

2.3 Dynamische Modelle

Die *Dynamik* handelt von *Veränderungen* und beschreibt die zeitliche Entwicklung von Systemen. Nicht immer bestand Einigkeit darüber, ob Veränderungen überhaupt möglich sind. Im 6. Jahrhundert vor Christus entbrannte im antiken Griechenland ein Streit über genau diese Frage, der die griechische Philosophie nachhaltig prägte und selbst in der heutigen Diskussionen über das Körper-Seele Problem in anderer Form noch weiterlebt. Parmenides von Elea behauptet in seiner Seinslehre (Ontologie), daß alles Sein unvergänglich und ungeworden sein müsse. Aus diesem Grunde könnten Veränderungen in der Welt nur subjektiver Schein und Trug sein, welche durch die Sinneswahrnehmung hervorgerufen seien [Cap68]. Solch eine These mag aus heutiger Sicht zunächst gänzlich unwahrscheinlich und indiskutabel erscheinen. Faßt man jedoch die mancherseits vehemente Ablehnung gegenüber der neurobiologischen Erklärung des Bewußtseins als *emergente* (das heißt auch *gewordene*) Erscheinung neuronaler Aktivität genauer ins Auge, so trifft man nicht selten auf denselben Grundgedanken. Ohne gleich die Möglichkeit der Veränderung abzulehnen, neigen doch die meisten Weltbilder dazu, etwas Unvergängliches und Ungewordenes zu postulieren, seien es physikalische Gesetze, wie Energieerhaltung, oder die Unsterblichkeit der Seele. Die Vorstellung, daß unser bewußtes Dasein seine Identität vielmehr in der unbeständigen Anordnung des Beständigen als in diesem selbst zu suchen hat, stößt darum keineswegs auf allseitige Akzeptanz.

Zenon, ein Schüler von Parmenides und ebenfalls Eleate, hat in einer Reihe von Paradoxien versucht, in der Annahme, daß Bewegung existiere, eine Widersprüchlichkeit aufzuzeigen. Die Grundlage seiner Argumentation besteht in dem Fehlschluß, daß Dimensionsloses, das keine Ausdehnung besitzt, unendlich oft aneinandergesetzt werden kann und sich trotzdem nichts daraus ergibt [Wal92]. In Bezug auf die Bewegung heißt dies, daß sich zu keinem Zeitpunkt etwas bewegen könne, da Bewegung das Vergehen von Zeit und somit eine zeitliche Ausdehnung erfordert. Wenn sich aber zu keinem Zeitpunkt etwas bewegen kann, so könne sich auch zu unendlich vielen, hintereinander gereihten Zeitpunkten nichts bewegen und Bewegung sei folglich paradox. Diese Implikation ist mathematisch jedoch falsch und nicht im Einklang mit der von Newton und Leibniz entwickelten Infinitesimalrechnung, wie in Anhang B erläutert.

2.3.1 Nicht-lineare Dynamik

Mit Newtons Erfindung der Differentialgleichung, seiner Entdeckung des Bewegungsgesetzes und des allgemeinen Gravitationsgesetzes fand die Dynamik (als *principia mathematica*) in der Physik (in der *philosophiae naturalis*) ihren Ursprung. Da die Bewegungsgleichungen der klassischen Physik, wie auch die der Quantenmechanik, *linear* sind, hat sich die analytische Vorgehensweise in der Physik bis heute immer weiter etablieren können, obwohl es auch in der Physik seit langem analytisch unlösbare, *nicht-*

lineare Probleme gibt, wie beispielsweise schon das Dreikörperproblem

$$m_i \frac{d^2}{dt^2} \mathbf{x}_i = \sum_{j \neq i}^N \frac{m_i m_j (\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j)}{|\mathbf{x}_i - \mathbf{x}_j|^3} \quad (N \geq 3).$$

Neben der im vorangegangenen Abschnitt erwähnten Unsicherheit, ob die Physik überhaupt biologische Prozesse erklären kann, ist die analytische Unlösbarkeit der meisten nicht-linearen Differentialgleichungen ein weiterer Grund dafür, daß sich die Physik lange Zeit sehr wenig mit der Modellierung komplexer biologischer Systeme auseinandergesetzt hat. Komplexe Systeme sind im allgemeinen nicht-lineare Systeme, insbesondere gründen Prozesse dissipativer Selbstorganisation auf hochgradig nicht-linearen Wechselwirkungen. Eine dynamische Modellbildung oder Systemanalyse erfolgt durch die Zuordnung eines Differentialgleichungssystems und die explizite Angabe der Systemparameter, welche die Wechselwirkungen beschreiben. Die höchste Potenz der Ableitung bestimmt den Grad des Differentialgleichungssystems und damit den Grad der *Nicht-Linearität*. Existiert eine analytische Lösung, so beschreibt diese das Verhalten des Systems oder den Systemzustand für alle Anfangszustände zu allen Zeitpunkten. Bei nicht-linearen Systemen läßt sich, wie erwähnt, jedoch in den meisten Fällen keine analytische Lösung finden. Dann bleibt die Möglichkeit, eventuell mit Unterstützung von Computern, eine numerische Lösung zu berechnen¹⁹. In vielen Fällen ist man aber gar nicht an einer exakten Lösung für alle Zeitpunkte interessiert, sondern möchte lediglich die stabilen Zustände kennen, in die sich ein bestimmtes System begeben kann.

2.3.2 Lineare Stabilitätsanalyse

Die stationären Punkte oder Fixpunkte x^* einer Differentialgleichung

$$\frac{dx}{dt} = f(x)$$

sind die Lösungen der Gleichung

$$\frac{dx}{dt} = f(x) = 0.$$

Die Stabilität des Fixpunktes x^* wird ermittelt, indem man eine kleine Auslenkung $\eta(t) = x(t) - x^*$ vom Fixpunkt x^* und deren zeitliche Entwicklung betrachtet. Um zu sehen, ob die Auslenkung zunimmt oder abnimmt (das System sich vom Fixpunkt weg entwickelt oder in den Fixpunkt zurückkehrt), leitet man eine Differentialgleichung für $\eta(t)$ her. Dazu differenziert man $\eta(t)$ zunächst und erhält

$$\frac{d}{dt} \eta(t) = \frac{d}{dt} (x - x^*) = \frac{d}{dt} x,$$

¹⁹Ein übliches numerisches Verfahren ist das Runge-Kutta Verfahren vierter Ordnung [Str94].

da x^* konstant ist. Demzufolge ist $\frac{d}{dt}\eta = \frac{d}{dt}x = f(x) = f(x^* + \eta)$. Mit der Taylor-Entwicklung nach (B.34) ergibt sich dann

$$f(x^* + \eta) = f(x^*) + \eta \frac{d}{dt}f(x^*) + O(\eta^2),$$

wobei $O(\eta^2)$ für quadratische Terme und Terme höheren Grades in η steht. Da x^* ein Fixpunkt ist, folgt per Definition $f(x^*) = 0$ und demnach

$$\frac{d}{dt}\eta = \eta \frac{df}{dt}(x^*) + O(\eta^2).$$

Für den Fall, daß $\frac{df}{dt}(x^*) \neq 0$, sind die höheren Terme $O(\eta^2)$ vernachlässigbar, und es gilt für kleine Auslenkungen die Näherung

$$\frac{d}{dt}\eta = \eta \frac{df}{dt}(x^*), \tag{2.25}$$

welche als *Linearisierung um den Fixpunkt x^** bezeichnet wird. Die Lösung von (2.25) ist nach (B.8) eine Exponentialfunktion, d.h. wenn $\frac{df}{dt}(x^*) > 0$, wird $\eta(t)$ exponentiell wachsen und wenn $\frac{df}{dt}(x^*) < 0$ wird $\eta(t)$ exponentiell zerfallen. Mit anderen Worten ist x^* im ersten Fall ein instabiler und im zweiten Fall ein stabiler Fixpunkt²⁰. Die Steigung $\frac{df}{dt}(x^*)$ im Fixpunkt legt also die Stabilität des Fixpunktes durch ihr Vorzeichen fest (Abbildung 13). Ihr Betrag $|\frac{df}{dt}(x^*)|$ kann als Maß der Stabilität aufgefaßt werden. Ist $\frac{df}{dt}(x^*) = 0$, so sind die Terme höherer Ordnung $O(\eta^2)$ nicht mehr zu vernachlässigen und eine nicht-lineare Stabilitätsanalyse ist erforderlich.

