

Die Fisher-Gleichung

Sebastian Wolf, Steffen Forkmann, Matthias Enders

31. März 2007

Inhaltsverzeichnis

| | | |
|----------|---|-----------|
| 1 | Einleitung | 2 |
| 2 | Herleitung der Fisher-Gleichung | 3 |
| 2.1 | Wachstum | 3 |
| 2.2 | Diffusion | 3 |
| 2.3 | Reduktion | 3 |
| 2.4 | Autonome DGL | 4 |
| 3 | Analysis | 4 |
| 3.1 | Lokale Existenz und Eindeutigkeit | 4 |
| 3.2 | Positivität | 4 |
| 3.3 | Equilibria und Stabilität | 4 |
| 3.3.1 | Phasenportrait | 5 |
| 4 | Globale Existenz | 6 |
| 4.1 | Globale Existenz für spezielle Startwerte | 6 |
| 4.2 | Heterokliner Orbit | 7 |
| 5 | Simulation | 7 |
| 5.1 | 2D-Simulation | 7 |
| 5.2 | 3D-Simulation | 8 |
| 5.3 | Simulation mit 2 Spezies | 9 |
| 6 | Zusammenfassung | 10 |

1 Einleitung

Die Fisher-Gleichung, auch als Kolmogorov-Petrovsky-Piscounov-Gleichung (KPP- Gleichung) bezeichnet, wurde im Jahre 1937 von Andrei Nikolaevich Kolmogorov (1903-1987) und Sir Ronald Aylmer Fisher (1890-1962) unabhängig voneinander untersucht. Fisher nutzte sie, um die Ausbreitung eines vorteilhaften Gens innerhalb einer Population zu beschreiben. Die Gleichung vereint logistisches Wachstum mit einem Diffusionsterm in einer partiellen Differentialgleichung.

Neben der Beschreibung von chemischen Reaktionen wird die Fisher-Gleichung heute vor allem dazu genutzt, die Invasion einer oder mehrerer Spezies in ein neues Gebiet zu modellieren. Dieses Thema ist in der heutigen globalisierten Welt von großer Bedeutung, da durch den hohen Waren- und Personenverkehr immer öfter Organismen in vollkommen fremde Habitats eingeschleppt werden. Diese sogenannten Neobiota können bei fehlenden natürlichen Feinden weitreichende ökonomische und ökologische Schäden anrichten, wie aktuelle aber auch historische Beispiele zeigen.

Das wohl bekannteste Beispiel ist die Kaninchenplage in Australien, welche große Schäden in der Agrarwirtschaft verursacht hat. Das Aussetzen von nur 24 Kaninchen zu Jagdzwecken führte nach kurzer Zeit zu einer massiven Vermehrung der Kaninchen über den gesamten Kontinent. Aufgrund der Schwere der Massenvermehrung und den dramatischen Ernteverlusten wurde zwischen 1901 und 1908 sogar ein über 3000 km langer kaninchen-sicherer Schutzzaun („Rabbit-Proof-Fence“) gebaut. Als weiteres Beispiel für invasive Arten sei die aus Afrika stammende „Gelbe Spinnerameise“ (*Anoplolepis gracilipes*) genannt, die auf der Weihnachtsinsel im Pazifik innerhalb von nur einhalb Jahren circa drei Millionen Krabben getötet hat und den Fortbestand dieser und einiger anderer Arten akut bedroht.

2 Herleitung der Fisher-Gleichung

2.1 Wachstum

Ausgangspunkt für die Fisher-Gleichung bildet eine autonome DGL für Populations-Wachstum:

$$u'(t) = a(u(t)) \cdot u(t) \quad \text{mit} \quad u(0) = u_0 \quad (1)$$

Wobei $u(t)$ die Größe der Population zur Zeit t darstellt und $a(u)$ die populationsabhängige Wachstumsrate. Weiterhin treffen wir folgende Wachstumsannahme:

$$a(u) = a \left(1 - \frac{u(t)}{u_\infty} \right) \quad (2)$$

Mit u_∞ führen wir innerhalb dieser Wachstumsannahme eine tragende Kapazität ein. Durch diese erreichen wir, dass die Population wächst, solange die Populationsgröße unterhalb der tragenden Kapazität liegt und schrumpft, wenn sie darüber liegt.

