Populationsmodelle

Eine Einführung in Differentialgleichungen

Claudio Marsan und Hans Rudolf Schneebeli

11. Januar 2018

Zusammenfassung

Die folgenden Beispiele zeigen, wie sich *Modellbildung mit Differentialgleichungen* im Grundkurs Analysis an Maturitätsschulen *untechnisch vermitteln* lässt. Der Witz besteht darin, die wesentlichen qualitativen Eigenschaften der Modellpopulation aus den Modellgleichungen zu erschliessen. Der Fundamentalsatz der Analysis wird als eine Aussage über eine Differentialgleichung gelesen. *Im Zentrum stehen Begriffe und Modellbildung – nicht Integrationstechnik.* Im Rahmen der Gerüstdidaktik sind numerische Werkzeuge hilfreich und sinnvoll. Mit der Bearbeitung der *Aufgaben* werden die Lernenden selbst einen wichtigen Beitrag leisten.

Das *logistische Wachstum* ist ein Minimalziel. Variationen des Themas in den *Optionen* schaffen Spielraum für *Leistungsdifferenzierung,* sowie für eine *Anwendung in der Medizin.*

Voraussetzungen Analysis: Begriffe und Interpretationen zu Ableitung und Integral. Hauptsatz der Integralrechnung, Exponentialfunktion und Logarithmus, formale Ableitungsregeln.

Ziel Die Modellbildung mit Differentialgleichungen in einer Anwendung exemplarisch vorstellen.

Hinweise *Hier wird skizziert, wie Populationsdynamik mit Differentialgleichungen an Maturitätsschulen behandelt werden könnte. Das Zielpublikum sind Lehrkräfte.*

In [MS2] wird die Entwicklung von zwei Populationen betrachtet, die sich Ressourcen streitig machen. Entsprechende Differentialgleichungen werden qualitativ oder numerisch untersucht.

In [S] werden Differentialgleichungen im Rahmen von *Modellen für Fallbewegungen* eingeführt. Dabei werden Gerüstdidaktik mit einem CAS und der 'genetische Ansatz' verbunden.

1 Einleitung

Über einen begrenzten Zeitraum lässt sich die Entwicklung von Populationen mathematisch vereinfacht beschreiben, indem man ein Wachstumsgesetz postuliert. Dazu wird eine Funktion $p : t \mapsto p(t)$ benutzt, deren Variable t als Zeit betrachtet wird. Die Funktionswerte $p(t)$ gelten als Mass für die Grösse der Population zur Zeit t. Im Zusammenhang mit differenzierbaren Funktionen denken wir dabei eher an die totale Biomasse als an die Anzahl Lebewesen.

Beim *linearen Wachstum* lautet die Funktionsvorschrift $p : t \mapsto a \cdot t + b$ mit Konstanten a und b. Zum *exponentiellen Wachstum* gehört das Wachstumsgesetz $p : t \mapsto p_0 \cdot \exp(c \cdot t)$ mit Konstanten p_0 und c.

In beiden Beispielen lässt sich der Typ des Wachstums schon durch Eigenschaften der Ableitung vollständig charakterisieren. Allgemein beschreibt die *Ableitungsfunktion* $p' : t \mapsto p'(t)$ die spezifische momentane Veränderung der Population, die *Wachstumsrate als Funktion der Zeit.*

Wir betrachten nochmals die beiden ausgewählten Spezialfälle:

Lineares Wachstum liegt vor, genau dann, wenn es eine Konstante a gibt, so, dass die Ableitung $p' : t \mapsto a$ unabhängig von t in einem Intervall $I = [u, v]$ immer gleich gross ist. Die *spezifische momentane Veränderung ist konstant.* Diese Aussage ist eine *Differentialgleichung.* Ihre Lösungen sind genau alle Stammfunktionen in I zur Konstanten a. Wir kennen schon *eine* Lösung, nämlich $p : t \mapsto a \cdot t + b$. Aber das ist nicht alles! Der Hauptsatz der Integralrechnung zeigt: Die *Integralfunktion* zu $p' = a$ auf einem Intervall $I = [u, v]$

$$\tilde{p}(t) = \int_u^t p'(s)\mathrm{d}s = a \cdot t - a \cdot u$$

ist jene Stammfunktion zu p' mit $\tilde{p}(u) = 0$. Alle weiteren Stammfunktionen zu p' auf I werden durch die Integrationskonstante $k = \tilde{p}(u)$ gekennzeichnet. Die Differentialgleichung und *eine beliebige Anfangsbedingung* $\tilde{p}(u) = k$ bestimmen das Wachstumsgesetz auf I vollständig. Eine andere, gleichwertige Darstellung ist $\tilde{p} : t \mapsto a \cdot t + B$ mit $\tilde{p}(0) = B = k - a \cdot u$. Für Wachstum im eigentlichen Sinne ist $a > 0$ nötig.

Exponentielles Wachstum wird beschrieben durch Funktionen $p : t \mapsto A \cdot \exp(c \cdot t)$ mit $A > 0$. Für die Ableitung gilt $p' : t \mapsto c \cdot A \cdot \exp(c \cdot t) = c \cdot p(t)$.

Die Aussage $p'(t) = c \cdot p(t) \neq 0$ ist eine Differentialgleichung. Sie charakterisiert exponentielles Wachstum.

Ein Zusammenhang zum linearen Wachstum lässt sich so gewinnen:

$$\frac{p'(t)}{p(t)} = (\ln(p(t)))' = (\ln(A) + c \cdot t)' = c$$

In Worten: *Beim exponentiellen Wachstum ist die momentane relative Änderung konstant.* Diese ist darstellbar als die Ableitung von $\ln(p) : t \mapsto \ln(p(t))$. Mit der Kettenregel folgt dann die Beziehung $(\ln(p(t)))' = p'(t)/p(t)$. Folglich erfüllt $\ln(p) : t \mapsto \ln(p(t))$ die typische Differentialgleichung für *lineare* Funktionen.

