Selezione e convivenza in sistemi Darwiniani

Antonio Steiner, Fabrizio Pini e Martin J. Gander

Abstract

Natural selection in Darwinian systems with diagonal linear part leads to the extinction of all species except one. We analyze a two population problem with general linear part and identify the cases which permit coexistence. Then we generalize the results to higher dimensional problems with either cyclic or quasicyclic structure. To obtain analytical solutions we use Eigens method of quasi-species.

1 Introduzione

I più semplici sistemi Darwiniani

$$\dot{x}_i = a_i x_i - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^{N} x_m = k := \sum_{m=1}^{N} x_m^0; \ x_i^0 \tag{1.1}$$

rispecchiano al meglio il fenomeno di selezione naturale, che si presenta non appena N popolazioni x_i, con differenti tassi a_i di crescita intrinseca, sono sottoposte a pressione selettiva tramite una condizione ambientale, come ad es. quella adottata in (1.1). Il tasso Ω di diluizione non specifica, da inserire in (1.1), grazie alla relazione

$$\sum_{m=1}^{N} \dot{x}_m = 0$$

resterà determinato quale

$$\Omega = \frac{1}{k} \sum_{m=1}^{N} a_m x_m. \tag{1.2}$$

Ciò fa risaltare chiaramente la non-linearità delle (1.1).

Dopo aver applicato la trasformazione die B.L. Jones [2]

$$x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau} \tag{1.3}$$

i termini nonlineari si elidono lasciando inalterata la parte lineare

$$\dot{\xi}_i = a_i \xi_i; \ x_i^0. \tag{1.4}$$

Otteniamo così le "funzioni-base"

$$\xi_i = x_i^0 e^{a_i t}.$$

Con esse, dalla condizione ambientale, si ricava anche il moltiplicatore comune

$$f = \frac{k}{\sum_{m=1}^{N} \xi_m}.$$

Assumiamo sin d'ora le popolazioni numerate in modo che

$$a_1 = \max(a_i) \tag{1.5}$$

e scriviamo le soluzioni di (1.1) nella forma

$$x_i = \frac{k x_i^0 e^{(a_i - a_1)t}}{x_1^0 + x_2^0 e^{(a_2 - a_1)t} + \ldots + x_N^0 e^{(a_N - a_1)t}}, \tag{1.6}$$

che rende ben visibile l'evoluzione del nostro insieme di popolazioni a partire da $t = 0$: a lunga scadenza verrà selezionata unicamente la specie x_1 con il maggior tasso di crescita a_1, mentre tutte le altre tenderanno a scomparire

$$x_1(t) \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_1 = k, \quad x_2(t) \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} 0 \ , \ \ldots \ , \ x_N(t) \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} 0.$$

Inserendo le soluzioni nell'espressione (1.2), si ottiene il tasso istantaneo di diluizione non specifica necessario a mantenere la condizione ambientale nel corso dell'evoluzione delle specie:

$$\Omega = \frac{a_1 x_1^0 + a_2 x_2^0 e^{(a_2 - a_1)t} + \ldots + a_N x_N^0 e^{(a_N - a_1)t}}{x_1^0 + x_2^0 e^{(a_2 - a_1)t} + \ldots + x_N^0 e^{(a_N - a_1)t}} < a_1.$$

Esso cresce in maniera monotona a partire dal suo valore iniziale $\Omega(0)$ sino a raggiungere, al limite

$$\lim_{t\to\infty} \Omega(t) = \overline{\Omega} = a_1$$

il maggior autovalore a_1 della matrice

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & & \\ & \ddots & \\ & & a_N \end{pmatrix}$$

che caratterizza la parte lineare del sistema (1.1): infatti dopo aver formato la derivata di Ω rispetto al tempo, si vede, ad es. per $N = 2$, che

$$\Omega'(t) > 0 \Leftrightarrow a_2 \left[x_1^0 + x_2^0 e^{(a_2 - a_1)t} \right] < a_1 x_1^0 + a_2 x_2^0 e^{(a_2 - a_1)t},$$

il che per la (1.5) è palesemente vero.

2 L'apparire di mutazioni in sistemi Darwiniani

Riprendiamo le notazioni di Eigen [3] limitandoci per comodità al caso di due sole popolazioni: assumendo che la popolazione x_k aumenti con il tasso ϕ_{ik} in misura $\phi_{ik}x_k$ la velocità di crescita $\dot{x}_i$ della popolazione x_i, che abbia un tasso di mortalita D_i e dove Q_i ci indica di quale frazione $A_iQ_ix_i$ di A_ix_i aumenta $\dot{x}_i$. Avremo allora il sistema