2.2 Diffusion

Wir treffen nun folgende Diffusionsannahme:

$$\partial_t u(x, t) - \nabla^2 u(x, t) = F(u(x, t)) \quad \text{mit} \quad x \in \mathbb{R}, t > 0 \quad (3)$$

Für den Fall $n = 1$ ergibt sich die sogenannte Reaktions-Diffusionsgleichung:

$$\partial_t u(x, t) - \partial_{xx} b(u(x, t)) = F(u(x, t)) \quad \text{mit} \quad b(u) > 0 \quad (4)$$

Gleichungen dieser Form treten häufig auf, wenn chemische Reaktionen beschrieben werden, in denen Diffusion eine Rolle spielt. Für den Spezialfall $b(u) = D \cdot u$ dieser Reaktions-Diffusionsgleichung ergibt sich die Fisher-Gleichung:

$$\partial_t u(x, t) - D \partial_{xx} u(x, t) = a u(x, t) \left(1 - \frac{u(x, t)}{u_\infty} \right) \quad (5)$$

Wobei D die Diffusivität, a die Wachstumsrate und u_∞ die tragende Kapazität darstellen.

2.3 Reduktion

Diese Gleichung lässt sich nun auf eine dimensionslose Form reduzieren, dazu skalieren wir die Zeit und die Wachstumsrate in einer neuen Variable τ , die Distanz und die Diffusionslänge in z und die Populationsgröße sowie die tragende Kapazität in v . Wir setzen an:

$$\tau := at \quad (6)$$

$$z := x \sqrt{\frac{a}{D}} \quad (7)$$

$$v := \frac{u(x, t)}{u_\infty} \quad (8)$$

Nach Einsetzen ergibt sich:

$$\partial_\tau v(z, \tau) - \partial_{zz} v(z, \tau) = v(1 - v) \quad \text{mit} \quad v(0) = v_0 \quad (9)$$

Dadurch erhalten wir eine dimensionslose Form der Fisher-Gleichung:

$$v_\tau - v_{zz} = v(1 - v) \quad \text{mit} \quad v(0) = v_0 \quad (10)$$

2.4 Autonome DGL

Weiterhin kann man folgende Wellenannahme treffen:

$$v(z, \tau) = V(z - c\tau) \quad (11)$$

Es ergibt sich folgende homogene DGL zweiter Ordnung:

$$-cV'(s) - V''(s) = V(s)(1 - V(s)) \quad \text{mit} \quad -\infty < s = z - c\tau < \infty \quad (12)$$

Diese homogene DGL zweiter Ordnung kann nun in ein System autonomer DGL überführt werden:

$$\begin{cases} V'(s) = W(s) \\ W'(s) = -cW(s) - V(s)(1 - V(s)) \\ V(0) = v_0 \\ W(0) = w_0 \end{cases} \quad (13)$$

3 Analysis

3.1 Lokale Existenz und Eindeutigkeit

Wenn man (13) betrachtet und folgendermaßen aufschreibt

$$\begin{cases} f_1(V, W) = W \\ f_2(V, W) = -cW - V(1 - V) \end{cases} \quad (14)$$

sieht man das f polynomiell in C^∞ ist und dadurch f lokal lipschitz in $(v_0, w_0) \in \mathbb{R}^2$ ist. Somit kann man sagen, dass f nach dem Existenz- und Eindeutigkeitssatz eine lokale und eindeutige Lösung besitzt.

3.2 Positivität

Um die Positivität zu zeigen, wählen wir folgenden Ansatz:

$$\begin{cases} f_1(V, W) = W \\ f_2(V, W) = -cW - V(1 - V) \end{cases} \quad (15)$$

Wir setzen im folgenden Null:

$$f_1(0, W) = W \geq 0 \quad \forall W \geq 0 \quad (16)$$

$$f_2(V, 0) = -V(1 - V) \quad (17)$$

$$f_2(0.5, 0) = -0.5(1 - 0.5) = -0.25 < 0 \quad (18)$$

Die Positivität ist somit nicht erfüllt, da f_2 nicht für alle positiven V positiv ist.

