

Populationsmodelle, Graphen und Matrizen

H.R. Schneebeli

TMU, 12.9.2012

Zusammenfassung

Strukturierte Bevölkerungen bestehen aus Individuen, die verschiedene zeitabhängige Zustände einnehmen können. Beispiele sind Alter, Gesundheitszustand, Zugehörigkeit zu sozialen Gruppierungen und andere. Die einfachsten mathematischen Modelle strukturierter Populationen beschreiben den Zustandswechsel in diskreten Zeitschritten mit Hilfe eines bewerteten und gerichteten Graphen oder mit einer linearen Abbildung. Potenzen nichtnegativer Matrizen und der Satz von Perron-Frobenius spielen eine zentrale Rolle bei der Anwendung des Modells. Die Untersuchung der asymptotischen Entwicklung in linearen Populationsmodellen führt auf ein Eigenwertproblem.

Stärken und Grenzen der Methode werden in einer Auswahl typischer Anwendungen erkennbar.

Voraussetzungen Grundbegriffe: Vektoren, lineare Abbildungen, Matrizen. CAS-Rechner oder eine Numeriksoftware (zB MatlabTM, Octave).

Ziele Eine Anwendung der linearen Algebra mit Praxisbezug. Modelle parametrisieren und variieren, Daten beschaffen, Ergebnisse kritisch beurteilen. Stärken und Schwächen linearer Modelle erfahren.

1 Die Entwicklung einer strukturierten Population

Populationen lassen sich genauer beschreiben als durch Angabe der Gesamtzahl. Die Auswertungen von Volkszählungen liefern strukturierte Bevölkerungsdaten. Bekannt ist die *Bevölkerungspyramide*, in welcher die Besetzung von Altersklassen meist nach Geschlechtern getrennt dargestellt wird. Solche Daten bilden eine Grundlage für eine moderne Staatsführung: die Planung der Infrastruktur, Sozialversicherungen und mehr. Ähnliche Anwendungen gibt es in der Ökologie, etwa beim Management von Wildtierbeständen oder der Planung von Schutzmassnahmen für bedrohte Arten.

Bevölkerungen lassen sich nach verschiedensten Kategorien in Gruppen einteilen, Altersklassen sind nur ein Beispiel: Wohnort, Herkunft, sozialer Status, Ethnie, Sprache sind andere. In allen diesen Fällen lassen sich Entwicklungen in der Bevölkerung ableiten, indem die Stärke der einzelnen Gruppen zu verschiedenen Zeitpunkten festgestellt wird. Dadurch werden Veränderungen und Verschiebungen zwischen den verschiedenen Gruppen erkennbar. Abstrakt gesagt: Wir haben ‘Zustände’ und ‘Zustandswechsel’, die sich in mathematischen Modellen beschreiben lassen. Lineare Abbildungen und Matrizen lassen sich in den einfachsten demografischen Modellen anwenden.



Abbildung 1: Schwäne aus zwei Altersklassen

Staaten veranlassen Volkszählungen typischerweise alle 10 Jahre. Die Auswertungen dauern etliche Jahre. Für die Zeit zwischen den Erhebungen werden *lineare Interpolationen oder Extrapolationen* benutzt. Dazu dienen die linearen Populationsmodelle mit den Daten der letzten Volkszählung. Lineare Modelle beschreiben in der Regel kurzfristig die dominanten Trends. Ihr Mangel: Sie beinhalten keine Regelmechanismen wie Rückkoppelungen oder Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Populationen.

Weitere Anwendungen gibt es in der Tierzucht oder in der Ökologie, wo allerdings die Beschaffung verlässlicher Daten zusätzliche Anforderungen stellt.

Die einfachsten linearen Modelle arbeiten mit zeitunabhängigen Parametern. In der Regel sind es Zeitmittel von Fruchtbarkeitsraten und Überlebensraten für die einzelnen Altersklassen. Die Identifikation, Schätzung oder Messung der für das Modell relevanten Größen aus Beobachtungen ist eine Herausforderung für die Statistik. Meist bleiben die im Modell benutzten Größen Schätzungen oder hypothetische Annahmen. Zu echten Anwendungen gehört, dass die Bestimmung der modellrelevanten Parameter aus Daten Teil des Problems sein sollen.

Lineare Modelle mit Matrizen für die Populationsdynamik wurden von Leslie nach 1940 entwickelt und 1945 veröffentlicht.

Matrixmodelle bieten mit Computerunterstützung schon im Gymnasium Einblicke in aktuelle Mathematikanwendungen. Sie können die Bedeutung von Eigenwerten und Eigenvektoren motivieren. Grob gesagt: In den Modellen werden geometrische Folgen verallgemeinert. Ein skalarer Wachstumsfaktor wird durch eine Matrix ersetzt, die in jedem Zeitschritt mit einem ‘Populationsvektor’ multipliziert wird. Es zeigt sich dann, dass sehr oft das asymptotische Verhalten des Wachstums durch ein gewöhnliches exponentielles Wachstum gut beschrieben wird. Beim asymptotischen Verhalten der Modellpopulation werden wir auf dem Umweg über Eigenwertprobleme auf skalare geometrische Folgen zurückkommen.

2 Beispiele

2.1 Fibonacci Kaninchenmodell

Leonardo di Pisa, genannt Fibonacci, hat im ‘Liber abaci’ von 1202 ein theoretisches Populationsmodell behandelt. Es beginnt mit einem Paar von jungen Kaninchen, einem Männchen und einem Weibchen. Sie werden im Laufe eines Monats erwachsen und paaren sich. Nach einem weiteren Monat erhalten sie Nachwuchs, ein Männchen und ein Weibchen,...

