

SUSANNE DITLEVSEN

Statistiske metoder i hverdagsliv og neurovidenskab

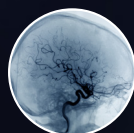
MATEMATISK FORSKNING

10

DANSKE MATEMATIKERE

10

MATEMATISKE FORTÆLLINGER



Film og tilhørende projektmateriale er produceret af lærebogssystemet

HVAD ER MATEMATIK?

Matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller

Projektmaterialer

Bjørn Grøn (red.)

© 2015 Konceptet: Matematisk forskning - 10 Danske matematikere - 10 Matematiske fortællinger er udviklet af lærebogssystemet *Hvad er matematik?*
Bjørn Grøn, Bjørn Felsager, Bodil Bruun & Olav Lyndrup

© 2015 Filmene og de tilhørende projektmaterialer er produceret af lærebogssystemet *Hvad er matematik?*

Forsideillustrationer: Ulla Korgaard, Designeriet

Filmene og de tilhørende projektmaterialer kan frit downloades og anvendes til selvstudium og i undervisningen. Hverken film eller projektmaterialer må gøres til genstand for kommerciel udnyttelse.

Projektmateriale 2 i tilknytning til Susanne Ditlevsens film: *Statistiske metoder i hverdagsliv og i neurovidenskab*

Matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller

faglig redaktion: Bjørn Grøn

Vi har forsøgt at finde eventuelle rettighedsindehavere, som kan tilkomme honorar i henhold til loven om ophavsret. Skulle der mod forventning være rettighedsindehavere, som måtte have krav på vederlag, vil dette blive håndteret, som om der var indgået en aftale.

Film og tilhørende materialer er produceret med støtte fra bla. Undervisningsministeriets udlodningsmidler, IKV, SDU og Cryptomathic

Projektmateriale 2 i tilknytning til Susanne Ditlevsens video: Matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller

Indhold

0. Introduktion.....	2
FitzHugh-Nagumo modellen – matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller.	3
1. Teori	3
1.1 Lineære systemer og linearisering af ikke-lineære systemer	3
1.2 Faserummet.....	5
1.3 Karakteristik af ligevægtspunkter	6
2. Koblede systemer, der beskriver svingninger	8
2.1 Den harmoniske oscillator (et lod der svinger i en fjeder)	8
2.2 Van der Pol oscillatoren.....	9
2.3 Biased Van der Pol oscillator	11
3. FitzHugh-Nagumo modellen.....	13
3.1 Undersøgelse af nullclines for FitzHugh-Nagumo-modellen.....	14
3.2 Linearisering af FitzHugh-Nagumo-modellen og karakterisering af ligevægtspunkter.....	16
3.3 Ekstremumsundersøgelse af kubisk nullcline.....	18
3.4 Visualisering af Nullclines i 3D	18
4. Litteratur, nyttige links og dokumenter	21
5. Supplerende materialer	22
Appendiks 1: Numerisk løsning af FitzHugh-Nagumo - modellen	22
Appendiks 2: Løsninger til øvelse 3.2 og 3.3	23
Appendiks 3: Karakterisering af ligevægtspunkter – et opgaveforløb.....	24
Appendiks 4: Lineære differentialligningssystemer og lineære anden ordens differentialligninger	25
Appendiks 5. Stabile grænsecykler for biased Van der Pol oscillator	29
Løsninger til appendiks 3.....	31

0. Introduktion

De følgende projektmaterialer knytter sig til anden del af Susanne Ditlevsens film, hvor hun fortæller om sin forskning, specielt om forsøgene på at modellere neuroners kommunikation. Udgangspunktet for modelleringen er den såkaldte FitzHugh-Nagumo model, som vi i filmen ser udbygget med stokastiske led, der modellerer støj. Denne forskning er naturligvis uden for rækkevidde i gymnasiet, men dygtige og interesserede elever kan godt arbejde med de indledende dele af denne matematiske modellering.

Materialet bygger på en artikel, der oprindeligt er bragt i LMFK bladet, samt nogle noter, der er stillet til rådighed af Torsten Tranum Rømer, Frederiksberg Gymnasium.

Materialet er redigeret, så det umiddelbart kan anvendes til et undervisningsforløb. Det er særligt velegnet til et forløb, hvor fagene matematik og idræt eller matematik og biologi / bioteknologi samarbejder, og det illustrerer i høj grad styrken i et sådant fagligt samarbejde. Fagene matematik og idræt / biologi supplerer hinanden godt inden for en lang række emner. Et af disse emner er beskrivelsen af de signaler, der aktiverer bl.a. menneskekroppens skeletmuskler – de såkaldte aktionspotentialer. Matematisk omhandler beskrivelsen af disse signaler koblede differentiaalligninger. Der findes mange modeller på området, hvoraf de fleste er for komplicerede til gymnasiebrug. En model, der dog er tilgængelig er den såkaldte FitzHugh Nagumo model, som består af to koblede differentiaalligninger, og som i kombination med idrætsfaget kan give en god indsigt i mekanismerne bag eksplosiv muskelkraft.

Hvis det ikke er muligt at etablere et sådant fagligt samarbejde, så kan materialet naturligvis også anvendes til et rent matematisk forløb på A-niveau. I den forbindelse er der lagt en del supplerende stof ind, som kan have særlig interesse for et rent matematisk forløb. Det drejer sig fx om fordybelse i sammenhængen mellem anden ordens differentiaalligninger og systemer af koblede differentiaalligninger, samt om fordybelse i karakteren af ligevægtpunkter for differentiaalligningssystemer. For særligt interesserede er emnet ligevægtpunkter udbygget med det vigtige begreb grænsecykler, hvortil der er lagt et materiale ind i et appendiks. Der er ligeledes lagt en lille note om numerisk løsning af differentiaalligninger i et appendiks.

Materialet er endelig velegnet som grundlag for en SRP.

FitzHugh-Nagumo modellen – matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller.

1. Teori

Inden vi går i gang med at analysere FitzHugh-Nagumo modellen skitseres den nødvendige matematiske teori. Der er mange måder at analysere to koblede differentialligninger og analysen kan blive vilkårligt svær. Mange koblede differentialligninger kan ikke løses analytisk, hvilket også er tilfældet med FitzHugh-Nagumo modellen. I dette materiale præsenteres en analyse, der dels bygger på basisviden inden for differentialregning hos gymnasieelever med matematik A og dels muligheder med CAS software, hvor der her er brugt TI Nspire. Det grafiske arbejde er lavet vha. en Nspire skabelon (se link til sidst i artiklen) som løser to koblede differentialligninger. Alternativt kan analysen foretages via menuen *grafindtastninger-differentialligninger*, som har de samme funktionaliteter og god brugerflade og hvor man tilmed kan koble flere end to differentialligninger.

1.1 Lineære systemer og linearisering af ikke-lineære systemer

Vi ser først på det såkaldte *lineære system* af koblede differentialligninger. Dette er et system på formen

$$\dot{x} = ax + by \quad (1a)$$

$$\dot{y} = cx + dy \quad (1b)$$

hvor \dot{v} betegner den tidsafledte til en variabel v , altså det man også betegner v' eller $\frac{d}{dt}(v)$.

Definition: Ligevægtspunkt.

Et *ligevægtspunkt* er en x - og en y -værdi, hvor systemet er stationært. For ligningssystemet (1) bestemmes det som løsningen til ligningerne $\dot{x} = 0$ og $\dot{y} = 0$, idet disse to ligninger netop fastslår, at hverken variabelen x eller y ændrer sig over tid. Ligevægtspunktet betegnes (x^*, y^*) .

Systemet (1) skrives på *matrixform* som

$$\dot{\mathbf{v}} = A\mathbf{v}$$

hvor $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ og $\mathbf{v} = \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$. Her er vektorer skrevet med fed skrift.

Ved at sammenligne matrixligningen med de to ligninger (1a) og (1b) kan man se, hvordan man ganger en vektor på en matrix. (I *Hvad er matematik?* A, projekt 5.10 findes en introduktion til matrixregning)

Den generelle form for et system af to koblede differentialligninger skrives

$$\dot{x} = f(x, y) \quad (2a)$$

$$\dot{y} = g(x, y) \quad (2b)$$

Hvis (2) ikke har formen (1), kan man udføre en såkaldt *linearisering*. Denne metode går ud på, at man beregner den lineære tilnærmelse til systemet omkring et ligevægtspunkt. Dette sker ved principielt samme metode, som vi kender fra bestemmelse af tangenter til differentiable kurver – når det er i to dimensioner er der tale om tangentplaner til differentiable flader. (I matematisk litteratur beskrives linearisering ofte som en *Taylorudvikling* af første orden).

Det lineariserede system udtrykkes med variabelnavnene u og v for ikke at bruge samme variabelnavne som anvendes i det system, der tilnærmes. Det har følgende form:

$$\begin{pmatrix} \dot{u} \\ \dot{v} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix} + \text{højereordens led} \quad (3)$$

Matricen kaldes *Jacobimatricen* for systemet. Højere ordens leddene er så små, at vi ser bort fra dem (for en nærmere argumentation for denne påstand, se fx [1] afsnit 6.3, s. 150-151).

Symbolerne $\frac{\partial}{\partial x}$ og $\frac{\partial}{\partial y}$ betegner de såkaldte partielle afledede, som er aktuel når man har funktioner af to eller flere variable. Differentierer man partielt efter x ($\frac{\partial}{\partial x}$) opfattes alle andre størrelser som konstanter – også y . Differentierer man partielt efter y ($\frac{\partial}{\partial y}$) opfattes alle andre størrelser som konstanter – også x . Lad os illustrere med et simpelt eksempel hvordan partiel differentiering virker.

Eksempel 1.1. Partielle afledede

Lad $f(x, y) = 5xy + 7x + y^3 - 3x^3 + x^2 \cdot \sin(y)$. Bestem $\frac{\partial f}{\partial x}$ og $\frac{\partial f}{\partial y}$.

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 5y + 7 - 9x^2 + 2x \cdot \sin(y)$$

Her har vi differentieret efter de normale regler for differentiering med en variabel og har blot opfattet y som en konstant i denne proces.

$$\frac{\partial f}{\partial y} = 5x + 3y^2 + x^2 \cdot \cos(y)$$

Her har vi differentieret efter de normale regler for differentiering med en variabel og har blot opfattet x som en konstant i denne proces.

Øvelse 1.1

Lad $g(x, y) = 3x^2y + x^2 - 3y^3 + y^2 \cdot x - 3y$. Bestem $\frac{\partial g}{\partial x}$ og $\frac{\partial g}{\partial y}$.

Når man opstiller en ligningen for en tangent i et bestemt punkt, udregnes først værdien af den afledede funktion i den pågældende x -værdi. Således også når vi lineariserer et system af koblede differentiaalligninger i et givet ligevægtpunkt (x^*, y^*) : Vi evaluerer Jacobimatricen i (x^*, y^*) , hvilket skrives:

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial x} & \frac{\partial f}{\partial y} \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}_{(x^*, y^*)} \quad (4)$$

Dette angiver, at vi indsætter værdien af x^* og y^* i de funktionsudtryk vi har på hver af matricens fire pladser.

Eksempel 1.2. Evaluering af en Jacobimatrice

Vi ser på systemet

$$\begin{aligned} \dot{x} &= 5xy + 7x + y^3 - 3x^3 + x^2 \cdot \sin(y) \\ \dot{y} &= 3x^2y + x^2 - 3y^3 + y^2 \cdot x - 3y \end{aligned}$$

Altså er $f(x, y)$ og $g(x, y)$ som i eksempel 1.1 og opgave 1.1.

Det ses ved indsættelse at $(x^*, y^*) = (0, 0)$ er et ligevægtspunkt for dette system idet dette vil give $\dot{x} = 0$ og $\dot{y} = 0$.

Vi vil nu linearisere dette system ved at bestemme matricen (4) for systemet.

Fra eksempel 1.1 ved vi:

$$\frac{\partial f}{\partial x} = 5y + 7 - 9x^2 + 2x \cdot \sin(y)$$

Indsætter vi $x = 0$ og $y = 0$ fås

$$\frac{\partial f}{\partial x}(0, 0) = 5 \cdot 0 + 7 - 9 \cdot 0^2 + 2 \cdot 0 \cdot \sin(0) = 7$$

På tilsvarende måde fås $\frac{\partial f}{\partial y}(0, 0) = 0$

Jacobimatricen evalueret i $(x^*, y^*) = (0, 0)$ giver indtil videre $A = \begin{pmatrix} 7 & 0 \\ \frac{\partial g}{\partial x} & \frac{\partial g}{\partial y} \end{pmatrix}$

Øvelse 1.2

- Bestem den nederste række i matricen hvor vi netop har bestemt øverste række og opskriv den samlede matrice ved at tilføje resultaterne fra eksempel 1.2.
- Opskriv det lineariserede system

Vi kan nu, uanset om systemet er lineært eller ikke-lineært, bruge matricen A til at karakterisere et ligevægtspunkt.

1.2 Faserummet

Vi beviser i gymnasiet, hvordan man bestemmer den fuldstændige løsning til differentialligninger på formen $y' = b - ay$, $y' = y(b - ay)$, og enkelte andre. I et supplerende forløb har man måske arbejdet med løsning ved hjælp af separationsmetoden, eller med løsning af lineære anden ordens differentialligninger. Men desværre er situationen normalt den, at vi ikke kan løse differentialligninger *analytisk*, dvs vi kan ikke opskrive et udtryk for en løsning, der er bygget op af de traditionelle funktionsudtryk.

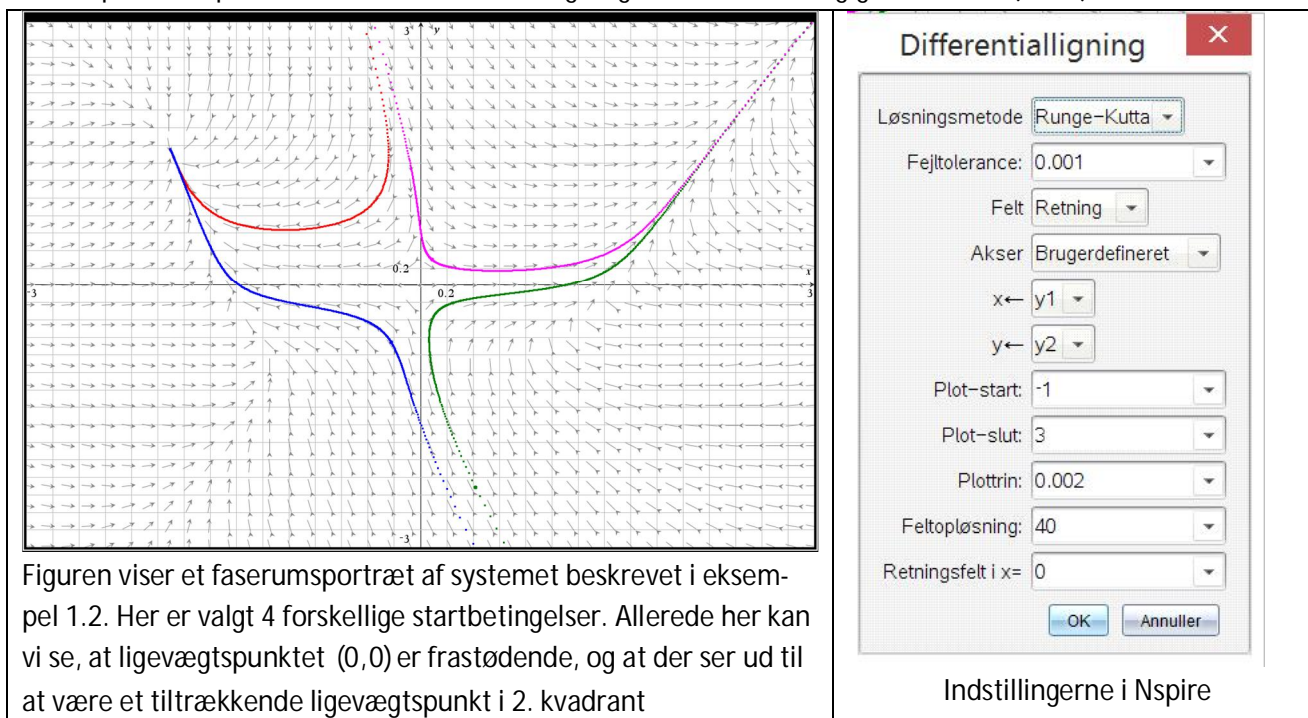
Men det betyder ikke, at differentialligninger normalt ikke kan løses – tværtimod kan man bevise, at der findes entydigt bestemte løsninger til de fleste "pæne" differentialligninger med en given begyndelsesbetingungelse. De findes, men vi kan bare ikke finde dem!