Aus der für lineares Wachstum typischen Differentialgleichung folgt nun, dass $\ln(p(t)) = c \cdot t + K$ gilt mit einer frei wählbaren Konstante K. Also ist $p(t) = \exp(K) \cdot \exp(c \cdot t)$ und $p(0) = \exp(K)$. Für $K := \ln(A)$ erhalten wir genau die Funktion, von der wir ausgegangen sind. Wiederum sagt uns der Hauptsatz der Integralrechnung, dass die Ableitung und daher die Differentialgleichung die Funktion nicht total bestimmt. Erst eine *Anfangsbedingung* $p(0) > 0$ bestimmt auf jedem Intervall das exponentielle Wachstum zusammen mit der Differentialgleichung vollständig.

Diese Vorbemerkungen zeigen, dass der Hauptsatz der Integralrechnung für das Verständnis von Differentialgleichungen und ihren Lösungen unabdingbar ist.

Bemerkung Für positive Wachstumskonstanten und eine unbegrenzte Zukunft sagen das lineare wie das exponentielle Wachstumsgesetz *unbegrenztes Wachstum* voraus. Diese Voraussage ist absurd. Es gibt zwei mögliche Auswege: Entweder müssen wir die zeitliche Gültigkeit der Modelle beschränken oder uns nach anderen Wachstumsgesetzen umsehen. Eine Option bringt der nächste Abschnitt.

2 Die Gleichung von Verhulst und logistisches Wachstum

Im Jahr 1838 hat Verhulst die Differentialgleichung

$$p' = r \cdot p \cdot \left(1 - \frac{p}{M}\right) \tag{1}$$

vorgeschlagen, um *selbstbegrenztes Wachstum* zu beschreiben. Wie gelangt man zu einer solchen Gleichung, und was bedeuten die Parameter r und M?

Verhulst hat sich unter der Annahme $r > 0$ vielleicht folgende Gedanken gemacht:

1. Die konstanten Funktionen $p_0 : t \mapsto 0$ und $p_1 : t \mapsto M$ erfüllen die Einsetzprobe in der Differentialgleichung, denn ihre Ableitung ist immer gleich 0. Die Nullstellen von p' entsprechen konstanten Lösungen, also *Fixpunkten.*

2. Die Fixpunkte 0 und M teilen die p-Achse in drei Intervalle.

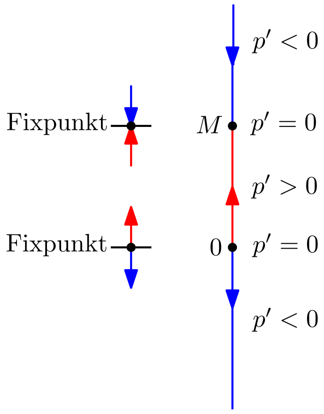

Abbildung 1: *Eindimensionaler Phasenraum zur Verhulstgleichung.*

   (a) Für $p < 0$ – ein für die Population unerheblicher Fall – gilt $p' < 0$. Die Funktion p nimmt dann streng monoton ab.

   (b) Im Bereich $0 < p < M$ wird $p' > 0$, die Population wächst streng monoton.

   (c) Im Bereich $p > M$ gilt $p' < 0$, die Population nimmt streng monoton ab.

3. Damit haben wir ein vollständiges Bild über das qualitative Verhalten des mathematischen Modelles. Eigentliches Wachstum findet statt im Bereich *zwischen den Nullstellen von* p'. Nahe den Nullstellen ist p' selbst zwar positiv, aber beliebig klein, da die Funktion p' stetig ist. Irgendwo zwischen 0 und M, muss p' ein Maximum erreichen. Dort befindet sich aber eine Nullstelle von p'' und ein Wendepunkt des Graphen von p. Aus der Differentialgleichung ergibt sich durch Ableiten die Gleichung:

$$p'' = r \cdot p' \cdot \left(1 - \frac{2p}{M}\right)$$

   Nun ist $p'' = 0$ nur möglich, wenn $p' = 0$ [dann folgt $p = 0$ oder $p = M$] oder $p = M/2$ gilt. Die beiden ersten Fälle entsprechen den konstanten Lösungen, da liegen die Randminima 0 von $p' \geq 0$, also bleibt im dritten Fall das gesuchte Maximum des Wachstums in der Mitte zwischen 0 und M.

4. Für $0 < p < M/2$ gilt $p'' > 0$, weil p' sich zum Maximum hin vergrössert: Der Graph von p ist nach links gekrümmt. Für $M/2 < p < M$ gilt $p'' < 0$, was einer Rechtskrümmung des Graphen von p entspricht.

   Nach diesen Überlegungen lässt sich der Graph der Funktion $p : t \mapsto p(t)$ bereits qualitativ richtig skizzieren. [vgl. Abbildung 2 rechts]

5. In der Nähe des Maximums der Steigung wechselt die Kurvenkrümmung von einer Linkskurve in eine Rechtskurve. Die maximale Steilheit wird also bei einer Wendetangente erreicht, wo die Krümmung wegen der Nullstelle lokal sehr gering sein muss. In diesem Bereich approximiert die Wendetangente das Wachstum besonders gut. Daher ist das *Umfeld jedes Wendepunktes ein guter Anwendungsbereich für lineare Wachstumsmodelle mit lokaler Gültigkeit.* Dort wo Krümmung klein ist, bieten lineare Modelle immer erwünschte Vereinfachungen.

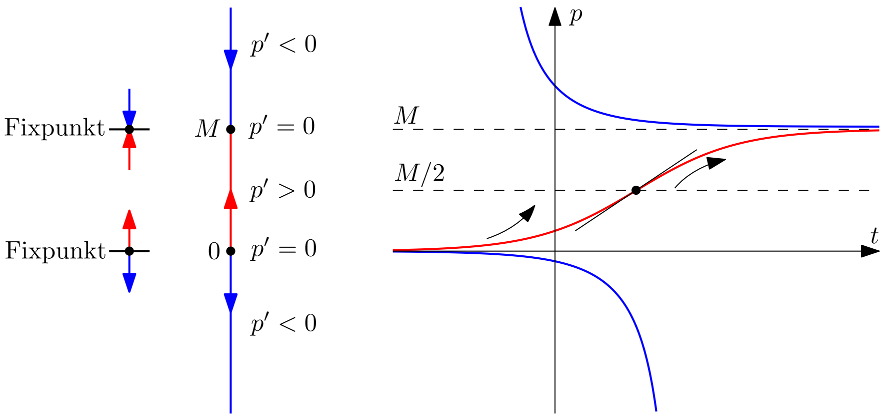

Abbildung 2: *Skizze des Phasenraumes zur Verhulstgleichung und qualitativer Verlauf der Lösungen (Graphen).*

