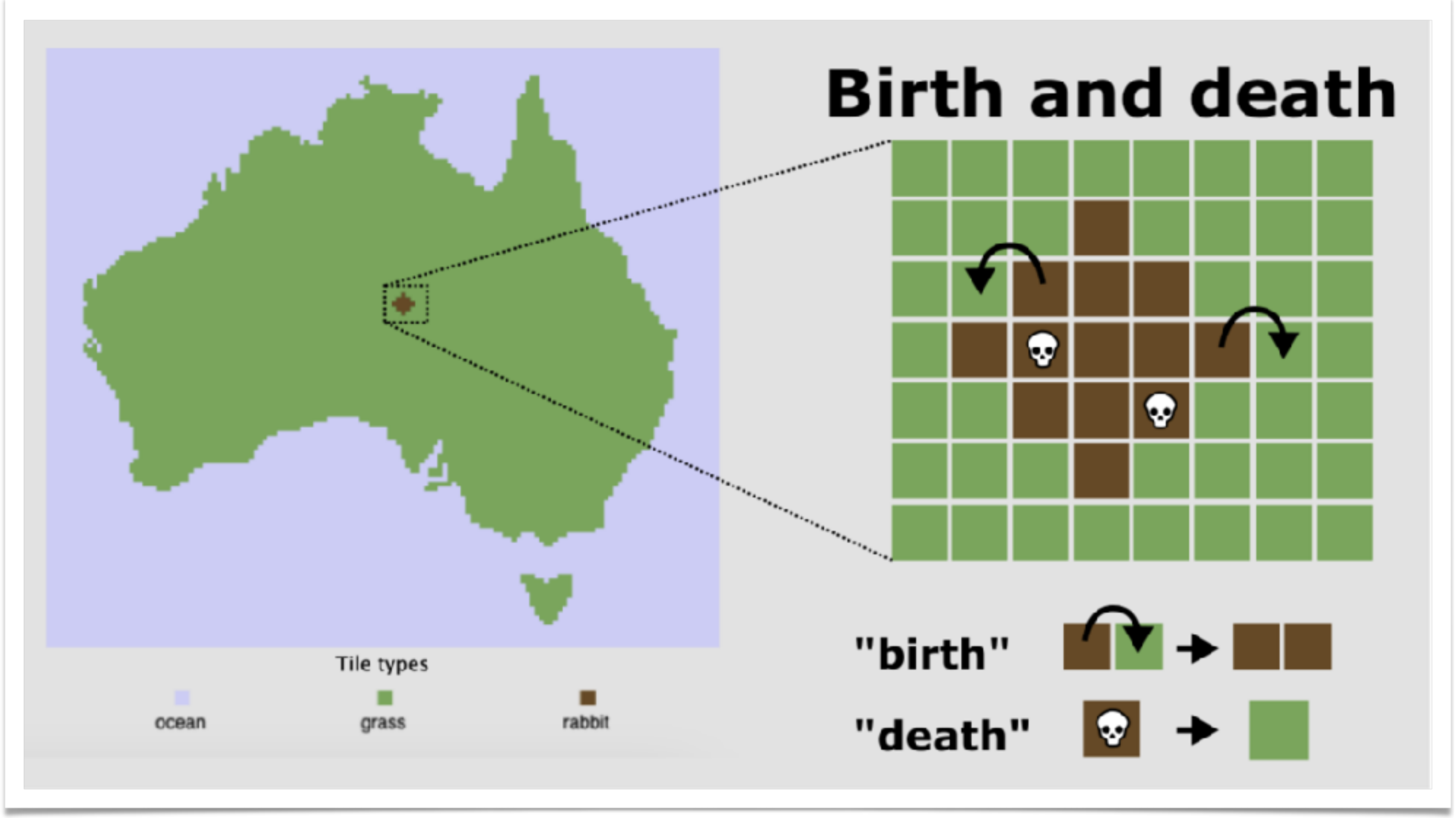
Utrecht University

Modelleren met ODEs

Bram van Dijk (hij/hem)

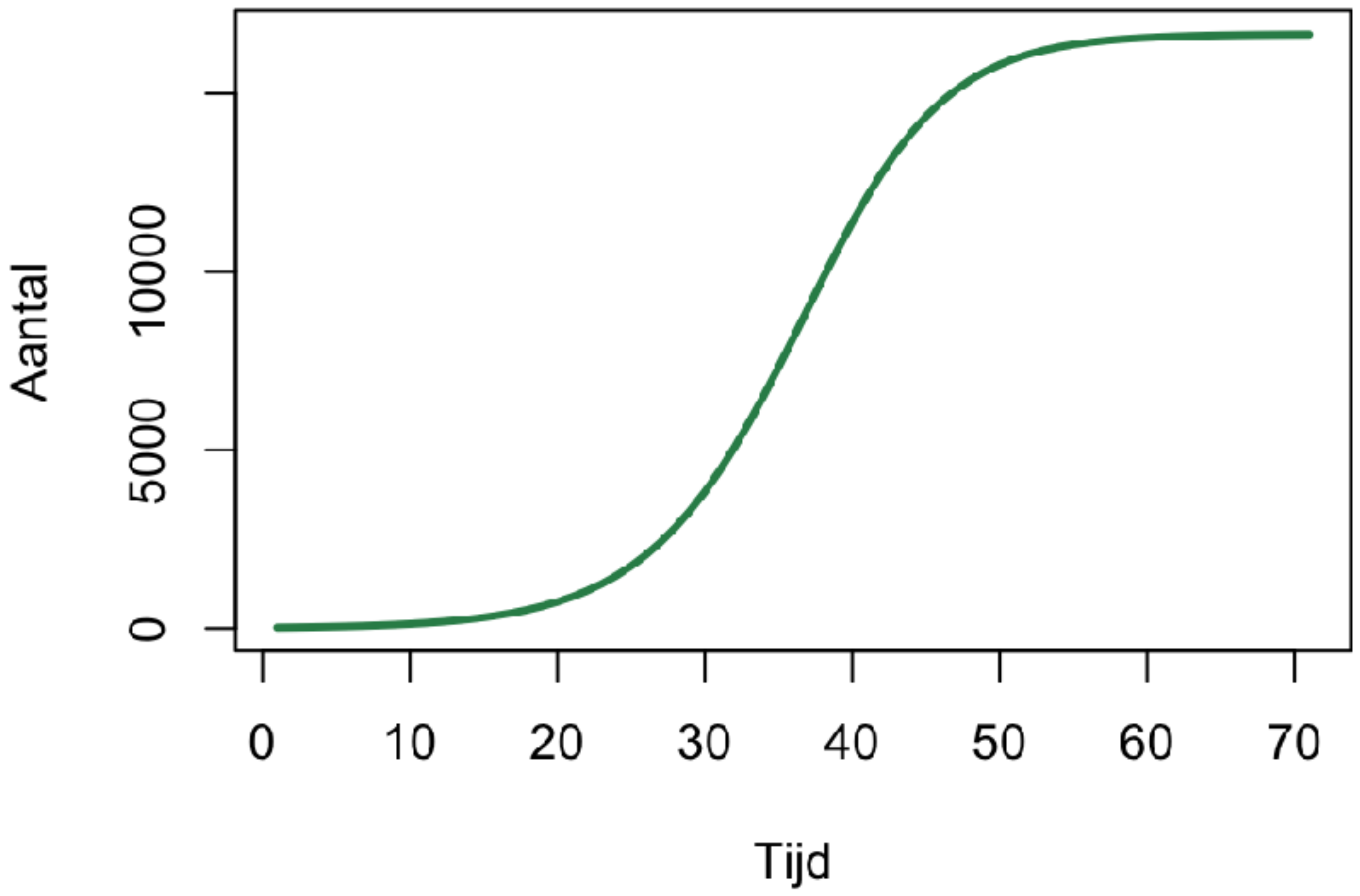
Werkcollege vraag 10.3



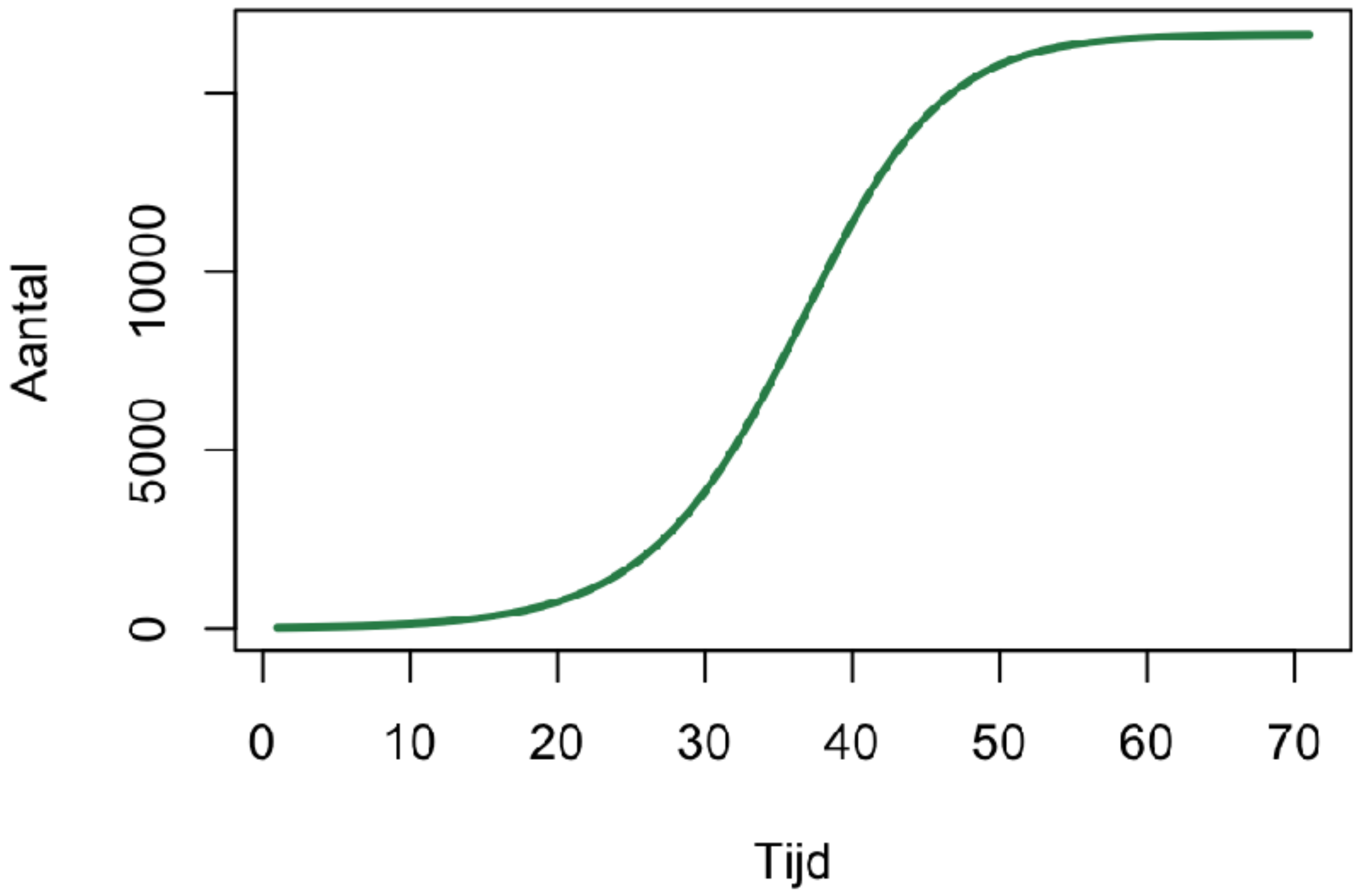
13, 108, 311, 665, 1137, 1773, 2549, 3384