3.3 Equilibria und Stabilität

Zur Bestimmung der Equilibria setzen wir die Gleichung (13) gleich Null:

$$\begin{cases} 0 = W(s) \\ 0 = -cW(s) - V(s)(1 - V(s)) \end{cases} \quad (19)$$

Die Gleichgewichtspunkte befinden sich somit bei $(0, 0)$ und $(1, 0)$ und es ergibt sich folgende Jacobi-Matrix:

$$J(V, W) = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ 2V - 1 & -c \end{pmatrix} \quad (20)$$

Im Punkt $(0,0)$ ergibt sich für die Eigenwerte:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 - 4} \right) \quad (21)$$

Für die Lösungen muss somit eine Fallunterscheidung vorgenommen werden:

- Fall 1: Für $c \geq 2$ sind beide Eigenwerte reell und negativ, daher liegt an dieser Stelle ein stabiler Knoten vor.
- Fall 2: Für $0 < c < 2$ bekommen wir konjugiert komplexe Eigenwerte mit negativem Realteil. Daher liegt hier eine stabile Spirale vor.

Im Punkt $(1,0)$ ergibt sich folgende Gleichung für die Eigenwerte:

$$\lambda_{1,2} = \frac{1}{2} \left(-c \pm \sqrt{c^2 + 4} \right) \quad (22)$$

Da beide Eigenwerte reell und von unterschiedlichem Vorzeichen sind, liegt hier ein instabiler Sattelpunkt für jedes $c > 0$ vor.

3.3.1 Phasenportrait

Das vorhergesagte Verhalten der Extrema kann man auch am Phasenportrait nachvollziehen, wie man im folgenden Beispiel sieht:

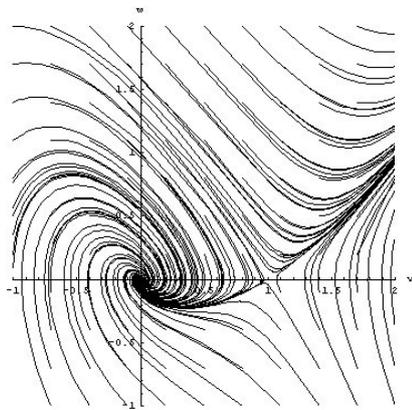


Abbildung 1: $c=1$

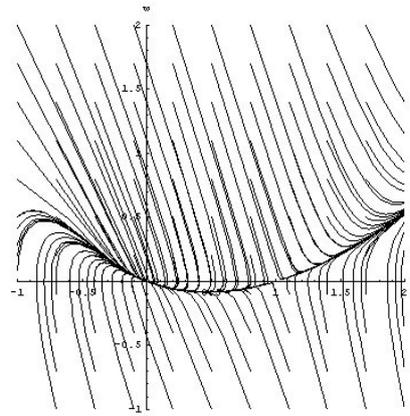


Abbildung 2: $c=3$

4 Globale Existenz

Globale Existenz kann für die Fisher-Gleichung nicht gezeigt werden, dies ist aber auch nicht nötig, da der biologisch interessante Bereich nur einen kleinen Ausschnitt des Phasenportraits ausmacht. Wenn man sich das Phasenportrait für $c < 2$ ansieht, stellt man fest, dass um den Ursprung herum ständige Vorzeichenwechsel für V und W statt finden. Das ist biologisch aber uninteressant und wird deshalb nicht weiter betrachtet.

4.1 Globale Existenz für spezielle Startwerte

Für die spätere Simulation reicht es zu zeigen, dass für biologisch sinnvolle Startwerte die Lösung für alle Zeiten existiert und im biologisch sinnvollen Bereich bleibt. Um dies zu zeigen machen wir nun einige geometrische Überlegungen.