6. Das logistische Wachstum in der Anfangsphase bietet eine praktische Anwendung für exponentielle Wachstumsmodelle, denn $p(t) > 0$ ist dann hinreichend klein, dass $p(t) \gg p^2(t) \approx 0$ gilt. Die Verhulstgleichung lässt sich dann so interpretieren:

$$p' = r \cdot p \cdot \left(1 - \frac{p}{M}\right) = r \cdot p - r \cdot \frac{p^2}{M} \approx r \cdot p$$

   Bei dieser Vereinfachung handelt es sich um eine *Linearisierung der Differentialgleichung nahe beim Fixpunkt* $p = 0$, denn der nichtlineare Term proportional zu p^2 ist so viel kleiner als p selbst, dass er in der Näherung vergessen werden darf. Wir gewinnen eine radikal vereinfachte Gleichung: $p' = r \cdot p$ mit einem Startwert $0 < p(t_0) \ll 1$. Dann gilt die Näherung $p : t \mapsto p_0 \cdot \exp(r \cdot (t - t_0)) = C \cdot \exp(r \cdot t)$ mit $C := p_0 \cdot \exp(-r \cdot t_0)$.

   Das bedeutet: In der Anfangsphase verhält sich logistisches Wachstum fast wie ein exponentielles Wachstum. Das hat zwei Folgerungen: Obwohl die Populationszahlen noch klein sind, wächst die Population zuerst fast ungebremst, und in dieser Anfangsphase erkennt ein Beobachter vermutlich nur den exponentiellen Charakter der Näherung. Man kann diese Vereinfachung auch nutzen, sofern man sich mit hinreichend kurzfristigen Betrachtungen begnügt.

7. Für eine *qualitative Beurteilung der Dynamik in der Nähe der Fixpunkte*, also der Nullstellen von p', reicht die *Linearisierung der Differentialgleichung* nahe bei den Fixpunkten aus. Damit lässt sich das lokale Verhalten beim Fixpunkt abschätzen. In unserem Beispiel zeigt sich, ob der Fixpunkt anziehend oder abstossend wirkt. Für $p \approx 0$ gilt die Näherung $p' \approx r \cdot p$ mit $r > 0$. Der Fixpunkt wirkt abstossend, weil sich jede Lösung der Verhulstgleichung, die in einem beliebigen p_0 mit $M/2 \gg p_0 > 0$ beginnt, zuerst von 0 exponentiell schnell entfernt, wenn t wächst.

   Beim Fixpunkt M ist die Überlegung unwesentlich komplizierter. Wir betrachten die Hilfsgrösse $q := p - M \approx 0$, dann ist

$$q' = p' = r \cdot p \cdot \left(1 - \frac{p}{M}\right) = r \cdot (q + M) \cdot \left(1 - \frac{q + M}{M}\right) = -\frac{r}{M} \cdot q^2 - r \cdot q \approx -r \cdot q$$

   Die Lösungen der linearisierten Gleichung sind $q : t \mapsto q_0 \cdot \exp(-r \cdot t)$. Für jede Wahl von $q_0 > 0$ strebt $q(t)$ wegen $r > 0$ exponentiell schnell gegen den Grenzwert 0. Für die Funktion p bedeutet dies, dass sich für grosse t die Funktionswerte $p(t)$ exponentiell schnell an M annähern. Der Fixpunkt M ist also anziehend.

   Der geschilderte Sachverhalt zeigt sich im Phasendiagramm, das zur Verhulstgleichung gehört. Es stellt die Differentialgleichung als eine Strömung dar, die auf der p-Achse fliesst. Auf dem negativen Teil der p-Achse zieht die Strömung weg von 0. Im Bereich $p > 0$ fliesst die Strömung von jedem Startwert gegen den Fixpunkt M. In den beiden Fixpunkten 0 und M ruht die Strömung. Der Nullpunkt ist damit offensichtlich abstossend und M ist anziehend.

Bemerkung Dieses Beispiel zeigt, dass der Sonderfall von *Fixpunkten,* also konstanten Lösungen, Schlüsselinformationen zum *qualitativen Verhalten* aller Lösungen enthalten kann.

Für eine *quantitativ korrekte Darstellung* der Lösung stehen uns zwei Wege offen:

1. Die Differentialgleichung wird formal gelöst und der Graph mit einer Funktionsdiskussion gewonnen oder computergestützt erzeugt.

   Dabei stellt sich die Frage, wie exakte Funktionswerte gefunden werden können. Das ist praktisch jeweils nur in endlich vielen Fällen möglich, wenn überhaupt. Jedenfalls reicht eine noch so sorgfältig erstellte Darstellung mit Papier und Bleistift nicht über die qualitative Diskussion, die wir schon geleistet haben hinaus.

2. Zur Differentialgleichung wird im interessierenden Bereich numerisch eine geeignete Näherungslösung erzeugt und aufgezeichnet.

   Das entspricht der Arbeitsweise vieler Anwender in technisch wissenschaftlichen Berufen. Sie hat zwar ihre eigenen Probleme, aber sie ist viel weiter anwendbar als die sogenannt formal exakten Methoden, die eigentlich nur in ausgewählten Spezialfällen zum Ziel führen.

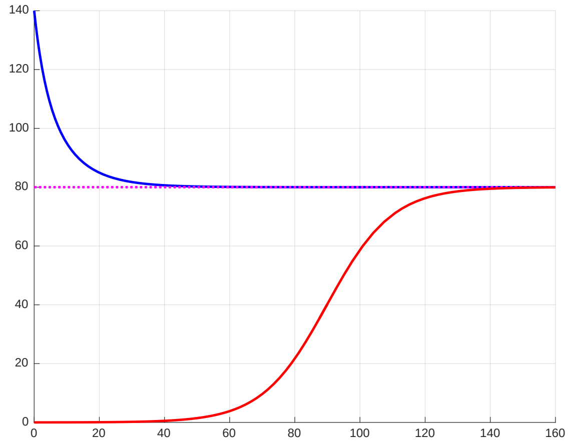

Abbildung 3: *Graphische Darstellung von drei Lösungen der Verhulst-Gleichung,* $r := 0.1$*,* $M := 80$*, Startwerte* 140 *(blau),* 80 *(mangenta),* 0.01 *(rot) mit* MATLAB®.