(2.1)
$$\begin{array}{rcl} \dot{x}_1 &=& W_1x_1 + \phi_{12}x_2 - x_1\Omega \\ \dot{x}_2 &=& W_2x_2 + \phi_{21}x_1 - x_2\Omega \end{array}, x_1 + x_2 = k \begin{array}{l} ;\ x_1^0 \\ ;\ x_2^0 \end{array} \quad ,$$

nel quale si è posto

(2.2)
$$W_1 = A_1Q_1 - D_1, \quad W_2 = A_2Q_2 - D_2$$

dovendo ovviamente soddisfare le relazioni di conservazione

(2.3)
$$\phi_{21} = A_1(1 - Q_1), \quad \phi_{12} = A_2(1 - Q_2).$$

Non ci resta che calcolare il tasso di diluizione che appare in (2.1): partendo da $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 = 0$ si ottiene

$$\Omega = \frac{1}{k}\left[(W_1 + \phi_{21})x_1 + W_2 + \phi_{12})x_2\right],$$

espressione che, tenuto conto di (2.2) a di (2.3) e posto

(2.4)
$$E_1 = A_1 - D_1, \quad E_2 = A_2 - D_2,$$

si riduce a

(2.5)
$$\Omega = \frac{1}{k}(E_1x_1 + E_2x_2).$$

Concludendo risolviamo le equazioni (2.1) scritte in forma vettoriale

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\Omega,\ x_1 + x_2 = k;\ \boldsymbol{x}^0$$

con matrice

(2.6)
$$A = \begin{pmatrix} W_1 & \phi_{12} \\ \phi_{21} & W_2 \end{pmatrix}$$

osservando che, una volta data A con elementi $W_i \geq 0$, $\phi_{ik} > 0$, si potrano scegliere i Q_i con $0 \leq Q_i < 1$ in modo che gli altri coefficienti restino determinati, A_i da (2.3), D_i da (2.2) ed infine E_i da (2.4):

$$A_i = \frac{\phi_{ki}}{1 - Q_i}, \quad D_i = A_iQ_i - W_i = \frac{Q_{ii}}{1 - Q_i}\phi_{ki} - W_i, \quad E_i = A_i - D_i = \phi_{ki} + W_i.$$

Unica condizione da osservare in questa interpretazione è che anche i D_i risultino positivi, ossia che

$$\frac{Q_i}{1 - Q_i} > \frac{W_i}{\phi_{ki}}.$$

2.1 La selezione perduta

Trattiamo il caso speciale

$$A = \begin{pmatrix} 0 & \phi_{12} \\ \phi_{21} & 0 \end{pmatrix}.$$

Il sistema Darwiniano associato a questa matrice

$$\begin{array}{rcl} \dot{x}_1 & = & \phi_{12}x_2 - x_1\Omega \\ \dot{x}_2 & = & \phi_{21}x_1 - x_2\Omega \end{array}, x_1 + x_2 = k \quad \begin{array}{l} ;\ x_1^0 \\ ;\ x_2^0, \end{array} \tag{2.7}$$

mediante la trasformazione die B.L.Jones

$$x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau} = \frac{k}{\xi_1 + \xi_2} \tag{2.8}$$

è ricondotto al sistema lineare

$$\dot{\xi}_1 = \phi_{12}\xi_2;\ x_1^0, \quad \dot{\xi}_2 = \phi_{21}\xi_1;\ x_2^0 \tag{2.9}$$

che possiede le soluzioni

$$\xi_1 = C_1 e^{\omega_1 t} + C_2 e^{\omega_2 t}, \quad \xi_2 = C_1\sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}e^{\omega_1 t} - C_2\sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}e^{\omega_2 t}, \tag{2.10}$$

dove gli ω_i sono gli autovalori di A:

$$\omega_1 = \sqrt{\phi_{12}\phi_{21}} > \omega_2 = -\sqrt{\phi_{12}\phi_{21}}. \tag{2.11}$$

Moltiplicando le funzioni ξ_i con il fattore comune f si ottengono le soluzioni di (2.7):

$$x_1 = \frac{k\xi_1}{\xi_1 + \xi_2}, \quad x_2 = \frac{k\xi_2}{\xi_1 + \xi_2}.$$

Siccome durante tutto il corso dell'evoluzione gli ξ_i rimarranno positivi sussiste *coesistenza* nel nostro sistema: infatti con

$$C_1 = \frac{1}{2}x_1^0 + \frac{1}{2}x_2^0\sqrt{\frac{\phi_{12}}{\phi_{21}}}, \quad C_2 = \frac{1}{2}x_1^0 - \frac{1}{2}x_2^0\sqrt{\frac{\phi_{12}}{\phi_{21}}} \tag{2.12}$$

partendo da (2.10) basta tener conto delle disuguaglianze

$$\begin{array}{rcl} \xi_1 & > & e^{\omega_2 t}(C_1 + C_2) = e^{\omega_2 t}x_1^0 > 0, \\ \xi_2 & > & e^{\omega_2 t}\sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}(C_1 - C_2) = e^{\omega_2 t}x_2^0 > 0. \end{array}$$

Si ottiene poi ad es.

$$x_1 = k\frac{C_1 + C_2 e^{2\omega_2 t}}{C_1\left(1 + \sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}\right) + C_2 e^{2\omega_2 t}\left(1 - \sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}\right)} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_1 = \frac{k}{1 + \sqrt{\frac{\phi_{21}}{\phi_{12}}}}.$$

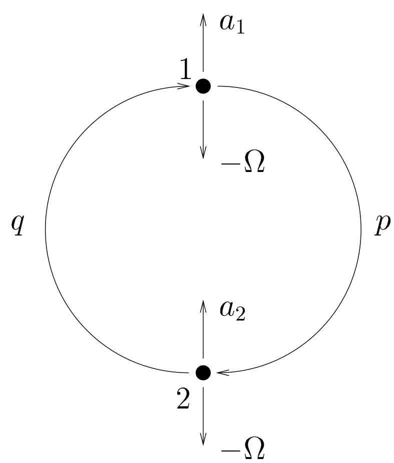


fig. 1: schema

3 Impostazione e soluzione del problema per $N = 2$

Quanto appena esposto ci suggerisce la sequente domanda: Quali, fra tutti i sistemi Darwiniani

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\Omega, \quad x_1 + x_2 = k;\ \boldsymbol{x}^0 \tag{3.1}$$

con matrice

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & q \\ p & a_2 \end{pmatrix} \tag{3.2}$$

con elementi non negativi e con

$$a_1 \geq a_2, \tag{3.3}$$

portano a convivenza, quali invece a selezione fra le specie ?

