



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**



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ



Centrum pro výzkum
toxických látek
v prostředí

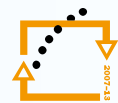
Dynamická rovnováha



evropský
sociální
fond v ČR



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



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.

System 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**.

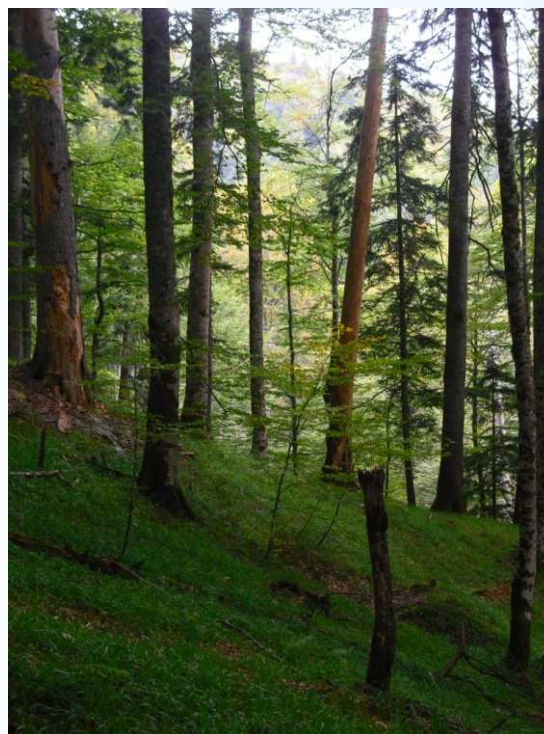
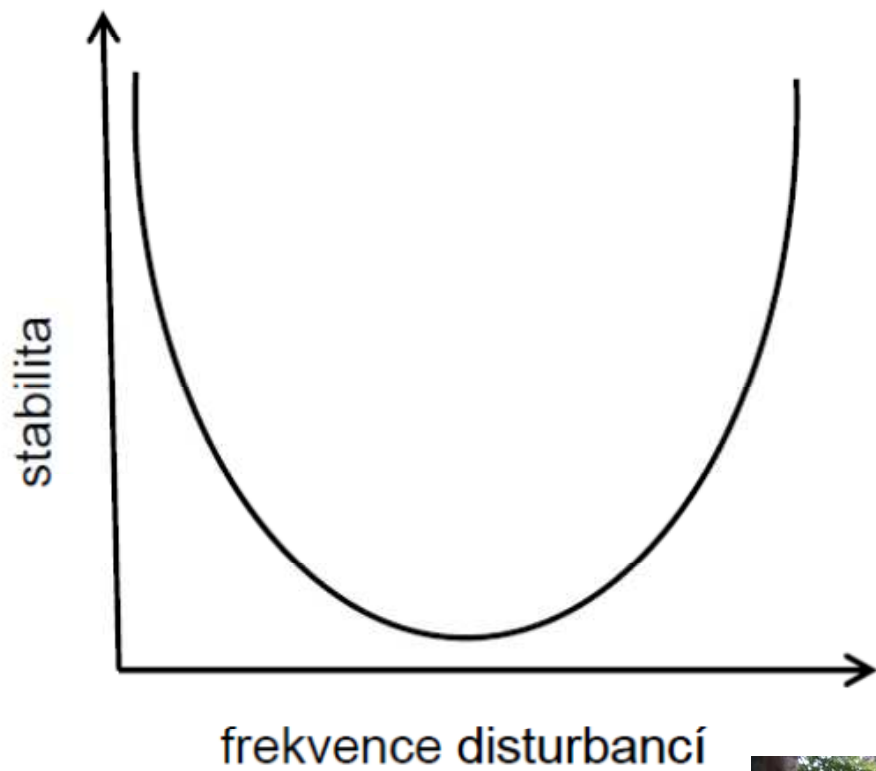


rezistence (rigidita) \approx



resilience (flexibilita) \approx





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 (frekvence) disturbancí, které systém toleruje, než se přesune (přepne) do jiného stavu. Úzce spjata k konceptem ekologické resilience 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, jak 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).



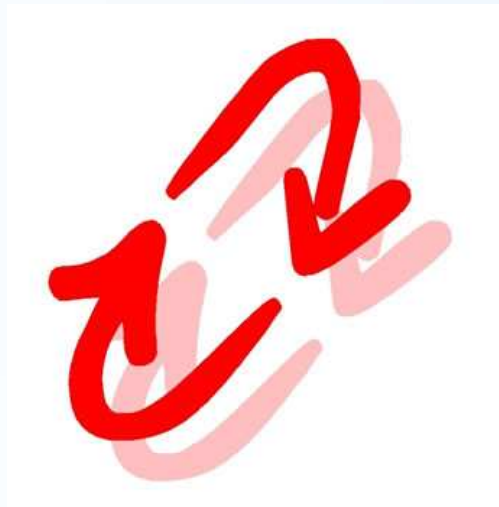
Mechanismy ustalování dynamické rovnováhy

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

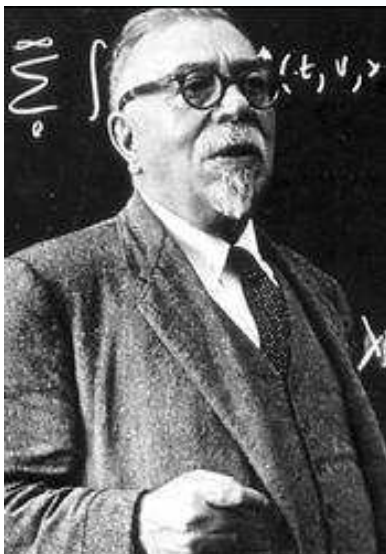


systematikou analýzu zpětných vazeb přinesla *kybernetika*

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



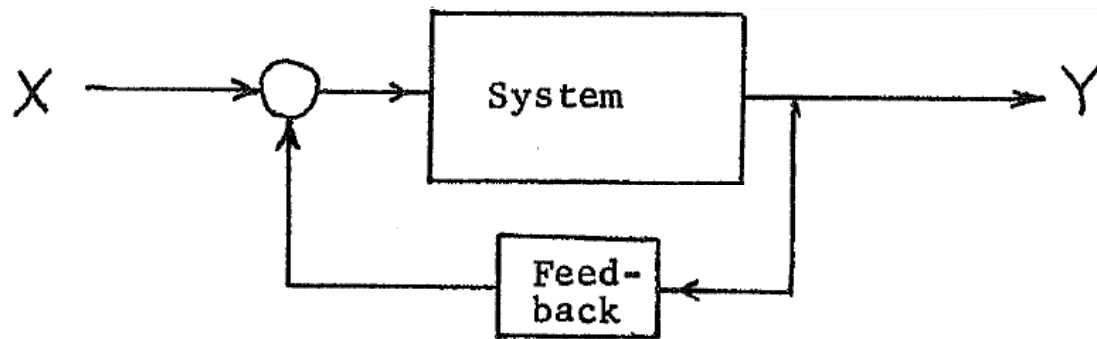
*„Pokrok neukládá pouze nové možnosti pro budoucnost,
ale rovněž nová omezení.“*

*„Člověk stále ovládá přírodu, což se na tak malé planetě,
jakou je naše Země, může nakonec projevit naopak větší
závislostí člověka na přírodě.“*

Norbert Wiener (1950)



- 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*

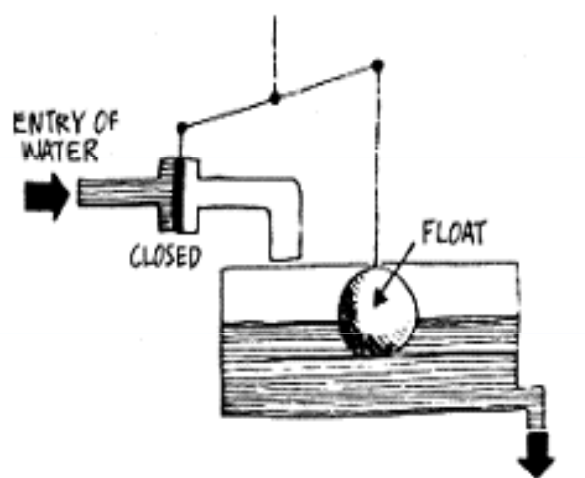
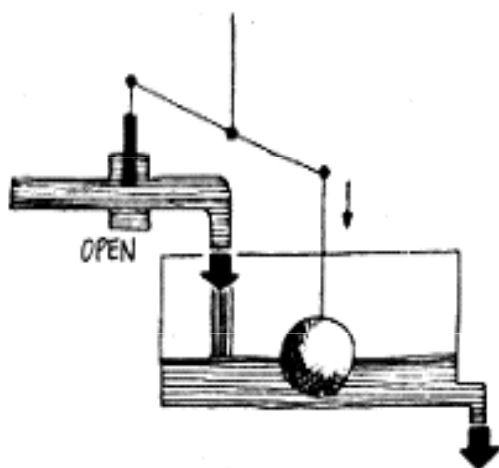
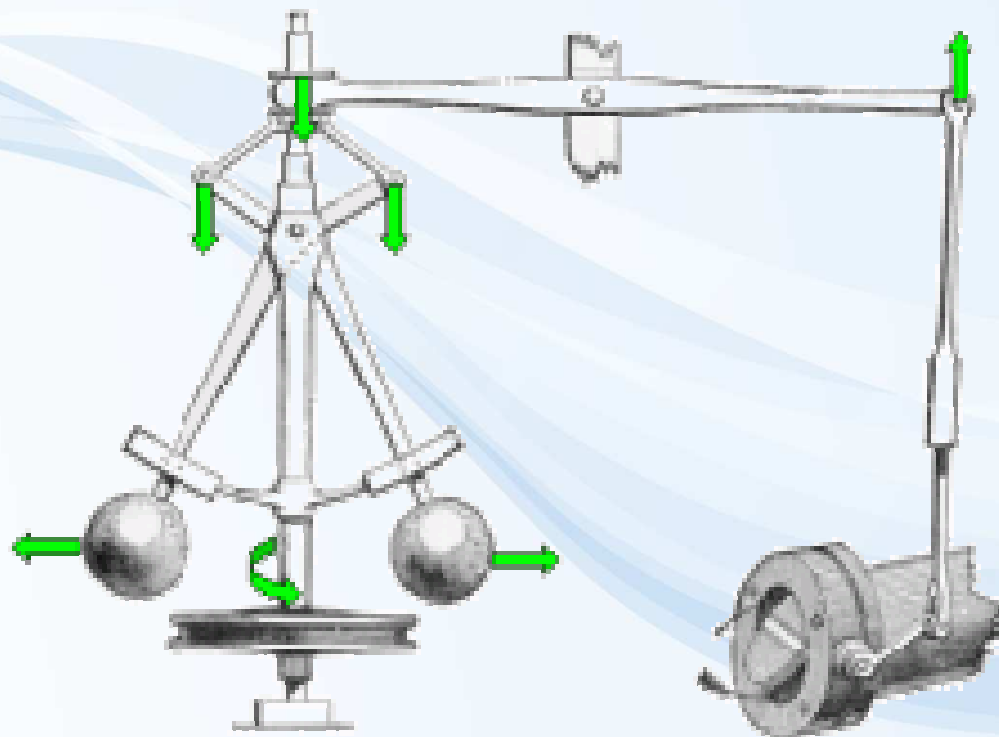