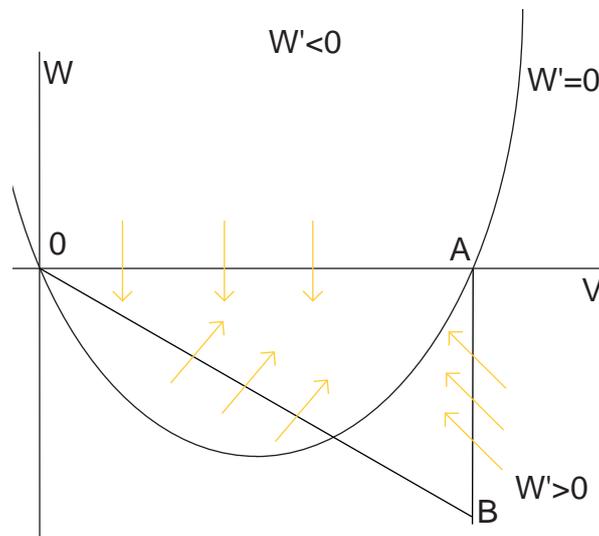


Abbildung 3: Globale Existenz im Dreieck OAB

Als erstes betrachten wir die Parabel $W' = 0$. Es gilt:

$$W' = 0 \Leftrightarrow -cW - V(1 - V) = 0 \quad (23)$$

$$W = -\frac{1}{c}V(1 - V) = -\frac{1}{c}V + \frac{1}{c}V^2 \quad (24)$$

Die Parabel $W' = 0$ schneidet die W -Achse also im Koordinatenursprung (Punkt 0) und im Punkt A. Wir betrachten nun die Strecke \overline{OA} , die oberhalb der Parabel liegt und somit $W' \leq 0$ ist. Des Weiteren gilt $W = 0$ und somit $V' = 0$. Das bedeutet, die Richtungsvektoren zeigen auf der Strecke \overline{OA} nach unten.

Wir führen nun die Gerade $W = -bV, b > 0$ ein. Diese Gerade schneidet das Lot der V -Achse vom Punkt A aus im Punkt B. Auf der Strecke \overline{AB} gilt nun $W \leq 0$ und somit $V' = W \leq 0$. Weiterhin gilt $V = 1$ und somit $W' = -cW \geq 0$. Das bedeutet, die Richtungsvektoren gehen nach links oben.

Wenn man nun zeigen kann, dass die Lösung die Strecke \overline{OB} nicht von innerhalb des Dreiecks OAB überqueren kann, hat man gezeigt, dass die Lösung das Dreieck OAB überhaupt nicht verlassen kann.

Damit Strecke \overline{OB} zu Zeit s_0 nicht nach „außen“ überquert werden kann, muss gelten:

$$W'(s_0) + bV'(s_0) < 0 \quad (25)$$

$$W(s_0) + bV(s_0) = 0 \quad (26)$$

Wir setzen dies nun in Gleichung (13) ein:

$$W'(s) + bV'(s) = -cW(s) - V(s)(1 - V(s)) + bW(s) \quad (27)$$

$$= (b - c)W(s) - V(s)(1 - V(s)) \quad (28)$$

$$W'(s_0) + bV'(s_0) = (b - c)(-bV(s_0)) - V(s_0)(1 - V(s_0)) \quad (29)$$

$$= V(s_0)(-b(b - c) - 1 + V(s_0)) \quad (30)$$

Wir setzen nun $b = \frac{c}{2} > 0$. Daraus folgt:

$$W'(s_0) + bV'(s_0) = \underbrace{V(s_0)}_{>0} \left(\frac{c^2}{4} - 1 + \underbrace{V(s_0)}_{>0} \right) \quad (31)$$

$$\rightarrow W'(s_0) + bV'(s_0) > 0 \leftrightarrow c > 2 \quad (32)$$

Das bedeutet, für $c > 2$ kann die Lösung das Dreieck 0AB nicht verlassen und für alle Startwerte innerhalb des Dreiecks existiert die Lösung für alle Zeiten.

4.2 Heterokliner Orbit

Das folgende Bild zeigt den oberen rechten Ausschnitt des Dreieck 0AB.

