

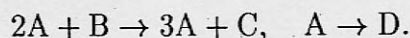
3 Biologische Musterbildung

3.1 Einleitung

In biologischen Systemen bilden sich räumliche Strukturen auf sehr verschiedenen Größenskalen aus, die von der subzellulären Ebene bis hin zu Verteilungen von Populationen in Ökosystemen reichen. Im engeren Sinn wendet man den Begriff der biologischen Musterbildung auf die Ausbildung räumlicher Strukturen während der Embryonalentwicklung an. Ein im Detail studiertes System ist die Entwicklung des Embryos der Fruchtfliege, *Drosophila melanogaster*. Andere Organismen, in denen die Embryonalentwicklung sehr intensiv untersucht wird, sind z.B. der amöboide Mikroorganismus *Dictyostelium discoideum*, der Nematode *Caenorhabditis elegans*, der Frosch *Xenopus laevis* und der Fisch *Danio rerio* (Zebrafärblich).

Es ist ein Grundprinzip vieler Vorgänge der Embryonalentwicklung, daß sich aus zunächst gleichartigen Zellen je nach ihrer Lage im Embryo sehr unterschiedliche Zelltypen entwickeln. In frühen embryonalen Stadien beachtet man, daß Zellen bereits für ihre künftige Differenzierung determiniert sein können, obwohl sie in ihrer Morphologie noch keine Merkmalen des differenzierten Zelltyps aufweisen. Daraus schloß man, daß es molekulare Mechanismen gibt, die die Zellen mit Information über ihre Position im Embryo und damit über ihren Differenzierungsweg ausstatten. In Fall der frühen Segmentierung des *Drosophila*-Embryos könnten wesentliche molekulargenetischen Grundlagen diese Positionsinformation aufgeklärt werden.

Bereits vor der Verfügbarkeit molekulargenetischer Methoden beschäftigte man sich im Rahmen theoretischer Vorstellungen mit der Entstehung räumlicher Strukturen. Ein solches theoretisches Modell wurde von dem englischen Mathematiker Alan Turing im Jahr 1952 vorgeschlagen. Es untersucht hypothetische Reaktionen zwischen biochemischen Substanzen und ihre Diffusion von Zelle zu Zelle. Betrachten wir z.B. die autokatalytische Bildung und den Abbau einer Substanz A



Daraus ergibt sich die folgende Bilanzgleichung für die Konzentration A

$$\frac{dA}{dt} = k_1 A^2 B - k_2 A \quad (1)$$

Sind die Zellen, in denen diese Reaktion stattfindet, linear angeordnet, und kann die Substanz A zwischen diesen Zellen diffundieren, so erhält man für

ihre Konzentration in der Zelle i , A_i ,

$$\frac{dA_i}{dt} = \underbrace{k_1 A_i B_i - k_2 A_i}_{\text{Reaktion}} + \underbrace{\gamma(A_{i-1} - 2A_i + A_{i+1})}_{\text{Diffusion}}, \quad (2)$$

wobei γ die interzelluläre Permeabilität bezeichnet. Turings Arbeit untersucht Systeme von zwei interagierenden Substanzen, wobei zunächst keine speziellen Annahmen über die Reaktionskinetik gemacht werden:

$$\frac{dA_i}{dt} = f(A_i, B_i) + \gamma_A(A_{i-1} - 2A_i + A_{i+1}) \quad (3)$$

$$\frac{dB_i}{dt} = g(A_i, B_i) + \gamma_B(B_{i-1} - 2B_i + B_{i+1}); \quad (4)$$

die Reaktionsfunktionen sind daher allgemein mit $f(A_i, B_i)$ und $g(A_i, B_i)$ bezeichnet.

Eine spezielle Lösung des Systems (3)–(4) ergibt sich als

$$A_i = A_0, B_i = B_0 \quad \text{für alle Zellen } i,$$

so daß

$$f(A_0, B_0) = 0, g(A_0, B_0) = 0. \quad (5)$$

A_0 und B_0 sind stationäre Zustände, die in allen Zellen angenommen werden. Daher bezeichnet man diese Lösung auch als homogenen stationären Zustand. Turings Arbeit untersucht die Frage, unter welchen Bedingungen aus diesem homogenen Zustand Lösungen, in denen die stationären Konzentrationen nicht mehr in allen Zellen gleich sind, sogenannte räumliche Muster, hervorgehen können.

