Nichtlineare Schwingungen

Alan D. Rendall
Institut für Mathematik
Johannes Gutenberg-Universität

1 Einleitung

In diesem Kurs geht es um die mathematische Beschreibung von Phänomenen in der Natur, bei denen bestimmte Größen sich zeitlich verändern. Betrachten wir zum Beispiel eine Schaukel. Den Winkel der Schaukel zur Vertikalen zu einem Zeitpunkt t nennen wir $w(t)$. Dabei benutzen wir die Konvention, dass $w(t)$ als positiv genommen wird wenn die Auslenkung der Schaukel nach rechts ist und negativ wenn sie nach links ist. Nehmen wir an, dass die Schaukel zum Zeitpunkt $t = 0$ ganz unten ist. Dann ist $w(0) = 0$. Wenn jemand normal hin- und herschaukelt, ist nach einer bestimmten Zeit T die Schaukel wieder ganz unten und $w(T) = 0$. Bei einer regelmäßigen Bewegung wird die Schaukel nach einer weiteren Zeit T wieder unten sein und wir haben $w(2T) = 0$. Allgemeiner haben wir $w(kT) = 0$ für $k = 0, 1, 2, 3, \ldots$. Wenn eine physikalische Größe auf diese Weise immer wieder den gleichen Wert annimmt dann reden wir von einer Schwingung.

In diesem Kurs werden drei Beispiele von Schwingungen betrachtet, bei denen die Größen, die im Mittelpunkt stehen, verschieden sind. Im ersten Beispiel geht es um die Population einer Tierart und wir betrachten Hasen und Luchse (oder auch Fische) und wir fragen z.B. wie viele Hasen und wie viele Luchse es in einem bestimmten Gebiet zu einem bestimmten Zeitpunkt gibt? Im zweiten Beispiel geht es um eine zeitlich veränderliche elektrische Spannung. Im dritten geht es um die Konzentrationen von chemischen Stoffen, z.B. Alkohol, in einer Hefekultur. In allen Fällen geht es darum, das Verhalten eines Systems zu verstehen in dem wir es durch ein mathematisches Modell darstellen. In einem solchen Modell wird eine Beziehung aufgestellt zwischen der zeitlichen Änderungsrate einer Größe und dem Wert der Größe selbst, zum Beispiel die Rate $\dot{w}(t)$ wird mit dem Winkel $w(t)$ der Schaukel in Beziehung gesetzt. (In der Physik heißt $\dot{w}(t)$ die Winkelgeschwindigkeit.)

Das Ziel ist es, die Funktion $w(t)$ zu verstehen, aber man versucht nicht direkt, eine Formel dafür aufzuschreiben. Stattdessen versucht man, ein dynamisches Gesetz zu finden. Diese Vorgehensweise geht auf die Arbeiten von Isaac Newton im 17. Jahrhundert zurück. Sie spielt eine Schlüsselrolle in der Physik und allgemeiner in den Naturwissenschaften. Zwei der Beispiele, die wir in diesem Kurs eingehend betrachten, kommen aus der Biologie. Der Vorteil dieser

Methode ist, dass man eine Theorie entwickelt, die man nicht für jede Anwendung neu ausarbeiten muss. Eine Theorie kann auf viele Beispiele angewendet werden. Z.B. konnte Newton seine Theorie nicht nur auf einen fallenden Apfel hier auf der Erde anwenden, sondern auch äußerst erfolgreich auf die Bewegung des Mondes und der Planeten. Für diese Anwendungen musste Newton neue mathematische Begriffe einführen. Die Schreibweise mit dem Punkt stammt von ihm. Es geht um die Differential- und Integralrechnung, die auch in einer etwas anderen Form zur gleichen Zeit durch Leibniz eingeführt wurden. Diese Methoden sind von großer Bedeutung und sind im Studium der Mathematik unter dem Namen Analysis bekannt. Ich bin an der Uni Mainz für solche Dinge verantwortlich und meine Arbeitsgruppe heißt 'Angewandte Analysis'.

Wenn $x(t)$ eine Größe ist, die von der Zeit t abhängt nennt man $\dot{x}(t)$ die Ableitung von x bezüglich t. Man kann auch die zweite Ableitung $\ddot{x}(t)$ betrachten, also die Ableitung von $\dot{x}(t)$. Wenn $x(t)$ der Ort eines Körpers zum Zeitpunkt t ist, dann ist $\dot{x}(t)$ dessen Geschwindigkeit und $\ddot{x}(t)$ dessen Beschleunigung. Im zweiten Newtonschen Gesetz spielt die Beschleunigung eine zentrale Rolle. Welche Beziehung zwischen $\ddot{w}(t)$ und $w(t)$ könnte für die Beschreibung der Schaukel hilfreich sein? Eine einfache Annahme ist zu sagen, dass der doppelte Winkel zu einer doppelten Beschleunigung führt. Mit anderen Worten nehmen wir an, dass $\ddot{w}(t) = -a^2 w(t)$ für eine Konstante $a > 0$. Dass ein Minuszeichen notwendig ist, ist eigentlich klar. Wenn z.B. die Schaukel eine maximale Auslenkung nach links hat wird sie unmittelbar danach eine Geschwindigkeit nach rechts bekommen. Man nennt diese Gleichung eine Differentialgleichung. Für die Funktion $w(t) = \sin(at)$ gilt diese Gleichung. Es ist nämlich so, dass die Ableitung der Sinusfunktion die Kosinusfunktion ist und die Ableitung der Kosinusfunktion die Sinusfunktion, aber mit einem Minuszeichen, $(\sin t)^{\cdot} = \cos t$ und $(\cos t)^{\cdot} = -\sin t$. Außerdem gilt für jede Funktion f die Beziehung $(f(at))^{\cdot} = a\dot{f}(t)$. Die Sinusfunktion liefert das typische Bild für eine einfache Schwingung. Wenn wir w gegen $\ddot{w}$ in der Ebene auftragen bekommen wir eine Gerade. Deshalb heißt diese Beziehung linear. Bei allgemeineren Beziehungen, die dann nichtlinear heißen, wird die Gerade durch eine Kurve ersetzt. Wenn wir nur relativ kleine Veränderungen betrachten, dann ist nur ein kleiner Teil dieser Kurve relevant und dieser kleine Teil kann durch eine Gerade approximiert werden. Die meisten Systeme benötigen für ihre Beschreibung streng genommen nichtlineare Differentialgleichungen. Unter bestimmten Umständen kann ihr Verhalten aber näherungsweise durch eine lineare Gleichung beschrieben werden. Es stellt sich heraus, dass die Rechnungen im linearen Fall relativ einfach sind, und deshalb benutzt man lineare Gleichungen wann immer man es kann. Es gibt aber auch wichtige nichtlineare Effekte und damit beschäftigen wir uns in diesem Kurs.