Variabelsammenhænge har imidlertid flere repræsentationsformer, og selv om vi ikke kan opskrive funktionsudtryk, kan vi meget ofte fremstille grafiske billeder af løsningerne. De grafiske billeder fremkommer af et tabelmateriale, der igen er beregnet ved hjælp af snedige numeriske metoder, som er et studium værd i sig selv. De er kort præsenteret i appendiks 1, og de er implementeret i alle værktøjsprogrammer, der som Nspire og Maple kan tegne *linjeelementer*, og løsningskurver ud fra givne startbetingelser. (Du kan finde en introduktion til anvendelsen af *linjeelementer* i analysen af differentialligninger i *Hvad er matematik? A*, s. 163-171).

En særlig effektiv metode til at analysere differentialligningerne og visualisere løsningskurverne finder vi i det såkaldte faserum (engelsk: phase space). Det er i dette rum, at de ovenfor omtalte livægtspunkter findes som geometriske punkter. Hvis vi tager udgangspunkt i det lineære system (1) er løsningen til systemet

$x(t)$ og $y(t)$, og selvom disse ikke kan opskrives med et analytisk udtryk, så har de en grafisk repræsentation i hhv. et (t, x) -koordinatsystem og et (t, y) -koordinatsystem. Men da det er et koblet system er det ofte endnu mere interessant at se, hvordan samspillet mellem de to er. Faserummet er et (x, y) -koordinatsystem og kurver i dette rum er altså IKKE løsningskurver til differentialligningssystemet, men blot en måde at visualisere systemet – en måde der viser sig at være meget interessant.

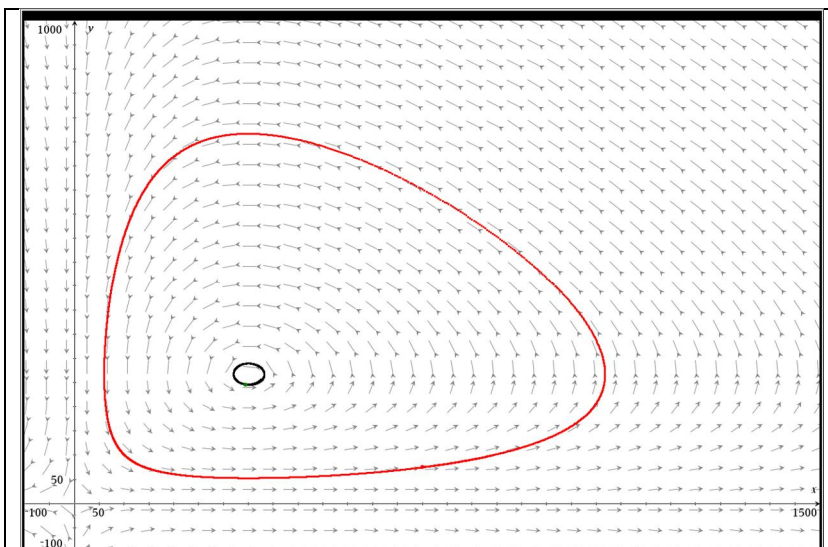
En kurve i faserummet kalder vi en banekurve (engelsk: *Orbit*). Man kan i litteraturen også møde ordet *trajektorie* for banekurver (engelsk: *Trajectorie*). Et billede af faserummet med vektorpile der angiver banekurvernes opførsel kaldes et faserumsportræt. Man bruger faserumsportrættet til at forestille sig, hvordan et fasepunkt, et punkt i faserummet, vil bevæge sig, når den uafhængige variabel t (tiden) løber.



1.3 Karakteristik af ligevægtspunkter

En grundig analyse af et differentialligningssystem vil altid behandle følgende tre spørgsmål:

- findes der ligevægtspunkter, der er løsning til systemet?
- er en given løsning (et punkt eller et funktionspar) en *stabil* løsning, hvilket betyder: hvis en anden løsning ligger tæt på den givne, vil den så forblive tæt på, eller vil den med tiden divergere væk?
- hvad sker der med en given løsning, når tiden går mod uendelig? Vil den nærme sig ligevægtspunkter eller vil den nærme sig en løsning der opfører sig periodisk?



Et klassisk eksempel på et koblet system er de såkaldte rovdyr-byttedyr systemer, hvor $(0,0)$ er frastødende, hvor der er en række periodiske løsningskurver, og hvor der i centrum af disse ses et stabilt ligevægtspunkt. Men løsningskurverne konvergerer ikke mod ligevægtspunktet, og de er hver for sig stabile.

Vi vil ikke her give en detaljeret gennemgang af de forskellige typer af ligevægtspunkter. I appendiks 3 er lagt et opgaveforløb, hvorigennem man kan få en god forståelse af de forskellige typer. Alle bøger, der indeholder afsnit om kvalitativ analyse af differentiaalligningssystemer, indeholder materiale om dette, se fx [1] s. 126-137. Her giver vi blot resultatet samt de definitioner dette bygger på:

Definition: Sporet af en matrix.

For en matrix $M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ er *sporet* af M , $Tr(M)$ eller blot Tr (fra engelsk Trace) givet ved:

$$Tr(M) = a + d.$$

Definition: Determinant af en matrix.

For en matrix $M = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ er *determinanten* af M , $\Delta(M)$ eller blot Δ givet ved

$$\Delta(M) = (a \cdot d) - (c \cdot b).$$

Sætning 1: Karakteristik af ligevægtpunkter

Lad matricen $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ være matricen for et lineært system af to koblede differentiaalligninger (evt. lineariseringen af et ikke-lineært system af to koblede differentiaalligninger).

Om ligevægtpunktet (x^*, y^*) gælder:

- (x^*, y^*) er stabilt hvis $Tr < 0$ og $\Delta > 0$
- (x^*, y^*) er ustabil hvis $Tr > 0$ og $\Delta > 0$
- (x^*, y^*) er et sadelpunkt (dvs det er tiltrækkende i én retning og frastødende i en anden retning) hvis $\Delta < 0$

Bemærkning: Hvis $Tr^2 - 4\Delta = 0$, $Tr = 0$ og $\Delta = 0$ skal der yderligere analyse til for at udtale sig om ligevægtpunktets opførsel, se nærmere i appendiks 3

På vores vej frem mod studiet af FitzHugh Nagumo systemet, der er en matematisk model for neuroners måde at kommunikere på, vil vi tage udgangspunkt i det mest simple svingningssystem og så udbygge dette skridt for skridt.

2. Koblede systemer, der beskriver svingninger

2.1 Den harmoniske oscillator (et lod der svinger i en fjeder)

Hookes lov siger at kraften F fra en fjeder med fjederkonstant k , der strækkes stykket x fra sin ligevægtsposition er givet ved $F = -k \cdot x$, hvor det negative fortegn indikerer at kraften er modsatrettet udstrækningen fra ligevægt (fjederen modvirker at blive strakt eller sammenpresset).

Hvis vi hænger en klods med massen m i fjederen og for simpelhed skyld antager at der ikke er andre kræfter der virker på klodsens, vil den samlede kraft på klodsens stamme fra fjederen. Newtons 2. lov giver at den samlede kraft $F_{res} = m \cdot a$, hvilket med vores dot-notation for differentiering kan skrives som $F_{res} = m \cdot \ddot{x}$. Sammenholdes oplysningerne fra Hookes lov og Newtons 2. lov gælder det at:

$$\begin{aligned} m\ddot{x} &= -kx && \text{eller alternativt:} \\ m\ddot{x} + kx &= 0. && (5) \end{aligned}$$

Dette er en anden ordens differentiaalligning, og kunne behandles som sådan. Det gøres i *Hvad er matematik? A*, side 372-376. Men den vej vil vi ikke gå her.

Vi ønsker nu at omskrive denne ligning til et differentiaalligningssystem og indfører variabelen $\dot{x} = v$, hvor v er klodsens hastighed i svingningen. Hvis $\dot{x} = v$ må det gælde at $\ddot{x} = \dot{v} = a$ så vi kan skrive systemet som

$$\dot{x} = v \tag{5a}$$

$$\dot{v} = -\frac{k}{m} \cdot x \tag{5b}$$

Vi vil nu bestemme ligevægtpunkterne for systemet og løser $\dot{x} = 0$ og $\dot{v} = 0$ ud fra ligningerne (5).

Fra ligning (5a) fås $v = 0$ og fra ligning (5b) fås $0 = -\frac{k}{m} \cdot x \Leftrightarrow x = 0$. Altså er ligevægtpunktet i faserummet $(x^*, v^*) = (0, 0)$.

Systemet tilknytter en vektor $(\dot{x}, \dot{v}) = (v, -\frac{k}{m}x)$ til ethvert punkt (x, v) i faserummet. Det at der til ethvert punkt i faserummet kan knyttes en vektor, kaldes et vektorfelt. For at visualisere vektorfeltet, ser vi på hvordan et faseplot forløber når vi krydser 1. akse. På 1. akse er $v = 0$ så $(\dot{x}, \dot{v}) = (0, -\frac{k}{m}x)$ og altså har vektorerne en 1. koordinat på 0 og en negativ 2. koordinat, når $x > 0$, og omvendt en positiv 2. koordinat,

når $x < 0$. Derfor peger de henh. lodret nedad på 1. aksens positive del, lodret opad på 1. aksens negative del.

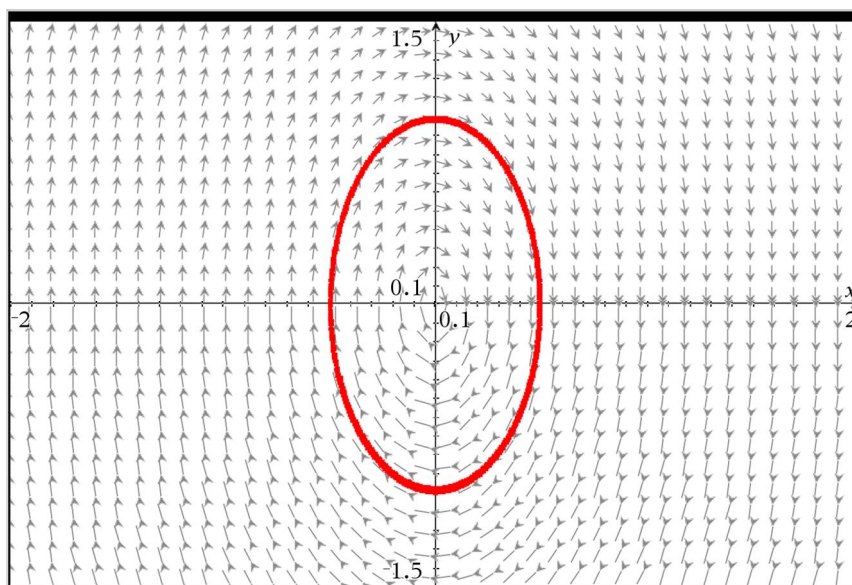
Med et tilsvarende argument kan det ses at når et faseplot krydser 2. akse peger vektorerne vandret mod højre for $v > 0$ og vandret mod venstre for $v < 0$.

Øvelse 2.1

Vis påstanden om vektorernes retning, når et faseplot krydser 2. akse (v -aksen): vandret mod højre for $v > 0$ og vandret mod venstre for $v < 0$. (*Hint*: start med at indse at på 2. akse er $x = 0$ og sæt så dette ind i $(\dot{x}, \dot{v}) = (v, -\frac{k}{m}x)$)

Øvelse 2.2

- Vis at $(x^*, y^*) = (0, 0)$ er et ligevægtpunkt for den harmoniske oscillator og plot faseportrættet.
- Undersøg eksperimentelt om et fasepunkt i dette faserum vil bevæge sig i lukkede baner uanset begyndelsespunktet. *Hint*. Tegn banekurverne med $\dot{x} = -\frac{k}{m}x = -4x$ og nogle forskellige værdier af (x_0, y_0) . Du skal få et faserumsportræt der ser nogenlunde således ud:



2.2 Van der Pol oscillatoren

Den harmoniske oscillator er ikke en egnet model for biologiske systemer og er kun interessant som afsæt for de videre studier. Biologiske systemer er normalt ikke-lineære og har indbygget en dæmpende faktor. Den model, som kom til at danne udgangspunkt for matematisk behandling af neuronernes aktivitet, kom fra en helt anden kant. En hollandsk ingeniør, Van der Pol, der arbejdede i Phillips laboratorier, opdagede i 1920'erne nogle særegne periodiske svingninger i bestemte elektriske kredsløb.

I den videre undersøgelse blev disse periodiske svingninger betegnet Van der Pol oscillationer, og man fandt, at de kunne beskrives ved anden ordens differentialligninger af typen

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} + x = 0 \quad (6)$$

hvor der indgår et dæmpende led $\mu(x^2 - 1)\dot{x}$.

Dette svarer til et ikke-lineært system af koblede differentialligninger:

$$\dot{x} = y \quad (6a)$$

$$\dot{y} = -x + y\mu(1 - x^2) \quad (6b)$$

Her er $\mu \geq 0$ en parameter, der for nemheds skyld ofte kan sættes til 1.

Løsninger til (6) kaldes for Van der Pol oscillatorer. Differentialligningsmodellen har fundet anvendelse i mange forskellige områder, bl.a. indenfor geologi, med beskrivelsen af de tektoniske pladers bevægelse, inden for biologien, hvor FitzHugh anvendte den til at modellere neuron-aktivitet, og naturligvis indenfor elektronik, hvor Nagumo nåede frem til samme udbygning af modellen som FitzHugh – heraf navnet på den nye model, vi undersøger i det næste kapitel

I vores analyse starter vi med at bestemme de såkaldte *nullclines* for systemet ved at løse $\dot{x} = 0$ og $\dot{y} = 0$. Nullclines er kurver i faserummet hvorpå enten $\dot{x} = 0$ eller $\dot{y} = 0$.

