

Selezione e convivenza in cicli e quasicicli

Antonio Steiner e Martin J. Gander

Abstract

We consider a slightly modified environmental condition in the natural selection equations of Manfred Eigen. We show that the new model can be solved analytically and has an interesting new behaviour: if one species approaches extinction, at least one of the other species has to grow unbounded.

Using an appositely introduced “fictitious species” which grows exponentially, it is however possible to maintain the population with the largest growth rate at initial level, while all the other populations are rejected during evolution. In this way the natural *selection* is reestablished. More sophisticated modifications to the model are investigated. They permit *coexistence* of all species.

1 Introduzione

Il tutto ebbe inizio con le equazioni di selezione Darwiniana proposte da Eigen

$$\dot{x}_i = a_i x_i - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^N x_m = k := \sum_{i=1}^N x_m^0; \quad x_i^0, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

che furono poi risolte esplicitamente da B.L. Jones [1]. Quale alternativa vi controponiamo invece il sistema

$$(1) \quad \dot{x}_i = a_i x_i - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^N \ln x_m = k := \sum_{i=1}^N \ln x_m^0; \quad x_i^0, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

nel quale la condizione ambientale esercitante pressione selettiva sull’insieme delle popolazioni nel corso della loro evoluzione ha subito un ritocco. Ma

”l’una vale l’altra”

ed in compenso non solo ci si offre la possibilità di un’immediata risoluzione delle (1), ma inoltre faremo conoscenza di una molto spiccata nuova forma di selezione Darwiniana, pur sempre ”equifinale”, ossia non dipendente dai valori iniziali x_i^0 delle popolazioni in considerazione. Fatto stà che con la nuova condizione ambientale l’estinguersi anche di una sola popolazione ha per conseguenza l’esplosione demografica di almeno una delle altre,

fenomeno non disconosciuto in biologia, sebbene qui non dovuto a mancante predazione bensì immanente al sistema. A noi spetterà escogitare delle strategie atte ad assicurare una convivenza, sia durante "tempi ragionevoli" per usare un termine introdotto in [2], sia duratura di tutte le popolazioni del nostro insieme intrecciato.

2 I calcoli

Passiamo alla risoluzione notando che il tasso Ω di diluizione nonspecifica nelle (1) conformemente a

$$\sum_{m=1}^N (\ln x_m)' = \sum_{m=1}^N \frac{\dot{x}_m}{x_m} = 0$$

soddisfa

$$\sum_{m=1}^N \frac{\dot{x}_m}{x_m} = \sum_{m=1}^N a_m - N\Omega = 0$$

e sarà perciò costante,

$$(2) \quad \Omega = \frac{1}{N} \sum_{m=1}^N a_m =: a^{(N)}.$$

Inserendo quest'espressione in (1) si ottiene

$$\dot{x}_i = (a_i - a^{(N)})x_i ; \quad x_i^0$$

e quindi le soluzioni

$$(3) \quad x_i = x_i^0 e^{(a_i - a^{(N)})t}.$$

Esse descrivono la seguente evoluzione: a seconda che il tasso di accrescita intrinsica a_i della popolazione x_i sia minore, uguale o maggiore della *media aritmetica* $a^{(N)}$ di tutti gli a_i quella si estingue, mantiene il suo valore iniziale x_i^0 o subirà coll'andare del tempo un'esplosione demografica per crescita esponenziale.

A concludere ci accertiamo che le funzioni (3) soddisfano anche la nostra condizione ambientale: infatti

$$\begin{aligned} \sum_{m=1}^N \ln x_m &= \sum_{m=1}^N \ln x_m^0 + \sum_{m=1}^N (a_m - a^{(N)})t \\ &= \sum_{m=1}^N \ln x_m^0 + t \left[\sum_{m=1}^N a_m - Na^{(N)} \right] = k. \end{aligned}$$

3 Stabilizzazione dovuta all'introduzione di un'ulteriore specie

Ad un dato momento quelle speci fra gli x_i con tassi a_i maggiori alla media $a^{(N)}$ dopo crescita esponenziale abbiano raggiunto dei livelli che non vogliamo lasciar oltrepassare.

Introduciamo allora dall'esterno una nuova specie x_{N+1} con valore iniziale 1 e tasso di crescita a_{N+1} da determinarsi in modo che a partire da questo momento $t = t^*$ il meccanismo di selezione rimesso in moto sotto il regime di

$$\sum_{m=1}^{N+1} \ln x_m = \sum_{m=1}^N \ln x_m(t^*) + \ln 1 = \sum_{m=1}^N \ln x_m^0 = k.$$

faccia sì che *tutte* le previe popolazioni x_1, \dots, x_N decalino, mentre x_{N+1} a partire dal basso livello di partenza $x_{N+1}(t^*) = 1$ inizi la sua crescita esponenziale

$$x_{N+1}(t) = e^{(a_{N+1} - a^{(N+1)})(t-t^*)}.$$

A quale condizione sarà soggetto il tasso a_{N+1} ? Orbene, come da figura 1 basterà che

