

# Dynamische Systeme in der Biologie

## 11. Übungsblatt (zu bearbeiten bis **Mittwoch**, 27.6.2018)

### (1) Partielle Ableitungen von Summen-Ausdrücken

Im Zusammenhang mit dem Modell von J.J. Hopfield (1984) sind wir auf partielle Ableitungen von Summenausdrücken gestoßen. Um dies nochmals zu üben, berechnen Sie die folgenden Ableitungen:

$$(a) \frac{\partial}{\partial x} (x + y + z) \quad (b) \frac{\partial}{\partial y} (x^2 + y^2 + z^2) \quad (c) \frac{\partial}{\partial x_2} (x_1 + x_2 + x_3) \quad (d) \frac{\partial}{\partial x_k} (x_1 + x_2 + x_3)$$

$$(e) \frac{\partial}{\partial x_k} \sum_{i=1}^N x_i \quad (f) \frac{\partial}{\partial x_2} (x_1 + x_2 + x_3) \cdot (x_1 + x_2 + x_3) \quad (g) \frac{\partial}{\partial x_k} \sum_{i=1}^N x_i \sum_{j=1}^N x_j$$

Überlegen Sie bei (d), wie sich das Ergebnis ändert, wenn  $k \notin \{1,2,3\}$ , oder in (e):  $k > N$ . Teilaufgabe (f) lösen Sie auf zwei Arten: (i) indem Sie das Produkt der beiden Klammern ausmultiplizieren und anschließend ableiten, und (ii) indem Sie die Produktregel für Ableitungen anwenden. In gleicher Weise können Sie auch Aufgabe (g) angehen.

### (2) Lyapunov-Funktion des Hopfield Modells

Die dynamischen Gleichungen des Hopfield-Modells (1984) lauten:

$$C_i \frac{du_i(t)}{dt} = -\frac{1}{R_i} u_i(t) + \sum_{j=1}^N T_{ij} V_j(t) + I_i \quad (1)$$

Die physikalische Interpretation dieser Größen wird in Aufgabe (3) beschrieben, im Moment ist nur wichtig, dass alle  $C_i$  und  $R_i$  positiv sind, die  $T_{ij}$  die Symmetrie  $T_{ij} = T_{ji}$  erfüllen und  $T_{ii} = 0$  gilt. Die Variable  $V_j(t)$  steht für die Ausgangsaktivität von Neuron  $j$  und ist über  $V_j(t) = g_j(u_j(t))$  mit dem Membranpotential  $u_j(t)$  verbunden. Die Funktionen  $g_j$  seien streng monoton wachsend.

Zeigen Sie, dass die "Energie" oder (mathematisch gesprochen) "Lyapunov"-Funktion

$$E(V_1, V_2, \dots, V_N) = -\frac{1}{2} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^N T_{ij} V_i V_j + \sum_{i=1}^N \frac{1}{R_i} \int_0^{V_i} g_i^{-1}(V) dV - \sum_{i=1}^N I_i V_i$$

für  $\lim_{x \rightarrow -\infty} g(x) = 0$  und  $\lim_{x \rightarrow +\infty} g(x) = 1$  nach unten beschränkt ist und entlang der Lösungen von (1) monoton abnimmt. Was bedeutet dies für die Langzeit-Entwicklung des Systems?

### (3) Einzelnes Neuron mit Feedback

Ein einzelnes, mit sich selbst rückgekoppeltes Neuron kann durch die Differentialgleichung

$$C \frac{du(t)}{dt} = -\frac{1}{R} u(t) + T V(t) + I$$

beschrieben werden, wobei  $C$  die Kapazität,  $R$  den Eingangswiderstand,  $T$  die Stärke der Rückkopplung, und  $I$  einen konstanten externen Stimulus bezeichnen. Weiterhin sei die Funktion  $g$  differenzierbar; der größte Wert ihrer Ableitung sei  $A$ .

Überlegen Sie, unter welchen Bedingungen (vor allem an  $A$ ,  $I$ ,  $R$  und  $T$ ) diese Differentialgleichung mehr als eine stationäre Lösung haben kann. Welchen Einfluss hat der Wert von  $C$ ? Warum?