

Selezione e convivenza in ipercicli

Antonio Steiner, Fabrizio Pini e Martin J. Gander

Abstract

We consider several models for the evolution of populations in competition: Darwinian systems with specific dilution terms, populations with quadratic growth rates and cyclic systems with logarithmic coupling and auto-catalytic terms. We further introduce an important generalization of Eigen's hyper-cycles, namely the case with specific dilution. We show under which conditions stable equilibria with coexistence of different populations are possible.

1 Sistemi Darwiniani

Essi stanno alla base della teoria matematica dell'evoluzione delle specie, come esposta ad esempio dai promotori stessi in [1]. Consideriamo N popolazioni a crescita esponenziale, esercitando però su di esse una pressione selettiva conforme alla condizione ambientale di mantenere costante il numero complessivo degli individui delle N specie nel loro habitat. Nel caso più semplice ciò viene realizzato mediante diluizione non specifica, ossia togliendo in ogni istante un'appropriato numero di individui proporzionale all'effettivo attuale di ogni specie. Traducendo quanto detto in termini di equazioni differenziali si ottiene

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

dove il tasso di diluizione in queste equazioni fenomenologiche, in virtù di $\sum_{k=1}^N \dot{x}_k = 0$, deve essere scelto uguale a

$$(2) \quad \Omega = \sum_{k=1}^N a_k x_k.$$

Gli $a_i > 0$ sono supposti differenti fra loro.

La prima risoluzione esplicita di questo e di altri sistemi nonlineari analoghi è dovuta a B.L. Jones. In [2] egli indica una trasformazione di variabili che la rende possibile. Ed ecco come vi si può giungere: le (1) si riscrivono

$$(\ln x_i)' = a_i - \Omega(t)$$

ponendo

$$\Omega(t) = \Omega(x_k(t)),$$

in modo che, dopo integrazione,

$$\ln x_i = \ln x_i^0 + a_i t - F(t),$$

dove $F(t)$ denota quella primitiva di $\Omega(t)$ per la quale $F(0) = 0$, ossia $F(t) = \int_0^t \Omega(\tau) d\tau$. Applicando la funzione esponenziale si trova allora

$$x_i(t) = \xi_i(t) f(t), \quad \xi_i := x_i^0 e^{a_i t}$$

e grazie alla condizione ambientale si ricava anche il fattore comune

$$f(t) := e^{-\int_0^t \Omega(\tau) d\tau} = \frac{1}{\sum_{k=1}^N x_k^0 e^{a_k t}},$$

quindi le *soluzioni* di (1)

$$(3) \quad x_i(t) = \frac{x_i^0 e^{a_i t}}{\sum_{k=1}^N x_k^0 e^{a_k t}}.$$

Sia a_j il più grande degli a_i , allora avremo

$$(4) \quad \bar{x}_j = \lim_{t \rightarrow \infty} x_j(t) = 1,$$

mentre tutte le altre popolazioni, a lungo termine, si estinguono.

2 Diluizione specifica

Il sistema

$$(5) \quad \dot{x}_i = a_i x_i - x_i(\Omega + \gamma_i); \quad x_i^0 > 0, \quad 0 \leq \gamma_i < a_i, \quad \sum_{k=1}^N x_k = 1$$

può essere riscritto in modo da evidenziarne l'identità formale con (1)

$$\dot{x}_i = (a_i - \gamma_i)x_i - x_i\Omega; \quad x_i^0 > 0, \quad \sum_{k=1}^N x_k = 1$$

con

$$\Omega = \sum_{k=1}^N (a_k - \gamma_k)x_k,$$

e permette di interferire nell'evoluzione del sistema selezionando una qualsiasi delle N specie mediante un' appropriata scelta della corrispondente costante di diluizione. In figura 1 diamo un esempio numerico di come invertire la selezione, in un sistema a due popolazioni, a favore di una specie in via di estinzione.

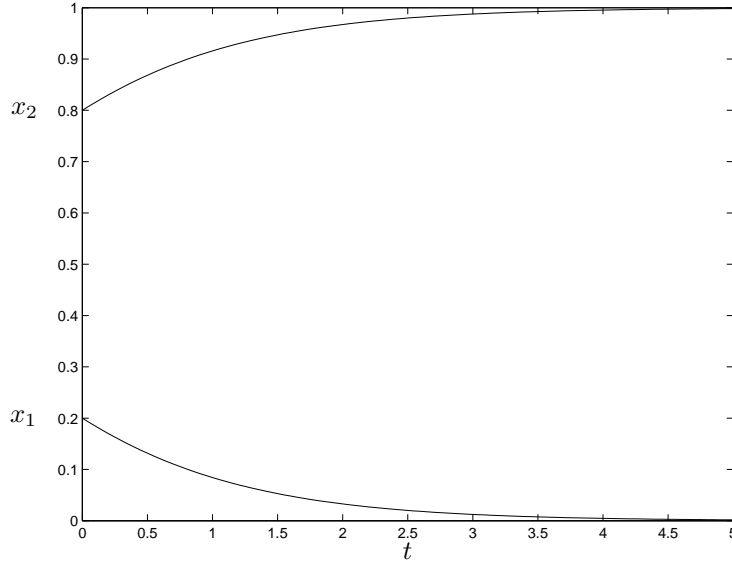


fig. 1: passaggio da (1) a (5) per $N = 2$, $x_1^0 = 0.2$, $x_2^0 = 0.8$, $a_1 = 3$, $a_2 = 2$, $\gamma_1 = 2$, $\gamma_2 = 0$.

3 Darwiniani generalizzati

Sono sistemi

$$(6) \quad \dot{x}_i = L_i(\underline{x}) - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0, \quad \sum_{k=1}^N x_k = 1$$

nei quali $L_i(\underline{x})$ denota una funzione lineare omogenea delle variabili x_1, \dots, x_N . Ai secondi termini di queste equazioni si potrebbero anche aggiungere delle costanti α_i inquanto esse, grazie a

$$\alpha_i = \alpha_i \cdot 1 = \alpha_i \sum_{k=1}^N x_k,$$

possono essere conglobate nelle $L_i(\underline{x})$. La risoluzione delle (6) avviene ponendo

$$(7) \quad x_i = \xi_i f$$

per cui

$$\dot{x}_i = \dot{\xi}_i f + \xi_i \dot{f} = f L_i(\underline{\xi}) - \xi_i f \Omega$$

e risolvendo dapprima le equazioni lineari

$$(8) \quad \dot{\xi}_i = L_i(\underline{\xi}); \quad x_i^0.$$

Resta da soddisfare

$$\dot{f} = -f \Omega = -f^2 \sum_{k=1}^N L_k(\underline{\xi}) = -f^2 \left(\sum_{k=1}^N \xi_k \right)$$

ossia

$$\left(\frac{1}{f}\right)' = \left(\sum_{k=1}^N \xi_k\right)'; \quad f(0) = 1$$

che ci determina

$$f = \frac{1}{\sum_{k=1}^N \xi_k}$$

e quindi le soluzioni

$$(9) \quad x_i = \frac{\xi_i}{\sum_{k=1}^N \xi_k}.$$

4 Popolazioni con crescita quadratica

Consideriamo le equazioni

$$(10) \quad \dot{x}_i = c_i x_i^2 - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0, \quad c_i > 0 \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{k=1}^N x_k = 1$$

