

**Physikalische Grundlagen der Morphologie der Adernetzwerke
von *Physarum polycephalum***

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades

**doctor rerum naturalium
(Dr. rer. nat.)**

genehmigt durch die Fakultät für Naturwissenschaften der

Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg

von Dipl.-Phys. Manuel Werner Baumgarten

geb. am 17.09.1984 in Zerbst, Deutschland

Gutachter: PD Dr. Marcus J. B. Hauser

Prof. Dr. Hans-Günther Döbereiner

Eingereicht am: 26.05.2014

Verteidigt am: 11.12.2014

Danksagung

An erster Stelle gilt mein Dank Dr. Marcus Hauser, der mich während dieser Arbeit betreut hat und der Graduiertenförderung des Landes Sachsen-Anhalt, von der ich ein Stipendium zum Zwecke der Promotion erhalten habe.

Wissenschaftlich zu arbeiten muss man erst lernen und auch dabei stets Ordnung zu halten und alles dort zu dokumentieren, wo man es später schnell wiederfindet. Für diese Erkenntnis danke ich Dr. Hartmut Witte, der mich bereits im Praktikum darauf hingewiesen hat, wobei ich seinem Hinweis jedoch erst nach reiflicher Überlegung - gegen Ende meiner Promotion - Folge leisten konnte, um dann nicht doch noch vollends den Überblick über (fast) alle erlangten Forschungsergebnisse zu verlieren.

Für einen äußerst lehrreichen Kommentar zu meinem eigenen Charakter danke ich Dr. Bernd Schmeißer. Allerdings verriet er mir nicht, wie man damit gut durch das Leben kommt - wobei das nicht weiter dramatisch ist, denn der Hase schafft es ja auch.

Für die fachliche Anleitung bei der Aufzucht und der Handhabung von Schleimpilzen danke ich Prof. Tetsuo Ueda aus Japan. Katja Guttmann danke ich dafür, dass sie, trotz meiner Gegenwart, für ein hohes Maß an Ordnung im Labor gesorgt hat, und natürlich danke ich ihr auch für die vielen motivierenden Gespräche und der Kostprobe der Löwenzahnmarmelade.

Ich bedanke mich auch bei meinen Eltern und Martin Kühle, für die beruhigende Wirkung auf meine unruhige Persönlichkeit.

Kathrin, dir danke ich dafür, dass du an meiner Seite bist, du tust mir gut. Lea, falls du das hier jemals in die Hände bekommst und dann auch lesen kannst: auch du tust mir gut, das weißt du doch.

“Die Menschen machen das Leben so interessant. Wusstest du, dass sie es geschafft haben, in einem Universum voller Wunder, die Langeweile zu erfinden? Ziemlich erstaunlich.” - Terry Pratchett, *Schweinsgalopp*

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	6
2	<i>Physarum polycephalum</i>	8
2.1	Das Plasmodium	9
2.2	Transport von Protoplasma durch die Adern	10
2.3	Strömungsmechanische Grundlagen	11
2.3.1	Strömungsarten und das Newtonsche Reibungsgesetz	11
2.3.2	Laminare Rohrströmung	12
2.3.3	Leitfähigkeit und Strömungswiderstand von Rohren	14
2.3.4	Protoplasmaströmung und Peristaltik	14
2.4	Das Adernetzwerk	16
2.4.1	Morphologie	16
2.4.2	Optimierungsfunktionale	18
2.4.3	Modelle zur Beschreibung der Netzwerkdynamik	19
2.5	Die Ausbreitungsfront	27
2.5.1	Fingerinstabilität	27
2.5.2	Dispersionsrelation	28
2.5.3	Fingerdynamik und Fingerspaltung	30
2.5.4	Die Entstehung von Kanälen und Transportadern	31
3	Graphentheorie	32
3.1	Graph, Adjazenz, Spannbaum	33
3.2	Gerichtete und ungerichtete Graphen	34
3.3	Wege und Kreise, zusammenhängender Graph	34
3.4	Adjazenz- und Wichtungsmatrix, gewichteter Graph	35
3.5	Knotengrad und reguläre Graphen	36
3.6	Zufallsgraphen - Modell von Erdős und Rényi	37
4	Netzwerktheorie	40
4.1	Einteilung von Netzwerken	40
4.2	Watts und Strogatz Modell zur Generierung von Kleine-Welt-Netzwerken	40
4.3	Gewichtete Netzwerke	41
4.4	Netzwerkmaße	43
4.5	Zentralitätsmaße	45
4.6	Netzwerkstatistik	47
5	Material und Methoden	49
5.1	Kultivierung von <i>Physarum polycephalum</i> Plasmodien und Sklerotien	49
5.2	Versuchsaufbau und Bildaufnahme	50
5.2.1	Adernetzwerke in Petrischalen	50
5.2.2	Adernetzwerke im Kanal	51
5.2.3	Entnahme von Teilen einer Front	54

6	Bildverarbeitung und Auswertungsalgorithmen	55
6.1	Grundbegriffe der Bildverarbeitung	55
6.1.1	Bild	55
6.1.2	Das Graustufenhistogramm	55
6.1.3	Zusammenhängende Gebiete, Löcher und Objekte	57
6.2	Grundtechniken	58
6.2.1	Skelettierung	58
6.2.2	Kantendetektion	59
6.2.3	Segmentierung	60
6.2.4	Füllalgorithmen	60
6.2.5	Hintergrundsubtraktion	60
6.2.6	Space-Time-Plot	61
6.3	Extraktion des Adernetzwerks	62
6.3.1	Hintergrundsubtraktion, Binärisierung, Skelettierung	62
6.3.2	Segmentierung von Adern im skelettierten Bild	62
6.3.3	Segmentierung von Adern im ausgedehnten Binärbild	65
6.4	Algorithmen zur Bestimmung von Netzwerkmaßen	69
6.4.1	Auffindung kürzester oder effizientester Wege	69
6.4.2	Erreichbarkeitskarten	70
6.4.3	Edge-Betweenness	72
6.4.4	Minimaler Spannbaum	74
6.5	Untersuchung der Ausbreitungsfrent	76
6.5.1	Extraktion der Kontur der Ausbreitungsfrent	76
6.5.2	Charakterisierung der Ausbreitungsfrent	76
7	Topologische Analyse des Adernetzwerks	79
7.1	Räumliche Analyse	81
7.1.1	Verteilung von Länge, Fläche und Dicke von Adern	81
7.1.2	Verteilung der Aderdickenverhältnisse an Verzweigungspunkten	85
7.2	Zeitliche Analyse	88
7.2.1	Anzahl der Adern	88
7.2.2	Mittelwerte der geometrischen Parameter	90
7.2.3	Fläche des Netzwerks	93
7.3	Zusammenfassung der topologischen Analyse	94
8	Funktionelle Analyse des Adernetzwerks	95
8.1	Strömungswiderstand von Adern	95
8.1.1	Strömungswiderstandskarten	95
8.1.2	Lebensdauer von Adern	99
8.1.3	Abschätzung der Netzwerkentwicklung mit Strömungswiderstands- funktionale	101
8.2	Erreichbarkeit einzelner Gebiete im Netzwerk	108
8.3	Edge-Betweenness und Hierarchie des Netzwerks	110
8.3.1	Edge-Betweenness	110

8.3.2	Edge-Betweenness bei verschiedenen Strömungswiderstandsfunk- tionalen	113
8.4	Minimaler Spannbaum und Resilienz	114
8.5	Anpassung des Netzwerks bei Störungen	119
8.6	Zusammenfassung der funktionellen Analyse des Adernetzwerks	121
9	Netzwerkdynamik eines virtuellen Plasmodiums	123
9.1	Einfluss des Sensor-Offsets	126
9.1.1	Räumliche Analyse	127
9.1.2	Zeitliche Entwicklung des Jones-Modells bei verschiedenen SO- Werten	130
9.2	Einfluss des Rotations- und Sensorwinkels	134
9.2.1	Analyse geometrischer Größen der Adern (Fläche, Länge, Dicke) .	136
9.2.2	Zeitliche Analyse der Dynamik des virtuellen Plasmodiums	138
9.3	Zusammenfassung der Analyse des Modellsystems	142
10	Analyse der Ausbreitungsfront	144
10.1	Morphologie der Ausbreitungsfront	144
10.2	Frontliniendynamik	147
10.2.1	Position, Geschwindigkeit und Beschleunigung	147
10.2.2	Anzahl und Wellenlänge von Fingern	149
10.2.3	Dispersionsrelation	156
10.2.4	Mixing-Length	158
10.3	Dynamik einzelner Finger und Fingerinstabilität	160
10.3.1	Art und Weise der Ausbreitung von Fingern	160
10.3.2	Krümmungsradius und kritische Krümmung der Fingerinstabilität	161
10.4	Entstehung des Adernetzwerks aus Fingern	162
10.5	Zusammenfassung der Analyse der Ausbreitungsfront	165
11	Diskussion	167
12	Anhang	173
13	Literatur	174

1 Einleitung

Transportsysteme sind weitverbreitet und in vielen Bereichen von Bedeutung. Sie bilden die Grundlage für das Funktionieren von Ameisenkolonien^[22], für die Wasserversorgung in Bäumen und deren Blättern^[30], für die Blutversorgung des Körpers von Lebewesen^[93] und sind notwendig, um Stromnetzwerke zu organisieren^[130].

Zur Beschreibung von Transportsystemen wurden bisher eine Vielzahl verschiedener Modelle aus der Graphen- und Netzwerktheorie^[5], welche ein anwendungsbezogenes Gebiet der Graphentheorie darstellt, entwickelt. Die Theorie von Netzwerken ist aktuell von großer Brisanz, da wir uns in einer Welt befinden, in der vieles dessen, was uns alltäglich umgibt, vernetzt ist. So gibt es ein globales Mobilfunknetzwerk, ein World-Wide-Web und auch soziale Netzwerke wie “Facebook” und “Twitter”. Erst die systematische Erforschung von Kenngrößen solcher komplexen Netzwerke, macht es möglich sie zu verstehen^[5].

Die Transportsysteme von biologischen Systemen, welche ebenfalls Netzwerke darstellen, wurden im Laufe der Evolution optimiert. Somit setzten sich am Ende nur die effizientesten Transportsysteme durch. Ein leicht zugängliches Modellsystem für derartige Transportsysteme stellt der einzellige, amöboide Schleimpilz *Physarum polycephalum* dar.

Während seines Lebenszyklus bildet er ein Plasmodium, welches durch ein dichtes Transportgefäßsystem, dem Adernetzwerk, versorgt wird^[70]. Durch dieses Gefäßsystem wird durch rhythmische Kontraktionen der Adern, der Transport von Protoplasma und Nährstoffen realisiert. Aufgrund der Aderkontraktionen hat dieses Transportnetzwerk eine Ähnlichkeit zum arteriellen Gefäßnetzwerk des Menschen. Das Adernetzwerk von *P. polycephalum* wird kontinuierlich hinsichtlich der Transporteffizienz, der Robustheit gegenüber Störungen und den Kosten zur Aufrechterhaltung des Transportnetzwerks optimiert^[123]. Daher bietet sich dieses Adernetzwerk an, um anpassungsfähige Transportnetzwerke zu analysieren.

Bisher erschien eine Vielzahl an Forschungsarbeiten zu *P. polycephalum*. Ein Teil dieser Arbeiten betrifft dabei den Transportmechanismus der zur Strömung des Protoplasmas führt. Ebenfalls untersucht wurden die Oszillationen einzelner Adern, sowie die Koppelung der Oszillationen vieler Adern im Adernetzwerk^[23,69,117,120]. Andere Forschungsarbeiten befassten sich mit dem strukturellen Aufbau und der Funktionsweise des Plasmodiums^[60,70]. Ein daraus abgeleiteter Forschungszweig ist die Erforschung und Modellierung des Adernetzwerks. Bisher wurden verschiedenartige Modelle^[53,65,118,122] zur Wiedergabe der besonderen Optimierungsfähigkeiten^[92] des Adernetzwerks entwickelt. In jüngster Zeit richtet sich die Forschung auch auf die Analyse der topologischen Struktur des Adernetzwerks^[8,11,61,118]. Gerade weil die von *P. polycephalum* erzeugten Adernetzwerke optimiert sind und *P. polycephalum* Labyrinth lösen, minimale Steinerbäume erzeugen und andere graphentheoretische Probleme lösen kann^[88,92,123], werden die Transportstrukturen und die Gründe ihres Entstehens erforscht. Daraus lässt sich aus dem biologischen Vorbild ableiten, wie sich effiziente und optimierte Netzwerke konstruieren lassen, was einen wertvollen Nutzen für die Gestaltung der von Menschen genutzten Transportnetzwerke hat.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Morphologie, der Topologie und der Funktionalität des Adernetzwerks. Ein Ziel dieser Arbeit ist es, zu klären, wie die topologische Struktur der Adernetzwerke mit dessen Funktionalität zusammenhängt. Für diesen Zweck wird die Optimierung des Adernetzwerks, hinsichtlich der Strömungseffizienz von Adern und unter Verwendung von Kenngrößen aus der Netzwerk- und Graphentheorie, untersucht. Während der Ausbreitung unterliegt das Adernetzwerk einem Vergrößerungsprozess, dessen charakteristische Eigenschaften hier sowohl in Experimenten, als auch in Modellen erforscht werden sollen. Die Ausbreitungsfront des Plasmodiums von *P. polycephalum* ist bisher wissenschaftlich wenig erforscht. Dies gilt insbesondere für ihre Dynamik und ihre wellenförmige Kontur (Undulation), deren Vorwölbungen man auch als Finger bezeichnet. Diese Finger zeigen eine bisher nicht untersuchte Fingerinstabilität, die in dieser Arbeit erstmals erforscht wird. Schließlich soll anhand dieser Arbeit gezeigt werden, welchen Einfluss die Dynamik der Frontausbreitung auf das sich dahinter bildende Adernetzwerk ausübt.

2 *Physarum polycephalum*

Der Schleimpilz *Physarum polycephalum* ist ein Lebewesen, das wie folgt klassifiziert wird: er gehört zur Klasse der *Myxomyceten* (den echten Schleimpilzen), darin in die Unterklasse *Myxogastromycetidae*, und dort in die Ordnung *Physareles*, wo er zur Familie der *Physaraceae* und der Gattung *Physarum* gehört^[39,113].

Sein natürlicher Lebensraum ist der Wald, wo er unter anderem auf feuchten Holzböden wächst und Nahrung aufnimmt. Wie alle Myxomyceten besitzt auch *Physarum* einen Lebenszyklus (Abb. 1), von denen die meisten Stadien nacheinander durchlaufen werden.

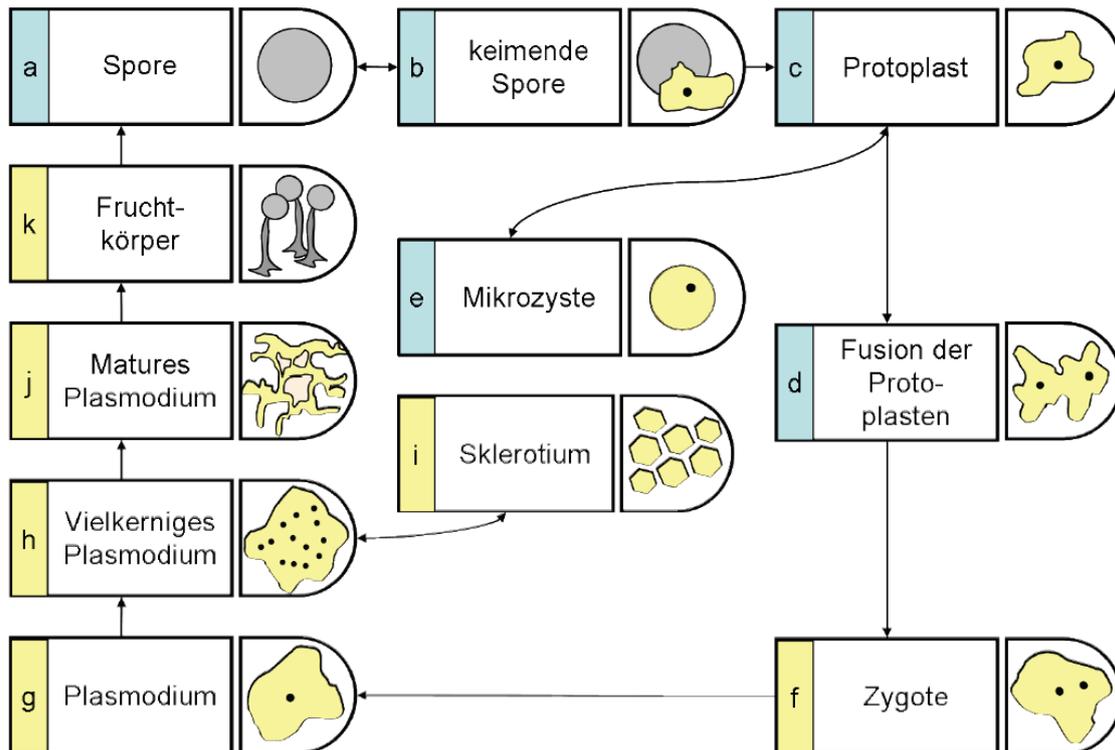


Abbildung 1: Der Lebenszyklus von *Physarum polycephalum*. Die haploiden Stadien sind in blau, die diploiden Stadien in gelb hinterlegt. Abbildung aus^[114].

Der Lebenszyklus beginnt mit der Ausbildung von Fruchtkörpern, aus denen heraus sich mikroskopisch kleine Sporen bilden. Aus diesen Sporen entstehen haploide (besitzen nur einen Chromosomensatz) amöboide Protoplasten, die biologisch miteinander kompatibel sind, und welche zu einer diploiden (besitzen zwei Chromosomensätze) Zygote fusionieren können. Mitunter können in diesem Stadium, beim Vorliegen ungünstiger Bedingungen, auch Mikrozysten entstehen. Nach dem Entstehen einer Zygote hört die Zellteilung auf und es bilden sich durch synchrone Zellkernteilung weitere Zellkerne^[114]. *P. polycephalum* ist damit ein Einzeller mit mehreren Zellkernen, weswegen er zu den Synzytien (mehrkernige Zellen) gehört. Dadurch kann trotz Einstellung der Zellteilung

die Zellkern-Teilung weitergehen.

Dieser Einzeller bildet ein sogenanntes Plasmodium, welches sich fortbewegt und auf Nahrungssuche geht. Als Nahrung dienen hier Bakterien, Sporen anderer Pilze, Bakterien und andere Mikroben^[113,114]. Das *Physarum*-Plasmodium stellt einen sehr einfachen eukaryontischen Organismus dar, der häufig in Studien zur Zellbewegung und Bewegung von Amöben verwendet wird^[97]. Auf dieses Plasmodium wird im nachfolgenden Abschnitt wesentlich genauer eingegangen, da es sowohl die Ausbreitungsfront als auch das Transportnetzwerk des Schleimpilzes ausbildet, welche beide hier in dieser Arbeit eingehend untersucht werden.

Unter günstigen Umständen breitet sich das Plasmodium nach Nahrungsaufnahme aus, oder bewegt sich durch seine Umgebung. Ungünstigen Bedingungen hingegen, beispielsweise große Hitze bzw. Trockenheit, oder Kälte, führen dazu, dass sich das Plasmodium in einen Ruhezustand, dem Sklerotium umwandelt, der durch eine hohe Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit und Kälte gekennzeichnet ist^[113]. In diesem Ruhezustand kann *Physarum polycephalum* mitunter mehrere Jahre überdauern, um dann, bei günstigen Umweltbedingungen, wieder in das Stadium des Plasmodiums zu wechseln.

Durch den Einfluss von externen Stimuli wie beispielsweise Beleuchtung und Temperatur wachsen Fruchtkörper im Plasmodium heran, und es kann wieder zu einer Sporenbildung wie zu Beginn des Lebenszyklus kommen, was einen Übergang in das nächste Stadium darstellt. Die Sporen, welche Einzeller mit nur einem Kern sind, stellen dabei eine Ausbreitungsmöglichkeit für den Schleimpilz dar.^[39,113,114]

2.1 Das Plasmodium

Das Plasmodium von *P. polycephalum* kann gemäß Kamiya^[70] in mehrere Zonen eingeteilt werden (Abb. 2), darunter die Ausbreitungsfront und die Netzwerkregion.

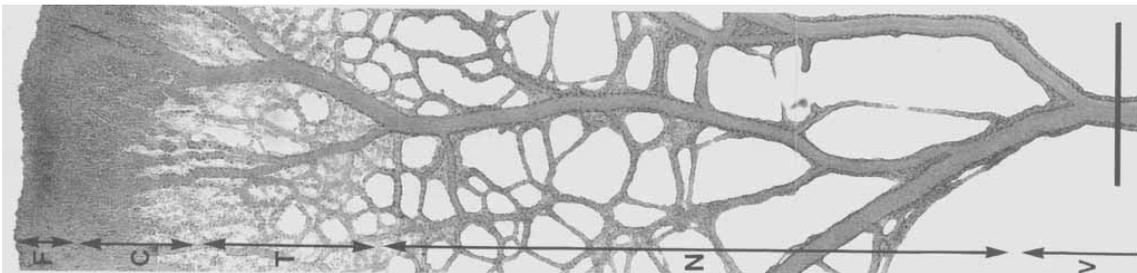


Abbildung 2: Einteilung der Zonen eines migrierenden Plasmodiums nach Kamiya^[70] in F: Front (engl. front), C: bedecktes Gebiet (engl. covered zone), T: Übergangszone (engl. transition zone), N: Netzwerkregion (engl. network region), V: Gebiet verzweigter Adern (engl. branched vein section). Abbildung aus^[70].

Es ist durchzogen von Adern, in denen durch rhythmisches peristaltisches Pumpen Protoplasma, Sauerstoff, Zellorganellen sowie Nahrung transportiert werden^[118]. Wäh-

rend seiner Ausbreitung bzw. Fortbewegung bildet das Plasmodium eine Ausbreitungsfrent aus. Nach seiner Fortbewegung hinterlässt das Plasmodium eine Schleimspur. Die Schleimspur besteht unter anderem aus den Überresten des Stoffwechsels und kann als eine Art externes Gedächtnis zur Navigation in der Umgebung interpretiert werden, da das Plasmodium es vermeidet auf bereits früher besiedelte Gebiete zu wachsen^[104].

Man unterscheidet zwischen Makroplasmodien, die mehrere Quadratmeter Ausdehnung umfassen können und Mikroplasmodien deren Ausdehnung im Mikrometerbereich liegt^[59]. Zwar enthalten beide Typen von Plasmodium dasselbe genetische Material, jedoch unterscheiden sie sich hinsichtlich der Komplexität ihres Aufbaus und ihrer Funktionalität. Makroplasmodien bilden ein Netzwerk von Transportadern aus, während innerhalb eines Mikroplasmodiums lediglich die Bildung einzelner Transportkanäle beobachtet wird^[55,59].

Durch Zellwachstum oder Fusion werden aus Mikroplasmodien die Makroplasmodien. Umgekehrt kann man zum Beispiel durch mechanische Teilung (Schneiden) des Plasmodiums, oder dem Ausstechen von Tröpfchen aus der Ader eines Makroplasmodiums, ein Mikroplasmodium erhalten^[114].

2.2 Transport von Protoplasma durch die Adern

Zur Versorgung des Schleimpilzes bildet er ein Transportnetzwerk, in dem Protoplasma und Nährstoffe transportiert werden. Der Transport von Protoplasma geschieht in röhrenähnlichen Gefäßen (Abb. 3), welche hier als Adern bezeichnet werden^[120]. Die Art und Weise, wie dieser Transport realisiert wird, fasziniert seit langem und ist Gegenstand aktueller wissenschaftlicher Forschung.



Abbildung 3: Schematische Darstellung des Querschnitts durch eine Ader. Die Zellwand ist in schwarz dargestellt während in grau das protoplasmische Sol zu sehen ist. Weiß dargestellt sind die mit der Umgebung verbundenen Kanäle. Der Transport von Protoplasma geschieht in einer nahezu kreisförmigen Röhre, die mit grau dargestellten kleinen Kanälen verbunden ist. Abbildung aus^[120] S. 126, Fig. 1.

Die Basis des Protoplasmatransports bildet das peristaltische Pumpen, bei dem die Aktin- und Myosinfilamente in den Aderwänden rhythmisch (mit einer Periode von etwa 100 s) kontrahieren und relaxieren^[124], was zu einer periodischen Druckänderung in den Adern führt. Die rhythmischen Kontraktionen der Aktin- und Myosinfilamente werden durch die chemischen Oszillationen von freiem Calcium und ATP (Adenosintri-phosphat, der Hauptenergiespeicher von Zellen) gesteuert^[126]. Dies hat eine Änderung der Strömungsvorgänge in den Adern zur Folge, bei der sich auch die Flussrichtung periodisch umkehrt.

2.3 Strömungsmechanische Grundlagen

Die Strömungsmechanik befasst sich mit der physikalischen Beschreibung von kompressiblen und inkompressiblen Fluiden (Gasen oder Flüssigkeiten), die ein Strömungsverhalten aufweisen. Man unterscheidet zwischen realen (bestehend aus mehreren Stoffen) und idealen Fluiden. Die Strömung von Fluiden wird in zeitunabhängig (stationär) und zeitabhängig (instationär) unterteilt.

2.3.1 Strömungsarten und das Newtonsche Reibungsgesetz

In der Strömungsmechanik unterscheidet man zwischen laminaren und turbulenten Strömungen. In laminaren Strömungen gleiten die Schichten einer Flüssigkeit aufeinander ab ohne sich dabei zu vermischen, während bei einer turbulenten Strömung die Vermischung der Bestandteile der Flüssigkeit zu Verwirbelungen führt^[115].

Laminare Strömungen kann man beispielsweise durch die Gegeneinanderverschiebung zweier ebener Platten realisieren, sofern sich zwischen den Platten eine Flüssigkeitsschicht der Höhe h befindet (Abb. 4). Bei diesem Vorgang lässt man beispielsweise die untere Platte in Ruhe, und bewegt die obere mit einer Geschwindigkeit v in eine Richtung. Aufgrund der Adhäsionskräfte wird die obere Platte die oberste Schicht der Flüssigkeit mit sich ziehen, welche wiederum die darunterliegende Flüssigkeitsschicht mit sich zieht, was sich bis zur untersten Platte fortsetzt, wo die unterste Schicht eine Geschwindigkeit von $v = 0$ hat. Dadurch erhält man ein Geschwindigkeitsgefälle dv/dh von der oberen zur unteren Platte hin^[115].

Gemäß des Newtonschen Wechselwirkungsgesetzes muss es zu jeder wirkenden Kraft F_v in Flüssigkeitsbewegungsrichtung, auch eine ihr entgegenwirkende Kraft geben, welche in diesem Fall die Reibungskraft F_R ist, die den Widerstand gegen die Flüssigkeitsbewegung darstellt. Diese Reibungskraft steigt mit wachsender Berührungsfläche A zwischen den Platten und der Flüssigkeit, sowie mit steigender dynamischer Viskosität η (die ein Maß für die Zähigkeit darstellt) der Flüssigkeit an und ist zudem direkt proportional zum Geschwindigkeitsgefälle zwischen den Platten. Dieser Zusammenhang ist im Newtonschen Reibungsgesetz ausgedrückt^[115]:

$$F_R = \eta A \frac{dv}{dh}, \quad (1)$$

woraus direkt die Scherspannung τ folgt^[96]:

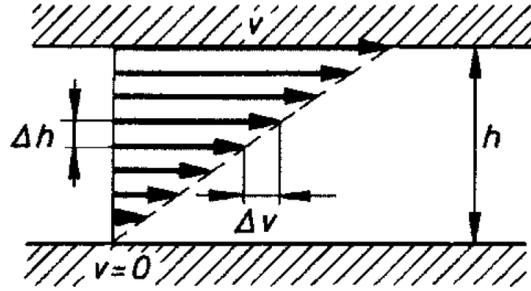


Abbildung 4: Abbildung zur Herleitung des Newtonschen Reibungsgesetzes.^[115] Δh ist der Abstand zweier aufeinander abgleitender Schichten, und Δv der Unterschied ihrer Geschwindigkeiten. h bezeichnet hier den Abstand der beiden gegeneinander bewegten Platten.

$$\tau = \eta \frac{dv}{dh}. \quad (2)$$

Ein *Newtonsches Fluid* ist dadurch definiert, dass in diesem Gl. 2 gilt, also die Scherspannung τ proportional zur Schergeschwindigkeit ist. Ist der Zusammenhang zwischen der Scherspannung τ und der Schergeschwindigkeit nicht linear, so handelt es sich es um ein *nicht-Newtonsches Fluid*^[96]. Das Protoplasma von *P. polycephalum* wird in der Literatur als nicht-Newtonsch beschrieben^[83].

2.3.2 Laminare Rohrströmung

Bei *P. polycephalum* findet die Protoplasmaströmung in Transportadern statt, welche eine rohrähnliche Struktur aufweisen (Abb. 3). Aus diesem Grund wird im folgenden die Berechnung der Strömung in Rohren genauer betrachtet, auch wenn *P. polycephalum* kein Transportsystem bestehend aus völlig starren Röhren ausbildet.

In einer Röhre der Länge l und des Radius R lässt sich analog zum Fall der sich gegeneinander bewegenden Platten annehmen, dass in der Röhre koaxiale Flüssigkeitsschichten einer inkompressiblen Flüssigkeit aufeinander abgleiten (Abb. 5). Es wird nun ein Volumenelement innerhalb des Rohres betrachtet, welches an einem angrenzenden Hohlzylinder der Dicke dr entlanggleitet (Abb. 5), und für dessen Radius $r < R$ gilt. Auf dieses Volumenelement wirkt eine Druckkraft F_D :

$$F_D = (p_1 - p_2)\pi r^2, \quad (3)$$

die durch die am Zylindermantel wirkende Reibungskraft F_R :

$$F_R = -\eta A \frac{dv}{dr} = -\eta 2\pi r l \frac{dv}{dr} \quad (4)$$

ausgeglichen wird. A hier die Mantelfläche des gleitenden Zylinders. Die Reibungskraft F_R hat hier ein negatives Vorzeichen, da die Geschwindigkeit der gleitenden Zylinder mit zunehmenden Radius abnimmt. Setzt man die beiden vorherigen Gleichungen gleich

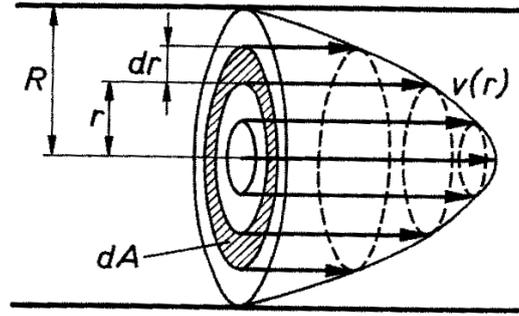


Abbildung 5: Zur Herleitung des Hagen-Poiseuille-Gesetzes. Dargestellt sind aufeinander abgleitende Schichten einer Flüssigkeit in einem Hohlzylinder in dem eine Strömung vorherrscht.^[115]

und integriert man sie unter der Bedingung, dass an der Stelle $r = R$ auch $v = 0$ gilt, so erhält man:

$$r^2 = -\frac{4\eta l}{p_1 - p_2}v + R^2, \quad (5)$$

woraus für die Geschwindigkeit v in Abhängigkeit des Abstands r vom Zentrum

$$v(r) = \frac{p_1 - p_2}{4\eta l}(R^2 - r^2) \quad (6)$$

folgt, was ein parabolisches Geschwindigkeitsprofil darstellt. Um den Volumenstrom durch das Rohr zu bestimmen, integriert man nun die Geschwindigkeitsverteilung über den vollen Querschnitt des Rohres und erhält:

$$\frac{dV}{dt} = \int_0^R \pi \frac{p_1 - p_2}{2\eta l} (R^2 - r^2) r \, dr = \frac{\pi R^4}{8\eta l} (p_1 - p_2), \quad (7)$$

was als Hagen-Poiseuille-Gesetz bekannt ist, und als Beschreibung für laminare Flüssigkeiten mit parabolischen Geschwindigkeitsprofilen dient^[115].

Wird ein Rohr mit immer höher werdender Geschwindigkeit durchströmt, so kommt es ab einer gewissen kritischen Geschwindigkeit zur Turbulenz der Strömung innerhalb des Rohres, womit die Strömung nicht mehr laminar ist^[3]. Eine wichtige Größe, die bei der Untersuchung vom Strömungsverhalten von Fluiden eine große Rolle zukommt, ist die Reynoldszahl Re . Sie beschreibt das Verhältnis von Trägheits- zu Reibungskräften im System. Mit ihr lässt sich für geometrisch ähnliche Objekte bestimmen, wie die Strömungsverhältnisse um das Objekt herum aussehen. Es gilt, dass für geometrisch ähnliche Objekte die Strömungen dann hydrodynamisch ähnlich sind, wenn die Reynoldszahlen gleich sind^[115]. Die Reynoldszahl Re lässt sich als

$$Re = \frac{\rho l v}{\eta} \quad (8)$$

bestimmen, wobei l eine charakteristische Länge des Systems (z.B. Radius einer Röhre, Flügelspannweite eines Flugzeugflügels), v die Geschwindigkeit der Flüssigkeit, ρ die Dichte und η die dynamische Viskosität der Flüssigkeit sind^[115].

2.3.3 Leitfähigkeit und Strömungswiderstand von Rohren

Das Adernetzwerk von *P. polycephalum* besteht aus vielen sich verzweigenden Adern, bei denen, analog zur Kirchhoff'schen Knotenregel in Schaltungen, an Verzweigungspunkten von Adern keine Flüssigkeiten austreten. Auch wenn die Adern keine starren Röhren sind, wird hier die Kirchhoff'sche Knotenregel angesetzt, wonach gilt, dass an einem Knotenpunkt die Summe der eingehenden Ströme gleich der Summe der ausgehenden Ströme ist^[119].

Im Adernetzwerk wird, analog zum Stromkreis, jeder Ader ein Strömungswiderstand zugeordnet, wobei die Verzweigungen die Knotenpunkte darstellen. Dabei wird für einzelne Adern das Ohm'sche Gesetz $R = U/I$, in dem der Strom I der Spannung U proportional mit dem Proportionalitätsfaktor R (Ohm'scher Widerstand) ist, durch das Hagen-Poiseuille-Gesetz ersetzt. Der Volumenstrom durch die Ader ist in diesem Fall gleichzusetzen mit der Stromstärke im elektrischen Sinne, während das Analogon zur elektrischen Spannung durch die Druckdifferenz $p_1 - p_2$ zwischen Anfang und Ende der Ader gegeben ist. Dadurch ergibt sich analog zum Ohm'schen Widerstand in Stromkreisen ein Strömungswiderstand S_w :

$$S_w = \frac{8\eta}{\pi} \frac{l}{R^4} \quad (9)$$

aus dem man die Leitfähigkeit C :

$$C = \frac{1}{S_w} = \frac{R^4}{l} \frac{\pi}{8\eta} \quad (10)$$

bestimmt^[48].

2.3.4 Protoplasmaströmung und Peristaltik

Das Flussverhalten der Strömung innerhalb der Adern wurde bereits 1950 von Kamiya untersucht^[69]. Er verwendete dabei eine auf Photometrie basierende Messmethode zur Verfolgung von Partikeln in der Strömung und der Bestimmung ihrer Geschwindigkeiten. Auch Bykov et al.^[23] untersuchten die Geschwindigkeitsverteilung mittels der Doppler-Optischen-Kohärenzmethode und fanden durch ihre Messungen ein parabolisches Geschwindigkeitsprofil innerhalb der Adern von *P. polycephalum* (Abb. 6).

In der Abb. 6 b) sind die Parabeln der Flussgeschwindigkeiten nach oben und unten geöffnet, was einen Fluss in beide Richtungen der Ader darstellt. Dies ist dadurch bedingt, dass es in *P. polycephalum* einen Transport von Protoplasma in beide Richtungen (Shuttle-Streaming) gibt^[23].

Die Adern von *P. polycephalum* zeigen ein ausgeprägtes Oszillationsverhalten, bei dem sich ihre Dicke um bis zu 30% - 35% um den Mittelwert ändern kann^[49]. Für die

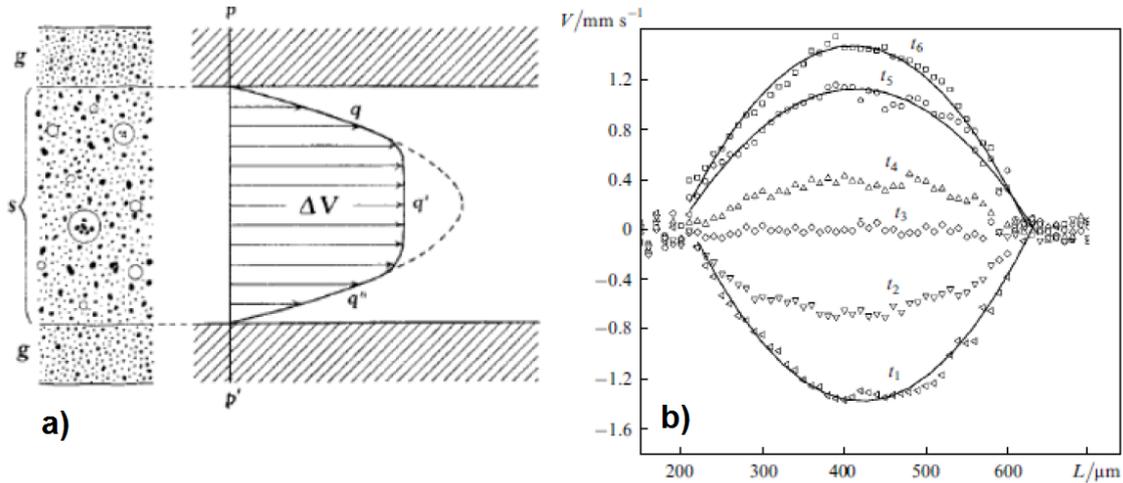


Abbildung 6: Geschwindigkeitsprofile innerhalb von Adern. a) Messung des Geschwindigkeitsprofils in einer Ader. Abbildung von Kamiya^[69]. Im linken Teil der Abbildung ist der Querschnitt einer Ader dargestellt. Die kleinen schwarzen Punkte sind Zellkerne und Partikel im Protoplasma, die obere Berandung stellt die Zellwand dar. Von den dort dargestellten Partikeln wurden die Geschwindigkeiten photometrisch bestimmt und im Diagramm rechts daneben eingezeichnet. Der Verlauf der Geschwindigkeit in der Mitte der Ader ist durch die gestrichelte Linie zu einer Parabel extrapoliert worden. Mit g ist der Wandbereich bezeichnet, der aus Gel besteht, und s stellt den Solbereich dar, in dem das fließende Plasmasol zu beobachten ist. Die verschiedenen q stellen verschiedene Zonen (Wandnähe und Adermitte) dar, in denen das Protoplasma unterschiedlich schnell fließt. b) Geschwindigkeitsprofile in einer Ader von *P. polycephalum* von Bykov et al.^[23], gemessen mittels Doppler-Optischer-Kohärenz, für mehrere Zeitpunkte innerhalb einer Oszillationsperiode. Während der Oszillationsperiode dreht sich die Pumprichtung langsam um. Alle Geschwindigkeitsprofile sind hier parabolisch.

Strömung durch diese Ader bedeutet dies eine drastische Veränderung des Querschnitts, wodurch sich bei gleichbleibenden Druckverhältnissen die Geschwindigkeit in der Ader deutlich erhöhen würde. Des Weiteren hat diese Veränderung der Dicke von Adern eine Periodendauer von etwa 100 s.

Usha et al.^[127] betrachteten Flüssigkeiten, die durch Röhren fließen, wobei die Röhren eine Peristaltik aufwiesen. Dabei zeigte sich bei großen Wellenlängen zu Amplitudenverhältnissen der Peristaltik der Röhre, dass für eine Flüssigkeit mit einer kleinen Reynoldszahl Re , die Beschreibung der Strömung mit Peristaltik in die Beschreibung der Strömung ohne Peristaltik übergeht. Die Reynoldszahl für Adern in *P. polycephalum* wurde auf etwa 0.1 abgeschätzt^[2]. Grebecki und Moczoń haben gezeigt^[50], dass das Wellenlänge-zu-Amplituden-Verhältnis der Peristaltik bei *P. polycephalum* groß ist. Weiterführende Literatur zur Pumpdynamik in *P. polycephalum* findet sich in^[84,86,97,117,120].

2.4 Das Adernetzwerk

Die Front des Schleimpilzes breitet sich während der Fortbewegung des Plasmodiums fächerförmig in einer Ebene aus. Hinter dieser Ausbreitungsfront folgt dann die Ausbildung des Transportnetzwerks (Adernetzwerks) aus Adern, in denen Protoplasma durch peristaltische Kontraktionen im Adernetzwerk verteilt wird. Im Adernetzwerk selbst beobachtet man die Ausbildung von dicken und dünnen Adern, die jedoch wieder abgebaut werden, wenn der Organismus sich weiter fortbewegt, wodurch der Organismus seine Masse erhält. Dieser Abbau wird im folgenden als Vergrößerungsprozess bezeichnet.

2.4.1 Morphologie

Das Netzwerk von *P. polycephalum* passt seine Morphologie den Umgebungszuständen an, und stellt daher ein adaptives Netzwerk dar. Ohne Zugabe von Substanzen breitet sich das Plasmodium gleichmäßig radial in alle Richtungen aus. Die Morphologie des Adernetzwerks lässt sich durch Chemikalien (z.B. KCl oder Haferflockenextrakt) im Substrat (meist Agar), auf dem der Schleimpilz wächst, beeinflussen (Abb. 7, 8)^[118]. Dabei ist die Änderung der Morphologie umso deutlicher, desto höher die Konzentration der Chemikalie im Substrat ist.

Eine Erhöhung der Agarkonzentration führt zu einem steiferen Agar bzw. Substrat, was die Zellbewegung des Plasmodiums beeinflusst, und als Durotaxis bezeichnet wird^[118]. Während niedrige Agarkonzentrationen zu einem Mäandern der Transportgefäße führt, werden die Adern in höheren Substratkonzentrationen immer gerader^[118].

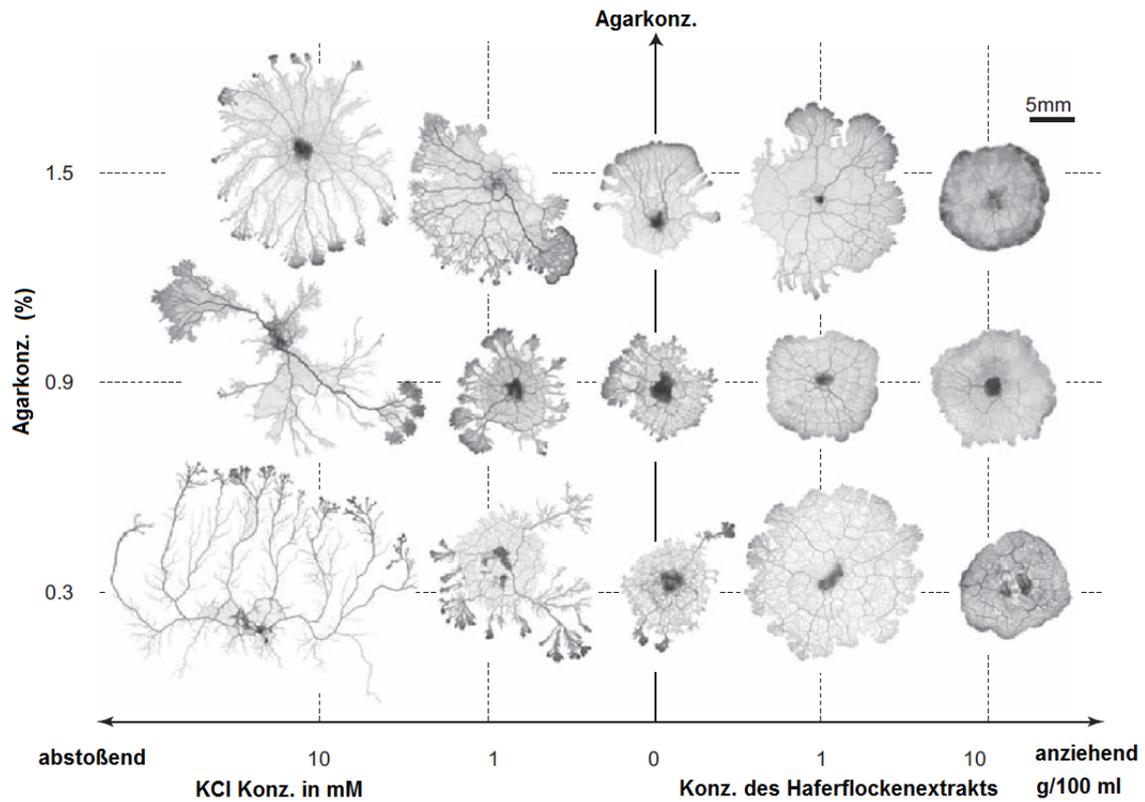


Abbildung 7: Abhängigkeit der Morphologie des Plasmodiums von der Zugabe chemischer Substanzen wie KCl oder Haferflocken. Das Plasmodium war zum Zeitpunkt der Bildaufnahme 8 h alt und 0.005 ± 0.001 g schwer. Bild und Beschreibung nach^[118].

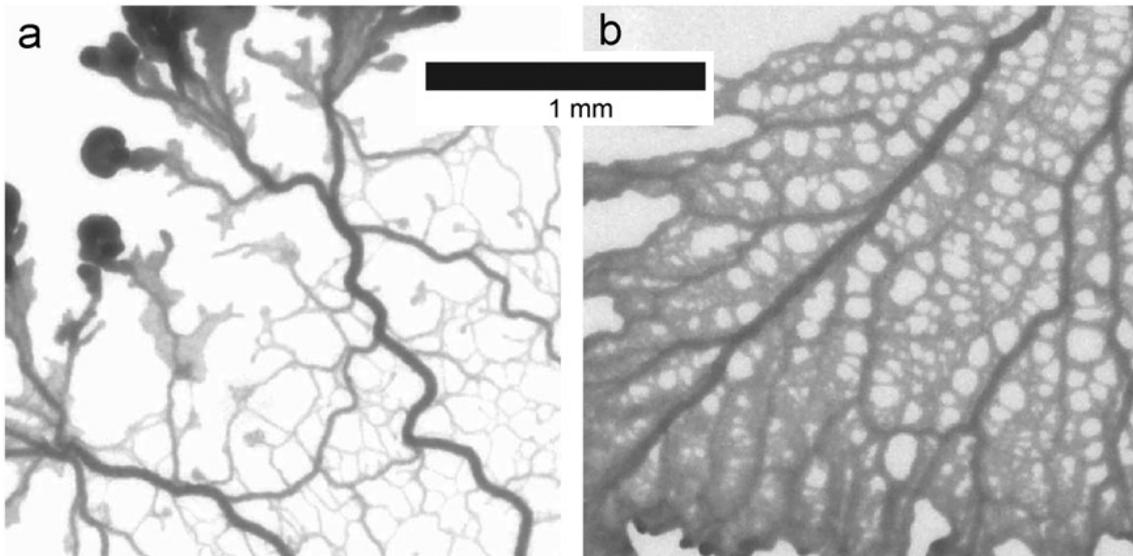


Abbildung 8: Einfluss der Agarkonzentration auf die Struktur von Transportgefäßen. Bei höheren Konzentrationen sind die Adern gerader. a) Meandernde Adern im 0.3 % Agar. b) Gerade Adern im 1.5 % Agar. Bild und Beschreibung nach^[118].

2.4.2 Optimierungsfunktionale

Das Adernetzwerk von *P. polycephalum* ist seit einiger Zeit in den wissenschaftlichen Fokus gerückt, da es bemerkenswerte Fähigkeiten hat, die man verwenden kann, um Optimierungsaufgaben, wie zum Beispiel die Optimierung von Straßennetzen, zu lösen. Das Plasmodium ist beispielsweise in der Lage, die kürzesten Wege durch Labyrinth zu finden (Abb. 9)^[92,122], Minimale-Steiner-Bäume zwischen manuell platzierten Futterquellen zu erstellen^[89,91], oder Eisenbahntransportnetzwerke nachzuahmen^[129].

Das plasmodiale Adernetzwerk optimiert dabei so, dass die Transporteffizienz durch einzelne Adern und der Fluss durch alle Adern maximiert wird^[2,123]. Gleichzeitig werden dabei die Kosten zur Erhaltung der Funktionalität von Adern minimiert^[123], und es wird eine hohe Fehlertoleranz des Systems erreicht^[123].

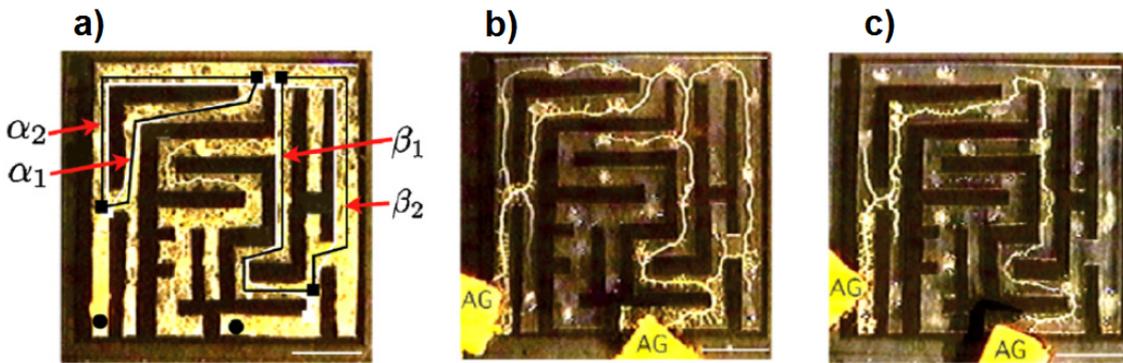


Abbildung 9: Lösung eines Labyrinths durch das plasmodiale Netzwerk von *P. polycephalum*. a) Ausgangszustand: Das Plasmodium befindet sich überall im Labyrinth. b) Zwischenzeitlich zieht sich das Plasmodium etwas zurück. c) Endzustand des Plasmodiums. Der kürzeste Weg zwischen den beiden Futterquellen wurde gefunden. AG bedeutet Futterquelle, α_1 , α_2 , β_1 und β_2 sind verschiedene Abschnitte des Adernetzwerks. Bild nachbearbeitet aus^[122].

2.4.3 Modelle zur Beschreibung der Netzwerkdynamik

In diesem Abschnitt werden mehrere Modelle zur Beschreibung des Adernetzwerks und seinen Optimierungsfähigkeiten vorgestellt. Man kann das Transportnetzwerk unter Annahme des Hagen-Poiseuille-Gesetzes (Gl. 7) modellieren^[121,122]. Ein anderer Ansatz basiert auf der Verwendung sogenannter Agenten in zellulären Automaten, deren Muster der Bewegungsspuren Ähnlichkeiten zu einem Transportnetzwerk haben^[64]. Weitere, auch auf zelluläre Automaten basierende Modelle für die Erzeugung von Transportnetzwerken, die Ähnlichkeiten zum Transportnetzwerk von *P. polycephalum* haben, sind die Modelle von Gunji et al. für konstante^[53,95] und sich verändernde Zellmassen^[54], sowie die Modelle von Takamatsu et al.^[118] und Kagawa et al.^[67]. Nachfolgend werden das auf dem Gesetz von Hagen-Poiseuille basierende Modell von Tero et al.^[122], und das auf Agenten aufbauende Modell von Jones^[64] genauer betrachtet.

Hagen-Poiseuille gestütztes Modell

Tero et al.^[122] haben ein Modell entwickelt, welches es ermöglicht, ein adaptives Netzwerk, das dem von *P. polycephalum* ähnelt, zu simulieren. Die Randbedingungen werden in diesem Modell durch vorher festgelegte Futterquellen gesetzt. Das Adernetzwerk adaptiert im Verlauf der Simulation entsprechend der Lage der Futterquellen.

Zur Beschreibung des Transportnetzwerks gehen Tero et al.^[122] von folgender Situation aus. Das Adernetzwerk lässt sich durch Knoten und Verbindungen zwischen Knoten (den Adern) beschreiben. Die beiden Futterquellen bilden in diesem Modell die Quelle bzw. Senke für den Fluss des Protoplasmas.

Zunächst wird davon ausgegangen, dass der Fluss durch Adern im Netzwerk näherungsweise durch das Hagen-Poiseuille-Gesetz (Gl. 7) beschrieben werden kann. Der Fluss Q_{ij} in der Verbindung der Knoten i und j im Netzwerk ist dann:

$$Q_{ij} = \frac{\pi r_{ij}^4}{8\eta} \frac{p_i - p_j}{L_{ij}}, \quad (11)$$

wobei L_{ij} die Länge und r_{ij} der Radius der Verbindung zwischen Knoten i und j entspricht. Mit η ist die dynamische Viskosität bezeichnet, und p_i und p_j stellen die Drücke an den Knoten i und j dar. Die Leitfähigkeit D_{ij} der Verbindung der Knoten i und j wird durch

$$D_{ij} = \frac{\pi r_{ij}^4}{8\eta} \quad (12)$$

beschrieben, was zu

$$Q_{ij} = D_{ij} \frac{p_i - p_j}{L_{ij}}, \quad (13)$$

führt. Weiterhin wird angenommen, dass Knoten keine Kapazitäten besitzen, wodurch mit Annahme der Kontinuitätsgleichung zur Erhaltung der Flüssigkeitsmenge folgt:

$$\sum_i Q_{ij} = 0 \quad (\text{für } j \neq 1, 2). \quad (14)$$

Für den Quellknoten N_1 und den Senkenknoten N_2 werden folgende Gleichungen angenommen:

$$\sum_i Q_{i1} + I_0 = 0, \quad \sum_i Q_{i2} - I_0 = 0, \quad (15)$$

wobei I_0 der Gesamtfluss im Netzwerk ist, der von der Quelle zur Senke fließt. I_0 wird in diesem Modell als konstant angesehen, was bedeutet, dass sich im Netzwerk immer die gleiche Menge an Flüssigkeit befinden soll.

Die Dynamik der Adaptation des Netzwerks wird im Folgenden beschrieben. Zunächst wird die experimentelle Beobachtung herangezogen, dass die Dicke einer Ader durch den Volumenfluss durch diese gegeben ist, und dass die Adern, die einen vergleichsweise

großen Fluss haben, länger im Netzwerk bleiben, als die Adern, welche einen vergleichsweise kleinen Fluss haben. Nun wird davon ausgegangen, dass die Leitfähigkeit D_{ij} über die Zeit im Zusammenhang mit der Menge an Fluss Q_{ij} durch die Verbindung ij in dieser Zeit steht:

$$\frac{d}{dt}D_{ij} = f(|Q_{ij}|) - \alpha \cdot D_{ij} \quad (16)$$

worin α eine flußunabhängige Abbaurate der Verbindung beschreibt. Diese Gleichung beschreibt, dass in allen Adern permanent ein Abbau der Ader tätig ist (durch die Abbaurate), der durch den protoplasmischen Fluss durch diese Ader kompensiert werden kann. Aus Gl. 16 folgt, dass der Radius r_{ij} der Verbindung sich ändern kann. In dem Modell wird für alle Verbindungen die Länge L_{ij} konstant gehalten. Die Form der Funktion $f(|Q_{ij}|)$ kann dabei vom Typ I: $f(Q) = Q^\mu$ mit $\mu > 0$ als Parameter, oder vom Typ II: $f(Q) = \frac{(1+a)Q^\mu}{1+aQ^\mu}$ mit $\mu > 1$ und $a > 0$ als Parameter sein (Abb. 10) und es muss weiterhin gelten, dass $f(0) = 0$ ist.

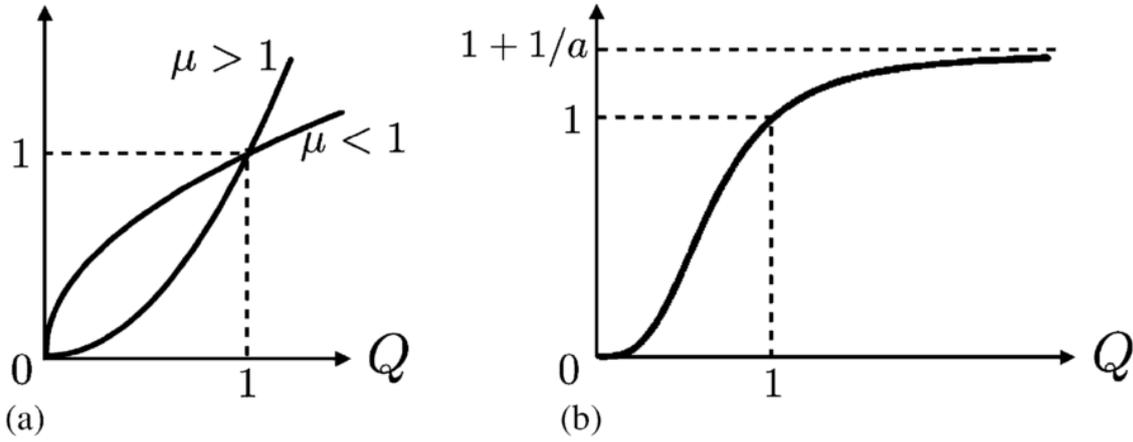


Abbildung 10: Funktionstypen von der Funktion $f(|Q_{ij}|)$ des Flusses zwischen zwei Knoten i und j . a) Graph für die Typ I Funktion: $f(Q) = Q^\mu$ mit $\mu > 0$ als Parameter. Der Fluss durch eine Verbindung kann unendlich groß werden, dementsprechend ihr Radius auch. b) Graph für die Typ II Funktion: $f(Q) = \frac{(1+a)Q^\mu}{1+aQ^\mu}$ mit $\mu > 1$ und $a > 0$ als Parameter. Der Fluss durch die Verbindung kann nicht beliebig steigen, sondern geht in eine Sättigung über, wodurch auch der Radius der Verbindung begrenzt wird, Bild aus^[122].

Die beiden Funktionstypen für den Fluss durch die Verbindungen geben gleichzeitig damit auch vor, wie sich der Radius der Verbindungen ändert. Die Typ II Funktion ist laut Tero et al.^[122] ein realistischerer Fall, da der Radius der Adern im Netzwerk nicht ständig zunimmt (wie im Fall Typ I), sondern einen Sättigungswert erreicht. Insgesamt lässt sich dann die Dynamik des Netzwerks durch folgende Gleichungen beschreiben:

$$\sum_i \frac{D_{ij}}{L_{ij}} (p_i - p_j) = \begin{cases} -1 & \text{für } j = 1 \\ +1 & \text{für } j = 2. \\ 0 & \text{sonst} \end{cases} \quad (17)$$

Unter Verwendung von $p_2 = 0$ als Basislevel des Drucks lassen sich nun die anderen Drücke p_i und Flüsse $Q_{ij} = (p_i - p_j)D_{ij}/L_{ij}$ berechnen.

Ausgehend von diesem Modell lässt sich ein dichtes zufälliges Transportnetz von Adern als Anfangszustand in eine Geometrie legen, in der virtuelle Futterquellen als Quellen bzw. Senken des Flusses vorkommen (Abb. 11). In jedem Zeitschritt des Modells wird dann zufällig eine Futterquelle als Quelle für den Fluss sowie eine andere Futterquelle als Senke für den Fluss gewählt^[123].

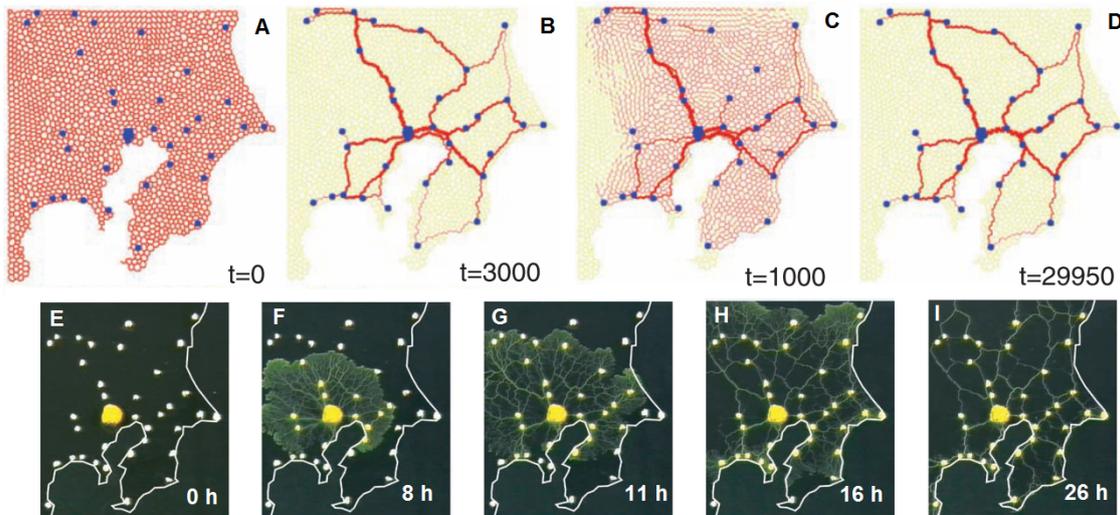


Abbildung 11: Vergleich der Entwicklung eines Adernetzwerks von *P. polycephalum* in einem Gebiet mit Futterquellen (untere Reihe) mit einer Simulation nach dem Modell von Nakagaki et al. (obere Reihe). Die Verteilung der Futterquellen entspricht in der räumlichen Anordnung den Ballungszentren im Umgebungsraum Tokyo. Die relative Masse der verwendeten Haferflocken ist dabei den Bevölkerungszahlen der jeweiligen Ballungszentren proportional. Die abgebildeten Netzwerke (sowohl das simulierte, als auch das von *P. polycephalum*) entsprechen dem Eisenbahnnetz im Ballungsgebiet Tokyos. Die Dicke der Adern in der oberen Reihe ist umso größer, desto höher ihr Radius ist. Jedoch verschwinden im Vergleich mit der unteren Reihe weder die Adern, noch die Knotenpunkte von Adern. Die Bilder wurden aus^[123] entnommen und abgewandelt.

Ein Durchlauf der Simulation beginnt mit einem bereits überall platziertem dichten Adernetz, worin zunächst alle Adern die gleiche Leitfähigkeit besitzen (Abb. 11 a)). Über die Zeit fließt zwischen den Quellen und Senken ein Fluss, wodurch gemäß der Modellgleichungen einige Adern ihren Durchmesser verringern, während ihn andere erhöhen.

Dadurch entsteht nach und nach ein Netzwerk, welches die Futterquellen nahezu optimal hinsichtlich der Transporteffizienz verbindet^[122]. Im Gegensatz zur Simulation, wo das Netzwerk von Anfang an vorliegt, muss sich selbiges im Experiment erst bilden, was nach dem Wachstum des Plasmodiums über die Futterquellen geschieht. Dies stellt einen grundlegenden Unterschied zwischen Experiment und Simulation dar^[123].

Das Modell von Tero et al.^[123] wurde bei der Simulation von Transportnetzwerken verwendet, die denen von Ameisen ähneln, welche Pheromone während ihrer Fortbewegung absondern, die wiederum von den anderen Ameisen wahrgenommen werden, wodurch sich dann Ameisenstraßen bilden^[81]. Zhang et al.^[136] betrachteten das Modell von Tero et al. im Zusammenhang mit Netzwerkmaßen (spezielle Kenngrößen von Netzwerken), wobei ihr Modell auf der Idee basiert, nicht nur den effizientesten Weg zwischen zwei Knoten, sondern auch andere, fast genauso effiziente Wege für den Transport durch Adern zu betrachten, so als würde es einen Wettkampf um den effizientesten Transport geben.

Agentenbasiertes Modell von Jones

Eine auf zellulären Automaten basierende Variante zur Simulation der Plasmodien und des Netzwerks von *P. polycephalum*, wurde von Jones entwickelt^[64,65]. Die Grundlage seines Modells bilden kleine Partikel, sogenannte Agenten, die Punkte (Bildpunkte) auf einer diskretisierten Karte (ein Bild) darstellen und sich hinsichtlich vorgegebener Regeln auf dieser Karte bewegen.

Diese Partikel bewegen sich dabei frei auf einem simuliertem Untergrund, dessen Bildpunkte eine gewisse (chemische) Attraktivität besitzen. Die Bewegungsrichtung der Partikel erfolgt, wenn möglich, in Richtung der größten Attraktivität. Die Attraktivität eines Bildpunktes ändert sich, sofern er von einem Partikel besetzt wurde. Dadurch entstehen im zeitlichen Verlauf der Simulation Muster auf der Attraktivitätskarte, welche den Netzwerken von *P. polycephalum* ähneln^[65]. Diese Muster zeigen im zeitlichen Verlauf eine deutliche Vergrößerung des Netzwerks, bei denen auch die Knoten verschwinden, ebenso wie man es auch bei *P. polycephalum* Netzwerken beobachtet^[11], weswegen sich dieses Modell für Studien des Vergrößerungsprozesses eignet.

Anfangsbedingungen für das Modell

Vor Beginn einer Simulation werden die Simulationsparameter initialisiert (Abb. 12). Zunächst wird die Populationsgröße bzw. Populationsdichte p der Agenten, also die Anzahl der Agenten in Bezug zur Anzahl der Bildpunkte angegeben. Danach werden der Sensor-Winkel (engl. sensor angle) SA zwischen der vorderen (F) und der vorderen linken (FL) Position (und damit auch zwischen F und FR) und die Sensor-Breite (engl. sensor width) SW festgelegt. Weitere zu initialisierende Parameter sind die Sensor-Entfernung (engl. sensor offset) SO der Sensoren von der aktuellen Position C des Agenten und die Agenten-Schrittweite (engl. step size) SS , welche angibt um wie viele Bildpunkte sich die Position eines Agenten bei der Bewegung ändert. Ebenfalls angegeben wird der Betrag der Erhöhung des Attraktivitätswertes $depT$ (engl. trail deposition rate) und der

Rotationswinkel (engl. rotation angle) RA , um den Agenten ihre Orientierung drehen. Die Initialisierung der Agenten erfolgt so, dass sowohl ihr Startort als auch ihre Startorientierung (zwischen 0 und 360 Grad) zufällig auf einer Karte (einem Bild) verteilt werden.

In jedem Zeitpunkt der Simulation wird für jeden Agenten überprüft, welcher der drei Sensoren den höchsten Attraktivitätswert verspürt. Verspürt einer der beiden äußeren Sensoren den größten Attraktivitätswert, so dreht der Agent seine Orientierung um den Winkel RA in Richtung hin zum größten Attraktivitätswert, für den Fall dass der mittlere Sensor den größten Attraktivitätswert besitzt, behält er seine Orientierung bei. Nun bewegt sich der Agent einen Schritt der Schrittweite SS (engl. step-size) in Richtung der neuen Orientierung, sofern die anvisierte Stelle nicht bereits von einem Agenten besetzt ist. Ist diese Stelle frei, so erhöht er auf der vorher besetzten Stelle den Attraktivitätswert der Karte. Ist die Stelle nicht frei, weil bereits ein anderer Agent sie besetzt, orientiert sich der Agent in eine zufällig ausgewählte andere Richtung.

Nach Ablauf jedes Zeitschrittes wird eine Diffusion der Attraktivitätswerte der Karte vorgenommen. Dabei wird die Attraktivität jedes betrachteten Punktes und seiner 8 benachbarten Punkte gemittelt, und als neue Attraktivität gespeichert. Dieser Prozess geschieht parallel für alle Bildpunkte, was bedeutet, dass die Veränderungen der Attraktivitätswerte aller Punkte im Netzwerk gleichzeitig wirksam wird, und nicht nacheinander einzelne Bildpunkte betrachtet werden. Der neue gespeicherte Attraktivitätswert kann zudem durch einen bei der Initialisierung der Parameter angegebenen Dämpfungsfaktor verändert werden, um die Persistenz der Attraktivitätswerte zu erhalten^[66].

Abhängig von den bei der Initialisierung gesetzten Parametern können nun verschiedenste Strukturen und Muster durch Darstellung der Attraktivitätskarte erzeugt werden (Abb. 13). Durch die Festsetzung von Gebieten besonders hoher Attraktivität auf der Attraktivitätskarte, lassen sich auch Futterquellen simulieren. Dies ermöglicht dann die Erstellung von Steiner-Bäumen, wie sie auch *P. polycephalum* erzeugen kann.

Eine Methode der Simulation im Modell von Jones ist das Schrumpfen des virtuellen Plasmodiums. Dabei werden mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, während eines jeden Simulationsschrittes, Agenten aus dem Adernetzwerk entfernt und danach nicht wieder hinzugefügt. Durch die Entfernung der Agenten wandelt sich das Netzwerk dynamisch. Für das plasmodiale Schrumpfen wird eine Populationsgröße von mehr als 40 Prozent der Bildgröße benötigt (Populationsgröße $p \geq 0.4$). Es besteht die Möglichkeit, innerhalb des Bildes Punkte besonderes hoher Attraktivität bereits zu Beginn der Simulation anzugeben. Diese Punkte dienen als virtuelle Futterquellen, zwischen denen das virtuelle Plasmodium Verbindungen aufbaut. Dabei bilden sich zunächst freie Flächen zwischen den Verbindungen der Knoten, welche über die Zeit in ihrer Anzahl abnehmen, während ihre Größen zunehmen, bis es zu einem stabilen Netzwerk kommt (Abb. 13 untere Reihe).

Das Schrumpfen des virtuellen Plasmodiums lässt sich auch ohne Futterquellen durchführen^[64,66], was die Grundlage der Untersuchungen im Kapitel 9 ist.