Wie entwickelt sich diese Population und wie viele Nachkommen gibt es nach n Monaten?

Dieses Beispiel zeigt schon die wesentlichen Züge der altersabhängigen Entwicklung von Populationen. Es lässt sich graphisch durch folgendes Diagramm darstellen. Wir betrachten entweder die Paare von Kaninchen oder nur die Weibchen und zwar in den Altersklassen (J) und (A).

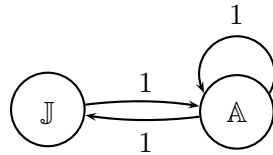


Abbildung 2: Entwicklung der Kaninchen im Modell von Fibonacci

2.2 Maikäfer

Beim folgenden Modell für eine Population von Maikäfern werden nur die Weibchen betrachtet, die männlichen Tiere spielen im Rahmen des Modelles nur eine Rolle für die Befruchtung der Eier. Stillschweigend wird angenommen, dass es nie an Männchen mangelt. Ein weiblicher Maikäfer legt viele Eier, einige davon entwickeln sich zu Larven (Engerlinge), im Mittel seien es p Larven, die von jedem Weibchen den nächsten Frühling im Stadium \mathbb{L}_1 erleben. Jede dieser Larven überlebt das nächste Jahr und erreicht das Stadium \mathbb{L}_2 der zweijährigen Larven mit Chance $0 \leq q \leq 1$. Unter günstigen Bedingungen schlüpfen die Maikäfer im kommenden Frühling je mit Chance $0 \leq r \leq 1$ und erreichen das Stadium \mathbb{I} der Imago. Unter schlechten Bedingungen können die Larven mit Chance $0 \leq s \leq 1$ das ganze folgende Jahr im Boden überleben und erst im nächsten Frühling mit Chance $0 \leq t \leq 1$ zur Imago werden. Jede konkrete Wahl für p, q, r, s, t ergibt ein Modell für eine Maikäferpopulation.

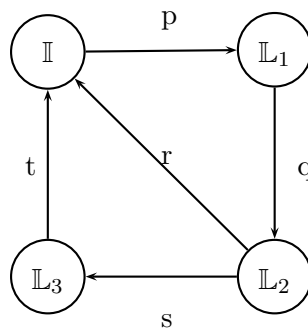


Abbildung 3: Entwicklung der Maikäferpopulation

Trifft man die Konvention, dass die Entstehung des Käfers als Imago den Beginn einer neuen Generation markiert, so lautet die Systemmatrix zu der Käferentwicklung

$$K := \begin{bmatrix} 0 & 0 & r & t \\ p & 0 & 0 & 0 \\ 0 & q & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s & 0 \end{bmatrix}$$

Eine andere Konvention nimmt die Eiablage, beziehungsweise die daraus überlebenden weiblichen Larven im Zustand L_1 als Beginn der Existenz für die Zählung der Tiere im Modell, dann hat die Systemmatrix M_0 zum gegebenen Zustandsdiagramm die Gestalt

$$L := \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & p \\ q & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s & 0 & 0 \\ 0 & r & t & 0 \end{bmatrix}$$

Beide Matrizen beschreiben denselben Vorgang als lineare Abbildung bezüglich verschiedenen geordneten Basen. Insbesondere haben sie genau dieselben Eigenwerte. Die Koordinaten der Eigenvektoren sind jedoch basisabhängig. Wichtigstes Beurteilungskriterium für die Populationsdynamik ist der dominante Eigenwert $\lambda_{\max} > 0$.

2.3 Hochleistungsmilchkühe

Kühe, die besonders viel Milch produzieren werden mit künstlicher Besamung gezeugt. Die Stierkälber werden sofort der Produktion von Kalbfleisch zugeführt. In der Beschreibung der Entwicklung des Milchkuhbestandes erscheinen sie nicht. Es werden nur weibliche Tiere betrachtet. Durch den Stress der forcierten Milchleistung erkranken viele Hochleistungsmilchkühe an Diabetes. Ihr kommerzieller Ertrag sinkt daher schon ab dem fünften Lebensjahr. Im Alter von 6 oder 7 Jahren wird die Kuh geschlachtet.

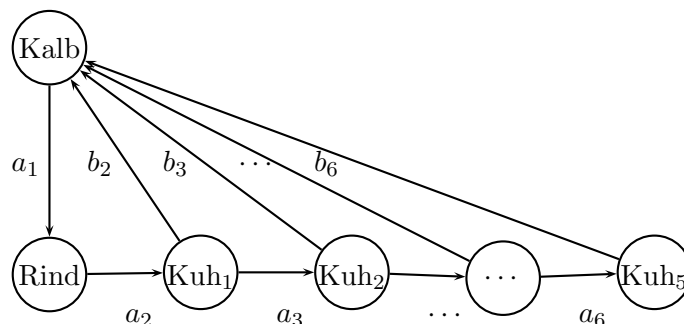


Abbildung 4: Schema für die Haltung von Hochleistungskühen zur Milchproduktion

Im Diagramm bezeichnen die Zahlen a_i die Wahrscheinlichkeit, dass eine Kuh das i -te Lebensjahr überlebt. Die Zahlen b_j sind die Erwartungswerte für die Anzahl der Töchter einer Kuh von j Jahren.