già risolte in [3] nel modo seguente:

a) Applicando la trasformazione di B.L. Jones

$$(11) \quad x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau}$$

troviamo

$$(12) \quad f = \frac{1}{\sum_{k=1}^N \xi_k}$$

nonché le

$$\dot{\xi}_i = \frac{c_i \xi_i^2}{\sum_{k=1}^N \xi_k}; \quad x_i^0$$

che, dopo aver posto

$$(13) \quad \eta_i = \frac{1}{c_i \xi_i}$$

riscriviamo come

$$\dot{\eta}_i = \frac{-1}{\sum_{k=1}^N \frac{1}{c_k \eta_k}} \quad (i = 1, \dots, N).$$

b) In queste ultime equazioni i membri di destra sono indipendenti da i e quindi gli η_i differiscono solo per delle costanti C_i

$$(14) \quad \eta := \eta_1, \quad \eta_2 = \eta + C_2, \quad \dots, \quad \eta_N = \eta + C_N$$

che, tenuto conto di $\xi_i^0 = x_i^0$ e di (13), saranno

$$(15) \quad C_2 = \frac{1}{c_2 x_2^0} - \frac{1}{c_1 x_1^0}, \dots, C_N = \frac{1}{c_N x_N^0} - \frac{1}{c_1 x_1^0}.$$

Tutto si riduce ora all'equazione

$$\frac{d\eta}{dt} = \frac{-1}{\frac{1}{c_1 \eta} + \frac{1}{c_2(\eta+C_2)} + \dots + \frac{1}{c_N(\eta+C_N)}}; \quad \eta^0 = \frac{1}{c_1 x_1^0}$$

nella quale le variabili sono separate. Assumendo

$$(16) \quad \eta^0 = \frac{1}{c_1 x_1^0} < \eta_2^0 = \frac{1}{c_2 x_2^0} < \dots < \eta_N^0 = \frac{1}{c_N x_N^0}$$

ed accertato facilmente che $\eta, \eta_2, \dots, \eta_N$ rimangono positive, l'integrale della nostra equazione si scrive

$$(17) \quad -t + K = \ln \left(\eta^{\frac{1}{c_1}} \eta_2^{\frac{1}{c_2}} \dots \eta_N^{\frac{1}{c_N}} \right)$$

con

$$(18) \quad K = \ln \left(\left(\frac{1}{c_1 x_1^0} \right)^{\frac{1}{c_1}} \left(\frac{1}{c_2 x_2^0} \right)^{\frac{1}{c_2}} \dots \left(\frac{1}{c_N x_N^0} \right)^{\frac{1}{c_N}} \right).$$

c) Applicando l'esponenziale alla (17) si nota che, a partire dal valore $\eta^0 = \frac{1}{c_1 x_1^0}$, nel corso dell'evoluzione η cala a zero in modo monotono

$$(19) \quad \eta \longrightarrow 0 \iff t \longrightarrow \infty.$$

Ogni scelta di

$$\eta^0 = \frac{1}{c_1 x_1^0} \geq \eta > 0$$

secondo (17) e (18) ci determina un tempo

$$0 \leq t < \infty$$

che vi corrisponde. Inoltre, a causa delle (11)-(15), anche gli x_i risultano determinati

$$(20) \quad x_i = \frac{1}{c_i \eta_i} \cdot \frac{1}{\sum_{k=1}^N \frac{1}{c_k \eta_k}} \quad (i = 1, \dots, N).$$

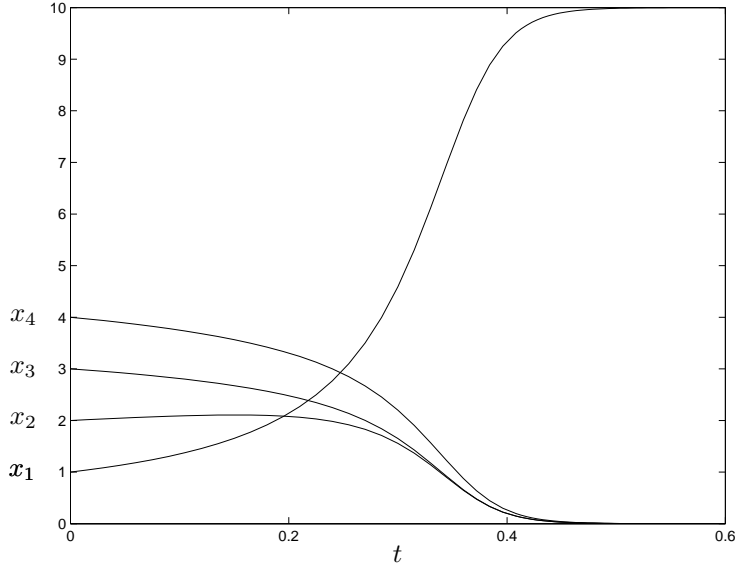


fig. 2: esempio con $N = 4$, $c_1 = 4$, $c_2 = 1$, $c_3 = 1/3$ e $c_4 = 1/4$.

L'evoluzione del sistema ci è quindi data: per $t \rightarrow \infty$ soltanto la popolazione con il maggior valore selettivo $c_i x_i^0$ - tenuto conto di (16) la popolazione x_1 - è selezionata e tutte le altre si estinguono

$$x_1 = \frac{1}{1 + c_1 \eta \left[\frac{1}{c_1(\eta + C_2)} + \dots + \frac{1}{c_N(\eta + C_N)} \right]} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 1,$$

mentre ad es.

$$x_2 = \frac{1}{c_2(\eta + C_2) \left[\frac{1}{c_1 \eta} + \frac{1}{c_2(\eta + C_2)} + \dots + \frac{1}{c_N(\eta + C_N)} \right]} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0.$$

In figura 2 diamo un *esempio numerico* di questa spietata selezione. Per maggiori ragguagli vedi [3, 4].

5 Sistemi selettivi classici risolvibili analiticamente

Sono questi i sistemi

$$(21) \quad \dot{x}_i = ax_i + c_i x_i^2 - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0, \quad c_i > 0, \quad a \geq 0, \quad \sum_{j=1}^N x_j = k$$

con aggiunta dei termini ax_i rispetto a (10).

a) Dopo aver posto

$$(22) \quad x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau}$$

si ha

$$(23) \quad f = \frac{k}{\sum_{j=1}^N \xi_j}$$

e

$$(24) \quad \dot{\xi}_i = a\xi_i + \frac{k c_i \xi_i^2}{\sum_{j=1}^N \xi_j}; \quad x_i^0 \quad (i = 1, \dots, N).$$

Dividendo per $-c_i \xi_i^2$ queste equazioni si riscrivono nella forma

$$-\frac{\dot{\xi}_i}{c_i \xi_i^2} + a \frac{1}{c_i \xi_i} = -\frac{k}{\sum_{j=1}^N \xi_j}.$$