Aufgaben zum logistischen Wachstum

1. Eine politische Partei polemisiert gegen Ausländer. Anhand von statistischen Daten belegt sie, dass sich der prozentuale Anteil der ausländischen Wohnbevölkerung in den letzten 60 Jahren von 4% auf 31% erhöht und dabei etwa alle 20 Jahre verdoppelt hat.

   Begründen oder widerlegen Sie folgende Behauptungen:

   (a) Die Polemik versucht, den Leuten ein exponentielles Wachstum mit einer jährlichen Wachstumsrate von rund 3.5% plausibel zu machen.

   (b) Exponentielles Wachstum ist im betrachteten Zusammenhang unmöglich.

(c) Logistisches Wachstum könnte anhand der Daten nicht ausgeschlossen werden.

2. Anlässlich einer Grippeepidemie führten die Gesundheitsdienste zwei Statistiken: Die Anzahl aller Neuinfektionen pro Woche und die Anzahl aller Infektionen seit Beginn der Epidemie. Nach sechs Wochen zeigt sich, dass die Neuinfektionen fast konstant bleiben und abzunehmen beginnen. Bis zu diesem Zeitpunkt wurden total 32419 Infizierte gemeldet.

   (a) Schätzen Sie die Gesamtzahl der bei dieser Epidemie infizierten Personen mit einer mathematisch begründbaren Methode.

   (b) Erklären Sie, was für die Anwendung dieser Methode spricht. Welche mathematischen Begriffe können die Neuinfektionen mit der Totalzahl aller bisher Infizierten miteinander in Beziehung bringen?

   (c) Was hat diese Situation mit Differentialgleichungen zu tun?

   (d) Beschreiben Sie ein Wachstumsmodell für die Zahl der Infizierten in der sechsten Woche.

   (e) Beschreiben Sie ein Wachstumsmodell für die Zahl der Infizierten in der ersten Woche nach Ausbruch der Infektionen.

   (f) Beschreiben Sie ein möglichst konkretes Wachstumsmodell für die ganze Epidemie mit einer Differentialgleichung und skizzieren Sie die Graphen der Anzahlfunktionen für die Neuinfizierten und für die Totalzahl aller Infizierten schematisch und qualitativ korrekt im gleichen Koordinatensystem.

3. (a) Zeigen Sie, dass die Funktion

$$p : t \mapsto \frac{p_0 \cdot M \cdot \exp(r \cdot t)}{M + p_0 \cdot (\exp(r \cdot t) - 1)}$$

   die Verhulstgleichung $p' = r \cdot p \cdot (1 - p/M)$ löst und $p(0) = p_0$ erfüllt.

   (b) Welche Rechenregeln der Differentialrechnung werden beim Nachweis benötigt?

4. Begründen oder widerlegen Sie: Ist $p_0 : t \mapsto p_0(t)$ eine Lösung der Verhulstgleichung und τ eine beliebige Konstante, so ist auch $p_\tau : t \mapsto p_0(t - \tau)$ eine Lösung der Verhulstgleichung.

[*Bemerkung:* Hier endet das Minimalprogramm.]

3 Andere Formen der logistischen Gleichung, Interpretationen und Modellkritik

Zur Verhulstgleichung (1) gibt es verschiedene algebraisch gleichwertige Formen. Die Form einer Gleichung kann deren Interpretation beeinflussen und verschiedene Seiten eines Modelles zur Geltung bringen. Die folgende Betrachtung zeigt auch, wie Modelle zur Begriffsbildung beitragen können und wie sich gelegentlich unausgesprochene Annahmen in Theorien einschleichen.

1. Die Modellgleichung (1) wird umgeschrieben

$$p' = r \cdot p \cdot (1 - \frac{p}{M}) \quad \Longleftrightarrow \quad p' = r \cdot p \cdot \frac{M - p}{M} \tag{2}$$

   Die zwei Faktoren, $r \cdot p$ und $(M - p)/M$ auf der rechten Seite von (2) lassen sich so interpretieren:

(a) Die Differentialgleichung $p' = r \cdot p$ beschreibt ein hypothetisches exponentielles Wachstum mit dem Wachstumsfaktor r, das mit dem wirklichen Wachstum fast übereinstimmt, im Bereich $0 < p \ll M$. Es heisst das *biotische Potenzial.*

(b) Für $p > 0$ gilt $(M - p)/M < 1$, der Term reduziert die Wirkung des biotischen Potenzials und wird als umweltbedingte Wachstumshemmung interpretiert.

(c) Wird M als maximal mögliche stabile Population betrachtet, so misst $M - p$ die freien Plätze im Habitat bei einer Bevölkerung p. Der Quotient $(M - p)/M$ setzt Zahl der freien Plätze in Relation zur Zahl aller möglichen Plätze. Das erinnert an die Laplacewahrscheinlichkeit, dass ein zusätzliches Mitglied bei einer Population der Grösse p zufällig auf einen der $M - p$ freien Plätze trifft.

Diese Interpretation macht implizit die Annahme, dass der Lebensraum in M *gleichwertige* Plätze aufgeteilt sei und dass alle Mitglieder der Population $p < M$ mit gleicher Chance einen Lebensraum finden. Dies entspricht einer total einförmigen Umwelt, die man vielleicht im Labor herstellen kann. Die postulierte Homogenität vereinfacht das Modell, indem vorhandene Unterschiede verwischt, soziale Strukturen – und damit beispielsweise die Rolle von Verwandtschaft oder Hierarchien im Kampf ums Überleben – ausgeblendet werden.