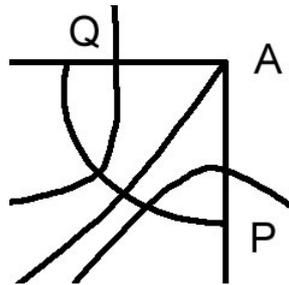


Abbildung 4: Der Bogen PQ

Jede Trajektorie, die den Bogen nah an P schneidet, muss das Dreieck unterhalb von A erreicht haben. Eine Trajektorie, die den Bogen nah an Q schneidet, muss das Dreieck links von A erreicht haben. Daraus folgt, dass eine Trajektorie existiert, die gegen den Sattelpunkt A tendiert wenn s gegen -1 geht.

Wenn man sich nun das Verhalten im Ursprung, anschaut stellt man fest, dass die Trajektorie das Dreieck 0AB nicht verlassen kann. Denn V fällt monoton ($V' = W < 0$) und die Fisher-Gleichung hat nur 2 ausgezeichnete Punkte. Das heißt es gibt keinen anderen anziehenden Punkt auf dem Weg zum Ursprung. Die Trajektorie tendiert somit gegen den Ursprung wenn s gegen 1 geht. Sie verbindet somit den Sattelpunkt mit dem stabilen Knoten und stellt damit einen heteroklinen Orbit dar.

Die biologische Bedeutung des Orbits wird klar, wenn man sich die nachfolgende Simulation ansieht. Der Orbit stellt nämlich genau die Wellenfront der Ausbreitung dar.

5 Simulation

5.1 2D-Simulation

Ausgehend von der Gleichung:

$$\begin{cases} \partial_t n(x, t) - D \partial_{xx} n(x, t) = r n(x, t) \left(1 - \frac{n(x, t)}{K}\right) \\ n(0, 0) = N_0 \end{cases} \quad (33)$$

wurde eine 2D-Simulation mit folgenden Parametern durchgeführt:

- r (* Wachstumsrate *)
- K (* Kapazität - höher \rightarrow höhere max. Populationsgröße *)
- D (* Diffusität - höher \rightarrow schnellere Ausbreitung *)
- N_0 (* Ausgangspopulationsgröße *)
- t_{max} (* Zeitdauer der Simulation *)

Man kann den zeitlichen Verlauf der Ausbreitung vom Startpunkt im folgenden Bild gut erkennen. Die blaue Linie stellt die Wellenfront der Ausbreitung dar. Am Anfang sind nur am Startpunkt Individuen zu beobachten. Nach einiger Zeit steigt dort die Populationsgröße jedoch bis zur Kapazitätsgrenze an und die Art breitet sich aus.

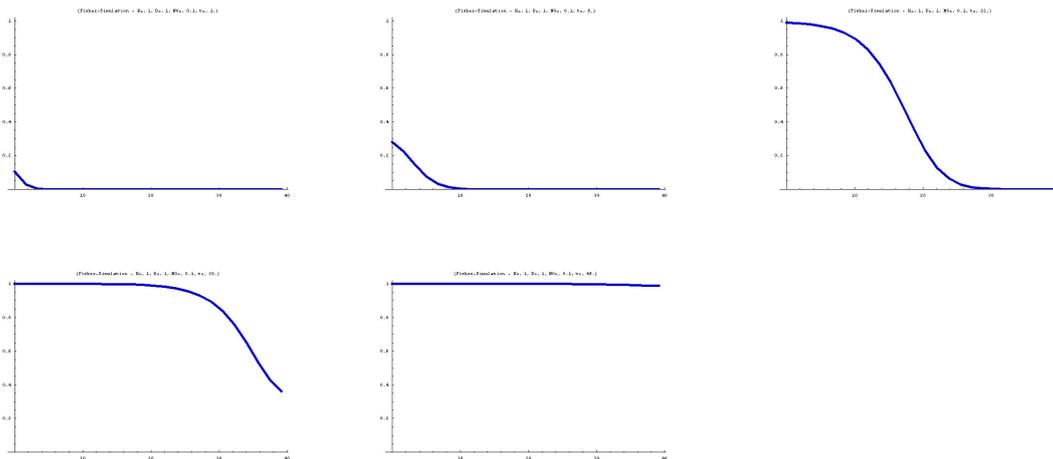


Abbildung 5: Zeitlicher Verlauf bei 2D-Simulation

5.2 3D-Simulation

Für die 3D-Simulation haben wir aus Performancegründen die Ausbreitungswelle um den Startpunkt rotiert. So wurde die Dimensionsreduktion aus der Herleitung wieder umgekehrt. Diese Simulation wurde mit folgenden Parametern durchgeführt:

