Associazioni simbiotiche

Antonio Steiner e Martin J. Gander

Abstract

Starting with the classical Darwinian systems introduced by Eigen, we present a new model with additional linear terms representing mutual benefits due to a symbiotic relationship between populations. We show that our new model permits the coexistence of multiple species for the case of two and three populations. We finally relate our model with a thought experiment to the creation of mankind.

Introduzione

Partiamo dai cosidetti sistemi Darwiniani

$$\dot{x}_i = a_i x_i - \omega(\boldsymbol{x}) x_i; \quad x_i^0 > 0, \quad \sum_{k=1}^{N} x_k = 1. \quad (i = 1, 2, \ldots, N)$$

introdotti da Manfred Eigen [1] per descrivere la selezione che avviene fra N "popolazioni" x_i di acidi nucleici. Ognuna di esse è dotata di una crescita autonoma di tasso $a_i > 0$ ($a_i \neq a_j$ per $i \neq j$) ed il sistema è controllato mediante una diluizione nonspecifica di tasso $\omega(\boldsymbol{x})$ da effettuarsi in ogni istante. La condizione ambientale indicata lo determina come

$$\omega(\boldsymbol{x}) = \sum_{k=1}^{N} a_k x_k.$$

A lungo termine sopravvive soltanto la popolazione col maggior valore selettivo a_i. Anni or sono fu l'affascinante articolo [2] che segnò il nostro primo incontro con questa teoria.

Il passagio da sistemi Darwiniani con $a_i > 0$ a sistemi simbiotici, dei quali tratta questo lavoro, avviene con l'introduzione di un "aiuto" fra talune popolazioni. Se, ad esempio le popolazioni x_k ed x_l apportano aiuto ad x_i (k, l, i distinti), avremo

$$\dot{x}_i = a_{ik} x_k + a_{il} x_l$$

come schematizzato in figura 1. Raggruppiamo i coefficienti $a_{ik} \geq 0$ nella matrice degli intrecci $A = (a_{ik})$, ponendo $a_{ii} = a_i$; questo ci permette con la notazione $\boldsymbol{x} = (x_i)$, di scrivere un sistema simbiotico in forma vettoriale come

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} - \omega(\boldsymbol{x})\boldsymbol{x}; \quad \boldsymbol{x}^0, \quad \sum_{k=1}^{N} x_k = 1.$$

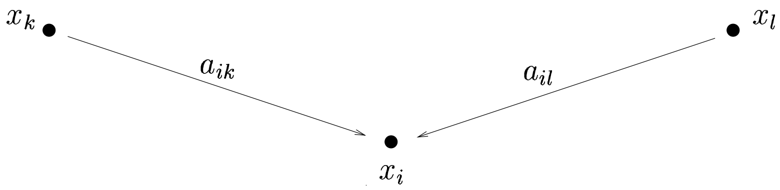


fig. 1: x_k e x_l danno aiuto a x_i con tassi a_{ik} e a_{il}

Ora può essere di vero interesse anche il caso in cui certe popolazioni non godano più di crescita autonoma: basta pensare ad un virus che per riprodursi deve attaccare una cellula intromettendovi il proprio DNA.

La natura altresì, già a livello cellulare è ricca di associazioni simbiotiche, come ben descritto da Lewis Thomas nel suo libro [3].

I sistemi simbiotici descritti furono considerati per la prima volta in [4]. Essi meritano speciale attenzione perchè, pur restando completamente nel campo delle equazioni differenziali lineari, presentano già qualità di solito attribuite unicamente a sistemi muniti di catalisi più raffinata, come i cicli die Eigen: ad esempio, sono capaci, in casi propizi, di respingere un parassita che li attacca, cioè una popolazione che prende ma non dà aiuto alcuno alle altre. Ciò sembra suggerire che il comportamento di un sistema a reticolo dipende non solo dalla speciale forma di aiuto o catalisi effettuata fra le sue diverse popolazioni, ma in gran parte anche dalla struttura degli intrecci, ossia dalla loro presenza e dalle loro forme.

