Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

Stabilita a chaos v ekologii

Inovace a rozšíření výuky zaměřené na problematiku životního prostředí na PřF MU (CZ.1.07/2.2.00/15.0213) spolufinancován Evropským sociálním fondem a státním rozpočtem České republiky

esf evropský sociální fond v ČR
EVROPSKÁ UNIE
MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ, MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY
OP Vzdělávání pro konkurenceschopnost
UNIVERSITAS MASARYKIANA BRUNENSIS

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

Dynamická rovnováha

evropský sociální fond v ČR

EVROPSKÁ UNIE

MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ, MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY

OP Vzdělávání pro konkurenceschopnost

UNIVERSITAS MASARYKIANA BRUNENSIS

INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Rovnovážný stav

nejpravděpodobnějšímu uspořádání systému, do kterého systém dospěje po určité konečné době, izolujeme-li jej od jeho okolí.

Nerovnovážné stavy

stavy termodynamického systému mimo stav rovnováhy. Uzavřené a otevřené systémy se obvykle nacházejí v nerovnovážných stavech v důsledku své neustálé interakce s vnějším prostředím.

Stacionární stav

v tomto stavu jsou všechny stavové veličiny systému nezávislé na čase, tj. systém se s časem nemění. Na rozdíl od rovnovážného stavu stacionární stav může nastat též u uzavřených a otevřených systémů v procesu výměny energie, případně částic s okolím.

V tomto případě je stacionární stav výsledkem již dříve zmíněné dynamické rovnováhy.

Podstata stability jakéhokoliv otevřeného systému není v jeho neměnném stavu (bez toků látek, energie a informace), ale v jeho schopnosti udržovat vlastní dynamickou rovnováhu.

Systém v dynamické rovnováze se pomocí vnitřních procesů udržuje ve stavu bez podstatných změn své vnitřní struktury.

Stacionární stav dynamického systému je někdy schopen „unést“ i značně kolísající podmínky vnějšího prostředí, v tomto případě hovoříme o **rezistenci** systému neboli vnitřní kapacitě systému odolávat externím změnám.

Schopnost systému navrátit se do dynamické rovnováhy po narušení v důsledku externího tlaku nazýváme **resiliencí**.

rezistence (rigidita) ≈ 

resilience (flexibilita) ≈ 

Různé koncepty stability ekologických systémů

Resilience

rychlost s jakou se systém vrátí do jeho výchozího stavu po působení disturbance (Webster et al. 1974). Používá se pro systémy ve stacionárním stavu nebo pro systémy navracející se na nerovnovážné vývojové trajektorie.

Rezistence

schopnost systému udržovat jeho výchozí stav při působení vnějších rušivých sil (Harrison 1979). Používá se pro stacionární stavy.

Robustnost

množství disturbancí, které systém toleruje, než se přesune (přepne) do jiného stavu. Úzce spjata k konceptem ekologické residence podle Hollinga (1973). Aplikovatelná na stacionární i nerovnovážné systémy.

Variabilita

měření změn v systému v čase. Fenomenologické měření, které nečiní žádné předpoklady o existenci stacionárního stavu nebo jiných asymptotických trajektorií (Loreau 2010).

Gradience (amplification envelope)

popisuje, jek je počáteční pertubace ze stacionárního stavu zesílena v rámci systému (Neubert and Caswell 1997).

Persistence

schopnost systému udržovat sebe sama v průběhu času. Často používaná pro nerovnovážné systémy nebo systémy před zánikem (Loreau 2010).

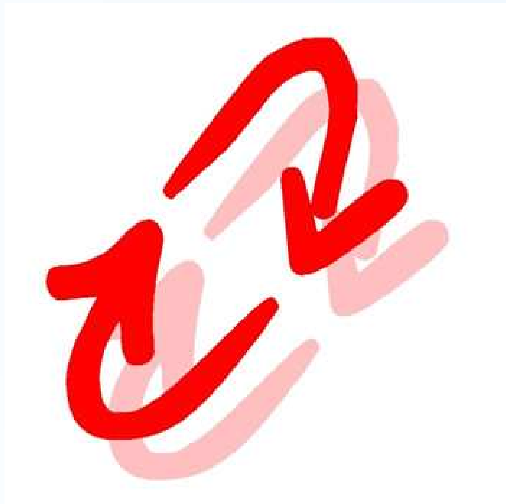
Mechanismy ustalování dynamické rovnováhy

udržování otevřených systémů ve stacionárním stavu, tedy udržování jejich stability, je dějem aktivním

za stabilitou živých systémů je třeba vidět jisté procesy

tyto procesy jsou autoregulační, *živé systémy tedy vykazují schopnost autoregulace*

nejdůležitějšími regulačními mechanismy v systémech jsou *zpětné vazby*, což platí zcela obecně pro všechny typy systémů

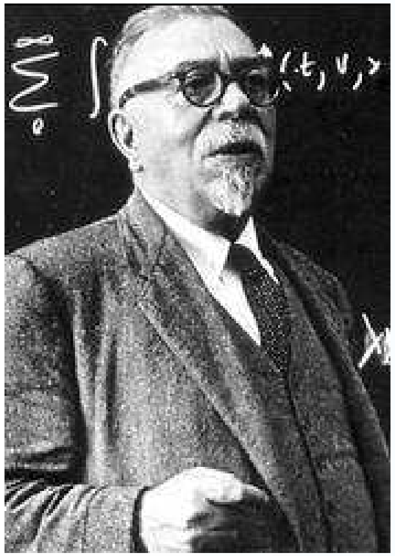


systematikou analýzu zpětných vazeb přinesla *kybernetika*

kybernetika je věda o komunikaci a řízení, jejíž základy položili v období po 2. světové válce především John von Neuman a Norbert Wiener

Wiener definoval kybernetiku jako vědu o „řízení a komunikaci v živočichu a ve stroji“

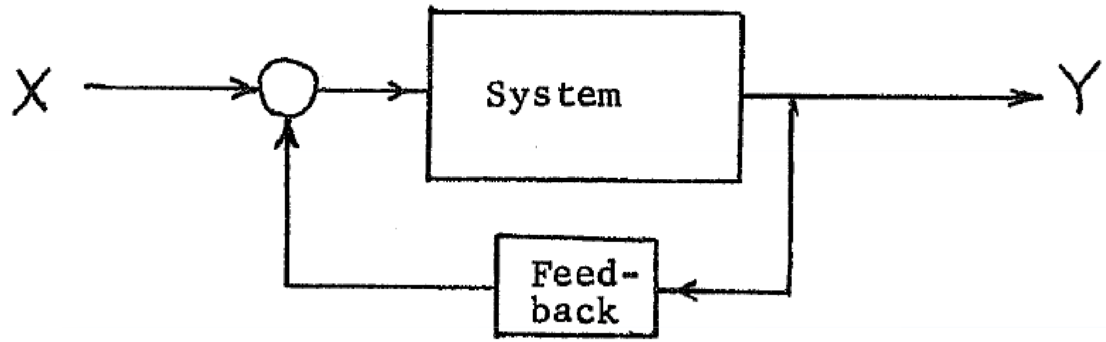
kybernetes = kormidelník



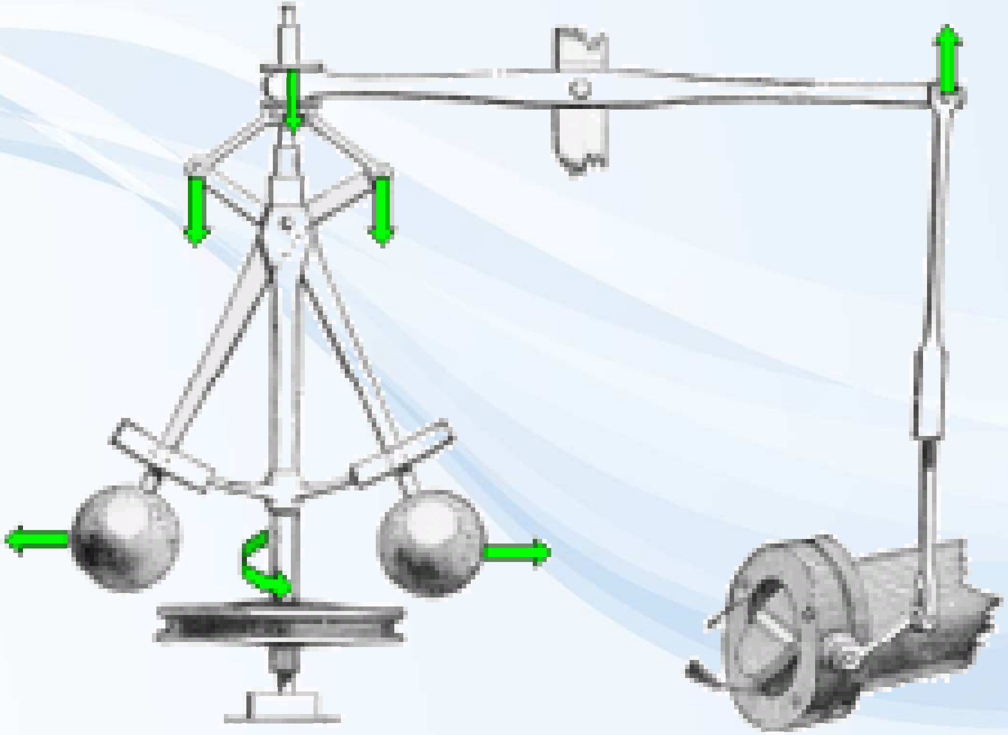
- výzkumy v oblasti kybernetiky přinesl pojmy zpětná vazba, autoregulace a samoorganizace