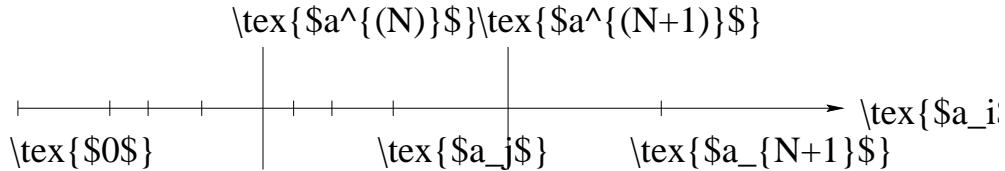


fig. 1: Condizione per il tasso a_{N+1}

$$(4) \quad a^{(N+1)} > a_j := \max(a_1, \dots, a_N),$$

in quanto allora tutte le x_1, \dots, x_N a partire da $t = t^*$ saranno rigettate e solo x_{N+1} seletta, perché ovviamente con (4) vale $a^{(N+1)} < a_{N+1}$. Risolta la condizione (4) per a_{N+1} si ottiene

$$(4i) \quad a_{N+1} > (N+1)a_j - Na^{(N)}.$$

Vogliamo ora assumere che la popolazione x_{N+1} da includersi nel nostro insieme sia *fittizia!* Adottando poi a partire da $t = t^*$ conformemente a (4) \iff (4i) un tasso di diluizione nonspecifica

$$\Omega = a^{(N+1)} > a_j$$

cioè porterà all'annientamento sicuro di *tutte* le popolazioni reali x_1, \dots, x_N , tanto più accelerato quanto più grande quello sarà stato scelto. Che in compenso la popolazione x_{N+1} sorpasserà ogni limite non ha a preoccuparci, essa esiste soltanto nella nostra mente. L'esempio trattato nella sottostante figura 2 rispecchia quanto detto. Scegliendo invece

$$(5) \quad \Omega = a^{(N+1)} = a_j$$

riusciremo a *mantenere la specie* x_j a prezzo dello scomparire a lunga durata di tutte le altre specie reali. In compenso la specie fittizia x_{N+1} con tasso di crescita

$$(5i) \quad a_{N+1} = (N+1)a_j - Na^{(N)}$$

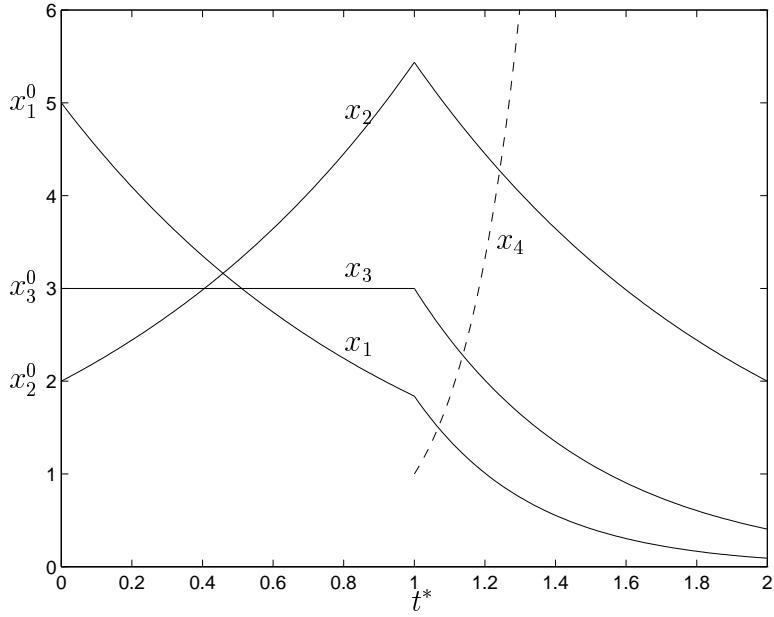


fig. 2: $\Omega > a_j$

naturalmente subirà di nuovo una crescita illimitata, assicurando in tal modo l'inalterata validità della condizione ambientale. Questo stato di cose è raffigurato in figura 3. Naturalmente si potrebbe inoltre adottare questo tasso di diluizione che *conserva la specie* x_j sin dall'inizio, ossia anche scegliere $t^* = 0$.

Volendo invece preservare in modo duraturo *tutte le popolazioni* x_1, \dots, x_N bisognerà escogitare delle altre strategie! Ed eccone una:

4 Catalizzazione con chiusura ciclica

Consideriamo il ciclo

$$(6) \quad \dot{x}_i = a_i x_i + b_i x_i \ln x_{i-1} - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^N \ln x_m = k := \sum_{m=1}^N \ln x_m^0; \quad x_i^0, \\ x_0 := x_N, \quad b_i > 0, \quad i = 1, 2, \dots, N$$

e dimostriamo la sua esplicita risolubilità riducendolo ad un sistema di equazioni differenziali *lineari* non omogenee. Applichiamo a (6) la trasformazione di B.L.Jones [1]

$$(7) \quad x_i = y_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau}$$

e notiamo per primo che la condizione ambientale ci fornisce

$$(8) \quad f = e^{\frac{k}{N}} \left(\prod_{m=1}^N y_m \right)^{-\frac{1}{N}},$$