3 Zusammenfassung und Abstraktion

Für viele Populationen ist die Fruchtbarkeit und die Sterblichkeit altersabhängig. Lineare Modelle für die weiblichen Mitglieder solcher Populationen lassen sich grafisch definieren mit gerichteten Graphen. Jeder Altersklasse entspricht ein Zustand, jeder Zeitschritt definiert einen Übergang von Altersklasse zu Altersklasse. Von den fruchtbaren Altersklassen führt ein Übergang in die erste Altersklasse. Er wird mit dem Erwartungswert der Zahl der

Nachkommen im betrachteten Zeitfenster bewertet. Ebenso ist die jeweilige Überlebenswahrscheinlichkeit die Bewertung des Überganges in die nächste Altersklasse. Wenn die Population saisonal wandert, können weitere Zustände eingeführt werden für die Berücksichtigung der Aufenthaltsorte. Diese Option ist sinnvoll bei Zugvögeln, die dank der Wanderung pro Jahr zwei Brutperioden haben oder bei Tieren, die dank der Wanderung die Überlebenschancen verbessern.

Die Populationsentwicklung wird durch Multiplikation mit der Systemmatrix für jeden diskreten Zeitschritt simuliert. Die Beschreibung der Populationsentwicklung während eines Zeitschrittes als $\mathbf{p}_n := M \cdot \mathbf{p}_{n-1}$ und die Vorgabe von $\mathbf{p}_0 > 0$ entspricht im skalaren Fall einer geometrischen Folge. Überraschung: Sehr oft wird das asymptotische Verhalten des Populationsmodelles durch Multiplikation mit einem Skalar gut angenähert. Dieser Skalar ist der dominante Eigenwert zur Matrix M . Er ist reell und grösser als die Beträge aller übrigen Eigenwerte von M . Zum dominanten Eigenwert gibt es einen Eigenvektor \mathbf{e} mit lauter nichtnegativen Einträgen, welche die Besetzung der verschiedenen Altersklassen in der fernen Zukunft (asymptotisch) beschreiben.

Für lineare Modelle, die durch nichtnegative oder positive Matrizen M beschrieben werden, gilt der *Satz von Perron-Frobenius*. Er garantiert die Existenz eines positiven Eigenwerts und eines zugehörigen Eigenvektors mit lauter nichtnegativen Einträgen. Ein dominanter Eigenwert tritt sicher dann auf, wenn eine Potenz M^r lauter positive Einträge besitzt.

3.1 Populationsmodelle von Leslie und ihre Eigenschaften

Lesliemodelle betreffen die weibliche Subpopulation. Ein Modell mit n Altersklassen wird bestimmt durch $2n-1$ Erwartungswerte, nämlich n Fruchtbarkeitsraten b_k für weibliche Nachkommen aus der Altersklasse k für k von 1 bis n und Übertrittsraten a_k von der k -ten Altersklasse in die nächste für $k = 1$ bis $k = n - 1$. Das Modell kümmert sich in der Regel nicht mehr um jene Tiere, die nicht mehr fortpflanzungsfähig sind. Diese Beschränkung ist jedoch nicht zwingend. Wird sie aufgehoben, so lässt sich eine Bevölkerungspyramide für die ganze weibliche Bevölkerung simulieren. Eine Grundannahme von Leslie war: Die Matrixelemente bleiben unveränderlich. Diese Annahme ist eine der Schwachstellen der Methode. Sie war ein notwendiger Kompromiss, erzwungen durch die damaligen (vor 1945) bescheidenen Rechenhilfsmittel.

Je nach dem Anwendungsfall erfordern Entwicklungen wie Fortschritte in der Medizin oder neuartige Pandemien, Migration, kriegerische Auseinandersetzungen oder Veränderungen der Umwelt, dass die verwendeten Daten in einem computergestützten Populationsmodell laufend aktualisiert werden. Aber auch solche Modelle müssen eine komplexe Wirklichkeit vereinfachen.

Lesliemodelle werden in der Praxis mit den Daten von Volkszählungen aktualisiert und als lineare Extrapolationen für Prognosen auf wenige Jahrzehnte angewandt. Für Extrapolationen in die ferne Zukunft taugen lineare Modelle mit zeitlich konstanten Parametern nicht wirklich. Es ist im Gegenteil zu hoffen, dass das Eintreffen gewisser unerwünschter Voraussagen der Modelle durch klug umgesetzte politische Massnahmen rechtzeitig *verhindert* werden kann.

1. Jede Lesliematrix L ist quadratisch und alle Einträge sind nichtnegativ.

$$L = \begin{bmatrix} b_1 & b_2 & b_3 & \dots & b_{n-1} & b_n \\ a_1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ 0 & a_2 & 0 & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \dots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & a_{n-1} & 0 \end{bmatrix}$$

2. a) Jeder Eigenwert $\lambda \neq 0$ von L erfüllt die Gleichung

$$q(\lambda) := \frac{b_1}{\lambda} + \frac{b_2 a_1}{\lambda^2} + \frac{b_3 a_1 a_2}{\lambda^3} + \dots + \frac{b_n a_1 a_2 \dots a_{n-1}}{\lambda^n} = 1$$

- b) Jede Lesliematrix L hat genau einen positiven reellen Eigenwert λ . Die Vielfachheit von λ ist 1.
 c) Für alle anderen Eigenwerte von L gilt $|\lambda_k| \leq \lambda$.
3. Ein Eigenvektor zum maximalen reellen Eigenwert $\lambda := \lambda_{\max}$ einer Lesliematrix L lässt sich auch nach folgender Formel bestimmen

$$\begin{bmatrix} 1 \\ a_1/\lambda \\ a_2 a_1/\lambda^2 \\ a_1 a_2 a_3/\lambda^3 \\ \vdots \\ \vdots \\ a_1 a_2 \dots a_{n-1}/\lambda^{n-1} \end{bmatrix}$$