Come applicazione presentiamo per concludere un modello matematico dell' evlouzione delle specie che seppur molto rudimentale, conserva una traccia di realtà; ad ogni modo non contraddice quanto esposto dall' eminente biologo Ernst Mayr nel suo recente libro [5] (pgg. 285-322: Wie sind die Menschen entstanden ?)

1 Sistemi Darwiniani con due popolazioni

Consideriamo il sistema

$$(1) \qquad \begin{array}{rcl} \dot{x}_1 & = & a_1 x_1 - \omega(\boldsymbol{x}) x_1; \qquad x_1^0 > 0 \\ \dot{x}_2 & = & a_2 x_2 - \omega(\boldsymbol{x}) x_2; \qquad x_2^0 > 0 \end{array}, \quad a_i > 0, \quad x_1 + x_2 = 1.$$

Ecco come lo si risolve in modo del tutto naturale:

$$\omega = -\frac{\dot{x}_1}{x_1} + a_1 = -\frac{\dot{x}_2}{x_2} + a_2, \quad (\ln \frac{x_2}{x_1})^{\cdot} = a_2 - a_1$$

e dopo integrazione

$$(2) \qquad x_2 = \frac{x_2^0}{x_1^0} e^{(a_2 - a_1)t} x_1.$$

Quindi da

$$x_1 + x_2 = x_1 (1 + \frac{x_2^0}{x_1^0} e^{(a_2 - a_1)t}) = 1$$

si ottengono le soluzioni

$$x_1 = \frac{x_1^0 e^{a_1 t}}{x_1^0 e^{a_1 t} + x_2^0 e^{a_2 t}}, \quad x_2 = \frac{x_2^0 e^{a_2 t}}{x_1^0 e^{a_1 t} + x_2^0 e^{a_2 t}} \tag{3}$$

e da esse il comportamento selettivo del nostro sistema Darwiniano (1).

2 Deduzione della trasformazione di B.L. Jones

Dalle (3) conseguono

$$x_i = \xi_i f \tag{4}$$

con

$$\xi_i = x_i^0 e^{a_i t}, \quad f = \frac{1}{\sum_{k=1}^2 \xi_k},$$

nonchè

$$\sum_{k=1}^2 x_k = 1.$$

Quindi da

$$\dot{x}_i = \dot{\xi}_i f + \xi_i \dot{f} = a_i \xi_i f + \xi_i \dot{f} = a_i \xi_i f - \omega \xi_i f$$

risulta

$$\dot{f} = -f\omega$$

e combinato con

$$f(0) = \frac{1}{\sum_{k=1}^2 x_k^0} = 1$$

$$f = e^{-\int_0^t \omega d\tau}, \tag{4'}$$

ed ecco dedotta l'utile trasformazione (4,4′) dovuta a B.L. Jones [6], in genere usata per trovare le (3).

3 Sistemi simbiotici con due popolazioni

Per risolvere il sistema

$$\begin{array}{rcl} \dot{x}_1 & = & a_1 x_1 + a_{12} x_2 - \omega(\boldsymbol{x}) x_1; \\ \dot{x}_2 & = & a_{21} x_1 + a_2 x_2 - \omega(\boldsymbol{x}) x_2; \end{array} \quad \begin{array}{l} x_1^0 > 0 \\ x_2^0 > 0 \end{array}, \quad x_1 + x_2 = 1 \tag{5}$$

si applichi la trasformazione di B.L. Jones

$$x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \omega d\tau} = \frac{1}{\xi_1 + \xi_2}$$

e si perviene alle equazioni differenziali lineari

$$\begin{aligned}\dot{\xi}_1 &= a_1\xi_1 + a_{12}\xi_2; \qquad x_1^0\\ \dot{\xi}_2 &= a_{21}\xi_1 + a_2\xi_2; \qquad x_2^0.\end{aligned}$$