Werkcollege vraag 10.2

Werkcollege vraag 10.2

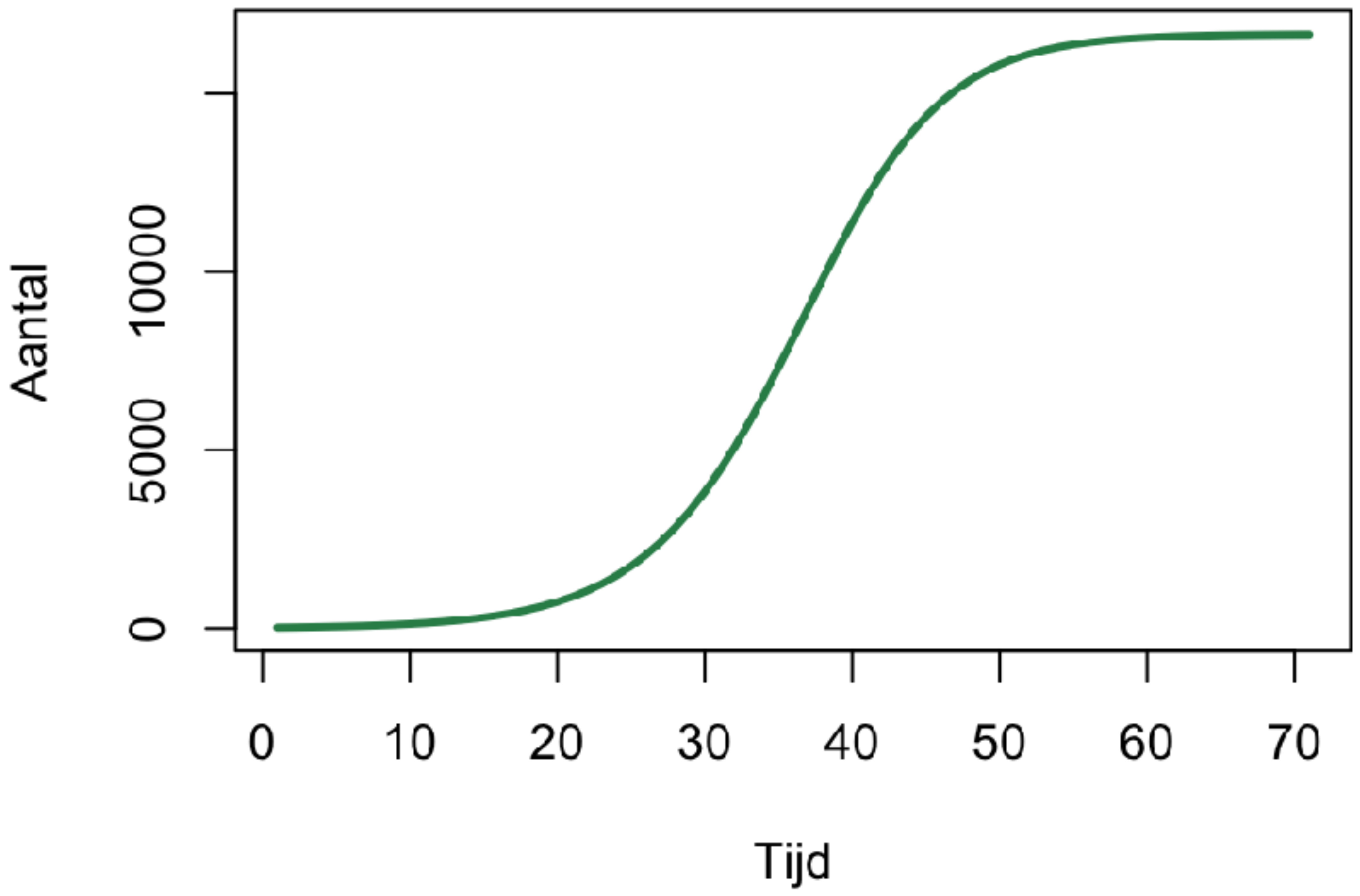


Werkcollege vraag 10.2



Dit is wat we wilde bereiken

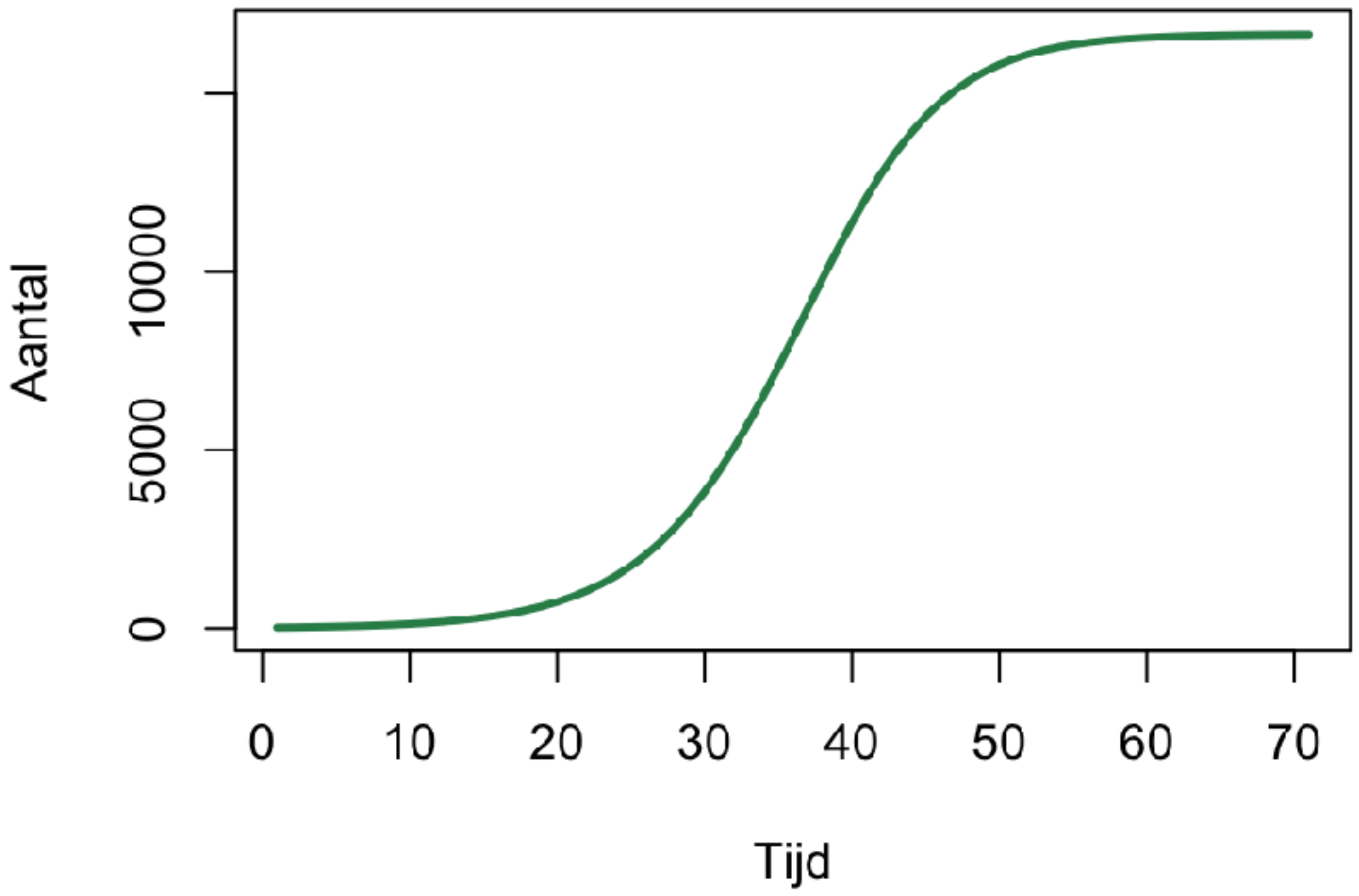
Werkcollege vraag 10.2



Dit is wat we wilde bereiken

$$N(t+1) = \underbrace{b \cdot N(t)}_{\text{birth}} - \underbrace{d \cdot N(t)}_{\text{death}}$$

Werkcollege vraag 10.2

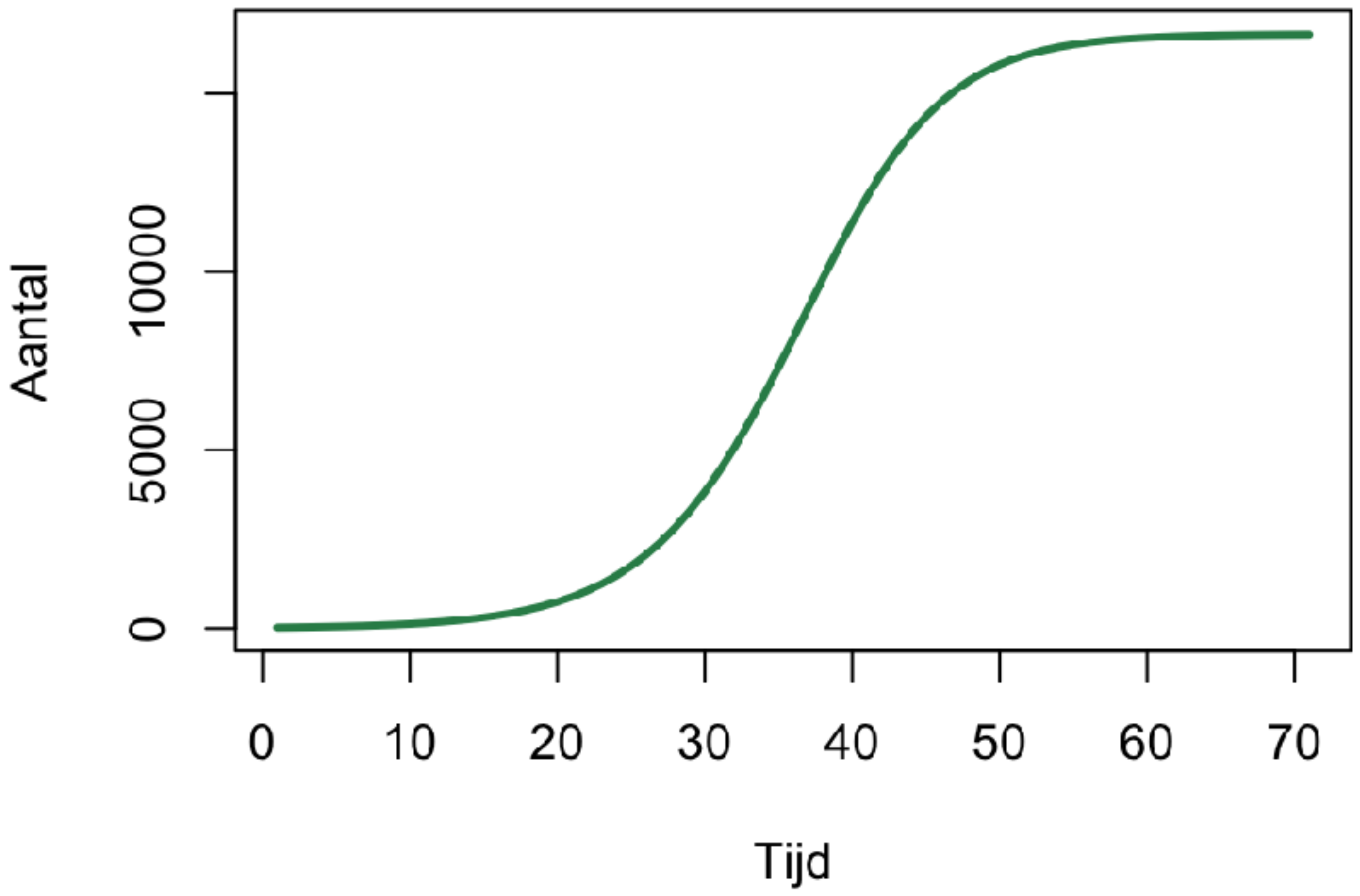


$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = (b-d) \cdot N(t)$$

Dit is wat we wilde bereiken

Werkcollege vraag 10.2



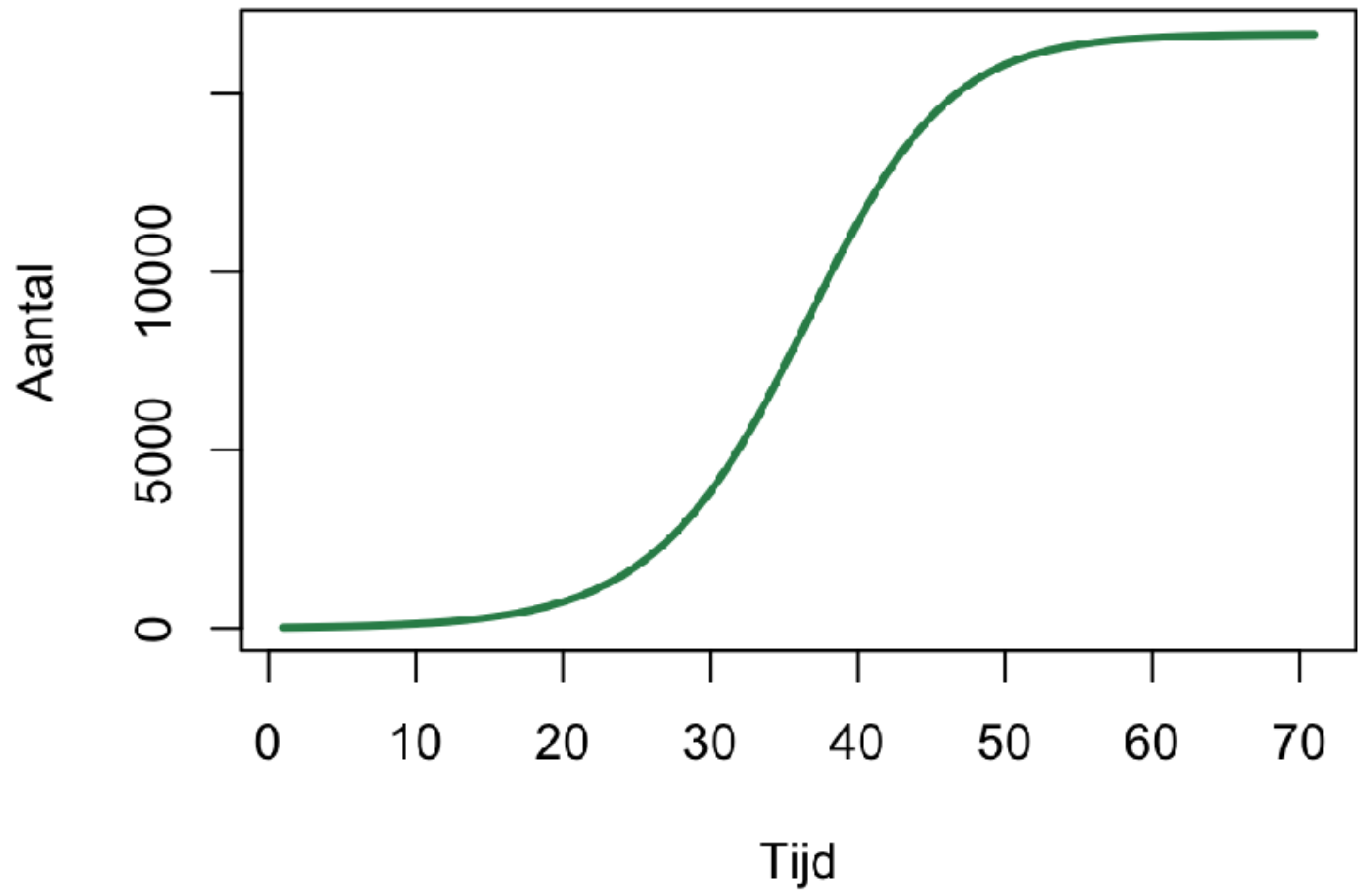
$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = (b - d) \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = r \cdot N(t)$$

Dit is wat we wilde bereiken

Werkcollege vraag 10.2



Dit is wat we wilde bereiken

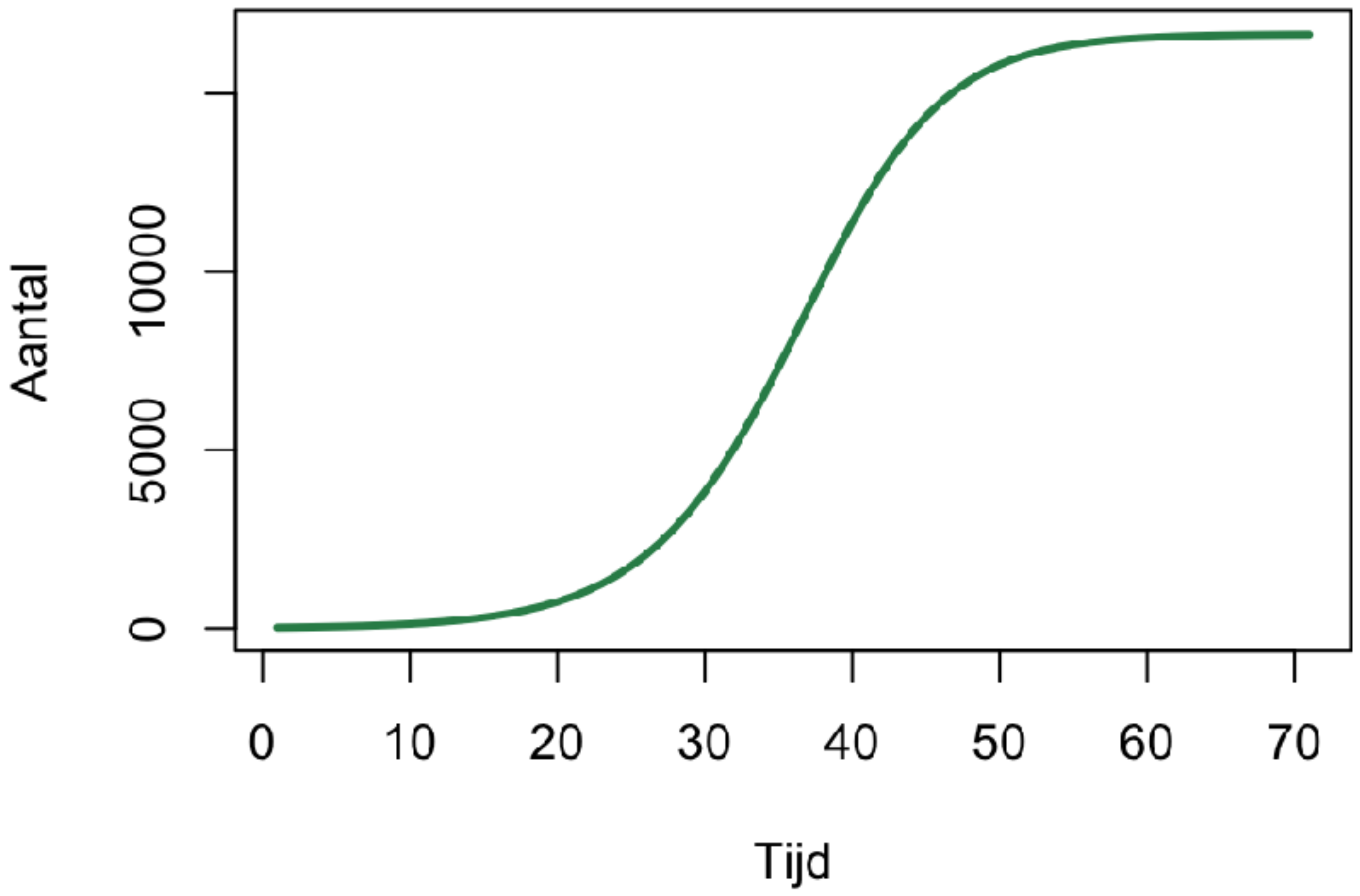
$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = (b-d) \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = r \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)^2$$

