

Kapitel 6

Iterierte Abbildungen

Die Welt um uns herum ist nicht statisch sondern verändert sich andauernd. Insbesondere ist “Leben” nicht ohne *Stoffwechsel* denkbar und impliziert deshalb permanente Veränderung oder **Dynamik**. Es ist daher nicht verwunderlich, dass zentrale Fragen der Biologie dynamische Vorgänge betreffen. Diese laufen auf unterschiedlichsten Ebenen und Zeitskalen ab und werden in verschiedenen Spezialdisziplinen behandelt — von der Molekular- und Mikrobiologie über die Pflanzen- und Tierphysiologie, Entwicklungsbiologie, Neurobiologie, Immunologie bis hin zur Ökologie, Epidemiologie und organismischen Evolutionsbiologie.

Wie aber soll man dynamische Vorgänge mathematisch beschreiben?

Zwei Alternativen bieten sich an und werden im Rahmen dieser Vorlesung im Detail diskutiert: Im ersten Zugang wird die Zeit t wie in der Physik als *kontinuierliche Variable* behandelt.¹ Mathematisch gesehen führt diese Art der Modellierung der Zeit auf das Konzept **Differentialgleichung**, das wir in den Kapiteln 14 bis 16 ausführlich vorstellen und behandeln werden.

Im zweiten Zugang wird die Zeit in *diskrete Schritte* eingeteilt. Dies entspricht zwar nicht ihrer physikalischen Natur, ist aber im Rahmen vereinfachter phänomenologischer Beschreibungen oft extrem hilfreich. Man stelle sich beispielsweise eine Insektenart vor, bei der die adulten Tiere jeweils im Herbst Eier legen und dann sterben. Die Zahl der Insekten läßt sich dann als diskrete Abfolge x_1, x_2, x_3, \dots auffassen, wobei der Index t das jeweilige Jahr bezeichnet. In dieser Beschreibung dauert jeder Zeitschritt ein Jahr — um vieles länger als die für die mikroskopischen Entwicklungsprozesse relevanten Zeitskalen, aber gut geeignet, um populationsbiologische Fragen zu beantworten: Wächst die Population, strebt sie einem Gleichgewicht zu oder stirbt sie aus? Wie reagiert die Insektenpopulation auf Veränderungen ihrer Umwelt? ...

In unserem Modell wollen wir weiterhin annehmen, dass die Insektenzahl in aufeinander folgenden Jahren durch eine einfache Rekursionsbeziehung gegeben ist,

$$x_{t+1} = f(x_t) . \tag{6.1}$$

Die Größe der Insektenpopulation im Jahr vor dem Beginn der Untersuchung wollen wir mit x_0 bezeichnen.

Setzen wir in Gleichung (6.1) sukzessive $t = 0, 1, 2, \dots$ ein, können wir sofort die Anzahl

¹Eine Quantisierung der Zeit in diskrete Zeitschritte wird in der physikalischen Literatur im Zusammenhang mit Modellen der Quantengravitation diskutiert. Auf der für biologische Prozesse relevanten Ebene gibt es jedoch keine Indizien, die gegen einen kontinuierlichen Zeitfluß sprechen.

der Insekten für alle zukünftigen Jahre berechnen:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= f(x_0) \\
 x_2 &= f(x_1) = f(f(x_0)) \\
 x_3 &= f(x_2) = f(f(x_1)) = f(f(f(x_0))) \\
 &\vdots \\
 x_t &= f(x_{t-1}) = f(f(x_{t-2})) = \dots
 \end{aligned} \tag{6.2}$$

Da die Abbildung f in jedem einzelnen Zeitschritt wieder auf sich selbst angewendet wird, bezeichnet man (6.1) auch als **Iterierte Abbildung**.² In diesem Modell haben wir stillschweigend vier wichtige Annahmen getroffen:

- Es gibt keine explizit zeitabhängigen Einflüsse auf das Wachstum der Population — stimmt die Insektenzahl in zwei beliebigen Jahren t' und t'' überein, das heißt $x_{t'} = x_{t''}$, so gilt nach Gleichung (6.1) auch $x_{t'+1} = x_{t''+1}$.
- Die Populationsgröße x_{t+1} hängt nur vom Wert x_t ab, andere Größen wie das Zahlenverhältnis Männchen versus Weibchen werden vernachlässigt. Der für die betrachtete Dynamik relevante Zustand (siehe dazu auch Kapitel 3.4.4) ist also durch die Größe der Population vollständig beschrieben.
- Die Dynamik ist **deterministisch**, zufällige Fluktuationen sind ausgeschlossen.
- Die Anzahl der Insekten in früheren Jahren $t' < t$ hat keinen *unmittelbaren* Einfluss auf x_{t+1} sondern wirkt nur vermöge der in (6.2) skizzierten Wirkungskette. Da die Bewegungsgleichung (6.1) selbst nur jeweils *einen* Zeitschritt zurückblickt, sagen wir auch, dass die Iterierte Abbildung von **1.Ordnung** ist.³

Als Lösung einer Iterierten Abbildung ergibt sich bei vorgegebener **Anfangsbedingung** x_0 eine *Folge* x_1, x_2, x_3, \dots :

Notiz:

Die Lösung einer Iterierten Abbildung $x_{t+1} = f(x_t)$ bei vorgegebener **Anfangsbedingung** x_0 ist eine Folge $(x_t)_{t \in \mathbb{N}}$.

Die Rekursionsvorschrift einer rekursiv definierten Folge kann damit auch als eine Iterierte Abbildung interpretiert werden.

² Subtrahiert man x_t von beiden Seiten der Bewegungsgleichung (6.1) und definiert anschließend $\tilde{f}(x) = f(x) - x$, kann man die ursprüngliche Gleichung auch als

$$x_{t+1} - x_t = f(x_t) - x_t = \tilde{f}(x_t) \tag{6.3}$$

schreiben, und spricht dann von einer **Differenzengleichung**, da auf der linken Seite von Gleichung (6.3) die *Differenz* der Größe x zu zwei aufeinanderfolgenden Zeiten steht.

Iterierte Abbildung und Differenzengleichung sind äquivalente Beschreibungen: Aus jeder Funktion $f(x)$ einer Iterierten Abbildung erhält man durch $\tilde{f}(x) = f(x) - x$ die die zugeordnete Differenzengleichung definierende Funktion $\tilde{f}(x)$; und umgekehrt erhält man aus jeder Funktion $g(x)$ einer Differenzengleichung durch $\tilde{g}(x) = g(x) + x$ die die zugeordnete Iterierte Abbildung charakterisierende Funktion $\tilde{g}(x)$.

Die Interpretation beider Beschreibungen unterscheidet sich jedoch: die Motivation für eine Iterierte Abbildung ist die Beschreibung der *schrittweisen Entwicklung* eines dynamischen Systems. Dagegen wird in einer Differenzengleichung die *Veränderung* der dynamischen Variablen von Zeitschritt zu Zeitschritt betont.

³ Im Abschnitt 6.2 werden wir ein auch historisch wichtiges Modell der Form $x_{t+1} = f(x_t, x_{t-1})$ kennen lernen. Modelle dieser Art, in denen die Funktion f zwei Argumente hat, werden Iterierte Abbildungen zweiter Ordnung genannt. Entsprechend werden Iterierte Abbildungen höherer Ordnung definiert.

