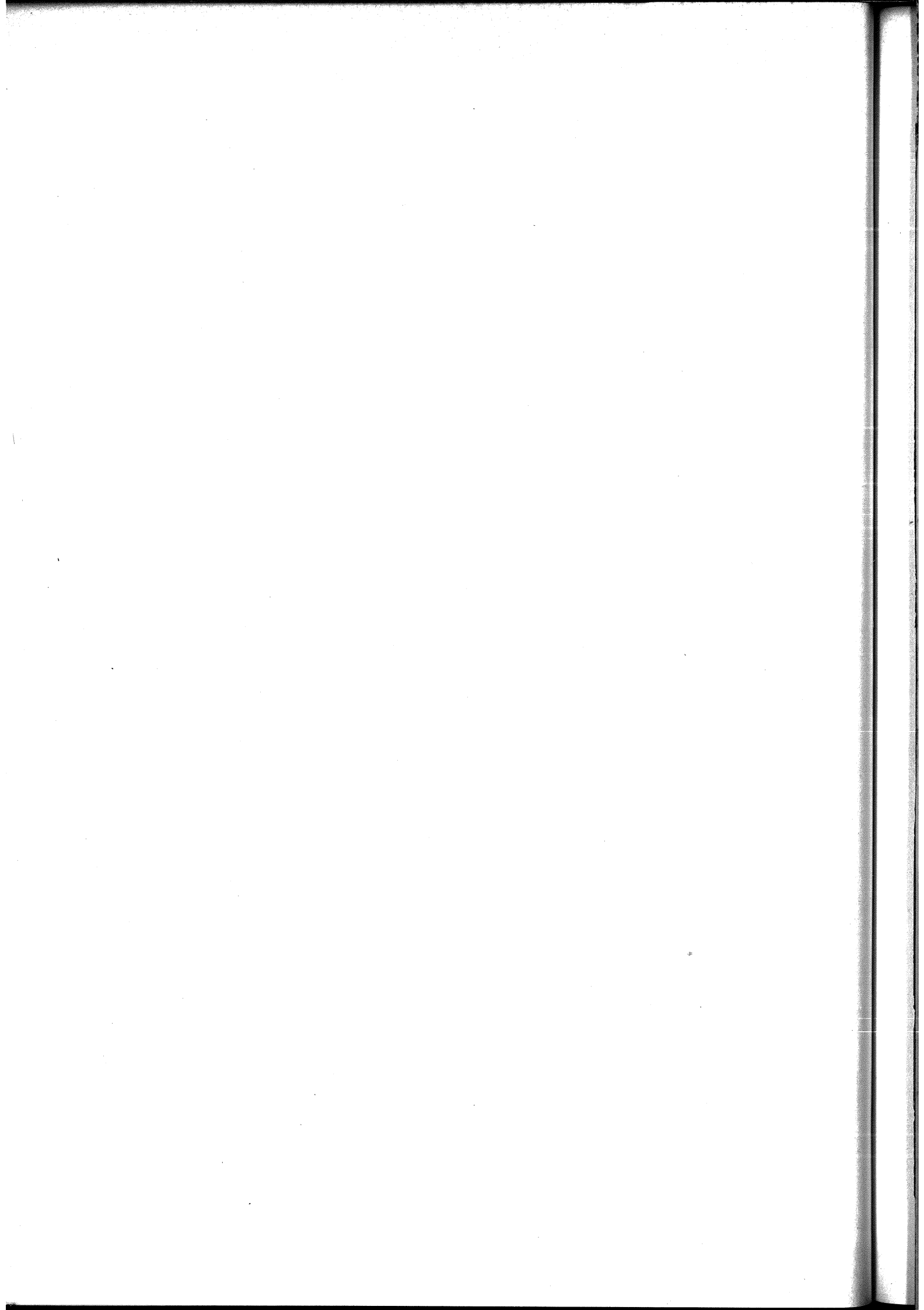


CONSERVAZIONE E DIFFUSIONE DEI CARATTERI  
MENDELIANI. NOTA II. CASO GENERALE.

In: « *Rendiconti della R. Accademia Nazionale dei Lincei* », 1927, vol. V, fasc. 11-12,  
pp. 1024-1029.



**Biologia-matematica.** — *Conservazione e diffusione dei caratteri mendeliani.* Nota II. *Caso generale.* Nota di B. DE FINETTI, presentata <sup>(1)</sup> dal Corresp. C. FOÀ.

