

Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck	Band 56 Festschr. Steinböck	S. 411—420	Innsbruck, Dez. 1968
-------------------------------	--------------------------------	------------	----------------------

Die Zelle als Automat

von

Jörg KLIMA

(Aus dem Institut für Elektronenmikroskopie der Universität Innsbruck; Kuratoren: Univ.-Prof. Dr. W. HEISSEL und Univ.-Prof. Dr. A. SCHINZEL)

The cell as an automaton.

Synopsis: Since J. v. NEUMANN has given evidence for the logical correctness of self-reproducing automatons, different biologists try to simulate a biological cell as an automaton. Two examples of the literature are discussed and two new models, one for "a naked gene" and one energy flow simulating model of *Chlorella* are described and discussed.

Grundlegende Voraussetzung für die Berechtigung, die Zelle als Automaten zu betrachten, war der Nachweis, den John von NEUMANN (1949) erbrachte, daß nämlich ein sich selbst reproduzierender Automat keine logische Unmöglichkeit darstellt. Allerdings erfordert er eine geeignete Umwelt. Aber die lebende Zelle ist ja auch an eine solche geeignete Umwelt gebunden. Nach J. v. NEUMANN muß ein solcher Automat folgende Grundelemente besitzen:

1. Eine sog. Blaupause für die gesamte Maschine, die alle in der Folge angeführten Teile beschreibt;
2. einen Blaupausekopierteil (C);
3. einen Konstruktionsteil (K);
4. einen Schaltteil (S).

Die Schaltung des Automaten kann dann z. B. so erfolgen:

Zuerst arbeitet C und kopiert die Blaupause, danach schaltet S auf K und dieser baut C+K+S.

J. v. NEUMANNs Lösung ist die für einen deterministischen Automaten und stellt nicht die Lösung mit minimalstem Aufwand dar.

Unternimmt man es heute, die Zelle als Automaten zu untersuchen, so bieten sich drei prinzipiell verschiedene Zugänge an:

1. Man kann vollständige Zellen und Zellstoffwechsel simulieren; allerdings sind das dann künstliche Zellen und künstliche Stoffwechselkonfigurationen, die jedoch

bestimmte Gesetzmäßigkeiten, die heute biochemisch gesichert sind, berücksichtigen.

2. Man versucht, die Zelle aus sehr wenigen Blöcken und deren Zusammenschaltung nachzubauen und ihr Wachstum zu simulieren. Dabei wird vorerst gar nicht versucht, die Feinstruktur dieser Blöcke aufzuklären.
3. Ein einzelner Block des Stoffwechselgeschehens wird herausgegriffen und möglichst genau nachgebildet. An einen solchen Kern des Stoffwechsels können dann immer neue Funktionen angebaut werden, bis als Endergebnis die Zusammenschaltung einer Zelle erzielt ist und in einem Automaten simuliert werden kann.

Ein sehr illustratives Beispiel der ersten Gruppe bringt STAHL (1967). Sein künstliches Zellmodell eines wenigzelligen Organismus umfaßt folgende Bausteinarten: 49 „Gene“, 49 „messenger RNA“, 49 „Enzyme“ und 40 „Substrate“. Davon sind 16 „Gene“ „Operator-Regulator-Gene“, die zum Großteil über „RNA-Moleküle“ wirken, aber 5 davon benötigen zu ihrer vollen Wirksamkeit auch „Enzyme“: nämlich „DNA-, RNA-Polymerase“, ein „Ribosomen“ aufbauendes „Enzym“, und zwei „Enzyme“, die für die „DNA“ und „Zellteilung“ verantwortlich sind.

Die Schaltung der Zelle ist dabei durch eine lineare Abfrage der „Genaktivität“ gegeben, solange das primäre „Teilungsgen“ nicht aktiviert ist. Ist ein „Gen“ aktiv, wird, wenn möglich, das dazugehörige „RNA-Molekül“ nachgebaut. Ist dieses jedoch schon vorhanden, wird das entsprechende „Enzym“ aufgebaut, ist auch dies schon erfolgt, wird, wenn möglich, die „Enzymwirkung“ simuliert.