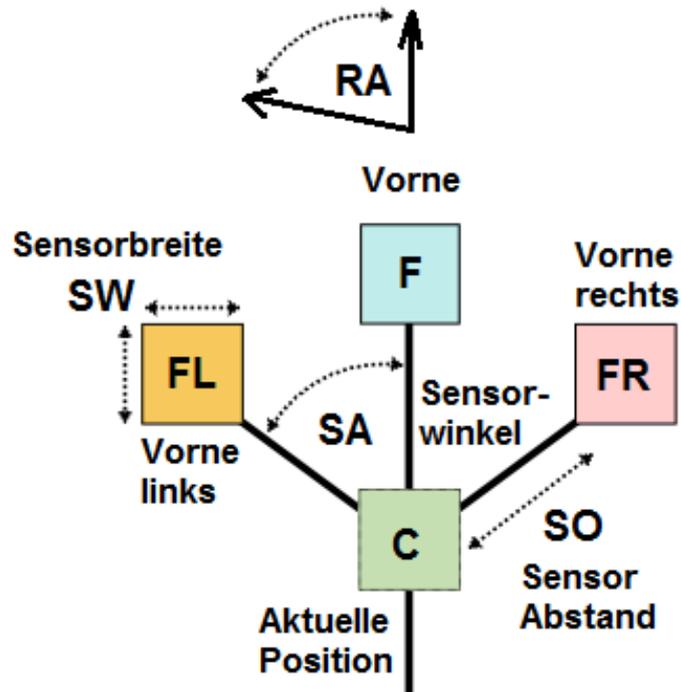


Abbildung 12: Aufbau eines einzelnen Agenten sowie seiner Sensoren (zur Erläuterung siehe den Text) im Modell von Jones^[65]. Das Bild wurde aus^[66] entnommen und bearbeitet.

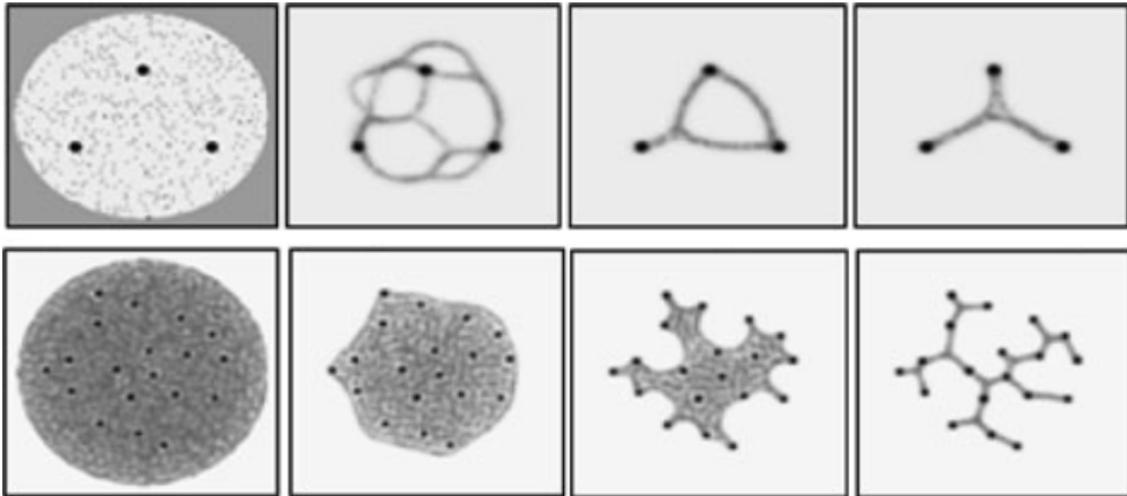


Abbildung 13: Darstellung zweier Netzwerkminimierungen des Modells von Jones^[65]. Die schwarzen Punkte stellen simulierte Futterquellen dar, bei denen der Attraktivitätswert des Untergrundes sehr hoch ist. Die grauen Punkte stellen, gemessen an ihrer Intensität, ebenfalls die Attraktivität des Untergrundes an jedem Bildpunkt dar, je dunkler der Punkt, desto höher der Attraktivitätswert. Obere Reihe: Kleine Population an Agenten ($p = 0.02$). Das Netzwerk bildet im Verlauf der Simulation einen Steiner-Baum aus, der die kürzeste Verbindung zwischen den Futterquellen darstellt. Untere Reihe: Große Population an Agenten ($p = 0.5$). Auch hier erhält man letztendlich einen Steiner-Baum. Bild nach^[64].

2.5 Die Ausbreitungsfront

Die vorderste Front des Plasmodiums von *P. polycephalum* nennt man die Ausbreitungsfront, oder auch die apikale Zone. Im Gegensatz zum Adernetzwerk, zu dem es viele Studien gibt, sind Studien über die Ausbreitungsfront von *P. polycephalum* rar. Die Ausbreitungsfront besteht aus einer dichten Zellmasse, in der das Protoplasma ständig zwischen einer flüssigen (Sol) und einer festen (Gel) Form hin und her konvertiert wird. Dabei werden periodisch Kanäle auf- und wieder abgebaut, was mit einer Veränderung im Cytoskelett der Zelle einhergeht^[70,125,133]. Dieses Cytoskelett ist eine Art Polymer mit dynamisch veränderlichen Aktin-Myosin-Filamenten. Es sorgt im Wesentlichen für die Erhaltung der Stabilität der Zelle, und ist zudem für die Veränderung der Form der Zelle zuständig^[28] und spielt damit eine zentrale Rolle in der Zellmotilität.

Bricht das Cytoskelett auf, so kann die Form der Zelle sich verändern. Durch den Transport von Protoplasma zur Ausbreitungsfront, wird an ihr ein Druck aufgebaut, was Kräfte auf das Cytoskelett zur Folge hat, und unter Umständen zum Aufbrechen des Cytoskeletts führt^[55]. Nachdem das Cytoskelett aufgebrochen ist, führt der weiterhin vorhandene Druck zu einer Ausstülpung bzw. Undulation des Plasmodiums an der aufgebrochenen Stelle. Diese Ausstülpungen werden in dieser Arbeit als Finger der Ausbreitungsfront bezeichnet.

Wird der Flüssigkeitsdruck gegen die Ausbreitungsfront vermindert, so formt sich das Cytoskelett erneut. Solch ein Geschehen im Cytoplasma lässt sich durch Mehrphasen-Modelle beschreiben^[26,85], die sich mit der Druckausbreitung und Fluidmechanik in der Zelle befassen, während es zur Ausstülpung der Front kommt. Dabei geht man für die Beschreibung von einem mehrphasigen Zellplasma aus, bei der es poröse (solide) und viskose (flüssige) Eigenschaften hat^[28]. Eine Zusammenstellung an einphasigen und mehrphasigen Modellen zur Beschreibung von Zellbewegungen und der Fluidmechanik in eukaryontischen Zellen findet sich in^[28]. Ein Modell der Musterbildung und Oszillationsprozesse in protoplasmischen Tropfen von *P. polycephalum* haben Radszuweit et al.^[103] angegeben.

2.5.1 Fingerinstabilität

Die von der Ausbreitungsfront ausgebildeten Strukturen sind ein morphologisches Phänomen, das man unter dem Begriff Fingerinstabilität, oder auch Fingering, zusammenfasst. Diese Fingerstrukturen können in verschiedenen Situationen, bei denen Grenzflächen vorkommen, auftreten. Durch eine Instabilität der Ausbreitungsfront kommt es zur Ausbildung von Fingern.

Bei Fingerinstabilitäten spielen physikalische Parameter (z.B. Druck, Viskosität oder Temperatur) eine bedeutende Rolle, und sind die Ursache des Phänomens der Fingerbildung. Beispiele für Fingerinstabilitäten (Abb. 14) sind die Saffman-Taylor Instabilität^[98], die Rayleigh-Taylor Instabilität^[34], die Rippelbildung von Sand unter Wasser^[15], die Elektrodeposition^[110], die Rosensweig-Instabilität^[108], die Grinfeld-Instabilität^[33] oder die Bildung von Fingern an chemischen Reaktionsfronten^[101]. Es gibt auch Fingerinstabilitäten bei Partikelsystemen, die durch kurze starke Stöße geschockt werden^[134],

granulare Fingerinstabilitäten^[27], oder die Fingerinstabilität in Nanofluiden^[99].

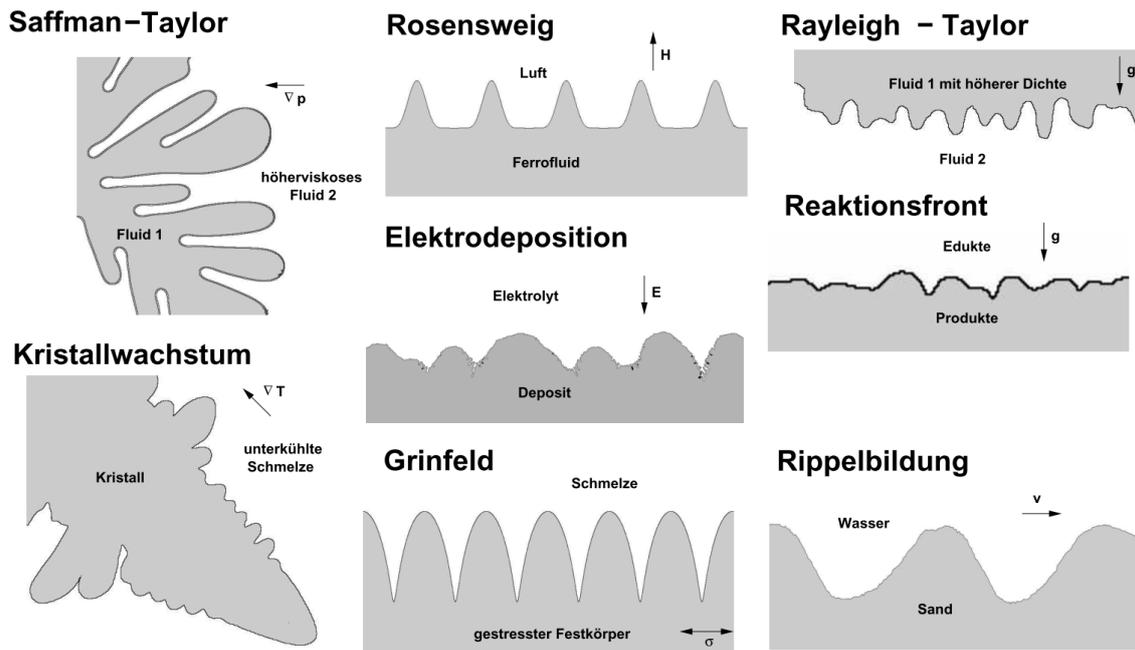


Abbildung 14: Darstellung verschiedener charakteristischer Strukturen von Grenzflächeninstabilitäten. Bild von Schröter^[110].

2.5.2 Dispersionsrelation

Die Dispersionsrelation einer Instabilität beschreibt die Entwicklung, wie aus einer ebenen Grenzfläche (der Konturlinie der Front, die möglichst eben zu Beginn der Experimente ist) eine Grenzfläche mit Fingern verschiedener Wellenlängen entsteht. Von besonderem Interesse ist dabei, wie sich die Stabilität der Muster einzelner Wellenlängen mit der Zeit verhält, was man anhand der Dispersionsrelation deuten kann. Die Dispersionsrelation gibt zudem die Wachstumsraten einzelner Wellenzahlen (bzw. Wellenlängen) an, und zeigt damit, was die stabilste Wellenlänge eines Systems ist, sofern eine solche existiert^[31,110].

Konkret wird zur Bestimmung der Dispersionsrelation eine Fourierzerlegung der Konturlinie der Front vorgenommen, welche die anteilig vorkommenden Wellenlängen im Frequenzspektrum ausgibt. Untersucht man die zeitliche Entwicklung der Frequenzspektren hinsichtlich der Veränderung der Häufigkeit einzelner Wellenlängen, so lässt sich dadurch für jede betrachtete Wellenlänge feststellen, wie schnell ihre Häufigkeit über die Zeit zu- oder abnimmt. Der resultierende zeitliche Verlauf der Häufigkeit von Mustern einer Wellenlänge lässt sich oft durch eine Exponentialfunktion approximieren, deren Exponent den Wachstumsparameter der jeweiligen Wellenlänge darstellt. Trägt man nun alle Wachstumsparameter gegen die Wellenlängen übereinander auf, so erhält man die Dispersionsrelation^[110].

Mathematisch lässt sich die Instabilität durch die Störung einer zunächst ebenen zeit- und ortsabhängigen Grenzflächenkontur $K(x, t)$ beschreiben. Diese Störung muss dabei klein sein, wodurch eine Linearisierung des zugrundeliegenden, die Grenzfläche beschreibenden, Differentialgleichungssystems ermöglicht wird. Für eine sinusförmige Störung der Grenzflächenkontur macht man den folgenden Ansatz^[110]:

$$K(x, t) = e^{\sigma t} \cdot K_0(x) e^{ikx}, \quad (18)$$

wodurch man durch Einsetzen in das linearisierte Differentialgleichungssystem die exponentiellen Wachstumsraten σ in Abhängigkeit von der Wellenzahl k erhält, was gleichzeitig die Dispersionsrelation des Systems darstellt^[110]. Die möglichen Dispersionsrelationen werden im sehr ausführlichen Übersichtsartikel von Cross und Hohenberg^[31] in drei Typen eingeteilt. Für jeden dieser Typen wird der stabile ($\epsilon < 0$), metastabile ($\epsilon = 0$) und instabile ($\epsilon > 0$) Fall untersucht (Abb. 15). Der Parameter ϵ ist dabei eine Art reduzierter Kontrollparameter, nähere Angaben zu ihm finden sich in^[31].

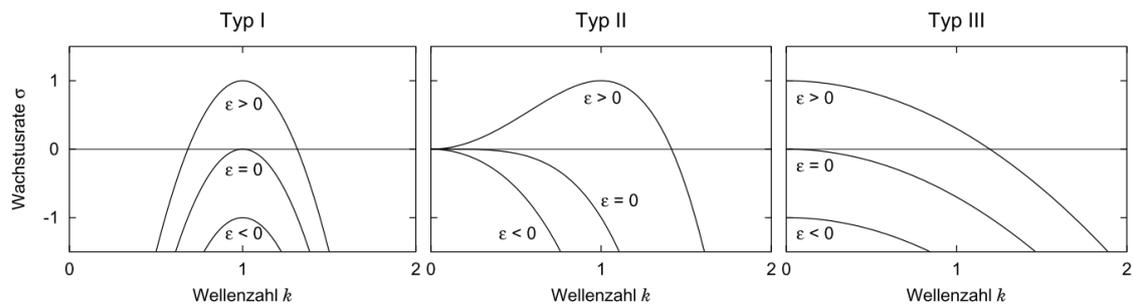


Abbildung 15: Verschiedene mögliche Typen von Dispersionsrelationen nach Cross und Hohenberg^[31]. Dargestellt ist die Wachstumsrate σ über die Wellenzahl k . Die Abbildung stammt aus Schröter^[110]. Die Klassifikation der Dispersionsrelationen erfolgte nach Cross und Hohenberg^[31].

Betrachtet werden hier zunächst die Fälle, in denen das System (die Front) instabil ist ($\epsilon > 0$), und es damit zu einer Fingerbildung kommt. Die Typ I-Dispersionsrelationen haben dann einen schmalbandigen Bereich an Wellenzahlen, für die das System instabil wird. Dieser Bereich beginnt bei einer Wellenzahl $k > 0$ und endet bei einer Wellenzahl $k < \infty$. Ein Beispiel für diesen Typ Dispersionsrelation ist die Bildung von Sandrippeln im Wasser^[15].

Typ II-Dispersionsrelationen dagegen haben einen größeren Wellenzahlenbereich als Typ I und für kleine Wellenzahlen geht hier die Wachstumsrate gegen Null. Im Gegensatz zur Typ I-Dispersionsrelation beginnt allerdings die Instabilität bereits bei einer Wellenzahl von $k = 0$. Die Typ II Dispersionsrelation beobachtet man bei der Rayleigh-Taylor-Instabilität^[34], in der zwei nicht mischbare Flüssigkeiten an einer Grenzschicht aufeinandertreffen.

Bei der Typ III-Dispersionsrelationen beginnt die Instabilität des Systems ebenfalls bei einer Wellenzahl von $k = 0$, und gleichzeitig ist auch die Wachstumsrate σ für eine Wellenzahl von $k = 0$ am größten, und fällt danach für größer werdende Wellenzahlen wieder auf 0 ab.

Experimentelle Bestimmungen von Dispersionsrelationen

In der Literatur gibt es etliche Beispiele für experimentelle Bestimmungen der Dispersionsrelation von Systemen, die durch exponentielle Anpassungen an die zeitlichen Ergebnisse einer Fourierzerlegung der Frontkonturlinie bestimmt werden konnten. So wurden die Saffman-Taylor-Instabilität von Luft in Öl^[74,98], die Instabilität an Grenzflächen bei elektrochemisch abgeschiedenem Kupfer^[68,110], und die Rayleigh-Taylor-Instabilität einer Sandsuspension, die über eine einzelne Flüssigkeit geschichtet wird, untersucht^[75]. Ebenfalls wurden die Dispersionsrelationen für die Rayleigh-Taylor-Instabilität an Wasser-Glycerin Mischungen^[42], und für die Bildung von Sandrippeln unter Wasser in einem Kanal^[15], sowie für die Instabilität einer dichtegetriebenen autokatalytischen Reaktionsfront experimentell bestimmt^[12].

2.5.3 Fingerdynamik und Fingerspaltung

Sobald es zur Ausbildung eines oder mehrerer Finger entlang der Ausbreitungsfront gekommen ist, beobachtet man eine Wachstumsdynamik dieser Finger - die Fingerdynamik. Mitunter kommt es nach der Bildung eines Fingers auch zu einem Aufspalten des Fingers, was man als Fingerspaltung bzw. Fingerinstabilität bezeichnet.

Die Darstellung der Konturlinien der Ausbreitungsfront zu mehreren Zeiten innerhalb eines einzigen Bildes (stroboskopisches Bild), ermöglicht die Visualisierung der zeitlichen Entwicklung der Ausbreitungsfront, sowie der in ihr befindlichen Finger (Abb. 16)^[4,20,100,106].

Die zeitliche Änderung der Front eines einzelnen Fingers lässt sich beispielsweise durch die Krümmung seiner Wachstumsspitze charakterisieren^[4]. Die Krümmung lässt sich dabei näherungsweise bestimmen, indem man den vorderen Wachstumsbereich eines Fingers mit einem Kreissegment mit Radius R annähert, woraus sich für die Krümmung C folgendes ergibt:

$$C = \frac{1}{R}. \quad (19)$$

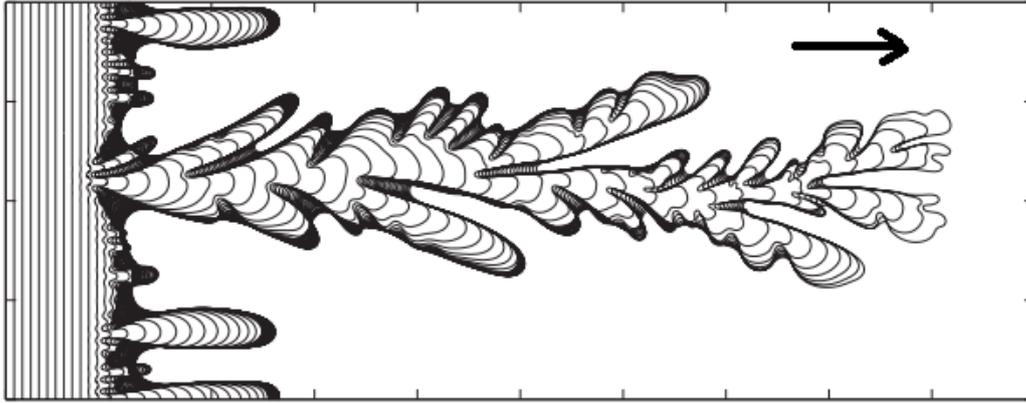


Abbildung 16: Abfolge von Konturen einer simulierten Mischungsfrent für mehrere direkt aufeinander folgende Zeitintervalle in gleichem Zeitabstand. Man erkennt die Entstehung vieler Finger aus einer ebenen Ausbreitungsfrent, gefolgt von mehrfacher Fingerspaltung. Der Pfeil indiziert die Ausbreitungsrichtung der Front. Bild aus^[4].

2.5.4 Die Entstehung von Kanälen und Transportadern

Die Entstehung von Adern in Mikroplasmoiden wurde von Matsumoto et al. untersucht^[83]. Dabei wurden kleine Tropfen von Plasmodien von etwa 1 mm^3 Volumen für die Experimente verwendet, und ihre zeitliche Entwicklung verfolgt. Die Strömungsvorgänge innerhalb der Mikroplasmoiden wurden visualisiert, wobei festgestellt wurde, dass die Geschwindigkeit des Flusses innerhalb des Mikroplasmoids relativ langsam ist und dass ein peristaltisch getriebener Fluss nur in Plasmodien beobachtet wurde, die $> 100\mu\text{m}$ im Durchmesser waren. Unterhalb dieser Größe wurde das Einsetzen einer Shuttleströmung nicht beobachtet^[83]. Guy et al. merken ebenfalls an, dass die Adernbildung vermutlich mit dem Fluss von Protoplasma verknüpft ist^[55]. Die Mechanismen, die bei der Bildung von Kanälen eine Rolle spielen, sind damit auch für die Bildung von Adern von Bedeutung.

Ein mathematisches Modell zur Beschreibung der Bildung von Kanälen in Mikroplasmoiden, welches den Druck als Ursache für den Fluss von Protoplasma verwendet, das Aufbrechen und Neuformieren des Cytokortexes annimmt, und gleichzeitig die Umwandlung von Sol zu Gel beachtet, wird in^[55] angegeben. In diesem Modell gibt es kritische Drücke, oberhalb derer es zur Ausbildung von Kanälen kommt, und unterhalb derer bereits ausgebildete Kanäle wieder verschwinden.

3 Graphentheorie

Mit graphentheoretischen Fragen sind den meisten Menschen bereits in ihrer Jugend konfrontiert worden, als sie das Haus vom Nicolaus zu zeichnen hatten (Abb. 17 a), b)). Dabei galt es durch eine Hintereinanderausführung von Strichen ein Haus zu malen, ohne dabei einen Strich dieses Hauses mehrfach zu ziehen (und ohne den Stift abzuheben).

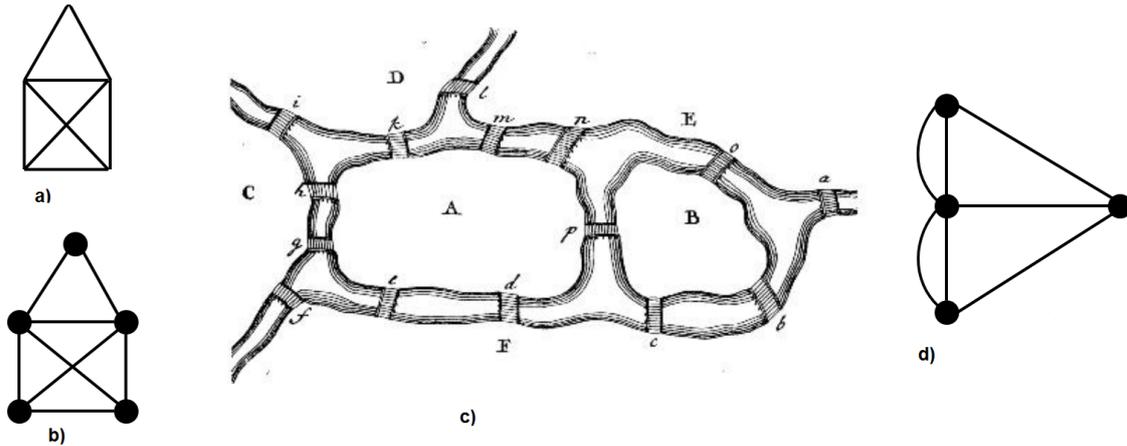


Abbildung 17: a) Haus vom Nicolaus. b) Haus vom Nicolaus als Graph mit Knoten (dicke ausgefüllte Kreise), und Kanten (Linien). c) Das Königsberger Brückenproblem in Originaldarstellung von Leonard Euler^[41]. d) Graphentheoretische Darstellung des Brückenproblems von Königsberg. Ziel ist es jeweils die Verbindungslinien zwischen den Knoten nacheinander so zu durchlaufen, dass jede Verbindungslinie nur einmal benutzt wird. Im Gegensatz zu den Linien vom Haus vom Nicolaus lassen sich die Brücken beim Königsberger Brückenproblem nicht so durchlaufen, dass jede der Brücken nur einmal begangen wird^[41].

Ein ähnliches Problem, das als Königsberger Brückenproblem bekannt wurde, bildet den Ursprung der Graphentheorie. In diesem Problem geht es um die Lösung der Frage, ob - und wenn ja wie - man die Brücken in Königsberg (des Jahres 1736) nacheinander überqueren kann, ohne dabei eine dieser Brücken mehrfach zu überqueren (Abb. 17 c), d)). Die Lösung des Problems (dass es nicht möglich ist) wurde von Euler gefunden^[41], der dabei eine Methodik zur Analyse derartiger geometrischer Probleme (Haus des Nicolaus, Königsberger Brückenproblem) entwickelte, was man heute als Ursprung der Graphentheorie ansieht.

Zunächst werden einige wesentliche Grundlagen der Graphentheorie erklärt. Im darauffolgenden Kapitel wird auf die Netzwerktheorie eingegangen, die eine angewandte Form der Graphentheorie darstellt. Die Bezeichnung Netzwerk bezieht sich im Weiteren darauf, dass man ein Objekt oder eine Struktur hat, welche aus mehreren miteinander verknüpften und interagierenden Elementen besteht. Die Grundlagen für die Beschreibung oder Modellierung der Zusammenhänge in Netzwerken bildet die Graphentheorie^[21].

Graphen spielen nicht nur in der Mathematik eine Rolle, sondern sind zumeist völlig unbewusst mit alltäglichen Arbeiten verbunden. Bei heutigen Navigationssystemen werden sie beispielsweise verwendet, um mittels graphentheoretischer Suchalgorithmen schnell zum Ziel zu finden und spielen auch in der Frequenzverplanung vom Mobilfunk eine Rolle^[72]. Weiterhin werden Graphen für die Beschreibung komplexer Systeme, elektrischer Schaltkreise oder sozialer Netzwerke verwendet^[18,21].

Viele der hier formulierten Grundlagen zur Beschreibung der Graphen und Netzwerktheorie und ihrer Analyse sind aus den Büchern von Krumke und Noltemeier^[72] und Brandes und Erlebach^[21] entnommen. Dabei sei an dieser Stelle auch erwähnt, dass die Thematiken der Graphen- bzw. Netzwerktheorie hier nicht annähernd vollständig dargestellt werden können.

3.1 Graph, Adjazenz, Spannbaum

Ein Graph $G = (V, E)$ besteht aus V Knoten (Verzweigungspunkte) und E Verbindungen (Kanten), wobei die Kanten die Knoten miteinander verbinden. Die Menge aller Verzweigungspunkte in einem Graphen wird mit $V(G)$ und die Menge aller Kanten mit $E(G)$ bezeichnet. Ein Beispiel für einen Graphen ist in Abb. 18 dargestellt.

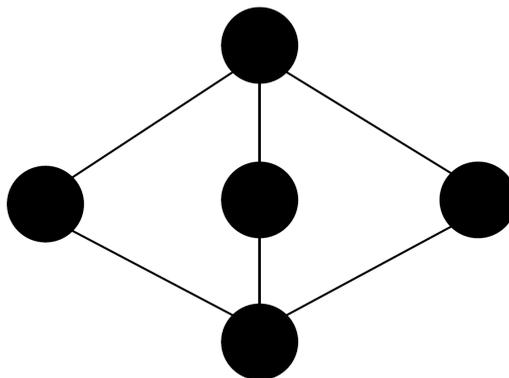


Abbildung 18: Darstellung eines Graphen bestehend aus Verzweigungspunkten (schwarze Kreise) und Verbindungen (schwarze Linien, die die schwarzen Kreise verbinden).

Gilt für einen Graphen G , dass die Mengen $V(G)$ und $E(G)$ endlich sind, so spricht man von endlichen Graphen (ein Beispiel wäre der Graph in Abb. 18), andernfalls von unendlichen Graphen.

Innerhalb des Graphen $G = (V, E)$ werden zwei Knoten u und v adjazent (benachbart) genannt, sofern zwischen ihnen eine Verbindung e existiert. Als Teilgraph (Untergraph) G' bezeichnet man einen Graphen, dessen Verbindungen und Knoten die gleiche Verbindungsstruktur (Topologie) wie ein Teil des übergeordneten Graphen G besitzen. Den Teilgraphen $G' = (V', E')$ von $G = (V, E)$ nennt man auch einen Spannbaum von G ,

sofern er sämtliche Knoten von G enthält (aber nicht alle Verbindungen). Ein Beispiel für einen Spannbaum für den Graphen von Abb. 18 ist in Abb. 19 dargestellt.

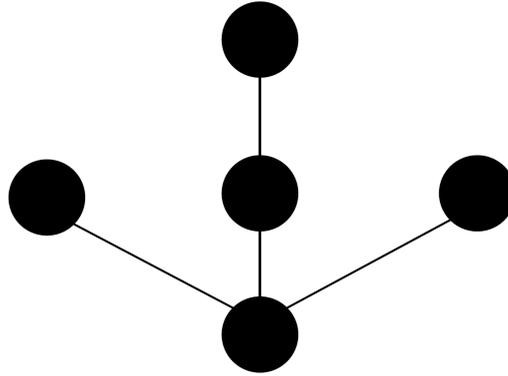


Abbildung 19: Ein Teilgraph des Graphen aus Abb. 18, der zudem ein Spannbaum ist.

3.2 Gerichtete und ungerichtete Graphen

Graphen werden hinsichtlich des Typs ihrer Verbindungen eingeteilt, wobei hier zwischen gerichteten und ungerichteten Verbindungen unterschieden wird. Eine gerichtete Verbindung führt dabei von einem Anfangsknoten zu einem Endknoten. Sie hat also eine Orientierung, während bei einer ungerichteten Verbindung eine solche Orientierung nicht vorkommt. Einen Graphen, in dem alle Verbindungen ungerichtet sind, nennt man ungerichtet. Ungerichtete Graphen können zum Beispiel Wer-kennt-wen-Netzwerke sein, in dem die Menschen als Knoten und deren Beziehung untereinander durch Verbindungen repräsentiert werden^[72].

Sind dagegen alle Verbindungen in einem Graphen gerichtet, so nennt man diesen Graph einen *gerichteten Graphen*. Als Beispiel für gerichtete Graphen dienen Flussnetzwerke von fließenden Gewässern, in denen der Wasserstrom mehrerer Flüsse zusammenfließt und schließlich im Meer, oder einem großen See mündet^[72].

Kommen in einem Graphen sowohl gerichtete als auch ungerichtete Verbindungen vor, so nennt man ihn auch *gemischten Graph*. Als Beispiel für gemischte Graphen lässt sich das gesamte Wasserstraßennetzwerk in Deutschland angeben, indem sowohl Fließgewässer, wie die Elbe, als auch fast stehende Gewässer, wie der Mittellandkanal vorkommen, wo der Wassertransport nicht ausschließlich in eine Richtung erfolgt^[72].

3.3 Wege und Kreise, zusammenhängender Graph

Ein *Weg* (Pfad) in einem Graphen $G = (V, E)$ wird durch eine alternierende Sequenz $x_0, e_1, x_1, e_2, \dots, x_{k-1}, e_k, x_k$ von aneinandergereihten Verbindungen e und Knoten x dargestellt. Die *Länge des Pfades* ist dabei die Anzahl der Verbindungen, die auf dem Pfad vorkommen. Ein Knoten im Graph nennt man *erreichbar*, wenn es einen Pfad innerhalb des Graphen $G = (V, E)$ gibt, der diesen Knoten als Endknoten hat, wobei dieser

Pfad nicht der Pfad sein sollte, der den Knoten direkt mit sich selbst verbindet, was ein Selbst-Kreis (Schlinge) wäre^[72]. Als *Kreise* bezeichnet man Pfade in Graphen, bei denen der Startknoten x_0 gleich dem Endknoten x_k des Pfades ist, wobei noch mehrere Knoten zwischen diesen beiden liegen dürfen. Sind alle Knoten in einem Graphen G so miteinander verbunden, dass man von jedem Knoten zu jedem anderen Knoten über einen Pfad gelangen kann, so nennt man ihn einen *zusammenhängenden Graphen*^[72].

3.4 Adjazenz- und Wichtungsmatrix, gewichteter Graph

Die vollständige Beschreibung der Verbindungsstruktur der Knoten eines zusammenhängenden Graphen G liefert die Adjazenzmatrix A . Sie ist eine quadratische $n \times n$ Matrix, deren Größe durch die Anzahl n der Knoten im Graphen $G = (E, V)$ gegeben ist. Für die Elemente A_{ij} von A gilt:

- $A_{ij} = 1$, falls die Knoten i und j benachbart sind
- $A_{ij} = 0$, falls die Knoten i und j nicht benachbart sind.

Gewichtete Graphen sind solche, in denen den Verbindungen zwischen benachbarten Knoten ein Gewicht ω , also eine Art Verbindungsstärke, beigemessen wird. Dies geschieht beispielsweise bei Graphen, die von Routenplanern benutzt werden, bei denen als Gewicht der direkten Verbindung zweier Städte ihre Entfernung eingetragen wird^[72].

Durch die Angabe der Gewichte ω_{ij} der Verbindungen zwischen den Knoten i und j eines Graphen, lässt sich die komplette topologische Struktur des Graphen mit der gewichteten Adjazenzmatrix (oder auch Wichtungsmatrix) W beschreiben, die die gleiche Struktur wie die Adjazenzmatrix A hat, allerdings anstelle der 1 für benachbarte Knoten die jeweilige Verbindungsstärke ω_{ij} als Eintrag hat^[72]:

- $W_{ij} = \omega_{ij}$, falls die Knoten i und j benachbart sind
- $W_{ij} = 0$, falls die Knoten i und j nicht benachbart sind.

Für ungerichtete Graphen gilt: $A_{ij} = A_{ji}$ und auch $W_{ij} = W_{ji}$, A und W sind also symmetrisch, wobei i und j die Zeilen- bzw. Spaltennummer der Matrix sind. Für gerichtete Graphen ist im allgemeinen $A_{ij} \neq A_{ji}$. Weiterhin gilt, dass die Hauptdiagonale von A und W nur Nullen als Einträge hat, sofern es keine Selbst-Kreise im betrachteten Graphen gibt, also Knoten nicht mit einer Pfadlänge von eins mit sich selber verbunden sind. Da A und W für ungerichtete Graphen symmetrisch sind, muss für Berechnungen mit diesen Matrizen nur die Hälfte ihrer jeweiligen Matrixeinträge betrachtet werden^[72]. Beispiele für gerichtete und ungerichtete Graphen sind in Abb. 20 zu sehen.

Die Adjazenzmatrizen für die Graphen a: $A(a)$ und b: $A(b)$ aus Abb. 20 haben dann die folgende Form:

$$A(a) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \text{ und } A(b) = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 2 & 0 \\ 0 & 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix},$$

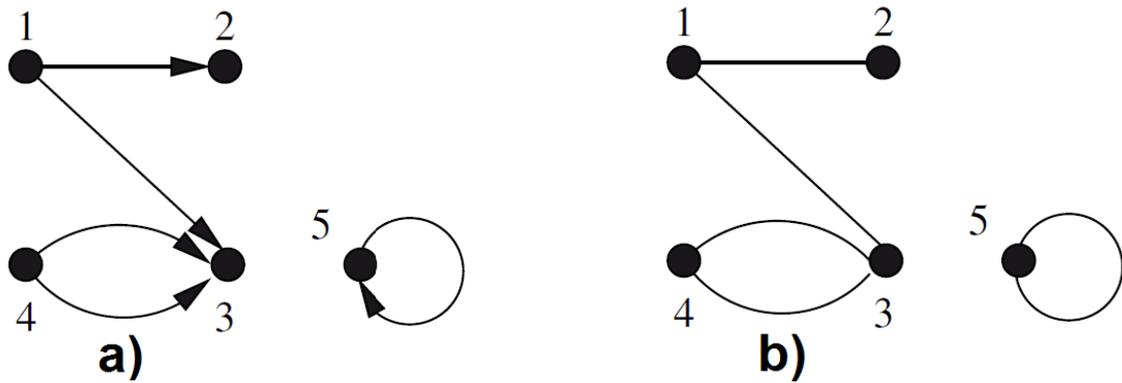


Abbildung 20: In a) ist ein gerichteter Graph und in b) die ungerichtete Variante des Graphen dargestellt, wobei die Knoten jeweils nummeriert sind. Knoten 5 ist mit sich selbst über eine Schlinge verbunden. Die Abbildungen stammen aus^[72] S. 19.

woran man erkennt, dass die Adjazenzmatrix A im Falle des ungerichteten Graphen symmetrisch und für den Fall des gerichteten Graphen unsymmetrisch ist.

3.5 Knotengrad und reguläre Graphen

Zur Beschreibung der topologischen Eigenschaften von Graphen wird häufig der Knotengrad verwendet. Der Knotengrad $\deg(v)$ eines Knotens v im Graphen beschreibt die Anzahl aller Verbindungen eines Knotens zu benachbarten Knoten, also die Summe aller eingehenden $\deg(v)_{\text{ein}}$ und ausgehenden Verbindungen $\deg(v)_{\text{aus}}$:

$$\deg(v) = \deg(v)_{\text{ein}} + \deg(v)_{\text{aus}}. \quad (20)$$

Für den Graphen in Abb. 20 sind die Knotengrade der Knoten $\deg(1) = 2$, $\deg(2) = 1$, $\deg(3) = 3$, $\deg(4) = 2$, $\deg(5) = 1$. Aus der Adjazenzmatrix A eines ungerichteten Graphen lässt sich durch Summation der Einträge entlang der i -ten Zeile der Knotengrad des i -ten Knoten bestimmen:

$$\deg(v_i) = \sum_{j=1}^n A_{ij}. \quad (21)$$

Ist für alle Knoten eines Graphen der Grad der Knoten gleich dem Wert k , so nennt man diesen Graphen regulär vom Grad k , kurz: k -regulär^[51]. Einige Beispiele für reguläre Graphen sind in Abb. 21 dargestellt. Reguläre Graphen bilden Modelle für echte Systeme, beispielsweise für SMID-Rechner (engl. Single Instruction Multiple Data), einer Architektur von Großrechnern^[51].

Die Verteilung aller Knotengrade in einem Graphen $G = (V, E)$ gibt Auskunft über die Häufigkeit der vorkommenden Knotengrade. Aus ihr lässt sich der mittlere Knotengrad $\overline{\deg}(G)$ der N Knoten eines Graphen $G = (V, E)$ bestimmen:

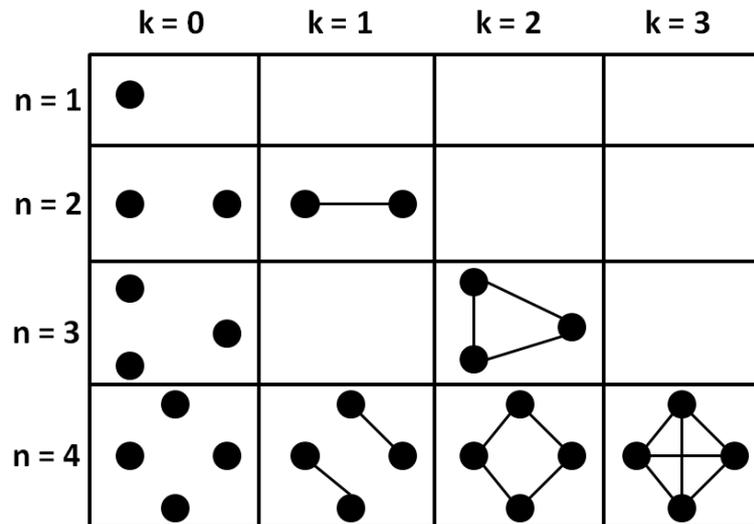


Abbildung 21: Darstellung verschiedener regulärer Graphen mit verschiedenen Anzahlen der Knoten n und verschiedenen Knotengraden k .

$$\overline{\deg}(G) = \frac{1}{N} \sum_{v=1}^N \deg(v). \quad (22)$$

Für k -reguläre Graphen ist der mittlere Knotengrad definitionsgemäß gleich k . In k -regulären Graphen mit N Knoten lässt sich mittels

$$n = \frac{1}{2} k \cdot N \quad (23)$$

die Anzahl der Verbindungen n bestimmen^[35].

Analog der Verbindungen beim Knotengrad, lassen sich auch die Gewichte der dazugehörigen Verbindungen summieren, wodurch das Gewicht eines Knotens (Knotengewicht) berechnet wird. Ein gewichteter Graph ist beispielsweise ein Straßennetz. Dort sind die Kreuzungspunkte die Knoten und die Straßen die Verbindungen des Graphen. Das Verkehrsaufkommen einzelner Straßen lässt sich durch ihre Wichtung beschreiben und es wird schnell klar, dass die Kreuzungspunkte der am meisten befahrenen Straßen ein großes Knotengewicht haben, während Kreuzungen zwischen wenig befahrenen Straßen ein geringeres Knotengewicht besitzen.

3.6 Zufallsgraphen - Modell von Erdős und Rényi

Zufallsgraphen sind als solche Graphen zu verstehen, die eine irreguläre Verbindungsstruktur zwischen Knoten aufweisen. Sie werden Beispielsweise durch ein von Erdős und Rényi 1959 entwickeltes Modell^[40] erstellt (Abb. 22). Dieses Modell sollte ursprünglich dazu dienen zu untersuchen, wie sich Eigenschaften von Graphen als Funktion der Erhöhung der Anzahl zufällig gesetzter Verbindungen beschreiben lassen^[5,18,40].

Gemäß Erdős und Rényi ist ein Zufallsgraph ein Graph mit N nummerierten Knoten, und n Verbindungen, bei dem die Verbindungen zufällig aus den möglichen $N(N-1)/2$ Verbindungen zwischen Knoten ausgewählt wurden^[5,40]. Alternativ, jedoch äquivalent dazu, lässt sich gemäß^[5] ein Zufallsgraph aus dem Binomial-Modell erzeugen. Dabei wird zunächst ein Graph mit N Knoten erzeugt, wobei jedes Paar von Knoten mit der Wahrscheinlichkeit p verbunden ist, was wiederum zu einer zufälligen Anzahl n von Verbindungen im Graphen führt, deren Erwartungswert

$$\langle n \rangle = p \left(\frac{N(N-1)}{2} \right) \quad (24)$$

ist.

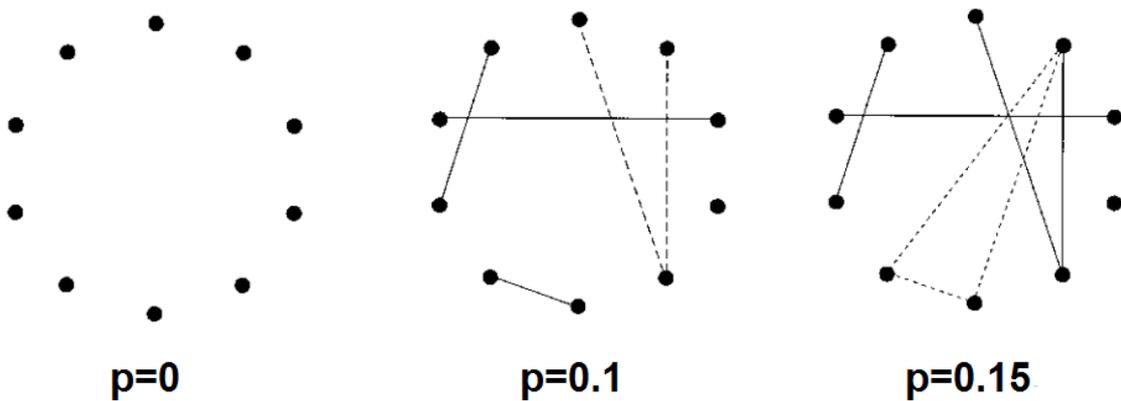


Abbildung 22: Darstellung verschiedener Zufallsgraphen, erstellt mit dem Erdős-Rényi Modell. Der Graph hat in jeder der drei Bilder 10 Knoten. Für $p = 0$ sind keine Knoten miteinander verbunden. Erhöht man p auf $p = 0.1$ und $p = 0.15$ so erkennt man, dass sich nach und nach einzelne Verbindungsstrukturen wie Bäume (gestrichelte Linie im Bild mit $p = 0.1$) oder sogar Kreise (gestrichelte Linie im Bild mit $p = 0.15$) ausbilden. Mit steigender Verbindungswahrscheinlichkeit p erhöht sich auch die Menge der miteinander verbundenen Knoten im Netzwerk. Bild nach^[1] S. 55.

Anhand der auf diese Weise erstellten Graphen wird dann untersucht, ob die Graphen bestimmte Eigenschaften besitzen, und ab welcher Verbindungswahrscheinlichkeit p diese Eigenschaften auftreten, oder verschwinden. Durch die Studien von Erdős und Rényi wurde gezeigt, dass es für viele Eigenschaften von Graphen kritische Verbindungswahrscheinlichkeiten p_c gibt, oberhalb derer entweder fast alle, oder so gut wie keine Graphen diese Eigenschaft besitzen^[1].

Es gibt für Zufallsgraphen eine kritische Wahrscheinlichkeit, oberhalb derer sich zusammenhängende Graphen bilden, die jeden Knoten des Graphen umfassen. Dieses Verhalten ist besonders interessant, da es einem Perkolationsübergang ähnelt, bei dem unterhalb einer kritischen Wahrscheinlichkeit p_c der Graph aus mehreren isolierten Untergraphen besteht, und oberhalb p_c aus nur einem einzigen zusammenhängenden Graphen.

Die Perkolation ist ein Phänomen, das beispielsweise in der Mathematik und statistischen Mechanik^[29,111], aber auch in Netzwerken, wie dem von *Physarum polycephalum*^[43], untersucht wird.

In diesem Kapitel wurden die für diese Dissertation wichtigen Grundlagen präsentiert. Weiterführende Literatur findet sich in den zusammenfassenden Artikel von Boccaletti^[18].

4 Netzwerktheorie

Die Netzwerktheorie ist ein Teilgebiet der Graphentheorie und ist eher eine angewandte Graphentheorie, in der im Vergleich mit der Graphentheorie andere Konventionen und Namen für gleiche Konzepte verwendet werden. In Netzwerken werden Graphen zur Beschreibung des Netzwerks verwendet, und mit einer Information versehen^[21]. Die Theorie der Netzwerke findet Anwendung in z.B. der Biologie, Ökonomie, Physik und Soziologie und beschreibt dabei beispielsweise die Struktur des World-Wide-Web^[1], verschiedenste Arten von Transportnetzwerken von Schleimpilzen^[123], Blattgefäßnetzwerke^[19,30,71], soziale Netzwerke^[5], oder auch neuronale Netzwerke^[18].

Die Untersuchung der topologischen Eigenschaften und Dynamiken von komplexen Graphen und Netzwerken hatte die Entwicklung von neuen Konzepten zur Folge, welche heute als Standards in der Theorie komplexer Netzwerke angesehen werden. Darunter fallen Maße und Modelle zur Beschreibung und Generierung von komplexen Netzwerken. Auf diese Kenngrößen und Beschreibungsmethoden von Netzwerken wird im Folgenden eingegangen.

4.1 Einteilung von Netzwerken

Es gibt einfache und komplexe Netzwerke, wobei erstere durch die Graphentheorie beschrieben werden, und letztere durch die Theorie komplexer Netzwerke.

Die Komplexität der Netzwerke entspringt aus ihrer Verbindungsstruktur (Topologie). Dort findet man zum Beispiel, dass manche Knoten im Netzwerk viel bedeutender sind und eine höhere Konnektivität zu anderen Knoten aufweisen, wodurch sie als Verteilernoten fungieren.

Beispiele für komplexe Netzwerke sind Transportnetzwerke in der Luftfahrt^[1,18,52,130], Eisenbahnschienennetzwerke^[78], U-Bahnschienennetzwerke^[37], Stromtrassennetzwerke^[130], Ameisenhöhlennetzwerke^[22], oder das Adernetzwerk des Plasmodiums von *P. polycephalum*^[10,123].

4.2 Watts und Strogatz Modell zur Generierung von Kleine-Welt-Netzwerken

Barrat et al.^[6] beschreiben Kleine-Welt-Netzwerke als diejenigen Netzwerke, in denen es eine topologisch kurze Distanz zwischen allen Knoten des Netzwerks gibt, die sehr langsam (logarithmisch oder noch langsamer) mit zunehmender Knotenzahl wächst. Weiterhin zeigen diese Netzwerke eine Häufung von Zentren (auch 'Hub' genannt), in denen die Zahl der Verbindungen der Knoten untereinander viel größer als der mittlere Knotengrad im Netzwerk ist. Die Knotengradverteilung in Kleine-Welt-Netzwerken folgt einem Potenzgesetz^[6]. Man kann Kleine-Welt-Netzwerke als Netzwerke verstehen, die nicht ganz regulär sind, aber auch nicht vollständig zufällig^[6].

Watts und Strogatz haben 1998 ein Modell entwickelt, das die Generierung von regulären bis hin zu zufälligen Netzwerken ermöglichte^[130]. Dies hatte eine Lawine an

Forschungsaktivität auf dem Themengebiet der Netzwerktheorie ausgelöst. Das Watts-Strogatz-Modell nutzt als Startpunkt einen Ring aus N Knoten, wobei jeder Knoten symmetrisch mit seinen Nachbarn verbunden ist. Nun wird von jedem Knoten mit einer Wahrscheinlichkeit p die im Uhrzeigersinn liegende Verbindung zum Nachbarknoten neu mit einem zufällig ausgewählten anderen Knoten erstellt^[18]. p stellt also den Grad der Zufälligkeit der Verbindung zwischen den Knoten in einem Netzwerk dar. Dieses Modell produziert für $p = 0$ reguläre Graphen, und für steigende Zufälligkeit entstehen Kleine-Welt-Netzwerke. Für $p = 1$ erhält man dann einen völlig zufällig verbundenen Graphen, also einen Zufallsgraphen (siehe Abb. 23)^[130], wie in Abschnitt 3.6 beschrieben.

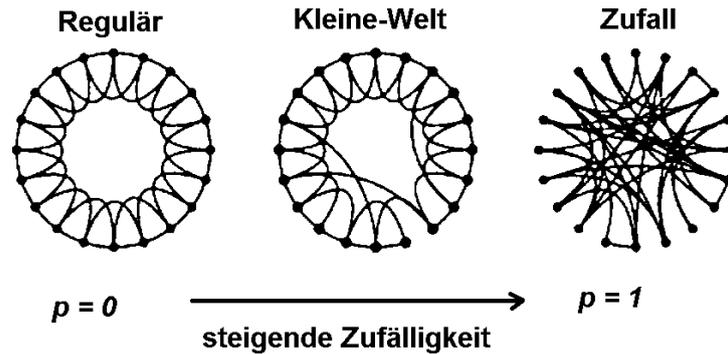


Abbildung 23: Graphen, bei denen die Anzahl der Knoten und Verbindungen gleich sind und p variiert. Für den Fall $p = 0$ ist jeder Knoten mit seinen vier nächsten Nachbarn verbunden, was einen regulären Graphen darstellt. Für eine zunehmende Zufälligkeit p der Verbindungen (nicht mehr ausschließlich zu den nächsten Nachbarn) verändert sich das Netzwerk und wird immer ungeordneter, wodurch am Ende für $p = 1$ ein vollkommen zufällig verbundenes Netzwerk entsteht. Nach Watts und Strogatz^[130] und Albert und Barabasi^[4].

4.3 Gewichtete Netzwerke

Für die folgenden Betrachtungen wird angenommen, dass die betrachteten Netzwerke als gewichtete Graphen beschrieben werden können, was gleichbedeutend mit der Bezeichnung als gewichtete Netzwerke sein soll. Weiterhin soll der gewichtete Graph $G = (N, E, W)$ aus einem Satz von $N = n_1, n_2, \dots, n_N$ Knoten und einem Satz von $E = l_1, l_2, \dots, l_K$ Verbindungen, sowie einem Satz von reellwertigen Wichtungen $W = \omega_1, \omega_2, \dots, \omega_K$ bestehen. Die Anzahl der Verbindungen im Graph sei K und die Anzahl der Knoten N ^[18].

Kürzeste Wege (Pfade) zwischen Knoten in Netzwerken

Das Gewicht G_w eines Weges (aus i Teilstücken) durch das Netzwerk wird über die Summe der Gewichte ω_i und der Anzahl i an Verbindungen entlang dieses Weges bestimmt:

$$G_w = \sum_i \omega_i. \quad (25)$$

Der kürzeste Weg zwischen zwei Knoten u und v aus G wird als derjenige definiert, der unter allen möglichen Pfaden, die zwischen den Knoten u und v realisierbar sind, das kleinste Gewicht hinsichtlich der Wichtung durch ω hat, wobei es dabei durchaus möglich ist, dass es mehrere kürzeste Wege gibt. Der kürzeste Weg (hier auch die kürzeste Distanz) hinsichtlich der Wichtung durch Entfernung zwischen zwei Knoten u und v wird im folgenden mit $D_{u,v}$ bezeichnet.

Für die Berechnung einiger Netzwerkmaße ist es nützlich, die kürzesten Wege zwischen allen Paaren von Knoten u und v in eine *Matrix der kürzesten Entfernungen* D mit den Elementen

$$D_{uv} \neq 0 \quad \forall u \neq v, \quad D_{uv} = 0 \quad \forall u = v \quad (26)$$

zu schreiben^[18].

In der Netzwerktheorie ist es zur Bestimmung mancher charakteristischer Netzwerkmaße notwendig, die zwei nachfolgenden Probleme zu lösen:

1. Wie findet man in einem Graphen die kürzesten Verbindungen von einem ausgewählten Knoten zu allen anderen Knoten (engl.: single-source shortest path problem, SSSP)?
2. Wie findet man die kürzesten Verbindungen zwischen allen Paaren von Knoten in einem Graphen (engl.: all-pairs shortest path problem, APSP)?

Die Lösung dieser Probleme hat für Transport- oder Kommunikationsnetzwerke eine große Bedeutung, da es dort sehr wichtig ist entscheiden zu können, auf welchem Weg der Transport möglichst schnell, effektiv, oder möglichst billig realisiert wird. Gelöst werden die beiden Probleme durch die Anwendung spezieller graphentheoretischer Algorithmen, welche im Abschnitt 6.4.1 erklärt werden.

4.4 Netzwerkmaße

Netzwerkdurchmesser

Als Durchmesser $Diam(G)$ eines Netzwerks versteht man das Maximum der kürzesten Verbindungen D_{uv} zweier Knoten im Netzwerk^[18]:

$$Diam(G) = \max(D), \quad (27)$$

wobei D die Matrix der kürzesten Verbindungen darstellt, und $\max(D)$ den größten Wert innerhalb dieser Matrix darstellt.

Für nicht zusammenhängende Graphen kann diese Entfernung also durchaus unendlich sein, allerdings kann man den Durchmesser des Netzwerks auch als die größtmögliche Entfernung zweier Knoten in dem größten zusammenhängenden Untergraphen definieren. In Zufallsgraphen oder Zufallsnetzwerken sind die Netzwerkdurchmesser meist klein.^[18]

Clusteringkoeffizient

Die Eigenschaft Cluster (Gruppierungen) von untereinander verbundenen Knoten zu bilden, ist besonders für die *Kleine-Welt-Netzwerke* bekannt^[130]. Angenommen, man stellt sich die Wer-Kennt-Wen Beziehung aller Schüler einer Schule als ungerichtetes Netzwerk vor (Abb. 24). Dann gibt es bestimmte Häufungsgebiete in diesem Graphen, bei denen sich einige Leute untereinander kennen, was auch als Cliquen- oder Freundeskreis zu verstehen ist. Das Maß zur Charakterisierung der Gruppenbildung von Knoten ist der Clusteringkoeffizient.

Im Fall der Schüler gibt der Clusteringkoeffizient an, wie wahrscheinlich es ist, dass die Freunde eines bestimmten Schülers sich auch untereinander kennen. Es gibt einen lokalen Clusteringkoeffizienten und einen globalen Clusteringkoeffizienten. Angenommen man hat einen Knoten i in einem Netzwerk, der k_i Verbindungen hat, welche ihn mit k_i anderen Knoten verbinden und diese k_i Knoten wären alle Teil einer Clique, in der sich alle Knoten untereinander kennen, dann gäbe es genau $k_i(k_i - 1)/2$ Verbindungen zwischen diesen Knoten^[5]. Das Verhältnis der tatsächlich existierenden Anzahl an Verbindungen E_i zwischen diesen Knoten, im Vergleich zur maximal möglichen Anzahl von Verbindungen, wird nun als *lokaler Clusteringkoeffizient* C_i definiert^[1]:

$$C_i = \frac{2E_i}{k_i(k_i - 1)}, \quad (28)$$

woraus sich der globale Clusteringkoeffizient C_g als Mittelwert aller Clusteringkoeffizienten für jeden Knoten im Netzwerk (mit N Knoten) schreiben lässt^[1]:

$$C_g = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N C_i. \quad (29)$$

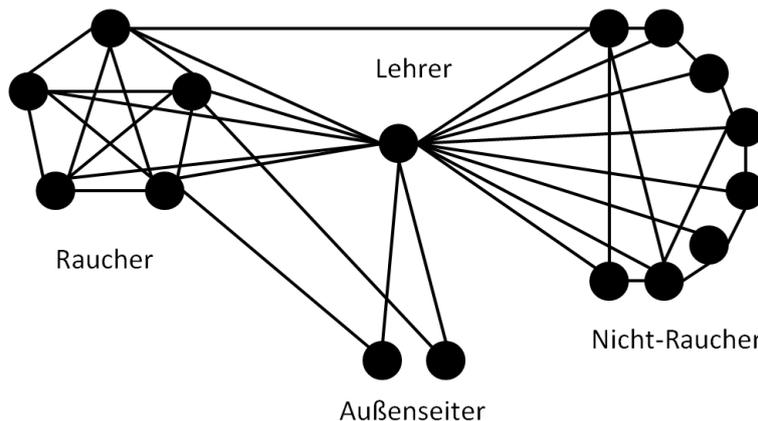


Abbildung 24: Darstellung eines Wer-Kennt-Wen-Netzwerks zum Verständnis der Clusterbildung. Die schwarzen ausgefüllten Kreise sind die Knoten, in diesem Fall Menschen, während die schwarzen Linien zwischen den Knoten die Verbindungen sind, welche darstellen, dass die verbundenen Personen sich kennen. Große Cluster sind z.B. die Gruppen der Raucher und Nicht-Raucher, während die Außenseiter einen kleinen Cluster bilden. Mittelpunkt der Verbindungen bildet der Lehrer der Gruppe, der alle Mitglieder kennt.

Die Gleichungen 29 und 28 gelten für ungerichtete Netzwerke, für gerichtete Netzwerke entfällt der Faktor 2 vor dem E_i . Per Definition liegen also C_i und C_g zwischen 0 und 1. Für das Adernetzwerk von *P. polycephalum* wurde der globale Clusteringkoeffizient auf einen Wert von ungefähr $C_g \approx 0$ bestimmt^[7]. Im Adernetzwerk von *P. polycephalum* gibt es demnach keine Clusterbildung. Dies liegt daran, dass das Adernetzwerk einen regulären Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ ausbildet. In solch einem regulären Graphen ist es so, dass die Nachbarn eines Knotens nie untereinander verbunden sind. Dementsprechend ist auch der Clusteringkoeffizient $C_g \approx 0$.

Ein weiteres Maß zur Charakterisierung der Entfernung von Knoten in einem Netzwerk ist die charakteristische Weglänge, oder auch mittlere kürzeste Weglänge $\langle d \rangle$, die durch Bildung des Mittelwertes aller kürzesten Wege im Netzwerk gebildet wird^[18]:

$$\langle d \rangle = \frac{1}{N \cdot (N - 1)} \sum_{i,j \in N, i \neq j} D_{ij}. \quad (30)$$

Diese Definition divergiert für Netzwerke, in denen es nichtzusammenhängende Gebiete gibt, da dort die Wegstrecken für nicht erreichbare Knoten unendlich sind. Dieses Problem löst man jedoch, indem man jeweils den reziproken Wert der kürzesten Weglängen bildet, und davon wieder den Mittelwert^[18].

4.5 Zentralitätsmaße

Das Konzept der Zentralität dient dazu zu beschreiben, dass in einem Netzwerk manche Verbindungen oder Knoten bedeutsamer (zentraler) hinsichtlich bestimmter Aspekte sind als andere^[21]. In den letzten Jahrzehnten wurde eine ganze Fülle von verschiedenen Typen von Zentralitäten entwickelt^[21]. Diese Zentralitätsmaße können dabei sowohl die Knoten als auch die Verbindungen zwischen Knoten betreffen. Der Kontext, der untersucht wird, stellt dabei das Hauptkriterium dafür dar, ob knotenbasierte oder verbindungs-basierte Zentralitätsmaße zur Untersuchung herangezogen werden.

Das folgende Beispiel (eine geringe Abwandlung aus^[21]) soll die Vielseitigkeit des Zentralitätskonzepts darstellen. Eine Gruppe von 45 Physikstudierenden soll ihre(n) Sprecher(in) auswählen. Diese Situation lässt sich als Netzwerk auffassen, in dem jeder Physikstudierende als Knoten repräsentiert wird, und durch seine Wahl eine Verbindung zu einem anderen Physikstudierenden (Knoten) bildet. Offensichtlich wäre in diesem Fall die zentralste Person diejenige mit den meisten eingehenden Verbindungen, da diese Person gewählt wurde. Diese Zentralität würde sich also auf Knoten beziehen.

Dieselbe Situation kann man aber auch als gruppendynamisches Netzwerk auffassen, in denen die Gruppen durch Freundesgruppen beschrieben werden, in denen es besonders einflussreiche Personen gibt, deren Aussagen besonders große Auswirkungen haben. In dieser Beschreibung des Netzwerks würde die Zentralität also bei diesen bedeutenden Persönlichkeiten liegen, die durch ihre Wichtigkeit in ihrer lokalen Gruppe die Meinung der anderen Persönlichkeiten innerhalb dieser Gruppe beeinflussen. Auch diese Zentralität würde sich daher auf Knoten beziehen.

Ein Beispiel für die Zentralitätsmaße, die auf Verbindungen aufbauen, ist das Verkehrsaufkommen von Straßen im Straßennetzwerk, einem Transportnetzwerk. Im Straßennetzwerk werden dabei diejenigen Straßen am häufigsten genutzt, deren Verkehrsaufkommen am höchsten ist. Beispielsweise sind Autobahnen hinsichtlich ihres Verkehrsaufkommens sehr zentral.

Knotengrad als Zentralitätsmaß

Die Knotengradzentralität $c^D(u)$ eines Knotens u ist ein lokales Zentralitätsmaß, das für jeden einzelnen Knoten u den Knotengrad $deg(u)$ darstellt:

$$c^D(u) = deg(u). \quad (31)$$

Die Einordnung zu den lokalen Zentralitätsmaßen rührt daher, dass für jeden Knoten nur dessen direkte Nachbarn in die Berechnung eingehen^[21]. Der Knotengrad hebt beispielsweise in sozialen Netzwerken hervor, welche Person wie viele andere Personen kennt, wodurch sich sehr gut vernetzte (also wichtige) Personen schnell auffinden lassen. In Stromtransportnetzwerken dagegen stellen die Verteilerknoten die Knoten mit den höchsten Knotengraden dar.

Der Knotengrad aller Knoten die sich im Adernetzwerk des Plasmodiums von *Physarum polycephalum* befinden ist $k = 3$ ^[7], dementsprechend ist die Knotengradzentralität eines Knotens u im Adernetzwerk $c^D(u) = 3$.

Closeness

Die Closeness-Zentralität (übersetzt: Verbundenheits-Zentralität) $c^C(u)$ eines Knotens u ist ein globales, auf Knoten basierendes Zentralitätsmaß. Sie gibt an, wie groß die inverse mittlere kürzeste Entfernung von einem vorgegebenen Knoten u zu allen anderen $(N - 1)$ im Netzwerk befindlichen und auch erreichbaren Knoten v ist^[32,46,47]:

$$c^C(u) = \frac{1}{\sum_{v=1, v \neq u}^N D_{uv}}. \quad (32)$$

Man kann die Closeness-Zentralität als Maß für die Dauer des Informationstransports von einem Knoten zu allen anderen Knoten verstehen^[94]. Sie hilft beispielsweise bei der Antwort auf die Frage, an welcher Stelle ein Einkaufszentrum in einer Stadt platziert werden sollte, so dass Kunden einen im Mittel möglichst kurzen Weg zum Einkaufszentrum haben^[21]. In sozialen Netzwerken ist dann jemand besonders zentral in Bezug auf die Closeness-Zentralität, wenn er eng mit vielen anderen Menschen verbunden ist, was dieser Person eine große Übersicht über die Vorgänge im Netzwerk verleiht^[21].

Reach

Die Reach-Zentralität $c^R(u)$ eines Knotens u misst die Anzahl von Knoten, die man durch Nutzung kürzester Wege in dem Netzwerk von u aus erreichen kann, sofern man eine Weglänge von R innerhalb des Netzwerks zur Verfügung hat^[116]. $c^R(u)$ hat also dort höhere Werte, wo hohe Knotenkonzentrationen herrschen, und zeigt damit die Ballungsgebiete von Knoten im Netzwerk an.

Straightness

Die Straightness-Zentralität $c^S(u)$ dient dazu festzustellen, wie effizient ein Knoten im Verteilen von Informationen ist. Der Transport von Informationen auf direktem Wege ist meist der schnellste, seine Effizienz nimmt also mit kürzer werdender Länge zu, was die Grundidee der Straightness darstellt^[76]. Möchte man wissen, wie effizient (hinsichtlich der gesamten Weglänge) man von einem Knoten u aus zu allen anderen Knoten im Netzwerk einen Transport vornehmen kann, so definiert man die Straightness $c^S(u)$ des Knotens als^[32]

$$c^S(u) = \frac{1}{N - 1} \sum_{v=1, v \neq u}^N \frac{D_{uv}^{Eucl}}{D_{uv}}, \quad (33)$$

worin D_{uv} die tatsächliche Entfernung der Knoten u und v im Netzwerk ist, und D_{uv}^{Eucl} die euklidischen Entfernung zwischen diesen beiden Knoten darstellt.

Betweenness

Die Betweenness-Zentralität $c^B(u)$ eines Knotens u ist ein Maß zur Quantifizierung, wie stark dieser Knoten in die Kommunikation zwischen anderen Knoten involviert ist, d.h. wenn viele kürzeste Wege im Netzwerk über genau diesen Knoten führen, weswegen man diese Zentralität manchmal auch als *Last* (engl.: load) bezeichnet. Man definiert die Betweenness-Zentralität $c^B(u)$ des Knotens u als^[32,46]:

$$c^B(u) = \frac{2}{(N-1)(N-2)} \sum_{v,w \in G, v \neq w \neq u} \frac{n_{vw}(u)}{n_{vw}}, \quad (34)$$

wobei n_{vw} die Anzahl aller kürzesten Wege zwischen den Knoten v und w ist. $n_{vw}(u)$ ist die Anzahl der kürzesten Wege zwischen den Knoten v und w in denen der Knoten u vorkommt und N ist die Anzahl der Knoten im Netzwerk. Die Gl. 34 gilt für ungerichtete Netzwerke. Für den Fall von gerichteten Netzwerken wird anstelle der Division durch $(N-1)(N-2)/2$ nur durch $(N-1)(N-2)$ dividiert^[21].

Das Konzept der Betweenness kann auch auf Verbindungen angewandt werden, dann spricht man von der *Edge-Betweenness*. Sie wird definiert, als die Anzahl der kürzesten Wege, die durch eine vorgegebene Verbindung im Netzwerk gehen, wenn man von jedem Knoten zu jedem anderen Knoten im Netzwerk gelangen möchte (sofern eine solche Verbindung möglich ist, ansonsten existiert der Weg nicht und wird auch nicht betrachtet)^[18,94].

4.6 Netzwerkstatistik

Angesichts der Größe von manchen Netzwerken (z.B. des World-Wide-Webs), ist es nötig statistische Maße zu entwickeln, um die Eigenschaften dieser Netzwerke, die sich aus der Verbindung ihrer Knoten und Kanten ergeben, zu quantifizieren. Laut^[21] sollte die Netzwerkstatistik:

- die essenziellen Eigenschaften von Netzwerken beschreiben;
- die verschiedenen Klassen von Netzwerken differenzierbar machen

Knotengrad und Knotenstärke

Am einfachsten zu berechnen, und daher auch am weitesten verbreitet in der Analyse, ist die Knotengradstatistik, welche eine Verteilungsfunktion für die einzelnen im Netzwerk auftretenden Knotengrade darstellt. Für einen ungerichteten gewichteten Zufallsgraphen G mit N Knoten ist die Wahrscheinlichkeit eines Knotens, den Knotengrad k zu besitzen, binomial verteilt, sofern die Anzahl der Knoten gering ist. Hingegen ist die Wahrscheinlichkeit Poisson-verteilt, sofern die Anzahl der Knoten sehr groß wird^[21,40]. Dagegen wird aber die Verteilung der Knotengrade in Graphen, die man auch in der Natur beobachtet, oft durch ein Potenzgesetz beschrieben^[18]:

$$P(k) = A \cdot k^{-\gamma} \tag{35}$$

wobei $P(k)$ die Wahrscheinlichkeit ist, dass ein Knoten im Netzwerk den Knotengrad k hat. γ stellt einen Exponenten dar, der für die meisten realen Netzwerke im Bereich $2 \leq \gamma \leq 3$ liegt, A ist ein Vorfaktor^[18]. Netzwerke, deren Knotengradstatistik durch ein Potenzgesetz beschrieben wird, nennt man skalenfreie Netzwerke (engl.: scale-free network). Potenzgesetze haben die Eigenschaft, unter allen Skalierungen der unabhängigen Variablen einer Funktion der Form $f(x) = y$ die gleiche funktionelle Form zu behalten (von einem multiplikativen Vorfaktor abgesehen)^[18].