*kybernetické
stroje:*

zpětnovazebné
smyčky

cirkulární kauzalita



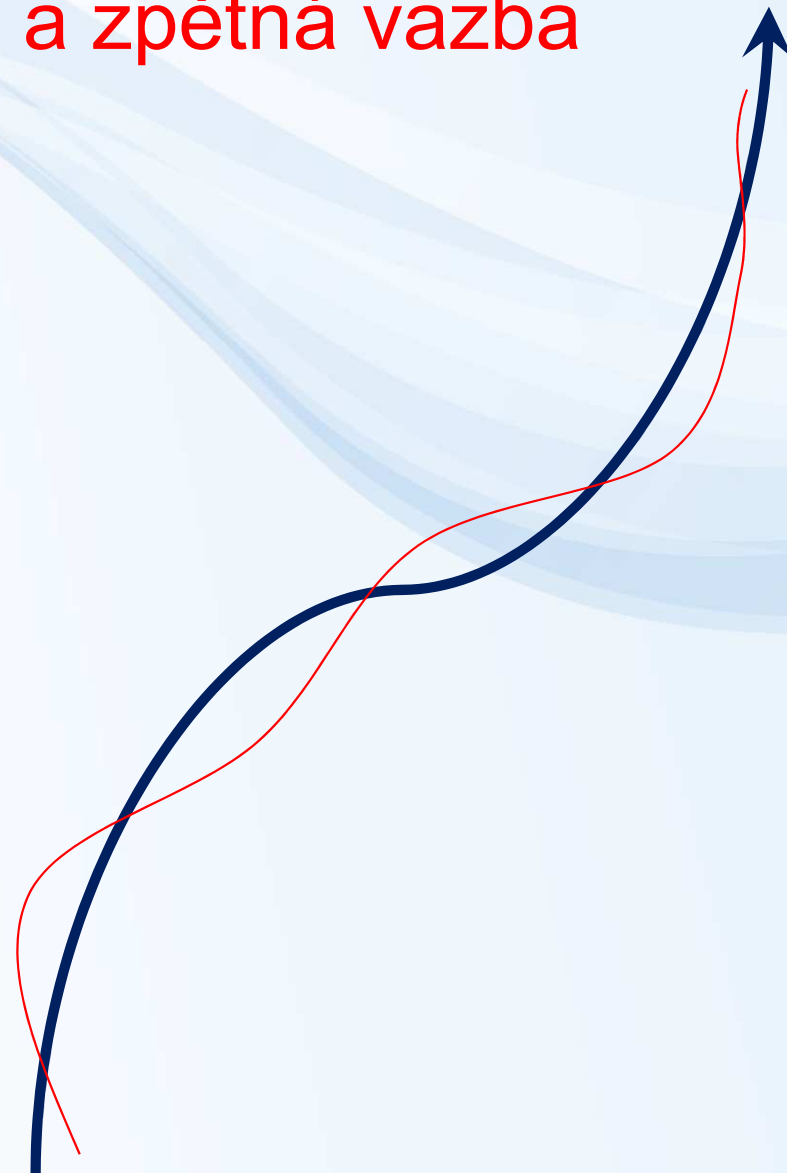


Wienerův kormidelník a zpětná vazba



... 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

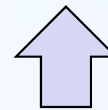
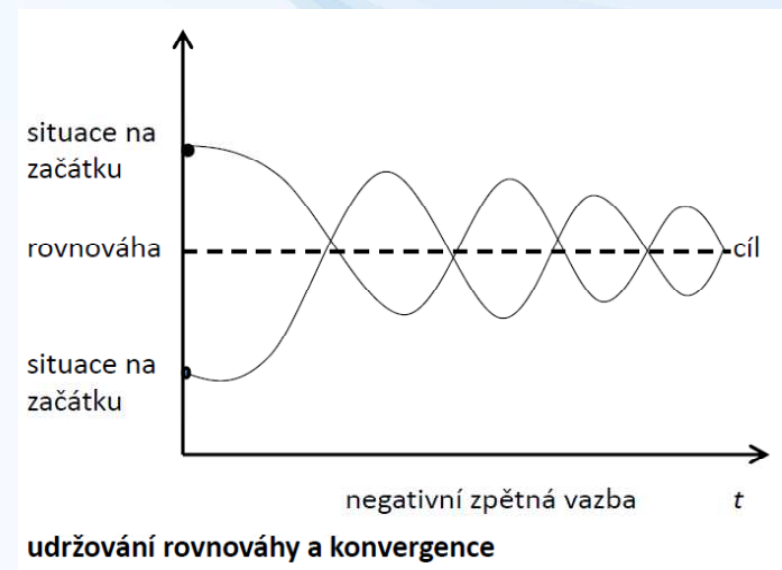
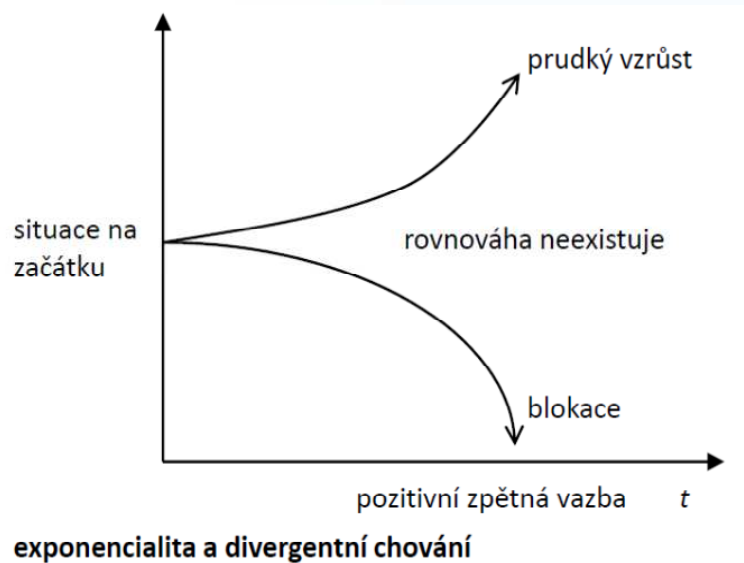
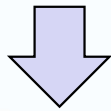
uvažujme jistý systém a proces v něm, tento proces má v systému jistou odezvu, která tento proces zpětně ovlivňuje:

- 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 přenesení efekt na počáteční prvek cyklu a zpětná vazba se tak uzavře.

pozitivní zpětná vazba je spjatá s
divergencí

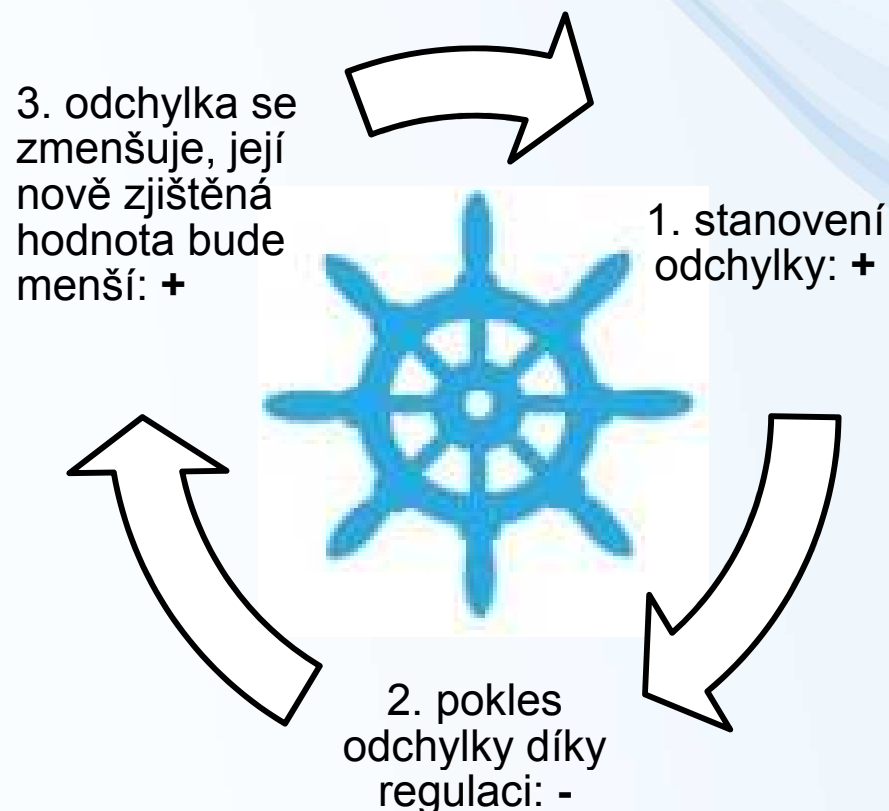


negativní zpětná vazba je spjatá s
konvergencí



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 samovyrovňovací (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.