Werkcollege vraag 10.2



Dit is wat we wilde bereiken

$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = (b-d) \cdot N(t)$$

$$N(t+1) = r \cdot N(t)$$

Lastig? Vul getallen in!

$$N(t+1) = b \cdot N(t) - d \cdot N(t)^2$$

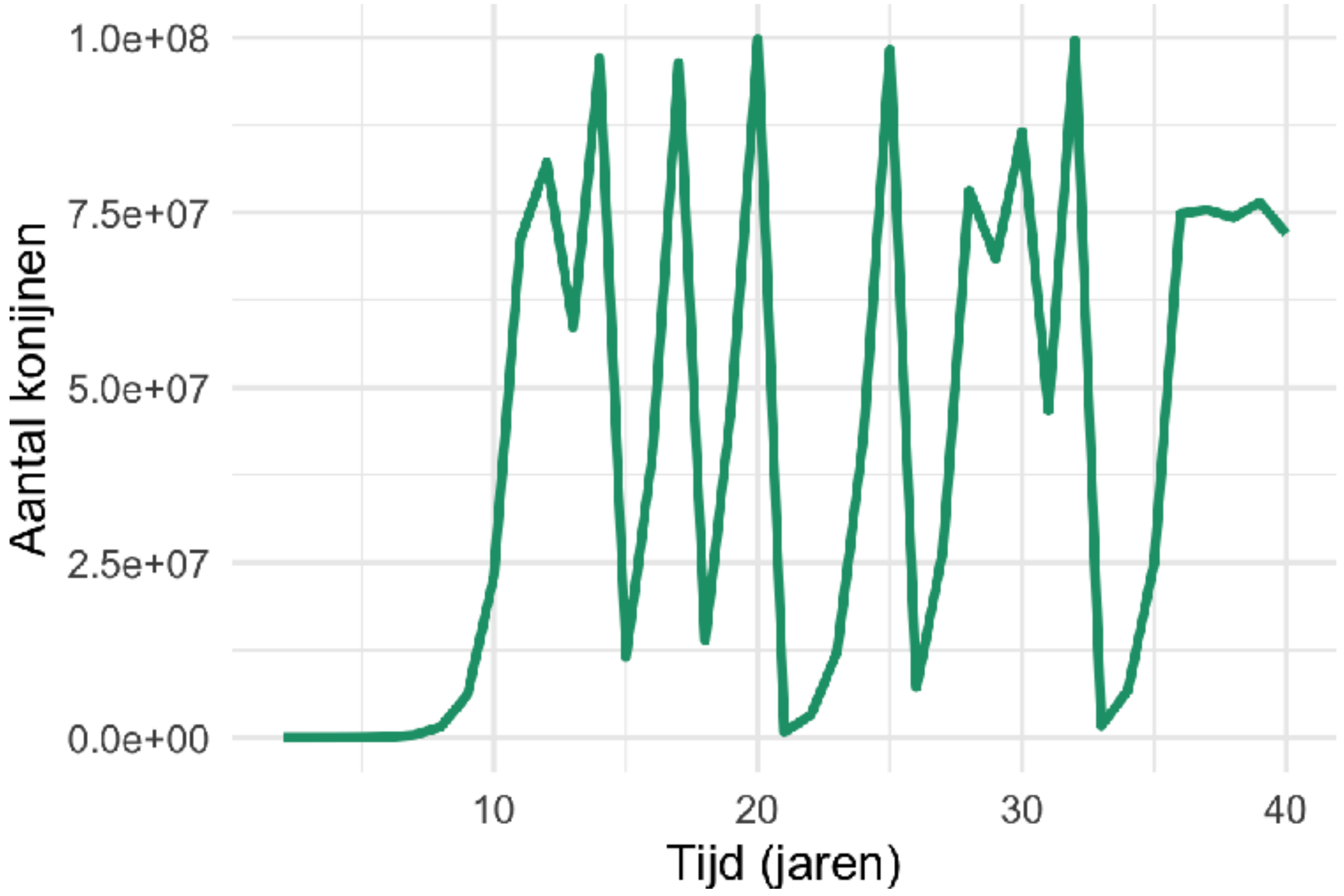
$$\underbrace{2 \cdot 24} - \underbrace{0.001 \cdot 24^2}$$

Werkcollege vraag 10.2

Wie heeft er iets raars gevonden?

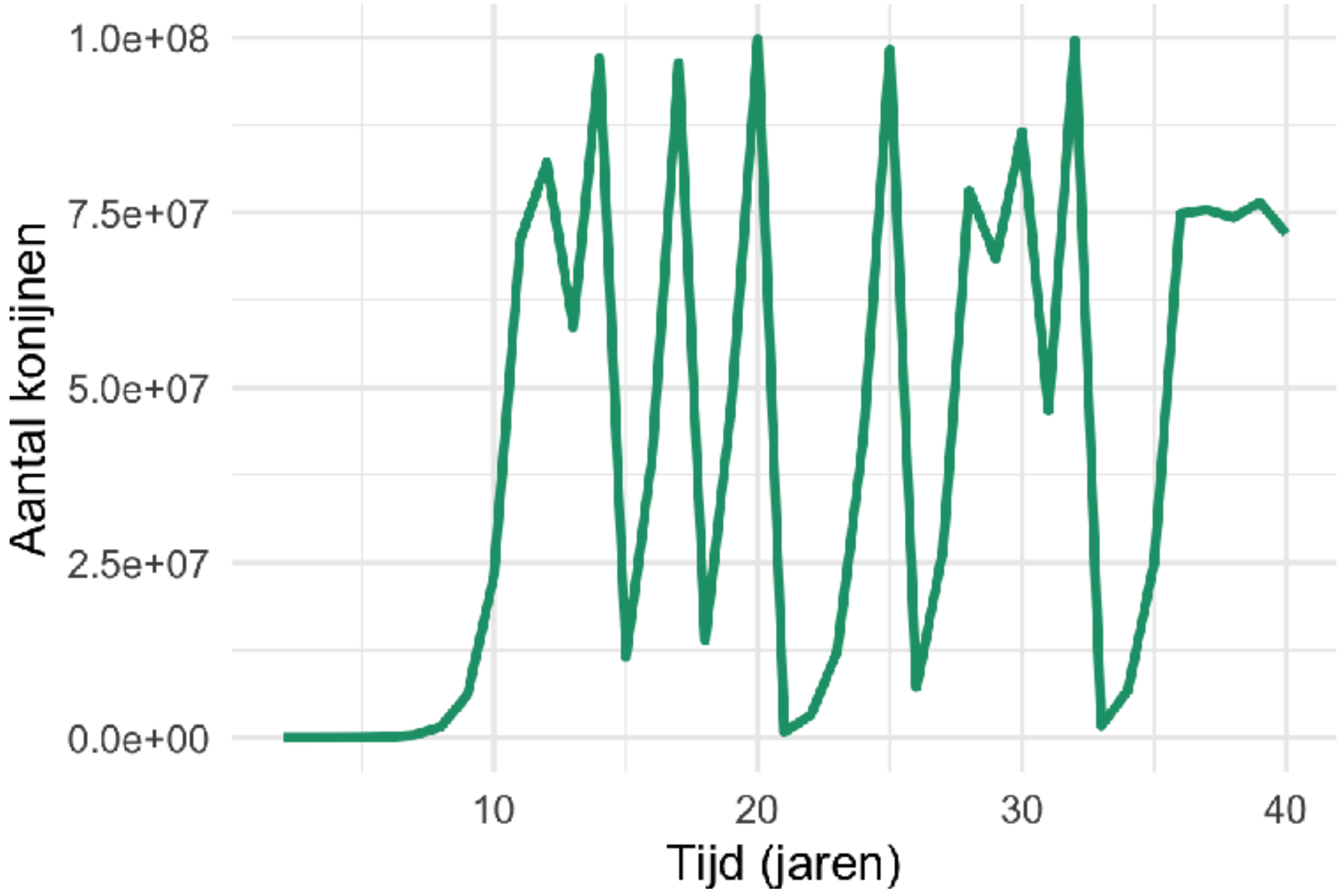
Werkcollege vraag 10.2

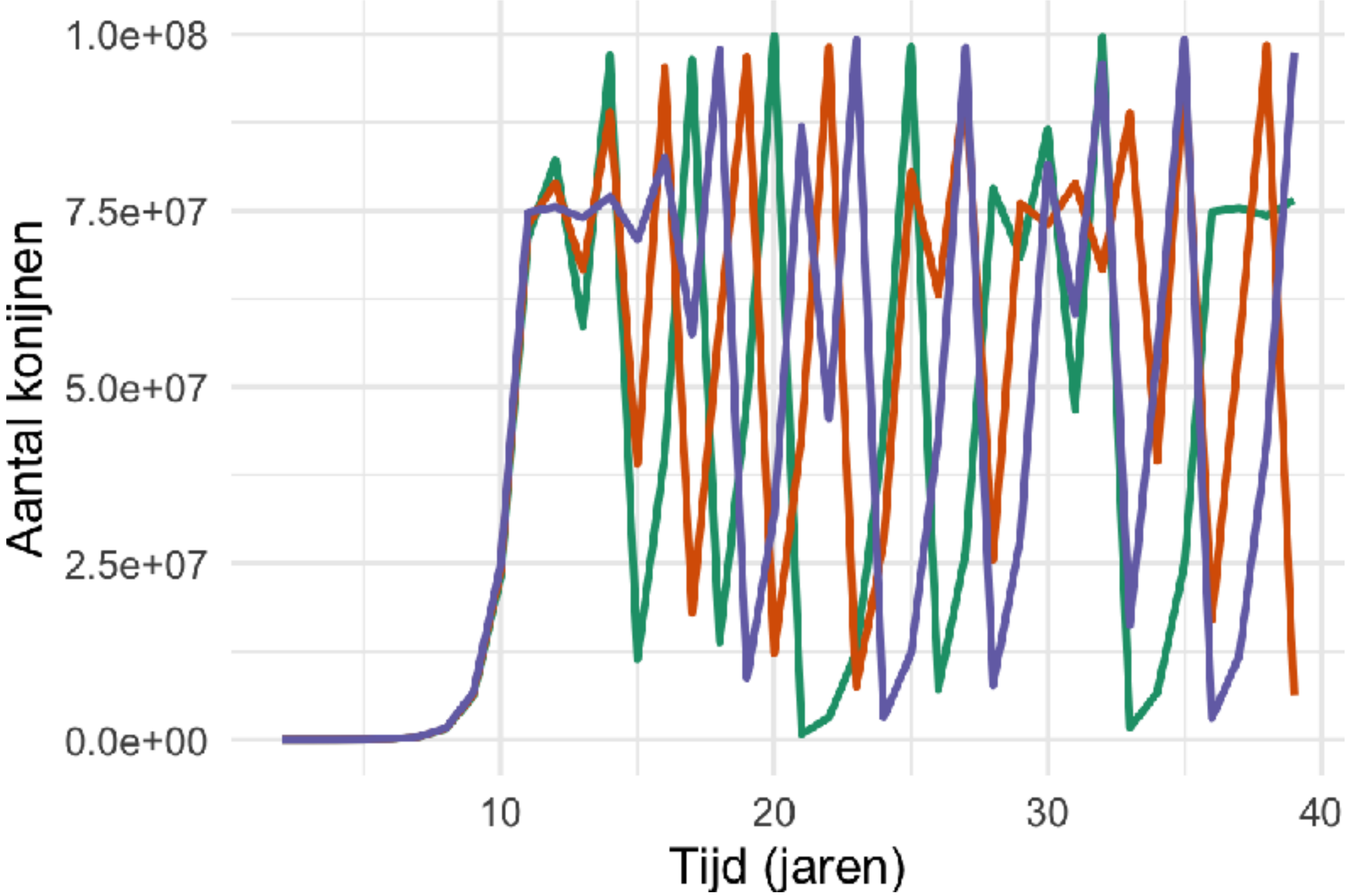
Wie heeft er iets raars gevonden?



Werkcollege vraag 10.2

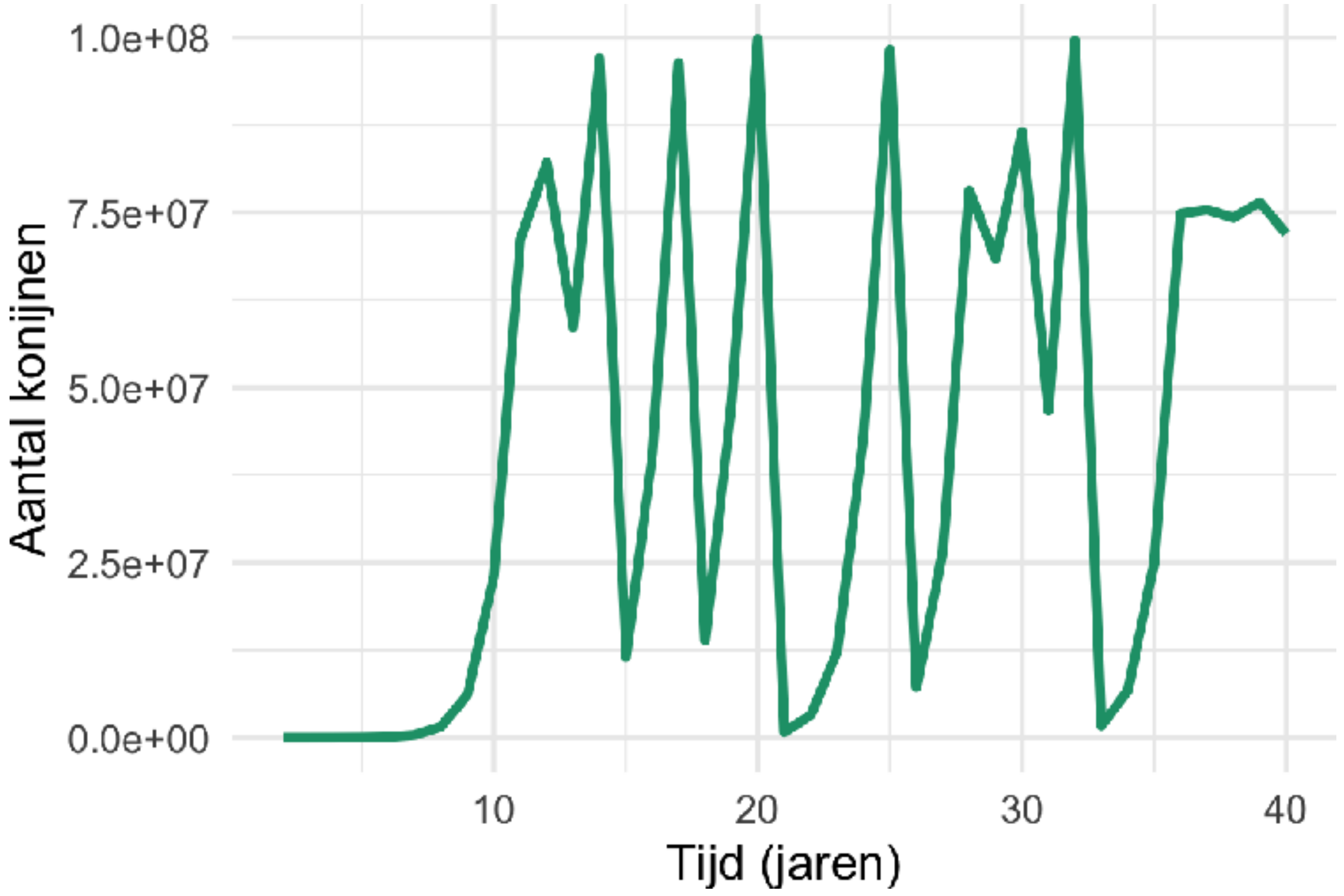
Wie heeft er iets raars gevonden?