3.1 $p > 0$, $q > 0$

Il sistema possiede struttura ciclica ed è schematicamente rappresentato in figura 1. Gli autovalori di A sono

$$\omega_1 = \frac{1}{2}\left[a_1 + a_2 + \sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4pq}\right] > \omega_2 = \frac{1}{2}\left[a_1 + a_2 - \sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4pq}\right] \tag{3.4}$$

e ci forniscono subito le soluzioni del sistema lineare associato a (3.1)

$$\xi_1 = C_1 e^{\omega_1 t} + C_2 e^{\omega_2 t}, \quad \xi_2 = C_1 \frac{\omega_1 - a_1}{q} e^{\omega_1 t} + C_2 \frac{\omega_2 - a_1}{q} e^{\omega_2 t} \tag{3.5}$$

nonché le soluzioni

$$x_1 = \frac{k\xi_1}{\xi_1 + \xi_2}, \quad x_2 = \frac{k\xi_2}{\xi_1 + \xi_2}.$$

Tenuto conto di

$$C_1 + C_2 = x_1^0, \quad C_1(\omega_1 - a_1) + C_2(\omega_2 - a_1) = qx_2^0$$

nonché di

$$\omega_1 - a_1 = -\frac{1}{2}(a_1 - a_2) + \frac{1}{2}\sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4pq}, \quad \omega_2 - a_1 = -\frac{1}{2}(a_1 - a_2) - \frac{1}{2}\sqrt{(a_1 - a_2)^2 + 4pq}$$

si vede subito che $C_1 > 0$. Quindi valgono

$$\begin{aligned} \xi_1 &> e^{\omega_2 t}(C_1 + C_2) = x_1^0 e^{\omega_2 t} > 0, \\ \xi_2 &> e^{\omega_2 t}\frac{1}{q}(C_1(\omega_1 - a_1) + C_2(\omega_2 - a_2)) = x_2^0 e^{\omega_2 t} > 0, \end{aligned}$$

il sistema porta a *convivenza* e tende a un punto di equilibril $G = (\overline{x}_1, \overline{x}_2)$ globalmente stabile.

3.2 $p \geq 0,\ q = 0,\ a_1 = a_2 = a$

Qui

$$x_1 = k\frac{x_1^0 + px_2^0 t}{x_1^0 + x_2^0 + px_2^0 t} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_1 = k,$$

quindi x_1 è selezionata, salvo nel caso particolare in cui $p = 0$, quando si avrà convivenza, in quanto allora $x_1 = x_1^0$, $x_2 = x_2^0$.

3.3 $p = 0,\ q > 0,\ a_1 = a_2 = a$

In modo del tutto analogo si trova che questa volta sarà selezionata la popolazione x_2

$$x_2 = k\frac{x_2^0 + qx_1^0 t}{x_1^0 + x_2^0 + qx_1^0 t} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_2 = k.$$

3.4 $p = 0,\ q > 0,\ a_1 > a_2$

Ora $\omega_1 = a_1$, $\omega_2 = a_2$ e sì ottiene

$$x_1 = k\frac{C_1 + C_2 e^{(a_2 - a_1)t}}{C_1 + C_2\left(1 + \frac{a_2 - a_1}{q}\right)e^{(a_2 - a_1)t}} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_1 = k.$$

L'evoluzione porterà dunque alla *selezione* di x_1.

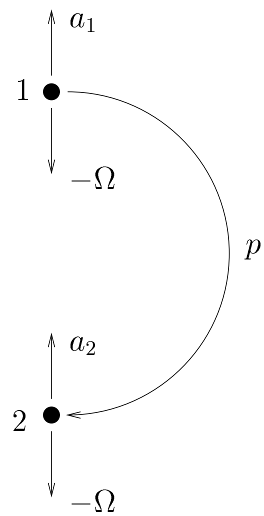


fig. 2: schema

3.5 $p > 0,\ q = 0,\ a_1 > a_2$

Lo schema è dato in figura 2. Anche qui $\omega_1 = a_1$, $\omega_2 = a_2$. Tuttavia bisogna rifare i calcoli. Si trova

$$\xi_1 = C_1 e^{a_1 t},\ \xi_2 = \frac{C_1 p}{a_1 - a_2} e^{a_1 t} + C_2 e^{a_2 t};$$

ne conseque ad es.

$$x_1 = \frac{kC_1}{C_1\left(1 + \frac{p}{a_1 - a_2}\right) + C_2 e^{(a_2 - a_1)t}} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{x}_1 = \frac{k}{1 + \frac{p}{a_1 - a_2}},$$

ossia sussiste *convivenza* fra x_1 e x_2.

