

Präbiotische Evolution als evolutorisches Spiel - Hyperzyklendynamik

Alex Ginis,
Denis Linezki,
Lena Shnirman
und
Ernest Zakharov

18. März 2009

Inhaltsverzeichnis

1	Einführung	3
2	Das mathematische Modell	5
2.1	Flussreaktorgleichungen	5
2.2	Flussreaktoexperiment als evolutorisches Spiel	7
3	Der Hyperzyklus - ein dynamisches System	10
3.1	Herleitung der Hyperzyklusgleichung	10
3.2	Untersuchung der Hyperzyklusgleichung	11
3.2.1	Das innere Gleichgewicht	11
3.2.2	Transformation der Hyperzyklusgleichung	12
3.2.3	Berechnung der Eigenwerte der Jacobi-Matrix	14
3.2.4	Stabilitätsanalyse des Gleichgewichts für $m \leq 4$	16
3.2.5	Stabilitätsanalyse des Gleichgewichts für $m \geq 5$	18
4	Fazit	20

1 Einführung

Die ersten Schritte der Entstehung des Lebens auf unserem Planeten scheinen durch astrochemische und astrobiologische Ergebnisse gut gesichert zu sein, ja sogar experimentell nachvollziehbar. Die irdische Uratmosphäre enthielt Wasserstoff, Stickstoff, Kohlenstoff und einige Verbindungen wie Methan (CH_4) und Ammoniak (NH_3), allerdings in anderen Verhältnissen als in der heutigen Lufthülle. Unter Einwirkung der Energiequellen wie UV-Strahlung und elektrische Entladungen entstanden dann komplexe Kohlenstoffverbindungen: aliphatische und aromatische Kohlenwasserstoffe, Carbon-, Sulfon-, Phosphon- und Aminosäuren, Nukleotide etc. Allesamt organische Verbindungen, sozusagen die „Bausteine des Lebens“.

Die oben genannte Antwort auf die Frage nach der Entstehung des Lebens wurde vom sowjetischen Biochemiker Alexander Iwanowitsch Oparin bereits 1922 vorgeschlagen. Die Bestätigung der Oparinschen Theorie lieferten Miller und Urey im Jahre 1953 durch den berühmten „Ursuppe-Experiment“. Der Ablauf des Experiments sieht folgendermaßen aus: man ahmt im Laborreaktor die Bedingungen der irdischen Uratmosphäre nach und lässt Energiequellen unter Zufuhr von Gas einwirken. Nach Verlauf einiger Wochen entstehen organische Substanzen im Reaktor. Ähnliche Experimente sind seither oft wiederholt worden und haben die gleichen Ergebnisse geliefert.

Einen weiteren wichtigen Beitrag zu makromolekularen organischen Verbindungen in der irdischen „Ursuppe“ lieferten Meteoriten und Kometen. So brachten diese beim Bombardement der jungen Erde außerirdische organische Verbindungen von der Urwolke, aus der das Sonnensystem entstanden ist, mit. Mittels empfindsamer spektroskopischer und chromatographischer Geräte fand man in kohlenstoffhaltigen Meteoriten, sog. Carbonchondriten, mehr als 70 außerirdische Aminosäuren (8 davon sind in Zellen von irdischen Lebewesen vorhanden), sowie viele andere organische Komponenten.

Die weitere Entwicklung von organischen Substanzen auf der Erdoberfläche, in Seen und Ozeanen verlief nach Regeln der chemischen Kinetik, die sich mit der Geschwindigkeit von Reaktionen befasst. So haben sich Carbonsäuren, Kohlenstoffe und Polypeptide im Wasser unter Einwirkung von Van-der-Waals-Kräften zu Makromolekülen verbunden, die potentielle Zellmembranen bilden sollten. Parallele Synthese von Polypeptiden und Polynukleotiden erfolgte unter katalytischer Wirkung von Metallionen, Cyanidpolymeren etc.

Zu dieser Zeit waren also in der „Ursuppe“ und auf der tonhaltigen Erde Aminosäuren, Fette, Nukleotide, Zucker etc. vorhanden und sie konnten bereits, wenn auch nur in bescheidenstem Rahmen, polymerisieren. Besonders unter katalytischer Wirkung bildeten sich kurze Ketten in einer unübersehbaren Vielfalt. Daraus mussten die „biologisch richtigen“ ausgewählt und zu vererbungsfähigen Polynukleotiden weiterentwickelt werden. Beim Vererbungsverfahren geht es grob gefasst um fehlerloses Kopieren der DNA (Desoxyribonukleinsäure), d.h. der langen Ketten von Nukleotiden. Die primitivste Replikation ohne Katalysatoren (sog. Enzymen) ist bis zur Kettenlänge von 15 Nukleotiden möglich, ungefähr wie beim „Ursuppe-Experiment“. Der nächstbeste Kopiermechanismus verwendet bereits ein Enzym und kommt bei der Replikation der Erbsubstanz auf eine Kettenlänge von 4500 Nukleotiden. Beim Kopieren von Bakterien wird das DNA-Molekül

mit Hilfe von Enzymen (Polymere aus Aminosäuren) und eines Korrekturmechanismus so genau repliziert, dass die maximale Moleküllänge vertausendfacht wird, nämlich bis zu einigen Millionen Nukleotiden. In den Zellen der höheren Lebewesen hat das DNA-Molekül sogar die Länge von einigen Milliarden Nukleotiden und wird trotzdem fehlerlos repliziert.

Wenn wir zur präbiotischen Evolution zurückkehren, können wir folgendes feststellen: es gibt keine fossilen Spuren, die bis zum Ursprung des Lebens zurückreichen. Der Vergleich von derzeit existierenden biologischen Makromolekülen erlaubt es auch nicht, ihren Stammbaum mit großer Sicherheit weit in die Vergangenheit zurück zu verfolgen. Die Frage, wie ist es gewesen, kann man deshalb kaum beantworten.

Man kann jedoch fragen, wie hätte die Auswahl und Weiterentwicklung der „biologisch richtigen“ Makromoleküle gewesen sein können? Dies zu beantworten, scheint möglich zu sein. Die Theorie von Eigen und Schuster über die Selbstorganisation von Makromolekülen versucht mit Hilfe eines plausiblen mathematischen Modells dies zu beschreiben. Der Schwerpunkt liegt dabei nicht in Bereichen der modernen chemischen Kinetik und raffinierten Erbinformationsübertragungsmechanismen in Zellen, sondern in Prinzipien, die im Hintergrund von chemischen Wechselwirkungen der organischen Makromoleküle ablaufen.