Die stationären Punkte oder Fixpunkte $X^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*)^T$ eines Differentialgleichungssystems der Ordnung n

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= f_1(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ \frac{dx_2}{dt} &= f_2(x_1, x_2, \dots, x_n) \\ &\dots \\ \frac{dx_n}{dt} &= f_n(x_1, x_2, \dots, x_n) \end{aligned}$$

berechnen sich nach (B.33) gemäß

²⁰Ein instabiler Fixpunkt ist der Repellor und ein stabiler Fixpunkt der Attraktor in Abbildung 9. Die Funktion f entspricht dort jedoch den wirkenden Kräften, also der negativen Ableitung des dargestellten Höhenniveauperlaufs (*Potential*). Somit sind die stabilen Fixpunkte die Stellen, an denen die *zweite* Ableitung des Höhenverlaufs positiv (dieser selbst also konvex) ist (siehe Abschnitt ??!).

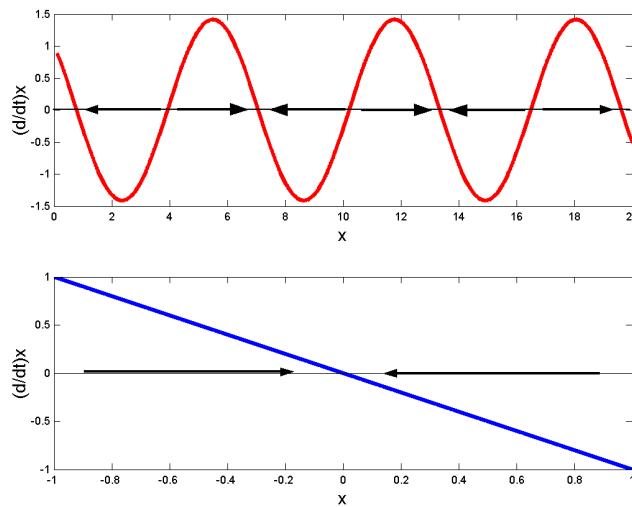


Abbildung 13: Eindimensionales Richtungsfeld einer nicht-linearen DGL (oben) und einer linearen DGL (unten). Der eindimensionale Phasenraum ist die x-Achse. Auf der y-Achse ist die Ableitung $\frac{dx}{dt} = f(x)$ aufgetragen. Die Nullstellen sind Fixpunkte. Das lineare System kann höchstens einen isolierten Fixpunkt haben, das nicht-lineare System kann beliebig viele isolierte Fixpunkte haben. Stabile Fixpunkte sind die, auf welche das Richtungsfeld an jeder Stelle in ihrer Umgebung hin zeigt, die anderen sind instabile Fixpunkte. In einem stabilen Fixpunkt fällt der Graph wegen $\frac{df}{dt}(x^*) < 0$, in einem instabilen Fixpunkt steigt der Graph wegen $\frac{df}{dt}(x^*) > 0$.

$$\begin{aligned}
 \left. \frac{dx_1}{dt} \right|_{X^*} &= f_1(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0 \\
 \left. \frac{dx_2}{dt} \right|_{X^*} &= f_2(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0 \\
 &\dots \\
 \left. \frac{dx_n}{dt} \right|_{X^*} &= f_n(x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) = 0
 \end{aligned} \tag{2.26}$$

Die Stabilitätsanalyse für höherdimensionale Differentialgleichungssysteme soll exemplarisch für den Fall $n=2$ erläutert werden. Sei nun $X^* = (x_1^*, x_2^*)$ ein Fixpunkt, d.h.

$$\begin{aligned}
 f_1(x_1^*, x_2^*) &= 0 \\
 f_2(x_1^*, x_2^*) &= 0
 \end{aligned}$$

und $u = x_1 - x_1^*$, sowie $v = x_2 - x_2^*$ die beiden Komponenten einer kleinen Auslenkung vom Fixpunkt. Man betrachte wieder die Ableitung der Auslenkung:

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}u &= \frac{d}{dt}x_1 \\ &= f_1(x_1^* + u, x_2^* + v) \\ &= f_1(x_1^*, x_2^*) + u \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{X^*} + v \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{X^*} + O(u^2, v^2, uv) \\ &= u \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{X^*} + v \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{X^*} + O(u^2, v^2, uv). \end{aligned}$$

Dabei wurde im ersten Schritt $x_1 = x_1^* + u$ bzw. $x_2 = x_2^* + v$ in f_1 substituiert, im zweiten Schritt die Taylorentwicklung für den zweidimensionalen Fall angewendet und im dritten Schritt wegen $f_1(x_1^*, x_2^*) = 0$ der erste Summand gestrichen. Analog erhält man für die zweite Komponente:

$$\frac{d}{dt}v = u \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right|_{X^*} + v \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right|_{X^*} + O(u^2, v^2, uv).$$

Demnach gilt für die zeitliche Entwicklung der Auslenkung $(u, v)^T$ bei Linearisierung um den Fixpunkt:

$$\begin{pmatrix} \frac{d}{dt}u \\ \frac{d}{dt}v \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{X^*} & \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{X^*} \\ \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right|_{X^*} & \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right|_{X^*} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} u \\ v \end{pmatrix}. \quad (2.27)$$

Die Matrix

$$A = \begin{pmatrix} \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_1} \right|_{X^*} & \left. \frac{\partial f_1}{\partial x_2} \right|_{X^*} \\ \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_1} \right|_{X^*} & \left. \frac{\partial f_2}{\partial x_2} \right|_{X^*} \end{pmatrix}_{(x_1^*, x_2^*)}$$

ist die *Jacobi-Matrix* am Fixpunkt $X^* = (x_1^*, x_2^*)$. Sie ist das mehrdimensionale Analogon zu $\frac{df}{dt}(x^*)$ aus (2.25). In (2.27) wurden die Terme höherer Ordnung schon vernachlässigt. Dies ist für kleine Auslenkungen $(u, v)^T$ dann gerechtfertigt, wenn der Realteil aller Eigenwerte λ_i der Jacobi-Matrix von Null verschieden sind:

$$\forall i = 1..n : \operatorname{Re}(\lambda_i) \neq 0. \quad (2.28)$$

In diesen Fällen ist die Stabilität des Fixpunktes durch die Stabilität des linearisierten Systems gegeben. Anders ist es für die Grenzfälle, bei denen ein Eigenwert mit verschwindendem Realteil existiert:

$$\exists \lambda_i : \operatorname{Re}(\lambda_i) = 0. \quad (2.29)$$

Dies trifft bei Zentren, Sternen und degenerierten Knoten zu (Anhang B). Hier entscheiden die Terme höherer Ordnung über die Stabilität des Fixpunktes.

