Dynamische Systeme in der Biologie

6. Übungsblatt (zu bearbeiten bis **Mittwoch**, 23.5.2018)

(1) Nullklinen und lineare Stabilitätsanalyse

Gegeben sei ein System mit zwei gekoppelten Differentialgleichungen,

$$\frac{dx}{dt} = f(x,y) \qquad (I)$$

$$\frac{dy}{dt} = g(x,y) \qquad (II) \quad ,$$

das eine stationäre Lösung am Punkt (x=0, y=0) habe. Eine lineare Näherung führe auf

$$\frac{d}{dt}x(t) = a\,x(t) + b\,y(t) \qquad (III)$$

$$\frac{d}{dt}\,y(t) = c\,x(t) + d\,y(t) \qquad (IV) \quad .$$

(a) Wie lauten die (Geraden-)Gleichungen für die beiden Nullklinen des linearisierten Systems?

(b) Können Sie *allein aus den Steigungen* der beiden Geraden auf die Stabilität der stationären Lösung schließen? Falls nein: Denken Sie darüber nach, ob die Richtungen der Flussfelder, ausgewertet an den Nullklinen, weiterhelfen. Oder brauchen Sie noch weitere Informationen?

(c) Können Sie möglichst *einfache* Parameter-Kombinationen (am besten nur unter Verwendung von 0, +1 und -1) identifizieren, die zu einem Sattelpunkt, einem stabilen/instabilen Knoten oder einem stabilen/instabilen Fokus des linearisierten Gleichungssystems (III,IV) führen? Wie können Sie Ihre Ergebnisse qualitativ ("... Anstieg von ... führt zu ... - dies wiederum führt zu ...") interpretieren?

(2) Vektorwertige Differentialgleichung

Schreiben das System (III, IV) als eine vektorwertige Differentialgleichung

$$\frac{d}{dt}\vec{r}(t) = A\,\vec{r}(t) \qquad (V)$$

wobei der Spaltenvektor $\vec{r}(t)$ als $\vec{r}(t) = (x(t), y(t))^T$ definiert und A eine 2x2 Matrix ist.

(a) Wie lauten die Komponenten von A?

(b) Lösen Sie die Differentialgleichung mit Hilfe des Ansatzes $\vec{r}(t) = \vec{r}_0 e^{\lambda t}$ wobei $\vec{r}_0 = (x_0, y_0)^T$. Setzen Sie dazu diesen Ansatz in beide Seiten der Differentialgleichung ein. Auf welche Art von Gleichung stoßen Sie? Wie könnten Sie diese lösen? (Diesen letzten Schritt brauchen Sie nicht mehr ausführen.)

(3) Räuber-Beute-System

Im Lotka-Volterra Modell (1925), einem "Klassiker" der Ökologie, 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.

(3.1) 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?

(3.2) Skizzieren Sie die Dynamik im Phasenraum.
(3.2.1) Berechnen Sie dazu in einem ersten Schritt die Nullklinen. Was ergibt sich daraus für die stationären Lösung(en)?
(3.2.2) 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)?
(3.2.3) Betrachten Sie nun die spezielle Anfangsbedingungen $x(t=0) = 0$ und $y(t=0) = y_0 > 0$. Wie entwickelt sich das System?
(3.2.4) Und was geschieht für $y(t=0) = 0$ und $x(t=0) = x_0 > 0$?
(3.2.5) Kann das Lotka-Volterra-System aus dem Bereich der biologisch sinnvollen Lösungen entweichen?

(3.3) 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.
(3.3.1) Berechnen Sie den Gradienten dieser Funktion und untersuchen Sie die Funktion auf Minima und Maxima. Wie viele Extremwerte finden Sie? Wo liegen diese?
(3.3.2) 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.

(3.3.3) 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.
(3.3.4) 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?

(3.4) Führen Sie schließlich noch eine lineare Analyse der gekoppelten Differentialgleichungen in der Nähe der stationären Lösung mit $x\_s > 0, y\_s > 0$ durch.
(3.4.1) 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?

(3.4.2) Welche näherungsweise Form hat $E(x, y)$ für kleine Störungen?