Wir betrachten jetzt den Spezialfall $a = 1$ um die Rechnungen zu vereinfachen. Wenn wir für $w(t) = \sin t$ die Punkte mit den Koordinaten $(w(t), \dot{w}(t))$ auftragen bekommen wir den Kreis um den Ursprung mit Radius Eins. Wenn die Zeit t fortschreitet bewegt sich der Punkt auf dem Kreis herum. Wir nennen den Kreis in diesem Fall die Bahn oder Integralkurve der Lösung. Andere Lösungen der Differentialgleichung sind $w(t) = A \sin t$ für positive Zahlen A.

Ihre Bahnen sind Kreise mit verschiedenen Radien. Sie füllen die ganze Ebene aus, mit Ausnahme des Ursprungs. Wenn wir $u(t) = \dot{w}(t)$ definieren, dann gelten die Gleichungen $\dot{w} = u$ und $\dot{u} = \ddot{w} = -w$. Dem Ausdruck $(u, -w)$ können wir einen Vektor zuordnen, einen Pfeil von $(0, 0)$ nach $(u, -w)$ in der Ebene mit Koordinaten (w, u). Dieser Vektor hat eine bestimmte Richtung. Darunter verstehen wir die Gerade, die diese zwei Punkte miteinander verbindet. Sie hängt vom gewählten Punkt (w, u) ab. Wir haben eine Richtung für jeden Punkt in der Ebene. Das Ergebnis nennen wir ein Richtungsfeld und daraus können wir ein Bild machen (Figure 1). In der Praxis ist es meist nicht möglich die ganzen Geraden zu malen, da sie sich überlappen würden und ein Chaos produzieren. Besser ist es, jede solche Gerade durch eine endliche (nicht zu lange) Strecke zu ersetzen. Es gibt auch zu jedem Punkt in der Ebene einen Vektor, was ein Vektorfeld definiert. Dieses zweite Objekt ist allerdings schwieriger zu zeichnen. Man kann aber die Strecken manchmal so zeichnen, dass sie die Länge des Vektors haben, und dadurch mehr Informationen im Bild einbauen. Wenn wir einen bestimmten Punkt (w, u) betrachten dann gibt es eine Bahn durch den Punkt, in diesem Fall einen Kreis, und die Richtung die zum Richtungsfeld gehört, eine Gerade. Die Gerade ist immer zur Bahn tangential. Das heißt, die beiden berühren sich in genau einem Punkt. Dieser Umstand führt auf folgende Methode eine geometrische Darstellung der Lösungskurven zu bekommen. Man zeichnet zuerst das Richtungsfeld und danach die Kurven so, dass sie immer dem Richtungsfeld tangential sind. Diese Vorgehensweise ist nicht nur in diesem Beispiel wichtig.

Im Beispiel der Schaukel hatten wir eine lineare Gleichung zweiter Ordnung, d.h. es kommen Ableitungen bis zur zweiten Ordnung vor. Im Beispiel des elektrischen Schaltkreises geht es um eine nichtlineare Gleichung zweiter Ordnung. Bei den Populationsmodellen und beim Beispiel mit der Hefe haben wir jeweils zwei nichtlineare Gleichungen erster Ordnung, die miteinander gekoppelt sind. Bei den Hasen und Luchsen ist es interessant, dass es überhaupt zu regelmäßigen Schwankungen der Populationen kommt. Außerdem gibt es die kuriose Geschichte, dass ein am Anfang plausibles mathematisches Modell zum paradoxen Schluss führt, dass die Hasen die Luchse fressen müssten. Beim elektrischen Schaltkreis treffen wir auf die sogenannten Relaxations-Schwingungen, die im Gegensatz zur Sinuskurve ziemlich scharfe Ecken aufweisen. Ein Punkt in der Ebene läuft auf einer glatten Kurve bis die Kurve plötzlich zu Ende ist und der Punkt gezwungen wird zu springen. Das Beispiel der Hefe gibt Einsichten in das Phänomen der Rückkopplungen in biologischen Systemen und hat auch mit dem Mechanismus der biologischen Uhren zu tun.

2 Fische, Hasen und Luchse

Im frühen zwanzigsten Jahrhundert hat der Biologe Umberto d'Ancona die Fischpopulationen in der Adria untersucht. Es gab Daten über den Fischfang, der in verschiedenen adriatischen Häfen ankam, und er wollte etwas über die Populationen verschiedener Fischarten herausfinden. Eine erste Beobachtung

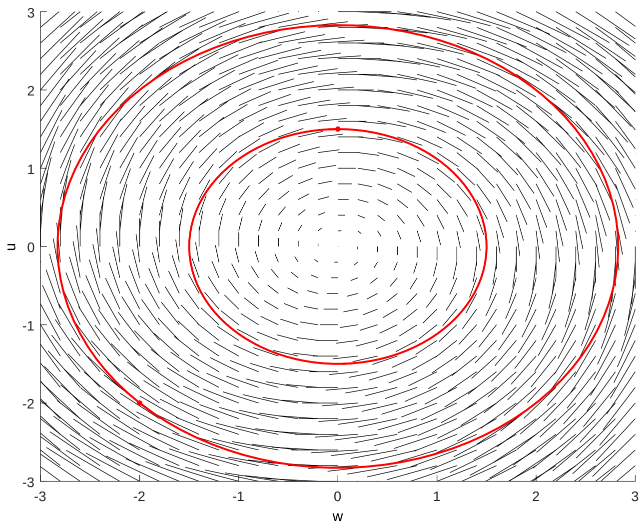

Figure 1: Richtungsfeld und zwei Lösungen

war, dass die Populationen nicht ungefähr zeitlich konstant waren, sondern wesentliche Schwankungen aufwiesen. Da wären wir schon bei den Schwingungen. D'Ancona hat zwischen Raubfischen und Beutefischen unterschieden. Er hat den zeitlichen Mittelwert dieser Größen betrachtet, d.h. die Gesamtmenge der Fische geteilt durch den Zeitraum der Messung. Wir nennen sie $\bar{u}$ bzw. $\bar{v}$ für die Beutefische bzw. Raubfische. Es fiel ihm auf, dass das Verhältnis $\bar{v}/\bar{u}$ größer war während des ersten Weltkriegs als sonst. D'Ancona wollte wissen warum. Zum Glück war sein zukünftiger Schwiegervater der Mathematiker Vito Volterra, und er hat die Frage mit ihm diskutiert. Daraufhin hat Volterra ein mathematisches Modell entwickelt und es verwendet, um die beobachtete Eigenschaft der Daten zu erklären. Dabei ist es unwichtig, dass es sich um Fische handelt. Wichtig ist nur, dass es sich um Räuber und Beute handelt. In einem anderen berühmten Beispiel, wo dieses Modell angewendet wurde, geht es um Hasen und Luchse. Das gleiche mathematische Modell wurde schon vorher in der Chemie von Alfred Lotka eingeführt. Deshalb heißen die entsprechenden Gleichungen Lotka-Volterra-Gleichungen.

