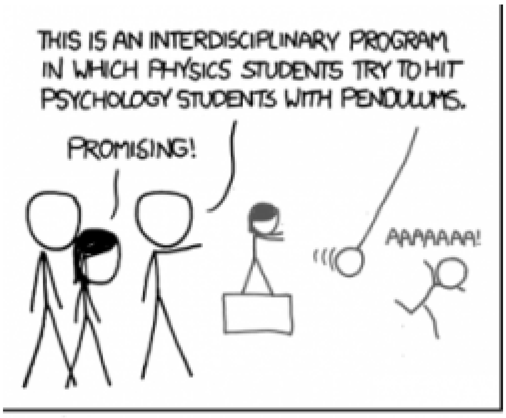
Estabilidade em sistemas dinâmicos - Roteiro em R



Equilíbrio e estabilidade são conceitos muito importantes em ecologia, mas que comportam muitas definições. Uma das definições mais usadas foi trazida do ramo da física e da matemática chamada de análise de sistemas dinâmicos.

É esta abordagem que trouxe para a ecologia equações para descrever a dinâmica de populações, como a equação logística e o sistema de equações de Lotka-Volterra.

Há técnicas para avaliar se estes sistemas de equações têm pontos de equilíbrio, e se este equilíbrio é estável. Este exercício é uma demonstração informal da análise de estabilidade de equações que representam sistemas dinâmicos. O objetivo é que você compreenda os conceitos de equilíbrio e estabilidade usadas em sistemas dinâmicos, para diferenciá-los de outras definições de equilíbrio e estabilidade usadas na ecologia.

Preparação: ambiente R

Este exercício é feito em R (R Core Team 2012), mas você não precisa conhecer a linguagem R, porque damos os comandos já prontos para executar. Eles estão reproduzidos nesta página, e também em um arquivo, abaixo. A única coisa que você precisa saber é como enviar os comandos escritos neste arquivo para o R. Para isso você pode copiar os comandos desta página e colar na linha de comando do R. Mas é bem mais prático usar o arquivo de comandos, ou *script*. Para isso, siga os seguintes passos:

1. Instale em seu computador o ambiente R, com os pacotes adicionais `deSolve` e `rootSolve`. A página do R tem instruções de instalação. Veja também nosso roteiro de instalação do R.
2. Crie um diretório em seu computador para os exercícios.
3. Copie para este diretório os arquivos abaixo:
    1. eq_funcoes.r
    2. eq_comandos.r

4. Abra o R a partir do arquivo de comandos `eq_comandos.r`. Certifique-se de que você está no diretório onde estão os arquivos.
5. Os comandos neste arquivo estão na mesma ordem deste exercício. Siga o roteiro, enviando os comandos indicados a cada seção.
6. Se você não sabe como enviar os comandos do arquivo faça este tutorial.
7. Carregue no R os pacotes e funções que vamos usar neste exercício com os comandos:

```
library(deSolve)
library(rootSolve)
source("eq_funcoes.r")
```

Uma população

Vamos começar com a análise de estabilidade da conhecida equação logística de crescimento populacional:

$$V \ = \ rN\ \left(1-\frac{N}{K} \right)$$

Onde V é a velocidade de crescimento da população [179], r é a taxa intrínseca de crescimento populacional, e K a capacidade de suporte.

Com o R podemos fazer o gráfico do crescimento logístico para qualquer valor dos parâmetros com a função `plota.logist`:

```
plota.logist(n=2,r=0.1,K=50,time=200)
```

Os argumentos desta função em R permitem alterar os parâmetros da equação:

- `n` : tamamanho inicial da população
- `r` : taxa intrínseca de crescimento
- `K` : capacidade de suporte
- `time` : tempo máximo

Experimente alterar os parâmetros e veja o resultado.

Equilíbrio na logística

A pergunta básica da análise de estabilidade em sistemas dinâmicos é se há pontos de equilíbrio estáveis. Primeiro temos que definir equilíbrio:

O tamanho populacional em equilíbrio é aquele em que velocidade de crescimento é nula, ou seja em que

$$\frac{dN}{dt} = 0$$

Há dois tamanhos populacionais que satisfazem esta condição para a equação logística:

- $N \ = \ K$
- $N \ = \ 0$

Estes tamanhos em equilíbrio fazem sentido biológico: a população não cresce quando chega à capacidade de suporte ou, trivialmente, quando está vazia.

Verifique que estes dois tamanhos populacionais estão em equilíbrio com os comandos:

```
## Logistica iniciando em N=K
plota.logist(n=50,r=0.1,K=50,time=200)

## Logistica iniciando em N=0
plota.logist(n=0,r=0.1,K=50,time=200)
```

Estabilidade da logística

Algum destes pontos de equilíbrio são estáveis? Vamos experimentar com o R, mas antes precisamos definir de que estabilidade estamos falando:

> Um tamanho populacional em equilíbrio é **localmente estável** se a população retorna a ele após uma pequena perturbação.