2. Die Verhulstgleichung (1) wird ausmultipliziert

$$p' = r \cdot p \cdot (1 - \frac{p}{M}) \quad \Longleftrightarrow \quad p' = r \cdot p - s \cdot p^2 \quad \text{mit } s := \frac{r}{M} \tag{3}$$

In (3) erkennt man in $p' = r \cdot p$ wiederum das biotische Potenzial. Der Summand $-s \cdot p^2$ wirkt dem biotischen Potenzial entgegen. Dabei lässt sich p^2 wie folgt deuten: Jedes der p Mitglieder der Population hat $p - 1$ Konkurrenten. Die Zahl der potenziellen Konflikte zwischen zwei Kontrahenden wird abgeschätzt durch

$$\binom{p}{2} = \frac{1}{2} \cdot p \cdot (p-1) \approx \frac{1}{2} \cdot p^2 \quad \text{[Näherung für grosse } p\text{]}$$

Daher wird $s \cdot p^2$ als *Konfliktpotenzial* interpretiert. Für $p = M$ gilt $s \cdot p^2 = r \cdot p$, das Konfliktpotenzial bringt das Wachstum zum Erliegen.

Dieser Interpretation liegt wiederum eine implizit angenommene Homogenität zugrunde, die alle Mitglieder der Population als austauschbar und gleichwertig ansieht. Das widerspricht anderen biologischen Prinzipien, etwa dem Darwinismus. Eine zufällige Selektion unter Identischen kann keine Evolution bewirken.

3. Die Modellgleichung (3) lässt sich für $p > 0$ wie folgt umformen

$$p' = r \cdot p - s \cdot p^2 \iff \frac{p'}{p} = r - s \cdot p \iff q' = r - s \cdot \exp(q) \quad \text{mit } q := \ln(p) \tag{4}$$

Für $p := \exp(q) \approx 0$ gilt $q' \approx r$. Für kleine $p = \exp(q) > 0$ wächst q nahezu *linear*, also p selbst nahezu exponentiell. Der Graph von q liegt immer unterhalb der Geraden mit Steigung r, mit welcher das Wachstum von q für kleine positive Werte von p beginnt und wird zunehmend flacher, weil q' monoton gegen $r - s \cdot M = 0$ strebt.

4. Die Formulierung der Verhulstgleichung spricht explizit nur *eine einzige* Population P an. In manchen Anwendungen der Verhulstgleichung ist P aber auf organische Nahrung angewiesen. Dann wird P ungenannte Populationen abernten. Das Modell blendet diese Dynamik aus. Alle denkbaren Interaktionen mit anderen Populationen im Lebensraum werden mit der Konstanten M, der *Kapazität des Lebensraumes*, auf die einfachste und gröbste Art abstrahiert.

4 Variationen, Vertiefung, Erweiterungen zum Grundmodell

Alle Beispiele, die bisher behandelt wurden, lassen sich als Sonderfälle des folgenden Ansatzes für ein allgemeineres Wachstumsmodell auffassen.

$$p' = a \cdot p^2 + b \cdot p + c \quad \text{mit Konstanten } a, b, c \text{ und } p(0) := p_0 > 0$$

Dabei beschreibt die Funktion $p : t \mapsto p(t)$ die Biomasse einer Population abhängig von der Zeit t. Die Interpretation verlangt $p \geq 0$ auf dem ganzen Definitionsbereich von p.

Aus der Sicht der Modellbildung hat der Ansatz einige *erwünschte Eigenschaften:*

- Der Ansatz enthält alle bisherigen Modelle als Sonderfälle.
- Das Modell wird durch bloss drei Parameter und die Anfangsbedingung $p(0) := p_0 > 0$ vollständig beschrieben und hat mindestens in der Nähe von $t = 0$ positive Lösungen.
- Lösungen lassen sich für konkret gegebene Werte der Parameter numerisch so genau bestimmen, dass die wesentlichen Modellfehler in der Bestimmung der Parameter zu suchen sind.
- Das Dilemma formal exakter Lösungen lässt sich an diesem Beispiel aufzeigen: Die Differentialgleichung ist separierbar. Eine exakte Lösung lässt sich im Prinzip in zwei Schritten gewinnen:
  - Eine Stammfunktion H zur rationalen Funktion $h : p \mapsto \dfrac{1}{(a \cdot p^2 + b \cdot p + c)}$ mit Partialbruchzerlegung oder CAS bestimmen.
  - Integrieren:
    $$\int_{p(0)}^{p(t)} h(p)\mathrm{d}p = H(p(t)) - H(p_0)$$
    und die Gleichung $H(p(t)) - H(p_0) = t$ [formal exakt!] nach $p(t)$ lösen.

  Die Modellgleichungen sind durch die Wahl des Ansatzes separierbar gemacht worden. In diesem Zusammenhang führen formal exakte Lösungen auf einen mathematischen Nebenschauplatz ohne Chancen auf tiefere Einsichten in das Verhalten von wirklichen Populationen. Einsicht in die Populationsdynamik ist eine Voraussetzung für gute Modellbildung und eher nicht deren Folge. Damit ist die Forderung nach einer formal exakten Lösung für die Modellbildung allenfalls mehr Behinderung als Vorteil. Die formal exakt lösbaren Differentialgleichungen sind eine seltene Ausnahme unter allen Differentialgleichungen.

Was ist eigentlich die Populationsgrösse? Die Populationsgrösse p wurde bisher nie explizit definiert:

1. Wenn p die *Anzahl Individuen* in der Population zählt, so sollte p eine Funktion mit ganzzahligen Werten sein. Das würde der Differenzierbarkeit widersprechen, wurde aber bei den Interpretationen der Modellgleichungen (2) und (3) implizit angenommen. Frage ist: Wie genau kann man p bei Feldversuchen erfassen? Wie gross ist der Interpretationsspielraum im Rahmen experimenteller Verifikationen?
2. Die Interpretation von p als [trockene] *Biomasse* ist zwar weniger anschaulich als die Zahl der Individuen. Sie wird auch in [MS2] benutzt und ist dort wesentlich für die Heuristik beim Formulieren der Modellgleichungen. Wie genau lässt sich die Biomasse aus Wildzählungen erfassen? Was wissen wir über die Biomasse beispielsweise eines Fischschwarmes, einer Gnuherde?