2.3.3 Bifurkation

In der Dynamik wird unter einer *Bifurkation* die qualitative Änderung der Phasenraumtopologie eines Systems verstanden. Darunter fällt die Erzeugung und Vernichtung von Fixpunkten oder der Verlust ihrer Stabilität. Ein simpler Mechanismus, um Fixpunkte durch Veränderung eines Kontrollparameters (*Bifurkationsparameter*) zu erzeugen oder zu vernichten, ist bei der sogenannten *Sattelpunkt-Bifurkation* zu erkennen (Abbildung 14). Man betrachte das System

$$\frac{d}{dt}x = r + x^2,$$

bei dem r ein Systemparameter ist. Für $r < 0$ erhält man die beiden Fixpunkte aus $\frac{d}{dt}x = r + x^2 = 0$ zu

$$x_{1,2}^* = \pm\sqrt{-r}.$$

Die Stabilitätsanalyse ergibt für eine Auslenkung $\eta(t) = x(t) - x^*$ nach (2.25) $\frac{d}{dt}\eta(t) = \eta \frac{df}{dx}(x^*) = \eta \cdot 2x^* = \pm 2\eta\sqrt{-r}$, d.h. einen stabilen und einen instabilen Fixpunkt. Für $r=0$ erhält man einen Fixpunkt, der ein Sattelpunkt ist, und für $r > 0$ existiert überhaupt kein Fixpunkt. Der Systemparameter r fungiert im vorliegenden System offensichtlich als Kontrollparameter zur Erzeugung und Vernichtung von Fixpunkten.

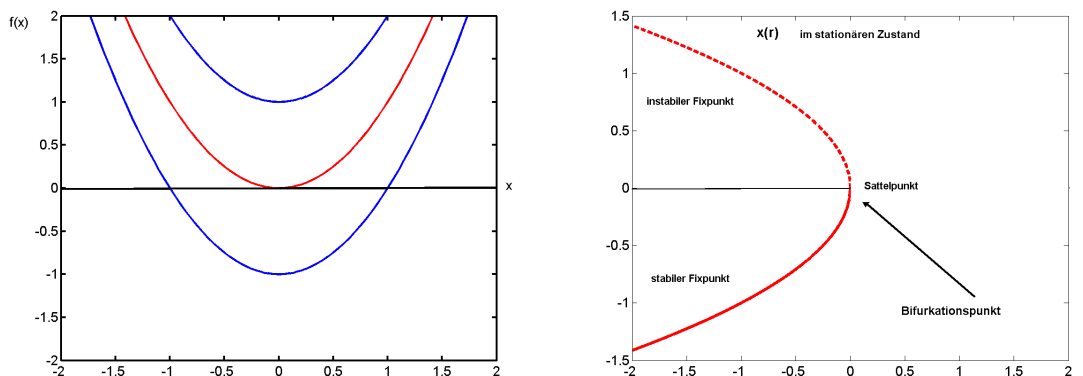


Abbildung 14: *Sattelpunkt-Bifurkation*. Auf der linken Seite ist $f(x) = \frac{d}{dt}x = r + x^2$ über x für $r = -1, +1$ (blau) und für den kritischen Punkt $r_C = 0$ aufgetragen. Auf der rechten Seite ist ein Bifurkationsdiagramm aufgezeichnet, bei welchem x im stationären Punkt ($\frac{d}{dt}x = 0$) über den Bifurkationsparameter r aufgetragen wird.

Bistabilität erfordert zwei voneinander getrennte stabile Fixpunkte. Um diese als Speicher zu verwenden, benötigt man einen Kontrollparameter, der die Bistabilität auslöst, wenn der Speicher beschrieben werden soll. Dies gewährleistet die *Pitchfork-Bifurkation*²¹

²¹Das Bifurkationsdiagramm (Abbildung 15, oben rechts) erinnert an eine Heugabel (Pitchfork), daher die Bezeichnung.

in folgendem System (Abbildung 15 oben):

$$\frac{d}{dt}x = rx - x^3. \quad (2.30)$$

Im Falle von $r > 0$ hat das System 3 Fixpunkte $x_{1,2,3}^* = 0, \sqrt{r}, -\sqrt{r}$. Für eine Auslenkung $\eta(t) = x(t) - x^*$ um die von Null verschiedenen Fixpunkte ergibt sich nach (2.25) $\frac{d}{dt}\eta(t) = \eta \frac{df}{dt}(x^*) = \eta \cdot (r - 3(x^*)^2) = \eta r - 3\eta r < 0$, d.h. ein stabiler Fixpunkt. Der Fixpunkt an der Stelle Null ist instabil, weil $\frac{d}{dt}\eta(t) = \eta \cdot (r - 3(x^*)^2) = \eta r > 0$. Dies entspricht dem in Abbildung 10 dargestellten Fall von Bistabilität durch zwei Attraktoren, die durch einen Repellor getrennt sind. Für $r < 0$ verschwinden die beiden von Null verschiedenen Fixpunkte, und der Fixpunkt an der Stelle Null wird stabil.

Eine Pitchfork-Bifurkation liegt auch beim Ferromagneten vor, wie er im stationären Zustand durch die Gleichung (2.23) beschrieben wird (Abbildung 15 links unten):

$$h = T \cdot \tanh^{-1}m - J \cdot n \cdot m \Big| \cdot \frac{1}{Jn}$$

$$\underbrace{\frac{h}{Jn}}_{\alpha} = \underbrace{\frac{T}{Jn}}_{\beta} \tanh^{-1}m - m$$

Liegt kein äußeres Magnetfeld an, d.h. $h = 0$, so erhält man mit $\beta = \frac{T}{Jn}$:

$$\beta \cdot \tanh^{-1}m = m.$$

Für $\beta = \frac{T}{Jn} < 1$ ergeben sich zwei stabile Fixpunkte $m_{1,3}^*$, in deren Mitte ein instabiler Fixpunkt $m_2^* = 0$ an der Stelle Null liegt. Für $\beta = \frac{T}{Jn} \geq 1$ existiert nur noch ein stabiler Fixpunkt an der Stelle Null. Dies wird ersichtlich, wenn man $g(m) = m$ und $h(m) = \beta \cdot \tanh^{-1}m$ graphisch aufträgt (Abbildung 15 rechts unten). Die Schnittpunkte entsprechen den Fixpunkten. Es handelt sich also ebenfalls um eine Pitchfork-Bifurkation, bei der die Temperatur T der Kontrollparameter ist. Aus $\beta_C = \frac{T_C}{Jn} = 1$ folgt, daß die kritische Temperatur $T_C = Jn$ beträgt. Der Ferromagnet geht beim Abkühlen unterhalb $T_C = Jn$ vom stabilen symmetrischen Zustand in den bistabilen Zustand über. Der symmetrische Zustand an der Stelle $m = 0$ wird dabei instabil, so daß bei geringsten Auslenkungen (durch kleine Fluktuationen des Magnetfeldes) sich der Ferromagnet in einen der beiden asymmetrischen stabilen Zustände begeben wird. *Spontane Musterbildung erfordert stets die Destabilisierung des homogenen Zustandes.*