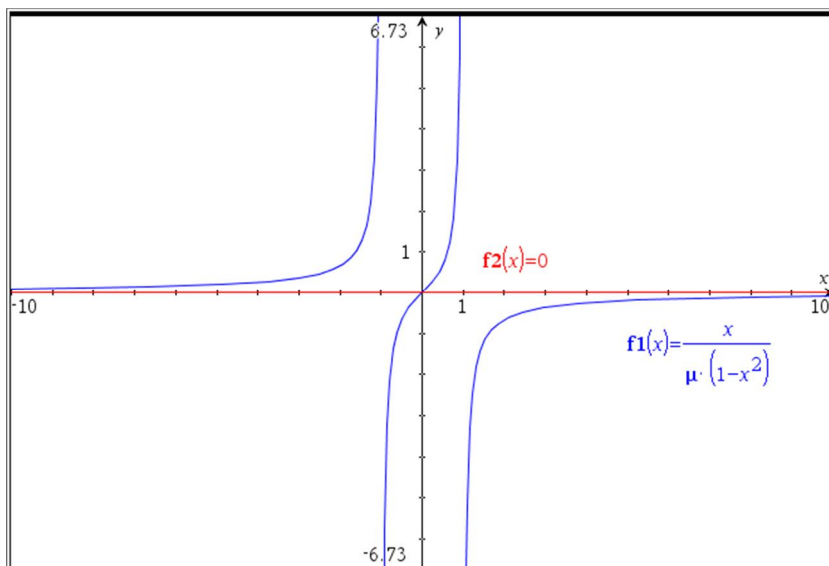
$$\dot{x} = 0 \Rightarrow y = 0$$

$$\dot{y} = 0 \Rightarrow -x + y\mu(1 - x^2) = 0 \Leftrightarrow y = \frac{x}{\mu(1-x^2)}$$

Nullclines for Van der Pol systemet er således de to kurver i faserummet:

$$y=0 \text{ (1. akse)} \quad \text{og} \quad y = \frac{x}{\mu(1-x^2)}$$

Ligevægtpunkter skal opfylde, at både $\dot{x} = 0$ og $\dot{y} = 0$. Så de findes der, hvor nullclines skærer hinanden. Ved at sætte ligningen for de to nullclines lig hinanden fås ligningen $\frac{x}{\mu(1-x^2)} = 0$



Nullclines for Van der Pol oscillatoren. Det ses at nullclines skærer i punktet (0,0).

Øvelse 2.3

- Vis at systemet (6) kan omskrives til (6a og 6b), og omvendt, at systemet (6a og 6b) kan samles til en ligning som (6)
- Beskriv forskellen på den harmoniske oscillator og Van der Pol oscillatoren og forklar hvordan ledet $\mu(x^2 - 1)\dot{x}$ påvirker Van der Pol oscillatorens bevægelse.
- Vis at ligningen $\frac{x}{\mu(1-x^2)} = 0$ viser at Van der Pol oscillatoren kun har et ligevægtpunkt, nemlig $(x^*, y^*) = (0,0)$. *Hint:* se Fig. 5.1 ovenfor.
- Plot faseportrættet samt de numeriske løsninger til $x(t)$ og $y(t)$
- Forklar ud fra dit svar i b) og d) hvordan Van der Pol oscillatoren kan bruges som en meget simpel model for et neuromuskulært aktionspotentiale, altså et elektrokemisk potentiale på tværs af en cellemembran, der ændrer sig som funktion af koncentrationen af Na^+ og K^- ioner og som periodisk udsender elektriske impulser. Diskuter Van der Pol oscillatorens egnethed som model for et neuromuskulært aktionspotentiale.

2.3 Biased Van der Pol oscillator

Vi udvider endnu en gang vores modeller, så oscillationerne bliver mere avancerede. Det sker ved, at Van der Pol oscillatoren har fået tilføjet en konstant kraft, repræsenteret ved et konstantled a , så vi har ligningen

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} + x - a = 0 \quad (7)$$

I teorien for anden ordens differentialligninger betyder dette, at vi nu ser på inhomogene differentialligninger. De lineære inhomogene ligninger er behandlet i *Hvad er matematik?* A side 381-87, hvor betydningen af den påtrykte ydre kraft illustreres af spektakulære brosammenstyrtninger.

I vores tilfælde kan (7) omskrives til følgende system af koblede differentialligninger:

$$\dot{x} = y \quad (7a)$$

$$\dot{y} = -\mu(x^2 - 1)y - x + a \quad (7b)$$

Vi vil nu bestemme ligevægtpunkterne for systemet (7) og bestemme typen. Det skal vise sig at undersøgelserne simplificeres betydeligt, hvis vi foretager en transformation af de variable. Vi starter med at bemærke at

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} = \frac{d}{dt}(\dot{x} + \mu \cdot (\frac{1}{3}x^3 - x)) \quad (8)$$

hvor kædereglen er anvendt i den sammensatte funktion $\frac{1}{3}x^3$.

Øvelse 2.4

Vis at ligning (9) er sand.

Vi indfører nu to nye variable, $F(x)$ og w :

$$F(x) = \frac{1}{3}x^3 - x \quad \text{og} \quad w = \dot{x} + \mu \cdot F(x). \quad (9)$$

Øvelse 2.5

Vis, at $\dot{w} = \ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} = -x + a = -(x - a)$ (10)

Øvelse 2.6

Vis, at (9) og (10) kan omskrives til følgende:

$$\dot{x} = w - \mu \cdot F(x) \quad (11a)$$

$$\dot{w} = -(x - a) \quad (11b)$$

Vi laver nu endnu et variabelskift med

$$y = \frac{1}{\mu}w \Leftrightarrow w = \mu y \quad (12)$$

Dette giver $\dot{y} = \frac{1}{\mu}\dot{w}$. Vores endelige system bliver derfor

$$\dot{x} = \mu(y - F(x)) \quad , \quad \text{eller} \quad \dot{x} = \mu\left(y - \left(\frac{1}{3}x^3 - x\right)\right) \quad (13a)$$

$$\dot{y} = -\frac{1}{\mu}(x - a) \quad (13b)$$

Nullclines for systemet bestemmes:

$$\dot{x} = 0 \Leftrightarrow y = F(x) \Leftrightarrow y = \left(\frac{1}{3}x^3 - x\right)$$

$$\dot{y} = 0 \Leftrightarrow x = a$$

Dette giver ligevægtsspunktet $(x^*, y^*) = (a, F(a))$

Øvelse 2.7 Linearisering og opstilling af Jacobimatricen

Vi lineariserer ved at udregne Jacobimatricen og evaluere denne i det givne punkt, (x^*, y^*)

Vis:

$$a) \quad A = \begin{pmatrix} -\mu(x^2 - 1) & \mu \\ \frac{-1}{\mu} & 0 \end{pmatrix}_{(a, F(a))} = \begin{pmatrix} -\mu(a^2 - 1) & \mu \\ \frac{-1}{\mu} & 0 \end{pmatrix}$$

$$b) \quad \text{Sporet } Tr = -\mu(a^2 - 1)$$

$$c) \quad \text{Determinanten } \Delta = 1.$$

Der kan altså ikke være tale om et sadelpunkt, da determinanten altid er positiv.

Vi ved fra sætning 1 at ligevægtspunktet er stabilt hvis $Tr < 0$ og $\Delta > 0$ og det er ustabil hvis $Tr > 0$ og $\Delta > 0$

Sporet er et andengradspolynomium i a : $Tr(a) = -\mu \cdot (a^2 - 1)$. Grafen vender grenene nedad, så $Tr(a) > 0$, når a ligger mellem de to rødder:

Vi løser derfor $Tr = 0$ og får

$$-\mu(a^2 - 1) = 0 \Leftrightarrow a = \pm 1.$$

Det gælder derfor at:

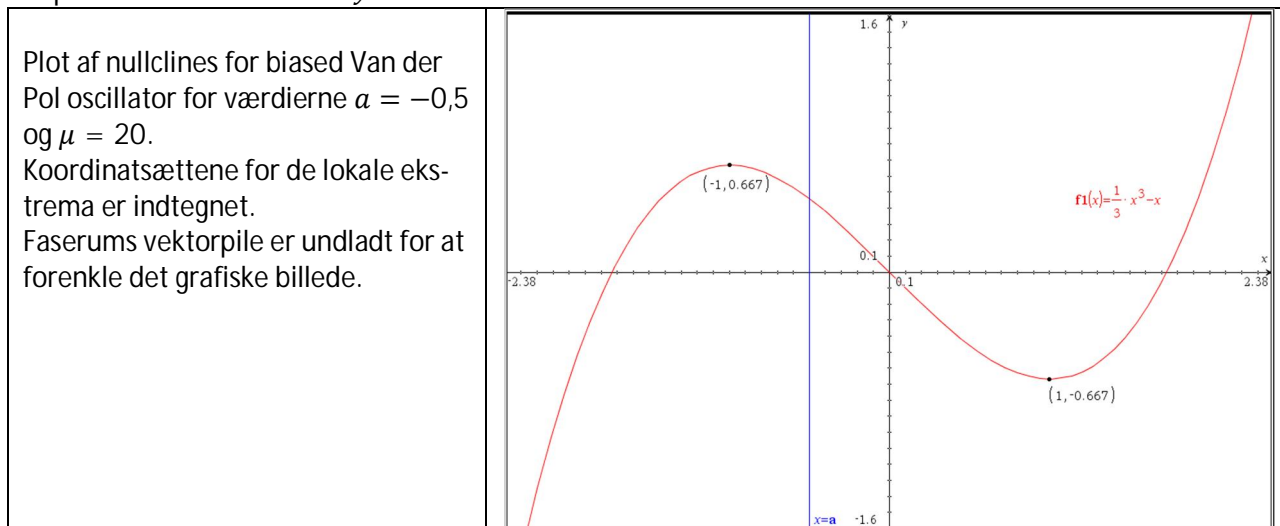
- ligevægtspunktet $(a, F(a))$ er stabilt for $a > 1 \vee a < -1$
- ligevægtspunktet $(a, F(a))$ er ustabil for $-1 < a < 1$
- For tilstrækkeligt høje værdier af sporet vil $Tr^2 - 4\Delta = \mu^2(a^2 - 1)^2 - 4 > 0$ og banekurverne vil skifte karakter fra at spiralere ind mod eller ud fra ligevægtspunktet til at forløbe mere lineært. Se appendiks 3, eller Strogatz [1]

Øvelse 2.8

Argumenter for ovenstående to første punkter i detalje og bestem den værdi for a , hvor ligevægtspunktet skifter type som beskrevet i sidste punkt. Du kan sætte μ til værdien 1.

Eksempel. Nullclines og ekstremumsundersøgelser for biased Van der Pol oscillator

Et plot af de to nullclines i xy -faserummet ser således ud:



- Den kubiske nullcline antager ekstremum i $x = \pm 1$. Dette ses ved simpel ekstremumsundersøgelse, idet $\frac{d}{dx}(\frac{1}{3}x^3 - x) = x^2 - 1 = 0 \Leftrightarrow x = \pm 1$.
- Sammenholdes ovenstående punkt med den tidligere observation om at ligevægtpunktet $(a, F(a))$ er ustabilt for $-1 < a < 1$, ses det altså at der for biased VdP findes et ustabilt ligevægtpunkt hvis og kun hvis den lodrette nullcline skærer den cubiske nullcline på den midterste gren, altså mellem x -værdien -1 og 1.

Begrebet ligevægtpunkt generaliseres naturligt til begrebet *grænsecykel* hvormed menes en bestemt kurve, som øvrige banekurver vil nærme sig, blot de på et tidspunkt befinder sig tilstrækkelig tæt på. Dette kan inddrages i en videre udforskning af biased Van der Pol oscillator, og i appendiks 5 er lagt et materiale herom, hovedsageligt ment som selvstudium.

3. FitzHugh-Nagumo modellen

Et elektrisk signal i en neuron, der aktiverer kroppens nerve- og muskelceller, kaldes et aktionspotentiale. Man taler også populært om, at neuronene "fyrer". FitzHugh-Nagumo-modellen er udviklet til at beskrive et sådant aktionspotentiale. Den består af to koblede differentialligninger:

$$\dot{V} = V - \frac{V^3}{3} - w + I_{ext} \quad (14a)$$

$$\dot{w} = \frac{1}{\tau}(V + a - bw) \quad (14b)$$

Modellens variable og parametre er:

V : Membranpotentialet, som er den elektriske spændingsforskel på tværs af en cellemembran.

w : En "recovery" variabel, der sikrer, at strømmen gennem cellemembranen vender retning når det elektriske potentiale V bliver for stort.

I_{ext} : En ekstern elektrisk stimulans.

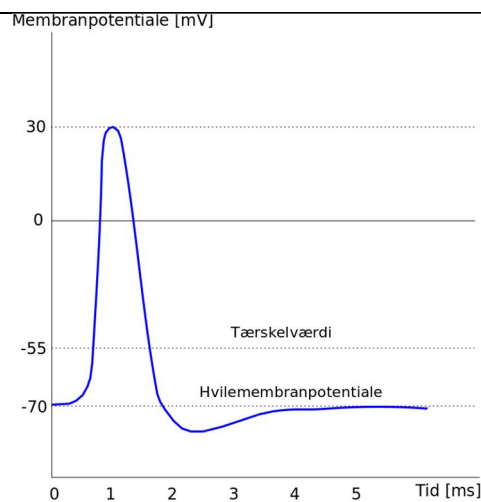
τ : En tidsskala konstant, der styrer, hvor hurtigt w ændrer sig i forhold til V .

a og b : Dimensionsløse modelparametre der beskriver kinetikken af variabelen w .

FitzHugh-Nagumo-modellen er en forenkling af en mere detaljerede model, der kaldes Huxley-Hudgkin modellen, og som består af 4 koblede differentialligninger med 4 variable. Nogle af konstanterne og parametrene i FitzHugh-Nagumo-modellen er kommet til veje ved at nogle af de størrelser i den mere komplekse model, der varierer relativt langsomt over tid, er tilnærmet med konstanter, så vi kun har to variable i spil, og dermed kan visualisere løsningerne i todimensionelle faserum.

En skematisk illustration af et aktionspotentiale kan ses på figuren. Det er grundlæggende karakteristika ved dette aktionspotentiale, som FitzHugh-Nagumo-modellen forsøger at beskrive. En nerve- eller muskel celle har et hvilemembranpotential på -70 mV. Påvirkes denne værdi ved en ekstern elektrisk stimulans (irritant) (I_{ext} i FitzHugh-Nagumo modellen), så tærskelværdien på -55mV passerer, bliver et AP udløst.

Den første del af processen, hvor membranpotential vokser, kaldes *depolarisering*. Her åbner cellen først for natrium kanalerne så Na^+ -ioner strømmer ind i cellen. Processen forstærker sig selv men bevirker samtidig, at K^+ ioner diffunderer hurtigere ud af cellen. I starten vokser membranpotential hurtigt, men efter et kort tid starter en repolarisering, hvorved potential aftager brat bl.a. fordi åbne natriumkanaler inaktiveres. Ofte ender potential under udgangspunktet på -70mV. Dette kaldes *hyperpolarisering*.