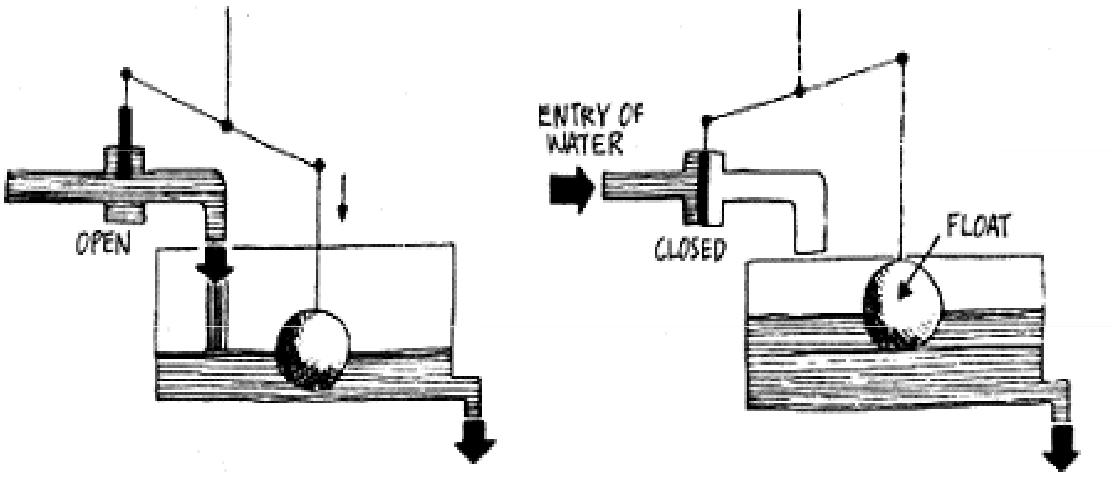
- klíčový pro pochopení autoregulace živých systémů je zvláště Wienerův koncept zpětné vazby

- princip zpětné vazby byl znám již dříve a dokonce aplikován v technice, často citovaným příkladem je například *Wattův regulátor* nebo *termostat*



Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí



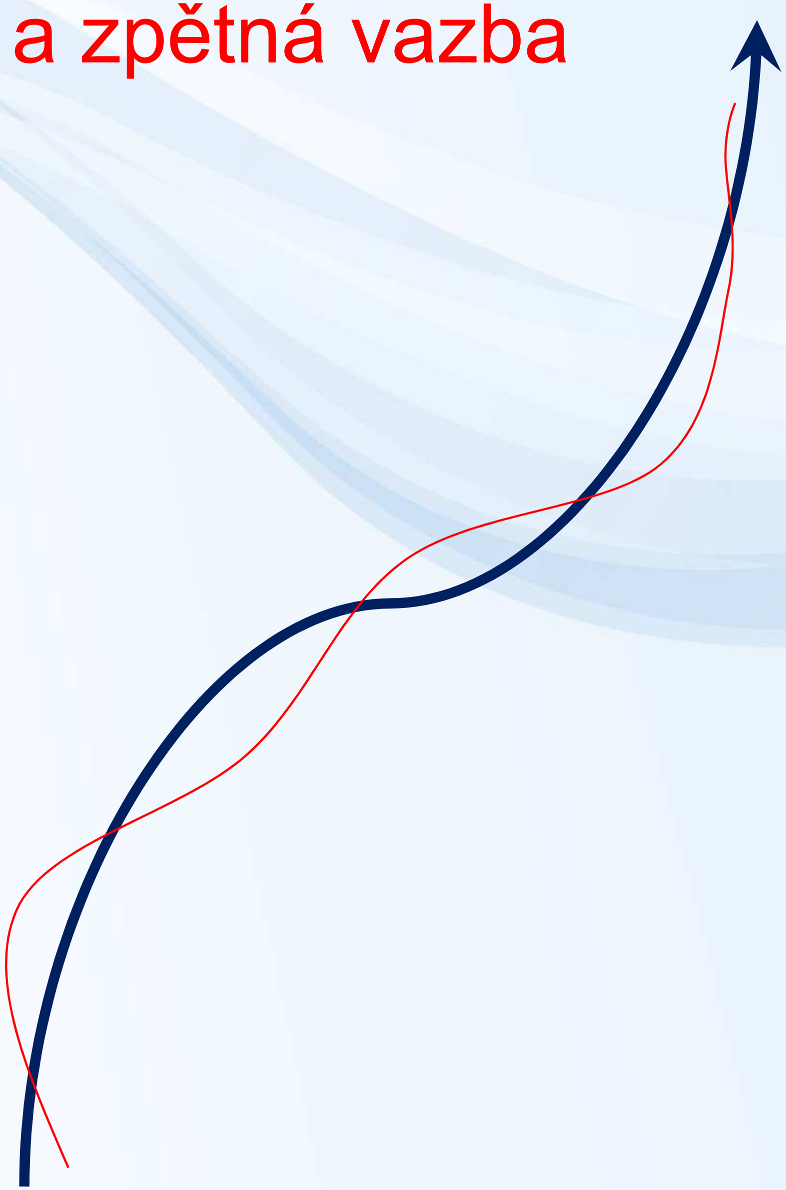


OPEN
ENTRY OF WATER
CLOSED
FLOAT

Wienerův kormidelník a zpětná vazba

… když se loď řízená kormidelníkem odchyluje od stanoveného kurzu, řekněme vpravo, kormidelník určí odchylku a potom vrací směr pohybem kormidla vlevo…

tím se odchylka lodi zmenšuje, až prochází místem se správnou pozicí a poté se odchýlí vlevo



Negativní zpětná vazba a pozitivní zpětná vazba

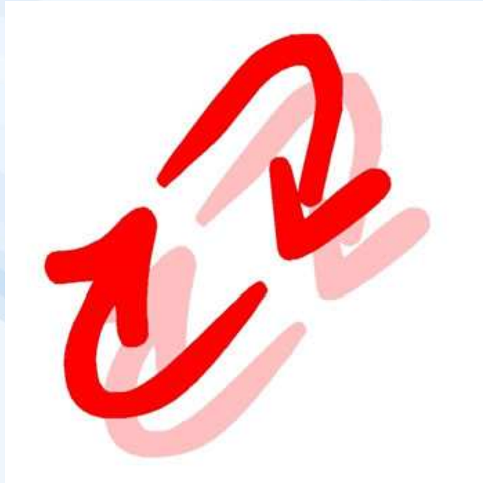
případy termostatu, Wattova regulátoru i kormidelníka jsou příkladem negativní zpětné vazby

uvažujme jistý systém a proces v něm, tento proces má v systému jistou odezvu, která tento proces zpětně ovlivňuje:

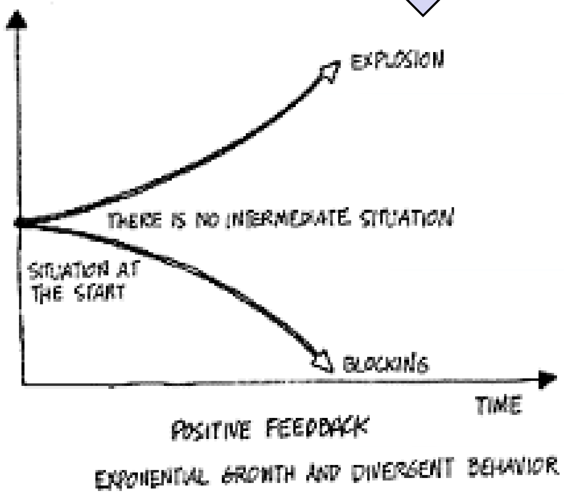
- pokud tato odezva vede ke gradaci procesu, který ji vyvolal, hovoříme o *pozitivní zpětné vazbě*, pozitivní zpětná vazba je tedy samozesilující

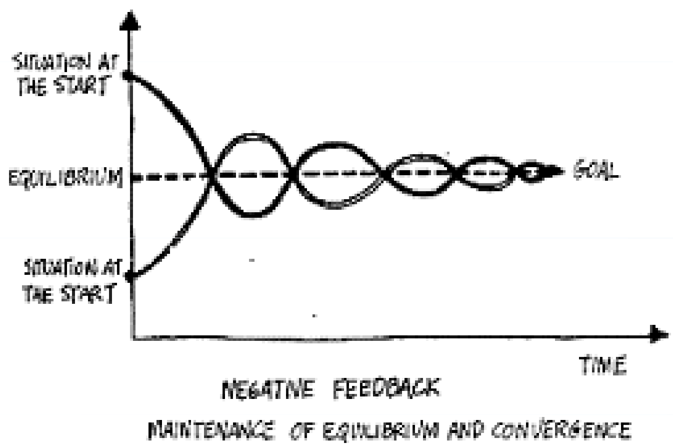
- pokud odezva vede k usměrnění procesu na určitou úroveň, hovoříme o *negativní zpětné vazbě*, negativní zpětná vazba je tedy samovyrovnávající

Obecně se dá zpětná vazba definovat jako kruhové uspořádání kauzálně spojených prvků, v němž prvotní příčina postupuje podél prvků smyčky, až poslední z nich přenese efekt na počáteční prvek cyklu a zpětná vazba se tak uzavře.



pozitivní zpětná vazba je spjatá s *divergencí*

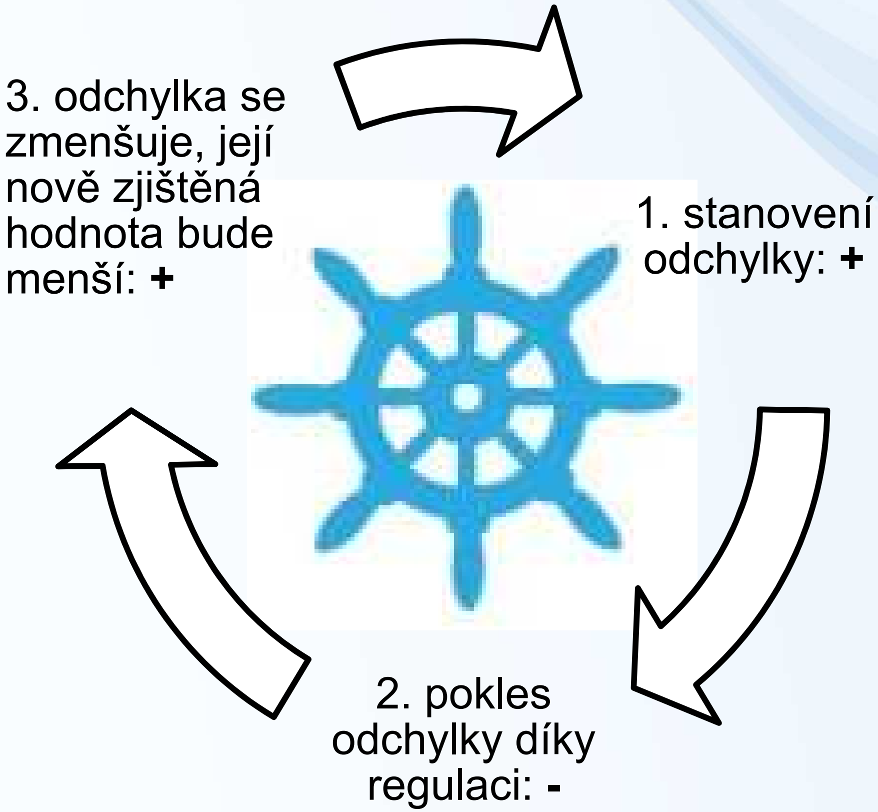




negativní zpětná vazba je spjatá s *konvergencí*

Zpětnovazebné smyčky pak *mohou obsahovat pozitivní i negativní spojení*. Dle celkového počtu negativních spojení ve smyčce pak lze rozhodnout, zda bude výsledný efekt zpětnovazebné smyčky pozitivní nebo negativní.