- r (* Wachstumsrate *)
- K (* Kapazität - höher \rightarrow höhere max. Populationsgröße *)
- D (* Diffusität - höher \rightarrow schnellere Ausbreitung *)
- N_0 (* Ausgangspopulationsgröße *)
- t_{max} (* Zeitdauer der Simulation *)

Man kann folgenden zeitlichen Verlauf beobachten:

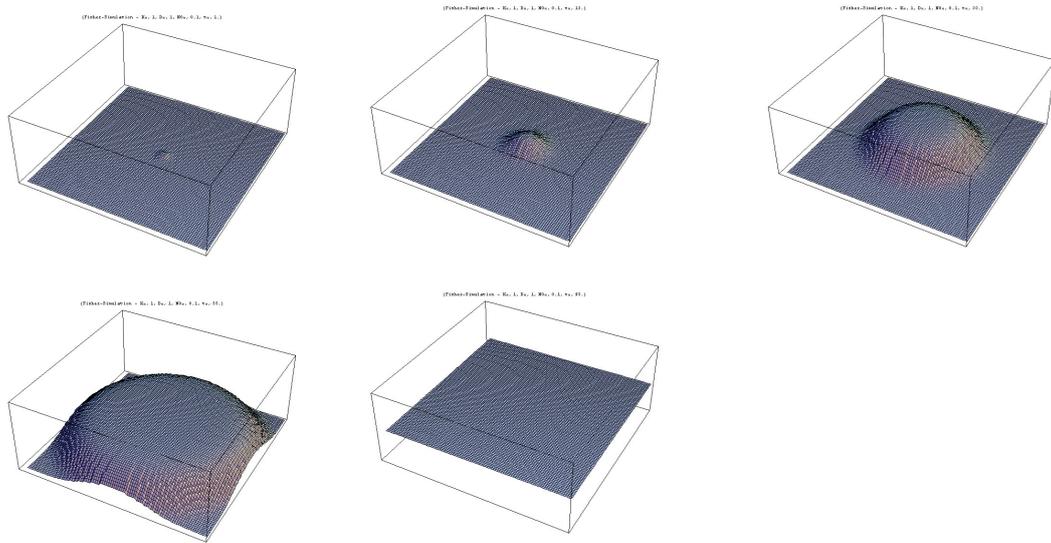


Abbildung 6: Zeitlicher Verlauf bei 3D-Simulation

5.3 Simulation mit 2 Spezies

Abschließend wurde noch die Verdrängung von Arten simuliert. Verdeutlicht wird dies am Beispiel der Verdrängung der Jäger und Sammler durch neusteinzeitliche Bauern in Europa.

Jäger und Sammler besiedelten in der Steinzeit Europa bis an die Kapazitätsgrenze. Da sie sich jedoch nur innerhalb bestimmter Gebiete bewegten, war die Population sehr heterogen verteilt. Um 8000 v. Chr. verschwanden die Jäger und Sammler plötzlich - die Ursache liegt wahrscheinlich in der schnellen Ausbreitung der neusteinzeitlichen Bauern, welche ihr Gebiet um 1km pro Jahr vergrößern konnten.

Erklären könnte man den Vorgang durch zwei verschiedene Ansätze:

- Verschmelzung der Jäger und Sammler mit den Bauern:
 - Die Jäger und Sammler lernten die Landwirtschaft von den einziehenden Bauern und vermischen sich. Dies ist aber eher unwahrscheinlich, da es eine große linguistische und genetische Heterogenität in der Population als Folge gehabt hätte. Dies ist jedoch in Europa nicht der Fall.
- Verdrängung:
 - Die Jäger und Sammler haben die Landwirtschaft, welche 50fach höhere Bevölkerungsdichte auf gleichen Boden ermöglichte, nicht übernommen. Daraus könnte man schließen, dass die Bauern die Jäger und Sammler verdrängt haben. Das würde auch die genetische und linguistische Homogenität in Europa erklären.