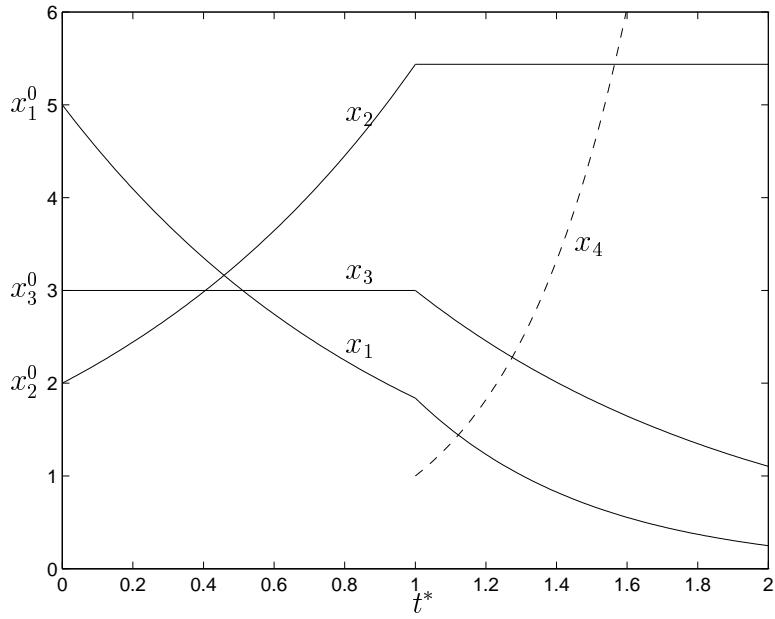


fig. 3: $\Omega = a_j$

mentre il nostro sistema, tenuto conto di questa relazione dopo introduzione delle variabili

$$(9) \quad \xi_i := \ln y_i$$

infatti assume la forma

$$(10) \quad \dot{\xi}_i = b_i \xi_{i-1} - \frac{b_i}{N} \sum_{m=1}^N \xi_m + a_i + \frac{b_i k}{N}, \quad \xi_0 = \xi_N; \quad \ln x_i^0$$

come enunciato.

4.1 Determinazione diretta dell'unico punto fisso di concomitanza $G(\bar{x}_i)$, $\bar{x}_i > 0$

Abbiamo a calcolare in questo punto fisso del ciclo (6) le $N+1$ incognite x_i, Ω . Azzerando le parti destre in (6) e dopo aver posto

$$(11) \quad z_i := \ln x_i$$

otteniamo le equazioni

$$a_1 + b_1 z_N - \Omega = 0$$

$$a_2 + b_2 z_1 - \Omega = 0$$

$$\vdots \quad \vdots$$

$$\begin{aligned} a_N + b_N z_{N-1} - \Omega &= 0 \\ z_1 + z_2 + \dots + z_N &= k \end{aligned}$$

e cioè d'una parte i valori

$$(12) \quad z_1 = \frac{1}{b_2}(\Omega - a_2), \dots, z_{N-1} = \frac{1}{b_N}(\Omega - a_N), z_N = \frac{1}{b_1}(\Omega - a_1)$$

che inseriti nell'ultima equazione ci permettono di determinare Ω quale

$$(12i) \quad \Omega = \frac{k + \sum_{m=1}^N \frac{a_m}{b_m}}{\sum_{m=1}^N \frac{1}{b_m}}.$$

4.2 Punto fisso per $N = 2$

Si ottiene

$$\Omega = \frac{kb_1b_2 + a_1b_2 + a_2b_1}{b_1 + b_2}, \quad z_1 = \frac{kb_1 + a_1 - a_2}{b_1 + b_2}, \quad z_2 = \frac{kb_2 - (a_1 - a_2)}{b_1 + b_2},$$

e quindi tenuto conto di (11) il nostro unico punto fisso $G(\bar{x}_i)$ di concomitanza avrà le coordinate

$$(13) \quad \begin{aligned} \bar{x}_1 &= e^{\frac{kb_1}{b_1+b_2}} e^{\frac{a_1-a_2}{b_1+b_2}} \\ \bar{x}_2 &= e^{\frac{kb_2}{b_1+b_2}} e^{-\frac{a_1-a_2}{b_1+b_2}}. \end{aligned}$$

4.3 Soluzione del ciclo per $N = 2$

In questo caso le equazioni (10) si scrivono

$$(14) \quad \begin{aligned} \dot{\xi}_1 &= -\frac{b_1}{2}\xi_1 + \frac{b_1}{2}\xi_2 + a_1 + \frac{b_1k}{2}; & \ln x_1^0 \\ \dot{\xi}_2 &= \frac{b_2}{2}\xi_1 - \frac{b_2}{2}\xi_2 + a_2 + \frac{b_2k}{2}; & \ln x_2^0 \end{aligned}$$

ed hanno i valori propri

$$\omega_1 = 0, \quad \omega_2 = -\frac{1}{2}(b_1 + b_2).$$

La soluzione generale del sistema omogeneo

$$\begin{aligned} \xi_1 &= C_1 + C_2 e^{\omega_2 t} \\ \xi_2 &= C_1 - \frac{b_2}{b_1} C_2 e^{\omega_2 t} \end{aligned}$$

dopo variazione delle costanti C_1, C_2 ci porta alla soluzione di (14):

$$\begin{aligned} \xi_1 &= \frac{t}{b_1 + b_2} [a_1b_2 + a_2b_1 + b_1b_2k] + K_1 \\ &\quad + \frac{b_1}{(b_1 + b_2)^2} [2(a_1 - a_2) + k(b_1 - b_2)] + K_2 e^{\omega_2 t}, \\ \xi_2 &= \frac{t}{b_1 + b_2} [a_1b_2 + a_2b_1 + b_1b_2k] + K_1 \\ &\quad - \frac{b_2}{(b_1 + b_2)^2} [2(a_1 - a_2) + k(b_1 - b_2)] - \frac{b_2}{b_1} K_2 e^{\omega_2 t}. \end{aligned}$$