ještě jednou kormidelník…



- je důležité si uvědomit, že znaménka + a – nevyjadřují vzestup nebo pokles hodnoty, ale vyjadřují *relativní směr změny na sebe vázaných prvků*, tedy znaménko + označuje stejný směr změny a znaménko - směr opačný

- smyčka bude samovyrovnávací (negativní), pokud bude obsahovat lichý počet negativních spojení a samozesilující (pozitivní), jestliže bude obsahovat sudý počet negativních spojení

- celkový charakter smyčky lze snadno určit prostým sčítáním negativních vazeb ve smyčce

- *Wiener a jeho kolegové považovali zpětnou vazbu také za základní mechanismus autoregulace, která umožňuje živým systémům udržovat se ve stavu dynamické rovnováhy*

Zpětné vazby a dynamika systémů

S *negativní* a *pozitivní* zpětnou vazbou v systémech souvisí *exponenciální* a *limitovaný* růst.

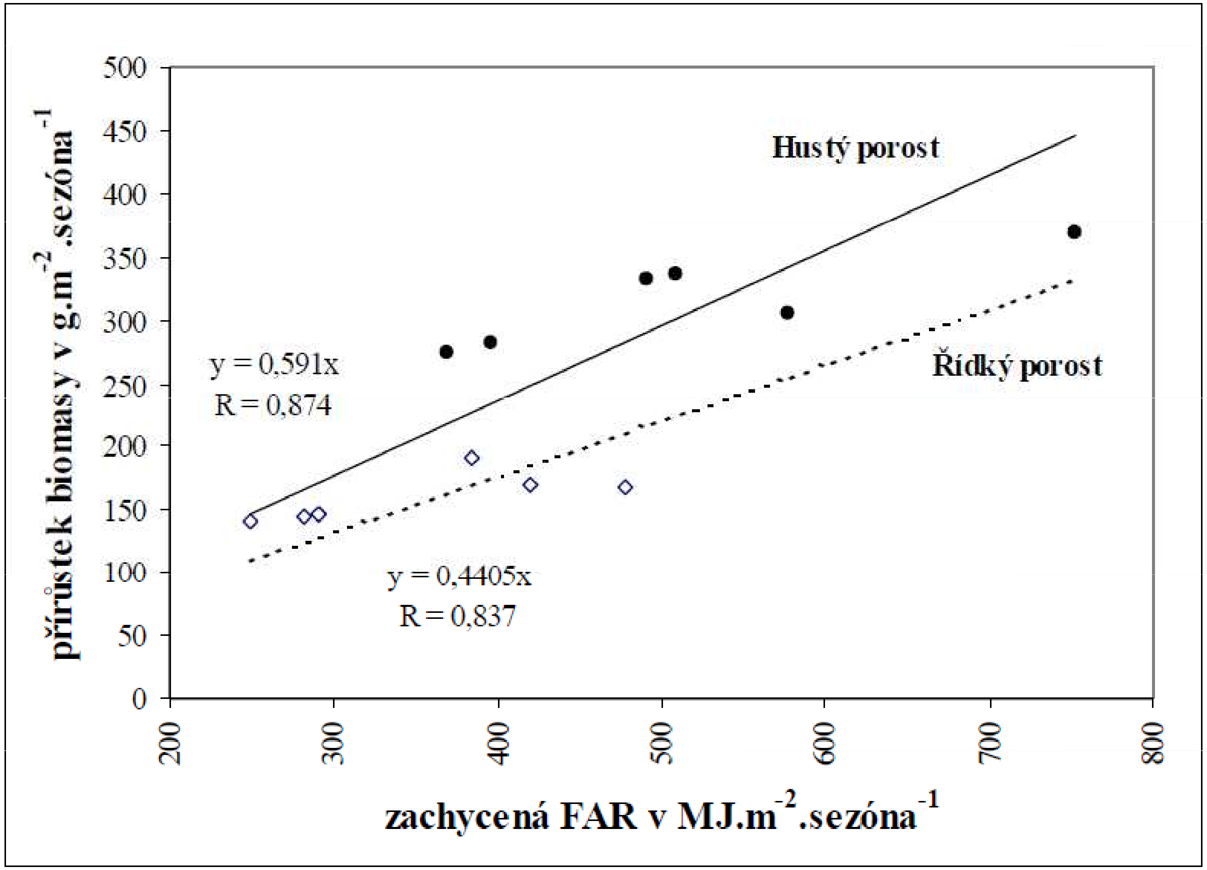
Pro pochopení fungování a evoluce složitých systémů je nutné zabývat se jejich dynamikou neboli vývojem v čase.

Nejjednodušší chování, které u systémů nacházíme je chování lineární.

Linearita je totiž popsána velmi jednoduchým vztahem mezi nezávisle a závisle proměnou:

$$y = a.x + b$$

Příkladem vztahu popisujícím chování přírodního systému lineárně je *Montheitova hypotéza*, která dává do souvislosti lesním ekosystémem zachycenou Fotosynteticky Aktivní Radiaci (FAR) a přírůstek biomasy porostu.



$$DW = \varepsilon \cdot I_i$$

Kontinuální změnu v matematice značíme symbolem **d**.

Pokud se zajímáme pouze o výchozí a konečný stav systému a změnu určujeme jako rozdíl počáteční a konečné hodnoty, mezi nimiž leží větší, než nekonečně malý interval, značíme změnu symbolem **Δ**.

Jelikož je změna lineárního systému konstantní, můžeme pro časový vývoj systému (d*t*) psát:

$$\frac{dy}{dt} = K$$

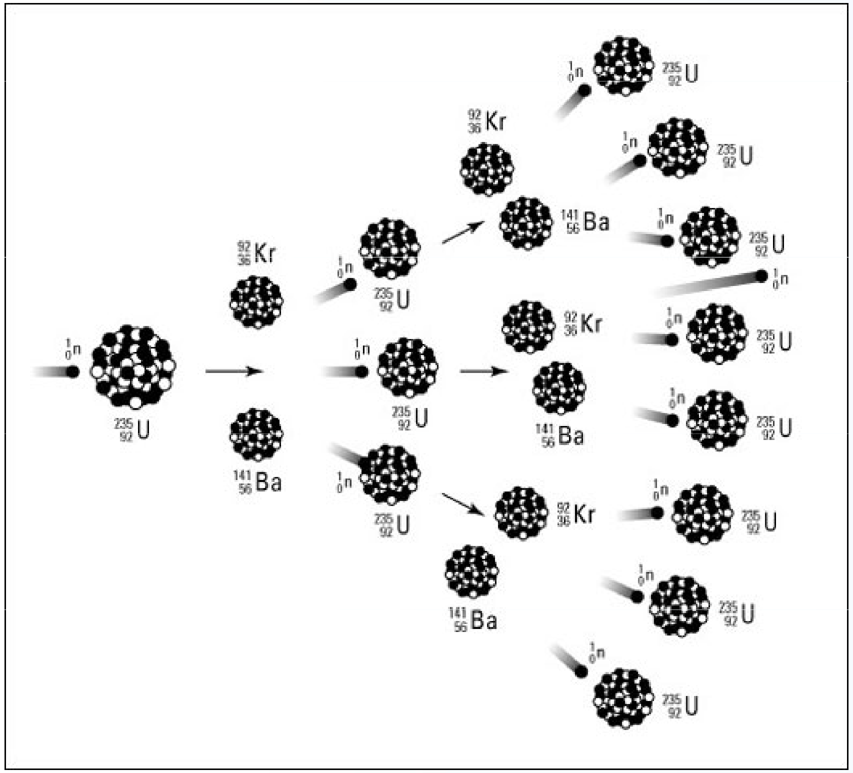
kde *K* je konstanta značící (konstantní) přírůstek.

Ovšem vrátíme-li se k příkladu pozitivní zpětné vazby, bude z jejího charakteru zřejmé, že systém řízený tímto druhem vazby se nebude chovat lineárně.

Setkáváme se u živých systémů s dynamikou řízenou *pozitivní zpětnou vazbou*?

Jak popíšeme vývoj systému s pozitivní zpětnou vazbou?