Poniamo allora

$$(25) \quad \eta_i = \frac{1}{c_i \xi_i}, \quad \xi_i = \frac{1}{c_i \eta_i}$$

ottenendo

$$\dot{\eta}_i + a\eta_i = \frac{-k}{\sum_{j=1}^N \frac{1}{c_j \eta_j}}; \quad \eta_i^0 = \frac{1}{c_i x_i^0}$$

per ogni $i = 1, \dots, N$.

b) Queste equazioni, con

$$(26) \quad \eta_i = e^{-at} \zeta_i$$

si riducono a

$$(27) \quad \dot{\zeta}_i = \frac{-k}{\sum_{j=1}^N \frac{1}{c_j \zeta_j}}; \quad \zeta_i^0 = \frac{1}{c_i x_i^0} \quad (i = 1, \dots, N)$$

e sono del tipo già incontrato. Avremo

$$(28) \quad \zeta := \zeta_1, \quad \zeta_2 = \zeta + C_2, \quad \dots, \quad \zeta_N = \zeta + C_N$$

con costanti

$$(29) \quad C_2 = \frac{1}{c_2 x_2^0} - \frac{1}{c_1 x_1^0}, \quad \dots, \quad C_N = \frac{1}{c_N x_N^0} - \frac{1}{c_1 x_1^0}$$

positive se assumiamo le popolazioni numerate in modo che

$$(30) \quad \zeta^0 = \frac{1}{c_1 x_1^0} < \zeta_2^0 = \frac{1}{c_2 x_2^0} < \dots < \zeta_N^0 = \frac{1}{c_N x_N^0}.$$

Resta ora da risolvere una sola equazione e cioè

$$\frac{d\zeta}{dt} = \frac{-k}{\frac{1}{c_1\zeta} + \frac{1}{c_2(\zeta+C_2)} + \dots + \frac{1}{c_N(\zeta+C_N)}}; \quad \zeta^0 = \frac{1}{c_1x_1^0}$$

che possiede l'integrale

$$(31) \quad -kt + K = \ln \left(\zeta^{1/c_1} \zeta_2^{1/c_2} \dots \zeta_N^{1/c_N} \right)$$

con

$$(32) \quad K = \ln \left(\left(\frac{1}{c_1x_1^0} \right)^{1/c_1} \left(\frac{1}{c_2x_2^0} \right)^{1/c_2} \dots \left(\frac{1}{c_Nx_N^0} \right)^{1/c_N} \right).$$

Applicando l'esponenziale alla (31) si vede che, per $t \rightarrow \infty$, i valori di ζ da $\frac{1}{c_1x_1^0}$ per $t = 0$ decrescono in modo monotono a zero:

$$(33) \quad \zeta \rightarrow 0 \iff t \rightarrow \infty.$$

Ogni valore di ζ fra $\frac{1}{c_1}$ e 0 ci determina un valore corrispondente di t nonchè i valori di

$$(34) \quad x_i = \frac{1}{c_i\zeta_i} \cdot \frac{k}{\sum_{j=1}^N \frac{1}{c_j\zeta_j}} \quad (i = 1, \dots, N)$$

che *non dipendono da* $a \geq 0$. Ciò si spiega facilmente: calcolato

$$\Omega = a + \frac{1}{k} \sum_{j=1}^N c_j x_j^2$$

ed inserito nelle (21), si vede che queste non contengono a . L'*evoluzione* del nostro sistema è la seguente: sarà selezionata la popolazione x_1 col maggior valore selettivo $c_1x_1^0$ mentre tutte le altre si estinguono

$$x_1 = \frac{k}{1 + c_1\zeta \left(\frac{1}{c_2(\zeta+C_2)} + \dots + \frac{1}{c_N(\zeta+C_N)} \right)} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} k.$$

6 Cicli con termini di accoppiamento logaritmici

Essi furono proposti per la prima volta da B.L. Jones in [5]

$$(35) \quad \dot{x}_i = a_i x_i + b x_i \ln x_{i-1} - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0; \quad x_0 := x_N \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{j=1}^N x_j = k,$$

e possono essere risolti in modo del tutto naturale:

a) Applichiamo dapprima la consueta trasformazione

$$(36) \quad x_i = \xi_i f, \quad f = e^{-\int_0^t \Omega d\tau} = \frac{k}{\sum_{j=1}^N \xi_j}$$

ottenendo

$$(\ln \xi_i)' = a_i + b \ln \xi_{i-1} + b \ln \frac{k}{\sum_{j=1}^N \xi_j}.$$

b) Imposta alle funzioni ξ_i la forma

$$(37) \quad \xi_i = \eta_i \varphi$$

avremo da soddisfare le equazioni

$$(\ln \eta_i)' + (\ln \varphi)' = a_i + b \ln \eta_{i-1} + b \ln \frac{k}{\sum_{j=1}^N \eta_j}.$$

c) Dopo aver fissato il valore iniziale della funzione $\varphi(t)$ a 1 e posto

$$(38) \quad \zeta_i = \ln \eta_i$$

basterà risolvere il sistema lineare

$$(39) \quad \dot{\zeta}_i = a_i + b \zeta_{i-1}; \quad \zeta_i^0 = \ln x_i^0$$

ed inserire le soluzioni $\zeta_i = \zeta_i(t)$ nella parte destra di

$$(\ln \varphi)' = b \ln \frac{k}{\sum_{j=1}^N e^{\zeta_j}}; \quad \varphi^0 = 1.$$

Così si determina la funzione $\varphi = \varphi(t)$, che però non occorre calcolare, perchè risalendo la serie di trasformazioni effettuate tramite le

$$\eta_i = e^{\zeta_i}, \quad \xi_i = \varphi e^{\zeta_i}, \quad x_i = \frac{k \xi_i}{\sum_{j=1}^N \xi_j}$$

essa non appare nella formula finale per le *soluzioni del ciclo* (35):

$$(40) \quad x_i = \frac{k e^{\zeta_i}}{\sum_{j=1}^N e^{\zeta_j}}.$$

7 Aggiunta di termini autocatalitici

Con questa ci accostiamo ancora di un passo ai classici ipercicli di M. Eigen studiati numericamente in [1]. Anche i sistemi

$$(41) \quad \dot{x}_i = a_i x_i + b x_i \ln x_{i-1} + c x_i \ln x_i - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0; \quad x_0 := x_N \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{j=1}^N x_j = k$$

sono esplicitamente risolvibili. Le stesse trasformazioni di prima portano alle soluzioni (40), ora però con le ζ_i determinate da

$$(42) \quad \dot{\zeta}_i = a_i + b \zeta_{i-1} + c \zeta_i; \quad \zeta_i^0 = \ln x_i^0.$$

8 Cicli logaritmici selettivi

Essi si ottengono ponendo $b = 0$ in (41). Le corrispondenti equazioni (42)

$$\dot{\zeta}_i = a_i + c \zeta_i; \quad \zeta_i^0 = \ln x_i^0$$

tramite

$$(43) \quad \psi_i = \zeta_i + \frac{a_i}{c}$$

sono ricondotte a

$$(44) \quad \dot{\psi}_i = c \psi_i; \quad \psi_i^0 = \ln x_i^0 + \frac{a_i}{c}$$

e quindi secondo (40)

$$x_i = \frac{k e^{\psi_i - \frac{a_i}{c}}}{\sum_{j=1}^N e^{\psi_j - \frac{a_j}{c}}}.$$

Se per di più scegliamo $a_i = a$ indipendente da i , avremo $\psi_i = (\ln x_i^0 + \frac{a}{c}) e^{ct}$ e quindi il *ciclo logaritmico selettivo*

$$(45) \quad \dot{x}_i = a x_i + c x_i \ln x_i - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0 \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{j=1}^N x_j = k$$

ha le soluzioni

$$(46) \quad x_i = \frac{k e^{e^{ct} \ln x_i^0}}{\sum_{j=1}^N e^{e^{ct} \ln x_j^0}}$$

che non dipendono da a . Questi sistemi sono paragonabili ai *cicli classici selettivi*

$$(47) \quad \dot{x}_i = a x_i + c x_i^2 - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0; \quad \sum_{j=1}^N x_j = k$$

con le soluzioni viste in 5. Un *esempio numerico* è dato in figura 3. E' selezionata la popolazione col maggior valore iniziale.