Se la riproduzione non è panmittica, non è possibile dare una soluzione così completa dal punto di vista matematico, almeno per il caso generale.

Vi sono dei casi semplici: se ad esempio gli accoppiamenti secondi sono tutti dello stesso tipo. Allora il punto P si avvicina in linea retta al punto rappresentativo della prole che corrisponde a tale caso. Ciò ha peraltro ben poca importanza.

L'impostazione si può fare procedendo nello stesso modo seguito per la riproduzione panmittica, salvo sostituire all'unico coefficiente di natalità  $\lambda$  sei coefficienti  $\lambda_{11}$ ,  $\lambda_{22}$ ,  $\lambda_{33}$ ,  $\lambda_{12}$ ,  $\lambda_{13}$ ,  $\lambda_{23}$ , tali che il numero dei nati da coppie di eterozigoti e recessivi ( $S_2 \times S_3$ ) nell'unità di tempo sia

$$2 \lambda_{23} z_2 z_3 \times \text{numero totale degli individui,}$$

e analogamente per gli altri. Essi misurano la tendenza all'accoppiamento del tipo indicato dai loro due indici, e la relativa fecondità: potremo chiamare  $\lambda_{ij}$  « procreatività » del tipo d'associazione  $S_i \times S_j$ . Questi coefficienti caratterizzano le condizioni in cui avviene la riproduzione, e consentono di scrivere la forma generale delle equazioni differenziali, che però non si sanno integrare.

Uno studio che invece si può compiere in generale consiste nella ricerca dei punti di regime, per date condizioni in cui si supponga svolgersi la riproduzione, che, anzi, si presenta più facile girandolo in questo modo: determinare per quali condizioni (per quali valori dei coefficienti  $\lambda_{ij}$ ) un certo punto è in condizioni di regime; ossia: una certa ripartizione si mantiene indefinitamente.

Il calcolo è elementare, ma laborioso.

Le condizioni per cui un punto è in regime si ottengono risolvendo un sistema d'equazioni lineari; per poterne usufruire alla risoluzione del problema inverso della determinazione del regime per condizioni assegnate è necessario ripetere tali calcoli per tanti punti da poter procedere poi per interpolazione per le condizioni intermedie.

(1) Nella seduta del 15 maggio 1927.

Un caso particolarmente interessante è quello della riproduzione *per fenotipi*, in cui la tendenza ai vari tipi d'accoppiamento dipende solo dalle qualità esteriori, direttamente riconoscibili, degli individui, che vanno quindi distinti nei due fenotipi: — dominanti, recessivi — anzichè nei tre genotipi che si hanno separando, fra i dominanti, i puri e gli impuri. Che tale ipotesi sia molto plausibile in pratica è evidente: sarebbe tutt'al più infirmata se nella formazione dei matrimoni si tenesse conto anche della presenza del carattere recessivo tra gli ascendenti o collaterali. Invece di sei coefficienti ne avremo *tre* soli: uno per gli accoppiamenti di dominanti:  $\lambda_{dd} = \lambda_{11} = \lambda_{33} = \lambda_{13}$ , uno per gli accoppiamenti fra dominanti e recessivi:  $\lambda_{dr} = \lambda_{12} = \lambda_{23}$ , e uno per gli accoppiamenti di recessivi:  $\lambda_{rr} = \lambda_{22}$ . È risultato opportuno considerare, in luogo di questi, tre nuovi numeri — D, M, R — ad essi proporzionali e legati dalla relazione  $9D + 6M + R = 16$  <sup>(1)</sup>. Si ha intanto: *fatta eccezione per i punti O<sub>1</sub> e O<sub>2</sub> (totalità di omozigoti di una stessa specie) che sono sempre punti di regime, per ogni punto (per ogni ripartizione di popolazione) esiste una e una sola terna di valori D, M, R soddisfacente le condizioni di regime.*

Ossia: conosciuta la ripartizione di regime, e sapendo che la riproduzione avviene per fenotipi, si può determinare univocamente il rapporto fra i coefficienti  $\lambda$ : fra le « procreatività » dei tre tipi d'accoppiamento.

In una certa zona del diagramma si hanno però soluzioni negative, inammissibili. In tali punti non può aversi regime, qualunque sia la riproduzione, purchè « per fenotipi ». Per i punti della parabola di regime panmittico conosciamo già la soluzione  $D = M = R = 1$  (panmixia). Per la univocità possiamo concludere che non ve n'è nessun'altra. Se in una collettività che si riproduce « per fenotipi » è soddisfatta, in fase di regime, la condizione  $z_3^2 = 4z_1z_2$ , si deduce quindi che si ha panmixia.