Assumiamo ad es. che

$$a_1 \geq a_2 > 0, a_{21}, a_{12} > 0.$$

In questo caso di cooperazione fra le popolazioni x_1, x_2 con gli autovalori

$$\omega_1 = \frac{1}{2}[a_1 + a_2 + \sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4a_{21}a_{12}}] > \omega_2 = \frac{1}{2}[a_1 + a_2 - \sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4a_{21}a_{12}}]$$

si trova

$$\xi_1 = C_1e^{\omega_1 t} + C_2e^{\omega_2 t}, \quad \xi_2 = \frac{\omega_1 - a_1}{a_{12}}C_1e^{\omega_1 t} + \frac{\omega_2 - a_1}{a_{12}}C_2e^{\omega_2 t}$$

e le soluzioni

$$x_1 = \frac{\xi_1}{\xi_1 + \xi_2} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \bar{x}_1 = \frac{1}{1 + \frac{\omega_1 - a_1}{a_{12}}} > 0, \quad x_2 = \frac{\xi_2}{\xi_1 + \xi_2} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \bar{x}_2 = \frac{\frac{\omega_1 - a_1}{a_{12}}}{1 + \frac{\omega_1 - a_1}{a_{12}}} > 0. \tag{6}$$

Anche a lungo termine si avrà convivenza fra le due popolazioni x_1 e x_2 ed in questo equilibrio stabile valgono

$$\bar{x}_1(a_1 - \bar{\omega}) + a_{12}\bar{x}_2 = 0, \quad a_{21}\bar{x}_1 + \bar{x}_2(a_2 - \bar{\omega}) = 0, \quad \bar{x}_2 = \frac{\bar{\omega} - a_1}{a_{12}}\bar{x}_1 = \frac{a_{21}}{\bar{\omega} - a_2}\bar{x}_1$$

dove $\bar{\omega} = \omega(\bar{\boldsymbol{x}})$.

Il tasso di diluizione ω del sistema tende quindi verso uno degli autovalori, che non può essere ω_2, poichè $\omega_2 - a_1$ è negativo (il valore d'equilibrio $\bar{x}_2$ sarebbe di conseguenza negativo !). Abbiamo dunque (teorema del maggior autovalore)

$$\bar{\omega} = \omega_1. \tag{7}$$

Il punto di equilibrio $G = (\bar{x}_1, \bar{x}_2)$ si ottiene facilmente come nella figura 2.

4 Un sistema simbiotico con tre popolazioni

Quale preparativo per un abbozzo dell'evoluzione delle specie annunciato nell' introduzione di questo lavoro, consideriamo il sistema raffigurato nella figura 3. Vi corrispondono le equazioni

$$\begin{aligned}\dot{x}_1 &= x_1 +3x_3 -\omega(\boldsymbol{x})x_1; \quad x_1^0 > 0\\ \dot{x}_2 &= a_{21}x_1 +2x_2 -\omega(\boldsymbol{x})x_2; \quad x_2^0 > 0\\ \dot{x}_3 &= 3x_1 +x_3 -\omega(\boldsymbol{x})x_3; \quad x_3^0 > 0\end{aligned}, \quad \sum_{k=1}^{3} x_k = 1 \tag{8}$$

che si riducono mediante la trasformazione di B.L. Jones

$$x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \omega d\tau} = \frac{1}{\sum_{k=1}^3 \xi_k}$$