Das Modell ist „fortpflanzungstüchtig“ und kann sich sogar „differenzieren“, denn die äußeren „Zellen“ der „Kolonie“ zeigen eine Sonderfunktion, sie bilden nämlich Gasvakuolen zur Verbesserung der Schwimmfähigkeit aus.

STAHL (1965, 1966) hat in zwei vorhergehenden Arbeiten ein etwas kleineres, aber ebenfalls funktionstüchtiges Modell mit nur 36 „Genen“ entwickelt. Er konnte mit seinen beiden Modellen beweisen, daß unsere Kenntnisse über die Schaltung der Zelle hinreichend sind, um ihr Funktionieren zu erklären. Wir wissen aber nicht, wie weit einzelne Schaltungseigentümlichkeiten notwendig sind, um in einer bestimmten Umgebung die Zelle funktionsfähig zu machen; noch wissen wir, inwieweit die Programmierung von STAHL auch eine optimale Lösung des Problems darstellt.

Für das Studium solcher künstlicher „Zellen“ scheint es zweckmäßig, nicht mit hochkomplexen Systemen in einer stark verarmten Umwelt zu beginnen, sondern mit möglichst einfachen Systemen in einer komplexeren Umwelt. Von da ausgehend können dann die Implikationen jeder einsetzenden Verarmung der Umwelt einerseits und Bereicherung des Organismus andererseits generell studiert werden.

Bei dem Problem der Evolution des Lebens stellt sich immer wieder die Frage, ob es überhaupt zulässig sei, nackte Gene, die sich in einer komplexeren Umwelt vermehren konnten, zu postulieren? Das in der Folge entwickelte stochastische Modell solcher Gene beweist, daß zumindest keine logischen Gründe dagegen sprechen.

Es wird eine ringförmige Doppelstruktur mit zwei komplementären Bausteinararten angenommen. Die Zahl der Bausteine im Doppelring beträgt $2N$. Sowohl diese Bausteine als auch eine energieliefernde Verbindung befinden sich in der Umgebung. Zum Start des Nachbaues eines Ringes wird angenommen, daß sich — innerhalb eines gegebenen Volumens und einer definierten „kurzen“ Zeit — um eine bestimmte Bindung jeweils ein Baustein der beiden komplementären Bausteinararten und eine energiereiche Verbindung mit jeweils genügend hoher kinetischer Energie befinden muß. Dieses Modell wird dann in einer mittleren Zeit mit dem Nachbau des Ringes zu starten beginnen.

$$\bar{t}_{\text{Start}} = \frac{1}{P_{11}P_{12}P_{21}P_{22}P_{31}P_{32}} N$$

(Der Beweis dafür wird im Anhang gegeben.)

Durch die Sprengung des Ringes an einer Stelle werden aber die Nachbaubedingungen des benachbarten Paares verändert. Jetzt genügt es, daß sich nur die energiereiche Verbindung mit geringerer kinetischer Energie im selben kritischen Volumen befindet, um zu einer Anlagerung an einen der komplementären Bausteine zu führen. Stößt dann später der komplementäre Baustein dazu, so wird er angehängt. Dadurch kann nach dem Start der Nachbau sehr viel rascher vollzogen werden, als wenn jeweils bei jeder Bindung dasselbe Ereignis wie beim Start eintreten müßte. Die mittlere Nachbauzeit eines Ringes beträgt:

$$\bar{t}_{\text{Nachbau}} = \left(\frac{1}{P_{11}P_{13}} + \frac{1}{P_{31}P_{33}} - 1 \right) (N-1) + \left(\frac{1}{P_{21}P_{23}} + \frac{1}{P_{31}P_{33}} - 1 \right) (N-1)$$

(Beweis im Anhang)

Da man annehmen kann, daß dann günstigste Bedingungen vorhanden sind, wenn sich in einer bestimmten Zeit die größte Anzahl von neuen Doppelringen ergibt, verzweigte Doppelringe aber ungeeignet sind, kann man auch eine optimale Ringgröße ableiten, wenn der Informationsfluß ein Maximum werden soll.

