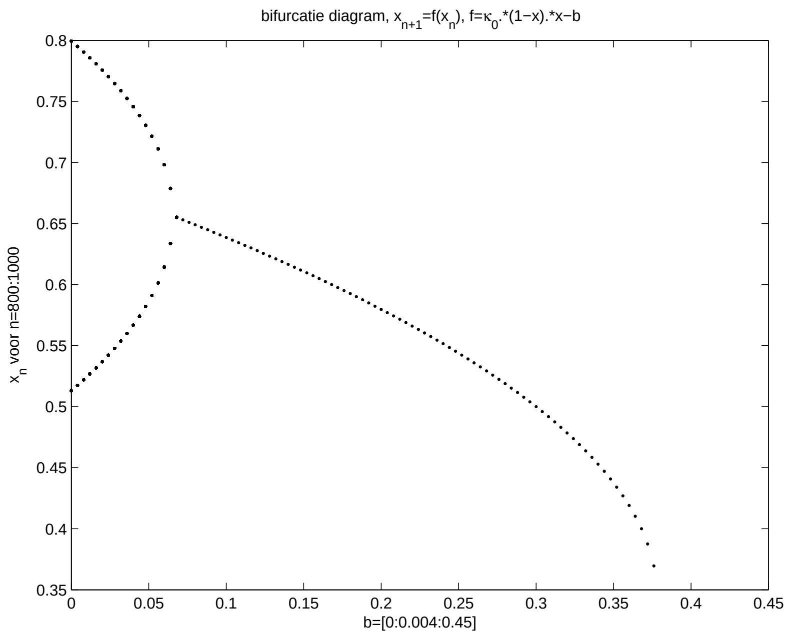
$I \subset \mathbb{R}$, $\; f : I \to I$.

Een iteratief proces $x_{n+1} = f(x_n)$ is **chaotisch** (op I) als

1) er voor iedere x_0 **kleine** verstoring zijn die op den duur tot **grote** afwijkingen leiden,
2) er in iedere buurt van iedere $x \in I$ een x_0 te vinden is waarvoor de baan (x_n) periodiek is,
3) er een baan (x_n) te vinden is die voor iedere $x \in I$ willekeurig dicht in de buurt van x komt.

Voorbeeld. $\quad x_{n+1} = 4\,(1 - x_n)x_n \quad$ op $I = [0, 1]$

Waarom chaotische verschijnselen bestuderen?



Catastrofe

Voorbeeld. $\quad x_{n+1} = 3.2\,(1 - x_n)\,x_n - b.$

Voor $b = 0$: stabiele 2-periodieke baan.

Wat gebeurt er als b oploopt vanaf $b = 0$?

- Punten op baan verschuiven en vallen vanaf zekere waarde b samen tot 1 stabiel evenwicht.
- Stabiel evenwicht verschuift en **verdwijnt** vanaf zekere waarde voor b: **catastrofe**.