1.5 Populatiematrices

Inleiding

Om voorspellingen te kunnen doen over de samenstelling van bepaalde populaties dieren maakte de Britse zoöloog Patrick H. Leslie in 1945 gebruik van grafen en matrices. Hoe dit werkt wordt hier beschreven in een model van een populatie kevers, het is zeer vergelijkbaar met het werken met overgangsmatrices.

Figuur 1

Je leert in dit onderwerp

- de samenstelling van populaties waarin generaties kunnen worden onderscheiden beschrijven met Leslie-matrices;
- het verloop van de samenstelling van zo’n populatie doorrekenen.

Voorkennis

- rekenen met matrices, ook met je grafische rekenmachine;
- bij een graaf een matrix opstellen;
- werken met overgangsgrafen en overgangsmatrices.

Verkennen

Opgave V1

Stel je een populatie van een bepaalde soort kevers voor die maximaal drie jaar oud worden. Uit statistisch onderzoek is gebleken:

- 20% van de kevers overleeft gemiddeld het eerste levensjaar;
- in het eerste levensjaar heeft een kever gemiddeld 0,8 nakomelingen;
- 4% van de kevers overleeft gemiddeld het tweede levensjaar;
- in het tweede levensjaar heeft een kever gemiddeld 2 nakomelingen;
- geen enkele kever wordt ouder dan drie jaar en in zijn derde jaar krijgt een kever geen nakomelingen.

Deze populatie kevers bestaat uit drie generaties. Er zijn 2000 nuljarige kevers, 600 éénjarige kevers en 80 tweejarige kevers geteld in een bepaald jaar.

Hoe zal deze populatie zich de komende jaren ontwikkelen?

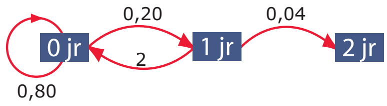
Uitleg

Stel je een populatie van een bepaalde soort kevers voor die maximaal drie jaar oud worden. Uit statistisch onderzoek is gebleken:

- 20% van de kevers overleeft gemiddeld het eerste levensjaar;
- in het eerste levensjaar heeft een kever gemiddeld 0,8 nakomelingen;
- 4% van de kevers overleeft gemiddeld het tweede levensjaar;
- in het tweede levensjaar heeft een kever gemiddeld 2 nakomelingen;
- geen enkele kever wordt ouder dan drie jaar en in zijn derde jaar krijgt een kever geen nakomelingen.

Deze populatie kevers bestaat uit drie generaties: nuljarige, éénjarige en twee jarige kevers.
De graaf beschrijft de overgangen tussen de generaties. Daarbij is een overgangsmatrix op te stellen die **Leslie-matrix** wordt genoemd:

$$L = \begin{pmatrix} 0{,}8 & 2 & 0 \\ 0{,}20 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}04 & 0 \end{pmatrix}$$



		van		
		0 jr	1 jr	2 jr
naar	0 jr	0,80	2,00	0,00
	1 jr	0,20	0	0
	2 jr	0	0,04	0

Figuur 2

Je ziet dat het 'van ... naar ...' op dezelfde manier is gehanteerd dan bij overgangsmatrices gebruikelijk is. Daarom staan op de eerste rij van de matrix de geboortecijfers binnen de populatie. De overlevingskansen zijn de kentallen meteen onder de hoofddiagonaal. Heb je gegevens over de aantallen per generatie kun je nu gaan rekenen...

Opgave 1

Bekijk in de **Uitleg** hoe van de groei van een populatie kevers een model is gemaakt in de vorm van een Leslie-matrix.

a Is een Leslie-matrix een overgangsmatrix?

b Een Leslie-matrix wordt altijd zo geordend dat 'van' boven staat en 'naar' links vooraan. Waarom betekent dit dat de getallen op de eerste rij altijd geboortecijfers moeten zijn?

c Hoe groot is de kans dat een nuljarige kever zijn 'eerste verjaardag' haalt?

d Hoe groot is de kans dat hij ook zijn 'tweede verjaardag' haalt?