Diese Formel kann versagen für Populationsmodelle, deren Systemmatrix keine Lesliematrix ist. [Vgl Aufgabe 1]

4. Gilt $|\lambda_k| < \lambda$ für alle anderen Eigenwerte von L , so ist λ *dominanter Eigenwert*. Dann hat die Matrix $L_0 := \frac{1}{\lambda} \cdot L$ den dominanten Eigenwert 1. Iteration mit L_0 und Startwert \mathbf{x}_0 mit lauter positiven Einträgen erzeugt eine Folge, die gegen einen Fixpunkt strebt. Wird dieser Fixpunkt so skaliert, dass die Summe seiner Koordinaten 1 ergibt, erkennt man die relativen Anteile der Altersklassen für eine Gleichgewichtsverteilung in der Modellpopulation. Das Gleichgewicht ist stabil, weil der Fixpunkt anziehend ist.
5. *Qualitatives Verhalten der Modellpopulation mit dominantem Eigenwert λ*
- Für $\lambda < 1$ stirbt die Population asymptotisch exponentiell schnell aus.
 - Für $\lambda > 1$ wächst die Population asymptotisch exponentiell schnell.
 - Zu $\lambda = 1$ gehört eine Population im Gleichgewicht. Die kleinste Veränderung in den Koeffizienten der Leslie-Matrix L kann dieses Gleichgewicht zerstören. Es ist nicht stabil.

4 Beispiele und Aufgaben

1. Wir betrachten nochmals das *Kaninchenmodell nach Fibonacci* von Abbildung 2
 - 1.1 Welches ist die zugehörige Systemmatrix F ? Ist $a_1 = 1$ und $b_1 = 0$, $b_2 = 1$ mit der Definition der Lesliematrizen verträglich? Inwiefern verletzt F die formale Definition der Lesliematrix?
 - 1.2 Welches ist der dominante Eigenwert λ zu F und wie lautet ein zugehöriger Eigenvektor \mathbf{e}_λ ?
 - 1.3 Kontrollieren Sie, ob der Vektor \mathbf{e}_λ ein skalares Vielfaches zu $\begin{bmatrix} 1 \\ 1/\lambda \end{bmatrix}$ ist.

2. *Schwarze Schwäne* (*cygnus atratus*) sind in Europa nicht heimisch. Im März 1980 entwischte ein Paar schwarzer Schwäne aus einem Gehege am Thunersee in die Freiheit. Es brütete erstmals im Mai 1980 und bildete eine Kolonie.

Sie war Gegenstand einer parlamentarischen Eingabe im Nationalrat im Jahre 2008.

http://www.parlament.ch/d/suche/seiten/geschaefte.aspx?gesch_id=20093504

Schwarze Schwäne leben in Paaren, sie sind monogam und brüten etwa alle vier Jahre. Die folgende Lesliematrix beschreibt die Entwicklung der weiblichen Population. Ein Zeitschritt umfasst 4 Jahre.

$$L = \begin{bmatrix} 0 & 1 & 2 & 1.5 \\ 0.5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.7 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.6 & 0 \end{bmatrix}$$

- 2.1 Begründen oder widerlegen Sie: Die Population der Schwäne wächst nach diesem Modell exponentiell.
 - 2.2 Welches ist der dominante Eigenwert λ von L ? Welcher mittleren jährlichen Wachstumsrate entspricht dieser Eigenwert?
 - 2.3 Wie werden sich die Schwäne in der fernen Zukunft prozentual auf die Altersklassen verteilen?
 - 2.4 Im Herbst 2008 wurden am Thunersee 10 Paare schwarzer Schwäne gezählt. Ist es plausibel, dass sie alle von dem Paar abstammen, das im März 1980 entwischt ist? Begründen Sie Ihre Antwort mathematisch.
3. Eine amerikanische *Forellenart*, die im Hudson River lebt, lässt sich in fünf Altersklassen einteilen. Verschiedene Zählungen haben zu Schätzwerten für die Überlebens- und Fruchtbarkeitsraten geführt, die in der folgenden Lesliematrix auftreten. Die Zahl p ist wenig gesichert, als beste Schätzung gilt $p \approx 0.06$. Wir betrachten p als Modellparameter, der im Laufe der Diskussion verschiedene Werte annehmen kann.

$$L(p) = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 40 & 60 & 80 \\ p & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.35 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.16 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.08 & 0 \end{bmatrix}$$

- 3.1 Welche Bedeutung hat die Zahl p im Rahmen des Modelles?
- 3.2 Wie wird sich die Population in den Fällen $p_1 = 0.05$, $p_2 = 0.06$, $p_3 = 0.07$ langfristig entwickeln?
- 3.3 Für welchen Wert von p sagt das Modell für die Zukunft eine stabile Population voraus?
Wie verteilen sich die Forellen dann in der fernen Zukunft prozentual auf die fünf Altersklassen?
- 3.4 * Angenommen, $p = 0.05$, und jedes Jahr werden 10^6 Zuchtforellen der zweiten Altersklasse der Population zugeführt. Erweitern Sie das Modell für diesen Fall und untersuchen Sie das langfristige Verhalten der Forellenpopulation auf mindestens eine der folgenden Arten.
- i. Numerische Simulation.
 - ii. Klären Sie ab, ob sich die Population stabilisiert und wie die Altersklassen in der fernen Zukunft besetzt sein werden.
4. Eine Population von *Präriehunden* wird in drei Altersklassen eingeteilt: Welpen, Jährlinge und Erwachsene. Es werden je etwa gleich viele männliche wie weibliche Tiere geboren, aber nur ein Drittel der erwachsenen Tiere ist männlich. Dieser Anteil reicht aber, um genügend Nachwuchs zu sichern.