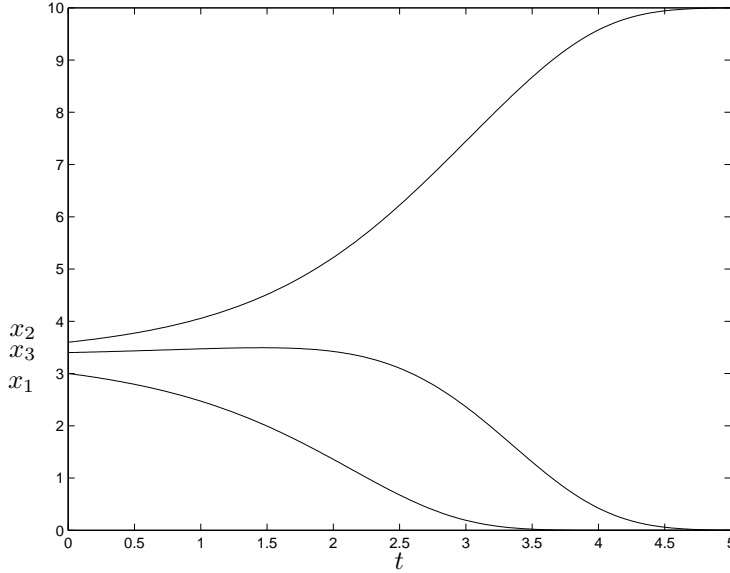


fig. 3: esempio numerico con $N = 3$, $c = 1$, $x_1^0 = 3$, $x_2^0 = 3.6$ e $x_3^0 = 3.4$.

9 Cicli logaritmici puramente catalitici

Scegliendo $a_i = 0$, $b = 1$, $c = 0$ si ottiene

$$(48) \quad \dot{x}_i = x_i \ln x_{i-1} - x_i \Omega; \quad x_i^0 > 0; \quad x_0 := x_N \quad (i = 1, \dots, N), \quad \sum_{j=1}^N x_j = k.$$

Le equazioni (42) che vi corrispondono

$$\dot{\zeta}_i = \zeta_{i-1}; \quad \zeta_i^0 = \ln x_i^0$$

con le loro soluzioni determinano l'evoluzione del ciclo. A partire da $N = 4$ questi sistemi possono dare luogo a un *ciclo limite*, come nel seguente esempio numerico:

$$N = 4, \quad x_1^0 = e^3, \quad x_2^0 = e^{-1}, \quad x_3^0 = x_4^0 = e.$$

Le funzioni

$$\begin{aligned} \zeta_1 &= e^t + e^{-t} + \cos t + \sin t \\ \zeta_2 &= e^t - e^{-t} - \cos t + \sin t \\ \zeta_3 &= e^t + e^{-t} - \cos t - \sin t \\ \zeta_4 &= e^t - e^{-t} + \cos t - \sin t \end{aligned}$$

insieme a $k = \sum_{j=1}^4 x_j^0$ ci forniscono ad es.

$$x_1 = \frac{k}{1 + e^{\zeta_2 - \zeta_1} + e^{\zeta_3 - \zeta_1} + e^{\zeta_4 - \zeta_1}}$$

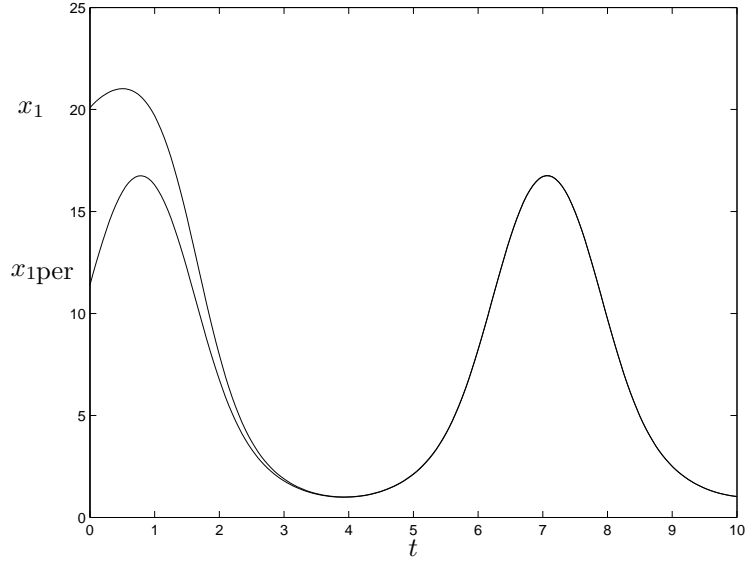


fig. 4: ciclo limite

che per $t \rightarrow \infty$ si accosta a

$$x_{1\text{per}} := \frac{k}{1 + e^{-2 \cos t} + e^{-2 \cos t - 2 \sin t} + e^{-2 \sin t}}$$

come da figura 4.

10 Diluizione specifica

Consideriamo sistemi Darwiniani a due popolazioni soggette al seguente nuovo tipo di diluizione

$$(49) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 - x_1 \sigma_1 \Omega; & x_1^0 &> 0 \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 - x_2 \sigma_2 \Omega; & x_2^0 &> 0 \end{aligned}, \quad a_i > 0, \sigma_i > 0, x_1 + x_2 = 1.$$

Con

$$\Omega = -\frac{1}{\sigma_1} \frac{\dot{x}_1}{x_1} + \frac{a_1}{\sigma_1} = -\frac{1}{\sigma_2} \frac{\dot{x}_2}{x_2} + \frac{a_2}{\sigma_2}$$

avremo

$$\left(\frac{1}{\sigma_2} \ln x_2 - \frac{1}{\sigma_1} \ln x_1 \right)' = \frac{a_2}{\sigma_2} - \frac{a_1}{\sigma_1}$$

e dopo integrazione

$$\ln \frac{x_2^{1/\sigma_2}}{x_1^{1/\sigma_1}} = \left(\frac{a_2}{\sigma_2} - \frac{a_1}{\sigma_1} \right) t + K.$$

