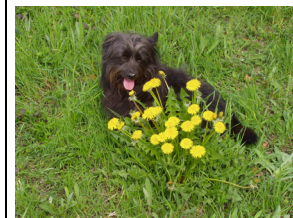


# MatematicaMente

Publicazione mensile della sezione veronese della MATHESIS – Società Italiana di Scienze Matematiche e Fisiche – Fondata nel 1895 – Autorizzazione del Tribunale di Verona n. 1360 del 15 – 03 – 1999 – I diritti d'autore sono riservati. Direttore: Luciano Corso - Redazione: Luciano Corso, Elisabetta Capotosto, Carlo Marchiori, Giovanna Tessari – Via IV Novembre, 11/b – 37126 Verona – tel e fax (045) 8344785 – 338 6416432 – e-mail: lcorso@iol.it – Stampa in proprio - Numero 141 – Uscito il 7 – 10 – 2009



## 2009: duecento anni dalla nascita di Darwin

di Luciano Corso

[Segue dal numero 140] Una conseguenza dei risultati statistici ottenuti da Mendel è la determinazione della ragione per cui, in ogni specie biologica, le quantità di maschi e di femmine che nascono sono circa uguali. Sappiamo che il sesso è caratterizzato dal patrimonio cromosomico di ciascun individuo. Esso è costituito dall'abbinamento di due cromosomi X per la femmina e da un abbinamento di un cromosoma X con uno Y per il maschio. L'accoppiamento di un maschio con una femmina è schematizzato dalla seguente tabella:

		Femmina	
		XX	
Maschio	XY	XX	XX
		YX	YX

In base ai risultati di Mendel, come si può vedere dalla tabella 3, la trasmissione della sessualità avviene nel rapporto  $\frac{1}{2}$  per il maschio e  $\frac{1}{2}$  per la femmina. Il modello è qui di natura matematica (calcolo delle probabilità), ma con la statistica si raggiunse questo risultato parecchi decenni prima. Inoltre, statisticamente, venne dimostrato che, su base sperimentale, alla nascita, il numero di maschi è sempre maggiore di quello delle femmine. Di ciò si resero conto tutti gli studiosi che seguirono le serie storiche della natalità nei diversi paesi d'Europa. Si assiste, in effetti, a questo fenomeno: i maschi sono più numerosi alla nascita delle femmine, ma fino alla loro adolescenza muoiono di più, sicché in fase di maturità sessuale il rapporto maschi/femmine è circa pari a 1. Anche la giustificazione di questo fatto va ricercata nella teoria della selezione naturale di Darwin.

### La matematica nella teoria dell'evoluzione

Guardando la tabella 2 [MatematicaMente n. 140] ci si accorge che, dato un certo carattere, la modalità dominante  $A$  predomina e sembra che, in poche generazioni, debba prendere il predominio nella popolazione. Questa apparenza venne considerata da Gudny Yule il quale, appunto, concluse proprio questo: analizzando le combinazioni genotipiche

$$AA \quad Aa \quad aA \quad aa, \quad (1)$$

l'allele  $A$  ha 3 possibili modi di presentarsi in una generazione successiva, mentre l'allele  $a$  ha un solo modo. Da ciò sembrerebbe che, nel giro di poche generazioni, tutti gli individui di una data specie dovrebbero essere portatori delle caratteristiche dominanti presenti in  $A$  (si osserverebbero, cioè, 3 su 4 individui).

Consideriamo una popolazione di  $N$  individui di una data specie  $\{x_1, x_2, \dots, x_N\}$ . Supponiamo che sia  $p$  la proporzione di individui che siano portatori della modalità dominante  $A$  (fenotipo) di un certo carattere e  $q$  quella dei portatori della modalità recessiva  $a$  (fenotipo) dello stesso carattere. Allora la probabilità che in una generazione un nuovo individuo sia portatore dei genotipi in (1) è:

$$\begin{matrix} AA & Aa & aA & aa \\ pp & pq & qp & qq \end{matrix} \quad (2)$$

Considerando che  $Aa$  è diverso da  $aA$  per l'ordine, ma non per l'effetto, determiniamo la probabilità che l'allele  $A$  si trasmetta alla generazione successiva:

$$p^2 + pq = p(p + q) = p. \quad (3)$$

L'allele  $a$ , invece, si trasmette con probabilità:

$$q^2 + qp = q(p + q) = q \quad (4)$$

In sostanza, contro ogni apparenza, le proporzioni di alleli  $A$  e  $a$  dopo ogni generazione rimangono costanti indipendentemente dai valori di partenza di  $p$  e  $q$ . Questa semplice dimostrazione venne data da Hardy e da Weinberg in un articolo che voleva spiegare al biologo Yule perché, di generazione in generazione, non ci si dovesse aspettare una invasione di una modalità dominante  $A$  di un certo carattere negli individui di una popolazione biologica.

Per comprendere bene il peso di questo risultato sulla teoria della selezione naturale e dell'evoluzione delle specie di Darwin, occorre partire dalle assunzioni fatte da Hardy e Weinberg. Esse sono:

- 1.1) all'interno della popolazione gli accoppiamenti tra gli individui devono essere equiprobabili e casuali;
- 1.2) la popolazione deve essere costituita da un numero molto grande di individui (deve, cioè, valere la legge dei grandi numeri);
- 1.3) il sistema ecobiologico deve essere stabile;
- 1.4) il sistema ecobiologico deve essere chiuso.

Quando manca almeno uno di questi 4 presupposti, allora interviene la selezione naturale e l'evoluzione della specie.

La selezione naturale, perciò, si basa su:

- 2.1) gli accoppiamenti sono non equiprobabili in quanto sono favoriti gli accoppiamenti di quegli individui che sopravvivono alla selezione naturale;
- 2.2) selezioni artificiali (fatte, per esempio, da allevatori) o di nicchia (dovute a una deriva genetica) a causa di una popolazione piccola o isolata;
- 2.3) una generale instabilità del sistema ecobiologico dovuta o a cataclismi o a mutazioni endogene nella trasmissione dei caratteri ereditari (copiatura sbagliata di una "stringa") o a mutazioni esogene a causa di danneggiamenti legati a fattori accidentali esterni;
- 2.4) una non chiusura degli ecosistemi.

La proposta formale di Hardy e Weinberg, lungi dal risolvere completamente il problema di matematizzare completamente la teoria dell'evoluzione per selezione naturale di Darwin, è un valido contributo concettuale, basato sul calcolo delle probabilità e sulla statistica, in questo senso esse sostengono il valore della teoria darwiniana.

Successivi studi hanno confermato e ampliato i risultati di Hardy-Weinberg generalizzandoli a più caratteri e modalità [B.3]. Consideriamo tutti gli alleli possibili di una data popolazione di individui della stessa specie. Siano essi:

$$A_1, A_2, \dots, A_N. \quad (5)$$

Quando si generano nuovi individui, le coppie di alleli possibili sono:

$$A_1A_1, A_1A_2, \dots, A_1A_N, A_2A_1, A_2A_2, \dots, A_{N-1}A_N, A_NA_N. \quad (6)$$

Se  $A_iA_j = A_jA_i$  la cardinalità delle coppie è:

$$|coppie| = (N^2 - N) \cdot \frac{1}{2} + N = \frac{N(N+1)}{2}, \quad (7)$$

come si può notare dalla seguente tabella 4

$$\begin{pmatrix} & A_1 & \dots & A_j & \dots & A_N \\ A_1 & A_{11} & \dots & A_{1j} & \dots & A_{1N} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ A_k & \dots & \dots & A_{kj} & \dots & A_{kN} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ A_N & \dots & \dots & \dots & \dots & A_{NN} \end{pmatrix}, \quad \text{Tabella 4}$$

dove si è semplificata la scrittura ponendo  $A_k A_j = A_{kj}$ . Supponiamo ora che  $A_j$  sia recessivo e che  $A_k$  sia dominante; allora poniamo  $A_j = a_j$  e per ogni carattere vale la tabella 2 [Matematicamente 140].