5 Material und Methoden

In diesem Kapitel werden die verwendeten Apparaturen und experimentellen Aufbauten, sowie die Methoden der Zellkultivierungen beschrieben. Die Methoden, die zur Auswertung der Experimente dienen, sowie die dazu nötige Bildverarbeitung, werden in Kapitel 6 behandelt.

5.1 Kultivierung von *Physarum polycephalum* Plasmodien und Sklerotien

Zur Herstellung von Sklerotien benötigt man Plasmodien. Während der Trocknung eines Plasmodiums wandelt es sich in ein Sklerotium um. Hier wird beschrieben, wie aus bereits vorhandenen Sklerotien Plasmodien gezüchtet wurden, und wie man aus den Plasmodien wieder Sklerotien herstellen konnte.

Präparation des Agars und der Plastikbox

Als Substrat für die Plasmodien wurde ein Hungeragar (Kobe Agar) verwendet. Dabei wurde ein 1% Agar hergestellt, was bedeutet, dass einem Volumen von 350 ml Wasser eine Menge von 3.5 g Agar zugeführt wurde. Diese Mischung wurde erhitzt, bis es siedete und nicht mehr trüb war. Danach wurde eine Plastikbox (Material: Polystyrol, Größe: $35 \times 20 \times 15 \text{ cm}^3$), mit dem so hergestellten Agar befüllt. Während der Abkühlung und Erstarrung des Agars wurde die Plastikbox lose abgedeckt.

Präparation des Filterpapiers mit den Sklerotien

Bereits gelagerte Sklerotien, die auf Filterpapier vorlagen, wurden 5 min lang zur Befeuchtung in eine Petrischale aus Glas gelegt, die mit destilliertem Wasser gefüllt war. Danach wurde das Filterpapier mitsamt der Sklerotien auf Abtrockenpapier gelegt, um das überschüssige Wasser vom Filterstreifen abzusaugen. Anschließend wurden auf der kürzeste Seite der Plastikbox, entlang der gesamten Seite, einige Stücke der auf dem Filterpapier befindlichen Sklerotien gelegt, so dass eine kontinuierliche Linie von Filterpapier mit Sklerotien entstand, woraufhin die Plastikbox lose abgedeckt wurde. Nach einigen Stunden begannen die Sklerotien sich in Plasmodien umzuwandeln, welche sich in der Plastikbox ausbreiteten.

Fütterung des Plasmodiums in der Plastikbox

Zur Vergrößerung der Masse des Plasmodiums, wurde es wiederholt mit Haferflocken (Marke: Köln Flocken, zart) gefüttert. Die Fütterung erfolgte dabei durch Anbringung eines ca. 2 cm breiten Streifens Haferflocken auf das Agar. Die Haferflocken wurden in einem Abstand von ca. 3 cm parallel zur Ausbreitungsfront gelegt. Dieses Vorgehen wurde so lange durchgeführt, bis das Plasmodium den Rand der Plastikbox erreicht hatte.

Präparation eines Eimers zur Vermehrung von der Zellmasse der Plasmodien

Zur Sammlung von Plasmodien auf Filterpapier wurde ein Plastikeimer vorbereitet. Dabei wurde der Boden des Eimers vollständig mit einer etwa 1 cm dicken Schicht aus befeuchtetem (mit Reinstwasser) Küchenrollenpapier (handelsüblich, ohne Zusatzstoffe) bedeckt. Das Plasmodium in der Plastikbox wurde mitsamt des Agars in rechteckige Stücke zerschnitten. Diese Stücke wurden möglichst nahtlos aneinander liegend auf dem Küchenpapier im Eimer platziert. Daraufhin wurde das auf dem Küchenpapier befindliche Plasmodium mit Haferflocken gefüttert. An die Wand des Eimers wurde ebenfalls möglichst nahtlos an die Plasmodien angrenzend, feuchtes Filterpapier geheftet, so dass ein Ring (etwa 18 cm Breite) aus Filterpapier um die Plasmodien entstand, worauf sie sich ausbreiten konnten.

Herstellung der Sklerotien

Das gefütterte Plasmodium wuchs an den Seiten des Windeleimers auf das Filterpapier. Waren die Plasmodien gleichmäßig auf das Filterpapier (meist ein etwa 5-15 cm breiter Streifen Plasmodien) ausgebreitet, wurden sie geerntet. Dabei wurden die Filterpapiere, mitsamt der darauf befindlichen Plasmodien, aus dem Eimer entnommen und zusammengerollt und in einen für die Trocknung der Filterpapiere vorbereiteten, gut belüfteten Karton, gelegt. Die Kiste war dabei so vorbereitet, dass die Filterpapiere von möglichst vielen Seiten sehr gut belüftet werden konnten. So wurden die Plasmodien über eine Dauer von mehreren Tagen luftgetrocknet, woraus nach einigen Tagen dann Sklerotien entstanden. Diese Sklerotien ließen sich danach wiederum zur Anzucht neuer Plasmodien verwenden. Die Haltbarkeitsdauer der Sklerotien betrug mehrere Jahre, wobei mit Zunahme der Lagerung mehr und mehr Anteile der Sklerotien abstarben. Weitere Angaben zur Herstellung von Sklerotien finden sich in^[58].

5.2 Versuchsaufbau und Bildaufnahme

5.2.1 Adernetzwerke in Petrischalen

Zur Untersuchung der durch das Plasmodium gebildeten Netzwerke wurde ein Versuchsaufbau gewählt, der das Netzwerk aus einer Entfernung aufnimmt, so dass man einen mehrere Zentimeter großen Ausschnitt sieht. Dies ermöglicht eine umfassende Aussage zur Struktur des Netzwerks.

Zur Durchführung von Experimenten in rechteckigen Petrischalen (Material: Polystyrol, Größe: $12 \times 12 \text{cm}^2$) werden diese mit 40 ml 1% Agar gefüllt. An den Rand der Petrischale wurde ein Streifen von Filterpapier mit Sklerotien (Größe: $1 \times 6 \text{cm}^2$) platziert. Die Petrischale legt man nun auf ein mit Wasser gefülltes Plastikgefäß zur Wärmeabsorption. Von unten wurde die Petrischale von einer Kaltlichtquelle der Marke Polytec (keine weitere Kennzeichnung) durchleuchtet. Das Spektrum findet sich auf der DVD, die als Anhang der Dissertation beigelegt ist.

Von Oben wurde die Petrischale mittels einer CCD Kamera (Typ Hamamatsu CCD

C3077) und einem Objektiv (Typ: Nikon AF Nikor, 35 mm Brennweite) beobachtet. Auf dem Computer wurde das Programm Dishwatcher (programmiert von J. Tusch, in der Abteilung Biophysik der Universität Magdeburg entwickelt) verwendet, um die von der Kamera empfangenen Bilder auf dem PC als Bilddateien zu speichern. Pro Minute wurden, je nach Experiment, zwischen 6 und 20 Bilder gespeichert. Die so erhaltenen Daten wurden dann später auf einen Computer transferiert, auf dem die Bilder analysiert wurden (Abb. 25). Zur Bildbearbeitung wurde gegebenenfalls ImageJ^[109] verwendet, die Auswertung von Netzwerken erfolgte mit dem selbst entwickelten Programm Physarum Analyzer, dessen aktuellste Version mitsamt des kompletten Quellcodes (Programmiersprache C/C++) und einer Nutzungsanleitung auf der beigefügten DVD vorliegt und dokumentiert ist.

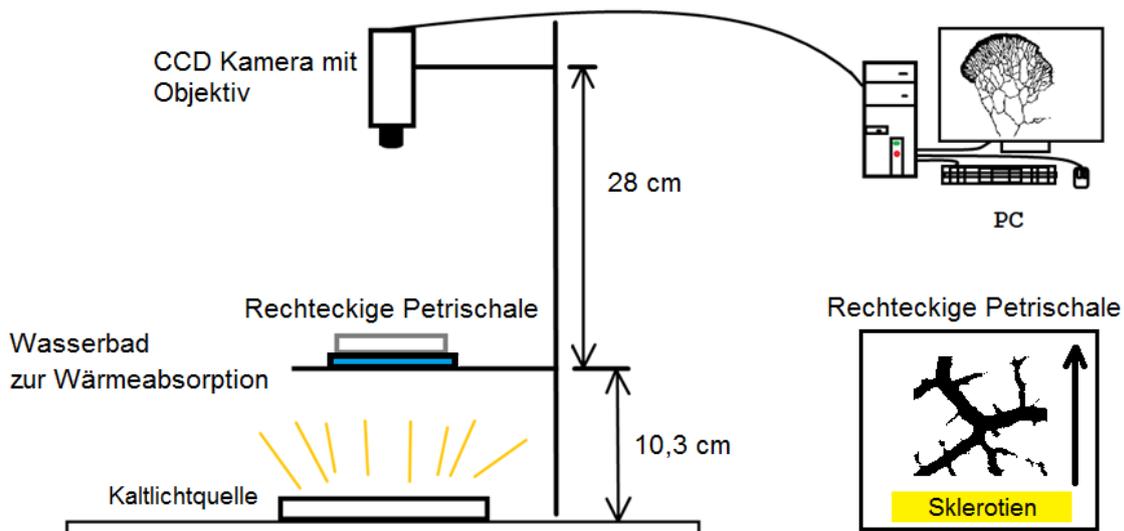


Abbildung 25: Darstellung des Versuchsaufbaus zur Analyse der Netzwerke in rechteckigen Petrischalen.

5.2.2 Adernetzwerke im Kanal

Um der Ausbreitung und das Wandern des Plasmodiums in eine vorgegebene Richtung zu untersuchen, war es notwendig das Plasmodium in diese Richtung zu lenken. Um dies zu realisieren wurde zunächst ein Glaskasten (Diamantglas, Länge: 40 cm, Breite: 8 cm, Höhe: 4 cm, die Wandstärke war jeweils 0,8 cm, angegeben sind die Außenmaße) in einer Glaserei hergestellt. Der Glaskasten wurde sehr lang gewählt, da die Plasmodien bei ihrer Ausbreitung abhängig von ihrer Zellmasse und dem zur Verfügung stehendem Platz auch sehr lang werden können.

Für die Experimente wurde der Glaskasten mit 150 ml 1% Agar (Kobe Agar) befüllt. Nach dem Eingießen des Agars in den Glaskasten wurde gewartet bis das Agar erstarrte. Auf das erstarrte Gel wurde eine Plastikfolie, die man für Overheadprojektoren verwenden

det, U-Förmig zerschnitten, und in den Glaskasten auf dem Agar platziert (siehe Abb. 26). Da der Schleimpilz trockene Gebiete meidet, kann man dadurch die Ausbreitung des Plasmodiums in ungewünschte Richtungen blocken. Auf diese Weise ist es möglich, dem Schleimpilz eine Ausbreitungsrichtung vorzugeben. Dies ist gerade in Hinsicht auf die Entwicklung der Ausbreitungsfront von Bedeutung, die auf diese Weise die Fronten keine große Krümmung aufweisen, sondern eher planar sind.

Nach der Platzierung der Folie auf dem Agar wurde entweder ein breiter $3.5 \times 1.0 \text{ cm}^2$ Streifen Filterpapier mit Sklerotien, oder aber ein lebendes Plasmodium auf das Agar am Rand der Plastikfolie platziert. Hiernach wurde der Glaskasten auf eine aufgebaute Halterungsanlage gestellt, und mit Glasplatten lichtdurchlässig, aber den Austausch von Luft ermöglichend, abgedeckt. Von Oben wurde mittels einer CCD Kamera (Hamamatsu C3077) und einem Objektiv (Nikon AF Nikor, 35 mm Brennweite) die Entwicklung des Netzwerks beobachtet (Abb. 26).

Aufgrund der Benetzung der Oberflächen im Glaskasten wurde in der Beobachtungsregion keine Abdeckung auf dem Glaskasten angebracht. An Stellen, an denen das Plasmodium auf dem Agar im Glaskasten platziert wurde, wurde ebenfalls keine Abdeckung platziert, da sich dies als günstig für den Versuch erwies.

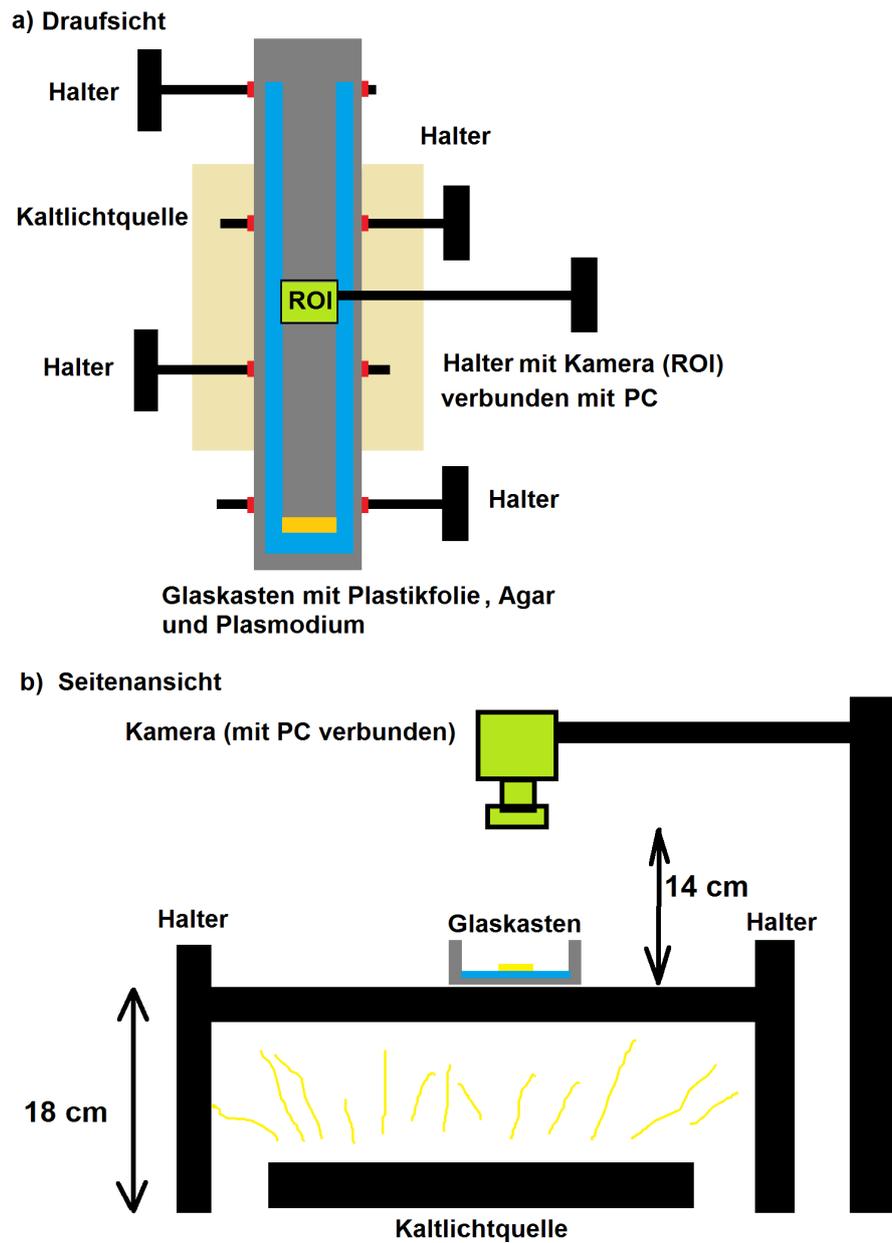


Abbildung 26: Versuchsaufbau zur Untersuchung der Ausbreitung von Plasmodien die sich in eine Richtung bewegen. a) Draufsicht des Versuchsaufbaus. ROI (engl.: region of interest) ist das Gebiet das mit der Kamera beobachtet wird. Es deckt die volle Breite des Kanals ab. Blau gezeichnet ist die U-Förmig zugeschnittene, auf dem Agar platzierte, Plastikfolie. Hellgelb gezeichnet ist die Kaltlichtquelle. In Dunkelgelb am unteren Rand der Plastikfolie gezeichnet, befindet sich das Plasmodium. b) Seitenansicht des Versuchsaufbaus.

5.2.3 Entnahme von Teilen einer Front

Das Plasmodium wurde in einer Box angezchtet (siehe Abschnitt 5.1), und es wurde ein Stück, das sich 1 cm hinter der Front befand, mit einem Spatel entnommen (Abb. 27 a)). Dabei wurde darauf geachtet, dass man das Plasmodium nicht zerdrückt.

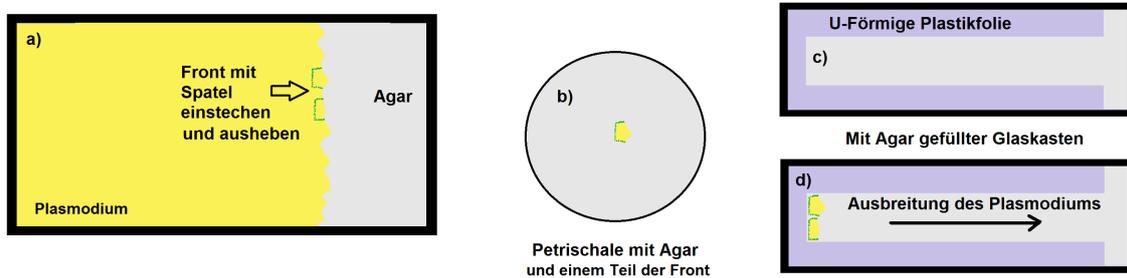


Abbildung 27: Skizze der Entnahme eines Stückes der Ausbreitungsfront und dessen Transfer in eine Petrischale oder einen Glaskasten zur Untersuchung der Ausbreitung des Plasmodiums.

Die Front wurde gewogen, und daraufhin mit dem Spatel an der gewünschten Stelle auf ein Agar in der Petrischale oder dem Glaskasten gegeben, und stellte nun ein neues Plasmodium dar, welches eine Front und auch ein Adernetzwerk ausbildet, die danach beobachtet wurden (Abb. 27 b), d)). Dieses Plasmodium wurde danach nicht mehr gefüttert, und hatte somit eine konstante Zellmasse.

Für die Untersuchung der Front- und Fingerdynamik, sowie der Netzwerke, wurde ein Leica MS 5 Mikroskop verwendet. An dieses Mikroskop wurde am Kameraausgang eine CCD Kamera (Hamamatsu C3077) angeschlossen und mit einem Computer verbunden, auf dem zur Bildaufnahme das Programm Dishwatcher verwendet wurde. Für die Bildaufnahme wurde unter dem Mikroskop eine Kaltlichtquelle (Marke Polytec) platziert. Auf diese Kaltlichtquelle wurde eine runde Plastikpetrischale (Polystyrol, 8 cm Durchmesser) mit 1% Agar (Kobe Agar) und Plasmodium gestellt und eine zu beobachtende Region ausgesucht. Die Bildaufnahmen für die Untersuchungen erfolgten alle 3, 6 oder 10 s.

Zur Untersuchung der Anpassungsfähigkeit des Adernetzwerks nach Störungen wurden einzelne Adern durchtrennt und die Reaktion des Adernetzwerks auf diese Störung unter dem Mikroskop beobachtet. Zu diesem Zweck wurden Plasmodien in runde Petrischalen (8 cm Durchmesser, gefüllt mit 20 ml 1% Agar) transferiert. Die Durchtrennung einzelner Adern erfolgte mittels kleiner Plastikstreifen (Maße etwa: $3 \times 6 \text{ mm}^2$) aus zerschnittener Plastikfolie (Overhead-Projektor-Folie). Die Plastikstreifen wurden mit der Pinzette aufgenommen und senkrecht durch eine zuvor ausgewählte Ader eines Plasmodiums geschoben. Dadurch wurden die Ader und das Agar an dieser Stelle durchtrennt.

6 Bildverarbeitung und Auswertungsalgorithmen

Da alle in dieser Arbeit erlangten Ergebnisse aus Bildern extrahiert wurden, wird in diesem Kapitel beschrieben, welche Techniken verwendet wurden um Bilder zu bearbeiten und ihre Qualität so zu verbessern, dass sie die jeweils interessanten untersuchten Größen optimal vermitteln oder zugänglich machen. Es werden daher Bildverarbeitungsmethoden und Grundlagen, sowie Analysemethoden und Algorithmen erklärt, welche zur Auswertung notwendig waren.

6.1 Grundbegriffe der Bildverarbeitung

6.1.1 Bild

Ein zweidimensionales Bild besteht aus einer Menge von $M \times N$ Pixeln, wobei M die Breite und N die Höhe des Bildes, gemessen in Pixeln, sind, was gleichbedeutend mit der Auflösung des Bildes ist. Jeder Pixel hat dabei eine quadratische Form, wobei die Kantenlänge der Pixel durch Angabe eines Umrechnungsfaktors noch in die tatsächliche Größe des Beobachtungsfensters umgerechnet werden muss. Es gibt auch die Möglichkeit Bilder im Hexelraster darzustellen, in dem ein Hexel die Geometrie einer Bienenwabe hat^[77]. Es gibt Farb- und Graustufenbilder wobei Farbbilder 3 Kanäle (blau, rot, grün) und Graustufenbilder nur einen Kanal^[77] besitzen. In dieser Arbeit erfolgt die Bildaufnahme in Graustufenbildern mit quadratischen Pixeln, in der Auswertung wurden größtenteils Farbbilder erstellt.

6.1.2 Das Graustufenhistogramm

Die Funktion $f(m, n)$ soll ein diskretisiertes Bild mit einer Menge von $M \times N$ Pixeln darstellen, m, n sind hierbei Koordinatenpunkte, und der Wert der Funktion $f(m, n)$ stellt den Grauwert g an der Stelle (m, n) im Bild dar.

Das *Graustufenhistogramm*, die wichtigste Kenngröße eines Bildes, ist eine Funktion $h(g)$, welche für jeden Graustufenwert die Häufigkeit seines Vorkommens im Bild angibt (Abb. 28 b)). Es ist von großer Bedeutung, da man Anhand des Histogramms wichtige Parameter wie die Helligkeit, den Kontrast, oder bestimmte Schwellenwerte einstellen kann, um so interessierende Details im Bild hervorzuheben. Eine Binärisierung des Bildes (Abb. 28 b), c)) ermöglicht beispielsweise die Unterscheidung zwischen Objekt und Hintergrund im Bilds.

Die Summe der Häufigkeiten aller Grauwerte im Bild ist daher gleich der Anzahl aller im Bild vorkommenden Pixel:

$$\sum_g h(g) = M \cdot N. \quad (36)$$

Als elementare Bildkenngrößen definiert man den mittleren Grauwert \bar{g} eines diskreten durch Pixel gebildeten Bildes $f(m, n)$ mit der Gesamtgröße $M \times N$ als^[77]:

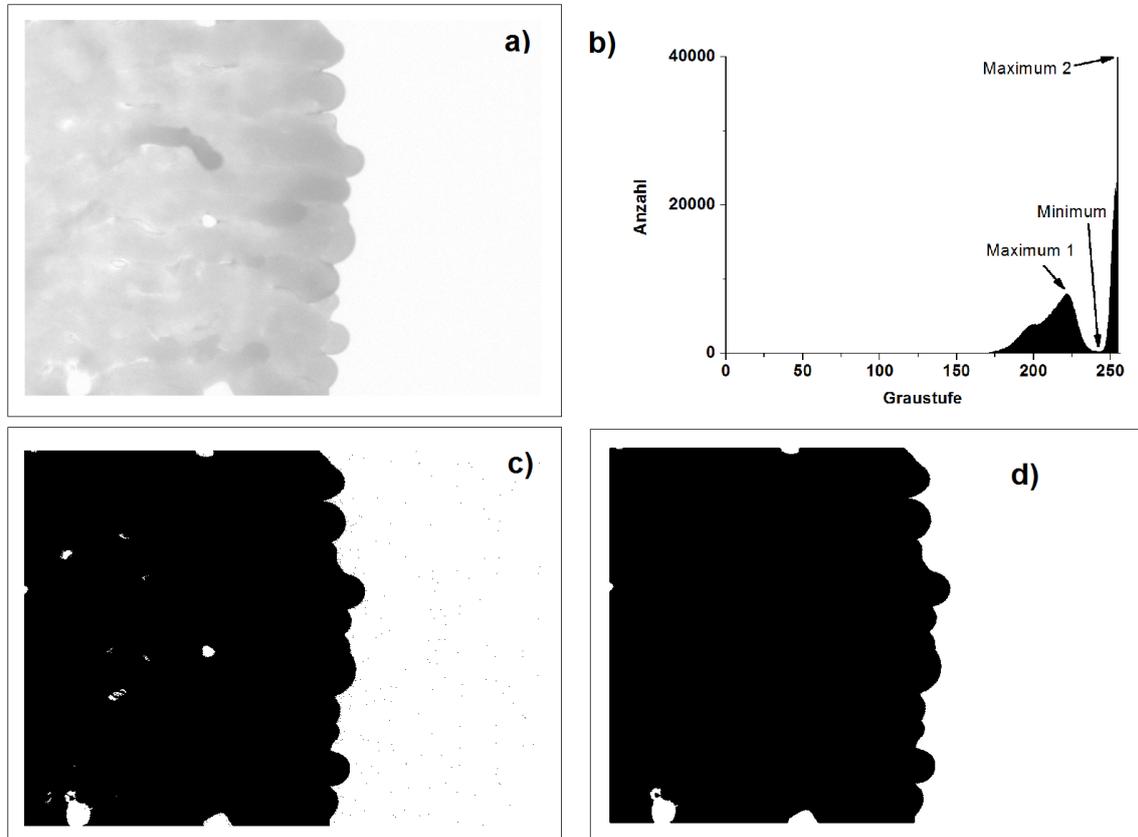


Abbildung 28: a) Ausbreitungsfrent von *P. polycephalum*, Größe $5.3 \times 4.0 \text{ mm}^2$. b) Graustufenhistogramm vom Bild a). Man erkennt zwei Maxima, sowie ein dazwischenliegendes Minimum. Das Graustufenhistogramm ist bimodal, der optimale Schwellenwert für eine Binärisierung ist das in dem Histogramm vorgefundene Minimum. c) Bild aus a) nach einer Binärisierung mittels eines Schwellenwertes, der dem Minimum im Graustufenhistogramm in b) entspricht. d) Ergebnis des Bildes aus c) nach Auffüllung von Lössern durch Lösserfüllalgorithmen.

$$\bar{g} = \frac{1}{M N} \sum_{m,n} f(m,n). \quad (37)$$

und ebenfalls die mittlere quadratische Abweichung der Grauwerte vom mittleren Grauwert, dem globalen Bildkontrast q :

$$q = \frac{1}{M N} \sum_{m,n} (f(m,n) - \bar{g})^2. \quad (38)$$

6.1.3 Zusammenhängende Gebiete, Löcher und Objekte

In der Bildverarbeitung geht es oft darum, Objekte mittels Algorithmen zu erkennen. Objekte sind in der Regel Gebiete, also zusammenhängende Bereiche oder Mengen von Pixeln, die man über eine Verbindung von direkt oder indirekt benachbarten Pixeln erreichen kann. Als direkt benachbarte Pixel werden Pixel verstanden, die direkt an den Kanten eines Pixels liegen. Es gibt auch indirekt benachbarte Pixel, diese sind über die Ecken eines Pixels mit dem betrachteten Pixel verbunden^[77]. Gebiete können auch Löcher haben, wobei diese Löcher von verschiedener Größe sein können. Es ist mitunter zweckmäßig die Löcher zu schließen, wenn ihr Auftreten offensichtlich falsch ist.

Hat man ein Objekt erkannt, so ist es die Aufgabe der Bildverarbeitung den Rand bzw. die Kontur des Objektes zu erkennen. Für solche Aufgaben gibt es sogenannte Tracer-Algorithmen, welche das Objekt möglichst nur einmal umrunden und so als Objekt erkennen, und dabei den gefundenen Rand markieren^[77]. Auf diese Weise lassen sich in einem Bild die Objekte auch voneinander trennen (segmentieren), und so ihre Anzahl zählen, bzw. sich ihre Formen auswerten (Abb. 29).



Abbildung 29: Konturfindung eines Bildes von einer Wachstumsfront von *P. polycephalum*. Alle Bildgrößen sind $5.3 \times 1.1 \text{ mm}^2$. Das ursprüngliche Bild der Front in a) wurde binärisiert b), woraus die Kontur c) mittels ImageJ (Funktion: 'Find Edges') bestimmt wurde.

Die Beschreibung der Kontur eines Objektes (das nur über direkt benachbarte Pixel zusammenhängt), lässt sich zum Beispiel durch eine Richtungsänderungsfolge (Kettencode) der zu durchlaufenden Randpixel beschreiben. Der Kettencode wird dabei an einer beliebigen Randpixelstelle begonnen. Man umrundet nun den Rand des Objektes so, dass das Objekt immer rechts vom untersuchten Pixel liegt, und notiert sich, ob der nächste betrachtete Pixel des Randes über (1), rechts (2), unten (3) oder links (4) vom vorhergehenden Pixel des Randes liegt. Dies wiederholt man für jeden neu untersuchten Pixel. Dadurch erstellt man eine Folge von Richtungsänderungen, die den Kettencode

der Kontur widerspiegeln und damit das Objekt beschreiben^[77]. Man kann zusätzlich in jedem Schritt auch noch die Koordinaten des jeweiligen betrachteten Pixels markieren, um so die Kontur auch noch in Koordinaten vorliegen zu haben.

Anhand der Kontur lässt sich nun die Länge einer diskreten Konturkurve berechnen. Dazu kann man zum Beispiel einfach die Anzahl der Pixel zählen, die die Kontur bilden, oder aber die Sample-Distance-Methode verwenden^[38], bei der die diagonalen Pixel durch eine Multiplikation mit dem Faktor $1/\sqrt{2}$ gewichtet werden, was zu einer Approximierung der diskreten Kurve an die kontinuierliche euklidische Kurve führt.

6.2 Grundtechniken

6.2.1 Skelettierung

Zur Verdünnung eines binären Objektes auf sein 1-Pixel-dickes Skelett verwendet man die Methode der Skelettierung. Eine Skelettierung bildet für die Auswertung von Netzwerken den Vorteil, dass man sich nur noch auf die Auswertung von Linien und deren Verzweigungen konzentrieren muss, was eine Vereinfachung in der Analyse darstellt. Die Skelettierung eines Objektes sollte laut^[77] folgende Kriterien erfüllen:

- die Linienbreite aller Linien im Skelett ist ein Pixel
- Zusammenhängende Regionen werden zu zusammenhängenden Linien skelettiert
- Skelettlinien verlaufen möglichst in der Mitte der Objekte
- Endpunkte eines Objektes sollten möglichst erhalten bleiben
- möglichst geringe Verkürzung von Strecken
- Zusätzliche Verzweigungen dürfen nicht entstehen.

Es ist aktuell nicht möglich all diese Konzepte perfekt umzusetzen, und daher ist es auch noch Gegenstand aktueller Forschung die Skelettierung von Objekten zufriedenstellender zu gestalten^[77]. Da es keinen ausgezeichneten Algorithmus zur Skelettierung gibt, sondern sehr viele Algorithmen, die sehr unterschiedliche Skelette hervorbringen, ist der verwendete Algorithmus immer mit anzugeben^[77]. Die Verfahren zur Skelettierung von Objekten sind unterschiedlich stark anfällig für Störungen der Konturen, der zu skelettierenden Objekte^[77].

Einige Skelettierungsalgorithmen arbeiten auf Basis von Distanzberechnungen, bei denen die Auffindung von Objektpixeln mit dem größten Abstand zum Hintergrund das Ziel ist. Beispiele für diese Kategorie sind das Mediale-Achsen Skelett (Mittelachsenberechnung)^[17] oder das Distanz-Skelett^[107]. Andere Skelettierungsalgorithmen arbeiten auf Basis der Berechnung von kritischen Punkten innerhalb von Objekten, die dann mittels verschiedener Pfade verbunden werden, beispielsweise Beispiele sind der einfache-Kritische-Punkte-Ansatz^[105] oder die Triangulations-Technik^[138].

Ausdünnungsalgorithmen sind wohl die bekannteste Methode Skelette zu erzeugen. Sie löschen iterativ, je nach Vorgabe, bestimmte Konturpixel der Objekte, was zur Ausdünnung führt. Zu den Skelettierungsverfahren die auf Ausdünnungsalgorithmen basieren, gehören zum Beispiel der Hilditch-Algorithmus^[137] und auch der Zhang-Suen-Algorithmus^[135], der in dieser Promotionsarbeit verwendet wurde (Abb. 30).

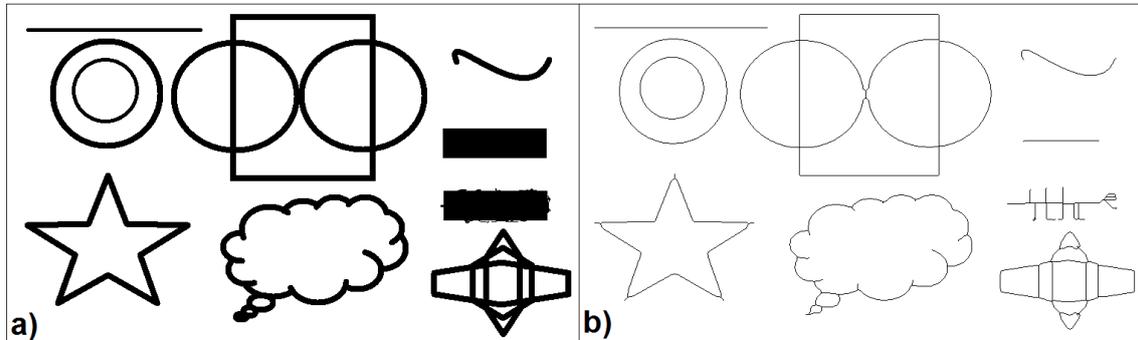


Abbildung 30: Skelettierung nach Zhang-Suen^[135]. a) Zu skelettierende Ausgangsobjekte in einem Bild. b) Ergebnis der Skelettierung des Bildes in a) in der Implementierung aus ImageJ^[109]. Die Fehleranfälligkeit des Algorithmus bei verwaschenen Konturen eines Objektes ist deutlich am ausgefüllten Rechteck zu erkennen, welches nach Skelettierung des idealen Rechteckes eine Linie hinterlässt, aber aus dem verwaschenen Rechteck ein Skelett mit mehreren Kreuzungen erzeugt.

Ein Vergleich mehrerer Ausdünnungsalgorithmen hinsichtlich der Bildgröße vor und nach Skelettierung, der Anzahl an gelöschten Pixeln, der Berechnungsdauer zur Skelettierung sowie der Anzahl an Pixeln, die tatsächlich zu einer Liniendicke von einem Pixel führen, findet sich in^[132].

6.2.2 Kantendetektion

Als Kanten von Objekten in Bildern bezeichnet man in der Regel die Konturen bzw. Objektgrenzen. Dementsprechend versteht man unter der Kante in Bildern auch eine sprunghafte Änderung der Intensitätswerte^[112]. Wichtig bei der Erkennung der Kanten ist die Lokalisation der Kanten, sowie eine geringe Fehlerrate bei der Kantenerkennung. Zur Erkennung von Kanten wird in der Regel zunächst eine Glättung des Bildes (mit einem Tiefpassfilter), und danach eine Kantenverstärkung (mit einem Hochpassfilter) durchgeführt^[63,112]. Die Glättung geschieht zur Unterdrückung feiner Störungen. Eine Kantenverstärkung dient der notwendigen Verbesserung der Lokalisation von Kanten. Danach wird in der Regel das Bild binarisiert und die Objektgrenzen werden anhand der Kanten erkannt^[112].

Zur Detektion von Kanten gibt es eine Vielzahl an Verfahren, beispielsweise die lokalen Operatoren (Roberts, Prewitt, Sobel)^[63]. Weitere Operatoren und Varianten zur Kantendetektion, sowie genauere Angaben zur Methodik der Kantendetektion sind in^[63,77,112] zu finden.

6.2.3 Segmentierung

Bei der Segmentierung von Bildern geht es darum, die Objekte, die im Bild vorkommen, so zu trennen, dass sie einzeln wahrnehmbar sind. Dabei ist zu klären, auf welche Weise man die Objekte im Bild voneinander trennen will. Solch eine Trennung könnte zum Beispiel durch Zuordnung verschiedener Grauwerte für die verschiedenen Objekte durchgeführt werden, oder aber durch Schwellenwertverfahren, welche die Objekte vom Hintergrund und voneinander trennen.

Man unterscheidet zwischen globalen, lokalen und punktorientierten Schwellenwertverfahren, wobei die Vorgehensweise im globalen Schwellenwertverfahren auf das gesamte Bild als Region mit stets gleichen Parametern angewandt wird. Bei lokalen Schwellenwertverfahren können die Parameter von einer Region zur anderen variiert werden^[77]. Für die Segmentierung in *P. polycephalum* Netzwerken bzw. Fronten wurde ein globales Schwellenwertverfahren verwendet. Im resultierenden Graustufenhistogramm des Bildes ergaben sich zwei Maxima und ein Minimum. Dabei wurde das Minimum als der Schwellenwert zur Binärisierung verwendet^[77] (siehe Abb. 28 b), c)).

6.2.4 Füllalgorithmen

Es ist mitunter nötig, verschiedene Formen von Löchern im Bild zu füllen. Das können Löcher von wenigen Pixeln sein, oder aber ganze Flächen, die fast die Bildgröße einnehmen, in jedem Fall sind dazu Füllalgorithmen nötig.

Der Floodfillalgorithmus^[63] dient zur Füllung zusammenhängender Gebiete in einem Bild. Er beginnt beispielsweise an einem Pixel im Bild, und füllt, je nach Wunsch, alle direkten oder auch zusätzlich alle indirekten Nachbarn eines Pixels mit der selben Farbe bzw. dem selben Grauwert auf, und merkt sich, welche Pixel dabei verändert wurden. Nun werden nacheinander diese Pixel wiederum betrachtet, und es wird untersucht, ob die Nachbarschaft von diesen Pixeln aufgefüllt werden muss, oder nicht. Ist dieses Verfahren abgeschlossen, so ist das Gebiet aufgefüllt. Ein anderer Füllalgorithmus ist der Scan-Line Algorithmus^[14], welcher beispielsweise zur Füllung von aus Polygonen bestehenden Objekten benutzt wird.

6.2.5 Hintergrundsubtraktion

Die Subtraktion des Hintergrundes ist die pixelweise Subtraktion des Hintergrundbildes mit den Grauwerten $g_H(i, j)$ vom Objektbild mit den Grauwerten $g_O(i, j)$, wodurch ein Differenzbild mit den Grauwerten $g_D(i, j)$ entsteht, das die interessierenden Strukturen deutlich gegenüber dem Hintergrund hervorhebt. Die Hintergrundsubtraktion geschieht dabei gemäß:

$$g_D(i, j) = 255 - (g_H(i, j) - g_O(i, j)), \quad (39)$$

was bedeutet, dass das Differenzbild aufgehellt wird. Diese Methode ist in^[79] beschrieben, jedoch ohne die hier durchgeführte Aufhellung.

Da der Hintergrund in Bildaufnahmen von einem dauerhaften leichten Bildrauschen überlagert ist, sollte dieses Rauschen möglichst unterdrückt werden. Dies geschieht beispielsweise durch die Berechnung des mittleren Grauwertes $g_M(i, j)$ eines jedes einzelnen Pixels, in einer aus K Bildern bestehenden Zeitserie der gleichen Szene^[79]:

$$g_M(i, j) = \frac{1}{K} \sum_{k=1}^K g(i, j, k), \quad (40)$$

wodurch man durch

$$g_D(i, j) = 255 - (g_M(i, j) - g_O(i, j)) \quad (41)$$

das Rauschen vermindert^[79].

Für den Fall, dass im Hintergrund ein linearer Graugradient z.B. von rechts nach links im Bild vorkommt, wird in jeder Spalte der Mittelwert der Grauwerte entlang der Bildspalte von den Grauwerten der Pixel in dieser Spalte abgezogen, was einem lokalen (auf Spalten bezogenen) Schwellenwertverfahren entspricht.

Die Subtraktion des Hintergrundes eines Bildes dient damit der Hervorhebung von Objekten, welche sich über dem Hintergrund befinden. Dadurch wird eine Schwellenwertfindung für die Segmentierung bedeutend leichter. In dieser Arbeit wurde als Hintergrundbild stets das letzte Bild einer Messung genommen, bevor sich das Objekt in das Bild begeben hatte. In den Experimenten in denen dies nicht möglich war, wurde auch keine Hintergrundsubtraktion durchgeführt.

6.2.6 Space-Time-Plot

Die zeitliche Veränderung der Pixel in einer Linie lässt sich durch Space-Time-Plots, also Raum-Zeit-Darstellungen visualisieren. Dabei wird eine räumlich feste Linie in einer Zeitserie von Bildern beobachtet. Die Linien werden danach aneinandergelegt, so dass die Änderung der Pixel entlang dieser Linie visualisiert wird. Dadurch lassen sich innerhalb dieser Linie Veränderungen auffinden, wie beispielsweise das Verschieben der Ausbreitungsfront von *P. polycephalum*. Zur Erstellung von Space-Time-Plots kann beispielsweise die Funktion 'Reslice' aus ImageJ^[109] verwendet werden, welches die zu untersuchende, durch den Experimentator festgelegte, Linie zeitaufgelöst in ein Bild überträgt. Dabei entspricht jede Zeile dieses Bildes einem Zeitpunkt der Messung entsprechend der Abfolge der Bildserie.

6.3 Extraktion des Adernetzwerks

Ziel dieses Abschnittes ist die Darstellung der Vorgehensweise zur Übertragung des biologischen Transportnetzwerks des Plasmodiums von *P. polycephalum* in eine Matrixform auf dem Computer. Dabei soll das Adernetzwerk als Graph extrahiert werden, wobei es Adern (Kanten) und Verzweigungspunkte von Adern (Knoten) gibt. Die Verbindung der Knoten untereinander wird festgestellt, und die Wichtung der Verbindung bestimmt. Dabei wird die Wichtung durch geometrischen Größen wie der Länge oder der Breite von Adern berechnet. Das Netzwerk soll ferner so vorbereitet werden, dass eine netzwerktheoretische Analyse durchgeführt werden kann, was bedeutet, dass mitunter einige Fehler, die aus der Bildverarbeitung resultierten, korrigiert werden müssen. Das generelle Vorgehen zur Extraktion des Netzwerks aus einem zweidimensionalen Bild ist in Abb. 31 dargestellt.

Viele der hier im Folgenden beschriebenen Schritte wurden schon in meiner Diplomarbeit^[7] beschrieben, jedoch wurde die gesamte Methodik zur Extraktion der Netzwerke während dieser Promotionsarbeit deutlich weiterentwickelt.

6.3.1 Hintergrundsubtraktion, Binärisierung, Skelettierung

Zunächst wird vom Objektbild eines Netzwerks oder einer Front, gemäß Gl. 39, das Hintergrundbild vom Objektbild abgezogen (Abb. 32). Danach wird dieses Bild nach manueller Feststellung des Minimums (zwischen den beiden Maxima) im resultierenden Graustufenhistogramm binärisiert. Nach der Binärisierung des Bildes werden die in^[8,9] und^[7] beschriebenen Bildkorrekturen durchgeführt. Dies umfasst beispielsweise die Füllung von kleineren Lücken bzw. den Zusammenschluss eng benachbarter Pixel miteinander, die durch die Binärisierung voneinander getrennt worden sind. Im Falle der Untersuchung von Netzwerken wird nach den Korrekturen im Binärbild die Skelettierung des Bildes vorgenommen.

6.3.2 Segmentierung von Adern im skelettierten Bild

Nach der Skelettierung des Netzwerkbildes werden die Knoten im skelettierten Netzwerk bestimmt. Die Knotendetektion untersucht das Skelett auf Verzweigungspunkte von Adern und führt somit zu einer Segmentierung der Adern im skelettierten Bild. Als Knotenpunkte werden solche Pixel bzw. Gruppen von vier Pixeln definiert, an denen mindestens drei Segmente, also Skelettlinien, den Knoten verlassen^[8].

Im Bild werden nacheinander alle Knoten detektiert, wobei fortlaufend jeder Knoten nummeriert wird. Währenddessen wird in einer Adjazenzmatrix gespeichert, welche Knoten miteinander verbunden sind. Die genaue algorithmische Vorgehensweise zur Knotendetektion ist in^[7] beschrieben.

Nach der Erkennung der Knoten wird die Länge von Adern bestimmt. Dies geschieht mittels eines Kettencodes, der von jedem Knoten aus jede einzelne abgehende Ader vermisst. Der Kettencode einer jeden Ader beschreibt dann sowohl den Verlauf der Ader, als auch deren Länge. Da diese jedoch über die reine Anzahl von Pixeln bei diagonal verlaufenden Adern verfälscht wird, führt man an dieser Stelle eine Korrektur der Länge

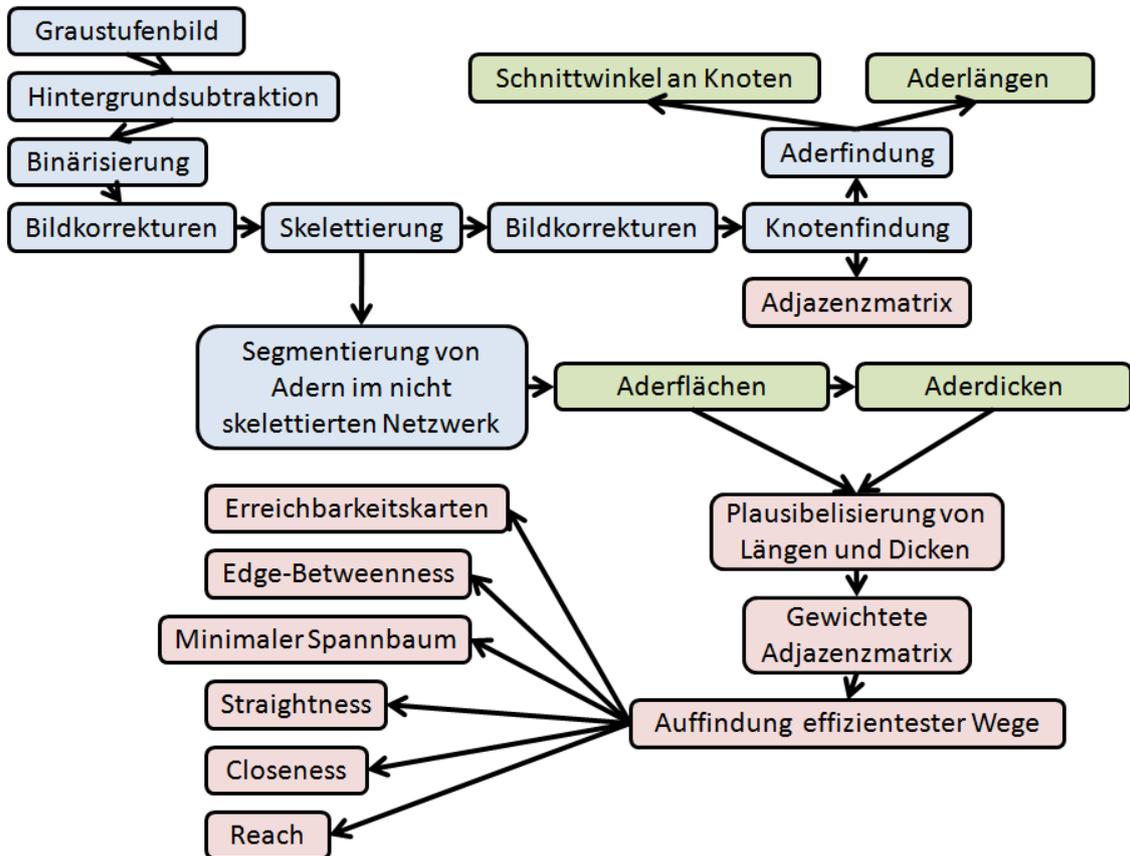


Abbildung 31: Ablauf der Extraktion eines Adernetzwerks aus einem Grauwertebild, das mit Hilfe des selbst geschriebenen Programms “Physarum Analyzer” analysiert wird. Blau unterlegt sind die Bildverarbeitungsschritte, Grün unterlegt die geometrischen Größen, die von allen Adern bzw. Knoten im Netzwerk bestimmt werden, und Rot unterlegt sind die aus allen geometrischen Größen und deren Beziehungen untereinander hervorgehenden Netzwerkgrößen und Netzwerkmaße.

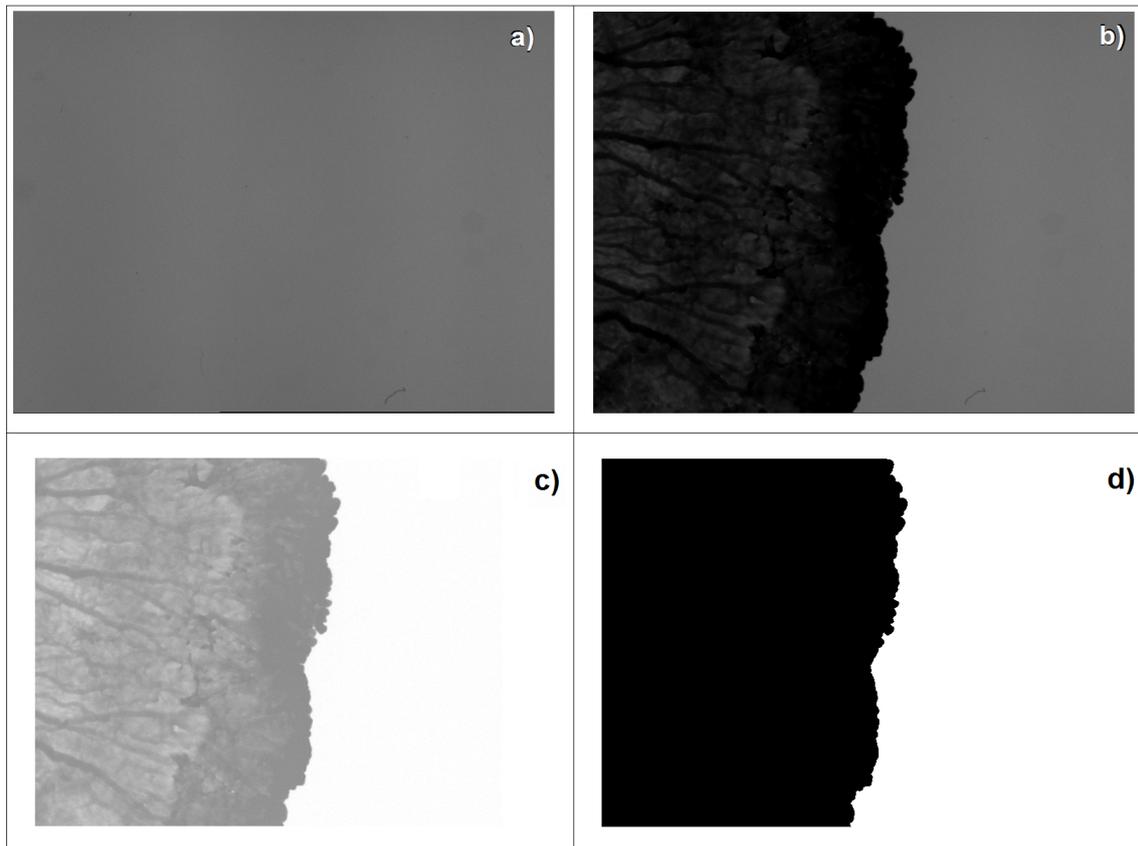


Abbildung 32: Binärisierung des Bildes einer Ausbreitungsfront (Bildergröße: 5.4×3.98 mm²). a) Hintergrundbild. b) Objektbild. c) Hintergrundsubtrahiertes Bild, gemäß Gl. 39. d) Mittels des optimalen Schwellenwertes binärisiertes Bild aus c).

mit Hilfe der Sample-Distance-Methode^[38] durch, wobei für die Bestimmung der Länge l einer aus Pixeln bestehenden, diagonal korrigierten Kurve die Gleichung

$$l = p - s(3 - \sqrt{2}) \quad (42)$$

verwendet wurde. Dabei ist p die Anzahl der Pixel aus denen die Kurve besteht, und s die Anzahl der diagonal liegenden Pixel in der Kurve, also solcher Pixel, die durch die Diagonalkorrektur nach der Skelettierung mit dem Zhang-Suen Algorithmus^[135] entstehen. Die meisten Adern im skelettierten Netzwerk haben sehr wenige Diagonalkorrekturen im Vergleich zur Gesamtanzahl der Pixel aus der sie bestehen, weswegen der Fehler der Berechnung und Korrektur der Länge gering ist, und auf maximal 7% bestimmt wurde^[7].

Während der Bestimmung der Längen von Adern im skelettierten Netzwerk werden sowohl deren Anzahl N_l , als auch deren mittlere Länge \bar{l} bestimmt:

$$\bar{l} = \frac{1}{N_l} \sum_{i=1}^{N_l} l_i = l_{lE} + l_{lB}, \quad (43)$$

dabei wird in Adern die zwei Knoten verbinden (l_{lB}), und Adern, die nur von einem Knoten weggehen (l_{lE}), unterschieden, die man auch lose Enden nennt. Ihren Ursprung haben die losen Enden bei den *Physarum* Netzwerken in der Tatsache, dass Adern sich zurückbilden, und dabei ab einer bestimmten Stelle verkümmern. Dadurch wird eine ehemals ganze Ader in zwei Adernfragmente geteilt, wonach diese sich zurückbilden bzw. zurückziehen.

6.3.3 Segmentierung von Adern im ausgedehnten Binärbild

In meiner Diplomarbeit habe ich zur Abgrenzung von Adern voneinander, also zur Segmentierung der Adern, mehrere Verfahren vorgestellt^[7]. Für die Promotionsarbeit wurde ein genaueres und vor allem auch gut skalierbares Verfahren entwickelt. Die Nützlichkeit dieses Verfahrens ist nicht nur auf die Netzwerke von *Physarum* beschränkt, sondern kann allgemein auf jedes als Bild vorliegende zweidimensionale Netzwerk angewandt werden, beispielsweise Bilder von Spinnennetzen, Korallen, Bäumen und vielen mehr. So wurden beispielsweise in einer Kooperation mit Vanessa Weith (Universität Bayreuth) Block-Copolymer-Muster untersucht^[131].

Um die Adern zu segmentieren wird um einen jeden Knotenpunkt, den man durch die Skelettierung gefunden hat, ein Kreis mit dem Radius r gezogen. Der Radius beträgt zunächst 3 px, und es wird geprüft, ob innerhalb dieses Kreises drei nicht zusammenhängende, zum Hintergrund gehörende Gebiete vorliegen. Wurden für einen Radius von 3 px die drei Gebiete nicht gefunden, so wird der Radius nun schrittweise um 1 px erhöht, so lange, bis das Kriterium für die drei nicht zusammenhängenden Hintergrundgebiete erfüllt ist.

Während diese Hintergrundgebiete bestimmt werden, wird innerhalb eines jeden so gefundenen Gebietes derjenige Pixel ermittelt, der innerhalb dieses Gebietes den geringsten Abstand zum betrachteten Knotenpunkt besitzt. Die so gefundenen drei Pixel werden dann mit dem Knoten über durchgezogene Treppenkurven verbunden. Im Gegensatz zu

den vorherigen Methoden^[7], erlaubt die in dieser Arbeit verwendete Methode eine freie Untersuchung der Hintergrundgebiete, die um den Knoten vorkommen. Zudem basiert diese Methode nicht auf der vorherigen Bestimmung des Knotentyps im Skelett^[7], und stellt daher insgesamt eine viel allgemeinere Herangehensweise an die Abgrenzung von Adern dar, als die in meiner Diplomarbeit beschriebenen Algorithmen^[7]. Abb. 33 zeigt verschiedene Testfälle für voneinander abzugrenzenden künstlich erstellten Adern bzw. Netzwerken von Adern, die mittels der neu entwickelten Methodik untersucht wurden.

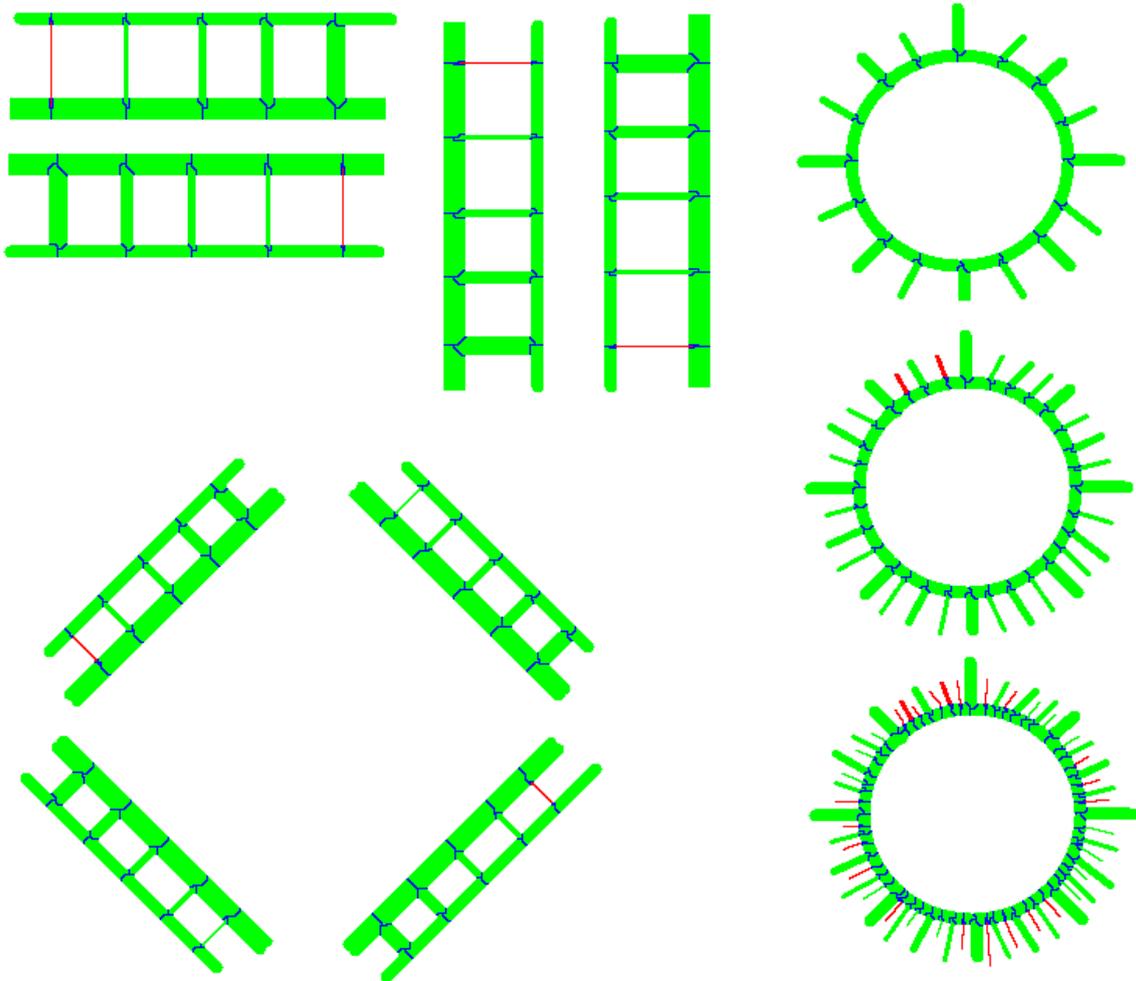


Abbildung 33: Testfälle zur Überprüfung der Leistungsfähigkeit des Algorithmus zur Abgrenzung einzelner Adern bzw. Adersegmente. In grün sind die Segmente dargestellt, die erfolgreich erkannt und segmentiert wurden. Rot hinterlegt sind jene Segmente, bei denen es zu Fehlern in der Segmentierung kam. Die Trennlinien der Segmentierung sind jeweils in blau dargestellt.

Bei Netzwerken, in denen Knoten nicht dicht benachbart sind, funktioniert die Abgrenzung fast immer richtig, was bedeutet, dass die Adern voneinander abgegrenzt und da-

nach auch erkannt werden (richtig segmentierte Adern sind in Abb. 33 grün dargestellt). Manche Adern werden nicht erkannt bzw. falsch erkannt (rot dargestellt in Abb. 33), wenn die Netzwerke sehr dicht sind, oder sehr dünne etwa 1 px breite Adern auf dickere Adern treffen, oder gar an falschen Stellen im Netzwerk Knoten erkannt werden. Dies geschieht beispielsweise, wenn die Ränder der Adern bei der Skelettierung zu fälschlicherweise auftretenden Knotenpunkten führen. Für ein reales von *Physarum* gebildetes Netzwerk ist das Ergebnis der Segmentierung der Adern in Abb. 34 dargestellt.

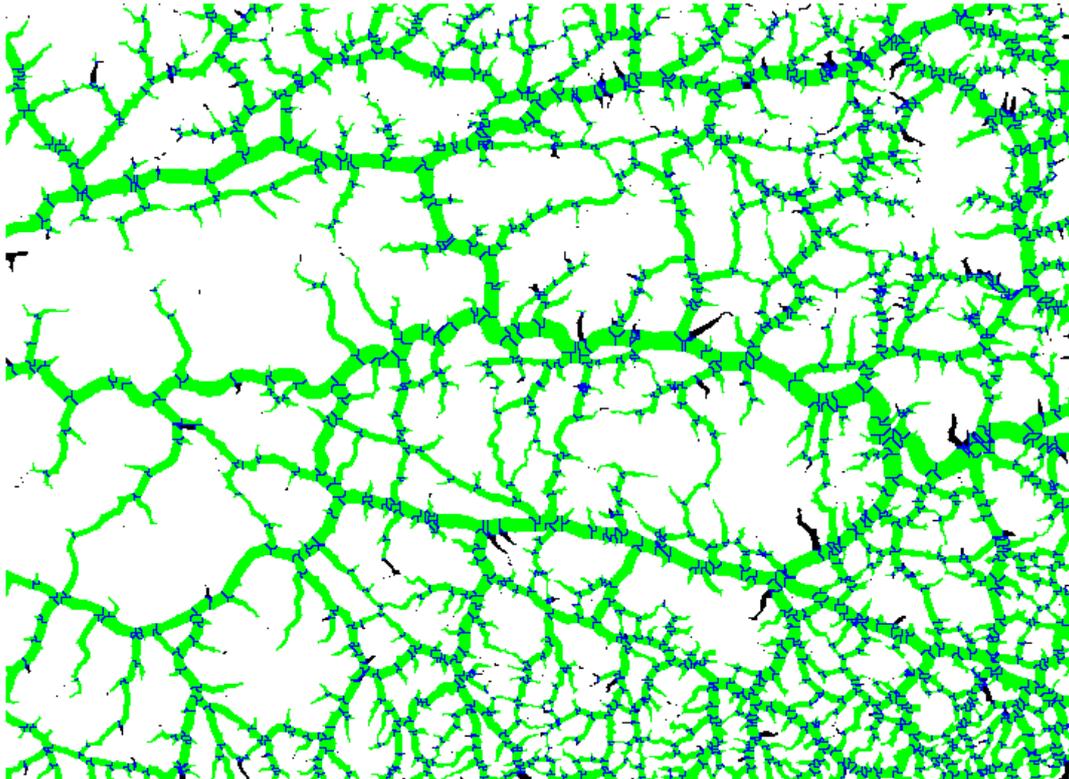


Abbildung 34: Von *Physarum* gebildetes Transportnetzwerk. Grün colorierte Adern wurden erfolgreich segmentiert und erkannt, während schwarz dargestellte Adern nicht erkannt wurden. In Blau sind die Segmentierungsgrenzen eingezeichnet. Im Skelett befanden sich 2328 Adern während im ausgedehnten Netzwerk noch 2180 Adern erkannt wurden, was einem Fehler von 6.3% in der Segmentierungsrate entspricht. Dieser Fehler wird bedeutend kleiner, wenn das Netzwerk weniger dicht ist (siehe Abb. 33).

Insgesamt arbeitet die Segmentierung für nicht zu dichte Netzwerke hervorragend, und funktioniert in einem deutlich allgemeineren Rahmen als die während der Diplomarbeit^[7] entwickelten Verfahren, weswegen sie in dieser Arbeit angewandt wird.

Bestimmung der Dicke von Adern

Die Dicke, also der Durchmesser D einer Ader, wird bestimmt, indem die Fläche A eines Segments (der Ader) durch die Länge der Ader l geteilt wird:

$$D = \frac{A}{l}. \quad (44)$$

Die Information über die Länge der Ader wird in einer Matrix abgelegt, die für jeden Bildpunkt speichert, wie lang das zugehörige Skelettsegment ist, sofern dort eine Ader des Skelettes vorhanden ist.

Verhinderung unsinniger geometrischer Parameter von Segmenten

Oft weisen *Physarum*-Netzwerke Knoten auf, die sehr dicht benachbart sind. In so einem Fall funktioniert die Segmentierung der Adern nicht immer korrekt (Abb. 33 und 34). Daher ist es für die spätere Betrachtung von Netzwerkmaßen von großer Bedeutung, dass die ermittelten Werte für die Dicke bzw. den Radius und die Länge des betrachteten Segments nicht “unsinnig” sind. Sollten beispielsweise für die Länge oder die Fläche eines Segments die Werte 0 resultieren, so wird vom Algorithmus der Widerstand einer Ader (Gl. 9) auf den Wert $S_w = 1/3$ gesetzt. Dadurch wird dieses Segment so behandelt, als hätte es eine hohe Transporteffizienz.

Durch diese Maßnahmen wird sichergestellt, dass die Knoten, die bereits im Skelett miteinander verbunden waren, auch im ausgedehnten, nicht skelettierten Netzwerk weiterhin über geometrisch sinnvolle Werte verbunden bleiben. Führt man diese Korrekturen nicht durch, gäbe es Segmente, die die Berechnung der Netzwerkgrößen völlig verfälschen würden, da mitunter die wichtigsten Segmente falsch verbunden bzw. über falsch gewichtete Werte verbunden wären.

6.4 Algorithmen zur Bestimmung von Netzwerkmaßen

6.4.1 Auffindung kürzester oder effizientester Wege

Die Bestimmung der kürzesten Verbindungen zwischen zwei Knoten in einem Graphen oder Netzwerk ist sehr wichtig zur Beantwortung der Frage, auf welchem Wege der Transport durch das Netzwerk am effizientesten geschieht. Natürlich muss dabei nicht immer nur die Weglänge im Mittelpunkt der Betrachtung stehen, denn manchmal, zum Beispiel im Falle vom Straßennetz, sind die längeren Autobahnwege deutlich schneller als die kürzeren Verbindungen über die Dörfer, es handelt sich also um verschiedene Funktionale hinsichtlich derer man die effizientesten Wege bestimmen kann.

Algorithmisch bestimmt man, im Falle eines ungerichteten Graphen mit positiven Kantengewichten, die kürzesten bzw. effizientesten Verbindungen beispielsweise mit Hilfe des Dijkstra-Algorithmus^[36]. Dieser Algorithmus wurde 1959 von Dijkstra entwickelt, und wird heutzutage in der Software vieler Routenplaner zur automatischen Wegfindung verwendet. Für Graphen, die auch negative Kantengewichte besitzen, was jedoch für das Adernetzwerk von *P. polycephalum* nicht zutrifft, verwendet man zur Auffindung der kürzesten Wege den Bellman-Ford-Moore-Algorithmus, dessen Anwendung natürlich auch bei Graphen mit ausschließlich positiven Kanten funktioniert^[13,45,87]. Weitere Algorithmen, deren Implementierung komplexer ist, als die des Dijkstra-Algorithmus, sind der A*-Algorithmus^[56], der ein aus dem Dijkstra-Algorithmus hervorgegangener Algorithmus ist und ebenfalls ausschließlich mit positiven Kantenwerten arbeitet, sowie der Floyd-Warshall-Algorithmus^[44,128].

Beschreibung des Dijkstra-Algorithmus^[36]

Der Dijkstra-Algorithmus^[36] wird nachfolgend auf einen Graphen G , der zusammenhängend sein soll, und nur positiv gewichtete Kanten hat, angewandt. Die kürzesten Wegstrecken von einem vorgegebenen Startknoten zu allen anderen Knoten im Netzwerk werden bestimmt. Zudem wird die Knotenfolge, über die man von dem Startknoten aus zu jedem anderem Knoten gelangt, errechnet.

1. Zunächst werden allen Knoten die Eigenschaften *Distanz* (zum Startknoten), *Vorgänger* und *besucht* zugewiesen. Die Entfernung des Startknotens zu sich selbst wird mit 0 initialisiert und er wird als besucht markiert. Die Entfernung zu allen anderen nicht mit dem Startknoten direkt verbundenen Knoten wird mit ∞ initialisiert.

2. Solange es noch Knoten gibt, die noch nicht besucht wurden, wird derjenige unter ihnen ausgewählt, der die geringste Distanz zum Startknoten hat und es werden die nachfolgenden Schritte 2. a) bis 2. c) ausgeführt:

2. a) dieser Knoten wird als besucht markiert.

2. b) Für alle unbesuchten Nachbarknoten des neu markierten Knotens, wird bestimmt, wie groß ihre Entfernung zum Startknoten ist, wenn man über den neu markierten Knoten zu den Nachbarknoten gelänge.

2. c) Es wird die Eigenschaft *Distanz* der jeweiligen Nachbarknoten überschrieben, sofern die neu berechnete Distanz kleiner ist als die dem Knoten bisher zugewiesene Distanz. Der markierte Knoten wird als *Vorgänger* der Knoten gesetzt, die in diesem Schritt einen neuen *Distanz*-Wert erhalten hatten.