Efter et aktionspotentiale er der en såkaldt refraktærperiode, i hvis første del (absolut refraktærperiode) depolarisering slet ikke kan finde sted, og i hvis anden del (relativ refraktærperiode) denne kun kan finde sted ved et højere irritament end normal. Jo kraftigere et irritament er, jo tidligere i den relative refraktærperiode kan det bevirke et nyt aktionspotentiale. Det er bl.a. derfor at et kraftigere irritament ikke giver et kraftigere aktionspotentiale men i stedet en højere frekvens af aktionspotentialer. Det er altså samspillet mellem refraktærperiodens længde og irritamentets størrelse, der bestemmer hvornår et nyt aktionspotentiale kan skydes af. Et aktionspotentiale varer kun få millisekunder. (For en detaljeret gennemgang se [3] s. 33-41 og 110.)

Modelvariablen V

Differentialligningen (14a) giver et første simpelt indblik i dynamikken. For positivt membranpotentiale stiger V eksponentielt for små værdier, hvilket udtrykkes i det første led af (14a) med $\dot{V} = V$. Tænk på løsningen til en differentialligning af typen $y' = k \cdot y$.

Fysiologisk vender ionstrømmen retning, når potentialet V bliver for stort. Dette modelleres gennem leddet $-\frac{V^3}{3}$.

Altså vokser $\dot{V} = V - \frac{V^3}{3}$ stort set eksponentielt ($\dot{V} = V$) for $0 < V \ll 1$ og holder sig positivt for $V < \sqrt{3}$.

Bliver $V > \sqrt{3}$ sørger leddet $-\frac{V^3}{3}$ for, at \dot{V} bliver negativt, så V begynder at aftage, idet $\dot{V} < 0$ for $V > \sqrt{3}$ og $\dot{V} > 0$ for $V < \sqrt{3}$. Tilsvarende for negative værdier af V .

Dette stemmer netop overens med fysiologiske målinger på aktionspotentialer, der vokser stejlt op til en høj positiv V -værdi, hvorefter V aftager brat til en negativ værdi, der numerisk set er mindre end den maksimale positive værdi. Efter at V har antaget minimum opbygges det langsomt til et ligevægtspunkt ($\dot{V} = 0$), hvorfra det på ny kan gennemløbe en cyklus.

3.1 Undersøgelse af nullclines for FitzHugh-Nagumo-modellen

Systemet af koblede differentialligninger, der er opstillet i (14) minder om biased Van der Pol oscillator (systemet (7) ovenfor). I denne sammenligning svarer w til x og V svarer til y .

Biased Van der Pol har en kubisk og en lodret *nullcline*, og ligevægtspunktets stabilitet afhænger af hvor disse nullclines skærer hinanden (se eksemplet i foregående afsnit).

Noget tilsvarende gælder for FitzHugh-Nagumo-modellen, blot er der i denne model foretaget endnu en udvidelse. I FitzHugh-Nagumo-modellen sikrer leddet I_{ext} at den kubiske nullcline kan bevæges lodret, mens den lineære opførsel $a - bw$ i ligning (14b) sikrer at den lineære nullcline ikke længere er lodret men derimod skrå og med mulighed for at variere både hældningskoefficient og skæring med den lodrette akse. Med et passende krav til værdien af b kan det yderligere sikres, at der kun vil være *en* skæring mellem de to nullclines og dermed kun et ligevægtspunkt

Vi bestemmer nu nullclines for FitzHugh-Nagumo-modellen:

$$\dot{V} = 0 \Rightarrow V - \frac{V^3}{3} - w + I_{ext} = 0 \Leftrightarrow w = -\frac{V^3}{3} + V + I_{ext}$$

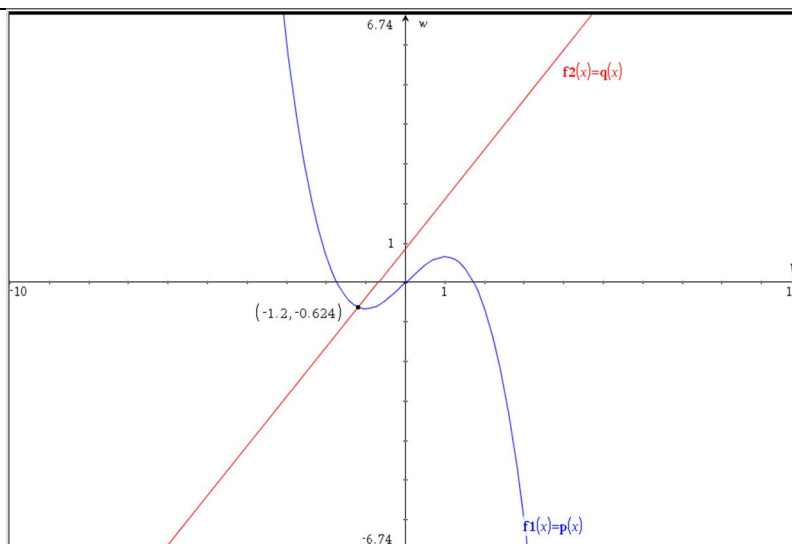
$$\dot{w} = 0 \Rightarrow \frac{1}{\tau}(V + a - bw) = 0 \Leftrightarrow w = \frac{1}{b}V + \frac{a}{b}$$

Vi døber nu, for senere reference, de to funktioner for nullclines $p(V) = -\frac{V^3}{3} + V + I_{ext}$ og $q(V) = \frac{1}{b}V + \frac{a}{b}$. Og vi plotter de to nullclines i faserummet, dvs i et (V, w) -koordinatsystem.

De to nullclines for FitzHugh-Nagumo-modellen er her plottet for værdierne $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau = 13$ og $I_{ext} = 0$.

Bemærk at grafeditoren i Nspire kun accepterer x som uafhængig variabel – derfor svarer x til V .

Ligevægtpunktets koordinater bestemt med grafværktøjet stemmer overens med det beregnede.



I FitzHugh-Nagumo-modellen sikrer leddet I_{ext} i (14a) som nævnt, at den kubiske nullcline kan bevæges lodret, mens den lineære opførsel $a - bw$ i ligning (14b) sikrer, at den lineære nullcline er skrå og med mulighed for at variere både hældningskoefficient og skæring med den lodrette akse. Matematisk er antallet af skæringer mellem de to nullclines mellem et og tre, afhængigt af parametrene a , b og I_{ext} . Med et passende krav til værdien af b kan det sikres, at der kun vil være *en* skæring mellem de to nullclines og dermed kun et ligevægtpunkt. Dette giver fysiologisk set den bedste model, jfr illustrationen af aktionspotentialer.

Ligevægtpunktets koordinater kan bestemmes analytisk ved at løse ligningen $p(V) = q(V)$.

Med parameterværdierne $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau = 13$ og $I_{ext} = 0$ fås i overensstemmelse den grafiske løsning ligevægtpunktet $(V^*, w^*) = (-1.19941, -0.624259)$.

Monotoniforholdene for V og w kan nu bestemmes på baggrund af nullclines:

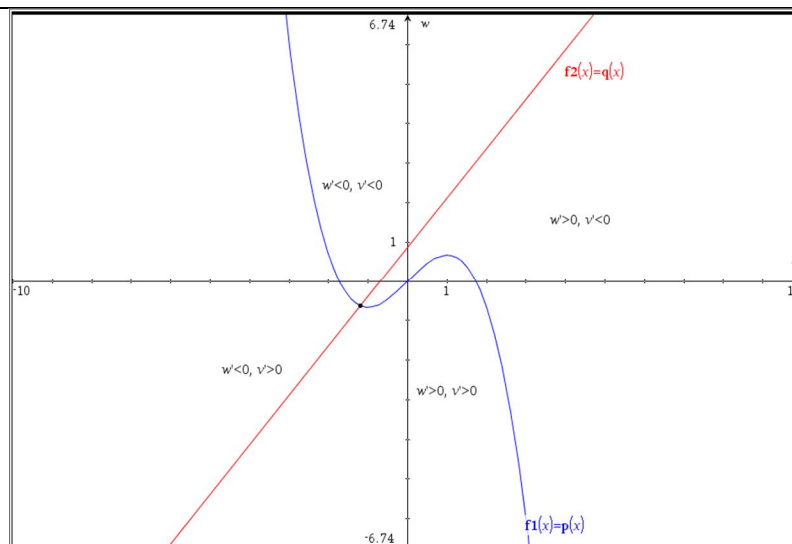
$$\dot{V} > 0 \Rightarrow V - \frac{V^3}{3} - w + I_{ext} > 0$$

$$\Leftrightarrow w < -\frac{V^3}{3} + V + I_{ext}$$

$$\dot{w} > 0 \Rightarrow \frac{1}{\tau}(V + a - bw) > 0$$

$$\Leftrightarrow w < \frac{1}{b}V + \frac{a}{b}$$

Tilsvarende udregninger laves for de negative værdier af V og w og resultatet ses her



Der er her anvendt notationen $V' = \dot{V}$ og $w' = \dot{w}$, idet Nspire ikke kan skrive \dot{V} og \dot{w}

3.2 Linearisering af FitzHugh-Nagumo-modellen og karakterisering af ligevægts-punkter

Vi skriver systemet (14) som

$$\dot{V} = f(V, w) \tag{15a}$$

$$\dot{w} = g(V, w) \tag{15b}$$

og vender tilbage til afsnit 1.1 om linearisering via opstilling af Jacobimagtrixen:

$$\begin{pmatrix} \dot{V} \\ \dot{w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial V} & \frac{\partial f}{\partial w} \\ \frac{\partial g}{\partial V} & \frac{\partial g}{\partial w} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} V \\ w \end{pmatrix} + \text{højereordens led}$$

For FitzHugh-Nagumo-modellen giver dette Jacobi matricen

$$A = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial V} & \frac{\partial f}{\partial w} \\ \frac{\partial g}{\partial V} & \frac{\partial g}{\partial w} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -V^2 + 1 & -1 \\ \frac{1}{\tau} & \frac{-b}{\tau} \end{pmatrix}$$

Jacobimagtrixen evalueres nu i ligevægtspunktet (V^*, w^*) , hvilket giver:

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial V} & \frac{\partial f}{\partial w} \\ \frac{\partial g}{\partial V} & \frac{\partial g}{\partial w} \end{pmatrix}_{(V^*, w^*)} = \begin{pmatrix} -(V^*)^2 + 1 & -1 \\ \frac{1}{\tau} & \frac{-b}{\tau} \end{pmatrix}$$

Vi ved fra sætning 1, at vi kan karakterisere ligevægtspunktets stabilitet ved at se på fortegn af spor og determinant af Jacobimagtrixen. Vi får:

$$\begin{aligned} \text{Tr} &= -(V^*)^2 + 1 - \frac{b}{\tau} \\ \Delta &= \frac{-b}{\tau} \cdot (-(V^*)^2 + 1) + \frac{1}{\tau} = \frac{1}{\tau} \cdot (b(V^*)^2 + 1 - b) \end{aligned}$$

Øvelse 3.1

Vis:

$$\text{a) } \text{Tr} < 0 \Rightarrow V^* < -\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}} \text{ eller } V^* > \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}$$

$$\text{b) } \text{Tr} > 0 \Rightarrow -\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}} < V^* < \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}$$

Ifølge sætning 1 gælder der:

- Stabilt ligevægtspunkt hvis $\text{Tr} < 0$ samt $\Delta > 0$

- Ustabilt ligevægtspunkt hvis $\text{Tr} < 0$ samt $\Delta > 0$

Øvelse 3.2

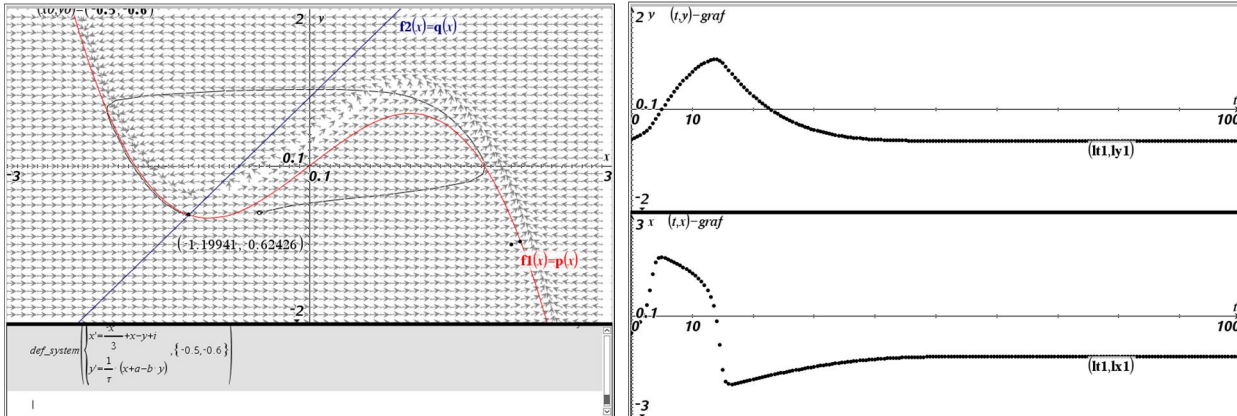
a) Anvend parameterverdierne $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau = 13$ og $I_{ext} = 0$ fra eksemplet i forrige afsnit og bestem ligevægtspunktets koordinater, (V^*, w^*) hvis du ikke allerede har gjort det.

b) Vis, at ligevægtspunktet er stabilt ved at udregne de 4 størrelser:

$$Tr, \Delta, \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}, Tr^2 - 4\Delta$$

I appendiks 2 findes en gennemregnet løsning på øvelse 3.2.

En grafisk repræsentation af løsningen ses nedenfor:



Et eksempel på FitzHugh-Nagumo-modellen for parameterværdierne $a = 0.7, b = 0.8, \tau = 13$ og $I_{ext} = 0$. x svarer til V og y svarer til w . Det ses til venstre at ligevægtpunktet er stabilt og efter en næsten fuld ekskursion i faserummet finder fasepunktet hvile når det rammer ligevægtpunktet. Dette svarer altså til et aktionspotentiale der udsendes og derefter dør hen. Refraktærperioden ses (i højre vindue nederst på (t, x) -grafen) tydeligt som en (uendelig) lang opbygning mod hvileniveaueu.