3.6 $p > 0,\ q > 0,\ a_1 = a_2 = a$

È un caso particolare di 3.1. Come nell' esempio introduttivo di 2.1, dove si era posto $a = 0$, anche quì vi sarà *convivenza* fra x_1 e x_2.

3.7 $p = 0,\ q = 0,\ a_1 > a_2$

In questo caso classico viene selezionata la popolaxione x_1.

Riepilogando, possiamo asserire che vi sarà *convivenza fra le popolazioni in evoluzione* nei casi 3.1: $p > 0$, $q > 0$, $a_1 \geq a_2$ e 3.5: $p > 0$, $q = 0$, $a_1 > a_2$.

4 Le quasispecie

Eigen, confrontato col fatto che in certi sistemi Darwiniani sussiste convivenza fra le specie, inventò le quasispecie, dicendo che la selezione naturale in verità avviene fra di esse. Sequiamo i suoi ragionamenti, scrivendo però un sistema Darwiniano in forma vettoriale

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\Omega, \quad x_1 + x_2 = k; \ \boldsymbol{x}^0. \tag{4.1}$$

Dopo avervi inserito

$$\boldsymbol{x} = T\boldsymbol{y}, \quad \boldsymbol{y} = S\boldsymbol{x} = T^{-1}\boldsymbol{x} \tag{4.2}$$

si ottiene $T\dot{\boldsymbol{y}} = AT\boldsymbol{y} - T\boldsymbol{y}\Omega$ e quindi

$$\dot{\boldsymbol{y}} = T^{-1}AT\boldsymbol{y} - \boldsymbol{y}\Omega.$$

Richiediamo che la matrice T diagonalizzi A, ossia che

$$T^{-1}AT = D = \begin{pmatrix} \omega_1 & \\ & \omega_2 \end{pmatrix}, \tag{4.3}$$

ω_1, ω_2 essendo gli autovalori di A. Le colonne di T sono formate da autovettori di A corrispondenti agli autovalori ω_1, ω_2. Per le *quasispecie* $\boldsymbol{y}$ vale il sistema dinamico

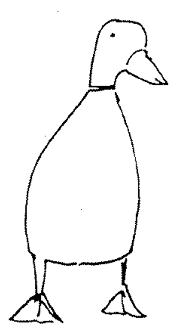
$$\dot{\boldsymbol{y}} = D\boldsymbol{y} - \boldsymbol{y}\Omega, \quad \lambda_1 y_1 + \lambda_2 y_2 = k; \ \boldsymbol{y}^0. \tag{4.4}$$

La condizione ambientale ha subito un *ritocco* con coefficienti λ_i che dipendono da T. Questo però non intralcia la facile risolubilità del sistema (4.4): in [1] furono già considerate condizioni ambientali molto generali.

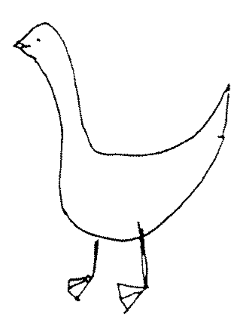
4.1 Och'anatre ed anatr'oche

Come primo esempio consideriamo l'insieme di due popolazioni, anatre x_1 ed oche x_2, supponendo che la sua evoluzione avvenga secondo il sistema Dawiniano già tratato in 3.5 e caratterizzato dalla matrice

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & \\ p & a_2 \end{pmatrix}, \quad a_1 > a_2 \geq 0, \ p > 0. \tag{4.5}$$



x_1



x_2

Agli autovalori a_1, a_2 di A corrispondano autovettori $\boldsymbol{x}^{(1)}$, $\boldsymbol{x}^{(2)}$ che soddisfano $A\boldsymbol{x}^{(1)} = a_1\boldsymbol{x}^{(1)}$ e $A\boldsymbol{x}^{(2)} = a_2\boldsymbol{x}^{(2)}$, il che determina

$$x_2^{(1)} = \frac{p}{a_1 - a_2} x_1^{(1)}, \quad x_1^{(2)} = 0.$$

Quindi, scegliendo ad es. $x_1^{(1)} = 1$ e $x_2^{(2)} = 1$, la matrice A sarà diagonalizzata dalla matrice T, che con la sua inversa S, è data da

$$T = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ \frac{p}{a_1-a_2} & 1 \end{pmatrix}, \quad S = T^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ -\frac{p}{a_1-a_2} & 1 \end{pmatrix}. \tag{4.6}$$

Applicando al sistema Darwiniano

$$\dot{\boldsymbol{x}} = A\boldsymbol{x} - \boldsymbol{x}\Omega, \quad x_1 + x_2 = k; \ \boldsymbol{x}^0$$

la S, esso si trasforma in

$$\dot{\boldsymbol{y}} = \begin{pmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{pmatrix} \boldsymbol{y} - \boldsymbol{y}\Omega, \quad \lambda_1 y_1 + \lambda_2 y_2 = k; \ \boldsymbol{y}^0. \tag{4.7}$$