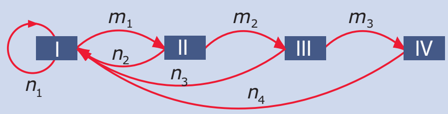
Er zijn 2000 nuljarige kevers, 600 eenjarige kevers en 80 tweejarige kevers geteld in een bepaald jaar.

e Ga na of de populatie kevers naar een bepaalde evenwichtssituatie toe groeit.

Theorie en voorbeelden

Om te onthouden

De Britse zoöloog P.H. Leslie ontwikkelde in 1945 een wiskundig model voor de ontwikkeling van een populatie planten of dieren. Daarbij verdeel je de populatie in gelijke leeftijdsintervallen die **generaties** heten. Vervolgens probeer je per generatie de **overlevingskans** en het gemiddelde **geboortecijfer** per element van de populatie vast te stellen (d.m.v. statistisch onderzoek).
Met deze gegevens kun je dan een **populatievoorspellingsgraaf** en een **populatievoorspellingsmatrix** opstellen.
Bij een populatie met vier generaties ziet dat er zo uit:



		van			
		I	II	III	IV
naar	I	n_1	n_2	n_3	n_4
	II	m_1	0	0	0
	III	0	m_2	0	0
	IV	0	0	m_3	0

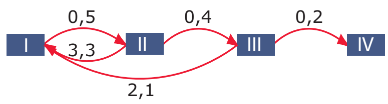
Figuur 3

In de populatievoorspellingsmatrix of **Leslie-matrix** L vind je in de bovenste rij de geboortecijfers. De overlevingskansen staan net onder de hoofddiagonaal.

Heb je nu de aantallen per generatie op een bepaald moment, dan kun je door matrixvermenigvuldiging berekenen hoe groot die aantallen precies één generatie later zijn. En als je door blijft vermenigvuldigen kun je voorspellen hoe de samenstelling van deze populatie zich zal ontwikkelen, of er sprake zal zijn van groei, of juist niet...

Voorbeeld 1

Een bepaalde populatie zoogdieren kent vier generaties: jonge dieren van $0- < 2$ jaar (generatie I), dieren van $2- < 4$ jaar (generatie II), dieren van $4- < 6$ jaar (generatie III) en oude dieren van $6- < 8$ jaar (generatie IV).
Deze populatiegraaf geeft het verloop van de samenstelling van de generaties weer.



Figuur 4

Op 1-1-2000 waren er 590 jonge dieren, 360 dieren in generatie II, 200 dieren in generatie III en 80 oude dieren. Onderzoek hoe deze populatie zich zal ontwikkelen. Bereken ook het vervangingscijfer, dat is het verwachte aantal nakomelingen van één dier van deze populatie.

Antwoord

De Leslie-matrix $L = \begin{pmatrix} 0 & 3{,}3 & 2{,}1 & 0 \\ 0{,}5 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0{,}4 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0{,}2 & 0 \end{pmatrix}$, de populatiematrix is $P_{2000} = \begin{pmatrix} 590 \\ 360 \\ 200 \\ 80 \end{pmatrix}$

Dan is $P_{2002} = L \cdot P_{2000}$ en $P_{2004} = L \cdot P_{2002}$, enz.
Je ziet het aantal dieren sterk gaan toenemen.

Het vervangingscijfer is $0{,}5 \cdot 3{,}3 + 0{,}5 \cdot 0{,}4 \cdot 2{,}1 \approx 2{,}07$. Geen wonder dat het aantal dieren groeit: elk dier zorgt gemiddeld voor 2,07 nakomelingen.

Opgave 2

Bestudeer het voorbeeld van de populatie dieren in **Voorbeeld 1** nog eens goed.

a Welke tijdsduur heeft één generatie bij deze dieren?

b Hoe oud worden ze volgens de populatievoorspellingsgraaf maximaal?

c Welke getallen stellen de geboortecijfers of vruchtbaarheidscijfers voor?

d Hoe groot is de kans dat een pasgeborene van deze diersoort minimaal zes jaar oud wordt?

e Waarom kun je de kans dat een pasgeborene zeven jaar oud wordt niet vaststellen met deze gegevens?

f Wat is de betekenis van L^2? En van L^3?

g Bereken nu P_{2002} en P_{2004}. Laat zien dat deze populatie snel gaat groeien.