Stichwörter hier sind Vielfalt und Kooperation, nämlich:

- 1) mehrere Arten von Makromolekülen, z.B. Polynukleotide, Träger der Erbinformation, können koexistieren;
- 2) jede Art von Makromolekülen könnte anderen durch die katalytischen Wechselwirkungen bei der Reproduktion helfen.

2 Das mathematische Modell

2.1 Flussreaktorgleichungen

Die experimentelle Untersuchung der Evolution von selbstreproduzierenden Polynukleotiden ist eine praktisch sehr schwer durchführbare Aufgabe. Aber als ein Gedankenexperiment und Grundlage für mathematische Modellierung ist es durchaus möglich. Dazu eignet sich ein Flussreaktor, in dem sich m Arten von selbstreproduzierenden Molekülen befinden mögen. Solche Makromoleküle werden sich bei Zufuhr von geeignetem energiereichem Material immer weiter vermehren. Die Zufuhr an energiereichen „Nährstoffen“ und die Abfuhr der energiearmen „Abfallprodukte“ seien so gesteuert, dass ihre Mengen im Reaktor konstant bleiben. Ferner wird durch einen Verdünnungsfluss die Gesamtkonzentration

$$S = x_1 + \dots + x_m$$

konstant gehalten, o.B.d.A. gleich 1. Mit x_μ bezeichnet man hier die Konzentration der μ -ten Art.

Der Zustand des Reaktors ist also durch einen Punkt im „Konzentrationsimplex“

$$S_m = \left\{ x \in \mathbb{R}^m : \sum_{\mu=1}^m x_\mu = 1, x_\mu \geq 0 \right\}$$

beschrieben.

Die Konzentrationen aller anderen Stoffe bleiben, ebenso wie Temperatur und Druck, konstant. Durch ständiges Mischen wird der Zustand im Inneren des Reaktors auch räumlich homogen sein. Da die Geschwindigkeit der Reaktion von Konzentration, Druck, Temperatur und Homogenität abhängig ist, folgt daraus, dass diese Geschwindigkeit im Reaktor konstant bleibt.

Die Wachstumsgeschwindigkeit \dot{x}_μ des Makromoleküls vom Typ μ lässt sich in zwei Terme aufspalten: *Wachstums-* und *Verdünnungsterm*.

Der Wachstumsterm $\Gamma_\mu(x_1, \dots, x_m)$ wird durch chemische Wechselwirkung geliefert und lässt sich unter der Voraussetzung, dass alle Reaktionsschritte im Reaktor bekannt sind, nach den Gesetzen der chemischen Kinetik berechnen. Der Verdünnungsterm ist aufgrund der Proportionalität zur Konzentration x_μ von der Gestalt $-x_\mu\Phi(x_1, \dots, x_m)$, wobei der Fluss Φ so gesteuert wird, dass stets

$$S = \sum_{\mu=1}^m x_\mu = 1 \tag{2.1}$$

gilt. Es gilt also

$$\dot{x}_\mu = \Gamma_\mu - x_\mu\Phi, \quad \mu = 1, \dots, m. \tag{2.2}$$

Aus (2.1) folgt

$$0 = \dot{S} = \sum_{\mu=1}^m \dot{x}_\mu = \sum_{\mu=1}^m \Gamma_\mu - \sum_{\mu=1}^m x_\mu\Phi$$

bzw.

$$\Phi(x_1, \dots, x_m) = \sum_{\mu=1}^m \Gamma_{\mu}(x_1, \dots, x_m). \quad (2.3)$$

Der typische Wachstumsprozess der chemischen Kinetik hat eine exponentielle Gestalt

$$y(t) = y(0)e^{\alpha t}$$

mit der Wachstumsrate $\alpha = \frac{\dot{y}}{y}$.

Ferner wird immer vorausgesetzt, dass

$$\Gamma_{\mu}(x_1, \dots, x_m) = x_{\mu}G_{\mu}(x_1, \dots, x_m)$$

gilt, wobei G_{μ} jener Teil der Wachstumsrate $\frac{\dot{x}_{\mu}}{x_{\mu}}$ ist, der durch die chemische Wechselwirkungen im Reaktor bedingt ist. Die Gleichung (2.2) wird dadurch zu

$$\dot{x}_{\mu} = x_{\mu} \left(G_{\mu} - \sum_{\sigma=1}^m x_{\sigma}G_{\sigma} \right), \quad \mu = 1, \dots, m. \quad (2.4)$$

Bemerkungen:

1) Offenbar ist der Simplex S_m invariant unter der Gleichung (2.4). Denn, wenn die Bedingungen $\sum_{\mu=1}^m x_{\mu} = 1$ und $x_{\mu} \geq 0$ zu einem bestimmten Zeitpunkt erfüllt sind, dann sind diese auch immer erfüllt.

2) Unter der üblichen DGL-Voraussetzung über die Lipschitz-Stetigkeit von G_{μ} auf S_m , hat das Anfangswertproblem (AWP) (2.4), $x_{\mu}(0) = 0$ die einzige Lösung $x_{\mu} \equiv 0$. Daraus folgt, dass der Rand von S_m , der aus Teilsimplizes

$$S_m(I) = \{x \in S_m : x_i = 0 \forall i \in I\}, \quad I \subset \{1, 2, \dots, m\}$$

besteht, auch invariant unter (2.4) ist. Insbesondere sind die Ecken von S_m , d.h. die Einheitsvektoren

$$e_{\mu} = (0, \dots, 1, 0, \dots, 0)$$

Fixpunkte von (2.4).

