

Die approbierte Originalversion dieser Diplom-/Masterarbeit ist an der Hauptbibliothek der Technischen Universität Wien aufgestellt (<http://www.ub.tuwien.ac.at>).

The approved original version of this diploma or master thesis is available at the main library of the Vienna University of Technology (<http://www.ub.tuwien.ac.at/englweb/>).



TECHNISCHE
UNIVERSITÄT
WIEN
Vienna University of Technology

D I P L O M A R B E I T

Einpopulationsmodelle in der mathematischen Ökologie

ausgeführt am Institut für
Diskrete Mathematik und Geometrie
der Technischen Universität Wien

unter Anleitung von
Ao.Univ.Prof. Dipl.-Ing. Dr.techn. Helmut Länger

durch
Claudia Weidl
Favoritenstr. 41/11
1040 Wien

Wien, Oktober 2012

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
2	Grundlegende deterministische Modelle	4
3	Logistisches Wachstum	7
3.1	Das Modell	7
3.2	Differenzgleichungen	8
3.3	Modellanalyse	18
4	Verhulstsche Differentialgleichung	29
4.1	Das Modell	29
4.2	Differentialgleichungen	30
4.3	Modellanalyse	33
5	Lesliemodell	37
5.1	Das Modell	37
5.2	Mathematische Überlegungen	40
5.2.1	Der Satz von Perron–Frobenius	40
5.2.2	Graphentheorie	50
5.3	Modellanalyse	55
6	Modell mit stochastischer Wachstumsrate	61
6.1	Das Modell	61
6.2	Mathematische Überlegungen	62
6.3	Modellanalyse	68
7	Der Geburten- und Todesprozess	72
7.1	Stochastische Prozesse und erzeugende Funktionen	72
7.2	Der reine Todesprozess	78
7.3	Der reine Geburtenprozess	82
7.4	Der Geburten- und Todesprozess	88

<i>INHALTSVERZEICHNIS</i>	ii
8 Schätzung von Populationsgrößen	95
8.1 Die Idee	95
8.2 Maximum-Likelihood-Methode	95
8.3 Ausgewählte Methoden	97
Literaturverzeichnis	103

Kapitel 1

Einleitung

Die erste Definition von *Ökologie* erfolgte im Jahr 1866 vom deutschen Zoologen Ernst Haeckel in [Hae66]:

„Unter *Oecologie* verstehen wir die gesamte Wissenschaft von den Beziehungen des Organismus zur umgebenden Aussenwelt, wohin wir im weiteren Sinne alle „Existenz-Bedingungen“ rechnen können. Diese sind theils organischer, theils anorganischer Natur; sowohl diese als jene sind, wie wir vorher gezeigt haben, von der grössten Bedeutung für die Form der Organismen, weil sie dieselbe zwingen, sich ihnen anzupassen.“

Weit älter als diese Definition ist der Wunsch die Entwicklung von Populationen vorherzusagen, bereits 1202 beschrieb Leonardo da Pisa, der auch Fibonacci genannt wird, im Werk *liber abaci* die Entwicklung einer Hasenpopulation, dies führte auf die heute wohlbekannte Fibonacci-Folge, vgl. [Pis02]. Im 18. Jahrhundert erlebte die mathematische Modellierung von Populationsentwicklungen eine Hochzeit durch Leonard Euler im Jahr 1767 und Thomas Malthus im Jahr 1798, [Pol73].

Damit war der Grundstein der *mathematische Ökologie* gelegt, welche sich sowohl als Teildisziplin als auch als Werkzeug der Ökologie weiterentwickelte. Dabei versteht man unter *mathematischer Ökologie*, die Wissenschaft, welche sich mit der Dynamik, also der zeitlichen Veränderung, von Populationsgrößen und den Wechselwirkungen zwischen verschiedenen Populationen beschäftigt, und unter dem Begriff *Population* eine Zusammenfassung von Individuen der gleichen Art in einem bestimmten abgegrenzten Lebensraum.

Um diese eben erwähnte Dynamik zu beschreiben, werden *mathematische Modelle* verwendet, die die natürlichen Vorgänge und Zusammenhänge mathematisch beschreiben, dies geschieht in der Regel durch *Differenzen-* oder *Differentialgleichungen*. Dabei sind bei der mathematischen Ökologie unter anderem die Populationsgröße, die Geburten-, die Todes- oder Sterberate, die Wachstumsrate und der Umfang von Altersklassen wichtige Größen zur Beschreibung des Wachstumsverhaltens von Populationen. Die Analyse des Lösungsverhaltens der Modellgleichungen gibt Aufschluss über das Verhalten der Populationsgröße im Laufe der Zeit.

Die im Folgenden betrachteten Modelle haben also stets das Ziel, die Populationsgröße zu verschiedenen Zeitpunkten vorherzusagen. Dabei unterscheidet man zwischen *zeitlich diskreten* und *zeitlich kontinuierlichen* Modellen. Eine weitere Eigenschaft, nach der ein Mo-

dell charakterisiert werden kann, bezieht sich meistens auf die Wachstums- bzw. Geburten- und Sterberate. Diese können entweder als *deterministisch* angenommen werden, das heißt, dass mit der Kenntnis der Populationsgröße zu einem bestimmten Zeitpunkt die Populationsgröße zu einem anderen Zeitpunkt mit absoluter Sicherheit berechnet werden kann, die Wachstumsrate also eine vorherbestimmte Größe ist, oder als Zufallsvariable, wobei in diesem Fall die weitere Entwicklung der Populationsgröße nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit vorhergesagt werden kann, in diesem Fall spricht man von *stochastischen Modellen*.

In der vorliegenden Arbeit wird nach eben diesem Gesichtspunkt eine Unterteilung getroffen, zu Beginn werden in den Kapiteln 2, 3, 4 und 5 Modelle mit deterministischer Wachstumsrate betrachtet und anschließend in den Kapiteln 6 und 7 Modelle mit stochastischer Wachstumsrate.

Im Detail werden in Kapitel 2 Modelle mit deterministischer Wachstumsrate, diskreter Zeitachse und getrennten bzw. nicht getrennten Generationen betrachtet, dies führt auf das diskrete Exponentialmodell bzw. das Malthus-Modell, welche durch Differentialgleichungen beschrieben werden. Außerdem wird ein zeitlich kontinuierliches Modell zur Beschreibung von Populationen mit nicht getrennten Generationen und deterministischer Wachstumsrate vorgestellt, das durch eine Differentialgleichung beschriebene kontinuierliche Exponentialmodell.

In Kapitel 3 wird eine Verfeinerung des diskreten Exponentialmodells präsentiert. Dabei wird berücksichtigt, dass eine Population nicht unbeschränkt wachsen kann, weil das Wachstum durch innerspezifische Konkurrenz für wachsende Populationsgröße gebremst wird, wodurch das logistische Wachstum resultiert. Das Verhalten der Populationsentwicklung, welches durch eine autonome Differenzgleichung erster Ordnung beschrieben wird, wird für unterschiedliche Werte der Wachstumsrate analysiert und für spezielle Werte der Wachstumsrate werden analytische Lösungen der Modellgleichung ausgeführt, wobei zuvor eine Vorstellung der mathematischen Hilfsmittel zur Analyse des Lösungsverhaltens von Differenzgleichungen erfolgt.

Um auch ein zeitlich stetiges Analogon des logistischen Wachstums einzuführen, wird in Kapitel 4 eben dieses eingeführt, die Modellgleichung sowohl analytisch gelöst, als auch deren Lösungsverhalten untersucht und die dazu notwendigen mathematischen Methoden vorgestellt.

Da für die gesamte Population konstante Geburten- und Sterberaten die Realität nur unzureichend beschreiben, wird in Kapitel 5 das Leslie-Modell vorgestellt, bei dem die Population in verschiedene Altersklassen unterteilt wird, welche unterschiedliche Geburten- und Sterberaten aufweisen. Es resultiert als Modellgleichung ein Differenzgleichungssystem, dessen Lösungsverhalten, nach einer Ausführung der notwendigen Sätze über Matrizen und der Graphentheorie, untersucht wird.

Im Unterschied zu den vorangegangenen Annahmen wird in Kapitel 6 eine Population mit stochastischer Wachstumsrate betrachtet. Deshalb wird die Populationsgröße durch eine Zufallsvariable beschrieben, deren Eigenschaften, nach einer Ausführung der benötigten wahrscheinlichkeitstheoretischen Definitionen und Sätze, näher betrachtet werden.

In Kapitel 7 wird die Populationsentwicklung als stochastischer Prozess modelliert. Zu Beginn wird auf die benötigten Resultate für stochastische Prozesse eingegangen, und anschließend werden erst ein reiner Geburten- und ein reiner Todesprozess betrachtet, welche

im Folgenden zum Geburten- und Todesprozess zusammengeführt und analysiert werden. Dabei wird auch auf den Zeitpunkt, an dem die Population ausstirbt, näher eingegangen. Um eine Brücke zur Anwendung zu schlagen, werden in Kapitel 8 einige Methoden zur Schätzung von Populationsgrößen aufgeführt. Dabei wird nach einer Erläuterung der verwendeten mathematischen Mittel und Sätze auf Capture-Recapture-Methoden näher eingegangen.

Kapitel 2

Grundlegende deterministische Modelle - Exponentielles Wachstum

Im Folgenden wird das wohl einfachste Wachstumsmodell betrachtet, vgl. [NT79]. Es wird die Größe einer Bevölkerung zu diskreten Zeitpunkten untersucht, dazu definiert man nun $x_k \in \mathbb{R}_0^+$ als die Anzahl der fortpflanzungsfähigen Individuen der k -ten Generation, wobei $k \in \mathbb{N}_0$. Außerdem geht man davon aus, dass jedes fortpflanzungsfähige Individuum die gleiche Anzahl $r \in \mathbb{R}_0^+$ von Nachkommen hervorbringt. Weiters ist die Zuwachsrate über alle Generationen konstant und die Generationen sind getrennt, d.h. dass alle Mitglieder der Elterngeneration ausgestorben sind, wenn die Tochtergeneration das fortpflanzungsfähige Alter erreicht. Somit besteht folgender Zusammenhang zwischen der Individuenzahl der k -ten und $(k + 1)$ -ten Generation

$$x_{k+1} = rx_k, \quad k = 0, 1, 2, \dots, \quad (2.1)$$

wobei man das, durch diese Gleichung charakterisierte, Modell *diskretes Exponentialmodell* nennt. Für die Lösung dieser linearen homogenen Differenzgleichung erster Ordnung ist ein Anfangswert $x_0 \in \mathbb{R}_0^+$ erforderlich, und das führt damit offensichtlich auf die geometrische Folge $x_k = x_0 r^k$ für $k \in \mathbb{N}_0$. Die Anzahl der Individuen wächst für $r > 1$ unbeschränkt, und für $r < 1$ stirbt die Population aus, wie in Abbildung 2.1 verdeutlicht wird. Für $r = 1$ bleibt die Größe der Population unverändert.

Eine erste Verallgemeinerung dieses einfachen Modells wird durch das Weglassen der Voraussetzung, dass die einzelnen Generationen getrennt sein müssen, erreicht. Dies führt auf das Wachstumsmodell, welches von Thomas Malthus im Jahr 1798 formuliert wurde und daher auch unter dem Namen *Malthus-Modell* bekannt ist. Dabei wird angenommen dass die zeitlich konstante Zuwachsrate $\rho \in \mathbb{R}_0^+$, welche jener Faktor sei, um den die Populationsgröße pro Zeiteinheit anwächst, weder vom Alter noch von der Anzahl der

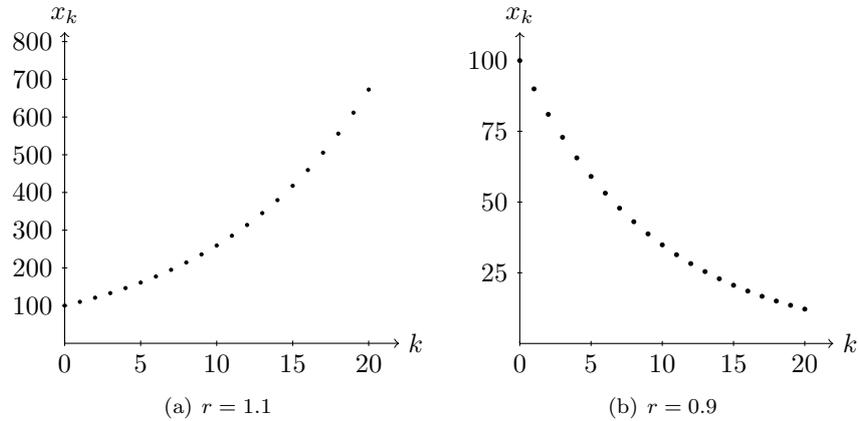


Abbildung 2.1: Diskretes exponentielles Wachstum einer Anfangspopulation von $x_0 = 100$ Individuen mit unterschiedlichen Wachstumsraten r .

Individuen abhängt. Da die Konstante ρ nur die, durch Mortalität und Fertilität bedingten, Veränderungen der Populationsgröße beinhaltet, wird diese als *Rate des natürlichen Populationswachstums* bezeichnet. Damit ergibt sich die Modellgleichung

$$x_{k+1} = x_k + \rho x_k = (1 + \rho)x_k, \quad k = 0, 1, 2, \dots \tag{2.2}$$

Setzt man $\lambda := 1 + \rho$, wobei λ *Wachstumsfaktor* genannt wird, und fixiert einen Anfangswert $x_0 \in \mathbb{R}_0^+$, so erhält man das gleiche Ergebnis wie zuvor, nämlich die explizite Darstellung $x_k = x_0 \lambda^k$ für $k \in \mathbb{N}_0$.

Für dieses Modell hat sich die sogenannte *69-er Regel* etabliert. Es handelt sich um eine Methode zur Bestimmung der Anzahl der Zeiteinheiten, die vergeht bis eine Populationsverdopplung eintritt. Die 69-er Regel besagt, dass sich eine Population, welche mit einer Zuwachsrate $\rho = 1\%$ wächst, nach 69 Jahren verdoppelt hat. Diese Behauptung ist nachvollziehbar, indem man die Gleichung $2x_0 = x_0(1 + \rho)^k$ betrachtet, woraus $k = \frac{\ln(2)}{\ln(1+\rho)}$ folgt. Die Taylorentwicklung des Logarithmus mit Entwicklungspunkt 1 lautet $\ln(1 + x) = \sum_{k=1}^{\infty} (-1)^{k+1} \frac{x^k}{k}$ und konvergiert für $-1 < x \leq 1$. Somit kann man $k \approx \frac{\ln(2)}{\rho}$ schreiben, und es folgt, da $\ln(2) \approx 0.69$, dass $k \approx \frac{0.69}{\rho}$ gilt und damit die 69-er Regel.

Eine weitere Möglichkeit, nicht getrennte Generationen zu modellieren, ergibt sich aus der Verwendung einer stetigen Funktion $x(t)$, $t \in \mathbb{R}$, für die Populationsgröße, also durch die Betrachtung der Populationsveränderung als einen in der Zeit t kontinuierlichen Vorgang. Die mittlere Änderungsrate gibt die durchschnittliche Veränderung von $x(t)$, $t \in \mathbb{R}$, zwischen zwei Zeitpunkten $t_0 \in \mathbb{R}$ und $t_0 + \Delta t$, $\Delta t \in \mathbb{R}$, an und kann geschrieben werden als $\frac{\Delta x(t)}{\Delta t}$, wobei $\Delta x(t) = x(t_0 + \Delta t) - x(t_0)$ gesetzt wurde. Um von der mittleren Änderungsrate nun zur momentanen Änderungsrate zu gelangen wird der Grenzübergang $\Delta t \rightarrow 0$ durchgeführt, man betrachtet also den Differentialquotienten und damit die Ableitung der, die Populationsgröße beschreibenden, Funktion. Die einfachste Variante dieses

Modells ist das so genannte *Exponentialmodell*, welches durch

$$\lim_{\Delta t \rightarrow 0} \frac{\Delta x(t)}{\Delta t} = \frac{dx(t)}{dt} = \epsilon x(t), \quad t \in \mathbb{R}, \epsilon \in \mathbb{R}, \quad (2.3)$$

beschrieben wird. Dabei wird ϵ als konstant angenommen und kann als die *momentane Zuwachsrate* interpretiert werden, also als die Differenz zwischen der momentanen Geburtenrate $\alpha \in \mathbb{R}_0^+$ und der momentanen Sterberate $\beta \in \mathbb{R}_0^+$. Diese Differentialgleichung ist das kontinuierliche Gegenstück zu (2.2) und besitzt mit dem Anfangswert $x(0) = x_0 \in \mathbb{R}_0^+$ die Lösung $x(t) = x_0 e^{\epsilon t}$ für $t \in \mathbb{R}$. Das Lösungsverhalten ist dasselbe wie im diskreten Fall: Für $\epsilon > 0$ wächst die Individuenzahl $x(t)$, $t \in \mathbb{R}$, exponentiell an, für $\epsilon < 0$ nimmt sie monoton ab und nähert sich asymptotisch dem Wert 0, und für $\epsilon = 0$ bleibt sie konstant.

Zu beachten ist dabei, dass die momentane Zuwachsrate ϵ von jener im diskreten Modell eingeführten Rate ρ des natürlichen Populationswachstums zu unterscheiden ist, da sich die Zuwachsrate ϵ auf die Zeiteinheit bezieht. Im Fall einer Population, deren Wachstum durch das Exponentialmodell wie in (2.3) beschrieben werden kann, besteht folgender Zusammenhang zwischen beiden Raten:

$$\begin{aligned} \rho &= \frac{x(t+1)}{x(t)} - 1 = e^\epsilon - 1, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, \\ \epsilon &= \ln(1 + \rho). \end{aligned}$$

Dieses Wachstumsverhalten einer Population kann in der Natur zum Beispiel im Anfangsstadium der Entwicklung von Bakterienkulturen beobachtet werden, solange weder Nahrungsmangel noch Platzknappheit die Vermehrung bremsen. Eben diesem Umstand, dass mit wachsender Populationsgröße innerspezifische Konkurrenz zu erwarten ist, wird durch eine Modifikation der Modellgleichung Rechnung getragen, die im Abschnitt über das logistische Wachstum in Kapitel 3 näher erläutert wird.

Kapitel 3

Ein zeitlich diskretes Einpopulationsmodell mit dichteabhängiger Wachstumsrate - Logistisches Wachstum

3.1 Das Modell

In der Natur können Populationen im Allgemeinen nicht unbegrenzt wachsen, da das Bevölkerungswachstum durch begrenzte Faktoren, wie das Nahrungs- oder Platzangebot, beschränkt wird. Weil durch das begrenzte Angebot von Lebensraum und Ressourcen eine Konkurrenz innerhalb einer Population entsteht, spricht man von *innerspezifischer Konkurrenz*. Um diese Konkurrenz auf ein mathematisches Modell zu übertragen, wird im Folgenden die Wachstumsrate der betrachteten Population als von der Bevölkerungsgröße abhängig angenommen.

Ausgehend von einer diskreten Zeitachse bezeichne $x_k \in \mathbb{R}_0^+$ die Populationsgröße zum Zeitpunkt $k \in \mathbb{N}_0$ und $r \in \mathbb{R}_0^+$ die Wachstumsrate der Population pro Zeiteinheit pro Individuum, welche von der Populationsgröße abhängig ist. Außerdem benötigt man die *Umweltkapazität* $K \in \mathbb{N}$, welche angibt, wie viele Individuen einer Spezies im betrachteten Lebensraum auf Dauer existieren können, für welche demnach die Ressourcen auf Dauer ausreichen. Damit ergibt sich für das Wachstum der Population die Differenzengleichung

$$x_{k+1} = x_k + r(x_k) \cdot x_k, \quad \text{für } k \in \mathbb{N}_0, \quad (3.1)$$

wobei für die Wachstumsrate $r(0) = r_0 \in \mathbb{R}^+$ gelten muss, also eine positive Wachstumsrate bei kleinen Populationsgrößen gegeben sein muss, welche bei steigender Populationsgröße abnimmt, um schließlich beim Erreichen der Umweltkapazität, also des Wertes

$K \in \mathbb{N}$, zu verschwinden, es muss also $r(K) = 0$ gelten.

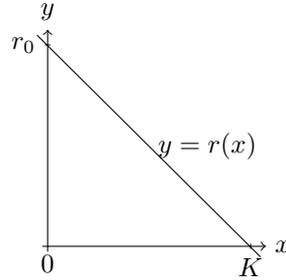


Abbildung 3.1: Graph eines möglichen linearen Verlaufs der Wachstumsrate $r(x)$ in Abhängigkeit von der Populationsgröße x .

Eine sinnvolle Möglichkeit für die Wachstumsrate $r(x)$ ist, diese linear anzunehmen, wie auch in Abbildung 3.1 dargestellt, womit sich

$$r(x) = r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right), \quad x \in \mathbb{R}_0^+, \quad (3.2)$$

ergibt.

Um das Verhalten des durch diese Gleichung beschriebenen Populationswachstums analysieren zu können, sind einige mathematische Überlegungen vonnöten, die im folgenden Kapitel ausgeführt werden.

3.2 Differenzgleichungen

3.2.1 Definition. Sei $f: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Funktion mit $\Omega \subseteq \mathbb{N}_0 \times \mathbb{R}^{n+1}$, $n \in \mathbb{N}_0$ und $k \in \mathbb{N}_0$. Weiters sei $g: \tilde{\Omega} \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Funktion mit $\tilde{\Omega} \subseteq \mathbb{N}_0 \times \mathbb{R}^n$. Unter einer *Differenzgleichung* versteht man eine implizite Beziehung der Form

$$f(k, x_k, x_{k+1}, \dots, x_{k+n}) = 0,$$

bzw. in expliziter Form, wenn nach jenem x mit dem größten Index, also x_{k+n} , aufgelöst werden kann,

$$x_{k+n} = g(k, x_k, x_{k+1}, \dots, x_{k+n-1}).$$

Die maximale Differenz zwischen zwei tatsächlich auftretenden Indizes wird die *Ordnung* der Differenzgleichung genannt. Eine Differenzgleichung wird *autonom* genannt, falls g bzw. f nicht direkt von k abhängen, die Gleichung also geschrieben werden kann als

$$f(x_k, x_{k+1}, \dots, x_{k+n}) = 0.$$

Die Modellgleichung (3.1) hat für $f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$ allgemein die Form

$$x_{k+1} = f(x_k), \quad k \in \mathbb{N}_0, \quad (3.3)$$

und ist somit eine autonome Differenzgleichung 1. Ordnung in expliziter Form, deshalb werden die folgenden Überlegungen auf diesen Spezialfall beschränkt.

Bei gegebenem Startwert $x_0 \in \mathbb{R}$ und stetiger Funktion $f: I \rightarrow I$ mit einem Intervall $I \subseteq \mathbb{R}$, besitzt die Differenzgleichung $x_{k+1} = f(x_k)$, $k \in \mathbb{N}_0$, stets eine eindeutig bestimmte Lösungsfolge, nämlich

$$(x_0, x_1, x_2, \dots) = (x_0, f(x_0), f(f(x_0)), \dots) = (x_0, f(x_0), f^2(x_0), \dots).$$

Oft ist es nicht möglich, eine geschlossene analytische Lösung von Differenzgleichungen anzugeben. Deshalb ist die qualitative Analyse des Lösungsverhaltens von großem Interesse. Ein erster wichtiger Schritt in diese Richtung ist folgende Definition.

Im Folgenden sei, falls nicht anders angegeben, die Funktion f stets als stetig mit $f: I \rightarrow I$ mit einem Intervall $I \subseteq \mathbb{R}$ vorausgesetzt.

3.2.2 Definition. Ein Punkt x^* aus dem Definitionsbereich von f heißt *Gleichgewichtspunkt* von (3.3), wenn x^* ein Fixpunkt von f ist, also $f(x^*) = x^*$ gilt.

3.2.3 Bemerkung. Mit anderen Worten ist x^* genau dann ein Gleichgewichtspunkt von (3.3), wenn (x^*, x^*, \dots) eine Lösung der Gleichung (3.3) ist.

Diese Gleichgewichtspunkte können entsprechend ihren Eigenschaften wie folgt charakterisiert werden:

3.2.4 Definition.

- Ein Gleichgewichtspunkt x^* von (3.3) heißt *stabil*, wenn zu jedem $\epsilon > 0$ ein $\delta > 0$ existiert, sodass aus $|x_0 - x^*| < \delta$ folgt, dass $|f^n(x_0) - x^*| < \epsilon$ für alle $n > 0$.
- Wenn ein Gleichgewichtspunkt nicht stabil ist, nennt man ihn *instabil*.
- Ein Gleichgewichtspunkt x^* von (3.3) heißt *attraktiv*, wenn ein $\eta > 0$ existiert, sodass aus $|x_0 - x^*| < \eta$ folgt, dass $\lim_{n \rightarrow \infty} f^n(x_0) = x^*$.
- Ein Gleichgewichtspunkt x^* von (3.3) heißt *asymptotisch stabil*, wenn er sowohl stabil als auch attraktiv ist. Falls in der Definition von attraktiv $\eta = \infty$ gewählt werden kann, bezeichnet man den Gleichgewichtspunkt als *global asymptotisch stabil*.

Für die weitere Stabilitätsanalyse ist eine zusätzliche Einteilung von Gleichgewichtspunkten hilfreich:

3.2.5 Definition. Ein Gleichgewichtspunkt x^* der Differenzgleichung (3.3) wird *hyperbolisch* genannt, wenn $|f'(x^*)| \neq 1$ gilt, andernfalls nennt man den Gleichgewichtspunkt *nicht hyperbolisch*.

Mit Hilfe der bisherigen Definitionen ist es nun möglich, ähnlich wie in [Ela08], einen der wichtigsten Sätze über die lokale Stabilität von Gleichgewichtspunkten zu formulieren.

3.2.6 Satz. Sei x^* ein Gleichgewichtspunkt von (3.3), wobei f in einer Umgebung von x^* stetig differenzierbar sei. Dann gelten folgende Aussagen:

1. Wenn $|f'(x^*)| < 1$, dann ist x^* asymptotisch stabil.
2. Wenn $|f'(x^*)| > 1$, dann ist x^* instabil.

Beweis.

1. Sei $\epsilon > 0$, und o.B.d.A. sei ϵ hinreichend klein, sodass f auf dem Intervall $I = (x^* - \epsilon, x^* + \epsilon)$ stetig differenzierbar ist. Nach Voraussetzung existiert eine Konstante $0 < M < 1$, sodass $|f'(x^*)| < M$ für alle $x \in I$ erfüllt ist. Nach dem Mittelwertsatz existiert für jedes $x_0 \in I \setminus \{x^*\}$ ein $c \in (\min(x_0, x^*), \max(x_0, x^*))$, sodass

$$|f(x_0) - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| = |f'(c)||x_0 - x^*| \leq M|x_0 - x^*|.$$

Da $M < 1$ gilt, folgt dass $f(x_0)$ näher an x^* liegt als x_0 . Deshalb muss $f(x_0) \in I$ gelten. Wendet man die gleiche Argumentation wie zuvor auf x_0 nun auf $f(x_0)$ an, erhält man

$$|f^2(x_0) - x^*| \leq M|f(x_0) - x^*| \leq M^2|x_0 - x^*|.$$

Durch vollständige Induktion gelangt man nun zu

$$|f^n(x_0) - x^*| \leq M^n|x_0 - x^*|, \quad (3.4)$$

für alle $n \in \mathbb{N}$.

Man wählt nun $\delta = \epsilon$. Falls $|x_0 - x^*| < \delta$ gilt, so ist auch $M^n|x_0 - x^*| < M^n\epsilon < \epsilon$, da $M < 1$. Mit Hilfe von Ungleichung (3.4) folgt nun $|f^n(x_0) - x^*| < \epsilon$ und damit die Stabilität des Punktes x^* . Außerdem folgt aus Ungleichung (3.4), dass $\lim_{n \rightarrow \infty} |f^n(x_0) - x^*| = 0$, also $\lim_{n \rightarrow \infty} f^n(x_0) = x^*$, womit auch die Attraktivität des Punktes x^* bewiesen ist. Da x^* also stabil und attraktiv ist, folgt die asymptotische Stabilität, welche zu zeigen war.

2. Sei $\epsilon > 0$, und o.B.d.A. sei ϵ hinreichend klein, sodass f auf dem Intervall $I = (x^* - \epsilon, x^* + \epsilon)$ stetig differenzierbar ist. Es existiert nach Voraussetzung eine Konstante $M > 1$, sodass $|f'(x)| > M$ für alle $x \in I$ erfüllt ist. Nach dem Mittelwertsatz existiert für jedes $x_0 \in I \setminus \{x^*\}$ ein $c \in (\min(x_0, x^*), \max(x_0, x^*))$, sodass

$$|f(x_0) - x^*| = |f(x_0) - f(x^*)| = |f'(c)||x_0 - x^*| \geq M|x_0 - x^*|.$$

Falls $f(x_0) \notin I$ folgt $|f(x_0) - x^*| \geq \epsilon$, womit x^* instabil ist, falls $f(x_0) \in I$, wiederholt man die Argumentation aus Punkt 1 und erhält für $f(x_0)$ anstatt für x_0

$$|f^2(x_0) - x^*| \geq M|f(x_0) - x^*| \geq M^2|x_0 - x^*|.$$

Daher folgt durch vollständige Induktion, dass entweder ein $n \in \mathbb{N}$ existiert mit $f^n(x_0) \notin I$ oder dass

$$|f^n(x_0) - x^*| \geq M^n|x_0 - x^*|,$$

gilt. Da aber I ein endliches Intervall ist und M^n für $n \rightarrow \infty$ unbeschränkt wächst, muss ab einem bestimmten $\tilde{n} \in \mathbb{N}$ gelten, dass $f^{\tilde{n}}(x_0) \notin I$. Daher ist x^* instabil. \square

Im Fall $|f'(x^*)| = 1$ ist mit Hilfe der ersten Ableitung keine Aussage möglich. Deshalb ist folgender Satz notwendig:

3.2.7 Satz. *Sei x^* ein Gleichgewichtspunkt von (3.3) mit $f'(x^*) = 1$. Wenn $f \in C^3(U)$ gilt, wobei U eine Umgebung von x^* ist, dann gilt:*

1. *Wenn $f''(x^*) \neq 0$, dann ist x^* instabil.*
2. *Wenn $f''(x^*) = 0$ und $f'''(x^*) > 0$, dann ist x^* instabil.*
3. *Wenn $f''(x^*) = 0$ und $f'''(x^*) < 0$, dann ist x^* asymptotisch stabil.*

Beweis.

1. Da $f''(x^*) \neq 0$ vorausgesetzt wird, ist die von f beschriebene Kurve in einer Umgebung V von x^* konvex, wenn $f''(x^*) > 0$ gilt, oder konkav, wenn $f''(x^*) < 0$ erfüllt ist. Sei $\epsilon > 0$, und o.B.d.A. sei ϵ hinreichend klein, sodass $(x^* - \epsilon, x^* + \epsilon) \subseteq U \cap V$. Im Fall, dass $f''(x^*) > 0$ gilt, ist $f'(x) > 1$ für alle $x \in (x^*, x^* + \epsilon)$, da f' wegen der Konvexität von f in diesem Bereich eine wachsende Funktion sein muss. Im anderen Fall, wenn $f''(x^*) < 0$ gilt, folgt dass $f'(x) > 1$ für alle $x \in (x^* - \epsilon, x^*)$ erfüllt ist, da f' in diesem Bereich eine fallende Funktion sein muss, weil f dort konkav ist. Mit der gleichen Argumentation wie im Beweis zu Satz 3.2.6, Punkt 2, folgt, dass x^* instabil ist.
2. Wenn $f''(x^*) = 0$ und $f'''(x^*) > 0$ gilt, liegt ein Wendepunkt vor, das heißt im Punkt x^* ändert sich die Krümmung. Da $f \in C^3(U)$ ist, gibt es eine Umgebung V von x^* mit $f''' > 0$ auf V . Sei $\epsilon > 0$, und o.B.d.A. sei ϵ hinreichend klein, sodass $(x^* - \epsilon, x^* + \epsilon) \subseteq U \cap V$. Da die dritte Ableitung größer Null ist, ist die Funktion $f(x)$ für $x \in (x^* - \epsilon, x^*)$ konkav und für $x \in (x^*, x^* + \epsilon)$ konvex und, weil $f'(x^*) = 1$ gilt, muss $f'(x) > 1$ sowohl für $x \in (x^* - \epsilon, x^*)$ als auch für $x \in (x^*, x^* + \epsilon)$ erfüllt sein, da der Graph der ersten Ableitung eine nach oben geöffnete Parabel beschreibt mit einem Minimum von 1 an x^* . Analog zum Beweis von Satz 3.2.6, Punkt 2, folgt nun die Instabilität von x^* .
3. Wenn $f''(x^*) = 0$ und $f'''(x^*) < 0$ vorausgesetzt ist, so liegt erneut ein Wendepunkt vor, es ändert sich also die Krümmung an x^* . Da $f \in C^3(U)$ ist, gibt es eine Umgebung V von x^* mit $f''' < 0$ auf V . Sei $\epsilon > 0$ und o.B.d.A. sei ϵ hinreichend klein, sodass $(x^* - \epsilon, x^* + \epsilon) \subseteq U \cap V$. Da die dritte Ableitung kleiner Null ist, muss die Funktion $f(x)$ für $x \in (x^* - \epsilon, x^*)$ konvex und für $x \in (x^*, x^* + \epsilon)$ konkav sein. Deshalb gilt $f'(x) < 1$ sowohl für $x \in (x^* - \epsilon, x^*)$ mit $\epsilon > 0$, als auch für $x \in (x^*, x^* + \epsilon)$ mit $\epsilon > 0$, weil der Graph der ersten Ableitung eine nach unten geöffnete Parabel mit einem Maximum von 1 an x^* beschreiben muss. Analog zum Beweis von Satz 3.2.6, Punkt 1, folgt nun die asymptotische Stabilität von x^* . \square

Natürlich kann für einen Gleichgewichtspunkt x^* der Differenzgleichung (3.3) auch der Fall $f'(x^*) = -1$ eintreten, um in diesem Fall Aussagen über die Stabilität treffen zu können, benötigt man die *Schwarzsche Ableitung* und den nachfolgenden Satz.

3.2.8 Definition. Die *Schwarzsche Ableitung* einer Funktion $f \in C^3(U)$ mit $U \subseteq \mathbb{R}$ und $f'(U) \neq 0$ ist definiert als

$$\mathcal{S}f(x) = \frac{f'''(x)}{f'(x)} - \frac{3}{2} \left(\frac{f''(x)}{f'(x)} \right)^2.$$

Mit Hilfe des folgenden Satzes lassen sich auch Gleichgewichtspunkte charakterisieren, für die $f'(x^*) = -1$ gilt.

3.2.9 Satz. Sei x^* ein Gleichgewichtspunkt der Differenzgleichung (3.3), und es gelte $f'(x^*) = -1$. Wenn $f \in C^3(U)$ mit $U \subseteq \mathbb{R}$, $x^* \in U$ und $f'(U) \neq 0$, dann gilt,

1. wenn $\mathcal{S}f(x^*) < 0$, dann ist x^* asymptotisch stabil,
2. wenn $\mathcal{S}f(x^*) > 0$, dann ist x^* instabil.

Beweis. Man definiert eine Funktion $g(x) := f^2(x)$, für welche demnach

$$x_{k+2} = f(x_{k+1}) = f(f(x_k)) = g(x_k),$$

für alle $k \in \mathbb{N}$ gilt. Die Idee ist, zu zeigen, dass, wenn x^* ein Fixpunkt von f ist, x^* auch ein Fixpunkt von g ist und wenn x^* asymptotisch stabil in Bezug auf g ist, x^* auch asymptotisch stabil in Bezug auf f ist.

Angenommen es gilt $f(x^*) = x^*$, dann ist

$$g(x^*) = f(f(x^*)) = f(x^*) = x^*,$$

somit ist x^* auch ein Fixpunkt von g . Um Aussagen über die Stabilität treffen zu können, betrachtet man

$$g'(x) = \frac{d}{dx} f(f(x)) = f'(f(x))f'(x), \quad x \in U,$$

und erhält damit für den Punkt x^*

$$g'(x^*) = f'(f(x^*))f'(x^*) = [f'(x^*)]^2.$$

Es gilt also, dass x^* ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt von $x_{k+1} = f(x_k)$ ist, wenn x^* ein stabiler Gleichgewichtspunkt von $x_{k+1} = g(x_k)$ ist. Da $f'(x^*) = -1$ vorausgesetzt wurde, folgt, dass $g'(x^*) = 1$, und daher kann Satz 3.2.7 angewendet werden, wofür noch $g''(x^*)$ zu berechnen ist:

$$g''(x) = f'(f(x))f''(x) + f''(f(x))[f'(x)]^2.$$

Speziell ergibt sich für $x = x^*$

$$g''(x^*) = f'(x^*)f''(x^*) + f''(x^*)[f'(x^*)]^2 = 0,$$

da $f'(x^*) = -1$. Die dritte Ableitung von $g(x)$ ergibt

$$g'''(x) = f'''(f(x))[f'(x)]^3 + 2f''(f(x))f'(x)f''(x) + f''(f(x))f'(x)f''(x) + f'(f(x))f'''(x),$$

und speziell für $x = x^*$ und $f'(x^*) = -1$

$$g'''(x^*) = -2f'''(x^*) - 3[f''(x^*)]^2 = 2\mathcal{S}f(x^*).$$

Damit folgen Aussage (1) und (2) direkt aus Satz 3.2.7, vgl. [Mic90; Ela96]. \square

Ein weiterer wichtiger Bestandteil bei der Analyse des Lösungsverhaltens von Differenzgleichungen ist das Auffinden von periodischen Punkten, da viele biologische und physikalische Prozesse ein periodisch wiederkehrendes Verhalten aufweisen.

3.2.10 Definition. Sei $I \subseteq \mathbb{R}$ ein Intervall, $f: I \rightarrow I$ und $x^* \in I$. Dann heißt x^* ein *periodischer Punkt* von f , wenn ein $k \in \mathbb{N}$ existiert, sodass $f^k(x^*) = x^*$ gilt. In diesem Fall wird x^* auch *k-periodisch* genannt. Wenn zusätzlich $f^r(x^*) \neq x^*$ für alle $r \in \mathbb{N}$ mit $0 < r < k$ gilt, nennt man k die *minimale Periode* von x^* . Die Folge aller Iterationen von x^* , also $(x^*, f(x^*), f^2(x^*), \dots, f^k(x^*))$, heißt *Orbit* von x^* .

3.2.11 Bemerkung. Mit anderen Worten ist x^* ein *k-periodischer Punkt*, $k \in \mathbb{N}$, wenn x^* ein Fixpunkt von $f^k(x)$ ist.

Auch für periodische Punkte kann ähnlich zu den Gleichgewichtspunkten eine Einteilung nach Stabilität getroffen werden:

3.2.12 Definition. Sei $I \subseteq \mathbb{R}$ ein Intervall, $f: I \rightarrow I$ und $x^* \in I$ ein periodischer Punkt von f mit minimaler Periode k , dann heißt

1. x^* *stabil*, wenn x^* ein stabiler Fixpunkt von f^k ist,
2. x^* *asymptotisch stabil*, wenn x^* ein asymptotisch stabiler Fixpunkt von f^k ist,
3. x^* *instabil*, wenn x^* ein instabiler Fixpunkt von f^k ist.

Durch diese Definition reduziert sich die Stabilitätsanalyse von *k*-periodischen Lösungen, $k \in \mathbb{N}_0$, der Differenzgleichung

$$x_{n+1} = f(x_n), \quad n \in \mathbb{N}_0,$$

auf die Stabilitätsanalyse der Fixpunkte der zugehörigen Differenzgleichung

$$y_{n+1} = g(y_n), \quad n \in \mathbb{N}_0,$$

wobei $g = f^k$.

3.2.13 Satz. Sei $I \subseteq \mathbb{R}$ ein Intervall, $f: I \rightarrow I$, $f \in C^1(I)$ und $x^* \in I$ ein *k-periodischer Punkt* von f mit $k \in \mathbb{N}_0$. Dann gilt:

1. x^* *ist asymptotisch stabil*, wenn

$$|f'(x^*)f'(f(x^*)) \cdots f'(f^{k-1}(x^*))| < 1,$$

2. x^* *ist instabil*, wenn

$$|f'(x^*)f'(f(x^*)) \cdots f'(f^{k-1}(x^*))| > 1.$$

Beweis. Mit Hilfe der Kettenregel ergibt sich die Ableitung von f^k :

$$\frac{d}{dx} f^k(x^*) = f'(x^*)f'(f(x^*)) \cdots f'(f^{k-1}(x^*)).$$

Damit folgen beide Behauptungen aus Satz 3.2.6. □

Im Folgenden wird ein Resultat über Differenzgleichungen mit 3-periodischen Gleichgewichtspunkten benötigt, welches einen Spezialfall des Satzes von Sarkovskii darstellt, wie auch in [Hol96] ausgeführt wird.

3.2.14 Satz (Li und Yorke). *Sei $f: [a, b] \subset \mathbb{R} \rightarrow [a, b]$ eine stetige Funktion. Hat die Differenzgleichung (3.3) einen periodischen Punkt mit minimaler Periode 3, dann existieren Gleichgewichtspunkte der Differenzgleichung mit beliebiger minimaler Periode.*

Für den Beweis von Satz 3.2.14 benötigt man einige Vorüberlegungen:

3.2.15 Lemma. *Seien $J = [a, b]$ und $I = [c, d]$ abgeschlossene Intervalle und f eine stetige Funktion mit $f(J) \supset I$. Dann existiert ein Intervall $J_0 \subset J$ mit $f(J_0) = I$.*

Beweis. Da f eine stetige Funktion ist, existieren $a_1, b_1 \in J$ mit $f(a_1) = c$ und $f(b_1) = d$. Es ergeben sich nun zwei Fälle, im ersten ist $a_1 < b_1$, im zweiten $a_1 > b_1$. Im Folgenden wird der erste Fall betrachtet, der Beweis des zweiten Falls verläuft analog. Bezeichne nun a_{max} das größte Element $x \in [a_1, b_1]$ mit $f(a_{max}) = c$. Dieses a_{max} muss existieren, da jede nichtleere und nach oben beschränkte Teilmenge von \mathbb{R} ein Supremum besitzt und f stetig ist. Also gilt $f(a_{max}) = c$, $a_{max} < b_1$, und es folgt, dass $f(x) > c$ für alle $x \in (a_{max}, b_1]$. Analog bezeichne b_{min} das kleinste Element von $[a_{max}, b_1]$ mit $f(b_{min}) = d$. Es folgt $f(b_{min}) = d$, $a_{max} < b_{min}$ und $f(x) < d$ für alle $x \in [a_{max}, b_{min})$. Zusammenfassend ergibt sich also $f([a_{max}, b_{min}]) \subseteq [c, d]$ mit $f(a_{max}) = c$ und $f(b_{min}) = d$. Mit Hilfe des Zwischenwertsatzes folgt $f([a_{max}, b_{min}]) \supseteq [c, d]$ und daraus $f([a_{max}, b_{min}]) = [c, d] = I$. \square

3.2.16 Lemma. *Sei I ein endliches abgeschlossenes Intervall und $f: I \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Funktion. Falls $f(I) \supset I$ gilt, dann hat f einen Fixpunkt in I .*

Beweis. Sei $I = [a, b]$. Wenn $f(I) \supset I$ erfüllt ist, dann existieren $c, d \in I$ mit $f(c) = a$ und $f(d) = b$. Man definiert nun eine stetige Funktion $g(x) = f(x) - x$. Da $f(c) = a$ erfüllt ist, ergibt sich $g(c) = f(c) - c \leq 0$ und analog $g(d) = f(d) - d \geq 0$. Weil $g(c) \leq 0$ und $g(d) \geq 0$ gilt und $g(x)$ eine stetige Funktion ist, folgt aus dem Zwischenwertsatz die Existenz von $e \in [c, d] \subset I$, für welches $g(e) = 0$ und daher $f(e) = e$ erfüllt ist. \square

Beweis (von Satz 3.2.14). Sei a ein Punkt von f mit minimaler Periode 3, $b := f(a)$ und $c := f(b)$. O.B.d.A. sei $a < b, c$. Im Folgenden wird der Fall $b < c$ betrachtet, der Fall $b > c$ wird analog bewiesen.

Sei $I_0 = [a, b]$ und $I_1 = [b, c]$. Da $f(a) = b$, $f(b) = c$ und $f(c) = a$ gilt, folgt nach dem Zwischenwertsatz, dass $f(I_0) \supset I_1$, $f(I_1) \supset I_0$ und $f(I_1) \supset I_0$ ist. Nach Lemma 3.2.16 muss $f(x)$ einen Fixpunkt im Intervall I_1 besitzen.

