

# Raum-zeitliche Strukturbildung in der Nähe von Turing-Hopf Instabilitäten

Ulrike Feudel<sup>1</sup>, Martin Baurmann<sup>1</sup>, and Thilo Gross<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Institut für Chemie und Biologie des Meeres, Carl von Ossietzky Universität  
Oldenburg, PF 2503, 26111 Oldenburg

<sup>2</sup> Princeton University, Princeton, USA

**Zusammenfassung** Wir studieren einen Mechanismus der Herausbildung von raumzeitlichen Strukturen in einem ökologischen Modellsystem. Die Strukturen entstehen in der Umgebung einer Kodimension 2 Bifurkation, wo eine Hopf-Bifurkation, die zu räumlich homogenen Oszillationen führt, gleichzeitig mit einer Turing-Instabilität, die zu stationären inhomogenen Verteilungen der Spezies resultiert. Es entsteht eine Vielzahl von unterschiedlichen Raum-Zeit-Strukturen, die sowohl Elemente stationärer Inhomogenität als auch oszillatorische Regionen vereinen.

## 1 Einführung

Selbstorganisation und Strukturbildung im Nichtgleichgewicht ist ein seit mehreren Jahrzehnten sowohl theoretisch als auch experimentell erforschtes Phänomen [18,8], das in den unterschiedlichsten Systemen in Biologie, Chemie und Physik beobachtet wird. Eine große Klasse von Systemen, die Strukturbildung zeigen, läßt sich durch Reaktions-Diffusions-Systeme beschreiben. Werner Ebeling hat dazu schon vor mehr als 20 Jahren eine Vielzahl von Arbeiten verfaßt [6,7,9]. Beispiele für die Herausbildung von dissipativen Strukturen in Raum und Zeit reichen von hydrodynamischen Instabilitäten [2], die zur Ausbildung von Konvektionszellen führen, über die Entstehung von räumlich inhomogenen Ladungsverteilungen in Halbleitern [26] sowie räumlichen Mustern in chemischen Reaktions-Diffusions-Systemen [21] bis hin zu ökologischen Räuber-Beute-Systemen [20,17,15]. Da die meisten der in der Natur beobachteten Strukturen sowohl eine räumliche als auch eine zeitliche Variabilität aufweisen, gibt eine Vielzahl von Mechanismen, die zu raumzeitlichen Strukturen führen (vgl. [3] und darin zitierte Arbeiten). Ein möglicher Mechanismus basiert auf dem Zusammenwirken zweier unterschiedlicher Instabilitäten, nämlich der Hopf-Bifurkation [11], die zu räumlich homogenen Oszillationen führt und der Turing-Instabilität [28], deren Ergebnis räumlich inhomogene stationäre Strukturen sind. Wird die Dynamik eines Systems durch zwei variable Parameter bestimmt, dann wird das Auftreten von Turing-Hopf-Instabilitäten möglich. Als eine Kodimension 2 Bifurkation erfordert die Turing-Hopf-Instabilität das Vorhandensein eines Schnittpunktes zweier Bifurkationslinien. Das gleichzeitige Auftreten dieser beiden Bifurkationen führt zu komplexer raumzeitlicher Dynamik, die bereits in chemischen Experimenten beobachtet wurde [22,25]. Theoretische Untersuchungen zeigen eine Vielfalt unterschiedlicher Dynamik im Brusselator [24,4], in optischen Systemen [27] und in Heterostrukturen in Halbleitern [12]. In der vorliegenden Arbeit

soll gezeigt werden, daß auch in ökologischen Systemen komplexe raumzeitliche Dynamik durch das Zusammenspiel von Turing- und Hopf-Instabilitäten möglich ist. Die beobachteten Strukturen enthalten sowohl Elemente stationärer inhomogener Strukturen als auch oszillatorische Elemente. Es scheint, als ob beide Verhaltensweisen in bestimmten Gebieten des Raumes gleichzeitig beobachtbar sind.

