Mathematische Biologie
FSU Jena - WS 2009/2010
Übungsserie 07 - Lösungen

Stilianos Louca

14. Januar 2010

Aufgabe 07

Betrachtet sei das sogenannte Michaelis-Menten-Modell

$$\dot{\mathbf{x}} = \mathbf{f}(\mathbf{x}) \quad , \quad \mathbf{x} = (C, N) \quad , \quad \mathbf{f}(\mathbf{x}) = \begin{pmatrix} f(C) - b(C) \cdot N \\ \\ u \cdot b(C) \cdot N - \mu \cdot N \end{pmatrix}$$

$$f(C) := D \cdot (C_a - C) \quad , \quad b(C) := b_m \cdot \frac{C}{C + M}$$

für die Zustandsvariablen $C, N \geq 0$.

(a) Bzgl. $\dot{C}$ ist zu erkennen:

- Der Term $f(C)$ entspricht der normalen Diffusion des Nährstoffes in die Kultur, im Falle einer verschwindenden Aufnahmerate, sprich $b_m \to 0$. In dem Falle wäre C_a genau die (stabile) Gleichgewichtskonzentration. Entsprechend beschreibt D die *Durchlässigkeit* der Membran und besitzt die Einheit $[D] = \text{Zeit}^{-1}$.
- Anderseits entspricht der Term $b(C)$ genau der Pro-Mikroorganismusbiomasse Konzentrationsreduktion aufgrund der Aufnahme durch die Mikroorganismen und besitzt Dimension $[b(C)] = [b_m] = [C] \cdot [N]^{-1} \cdot \text{Zeit}^{-1}$. Der Aufnahmeparameter M entspricht der Nährstoffkonzentration, bei der die Pro-Biomasse-Konzetrationsreduktion die Hälfte des Maximalwerte erreicht hat.

Zu bemerken sei, dass die Nährstoffkonzentration unter keinen Umständen auf Dauer einen Wert höher als C_a erreichen kann.

Bzgl. $\dot{N}$ ist zu erkennen:

- Der Term $u \cdot b(C)$ entspricht der durch die Nährstoffaufnahme erfolgte Pro-Kopf Reproduktionsrate, erreicht für $C \to \infty$ den Maximalwert $u \cdot b_m$ und besitzt die Dimension $[u \cdot b(C)] = \text{Zeit}^{-1}$. Dementsprechend besitzt der Umsatzfaktor u die Dimension $[u] = [N] \cdot [C]^{-1}$.
- Die konstante Pro-Kopf Sterberate μ besitzt die Dimension $[\mu] = \text{Zeit}^{-1}$.

(b) Die Hauptisoklinen $\left\{\dot{C} = 0\right\}$ und $\left\{\dot{N} = 0\right\}$ ergeben sich direkt gemäß

$$\left\{\dot{C} = 0\right\} = \{f(C) = b(C) \cdot N\} = \left\{N = \frac{D}{b_m} \cdot \frac{(C + M)(C_a - C)}{C}\right\}$$

$$\left\{\dot{N} = 0\right\} = \{N = 0\} \cup \{u \cdot b(C) = \mu\} = \{N = 0\} \cup \underbrace{\{C \cdot (u \cdot b_m - \mu) = \mu M\}}_{\substack{\emptyset \text{ falls} \\ u \cdot b_m \leq \mu}}$$

Abbildung (0.1) zeigt die Verlaufe des Vektorfeldes und Hauptisoklinen für typische Modellparameter.