Risalendo agli y_i , f troviamo infine la soluzione del ciclo a due popolazioni

$$(15) \quad \begin{aligned} x_1 &= e^{\frac{kb_1}{b_1+b_2}} e^{\frac{a_1-a_2}{b_1+b_2}} e^{\frac{b_1+b_2}{2b_1} K_2 e^{\omega_2 t}} \\ x_2 &= e^{\frac{kb_2}{b_1+b_2}} e^{-\frac{a_1-a_2}{b_1+b_2}} e^{-\frac{b_1+b_2}{2b_1} K_2 e^{\omega_2 t}} \end{aligned}$$

in conformità con (13), la cui *stabilità globale* è così provata.

5 Aggiunta di termini di autocatalisi

L'aggiunta di termini di autocatalisi non cambia nulla alla risolubilità dei nostri cicli. Ci limitiamo qui a considerare il caso *puro*

$$(16) \quad \dot{x}_i = c_i x_i \ln x_i - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^N \ln x_m = k; \quad x_i^0, i = 1, \dots, N$$

che mediante (7), (8), (9) è ricondotto a

$$(17) \quad \dot{\xi}_i = c_i \xi_i - \frac{c_i}{N} \sum_{m=1}^N \xi_m + \frac{c_i k}{N}; \quad \ln x_i^0, \quad i = 1, \dots, N.$$

5.1 Due popolazioni

Per due popolazioni abbiamo

$$(18) \quad \begin{aligned} \dot{\xi}_1 &= \frac{c_1}{2} \xi_1 - \frac{c_1}{2} \xi_2 + \frac{c_1 k}{2}; \quad \ln x_1^0 \\ \dot{\xi}_2 &= -\frac{c_2}{2} \xi_1 + \frac{c_2}{2} \xi_2 + \frac{c_2 k}{2}; \quad \ln x_2^0 \end{aligned}$$

con valori propri

$$\omega_1 = 0, \quad \omega_2 = \frac{1}{2}(c_1 + c_2).$$

Variando le costanti K_1 , K_2 in

$$\begin{aligned} \xi_1 &= K_1 + K_2 e^{\omega_2 t} \\ \xi_2 &= K_1 - \frac{c_2}{c_1} K_2 e^{\omega_2 t} \end{aligned}$$

otteniamo

$$K_1 = \frac{c_1 c_2 k}{c_1 + c_2} t + L_1, \quad K_2 = -\frac{c_1(c_1 - c_2)k}{(c_1 + c_2)^2} e^{-\omega_2 t} + L_2$$

e risalendo agli y_i , f

$$(19) \quad \begin{aligned} x_1 &= e^{\frac{kc_2}{c_1+c_2}} e^{\frac{c_1+c_2}{2c_1} L_2 e^{\omega_2 t}} \\ x_2 &= e^{\frac{kc_1}{c_1+c_2}} e^{-\frac{c_1+c_2}{2c_1} L_2 e^{\omega_2 t}}. \end{aligned}$$

La popolazione x_1 sarà quindi seletta se e solo se

$$\frac{c_1 + c_2}{2c_1} L_2 = \ln x_1^0 - \frac{kc_2}{c_1 + c_2} > 0$$

vale a dire quando

$$(20) \quad s_1 := c_1 \ln x_1^0 > s_2 := c_2 \ln x_2^0.$$

Queesti valori selettivi s_1, s_2 sono gli stessi che si incontrano rimpiazzando nel sistema (16) la nostra condizione ambientale con quella classica di Eigen [4].

6 Stabilizzazione in quasicicli

Chiamiamo quasiciclo una catena catalitica che lega le popolazioni da x_1 a x_N , dove però non vi sia chiusura ciclica, ossia x_N non catalizzi più x_1 , come schematicamente rappresentato in figura 4. Ad essa corrispondono le equazioni che si ottengono ponendo

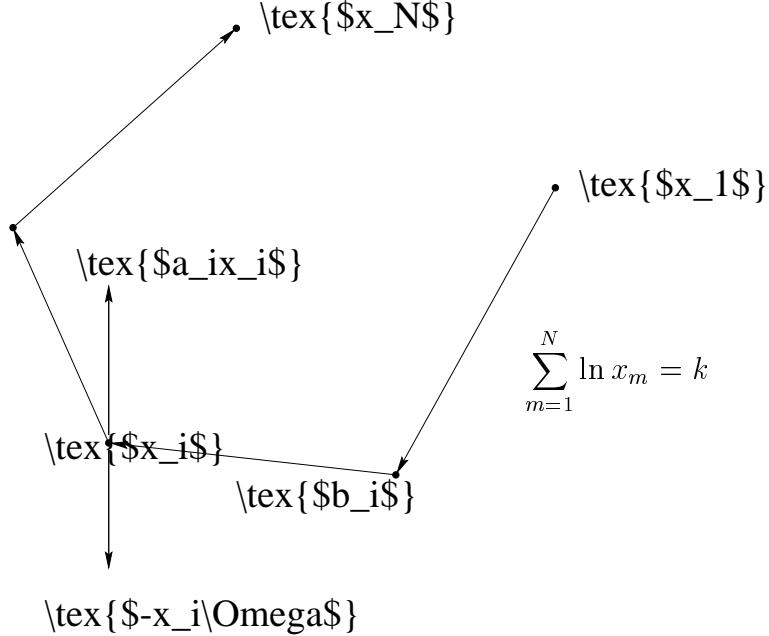


fig. 4: Un quasiciclo

$b_1 = 0$ nel sistema (6), ossia

$$(21) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 - x_1 \Omega; \quad x_1^0 \\ \dot{x}_i &= a_i x_i + b_i x_i \ln x_{i-1} - x_i \Omega, \quad \sum_{m=1}^N \ln x_m = k; \quad x_i^0 \\ b_i &> 0, \quad i = 2, \dots, N. \end{aligned}$$