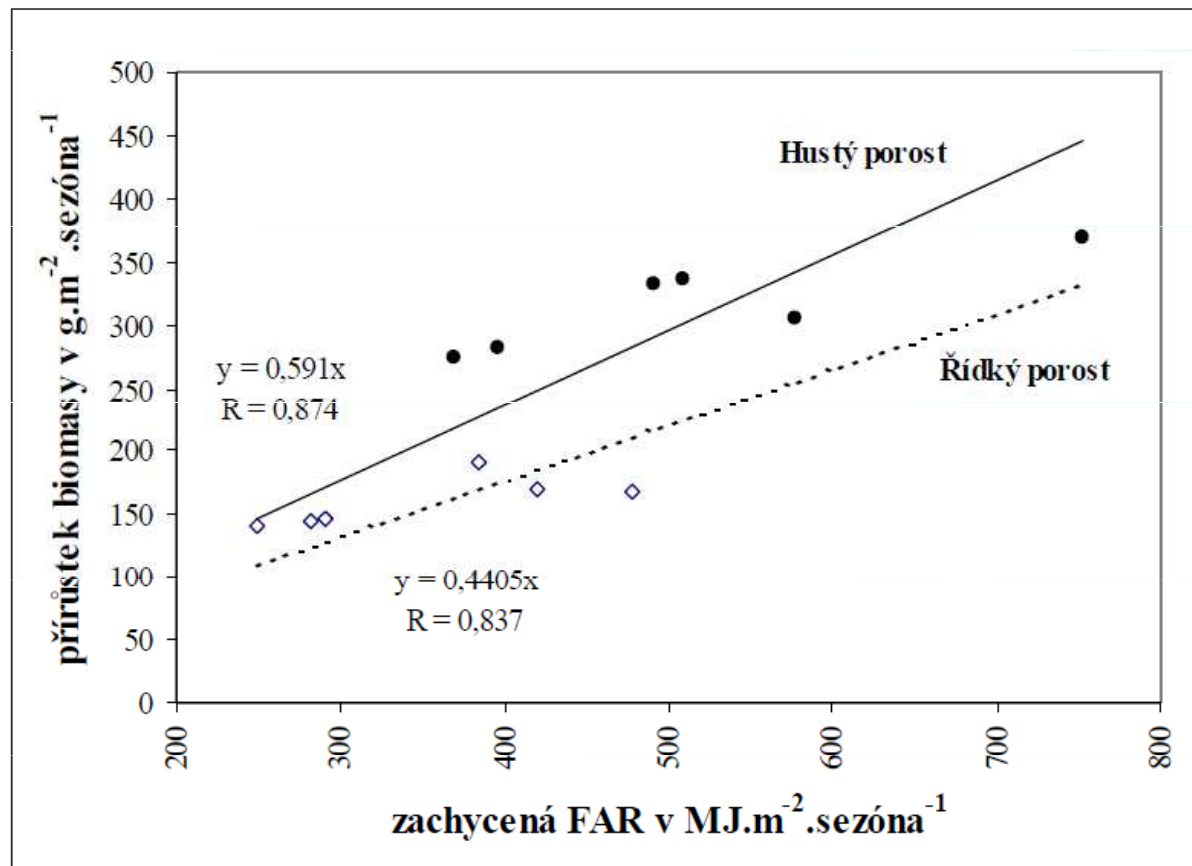
Nejjednodušší chování, které u systémů nacházíme je chování lineární.

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

$$y = a \cdot x + b$$



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 určíme 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 (dt) psát:

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

kde K je konstanta značící (konstantní) přírůstek.

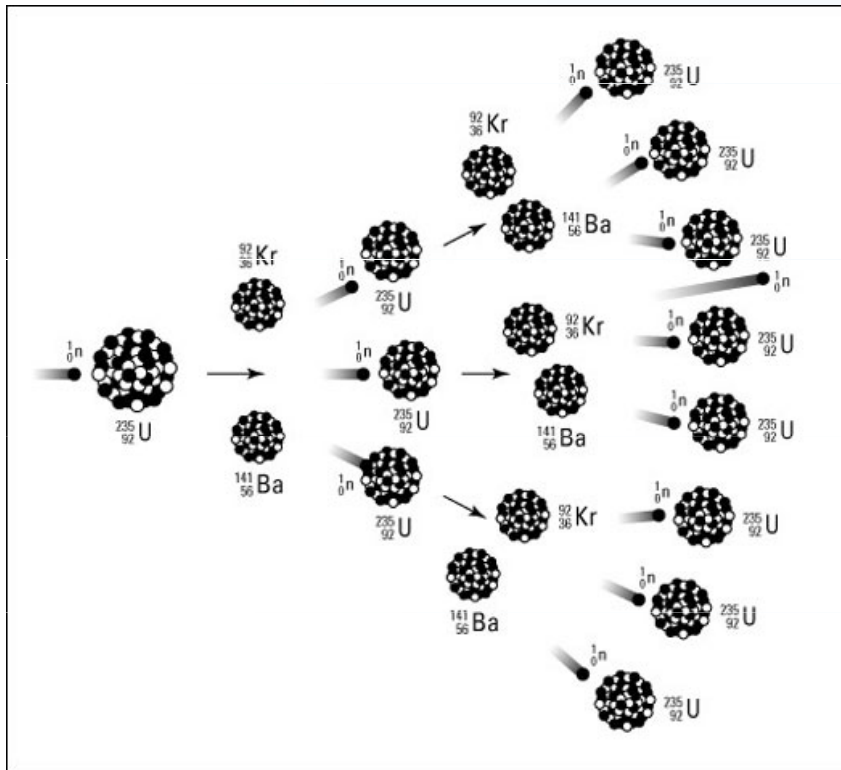
Ovšem vrátíme-li se k příkladu pozitivní zpětné vazby, bude z jejího charakteru zřejmé, že systém řízený tímto druhem vazby se nebude chovat lineárně.



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 dy na nezávisle proměnné (v našem případě na čase dt) je úměrná aktuální hodnotě závisle proměnné y :

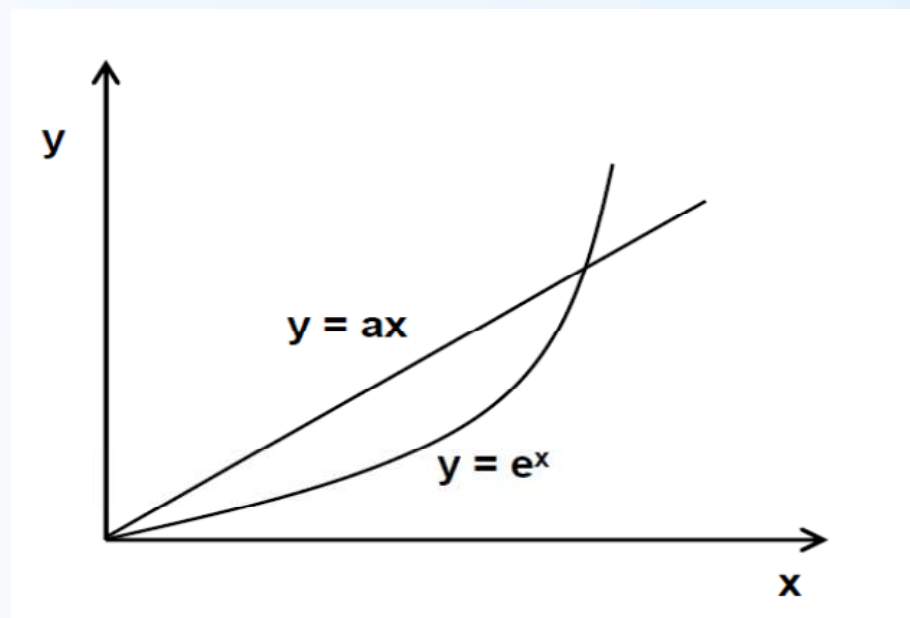
$$\frac{dy}{dt} = r \cdot y$$

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

hustotu 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





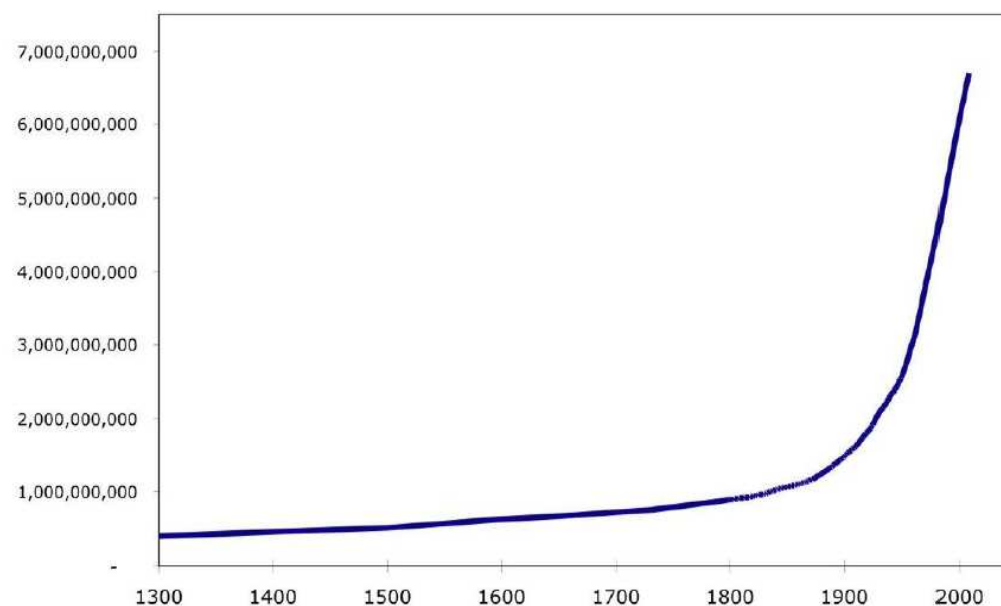
„Tlak (lidské) populace je neúměrně větší než síla v zemi produkující obživu pro člověka.“