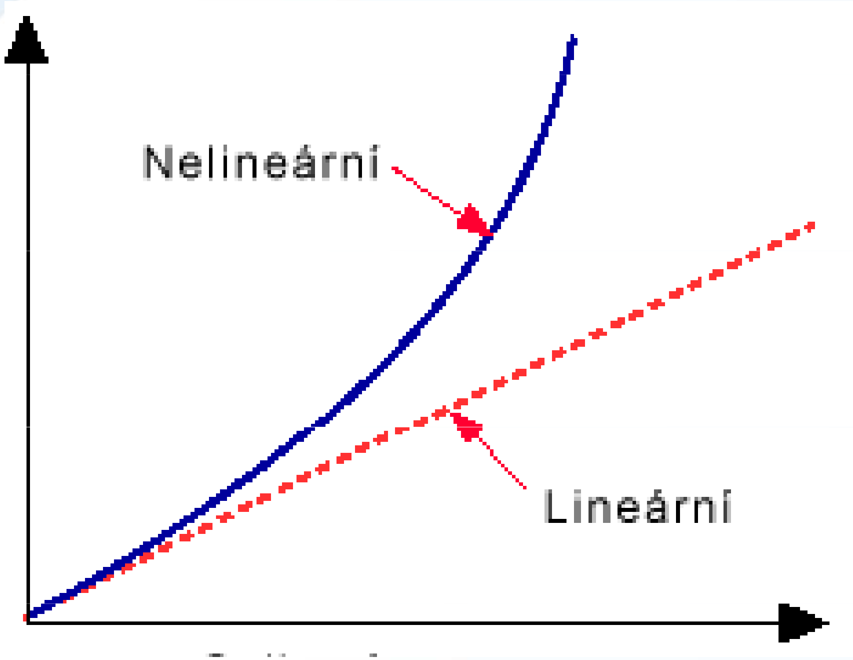
Uvažujme populaci zajíců, kteří se množí v prostředí s „neomezeným“ množstvím potravy, například na zelném poli:



Nárůst populace v tomto případě není konstantní, protože:

- *čím více členů populace je v plodném věku, tím více potomstva může být zplozeno*
- *čím více potomstva dorůstá do plodného věku, tím rychleji narůstá populace*

okamžitý nárůst populace je úměrný počtu jedinců, neboli změna závisle proměnné d*y* na nezávisle proměnné (v našem případě na čase d*t*) je úměrná aktuální hodnotě závisle proměnné *y*:

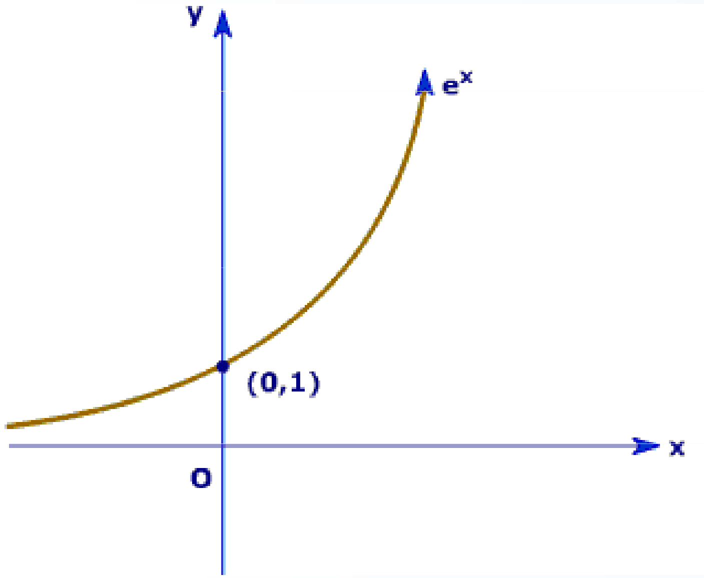


$$\frac{dy}{dt} = r.y$$

tím jsme se dostali k jednoduché diferenciální rovnici, chceme-li být schopni určit okamžitou velikost populace zajíce *y* v závislosti na čase, musíme ji vyřešit velikost populace zajíců můžeme označit například *n*, potom má řešení rovnice tvar:

$$n(t) = n_0 e^{rt}$$

kde n_0 je velikost populace zajíce v čase t_0 a *r* je rychlostní konstanta



Thomas Robert Malthus a populační exploze

Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

Neregulovaný růst populace je tedy příkladem jevu s pozitivní zpětnou vazbou.

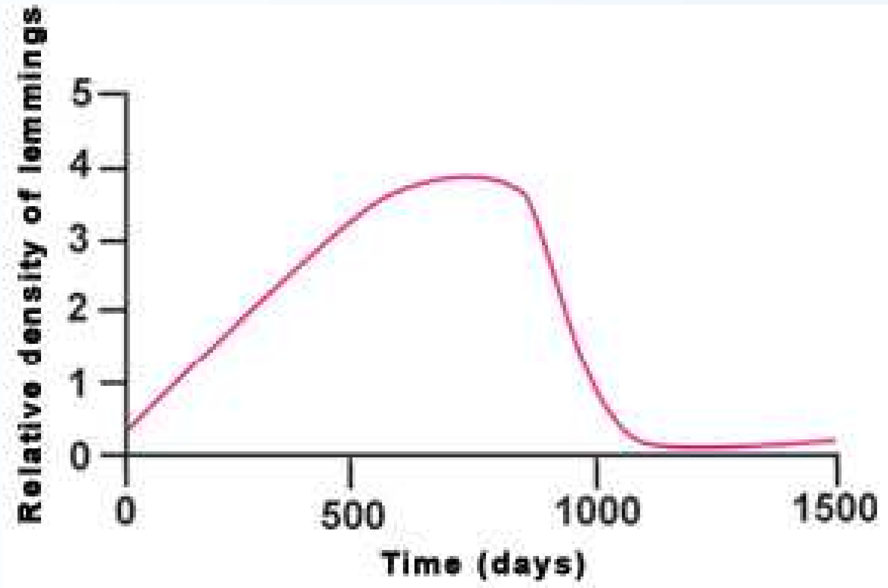
Dynamiku systému s pozitivní zpětnou vazbou mohou v kratších časových obdobích sledovat nejrůznější procesy (růst HDP, štěpné reakce v jaderné fyzice, katalytické reakce v chemii, vzrůst ceny akcií, vzrůst nadšení fanoušků, závody ve zbrojení, inflace).

Časem však exponenciální růst systému naráží na jisté hranice související zpravidla s omezeným přísunem zdrojů, čili s jistými limitami růstu.

Při dosažení kritického bodu, ve kterém systém narazí na vnější nebo vnitřní limity existují v zásadě dva možné scénáře jeho dalšího vývoje.

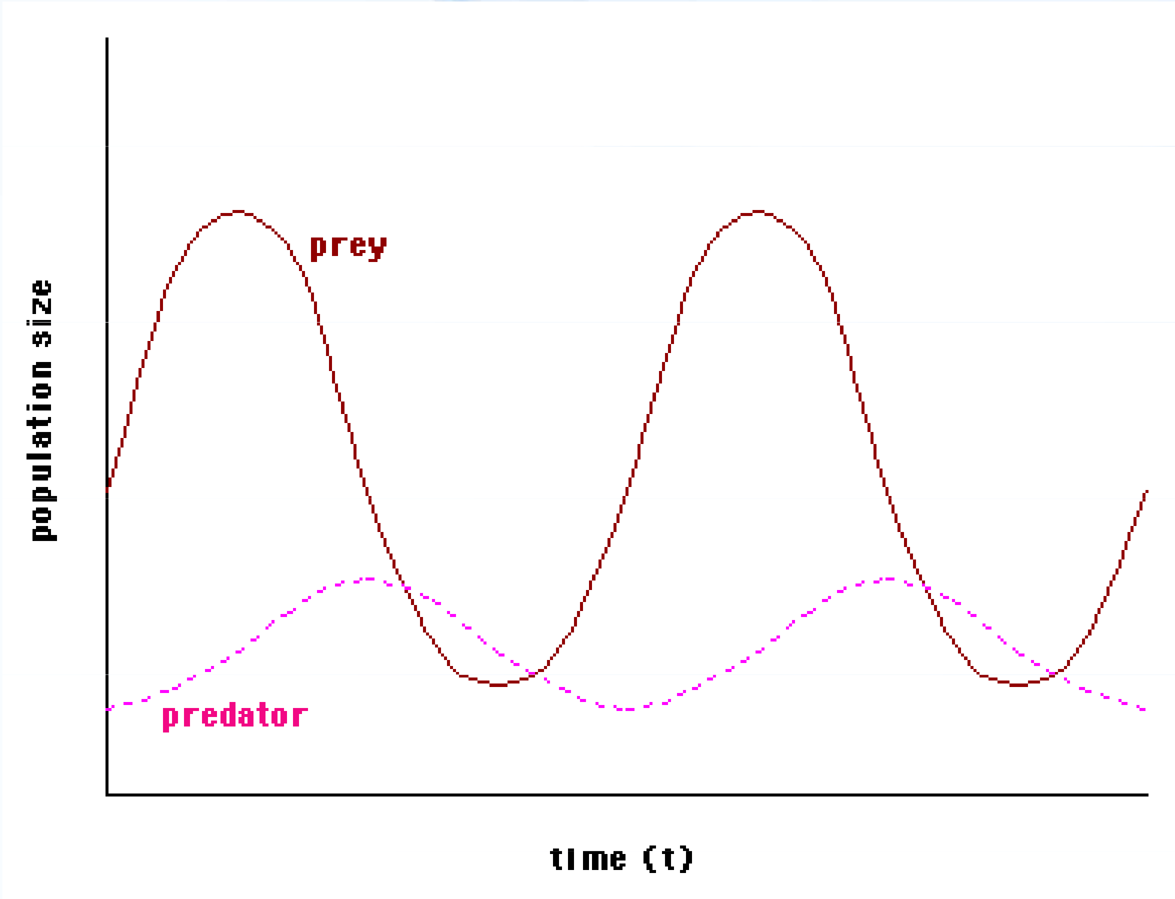
1. pokud zůstávají pozitivní zpětné vazby, způsobující růst veličin, zachovány i po překročení limitů růstu, *což je důsledkem selhání či neexistence regulačního mechanismu či opožděným nástupem zpětných vazeb*, dospěje systém ke kolapsu:

    - *u některých druhů se taková dynamika stala jejich evoluční strategií, jedná se o r-stratégy*
    - *gradace* následovaná silným přemnožením (*kulminace*), se pak střídá s útlumem (*retrogradací*) populace až na nízký stav (*latenci*)