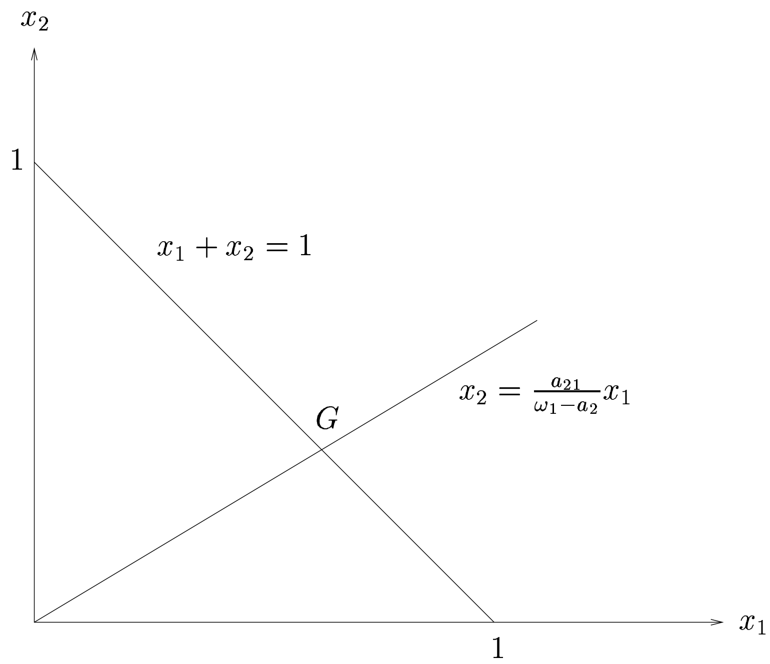
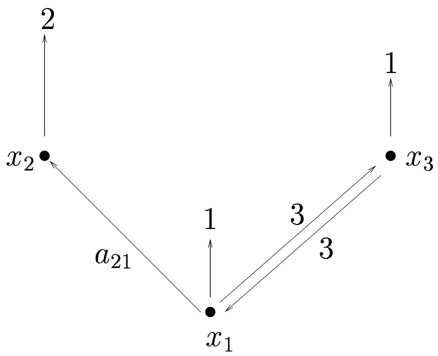


fig. 2: equilibrio G di (5).



$$A = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 3 \\ a_{21} & 2 & 0 \\ 3 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

fig. 3: il sistema cooperativo (x_1, x_3) è attaccato dal parassita (x_2).

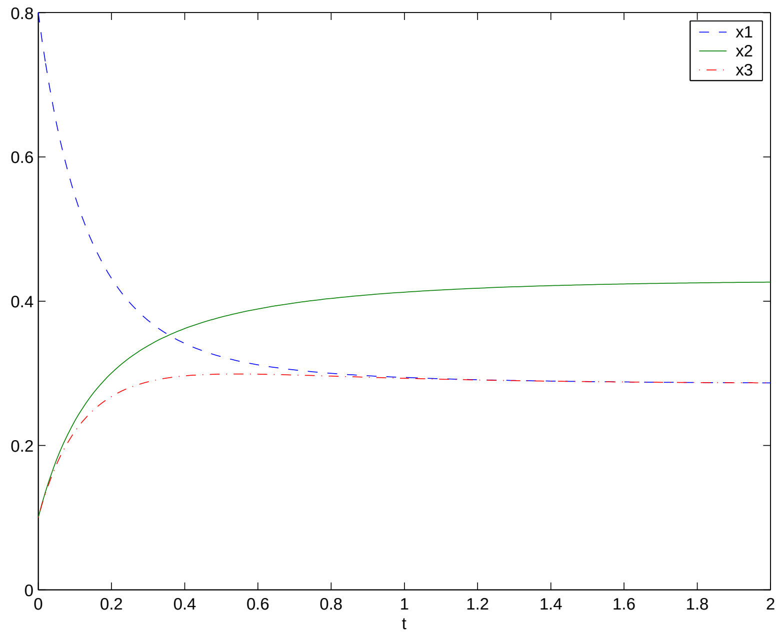


fig. 4: il caso $a_{21} = 3$, $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (0.8, 0.1, 0.1)$

al sistema di equazioni differenziali lineari

$$\begin{array}{rcllll} \dot{\xi}_1 & = & \xi_1 & & +3\xi_3; & x_1^0 \\ \dot{\xi}_2 & = & a_{21}\xi_1 & +2\xi_2 & ; & x_2^0 \\ \dot{\xi}_3 & = & 3\xi_1 & & +\xi_3; & x_3^0 \end{array}$$

i cui autovalori

$$\omega_1 = -2, \quad \omega_2 = 2, \quad \omega_3 = 4$$

indipendenti da a_{21}, ci fornicsono le funzioni

$$\begin{array}{rcccc} \xi_1 & = & C_1 e^{-2t} & & +C_3 e^{4t} \\ \xi_2 & = & -\frac{a_{21}}{4} C_1 e^{-2t} & +C_2 e^{2t} & +\frac{a_{21}}{2} C_3 e^{4t} \\ \xi_3 & = & -C_1 e^{-2t} & & +C_3 e^{4t} \end{array} \tag{9}$$
$$C_1 = \tfrac{1}{2}(x_1^0 - x_3^0), \quad C_2 = -\tfrac{a_{21}}{8}(x_1^0 + 3x_3^0) + x_2^0, \quad C_3 = \tfrac{1}{2}(x_1^0 + x_3^0)$$