3) Falls $x_{\mu} > 0$, gilt außerdem für (2.4) die nützliche *Quotientenregel*:

$$\left(\frac{x_{\nu}}{x_{\mu}} \right)^{\cdot} = \frac{x_{\nu}}{x_{\mu}} (G_{\nu} - G_{\mu}).$$

In der Tat,

$$\left(\frac{x_{\nu}}{x_{\mu}} \right)^{\cdot} = \frac{x_{\mu}\dot{x}_{\nu} - x_{\nu}\dot{x}_{\mu}}{x_{\mu}^2} = \frac{x_{\mu}x_{\nu}(G_{\nu} - \sum_{\sigma=1}^m x_{\sigma}G_{\sigma} - G_{\mu} + \sum_{\sigma=1}^m x_{\sigma}G_{\sigma})}{x_{\mu}^2} = \frac{x_{\nu}}{x_{\mu}} (G_{\nu} - G_{\mu}).$$

2.2 Flussreaktorexperiment als evolutorisches Spiel

Die folgende Voraussetzung soll ab jetzt stets gelten.

Es existiert eine Matrix $A \in \mathbb{R}^{m \times m}$, so dass

$$G_\mu(x) = e_\mu^T Ax, \quad \mu = 1, \dots, m. \quad (2.5)$$

Dadurch wird die Gleichung (2.4) zu

$$\dot{x}_\mu(t) = x_\mu(t) (e_\mu - x)^T Ax, \quad \mu = 1, \dots, m. \quad (2.6)$$

Die Gleichung (2.6) ist die sog. Replikatorgleichung, die die Dynamik eines evolutorischen Spiels beschreibt. Es folgt eine kurze Zusammenfassung notwendiger Grundlagen in Bezug auf den Reaktionsablauf im Flussreaktor.

Es wird ein symmetrisches, endliches und beliebig oft wiederholbares 2-Personenspiel in Normalform $G = \{M, S, u\}$ als Basisspiel zugrundegelegt. Dabei gilt

$$M = \{1, 2\}; \quad S_0 := S_1 = S_2, \quad S := S_0 \times S_0; \quad u_1(s_1, s_2) = u_2(s_2, s_1), \quad (s_1, s_2) \in S$$

mit der Menge $S_0 = \{e_1, \dots, e_m\}$ der reinen Strategien und mit dem Konzentrations-simplex

$$S_m = \left\{ x \in \mathbb{R}^m : \sum_{\mu=1}^m x_\mu = 1, \quad x_\mu \geq 0 \right\} \quad (2.7)$$

als Menge der gemischten Strategien. Die Auszahlungsfunktionen sind durch eine Matrix $A \in \mathbb{R}^{m \times m}$ gegeben:

$$u_1(x, y) = x^T Ay, \quad u_2(x, y) = x^T A^T y, \quad x, y \in S_m. \quad (2.8)$$

Wir betrachten hier den zeitlichen Verlauf der Konzentrationen von m Makromolekulararten (d.h. reinen Strategien) $x_1(t), \dots, x_m(t)$, $t \in \mathbb{R}_0^+$.

Die gesamte Auszahlung der μ -ten Strategie - die absolute Fitness - berechnet sich durch $e_\mu^T Ax$. Die relative Fitness dieser Strategie ist der Quotient aus $e_\mu^T Ax$ und $x^T Ax$, wobei $x^T Ax \neq 0$ angenommen wird.

Die Änderung

$$\Delta x_\mu(t) = x_\mu(t + \Delta t) - x_\mu(t)$$

der Konzentration der μ -ten Art ist proportional zur relativen Fitness und zum aktuellen Wert der Konzentration $x_\mu(t)$. Dies ergibt

$$\Delta x_\mu(t) = x_\mu(t) \frac{e_\mu^T Ax - x^T Ax}{x^T Ax} \Delta t$$

und die daraus resultierende GDGL

$$\dot{x}_\mu(t) = x_\mu(t) \frac{(e_\mu - x)^T Ax}{x^T Ax}. \quad (2.9)$$

Wir erhalten also in (2.9) ein System von m gewöhnlichen Differentialgleichungen erster Ordnung der Form $\dot{x} = F(x)$. Solche Systeme werden auch dynamische Systeme genannt. Uns interessiert dabei der globale Verlauf und das Langzeitverhalten der Lösungen.

Im Folgenden befassen wir uns mit dem qualitativen Verhalten der Lösungen, auch wenn diese nicht explizit bekannt sind. Ferner betrachten wir nur positiv definite Matrizen A , d.h. $x^T Ax > 0 \forall x \in \mathbb{R}^m \setminus \{0\}$.

Die Gleichung (2.9) hat dann die Gestalt $\dot{x} = F(x)$, wobei $F : S_m \rightarrow \mathbb{R}^m$ ein C^1 -Vektorfeld ist. Nach dem Existenz- und Eindeutigkeitssatz für DGL gibt es zu jedem $a \in S_m$ genau eine maximale Lösung von (2.9), die bei a startet. Diese Lösung bezeichnen wir mit $\varphi(t, a)$ als Lösungsbahn bzw. Trajektorie von (2.9). Die Durchlaufrichtung der Bahn ist durch den Tangentenvektor $\dot{x} = F(x)$ (also durch die DGL) bestimmt.

Satz 2.1. *Es sei die vereinfachte Gleichung*

$$\dot{x}_\mu(t) = x_\mu(t) (e_\mu - x)^T Ax \quad (2.10)$$

gegeben. Die Menge der Trajektorien der Gleichungen (2.9) und (2.10) stimmen überein.

Beweis: Aufgrund der positiven Definitheit der Matrix A , ist die folgende Zeittransformation

$$\tau : \mathbb{R}_0^+ \rightarrow \mathbb{R}_0^+ \text{ mit } \tau(t) = \int_0^t x(s)^T Ax(s) ds \quad (2.11)$$

wohldefiniert. Da $\dot{\tau}(t) = x(t)^T Ax(t) > 0$, ist $t \rightarrow \tau(t)$ eine streng monoton steigende Funktion und deshalb umkehrbar.