Wir wollen die Populationen durch Differentialgleichungen beschreiben. Wir betrachten zwei Gleichungen, wo die Unbekannten die Populationen $u(t)$ und $v(t)$ von Beute und Räubern sind. Diese Größen hängen von einer kontinuierlichen Zeitvariablen t ab und u darf einen beliebigen Wert annehmen, nicht nur eine ganze Zahl. Diese Annahmen scheinen nicht gut zu den Daten zu passen. Fische kamen nur zu diskreten Zeiten im Hafen an und es war immer nur eine ganze Zahl von Fischen. Es ist trotzdem nützlich, die diskreten Aspekte des Problems zu ignorieren. In der Praxis entstehen daraus keine Problem und die Erfahrung zeigt, dass kontinuierliche Größen einfacher zu behandeln sind als diskrete.

Als nächstes wollen wir ein Gesetz für $\dot{u}$ und $\dot{v}$ aufstellen. Dazu soll das Modell so einfach wie möglich sein, vorausgesetzt, dass es die Situation beschreiben kann. Wenn nichts dagegen spricht wählt man oft eine lineare Abhängigkeit. Die Beutefische vermehren sich und je mehr Fische es gibt, desto mehr werden geboren. Wir nehmen an, dass die Abhängigkeit linear ist und bekommen eine Geburtenrate a_1u für eine positive Konstante a_1. Je öfter ein Raubfisch auf einen Beutefisch trifft desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, dass der Räuber die Beute frisst. Wir nehmen an, dass die Häufigkeit des Fressens eine lineare Funktion der Häufigkeit des Treffens ist. Diese zweite Häufigkeit soll wiederum linear sein in der Population der Beute und linear in der Population der Räuber. So kommen wir auf den Ausdruck $-cuv$ für eine positive Konstante c. Das negative Vorzeichen kommt dadurch, dass die Beutefische in diesem Prozess verschwinden. Beutefische können auch auf andere Weise sterben. Wenn wir wieder eine lineare Abhängigkeit annehmen ist die Sterberate $-a_2u$. Zusammen mit der Geburtenrate bekommen wir eine Nettogeburtenrate $a = a_1 - a_2$. Wir wollen annehmen, dass $a_1 > a_2$, damit die Population der Beute in Abwesenheit von Räubern überleben kann. Sonst würde das ganze System zusammenbrechen. Mit allen Effekten zusammen bekommen wir die Gleichung

$$\dot{u} = au - cuv. \tag{1}$$

Eine ähnliche Analyse liefert eine Gleichung für $\dot{v}$. Je mehr die Räuber fressen, desto mehr können sie sich vermehren, und wenn wir wie bisher Linearität annehmen bekommen wir einen Ausdruck buv für die Zunahme der Population des Räubers, mit b positiv. Die Raubfische haben eine Geburtenrate und eine Sterberate und hier nehmen wir an, dass die Nettogeburtenrate negativ ist. Die Beutefische sind die Lebensgrundlage für die Raubfische und wenn die Beutefische fehlen sterben die Raubfische. Die Gleichung ist in diesem Fall

$$\dot{v} = buv - dv \tag{2}$$

für eine positive Konstante d. Das System aus den zwei Gleichungen (1) und (2) ist das, was Volterra (oder auch Lotka) aufgeschrieben hat.

Wenn wir die Funktionen $u(t)$ and $v(t)$ hätten und würden die Punkte $(u(t), v(t))$ zu verschiedenen Zeiten t in der Ebene auftragen, dann würden sie auf einer Kurve liegen, die wie im Beispiel der Schaukel Integralkurve genannt wird. Da $\dot{u}$ und $\dot{v}$ die Änderungsraten sind, ist der Vektor mit Komponenten $(au - cuv, buv - dv)$ die Tangente zu dieser Kurve im Punkt (u, v). Das Objekt $(au - cuv, buv - dv)$ definiert ein Vektorfeld. Dazu gibt es, wie in der Einleitung beschrieben, ein entsprechendes Richtungsfeld.

Aufgabe 1 Skizziere dieses Richtungsfeld für die einfache Wahl der Koeffizienten $a = b = c = d = 1$. Dazu kann es hilfreich sein, die Kurven N_1 und N_2 zu betrachten (in der Tat sind es Geraden) die durch die Gleichungen $au - cuv = 0$ und $buv - dv = 0$ definiert werden. Da es sich um Populationen handelt, ist nur der Bereich von Interesse, wo u und v positiv sind.

Wir haben jetzt ein System von Differentialgleichungen. Ein Paar $(u(t), v(t))$, das diese Gleichungen erfüllt, heißt Lösung des Systems. In der Natur haben wir es oft mit deterministischen Systemen zu tun. D.h., wenn der Zustand des Systems zu einem Zeitpunkt bekannt ist, dann ist der Zustand zu jedem zukünftigen Zeitpunkt festgelegt. Systeme von Differentialgleichungen so wie die von Lotka-Volterra sind in diesem Sinn deterministisch. Geometrisch bedeutet dies, dass es zu jedem Punkt in der Ebene eine Lösungskurve gibt, die durch diesen Punkt geht. Diese Kurven überschneiden sich nicht.

Aufgabe 2 Wie ist die Beschaffenheit dieser Kurven im Beispiel? Überzeuge dich, dass eine solche Kurve, die im Gebiet, das durch die Ungleichungen $x < 1$, $y < 1$ anfängt den Punkt $(1, 1)$ umrundet und dann anschließend in das Gebiet $x < 1$, $y < 1$ zurückkommt. Die Geraden N_1 und N_2 teilen die Ebene in vier Gebiete und die Lösung besucht jedes dieser vier Gebiete bevor es in das Ausgangsgebiet zurückkehrt.

Diese Überlegung lässt offen, ob die Kurve nach der Umrundung zum gleichen Punkt zurückkommt. Dass eine Lösung einer Differentialgleichungen zum gleichen Punkt zurückkommt ist die definierende Eigenschaft einer anhaltenden Schwingung. In einem Beispiel wie diesem ist es gar nicht leicht festzustellen, ob diese Bedingung gilt. Die Lösung könnte auf den Punkt $(1, 1)$ hineinspiralen. Sie tut es nicht, aber um das zu beweisen braucht man eine gute Idee.

Betrachten wir eine Größe $f(u, v)$, die von u und v abhängt. Die Änderungsrate von $f(u(t), v(t))$ ist die Summe von zwei Beiträgen. Beim ersten differenziert man f bezüglich u mit v fest und multipliziert anschließend mit $\dot{u}$ und beim zweiten differenziert man f bezüglich v mit u fest und multipliziert mit $\dot{v}$. Betrachten wir jetzt die Funktion $f(u, v) = u - \log u + v - \log v$ im Fall wo die Koeffizienten Eins sind. Der Logarithmus hat die Eigenschaft, dass die Ableitung von $\log x$ gleich $1/x$ ist.