Sei nun $n \in \mathbb{N}$ mit $n > 1$. Ziel der folgenden Überlegungen ist, zu zeigen, dass f Lösungen mit minimaler Periode n besitzt. Da a bereits eine 3-periodische Lösung von f darstellt, kann $n \neq 3$ angenommen werden. Um eine solche n -periodische Lösung zu finden, definiert man eine Folge von verschachtelten abgeschlossenen Intervallen

$$I_1 = A_0 \supset A_1 \supset A_2 \supset \dots \supset A_n \tag{3.5}$$

mit folgenden Eigenschaften:

1. $A_0 = I_1$,
2. $f(A_k) = A_{k-1}$ für $k = 1, 2, \dots, n-2$,
3. $f^k(A_k) = I_1$ für $k = 1, 2, \dots, n-2$,
4. $f^{n-1}(A_{n-1}) = I_0$,
5. $f^n(A_n) = I_1$.

Um zu zeigen, dass eine solche Folge existiert, sei $n \in \mathbb{N}$ und $n > 1$. Man wählt $A_0 = I_1$, womit (1) erfüllt ist. Da $A_0 = I_1$ und $f(I_1) \supset I_1$ gilt, folgt $f(A_0) \supset A_0$. Nach Lemma 3.2.15 existiert nun ein abgeschlossenes Intervall $A_1 \subset A_0$ mit $f(A_1) = A_0$, außerdem impliziert $A_1 \subset A_0$, dass $f(A_1) \supset A_1$. Damit folgt nach Lemma 3.2.15 wieder die Existenz eines Intervalls $A_2 \subset A_1$ mit $f(A_2) = A_1$. Auf diese Art definiert man A_k für $k = 1, 2, \dots, n-2$. Für jedes k kann man ein $A_k \subset A_{k-1}$ finden, sodass $f(A_k) = A_{k-1}$ für alle $k = 1, 2, \dots, n-2$ gilt, womit auch Eigenschaft (2) erfüllt ist.

Um zu zeigen, dass die Folge von Intervallen auch die Eigenschaft (3) besitzt, beachtet man, dass Eigenschaft (2) impliziert:

$$\begin{aligned} f^2(A_k) &= f(f(A_k)) = f(A_{k-1}) = A_{k-2}, \\ f^3(A_k) &= f(f^2(A_k)) = f(A_{k-2}) = A_{k-3}, \\ &\vdots \\ f^{k-1}(A_k) &= f(f^{k-2}(A_k)) = f(A_{k-(k-2)}) = f(A_2) = A_1, \\ f^k(A_k) &= f(f^{k-1}(A_k)) = f(A_1) = A_0 = I_1, \end{aligned}$$

für alle $k = 1, 2, \dots, n-2$, wodurch auch Eigenschaft (3) gezeigt ist.

Um zu überprüfen, ob auch Eigenschaft (4) gilt, also $f^{n-1}(A_{n-1}) = I_0$ erfüllt ist, betrachtet man

$$f^{n-1}(A_{n-2}) = f(f^{n-2}(A_{n-2})) = f(I_1).$$

Da $f(I_1) \supset I_0$ gilt, muss auch $f^{n-1}(A_{n-2}) \supset I_0$ gelten. Demnach existiert nach Lemma 3.2.15 ein Intervall $A_{n-1} \subset A_{n-2}$ mit $f^{n-1}(A_{n-1}) = I_0$.

Da

$$f^n(A_{n-1}) = f(f^{n-1}(A_{n-1})) = f(I_0)$$

erfüllt ist und $f(I_0) \supset I_1$ impliziert, dass $f^n(A_{n-1}) \supset I_1$ gilt, folgt nach Lemma 3.2.15, dass ein Intervall $A_n \subset A_{n-1}$ existiert, sodass $f^n(A_n) = I_1$ gilt, womit auch die Eigenschaft (5) bewiesen ist.

Nun bleibt noch zu zeigen, dass aus der Existenz einer solchen Folge von Intervallen die Existenz eines periodischen Punktes von f mit minimaler Periode n im Intervall A_n folgt. Da $A_n \subset I_1$, folgt aus Eigenschaft (5) und Lemma 3.2.16, dass f^n einen Fixpunkt besitzt, der in A_n liegt. Dies ist äquivalent dazu, dass f einen n -periodischen Punkt $p \in A_n$ besitzt. Um zu zeigen, dass dieser Punkt auch minimale Periode n hat, benötigt man die

restlichen Eigenschaften der konstruierten Intervallfolge.

Sei p ein n -periodischer Punkt mit $p \in A_n$. Da $A_n \subset I_1$, muss p im Intervall $[b, c]$ liegen. Nach (3.5) gilt $p \in A_k$ für $k = 1, \dots, n$. Wegen Eigenschaft (3) muss daher $f^k(p) \in I_1$ für $k = 1, \dots, n-2$ erfüllt sein und nach Eigenschaft (4) muss $f^{n-1}(p) \in I_0$ gelten.

Der nächste Schritt besteht darin, zu zeigen, dass $p \in (b, c)$, also nicht $p = b$ oder $p = c$ gilt. Angenommen, $p = c$, dann ist $f(p) = f(c) = a$, allerdings gilt $a \notin I_1$. Da nur für $f^{n-1}(p) \notin I_1$ gilt, muss $n = 2$ gelten. Dies steht aber im Widerspruch dazu, dass c minimale Periode 3 hat, und daher muss $p \neq c$ gelten.

Angenommen, $p = b$, dann ist $f^2(b) = a$ und mit den selben Überlegungen wie zuvor erhält man, dass $n = 3$ gelten muss. Da vorausgesetzt wurde, dass $n \neq 3$, muss also $p \neq b$ gelten. Also liegt p tatsächlich im offenen Intervall (b, c) .

Da $f^{n-1}(p) \in I_0 = [a, b]$, I_0 disjunkt zu (b, c) ist und $f^{n-1}(p) \neq p$ gilt, kann der Punkt p nicht minimale Periode $n-1$ besitzen. Angenommen p hat minimale Periode j mit $j \leq n-2$. Nach (3) muss $f^k(p) \in I_1 = [b, c]$ für $k = 1, \dots, j$ gelten. Da aber gezeigt wurde, dass $p \neq b, c$ gilt und $f(a) = b$, $f(b) = c$ und $f(c) = a$ vorausgesetzt wurde, muss $f^k(p) \in (b, c)$ für alle $k = 1, \dots, j$ erfüllt sein. Damit liegt der gesamte Orbit von p in (b, c) , dies verletzt aber Eigenschaft (4). Daher muss p ein Punkt mit minimaler Periode n sein, was zu zeigen war. \square

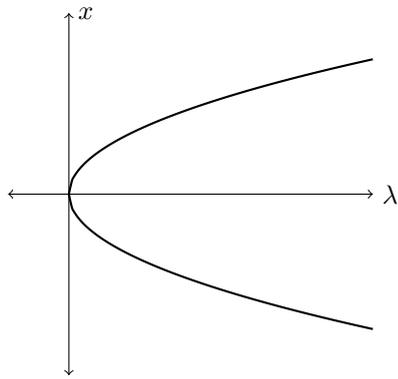
Da die Ermittlung von k -periodischen Lösungen auf analytischem Weg wegen des hohen Polynomgrades bald an Grenzen stößt, wie auch in [San90] ausgeführt wird, werden *Bifurkationsdiagramme* notwendig.

3.2.17 Definition. Sei $U \subseteq \mathbb{R}^2$, $f: U \rightarrow \mathbb{R}$ und $(\lambda, x_k) \in U$, $k \in \mathbb{N}_0$. Weiters sei $x_{k+1} = f(\lambda, x_k)$ eine vom Parameter λ abhängige Differenzgleichung. Wenn die Lösung der Differenzgleichung an einem Punkt λ^* eine qualitative Veränderung erfährt, dann spricht man von einer *Bifurkation*. Der Graph aller periodischen Punkte von f als von λ abhängige Funktion in der (λ, x) -Ebene wird *Bifurkationsdiagramm* genannt.

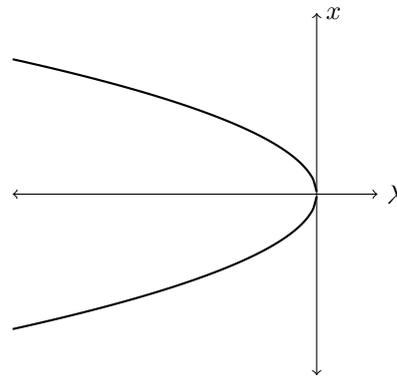
Es lassen sich verschiedene Typen von Bifurkationen unterscheiden:

- Wenn der Graph der periodischen Punkte ab dem Bifurkationswert λ^* u-förmig entweder nach links oder nach rechts geöffnet ist, spricht man von einer *Sattelpunkt-Bifurkation*, in Abbildung 3.2(a) und 3.2(b) ist das schematische Aussehen einer solchen dargestellt.
- Wenn die periodischen Punkte ab dem Bifurkationswert λ^* auf zwei verschiedenen Kurven liegen, spricht man von einer *transkritischen Bifurkation*, ein Beispiel für eine transkritische Bifurkation ist in Abbildung 3.2(e) dargestellt.
- Wenn die periodischen Punkte ab dem Bifurkationswert λ^* auf einer u-förmig entweder nach links oder nach rechts geöffneten Kurve liegen, wie bei einer Sattelpunkt-bifurkation, und zusätzlich durch deren Scheitelpunkt eine weitere Kurve verläuft, spricht man von einer *Pitchfork-Bifurkation*, wie beispielhaft in 3.2(c) und 3.2(d) dargestellt ist.

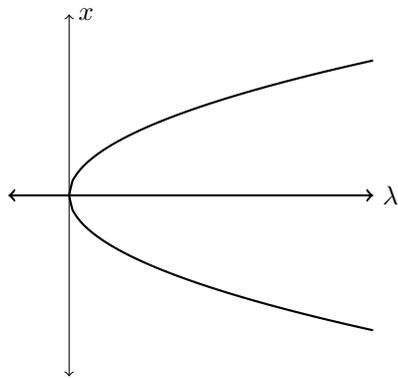
Die Konstruktion von Bifurkationsdiagrammen wird im folgenden Abschnitt für das konkrete Beispiel des logistischen Wachstums ausgeführt.



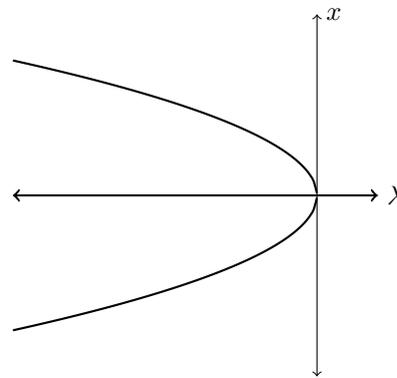
(a) Nach rechts geöffnete Sattelpunkt-Bifurkation



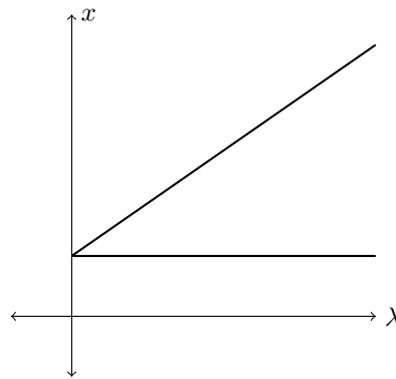
(b) Nach links geöffnete Sattelpunkt-Bifurkation



(c) Nach rechts geöffnete Pitchfork-Bifurkation



(d) Nach links geöffnete Pitchfork-Bifurkation



(e) Transkritische Bifurkation

Abbildung 3.2: Beispiele für verschiedene Bifurkationen, wobei der Bifurkationspunkt λ^* jeweils an $\lambda = 0$ auftritt und das Aussehen des Graphen der periodischen Punkte für $\lambda < \lambda^*$ bzw. $\lambda > \lambda^*$ nicht relevant ist, falls nicht anders eingezeichnet.

3.3 Modellanalyse

Man betrachtet die Modellgleichung

$$x_{k+1} = \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x_k}{K}\right)\right) x_k \quad \text{für } k \in \mathbb{N}_0, \quad (3.6)$$

mit $r_0, K \in \mathbb{R}^+$ und dem Anfangswert $x_0 \in \mathbb{R}^+$. Da es sich bei x_k um die Populationsgröße zum Zeitpunkt $k = 0, 1, 2, \dots$ handelt, sind nur solche Lösungsfolgen von Interesse, welche stets im Intervall $[0, \infty)$ verbleiben. Um die Voraussetzungen an r_0 zu ermitteln, welche dies garantieren, betrachtet man die Funktion

$$f(x) = \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right)\right) x, \quad (3.7)$$

welche eine Parabel mit den Nullstellen $x_1 = 0$ und $x_2 = \frac{(1+r_0)K}{r_0}$ ist und als Scheitelpunkt den Punkt $\left(\frac{(1+r_0)K}{2r_0}, \frac{(1+r_0)^2 K}{4r_0}\right)$ besitzt, wie auch in Abbildung (3.3) erkennbar. Dadurch

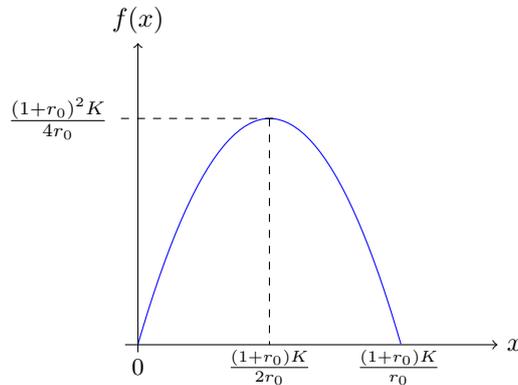


Abbildung 3.3: Graph der Funktion (3.7), wobei sowohl Maximum als auch Nullstelle gekennzeichnet sind.

ergibt sich durch geometrische Überlegungen:

$$\begin{aligned} f\left(\left[0, \frac{(1+r_0)K}{r_0}\right]\right) &\subseteq \left[0, \frac{(1+r_0)K}{r_0}\right] \Leftrightarrow \\ \frac{(1+r_0)^2 K}{4r_0} &\leq \frac{(1+r_0)K}{r_0} \Leftrightarrow \\ (1+r_0)^2 K &\leq 4(1+r_0)K \Leftrightarrow \\ r_0 &\leq 3. \end{aligned}$$

Das heißt, dass für die Wachstumsrate $0 < r_0 \leq 3$ gelten muss, damit die Lösungsfolge stets positiv bleibt und damit die Sinnhaftigkeit des Modells gewährleistet ist.

Der nächste Schritt ist die Bestimmung der Gleichgewichtspunkte der Gleichung (3.6). Dazu ist die folgende Gleichung zu betrachten

$$x = \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{x}{K}\right)\right)x, \quad x \in \mathbb{R}_0^+,$$

welche die Lösungen $x_1^* = 0$ und $x_2^* = K$ besitzt, die damit die Gleichgewichtspunkte von (3.6) sind. Zur Stabilitätsanalyse wird die Ableitung von (3.7) herangezogen:

$$f'(x) = (1 + r_0) - \frac{2r_0x}{K}, \quad x \in \mathbb{R}_0^+.$$

Für den Gleichgewichtspunkt $x_1^* = 0$ ergibt sich $|f'(0)| = |1 + r_0| > 1$, damit ist $x_1^* = 0$ ein hyperbolischer Gleichgewichtspunkt und nach Satz 3.2.6 instabil.

Für den Punkt $x_2^* = K$ erhält man für die Ableitung $|f'(K)| = |1 - r_0|$, also ist $x_1^* = K$ ein hyperbolischer Gleichgewichtspunkt und nach Satz 3.2.6 ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt für $r_0 \in (0, 2)$ und ein instabiler Gleichgewichtspunkt für $r_0 > 2$. Für $r_0 = 2$ handelt es sich bei $x_2^* = K$ um einen nicht hyperbolischen Gleichgewichtspunkt, weil $f'(K) = -1$. Da $f \in C^3(\mathbb{R})$ sind die Voraussetzungen von Satz 3.2.9 erfüllt. Es muss also die Schwarzsche Ableitung betrachtet werden, um eine Aussage über die Stabilität treffen zu können. Da $\mathcal{S}f(K) < 0$ für $r_0 = 2$ erfüllt ist, gilt nach Satz 3.2.9, dass der Gleichgewichtspunkt $x_2^* = K$ auch für $r_0 = 2$ ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt ist. Zu Illustration sind in Abbildung 3.4 und 3.5 die Verläufe der sukzessiv berechneten Lösungen der Modellgleichung (3.6) mit einer Umweltkapazität von $K = 500$, einer Anfangspopulation von $x_0 = 300$ und $r_0 = 1.95$ bzw. $r_0 = 0.1$ dargestellt.

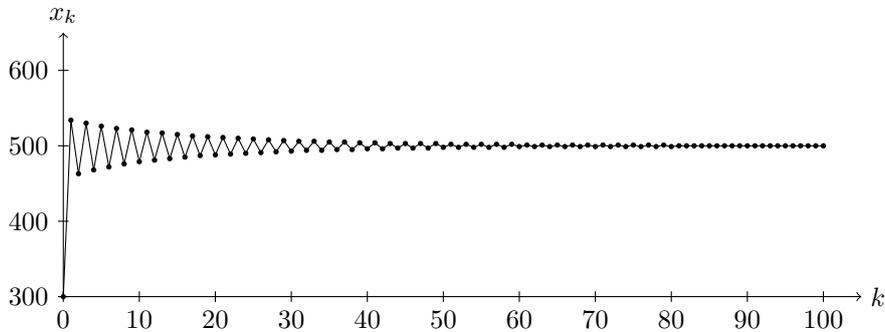


Abbildung 3.4: Verlauf der sukzessiv berechneten Lösung der Modellgleichung (3.6) mit einer Umweltkapazität von $K = 500$, einer Anfangspopulation von $x_0 = 300$ und $r_0 = 1.95$.

Nun stellt sich die Frage, ob periodische Lösungen existieren. Um das herauszufinden verwendet man

$$y_{k+1} = g(y_k), \quad (3.8)$$

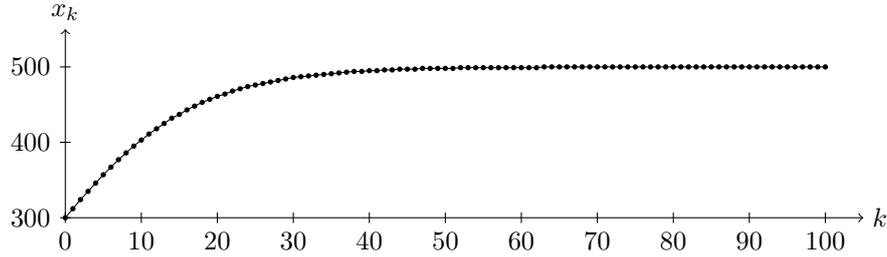


Abbildung 3.5: Verlauf der sukzessiv berechneten Lösung der Modellgleichung (3.6) mit einer Umweltkapazität von $K = 500$, einer Anfangspopulation von $x_0 = 300$ und $r_0 = 0.1$.

mit $g = f^2$ und $k \in \mathbb{N}_0$, und berechnet die Fixpunkte dieser Differenzgleichung um die 2-periodischen Lösungen zu finden. Dafür betrachtet man für $y \in \mathbb{R}_0^+$

$$\begin{aligned} g(y) - y &= y \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{y}{K} \right) \right) \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{y}{K} \left(1 + r_0 \left(1 - \frac{y}{K} \right) \right) \right) \right) - y = \\ &= \dots = \frac{-r_0}{K^3} y (K - y) (r_0^2 y^2 - r_0 (r_0 + 2) K y + (r_0 + 2) K^2) = 0. \end{aligned}$$

Diese Gleichung hat die bereits vorher erhaltenen Gleichgewichtspunkte $x_1^* = 0$ und $x_2^* = K$ als Lösung und zusätzlich $x_{3,4}^* = \frac{K}{2r_0} (r_0 + 2 \pm \sqrt{r_0^2 - 4})$ für $r_0 \geq 2$. Für die Stabilitätsanalyse der Gleichgewichtspunkte x_3^* und x_4^* betrachtet man nach Satz 3.2.13 den Betrag der Ableitung von g

$$|g'(x^*)| = |f'(x^*)f'(f(x^*))|,$$

und setzt nun die auf Stabilität zu prüfenden Gleichgewichtspunkte ein, wobei zu beachten ist, dass noch immer $r_0 > 2$ gilt.

$$\begin{aligned} |g'(x_1^*)| &= |f'(x_1^*)f'(f(x_1^*))| = |f'(x_1^*)f'(x_1^*)| = |1 + r_0|^2 > 1 \\ |g'(x_2^*)| &= |f'(x_2^*)f'(f(x_2^*))| = |f'(x_2^*)f'(x_2^*)| = |1 - r_0|^2 > 1 \\ |g'(x_3^*)| &= |f'(x_3^*)f'(f(x_3^*))| = |f'(x_3^*)f'(x_4^*)| = |5 - r_0^2| \\ |g'(x_4^*)| &= |f'(x_4^*)f'(f(x_4^*))| = |f'(x_4^*)f'(x_3^*)| = |5 - r_0^2| \end{aligned}$$

Es ergibt sich also, dass (x_3^*, x_4^*) als 2-periodische Lösung für $2 < r_0 < \sqrt{6}$ nach Satz 3.2.13 asymptotisch stabil ist, da für diese Werte $|g'(x_{3,4}^*)| < 1$ gilt.

Für $r_0 = \sqrt{6}$ erhält man

$$g'(x_3^*) = -1$$

und das Analogon für x_4^* . Daher sind x_3^* und x_4^* nicht hyperbolische Fixpunkte von g . Da für g die Voraussetzungen von Satz 3.2.9 erfüllt sind, betrachtet man die Schwarzsche Ableitung. Nach einiger Rechenarbeit erhält man $\mathcal{S}g(x_3^*) < 0$ und $\mathcal{S}g(x_4^*) < 0$,

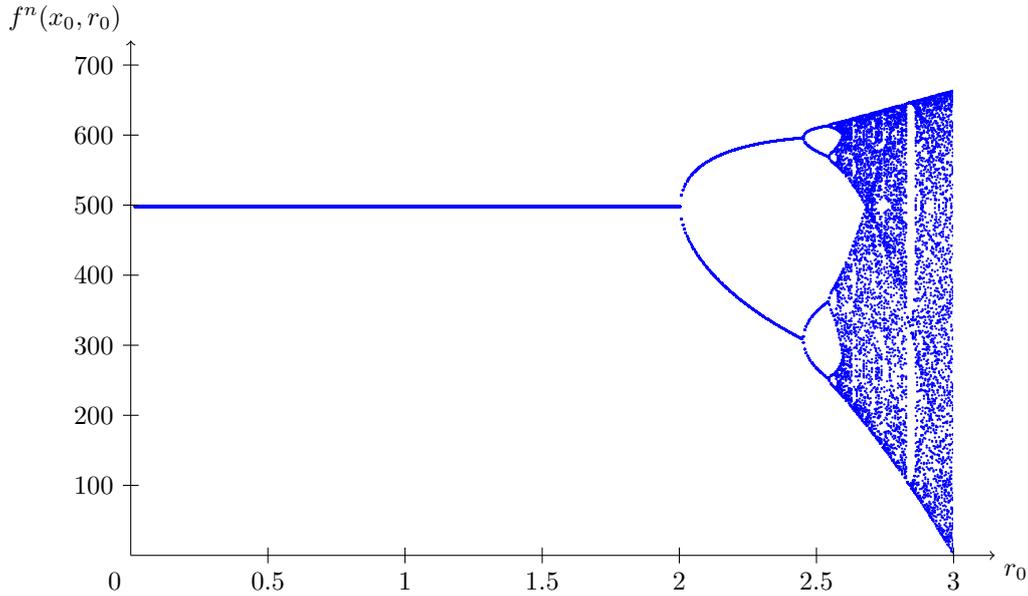


Abbildung 3.6: Bifurkationsdiagramm mit $x_0 = 250$, $K = 500$ und $r_0 \in [0, 3]$, wobei für die Schrittweite von r_0 hier $\frac{1}{5000}$ gewählt und jeweils die 900-ste bis 1000-ste Iteration gezeichnet wurde.

daher ist die 2-periodische Lösung (x_3^*, x_4^*) auch für $r_0 = \sqrt{6}$ ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt der Differenzgleichung (3.6). Für $r_0 > \sqrt{6}$ schließlich ergibt sich, dass $|g'(x_{3,4}^*)| > 1$, und daher nach Satz 3.2.13 die Instabilität der 2-periodischen Lösung (x_3^*, x_4^*) . Damit folgt auch, dass an $r_0 = 2$ eine Sattelpunkt-Bifurkation auftreten wird.

Um 2²-periodische Lösungen zu finden, ist die Gleichung $f^4(x) = x$, $x \in \mathbb{R}_0^+$, zu lösen. Allerdings ist in diesem Fall f^4 ein Polynom vom Grad 16 und daher im Allgemeinen nicht explizit lösbar. Deshalb geht man vom analytischen Lösungsweg ab und betrachtet das Bifurkationsdiagramm. Dazu wird r_0 nicht mehr als konstant angenommen, sondern als veränderlicher Parameter. Nun wird auf der horizontalen Achse $r_0 \in [0, 3]$ aufgetragen und auf der vertikalen Achse Iterationen von $f^n(x_0, r_0)$, wobei $n \in \mathbb{N}$ sehr groß gewählt wird und $x_0 \in \mathbb{R}_0^+$ ein fixer Startwert ist. Das so erhaltene Bifurkationsdiagramm zeigt das Grenzverhalten der Orbits von x_0 .

In diesem Fall wurde für die Anfangspopulation x_0 der Wert 250 und für die Umweltkapazität K der Wert 500 gewählt. Zum Erstellen der Bifurkationsdiagramme wurde $f^n(x_0, r_0)$ für jedes $n \in \{900, 901, \dots, 1000\}$ in den Abbildungen 3.6, 3.7 und 3.8 geplottet, wobei in 3.6 eine Schrittweite von $\frac{1}{5000}$, in 3.7 eine Schrittweite von $\frac{1}{1000}$ und in 3.8 eine Schrittweite von $\frac{1}{10000}$ für r_0 gewählt wurde.

Man erkennt anhand der Diagramme das bereits analytisch bestimmte Verhalten der periodischen Lösungen. Die Umweltkapazität K ist für $0 < r_0 < 2$ ein asymptotisch stabiler

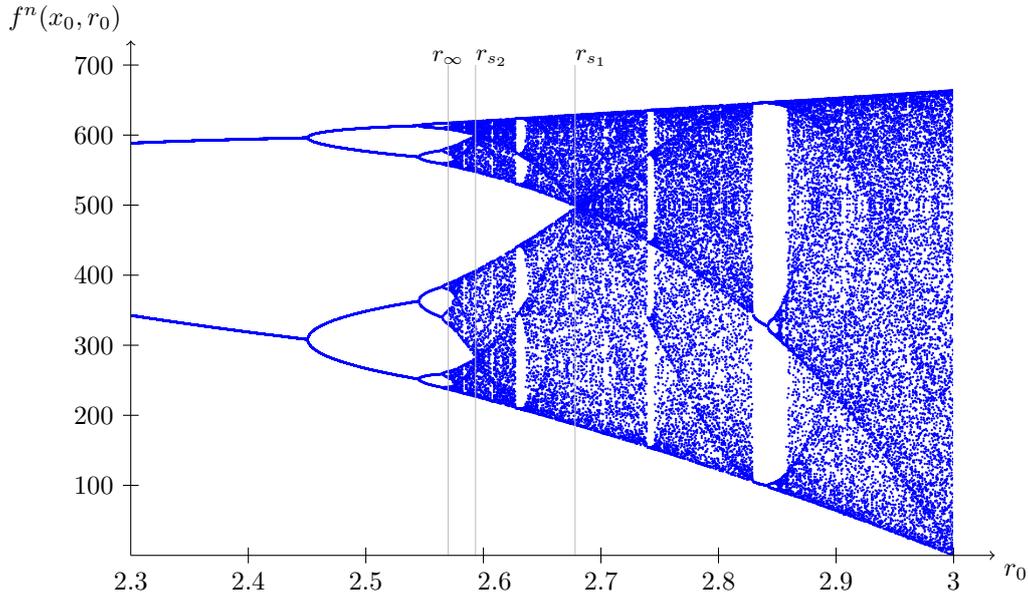


Abbildung 3.7: Bifurkationsdiagramm mit $x_0 = 250$, $K = 500$ und $r_0 \in [2.3, 3]$, wobei für die Schrittweite von r_0 hier $\frac{1}{1000}$ gewählt und jeweils die 900-ste bis 1000-ste Iteration gezeichnet wurde.

Gleichgewichtspunkt, und die Lösung verschwindet für $r_0 \geq 2$. An deren Stelle tritt ein asymptotisch stabiler 2-periodischer Lösungszyklus für $2 < r_0 < \sqrt{6} = 2.4495$, vgl. Abbildung 3.6. Auch das weitere Verhalten, das analytisch nicht mehr bestimmbar ist, lässt sich nun ablesen. Der 2-periodische Lösungszyklus verliert an $r_0 = \sqrt{6}$ seine Stabilität und geht in einen asymptotisch stabilen 2^2 -periodischen Lösungszyklus über. Dieser verliert wiederum seine Stabilität und verschwindet, stattdessen bildet sich ein neuer stabiler 2^3 -periodischer Zyklus. Dieses Verhalten setzt sich weiter fort, es treten immer neue asymptotisch stabile 2^n -periodische Lösungszyklen mit $n \in \{4, 5, 6, \dots\}$ bis zu dem Wert $r_\infty \approx 2.570$ auf, vgl. Abbildung 3.7. Dieses Phänomen wird *Periodenverdopplung* genannt. In Abbildung 3.9 und 3.10 sind beispielhaft Lösungszyklen der Länge 4 und der Länge 8 dargestellt, wobei eine Anfangspopulation von $x_0 = 200$, eine Umweltkapazität von $K = 500$ und $r_0 = 2.49$ bzw. $r_0 = 2.55$ gewählt wurde. Dabei ist festzuhalten, dass die Länge der einzelnen Stabilitätsintervalle der Lösungszyklen immer kleiner wird, je größer die Potenz n wird. Ab dem Wert r_∞ treten keine Periodenverdopplungen mehr auf und das Lösungsverhalten wird wesentlich komplizierter.

Man erkennt, dass für $r_0 = 3$ der Orbit von x_0 den maximal möglichen Bereich der $f^n(x_0, r_0)$ -Achse fast zur Gänze abdeckt. Dieser Bereich wird für sinkende r_0 -Werte kleiner und spaltet sich schließlich in zwei Äste auf bei dem Wert r_{s_1} (siehe Abbildung 3.7). Die beiden entstandenen Äste spalten sich nochmals beim Wert r_{s_2} (siehe Abbildung

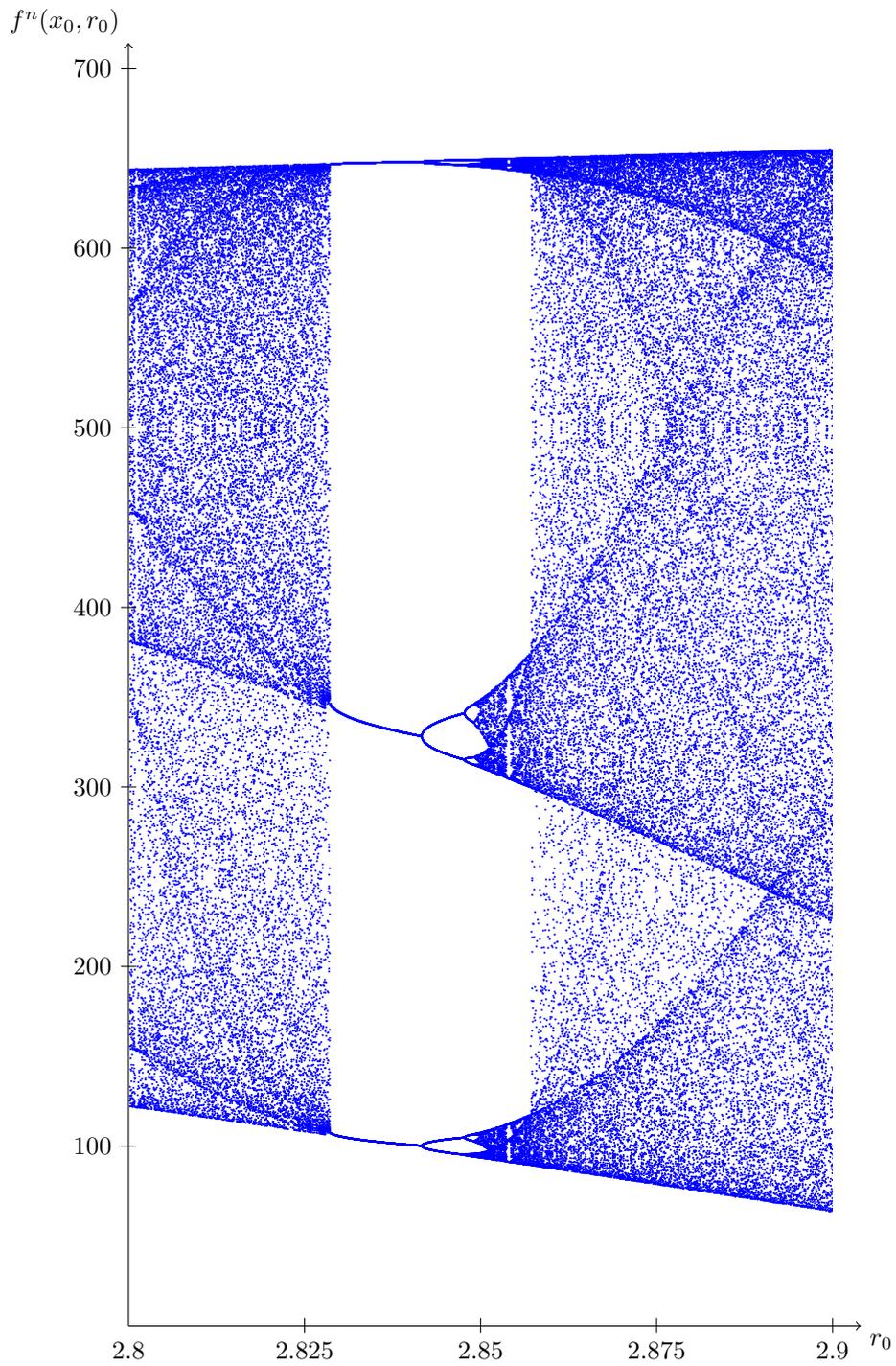


Abbildung 3.8: Bifurkationsdiagramm mit $x_0 = 250$, $K = 500$ und $r_0 \in [2.8, 2.9]$, wobei für die Schrittweite für r_0 hier $\frac{1}{10000}$ gewählt und jeweils die 900-ste bis 1000-ste Iteration gezeichnet wurde.

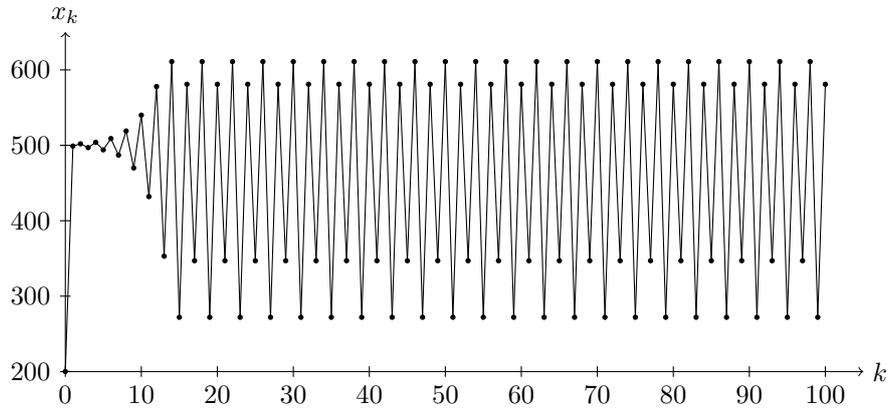


Abbildung 3.9: Beispiel einer 4-periodischen Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.49$

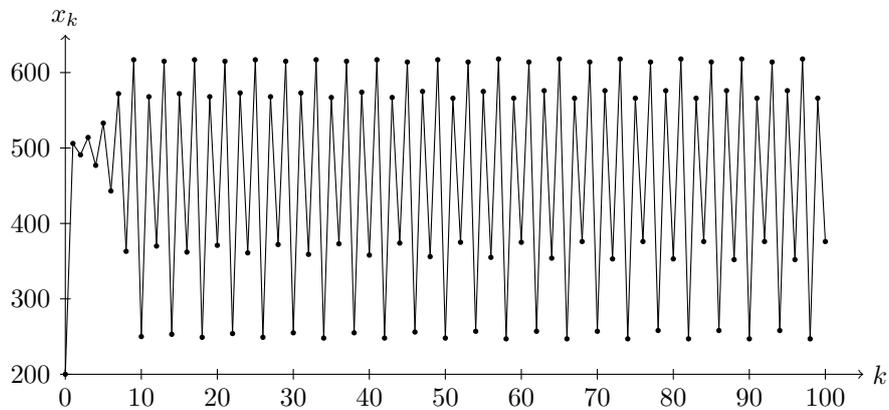


Abbildung 3.10: Beispiel einer 8-periodischen Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.55$

3.7), sodass vier Äste erkennbar sind. Dieses Spaltungsverhalten der Äste setzt sich weiter fort, bis zu r_∞ . In diesem Bereich treten - mit Ausnahme des anschließend erklärten 3-periodischen Fensters - Lösungszyklen jeder beliebigen Länge auf, die ein stochastisch anmutendes Verhalten aufweisen. In Abbildung 3.12 ist eine solche Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.62$ dargestellt und in Abbildung 3.11 eine 6-periodische Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.63$.

Ein weiteres Phänomen, das in diesem Bereich auftritt, genauer für $2.828 < r_0 < 2.857$, wird das *3-periodische Fenster* genannt, vgl. Abbildung 3.8. Am Beginn dieses Bereichs erkennt man 3-periodische Lösungszyklen, für welche bei wachsendem r_0 wieder die schon vorhin beschriebene Periodenverdopplung auftritt, vgl. Abbildung 3.8. Der 3-periodische Lösungszyklus geht also in einen 6-periodischen Lösungszyklus über usw. Dieses Verhalten ist im gesamten 3-periodischen Fenster zu beobachten, und es ist festzuhalten, dass, da ein Lösungszyklus mit minimaler Periode 3 existiert, nach Satz 3.2.14 folgt, dass Lösungszyklen jeder beliebigen Länge existieren. Die Intervalle, in denen sie auftreten,

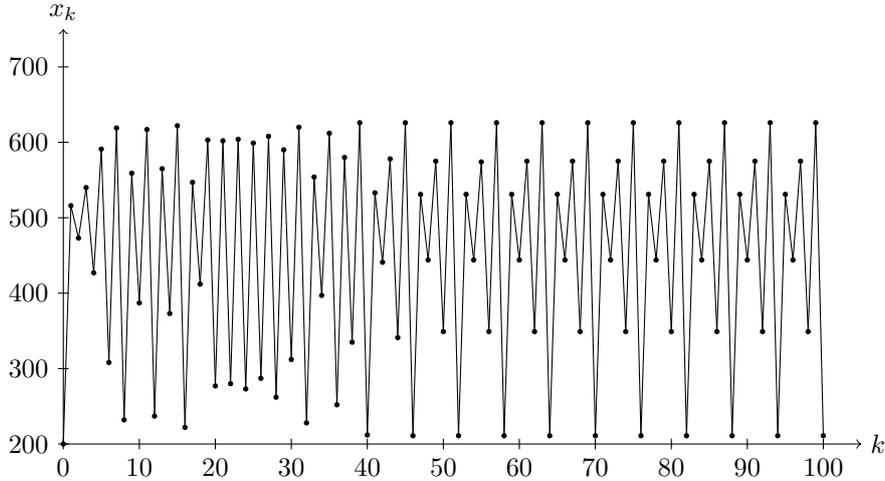


Abbildung 3.11: Beispiel einer 6-periodischen Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.63$

sind allerdings so klein, dass sie im Diagramm nicht mehr erkennbar sind.

Um das Zustandekommen des 3-periodischen Lösungszyklus besser zu verstehen, betrachtet man die Funktion $g = f^3$. Das 3-periodische Fenster beginnt bei $\tilde{r} = \sqrt{8} = 2.828$. Der Graph 3.13(a) zeigt, dass für $r_0 < \tilde{r}$ zwei Fixpunkte existieren. Wenn r den Wert \tilde{r} annimmt, entstehen 3-periodische Lösungen, die auch für $r_0 > \tilde{r}$ weiter existieren, wie Abbildung 3.13(c) zeigt. Dabei ist zu beachten, dass insgesamt sechs Lösungen auftreten, allerdings nur drei von diesen asymptotisch stabil sind. Diese asymptotisch stabile 3-periodische Lösung ist in Abbildung 3.13(c) mit gefüllten Punkten markiert, die instabile mit Kreisen.

Um das Lösungsverhalten im Fall $r_0 = 3$ analysieren zu können, nimmt man eine lineare Transformation der logistischen Gleichung (3.6) vor. Dazu seien $A, B \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$, und man setzt $y_k = Ax_k + B$ bzw. $x_k = \frac{1}{A}y_k - \frac{B}{A}$. Damit ergibt sich

$$\begin{aligned} y_{k+1} &= Ax_{k+1} + B = A\left(x_k\left(1 + r_0\left(1 - \frac{x_k}{K}\right)\right)\right) + B = \\ &= A\left(\frac{y_k - B}{A}\left(1 + r_0\left(1 - \frac{y_k - B}{AK}\right)\right)\right) + B = \\ &= \frac{-r_0}{AK}y_k^2 + \left(1 + r_0 + \frac{2r_0B}{AK}\right)y_k + \left(-1 - \frac{B}{AK}\right)Br_0. \end{aligned}$$

Die logistische Gleichung (3.6) soll in die Gleichung

$$y_{k+1} = 2y_k^2 - 1 \tag{3.9}$$

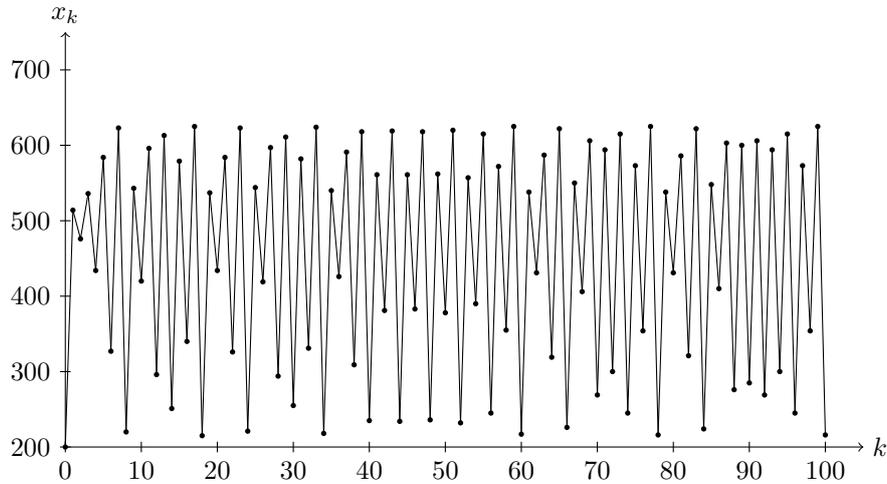


Abbildung 3.12: Beispiel einer chaotisch anmutenden Lösung für $x_0 = 200$, $K = 500$ und $r_0 = 2.62$.

transformiert werden. Dazu dient ein Koeffizientenvergleich, der Folgendes ergibt

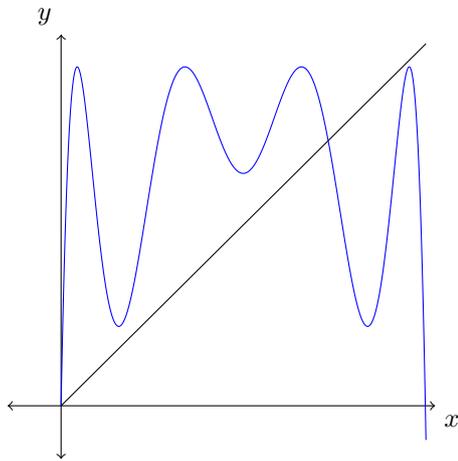
$$A = -\frac{r_0}{2K}, \quad B = \frac{1+r_0}{4} \quad \text{und} \quad r_0 = 3.$$

Da $\cos(2x) = \cos^2(x) - \sin^2(x) = 2\cos^2(x) - 1$ gilt, ist eine Lösungsfolge von (3.9) durch $\cos(2^k x)$ mit $k \in \mathbb{N}$ gegeben. Im Fall $r_0 = 3$ lässt sich die logistische Gleichung (3.6) durch diese Transformation explizit lösen. Durch Rücksubstitution ergibt sich als Lösung von Gleichung (3.6) also

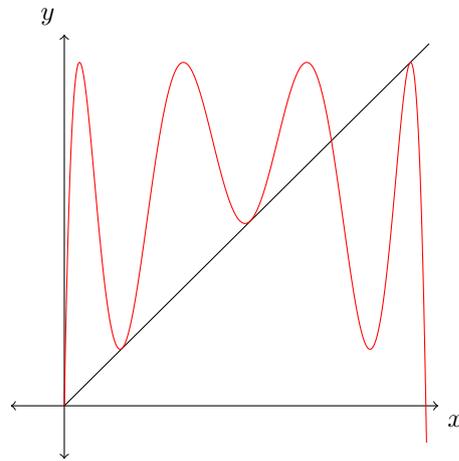
$$x_k = \frac{2K}{3} \left(1 - \cos \left(2^k \arccos \left(1 - \frac{3x_0}{2K} \right) \right) \right),$$

wobei x_0 hier wieder der Anfangswert, also die Größe der Population zu Beginn der Betrachtung darstellt. Wie schon zu Beginn des Kapitels gezeigt, muss $x_0 \in [0, \frac{(1+r_0)K}{r_0}]$ gelten. Da hier der spezielle Fall $r_0 = 3$ betrachtet wird, ist $x_0 \in [0, \frac{4K}{3}]$ vorzusetzen, damit die gesamte Lösungsfolge positiv bleibt und damit die Sinnhaftigkeit des Modells gewährleistet ist. In Abbildung 3.14 ist die Lösungsfolge für $r_0 = 3$, Startwert $x_0 = 200$ und Umweltkapazität $K = 500$ dargestellt.