2. pro vysvětlení druhého případu se vrátíme k zajíci, zajíc má predátora: lišku

liška působí jako regulátor populace zajíce

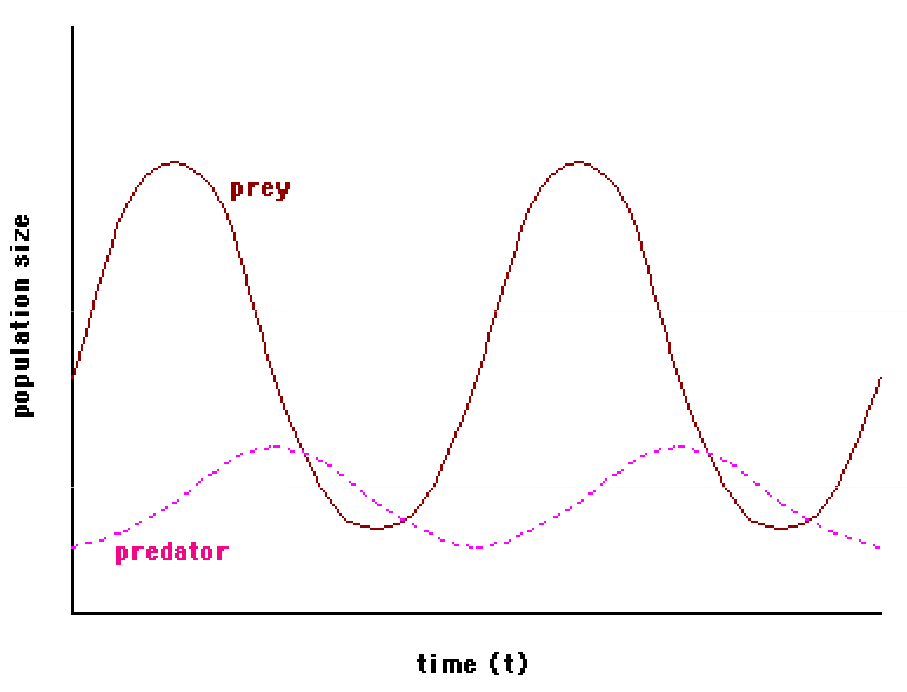


Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

Jak změníme naši rovnici pro exponenciální růst, abychom zahrnuli regulaci liškou ?

$$\frac{dn}{dt} = r.n$$

Velikost populace lišky můžeme označit *m*:

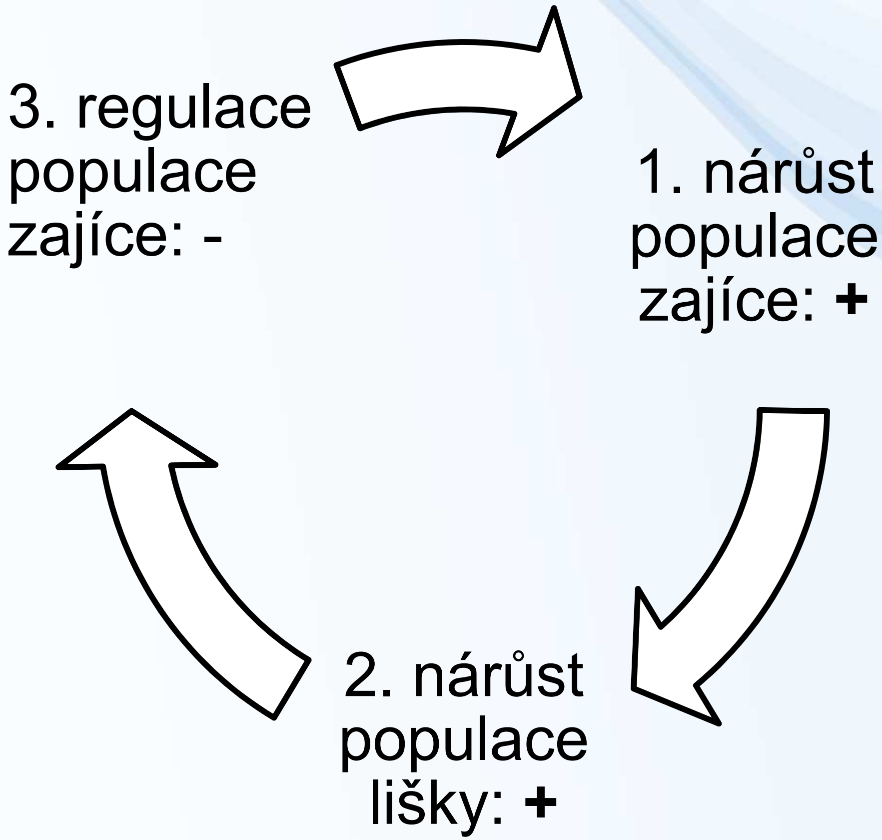


$$\frac{dn}{dt} = r.n - v.m$$

$$\frac{dn}{dt} = r.n - v.m.n$$

Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

$$\frac{dn}{dt} = n(r - vm)$$



Negativní zpětná vazba je tedy vyrovnávající.

Negativní zpětné vazby v živých systémech odpovídají za udržování jistých veličin na setrvalých hodnotách, pouze s menšími odchylkami (fluktuacemi).

Zodpovídají tedy za udržování jistých veličin v živých systémech na optimálních hodnotách.

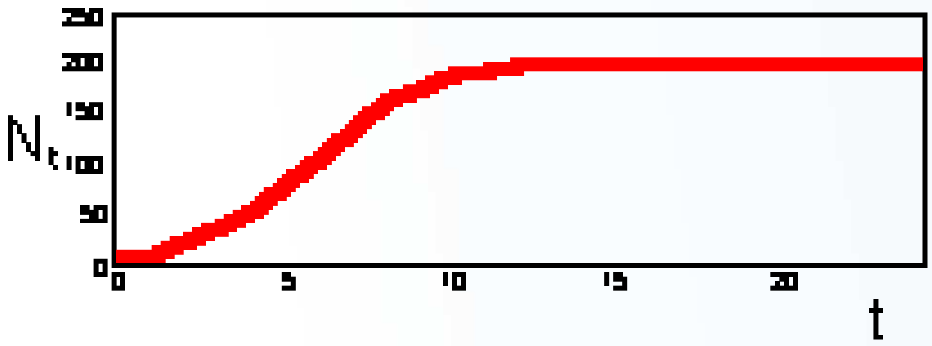
Proto můžeme negativní zpětnou vazbu právem označit za hlavní princip stabilizace v živých systémech.

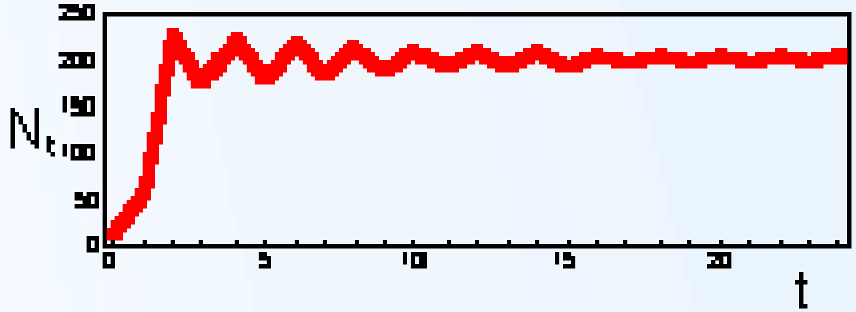
V časných vývojových stádiích ekosystémů či populací obsazujících volné niky můžeme pozorovat exponenciální růst.

Pak ovšem začne být systém limitován, například omezenými zdroji na daném stanovišti nebo kompetičními vztahy s jinými živočichy.

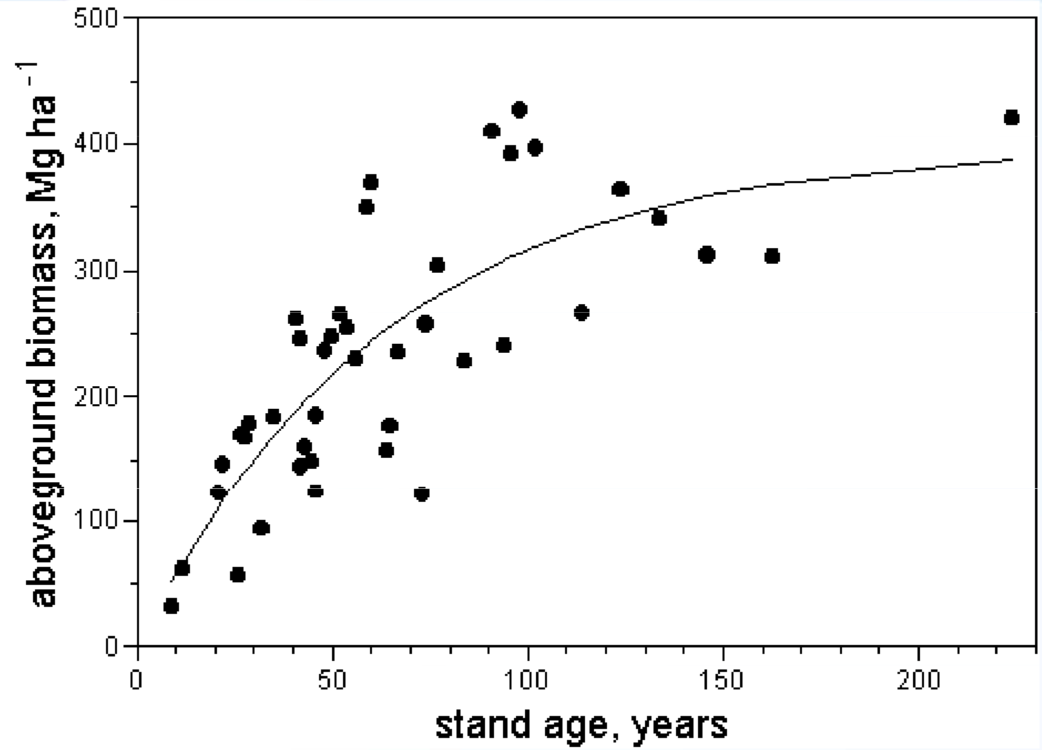
Hustota populace se ustálí na určité hodnotě a na této může setrvat s náhodnými výchylkami okolo této hodnoty.

Tato hodnota odpovídá nosné kapacitě prostředí.