Assumiamo ora ad es. che

$$(50) \quad \frac{a_1}{\sigma_1} > \frac{a_2}{\sigma_2}.$$

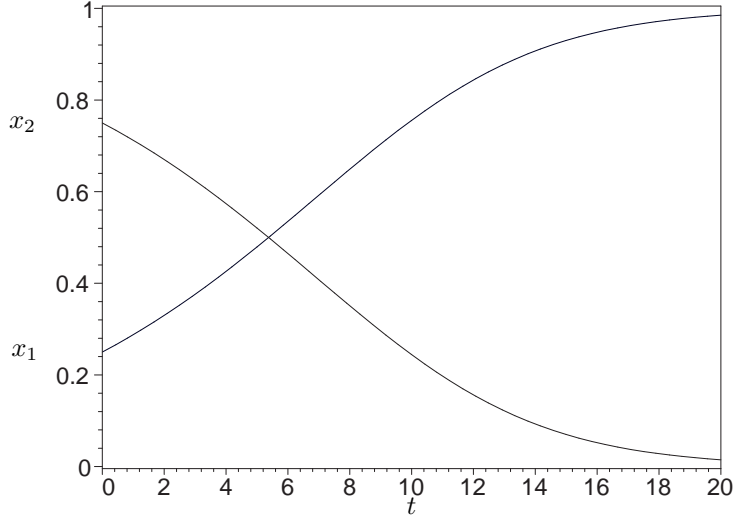


fig. 5: esempio

Allora applicando l'esponenziale si vede che

$$\frac{x_2^{1/\sigma_2}}{(1-x_2)^{1/\sigma_1}} \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0$$

e perciò x_2 a partire dal valore x_2^0 , assunto per $t = 0$, tenderà a zero,

$$x_2 \xrightarrow{t \rightarrow \infty} 0.$$

Quindi *la popolazione x_1 col maggior valore selettivo $\frac{a_1}{\sigma_1}$ sarà selezionata*, a scapito dell'altra. In più anche la cinetica ci è data da

$$(51) \quad t = \frac{1}{\frac{a_1}{\sigma_1} - \frac{a_2}{\sigma_2}} \ln \left(\left(\frac{x_2^0}{x_2} \right)^{\frac{1}{\sigma_2}} \left(\frac{1-x_2}{1-x_2^0} \right)^{\frac{1}{\sigma_1}} \right).$$

Si noti che ora con la scelta dei coefficienti σ_i ci è data la possibilità di interferire in questa evoluzione ! In figura 5 ne diamo un esempio.

11 Ipercicli a diluizione specifica

Essi costituiscono un'importante generalizzazione dei cicli classici di Eigen. Di nuovo però ci limitiamo al caso di due popolazioni

$$(52) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= a_1 x_1 + b_1 x_1 x_2 + c_1 x_1^2 - x_1 \sigma_1 \Omega; & x_1^0 &> 0 \\ \dot{x}_2 &= a_2 x_2 + b_2 x_2 x_1 + c_2 x_2^2 - x_2 \sigma_2 \Omega; & x_2^0 &> 0 \end{aligned}, \quad a_i > 0, \sigma_i > 0, x_1 + x_2 = 1.$$

Passiamo subito alla loro discussione e risoluzione, indicando quando avviene convivenza duratura fra le due specie. Tenendo conto di $\dot{x}_1 + \dot{x}_2 = 0$ si calcola

$$\Omega = \frac{1}{D} (a_1 x_1 + a_2 x_2 + (b_1 + b_2) x_1 x_2 + c_1 x_1^2 + c_2 x_2^2),$$

$$D := \sigma_1 x_1 + \sigma_2 x_2 = (\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2$$

ovvero (con $x_2 = 1 - x_1$)

$$\Omega = \frac{1}{D} \left((-b_1 - b_2 + c_1 + c_2)x_1^2 + (a_1 - a_2 + b_1 + b_2 - 2c_2)x_1 + (a_2 + c_2) \right).$$

Inseriamo questa espressione in (52)

$$\dot{x}_1 = x_1 (a_1 + b_1(1 - x_1) + c_1 x_1 - \sigma_1 \Omega)$$

e dopo aver introdotto

$$(53) \quad \tilde{a}_i, \tilde{b}_i, \tilde{c}_i := \frac{a_i}{\sigma_i}, \frac{b_i}{\sigma_i}, \frac{c_i}{\sigma_i}$$

troviamo un'unica equazione differenziale da risolvere, e cioè

$$(54) \quad \dot{x}_1 = \frac{\sigma_1 \sigma_2}{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2} x_1 f(x_1); \quad x_1^0 \in (0, 1)$$

dove $f(x_1)$ è il polinomio definito come segue

$$(55) \quad f(x_1) = \alpha x_1^2 + \beta x_1 + \gamma, \quad \alpha = \tilde{b}_1 + \tilde{b}_2 - \tilde{c}_1 - \tilde{c}_2, \quad \beta = -\tilde{a}_1 + \tilde{a}_2 - 2\tilde{b}_1 - \tilde{b}_2 + \tilde{c}_1 + 2\tilde{c}_2, \quad \gamma = \tilde{a}_1 - \tilde{a}_2 + \tilde{b}_1 - \tilde{c}_2.$$

Siccome

$$f(1) = 0$$

questo polinomio è divisibile per $(x_1 - 1)$ e possiede la fattorizzazione

$$(56) \quad f(x_1) = (x_1 - 1)(\alpha x_1 - \gamma).$$

In (54)

$$(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2 = \sigma_1 x_1 + \sigma_2(1 - x_1) > 0 \text{ per } x_1 \in (0, 1)$$

e quindi

$$(57) \quad \text{sgn} \dot{x}_1 = \text{sgn} f(x_1) \text{ per } x_1 \in (0, 1).$$

- I. Trattiamo dapprima il caso $\alpha = 0$, nel quale $f(x_1) = -\gamma(x_1 - 1)$ come raffigurato in figura 6 quando ad es. $\gamma > 0$ e per conseguenza la popolazione x_1 viene selezionata. L'equazione (54) si riscrive

$$dt = -\frac{1}{\sigma_1 \sigma_2 \gamma} \cdot \frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1(x_1 - 1)} dx_1$$

e dopo la scomposizione in frazioni semplici

$$\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1(x_1 - 1)} = \frac{-\sigma_2}{x_1} + \frac{\sigma_1}{x_1 - 1}$$