## 2 Ein einfaches Räuber-Beute Modell

Die Entwicklung von Spezies in einem Ökosystem wird durch Wachstum, Mortalität, Fraßbeziehungen und Konkurrenz um Nährstoffe bestimmt. Beschränkt man sich auf zwei Spezies, formuliert man die Dynamik in diesem System als Räuber-Beute Wechselwirkung in folgender allgemeiner Form:

$$\text{Beute: } \dot{B} = \text{Wachstum durch Nährstoffaufnahme} - \text{Fraß} \quad (1)$$

$$\text{Räuber: } \dot{R} = \text{Wachstum durch Beutefraß} - \text{Mortalität} \quad (2)$$

Dabei wird das Wachstum der Beute auf der Basis von anorganischen oder organischen Ressourcen mit dem logistischen Wachstum modelliert, um intraspezifische Konkurrenz in die Betrachtung einzubeziehen. Im Fraßterm wird berücksichtigt, daß bei hoher Beutekonzentration eine Sättigung eintritt, da der Räuber nicht unbegrenzt fressen kann. Dies führt zu Ansätzen, die einer Monod-Kinetik (Holling Typ II) oder einer S-förmigen Charakteristik (Holling Typ III) entsprechen. Wir wollen uns hier auf Holling Typ II beschränken. Die Mortalität der Räuber wird oft als proportional zur Populationsdichte angesetzt. Falls angenommen wird, daß noch zusätzliche höhere trophische Ebenen existieren, die nicht im Modell eingeschlossen werden, sich jedoch auf die Sterberate des Räubers auswirken, dann modelliert man die Mortalität als Polynom quadratischer Ordnung. Dies gilt auch, wenn die Sterberate beispielsweise durch Krankheiten beeinflusst wird. Die natürliche Mortalität der Beute wird im allgemeinen vernachlässigt, da davon ausgegangen wird, dass der Fraß durch den Räuber stark überwiegt. Mit diesen Annahmen erhält man folgendes Differentialgleichungssystem, das die Dynamik des Räuber-Beute-Systems in einem räumlich ausgedehnten System beschreibt:

$$\begin{aligned} \dot{B} &= \alpha B \left(1 - \frac{B}{K}\right) - \beta \frac{B}{\gamma + B} R + D_B \Delta B \\ \dot{R} &= \delta \beta \frac{B}{\gamma + B} R - \mu R - \nu R^2 + D_R \Delta R \end{aligned} \quad (3)$$

Der Parameter  $\alpha$  entspricht der Wachstumsrate der Beute,  $K$  beschreibt die Kapazität an Nährstoffen,  $\beta$  ist die maximale Fraßrate und  $\gamma$  die Halbsättigungskonstante. Daß nicht die gesamte gefressene Beute in Biomasse des Räubers umgesetzt wird, wird durch den Faktor  $\delta$  berücksichtigt,  $\delta < 1$ . Die Konstanten  $\mu$  und  $\nu$  beschreiben die Stärke der Mortalität Faktoren,  $\mu$  entspricht dem

Einfluß der natürlichen Mortalität, während  $\nu$  die Wirkung der höheren trophischen Ebenen beschreibt. Der Diffusionsterm modelliert die Migration der Spezies im Raum. Das hier verwendete Modell unterscheidet sich vom bekannten Rosenzweig-McArthur-Modell [23] lediglich im Mortalitätsterm, der in unserem Fall die Berücksichtigung höherer trophischer Ebenen mit einschließt.

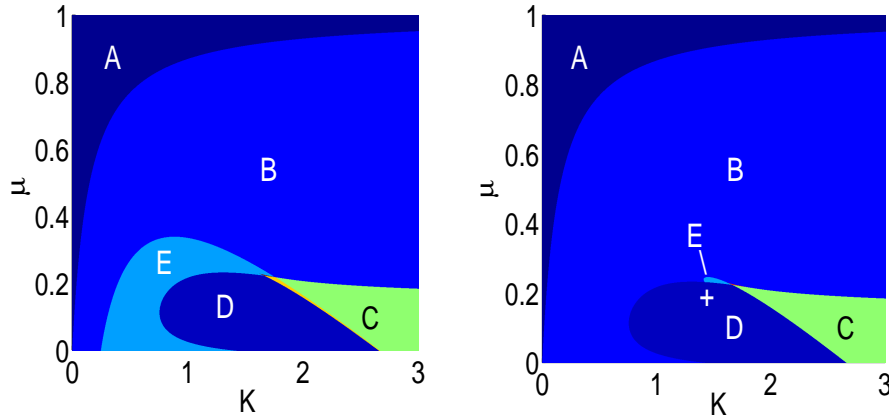
### 3 Langzeit-Dynamik des Systems in jedem Raumpunkt