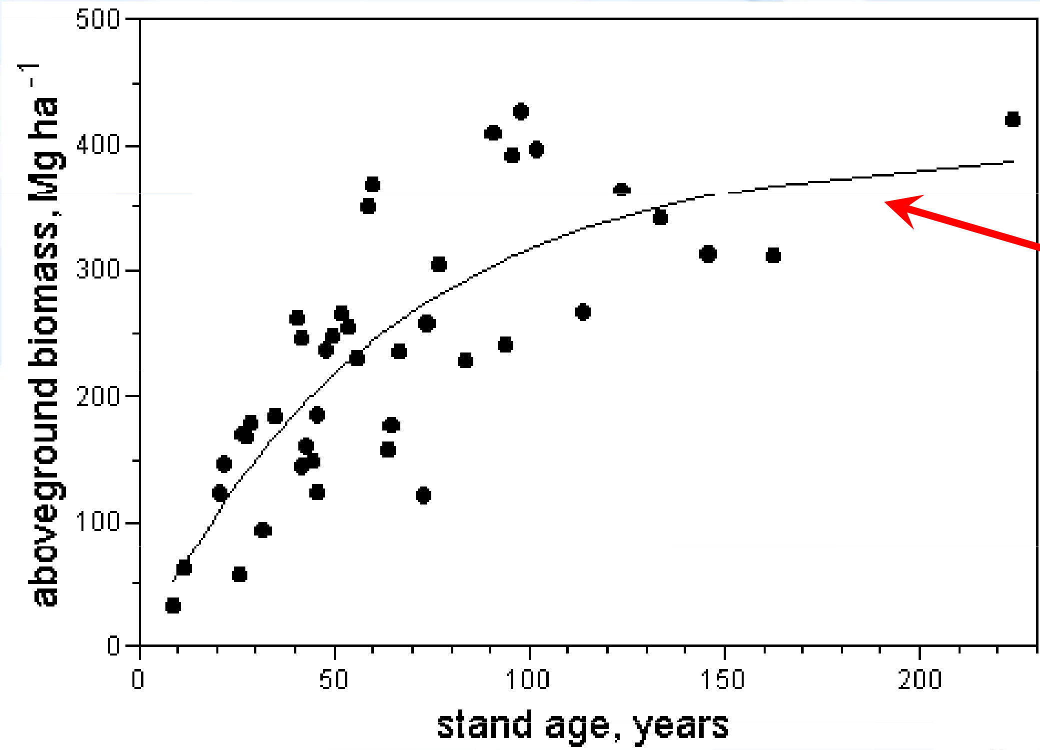
Jak změníme naši rovnici, abychom dostali vztah popisující dospění systému k nosné kapacitě prostředí?



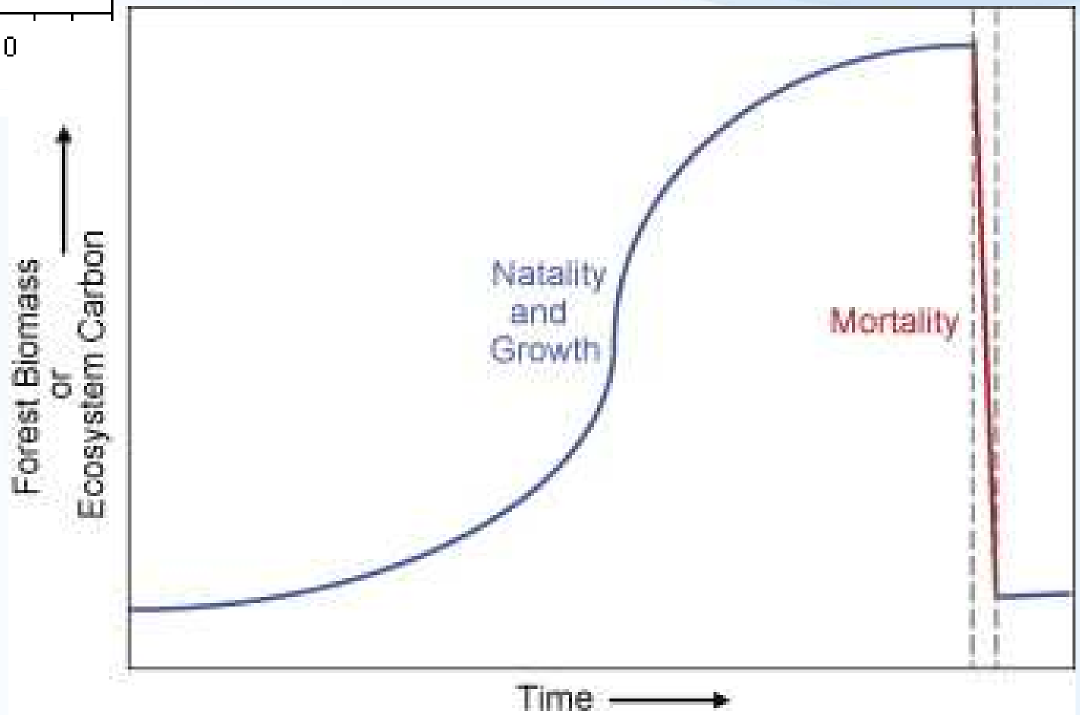
$$\frac{dn}{dt} = rn$$

pokud označíme nosnou kapacitu prostředí *k*, potřebujeme najít vztah, pro který bude splněna podmínka:

$$n = k \Rightarrow \frac{dn}{dt} = 0$$



$$\frac{dn}{dt} = rn\left(1 - \frac{n}{k}\right)$$



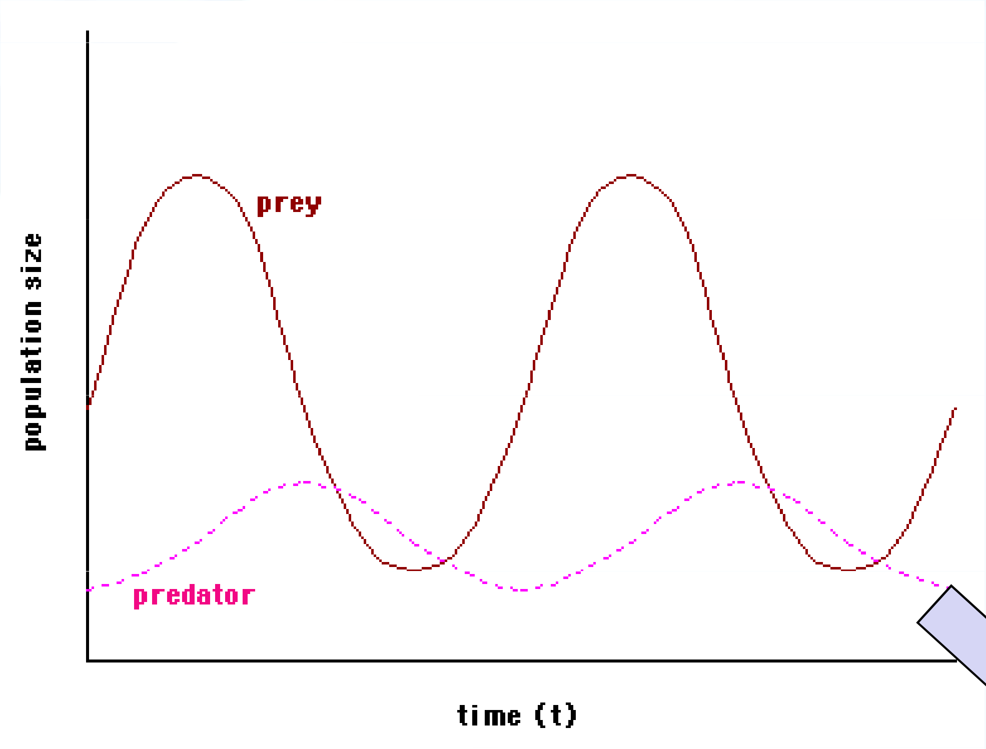
Centrum pro výzkum
toxických látek
v prostředí