Voorbeeld 2

generatie	2000	2002	2004
$0- < 2$	1150	1160	1880
$2- < 4$	800	920	928
$4- < 6$	120	320	368
$6- < 8$	30	12	32

Tabel 1

In de tabel zie je tellingen van een populatie zoogdieren die vier generaties kent. Alleen dieren van $2- < 6$ jaar krijgen jongen.
Beschrijf het verloop van de samenstelling van deze populatie dieren met een graaf en een Leslie-matrix.

Antwoord

De overlevingskansen per generatie vind je zo:

- van generatie 1 naar generatie 2: $\frac{920}{1150} = \frac{928}{1160} = 0{,}8$;
- van generatie 2 naar generatie 3: $\frac{320}{800} = \frac{368}{920} = 0{,}4$;
- van generatie 3 naar generatie 4: $\frac{12}{120} = \frac{32}{320} = 0{,}1$.

Alleen generaties 2 en 3 zorgen voor jongen, het gemiddelde in generatie 2 is a jongen per dier en in generatie 3 is dit b jongen per dier. Dan moet:

- $800a + 120b = 1160$
- $920a + 320b = 1880$

Je kunt dit oplossen door beide vergelijkingen in de vorm $b = ...$ te schrijven en dan met je GR het snijpunt van beide lineaire functies te bepalen. Je vindt: $a = 1$ en $b = 3$.
Nu kun je de Leslie-matrix opstellen.

Opgave 3

Een Leslie-matrix maak je vanuit een bepaald model voor de groei van een populatie. Zo'n model ontstaat vanuit statistische gegevens over aantallen dieren of planten van opeenvolgende generaties. In **Voorbeeld 2** zie je hoe je een Leslie-matrix kunt opstellen vanuit dergelijke gegevens.

a Welke aannames doe je als je een Leslie-matrix gebruikt om de groei van een populatie te voorspellen?

b Bereken zelf de geboortecijfers.

c Stel een bijpassende Leslie-matrix L op.

d Onderzoek hoe deze populatie zoogdieren het gaat doen in de jaren na 2004.

e Bereken het vervangingscijfer.

Opgave 4

Tweejarige planten bloeien pas in hun tweede levensjaar: na het dragen van vruchten sterven de oude planten af. Per oude plant ontstaan er gemiddeld 8 jonge planten. Uit onderzoek blijkt dat 50% van de jonge planten eenjarige planten worden en dat 25% van de eenjarige planten het tweede levensjaar bereiken.

a Geef dit weer in een graaf en stel een populatievoorspellingsmatrix voor deze tweejarige planten op.

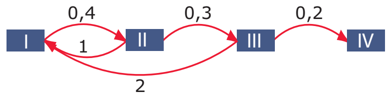
b Hoeveel kans heeft een jonge plant om zelf weer jonge planten voort te brengen?

c Als er in een bepaald afgesloten gebied 400 jonge planten, 400 eenjarige planten en 100 oude planten worden waargenomen, hoe zal die populatie zich dan in de komende jaren ontwikkelen? Geef de resultaten weer in grafieken.

Verwerken

Opgave 5

Een kudde antilopen bestaat uit dieren van vier generaties. De generatieduur is ongeveer 5 jaar. Hun weidegebied is dichtbevolkt met roofdieren. Een bioloog heeft op basis van observaties een graaf opgesteld die de geboortecijfers en de overlevingskansen van de kudde antilopen weergeeft. Stel je voor dat elke generatie in de kudde op zeker moment uit 100 dieren bestaat.



Figuur 5

a Laat zien dat er geen sprake is van een natuurlijk evenwicht.

b Na hoeveel jaar is de kudde in dit model uitgestorven?

c Na 15 jaar wordt er besloten om het aantal roofdieren in het leefgebied van de kudde antilopen zodanig te verminderen dat hun overlevingskansen verdubbelen. Onderzoek of het verdubbelen van de overlevingskansen het uitsterven van de kudde antilopen zal voorkomen.

d Na verdere observatie blijken ook de geboortecijfers van de kudde te worden beïnvloed door de afname van het aantal roofdieren. Geef daarvoor een verklaring.