La condizione ambientale alla quale sono sottoposte le quasispecie

$$\boldsymbol{y} = S\boldsymbol{x} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} x_1 \\ -\frac{p}{a_1-a_2} x_1 + x_2 \end{pmatrix} \tag{4.8}$$

si ottiene considerando

$$\boldsymbol{x} = T\boldsymbol{y} = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_1 \\ \frac{p}{a_1-a_2} y_1 + y_2 \end{pmatrix} \tag{4.9}$$

che ci fornicse

$$x_1 + x_2 = \left(1 + \frac{p}{a_1 - a_2}\right) y_1 + y_2 = k. \tag{4.10}$$

La risoluzione di (4.7) si effettua subito applicando la trasformazione die B.L.Jones

$$y_i = \eta_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau} = \frac{k}{\left(1 + \frac{p}{a_1-a_2}\right)\eta_1 + \eta_2}.$$

Con i valori iniziali

$$y_1^0 = x_1^0, \quad y_2^0 = -\frac{p}{a_1 - a_2} x_1^0 + x_2^0 \tag{4.11}$$

si trovano dapprima

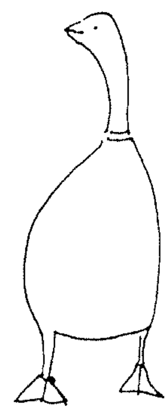
$$\eta_1 = x_1^0 e^{a_1 t}, \quad \eta_2 = \left(-\frac{p}{a_1 - a_2} x_1^0 + x_2^0\right) e^{a_2 t}$$

e poi le soluzioni

$$
\begin{aligned}
y_1 &= \frac{k x_1^0}{\left(1+\frac{p}{a_1-a_2}\right)x_1^0 + \left(-\frac{p}{a_1-a_2}x_1^0 + x_2^0\right)e^{(a_2-a_1)t}} \quad \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \quad \overline{y}_1 = \frac{k}{1+\frac{p}{a_1-a_2}},\\
y_2 &= \frac{k\left(-\frac{p}{a_1-a_2}x_1^0 + x_2^0\right)e^{(a_2-a_1)t}}{\left(1+\frac{p}{a_1-a_2}\right)x_1^0 + \left(-\frac{p}{a_1-a_2}x_1^0 + x_2^0\right)e^{(a_2-a_1)t}} \quad \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \quad \overline{y}_2 = 0.
\end{aligned}
$$

Si vede che *fra le quasispecie sussiste effettivamente selezione naturale* come asserito da Eigen! Però *queste quasispecie y_1 e y_2 sono delle popolazioni del tutto fittizie*, il che ci porta a chiamarle scherzosamente och'anatre ed anatr'oche.

y_1



y_2

In questo esempio le och'anatre restano tuttavia delle anatre poiché $y_1 = x_1$. Applicando T a $\overline{\boldsymbol{y}}$ si vede subito che per le specie reali in equilibrio vale

$$\overline{x}_1 = k\frac{1}{1+\frac{p}{a_1-a_2}}, \quad \overline{x}_2 = k\frac{\frac{p}{a_1-a_2}}{1+\frac{p}{a_1-a_2}}.$$

4.2 Secondo esempio

Dopo aver sviluppato il metodo delle quasispecie, incuriositi, lo vogliamo applicare anche alle equazioni trattate in 3.6, che pure portano a convivenza fra le specie reali. Ora abbiamo la matrice

$$A = \begin{pmatrix} a & q \\ p & a \end{pmatrix}, \quad a \geq 0,\ p,q > 0. \tag{4.12}$$

con gli autovalori

$$\omega_1 = a + \sqrt{pq}, \quad \omega_2 = a - \sqrt{pq} \tag{4.13}$$

ai quali corrispondano autovettori $\boldsymbol{x}^{(1)}$, $\boldsymbol{x}^{(2)}$. Dalle $A\boldsymbol{x}^{(1)} = \omega_1\boldsymbol{x}^{(1)}$ e $A\boldsymbol{x}^{(2)} = \omega_2\boldsymbol{x}^{(2)}$ seguono

$$x_2^{(1)} = \sqrt{\frac{p}{q}}x_1^{(1)}, \quad x_2^{(2)} = -\sqrt{\frac{p}{q}}x_1^{(2)}.$$

Ponendo $x_1^{(1)} = 1$ e richiedendo ad es. che il determinante della matrice T che diagonalizza A sia uguale a 1 otteniamo

$$T = \begin{pmatrix} 1 & -\frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}} \\ \sqrt{\frac{p}{q}} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}, \quad S = T^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}} \\ -\sqrt{\frac{p}{q}} & 1 \end{pmatrix}. \tag{4.14}$$

Formate le quasispecie della matrice A

$$\boldsymbol{y} = S\boldsymbol{x} = \begin{pmatrix} y_1 \\ y_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{1}{2}x_1 + \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}x_2 \\ -\sqrt{\frac{q}{p}}x_1 + x_2 \end{pmatrix} \tag{4.15}$$

nonché

$$\boldsymbol{x} = T\boldsymbol{y} = \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} y_1 - \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}y_2 \\ \sqrt{\frac{p}{q}}y_1 + \frac{1}{2}y_2 \end{pmatrix}, \tag{4.16}$$

si vede che la trasformazione lineare S porta al sistema diagonalizzato

$$\dot{\boldsymbol{y}} = \begin{pmatrix} a + \sqrt{pq} & 0 \\ 0 & a - \sqrt{pq} \end{pmatrix} \boldsymbol{y} - \boldsymbol{y}\Omega, \quad \left(1 + \sqrt{\frac{p}{q}}\right) y_1 + \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}\right) y_2 = k \tag{4.17}$$

fra le quasispecie, con condizioni iniziali

$$y_1^0 = \frac{1}{2}x_1^0 + \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}x_2^0, \quad y_2^0 = -\sqrt{\frac{p}{q}}x_1^0 + x_2^0. \tag{4.18}$$