Thomas Malthus (1789)

na produkci umělých dusíkatých hnojiv Haber–Bosch syntéza reakci závisí potraviny pro téměř 40 % světové populace

odhady udržitelné populace: 6,7 miliard (Odum, 1983), 16–17 miliard (Krapivin a kol., 1982), v současnosti se objevují údaje okolo 9–10 miliard (Jermář, 2010, Kubiszewski a kol., 2013)

světová populace



léta po Kristu



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

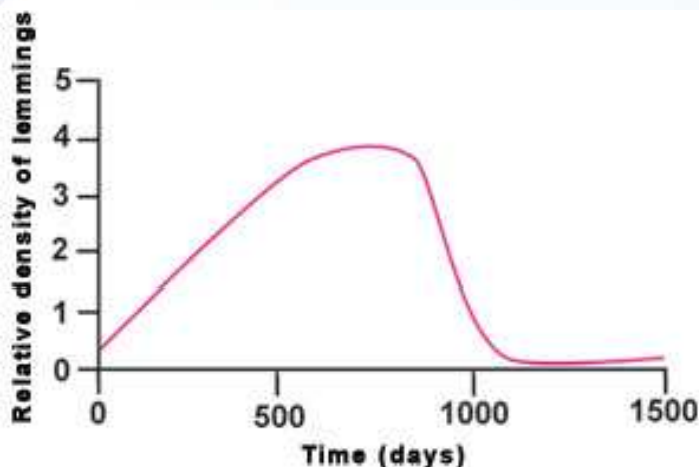
Dynamiku systému s pozitivní zpětnou vazbou mohou v kratších časových obdobích sledovat nejrůznější procesy (růst HDP, štěpné reakce v jaderné fyzice, katalytické reakce v chemii, vzrůst ceny akcií, vzrůst nadšení fanoušků, závody ve zbrojení, inflace).

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. v systému existují komponenty, které jsou schopny reagovat tlumivě na divergentní vývoj veličin ovládaných pozitivní zpětnou vazbou a to měrou závislou na aktuální velikosti regulované veličiny



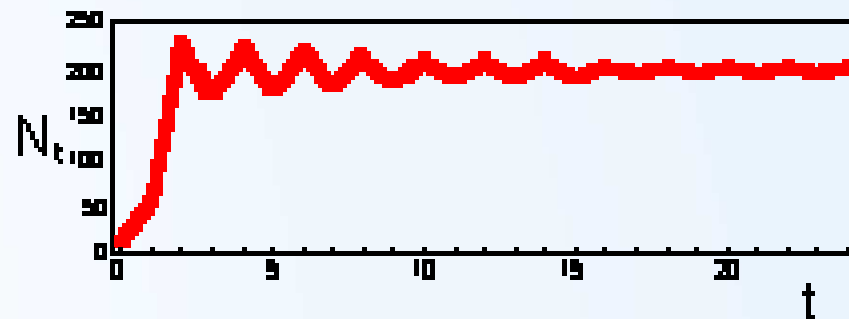
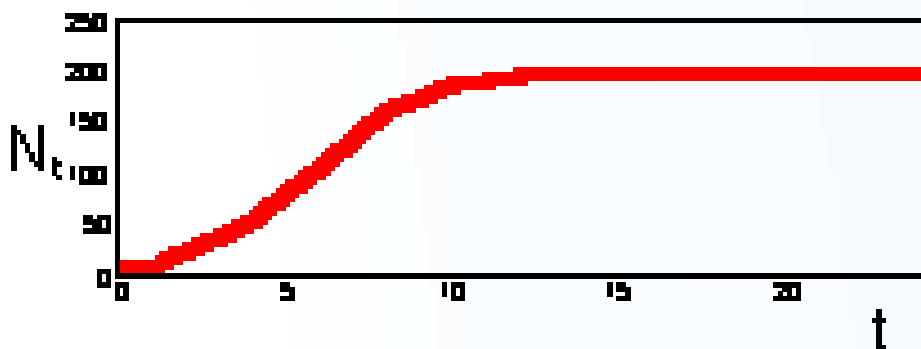
Vnitrodruhová konkurence a logistická rovnice

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, ty se mohou dít v rámci vlastního druhu nebo v rámci mezidruhových interakcí

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

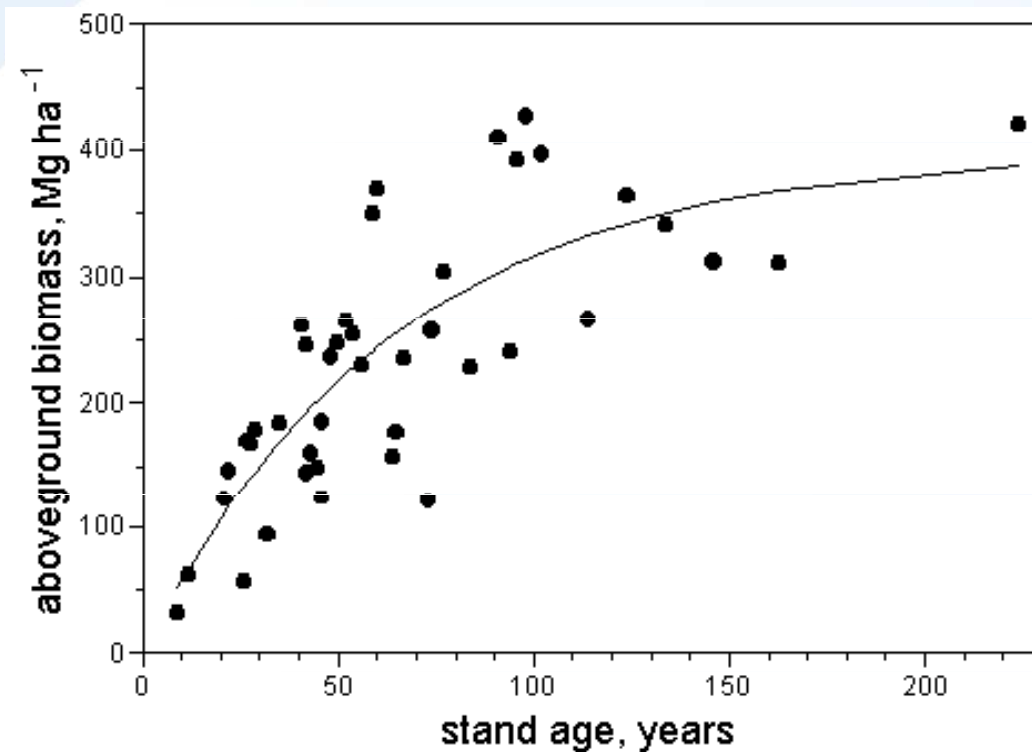
Tato hodnota odpovídá nosné kapacitě prostředí.