Man kann die mittlere Zahl der Startereignisse ab Beginn eines Startes bis zum Auftreten zweier Ringe errechnen:

$$\bar{E} = (P_{11}P_{12}P_{21}P_{22}P_{31}P_{32}) \left(\frac{3N-1}{2} \right) \bar{t}_{\text{Nachbau}} \approx \frac{3}{2} \frac{\bar{t}_{\text{Nachbau}}}{\bar{t}_{\text{Start}}}$$

(Beweis siehe Anhang)

Da sich über beliebige Zeit diese Doppelringe nur dann vermehren können, wenn der Erwartungswert kleiner als $\frac{1}{2}$ ist, darf die mittlere Nachbauzeit höchstens $\frac{1}{3}$ der mittleren Startzeit betragen. Da es sich um ein künstliches Modell „nackter Gene“ handelt, sind numerische Lösungen des durch die Formeln und Randbedingungen abgesteckten Feldes wenig bedeutungsvoll; es sei daher an dieser Stelle darauf verzichtet.

Bei der Betrachtung von Blockmodellen der Zelle könnte man vermuten, daß eine fortgeschrittenere Computertechnik der Zukunft in der Lage sein werde, systematisch alle möglichen Lösungen zu erproben und zu prüfen. Das ist aber unmöglich, da sich eine absolute Leistungsgrenze des Computers angeben läßt (BREMERMAN, 1962). Diese liegt bei $1,4 \cdot 10^{47}$ bits/g . sec. Obwohl dieser Wert sehr groß wirkt, ist es doch eine sehr einschränkende Bedingung. Wenn man auch nur eine geringe Anzahl miteinander frei kombinierbarer Blöcke zuläßt, überschreiten die Kombinationsmöglichkeiten bald die gesetzten Schranken.

WILLIAMS hat 1967 ein besonders einfaches Blockmodell zum Zellwachstum angegeben. Er unterscheidet im Zellwachstum nur einen sogenannten S-Teil und einen N-Teil. Der S-Teil hat synthetische Aufgaben und entspricht wahrscheinlich gewissen Teilkreisen des Zellmetabolismus zur Synthese hochmolekularer Verbindungen. Der N-Teil entspricht überwiegend den hochmolekularen Bausteinen der Zelle. Aus dem Nährstoffvorrat der Umgebung (C) strömt ein Fluß von Nährstoffen nach S und von dort weiter nach N. Ist N auf die doppelte Ausgangsgröße angewachsen, so teilt sich die Zelle. WILLIAMS gibt das Wachstum dieser Kompartimente durch folgenden Satz von Differentialgleichungen wieder:

$$\frac{ds}{dt} = k_1 cm - k_2 sn$$

$$\frac{dn}{dt} = k_2 sn$$

$$\frac{dm}{dt} = k_1 cm$$

Das Wachstum der Einzelzellen erlaubt vorerst noch keine sicheren Kriterien, dieses Modell zu prüfen. Denn der Wachstumsverlauf der Einzelzelle, der diesem Modell entspricht, weicht von einem linearen Zellwachstum so wenig ab, daß die derzeit mögliche Meßgenauigkeit noch ungenügend ist. Dagegen kann man bei asynchronen Populationen die Konsequenzen prüfen. Für das Gesamtwachstum dieser Populationen ergibt sich ein analoger Satz von Differentialgleichungen:

$$\frac{dC}{dt} = k_0 (C_0 - C) - k_1 CM$$

$$\frac{dS}{dt} = k_1 CM - k_2 SN - k_0 S$$

$$\frac{dN}{dt} = k_2 SN - k_0 N$$

Für asynchrone Populationen kann man nun im wesentlichen zwei Kulturbedingungen wählen: Erstens eine geschlossene Kultur, nämlich eine Topf-Kultur, deren Zellen sich bis zur Erschöpfung des Mediums vermehren können. Zweitens eine stationäre Kultur im Chemostat, bei der dauernd frische Nährflüssigkeit zugeführt und alte Nährflüssigkeit mit einem gewissen Anteil von Zellen entfernt wird. Die