Es sei $x(t)$ die Lösung von (2.10). Dann liefert $x(\tau)$ eine Lösung von (2.9). Denn mithilfe der Kettenregel gilt

$$\frac{dx}{d\tau} = \frac{dx}{dt} \cdot \frac{dt}{d\tau} = \frac{x_\mu(t) (e_\mu - x)^T Ax}{x(t)^T Ax(t)}.$$

Umgekehrt sei $x(t)$ die Lösung von (2.9). Dann liefert $x(\tau^{-1})$, wobei τ^{-1} die Umkehrfunktion von (2.11) ist, eine Lösung von (2.10). Denn mithilfe von

$$\frac{d\tau^{-1}}{dt} = \frac{1}{\frac{d\tau}{dt}}$$

und der Kettenregel gilt

$$\frac{dx}{d\tau^{-1}} = \frac{dx}{dt} \cdot \frac{dt}{d\tau^{-1}} = \frac{x_\mu(t) (e_\mu - x)^T Ax}{x(t)^T Ax(t)} \cdot x(t)^T Ax(t) = x_\mu(t) (e_\mu - x)^T Ax.$$

□

Bemerkung:

Die vereinfachte Gleichung (2.10) bezeichnet man als Replikatorgleichung. (2.9) und (2.10) unterscheiden sich nur in dem positiven Faktor $W(x) := x^T Ax$, der von μ unabhängig ist. Deswegen stimmen die Mengen der Fixpunkte dieser beiden Differentialgleichungen überein. Wenn aber x kein Fixpunkt ist, dann ist mindestens eine Geschwindigkeitskomponente - o.B.d.A. \dot{x}_m - ungleich Null. In einer hinreichend kleinen Umgebung von x ist dann die Funktion $x_m(t)$ umkehrbar. D.h. t lässt sich als Funktion von x_n ausdrücken: $t = t(x_n)$. Daher sind dort x_1, \dots, x_{m-1} als Funktionen von t auch Funktionen von x_n . Für $\mu = 1, \dots, m-1$ gilt dann

$$\frac{dx_\mu}{dx_n} = \frac{\dot{x}_\mu}{\dot{x}_n} = \frac{x_\mu (e_\mu - x)^T Ax}{x_n (e_n - x)^T Ax} = \frac{x_\mu (e_\mu - x)^T Ax}{W(x)} \cdot \frac{W(x)}{x_n (e_n - x)^T Ax}.$$

Dies bedeutet, dass für (2.9) und (2.10) die Funktionen $x_\mu(t)$, $\mu = 1, \dots, m-1$ (in der Veränderlichen x_n) identisch sind. Anders ausgedrückt: der Geschwindigkeitsvektor $(\dot{x}_1, \dots, \dot{x}_m)$ hat für die Vektorfelder (2.9) und (2.10) dieselbe Richtung, nur einen anderen Betrag. Die Relation dieser Beträge ist $W(x_1, \dots, x_m) = x^T Ax$ und hängt im Allgemeinen vom Punkt (x_1, \dots, x_m) ab. Die Lösungskurven selbst ändern sich nicht.

3 Der Hyperzyklus - ein dynamisches System

3.1 Herleitung der Hyperzyklusgleichung

Die Flussreaktorgleichung (2.4) unter Voraussetzung (2.5) wird zur Replikatorgleichung (2.6) bzw. (2.10) für eine positiv definite Matrix $A \in \mathbb{R}^{m \times m}$. Die Hyperzyklusgleichung (bzw. das entsprechende dynamische System) ist die Gleichung (2.10) mit einer Matrix A , die eine bestimmte Gestalt hat, nämlich

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \cdots & 0 & k_1 \\ k_2 & \ddots & \vdots & 0 \\ & \ddots & 0 & \vdots \\ 0 & & k_m & 0 \end{pmatrix}, \quad \{k_1, \dots, k_m\} \subset \mathbb{R}^+. \quad (3.1)$$

Diese Matrix entspricht der Annahme, dass die Selbstreproduktion des Polynukleotids M_μ im Evolutionsreaktor durch das Polynukleotid $M_{\mu-1}$ katalysiert wird, wobei $\mu - 1 := \mu - 1 \mid \text{mod } \mu \Rightarrow x_0 := x_m$, so dass der Wachstumsterm in (2.6) die Gestalt

$$G_\mu(x_1, \dots, x_m) = k_\mu x_{\mu-1}, \quad \mu = 1, \dots, m$$

hat. Der durch eine zyklische Koppelung entstehende Ring wurde vom Erfinder des Modells, dem deutschen Bio- bzw. Physikochemiker und Nobelpreisträger für Chemie Manfred Eigen, Hyperzyklus genannt (s. Abb. 1).

Die Hyperzyklusgleichung $\dot{x}_\mu = x_\mu(e_\mu - x)^T A x$ mit A aus (3.1) modelliert eine bestimmte Form der Kooperation und gegenseitiger Unterstützung im Evolutionsreaktor: jede Art von Makromolekülen profitiert, direkt oder indirekt vom Wohlsein aller anderen.

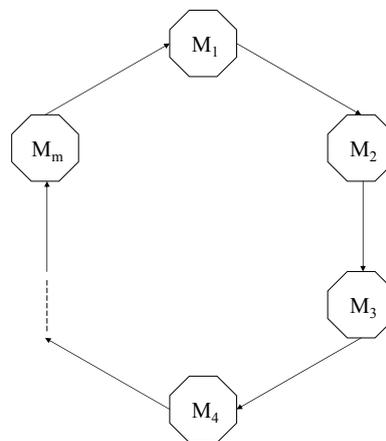


Abbildung 1: Hyperzyklus

3.2 Untersuchung der Hyperzyklusgleichung

3.2.1 Das innere Gleichgewicht

Die Hyperzyklusgleichung

$$\dot{x}_\mu = x_\mu \left(k_\mu x_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m k_\nu x_\nu x_{\nu-1} \right) := x_\mu (k_\mu x_{\mu-1} - \psi(x)) \quad (3.2)$$

hat einen einzigen Fixpunkt p im Inneren des Konzentrationssimplex S_m , wenn also alle $x_\mu > 0$ sind. Dieser wird bestimmt durch das Lösen des folgenden Gleichungssystems:

$$\begin{aligned} k_\mu x_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m k_\nu x_\nu x_{\nu-1} &= 0, \quad \mu = 1, \dots, m \\ x_1 + \dots + x_m &= 1. \end{aligned} \quad (3.3)$$

Satz 3.1. *Die einzige Lösung von (3.3) ist*

$$p_\mu = \frac{k_{\mu+1}^{-1}}{\sum_{\nu} k_{\nu+1}^{-1}}, \quad \mu = 1, \dots, m. \quad (3.4)$$