BEMERKUNG: Wie aus Kapitel 4 bekannt ist, sind Folgen Funktionen, deren Definitionsbereich die natürlichen Zahlen sind. Damit tritt das Konzept Funktion in Iterierten Abbildungen in zwei vollkommen unterschiedlichen Bedeutungen auf, die auf keinen Fall verwechselt werden dürfen:

- a) In jedem Zeitschritt wird der neue Wert von x (zur Zeit $t + 1$) als Funktion $f(x)$ des alten Wertes x (zur Zeit t) berechnet.
- b) Daraus ergibt sich eine Dynamik für x als Funktion x_t der Zeit t .

Iterierte Abbildungen können höchst unterschiedliche Lösungen erzeugen. Die einfachsten Lösungen entsprechen (biologischen) Gleichgewichten, sind also zeitlich konstant:

Definition (Fixpunkt und Fixpunkt-Lösung):

Erfüllt die Zahl $x^* \in \mathbf{R}$ die Gleichung

$$f(x^*) = x^* , \quad (6.4)$$

so heißt sie Fixpunkt der Funktion $f(x)$.

Die zugehörige konstante Lösung (x^*, x^*, x^*, \dots) der Iterierten Abbildung $x_{t+1} = f(x_t)$ wird Fixpunkt-Lösung genannt.

BEMERKUNG: Anschaulich interpretiert bedeutet Gleichung (6.4), dass Fixpunkte genau den Schnittpunkten des Graphen von f mit der Winkelhalbierenden $y = x$ entsprechen (Siehe auch Abbildung 6.1).

Nimmt das System den Wert x^* zu einer gewissen Zeit t an, so wird es dies wegen (6.1) auch im nächsten Zeitpunkt $t + 1$ tun, dann aber auch zur Zeit $t + 2$ etc., und damit auch zu allen nachfolgenden Zeiten. Dies begründet den Begriff "Fixpunkt-Lösung einer Iterierten Abbildung."

BEMERKUNG: Je nach Form des Graphen von f besitzt eine Iterierte Abbildung keine, eine oder mehrere Fixpunkt-Lösungen.

Ein für das Verständnis dynamischer Prozesse zweites wichtiges Konzept ist das der **Stabilität** einer Lösung: läuft das System nach einer beliebigen kleinen äußeren Störung wieder zur ursprünglichen Lösung zurück, so nennt man die Lösung **asymptotisch stabil**, bewirkt eine Störung, dass sich das System von dieser Lösung wegbewegt, so heißt die Lösung **instabil**. Führt eine kleine Störung des Systems dazu, dass sich die neue Lösung weder von der ursprünglichen Lösung wegbewegt noch sich ihr nähert, so nennt man die ursprüngliche Lösung **marginal stabil**. Dabei steht insbesondere die Stabilität von Fixpunkt-Lösungen im Vordergrund vieler Untersuchungen.

In diesem Kapitel untersuchen wir **lineare Iterierte Abbildungen**. Bei diesen ist f eine Funktion $f(x) = ax + b$, die linear mit x wächst oder fällt. Siehe auch Kapitel 2.3.1. Für diese Systeme existiert eine elegante Theorie zur Bestimmung von Lösungen. In Kapitel 7 werden wir **nichtlineare Systeme** kennen lernen. Bei diesen ist f eine nichtlineare Funktion. Eine schöne Lösungstheorie gibt es hier leider nicht mehr, dafür treten eine Reihe interessanter Phänomene auf, die wir kurz besprechen werden. Gerade für die Biologie sind nichtlineare Iterierte Abbildungen von besonderer Bedeutung, da viele biologische Regelkreise nichtlineare Prozesse beinhalten.

Bei der Untersuchung von Iterierten Abbildungen werden wir meistens die folgenden Fragen behandeln:

Allgemeine Lösung: Welche Lösungen existieren überhaupt?

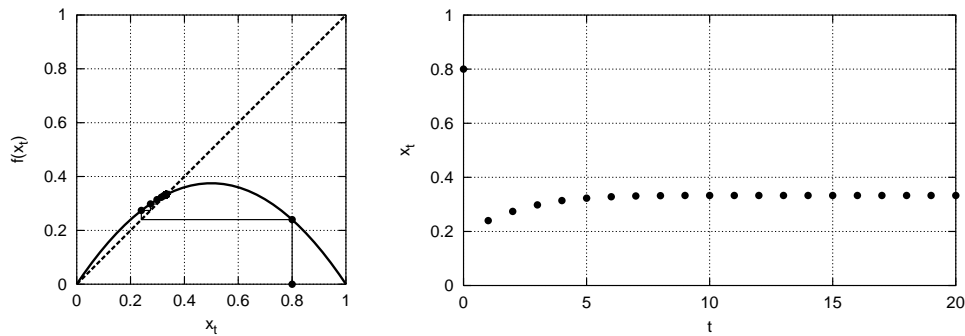


Abbildung 6.1: Die Iterierte Abbildung $x_{t+1} = 1.5 \cdot x_t(1 - x_t)$. Links ist die der Iterierten Abbildung zu Grunde liegende Funktion $f(x) = 1.5 \cdot x(1 - x)$ zusammen mit dem gestrichelt dargestellten Graphen der Funktion $g(x) = x$ abgebildet. Die zusätzlich eingezeichnete Zick-Zack-Linie stellt die sukzessive Zeitentwicklung des Systems dar. Ausgehend vom Startwert $x_0 = 0.8$ wird im ersten Zeitschritt der Wert $x_1 = 1.5 \cdot 0.8 \cdot (1 - 0.8) = 0.24$ erreicht, im zweiten Schritt der Wert $x_2 = 1.5 \cdot 0.24 \cdot (1 - 0.24) = 0.2736$, im dritten Schritt der Wert $x_3 = \dots$

Rechts ist die Lösung der Iterierten Abbildung dargestellt. Nach unserer Sprachregelung ist dies also eine Folge, deren rekursive Definition gerade mit der Iterationsvorschrift $x_{t+1} = 1.5 \cdot x_t(1 - x_t)$ übereinstimmt. Die einzelnen Glieder x_t entsprechen der ersten Komponente der in der linken Abbildung dargestellten Schnittpunkte (x_t, x_{t+1}) der Zick-Zack-Linie mit dem Graphen der Funktion f . Im hier gezeigten Fall nähert sich x_t für große Zeiten t immer näher an den Fixpunkt $x^* = 1/3$ der Funktion f an.

In der linken Abbildung kann man diese Entwicklung wie folgt konstruieren: Man startet auf der Abszisse bei $x_0 = 0.8$ und bewegt sich dann parallel zur Ordinate bis der Graph der Funktion $f(x)$ erreicht ist. Der dabei gefundene Funktionswert $f(x_0)$ ist nach der Definition einer *Iterierten* Abbildung der Startwert für die nächste Iteration gemäß $x_1 = f(x_0)$. Der Schnittpunkt liegt also im Koordinatensystem gerade am Ort (x_0, x_1) . Um $x_2 = f(x_1)$ zu berechnen, muss man die gerade verwendete Prozedur wiederholen, nun aber mit dem Startwert x_1 , womit ein nächster Schnittpunkt am Ort (x_1, x_2) gefunden wird, und so weiter. Diese Prozedur kann man vereinfachen wenn man beachtet, dass eine zur Abszisse im Abstand z parallele Gerade die Winkelhalbierende genau im Punkt (z, z) schneidet. Damit braucht man den Wert $f(x_t)$ nicht an der Ordinate ablesen und für die nächste Iteration auf die Abszisse übertragen, sondern kann einfach in der angegebenen Zick-Zack-Linie voranschreiten. Jeder auf diese Art sukzessive gewonnene Schnittpunkt mit dem Graphen der Funktion f entspricht einem Glied der Lösung (x_t) . Überzeugen Sie sich selbst, dass dieses letztlich einfache Verfahren die richtige Zeitentwicklung liefert!