Betrachten wir zunächst die Langzeit-Dynamik des lokalen Räuber-Beute-Systems ohne räumliche Wechselwirkung, dann erhält man sofort zwei stationäre Lösungen: (i)  $B^{(1)} = 0; R^{(1)} = 0$  und (ii)  $B^{(2)} = K; R^{(2)} = 0$ . Im Fall (i) sind sowohl Räuber als auch Beute ausgestorben, im Fall (ii) ist nur der Räuber ausgestorben, während die Beute ihren Maximalwert entsprechend der Kapazität der Nährstoffe erreicht. Darüber hinaus existiert eine dritte stationäre Räuberkonzentration (iii):  $R^{(3)} = (\delta\beta \frac{B}{\gamma+B} - \mu)/\nu$ . Die zugehörige Beutekonzentration  $B^{(3)}$  ergibt sich als Lösung eines Polynoms dritten Grades in  $B$ , d.h. es kann dazu je nach Parameterkonstellation jeweils eine oder drei reelle positive Lösungen geben.

Für die Dynamik des Systems ist nun die Stabilität dieser stationären Lösungen gegenüber kleinen Störungen wichtig. Diese wird für die einzelnen stationären Lösungen (i) - (iii) durch die Eigenwerte der Jacobi-Matrix bestimmt. Von besonderem Interesse sind dabei Wechsel der Stabilität an Bifurkationspunkten, die mit einem plötzlichen Wechsel des Langzeitverhaltens verknüpft sind. Solche Stabilitätswechsel sind zu erwarten, wenn die Parameter des Systems verändert werden. Dabei ist zu beachten, daß für unser System alle Parameterwerte in (3) positiv sind. Viele der Parameter in (3) können nicht variiert werden, da sie für die entsprechenden Spezies bestimmte Charakteristika darstellen. Dies trifft auf die maximale Wachstumsrate  $\alpha$ , die maximale Fraßrate  $\beta$ , die Halbsättigungskonstante  $\gamma$  und die Effektivität des Umsatzes in Biomasse  $\delta$  zu. Diese Parameter werden daher fixiert. Lediglich die Mortalitätsraten  $\mu$  und  $\nu$  sowie die Kapazität an Nährstoffen  $K$  können durch äußere Umstände beeinflusst werden. Daher beschränken wir uns auf die letzteren Parameter in unserer Betrachtung. Da  $\mu$  und  $\nu$  bei der Transformation von (3) auf dimensionslose Größen als Quotient auftreten, genügt es, einen der beiden Parameter zu variieren. Wir fixieren  $\nu$  und variieren  $\mu$ .

Dieses einfache Räuber-Beute System zeigt ein reichhaltiges dynamisches Verhalten. Eine einfache Rechnung ergibt, daß die triviale Lösung  $B^{(1)}, R^{(1)}$  stets ein Sattelpunkt ist und damit instabil im gesamten betrachteten Parameterbereich. Für die zweite stationäre Lösung  $B^{(2)}, R^{(2)}$ , wo nur die Beute existiert ergibt sich eine Stabilitätsgrenze bei  $\mu = \delta\beta K/(\gamma + K)$ , die einer transkritischen Bifurkation entspricht. Dort tauschen zwei verschiedene stationäre Lösungen ihre Stabilität aus. Im Bifurkationsdiagramm (Abb. 1) trennt diese Stabilitätsgrenze die Parameterbereiche  $A$  und  $B$ . Im Bereich  $A$  konvergiert das System zum Zustand (ii), wo der Räuber ausgestorben ist, während im Bereich  $B$  Räuber und Beute miteinander koexistieren, was *einer* positiven Lösung (iii) entspricht. Im

Parameterbereich  $C$ , der durch zwei Kurven begrenzt ist, die eine Spitze bilden, existieren *drei* stationäre Lösungen, wobei nur zwei davon stabil sind. Dort ist das System bistabil und es hängt entscheidend von den Anfangsbedingungen ab, zu welchem der Zustände das System konvergiert. Die stationäre Lösung  $B^{(3)}, R^{(3)}$  kann ihre Stabilität durch eine Hopf-Bifurkation verlieren. Diese ist im Rahmen der vorliegenden Arbeit von besonderem Interesse. Im Ergebnis der Hopfbifurkation entstehen stabile periodische Lösungen. Solche Oszillationen findet man im Parameterbereich  $D$ .