Beweis: Das Gleichungssystem (3.3) wird offensichtlich zum

$$\begin{aligned} k_1 x_m &= k_2 x_1 = \dots = k_m x_{m-1} \\ x_1 + \dots + x_m &= 1, \end{aligned}$$

woraus die folgende Gestalt zustande kommt:

$$\begin{pmatrix} 1 & 1 & 1 & \dots & 1 \\ k_2 & -k_3 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & k_3 & -k_4 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \dots & 0 & k_m & -k_1 \end{pmatrix} x = \begin{pmatrix} 1 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \\ 0 \end{pmatrix}.$$

Die Induktion über m liefert folgende Ergebnisse

$$\Delta = \prod_{\nu=1}^m k_\nu \sum_{\nu=1}^m k_\nu^{-1}, \quad \Delta_\mu = \prod_{\nu=1, \nu \neq \mu}^m k_\nu,$$

woraus (3.4) folgt. □

Die erste Frage ist nun, ob dieser Gleichgewichtspunkt p asymptotisch stabil ist. Wenn er es ist, kann es tatsächlich zum „Einpendeln“ der relativen Konzentrationen x_μ um die Werte $p_\mu > 0$ kommen. Es wird also von jeder Art der Makromoleküle etwas vorhanden sein und die Erbbotschaften können zusammengefügt werden.

Um die Stabilität von p zu untersuchen, wobei p der Fixpunkt von

$$\dot{x}_\mu = f_\mu(x_1, \dots, x_m), \quad \mu = 1, \dots, m$$

ist, linearisiert man die Aufgabe durch Betrachten der Jacobi-Matrix an der Stelle p

$$J(p) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial x_1}(p) & \cdots & \frac{\partial f_1}{\partial x_m}(p) \\ \vdots & & \vdots \\ \frac{\partial f_m}{\partial x_1}(p) & \cdots & \frac{\partial f_m}{\partial x_m}(p) \end{pmatrix}. \quad (3.5)$$

Man untersucht die Eigenwerte $\lambda_1, \dots, \lambda_m \in \mathbb{C}$ von $J(p)$. Wenn alle Eigenwerte einen negativen Realteil haben, ist p nach dem Satz von Hartman und Grobman asymptotisch stabil.

3.2.2 Transformation der Hyperzyklusgleichung

Die direkte Berechnung der Jacobi-Matrix für die Gleichung (3.2) und deren Eigenwerte ist ziemlich umständlich und führt zu komplizierten Ausdrücken. Daher ist es günstiger, die Gleichung zuerst zu transformieren. Dafür eignet sich die *baryzentrische Transformation*, die insbesondere die Eigenwerte der Jacobi-Matrix an einem Fixpunkt nicht ändert. Die Analyse der Stabilität von p wird wesentlich vereinfacht dadurch, dass p in den Mittelpunkt

$$\hat{m} = \left(\frac{1}{m}, \dots, \frac{1}{m}\right) \quad (3.6)$$

von S_m transformiert wird.

Satz 3.2. *Unter der diffeomorphen Abbildung $y = \Phi(x) : \mathbb{R}^m \rightarrow \mathbb{R}^m$ mit*

$$y_\mu = \frac{k_{\mu+1}x_\mu}{\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1}x_\nu}, \quad \mu = 1, \dots, m \quad (3.7)$$

wird die Gleichung (3.2) zu

$$\dot{y}_\mu = y_\mu \frac{y_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1}}{\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1}^{-1} y_\nu}. \quad (3.8)$$

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix von (3.2) bleiben unverändert.

Beweis: Aus (3.7) folgt, dass für $x_\mu \geq 0$ offensichtlich $y_\mu \geq 0$ gilt und weiter $\sum_{\mu=1}^m y_\mu = 1$, d.h. $\Phi(S_m) \subseteq S_m$. Der Punkt p geht wirklich in \hat{m} über. Die Abbildung Φ ist auf S_m stetig differenzierbar und die Umkehrabbildung, die mit Hilfe des Satzes (3.1) berechnet werden kann, nämlich

$$x = \Phi^{-1}(y), \quad x_\mu = \frac{k_{\mu+1}^{-1} y_\mu}{\sum_{\nu=1}^m k_{\mu+1}^{-1} y_\nu} \quad (3.9)$$

ist es auch. Also ist Φ diffeomorph und $\Phi(S_m) = S_m$. Das Ableiten der Gleichung (3.7) liefert:

$$\dot{y}_\mu = \frac{1}{\left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right)^2} \left[\left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right) k_{\mu+1} \dot{x}_\mu - k_{\mu+1} x_\mu \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} \dot{x}_\nu\right) \right].$$

Setzt man für \dot{x}_μ und \dot{x}_ν gemäß (3.2) ein, so erhält man

$$\begin{aligned} \dot{y}_\mu &= \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right) y_\mu y_{\mu-1} - \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right) k_{\mu+1} x_\mu \psi(x) \\ &\quad - k_{\mu+1} x_\mu \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} + \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right) k_{\mu+1} x_\mu \psi(x) \\ &= \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1} x_\nu\right) y_\mu y_{\mu-1} - k_{\mu+1} x_\mu \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1}. \end{aligned}$$

Anhand von (3.9) erhält man dann

$$\dot{y}_\mu = \frac{y_\mu y_{\mu-1} \sum_{\nu=1}^m y_\nu}{\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1}^{-1} y_\nu} - \frac{y_\mu \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1}}{\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1}^{-1} y_\nu}.$$

Also gilt

$$\dot{y}_\mu = y_\mu \left(y_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} \right) \cdot V(y_1, \dots, y_m)$$

mit

$$V(y_1, \dots, y_m) = \left(\sum_{\nu=1}^m k_{\nu+1}^{-1} y_\nu \right)^{-1} > 0, \quad y \in S_m.$$

Es bleibt noch festzuhalten, dass die Jacobi-Matrix an einem Fixpunkt bei einer solchen Koordinatentransformation Φ , die mitsamt ihrer Umkehrung differenzierbar ist, in eine ähnliche Matrix übergeht. Das folgt sofort aus der Kettenregel. Insbesondere ändern sich also die Eigenwerte an einem Fixpunkt nicht. □

Bemerkung:

Da die Funktion $V(y_1, \dots, y_m) > 0$ auf S_m ist, unterscheiden sich die Gleichungen

$$\dot{y}_\mu = y_\mu \left(y_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} \right) \quad (3.10)$$

und (3.8) nur um diesen positiven Faktor $V(y_1, \dots, y_m)$, der von μ unabhängig ist. Nach der abschließenden Bemerkung in Kapitel 2 stimmen die Lösungskurven von (3.8) und (3.10) überein. Deswegen betrachten wir weiter die Gleichung (3.10), für welche die Bezeichnung Hyperzyklusgleichung beibehalten wird.