zabývejme se nejprve regulací v rámci intradruhové kompetice



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



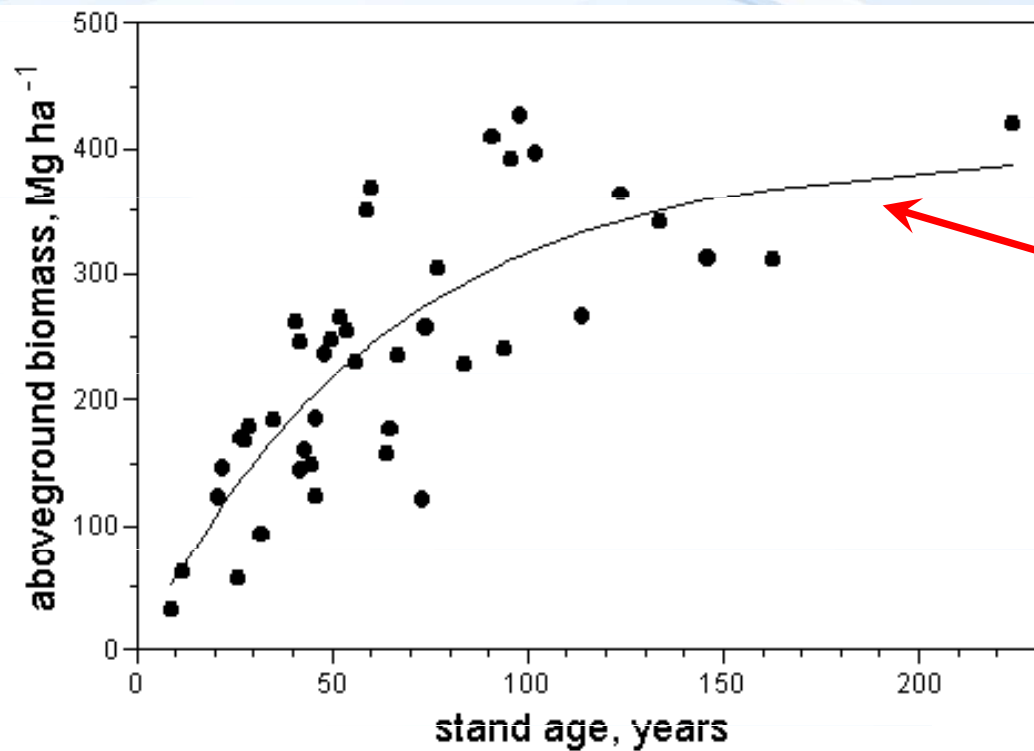
$$\frac{dn}{dt} = rn$$



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

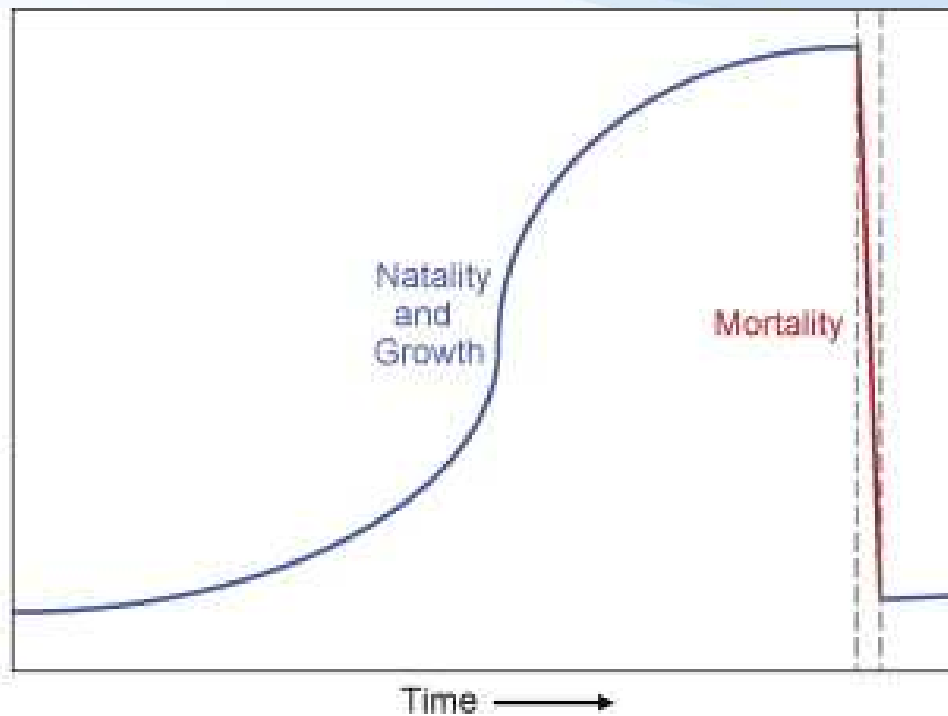
$$n = n^* \implies \frac{dn}{dt} = 0$$





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

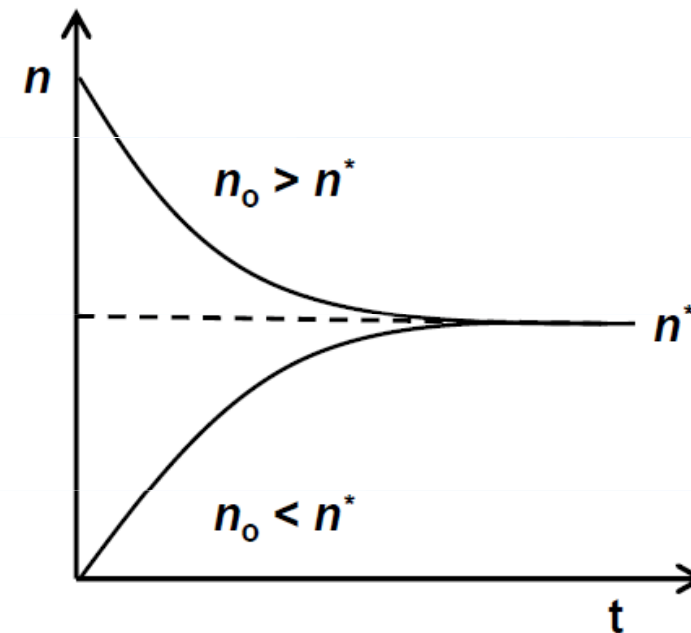
Forest Biomass
or
Ecosystem Carbon



Uvědomme si, že vztah

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

je podmínkou stacionarity



Rozšíření logistické rovnice směrem k zahrnutí interspecifické kompetice

$$\frac{dn_i}{dt} = r_i n_i \left(1 - \frac{\sum_{j=1}^S \alpha_{ij} n_j}{n_i^*} \right).$$

Jaký bude stabilní stav pro společenstvo dvou konkurujících si druhů?

$$\dot{n}_1 = r_1 n_1 \left(1 - \frac{\alpha_{12} n_2 + n_1}{n_1^*} \right)$$

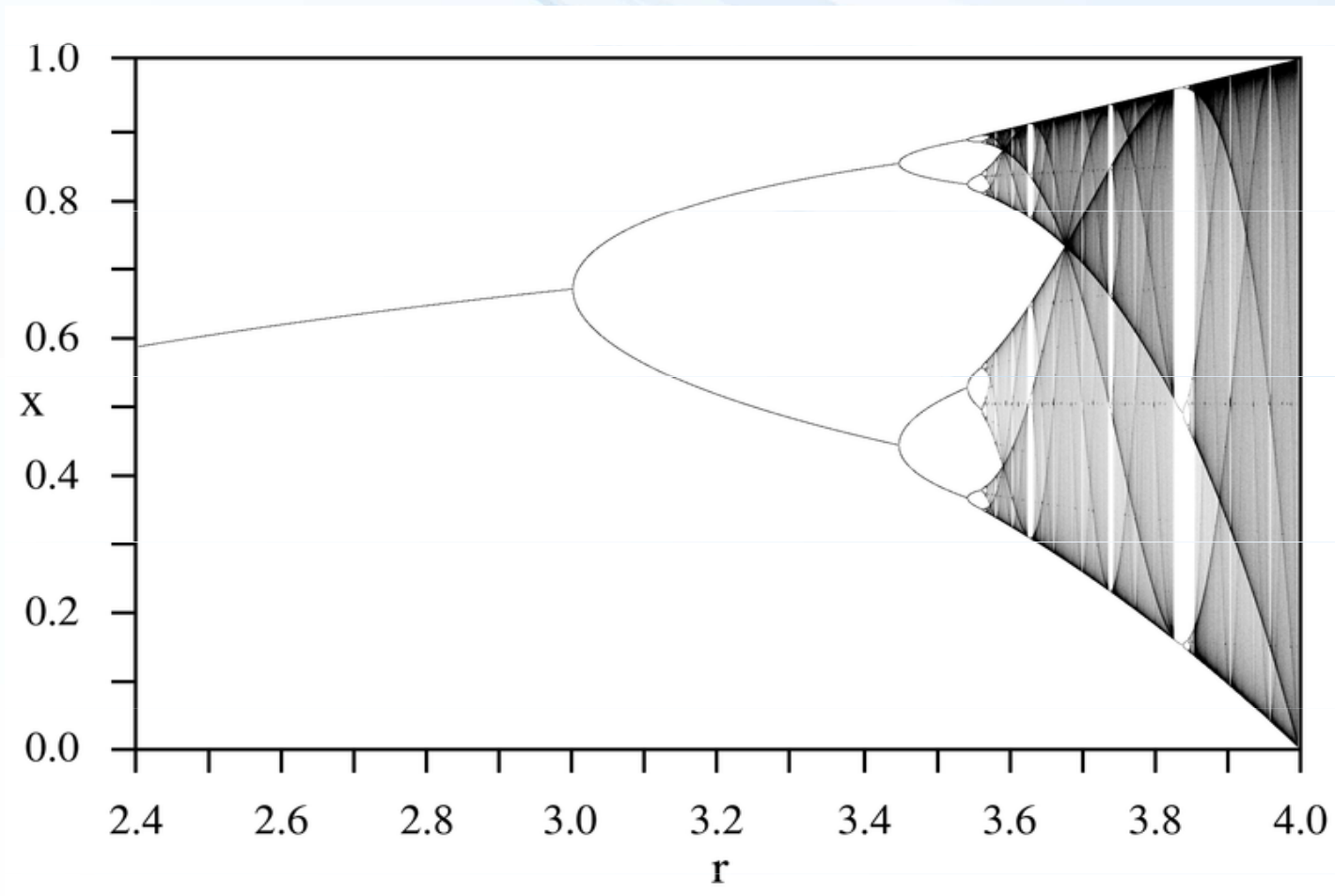
$$\dot{n}_2 = r_2 n_2 \left(1 - \frac{\alpha_{21} n_1 + n_2}{n_2^*} \right),$$

kdy je změna velikosti populace v čase nulová?

- pro jednu z populací?
- pro obě populace?