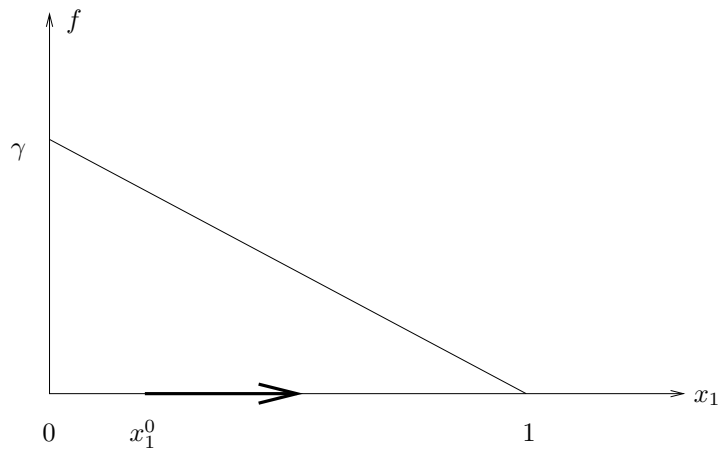


fig. 6: $\alpha = 0$

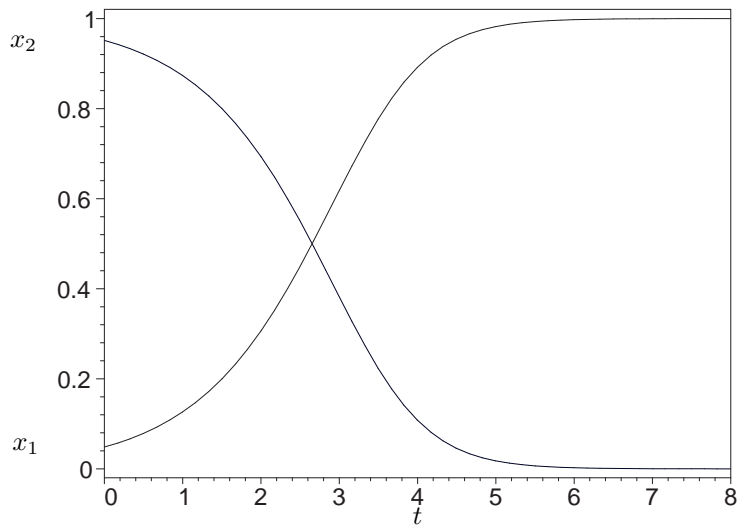


fig. 7: esempio con $\sigma_1 = 1$, $\sigma_2 = 2$, $\gamma = 1$ e $K = 3$.

se ne ricava l'integrale

$$(58) \quad t = -\frac{1}{\sigma_1\sigma_2\gamma} (-\sigma_2 \ln x_1 + \sigma_1 \ln(1-x_1)) + K$$

che ci fornisce la *cinetica* di questa evoluzione come da figura 7 per un esempio numerico. Nel caso $\alpha = 0$, secondo (55), abbiamo

$$f(x_1) = -x_1(\tilde{a}_1 - \tilde{a}_2 + \tilde{b}_1 - \tilde{c}_2) + (\tilde{a}_1 - \tilde{a}_2 + \tilde{b}_1 - \tilde{c}_2)$$

che si riscrive

$$(59) \quad f(x_1) = -(x_1(\tilde{\alpha}_1 - \tilde{\alpha}_2) - (\tilde{\alpha}_1 - \tilde{\alpha}_2)), \quad \tilde{\alpha}_1 := \tilde{a}_1 + \tilde{b}_1, \quad \tilde{\alpha}_2 := \tilde{a}_2 + \tilde{c}_2.$$

Ora facciamo vedere che l'equazione (54)

$$\dot{x}_1 = -\frac{\sigma_1\sigma_2}{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2} x_1 (x_1(\tilde{\alpha}_1 - \tilde{\alpha}_2) - (\tilde{\alpha}_1 - \tilde{\alpha}_2))$$

non è altro che quella corrispondente al sistema

$$(60) \quad \begin{aligned} \dot{x}_1 &= \alpha_1 x_1 - x_1 \sigma_1 \Omega; & x_1^0 & \\ \dot{x}_2 &= \alpha_2 x_2 - x_2 \sigma_2 \Omega; & x_2^0 & \end{aligned}, \quad x_1 + x_2 = 1, \quad \alpha_1 := a_1 + b_1, \quad \alpha_2 := a_2 + c_2.$$

Infatti ritroviamo quest'equazione inserendo nella prima equazione (60)

$$\Omega = \frac{(\alpha_1 - \alpha_2)x_1 + \alpha_2}{\sigma_1 x_1 + \sigma_2(1-x_1)}.$$

Si può dunque asserire che *per $\alpha = 0$ il sistema (52) non è altro che un sistema Darwiniano a diluizione specifica del tipo (49) camuffato da iperciclo*. I suoi valori selettivi sono

$$\tilde{\alpha}_1 = \frac{\alpha_1}{\sigma_1}, \quad \tilde{\alpha}_2 = \frac{\alpha_2}{\sigma_2}.$$

Infatti per $\gamma = \tilde{\alpha}_1 - \tilde{\alpha}_2 > 0$ la popolazione x_1 viene selezionata.

II. Quando $\alpha \neq 0$ possiamo, secondo (56), fattorizzare

$$(61) \quad f(x_1) = \alpha(x_1 - 1)(x_1 - \bar{x}_1), \quad \bar{x}_1 = \frac{\gamma}{\alpha}.$$

Ricordandoci (57), $\text{sgn}\dot{x}_1 = \text{sgn}f(x_1)$ per $x_1 \in (0, 1)$, possiamo, a seconda che $\alpha > 0$ o $\alpha < 0$, avvalerci delle figure 8 o 9 per determinare qualitativamente l'evoluzione dell'iperciclo, partendo da un $x_1^0 \in (0, 1)$:

Se $\alpha > 0$ per $\bar{x}_1 \leq 0$ la specie x_2 è selezionata, mentre quando $\bar{x}_1 \geq 1$, a lungo termine viene selezionata x_1 . Vi è convivenza fra le due popolazioni se e solo se

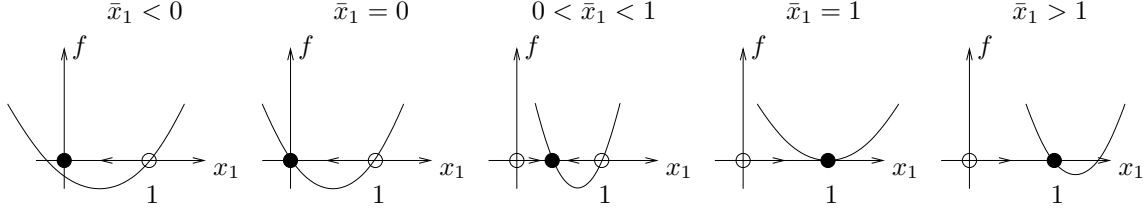


fig. 8: evoluzione per $\alpha > 0$

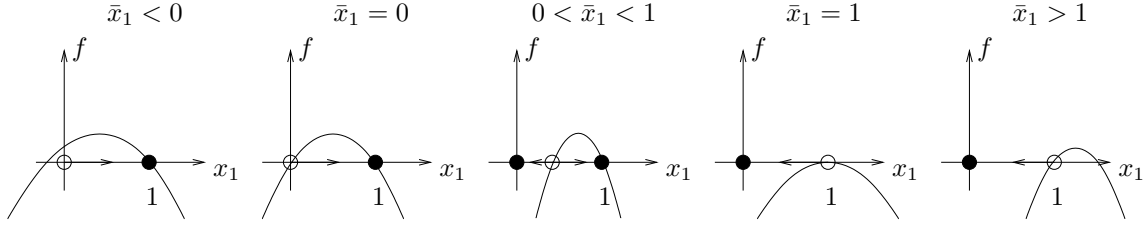


fig. 9: evoluzione per $\alpha < 0$

$0 < \bar{x}_1 < 1$. Il punto fisso $\bar{x}_1 = \frac{\gamma}{\alpha}$ è stabile. *Le due popolazioni potranno convivere sole per*

$$(62) \quad 0 < \gamma < \alpha \iff \tilde{c}_2 - \tilde{b}_1 < \tilde{a}_1 - \tilde{a}_2 < \tilde{b}_2 - \tilde{c}_1,$$

relazione che rimane invariata anche con un cambiamento di nomenclatura delle due popolazioni.