**Abbildung1.** Dynamische Regimes für das Räuber-Beute-System (3) im  $(K, \mu)$ -Parameterraum für zwei verschiedene Parameterkonstellationen:  $A$ : nur  $B^{(2)}, R^{(2)}$  ist stabil,  $B$ : nur ein Zustand  $B^{(3)}, R^{(3)}$  ist stabil,  $C$ : Gebiet der Bistabilität in  $B^{(3)}, R^{(3)}$ ,  $D$ : stabile Oszillationen,  $E$ : stationäre Turingstrukturen. Das Kreuz bezeichnet den Parametersatz für den in Abb. 2 eine Simulation gezeigt wird.

#### 4 Raum-zeitliche Strukturen

Diskutieren wir nun, wie das dynamische Verhalten aussieht, wenn die räumliche Wechselwirkung in die Betrachtung einbezogen wird. Dies hängt natürlich von den vorgegebenen Randbedingungen ab. Wir wählen hier periodische Randbedingungen, um ein unendlich ausgedehntes räumliches Gebiet zu betrachten. Entsprechend der Dynamik des lokalen Modells kann das gesamte Gebiet in einem homogenen stationären Zustand sein oder insgesamt räumlich homogen oszillieren. Interessant wird die Dynamik dann, wenn Diffusionsinstabilitäten zu erwarten sind. In dieser Bifurkation wird die räumlich homogene Lösung instabil gegenüber räumlichen Störungen mit einer bestimmten Wellenlänge und es stellt sich eine räumlich inhomogene stationäre Struktur ein. Turing [28] hat in seiner fundamentalen Arbeit die Bedingungen abgeleitet, die zu solchen Instabilitäten führen. Neben der Verschiedenheit der Diffusionskonstanten  $D_B$  und  $D_R$  muß

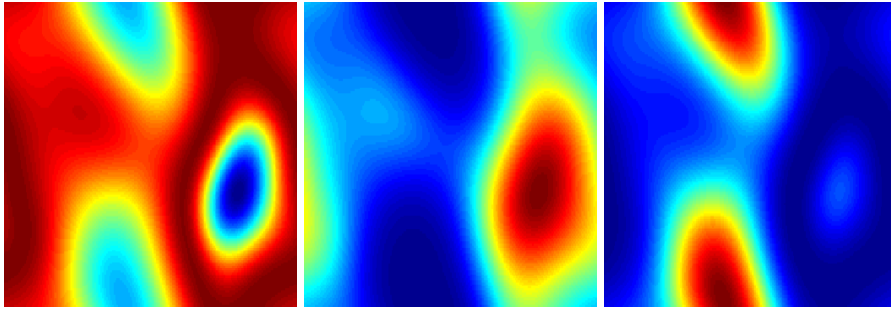
einer der Prozesse autokatalytisch sein. Diese Bedingungen lassen sich für unser System realisieren. Im Bifurkationsdiagramm (Abb. 1) treten Turing-Strukturen im Parameterbereich  $E$  auf. Die den Bereich  $E$  begrenzende Linie repräsentiert dabei die Erfüllung der Turing-Bedingungen bei der minimalen Wellenlänge (cf. [1]). Die inhomogenen stationären Verteilungen der Spezies im Raum weisen verschiedene Charakteristika auf. Man unterscheidet hot spots und cold spots, die räumlich stark lokalisierten Flecken entsprechen, sowie Streifenmuster. Diese Muster wurden bereits für den Brüsselator jenseits der Turing-Instabilität gefunden [18]. In unserem ökologischen Beispiel sind hot spots durch eine hohe Beutedichte gekennzeichnet, bei den cold spots ist die Beutedichte niedrig.