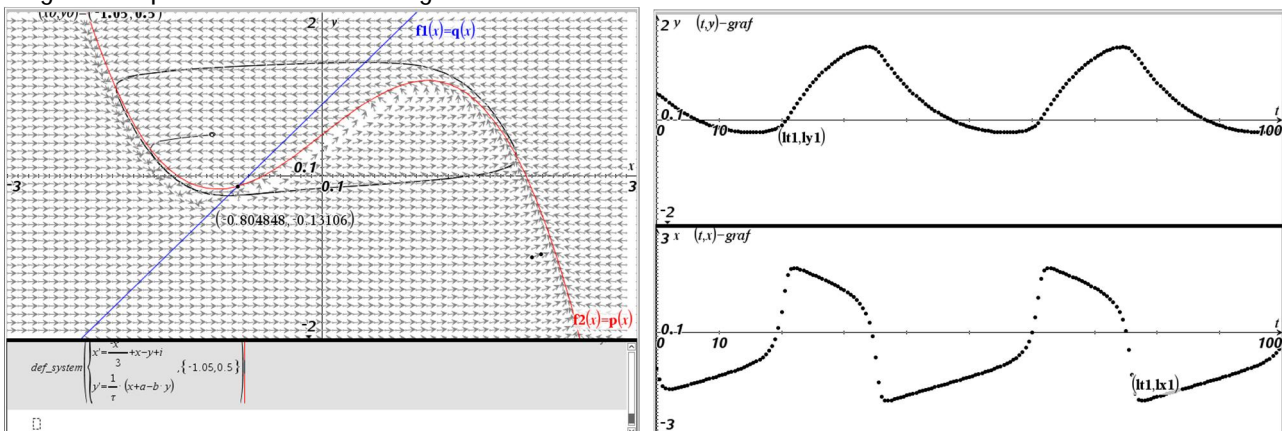
Øvelse 3.3

- c) Anvend parameterværdierne $a = 0.7, b = 0.8, \tau = 13$ og $I_{ext} = 0.5$ og bestem ligevægtpunktets koordinater, (V^*, w^*) .
- d) Vis, at ligevægtpunktet er ustabil ved at udregne de 4 størrelser:

$$Tr, \Delta, \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}, Tr^2 - 4\Delta$$

I appendiks 2 har vi vist en gennemregnet løsning på øvelse 3.3.

En grafisk repræsentation af løsningen ses nedenfor:



Et eksempel på FitzHugh-Nagumo-modellen for parameterværdierne $a = 0.7, b = 0.8, \tau = 13$ og $I_{ext} = 0.5$. x svarer til V og y svarer til w . Det ses at ligevægtpunktet er ustabil og fasepunktet udfører cykliske bevægelser i faserummet (venstre panel). I det højre panel ses nederst på hinanden følgende akti-

onspotentialer; (t, x) -graf. I samme panel øverst ses $w(t)$ som (t, y) -graf, som ikke umiddelbart har en fysiologisk tolkning.

3.3 Ekstremumsundersøgelse af kubisk nullcline

Du kan finde nogle virkelig gode animationer af FitzHugh-Nagumo-modellens opførsel for varierende parametre på følgende hjemmeside, lavet af bl.a. FitzHugh og Izhikevich:

http://www.scholarpedia.org/article/FitzHugh-Nagumo_model

Vi kan imidlertid også på baggrund af et normal matematik A-niveau fra gymnasiet sige en del om ligevægtspunkters stabilitet når $I_{ext} \neq 0$. Lad os i det følgende antage, at $I_{ext} \neq 0$. Vi foretager en almindelig ekstremumsundersøgelse:

$$p'(V) = 0 \Leftrightarrow -(V^2) + 1 = 0 \Leftrightarrow V = \pm 1$$

Vi kan nu opstille et simpelt kriterie for, om den lineære nullcline $q(V)$ skærer den kubiske $p(V)$ på det midterste stykke mellem lokalt minimum og lokalt maksimum, hvilket kan vises er afgørende for stabiliteten.

Det antages i det følgende, at der kun er *en* skæring mellem den kubiske og den lineære nullcline:

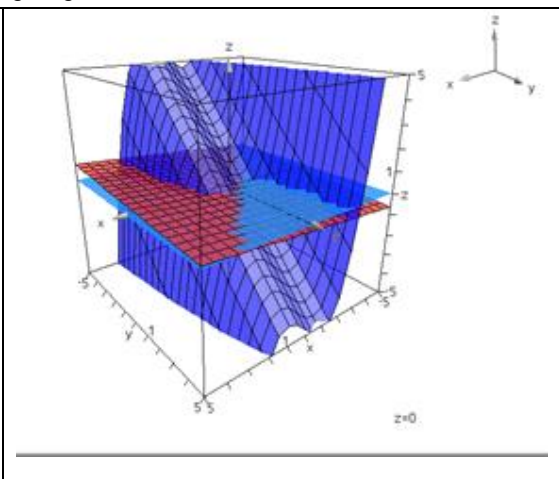
Da $p(-1) = \frac{-2}{3} + I_{ext}$ ses det at:

- Hvis $q(-1) < \frac{-2}{3} + I_{ext}$: $q(V)$ skærer $p(V)$ til højre for $p(V)$'s minimum. Dette svarer til et ustabil ligevægtspunkt.
- Hvis $q(-1) > \frac{-2}{3} + I_{ext}$: $q(V)$ skærer $p(V)$ til venstre for $p(V)$'s minimum. Dette svarer til et stabilt ligevægtspunkt.
- Hvis $q(1) > \frac{2}{3} + I_{ext}$: $q(V)$ skærer $p(V)$ til venstre for $p(V)$'s maksimum. Dette svarer til et ustabil ligevægtspunkt.
- Hvis $q(1) < \frac{2}{3} + I_{ext}$: $q(V)$ skærer $p(V)$ til højre for $p(V)$'s maksimum. Dette svarer til et stabilt ligevægtspunkt.

3.4 Visualisering af Nullclines i 3D

Et tredimensionelt plot af på FitzHugh-Nagumo modellens ligninger (4) kan udvide forståelsen af nullclines.

Nspires værktøj til 3D plots (værktøjsmenuen 'Vis – 3D-graftegning) er brugt til en alternativ undersøgelse af nullclines. Den mørkeblå flade er fastlagt af funktionen $z = x - \frac{x^3}{3} - y + I_{ext}$ og den røde flade af $z = \frac{1}{\tau} \cdot (x + a - b \cdot y)$, altså svarende til hhv. \dot{V} og \dot{w} . Den lyseblå plan definerer $z = 0$. x svarer til V og y til w . Den lineære og den kubiske nullcline ses som de to skæringskurver mellem den mørkeblå hhv. den røde plans skæring med den lyseblå $z = 0$ plan. Planen $z = 0$ svarer netop til $\dot{V} = \dot{w} = 0$. Ligevægtspunktet kan lokaliseres som det fælles skæringspunkt mellem de tre flader.



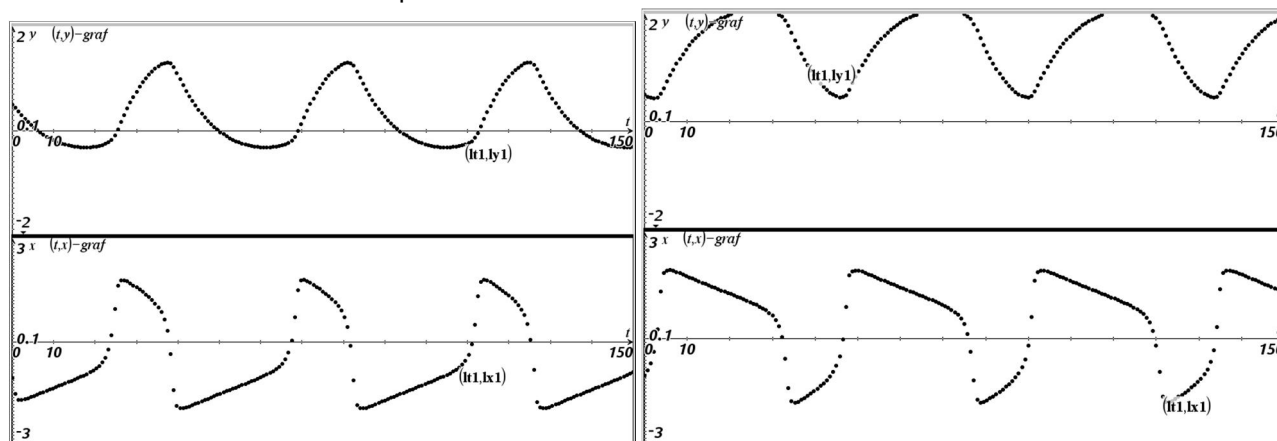
4. Afslutning: FitzHugh-Nagumo modellen og træning af det neurale drive.

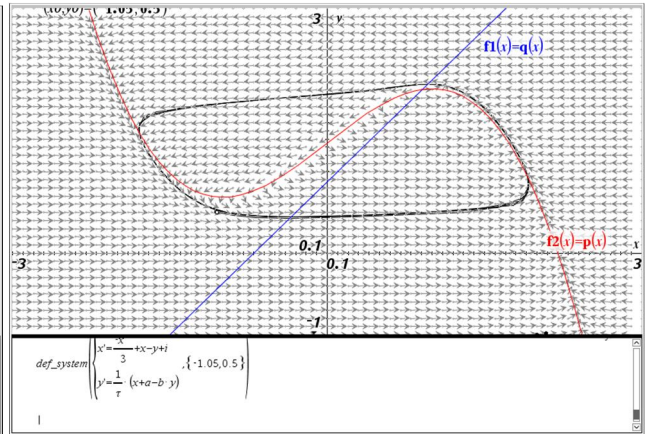
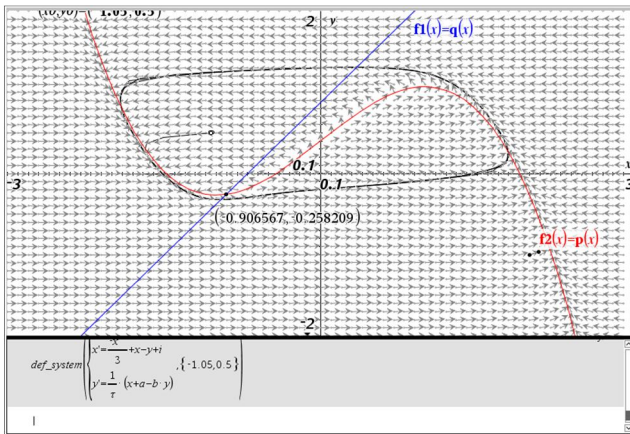
I mange idrætsgrene gælder det om at kunne udvikle mest mulig kraft på kortest tid. Kraftudvikling per tid kaldes inden for idrætsfaget *rate of force development (RFD)*, og på fx sprinterdistancerne i løb, styrkeløft og kuglestød, kan en god udøver præstere en høj RFD. Den neurale stimulation af en muskel starter med at et aktionspotentiale overføres til muskelfiberen fra nervesystemets omkringliggende nerveceller.

En kraftig stimulans skabes ved en høj frekvens af aktionspotentialerne og jo højere denne frekvens er, jo højere bliver RFD. Op til en vis grænse, hvor musklen overstimuleres, gælder det altså for udøvere, som ønsker en høj RFD, om at kunne generere højfrekvente aktionspotentialer. Opnår udøveren dette siger man at *det neurale drive* er forbedret (se fx [2] side. 238 tabel 11). En træningsmetode der ifølge litteraturen (se fx [2] side. 237-238) øger kroppens evne til at generere et større irritant er tung og/eller eksplosiv styrketræning. FitzHugh-Nagumo modellen kan således hjælpe til at forstå grundlæggende neurofysiologiske mekanismer, som spiller ind, når tung og/eller eksplosiv styrketræning bruges som træningsmetode til at forbedre RFD for idrætsudøvere.

Vi har tidligere set at for de valgte parameterverdier $a = 0.7$, $b = 0.8$ og $\tau = 13$ er ligevægtspunktet ustabil når $I_{ext} > 0.291$. I Fig. 8, ses FitzHugh-Nagumo modellens beskrivelse af aktionspotentialer for to karakteristisk forskellige værdier af I_{ext} ; $I_{ext} = 0.4$ og $I_{ext} = 1,35$. Det ses tydeligt, at den høje værdi af I_{ext} giver en kortere refraktærperiode og altså kortere tid før at aktionspotentialet kan "fyre" igen. FitzHugh-Nagumo modellen fanger altså mekanismen hvor størrelsen af det irritant I_{ext} som nervesystemet kan producere afgør frekvensen af aktionspotentialerne.

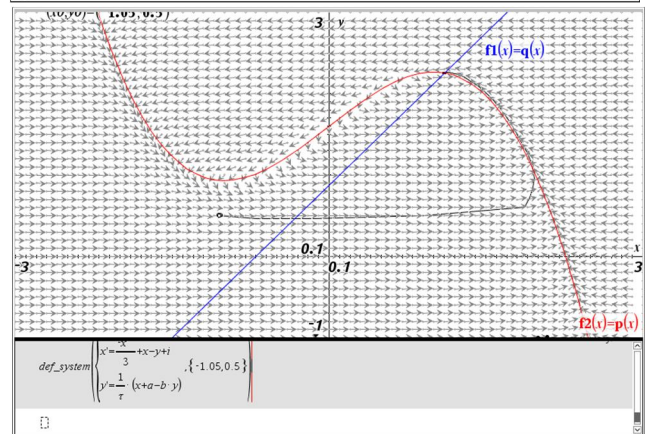
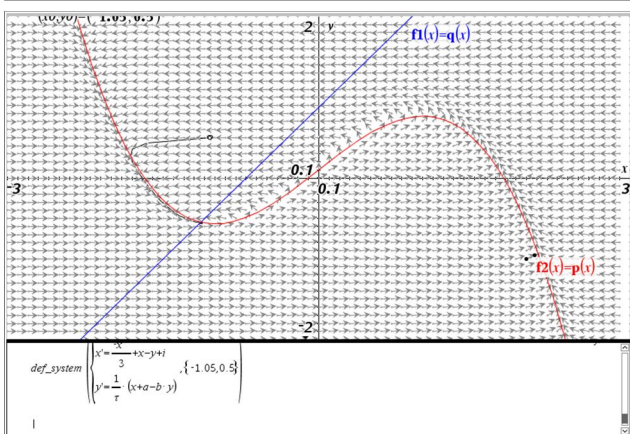
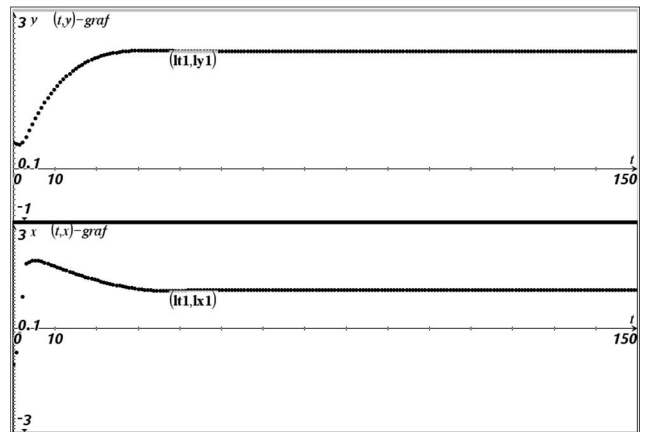
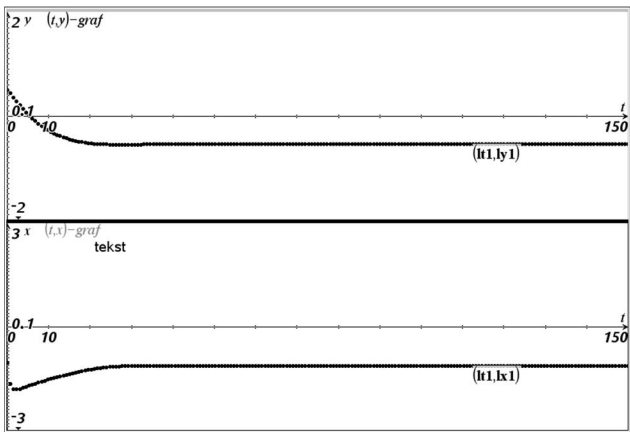
I figuren ses to situationer hvor aktionspotentialet ikke skydes af. Den mindste værdi $I_{ext} = 0.1$ kan tolkes som et irritant der ikke overstiger tærskelværdien hvor et aktionspotential kan skyde. Den største værdi $I_{ext} = 1.60$ kan tolkes som en overstimulans der bevirker at mekanismen bag aktionspotentialet kollapser. Dette kan fortolkes som en krampetilstand i musklen.