6.1 Unico punto fisso $G(\bar{x}_i)$, $\bar{x}_i > 0$ di concomitanza

Avendo di nuovo posto

$$(11) \quad z_i := \ln x_i,$$

azzerato le parti destre di (21) e tenuto conto della condizione ambientale otteniamo

$$(22) \quad \begin{aligned} z_1 &= \frac{a_1 - a_2}{b_2}, z_2 = \frac{a_1 - a_3}{b_3}, \dots, z_{N-1} = \frac{a_1 - a_N}{b_N}, \\ z_N &= k - \sum_{m=1}^{N-1} \frac{a_1 - a_{m+1}}{b_{m+1}} \end{aligned}$$

e quindi le coordinate di $G(\bar{x}_i)$

$$(23) \quad \begin{aligned} \bar{x}_i &= e^{\frac{a_1 - a_{i+1}}{b_{i+1}}} \quad i = 1, \dots, N-1 \\ \bar{x}_N &= e^{k - \sum_{m=1}^{N-1} \frac{a_1 - a_{m+1}}{b_{m+1}}} \end{aligned}$$

6.2 Concomitanza per $N = 2$

In tal caso

$$(24) \quad \begin{aligned} \bar{x}_1 &= e^{\frac{a_1 - a_2}{b_2}} \\ \bar{x}_2 &= e^{k - \frac{a_1 - a_2}{b_2}}. \end{aligned}$$

6.3 Soluzione del quasiciclo per $N = 2$

Le equazioni da risolvere sono

$$(25) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 - x_1 \Omega \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 + b_2 x_2 \ln x_1 - x_2 \Omega \end{aligned}, \quad \ln x_1 + \ln x_2 = k; \quad \frac{x_1^0}{x_2^0}$$

ed a determinare Ω serve l'equazione

$$\frac{\dot{x}_1}{x_1} + \frac{\dot{x}_2}{x_2} = a_1 - \Omega + a_2 + b_2 \ln x_1 - \Omega = 0$$

che ci fornisce

$$\Omega = \frac{a_1 + a_2}{2} + \frac{b_2}{2} \ln x_1.$$

Quale alternativa all'esplicita risoluzione di (25) con lo stesso metodo come per il ciclo–possibilissima del resto–, qui ci conviene inserire l'ultima espressione nel sistema ottenendo per primo

$$(\ln x_1)' = -\frac{b_2}{2} \ln x_1 + \frac{a_1 - a_2}{2}.$$

Variando la costante in

$$\ln x_1 = C_1 e^{-\frac{b_2}{2} t}$$

avremo

$$\ln x_1 = \frac{a_1 - a_2}{b_2} + K_1 e^{-\frac{b_2}{2} t}.$$

Ciò ci porta alla seconda equazione

$$(\ln x_2)' = \frac{b_2}{2} K_1 e^{-\frac{b_2}{2} t}$$

ossia a

$$\ln x_2 = -K_1 e^{-\frac{b_2}{2} t} + K_2,$$

dove la condizione ambientale ci permette di calcolare K_2 :

$$\begin{aligned} \ln x_1 + \ln x_2 &= \frac{a_1 - a_2}{b_2} + K_2 = k, \\ K_2 &= k - \frac{a_1 - a_2}{b_2}. \end{aligned}$$

Le soluzioni del quasiciclo (25) sono quindi

$$(26) \quad \begin{aligned} x_1 &= e^{\frac{a_1 - a_2}{b_2}} e^{K_1 e^{-\frac{b_2}{2} t}} \\ x_2 &= e^{k - \frac{a_1 - a_2}{b_2}} e^{-K_1 e^{-\frac{b_2}{2} t}} \end{aligned}$$

che per $t \rightarrow \infty$ tendono verso il *punto fisso di concomitanza* (24) il quale dunque risulta essere *globalmente stabile*, ossia partendo da qualsiasi valori iniziali a lunga scadenza si giunge sempre a $G(\bar{x}_i)$!