Die bisher erläuterten Strukturen im Raum treten in solchen Systemen auf, die in jedem Raumpunkt nur eine stationäre Lösung besitzen. Das hier diskutierte Räuber-Beute-System zeigt darüber hinaus in bestimmten Parametergebieten auch oszillatorisches Verhalten. Da auch in diesen Gebieten die Bedingungen für Diffusions-Instabilitäten erfüllt werden können, kommt es zum Zusammenwirken von Turing- und Hopf-Instabilität. Auch dieses Szenario wurde bereits am Beispiel des Brüsselators [4] sowie im Lengyel-Epstein-Modell [24] untersucht und die in der Umgebung der Turing-Hopf-Instabilität auftretenden Strukturen analysiert. Dabei wurde gefunden, daß es eine Koexistenz von Turing-Strukturen und durch die Hopf-Bifurkation hervorgerufenen Wellenphänomenen gibt. Dabei gibt es Turing-Strukturen (spots oder Streifen) die in Bereiche mit sich ausbreitenden Wellen eingebettet sind.

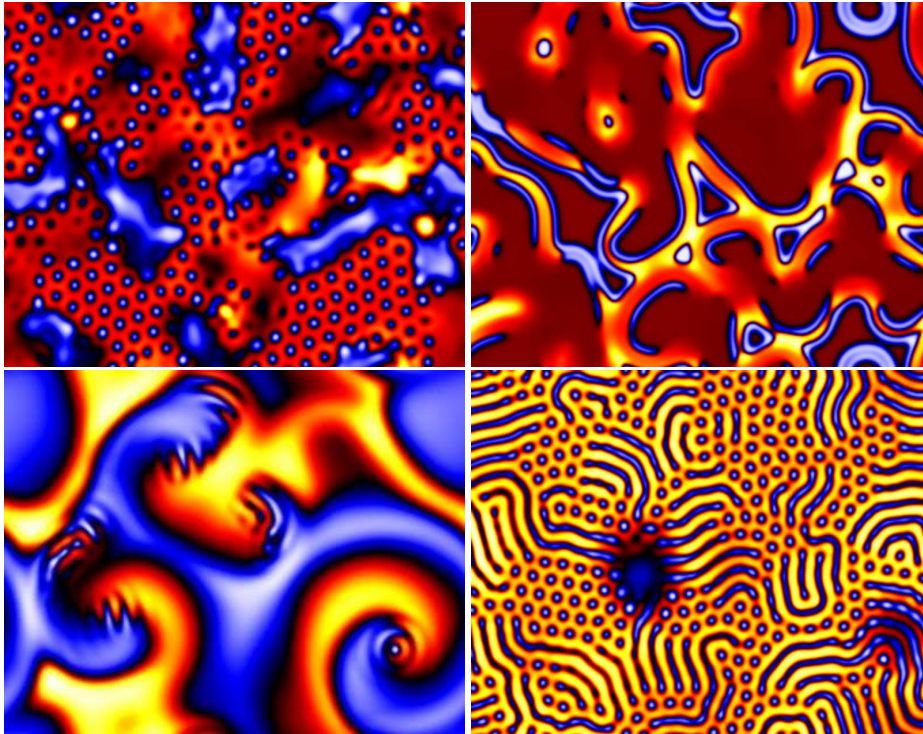
In unserem System kommt es ebenfalls zur Ausbildung raum-zeitlicher Strukturen, wobei die beobachtete Dynamik außerordentlich reichhaltig ist. Als ein Beispiel zeigen wir die Herausbildung einer großskaligen Fleckenstruktur, die oszilliert (Abb. 2). Bei stichprobenartiger Auswahl der Parameter im gesamten 7-dimensionalen Parameterraum zeigt sich, daß Raum-Zeit-Muster mit ganz unterschiedlichen Charakteristika auftreten können. Um genauen Aufschluß über die vorkommenden Strukturen zu erlangen, ist eine Vielzahl von Simulationen notwendig. Eine besondere Schwierigkeit dieser Studien besteht darin, daß die Einschwingzeiten für die einzelnen Strukturen teilweise extrem lang sind, so daß nicht immer eindeutig entschieden werden kann, ob es sich noch um transientes Verhalten oder bereits um den Attraktor handelt. Diese Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen, liefern aber schon jetzt eine Reihe interessanter Resultate.