3.2.3 Berechnung der Eigenwerte der Jacobi-Matrix

Für die Jacobi-Matrix der symmetrischen Hyperzyklusgleichung (3.10) gilt

$$\begin{aligned} \frac{\partial f_\mu}{\partial y_\nu} &= \frac{\partial \dot{y}_\mu}{\partial y_\nu} = \frac{\partial}{\partial y_\nu} \left[y_\mu \left(y_{\mu-1} - \sum_{\sigma=1}^m y_\sigma y_{\sigma-1} \right) \right] \\ &= \frac{\partial y_\mu}{\partial y_\nu} \left(y_{\mu-1} - \sum_{\sigma=1}^m y_\sigma y_{\sigma-1} \right) + y_\mu \left(\frac{\partial y_{\mu-1}}{\partial y_\nu} - (y_{\nu-1} + y_{\nu+1}) \right). \end{aligned}$$

An der Stelle $\hat{m} = (\frac{1}{m}, \dots, \frac{1}{m})$ verschwindet der erste Term, wegen

$$\frac{1}{m} - m \cdot \frac{1}{m^2} = 0$$

und es bleibt

$$\frac{\partial \dot{y}_\mu}{\partial y_\nu}(\hat{m}) = \frac{1}{m} \left(\frac{\partial y_{\mu-1}}{\partial y_\nu}(\hat{m}) - \frac{2}{m} \right).$$

Daraus folgt, dass für $\nu = \mu - 1$

$$\frac{\partial \dot{y}_\mu}{\partial y_\nu}(\hat{m}) = \frac{1}{m} \left(1 - \frac{2}{m} \right)$$

gilt und

$$\frac{\partial \dot{y}_\mu}{\partial y_\nu}(\hat{m}) = -\frac{2}{m^2}$$

sonst. Also hat die erste Zeile der Jacobi-Matrix folgende Gestalt

$$\left(-\frac{2}{m^2} \quad -\frac{2}{m^2} \quad \dots \quad -\frac{2}{m^2} \quad \frac{1}{m} - \frac{2}{m^2} \right) \quad (3.11)$$

und die anderen Zeilen entstehen durch zyklische Vertauschung. Solche Matrizen nennt man zirkulant. Für die Eigenwerte solcher Matrizen gilt folgender Satz.

Satz 3.3. Es sei C die zirkulante Matrix mit der ersten Zeile (c_0, \dots, c_{m-1}) . Ihre Eigenwerte sind gegeben durch

$$\gamma_k = \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j, \quad k = 0, \dots, m-1 \quad (3.12)$$

mit

$$\lambda = e^{\frac{2\pi i}{m}}.$$

Die dazugehörigen Eigenvektoren sind

$$z_k = \left(1, \lambda^k, \dots, \lambda^{(m-1)k}\right), \quad k = 0, \dots, m-1. \quad (3.13)$$

Beweis: Unmittelbare Überprüfung liefert:

$$\begin{aligned} \gamma_k z_k &= \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j \left(1, \lambda^k, \dots, \lambda^{(m-1)k}\right)^T \\ &= \left(\sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j, \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{k(j+1)} c_j, \dots, \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{k(j+m-1)} c_j \right), \quad k = 0, \dots, m-1. \end{aligned}$$

Andererseits, wegen $\lambda^m = 1$, lässt sich der Vektor Cz_k folgendermaßen umschreiben:

$$\begin{aligned} Cz_k &= \left(\sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j, c_{m-1} \lambda^{k(m-1+1)} + \sum_{j=0}^{m-2} \lambda^{k(j+1)} c_j, \dots, \sum_{j=1}^{m-1} \lambda^{(k-1)j} c_j + c_0 \lambda^{(m-1)k} \right) \\ &= \left(\sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j \cdot 1, \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j \cdot \lambda^k, \dots, \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j \cdot \lambda^{(m-1)k} \right). \end{aligned}$$

In der Tat gilt wegen $\lambda^{mk} = 1$:

$$c_{m-1} \cdot 1 + \sum_{j=0}^{m-2} \lambda^{k(j+1)} c_j = \lambda^k \left(c_{m-1} \lambda^{(m-1)k} + \sum_{j=0}^{m-2} \lambda^{kj} c_j \right) = \lambda^k \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j.$$

Analog transformiert man die Summen der Art

$$\sum_{j=0}^{m-1-p} \lambda^{k(j+p)} c_j + \sum_{l=m-p}^{m-1} \lambda^{k(l-p)} c_l = \lambda^{kp} \sum_{j=0}^{m-1} \lambda^{kj} c_j.$$

□

Satz 3.4. Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix der Gleichung (3.10) sind

$$\gamma_0 = -\frac{1}{m}, \quad \gamma_\mu = \frac{\lambda^{-\mu}}{m}, \quad \mu = 1, \dots, m-1. \quad (3.14)$$

Beweis: Aus (3.11) und (3.12) folgt:

$$\begin{aligned}\gamma_0 &= \sum_{j=0}^{m-1} c_j = \frac{1}{m} - \frac{2}{m^2} - (m-1) \frac{2}{m^2} = -\frac{1}{m}, \\ \gamma_\mu &= \sum_{j=0}^{m-1} \left(-\frac{2}{m^2}\right) \lambda^{\mu j} + \frac{1}{m} \lambda^{(m-1)\mu} \\ &= -\frac{2}{m^2} \frac{1 - \lambda^{m\mu}}{1 - \lambda^\mu} + \frac{1}{m} \lambda^{(m-1)\mu} \\ &= \frac{\lambda^{-\mu}}{m}, \quad \mu = 1, \dots, m-1.\end{aligned}$$

□

Der Eigenwert $\gamma_0 = -\frac{1}{m}$ gehört zum Eigenvektor $z_0 = (1, 1, \dots, 1)$, der senkrecht auf dem Simplex S_m steht. Da wir uns nur für die Einschränkung von (3.10) interessieren, brauchen wir ihn nicht weiter zu beachten. Für das $(m-1)$ -dimensionale System, das durch die Einschränkung entsteht, gilt:

Die Eigenwerte der Jacobi-Matrix von (3.10) an der Stelle \hat{m} sind durch

$$\gamma_\mu = \frac{1}{m} e^{\frac{2\pi i \mu}{m}}, \quad \mu = 1, \dots, m-1 \quad (3.15)$$

gegeben. Daraus folgt, dass die Eigenwerte der Jacobi-Matrix von (3.2) am Gleichgewichtspunkt p durch

$$\hat{\gamma}_\mu = m \left(\sum_{\nu} k_{\nu}^{-1} \right)^{-1} \gamma_\mu, \quad \mu = 1, \dots, m-1 \quad (3.16)$$

gegeben sind und das positive Vielfache der m -ten Einheitswurzeln darstellen. Also haben die Realteile von $\hat{\gamma}_\mu$ und γ_μ das gleiche Vorzeichen.

3.2.4 Stabilitätsanalyse des Gleichgewichts für $m \leq 4$

Für die Untersuchung der Stabilität verwendet man den Satz von Hartman und Grobman und/oder den Satz von Ljapunow.

Satz 3.5. *Das innere Gleichgewicht \hat{m} ist für $m = 2, 3, 4$ asymptotisch stabil.*

Beweis: (i) Für $m = 2$ gilt nach (3.15):

$$\gamma_1 = \frac{1}{2} e^{\pi i} = \frac{1}{2} [\cos \pi + i \cdot \sin \pi] = -\frac{1}{2} \quad \Rightarrow \quad \operatorname{Re}(\gamma_1) = -\frac{1}{2} < 0.$$

Für $m = 3$ ist

$$\begin{aligned} \operatorname{Re}(\gamma_1) &= \frac{1}{3} \operatorname{Re}(e^{\frac{2\pi i}{3}}) = -\frac{1}{6} < 0, \\ \operatorname{Re}(\gamma_2) &= \frac{1}{3} \operatorname{Re}(e^{\frac{4\pi i}{3}}) = -\frac{1}{6} < 0. \end{aligned}$$

Nach dem Satz von Hartman und Grobman ist also \hat{m} und damit p asymptotisch stabil. Für $m = 4$ gilt $\operatorname{Re}(\gamma_1) = \operatorname{Re}(\gamma_3) = 0$. Damit lässt sich der Satz von Hartman und Grobman nicht mehr anwenden.

(ii) Hilfe verschafft in diesem Fall der Satz von Ljapunow. Dazu betrachten wir die folgende Ljapunow-Funktion:

$$L(x) = x_1 \cdot x_2 \cdot \dots \cdot x_m. \quad (3.17)$$

Diese Funktion verschwindet am Rand vom Simplex S_m (wo $x_\mu = 0$ für mindestens ein μ gilt) und ist positiv im Inneren von S_m . Ihr Maximum nimmt diese Funktion genau im Punkt \hat{m} an, wo alle x_μ gleich groß sind. Das folgt direkt aus der Ungleichung zwischen geometrischem und arithmetischem Mittel:

$$\sqrt[m]{a_1 \cdot \dots \cdot a_m} \leq \frac{1}{m} \sum_{\mu=1}^m a_\mu, \quad a_1, \dots, a_m > 0,$$

wobei Gleichheit nur im Fall $a_1 = \dots = a_m$ gilt.

Es sei $t \rightarrow y(t)$ die Lösung von (3.10). Man betrachte nun die Funktion $\log L(y(t))$, für deren Ableitung gilt:

$$\begin{aligned} \partial_t(\log L) &= \sum_{\mu=1}^m \frac{\dot{y}_\mu}{y_\mu} = \sum_{\mu=1}^m \left(y_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} \right) = \sum_{\mu=1}^m y_{\mu-1} - m \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} \\ &= (y_1 + \dots + y_m)^2 - m \sum_{\nu=1}^m y_\nu y_{\nu-1} =: (*). \end{aligned}$$

Dann gilt für $m = 2$:

$$(*) = (y_1 + y_2)^2 - 2(y_1 y_2 + y_2 y_1) = (y_1 - y_2)^2.$$

Wir wissen, dass $y_1 + \dots + y_m = 1$ auf S_m gilt. Also gilt $(*) \geq 0$, mit Gleichheit genau dann, wenn $y_1 = y_2$, d.h. $y = \hat{m}$. Nach dem Satz von Ljapunow strebt jede Bahnkurve im Inneren von S_2 gegen \hat{m} .

Analogie für $m = 3$:

$$\begin{aligned} (*) &= (y_1 + y_2 + y_3)^2 - 3(y_1 y_2 + y_2 y_3 + y_3 y_1) \\ &= y_1^2 + y_2^2 + y_3^2 - y_1 y_2 - y_2 y_3 - y_3 y_1 \\ &= \frac{1}{2} \left[(y_1 - y_2)^2 + (y_2 - y_3)^2 + (y_3 - y_1)^2 \right]. \end{aligned}$$

Wie oben gilt $(*) \geq 0$, mit $(*) = 0$ genau dann, wenn $y_1 = y_2 = y_3$, also $y = \hat{m}$.
Für $m=4$ gilt:

$$\begin{aligned} (*) &= (y_1 + y_2 + y_3 + y_4)^2 - 4(y_1y_2 + y_2y_3 + y_3y_4 + y_4y_1) \\ &= \left[(y_1 + y_3)^2 - (y_2 + y_4)^2 \right]. \end{aligned}$$

Wieder gilt $(*) \geq 0$. Aber die Menge

$$\{(*) = 0\} = \{y \in S_4 : y_1 + y_3 = y_2 + y_4\} \quad (3.18)$$

enthält nicht nur den Punkt $\hat{m} = \left(\frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{4}, \frac{1}{4}\right)$. Der Satz von Ljapunow besagt, dass jede Bahn im Inneren von S_m gegen die maximale invariante Teilmenge J der Menge (3.18) strebt. Dann muss in J $\partial_t(y_1 + y_3) = \partial_t(y_2 + y_4)$ gelten, d.h.