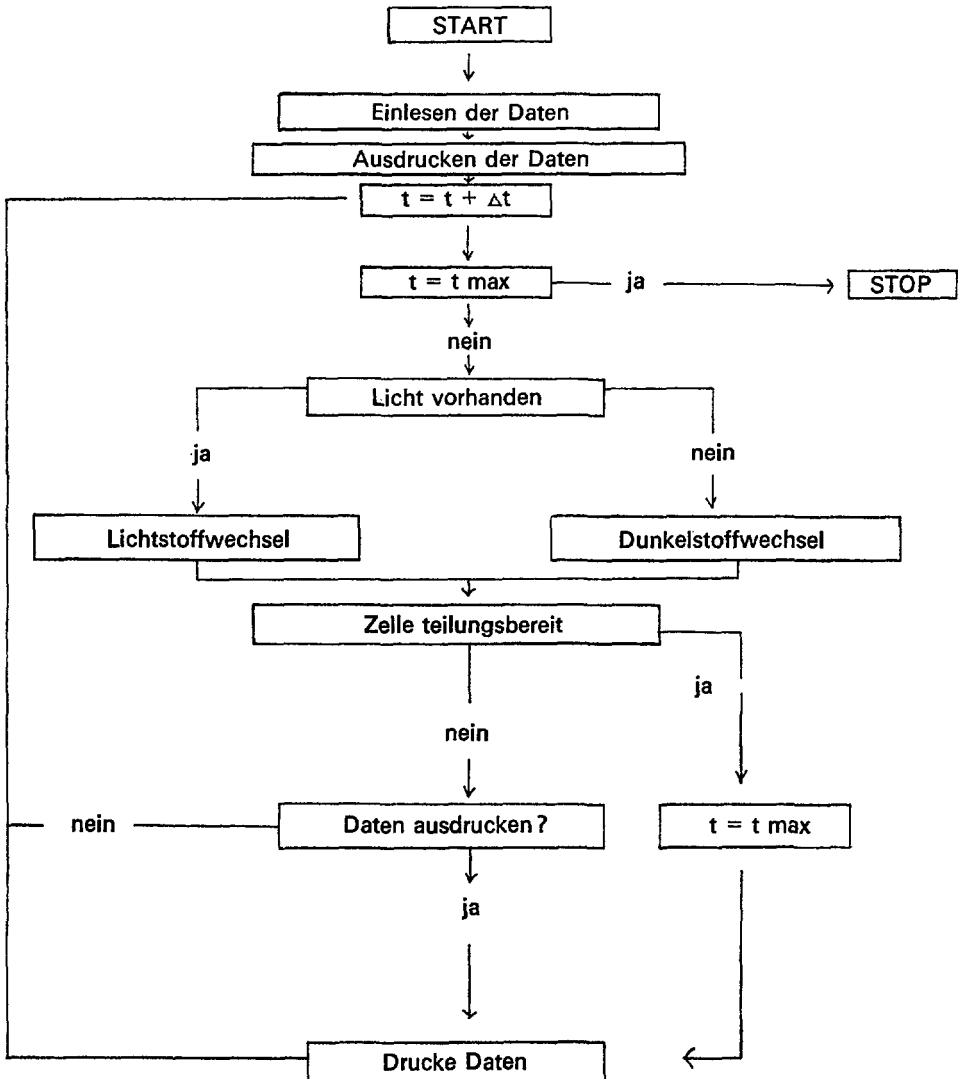
Zahl der Zellen im Chemostat muß nämlich nach Erreichen des Gleichgewichtes konstant bleiben. Auf diese beiden Randbedingungen (Topfkultur bzw. Chemostat) kann man nun die Differentialgleichungen anwenden und erhält folgende Konsequenzen: Im Fall der Topf-Kultur muß bei Wachstumsstillstand die gesamte Zellmasse aus dem Teil N bestehen. Dagegen ist im Fall von stationären Kulturen das Verhältnis von Zellmasse zum Anteil N abhängig von der Verdünnungsrate des Chemostat. Je größer diese ist, desto größer wird natürlich auch das Verhältnis der Gesamtmasse zum Kompartiment N. Bei einer bestimmten kritischen Größe kann allerdings dann der Chemostat nicht mehr arbeiten, da mehr Zellen ausgeschwemmt würden als nachwachsen könnten.