Die bisher gefundenen Raum-Zeit-Strukturen, von denen wir nur Schnappschüsse präsentieren können, lassen sich wie folgt beschreiben:

- Für die große Mehrheit der Parameterwerte erhält man eine Mischung aus hot und cold spots. Dabei sind einige der spots lokal stationär, andere großskaligere Flecken (blau in Abb. 3 links oben) wiederum breiten sich langsam aus. Der Hintergrund, in den die spots eingebettet sind, kann darüber hinaus oszillieren.
- Es gibt sich ausbreitende relativ scharfe Fronten, die Domänen mit unterschiedlichen Konzentrationen von Räubern und Beute voneinander abgrenzen.



**Abbildung2.** Schnappschüsse während der zeitlichen Dynamik einer Raum-Zeit-Struktur: Die räumlich inhomogene Struktur oszilliert. Der Parametersatz entspricht dem Kreuz in Abb. 1.



**Abbildung3.** Schnappschüsse der Raum-Zeit-Muster für das Räuber-Beute-System (3) in unterschiedlichen Gebieten des gesamten Parameterraums. Siehe Text für die Erklärungen der Muster.

zen. Diese Wellenfronten löschen sich bei Begegnung gegenseitig aus, wie das bereits bei Traget- und Spiralwellen bekannt ist (Abb. 3 rechts oben).

- Man kann Spiralen beobachten, deren Spitze ein hot oder cold spot ist. Die Spitze der Spiralen kann fixiert sein oder sich bewegen (Abb. 3 links unten).

- Desweiteren erhält man stationäre Strukturen aus spots und Streifen. In diese Strukturen sind unregelmäßige, sich teilweise ausbreitende Flecke (in blau in Abb. 3 rechts unten) eingebettet, die oszillieren und sich langsam ausbreiten können.

Insgesamt scheint es, als ob Raum-Zeit-Strukturen möglich sind, die in einigen Regionen stationär aber inhomogen und in anderen Regionen eher oszillatorisch und sich ausbreitend sind.

## 5 Diskussion

Die hier gezeigten Raum-Zeit-Muster sind nur eine kleine Auswahl der interessantesten Strukturen, die unseres Wissens nach im Brusselator [24,4] und in den anderen untersuchten Modellen [27,12] bisher nicht beobachtet wurden. Daß die Dynamik hier sehr viel reichhaltiger ist, liegt vermutlich an der etwas komplizierteren mathematischen Struktur des Modells. Es ist jedoch zu erwarten, daß es auch einfachere raumzeitliche Dynamik gibt. Im monostabilen Parameterbereich  $A$  sollte es bei geeigneten Randbedingungen auch sich ausbreitenden Fronten geben, da die Dynamik dort praktisch nur von der Beute bestimmt wird und (3) im Langzeitlimit in die bekannte Fisher bzw. Kolmogorov-Petrovskii-Piskunov-Gleichung [10,13] übergeht. Im bistabilen Parameterbereich  $C$  sollte man ebenfalls Fronten erwarten, wie dies in anderen lokal bistabilen Systemen [16,5,19,14] möglich ist. Entsprechend sollte man auch die Ausbildung stationärer Domänen in den unterschiedlichen lokalen Zuständen beobachten können.

Insgesamt liefert die Analyse der Dynamik in der Nähe der Turing-Hopf-Instabilität außerordentlich viele neue unterschiedliche Raum-Zeit-Muster. Dabei enthalten die beobachteten Strukturen sowohl Elemente stationären als auch Elemente oszillatorischen Verhaltens. Ob eine genaue Klassifizierung aller auftretenden Raum-Zeit-Muster überhaupt möglich ist, kann zum gegenwärtigen Zeitpunkt noch nicht abschließend gesagt werden. Dazu bedarf es der Entwicklung geeigneter Methoden, um die einzelnen Strukturen in ihrer Topologie zu unterscheiden.

## Widmung (U.F.)

Diese Arbeit ist meinem Lehrer und langjährigem Mentor Werner Ebeling zum 70. Geburtstag gewidmet. Er hat mich im beruflichen wie im privaten Leben immer unterstützt und hat mir mit Rat und Tat zur Seite gestanden. Sein Engagement hat mir den Weg in die Wissenschaft eröffnet, wofür ich mich herzlich bedanken möchte.