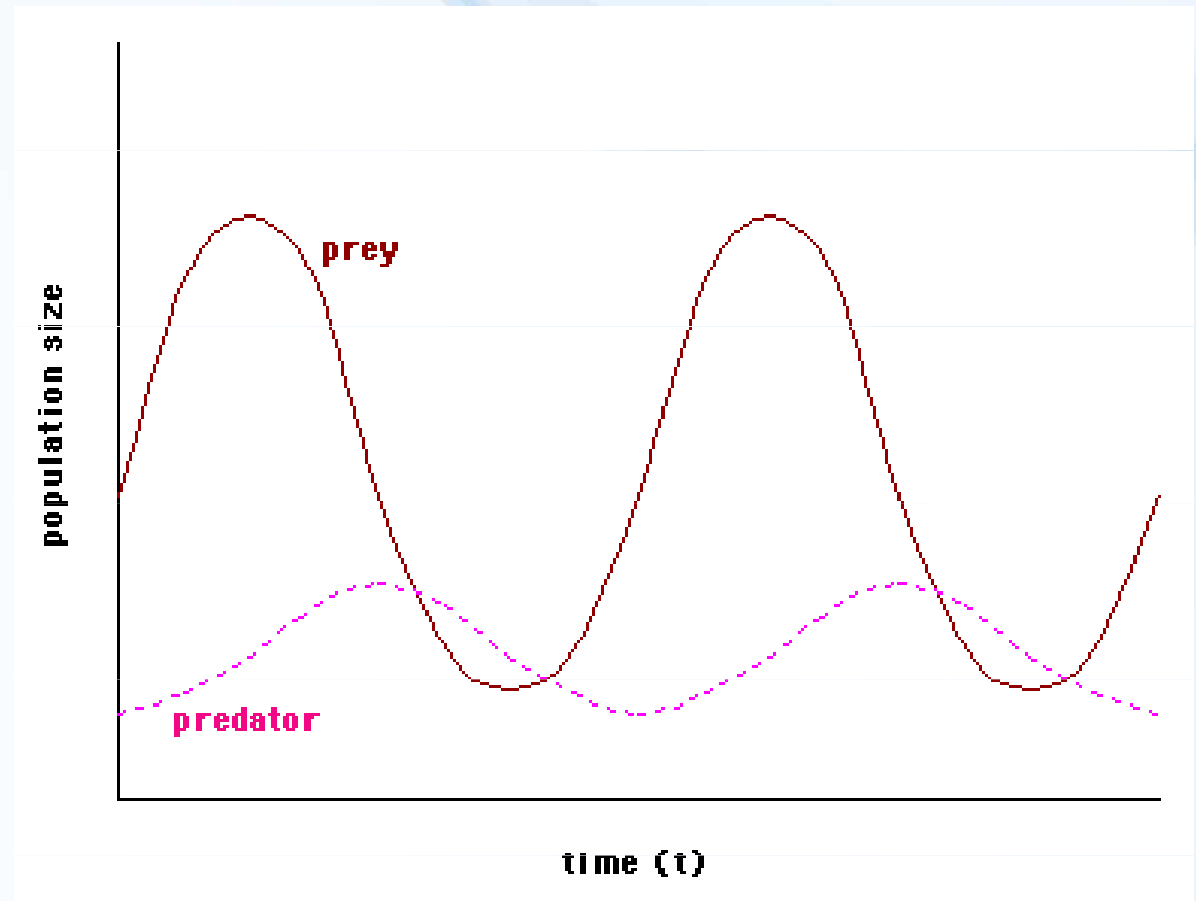
Význam kritických parametrů



Oscilační stabilita: modelování vztahu predátor–kořist u populací



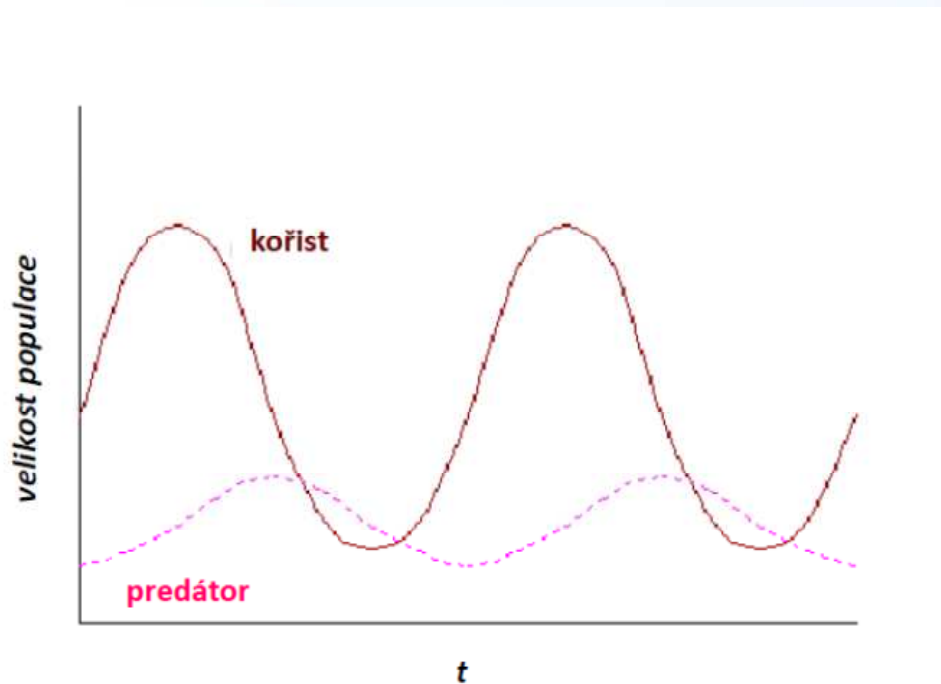
liška působí jako regulátor
populace zajíce



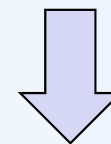
Jak změníme naši rovnici pro exponenciální růst, abychom zahrnuli regulaci liškou ?

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

Velikost populace lišky můžeme označit m :



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



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

velikost regulace je úměrná regulované veličině

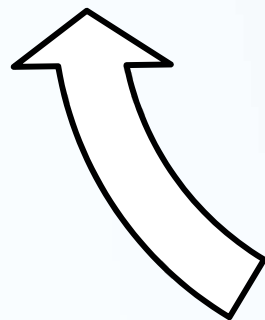


$$\frac{dn}{dt} = n(r - vm)$$

3. regulace
populace
zajíce: -



1. nárůst
populace
zajíce: +



2. nárůst
populace
lišky: +



Negativní zpětná vazba je tedy vyrovnávající.

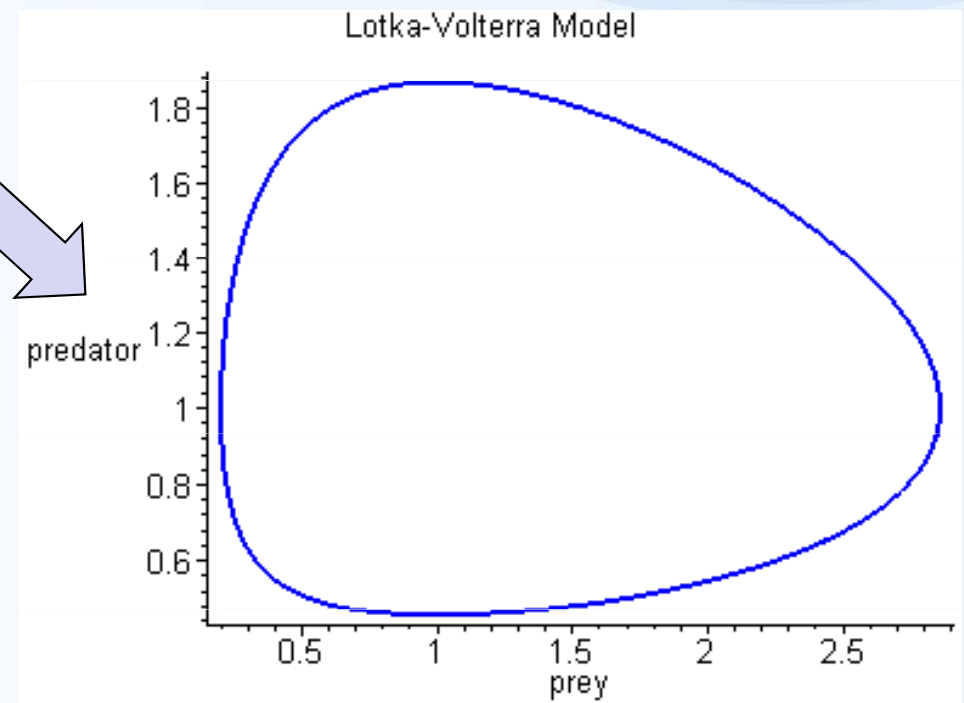
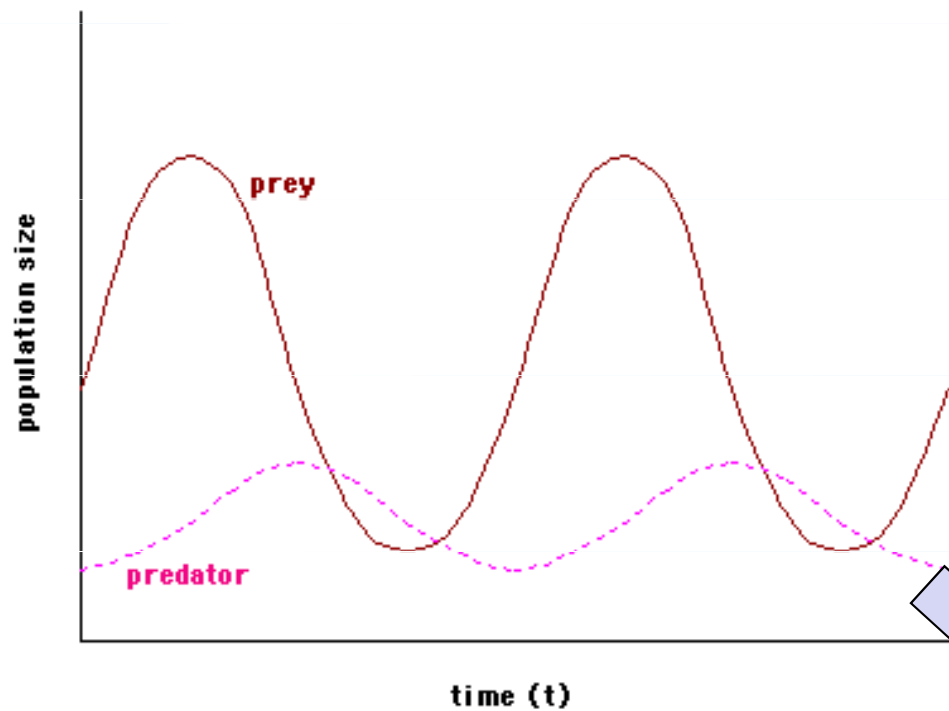
Negativní zpětné vazby v živých systémech odpovídají za udržování jistých veličin na setrvalých hodnotách, pouze s menšími odchylkami (fluktuacemi).