Venstre kolonne har $I_{ext} = 0.4$. Højre kolonne har $I_{ext} = 1.35$. Begge værdier sikrer et ustabil ligevægtspunkt. Øverst ses den numeriske løsning for $x(t)$ og $y(t)$, og nederst ses faserumsportrættet. Det er (t, x) -grafen (Nederste graf i øverste række), der skal fortolkes som aktionspotentialet, idet variabelen x svarer til variabelen V . Det ses tydeligt, at refraktærperioden (tiden fra x variabelen passerer 0 oppefra til den passerer 0 nedefra) er længere for den lave værdi af I_{ext} end for den høje.

1)



Venstre kolonne har $I_{ext} = 0.1$. Højre kolonne har $I_{ext} = 1.60$. Øverst ses den numeriske løsning for $y(t)$ og $x(t)$. Nederst ses faserumsportrættet. Det er (t, x) -grafen, der skal fortolkes som aktionspotentialet, idet variabelen x svarer til variabelen V .

4. Litteratur, nyttige links og dokumenter

[1]: Steven H. Strogatz, *Nonlinear dynamics and chaos*, Westview, 1994.

[2]: Jesper Franch m.fl., *Idræt B – idrætsteori*, 1. udg., Systime, 2009-2010.

[3]: Bente Schibye, Klaus klausen m.fl., *Menneskets fysiologi*, 1. udg., 5 opl. FADL, 2000.

[4]: Richard FitzHugh: Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane, Biophysical journal volume 1, 1961

[5]: Richard FitzHugh: Thresholds and Plateaus in the Hodgkin-Huxley Nerve Equations, The Journal of General Physiology, Volume 43, 1960

Der findes på nettet en del litteratur om både FitzHugh-Nagumo modellen og om løsning af koblede differentialligninger generelt. Nedstående findes nyttige links.

Note om grafisk løsning af differentialligninger, Knud Nissen og Bjørn Felsager:

<http://education.ti.com/sites/DANMARK/downloads/pdf/NUMERI-1.PDF>

Skabelonen til numerisk løsning af koblede differentialligninger, Philippe Fortin:

http://education.ti.com/da/danmark/nonproductsingle/mat_infnitissimal

Scholarpedia om FitzHugh-Nagumo modellen, Izhikevich og FitzHugh:

http://www.scholarpedia.org/article/FitzHugh-Nagumo_model

Wikipedia om fitzHugh-Nagumo modellen:

http://en.wikipedia.org/wiki/FitzHugh%E2%80%93Nagumo_model

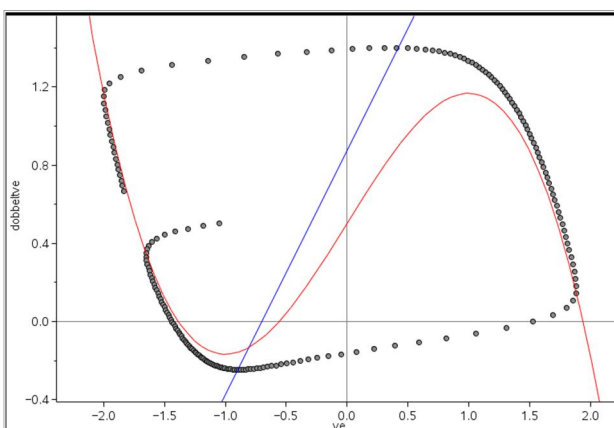
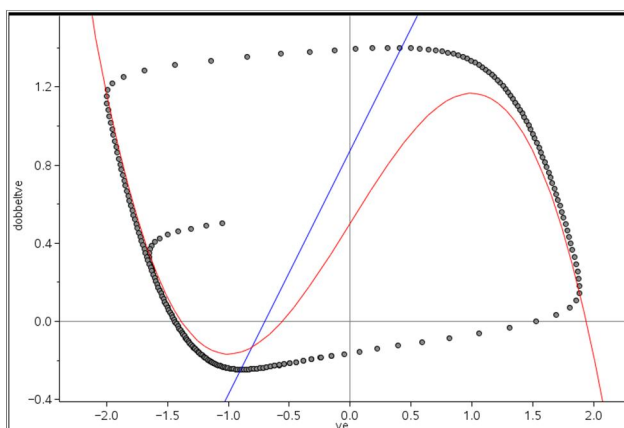
5. Supplerende materialer

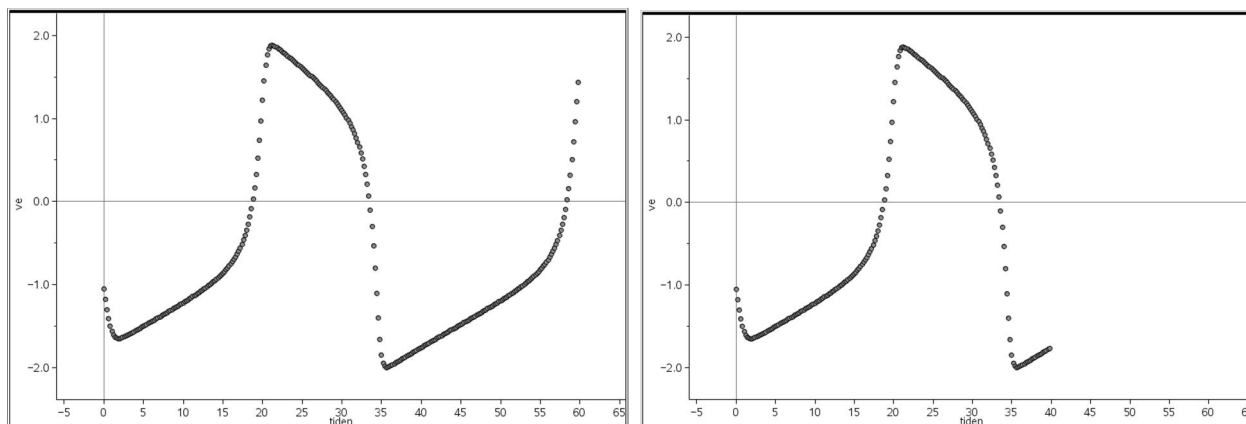
Appendiks 1: Numerisk løsning af FitzHugh-Nagumo - modellen

FitzHugh-Nagumo -modellen er som sagt ikke analytisk løsbart og vi har derfor benyttet et af Nspires værktøjer til numerisk løsning. Den anvendte skabelon benytter sig af en fjerde ordens Runge-Kutta algoritme. Bruger man i Nspire menuen 'grafindtastninger-differentialligninger' kan man vælge mellem en Euler- og en Runge-Kutta algoritme. Det kan dog sagtens lade sig gøre at arbejde numerisk i Nspire ved egen kraft. fx ved at benytte regnearket til løsning ved Eulers metode. Her kendes værdien af en variabel, x , samt variabelens ændring per tid, \dot{x} , hvorfra variabelens værdi tidsrummet Δt senere estimeres som $x_{i+1} = x_i + \dot{x}_i \cdot \Delta t$. Metoden bygger altså på en tilnærmelse til lineær bevægelse i korte tidsrum. Har man ligeledes ligninger der bestemmer \dot{x} som funktion af x kan \dot{x}_{i+1} også beregnes ud fra x_{i+1} .

Eulers metode anvendt på FitzHugh-Nagumo modellens V , w , \dot{V} og \dot{w} er opstillet skematisk nedenfor, hvor man skal forestille sig, at hver rubrik svarer til en rubrik i et Nspire regneark. Ved at markere de beregnede felter og trække med musen, beregnes hurtigt flere hundrede punkter. Når punkterne er beregnet laves en hurtiggraf, hvilket ses i Fig.6. Her er også de to nullclines indtegnet ved i værktøjsmenuen at vælge 'undersøg graf' og derefter 'plot funktion'. Bemærk forskellen i den strækning som faserumspunktet når at bevæge sig i de to tilfælde 300 skridt øverst til venstre og 200 skridt øverst til højre. Sammenlignes Fig. 6 med Fig. 5 ses det, at i omegnen af den kubiske nullclines ekstrema "reagerer" Eulers algoritme forventeligt langsommere end den fjerde orden Runge-Kutta som Nspire skabelonen benytter sig af.

	A	B	C	D
	V	w	\dot{V}	\dot{w}
1	Gæt	Gæt	$= A1 - \frac{A1^3}{3} - B1 + I_{ext}$	$= \frac{1}{\tau} (A1 + a - b \cdot B1)$
2	$= A1 + \Delta t \cdot C1$	$= B1 + \Delta t \cdot D1$	$= A2 - \frac{A2^3}{3} - B2 + I_{ext}$	$= \frac{1}{\tau} (A2 + a - b \cdot B2)$
3	$= A2 + \Delta t \cdot C2$	$= B2 + \Delta t \cdot D2$
4	⋮	⋮		
⋮				





Figur 6: Øverst faserummet, nederst $V(t)$. Beregninger er baseret på Eulers algoritme med $\Delta t = 0.2$. I venstre kolonne har algoritmen taget 300 skridt og når mere end en hel cyklus. I højre kolonne er der taget 200 skridt og det ses i faserummet (øverst), at en hel tur rundt i cyklen ikke opnås. Parameterværdierne a , b , og τ samt begyndelsesværdien $(V, w) = (-1.05, 0.5)$ er ens i alle paneler og magen til Fig. 5.

Appendiks 2: Løsninger til øvelse 3.2 og 3.3

Øvelse 3.2. Stabilt ligevægtspunkt

Vi anvender parameterværdierne $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau = 13$ og $I_{ext} = 0$, hvilket er typiske parameterværdier¹

Ved at sætte de to nullclines lig hinanden giver dette ligevægtspunktet:

$$(V^*, w^*) = (-1.19941, -0.624259).$$

Evalueres spor og determinant af Jakobimatricen i dette ligevægtspunkt fås:

$$Tr = -(V^*)^2 + 1 - \frac{b}{\tau} = -(-1.19941)^2 + 1 - \frac{0.8}{13} = -0.50012 < 0$$

Dette stemmer overens med kravet $V^* < -\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}$ eller $V^* > \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}$

, da $\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}} = 0.968742$.

Vi fortsætter med at anvende sætning 1, for at sikre, at analysen er lovlig:

- $\Delta = \frac{1}{\tau} \cdot (b \cdot V^{*2} + 1 - b) = 0.1039 > 0$.
- $Tr^2 - 4\Delta = 5.2347 \neq 0$

Der er altså tale om et stabilt ligevægtspunkt.

Øvelse 3.2. Ustabilt ligevægtspunkt

Vi anvender parameterværdierne $a = 0.7$, $b = 0.8$, $\tau = 13$ og $I_{ext} = 0.5$.

$I_{ext} \neq 0$ medfører, at den kubiske nullcline forskydes opad og altså vil ligevægtspunktet for givne værdier af a , b og τ opføre sig anderledes end hvis $I_{ext} = 0$.

Skæring mellem nullclines giver ligevægtspunktet $(V^*, w^*) = (-0.804848, 1.88106)$. Evalueres spor af Jakobimatricen i dette ligevægtspunkt fås:

$$Tr = -(V^*)^2 + 1 - \frac{b}{\tau} = -(-0.804848)^2 + 1 - \frac{0.8}{13} = 0.29068 > 0$$

¹ http://www.scholarpedia.org/article/FitzHugh-Nagumo_model eller

Simple Neuron Models: FitzHugh-Nagumo and Hindmarsh-Rose, R. Zillmer, *INFN, Sezione di Firenze*

Dette stemmer overens med kravet $-\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}} < V^* < \sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}$

, da $\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}} = 0.968742$.

For at sikre at analysen er korrekt udregnes som før:

- $\Delta = \frac{1}{\tau} \cdot (b \cdot V^{*2} + 1 - b) = 0.05525 > 0$
- $T\tau^2 - 4\Delta = -0.13651 \neq 0$

Der er altså tale om et ustabil ligevægtpunkt.

Vi kan supplere den netop udførte ligevægtpunktsanalyse med en normal ekstremumsundersøgelse som beskrevet ovenfor.

Vi starter med at beregne $q(-1) = -0.375$ og $q(1) = 2,125$, hvilket giver et kriterium om ustabil ligevægtpunkt for $0.291667 < I_{ext} < 1,45833$. For alle andre værdier af I_{ext} er ligevægtpunktet stabilt.

Med $I_{ext} = 0.5$ skal vi derfor have et ustabil ligevægtpunkt og dermed oscillerende løsninger der modellerer på hinanden følgende aktionspotentialer. At dette netop er tilfældet ses i Fig. 5.

Visuelt er det tydeligt, at der i faserummet er tale om en grænsecykel.

Appendiks 3: Karakterisering af ligevægtpunkter – et opgaveforløb

I studiet af koblede systemer indgår begrebet *ligevægtpunkt* som et af de centrale. I et ligevægtpunkt er begge de afledede funktioner 0. Ligevægtpunkter kan være tiltrækkende (stabile) eller frastødende (ustabile), men de kan også være tiltrækkende i én retning og frastødende i en anden retning (saddelpunkt), og yderligere er det interessant at undersøge karakteren af det tiltrækkende og frastødende – er det lokalt lineært eller spiralerer kurverne ind / henholdsvis ud fra ligevægtpunktet.

Betragt følgende 6 differentialligningssystemer:

$$\begin{array}{ll}
 1) \begin{cases} y' = z \\ z' = -3z - y \end{cases} & 2) \begin{cases} y' = z \\ z' = -2z - 2y \end{cases} \\
 3) \begin{cases} y' = z \\ z' = z - 2y \end{cases} & 4) \begin{cases} y' = z \\ z' = -y \end{cases} \\
 5) \begin{cases} y' = z \\ z' = 2z + y \end{cases} & 6) \begin{cases} y' = z \\ z' = 4z - y \end{cases} \\
 7) \begin{cases} y' = z \\ z' = -3z + y \end{cases} & 8) \begin{cases} y' = y + z \\ z' = y - z \end{cases} \\
 9) \begin{cases} y' = z \\ z' = 2z - y \end{cases} & 10) \begin{cases} y' = z \\ z' = -2z - y \end{cases}
 \end{array}$$

1. Vis, at for alle 6 er punktet $(0, 0)$ et ligevægtpunkt.

2. Tegn retningsfelterne for de koblede systemer, og læg begyndelsespunkter på retningsfelterne, hvorved der tegnes eksempler på faseplot

3. Træk rundt med disse punkter, og giv på baggrund heraf en karakteristik af de 6 ligevægtpunkter med brug af følgende begreber:

- 2) saddelpunkt
- 3) tiltrækkende (stabilt) ligevægtpunkt

- 4) frastødende (ustabilt) ligevægtspunkt
- 5) centrumspunkt
- 6) spiralt tiltrækkende ligevægtspunkt
- 7) spiralt frastødende ligevægtspunkt

4. Opstil for hvert af systemerne de tilhørende matricer og udregn for hvert af dem:

- a) Trace, Tr (sporet, dvs summen af diagonalelementerne)
- b) Determinanten, Δ
- c) Størrelsen $Tr^2 - 4 \cdot \Delta$

Opstil dine udregninger i en tabel som:

	$Tr(M) = a + d$	$\det(M) = \Delta = ad - bc$	$D = (Tr(M))^2 - 4 \cdot \Delta$
1			
2			
...			