Die Lösungen der Gleichungen in einem Analog-Computer ergaben, daß in der Topf-Kultur während des Anwachsens der Zellpopulation das Verhältnis $M:N$ durch ein Maximum geht, schließlich aber nur mehr 1 beträgt. Bei Beginn mit stationären Zellen ist dieses Maximum sehr ausgeprägt, bei Beginn mit Zellen aus der logarithmischen Wachstumsphase sehr schwach. Beim Chemostat stellt sich das Verhältnis $M:N$ auch bei Start mit stationären Zellen mit Durchschreiten eines Maximums jeweils auf den Wert ein, der durch den Verdünnungsfaktor bestimmt ist. Wenn plötzlich der Verdünnungsfaktor geändert wird, erfolgt ein Übergang mit entsprechenden Übergangsfunktionen ohne Maximum. Trotz des sehr einfachen Aufbaues ist das Modell also recht aussagefähig. Es erlaubt außer den bisher besprochenen Konsequenzen zum Beispiel auch noch folgende: Im Chemostat können die Zellen bei höherer Temperatur prinzipiell nur zu geringerer Größe heranwachsen, während es in der Topf-Kultur auch Bedingungen und Organismen geben kann, bei denen die Größe unabhängig von der Temperatur ist oder in denen die Zellen bei höherer Temperatur sogar größer werden können. Allerdings sagt das Modell noch nichts darüber aus, wie der S-Teil zu interpretieren ist, ob es sich nämlich hier etwa um einen bestimmten Pool niedermolekularer Metaboliten oder vielleicht um die Polysomen handelt. Das Absinken des S-Wertes auf Null spiegelt nach WILLIAMS wahrscheinlich nicht die wahren Verhältnisse in der Zelle wieder, andererseits ist in dem Zellmodell noch kein innerer Umsatz der Zellkompartimente miteinbezogen. Einige andere Beobachtungen sprechen aber dafür, daß die Zahl der Polysomen in den stationären Zellen sehr nahe bei Null liegt. Da man annimmt, daß nicht die Ribosomen, sondern die Polysomen die verantwortlichen Träger der Proteinsynthese und des S-Kompartimentes sind, könnte tatsächlich der Anteil von S auch in der Zelle auf Null sinken, wenn die Polysomen in der stationären Zelle zu einzelnen Ribosomen zerfallen.

Betrachtet man das Wachstum der höheren Zelle, so ist eine Zweiteilung in S und N sicher ungenügend, da wir eine Reihe wohldefinierter Zellkompartimente unterscheiden können. Bei dem Bemühen, ein solches vielgliedriges Blockmodell der Zelle — so wie WILLIAMS — aufzubauen, nämlich den Substanzfluß in der Zelle nachzubilden, zeigen sich folgende Schwierigkeiten: Es treten zahlreiche Kreisprozesse auf und die Substanzen zeigen — von Ausnahmen abgesehen — einen starken turn over. Wesentlich günstiger ist die Situation, wenn man nicht den Fluß der

Substanzen, sondern den Energiefluß betrachtet. In einer bestimmten Stoffwechsellage kann eine Zelle meist nur eine Energiequelle ausnützen; eine allenfalls noch vorhandene zweite Energiequelle kann vernachlässigt werden, da ihr Anteil geringfügig ist. Die einmal in Wachstum umgesetzte Energie kann auch kein zweites Mal in einen Kreislauf eintreten, da sie als thermische Energie entwertet ist.