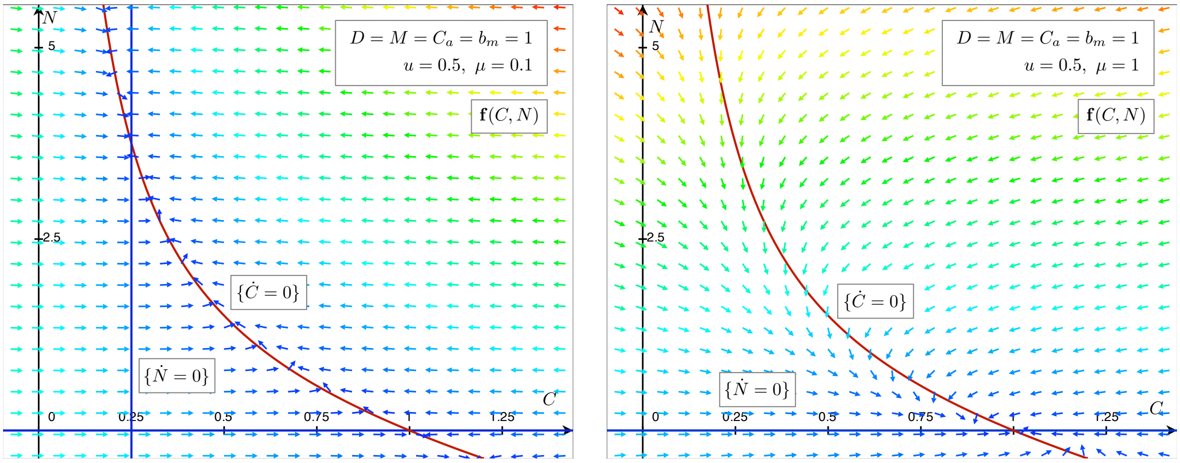

Abbildung 0.1: Vektorfeld und Isoklinen im Michaelis-Menten-Modell für verschiedene Modellparameter.

Die Existenz des senkrechten Zweigs der Isoklinen $\{\dot{N} = 0\}$ ist äquivalent zur Bedingung

$$u \cdot b_m > \mu \tag{0.1}$$

sprich einer Pro-Kopf-Sterberate μ geringer als die maximal erreichbare nährstoffbedingte Pro-Kopf-Reproduktionsrate $u \cdot b_m$. In dem Fall schneiden sich die beiden Isoklinen

- An zwei Punkten, falls der Zweig $\{u \cdot b(C) = \mu\}$ zwischen 0 und μ liegt. Dies ist äquivalent[1] zu $\mu < u \cdot b(C_a)$, wobei das System bei jeglichem Anfangswert $\mathbf{x}_0 \notin \{N = 0\}$ gegen den inneren Fixpunkt streben wird.
  Für $N_0 = 0$ strebt lediglich die Nährstoffkonzentration gegen den Gleichgewichtswert C_a.
- An einem Punkt, falls $u \cdot b(C_a) \leq \mu$. In dem Fall kann die Populationsmortalität nicht *dauerhaft kompensiert* werden, da C auf Dauer nicht über C_a liegen kann. Das System strebt also stets gegen $(C_a, 0)$.

Andernfalls ist die Sterberate $u \cdot b_m \leq \mu$ einfach zu hoch um durch noch so hoher Nährstoffkonzentration kompensiert zu werden, so dass das ganze System gegen den einzigen Fixpunkt $(C_a, 0)$ tendiert (Aussterben der Population unabhängig vom Startwert)!

(c) Die Fixpunkte ergeben sich als Schnittpunkte der Hauptisoklinen gemäß

$$\mathbf{x}_1^0 = (C_1^0, N_1^0) = (C_a, 0)$$

$$\mathbf{x}_2^0 = (C_2^0, N_2^0) = \left(\frac{\mu M}{u b_m - \mu}, \frac{f(C_2^0)}{b(C_2^0)} \right) \qquad \text{falls} \qquad u \cdot b(C_a) > \mu$$

Die Jacobi-Matrix

$$\frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{x}}(C, N) = \begin{pmatrix} -D - b'(C) \cdot N & -b(C) \\ u \cdot b'(C) \cdot N & u \cdot b(C) - \mu \end{pmatrix}$$

nimmt an den Fixpunkt(en) jeweils die Werte

$$\left. \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{x}} \right|_{\mathbf{x}_1^0} = \begin{pmatrix} -D & -b(C_a) \\ 0 & u \cdot b(C_a) - \mu \end{pmatrix}$$

$$\left. \frac{\partial \mathbf{f}}{\partial \mathbf{x}} \right|_{\mathbf{x}_2^0} = \begin{pmatrix} -D - b'(C_2^0) \cdot N_2^0 & -\frac{\mu}{u} \\ u \cdot b'(C_2^0) \cdot N_2^0 & 0 \end{pmatrix}$$