Anfangswertproblem: Welche spezielle Lösung ergibt sich bei vorgegebenem Anfangswert x_0 ?

Langzeitverhalten: Wie verhält sich die Lösung für lange Zeiten? Strebt sie beispielsweise einer Fixpunkt-Lösung oder einer periodischen Oszillation zu?

Existenz von Fixpunkten und Stabilität von Fixpunkt-Lösungen: Besitzt die Funktion f Fixpunkte? Welche Fixpunkt-Lösungen sind stabil, welche instabil?

Wurde das Modell zur Beschreibung von experimentellen Daten aufgestellt, so erlauben die Antworten auf diese Fragen Vorhersagen über das zukünftige Verhalten des betrachteten Systems. Diese können dann in weiteren Experimenten getestet werden; Abweichungen können anschließend dazu verwendet werden, das Modell zu verbessern. Mit einem derart verfeinerten Modell lassen sich dann neue und präzisere Hypothesen aufstellen und wiederum experimentell testen ...

6.1 Lineare Iterierte Abbildungen 1. Ordnung

In diesem Abschnitt beschäftigen wir uns mit den einfachsten Iterierten Abbildungen:

Definition (Lineare Iterierte Abbildung 1.Ordnung):

Sei $t \in \mathbf{N}$, $x_0 \in \mathbf{R}$ und $f : \mathbf{R} \rightarrow \mathbf{R}, x \mapsto f(x)$ eine Funktion, die linear mit x wächst oder fällt, d.h. $f(x) = ax + b$. Dann heißt

$$\begin{aligned} x_{t+1} &= f(x_t) \\ &= ax_t + b \end{aligned} \quad (6.5)$$

eine lineare Iterierte Abbildung 1.Ordnung.

Ist $b = 0$, so nennt man die Iterierte Abbildung homogen, ist $b \neq 0$, so nennt man sie inhomogen.

6.1.1 Homogene Iterierte Abbildungen 1. Ordnung

Wir betrachten die homogene Iterierte Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t. \quad (6.6)$$

BEMERKUNG: Diese Gleichung hat eine wichtige nicht-biologische Interpretation: Bei einem jährlichen Zinssatz von z Prozent wächst ein Sparguthaben pro Jahr um den Faktor $1 + z/100$. Wählt man also $a = 1 + z/100$, so beschreibt (6.6) genau das jährliche Anwachsen eines festverzinslichen Guthabens mit Anfangswert x_0 .

Allgemeine Lösung:

Durch Einsetzen erhält man:

$$x_t = ax_{t-1} = a^2x_{t-2} = \dots = a^t x_0 \quad (6.7)$$

Zu vorgegebenem Anfangswert x_0 lautet die Lösung also $(x_0 a^t)_{t \in \mathbf{N}}$. Der Anfangswert x_0 kann dabei eine beliebige reelle Zahl sein.

Die homogene lineare Iterierte Abbildung $x_{t+1} = ax_t$ hat die allgemeine Lösung $(x_0 a^t)_{t \in \mathbf{N}}$ mit $x_0 \in \mathbf{R}$.

BEMERKUNG: Abhängig vom Wert von x_0 erhält man unterschiedliche Lösungen. Jede einzelne Lösung ist also durch einen bestimmten Wert des **Parameters** x_0 charakterisiert.

BEMERKUNG: Lineare homogene Gleichungen wie (6.6) erfüllen das **Superpositionsprinzip**: Sind (x_t) und (y_t) zwei Lösungen von (6.6), so ist auch die *Summe* beider Lösungen, also die Folge (z_t) mit $z_t = x_t + y_t$, wieder eine Lösung. Zeigen Sie dies durch Einsetzen!⁴

⁴ Das Superpositionsprinzip ist von grundlegender Bedeutung in der Physik, gilt jedoch *nicht* für nichtlineare Systeme. Auch dies können Sie sofort am Beispiel $x_{t+1} = [x_t]^2$ nachrechnen.

Anfangswertproblem:

In der Praxis soll man oft diejenige spezielle Lösung einer Iterierten Abbildung bestimmen, die durch einen vorgegebenen Anfangswert x_0 festgelegt wird. Im Fall der Gleichung (6.6) stellt dies allerdings kein Problem dar. Die spezielle Lösung zum Anfangswert x_0 lautet ja gerade $(x_0 a^t)_{t \in \mathbf{N}}$.

Langzeitverhalten:

1.Fall: $a > 1$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 a^t = \begin{cases} +\infty & \text{für } x_0 > 0 \\ 0 & \text{für } x_0 = 0 \\ -\infty & \text{für } x_0 < 0 \end{cases}$$

Das Langzeitverhalten hängt hier deutlich von der Wahl des Anfangswertes x_0 ab!

2.Fall: $-1 < a < 1$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 a^t = 0$$

In diesem Fall konvergiert die Lösung unabhängig vom Anfangswert gegen 0.

3.Fall: $a = 1$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} x_0 a^t = x_0.$$

Dies ist der langweiligste Fall. Der Anfangswert bleibt für alle Zeiten unverändert.

4.Fall: $a \leq -1$

Ist zusätzlich noch $x_0 \neq 0$, so divergiert die Folge.

Fixpunkt-Lösungen und ihre Stabilität

Ein Fixpunkt x^* muss die Gleichung $f(x^*) = x^*$ erfüllen, hier also $ax^* = x^*$.

1.Fall: $a \neq 1$

Der einzige Fixpunkt ist $x^* = 0$. Die zugehörige Fixpunkt-Lösung $(0, 0, 0, \dots)$ ist nach Definition genau dann asymptotisch stabil, wenn kleine Störungen im Lauf der Zeit weggedämpft werden. Wie der Vergleich mit dem Unterpunkt "Langzeitverhalten" zeigt, tritt diese Situation für $-1 < a < 1$ ein. Für $a > 1$ oder $a < -1$ wachsen kleine Störungen dagegen explosionsartig an, die Fixpunkt-Lösung ist dann also instabil. Ist schließlich $a = -1$, so ist die Fixpunkt-Lösung marginal stabil: eine kleine Störung ε des Fixpunktes führt hier zu einer periodischen Oszillation, bei der aufeinanderfolgende Werte von x für alle Zeiten zwischen ε und $-\varepsilon$ hin und herspringen.

2.Fall: $a = 1$

Hier ist jede reelle Zahl x ein Fixpunkt, wie wir auch schon bei der Betrachtung des Langzeitverhaltens gesehen hatten. Da *jedes* $x \in \mathbf{R}$ ein Fixpunkt ist, bleibt jede beliebige Störung für alle Zeiten erhalten. Es liegt also marginale Stabilität vor, jedoch keine asymptotische Stabilität.