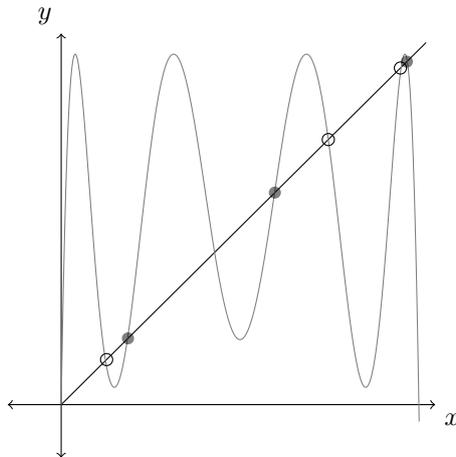
Zusammenfassend ergibt sich also, dass das Wachstumsverhalten der betrachteten Population in erster Linie von der Wachstumsrate r_0 abhängig ist. Für die Wachstumsrate r_0 muss stets $0 < r_0 \leq 3$ gelten, damit das Modell sinnvoll ist. Für $0 < r_0 \leq 2$ existieren zwei Gleichgewichtspunkte, nämlich der instabile Gleichgewichtspunkt $x_1^* = 0$ und der asymptotisch stabile Gleichgewichtspunkt $x_2^* = K$. In diesem Bereich wird sich die Bevölkerungszahl also unabhängig vom Startwert im Wert K einpendeln und bei diesem



(a) Der Graph von $f^3(x)$ für $r_0 = 2.75 < \tilde{r}$ mit zwei Fixpunkten.



(b) Der Graph von $f^3(x)$ für $r_0 = 2.828 = \tilde{r}$, man erkennt den Beginn der 3-periodischen Lösung.



(c) Der Graph von $f^3(x)$ für $r_0 = 2.95 > \tilde{r}$ mit 3-periodischer Lösung.

Abbildung 3.13: Entstehung einer 3-periodischen Lösung

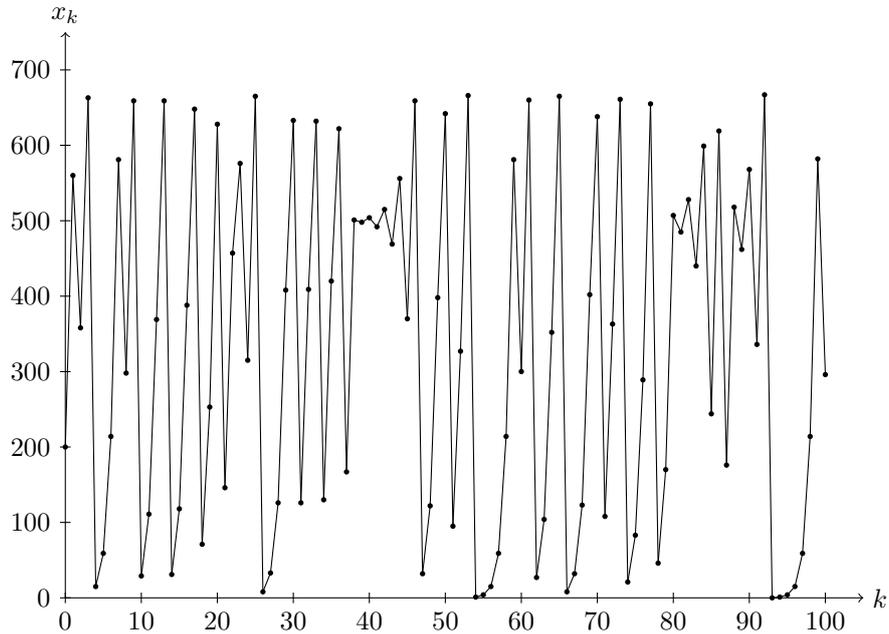


Abbildung 3.14: Beispiel einer chaotischen Lösung für $r_0 = 3$, Startwert $x_0 = 200$ und Umweltkapazität $K = 500$.

verbleiben. Für $2 < r_0 \leq \sqrt{6}$ existieren zwei asymptotisch stabile Gleichgewichtspunkte x_3^* und x_4^* . Die Größe der Bevölkerung schwankt also nach einiger Zeit zwischen den beiden Werten. Dabei ist zu bemerken, dass $x_3^* < K < x_4^*$ gilt. Falls $\sqrt{6} < r_0 < r_\infty \approx 2.570$, treten für die Populationsgröße Lösungszyklen der Länge 2^k für $1 < k \in \mathbb{N}$ auf. Im Bereich $r_\infty < r_0 < 2.828$ treten schließlich Lösungszyklen jeder beliebigen Länge auf, wobei die meisten stochastisch anmutendes Verhalten aufweisen. Deshalb spricht man hier auch vom *deterministischen Chaos*. Das Verhalten der Populationsgröße ändert sich allerdings wieder falls $2.828 < r_0 < 2.857$, denn in diesem Bereich treten Lösungszyklen mit der Länge 3^k für $k \in \mathbb{N}$ auf. Für die Wachstumsrate im Bereich $2.857 < r_0 < 3$ tritt wieder deterministisches Chaos auf, und es sind keine Aussagen über das Grenzverhalten möglich. Schließlich ist im Fall $r_0 = 3$ eine analytische Lösung der logistischen Gleichung (3.6) möglich, welche wieder chaotischen Charakter besitzt.

Bemerkenswert an diesem Modell ist, dass ausgehend von einer relativ einfachen Modellgleichung ein sehr komplexes Lösungsverhalten resultiert. Da natürlich auch eine Modellierung dieses Problems in stetiger Zeit erfolgen kann, wird darauf im nächsten Kapitel 4 näher eingegangen.

Kapitel 4

Ein zeitlich kontinuierliches Einpopulationsmodell mit dichteabhängiger Wachstumsrate - Verhulstsche Differentialgleichung

4.1 Das Modell

Analog zu Kapitel 3 soll in diesem Modell eine Population betrachtet werden, deren Wachstumsrate $r \in \mathbb{R}_0^+$ wieder von der Populationsgröße abhängig sein soll, sodass damit der innerspezifischen Konkurrenz Rechnung getragen werden kann. Dazu bezeichne, ausgehend von einer kontinuierlichen Zeitachse, $x(t) > 0$ die Populationsgröße zum Zeitpunkt $t \in \mathbb{R}_0^+$, und man betrachtet den allgemeinen Ansatz

$$\dot{x}(t) = r(x(t)) \cdot x(t). \quad (4.1)$$

Die Wachstumsrate $r(x(t))$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, soll drei Bedingungen erfüllen:

1. Wenn keine innerspezifische Konkurrenz auftritt, soll die Wachstumsrate gleich der natürlichen Wachstumsrate sein, also $r(0) = r_0 \in \mathbb{R}^+$.
2. Für wachsende Population soll die Wachstumsrate sinken.
3. Wenn die Populationsgröße die Grenze der Umweltkapazität $K \in \mathbb{N}$ erreicht, soll die Wachstumsrate Null sein, also $r(K) = 0$.

Natürlich gibt es verschiedenste Möglichkeiten für die Wahl von $r(x(t))$, hier wird der lineare Ansatz gewählt, also

$$r(x(t)) = r_0 \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Unter diesen Voraussetzungen gelangt man zu der Differentialgleichung

$$\dot{x}(t) = r_0 x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad t \in \mathbb{R}_0^+, \quad (4.2)$$

welche das Bevölkerungswachstum, das durch innerspezifische Konkurrenz gebremst wird, beschreibt. Die Gleichung (4.2) wird *logistische Differentialgleichung* oder auch *Verhulst-sche Differentialgleichung* nach dem belgischen Mathematiker Pierre François Verhulst, der diese Gleichung bereits 1838 zur Beschreibung von Populationsentwicklung vorschlug, vgl. [Wal96], genannt.

4.2 Differentialgleichungen

Zuerst wird die grundlegende Struktur der Gleichung (4.2) betrachtet und anschließend auf deren Besonderheiten eingegangen.

4.2.1 Definition. Sei $f: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine stetige Funktion mit $\Omega \subseteq \mathbb{R}^{n+2}$ und $n \in \mathbb{N}$. Dann nennt man

$$f(x, y, y', y'', \dots, y^{(n)}) = 0, \quad (4.3)$$

eine *gewöhnliche Differentialgleichung n-ter Ordnung*. Falls die Differentialgleichung die Form

$$y^{(n)} = f(x, y, y', y'', \dots, y^{(n-1)}) \quad (4.4)$$

besitzt, also nach der höchsten vorkommenden Ableitung aufgelöst werden kann, so nennt man die Differentialgleichung *explizit*, anderenfalls *implizit*.

Kommt in der rechten Seite der Gleichung (4.4) oder (4.3) die Variable x nicht explizit vor, so nennt man die Differentialgleichung *autonom*.

Die Lösung einer solchen Differentialgleichung ist eine n -mal differenzierbare Funktionen $y: I \rightarrow \mathbb{R}$, die die Gleichung (4.3) auf einem zu bestimmenden Intervall $I \subseteq \mathbb{R}$ löst.

Sind zusätzlich zur Differentialgleichung die Anfangswerte $x_0 \in I$ und $y_0, \dots, y_{n-1} \in \mathbb{R}$ bekannt und soll

$$y(x_0) = y_0, \quad y'(x_0) = y_1, \dots, \quad y^{(n-1)}(x_0) = y_{n-1}$$

gelten, dann spricht man von einem *Anfangswertproblem*.

Im Weiteren werden Lösungsmethoden für lineare Differentialgleichungen erster Ordnung benötigt, wie auch in [Heu06] ausgeführt wird. Dazu betrachtet man

$$y'(x) = a(x)y + s(x), \quad x \in \mathbb{R}, \quad (4.5)$$

wobei s *Störfunktion* genannt wird und die Differentialgleichung im Fall $s \equiv 0$ als *homogen*, anderenfalls als *inhomogen* bezeichnet wird.

Zuerst betrachtet man den Fall der homogenen Differentialgleichung. Offensichtlich ist mit $y: I \rightarrow \mathbb{R}$ auch jedes Vielfache Cy mit $C \in \mathbb{R}$ eine Lösung von $y'(x) = a(x)y$, $x \in I$. Wenn a auf dem Intervall $I \subseteq \mathbb{R}$ stetig ist, so existiert dort eine Stammfunktion $A: x \mapsto \int_{x_0}^x a(t)dt$ mit $x_0 \in I$ fest. Um zur Lösung der homogenen Gleichung zu gelangen, betrachtet man

$$\frac{d}{dx} \exp\left(\int a(x)dx\right) = a(x) \exp\left(\int a(x)dx\right)$$

und erhält, dass die Menge

$$\left\{ z(x) = C \exp\left(\int a(x)dx\right) \mid C \in \mathbb{R}, x \in I \right\} \quad (4.6)$$

die Lösungsmenge der homogenen Gleichung ist. Die Eindeutigkeit dieser Lösung wird gezeigt, indem man für eine beliebige andere Lösung y der homogenen Gleichung

$$\frac{d}{dx} \frac{y}{z} = \frac{zy' - z'y}{z^2} = \frac{zay - azy}{z^2} = 0$$

auf dem Intervall I betrachtet. Denn daraus folgt, dass $\frac{y}{z}$ auf I konstant ist und somit y ein Vielfaches von z sein muss.

Sollte zu der homogenen Differentialgleichung auch ein Anfangswert vorliegen, so wird die Konstante C durch diesen mit Hilfe von $Cz(x_0) = y_0$ bestimmt. Wählt man als Lösung z die vorher erwähnte Stammfunktion A , so ergibt sich also als Lösung der homogenen Differentialgleichung $y' = \alpha(x)y$ mit $y(x_0) = y_0$

$$y(x) = y_0 \exp\left(\int_{x_0}^x \alpha(t)dt\right), \quad (4.7)$$

mit $x \in I$, da hier $z(x_0) = 1$ und somit $C = y_0$ gilt.

Im inhomogenen Fall, wenn also in Gleichung (4.5) eine Störfunktion s vorkommt, die nicht konstant Null ist, seien die Funktionen a und s am Intervall I definiert und a auf I stetig. Falls y_p eine beliebige aber feste Lösung von (4.5) auf I ist - man nennt y_p in diesem Fall eine *partikuläre Lösung* - so gilt für jede andere Lösung y

$$(y - y_p)' = y' - y_p' = ay + s - (ay_p + s) = a(y - y_p).$$

Das bedeutet aber, dass $y - y_p$ die Gleichung $y'(x) = a(x)y$, $x \in I$, also den homogenen Anteil von Gleichung (4.5), löst, und daher muss nach den Überlegungen über homogene Differentialgleichungen erster Ordnung y von der Form

$$y(x) = y_p(x) + C \exp\left(\int a(x)dx\right), \quad x \in I,$$

sein und da jede Funktion dieser Bauart eine Lösung von Gleichung (4.5) darstellt, ist sie die allgemeine Lösung der inhomogenen Differenzgleichung, wenn C ganz \mathbb{R} durchläuft.

Um eine partikuläre Lösung y_p zu finden, verwendet man die *Methode der Variation der Konstanten*, falls die Störfunktion s stetig am Intervall I ist. Hierzu nimmt man die Konstante C als abhängig von x an, man lässt also die Konstante C variieren. Damit erhält man für $x \in I$

$$C(x)a(x) \exp\left(\int a(x)dx\right) + C'(x) \exp\left(\int a(x)dx\right) = a(x)C(x) \exp\left(\int a(x)dx\right) + s(x),$$

woraus schließlich

$$C'(x) \exp\left(\int a(x)dx\right) = s(x), \quad x \in I,$$

und damit

$$C'(x) = s(x) \exp\left(-\int a(x)dx\right), \quad x \in I,$$

folgt. Da s als stetig auf I vorausgesetzt wurde und somit eine Stammfunktion existiert, ist mit

$$C(x) = \int s(x) \exp\left(-\int a(x)dx\right) dx, \quad x \in I, \quad (4.8)$$

eine Funktion C gefunden, sodass $y_p(x) = C(x) \exp\left(\int a(x)dx\right)$ eine partikuläre Lösung von (4.5) ist.

Ist zu dem eben besprochenen inhomogenen Problem auch ein Anfangswert $y(x_0) = y_0$ mit $x_0 \in I$ und y_0 beliebig gegeben, dann erkennt man sofort, dass man die Konstante C der allgemeinen Lösung, welche die Summe aus der partikulären Lösung der inhomogenen Differentialgleichung und der allgemeinen Lösung der zugehörigen homogenen Differentialgleichung darstellt, immer eindeutig so bestimmen kann, dass die Anfangsbedingung erfüllt ist, also hat dieses Anfangswertproblem eine eindeutige Lösung.

Eine wichtige spezielle Differentialgleichung, die im Folgenden von Interesse sein wird, ist die nach Jakob Bernoulli benannte Bernoulli-Differentialgleichung.

4.2.2 Definition. Die nichtlineare gewöhnliche Differentialgleichung

$$y' + fy + gy^\alpha = 0 \quad (4.9)$$

mit $\alpha \in \mathbb{R}/\{0, 1\}$ und $f, g: I \subseteq \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}$, nennt man *Bernoulli-Differentialgleichung*.

Für $\alpha \in \{0, 1\}$ wäre die Bernoulli-Differentialgleichung linear, andernfalls ist es bei diesem speziellen Typ von Differentialgleichung möglich, sie durch die Transformation $z = y^{1-\alpha}$ auf eine lineare Differentialgleichung zurückzuführen. Man betrachtet

$$z' = (1 - \alpha)y^{-\alpha}y',$$

und multipliziert die Bernoulli-Differentialgleichung (4.9) mit $(1 - \alpha)y^{-\alpha}$. Damit ergibt sich die Gleichung

$$(1 - \alpha)y^{-\alpha}y' + (1 - \alpha)fy^{1-\alpha} + (1 - \alpha)g = 0,$$

in welche nun z eingesetzt wird, das führt auf

$$z' + (1 - \alpha)fz + (1 - \alpha)g = 0. \quad (4.10)$$

Die erhaltene Differentialgleichung ist linear. Ist für die Bernoulli-Differentialgleichung ein Anfangswert $y(0) = \eta$ bekannt, so lautet die transformierte Anfangsbedingung $z(0) = \eta^{1-\alpha}$.

Daraus resultiert also, dass eine Funktion $y: I \rightarrow (0, \infty)$ genau dann die Lösung der Bernoulli-Differentialgleichung ist, wenn die Funktion $z: I \rightarrow \mathbb{R}$ mit $z = y^{1-\alpha}$ Lösung der linearen Differentialgleichung (4.10) ist.

Analog zum Vorgehen bei Differenzgleichungen ist es auch bei Differentialgleichungen sinnvoll, deren Lösungsverhalten durch die Bestimmung von Gleichgewichtspunkten und deren Stabilitätsverhalten zu analysieren.

4.2.3 Definition. Man bezeichnet $a \in \mathbb{R}$ als *Gleichgewichtspunkt* einer autonomen Differentialgleichung erster Ordnung $y' = f(y)$, wenn die konstante Funktion mit dem Wert a eine Lösung dieser Differentialgleichung ist.

4.2.4 Bemerkung. Mit anderen Worten ist a ein *Gleichgewichtspunkt* von $y' = f(y)$, wenn $f(a) = 0$ gilt.

Die Stabilitätsbegriffe für Differentialgleichungen werden analog zu jenen für Differenzgleichungen eingeführt, welche im vorherigen Kapitel behandelt wurden, und werden deshalb hier nicht nochmals explizit angeführt.

4.3 Modellanalyse

Man betrachtet nun die zuvor als Modellgleichung eingeführte Gleichung (4.2)

$$\dot{x}(t) = r_0 \cdot x(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right), \quad t \in \mathbb{R}_0^+,$$

mit dem Anfangswert $x(t_0) = x_0 \in \mathbb{R}^+$, $t_0 \in \mathbb{R}_0^+$, $r_0 \in \mathbb{R}^+$ und $K \in \mathbb{R}^+$, bei welcher es sich um eine autonome gewöhnliche Differentialgleichung erster Ordnung handelt. Außerdem erkennt man, dass diese Gleichung die Gestalt einer Bernoulli-Differentialgleichung besitzt. In diesem Fall ist $\alpha = 2$, $-f \equiv r_0$ und $g \equiv \frac{r_0}{K}$. Mit den Überlegungen aus dem vorherigen Kapitel kann man die Gleichung (4.2) mit der Transformation $z = x^{-1}$ schreiben als

$$z'(t) = f(t)z(t) + g(t) = -r_0z(t) + \frac{r_0}{K}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, \quad (4.11)$$

wobei diese Gleichung wie gewünscht nun linear ist und die transformierte Anfangsbedingung $z(t_0) = x_0^{-1}$ lautet. Nach (4.6) ist also

$$z_h(t) = Ce^{\int -r_0 dt} = Ce^{-r_0 t}, \quad C \in \mathbb{R}, t \in \mathbb{R}_0^+,$$

die Lösung der homogenen Gleichung.

Um eine Lösung der inhomogenen Gleichung zu finden, verwendet man die Methode der Variation der Konstanten, wie im vorherigen Kapitel beschrieben wurde. Nach (4.8) erhält man die von der Variation der Konstanten C herrührende Funktion

$$C(t) = \int s(t)e^{-\int a(t)dt} dt = \int \frac{r_0}{K} e^{-\int -r_0 dt} dt = \frac{e^{r_0 t}}{K}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+,$$

und damit die partikuläre Lösung der inhomogenen Gleichung

$$z_p(t) = \frac{1}{K}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Um dem Umstand Rechnung zu tragen, dass es sich hier um ein Anfangswertproblem handelt, berücksichtigt man, dass der transformierte Anfangswert $z(0) = x_0^{-1}$ lautet und betrachtet die allgemeine Lösung als Summe von homogener und partikulärer Lösung an der Stelle $t = 0$

$$z(0) = \frac{1}{K} + C e^{-r_0 \cdot 0} = x_0^{-1}.$$

Aus dieser Gleichung lässt sich nun $C = \frac{1}{x_0} - \frac{1}{K}$ bestimmen, und damit erhält man die Lösung der Bernoulli-Differentialgleichung (4.11)

$$z(t) = \frac{1}{K} + \left(\frac{1}{x_0} - \frac{1}{K} \right) e^{-r_0 t}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Durch Rücksubstitution $z = x^{-1}$ gelangt man zur Lösung der Modellgleichung (4.2)

$$x(t) = \frac{K}{1 + \left(\frac{K}{x_0} - 1 \right) e^{-r_0 t}} = \frac{K x_0}{x_0 + (K - x_0) e^{-r_0 t}}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+. \quad (4.12)$$

Um sich ein Bild über das Verhalten der Lösung der Modellgleichung (4.2) zu machen, ohne deren explizite analytische Lösung zu berechnen, besteht die Möglichkeit der Erstellung des *Phasenportraits*. Dafür stellt man \dot{x} in Abhängigkeit von $x \in \mathbb{R}_0^+$ dar, das heißt man betrachtet die Funktion $f(x) = r_0 x \left(1 - \frac{x}{K} \right)$, $x \in \mathbb{R}_0^+$, in der (x, \dot{x}) -Phasenebene. Schon aus der Abbildung 4.1 ist ersichtlich, dass die Modellgleichung (4.2) zwei Fixpunkte besitzt, nämlich $x_1 = 0$ und $x_2 = K$. Dies kann natürlich auch auf analytischem Weg nachgeprüft werden, indem man $\dot{x}(t) = 0$, $x \in \mathbb{R}_0^+$, löst.

Da der Anfangswert $x_0 > 0$ vorausgesetzt wurde, ist der Nenner von (4.12) entweder konstant, falls $x_0 = K$ erfüllt ist, oder streng monoton fallend oder wachsend, falls $x_0 \neq K$ gilt. Weiters ist zu beobachten, dass der Nenner an der Stelle $t = 0$ den Wert K hat und für $t \rightarrow \infty$ gegen x_0 strebt. Aus diesen Überlegungen ergibt sich, dass der Nenner für alle $t \geq 0$ positiv ist, und daher keine Division durch Null auftreten kann.

Für das Verhalten der Lösung kann man Folgendes feststellen:

1. Wenn $x_0 = 0$ gilt, so bleibt die Lösung für alle Zeiten konstant Null.
2. Wenn $x_0 \in (0, K)$ gilt, dann ist der Nenner der Lösung (4.12) streng monoton fallend. Damit steigt die Lösung streng monoton gegen K .

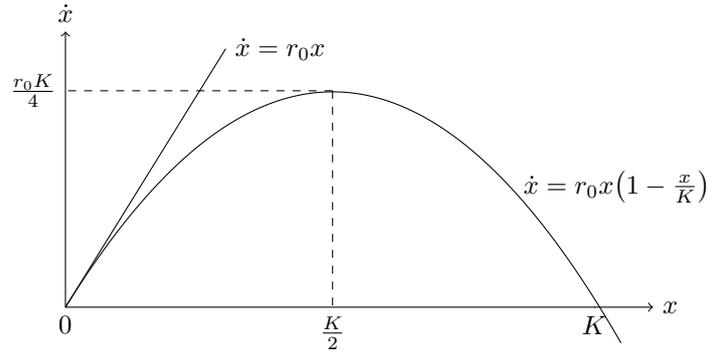


Abbildung 4.1: Phasenportrait von (4.2)

3. Wenn $x_0 = K$ gilt, so bleibt die Lösung für alle Zeiten konstant K .
4. Wenn $x_0 \in (K, \infty)$ gilt, ist der Nenner der Lösung (4.12) streng monoton steigend und daher die Lösung streng monoton fallend gegen K .

Da die Wendepunkte der Lösung (4.12) die Nullstellen der zweiten Ableitung sind, benötigt man

$$x''(t) = -\frac{r_0}{K} \left(2x(t)x'(t) - Kx'(t) \right) = \frac{2r_0^2}{K^2} x(t) \left(x(t) - \frac{K}{2} \right) (x(t) - K), \quad t \in \mathbb{R}_0^+,$$

wobei bei beiden Umformungen $x'(t) = -\frac{r_0}{K}x(t)(x(t) - K)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, verwendet wurde. Daraus ergibt sich, dass der Wendepunkt bei $x(t_W) = \frac{K}{2}$ liegt, womit auch der Wert von t_W durch Gleichsetzen von (4.12) mit $\frac{K}{2}$ bestimmbar ist, und man erhält

$$t_W = \frac{1}{r_0} \ln \left(\frac{K}{x_0} - 1 \right).$$

Durch die Kenntnis des Wendepunktes ist es auch möglich, die maximale Wachstumsgeschwindigkeit der Population zu ermitteln und zwar durch

$$x'(t_W) = -\frac{r_0}{K}x(t_W)(x(t_W) - K) = \frac{r_0K}{4}.$$

Analog zu Kapitel 3 ist es auch bei diesem Modell möglich, Gleichgewichtslagen zu ermitteln und deren Stabilität zu untersuchen. Nach Definition 4.2.3 muss für einen Gleichgewichtspunkt

$$f(x) = -\frac{r_0}{K}x(x - K) = 0, \quad x \in \mathbb{R}_0^+,$$

gelten. Dies ist für $x = 0$ und $x = K$ erfüllt, wie auch schon aus Abbildung 4.1 und 4.2 ersichtlich ist. Ebenso kann aus diesen auch das Stabilitätsverhalten dieser Gleichgewichtspunkte abgelesen werden, es ist nämlich $x = 0$ ein instabiler und $x = K$ ein asymptotisch

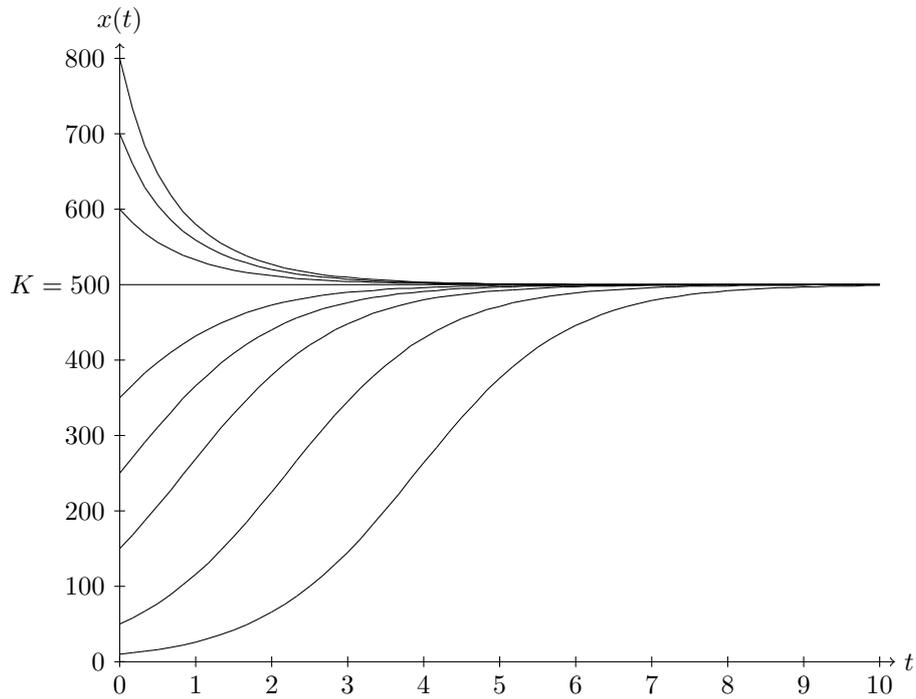


Abbildung 4.2: Logistische Bevölkerungsentwicklung bei einer Umweltkapazität $K = 500$ und einer natürlichen Wachstumsrate $r_0 = 0.5$ mit verschiedenen Anfangswerten x_0 .

stabiler Gleichgewichtspunkt. Dieser Umstand kann auch analytisch verifiziert werden, da $f'(x) = r_0 - \frac{2r_0x}{K}$, $x \in \mathbb{R}_0^+$, gilt und aus $f'(0) = r_0 > 0$ folgt, dass mit $x = 0$ ein instabiler Gleichgewichtspunkt vorliegt. Ebenso geht man für den zweiten Gleichgewichtspunkt $x = K$ vor und erhält, dass dieser wegen $f'(K) = -r_0 < 0$ ein asymptotisch stabiler Gleichgewichtspunkt ist.

Kapitel 5

Populationswachstum bei altersabhängiger Fruchtbarkeit und Sterblichkeit - Lesliemodell

5.1 Das Modell

Das hier betrachtete Modell des Populationswachstums bei altersabhängiger Fruchtbarkeit geht zurück auf P. H. Leslie [Les45; Les48], dem es auch seinen Namen verdankt. Kennzeichnend ist in diesem Modell, dass die Geburtenrate nicht für die gesamte Population konstant ist, sondern von dem Lebensalter der einzelnen Individuen abhängt, wobei dasselbe auch für die Sterblichkeit der Individuen gilt. Diese Modellannahme ist sinnvoll, da in der Natur eben diese Unterschiede in Fertilität und Mortalität in Abhängigkeit vom Lebensalter beobachtet werden können. So durchläuft der Großteil der Individuen zu Beginn seines Lebens eine unfruchtbare Phase bis zum Zeitpunkt der Geschlechtsreife. Ab diesem Zeitpunkt nimmt die Fruchtbarkeit bis zu ihrem Zenit meist stetig zu und verringert sich anschließend wieder. Die Mortalität ist in der Regel zum Lebensbeginn eines Individuums erhöht, nimmt dann ab, um ab einem gewissen Alter wieder anzusteigen. Um diese Abhängigkeiten zu modellieren, werden die Individuen der Population entsprechend ihres Alters $a \in \mathbb{R}_0^+$ in $m + 1 \in \mathbb{N}$ verschiedene Klassen, mit Länge $\tau \in \mathbb{R}^+$ eingeteilt, wie in [NT79] ausgeführt wird. Dabei ist $k\tau \leq a < (k + 1)\tau$, wobei $k = 0, \dots, m$. Da in den meisten Populationen der Anteil an weiblichen und männlichen Individuen in etwa gleich groß ist, ist es legitim, sich bei der mathematischen Modellierung auf die weibliche Population zu beschränken. Zur Wahl von $\tau \in \mathbb{N}$ ist zu sagen, dass dieses gerade so klein anzunehmen ist, dass jede Altersklasse sowohl bezüglich der Fruchtbarkeit als auch bezüglich der Sterblichkeit als homogen angenommen werden kann und $m \in \mathbb{N}$ so groß sei, dass das Maximalalter der Individuen immer kleiner als $(m + 1)\tau$ ist.

Die Populationsgröße wird zu diskreten Zeitpunkten $t = s\tau$, $s = 0, 1, 2, \dots$, betrachtet wobei im Folgenden kurz vom Zeitpunkt s anstatt von $t = s\tau$ gesprochen wird. Die Klasseneinteilung erfolgt in dem Sinne, dass die Anzahl der weiblichen Individuen, deren

Lebensalter $a \in \mathbb{R}_0^+$ zum Zeitpunkt s , $s = 0, 1, 2, \dots$, im Intervall $k\tau \leq a < (k+1)\tau$, $k = 0, \dots, m$, liegt, mit x_{ks} bezeichnet wird und damit für die Anzahl der weiblichen Individuen in der k -ten Altersklasse zum Zeitpunkt s steht. Nach Ablauf der Zeitspanne τ tritt ein gewisser Anteil von Individuen der k -ten Altersklasse für $k = 1, \dots, m-1$ in die nächsthöhere Altersklasse $(k+1)$ über; dieser Anteil wird mit $a_k \in (0, 1]$ bezeichnet. Damit gilt für $k = 1, \dots, m$ und $s = 0, 1, 2, \dots$

$$x_{k,s+1} = a_{k-1}x_{k-1,s}. \quad (5.1)$$

Da a_k mit $k = 1, \dots, m-1$ der Anteil der Individuen in der k -ten Altersklasse ist, die eine weitere Zeitspanne τ überleben, muss $0 < a_k \leq 1$ gelten. Wäre $a_k = 0$ für ein $k \in \{0, \dots, m-1\}$ so wären alle folgenden Altersklassen $(k+1), (k+2), \dots$ leer und damit nicht relevant, denn es kann keine Altersklasse übersprungen werden. Weil m so groß gewählt wird, dass kein Individuum älter als $(m+1)\tau$ werden kann, ergibt sich, dass stets $a_m = 0$ gilt, also kein Individuum von der m -ten in die $(m+1)$ -te Altersklasse aufsteigen kann.

Wegen der Abhängigkeit der Geburtenrate vom Alter der Individuen wird diese für jede Altersklasse einzeln angegeben. Dazu bezeichne $\alpha_k \in \mathbb{R}_0^+$, $k = 0, \dots, m$, die durchschnittliche Anzahl von Nachkommen, welche von einem sich in der k -ten Altersklasse befindlichen Individuum in der Zeitspanne τ geboren werden und das Ende dieser Zeitspanne erleben. Diese Nachkommen befinden sich ab der nächsten beobachteten Zeitspanne in der 0-ten Altersklasse. Dabei ist α_k nicht vom Beobachtungszeitpunkt abhängig.

Zusätzlich seien für die Geburtenraten die später notwendigen Voraussetzungen, dass mindestens ein $j \in \{1, \dots, m\}$ mit $\text{ggT}(j+1, m+1) = 1$ existiert, für welches $\alpha_j \neq 0$ gilt und $\alpha_m \neq 0$, erfüllt. Erstere kann durch eine geeignete Wahl von τ , zweitere dadurch, dass man nur die Altersklassen bis zur letzten fertilen Altersklasse betrachtet, erreicht werden. Die Größen der weiteren Altersklassen ergeben sich im Laufe der Zeit aus der Größe der letzten fertilen Altersklasse.

Damit ergibt sich die Anzahl der Individuen, welche sich zum Zeitpunkt $s+1$ in der 0-ten Altersklasse befinden zu

$$x_{0,s+1} = \sum_{k=0}^m \alpha_k x_{ks}, \quad s \in \mathbb{N}_0. \quad (5.2)$$

Zusammenfassend lässt sich die Dynamik der Population mit Hilfe von Abbildung 5.1 veranschaulichen, die eine Momentdarstellung zum Zeitpunkt $s+1$, $s \in \mathbb{N}_0$, ist. Es treten $a_{k-1}x_{k-1,s}$, $k = 1, \dots, m$, Individuen zum Zeitpunkt $s+1$ von der $(k-1)$ -ten Klasse, in Abbildung 5.1 bezeichnet mit „Kl $k-1$ “, in die k -te Klasse über, und weiters bringen die Individuen in der k -ten Altersklasse $\alpha_k x_{ks}$, $k = 1, \dots, m$, Individuen durch Geburt in die 0-te Altersklasse ein.

Die Modellgleichungen (5.1) und (5.2) bilden also ein System von $m+1$ linearen Differenzgleichungen erster Ordnung mit konstanten, also von s unabhängigen, Koeffizienten α_k , $k = 0, 1, \dots, m$, und a_k , $k = 0, 1, \dots, m-1$. Ein solches System gestattet es zu jeder anfänglichen *Klassenbelegung* $(x_{00}, x_{10}, \dots, x_{m0})$ die Klassenbelegung der Population zu

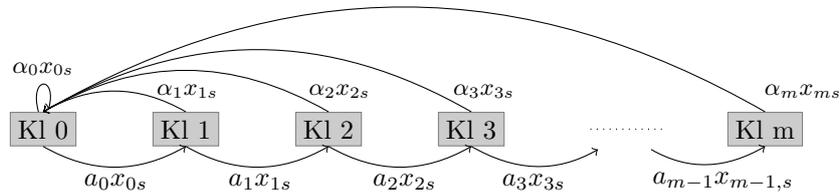


Abbildung 5.1: Momentdarstellung der Populationsdynamik zum Zeitpunkt $s + 1$

den diskreten Zeitpunkten $s = 1, 2, \dots$ sukzessive zu bestimmen.

Die so erhaltenen Modellgleichungen lauten für $s \in \mathbb{N}_0$:

$$\begin{aligned}
 x_{0,s+1} &= \alpha_0 x_{0s} + \alpha_1 x_{1s} + \alpha_2 x_{2s} + \dots + \alpha_m x_{ms} \\
 x_{1,s+1} &= a_0 x_{0s} \\
 x_{2,s+1} &= a_1 x_{1s} \\
 x_{3,s+1} &= a_2 x_{2s} \\
 &\vdots \\
 x_{m,s+1} &= a_{m-1} x_{m-1,s}
 \end{aligned} \tag{5.3}$$

Diese können auch in Matrizenform geschrieben werden. Sei $\vec{x}_{s+1} \in (\mathbb{R}_0^+)^{m+1}$, $s \in \mathbb{N}$, dann entspricht dem zuvor aufgestellten Gleichungssystem

$$\vec{x}_{s+1} = L \cdot \vec{x}_s, \quad s = 0, 1, \dots, \tag{5.4}$$

mit

$$L = \begin{pmatrix} \alpha_0 & \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \dots & \alpha_m \\ a_0 & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & a_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & a_2 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & 0 & a_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \in (\mathbb{R}_0^+)^{(m+1) \times (m+1)}. \tag{5.5}$$

Da *P. H. Leslie* dieses Modell als Erster aufstellte und untersuchte, wird die Matrix L oft als *Leslie-Matrix* bezeichnet.

Man ist aber nicht nur an der sukzessiven Lösung dieses Gleichungssystems interessiert, sondern vor allem am Langzeitverhalten der Populationsentwicklung. Für die Untersuchung dieses Verhaltens folgen einige notwendige mathematische Überlegungen.

5.2 Mathematische Überlegungen

5.2.1 Der Satz von Perron–Frobenius

Im Folgenden sei stets $n \in \mathbb{N}$, falls nicht anders angegeben, weiters bezeichne O die Nullmatrix.

5.2.1 Definition.

- (i) Sei $\vec{x} = (x_j)_{j=1,\dots,n} \in \mathbb{R}^n$, dann nennt man \vec{x} *positiv* (bzw. *nichtnegativ*), falls $x_i > 0$ (bzw. $x_i \geq 0$) für alle $i = 1, \dots, n$, und schreibt dafür $\vec{x} > \vec{0}$ (bzw. $\vec{x} \geq \vec{0}$). Für $\vec{x}, \vec{y} \in \mathbb{R}^n$ setzt man $\vec{x} > \vec{y}$ (bzw. $\vec{x} \geq \vec{y}$), falls $\vec{x} - \vec{y} > \vec{0}$ (bzw. falls $\vec{x} - \vec{y} \geq \vec{0}$).
- (ii) Sei $A = (a_{jk})_{j,k=1,\dots,n}$ eine reelle $n \times n$ -Matrix, dann nennt man A *positiv* (bzw. *nichtnegativ*), falls $a_{jk} > 0$ (bzw. $a_{jk} \geq 0$) für alle $j, k = 1, \dots, n$, und schreibt dafür $A > O$ (bzw. $A \geq O$). Für $A, B \in \mathbb{R}^{n \times n}$ schreibt man $A > B$, falls $A - B > O$ und $A \geq B$, falls $A - B \geq O$.

5.2.2 Korollar. Seien A und B reelle $n \times n$ -Matrizen, und sei $\vec{x} \in \mathbb{R}^n$. Gilt $A > O$ und $B > O$, so ist auch $AB > O$. Ist $A \geq O$ und $B \geq O$, so ist $AB \geq O$. Ist $A > O$ und $\vec{x} > \vec{0}$, so ist $\vec{x}A > \vec{0}$ (bzw. $A\vec{x} > \vec{0}$). Ist $A \geq O$ und $\vec{x} \geq \vec{0}$, so ist $\vec{x}A \geq \vec{0}$ (bzw. $A\vec{x} \geq \vec{0}$).

5.2.3 Definition. Sei A eine $n \times n$ -Matrix und λ ein Eigenwert von A . Unter einem *Linkseigenvektor* von A zu Eigenwert λ versteht man einen vom Nullvektor verschiedenen n -dimensionalen Zeilenvektor \vec{b} mit $\vec{b}A = \lambda\vec{b}$. Ein n -dimensionaler Zeilenvektor \vec{c} , der ungleich dem Nullvektor ist und die Eigenschaft $A\vec{c} = \lambda\vec{c}$ besitzt, wird *Rechtseigenvektor* von A zu Eigenwert λ genannt, oder kurz *Eigenvektor*.

5.2.4 Bemerkung. Die Linkseigenvektoren von A zu λ sind also genau die Transponierten der Rechtseigenvektoren von A^T zum Eigenwert λ .

5.2.5 Definition. Eine quadratische nichtnegative Matrix $A = (a_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$ heißt *irreduzibel*, falls für alle $i, j \in \{1, \dots, n\}$ ein $k = k(i, j) \in \mathbb{N}$ existiert, sodass $(a_{ij}^{(k)}) > 0$ gilt, wobei $A^k = (a_{ij}^{(k)})_{i,j=1,\dots,n}$. Eine quadratische nichtnegative Matrix A heißt *primitiv*, falls eine natürliche Zahl k existiert, sodass $A^k > O$ gilt.

5.2.6 Bemerkung. Nach dieser Definition ist jede primitive Matrix auch irreduzibel. Wenn alle $k(i, j)$ einer irreduziblen Matrix nicht von i und j abhängen, so ist sie primitiv. Außerdem ist jede positive Matrix sowohl irreduzibel als auch primitiv.

Wie aus der linearen Algebra bekannt, gilt folgender Satz:

5.2.7 Satz. Sei $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$ eine Matrix mit $r > 0$ verschiedenen Eigenwerten $\lambda_1, \dots, \lambda_r \in \mathbb{C}$ und

$$p(\lambda) = \alpha(\lambda - \lambda_1)^{n_1}(\lambda - \lambda_2)^{n_2} \dots (\lambda - \lambda_r)^{n_r}, \quad \alpha \in \mathbb{C},$$

das zugehörige charakteristische Polynom. Dann ist A ähnlich zu einer Matrix $J \in \mathbb{C}^{n \times n}$, es gibt also eine reguläre Matrix $P \in \mathbb{C}^{n \times n}$ mit $A = PJP^{-1}$, wobei J folgende Gestalt

besitzt

$$J = \begin{pmatrix} C_{\lambda_1} & 0 & \dots & 0 \\ 0 & C_{\lambda_2} & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & C_{\lambda_r} \end{pmatrix}.$$

Dabei ist jedes $C_{\lambda_j} \in \mathbb{C}^{n_j \times n_j}$ für $j = 1, \dots, r$ eine Diagonalblockmatrix mit

$$C_{\lambda_j} = \text{diag} \left(\underbrace{J_{m_1(\lambda_j)}(\lambda_j), \dots, J_{m_1(\lambda_j)}(\lambda_j)}_{k_1(\lambda_j) \geq 1}, \underbrace{J_{m_2(\lambda_j)}(\lambda_j), \dots, J_{m_2(\lambda_j)}(\lambda_j)}_{k_2(\lambda_j) \geq 1}, \dots, \underbrace{J_{m_p(\lambda_j)}(\lambda_j), \dots, J_{m_p(\lambda_j)}(\lambda_j)}_{k_p(\lambda_j) \geq 1} \right),$$

mit $m_1(\lambda_j) > m_2(\lambda_j) > \dots > m_p(\lambda_j)$ und außerdem $\dim \ker(A - \lambda_j I) = \sum_{i=1}^{p(\lambda_j)} k_i(\lambda_j)$, wobei

$$J_m(\lambda) = \begin{pmatrix} \lambda & 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 1 \\ 0 & \dots & \dots & 0 & \lambda \end{pmatrix} \in \mathbb{C}^{m \times m}.$$

Die Matrix J heißt Jordansche Normalform von A und die Matrizen J_m Jordanblöcke.