3.2 Stabilität des stationären Zustandes

Die stationären Konzentrationen A_0 und B_0 werden durch die Gl. (5) bestimmt. Dies erlaubt zunächst keine Aussage über die Stabilität des Zustandes. Stationäre Zustände können stabil oder instabil sein (s.a. Abschnitt über Populationsdynamik u. Kursskripte WS 1999/2000). Stabile Zustände zeichnen sich dadurch aus, daß das System nach einer Störung wieder in den Zustand zurückkehrt. Hingegen genügt bei instabilen Zuständen eine beliebig kleine Störung, damit das System diesen Zustand verläßt und in einen anderen Zustand übergeht. Da natürliche Systeme Störungen ausgesetzt sind, können instabile Zustände in der Regel nicht eingenommen werden.

Wir fordern also, daß es sich bei A_0, B_0 um einen stabilen stationären Zustand der Reaktionskinetik handelt. Um dies zu überprüfen, können wir

uns auf eine einzelne Zelle beschränken, und die Diffusion und damit den Zellindex i vernachlässigen ($\gamma = 0$). Dazu betrachtet man eine kleine Störung u, v ,

$$A(t) = A_0 + u(t), \quad B(t) = B_0 + v(t) \quad (u \ll A_0, v \ll B_0),$$

und bestimmt, ob diese abklingt (stabiler Zustand) oder anwächst (instabiler Zustand). Die Reaktionsfunktionen f und g lassen sich in Taylorreihen um (A_0, B_0) entwickeln:

$$f(A, B) = f(A_0, B_0) + f_A(A_0, B_0)u + f_B(A_0, B_0)v + \dots \quad (6)$$

$$g(A, B) = g(A_0, B_0) + g_A(A_0, B_0)u + g_B(A_0, B_0)v + \dots \quad (7)$$

Aufgrund von Gl. (5) verschwinden die jeweils ersten Terme der rechten Seiten; so lange die Störung hinreichend klein ist, können quadratische und höhere Terme der Entwicklung vernachlässigt werden. Damit ergibt sich aus (3)–(4)

$$\frac{du}{dt} = f_A(A_0, B_0)u + f_B(A_0, B_0)v \quad (8)$$

$$\frac{dv}{dt} = g_A(A_0, B_0)u + g_B(A_0, B_0)v, \quad (9)$$

bzw. in Vektorschreibweise mit $\mathbf{w} = (u, v)$ und der Jacobi-Matrix

$$\mathbf{J} = \begin{pmatrix} f_A(A_0, B_0) & f_B(A_0, B_0) \\ g_A(A_0, B_0) & g_B(A_0, B_0) \end{pmatrix} \quad (10)$$

$$\frac{d\mathbf{w}}{dt} = \mathbf{J}\mathbf{w}. \quad (11)$$

Dieses linearisierte System wird gelöst durch

$$\mathbf{w}(t) = \mathbf{w}_1 e^{\lambda_1 t} + \mathbf{w}_2 e^{\lambda_2 t}, \quad (12)$$

wobei $\lambda_{1,2}$ und $\mathbf{w}_{1,2}$ die Eigenwerte und Eigenvektoren der Jacobi-Matrix darstellen. Von Belang für die Stabilität sind nur die Vorzeichen der $\lambda_{1,2}$; sind sie beide negativ, dann wird die Störung abklingen und der stationäre Zustand ist stabil. Die Eigenwerte ergeben sich zu

$$\lambda_{1,2} = \frac{f_A + g_B}{2} \pm \sqrt{\frac{(f_A + g_B)^2}{4} - (f_A g_B - f_B g_A)}; \quad (13)$$

sie sind beide negativ, wenn

$$\text{a) } f_A + g_B < 0 \quad \text{b) } f_A g_B - f_B g_A > 0, \quad (14)$$

wobei die partiellen Ableitungen jeweils am Punkt (A_0, B_0) berechnet werden. Die Ungleichungen (14a,b) sind die Bedingungen für die Stabilität des stationären Zustandes in einer einzelnen Zelle, die wir im folgenden voraussetzen werden.