6.1.2 Inhomogene Iterierte Abbildungen 1. Ordnung

Wir betrachten nun die inhomogene Iterierte Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t + b. \quad (6.8)$$

Wie in Kapitel 6.1.1 können wir die Lösung von (6.8) explizit konstruieren:

$$\begin{aligned}
 x_1 &= ax_0 + b \\
 x_2 &= a(ax_0 + b) + b = a^2x_0 + b(1 + a) \\
 x_3 &= a[a^2x_0 + b(1 + a)] + b = a^3x_0 + b(1 + a + a^2) \\
 &\vdots \\
 x_t &= a^t x_0 + b[1 + a + \dots + a^{t-2} + a^{t-1}] \\
 &= a^t x_0 + b \frac{a^t - 1}{a - 1}
 \end{aligned} \tag{6.9}$$

wobei wir im letzten Schritt die geometrische Reihe $1 + a + \dots + a^{t-2} + a^{t-1}$ wie in Gleichung (1.35) vereinfacht haben. Wir erhalten damit:

Die inhomogene lineare Iterierte Abbildung $x_{t+1} = ax_t + b$ hat bei vorgegebenem Anfangswert x_0 die Lösung $\left(x_0 a^t + b \frac{a^t - 1}{a - 1}\right)_{t \in \mathbb{N}}$.

Die inhomogene lineare Iterierte Abbildung besitzt also eine kompliziertere Lösung als die zugehörige homogene Iterierte Abbildung. Beide Lösungen sind jedoch eng miteinander verwandt:

Satz (Lösung homogener und inhomogener Iterierter Abbildungen I):

Sei $(h_t)_{t \in \mathbb{N}}$ die allgemeine Lösung der homogenen Iterierten Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t$$

und $(i_t)_{t \in \mathbb{N}}$ eine spezielle Lösung der inhomogenen Iterierten Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t + b.$$

Dann ist $(z_t)_{t \in \mathbb{N}} = (h_t)_{t \in \mathbb{N}} + (i_t)_{t \in \mathbb{N}}$ die allgemeine Lösung der inhomogenen Iterierten Abbildung.

Beweis:

Wir setzen (6.5) und (6.8) in $(z_t)_{t \in \mathbb{N}} = (i_t)_{t \in \mathbb{N}} + (h_t)_{t \in \mathbb{N}}$ ein und erhalten:

$$\begin{aligned}
 z_{t+1} &= i_{t+1} + h_{t+1} \\
 &= ai_t + b + ah_t \\
 &= a(h_t + i_t) + b \\
 &= az_t + b
 \end{aligned}$$

Damit erfüllt $(z_t)_{t \in \mathbb{N}}$ die inhomogene Gleichung (6.8). □

Kennen wir also die allgemeine Lösung der homogenen Iterierten Abbildung (6.5), so genügt es, *eine einzige* spezielle Lösung der inhomogenen Gleichung zu ermitteln. Alle anderen Lösungen können dann als Summe dieser speziellen Lösung und einer Lösung der homogenen Iterierten Abbildung geschrieben werden.⁵

WICHTIG: Die allgemeine Lösung einer homogenen Iterierten Abbildung 1. Ordnung ist nicht eindeutig festgelegt, sondern hat einen freien Parameter, den wir c nennen wollen.

⁵ Der enge Zusammenhang zwischen Lösungen homogener und inhomogener linearer Systeme trifft auch auf lineare Gleichungen und lineare Differentialgleichungen zu und vereinfacht das Lösen derartiger Systeme ganz erheblich. Die Omnipräsenz linearer Gleichungen in allen Naturwissenschaften ist zu einem guten Teil auf diese Eigenschaft und das Superpositionsprinzip (siehe Kapitel 6.1.1) zurückzuführen. Bei nichtlinearen Systemen sind beide nicht mehr erfüllt.

Variiert man diesen Parameter, so erhält man unterschiedliche spezielle Lösungen. Erst durch die Vorgabe einer bestimmten Anfangsbedingung x_0 wird c eindeutig festgelegt. In Abschnitt 6.1.1 trat ein Spezialfall auf: Der Parameter c war identisch mit x_0 . Im Allgemeinen ist dies jedoch nicht der Fall. Wendet man deshalb den obigen Satz auf ein konkretes Anfangswertproblem an, muss der Parameter c so festgelegt werden, dass die *Gesamtlösung* die Anfangsbedingung erfüllt. Wir werden dies nun am Beispiel der Gleichung (6.8) explizit demonstrieren.

Allgemeine Lösung:

Die allgemeine Lösung der homogenen Iterierten Abbildungen (6.6) haben wir schon in Unterkapitel 6.1.1 bestimmt. Wir benötigen also “nur noch” eine spezielle Lösung x_{sp} der inhomogenen Gleichung, um die allgemeine Lösung der inhomogenen Gleichung zu erhalten. Wir versuchen, diese Lösung heuristisch zu bestimmen, machen also (ratend!) einen Ansatz, den wir anschließend verifizieren. Dies ist eine in der Mathematik oft verwendete Strategie.

Der einfachste Versuch besteht darin, für die spezielle Lösung $(x_{sp}, x_{sp}, x_{sp}, \dots)$ eine Fixpunkt-Lösung anzusetzen. Setzen wir $f(x) = ax + b$ in die Fixpunktgleichung (6.4), erhalten wir $ax_{sp} + b = x_{sp}$ und daraus für $a \neq 1$

$$x_{sp} = \frac{b}{1-a} . \quad (6.10)$$

Den “pathologischen” Fall $a = 1$ wollen wir von nun an nicht weiter verfolgen. Eine spezielle Lösung der inhomogenen Gleichung ist also $(\frac{b}{1-a}, \frac{b}{1-a}, \frac{b}{1-a}, \dots)$ oder kurz geschrieben $(\frac{b}{1-a})_{t \in \mathbf{N}}$.

Mit Hilfe des obigen Satzes können wir nun die allgemeine Lösung der inhomogenen Gleichung als Summe der gefundenen speziellen Lösung und der allgemeinen Lösung der homogenen Gleichung (nun durch den Parameter c parametrisiert) angeben:

Die inhomogene lineare Iterierte Abbildung $x_{t+1} = ax_t + b$ hat die allgemeine Lösung

$$\left(ca^t + \frac{b}{1-a} \right)_{t \in \mathbf{N}} . \quad (6.11)$$

Anfangswertproblem:

Ist ein Anfangswert x_0 für die inhomogene Gleichung vorgegeben, muss der Parameter c so gewählt werden, dass die Lösung zur Zeit $t = 0$ mit diesem Anfangswert übereinstimmt. Aus Gleichung (6.11) folgt dann

$$ca^0 + \frac{b}{1-a} = x_0 .$$

Daraus erhalten wir $c = x_0 - \frac{b}{1-a}$ und damit schließlich aus (6.11)

$$x_t = \left[\left(x_0 - \frac{b}{1-a} \right) a^t + \frac{b}{1-a} \right] = x_0 a^t + b \frac{a^t - 1}{a - 1} .$$

Diese Lösung stimmt genau mit der durch explizite Konstruktion gefundenen Gleichung (6.9) überein. An diesem Beispiel wird auch deutlich, warum der Parameter der allgemeinen Lösung der homogenen Gleichung *nicht* mit x_0 identifiziert werden darf: Erst die

Summe dieser Lösung und der speziellen Lösung der inhomogenen Gleichung soll ja die Anfangsbedingung erfüllen!