Le funzioni-base

$$\eta_1 = \left(\frac{1}{2}x_1^0 + \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}x_2^0\right) e^{(a+\sqrt{pq})t}, \quad \eta_2 = \left(-\sqrt{\frac{p}{q}}x_1^0 + x_2^0\right) e^{(a-\sqrt{pq})t}$$

portano poi alle soluzioni. Si avrà

$$y_1 = k\frac{\frac{1}{2}x_1^0 + \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}x_2^0}{\left(1 + \sqrt{\frac{p}{q}}\right)\left(\frac{1}{2}x_1^0 + \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}x_2^0\right) + \left(\frac{1}{2} - \frac{1}{2}\sqrt{\frac{q}{p}}\right)\left(-\sqrt{\frac{p}{q}}x_1^0 + x_2^0\right)e^{-2\sqrt{pq}t}} \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{y}_1 = \frac{k}{1 + \sqrt{\frac{p}{q}}},$$

$$y_2 \underset{t\to\infty}{\longrightarrow} \overline{y}_2 = 0.$$

Di nuovo y_1 è selezionata, y_2 invece si estingue, mentre per le specie reali x_1, x_2 in equilibrio si ha

$$x_2 = \sqrt{\frac{p}{q}}x_1, \quad x_1 + x_2 = k.$$

5 Generalizzazioni

Ricordando i casi che per due popolazioni hanno permesso una convivenza, proponiamo per $N = 3$ i seguenti sistemi.

5.1 Un esempio per $N = 3$

Sia

$$A = \begin{pmatrix} a & q_1 & 0 \\ p_1 & a & q_2 \\ 0 & p_2 & a \end{pmatrix}, \quad a \geq 0,\ p_i, q_i > 0, \tag{5.1}$$

con autovalori

$$\omega_1 = a + b,\ \omega_2 = a,\ \omega_3 = a - b; \quad b = \sqrt{p_1 q_1 + p_2 q_2}. \tag{5.2}$$

Non ci soffermiamo a discutere questo caso, in quanto resta limitato al caso particolare di tre popolazioni. Tuttavia porta a convivenza delle popolazioni: L'equilibrazione diretta del sistema Darwiniano con $\Omega = \omega_1$ ci da le equazioni

$$\begin{aligned} -bx_1 + q_1 x_2 &= 0 \\ p_2 x_2 - b x_3 &= 0 \\ x_1 + x_2 + x_3 &= k \end{aligned}$$

per i valori nello stato di equilibrio. Vi invitiamo ad applicare il metodo delle quasispecie, indicandovi

$$T = \begin{pmatrix} \frac{q_1}{b} & \frac{q_2}{2b} & -\frac{q_1}{b} \\ 1 & 0 & 1 \\ \frac{p_2}{b} & -\frac{p_1}{2b} & -\frac{p_2}{b} \end{pmatrix}, \quad S = T^{-1} = \begin{pmatrix} \frac{p_1}{2b} & \frac{1}{2} & \frac{q_2}{2b} \\ \frac{2p_2}{b} & 0 & -\frac{2q_1}{b} \\ -\frac{p_1}{2b} & \frac{1}{2} & -\frac{q_2}{2b} \end{pmatrix}. \tag{5.3}$$

5.2 Struttura ciclica, crescita autonoma nulla

Sia

$$A = \begin{pmatrix} & & p_1 \\ p_2 & & \\ & p_3 & \end{pmatrix}, \quad p_i > 0. \tag{5.4}$$

Lo schema di questa matrice è dato in figure 3. Gli autovalori di A sono

$$\omega_1 = p,\ \omega_2 = -\frac{p}{2} + i\frac{p}{2}\sqrt{3},\ \omega_3 = -\frac{p}{2} - i\frac{p}{2}\sqrt{3}, \quad p = \sqrt[3]{p_1 p_2 p_3} \tag{5.5}$$

e quindi le soluzioni del sistema lineare

$$\dot\eta_1 = p_1 \eta_3, \quad \dot\eta_2 = p_2 \eta_1, \quad \dot\eta_3 = p_3 \eta_2 \tag{5.6}$$

saranno combinazioni lineari delle funzioni

$$\varphi_1 = e^{pt}, \quad \varphi_2 = e^{-\frac{p}{2}t}\cos(\frac{p}{2}\sqrt{3}t), \quad \varphi_3 = e^{-\frac{p}{2}t}\sin(\frac{p}{2}\sqrt{3}t), \tag{5.7}$$

ossia

$$\eta_i = \sum_{k=1}^{3} C_k^i \varphi_k. \tag{5.8}$$

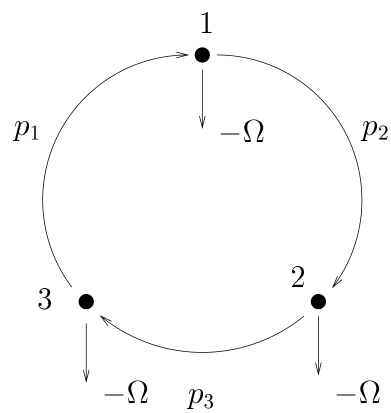


fig. 3: schema

Il sistema porta a convivenza: in equilibrio si avrà ad es., usufruendo delle relazioni fra le costanti C_k^i