6.4 N qualsiasi

Partendo dalle (21) ed usufruendo di

$$\sum_{i=1}^N \frac{\dot{x}_i}{x_i} = 0,$$

dopo aver determinato

$$\Omega = \frac{1}{N} \sum_{m=1}^N a_m + \frac{1}{N} \sum_{m=2}^N b_m \ln x_{m-1}$$

riscriviamo le *equazioni del quasiciclo* quali

$$(27) \quad \begin{aligned} (\ln x_1)' &= a_1 - \frac{1}{N} \sum_{m=1}^N a_m - \frac{1}{N} \sum_{m=2}^N b_m \ln x_{m-1} \\ (\ln x_i)' &= a_i + b_i \ln x_{i-1} - \frac{1}{N} \sum_{m=1}^N a_m - \frac{1}{N} \sum_{m=2}^N b_m \ln x_{m-1}, \quad i = 2, \dots, N \\ b_i &> 0. \end{aligned}$$

Ispirati dal paragone fra le (24) e le (26) valide per $N = 2$ e memori delle (22) tentiamo la loro risoluzione ponendo

$$(28) \quad \ln x_i = z_i + f_i \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{i=1}^N z_i = k, \quad \sum_{i=1}^N f_i = 0.$$

Si nota che le *costanti*

$$(22) \quad \ln x_i = z_i = \frac{a_1 - a_{i+1}}{b_{i+1}} \quad (i = 1, \dots, N-1), \quad \ln x_N = z_N = k - \sum_{m=1}^{N-1} \frac{a_1 - a_{m+1}}{b_{m+1}}$$

soddisfano le (27), mentre le *funzioni*

$$(28i) \quad \ln x_i = f_i \quad (i = 1, \dots, N-1), \quad \ln x_N = f_N = - \sum_{m=1}^{N-1} f_m$$

loro sovrapposte sono le soluzioni delle (27) quando vi si abbiano azzerato tutti i coefficienti di crescita autonoma

$$a_1 = a_2 = \dots = a_N = 0$$

e corrispondono dunque ad un *quasiciclo puramente catalitico* con punto fisso concomitante $G(1, \dots, 1, e^k)$ e soluzioni

$$(29) \quad x_i = e^{f_i} \quad (i = 1, \dots, N-1), \quad x_N = e^k e^{-\sum_{m=1}^{N-1} f_m}.$$

Il nostro *quasiciclo* (27) ha effettivamente le soluzioni

$$(30) \quad x_i = e^{z_i} e^{f_i} \quad (i = 1, \dots, N-1), \quad x_N = e^{k - \sum_{m=1}^{N-1} z_m} e^{-\sum_{m=1}^{N-1} f_m}$$

se le *funzioni* f_i per valori iniziali $f_i^0 = \ln x_i^0 - z_i$ ($i = 1, \dots, N-1$) soddisfano il sistema

$$(31) \quad \begin{aligned} \dot{f}_1 &= -\frac{b_2}{N} f_1 & -\frac{b_3}{N} f_2 & \dots & -\frac{b_{N-1}}{N} f_{N-2} & -\frac{b_N}{N} f_{N-1} \\ \dot{f}_2 &= (1 - \frac{1}{N}) b_2 f_1 & -\frac{b_3}{N} f_2 & \dots & -\frac{b_{N-1}}{N} f_{N-2} & -\frac{b_N}{N} f_{N-1} \\ \dot{f}_3 &= -\frac{b_2}{N} f_1 + (1 - \frac{1}{N}) b_3 f_2 & \dots & -\frac{b_{N-1}}{N} f_{N-2} & -\frac{b_N}{N} f_{N-1} \\ \vdots & \vdots & & & & \vdots \\ \dot{f}_{N-1} &= -\frac{b_2}{N} f_1 & -\frac{b_3}{N} f_2 & \dots & + (1 - \frac{1}{N}) b_{N-1} f_{N-2} & -\frac{b_N}{N} f_{N-1}. \end{aligned}$$

6.5 Stabilità globale del quasiciclo

La stabilità globale del quasiciclo è assicurata se e solo se per

$$b_2, \dots, b_N > 0$$

tutti gli autovalori

$$\omega_i \quad i = 1, \dots, N-1$$

della matrice F del sistema (31) hanno parti reali negative: infatti allora gli

$$f_i \quad i = 1, \dots, N-1$$

quali combinazioni lineari di

$$e^{\omega_i t}$$

per $t \rightarrow \infty$ tenderanno a zero e ciò sarà il caso anche per

$$f_N = - \sum_{m=1}^{N-1} f_m.$$

Per $N = 2$ infatti $\omega_1 = -\frac{b_2}{2} < 0$, e pure per $N = 3$ con

$$F = \begin{bmatrix} -\frac{1}{3}b_2 & -\frac{1}{3}b_3 \\ \frac{2}{3}b_2 & -\frac{1}{3}b_3 \end{bmatrix}$$

avremo

$$\operatorname{Re}(\omega_{1,2}) = \operatorname{Re} \frac{-(b_2 + b_3) \pm \sqrt{(b_2 + b_3)^2 - 12b_2b_3}}{6} < 0.$$

6.6 Stabilità per $N \geq 5$

Purtroppo questa condizione per stabilità globale del quasiciclo *non è più soddisfatta a partire da $N = 5$* come risulta dalla figura 5.