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

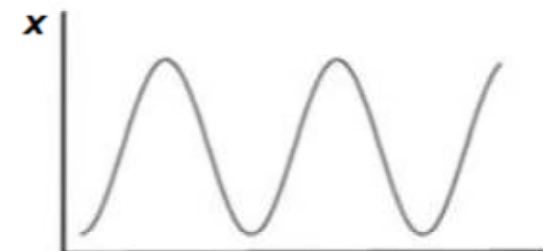
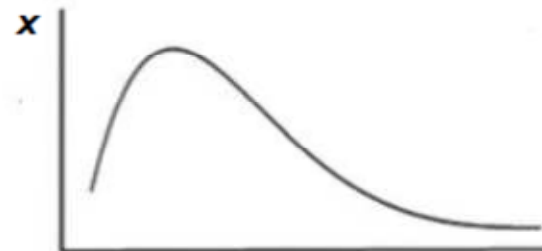
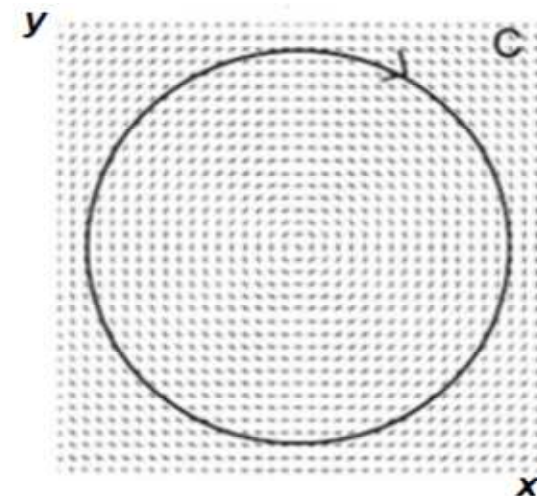
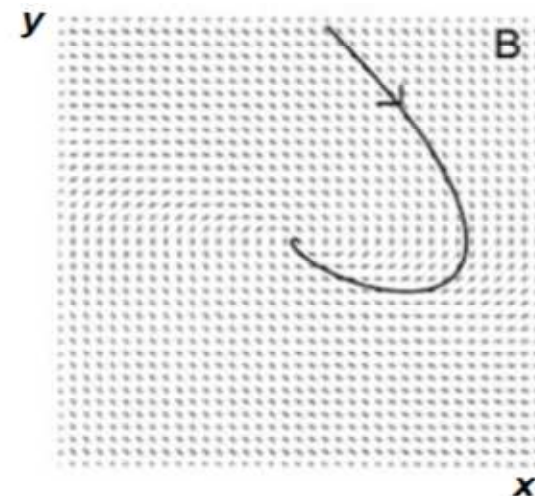
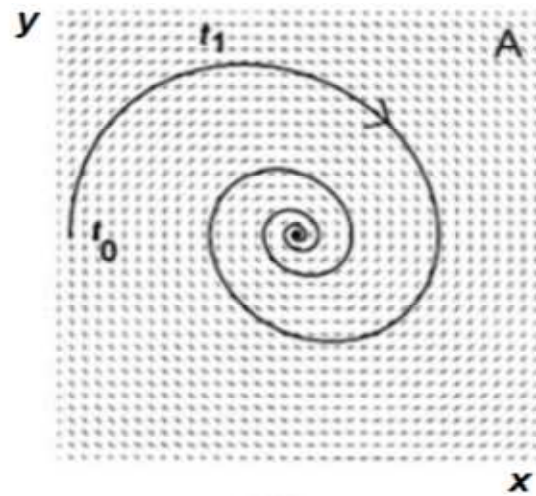
Proto můžeme negativní zpětnou vazbu právem označit za hlavní princip stabilizace v živých systémech.



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



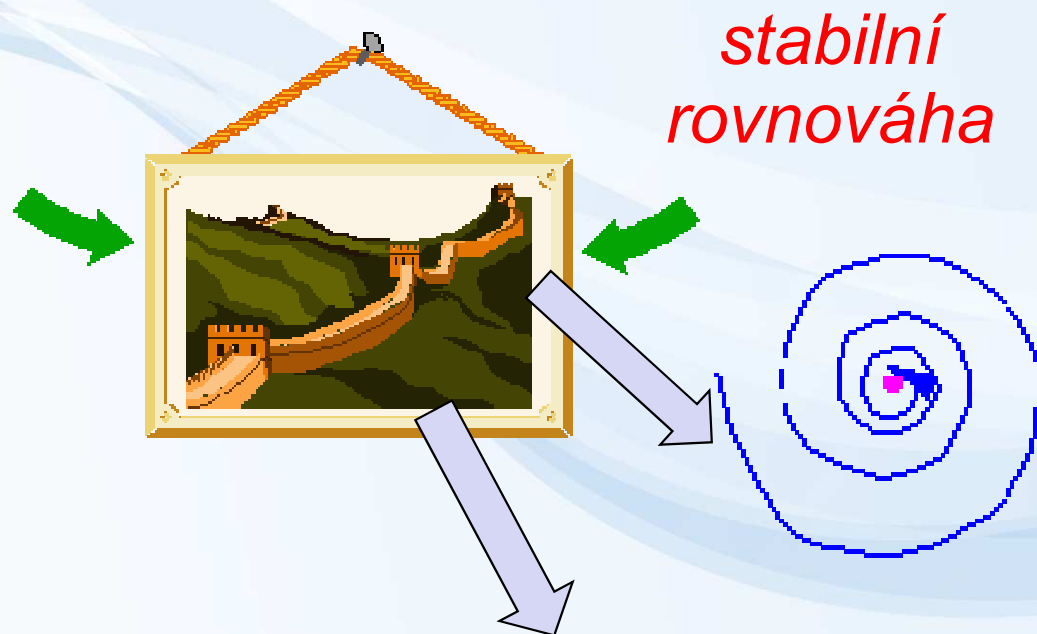
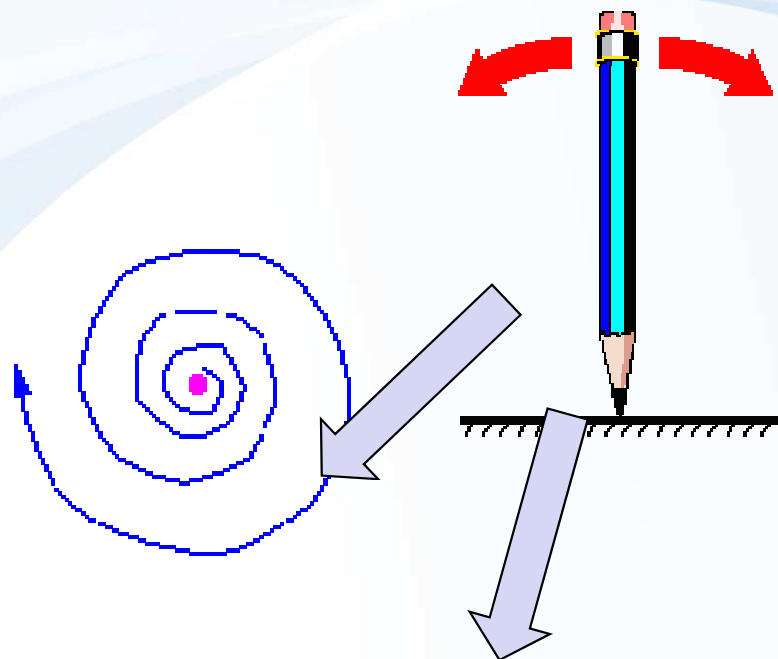
atraktory



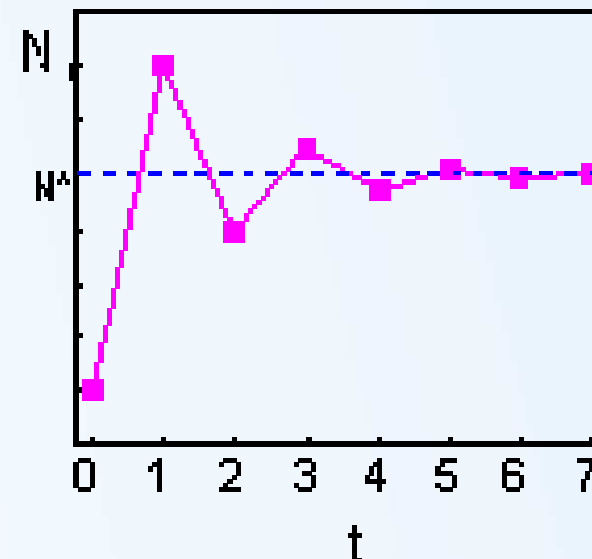
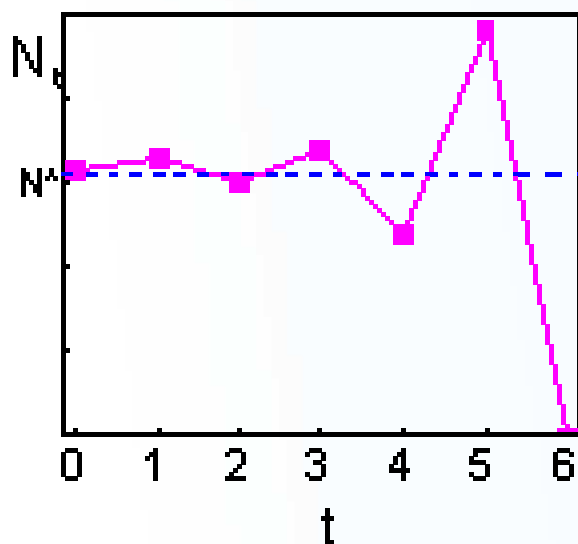
čas t →