Uma pequena perturbação é um pequeno acréscimo ou redução do tamanho populacional. Nossa função para plotar a logística tem mais dois argumentos para incluir perturbações:

- `perturb` : valor da perturbação
- `t.perturb` : momento da perturbação

Acrescente um indivíduo[180] à populações que estejam com tamanhos iguais a zero e K:

```
## Perturbando quando N=K
plota.logist(n=50,r=0.1,K=50,time=200, perturb=1, t.perturb=100)
## O mesmo com a populacao iniciando em n= 2
plota.logist(n=2,r=0.1,K=50,time=200, perturb=1, t.perturb=100)

## Perturbando em N=0
plota.logist(n=0,r=0.1,K=50,time=50, perturb=1, t.perturb=10)
```

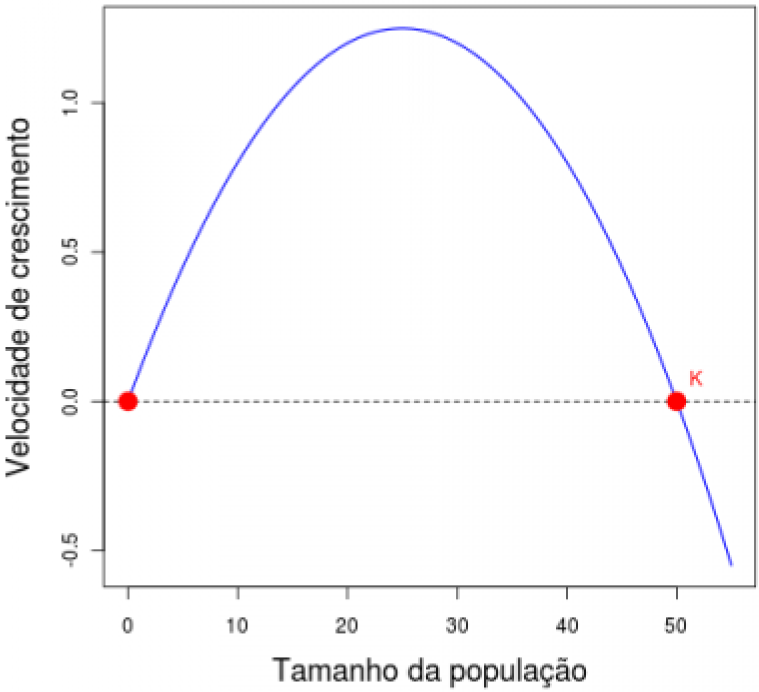
Perguntas

- Estes pontos são estáveis?
- Qual a interpretação biológica?

Interpretação matemática

O critério de estabilidade que usamos avalia o comportamento da velocidade de crescimento, quando o tamanho populacional varia **um pouco** em torno do equilíbrio. Como é a relação entre velocidade de crescimento e tamanho populacional na equação logística?

Veja a figura abaixo: a velocidade tem uma relação quadrática com o tamanho populacional, formando uma parábola. Os pontos de equilíbrio, em que a velocidade de crescimento é zero, estão marcados em vermelho [181].



Quando a população é pequena, seu crescimento faz a velocidade de crescimento aumentar, ou seja, o tamanho populacional acelera seu crescimento.

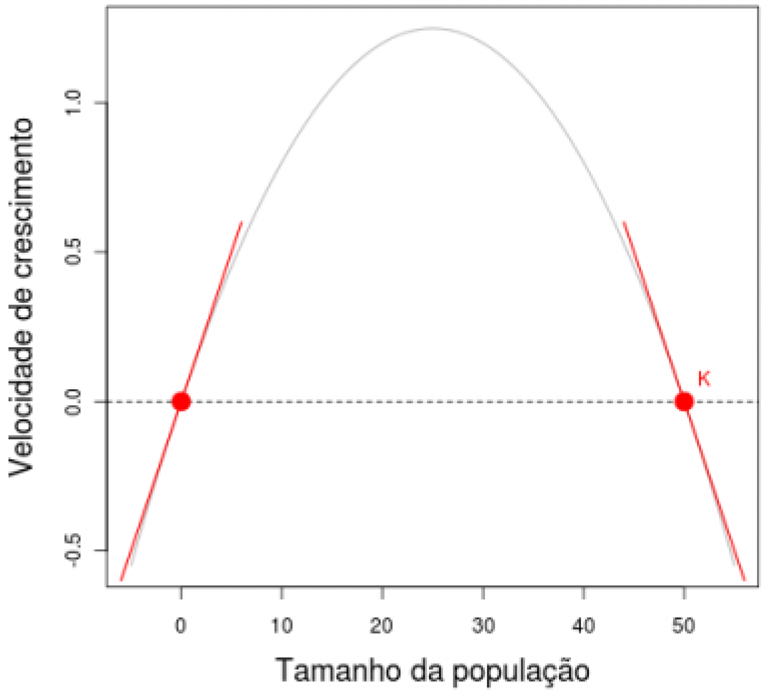
A partir de um certo tamanho populacional, chamado ponto de inflexão da curva, o aumento na população faz a velocidade diminuir. Deste ponto em diante o tamanho populacional freia [182] o seu crescimento.