Begrund hvorfor fortegnskombinationer som følgende ikke vil forekomme:

	$Tr(M) = a + d$	$\det(M) = \Delta = ad - bc$	$D = (Tr(M))^2 - 4 \cdot \Delta$
	-	-	-
	+	-	-
	+	-	0

5. Kombiner dine resultater i 3 og 4 – konsulter evt løsninger for at have illustrationer ved hånden – og beskriv ud fra dette materiale:

- 1) Betydningen af fortegnet for Tr
- 2) Betydningen af fortegnet for Δ - der er kun én med negativt fortegn, men ligevægtspunktet i det tilhørende retningsfelt adskiller sig også fra alle de andre!
- 3) Betydningen af fortegnet for $Tr^2 - 4 \cdot \Delta$.

Hvis du har arbejdet med sammenhængen mellem koblede systemer og andenordens differentialligninger, så vil du genkende $Tr^2 - 4 \cdot \Delta$ som differentialligningens diskriminant, dvs den, der afgør karakteren af løsningerne, se evt Appendiks 4. Hvis diskriminanten er negativ, så indgår de trigonometriske funktioner altid i løsningen, hvilken forklarer spiraler og cirkler for faseplottene.

Appendiks 4: Lineære differentialligningssystemer og lineære anden ordens differentialligninger

Lineære anden ordens differentialligninger er det grundlæggende matematiske værktøj i modelleringen af svingninger af enhver art. Hjerterytmes, neuroners kommunikation med hinanden eller med muskler og mange andre biologiske og fysiologiske fænomener er også ofte karakteriseret ved en periodicitet, som måske ikke svarer til pæne sinussvingninger, men dog antyder, at de er en art deformerede eller transformerede svingninger. I projektmateriale så vi også, hvordan analysen af den komplekse kommunikation

mellem neuroner voksede ud af først undersøgelsen af den mest simple svingning, fjedersvingningen underlagt Hookes lov, dernæst studiet af van der Pol-ligningen, en matematisk model, hvor der er bygget et ikke-lineært led på, for så endelig at nå frem til analysen af FitzHugh Nagumos model.

FitzHugh Nagumo-modellen og de endnu mere komplekse modeller, der ligger bag, modelleres matematisk med systemer af koblede differentiallyigninger. Teorien for løsning af sådanne er overkommelig og findes gennemgået i et projekt i *Hvad er matematik? A*, men det er et helt projekt i sig selv, hvor man undervejs skal lære noget om den matematiske disciplin, der hedder lineær algebra. Men der er heldigvis en genvej.

De koblede differentiallyigninger, vi undersøger, er lineariserede versioner, og der er faktisk fuldstændig ækvivalens mellem følgende matematiske modeller:

- systemer af to koblede lineære første ordens differentiallyigninger
- homogene lineære anden ordens differentiallyigninger

Med ækvivalens mener vi, at det ene system kan oversættes til det andet, således at løsningsmængden er den samme. Det betyder, at vi kan oversætte koblede systemer til lineære anden ordens differentiallyigninger og trække på vores viden om løsningen af disse. Anden ordens differentiallyigninger er behandlet i *Hvad er matematik? A*, kapitel 8, og her (s. 378) kan man finde beviset for følgende sætning:

Sætning 3. Løsning af den lineære anden ordens differentiallyigning.

Den fuldstændige løsning af ligningen $A \cdot y'' + B \cdot y' + C \cdot y = 0$ afhænger af diskriminanten $D = B^2 - 4 \cdot A \cdot C$ i det karakteristiske polynomium $A \cdot x^2 + B \cdot x + C = 0$.

1) Hvis $D > 0$, og x_1 og x_2 er de to forskellige reelle rødder i det karakteristiske polynomium, så er den fuldstændige løsning lig med mængden af alle funktioner, der kan skrives på formen

$$y = c_1 \cdot e^{x_1 \cdot t} + c_2 \cdot e^{x_2 \cdot t},$$

hvor c_1 og c_2 er konstanter.

2) Hvis $D = 0$, og x_0 er dobbeltroden i det karakteristiske polynomium, så er den fuldstændige løsning lig med mængden af alle funktioner, der kan skrives på formen

$$y = c_1 \cdot e^{x_0 \cdot t} + c_2 \cdot t \cdot e^{x_0 \cdot t},$$

hvor c_1 og c_2 er konstanter.

3) Hvis $D < 0$, og ω sættes lig med tallet $\omega = \frac{\sqrt{4 \cdot A \cdot C - B^2}}{2 \cdot A}$, så er den fuldstændige løsning lig med mængden af alle funktioner, der kan skrives på formen

$$y = e^{-\frac{B}{2 \cdot A} \cdot t} \cdot (c_1 \cdot \cos(\omega \cdot t) + c_2 \cdot \sin(\omega \cdot t)),$$

hvor c_1 og c_2 er konstanter.

Selv om man ikke har gennemgået beviset for denne sætning, så er resultatet formuleret på en form, som vi umiddelbart kan forstå og anvende. Det vil vi gøre i det følgende.

Først argumenteres for ækvivalensen.

Øvelse 1: Fra lineære andenordens til koblede differentiallyigninger

a) Betragt den homogene andenordens differentiallyigning $a \cdot y'' + b \cdot y' + c \cdot y = 0$, hvor $a \neq 0$.

Indfør som en ny variabel, hastigheden $z = y'$ og vis, at vi kan opstille følgende koblede system:

$$\begin{aligned} y' &= z \\ z' &= -\frac{b}{a} \cdot z - \frac{c}{a} \cdot y \end{aligned} \quad (*)$$

b) Opskriv de koblede systemer, som følgende differentialligninger giver anledning til:

$$1) y'' + 2 \cdot y' - 5 \cdot y = 0 \qquad 2) y'' = -16 \cdot y$$

c) Vis, at hvis funktionen $y = f(x)$ er en løsning til $a \cdot y'' + b \cdot y' + c \cdot y = 0$, så er funktionsparret $(f(x), f'(x))$ en løsning til systemet (*).

Vis omvendt, at hvis funktionsparret $(f(x), g(x))$ er en løsning til (*), så er $y = f(x)$ en løsning til den homogene lineære anden ordens differentialligning $a \cdot y'' + b \cdot y' + c \cdot y = 0$

Øvelse 2: Fra koblede lineære differentialligninger til lineære andenordens

a) Betragt følgende system af koblede lineære differentialligninger:

$$\begin{aligned} x' &= a \cdot x + b \cdot y \\ y' &= c \cdot x + d \cdot y \end{aligned}$$

Omskriv nu efter følgende opskrift:

- differentier første ligning
- indsæt anden ligning: $y' = c \cdot x + d \cdot y$ heri
- isoler y i første ligning og indsæt også denne.

Gentag proceduren, men nu ved først at differentiere den anden ligning.

Herved skulle man nå frem til følgende to anden ordens differentialligninger:

$$1) x'' - (a+d) \cdot x' + (a \cdot d - b \cdot c) \cdot x = 0 \qquad 2) y'' - (a+d) \cdot y' + (a \cdot d - b \cdot c) \cdot y = 0$$

b) Omskriv følgende koblede system til andenordens differentialligninger:

$$\begin{aligned} x' &= 0,5x + y \\ y' &= -0,75x + 2,5y \end{aligned}$$

c) Anvend sætninger tidligere i afsnittet til at løse ligningerne med følgende begyndelsesbetingelser:

$x(0) = 1$, $y(0) = 2$. (*Hint*: Udnyt, at de løsninger, du finder, også skal være løsninger til det koblede system, til at bestemme konstanterne).

d) Løs ligningssystemerne med et værktøjsprogram og kontroller.

Bemærkning: I øvelse 2 opstillede vi en anden ordens differentialligning med udgangspunkt i et system af koblede differentialligninger, dvs et par af funktioner $(f(x), g(x))$, der er løsninger til det koblede system, også er løsninger til anden ordens differentialligningen. Men vi har ikke argumenteret for den modsatte vej, at givet to løsninger til anden ordens differentialligningen, så er disse også løsninger til det koblede system. Det kræver lidt større udregninger og er gennemført i det omtalte projekt.

Hvis vi opstiller systemet af koblede differentialligninger på matrix-form:

$$\begin{pmatrix} x' \\ y' \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

så ser vi følgende, hvor vi har betegnet matricen M :

$$1. \quad \text{Tr}(M) = a + d$$

$$2. \det(M) = \Delta = ad - bc$$

Indsættes dette i anden ordens differentiaalligningen, vi opstillede, så kan denne skrives:

$$y'' - \text{Tr}(M) \cdot y' + \Delta \cdot y = 0$$

Anvendes sætningen om løsning af anden ordens differentiaalligninger, så skal vi først udregne diskriminanten i det karakteristiske polynomium $D = B^2 - 4 \cdot A \cdot C$:

$$3. D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta$$

Vi ser således, at de tre størrelser, der afgør karakteren af et givet ligevægtspunkt, kommer frem, når vi oversætter til anden ordens differentiaalligninger. Opskrives løsningsformlen for rødderne i det karakteristiske polynomium ser vi nu yderligere en begrundelse for, i hvilke situationer vi får frastødende og tiltrækkende ligevægtspunkter, og i hvilke situationer vi får spiralerende eller cirkelbevægelser i faseplottene:

Antag $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta > 0$. Så kan Løsningen skrives på formen:

$$y = c_1 \cdot e^{x_1 \cdot t} + c_2 \cdot e^{x_2 \cdot t}, \text{ hvor } x_1 = \frac{\text{Tr}(M) - \sqrt{(\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta}}{2}, x_2 = \frac{\text{Tr}(M) + \sqrt{(\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta}}{2}$$

Antag $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta = 0$. Så kan Løsningen skrives på formen:

$$y = c_1 \cdot e^{x_0 \cdot t} + c_2 \cdot t \cdot e^{x_0 \cdot t}, \text{ hvor } x_0 = \frac{\text{Tr}(M)}{2}$$

Antag $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta < 0$. Så kan Løsningen skrives på formen:

$$y = e^{\frac{\text{Tr}(M)}{2} \cdot t} \cdot (c_1 \cdot \cos(\omega \cdot t) + c_2 \cdot \sin(\omega \cdot t)), \text{ hvor } \omega = \frac{\sqrt{4 \cdot \Delta - (\text{Tr}(M))^2}}{2}$$

Øvelse 3

- Argumenter for, at i alle tilfælde, hvor $\text{Tr}(M) = a + d > 0$, da er ligevægtspunktet frastødende og dermed ustabil. Hvis $\Delta < 0$ er punktet et sadelpunkt i faserummet (*Hint: Der vil altid indgå et eksponentielt led der vil vokse mod uendeligt. Hvis $\Delta < 0$ vil rødderne være henh. positiv og negativ*)
- Argumenter for, at i alle tilfælde, hvor $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta < 0$ er banekurverne cirkulære eller spiralerende:
 - Hvis yderligere $\text{Tr}(M) = a + d = 0$: Ligevægtspunktet er et centrumspunkt, banekurverne er cirkulære
 - Hvis yderligere $\text{Tr}(M) = a + d < 0$: Ligevægtspunktet er tiltrækkende, banekurverne spiralerer ind mod punktet
 - Hvis yderligere $\text{Tr}(M) = a + d > 0$: Ligevægtspunktet er frastødende, banekurverne spiralerer væk fra punktet
- Argumenter for, at hvis $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta > 0$ og $\text{Tr}(M) = a + d < 0$, da er ligevægtspunktet tiltrækkende og dermed stabilt, når $\Delta > 0$, og det er frastødende og dermed ustabil, når $\Delta < 0$ og dermed ustabil. I faserummet er det et saddepunkt. (*Hint: De to rødder i det karakteristiske polynomium er begge negative i det første tilfælde og henh. negativ og positiv i det andet tilfælde*)
- Argumenter for, at hvis $D = (\text{Tr}(M))^2 - 4 \cdot \Delta = 0$, da er ligevægtspunktet tiltrækkende og dermed stabilt, når $\text{Tr}(M) = a + d < 0$, og det er frastødende og dermed ustabil, når

$Tr(M) = a + d \geq 0$. (Hint: Det er fortegnet for dobbeltroden i det karakteristiske polynomium, der afgør banekurvernes forløb)

Appendiks 5. Stabile grænsecykler for biased Van der Pol oscillator

I afsnit 2.3 undersøgte vi differentialligningen:

$$\ddot{x} + \mu(x^2 - 1)\dot{x} + x - a = 0$$

der er en matematisk model for den såkaldte biased Van der Pol oscillator.

Vi så i afsnit 2.3, at ligevægtspunktet er ustabil, når $|a| < 1$, dvs. at det frastøder banekurver, når disse starter i nærheden af ligevægtspunktet (dog ikke hvis de starter lige oven i punktet – det er jo et ligevægtspunkt). Hvis $a > 1$ er ligevægtspunktet stabilt.

Vi skal nu undersøge om der findes en stabil *grænsecykel* for bestemte værdier af a . En stabil grænsecykel er en lukket banekurve i faserummet med den egenskab, at enhver nærliggende banekurve spiralerer mod denne grænsecykel. Grænsecykler i faserummet er essentielle for at beskrive fænomener der i (t, x) -rum og (t, y) -rum udfører svingninger.

Det kan vises, at findes der en lukket banekurve i faserummet, så findes der en periodisk løsning til differentialligningssystemet. Det er ikke overraskende, idet en banekurve i faserummet, der "kører over i sig selv" jo netop repræsenterer en periodisk gentagelse af $x(t)$ og $y(t)$. Med henblik på at identificere periodiske løsninger $x(t)$ og $y(t)$ ville det derfor være brugbart med et kriterium for, at der for et givent system findes lukkede banekurver i faserummet. Et sådant kriterium findes faktisk: I videregående kvalitativ analyse af differentialligningssystemer vil man møde denne berømte *Poincaré-Bendixsons sætning*. Den er imidlertid for kompliceret at inddrage og vi vil in det følgende ty til mere intuitive argumenter.

Vi ser på faseportrætter hvor nullclines og en numerisk løsning er indtegnet med forskellige begyndelsesværdier:

Fig. 1 har $(x_0, y_0) = (0.5, 1.5)$ for $a = 0.4$ og $\mu = 5$.

Fig. 2 har $(x_0, y_0) = (0.5, -1.5)$ for $a = 0.4$ og $\mu = 5$.

Fig. 3 har $(x_0, y_0) = (0.5, -1.5)$ for $a = 2$ og $\mu = 5$.