Invece per $\alpha < 0$ si ha necessariamente selezione: risulta selezionata la popolazione x_1 quando $\bar{x}_1 \leq 0$; invece la stessa si estingue se $\bar{x}_1 \geq 1$. Si ha un punto di biforcazione se $0 < \bar{x}_1 < 1$.

12 Cinetica dell'iperciclo per $\alpha \neq 0$

Essa risulta dall'integrazione della (54)

$$dt = \frac{1}{\sigma_1 \sigma_2 \alpha} \left(\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1(x_1 - 1)(x_1 - \bar{x}_1)} \right) dx_1.$$

Per effettuarla bisogna distinguere tre casi

a) $\bar{x}_1 = 0$:

$$\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1^2(x_1 - 1)} = \frac{A}{x_1^2} + \frac{B}{x_1} + \frac{C}{x_1 - 1} = -\frac{\sigma_2}{x_1^2} - \frac{\sigma_1}{x_1} + \frac{\sigma_1}{x_1 - 1}$$

e quindi

$$(63) \quad t = \frac{1}{\sigma_1 \sigma_2 \alpha} \left(\frac{\sigma_2}{x_1} - \sigma_1 \ln |x_1| + \sigma_1 \ln |x_1 - 1| \right) + K$$

con K da adattarsi al valore iniziale x_1^0 .

b) $\bar{x}_1 = 1$:

$$\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1(x_1 - 1)^2} = \frac{A}{x_1} + \frac{B}{(x_1 - 1)^2} + \frac{C}{x_1 - 1} = \frac{\sigma_2}{x_1} + \frac{\sigma_1}{(x_1 - 1)^2} - \frac{\sigma_2}{x_1 - 1}$$

con

$$(64) \quad t = \frac{1}{\sigma_1 \sigma_2 \alpha} \left(\sigma_2 \ln |x_1| - \frac{\sigma_1}{x_1 - 1} - \sigma_2 \ln |x_1 - 1| \right) + K$$

e costante d'integrazione K da adattarsi a x_1^0 .

c) Caso generale $\bar{x}_1 \neq 0, 1$:

$$\frac{(\sigma_1 - \sigma_2)x_1 + \sigma_2}{x_1(x_1 - 1)(x_1 - \bar{x}_1)} = \frac{A}{x_1} + \frac{B}{x_1 - 1} + \frac{C}{x_1 - \bar{x}_1}$$

dove

$$A = \frac{\sigma_2}{\bar{x}_1}, \quad B = \frac{\sigma_1}{1 - \bar{x}_1}, \quad C = - \left(\frac{\sigma_2}{\bar{x}_1} + \frac{\sigma_1}{1 - \bar{x}_1} \right)$$

e quindi

$$(65) \quad t = \frac{1}{\sigma_1 \sigma_2 \alpha} \left(\frac{\sigma_2}{\bar{x}_1} \ln |x_1| + \frac{\sigma_1}{1 - \bar{x}_1} \ln |x_1 - 1| - \left(\frac{\sigma_2}{\bar{x}_1} + \frac{\sigma_1}{1 - \bar{x}_1} \right) \ln |x_1 - \bar{x}_1| \right) + K,$$

K da adattarsi a $x_1^0 \neq \bar{x}_1$ se $\bar{x}_1 \in (0, 1)$.

13 Esempi numerici

Fissati per primo

$$\sigma_1 = \sigma_2 = 1; \quad a_2 = 3; \quad b_1 = 3, \quad b_2 = 0.5; \quad c_1 = 2, \quad c_2 = 1$$

calcoliamo

$$\alpha = 0.5, \quad \gamma = a_1 - 1, \quad \bar{x}_1 = 2(a_1 - 1).$$

Per le seguenti scelte di a_1

1. $a_1 = 0.5; \bar{x}_1 = -1$
2. $a_1 = 1; \bar{x}_1 = 0$
3. $a_1 = 1.2; \bar{x}_1 = 0.4$
4. $a_1 = 1.5; \bar{x}_1 = 1$

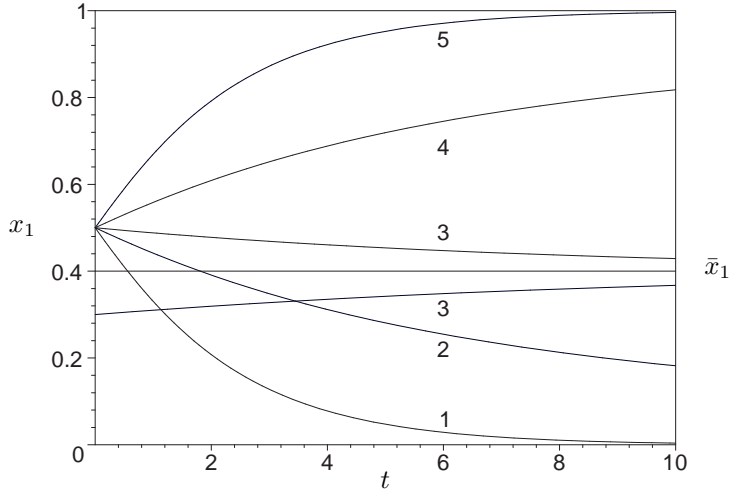


fig. 10: evoluzione dei cicli 1-5

5. $a_1 = 2; \bar{x}_1 = 2$

si ottengono cinque ipercicli la cui evoluzione è rappresentata in figura 10, partendo dallo stesso valore iniziale $x_1^0 = 0.5$, per il ciclo no. 3 inoltre anche da $x_1^0 = 0.3$.

Sempre per $\sigma_1 = \sigma_2 = 1$ ma ora come secondo esempio con

$$a_1 = 3; b_1 = 1, b_2 = 2; c_1 = 0.5, c_2 = 3$$

si calcolano

$$\alpha = -0.5, \gamma = 1 - a_2, \bar{x}_1 = 2(a_2 - 1)$$

e scegliendo infine

6. $a_2 = 0.5; \bar{x}_1 = -1$

7. $a_2 = 1; \bar{x}_1 = 0$

8. $a_2 = 1.2; \bar{x}_1 = 0.4$

9. $a_2 = 1.5; \bar{x}_1 = 1$

10. $a_2 = 2; \bar{x}_1 = 2$

si ottengono altri cinque ipercicli con evoluzione come da figura 11 con $x_1^0 = 0.5$ e per il ciclo no. 8 inoltre anche $x_1^0 = 0.3$.