Ga uit van de situatie bij d, maar neem aan dat de geboortecijfers meteen zodanig veranderen dat alle dieren ouder dan 5 jaar gemiddeld voor 2 nakomelingen kunnen zorgen.

e Onderzoek nu hoe het verloop van de aantallen dieren per generatie de komende jaren zal zijn. Maak een passende grafiek voor het totaal aantal dieren in de loop der jaren. Is er sprake van exponentiële groei van de populatie? Zo ja, bepaal dan de groeifactor.

Opgave 6

Van een ontwikkelingsland zijn de volgende bevolkingsgegevens bekend:

leeftijdscategorie	1900	1920	1940	1960	1980
0– <20	19,8	22,8	23,5	26,4	27,8
20– <40	8,9	8,9	10,2	10,6	11,9
40– <60	3,2	3,2	3,2	3,7	3,8
60– <80	0,3	0,4	0,4	0,4	0,5
80 en hoger	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabel 2

De aantallen in deze tabel zijn in miljoenen.
Het gemiddeld aantal kinderen per hoofd van de bevolking is:

leeftijdscategorie	kinderen
0– <20	0,25
20– <40	1,97
40– <60	0,09
60– <80	0,00

Tabel 3

a Bereken op grond van de eerste tabel de kansen dat iemand van een bepaalde leeftijdscategorie overgaat naar de volgende.

b Stel een Leslie-matrix op voor dit ontwikkelingsland.

c Waaraan kun je zien dat de sterfte onder kinderen in dit land hoog is?

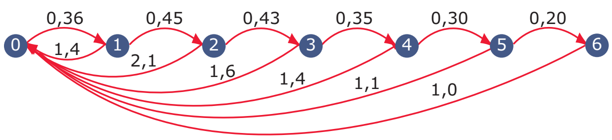
d Voorspel de bevolkingssamenstelling van dit land in 2000 en 2020.

e De bevolking van dit land lijkt steeds sneller te groeien. Toon aan dat dit bij benadering exponentieel gebeurt in de periode van 1900 tot 2020.

f Bereken het jaar waarin de totale bevolking precies twee keer zo groot zal zijn dan in 1980 als je uitgaat van een zuiver exponentieel groeimodel.

Opgave 7

Bij een uitgebreid onderzoek naar de groei van vogelpopulaties stelden Amerikaanse biologen vast dat onder bepaalde omstandigheden de groei van een populatie roodborstjes beschreven kan worden met een model dat in de graaf hieronder is weergegeven.



Figuur 6

Uit deze graaf kan onder andere worden afgelezen dat 45% van de eenjarige roodborstjes de tweejarige leeftijd bereikt en dat 100 eenjarige vogels per jaar gemiddeld 140 jongen voortbrengen. Ook blijkt uit de graaf dat de vogels de leeftijd van zeven jaar niet bereiken.

a Stel een bijpassende populatievoorspellingsmatrix op.

Een populatie waarvoor de voorgaande gegevens gelden, bestond op 1 juli 1990 (tijdstip $t = 0$) uit 2022 roodborstjes. De tabel geeft de verdeling over de verschillende leeftijden weer.

leeftijd	0	1	2	3	4	5	6
roodborstjes	1250	440	200	80	30	20	2

Tabel 4

b Onderzoek of het totale aantal roodborstjes op 1 juli 1991 ($t = 1$) volgens dit model minder dan 1% afwijkt van het totale aantal op 1 juli 1990.

c Onder het vervangingscijfer versta je de verwachtingswaarde van het aantal jongen dat een roodborstje gedurende het hele leven krijgt. Hoe groot zou dit vervangingscijfer zijn als geen enkel roodborstje de tweejarige leeftijd zou bereiken?

d Toon aan dat het vervangingscijfer in het door de graaf beschreven model ongeveer gelijk is aan 1.