Aufgabe 3 Zeige, dass die Ableitung von $f(u(t), v(t))$ Null ist.

Wenn also eine Lösung auf einer der Kurven, wo f konstant ist (Niveaukurven) startet, dann bleibt sie auf dieser Kurve. Betrachten wir die Einschränkung der Funktion f auf die Gerade $v = 1$. Wir haben $f(u, 1) = u - \log u$. Die Ableitung dieser Funktion ist $1 - \frac{1}{u}$. Sie ist negativ für $u < 1$ und positiv für $u > 1$. Wenn wir im Bereich $u > 1$ wachsende Werte von u betrachten, dann ist die Änderungsrate der Funktion mit u positiv. Deshalb muss $f(u, 1)$ immer größer werden. Daraus können wir schließen, dass eine Niveaukurve niemals mehr als einen Punkt der Form $(u, 1)$ mit $u > 1$ treffen kann. Deshalb muss eine Lösungskurve, die von einem solchen Punkt startet und zu dieser Menge zurückkommt zum gleichen Punkt zurückkommen. Die Lösungen sind periodisch. Eine besondere Lösung ist die, die im Punkt $(1, 1)$ stehen bleibt.

Aufgabe 4 Finde eine Verallgemeinerung der Funktion f auf den Fall mit allgemeinen Koeffizienten. Dazu ist es gut sich zu überlegen, wie man die Funktion im schon bekannten Fall durch die Einbindung weiterer Konstanten verallgemeinern könnte.

Jetzt wollen wir mit der Geschichte der Fische vergleichen. Man kann zeigen, dass der Mittelwert von v gleich a/c ist und der Mittelwert von u gleich d/b. Das Verhältnis ist also ab/cd. Man kann davon ausgehen, dass im Krieg weniger gefischt wurde als sonst. Damit wird a größer (mehr Beutefische überleben) während d kleiner wird (weniger Raubfische sterben). Damit wird das Verhältnis größer und das Modell liefert eine Erklärung für die Beobachtungen von d'Ancona.

Nur weil ein mathematisches Modell Bilder produziert, die ähnlich aussehen wie Bilder, die aus den Daten entstehen, ist es nicht unbedingt klar, dass das Modell eine gute Beschreibung liefert. Man muss ein solches Ergebnis kritisch betrachten. Dazu gibt es eine amüsante Geschichte, und damit kommen wir zu den Hasen und den Luchsen. In früheren Jahrhunderten wurden viele Tiere in Kanada gefangen um ihre Pelze zu verkaufen. Unter den häufigen Arten, die dabei eine Rolle spielten waren Hasen und Luchse. In dieser Industrie gab es ein führendes Unternehmen, die 'Hudson Bay Company'. Dieses Unternehmen hat über Jahrhunderte Daten darüber gesammelt, wie viele Pelze durch die Jäger eingeliefert wurden. Hier haben wir Daten, die denen über die Fische ähnlich sind. Nur gibt es diese Daten für einen viel längeren Zeitraum. Man kann diese Zahlen als ein Maß für die jeweiligen Populationen betrachten. Damit gibt es eine einmalige Gelegenheit, das Langzeitverhalten eines Ökosystems zu untersuchen. Man kann die Daten in der Ebene plotten. Man plottet Punkte und verbindet sie mit Geraden. Man bekommt Bahnen, die um einen Mittelpunkt kreisen. Sie passen anscheinend zum Lotka-Volterra-Modell, wo man so etwas auch hat. Es wurde aber 1973 in einem Artikel von Michael Gilpin mit dem Titel 'Do hares eat lynx?' (deutsch: fressen Hasen Luchse?) darauf aufmerksam gemacht, dass dieses Modell doch nicht so gut zu den Daten passt. Beim Lotka-Volterra-Modell und Varianten davon ist die Rotation der Lösungen gegen den Uhrzeigersinn. Bei den Daten bekommt man aber für bestimmte Zeiträume eine Rotation im Uhrzeigersinn. Wenn man versucht, die Parameter im Modell so anzupassen, dass das Verhalten den Beobachtungen entspricht bekommt man eine Situation in der die Hasen die Luchse fressen.

Hier ist offenbar etwas gründlich schief gegangen.

Aufgabe 5 Überlege woran es liegen könnte, dass die Vorhersagen des Modells in dem Fall nicht mit den Daten übereinstimmen. Die Analyse des mathematischen Modells ist korrekt. Das Problem liegt in der Beziehung zwischen dem mathematischen Modell und dem biologischen System.

Es gibt im übrigen keine 'richtige' allgemein akzeptierte Antwort auf diese Frage. Es geht hier darum, darüber nachzudenken welche Annahmen man beim Aufstellen eines solchen mathematischen Modells macht.

======

An verschiedenen Stellen haben wir angenommen, dass eine bestimmte Abhängigkeit linear ist, nur weil diese Wahl die einfachste ist. Wenn wir das Modell verbessern wollen ist es sinnvoll über Alternativen nachzudenken. Wenn keine Räuber da sind ist die Gleichung für die Beute $\dot{u} = au$ mit der Lösung $u(t) = u(t_0)\exp(a(t-t_0))$. Da die Exponentialfunktion über alle Grenzen wächst ist diese Annahme nicht sehr realistisch. Eine Annahme, die realistischer ist, ist die logistische Gleichung

$$\dot{u} = a\left(1 - \frac{u}{K}\right)u \tag{3}$$

Die Idee hier ist, dass wenn die Population der Beute zu hoch wird, andere Effekte sie limitieren, so dass sie langfristig nicht höher als K sein kann. Es könnte z.B. darum gehen, dass wenn die Population sehr groß ist die Beutetiere untereinander um Nahrungsmittel kämpfen müssen, so dass sie sich nicht mehr so schnell vermehren können.

Wir möchten auch den Ausdruck uv, der an zwei Stellen in den Lotka-Volterra-Gleichungen vorkommt durch einen realistischeren ersetzen. Dazu nehmen wir zuerst den Ausdruck $F(u)v$. Hier wird der Faktor u modifiziert um zu berücksichtigen, dass der Räuber etwas Zeit braucht, um die Beute zu finden und etwas Zeit um sie zu fressen. Dazu betrachten wir einen Zeitraum T in dem der Räuber Nahrung sucht. Wir nehmen an, dass die Anzahl der in dieser Zeit gefangenen Beutetiere proportional der Population der Beutetiere ist und proportional der Zeit, die für die Suche verwendet wird. Sie ist weniger als T, weil ein Teil der Zeit zur Verarbeitung (d.h. zum Verspeisen) der Beute notwendig ist. Sei N die Anzahl der Beutetiere, die in dieser Zeit gefangen werden, u die Population der Beute, s die effektive Suchrate und h die Zeit die benötigt wird, um ein Beutetier zu fressen. Dann gilt $N = su(T - hN)$ und $F = \frac{N}{T}$.

