2.2 Grenzzyklen und Chaos

Modellanalyse IV: Grenzzyklen

Die Grundidee, um weitere Erkenntnisse über die Langzeitdynamik des Ricker-Modells und ähnlicher Systeme zu gewinnen, ist die Betrachtung der iterierten Abbildung über k Zeitschritte,

$$F^{(2)}(N) = F(F(N)) \quad \text{resp.} \quad F^{(k)}(N) = F(\dots F(F(N))) \quad k\text{-fach}\,. \tag{1}$$

Offensichtlich handelt es sich wieder um ein diskretes dynamisches System, das auf die gleiche Weise untersucht werden kann wie das ursprüngliche. Hinsichtlich seines Langzeitverhaltens beobachten wir die folgenden elementaren Eigenschaften:

1. Gleichgewichte von F sind auch Gleichgewichte von $F^{(2)}$ und jeder höheren Iteration $F^{(k)}$.

2. Für die Ableitung von $F^{(2)}$ an den Fixpunkten folgt mit der Kettenregel,

$$\frac{\partial F^{(2)}(N)}{\partial N} = \frac{\partial F(Z)}{\partial Z}\Big|_{Z=F(N)} \cdot \frac{\partial F(N)}{\partial N}\,. \tag{2}$$

   und genauso für die iterierte Abbildung $F^{(k)}$. Das bedeutet für die Gleichgewichte N^*

$$\frac{\partial F^{(k)}(N)}{\partial N}\Big|_{N=N^*} = \left(\frac{\partial F(N)}{\partial N}\Big|_{N=N^*}\right)^k. \tag{3}$$

   Stabile Gleichgewichte von F bleiben also auch für höhere Iterationen stabil und instabile Gleichgewichte bleiben instabil.

3. Weitere (stabile oder instabile) Gleichgewichte von iterierten Abbildungen $F^{(k)}$ können auftreten, wenn die ursprüngliche Abbildung F Zyklen hat.

Definition und grundlegende Eigenschaften: Grenzzyklen

1. Ein Punkt N_0 wird *Punkt mit Periode k* oder *k-Zyklus Punkt* genannt wenn er ein Gleichgewichtspunkt der k-fach iterierten Abbildung $F^{(k)}(N)$ ist, aber kein Fixpunkt einer Abbildung $F^{(k')}$ mit $1 \leq k' < k$. Sein sogenannter *Orbit*

$$\{N_0, F(N_0), \dots, F^{(k-1)}(N_0)\} =: \{N_0, N_1, \dots, N_{k-1}\}$$

   wird der entsprechende k-Zyklus genannt. Alle Punkte N_i in diesem Zyklus sind Fixpunkte von $F^{(k)}$.

2. Ein Grenzzyklus ist lokal stabil genau dann, wenn die zugehörigen Zyklus-Punkte lokal stabile Gleichgewichte der k-fach iterierten Abbildung sind. Mit der Kettenregel erhalten wir für die Ableitung $F^{(k)}$ an allen Zyklus-Punkten

$$\Lambda^{(k)} = \frac{\partial F^{(k)}}{\partial N} = \prod_{i=0}^{k-1} \frac{\partial F(N)}{\partial N}\Big|_{N=N_i}\,. \tag{4}$$

   Der Zyklus ist mithin lokal stabil wenn $|\Lambda^{(k)}| < 1$ ist und instabil für $|\Lambda^{(k)}| > 1$.

Beispiel: diskretes logistisches Wachstum

Wir betrachten die Iterationsfunktion für das diskrete logistische Wachstum

$$N_{t+1} = F(N_t) = rN_t\Big(1 - \frac{N_t}{K}\Big)\,, \tag{5}$$

die sich ähnlich zur Ricker Gleichung verhält, aber leichter zu analysieren ist. $F(N)$ hat ein Maximum bei $N = K/2$ mit $F(K/2) = rK/4$. Es gibt zwei Gleichgewichte $N_1^* = 0$ und $N_2^* = K(r-1)/r$. Mit $F'(N) = r(1-2N/K)$ erhalten wir $F'(0) = r$ und $F'(N_2^*) = 2 - r$.

1. Für $0 < r < 1$ ist $N_1^* = 0$ das einzige stabile Gleichgewicht und die Population stirbt aus.

2. Für $1 < r < 3$ entsteht ein zweites, stabiles Gleichgewicht N_2^* während N_1^* instabil ist (transkritische Bifurkation im Punkt $r = 1$). Die Konvergenz nach N_2^* ist für $r < 2$ monoton und für $r > 2$ oszillierend.

3. Für $r > 3$ sind beide Gleichgewichte N_1^* und N_2^* instabil und wir erwarten Grenzzyklen oder noch komplexeres Langzeit-Verhalten.