La M è uguale ad 1 solo su tale parabola. Sotto è sempre minore, e decresce fino ad annullarsi sulla base del triangolo. Ciò che corrisponde ad un fatto intuitivo: sulla base mancano gli eterozigoti: se avvenissero incroci del tipo misto ( $M \neq 0$ ) nascerebbero degli eterozigoti, e la ripartizione si sposterebbe: non si potrebbe avere regime. Al disopra della parabola, fino al limite della zona in cui il problema ammette soluzione, è  $M > 1$ , e crescente coll'allontanarsi dalla parabola.

Meno semplice è il comportamento di D e R. Oltre che sulla solita parabola è  $D = 1$  su un'altra linea che la interseca: il diagramma viene così diviso in quattro parti, in due di tali parti, tra loro opposte, è  $D > 1$ , nelle altre due, pure opposte, è  $D < 1$ . Lo stesso comportamento qualitativo è quello di R, per cui dobbiamo però aggiungere la particolarità importante: che sian nulla sul contorno della zona in cui il problema è risolubile.

(1) D, M, R si riferiscono a coppie di Dominanti, coppie Miste, coppie di Recessivi, di qui l'adozione di tali lettere.

I risultati si possono schematicamente riassumere nel diagramma della figura qui riprodotta, ove si vede tratteggiata la zona in cui non si può avere regime di riproduzione per fenotipi, limitata dalla linea  $R = 0$ ; la rimanente è divisa in sei parti dalle linee  $M = 1$ ,  $R = 1$ ,  $D = 1$ . Per ciascuna di esse è indicato quali dei coefficienti  $D, M, R$  siano maggiori di 1, fatto che si può leggere con locuzione intuitiva per quanto discutibile, quali tendenze prevalgano nella formazione degli accoppiamenti dei tre diversi

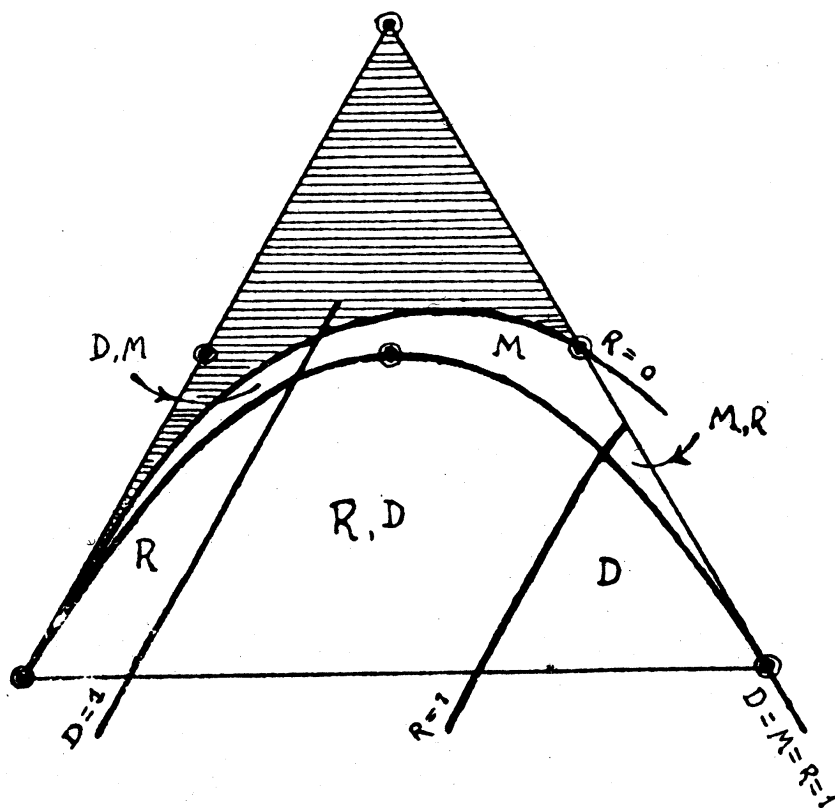


Fig. 1.

tipi. A tale frase non va dato comunque un significato più profondo di quello che vuole avere: servire d'orientamento a una comprensione sommaria dei risultati qualitativi.