5.2.8 Lemma. Sei $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$ und $J \in \mathbb{C}^{n \times n}$ die zu A gehörende Jordansche Normalform, dann gilt mit der Notation von Satz 5.2.7 für $k \in \mathbb{N}$ mit $J^k = (j_{lm}^k)_{l,m=1,\dots,n}$

$$j_{lm}^k = \mathcal{O} \left(\max_{j=1,\dots,r} k^{\max_{i=1,\dots,p} m_i - 1} |\lambda_j|^k \right) \quad \text{für } l, m = 1, \dots, n,$$

wobei es sich bei \mathcal{O}^1 um ein Landausymbol handelt.

Beweis. Da die Jordansche Normalform nur aus den Jordanblöcken und Nulleinträgen besteht, reicht es für den Beweis, die Jordanblöcke einzeln zu betrachten.

Sei $\lambda \in \mathbb{C}$ ein Eigenwert von A und $J_m(\lambda) \in \mathbb{C}^{m \times m}$ der zugehörige Jordanblock, dann

¹Sei $\Omega \subseteq \mathbb{R}$, $f: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ und $g: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$. Existiert ein $M > 0$ und ein $x_0 \in \mathbb{R}$, sodass

$$|f(x)| \leq M|g(x)| \quad \text{für alle } x > x_0,$$

gilt, dann schreibt man $f(x) = \mathcal{O}(g(x))$ für $x \rightarrow \infty$, wobei $\mathcal{O}(g(x))$ ein sogenanntes *Landau-Symbol* ist und mit „Groß \mathcal{O} “ bezeichnet wird.

kann dieser geschrieben werden als

$$J_m(\lambda) = \begin{pmatrix} \lambda & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & \dots & 0 & \lambda \end{pmatrix} + \underbrace{\begin{pmatrix} 0 & 1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & 0 \\ \vdots & & & \ddots & 1 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \end{pmatrix}}{=:N}.$$

Daher kann J^k mit Hilfe des binomischen Lehrsatzes geschrieben werden als

$$\begin{aligned} J^k(\lambda) &= (\lambda I + N)^k = \lambda^k I + \binom{k}{1} \lambda^{k-1} N + \binom{k}{2} \lambda^{k-2} N^2 + \dots + \binom{k}{k-1} \lambda N^{k-1} + N^k = \\ &= \lambda^k I + \sum_{i=1}^k \binom{k}{i} \lambda^{k-i} N^i. \end{aligned}$$

Der nächste Schritt besteht darin, zu zeigen, dass N eine nilpotente Matrix ist, das heißt, es existiert ein $\alpha \in \mathbb{N}$, sodass $N^\alpha = O$ und $N^{\alpha-1} \neq O$ gilt, und sogar $\alpha = m$ erfüllt ist. Fasst man N als die Abbildungsmatrix einer linearen Abbildung $f: \mathbb{C}^m \rightarrow \mathbb{C}^m$ auf, das heißt die Spalten der Matrix N sind die Bilder der kanonischen Basisvektoren $\vec{e}_1, \dots, \vec{e}_m$ von \mathbb{C}^m unter der Abbildung f , so erhält man

$$f: \begin{cases} \mathbb{C}^m \rightarrow \mathbb{C}^m, \\ (x_1, x_2, \dots, x_m) \mapsto (x_2, x_3, \dots, x_m, 0). \end{cases}$$

Daher ist für $i = 1, \dots, m$

$$f(\vec{e}_i) = \begin{cases} \vec{e}_{i+1} & \text{für } 1 < i \leq m, \\ \vec{0} & \text{sonst.} \end{cases}$$

Da jedes $\vec{x} = (x_i)_{i=1, \dots, m} \in \mathbb{C}^m$ als Linearkombination der Basisvektoren geschrieben werden kann, also $\vec{x} = \sum_{i=1}^m x_i \vec{e}_i$, und f linear ist, gilt für $\alpha \geq m$

$$f^\alpha(\vec{x}) = \sum_{i=1}^m x_i f^\alpha(\vec{e}_i) = \vec{0}.$$

Damit ist f^α für $\alpha \geq m$ die Nullabbildung, gleichzeitig N^m die Nullmatrix. Weiters sei festgehalten, dass aus diesen Überlegungen für $\alpha < m$

$$f_{jk}^\alpha = \delta_{j+\alpha, k} \quad \text{für } j, k = 1, \dots, m,$$

wobei $\delta_{j+\alpha, k}$ das Kronecker-Delta bezeichnet, folgt.

Mit Hilfe dieses Resultates gilt also für $\alpha \geq m$

$$J^\alpha = \begin{pmatrix} \lambda^\alpha & \binom{\alpha}{1}\lambda^{\alpha-1} & \binom{\alpha}{2}\lambda^{\alpha-2} & \cdots & \binom{\alpha}{m-1}\lambda^{\alpha-(m-1)} \\ 0 & \lambda^\alpha & \binom{\alpha}{1}\lambda^{\alpha-1} & \cdots & \binom{\alpha}{m-2}\lambda^{\alpha-(m-2)} \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \binom{\alpha}{1}\lambda^{\alpha-1} \\ 0 & \cdots & \cdots & 0 & \lambda^\alpha \end{pmatrix}.$$

Sei nun λ_{max} der betragsmäßig größte Eigenwert von A , dann ist noch zu zeigen, dass $|\binom{\alpha}{h}\lambda^{\alpha-h}| = \mathcal{O}(\alpha^{m-1}|\lambda_{max}|^\alpha)$ für alle $h = 0, \dots, m-1$ gilt, also ein $M > 0$ existiert, sodass $|\binom{\alpha}{h}\lambda^{\alpha-h}| \leq M|\alpha^{m-1}|\lambda_{max}|^\alpha|$ für alle $h = 0, \dots, m-1$ gilt. Sei nun $M := \max_{h=0, \dots, m-1} \frac{1}{|\lambda|^h}$, dann gilt für $h = 0, \dots, m-1$

$$\begin{aligned} \left| \binom{\alpha}{h}\lambda^{\alpha-h} \right| &\leq |\alpha^{m-1}\lambda^{\alpha-h}| = \frac{|\alpha^{m-1}\lambda^\alpha|}{|\lambda^h|} \leq M|\alpha^{m-1}\lambda^\alpha| = \\ &\leq M|\alpha^{m-1}\lambda^\alpha| \left| \frac{\lambda_{max}^\alpha}{\lambda_{max}^\alpha} \right| = M|\alpha^{m-1}|\lambda_{max}|^\alpha| \left| \frac{\lambda^\alpha}{\lambda_{max}^\alpha} \right| \leq M|\alpha^{m-1}|\lambda_{max}|^\alpha|, \end{aligned}$$

wobei verwendet wurde, dass sowohl

$$\binom{\alpha}{h} \leq \frac{\alpha^h}{h!} \leq \alpha^h \leq \alpha^{m-1},$$

gilt, als auch $\frac{1}{|\lambda|^h} \leq M$ für $h = 0, \dots, m-1$ erfüllt ist und $\left| \frac{\lambda^\alpha}{\lambda_{max}^\alpha} \right| \leq 1$ gilt. Damit existiert ein M mit den geforderten Eigenschaften und der Beweis ist abgeschlossen. \square

5.2.9 Satz (Perron–Frobenius). *Sei T eine irreduzible $(n \times n)$ -Matrix. Dann gilt:*

- (i) *Es existiert ein reeller Eigenwert λ mit $\lambda > 0$.*
- (ii) *Es existiert ein positiver Eigenvektor \vec{x} von T zum Eigenwert λ .*
- (iii) *Für jeden weiteren Eigenwert μ von T gilt $\lambda \geq |\mu|$.*
- (iv) *Jeder nichtnegative Eigenvektor von T ist ein Vielfaches von \vec{x} .*
- (v) *Für jede Matrix B mit $0 \leq B \leq T$ gilt $|\beta| \leq \lambda$ für alle Eigenwerte $\beta \in \mathbb{C}$ von B . Gibt es einen Eigenwert β von B mit $|\beta| = \lambda$, so muss $B = T$ gelten.*
- (vi) *Der Eigenwert λ ist ein einfacher Eigenwert von T .*

Für $\vec{x} = (x_i)_{i=1, \dots, n} \in \mathbb{C}^n$ sei im Folgenden stets $|\vec{x}| := (|x_i|)_{i=1, \dots, n} \in (\mathbb{R}_0^+)^n$.

Beweis. ad i) und ii): Da T irreduzibel ist und nach dem binomischen Lehrsatz für $k \in \mathbb{N}$

$$(I + T)^k = \sum_{i=0}^k \binom{k}{i} T^i = I + kT + \frac{k(k-1)}{2} T^2 + \frac{k(k-2)(k-1)}{6} T^3 + \dots + T^k,$$

gilt, sind alle Elemente von $(I + T)^k$ für hinreichend großes k positiv und damit muss $I + T$ primitiv sein.

Sei nun $P := (I + T)^k$, wobei $k \in \mathbb{N}$ so groß gewählt wird, dass P positiv ist. Dann gilt für alle Vektoren $\vec{u}, \vec{v} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ mit $\vec{u} \leq \vec{v}$ und $\vec{u} \neq \vec{v}$, dass $P\vec{u} < P\vec{v}$.

Nun definiert man für ein $\vec{z} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ mit $\vec{z} \geq \vec{0}$ und $\vec{z} \neq \vec{0}$

$$L(\vec{z}) := \max\{s \in \mathbb{R} : s\vec{z} \leq T\vec{z}\} = \min_{\substack{1 \leq i \leq n \\ z_i \neq 0}} \frac{(T\vec{z})_i}{z_i}, \quad (5.6)$$

wobei der Index i auf das i -te Element des entsprechenden Vektors verweist. Für jedes $r \in \mathbb{R}^+$ gilt damit nach Definition $L(r\vec{z}) = L(\vec{z})$. Wenn nun $\vec{y} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ mit $\vec{z} \leq \vec{y}$ und $\vec{z} \neq \vec{y}$ erfüllt ist, so folgt, dass $P\vec{z} < P\vec{y}$. Außerdem gilt

$$\begin{aligned} PT &= (I + T)^k T = (I + T)^{k-1} (IT + T^2) = \\ &= (I + T)^{k-1} T (I + T) = \dots = T (I + T)^k = TP, \end{aligned}$$

da die Matrixmultiplikation mit der Einheitsmatrix kommutativ ist.

Wenn $s\vec{z} \leq T\vec{z}$, so muss nach den vorangegangenen Überlegungen $sP\vec{z} = Ps\vec{z} \leq PT\vec{z} = TP\vec{z}$ erfüllt sein und damit auch

$$L(P\vec{z}) \geq L(\vec{z})$$

gelten. Außerdem muss $L(\vec{z})P\vec{z} < TP\vec{z}$ für $L(\vec{z})\vec{z} \neq T\vec{z}$ erfüllt sein.

Damit erhält man, dass $L(P\vec{z}) > L(\vec{z})$ gelten muss, wenn \vec{z} kein Eigenvektor von T zum Eigenwert $L(\vec{z})$ ist. Die bisherigen Resultate legen die Suche nach einem positiven Vektor, der L maximiert, nahe.

Dazu betrachtet man das Bild von $G := \{\vec{x} \in \mathbb{R}^{n \times 1} : \vec{x} \geq \vec{0}, \|\vec{x}\|_2 = 1\}$ unter P . Dieses ist als das Bild einer kompakten Menge unter einer stetigen Abbildung wieder kompakt. Außerdem sind alle Bildelemente von $P(G)$ positiv, da P positiv ist. Damit ist L eine stetige Funktion auf der kompakten Menge $P(G)$ und nimmt daher ihr Maximum tatsächlich an. Bezeichne im Folgenden $\lambda = \max_{\vec{z} \in P(G)} L(\vec{z})$. Da nach den vorangegangenen Überlegungen $L(\vec{z}) \leq L(P\vec{z})$ gilt, folgt damit

$$\lambda = \max_{\substack{\vec{z} \in \mathbb{R}^{n \times 1} \\ \vec{z} \geq \vec{0}, \vec{z} \neq \vec{0}}} L(\vec{z}).$$

Da bereits gezeigt wurde, dass $L(P\vec{z}) > L(\vec{z})$ gilt, wenn \vec{z} kein Eigenvektor von T ist, resultiert nun, dass das Maximum λ an einem Eigenvektor \vec{x} angenommen werden muss und außerdem, dass λ der zugehörige Eigenwert ist. Außerdem ist $\vec{x} \in P(G)$ und daher muss $\vec{x} > \vec{0}$ gelten. Da $T\vec{x} > \vec{0}$ und $T\vec{x} = \lambda\vec{x}$ erfüllt ist, muss auch $\lambda > 0$ sein.

Damit existiert also ein reeller positiver Eigenwert λ und ein zugehöriger positiver Eigenvektor \vec{x} von T .

ad *iii*): Sei $\mu \in \mathbb{C}$ ein beliebiger Eigenwert von $T = (t_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$ und $\vec{y} = (y_i)_{i=1,\dots,n} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ ein zugehöriger Eigenvektor. Dann gilt $\mu\vec{y} = T\vec{y}$ bzw. $\mu y_i = \sum_{j=1}^n t_{ij} y_j$ für alle $i = 1, \dots, n$. Da T irreduzibel ist, muss $t_{ij} \geq 0$ für alle $i, j = 1, \dots, n$ erfüllt sein, und es

folgt für alle $i = 1, \dots, n$

$$|\mu| |y_i| \leq \sum_{j=1}^n t_{ij} |y_j| \quad \text{bzw.} \quad |\mu| |\vec{y}| \leq T |\vec{y}|.$$

Mit Hilfe der Definition von L in (5.6) ergibt sich daraus

$$|\mu| \leq L(|\vec{y}|) \leq \lambda,$$

wobei λ wieder der größte Eigenwert von T aus *i*) ist. Damit ist der Eigenwert λ von T tatsächlich größer oder gleich jedem anderen Eigenwert von T .

ad *iv*) Angenommen es existiert ein Eigenvektor $\vec{y} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$, $\vec{y} \geq 0$, $\vec{y} \neq 0$, zum Eigenwert $\mu \in \mathbb{C}$, der kein Vielfaches von \vec{x} ist, d.h. es gibt keine Konstante $c \in \mathbb{R}$, sodass $\vec{y} = c\vec{x}$. Nach Punkt (*vi*), der noch unabhängig bewiesen wird, muss $\mu \neq \lambda$ gelten. Da $P = (I+T)^k$ positiv ist, folgt

$$\vec{0} < (I+T)^l \vec{y} = \sum_{j=0}^l \binom{l}{j} T^j \vec{y} = \sum_{j=0}^l \binom{l}{j} \mu^j \vec{y} = (1+\mu)^l \vec{y}, \quad l \geq k,$$

und damit, dass $\vec{y} > 0$ und μ reell ist. Insbesondere gilt $-1 < \mu < \lambda$. Da \vec{x} und \vec{y} beide positiv sind existiert ein hinreichend kleines $t > 0$, sodass $\vec{z} := \vec{x} - t\vec{y} \geq 0$. Dann gilt

$$T\vec{z} = T(\vec{x} - t\vec{y}) = \lambda\vec{x} - \mu t\vec{y} > \lambda(\vec{x} - t\vec{y}) = \lambda\vec{z},$$

woraus $L(\vec{z}) > \lambda$ folgt, ein Widerspruch zur Definition von λ .

ad *v*) Sei $0 \leq B \leq T$ und $\vec{z} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ mit $\vec{z} \neq \vec{0}$, sodass $B\vec{z} = \beta\vec{z}$. Dann gilt

$$|\beta| |\vec{z}| = |\beta\vec{z}| = |B\vec{z}| \leq \left(\sum_{j=1}^n b_{ij} |z_j| \right)_{i=1, \dots, n} = B |\vec{z}|,$$

und damit

$$T |\vec{z}| \geq B |\vec{z}| \geq |\beta| |\vec{z}|. \quad (5.7)$$

Es resultiert also $|\beta| \leq \lambda$.

Gelte nun $|\beta| = \lambda$. Beachtet man die Definition von L in (5.6), so erhält man $L(|\vec{z}|) = \lambda$ und damit, dass $|\vec{z}| > \vec{0}$ gilt, und außerdem, dass $|\vec{z}|$ ein Eigenvektor von T zum Eigenwert λ ist. Nach (5.7) muss in diesem Fall $T|\vec{z}| = \lambda|\vec{z}| = |\beta||\vec{z}| = B|\vec{z}|$ gelten, woraus $T = B$ folgt.

ad *vi*) Sei $T \in \mathbb{C}^{n \times n}$, und definiert man die Abbildung

$$A: \begin{cases} \mathbb{C} \rightarrow \mathbb{C}^{n \times n}, \\ x \mapsto xI - T, \end{cases}$$

dann ist A differenzierbar und damit auch die Abbildung $x \mapsto \det(xI - T)$, $x \in \mathbb{C}$. Setzt man $B(x) = (b_{ij}(x))_{i,j=1,\dots,n} := xI - T$, $x \in \mathbb{C}$, dann gilt

$$b_{ij}(x) = x \cdot \delta_{ij} - t_{ij}, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad x \in \mathbb{C},$$

wobei δ_{ij} das Kronecker-Delta bezeichnet. Demnach gilt für die Ableitung

$$\frac{d}{dx} b_{ij} = \delta_{ij}, \quad i, j = 1, \dots, n, \quad x \in \mathbb{C}. \quad (5.8)$$

Die Determinante von $B(x)$ kann als multilineare Funktion F der Einträge von B geschrieben werden, also

$$\det B(x) = F(b_{11}(x), b_{12}(x), \dots, b_{21}(x), b_{22}(x), \dots, b_{nn}(x)), \quad x \in \mathbb{C},$$

und daher ergibt sich nach der Kettenregel sowie Gleichung (5.8)

$$\frac{dF}{dx} = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n \frac{dF}{db_{ij}} \frac{db_{ij}}{dx} = \sum_{i=1}^n \frac{dF}{db_{ii}}. \quad (5.9)$$

Nach dem Laplaceschen Entwicklungssatz erhält man für die Determinante von B durch Entwicklung nach der i -ten Zeile, $i \in \{1, \dots, n\}$,

$$\det B(x) = \sum_{j=1}^n (-1)^{i+j} b_{ij}(x) \det B_{ij}(x), \quad x \in \mathbb{C},$$

wobei B_{ij} , $i, j = 1, \dots, n$, die Matrix bezeichnet die durch Streichen der i -ten Zeile und j -ten Spalte aus der Matrix B resultiert. Daher folgt

$$\frac{dF}{db_{ii}} = \det B_{ii}(x), \quad i = 1, \dots, n, \quad x \in \mathbb{C},$$

da in den Matrizen B_{ij} , $i, j = 1, \dots, n$, die Elemente b_{ii} nicht auftreten. Insgesamt folgt mit Gleichung (5.9)

$$\frac{d \det B}{dx} = \sum_{i=1}^n \det B_{ii},$$

also

$$\frac{d}{dx} \det(xI - T) = \sum_{i=1}^n \det(xI - T_i),$$

wobei I die Einheitsmatrix in entsprechender Größe kennzeichnet und $T_i := T_{ii}$, $i = 1, \dots, n$. Der nächste Schritt ist, zu zeigen, dass, falls T irreduzibel ist, $\det(\lambda I - T_i) > 0$ für alle $i = 1, \dots, n$ gilt. Dazu betrachtet man die Matrix \hat{T}_i , die durch Ersetzen der i -ten Zeile und der i -ten Spalte von T durch eine Nullzeile bzw. Nullspalte entsteht. Da T irreduzibel ist, kann T keine Nullzeile bzw. Nullspalte enthalten, und daher gilt $0 \leq \hat{T}_i < T$. Nach (v) muss also für alle Eigenwerte μ von \hat{T}_i gelten, dass $|\mu| < \lambda$. Weiters hat T_i bis auf Null die selben Eigenwerte wie \hat{T}_i , da nach dem Laplaceschen Entwicklungssatz

$t \det(tI - T_i) = \det(tI - \hat{T}_i)$ folgt. Also gilt $\det(tI - \hat{T}_i) \neq 0$ für alle $t \geq \lambda$, insbesondere damit auch $\det(tI - T_i) \neq 0$ für alle $t \geq \lambda$.

Nun ist zu zeigen, dass für eine Matrix $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$, $n \in \mathbb{N}$, und $\mu \in \mathbb{C}$ das charakteristische Polynom $\det(\mu I - A)$ ein monisches Polynom ist. Der Beweis wird durch vollständige Induktion erbracht. Für $n = 1$ ist $A = (a)$ und $\det(\mu I - A) = \mu - a$, also ist das charakteristische Polynom monisch.

Induktionsschritt: Sei $A \in \mathbb{C}^{(n+1) \times (n+1)}$, dann gilt nach dem Laplaceschen Entwicklungssatz durch Entwicklung nach der ersten Spalte mit bisheriger Notation

$$\det(\mu I - A) = (\mu - a_{11}) \det(\mu I - A_{11}) + \sum_{k=2}^{n+1} (-1)^{k+1} a_{k1} \det(\mu I - A_{k1}).$$

Laut Induktionsannahme ist $\det(\mu I - A_{11})$ ein monisches Polynom vom Grad n , und $\det(\mu I - A_{k1})$ ein Polynom mit Grad $\leq n$. Damit ist auch $\det(\mu I - A)$ für $A \in \mathbb{C}^{(n+1) \times (n+1)}$ ein monisches Polynom von Grad $n + 1$.

Also muss auch $\det(tI - T_i)$ ein monisches Polynom sein. Dieses geht für $t \rightarrow \infty$ gegen Unendlich, besitzt im Intervall $[\lambda, \infty)$ allerdings keine Nullstelle. Also muss $\det(tI - T_i) > 0$ für $t \geq \lambda$ gelten.

Damit ist die Ableitung des charakteristischen Polynoms von T an λ nicht Null und damit die algebraische Vielfachheit von λ gleich eins. Da die geometrische Vielfachheit immer kleiner oder gleich der algebraischen Vielfachheit ist, muss auch diese gleich eins sein. \square

5.2.10 Definition. Der Eigenwert λ aus Satz 5.2.9 heißt *dominanter Eigenwert* von A .

Der Satz von Perron–Frobenius ist in der Literatur wohldokumentiert und in vielfältigen Ausführungen zu finden, deshalb sei an dieser Stelle auf [Lan69; Gan71; Sen81; Var62] verwiesen.

5.2.11 Lemma. Sei $A \in \mathbb{C}^{n \times n}$ eine positive Matrix mit dominantem Eigenwert $\lambda = 1$. Dann gilt für alle weiteren Eigenwerte μ von A sogar $|\mu| < \lambda$.

Beweis. Sei $\mu \in \mathbb{C} \setminus \{1\}$ ein Eigenwert von A mit $|\mu| = 1$ und \vec{z} ein zugehöriger Eigenvektor. Dann gilt

$$|\vec{z}| = |\mu \vec{z}| = |A \vec{z}| \leq |A| |\vec{z}| = A |\vec{z}|,$$

also $|\vec{z}| \leq A |\vec{z}|$. Sei nun $\vec{y} := A |\vec{z}| - |\vec{z}| \geq \vec{0}$. Angenommen, es gilt $\vec{y} \neq \vec{0}$, dann ist $A \vec{y} > \vec{0}$ und $A |\vec{z}| > \vec{0}$, sodass ein $\epsilon > 0$ existiert mit $A \vec{y} > \epsilon A |\vec{z}|$. Mit $B := \frac{1}{1+\epsilon} A$ gilt

$$A \vec{y} > \epsilon A |\vec{z}| \Leftrightarrow A(A |\vec{z}| - |\vec{z}|) > \epsilon A |\vec{z}| \Leftrightarrow BA |\vec{z}| > A |\vec{z}|.$$

Da B ebenfalls eine positive Matrix ist, muss für alle $k \in \mathbb{N}$ auch $B^k A |\vec{z}| > A |\vec{z}|$. Außerdem gilt für alle Eigenwerte β von B , dass $|\beta| < 1$, daher muss nach Satz 5.2.8 auch $B^k \rightarrow O$ für $k \rightarrow \infty$ erfüllt sein, weil eine reguläre Matrix H existiert, sodass $B^k = H^k J^k (H^{-1})^k$. Dies impliziert allerdings, dass alle Elemente von $A |\vec{z}| \leq \vec{0}$ sind und stellt damit einen Widerspruch zur Voraussetzung, dass $A > O$ ist, dar.

Also ist $|\vec{z}| \geq \vec{0}$ ein Eigenvektor von A zum Eigenwert 1. Es folgt nach Punkt (iv) von

Satz 5.2.9, dass $|\vec{z}|$ ein Vielfaches von \vec{x} sein muss. Außerdem gilt nach den bisherigen Überlegungen, dass $|\vec{z}| = |A\vec{z}|$ und, da $|\vec{z}|$ ein Eigenvektor von A zum Eigenwert 1 ist, dass $|\vec{z}| = A|\vec{z}|$. Also muss auch $|A\vec{z}| = A|\vec{z}|$ gelten. Daher besitzen alle Elemente von \vec{z} dasselbe Vorzeichen, da A positiv ist. Deshalb muss $|\vec{z}|$ auch ein Vielfaches von \vec{z} sein und damit ist \vec{z} ein Vielfaches von \vec{x} . Damit ist aber \vec{z} ebenfalls ein Eigenvektor zum Eigenwert 1, also $\mu = 1$, ein Widerspruch. \square

5.2.12 Korollar. *Ist in Satz 5.2.9 die Matrix T primitiv, dann gilt mit selbiger Notation für jeden anderen Eigenwert μ von T sogar $|\mu| < \lambda$.*

Beweis. Da T primitiv ist, existiert nach Definition ein $k \in \mathbb{N}$, sodass $T^k > O$, und weiters nach Satz 5.2.9 ein dominanter Eigenwert λ , da jede primitive Matrix auch irreduzibel ist. Sei $\eta \in \mathbb{C}$ ein beliebiger Eigenwert von T und \vec{z} ein zugehöriger Eigenvektor. Da mit $\eta\vec{z} = T\vec{z}$ auch $\eta^k\vec{z} = T^k\vec{z}$ für $k \in \mathbb{N}$ gilt, sind die k -ten Potenzen der Eigenwerte von T die Eigenwerte von T^k . Der dominante Eigenwert von T^k ist damit λ^k . Wählt man nun k so groß, dass T^k positiv ist, und dividiert man alle Elemente von T^k durch λ^k , so erhält man eine positive Matrix, deren dominanter Eigenwert gleich eins ist. Damit folgt die Aussage des Satzes aus Satz 5.2.11. \square

5.2.13 Definition. Ist die Matrix T in Satz 5.2.9 primitiv, nennt man den Eigenwert λ *strikt dominanten Eigenwert*.

5.2.14 Satz. *Sei A eine reelle $(n \times n)$ -Matrix und $\mu \in \mathbb{R}$ ein Eigenwert von A , zu dem ein Eigenvektor $\vec{x} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ mit $\vec{x} \geq \vec{0}$ existiert. Dann gilt*

$$\min_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n a_{ik} \leq \mu \leq \max_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n a_{ik},$$

also liegt dieser Eigenwert μ zwischen der kleinsten und der größten Spaltensumme von A .

Beweis. Sei $A = (a_{ij})_{i,j=1, \dots, n} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ und $\vec{x} = (x_i)_{i=1, \dots, n} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ ein nichtnegativer Eigenvektor von A zum Eigenwert $\mu \in \mathbb{R}$. Da $\mu x_i = \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j$ und $x_i \geq 0$ für alle $i = 1, \dots, n$ gilt, folgt

$$\begin{aligned} \mu \sum_{i=1}^n x_i &= \sum_{i=1}^n \mu x_i = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n a_{ij} x_j = \sum_{j=1}^n \sum_{i=1}^n a_{ij} x_j = \\ &= \sum_{j=1}^n x_j \sum_{i=1}^n a_{ij} \leq \sum_{j=1}^n x_j \max_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n a_{ik}. \end{aligned}$$

Da $\sum_{i=1}^n x_i > 0$, folgt daraus $\mu \leq \max_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n a_{ik}$.

Die Gültigkeit von $\mu \geq \min_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n a_{ik}$ folgt analog. \square

5.2.15 Korollar. *Sei $T \in \mathbb{R}^{n \times n}$ eine irreduzible Matrix. Dann liegt der dominante Eigenwert λ sowohl zwischen der kleinsten und der größten Zeilensumme als auch zwischen der kleinsten und der größten Spaltensumme von T , das heißt, es gilt*

$$\min_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n t_{ik} \leq \lambda \leq \max_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n t_{ik},$$

$$\min_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n t_{ki} \leq \lambda \leq \max_{k \in \{1, \dots, n\}} \sum_{i=1}^n t_{ki}.$$

Beweis. Da die Matrix T die Voraussetzungen von Satz 5.2.9 erfüllt, existiert ein dominanter Eigenwert λ und ein zugehöriger Eigenvektor \vec{x} mit $\vec{x} > \vec{0}$. Daher sind auch die Voraussetzungen von Satz 5.2.14 erfüllt. Damit liegt λ zwischen der kleinsten und der größten Spaltensumme. Da T irreduzibel ist, ist auch T^T , die Transponierte von T , irreduzibel und besitzt daher auch einen dominanten Eigenwert μ . Weiters sind die charakteristischen Polynome von T und T^T gleich, daher muss $\lambda = \mu$ gelten. Also liegt $\lambda = \mu$ wieder nach Satz 5.2.14 zwischen der kleinsten und der größten Spaltensumme von T^T . Da die Spaltensummen von T^T die Zeilensummen von T sind, ist der Beweis vollständig. \square

5.2.16 Bemerkung. Im Folgenden werde $\mathbb{R}^{n \times n}$ mit \mathbb{R}^{n^2} identifiziert, also $\mathbb{R}^{n \times n} \cong \mathbb{R}^{n^2}$, und die Konvergenz ist komponentenweise zu verstehen.

5.2.17 Satz. Sei $T \in \mathbb{R}^{n \times n}$ eine primitive Matrix mit strikt dominantem Eigenwert λ . Weiters sei $\vec{u} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ ein Rechtseigenvektor und $\vec{v} \in \mathbb{R}^{1 \times n}$ ein Linkseigenvektor von T zum Eigenwert λ . Dann ist es möglich, \vec{u} und \vec{v} so zu wählen, dass $\vec{v}\vec{u} = 1$ und

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k}{\lambda^k} = \vec{u}\vec{v}$$

gilt. Ist $\vec{w} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$, so gilt weiters

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k \vec{w}}{\lambda^k} = (\vec{v}\vec{w})\vec{u}.$$

Beweis. Seien $\lambda, \lambda_1, \dots, \lambda_r$ die $r > 0$ verschiedenen Eigenwerte von T und λ_1 der betragsmäßig zweitgrößte Eigenwert von T . Da der strikt dominante Eigenwert λ algebraische und geometrische Vielfachheit 1 besitzt, existiert nach Satz 5.2.7 eine reguläre Matrix $H \in \mathbb{C}^{n \times n}$, sodass

$$T = H \begin{pmatrix} \lambda & \vec{0}^T \\ \vec{0} & Z \end{pmatrix} H^{-1},$$

wobei $\vec{0} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ der Nullvektor ist und $Z = (z_{ab})_{a,b=1, \dots, n-1}$ die aus den Jordanblöcken zu den Eigenwerten $\lambda_1, \dots, \lambda_r$ bestehende Matrix bezeichnet.

Nach Satz 5.2.8 gilt mit selbiger Notation für $k \in \mathbb{N}$ und alle $a, b \in \{1, \dots, n-1\}$

$$z_{ab}^k = \mathcal{O}\left(\max_{j=1, \dots, r} k^{\max_{i=1, \dots, p} m_i - 1} |\lambda_j|^k\right).$$

Da nach den bisherigen Definitionen $\max_{i=1, \dots, p} m_i - 1 \leq n-2$ und $\max_{j=1, \dots, r} |\lambda_j| = |\lambda_1|$ gilt, folgt für $k \in \mathbb{N}$

$$z_{ab}^k = \mathcal{O}(k^{n-2} |\lambda_1|^k) \quad \text{für alle } a, b \in \{1, \dots, n-1\}.$$

Also ist

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k}{\lambda^k} = H \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} H^{-1}. \quad (5.10)$$

Sei nun $\vec{u} \in \mathbb{R}^{n \times 1}$ ein Rechtseigenvektor von T zum Eigenwert λ , dann ist wegen $T\vec{u} = \lambda\vec{u}$

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k}{\lambda^k} \vec{u} = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^{k-1} \lambda \vec{u}}{\lambda^k} = \dots = \vec{u},$$

und es folgt, dass ein $\alpha \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$ existiert, sodass

$$H^{-1} \vec{u} = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} H^{-1} u = \alpha \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Analog erhält man, dass ein $\beta \in \mathbb{R} \setminus \{0\}$ existiert, sodass $\vec{v}H = \beta(1, 0, \dots, 0)$, wobei hier $\vec{v} \in \mathbb{R}^{1 \times n}$ ein Linkseigenvektor von T zum Eigenwert λ ist.

Da $\alpha, \beta \neq 0$ gilt, ist es möglich \vec{v} und \vec{u} zu normieren, sodass

$$\vec{v}\vec{u} = \vec{v}HH^{-1}\vec{u} = \alpha\beta = 1$$

gilt, und außerdem ist

$$\vec{u}\vec{v} = H \begin{pmatrix} 1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ 0 & 0 & \dots & 0 \end{pmatrix} H^{-1}$$

erfüllt. Damit folgt nach Gleichung (5.10), dass $\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k}{\lambda^k} = \vec{u}\vec{v}$ gilt.

Da die Konvergenz komponentenweise betrachtet wird und $\vec{v}\vec{v} \in \mathbb{R}$, gilt

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k \vec{w}}{\lambda^k} = \lim_{k \rightarrow \infty} \frac{T^k}{\lambda^k} \vec{w} = (\vec{u}\vec{v})\vec{w} = \vec{u}(\vec{v}\vec{w}) = (\vec{v}\vec{w})\vec{u},$$

und damit auch die zweite Gleichung. \square

5.2.2 Graphentheorie

Um herauszufinden, ob zu einer nichtnegativen, quadratischen, reellen Matrix A ein $k \in \mathbb{N}$ mit $A^k > O$ existiert, kann man Methoden der Graphentheorie heranziehen, wie unter anderem in [BP79; BK108] ausgeführt wird.

5.2.18 Definition. Ein *gerichteter Graph* ist ein Paar $\mathcal{G} = \langle V, \mathcal{E} \rangle$, wobei V eine Menge von *Ecken* oder *Knoten* ist und $\mathcal{E} \subseteq V \times V$ eine Menge von Knotenpaaren (i, j) ist, den *Kanten* von \mathcal{G} .

5.2.19 Definition. Unter einer *gerichteten Kantenfolge* der Länge $k \geq 1$ in einem gerichteten Graph \mathcal{G} versteht man eine Folge i_0, i_1, \dots, i_k von Knoten, sodass es eine Kante von i_0 nach i_1 , von i_1 nach i_2, \dots , von i_{k-1} nach i_k gibt. Die gerichtete Kantenfolge von i_0 nach i_k heißt *geschlossen*, wenn $i_0 = i_k$ gilt.

5.2.20 Definition. Sei $\mathcal{G} = \langle V, \mathcal{E} \rangle$ ein gerichteter Graph. Dann heißt dieser *stark zusammenhängend von einem Knoten $i \in V$ aus*, wenn von i zu jedem Knoten $j \in V$ eine gerichtete Kantenfolge in \mathcal{G} existiert. Der gerichtete Graph $\mathcal{G} = \langle V, \mathcal{E} \rangle$ heißt *stark zusammenhängend*, wenn \mathcal{G} von jedem Knoten $i \in V$ aus stark zusammenhängend ist.

5.2.21 Bemerkung. Anders formuliert ist ein gerichteter Graph $\mathcal{G} = \langle V, \mathcal{E} \rangle$ stark zusammenhängend, wenn für alle $i, j \in V$ eine gerichtete Kantenfolge von i nach j existiert.

5.2.22 Bemerkung. Einer nichtnegativen, quadratischen, reellen Matrix A wird ein gerichteter Graph \mathcal{G} mit den Knoten $\{1, \dots, n\}$ wie folgt zugeordnet: Es existiert eine gerichtete Kante von i nach j , $i, j = 1, \dots, n$, genau dann, wenn $a_{ij} > 0$ gilt. Falls den Kanten dabei die jeweiligen Werte von a_{ij} zugeordnet werden, spricht man von einem *gewichteten gerichteten Graphen*, anderenfalls von einem *ungewichteten gerichteten Graphen*. Im Fall eines gewichteten Graphen kann die zugehörige Matrix daraus rekonstruiert werden, im Fall eines ungewichteten Graphen kann die zugehörige *Adjazenzmatrix* gebildet werden. Deren Einträge sind entweder 0 oder 1, existiert eine Kante von vom Knoten i zum Knoten j , $i, j = 1, \dots, n$, so ist der Matrixeintrag $a_{ij} = 1$, anderenfalls gleich 0.

Zur Veranschaulichung betrachte man die Matrix A mit $a, b, c, d, e, f, g \in \mathbb{R}^+$, die in Abbildung 5.2 mit ihrem zugehörigen gewichteten gerichteten Graph dargestellt ist.

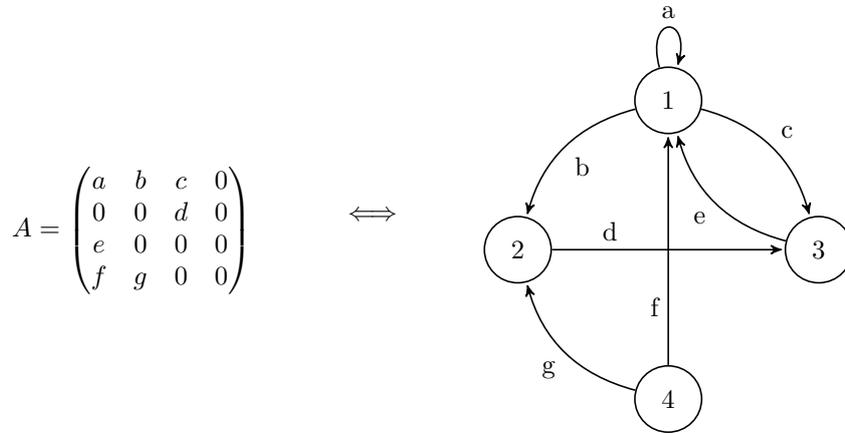


Abbildung 5.2: Matrix A und zugeordneter gerichteter Graph

5.2.23 Satz. Sei $A = (a_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$ eine nichtnegative, quadratische Matrix und \mathcal{G} der der Matrix A zugeordnete gerichtete Graph. Weiters sei $k \in \mathbb{N}$ und $A^k = (a_{ij}^{(k)})_{i,j=1,\dots,n}$, dann existiert eine gerichtete Kantenfolge der Länge k vom Knoten $i \in \{1, \dots, n\}$ zum Knoten $j \in \{1, \dots, n\}$ genau dann, wenn $a_{ij}^{(k)} > 0$ gilt.

Beweis. „ \Rightarrow “: Es ist zu zeigen, dass $a_{ij}^{(k)} > 0$, $i, j \in \{1, \dots, n\}$ gilt, wenn eine gerichtete Kantenfolge der Länge k vom Knoten i zum Knoten j existiert.

Der Beweis wird durch vollständige Induktion erbracht. Der Induktionsanfang für $k = 1$ ist nach Definition erfüllt. Als Induktionsvoraussetzung sei die Behauptung für $k \in \mathbb{N}$ erfüllt.

Nun ist zu zeigen, dass unter der Induktionsvoraussetzung $a_{ij}^{(k+1)} > 0$ für $i, j = 1, \dots, n$ erfüllt ist, wenn eine Kantenfolge der Länge $k + 1$ von i nach j existiert.

Dazu sei $A^k = B = (b_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$ und $A^{k+1} = C = (c_{ij})_{i,j=1,\dots,n}$. Dann ist

$$c_{ij} = \sum_{p=1}^n b_{ip} a_{pj} \quad \text{für } i, j = 1, 2, \dots, n. \quad (5.11)$$

Angenommen es gibt eine Kantenfolge $(i, p_1, p_2, \dots, p_k, j)$ der Länge $k + 1$ von i nach j , $i, j \in \{1, \dots, n\}$, dann gilt nach der Induktionsannahme, dass $b_{ip_k} > 0$. Außerdem ist $a_{p_k j} > 0$, und alle Summanden, welche in der Berechnung von c_{ij} auftreten, sind nichtnegativ. Daraus ergibt sich, dass $c_{ij} > 0$ gilt, und damit, dass $a_{ij}^{(k+1)} > 0$ gilt.

„ \Leftarrow “: Es ist zu zeigen, dass eine gerichtete Kantenfolge der Länge k vom Knoten $i \in \{1, \dots, n\}$ zum Knoten $j \in \{1, \dots, n\}$ existiert, wenn $a_{ij}^{(k)} > 0$ gilt.

Der Beweis wird wieder mittels vollständiger Induktion erbracht. Der Induktionsanfang für $k = 1$ ist nach Definition erfüllt. Als Induktionsvoraussetzung sei die Behauptung für $k \in \mathbb{N}$ wahr. Nun ist zu zeigen, dass unter der Induktionsvoraussetzung auch eine Kantenfolge der Länge $k + 1$ existiert, wenn $a_{ij}^{(k+1)} > 0$ erfüllt ist.

Sei also $a_{ij}^{(k+1)} > 0$, dann enthält die Summe (5.11) einen positiven Summanden, d.h., es existiert ein $t \in \{1, \dots, n\}$, sodass $b_{it} a_{tj} > 0$, das bedeutet aber, dass sowohl $a_{tj} > 0$, als auch $b_{it} > 0$ erfüllt sein muss. Aus $b_{it} > 0$ folgt, dass auch $a_{it}^{(k)} > 0$ gelten muss und nach Induktionsvoraussetzung eine Kantenfolge mit Länge k von i nach t existiert. Außerdem folgt nach Induktionsvoraussetzung aus $a_{tj} > 0$, dass eine gerichtete Kante von t nach j besteht. Insgesamt ergibt sich also, dass eine Kantenfolge der Länge $k + 1$ vom Knoten i zum Knoten j existiert, vgl. [Fie86]. \square

5.2.24 Satz. Sei A eine nichtnegative, quadratische Matrix und der Graph \mathcal{G} der der Matrix A zugeordnete Graph. Dann existiert ein $k \in \mathbb{N}$ mit $A^k > O$ genau dann, wenn folgende Bedingungen erfüllt sind:

- (i) Der Graph \mathcal{G} ist stark zusammenhängend.
- (ii) Es existieren in \mathcal{G} zwei geschlossene gerichtete Kantenfolgen mit zueinander teilerfremden positiven Längen.

Für den Beweis von Satz 5.2.24 sind einige Vorüberlegungen notwendig.

5.2.25 Definition. Sei $M = \{m_1, m_2, \dots, m_d\} \subset \mathbb{N}$, $d \in \mathbb{N} \setminus \{1\}$, eine Menge mit $\text{ggT}(m_1, m_2, \dots, m_d) = 1$. Man nennt $n \in \mathbb{N}$ darstellbar bezüglich M , wenn $x_1, x_2, \dots, x_d \in \mathbb{N}_0$ existieren, sodass

$$n = x_1 m_1 + x_2 m_2 + \dots + x_d m_d$$

gilt.

Sei $a \in \mathbb{N}$ die kleinste darstellbare Zahl bezüglich M für die auch $a + k$ für alle $k \in \mathbb{N}_0$ darstellbar bezüglich M sind. Dann nennt man $F(m_1, m_2, \dots, m_d) := a - 1$ *Frobenius-Zahl*.

5.2.26 Bemerkung. Falls $m_i \neq 1$ für alle $i = 1, \dots, d$ gilt, so ist die Frobenius-Zahl die größte nicht darstellbare Zahl bezüglich M . Anderenfalls ist jede natürliche Zahl darstellbar bezüglich M , also $F(m_1, m_2, \dots, m_d) = 0$.

Da im Folgenden nur $d = 2$ von Interesse ist, wird nur dieser Fall behandelt.

5.2.27 Lemma. *Die in Definition 5.2.25 eingeführte Frobenius-Zahl ist für $d = 2$ wohldefiniert.*

Beweis. Man betrachtet die Menge $M = \{m_1, m_2\} \subset \mathbb{N}$ mit $\text{ggT}(m_1, m_2) = 1$. Nach dem euklidischen Algorithmus existieren zwei Zahlen $x_1, x_2 \in \mathbb{Z}$, sodass

$$x_1 m_1 + x_2 m_2 = 1 \tag{5.12}$$

gilt. Im Fall, dass x_1 und x_2 nichtnegative ganze Zahlen sind, muss entweder $m_1 = 1$ oder $m_2 = 1$ gelten, damit ist jede natürliche Zahl bezüglich M darstellbar und somit die Frobenius-Zahl wohldefiniert.