3. Die Schritte in 2 werden wiederholt, bis es keine weiteren Knoten gibt, die noch nicht besucht wurden.

Nach Ablauf dieses Algorithmus ist bekannt, welche Entfernung alle Knoten von einem vorgegebenen Startknoten haben. Ebenfalls kann über die Analyse der Vorgänger eines jeden Knotens die Knotenfolge zum Erreichen eines vorgegebenen Zielknotens rekonstruiert werden.

6.4.2 Erreichbarkeitskarten

Erreichbarkeitskarten sind Darstellungen des Netzwerks, in denen man durch eine Codierung aufzeigt, wie effizient (hinsichtlich eines vorher zu wählenden Funktionals) der Transport innerhalb des Netzwerks von einem vorgegebenen Referenzknoten (Startknoten) zu allen anderen Knoten im Netzwerk erfolgt. Die Effizienz ist in diesem Fall ein Maß, welches hier von der Länge der Adern und ihrer Dicke abhängt, und durch den Strömungswiderstand (Gl. 9) dargestellt wird. Beispielsweise lässt sich die Erreichbarkeitskarte so erstellen, dass man für einen vorgegebenen Referenzknoten zu allen anderen Knoten im Netzwerk, die hinsichtlich des Strömungswiderstandes effizientesten Wege bestimmt. Der gesamte Strömungswiderstand S_w^{ges} eines Weges, gebildet durch N Adern, wird dabei durch Summation der Strömungswiderstände S_w aller N Adern bestimmt:

$$S_w^{ges} = \sum_{i=1}^N S_w^i = \sum_{i=1}^N \frac{l_i}{r_i^4}. \quad (45)$$

Ausgehend von einem Referenzknoten (Startknoten), wird nun für alle Zielknoten im Netzwerk unter Verwendung des Dijkstra-Algorithmus der effizienteste Weg, d.h., der Weg mit dem geringsten gesamten Strömungswiderstand, bestimmt. Die letzte Ader eines jeden so gefundenen Weges durch das Netzwerk wird dann farbig, entsprechend des Wertes von S_w^{ges} , ausgefüllt. Ein Beispiel für eine Erreichbarkeitskarte ist in Abb. 35 angegeben.

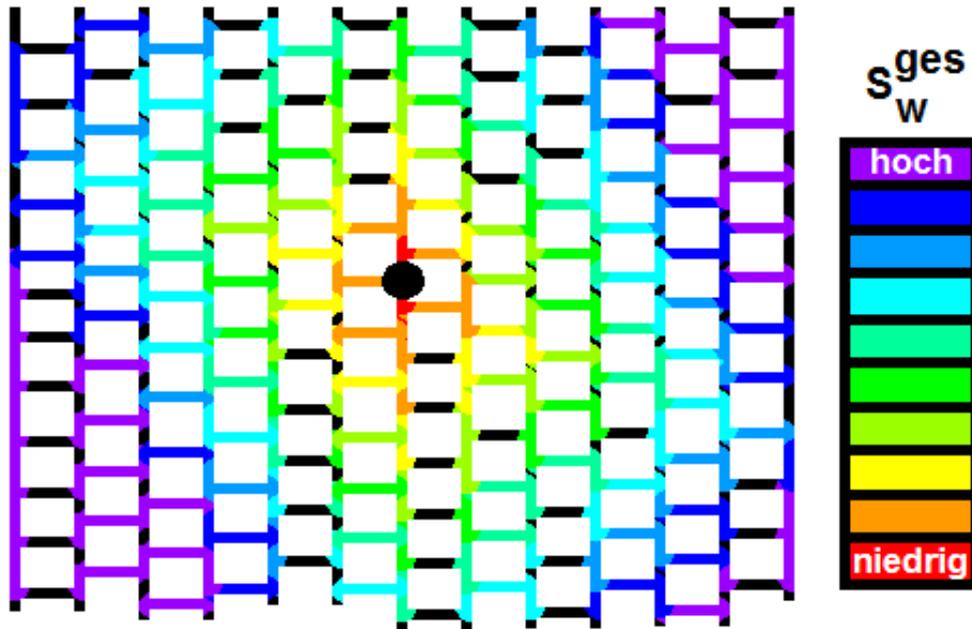


Abbildung 35: Erreichbarkeitskarte (gewichtet hinsichtlich S_w (Gl. 9)) mit einem als Kreis markierten Startknoten. Die Karte stellt ein Testmuster, eine Kachelbrett ähnliche Geometrie, dar. Die Farbgebung der Kanten geht von lila zu rot, wobei rote Kanten solche sind, die besonders leicht zu erreichen sind, und lila solche, die besonders schwer zu erreichen sind. Die schwarzen Kanten sind dabei solche, die zu keinem effizientesten Weg gehören, wenn man vom Startknoten aus zu allen anderen Knoten im Graph gelangen möchte. Man erkennt, wie die vertikalen Kanten bevorzugt werden, was darin begründet liegt, dass sie zwar die gleiche Dicke wie die horizontalen Kanten haben, jedoch eine kürze Länge. Dadurch ist die zugrunde gelegte Wichtung hinsichtlich des Strömungswiderstands S_w (Gl. 9) günstiger für die kurzen und dicken Kanten, weswegen diese auch bevorzugt werden.

6.4.3 Edge-Betweenness

Die Bestimmung der Edge-Betweenness geschieht so, dass jeder Knoten in dem Netzwerk zum Startknoten gesetzt wird, und dass zu allen anderen Knoten die effizientesten Wege (mittels des Dijkstra-Algorithmus) ermittelt werden. Dabei wird für jede Kante mitgezählt, wie häufig sie in den effizientesten Wegen auftritt, woraus die Edge-Betweenness resultiert. Daher stellt die Edge-Betweenness eine Art Verallgemeinerung der Erreichbarkeitskarten dar, in der nicht ein Startknoten gewählt wird, sondern alle Knoten als Startknoten gesetzt werden. Allerdings erfolgt die Berechnung bei der Edge-Betweenness für die Kanten, und nicht für die Knoten.

Die Visualisierung der Edge-Betweenness einer Kante geschieht über die Farbgebung der Kanten, oder aber über die Dicke der Kanten, welche als proportional zur Edge-Betweenness gewertet wird. Ein Beispiel einer farbcodierten Edge-Betweenness-Karte ist in Abb. 36 c) dargestellt.

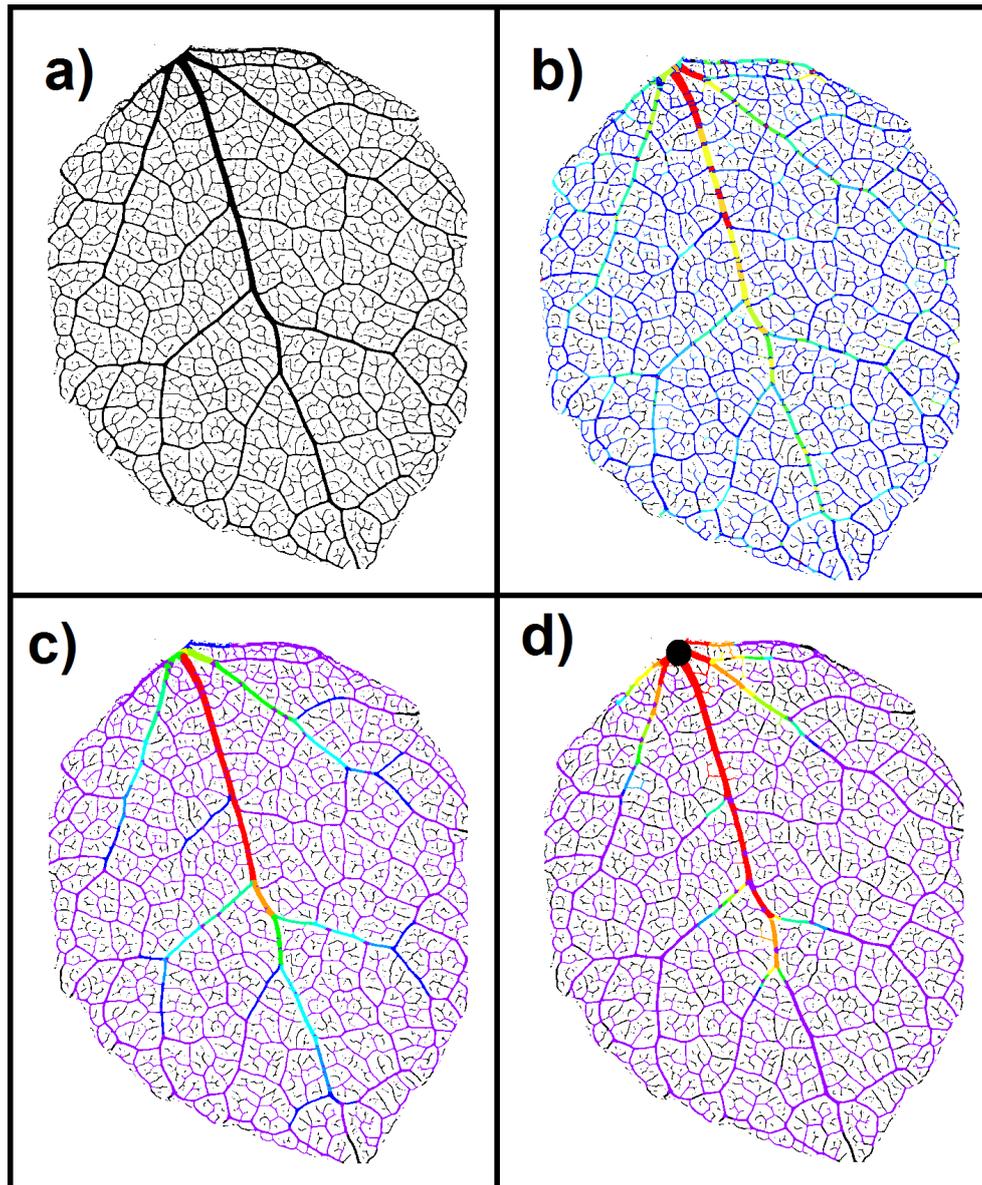


Abbildung 36: Schematische Darstellung des Gefäßnetzwerks eines Blattes. In a) ist die Ausgangssituation dargestellt, während in b) die farbcodierte Karte der Strömungswiderstände (hinsichtlich S_w (Gl. 9)) einzelner Kanten zu sehen ist. Dabei sind blaue Kanten besonders ineffizient, und rote Kanten besonders effizient. Bild c) stellt die Edge-Betweenness-Karte dar, in der hohe Werte mit roten Farben dargestellt sind, und niedrige mit blauen Farben, die Farbkodierung geht hier von rot nach blau. d) stellt eine Erreichbarkeitskarte dar, wobei der Referenzknoten als Kreis eingezeichnet ist. Die schematische Darstellung des Blattes erfolgte nach Extraktion und Nachbearbeitung des Bildes aus^[16].

6.4.4 Minimaler Spannbaum

Minimale Spannbäume verbinden alle Knoten eines Netzwerks so miteinander, dass das Gewicht ihrer Verbindungen noch minimal ist, dabei dürfen jedoch keine Kreise im Netzwerk entstehen. Der Prim-Algorithmus^[102] dient zur Auffindung eines minimalen Spannbaums des Graphen G . Er wurde zuerst von Jarnik^[62] entdeckt, und später abermals von Prim^[102]. Um den Spannbaum zu bestimmen, wird zunächst ein beliebiger Knoten aus G ausgewählt. Nachfolgend wird nun die Kante mit dem niedrigsten Gewicht, hinsichtlich des auszuwertenden Funktionals, ausgewählt, die diesen Knoten mit einem benachbarten Knoten verbindet.

Nach der Auswahl wird diese Verbindung mitsamt des neuen Knotens in den Graphen des minimalen Spannbaums aufgenommen. Nun sind weitere (andere) Knoten von dem minimalen Spannbaum aus erreichbar. Aus den möglichen Verbindungen zu diesen neu zu erreichenden Knoten wird wiederum diejenige Verbindung mit dem kleinsten Gewicht und dem dazugehörigen Knoten ausgewählt. Es werden dadurch nach und nach alle Knoten dem minimalen Spannbaum hinzugefügt, ohne dass Kreise entstehen. Die Vorgehensweise zur Bestimmung des minimalen Spannbaums unter der Verwendung des Prim-Algorithmus ist in Abb. 37 dargestellt. Alternativ zum Prim-Algorithmus kann man auch den Kruskal-Algorithmus^[73] verwenden.

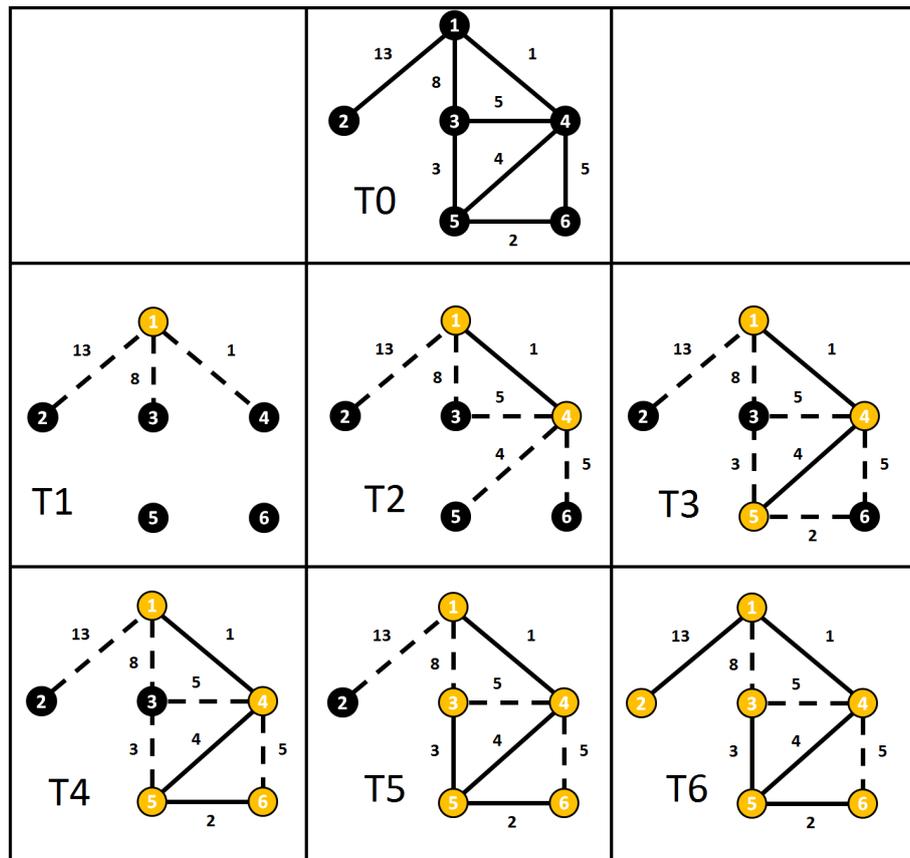


Abbildung 37: Für den Graphen in T0 wird der minimale Spannbaum mittels des Prim-Algorithmus^[102] bestimmt. Hier erfolgt die Wichtung der Verbindungen hinsichtlich der Länge, so dass kleinere Werte effizienter bzw. günstiger sind. Die für die Wichtung verwendeten Verbindungslängen entsprechen nicht den realen Längen im Bild. Es werden die Verbindungslängen verwendet, die an den Verbindungslinien angegeben sind. In T1 wird der Startknoten in gelb markiert, von ihm aus werden die durch gestrichelte Linien kenntlich gemachten Kanten als Verbindungen möglich, worin die Verbindung zu Knoten 4 die kürzeste ist, weswegen dieser Knoten und diese Verbindung markiert werden. Die markierte Verbindung erscheint nun als durchgezogene Linie, was bedeuten soll, dass sie nun zum minimalen Spannbaum gehört. In T2 gibt es nun noch mehr mögliche Verbindungen von den markierten Knoten zu weiteren, nicht markierten Knoten. Unter diesen Verbindungen ist Knoten 5 am kürzesten verbunden, und wird aus diesem Grund markiert. So verfährt man bis in T6 wo dann schließlich alle Knoten miteinander über Kanten verbunden sind.

6.5 Untersuchung der Ausbreitungsfront

6.5.1 Extraktion der Kontur der Ausbreitungsfront

Zur Extraktion der Kontur der Ausbreitungsfront wurde wie folgt vorgegangen:

1. Das Bild wird hintergrundsubtrahiert (Abb. 38 b)), und danach mittels des optimalen Schwellenwertes binarisiert (Abb. 38 c)).

2. Die Ausbreitungsrichtung des Plasmodiums wird angegeben. Mögliche Richtungen sind dabei nach rechts, links, oben, oder unten. Nach dieser Angabe werden an der gegenüberliegenden Seite zu der angegebenen Ausbreitungsrichtung die zwei Eckpunkte des Rahmens als "bereits vom Plasmodium überwachsen" markiert, um Bezugspunkte zu haben, mit denen die Kontur später verbunden wird.

3. Objektpixel, die 25 px von der selben Randseite entfernt liegen, werden miteinander verbunden. Dies dient dazu, ein Fenster um das in das Bild hineinwachsende Plasmodium zu legen, worin davon ausgegangen werden kann, dass sämtliche darin befindliche Objektpunkte zum Plasmodium gehören. Man kann so die Fläche einfacher ausfüllen und hat in der Auswertung der Konturserien keine durch die Binärisierung entstehenden störenden Pixel mehr, die im späteren Verlauf der Binärisierung an Stellen des Netzwerks auftauchen würden.

4. Es wird ein Floodfillalgorithmus durchgeführt, stets beginnend in der linken oberen Bildecke, wobei alle dabei gefüllten Pixel als Hintergrund markiert werden. Alle anderen Pixel werden als Objekt markiert. (Abb. 38 d)).

5. Die Kontur der Wachstumsfront wird markiert (Abb. 38 e)), Für jeden Pixel wird überprüft, ob es einen Nachbarpixel hat, der zum Hintergrund gehört, und falls dem so ist, wird er als zur Kontur zugehörig klassifiziert.

6. Die Kontur wird in ein separates Bild zur weiteren Verarbeitung gespeichert. So lässt sich zum Beispiel durch ein automatisiertes Abrufen dieses Algorithmus eine zeitliche Folge von Konturen der Ausbreitungsfront als Bild darstellen.

Mittels des so beschriebenen Vorgehens erhält man für jeden Zeitschritt die Kontur einer Wachstumsfront in Form eines Bildes und zusätzlich als Datei, in der die Positionen der Frontkontur als Koordinaten gespeichert sind.

6.5.2 Charakterisierung der Ausbreitungsfront

Die Wachstumsfront lässt sich durch ihre Konturen, den Grenzflächenlinien (Konturen der Grenzfläche) darstellen, die sich dynamisch mit der Zeit ändern können. Die Charakterisierung der Frontdynamik kann dann durch eine Reihe von Parametern erfolgen. Dazu wird die Front als Konturlinie, bestehend aus einem Satz von N Punkten mit den

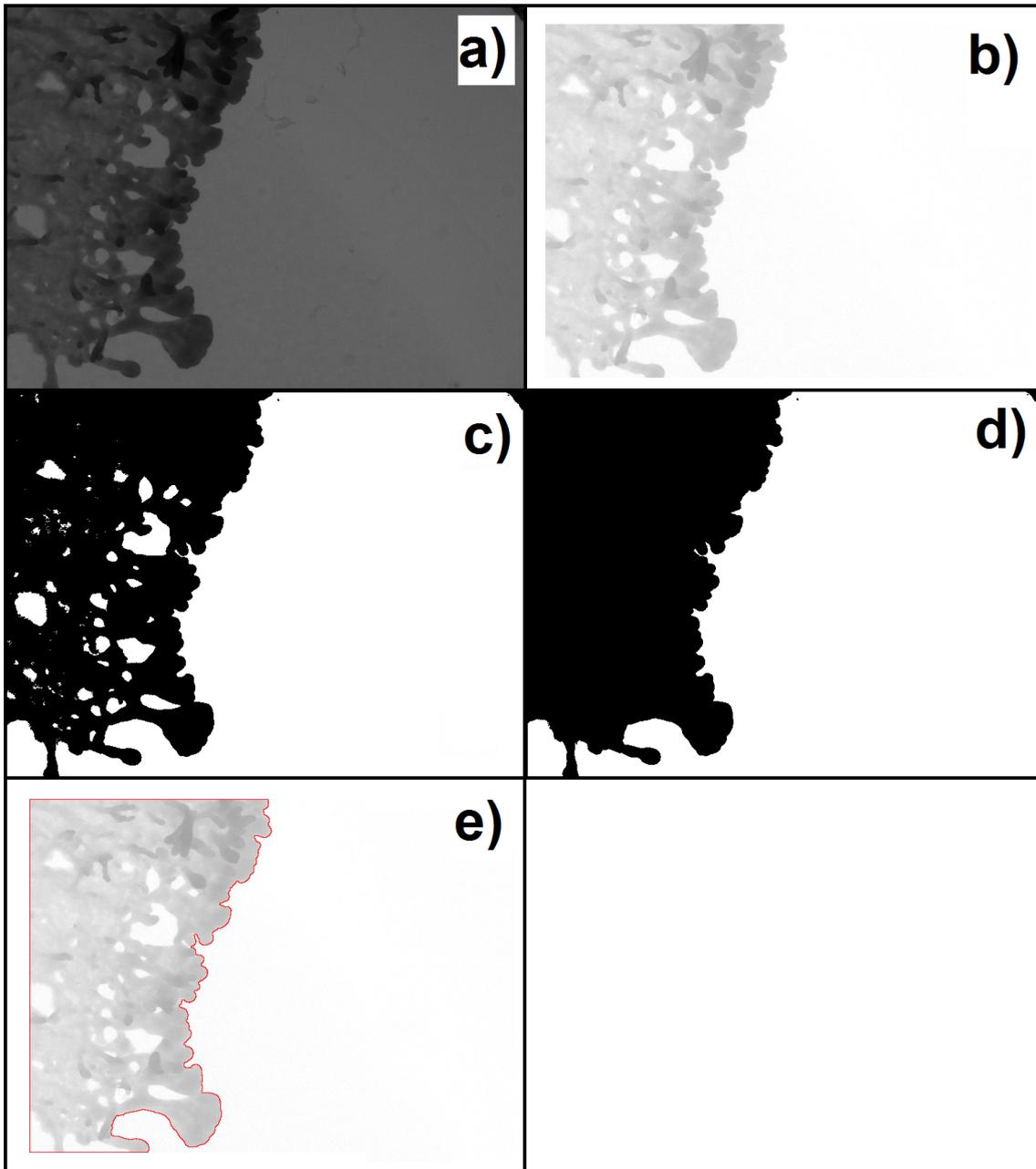


Abbildung 38: Beispiel zur Extraktion einer Frontkontur von *P. polycephalum*. Das Plasmodium breitet sich im Bild von links nach rechts aus. In a) ist das Originalbild zu sehen, welches in b) hintergrundsubtrahiert und in c) binärisiert wurde. In d) wurden die “Löcher” im binarisierten Bild gefüllt, und in e) wird das hintergrundsubtrahierte Bild mit einem in rot markierten Rand überlagert, der die Kontur der Ausbreitungsfrent darstellt. Bildgröße: $5.3 \times 4.0 \text{ mm}^2$.

Koordinaten $P_N(x_N, y_N)$ in einem Bild, aufgefasst. Diese Konturlinie wird sich mit der Zeit t verändern, wobei man ihre Dynamik beschreiben kann. Hier wird angenommen, dass die Front eindimensional in x-Richtung wächst. Die mittlere Position \bar{x} der Front in x-Richtung (mittlere Frontposition) ist:

$$\bar{x} = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N x_i \quad (46)$$

woraus sich durch Bildung der ersten Zeitableitung die mittlere Geschwindigkeit \bar{v} in x-Richtung

$$\bar{v} = \frac{d\bar{x}}{dt} \quad (47)$$

ergibt, und durch Bildung der zweiten Zeitableitung die mittlere Beschleunigung \bar{a} in x-Richtung

$$\bar{a} = \frac{d^2\bar{x}}{dt^2}. \quad (48)$$

Ein weiterer Parameter zur Beschreibung des Frontwachstums ist die Mixing-Length L (Mischlänge)^[101]. Sie ist definiert als die Standardabweichung der Punkte der Konturlinie von der mittleren Frontposition:

$$L = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} \quad (49)$$

und ist ein Maß dafür, wie stark eine Front im Mittel ausgebeult ist. Die Mixing-Length L wird beispielsweise zur Beschreibung chemischer Propagationsfronten verwendet^[101].

7 Topologische Analyse des Adernetzwerks

Das komplex wirkende Netzwerk von *P. polycephalum* stellt graphentheoretisch betrachtet einen regulären Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ dar^[11,61]. In diesem Abschnitt werden die geometrischen Eigenschaften dieses Adernetzwerks untersucht. Dies beinhaltet die Extraktion der Länge, Dicke und Fläche einzelner Adern, sowie der resultierenden Verteilungsfunktionen.

Die zugrundeliegenden Experimente wurden, wenn nicht anders vermerkt, in einem Glaskasten durchgeführt, in welchem das Plasmodium sich in eine ausgezeichnete Richtung bewegen musste (Abschnitt 5.2.2). Als Beispiel für den zeitlichen Verlauf eines solcher Experimente ist in Abb. 39 die Ausbreitung eines Plasmodiums durch das Beobachtungsfenster dargestellt.

Der Vergrößerungsprozess der Adernetzwerke, den man auch in Abb. 39 erkennt, wird analysiert. Dabei werden von Zeitreihenaufnahmen des Netzwerks die Kenngrößen der Verteilungsfunktionen der geometrischen Eigenschaften von Adern ausgewertet, sowie die Anzahl der Adern im Netzwerk.

Auf der dieser Arbeit beigelegten DVD befinden sich weitere Aufnahmen von Adernetzwerken und ihre zeitliche Entwicklung in Form von Videos.

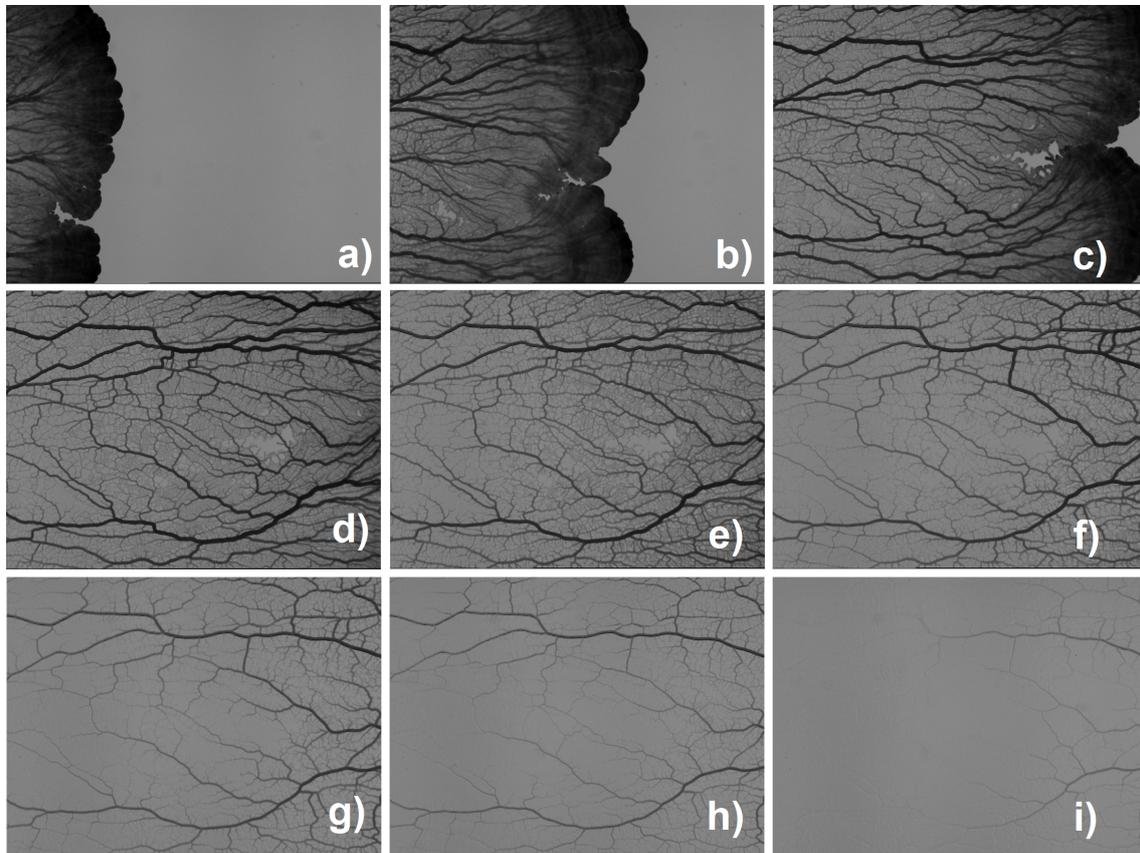


Abbildung 39: Ausbreitung eines Plasmodiums im Glaskasten. Das Plasmodium wächst zunächst in das Beobachtungsfenster hinein (a) - c)), wobei das Adernetzwerk aufgebaut wird. Dann beginnt der Rückbildungsprozess (Vergrößerungsprozess) des Netzwerks (d) - f)), woraufhin das Plasmodium wieder aus dem Beobachtungsfenster hinauswächst (g) - i)). Man erkennt deutlich die Vergrößerung des Netzwerks, und auch, dass die Adern mit der Zeit dünner werden. Die Bildgröße ist $3.5 \text{ cm} \times 2.5 \text{ cm}$. Die Aufnahmezeitpunkte, gemessen ab dem Eintritt in das Bild, sind a) 33 min, b) 66 min, c) 99 min, d) 122 min, e) 155 min, f) 188 min, g) 221 min, h) 254 min und i) 320 min.

7.1 Räumliche Analyse

7.1.1 Verteilung von Länge, Fläche und Dicke von Adern

Die Verteilung von Länge, Fläche und Dicke von Adern in Adernetzwerken wurde auf zwei Weisen bestimmt.

Im *Einzelbildverfahren* wurden aus mehreren verschiedenen Experimenten je ein Bild ausgewählt, in dem das jeweilige Adernetzwerk eine Aderanzahl von $N > 1000$ hatte. Die Verteilungen der Längen, Flächen und Dicken der Adern wurden für die jeweiligen Einzelbilder auf die Anzahl der Adern normiert. Danach wurden die Verteilungen jeweils punktweise (für jeden ganzzahligen Wert der x-Achse) gemittelt, woraus sich eine mittlere Verteilung für die untersuchten Netzwerke ergab. Dabei wurde als Fehler stets die Standardabweichung angegeben.

Im *Zeitserienverfahren* wurden für Zeitreihen von mehreren tausend Bildern pro Experiment die Verteilungen punktweise aufaddiert und normiert auf die Anzahl der untersuchten Adern. Dies wurde für mehrere Experimente durchgeführt, anhand der resultierenden Verteilungen wurde dann punktweise die Standardabweichung ermittelt und als Fehler verwendet. Die Längen- (Abb. 40) bzw. die Dickenverteilung (Abb. 42), konnten durch eine Log-Normal-Funktion:

$$P(x) = \frac{1}{\sigma x \sqrt{2\pi}} e^{-(1/2)(\ln(x)-\mu)^2/\sigma^2}, \quad (50)$$

angenähert werden. Die Flächenverteilung der Adern lässt sich durch eine Exponentialfunktion (Abb. 41)

$$P(x) = P_0 e^{-\gamma x}, \quad (51)$$

beschreiben. Diese Ergebnisse bestätigen die Ergebnisse meiner Diplomarbeit^[7] und die späteren Resultate von Ito et. al.^[61]. Die beobachteten Längen von Adern liegen zwischen 0.0456 mm und 4 mm, die Dicken zwischen 0.0456 mm und 0.8 mm und die Flächen zwischen 0.0016 mm² und 1.2 mm².

Die Ergebnisse des Einzelbildverfahrens und des Zeitserienverfahrens sind im Rahmen der Fehler für weite Strecken der ermittelten Verteilungen nahezu identisch. Für extrem selten auftretende Werte, die jedoch nur im Zeitserienverfahren auftreten, weichen die Ergebnisse der Verfahren voneinander ab, was dem geringeren Stichprobenumfang der Aderanzahl im Einzelbildverfahren geschuldet ist.

Es lässt sich damit schlussfolgern, dass die Netzwerke der Adern von *P. polycephalum* statistisch betrachtet stets gleich aufgebaut sind, und sich damit Verteilungsfunktionen der gleichen Form ergeben. Aus diesem Grund sind zur Analyse von Verteilungsfunktionen sowohl das Einzelbildverfahren als auch das Zeitserienverfahren geeignet, wobei letzteres genauere Ergebnisse liefert, ersteres aber schneller zu berechnen ist.

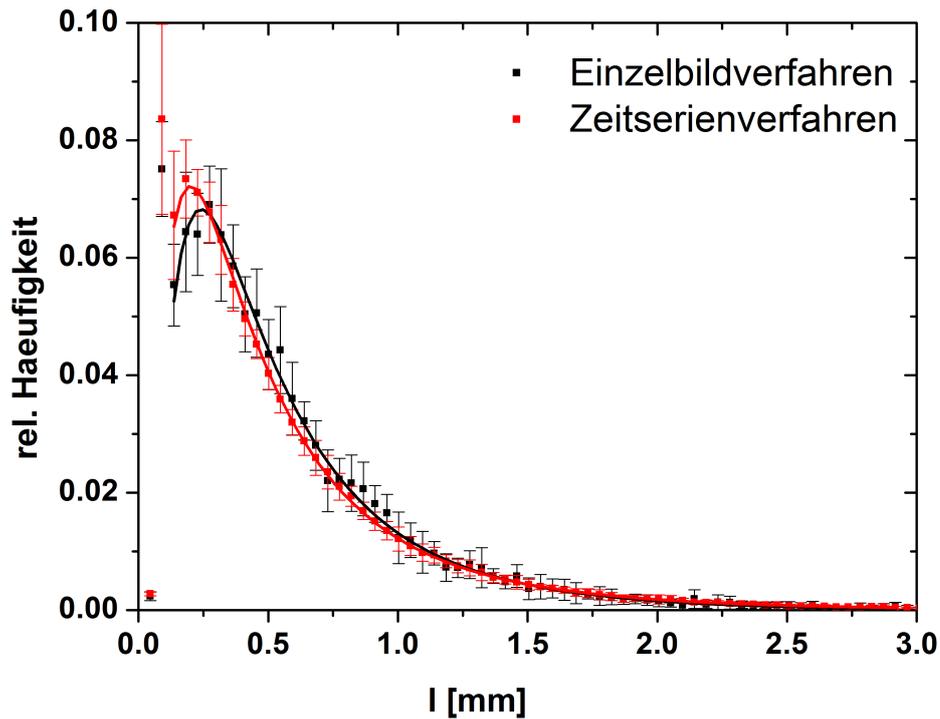


Abbildung 40: Die Längenverteilung der Adern von *P. polycephalum*, ermittelt nach zwei verschiedenen Verfahren, zeigt einen Log-Normal Verlauf. Zu sehr kleinen Werten hin nimmt der Fehler (hier die Standardabweichung) deutlich zu. Die Korrelation des Fits für das Zeitserienverfahren (rote Kurve) ist $R = 0.999$, die für das Einzelbildverfahren (schwarze Kurve) ist $R = 0.992$.

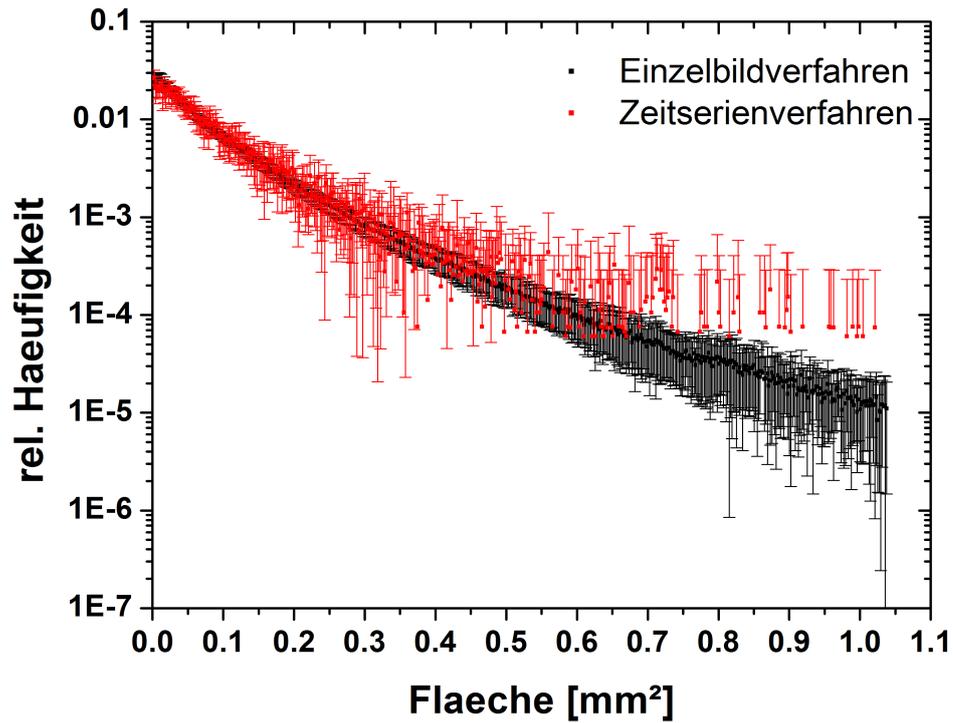


Abbildung 41: Flächenverteilung von Adern in Netzwerken von *P. polycephalum*, ermittelt durch das Zeitserienverfahren (rote Punkte) und dem Einzelbildverfahren (schwarze Punkte). Die Verteilung ist nahezu exponentiell für Flächen von 0 - 0.3 mm².

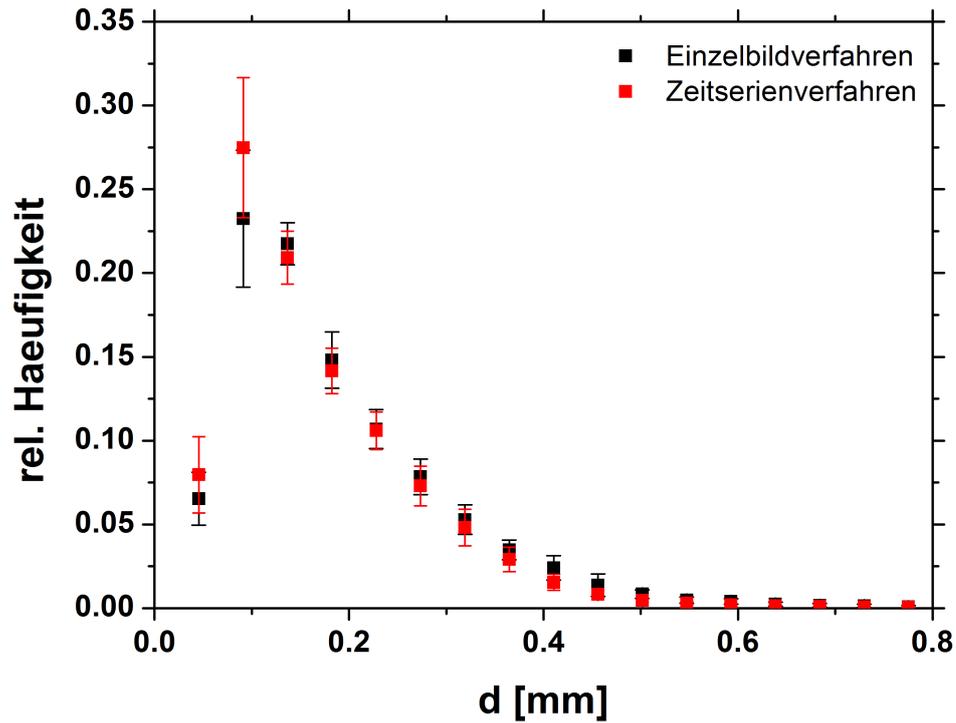


Abbildung 42: Die Verteilung der Dicke von Adern in *P. polycephalum* Netzwerken, ermittelt nach dem Zeitserienverfahren (rote Punkte) und dem Einzelbildverfahren (schwarze Punkte). Durch Log-Normal-Funktionen lassen sich die Verteilungsfunktionen annähern.

7.1.2 Verteilung der Aderdickenverhältnisse an Verzweigungspunkten

Die Verzweigungspunkte von Adern wurden hinsichtlich der Verteilung der Durchmesser-
verhältnisse der abgehenden Adern untersucht (Abb. 43). Die Adern an einer Ver-
zweigung wurden gemäß ihrer Dicke w geordnet, so dass

$$w_1 \leq w_2 \leq w_3 \quad (52)$$

gilt. Danach wurden die Verhältnisse w_1/w_2 , w_2/w_3 und w_1/w_3 ermittelt.

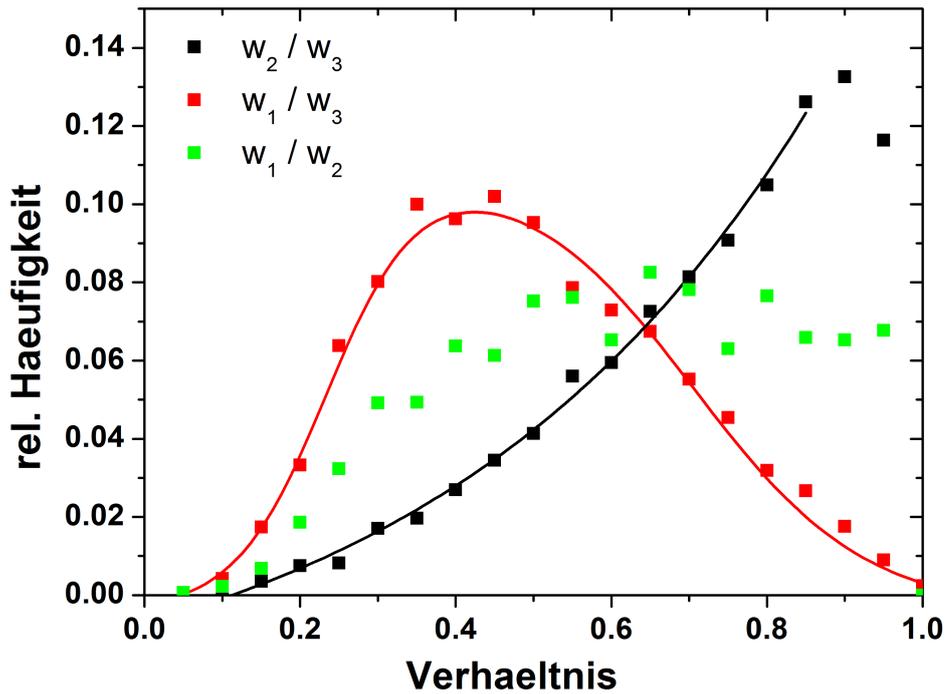


Abbildung 43: Dickenverhältnisse von Adern an Verzweigungspunkten. Die rote eingezeichnete Funktion stellt einen Fit für w_1/w_3 gemäß Gl. 53 dar ($R = 0.990$). Die schwarze Linie ist eine exponentielle Fitfunktion für w_2/w_3 mit $R = 0.995$. Für das Verhältnis von w_1/w_2 wurde keine geeignete Fitfunktion gefunden.

Die Verteilung der Dickenverhältnisse von dünnster zu dickster Ader (w_1/w_3) zeigt ein ausgeprägtes Maximum bei etwa 0.4. Als Fitfunktion für die Verteilung von w_1/w_3 in Abb. 43, wurde eine asymmetrische Sigmoidalfunktion der Form

$$y = y_0 + A * \left(\frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{(x-xc+z_1/2)}{z_2}\right)} \right) * \left(1 - \frac{1}{1 + \exp\left(-\frac{x-xc-z_1/2}{z_3}\right)} \right) \quad (53)$$

mit einer Korrelation von $R = 0.990$ verwendet, wobei A, z_1, z_2, z_3 und x_c Parameter der Fitfunktion sind. Es ist nicht klar, welche Bedeutung eine solche Verteilung hier hat. Sie ähnelt jedoch einer leicht verwölbten Gaußverteilung, oder auch einer Log-Normal-Verteilung. Betrachtet man Netzwerke von *P. polycephalum* (z.B. Abb. 39), so wird auch deutlich, dass nur wenige Verzweigungen existieren, bei denen die beteiligten Adern ähnlich dick sind, was durch die vorgefundene Verteilung der Dickenverhältnisse w_1/w_3 bestätigt wird.

Durchmesserexponent

In manchen Graphen ist es möglich, Gesetze anzugeben, welche die Verhältnisse der Aderdicken an Verzweigungspunkten beschreiben. Dabei wird in Form von Potenzgesetzen versucht, die einzelnen Aderdurchmesser an dem Verzweigungspunkt miteinander in Verbindung zu bringen. Zu diesem Zwecke wird der Durchmesserexponent Δ (nach Mandelbrot^[82]) für Verzweigungen eingeführt, und zwar so, dass gilt:

$$w_1^\Delta + w_2^\Delta = w_3^\Delta. \quad (54)$$

Der Durchmesserexponent (im engl. auch radius-exponent oder junction exponent), entspricht dabei der "fraktalen Dimension" (im Sinne der Theorie der Fraktale) der Einbettung eines asymmetrischen Gefäßbaumes, mit mehreren aufeinanderfolgenden Generationen von Verzweigungen^[93].

Durchmesserexponenten wurden für unterschiedliche Systeme bestimmt, z.B. für Ader- oder Astverzweigungen, in botanischen Bäumen bzw. dem Gefäßsystem der Lungenarterien^[82,93]. Ebenfalls wurden Durchmesserexponenten von Gefäßen untersucht, um pathologische Veränderungen der Gefäße aufzudecken^[25,93]. Die Untersuchung von Arterien ist hier insofern interessant, da auch Arterien eine deutliche Peristaltik aufweisen, was dagegen bei Verzweigungen von Ästen nicht der Fall ist. Für Arterien wurden Durchmesserexponenten $1 \leq \Delta \leq 4$ bestimmt.

Zur Ermittlung des Durchmesserexponenten bei Aderverzweigungen in *P. polycephalum* wird wie folgt vorgegangen: Für jede Verzweigung im Netzwerk wird dasjenige Δ ermittelt, welches die geringste Abweichung y in der Gleichung:

$$y(\Delta) = \min |w_1^\Delta + w_2^\Delta - w_3^\Delta| \quad (55)$$

aufweist, wobei in Schrittweiten von 0.1 überprüft wurde. Die Häufigkeitsverteilung der Durchmesserexponenten ist in Abb. 44 dargestellt. Diese Abbildung zeigt einen Log-Normalen Funktionsverlauf, mit einem ausgeprägten Maximum bei $\Delta = 1$. Es gibt für das Adernetzwerk von *P. polycephalum* also eine Verteilung von Durchmesserexponenten zwischen $0.25 \leq \Delta \leq 5$, wobei der am häufigsten auftretende Wert bei $\Delta = 1$ liegt. Damit liegt die Verteilung der Durchmesserexponenten der Adern in einem ähnlichen Bereich, wie er auch bei Arterien beobachtet wurde^[93].

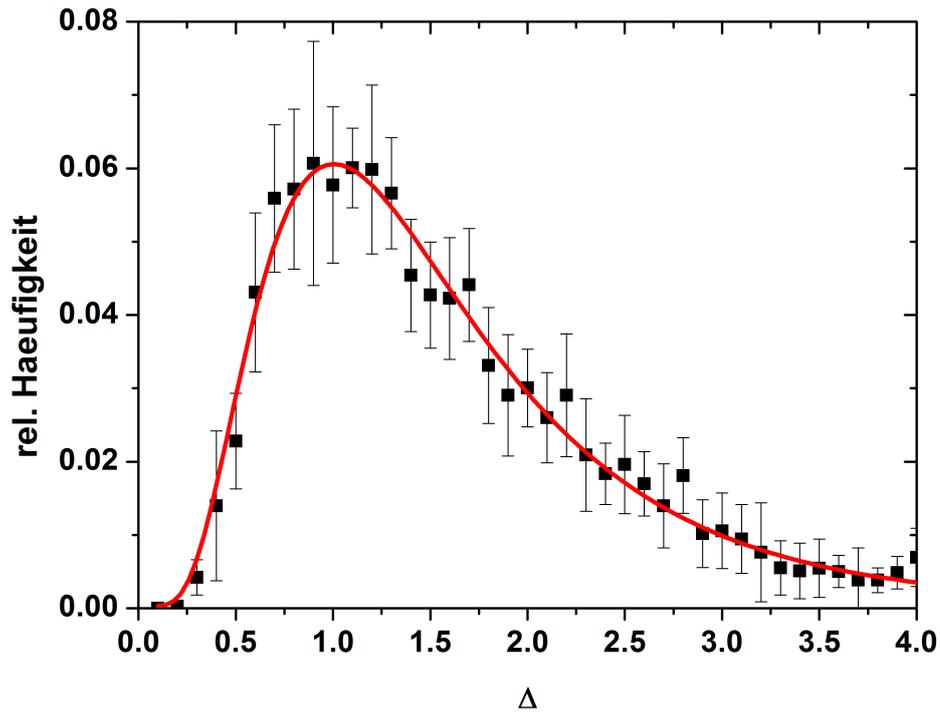


Abbildung 44: Relative Häufigkeiten der Durchmesserexponenten von 4516 Verzweigungen, ermittelt nach Gl. 55. Die Schrittweite, mit der die Exponenten überprüft wurden, war 0.1. Der angegebene Fehler ist die Standardabweichung.

7.2 Zeitliche Analyse

Das Adernetzwerk, eines sich bewegenden Plasmodiums von *P. polycephalum*, ändert sich mit der Zeit deutlich. Besonders auffällig ist, dass ein sich fortbewegendes Plasmodium im beobachteten Gebiet ein sich vergrößerndes Transportnetzwerk ausbildet. Diesen Vergrößerungsprozess und damit auch die Entwicklung des Adernetzwerks zu beschreiben, ist das Ziel der zeitlichen Analyse.

7.2.1 Anzahl der Adern

Die Anzahl von Adern innerhalb des Beobachtungsfensters ist ein bereits visuell auffälliges Maß für den Vergrößerungsprozess, den man in der Entwicklung des Netzwerks beobachtet. Die Dichte der Adern ist nahe der Front höher als fernab der Front, was bedeutet, dass zwischen diesen Bereichen der Vergrößerungsprozess einsetzt. Hier wird untersucht, wie sich die Anzahl der Adern im Beobachtungsfenster ändert, wenn die Zeit fortschreitet. Als Startzeitpunkt wurde dabei ein solcher gewählt, bei dem die Adern sehr gut segmentiert werden konnten. Beginnend mit diesem Zeitpunkt wurde die Anzahl der Adern für jeden Zeitschritt im Netzwerk notiert, bis das Plasmodium das Beobachtungsfenster verlassen hatte. Es wurde beobachtet, dass sich die Anzahl der Adern exponentiell mit der Zeit verringert (Abb. 45). Als Fitfunktion wurde aufbauend auf Gleichung 51 die folgende Gleichung verwendet:

$$N(t) = N_0 e^{-\gamma t}. \quad (56)$$

In dieser Gleichung sind $N(t)$ und $N(0)$ die Anzahl der Adern zum Zeitpunkt t bzw. $t = 0$. Der Parameter γ stellt die *Aderabbaurate* dar und misst damit wie schnell die Verringerung der Adern geschieht. Nach Untersuchung mehrerer Experimente wurde die Abbaurate zu $\gamma = 0.027 \pm 0.005 \text{ min}^{-1}$ bestimmt.

Die periodischen Schwankungen der Anzahl der Adern in Abb. 45 resultieren aus dem periodischen Pumpen von Protoplasma durch die Adern, wodurch sie periodisch heller und dunkler im Bild erscheinen. Aufgrund eines vorher festgesetzten Schwellenwertes zur Binärisierung des Bildes fallen dementsprechend einige Adern stellenweise über den Schwellenwert, und werden nicht mehr als zum Netzwerk zugehörig ermittelt.

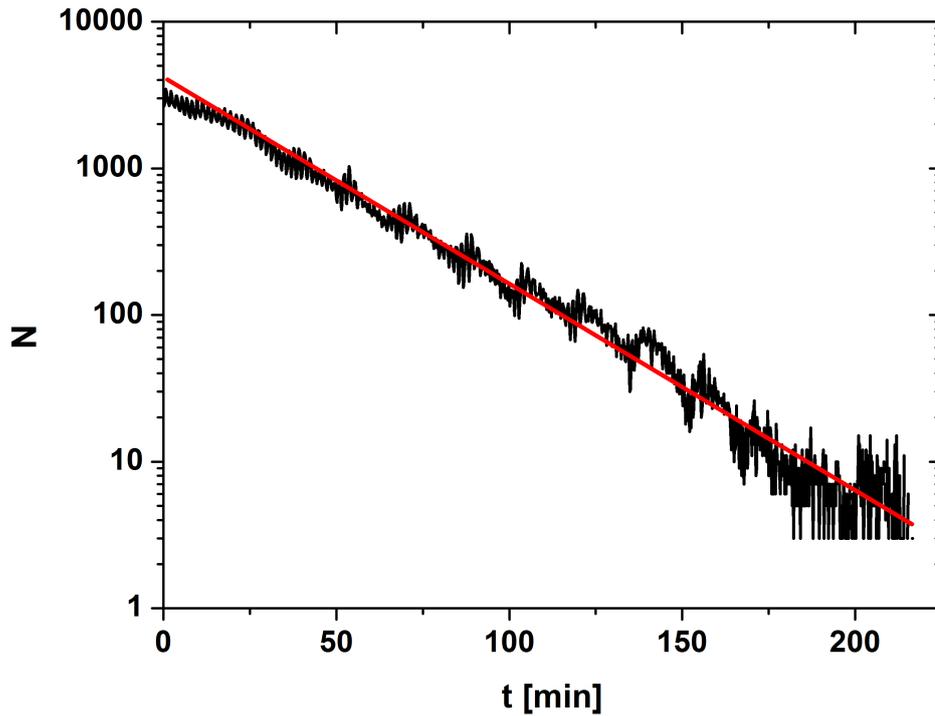


Abbildung 45: Zeitlicher Verlauf der Anzahl der Adern N im Beobachtungsfenster in halblogarithmischer Darstellung. Die rote Linie ist eine, an den Datensatz angenäherte, Exponentialfunktion, gemäß Gl. 56, mit einer Korrelation von $R = 0.979$ und $\gamma = 0.028 \text{ min}^{-1}$.

7.2.2 Mittelwerte der geometrischen Parameter

Mittlere Länge

Die mittlere Länge \bar{l} aller Adern im Netzwerk wurde für jeden Zeitpunkt einer Bildaufnahme bestimmt, wobei der Zeitabstand der Aufnahmen 10 s betrug. Der ermittelte Zusammenhang zeigt (Abb. 46), dass, mit voranschreitender Zeit und sich wegbewegendem Plasmodium, die mittlere Länge mit der Zeit zunimmt. Die mittlere Länge \bar{l} nimmt dabei linear gemäß der Gleichung:

$$\bar{l} = \bar{l}_0 + \beta \cdot t \quad (57)$$

im Laufe der Zeit zu. Dabei ist \bar{l}_0 die mittlere Länge der Adern zum Messzeitpunkt t_0 , und der Parameter β gibt an, um wie viele Millimeter pro Minute die mittlere Länge zunimmt.

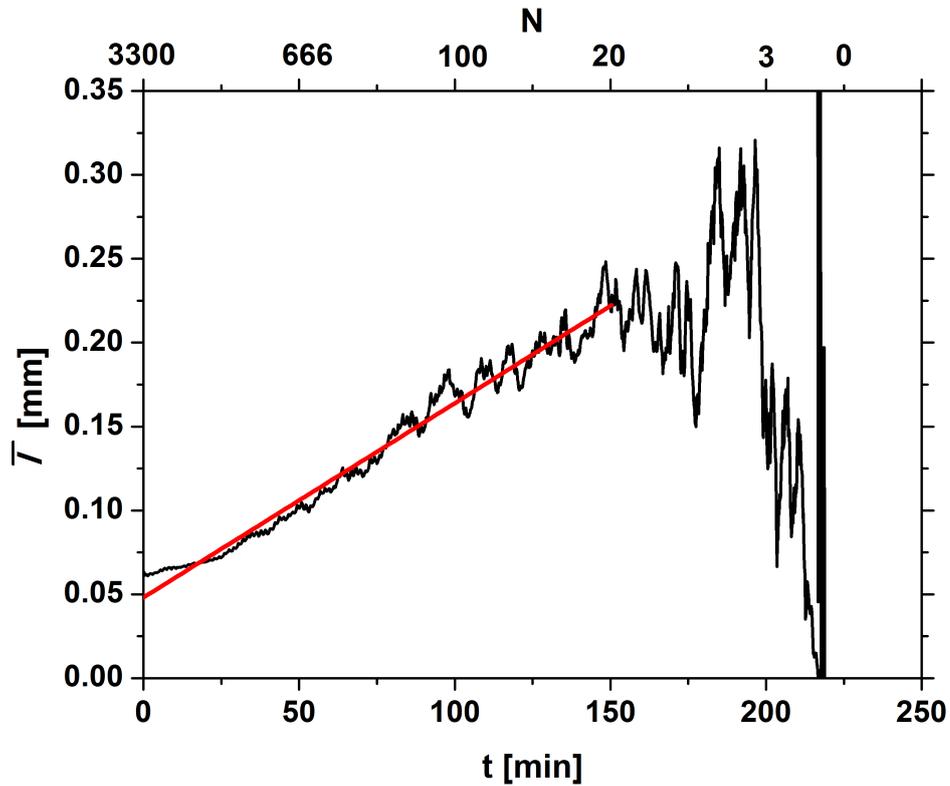


Abbildung 46: Die mittlere Länge der Adern \bar{l} in einem Adernetzwerk von *P. polycephalum* im zeitlichen Verlauf, nach Glättung der Werte mit einem gleitendem Durchschnitt von 15 Werten. An der oberen Achse ist mit N die Anzahl der Adern zur Zeit t auf der unteren Achse angegeben. Die rote Linie stellt eine Anpassung der Messdaten gemäß Gl. 57 dar, mit $\beta = 0.00116 \pm 0.00001$ mm/min, $\bar{l}_0 = 0.04812 \pm 0.0005$ und einem Korrelationskoeffizienten von $R = 0.976$.

Mittlere Dicke

Die mittlere Dicke \bar{w} der Adern über die Zeit ist in Abb. 47 dargestellt. Man erkennt deutlich, dass sich \bar{w} nur unwesentlich ändert und damit als nahezu konstant anzusehen ist. Erst wenn die Anzahl der Adern im Netzwerk auf Werte unter 30 sinkt, werden stärkere Schwankungen deutlich. Für den Vergrößerungsprozess bedeutet dies, dass sich die mittlere Dicke \bar{w} der Adern während des Vergrößerungsprozesses nicht wesentlich ändert. Dieses Ergebnis kann so interpretiert werden, dass die mittlere Dicke der Adern nicht mit dem Vergrößerungsprozess zusammenhängt. Dies beobachtet man auch im Experiment, in dem bis zum Schluss auch dicke Adern übrig bleiben, deren Durchmesser sich dann nach und nach oszillierend verringert, bis die Durchströmung mit Protoplasma zum Erliegen kommt.

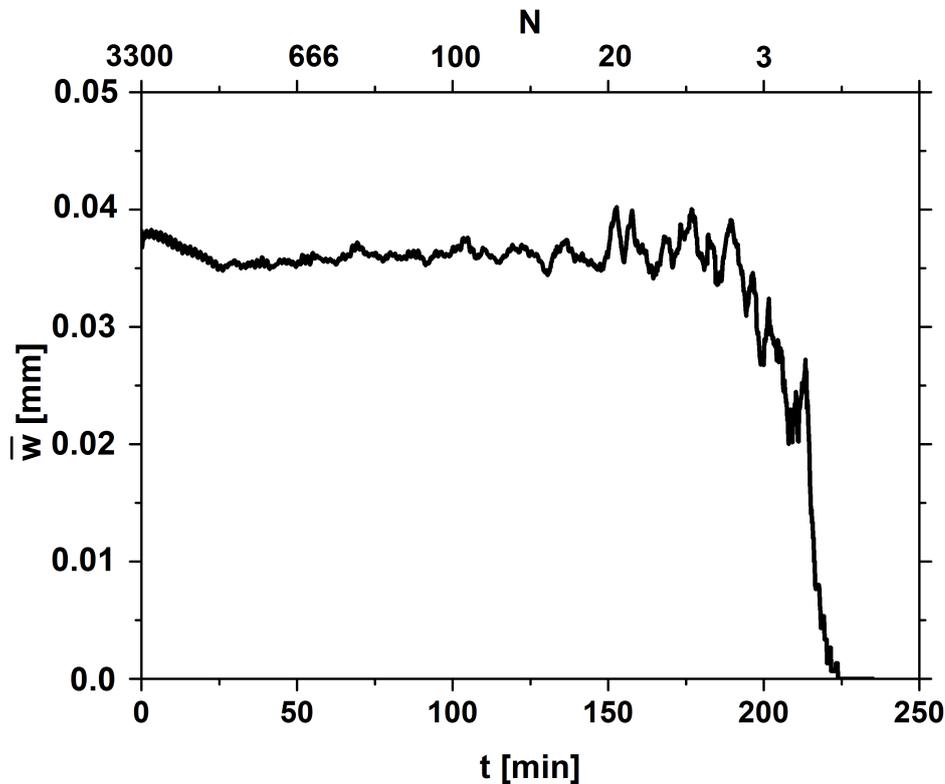


Abbildung 47: Zeitlicher Verlauf der mittleren Dicke der Adern im Beobachtungsfenster. Die mittlere Dicke \bar{w} der Adern in einem Adernetzwerk von *P. polycephalum* ist im zeitlichen Verlauf nahezu konstant. Dargestellt sind die Messwerte nach Glättung mit einem gleitendem Durchschnitt von 15 Punkten. An der oberen Achse ist mit N die Anzahl der Adern zur Zeit t auf der unteren Achse angegeben.

7.2.3 Fläche des Netzwerks

Auch die Fläche des Netzwerks F (die Menge aller Pixel, die die Netzwerkfläche ausmachen) nimmt mit der Zeit unter periodischen Schwankungen ab 48. Der Verlauf dieser Funktion lässt sich durch eine Exponentialfunktion der Form aus Gl. 51 beschreiben^[11]. Der Parameter γ wird hier als Flächenabbauparameter verstanden, der angibt, wie schnell sich die Fläche im Netzwerk verringert. Für die durchgeführten Experimente ergab sich $\gamma = 0.016 \pm 0.005 \text{ min}^{-1}$.

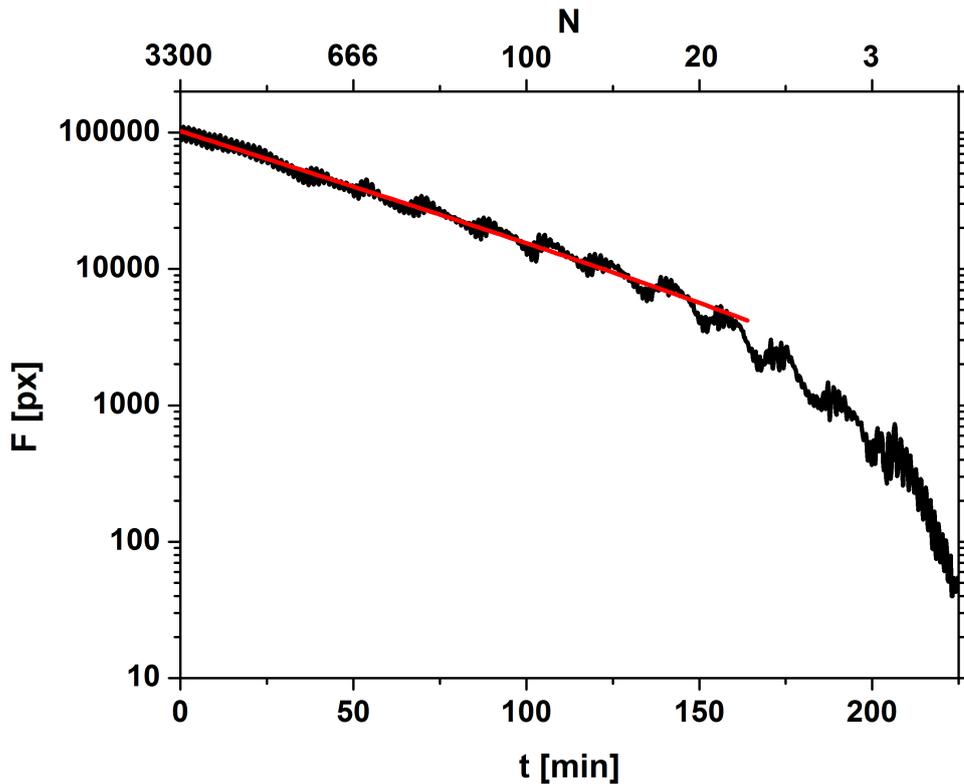


Abbildung 48: Zeitlicher Verlauf der Netzwerkfläche F im Beobachtungsfenster. Die rot eingezeichnete Linie ist eine exponentielle Fitfunktion mit einem Flächenabbauparameter von $\delta = 0.0155$ bei einer Korrelation von $R = 0.989$. In der oberen Achse ist zum Vergleich die Anzahl N der Adern zum Zeitpunkt t der unteren Zeitachse eingezeichnet.

7.3 Zusammenfassung der topologischen Analyse

In diesem Kapitel wurde die topologische Struktur des Adernetzwerks von *P. polycephalum* analysiert. Dabei stellte sich heraus, dass es zu den gleichen Ergebnissen führt, wenn man die Verteilungsfunktionen für Länge, Fläche und Dicke von Adern entweder durch Summation der Verteilungen einer gesamten Zeitserie, oder durch Summation einzelner Messzeitpunkte verschiedener Messungen ermittelt. Dies zeigt, dass es trotz der biologischen Variabilität bei verschiedenen Adernetzwerken zu gleichen Verteilungen kommt.

Die Längen- und die Dickenverteilung sind von der Form her Log-Normal-Funktionen, während die Flächenverteilung durch eine Exponentialverteilung beschrieben werden kann. Dies bestätigt die bereits in meiner Diplomarbeit^[7] und später auch von Ito et al.^[61] angegebenen Verteilungen.

Die Verteilung der Dickenverhältnisse von Adern an Verzweigungspunkten (Gl. 52), zeigt einen zu Log-Normal-Funktionen ähnlichen Verlauf, für das Verhältnis der dünnsten zur dicksten Ader an den Verzweigungen und einen exponentiellen Verlauf für das Verhältnis der zweitdicksten zur dicksten Ader.

Es wurde die Verteilung der Durchmesserexponenten (Gl. 54) für Verzweigungen von Adern ermittelt. Die resultierende Verteilung entspricht einer Log-Normal-Verteilung. Dabei zeigte sich, dass die Durchmesserexponenten Δ zwischen $0.5 \leq \Delta \leq 4$, mit einem Maximum bei $\Delta = 1$, liegen. Damit liegen die Durchmesserexponenten nahe denen, die man auch bei Verzweigungen von Arterien beim Menschen beobachtet hat^[93].

Die Untersuchung der Vergrößerung des Adernetzwerks zeigte, dass sich die Anzahl der Adern und die Fläche des Adernetzwerks exponentiell mit der Zeit vermindern. Die mittlere Dicke aller Adern im Beobachtungsfenster bleibt über die Zeit hinweg konstant, während die mittlere Länge der Adern mit der Zeit linear ansteigt^[11].

8 Funktionelle Analyse des Adernetzwerks

In diesem Kapitel wird untersucht, welche funktionelle Bedeutung den Netzwerken zukommt, und welche Bedeutung die in Kapitel 7 aufgedeckten Zusammenhänge für eine mögliche Funktion des Netzwerks haben. Es werden hier der Strömungswiderstand (Gl. 9) von Adern und darauf aufbauende Größen untersucht, die in den Grundlagen zur Netzwerktheorie (Abschnitt 4) beschrieben wurden. Es wird weiterhin ermittelt, ob das Hagen-Poiseuille-Gesetz trotz der vorhandenen Peristaltik sich eignet, um die Entwicklung des Adernetzwerks abzuschätzen. Der Abschluss dieses Abschnitts gibt erste Aufschlüsse darüber, was mit dem Adernetzwerk geschieht, wenn man einzelne Adern im Netzwerk durchtrennt.

8.1 Strömungswiderstand von Adern

8.1.1 Strömungswiderstandskarten

Grundlegend für alle nachfolgenden Betrachtungen, die mit der Transporteffizienz einzelner Adern und dem Netzwerk insgesamt zu tun haben, ist der Strömungswiderstand einer Ader, der in Gl. 9 angegeben wurde, und aus Länge l und Radius r einer Ader berechnet wurde:

$$S_w = \frac{l}{r^4}. \quad (58)$$

Die Transporteffizienz, welche hier entsprechend umgekehrt proportional zum Strömungswiderstand S_w sein soll, ist dabei umso größer, je kleiner die Länge der Ader und umso größer ihr Radius ist. Aus dem Netzwerk wurde das Spektrum der Strömungswiderstände in einem Adernetzwerk bestimmt (Abb. 49). Das Spektrum gibt dabei der Größe nach sortiert wieder, wie groß der Strömungswiderstand der einzelnen Adern ist. Die dort ermittelten Exponentialparameter liegen dicht beieinander, was zeigt, dass die Netzwerke von der Verteilung der Strömungswiderstände her sehr ähnlich sind.