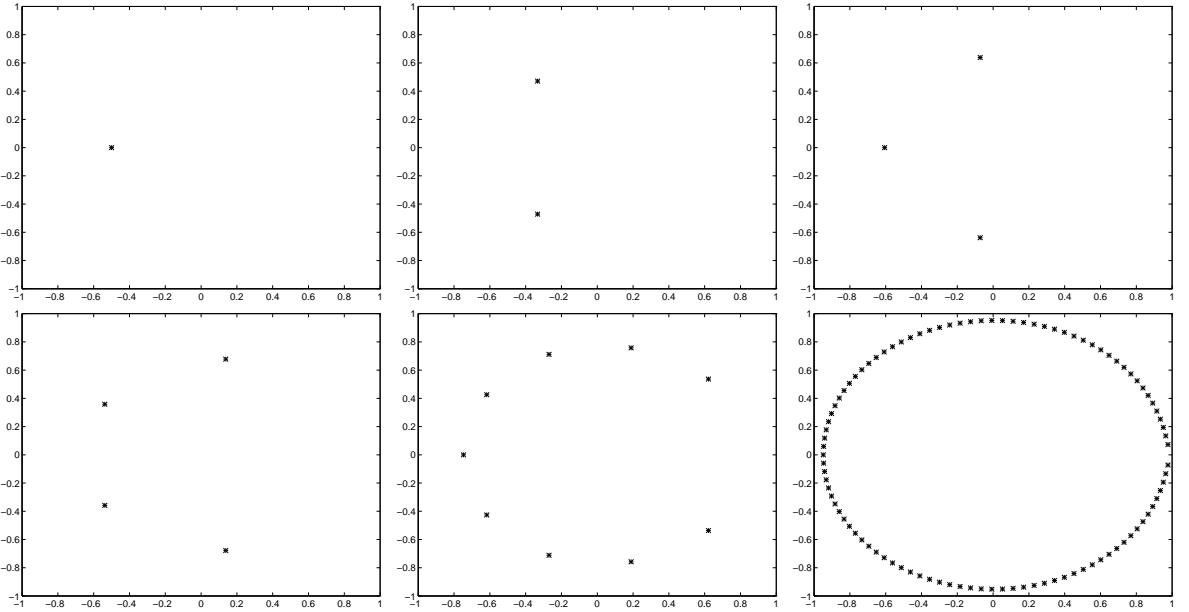


fig. 5: Autovalori di F per $N = 2, 3, 4, 5, 10, 100$ e $b_2 = b_3 = \dots = b_N = 1$

6.7 Quasiciclo con numero di specie $N \geq 5$

Spezzettiamo un quasiciclo con numero di specie $N \geq 5$ in parti indipendenti per salvaguardare la stabilità globale dell'insieme. Ci limitiamo a dare un'esempio numerico per

$N = 5$:

$$\begin{aligned} a_1 &= \frac{9}{10}, \quad a_2 = \frac{11}{10}, \quad a_3 = \frac{1}{2}, \quad a_4 = \frac{6}{5}, \quad a_5 = \frac{1}{5} \\ b_2 &= b_3 = b_5 = 1, \quad b_4 = 0 \\ x_1^0 &= 3, \quad x_2^0 = 2, \quad x_3^0 = 1, \quad x_4^0 = 6, \quad x_5^0 = 4 \end{aligned}$$

Le soluzioni sono raffigurate in figura 6.

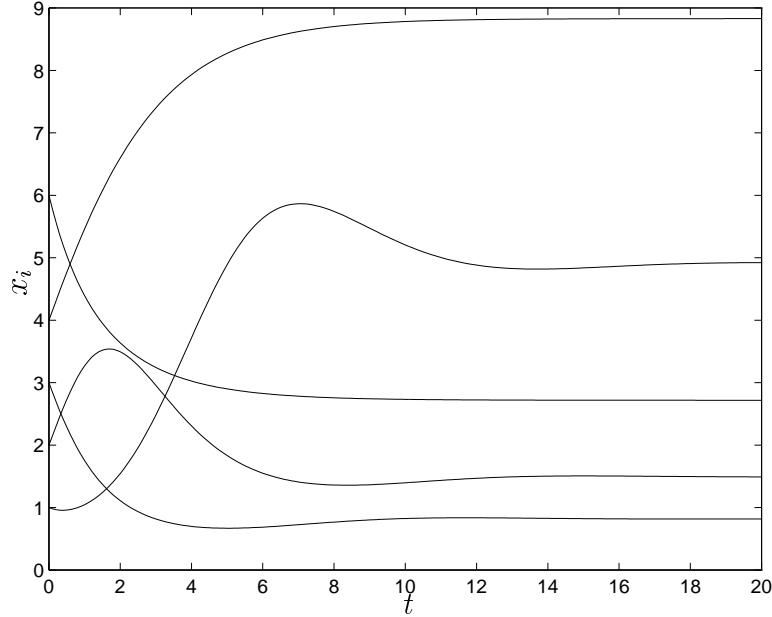


fig. 6: Stabilità salvaguardata

6.8 Stabilità del quasiciclo per $N = 4$

Essa sussiste come indicatoci da *F. Pini* per qualsiasi scelta di b_2, b_3, b_4 . Due esempi sono rappresentati nella figura 7.