[1] Beachte dass $b(C)$ streng monoton wachsend in C ist.

mit jeweils den Eigenwerten

$$\lambda_1^1 = -D,\ \lambda_2^1 = u \cdot b(C_a) - \mu$$

bei $\mathbf{x}_1^0$ und

$$\lambda_{1/2}^2 = \frac{-\beta}{2} \pm \sqrt{\frac{\beta^2}{4} - \gamma} \quad , \quad \beta := \underbrace{D + b'(C_2^0) \cdot N_2^0}_{>0},\ \gamma := \underbrace{\mu \cdot b'(C_2^0) \cdot N_2^0}_{>0}$$

bei $\mathbf{x}_2^0$. Zu erkennen ist, dass $\mathbf{x}_1^0$

- ein stabiler Knoten ist, falls $u \cdot b(C_a) < \mu$, da $\lambda_{1/2}^1 < 0$. Dies tritt nach (b) nur auf wenn $\mathbf{x}_1^0$ der einzige Fixpunkt ist.
- ein Sattelpunkt ist, falls $u \cdot b(C_a) > \mu$, da $\lambda_1^1 < 0,\ \lambda_2^1 > 0$. Dies tritt nach (b) nur auf wenn es beide Fixpunkte $\mathbf{x}_1^0,\ \mathbf{x}_2^0$ gibt!

Ferner ist $\mathbf{x}_2^0$ (falls existent) nach Hurwitz stets stabil und speziell

- ein stabiler Strudel, falls $\gamma > \beta^2/4$ bzw.

$$\mu > \frac{\left(D + b'(C_2^0) \cdot N_2^0\right)^2}{4b'(C_2^0) \cdot N_2^0} = D \cdot \underbrace{\frac{\left(b(C_2^0) + b'(C_2^0) \cdot (C_a - C_2^0)\right)^2}{4b'(C_2^0) \cdot b(C_2^0) \cdot (C_a - C_2^0)}}_{\text{unabhängig von } D} \tag{0.2}$$

  Aus (0.2) wird ersichtlich, dass tatsächlich (für genügend kleines D) dieser Fall eintreffen kann.
- ein stabiler Knoten, falls $\gamma \leq \beta^2/4$ bzw. $\mu \leq \frac{\left(D+b'(C_2^0)\cdot N_2^0\right)^2}{4b'(C_2^0)\cdot N_2^0}$. Aus (0.2) ist ebenso klar, dass (für genügend großes D) dieser Fall eintreffen kann.

(d) Nach (c) existiert der (stets stabile) Fixpunkt $\mathbf{x}_2^0$ genau dann wenn $u \cdot b(C_a) > \mu$. Ferner ist der Fixpunkt $\mathbf{x}_1^0$ stabil falls $u \cdot b(C_a) < \mu$, instabil (Sattelpunkt) falls $u \cdot b(C_a) > \mu$. Im ersteren Fall ist die Sterberate im Vergleich zum Umsatzfaktor u zu groß, so dass die Population stets gegen 0 kollabiert. Im zweiten Fall, führt jeder Anfangswert $N^0 \neq 0$ (gegebenfalls asymptotisch) auf das Gleichgewicht (C_2^0, N_2^0), in dem Nährstoffzufuhrrate gerade die Nährstoffausbeute kompensiert, und Nährstoffumsatz gerade die Mortalität kompensiert wird.

Abbildung (0.2) illustriert die Werte der beiden Fixpunkte für verschiedene Sterberaten μ.

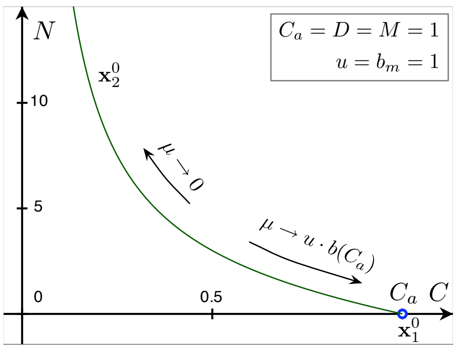

Abbildung 0.2: Verlauf der beiden Fixpunkte $\mathbf{x}_1^0,\ \mathbf{x}_2^0$ in der (C, N)-Ebene parametrisiert durch μ.