3.3 Diffusionsvermittelte Instabilität

Die mathematische Behandlung des Problems vereinfacht sich etwas, wenn man statt der Diffusion von Zelle zu Zelle kontinuierliche Diffusion betrachtet. Der Diffusionsfluß von A ergibt sich nach dem 1. Fickschen Gesetz als

$$j_A = -D_A \frac{\partial A}{\partial x}. \quad (15)$$

Für die kontinuierliche Variable $A = A(x, t)$ gilt die allgemeine Bilanzgleichung

$$\frac{\partial A}{\partial t} + \frac{\partial j_A}{\partial x} = f(A, B). \quad (16)$$

Durch Einsetzen von Gl. (15) und analoge Betrachtungen für B ergibt sich das kontinuierliche Equivalent zu (3)–(4)

$$\frac{\partial A}{\partial t} = f(A, B) + D_A \frac{\partial^2 A}{\partial x^2} \quad (17)$$

$$\frac{\partial B}{\partial t} = g(A, B) + D_B \frac{\partial^2 B}{\partial x^2} \quad (18)$$

Wir betrachten dieses System gekoppelter partieller Differentialgleichungen auf einem Gebiet $0 \leq x \leq L$. Die mathematische Behandlung erfordert die Festlegung von Randbedingungen. Der Einfachheit halber wird angenommen, daß keine Diffusionsflüsse das Gebiet verlassen bzw. Substanz zuführen, d.h. nach Gl. (15):

$$\left. \frac{\partial A}{\partial x} \right|_0 = \left. \frac{\partial A}{\partial x} \right|_L = 0, \quad \left. \frac{\partial B}{\partial x} \right|_0 = \left. \frac{\partial B}{\partial x} \right|_L = 0. \quad (19)$$

Wie im vorangegangenen Abschnitt bezeichnen wir die Konzentrationen im homogenen stationären Zustand mit A_0, B_0 ; die Bedingungen (14a,b) werden vorausgesetzt.

Die Stabilitätsbedingungen (14a,b) schlossen jedoch die Diffusion nicht mit ein. Sie garantieren daher nur die Stabilität des stationären Zustandes an einem bestimmten Ort und in Abwesenheit von Diffusionsflüssen. Um diese in die Stabilitätsuntersuchung einzubeziehen, wird eine explizit ortsabhängige kleine Störung betrachtet

$$A(x, t) = A_0 + u(x, t), \quad B(x, t) = B_0 + v(x, t). \quad (20)$$

Damit können nun kleine Gradienten $\partial u / \partial x$ und $\partial v / \partial x$ auftreten, die zu Diffusionsflüssen führen. Aus (17)–(18) ergibt sich

$$\frac{\partial u}{\partial t} = f_A(A_0, B_0)u + f_B(A_0, B_0)v + D_A \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} \quad (21)$$

$$\frac{\partial v}{\partial t} = g_A(A_0, B_0)u + g_B(A_0, B_0)v + D_B \frac{\partial^2 v}{\partial x^2} \quad (22)$$