Die Unsicherheiten in der Bedeutung von p und in der Messung der Populationsgrösse bei Beobachtungen oder Laborversuchen lassen etlichen Spielraum bei der Verifikation von Modellen. Aussagen der einfachen Populationsmodelle sollen eher qualitativ statt rein quantitativ beurteilt werden. Es gehört zu einer sorgfältigen Modellierung, die Bedeutung von p *vor* der Formulierung der Modellgleichungen zu klären. Es ist aber sicher unpassend auf formal exakten Methoden beim Lösen der Modellgleichungen zu beharren, da weder die Modellparameter noch die Grössen konkret beobachtbarer Populationen auch nur annähernd genau gezählt oder gemessen wurden. Man könnte denken, dass gerade darum alle Modellparameter nur symbolisch zu behandeln wären, um für den Fall gewappnet zu sein, dass in Zukunft exakte Messungen oder gute Schätzungen verfügbar sein werden. In einfachen physikalischen Systemen taugt diese Idee, sie versagt bei der Formulierung von Populationsmodellen, die eigentlich etwas hoch Komplexes radikal vereinfacht beschreiben wollen.

Aufgaben zum erweiterten Grundmodell, einige Beispiele

5. Wie müssen die Modellparameter a, b, c gewählt werden, damit
   (a) eine Population beschrieben wird, deren Biomasse konstant bleibt?
   (b) die Lösungsfunktion linear wächst?
   (c) die Lösungsfunktion exponentiell wächst?
   (d) das Problem gleichwertig ist zur Verhulstgleichung?

6. Ein Spezialfall: $a := 0$
   Dann bleibt $p' = b \cdot p + c$ und wir nehmen an $b > 0, c > 0$. Durch Ableiten der Differentialgleichung nach t erhalten wir eine Differentialgleichung für $q := p'$, nämlich $q' = b \cdot q$ mit $q(0) := p'(0)$.

   Wie lautet die Lösung dieser neuen Differentialgleichung und wie findet man daraus eine Lösung des ursprünglichen Problems?

7. Ein Spezialfall: $a > 0$, $b = c := 0$
   Dann bleibt $p' = a \cdot p^2$ und $p(0) := p_0 > 0$. Daraus ergibt sich durch Umformen

$$\int_0^t \frac{p'(\tau)}{p^2(\tau)}\, \mathrm{d}\tau = \int_0^t a\, \mathrm{d}\tau$$

   Das Integral auf der rechten Seite ergibt $a \cdot t$, jenes auf der linken Seite ergibt: $-1/p(t) + 1/p(0)$. Also folgt

$$p(t) = \frac{1}{\frac{1}{p_0} - a \cdot t} = \frac{p_0}{1 - p_0 \cdot a \cdot t}\,, \qquad \text{solange } p(t) > 0 \text{ gilt.}$$

   (a) Ergänzen Sie die Lücken in der skizzenhaften Beschreibung mit Rechnungen und Begründungen.
   (b) Skizzieren Sie den Graph der Funktion $p : t \mapsto p(t)$ auf dem maximalen Definitionsbereich.
   (c) Welche mathematische Eigenheit zeigt dieser Graph? Warum sind bei der Interpretation als Populationsmodell Vorbehalte angebracht?
   (d) Dieser Fall wird in der Literatur gelegentlich mit dem massenhaften Auftreten von gewissen Insekten in Verbindung gebracht. Warum ist diese Interpretation mit Vorsicht zu behandeln?

8. Der allgemeine Fall: Es bezeichne $f(p) := a \cdot p^2 + b \cdot p + c$
Aus der Beziehung $p'(t) = f(p(t))$ und $f(p_0) \neq 0$ folgt, dass für alle t in der Nähe von 0 gilt

$$\int_0^t \frac{p'(\tau)}{f(p(\tau))}\,\mathrm{d}\tau = \int_0^t 1 \cdot \mathrm{d}\tau = t$$

Angenommen $H : u \mapsto H(u)$ ist eine Stammfunktion von $h : u \mapsto 1/f(u)$, dann lautet die Behauptung, dass

$H \circ p : t \mapsto H(p(t))$ eine Stammfunktion von $p' \cdot h \circ p : t \mapsto p'(t) \cdot h(p(t))$ sei.

   (a) Begründen Sie diese Behauptung.
   (b) Zeigen Sie, dass daraus mindestens für alle t zwischen 0 und der nächsten Nullstelle von $f(p(t))$ die Beziehung $H(p(t)) - H(p_0) = t$ gilt.
   (c) Warum erfüllt die Lösung $p : t \mapsto p(t)$ mit $p(0) := p_0$ der Differentialgleichung die Gleichung $H(p(t)) = t + H(p_0)$?
   (d) Begründen oder widerlegen Sie: $p : t \mapsto H^{-1}(t + H(p_0))$ ist eine formale Lösung des Anfangswertproblems, wobei H^{-1} die Umkehrfunktion zur Funktion H in der Nähe von p_0 bezeichnet.
   (e) Wo liegen die Hauptprobleme bei der Bestimmung dieser formalen Lösung?
   (f) Welche Vorteile hat eine formal exakte Lösung gegenüber numerischen Lösungen im Rahmen der Populationsmodelle? Wodurch werden diese Vorteile relativiert?

9. Bei einer Population p wurde exponentielles Wachstum beobachtet. Da dieses Wachstum theoretisch jede Grenze übertrifft, wurde vorgeschlagen, die Population laufend zu reduzieren, wobei pro Zeiteinheit die Menge h abgeerntet wird. Welche der folgenden Überlegungen sind korrekt? Begründen Sie die Antwort.

   (a) Die Differentialgleichung $p' = r \cdot p - h$ mit $r > 0$, $h > 0$ entspricht dieser Situation.
   (b) Die Konstante $p := h/r$ ist eine Lösung von $p' = r \cdot p - h$.
   (c) Die Funktion $p : t \mapsto A \cdot \exp(r \cdot t) + h/r$ besteht die Einsetzprobe in der Differentialgleichung $p' = r \cdot p - h$.
   (d) Auf der p-Achse hat das Phasendiagramm zu dieser Differentialgleichung genau eine Nullstelle bei $p = h/r$ und der zugehörige Fixpunkt ist abstossend. Das bedeutet, dass die Population ausstirbt, wenn der Startwert kleiner ist als h/r und nicht stabilisiert werden kann durch die kontinuierliche Ernte, wenn der Startwert grösser ist als h/r.