Aufgabe 6 Berechne die Funktion F und das Gleichungssystem, dass durch diese Änderungen aus dem Lotka-Volterra System hervorgeht. (Man darf den Term $-dv$ unverändert lassen weil die Population der Räuber in der Praxis wahrscheinlich nie sehr groß werden wird.)

Dieses System heißt Rosenzweig-MacArthur model und der spezielle Ausdruck für F heißt Typ II. (Es gibt auch Typ I und Typ III, die in bestimmten Situationen eine Rolle spielen.)

3 Ein elektrischer Schaltkreis

Im Jahr 1920 hat der niederländische Elektroingenieur und Physiker Balthasar van der Pol folgende Gleichung für einen bestimmten elektrischen Schaltkreis aufgestellt:

$$\ddot{x} - k(1 - x^2)\dot{x} + x = 0. \tag{4}$$

Hier wird die elektrische Spannung durch x dargestellt, und der Koeffizient k ist ein Maß für die Dämpfung im System. Der Schaltkreis ist eine sogenannte Triode. Zur Zeit van der Pols bestanden solche Geräte aus Komponenten in einem Vakuum, das innerhalb eines Glasrohrs bestand. Diese Komponenten sind bei der Triode eine Kathode, die aus heißem Metal besteht, eine Metallpatte namens Anode und ein Metallgitter dazwischen. Es besteht eine Spannung zwischen Anode und Kathode, die dafür sorgt, dass Elektronen, die aus der Kathode kommen, zur Anode hingezogen werden, so dass ein Strom fließt. Wenn eine Spannung in der umgekehrten Richtung angelegt wird fließt kein Strom. Wenn eine Spannung am Gitter angelegt wird, werden die Elektronen gebremst oder beschleunigt. Später wurden die Vakuumröhre durch Halbleiter und die Trioden durch Transistoren ersetzt. Als die Trioden eingeführt wurden waren sie ein Durchbruch in der Elektrotechnik. Sie erlaubten die Konstruktion von Verstärkern und dadurch die Telefonie über langen Entfernungen.

Die van der Pol-Gleichung ist ein Beispiel einer allgemeineren Klasse von Gleichungen, die durch den französischen Physiker Alfred-Marie Liénard untersucht wurden. Die allgemeine Form dieser Gleichungen lautet

$$\ddot{x} + f(x)\dot{x} + g(x) = 0, \tag{5}$$

wobei f eine gerade Funktion ist (d.h. $f(-x) = f(x)$) und g eine ungerade Funktion (d.h. $g(-x) = -g(x)$). Es ist hilfreich für das Verständnis dieser Gleichung neue Größen einzuführen. Sei F eine Funktion deren Ableitung f ist (F ist eine Stammfunktion von f) und $F(0) = 0$, $x_1 = x$ und $x_2 = c^{-1}(\dot{x}+F(x))$ für eine positive Konstante c.
Aufgabe 1 Zeige, dass folgende Gleichungen gelten:

$$\dot{x}_1 = cx_2 - F(x_1) \tag{6}$$

$$\dot{x}_2 = -c^{-1}g(x_1) \tag{7}$$

Wie muss man f und g im Fall der van der Pol-Gleichung wählen und wie sieht das System für x_1 und x_2 in diesem Fall aus?
Aufgabe 2 Zeige, dass wenn (x_1, x_2) eine Lösung des Systems erster Ordnung ist und $x = x_1$, dann erfüllt x die van der Pol-Gleichung.

Auf diese Weise haben wir die Gleichung zweiter Ordnung durch ein System von zwei Gleichungen erster Ordnung ersetzt. Sei $\epsilon = 1/k^2$. Hier, wie so oft in der Mathematik, wird ϵ als Bezeichung für eine Größe eingeführt, die in einer Situation die einen interessiert klein ist. Für bestimmte Zwecke ist es hilfreich, eine neue Zeitkoordinate zu verwenden. Wir ersetzen t durch eine neue Variable $\tau = k^{-1}t$ und Bezeichnen die Änderungsrate bezüglich der Zeitkoordinate τ mit einem Strich statt einem Punkt. Mit der Wahl $c = k$ ist das Ergebnis

$$\epsilon x_1' = x_2 - \frac{x_1^3}{3} + x_1 \tag{8}$$

$$x_2' = -x_1 \tag{9}$$

Der Fall, wo ϵ klein ist (d.h. k ist groß) entspricht dem Fall, wo die Dämpfung groß ist. Jetzt probieren wir die Idee aus, dass Lösungen des Systems mit ϵ klein durch Lösungen des entsprechenden Systems mit $\epsilon = 0$ approximiert werden können. Es ist nicht offensichtlich, dass so etwas wahr sein sollte. Für $\epsilon = 0$ wird die erste Differentialgleichung durch eine algebraische Gleichung (d.h. eine ohne Ableitung) ersetzt. Diese Veränderung ist wesentlich, und es ist nicht klar, dass die Änderung der Lösung, die dadurch entsteht, klein sein sollte.

Jetzt wollen wir aber mutig sein und einfach so tun, als könnten wir $\epsilon = 0$ setzen. Wenn wir die Lösungen der algebraischen Gleichung in der Ebene plotten bekommen wir eine S-förmige Kurve K.
Aufgabe 3 Skizziere diese Kurve.

Wir versuchen eine Lösung durch einen Punkt darzustellen, der sich auf der Kurve K bewegt. Wenn der Punkt auf dem linken Teil von K liegt (also links von der x_2-Achse) ist x_1 negativ und die Gleichung (9) sagt, dass der Punkt sich nach oben bewegen soll. Dies ist erst einmal möglich aber irgendwann geht es mit der Kurve nicht weiter nach oben. Die einzige Alternative, wenn der Punkt auf der Kurve bleiben will ist, dass er zum rechten Teil von K (also rechts von der x_2-Achse) springt. Dort angekommen soll er sich nach Gleichung (9) nach unten bewegen, was erst einmal möglich ist. Aber auch in diesem Fall kommt der Punkt nach endlicher Zeit zu einem Knie, wo die Kurve zu Ende ist. Dann hilft nur Eins: zum linken Teil der Kurve zurückspringen. Danach kann sich der Punkt wieder entlang der Kurve nach oben bewegen, bis er seine Ausgangslage erreicht und das Ganze kann von vorne losgehen. So entsteht eine Schwingung. Es muss aber gesagt werden, dass diese Geschichte ziemlich abenteuerlich klingt und vielleicht wenig mit strengen mathematischen Argumenten zu tun zu haben scheint: was soll dieses 'Springen' bedeuten? Man kann aber, wie wir jetzt zeigen werden, dieses anschauliche Bild mit Mathematik untermauern.