Die Entwicklung der weiblichen Subpopulation lässt sich durch folgende Matrix beschreiben

$$M(s) := \begin{bmatrix} 0.1 & 1.5 & 1.5 \\ 0.3 & 0 & 0 \\ 0 & 0.6 & s \end{bmatrix}$$

wobei $0 \leq s < 1$ ein Modellparameter ist.

- 4.1 Stellen Sie die Populationsdynamik durch einen gerichteten und gewichteten Graphen dar. Welche Bedeutung hat der Parameter s für die Population? Für welche Wahl von s ist $M(s)$ eine Lesliematrix?
- 4.2 Im Jahre 2006 wurde in Kenya ein neuer Nationalpark eingerichtet, in dem 350 Welpen, 80 Jährlinge und 100 erwachsene Weibchen und 47 erwachsene Männchen in einer Gruppe leben. Welche Population ist für das Jahr 2016 zu erwarten, falls der Schätzwert $s \approx 0.6$ angenommen wird?
- 4.3 Welches ist der dominante Eigenwert der Populationsmatrix $M(0.6)$?
- 4.4 Wie lautet die prozentuale Verteilung der weiblichen Präriehunde in der stabilen Altersverteilung von $M(0.6)$?
- 4.5 Die Parkverwaltung überlegt sich, wie das Wachstum der Kolonie ihrer Präriehunde unter Kontrolle gebracht werden könnte. Am aussichtsreichsten die Bejagung der erwachsenen Weibchen. Welche Wahl von s in der Matrix $M(s)$ garantiert theoretisch gerade den Erhalt der Population der Präriehunde? Welche Anzahlen sagt dann das Modell bei den gegebenen Startwerten für die ferne Zukunft in den drei Altersklassen voraus?
5. Wenn *Rinderzucht* mit künstlicher Besamung arbeitet, werden alle Stierenkälber der Fleischproduktion zugeführt. Die Kuhkälber werden selektioniert und aufgezogen. Nach

einem Jahr werden die Kälber zu Jährlingen und ab dem zweiten Jahr fortpflanzungsfähig. Jede Kuh wirft im Laufe eines Jahres mit Wahrscheinlichkeit 0.45 ein Kuhkalb. Nach der ersten Geburt werden die Mutterkühe nochmals streng selektioniert. Die folgende Leslie-Matrix beschreibt diese Rinderzucht.

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0.45 & 0.45 & 0.45 & 0.45 & 0.45 \\ 0.8 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.9 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.6 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.9 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0.9 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.8 & 0 \end{bmatrix}$$

- 5.1 Welches Zustandsdiagramm beschreibt diese Rinderzucht?
 - 5.2 Welche Alterspyramide gehört zur Population der weiblichen Tiere in dieser Zucht? Wie gross ist das mittlere Lebensalter einer Kuhn in der Zucht?
 - 5.3 Begründen oder widerlegen Sie die Behauptung: Diese Rinderzucht ist nachhaltig ohne Zukauf von Muttertieren.
6. *Stadtfüchse* (Skizze einer Projektarbeit)

Es gibt Wildtiere, die in Städten heimisch werden. Ein Beispiel sind Füchse. Einige von ihnen haben sich im Stadtgebiet angepasst. Sie finden Unterschlupf in Parks, Gärten, Industriebrachen. Manchmal begegnet man ihnen, wenn sie nachts herumstreifen auf der Suche nach Nahrung, die sie in Abfallsäcken aufspüren. Wenn sie welche nach Essbarem durchsuchen, bleibt oft eine unerfreuliche Unordnung zurück. Manche Stadtfüchse gewöhnen sich an das Leben bei den Menschen und verlieren die Scheu. Manche bringen 'Tierfreunde' dazu, ihnen Nahrung anzubieten. Insgesamt ist auch für Füchse das Leben in der Stadt eine Alternative zum Leben in Wald und Flur.

Inzwischen gibt es zwei Populationen von Füchsen, die Landfüchse und die Stadtfüchse. Einzelne Tiere wurden mit Halsbandsendern versehen, damit ihr Aufenthaltsort jederzeit bestimmt werden kann. Füchse leben in Familienverbänden, die von einem Rüden angeführt werden und auch mehrere Weibchen einschliessen können. Am Ende des Winters wird aber nur eines der Weibchen Junge zur Welt bringen. Es sind meist 4 bis 5. Sie werden von der ganzen Familie aufgezogen. Männliche Jungfüchse müssen sich ein neues Territorium mit genügend Nahrungsquellen und Unterschlupfmöglichkeiten suchen. Da Jungfüchse gelegentlich markiert werden, ist bekannt, dass sie auf der Suche nach neuen Territorien weite Strecken zurücklegen können [50 km und mehr]. Dabei kann es geschehen, dass ein junger Landfuchs zum Stadtfuchs wird oder umgekehrt, dass Stadtfüchse ausserhalb der Stadt ein Territorium finden. Die etablierten Fuchsfamilien wechseln die Standorte kaum.