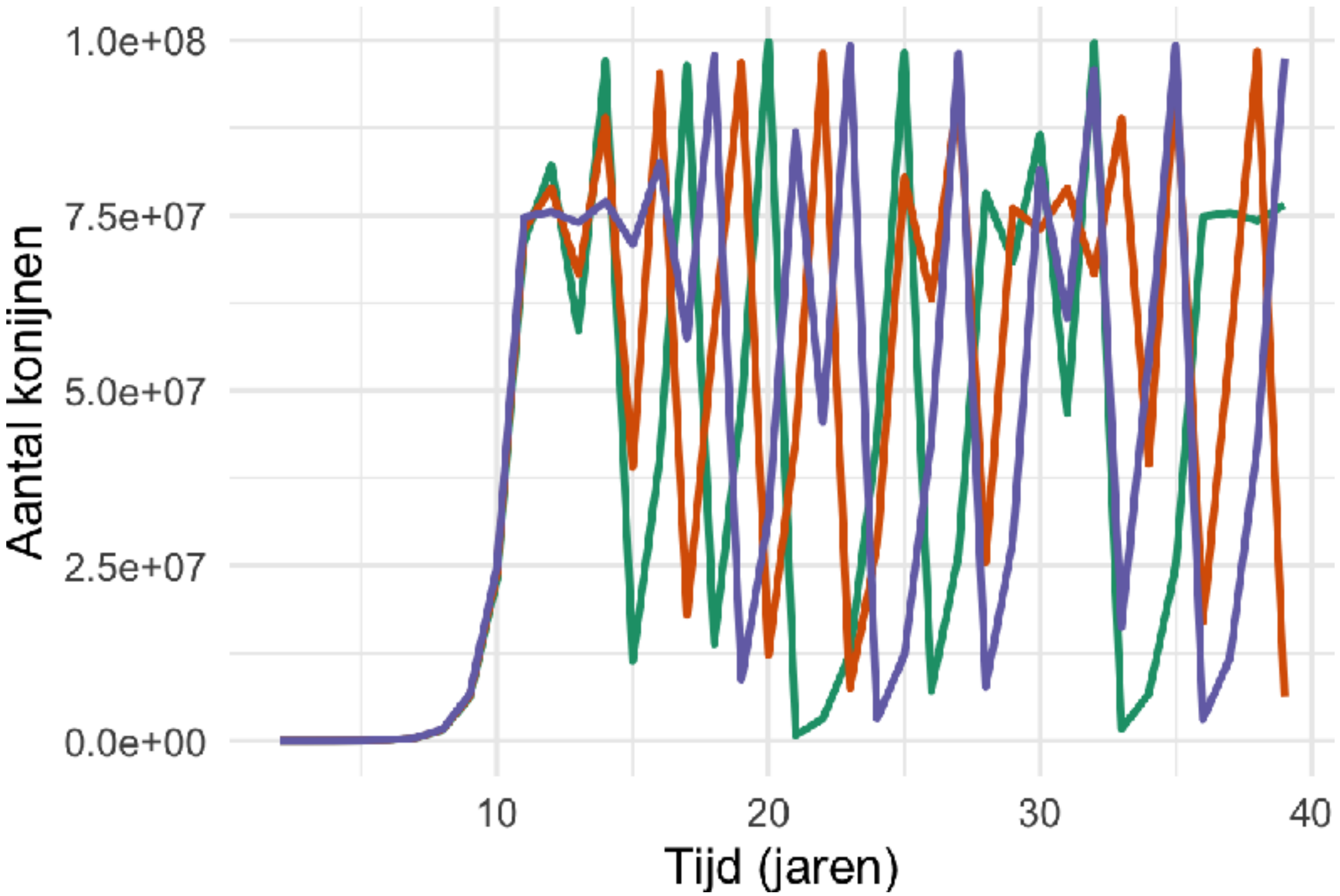




Werkcollege vraag 10.2

Wie heeft er iets raars gevonden?





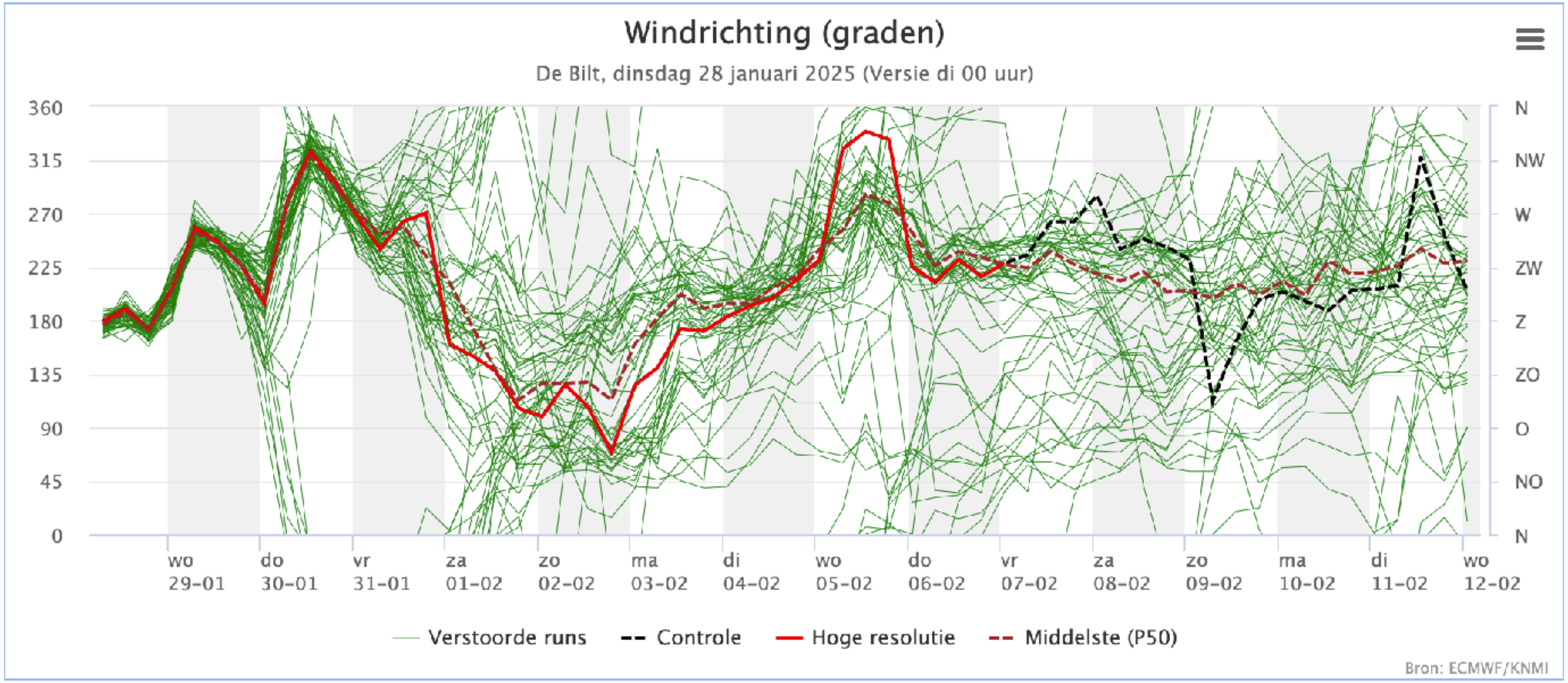
Wie denkt dat dit door een “bug” in de computer komt?

Alan Turing had dus wel een goed punt!

"Machines take me by surprise with great frequency"

Alan Turing (1912 – 1954)

De nieuwe KNMI website



https://www.knmi.nl/nederland-nu/weer/waarschuwingen-en-verwachtingen/weer-en-klimaatpluim

Dubbele slinger

Dubbele slinger

"Deterministische chaos"

“Deterministische chaos”

- Niet **die chaos** zoals wat er gebeurt als je 3 weken je kamer niet opruimt of wat er gebeurt als je docent ineens alle interpunctie uit een zin weglaat en dan ook maar door blijft typen tjonge het is laat ik moet naar bed

“Deterministische chaos”

- Niet **die chaos** zoals wat er gebeurt als je 3 weken je kamer niet opruimt of wat er gebeurt als je docent ineens alle interpunctie uit een zin weglaat en dan ook maar door blijft typen tjonge het is laat ik moet naar bed

"Deterministische chaos"

- Niet **die chaos** zoals wat er gebeurt als je 3 weken je kamer niet opruimt of wat er gebeurt als je docent ineens alle interpunctie uit een zin weglaat en dan ook maar door blijft typen tjonge het is laat ik moet naar bed

- Deterministische chaos = zonder "willekeur" (het is niet *random* / er worden geen dobbelstenen gegooid!) is het toch niet te voorspellen wat er gebeurt, want de uitkomst is zeer gevoelig voor de **initiële conditie**.

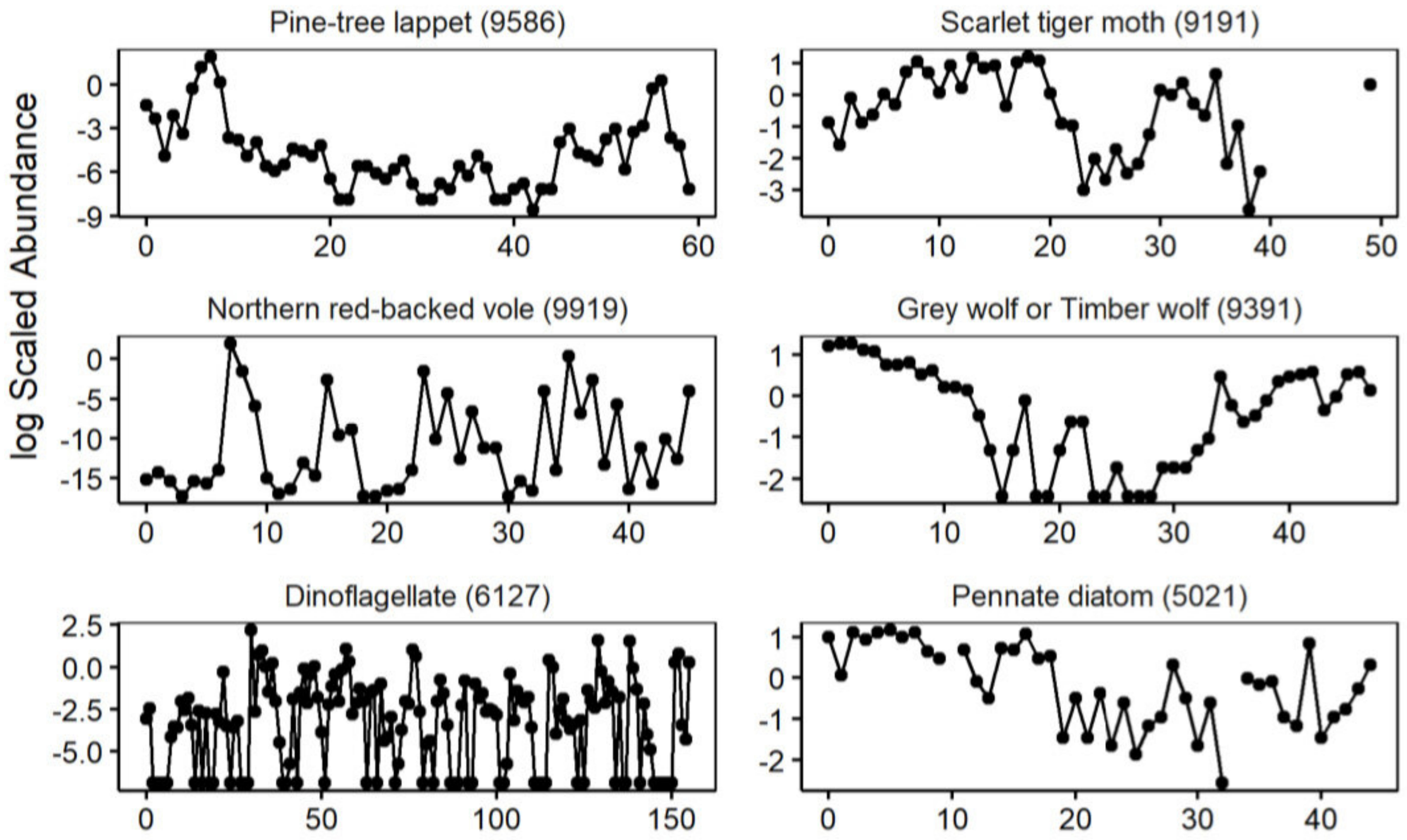
“Deterministische chaos”

- Niet **die chaos** zoals wat er gebeurt als je 3 weken je kamer niet opruimt of wat er gebeurt als je docent ineens alle interpunctie uit een zin weglaat en dan ook maar door blijft typen tjonge het is laat ik moet naar bed

- Deterministische chaos = zonder “willekeur” (het is niet *random* / er worden geen dobbelstenen gegooid!) is het toch niet te voorspellen wat er gebeurt, want de uitkomst is zeer gevoelig voor de **initiële conditie**.

- *Butterfly effect,* de exacte plek en het pad van een tornado is super gevoelig voor de lokale omstandigheden. Kan een vlinder het pad van een tornado bepalen?

Zijn biologische populaties chaotisch?



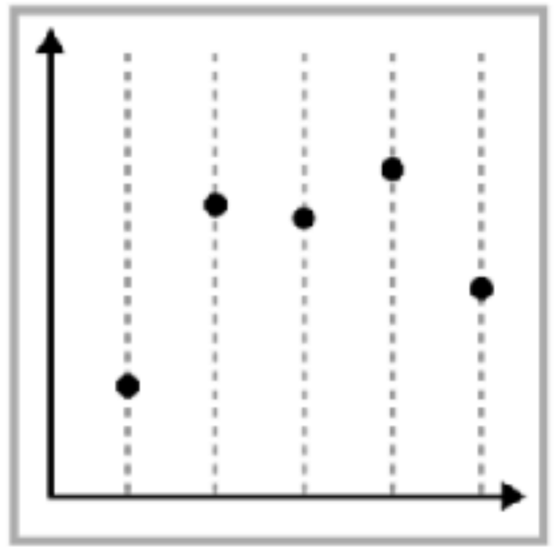
Kan het niet wat soepeler?

Kan het niet wat soepeler?

- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.

Kan het niet wat soepeler?

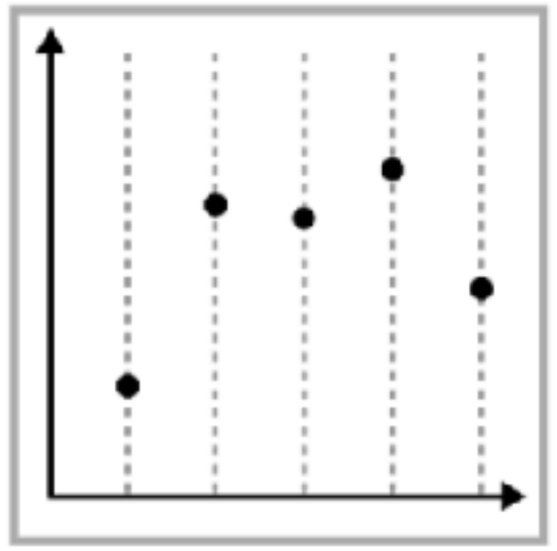
- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.



Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Kan het niet wat soepeler?