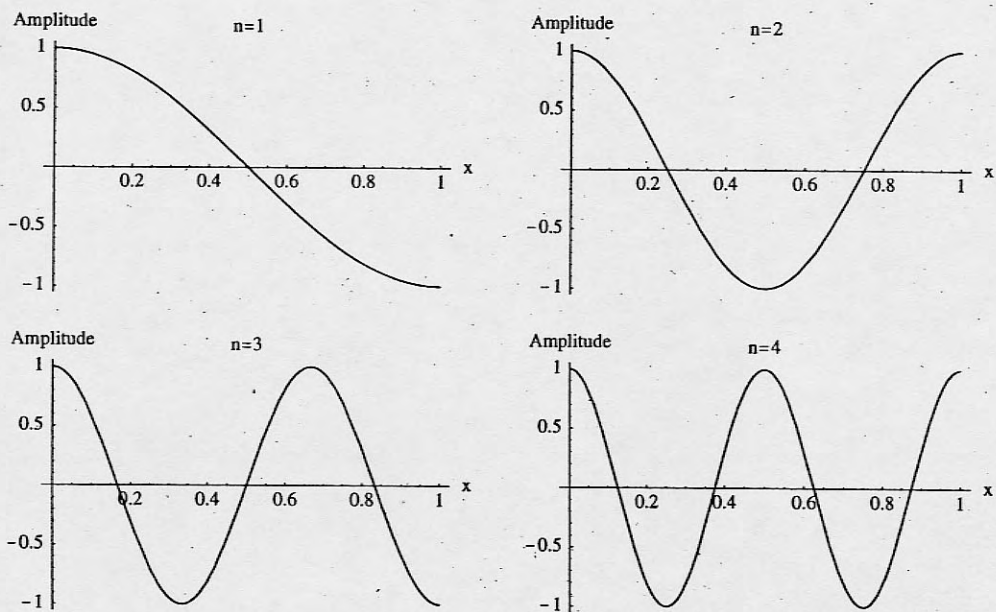


Abbildung 1: Die ersten vier Kosinus-Moden ($L = 1$).

bzw. in Vektorform, mit $\mathbf{w} = (u, v)$ und

$$\mathbf{D} = \begin{pmatrix} D_A & 0 \\ 0 & D_B \end{pmatrix}$$

sowie der oben definierten Jacobi-Matrix \mathbf{J}

$$\frac{\partial \mathbf{w}}{\partial t} = \mathbf{J} \mathbf{w} + \mathbf{D} \frac{\partial^2 \mathbf{w}}{\partial x^2}. \quad (23)$$

Die Randbedingungen lauten

$$\left. \frac{\partial \mathbf{w}}{\partial x} \right|_0 = \left. \frac{\partial \mathbf{w}}{\partial x} \right|_L = 0. \quad (24)$$

Das System (23)–(24) wird durch den Ansatz

$$\mathbf{w}(x, t) = \mathbf{w}_0 e^{\lambda t} \cos kx$$

gelöst. Die möglichen Wellenvektoren k ergeben sich aus den Randbedingungen

$$\left. \frac{\partial \mathbf{w}}{\partial x} \right|_L = -k \sin kL = 0,$$

zu $k = n\pi/L$, $|n| = 1, 2, \dots$. Die ersten vier Kosinus-Moden sind in Abb. 1 für $L = 1$ dargestellt.

Der Lösungsansatz führt auf

$$(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I} - k^2\mathbf{D})\mathbf{w}_0 = 0, \quad (25)$$

ein homogenes lineares Gleichungssystem für \mathbf{w}_0 . Lösungen verschieden vom Nullvektor existieren genau dann, wenn

$$\det(\mathbf{J} - \lambda\mathbf{I} - k^2\mathbf{D}) = 0. \quad (26)$$

Gl. (26) stellt einen Zusammenhang zwischen der Wachstumsrate λ und der Wellenzahl k dar: $\lambda = \lambda(k^2)$. Dieser Zusammenhang wird häufig als Dispersionsrelation bezeichnet.

Für $k = 0$ ergeben sich die beiden Eigenwerte (13), die gemäß den Forderungen (14a,b) negativ sind. Für $k \neq 0$ gilt jedoch nicht mehr ohne weiteres, daß die Eigenwerte negativ sind. Die folgende Analyse wird zeigen, daß der Eigenwert λ_1 auch ein positives Vorzeichen annehmen kann. In diesem Fall ist der homogene stationäre Zustand instabil. Da diese Instabilität nur bei Diffusion von A und B auftreten kann, spricht man von diffusionsvermittelter Instabilität.