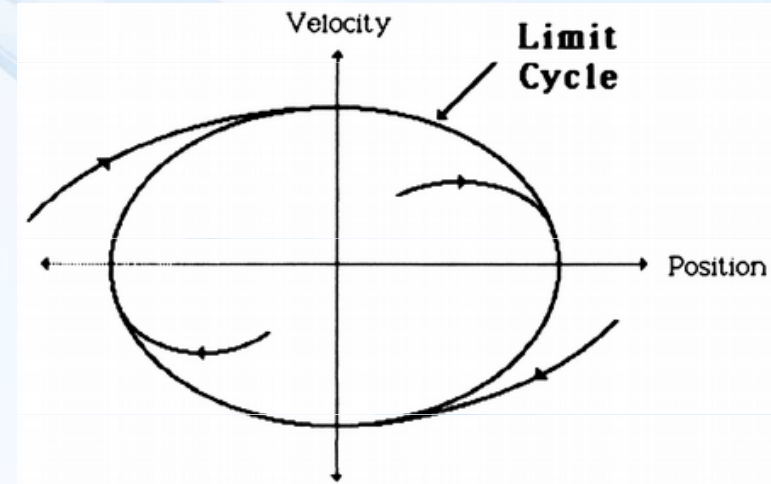
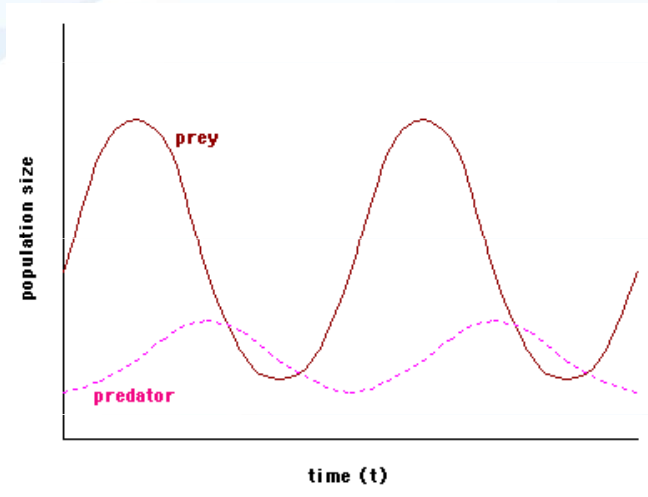
vztah ke stabilitě



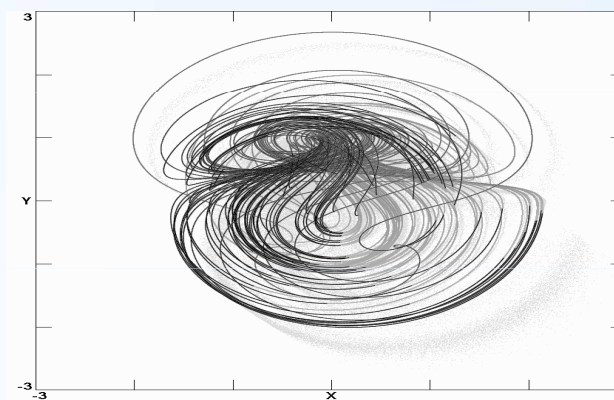
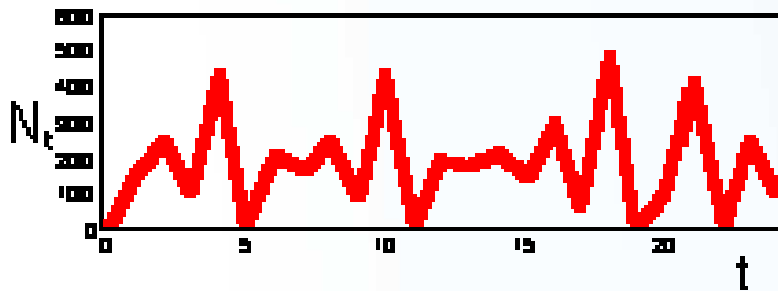
stabilní rovnováha



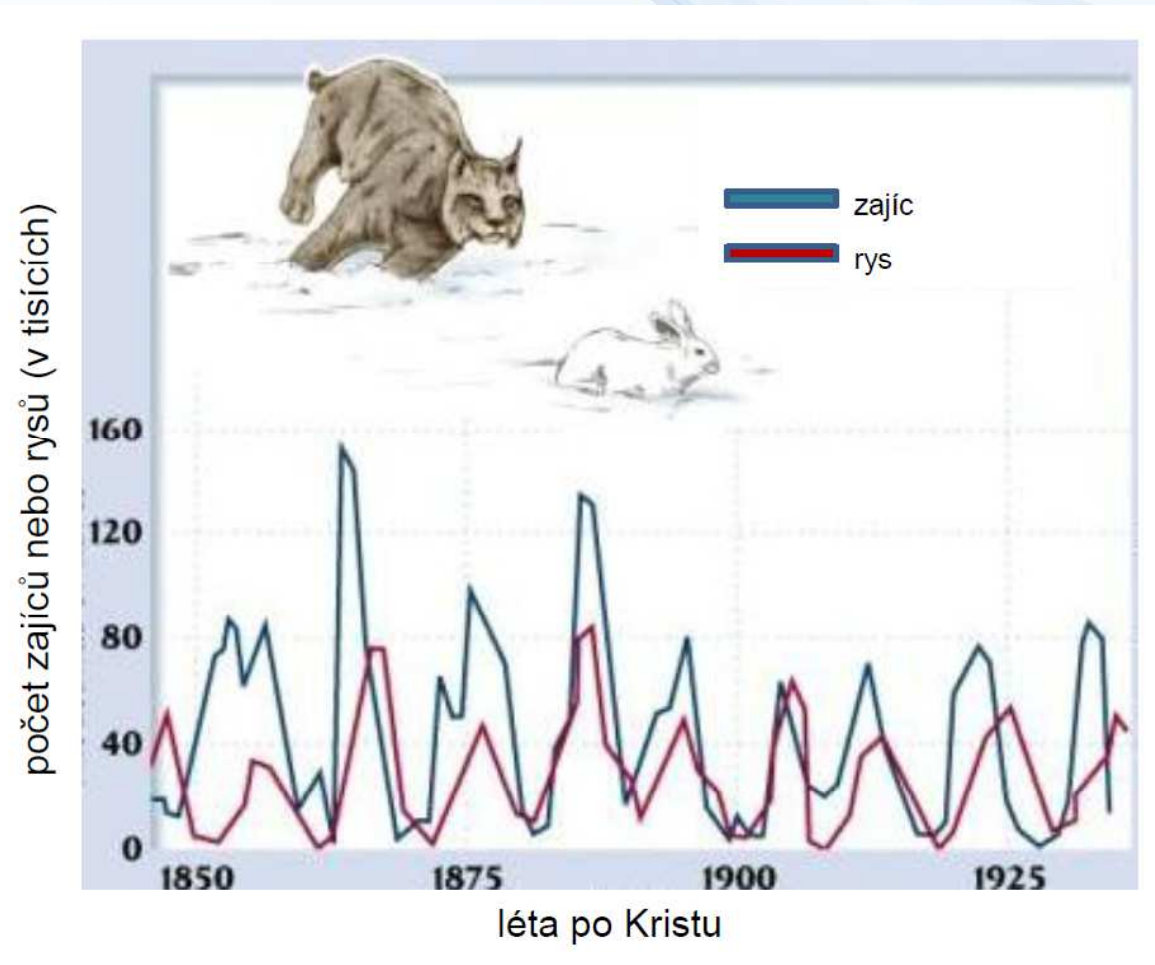
limitní cyklus



chaos

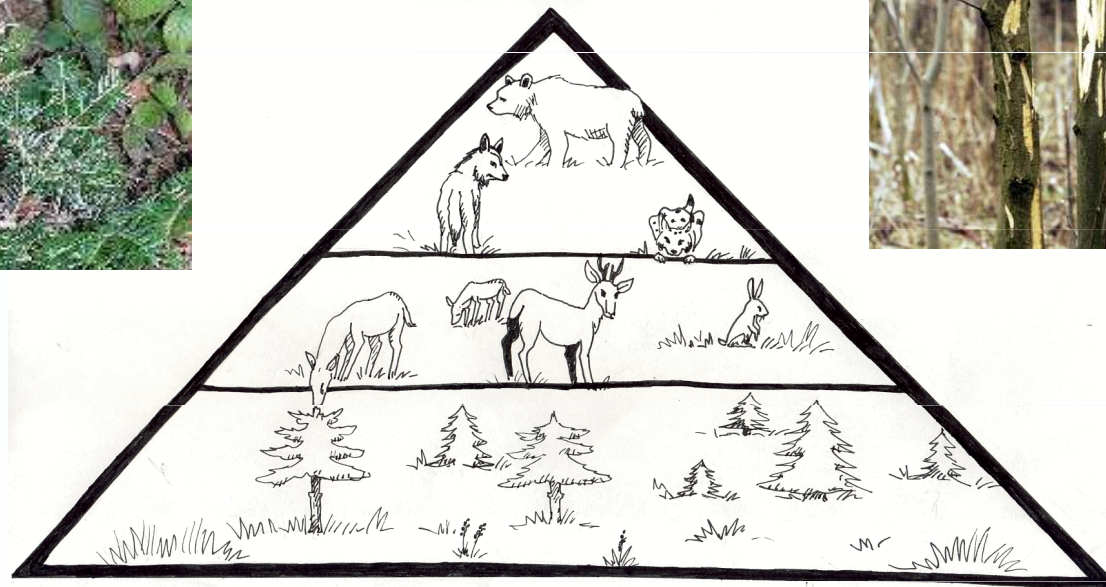


cyklické kolísání populace zajíce měnivého a jeho predátora, rya kanadského na obrovských územích od Aljašky po Newfoundland je příkladem interakce predátor-kořist-prostředí



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.