2.3 Dynamische Modelle

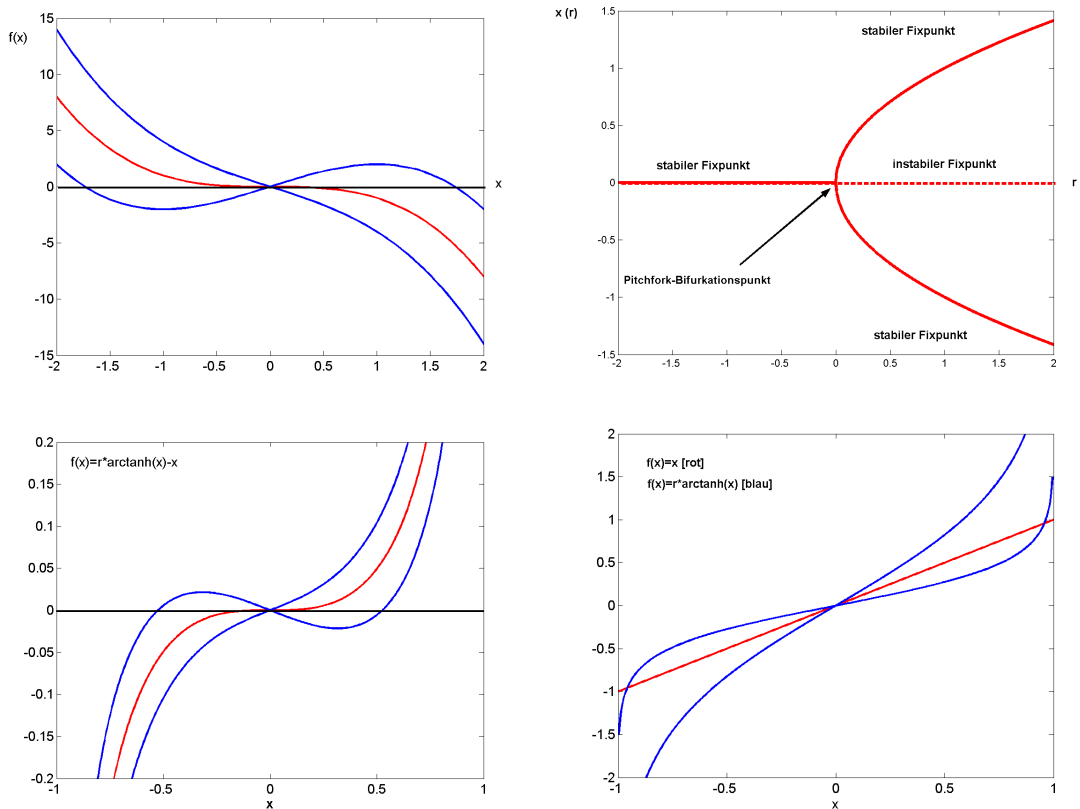


Abbildung 15: Pitchforkbifurkation. Oben ist auf der linken Seite $f(x) = \frac{d}{dt}x = rx - x^3$ über x aufgetragen und auf der rechten Seite das Bifurkationsdiagramm dargestellt. Unten ist auf der linken Seite $f(x) = \frac{d}{dt}x = r \cdot \tanh^{-1}x - x$ für $0 < r < 1$ und $r > 1$ (blau), sowie für den kritischen Punkt $r_C = 1$ (rot) abgebildet. Unten rechts sind $f(x) = x$ (rot), sowie $f(x) = r \cdot \tanh^{-1}x$ für zwei verschiedene Werte von r mit einmal $0 < r < 1$ und einmal $r > 1$ (blau) aufgetragen. Die Schnittstellen der blauen Graphen mit dem roten sind die Fixpunkte von $\frac{d}{dt}x = r \cdot \tanh^{-1}x - x$.

2.3.4 Chaos

Der Symmetriebruch bei der Entstehung von Konvektionsrollen kann mit dem durch die Lorenz-Gleichungen (2.24) beschriebenen Modell dynamisch erklärt werden:

$$\begin{aligned}
 \frac{d}{dt}x &= \sigma \cdot (y - x) \\
 \frac{d}{dt}y &= rx - y - xz \\
 \frac{d}{dt}z &= xy - bz.
 \end{aligned}
 \tag{2.31}$$

Das Differentialgleichungssystem ist nur durch die beiden Ausdrücke $x \cdot z$ in der zweiten und $x \cdot y$ in der dritten Gleichung nicht ganz linear. Dennoch können seine Lösungen

bereits ein chaotisches Verhalten zeigen (Abbildung 16). Die stationären Zustände sind die Lösungen des Gleichungssystems:

$$\begin{aligned}\sigma \cdot (y - x) &= 0 \\ rx - y - xz &= 0 \\ xy - bz &= 0\end{aligned}$$

Offensichtlich ist $(x^*, y^*, z^*)_0 = (0, 0, 0)$ unabhängig von den Werten aller Systemparameter ein Fixpunkt. Ist dieser Fixpunkt stabil, so entspricht das dem homogenen Zustand, in dem die Viskosität jegliche Konvektionsbewegung unterbindet.

Zwei weitere Fixpunkte errechnen sich für $r > 1$ zu

$$(x^*, y^*, z^*)_{C^-} = (-\sqrt{b(r-1)}, -\sqrt{b(r-1)}, r-1)$$

und

$$(x^*, y^*, z^*)_{C^+} = (\sqrt{b(r-1)}, \sqrt{b(r-1)}, r-1),$$

da

$$\begin{aligned}\sigma \cdot (\sqrt{b(r-1)} - \sqrt{b(r-1)}) &= 0 \\ r\sqrt{b(r-1)} - \sqrt{b(r-1)} - \sqrt{b(r-1)}(r-1) &= 0 \\ b(r-1) - b(r-1) &= 0\end{aligned}$$

Sie sind symmetrisch zum Ursprung und entsprechen den Zuständen rechtsdrehender, bzw. linksdrehender Konvektionrollen. Für $r < 1$ sollte der homogene Zustand $(x^*, y^*, z^*)_0 = (0, 0, 0)$ stabil sein, für $r > 1$ muß dieser jedoch irgendwann destabilisiert werden, damit es zum Symmetriebruch kommen kann, bei dem sich das System in einen der beiden bei $r = 1$ entstandenen Fixpunkte begeben kann. Demnach ist eine Stabilitätsanalyse des Fixpunktes im homogenen Zustand $(x^*, y^*, z^*)_0 = (0, 0, 0)$ vorzunehmen.

Die Linearisierung von (2.31) erreicht man, indem die Nichtlinearitäten $x \cdot z$ und $x \cdot y$ vernachlässigt werden:

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}x &= \sigma \cdot (y - x) \\ \frac{d}{dt}y &= rx - y \\ \frac{d}{dt}z &= -bz\end{aligned}$$