3.4 Analyse der Dispersionsrelation

Gl. (26) ist eine quadratische Gleichung für λ

$$\lambda^2 + \lambda\alpha + \beta = 0, \quad \lambda_{1,2} = -\frac{\alpha}{2} \pm \sqrt{\frac{\alpha^2}{4} - \beta}. \quad (27)$$

mit

$$\begin{aligned} \alpha &= -(f_A + g_B) + k^2(D_A + D_B) > 0 \\ \beta &= k^4 D_A D_B - k^2(D_A g_B + D_B f_A) + f_A g_B - f_B g_A. \end{aligned}$$

Da gilt $\alpha > 0$, sind für $\beta > 0$ die Realteile beider Eigenwerte negativ. Für $\beta < 0$ ist der Eigenwert λ_1 reell und positiv; λ_2 bleibt stets negativ. Im kritischen Fall $\beta = 0$ ergibt sich eine biquadratische Gleichung für die Wellenzahl k , mit den Lösungen:

$$k_{1,2}^2 = \frac{1}{2D_A D_B} \left(D_B f_A + D_A g_B \pm \sqrt{(D_B f_A + D_A g_B)^2 - 4D_A D_B \det \mathbf{J}} \right). \quad (28)$$

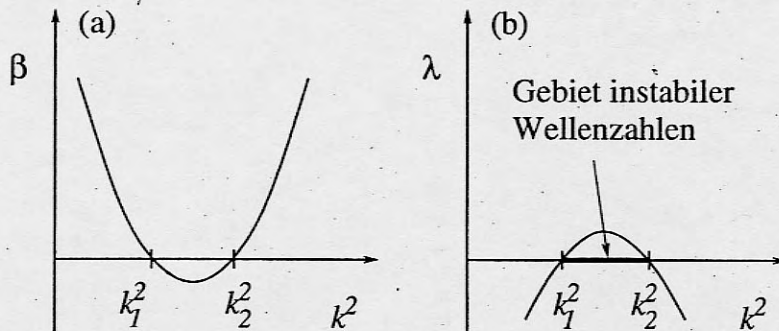


Abbildung 2: (a) Die Funktion $\beta(k^2)$; (b) die entsprechende Dispersionsrelation $\lambda(k^2)$ mit einem Bereich instabiler Wellenzahlen.

Dabei wurde geschrieben $f_{AGB} - f_{BGA} = \det \mathbf{J}$. Das Bild der Funktion $\beta(k^2)$ ist eine nach oben geöffnete Parabel (Abb. 2a). Somit ist im Intervall $k_1^2 < k^2 < k_2^2$ der Wert von β negativ und damit auch $\lambda > 0$. Die diesem Intervall entsprechenden Moden $\cos kx$ besitzen also eine positive Wachstumsrate.

Die Bedingungen dafür, daß zwei positive Nullstellen $k_{1,2}^2$ in der in Abb. 2 gezeigten Weise existieren, lassen sich aus (28) ablesen:

$$D_B f_A + D_A g_B > 0 \quad (29)$$

$$(D_B f_A + D_A g_B)^2 > 4 D_A D_B \det \mathbf{J} \quad (30)$$

Vergleicht man die erste Bedingung (29) mit der Bedingung (14a), folgt sofort, daß f_A und g_B unterschiedliche Vorzeichen haben; o.B.d.A. nehmen wir an $f_A > 0$ und $g_B < 0$. Um (29) zu erfüllen, muß weiterhin gelten $D_B > D_A$.

Zusammenfassend ergeben sich die folgenden Bedingungen für diffusionsvermittelte Instabilität: Der homogene stationäre Zustand ist

1. stabil in Abwesenheit räumlicher Fluktuationen,

$$f_A + g_B < 0, \quad f_{AGB} - f_{BGA} > 0;$$

2. instabil in Anwesenheit räumlicher Fluktuationen,

$$f_A > 0, g_B < 0, \quad D_B > D_A, \quad (f_A D_B + g_B D_A)^2 > D_A D_B (f_{AGB} - f_{BGA}).$$

In einem solchen Fall ergibt sich die Entwicklung der Lösung in der Nähe der homogenen stationären Lösung in der Form

$$w(x, t) = \sum_{n_1 < n < n_2} w_n e^{\lambda_n t} \cos \frac{n\pi x}{L}, \quad (31)$$

wobei $n_{1,2} = Lk_{1,2}/\pi$. Dabei wird die Mode am stärksten wachsen, für die die Dispersionrelation in Abb. 2b ihr Maximum aufweist. Die Wellenzahl des Maximums läßt sich aus dem Minimum für $\beta(k^2)$ bestimmen zu