Der Fall, dass x_1 und x_2 negative ganze Zahlen sind, kann nicht eintreten, da m_1 und m_2 natürliche Zahlen sind.

Etwas aufwendiger ist der Fall, dass einer der Koeffizienten x_1 oder x_2 negativ ist und der andere nichtnegativ. Ohne Beschränkung der Allgemeinheit sei nun $x_1 < 0$ und $x_2 \geq 0$. Man definiert $x := -(m_1 - 1)x_1 m_1$, wobei $-x_1(m_1 - 1) \geq 0$ ist, denn $m_1 \in \mathbb{N}$ und $x_1 < 0$. Damit ist die Zahl x mit nichtnegativen Koeffizienten darstellbar bezüglich M .

Im Folgenden wird nun gezeigt, dass jede natürliche Zahl die größer oder gleich x ist auch mittels nichtnegativer Koeffizienten darstellbar bezüglich M ist. Dazu betrachtet man für $r \in \{0, 1, 2, \dots, m_1 - 1\}$ die Summe $x + r$, wobei Gleichung (5.12) verwendet wird:

$$\begin{aligned} r = 0 : \quad x &= -x_1(m_1 - 1)m_1 \\ r = 1 : \quad x + 1 &= -x_1(m_1 - 1)m_1 + x_1 m_1 + x_2 m_2 = \underbrace{-x_1(m_1 - 2)}_{\geq 0} m_1 + \underbrace{x_2}_{\geq 0} m_2 \\ r = 2 : \quad x + 2 &= -x_1(m_1 - 2)m_1 + x_1 m_1 + 2x_2 m_2 = \underbrace{-x_1(m_1 - 3)}_{\geq 0} m_1 + \underbrace{2x_2}_{\geq 0} m_2 \\ &\vdots \\ r = m_1 - 1 : \quad x + m_1 - 1 &= -x_1(m_1 - (m_1 - 1))m_1 + x_1 m_1 + (m_1 - 1)x_2 m_2 = \\ &= \underbrace{x_1(m_1 - m_1)}_{=0} m_1 + \underbrace{(m_1 - 1)x_2}_{\geq 0} m_2 \end{aligned}$$

Um die Darstellbarkeit von $x + m_1$ bezüglich M zu überprüfen, betrachtet man

$$x + m_1 = -x_1(m_1 - 1)m_1 + m_1 = \underbrace{(-x_1(m_1 - 1) + 1)}_{\geq 0} m_1.$$

Nun kann man analog zu vorher $\hat{x} := x + m_1 + r$ betrachten, und \hat{x} ist wieder für jedes $r \in \{0, \dots, m_1 - 1\}$ darstellbar bezüglich M . Da man diese Vorgehensweise beliebig oft wiederholen kann, muss jede natürliche Zahl größer oder gleich x darstellbar bezüglich M sein. Damit ist auch in diesem Fall die Frobenius-Zahl wohldefiniert. \square

Beweis (von Satz 5.2.24). „ \Rightarrow “: Da die Matrix A eine nichtnegative Matrix ist, und ein $k \in \mathbb{N}$ existiert mit $A^k > O$, existiert nach Satz 5.2.23 im zu A gehörenden Graphen mindestens eine Kantenfolge der Länge k zwischen jedem Knotenpaar (i, j) , $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$, daher ist der Graph stark zusammenhängend. Da auch die Diagonalelemente größer Null sind, existiert sogar eine geschlossene, gerichtete Kantenfolge der Länge k von jedem Knoten i zu sich selbst. Weil mit $A^k > O$ auch $A^{k+1} > O$ gelten muss, existiert auch eine geschlossene gerichtete Kantenfolge der Länge $k+1$ von jedem Knoten i , $i \in \{1, 2, \dots, n\}$, zu sich selbst, und damit enthält der Graph mindestens zwei geschlossene gerichtete Kantenfolgen mit zueinander teilerfremden Längen, vgl. [CFR05].

„ \Leftarrow “: Nach Voraussetzung existieren zwei geschlossene gerichtete Kantenfolgen mit zueinander teilerfremden Längen $a \in \mathbb{N}$ und $b \in \mathbb{N}$, d.h. also, dass $\text{ggT}(a, b) = 1$. Daher ist die Frobenius-Zahl nach Lemma 5.2.27 wohldefiniert und alle $n \in \mathbb{N}$ mit $n > F(a, b)$ sind mit nichtnegativen Koeffizienten $x_1, x_2 \in \mathbb{N}_0$ darstellbar bezüglich $M = \{a, b\}$ als $n = x_1 a + x_2 b$. Da der Graph stark zusammenhängend ist, existiert von jedem Knoten $i \in \{1, \dots, n\}$ zu jedem Knoten $j \in \{1, \dots, n\}$ eine gerichtete Kantenfolge, welche jeden Knoten des Graphen mindestens einmal enthält. Sei nun k_{ij} die minimale Länge einer solchen gerichteten Kantenfolge von i nach j . Man definiert $K := \max_{i, j \in \{1, 2, \dots, n\}} k_{ij}$ und $L := K + F(a, b) + 1$. Da für jedes betrachtete Knotenpaar (i, j) , $i, j \in \{1, 2, \dots, n\}$, die Zahl $L - k_{ij} \geq F(a, b) + 1$ bezüglich M dargestellt werden kann als $L - k_{ij} = x_1 a + x_2 b$, kann für jedes dieser Knotenpaare (i, j) die gerichtete Kantenfolge der Länge k_{ij} durch x_1 -faches Durchlaufen der geschlossenen Kantenfolge mit Länge a und x_2 -faches Durchlaufen der geschlossenen Kantenfolge mit Länge b eine Kantenfolge von i nach j der Länge L gefunden werden. Also existiert von jedem Knoten $i \in \{1, \dots, n\}$ zu jedem Knoten $j \in \{1, \dots, n\}$ eine gerichtete Kantenfolge der Länge L , und damit ist nach Satz 5.2.23 $A^L > O$. \square

5.2.28 Bemerkung. Seien $m_1 \in \mathbb{N}$ und $m_2 \in \mathbb{N}$ teilerfremd, dann ist die Frobenius-Zahl, wie in [NW72] bewiesen wird, gegeben durch

$$F(m_1, m_2) = m_1 m_2 - m_1 - m_2. \quad (5.13)$$

5.3 Modellanalyse

Unter Berücksichtigung der Ergebnisse aus Kapitel (5.2) betrachtet man erneut die Leslie-Matrix

$$L = \begin{pmatrix} \alpha_0 & \alpha_1 & \alpha_2 & \dots & \dots & \alpha_m \\ a_0 & 0 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & a_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & a_2 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ 0 & \dots & \dots & 0 & a_{m-1} & 0 \end{pmatrix} \in (\mathbb{R}_0^+)^{(m+1) \times (m+1)}.$$

Die Leslie-Matrix ist eine nichtnegative $(m+1) \times (m+1)$ -Matrix, da für $k = 0, \dots, m-1$ für die Anteile a_k gilt, dass $0 < a_k \leq 1$, und die Geburtenraten $\alpha_k \in \mathbb{R}_0^+$ für $k = 0, \dots, m-1$ und $\alpha_m \in \mathbb{R}^+$ erfüllen. Wie in Abbildung 5.3 erkennbar ist, ist der zur Matrix L gehörende Graph stark zusammenhängend, und er enthält eine geschlossene gerichtete Kantenfolge der Länge $m+1$, da $\alpha_m \neq 0$ vorausgesetzt wurde. Außerdem existiert eine weitere geschlossene gerichtete Kantenfolge der Länge $j+1 \in \mathbb{N}$, da $\alpha_j \neq 0$ mit $\text{ggT}(j+1, m+1) = 1$ vorausgesetzt wurde. Daher existieren zwei geschlossene gerichtete Kantenfolgen mit zueinander teilerfremden Längen, und es folgt nach Satz 5.2.24, dass die Leslie-Matrix primitiv ist.

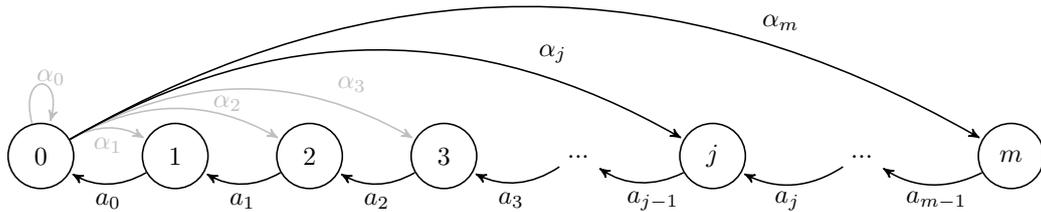


Abbildung 5.3: Der gerichtete und gewichtete Graph, welcher der Leslie-Matrix zugeordnet ist.

Also sind die Voraussetzungen des Satzes von Perron–Frobenius 5.2.9 für die Leslie-Matrix erfüllt. Deshalb existiert sowohl der strikt dominante Eigenwert $\lambda \in \mathbb{R}^+$ der Leslie-Matrix L als auch ein zugehöriger positiver Eigenvektor $\vec{a} \in (\mathbb{R}^+)^{(m+1) \times 1}$.

Mit Hilfe dieser Erkenntnisse kann nun eine Vorhersage über die Populationsentwicklung nach langer Zeit getroffen werden. Dazu betrachtet man zuerst den Term $\frac{x_{k,s+1}}{x_{k,s}}$ für $s \rightarrow \infty$ und ein festes $k \in \mathbb{N}$ mit $k \leq m$, also die Wachstumsrate der k -ten Altersklasse pro Zeiteinheit nach langer Zeit. Es gilt nach Satz 5.2.17 für $\vec{x}_0 \neq \vec{0}$:

$$\lim_{s \rightarrow \infty} \frac{x_{k,s+1}}{x_{k,s}} = \lim_{s \rightarrow \infty} \lambda \frac{\frac{x_{k,s+1}}{\lambda^{s+1}}}{\frac{x_{k,s}}{\lambda^s}} = \lim_{s \rightarrow \infty} \lambda \frac{\left\{ \frac{L^{s+1} \vec{x}_0}{\lambda^{s+1}} \right\}_k}{\left\{ \frac{L^s \vec{x}_0}{\lambda^s} \right\}_k} = \lambda, \quad \forall k = 0, 1, \dots, m,$$

wobei der Index k im dritten Term das k -te Element bezeichnet. Es folgt, dass sich nach langer Zeit eine Wachstumsrate ergibt, die für alle Altersklassen gleich ist und über die Zeit konstant bleibt, nämlich der strikt dominante Eigenwert λ der zugehörigen Leslie-Matrix.

Außerdem strebt das Verhältnis der Größen der Altersklassen gegen die sogenannte *stabile Altersverteilung*; denn die relative Altersklassenverteilung nach langer Zeit ergibt sich ebenfalls aus Satz 5.2.17. Dazu betrachtet man mit der Notation von Satz 5.2.17 und unter Berücksichtigung, dass nach Satz 5.2.9 \vec{u} ein Vielfaches von \vec{a} sein muss und für $\vec{x}_0 \neq \vec{0}$:

$$\lim_{s \rightarrow \infty} \frac{x_{is}}{x_{js}} = \lim_{s \rightarrow \infty} \frac{\frac{x_{is}}{\lambda^s}}{\frac{x_{js}}{\lambda^s}} = \lim_{s \rightarrow \infty} \frac{\left\{ \frac{L^s \vec{x}_0}{\lambda^s} \right\}_i}{\left\{ \frac{L^s \vec{x}_0}{\lambda^s} \right\}_j} = \frac{u_i}{u_j} = \frac{a_i}{a_j}, \quad \forall i, j = 0, 1, \dots, m.$$

Der positive zum strikt dominanten Eigenwert λ gehörende Eigenvektor \vec{a} bestimmt also die relative Altersklassenverteilung der Population nach sehr langer Zeit, wobei zu bemerken ist, dass dieser nicht von der Anfangsverteilung \vec{x}_0 abhängt.

Abschließend ist zu sagen, dass eine vom Alter der Individuen abhängige Fertilitäts- bzw. Mortalitätsrate die realen Umstände zwar besser beschreibt als eine für die gesamte Population konstante, allerdings gehen in der Natur auch andere Faktoren, wie zum Beispiel die Bevölkerungsdichte, Migration, Veränderungen im Ökosystem und viele andere, auf diese Raten ein, die speziell in diesem Modell Berücksichtigung finden können, allerdings den Rahmen dieser Arbeit sprengen würden. Als weiterführende Literatur sei deshalb auf [YSH96; Pie77; Key68; Cas01] verwiesen.

Beispiele

Beispiel 1

In diesem Beispiel wird der weibliche Anteil einer fiktiven Bevölkerung betrachtet, dieser wird in drei Altersklassen unterteilt, wobei sich zu Beginn in jeder Klasse 100 Individuen befinden. Die Matrix L enthält die Übergangs- und Überlebensraten für jede Klasse:

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 1 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{3} & 0 \end{pmatrix},$$

und besitzt den strikt dominanten Eigenwert 1.07474, sowie den zugehörigen Eigenvektor [0.89902, 0.41825, 0.12972]. Daher kann auch ohne sukzessive Berechnung der exakten Werte vorhergesagt werden, dass die Bevölkerung im Laufe der Zeit wächst, da der strikt dominante Eigenwert größer als Eins ist. In Abbildung 5.4 sind die Bevölkerungsentwicklungen für jede der drei Altersklassen sowie für die Gesamtbevölkerung dargestellt. Zu Beginn kann man ein alternierendes Verhalten betrachten, das im Laufe der Zeit in ein Wachstum mit konstanter Wachstumsrate, welche dem strikt dominanten Eigenwert entspricht, übergeht.

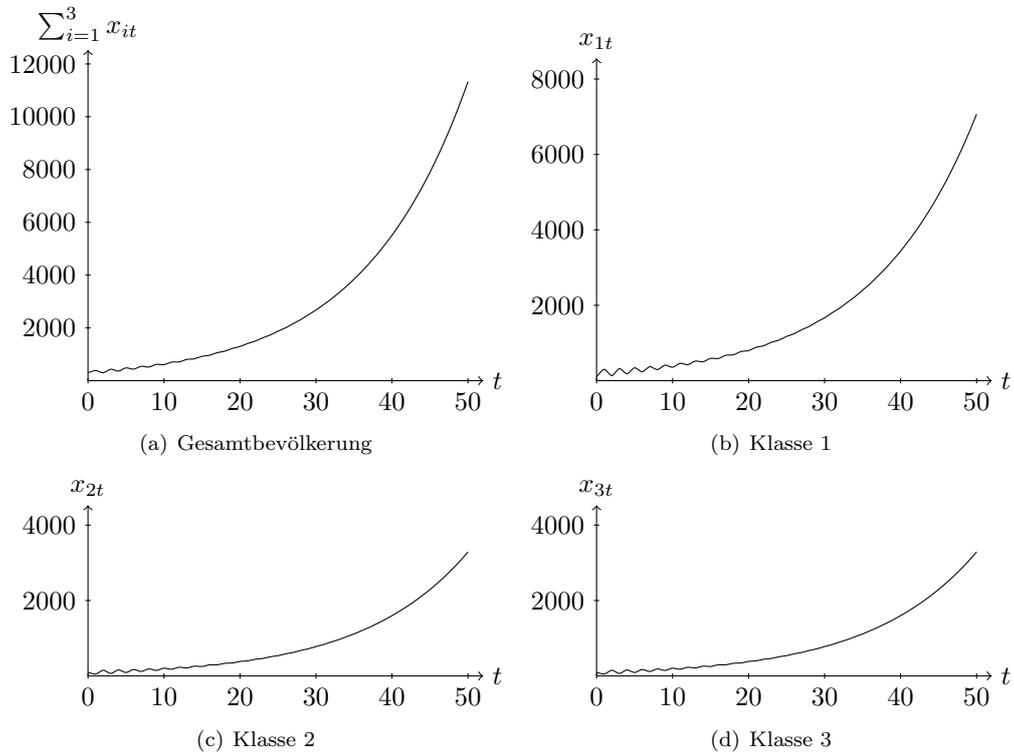


Abbildung 5.4: Bevölkerungsentwicklung der einzelnen Klassen und der Gesamtbevölkerung

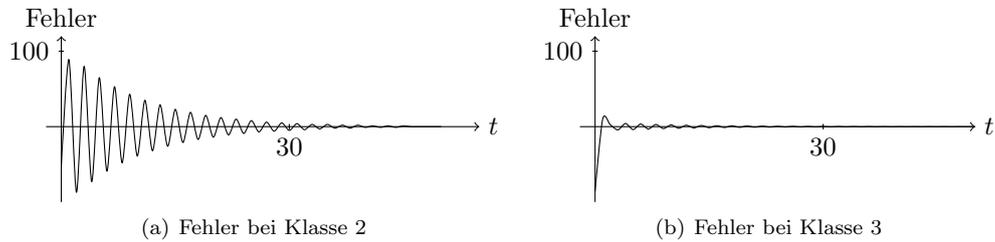


Abbildung 5.5: Fehler zwischen sukzessive berechneter Bevölkerungsgröße und durch Eigenvektor vorhergesagter Größe

In Abbildung 5.5 wird der Fehler zwischen den sukzessive berechneten Bevölkerungsgrößen der zweiten und dritten Altersklasse und der Größen, welche sich durch den Eigenvektor $[0.89902, 0.41825, 0.12972]$ ergeben, dargestellt.

Beispiel 2

Im zweiten Beispiel wird der weibliche Anteil einer fiktiven Bevölkerung betrachtet, welche in drei Altersklassen unterteilt ist und bei der sich zu Beginn in jeder Altersklasse 100 Individuen befinden. Die Lesliematrix sei in diesem Beispiel

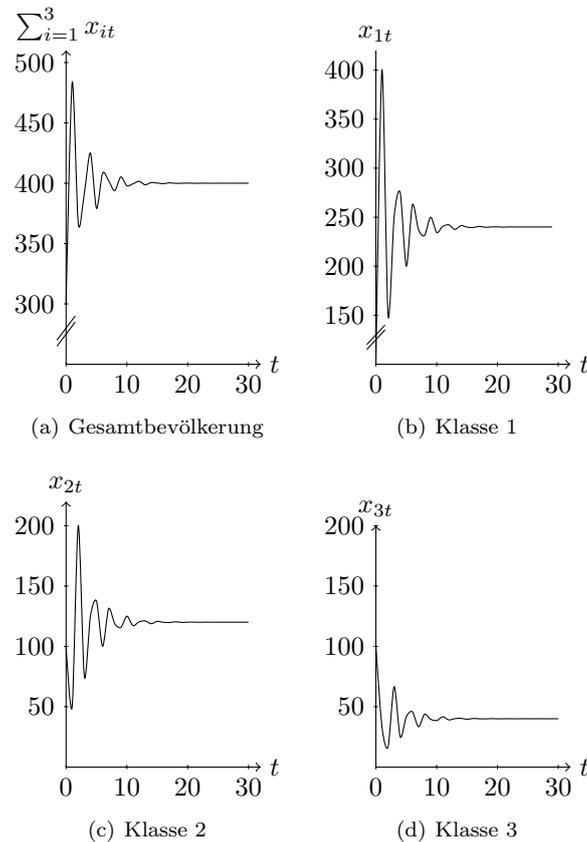


Abbildung 5.6: Bevölkerungsentwicklung der einzelnen Klassen und der Gesamtbevölkerung

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 3 \\ \frac{1}{2} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{3} & 0 \end{pmatrix}.$$

Da die Matrix den strikt dominanten Eigenwert 1, sowie den zugehörigen Eigenvektor $[0.88465, 0.44233, 0.14744]$ besitzt, lässt sich ohne weitere Rechnung vorhersagen, dass die Bevölkerungsgröße nicht unbeschränkt zunehmen wird, sondern sich im Laufe der Zeit auf einen stabilen Wert einpendelt.

In Abbildung 5.6 sind die sukzessive berechneten Größen der drei Bevölkerungsklassen und

der Gesamtbevölkerung dargestellt, zum strikt dominanten Eigenwert 1 passend, pendelt sich die Bevölkerungsgröße aller betrachteten Gruppen auf einen konstanten Wert ein. In diesem stabilen Zustand liegt die Gesamtbevölkerungsgröße bei 400, die der ersten Klasse bei 240, die der zweiten Klasse bei 120 und die Größe der dritten Klasse bei 40.

Die Abbildung 5.7 veranschaulicht den Fehler zwischen der sukzessive berechneten Bevölkerungsgröße und der durch das Verhältnis der einzelnen Komponenten des Eigenvektors $[0.88465, 0.44233, 0.14744]$ vorhergesagten Bevölkerungsgröße.

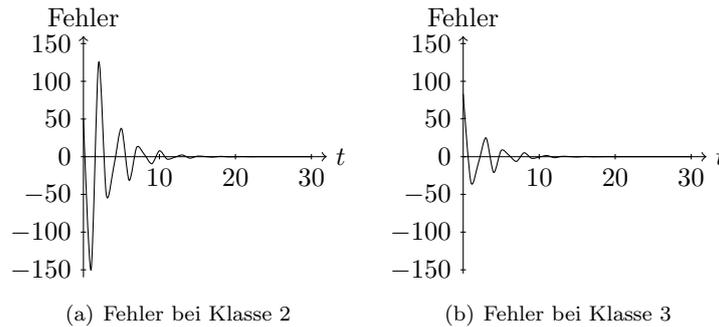


Abbildung 5.7: Fehler zwischen sukzessive berechneter Bevölkerungsgröße und durch Eigenvektor vorhergesagter Größe

Beispiel 3

Analog zu den vorhergegangenen Beispielen wird wieder der weibliche Anteil einer fiktiven Bevölkerung betrachtet, dieser wird in drei Altersklassen unterteilt, wobei sich zu Beginn in jeder Klasse 100 Individuen befinden. Die Lesliematrix habe die Form

$$L = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 1 \\ \frac{1}{3} & 0 & 0 \\ 0 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}.$$

Die Matrix L besitzt den strikt dominanten Eigenwert 0.92070, sowie den zugehörigen Eigenvektor $[0.92461, 0.33475, 0.18179]$.

Da der strikt dominante Eigenwert kleiner als eins ist, kann – auch ohne Berechnung der exakten Werte – vorhergesagt werden, dass die Bevölkerung im Laufe der Zeit ausstirbt. In Abbildung 5.8 sind die sukzessive berechneten Werte der Bevölkerungsgrößen der verschiedenen Altersklassen und der Gesamtbevölkerung dargestellt. Wie durch den strikt dominanten Eigenwert kleiner als eins bereits erwartet wurde, nimmt die Bevölkerungsgröße etwa ab dem Zeitpunkt 15 mit einer konstanten Rate, welche eben diesem Eigenwert entspricht, ab. Der Aussterbezeitpunkt ist bei $t = 67$ erreicht, ab diesem Zeitpunkt liegt die Größe jeder der drei Bevölkerungsklassen im Intervall $[0, 1)$.

Der Fehler, der zwischen den sukzessive berechneten Bevölkerungsgrößen der zweiten und dritten Altersklasse und den sich durch das Verhältnis der Elemente des Eigenvektors

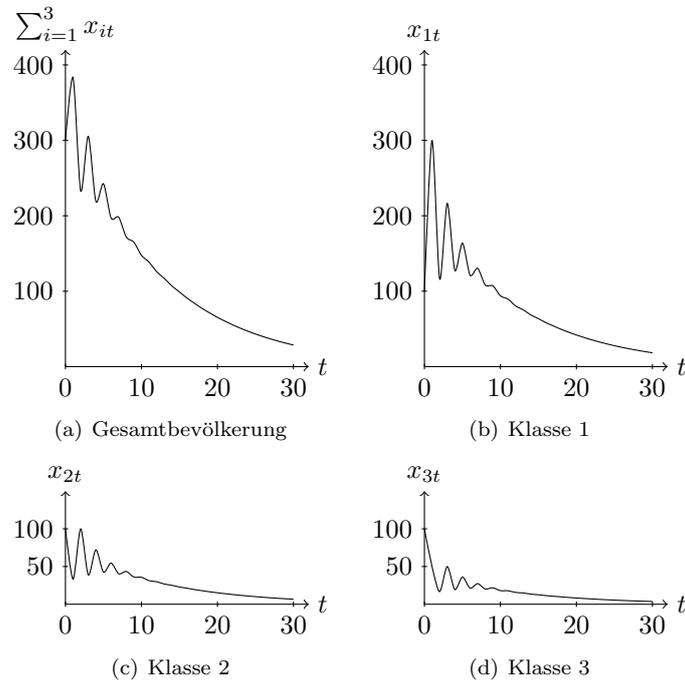


Abbildung 5.8: Bevölkerungsentwicklung der einzelnen Klassen und der Gesamtbevölkerung

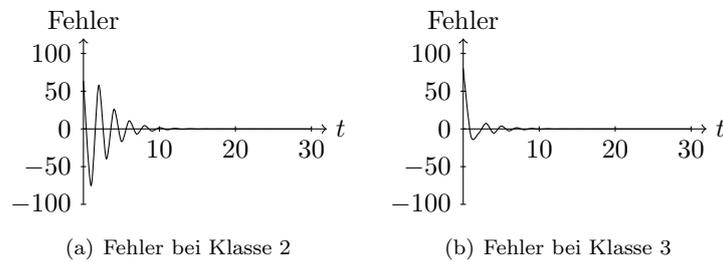


Abbildung 5.9: Fehler zwischen sukzessive berechneter Bevölkerungsgröße und durch Eigenvektor vorhergesagter Größe

$[0.92461, 0.33475, 0.18179]$ ergebenden Größen, wird in Abbildung 5.9 dargestellt. Die hier angeführten Beispiele sollen das Prinzip des Modells verdeutlichen, natürlich können sie wesentlich umfangreicher, wie zum Beispiel in [MRT83], gestaltet werden.

Kapitel 6

Ein zeitlich diskretes Einpopulationsmodell mit stochastischer Wachstumsrate

6.1 Das Modell

Bisher wurden bei den betrachteten Modellen die Wachstumsraten stets als deterministische Größen angesetzt, nun sollen diese durch Zufallsvariablen, siehe Definition 6.2.4, ersetzt werden. Dieser Ansatz macht vor allem bei kleinen Populationen Sinn, da bei diesen das Populationswachstum nicht als determinierter Vorgang beschrieben werden kann.

Wie in Kapitel 2 betrachtet man ein zeitlich diskretes Modell, wobei die Modellgleichung $x_{k+1} = (1 + \rho)x_k$, $k \in \mathbb{N}_0$, $\rho \in \mathbb{R}_0^+$, dort mit deterministischer Wachstumsrate angesetzt wurde. Nun soll diese Wachstumsrate im Zeitpunkt $k \in \mathbb{N}_0$ als Zufallsvariable R_k mit Werten in \mathbb{R}_0^+ angenommen werden. Die Populationsgröße zum Zeitpunkt k soll wieder mit $x_k \in \mathbb{R}_0^+$ für $k = 0, 1, 2, \dots$ bezeichnet werden, und die Anfangspopulation $X_0 \in \mathbb{N}_0$ wird als bekannt vorausgesetzt. Damit erhält man die Modellgleichung

$$X_{k+1} = (1 + R_k)X_k, \quad (6.1)$$

wobei $k = 0, 1, 2, \dots$ und die Wachstumsraten R_k unabhängig und identisch verteilt sein sollen. Der deterministische Fall ergibt sich aus Gleichung (6.1) falls R_k fast sicher konstant gleich ρ für alle k ist, also $\mathbb{P}(R_k = \rho) = 1$ gilt, vgl. Abschnitt 6.2. Es resultierte in Kapitel 2, dass die Population ausstirbt falls $\rho < 0$ ist und unbeschränkt wächst, falls $\rho > 0$ gilt. Nun stellt sich die Frage, ob dieses Ergebnis auch auf den Erwartungswert von R_k übertragbar ist. Um herauszufinden, dass dies nicht direkt der Fall ist, sind einige Definitionen und Vorüberlegungen notwendig, die im Folgenden ausgeführt werden.

6.2 Mathematische Überlegungen

Um das Modell mit stochastischer Wachstumsrate untersuchen zu können sind grundlegende Begriffe und Sätze aus der Wahrscheinlichkeitstheorie vonnöten, welche im Anschluss, ähnlich zu [Sch11; Kle06], aufgeführt werden.

6.2.1 Definition. Das Mengensystem $\mathcal{A} \subseteq \mathfrak{P}(\Omega)$ heißt σ -Algebra, wobei $\mathfrak{P}(\Omega)$ die Potenzmenge von Ω bezeichnet, falls

- $\Omega \in \mathcal{A}$,
- $A \in \mathcal{A} \Rightarrow A^C \in \mathcal{A}$,
- $A_1, A_2, \dots \in \mathcal{A} \Rightarrow \bigcup_{n \in \mathbb{N}} A_n \in \mathcal{A}$.

6.2.2 Definition. Man nennt das Paar (Ω, \mathcal{A}) *Messraum* oder *messbaren Raum*, wenn \mathcal{A} eine σ -Algebra von Teilmengen von Ω ist.

Sei (Ω, \mathcal{A}) ein Messraum. Dann nennt man eine Funktion $\mathbb{P}: \mathcal{A} \rightarrow \mathbb{R}_0^+$ ein *Wahrscheinlichkeitsmaß*, wenn folgende Axiome erfüllt sind:

- $\mathbb{P}(\Omega) = 1$
- Es gilt $\mathbb{P}(\bigcup_{n \geq 1} A_n) = \sum_{n \geq 1} \mathbb{P}(A_n)$ für jede Folge $(A_n)_{n \geq 1}$ von paarweise disjunkten Elementen von \mathcal{A} .

Das Tripel $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ bezeichne im Folgenden einen *Wahrscheinlichkeitsraum*, d.h. Ω ist eine nicht leere Menge, $\mathcal{A} \subseteq \mathfrak{P}(\Omega)$ ist eine σ -Algebra und \mathbb{P} ein Wahrscheinlichkeitsmaß auf (Ω, \mathcal{A}) .

6.2.3 Definition. Sei \mathcal{C} ein Mengensystem mit $\mathcal{C} \subseteq \mathfrak{P}(\Omega)$, dann heißt

$$\sigma(\mathcal{C}) := \bigcap_{\substack{\mathcal{D} \subseteq \mathfrak{P}(\Omega) \\ \mathcal{D} \supseteq \mathcal{C} \\ \mathcal{D} \text{ ist } \sigma\text{-Algebra}}} \mathcal{D}$$

die *von \mathcal{C} erzeugte σ -Algebra* $\sigma(\mathcal{C})$.

Man bezeichnet mit $\mathfrak{B}(X) := \sigma(\mathcal{T})$ die *Borelsche σ -Algebra* auf X , wobei (X, \mathcal{T}) ein topologischer Raum ist, und die Elemente $A \in \mathfrak{B}(X)$ nennt man *Borelsche Mengen* oder *Borel-messbare Mengen*.

6.2.4 Definition. Seien (Ω, \mathcal{A}) und (Ω', \mathcal{A}') messbare Räume. Eine Abbildung $X: \Omega \rightarrow \Omega'$ heißt \mathcal{A} - \mathcal{A}' -*messbar* (oder kurz auch *messbar*), falls $X^{-1}(\mathcal{A}') := \{X^{-1}(A') : A' \in \mathcal{A}'\} \subseteq \mathcal{A}$ ist, falls also das Urbild jedes Elementes von \mathcal{A}' ein Element von \mathcal{A} ist. Wenn X messbar ist, so schreibt man auch $X: (\Omega, \mathcal{A}) \rightarrow (\Omega', \mathcal{A}')$ und nennt X eine *Zufallsvariable mit Werten in (Ω', \mathcal{A}')* . Ist $(\Omega', \mathcal{A}') = (\mathbb{R}, \mathfrak{B}(\mathbb{R}))$, wobei $\mathfrak{B}(\mathbb{R})$ die Borelsche σ -Algebra auf \mathbb{R} bezeichnet, so nennt man X eine *reelle Zufallsvariable* oder schlicht *Zufallsvariable*.

Da im Folgenden nur reelle Zufallsvariablen von Interesse sind, werden die weiteren Ausführungen auf diese beschränkt.

6.2.5 Definition. Sei $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ ein Wahrscheinlichkeitsraum und $X : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine reelle Zufallsvariable. Man bezeichnet ein Element $A \in \mathcal{A}$ als *Ereignis*.

Ist $X : (\Omega, \mathcal{A}) \rightarrow (\Omega', \mathcal{A}')$ eine reelle Zufallsvariable mit Werten in $(\mathbb{R}, \mathfrak{B}(\mathbb{R}))$ und $\mathcal{A}' \in \mathfrak{B}(\mathbb{R})$, so definiert man $\{X \geq b\} := X^{-1}([b, \infty))$, $b \in \mathbb{R}$, und $\mathbb{P}(X \geq b) := \mathbb{P}(X^{-1}([b, \infty)))$, analog definiert man $\{X \leq b\}$.

6.2.6 Definition. Sei $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ ein Wahrscheinlichkeitsraum und $X : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine reelle Zufallsvariable. Unter der *Verteilung* von X versteht man das Wahrscheinlichkeitsmaß $P_X = \mathbb{P} \circ X^{-1}$.

6.2.7 Definition. Sei $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ ein Wahrscheinlichkeitsraum und $X : \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine reelle Zufallsvariable, dann nennt man die Funktion $F_X : \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$ mit

$$F_X(a) = \mathbb{P}(X \leq a) = \mathbb{P}(\{\omega \in \Omega \mid X(\omega) \leq a\}), \quad a \in \mathbb{R},$$

Verteilungsfunktion der reellen Zufallsvariablen X . Falls $\mu = P_X$, so sagt man „ X ist nach μ verteilt“ und schreibt $X \sim \mu$.

6.2.8 Bemerkung. Mit anderen Worten gibt die Verteilungsfunktion von X die Wahrscheinlichkeit an, dass die Zufallsvariable X einen Wert kleiner oder gleich a annimmt.

6.2.9 Bemerkung. Für jede Verteilungsfunktion F_X gilt:

- F_X ist monoton wachsend,
- F_X ist rechtsseitig stetig,
- es gilt $\lim_{a \rightarrow -\infty} F_X(a) = 0$ und $\lim_{a \rightarrow \infty} F_X(a) = 1$.

6.2.10 Definition. Sei X eine reelle Zufallsvariable mit Verteilungsfunktion F_X . Existiert eine integrierbare Funktion $f : \mathbb{R} \rightarrow [0, \infty)$, sodass

$$F_X(x) = \int_{-\infty}^x f(t) dt, \quad x \in \mathbb{R},$$

so heißt f die *Dichte* der Verteilung.

6.2.11 Definition. Sei X eine reelle Zufallsvariable und Lebesgue-integrierbar, also $\int_{\Omega} |X| d\mathbb{P} < \infty$, dann nennt man X *integrierbar* und

$$\mathbb{E}(X) := \int_{\Omega} X d\mathbb{P},$$

heißt der *Erwartungswert* von X .

6.2.12 Definition. Sei X eine reelle Zufallsvariable und quadratisch Lebesgue-integrierbar, also $\int_{\Omega} |X|^2 d\mathbb{P} < \infty$, dann nennt man X *quadratintegrierbar* und

$$\mathbb{V}(X) := \mathbb{E}((X - \mathbb{E}(X))^2) = \mathbb{E}(X^2) - \mathbb{E}(X)^2$$

heißt *Varianz* von X . Weiters nennt man

$$\sigma := \sqrt{\mathbb{V}(X)}$$

Streuung oder *Standardabweichung* von X , weshalb man für die Varianz auch σ^2 schreibt.

6.2.13 Bemerkung. Sei X eine reelle integrierbare Zufallsvariable mit Riemann-integrierbarer Dichte f , dann gilt

$$\mathbb{E}(X) := \int_{-\infty}^{\infty} x f(x) dx.$$

6.2.14 Definition. Falls die Zufallsvariable X höchstens abzählbar viele Werte $\{x_i; i \in I\}$ annehmen kann, nennt man sie *diskret*, anderenfalls nennt man sie *stetig*.

6.2.15 Bemerkung. Im Fall einer diskreten Zufallsvariable, welche die Werte $\{x_i; i \in I\}$ annimmt, tritt an Stelle der Dichtefunktion die *Wahrscheinlichkeitsfunktion* $P_X: \mathbb{R} \rightarrow [0, 1]$, mit

$$P_X(x) = \begin{cases} \mathbb{P}(X = x) & \text{für } x \in \{x_i; i \in I\}. \\ 0 & \text{sonst} \end{cases}$$

Sie ist also die Dichte der Verteilung von X bezüglich des Zählmaßes auf der Wertemenge von X .

Weiters gilt für eine diskrete Zufallsvariable

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(X) &= \sum_{i \in I} x_i \mathbb{P}(X = x_i) \quad \text{und} \\ \mathbb{V}(X) &= \mathbb{E}((X - \mathbb{E}(X))^2) = \mathbb{E}(X^2) - \mathbb{E}(X)^2 \end{aligned}$$

Ist I endlich, so existiert der Erwartungswert immer, falls I abzählbar ist, existiert der Erwartungswert, falls die Reihe absolut konvergiert.

6.2.16 Definition. Sei $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ ein Wahrscheinlichkeitsraum, I eine beliebige Indexmenge und $\mathcal{E}_i \subseteq \mathcal{A}$ für jedes $i \in I$. Die Familie $(\mathcal{E}_i)_{i \in I}$ heißt *unabhängig*, falls für jede endliche Teilmenge $J \subseteq I$ und für jede Wahl von $E_j \in \mathcal{E}_j$, $j \in J$, gilt, dass

$$\mathbb{P}\left(\bigcap_{j \in J} E_j\right) = \prod_{j \in J} \mathbb{P}(E_j).$$

6.2.17 Definition. Die Familie $(X_i)_{i \in I}$ von Zufallsvariablen heißt *unabhängig*, falls die Familie $(\sigma(X_i))_{i \in I}$ von σ -Algebren unabhängig ist.

6.2.18 Definition. Ein Familie $(X_i)_{i \in I}$ von Zufallsvariablen heißt *identisch verteilt*, wenn jede von ihnen dieselbe Verteilung besitzt, wenn also $P_{X_i} = P_{X_j}$ für alle $i, j \in I$ gilt. In diesem Fall bezeichnet man mit X die *typische Zufallsvariable* der Familie $(X_i)_{i \in I}$, wenn $\mathbb{P}_X = \mathbb{P}_{X_i}$ für alle $i \in I$ erfüllt ist.

Eine wichtige und im Folgenden benötigte spezielle Verteilung ist die *Normalverteilung*. Eine Zufallsvariable X mit Dichte

$$f: \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}, \quad f(x) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}\left(\frac{x-\mu}{\sigma}\right)^2}, \quad \sigma^2 \in \mathbb{R}^+, \mu \in \mathbb{R},$$

heißt normalverteilt mit Parametern μ und σ^2 , und man schreibt $N(\mu, \sigma^2)$. Ein Spezialfall dieser Verteilung ist die *Standardnormalverteilung*, welche vorliegt, wenn $\mu = 0$ und $\sigma^2 = 1$ ist. Die Dichte wird damit zu $\phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2}x^2}$, $x \in \mathbb{R}$, und die Verteilungsfunktion zu $\Phi(x) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}} \int_{-\infty}^x e^{-\frac{1}{2}t^2} dt$, $x \in \mathbb{R}$.

Im Weiteren wird das folgende Resultat aus der Wahrscheinlichkeitstheorie benötigt:

6.2.19 Satz (Zentraler Grenzwertsatz). *Sei $(X_n)_{n \in \mathbb{N}}$ eine Folge von unabhängig und identisch verteilten Zufallsvariablen, welche quadratintegrierbar und reell sind. Weiters gelte $\mathbb{V}(X) > 0$, und für alle $n \in \mathbb{N}$ sei das standardisierte Stichprobenmittel*

$$S_n := \sum_{k=1}^n \frac{X_k - \mathbb{E}(X)}{\sqrt{n\mathbb{V}(X)}},$$

dann gilt

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}(S_n \leq a) = \Phi(a), \quad \forall a \in \mathbb{R},$$

wobei Φ die Verteilungsfunktion der Standardnormalverteilung ist.

Der Zentrale Grenzwertsatz besagt also, dass der Grenzwert der standardisierten Stichprobenmittel von n unabhängig und identisch verteilten Zufallsvariablen mit positiver Varianz für $n \rightarrow \infty$ standardnormalverteilt ist. Ein Beweis des Zentralen Grenzwertsatzes findet sich in [Sch11].

Neben den wahrscheinlichkeitstheoretischen Definitionen und Überlegungen benötigt man bei der Untersuchung des Modells mit stochastischen Wachstumsraten auch einige Ungleichungen und zuvor folgende Definition.

6.2.20 Definition. Eine Funktion $f: I \rightarrow \mathbb{R}$, $I \subseteq \mathbb{R}$, wird *konvex* genannt, wenn für alle $x, y \in I$ und $t \in [0, 1]$ gilt

$$f(tx + (1-t)y) \leq tf(x) + (1-t)f(y). \quad (6.2)$$

Falls für alle $x, y \in I$, $x \neq y$, und $t \in (0, 1)$ Ungleichung (6.2) sogar mit $<$ erfüllt ist, nennt man die Funktion f *streng konvex*.

Eine Funktion $f: I \rightarrow \mathbb{R}$, $I \subseteq \mathbb{R}$, wird *konkav* genannt, wenn für alle $x, y \in I$ und $t \in [0, 1]$ gilt

$$f(tx + (1-t)y) \geq tf(x) + (1-t)f(y). \quad (6.3)$$

Falls für alle $x, y \in I$, $x \neq y$, und $t \in (0, 1)$ Ungleichung (6.3) sogar mit $>$ erfüllt ist, nennt man die Funktion f *streng konkav*.