10. Die Population q wachse nach dem Gesetz $q' = r \cdot q \cdot (1 - q/m) - h$ mit Konstanten $h > 0$, $m > 0$, $r > 0$.

   (a) Warum beschreibt diese Differentialgleichung ein logistisches Wachstum mit konstanter Ernte? Welche Bedeutung haben die Parameter h, m, r?
   (b) Unter welchen Bedingungen für h, m, r hat q' als Funktion von q zwei verschiedene positive Nullstellen? Welcher der zugehörigen Fixpunkte ist abstossend, welcher anziehend?
   (c) Für welche Wahl von h, m, r hat q' als Funktion von q eine doppelte positive Nullstelle? Wie verhält sich das System dann? Skizzieren Sie den Graphen von q' und den Graphen von q qualitativ richtig anhand der Vorzeicheninformation für q'.

(d) Skizzieren Sie das qualitative Wachstumsverhalten der Modellpopulation und vergleichen Sie dessen Verhalten mit dem Referenzsystem mit $h := 0$.

(e) Gegeben r und m, wie muss h für eine nachhaltige Zucht gewählt werden und welches ist dann die maximal erzielbare Wachstumsrate?

Stimmt die Vermutung, dass die maximale Wachstumsrate für $q := m/2$ erreicht wird? Wie begründen Sie die Antwort?

5 Wie steht es um die Eindeutigkeit der Lösungen?

Wir haben bisher die erst Existenz von Lösungen angesprochen. Wie steht es um die Eindeutigkeit? Hier folgen dazu einige Aufgaben. Diese *Option* kann zur *Leistungsdifferenzierung* benutzt werden.

Aufgaben

11. Wir betrachten die Differentialgleichung

$$\frac{\mathrm{d}p}{\mathrm{d}t} = \sqrt{p \cdot (1-p)}$$

mit der Nebenbedingung $0 \leq p \leq 1$ und erproben das Vorgehen, das sich bei der Verhulstgleichung bewährt hat.

(a) Welches sind die Gleichgewichtslösungen?

(b) Warum wächst p zwischen den Gleichgewichtslösungen?

(c) Für welchen Wert von p gilt $p'' = 0$?

(d) In welchem Bereich der p-Werte nimmt die Wachstumsrate zu, wo nimmt sie ab?

(e) Für welches p ist p' maximal?

(f) Angenommen, $p > 0$ ist so klein, dass $p \cdot (1-p) = p - p^2 \approx p$ als Linearisierung taugt. Dann gilt die Näherungsgleichung $p' = \sqrt{p}$.

Behauptung: Das Anfangswertproblems mit $p(0) := 0$ zu dieser vereinfachten Differentialgleichung besitzt mehr als eine Lösung.

Hinweis: Es gibt Polynome höchstens zweiten Grades $p : t \mapsto a \cdot t^2 + b \cdot t + c$, welche das Anfangswertproblem lösen. Finden Sie zwei verschiedene Lösungen.

(g) Um zu zeigen, dass auch die Differentialgleichung $\dfrac{\mathrm{d}p}{\mathrm{d}t} = \sqrt{p \cdot (1-p)}$ zum Anfangswert $p(0) := 0$ zwei verschiedene Lösungen hat, bemerken wir, dass die konstante Funktion $p_1 : t \mapsto 0$ die Differentialgleichung und die Anfangsbedingung erfüllt.

Aber auch

$$p_2 : t \mapsto \begin{cases} \frac{1}{2} \cdot (1 - \cos(t)) & \text{für } 0 \leq t \leq \pi, \\ 1 & \text{für } t \geq \pi \end{cases}$$

ist eine Lösung des Anfangswertproblems.

Überprüfen Sie diese Behauptung bis in alle Einzelheiten.

Bemerkung: Diese Beispiele sind wichtig. Sie zeigen, dass das Anfangswertproblem bei Differentialgleichungen nicht zwingend eindeutig lösbar ist.

12. Die Abbildungen 3 und 4 wurden von einem numerischen Löser erzeugt. Sie vermitteln Aussagen über die zugehörigen Wachstumsprozesse. Was leisten numerische Löser oder grafische Darstellungen, wo sind ihre Grenzen?

Genauer:

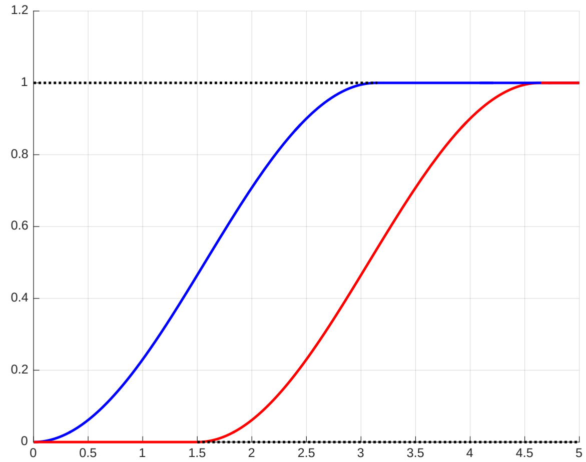

Abbildung 4: *Drei numerisch angenäherte Lösungen zu* $p' = \sqrt{p \cdot (1-p)}$ *mit Startwert* $p(0) := 0$.

(a) Die beiden Abbildungen lassen mehrere Eigenschaften der Modellpopulationen erkennen. Suchen Sie mindestens drei, die für $p \geq 0$ je auf beide Wachstumsprozesse zutreffen.

(b) Welche der in Abbildung 3 sichtbaren Eigenschaften treffen nur auf das logistische Wachstum zu?

(c) Welche Eigenschaften sind alleine im Wachstumsprozess von Abbildung 4 vorhanden? Was kann die numerische Näherung oder die Grafik bloss andeuten, aber nicht beweisen?

(d) Begründen oder widerlegen Sie folgende Aussage über die in den beiden Abbildungen jeweils rot dargestellten Wachstumsprozesse: Das Wachstum beginnt mit $p(0) := 0$ und endet nach endlicher Zeit im jeweiligen Maximum.

(e) Numerische Löser oder grafische Darstellungen besitzen prinzipielle Beschränkungen. Welche davon erkennen Sie in diesen Beispielen? Welche sind von praktischer Bedeutung?