$$y_1y_4 - y_1 \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1} + y_3y_2 - y_3 \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1} = y_2y_1 - y_2 \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1} + y_4y_3 - y_4 \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1}.$$

Da $y_1 + y_3 = y_2 + y_4$ in (3.18) gilt, verschwinden die Summenterme und es gilt:

$$y_1(y_4 - y_2) - y_3(y_4 - y_2) = (y_1 - y_3)(y_4 - y_2) = 0.$$

Somit liegt J in der Menge, wo $y_1 = y_3$ oder $y_4 = y_2$ gilt. Aus der Invarianz von J folgt aber, falls $y_1 = y_3$, dass $\dot{y}_1 = \dot{y}_3$, also

$$y_1(y_4 - \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1}) = y_3(y_2 - \sum_{\nu=1}^4 y_\nu y_{\nu-1})$$

oder einfach $y_4 = y_2$ gilt. Und ähnlich, falls $y_4 = y_2$, dass $y_1 = y_3$ gilt. Daher besteht J nur aus dem Punkt \hat{m} und wieder strebt jede Bahn im Inneren von S_m gegen \hat{m} . \square

3.2.5 Stabilitätsanalyse des Gleichgewichts für $m \geq 5$

Für $m \geq 5$ gibt es stets Eigenwerte mit positivem Realteil, denn:

$$Re(\gamma_1) = Re\left(e^{\frac{2\pi i}{m}}\right) = \cos\left(\frac{2\pi}{m}\right) > 0.$$

Daher ist das innere Gleichgewicht \hat{m} bzw. p sicher instabil. Also wissen wir, dass das innere Gleichgewicht für $m \geq 5$ nicht erreicht wird. Numerische Simulationen zeigen, dass sich ein Grenzyklus ausbildet, doch es fehlt ein Beweis.

Trotzdem ist die Lage nicht so schlecht. Es ist nämlich für die „Aufgabe“, die der Hyperzyklus erfüllen soll, gleichgültig, ob sich ein Gleichgewicht einstellt, ein Grenzyklus oder

noch komplizierteres. Die „Aufgabe“ des Hyperzyklus ist die Sicherung der Koexistenz aller Arten von selbstreproduzierenden Makromolekülen. Ob deren Konzentrationen regulär oder irregulär schwingen ist eher unwichtig. Die Hauptsache ist, dass keine der molekularen Spezies ausstirbt und mit ihr die entsprechende Information verschwindet. Es soll ein Schwellenwert $\delta > 0$ existieren, so dass die Zufallsschwankungen, die kleiner als δ sind, den Rückkopplungskreis nicht zerstören können.

Definition 3.1. *Das dynamische System auf S_m heißt permanent, wenn es eine Konstante $\delta > 0$ gibt, so dass aus $x_\mu(0) > 0$, $\mu = 1, \dots, m$ folgt*

$$\liminf_{t \rightarrow +\infty} x_\mu(t) > \delta, \quad \mu = 1, \dots, m.$$

Bemerkungen:

1) Es muss betont werden, dass δ von den Anfangswerten $x_\mu(0)$ unabhängig ist. Permanenz des Systems bedeutet also mehr als, dass keine der Konzentrationen verschwindet. Im permanenten System können Schwankungen, sofern sie nur hinreichend klein und selten sind, nicht zum Aussterben führen.

2) Es seien $bd(S_m)$, Rand des Simplex S_m , und ein permanentes dynamisches System auf S_m gegeben. Setze

$$B_\delta := \{x \in S_m : d(x, bd(S_m)) < \delta\} = \bigcup_{y \in bd(S_m)} \cup_\delta(y).$$

Dann verlaufen für $x_\mu(0) > 0$, $\mu = 1, \dots, m$ alle Bahnen des Systems in $S_m \setminus B_\delta$. Der Rand von S_m wirkt also als ein sog. Repellor. Bildlich gesagt, wird der Rand mit der Schicht der Dicke δ „gepolstert“.

Satz 3.6. *Die Hyperzyklusgleichung ist permanent, sowie auch ihre Verallgemeinerungen der Art*

$$\dot{x}_\mu = \dot{x}_\mu \left(F_\mu(x) x_{\mu-1} - \sum_{\nu=1}^m F_\nu(x) x_{\nu-1} \right),$$

wobei $F_\mu(x) > 0$, $x \in S_m$, $\mu = 1, \dots, m$ gilt.

Der Beweis des Satzes ist kompliziert und sprengt den Rahmen dieses Projekts. Der Kern des Beweises ist eine anspruchsvolle Analyse der Eigenschaften der Ljapunow-Funktion (3.17) und ihrer Zeitmittelfunktion.

4 Fazit

Wir können uns nun ein Bild von der Evolution von Hyperzyklen machen. Zunächst wird es in der „Ursuppe“ noch nicht viele Spezies von selbstreproduzierenden Molekülen geben. Durch Zufallsmutationen treten neue Spezies auf, aber keiner der möglichen Hyperzyklen ist vollständig. Solange der Koppelungskreis nicht geschlossen ist, besteht der „unvollständige“ Hyperzyklus aus einer oder mehreren katalytischen Ketten. Das System ist nicht permanent und von der Spezies ohne Vorgänger gibt es nur verschwindende Mengen.

Erst wenn eine Mutation den Hyperzyklus schließt, läuft der Koppelungskreisprozess. Wenn der Hyperzyklus kurz ist ($m \leq 4$), kommt es zu einem Gleichgewicht. Ist er länger ($m \geq 5$), so wird lebhaft pulsiert. Auf jeden Fall wird aber von jeder beteiligten Molekülspezies eine ansehnliche Konzentration vorhanden sein, so dass die gespeicherte Information nicht durch eine Zufallsschwankung verloren gehen kann.

Literatur

- [1] Ehrenfreund, P., Sephton, M. A.: *Carbon molecules in space: from astrochemistry to astrobiology*, Faraday Discussions, 2006
- [2] Hofbauer, J., Sigmund, K.: *The theory of evolution and dynamical systems: mathematical aspects of selection*, Cambridge University Press, 1988
- [3] Müller, U.: *Evolution und Spieltheorie*, Oldenbourg, 1990
- [4] Prof. Dr. Martin Schottenloher: *Spieltheorie: Modelle der Entscheidungsfindung und Evolution*, LMU München, WS 2008/09