6.2.21 Satz (Jensensche Ungleichung für konkave Funktionen). *Sei $(\Omega, \mathcal{A}, \mu)$ ein Maßraum und μ ein Wahrscheinlichkeitsmaß, d.h. $\mu(\Omega) = 1$. Außerdem sei $I \subseteq \mathbb{R}$ ein Intervall und die Funktion $f: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ integrierbar mit Werten in I . Weiters sei $\phi: I \rightarrow \mathbb{R}$ eine konkave Funktion. Dann gilt*

$$\phi\left(\int_{\Omega} f d\mu\right) \geq \int_{\Omega} (\phi \circ f) d\mu \quad \in (-\infty, \infty]. \quad (6.4)$$

Beweis. Da $\phi: I \rightarrow \mathbb{R}$ eine konkave Funktion ist, gilt

$$\phi((1-\lambda)x + \lambda y) \geq (1-\lambda)\phi(x) + \lambda\phi(y), \quad x, y \in I, \lambda \in [0, 1].$$

Seien $u, v, w \in I$ und $u < v < w$. Dann ist $v = tu + (1-t)w$ für ein $t \in (0, 1)$, $t = \frac{w-v}{w-u}$ und $(1-t) = \frac{v-u}{w-u}$ und man erhält

$$\begin{aligned} \phi(v) &\geq \frac{w-v}{w-u}\phi(u) + \frac{v-u}{w-u}\phi(w) \quad \Leftrightarrow \\ \phi(v)(w-u) &\geq (w-v)\phi(u) + (v-u)\phi(w). \end{aligned}$$

Da $w-u = (w-v) - (u-v)$ ergibt sich daraus nach Umformung

$$\frac{\phi(v) - \phi(u)}{v-u} \geq \frac{\phi(w) - \phi(v)}{w-v}. \quad (6.5)$$

Nun ist zu zeigen, dass $\int_{\Omega} f d\mu \in I$ gilt. Falls $f(\omega) < \alpha$, $\alpha \in I$, für alle $\omega \in \Omega$, so muss $\int_{\Omega} f d\mu \leq \alpha$ und sogar $\int_{\Omega} f d\mu < \alpha$ gelten. Denn wenn $\int_{\Omega} f d\mu = \alpha$ eintritt, müsste wegen der Linearität des Integrals auch $\int_{\Omega} (f - \alpha) d\mu = 0$ für die strikt positive Funktion $\alpha - f$ erfüllt sein. Also würde $\alpha - f(\omega) = 0$ für alle $\omega \in \Omega$ fast sicher gelten, was einen Widerspruch zur Voraussetzung $f(\omega) < \alpha$ für alle $\omega \in \Omega$ darstellt. Analog folgt aus $\alpha < f(\omega)$ für alle $\omega \in \Omega$ auch $\alpha < \int_{\Omega} f d\mu$ für alle $\omega \in \Omega$. Daraus resultiert also, dass $v := \int_{\Omega} f d\mu \in I$. Man setzt nun

$$s := \sup_{w \in I \cap (v, \infty)} \frac{\phi(w) - \phi(v)}{w-v}.$$

Da ϕ eine konkave Funktion ist, folgt aus Ungleichung (6.5), dass $s \leq \frac{\phi(v) - \phi(u)}{v-u}$ für alle $u \in I \cap (-\infty, v)$ gilt. Wegen $v-u > 0$ und $u-v < 0$ ist dies äquivalent zu

$$\begin{aligned} s &\leq \frac{\phi(u) - \phi(v)}{u-v} \quad \text{für alle } u \in I \cap (-\infty, v) \Leftrightarrow \\ \phi(v) - \phi(u) + s(u-v) &\geq 0 \quad \text{für alle } u \in I \cap (-\infty, v). \end{aligned}$$

Außerdem folgt nach Definition, dass $s \geq \frac{\phi(w) - \phi(v)}{w-v}$ für alle $w \in I \cap (v, \infty)$ erfüllt ist, also

$$\phi(v) - \phi(w) + s(w-v) \geq 0 \quad \text{für alle } w \in I \cap (v, \infty),$$

gilt. Insgesamt ergibt sich für $z \in I \setminus \{v\}$, dass $0 \leq \phi(v) - \phi(z) + (z - v)s$, wobei diese Ungleichung auch für $z = v$ erfüllt ist. Wegen $f(\Omega) \subset I$ gilt insbesondere $0 \leq \phi(v) - \phi(f(x)) + (f(x) - v)s$ für $x \in \Omega$. Da aus Ungleichung (6.5) die Stetigkeit von ϕ folgt und $\phi \circ f$ daher $\mathcal{A}\text{-}\mathfrak{B}(\mathbb{R})$ -messbar ist, kann man die Funktion auf der linken Seite der Ungleichung nach x integrieren und erhält

$$0 \leq \int_{\Omega} (\phi(v) - \phi(f(x)) + (f(x) - v)s) d\mu \in [0, \infty].$$

Ist dieses Integral kleiner Unendlich, so folgt aus

$$\int_{\Omega} ((f(x) - v)s + \phi(v)) d\mu = vs - vs + \phi(v) = \phi\left(\int_{\Omega} f d\mu\right) \in \mathbb{R}$$

die Integrierbarkeit von $(f(x) - v)s + \phi(v)$ und damit, dass auch $\phi \circ f$ integrierbar ist. Da die Bildung des Integrals linear ist, gilt die Jensensche Ungleichung. Ist das vorher betrachtete Integral allerdings nicht endlich, so kann wegen der Linearität der Integralbildung die Funktion $\phi \circ f$ nicht integrierbar sein, wobei aber $\int_{\Omega} (\phi \circ f) d\mu = -\infty$ gilt, woraus auch in diesem Fall die Gültigkeit der Jensenschen Ungleichung folgt. \square

6.2.22 Korollar. *Da für eine konkave Funktion f die Funktion $-f$ konvex ist, gilt die Jensensche Ungleichung für konvexe Funktionen mit \leq . Für streng konkave bzw. streng konvexe Funktionen gilt die Jensensche Ungleichung mit $>$ bzw. $<$, falls f fast sicher, also mit Wahrscheinlichkeit 1, nicht konstant ist.*

6.2.23 Korollar. *Als Spezialfall der Jensenschen Ungleichung erhält man für endliches $\Omega = \{x_1, x_2, \dots, x_n\}$ mit dem Wahrscheinlichkeitsmaß μ auf Ω mit $\mu(x_k) = \lambda_k \in \mathbb{R}_0^+$, $k = 1, 2, \dots, n$, und $\sum_{i=1}^n \lambda_k = 1$, dass*

$$\phi\left(\sum_{i=1}^n \lambda_i x_i\right) \geq \sum_{i=1}^n \lambda_i \phi(x_i)$$

gilt. Ist ϕ sogar streng konkav und $\lambda_1, \dots, \lambda_n \in \mathbb{R}^+$, dann liegt in diesem Fall Gleichheit genau dann vor, wenn $x_1 = x_2 = \dots = x_n$ gilt.

6.2.24 Satz (Mittelungleichung). *Seien $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n \in \mathbb{R}^+$, $n \in \mathbb{N}$, und $\sum_{i=1}^n \lambda_i = 1$, dann gilt für beliebige $x_1, \dots, x_n \in \mathbb{R}^+$*

$$\prod_{i=1}^n x_i^{\lambda_i} \leq \sum_{i=1}^n \lambda_i x_i.$$

Gilt insbesondere $\lambda_1 = \lambda_2 = \dots = \lambda_n = \frac{1}{n}$, dann ist

$$\left(\prod_{i=1}^n x_i\right)^{\frac{1}{n}} \leq \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n x_i,$$

erfüllt. Gleichheit gilt genau dann, wenn $x_1 = x_2 = \dots = x_n$ erfüllt ist.

Beweis. Der Logarithmus ist eine streng konkave Funktion auf \mathbb{R}^+ , da $(\ln(x))'' = -\frac{1}{x^2} < 0$ für $x \in \mathbb{R}^+$ erfüllt ist. Daher gilt nach der Jensenschen Ungleichung, Korollar 6.2.23,

$$\ln\left(\sum_{i=1}^n \lambda_i x_i\right) \geq \sum_{i=1}^n \lambda_i \ln(x_i),$$

wobei Gleichheit nur dann gilt, wenn $x_1 = x_2 = \dots = x_n$ gilt. Somit gilt

$$\ln\left(\prod_{i=1}^n x_i^{\lambda_i}\right) = \sum_{i=1}^n \lambda_i \ln(x_i) \leq \ln\left(\sum_{i=1}^n \lambda_i x_i\right),$$

wobei Gleichheit nur dann gilt, wenn $x_1 = x_2 = \dots = x_n$ gilt. Anwendung der Exponentialfunktion ergibt die Behauptung, und die Aussage für $\lambda_1 = \lambda_2 = \dots = \lambda_n = \frac{1}{n}$ erhält man durch Einsetzen. \square

Mit Hilfe dieser Definitionen und Resultate ist es nun möglich, das Verhalten des Populationswachstums, welches durch Gleichung (6.1) modelliert ist, zu analysieren - dies geschieht im nächsten Abschnitt.

6.3 Modellanalyse

Man kehrt nun wieder zur am Beginn betrachteten Modellgleichung (6.1) zurück. Aus $X_{k+1} = (1 + R_k)X_k$, $k \in \mathbb{N}_0$, folgt

$$X_k = \left(\prod_{i=0}^{k-1} (1 + R_i)\right) X_0, \quad k \in \mathbb{N}_0, X_0 \in \mathbb{N}. \quad (6.6)$$

Da die Wachstumsraten R_k als unabhängig und identisch verteilt wie R angenommen wurden, sind also auch $\ln(1 + R_k)$ mit $k = 0, 1, \dots$ unabhängig und identisch verteilt wie $\ln(1 + R)$. Logarithmiert man nun (6.6), erhält man

$$\begin{aligned} \ln(X_k) &= \ln(X_0) + \sum_{i=0}^{k-1} \ln(1 + R_i) \quad \Rightarrow \\ \frac{1}{k} \sum_{i=0}^{k-1} \ln(1 + R_i) &= \frac{1}{k} \ln\left(\frac{X_k}{X_0}\right), \quad k \in \mathbb{N}_0, X_0 \in \mathbb{N}. \end{aligned} \quad (6.7)$$

Im Folgenden gelte als weitere Voraussetzung stets $\mathbb{V}(\ln(1 + R)) > 0$. Damit sind die Voraussetzungen des Zentralen Grenzwertsatz 6.2.19 erfüllt, und es gilt

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \mathbb{P}\left(\frac{\frac{1}{k} \sum_{i=0}^{k-1} \ln(1 + R_i) - \mathbb{E}(\ln(1 + R))}{\sqrt{\frac{\mathbb{V}(\ln(1 + R))}{k}}} \leq a\right) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^a e^{-\frac{x^2}{2}} dx, \quad a \in \mathbb{R}. \quad (6.8)$$

Durch Äquivalenzumformungen erhält man mit Hilfe von Gleichung (6.7)

$$\begin{aligned} \mathbb{P}\left(\left(\frac{1}{k}\sum_{i=0}^{k-1}\ln(1+R_i) - \mathbb{E}(\ln(1+R))\right)\left(\sqrt{\frac{\mathbb{V}(\ln(1+R))}{k}}\right)^{-1} \leq a\right) &= \\ &= \mathbb{P}\left(X_k \leq \underbrace{X_0 e^{\sqrt{k}(\sqrt{k}\mathbb{E}(\ln(1+R)) + a\sqrt{\mathbb{V}(\ln(1+R))})}}_{=: A(k,a)}\right). \end{aligned} \quad (6.9)$$

Es gilt also nach Gleichung (6.8) und (6.9)

$$\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbb{P}(X_k \leq A(k, a)) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^a e^{-\frac{x^2}{2}} dx, \quad a \in \mathbb{R}. \quad (6.10)$$

Außerdem folgt aus der Darstellung von $A(k, a)$, dass für alle $a \in \mathbb{R}$ gilt

$$\lim_{k \rightarrow \infty} A(k, a) = \begin{cases} \infty & \text{falls } \mathbb{E}(\ln(1+R)) > 0, \\ 0 & \text{falls } \mathbb{E}(\ln(1+R)) < 0. \end{cases}$$

Mit Hilfe der bisherigen Resultate lässt sich nun folgender Satz formulieren und beweisen, welcher Aufschluss über das Wachstumsverhalten der betrachteten Population für $k \rightarrow \infty$ gibt.

6.3.1 Satz. *Seien die Zufallsvariablen R_k , $k \in \mathbb{N}_0$, unabhängig und identisch verteilt wie R mit Werten in \mathbb{R}_0^+ und $X_{k+1} := (1+R_k)X_k$, $k \in \mathbb{N}_0$. Weiters gelte $\mathbb{V}(\ln(1+R)) > 0$ und $b \in \mathbb{R}^+$, dann gilt:*

1. $\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbb{P}(X_k > b) = 1$, wenn $\mathbb{E}(\ln(1+R)) > 0$,
2. $\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbb{P}(X_k < b) = 1$, wenn $\mathbb{E}(\ln(1+R)) < 0$.

Beweis.

1. Sei $\epsilon > 0$ beliebig. Da $\frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-\frac{x^2}{2}} dx = 1$ stets erfüllt ist, existiert ein $c \in \mathbb{R}$, sodass $\frac{1}{2\pi} \int_c^{\infty} e^{-\frac{x^2}{2}} dx > 1 - \frac{\epsilon}{2}$ gilt.
Nach Gleichung (6.10) existiert ein $N_1 \in \mathbb{N}$, sodass für alle $k \geq N_1$ gilt

$$\mathbb{P}(X_k \leq A(k, c)) \leq \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^c e^{-\frac{x^2}{2}} dx + \frac{\epsilon}{2},$$

und deshalb erhält man durch Bildung der Gegenwahrscheinlichkeit, dass für alle $k \geq N_1$ gilt

$$1 - \mathbb{P}(X_k \leq A(k, c)) = \mathbb{P}(X_k > A(k, c)) \geq \frac{1}{2\pi} \int_c^{\infty} e^{-\frac{x^2}{2}} dx - \frac{\epsilon}{2}.$$

Außerdem ist $\mathbb{E}(\ln(1 + R)) > 0$ vorausgesetzt, daher folgt $\lim_{k \rightarrow \infty} A(k, c) = \infty$. Es gibt also ein $N_2 \in \mathbb{N}$, sodass für alle $k \in \mathbb{N}$ mit $k \geq N_2$ gilt, dass $A(k, c) > b$. Das heißt, dass $\{\omega \in \Omega: X_k(\omega) > b\} \supseteq \{\omega \in \Omega: X_k(\omega) > A(k, c)\}$ für $k \geq N_2$ gilt und daraus folgt, dass $\mathbb{P}(X_k > b) \geq \mathbb{P}(X_k > A(k, c))$ für $k \geq N_2$ erfüllt ist. Man erhält für $k \geq \max\{N_1, N_2\}$

$$\mathbb{P}(X_k > b) \geq \mathbb{P}(X_k > A(k, c)) \geq \underbrace{\frac{1}{2\pi} \int_c^\infty e^{-\frac{x^2}{2}} dx}_{> 1 - \frac{\epsilon}{2}} - \frac{\epsilon}{2} > 1 - \epsilon.$$

Man hat damit gezeigt, dass für alle $\epsilon \in \mathbb{R}^+$ ein $N \in \mathbb{N}$ existiert, sodass für alle $k \geq N$

$$\mathbb{P}(X_k > b) > 1 - \epsilon$$

gilt. Also ist $\lim_{k \rightarrow \infty} \mathbb{P}(X_k > b) = 1$ erfüllt und damit ist der Beweis vollständig.

2. Der Beweis des zweiten Teils erfolgt analog. □

Im deterministischen Modell resultierte, dass die Bevölkerung für $\rho > 0$ unbegrenzt wächst und für $\rho < 0$ ausstirbt. Man hätte vielleicht ein analoges Resultat für das stochastische Modell erwartet, also dass für $\mathbb{E}(R) > 0$ unbegrenztes Wachstum auftritt und für $\mathbb{E}(R) < 0$ ein Aussterben der Population erfolgt. Satz 6.3.1 besagt jedoch, dass nicht der Erwartungswert von R entscheidend ist für das Wachstumsverhalten der Population, sondern $\mathbb{E}(\ln(1 + R))$. Die Population wächst nämlich mit Wahrscheinlichkeit 1 über alle Grenzen, wenn $\mathbb{E}(\ln(1 + R)) > 0$ gilt und stirbt mit Wahrscheinlichkeit 1 aus, falls $\mathbb{E}(\ln(1 + R)) < 0$ erfüllt ist.

Da die Bildung des Erwartungswerts linear ist, gilt zwar

$$\mathbb{E}(R) > 0 \Leftrightarrow \mathbb{E}(1 + R) > 1 \Leftrightarrow \ln(\mathbb{E}(1 + R)) > 0,$$

man kann allerdings nicht schließen, dass dieses Resultat auch für $\mathbb{E}(\ln(1 + R))$ gilt, wie im folgenden Lemma ausgeführt wird.

6.3.2 Lemma. *Sei $R: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ eine integrierbare Zufallsvariable und R fast sicher nicht konstant und größer Null, dann folgt, dass $\ln(\mathbb{E}(R)) > \mathbb{E}(\ln(R))$.*

Beweis. Der natürliche Logarithmus ist auf dem Intervall $(0, \infty)$ eine streng konkave Funktion. Außerdem ist der Erwartungswert der \mathbb{P} -integrierbaren Zufallsvariable R definiert als $\mathbb{E}(R) = \int_{\Omega} X d\mathbb{P}$, und es gilt, dass $\mathbb{E}(X) > 0$, da das Integral von positiven Funktionen über Mengen mit positiven Maß stets positiv ist. Damit sind die Voraussetzungen der Jensensche Ungleichung im strengen Sinn erfüllt, und es gilt nach Satz 6.2.21 und Korollar 6.2.22, dass $\ln(\mathbb{E}(R)) > \mathbb{E}(\ln(R))$ gilt. □

Damit ist gezeigt, dass man im Fall einer stochastischen Wachstumsrate tatsächlich nur aus $\mathbb{E}(\ln(1 + R))$ folgern kann, ob die Population ausstirbt oder unbeschränkt wächst,

und keine Aussage über das Wachstumsverhalten aufgrund des Erwartungswertes von R getroffen werden kann.

Dieses Resultat kann mit folgendem Beispiel verdeutlicht werden. Man nimmt an, dass R die Werte a_1, \dots, a_n mit Wahrscheinlichkeit $\frac{1}{n}$ annimmt, weiters gelte nicht $a_1 = \dots = a_n$. Dann ergibt sich für den Erwartungswert

$$\begin{aligned}\mathbb{E}(\ln(1 + R)) &= \sum_{i=1}^n \frac{1}{n} \ln(1 + a_i) = \frac{1}{n} \ln\left(\prod_{i=1}^n (1 + a_i)\right) = \\ &= \ln\left(\prod_{i=1}^n (1 + a_i)\right)^{\frac{1}{n}} = \ln(\text{GM}(1 + a_1, \dots, 1 + a_n)),\end{aligned}$$

und für den Logarithmus des Erwartungswertes

$$\ln(\mathbb{E}(1 + R)) = \ln\left(\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (1 + a_i)\right) = \ln(\text{AM}(1 + a_1, \dots, 1 + a_n)),$$

wobei AM für das arithmetische Mittel und GM für das geometrische Mittel steht. Nach der Mittelungleichung aus Satz 6.2.24 gilt $\text{GM} < \text{AM}$ und damit, dass $\ln(\text{GM}) < \ln(\text{AM})$ erfüllt ist. Für die Erwartungswerte ergibt sich somit $\mathbb{E}(\ln(1 + R)) < \ln(\mathbb{E}(1 + R))$, wie eben in Lemma 6.3.2 gezeigt wurde.

Kapitel 7

Der Geburten- und Todesprozess

In diesem Abschnitt soll das Wachstum der betrachteten Population als stochastischer Prozess, vgl. Definition 7.1.1, aufgefasst werden - wie es vor allem in kleinen Populationen notwendig ist. In Populationen, welche zum Beispiel durch Zellteilung wachsen, kann nicht mit Bestimmtheit, sondern nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit vorhergesagt werden, ob sich eine Zelle während der nächsten Zeiteinheit teilt oder nicht; damit sind Geburten und Todesfälle wieder *Zufallsereignisse*.

Vor der Betrachtung der konkreten Modelle folgt eine allgemeine Betrachtung und Klassifikation von stochastischen Prozessen, zu denen die folgenden Modelle zu zählen sind.

7.1 Stochastische Prozesse und erzeugende Funktionen

7.1.1 Definition. Unter einem *reellwertigen stochastischen Prozess* versteht man eine Familie $(X_t)_{t \in I}$ von reellwertigen Zufallsvariablen $X_t : \Omega \rightarrow Z \subseteq \mathbb{R}$, $t \in I$, die auf demselben Wahrscheinlichkeitsraum $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ definiert sind, dabei ist I eine beliebige nicht leere Indexmenge. Die Menge Z wird *Wertemenge* oder *Zustandsraum* der Zufallsvariablen X_t bzw. des stochastischen Prozesses genannt.

7.1.2 Bemerkung. Das Tripel $(\Omega, \mathcal{A}, \mathbb{P})$ bezeichnet stets einen Wahrscheinlichkeitsraum, d.h. Ω ist eine nichtleere Menge, $\mathcal{A} \subseteq \mathfrak{P}(\Omega)$ ist eine σ -Algebra auf Ω und \mathbb{P} ein Wahrscheinlichkeitsmaß auf (Ω, \mathcal{A}) .

Die erste grobe Einteilung von stochastischen Prozessen ergibt sich über die Eigenschaften der zugehörigen Werte- und Indexmenge:

- Man spricht von *zeitlich diskreten* stochastischen Prozessen, wenn die Indexmenge I abzählbar ist, ansonsten spricht man von *zeitlich stetigen* stochastischen Prozessen.

- Man spricht von *wertediskreten* stochastischen Prozessen, wenn die Wertemenge Z abzählbar ist.

Eine wichtige Gruppe von stochastischen Prozessen ist durch ihre Gedächtnislosigkeit charakterisiert; die künftige Entwicklung des Prozesses hängt nur vom momentanen Zustand ab, allerdings nicht von der Vergangenheit, wie auch in [Bei97; BGZ78] ausgeführt wird.

7.1.3 Definition. Ein wertediskreter stochastischer Prozess $(X_t)_{t \in I}$ mit endlichem oder abzählbarem Zustandsraum $Z \subseteq \mathbb{R}$ heißt *diskreter Markovprozess*, wenn für jede beliebige wachsende Folge von Werten $t_0 < t_1 < \dots < t_n < t_{n+1}$, $n \in \mathbb{N}$, aus der Menge $I \subseteq \mathbb{R}$ und für beliebige Zustände $i_0, i_1, \dots, i_n, i_{n+1} \in Z$, $n \in \mathbb{N}$, gilt:

$$\begin{aligned} \mathbb{P}(X_{t_{n+1}} = i_{n+1} | X_{t_n} = i_n, X_{t_{n-1}} = i_{n-1}, \dots, X_{t_0} = i_0) = \\ = \mathbb{P}(X_{t_{n+1}} = i_{n+1} | X_{t_n} = i_n). \end{aligned}$$

7.1.4 Bemerkung. Mit anderen Worten ist ein Markovprozess durch seine Gedächtnislosigkeit ausgezeichnet, die Wahrscheinlichkeit eines Zustandes zum Zeitpunkt t_{n+1} , $n \in \mathbb{N}$, ist lediglich vom Zustand des Prozesses im Zeitpunkt t_n abhängig und nicht von den Zuständen davor. Diese Eigenschaft der Gedächtnislosigkeit wird auch *Markoveigenschaft* genannt.

Im Folgenden sei der Zustandsraum Z stets als abzählbar vorausgesetzt.

7.1.5 Definition. Die bedingten Wahrscheinlichkeiten $p_{ij}(s, t) = \mathbb{P}(X_t = j | X_s = i)$ mit $s < t$, $s, t \in I$, und $i, j \in Z$ heißen *Übergangswahrscheinlichkeiten* des diskreten Markovprozesses.

7.1.6 Definition. Die Wahrscheinlichkeit, dass sich ein Markovprozess $(X_t)_{t \in I}$ zum Zeitpunkt $t \in I$ im Zustand $i \in Z$ befindet, wird die *absolute Zustandswahrscheinlichkeit* genannt, und man schreibt $p_i(t) = \mathbb{P}(X_t = i)$.

7.1.7 Bemerkung. Für die Übergangswahrscheinlichkeiten eines Markovprozesses gilt stets $\sum_{j \in Z} p_{ij}(s, t) = 1$.

7.1.8 Satz. Sei $(X_t)_{t \in I}$ ein Markovprozess mit $I \subseteq \mathbb{R}$ und p_{ij} , $i, j \in Z$, dessen Übergangswahrscheinlichkeiten. Dann gilt für $s, t, u \in I$

$$0 \leq p_{ij}(s, t) \leq 1, \quad i, j \in Z \tag{7.1}$$

$$p_{ij}(s, t) = \sum_{k \in Z} p_{ik}(s, u) p_{kj}(u, t) \quad \text{für} \tag{7.2}$$

$$s \leq u \leq t \text{ und } i, j \in Z \text{ mit } p_i(s) > 0.$$

Beweis. Die Eigenschaft (7.1) ist trivial. Die zweite Gleichung (7.2) ist für $u = t$ bzw. $u = s$ offensichtlich erfüllt. O.B.d.A sei nun $s < u < t$, dann wird (7.2) mit Hilfe der Formel der totalen Wahrscheinlichkeit, des Multiplikationssatzes und unter Ausnutzung der Markoveigenschaft bewiesen:

$$p_{ij}(s, t) = \mathbb{P}(X_t = j | X_s = i) = \frac{\mathbb{P}(X_t = j, X_s = i)}{\mathbb{P}(X_s = i)} =$$

$$\begin{aligned}
 &= \sum_{k \in Z} \frac{\mathbb{P}(X_t = j, X_s = i | X_u = k)}{\mathbb{P}(X_s = i)} \mathbb{P}(X_u = k) = \\
 &= \sum_{k \in Z} \frac{\mathbb{P}(X_t = j, X_s = i, X_u = k)}{\mathbb{P}(X_s = i)} = \\
 &= \sum_{\substack{k \in Z \\ p_{ik}(s,u) \neq 0}} \frac{\mathbb{P}(X_t = j, X_u = k, X_s = i)}{\mathbb{P}(X_s = i)} \frac{\mathbb{P}(X_u = k, X_s = i)}{\mathbb{P}(X_u = k, X_s = i)} = \\
 &= \sum_{k \in Z} \mathbb{P}(X_t = j | X_u = k, X_s = i) \mathbb{P}(X_u = k | X_s = i) = \\
 &= \sum_{k \in Z} \mathbb{P}(X_u = k | X_s = i) \mathbb{P}(X_t = j | X_u = k) = \\
 &= \sum_{k \in Z} p_{ik}(s, u) p_{kj}(u, t)
 \end{aligned}$$

□

7.1.9 Bemerkung. Die Gleichung (7.2) wird die *Gleichung von Chapman–Kolmogorov* genannt.

7.1.10 Definition. Ein diskreter Markovprozess wird *homogen* genannt, wenn die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{ij}(t_1, t_2)$ für beliebige $i, j \in Z$ und $t_1, t_2 \in I$ nur von der Differenz $t = t_2 - t_1$ abhängig sind, also $p_{ij}(t_1, t_2) = p_{ij}(0, t)$ gilt. Da in diesem Fall die Übergangswahrscheinlichkeiten nur von einer Variablen abhängen, schreibt man kurz $p_{ij}(t_1, t_2) = p_{ij}(t)$.

7.1.11 Korollar. Sei $(X_t)_{t \in I}$ ein homogener Markovprozess mit $I \subseteq \mathbb{R}$ und p_{ij} , $i, j \in Z$, dessen Übergangswahrscheinlichkeiten. Dann gilt für $s, t, u \in I$

$$p_{ij}(t + u) = \sum_{k \in Z} p_{ik}(t) p_{kj}(u) \quad \text{für } t < u \text{ und } i, j \in Z \text{ mit } p_i(0) > 0.$$

Beweis. Nach (7.2) und wegen der Homogenität gilt

$$p_{ij}(t + u) = p_{ij}(0, t + u) = p_{ik}(0, t) p_{kj}(t, t + u) = p_{ik}(0, t) p_{kj}(0, u) = p_{ik}(t) p_{kj}(u).$$

□

7.1.12 Definition. Für einen Markovprozess $(X_t)_{t \in I}$ bezeichnet man für $i \in Z$ die absolute Zustandswahrscheinlichkeit $p_i(0) = \mathbb{P}(X_0 = i)$ als *Anfangsverteilung*.

Demnach ist $\{p_i(t), i \in Z\}$ die eindimensionale Verteilung des homogenen Markovprozesses zum Zeitpunkt $t \in I$. Wegen der Formel der totalen Wahrscheinlichkeit besteht zwischen einer Anfangsverteilung und der zugehörigen Verteilung zum Zeitpunkt $t \in I$ der Zusammenhang

$$p_j(t) = \sum_{i \in Z} p_i(0) p_{ij}(t) \quad \text{für } j \in Z, t \in I. \quad (7.3)$$

Ein wichtiges Hilfsmittel zur Analyse von homogenen Markovprozessen sind die *Gleichungen von Kolmogorov*. Bei diesen handelt es sich um Differentialgleichungssysteme für die Übergangswahrscheinlichkeiten und die absoluten Zustandswahrscheinlichkeiten in Abhängigkeit von den Übergangsraten. Für die Bestimmung der Gleichungen von Kolmogorov müssen zunächst folgende Grenzwerte eingeführt werden:

$$q_i := \lim_{h \rightarrow 0} \frac{1 - p_{ii}(h)}{h}, \quad i \in Z \text{ und} \quad (7.4)$$

$$q_{ij} := \lim_{h \rightarrow 0} \frac{p_{ij}(h)}{h}, \quad i, j \in Z, \quad i \neq j. \quad (7.5)$$

Für einen Existenzbeweis der Grenzwerte q_i und q_{ij} , $i, j \in Z$, sei an dieser Stelle auf [KT81] verwiesen.

Weiters ist zu erwähnen, dass die Beziehungen (7.4) und (7.5) äquivalent sind zu

$$p_{ii}(h) = 1 - q_i h + o(h), \quad i \in Z, \text{ bzw.} \quad (7.6)$$

$$p_{ij}(h) = q_{ij} h + o(h), \quad i, j \in Z, \quad i \neq j, \quad h \in \mathbb{R}_0^+. \quad (7.7)$$

Dabei ist der Parameter q_i , $i \in Z$, die *unbedingte Übergangsrate* des Markovprozesses, also die Rate, mit welcher der Prozess ausgehend vom Zustand i in einen beliebigen anderen Zustand übergeht, und $o(h)$ ¹ bezeichnet das Landau-Symbol „Klein o “ von h .

Mit q_{ij} , $i, j \in Z$, wird die *bedingte Übergangsrate* bezeichnet, welche die Rate beschreibt mit der der Prozess ausgehend vom Zustand i in den Zustand j übergeht. Dabei gilt der Zusammenhang $\sum_{\substack{j \in Z \\ j \neq i}} q_{ij} = q_i$ für alle $i \in Z$.

Für die Herleitung der Kolmogorovschen Gleichungen benutzt man die Gleichung von Chapman–Kolmogorov

$$p_{ij}(t+h) = \sum_{k \in Z} p_{ik}(h)p_{kj}(t), \quad t, h \in \mathbb{R}_0^+, \quad i, j \in Z.$$

Man betrachtet für

$$\frac{p_{ij}(t+h) - p_{ij}(t)}{h} = \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq i}} \frac{p_{ik}(h)}{h} p_{kj}(t) - \frac{1 - p_{ii}(h)}{h} p_{ij}(t), \quad t, h \in \mathbb{R}_0^+, \quad i, j \in Z,$$

den Grenzübergang $h \rightarrow 0$ und erhält

$$p'_{ij}(t) = \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq i}} q_{ik} p_{kj}(t) - q_i p_{ij}(t) \quad \text{für } t \in \mathbb{R}_0^+, \quad i, j \in Z. \quad (7.8)$$

Diese Gleichung wird die *Kolmogorovsche Rückwärtsgleichung* genannt.

¹Sei $\Omega \subseteq \mathbb{R}$, $f: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$ und $g: \Omega \rightarrow \mathbb{R}$. Existiert für jedes $\epsilon > 0$ ein $N_\epsilon \in \mathbb{R}$, sodass

$$|f(x)| \leq \epsilon |g(x)| \quad \text{für alle } x > N_\epsilon,$$

gilt, dann schreibt man $f(x) = o(g(x))$ für $x \rightarrow \infty$, wobei $o(g(x))$ ein sogenanntes *Landau-Symbol* ist und mit „Klein o “ bezeichnet wird.

Die *Kolmogorovsche Vorwärtsgleichung* ergibt sich analog aus

$$p_{ij}(t+h) = \sum_{k \in Z} p_{ik}(t)p_{kj}(h), \quad t, h \in \mathbb{R}_0^+, i, j \in Z,$$

als

$$p'_{ij}(t) = \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq j}} p_{ik}(t)q_{kj} - q_j p_{ij}(t) \quad \text{für } t \in \mathbb{R}_0^+, i, j \in Z. \quad (7.9)$$

Weiters von Interesse ist ein Differentialgleichungssystem für die absoluten Zustandswahrscheinlichkeiten des Markovprozesses. Dazu muss eine Anfangsverteilung $\{p_i(0); i \in Z\}$, vorgegeben sein. Durch Multiplikation der Kolmogorovschen Vorwärtsgleichung (7.9) mit $p_i(0)$ und Summation über alle $i \in Z$ ergibt sich für $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $i, j \in Z$

$$\begin{aligned} \sum_{i \in Z} p_i(0)p'_{ij}(t) &= \sum_{i \in Z} p_i(0) \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq j}} p_{ik}(t)q_{kj} - \sum_{i \in Z} p_i(0)q_j p_{ij}(t) = \\ &= \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq j}} q_{kj} \sum_{i \in Z} p_i(0)p_{ik}(t) - q_j \sum_{i \in Z} p_i(0)p_{ij}(t). \end{aligned}$$

Damit erhält man das gewünschte Differentialgleichungssystem wegen Gleichung (7.3)

$$p'_j(t) = \sum_{\substack{k \in Z \\ k \neq j}} q_{kj}p_k(t) - q_j p_j(t) \quad \text{für } t \in \mathbb{R}_0^+ \quad \text{und } j \in Z. \quad (7.10)$$

Ein wichtiges Hilfsmittel zur Lösung des so erhaltenen Differentialgleichungssystems liegt in der sogenannten *z-Transformierten* oder *erzeugenden Funktion*.

7.1.13 Definition. Man nennt die Reihe

$$G(z) = \sum_{i=0}^{\infty} p_i z^i, \quad |z| \leq 1, \quad (7.11)$$

die *erzeugende Funktion* der diskreten Zufallsvariable X , die die Wertemenge $Z = \mathbb{N}_0$ und die Wahrscheinlichkeitsverteilung $\{p_i = \mathbb{P}(X = i); i = 0, 1, 2, \dots\}$ besitzt.

Die *erzeugende Funktion* ist also ein Potenzreihe in z mit den Wahrscheinlichkeiten p_i als Koeffizienten und damit nichts weiter als der Erwartungswert von z^X . Da $p_i = \mathbb{P}(X = i)$ für alle $i \in Z$ gilt, folgt, dass $p_i \geq 0$ und $\sum_{i=0}^{\infty} p_i = 1$ gelten muss. Damit konvergiert die Potenzreihe (7.11)

$$|G(z)| \leq \sum_{i=0}^{\infty} p_i |z|^i \leq \sum_{i=0}^{\infty} p_i = 1 \quad \text{für alle } |z| \leq 1, \quad (7.12)$$

auf Grund des Vergleichskriteriums für unendliche Reihen absolut, und besitzt daher einen Konvergenzradius ≥ 1 . Daher ist $G(z)$ für $|z| < 1$ gliedweise differenzierbar², mit

$$G'(z) = \sum_{i=1}^{\infty} ip_i z^{i-1}, \quad |z| < 1. \quad (7.13)$$

Falls G einen Konvergenzradius von 1 besitzt, ist G an $z = 1$ nicht differenzierbar, da die Reihe für $|z| > 1$ nicht definiert ist. Nach dem Wurzelkriterium ist $\sum_{i=1}^{\infty} ip_i$ absolut konvergent und daher gilt nach dem Abelschen Grenzwertsatz

$$\lim_{t \rightarrow 1^-} G'(t) = \lim_{t \rightarrow 1^-} \sum_{i=1}^{\infty} ip_i t^{i-1} = \sum_{i=1}^{\infty} ip_i = \mathbb{E}(X). \quad (7.14)$$

Falls $G'(z)$ an der Stelle 1 existiert und stetig ist, so gilt $G'(1) = \mathbb{E}(X)$.

Im Fall, dass $G(z)$ einen Konvergenzradius > 1 besitzt, existiert die Ableitung von G an der Stelle 1 und es gilt wieder $G'(1) = \mathbb{E}(X)$. Da dieselbe Argumentation auch für höhere Ableitungen von G anwendbar ist, lässt sich auch die Varianz mit Hilfe der erzeugenden Funktion darstellen, man erhält, falls G einen Konvergenzradius von 1 besitzt,

$$\lim_{t \rightarrow 1^-} G''(t) = \lim_{t \rightarrow 1^-} \sum_{i=1}^{\infty} i(i-1)p_i t^{i-2} = \sum_{i=1}^{\infty} i(i-1)p_i.$$

Die Varianz kann mit Hilfe des Verschiebungssatzes dargestellt werden als

$$\begin{aligned} \mathbb{V}(X) &= \mathbb{E}((X - \mathbb{E}(X))^2) = \\ &= \mathbb{E}(X^2) - \mathbb{E}(X)^2 = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i^2 p_i - \mathbb{E}(X)^2 = \\ &= \sum_{i=1}^{\infty} i(i-1)p_i + \mathbb{E}(X) - \mathbb{E}(X)^2. \end{aligned}$$

Also erhält man für die Darstellung der Varianz mittels der erzeugenden Funktion

$$\mathbb{V}(X) = \lim_{t \rightarrow 1^-} G''(t) + \mathbb{E}(X) - \mathbb{E}(X)^2. \quad (7.15)$$

Wenn G einen Konvergenzradius > 1 besitzt, so ist G an 1 auch zweimal differenzierbar und man erhält für die Varianz $\mathbb{V}(X) = G''(1) + \mathbb{E}(X) - \mathbb{E}(X)^2$.

Im Folgenden wird das Lösen einer *quasilinearen partiellen Differentialgleichung erster Ordnung*, also einer Gleichung der Gestalt

$$a(x, y, z) \frac{\partial z}{\partial x} + b(x, y, z) \frac{\partial z}{\partial y} = c(x, y, z), \quad (7.16)$$

²Jede Potenzreihe ist im Inneren ihres Konvergenzradius beliebig oft differenzierbar und man erhält ihre Ableitung durch gliedweises Differenzieren.

erforderlich, wobei a , b und c von den Variablen x , y und z abhängige Funktionen sind. Man nennt die Funktionen $z = f(x, y)$, welche die Gleichung erfüllen, *Lösungen* von (7.16). Nach [NT79] gilt für eine quasilineare partielle Differentialgleichung, dass unter gewissen Stetigkeitsvoraussetzungen an die Funktionen a , b und c zu jeder Kurve im Raum, mit gewissen Ausnahmefällen, genau eine Lösung $z = f(x, y)$ von (7.16) existiert, sodass die der Lösung entsprechende Fläche durch diese Kurve geht. Also besteht die *Anfangsbedingung* in diesem Fall durch die Vorgabe einer Kurve im Raum. Die Lösung dieses Anfangswertproblems kann mittels der *Charakteristikenmethode* gefunden werden. Dafür benötigt man als Anfangsbedingung eine Raumkurve in Parameterdarstellung $x = u(\tau)$, $y = v(\tau)$ und $z = w(\tau)$ mit Parameter τ . Man betrachtet

$$\frac{dx}{dt} = a(x, y, z), \quad \frac{dy}{dt} = b(x, y, z), \quad \frac{dz}{dt} = c(x, y, z), \quad (7.17)$$

wobei es sich um ein System von gewöhnlichen Differentialgleichungen handelt. Für dieses System sucht man zu festem τ eine Lösung, welche der Anfangsbedingung $x(0) = u(\tau)$, $y(0) = v(\tau)$ und $z(0) = w(\tau)$ genügt. Sei diese Lösung nun $x = x(t, \tau)$, $y = y(t, \tau)$ und $z = z(t, \tau)$, dann erhält man die gesuchte Lösung von (7.16), indem man aus den Gleichungen $x = x(t, \tau)$ und $y = y(t, \tau)$ nun t und τ durch x und y ausdrückt und diese Resultate in $z = z(t, \tau)$ einsetzt.

Die im nächsten Abschnitt vorkommenden quasilinearen partiellen Differentialgleichungen sind nach [NT79] mit der eben beschriebenen Methode eindeutig lösbar, wobei eine genaue Begründung den Rahmen dieser Arbeit sprengen würde.

Im Weiteren werden nun, folgend den Ausführungen in [NT79], Spezialfälle von diskreten Markovprozessen betrachtet. Erst wird der reine Geburtenprozess und der reine Todesprozess betrachtet, welche anschließend zum Modell des *einfachen Geburten- und Todesprozesses* - der stochastischen Version des Exponentialmodells - zusammengesetzt werden.

7.2 Der reine Todesprozess

Beim *reinen Todesprozess* wird davon ausgegangen, dass die betrachtete Population nicht wachsen kann, da nur Todesfälle und keine Geburten stattfinden. Man nimmt an, dass jedes zum Zeitpunkt $t \in \mathbb{R}_0^+$ lebende Individuum den Zeitpunkt $t + \Delta t$, $\Delta t \in \mathbb{R}_0^+$, mit der Wahrscheinlichkeit $\beta \Delta t + o(\Delta t)$, $\beta \in [0, 1]$, nicht erlebt, d.h. mit dieser Wahrscheinlichkeit im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ stirbt, außerdem werden die einzelnen Todesfälle als von einander unabhängige Ereignisse angenommen. Zum Vorkommen von reinen Todesprozessen in der Natur ist zu sagen, dass diese dann auftreten, wenn durch äußere Einflüsse, wie etwa starke Umweltverschmutzung oder das Fehlen von Nahrung die Fortpflanzung nicht mehr möglich ist.

7.2.1 Definition. Ein homogener Markovprozess $(X_t)_{t \in I}$, $I = [0, T]$ mit $T \in \mathbb{R}_0^+$, und mit diskretem Zustandsraum $Z = \{0, 1, \dots, n\}$ bzw. $Z = \{0, 1, \dots\}$ wird *reiner Todesprozess* genannt, wenn ausgehend von einem beliebigen Zustand $i \in Z$ nur ein Übergang nach $i - 1$ oder i mit positiver Wahrscheinlichkeit erfolgen kann, falls $i - 1 \in Z$.

Im Folgenden wird für eine reelle Zufallsvariable $X_t: (\Omega, \mathcal{A}) \rightarrow (\mathbb{R}, \mathfrak{B}(\mathbb{R}))$, $t \in I$, von $X_t = n$, $t \in \mathbb{R}^+$, $n \in Z$, als Ereignis gesprochen, wobei dies eine kurze Notation für

das Ereignis $\{\omega \in \Omega | X_t(\omega) = n\}$ darstellt. Dass diese Menge tatsächlich ein Ereignis ist, folgt, da man von reellen Zufallsvariablen $X_t: (\Omega, \mathcal{A}) \rightarrow (\mathbb{R}, \mathfrak{B}(\mathbb{R}))$ ausgeht, aus der Tatsache, dass $\{n\}$, $n \in \mathbb{R}$, abgeschlossen ist bezüglich der euklidischen Topologie und daher $\{n\} \in \mathfrak{B}(\mathbb{R})$. Da X_t eine messbare Funktion ist, muss $X_t^{-1}(\{n\}) \in \mathcal{A}$ gelten und ist damit ein Ereignis.

Zur Herleitung des Differentialgleichungssystems für die Zustandswahrscheinlichkeiten gibt es bei diesem Modell auch eine anschauliche Methode, die im Weiteren [NT79] folgend ausgeführt wird. Dabei wird die Bevölkerungsentwicklung durch den homogenen stochastischen Prozess $(X_t)_{t \in I}$, $I \subseteq \mathbb{R}_0^+$ beschrieben, es sei $p_j(t) = \mathbb{P}(X_t = j)$, $j \in Z$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, die Zustandswahrscheinlichkeit und $p_{ij}(s, t) = \mathbb{P}(X_t = j | X_s = i)$, $i, j \in Z$, $s, t \in \mathbb{R}_0^+$, die Übergangswahrscheinlichkeit.

Für eine Population, die zum Zeitpunkt $t \in \mathbb{R}_0^+$ mit positiver Wahrscheinlichkeit aus $j \in Z$ Individuen besteht, ergeben sich folgende drei Wahrscheinlichkeiten, mit welchen sich die Populationsgröße in der Zeitspanne $\Delta t \in \mathbb{R}_0^+$ verändern kann:

- Die Wahrscheinlichkeit, dass sich die Populationsgröße während $\Delta t \in \mathbb{R}_0^+$ nicht verändert, d.h. kein Individuum stirbt, ist für $j \in Z$ und $t \in \mathbb{R}_0^+$ gegeben durch

$$p_{j,j}(t, t + \Delta t) = [1 - \beta \Delta t + o(\Delta t)]^j = \sum_{\nu=0}^j \binom{j}{\nu} [-\beta \Delta t + o(\Delta t)]^\nu = 1 - \beta j \Delta t + o(\Delta t).$$

- Mit $j \in Z$ und $t \in \mathbb{R}_0^+$ lautet die Wahrscheinlichkeit für eine Abnahme der Populationsgröße in der Zeitspanne $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, also dafür, dass genau ein Individuum in dieser Zeitspanne stirbt,

$$\begin{aligned} p_{j,j-1}(t, t + \Delta t) &= j [\beta \Delta t + o(\Delta t)] [1 - \beta \Delta t + o(\Delta t)]^{j-1} = \\ &= j [\beta \Delta t + o(\Delta t)] \sum_{\nu=0}^{j-1} \binom{j-1}{\nu} [-\beta \Delta t + o(\Delta t)]^\nu = \\ &= \beta j \Delta t + o(\Delta t). \end{aligned}$$

- Die Wahrscheinlichkeit, dass in der Zeitspanne $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ genau $i \in \mathbb{N}$, $1 < i \leq j$, $j \in Z$, Individuen sterben, ist für $t \in \mathbb{R}_0^+$ gegeben durch

$$p_{j,j-i}(t, t + \Delta t) = \binom{j}{i} [\beta \Delta t + o(\Delta t)]^i [1 - \beta \Delta t + o(\Delta t)]^{j-i} = o(\Delta t).$$

Da in diesem Modell nur der reine Todesprozess betrachtet wird, kann, wenn zum Zeitpunkt $t = 0$ genau $n \in Z$ Individuen am Leben sind, die Populationsgröße zu jedem Zeitpunkt $t > 0$ mit positiver Wahrscheinlichkeit nur die Werte $j = 0, 1, 2, \dots, n$ annehmen. Nach den Modellvoraussetzungen gilt dann $p_n(0) = 1$ und $p_j(0) = 0$ für $j = 0, 1, 2, \dots, n-1$.