Siccome nell'ambiente in cui ci muoviamo esistono  $N$  caratteri distinti, possiamo dire che la quantità di individui portatori di diversi caratteri è

$$\frac{N(N+1)}{2} = \frac{N(N+1)}{2} \cdot u + \frac{N(N+1)}{2} \cdot 2 \cdot v + \frac{N(N+1)}{2} \cdot w,$$

dove  $u, v, w$  sono le proporzioni nella popolazione di individui che hanno rispettivamente le coppie  $AA, Aa, aa$ . Troviamo perciò:

$$u + 2v + w = 1.$$

Possiamo scrivere:

$$P(A) = p = u + v$$

$$P(a) = q = v + w,$$

e quindi:

$$\begin{aligned} P(AA) &= p^2, & P(Aa) &= 2pq, & P(aa) &= q^2 \\ u &= p^2, & 2v &= 2pq, & w &= q^2. \end{aligned}$$

Come abbiamo scritto, uno dei problemi della teoria di Mendel era che dopo  $n$  passi si poteva pensare che le modalità dominanti diventassero rapidamente egemoni. Lo studio probabilistico di questa trasmissione genica dimostra che di passo in passo il sistema non muta il rapporto tra modalità dominanti e recessive. Il sistema cioè è stazionario (legge di Hardy-Weinberg). Un sistema è stazionario se la  $stat(X_t) = stat(X_{t+\Delta t})$ , per ogni  $\Delta t$ ; cioè esso è stazionario se le sue proprietà statistiche si conservano nel tempo. La legge di Hardy-Weinberg dichiara che il sistema di trasmissione genica, per ogni gene, conserva le sue proprietà statistiche nel tempo, a parità di condizioni. Occorre qui non fare l'errore di pensare che il sistema non possa subire piccole variazioni, di generazione in generazione [B.3].

Partendo da una popolazione di parenti, la mescolanza casuale di alleli tende a stabilire una distribuzione stazionaria dopo una generazione. Per la proprietà di stazionarietà non c'è nel sistema biologico nessuna tendenza verso un cambiamento sistematico di qualche tipo, tuttavia fluttuazioni casuali possono cambiare le frequenze geniche  $p$  e  $q$ , di generazione in generazione e la composizione genica lentamente subirà uno spostamento. Non ci sono forze capaci di ripristinare le frequenze originarie. Al contrario, questo modello semplificato porta a concludere che, per una popolazione di dimensione limitata, un gene dovrebbe infine morire, così che la popolazione dovrebbe appartenere a uno dei fenotipi puri  $AA$  o  $aa$ . In natura ciò non accade a causa della creazione di nuovi geni per mutazioni, selezioni, e altri effetti tutti riconducibili a dinamiche casuali. Il teorema di Hardy-Weinberg viene spesso considerato come implicante una stretta stabilità del sistema di trasmissione genica al variare del tempo, ma non è così [B.3]. È, infine, errato credere che la legge dei grandi numeri agisca come forza, dotata di memoria, che cerca un ritorno allo stato originario. Notiamo che la legge di Hardy-Weinberg non si applica alla distribuzione di due coppie di geni (caratteri: per esempio:  $A_j$ ="colore degli occhi" e  $B_j$ ="essere mancini").

Si può formalizzare la trasmissione dei caratteri ereditari da padre-madre e figli anche attraverso una catena di Markov. Presentiamo, rivisitandola, la proposta che si trova in [B.4].