Die zeitliche Veränderung des Strömungswiderstandes der Adern in einem Netzwerk ist in Abb. 50 dargestellt. Die Strömungswiderstände der Adern nehmen mit der Zeit ab, während das Netzwerk einem Vergrößerungsprozess unterworfen ist. Deutlich erkennt man auch, dass die transportineffizienten Adern, d.h. solche, die sehr lang und auch sehr dünn sind, also einen hohen Strömungswiderstand S_w haben und damit eine geringe Transporteffizienz, früher abgebaut werden, als Adern, die eine hohe Transporteffizienz aufweisen, also sehr dick und sehr kurz sind. Dies bedeutet, dass es einen Veränderungsprozess im Transportnetzwerk gibt, welcher dafür sorgt, dass stark benutzte Adern, also solche, durch die viel Protoplasma fließt, länger im Netzwerk verweilen als wenig benutzte Adern, in denen weniger Protoplasma transportiert wird. Dieses Ergebnis ist eine deutliche experimentelle Bestätigung für die Aussagen von Tero et al.^[123], in denen postuliert wird, dass das Netzwerk hinsichtlich der Transporteffizienz optimiert wird. Durch die Analyse der Strömungswiderstände von Adern ist es damit insgesamt möglich, eine Abschätzung über die zukünftige Entwicklung des Adernetzwerks zu machen, da die

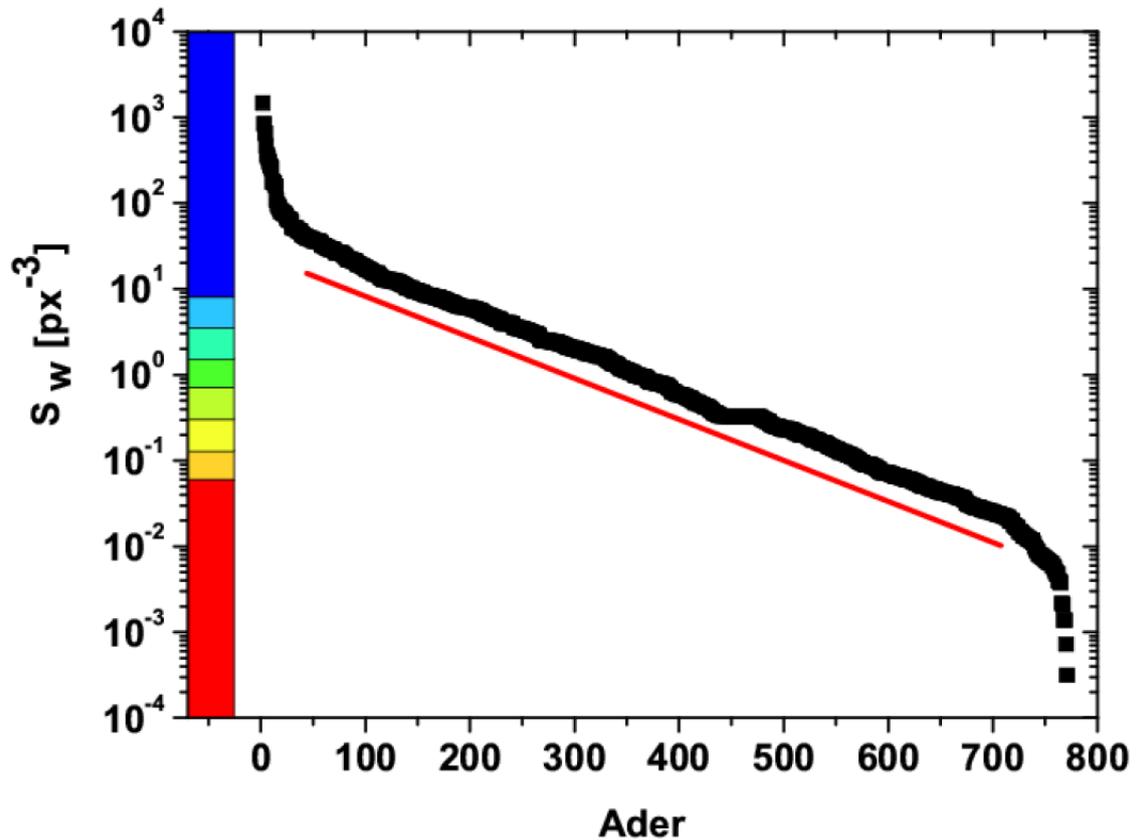


Abbildung 49: Spektrum der Strömungswiderstände S_w eines Adernetzwerks von *P. polycephalum*. Die Adern wurden entsprechend ihrer Strömungswiderstände abwärts sortiert, die S_w -Achse ist logarithmisch skaliert. Die rote Linie zeigt den Kurventrend für den mittleren Bereich an und hat dort einen geraden Verlauf, was einer Exponentialfunktion (Gl. 51) mit $\gamma = 6.9 \pm 0.004$ entspricht.

Adern mit dem größten Strömungswiderstand zuerst aus dem Netzwerk abgebaut werden, während die Adern mit dem geringsten Strömungswiderstand lange im Netzwerk erhalten bleiben.

Da die Adern rhythmisch pumpen, variiert ihre Dicke periodisch, was wiederum zur Folge hat, dass für aufeinanderfolgende Bilder der Netzwerke der Strömungswiderstand der einzelnen Adern deutlichen Änderungen unterworfen ist, was im nachfolgenden Abschnitt genauer betrachtet wird. Um Aussagen über längerfristige Entwicklungen (mehrere Stunden) machen zu können, ist es notwendig, dass die Strömungswiderstände möglichst immer zu gleichen Bedingungen betrachtet werden, also beispielsweise bei stets größter, oder stets kleinster Breite der Adern. Eine Mittelung der Strömungswiderstände über die Pumpperioden wäre hier möglicherweise eine Weiterentwicklungsmöglichkeit der Analyse. Allerdings ist eine solche Implementierung verhältnismäßig aufwändig, da die Pumprhythmen im Netzwerk nicht konstant sind, sondern einer leichten Variabilität unterliegen^[69,120].

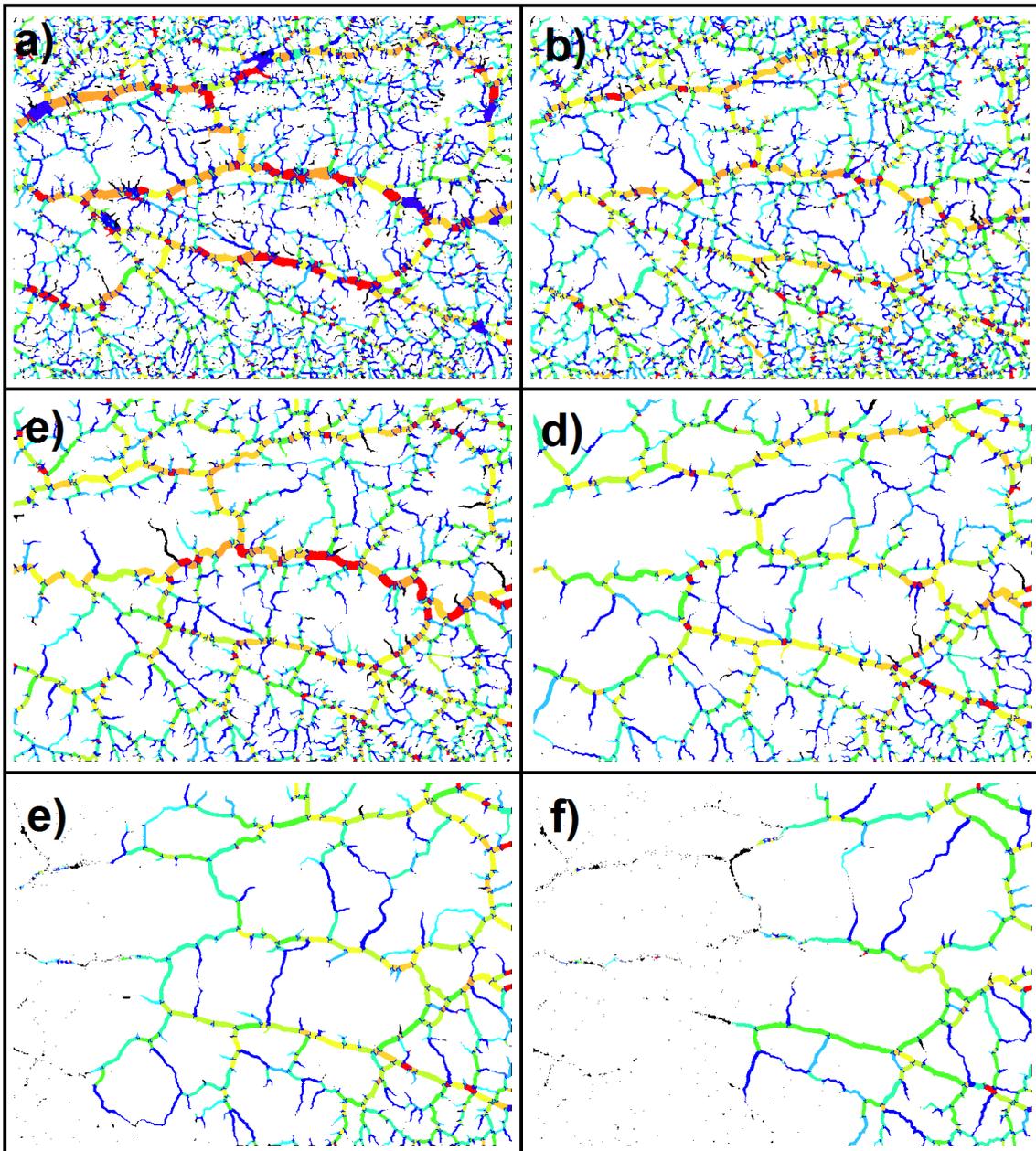


Abbildung 50: Zeitabhängige Veränderung der Strömungswiderstände S_w der Adern in einem Netzwerk. a) 150 min, b) 200 min, c) 250 min, d) 300 min, e) 350 min, f) 400 min nach dem Hereinwachsen der Front in das Beobachtungsfenster (Größe: $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$). Rote Farben entsprechen niedrigen Strömungswiderständen, blaue Farben entsprechen hohen Strömungswiderständen. Farbskala wie in Abb. 49.

8.1.2 Lebensdauer von Adern

Die Lebensdauer der Adern wurde in Bezug auf ihren Strömungswiderstand zu einem festen Zeitpunkt analysiert. Konkret wurde untersucht, wie sich der Strömungswiderstand einer Ader zeitlich ändert bis die Ader nicht mehr existiert. Es wurde der Hypothese nachgegangen, ob die Ader zu einem Anfangszeitpunkt t_0 einen Strömungswiderstand S_{w0} hat, von dem aus sie noch eine gewisse Lebensdauer τ zu erwarten hat.

Zur Untersuchung wurden für das Netzwerk Strömungswiderstände einzelner Adern farbig kartiert, und über die Zeit in einem Time-Space-Plot dargestellt. Abb. 51 zeigt das untersuchte Netzwerk, aus dem dann in Schrittfolgen von 10 s der Strömungswiderstand der Adern dargestellt wird. Auffällig ist, dass es in 5 der 6 untersuchten Adern zu deutlichen Änderungen des Strömungswiderstandes kommt. Dies kommt allein von der Tatsache, dass die Adern einen Pumprhythmus haben, der zu einer Veränderung der Dicke der Adern und damit zur Änderung des Strömungswiderstands führt.

Aus den Ergebnissen zur Analyse der Strömungswiderstände ließen sich keine quantitativen Aussagen zu den Lebensdauern der Adern ableiten. Vielmehr ließ sich qualitativ feststellen, dass Adern mit einem sehr hohem Strömungswiderstand meist früher abgebaut werden, als Adern mit geringeren Strömungswiderständen. Die Analyse der Lebensdauer basierend auf ausschließlich der Aderdicke, oder des mittleren Grauwertes von einem Querschnitt durch eine Ader, ließ keine genaue Korrelation mit der Lebensdauer zu.

Für die Lebensdauer einer Ader spielt allerdings nicht nur der Strömungswiderstand eine Rolle, weswegen nicht nur er allein verantwortlich für ihren Abbau oder ihren Erhalt ist. Vielmehr ist die Dynamik der Abbauprozesse von Adern auch durch andere, parallel laufende Vorgänge, wie beispielsweise der Anpassung und Optimierung des Netzwerks an die vorliegende Umgebung beeinflusst, wodurch die Adern aus dem Netzwerk entfernt werden^[123]. Insgesamt lässt sich daher die Lebensdauer von Adern aus den Strömungswiderständen bestenfalls abschätzen.

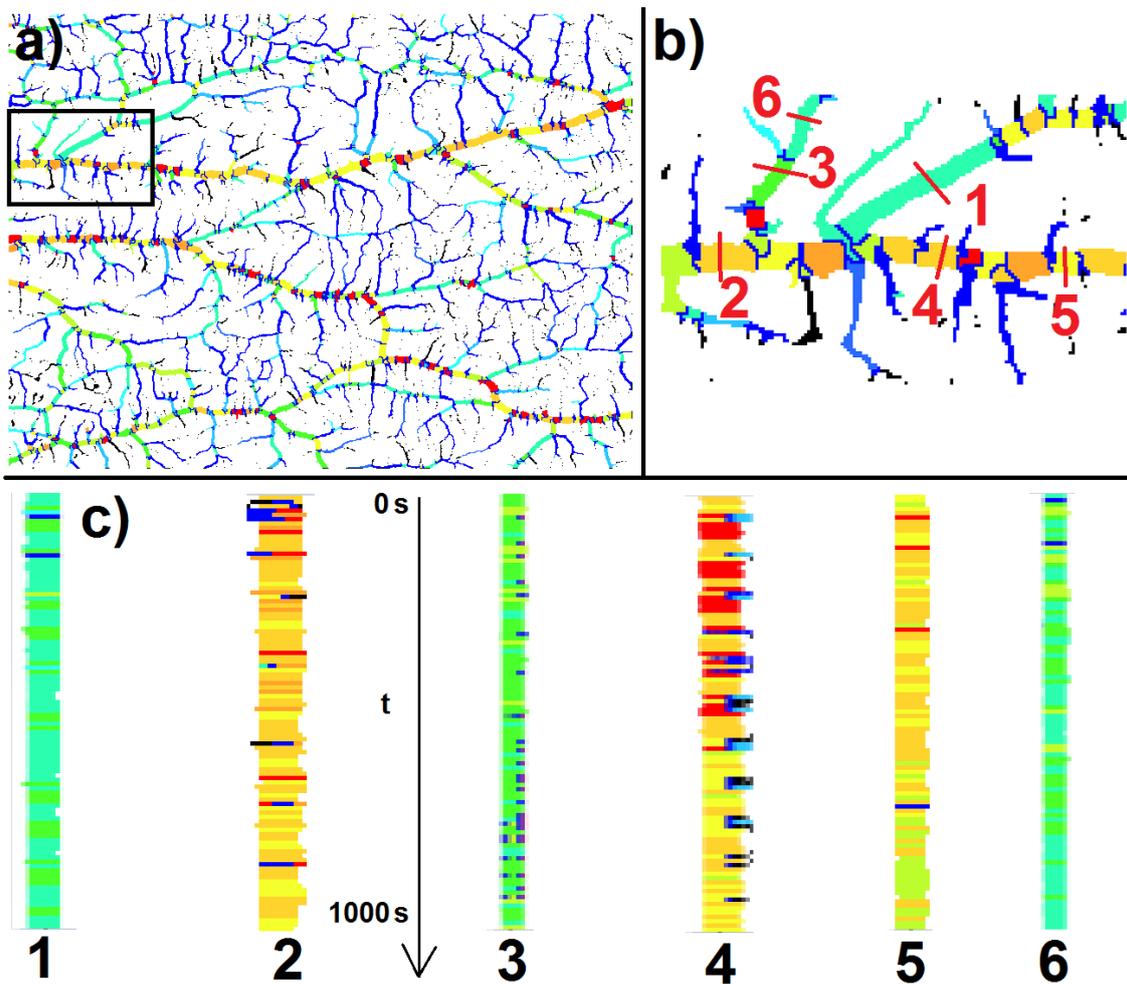


Abbildung 51: Strömungswiderstände der Adern in einem Netzwerk von *P. polycephalum*, Farbkartierung nach Abb. 49. Rote Farben entsprechen niedrigen Strömungswiderständen, blaue Farben entsprechen hohen Strömungswiderständen. In a) ist markiert, welcher Bereich des Netzwerks näher betrachtet wurde. Bildgröße: $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$. In b) sind mit 1-6 die Adern markiert, deren Strömungswiderstand über die Zeit untersucht und in c) als Space-Time-Plot dargestellt wurde. Bildgröße: $0.72 \times 0.41 \text{ cm}^2$. In c) entspricht jede Linie von oben nach unten der Zeit in 10 s Intervallen, beginnend bei 0 s und bis 1000 s reichend. Deutlich zu erkennen sind die stark schwankenden Strömungswiderstände der Adern. Die Adern 2, 3, und 4 haben stellenweise mehrere Farben, was daher kommt, dass im untersuchten Querschnitt Knotenabgrenzungen vorlagen.

8.1.3 Abschätzung der Netzwerkentwicklung mit Strömungswiderstandsfunktionale

Dieser Abschnitt dient zur Überprüfung, ob das Hagen-Poiseuille-Gesetz, im Vergleich mit anderen Strömungswiderstandsfunktionalen, eine günstige Beschreibung für die Strömungswiderstände liefert, aus denen man den Vergrößerungsprozess des Adernetzwerks abschätzen kann. Zu diesem Zweck wird das zugrundeliegende Funktional des Strömungswiderstands $S_w(l, r)$ in der Form

$$S_w(l, r) = \frac{l^\alpha}{r^\beta} \quad (59)$$

für verschiedene Werte der Exponenten α und β betrachtet. Dazu werden verschiedene Karten von Strömungswiderständen für ein Netzwerk erstellt (d.h. für jedes α, β eine Karte). Es soll weiterhin die Annahme gelten, dass hohe Strömungswiderstände ineffizient sind, und daher die Adern mit hohen Strömungswiderständen abgebaut werden.

Es wurde zunächst, innerhalb einer Messung, das Adernetzwerk zur Zeit $t_0 = 0$ min (1319 Adern) mit dem Adernetzwerk zur Zeit $t_1 = t_0 + 53$ min (902 Adern) verglichen (Abb. 52).

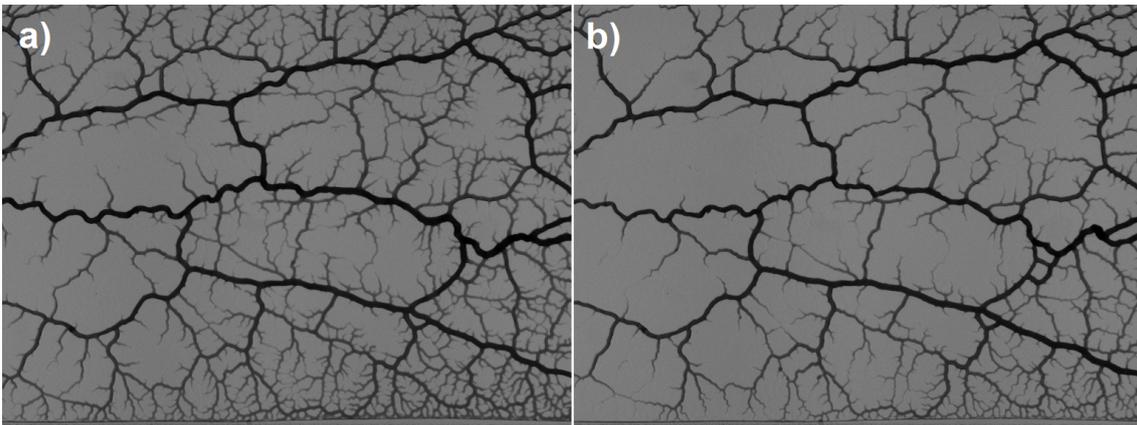


Abbildung 52: Adernetzwerk von *P. polycephalum* zu den Zeiten a) $t_0 = 0$ min und b) $t_1 = 53$ min. Es wurden 439 Adern in dem Zeitraum abgebaut. Bildgröße: 3.5×2.6 cm².

Die Anzahl der abgebauten Adern (439) wird nun als Kriterium für die Anzahl der abzubauenen Adern innerhalb jedes Strömungswiderstandsfunktionalen gesetzt. Es wird die Frage sein, welche Funktionale die beste Abschätzung des tatsächlichen Abbaus der Adern bieten.

Für verschiedene α und β wurde das Spektrum der Strömungswiderstände im Netzwerk zur Zeit $t_0 = 0$ min ermittelt (Abb. 53).

Innerhalb dieser Spektren wurden dann jeweils die 439 Adern mit den höchsten Strömungswiderständen für den Abbau ausgewählt. Beispiele für verschiedene Realisierungen von α und β mit den dazugehörigen abzubauenen Adern sind in Abb. 54 dargestellt.

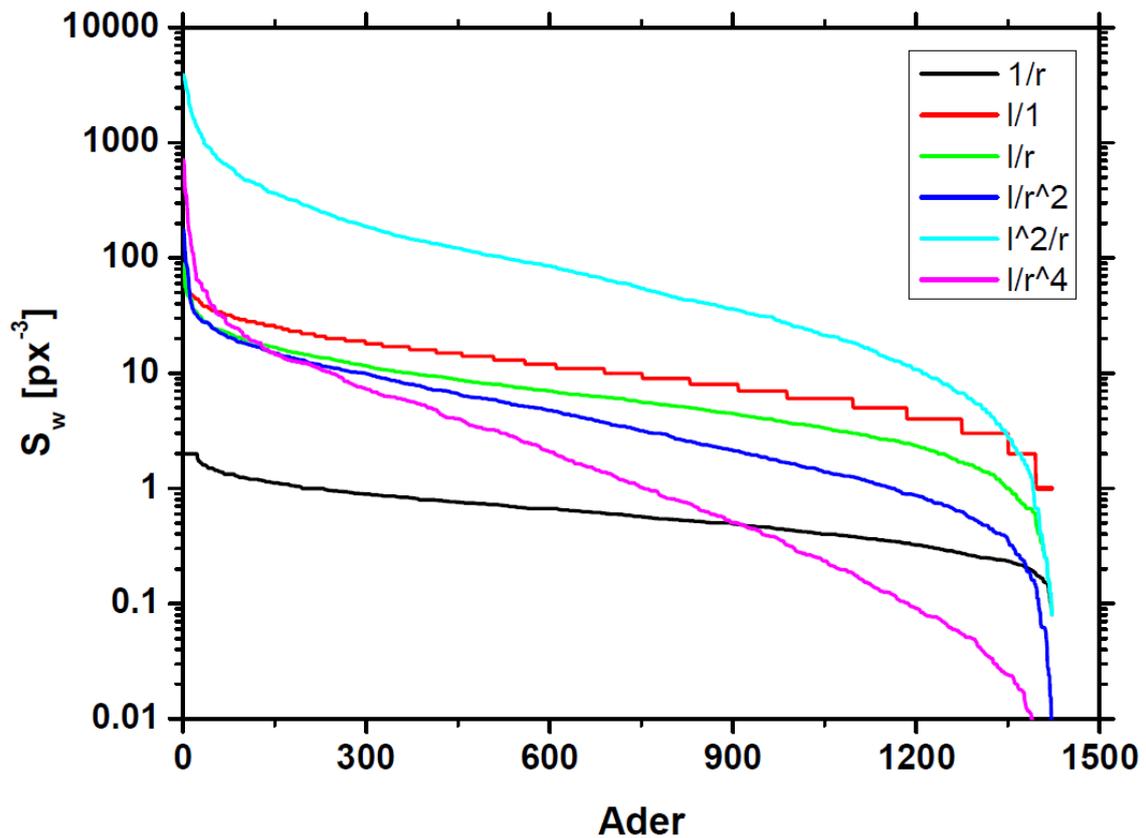


Abbildung 53: Spektren von Strömungswiderständen die durch hypothetische Variation des Strömungswiderstandsfunktional (Gl. 59) berechnet wurden. Die rote Linie ist stufenförmig, da sie die Längenverteilung widerspiegelt, welche nur aus ganzzahligen Werten (hier gemessen in Pixel) besteht.

Das Hagen-Poiseuille-Gesetz in Abb. 54 a) und die Variation b) in der der Radius stärker gewichtet wird, machen visuell einen ähnlichen Eindruck hinsichtlich der für den Abbau ausgewählten Adern (blau markiert). Eine Wichtung des Strömungswiderstands nur hinsichtlich der Dicke, oder nur hinsichtlich der Länge (Abb. 54 c) bzw. d)), führt zu deutlich verschiedenen Ergebnissen, verglichen mit dem Hagen-Poiseuille-Gesetz.

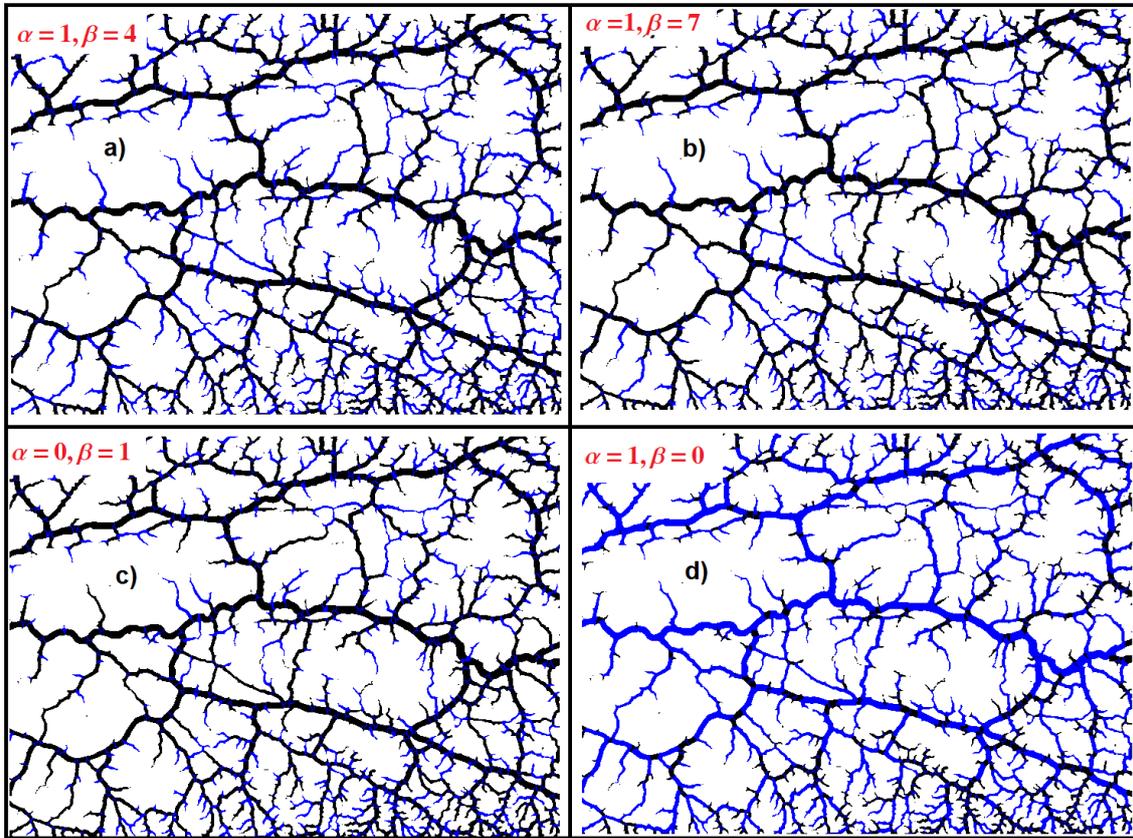


Abbildung 54: Netzwerk von *P. polycephalum* zur Zeit $t_0 = 0$ min. In blau hinterlegt sind die Adern die, je nach Variation von α und β in Gl. 59, nach einer Zeit von 53 min aus dem Adernetzwerk abgebaut werden sollen. Es sind deutliche Unterschiede in der Auswahl der abzubauenen Adern zu erkennen. Bildgröße jeweils: 3.5×2.5 cm²

Nun werden einige Maße eingeführt, um zu charakterisieren, wie gut man mit den einzelnen Funktionalen abschätzen kann, welche der Adern im Netzwerk abgebaut werden. Hierbei ist die Anzahl der abzubauenen Adern bereits vorgegeben. Um nun zu quantifizieren, wie genau eine Abschätzung war, wird für jede Variation von α und β die Abschätzung des Aderabbaus mit dem tatsächlichen Aderabbau verglichen.

Das Adernetzwerk hat zur Zeit $t_1 = t_0 + 53$ min, in der Abbildung der Strömungswiderstände, die Gesamtfläche von N Pixeln. Die Anzahl der zur Zeit t_1 tatsächlich abgebauten Pixel sei N_T (tatsächlicher Abbau). Die Anzahl der von der Abschätzung für den Abbau vorhergesagten Pixel sei N_V (vorhergesagter Abbau). Es wird nun festge-

stellt, zu welchem Teil die abgeschätzten Pixel auch tatsächlich abgebaut wurden. Dazu werden die nachfolgenden Eigenschaften eines jeden Pixels im Netzwerk überprüft.

Richtige Abschätzung: Wenn ein Pixel abgebaut werden sollte, und er auch abgebaut wurde, so wurde richtig abgeschätzt, wovon es eine Anzahl von N_R (richtiger Abbau) Pixeln gibt.

Falsche Abschätzung: Wenn ein Pixel abgebaut werden sollte, und er nicht abgebaut wurde, so wurde falsch abgeschätzt, wovon es eine Anzahl von N_F Pixeln gibt.

Vergessene Abschätzung: Wenn ein Pixel nicht abgebaut werden sollte, er aber abgebaut wurde, so wurde der Pixel nicht bei der Abschätzung bedacht, wovon es eine Anzahl von N_{NB} Pixeln gibt.

Für diese Parameter gelten die folgenden Beziehungen:

$$N_T = N_R + N_{NB} \quad (60)$$

$$N_V = N_R + N_F. \quad (61)$$

Eine optimale Abschätzung des Netzwerkabbaus erfüllt damit folgende Gleichungen:

$$\left| 1 - \frac{N_V}{N_T} \right| = 0 \quad (62)$$

$$\frac{N_R}{N_T} = 1 \quad (63)$$

$$\frac{N_F}{N_T} = 0. \quad (64)$$

Dadurch lässt sich nachfolgend der Qualitätsparameter Q (Qualität der Abschätzung) definieren:

$$Q = \frac{N_R}{N_T} - \frac{N_F}{N_T} - \left| 1 - \frac{N_V}{N_T} \right|, \quad (65)$$

der zwischen $-\infty$ und 1 (optimale Abschätzung) liegt. Anhand dieses Parameters lässt sich die Qualität der Abschätzung bei verschiedenen α und β in Gl. 59 ermitteln. Die Qualität der Abschätzung ist umso größer, je größer der Qualitätsparameter ist.

Für die in Abb. 54 dargestellten Fälle sind in den Abb. 55 und 56 die richtig (grün), falsch (rot), bzw. nicht bedachten Pixel (blau) dargestellt. Es ist dort zu erkennen, dass eine stärkere Wichtung hinsichtlich der Länge schlechtere Ergebnisse liefert, als eine stärkere Wichtung hinsichtlich des Radius.

Um die Aussagekraft der Abschätzungen zu quantifizieren wurde eine Parameterstudie durchgeführt, bei der α und β (aus Gl. 59) jeweils in Schritten von 0.2 variiert wurden. Die Parameterstudie erfolgte dabei in den Bereichen $\alpha = [0; 4.8]$ und $\beta = [0; 12.8]$.

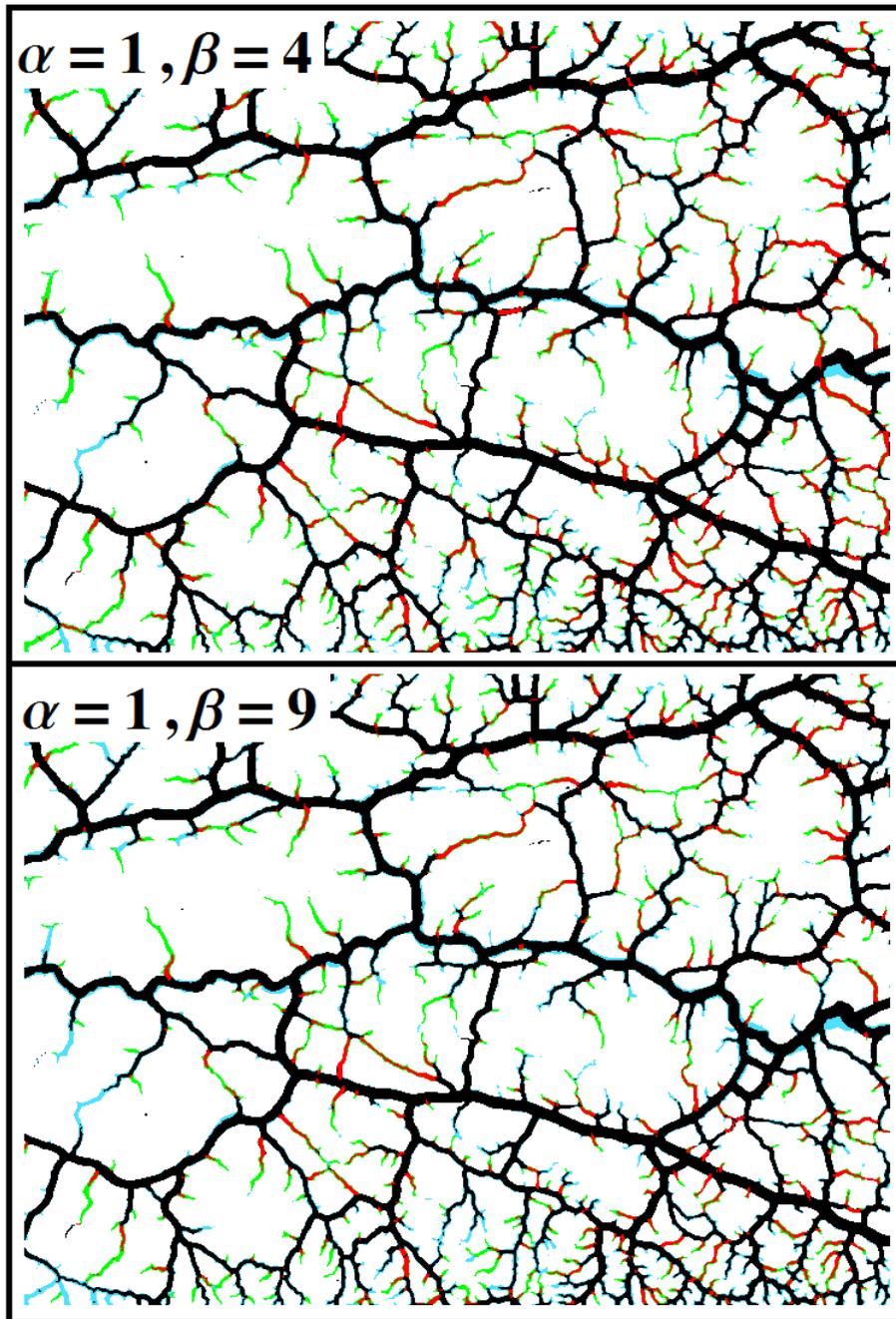


Abbildung 55: Adernetzwerk von *P. polycephalum* zur Zeit $t_1 = 53$ min (Vgl. Abb. 52). Farbig sind die für den Abbau richtig (grün, N_R), falsch (rot, N_F) und nicht bedachten (blau, N_{NB}) Pixel des Netzwerks, bei $\alpha = 1; \beta = 4$ (nach dem Hagen-Poiseuille Gesetz) und $\alpha = 1; \beta = 9$ aus Gl. 59 dargestellt. Die Basis der Abschätzung bildete Abb. 52 a) mit 439 abgebauten Adern. Bildgröße jeweils: 3.5×2.5 cm²

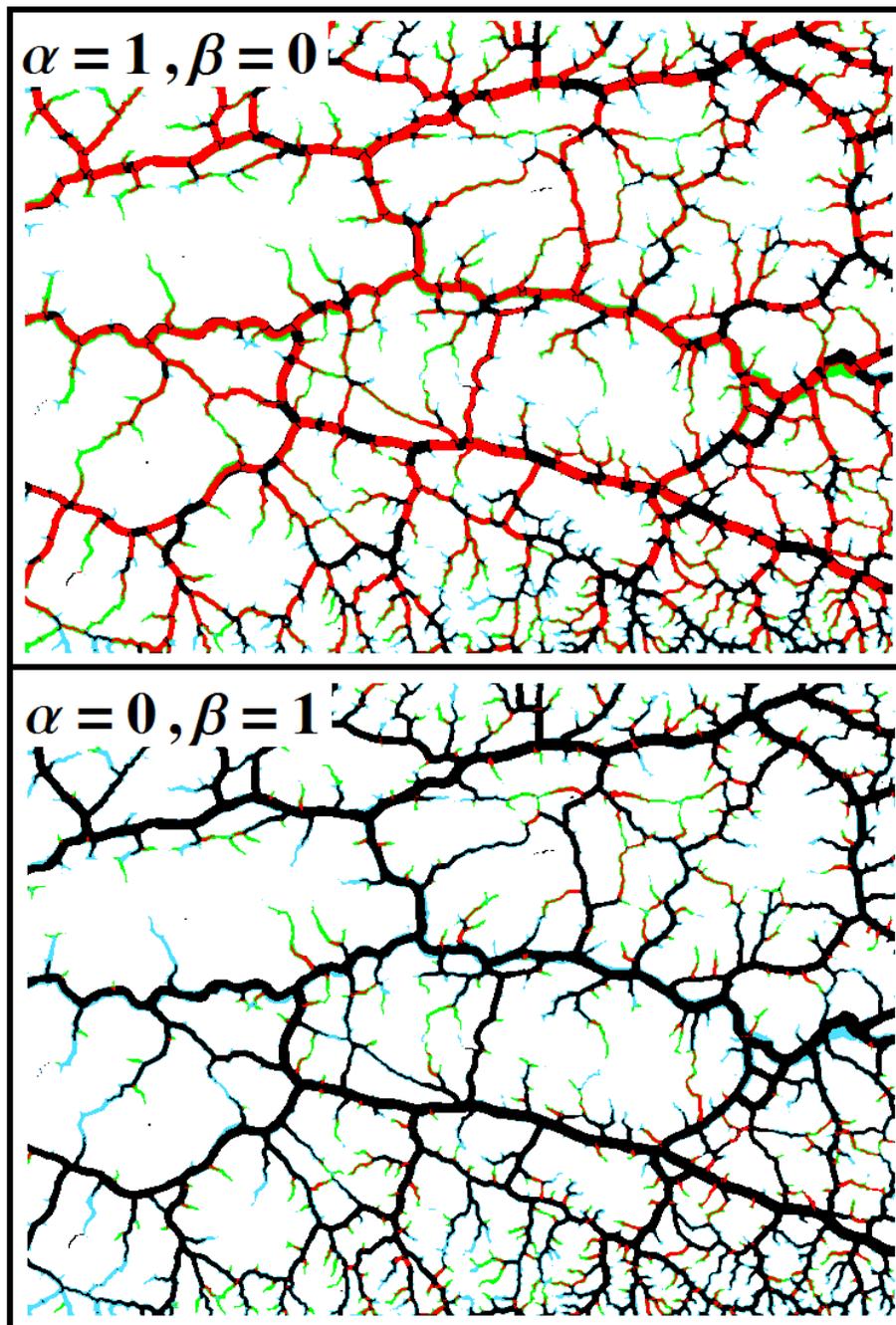


Abbildung 56: Adernetzwerk von *P. polycephalum* zur Zeit $t_1 = 53$ min (Vgl. Abb. 52). Farblich sind die für den Abbau richtig (grün, N_R), falsch (rot, N_F) und nicht bedachten (blau, N_{NB}) Pixel des Netzwerks, bei $\alpha = 1; \beta = 0$ und $\alpha = 0; \beta = 1$ aus Gl. 59 dargestellt. Die Basis der Abschätzung bildete Abb. 52 a) mit 439 abgebauten Adern. Bildgröße jeweils: $3.5 \times 2.5 \text{ cm}^2$

Alle oben beschriebenen Schritte zur Analyse der Abschätzungen wurden automatisch durchgeführt und der Qualitätsparameter aus Gl. 65 wurde für die jeweiligen Kombinationen von α und β ermittelt. Abb. 57 zeigt, dass die günstigsten Kombinationen von α und β , zur Abschätzung der Netzwerkentwicklung, auf einer Geraden mit der Gleichung $\beta = 4.71 \cdot \alpha$ liegen.

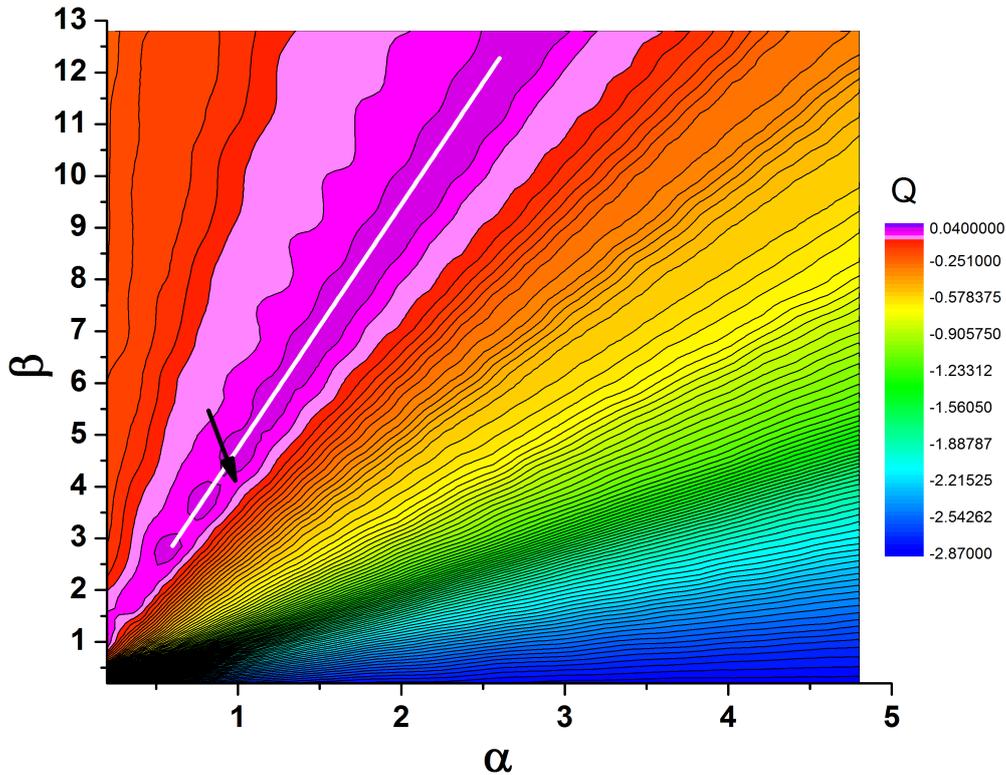


Abbildung 57: Aus Gl. 65 ermittelter Qualitätsparameter Q für die Abschätzungsqualität des Aderabbaus bei verschiedenen Kombinationen von α und β aus Gl. 59. In Farbe ist der Wert des Qualitätsparameters Q dargestellt. Die weiße Linie folgt dem Verlauf der besten Abschätzungen bei verschiedenen α und β . Das Hagen-Poiseuille-Gesetz mit $\alpha = 1$ und $\beta = 4$ (durch den Pfeil markiert) liegt sehr nahe höchsten erreichten Qualitätsparameter.

Die Geraden resultieren daher, dass bestimmte Kombinationen aus α und β nach dem Sortieren sehr ähnliche Spektren der Strömungswiderstände liefern. Als Resultat folgt daraus, dass die Abschätzungen und damit am Ende auch der Qualitätsparameter Q für solche Kombinationen von α und β ähnlich sind. Die Abbildung zeigt auch, dass das Hagen-Poiseuille-Gesetz sich sehr gut eignet, um Abschätzungen über die weitere Entwicklung des Adernetzwerks zu machen. Es fällt auf (Abb. 56), dass Abschätzungen nur anhand des Radius ($\alpha = 0$) bedeutend bessere Qualitätsparameter haben, als Abschätzungen nur anhand der Länge ($\beta = 0$). Dies zeigt, dass für die Abschätzung des Aderabbaus der Radius einer Ader viel bedeutender ist als die Länge. Die laut Quali-

tätsparameter besten Abschätzungen erhält man allerdings insgesamt immer durch eine Kombination der Länge und des Radius der Ader.

Auch die laut Qualitätsparameter beste Abschätzung, die hier gefunden wurde, ist nicht optimal zur Beschreibung des tatsächlichen Abbaus der Adern. Dies liegt daran, dass im Schleimpilz für den Aderabbau nicht nur der Strömungswiderstand eine Rolle spielt, sondern auch noch andere Prozesse, wie beispielsweise die Anpassung des Netzwerks an die Umgebung^[123]. Weiterhin ist es so, dass bei der Abschätzung des Aderabbaus auch die Oszillation von Adern mit in das Ergebnis eingeht. So zeigen sehr dicke Adern einen großen Einfluss auf die Anzahl der Pixel die tatsächlich aus dem Netzwerk entfernten wurden. Das bedeutet, dass die Oszillationsprozesse im Netzwerk sich ungünstig auf den Qualitätsparameter auswirken.

8.2 Erreichbarkeit einzelner Gebiete im Netzwerk

Zur Untersuchung, welche Gebiete in Netzwerken wie stark miteinander verknüpft sind, wurden Erreichbarkeitskarten für die Netzwerke erstellt. Dabei wurde von einem vorgegebenen Referenzknoten zu allen anderen Knoten im Netzwerk der günstigste Transportweg bestimmt. Der günstigste Weg war hierbei jeweils der, welcher hinsichtlich des gesamten Strömungswiderstands S_w^{ges} (Gl. 45) den kleinsten Wert aufweist.

In Abb. 58 sind Erreichbarkeitskarten für zwei Netzwerke dargestellt. Je nach Lage der Referenzknoten ist ihre Erreichbarkeitskarte anders. Legt man den Referenzknoten an einen Ort, von dem Adern mit einem sehr geringen Strömungswiderstand ausgehen, so läßt sich ein Großteil des betrachteten Netzwerks sehr günstig erreichen (Abb. 58 a) und f)).

Für Knoten, die in Gebieten liegen, die einen sehr hohen Strömungswiderstand aufweisen, lassen sich große Teile des Netzwerks nur sehr kostenintensiv erreichen, wie in Abb. 58 b), c), d) zu erkennen ist. Dort wurden die Referenzknoten auf Positionen gesetzt, in denen die umgebenden Adern einen sehr hohen Strömungswiderstand haben, und daher ineffizient für den Transport sind. Die resultierende Erreichbarkeitskarte unterscheidet sich dementsprechend bedeutend von denjenigen, in welchen der Startknoten in einem von der Transporteffizienz her günstigem Gebiet liegt.

Der Nutzen der Erreichbarkeitskarten besteht darin, dass man mit ihnen abschätzen könnte, wie sich bei einer Injektion von Partikeln oder Wirkstoffen in eine Ader, die Partikel über das Netzwerk verteilen. Dadurch lassen sich auch Aussagen zur Kinetik der Verteilung der Partikel machen, wobei letztere sich im Laufe der Zeit überall im Netzwerk verteilen.

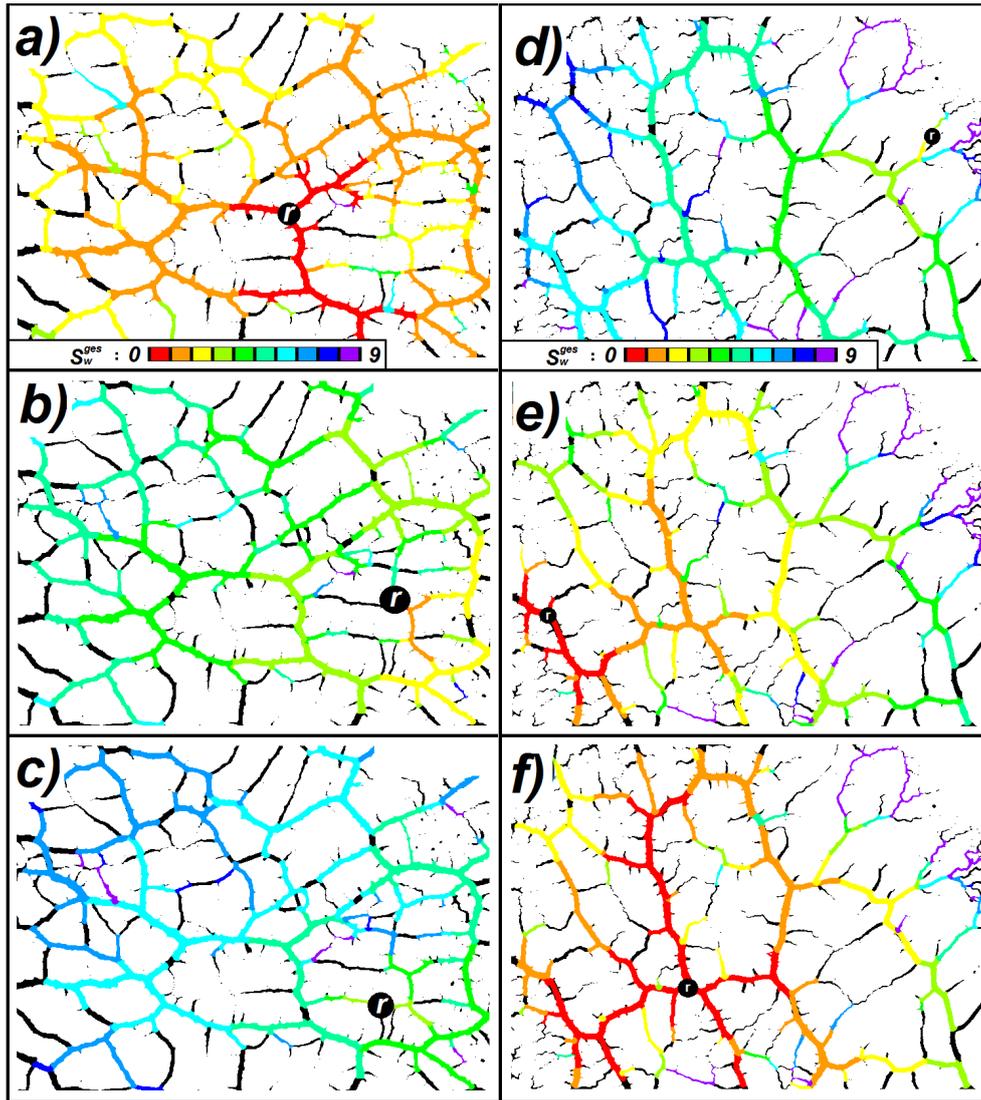


Abbildung 58: Erreichbarkeitskarten für zwei verschiedene Netzwerke von *P. polycephalum* (a)-c) und d)-e)) und jeweils verschiedene Positionen des Referenzknotens (schwarzer Kreis mit dem 'r' in der Mitte). Es ist stets das zuletzt markierte Segment entlang eines optimalen (hinsichtlich S_w^{ges} 45) Weges vom Referenzknoten zum Zielknoten farbig markiert. Die Farbe entspricht dabei dem Wert des gesamten Strömungswiderstandes S_w^{ges} entlang des ermittelten Weges (nach Aufsummation der Strömungswiderstände der einzelnen, sich auf dem Weg befindenden, Adern). Die Farbskalierung ist linear in zehn Schritten geteilt und geht von 0 bis 9 px^{-3} (entsprechend 0 bis 0.4 mm^{-3}). Die Bildgröße ist jeweils $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$. Die Bilder in a) - c) sind 15.5 h und die Bilder des Netzwerks in d) - f) sind 18.5 h nach dem Platzieren der Sklerotien auf der Petrischale aufgenommen worden.

8.3 Edge-Betweenness und Hierarchie des Netzwerks

Während der Strömungswiderstand ein lokales Maß ist, welches angibt, mit welcher Effizienz der Transport durch Adern erfolgt, und die Erreichbarkeitskarten mittels dieses Maßes bestimmen, wie intensiv verschiedene Regionen untereinander im Netzwerk durch Transport verknüpft sind, gibt die Edge-Betweenness an, wie häufig die einzelnen Adern dabei in den Transport involviert sind.

Dementsprechend gibt eine Karte der Edge-Betweenness auch an, welche Bedeutung die einzelnen Adern für den Transport im Adernetzwerk haben. Auch die Edge-Betweenness baut auf dem Strömungswiderstand auf, bildet jedoch aus diesem lokalen Maß ein nun globales Maß, bezogen auf das Beobachtungsgebiet, in dem man das Netzwerk untersucht. Daher wird für die Berechnung auch das gesamte Netzwerk mit all seinen Adern (im Beobachtungsfenster) benötigt.

8.3.1 Edge-Betweenness

Zunächst wird ein Beispiel für Adernetzwerke, die keine ausgezeichnete Ausbreitungsrichtung besitzen, untersucht. Dazu wird eine Messung verwendet, in der das Netzwerk viele, in der Dicke deutlich voneinander unterscheidbare, Adern besitzt. In Abb. 59 sind die Strömungswiderstände S_w der Segmente der Adern dieses Netzwerks farbig kartiert.

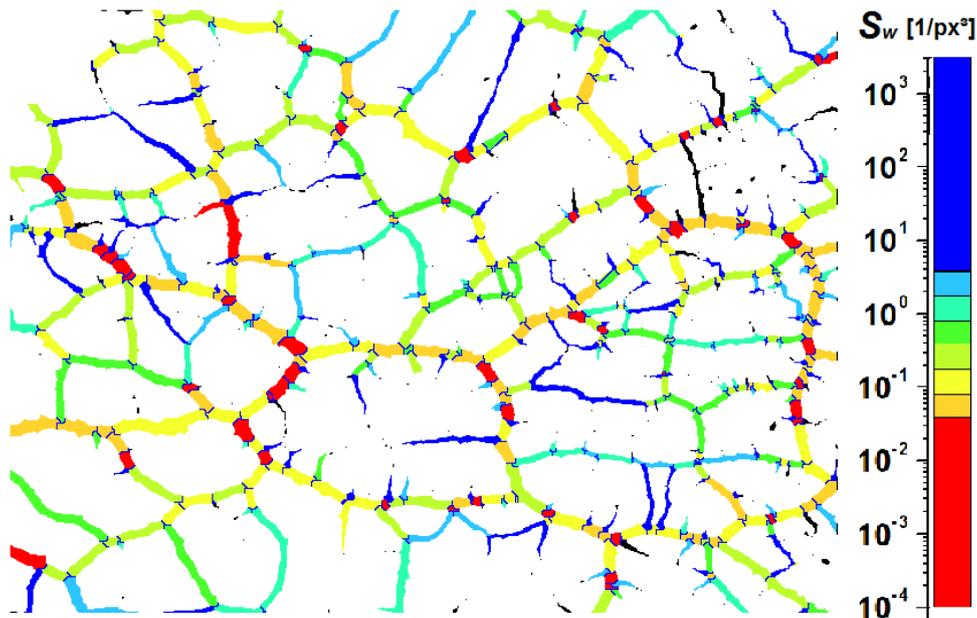


Abbildung 59: Farbkartierung der Strömungswiderstände S_w der Adern eines Netzwerks von *P. polycephalum*. Die Bildaufnahmen wurden 18.5 h nach dem Aufbringen der Sklerotien auf der Petrischale gemacht. Bildgröße: $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$.

Das zugrunde gelegte Funktional zur Berechnung der Edge-Betweenness ist hier der

Strömungswiderstand S_w (Gl. 9).

Im folgenden wurde das Spektrum der Edge-Betweenness für eine freie Ausbreitung in der Petrischale und eine gerichtete Ausbreitung im Glaskasten untersucht. Die Spektren der Edge-Betweenness sind in Abb. 60 dargestellt. Sie zeigen einen exponentiellen Verlauf mit $\gamma = 8.5 \pm 0.9$ (Gl. 51) für die freie Ausbreitung im Glaskasten, und $\gamma = 5.11 \pm 1.2$ für die freie Ausbreitung in der Petrischale. Daraus resultiert, dass die Netzwerke hinsichtlich der Edge-Betweenness ähnlich aufgebaut sind.

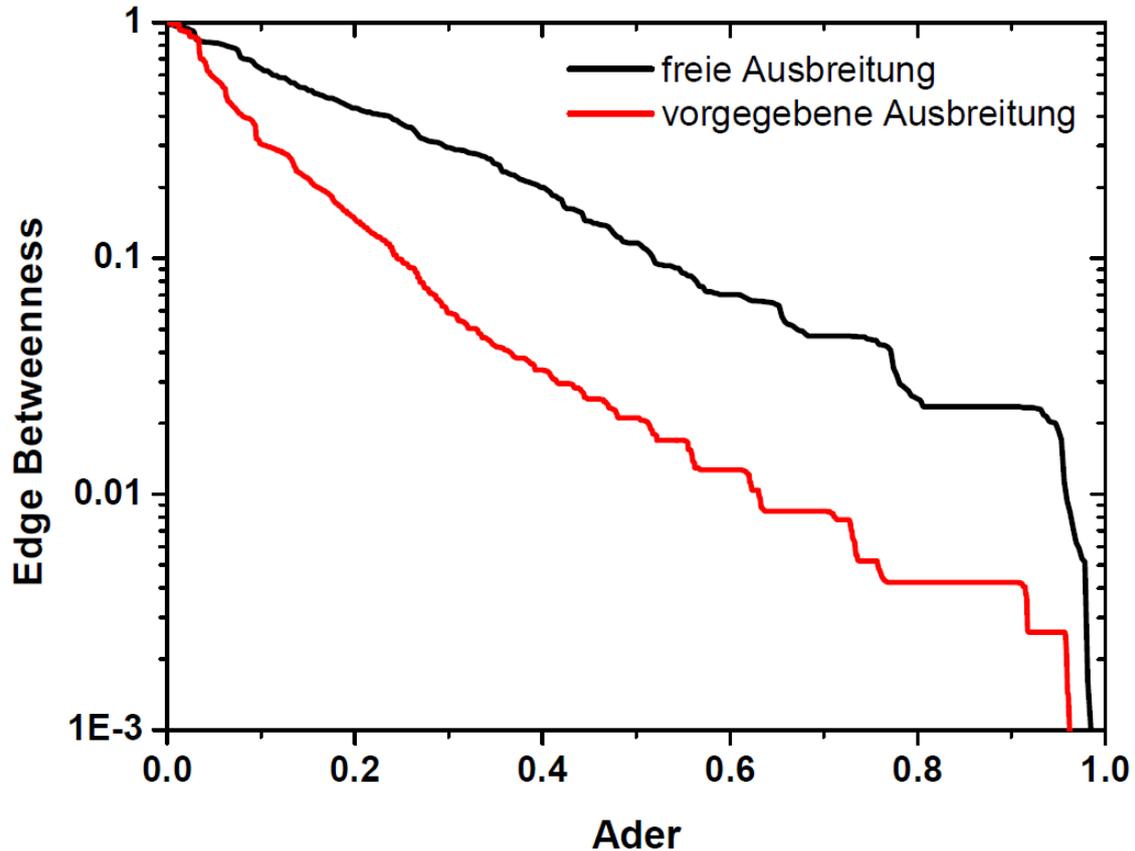


Abbildung 60: Spektren der Edge-Betweenness von Adern, für den Fall der freien Ausbreitung in der Petrischale (schwarze Kurve) und der vorgegebenen Ausbreitung im Glaskasten (rote Kurve). Die Adern wurden ihrer Edge-Betweenness nach in absteigender Reihenfolge sortiert und angeordnet, danach wurde die Anzahl der Adersegmente auf 1 normiert. Die y-Achse ist logarithmisch dargestellt und wurde ebenfalls auf 1 normiert.

Die Farbkarte der Edge-Betweenness der Adern (normiert auf das Maximum der Edge-Betweenness im Netzwerk) des in Abb. 59 dargestellten Netzwerks ist in Abb. 61 gezeigt.

Dabei sind die Adern mit der höchsten Edge-Betweenness diejenigen, die das Rückgrat des Adernetzwerks bilden. Ebenfalls haben sie auch die kleinsten Strömungswiderstände und fallen als breiteste Adern auf. Diese, für den Transport besonders wichtigen Adern, sind allesamt in Schleifen im Netzwerk angeordnet. Dabei sind die am häufigsten für den

Transport benutzten Adern solche, die simultan zu zwei Schleifen von besonders hoher Edge-Betweenness gehören^[10].

Es zeigt sich, dass die Adern hinsichtlich einer Hierarchie von Transportschleifen angeordnet sind, die das gesamte Netzwerk umfasst. Dabei liegen innerhalb von langen Schleifen hoher Edge-Betweenness mehrere kürzere Schleifen einer geringeren Edge-Betweenness. Innerhalb dieser Schleifen liegen dann wiederum nochmals mehrere ebenfalls kürzere Schleifen von Adern, mit einer noch geringeren Edge-Betweenness. Die Menge der Ebenen dieser Hierarchie vergrößert sich mit einer steigenden Dichte der Adern im Adernetzwerk. Da die Topologie jeder Ebene der Hierarchie gleich aufgebaut ist, bedeutet dies, dass das Adernetzwerk einen selbstähnlichen Aufbau hat^[10].

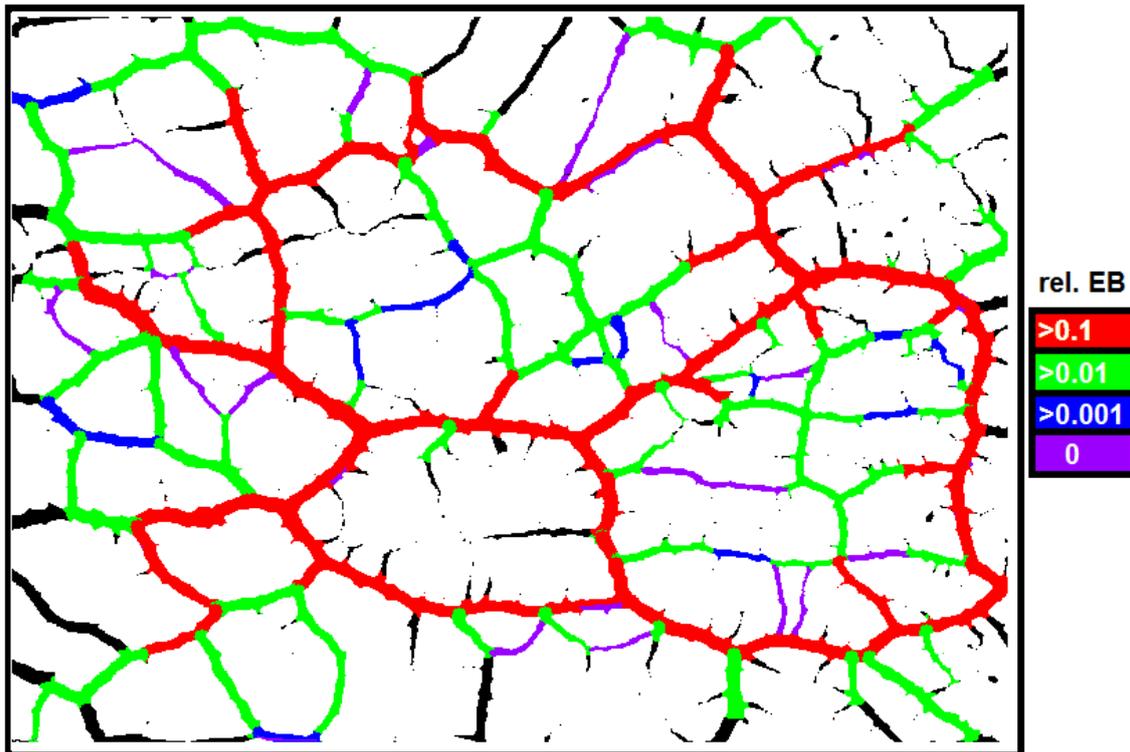


Abbildung 61: Farbkartierung der relativen Edge-Betweenness (bezogen auf ihr Maximum im Netzwerk) der Adern des Netzwerks aus Abb. 59. Man erkennt eine Hierarchie in der Kartierung der Edge-Betweenness der Adern. Sie besteht aus übergeordneten Schleifen von hoher Edge-Betweenness, in denen weitere Schleifen niedrigerer Edge-Betweenness vorkommen. Innerhalb dieser finden sich ebenfalls Schleifen, die eine nochmals geringere Edge-Betweenness aufweisen. Bildgröße: $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$.

In Experimenten im Glaskasten gibt es für die Ausbreitungsrichtung des Plasmodiums eine Vorgabe. In solchen Experimenten wurde beobachtet, dass die sehr dicken Adern des Adernetzwerks eine offensichtliche Orientierung in die Ausbreitungsrichtung haben, was bereits von Ueda angemerkt wurde^[126] und im Falle einer freien Ausbreitung des

Plasmodiums nicht zu beobachten war. Ein weiterer Unterschied zur freien Ausbreitung besteht darin, dass es weniger ausgeprägte Schleifen von Adern sehr großer Dicke gibt, und dass die transporteffizientesten Adern vorwiegend parallel zur Ausbreitungsrichtung orientiert sind. Auch hier ist die hierarchische Struktur des Transportnetzwerks ersichtlich.

8.3.2 Edge-Betweenness bei verschiedenen Strömungswiderstandsfunktionalen

Bei der Untersuchung des Strömungswiderstandes wurde eine hypothetische Variation des Strömungswiderstandsfunktionalen durchgeführt (Abschnitt 8.1.3).

Ebenso wird hier für die Edge-Betweenness, die sich aus dem Strömungswiderständen S_w aller Adern im Netzwerk bestimmt, untersucht, welche Aussagen sich durch die hypothetische Variation der funktionellen Form der Strömungswiderstände über die Netzwerktransportstruktur treffen lassen. Konkret bedeutet dies, dass für verschiedene Werte von α und β in

$$S_w(\alpha, \beta) = \frac{l^\alpha}{r^\beta} \quad (66)$$

die resultierenden Edge-Betweenness-Werte der Adern im Adernetzwerk bestimmt werden. In Abb. 62 sind die Resultate der Edge-Betweenness für verschiedene Werte von α und β dargestellt.

Es wird ersichtlich, dass verschiedenen Funktionale in 62 auch verschiedene Edge-Betweenness Karten zur Folge haben.

Die Wichtung der Strömungswiderstände nur hinsichtlich der Länge bedeutet, dass man in der Edge-Betweenness-Karte den Transportnutzen auf den kürzesten Wegen untersucht, da diese hier den kleinsten Strömungswiderstand produzieren würden.

Sobald man den Radius einer Ader aber mit in Betracht zieht, ändert sich die Struktur der Edge-Betweenness-Karten und es werden nun die Adern bevorzugt, die eine für das jeweilige Funktional günstige Effizienz haben, also den kleinsten Wert, was die Adern mit kurzer Länge und hohem Radius betrifft. Genau diese Adern sind im Adernetzwerk auch diejenigen, die man als große Kreisstrukturen wahrnimmt. Insgesamt lässt sich durch Edge-Betweenness-Funktionale, welche nur auf die Länge aufbauen ($\alpha > 0, \beta = 0$) oder die Länge besonders stark im Vergleich zur Dicke wichten ($\alpha \gg \beta$) keine Aussage über die zukünftige Entwicklung des Netzwerkabbaus machen.

Die Betrachtung des gesamten Adernetzwerks stellt hohe Anforderungen an die Segmentierung der Adern und an die Bestimmung der geometrischen Aderparameter, wie der Länge und Dicke. In die Fehler der Edge-Betweenness gehen daher auch die Fehler der Segmentierung ein, was die Edge-Betweenness sehr sensibel für Fehler macht. So führen Segmentierungsfehler, die auf Haupttransportadern liegen dazu, dass die falschen Adern mit einem hohem Edge-Betweenness Wert in die Karte der Edge-Betweenness eingehen.

In so einem Fall fällt dies allerdings auch optisch bereits auf, wenn man die Karte berechnet hat. Durch geeignete Kantenglättung der entsprechenden Problemstellen lassen sich solche Fehler jedoch bereinigen. Dies ist allerdings keine automatische Lösung

und daher auch nicht sehr elegant und in der Praxis auch eher untauglich. Die Betrachtung der lokalen Strömungswiderstände der einzelnen Adern stellte sich hier insgesamt als deutlich weniger fehleranfälliges Maß dar und sollte damit eher zur Betrachtung der Netzwerkentwicklung verwendet werden, als die Edge-Betweenness.