Füchse wurden von Tollwut befallen und so zur Gefahr für andere, auch für Menschen. Füchse werden gegen Tollwut geimpft, indem Köder ausgelegt werden, die von den Füchsen gefressen werden und dann den Impfstoff freisetzen. Deshalb wird Tollwut nicht mehr als bedrohlich angesehen. Allerdings setzt die Methode voraus, dass die Standorte der Füchse bekannt sind. Füchse verbreiten durch ihren Kot Fuchsbandwürmer, die auch den Menschen befallen können. Füchse in Gemüsekulturen sind daher nicht erwünscht.

Es gibt also ein praktisches Interesse, die räumliche Verteilung der Füchse zu kennen und deren Entwicklung abzuschätzen oder modellhaft zu verstehen.

Ein lineares Populationsmodell für Füchse lässt sich als Verallgemeinerung des Leslie-Modelles formulieren. Wir betrachten abweichend vom Muster Leslies die Rüden statt die weiblichen Tiere. Für das Modell wird der Zustand des Rüden beschrieben durch das Alter $0 \leq j \leq 5$ und den Aufenthaltsort Land oder Stadt. Beim Übergang von der Altersklasse 0 zur Altersklasse 1 können Rüden mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit p vom Land in die Stadt oder mit q von der Stadt auf ländliches Gebiet wechseln. Die Aufgabe besteht nun, das Modell von Leslie so zu erweitern, dass es eine Population mit zwei Subpopulationen beschreibt, bei denen es in gewissen Lebensphasen Übertritte zwischen den Populationen geben kann, die durch Wahrscheinlichkeiten beschrieben sind.

Einige Vorgaben zum Start einer Projektarbeit: Es folgt ein Vorschlag als Option. Die einzelnen Fragen sollen nach und nach gestellt werden und nur dann, wenn das Projektteam diese Steuerung benötigt.

- 6.1 Welches Zustandsdiagramm beschreibt die Population der männlichen Landfüchse?
- 6.2 Welches Zustandsdiagramm beschreibt die Population der männlichen Stadfüchse? Worin unterscheidet es sich von jenem der Landfüchse?
- 6.3 Welche Lesliematrizen gehören zu den beiden Fuchspopulationen?
- 6.4 Wie lassen sich die zu den Zustandsdiagrammen gehörigen Leslie-Matrizen koppeln, um den Austausch von Füchsen zwischen ‘Stadt’ und ‘Land’ zu berücksichtigen?
- 6.5 Angenommen, die Landfüchse im Umfeld der Stadt geraten in Bedrängnis. Ihre Population wächst kaum mehr oder nimmt sogar ab. Was bedeutet dies für den dominanten Eigenwert der Lesliematrix? Wird die Situation verbessert nach einer Koppelung an die Matrix der Stadfüchse, bei denen ein Wachstum mit einem Faktor ≈ 1.05 über mehrere Jahre beobachtet wurde.
- 6.6 Landfüchse wechseln in die Stadt: 5% der männlichen Jungtiere wechseln am Ende des ersten Lebensjahres in die Stadt und bilden mit Weibchen aus der Stadt eine neue Fuchsfamilie. Wie verändert sich dadurch die Situation der Stadfüchse? Wird die Gesamtpopulation der Füchse durch die Zuwanderung in die Stadt robuster?
- 6.7 Ein Anteil p der männlichen Jungfüchse wechselt vom Land in die Stadt, ein Anteil q der jungen Stadfüchse wechselt zu den Landfüchsen. Stimmt es, dass schon kleine $p > 0$ und $q > 0$ die Gesamtpopulationen robuster machen?
- 6.8 Können in der Gesamtpopulation oder in den Teilpopulationen periodische Schwankungen der Bestände auftreten? [Hinweis: Eigenwerte der Systemmatrix untersuchen]
- 6.9 Wie zweckmässig sind Populationsmodelle mit Matrizen für die Beschreibung von zwei Subpopulationen, die im gegenseitigen Kontakt leben? Nennen Sie Vorteile, Nachteile, Vorbehalte, mögliche Verbesserungen.

5 Literatur

Anton and Rorres, Elementary Linear Algebra, Applications Version, 7th Ed, John Wiley & Sons Inc., New York 1994, ISBN 0-471-30570-7

Anton and Busby, Contemporary Linear Algebra, John Wiley & Sons Inc., New York 2003, ISBN 0-471-16362-7

Bacaër, Nicolas, A Short History of Mathematical Population Dynamics, Springer Verlag London Ltd, 2011, ISBN 978-0-85729-114-1

Leslie, P. H. On the Use of Matrices in Certain Population Mathematics, Biometrika 33. pp 213-245, (1945)

Wihler, Thomas P., Mathematik für Naturwissenschaften: Einführung in die Lineare Algebra, Haupt Verlag, Bern 2012, UTB-Band 3636, ISBN 978-3-8252-3636-6

www.swisseduc.ch/mathematik.

- Populationsmodell Kormoran
- Populationsmodell Rabenkrähe
- Fibonaccizahlen, Matrizen und die Formel von Binet

6 Bemerkungen und Lösungen zu den Aufgaben

1. 1.1 $a_2 = 1$, die Kaninchen überleben immer

1.2 $\lambda = \frac{1}{2}(1 + \sqrt{5})$ $\mathbf{e}_\lambda = \begin{bmatrix} 1 \\ \lambda \end{bmatrix} \neq t \cdot \begin{bmatrix} 1 \\ 1/\lambda \end{bmatrix}$, daraus folgt:

1.3 falsche Behauptung.

2. 2.1 Wachstum der Population mit Startvektor $\begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$,

gerundete Gesamtzahlen: 1, 1.7, 2.3, 2.2, 2.7, ... nach $n \in \{0, 1, 2, 3, 4\}$ Zeitschritten. Kein exponentielles Wachstum. Aber vgl 2.2.