Nun ist aber die dritte Zustandsvariable z nur noch in der letzten Gleichung vorhanden und dort ohne die beiden anderen Zustandsvariablen. Man sagt, daß die dritte Gleichung für z von den anderen beiden *entkoppelt* wurde. Sie kann darum separat betrachtet werden. Da der Parameter b stets als positiv angenommen werden kann, fällt

jede Auslenkung in z-Richtung exponentiell auf Null zurück. Für die anderen beiden Richtungen bleibt

$$\begin{pmatrix} \frac{d}{dt}x \\ \frac{d}{dt}y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} -\sigma & \sigma \\ r & -1 \end{pmatrix} \cdot \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Die Spur $\tau = -\sigma - 1 < 0$ der Koeffizientenmatrix ist grundsätzlich negativ und die Determinante ist $\Delta = -\sigma - r\sigma = \sigma(r - 1)$. Das bedeutet, daß der Fixpunkt im Ursprung für $r < 1$ in der Tat ein stabiler Fixpunkt ist, der bei $r = 1$ instabil wird (Anhang B). Am kritischen Punkt $r_C = 1$ zeigt das System eine Pitchfork-Bifurkation, bei welcher der Fixpunkt im Ursprung instabil wird, und zwei neue stabile Fixpunkte symmetrisch um den Ursprung entstehen. Eine Stabilitätsanalyse der beiden neu entstandenen Fixpunkte zeigt, daß diese für $r > 1$ tatsächlich zunächst stabil sind. Das System fällt in einen der beiden Fixpunktattraktoren und es bilden sich Konvektionrollen aus. Wird der Kontrollparameter r weiter angehoben, so kommt es zu einer weiteren Bifurkation. Bei $r = 28$ zeigt das System das in Abbildung 16 dargestellte chaotische Verhalten. In der Phasenraumdarstellung ist zu erkennen, daß das System in einer Menge von Zuständen verharret, die ein bestimmtes Phasenraumvolumen nicht überschreiten. Dennoch bleibt das System niemals in einem bestimmten Punkt des Phasenraums und auch nicht auf einer geschlossenen Trajektorie. Wie man nämlich im Zeitgraphen erkennen kann, verhält sich das System aperiodisch und unregelmäßig (Abbildung 16, oben). Überdies fällt auf, daß das Langzeitverhalten des Systems äußerst sensibel von der Anfangsbedingung abhängt. Ein solches aperiodisches Langzeitverhalten eines deterministischen Systems, welches sensibel von der Anfangsbedingung abhängt, wird als *Chaos* bezeichnet. Ed Lorenz erkannte im Langzeitverhalten des Systems einen seltsamen Attraktor.

Die formale Definition eines Attraktors lautet, daß jener eine geschlossene Menge A von Zuständen im Phasenraum ist, für die gilt:

- Jede Trajektorie, die in A startet, bleibt für alle Zeiten in A
- Alle Trajektorien, die hinreichend nahe an A sind, bewegen sich in A hinein, d.h. es existiert eine offene Menge von Anfangsbedingungen $U \supset A$ mit $\mathbf{x}(0) \in U$, sodaß der Abstand zwischen $x(t)$ und A für $t \rightarrow \infty$ gegen Null geht. Die größte Menge U , für die dies zutrifft, wird als das *Attraktorbecken* von A bezeichnet.
- A ist minimal, d.h. A ist die kleinste Menge, welche die beiden oben stehenden Eigenschaften erfüllt.

Ein *seltsamer Attraktor* ist ein solcher, welcher empfindlich von den Anfangsbedingungen abhängt.

2.3.5 Musterbildung

Im Jahre 1952 veröffentlichte Alan Turing ein mathematisches Modell, mit dem er die Morphogenese in der frühen Embryonalentwicklung zu erklären versuchte. Im Mittelpunkt stand die Frage, wie aus der zunächst kugelsymmetrischen befruchteten Eizelle

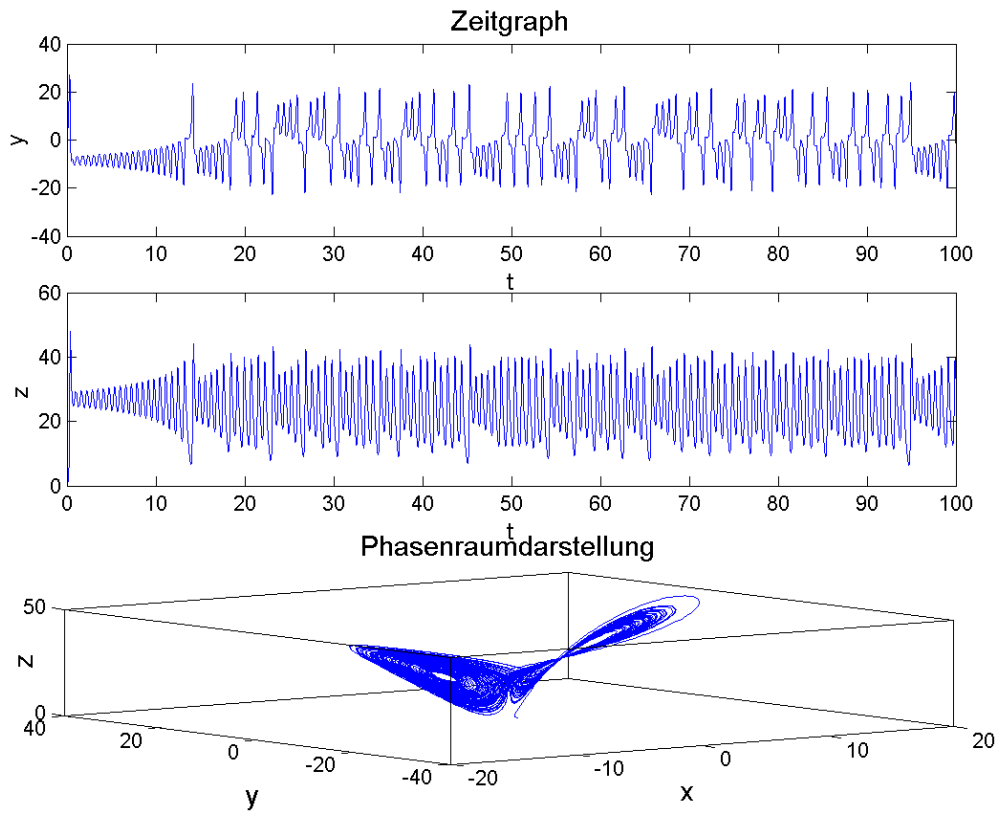


Abbildung 16: *Lorenz-Attraktor. Darstellung der Zustandsvariablen y und z im Zeitraum und des Phasendiagramms. Das System verharrt in einer Menge von Zuständen, die auf ein bestimmtes Phasenraumvolumen begrenzt sind. Dennoch verhält sich das System vollkommen unregelmäßig und aperiodisch.*

ein hochstrukturierter Organismus entstehen kann. Nach den Überlegungen der vorangegangenen Abschnitte liegt die Grundidee für einen Ansatz auf der Hand: Man suche die entsprechenden Werte für die Systemparameter, bei denen der homogene Zustand instabil wird. Alan Turings Modell gründet auf der linearen Stabilitätsanalyse und leistete einen wesentlichen Beitrag zur nicht-linearen Dynamik. Überdies zeigt es, daß einfache physikalische Gesetze ausreichen, eine musterbildende Instabilität hervorzu-
bringen.

Turing nahm an, daß die Gene (Proteine oder Enzyme) ausschließlich als Katalysatoren für spontane chemische Reaktionen fungieren, welche die Produktion von anderen Katalysatoren regulieren. Er vernachlässigte mechanische und elektrische Aspekte und betrachtete die Diffusion und die chemische Reaktion als die maßgeblichen Mechanismen bei der Musterbildung in organischem Gewebe. Wirkt Diffusion im allgemeinen eher strukturzerstörend, so ist gerade sie es nach Turings Theorie, welche die Instabilität aus-

löst (*diffusionsbedingte Instabilität*). Turing gelang es zu zeigen, daß diffusionsbedingte Instabilität, die durch anfängliche Zufallsschwankungen der Konzentrationsverteilung initiiert wird, globale räumliche Konzentrationsstrukturen und chemische Muster hervorbringt. Die von Turing errechneten Muster sind Streifen oder Tupfen. Sie ähneln sehr stark den gestreiften oder gepunkteten Mustern auf Tierfellen (wie sie beispielsweise bei den Zebras oder dem Gepard in Abbildung 7 dargestellt sind). Intrinsische Parameter, wie Diffusionskonstanten und Reaktionsraten, legen allein die morphologische Charakteristik (ob Tupfen oder Streifen, Streifenbreite, etc.) fest, welche nicht von der anfänglichen Auslenkung abhängt. Letztere hat nur Auswirkungen auf die Phase, d.h. die exakte Position und die Ausrichtung der Streifen. Alan Turings Modell ist eine mögliche Erklärung für die morphogenen Prozesse in der frühen Embryonalentwicklung; seine Hypothese konnte aber bis heute nicht bewiesen werden.