$$C_1^3 = \frac{p}{p_1}C_1^1, \quad C_2^3 = -\frac{p}{2p_1}C_2^1 + \frac{p\sqrt{3}}{2p_1}C_3^1, \quad C_3^3 = -\frac{p}{2p_1}\sqrt{3}C_2^1 - \frac{p}{2p_1}C_3^1$$

$$C_1^2 = \frac{p}{p_3}C_1^3, \quad C_2^2 = -\frac{p}{2p_3}C_2^3 + \frac{p}{2p_3}\sqrt{3}C_3^3, \quad C_3^2 = -\frac{p}{2p_3}\sqrt{3}C_2^3 - \frac{p}{2p_3}C_3^3$$

$$\overline{x}_1 = \lim_{t\to\infty} k\frac{\eta_1}{\eta_1+\eta_2+\eta_3} = k\frac{C_1^1}{C_1^1+C_1^2+C_1^3} = k\frac{1}{1+\frac{p^2}{p_1p_3}+\frac{p}{p_1}}.$$

A conferma, per equilibrazione diretta, si ottiene con $\Omega = \omega_1 = p$

$$\dot{x}_1 = p_1x_3 - px_1 = 0, \quad \dot{x}_3 = p_3x_2 - px_3 = 0$$

e quindi

$$x_1 + x_2 + x_3 = x_1\left(1 + \frac{p^2}{p_1p_3} + \frac{p}{p_1}\right) = k.$$

5.3 Il quasiciclo

In conclusione discutiamo il sistema con la matrice

$$A = \begin{pmatrix} a_1 & & \\ p_2 & a_2 & \\ & p_3 & a_3 \end{pmatrix}, \quad a_1 > a_2 > a_3; \quad p_2, p_3 > 0, \tag{5.9}$$

che merita attenzione. Lo schema appare in figure 4. Con

$$T = \begin{pmatrix} 1 & & \\ \frac{p_2}{a_1-a_2} & 1 & \\ \frac{p_2p_3}{(a_1-a_2)(a_1-a_3)} & \frac{p_3}{a_2-a_3} & 1 \end{pmatrix} \tag{5.10}$$

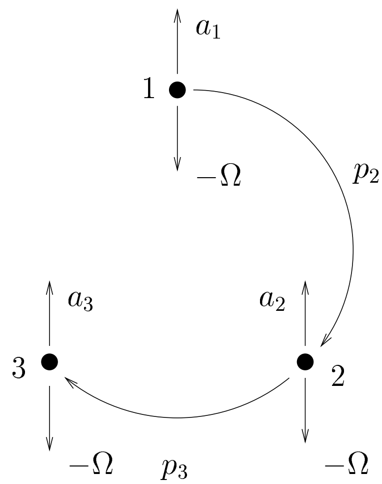


fig. 4: quasiciclo

e

$$S = T^{-1} = \begin{pmatrix} 1 & & \\ -\frac{p_2}{a_1-a_2} & 1 & \\ \frac{p_2p_3}{(a_1-a_3)(a_2-a_3)} & -\frac{p_3}{a_2-a_3} & 1 \end{pmatrix} \tag{5.11}$$

otteniamo le quasispecie di A

$$\boldsymbol{y} = S\boldsymbol{x} = \begin{pmatrix} x_1 \\ -\frac{p_2}{a_1-a_2}x_1 + x_2 \\ \frac{p_2p_3}{(a_1-a_3)(a_2-a_3)}x_1 - \frac{p_3}{a_2-a_3}x_2 + x_3 \end{pmatrix} \tag{5.12}$$

e reciprocamente

$$\boldsymbol{x} = T\boldsymbol{y} = \begin{pmatrix} y_1 \\ \frac{p_2}{a_1-a_2}y_1 + y_2 \\ \frac{p_2p_3}{(a_1-a_2)(a_1-a_3)}y_1 + \frac{p_3}{a_2-a_3}y_2 + y_3 \end{pmatrix}. \tag{5.13}$$

Quest'ultima relazione ci indica la condizione ambientale per le quasispecie e cioè

$$\left(1 + \frac{p_2}{a_1 - a_2} + \frac{p_2p_3}{(a_1-a_2)(a_1-a_3)}\right) y_1 + \left(1 + \frac{p_3}{a_2 - a_3}\right) y_2 + y_3 = k. \tag{5.14}$$

Con

$$\eta_1 = x_1^0 e^{a_1 t}, \quad \eta_2 = \left(-\frac{p_2}{a_1 - a_2}x_1^0 + x_2^0\right) e^{a_2 t},$$

$$\eta_3 = \left(\frac{p_2p_3}{(a_1-a_3)(a_2-a_3)}x_1^0 - \frac{p_3}{a_2-a_3}x_2^0 + x_3^0\right) e^{a_3 t}$$

si ottengono le quasispecie, ad es.