Langzeitverhalten:

Die Lösungen der homogenen und inhomogenen Gleichung unterscheiden sich um die Fixpunkt-Lösung $(\frac{b}{1-a}, \frac{b}{1-a}, \frac{b}{1-a}, \dots)$. Abgesehen von dieser Verschiebung verhalten sich die Lösungen aber vollkommen identisch. Das Langzeitverhalten der inhomogenen Gleichung weist deshalb exakt die gleichen Charakteristika und Abhängigkeiten vom Parameter a wie im homogenen Fall auf. Allerdings ist zu beachten, dass wegen der Verschiebung um $\frac{b}{1-a}$ im ersten Fall ($a > 1$) nun das Langzeitverhalten nicht mehr davon abhängt, ob x_0 größer oder kleiner als Null ist, sondern ob x_0 größer oder kleiner als $x_0 = \frac{b}{1-a}$ ist. Und auch dies ist anschaulich verständlich, handelt es sich doch beim Wert Null um den Fixpunkt der homogenen, beim Wert $\frac{b}{1-a}$ um den Fixpunkt der inhomogenen Gleichung.

Wegen seiner enormen Wichtigkeit wollen wir die Kernaussage des Satzes über den Zusammenhang von Lösungen homogener und inhomogener linearer iterierter Abbildungen abschließend noch in einer zweiten, äquivalenten Form vorstellen:

Satz (Lösung homogener und inhomogener iterierter Abbildungen II):

Die beiden Folgen $(v_t)_{t \in \mathbf{N}}$ und $(w_t)_{t \in \mathbf{N}}$ seien Lösungen der inhomogenen linearen iterierten Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t + b.$$

Dann ist die Differenz dieser beiden Folgen, $(y_t)_{t \in \mathbf{N}} = (v_t)_{t \in \mathbf{N}} - (w_t)_{t \in \mathbf{N}}$, eine Lösung der zugehörigen homogenen linearen iterierten Abbildung

$$x_{t+1} = ax_t.$$

Beweis:

Wir setzen (6.5) und (6.8) in $(y_t)_{t \in \mathbf{N}} = (v_t)_{t \in \mathbf{N}} - (w_t)_{t \in \mathbf{N}}$ ein und erhalten:

$$\begin{aligned} y_{t+1} &= v_{t+1} - w_{t+1} \\ &= [av_t + b] - [aw_t + b] \\ &= a[v_t - w_t] \\ &= ay_t \end{aligned}$$

Damit erfüllt $(y_t)_{t \in \mathbf{N}}$ die homogene Gleichung (6.5). □

6.2 Mathematik und Biologie: Populationsmodelle

6.2.1 Zellpopulation mit exponentiellem Wachstum

Annahmen: Pro Zeitschritt teile sich jede Zelle einer vorgegebenen Zellpopulation genau einmal. Weiterhin seien alle Zellen unsterblich. Gesucht ist die Anzahl der Zellen als Funktion der Zeit.

Modell: Die Anzahl der Zellen zum Zeitpunkt t sei x_t . Aus den Annahmen folgt, dass sich im nächsten Zeitschritt $t + 1$ die Anzahl der Zellen verdoppelt hat. Daraus ergibt sich die Dynamik

$$x_{t+1} = 2x_t. \quad (6.12)$$

Dies ist eine lineare homogene iterierte Abbildung 1. Ordnung.

Allgemeine Lösung: Nach den Ergebnissen des vorherigen Abschnitts ist die allgemeine Lösung $(x_0 2^t)_{t \in \mathbb{N}}$. Dabei ist x_0 die Zahl der Zellen zur Zeit Null. Die Zahl der Zellen zur Zeit t beträgt also

$$x_t = x_0 2^t. \quad (6.13)$$

Die Zellpopulation zeigt damit **exponentielles Wachstum**. Dieses Verhalten entspricht dem klassischen Bevölkerungsmodell von Malthus [1766-1834].

Spezielle Lösung: Zum Anfangswert $x_0 = 1$ erhält man die spezielle Lösung $(2^t)_{t \in \mathbb{N}}$. Sind dagegen zur Zeit $t = 0$ beispielsweise 5 Zellen vorhanden, so lautet die spezielle Lösung $(5 \cdot 2^t)_{t \in \mathbb{N}}$. Zum Anfangswert $x_0 = 0$ ist die spezielle Lösung die Folge, bei der alle Folgenglieder Null sind, $(0)_{t \in \mathbb{N}}$.

Langfristiges Verhalten: Beim Anfangswert Null ist die Populationsgröße für alle Zeiten Null — von nichts kommt nichts, auch keine Bakterien. Bei jedem anderen positiven Anfangswert wächst die Population sehr rasch gegen Unendlich. Wir verdeutlichen dies mit folgendem Zahlenspiel:

Die Größe eines Bakteriums liegt im Bereich eines Mikrometers (ein tausendstel Millimeter oder 10^{-6} Meter). Sein spezifisches Gewicht liegt grob geschätzt im Bereich von einem Gramm pro Kubikzentimeter, woraus eine Masse von circa 10^{-18} Kilogramm folgt. Bei einer Generationszeit von 2 Stunden würden aus einer Zelle in einem Tag $2^{12} \times 10^{-18} \approx 10^{-14}$ Kilogramm, in einer Woche circa 1000 Tonnen, und nach einem Monat 10^{68} Kilogramm Bakterien entstehen. Zum Vergleich: Die Masse der Erde beträgt weniger als 10^{25} Kilogramm...

Ab einer gewissen Populationsgröße müssen also *wachstumslimitierende Faktoren* wie ein begrenztes Nahrungsangebot ins Spiel kommen. Diese können beispielsweise durch die sogenannte *Logistische Gleichung* modelliert werden, die wir im nächsten Kapitel kennen lernen werden.

BEMERKUNG: Im hier vorgestellten Modell entsprach die dynamische Variable x der Anzahl der Bakterien und war damit eine natürliche Zahl, die sich pro Generation verdoppelt. Diesen Ansatz kann man verallgemeinern und beispielsweise die Gesamtmasse der Bakterien oder das Volumen der Population als dynamische Variable benutzen, so dass x nun eine reelle Zahl ist.

BEMERKUNG: Statt der Generationszeit könnte man jedes beliebige Zeitintervall als Grundlage der experimentellen Zeitmessung wählen, und die Populationsgröße beispielsweise stündlich bestimmen. Das gemessene Populationswachstum ist dann nicht mehr durch die Gleichung $x_{t+1} = 2x_t$ gegeben, sondern durch eine Gleichung der Form $x_{\tau+1} = ax_\tau$, wobei die “+1” nun einem elementaren Messintervall (im obigen Beispiel: eine Stunde) entspricht und die Größe a von 2 abweicht — es sei denn, Generationszeit und Messintervall stimmen zufällig exakt überein. Ein Beispiel: Eine Bakterienpopulation verdoppelt sich alle 20 Minuten. Dieses Wachstum können wir durch die Iterierte Abbildung $x_{t+1} = 2x_t$ beschreiben, wobei ein Zeitschritt der Generationszeit 20 Minuten entspricht. Wollen wir jedoch die Zeit in Stunden messen, so müssen wir wie folgt vorgehen: Eine Stunde enthält drei Generationszeiten. Pro Generationszeit verdoppelt sich die Population, in einer Stunde verachtfacht ($8 = 2^3$) sie sich also. Damit erhalten wir die Iterierte Abbildung $x_{\tau+1} = 8x_\tau$, wobei die “+1” nun einer Stunde entspricht.