2.2 dominanter Eigenwert $\lambda \approx 1.158$, entspricht einer mittleren jährlichen Wachstumsrate $\lambda^{1/4} \approx 1.037$.

Folgerung: die Modellpopulation wächst asymptotisch exponentiell mit Wachstumsfaktor (gerundet) ≈ 1.16 pro Zeitschritt, bzw ≈ 1.04 pro Jahr.

2.3 relative Anteile der vier Altersklassen (asymptotisch):
0.55, 0.24, 0.14, 0.07 (gerundet)

2.4 Von 1980 bis und mit 2008 sind etwa 7 bis 8 Generationen von Nachkommen möglich. Wenn die Ausbrecher der dritten Altersklasse angehörten, so passen zu den ≈ 5 Weibchen, die beobachteten 10 Vögel am besten, wenn beide Geschlechter gleich stark vertreten sind. Dies wird im Lesliemodell implizit angenommen.

Das Modell erzeugt hypothetische Mittelwerte aufgrund von geschätzten Parametern, die über rund 30 Jahre als konstant angenommen wurden. Wir kennen

Tabelle 1: Anzahl weibliche Nachkommen eines Paares der Altersklasse 1 ... 4 nach 7 bzw 8 Brutperioden

Altersklasse	1	2	3	4
7 Brutperioden	1.8	4.2	4.45	2.4
8 Brutperioden	2.1	4.9	5.1	2.7

die Altersklasse der entwichen Tiere nicht. Die plausible Annahme Altersklasse 2 oder 3 erzeugt plausible Antworten, aber es sind Folgen von Hypothesen, also *bloss Indizien* und keine Beweise.

3. 3.1 Im Modell tritt jedes Forellenweibchen mit Chance p von der ersten in die zweite Altersklasse über.
- 3.2 Gemäss Tabelle 2 stirbt die Population aus für p_1 und wächst asymptotisch exponentiell für p_2, p_3 .

Tabelle 2: Dominante Eigenwerte von $L(p)$ für verschiedene p

p	0.05	0.06	0.07
λ_{\max}	≈ 0.963	≈ 1.019	≈ 1.069

- 3.3 Mit Tabelle 2 und Interpolation numerisch bestimmt $p_0 \approx 0.05644$.
Eigenvektor zum Eigenwert 1 von $L(0.05644)$ so skalieren, dass Summe der Einträge 1 ergibt

Tabelle 3: Alterspyramide für stabile Forellenpopulation gemäss $L(0.05644)$

Altersklasse	1	2	3	4	5
rel. Anteile	0.926	0.052	0.018	0.003	0.0002

3.4 Notation $\mathbf{f} := 10^6 \cdot \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix}$, $M := L(0.05)$.

Rekursive Beschreibung der Population

$$\mathbf{f}_{n+1} := M \cdot \mathbf{f}_n + \mathbf{f} \text{ und Startwert } \mathbf{f}_0$$

Iterative Beschreibung

$$\mathbf{f}_n = M^n \cdot \mathbf{f}_0 + \sum_{s=0}^{n-1} M^s \cdot \mathbf{f}$$

Für numerische Experimente verwenden wir $\mathbf{f}_0 := \mathbf{f}$ als Startwert und berechnen die Summe iterativ in einer Zählschleife, die nach dem Horner-schema organisiert ist. Dann reichen n Matrixprodukte für die Berechnung von \mathbf{f}_n .

Tabelle 4: Numerische Simulationen, Population in Millionen

Altersklasse	1	2	3	4	5
10 Jahre	45.2	3.0	0.93	0.15	0.01
100 Jahre	151.5	8.6	3.0	0.5	0.04
500 Jahre	155.3	8.8	3.1	0.5	0.04

Hier folgen einige ausgewählte Ergebnisse:

Die Matrix M hat lauter verschiedene Eigenwerte und einen dominanten reellen Eigenwert λ_{\max} mit $|\lambda_{\max}| < 1$. Es gibt also eine Basis aus lauter Eigenvektoren von M in \mathbb{C}^5 . Beschreibt man die Wirkung von M in dieser Basis, so wird M durch eine Diagonalmatrix D dargestellt. Die Potenzen D^k lassen sich besonders einfach berechnen, es brauchen nur die Diagonalelemente (Eigenwerte von M) potenziert zu werden. Daraus ergeben sich zwei nützliche Eigenschaften:

- 1 Die Potenzen D^r streben für unbeschränkt wachsendes r gegen die Nullmatrix und somit auch M^r .
- 2 Die geometrische Summe von Matrixpotenzen

$$S_n := \sum_{r=0}^n M^r$$

konvergiert, denn in der entsprechenden Summe der Diagonalmatrizen erscheint in jedem Diagonalelement eine skalare geometrische Reihe mit einem Faktor λ mit $|\lambda| < 1$.

Folgerung: Die oben beschriebene Rekursion für \mathbf{f}_{n+1} läuft auf einen Fixpunkt \mathbf{f}_{∞} zu und es gilt: $\mathbf{f}_{\infty} = M \cdot \mathbf{f}_{\infty} + \mathbf{f}$. Daraus ergibt sich mit der Notation \mathbb{I} für die Einheitsmatrix die Beziehung $(\mathbb{I} - M) \cdot \mathbf{f}_{\infty} = \mathbf{f}$. Weil M keinen Eigenwert 1 hat, ist dies ein reguläres lineares Gleichungssystem. Seine Lösung lässt sich formal schreiben als $\mathbf{f}_{\infty} = (\mathbb{I} - M)^{-1} \cdot \mathbf{f}$, sie stellt ein asymptotisches Gleichgewicht der Population dar, das in einer fernerer Zukunft beliebig gut angenähert wird.