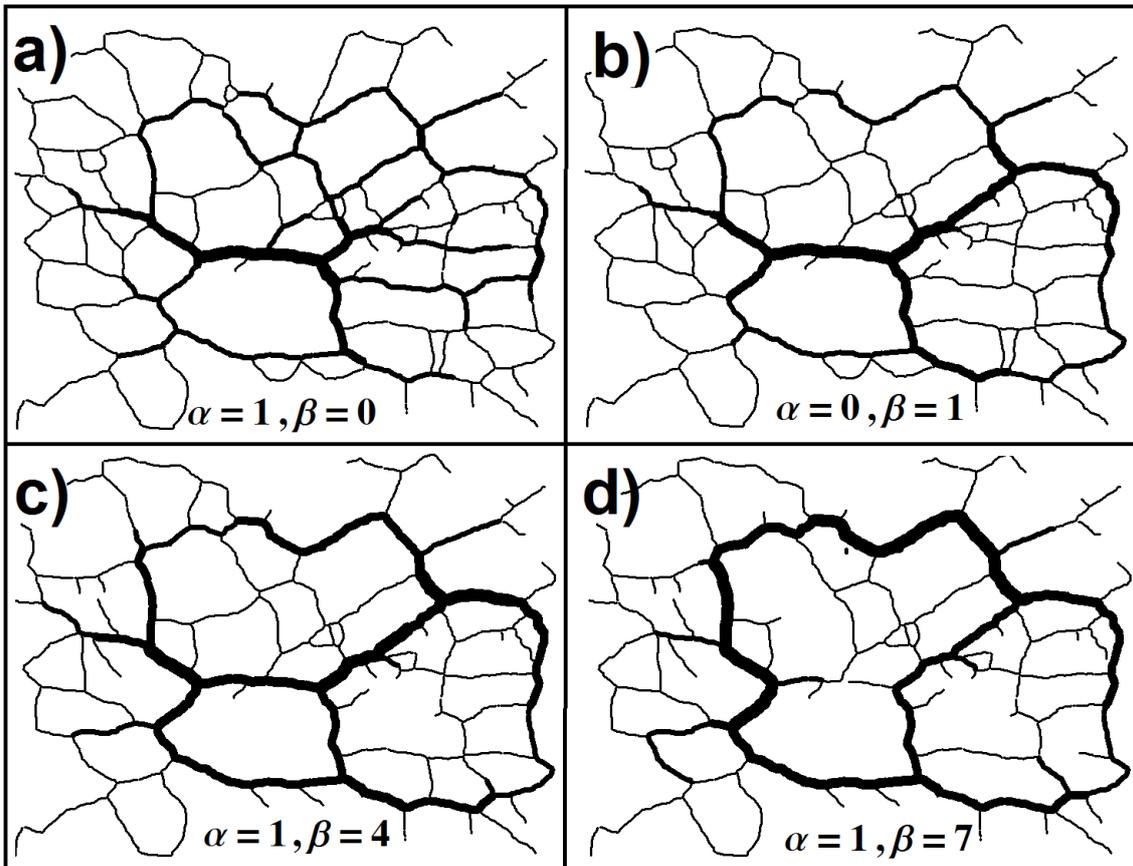


Abbildung 62: Edge-Betweenness der Adern eines 18.5 h alten Netzwerks (aus Abb. 59). Hier ist die Breite einer Ader dem Wert der Edge-Betweenness proportional, wobei hohe Breiten hohe Edge-Betweenness-Werte bedeuten. Der Edge-Betweenness-Wert der Adern wurde jeweils auf das Maximum der Edge-Betweenness im jeweiligen durch die Strömungswiderstände resultierenden Netzwerke bezogen, und es wurde in Abstufungen von 10% des Edge-Betweenness-Maximums die Linienbreite der Ader jeweils um einen Pixel erhöht. Die Bildgröße ist jeweils $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$.

8.4 Minimaler Spannbaum und Resilienz

Das Netzwerk von *P. polycephalum* ist sehr robust gegenüber Störungen wie z.B. der Durchtrennung von Adern, oder der Blockierung des Flusses von Protoplasma durch Adern. Die Fähigkeit eines Systems erfolgreich auf eine Veränderung am System zu

reagieren, bezeichnet man auch als Resilienz. Für das Adernetzwerk ist die Resilienz besonders hoch, da es aus sehr vielen Schleifen (im Sinne der Graphentheorie) erstellt wird. Im Adernetzwerk lässt sich also eine gewisse Menge an Zellmaterial benutzen um die Fähigkeit der Resilienz zu erlangen. Ziel dieses Abschnittes ist es, zu ermitteln, wie hoch die Kosten (hinsichtlich des Zellmaterials) für diese hohe Resilienz des Systems sind.

Dazu wird der minimale Spannbaum des Systems bestimmt, der das Adernetzwerk künstlich auf den kleinstmöglichen Strömungswiderstand (als Summe aller Adersegmente in dem minimalen Spannbaum) reduziert, und dabei alle Knoten im Adernetzwerk beinhaltet. Ermittelt wird der minimale Spannbaum mit Hilfe des Prim-Algorithmus^[102] (siehe Abschnitt 6.4.4). Dadurch lässt sich bestimmen, welchen Flächenteil des gesamten Netzwerks der minimale Spannbaum ausmacht. Der restliche Anteil an Fläche ist dann der, welcher zur Erzeugung der vielen Kreise, und damit der Resilienz, verwendet wird.

Beispiele für minimale Spannbäume von Adernetzwerken in einer Petrischale sind in Abb. 63 aufgeführt. Untersucht wurde der minimale Spannbaum in Bezug auf den Strömungswiderstand S_w (Gl. 9) und in Bezug auf die Aderlänge l .

Die Wichtung des minimalen Spannbauums hinsichtlich des Strömungswiderstands S_w kann man aus den Abb. 63 a) entnehmen, worin man auch sieht, dass die strömungseffizientesten dicken Adern stets im minimalen Spannbaum enthalten sind, und dass die ineffizienten dünnen langen Adern selten im Spannbaum vorkommen. Bei der Wichtung durch die Aderlänge l (Abb. 63 b)) wird, wann immer möglich, der kürzere zweier verschiedener Wege gewählt, so dass der minimale Spannbaum auch einige breite Adern auslässt.

Es wurde der aufsummierte Strömungswiderstand S_w^{MST}

$$S_w^{MST} = \sum_{i=1}^M S_w^i \quad (67)$$

der M Adern im minimalen Spannbaum ermittelt. Aufgrund der Vergrößerung des Adernetzwerks sinkt S_w^{MST} mit der Zeit, was sich durch eine Exponentialfunktion (Gl. 51) mit $\gamma = 0.0166 \pm 0.003 \text{ min}^{-1}$ beschreiben lässt (Abb. 64).

Die zeitliche Entwicklung der Fläche (gemessen in Pixeln) des minimalen Spannbauums A_{MST} , in Bezug auf die gesamte Fläche des Adernetzwerks A_{Ges} (die Anzahl aller schwarzen Pixel im Bild), ist in Abb. 65 gezeigt. Der minimale Spannbaum beansprucht demnach vom Adernetzwerk etwa 70% der Fläche, und zwar über die ganze Zeit der Messung hinweg. Für die Resilienz bedeutet dies, dass etwa 30% der Fläche des Netzwerks für die Robustheit gegenüber Störungen des Adersystems verwendet werden, da diese Fläche aus dem minimalen Spannbaum (der definitionsgemäß keine Kreise enthält) ein Netzwerk, bestehend aus vielen Schleifen bzw. Kreisen, erzeugt.

Es wurde ermittelt, dass die Anzahl der Adern des minimalen Spannbauums (bezüglich S_w) bei etwa 58% der Aderanzahl des gesamten Adernetzwerks liegt. Der minimale Spannbaum eines zusammenhängenden, ungerichteten, gewichteten, regulären Graphen G mit V Knoten und E Kanten hat laut Graphentheorie $E_{MST} = V - 1$ Kanten^[72]. Da das Adernetzwerk von *P. polycephalum* ein $k = 3$ regulärer Graph ist^[11], gilt die

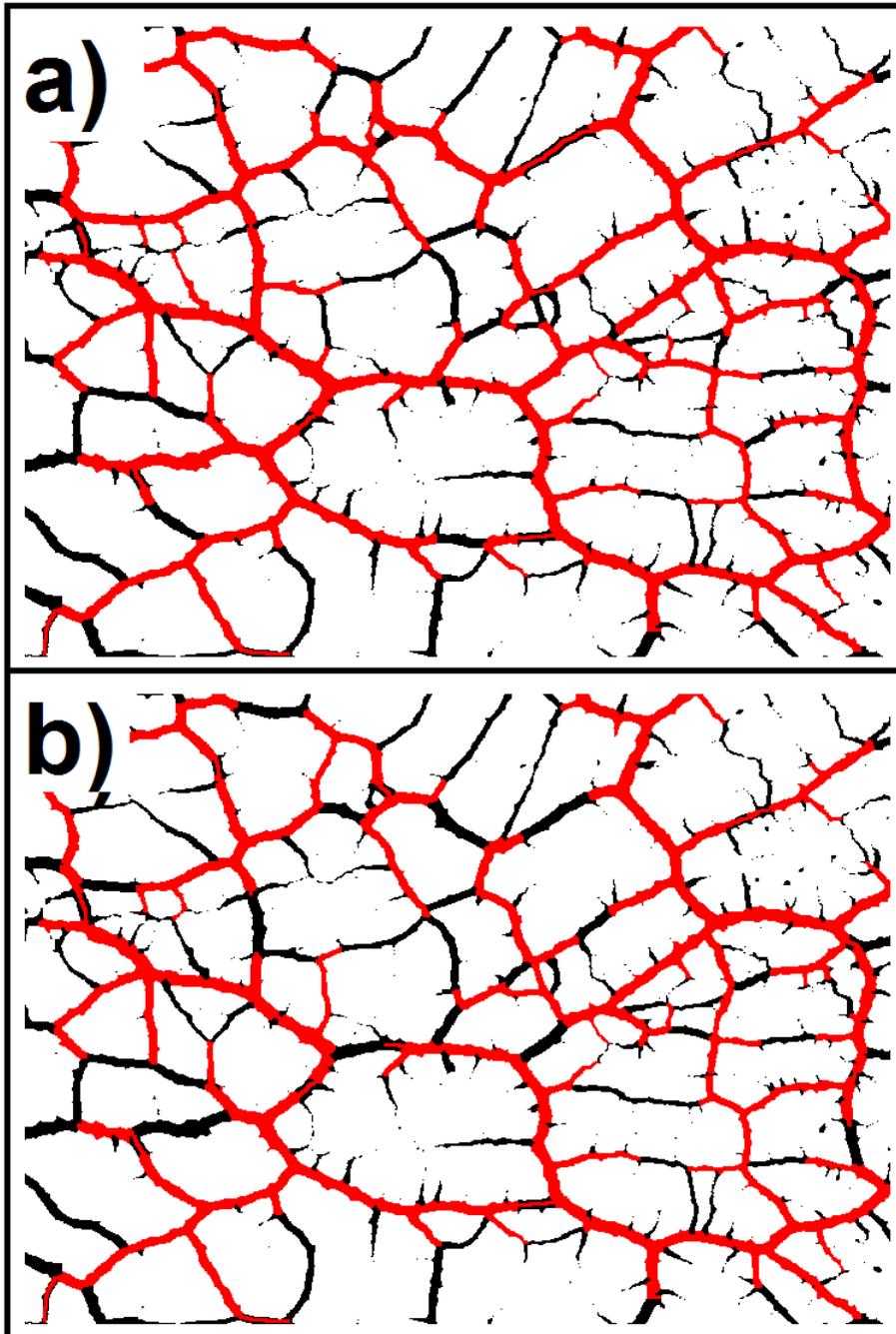


Abbildung 63: Minimale Spannbaume (rot eingezeichnet) eines Netzwerkes von *P. polycephalum*. a) Minimaler Spannbaum, gewichtet bezüglich des Strömungswiderstandes S_w der Adern, eines 15.5 h alten Adernetzwerks, das in einer Petrischale angezüchtet wurde. b) Minimaler Spannbaum, gewichtet bezüglich der Länge l der Adern. Selbes Netzwerk wie in a). Die Bildgröße ist jeweils $3.5 \times 2.6 \text{ cm}^2$.

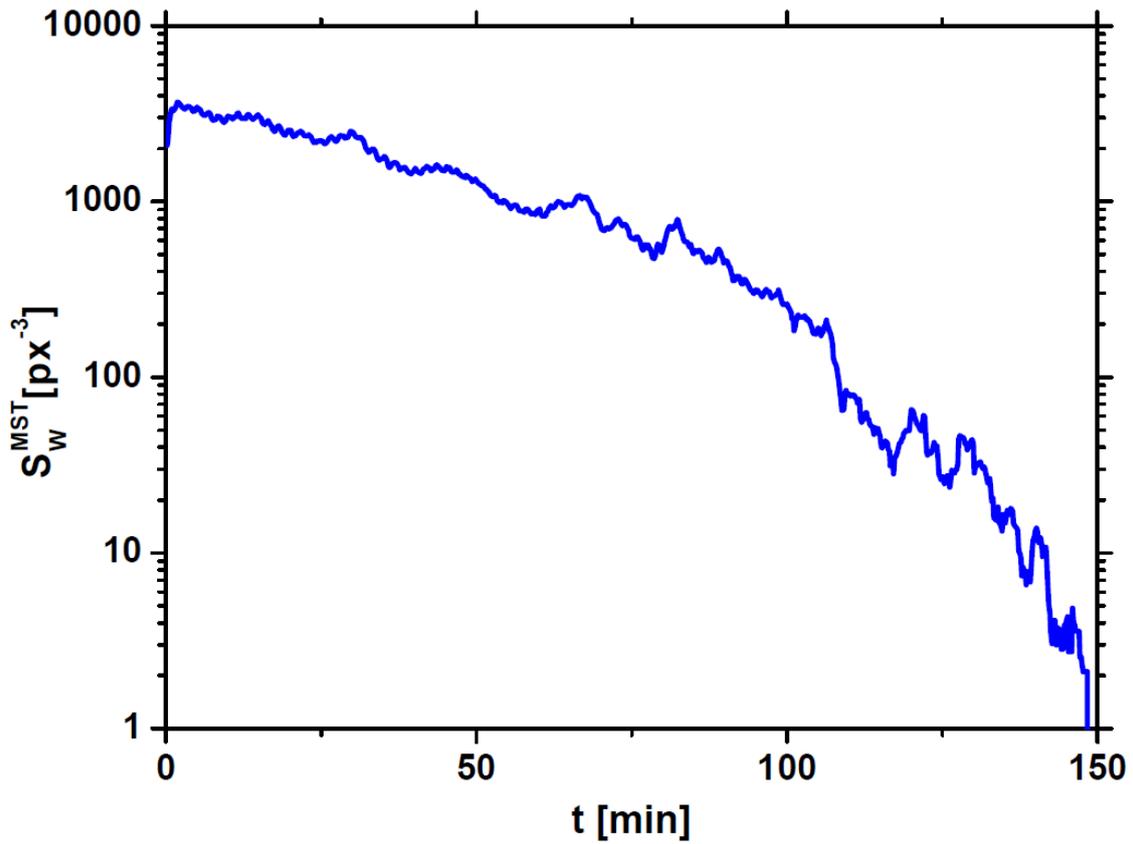


Abbildung 64: Zeitlicher Verlauf der Summe aller Strömungswiderstände des minimalen Spannbaums S_w^{MST} eines Netzwerks in einem Glaskasten.

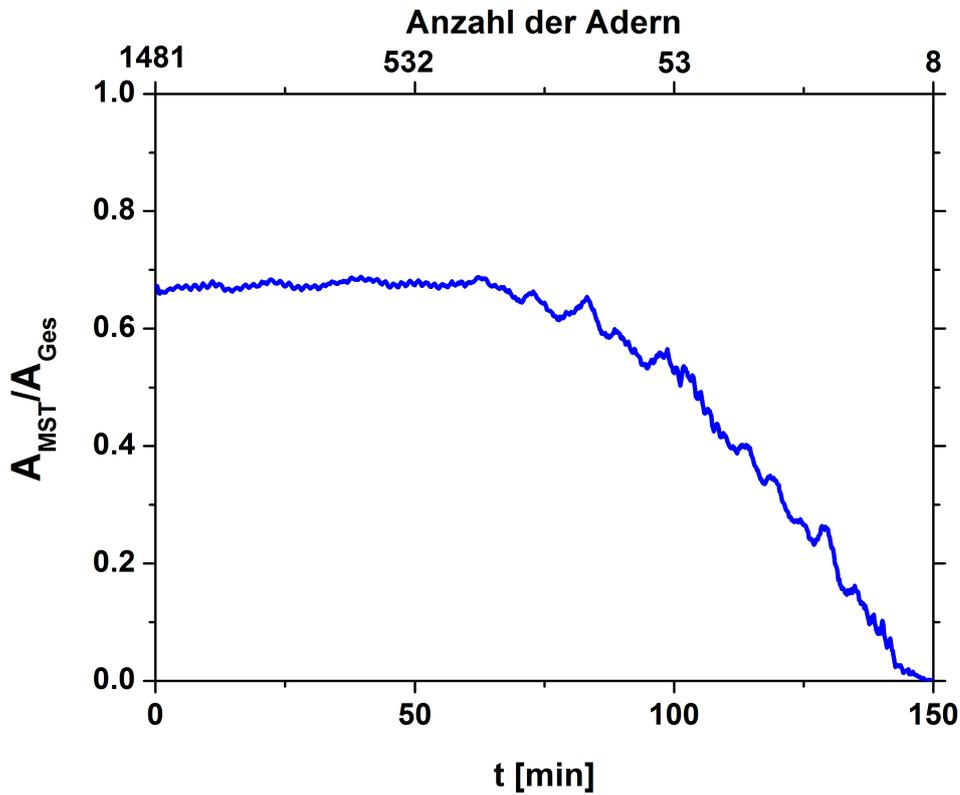


Abbildung 65: Der zeitliche Verlauf des Anteils der Fläche des minimalen Spannbaums A_{MST} in Bezug auf die Fläche des Adernetzwerks A_{Ges} . Die Kurve wurde mit einem gleitenden Durchschnitt von 15 Punkten geglättet. Befinden sich nur noch wenige Adern im Beobachtungsfenster, erhöht sich die Anzahl der Störpixel, welche ebenfalls zur Netzwerfläche gezählt werden. Diese sind jedoch nicht Teil einer segmentierten Ader. Dadurch sinkt der Quotient A_{MST}/A_{Ges} auf Null ab, bis keine Ader mehr erkannt wird.

Beziehung Gl. 23:

$$E = k/2 \cdot V = 3/2 \cdot V. \quad (68)$$

Daraus folgt für die Anzahl E_{MST} der Kanten im minimalen Spannbaum, dass

$$E_{MST} = \frac{2 \cdot E}{3} - 1 \quad (69)$$

gilt, woraus für das Verhältnis $\frac{E_{MST}}{E}$ folgt:

$$\frac{E_{MST}}{E} = 2/3 - 1/E. \quad (70)$$

Für eine große Anzahl von Kanten E im Graphen verschwindet dementsprechend der Beitrag von $1/E$. Wodurch man als Resultat erhält, dass die Anzahl der Adern im minimalen Spannbaum etwa 66% der Anzahl der Adern des zugehörigen regulären Graphen enthält. Der Graph von *P. polycephalum* ist jedoch kein völlig perfekter regulärer Graph im Sinne der Graphentheorie, in dem jede Verbindung auch zu genau zwei Knoten zugeordnet wird. Stattdessen gibt es Adern, die ins Leere auslaufen, und damit nur mit einem Knoten verbunden sind.

Das Resultat davon ist, dass das Verhältnis von $3/2$ für die Knotenzahl (Gl. 68) etwas zu klein ist. In früheren Analysen wurde gezeigt, dass das tatsächliche Verhältnis nicht $3/2$ beträgt, sondern zwischen $1.56^{[11]}$ und etwa 1.75 liegt. Für den nahezu regulären Graphen von *P. polycephalum* gilt dann, dass das Verhältnis $\frac{E_{MST}}{E}$ zwischen etwa $2/3$ und 0.57 liegt. Dementsprechend gehören je nach Menge der Adern, die ins Leere laufen, zwischen 57% und 66% der Adern des Netzwerks zum minimalen Spannbaum.

8.5 Anpassung des Netzwerks bei Störungen

Um zu untersuchen, wie das Adernetzwerk auf eine Blockade bzw. Störung des Transports von Protoplasma durch Adern reagiert, wurden Adern selektiv mittels Plastikplättchen durchtrennt, und es wurde beobachtet, wie das Netzwerk auf diese Störung reagiert. Dabei wurden beispielsweise Adern durchtrennt, die offensichtlich eine hinsichtlich des Transports von Protoplasma größere Bedeutung haben, also die Hauptadern, die eine hohe Dicke aufweisen. Es wurden auch dünne Adern durchtrennt, deren Durchmesser wesentlich geringer war als der benachbarter dicker Adern.

Die Experimente zeigten, dass das Protoplasma einer Hauptader nach der Blockierung oder Durchtrennung durch die umliegenden benachbarten Adern transportiert wird. Die Reaktion des Adernetzwerks auf die Durchtrennung einer Ader ist in Abb. 66 gezeigt. Direkt nach der Störung fließt das Protoplasma gegen das Plättchen und läuft etwas aus. Daraufhin kommt es zur Umleitung des Protoplasmas durch andere Adern, wobei deren Durchmesser deutlich zunimmt (Abb. 66 c). Bereits nach kurzer Zeit (etwa 100s) zeigt das Netzwerk Adaptation. Vormalig dünne Adern übernehmen nun den Transport des Protoplasmas, so dass der Protoplasmafluss im Netzwerk erhalten bleibt. Die dünnen Adern verdicken sich und übernehmen damit den durch die Störung ausgefallenen Fluss.

Dabei stieg die Dicke einer benachbarten Ader (rot eingezeichnet in Abb. 66 b), c)) auf das Vierfache ihres Ausgangswertes (Abb. 66 d)) an.

Das Adernetzwerk hat in diesem Fall so reagiert, dass die benachbarte, wenn auch sehr dünne Ader, ihren Querschnitt so stark erhöht, dass ein Großteil des Protoplasmas durch sie transportiert werden kann.

Der Querschnitt der Ader, deren Strömung blockiert wurde, ist in Abb. 66 blau markiert. Die Beobachtung des Querschnittes zeigt (Abb. 66 d)), dass die Dicke der Ader vom Zeitpunkt der Störung an abnimmt, was bedeutet, dass sie immer weniger Transportkapazität besitzt.

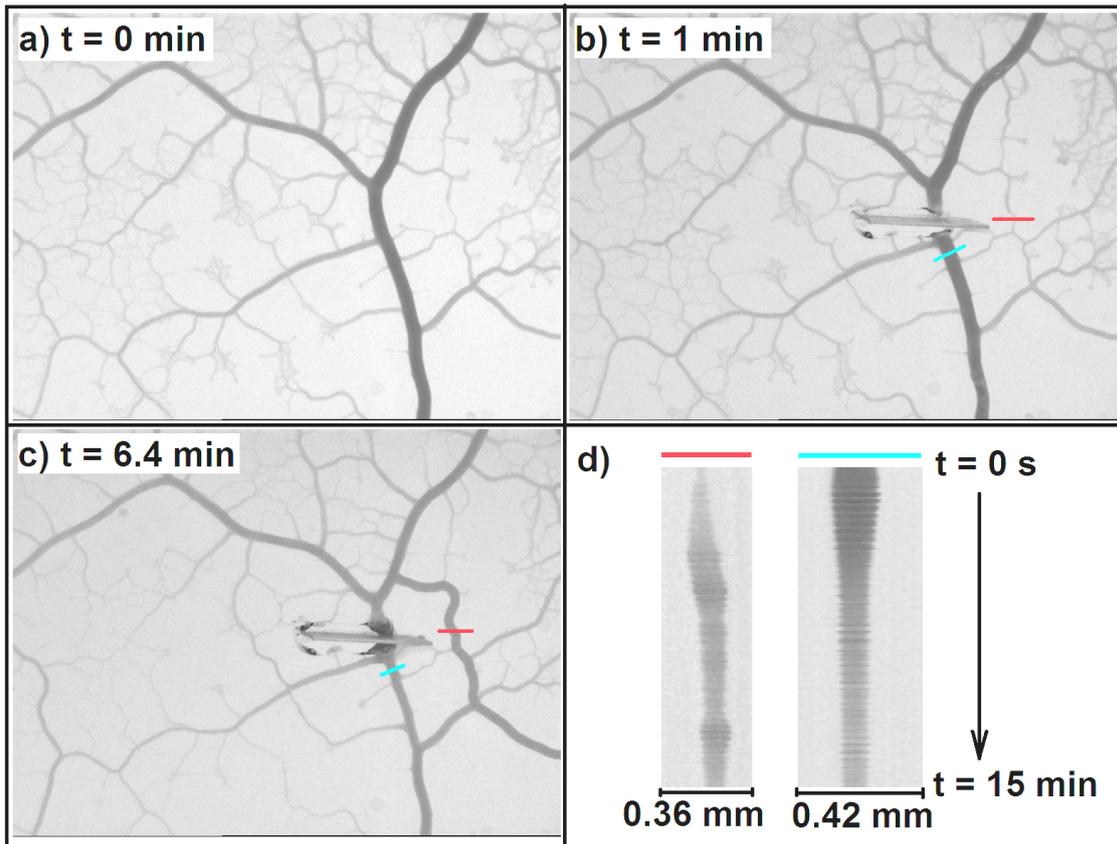


Abbildung 66: Anpassung des Netzwerks nach einer Störung bei der eine Ader mittels eines Plastikplättchens durchtrennt und blockiert wurde. a) Adernetzwerk vor der Störung. b) Adernetzwerk direkt nach der Störung. c) Adaptation des Adernetzwerks auf die Störung zum Zeitpunkt $t = 6.4$ min nach der Störung. d) Space-Time-Plot der eingezeichneten roten und blauen Aderquerschnitte. Die Bildgröße war jeweils $5.3 \text{ mm} \times 4.0 \text{ mm}$, und es wurde alle 6 Sekunden ein Bild aufgenommen.

Es wurde untersucht, ob der Strömungswiderstand der Adern nahe der Durchtrennungsstelle ein Auswahlkriterium für die Umleitung des Protoplasmas durch andere Adern darstellt. Ein solcher Zusammenhang konnte jedoch nicht hergestellt werden. Vielmehr

ließen alle Experimente den Schluss zu, dass das Adernetzwerk das Protoplasma vor einer Blockade an der nächstmöglichen Abzweigung umlenkt. Die Eigenschaft der Adern sich stark ausdehnen zu können ist für diese Art der Anpassung des Adernetzwerks von Vorteil und auch notwendig, da durch die Möglichkeit der schnellen Ausdehnung einer Ader der protoplasmische Fluss schnell effektiv ab- bzw. umgeleitet werden kann.

8.6 Zusammenfassung der funktionellen Analyse des Adernetzwerks

Die funktionelle Analyse des Adernetzwerks von *P. polycephalum* fundierte auf der Untersuchung des Strömungswiderstands von Adern. Der Strömungswiderstand steht im direkten Zusammenhang mit der Effizienz des Protoplasmatransports, da hohe Strömungswiderstände einen ineffizienten Strömungstransport bedeuten und umgekehrt niedrige Strömungswiderstände zu einem effizienten Strömungstransport führen.

Ausgehend vom Hagen-Poiseuille-Gesetz (Gl. 7) wurde aus experimentellen Daten der Strömungswiderstand von Adern in Adernetzwerken des Plasmodiums von *P. polycephalum* berechnet. Aus diesen Ergebnissen wurde das Spektrum der Strömungswiderstände bestimmt und das Adernetzwerk gemäß der Strömungswiderstände der einzelnen Adern kartiert. Hier zeigte sich, dass die Adern, die dick und kurz waren, deutlich geringere Strömungswiderstände hatten, als lange dünne Adern.

Der Zusammenhang zwischen dem Strömungswiderstand einer Ader und ihrer Lebensdauer (bzw. Verweildauer) wurde untersucht. Dabei konnte kein direkter Zusammenhang zwischen den Strömungswiderständen und der Lebensdauer einer Ader gefunden werden. Es zeigte sich jedoch in allen Experimenten, dass tendenziell die Adern mit hohen Strömungswiderständen deutlich früher aus dem Adernetzwerk verschwinden, als die Adern mit einem geringen Strömungswiderstand.

Verschiedene Strömungswiderstandsfunktionale, die nicht dem Strömungswiderstand aus dem Hagen-Poiseuille-Gesetz entsprechen, wurden untersucht. In einem Vergleich zeigte sich, dass der Strömungswiderstand, den man aus dem Hagen-Poiseuille-Gesetz ableitet, sehr gut beschreibt, welche Adern beim Vergrößerungsprozess in naher Zukunft abgebaut werden.

Es wurden Erreichbarkeitskarten für Adernetzwerke erstellt, um zu zeigen, wie stark (hinsichtlich der Transporteffizienz) verschiedene Regionen im Adernetzwerk miteinander verbunden sind. Im Ergebnis wurde deutlich, dass die breiten Transportadern untereinander alle sehr kostengünstig (gemessen anhand des Strömungswiderstands) zu erreichen sind, wohingegen dünne und lange Adern nur schwer zu erreichen sind.

Edge-Betweenness-Karten wurden erstellt, um zu verdeutlichen, welche Adern im Transport zwischen allen Knoten am meisten involviert sind. Diese Karten zeigten, dass das Adernetzwerk eine selbstähnliche hierarchische Struktur besitzt. So gibt es Schleifen von Adern mit hoher Edge-Betweenness, innerhalb derer Schleifen niedrigerer Edge-Betweenness liegen, die wiederum Schleifen enthalten, die nochmals niedrigere Edge-Betweenness Werte besitzen. Die für den Transport bedeutendsten Adern sind dabei diejenigen, die gleichzeitig zu mehreren Schleifen von sehr hoher Edge-Betweenness

gehören.

Aufgrund seiner vielen Schleifen besitzt das Adernetzwerk von *P. polycephalum* eine hohe Robustheit gegenüber Störungen. Der minimale Spannbaum des Adernetzwerks wurde extrahiert um festzustellen, wie hoch die Kosten zur Erzeugung der hohen Robustheit gegenüber Störungen des Netzwerks sind. Dabei zeigte sich, dass bereits 30% der Adernetzwerkfläche für die Bildung der hohen Resilienz des Adernetzwerks ausreichen.

Es wurden erste Untersuchungen zur Blockierung des Protoplasmaflusses bzw. der Durchtrennung von Adern durchgeführt. Dabei ergab sich, dass der Fluss bereits wenige Sekunden nach dieser Störung durch die nächstmöglichen freien Adern umgeleitet wird. Diese Adern weiteten ihren Durchmesser innerhalb kürzester Zeit stark auf, woraus deutlich wird, dass die Adern in der Lage sind, schnell auf die Veränderung im Adernetzwerk zu reagieren.

9 Netzwerkdynamik eines virtuellen Plasmodiums

Bisher wurden in den wissenschaftlichen Studien vielfach Adernetzwerkmodelle von *P. polycephalum* untersucht, die ein zunächst vorgegebenes Adernetzwerk besitzen, in dem Protoplasma fließt und transportiert wird. In diesen Modellen, die von Tero et al. entwickelt wurden^[122,123], gibt es im Adernetzwerk mehrere Quellen und einen einzigen Ausfluss (eine Senke) für Protoplasma.

Entsprechend des Durchflusses von Protoplasma durch die einzelnen Adern, die im Adernetzwerk vorliegen, wird die Aderdicke mit der Zeit entweder vergrößert oder verkleinert. Dadurch ergibt sich ein an die vorgegebene Geometrie angepasstes Adernetzwerk^[122,123,129]. Diese Modelle zeigen jedoch keine Vergrößerung, bei der einzelne Knoten aus dem Netzwerk entfernt werden, so dass hier eine Vergrößerung nicht analysiert werden kann.

Das Modell von Jones^[64] folgt dagegen einem völlig anderen Ansatz zur Beschreibung von Plasmodien und ihren Adernetzwerken. Es zeigt zudem auch eine Vergrößerung des Netzwerks, bei der Knoten aus dem Netzwerk verschwinden. Jones' Modell ist ein auf Agenten basierendes Modellsystem, welches ein virtuelles Plasmodium simuliert, in dem ein weites Spektrum an dynamischer Reorganisation des Netzwerks vorzufinden ist^[64,66]. Innerhalb dieses Spektrums an Dynamiken befindet sich auch die Vergrößerung des virtuellen Plasmodiums. Gerade dies ist hier von besonderem Interesse, da auch das Adernetzwerk von *P. polycephalum* eine Vergrößerung aufweist. Diese Ähnlichkeiten (Vergrößerungsprozess, topologische Ähnlichkeiten wie z.B. der Knotengrad) zwischen dem Adernetzwerk von *P. polycephalum* und den Adernetzwerken der virtuellen Plasmodien des Modells von Jones motivierten daher die Untersuchung der topologischen Struktur und des Vergrößerungsprozesses der virtuellen Plasmodien.

Im Kapitel 2.4.3 wurde das Modell von Jones^[64,65,66] beschrieben. Im Wesentlichen verwendet es für jeden Agenten verschiedene Parameter wie den Sensor-Offset SO , den Rotationswinkel RA , den Sensor-Winkel SA und eine Sensorbreite SW . Durch Interaktion der Agenten untereinander wird eine Spur von chemischen Attraktivitätswerten auf einer Karte (dem Bild) gelegt. Die Orientierung und Bewegung der einzelnen Agenten richtet sich dann nach den Attraktivitätswerten auf der Karte.

Der Sensor-Offset SO beeinflusst die Breite der Adern sowie die Schrumpfgeschwindigkeit des virtuellen Plasmodiums^[65].

Der Sensor-Winkel SA ist maßgebend für das strukturelle Aussehen der entstehenden virtuellen Plasmodien. Einen Überblick über typische Morphologien von Adernetzwerken bei verschiedenen Parameterwerten von SA und RA findet sich in Abb. 67.

Es gibt verschiedene Strukturen, die durch die virtuellen Plasmodien gebildet werden können. Beispielsweise gibt es Adernetzwerke, die vollständig zusammenhängend sind. Es gibt aber auch Adernetzwerke, die nicht mehr zusammenhängen. Bestimmte Parameter führen zu gepunkteten Mustern, oder auch zu labyrinthartigen Strukturen^[65]. In diesem Kapitel wird der Parameterbereich analysiert, in dem das Adernetzwerk zusammenhängende Netzwerke ausbildet (rot markiert in Abb. 67).

Die besondere Eigenschaft des Adernetzwerks von *P. polycephalum*, einen regulären Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ darzustellen^[11], wurde von Jones auch im virtuellen

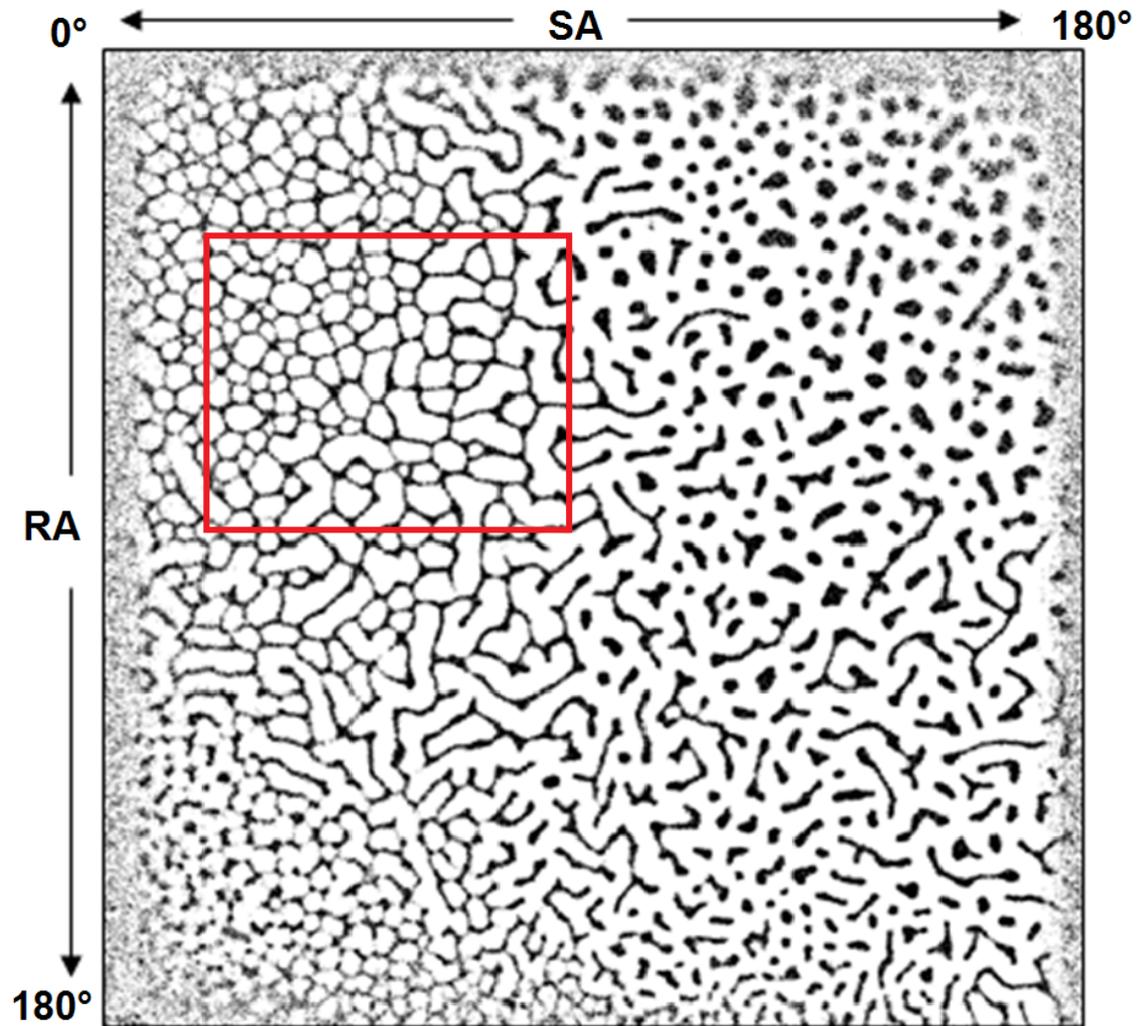


Abbildung 67: Morphologien von Adernetzwerken bei verschiedenen Kombinationen von RA und SA . Die Populationsgröße war $p = 0.2$ und $SO = 5$. Rot markiert ist die in diesem Kapitel untersuchte Region von Parametern von SA und RA . Bild aus^[65] S. 47.

Plasmodium wiedergefunden^[65]. Zudem konnte er zeigen, dass die Adern fast immer in einem Winkel von 120° verzweigen^[65]. Dies unterscheidet sich von realen *P. polycephalum*-Adernetzwerken. Dort gibt es stets eine breite Verteilung der Winkel zwischen den Adern (an Verzweigungen), die zwischen 60° und 180° Grad liegt^[9].

Die Untersuchung der in diesem Kapitel behandelten virtuellen Plasmodien erfolgte in Zusammenarbeit mit Dr. Jeff Jones (University of the West of England, Bristol). Dabei wurden die Simulationen von Dr. Jones erstellt, während die Analysen von mir durchgeführt wurden. Dazu wurden die Algorithmen des Physarum Analyzers eingesetzt. Die Analyse der Eigenschaften des Modells wurde in Magdeburg durchgeführt.

9.1 Einfluss des Sensor-Offsets

Zur Untersuchung des Einflusses auf die Vergrößerungsprozesse durch den Sensor-Offset SO werden die Parameter SA und RA konstant bei je 67.5° gehalten. Der SO Parameter wird zwischen 3 und 15 variiert. Ein üblicher Verlauf der Simulationen ist in Abb. 68 für $SO = 7$ dargestellt. Dort ist zu erkennen, dass aus dem zunächst sehr dichten Netzwerk sich nach und nach Waben formen, die in ihrer Größe nach und nach abnehmen bis am Ende nur noch ein Kreis übrig bleibt. Es fällt auf, dass die Verbindungen zwischen den Knoten (die Abschnitte bzw. Adern) im Netzwerk eine nahezu identische Dicke besitzen, was völlig im Gegensatz zu den Adern der Adernetzwerke in *P. polycephalum* Plasmodien steht.

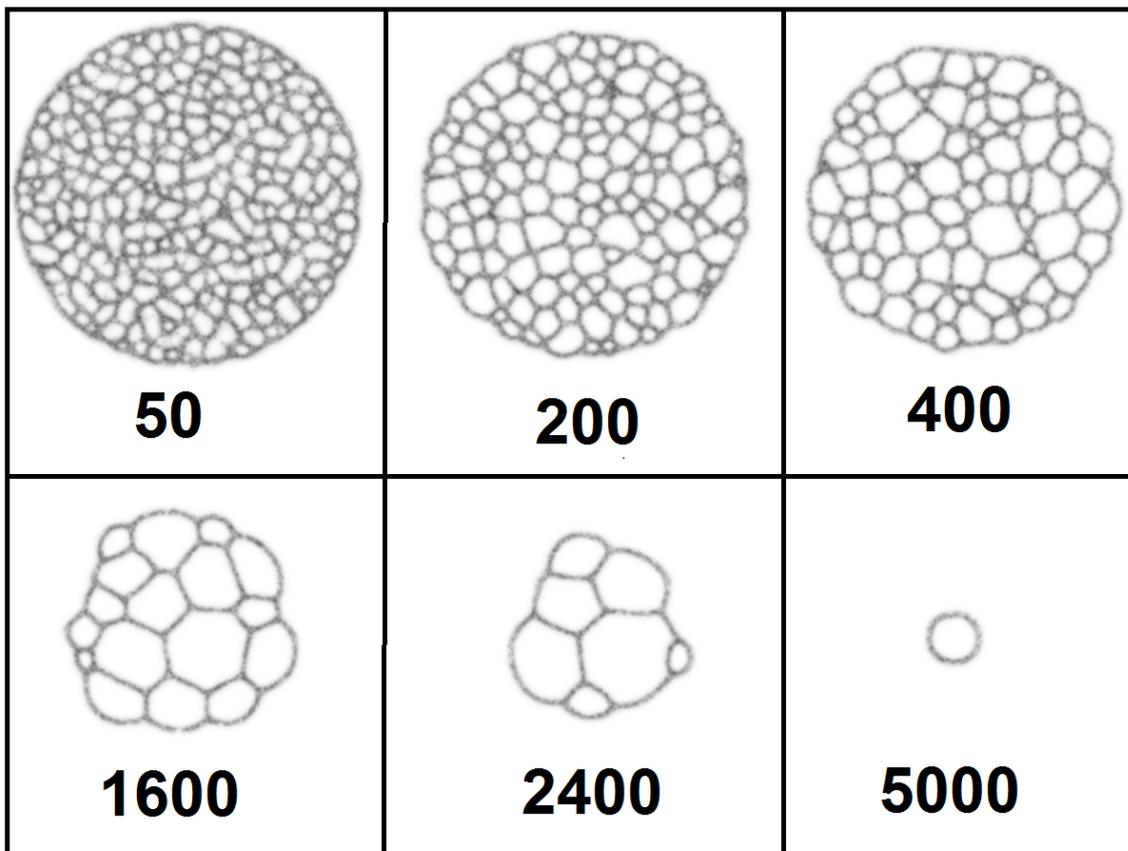


Abbildung 68: Zeitlicher Verlauf einer Simulation mit $SO = 7$, $RA = 67.5$ und $SA = 67.5$. Die in den Bildern angegebene Zahl entspricht dem dargestellten Simulationszeitschritt. Die Bilder stellen in grau die Attraktivitätswerte der Karte dar. Dunkle Farben entsprechen einer hohen Attraktivität, weiß einer niedrigen Attraktivität. Die Agenten des Simulationsmodells bewegen sich entsprechend der Attraktivitätswerte der Pixel innerhalb der Karte.

9.1.1 Räumliche Analyse

Es werden die Fläche, Dicke und Länge von Verbindungen zwischen Knoten analysiert. Dabei wird für jeden Simulationsschritt die Verteilung der jeweiligen untersuchten Größe bestimmt. Danach werden die entstandenen Verteilungen aufaddiert und auf 1 normiert.

Verteilung der Aderlängen

Die Verteilung der Länge der von der Simulation erzeugten Abschnitte lässt sich für kleine Werte von SO gut (Korrelation $R = 0.987$ bei $SO = 3$) durch eine Log-Normal-Verteilung beschreiben (Abb. 69). Je größer der Sensor-Offset SO , desto schlechter passt die Beschreibung der Längenverteilung durch Log-Normal-Funktionen.

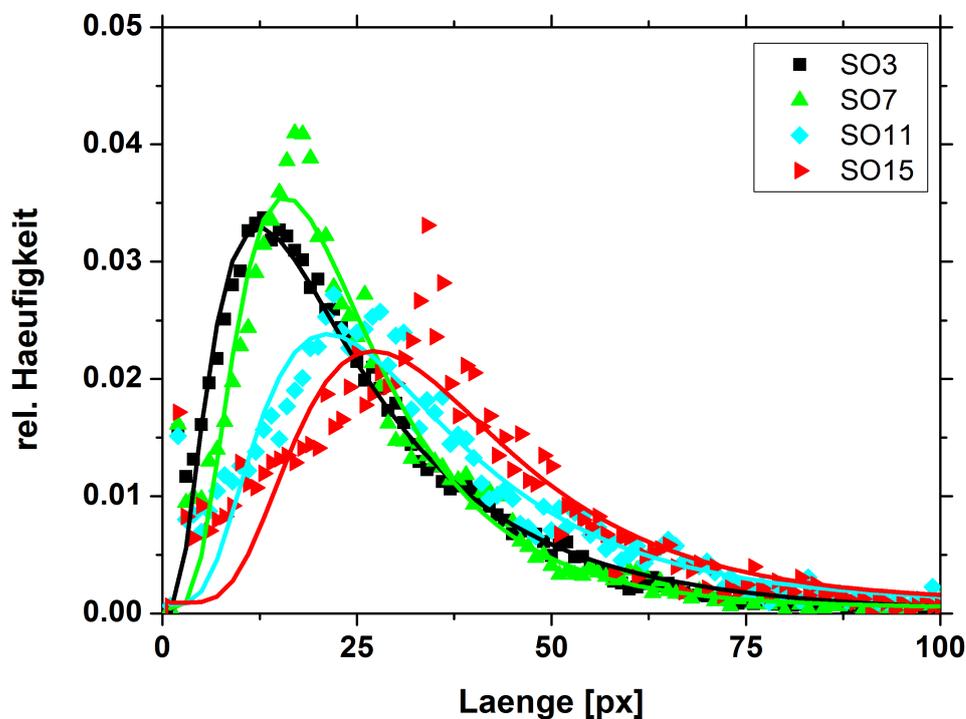


Abbildung 69: Kumulierte Längenverteilung der Abschnitte im simulierten Netzwerk, für verschiedene Parameter des Sensor-Offsets SO . Die gefundenen Verteilungen wurden mit Log-Normal-Funktionen gefittet (durchgezogene Linien). Die Korrelation zwischen den ausgewerteten Daten und den Log-Normal Fitfunktionen, nimmt mit Zunahme von SO deutlich ab ($R(SO = 3) = 0.97$, $R(SO = 7) = 0.96$, $R(SO = 11) = 0.92$, ($R(SO = 15) = 0.85$)). Deutliche Abweichungen von der Fitfunktion gibt es für sehr kleine Längen.

Mit steigendem Sensor-Offset werden die Abschnitte länger, was bedeutet, dass der Sensor-Offset die Länge der Abschnitte im Netzwerk beeinflusst. Verglichen mit den Adernetzwerken von *P. polycephalum* sind sich das virtuelle Plasmodium und das reale Plasmodium bei Werten von $SO = 3$ bis $SO = 7$ am ähnlichsten.

Verteilung der Aderdicken

Untersucht man die Netzwerke der virtuellen Plasmodien hinsichtlich der Dicken, zeigt sich, dass die Dicke der Verbindungen von allen Abschnitten im virtuellen Plasmodium stets nahezu gleich groß ist (Abb. 70). Dies steht im klaren Gegensatz zu den Adern im Adernetzwerk von *P. polycephalum*, wo es eine Dickenverteilung gibt und auch eine über die Zeit variierende Dicke.

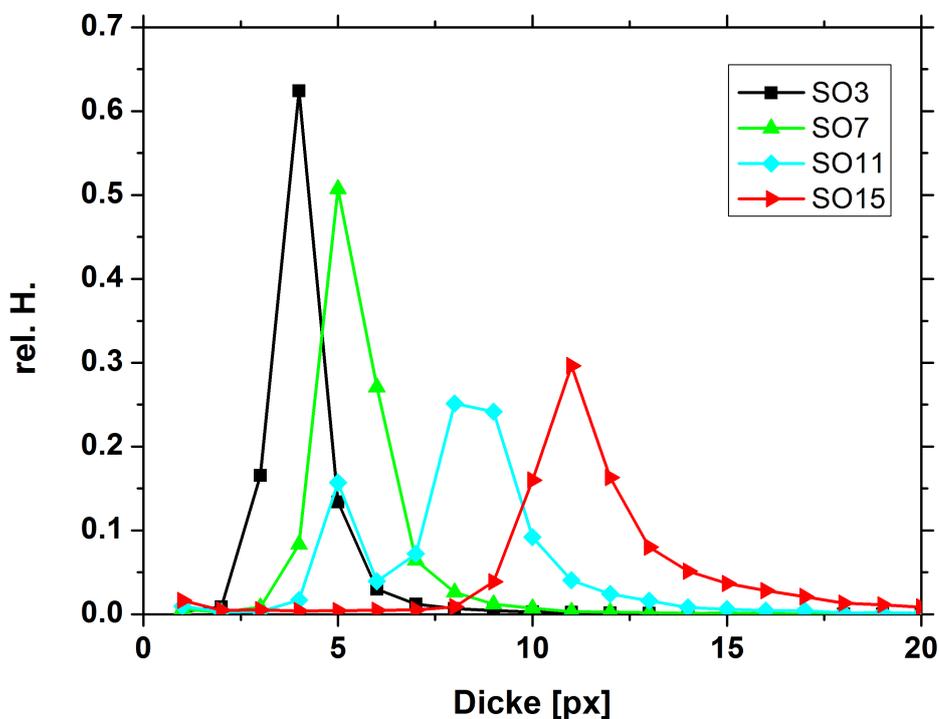


Abbildung 70: Relative Häufigkeit der Dicke der Abschnitte in simulierten Netzwerken bei verschiedenen Werten des Sensor-Offsets SO und $SA = RA = 67.5^\circ$. Im Gegensatz zu *P. polycephalum*-Adernetzwerken, weisen die Adern im virtuellen Netzwerk keine Log-Normal-Verteilung der Dicke auf, sondern zeigen eine scharf begrenzte Verteilung um einen festen Wert. Mit steigendem Sensor-Offset SO steigt die Dicke der Adern. Auffallend, jedoch nicht erklärbar, ist bei $SO = 11$ das Nebenmaximum, was in keinen weiteren SO -Werten auftritt.

In den virtuellen Plasmodien gibt es keine Oszillation der Dicke von Adern bzw. Abschnitten, da hier keine Peristaltik vorliegt. Der Sensor-Offset hat einen Einfluss auf die Dicke der Adern des virtuellen Plasmodiums, so dass mit steigendem Sensor-Offset SO die Adern dicker werden. Dadurch, dass alle Adern die gleiche Dicke haben, gibt es im Netzwerk auch keine Wichtung hinsichtlich der Dicke, sondern nur hinsichtlich der Länge. Auch dies ist ein deutlicher Unterschied zu den Adernetzwerken von *P. polycephalum*, in denen es eine Wichtung hinsichtlich der Länge und der Dicke von Adern gibt.

Verteilung der Aderflächen

Mit zunehmendem Sensor-Offset SO verschiebt sich das Maximum der Flächenverteilung zu größeren Werten hin (Abb. 71), während die Verteilung gleichzeitig verschmiert. Der Verteilungsverlauf lässt sich durch Log-Normal-Funktionen beschreiben, wobei mit zunehmender Größe von SO die Qualität des Fits deutlich abnimmt. Hinsichtlich der Flächengrößenverteilung ähneln sich das virtuelle Plasmodium und reale Plasmodium bei SO Werten bis $SO \geq 7$.

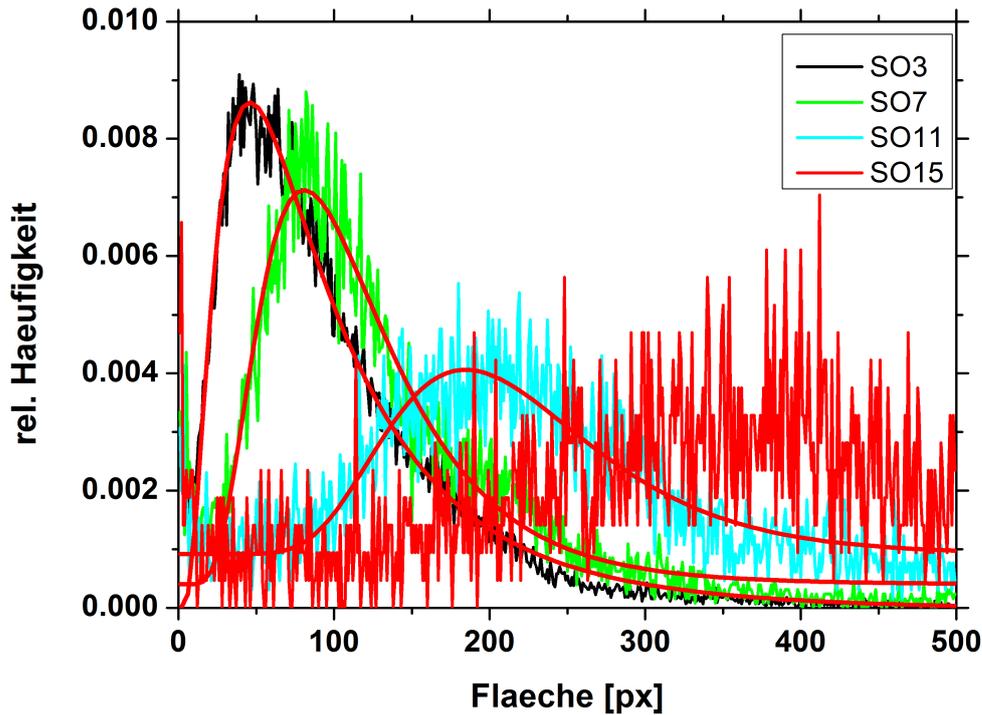


Abbildung 71: Relative Häufigkeit der Flächen von Abschnitten im simulierten Netzwerk, bei verschiedenen Werten des Sensor-Offsets SO und $SA = RA = 67.5^\circ$. Die rot eingezeichneten Fitfunktionen sind Log-Normal-Funktionen. Mit steigendem Wert von SO verringert sich die Qualität der Fits ($R(SO = 3) = 0.97$, $R(SO = 7) = 0.93$, $R(SO = 11) = 0.75$).

9.1.2 Zeitliche Entwicklung des Jones-Modells bei verschiedenen SO -Werten

Im Folgenden wird das zeitliche Verhalten der Netzwerkentwicklung des virtuellen Plasmodiums untersucht. Auch hier werden Simulationen für verschiedene Werte des Sensor-Offsets SO durchgeführt, wobei weiterhin $SA = RA = 67.5^\circ$ gilt.

Anzahl der Abschnitte

Mit der Zeit schrumpfen die Netzwerke der virtuellen Plasmodien. Je höher der Wert von SO , desto schneller sinkt die Anzahl der Adern auf null ab, was auch Jones schon beobachtet hat^[65]. Dieser Vergrößerungsprozess lässt sich jedoch im Gegensatz zu den Vergrößerungsprozessen in *P. polycephalum* nicht auf Basis einer einzigen Exponentialfunktion beschreiben. Eine gute Beschreibung des Vergrößerungsprozesses erzielt man stattdessen durch Bi-Exponentialfunktionen (Abb. 72):

$$y(x) = A_1 \cdot \exp(-\gamma_1 \cdot x) + A_2 \cdot \exp(-\gamma_2 \cdot x). \quad (71)$$

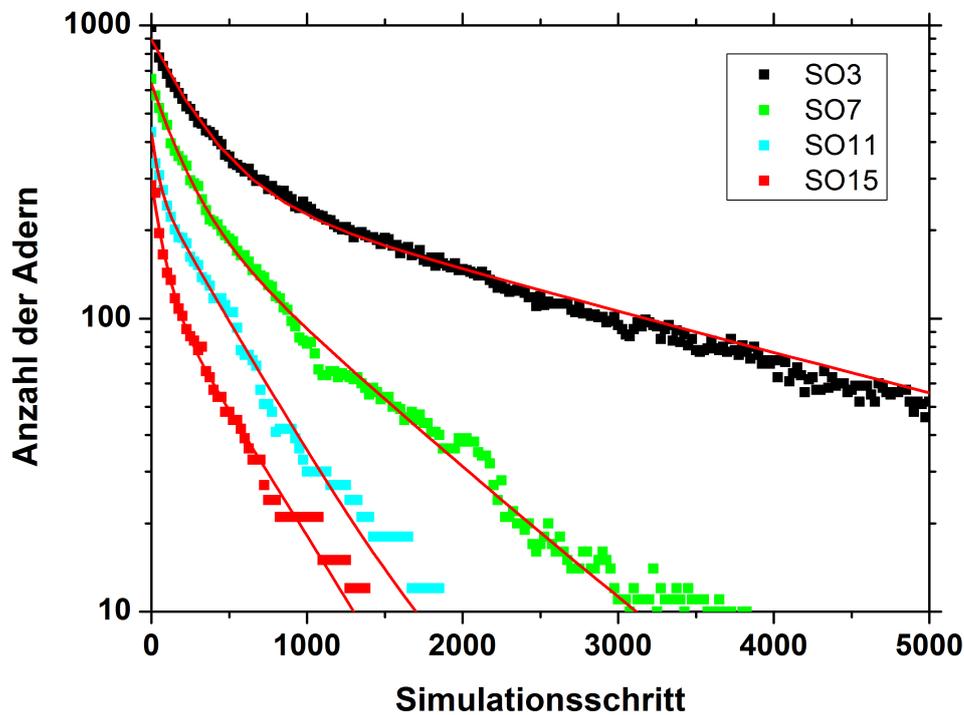


Abbildung 72: Zeitlicher Verlauf der Anzahl der Adern im virtuellen Plasmodium bei verschiedenen Werten des Sensor-Offsets in halblogarithmischer Darstellung. Der Funktionsverlauf wurde jeweils mit einer bi-exponentiellen Funktion gemäß Gl. 71 gefittet. Die Korrelationskoeffizienten waren: $R(SO = 3) = 0.994$, $R(SO = 7) = 0.997$, $R(SO = 11) = 0.996$, $R(SO = 15) = 0.994$.

Dies bedeutet, dass es mindestens zwei Prozesse gibt, die auf verschiedenen Zeitskalen $T_1 = 1/\gamma_1$ und $T_2 = 1/\gamma_2$ die Dynamik der Anzahl der Adern beeinflussen, weswegen auch zwei Exponentialfunktionen mit verschiedenen Exponentialparametern zur Beschreibung

nötig sind. Diese beiden Zeitskalen sind wahrscheinlich die von Jones beobachteten Zeitskalen der topologischen Relaxationsprozesse des virtuellen Plasmodiums^[65]. Demnach verringert sich die Anzahl der Adern zum einen durch das Schließen von freien Gebieten im Bild, die von drei Adern (Zeitskala T_1) bzw. vier Adern (Zeitskala T_2) umgeben sind. Die Exponenten γ_1 und γ_2 der Fitfunktionen in Abb. 72 hatte die Verhältnisse $\frac{1}{10}$ (für $SO = 3$), $\frac{1}{5}$ (für $SO = 7$), $\frac{1}{10}$ (für $SO = 11$), $\frac{1}{7}$ (für $SO = 15$). Es konnte dabei jedoch keine Zuordnung zwischen den Exponenten und den Zeitskalen T_1 bzw. T_2 durchgeführt werden.

Mittlere Länge und mittlere Dicke

Während der Vergrößerung des virtuellen Plasmodiums nimmt die mittlere Länge der Adern mit der Zeit zu (Abb. 73). Der zeitliche Verlauf der mittleren Länge \bar{l} lässt sich für $SO = 3$ bis $SO = 11$ ungefähr durch bi-exponentielle Funktionen (gemäß Gl. 71) beschreiben, was bedeutet, dass auch hier zwei Zeitskalen T_1 und T_2 eine Bedeutung zukommt. Der Sensor-Offset SO gibt maßgeblich an, wie schnell die mittlere Länge der Adern im virtuellen Netzwerk anwächst. Umso größer SO ist, desto langsamer nimmt die mittlere Länge der Adern zu. Gleichzeitig bedeutet dieses Ergebnis auch, dass sich mit Hilfe von SO die Vergrößerungsgeschwindigkeit regeln lässt, was auch bei der Beschreibung der Anzahl der Adern im Netzwerk beobachtet wurde.

Im Falle von *P. polycephalum* Adernetzwerken lässt sich dagegen der zeitliche Verlauf der mittleren Länge durch nur eine einzelne exponentielle Funktionen beschreiben.

Die mittlere Dicke der Adern ist über die Zeit hinweg konstant, was die Dickenverteilungen bereits nahegelegt hatten. Je größer SO ist, desto größer ist auch die mittlere Dicke, entsprechend der Dicke in den Dickenverteilungen bei gleichem Wert von SO . Im Falle von *P. polycephalum* ist die mittlere Dicke der Adern im zeitlichen Verlauf auch nahezu konstant. Allerdings ergibt sich für jede einzelne Ader auch über die Zeit eine Änderung der Dicke aufgrund der Peristaltik der Adern.

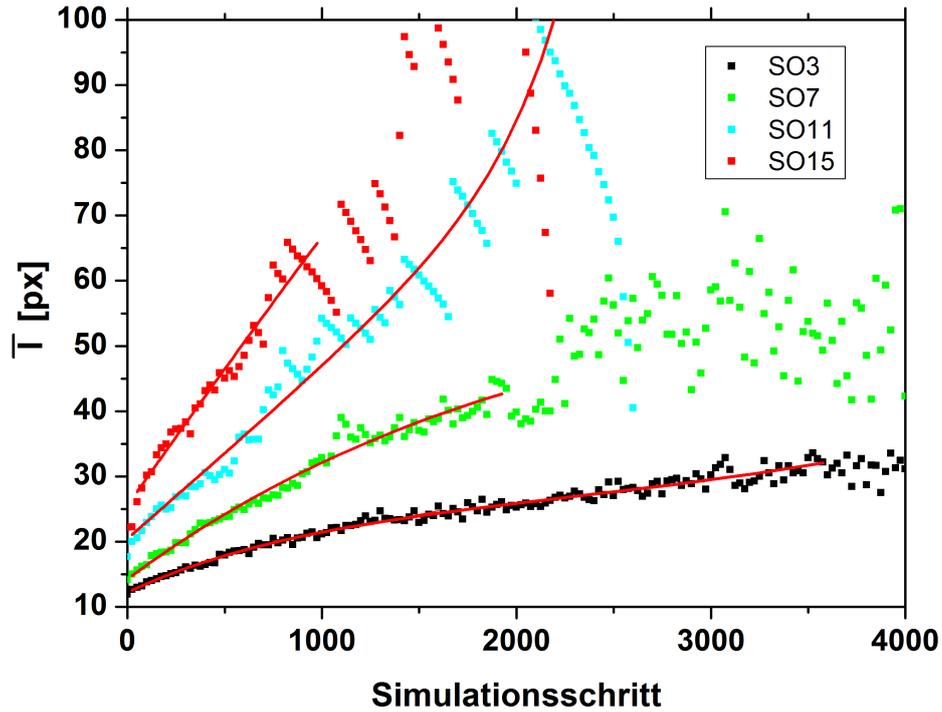


Abbildung 73: Zeitlicher Verlauf der mittleren Länge \bar{l} der Abschnitte, in simulierten Netzwerken bei verschiedenen Werten des Sensor-Offsets SO und $SA = RA = 67.5^\circ$. Die Ergebnisse wurden jeweils mit bi-exponentiellen Funktionen (Gl. 71) angenähert. Dabei waren die Korrelationskoeffizienten: $R(SO = 3) = 0.975$, $R(SO = 7) = 0.97$, $R(SO = 11) = 0.94$, $R(SO = 15) = 0.95$.

9.2 Einfluss des Rotations- und Sensorwinkels

In diesem Abschnitt wird untersucht, welchen Einfluss der Rotationswinkel RA und der Sensorwinkel SA auf den Vergrößerungsprozess des virtuellen Plasmodiums haben. Dabei wird der Wert des Sensor-Offsets bei $SO = 7$ festgehalten. Dieser Wert von SO brachte Verteilungen der geometrischen Größen wie Fläche und Länge hervor, die denen von *P. polycephalum* ähnlich waren.

Die Werte von SA und RA werden zwischen 22.5° und 90° variiert. Damit umfasst die Parameterstudie, den in Abb. 67 rot markierten Bereich. Eine Übersicht über die Morphologie der virtuellen Plasmodien, die bei solchen Parametern entstehen, wird in Abb. 74 gegeben.

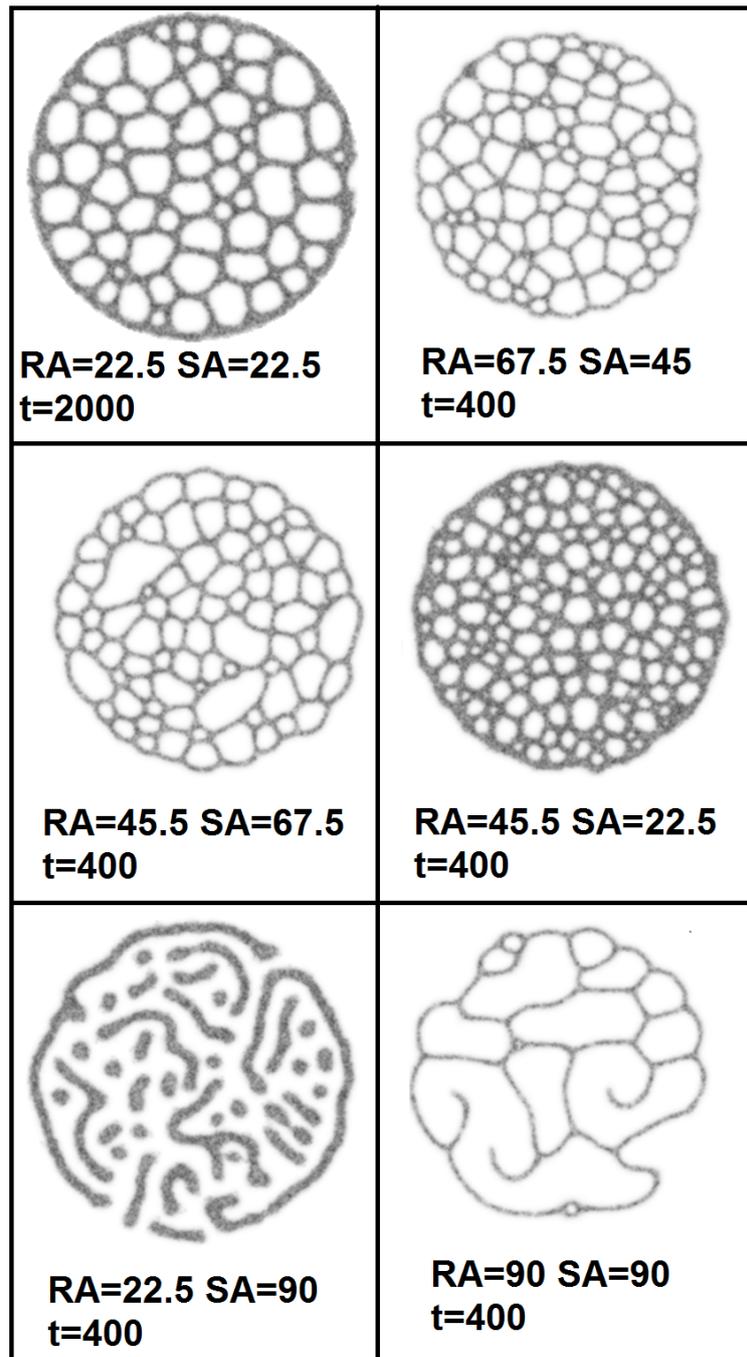


Abbildung 74: Morphologie der virtuellen Plasmodien bei verschiedenen Parametern SA , RA und Simulationsschritten t , SO ist stets 7. Für $RA = 22.5^\circ$ und $SA = 90^\circ$ sieht das virtuelle Plasmodium aus, als befände es sich nahe einem Perkolationsübergang, bei dem ein vorher zusammenhängendes Netzwerk in mehrere kleinere Netzwerke zerfällt.

9.2.1 Analyse geometrischer Größen der Adern (Fläche, Länge, Dicke)

Längenverteilung

Die Verteilung der Aderlängen in virtuellen Plasmodien wurde unter Variation von RA und SA bei festem $SO = 7$ untersucht (Abb. 75). Sie können in guter Näherung mit Log-Normal-Funktionen beschrieben werden, abgesehen von den Fällen, in denen $SA = 90^\circ$ ist. Der Fall $SA = 90^\circ$ stellt ein virtuelles Plasmodium dar, das in mehrere Teilnetzwerke zerfällt. Dieses virtuelle Plasmodium hat sehr wenige Adern, weswegen die Statistik zur Verteilung der Aderlängen dort sehr wenig aussagekräftig ist, und es sich zudem um ein andersartiges Netzwerk handelt, was nahe einem Perkolationsübergang liegt. Perkolationsübergänge bei Mikroplasmodien von *P. polycephalum* wurden von Fessel et al. beschrieben^[43].

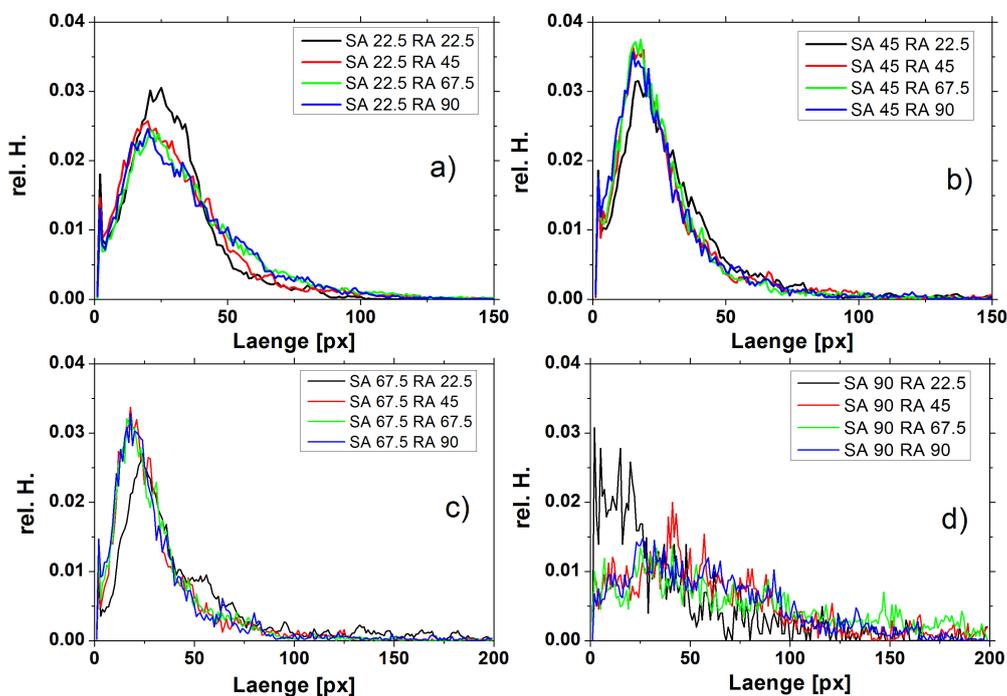


Abbildung 75: Relative Häufigkeit von auftretenden Aderlängen in virtuellen Plasmodien bei Variation von SA und RA und $SO = 7$. a) $SA = 22.5^\circ$; RA variiert. b) $SA = 45^\circ$; RA variiert. c) $SA = 67.5^\circ$; RA variiert. d) $SA = 90^\circ$; RA variiert.