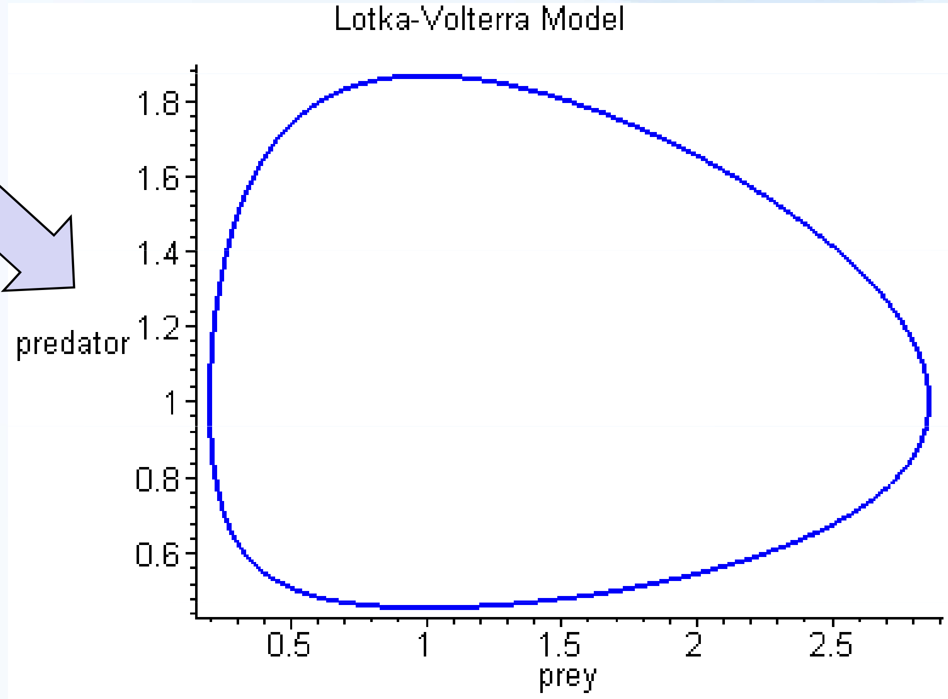
Uvědomme si, že vztah

$$\frac{dn}{dt} = 0 \Rightarrow rn\left(1 - \frac{n}{k}\right) = 0$$

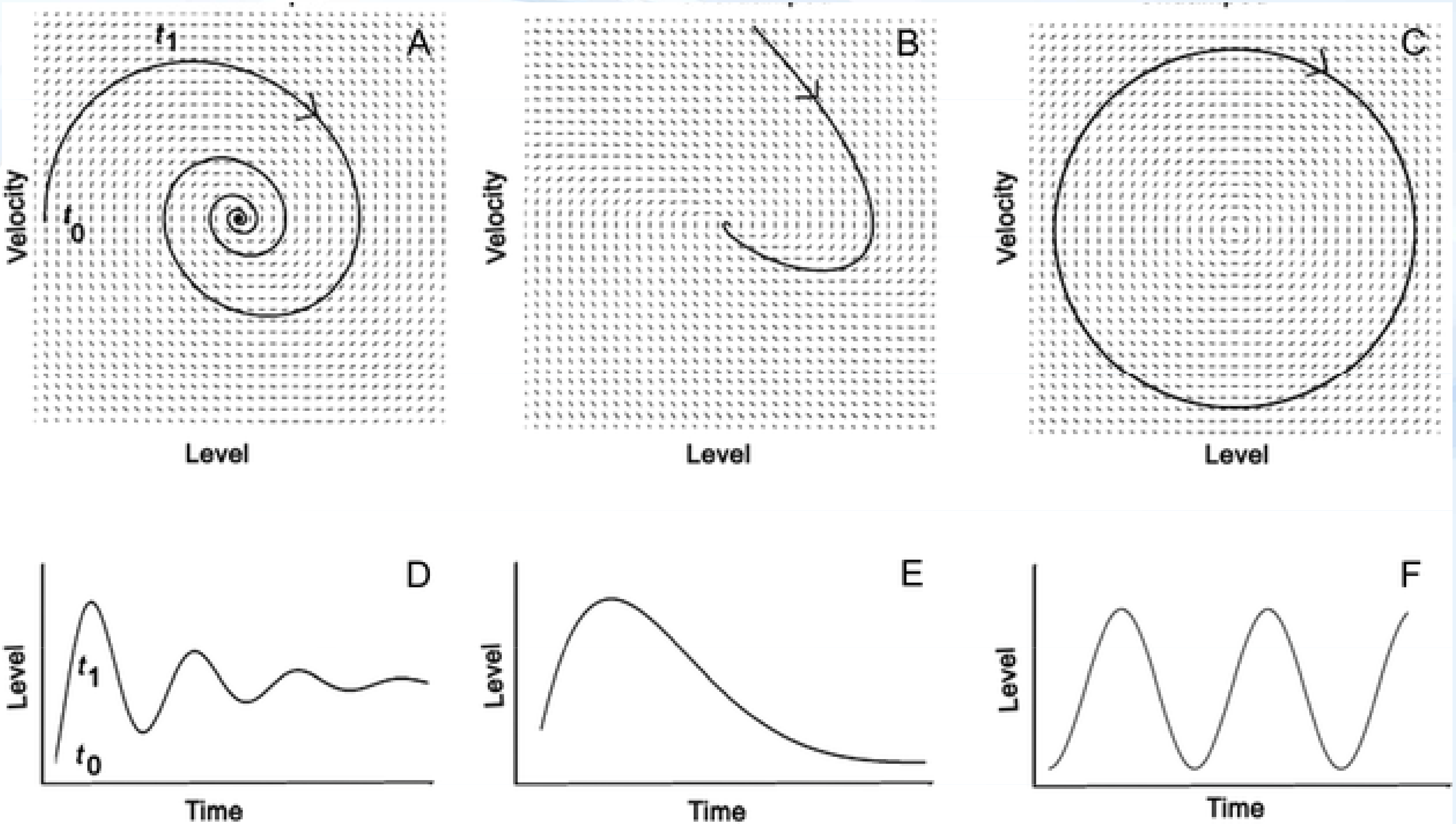
je podmínkou stability

Vztah kořist-predátor můžeme graficky vyjádřit i jinak, než v závislosti na čase:



