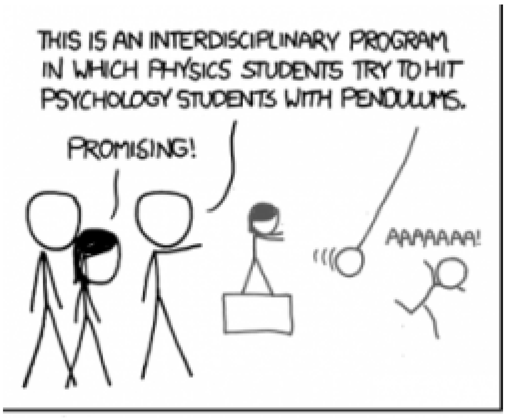
Estabilidade em sistemas dinâmicos - Roteiro interativo



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 uma equação que representa um sistema dinâmico. 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.

O modelo logístico

Vamos fazer 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 [194], r é a taxa intrínseca de crescimento populacional, e K a capacidade de suporte.

Clique no botão `Evaluate` abaixo para abrir um gráfico interativo do modelo logístico. Experimente alterar os parâmetros do modelo e analise como cada um afeta a dinâmica populacional [195].

Equilíbrio na logística

A pergunta básica da análise de estabilidade em sistemas dinâmicos é se há **pontos de equilíbrio** estáveis. No caso da logística, estes pontos de equilíbrio são tamanhos populacionais. Mas primeiro vamos definir equilíbrio:

> O tamanho populacional em equilíbrio é aquele em que a 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 no gráfico interativo da seção anterior. Para isso, é só fazer o tamanho inicial da população (argumento `N0`) igual aos tamanhos em equilíbrio.

Estabilidade da logística

Algum destes pontos de equilíbrio são estáveis? Vamos experimentar com um novo gráfico, 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. Clique no botão `Evaluate` abaixo para plotar a logística com dois argumentos para incluir perturbações:

- `Disturb` : valor da perturbação
- `Disturb time` : momento da perturbação

Aumente em meio ou um o tamanho das populações que estejam com tamanhos iguais a zero e K [196].

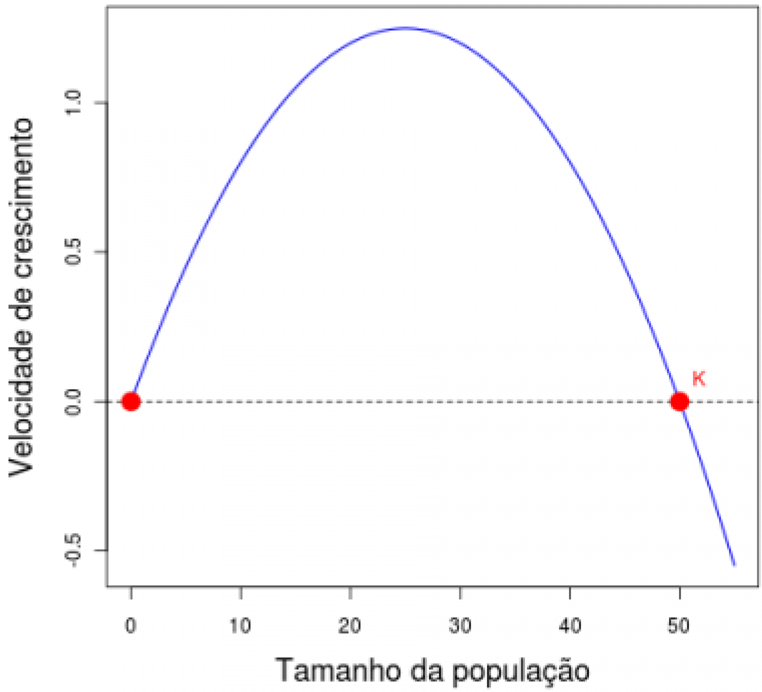
Perguntas

- Há pontos 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 [197].



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 [198] 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 [199], 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 é aproximado pelo 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 um botão para criar o gráfico interativo da mesma parábola da figura anterior, agora com uma tangente a um ponto da função, que você escolhe com o argumento `Evaluation point`. Verifique que 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:

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

o que se lê “a derivada de V em relação a N no ponto N^* é menor que zero”.

CODA

<u>Por que tantas palavras em negrito?</u>

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

A derivada pode ser vista como a inclinação de uma reta que aproxima uma função em um ponto. Na vizinhança desse ponto essa aproximação linear em geral funciona, e podemos avaliar o comportamento da função 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.

Essa 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).
- **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.)
- Conheça uma variante da logística com três pontos de equilíbrio no roteiro sobre efeito Allee.
- Robert May usou o critério de estabilidade local para propor que a diversidade diminui as chances de estabilidade. Veja neste roteiro.
- 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

194) o mesmo que dN/dt

195) Se estiver curioso(a) para saber como a mágica funciona: o código está no ambiente Sage notebook, e é executado remotamente no servidor Sage Cell Server.

196) rigorosamente isso não seria uma perturbação tão pequena assim, mas funciona com este sistema

197) Eles são as raízes da equação quadrática.

198) na terminologia de física, isso é aceleração negativa

199) certifique-se que viu isto na figura