Für ein wohldefiniertes biologisches Modell muss $r \leq 4$ sein, da sonst $F(N) > K$ werden kann, was negative Populationsgrößen in der nächsten Generation zur Folge hätte. Um die Dynamik im Detail zu studieren, betrachten wir den Fall $K = 1$. Damit wird:

$$F(N) = rN(1-N) \tag{6}$$

$$F^{(2)}(N) = r(rN(1-N))(1-rN(1-N)) = r^2N(1-N)(1-rN+rN^2) \tag{7}$$

$$\frac{\partial F^{(2)}(N)}{\partial N} = r\big(1-2rN(1-N)\big)r(1-2N) \tag{8}$$

(Wir haben allgemein die Symmetrie $F^{(k)}(1-N) = F^{(k)}(N)$.) Wir bekommen Gleichgewichte $F^{(2)}(N) = N$ für

$$N_1^* = 0 \quad , \quad N_2^* = \frac{r-1}{r} \quad , \quad N_{3,4}^* = \frac{1+r \pm \sqrt{(r-1)^2-4}}{2r}\,. \tag{9}$$

Offensichtlich existieren $N_{3,4}^*$ für $r \geq 3$. Weiter gilt $F(N_3^*) = N_4^*$ und umgekehrt $F(N_4^*) = N_3^*$. Die Ableitung ist

$$\Lambda_1^{(2)} = r^2 \qquad \Lambda_2^{(2)} = (2-r)^2 \quad , \quad \Lambda_{3,4}^{(2)} = 4 + 2r - r^2 \tag{10}$$

- Bei $r = 3$ ist $N_2^* = N_3^* = N_4^*$. Wenn wir r weiter erhöhen, ändert das Gleichgewicht N_2^* seine Stabilität (stabil $\rightarrow$ instabil). Gleichzeitig entstehen für die iterierte Abbildung $F^{(2)}(N)$ zwei neue Gleichgewichte, N_3^* und N_4^*. Beide sind stabil: $|\Lambda_{3,4}^{(2)}| < 1$ für $3 < r < 1+\sqrt{6} \approx 3.45$. Das ist die typische Signatur einer Heugabel-Bifurkation. Für die ursprüngliche Abbildung $F(N)$ ändert sich die Zahl der Gleichgewichte nicht. Die neuen Gleichgewichte von $F^{(2)}$ bilden für $F(N)$ einen stabilen Grenzzyklus mit Periode 2.

- Für $r > 1+\sqrt{6} \approx 3.45$ wird $\Lambda_{3,4}^{(2)} < -1$ und die Gleichgewichte N_3^* und N_4^* von $F^{(2)}$ werden instabil. Für die iterierte Abbildung $F^{(4)}$ bedeutet das, dass die Ableitung an beiden Gleichgewichten ansteigt auf $(\Lambda_{3,4}^{(2)})^2 > 1$. Dadurch werden wieder je zwei neue stabile Gleichgewichte in einer Heugabel-Bifurkation erzeugt. Wir erhalten so einen Zyklus von Periode 2 für $F^{(2)}$ und entsprechend einen stabilen 4-Zyklus für $F(N)$. Dies setzt sich bei weiterer Erhöhung des Parameters r fort: jedes Mal, wenn ein stabiles Gleichgewicht von $F^{(k)}$ instabil wird erhalten wir zwei neue stabile Gleichgewichte für $F^{(2k)}$ und damit einen Grenzzyklus $2k$ für $F(N)$. Dies bezeichnet man auch als die *Periodenverdopplungskaskade* der diskreten logistischen Abbildung und von ähnlichen Abbildungen (wie dem Ricker Modell).

- Visualisierung mit *Mathematica* siehe https://demonstrations.wolfram.com/TrajectoriesOfTheLogisticMap/

Chaos

Für die logistische Abbildung erhalten wir eine Reihe von kritischen Werten r_{2^k} (mit $r_2 = 3$ und $r_4 = 1 + \sqrt{6} \approx 3.45$, etc), oberhalb derer stabile Zyklen der Periode 2^k existieren. Wie sich herausstellt, konvergiert diese Folge von *Periodenverdoppelungs-Bifukationspunkten* rasch zu einem endlichen Wert $r_c = r_\infty \approx\approx 3.57$. Es stellt sich die Frage, was jenseits dieses Werts geschieht. Es beginnt der *chaotische Bereich*, $r_c < r \leq 4$.