Im hiesigen Institut sollte ein photosynthetischer Organismus (*Chlorella*) in einem Licht-Dunkel-Wechsel simuliert werden. Dabei mußte der Aufbau eines Nährstoffdepots für die Dunkelphase und dessen Abbau in der Dunkelphase mitberücksichtigt werden.



Figur 1: Flußdiagramm für Computermodell von *Chlorella*.

Die Figur 1 gibt das prinzipielle Fluß-Diagramm der Programmierung des Zellwachstums wieder. Der entscheidende Teil des Programmes ist dabei der Block Lichtstoffwechsel bzw. Dunkelstoffwechsel. Für den Lichtstoffwechsel wurde angenommen, daß primär der Chloroplast der Zelle wächst. Aus vier Gründen scheint dies angebracht:

1. Ein optimales Wachstum kann nur dann erreicht werden, wenn primär das die Energie bereitstellende Kompartiment wächst.

2. Es liegt eine Untersuchung von *Chlorella* vor, die eine stark ansteigende Sauerstoffproduktion pro Zelle zu Beginn der Lichtphase nachgewiesen hat (METZNER u. LORENZEN, 1960; GEBHARDT, 1964).

3. Der Chlorophyllgehalt bei synchron kultivierter *Euglena* steigt ebenfalls nur zu Beginn der Lichtperiode an.

4. Auf Grund von morphometrischen Messungen synchron kultivierter *Chlorella*-zellen (FISCHER u. KLIMA, 1966) wächst zuerst der Chloroplast.

Als erster Schritt wird die augenblickliche Größe der Energieproduktion der Zelle festgelegt. Obwohl die Energiegewinnung durch Atmung oder Photosynthese an Oberflächen gebunden ist, wurde bei meinen bisher programmierten Modellen eine lineare Proportionalität mit dem Volumen der Kompartimente angenommen. Durch die zahlreichen Einfaltungen erscheint ein konstanter Faktor (innere Oberfläche zu Organellenvolumen) während der Entwicklung möglich. Bei der Flugmuskulatur von Wanderheuschrecken hat VOGELL (1965) eine solche lineare Beziehung nachgewiesen. Die Aufteilung der Energie erfolgt dann nach einer Wahrscheinlichkeitsverteilung folgender Art: Das Wachstum des Chloroplasten findet nur entlang der Kanten des als Zylinder gedachten Kompartimentes statt, dagegen diffundieren Energieträger durch Grund- und Deckflächen des Zylinders. Für die Umwandlung in Stärke wird ein konstantes Glied eingeführt. Der Satz der entsprechenden Differentialgleichungen lautet:

$$\frac{dV_c}{dt} = K_0 V_c \left(\frac{2 K_1 \sqrt{\pi h V_c}}{2 K_1 \sqrt{\pi h V_c} + \frac{2 K_2 V_c}{h} + K_3} \right) K_c$$

$$\frac{dV_s}{dt} = K_0 V_c \left(\frac{K_3}{2 K_1 \sqrt{\pi h V_c} + \frac{2 K_2 V_c}{h} + K_3} \right) K_s$$

$$\frac{dV_z}{dt} = K_0 V_c \left(\frac{\frac{2 K_2 V_c}{h}}{2 K_1 \sqrt{\pi h V_c} + \frac{2 K_2 V_c}{h} + K_3} \right) K_z$$

Die erste Differentialgleichung läßt sich integrieren:

$$t + C_0 = K_0 K_c \left(\ln V_c + 2 \frac{K_1}{K_2} \sqrt{\pi h^3} \cdot \sqrt{V_c} - \frac{K_3}{K_1 \sqrt{\pi h}} \cdot \frac{1}{\sqrt{V_c^3}} \right) + C_1$$

Ihre Umkehrfunktion wurde numerisch tabelliert.