Reaktions-Diffusions-Gleichungen

Die Diffusion N verschiedener Moleküle mit den Konzentration $c_i(\mathbf{x}, t)$ am Ort \mathbf{x} zum Zeitpunkt t wird durch

$$\frac{d}{dt}\mathbf{c}(\mathbf{x}, t) = \mathbf{D}\Delta\mathbf{c}(\mathbf{x}, t) \quad (2.32)$$

beschrieben. Der Laplace-Operator $\Delta = \nabla^2 = \frac{\partial^2}{\partial x_1^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_2^2} + \frac{\partial^2}{\partial x_3^2}$ mit den zweifachen Ableitungen kommt daher, daß der aus einem Raumvolumen austretende Diffusionsstrom $\nabla\mathbf{j}(\mathbf{x}, t)$ gleich der Konzentrationsabnahme $-\frac{\partial}{\partial t}c(\mathbf{x}, t)$ in diesem Volumenelement ist

$$\nabla\mathbf{j}(\mathbf{x}, t) = -\frac{\partial}{\partial t}c(\mathbf{x}, t) \quad (2.33)$$

und dieser Diffusionsstrom wiederum um so stärker ist, je größer der räumliche Konzentrationsabfall $\nabla c(\mathbf{x}, t)$ ist

$$\mathbf{j}(\mathbf{x}, t) = -D \cdot \nabla c(\mathbf{x}, t). \quad (2.34)$$

Daraus folgt die Diffusionsgleichung für eine Substanz

$$\frac{\partial}{\partial t}c(\mathbf{x}, t) = \nabla \cdot (-D \cdot \nabla c(\mathbf{x}, t)) = D\nabla^2 c(\mathbf{x}, t) = D\Delta c(\mathbf{x}, t).$$

Bei N Substanzen mit den Konzentrationen $c_i(\mathbf{x}, t)$ ($i = 1, \dots, N$) kann die Diffusionsgleichung in der Matrizen Schreibweise wie in (2.32) formuliert werden, wobei $\mathbf{c} = (c_1, c_2, \dots, c_N)$ und \mathbf{D} eine Diagonalmatrix ist, mit den Diffusionskonstanten D_i auf der Diagonalen.

Wenn chemische Reaktionen stattfinden, so ändern diese ebenfalls die Konzentrationen, was durch Einfügen eines weiteren Summanden $\mathbf{f}(\mathbf{c}(\mathbf{x}, t))$ in die Diffusionsgleichung (2.32) zur allgemeinen Reaktions-Diffusions-Gleichung überleitet:

$$\frac{d}{dt}\mathbf{c}(\mathbf{x}, t) = \mathbf{f}(\mathbf{c}(\mathbf{x}, t)) + \mathbf{D}\Delta\mathbf{c}(\mathbf{x}, t) \quad (2.35)$$

Die Reaktionsdynamik ist ebenfalls von der Konzentration abhängig, was im Argument von $\mathbf{f}(\mathbf{c}(\mathbf{x}, t))$ zum Ausdruck kommt. Der Laplace-Operator Δ beschreibt die räumliche Inhomogenität.

Möge im folgenden ein einfaches System mit zwei Substanzen betrachtet werden, wie es Hans Meinhardt zur Beschreibung der anfänglichen Musterbildung in der frühen Embryonalentwicklung aufstellte [GM72]. Es wird von einem Aktivator mit der Konzentration a und einem Inhibitor mit der Konzentration h ausgegangen. Der Aktivator wirkt selbstverstärkend (autokatalytisch) und verstärkend auf den Inhibitor (kreuzkatalytisch)

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}a(\mathbf{x}, t) &= \rho + \frac{a(\mathbf{x}, t)^2}{h(\mathbf{x}, t)} - \mu a(\mathbf{x}, t) + D_a \Delta a(\mathbf{x}, t) \\ \frac{d}{dt}h(\mathbf{x}, t) &= a(\mathbf{x}, t)^2 - \nu h(\mathbf{x}, t) + D_h \Delta h(\mathbf{x}, t)\end{aligned}\quad (2.36)$$

Hierbei beschreibt $a(\mathbf{x}, t)^2$ in der oberen Gleichung die Auto-, in der unteren Gleichung die Kreuzkatalyse durch den Aktivator und $\frac{1}{h(\mathbf{x}, t)}$ die Wirkung des Inhibitors. Der Quellterm ρ ist die dissipative Komponente des Systems und entspricht einem äußeren Zufluß des Aktivators. μ bzw. ν sind die Zerfallsraten der jeweiligen Substanz, D_a und D_h die jeweiligen Diffusionskonstanten. Die autokatalytische Produktion muß nicht-linear sein (mindestens $a(\mathbf{x}, t)^2$), da der Abbau biologischer Moleküle $\mu a(\mathbf{x}, t)$ stets als linear angesetzt wird, aber nicht überwiegen darf.

Stationäre homogene Lösung

Die stationäre ($\frac{d}{dt}a(\mathbf{x}, t) = 0$, $\frac{d}{dt}h(\mathbf{x}, t) = 0$) homogene ($\Delta a(\mathbf{x}, t) = 0$, $\Delta h(\mathbf{x}, t) = 0$) Lösung lautet:

$$\begin{aligned}0 &= \rho + \frac{a_0^2}{h_0} - \mu a_0 \\ 0 &= a_0^2 - \nu h_0\end{aligned}\quad (2.37)$$

Wegen der unteren Gleichung ist $h_0 = \frac{1}{\nu}a_0^2$, woraus aus der oberen Gleichung folgt, daß

$$a_0 = \frac{1}{\mu}(\rho + \nu).\quad (2.38)$$

Linearisierung um die stationäre homogene Lösung

Nun ist die wesentliche Idee, zu untersuchen, unter welchen Bedingungen diese Lösung instabil wird. Dazu betrachtet man eine kleine Abweichung vom stationären Punkt der homogenen Lösung. $q_1 = a - a_0$, $q_2 = h - h_0$ sodaß $\frac{d}{dt}a = \frac{d}{dt}q_1$, $\frac{d}{dt}h = \frac{d}{dt}q_2$, $\Delta a = \Delta q_1$

und $\Delta h = \Delta q_2$. Damit wird aus (2.36):

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}q_1 &= \rho + \frac{(a_0 + q_1)^2}{(h_0 + q_2)} - \mu(a_0 + q_1) + D_a\Delta q_1 \\ \frac{d}{dt}q_2 &= (a_0 + q_1)^2 - \nu(h_0 + q_2) + D_h\Delta q_2\end{aligned}$$