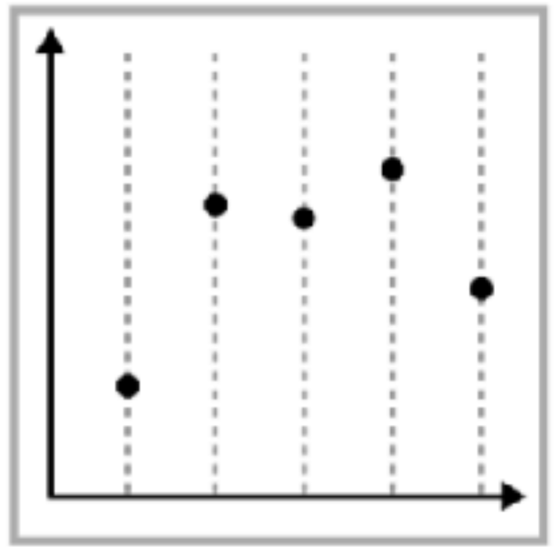
- We rekenden tot nu toe <u>grote, discrete stappen</u> uit wat de populaties doen.
- Maar veel processen zijn <u>geleidelijk</u>: groei en ontwikkeling, veroudering, competitie binnen het seizoen, *etc.*



Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Kan het niet wat soepeler?

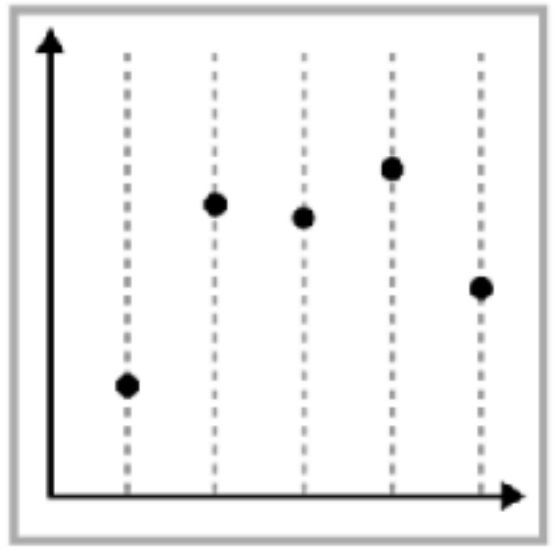
- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.
- Maar veel processen zijn geleidelijk: groei en ontwikkeling, veroudering, competitie binnen het seizoen, *etc.*
- **Met deze "soepele" processen zien we GEEN chaos in logistische groei**



Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Kan het niet wat soepeler?

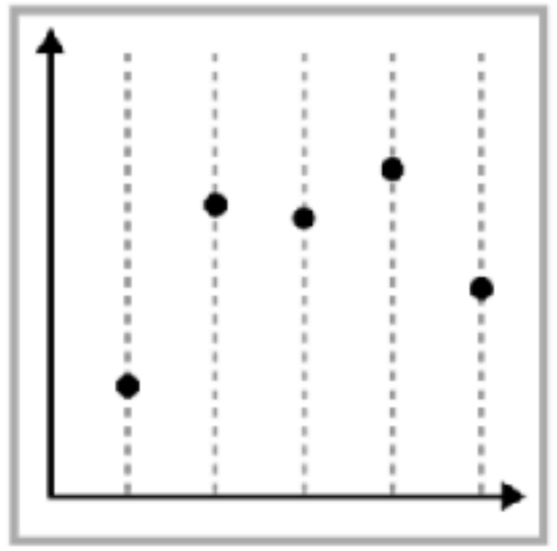
- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.
- Maar veel processen zijn geleidelijk: groei en ontwikkeling, veroudering, competitie binnen het seizoen, *etc.*
- **Met deze "soepele" processen zien we GEEN chaos in logistische groei**
- Misschien is de chaos dus misleidend… Misschien moeten we wat kleinere tijdstapjes nemen. Of eigenlijk: oneindig kleine tijdstapjes.



Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Kan het niet wat soepeler?

- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.
- Maar veel processen zijn geleidelijk: groei en ontwikkeling, veroudering, competitie binnen het seizoen, *etc.*
- **Met deze "soepele" processen zien we GEEN chaos in logistische groei**
- Misschien is de chaos dus misleidend… Misschien moeten we wat kleinere tijdstapjes nemen. Of eigenlijk: oneindig kleine tijdstapjes.

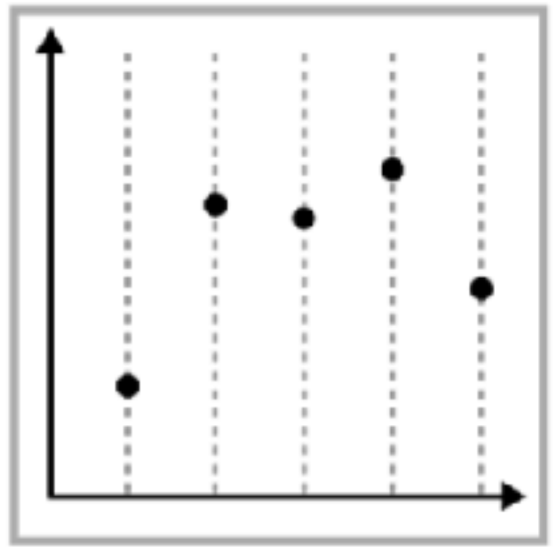


Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Maar tijd zou ook continu kunnen zijn!

Kan het niet wat soepeler?

- We rekenden tot nu toe grote, discrete stappen uit wat de populaties doen.
- Maar veel processen zijn geleidelijk: groei en ontwikkeling, veroudering, competitie binnen het seizoen, *etc.*
- **Met deze "soepele" processen zien we GEEN chaos in logistische groei**
- Misschien is de chaos dus misleidend… Misschien moeten we wat kleinere tijdstapjes nemen. Of eigenlijk: oneindig kleine tijdstapjes.
- We gaan daarom werken met differentiaalvergelijkingen, waarbij tijd niet discreet maar continu is



Tijd (x-as) hebben we tot nu toe opgedeeld in vaste stapjes.

Maar tijd zou ook continu kunnen zijn!

Populatiegroottes in continue tijd

$f(x)$

- Laten we een populatiegrootte in <u>continue tijd</u> opschrijven:

$$H(t) = 100 + 5 \cdot t$$

- Of in meer algemene vorm:

$$H(t) = H_0 + m \cdot t$$

Plastic / logistische groei in continue tijd…

- Echter zien “algemene vergelijkingen” er voor simpele groeimodellen al best ingewikkeld uit…

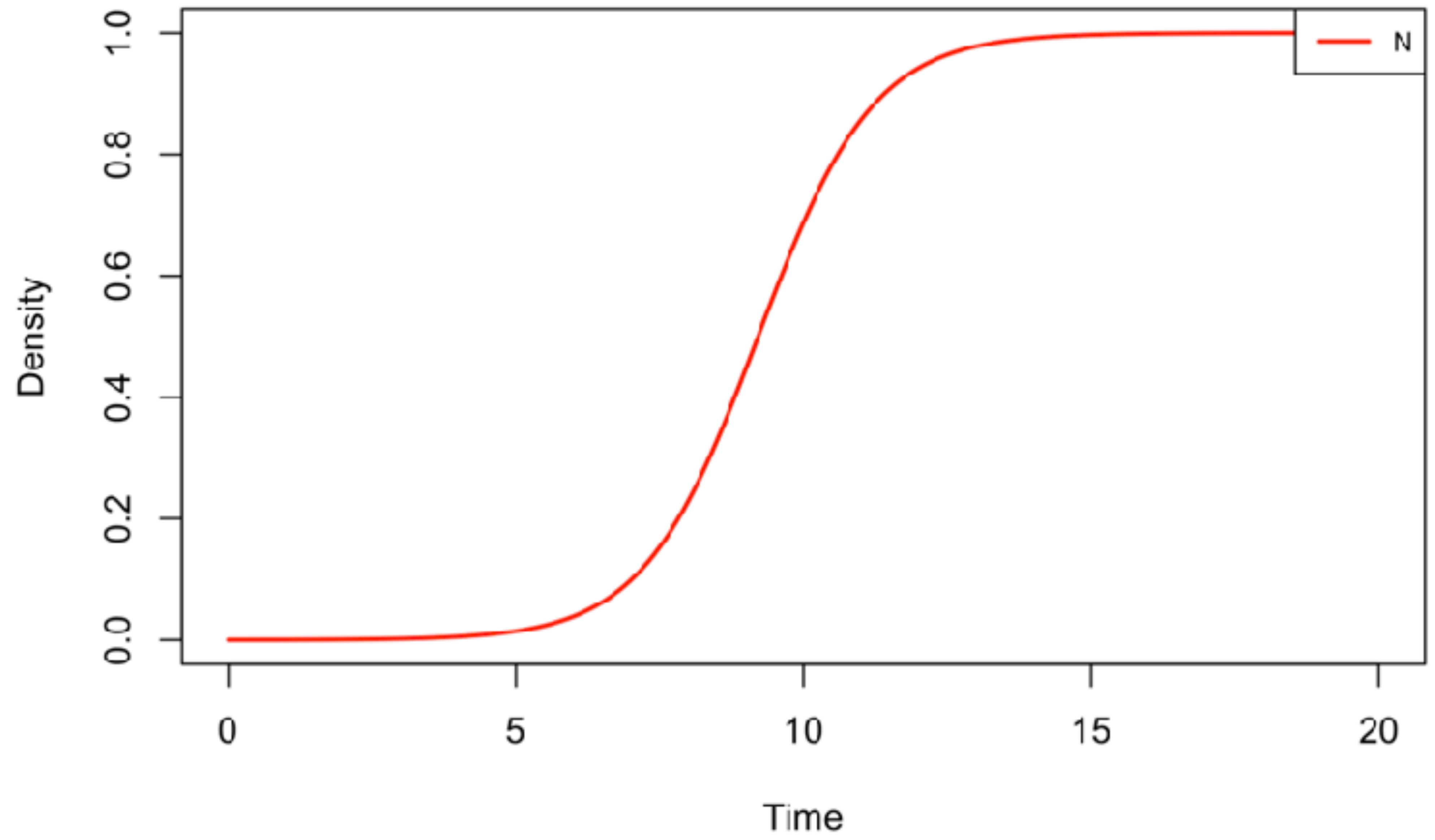
Plastic / logistische groei in continue tijd…

- Echter zien “algemene vergelijkingen” er voor simpele groeimodellen al best ingewikkeld uit…

$$P(t) = P(0)e^{-dt} + \frac{k}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Plastic / logistische groei in continue tijd…

- Echter zien “algemene vergelijkingen” er voor simpele groeimodellen al best ingewikkeld uit…

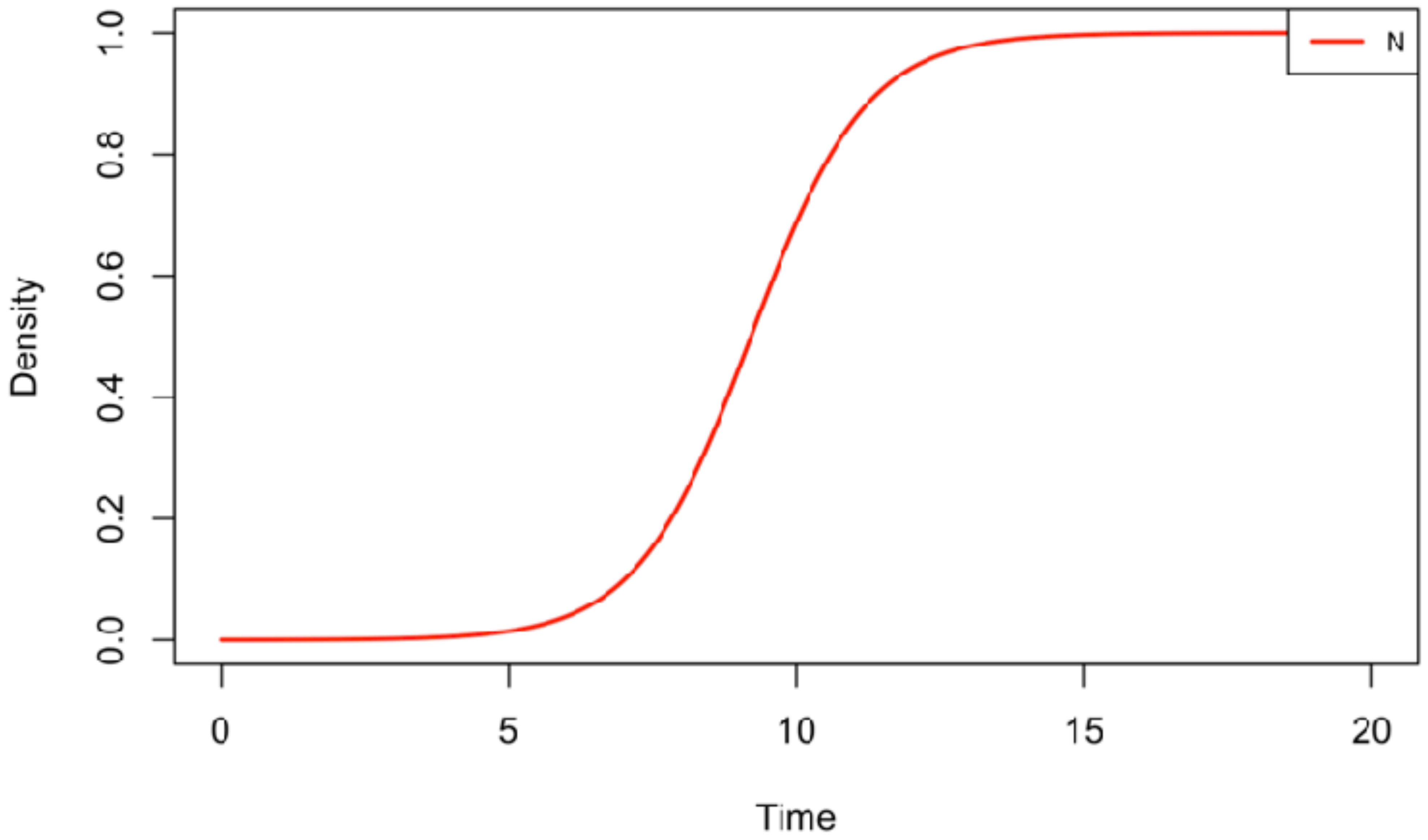


$$P(t) = P(0)e^{-dt} + \frac{k}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Plastic / logistische groei in continue tijd…

- Echter zien “algemene vergelijkingen” er voor simpele groeimodellen al best ingewikkeld uit…

$$P(t) = P(0)e^{-dt} + \frac{k}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$



$$N(t) = \frac{N(0)}{N(0) + e^{-rt}\left(1 - N(0)\right)}$$

Een differentiaalvergelijking van herten-migratie

Ordinary Differential Equations (ODES)

- In plaats van: $H(t) = H_0 + m \cdot t$
- Schrijven we:

$$\underbrace{\frac{dH(t)}{dt}}_{\text{afgeleid } H(t) \text{ over } t} = m$$

Wat is “de onbekende” van een ODE?

Wat is “de onbekende” van een ODE?

- Voor normale “algebraïsche” vergelijking is de oplossing (de onbekende) een **waarde**:

Wat is “de onbekende” van een ODE?

- Voor normale “algebraïsche” vergelijking is de oplossing (de onbekende) een **waarde**:

$$6x = 3 \rightarrow x = \frac{1}{2}$$

Wat is “de onbekende” van een ODE?

- Voor normale “algebraïsche” vergelijking is de oplossing (de onbekende) een **waarde**:

$$6x = 3 \to x = \frac{1}{2}$$

- Wat is voor ODEs (differentiaalvergelijkingen), dan onbekend?

Wat is “de onbekende” van een ODE?

- Voor normale “algebraïsche” vergelijking is de oplossing (de onbekende) een **waarde**:

$$6x = 3 \rightarrow x = \frac{1}{2}$$

- Wat is voor ODEs (differentiaalvergelijkingen), dan onbekend?

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m$$

H(t) is de onbekende!

geldige
oplossingen

ongeldige
oplossingen

H(t) is de onbekende!