Dieses Integral ist eine Funktion, die keinem Grenzwert zustrebt; sie muß daher durch eine Randbedingung abgebrochen werden. Nach den Untersuchungen von METZNER und LORENZEN (1960) bricht plötzlich die Zunahme der Sauerstoffentwicklung ab. Dies entspricht einem plötzlichen Abbruch des Chloroplastenwachstums. Sinnvollerweise kann dies nur bei dem passenden Volumswert für die nachfolgende Teilung geschehen.

Für den Dunkelstoffwechsel wird ein Abbau des gebildeten Stärkedepots auf den Ausgangswert simuliert mit gleichzeitigem Aufbau der Mitochondrien, des Golgi-Apparates und der Zellwände sowie Bereitstellung des für die Zellteilung benötigten Energiequantums. Für das Wachstum des Zellkerns wird folgende Funktion angenommen:

$$\frac{d V_{zK}}{dt} = \left[l d \frac{t}{r_{zK}} \right] \frac{1}{L_{zK}}$$

$$V_{zK} = \frac{t}{\frac{2}{L_{zK}} r_{zK}}$$

Das Cytoplasma erscheint als Differenz zwischen Zellwachstum und Kernwachstum einerseits und Mitochondrienwachstum andererseits. Dabei vergrößern sich die Mitochondrien in der Lichtperiode kaum, da eine starke Permeationsschranke angenommen wird.

Bei geeigneter Wahl der Parameter kann man zu Wachstumskurven kommen, die folgende Charakteristika der experimentellen Erfahrung widerspiegeln: Jedem Zellkompartiment kommt eine charakteristische Wachstumsphase zu. Durch Einschalten einer kurzen Dunkelzeit während der Lichtphase kann der Wachstumsverlauf in dem Modell stark verändert werden. Dies bietet aber die Möglichkeit, im Computer möglichst charakteristische Versuchsbedingungen zu finden, um im nachfolgenden Experiment mit ausreichender Meßgenauigkeit eine Überprüfung des Modells zu ermöglichen.

Literaturverzeichnis:

- BREMERMAN, H. J. (1962): Optimization through evolution and recombination. Self-organizing systems; Eds. M. C. YOVITS, G. T. JACOBI and G. D. GOLDSTEIN, p. 93-106. Wash., Spartan Books.
- FISCHER, W. und J. KLIMA (1966): Volumsmessungen der Zellkompartimente von *Chlorella pyrenoidosa*. Sec. Internat. Biophys. Congr. (Wien, 5.-9. 9. 1966), Abstr. Nr. 262.
- GEHARDT, D. (1964): Untersuchungen über Beziehungen zwischen Ascorbinsäure und Photosynthese. *Planta* 61: 101-129.

- NEUMANN, J. von (1949): The theory and organization of complicated Automata. Lectures delivered at Univ. of Illinois, Dec. 1949.
- METZNER, H. und H. LORENZEN (1960): Untersuchungen über den Photosynthese Gaswechsel bei Chlorellakulturen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **73**: 410–417.
- STAHL, W. R. (1965): Self-reproducing Automata. Perspect. Biol. Med., Vol. **III** (3) Spring. 373–393.
- STAHL, W. R. (1966): in "Natural Automata and useful Simulation". (Symp. on Fundamental Biological models. Stanford Univ. June 1965.) Washington D. C., Spartan Books Inc.
- STAHL, W. R. (1967): A computer model of cellular Self-reproduction. J. theor. Biol. **14**: 187–205.
- WILLIAMS, F. M. (1967): Model of Cell growth dynamics in an analogue computer. J. theor. Biol. **15**: 190–207.