Zunächst ist es so, dass wir eine wohldefinierte Kurve Z in der Ebene beschrieben haben. Sie besteht aus vier Teilen. Der erste Teil von Z ist die horizontale Gerade die den Umkehrpunkt P_1 (Maximum) des linken Teils der Kurve K mit einem Punkt P_2 auf dem rechten Teil der Kurve K verbindet. Der zweite ist der Teil der Kurve K der P_2 mit dem Umkehrpunkt P_3 (Minimum) des rechten Teils von K verbindet. Der dritte ist die horizontale Gerade die P_3 mit einem Punkt P_4 auf dem linken Teil der Kurve K verbindet und der vierte P_4 mit P_1 entlang der Kurve K. Eine Lösung des Systems mit ϵ klein aber ungleich Null bewegt sich auf einer glatten Kurve in der Ebene. Es gibt solche Lösungen die sich folgendermaßen verhalten. Die Lösung startet auf der Kurve K ein wenig links von P_1 und bewegt sich dann sehr schnell und in der Nähe der Strecke P_1P_2 bis sie in der Nähe von P_2 ist. Dann bewegt sie sich langsam in der Nähe der Kurve K bis sie in die Nähe von P_3 kommt. Anschließend bewegt sie sich sehr schnell und in der Nähe der Strecke P_3P_4 bis sie in der Nähe von P_4 ist. Dann bewegt sie sich wieder langsam in der Nähe der Kurve K bis sie zu ihrem Ausgangspunkt kommt. (Sie kommt tatsächlich zu ihrem Ausgangspunkt zurück, nicht nur zu einem benachbarten Punkt.) Nach dieser Beschreibung bleibt der Punkt die ganze Zeit in der Nähe der Kurve Z. Es würde viel zu weit führen, diese Aussage hier zu beweisen. Man kann auch noch mehr zeigen. Die Lösung die wir beschrieben haben ist ein sogenannter Grenzzyklus. D.h., dass eine Lösung, die nahe beim Grenzzyklus startet, sich mit der Zeit immer weiter dem Grenzzyklus nähert. Man sagt, dass die Lösung asymptotisch stabil ist. Es ist eine ganz andere Situation als hätte man viele Lösungen, die Kurven in der Ebene definieren würden, die nebeneinander verlaufen, wie die Kreise im Modell der Schaukel. In Figure 2. sieht man die Bahn einer Lösung des Systems, die aus einem Teil besteht, der im Wesentlichen die Bahn des Grenzzyklus ist und einem anderen Teil der die Phase darstellt, in der die Lösung zum Grenzzyklus hinläuft. In Figure 3 wird der zeitliche Verlauf von x_1 dargestellt.

======

Die Bahn der periodischen Lösung im van der Pol-Modell ist ziemlich eckig. Die Funktionen $x_1(t)$ and $x_2(t)$ sehen auch nicht sehr glatt aus und wesentlich verschieden

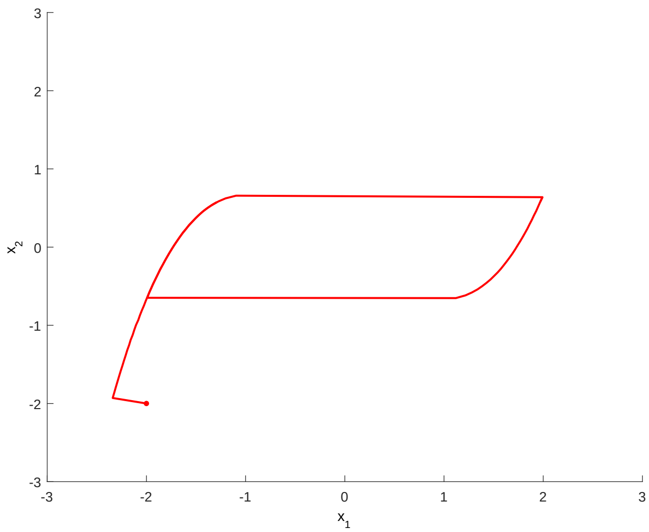

Figure 2: Bahn einer van der Pol-Lösung

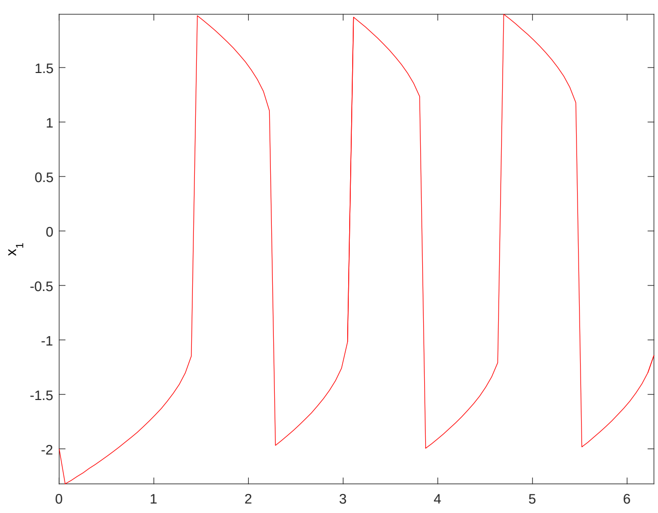

Figure 3: Zeitlicher Verlauf von x_1

von einer Sinuskurve. Sie sind trotzdem periodisch und in dem Sinn relativ einfach. Ein viel komplizierteres Verhalten zeigt das getriebene van der Pol-System, dass durch die Gleichung

$$\ddot{x} - k(1 - x^2)\dot{x} + x = a \sin(2\pi nt) \tag{10}$$

beschrieben wird. Für allgemeine Werte der Parameter a und n sind die Lösungen dieser Gleichung nicht mehr periodisch. Sie schwanken auf eine Weise, die auf den ersten Blick ganz zufällig erscheint. Diese Stelle ist eine der Quellen der Chaostheorie, die solche Phänomene untersucht.

4 Die Alkoholproduktion durch Hefen

Wenn man eine Zuckerlösung oder Fruchtsaft in einem offenen Gefäß einige Tage herumstehen lässt, dann passiert etwas, was man Gärung nennt. Es entstehen Gasbläßchen, die Flüssigkeit wird trüb, und es setzt sich etwas auf dem Grund ab. Das was sich absetzt hat man vor langer Zeit Hefe genannt, ohne zu wissen woraus es bestand. Die Flüssigkeit ist nicht mehr süß und bekommt eine berauschende Wirkung. In der Tat wird bei diesem Prozess, den man Glykolyse nennt, Zucker in Alkohol und Kohlendioxid umgewandelt. Er wird bei der Produktion von Bier und Wein benutzt. Im neunzehnten Jahrhundert hat man herausgefunden, dass Hefen mikroskopische einzellige Pilze sind. In der soeben beschriebenen Situation ernähren sie sich vom Zucker und scheiden Alkohol aus. Am Anfang des zwanzigsten Jahrhunderts hat der deutsche Chemiker Eduard Buchner die Flüssigkeit aus Hefezellen extrahiert und festgestellt, dass diese Flüssigkeit (Hefe-Extrakt) in der Lage ist, wenn man sie mit Zucker vermischt, Alkohol zu produzieren. Für diese Entdeckung hat er 1907 den Nobelpreis für Chemie bekommen.