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m$$

geldige oplossingen

ongeldige oplossingen

H(t) is de onbekende!

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m$$

$$H(t) = H_0 + m \cdot t$$

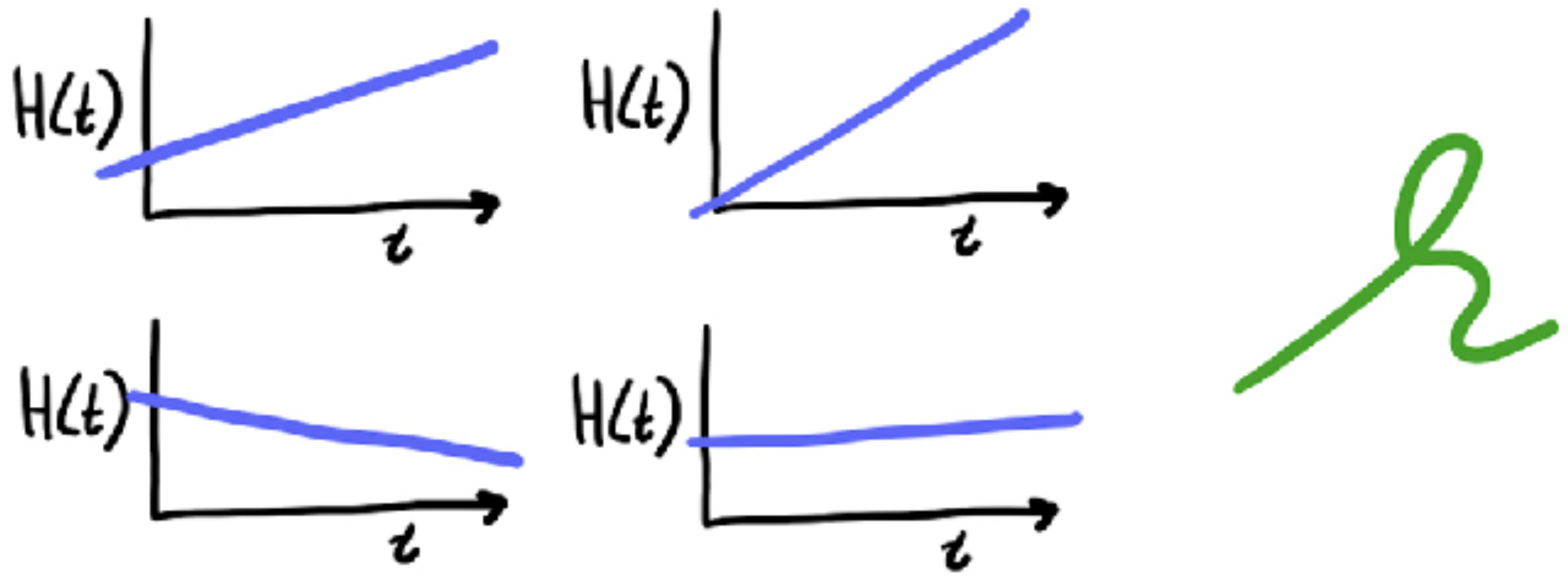
geldige
oplossingen

ongeldige
oplossingen

H(t) is de onbekende!

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m \qquad H(t) = H_0 + m \cdot t$$

$$\frac{dH(t)}{dt} = m$$



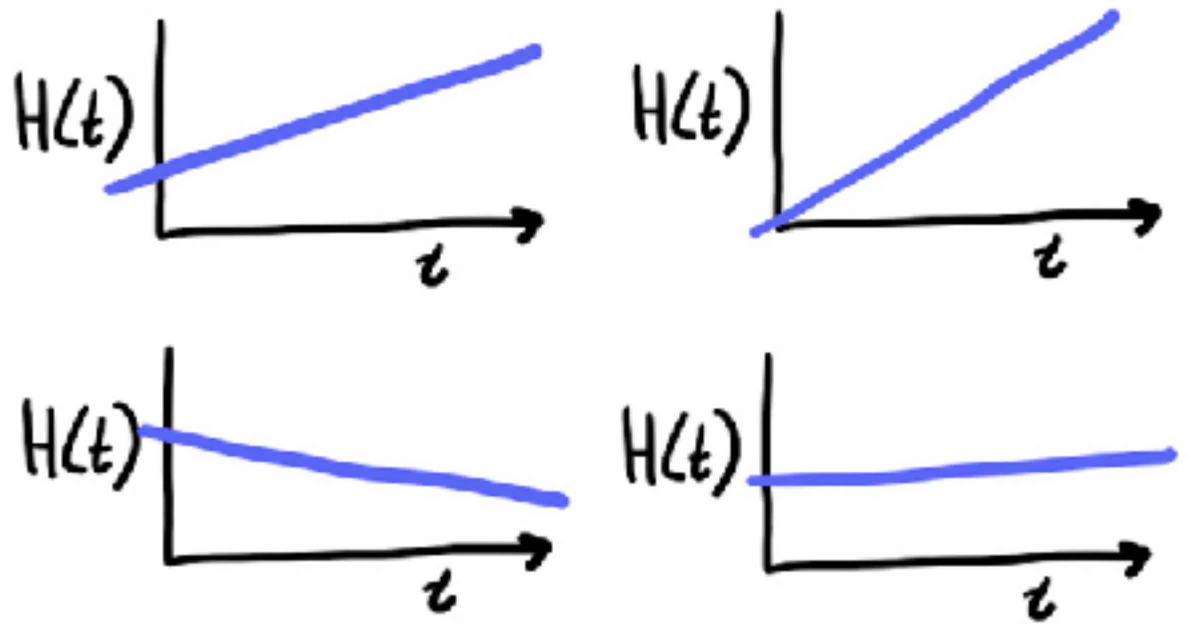
geldige oplossingen

ongeldige oplossingen

H(t) is de onbekende!

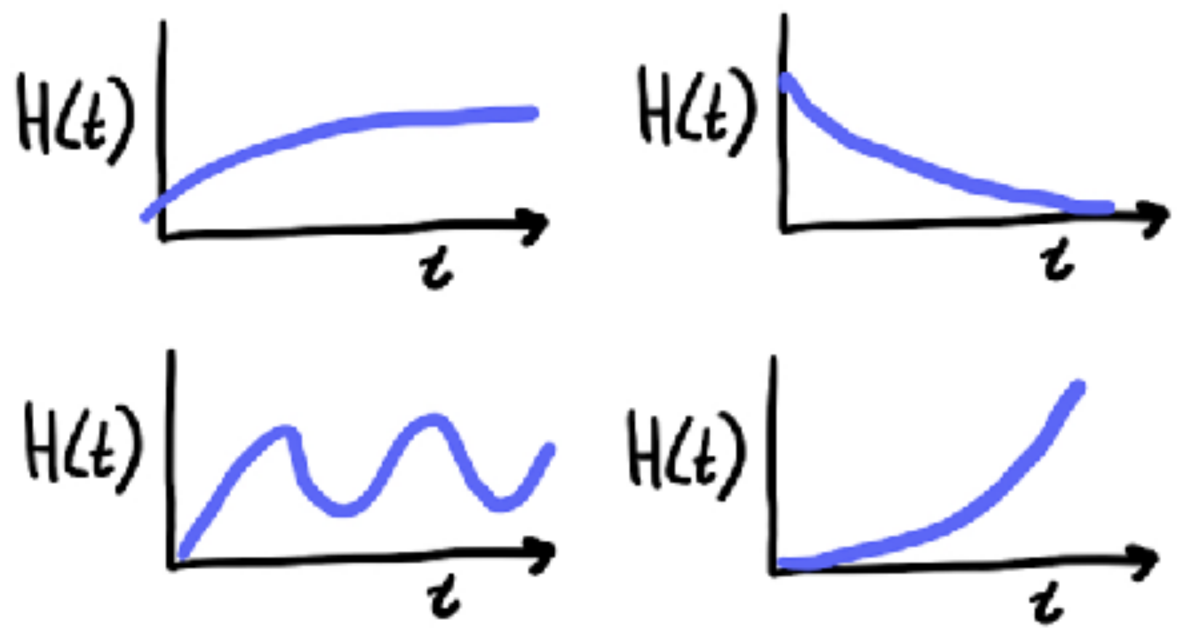
$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m \qquad H(t) = H_0 + m \cdot t$$

$$\frac{dH(t)}{dt} = m \rightarrow$$



geldige oplossingen

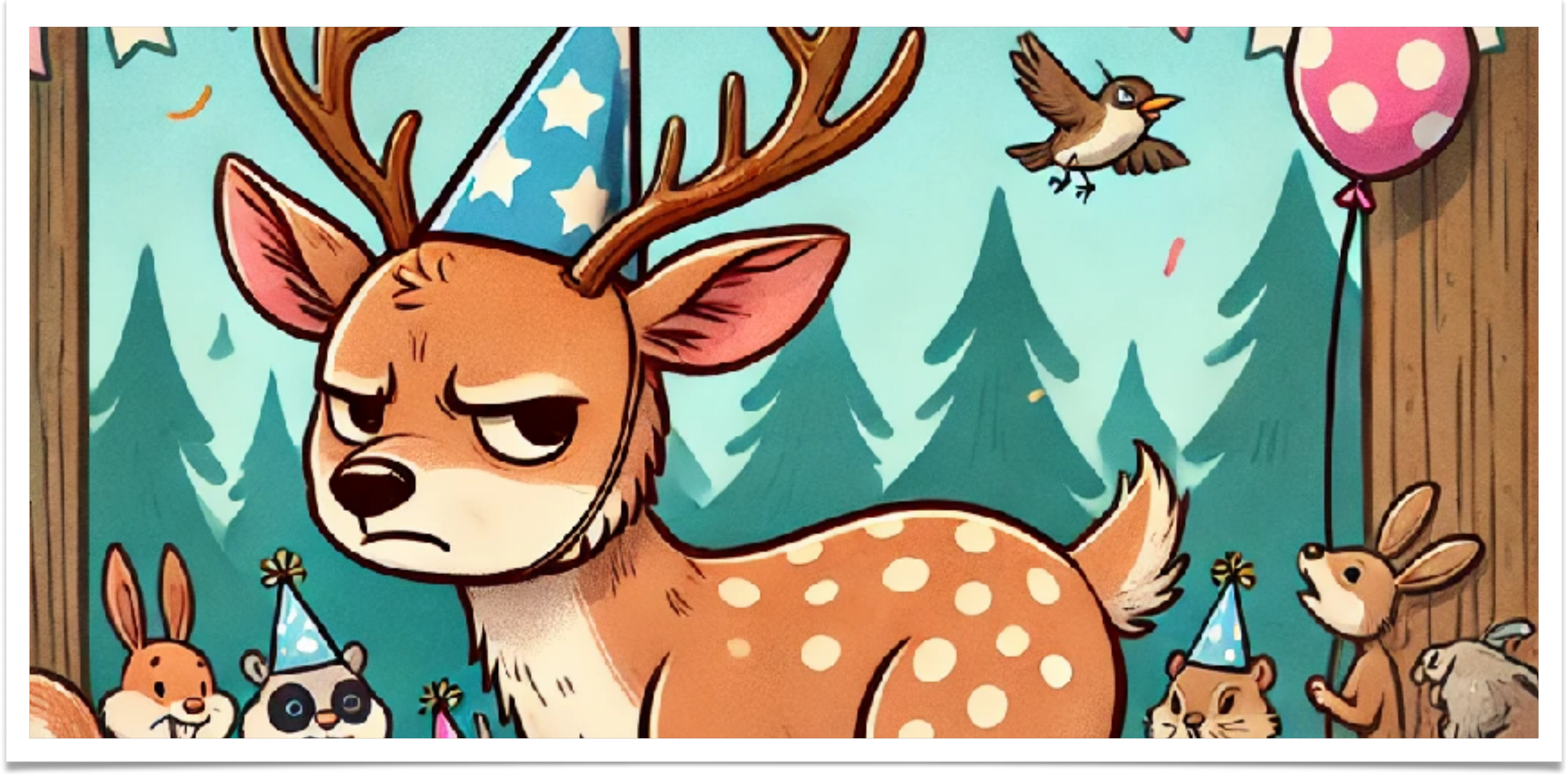
$$\frac{dH(t)}{dt} = m \rightarrow$$



ongeldige oplossingen

De herten kunnen vertrekken

Let op: alleen herten die ER ZIJN kunnen vertrekken!



$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m \ldots - d \cdot H(t)$$

De herten kunnen vertrekken

Let op: alleen herten die **ER ZIJN** *kunnen vertrekken!*

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m - d \cdot H(t)$$

De herten kunnen vertrekken

*Let op: alleen herten die **ER ZIJN** kunnen vertrekken!*

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m - d \cdot H(t)$$

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH$$

De herten kunnen vertrekken

Let op: alleen herten die ***ER ZIJN*** *kunnen vertrekken!*

$$\frac{\mathrm{d}H(t)}{\mathrm{d}t} = m - d \cdot H(t)$$

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH$$

Let op! d en d zijn niet hetzelfde!

De bovenstaande vergelijking heeft twee verschillende d's. De d aan de linkerkant van de vergelijking is de d van differentiaal, en geeft dus aan dat we het over de afgeleide hebben. De d aan de rechterkant van de vergelijking zou kunnen staan voor *depart* (vertrekken), en is een model-parameter (in andere modellen zou je d kunnen tegenkomen als *death rate* of *decay*). Je kunt deze twee d's dus niet tegen elkaar wegdelen! We hadden deze parameter ook v voor vertrekken kunnen noemen, of q voor kukelekuu (die laatste keuze is om meerdere reden misschien niet zo handig ;)).