SELBSTTEST: In einem Experiment werde die Größe einer Bakterienpopulation stündlich gemessen. Aus der Analyse der Messwerte erhält man für a den Wert 1.2. Berechnen Sie die Zeit, in der sich die Population verdoppelt.

6.2.2 Holzschlag im Wald I

Annahmen: Das Volumen x an verwertbarem Holz in einem Waldstück wachse pro Jahr um 2000m^3 . Gleichzeitig verliere der Wald jährlich 40% des Holzbestandes durch forstwirtschaftlichen Einschlag.

Modell: Die Annahmen führen zu folgender Iterierten Abbildung:

$$x_{t+1} = (1 - 0.4)x_t + 2000\text{m}^3 = 0.6x_t + 2000\text{m}^3 \quad (6.14)$$

Dies ist eine inhomogene lineare Iterierte Abbildung 1.Ordnung, entspricht also der Gleichung (6.8) mit $a = 0.6$ und $b = 2000\text{m}^3$. Siehe auch Abbildung 6.2.

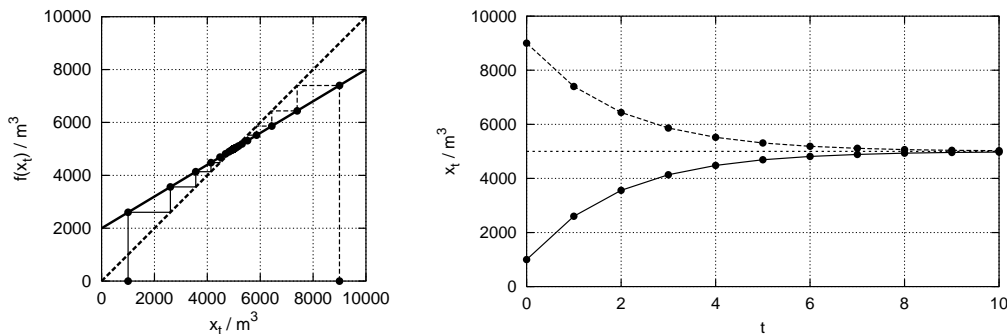


Abbildung 6.2: Holzschlag I. Links die der Iterierten Abbildung zu Grunde liegende Funktion $f(x) = 0.6x + 2000\text{m}^3$, rechts zwei Lösungen dieses Modells, wobei als Anfangswerte $x_0 = 1000$ und $x_0 = 9000$ gewählt wurden. Unabhängig vom Anfangswert erreicht das Volumen des Waldstückes eine Größe von 5000m^3 , das heißt den Fixpunkt x^* der Funktion $f(x)$. Das Modellsystem ist also asymptotisch stabil. Zur Interpretation der Darstellung siehe auch Abbildung 6.1. Beachten Sie, dass hier wie auch in den nächsten Abbildungen dieses und des folgenden Kapitels die einzelnen Folgenglieder (Punkte bei $t \in \mathbb{N}$) durch Linien verbunden sind, um den Lösungsverlauf zu verdeutlichen.

Allgemeine Lösung und Anfangswertproblem: Wie in Abschnitt 6.1.2 können wir für ein vorgegebenes x_0 die Lösung explizit berechnen. Mit Gleichung (6.9) erhalten wir

$$x_t = 0.6^t x_0 + \frac{0.6^t - 1}{0.6 - 1} \cdot 2000\text{m}^3 = 5000\text{m}^3 + 0.6^t (x_0 - 5000\text{m}^3) .$$

Langzeitverhalten: In diesem Beispiel gilt $-1 < a = 0.6 < 1$, was dem 2.Fall in Abschnitt 6.1.1 entspricht. Daraus folgt, dass x_t für lange Zeiten gegen den Wert $\frac{b}{1-a} = 5000\text{m}^3$ läuft, und zwar unabhängig davon, wie x_0 gewählt waren. Das Volumen des Waldstückes wird sich also auf eine Größe von 5000m^3 einregulieren.

6.2.3 Holzschlag im Wald II

Annahmen: In einem zweiten Waldstück wachse die Holzmenge jährlich um 40%; gleichzeitig werden hier pro Jahr 2000m^3 Holz geschlagen.

Modell: Die Annahmen führen nun zu folgender Dynamik:

$$x_{t+1} = (1 + 0.4)x_t - 2000\text{m}^3 = 1.4x_t - 2000\text{m}^3 \quad (6.15)$$

Dies ist wieder eine inhomogene lineare Iterierte Abbildung 1.Ordnung wie (6.8), nun aber mit $a = 1.4$ und $b = -2000\text{m}^3$. Siehe auch Abbildung 6.3.

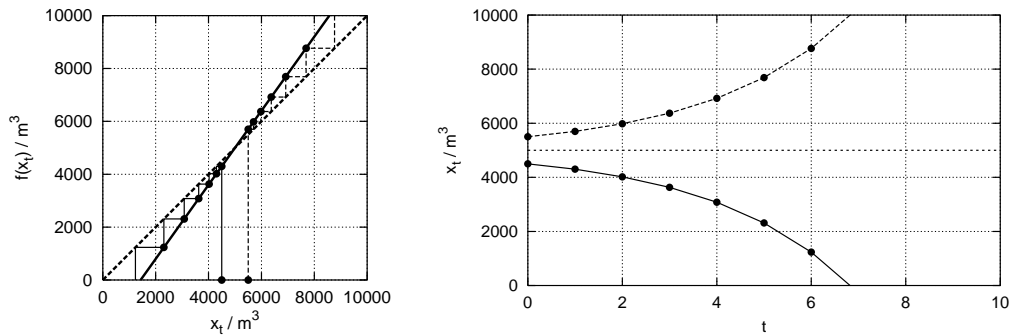


Abbildung 6.3: Holzschlag II. Links die der Iterierten Abbildung zu Grunde liegende Funktion $f(x) = 1.4x - 2000\text{m}^3$, rechts zwei Lösungen dieses Modells, wobei als Anfangswerte $x_0 = 4500$ und $x_0 = 5500$ gewählt wurden. Abgesehen von der (instabilen) Fixpunkt-Lösung zum Fixpunkt $x^* = 5000\text{m}^3$ divergieren in diesem Modell alle Lösungen. Für Anfangswerte $x_0 < x^*$ ergeben sich zudem negative Werte für den Holzbestand. Um biologisch sinnvoll zu sein, müsste dieses Modell durch nichtlineare Terme so ergänzt werden, dass beide Phänomene nicht mehr auftreten.

Allgemeine Lösung und Anfangswertproblem: Mit Gleichung (6.9) erhalten wir jetzt

$$x_t = 1.4^t x_0 - \frac{1.4^t - 1}{1.4 - 1} 2000\text{m}^3 = 5000\text{m}^3 + 1.4^t (x_0 - 5000\text{m}^3).$$

Langzeitverhalten Im zweiten Waldstück ist $a = 1.4 > 1$ (1. Fall in Abschnitt 6.1.1). Das langfristige Verhalten hängt nun explizit vom Anfangswert ab.