Isso é a própria expressão da equação logística: crescimento próximo do exponencial quando a população é pequena, e redução da velocidade até a parada, quando a população chega à capacidade de suporte. Logo, a velocidade tem uma relação positiva com o tamanho populacional **próximo** ao equilíbrio $N=0$. Portanto, um **pequeno** aumento acima de zero aumenta a velocidade de crescimento, que aumenta o tamanho populacional, que aumenta ainda mais a velocidade de crescimento. Este é um equilíbrio instável: basta uma pequena perturbação para afastar a população dele.

No ponto $N=K$ acontece o oposto: a velocidade tem uma relação negativa com o tamanho populacional. Se diminuímos a população **um pouco** abaixo de K, ela crescerá, mas este crescimento reduzirá a velocidade de crescimento até que a velocidade seja nula. Se aumentamos a população **um pouco** acima da capacidade de suporte, a velocidade será negativa [183], e a população reduzirá até chegar a K, pois a velocidade negativa também desacelera. Assim, perturbações **na vizinhança** da capacidade de suporte são atraídas de volta para este ponto.

Em resumo, o que define a estabilidade **em torno** de um ponto de equilíbrio é o sinal da relação entre a velocidade de crescimento e o tamanho populacional **nesta vizinhança**. Isto corresponde ao sinal da inclinação de uma reta tangente ao ponto de equilíbrio, que é a derivada da velocidade em relação ao tamanho populacional, **nestes pontos**.

Abaixo está a mesma parábola da figura anterior, agora com retas tangentes aos pontos de equilíbrio. A inclinação da reta é positiva **no ponto** $N=0$ e negativa **no ponto** $N=K$.



Com isso chegamos a um critério de estabilidade **local** para uma população com crescimento em tempo contínuo:

> Um tamanho populacional em equilíbrio é **localmente estável** se a derivada da velocidade de crescimento em relação ao tamanho populacional neste ponto for negativa.

Em notação matemática este critério é:

$$\frac{dV}{dN} \bigg|_{\hat N} \ < \ 0$$

o que se lê "a derivada de V em relação a N no ponto $\hat N$ é menor que zero".

Por que tantas palavras em negrito?

Para lembrar que que todo este raciocínio é válido apenas na **vizinhança** de um ponto.

A derivada pode ser vista como uma reta que aproxima uma função em um ponto. Na vizinhança deste ponto esta aproximação linear funciona, e podemos avaliar o comportamento da função pela inclinação da reta tangente (isto é, pelo sinal da derivada no ponto).

Por isso o nome completo do que apresentamos neste tutorial é **análise de estabilidade local por aproximação linear**.

Ela avalia a resposta de sistemas de equações diferenciais após pequenas perturbações na vizinhança de seus pontos de equilíbrio. Isso é feito sob a premissa de que nessa vizinhança as funções de velocidade são bem aproximadas por suas derivadas.

Esta análise não informa sobre o resultado de grandes perturbações, e também pode falhar para sistemas com comportamentos fortemente não-lineares.

Para saber mais

- **Gotelli, N. 2007. Ecologia. Londrina, Ed. Planta.** (A referência básica sobre os modelos dinâmicos em ecologia).
- **May, R.M. 1972. Will a large complex system be stable? Nature, 238, 413-414.** (O artigo clássico que estabeleceu o conceito de equilíbrio de redes tróficas como solução de um sistema de equações de Lotka-Volterra.)
- **May, R.M. 2001. Stability and complexity in model ecosystems. Princeton, Princeton University Press.** (Nesta influente monografia Robert May desenvolve as idéias do artigo de 1972. A primeira edição é de 1973, e o livro foi re-editado na coleção Princeton Landmarks of Biology em 2001.)
- **Sarah P. Otto & Troy Day 2007. A Biologist's Guide to Mathematical Modeling in Ecology and Evolution. Princeton, Princeton University Press.** (Ótima introdução à matemática, de biólogos para biólogos. Como neste exercício, muita vezes usa abordagens menos tradicionais e mais intuitivas. Uma ótima fonte para quem quiser entender melhor os detalhes das análises de estabilidade e algebra matricial que usamos aqui. Veja também o site do livro.)
- Roteiro sobre diversidade e estabilidade, onde a análise é generalizada para um sistemas com mais de uma espécie.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org/.

R, cálculo, derivada, equação diferencial, lotka-volterra, crescimento logístico

[179] o mesmo que dN/dt

[180] rigorosamente isto não seria uma perturbação tão pequena assim, mas funciona com este sistema

[181] Eles são as raízes da equação quadrática.

[182] na terminologia de física, isso é aceleração negativa

[183] certifique-se que viu isto na figura