Uit voortgezet onderzoek bleek dat de in de graaf vermelde overlevingskansen onafhankelijk zijn van de populatieomvang, maar dat de in de graaf vermelde vruchtbaarheidscijfers slechts gelden voor een populatie die in totaal ongeveer 2000 roodborstjes telt. Op grond van hun tellingen veronderstelden de onderzoekers dat het model als volgt bijgesteld moest worden: voor de overgang van tijdstip t naar tijdstip $t+1$ moeten alle vruchtbaarheidscijfers uit de graaf vermenigvuldigd worden met een factor k die afhangt van de populatieomvang N_t op tijdstip t:

$k = 2 - \frac{N_t}{2000}$

e Bereken voor welke populatieomvang deze bijstelling leidt tot een halvering van de vruchtbaarheidscijfers in vergelijking met die van het oorspronkelijke model.

De volgende tabel is verkregen door een computer volgens het bijgesteld model de aantallen op de tijdstippen $t = 1,2,\ldots,10$ te laten berekenen.

	aantallen per leeftijdscategorie							
	0 jaar	1 jaar	2 jaar	3 jaar	4 jaar	5 jaar	6 jaar	totaal
0	1400	600	350	150	80	40	10	2630
1	1357	504	270	150	52	24	8	2365
2	1325	489	227	116	53	16	5	2231
3	1277	477	220	98	41	16	3	2132
4	1274	460	215	95	34	12	3	2093
5	1249	459	207	92	33	10	2	2052
6	1250	450	206	89	32	10	2	2039
7	1239	450	202	89	31	10	2	2023
8	1239	446	203	87	31	9	2	2017
9	1234	446	201	87	30	9	2	2009
10	1234	444	201	86	30	9	2	2006

Figuur 7

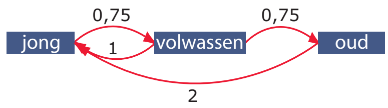
f Bereken hoeveel jongen de groep van 1400 nuljarigen van tijdstip $t = 0$ volgens het bijgestelde model in hun derde levensjaar zal voortbrengen. Neem totaal 2022 en ga uit van de situatie in 1990.

Testen

Opgave 8

Een bepaalde diersoort wordt in drie leeftijdsgroepen van 4 jaren verdeeld. Op zeker tijdstip ($t = 0$) is de opbouw van een populatie van deze dieren:

- 200 jonge dieren;
- 100 volwassen dieren;
- 50 oude dieren.



Figuur 8

Er worden geen dieren ouder dan 12 jaar. Deze graaf beschrijft het verloop tussen de leeftijdscategorieën van deze diersoort.

a Stel een populatievoorspellingsmatrix P voor deze diersoort op.

b Wat is de betekenis van P^2? En van P^3?

c Bereken de aantallen dieren per leeftijdsgroep over 4 jaar ($t = 1$).

d Onderzoek de groei van deze populatie dieren en teken een grafiek van het verloop van de totale populatie.

e Is er sprake van exponentiële groei? Zo ja, bepaal dan de groeifactor.

f Hoeveel bedraagt de levensverwachting van een pasgeboren exemplaar van deze diersoort?

Door vervuiling van hun natuurlijk milieu worden de overlevingskansen van deze populatie dieren na 8 jaar ($t = 2$) kleiner. Stel dat alle overlevingskansen met dezelfde factor k worden vermenigvuldigd.

g Bereken bij welke waarden van k de populatie niet zal gaan uitsterven.

Deze paragraaf is een onderdeel van het Math4All wiskundemateriaal.

Math4All stelt het op prijs als onvolkomenheden in het materiaal worden gemeld en ideeën voor verbeteringen in de content of dienstverlening kenbaar worden gemaakt.

Email: `f.spijkers@math4all.nl`

Met de Math4All maatwerkdienst kunnen complete readers worden samengesteld en toetsen worden gegenereerd. Docenten kunnen bij `a.f.otten@xs4all.nl` een gratis inlog voor de maatwerkdienst aanvragen.