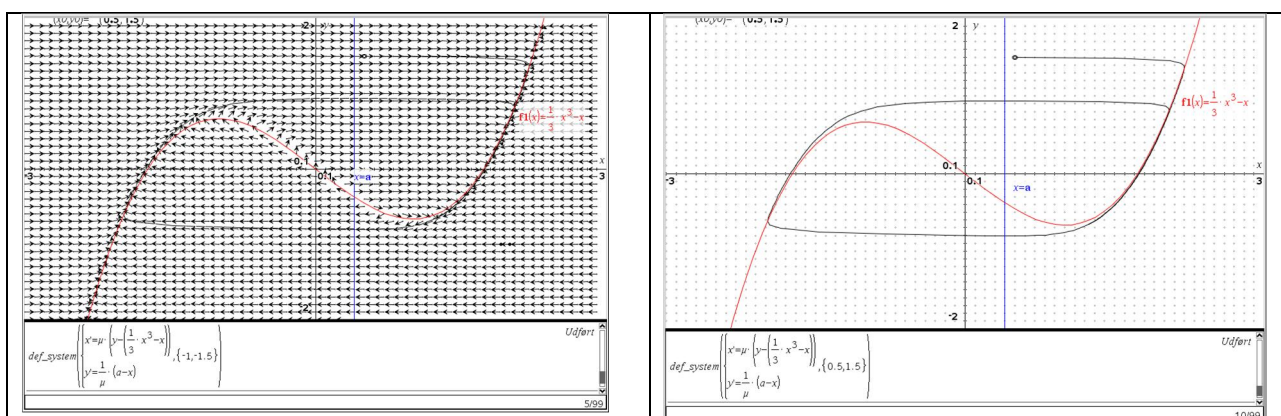


Fig. 1. Faseportræt for biased Van der Pol med $a = 0.4$ og $\mu = 5$ er indtegnet med begyndelsesværdien $(x_0, y_0) = (0.5, 1.5)$. Til højre er faserumsvektorerne fjernet. Til venstre er de medtaget. Det ses at ligevægtspunktet hvor de to nullclines skærer hinanden er ustabil idet fasepunktet fortsætter sin tur rundt i faserummet i en stabil grænsecykel.

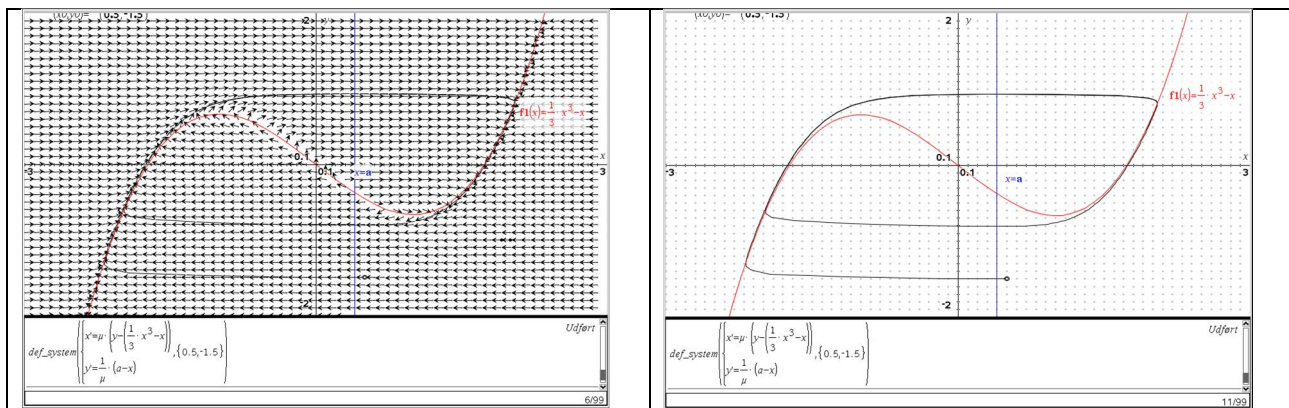


Fig. 2- Faseportræt for biased Van der Pol med $a = 0.4$ og $\mu = 5$ er indtegnet med begyndelsesværdien $(x_0, y_0) = (0.5, -1.5)$. Til højre er faserumsvektorerne fjernet. Til venstre er de medtaget. Det ses at ligevægtspunktet hvor de to nullclines skærer hinanden er ustabil idet fasepunktet fortsætter sin tur rundt i faserummet i en stabil grænsecykel.

Det ses, at startpunktet (der starter i begyndelsesværdien) vil bevæge sig hen mod den kubiske nullcline. Hvis det møder den højre gren (Fig. 1) vil fasepunktet bevæge sig nedad i faserummet indtil det møder det lokale minimum. Hvis det møder den venstre gren (Fig. 2) vil det bevæge sig opad indtil det møder det lokale maksimum. Når fasepunktet eksempelvis har passeret det lokale minimum vil det bevæge sig til den venstre gren hvor det vil stige op til det lokale maksimum, hvorfra det efter at have passeret dette vil bevæge sig til den højre gren. Således vil cyklen fortsætte. Hele denne mekanisme bygger på at ligevægtspunktet er ustabil, altså at $|a| < 1$.

Hvis $|a| > 1$ er ligevægtspunktet stabilt og den lodrette nullcline vil skære den kubiske på enten den højre eller venstre gren. Dette vil betyde at et fasepunkt når det rammer en af grenene vil bevæge sig mod ligevægtspunktet og stoppe der, idet $\dot{y} > 0$ for $x < a$ og $\dot{y} < 0$ for $x > a$. Eksempelvis vil fasepunktet hvis det møder den højre gren over skæringspunktet for nullclines have $x > a$. Det vil betyde at $\dot{y} < 0$ og altså vil y aftage. Herved vil fasepunktet søge nedad til det punkt hvor nullclines skæringspunkt passerer så $x < a$ så $\dot{y} > 0$ og y atter vil stige. Ved denne mekanisme vil fasepunktet lægge sig til ro netop der hvor nullclines skærer. Altså et stabilt ligevægtspunkt.

I Fig. 3 er denne stabilitetssøgende mekanisme vist for $a = 2$ og $\mu = 5$ og for begyndelsesværdien $(x_0, y_0) = (0.5, -1.5)$.

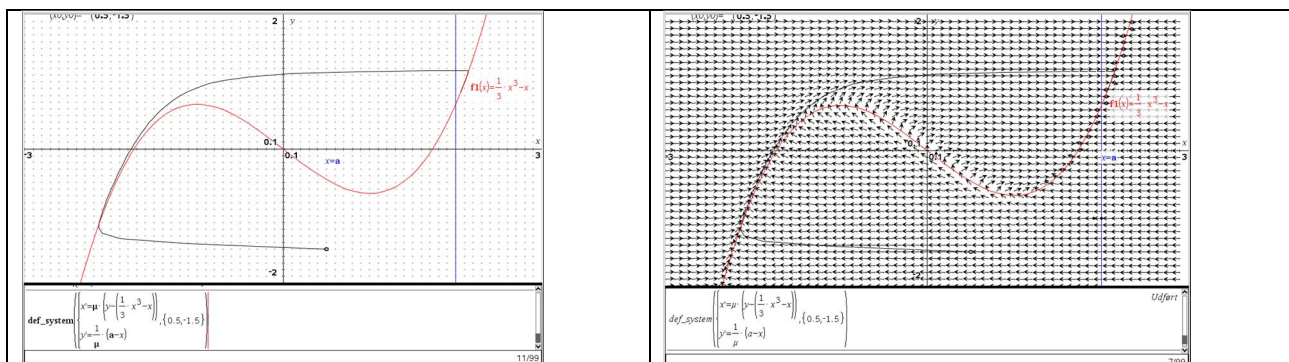
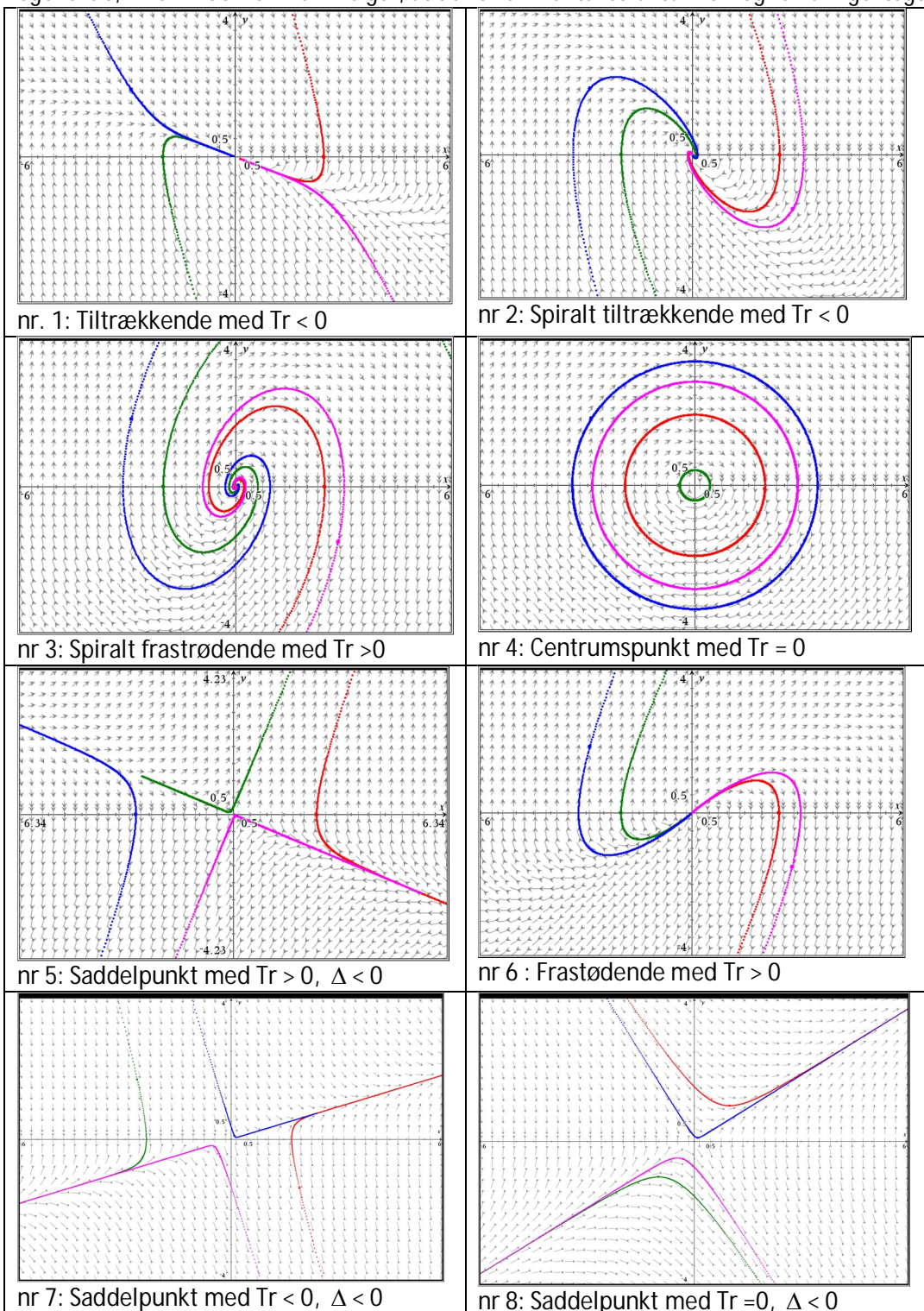
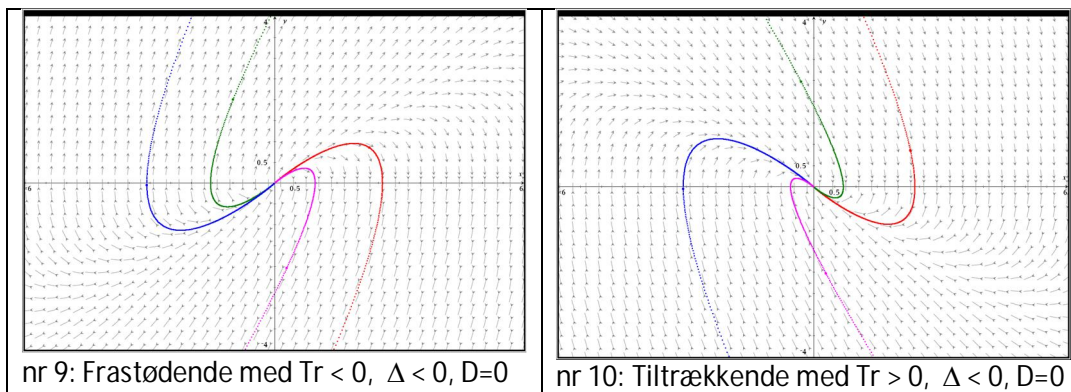


Fig. 3, Faseportræt for biased Van der Pol med $a = 2$ og $\mu = 5$ er indtegnet med begyndelsesværdien $(x_0, y_0) = (0.5, -1.5)$. Til højre er faserumsvektorerne fjernet. Til venstre er de medtaget. Det ses at fasepunktet tiltrækkes af det stabile ligevægtspunkt hvor de to nullclines skærer hinanden og dermed er der ingen grænsecykel i faserummet.

Løsninger til appendiks 3

Retningsfelter med eksempler på faseplot. Ved at trække rundt med kurverne ser vi, at ligevægtspunktet (0.0) kan karakteriseres som angivet. (Bemærk, at de spiralt tiltrækkende og frastødende bevarer denne egenskab, hvis vi zoomer ind. Vi siger, at der er en fraktal struktur i omegnen af ligevægtspunktet).





Størrelser og fortegn for $Tr(M) = a + d$, $\det(M) = \Delta = ad - bc$ og $D = (Tr(M))^2 - 4 \cdot \Delta$:

	$Tr(M) = a + d$	$\det(M) = \Delta = ad - bc$	$D = (Tr(M))^2 - 4 \cdot \Delta$
1	-3	1	5
2	-2	2	-4
3	1	2	-7
4	0	1	-4
5	2	-1	8
6	4	1	12
7	-3	-1	13
8	0	-2	8
9	2	1	0
10	-2	1	0



SUSANNE DITLEVSEN
*professor ved Institut
for Matematiske fag,
Sektionsleder for
statistik og sandsyn-
lighedsregning.*

Serien *10 danske matematikere – 10 matematiske fortællinger* henvender sig til gymnasieelever med interesse for matematik. Hensigten med serien er at åbne nogle vinduer ind til matematikkens mange spændende verdener, og dermed give et indtryk af, hvad matematisk forskning er.

Til hver film udarbejdes projektmaterialer, der kan anvendes i arbejdet med udvalgte problemstillinger, som vi præsenteres for i filmen. Projektmaterialerne er skrevet, så de både kan anvendes i kortere eller længere forløb på et hold, og være udgangspunkt for studieretningsprojekter.

Susanne Ditlevsens film om statistiske metoder falder naturligt i de to dele, som titlen angiver. Derfor er projektmaterialerne også opdelt i 2 dele:

Projektmaterialer 1 handler om *emner i den indledende statistik*, og indeholder materialer, man kan arbejde med både på C, B og A-niveau.

Projektmaterialer 2 handler om *Matematisk modellering af signaler i nerve- og muskelceller*, og indeholder en indføring i FitzHugh-Nagumo modellen. Matematisk set er studiet af koblede differentiaalligninger i fokus, og materialet rummer en række muligheder for studieretningsprojekter.

gymportalen.dk