Für $x_0 > 5000\text{m}^3$ divergiert die Lösung gegen plus Unendlich. Der Wald wächst über alle Grenzen. In der Realität kann dies nicht geschehen. Das Modell müsste deshalb um einen wachstumslimitierenden Term erweitert werden.

Stimmt x_0 genau mit dem Fixpunkt $\frac{b}{1-a} = 5000\text{m}^3$ (6.10) überein, so bleibt x_t für alle Zeiten konstant. Der Wald behält seine Größe. Allerdings ist diese Fixpunkt-Lösung instabil und damit in (biologischer) Realität nie genau erreichbar.

Bei $x_0 < 5000\text{m}^3$ divergiert die Lösung gegen minus Unendlich. Dies zeigt eine zweite Schwäche des Modells: Das Holzvolumen kann nie negativ werden, im Modell geschieht dies aber zum Zeitpunkt $t + 1$ wenn zur Zeit t gilt: $x_t < \frac{2000}{1.4}\text{m}^3$. Dieses Problem kann jedoch leicht gelöst werden, indem man festsetzt, dass $x_{t+1} = 0$ falls $x_t < \frac{2000}{1.4}\text{m}^3$. Damit entsteht ein zweiter Fixpunkt $x^{**} = 0$, die zugehörige Fixpunkt-Lösung $(0, 0, 0, \dots)$ ist asymptotisch stabil. Diese Lösung entspricht einem vollständig abgeholzten Wald.

SELBSTTEST: Diskutieren Sie die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der beiden Szenarien! Überlegen Sie sich weitere biologisch motivierte Beispiele und versuchen Sie, die daraus folgenden Iterierten Abbildungen zu analysieren.

6.2.4 Nochmals: Das Populationsmodell von Fibonacci

In Kapitel 4.1 wurde das Populationsmodell von Fibonacci (1170-1250) schon kurz vorgestellt. Hier wollen wir es nun im Detail diskutieren. Das Modell geht davon aus, dass neugeborene Kaninchenpaare nach dem ersten *und* dem zweiten Monat jeweils ein neues Kaninchenpaar zur Welt bringen und dann die weitere Fortpflanzung einstellen. Wir wollen diese Dynamik mathematisch beschreiben und bezeichnen dazu am zweckmäßigsten die Anzahl der im Monat t *neugeborenen* Kaninchenpaare mit x_t . Diese Anzahl

entspricht *nicht* der gesamten Zahl an Paaren, die beispielsweise auch davon abhängt, wie alt die Kaninchen werden.

Ist im nullten Monat ein neugeborenes Kaninchenpaar in einem bislang von Kaninchen freien Gebiet ausgesetzt worden ($x_{-1} = 0$ und $x_0 = 1$), so wird es im ersten Monat ein weiteres Paar zur Welt bringen womit $x_1 = 1$. Im zweiten Monat wird sowohl das erste als auch das zweite Paar jeweils ein neues Kaninchenpaar zur Welt bringen, und wir erhalten $x_2 = 2$. Im dritten Monat werden sich die im ersten und zweiten Monat neugeborenen Paare fortpflanzen, was $x_3 = 3$ ergibt. Verfolgt man diese Entwicklung, so sieht man, dass allgemein gilt:

$$x_{t+1} = x_t + x_{t-1} . \quad (6.16)$$

Die Folge der neugeborenen Kaninchenpaare ergibt sich damit zu

$$(1, 2, 3, 5, 8, 13, 21, 34, 55, \dots) \quad \text{für } x_{-1} = 0 \text{ und } x_0 = 1 . \quad (6.17)$$

Wie die Lösungen des Modells von Malthus (Kapitel 6.2.1) divergiert die Zahlenfolge (6.17). Für große Zeiten reflektiert damit auch das Modell von Fibonacci nicht die Wachstumsgrenzen biologischer Populationen. Im nächsten Kapitel werden wir Ansätze kennen lernen, diese Problematik zu überwinden.

Aus der Sicht dynamischer Modelle ist der Ansatz von Fibonacci eine lineare Abbildung zweiter Ordnung, da der Wert x_{t+1} gemäß (6.16) von den Werten zu *zwei* früheren Zeitpunkten abhängt, nämlich von x_t und x_{t-1} .

An dieser Stelle mögen Sie einwenden, dass x_{t+1} auch schon in den bisher betrachteten Iterierten Abbildungen sowohl von x_t als auch von x_{t-1} abhing, da x_t durch x_{t-1} bestimmt wird. Diese Abhängigkeit ist jedoch von einer anderen Natur: Bei Iterierten Abbildungen 1.Ordnung ist die Anfangsbedingung durch x_0 , das heißt durch Angabe *einer* Zahl festgelegt. Nicht so bei der Dynamik von Fibonacci: Hier ist x_1 *nicht* allein durch x_0 bestimmt. Neben x_0 muss auch x_{-1} festgelegt werden, bevor man die Iterierte Abbildung (6.16) anwenden kann. Startet man beispielsweise mit der Anfangsbedingung $x_{-1} = 1$, $x_0 = 3$, erhält man die Folge

$$(4, 7, 11, 18, 29, 47, 76, 123, \dots) \quad \text{für } x_{-1} = 1 \text{ und } x_0 = 3 . \quad (6.18)$$

Das Modell von Fibonacci weist eine Reihe interessanter Eigenschaften auf. Unter anderem nähert sich der Quotient aufeinander folgender Geburtenjahrgänge, $a_t = \frac{x_{t-1}}{x_t}$, für große t an den Wert $\frac{\sqrt{5}-1}{2}$ des goldenen Schnittes an. Dividiert man nämlich beide Seiten von (6.16) durch x_t , so erhält man

$$\frac{x_{t+1}}{x_t} = 1 + \frac{x_{t-1}}{x_t} .$$

Setzt man in diese Gleichung die Definition $a_t = x_{t-1}/x_t$ ein, so führt dies auf

$$\frac{1}{a_{t+1}} = 1 + a_t \quad (6.19)$$

oder

$$a_{t+1} = \frac{1}{1 + a_t} . \quad (6.20)$$

Der Grenzwert dieser Folge ist nach Gleichung (5.9) durch $\alpha = \frac{-1 \pm \sqrt{5}}{2}$ gegeben. Da die Zahl der Neugeborenen immer positiv ist, ist der Grenzwert durch die positive Lösung gegeben, und wir erhalten wie behauptet den goldenen Schnitt.

BEMERKUNG: Die Iterierte Abbildung (6.20) ist im Gegensatz zum Modell von Fibonacci nur von 1.Ordnung. Diese Vereinfachung ergibt sich daraus, dass (6.20) nur

Aussagen über das Verhältnis $\frac{x_t}{x_{t-1}}$ macht. Diese Gleichung stellt somit eine *reduzierte Beschreibung* des ursprünglichen Modells dar, aus der die Zahl der in jedem Jahr geborenen Kaninchen nicht mehr abgeleitet werden kann.