Zusammenfassend ergibt sich also für die Wahrscheinlichkeiten $p_{j+i,j}(t, t + \Delta t)$ für $t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+$:

$$p_{j+i,j}(t, t + \Delta t) = \begin{cases} 1 - \beta j \Delta t + o(\Delta t) & \text{für } i = 0, \\ \beta(j+1)\Delta t + o(\Delta t) & \text{für } i = 1, \\ o(\Delta t) & \text{für } i = 2, 3, \dots, n-j \text{ und } j \in Z. \end{cases}$$

Weiters setzt die positive Wahrscheinlichkeit des Ereignisses $X_{t+\Delta t} = n$ die positive Wahrscheinlichkeit des Ereignisses $X_t = n$ voraus und außerdem, dass im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ mit positiver Wahrscheinlichkeit kein Todesfall eintritt. Daher gilt:

$$\begin{aligned} p_n(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = n) = \mathbb{P}(X_t = n) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = n | X_t = n) = \\ &= p_n(t) p_{nn}(t, t + \Delta t) = p_n(t) [1 - \beta n \Delta t + o(\Delta t)], \quad n \in Z, t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+. \end{aligned}$$

Daraus ergibt sich für $n \in Z, t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+$,

$$\frac{p_n(t + \Delta t) - p_n(t)}{\Delta t} = -\beta n p_n(t) + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t},$$

und nach dem Grenzübergang $\Delta t \rightarrow 0, t \in \mathbb{R}_0^+$, folgt die Differentialgleichung

$$\frac{dp_n(t)}{dt} = -\beta n p_n(t) \quad \text{für } n \in Z \text{ und } t \in \mathbb{R}_0^+. \quad (7.18)$$

Damit das Ereignis $X_{t+\Delta t} = n-1, n \in Z$, positive Wahrscheinlichkeit besitzt, muss entweder das Ereignis $X_t = n-1$ positive Wahrscheinlichkeit besitzen und die Populationsgröße verändert sich im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ mit positiver Wahrscheinlichkeit nicht, oder das Ereignis $X_t = n$ besitzt positive Wahrscheinlichkeit und die Populationsgröße verringert sich mit positiver Wahrscheinlichkeit um ein Individuum in besagtem Zeitintervall.

Daher gilt für $n \in Z$ und $t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+$:

$$\begin{aligned} p_{n-1}(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = n-1) = \\ &= \mathbb{P}(X_t = n-1) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = n-1 | X_t = n-1) + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t = n) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = n-1 | X_t = n) = \\ &= p_{n-1}(t) p_{n-1, n-1}(t, t + \Delta t) + p_n(t) p_{n, n-1}(t, t + \Delta t) = \\ &= p_{n-1}(t) [1 - \beta(n-1)\Delta t + o(\Delta t)] + p_n(t) [\beta n \Delta t + o(\Delta t)] = \\ &= p_{n-1}(t) - \beta(n-1)\Delta t p_{n-1}(t) + \beta n \Delta t p_n(t) + o(\Delta t). \end{aligned}$$

Analog dazu ergeben sich die Wahrscheinlichkeiten für die Ereignisse $X_{t+\Delta t} = j$, wobei $j = 0, 1, \dots, n-2$ und $t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+$ ist, als

$$\begin{aligned} p_j(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j) = \\ &= \mathbb{P}(X_t = j) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j | X_t = j) + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t = j+1) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j | X_t = j+1) + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t = j+2) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j | X_t = j+2) + \dots + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t = n) \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j | X_t = n) = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= p_j(t)p_{jj}(t, t + \Delta t) + p_{j+1}(t)p_{j+1,j}(t, t + \Delta t) + \\
 &\quad + p_{j+2}(t)p_{j+2,j}(t, t + \Delta t) + \dots + p_n(t)p_{nj}(t, t + \Delta t) = \\
 &= p_j(t)[1 - \beta j \Delta t + o(\Delta t)] + p_{j+1}(t)[\beta(j+1)\Delta t + o(\Delta t)] + \\
 &\quad + p_{j+2}(t)o(\Delta t) + \dots + p_n(t)o(\Delta t) = \\
 &= p_j(t) - \beta j \Delta t p_j(t) + \beta(j+1)\Delta t p_{j+1}(t) + o(\Delta t).
 \end{aligned}$$

Zusammenfassend erhält man für die Wahrscheinlichkeiten $p_j(t + \Delta t)$ mit $j = 0, 1, \dots, n-1$ und $t, \Delta t \in \mathbb{R}_0^+$ dieselbe Darstellung, welche sich schreiben lässt als

$$\frac{p_j(t + \Delta t) - p_j(t)}{\Delta t} = -\beta j p_j(t) + \beta(j+1)p_{j+1}(t) + \frac{o(\Delta t)}{\Delta t}.$$

Durch Bildung des Grenzübergangs $\Delta t \rightarrow 0$ folgt das lineare Differentialgleichungssystem

$$\frac{dp_j(t)}{dt} = -\beta j p_j(t) + \beta(j+1)p_{j+1}(t) \text{ für } j = 0, 1, \dots, n-1 \text{ und } t \in \mathbb{R}_0^+. \quad (7.19)$$

Dieses ist eben das gesuchte Differentialgleichungssystem zur Bestimmung der Zustandswahrscheinlichkeiten.

Da Gleichung (7.19) nur von den Wahrscheinlichkeiten p_j und p_{j+1} abhängt, können die Wahrscheinlichkeiten $p_n(t), p_{n-1}(t), \dots, p_0(t)$, mit $n \in Z$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, mit Hilfe der Anfangsbedingungen $p_n(0) = 1$ und $p_j(0) = 0$ für $j = 0, 1, \dots, n-1$ sukzessive aus Gleichung (7.18) und Gleichung (7.19) berechnet werden. Aus Gleichung (7.18) ergibt sich $p_n(t) = e^{-\beta n t}$ für $t \in \mathbb{R}_0^+$, vgl. Kapitel 4.2, und damit lässt sich p_{n-1} aus

$$\frac{dp_{n-1}(t)}{dt} = -\beta(n-1)p_{n-1}(t) + \beta n p_n(t) = -\beta(n-1)p_{n-1}(t) + \beta n e^{-\beta n t}, \quad (7.20)$$

mit $t \in \mathbb{R}_0^+$, bestimmen. Die zu Gleichung (7.20) gehörende homogene Lösung lautet $\bar{p}(t) = C e^{-\beta(n-1)t}$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, mit der Integrationskonstante $C \in \mathbb{R}$, und die partikuläre Lösung erhält man durch den Ansatz $\hat{p}(t) = A e^{-\beta n t}$, wobei $A \in \mathbb{R}$ durch Einsetzen in Gleichung (7.20) als $A = -n$ bestimmt wird. Damit ergibt sich die allgemeine Lösung von Gleichung (7.20) als

$$p_{n-1} = C e^{-\beta(n-1)t} - n e^{-\beta n t} \text{ für } t \in \mathbb{R}_0^+, C \in \mathbb{R}.$$

Um auch die Anfangsbedingung $p_{n-1}(0) = 0$ zu erfüllen, wird $C = n$ gesetzt, und dadurch erhält man

$$p_{n-1} = n e^{-\beta(n-1)t} (1 - e^{-\beta t}) \text{ für } t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Durch die Kenntnis dieser Lösung kann auf analoge Weise aus Gleichung (7.19) mit $j = n-2$, $n \in Z$ nun $p_{n-2}(t)$ bestimmt werden usw. Die resultierenden Ausdrücke für p_n , p_{n-1} und p_{n-2} legen die allgemeine Lösungsformel

$$p_j(t) = \binom{n}{j} e^{-\beta j t} (1 - e^{-\beta t})^{n-j} \text{ mit } j = 0, 1, \dots, n \text{ und } t \in \mathbb{R}_0^+, \quad (7.21)$$

nahe, wobei deren Richtigkeit durch Einsetzen in Gleichung (7.20) überprüft werden kann.

Zusammenhang mit dem deterministischen Modell

Setzt man in der rechten Seite der Gleichung (7.21) $e^{-\beta t} =: p$, so geht diese in $\binom{n}{j} p^j (1-p)^{n-j}$ über. Dies ist die allgemeine übliche Darstellung der Dichte einer binomialverteilten Zufallsvariable, vgl. Kapitel 8.2. Deshalb liegt es nahe, dass die Wahrscheinlichkeiten aus (7.21) eine Binomialverteilung bestimmen. Da eine binomialverteilte Zufallsvariable den Erwartungswert $\mathbb{E}(X) = \mu = np$ und die Standardabweichung $\sigma = \sqrt{\mathbb{V}(X)} = \sqrt{np(1-p)}$ besitzt, ergibt sich für diese Werte der Größe einer Population, die einem reinen Todesprozess unterworfen ist:

$$\begin{aligned}\mu &= ne^{-\beta t}, \\ \sigma &= \sqrt{ne^{-\beta t}(1 - e^{-\beta t})} \text{ für } t \in \mathbb{R}_0^+.\end{aligned}$$

Auffallend ist die Übereinstimmung des Erwartungswertes mit der Populationsgröße im deterministischen Modell, welche durch $x(t) = ne^{-\beta t}$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, gegeben war.

Weiters ist zu bemerken, dass die auf den Erwartungswert bezogene Standardabweichung $\frac{\sigma}{\mu}$, welche ein Maß für die relative mittlere Abweichung der möglichen Realisierung des Todesprozesses vom Mittelwert μ darstellt, indirekt proportional zu \sqrt{n} ist. Dies lässt den Schluss zu, dass das einfachere deterministische Modell in großen Populationen ein adäquater Ersatz für das stochastische Modell sein kann.

7.3 Der reine Geburtenprozess

Im Gegensatz zum *reinen Todesprozess* wird beim *reinen Geburtenprozess* davon ausgegangen, dass die Population nur wachsen kann - also lediglich Geburten und keine Todesfälle möglich sind. Wie im reinen Todesprozess wird die Individuenzahl wieder als stochastischer Prozess angenommen und mit X_t , $t \in \mathbb{R}_0^+$, bezeichnet, außerdem sei zum Zeitpunkt $t = 0$ die Populationsgröße $n \in \mathbb{Z}$. Da keine Todesfälle vorkommen, die Populationsgröße also nur zunehmen kann, sind lediglich die Ereignisse $X_j = j$ mit $j = n, n+1, \dots$ mit positiver Wahrscheinlichkeit möglich. Weiters wird angenommen, dass die Geburtenrate $\alpha \in [0, 1]$ nun die Wahrscheinlichkeit darstellt, dass ein bestimmtes Individuum I' in einer Zeiteinheit ein Tochterindividuum hervorbringt. Genauer sei die Wahrscheinlichkeit, dass im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, aus einem Individuum I' genau ein Tochterindividuum hervorgeht, durch $\alpha \Delta t + o(\Delta t)$ gegeben und die Wahrscheinlichkeit, dass das Individuum I' in eben diesem Zeitintervall mehr als ein Tochterindividuum hervorbringt $o(\Delta t)$. Die Wahrscheinlichkeit, dass im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ aus dem Individuum I' kein Tochterindividuum hervorgeht ergibt sich als Gegenwahrscheinlichkeit und lautet $1 - \alpha \Delta t + o(\Delta t)$, vgl. [NT79].

7.3.1 Definition. Ein homogener Markovprozess $(X_t)_{t \in I}$, $I = [0, T]$ mit $T \in \mathbb{R}_0^+$, und mit diskretem Zustandsraum $Z = \{0, 1, \dots, n\}$ bzw. $Z = \{0, 1, \dots\}$ wird *reiner Geburtenprozess* genannt, wenn ausgehend von einem beliebigen Zustand $i \in Z$ nur ein Übergang nach $i + 1$ oder i mit positiver Wahrscheinlichkeit erfolgen kann, falls $i + 1 \in Z$.

Das Ziel ist nun wieder, ein Differentialgleichungssystem für die Zustandswahrscheinlichkeiten eines reinen Todesprozesses herzuleiten. Dazu betrachtet man analog zu [NT79] die drei Wahrscheinlichkeiten, mit welchen sich die Populationsgröße im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, verändern kann unter der Voraussetzung, dass die Geburten als voneinander unabhängige Ereignisse aufgefasst werden:

- Die Wahrscheinlichkeit, dass sich die Populationsgröße während des Zeitintervalls der Länge $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ nicht ändert, d.h. kein Individuum wird geboren, ist mit $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $j \in Z$ gegeben durch

$$\begin{aligned} p_{jj}(t, t + \Delta t) &= [1 - \alpha\Delta t + o(\Delta t)]^j = \sum_{\nu=0}^j \binom{j}{\nu} [-\alpha\Delta t + o(\Delta t)]^\nu = \\ &= 1 - \alpha j\Delta t + o(\Delta t). \end{aligned}$$

- Die Wahrscheinlichkeit, dass die Populationsgröße im Intervall der Länge $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ zunimmt und genau ein Individuum geboren wird, lautet mit $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $j \in Z$

$$\begin{aligned} p_{j,j+1}(t, t + \Delta t) &= j[\alpha\Delta t + o(\Delta t)][1 - \alpha\Delta t + o(\Delta t)]^{j-1} = \\ &= j[\alpha\Delta t + o(\Delta t)] \sum_{\nu=0}^{j-1} \binom{j-1}{\nu} [-\alpha\Delta t + o(\Delta t)]^\nu = \\ &= \alpha j\Delta t + o(\Delta t). \end{aligned}$$

- Die Wahrscheinlichkeit, dass die Populationsgröße im Intervall der Länge $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ zunimmt und $i \in \mathbb{N} \setminus \{1\}$ Individuen geboren werden, lautet mit $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $j \in Z$

$$p_{j,j+i}(t, t + \Delta t) = \binom{j}{i} [\alpha\Delta t + o(\Delta t)]^i [1 - \alpha\Delta t + o(\Delta t)]^{j-i} = o(\Delta t).$$

Die möglichen Veränderungen der Populationsgröße können demzufolge durch die Wahrscheinlichkeiten

$$p_{j-i,j}(t, t + \Delta t) = \begin{cases} 1 - \alpha j\Delta t + o(\Delta t) & \text{für } i = 0 \text{ und } j \geq n, \\ \alpha(j-1)\Delta t + o(\Delta t) & \text{für } i = 1 \text{ und } j \geq n+1, \\ o(\Delta t) & \text{für } i > 1 \text{ und } j \geq n+i, \end{cases}$$

mit $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, $j \in Z$ und $n \in Z$, ausgedrückt werden. Es gilt für $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $j \in Z$

$$\begin{aligned} p_j(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X(t + \Delta t) = j) = \\ &= \sum_{i=0}^{j-n} \mathbb{P}(X(t) = j-i) \mathbb{P}(X(t + \Delta t) = j | X(t) = j-i) = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_{i=0}^{j-n} p_{j-i}(t) p_{j-i,j}(t, t + \Delta t) = \\
&= \begin{cases} p_n(t) - \alpha n \Delta t p_n(t) + o(\Delta t) & \text{für } j = n, \\ p_j(t) - \alpha j \Delta t p_j(t) + \alpha(j-1) \Delta t p_{j-1}(t) + o(\Delta t) & \text{für } j > n. \end{cases}
\end{aligned}$$

Wenn man nun den Differenzenquotienten $\frac{p_j(t+\Delta t) - p_j(t)}{\Delta t}$ bildet und Δt gegen Null gehen lässt, erhält man das lineare Differentialgleichungssystem

$$\frac{dp_n(t)}{dt} = -\alpha n p_n(t) \text{ für } n \in Z, t \in \mathbb{R}_0^+, \quad (7.22)$$

$$\frac{dp_j(t)}{dt} = -\alpha j p_j(t) + \alpha(j-1) p_{j-1}(t) \text{ für } j = n+1, n+2, \dots \quad (7.23)$$

Aus den Annahmen für die Population ergeben sich die Anfangsbedingung $p_n(0) = 1$ und $p_j(0) = 0$ für $j = n+1, n+2, \dots$. Es wäre zwar ein analoges Vorgehen wie beim *reinen Todesprozess* möglich, also aus Gleichung (7.22) zuerst p_n , $n \in Z$, zu bestimmen und anschließend p_{n+1} aus (7.23) usw. Dieses schrittweise Auflösen der Differentialgleichung für die Wahrscheinlichkeiten p_j , $j \in Z$, ist allerdings beim *allgemeinen Geburten- und Todesprozess* nicht mehr möglich. Deshalb wird schon an dieser Stelle zur Differentialgleichung für die *p_j -erzeugende Funktion* übergegangen welche anschließend aufgelöst wird.

Um auf diesem Weg die Lösungen von Gleichung (7.22) und Gleichung (7.23) zu gewinnen wird die in (7.11) definierte erzeugende Funktion für Zufallsvariablen verwendet. Da nun ein stochastischer Prozess, also eine Familie von Zufallsvariablen, betrachtet wird, ergibt sich die Familie von erzeugenden Funktionen $G(t, z) = \sum_{j=n}^{\infty} p_j(t) z^j$. Diese konvergiert nach (7.12) absolut für alle $|z| \leq 1$ und alle $t \geq 0$, $n \in \mathbb{N}_0$, und da die Potenzreihe $\sum_{j=n+1}^{\infty} j z^{j-1}$ für $|z| < 1$ konvergiert, konvergieren für $|z| < 1$ auch die Potenzreihen $\sum_{j=n+1}^{\infty} j z^j$ und $\sum_{j=n+1}^{\infty} (j-1) z^j$. Daher konvergiert wegen des Majorantenkriteriums für festes $|z| < 1$ auch die Potenzreihe

$$\sum_{j=n+1}^{\infty} (-\alpha j p_j(t) + \alpha(j-1) p_{j-1}(t)) z^j, \quad n \in Z,$$

gleichmäßig in $t \in \mathbb{R}_0^+$. Deswegen ist die Reihe $G(t, z) = \sum_{j=n}^{\infty} p_j(t) z^j$ für $|z| < 1$ wegen (7.23) gliedweise partiell nach t differenzierbar. Es ergibt sich mit Gleichung (7.22) und Gleichung (7.23) für $|z| < 1$ und $t \in \mathbb{R}_0^+$

$$\begin{aligned}
\frac{\partial G(t, z)}{\partial t} &= \frac{dp_n(t)}{dt} z^n + \sum_{j=n+1}^{\infty} \frac{dp_j(t)}{dt} z^j = \\
&= -\alpha n p_n(t) z^n + \sum_{j=n+1}^{\infty} [-\alpha j p_j(t) + \alpha(j-1) p_{j-1}(t)] z^j = \\
&= -\alpha n p_n(t) z^n - \alpha z \sum_{j=n+1}^{\infty} j p_j(t) z^{j-1} + \alpha z^2 \sum_{j=n}^{\infty} j p_j(t) z^{j-1} =
\end{aligned}$$

$$= \alpha z(z-1) \frac{\partial G(t, z)}{\partial z}.$$

Für $G(t, z)$ erhält man die partielle Differentialgleichung erster Ordnung

$$\frac{\partial G}{\partial t} + \alpha z(1-z) \frac{\partial G}{\partial z} = 0, \quad |z| < 1, t \in \mathbb{R}_0^+ \quad (7.24)$$

die unter der Anfangsbedingung

$$G(0, z) = \sum_{j=n}^{\infty} p_j(0) z^j = z^n, \quad |z| < 1, n \in \mathbb{Z}, \quad (7.25)$$

zu lösen ist. Dazu wird die Charakteristikenmethode, vgl. [NT79] und (7.17), verwendet, bei welcher man vom folgenden Differentialgleichungssystem ausgeht:

$$\begin{aligned} \frac{dt}{d\tau} &= 1, \\ \frac{dz}{d\tau} &= \alpha z(1-z), \\ \frac{dG}{d\tau} &= 0, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1. \end{aligned} \quad (7.26)$$

Jede zu dieser Differentialgleichung gehörende Lösung $(t(\tau), z(\tau), G(\tau))$, $\tau \in \mathbb{R}_0^+$, von (7.26) heißt *Charakteristik* der Differentialgleichung (7.24). Speziell ist die durch den Punkt $t(0) = t_0 \in \mathbb{R}_0^+$, $z(0) = z_0 \in \mathbb{R}_0^+$ und $G(0) = G_0 \in \mathbb{R}$ gehende Charakteristik von Interesse. Als Lösung der ersten bzw. dritten Gleichung ergibt sich $t = \tau + C_1$ bzw. $G = G_0 + C_3$ mit $C_1, C_3 \in \mathbb{R}$. Die zweite Gleichung wird durch Trennung der Variablen gelöst, wobei

$$\frac{dz}{\alpha z(1-z)} = d\tau, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1,$$

und anschließende Integration

$$\frac{1}{\alpha} \ln\left(\frac{z}{1-z}\right) = \tau + C_2, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1,$$

ergibt, bzw. mit $c := \alpha C_2$

$$c = -\alpha\tau + \ln\left(\frac{z}{1-z}\right), \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1.$$

Daher hat $z(\tau)$ die prinzipielle Struktur

$$z(\tau) = f\left(-\alpha\tau + \ln\left(\frac{z}{1-z}\right)\right), \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+,$$

wobei f eine stetig differenzierbare Funktion ist, zu deren Bestimmung die Tatsache herangezogen wird, dass $z(0) = z_0$, und daraus resultiert, dass

$$f(x) = \frac{e^x}{e^x + 1}, \quad x \in \mathbb{R}.$$

Zusammenfassend erhält man für $\tau \in \mathbb{R}_0^+$ die Charakteristik

$$\begin{aligned} t &= t_0 + \tau, \\ z &= \frac{z_0 e^{\alpha\tau}}{1 - z_0 + z_0 e^{\alpha\tau}}, \\ G &= G_0. \end{aligned}$$

Jene Lösung von (7.24), die die Anfangsbedingung (7.25) erfüllt, also die Kurve $t = 0$, $z = z_0$ und $G = z_0^n$ enthält, erhält man, indem man durch jeden Punkt dieser Kurve die durch diesen Punkt gehende Charakteristik von (7.24) legt. Dies führt auf

$$\begin{aligned} t &= \tau, \\ z &= \frac{z_0 e^{\alpha\tau}}{1 - z_0 + z_0 e^{\alpha\tau}}, \\ G &= z_0^n, \quad z_0, \tau \in \mathbb{R}_0^+, n \in \mathbb{Z}, \end{aligned}$$

bzw., wenn man die Parameter z_0 und τ eliminiert, auf

$$G(t, z) = \left(\frac{ze^{-\alpha t}}{1 - z + ze^{-\alpha t}} \right)^n, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1, n \in \mathbb{Z}. \quad (7.27)$$

Damit ergibt sich nun nach (7.14)

$$\mu_t = \mathbb{E}(X_t) = \lim_{s \rightarrow 1^-} \frac{\partial G}{\partial z} \Big|_{z=s} = \lim_{s \rightarrow 1^-} \frac{ns^{n-1}e^{-\alpha t}}{(1 - s + se^{-\alpha t})^{n+1}} = ne^{\alpha t}, \quad (7.28)$$

$t \in \mathbb{R}_0^+$, $n \in \mathbb{Z}$.

Es gilt also, dass der Erwartungswert der Populationsgröße im stochastischen Geburtenprozess für alle $t \in \mathbb{R}_0^+$ mit der Lösung der deterministischen Modellgleichung $\frac{dx}{dt} = \alpha x$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, übereinstimmt.

Mit Hilfe von (7.15) lässt sich nun auch die Varianz für $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $n \in \mathbb{Z}$ berechnen:

$$\sigma_t^2 = \mathbb{V}(X_t) = \lim_{s \rightarrow 1^-} \frac{\partial^2 G}{\partial z^2} \Big|_{z=s} + \mu_t(1 - \mu_t) = ne^{\alpha t}(e^{\alpha t} - 1).$$

Auch in diesem Fall ist die auf den Mittelwert (7.28) bezogene Standardabweichung σ_t/μ_t indirekt proportional zu \sqrt{n} .

Aus (7.27) können explizite Ausdrücke für die Wahrscheinlichkeiten p_j , $j \in \mathbb{Z}$, hergeleitet

werden. Hierfür benötigt man die Potenzreihenentwicklung von $(1 - z + ze^{-\alpha t})^{-n}$ und dafür die binomische Reihe für $\alpha \in \mathbb{R}$

$$(1+x)^\alpha = \sum_{k=0}^{\infty} \binom{\alpha}{k} x^k = 1 + \frac{\alpha}{1!}x + \frac{\alpha(\alpha-1)}{2!}x^2 + \frac{\alpha(\alpha-1)(\alpha-2)}{3!}x^3 + \dots, \quad |x| < 1.$$

Mit $\alpha = -n$ und $x = -z(1 - e^{-\alpha t})$ folgt für entsprechend kleines z

$$\begin{aligned} (1 - z + ze^{-\alpha t})^{-n} &= 1 + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{-n(-n-1)(-n-2)\dots(-n-i+1)}{i!} (-1)^i z^i (1 - e^{-\alpha t})^i = \\ &= 1 + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{n(n+1)(n+2)\dots(n+i-1)}{i!} z^i (1 - e^{-\alpha t})^i = \\ &= 1 + \sum_{i=1}^{\infty} \frac{(n+i-1)!}{(n-1)!i!} z^i (1 - e^{-\alpha t})^i = \\ &= \sum_{i=0}^{\infty} \frac{(n+i-1)!}{(n-1)!i!} z^i (1 - e^{-\alpha t})^i = \\ &= \sum_{j=n}^{\infty} \frac{(j-1)!}{(n-1)!(j-n)!} z^{j-n} (1 - e^{-\alpha t})^{j-n}. \end{aligned}$$

Damit ergibt sich für die erzeugende Funktion $G(t, z)$ die Reihenentwicklung

$$G(t, z) = \sum_{j=n}^{\infty} p_j(t) z^j = \sum_{j=n}^{\infty} \binom{j-1}{j-n} e^{-\alpha n t} (1 - e^{-\alpha t})^{j-n} z^j, \quad |z| < 1, t \in \mathbb{R}_0^+, n \in \mathbb{Z},$$

und daraus unmittelbar

$$p_j(t) = \binom{j-1}{j-n} e^{-\alpha n t} (1 - e^{-\alpha t})^{j-n} \text{ für } j \in \mathbb{Z}, j \geq n \text{ und } t \in \mathbb{R}_0^+.$$

Erstmals wurde der reine Geburtenprozess 1924 von *G. U. Yule* verwendet, um das Entstehen neuer Arten in der Entwicklungsgeschichte einer Gattung zu beschreiben, weshalb er auch den Namen *Yule-Prozess* trägt. Yule betrachtete Bevölkerungen, die aus Arten mit einem Gen bestehen, und eine Geburt stellte das Entstehen einer neuen Art durch Genmutation dar, vgl. [Lah64]. Dieses Modell lieferte nur sehr grobe Annäherungen an die Realität, weil Yule voraussetzte, dass keine Art aussterben kann und jede Art die gleiche Wahrscheinlichkeit hat, eine neue Art hervorzubringen.

Realistische Resultate liefert das Modell beispielsweise bei Bakterienkolonien, in denen sich die Bakterien durch Teilung vermehren und ein unbegrenztes Bevölkerungswachstum möglich ist.

7.4 Der Geburten- und Todesprozess

Im Folgenden sollen der reine Geburten- und der reine Todesprozess zusammengeführt und es soll so dem Umstand Rechnung getragen werden, dass in einer Population im Normalfall sowohl Geburten- als auch Todesfälle zur Veränderung der Populationsgröße beitragen. Dazu werden zum einen die Geburten- als auch die Todesrate unterschiedlich von Null angenommen und, wie bisher, unabhängig vom Lebensalter und der Populationsgröße vorausgesetzt. Die Wahrscheinlichkeit, dass aus einem Individuum I' im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, genau ein Tochterindividuum hervorgeht, sei $\alpha + o(\Delta t)$, $\alpha \in [0, 1]$, die Wahrscheinlichkeit, dass mehr als ein Tochterindividuum aus I' in diesem Zeitintervall hervorgeht, sei $o(\Delta t)$ und die Wahrscheinlichkeit dafür, dass das Individuum I' in einem Zeitintervall der Länge $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ stirbt, sei $\beta\Delta t + o(\Delta t)$. Diese Annahmen stehen in Einklang mit den entsprechenden Festlegungen beim reinen Geburten- und beim reinen Todesprozess. Der in diesem Modell zusätzlich möglich gewordene Fall, dass ein Individuum I' im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, $\Delta t \in \mathbb{R}^+$, ein Tochterindividuum hervorbringt und dabei selber den Zeitpunkt $t + \Delta t$ nicht mehr erlebt, sei von der Wahrscheinlichkeit $o(\Delta t)$.

7.4.1 Definition. Ein homogener Markovprozess $(X_t)_{t \in I}$, $I = [0, T]$ mit $T \in \mathbb{R}_0^+$, und mit diskretem Zustandsraum $Z = \{0, 1, \dots, n\}$ bzw. $Z = \{0, 1, \dots\}$, wird *Geburten- und Todesprozess* genannt, wenn ausgehend von einem beliebigen Zustand $i \in Z$ nur ein Übergang nach $i, i + 1$ bzw. $i - 1$ mit positiver Wahrscheinlichkeit erfolgen kann, falls $i + 1$ bzw. $i - 1 \in Z$.

Die Elementarereignisse in der Population seien wieder als unabhängig von einander vorausgesetzt, und die Populationsgröße sei durch den stochastischen Prozess $(X_t)_{t \in I}$ mit $I = [0, T]$, wobei $T \in \mathbb{R}_0^+$, modelliert. Damit erhält man folgende Wahrscheinlichkeiten für die Veränderung der Populationsgröße im Zeitintervall $(t, t + \Delta t)$ mit $t \in \mathbb{R}_0^+$, $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ und $j \in Z$

$$p_{j-i,j}(t, t + \Delta t) = \begin{cases} 1 - ((\alpha + \beta)j\Delta t + o(\Delta t)) & \text{für } i = 0, \\ \alpha(j - 1)\Delta t & \text{für } i = 1, \text{ falls } j - 1 \in Z, \\ \beta(j + 1)\Delta t & \text{für } i = -1, \\ o(\Delta t) & \text{für } i \neq -1, 0, 1, \text{ falls } j - i \in Z. \end{cases}$$

Weiters sei auch vorausgesetzt, dass die Wahrscheinlichkeit, dass sich die Populationsgröße im Zeitintervall Δt um mehr als ein Individuum vergrößert oder verkleinert, gleich $o(\Delta t)$ ist, also $\mathbb{P}(|X_{t+\Delta t} - X_t| > 1) = o(\Delta t)$ gilt.

Der Fall $j = 0$ ist gesondert zu betrachten, da das Ereignis $X_{t+\Delta t} = 0$ nur dann mit einer Wahrscheinlichkeit ungleich $o(\Delta t)$ eintreten kann, und zwar mit Wahrscheinlichkeit 1 bzw. $\beta\Delta t$, wenn das Ereignis $X_t = 0$ bzw. $X_t = 1$ mit positiver Wahrscheinlichkeit vorausgegangen ist. In diesem Fall ergibt sich also für $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $\Delta t \in \mathbb{R}^+$:

$$\begin{aligned} p_0(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0) = \\ &= \mathbb{P}(X_t = 0)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0 \mid X_t = 0) + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t = 1)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0 \mid X_t = 1) + \\ &\quad + \mathbb{P}(X_t > 1)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0 \mid X_t > 1) = \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= p_0(t)p_{00}(t, t + \Delta t) + p_1(t)p_{1,0}(t, t + \Delta t) + p_{>1}(t)p_{>1,0}(t, t + \Delta t) = \\
&= p_0(t) + \beta\Delta t p_1(t) + o(\Delta t).
\end{aligned}$$

Dabei ist im letzten Schritt zu beachten, dass gilt:

$$\begin{aligned}
p_{>1,0}(t, t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0 \mid X_t > 1) = \\
&= \frac{\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = 0 \wedge X_t > 1)}{\mathbb{P}(X_t > 1)} \leq \\
&\leq \frac{\mathbb{P}(|X_{t+\Delta t} - X_t| > 1)}{\mathbb{P}(X_t > 1)} = \\
&= \frac{o(\Delta t)}{\mathbb{P}(X_t > 1)} = o(\Delta t), \quad t \in \mathbb{R}_0^+, \Delta t \in \mathbb{R}^+.
\end{aligned}$$

Für $j \in Z \setminus \{0\}$, $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $\Delta t \in \mathbb{R}^+$ ergibt sich:

$$\begin{aligned}
p_j(t + \Delta t) &= \mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j) \\
&= \mathbb{P}(X_t = j)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j \mid X_t = j) + \\
&\quad + \mathbb{P}(X_t = j - 1)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j \mid X_t = j - 1) + \\
&\quad + \mathbb{P}(X_t = j + 1)\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j \mid X_t = j + 1) + \\
&\quad + \mathbb{P}(X_t \notin \{j, j - 1, j + 1\})\mathbb{P}(X_{t+\Delta t} = j \mid X_t \notin \{j, j - 1, j + 1\}) = \\
&= p_j(t)p_{jj}(t, t + \Delta t) + p_{j-1}(t)p_{j-1,j}(t, t + \Delta t) + \\
&\quad + p_{j+1}(t)p_{j+1,j}(t, t + \Delta t) + p_{\notin\{j,j-1,j+1\}}(t)p_{\notin\{j,j-1,j+1\},j}(t, t + \Delta t) = \\
&= p_j(t)(1 - ((\alpha + \beta)j\Delta t + o(\Delta t))) + p_{j-1}(t)\alpha(j - 1)\Delta t + \\
&\quad + p_{j+1}(t)\beta(j + 1)\Delta t + o(\Delta t) = \\
&= p_j(t) - (\alpha + \beta)j\Delta t p_j(t) + \alpha(j - 1)\Delta t p_{j-1}(t) + \beta(j + 1)\Delta t p_{j+1}(t) + o(\Delta t).
\end{aligned}$$

Daraus erhält man zur Bestimmung der Wahrscheinlichkeiten p_j für $j \in Z$ das lineare Differentialgleichungssystem

$$\frac{dp_0(t)}{dt} = \beta p_1(t), \quad (7.29)$$

$$\frac{dp_j(t)}{dt} = -(\alpha + \beta)j p_j(t) + \alpha(j - 1)p_{j-1}(t) + \beta(j + 1)p_{j+1}(t), \quad t \in \mathbb{R}_0^+. \quad (7.30)$$

Da man das Wachstum einer zum Zeitpunkt $t = 0$ aus $n \in Z$ Mitgliedern bestehenden Population betrachten möchte, ergibt sich für die Anfangsverteilung $p_n(0) = 1$ und $p_j(0) = 0$ für $j \in Z \setminus \{n\}$. Daher erhält man, wie auch beim reinen Geburtenprozess, ein System aus endlich oder abzählbar vielen Differentialgleichungen, wobei ein rekursives Auflösen in diesem Fall nicht möglich ist. Deshalb geht man wieder, wie auch in [Bei97; NT79] ausgeführt, für die quasilineare partielle Differentialgleichung

$$\frac{\partial G}{\partial t} + \left((\alpha + \beta)z - \alpha z^2 - \beta \right) \frac{\partial G}{\partial z} = 0 \quad (7.31)$$

zur erzeugenden Funktion

$$G(t, z) = \sum_{j=0}^{\infty} p_j(t) z^j, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1,$$

über. Wegen der Anfangsverteilung muss

$$G(0, z) = z^n, \quad |z| < 1, \quad (7.32)$$

gelten. Dabei ist zu beachten, dass für $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $|z| < 1$

$$\begin{aligned} G_t(t, z) &= \sum_{j=0}^{\infty} \dot{p}_n(t) z^j \\ &= \beta p_1(t) + \sum_{j=1}^{\infty} ((j-1)\alpha p_{j-1}(t) - j(\alpha + \beta)p_j(t) + (j+1)\beta p_{j+1}(t)) z^j = \\ &= \beta p_1(t) + \sum_{j=0}^{\infty} j\alpha p_j(t) z^{j+1} - \sum_{j=1}^{\infty} j(\alpha + \beta)p_j(t) z^j + \sum_{j=2}^{\infty} j\beta p_j(t) z^{j-1} = \\ &= \sum_{j=1}^{\infty} j\alpha p_j(t) z^{j+1} - \sum_{j=1}^{\infty} j(\alpha + \beta)p_j(t) z^j + \sum_{j=1}^{\infty} j\beta p_j(t) z^{j-1} = \\ &= \alpha z^2 G_z(t, z) - (\alpha + \beta) z G_z(t, z) + \beta G_z(t, z) = \\ &= (\alpha z - \beta)(z - 1) G_z(t, z) \end{aligned}$$

und

$$G_z(t, z) = \sum_{j=1}^{\infty} j p_j(t) z^{j-1},$$

gilt. Die Charakteristiken, welche zur partiellen Differentialgleichung (7.31) gehören, genügen dem Differentialgleichungssystem

$$\begin{aligned} \frac{dt}{d\tau} &= 1, \\ \frac{dz}{d\tau} &= (\alpha + \beta)z - \alpha z^2 - \beta = -(z-1)(\alpha z - \beta), \\ \frac{dG}{d\tau} &= 0, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1. \end{aligned}$$

Als Lösung der ersten bzw. der dritten Gleichung erhält man unmittelbar $t = \tau + C_1$ bzw. $G = C_3$, wobei $C_1, C_3 \in \mathbb{R}$. Aus der zweiten Gleichung ergibt sich durch Trennung der Variablen

$$\frac{dz}{(z-1)(\alpha z - \beta)} = -d\tau, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1. \quad (7.33)$$

Zur Lösung dieser Gleichung ist eine Fallunterscheidung durchzuführen:

1. Fall: $\alpha \neq \beta$

Integration auf beiden Seiten liefert unter dieser Voraussetzung

$$-\frac{1}{\alpha - \beta} \ln\left(\frac{\alpha z - \beta}{z - 1}\right) = -\tau + C_2, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1, C_2 \in \mathbb{R}.$$

Setzt man nun $c = C_2(\alpha - \beta)$, erhält man als Lösung in impliziter Form

$$c = \tau(\alpha - \beta) - \ln\left(\frac{\alpha z - \beta}{z - 1}\right), \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1.$$

Damit hat $z(\tau)$ die folgende prinzipielle Struktur

$$z(\tau) = f\left(\tau(\alpha - \beta) - \ln\left(\frac{\alpha z - \beta}{z - 1}\right)\right), \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+,$$

wobei f eine stetig differenzierbare Funktion ist. Um eben diese zu bestimmen, zieht man die Tatsache heran, dass die Charakteristik durch den Punkt $t(0) = t_0 \in \mathbb{R}_0^+$, $z(0) = z_0 \in \mathbb{R}_0^+$ und $G(0) = G_0 \in \mathbb{R}$ gehen soll, und erhält

$$z(0) = f\left(-\ln\left(\frac{\alpha z_0 - \beta}{z_0 - 1}\right)\right) = f\left(\ln\left(\frac{z_0 - 1}{\alpha z_0 - \beta}\right)\right) = z_0.$$

Dadurch ergibt sich

$$f(x) = \frac{\beta e^x - 1}{\alpha e^x - 1}, \quad x \in \mathbb{R}.$$

Zusammenfassend erhält man für die durch den Punkt $t(0) = t_0 \in \mathbb{R}_0^+$, $z(0) = z_0 \in \mathbb{R}_0^+$ und $G(0) = G_0 \in \mathbb{R}$ gehende Charakteristik für $\tau \in \mathbb{R}_0^+$ die Parameterdarstellung

$$\begin{aligned} t &= \tau + t_0, \\ z &= \frac{\beta \exp\left\{(\alpha - \beta)\tau - \ln\left(\frac{\alpha z_0 - \beta}{z_0 - 1}\right)\right\} - 1}{\alpha \exp\left\{(\alpha - \beta)\tau - \ln\left(\frac{\alpha z_0 - \beta}{z_0 - 1}\right)\right\} - 1}, \\ G &= G_0. \end{aligned}$$

Durch das Setzen von $t_0 = 0$ und $G_0 = z_0^n$ wird die Anfangsbedingung $p_n(0) = 1$ erfüllt, und damit ergibt sich nach Umformung von z und Elimination von τ und z_0

$$G(t, z) = z_0^n = \left(\frac{\beta(1 - e^{(\alpha - \beta)t}) - (\alpha - \beta e^{(\alpha - \beta)t})z}{(\beta - \alpha e^{(\alpha - \beta)t}) - \alpha(1 - \beta e^{(\alpha - \beta)t})z}\right)^n, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1, n \in \mathbb{Z}.$$

2. Fall: $\alpha = \beta$

In diesem Fall lautet die Gleichung (7.33)

$$\frac{dz}{\alpha(z - 1)^2} = -d\tau, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1,$$

und Integration beider Seiten liefert mit der frei wählbaren Konstanten c

$$c = \lambda\tau - \frac{1}{z-1}, \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1.$$

Daher hat nun $z(\tau)$ mit einer stetig differenzierbaren Funktion f , die prinzipielle Struktur

$$z(\tau) = f\left(\lambda\tau - \frac{1}{z-1}\right), \quad \tau \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1-$$

Da die Charakteristik durch den Punkt $t(0) = t_0 \in \mathbb{R}_0^+$, $z(0) = z_0 \in \mathbb{R}_0^+$ und $G(0) = G_0 \in \mathbb{R}_0^+$ gehen soll, muss f die Bedingung

$$f\left(-\frac{1}{z_0-1}\right) = z_0, \quad z_0 \in \mathbb{R}_0^+,$$

erfüllen. Diese Eigenschaft besitzt nur die Funktion

$$f(x) = 1 - \frac{1}{x}, \quad x \in \mathbb{R}.$$

Damit ergibt sich für die gesuchte Charakteristik die folgende Parameterdarstellung mit $z_0, \tau, G_0 \in \mathbb{R}_0^+$

$$\begin{aligned} t &= \tau + z_0, \\ z &= \frac{\alpha\tau + (1-\alpha\tau)z_0}{1 + \alpha\tau - \alpha\tau z_0}, \\ G &= G_0. \end{aligned}$$

Durch das Setzen von $t_0 = 0$ und $G_0 = z_0^n$, wird die Anfangsbedingung $p_n(0) = 1$ erfüllt, und damit ergibt sich nach Umformung von z und Elimination von τ und z_0

$$G(t, z) = z_0^n = \left(\frac{\alpha t + (1-\alpha t)z}{1 + \alpha t - \alpha t z}\right)^n, \quad t \in \mathbb{R}_0^+, |z| < 1, n \in \mathbb{Z}.$$

Zusammenfassend ergibt sich für die erzeugende Funktion mit $t \in \mathbb{R}_0^+$, $|z| < 1$ und $n \in \mathbb{Z}$

$$G(t, z) = \begin{cases} \left(\frac{\beta(1-e^{(\alpha-\beta)t}) - (\alpha-\beta e^{(\alpha-\beta)t})z}{(\beta-\alpha e^{(\alpha-\beta)t}) - \alpha(1-\beta e^{(\alpha-\beta)t})z}\right)^n & \text{für } \alpha \neq \beta, \\ \left(\frac{\alpha t + (1-\alpha t)z}{1 + \alpha t - \alpha t z}\right)^n & \text{für } \alpha = \beta. \end{cases}$$

Aus der erzeugenden Funktion G könnte man durch Entwicklung nach Potenzen von z explizite Lösungen für p_j , $j \in \mathbb{Z}$, erhalten. Für die Analyse des Langzeitverhaltens der Populationsgröße ist die explizite Lösung aber nicht notwendig, da dieses direkt abgeleitet werden kann.

Um die Frage beantworten zu können, ob die Population aussterben wird, mit anderen

Worten, wohin $p_0(t)$ für $t \rightarrow \infty$ strebt, beachtet man den Umstand, dass $G(t, 0) = p_0(t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, gilt und betrachtet mit $\rho = \frac{\alpha}{\beta}$ für $t \in \mathbb{R}_0^+$ und $n \in Z$

$$p_0(t) = \begin{cases} \left(\frac{1 - e^{(\alpha - \beta)t}}{1 - \rho e^{(\alpha - \beta)t}} \right)^n & \text{für } \alpha \neq \beta, \\ \left(\frac{\alpha t}{1 + \alpha t} \right)^n & \text{für } \alpha = \beta. \end{cases}$$

Nun betrachtet man das Verhalten von $p_0(t)$ für $t \rightarrow \infty$, und man erhält

$$\lim_{t \rightarrow \infty} p_0(t) = \begin{cases} 1 & \text{für } \alpha < \beta, \\ 1 & \text{für } \alpha = \beta, \\ \left(\frac{\beta}{\alpha} \right)^n & \text{für } \alpha > \beta, n \in Z. \end{cases}$$

Zusammenfassend ergibt sich also, dass die Population unabhängig von der Größe der Anfangspopulation mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 ausstirbt genau dann, wenn $\alpha \leq \beta$ gilt, und mit einer Wahrscheinlichkeit von $\left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^n$, falls $\alpha > \beta$ gilt.

Das Ziel der folgenden Überlegungen ist, den Erwartungswert des Aussterbezeitpunktes zu ermitteln, das macht natürlich nur im Fall $\alpha \leq \beta$ Sinn, in dem die Population mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 ausstirbt.