## Literatur

1. M. Baurmann, T. Gross und U. Feudel, J. theor. Biol., submitted.

2. F. H. Busse, in *Hydrodynamics Instabilities and the Transition to Turbulence* (Eds. H. L. Swinney und J. F. Gollub) Springer Berlin 1981, Chapter 5.
3. M. Cross und P. Hohenberg, *Rev. Mod. Phys.* **65**, 851-1112 (1993).
4. A. De Wit, D. Lima, G. Dewel und P. Borckmans, *Phys. Rev. E* **54**, 261-271 (1996).
5. W. Ebeling, C. Ivanov und L. Schimansky-Geier, *Rostocker Physikalische Manuskripte* **2**, 93-103 (1977).
6. W. Ebeling, *Strukturbildung bei irreversiblen Prozessen*, Teubner Leipzig 1976.
7. W. Ebeling und H. Malchow, *Ann. Physik (Leipzig)* **36**, 121-134 (1979).
8. W. Ebeling und R. Feistel, *Physik der Selbstorganisation und Evolution*, Akademie-Verlag Berlin 1982.
9. W. Ebeling und U. Feudel, *Ann. Physik (Leipzig)* **40**, 68-78 (1983).
10. R. Fisher, *Ann. Eugenics* **7**, 355-369 (1937).
11. E. Hopf, *Ber. Math.-Phys. Sächs. Akad. Wiss.* **94**, 1-22 (1942).
12. W. Just, M. Bose, S. Bose, H. Engel und E. Schöll, *Phys. Rev. E* **64**, 026219:1-12 (2001).
13. A. Kolmogorov, I. Petrovskii und N. Piskunov, *Bull. Univ. Moscou, Ser. Internat Sec. A* **1**, 1-25 (1937).
14. H. Malchow und L. Schimansky-Geier, *Noise and Diffusion in bistable nonequilibrium systems*, Teubner Leipzig 1985.
15. A. B. Medvinsky, S. V. Petrovskii, I. A. Tikhonova, H. Malchow und B.L. Li, *SIAM Review* **44**, 311-370 (2002).
16. E. W. Montroll, in *Statistical Mechanics: new concepts, new problems, new applications* (Proceedings of the Sixth IUPAP Conference on Statistical Mechanics, Eds. S. A. Rice, F. F. Freed und J. C. Light), The University of Chicago Press 1972, pp. 69-89.
17. J. D. Murray, *Mathematical Biology*, Springer Berlin 1993.
18. G. Nicolis und I. Prigogine, *Self-Organization in Nonequilibrium Systems*, Wiley New York 1977.
19. A. Nitzan, P. Ortoleva und J. Ross, *Faraday Symposia of the Chemical Society* **9**, 241-253 (1974).
20. A. Okubo und S. A. Levin, *Diffusion and Ecological Problems*, Springer New York 2001.
21. Q. Ouyang, Z. Noszticzius und H. L. Swinney, *J. Phys. Chem.* **96**, 6773-6776 (1992).
22. J.-J. Perraud, A. DeWitt, E. Dulos, P. DeKepper, G. Dewel und P. Borckmans, *Phys. Rev. Lett.* **71**, 1272-1275 (1993).
23. M. L. Rosenzweig, *Science* **171**, 385-387 (1971).
24. A. Rovinsky und M. Menzinger, *Phys. Rev. A* **46**, 6315-6322 (1992).
25. S. Rüdiger, D. Míguez, A. Muñuzuri, F. Saguéz und J. Casdemunt, *Phys. Rev. Lett.* **90**, 128301:1-4 (2003).
26. E. Schöll und A. Wacker in *Nonlinear Dynamics and Pattern Formation in Semiconductors and Devices* (Springer-Proceedings in Physics, Ed. F. J. Niedernostheide) Springer Berlin 1995.
27. M. Tlidi, P. Mandel und M. Haelterman, *Phys. Rev. E* **56**, 6524-6530 (1997).
28. A. M. Turing, *Phil. Trans. Royal Soc. Lond. B* **237**, 37-72 (1952).