Ein mathematisches Modell, das in diesem Zusammenhang eine Rolle spielt ist das Schnakenberg-Modell, das folgendermaßen aussieht:

$$\dot{S} = k_0 - k_1 S P^2, \tag{11}$$

$$\dot{P} = k_1 S P^2 - k_2 P + k_3. \tag{12}$$

Hier sind k_0, k_1, k_2 und k_3 positive Zahlen. Die genaue Beziehung dieser Gleichungen zur Glykolyse wird weiter unten beschrieben, aber wir wollen zuerst dieses Gleichungssystem für sich betrachten. Die Größen S und P sollen positiv sein, da sie den Konzentrationen von chemischen Stoffen entsprechen (Fructose 6-Phosphat, F6P und Adenosin Diphosphat, ADP). F6P spielt die Rolle des Zuckers im letzten Absatz.

Es stellt sich heraus, dass das Schnakenberg-Modell für bestimmte Parameterwerte periodische Lösungen besitzt, d.h. wir können den zeitlichen verlauf einer Lösung durch eine Kurve darstellen, die nach einer bestimmten Zeit zu ihrem Anfangspunkt zurückkommt. Wir bekommen also Schwingungen in den Konzentrationen S und P. Es ist relativ schwierig, diese Aussage zu beweisen. Ein erster und wesentlicher Schritt wäre zu beweisen, dass die Lösungen beschränkt bleiben, d. h. es gibt eine Konstante C so, dass $S(t)$ und $P(t)$ immer kleiner als C bleiben. Selbst diese Aussage ist für das Schnakenberg-System nicht leicht zu beweisen.

Auf einem endlichen Zeitintervall ist jede Lösung beschränkt. Dazu kann man die Tatsache verwenden, dass $(P+S)^{\cdot} = k_0 + k_3 - k_2 P \leq k_0 + k_3$. Deshalb gilt $(P + S - (k_0 + k_3)t)^{\cdot} \leq 0$ und $P(t) + S(t) \leq P(0) + S(0) + (k_0 + k_3)t$. Aber damit ist noch nicht gezeigt, dass es eine obere Schranke gibt, die für alle positiven Zeiten gilt. Um diese stärkere Aussage zu bekommen würden wir gerne zunächst beweisen, dass S beschränkt ist. Wenn k_1 Null wäre, wäre das nicht der Fall, denn dann hätten wir die Lösung $S(t) = S(0) + k_0 t$. Da aber $k_1 > 0$ ist, gibt es einen Wettbewerb zwischen den beiden Summanden im Ausdruck für $\dot{S}$, und um unser Ziel zu erreichen müssen wir dafür sorgen, dass der zweite Term stark genug ist. Das führt uns zu folgender Idee: Um zu zeigen, dass S von oben beschränkt ist durch eine Konstante, sollten wir zuerst zeigen, dass P nach unten durch eine positive Konstante beschränkt ist.

Es gilt die Ungleichung $\dot{P} \geq k_3 - k_2 P$. Die Ungleichung wollen wir mit Hilfe der Exponentialfunktion bearbeiten. Die Exponentialfunktion $\exp(t)$ ist ihre eigene Ableitung, $(\exp(t))^{\cdot} = \exp(t)$, und jede Funktion f erfüllt $(f(at))^{\cdot} = a\dot{f}(t)$. In dem wir diese beiden Aussagen kombinieren sehen wir dass $(\exp(at))^{\cdot} = a\exp(at)$. Außerdem ist es so, dass für alle Funktionen f und g die Beziehung $(f(t)g(t))^{\cdot} = f(t)\dot{g}(t) + \dot{f}(t)g(t)$ gilt.

Aufgabe 1 Berechne die Ableitung der Funktion $\exp(k_2 t)P$ und zeige, dass man das Ergebnis nach unten durch eine Konstante mal die Ableitung von $\exp(k_2 t)$ abschätzen kann

Auf diese Weise sehen wir, dass die zeitliche Ableitung von $\exp(k_2 t)P - \frac{k_3}{k_2}\exp(k_2 t)$ nicht negativ ist und dass diese Funktion somit nie abnehmen kann.

Aufgabe 2 Zeige die Ungleichung

$$P(t) \geq \frac{k_3}{k_2} + \left(P(0) - \frac{k_3}{k_2}\right)\exp(-k_2 t). \tag{13}$$

Wenn P_- eine Zahl kleiner als $\frac{k_3}{k_2}$ ist, dann ist die rechte Seite der Ungleichung in Aufgabe 2 für t hinreichend groß nicht kleiner als P_-. Deshalb hat die linke Seite die gleiche Eigenschaft. Daraus können wir schließen, dass $\dot{S} \leq k_0 - k_1 P_-^2 S$ für t groß. Deshalb ist es so, dass wenn $S > k_0(k_1 P_-^2)^{-1}$ die Ableitung $\dot{S}$ negativ ist. Es folgt, dass S durch eine positive Konstante S_+ beschränkt ist.

Es bleibt noch zu zeigen, dass P beschränkt ist. Dazu reicht es zu zeigen, dass $P + S$ beschränkt ist. Diese Bemerkung ist deshalb interessant, weil wie die Ableitung von $P + S$ besonders leicht zu behandeln ist. Die nichtlinearen Terme heben sich weg, eine Tatsache die wir schon einmal verwendet haben.

Aufgabe 3 Zeige die Ungleichung $(P+S)^{\cdot} \leq -k_2(P+S) + k_2 S_+ + k_0 + k_3$ und schließe daraus, dass $P + S$ beschränkt ist.

Nachdem die Beschränktheit der Lösungen gezeigt worden ist, kann man eine bestimmte Theorie, die Poincaré-Bendixson-Theorie, verwenden um zu schließen, dass es periodische Lösungen gibt. Dieses Thema ist aber zu umfangreich um im Rahmen dieses Kurses behandelt zu werden.