Der Aussterbezeitpunkt

Im Folgenden bezeichne die Zufallsvariable T mit Werten in \mathbb{R}_0^+ den Aussterbezeitpunkt der betrachteten Population, welche zum Zeitpunkt $t = 0$ genau $n \in Z$ Individuen umfasst. Es sei bemerkt, dass $\mathbb{P}(T \leq t) = p_0(t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$, gilt, also T die Verteilungsfunktion $p_0(t)$ besitzt und die Dichte von T daher $\dot{p}(t)$ ist, also

$$\mathbb{E}(T) = \int_0^{\infty} t \dot{p}_0(t) dt.$$

Zur Ermittlung des Erwartungswertes ist eine Fallunterscheidung notwendig. Für $\alpha = \beta$ ergibt sich für die Ableitung von p_0 nach t :

$$\dot{p}_0(t) = n \frac{(\alpha t)^n}{(\alpha t + 1)^{n-1}}, \quad t \in \mathbb{R}_0^+,$$

und damit für den Erwartungswert von T

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(T) &= n \int_0^{\infty} \frac{(\alpha t)^n}{(1 + \alpha t)^{n+1}} dt \geq n \int_{1/\alpha}^{\infty} \frac{(\alpha t)^n}{(1 + \alpha t)^{n+1}} dt \geq \\ &\geq n \int_{1/\alpha}^{\infty} \left(\frac{1}{2}\right)^n \frac{1}{1 + \alpha t} dt = \frac{n}{2^n} \int_{1/\alpha}^{\infty} \frac{dt}{1 + \alpha t} = \end{aligned}$$

$$= \frac{n}{2^n \alpha} \ln(1 + \alpha t) \Big|_{t=1/\alpha}^{\infty} = \infty,$$

wobei verwendet wurde, dass

$$\frac{\alpha t}{1 + \alpha t} \geq \frac{1}{2} \Leftrightarrow 2\alpha t \geq 1 + \alpha t \Leftrightarrow \alpha t \geq 1 \Leftrightarrow t \geq \frac{1}{\alpha}$$

für $t \in \mathbb{R}$ gilt. Im Fall von $\alpha < \beta$ ergibt sich der Erwartungswert von T wieder mit Hilfe der Ableitung von p_0 , wobei für $t \in \mathbb{R}_0^+$

$$\dot{p}_0(t) = n \left(\frac{\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t}}{\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t}} \right)^{n-1} \frac{\beta(\alpha - \beta)e^{(\alpha-\beta)t}(\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t}) - \alpha(\alpha - \beta)e^{(\alpha-\beta)t}(\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t})}{(\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t})^2},$$

gilt. Damit erhält man für den Erwartungswert von T

$$\begin{aligned} \mathbb{E}(T) &= \int_0^{\infty} t \dot{p}_0(t) dt = \int_0^{\infty} t n \left(\frac{\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t}}{\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t}} \right)^{n-1} \frac{\beta(\alpha - \beta)e^{(\alpha-\beta)t}(\alpha - \beta)}{(\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t})^2} dt = \\ &= n\beta(\alpha - \beta)^2 \int_0^{\infty} t e^{(\alpha-\beta)t} \frac{(\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t})^{n-1}}{(\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t})^{n+1}} dt \leq \\ &\leq n\beta(\alpha - \beta)^2 \int_0^{\infty} \frac{t e^{(\alpha-\beta)t}}{(\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t})^2} dt \leq n\beta(\alpha - \beta)^2 \int_0^{\infty} t \frac{e^{(\alpha-\beta)t}}{(\beta - \alpha)^2} dt = \\ &= n\beta \int_0^{\infty} t e^{(\alpha-\beta)t} dt = n\beta \left(t \frac{e^{(\alpha-\beta)t}}{(\alpha - \beta)} \Big|_0^{\infty} - \frac{1}{(\alpha - \beta)} \int_0^{\infty} e^{(\alpha-\beta)t} dt \right) = \\ &= \frac{-n\beta}{(\alpha - \beta)^2} e^{(\alpha-\beta)t} \Big|_0^{\infty} = \frac{n\beta}{(\alpha - \beta)^2} < \infty, \end{aligned}$$

wobei dazu verwendet wurde, dass $\frac{\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t}}{\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t}} \leq 1$ für $t \in \mathbb{R}$ gilt, da

$$\frac{\beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t}}{\beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t}} \leq 1 \Leftrightarrow \beta - \beta e^{(\alpha-\beta)t} \leq \beta - \alpha e^{(\alpha-\beta)t} \Leftrightarrow -\beta e^{(\alpha-\beta)t} \leq -\alpha e^{(\alpha-\beta)t} \Leftrightarrow \beta \geq \alpha.$$

Zusammenfassend ergibt sich, dass der Erwartungswert des Aussterbezeitpunktes im Fall, dass die Geburtenrate α gleich der Todesrate β ist, unendlich ist, obwohl die Population in diesem Fall mit Sicherheit ausstirbt, und im Fall, dass die Geburtenrate α kleiner als die Todesrate β ist, einen Wert kleiner unendlich annimmt.

Kapitel 8

Schätzung von Populationsgrößen

8.1 Die Idee

Um die bisher betrachteten Modelle auf reale Situationen anwenden zu können, ist unter anderem die Kenntnis der Populationsgröße zu unterschiedlichen Zeitpunkten erforderlich. Da es in der Regel nicht möglich ist die genaue Anzahl der Individuen einer Population in einem natürlichen Lebensraum zu ermitteln, werden zur Schätzung der Populationsgröße statistische Werkzeuge eingesetzt.

Eine Methode zur Schätzung von Populationsgrößen ist die sogenannte *Capture-Recapture-Methode*. Dabei werden – wie der Name bereits vermuten lässt – Mitglieder der zu schätzenden Population eingefangen, markiert und anschließend wieder freigelassen. Nach einer Zeitperiode, die groß genug ist, dass sich die markierten Individuen wieder vollständig mit den unmarkierten vermischen können, werden erneut Individuen eingefangen. Diese können dann entweder bereits bei der vorangegangenen Fangaktion markiert worden sein oder werden neu markiert, die Ergebnisse werden aufgezeichnet. Natürlich ist es möglich den Recapture-Teil der Studie mehrfach auszuführen.

Um einige dieser Methoden näher betrachten zu können, sind nachstehende mathematische Definitionen und Überlegungen notwendig, die im Folgenden ausgeführt werden.

8.2 Maximum-Likelihood-Methode

Das wohl wichtigste Hilfsmittel zur Schätzung von Populationsgrößen ist die sogenannte Maximum-Likelihood-Methode, welche im Folgenden kurz zusammengefasst wird.

Sei im Folgenden X eine diskrete Zufallsvariable und deren Wahrscheinlichkeitsfunktion $\mathbb{P}(X = x|\theta_1, \dots, \theta_r)$ von den Parametern $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r$, $r \in \mathbb{N}$, welche im Vektor $\theta \in \mathbb{R}^r$ zusammengefasst werden, abhängig. Das Ziel ist nun, aus einer unabhängigen Stichprobe $\bar{x} = x_1, x_2, \dots, x_n$ vom Umfang $n \in \mathbb{N}$, diese Parameter $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r$ zu schätzen. Dazu

beachtet man, dass die Wahrscheinlichkeit, eben diese Stichprobe zu erhalten, wegen der Unabhängigkeit gegeben ist durch

$$\mathbb{L}(x_1, x_2, \dots, x_n | \theta) = \mathbb{P}(X_1 = x_1, \dots, X_n = x_n | \theta) = \prod_{i=1}^n \mathbb{P}(X_i = x_i | \theta).$$

Für eine konkrete Stichprobe hängt diese Wahrscheinlichkeit also nur von den Parametern $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r$ ab, und man nennt sie *Likelihood-Funktion*.

Analog erhält man für eine stetige Zufallsvariable X , deren Dichte f von den Parametern $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r$, $r \in \mathbb{N}$, zusammengefasst im Vektor $\theta \in \mathbb{R}^r$, abhängig ist, zu gegebenen unabhängigen Stichproben x_1, x_2, \dots, x_n , $n \in \mathbb{N}$, für die Wahrscheinlichkeit, eben diese Stichprobe zu erhalten,

$$\mathbb{L}(x_1, x_2, \dots, x_n | \theta) = \mathbb{P}(X_1 = x_1, \dots, X_n = x_n | \theta) = \prod_{i=1}^n f(x_i, \theta),$$

und man bezeichnet diese Funktion \mathbb{L} wieder als *Likelihood-Funktion*.

Nun besteht die Idee der *Maximum-Likelihood-Methode* darin, dass die realisierte Stichprobe jene mit der größten Wahrscheinlichkeit ist. Daher wählt man als Schätzwert für den gesuchten Parameter $\theta \in \mathbb{R}^r$ jenen, der die Likelihood-Funktion maximiert.

Im Fall einer stetigen Zufallsvariable mit differenzierbarer Dichte geschieht dies wie gewohnt mit Hilfe der Ableitung der Likelihood-Funktion nach den Elementen von $\theta = (\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_r)$, $r \in \mathbb{N}$,

$$\frac{\partial \mathbb{L}}{\partial \theta_1} = 0, \quad \frac{\partial \mathbb{L}}{\partial \theta_2} = 0, \quad \dots, \quad \frac{\partial \mathbb{L}}{\partial \theta_r} = 0,$$

wobei anhand der zweiten Ableitungen überprüft werden kann, ob es sich bei dem erhaltenen Ergebnis tatsächlich um ein Maximum handelt.

In der Praxis ist es oft von Vorteil, die *logarithmierte Likelihood-Funktion* zu betrachten, da durch das Logarithmieren das Produkt in eine Summe übergeht, und wegen der Monotonie der Logarithmusfunktion weist die logarithmierte Likelihood-Funktion das Maximum an der selben Stelle auf wie die nicht logarithmierte Funktion. Damit lauten die Gleichungen für den Maximum-Likelihood-Schätzer also

$$\frac{\partial \ln(\mathbb{L})}{\partial \theta_1} = 0, \quad \frac{\partial \ln(\mathbb{L})}{\partial \theta_2} = 0, \quad \dots, \quad \frac{\partial \ln(\mathbb{L})}{\partial \theta_r} = 0.$$

Eine im Folgenden benötigte Verteilung ist die Verallgemeinerung der wohlbekannten Binomialverteilung, die so genannte *Multinomialverteilung*. Dabei werden Zufallsexperimente betrachtet, bei denen $k \in \mathbb{N}$ verschiedene Ausgänge möglich sind, welche mit den Wahrscheinlichkeiten $p_1, p_2, \dots, p_k \in [0, 1]$ auftreten, wobei $\sum_{i=1}^k p_i = 1$ gelten muss.

8.2.1 Definition. Die Zufallsvariablen X_1, X_2, \dots, X_k heißen *multinomialverteilt* mit Parametern $n \in \mathbb{N}$ und $p_1, p_2, \dots, p_k \in [0, 1]$, wenn die zugehörige Wahrscheinlichkeitsfunktion die folgende Gestalt besitzt:

$$M(n, p_1, p_2, \dots, p_k) := \mathbb{P}(X_1 = x_1, X_2 = x_2, \dots, X_k = x_k) = \frac{n!}{x_1! x_2! \dots x_k!} p_1^{x_1} p_2^{x_2} \dots p_k^{x_k},$$

wobei $x_1, x_2, \dots, x_k \geq 0$, $\sum_{i=1}^k x_i = n$ und $\sum_{i=1}^k p_i = 1$ gilt. In diesem Fall schreibt man auch $X \sim M(n, p_1, p_2, \dots, p_k)$.

Außerdem wird im Weiteren die hypergeometrische Verteilung verwendet. Dabei betrachtet man eine Grundgesamtheit vom Ausmaß $N \in \mathbb{N}$, wobei $M \leq N$ Elemente eine bestimmte Eigenschaft besitzen. Die hypergeometrische Verteilung lässt nun Schlüsse über die Wahrscheinlichkeit zu, dass bei $n \in \mathbb{N}$ Versuchen genau $k \in \mathbb{N}$ Ausgänge diese bestimmte Eigenschaft besitzen.

8.2.2 Definition. Eine diskrete Zufallsvariable X heißt *hypergeometrisch* verteilt mit Parametern N, M und n , wobei $N, M, n \in \mathbb{N}$ und $M \leq N$, wenn die Wahrscheinlichkeitsfunktion die folgende Gestalt besitzt:

$$Hyp(k|N, M, n) := \mathbb{P}(X = k) = \frac{\binom{M}{k} \binom{N-M}{n-k}}{\binom{N}{n}},$$

wobei $k \in \mathbb{N}_0$ und $k \leq N$ gelten muss. In diesem Fall schreibt man auch $X \sim Hyp(N, M, n)$.

Mit den bisherigen Überlegungen ist es jetzt möglich, einige der wichtigsten Methoden zur Schätzung der Populationsgröße zu betrachten.

8.3 Ausgewählte Methoden

Die älteste aber dennoch auch heute häufig gebrauchte Methode geht zurück auf C.G.J. Petersen, der 1896 eine Schollenpopulation untersuchte, und auf F.C. Lincoln, der 1930 Wasservogelpopulationen studierte.

Die Voraussetzung für die *Petersen-Lincoln-Methode* oder den *Lincoln-Index* bildet eine geschlossene Population, das bedeutet, dass im betrachteten Lebensraum keine Migration vonstatten geht und weder Geburten- noch Todesfälle die Populationsgröße verändern. Außerdem wird davon ausgegangen, dass keine Markierungen verloren gehen und alle Individuen mit der gleichen Wahrscheinlichkeit eingefangen werden, also kein Unterschied in der Fangwahrscheinlichkeit zwischen Männchen und Weibchen, Jung- und Alttieren oder zuvor bereits eingefangenen und noch nie gefangenen Individuen besteht.

Bei der *Petersen-Lincoln-Methode* werden nun aus einer Population deren Gesamtgröße mit $x \in \mathbb{N}$ bezeichnet wird, $a \in \mathbb{N}$ Individuen eingefangen, markiert und wieder freigelassen. Daher muss natürlich $a \leq x$ gelten. Nachdem sich die markierten Individuen mit der übrigen Population wieder vermischt haben, wird erneut eine Stichprobe mit Umfang $n \in \mathbb{N}$ eingefangen, in der sich $r \in \mathbb{N}$ bereits markierte Individuen befinden, woraus sofort $r \leq a$ und $r \leq n \leq x$ resultiert.

Nun liegt die Annahme nahe, dass der Anteil an markierten und bei der zweiten Fangaktion wieder eingefangenen Individuen am Umfang der zweiten Stichprobe gleich groß ist wie der Anteil der bei der ersten Fangaktion markierten Tiere an der Gesamtpopulation. Durch diese Überlegung erhält man $\frac{r}{n} = \frac{a}{x}$, und es ergibt sich für die Größe der Gesamtbevölkerung $x = \frac{an}{r}$.

Für einen stochastischen Zugang zu diesem Problem betrachtet man, ähnlich wie in [NT79], wieder die beiden vorher beschriebenen Stichproben. Die Frage, die sich nun stellt, ist die nach der Wahrscheinlichkeit, dass sich in einer Stichprobe vom Umfang $n \in \mathbb{N}$ aus einer Gesamtheit von x Individuen genau $r \in \mathbb{N}$ bereits markierte Individuen befinden, welche also bereits bei der ersten Fangaktion in der Stichprobe mit Umfang $a \in \mathbb{N}$ waren. Damit unterliegt die Zufallsvariable R , welche die Anzahl der bereits markierten Individuen in der zweiten Stichprobe modelliert, einer hypergeometrischen Verteilung mit Parametern x, a und n , und die Wahrscheinlichkeit, dass $R = r$ gilt, ist gegeben durch

$$\begin{aligned} \text{Hyp}(r|x, a, n) &= \mathbb{P}(R = r) = \frac{\binom{a}{r} \binom{x-a}{n-r}}{\binom{x}{n}} = \\ &= \binom{n}{r} \frac{a(a-1) \cdots (a-r+1)(x-a)(x-a-1) \cdots (x-a-(n-r-1))}{x(x-1) \cdots (x-r+1) \cdots (x-n+1)}. \end{aligned}$$

Um nun einen Schätzer für die Populationsgröße $x \in \mathbb{N}$ zu erhalten, bedient man sich der Maximum-Likelihood-Methode, welche im vorangegangenen Abschnitt erläutert wurde. Dazu betrachtet man die Likelihood-Funktion in Abhängigkeit vom eindimensionalen Parameter $\theta = x \in \mathbb{N}$,

$$\mathbb{L}(r, x) = \frac{\binom{a}{r} \binom{x-a}{n-r}}{\binom{x}{n}} \quad \text{für } r \in [\max(n+a-x, 0), \min(a, n)].$$

Der Maximum-Likelihood-Schätzer für x ist nun jener, der die Likelihood-Funktion maximiert. Um das Maximum zu ermitteln, betrachtet man den Quotienten $Q(x) := \frac{\mathbb{L}(r, x)}{\mathbb{L}(r, x-1)}$, um herauszufinden, wo die Likelihood-Funktion eine steigende bzw. fallende Funktion ist, also der Quotient größer bzw. kleiner eins ist. Man erhält

$$\begin{aligned} Q(x) &= \frac{\mathbb{L}(r, x)}{\mathbb{L}(r, x-1)} = \frac{\frac{\binom{a}{r} \binom{x-a}{n-r}}{\binom{x}{n}}}{\frac{\binom{a}{r} \binom{x-a-1}{n-r}}{\binom{x-1}{n}}} = \frac{\binom{x-a}{n-r} \binom{x-1}{n}}{\binom{x-a-1}{n-r} \binom{x}{n}} = \\ &= \frac{(x-a)!(x-1)!(x-n)!(x-a-1-n+r)!}{(x-a-n+r)!(x-1-n)!(x-a-1)!x!} = \\ &= \frac{(x-a)(x-n)}{x(x-a-n+r)} \quad \text{für } r \in [\max(n+a-x+1, 0), \min(a, n)]. \end{aligned}$$

Um herauszufinden, für welche x die Likelihood-Funktion nun steigt bzw. fällt, betrachtet man für $r \in [\max(n+a-x+1, 0), \min(a, n)]$

$$\frac{(x-a)(x-n)}{x(x-a-n+r)} \geq 1 \quad \Leftrightarrow$$

$$(x-a)(x-n) \geq x(x-a-n+r) \quad \Leftrightarrow \\ x \leq \frac{an}{r},$$

wobei bei der ersten Umformung zu beachten ist, dass $(x-a-n+r) > 0$ ist. Man erhält also, dass die Likelihood-Funktion für $x < \frac{an}{r}$ eine wachsende Funktion ist und für $x > \frac{an}{r}$ eine fallende Funktion. Da die Populationsgröße x in den natürlichen Zahlen liegen muss, ergeben sich demnach für den Likelihood-Schätzer x_{PL} zwei Möglichkeiten: Entweder gilt $x_{PL} = \lfloor \frac{an}{r} \rfloor$ oder $x_{PL} = \lfloor \frac{an}{r} \rfloor + 1$, wobei $\lfloor x \rfloor$ für $x \in \mathbb{R}$ den ganzzahligen Anteil von x bezeichnet.

Falls $\lfloor \frac{an}{r} \rfloor \in \mathbb{N}$, dann ist $\mathbb{L}(\frac{an}{r} - 1) = \mathbb{L}(\frac{an}{r}) = \mathbb{L}(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor)$ maximal. Sei nun $\lfloor \frac{an}{r} \rfloor \notin \mathbb{N}$. Um zu ermitteln welcher der beiden Werte in diesem Fall der korrekte Schätzer ist, beachtet man, dass $\lfloor \frac{an}{r} \rfloor + 1 > \frac{an}{r}$ sicher erfüllt ist und daher $Q(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor + 1) < 1$ gilt. Das ist allerdings äquivalent zu $\frac{\mathbb{L}(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor + 1)}{\mathbb{L}(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor)} < 1$ und damit zu $\mathbb{L}(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor + 1) < \mathbb{L}(\lfloor \frac{an}{r} \rfloor)$. Da bei der letzten Ungleichung niemals Gleichheit eintreten kann, ist mit $x_{PL} = \lfloor \frac{an}{r} \rfloor$ der eindeutige Maximum-Likelihood-Schätzer gefunden.

Der Nachteil der Petersen-Lincoln-Methode ist leicht erkennbar, sie liefert keine Ergebnisse, falls bei der zweiten Fangaktion keine bereits markierten Individuen eingefangen werden, da in diesem Fall $r = 0$ ist und dies eine Division durch Null nach sich zieht. Deshalb machte Norman T. J. Bailey in [Bai51] den naheliegenden Vorschlag als Schätzer für die Populationsgröße $x_B = \frac{a(n+1)}{r+1}$ zu verwenden, da dieser auch für $r = 0$ definiert ist. Dieser Schätzer x_B wird *Bailey-Index* genannt. Erwähnenswert ist auch, dass Bailey in seinen Ausführungen schon zur Berechnung des Schätzers x_{PL} nicht die hypergeometrische Verteilung heranzieht, sondern diese durch eine Binomialverteilung approximiert. Bemerkenswert ist, dass die Ergebnisse für x_{PL} in beiden Fällen exakt übereinstimmen.

Eine naheliegende Verfeinerung des bisher betrachteten Verfahren beruht darauf, dass mehr als zwei Fangaktionen durchgeführt und die Resultate für die Schätzung der Populationsgröße herangezogen werden. Analog zu vorher werden die eingefangenen Individuen markiert, wobei die Unterscheidbarkeit der einzelnen Fangaktionen an den Markierungen möglich sein muss, und anschließend wieder freigelassen. Bailey verwendete ursprünglich einen Tag als Zeitspanne zwischen den Fangaktionen, allerdings diente diese Wahl lediglich der einfacheren Formulierung und Notation, und es ist eine beliebige Zeitspanne möglich, die allerdings so groß gewählt werden muss, dass eine Durchmischung von markierten und unmarkierten Individuen möglich ist. Da nun insgesamt $k \in \mathbb{N}$ Fangaktionen durchgeführt werden, ist eine komplexere Notation notwendig, so bezeichne nun $n_j \in \mathbb{N}$ die bei der j -ten Fangaktion, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, erfassten Individuen und $n_{ji} \in \mathbb{N}_0$ die Anzahl derer, die bereits bei der i -ten Fangaktion, $i \in \{1, 2, \dots, j-1\}$, gekennzeichnet wurden und bei der j -ten Fangaktion, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, erneut aufgegriffen wurden. Daher muss $n_{ji} \leq n_j$ für alle $i, j \in \{1, 2, \dots, k\}$ mit $i < j$ gelten. Weiters wird mit $n_{j0} \in \mathbb{N}_0$, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, die Anzahl der Individuen bezeichnet, die zum ersten Mal bei der j -ten Fangaktion betrachtet wurden, also bis dahin unmarkiert waren. Außerdem bezeichne $s_j \in \mathbb{N}_0$, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, die Anzahl der neu markierten Individuen, die bei der j -ten Fangaktion wieder freigelassen werden, dabei muss nicht $s_j = n_{j0}$ für $j \in \{1, 2, \dots, k\}$ gelten, da es möglich ist, dass beim Einfangen oder Markieren der Individuen Todesfälle auftreten, und diese Individuen

werden zwar aufgezeichnet, allerdings nicht wieder freigelassen.

Die Größe der gesamten Population zum Zeitpunkt der j -ten Fangaktion wird mit $N_j \in \mathbb{N}$, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, bezeichnet, die Anzahl der Individuen, die zum i -ten Fangzeitpunkt, $i < j$, markiert wurden und bei der j -ten Fangaktion, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$, erneut eingefangen wurden, sei $N_{ji} \in \mathbb{N}_0$ und die Anzahl der unmarkierten Individuen $N_{j0} \in \mathbb{N}_0$, $j \in \{1, 2, \dots, k\}$.

Falls ein Individuum zu einem Fangzeitpunkt $j \in \{1, 2, \dots, k\}$ mehr als eine ältere Markierung aufweisen sollte, wird hier nur die älteste für die Betrachtungen herangezogen. In der Arbeit [Bai51] führt Bailey ein sogenanntes *Trellis-Diagramm* zur Aufzeichnung der beobachteten Werte ein, das in Abbildung 8.1 für drei Fangaktionen dargestellt ist.

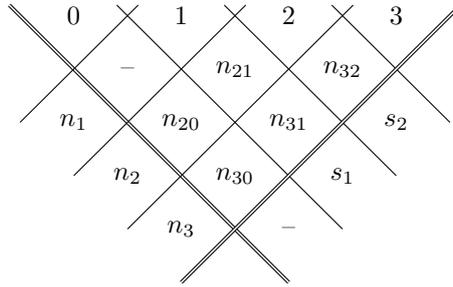


Abbildung 8.1: Von Bailey in [Bai51] eingeführtes Trellis-Diagramm zur Erfassung von Triple-Catch-Daten.

Mit Hilfe dieser Notation kann die benötigte Likelihood-Funktion bestimmt werden.

Weiters geht man bei der betrachteten Population von einem exponentiellen Wachstum mit konstanter Geburtenrate $\alpha \in [0, 1]$ und konstanter Sterberate $\beta \in [0, 1]$ aus. Allerdings soll sich die Geburtenrate nicht auf die Gruppe der markierten Individuen auswirken, da diese natürlich nicht als markiert geboren werden, wohl aber auswirken soll sich die Sterberate auf diese Gruppe, da eine Markierung nicht vor natürlichem Tod schützt. Damit erhält man für alle $j \in \{1, 2, \dots, k\}$ und für alle $i \in \{1, 2, \dots, j - 1\}$:

$$\begin{aligned} N_{ji} &= s_i e^{-\beta(j-i)}, \\ N_j &= N_1 e^{(\alpha-\beta)(j-1)}, \\ N_{j0} &= N_j - \sum_{i=1}^{j-1} N_{ji}. \end{aligned}$$

In weiterer Folge ist es nun möglich, die Parameter α , β und die interessierenden Populationsgrößen N_j mittels der Maximum-Likelihood-Methode zu schätzen.

Der Einfachheit halber wird im Folgenden das *Triple-Catch-Verfahren* betrachtet, also eine Rückfangmethode mit drei Fangaktionen zu den Zeitpunkten $t = 0$, $t = t_1$ und $t = t_1 + t_2$ mit $t_1, t_2 \in \mathbb{R}^+$. Mit der zuvor allgemein eingeführten Notation ergibt sich damit für die Größen N_i , $i = 2, 3$ bzw. N_{ij} , $i, j \in \{1, 2, 3\}$, $i > j$, der markierten und

unmarkierten Gruppen zu den verschiedenen betrachteten Zeitpunkten:

$$\begin{aligned}
 N_2 &= N_1 e^{(\alpha-\beta)t_1}, & N_3 &= N_1 e^{(\alpha-\beta)(t_1+t_2)}, \\
 N_{21} &= s_1 e^{-\beta t_1}, & N_{31} &= s_1 e^{-\beta(t_1+t_2)}, \\
 N_{20} &= N_1 e^{(\alpha-\beta)t_1} - s_1 e^{-\beta t_1}, & N_{32} &= s_2 e^{-\beta t_2}, \\
 N_{30} &= N_1 e^{(\alpha-\beta)(t_1+t_2)} - s_1 e^{-\beta(t_1+t_2)} - s_2 e^{-\beta t_2}.
 \end{aligned} \tag{8.1}$$

Um die Schreibweise zu vereinfachen, setzt man

$$N_2 =: x, \quad e^{\alpha t_2} =: \hat{\alpha} \quad \text{und} \quad e^{-\beta t_1} =: \hat{\beta}, \tag{8.2}$$

damit erhält man aus den Gleichungen (8.1)

$$\begin{aligned}
 N_2 &= x, & N_3 &= e^{-\beta t_2} \hat{\alpha} x, \\
 N_{21} &= \hat{\beta} s_1, & N_{31} &= e^{-\beta t_2} \hat{\beta} s_1, \\
 N_{20} &= x - \hat{\beta} s_1, & N_{32} &= e^{-\beta t_2} s_2, \\
 N_{30} &= e^{-\beta t_2} (\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2).
 \end{aligned} \tag{8.3}$$

Im Folgenden betrachtet man mehrere Zufallsvariablen, die die Anzahl der Individuen in den verschiedenen Gruppen beschreiben, und modelliert die einzelnen Fangaktionen getrennt. In der ersten Fangaktion soll die Zufallsvariable X die Anzahl der gefangenen Individuen modellieren, und daher gilt $\mathbb{P}(X = n_1) = 1$ und $\mathbb{P}(X \neq n_1) = 0$. Bei der zweiten Fangaktion interessiert man sich für die Größe von n_{20} und n_{21} . Die Zufallsvariablen Y_1 und Y_2 folgen nach den bisherigen Definitionen und Annahmen einer Multinomialverteilung mit Parametern n_2 , $p_{Y_1} := \frac{N_{20}}{N_2}$ und $p_{Y_2} := \frac{N_{21}}{N_2}$. Da $N_{20} + N_{21} = N_2$ auf Grund der Gleichungen (8.1) gilt, ist die Voraussetzung $p_{Y_1} + p_{Y_2} = 1$ der Multinomialverteilung erfüllt, und es folgt

$$\mathbb{P}(Y_1 = n_{20}, Y_2 = n_{21}) = \frac{n_2!}{n_{20}!n_{21}!} \left(\frac{N_{20}}{N_2}\right)^{n_{20}} \left(\frac{N_{21}}{N_2}\right)^{n_{21}}.$$

Analog zur zweiten Fangaktion erhält man bei der dritten, dass die Zufallsvariablen Z_1 , Z_2 und Z_3 wieder multinomialverteilt sind mit Parametern n_3 , $p_{Z_1} := \frac{N_{30}}{N_3}$, $p_{Z_2} := \frac{N_{31}}{N_3}$ und $p_{Z_3} := \frac{N_{32}}{N_3}$, wobei $p_{Z_1} + p_{Z_2} + p_{Z_3} = 1$ auf Grund der Gleichungen (8.1) erfüllt ist. Es gilt

$$\mathbb{P}(Z_1 = n_{30}, Z_2 = n_{31}, Z_3 = n_{32}) = \frac{n_3!}{n_{30}!n_{31}!n_{32}!} \left(\frac{N_{30}}{N_3}\right)^{n_{30}} \left(\frac{N_{31}}{N_3}\right)^{n_{31}} \left(\frac{N_{32}}{N_3}\right)^{n_{32}}.$$

Da die einzelnen Familien von Zufallsvariablen als unabhängig angenommen werden, können die Wahrscheinlichkeiten aufmultipliziert werden, und es ergibt sich als Zusammenfassung der bisherigen Resultate die Likelihood-Funktion

$$\begin{aligned}
 \mathbb{L}(n_1, n_{20}, n_{21}, n_{30}, n_{31}, n_{32} | x, \hat{\alpha}, \hat{\beta}) &= \\
 &= \mathbb{P}(X = n_1, Y_1 = n_{20}, Y_2 = n_{21}, Z_1 = n_{30}, Z_2 = n_{31}, Z_3 = n_{32}) =
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \mathbb{P}(X = n_1) \mathbb{P}(Y_1 = n_{20}, Y_2 = n_{21}) \mathbb{P}(Z_1 = n_{30}, Z_2 = n_{31}, Z_3 = n_{32}) = \\
&= \frac{n_2!}{n_{20}! n_{21}!} \left(\frac{N_{20}}{N_2} \right)^{n_{20}} \left(\frac{N_{21}}{N_2} \right)^{n_{21}} \frac{n_3!}{n_{30}! n_{31}! n_{32}!} \left(\frac{N_{30}}{N_3} \right)^{n_{30}} \left(\frac{N_{31}}{N_3} \right)^{n_{31}} \left(\frac{N_{32}}{N_3} \right)^{n_{32}} = \\
&= \frac{n_2! n_3!}{n_{20}! n_{21}! n_{30}! n_{31}! n_{32}!} \frac{N_{20}^{n_{20}} N_{21}^{n_{21}} N_{30}^{n_{30}} N_{31}^{n_{31}} N_{32}^{n_{32}}}{N_2^{n_2} N_3^{n_3}}
\end{aligned}$$

Setzt man nun in dieses Resultat die Gleichungen (8.3) ein und beachtet, dass $n_3 = n_{30} + n_{31} + n_{32}$ gilt, so erhält man

$$\begin{aligned}
\mathbb{L}(n_1, n_{20}, n_{21}, n_{30}, n_{31}, n_{32} | x, \hat{\alpha}, \hat{\beta}) &= \\
&= \frac{n_2! n_3! s_1^{n_{21} + n_{31}} s_2^{n_{32}} (x - \hat{\beta} s_1)^{n_{20}} (\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2)^{n_{30}} \hat{\beta}^{n_{21} + n_{31}}}{n_{20}! n_{21}! n_{30}! n_{31}! n_{32}! x^{n_2 + n_3} \hat{\alpha}^{n_3}}.
\end{aligned}$$

Dies führt nun zur logarithmierten Likelihood-Funktion

$$\begin{aligned}
\ln(\mathbb{L}(n_1, n_{20}, n_{21}, n_{30}, n_{31}, n_{32} | x, \hat{\alpha}, \hat{\beta})) &= \\
&= C - (n_2 + n_3) \ln(x) + n_{20} \ln(x - \hat{\beta} s_1) + \\
&+ n_{30} \ln(\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2) + (n_{21} + n_{31}) \ln(\hat{\beta}) - n_3 \ln(\hat{\alpha}),
\end{aligned}$$

wobei es sich bei $C \in \mathbb{R}$ um eine geeignete Konstante handelt. Um die Wahrscheinlichkeit der aufgetretenen Werte $n_1, n_{20}, n_{21}, n_{30}, n_{31}$ und n_{32} zu maximieren, werden nun die partiellen Ableitungen nach den gesuchten Parametern $x, \hat{\alpha}$ und $\hat{\beta}$ gebildet und diese anschließend Null gesetzt:

$$\begin{aligned}
\text{I: } \frac{\partial \ln \mathbb{L}}{\partial x} &= -\frac{n_2 + n_3}{x} + \frac{n_{20}}{x - \hat{\beta} s_1} + \frac{n_{30} \hat{\alpha}}{\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2} = 0, \\
\text{II: } \frac{\partial \ln \mathbb{L}}{\partial \hat{\alpha}} &= \frac{n_{30} x}{\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2} - \frac{n_3}{\hat{\alpha}} = 0, \\
\text{III: } \frac{\partial \ln \mathbb{L}}{\partial \hat{\beta}} &= -\frac{n_{20} s_1}{x - \hat{\beta} s_1} - \frac{n_{30} s_1}{\hat{\alpha} x - \hat{\beta} s_1 - s_2} + \frac{n_{21} + n_{31}}{\hat{\beta}} = 0.
\end{aligned}$$

Aus Gleichung II ergibt sich durch Äquivalenzumformungen

$$\hat{\alpha} = \frac{n_3(\hat{\beta} s_1 + s_2)}{x(n_3 - n_{30})}, \quad (8.4)$$

anschließend erhält man nach Einsetzen von (8.4) in Gleichung I und Umformungen

$$x = \frac{n_2 \hat{\beta} s_1}{n_2 - n_{20}}, \quad (8.5)$$

und damit nach Einsetzen aus Gleichung III

$$\hat{\beta} = -\frac{s_2(n_2 - n_{20} - n_{21} - n_{31})}{s_1(n_2 - n_{20} - n_{21} + n_3 - n_{30} - n_{31})}. \quad (8.6)$$

Beachtet man den Umstand, dass sowohl $n_2 = n_{20} + n_{21}$ als auch $n_3 = n_{30} + n_{31} + n_{32}$ gilt, so können die Gleichungen (8.5) und (8.6) geschrieben werden als

$$x = \frac{n_2 \hat{\beta} s_1}{n_{21}} \quad \text{und} \quad \hat{\beta} = \frac{s_2 n_{31}}{s_1 n_{32}}. \quad (8.7)$$

Durch Rückeinsetzen erhält man damit als Lösung des Gleichungssystems

$$x_T = \frac{s_2 n_2 n_{31}}{n_{21} n_{32}}, \quad \hat{\alpha}_T = \frac{n_{21} n_3}{n_2 n_{31}}, \quad \hat{\beta}_T = \frac{s_2 n_{31}}{s_1 n_{32}}, \quad (8.8)$$

wobei zur Berechnung von $\hat{\alpha}$ wieder ausgenutzt wurde, dass $n_3 = n_{30} + n_{31} + n_{32}$ gilt.

Mit diesen Resultaten kann man sowohl den Schätzer für die Geburtenrate α_T als auch den für die Sterberate β_T aus den Gleichungen (8.2) und (8.8) bestimmen und erhält

$$\alpha_T = \frac{1}{t_2} \ln \left(\frac{n_2 n_3}{n_2 n_{31}} \right),$$

$$\beta_T = -\frac{1}{t_1} \ln \left(\frac{s_2 n_{31}}{s_1 n_{32}} \right),$$

und damit mit Hilfe von (8.1) und (8.3) auch den Maximum-Likelihood-Schätzer für die Populationsgröße N_{T_i} für $i = 1, 2, 3$ zu den drei verschiedenen Fangzeitpunkten, da nun x_T bekannt ist. Es ergibt sich

$$N_{T_1} = x_T e^{-(\alpha_T - \beta_T) t_1} = \frac{s_2 n_2 n_{31}}{n_{21} n_{32}} \left(\frac{n_{21} n_3}{n_2 n_{31}} \right)^{-\frac{1}{t_2}} \left(\frac{s_2 n_{31}}{s_1 n_{32}} \right)^{-\frac{1}{t_1}},$$

$$N_{T_2} = x_T = \frac{s_2 n_2 n_{31}}{n_{21} n_{32}},$$

$$N_{T_3} = e^{-\beta_T t_2} \hat{\alpha} x_T = \left(\frac{s_2 n_{31}}{s_1 n_{32}} \right)^{\frac{t_2}{t_1}} \frac{s_2 n_3}{n_{32}}.$$

Da die Gesamtpopulationsgrößen nur Werte aus den natürlichen Zahlen annehmen können, muss im konkreten Fall entsprechend gerundet werden. Bailey führt in [Bai51] umfangreiche Untersuchungen hinsichtlich der Qualität der erhaltenen Schätzer mittels Erwartungswerten und Varianzen durch, auf die hier verwiesen sei.

Natürlich sind vielfältige Abänderungen und Verfeinerungen der bisher vorgestellten Methoden möglich. Exemplarisch seien hier die Untersuchungen von Jolly in [Jol63] und [Jol65] erwähnt, in denen Rückfangmethoden mit beliebig vielen Fangaktionen in offenen Populationen, also unter Einbeziehung von Migration, betrachtet werden.

Außerdem erwähnenswert ist die Arbeit von Otis et al. in [Oti+78], die insgesamt acht Methoden vorstellen, bei welchen die Fangwahrscheinlichkeit aufgrund verschiedener Faktoren variiert. Die Fangwahrscheinlichkeit kann über die Zeit variieren, von der Verhaltensreaktion der Individuen auf Fangaktionen abhängen oder für jedes Populationsmitglied individuell sein. Otis et al. betrachten auch verschiedene Kombinationen dieser Möglichkeiten.

Literaturverzeichnis

- [Bai51] N. T. J. Bailey. „On Estimating the Size of Mobile Populations from Recapture Data“. In: *Biometrika* 38.3/4 (1951), S. 293–306.
- [Bei97] F. Beichelt. *Stochastische Prozesse für Ingenieure*. BSB B.G. Teubner Verlagsgesellschaft, Stuttgart, 1997.
- [BKI08] C. Beierle und G. Kern-Isberner. *Methoden wissensbasierter Systeme*. Grundlagen, Algorithmen, Anwendungen. Vieweg & Teubner / GWV Fachverlage GmbH, Wiesbaden, 2008.
- [BP79] A. Berman und R. J. Plemmons. *Nonnegative matrices in the mathematical sciences*. Computer Science and Applied Mathematics. Academic Press [Harcourt Brace Jovanovich Publishers], New York, 1979.
- [BGZ78] O. Beyer, H.-J. Girlich und H.-U. Zschiesche. *Stochastische Prozesse und Modelle*. Mathematik für Ingenieure, Naturwissenschaftler, Ökonomen und Landwirte, Band 19/1. BSB B.G. Teubner Verlagsgesellschaft, Leipzig, 1978.
- [Cas01] H. Caswell. *Matrix population models*. 2. Aufl. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, 2001.
- [CFR05] P. Cull, M. Flahive und R. Robson. *Difference equations*. Undergraduate Texts in Mathematics. From rabbits to chaos. Springer-Verlag, New York, 2005.
- [Ela96] S. N. Elaydi. *An introduction to difference equations*. Undergraduate Texts in Mathematics. Springer-Verlag, New York, 1996.
- [Ela08] S. N. Elaydi. *Discrete chaos*. 2. Aufl. With applications in science and engineering. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, 2008.
- [Fie86] M. Fiedler. *Special matrices and their applications in numerical mathematics*. Translated from the Czech by Petr Přikryl and Karel Segeth. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 1986.
- [Gan71] F. R. Gantmacher. *Matrizenrechnung. II. Spezielle Fragen und Anwendungen*. 3. Aufl. Hochschulbücher für Mathematik, Bd. 37. VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin, 1971.
- [Hae66] E. H. P. A. Haeckel. *Generelle Morphologie der Organismen*. Bd. 2. Berlin, G. Reimer, 1866. URL: <http://www.biodiversitylibrary.org/item/52177>.
- [Heu06] H. Heuser. *Gewöhnliche Differentialgleichungen*. 5. Aufl. Mathematische Leitfäden. Einführung in Lehre und Gebrauch. B. G. Teubner, Stuttgart, 2006.

- [Hol96] R. A. Holmgren. *A first course in discrete dynamical systems*. 2. Aufl. Universitext. Springer-Verlag, New York, 1996.
- [Jol63] G. M. Jolly. „Estimates of population parameters from multiple recapture data with both death and dilution—deterministic model“. In: *Biometrika* 50 (1963), S. 113–128.
- [Jol65] G. M. Jolly. „Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration-stochastic model“. In: *Biometrika* 52 (1965), S. 225–247.
- [KT81] S. Karlin und H. M. Taylor. *A second course in stochastic processes*. Academic Press Inc. [Harcourt Brace Jovanovich Publishers], New York, 1981.
- [Key68] N. Keyfitz. *Introduction to the mathematics of population*. Addison-Wesley Publishing Company, Massachusetts, 1968.
- [Kle06] A. Klenke. *Wahrscheinlichkeitstheorie*. Springer-Verlag, Berlin, 2006.
- [Lah64] H. Lahres. *Einführung in die diskreten Markoff-Prozesse und ihre Anwendungen*. Die Wissenschaft, Bd. 120. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 1964.
- [Lan69] P. Lancaster. *Theory of matrices*. Academic Press, New York, 1969.
- [Les45] P. H. Leslie. „On the use of matrices in certain population mathematics“. In: *Biometrika* 33 (1945), S. 183–212.
- [Les48] P. H. Leslie. „Some further notes on the use of matrices in population mathematics“. In: *Biometrika* 35 (1948), S. 213–245.
- [MRT83] H. Marcus-Roberts und M. Thompson, Hrsg. *Life science models*. Bd. 4. Modules in Applied Mathematics. Springer-Verlag, New York, 1983.
- [Mic90] R. E. Mickens. *Difference equations*. 2. Aufl. Theory and applications. Van Nostrand Reinhold Co., New York, 1990.
- [NW72] A. Nijenhuis und H. S. Wilf. „Representations of integers by linear forms in nonnegative integers.“ In: *Journal of Number Theory* 4 (1972), S. 98–106.
- [NT79] W. Nöbauer und W. Timischl. *Mathematische Modelle in der Biologie*. Eine Einführung für Biologen, Mathematiker, Mediziner, und Pharmazeuten; Mathematik für Naturwissenschaftler. Friedr. Vieweg & Sohn, Braunschweig, 1979.
- [Oti+78] D. L. Otis u. a. „Statistical inference from capture data on closed animal populations“. In: *Wildlife Monographs* 62 (1978), S. 1–135.
- [Pie77] E. C. Pielou. *Mathematical ecology*. John Wiley & Sons, United States, 1977.
- [Pis02] L. Pisano. *Fibonacci's Liber abaci*. Sources and Studies in the History of Mathematics and Physical Sciences. A translation into modern English of Leonardo Pisano's *Book of calculation*; Translated from the Latin and with an introduction, notes and bibliography by L. E. Sigler. Springer-Verlag, New York, 2002.
- [Pol73] J. Pollard. *Mathematical models for the growth of human populations*. Cambridge University Press, Cambridge, 1973.

- [San90] J. T. Sandefur. *Discrete dynamical systems*. Theory and applications. The Clarendon Press Oxford University Press, New York, 1990.
- [Sch11] K. D. Schmidt. *Maß und Wahrscheinlichkeit*. 2. Aufl. Springer-Lehrbuch. Springer-Verlag, Berlin, 2011.
- [Sen81] E. Seneta. *Nonnegative matrices and Markov chains*. 2. Aufl. Springer Series in Statistics. Springer-Verlag, New York, 1981.
- [Var62] R. S. Varga. *Matrix iterative analysis*. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs, N.J., 1962.
- [Wal96] W. Walter. *Gewöhnliche Differentialgleichungen*. 6. Aufl. Springer-Lehrbuch. Eine Einführung. Springer-Verlag, Berlin, 1996.
- [YSH96] E. K. Yeagers, R. W. Shonkwiler und J. V. Herod. *An introduction to the mathematics of biology*. With computer algebra models. Birkhäuser, Boston, 1996.