1. Für eine dichte Menge von Werten von r konvergiert die Bahn gegen einen stabilen Zyklus. Dabei treten stets neue, komplizierte Perioden auf. Insbesondere tritt für $r > 1 + \sqrt{8} \approx 8.8284$ erstmals die Periode 3 auf, die bis $r \approx 3.8415$ stabil bleibt. Jede Periodenlänge n kann (für geeignete Werte von r) auftreten.

2. Obwohl die Menge der Werte für r mit stabilen Zyklen dicht liegt, gibt es eine überabzählbare Menge von Werten, für die die Bahn nicht asymptotisch periodisch ist. Diese aperiodischen Orbits "unendlicher Länge" sind das Kennzeichen von *Chaos*. Ein weiteres Kennzeichen von chaotischem Verhalten ist die empfindliche Abhängigkeit von den Anfangsbedingungen ("Schmetterlings-Effekt"). Das heißt, dass Bahnen für marginal unterschiedliche Anfangswerte nach genügend vielen Iterationen weit auseinander laufen. Da sich Anfangsbedingungen nie beliebig genau bestimmen lassen, ist für das System effektiv keine langfristige Vorhersage mehr möglich.

3. Für den Spezialfall $r = 4$ gibt es eine explizite Lösung für die Dynamik,

$$N_k = \sin^2[2^{k-1}\pi\theta] \quad \text{mit} \quad \theta = \frac{1}{\pi}\sin^{-1}[N_0^{1/2}]\,. \tag{11}$$

   Wir sehen, dass alle Bahnen für irrationales θ aperiodisch sind, für rationales θ sind sie periodisch mit unterschiedlicher Periodenlänge.

Periodizität and Chaos in der Biologie

Unsere Beispiele zeigen, dass selbst sehr einfache Modelle (in einer Dimension!) sehr komplexe Phänomene hervorrufen können. Periodische Dynamiken werden in der Biologie immer wieder beobachtet, auch in der Populationsdynamik. Für Zyklen kann es aber mehrere Ursachen geben. Bei einer diskreten Dynamik können Zyklen durch ein überschießen des Gleichgewichts entstehen (Überkompensation), was für Systeme typisch ist, bei denen die Populationsregulation nur mit einer gewissen Verzögerung wirkt.

Über chaotisches Verhalten in der Biologie wurde viel spekuliert. Aus theoretischer Sicht sollte man Chaos insbesondere für Systeme mit höherer Dimension (mehrere interagierende Arten) erwarten. In kontinuierlicher Zeit tritt chaotisches Verhalten ab der Dimension 3 auf. Überzeugende empirische Beweise für chaotisches Verhalten sind im konkreten Fall jedoch schwer zu erhalten. Insbesondere ist es oft schwierig (oder unmöglich), lange Zyklen und/oder stochastisches Rauschen von "wirklichem" deterministischem Chaos zu unterscheiden. Außerdem ist ein echtes Chaos in Populationen mit einer diskreten Anzahl von Individuen niemals strikt möglich. Dennoch ist das Chaos ein Gebiet, wo die Biologie die Mathematik inspiriert hat und dazu beigetragen hat, die Chaostheorie als Forschungsgebiet zu begründen (Arbeiten von Robert May 1974, 1976).

Übungsaufgaben 4

Aufganbe 4.1: Eine Verallgemeinerung des Beverton-Holt Modells ist das *Hassell Modell*, das durch die Reproduktionsfuntion

$$N_{t+1} = F(N_t) = \frac{\lambda N_t}{(1+\alpha N_t)^\beta}$$

gegeben ist, mit $\lambda > 1$, $\alpha > 0$ und $\beta > 0$.

(a) Bestimmte alle Fixpunkte und die Parameterkombinationen, für die sie stabil sind. Gibt es Bifurkationspunkte?

(b) In welchem Parameterbereich treten stabile Zweierzyklen auf? Beweis!

(c) Stelle die Dynamik für verschiedene Parameterbereiche graphisch dar.

Aufganbe 4.2: Eine Fischpopulation, die sich nach dem Ricker Modell entwickelt wird per *constant rate harvesting* befischt. Damit ist die diskrete Reproduktionsfunktion $(r, K > 0)$

$$N_{t+1} = F(N_t) = N_t \exp[r(1 - N_t/K)] - Y$$

wobei der "yield" Y durch die maximale Fangmenge $H \geq 0$ reguliert wird zu

$$Y = \max\Big[H, N_t \exp[r(1 - N_t/K)]\Big] .$$

(a) Skizziere die Dynamik für verschiedene Parameterbereiche. Was für ein Verhalten tritt auf? Wie ändern sich die Gleichgewichte durch die Befischung ($H > 0$)? Welche Bifurkationspunkte kann es geben? (Ohne explizite Rechnung)

(b) Berchne den "maximal sustainable yield".