Daar zijn ze weer: de appels en peren

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH$$

Eenheid: herten per tijdseenheid

(verbaal ‘per’ zeggen, is hetzelfde als ‘gedeeld door’, dus eenheid H/t)

$\frac{H}{t}$ $\frac{H}{t}$ $\frac{H}{t}$

$m =$ herten per tijdseenheid

$dH = \frac{H}{t} \rightarrow \div H \rightarrow d = \frac{1}{t} \rightarrow$ per tijdseenheid

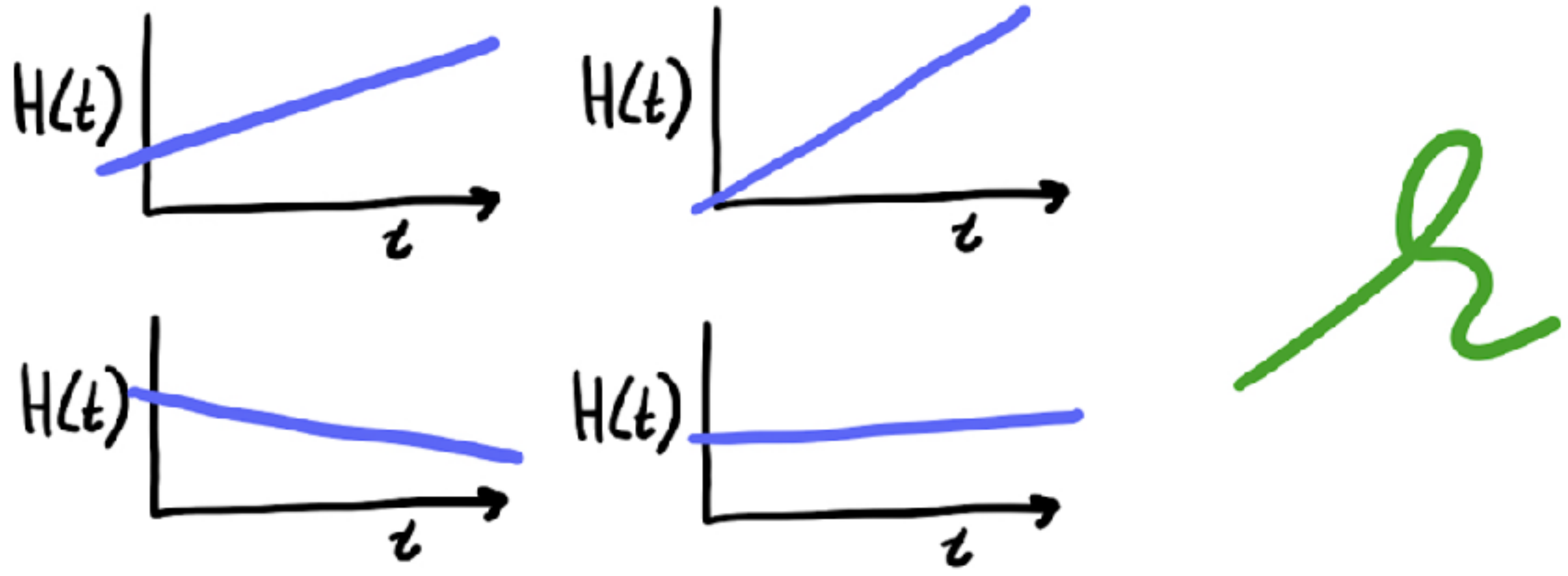
Let op: Anders dan differen<u>tie</u>vergelijkingen, omschrijven ODEs niet de hoeveelheden/populatiegroottes zelf, maar slechts de **<u>snelheid van verandering.</u>**

Let op: Anders dan differen<u>tie</u>vergelijkingen, omschrijven ODEs niet de hoeveelheden/populatiegroottes zelf, maar slechts de **<u>snelheid van verandering.</u>**

$$\frac{dH(t)}{dt} = m$$

Let op: Anders dan differentievergelijkingen, omschrijven ODEs niet de hoeveelheden/populatiegroottes zelf, maar slechts de **snelheid van verandering.**

$$\frac{dH(t)}{dt} = m \longrightarrow$$



ODEs doen een aantal stevige aannames

ODEs doen een aantal stevige aannames

- **Populatiegroottes zijn continu.**
  Dus: 0.2 is ook een populatiegrootte. *Daarom worden ze meestal als dichtheden (en niet aantallen individuen) geïnterpreteerd.*

ODEs doen een aantal stevige aannames

- **Populatiegroottes zijn continu.**
  Dus: 0.2 is ook een populatiegrootte. *Daarom worden ze meestal als dichtheden (en niet aantallen individuen) geïnterpreteerd.*
- **Er is geen variatie binnen de populatie**
  Elk hert is gelijk, dus dezelfde migratiesnelheid en vertrekkans, ongeacht leeftijd, geslacht, flamboyantie van het gewei, etc.

ODEs doen een aantal stevige aannames

- **Populatiegroottes zijn continu.**
  Dus: 0.2 is ook een populatiegrootte. *Daarom worden ze meestal als dichtheden (en niet aantallen individuen) geïnterpreteerd.*
- **Er is geen variatie binnen de populatie**
  Elk hert is gelijk, dus dezelfde migratiesnelheid en vertrekkans, ongeacht leeftijd, geslacht, flamboyantie van het gewei, etc.
- **De populatie is goed gemengd** (*well-mixed assumption*)
  We maken geen onderscheid tussen herten aan de rand van het bos, en herten in het midden. In het echt kunnen herten aan de rand natuurlijk veel makkelijker "vertrekken", maar dat negeren we.

Oplossingen zoeken…

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH$$

Oplossingen zoeken…

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH \qquad H(t) = H(0)e^{-dt} + \frac{m}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Oplossingen zoeken…

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH \qquad H(t) = H(0)e^{-dt} + \frac{m}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Urgh. En dat voor zo'n simpele ODE!

Oplossingen zoeken…

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH \qquad\qquad H(t) = H(0)e^{-dt} + \frac{m}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Urgh. En dat voor zo'n simpele ODE!

… hier gaan we niet aan beginnen!

Oplossingen zoeken…

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH \qquad\qquad H(t) = H(0)e^{-dt} + \frac{m}{d}\left(1 - e^{-dt}\right)$$

Urgh. En dat voor zo'n simpele ODE!

… hier gaan we niet aan beginnen!

Dat hoeft ook niet, want:

1. Zelfs voor relatief eenvoudige ODEs kan het vinden van de algemene oplossing **onmogelijk** zijn (niet alleen moeilijk, maar écht **onmogelijk**).
2. Met behulp van een computer (bijvoorbeeld in R!) kun je eenvoudig **specifieke oplossingen** (grafiekjes over de tijd) berekenen.
3. Je kunt met pen en papier veel inzicht uit ODEs krijgen zonder de algemene oplossing te bepalen.

Evenwichten

$$\frac{\mathrm{d}H}{\mathrm{d}t} = m - dH$$

Wanneer is er evenwicht?

$$0 = m - dH$$

$$+ dH$$

$$m = dH$$

$$\frac{m}{d} = H \rightarrow H = \frac{m}{d}$$

Evenwicht voor konijnen?

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN$$

Wanneer is er evenwicht?

$rN = 0$ $\quad N=0$ evenwicht → triviaal evenwicht

Konijnen-ODE uitbreiden

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN \cdot f(N) \rightarrow rN \cdot \left(1 - \frac{N}{K}\right)$$

$f(N) = 100 - N \rightarrow N = 100$ dan 0

$f(N) = 1 - \frac{N}{K} \rightarrow 1 = \frac{N}{K} \rightarrow N = K$

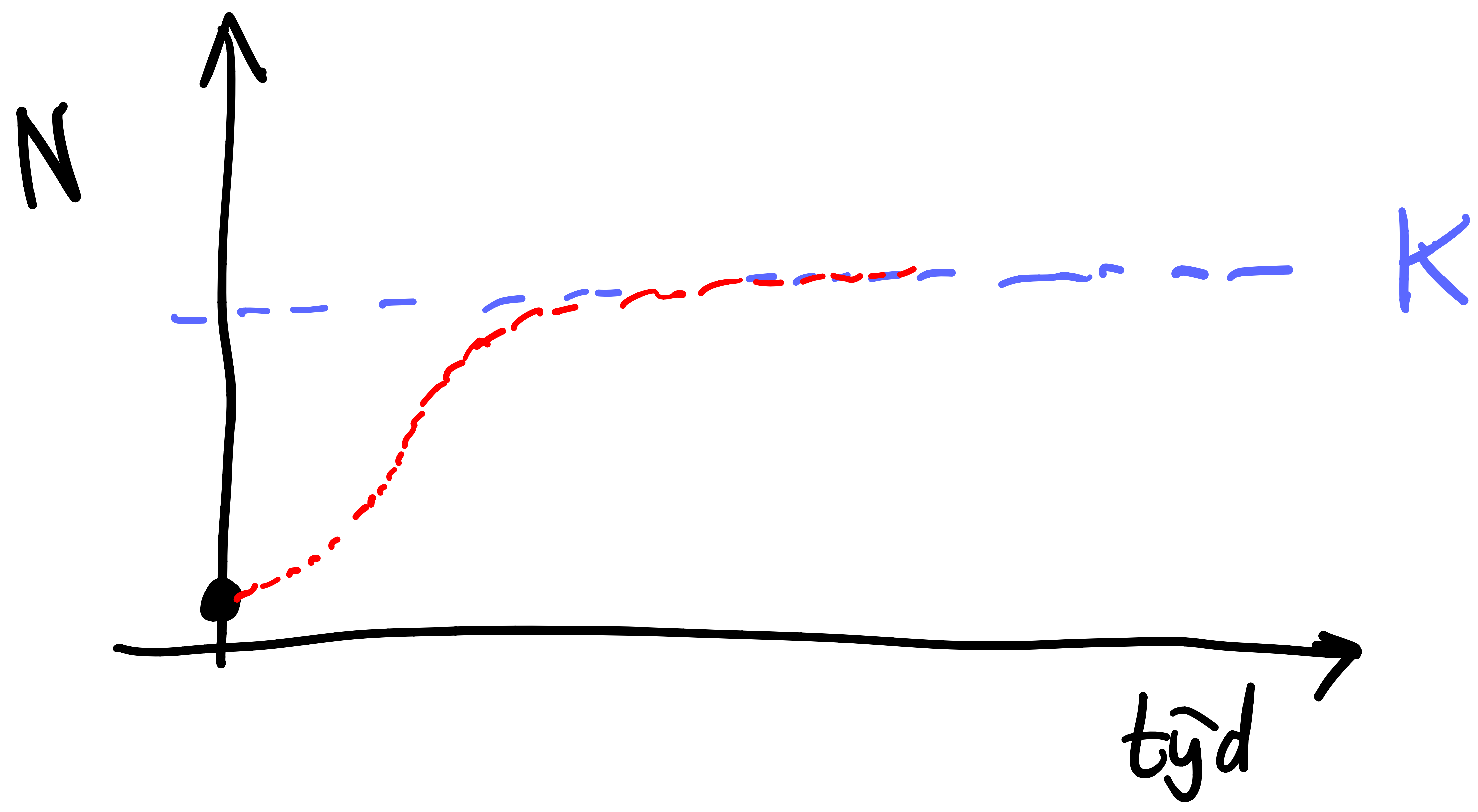
Konijnen-ODE uitbreiden

$$\frac{dN}{dt} = rN(1 - \frac{N}{K})$$

Wanneer is er evenwicht?

$$0 = rN\left(1 - \frac{N}{K}\right) \rightarrow \bar{N} = 0$$ oplossing 1

$$1 = \frac{N}{K} \rightarrow \bar{N} = K$$ oplossing 2



$$\frac{dN}{dt} = rN - \frac{rN^2}{K}$$ "death"

Voor weinig konijnen $\frac{dN}{dt} = rN$

Konijnen-ODE uitbreiden

$$\frac{\mathrm{d}N}{\mathrm{d}t} = rN(1 - \frac{N}{K})$$

Wanneer is er evenwicht?

$$\underbrace{rN}_{} - \underbrace{\frac{rN^2}{K}}_{}$$

$$2 \cdot 1000 - \frac{2 \cdot 1000^2}{1000}$$

$$2000 - 2000 = 0$$

$r = 2$

$K = 1000$

$N = 1000$

Conclusies evenwichten in ODEs

- **ODEs zijn in evenwicht** wanneer deze gelijk zijn aan 0. Omdat we daarmee ook de d/dt kwijtraken, kunnen we eenvoudig uitrekenen voor welke populatiegrootte dit geldt. Dus: dX/dt is in evenwicht als $dX/dt=0$.

- Als de vergelijking aan de rechterzijde geen X bevat (of deze valt weg!), is er **geen evenwicht**.

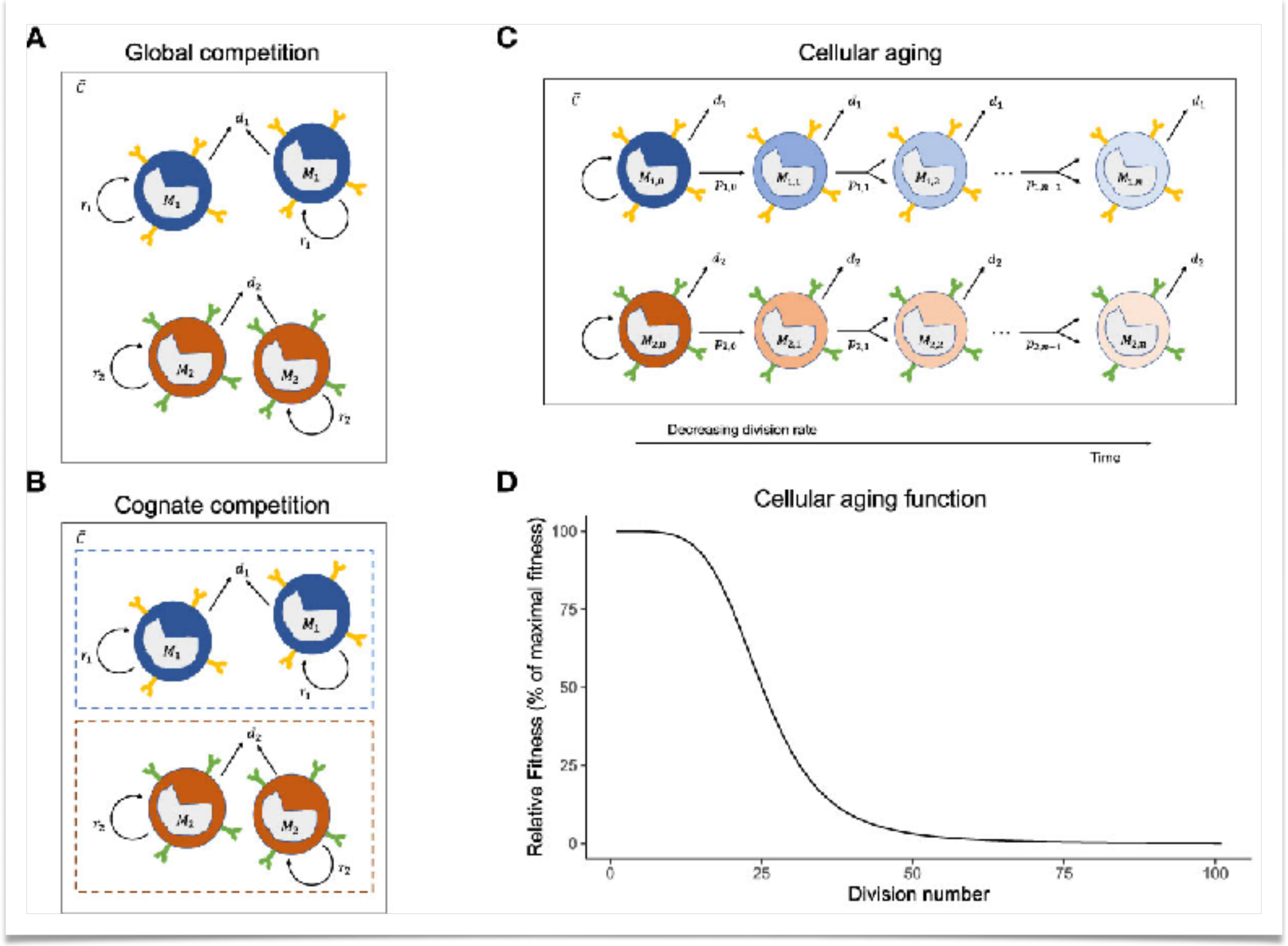
- Als de vergelijking aan de rechterzijde alleen 0 is wanneer $X=0$, dan noemen we dit een **triviaal evenwicht**. (0 konijnen is een evenwicht… maar daar leren we niet veel van)

- In andere gevallen kan er een evenwicht zijn voor een specifieke hoeveelheid X, zoals we bij konijnen zagen voorj $N = K$. Dit noemen we dan een **niet-triviaal evenwicht**.