In allen Längenverteilungen fällt auf, dass die Verteilungen, in denen $RA = 22.5^\circ$ ist (schwarze Kurven in Abb. 75), etwas fernab von denjenigen mit $RA \neq 22.5^\circ$ liegen. Die Fälle, in denen $RA = 45^\circ$; 67.5° ; 90° ist, haben untereinander fast identische Längenverteilungen.

Dickenverteilung

Die Dickenverteilung (Abb. 76) liegt für fast alle Kombinationen von RA und SA um 5 px konzentriert. Lediglich für Fälle in denen $RA = 22.5^\circ$ gilt, ist das Maximum zu größeren Werten hin verschoben.

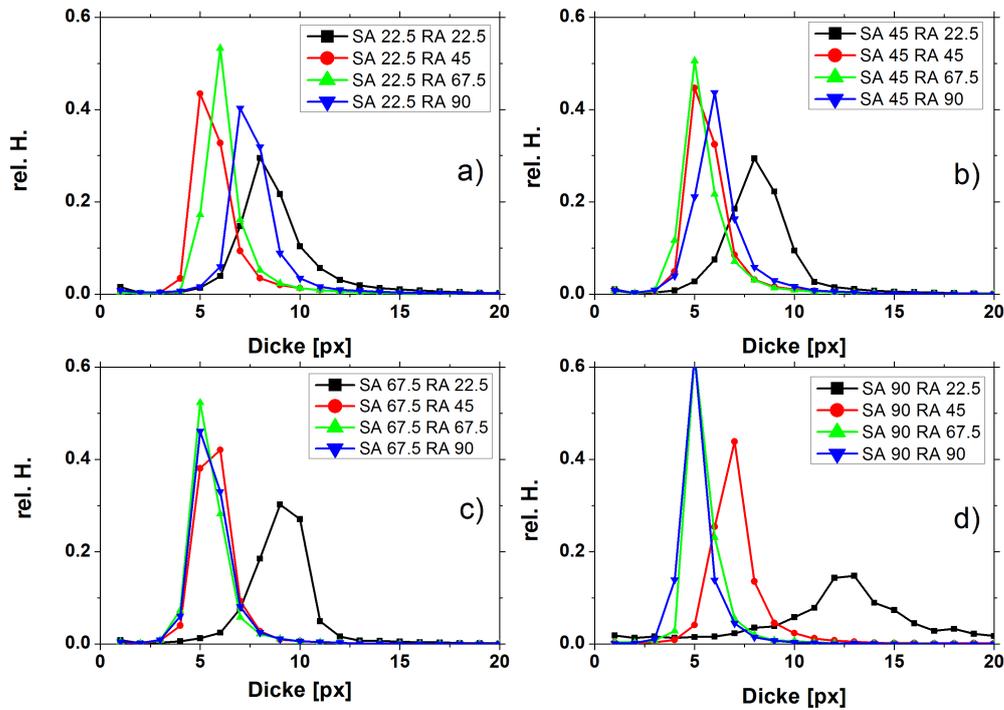


Abbildung 76: Relative Häufigkeiten der Dicken von Adern in virtuellen Plasmodien bei Variation von SA und RA bei $SO = 7$. a) $SA = 22.5^\circ$; RA variiert. b) $SA = 45^\circ$; RA variiert. c) $SA = 67.5^\circ$; RA variiert. d) $SA = 90^\circ$; RA variiert.

Der Einfluss von RA und SA auf die Dickenverteilung ist sehr gering.

Flächenverteilung

Die Flächenverteilungen, die durch Variation der Parameter SA und RA gefunden wurden, lassen sich für diejenigen mit $SA = 45^\circ$ bzw. $SA = 67.5^\circ$ gut durch eine Log-Normal-Funktion beschreiben (Abb. 77). In den Fällen, in denen $SA = 22.5^\circ$ bzw. $SA = 90^\circ$ gilt, lässt sich der Verlauf der Flächenverteilung nicht durch eine Log-Normal-Funktion beschreiben.

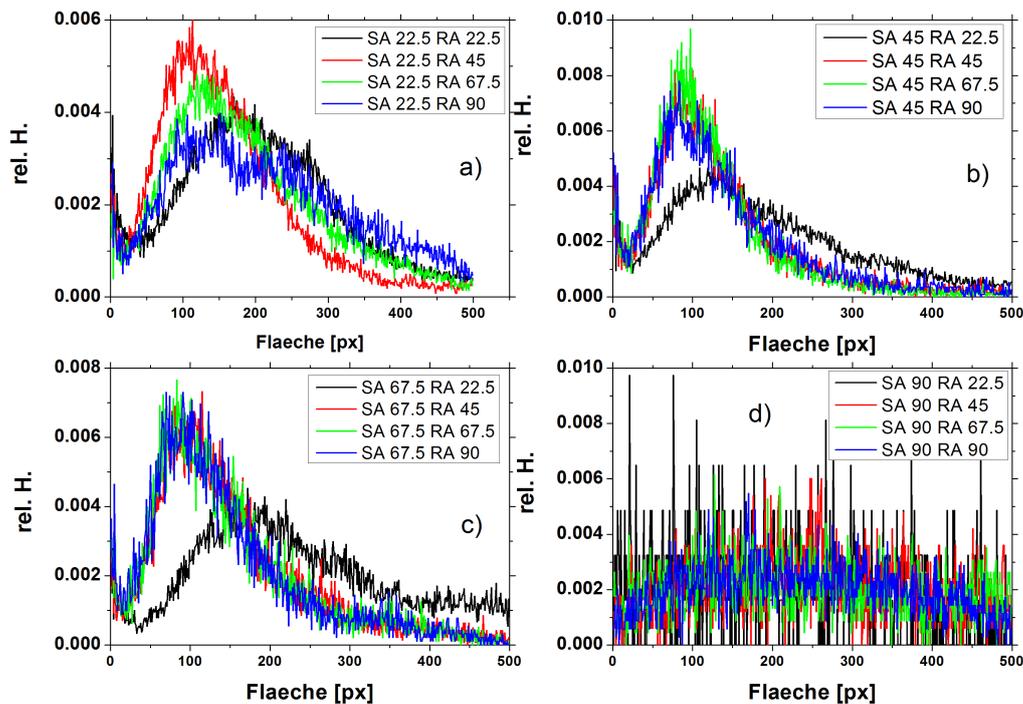


Abbildung 77: Relative Häufigkeit der Flächengröße von Adern in virtuellen Plasmodien unter Variation von SA und RA bei $SO = 7$. a) $SA = 22.5^\circ$; RA variiert. b) $SA = 45^\circ$; RA variiert. c) $SA = 67.5^\circ$; RA variiert. d) $SA = 90^\circ$; RA variiert.

9.2.2 Zeitliche Analyse der Dynamik des virtuellen Plasmodiums

Anzahl der Adern

Der zeitliche Verlauf der Anzahl der Adern im virtuellen Plasmodium wurde analysiert, wobei RA und SA variiert wurden, während der Sensor-Offset mit $SO = 7$ festgesetzt war (Abb. 78).

Über die Zeit hinweg nimmt die Anzahl der Adern in allen Kombinationen im Netzwerk ab. Je größer SA gesetzt wurde, desto kleiner war die Anzahl der Adern zu Beginn

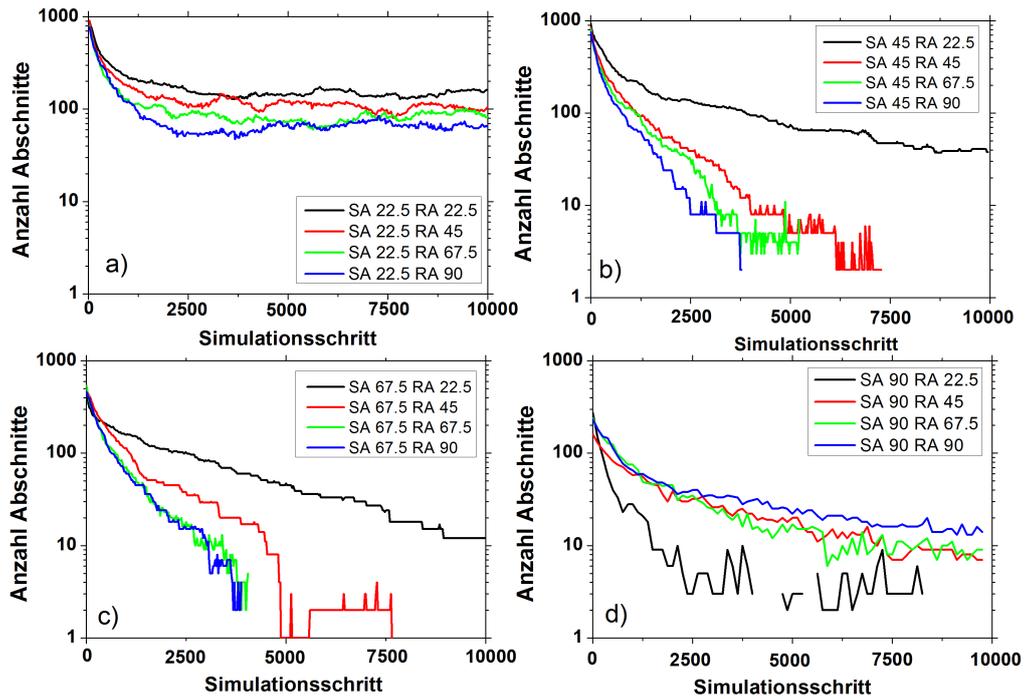


Abbildung 78: Zeitlicher Verlauf der Anzahl der Adern in virtuellen Plasmodien bei verschiedenen Werten von SA und RA sowie $SO = 7$. a) $SA = 22.5^\circ$; RA variiert. b) $SA = 45^\circ$; RA variiert. c) $SA = 67.5^\circ$; RA variiert. d) $SA = 90^\circ$; RA variiert.

der Simulation. Für alle Kombinationen von SA und RA lässt sich der zeitliche Verlauf der Anzahl der Adern im virtuellen Plasmodium in sehr guter Näherung durch bi-exponentielle Funktionen (Gl. 71) beschreiben.

Für $SA = 22.5^\circ$ schrumpfen die virtuellen Plasmodium auch nach sehr vielen Simulationsschritten nicht vollkommen zusammen, was bedeutet, dass das Adernetzwerk nicht zusammenfällt, sondern in einen stationären Zustand übergeht. Weiterhin ist für $SA = 22.5^\circ$ die Anzahl der Adern ab etwa 2500 Simulationsschritten nahezu konstant. Dies liegt daran, dass für diesen Parameter sich neue Adern bilden konnten, während andere wieder verschwanden, wobei beide Prozesse sich in ihrer Häufigkeit aufheben.

Mittlere Länge und mittlere Dicke

Ein weiteres Maß zur Beschreibung von Vergrößerungsprozessen ist die mittlere Länge der Adern, die im Fall von *P. polycephalum* Adernetzwerken durch eine lineare Funktion beschrieben werden konnte. Im Falle von $SA = 22.5^\circ$ lässt sich der Verlauf der mittleren Länge (Abb. 79) durch bi-exponentielle Funktionen beschreiben. Im späteren Verlauf der Simulation sättigt die Kurve, da die Vergrößerung aufhört, und die Anzahl der Adern sich nicht mehr ändert.

Für die Fälle $SA = 45^\circ$ und $SA = 67.5^\circ$ kann man den frühen Verlauf der Simulation durch bi-exponentielle Funktionen beschreiben. Für den Fall von $SA = 90^\circ$ ließ sich keine Fitfunktion finden. Bei $SA = 45^\circ$ und $SA = 67.5^\circ$ beobachtet man im späteren Simulationsverlauf drastische Änderungen der mittleren Länge innerhalb weniger Simulationsschritte. Diese Änderungen reflektieren das Zusammenziehen von Adern, die eine freie Fläche umschließen. Dadurch sinkt deren mittlere Länge, bis zu dem Punkt, an dem die Adern sich vereinigen und zu einer einzigen Ader werden, wodurch die Länge wieder drastisch ansteigt. Der Effekt wird hier sehr deutlich, da es nur sehr wenige Adern im Netzwerk gibt.

Für alle untersuchten Werte von RA und SA änderte sich die mittlere Dicke von Adern im virtuellen Plasmodium über die Zeit nicht. Die mittlere Dicke spielt also keine Rolle für die Vergrößerungsprozesse.

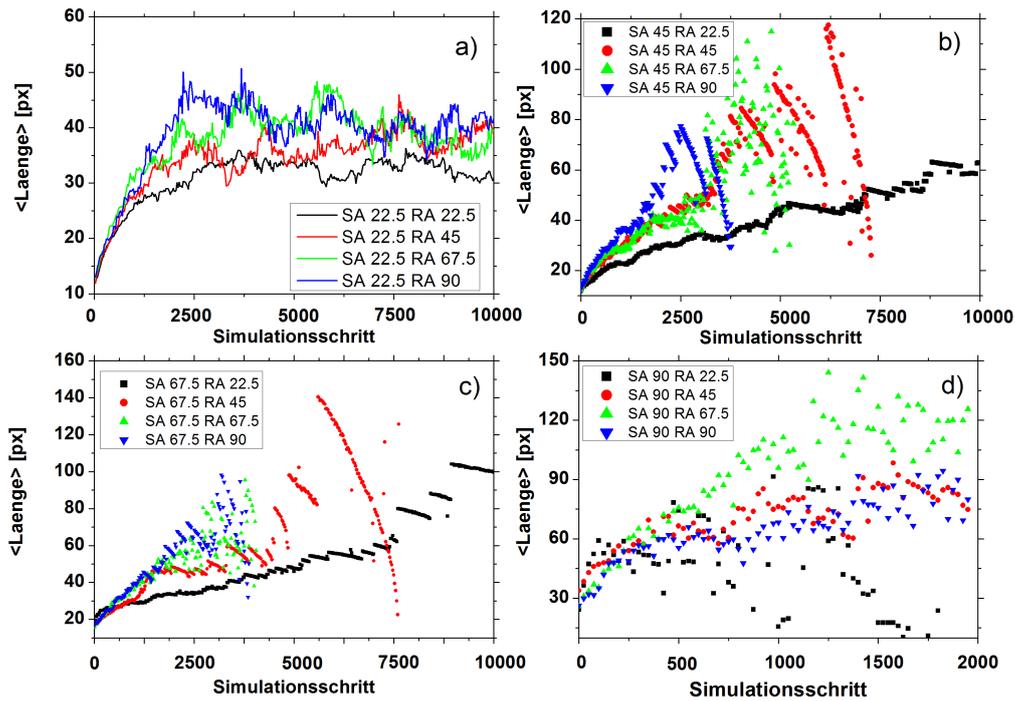


Abbildung 79: Zeitlicher Verlauf der mittleren Länge der Adern in virtuellen Plasmodien bei verschiedenen Werten von SA und RA sowie $SO = 7$. a) $SA = 22.5^\circ$; RA variiert. b) $SA = 45^\circ$; RA variiert. c) $SA = 67.5^\circ$; RA variiert. d) $SA = 90^\circ$; RA variiert.

9.3 Zusammenfassung der Analyse des Modellsystems

In diesem Kapitel wurde das agentenbasierte Modell von Jones^[64,65] analysiert, welches Vergrößerungsprozesse im Netzwerk zeigt, die denen von *P. polycephalum* ähnlich sind. Das Ziel war ein Vergleich der Vergrößerung des virtuellen und realen Adernetzwerks von *P. polycephalum*, sowie ein Vergleich der topologischen Struktur dieser beiden Plasmodien, bei geeigneten Simulationsparametern.

Geeignete Simulationsparameter

Die Parameter für den Sensor-Offset SO , den Rotations-Winkel RA , und den Sensor-Winkel SA haben einen maßgeblichen Einfluss auf die topologische Struktur und den Vergrößerungsprozess des virtuellen Plasmodiums. Die Untersuchungen ergaben, dass die zum realen Plasmodium ähnlichsten Ergebnisse bei den Parametern $SO = 3^\circ - 7^\circ$, $RA = 45^\circ - 67.5^\circ$, $SA = 45^\circ - 67.5^\circ$ erzielt werden, was sich anhand der hohen Korrelationskoeffizienten der Log-Normalen Längenverteilung belegen ließ. Für die Fälle, in denen $SA = 90^\circ$ war, zerfiel das Adernetzwerk, ähnlich eines umgekehrten Perkulationsübergangs, in mehrere nicht mehr zusammenhängende Adernetzwerke, die sich danach auch nicht wieder vereinigten. Der umgekehrte Prozess dieses Perkulationsübergangs, bei dem mehrere zunächst einzelne Mikroplasmodien ein einziges Adernetzwerk ausbildeten, wurde von Fessel et al.^[43] in Experimenten beobachtet.

Vergleich der topologischen Struktur

Hinsichtlich der topologischen Struktur des Graphen bildet das virtuelle Plasmodium, genau wie das reale Plasmodium von *P. polycephalum*, einen regulären Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ aus^[11,65]. Die Adern besitzen jedoch im virtuellen Plasmodium eine über die gesamte Simulation gleich bleibende Dicke. Damit stellt das virtuelle Plasmodium einen Graphen dar, der nur hinsichtlich der Länge von Adern gewichtet ist. Dies steht im Gegensatz zum Graphen des Adernetzwerks von *P. polycephalum*, welcher hinsichtlich der Länge, des Radius und der Fläche von Adern gewichtet ist. Diese Wichtung kommt beim realen Plasmodium von der Oszillation der Dicke der Adern. Derartige Oszillationen sind jedoch bisher nicht im Modell von Jones implementiert.

Die Verteilung der Längen von Adern im virtuellen Plasmodium lässt sich, wie die Längenverteilung in realen Adernetzwerken von *P. polycephalum*, durch Log-Normal-Funktionen beschreiben. Die beste Qualität wird dabei bei den Simulationsparametern $RA = SA = 45^\circ$ bis $RA = SA = 67.5^\circ$ und $SO = 7$ erreicht. Setzt man $SA = 22.5^\circ$ bzw. $SA = 90^\circ$, so lässt sich die Längenverteilung nicht mehr durch Log-Normal-Funktionen beschreiben.

Vergleich des Vergrößerungsprozesses

Wie auch im realen Plasmodium, lässt sich die Vergrößerung des Adernetzwerks im virtuellen Plasmodium anhand der mittleren Länge und der Anzahl der Adern im Ader-

netzwerk beschreiben. Die Anzahl der Adern nimmt sowohl im realen Plasmodium als auch im virtuellen Plasmodium während der Vergrößerung ab. Im Falle des virtuellen Plasmodiums lässt sich durch bi-exponentielle Funktionen beschreiben, wie die Anzahl der Adern sich mit der Zeit verringert. Für die Adernetzwerke der realen Plasmodien stellte bereits eine einzelne Exponentialfunktion eine gute Beschreibung für den Verlauf dar. Die Vergrößerung im Adernetzwerk von realen Plasmodien scheint maßgeblich auf einer Zeitskala abzulaufen. Im Gegensatz dazu laufen die Vergrößerungsprozesse im Modell von Jones auf zwei Zeitskalen ab^[65]. Aus diesem Grund war es auch nötig, die Funktionen durch bi-exponentielle Funktionen zu beschreiben.

Die mittlere Länge der Adern nimmt während der Vergrößerung sowohl im virtuellen, als auch im realen Plasmodien zu. Der Verlauf dieser Funktion lässt sich dabei im Falle des realen Plasmodiums durch eine lineare Funktion annähern, wohingegen im Falle des virtuellen Plasmodiums bi-Exponentialfunktionen die besten Annäherungen an den Funktionsverlauf erbrachten.

10 Analyse der Ausbreitungsfront

In diesem Kapitel wird die Ausbreitungsfront des Plasmodiums von *P. polycephalum* untersucht. Die Fronten werden anhand ihrer Morphologie klassifiziert, und es wird die Ausbreitungsdynamik (Frontliniendynamik) der Fronten analysiert. Danach wird eine Einteilung der verschiedenen Typen der Propagation der Front vorgenommen, und die aus Positionen der Frontlinie ableitbaren Größen, wie die Geschwindigkeit und Beschleunigung, sowie die Mixing-Length werden bestimmt.

Die Ausbreitungsfront besteht aus Fingern, die sich im Laufe der Zeit ausdehnen und zurückziehen und eine Fingerinstabilität aufweisen, bei der einzelne Finger sich in zwei Finger aufspalten. Es folgt eine Untersuchung der Fingerinstabilität und des Krümmungsradius der Finger, bei dem diese einzelnen Finger aufspalten. Es werden die Wellenlängen der Finger entlang der Ausbreitungsfront ermittelt, woraus die Dispersionsrelation bestimmt wird.

Im letzten Teil dieses Kapitels wird gezeigt, dass man bereits anhand der Ausbreitung der Finger ableiten kann, wie das Adernetzwerk im Plasmodium später aussehen wird.

10.1 Morphologie der Ausbreitungsfront

Stroboskopische Abbildungen

Dieser Abschnitt dient der Übersicht der verschiedenen Propagationsformen von Ausbreitungsfronten. Dazu wird die Ausbreitung der Fronten in Form von stroboskopischen Abbildungen dargestellt. Sie zeigen innerhalb eines einzigen Bildes die Kontur der Ausbreitungsfront für jeden untersuchten Zeitpunkt, woraus sich der Verlauf der Ausbreitung nachvollziehen lässt. Die Frontlinie wird zu festen Messintervallen extrahiert und in diese Abbildung eingezeichnet, so dass zwei aufeinander folgende Konturen immer den selben zeitlichen Abstand haben.

Auch an der Front von *P. polycephalum* beobachtet man Oszillationsprozesse, die in ihrer Periodendauer etwa bei 90-100 s liegen. Diese Oszillationen erkennt man auch in den stroboskopischen Bildern wieder. Eine vollständige Periode einer Oszillation der Front im stroboskopischen Bild lässt sich folgendermaßen beschreiben. Begonnen wird zu einem Zeitpunkt, an dem die Front fast verharrt und ihre Position nur geringfügig ändert. Dies ist in stroboskopischen Abbildungen (Abb. 80) charakterisiert durch eng benachbarte Frontlinien. Sobald die Front beginnt sich vorwärts zu bewegen, vergrößern sich die Abstände der Frontlinien, werden aber kleiner, sobald die Front beginnt langsamer zu werden. Daraufhin stagniert sie entweder in ihrer Ausbreitung, oder zieht sich eventuell geringfügig zurück, wodurch die Abstände der Frontlinien wiederum sehr klein sind (eine hohe Dichte an Konturlinien). Danach beginnt die Oszillation von neuem.

Morphologietypen

In Abb. 80 sind stroboskopische Bilder von Frontmorphologien verschiedener Plasmodienfronten dargestellt. Darin erkennt man viele Auswölbungen bzw. Undulationen der

Frontkonturlinie, die im folgenden als Finger bezeichnet werden.

Fronten die sich durch sehr viele Finger entlang der Frontlinie auszeichnen, werden im Folgenden als *dichte Front* bezeichnet. Solch eine Frontmorphologie ist in Abb. 80 a) dargestellt, in der die Front von links nach rechts wächst, und ihre Ausbreitung parallel zur unteren bzw. oberen Bildseite geschieht.

Fronten, in denen es wenige Finger gibt, welche sich großteils individuell und ohne Beeinflussung untereinander ausbreiten können, werden im nachfolgenden *ausgedünnte Fronten* genannt. Ein Beispiel für ausgedünnte Fronten zeigt Abb. 80 b).

Während einiger Experimente wurde beobachtet, dass die Frontmorphologien fließend ineinander übergehen können. Die Morphologie der Front lässt sich durch die Zellmasse, mit der man das Experiment beginnt, beeinflussen. Für größere Zellmassen (hier bei $m > 0.12\text{g}$) entstehen meist dichte Fronten, während für niedrige Zellmassen ($m \approx 0.04\text{g}$) die ausgedünnten Fronten entstehen. Untersuchungen an einzelnen Fingern wurden daher mit niedrigeren Zellmassen durchgeführt, während Untersuchungen an vielen Fingern in Experimenten mit höheren Zellmassen erfolgten.

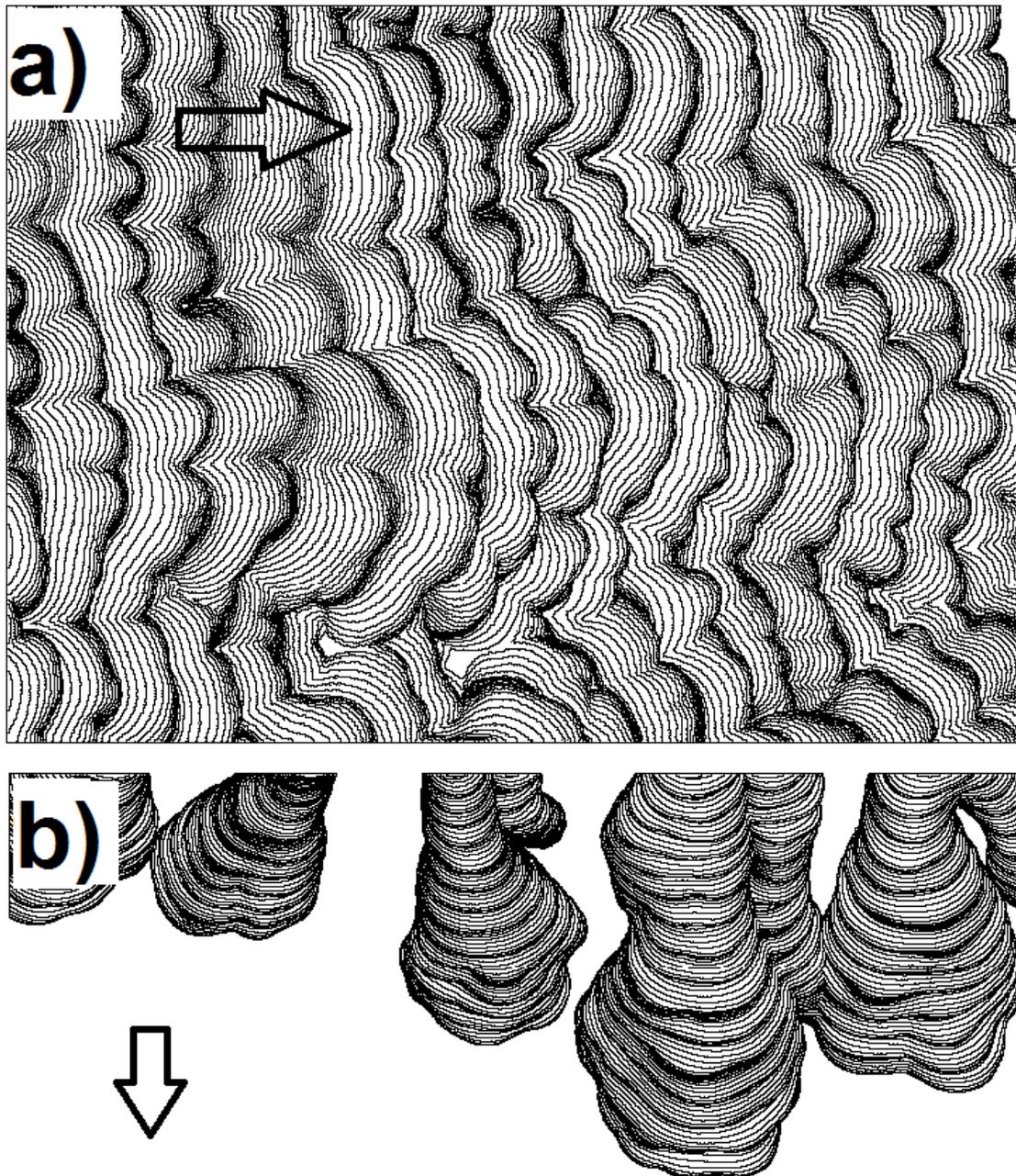


Abbildung 80: Stroboskopische Darstellung der Frontlinien von verschiedenen Plasmoiden, die unter einem Mikroskop beobachtet wurden. Die Bildgröße ist jeweils $5.3 \text{ mm} \times 4.0 \text{ mm}$. Der zeitliche Abstand zwischen den Frontlinien ist jeweils 6 s. a) Dichte (glatte) Front mit vielen Fingern. b) Ausgedünnte Front mit wenigen Fingern. Die Ausbreitungsrichtung ist jeweils durch den Pfeil angegeben.

10.2 Frontliniendynamik

10.2.1 Position, Geschwindigkeit und Beschleunigung

Es wurde die Frontliniendynamik von dichten Ausbreitungsfrenten analysiert. Dafür wurde der Space-Time-Plot einer Linie entlang der Ausbreitungsrichtung erstellt. Dieser Space-Time-Plot enthielt die zeitliche Information über die Position der Ausbreitungsfrent entlang der Linie des Space-Time-Plots.

In der Abb. 81 ist die Dynamik der Ausbreitungsfrent dargestellt. In Abb. 81 e) sieht man, dass die Geschwindigkeit der Ausbreitungsfrent v periodisch (Periodendauer etwa 100 s) oszilliert. Ebenso oszilliert auch die Beschleunigung a mit der selben Periodendauer (Abb. 81 f)). Die Geschwindigkeit der Front war in manchen Experimenten dauerhaft positiv, während sie in anderen Experimenten auch stellenweise negativ war (wie in Abb. 81 e)), was ein leichtes Zurückziehen der Ausbreitungsfrent bedeutet. Ebenso wurde in einigen Experimenten beobachtet, dass die Oszillationen der Ausbreitung in manchen Experimenten verwaschen bzw. undeutlich erschienen. In vielen Experimenten zeigte sich, dass die verschiedenen Ausbreitungsformen der Fronten ineinander übergehen können.

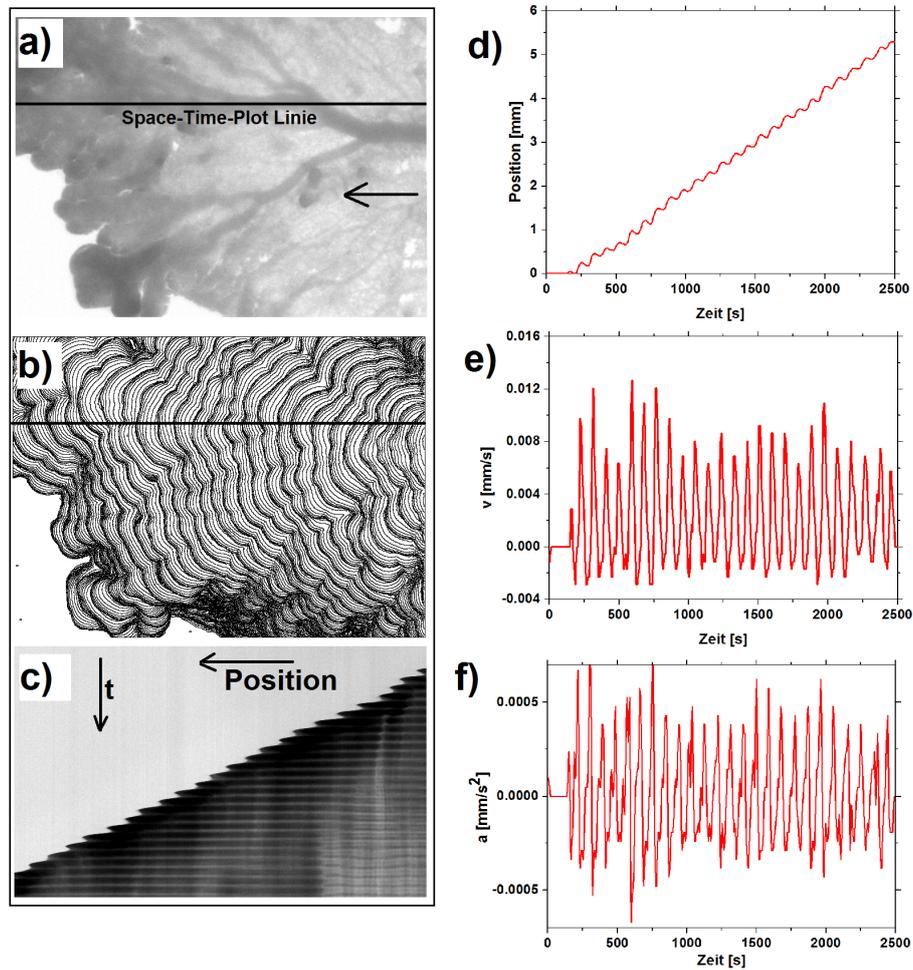


Abbildung 81: Oszillation der Position Ausbreitungsfront. a) Plasmodiale Front mit eingezeichneter Space-Time-Plot Linie (schwarz), die über die Zeit beobachtet wird. Die Ausbreitungsrichtung der Front ist durch den Pfeil angegeben. b) Stroboskopisches Bild der Ausbreitungsfront, sowie die Space-Time-Plot Linie (schwarz). Die Frontkonturen wurden im Abstand von 6 s aufgenommen. c) Space-Time-Plot der in a) und b) eingezeichneten schwarzen Linie. Deutlich sind die Oszillationen der Position der Ausbreitungsfront zu erkennen. Die Bildgröße in a) und b) beträgt $5.3 \text{ mm} \times 4.0 \text{ mm}$. d) Position der Front im Space-Time-Plot. e) Geschwindigkeit der Front im Space-Time-Plot. f) Beschleunigung der Front im Space-Time-Plot.

10.2.2 Anzahl und Wellenlänge von Fingern

Die Anzahl der Finger entlang der Ausbreitungsfront, von dichten Fronten im Beobachtungsfenster, wurde für jedes Bild einer Messung manuell bestimmt (Abb. 82).

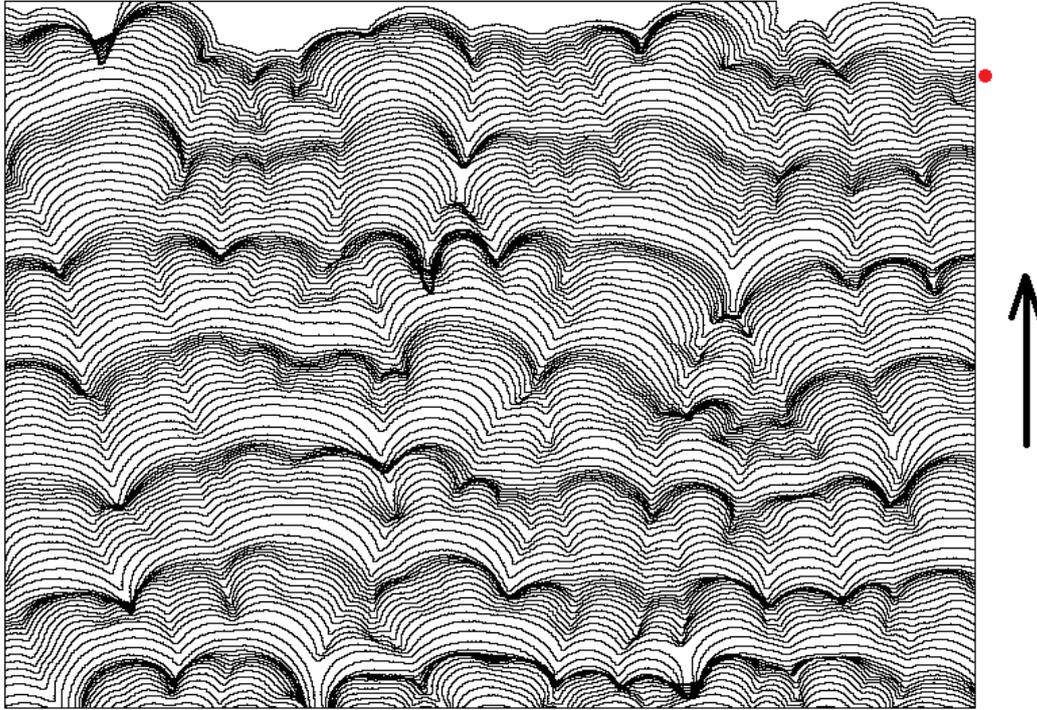


Abbildung 82: Stroboskopische Abbildung der Frontlinie eines *P. polycephalum* Plasmodiums mit dichter Front. Deutlich zu erkennen ist die periodisch schwankende Anzahl der Fingerstrukturen. Die Ausbreitungsrichtung ist durch den Pfeil dargestellt. Der rote Punkt markiert die Höhe der zehnten Konturlinie von oben (Zeitpunkt 12 min nach Eintritt in das Beobachtungsfenster), deren genauer Konturverlauf in Abb. 83 wiedergegeben ist. Bildgröße: 5.3 mm × 4.0 mm. Dargestellt ist ein Zeitausschnitt von 13 min. Das zeitliche Intervall zwischen aufeinanderfolgenden Frontlinienkonturen beträgt 6 s.

Dazu wurde die Frontlinienkontur mitsamt ihrer Koordinaten als Funktion geplottet und danach die Abstände der aufeinanderfolgenden Minima bestimmt (Abb. 83). Diese Abstände werden zugleich als die Wellenlängen der Finger interpretiert.

Die Anzahl der Finger im Experiment aus Abb. 82 oszilliert und ist in Abb. 84 dargestellt. Man erkennt, dass die Anzahl der Finger periodisch (Periodendauer $T = 95 \pm 5$ s) schwankt.

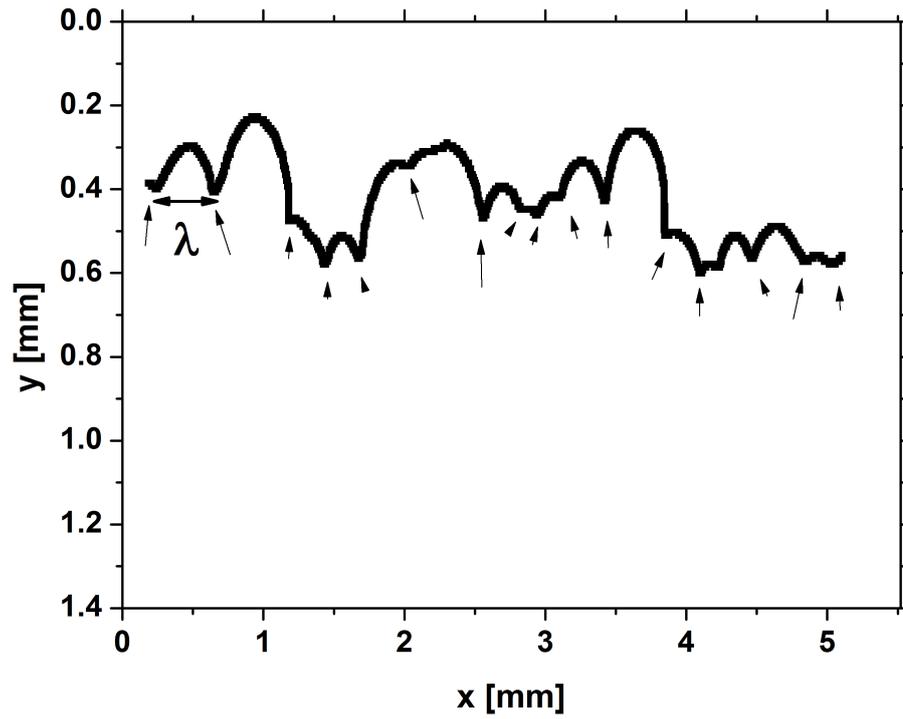


Abbildung 83: Frontkontur in der X-Y-Ebene zur Ermittlung der Minima (mit Pfeil markiert) und Wellenlängen λ der einzelnen Fingerstrukturen entlang der Frontkonturlinie. Das zugrundeliegende Kontur stammt aus Abb. 82 auf Höhe der rot markierten Stelle.

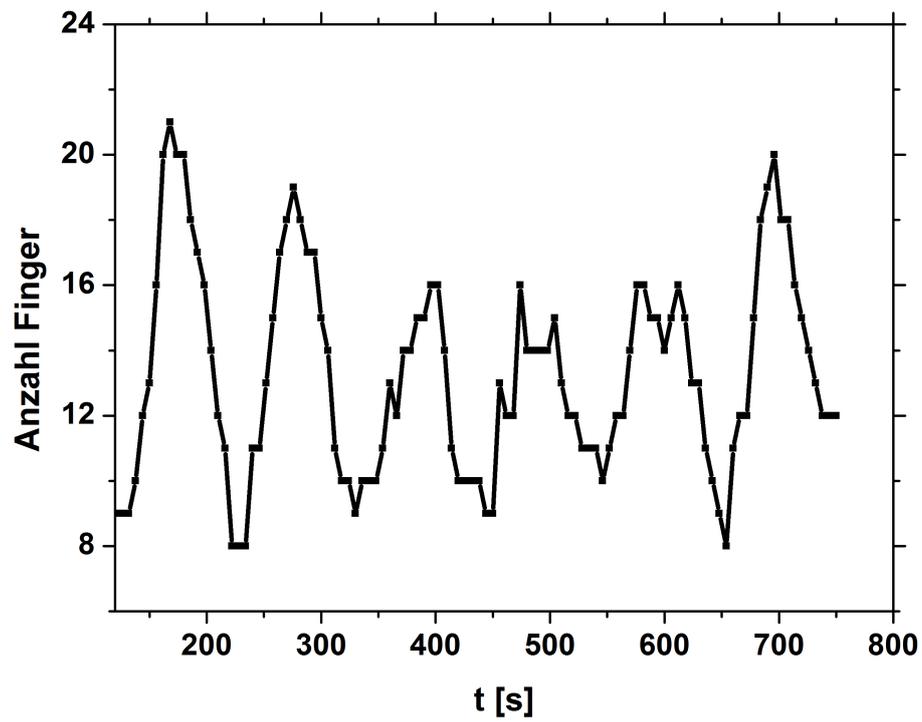


Abbildung 84: Zeitliche Entwicklung der Anzahl der Finger entlang der Frontlinie, für die Messung aus Abb. 82.

Wellenlängen von Fingern

Durch das periodische Wachstum bzw. das Schrumpfen einzelner Finger ändert sich deren Wellenlänge auch periodisch. In Abb. 85 ist die Verteilung der Wellenlängen aller Finger angegeben, die in der Messung aus Abb. 82 analysiert wurden. Die Verteilung zeigt Wellenlängen zwischen $0.00345 \leq \lambda \leq 1.039$ mm, mit Maxima bei den Wellenlängen $\lambda = 0.175$ mm und $\lambda = 0.345$ mm.

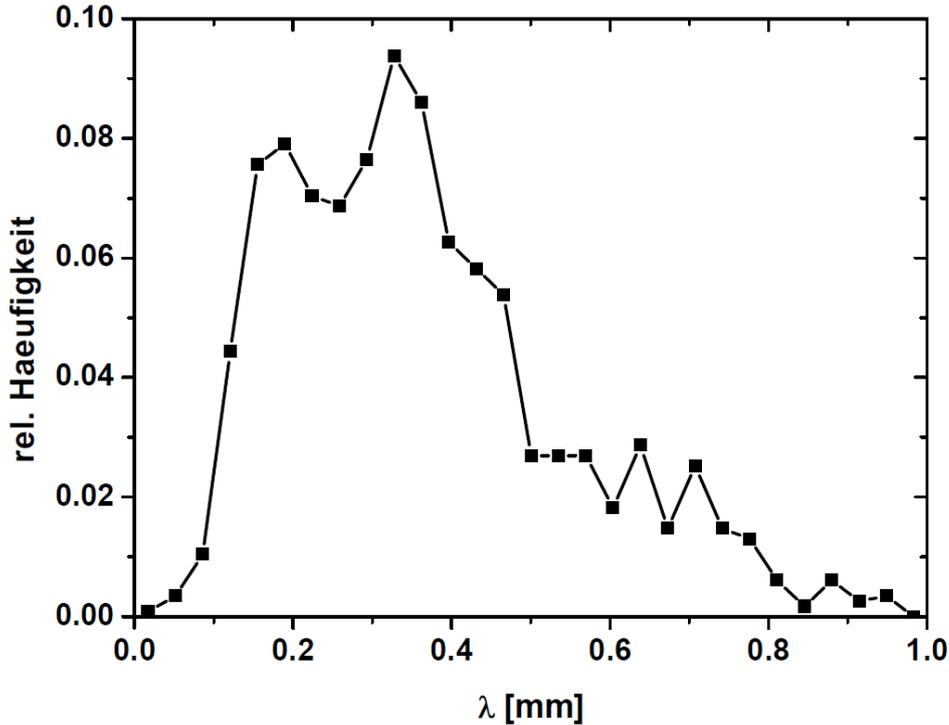


Abbildung 85: Die relative Häufigkeit der Wellenlängen der Finger in Abb. 82.

Da sich mit der Zeit die Anzahl der Finger entlang der Front periodisch ändert, muss sich auch die Wellenlänge der Finger verändern. In Abb. 86 wird die relative Häufigkeit der Wellenlängen der Finger zu Zeitpunkten mit vielen bzw. wenigen Fingern (entlang der Frontlinie) verglichen. Für die Ermittlung der relativen Häufigkeiten wurden die Wellenlängen in Intervalle von 0.069 mm zusammengefasst.

Wenn es wenige Finger entlang der Frontkontur gibt, liegen ihre Wellenlängen zwischen 0.17 mm und 0.86 mm mit Maxima bei $\lambda = 0.43$ mm und $\lambda = 0.77$ mm. Dagegen haben die Fronten mit vielen Fingern Finger, die kleine Wellenlängen haben (zwischen 0.00345 mm und 0.65 mm), wobei die häufigsten Wellenlängen zwischen 0.17 mm und 0.31 mm liegen. Aus den Ergebnissen der Wellenlängen von Fingern folgt damit auch, dass die mittlere Wellenlänge der Finger zu Zeiten weniger Finger am größten ist, während sie zu Zeiten vieler Finger am kleinsten ist.

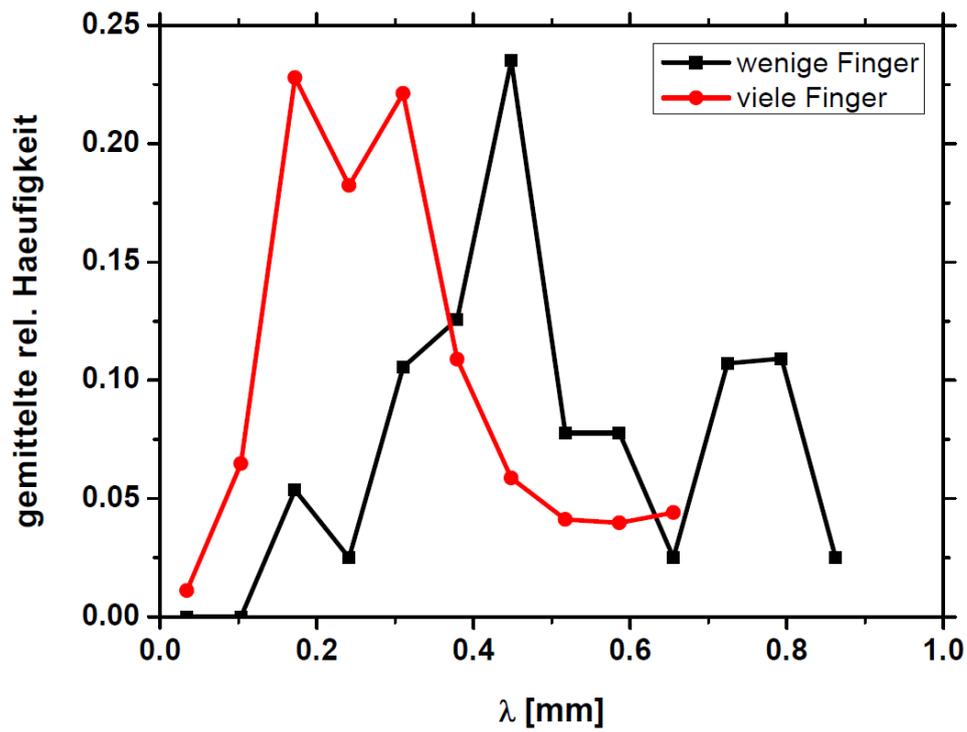


Abbildung 86: Die Verteilung der Wellenlängen aus Abb. 82 für Zeitpunkte mit wenigen (schwarze Punkte) und vielen Fingern (rote Punkte) entlang der Frontlinie.

Zusammenfassung der Frontliniendynamik

Insgesamt lässt sich damit die Dynamik einer Frontlinie anhand ihrer Geschwindigkeit, ihrer Beschleunigung, der Anzahl ihrer Finger, sowie der dabei beobachteten mittleren Wellenlänge wiedergeben. Auch anhand der ersten und zweiten zeitlichen Ableitung der mittleren Frontposition \bar{x} (siehe Abschnitt 6.5.2) lassen sich die Geschwindigkeit und die Beschleunigung der Front bestimmen. Dies ist dann erlaubt, wenn die Front sich parallel zu einer der Bildseiten des Beobachtungsfensters ausbreitet, und die Ausbreitung so geschieht, dass die Front entlang ihrer Ausdehnung überall die gleiche Geschwindigkeit hat. Die Messung in Abb. 82 erfüllt diese Bedingungen, so dass die Dynamik einer Frontlinie anhand Abb. 87 dargestellt wird.

In der Expansionsphase, d.h. während die Beschleunigung anstieg ($\frac{da}{dt} > 0$), verringerte sich die Anzahl der Finger N . In der Rückzugs- bzw. Stagnationsphase, während die Beschleunigung abnahm ($\frac{da}{dt} \leq 0$), erhöhte sich die Anzahl der Finger. Dies bedeutet, dass die Anzahl der Finger N invers mit der Beschleunigung a korreliert. Die mittlere Wellenlänge der Finger $\bar{\lambda}$ nimmt in der Expansionsphase zu, während sie in der Rückzugsphase abnimmt. Dementsprechend sind a und $\bar{\lambda}$ proportional zueinander. Auffällig an Abb. 87 ist auch, dass es im zeitlichen Verlauf der Beschleunigung Übergangsphasen gibt, in denen die Beschleunigung kurz ansteigt und danach schnell wieder abfällt, wobei die Amplitude des Anstiegs und des Abstiegs sehr gering ist. Diese Übergangsphase liegt zur einen Hälfte in der Expansionsphase und zur anderen Hälfte in der Stagnationsphase. Innerhalb der Übergangsphase dreht sich möglicherweise die Richtung des Protoplasmaflusses um, und zwar von einem Fluss in Richtung der Front zu einem Fluss, der von ihr weg weist.

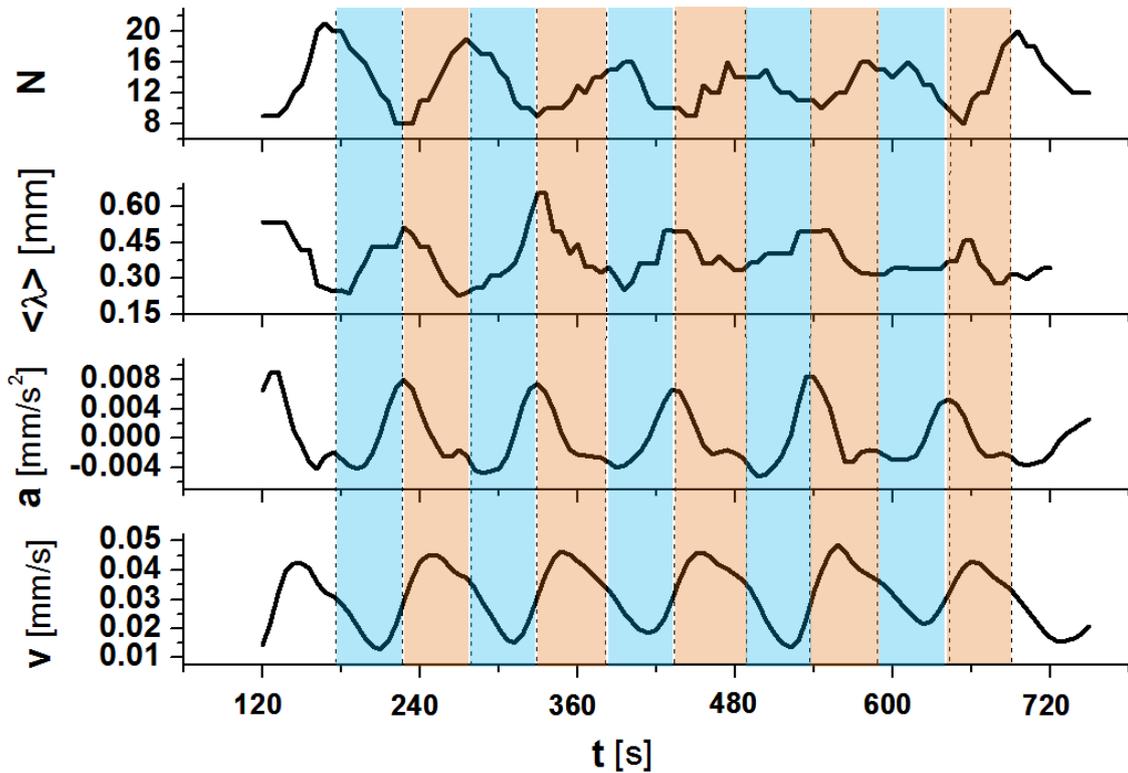


Abbildung 87: Dynamik der Frontlinie der Messung aus Abb. 82. Es wird die zeitliche Entwicklung der Anzahl der Finger (N), ihrer mittleren Wellenlänge $\bar{\lambda}$ sowie der Geschwindigkeit v und der Beschleunigung a der Front gezeigt. Blau hinterlegt sind die Intervalle der Expansionsphase ($\frac{da}{dt} > 0$), in der die mittlere Wellenlänge $\bar{\lambda}$ zunimmt und die Anzahl N der Finger abnimmt. Rot hinterlegt sind die Intervalle der Rückzugs- bzw. Stagnationsphase ($\frac{da}{dt} \leq 0$), in denen die mittlere Wellenlänge $\bar{\lambda}$ abnimmt, und die Anzahl der Finger zunimmt.

10.2.3 Dispersionsrelation

Für jeden Zeitpunkt der Messung wurde die Verteilung der Wellenlängen aller Finger ermittelt. Dabei wurden die Wellenlängen der Finger in Intervalle von 0.069 mm geteilt. Danach wurden die relativen Häufigkeiten der Finger der einzelnen Wellenlängen für jeden Messzeitpunkt durch manuelle Messung der Wellenlängen bestimmt und der zeitliche Verlauf jeder dieser relativen Häufigkeiten wurde notiert.

Die Zeitserie einer Messung besteht aus einer wiederkehrenden Folge von Expansions- und darauf folgenden Rückzugsphasen. Daher wurde die Zeitserie entsprechend dieser Phasen bzw. Zeitintervalle eingeteilt. Innerhalb dieser Zeitintervalle wurde die Wachstumsrate $k(\lambda)$ der Fingerstrukturen der Wellenlänge λ durch die Anpassung an eine Kinetik nullter Ordnung

$$N(t, \lambda) = k(\lambda) \cdot t + N_0(\lambda) \quad (72)$$

bestimmt. Hier sind $N(t, \lambda)$ und N_0 die relativen Häufigkeiten einer Wellenlänge zur Zeit t bzw. $t = 0$. Die auf diese Weise gewonnenen Wachstumsraten $k(\lambda)$ sind als Dispersionsrelationen in Abb. 88 für die Wellenlängen in der Expansions- und Rückzugsphase der Frontausbreitung dargestellt. Die beiden Dispersionsrelationen sind symmetrisch zueinander, was widerspiegelt, dass sich die Wellenlängen der Finger periodisch mit der Zeit verändern, und zwar so, dass sie zwischen zwei verschiedenen Verteilungen der Wellenlängen (der Rückzugsphase und der Ausbreitungsphase) hin und her wechseln. Während der Ausbreitungsphase nimmt die Häufigkeit der Wellenlängen $\lambda > 0.4$ mm bis $\lambda = 0.8$ mm zu, während die Häufigkeit niedrigerer Wellenlängen abnimmt. Umgekehrt geschieht dasselbe in der Rückzugsphase, in der die Wellenlängen unterhalb $\lambda = 0.4$ mm zunehmen, während die restlichen Wellenlängen in ihrer Häufigkeit abnehmen.

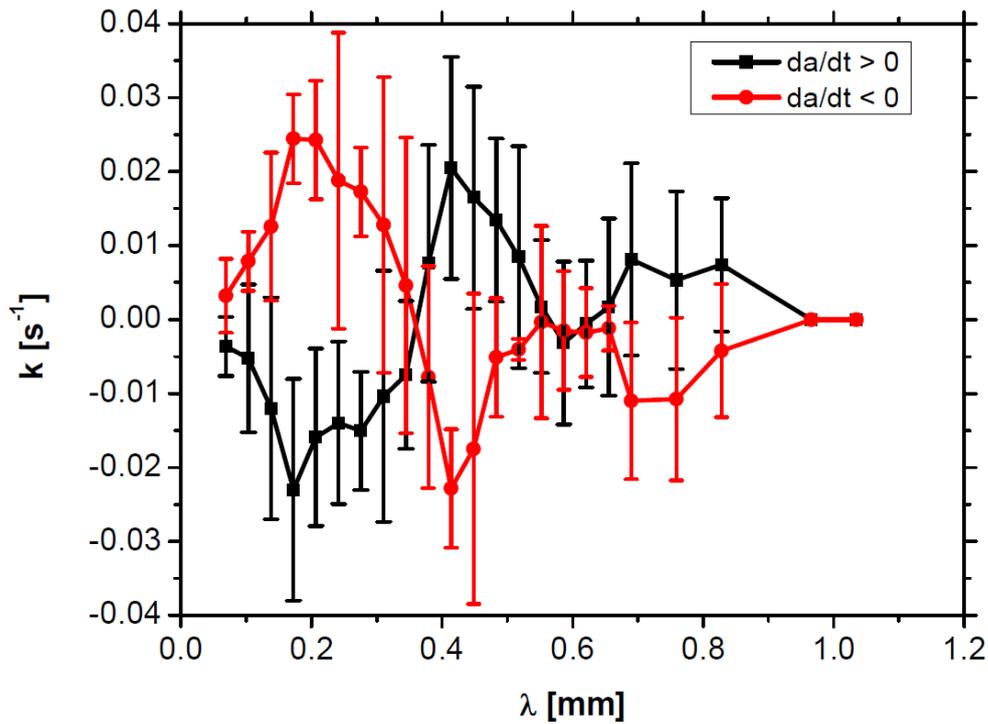


Abbildung 88: Dispersionsrelationen der Fingerinstabilitäten entlang der Frontlinie der Messung aus Abb. 82. Schwarz eingezeichnet ist die Dispersionsrelation während der Expansionsphase, während in rot die Dispersionsrelation während der Rückzugsphase eingezeichnet ist. Die Dispersionsrelationen sind symmetrisch zueinander, da die Verteilungen der Wellenlängen periodisch zwischen denen der Rückzugsphase und denen der Expansionsphase wechseln.

10.2.4 Mixing-Length

Die Mixing-Length wurde anhand Gl. 49 für die extrahierten Frontlinien bestimmt. Dabei wurden Experimente verwendet, in denen die Front sich parallel zu einer der Bildseiten des Beobachtungsfensters ausbreitete.

In Abb. 89 sind verschiedene stroboskopische Bilder von Frontlinien abgebildet, deren jeweilige Mixing-Length in Abb. 90 dargestellt ist. Es ist anhand der Mixing-Length kein deutlicher Zusammenhang mit der Frontlinienentwicklung zu erkennen, so dass man mit der Mixing-Length keine für die Frontlinie relevanten Aussagen treffen kann. Die Mixing-Length eignete sich daher nicht für die Klassifikation der Frontlinie.

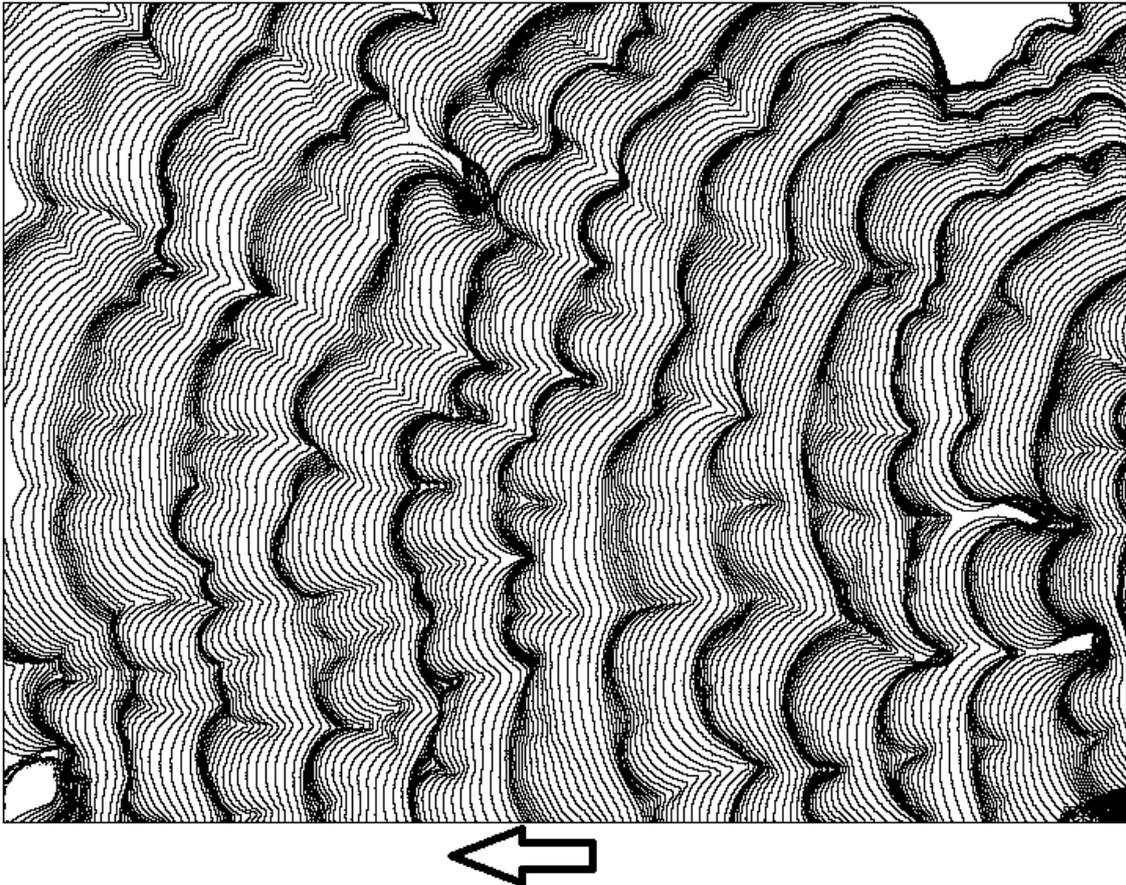


Abbildung 89: Stroboskopische Abbildung der Frontkonturlinie zur Bestimmung der Mixing-Length. Bildgröße: 5.3 mm × 4.0 mm. Zeitlicher Frontlinienabstand: 6 s. Der Pfeil gibt die Ausbreitungsrichtung an.

Unter idealen Bedingungen, in denen sich die Fronten exakt parallel zu zwei der Bildseiten ausbreiten würden, könnte man eine periodische Zu- und Abnahme der Mixing-Length beobachten, was sich auch in Abb. 90 erahnen lässt. Der Anstieg der Mixing-Length resultiert durch das krumme Hereinwachsen der Front, wodurch einige retardierte Bereiche der Front zu einer zunehmenden Mixing-Length führen. Nach einer Zeit von

etwa 15 min verschwand dieser krumme Bereich wieder.

Es stellt sich heraus, dass die Mixing-Length sehr empfindlich auf Krümmungen der Front reagiert, so dass bereits kleine Abweichungen von einer parallelen Ausbreitung große Auswirkungen auf die Mixing-Length haben. Daher wird sie nicht weiter für die Analyse der Front- bzw. Fingerausbreitung eingesetzt.

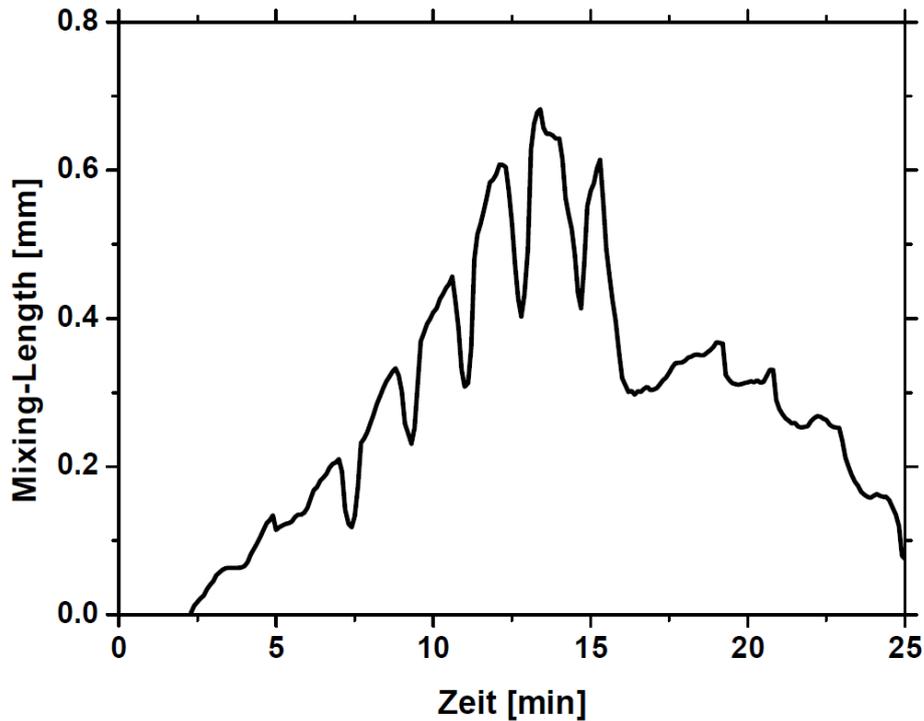


Abbildung 90: Mixing-Length der Frontlinien aus Abb. 89. Die starken Einbrüche der Mixing-Length entstehen zu Zeitpunkten, in denen die Front sehr große Wellenlängen hat (Expansionsphasen), wodurch die Mixing-Length sehr klein wird. Die Maxima der Mixing-Length entstehen in den Rückzugsphasen.

10.3 Dynamik einzelner Finger und Fingerinstabilität

Für die Untersuchung der Dynamik individuell wachsender Finger, das heißt, Finger, die sich einzeln und ohne Einfluss von anderen Fingern ausbreiten, wurden geringe Zellmassen verwendet, da hier die Fronten wesentlich weniger Finger aufwiesen und so eine Beobachtung einzelner Finger ermöglichten.

10.3.1 Art und Weise der Ausbreitung von Fingern

Bei der Ausbreitung von Fingern beobachtet man ein periodisches Verhalten (Abb. 91), genau wie bei der Ausbreitung der Front. Insgesamt breiten sich die Finger hauptsächlich entlang einer Vorzugsrichtung aus. Die Ausbreitung geschieht jedoch auch zu den Seiten hin, allerdings dehnt sich der Finger an den Seiten weit weniger aus als in Ausbreitungsrichtung.

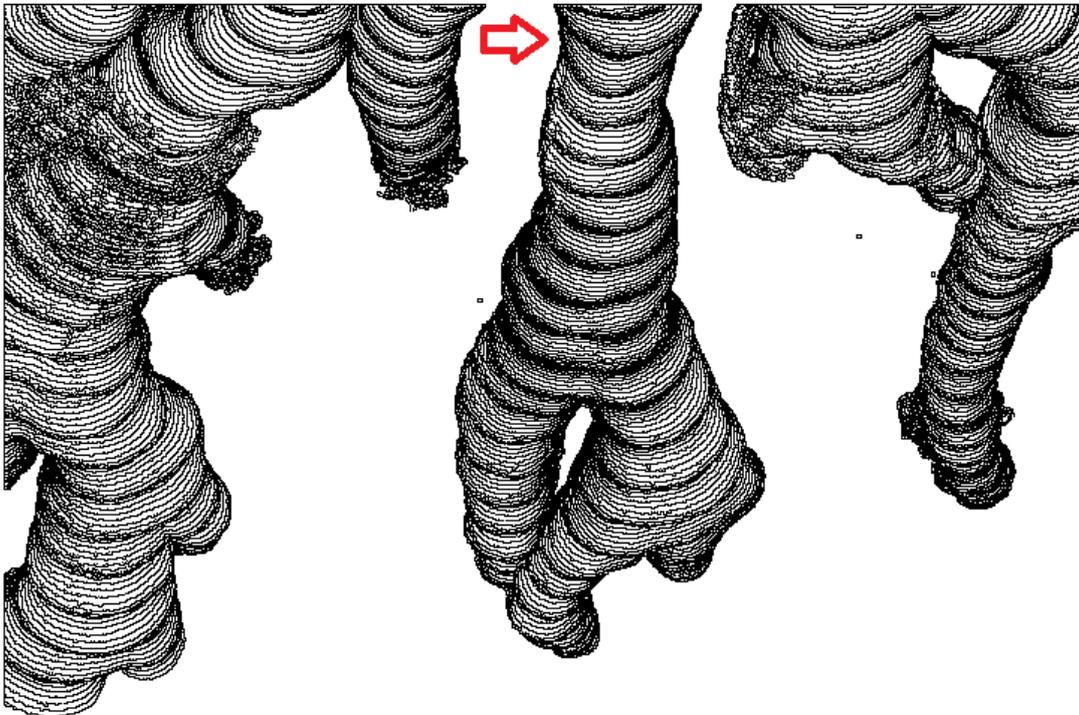


Abbildung 91: Stroboskopische Abbildung der Frontkontur von sich einzeln ausbreitenden Fingern. Der mit einem roten Pfeil markierte Finger wurde in Abb. 92 hinsichtlich der Krümmung seiner Spitze analysiert (türkise Kasten).