Die absolute asymptotische Verteilung \mathbf{f}_{∞} auf die Altersklassen erhalten wir aus der zweiten Kolonne von $(\mathbb{I} - M)^{-1}$ durch Skalieren mit 10^6 .

Tabelle 5: Alterspyramide, Forellenpopulation in Millionen, gerundet

Altersklasse	1	2	3	4	5
Bestand in Mio	155.3	8.8	3.1	0.5	0.04

Diskussion: Die Ergebnisse von Tabelle 5 sollten mit dem entsprechenden numerischen Experiment von Tabelle 4 verglichen werden. Der Vergleich zeigt, was der formal exakten asymptotischen Betrachtung entgangen ist. Sie zeigt nämlich nicht, wie lange es dauert, bis der asymptotische Zustand hinreichend genau angenähert wird. Die numerische Simulation zeigt, dass ein Jahrhundert dafür zu kurz wäre. Wer in politischen Zeitmassstäben denkt, wird feststellen, dass ein Ergebnis, das erst in 500 Jahren realisiert sein wird – und dies unter der Annahme, dass die

relevanten Parameter über die ganze Zeit konstant gehalten werden – nicht ernst zu nehmen ist.

Das numerische Simulationsprogramm ist vorteilhaft: Es ist einfach zu realisieren und es ist praxisrelevant. Es beantwortet mühelos Fragen von Entscheidungsträgern, die wissen wollen, was sie in 4, 8 oder 12 Jahren von der vorgeschlagenen Aussetzung von Jungfischen zu erwarten haben und es taugt auch für Folgeabschätzungen nach längerer Zeit.

4. 4.1 Lesliematrix $M(0)$. Der Parameter s beschreibt die Überlebensrate für einen Zeitschritt ab der 3. Altersklasse für weibliche Präriehunde.

4.2 geschätzte Anfangspopulation (nur Weibchen) im Jahr 2006: $\mathbf{w}_0 := \begin{bmatrix} 175 \\ 40 \\ 100 \end{bmatrix}$.

weibliche Population im Jahr 2016 $\mathbf{w}_{10} = M(0.6)^{10} \cdot \mathbf{w}_0 \approx \begin{bmatrix} 385 \\ 108 \\ 140 \end{bmatrix}$.

geschätzte Gesamtpopulation $\approx \begin{bmatrix} 770 \\ 200 \\ 210 \end{bmatrix}$

4.3 $\lambda_{\max} \approx 1.066$

4.4 relative Verteilung für weibliche Tiere $\approx \begin{bmatrix} 0.61 \\ 0.17 \\ 0.22 \end{bmatrix}$,

relative Verteilung für alle Tiere, geschätzt $\begin{bmatrix} 2/3 \\ 1/6 \\ 1/6 \end{bmatrix}$

4.5 $s = 0.4$

$M(0.4)^n$ stabilisiert bei $\approx \begin{bmatrix} 0.3774 & 1.1321 & 0.9434 \\ 0.1132 & 0.3396 & 0.2830 \\ 0.1132 & 0.3396 & 0.2830 \end{bmatrix}$

weibliche Population in der Zukunft (gerundet) $\begin{bmatrix} 200 \\ 60 \\ 60 \end{bmatrix}$

Gesamtpopulation (geschätzt) $\begin{bmatrix} 400 \\ 120 \\ 90 \end{bmatrix}$

5. 5.1 –

- 5.2 Relative Anteile der 7 Altersklassen (auf 1% gerundet), skalierter Eigenvektor zum dominanten Eigenwert $\lambda_{\max} \approx 0.995$)

Tabelle 6: Alterspyramide: relative Anteile der Altersklassen

Altersklasse	1	2	3	4	5	6	7
Anteil	0.24	0.22	0.20	0.10	0.09	0.08	0.07

mittleres Alter: ≈ 2.6 Jahre, (Konvention: mittleres Alter der Altersklasse Nr k ist $k - 1/2$)

5.3 Dominanter Eigenwert $\lambda \approx 0.995 < 1$ daher ist die Zucht (theoretisch) langfristig nicht nachhaltig, aber $\lambda^{20} \approx 0.9$. In 20 Jahren schrumpft die Herde bloss um rund 10%, wenn die Modellparameter konstant bleiben. Diese Hypothese ist unabhängig vom Wert von $\lambda \approx 1$ immer kritisch.

6. ausgewählte Antworten:

6.1 –

6.2 –

6.3

$$F := \begin{bmatrix} 0 & r_2 & r_3 & r_4 & r_5 \\ s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 \end{bmatrix}$$

$0 \leq r_i \leq 2.5$ Reproduktionsraten, $0 \leq s_j \leq 1$ Überlebensraten für männliche Füchse.

Die Modelle der Landfüchse und der Stadtfüchse unterscheiden sich höchstens in den numerischen Werten der Modellparameter.

6.4

$$S := \begin{bmatrix} 0 & r_2 & r_3 & r_4 & r_5 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ (1-p)s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & q \cdot v_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & s_2 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & s_3 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & s_4 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & u_2 & u_3 & u_4 & u_5 \\ p \cdot s_1 & 0 & 0 & 0 & 0 & (1-q) \cdot v_1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & v_2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & v_3 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & v_4 & 0 \end{bmatrix}$$

$0 \leq p, q \leq 1$ Wahrscheinlichkeit für Standortwechsel am Ende des ersten Jahres.