Osservando poi i diagrammi completi di  $D, M, R$ , si rilevarebbe che, assegnatili ad arbitrio, cioè caratterizzate le condizioni in cui avviene una certa riproduzione per fenotipi, essa ammette un unico punto di regime, oltre quelli corrispondenti alla totalità di omozigoti di una sola specie (vertici alla base); soltanto la riproduzione panmittica fa eccezione, ammettendo infinite ripartizioni di regime: quelle corrispondenti ai punti della parabola.

Quali conclusioni pratiche possiamo trarre?

Abbiamo determinato le ripartizioni che sono in regime per date condizioni in cui la riproduzione avviene, ossia le posizioni d'equilibrio del punto rappresentativo. Per dedurre qualche conclusione dobbiamo però ve-

dere se l'equilibrio è stabile o instabile, cioè se, avendo inizialmente una ripartizione non di regime, avviene, come nella riproduzione panmittica, che a tale condizione ci si avvicini asintoticamente, oppure si abbia una ripartizione tale che, supposta verificata fin dall'inizio, si mantiene indefinitamente invariata, ma se appena una causa accidentale ce ne fa scostare un po', rotto l'equilibrio, la ripartizione si sposta sempre più, anzichè ricadere nella primitiva condizione di regime. Che possa darsi anche questo caso ci si può persuadere con un esempio semplice. Manchino gli eterozigoti; si abbiano solo due gruppi puri e non si mescolino affatto. Abbiamo regime (ossia rimangono invariate le percentuali): o se tutti gli individui appartengono allo stesso gruppo (vertici  $O_1$  e  $O_2$ ), o se i due gruppi si accrescono colla stessa rapidità. Ciò avviene se  $R : D = r_1 : r_2$ , chè allora i coefficienti di natalità dei due gruppi sono uguali. Ma supponiamo che tale condizione non sia inizialmente verificata: si sposteranno le percentuali fino a raggiungerla? Si trova che no. Anzi se ne allontanano sempre più, e quella delle due specie che era inizialmente in eccesso rispetto alla proporzione di regime tende progressivamente a prevalere. I punti di regime stabile per tale condizione sono soltanto quelli corrispondenti alla totalità di dominanti puri o di recessivi; l'altro è instabile. Sarebbe un grave errore concludere per ciò che una delle due specie tende ad estinguersi e scomparire. Possono accrescersi entrambe. Basta che una delle due si accresca più rapidamente che l'altra perchè il limite della sua percentuale sia 1 e dell'altra 0.

Il regime panmittico ha il carattere di equilibrio indifferente. Abbiamo infatti una successione continua di punti d'equilibrio: uno spostamento lungo la parabola non altera l'equilibrio, affatto.

Nel punto  $C_2$  (metà dominanti impuri e metà recessivi) si ha regime se  $R = D = 0$ , se avvengono cioè solo matrimoni del tipo misto. Tale regime è stabile.

È un'illusione troppo arbitraria ritenere, per ciò solo, che nei punti sotto la parabola si abbia regime instabile, come abbiamo verificato per quelli della base, che per quelli sopra il regime sia stabile, come abbiamo riconosciuto per  $C_2$ , e che l'indifferenza dell'equilibrio in condizione panmittica, sulla parabola, rappresenti lo stato di transizione fra le due specie opposte di regime, stabile e instabile, che si hanno dalle due opposte parti di quella? Una considerazione che induce ad ammetterlo è il fatto, che altrimenti appare paradossale, che per  $M < 1$ , (sotto la parabola) la ripartizione di regime è tanto più favorevole ai dominanti quanto più forte è la procreatività dei recessivi. Se il punto di regime si ammette sia instabile, tale fatto è ben logico: significa che, se la procreatività dei recessivi è molto forte, il loro aumento può controbilanciare quello dei dominanti, anche se in forte prevalenza, e poi, se tale prevalenza s'attenua, soverchiarlo, e guadagnare progressivamente terreno.

Riconoscere matematicamente il carattere stabile o instabile del regime è possibile, ma importa un lavoro non indifferente. Per ora, e fino a prova contraria, ritengo l'ipotesi formulata sia fortemente plausibile.

Ammettendola si avrebbero le seguenti conclusioni (guardare la figura).

Se si ha una tendenza notevole (più che in panmixia) agli incroci misti ( $M > 1$ ) si ha un'unica ripartizione in regime stabile, che differisce di poco (un lieve eccesso di eterozigoti) da una ripartizione di regime panmittico. Essa è tanto più favorevole ai dominanti puri o ai recessivi quanto più forte è la loro procreatività.