Folgende Parameter wurden bei der 3D-Simulation mit 2 Spezies verwendet:

- r_1 (* Wachstumsrate Spezies 1 *)
- K_1 (* Kapazität Spezies 1 *)
- N_{1_0} (* Ausgangspopulationsgröße Spezies 1 *)
- r_2 (* Wachstumsrate Spezies 2 *)
- K_2 (* Kapazität Spezies 2 *)

- N_{20} (* Ausgangspopulationsgröße Spezies 2 *)
- D (* Diffusivität *)
- t_{max} (* Zeitdauer der Simulation *)

In der folgenden Grafik kann man gut erkennen, dass sich eine Art wesentlich schneller und bis zu einer höheren Kapazität ausbreitet. Als Folge wird zweite Welle von der ersten förmlich überrollt.

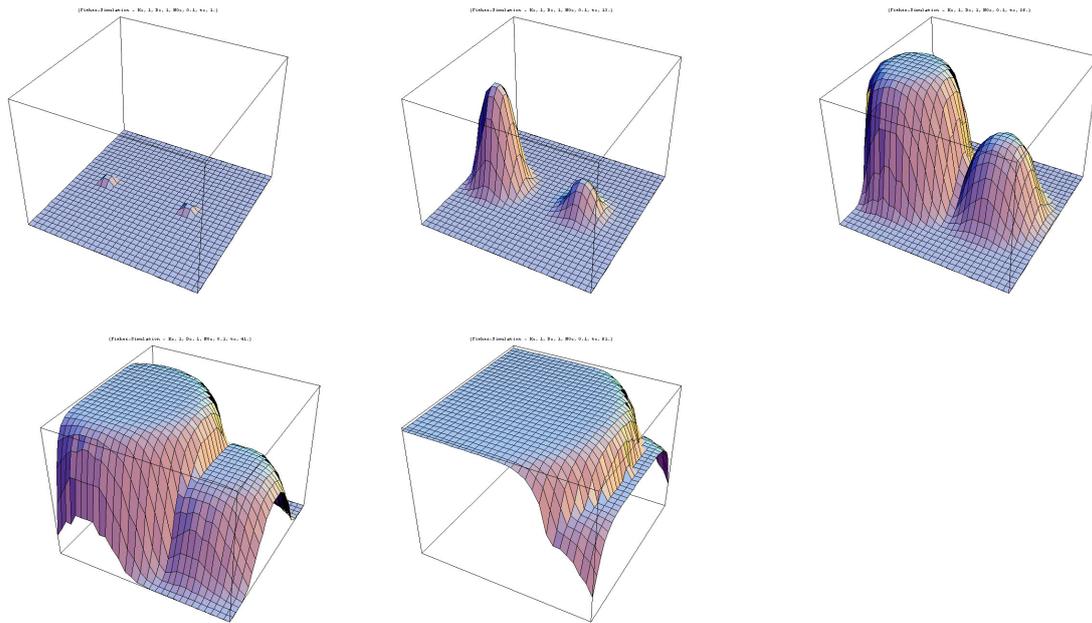


Abbildung 7: Verdrängung einer Art

6 Zusammenfassung

In dieser Praktikumsarbeit wurde die Fisher-Gleichung aus bekannten Wachstums- und Diffusionsannahmen hergeleitet und danach in der Anzahl der Parameter und der Dimension reduziert. Im Anschluss wurde eine analytische Untersuchung durchgeführt und der heterokline Orbit bestimmt. Dieser stellt die biologisch interessante Ausbreitungswellenfront der invasiven Art dar. Im Simulationsteil wurde dann der zeitliche Verlauf der Ausbreitung für eine Art in 2D und 3D sowie für 2 Arten in 3D dargestellt.

Literatur

- [Hub94] HUBER, Wolfgang: Die Beschreibung von Reaktions-Diffusions-Prozessen durch Mastergleichungen. (1994)
- [Tra06] TRAN, Ba K.: Modellierung biologischer Invasionen mit Reaktions-Diffusionsgleichungen. In: *Beiträge des Instituts für Umweltsystemforschung der Universität Osnabrück* (2006), Nr. 35