e con esse le soluzioni

$$x_i = \frac{\xi_i}{\sum_{k=1}^3 \xi_k} \tag{10}$$

del nostro sistema (8). Consideriamo due casi $a_{21} = 3$ e $a_{21} = 0$. Nel primo il sistema porta a convivenza $(\frac{2}{7}, \frac{3}{7}, \frac{2}{7})$, mentre nel secondo caso il parassita viene eliminato $(\frac{1}{2}, 0, \frac{1}{2})$. Nelle figure 4 e 5 è tracciata l'evoluzione del sistema ad es. per i valori iniziali $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (0.8, 0.1, 0.1)$ nei due casi $a_{21} = 3$ e $a_{21} = 0$.

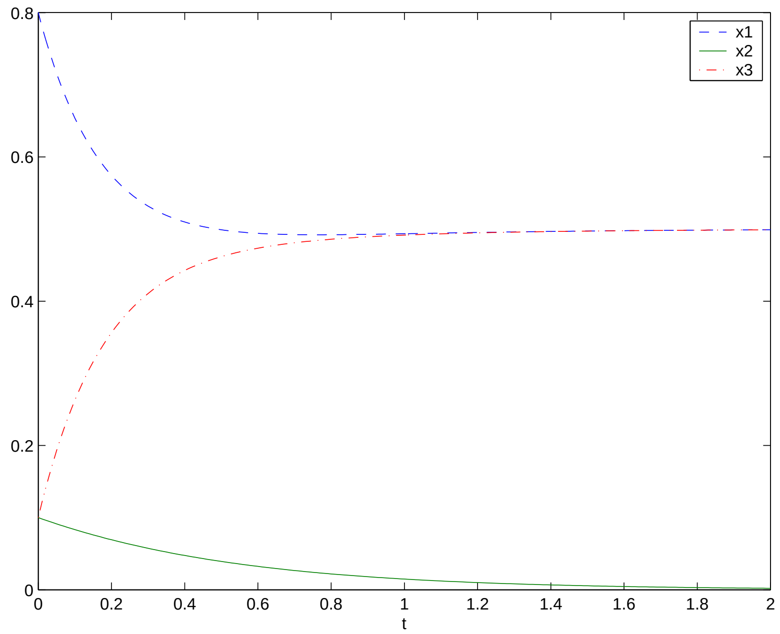


fig. 5: il caso $a_{21} = 0$, $(x_1^0, x_2^0, x_3^0) = (0.8, 0.1, 0.1)$

5 L'uomo deriva dalla scimmia

La seguente *metafora* ci aiuta a capire quanto è accaduto tre milioni di anni fa quando dalla specie delle scimmie si è diramata la specie che ha portato a noi: Un *"individuo"* consiste di tre attributi

x_1: gioia di vivere
x_2: destrezza sugli alberi
x_3: intelligenza

più o meno pronunciati, ma tali che, misurati in una scala comune valga

$$x_1 + x_2 + x_3 = 1.$$

Essi formano un sistema simbiotico, ad es. quello trattato a fondo nella sezione 4 e raffigurato in figura 6. I tre tassi di aiuto a_{21}, a_{31}, a_{13}, i tre *"geni"* della specie considerata (in verità sui 30'000!), insieme ai tassi di crescita autonoma degli x_i, determinano il loro sviluppo in un individuo della specie dal momento della sua nascita, quando i valori iniziali (x_1^0, x_2^0, x_3^0) sono ancora sparsi intorno a grandi valori di x_1. Inizialmente vi era una specie (scimmie) con

$$a_{21} = a_{31} = a_{13} = 3; \quad a_1 = 1,\ a_2 = 2,\ a_3 = 1$$

che si sviluppa secondo le equazioni (8). All'apparire di una *"mutazione"* che ha sostituito il gene $a_{21} = 3$ con $a_{21} = 0$, ha avuto inizio una nuova specie (uomo). Gli individui meno abili sugli alberi (x_2 piccolo), ma in compenso provvisti di maggiore intelligenza (x_3 grande) spinti dalla fame scesero nella savana avventurandosi verso conquiste.