6.3 Aufgaben

1. (Lineare Iterierte Abbildung) Untersuchen Sie das folgende Populationsmodell, das explizit auf Geburts- und Sterbeprozesse eingeht: Die mittlere Geburtenrate pro Kopf und Generationszeit sei α , die Sterberate β . Daraus ergibt sich folgende Dynamik der Bevölkerungsgröße x_t :

$$x_{t+1} = x_t + \alpha x_t - \beta x_t. \quad (6.21)$$

- Wofür stehen die einzelnen Terme auf der rechten Seite von (6.21)? Welche Werte dürfen die Parameter α und β annehmen, damit das Modell biologisch sinnvoll ist?
- Geben Sie Bedingungen an die Parameter α und β an, unter denen die Bevölkerungsgröße x_t (i) wächst, (ii) konstant bleibt und (iii) ausstirbt. Was bedeutet Wachsen und Aussterben im Kontext der Monotonie von Folgen?
- Wie entwickelt sich die Bevölkerung für beliebige Zeiten t , wenn sie zur Zeit Null durch x_0 gegeben ist? Welche Lösung hat also die Iterierte Abbildung (6.21)?

2. (Beispiel aus der Medizin) Ein Patient erhält täglich ein Medikament mit einer festen Dosis von d mg (Milligramm) und scheidet pro Tag p Prozent der im Körper angesammelten Medikamentenmenge wieder aus.

- Machen Sie sich klar, warum für die Medikamentenmenge x_{n+1} im Körper des Patienten am $n + 1$ -ten Tag gilt

$$x_{n+1} = qx_n + d \quad (6.22)$$

wobei x_n die Medikamentenmenge am n -ten Tag und $q = 1 - p/100$ ist.

- Warum muß in diesem Beispiel der Parameter q zwischen Null und Eins liegen und der Parameter d positiv sein, um der biologischen Realität zu entsprechen?
- Unter welchen Bedingungen an d und q ist die Folge x_n monoton wachsend oder fallend? Ist sie streng monoton?
- Welche Funktion f hat die entsprechende Iterierte Abbildung $x_{n+1} = f(x_n)$?
- Skizzieren Sie den Graph von f ! Zeichnen Sie zusätzlich die Winkelhalbierende ein!
- Besitzt diese Iterierte Abbildung Fixpunkte? Wenn ja: Wie hängt ihre Größe von d und q ab? Was bedeutet das Erreichen eines Fixpunktes für die Medikamentenmenge?
- Welche Zeitentwicklung erwarten Sie für lange Zeiten? Diskutieren Sie diese Frage qualitativ mit Hilfe der Ergebnisse aus (f) und (g). Was bedeutet dies für den langfristige Medikamentenlevel im Körper?

3. (Beispiel aus der Fischereibiologie I) In einem großen Fischteich lebt seit längerer Zeit eine stabile Population von etwa 9000 Plötzen (*Rutilus rutilus*). Davon sind 6.2% fortpflanzungsfähig und es gibt genauso viele Männchen wie Weibchen. Jedes der geschlechtsreifen Weibchen legt im Schnitt 10 000 Eier pro Jahr ab. Davon erleben nur

0.2% das nächste Jahr. Von den Tieren, die das erste Jahr überlebt haben, gehen jedes Jahr 50% zugrunde⁶.

Wir wollen aus diesen Angaben ein Modell für die Populationsgröße der Plötzen machen. Da Plötzen nur einmal im Jahr laichen, bietet es sich an, mit einer linearen Iterierten Abbildung als einfachstes Modell für die Anzahl der Plötzen x_n im Jahr n zu beginnen. Um dieses aus obigen Angaben zu entwickeln, beantworten Sie bitte folgende Fragen:

- Wieviele der aus den 10 000 Eiern eines Weibchens geschlüpften Jungfische leben noch im darauffolgenden Jahr?
- Welcher Bruchteil der Gesamtpopulation ist überhaupt in der Lage Eier zu legen?
- Wie groß ist dann die Geburtenrate α (Anzahl der Nachkommen pro Tier und Jahr)? Berücksichtigen Sie das Ergebnis aus (a)! (Das Ergebnis ist $\alpha = 0.62$).
- Wie groß ist die Sterberate β (Anzahl der toten Tiere pro Tier und Jahr)?
- Geben Sie nun die Formel einer homogenen linearen Iterierten Abbildung für die Anzahl der Plötzen $x_{n+1} = f(x_n) = rx_n$ im nächsten Jahr $n + 1$ in Abhängigkeit der Populationsgröße x_n im Jahr n an! Wie groß ist also der Parameter r ?
- Skizzieren Sie den Graph der Funktion $f(x)$!
- Geben Sie die explizite Lösung $(x_n)_{n \in \mathbb{N}}$ der linearen Iterierten Abbildung $x_{n+1} = f(x_n)$ für beliebige Anfangspopulationen $x_0 > 0$ an und skizzieren Sie den typischen Lösungsverlauf!
- Wie wird sich die Population nach dieser Formel im Laufe der Zeit entwickeln? Warum macht das biologisch keinen Sinn?

4. (Beispiel aus der Fischereibiologie II) In einem ähnlichen Teich wie in der vorherigen Aufgabe wird wesentlich intensiver geangelt. Dadurch gehen jedes Jahr zusätzlich 20% der Plötzenpopulation verloren.

- Wie groß ist in diesem Teich die Sterberate β ?
- Wie wird sich unter diesen Bedingungen und unter Verwendung des linearen Modells aus der vorherigen Aufgabe die Plötzenpopulation langfristig entwickeln? Skizzieren Sie wiederum den Graphen der Abbildung $f(x)$ und die Populationsgröße x_n für $x_0 = 9000$ und $n = 1, 2, \dots, 5$.
- Um den Fischbestand zu sichern, werden jedes Jahr d Plötzen aus einer Zucht in den Teich eingesetzt. Wie lautet nun die entsprechende lineare Iterierte Abbildung? Fertigen Sie eine Skizze des Graphen der entsprechenden Funktion $f(x)$ an und zeichnen Sie zusätzlich die Winkelhalbierende ein!
- Wo liegt der Fixpunkt der Abbildung aus Teilaufgabe (c)?
- Wieviele Fische müßten jedes Jahr durch Neubesatz dem Teich hinzugefügt werden (wie groß muß also d sein), um die Population stabil auf 9000 Tiere zu halten?
- Wie lautet die allgemeine Lösung der Iterierten Abbildung aus Teilaufgabe (c) und (e)? Wie entwickelt sich die Population, wenn nach einem besonders harten Winter nur $x_0 = 1000$ Tiere überlebt haben? Skizzieren Sie diese Lösung!

5. (Lineare Iterierte Abbildung) Wir betrachten eine inhomogene lineare Iterierte Abbildung vom Typ

$$x_{t+1} = ax_t + b \quad , \quad x_0 \in \mathbf{R}^+ \quad (6.23)$$

(siehe z.B. die Medikamentenaufgabe **2**, die Plötzenaufgabe **3** oder die Holzaufgaben im Skript).

⁶ 80% davon werden von Freßfeinden erbeutet, 18% verhungern, 1.999% werden geangelt und nur 0.001% sterben eines natürlichen Todes

- (a) Wie lautet die entsprechende homogene Iterierte Abbildung?
- (b) Welche allgemeine Lösung hat die homogene Iterierte Abbildung?
- (c) Berechnen Sie die Fixpunkte der inhomogenen Iterierten Abbildung (6.23)!
- (d) Geben Sie eine spezielle Lösung der inhomogenen Iterierten Abbildung (6.23) an!
- (e) Wie lautet die allgemeine Lösung der inhomogenen Iterierten Abbildung?
- (f) Berechnen Sie die Lösung der inhomogenen Iterierten Abbildung für den Anfangswert x_0 .