$$k_* = \sqrt{\frac{D_B f_A + D_A g_B}{2D_A D_B}} \quad (32)$$

Durch die diffusionsvermittelte Instabilität entsteht also ein periodisches Konzentrationsmuster mit einer charakteristische Wellenlänge bei $l = 2\pi/k_*$. Befindet sich das System zum Ausgangszeitpunkt in einem Zustand, in dem die Bedingungen (14a,b) erfüllt sind, jedoch nicht die Bedingungen (29) und (30), ist der homogene stationäre Zustand stabil. Verändert sich nun ein Systemparameter, so daß auch (29) und (30) erfüllt werden, dann verliert der homogene Zustand seine Stabilität und es kommt zur spontanen Ausbildung des periodischen Konzentrationsmusters. Diese Muster werden häufig als Turing-Strukturen bezeichnet.

Die Wellenlänge des Musters wird nicht durch die Geometrie des Systems sondern durch die Systemparameter (Reaktionskonstanten und Diffusionskoeffizienten) bestimmt. Das bedeutet insbesondere, daß bei vorgegebener charakteristischer Wellenlänge ein Muster nur in einem Gebiet (z.B. einem Zellverband) mit einer hinreichend großen Ausdehnung sichtbar wird.

3.5 Aktivator-Inhibitor-Systeme

In ihrer allgemeinen Form sind die Bedingungen für diffusionsvermittelte Instabilität nicht sehr anschaulich. Sie lassen sich jedoch im Rahmen der Reaktionskinetik zu interpretieren. Betrachten wir zunächst $f_A(A_0, B_0) > 0$. Dies bedeutet, daß die Bildungsrate von A im stationären Zustand zunimmt, wenn die Konzentration von A erhöht wird: A fördert seine eigene Bildung. Man bezeichnet diesen Stoff daher als Aktivator.

Für B liegen die Verhältnisse genau umgekehrt $g_B(A_0, B_0) < 0$; B ist also kein Aktivator.

Weiterhin muß gelten $f_{AGB} - f_{BGA} > 0$, wobei der erste Term ein negatives Vorzeichen besitzt. Daher gibt es prinzipiell zwei Möglichkeiten: $f_B < 0$ und $g_A > 0$, sowie $f_B > 0$ und $g_A < 0$. Für die Jacobi-Matrix am

stationären Zustand ergeben sich also zwei mögliche Vorzeichenstrukturen

$$\text{a) } \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}, \quad \text{b) } \begin{pmatrix} + & + \\ - & - \end{pmatrix}.$$

Im Fall a) fördert eine Erhöhung von A sowohl seine eigene Bildung als auch die von B, während Zugabe von B die Bildung von A und von B vermindert. In diesem Fall wird B Inhibitor genannt. Entsprechende Reaktionssysteme werden als Aktivator-Inhibitor-Systeme bezeichnet. Die Entstehung eines räumlichen Musters in einem solchen System kann anschaulich so interpretiert werden, daß sich um ein Maximum der Aktivatorkonzentration auch eine erhöhte Inhibitorkonzentration ausbilden wird. Da der Inhibitor stärker diffundiert als der Aktivator ($D_B > D_A$), wird dies in einem Gebiet um das Aktivatormaximum die Bildung weiterer Aktivatormaxima behindern, die sich erst wieder in einer gewissen Entfernung, der charakteristischen Wellenlänge des Musters, entwickeln können. Die Aktivator- und Inhibitormaxima befinden sich an den gleichen Orten.

Die Vorzeichenstruktur b) kann sich ergeben, wenn der Stoff A aus dem Stoff B gebildet wird und diese Reaktion selbst katalysiert. Die Maxima von A fallen mit Minima von B zusammen und umgekehrt.

3.6 Schlußbemerkung

Modelle des Typs (17)–(18) (bzw. ihrer diskreten Variante (3)–(4)) und darauf aufbauende Variationen sind zur qualitativen Beschreibung vieler Prozesse der Embryonalentwicklung angewandt worden. Bisher konnten jedoch keine Reaktionspartner eindeutig identifiziert werden, die Reaktionskinetiken und ein Verhältnis ihrer Diffusionskoeffizienten in der hier beschriebenen Form aufweisen.