Met ODEs wordt veel biologisch onderzoek gedaan

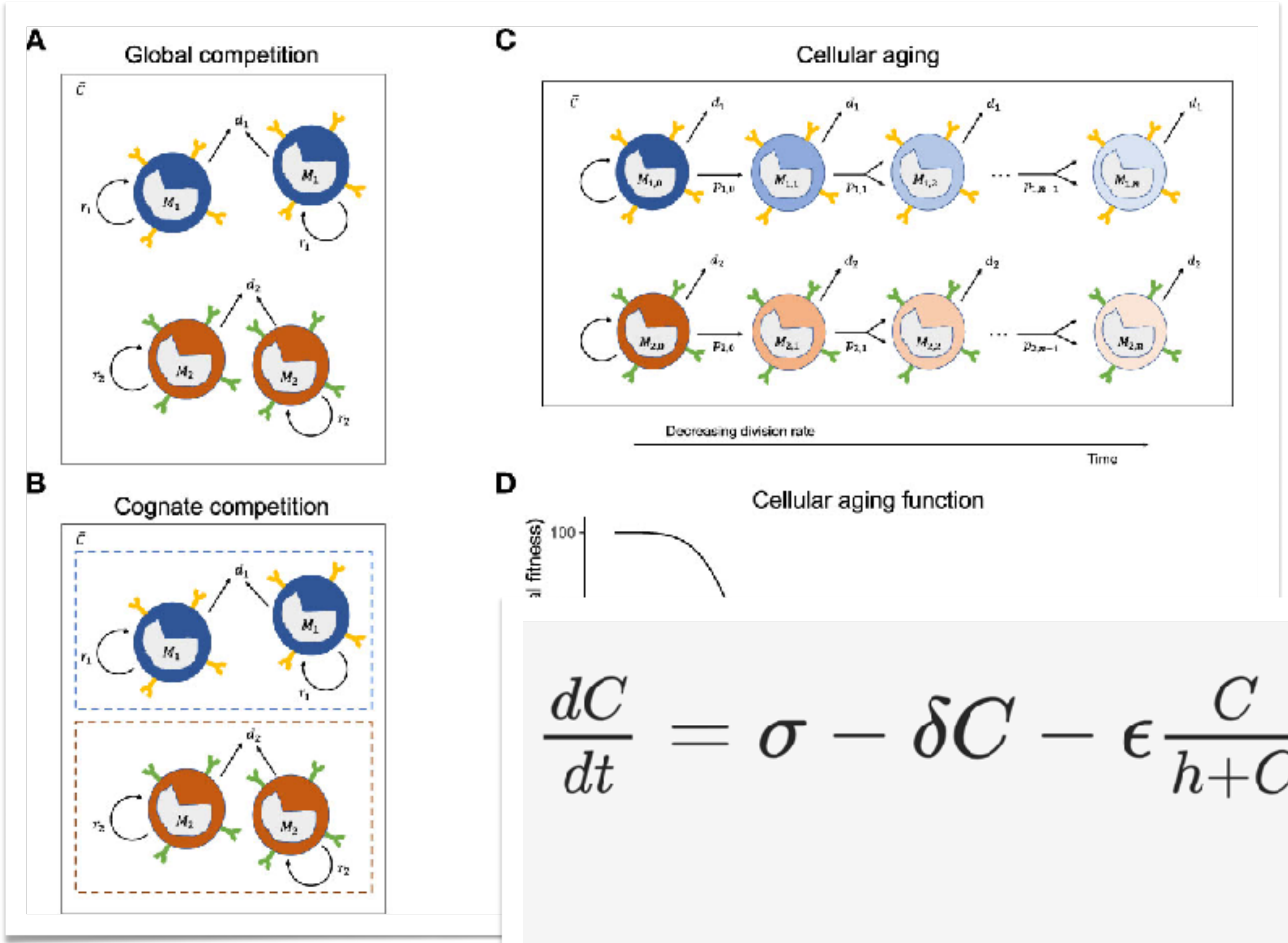
Rob de Boer

Met ODEs wordt veel biologisch onderzoek gedaan



Rob de Boer

Met ODEs wordt veel biologisch onderzoek gedaan

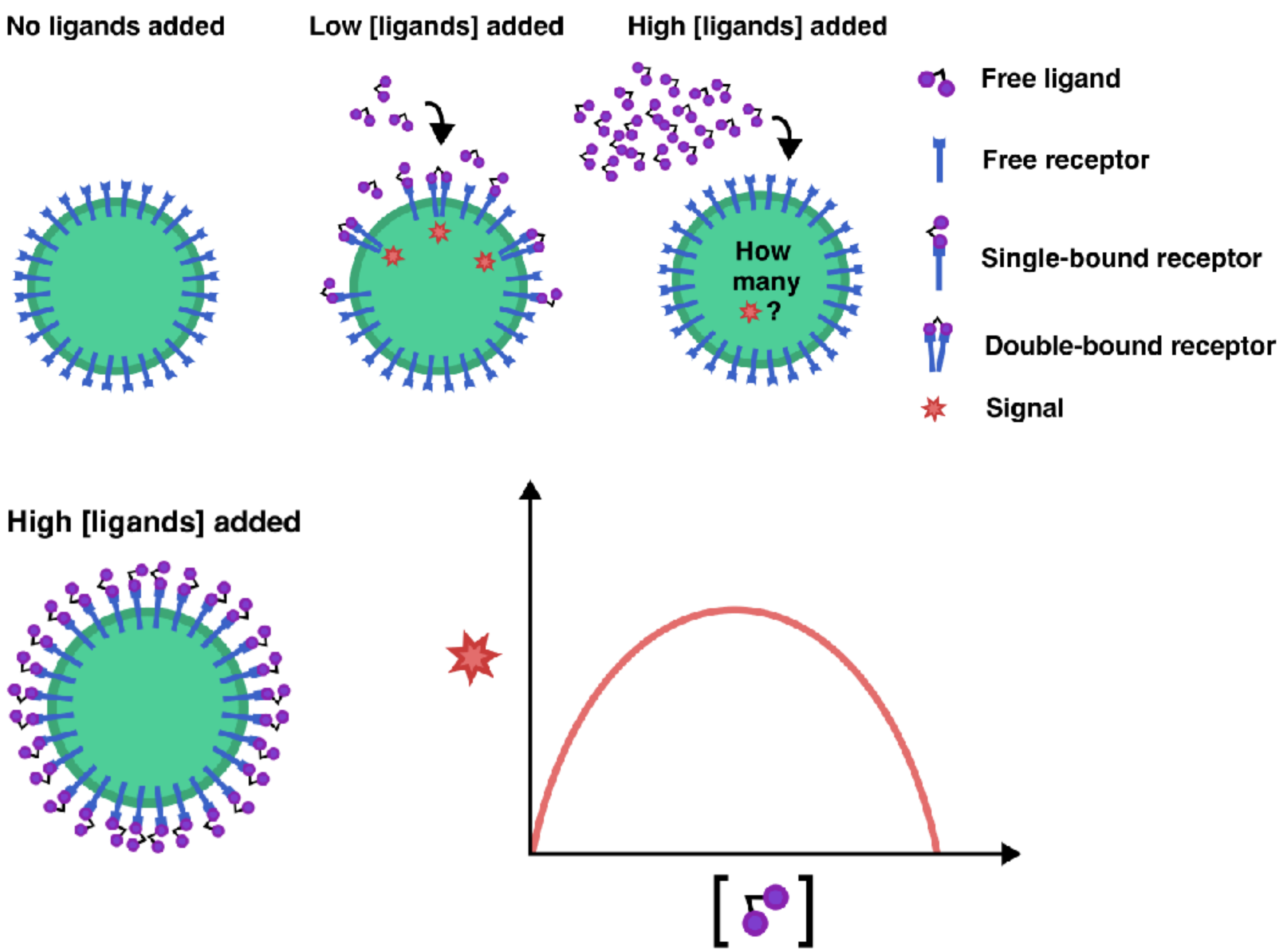


$$\frac{dC}{dt} = \sigma - \delta C - \epsilon \frac{C}{h+C} \sum_i p_i M_i \quad (1a)$$

$$\frac{dM_i}{dt} = s_i + p_i M_i \frac{C}{h+C} - d_i M_i \quad (1b)$$

Rob de Boer

Met ODEs wordt veel biologisch onderzoek gedaan



Rob de Boer

🕷🏡📩’s

- Veel biologische processen kunnen goed beschreven worden in termen van snelheden

- **ODEs** beschrijven snelheden van verandering, en worden daarom in de biologie veel gebruikt

- **ODEs** hebben niet dat gedonder met vreemde, onvoorspelbare fluctuaties (deterministische chaos)

- **ODEs** worden veel toegepast voor biologisch onderzoek, en leiden vaak tot verassende inzichten

- Maar: **ODEs** doen aardig wat aannames die niet altijd op gaan (hier komen we in een later college nog op terug)

Werkcollege = Vraag 11.1 t/m 11.4

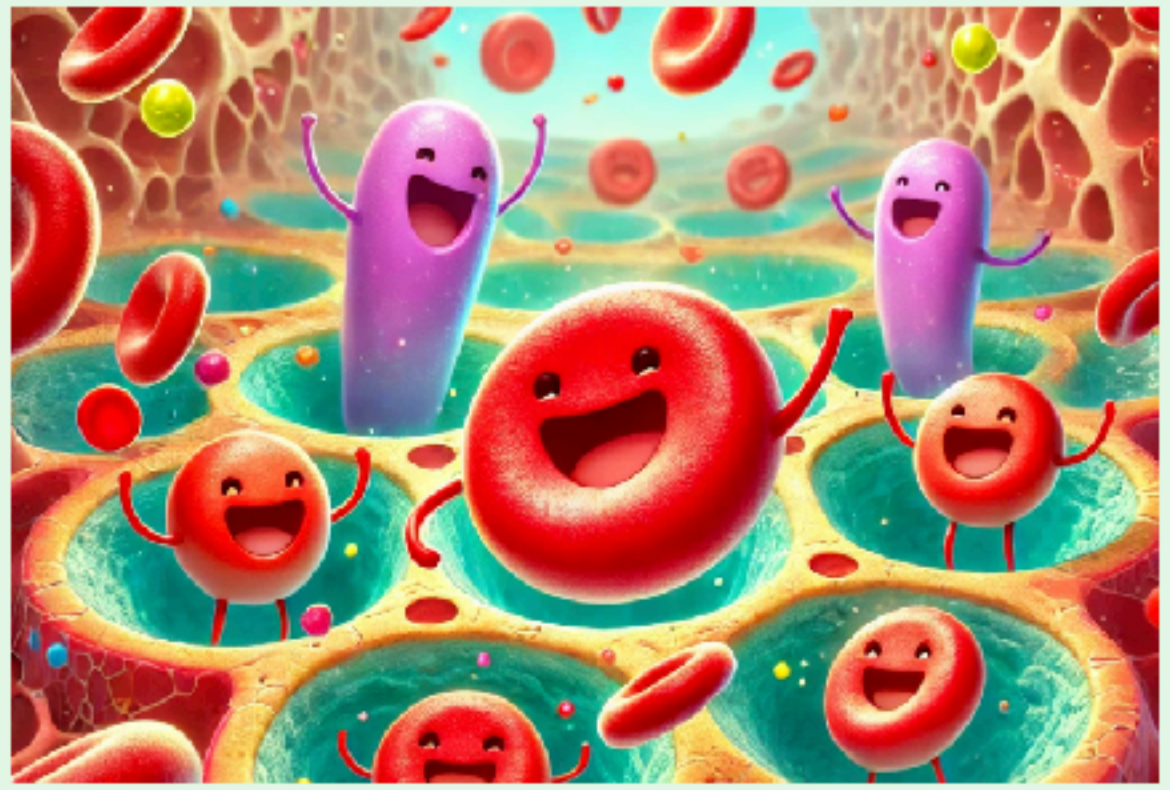
Oefening 11.2 (Plastic in de oceaan (evenwicht))

Bekijk nogmaals de volgende vergelijking voor hoe snel de hoeveelheid plastic in de oceaan verandert:

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = k - \delta P$$

a. Bepaal bij welke hoeveelheid plastic er sprake is van een evenwichtssituatie (*steady state*)
b. Is er een triviaal ($P = 0$) evenwicht?
c. Stel we vissen morgen (op een magische manier) alle plastic uit de oceaan. Schets met pen en paper wat er daarna zal gebeuren.

Oefening 11.3 (Rode bloedcellen)



Werkcollege = Vraag 11.1 t/m 11.4

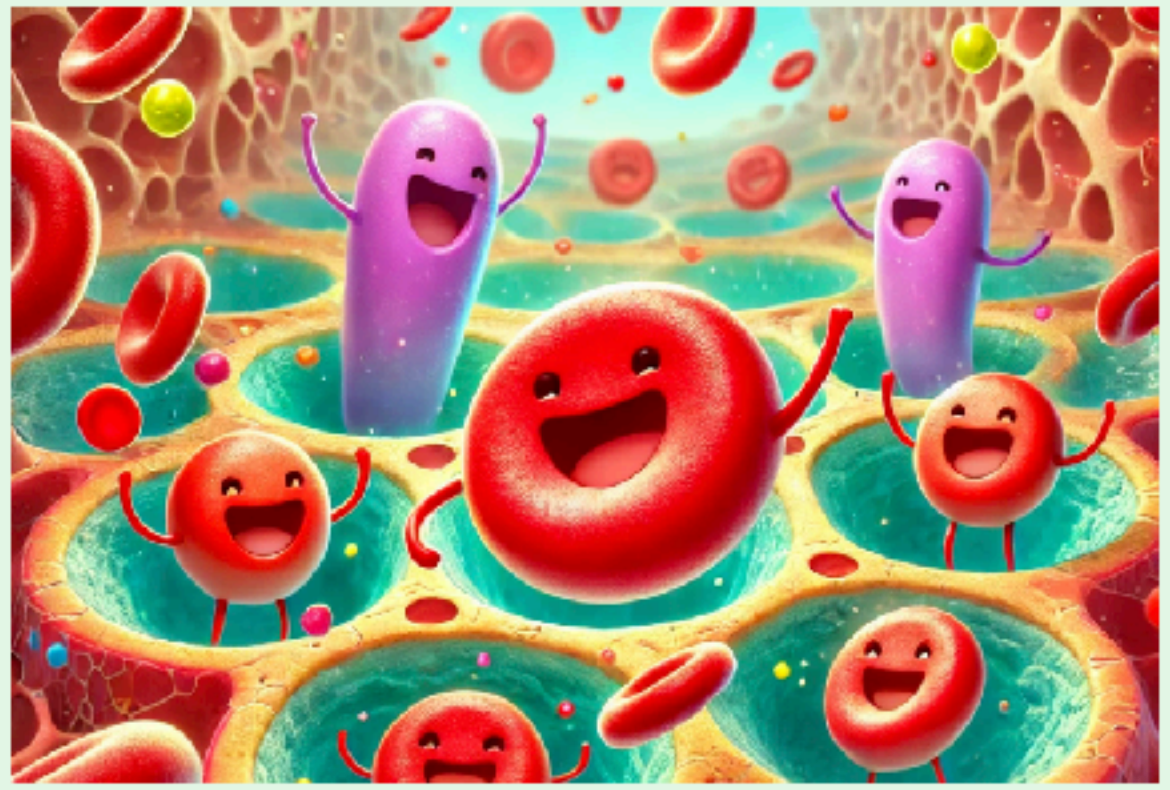
Oefening 11.2 (Plastic in de oceaan (evenwicht))

Bekijk nogmaals de volgende vergelijking voor hoe snel de hoeveelheid plastic in de oceaan verandert:

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = k - \delta P$$

a. Bepaal bij welke hoeveelheid plastic er sprake is van een evenwichtssituatie (*steady state*)
b. Is er een triviaal ($P = 0$) evenwicht?
c. Stel we vissen morgen (op een magische manier) alle plastic uit de oceaan. Schets met pen en paper wat er daarna zal gebeuren.

Oefening 11.3 (Rode bloedcellen)



Werkcollege = Vraag 11.1 t/m 11.4

Oefening 11.2 (Plastic in de oceaan (evenwicht))

Bekijk nogmaals de volgende vergelijking voor hoe snel de hoeveelheid plastic in de oceaan verandert:

$$\frac{\mathrm{d}P}{\mathrm{d}t} = k - \delta P$$

a. Bepaal bij welke hoeveelheid plastic er sprake is van een evenwichtssituatie (*steady state*)
b. Is er een triviaal ($P = 0$) evenwicht?
c. Stel we vissen morgen (op een magische manier) alle plastic uit de oceaan. Schets met pen en paper wat er daarna zal gebeuren.

Oefening 11.3 (Rode bloedcellen)