======

Jetzt soll erklärt werden, wie das Schnakenberg-Modell zustande kommt. Gegen Ende der 1950er Jahre hat man beobachtet, dass die Produktion von Alkohol durch Hefen nicht konstant ist, sondern dass sie im Laufe der Zeit Schwankungen unterliegt. In den damals durchgeführten Experimenten wurde der Zucker zu Beginn zugeführt und wurde irgendwann aufgebraucht. Es kann sich also nur um gedämpfte Schwingungen handeln. Es gibt mehrere Phasen in denen die Produktion steigt, bevor sie wieder fällt, aber die maximale Produktion in einer Phase nimmt mit der Zeit ab. Diese Ergebnisse wurden damals nicht für wichtig gehalten und wurden bald vergessen. Wiederbelebt wurde das Interesse an solchen Phänomenen durch den Einfluss des russischen Wissenschaftlers Evgeni Selkov in den 1960er Jahren. Selkov hatte als Elektroingenieur angefangen, beschäftigte sich aber später mit Biochemie und deren mathematischer Modellierung. Er hat den amerikanischen Biochemiker Britton Chance kennengelernt, der die Glykolyse erforschte. Selkov sah eine Ähnlichkeit zwischen der Situation mit den Hefen und Phänomenen, die er von elektrischen Schaltkreisen kannte. Nachdem er ein mathematisches Modell aufgestellt und analysiert hatte, war er überzeugt, dass es in diesem System Schwingungen geben sollte. Einige Monate später konnten Chance und seine Mitarbeiter solche Schwingungen experimentell beobachten. Sie konnten gedämpfte Schwingungen in einem zellfreien Extrakt nachweisen. Die Schwingungen entstanden also nicht durch einen komplexen Mechanismus in den Zellen, sondern es handelte sich um chemische Schwingungen. Mit Hilfe eines mathematischen Modells, das weiter unten präsentiert wird, hat Selkov vorhergesagt, dass Folgendes passieren sollte: Wenn Zucker mit konstanter Rate zugeführt wird, sollte es unter geeigneten Umständen anhaltende Schwingungen geben, also solche, bei denen aufeinanderfolgende Maxima gleich groß sind. Wenn der Zucker mit einer geringen konstanten Rate zugeführt würde, sollte die Produktion konstant sein, aber für eine hinreichend hohe konstante Rate sollte es Schwingungen geben. Diese Vorhersage konnte vom deutschen Biochemiker Benno Hess experimentell bestätigt werden.

Bevor wir zum mathematischen Modell kommen is es notwendig, etwas mehr über die Biochemie zu wissen. Buchner hatte nach einer chemischen Reaktion gesucht, die für die Glykolyse verantwortlich wäre. Später hat man herausgefunden, dass es eine ganze Kette von Reaktionen war. Dann hat man versucht die Ursache der Schwingungen bei einer dieser Reaktionen zu finden. Die Antwort hat man bei einer Reaktion, die durch das Enzym Phosphofructokinase (PFK) katalysiert wird gefunden. In dieser Reaktion werden Fructose 6-Phosphat (F6P) und Adenosin Triphosphat (ATP) in Fructose 1,6-Bisphosphat (FBP) und Adenosine Diphosphat (ADP) überführt. Durch ADP gibt es eine negative Rückkopplung: Je höher die Konzentration von F6P ausfällt, desto schneller läuft die Reaktion ab. Je schneller die Reaktion abläuft, desto mehr ADP wird produziert. Je höher die Konzentration von ADP desto schneller läuft die Reaktion ab und desto schneller wird F6P aufgebraucht. Also insgesamt: Je mehr F6P es gibt, desto schneller wird F6P verbraucht und man redet von einer negativen Rückkopplung. Darüber hinaus ist es so, dass der Einfluss von ADP auf die Reaktionsrate so ist, dass die Zunahme der Rate mit der Konzentration schneller als linear ist. Man nennt eine solche Wechselwirkung kooperativ. Es ist ein bekannter Umstand in der Modellierung von biologischen und anderen Systemen, dass eine negative Rückkopplung oft zu Schwingungen führt. Eine kooperative Wechselwirkung trägt oft dazu bei, dass es anhaltende Schwingungen gibt und nicht nur solche, die gedämpft sind. Eine regelmässige Schwingung kann als Basis für eine Uhr verwendet werden. In der Vergangenheit verwendeten Uhren Pendeln, die mathematisch genauso wie unsere Schaukel modelliert werden können. In der Biologie gibt es viele Uhren, z.B. unsere innere Uhr mir deren Hilfe wir unter Umständen ohne Wecker um die richtige Zeit aufwachen können. In biologischen Uhren sind es die Konzentrationen von bestimmten chemischen Stoffen die schwingen, wie im Higgins-Selkov-Modell.

Wie sieht also das mathematische Modell aus? Es gibt zwei Konzentrationen, die eines Substrats S (in diesem Beipiel F6P) und die eines Produkts (in diesem Fall ADP). Wir wollen eine Annahme machen, wie die Produktionsraten $\dot{S}$ und $\dot{P}$ zu einem bestimmten Zeitpunkt von den Werten von S und P zu diesem Zeitpunkt abhängen. Das Substrat wird mit einer konstanten Rate $k_0 > 0$ zugeführt. Das Produkt zerfällt mit einer Rate $-k_2 P$, d.h. proportional zu seiner Konzentration, mit $k_2 > 0$. Es ist typisch, dass Stoffe in einer Zelle zerfallen und diese Form ist die mathematisch einfachste Möglichkeit, so etwas zu beschreiben. Der interessanteste Beitrag ist die Reaktionsrate $r(S,P)$. Die Gleichungen sehen aus wie

$$\dot{S} = k_0 - r(S,P) \tag{14}$$

$$\dot{P} = r(S,P) - k_2 P \tag{15}$$

aber welche Form sollten wir für $r(S,P)$ wählen? Die einfachste Möglichkeit wäre etwas von der Form kSP für eine positive Konstante k, aber eine solche Wahl beinhaltet den Effekt nicht, den wir modellieren wollten, nämlich die kooperative negative Rückkopplung. Um eine solche Rückkopplung zu bekommen müssten wir die Konstante k durch eine steigende Funktion von P ersetzen. Die einfachste Möglichkeit dafür, die Selkov in den Mittelpunkt gestellt hat, ist $r(S,P) = k_1 SP^2$ mit $k_1 > 0$. Damit haben wir das Selkov-Modell, oder Higgins-Selkov-Modell, da ein ähnliches Modell früher von jemandem namens Higgins aufgestellt wurde. Dieses Modell bildet die Mechanismen ab, die hier als Hypothese aufgestellt wurden. Das Modell ist aber nicht in Stein gemeißelt. Man könnte z.B. annehmen, dass auch das Produkt mit konstanter Rate entsteht, so dass es einen Zusatzterm $+k_3$ in der zweiten Gleichung gibt mit $k_3 > 0$. Das so definierte Gleichungssystem ist das Schnakenberg-Modell.

Das Higgins-Selkov-Modell besitzt für bestimmte Parameterwerte periodische Lösungen. Der Fall des Schnakenberg-Modells ist ein wenig einfacher und deshalb haben wir uns bisher darauf konzentriert. Für das Higgins-Selkov-Modell ist es schon schwer die Aussage zu beweisen, dass die Lösungen beschränkt sind und für allgemeine Werte der Parameter k_0, k_1 und k_2 ist sie vielleicht sogar falsch.

Danksagung Ich danke Albrecht Seelmann für zahlreiche Verbesserungsvorschläge und Nikolaos Sfakianakis für die Erstellung der Abbildungen.