Linearisierung ergibt nach (2.27) für die erste Gleichung

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}q_1 &= q_1 \frac{\partial}{\partial q_1} \left(\rho + \frac{(a_0 + q_1)^2}{(h_0 + q_2)} - \mu(a_0 + q_1) + D_a\Delta q_1 \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &+ q_2 \frac{\partial}{\partial q_2} \left(\rho + \frac{(a_0 + q_1)^2}{(h_0 + q_2)} - \mu(a_0 + q_1) + D_a\Delta q_1 \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &= q_1 \left(\frac{2(a_0 + q_1)}{(h_0 + q_2)} - \mu + D_a\Delta q_1 \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &+ q_2 \left(-\frac{(a_0 + q_1)^2}{(h_0 + q_2)^2} \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &= \left(\frac{2a_0}{h_0} - \mu + D_a\Delta \right) \cdot q_1 - \left(\frac{a_0}{h_0} \right)^2 \cdot q_2\end{aligned}$$

und für die zweite Gleichung

$$\begin{aligned}\frac{d}{dt}q_2 &= q_1 \frac{\partial}{\partial q_1} \left((a_0 + q_1)^2 - \nu(h_0 + q_2) + D_h\Delta q_2 \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &+ q_2 \frac{\partial}{\partial q_2} \left((a_0 + q_1)^2 - \nu(h_0 + q_2) + D_h\Delta q_2 \right) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &= q_1 \cdot 2(a_0 + q_1) \Big|_{q_1=q_2=0} + q_2 (-\nu + D_h\Delta) \Big|_{q_1=q_2=0} \\ &= 2a_0 \cdot q_1 + (-\nu + D_h\Delta) \cdot q_2\end{aligned}$$

Beim Ableiten wurde der Laplace-Operator Δ wie eine Konstante behandelt, was jedoch nicht der Fall ist. Er wirkt auf eine Funktion und muß daher, wie dies jeweils in der letzten Zeile korrigiert ist, vor q_1 bzw. vor q_2 stehen. In Matrixschreibweise lautet das Gleichungssystem nun

$$\frac{d}{dt}\mathbf{q} = \mathbf{J}(\Delta) \cdot \mathbf{q}, \quad (2.39)$$

mit der Jacobimatrix

$$\mathbf{J} = \mathbf{J}(\Delta) = \begin{pmatrix} \frac{2a_0}{h_0} - \mu + D_a\Delta & -\left(\frac{a_0}{h_0}\right)^2 \\ 2a_0 & -\nu + D_h\Delta \end{pmatrix} \stackrel{(2.38)}{=} \begin{pmatrix} \frac{2\nu\mu}{\rho+\nu} - \mu + D_a\Delta & -\left(\frac{\nu\mu}{\rho+\nu}\right)^2 \\ \frac{2}{\mu}(\rho + \nu) & -\nu + D_h\Delta \end{pmatrix}. \quad (2.40)$$

Als Lösungsansatz für dieses Differentialgleichungssystem wählt man ebene Wellen

$$\mathbf{q}(\mathbf{x}, t) = \mathbf{C} \cdot e^{i\mathbf{k}\mathbf{x} + \lambda t}, \quad \text{mit } \mathbf{k} = \begin{pmatrix} k_1 \\ k_2 \end{pmatrix}, \quad (2.41)$$

die hier als *Moden* bezeichnet werden. Dabei ist \mathbf{k} der Wellenvektor und λ die Winkel­frequenz; \mathbf{k} beschreibt die örtliche Komponente und λ die zeitliche Komponente im Spektralraum. Dieser Ansatz ergibt

$$\frac{\partial}{\partial t}\mathbf{q} = \lambda\mathbf{q} \text{ und } \Delta\mathbf{q} = -k^2\mathbf{q},$$

was die Differentialgleichungssystem auf die einfache Form

$$\lambda\mathbf{q} = \mathbf{J}(k^2)\mathbf{q}$$

bringt, in welcher der Laplace-Operator Δ in \mathbf{J} durch $-k^2$ ersetzt ist:

$$\mathbf{J}(k^2) = \begin{pmatrix} \frac{2\nu\mu}{\rho+\nu} - \mu - D_a k^2 & -(\frac{\nu\mu}{\rho+\nu})^2 \\ \frac{2}{\mu}(\rho + \nu) & -\nu - D_h k^2 \end{pmatrix}$$

Die Eigenwertgleichung kann analog zu (??) umgeschrieben werden:

$$(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{1})\mathbf{q} = 0,$$

woraus sich die Forderung

$$\det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{1}) = 0$$

ergibt, wenn man nicht an der trivialen Lösung interessiert ist. Sie führt auf die charakteristische Gleichung

$$\lambda^2 - \lambda \underbrace{\text{spur}(\mathbf{J})}_{\tau} + \underbrace{\det(\mathbf{J})}_{\delta} = 0,$$

welche die *Dispersionsrelation*

$$\lambda_{\pm}(k) = +\frac{\tau(k)}{2} \pm \sqrt{\frac{\tau^2(k)}{4} - \delta(k)} \quad (2.42)$$

mit

$$\tau = \left(\frac{2\nu\mu}{\rho + \nu} - \mu - D_a k^2 - \nu - D_h k^2 \right) \quad (2.43)$$

$$\delta = \left(-\frac{2\nu\mu D_h k^2}{\rho + \nu} + (D_a k^2 + \mu)(D_h k^2 + \nu) \right) \quad (2.44)$$

als Lösung hat (Abbildung 17). Diese beschreibt den Zusammenhang zwischen den Raumkomponenten $k = |\mathbf{k}|$ und den Zeitkomponenten λ . Wegen der Isotropie des Raumes²² kann nur der Betrag k des Wellenvektors relevant sein. Die Eigenwerte λ sind aufgrund der Dispersionsrelation nicht frei wählbar, sondern von dem Betrag des

²²Isotropie bedeutet, daß keine Raumrichtung ausgezeichnet ist, was bei einem symmetrischen Ausgangszustand und infolge der Zufälligkeit initialer Auslenkungen anzunehmen ist.

Wellenvektors k abhängig. Die Dispersionsrelation ist in den Lösungsansatz (2.41) einzusetzen:

$$\begin{aligned}\mathbf{q}(\mathbf{x}, t) &= \mathbf{C} \cdot e^{i\mathbf{k}\mathbf{x} + \lambda(k)t} = |\mathbf{C}| \cdot e^{i\varphi} \cdot e^{\lambda(k)t} \cdot (\cos\mathbf{k}\mathbf{x} + i \cdot \sin\mathbf{k}\mathbf{x}) \\ &= |\mathbf{C}| \cdot e^{i\varphi} \cdot e^{(Re[\lambda(k)] + i \cdot Im[\lambda(k)])t} \cdot (\cos\mathbf{k}\mathbf{x} + i \cdot \sin\mathbf{k}\mathbf{x}) \\ &= |\mathbf{C}| \cdot e^{i\varphi} \cdot e^{Re(\lambda(k))t} \cdot (\cos(Im(\lambda(k))t) + i \cdot \sin(Im(\lambda(k))t)) \cdot (\cos\mathbf{k}\mathbf{x} + i \cdot \sin\mathbf{k}\mathbf{x}).\end{aligned}$$

Physikalisch relevant ist nur der Realteil:

$$\mathbf{q}(\mathbf{x}, t) = |\mathbf{C}| \cdot e^{Re(\lambda(k))t} \cdot \cos(Im(\lambda(k))t + \varphi) \cdot \cos\mathbf{k}\mathbf{x}$$