Come terzo esempio calcolati per

$$\sigma_1 = 0.9, \sigma_2 = 1; a_2 = 3; b_1 = 3, b_2 = 0.5; c_1 = 2, c_2 = 1$$

$$\alpha = \frac{11}{18}, \gamma = \frac{10}{9}a_1 - \frac{2}{3}, \bar{x}_1 = \frac{20}{11}a_1 - \frac{12}{11}$$

abbiamo i cicli

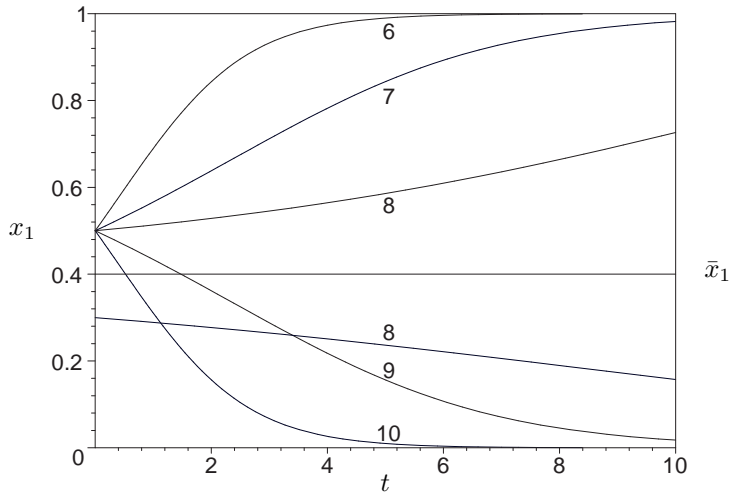


fig. 11: evoluzione dei cicli 6-10

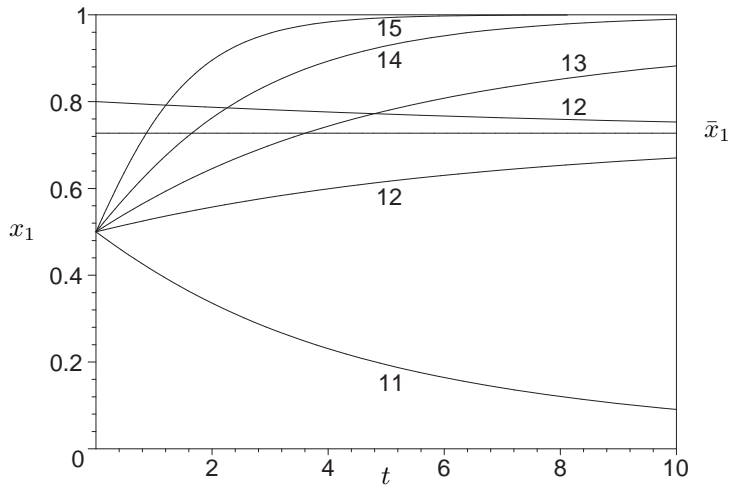


fig. 12: evoluzione dei cicli 11-15

11. $a_1 = 0.5; \bar{x}_1 = -\frac{2}{11}$

12. $a_1 = 1; \bar{x}_1 = \frac{8}{11}$

13. $a_1 = 1.2; \bar{x}_1 = \frac{12}{11}$

14. $a_1 = 1.5; \bar{x}_1 = \frac{18}{11}$

15. $a_1 = 2; \bar{x}_1 = \frac{28}{11}$

la cui evoluzione è rappresentata in figura 12.

Infine per

$$\sigma_1 = 1.1, \sigma_2 = 1; a_2 = 3; b_1 = 3, b_2 = 0.5; c_1 = 2, c_2 = 1$$

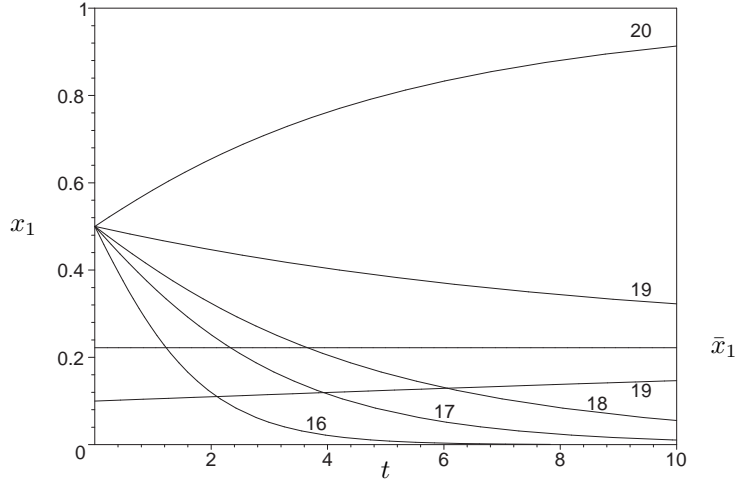


fig. 13: evoluzione dei cicli 16-20

$$\alpha = \frac{9}{22}, \quad \gamma = \frac{10}{11}a_1 - \frac{14}{11}, \quad \bar{x}_1 = \frac{20}{9}a_1 - \frac{28}{9}$$

si trovano i cicli

16. $a_1 = 0.5; \bar{x}_1 = -2$

17. $a_1 = 1; \bar{x}_1 = -\frac{8}{9}$

18. $a_1 = 1.2; \bar{x}_1 = -\frac{4}{9}$

19. $a_1 = 1.5; \bar{x}_1 = \frac{2}{9}$

20. $a_1 = 2; \bar{x}_1 = \frac{4}{3}$

come da figura 13.

14 Creare convivenza

Concludiamo chiedendoci quando un iperciclo con coefficienti a_i, b_i, c_i dati possa garantire la convivenza delle popolazioni mediante una buona scelta dei σ_i ?

La condizione $0 < \gamma < \alpha$ con

$$\gamma = \tilde{a}_1 + \tilde{b}_1 - \tilde{a}_2 - \tilde{c}_2, \quad \alpha = \tilde{b}_1 - \tilde{c}_1 + \tilde{b}_2 - \tilde{c}_2$$

si scinde nella due disuguaglianze

$$\frac{a_2 + c_2}{\sigma_2} < \frac{a_1 + b_1}{\sigma_1}, \quad \frac{a_1 + c_1}{\sigma_1} < \frac{a_2 + b_2}{\sigma_2}$$

e si riscrive

$$\frac{a_1 + c_1}{a_2 + b_2} < \frac{\sigma_1}{\sigma_2} < \frac{a_1 + b_1}{a_2 + c_2}.$$

Quindi risulta quale *condizione necessaria e sufficiente per la convivenza nel ciclo*

$$\frac{a_1 + c_1}{a_2 + b_2} < \frac{a_1 + b_1}{a_2 + c_2},$$

che è sempre soddisfatta se ad es.

$$c_1 < b_1, \quad c_2 < b_2.$$

Bibliografia

- [1] M. Eigen, P. Schuster: *The Hypercycle - A Principle of Natural Self Organization*, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York, 1979.
- [2] B.L. Jones et al.: *On the Theory of Selection of Coupled Macromolecular Systems*, Bull. Math. Biol. 38, 15-28, 1976.
- [3] A. Steiner: *Sistemi dinamici non lineari III*, Il Volterriano Nr. 6, Mendrisio 1997.
- [4] A. Steiner: *Dalla caccia alla lepre ai cicli di Eigen*. Il Volterriano Nr. 1, Mendrisio 1991.
- [5] B.L. Jones: *A solvable Hypercycle Model for the Selection of Biological Molecules*. J. Math. Biology 4, 187-193, 1977.