Dynamische Systeme in der Biologie – Sommersemester 2017

5. Übungsblatt (31.5.2017)

Hinweise:
a) Aufgabe 1 ist bis zum 7.6. zu bearbeiten, Aufgabe 2 bis zum 28.6.
b) Am 14. und am 21.6. fällt die Veranstaltung aus. Versuchen Sie in der freien Zeit Kapitel 4 des sehr lesenswerten Buches "Dynamical Systems in Neuroscience" von E.M. Izhikevich durchzuarbeiten (ftp://ftp-sop.inria.fr/athena/Team/Olivier.Faugeras/izhikevich.pdf)

(1) Bifurkationsdiagramm

Bei der Linearisierung der FitzHugh-Nagumo Gleichungen sind wir auf die Differentialgleichung

$$\frac{dx}{dt} = a\,x + \,b\,y$$

und

$$\frac{dy}{dt} = c\,x\, + \,d\,y$$

gestoßen, die wir zu

$$\frac{d^2x}{dt^2} + \beta\frac{dx}{dt} + \gamma\,x = 0$$

umgeformt haben, wobei $\beta = -a - d$ und $\gamma = ad - bc$.

Lösen Sie die DGL für <u>beliebige</u> β und γ mit Hilfe des Exponentialansatzes $x(t) = \,C\,e^{\lambda\,t}$ (Hinweis: Kapitel 14.4 im Skript), klassifizieren Sie die stationäre Lösung – als Sattel, stabiler bzw. instabiler Knoten, stabiler bzw. instabiler Fokus, und Zentrum (d.h. die stationäre Lösung ist von periodischen Lösungen umgeben, also der Grenzfall zwischen stabiler und instabiler Fokus) – und vervollständigen Sie damit das in der Vorlesung vom 31.5. begonnen Bifurkationsdiagramm in der γ-β Ebene. Wo liegen die "Sattel-Knoten" Bifurkationen (Übergang zwischen Sattel und Knoten) und "Andronov-Hopf" Bifurkationen (Übergang zwischen stabilem bzw. instabilem Fokus) in diesem Diagramm?

Überlegen Sie abschließend, ob und wie Sie Ihre Ergebnisse in Bezug auf die ursprünglichen Parameter a, b, c, und d interpretieren können.

(2) Räuber-Beute-System

Im Lotka-Volterra Modell (1925/28) wird die Dynamik eines "Räuber-Beute-Systems" durch zwei gekoppelte nichtlineare Differentialgleichungen beschrieben,

$$\frac{dx}{dt} = a\,x - \,b\,x\,y$$

und

$$\frac{dy}{dt} = c\,x\,y - \,d\,y$$

wobei die zeitlich veränderlichen Größen der Beute- und Räuberpopulation durch die zwei reell-wertigen dynamischen Variablen $x(t)$ und $y(t)$, und deren wechselseitige Abhängigkeit durch die positive Parameter a, b, c, und d beschrieben werden.

(2.1) Interpretieren Sie die vier Parameter des Modells. Was ist der biologische Grund für die beiden Minus-Zeichen in den Differentialgleichungen? Welche biologische Vorstellung motiviert die Produktterme $-\, b\, x\, y$ und $c\, x\, y$? Denken Sie dazu zB darüber nach, was es bedeuten würde, wenn es statt des Terms $-\, b\, x\, y$ einen Term $-\, b\, y$ gäbe. Und schließlich: Wie sollte der Zustands- oder Phasenraum, also die Menge als (x, y) −Paare, eingeschränkt sein, damit nur biologisch sinnvolle Bereiche existieren?

(2.2) Skizzieren Sie die Dynamik im Phasenraum.
(2.2.1) Berechnen Sie dazu in einem ersten Schritt die Nullisoklinen, also die Orte von $\frac{dx}{dt} = 0$ und $\frac{dy}{dt} = 0$. Was ergibt sich daraus für die stationären Lösung(en)?
(2.2.2) Wie verhalten sich die allgemeinen Lösungen in der Nähe der stationären Lösungen und in der Nähe der x- und y-Achsen? Könnten oszillatorische Lösungen existieren? Wenn ja: Bewegen sich diese Lösungen mit oder entgegen dem Uhrzeiger? Warum ist das so (biologisch gesehen)?
(2.2.3) Betrachten Sie nun die spezielle Anfangsbedingungen $x(t = 0) = 0$ und $y(t = 0) = y_0 > 0.$ Wie entwickelt sich das System?
(2.2.4) Und was geschieht für $y(t = 0) = 0$ und $x(t = 0) = x_0 > 0$?
(2.2.5) Kann das Lotka-Volterra-System aus dem Bereich der biologisch sinnvollen Lösungen entweichen?

(2.3) Betrachten Sie nun die Funktion $E(x, y) = c\, x - d\, ln(x) + b\, y - a\, ln(y)$. Diese Funktion ist eine Zustandsfunktion, d.h., sie ordnet jedem Zustand (x, y) des Systems einen Wert $E(x, y)$ zu.
(2.3.1) Berechnen Sie den Gradienten dieser Funktion und untersuchen Sie die Funktion auf Minima und Maxima. Wie viele Extremwerte finden Sie? Wo liegen diese?
(2.3.2) Berechnen Sie die totale Zeitableitung dE/dt der Funktion $E(x(t), y(t))$ entlang von Lösungen des Lotka-Volterra-Systems. Dazu setzen Sie in

$$dE/dt = \frac{\partial E}{\partial x}\frac{dx}{dt} + \frac{\partial E}{\partial y}\frac{dy}{dt}$$

die Differentialgleichungen für x und y ein und vereinfachen den so erhaltenen Ausdruck.

(2.3.3) Bei korrekter Berechnung erhalten Sie $dE/dt = 0$. Was bedeutet dieses Ergebnis mathematisch gesehen? Und was aus biologischer Sicht? Tragen Sie verschiedene Lösungen qualitativ in den Phasenraum ein.
(2.3.4) Was geschieht, wenn Sie das System von außen stören, indem Sie sowohl die Beute- als auch Räuber-Population stark dezimieren? Welche Population erholt sich rascher? Was ändert sich an den Maximalwerten der Populationsgrößen?

(2.4) Führen Sie schließlich noch eine lineare Analyse der gekoppelten Differentialgleichungen in der Nähe der stationären Lösung mit $x\_s > 0, y\_s > 0$ durch.
(2.4.1) Betrachten Sie dazu eine kleine Störung $(\Delta x(t), \Delta y\ (t))$ der stationären Lösung und stellen Sie die genäherten linearen Differentialgleichungen für $\Delta x(t)$ und $\Delta y\ (t)$ auf. Was bedeutet dieses Ergebnis?
(2.4.2) Welche näherungsweise Form hat $E(x, y)$ für kleine Störungen?