		FIGLIA / O		
PADRE	MADRE	$aa$	$Aa$	$AA$
$AA$	$AA$	0	0	1
$AA$	$Aa$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$AA$	$aa$	0	1	0
$Aa$	$AA$	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
$Aa$	$Aa$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$
$Aa$	$aa$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0
$aa$	$AA$	0	1	0
$aa$	$Aa$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0
$aa$	$aa$	1	0	0

$$P(AA|Padre) = u, \quad P(Aa|Padre) = 2v, \quad P(aa|Padre) = w$$

$$P[(Padre_{AA}) \cup (Padre_{Aa}) \cup (Padre_{aa})] = u + 2v + w = 1$$

$$P(Figlia_{aa} | Madre_{aa}) = u \cdot 0 + 2v \cdot \frac{1}{2} + w \cdot 1 = v + w$$

$$P(Figlia_{Aa} | Madre_{aa}) = u \cdot 1 + 2v \cdot \frac{1}{2} + w \cdot 0 = u + v$$

$$P(Figlia_{AA} | Madre_{aa}) = u \cdot 0 + 2v \cdot 0 + w \cdot 0 = 0.$$

$$P(Figlia_{aa} | Madre_{Aa}) = u \cdot 0 + 2v \cdot \frac{1}{4} + w \cdot \frac{1}{2} = v/2 + w/2$$

$$P(Figlia_{Aa} | Madre_{Aa}) = u \cdot \frac{1}{2} + 2v \cdot \frac{1}{2} + w \cdot \frac{1}{2} = 1/2$$

$$P(Figlia_{AA} | Madre_{Aa}) = u \cdot \frac{1}{2} + 2v \cdot \frac{1}{4} + w \cdot 0 = u/2 + v/2$$

$$P(Figlia_{aa} | Madre_{AA}) = u \cdot 0 + 2v \cdot 0 + w \cdot 0 = 0$$

$$P(Figlia_{Aa} | Madre_{AA}) = u \cdot 0 + 2v \cdot \frac{1}{2} + w \cdot 1 = v + w$$

$$P(Figlia_{AA} | Madre_{AA}) = u \cdot 1 + 2v \cdot \frac{1}{2} + w \cdot 0 = u + v$$

Ecco la matrice di trasformazione:

		FIGLIA		
		$aa$	$Aa$	$AA$
MADRE	$aa$	$v + w$	$u + v$	0
	$Aa$	$(v + w) / 2$	$1 / 2$	$(u + v) / 2$
	$AA$	0	$v + w$	$u + v$

Per quanto riguarda il vettore di stato iniziale, basta considerare come costante la proporzione dei genotipi  $AA, Aa, aa$  dei padri e valutare la variabile aleatoria  $x$  = "numero di alleli del tipo  $A$  presenti nelle coppie delle madri che si accoppiano". In tal caso  $x = 0, 1, 2$ , con vettore delle probabilità  $(q^2, 2pq, p^2)$ . Lo stato  $(q^2, 2pq, p^2)$  è stabile: applicando, infatti, la matrice di transizione a questo stato, esso non cambia. Se si parte da uno stato diverso, con un numero di passi  $n < +\infty$  si ritorna allo stato  $(q^2, 2pq, p^2)$ , sempre nel rispetto delle condizioni (1.1), (1.2), (1.3), (1.4). Un processo stocastico stazionario converge verso uno stato stabile. Solo fattori straordinari possono modificarne la tendenza. Questi fattori rientrano tutti nei punti già espressi in (2.1), (2.2), (2.3), (2.4). [Segue al numero 142]

## A proposito di Darwin

L'U.S. Census Bureau ha comunicato recentemente che alle ore 24 del 30 giugno 2009 la popolazione mondiale stimata con rigorosi metodi statistici è di 6.768.167.807 individui. La crescita risulta essere più veloce di quella prevista dalla Commissione ONU per l'ambiente. Le politiche di contenimento della crescita della popolazione mondiale sono state ostacolate dalla maggior parte dei governi nazionali (tranne quello cinese) che hanno incentivato la natalità con contributi di varia natura (anche l'Italia sta dando un contributo alle coppie che hanno figli). Sono poi le religioni che accentuano il problema. Il "crescete e moltiplicatevi e popolate la terra" non è solo una indicazione giudaico-cristiana; è una affermazione sostenuta dalle più importanti confessioni religiose del mondo. La natura è esuberante nella natalità di tutte le specie e la selezione naturale si basa proprio sull'eccesso di popolazione di una specie rispetto alle risorse disponibili. La dinamica demografica è un macro problema ecologico. (L.C.)