6 Ein weiteres Wachstumsmodell und eine konkrete Anwendung

Hier wird als *Option* eine konkrete *Anwendung eines Wachstumsmodelles in der Medizin* angesprochen.

In der Entwicklung von Krebstherapien werden Modelle für das Tumorwachstum benötigt. Sie dienen als Referenz, um die Wirkung von Therapien zu quantifizieren, (vgl[MJD]).

Eine Differentialgleichung nach *Gompertz* [1825] wird fallweise benutzt, um das Wachstum des Volumens gewisser Tumore zu beschreiben. Sie lautet

$$p' = a \cdot p \cdot (1 - \frac{\ln(p)}{b}) \quad \text{mit Konstanten } a > 0,\ b > 0 \quad \text{und gilt für } p > 0.$$

Aufgaben

13. Untersuchen Sie das qualitative Verhalten der Funktion p anhand der Gompertzgleichung und der Methode, die bei Abb. 2 auf Seite 4 benutzt wurde.

    (a) Für welche Werte von p wird $p' = 0$?

    (b) Für welche Werte von p wird $p'' = 0$?

(c) Welche Gestalt hat der Graph von Funktionen, die die Gompertzgleichung erfüllen?

(d) Begründen oder widerlegen Sie: $\lim_{p \to 0+} p \cdot \ln(p) = 0.$

Was folgt über den Grenzwert von p' (in Abhängigkeit von p gemäss der Gompertzgleichung), wenn sich p von der positiven Seite 0 annähert?

14. Die Abbildung 5 zeigt Wachstumsprozesse nach Gompertz oder nach Verhulst.

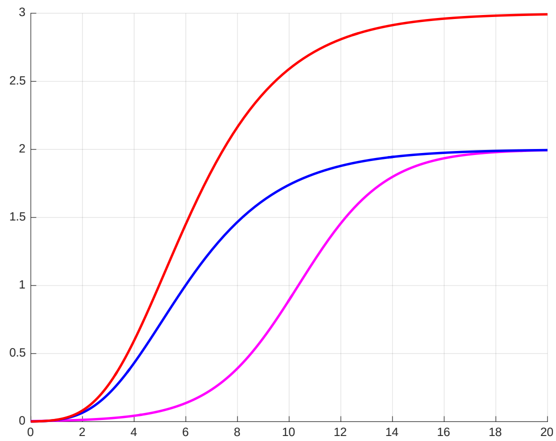

Abbildung 5: *Wachstumsprozesse nach Gompertz, beziehungsweise nach Verhulst*

(a) Ordnen Sie die einzelnen Graphen den zugehörigen Modellen zu. Welches Kriterium haben Sie zum Entscheid benutzt?

(b) Welche qualitativen Eigenschaften sind allen Graphen aus Abbildung 5 gemeinsam?

(c) Markieren Sie auf jeder der Wachstumskurven den Bereich, wo die Kurve am steilsten verläuft. Was fällt auf? Woran liegt das?

15. Mit der Hilfsfunktion $q : t \mapsto \ln(p(t))$ wird die Gompertzgleichung zu:

$$q' = p'/p = a \cdot (1 - \frac{\ln(p)}{b}) = a \cdot (1 - \frac{q}{b})$$

(a) Was zeigt das Phasendiagramm der Differentialgleichung für q und wie lassen sich damit die Graphen von $q : t \mapsto q(t)$ und von $p : t \mapsto p(t) = \exp(q(t))$ qualitativ richtig skizzieren?

(b) Überprüfen Sie die Behauptung: Für alle Konstanten C ist die Funktion

$$q : t \mapsto C \cdot \exp(-a \cdot b \cdot t) + b$$

eine Lösung der Gleichung $q' = a \cdot (1 - q/b)$

(c) Welchen Grenzwert p_∞ strebt das Wachstum mit dem Startwert $p(0) > 0$ asymptotisch für grosse t an?

(d) Wir betrachten eine Lösung $p : t \mapsto p(t)$ der Gompertzdifferentialgleichung, mit $p(0) > 0$ und $p'(0) > 0$. Es bezeichne t_0 den Zeitpunkt des momentan grössten Wachstums $p'(t_0) > 0$ auf dieser Lösung und $0 < p_\infty < \infty$ den endlichen asymptotischen Grenzwert von $p(t)$ für grosse t.

Wie gross ist der Funktionswert $p(t_0)$ und wie gross ist $p_\infty/p(t_0)$? Was ist am Ergebnis bemerkenswert?

Literatur

[MJD] H. Murphy, H. Jaafari, H.M. Dobrovolny. *Differences in predictions of ODE models of tumor growth: a cautionary example.* `http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4768423` (besucht 3.11.2017)

Eine exemplarische Anwendung für das Wachstumsmodell von Gompertz in der Krebsforschung.

[MS2] C. Marsan, H.R. Schneebeli. *Zwei Populationen im Wettstreit, Simulationen mit Differentialgleichungen* `http://www.swisseduc.ch/mathematik`, 2017.

Eine Fortsetzung und Vertiefung der hier begonnenen Einführung. Modellbildung mit Differentialgleichungen im Rahmen von Jäger-Beute-Modellen. Stationäre Vektorfelder in der Ebene. Näherungsberechnung der Stromlinien mit einem numerischen Löser.

[S] H.R. Schneebeli. *Differentialgleichungen für den Fall des Falles* `http://www.swisseduc.ch/mathematik`, 2015.

Verschiedene Modelle für Fallbewegungen in einer Atmosphäre werden mit Differentialgleichungen modelliert. Numerische oder analytisch exakte Lösungen werden mit einem CAS gesucht, analysiert, verglichen. Dabei zeigt sich, dass die Güte der Lösung – gemessen an der Wirklichkeit – vor allem begrenzt wird durch die Güte der Daten, die in die Modellbildung einfliessen. Auch formal exakte Lösungsverfahren können prinzipielle Unterschiede zwischen Modellannahmen und Wirklichkeit, die Modellfehler, nicht berichtigen. Ein Vorteil exakter Lösungen bleibt: alle Diskrepanzen zur Wirklichkeit gehen auf Modellfehler zurück.