10.3.2 Krümmungsradius und kritische Krümmung der Fingerinstabilität

Der Radius R und die Krümmung $C = 1/R$ (Gl. 19) der Spitze einzelner Finger wurde über die Zeit in mehreren Experimenten manuell vermessen. Dafür wurde die Krümmung der Front des Fingers mit einem Kreissegment des Radius R angepasst. Dabei zeigte sich ein Spektrum der Krümmungen von $C = 2.5 \text{ mm}^{-1}$ bis $C = 12 \text{ mm}^{-1}$, woraus man ableiten kann, dass es ein oberes und unteres Limit für Krümmungen von Fingern gibt. Ein Beispiel für sich individuell ausbreitende Finger ist in Abb. 91 gezeigt.

In Abb. 92 ist der zeitliche Verlauf der Krümmungen von einzelnen Fingern dargestellt. Die Krümmung der Finger nimmt dabei periodisch (die Periode liegt zwischen 90 und 100 s bei verschiedenen Messungen) ab, bis eine Fingerinstabilität auftritt und der Finger in zwei Finger viel höherer Krümmung aufspaltet. Es wurde dabei stets beobachtet, dass das Aufspalten immer in Phasen der Ruhe der Front passierte, jedoch nicht in Phasen der Ausbreitung. Dies heißt, die Fingerinstabilität tritt in den stroboskopischen Abbildungen immer dann auf, wenn die Frontkonturen sehr dicht beieinander liegen.

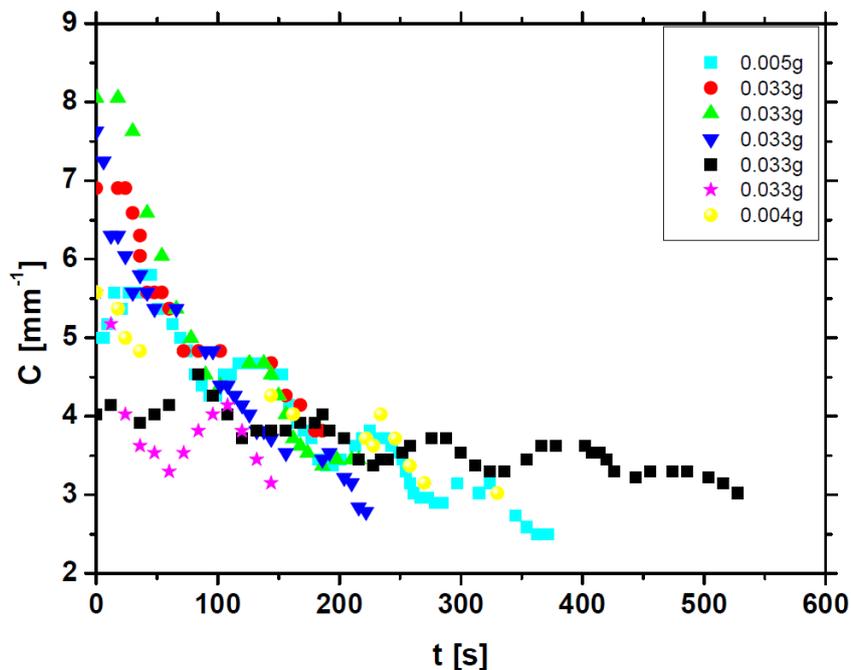


Abbildung 92: Krümmung an den Spitzen sich einzeln ausbreitender Finger bei verschiedenen Startmassen der Plasmodien (farbig markiert). Die kritische Krümmung bei der Finger aufspalten liegt bei $C \approx 2.5 \text{ mm}^{-1}$.

Die Finger zeigen stets bei einer ähnlichen Krümmung eine Fingerinstabilität (Abb. 92). Dies kann als eine kritische Krümmung verstanden werden, bei der die Fingerinstabilität auftritt. Der Wert der kritischen Krümmung liegt bei $C_{krit} \approx 2.5 \text{ mm}^{-1}$, was einem kritischen Radius von $R_{krit} = 0.4 \text{ mm}$ entspricht (Abb. 92).

10.4 Entstehung des Adernetzwerks aus Fingern

In diesem Abschnitt wird ein Zusammenhang zwischen der Ausbreitung der Finger und der späteren Entstehung der Adernetzwerke hergestellt.

Während sich die Front durch das Beobachtungsfenster ausbreitet, werden fernab der Front nach und nach die Adern des Adernetzwerks sichtbar. Die Ausbreitung der Finger hängt dabei eng mit den später vorgefundenen Adernetzwerkstrukturen zusammen. Für Experimente, in denen sich die Front möglichst parallel zu den Beobachtungsseiten vor-schob, sieht man im Resultat auch ein stark ausgerichtetes Adernetzwerk, dessen Haupt-versorgungsadern entlang der Ausbreitungsrichtung orientiert sind (Abb. 93 a), b)). Im Gegensatz dazu zeigen Experimente, in denen das Plasmodium sich sehr krumm durch das Beobachtungsfenster bewegte, Adernetzwerke, in denen die Hauptversorgungsadern entsprechend krumm sind (Abb. 93 c), d)). Dies bedeutet, dass es einen offensichtlichen Zusammenhang zwischen der Orientierung der Adern im Adernetzwerk, und den Ausbreitungsrichtungen der Ausbreitungsfront gibt.

Es wurde überprüft, ob die Finger in ihrer Ausbreitung tatsächlich den späteren Verlauf des Adernetzwerks vorgeben. In Abb. 94 ist eine Zeitserie dargestellt, welche Standbilder eines Videos auf der beigefügten DVD (Verzeichnis: Frontausbreitung und Adernetzwerk darstellt, worauf deutlich zu erkennen ist, dass der Ausbreitungsverlauf der Adern direkt den späteren Adernetzwerkverlauf vorgibt, dementsprechend wird auch jeder Finger von einer einzigen Ader versorgt. Dies macht deutlich, dass die Ausbreitungsrichtung der Finger und ihre Fingerinstabilität maßgeblich für die Form des Adernetzwerks sind, dass sich im späteren Verlauf der Zeitserie bildet. Diese Ergebnisse bedeuten, dass man anhand der Entwicklung der Front und der Finger an der Front sehr gut abschätzen kann, welche Form das spätere Transportnetzwerk hat.

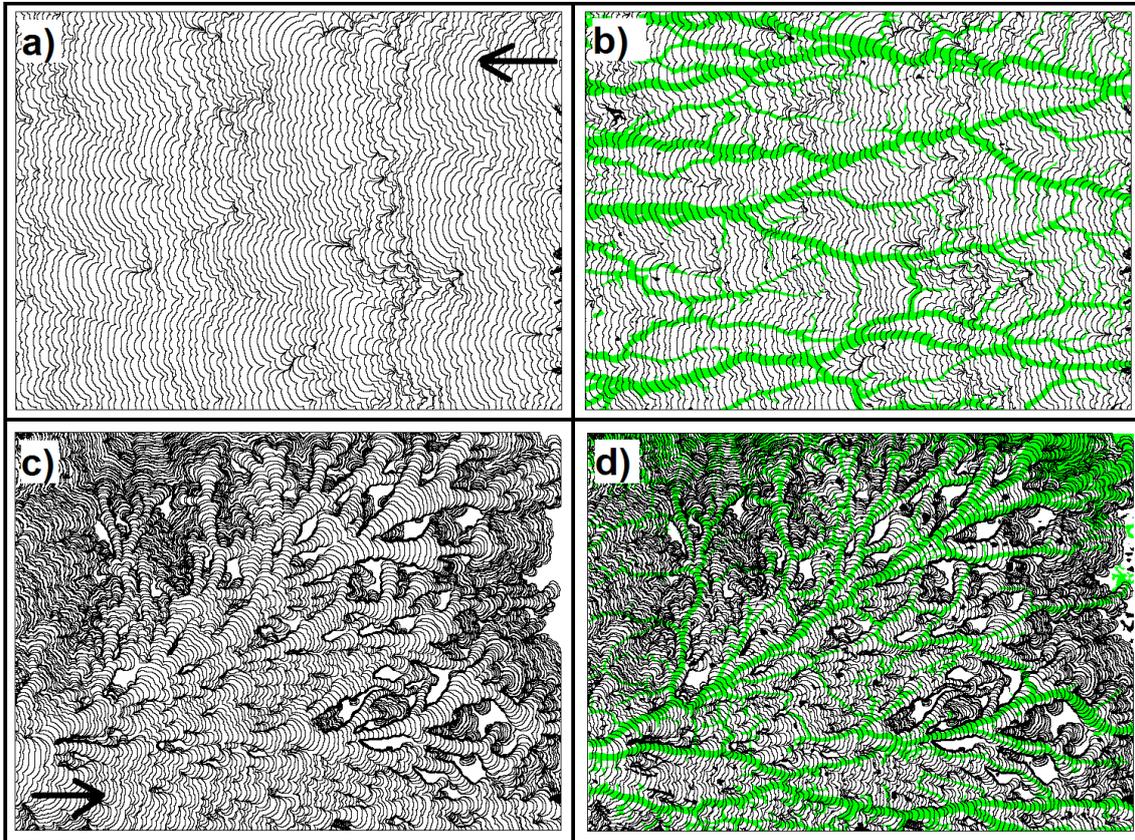


Abbildung 93: Stroboskopische Bilder von Ausbreitungsfronten von Plasmodien, die im Glaskasten gewachsen sind. Bilder a) und b): Ausbreitung der Front fast parallel zur Bildseite. Bilder c) und d): Ausbreitung der Front sehr krumm in das Beobachtungsfenster hinein. In grün sind jeweils die zu einem späteren Zeitpunkt gefundenen Adernetzwerke überlagert. Daraus erkennt man, welchen Verlauf die Adern im Vergleich zur Ausbreitung der Front haben. Der zeitliche Abstand der Frontkonturen ist 30 s. Die Bildgröße war jeweils $3.5 \times 2.5 \text{ cm}^2$.

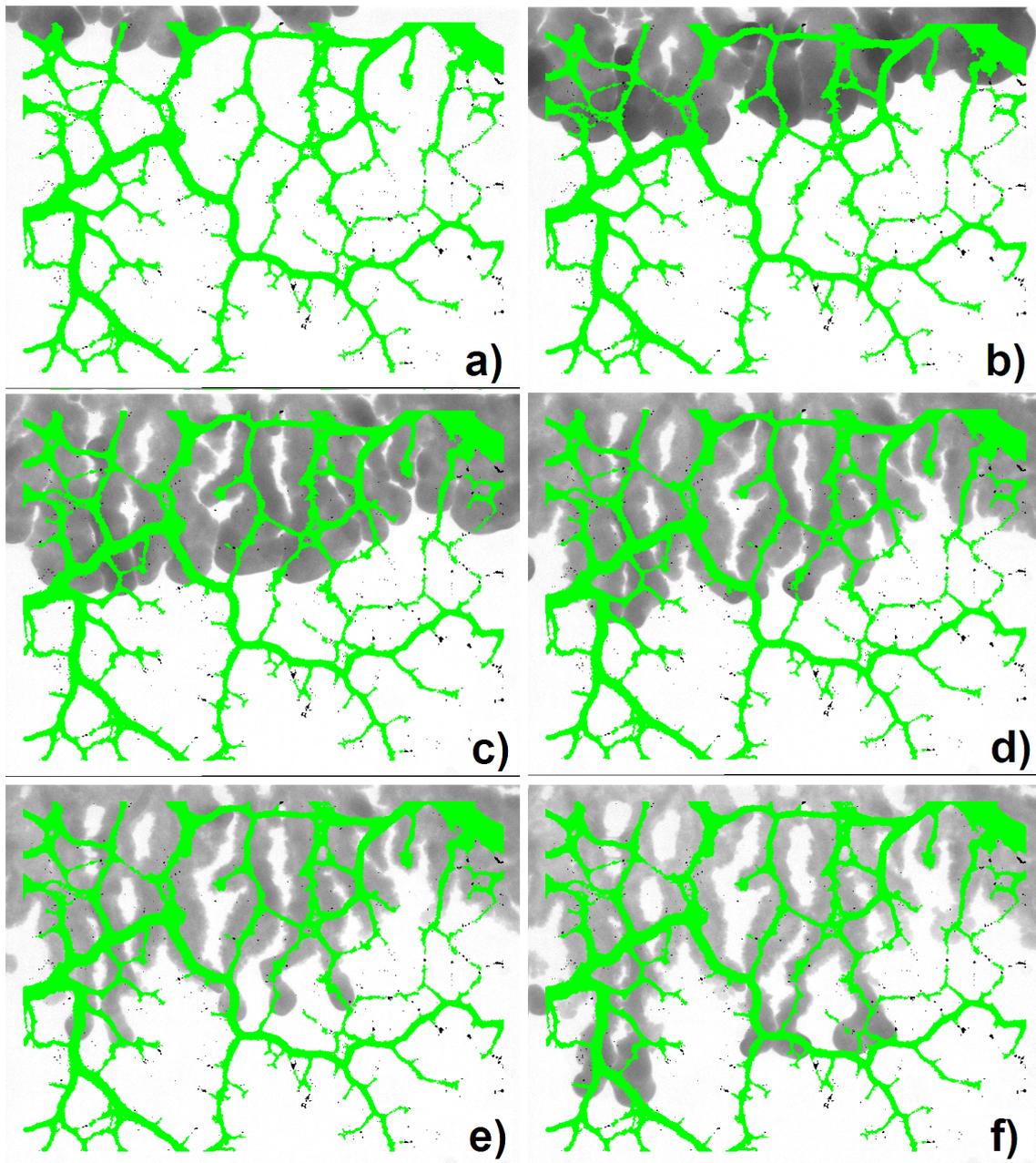


Abbildung 94: Ausbreitung der Fingerfront. Dieser überlagert ist das später extrahierte Adernetzwerk, welches sich im Nachgang der Front ausbildete. Abbildung der Überlagerung der Fingerfront und des Adernetzwerks a) 5 min, b) 10 min, c) 15 min, d) 20 min, e) 25 min, f) 30 min nach Eintritt der Front in das Beobachtungsfenster. Bildgröße jeweils $5.3 \text{ mm} \times 4.0 \text{ mm}$. Der zeitliche Abstand der Frontkonturen ist 6 s.

10.5 Zusammenfassung der Analyse der Ausbreitungsfrent

In diesem Kapitel wurde die Ausbreitungsfrent des Plasmodiums von *P. polycephalum* analysiert. Dies umfasst auch die Untersuchung der Fingerinstabilität der Finger, die entlang der Ausbildungsfront gebildet werden. Es wurde gezeigt, dass man durch die Beobachtung der Ausbreitungsfrent Aussagen über die Topologie des hinter der Ausbreitungsfrent entstehenden Adernetzwerks treffen kann.

Morphologie der Front

Es gibt zwei verschiedene beobachtete Morphologietypen von Fronten: die dichten Fronten und die ausgedünnten Fronten. Die dichten Fronten bestehen aus vielen Fingern und wurden durch eine Startmasse des Plasmodiums erzeugt, die $m > 0.12$ g war. Ausgedünnte Fronten bestehen dagegen aus wenigen Fingern und werden in ihrer Entstehung durch eine geringe Startmasse ($m \approx 0.04$) g begünstigt. Es wurde vielfach beobachtet, dass die Fronttypen ineinander überwechseln.

Frontliniendynamik

Die zeitliche Entwicklung der Ausbreitungsfrenten geschieht in sich wiederholenden, aufeinanderfolgenden Phasen der Expansion und des Rückzugs der Ausbreitungsfrent, sowie einer Übergangsphase zwischen diesen beiden Phasen. Die Expansionsphase ist durch einen Anstieg der Beschleunigung der Frontlinie gekennzeichnet, wobei gleichzeitig die Anzahl der Finger entlang der Front abnimmt, ebenso wie die mittlere Wellenlänge der Finger. Die Rückzugsphase ist dagegen durch das Absinken der Beschleunigung charakterisiert. Während dieser Phase erhöht sich die Anzahl der Finger entlang der Frontlinie und die mittlere Wellenlänge der Finger steigt an.

Für die Rückzugs- bzw. die Expansionsphase der Frontlinie wurde jeweils eine Dispersionsrelation angegeben. Beide Dispersionsrelationen sind symmetrisch zueinander, was die charakteristische aufeinanderfolgende Wiederholung der Ausbreitungsphasen widerspiegelt. In Expansionsphasen wachsen die großen Wellenlängen schneller an, während die kleinen Wellenlängen weniger werden. Der umgekehrte Fall gilt für die Phasen des Rückzugs.

Kritische Krümmung bei Fingerinstabilitäten

Die Untersuchung der Ausbreitung von sich einzeln entwickelnden Fingern ergab, dass sich die Finger oszillierend ausbreiten. Während dieser Oszillationen nimmt die Krümmung an der Spitze der Finger ab, bis sie eine kritische Krümmung von $C_{krit} \approx 2.5 \text{ mm}^{-1}$ erreicht. Unterhalb dieser kritischen Krümmung kommt es zu einer Fingerinstabilität, woraufhin sich ein Finger mit einer kleinen Krümmung in zwei Finger mit einer jeweils deutlich höheren Krümmung aufspaltet.

Fingerinstabilität und Morphologie des Adernetzwerks

Jeder Finger der Ausbreitungsfront bildet in sich eine Transportader aus. Dadurch, dass Finger entlang einer Aderfront aufspalten und auch fusionieren, bilden sich Verzweigungen von Transportadern. Die Ausbreitung der Finger stellt damit den Ursprung der Topologie des Transportnetzwerks dar.

11 Diskussion

In diesem Kapitel werden die Ergebnisse dieser Arbeit zusammenfassend diskutiert. Zunächst wird dabei die topologische Struktur des Adernetzwerks behandelt, danach erfolgt eine Erörterung der Verbindung zwischen der Funktionalität des Adernetzwerks und seiner topologischen Struktur. Weiterhin wird beleuchtet, wie die Vergrößerung in echten Adernetzwerken, verglichen mit der Vergrößerung in virtuellen, simulierten Plasmodium, geschieht. Im letzten Teil der Diskussion werden die Ergebnisse zur Ausbreitungsfrent von *P. polycephalum* beleuchtet.

Topologische Struktur des Adernetzwerks

Topologisch ist das Adernetzwerk ein regulärer Graph^[11], bei dem von jeder Verzweigung genau drei Adern abgehen. Dies steht im Gegensatz zu den meisten komplexen Netzwerken, wie den U-Bahn- oder sozialen Netzwerken, bei denen die Knoten verschiedene Werte für den Knotengrad annehmen können und wo es mitunter Hubs gibt, also Knoten, die einen extrem hohen Knotengrad aufweisen. Der vom Plasmodium gebildete Graph ist hinsichtlich der Länge, des Radius und der Fläche (bzw. dem Volumen) von Adern gewichtet. Vergleiche mit Blattgefäßnetzwerken aus der Arbeit von Couder et al.^[30] legen nahe, dass auch diese Transportgefäßnetzwerke reguläre Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ ausbilden.

Bei der Untersuchung der topologischen Struktur des Adernetzwerks wurden die geometrischen Parameter der Adern analysiert (Kapitel 7). Dabei zeigte sich, dass die Längen und Dicken von Adern durch Log-Normal-Verteilungen beschrieben werden. Einen derartigen Typ von Verteilungen findet man in vielen wissenschaftlichen Forschungszweigen, beispielsweise in der Pflanzenphysiologie, Mikrobiologie, Geologie, der Humanmedizin und vielen mehr^[80]. Es hat sich auch gezeigt, dass die funktionelle Form dieser Verteilungen bei Veränderungen des Adernetzwerks erhalten bleibt^[11].

Funktionalität und Struktur des Adernetzwerks

Der Transport von Protoplasma im Adernetzwerk geschieht aufgrund des Pumpmechanismus der Adern. Die in dieser Arbeit verwendeten Untersuchungsmethoden lassen diesen Mechanismus jedoch außen vor. Dies geschieht aus zwei Gründen: Zum einen ist der Aufwand zur Beschreibung eines Netzwerks mit Peristaltik sehr hoch, da bereits die Beschreibung einer einzelnen pumpenden Ader vergleichsweise komplex ist^[119]. Zum anderen lässt sich unter der Bedingung, dass die Wellenlänge der Peristaltik sehr groß gegenüber der Änderung des Aderdurchmessers ist, das Hagen-Poiseuille-Gesetz zur Beschreibung des Flusses innerhalb der Ader verwenden^[127]. Diese Anforderungen sind bei den Adern in *P. polycephalum* gegeben^[57]. Die Analyse des in dieser Dissertation eingeführten Qualitätsparameters zeigt, dass sich der Strömungswiderstand aus dem Hagen-Poiseuille-Gesetz sehr gut eignet, um Abschätzungen der zukünftigen Vergrößerung des Adernetzwerks vorzunehmen (Abschnitt 8.1.3). Dies spricht für eine Verwendung des Hagen-Poiseuille-Gesetzes zur Beschreibung des Flusses durch die Adern in *P.*

polycephalum.

Die Funktionalität des Adernetzwerks wurde auf Basis der Strömungswiderstände von Adern untersucht, wobei dieser sich aus der Länge und dem Radius der Adern berechnete (Kapitel 8). Dies ist bisher nur in Modellen geschehen, wie denen von Tero et al.^[122], Gunji et al.^[53] und Takamatsu et al.^[118]. Diese Modelle simulierten dabei das Adaptationsverhalten der Adernetzwerke, welches man auch aus Experimenten kennt, wo sich zwischen festgelegten Futterquellen minimale Steinerbäume ausbildeten^[90]. Bisherige Experimente waren jedoch nicht für die Analyse von Strömungswiderständen und darauf aufbauenden Größen, wie den hier vorgestellten Netzwerkmaßen, zugänglich, da die dafür notwendige Software, zur Extraktion des Adernetzwerks und der Segmentierung der vorkommenden Adern, noch nicht zur Verfügung stand.

In dieser Arbeit wird davon ausgegangen, dass der Strömungswiderstand von Adern umgekehrt proportional zu ihrer Transporteffizienz ist, so dass transportineffiziente Adern einen hohen Strömungswiderstand haben, während transporteffiziente Adern einen geringen Strömungswiderstand besitzen. Es konnte gezeigt werden, dass Adern mit einem hohen Strömungswiderstand zuerst abgebaut werden, während Adern mit einem niedrigeren Strömungswiderstand länger im Netzwerk erhalten blieben. Damit konnte anhand der Analyse experimenteller Daten erstmalig gezeigt werden, dass das Adernetzwerk von *P. polycephalum* tatsächlich hinsichtlich der Transporteffizienz optimiert, wie es von Tero et al.^[88,121,123] vermutet wurde. Aus den ermittelten Strömungswiderständen wurden Erreichbarkeitskarten erstellt, anhand denen man sieht, wie sich nach einer Injektion Wirkstoffe im Netzwerk verteilen würden. Sollte die Beschreibung der Verteilung von Partikeln durch Erreichbarkeitskarten gelingen, eröffnet dies die Möglichkeit, die Wirkstoffverteilung in einem Gefäßsystem, wie dem menschlichen Blutgefäßsystem zu untersuchen, ohne dabei die Injektion durchführen zu müssen.

Ebenfalls ließ sich aus den Strömungswiderständen der Adern ihre Edge-Betweenness bestimmen. Die Edge-Betweenness gibt dabei an, wie stark eine Ader im Transport zwischen allen Knoten im Adernetzwerk involviert ist. Dabei zeigte sich, dass das Adernetzwerk von *P. polycephalum* aus ineinander geschachtelten Schleifen besteht (Abschnitt 8.3). Hierbei gibt es übergeordnete Schleifen aus dicken, sehr transporteffizienten Adern. Innerhalb dieser Schleifen befinden sich weitere Schleifen, die aus Adern von einer niedrigeren Transporteffizienz bestehen und innerhalb dieser Schleifen befinden sich wiederum weitere Schleifen mit einer nochmals geringeren Transporteffizienz. Aus diesem Grund lässt sich folgern, dass die Struktur des Adernetzwerkes hierarchisch ist. Da die Topologie jeder Ebene dieser Hierarchie gleich aufgebaut ist, handelt es sich um ein selbstähnlich aufgebautes Transportnetzwerk. Betrachtet man die Anordnung mancher Blattgefäßstrukturen, z.B. denen aus^[30,71], dann sieht man, dass diese Strukturen einen ähnlichen Aufbau haben, wie das Adernetzwerk von *P. polycephalum*. Möglicherweise ist die hierarchische Anordnung des plasmodialen Adernetzwerkes darin begründet, dass sich so auch die kleinen Adern zwischen den großen Transportadern gut versorgen lassen, was ebenfalls ein Grund für die hierarchische Struktur der Blattgefäßnetzwerke sein könnte. Es lässt sich somit die Hypothese aufstellen, dass die Hierarchie des Transportnetzwerks von *P. polycephalum* sich günstig auf die Verteilung von Nährstoffen innerhalb dieses Netzwerks auswirkt.

Das Adernetzwerk von *P. polycephalum* erweist sich als sehr robust gegenüber Störungen, wie der Durchtrennung oder Blockierung einzelner Adern. Dies erkennt man daran, dass das Adernetzwerk nach einer solchen Störung keinen Perkolationsübergang zeigt, also nicht in mindestens zwei Teile aufspaltet. Die Antwort auf diese Störung geschah sehr schnell, wobei die Aufweitung der Adern, in die der Fluss strömt, sofort nach der Störung geschieht. Dabei wird unmittelbar nach der Störung der Protoplasmafluss durch umliegende Adern umgeleitet, so dass es zu keinem Funktionsausfall des Adernetzwerks kommt.

Diese hohe Resilienz wird durch den Aufbau und die Erhaltung vieler Schleifen im Adernetzwerk erlangt. Hier konnte gezeigt werden, dass die Kosten dieser hohen Resilienz nicht sehr hoch sind und etwa 30% der Fläche des Adernetzwerks dafür verwendet werden, um die für die hohe Resilienz verantwortlichen Schleifen zu erzeugen (Abschnitt 8.4). Auch andere Transportnetzwerke, wie beispielsweise die Gefäßnetzwerke von Blättern einiger Bäume^[30,71], sind durch viele Schleifen gekennzeichnet. Diese hohe Robustheit wird durch hierarchisch angeordnete verschachtelten Schleifen erlangt, die, wie von Katifori et al.^[71] gezeigt wurde, zu einer optimalen Robustheit gegenüber Störungen führt. Dies bedeutet, dass das Adernetzwerk von *P. polycephalum* sehr gut gegenüber Störungen geschützt ist und zeigt die Optimierung des Netzwerks hinsichtlich einer hohen Resilienz bei einem geringen Aufwand.

Insgesamt erweist sich das Adernetzwerk von *P. polycephalum* als ein sehr effektives Transportnetzwerk. Daher sollten die Prozesse, die zum Protoplasmatransport in den Adern führen, in Zukunft näher untersucht werden. Dies betrifft beispielsweise die Eigenschaft des Adernetzwerks, dass Protoplasma unter laminaren Bedingungen (die Reynoldszahl liegt bei $Re \approx 0.1$ ^[2]) zu mischen. Solch ein Transport ist effektiv, da unter laminaren Bedingungen keine Turbulenzen entstehen. Dies hat den Nutzen, dass dadurch die gesamte Energie der Peristaltik der Adern in den Protoplasmatransport gesteckt wird, ohne das dabei ein Teil dieser Energie zur Bildung von Wirbeln in der Strömung führt.

Netzwerkvergrößerung im realen und virtuellen Plasmodium

Bei einem propagierenden *P. polycephalum* Plasmodium beobachtet man einen Vergrößerungsprozess des Adernetzwerks. Dabei verringert sich die Anzahl der Adern und die mittlere Länge der Adern im Netzwerk nimmt zu. Solche Vergrößerungsprozesse lassen sich auch in Modellen beobachten.

Hier wurde der Vergrößerungsprozess im Experiment mit dem im agentenbasierten Modell von Jones^[65] verglichen (Kapitel 9). Zur Verfügung stehende alternative Modelle von Tero et al.^[122], Gunji et al.^[53] und Takamatsu et al.^[118], boten im Gegensatz zum Modell von Jones nicht die Möglichkeit, die Vergrößerung des Netzwerks, bei gleichzeitiger Verminderung der Knotenzahl im Netzwerk, zu betrachten.

In Experimenten mit realen Plasmodien zeigte sich eine exponentielle Abnahme der Anzahl der Adern während des Vergrößerungsprozesses. Gleichzeitig wuchs die mittlere Länge der Adern im Netzwerk linear an. Im Gegensatz dazu lassen sich die zeitliche Entwicklung der Anzahl der Adern im Modell von Jones^[64,65] und die zeitliche Entwick-

lung der mittlere Länge von Adern, durch biexponentielle Funktionen beschreiben. Dies bedeutet, dass im Experiment die Vergrößerung auf einer Zeitskala geschieht, während im Modell von Jones die Vergrößerung durch zwei verschiedene Prozesse und auf zwei verschiedenen Zeitskalen von statten geht.

Das Modell von Jones erlaubt die Simulation der Dynamik eines großen Spektrums an Mustern, die durch eine geeignete Wahl der Simulationsparameter beeinflusst werden. Dadurch lassen sich sehr unterschiedliche topologische Strukturen mit dem Modell darstellen und analysieren. Ein wichtiger topologischer Unterschied zwischen dem realen und dem virtuellen Plasmodium aus dem Modell von Jones betrifft die Wichtung des als Graphen aufgefassten Adernetzwerks. Das Netzwerk des realen Plasmodiums ist hinsichtlich der Länge und Breite bzw. der Fläche von Adern gewichtet, während das Adernetzwerk aus dem virtuellen Plasmodium nur hinsichtlich der Länge gewichtet ist, da alle Adern die gleiche Dicke besitzen. Unter geeigneten Anfangsbedingungen vermag das Modell von Jones längengewichtete, reguläre Graphen mit dem Knotengrad $k = 3$ zu beschreiben, wobei dann die Längenverteilung log-normal ist. Ein solches Adernetzwerk bildet auch das Plasmodium von *P. polycephalum* aus, weswegen sich das Modell von Jones hier anbietet, um Analysen der topologischen Größen durchzuführen und die Ergebnisse zu vergleichen.

Im Modell von Jones konnte während der Vergrößerung des virtuellen Adernetzwerks beobachtet werden, dass es, bei der Wahl geeigneter Simulationsparameter, in mindestens zwei kleinere Adernetzwerke zerfiel, was einen Perkolationsübergang darstellt. Der umgekehrte Prozess, bei dem sich Mikroplasmodien von *P. polycephalum* zu einem einzigen Adernetzwerk vereinigen, wurde von Fessel et al. experimentell beobachtet^[43]. Ebenfalls kann mit diesem Modell ein Adernetzwerk erzeugt werden, welches nicht vollständig vergrößert und daher als ein Adernetzwerk verstanden werden kann, welches in einen stabilen Zustand übergegangen ist. Stabile Adernetzwerke wurden experimentell beispielsweise bei Nakagaki et al. beobachtet^[90].

Die Vergrößerungsprozesse im Modell von Jones und beim realen Plasmodium laufen damit insgesamt weitgehend ähnlich zum Vergrößerungsprozess im realen Plasmodium von *P. polycephalum* ab. Eine aus meiner Sicht mögliche Verbesserung des Modells von Jones ist es, die Wichtung des virtuellen Adernetzwerks durch verschiedene Aderdicken zu ermöglichen, wodurch der Vergrößerungsprozess beeinflusst wird.

Ausbreitungsfront

Diese Arbeit stellt die ersten Untersuchungen zur Dynamik der Ausbreitungsfront und der Fingerinstabilität entlang der Ausbreitungsfront des Plasmodiums von *P. polycephalum* dar (Kapitel 10). Die Ausbreitung der Front verlief oszillatorisch. Jede dieser Oszillationen lässt sich in periodisch aufeinanderfolgende Phasen von Expansion und Rückzug der Front einteilen. Dabei sind die Expansionsphasen solche, in denen die Beschleunigung der Ausbreitungsfront zunimmt, während die Rückzugsphasen diejenigen sind, in denen die Beschleunigung der Front abnimmt. Es zeigte sich, dass die Anzahl der Finger beim Anstieg der Beschleunigung abnimmt, während sie bei abnehmender Beschleunigung zunimmt. In der Expansionsphase strömt Protoplasma in Richtung der Front und

führt bei dieser, aufgrund des ansteigenden Druckes gegen die Zellwand, zu Veränderungen im Cytokortex. Dieser wird dabei aufgebrochen bzw. umgeformt, wodurch es entlang der Zellwand zu einer Ausdehnung kommt, die man als Finger beobachtet. In der Rückzugsphase strömt das Protoplasma weg von der Front, wodurch der Druck gegen die Zellwand sinkt. Dadurch kann sich der Cytokortex wieder neu formieren. Aufgrund des Ansteigens und Absinkens des Druckes gegen die Zellwand, beobachtet man in den beiden Ausbreitungsphasen eine Abnahme bzw. Zunahme der Anzahl der Finger.

Für jede dieser zwei Ausbreitungsphasen wurde eine Dispersionsrelation ermittelt, wobei beide Dispersionsrelationen symmetrisch zueinander sind. Dies reflektiert, dass es sich bei der Bildung von Fingern und deren Wellenlängen um einen wiederkehrenden periodischen Prozess handelt. Diese beiden Dispersionsrelationen entstanden jeweils aus Anpassung der Wellenlängendynamik an eine Kinetik nullter Ordnung (lineare Funktionen), während üblicherweise Dispersionsrelationen^[31] durch Kinetiken erster Ordnung (exponentielle Funktionen) beschrieben werden.

Die Analyse der Ausbreitung einzelner Finger der Ausbreitungsfront zeigt, dass sich die Finger vergrößern, bis es bei einer kritischen Krümmung der Fingerspitze zu einer Aufspaltung des Fingers kommt, was eine Fingerinstabilität darstellt. Dabei spaltet ein einzelner Finger mit kleiner Krümmung in zwei weitere Finger, mit deutlich höherer Krümmung, auf. Es wurde beobachtet, dass jeder Finger eine einzelne Ader erzeugt, die direkt in den Finger hineinläuft und auch innerhalb von diesem gebildet wird. Dementsprechend folgt die Lage dieser entstehenden Adern auch der Ausbreitung des Fingers, so dass bereits die Ausbreitung der Finger Auskunft über die Struktur der später vorzufindenden Adern gibt.

Die Ausbreitungsfront zeigt während ihrer Propagation sowohl Fingeraufspaltung als auch Fingerfusion^[24], bei der zwei Finger miteinander zusammenwachsen. Diese beiden Prozesse führen zu der regulären Struktur des Adernetzwerks, bei der stets genau drei Adern von einem Verzweigungspunkt abgehen. In einer zweidimensionalen Anordnung der Ausbreitungsfront es ist sehr unwahrscheinlich, dass mehr als zwei Finger von einer Ausbreitungsfront an derselben Stelle miteinander fusionieren. Durch die Fusionierung zweier Finger treffen zwei Versorgungsadern aufeinander und bilden einen Verzweigungspunkt mit einem Knotengrad von $k = 3$. Bei solchen Fusionsprozessen breitet sich nach der Fusion einer der beiden Finger weiter aus, während die Ausbreitung des anderen Fingers aufhört. Die Fingeraufspaltung, hingegen, führt ebenfalls zu Verzweigungen, von denen drei Adern abgehen, da jeder Finger eine einzelne Ader bildet und aus einem Finger durch Spaltung zwei Finger werden, was insgesamt dann drei Adern ergibt.

Aus der Dynamik der Ausbreitungsfront, sowie den Prozessen der Fingeraufspaltung und Fingerfusion, ergeben sich die Verteilungsfunktionen der Länge von Adern (Log-Normal-Verteilung) und der Winkel^[9] unter dem Adern an Verzweigungspunkten aufeinander treffen (eine breite Verteilung ohne deutliche Maxima). Die Verteilungsfunktionen für die Aderdicke und die Aderfläche werden erst festgelegt, wenn sich das Adernetzwerk formiert hat.

Diese grundlegenden Beobachtungsergebnisse der Ausbreitung von Fingern, müssen bei einer Modellierung der Ausbreitungsfront berücksichtigt werden. Die hier angestrebten Forschungen an der Ausbreitungsfront bilden dafür der Anfang. Es sind weitere

Studien notwendig, um den mechanistischen Ursprung der vorgefundenen Fingerinstabilität aufzudecken und zu klären, durch welche Parameter sie beeinflusst wird.

Zusammenfassend ist es in dieser Arbeit gelungen, die Topologie des Adernetzwerks von *P. polycephalum* zu verstehen und mit dem bisher nicht beachteten Phänomen der Fingerinstabilität der Finger der Ausbreitungsfront in Verbindung zu bringen. Die Arbeit hat erstmals anhand der Analyse experimenteller Daten gezeigt, dass das Adernetzwerk tatsächlich hinsichtlich der Transporteffizienz von Adern optimiert. Während der Forschung an diesem Organismus offenbarten sich eine Fülle weiterer interessanter Fragestellungen, auf die in dieser Arbeit keine Antwort gegeben werden konnte und die danach rufen, den Schleimpilz *P. polycephalum* weiter zu erforschen.

12 Anhang

Dieser Dissertation ist als Anhang eine DVD beigefügt. Auf dieser DVD befindet sich das Spektrum der Kaltlichtquelle (Ordner: Spektrum der Kaltlichtquelle), die bei den Versuchen verwendet wurde. Ebenfalls befinden sich auf der DVD ein Film, welcher die Ausbreitung von *P. polycephalum* durch ein Beobachtungsfenster hindurch darstellt (Ordner: Ausbreitung des Plasmodiums), sowie zwei Filme, die zeigen, dass man anhand der Frontausbreitung die spätere Topologie des Adernetzwerks erkennen kann (Ordner: Frontausbreitung und Adernetzwerk).

Der Quellcode vom “Physarum Analyzer”, dem Programm, welches ich selbst entwickelt habe, und mit dem die Ergebnisse dieser Dissertation erlangt wurden, ist ebenfalls auf der DVD beigefügt (Ordner: Quellcode vom Physarum Analyzer). Mit Hilfe des Physarum Analyzers lassen sich verschiedenartige Netzwerkstrukturen, z.B. von Schleimpilzen, Blättern, Spinnennetzen oder ähnlichem analysieren. Die Benutzung des Quellcodes ist jedem frei gestattet. Bei Veröffentlichungen die den Quellcode oder Teile des Quellcodes bzw. den “Physarum Analyzer” verwenden, bitte ich darum, die hier vorliegende Dissertation zu zitieren.

13 Literatur

- [1] ALBERT, R. ; BARABÁSI, A-L.: Statistical mechanics of complex networks. In: *Rev. Mod. Phys.* 74 (2002), S. 47–97
- [2] ALIM, K. ; AMSELEM, G. ; PEAUDECERF, F. ; BRENNER, M. P. ; PRINGLE, A.: Random network peristalsis in *Physarum polycephalum* organizes fluid flows across an individual. In: *Proc. Acad. Nat. Sci., USA* 110 (2013), S. 13306–13311
- [3] AVILA, K. ; MOXEY, D. ; LOZAR, A. de ; AVILA, M. ; BARKLEY, D. ; HOF, B.: The onset of turbulence in pipe flow. In: *Science* 333 (2011), S. 192–196
- [4] BABCHIN, A. ; BRAILOVSKY, I. ; GORDON, P. ; SIVASHINSKY, G.: Fingering instability in immiscible displacement. In: *Phys. Rev. E* 77, 026301 (2008)
- [5] BARABÁSI, A. L. ; JEONG, H. ; NÉDA, Z. ; RAVASZ, E. ; SCHUBERT, A. ; VICSEK, T.: Evolution of the social network of scientific collaborations. In: *Physica A* 311 (2002), S. 590 – 614
- [6] BARRAT, A. ; BARTHÉLEMY, M. ; PASTOR-SATORRS, R. ; VESPIGNANI, A.: The architecture of complex weighted networks. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101 (2004), S. 3747–3752
- [7] BAUMGARTEN, W.: *Topologische und funktionelle Analyse des Netzwerks von Physarum polycephalum*, Otto-von-Guericke Universität Magdeburg, Abteilung Biophysik, Diplomarbeit, 2011
- [8] BAUMGARTEN, W. ; HAUSER, M. J. B.: Algorithms for extraction and analysis of two-dimensional networks applied to *Physarum polycephalum*. In: *J. Comp. Interdiscip. Sci.* 1 (2010), S. 241–249
- [9] BAUMGARTEN, W. ; HAUSER, M. J. B.: Computational algorithms for extraction and analysis of two-dimensional transportation networks. In: *J. Comp. Interdiscip. Sci.* 3 (2012), S. 107–116
- [10] BAUMGARTEN, W. ; HAUSER, M. J. B.: Functional organization of the vascular network of *Physarum polycephalum*. In: *Phys. Biol.* 10, 026003 (2013)
- [11] BAUMGARTEN, W. ; UEDA, T. ; HAUSER, M. J. B.: Plasmodial vein networks of the slime mold *Physarum polycephalum* form regular graphs. In: *Phys. Rev. E* 82, 046113 (2010)
- [12] BÖCKMANN, M. ; MÜLLER, S. C.: Growth rates of bouyancy-driven instability of an autoctalytic reaction front in narrow cell. In: *Phys. Rev. Lett.* 85 (2002), S. 2506–2509
- [13] BELLMAN, R.: On a routing problem. In: *Quart. Appl. Math.* 16 (1958), S. 87–90

-
- [14] BENDER, M. ; BRILL, M.: *Computergrafik: Ein anwendungsorientiertes Lehrbuch*. Hanser Verlag, München, 2006
- [15] BETAT, A. ; FRETTE, V. ; REHBERG, I.: Sand ripples induced by water shear flow in an annular channel. In: *Phys. Rev. Lett.* 83 (1999), S. 88–91
- [16] BLONDER, B. ; ELLIOTT, D.: *The venation network of a young quaking aspen leaf (Populus tremuloides)*. <http://wodumedia.com/small-world-photomicrography/>, Abruf: 10.04.2014
- [17] BLUM, H.: A transformation for extracting new descriptors of shape. In: *Mod. percep. speech vis. form* 19 (1967), S. 362–380
- [18] BOCCALETTI, S. ; LATORA, V. ; MORENO, Y. ; CHAVEZ, M. ; HWANG, D.: Complex networks: Structure and dynamics. In: *Phys. Rep.* 424 (2006), S. 175–308
- [19] BOHN, S. ; ANDREOTTI, B. ; DOUADY, S. ; MUNZINGER, J. ; COUDER, Y.: Constitutive property of the local organization of leaf venation networks. In: *Phys. Rev. E* 65, 061914 (2002)
- [20] BRAILOVSKY, I. ; BABCHIN, A. ; FRANKEL, M. ; SIVASHINSKY, G.: Fingering Instability in Water-Oil Displacement. In: *Transp. Por. Med.* 63 (2006), S. 363–380
- [21] BRANDES, U. ; ERLEBACH, T.: *Network Analysis: Methodological Foundations*. Springer, Heidelberg, 2005
- [22] BUHL, J. ; GAUTRAIS, J. ; DENEUBOURG, J. L. ; KUNTZ, P. ; THERAULAZ, G.: The growth and form of tunneling networks in ants. In: *J. Theor. Biol.* 243 (2006), S. 287–298
- [23] BYKOV, A. V. ; PRIEZZHEV, A. V. ; LAURI, J. ; MYLLYLÄ, R. A.: Visualisation of the oscillation dynamics of cytoplasm in a living cell of Physarum myxomycete plasmodium by the method of optical coherence Doppler tomography. In: *Quant. Electr.* 39 (2009), S. 382–384
- [24] CARLILE, M. J.: Cell fusion and somatic incompatibility in Myxomycetes. In: *Ber. Deut. Bot. Ges.* 86 (1973), S. 123–139
- [25] CHAPMAN, N. ; WITT, N. ; GAO, X. ; BHARATH, A. A. ; STANTON, A. V. ; THOM, S. A. ; HUGHES, A. D.: Computer algorithms for the automated measurement of retinal arteriolar diameters. In: *Brit. J. Ophthalmol.* 85 (2001), S. 74–79
- [26] CHARRAS, G. T. ; YARROW, J. C. ; HORTON, M. A. ; MAHADEVAN, L. ; MITCHISON, T. J.: Non-equilibration of hydrostatic pressure in blebbing cells. In: *Nature* 435 (2005), S. 365–369

-
- [27] CHENG, X. ; XU, L. ; PATTERSON, A. ; JAEGER, H. M. ; NAGEL, S. R.: Towards the zero-surface-tension limit in granular fingering instability. In: *Nature Physics* 4 (2008), S. 234–237
- [28] COGAN, N. G. ; GUY, R. D.: Multiphase flow models of biogels from crawling cells to bacterial biofilms. In: *HFSP J.* 4 (2010), S. 11–25
- [29] COHEN, R. ; EREZAND, K. ; BEN-AVRAHAM, D. ; HAVLIN, S.: Resilience of the internet to random breakdowns. In: *Phys. Rev. Lett.* 85, 4626 (2000)
- [30] COUDER, Y. ; PAUCHARD, L. ; ALLAIN, C. ; ADDA-BEDIA, M. ; DOUADY, S.: The leaf venation as formed in a tensorial field. In: *Eur. Phys. J. B* 28 (2002), S. 135–138
- [31] CROSS, M. C. ; HOHENBERG, P. C.: Pattern formation outside of equilibrium. In: *Rev. Mod. Phys.* 65 (1993)
- [32] CRUCITTI, P. ; PAOLO, L. ; LATORA, V. ; PORTA, S.: Centrality measures in spatial networks of urban streets. In: *Phys. Rev. E* 73, 036125 (2006)
- [33] DANESCU, A.: The Asaro–Tiller–Grinfeld instability revisited. In: *Int. J. Sol. Struct.* 38 (2001), S. 4671 – 4684
- [34] D’HERNONCOURT, J. ; MERKIN, J. ; DE WIT, A.: Front fingering and complex dynamics driven by the interaction of buoyancy and diffusive instabilities. In: *Phys. Rev. E* 76, 035301 (2007)
- [35] DIESTEL, R.: *Graphentheorie*. Springer, Berlin, 2006
- [36] DIJKSTRA, E. W.: A note on two problems in connexion with graphs. In: *Num. Math.* 1 (1959), S. 269–271
- [37] DOMÉNECH, A.: A topological phase transition between small-world and fractal scaling in urban railway transportation networks? In: *Physica A* 388 (2009), S. 4658–2668
- [38] EBERLY, D. ; LANCASTER, J.: On gray scale image measurements. I. Arc length and area. In: *CVGIP: Graph. Mod. Img. Proc.* 53 (1991), S. 538–549
- [39] EISENBARTH, S.: *Isolierung, Strukturaufklärung und Untersuchungen zur Biosynthese von Sekundärmetaboliten aus Physarum polycephalum (Myxomycetes) und Pentapora fascialis (Bryozoa)*, Universität Passau, Promotionsarbeit, 2002
- [40] ERDŐS, P. ; RÉNYI, A.: On the Evolution of Random Graphs. In: *Publ. Math. Inst. Hung. Acad. Sci.* (1960), S. 17–61
- [41] EULER, L.: Solutio problematis ad geometriam situs pertinentis. In: *Comment. acad. sci. Petro.* 8 (1741), S. 128–140

-
- [42] FERNANDEZ, J. ; KUROWSKI, P. ; PETITJEANS, P. ; MEIBURG, E.: Density-driven, unstable flows of miscible fluids in a Hele-Shaw cell. In: *J. Fluid. Mech.* 451 (1999), S. 239–260
- [43] FESSEL, A. ; OETTMEIER, C. ; BERNITT, E. ; GAUTHIER, N. C. ; DÖBEREINER, H-G.: *Physarum polycephalum* Percolation as a Paradigm for Topological Phase Transitions in Transportation Networks. In: *Phys. Rev. Lett.* 109, 078103 (2012)
- [44] FLOYD, R. W.: Algorithm 97 (Shortest Path). In: *Comm. ACM* 5 (1962), S. 345
- [45] FORD, L. R.: *Network Flow Theory*. The RAND Corporation, Santa Monica, California, 1956
- [46] FREEMAN, L. C.: Centrality in social networks conceptual clarification. In: *Soc. Net.* 1 (1978–1979), S. 215 – 239
- [47] FRICKER, M. D. ; LEE, J. A. ; BODDY, L. ; BEBBER, D. P.: The Interplay between Structure and Function in Fungal Networks. In: *Topologica* 1 (2008), S. 4
- [48] GERTHSEN, C. ; MESCHEDÉ, D.: *Gerthsen Physik*. Springer, Heidelberg, 2003
- [49] GREBECKI, A. ; CIESLAWSKA, M.: Dynamics of Ectoplasmic Walls During Pulsation of Plasmodial Veins of *Physarum polycephalum*. In: *Protoplasma* 97 (1978), S. 365–371
- [50] GREBECKI, A. ; MOCZOŃ, M.: Correlation of contractile activity and streaming direction between branching veins of *Physarum polycephalum* plasmodium. In: *Protoplasma* 97 (1978), S. 153–164
- [51] GREENLAW, R. ; PETRESCHI, R.: Cubic Graphs. In: *ACM Comp. Surv.* 27 (1995), S. 471–495
- [52] GUIMERÀ, R. ; MOSSA, S. ; TURTSCHI, A. ; AMARAL, L. N.: The worldwide air transportation network: Anomalous centrality, community structure, and cities' global roles. In: *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102 (2005), S. 7794–7799
- [53] GUNJI, Y. P. ; SHIRAKAWA, T. ; NIIZATO, T. ; HARUNA, T.: Minimal model of a cell connecting amoebic motion and adaptive transport networks. In: *J. Theo. Biol.* 253 (2008), S. 659 – 667
- [54] GUNJI, Y. P. ; SHIRAKAWA, T. ; NIIZATO, T. ; YAMACHIYO, M. ; TANI, T.: An adaptive and robust biological network based on the vacant-particle transportation model. In: *J. Theo. Biol.* 272 (2011), S. 187–200
- [55] GUY, R. ; NAKAGAKI, T. ; WRIGHT, G.: Flow-induced channel formation in the cytoplasm of motile cells. In: *Phys. Rev. E* 84, 016310 (2011)

-
- [56] HART, P. E. ; NILSSON, N. J. ; RAPHAEL, B.: A formal basis for the heuristic determination of minimum cost paths. In: *Sys. Sci. Cyb., IEEE Trans. Syst. Sci. Cyb.* 4 (1968), Nr. 2, S. 100–107
- [57] HAUPT, M.: *Charakterisierung des Oszillationsverhaltens von Physarum polycephalum an Verzweigungspunkten von Adern*, Otto-von-Guericke Universität Magdeburg, Abteilung Biophysik, Forschungsbeleg, 2013
- [58] HÜTTENSTEDT, M.: *Einfluss der Wellenlänge und des Lichts auf das Verhalten von Physarum polycephalum*, Otto-von-Guericke Universität Magdeburg, Abteilung Biophysik, Forschungsbeleg, 2011
- [59] IIMA, M. ; NAKAGAKI, T.: Peristaltic transport and mixing of cytosol through the whole body of Physarum Polycephalum. In: *Math. med. Biol.* 29 (2012), S. 263–81
- [60] ISENBERG, G. ; WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E.: Transformation of cytoplasmic actin. In: *Cell Tiss. Res.* 173 (1976), S. 495 – 528
- [61] ITO, M. ; OKAMOTO, R. ; TAKAMATSU, A.: Characterization of Adaptation by Morphology in a Planar Biological Network of Plasmodial Slime Mold. In: *J. Phys. Soc. Japan* 80, 084901 (2011)
- [62] JARNIK, V.: O jistém problému minimálním. In: *Prá. Mora. Přírodo. Spole.* 7 (1930), S. 57–63
- [63] JÄHNE, B.: *Digitale Bildverarbeitung*. Springer Verlag, Heidelberg, 2005
- [64] JONES, J.: Influences on the formation and evolution of *Physarum polycephalum* inspired emergent transport networks. In: *Nat. Comp.* 10 (2011), S. 1345–1369
- [65] JONES, J.: *Multi-Agent Modelling of the behaviour of Physarum polycephalum*, University of the West of England, Bristol, Promotionsarbeit, 2013
- [66] JONES, J. ; ADAMATZKY, A.: Emergence of self-organized amoeboid movement in a multi-agent approximation of *Physarum polycephalum*. In: *Bioinsp. & Biomim.* 7, 016009 (2012)
- [67] KAGAWA, Y. ; TAKAMATSU, A.: Synchronization and spatiotemporal patterns in coupled phase oscillators on a weighted planar network. In: *Phys. Rev. E* 79, 046216 (2009)
- [68] KAHANDA, G. L. M. K. S. ; ZOU, X. Q. ; FARRELL, R. ; WONG, P. Z.: Columnar growth and kinetic roughening in electrochemical deposition. In: *Phys. Rev. Lett.* 68 (1992), S. 3741–3744
- [69] KAMIYA, N.: The rate of protoplasmic flow in the myxomycete plasmodia. In: *Cytologia* 15 (1950), S. 183

-
- [70] KAMIYA, N. ; ALLEN, R. D. ; YOSHIMOTO, Y.: Dynamic Organization of *Physarum* plasmodium. In: *Cell Mot. Cyt.* 10 (1988), S. 107–116
- [71] KATIFORI, E. ; SZÖLLOSI, G. J. ; MAGNASCO, M. O.: Damage and Fluctuations Induce Loops in Optimal Transport Networks. In: *Phys. Rev. Lett.* 4, 048704 (2010)
- [72] KRUMKE, S. O. ; NOLTEMEIER, H.: *Graphentheoretische Konzepte und Algorithmen*. Vieweg + Teubner, Wiesbaden, 2009
- [73] KRUSKAL, J.: On the shortest spanning subtree and the traveling salesman problem. In: *Proc. Americ. Math. Soc.* 8 (1956), S. 48–50
- [74] LAJEUNESSE, E. ; COUDER, Y.: On the tip-splitting instability of viscous fingers. In: *J. Fluid Mech.* 419 (2000), S. 125–149
- [75] LANGE, A. ; SCHRÖTER, M. ; SCHERER, M. ; ENGEL, A. ; REHBERG, I.: Fingering instability in a water-sand mixture. In: *Eur. Phys. J. B* 4 (1999), S. 475–484
- [76] LATORA, V. ; MARCHIORI, M.: Efficient Behavior of Small-World Networks. In: *Phys. Rev. Lett.* 87, 198701 (2001)
- [77] LEHMANN ; OBERSCHELP ; PELIKAN ; REPGES: *Bildverarbeitung in der Medizin*. Springer, Heidelberg, 1997
- [78] LI, W. ; CAI, X.: Empirical analysis of a scale-free railway network in China. In: *Physica A* 382 (2007), S. 693–703
- [79] LIEDTKE, C. E. ; ENDER, M.: *Wissensbasierte Bildverarbeitung*. Springer London, 1989 (Nachrichtentechnik)
- [80] LIMPert, E. ; STAHEL, W. A. ; ABBT, M.: Log-normal Distributions across the Sciences: Keys and Clues. In: *Bioscience* (2001), Nr. 5, S. 341–352
- [81] MA, Q. ; JOHANSSON, A. ; TERO, A. ; NAKAGAKI, T. ; SUMPTER, D. J. T.: Current-reinforced random walks for constructing transport networks Current-reinforced random walks for constructing transport networks. In: *J. R. Soc. Interface* 10, 20120864 (2013)
- [82] MANDELBROT, B. B.: *Die Fraktale Geometrie Der Natur*. Birkhäuser, basel, 1987
- [83] MATSUMOTO, K. ; TAKAGI, S. ; NAKAGAKI, T.: Locomotive mechanism of *Physarum* plasmodia based on spatiotemporal analysis of protoplasmic streaming. In: *Biophys. J.* 94 (2008), S. 2492–2504
- [84] MATSUMOTO, K. ; UEDA, T. ; KOBATAKE, Y.: Reversal of thermotaxis with oscillatory stimulation in the plasmodium of *Physarum polycephalum*. In: *J. Theor. Biol.* 131 (1988), S. 175 – 182

-
- [85] MITCHISON, T. J. ; CHARRAS, G. T. ; MAHADEVAN, L.: Implications of a poroelastic cytoplasm for the dynamics of animal cell shape. In: *Semi. Cell & Dev. Biol.* 19 (2008), S. 215 – 223
- [86] MIYAKE, Y. ; TABATA, S. ; MURAKAMI, H. ; YANO, M. ; SHIMIZU, H.: Environment-Dependent Self-Organization of Positional Information Field in Chemotaxis of *PhysarumPlasmodium*. In: *J. Theor. Biol.* 178 (1996), S. 341 – 353
- [87] MOORE, E. F.: The shortest path through a maze. In: *Proc. Internat. Sympos. Switc. Theo. 1957, Part II* (1957), S. 285–292
- [88] NAKAGAKI, T. ; IIMA, M. ; UEDA, T. ; NISHIURA, Y. ; SAIGUSA, T. ; TERO, A. ; KOBAYASHI, R. ; SHOWALTER, K.: Minimum-risk path finding by an adaptive amoebal network. In: *Phys. Rev. Lett.* 99, 068104 (2007)
- [89] NAKAGAKI, T. ; KOBAYASHI, R. ; NISHIURA, Y. ; UEDA, T.: Obtaining multiple separate food sources: behavioural intelligence in the *Physarum* plasmodium. In: *Proc. R. Soc. London. Ser. B: Biol. Sci.* 271 (2004), S. 2305–2310
- [90] NAKAGAKI, T. ; KOBAYASHI, R. ; NISHIURA, Y. ; UEDA, T.: Obtaining multiple separated food sources: Behavioural intelligence in *Physarum polycephalum*. In: *Proc. R. Soc. Lond. B* 271 (2004), S. 2305–2310
- [91] NAKAGAKI, T. ; YAMADA, H. ; HARA, M.: Smart network solutions in an amoeboid organism. In: *Biophys. Chem.* 107 (2004), S. 1–5
- [92] NAKAGAKI, T. ; YAMADA, H. ; TOTH, A.: Intelligence: Maze-solving by an amoeboid organism. In: *Nature* 407 (2000), S. 470
- [93] NAKAMURA, Y. ; AWA, S.: Radius exponent in elastic and rigid arterial models optimized by the least energy principle. In: *Physio. Rep.* 1 (2014), S. 87–90
- [94] NEWMAN, M. ; GIRVAN, M.: Finding and evaluating community structure in networks. In: *Phys. Rev. E* 69, 026113 (2004)
- [95] NIIZATO, T. ; SHIRAKAWA, T. ; GUNJI, Y. P.: A model of network formation by *Physarum* plasmodium: interplay between cell mobility and morphogenesis. In: *Biosystems* 100 (2010), S. 108–112
- [96] OERTEL, H.: *Bioströmungsmechanik*. Vieweg + Teubner, Wiesbaden, 2012
- [97] OSTER, G. F. ; ODELL, G. M.: Mechanics of cytogels I: Oscillations in *Physarum*. In: *Cell mot.* 4 (1984), S. 469–503
- [98] PARK, C. W. ; GORELL, S. ; HOMSY, G. M.: Two-phase displacement in Hele-Shaw cells: experiments on viscously driven instabilities. In: *J. Fluid Mech.* 141 (1984), S. 257–287

-
- [99] PAULIAC-VAUJOUR, E. ; STANNARD, A. ; MARTIN, C. ; BLUNT, M. ; NOTINGHER, I. ; MORIARTY, P. ; VANCEA, I. ; THIELE, U.: Fingering Instabilities in Dewetting Nanofluids. In: *Phys. Rev. Lett.* 100, 176102 (2008)
- [100] PODGORSKI, T. ; SOSTARECZ, M. ; ZORMAN, S. ; BELMONTE, A.: Fingering instabilities of a reactive micellar interface. In: *Phys. Rev. E* 76, 016202 (2007)
- [101] PÓPITY-TÓTH, E. ; HORVÁTH, D. ; TÓTH, A.: The dependence of scaling law on stoichiometry for horizontally propagating vertical chemical fronts. In: *J. Chem. Phys.* 135, 074506 (2011)
- [102] PRIM, R. C.: Shortest connection networks and some generalizations. In: *Proc. Am. Math. Soci.* 36 (1957), S. 1389–1401
- [103] RADSZUWEIT, M. ; ENGEL, H. ; BÄR, M.: A model for oscillations and pattern formation in protoplasmic droplets of *Physarum polycephalum*. In: *Europ. Phys. J. Spec. Top.* 191 (2010), S. 159–172
- [104] REID, C. R. ; LATTY, T. ; DUSSUTOUR, A. ; BEEKMAN, M.: Slime mold uses an externalized spatial “ memory ” to navigate in complex environments. In: *Proc. Nat. Acad. Sci., USA* 109 (2012), S. 17490–17494
- [105] RENIERS, D. ; TELEA, A.: Skeleton-based hierarchical shape segmentation. In: *IEEE Int. Conf. Shape Mod. Appl., 2007*, 2007, S. 179–188
- [106] RISTROPH, L. ; THRASHER, M. ; MINEEV-WEINSTEIN, M. ; SWINNEY, H.: Fjords in viscous fingering: Selection of width and opening angle. In: *Phys. Rev. E* 74, 015201 (2006)
- [107] ROSENFELD, A. ; PFALTZ, J. L.: Sequential operations in digital picture processing. In: *J. ACM* 13 (1966), S. 471–494
- [108] ROSENSWEIG, R. E.: *Ferrohydrodynamics*. Dover Publications, New York, 1997
- [109] SCHNEIDER, C. A. ; RASBANDAND, W. S. ; ELICEIRI, K. W.: NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. In: *Nat. Meth.* 9 (2012), S. 671–675
- [110] SCHRÖTER, M.: *Die Fingermorphologie in der Elektrodeposition, ein komplexes Grenzflächenphänomen*, Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg, Promotionsarbeit, 2003
- [111] STAUFFER, D. ; AHARONY, A.: *Introduction to percolation theory*. Taylor & Francis, London, 1992
- [112] STEINBRECHER, R.: *Bildverarbeitung in der Praxis*. R. Oldenbourg Verlag, München, 1993
- [113] STEPHENSON, S. L. ; STEMPEN, H.: *Myxomycetes A handbook of Slime Molds*. Timber Press, Inc., Portland, Oregon, U.S.A, 1994

-
- [114] STRACHAUER, U.: *Räumliche Oszillationen in Mikroplasmodien von Physarum polycephalum*, Otto-von-Guericke Universität Magdeburg, Abteilung Biophysik, Diplomarbeit, 2011
- [115] STROPPE: *Physik für Studenten der Natur- und Ingenieurwissenschaften*. Carl Hanser Verlag, München, 2003
- [116] SVETSUK, A.: *Path and Place: A Study of Urban Geometry and Retail Activity in Cambridge and Somerville*, Cambridge: MIT, Dissertation, 2010
- [117] TAKAHASHI, K. ; UCHIDA, G. ; HU, Z. ; TSUCHIYA, Y.: Entrainment of the Self-sustained oscillation in a *Physarum polycephalum* Strand as a One-dimensionally Coupled Oscillator System. In: *J. Theor. Biol.* 184 (1997), S. 105 – 110
- [118] TAKAMATSU, A. ; TAKABA, E. ; TAKIZAWA, G.: Environment-dependent morphology in plasmodium of true slime mold *Physarum polycephalum* and a network growth model. In: *J. Theor. Biol.* 256 (2009), S. 29–44
- [119] TEPLOV, V. A. ; ROMANOVSKY, Y. M. ; LATUSHKIN, O. A.: A continuum model for contraction waves and protoplasm streaming in strands of *Physarum* plasmodium. In: *BioSystems* 24 (1991), S. 269 – 289
- [120] TERO, A. ; KOBAYASHI, R. ; NAKAGAKI, T.: A coupled-oscillator model with a conservation law for the rhythmic amoeboid movements of plasmodial slime molds. In: *Physica D* 205 (2005), S. 125 – 135
- [121] TERO, A. ; KOBAYASHI, R. ; NAKAGAKI, T.: A biologically inspired method of road-network navigation. In: *Physica A* 363 (2006), S. 115–119
- [122] TERO, A. ; KOBAYASHI, R. ; NAKAGAKI, T.: A mathematical model for adaptive transport network in path finding by true slime mold. In: *J. Theor. Biol.* 244 (2007), S. 553 – 5164
- [123] TERO, A. ; TAKAGI, S. ; SAIGUSA, T. ; ITO, K. ; BEBBER, D. P. ; FRICKER, M. D. ; YUMIKI, K. ; KOBAYASHI, R. ; NAKAGAKI, T.: Rules for biologically inspired adaptive network design. In: *Science* 327 (2010), S. 439–442
- [124] TSUDA, S. ; JONES, J.: The emergence of synchronization behavior in *Physarum polycephalum* and its particle approximation. In: *Bio Syst.* 103 (2011), S. 331–41
- [125] UEDA, K. I. ; TAKAGI, S. ; NISHIURA, Y. ; NAKAGAKI, T.: Mathematical model for contemplative amoeboid locomotion. In: *Phys. Rev. E* 83 (2011), S. 021916
- [126] UEDA, T.: An intelligent slime mold: A self-organizing system of cell shape and information. In: *Lect. Not. Compl. Sys.* 3 (2005), S. 221–253
- [127] USHA, R. ; SENTHILKUMAR, S. ; TULAPURKARA, E. G.: Stability characteristics of suspension flow through wavy-walled channels. In: *Acta Mech.* 176 (2005), S. 1–26

-
- [128] WARSHALL, S.: A Theorem on Boolean Matrices. In: *J. ACM* 1 (1962), S. 11–12
- [129] WATANABE, S. ; TERO, A. ; TAKAMATSU, A. ; NAKAGAKI, T.: Traffic optimization in railroad networks using an algorithm mimicking an amoeba-like organism *Physarum plasmodium*. In: *BioSystems* 105 (2011), S. 225–232
- [130] WATTS, D. J. ; STROGATZ, S. H.: Collective dynamics of 'small world' networks. In: *Nature* 393 (1998), S. 440–442
- [131] WEITH, V. ; KREKHOV, A. ; ZIMMERMANN, W.: Stability and Orientation of Lamellae in Diblock Copolymer Films. In: *arXiv:1303.7348v1* (2013)
- [132] WIDIARTI, A. R.: Comparing Hilditch, Rosenfeld, Zhang-Suen, and Nagendra-prasad - Wang-Gupta Thinning. In: *World Acad. Sci., Eng. Tech.* 51 (2011), S. 146–150
- [133] WOHLFARTH-BOTTERMANN, K. E.: Weitreichende, fibrilläre Protoplasmadifferenzierungen und ihre Bedeutung für die Protoplasmaströmung. In: *Protoplasma* 57 (1962), S. 747–761
- [134] WYLIE, J. ; ZHANG, Q. ; SUN, X.: Fingering instability in particle systems. In: *J. Comp. App. Math.* 190 (2006), S. 408–423
- [135] ZHANG, T. Y. ; SUEN, C. Y.: A fast parallel algorithm for thinning digital patterns. In: *Comm. ACM* 27 (1984), S. 236–239
- [136] ZHANG, Y. ; ZHANG, Z. ; WEI, D. ; DENG, Y.: Centrality Measure in Weighted Networks Based on an Amoeboid Algorithm. In: *J. Inf. & Comp. Sci.* 2 (2012), S. 369–376
- [137] ZOU, J. J. ; YAN, H.: *Linear Skeletons from Square Cupboards*. Edinburgh University Press, 1969. – 404–420 S.
- [138] ZOU, J. J. ; YAN, H.: Skeletonization of ribbon-like shapes based on regularity and singularity analyses. In: *IEEE Trans. Sys. Man Cyb., Part B: Cyb.* 31 (2001), S. 401–407

Selbstständigkeitserklärung

Hiermit erkläre ich, dass ich die von mir eingereichte Dissertation zu dem Thema

Physikalische Grundlagen der Morphologie der Adernetzwerke von *Physarum polycephalum*

selbstständig verfasst, nicht schon als Dissertation verwendet habe und die benutzten Hilfsmittel und Quellen vollständig angegeben wurden.

Weiterhin erkläre ich, dass ich weder diese noch eine andere Arbeit zur Erlangung des akademischen Grades doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.) an anderen Einrichtungen eingereicht habe.

Magdeburg,

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Manuel Werner Baumgarten
Geboren: 17.09.1984, in Zerbst
Staatsangehörigkeit: deutsch
Familienstand: verheiratet, eine Tochter

Schulbildung

1991 - 1995: Grundschule Walternienburg
1995 - 2004: Gymnasium Francisceum Zerbst
03.07.2004: Erlangung der allgemeinen Hochschulreife

Studium

01.10.2004: Beginn des Physikstudiums an der Otto-von-Guericke-Universität Magdeburg
31.03.2011: Abschluss als Diplom-Physiker

Promotion

Seit 01.07.2011: Promotionsvorhaben, unter Anleitung von Dr. rer. nat. habil. M. J. B. Hauser, gefördert durch ein Graduiertenstipendium des Landes Sachsen-Anhalt

Tätigkeiten

Seit 01.12.2013: wissenschaftlicher Mitarbeiter der Universität Rostock