$$y_1 = \frac{k x_1^0}{\left(1+\frac{p_2}{a_1-a_2}+\frac{p_2p_3}{(a_1-a_2)(a_1-a_3)}\right)x_1^0 + \left(1+\frac{p_3}{a_2-a_3}\right)\left(-\frac{p_2}{a_1-a_2}x_1^0+x_2^0\right)e^{(a_2-a_1)t} + \left(\frac{p_2p_3}{(a_1-a_3)(a_2-a_3)}x_1^0 - \frac{p_3}{a_2-a_3}x_2^0+x_3^0\right)e^{(a_3-a_1)t}}$$

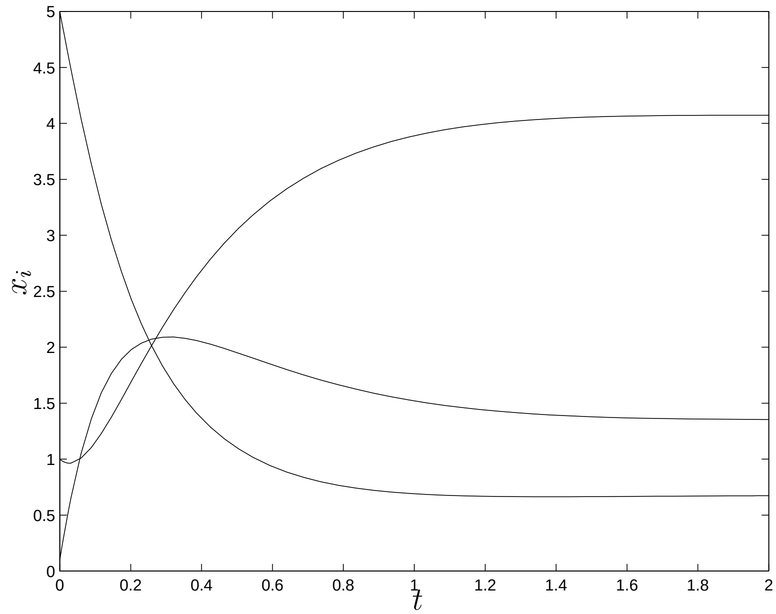


fig. 5: ciclo

$$\xrightarrow[t\to\infty]{} \overline{y}_1 = \frac{k}{1 + \frac{p_2}{a_1 - a_2} + \frac{p_2 p_3}{(a_1 - a_2)(a_1 - a_3)}}$$

è l'unica ad essere selezionata, mentre le altre si estinguono

$$\overline{y}_2 = \overline{y}_3 = 0.$$

Merita di essere annotato che il sistema Darwiniano appena discusso può facilmente essere risolto, passo per passo, anche direttamente. Nulla si interpone quindi a considerare questi quasicicli con un numero N qualsiasi di popolazioni.

5.4 Due esempi numerici

Essi sono tipici e si riferiscono a due insiemi di tre popolazioni con organizzazione data da matrici

$$A = \begin{pmatrix} & & p_1 \\ p_2 & & \\ & p_3 & \end{pmatrix} \quad \text{e} \quad A = \begin{pmatrix} a_1 & & \\ p_2 & a_2 & \\ & p_3 & a_3 \end{pmatrix}.$$

Partendo dagli stessi valori iniziali l'evoluzione dei due sistemi Darwiniani porta in ambedue i casi a *convivenza* delle popolazioni involte come raffigurato nelle figure 5 e 6.

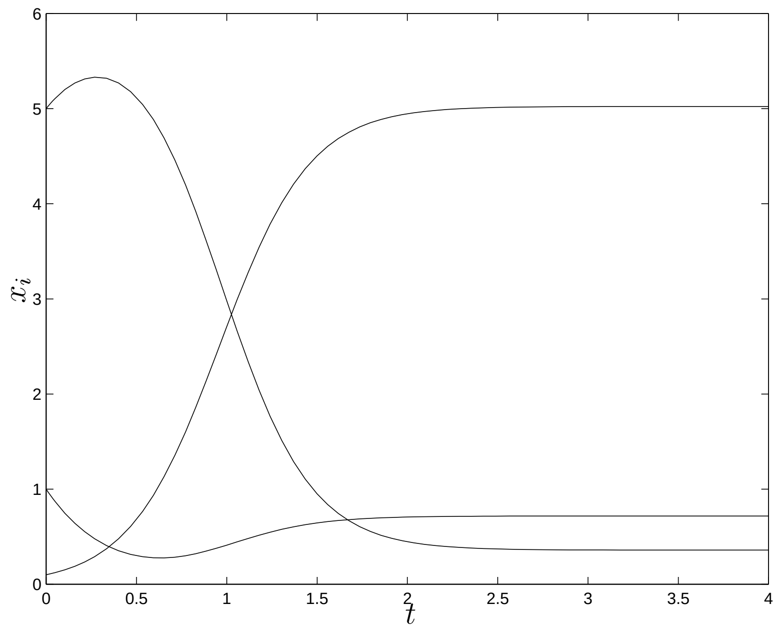


fig. 6: quasiciclo

Bibliografia

[1] A. Steiner: Alcune associazioni biologiche, Sguardo matematico nella biologia, Mendrisio 1990

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

[3] M. Eigen, P. Schuster: The Hypercycle, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York 1979

[4] M. Arrigoni: Sistemi dinamici dell'evoluzione, Dissertation Universität Zürich, 1980