Um 1990 wurden jedoch erstmals in chemischen Systemen, in denen Redoxreaktionen in einem mit Stärke angereicherten Gel stattfinden, Turing-Strukturen beobachtet.

Mit den Fortschritten der molekulargenetischen Techniken werden zunehmend in biologischen Systemen Proteine und ihre Gene identifiziert, die an embryonalen Musterbildungsprozessen teilnehmen. Dabei treten sowohl frei diffundierende Proteine auf, als auch Zelloberflächenmoleküle, die im direkten Zell-Zell- oder Zell-Matrix-Kontakt wirken. Insbesondere während der frühen Stadien der *Drosophila*-Entwicklung spielt die Diffusion von miteinander interagierenden Proteinen (zum großen Teil Transkriptionsfaktoren) eine ausgezeichnete Rolle, da der Embryo ein vielkerniges Syncytium ohne Zellmembranen darstellt.

3.7 Aufgaben

Lineare Stabilitätsanalyse

Ein Beispiel für eine Kinetik zweier Morphogene sind die folgenden Raten-gleichungen:

$$f(A, B) = \gamma(\alpha - A + A^2B), \quad g(A, B) = \gamma(\beta - A^2B) \quad (33)$$

(Schnackenberg, J. theor. Biol. 81, 389)¹. Wir wollen ermitteln, für welche Werte der Diffusionskoeffizienten Turing-Strukturen auftreten.

1. Schritt: Berechnen Sie den homogenen stationären Zustand, (A_0, B_0) , aus den Bestimmungsgleichungen $f(A, B) = 0$, $g(A, B) = 0$.

2. Schritt: Stabilität von (A_0, B_0) :

Berechnen Sie die partiellen Ableitungen f_A , f_B , g_A und g_B am Zustand (A_0, B_0) : Zeigen Sie, daß gilt

$$f_A + g_B = \frac{\beta - \alpha}{\alpha + \beta} - (\alpha + \beta)^2$$

$$f_A g_B - f_B g_A = (\alpha + \beta)^2.$$

Wählen Sie $\alpha = 0.2$ und $\beta = 2$; ist (A_0, B_0) in Abwesenheit von Diffusion stabil?

3. Schritt: Berechnen Sie für diese Parameterwerte das kritische Verhältnis der Diffusionskoeffizienten, $\delta = D_B/D_A$, bei dem diffusionsvermittelte Instabilität auftritt. Dafür gilt nach den Ungleichungen (29) und (30):

$$\delta f_A + g_B > 0$$

und

$$(\delta f_A + g_B)^2 > 4\delta(\alpha + \beta)^2.$$

(Hinweis: die Auswertung der zweiten Beziehung führt auf eine quadratische Gleichung für δ .)

¹Anmerkung: Reaktions-Diffusionsgleichungen lassen sich durch Einführen geeigneter Skalenfaktoren für Länge, Zeit und Konzentrationen in dimensionsloser Form schreiben. Die Zahlenwerte in den Gleichungen verstehen sich dann relativ zu den gewählten Skalen (=Maßeinheiten). In dieser Aufgabe ist eine dimensionslose Darstellung zugrunde gelegt.

Computer-Simulationen

Lösen Sie die Systemgleichungen mit der Kinetik (33) mit einem numerischen Verfahren. Verwenden Sie $\alpha = 0.2$, $\beta = 2$ sowie berechnete Werte für δ . Wählen Sie insbesondere a) $\delta = 40$ und $\gamma = 183.6$; b) $\delta = 200$ und $\gamma = 600$ (achten Sie darauf, daß der numerische Zeitschritt Δt hinreichend klein ist). Wählen Sie eine kleine zufällige Störung des homogenen stationären Zustandes als Anfangsbedingung. Gehorcht die Lösung des vollständigen nichtlinearen Systems den Vorhersagen der linearen Stabilitätsanalyse?

Probieren Sie auch eine definierte Auslenkung des stationären Zustandes am linken Rand des Systems als Anfangsbedingung.

Reaktionsschema

Schlagen Sie ein Reaktionsschema vor, daß auf die Ratengleichungen (33) führt.