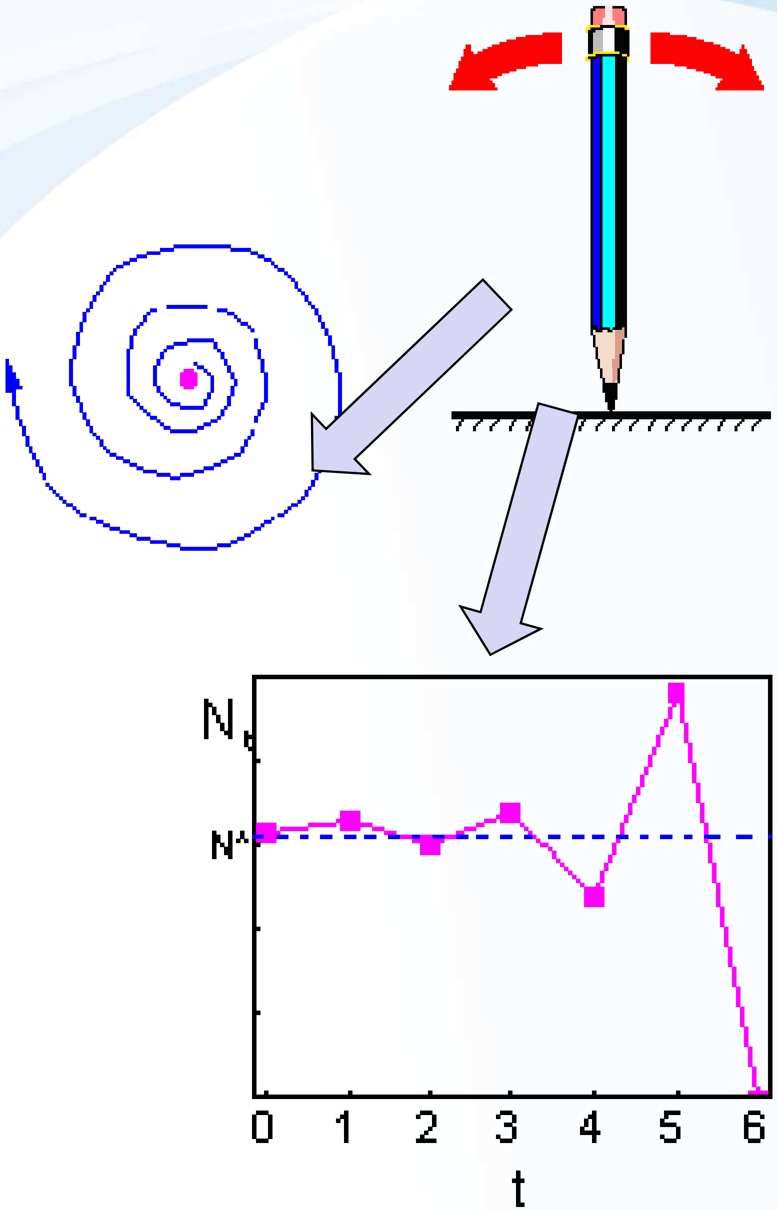


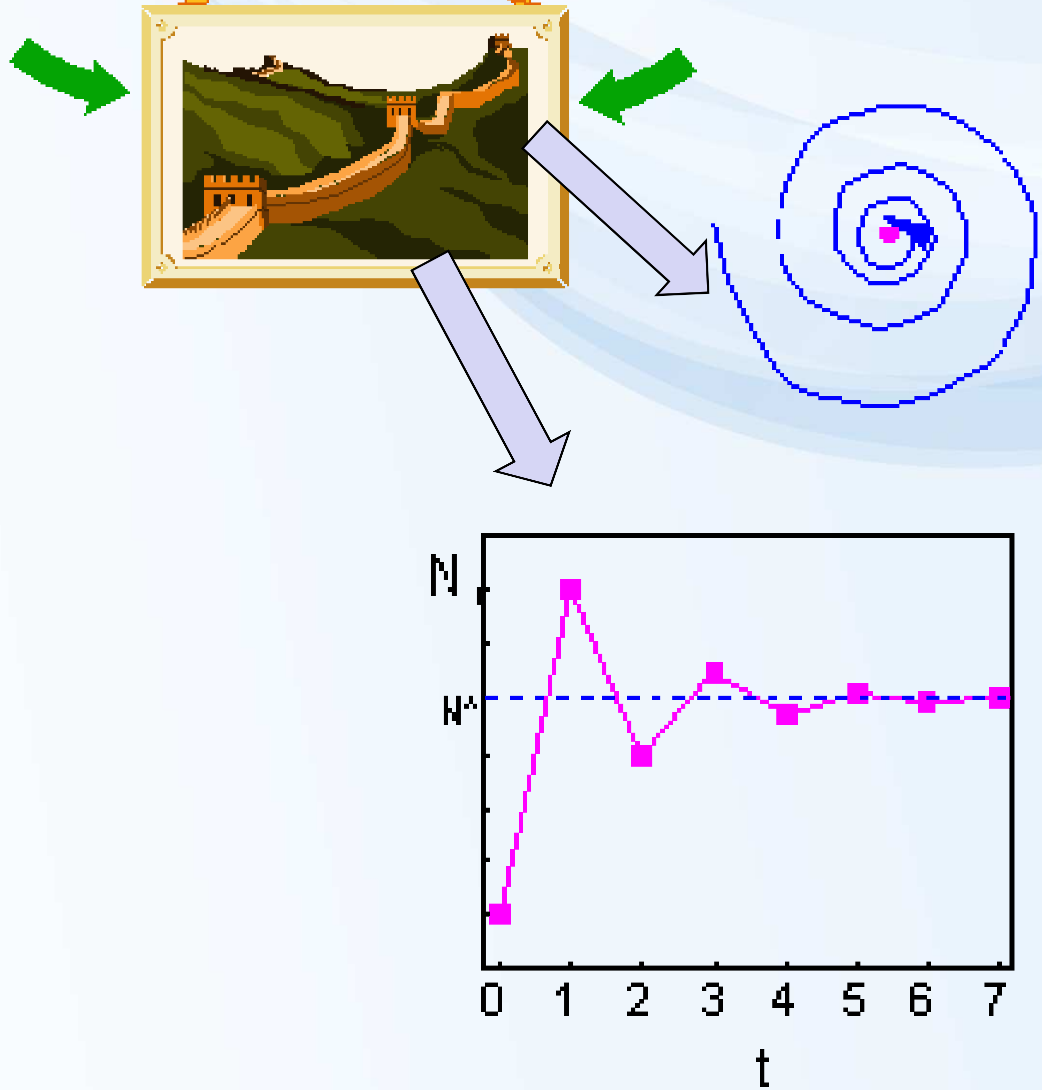
atraktory



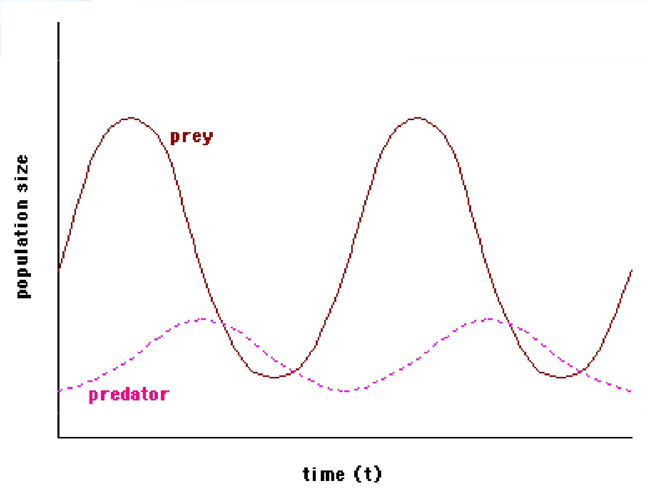
vztah ke stabilitě

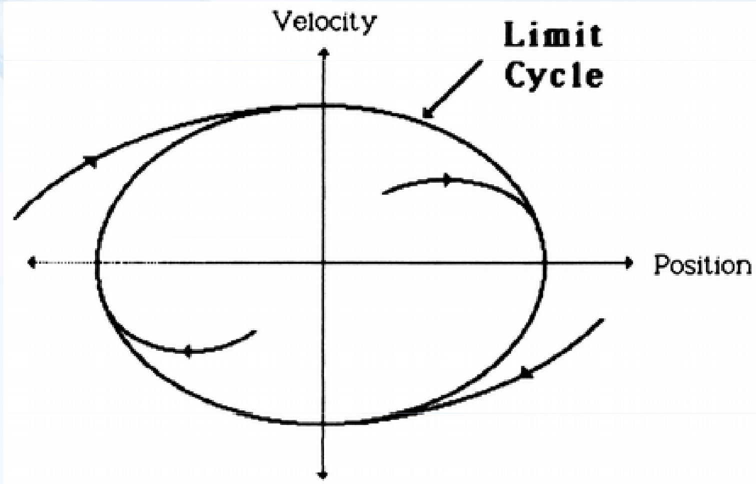
stabilní rovnováha



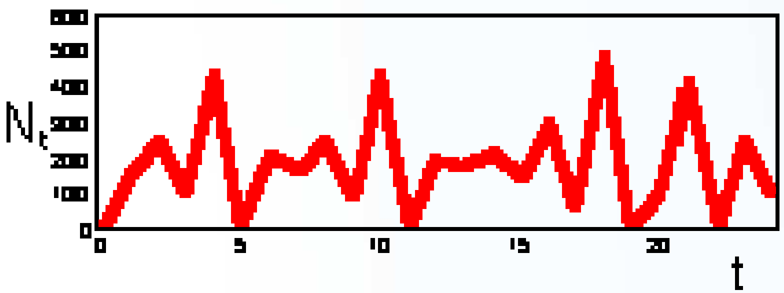


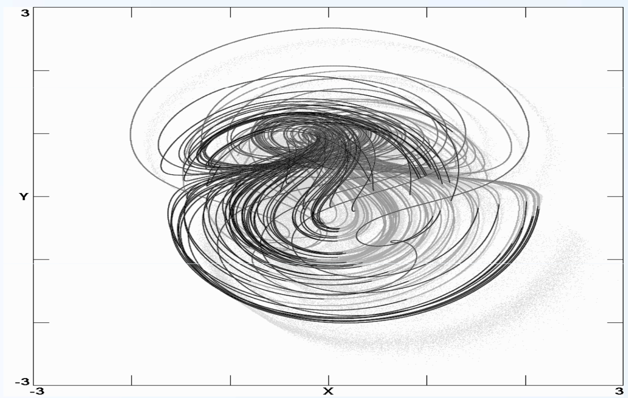
limitní cyklus





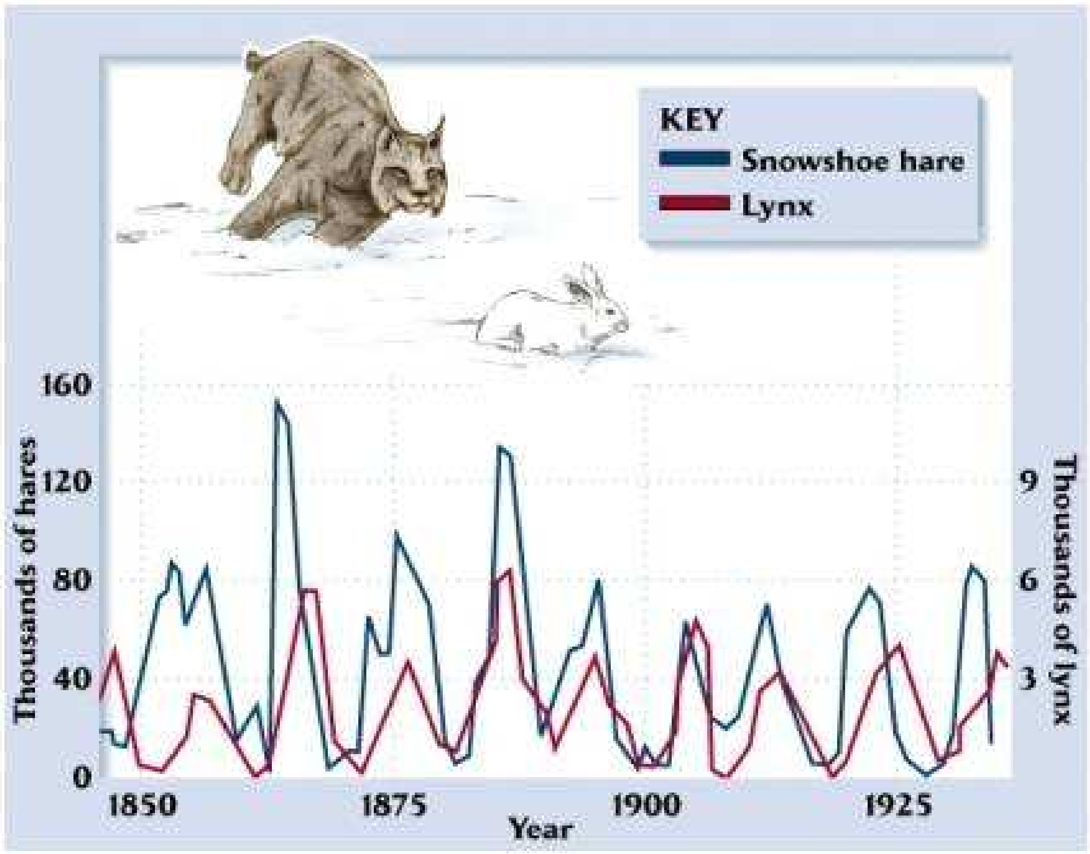
chaos





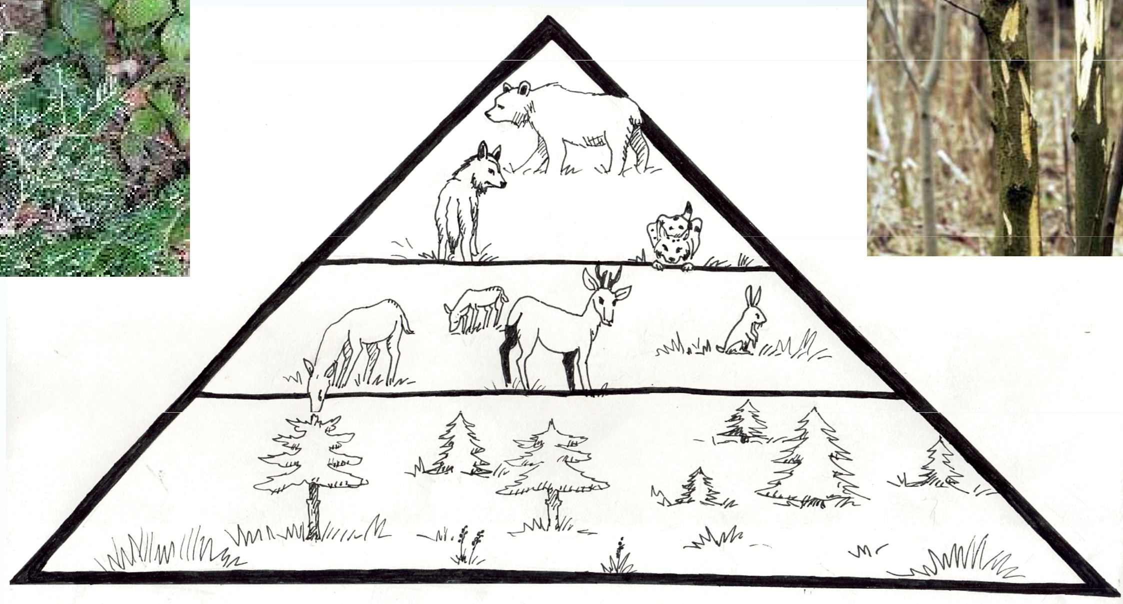
Centrum pro výzkum toxických látek v prostředí

cyklické kolísání populace zajíce měnivého a jeho predátora, rysa kanadského na obrovských územích od Aljašky po Newfoundland je příkladem interakce predátor-kořist-prostředí



v přírodě jen zřídka pozorujeme příslušné oscilace v matematicky čisté formě

ovšem důsledky přítomnosti zpětných vazeb v populacích pozorujeme: vyhubení predátora bez náhradní regulace početnosti kořisti vždy vede k negativnímu ovlivnění celého ekosystému



Autoregulace je pojem klíčový pro všechny živé systémy, jelikož bez existence autoregulace by daný živý systém zcela jistě nebyl schopen při interakcích se svým prostředím zachovat svou strukturu.