6.9 Stabilità di un quasiciclo non spezzettato con $N = 5$

In un esempio conclusivo indichiamo un quasiciclo a cinque popolazioni che grazie ad appropriata scelta di b_2, \dots, b_5 rimane stabile. La sua evoluzione è visibile in figura 8. Infatti tutti gli autovalori della matrice F associata a questo quasiciclo hanno parti reali negative:

$$\begin{aligned} &-0.5235 + 1.7223i \\ &-0.5235 - 1.7223i \\ &-0.6765 + 1.0418i \\ &-0.6765 - 1.0418i. \end{aligned}$$

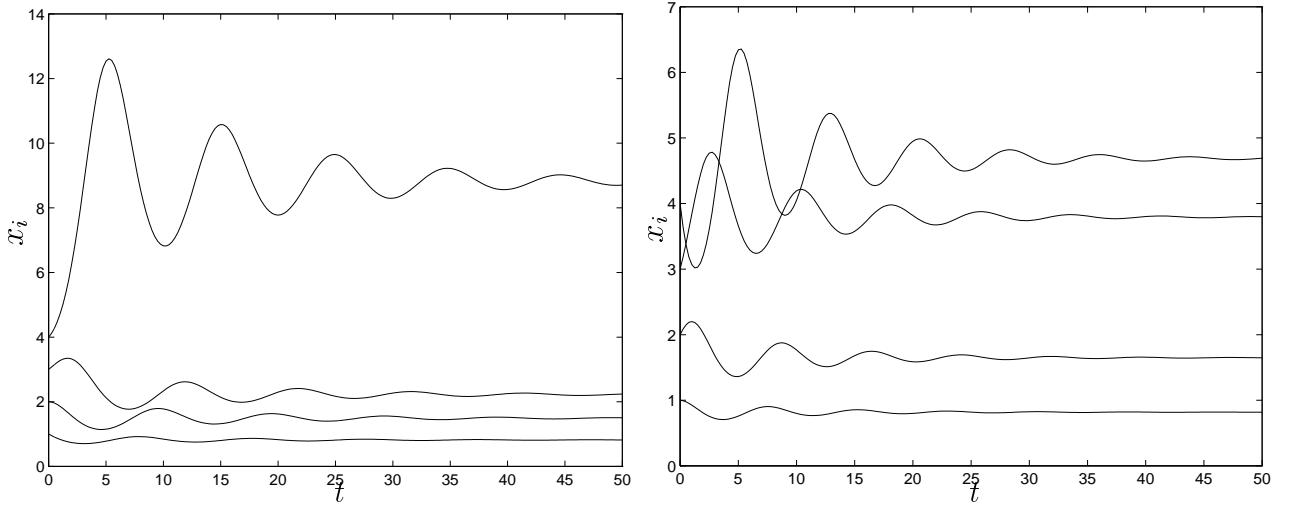


fig. 7: Due esempi per $N = 4$: $a_1 = \frac{9}{10}$, $a_2 = \frac{11}{10}$, $a_3 = \frac{1}{2}$, $a_4 = \frac{1}{10}$; $x_1^0 = 1$, $x_2^0 = 2$, $x_3^0 = 3$, $x_4^0 = 4$; a sinistra con $b_2 = b_3 = b_4 = 1$, a destra con $b_2 = 1$, $b_3 = \frac{4}{5}$ e $b_4 = \frac{3}{5}$.

References

- [1] B.L. Jones, *On the Theory of Selection of Coupled Macromolecular Systems*, Bull. Math. Biol. 38, 15-28 (1976).
- [2] M. Arrigoni, C.Marsan and F. Pini, *La struttura iperciclica come fattore di coesistenza stabile e garante della biodiversità*, il Volterriano Nr. 5, Mendrisio (1995).
- [3] A. Steiner, *Alcune associazioni biologiche*, in “Sguardo matematico nella biologia”, Mendrisio (1990).
- [4] A. Steiner, *Dalle caccia alla lepre ai cicli di Eigen*, Il Volterriano Nr. 1, Mendrisio (1991).

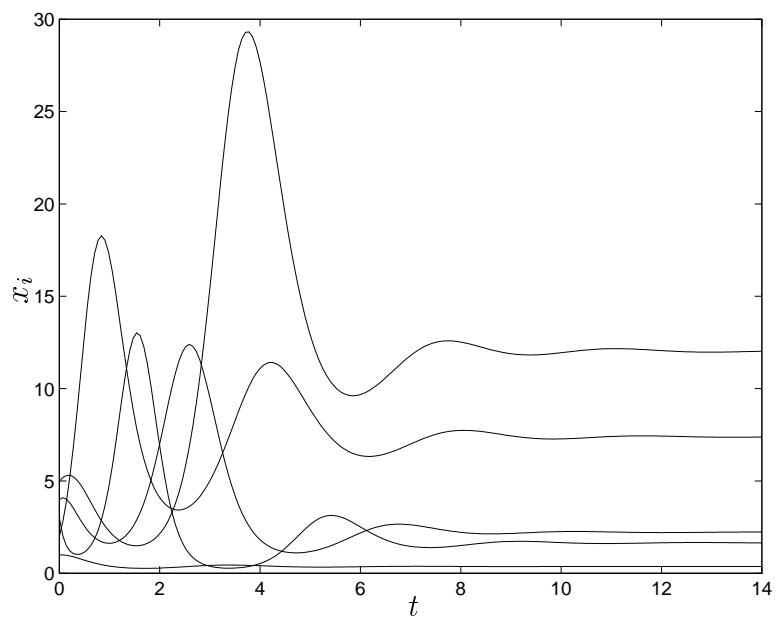


fig. 8: Esempio per $N = 5$: $a_1 = \frac{9}{10}$, $a_2 = \frac{11}{10}$, $a_3 = \frac{1}{2}$, $a_4 = \frac{2}{5}$, $a_5 = \frac{1}{10}$, $b_2 = b_3 = \frac{1}{5}$, $b_4 = b_5 = 1$
e $x_1^0 = 1$, $x_2^0 = 2$, $x_3^0 = 3$, $x_4^0 = 4$, $x_5^0 = 5$