Anhang

Die Wahrscheinlichkeit, daß sich ein Molekül der Art i in einem Zeitraum $t = 1$ in dem kritischen Volumen befinde, sei p_{11} ; die Wahrscheinlichkeit, daß ein Molekül der Art i eine ausreichende kinetische Energie für den Start besitze, sei p_{12} ; dann ist die Wahrscheinlichkeit gegeben, daß sich im Zeitraum $t = 1$ an einer bestimmten Bindung ein Start ereignet.

$$P_{\text{Start}} = p_{11} \cdot p_{12} \cdot p_{21} \cdot p_{22} \cdot p_{31} \cdot p_{32} = \frac{1}{a}$$

Durch Reihenentwicklung kann die mittlere Startzeit für eine bestimmte Bindung angegeben werden.

$$\bar{T} = \sum_{i=1}^{\infty} \frac{1}{a} \left[i \left(\frac{a-1}{a} \right)^{i-1} \right] = a$$

Da aber N Bindungen im Ring vorkommen, beträgt die mittlere Startzeit für den gesamten Ring:

$$\bar{t} = a \cdot \frac{1}{N} = \frac{1}{p_{11}p_{12}p_{21}p_{22}p_{31}p_{32} N}$$

Auch für die mittlere Nachbauzeit eines Gliedes kann ein unendlicher Satz unendlicher Reihen entwickelt werden, dabei sei die Wahrscheinlichkeit, daß ein Molekül der Art i eine für den Nachbau ausreichende kinetische Energie besitzt p_{13} . Es läßt sich dann, wenn man berücksichtigt, daß zeitlich voneinander unabhängig in jeder Bindung zwei Ereignisse eintreten müssen, mit der Wahrscheinlichkeit in der Einheitszeit von

$$\frac{1}{a} = p_{31} \cdot p_{33} \quad \text{und} \quad \frac{1}{q} = p_{11} \cdot p_{13} \quad \text{oder} \quad \frac{1}{q} = p_{21}p_{23}$$

ein unendlicher Satz von unendlichen Reihen entwickeln, deren Summe die mittlere Zeit für den Nachbau eines Gliedes angibt.

$$\sum_{i=0}^{\infty} \sum_{j=i+1}^{\infty} A_{ij} \quad A_{ij} = \frac{1}{a} \cdot \frac{1}{q} \cdot i \left(\frac{a-1}{a} \right)^i \cdot \left(\frac{q-1}{q} \right)^{j-i-1}$$

$$\sum_{i=0}^{\infty} \sum_{j=i+1}^{\infty} A_{ij} = \sum_{i=0}^{\infty} q \left[\frac{1}{a} \left(\frac{a-1}{a} \right)^i \right] + \frac{1}{a} \left(\frac{a-1}{a} \right) \left[(i+1) \left(\frac{a-1}{a} \right)^i \right] = q + a - 1$$

Da aber die einzelnen Bausteine nur in geordneter Reihenfolge nachgebaut werden können, beträgt die mittlere Nachbauzeit für den Doppelring:

$$\bar{t}_{\text{Nachbau}} = (N-1) \left[\left(\frac{1}{P_{31}P_{33}} + \frac{1}{P_{11}P_{13}} - 1 \right) + \left(\frac{1}{P_{31}P_{33}} + \frac{1}{P_{21}P_{23}} - 1 \right) \right]$$

Aus den im Text erwähnten Voraussetzungen ergibt sich dann auch die Beziehung

$$\bar{t}_{\text{Start}} \approx 3 \bar{t}_{\text{Nachbau}}$$

Für die Anzahl der Ringglieder ergibt dies, wenn man in \bar{t}_{Nachbau} statt $(N-1)$ den Wert N einsetzt (was nur einen geringen Fehler einführt):

$$N = \sqrt[3]{\frac{1}{3} \cdot \frac{P_{13}P_{23}P_{33}}{P_{12}P_{22}P_{32}} \cdot \left(\frac{1}{2P_{11}P_{13}P_{21}P_{23} + P_{21}P_{23} + P_{11}P_{13} - 2P_{11}P_{13}P_{21}P_{23}P_{31}P_{33}} \right)}$$

und dies ist der maximale Wert.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte des naturwissenschaftlichen-medizinischen Verein Innsbruck](#)

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Klima Jörg

Artikel/Article: [Die Zelle als Automat. 411-420](#)