Soletta, 6 dicembre 2004

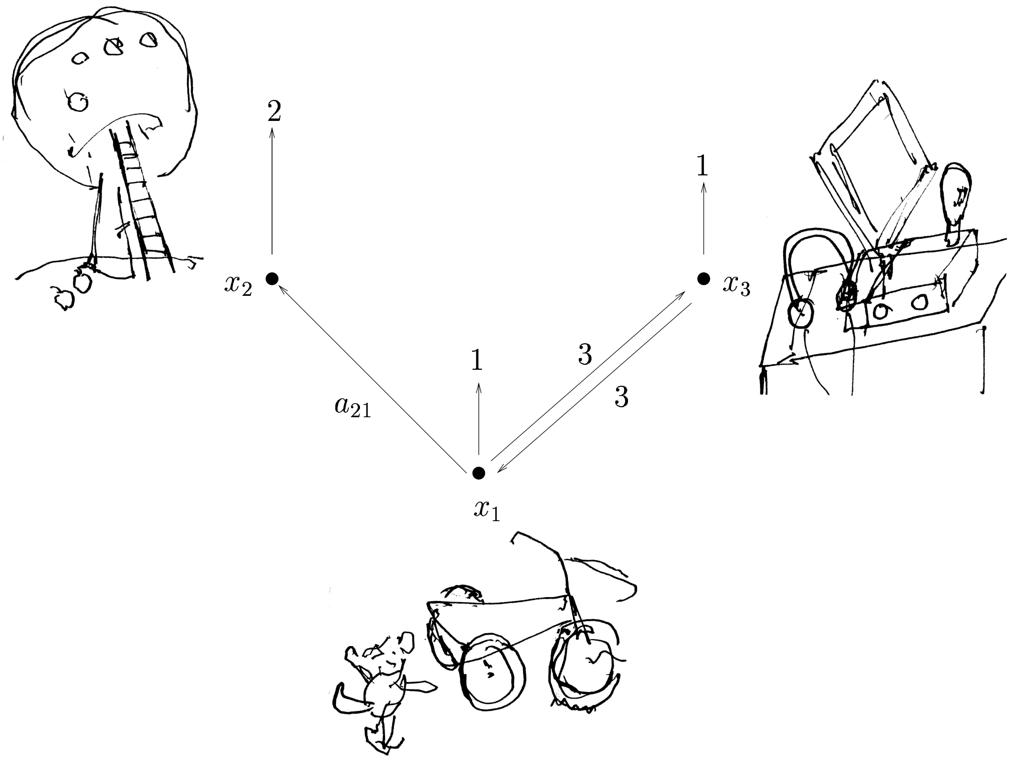


fig. 6: scimmia o uomo: $a_{21} = 3$ o $a_{21} = 0$

Bibliografia

[1] M. Eigen, P. Schuster, the Hypercycle - A Principle of Natural Self Organization, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York, 1979

[2] P. Schuster, Selbstorganisationsprozesse in der Biologie und ihre Beziehung zum Ursprung des Lebens, MNU 30, 1977, 324-335

[3] Lewis Thomas, Das Leben überlebt, Geheimnis der Zellen, Kiepenheuer & Witsch Köln, 1976

[4] Antonio Steiner, Fabrizio Pini, Martin J. Gander, Selezione e Convivenza in sistemi Darwiniani, Il Volterriano Nr. 7, Mendrisio, 1999

[5] Ernst Mayr, Das ist Evolution, C. Bertelsmann München, 2003

[6] B.L. Jones et al., On the Theory of Selection of Coupled Macromolecular Systems, Bull. Math. Biol. 38, 15-28, 1976