Se invece la tendenza agli incroci misti è più debole ( $M < 1$ ) si ha uno spostamento progressivo in favore di quella delle due specie pure che si accresce più rapidamente.

In particolare, se  $R = 0$ , (si escludono matrimoni fra due recessivi), i possibili punti di regime stanno al limite della zona tratteggiata, e un risultato qualitativo che possiamo subito rilevare è che si hanno necessariamente non più recessivi di quanti siano gli eterozigoti. La percentuale dei recessivi è poi tanto minore quanto più debole è la procreatività mista in confronto di quella dei dominanti.

\*  
\*\*

Ancora un'osservazione, relativa al caso in cui si abbia una serie di caratteri allelomorfi.

Tutto quanto abbiamo detto si può estendere a tale caso più generale.

Basti accennare qui al caso della panmixia, per dare la formula generale delle percentuali di regime. Si abbiano  $n$  specie omozigote

$$a_1 a_1, a_2 a_2, \dots, a_n a_n$$

(e quindi le  $\binom{n}{2}$  specie eterozigote  $a_1 a_2, a_1 a_3, \dots, a_{n-1} a_n$ ), e indichiamo  $m_{ij}$  la percentuale iniziale della specie  $a_i a_j$ . La percentuale virtuale iniziale del carattere  $a_r$  sarà

$$m'_r = m_{rr} + \frac{1}{2} (m_{1r} + m_{2r} + \dots + m_{r-1,r} + m_{r+1,r} + \dots + m_{nr})$$

che possiamo scrivere

$$m'_r = \frac{1}{2} \left[ m_{rr} + \sum_i^n m_{ir} \right].$$

Le percentuali di regime  $n_{ij}$  sono:

$$n_{ii} = m_i'^2 \quad n_{ij} = 2 m_i' m_j' \quad (i \neq j).$$

\*  
\*\*

Cosa possiamo attendere da simili ricerche in fatto di morale eugenica e criteri eugenici? Certo, qualche dato attendibile, e suffragato da ragionamenti meno vaghi dei soliti. Però anche più delicati: si esprimano e analizzino sempre le ipotesi con precisione, non si generalizzino precipitosamente i risultati, si valutino le conclusioni con cautela.

Quello che mi preme sia rilevato, è la vantaggiosità e la maggiore semplicità che presentano i metodi statistici sui criteri particolari che tentano dedurre le regole generali analizzando cosa debba accadere in qualche singolo caso, o seguendo il comportamento probabile della prole in una o due successive generazioni.

**Biologia.** — *Ricerche sui cromatofori dei cefalopodi.* Nota di E. SERENI, presentata dal Socio G. FANO.

Sarà pubblicata in un prossimo fascicolo.

**Biologia.** — *Su alcune modificazioni del decorso della fermentazione alcoolica per effetto del campo elettromagnetico oscillante sul lievito* <sup>(1)</sup>. Nota del dott. E. BENEDETTI, presentata <sup>(2)</sup> dal Socio E. GIACOMINI.

Per rendermi più esattamente conto se l'azione del campo elettromagnetico oscillante influisse in qualche modo sulla maggiore o minore attività dei fermenti, ipotesi da me affacciata, dopo i risultati avuti coi germi vegetali trattati nel campo ad alta frequenza, iniziai una serie di ricerche sottoponendo del lievito all'azione del campo elettromagnetico oscillante, e provocando con esso la fermentazione alcoolica di una soluzione di glucosio. A confronto di questa fermentazione ponevo l'andamento di un'altra svolgentesi nel medesimo tempo, ma provocata da un lievito normale.

Quale generatore delle oscillazioni adoperai il medesimo apparecchio ampiamente descritto in una mia precedente Nota <sup>(3)</sup>; vi apportai soltanto una modificazione al circuito di utilizzazione che per le esperienze presenti

(1) Lavoro eseguito nell'Istituto di Anatomia Comparata della R. Università di Bologna.

(2) Nella seduta del 1° giugno 1927.

(3) E. BENEDETTI, *Intorno all'azione del campo elettromagnetico oscillante ad alta frequenza su alcuni germi vegetali.* « Rend. Accad. Naz. Lincei », vol. IV, serie 6<sup>a</sup>, fasc. 7-8 1926.