Abbildung (0.3) zeigt die Fixpunktwerte C^0, N^0 in Abhängigkeit von der Sterberate μ.

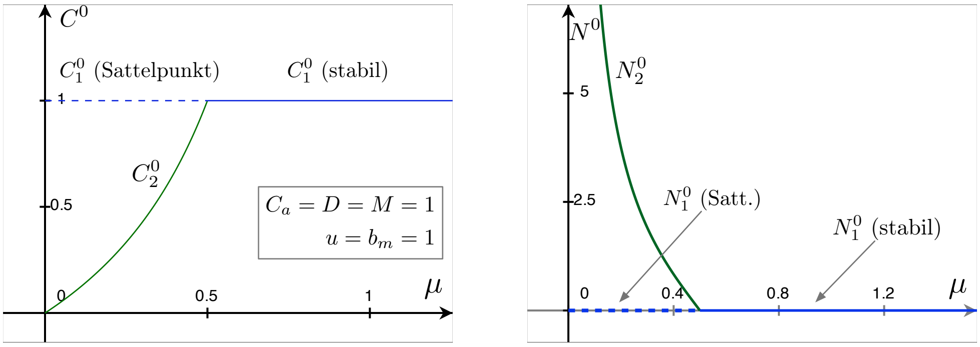

Abbildung 0.3: Verlauf der Fixpunktwerte C^0 und N^0 in Abhängigkeit von der Sterberate μ.

Schließlich zeigt Abbildung (0.4) den typischen Trajektorienverlauf in der Nähe der beiden Fixpunkte.

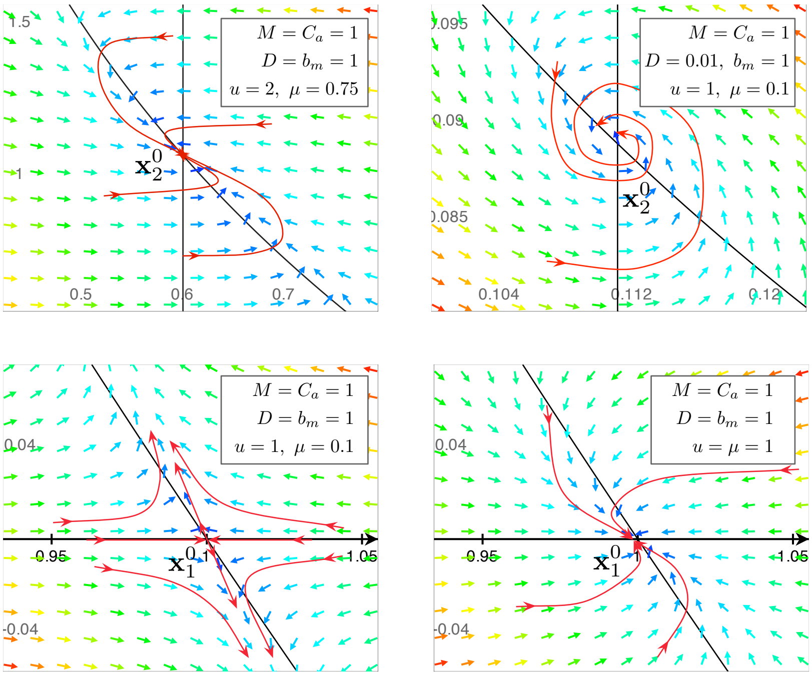

Abbildung 0.4: Typischer Trajektorienverlauf in der Nähe der beiden Fixpunkte $\mathbf{x}_1^0$, $\mathbf{x}_2^0$ für verschiedene Modellparameter. Oben links: stabiler Knoten, oben rechts: stabiler Strudel, unten links: Sattelpunkt, unten Rechts: stabiler Knoten.