Turing-Instabilität

Es gibt zwei mögliche Instabilitäten des homogenen Zustands, wovon eine zu zeitlichen Oszillationen führt (*Hopf-Instabilität*), die andere zu stationären räumlichen Mustern (*Turing-Instabilität*). Für jegliche Art von Instabilität ist zu fordern, daß $Re(\lambda_{\pm}) \geq 0$, denn im anderen Fall wäre gerade das Stabilitätskriterium erfüllt, daß jede Auslenkung vom homogenen Zustand exponentiell abklingt. Turing bezeichnet den Realteil von λ darum als Instabilität I . Um Oszillationen zu erhalten, verlangt die Hopf-Instabilität überdies $Re(\lambda_{\pm}) = 0$ und $Im(\lambda_{\pm}) \neq 0$, wo hingegen für die stationäre Musterbildung durch Turing-Instabilität zu fordern ist, daß zumindest eine Lösung λ_+ einen positiven Realteil hat und der Imaginärteil verschwindet:

$$Re(\lambda_+) \geq 0 \text{ und } Im(\lambda_{\pm}) = 0 \quad (2.45)$$

Diese Bedingung ist erfüllt²³, wenn in (2.42)

$$\tau \left(\frac{2\nu\mu}{\rho + \nu} - \mu - D_a k^2 - \nu - D_h k^2 \right) < 0 \quad (2.46)$$

und

$$\delta = \left(-\frac{2\nu\mu D_h k^2}{\rho + \nu} + (D_a k^2 + \mu)(D_h k^2 + \nu) \right) \leq 0. \quad (2.47)$$

Aus (2.46) folgt

$$\rho > \frac{2\nu\mu}{\mu + \nu + (D_h + D_a)k^2} - \nu \quad (2.48)$$

und aus (2.47) entsprechend

$$\rho \leq \frac{2\nu\mu D_h k^2}{(\mu + D_a k^2)(\nu + D_h k^2)} - \nu. \quad (2.49)$$

Die Dissipation ρ hat in einem bestimmten Wertebereich zu liegen, welcher von den inneren Wechselwirkungen des Systems festgelegt wird. Dies verdeutlicht, daß Musterbildung nur im Fließgleichgewicht eines offenen Systems möglich ist.

²³Es sollte erwähnt werden, daß der naheliegende Ansatz mit einem instabilen Fixpunkt ($\tau > 0$ und $\tau^2 > 4\delta$) musterbildende Instabilität zu erzielen, zu keinem Erfolg führt.

Beide Bedingungen für ρ sind aber nicht allein von den Systemparametern, sondern auch von k^2 abhängig. Um die Moden zu finden, welche beide Bedingungen erfüllen, werden die Grenzfälle in (2.46) und (2.47) betrachtet [HO78].

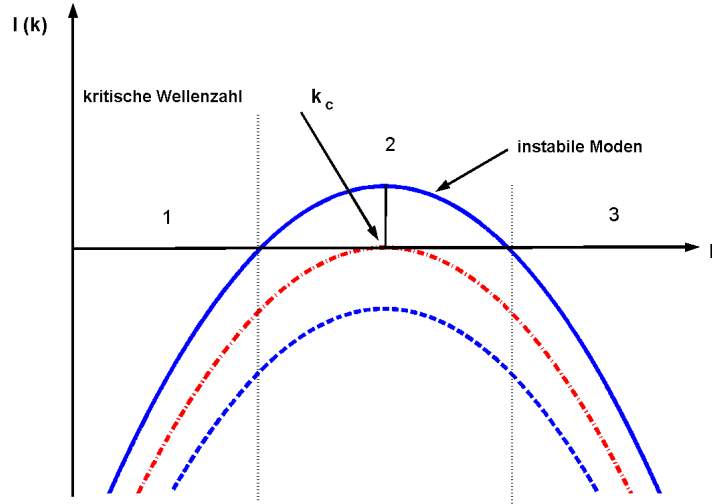


Abbildung 17: Die Instabilität der Moden hängt durch die Dispersionrelation $I(k) = \text{Re}[\lambda(k)]$ von ρ ab. Der kritische Fall ist der, bei dem genau eine erste Mode k_C instabil wird und liegt für $\rho = \rho_C$ vor. Die durchgehende Kurve entspricht dem Fall von Turing-Instabilität: In dem mit 2 bezeichneten Intervall von k können die Moden wachsen, bis die Nichtlinearitäten zum Tragen kommen und dies unterbinden. In den mit 2 und 3 gekennzeichneten Gebieten zerfallen die Moden.

Aufgrund der Dispersionsrelation, kann man nur für bestimmte Raumkomponenten k Instabilität erwarten. Im kritischen Punkt ρ_C , an dem die erste Mode k_C instabil wird (Abbildung 17), gilt nach (2.47):

$$k_C^4 + \left(\underbrace{-\frac{2\nu\mu}{D_a(\rho + \nu)} + \frac{\nu}{D_h} + \frac{\mu}{D_a}}_{\beta} \right) \cdot k_C^2 + \frac{\nu\mu}{D_h D_a} = 0$$

d.h.

$$k_{C\pm}^2 = -\frac{\beta}{2} \pm \sqrt{\frac{\beta^2}{4} - \frac{\nu\mu}{D_h D_a}}. \quad (2.50)$$

Der kritische Punkt zeichnet sich dadurch aus, daß gerade nur ein Wert von k anwächst (rote Kurve in Abbildung 17), folglich muß $k_{C+}^2 = k_{C-}^2$ gelten, sodaß:

$$\beta_C^2 = \frac{4\nu\mu}{D_h D_a}$$

Für das Quadrat der Wellenzahl k_C^2 in (2.50) können nur positive Werte in Betracht kommen, weshalb nur die negative Lösung

$$\beta_C = -\sqrt{\frac{4\nu\mu}{D_h D_a}}$$

gültig ist. Demnach gilt

$$\begin{aligned} -\sqrt{\frac{4\nu\mu}{D_h D_a}} &= -\frac{2\nu\mu}{D_a(\rho + \nu)} + \frac{\nu}{D_h} + \frac{\mu}{D_a} \\ \implies \rho_C &= \frac{2\nu\mu D_h}{\nu D_a + \mu D_h + \sqrt{4\nu\mu D_h D_a}} - \nu \end{aligned} \quad (2.51)$$

und

$$k_C^2 = -\frac{\beta}{2} = \sqrt{\frac{\nu\mu}{D_h D_a}}. \quad (2.52)$$

Nun sei der andere Grenzfall betrachtet, welcher aus der Bedingung (2.46) folgt und bei $\tau = 0$ vorliegt. Offensichtlich ist τ bei $k = 0$ am größten:

$$\begin{aligned} \tau(k = 0) &= \frac{2\nu\mu}{\rho + \nu} - \mu - \nu = 0 \\ \implies \rho_0 &= \frac{2\nu\mu}{\mu + \nu} - \nu \end{aligned} \quad (2.53)$$

Damit überhaupt in einem Parameterbereich stationäre Musterbildung möglich wird, muß die Bedingung $\rho_C > \rho_0$ erfüllt sein:

$$\begin{aligned} \frac{2\nu\mu D_h}{\nu D_a + \mu D_h + \sqrt{4\nu\mu D_h D_a}} &> \frac{2\nu\mu}{\mu + \nu} \\ \nu D_a + \mu D_h + \sqrt{4\nu\mu D_h D_a} &< (\mu + \nu) D_h \\ \sqrt{4\frac{\mu}{\nu} D_h D_a} &< D_h - D_a \\ \implies D_h &> D_a. \end{aligned} \quad (2.54)$$

Der Inhibitor muß folglich schneller diffundieren als der Aktivator. Ähnlich läßt sich zeigen, daß $\nu > \mu$ gelten muß, also der Aktivator schneller zerfällt als der Inhibitor. Mit anderen Worten: *Musterbildung erfordert eine langreichweitige Hemmung und eine kurzreichweitige Verstärkung.*

Literatur

[Str94], [Mur04], [Hak83], [GM72], [Tur52], [HO78], [Mal73]