

Hans Meinhardt

Wie Schnecken sich in Schale werfen

Muster tropischer Meeresschnecken
als dynamische Systeme

Mit Beiträgen und Bildern von Przemyslaw Prusinkiewicz
und Deborah R. Fowler

Mit 120 Abbildungen, davon 107 in Farbe
und einer Diskette



Springer

Inhaltsverzeichnis

1. Schalenmuster als dynamische Systeme	1
1.1 Die Welt steckt voller dynamischer Systeme	1
1.2 Musterbildung	2
1.3 Dynamische Systeme sind schwer vorhersagbar	4
1.4 Musterbildung in der Biologie	5
1.5 Die meisten Schalenmuster sind zeitliche Protokolle	6
1.6 Elementare Muster	7
1.7 Reliefartige Muster folgen den gleichen Regeln	9
1.8 Viele offene Fragen und einige Hinweise	10
1.9 Ein schwieriges Problem: die komplexen Muster	16
1.10 Frühere Versuche zum Verständnis von Schalenmustern	17
2. Musterbildung	19
2.1 Das Aktivator-Inhibitor-Schema	19
2.2 Stabile Muster erfordern eine rasche antagonistische Reaktion	20
2.3 Periodische Muster im Raum	21
2.4 Streifenbreite und die Rolle der Sättigung	26
2.5 Frühe Festlegung eines Musters	28
2.6 Die Aktivator-Substrat-Reaktion	29
2.7 Der Einfluß des Wachstums	31
2.8 Hemmung durch Zerstörung des Aktivators	33
2.9 Autokatalyse durch eine Hemmung einer Hemmung	34
2.10 Bildung von gradierten Verteilungen	36
2.11 Musterbildung in zwei Dimensionen	38
3. Oszillationen und Wanderwellen	43
3.1 Synchronisation der Oszillatoren durch Diffusion	47
3.2 Die Breite der Streifen	50
3.3 Schräge Streifen: Wanderwellen	50
3.4 Wanderwellen benötigen eine Schrittmacher-Region	52

4. Überlagerung von stabilen und periodischen Mustern	57
4.1 Wellenartige Linien	58
4.2 Weniger Wellenabbrüche bei längerer Aktivierung	62
4.3 Verbindungen zwischen Wellenlinien und die Bildung von Bögen	64
4.4 Verborgene Wellen	65
4.5 Muster auf dem Gehäuse von <i>Nautilus pompilius</i>	65
4.6 Stabilisierung eines oszillierenden Musters durch Diffusion	67
4.7 Kombinationen aus oszillierenden und nicht-oszillierenden Mustern.	68
4.8 Reihen von Flecken parallel zur Wachstumsrichtung	69
4.9 Die mögliche Rolle eines zentralen Oszillators.	72
5. Kreuzungen und versetzt angeordnete Punkte	77
5.1 Ein zweiter Antagonist: Verschiebung oder erzwungene Desynchronisation	77
5.2 Variabilität der Muster.	79
5.3 Globale Neuorganisation von Mustern	80
5.4 Spuren einer zusätzlichen Hemmung	82
5.5 Kreuzungen und Gabelungen	85
5.6 Veränderung der Geschwindigkeit der Welle während eines Zusammenpralls.	89
5.7 Parallele und schräge Reihen versetzt angeordneter Punkte.	90
5.8 Schlußfolgerung	96
6. Globale Steuerung und die gleichzeitige Bildung von Verzweigungen	99
6.1 Simultane Musterveränderungen in weit auseinanderliegenden Regionen	99
6.2 Bildung von Verzweigungen bei <i>Oliva porphyria</i>	101
6.3 Mustervielfalt	104
6.4 Der Einfluß der Parameter.	105
6.5 Alternative Mechanismen	108
7. Das schwierige Problem: Zwei oder mehr zeitabhängige Muster	111
7.1 Inhärente Ähnlichkeiten bei komplexen Mustern	111
7.2 Weiße tropfenförmige Muster auf pigmentiertem Hintergrund	113
7.3 Indizien für eine spontane Löschreaktion	115
7.4 Die separate Löschreaktion löst ein altes Problem.	118
7.5 Ein weiteres stabiles Muster muß beteiligt sein.	119
7.6 Das stabile Muster initiiert Verzweigungen	122
7.7 Zwei sich gegenseitig stabilisierende Reaktionen	125
7.8 Enge Kopplung zwischen der Verstärkungs- und der Löschreaktion	126
7.9 Löschung durch Ressourcenerschöpfung aufgrund der Verstärkungsreaktion	128

7.10	Verwandte Muster deuten auf offene Fragen130
7.11	Verwandte Modelle beschreiben sehr verschiedene Muster.133
7.12	Schlußfolgerung135
8.	Dreiecke137
8.1	Die Kreuzungslösung durch die Hintertür139
8.2	Dreiecks- versus Verzweigungsbildung143
8.3	Beteiligung dreier inhibitorischer Reaktionen145
8.4	Dreiecksbildung durch eine unzureichende Verstärkungsreaktion151
8.5	Schlußfolgerung153
9.	Parallele Linien mit Zungen155
9.1	Ein zweites System ist notwendig für das Überleben der Pigmentreaktion157
9.2	Zungenbildung: Die Auffrischung kommt zu spät159
9.3	Voneinander abhängig, wie Leben und Herzschlag160
9.4	Variationen über ein Thema165
9.5	<i>Conus textile</i> : Zungen und Verzweigungen auf demselben Gehäuse166
9.6	Noch viele offene Fragen171
9.7	Epilog172
10.	Dreidimensionale Modelle der Muschel- und Schneckenschalen177
10.1	Mathematische Beschreibung der Schalenform: eine kurze Geschichte177
10.2	Elemente der Schalenform178
10.3	Die Helico-Spirale179
10.4	Die generierende Kurve180
10.5	Die Einbindung der generierenden Kurve in das Modell180
10.6	Modellierung der plastischen Elemente auf Gehäuseoberflächen184
10.7	Schalen mit Mustern189
11.	Das Computer-Programm197
11.1	Die Benutzung des Programms197
11.2	Die Programmierung der Wechselwirkungen200
11.3	Numerische Instabilitäten können zu Fehlern führen202
11.4	Compiler und Versionen203
11.5	Die im Programm benutzten Parameter203
12.	Anhang: Musterbildung in der Entwicklung höherer Organismen213
12.1	Organisator-Regionen: Eine kleine Gruppe von Zellen bestimmt das Schicksal der umgebenden Zellen217
12.2	Anordnung von Blättern und versetzte Punktreihen auf den Schneckenschalen - zwei analoge Prozesse220
12.3	Wie aktiviert man bestimmte Gene an bestimmten Stellen?221

12.4	Die Zellen werden ‚befördert‘	223
12.5	Das Problem der Polarität	225
12.6	Das Wellenlängenproblem: wie vermeidet man periodische Strukturen.	227
12.7	Wie man Strukturen auf Distanz bringt: Kopf und Fuß der Hydra ..	227
12.8	Bildung von Strukturen in unmittelbarer Nachbarschaft	228
12.9	Ein Problem, das die Schnecken nicht haben: die Anlage von Armen und Beinen	229
12.10	Adern und Nerven: die Bildung netzartiger Strukturen.	232
12.11	Wenn Zellen einen Weg finden müssen.	236
12.12	<i>Dictyostelium</i> : Wanderwellen in Organismen an der Grenze zu Vielzellern	237
12.13	Nervenleitung als Wanderwelle.	240
12.14	Aktivierungs- und Löschwellen in der Blutgerinnung	241
	Literaturverzeichnis	243
	Sachverzeichnis	249