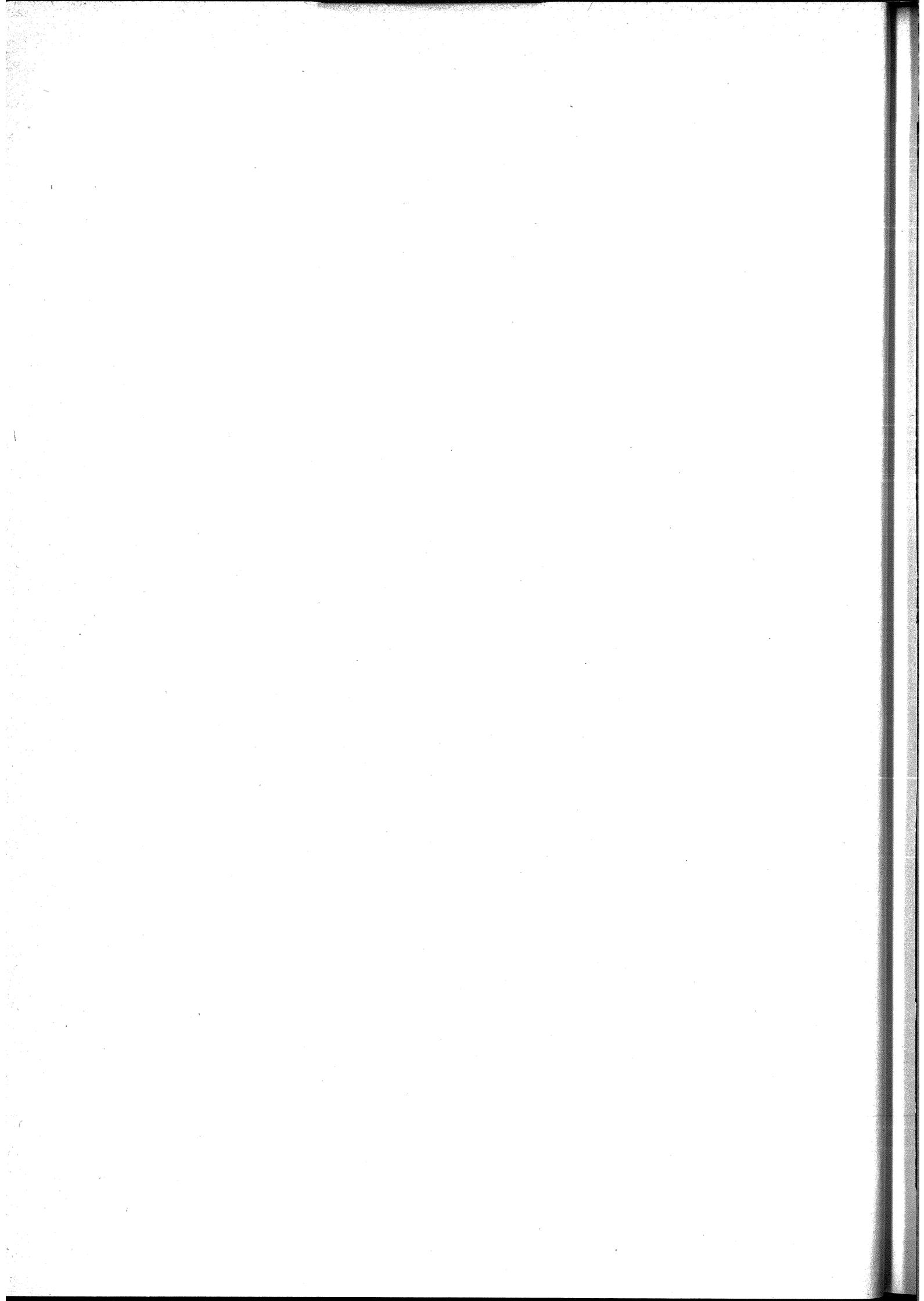


CONSIDERAZIONI MATEMATICHE
SULL'EREDITARIETÀ MENDELIANA.

In: « *Metron* », 1926, n. 1, pp. 3-41



BRUNO DE FINETTI

Considerazioni matematiche sull'ereditarietà mendeliana.

SOMMARIO: *Introduzione* - § 1. Gruppo chiuso; § 2. Gruppo aperto; § 3. Dimensioni e unità. — *Leggi di Mendel* - § 4. Ereditarietà; § 5. La legge fondamentale; § 6. Dominanza. — *Equazioni della riproduzione* - § 7. Legge integrale; § 8. Legge differenziale; § 9. Equazioni differenziali; § 10. Integrazione del sistema; § 11. Riproduzione isovariante; § 12. Casi particolari. — *Riproduzione stazionaria* - § 13. Equazioni differenziali; § 14. Integrazione del sistema; § 15. Riproduzione omogenea stazionaria. — *Riproduzione omogenea* - § 16. La soluzione generale; § 17. Casi particolari. — *Importanza dei risultati* - § 18. Valore dei risultati ottenuti; § 19. Regime; § 20. Tempo di regime. — *Leggi della riproduzione omogenea* - § 21. Forma percentuale; § 22. Leggi d'assestamento; § 23. Leggi di regime; § 24. Costruzioni grafiche; § 25. Diagramma temporale; § 26. Diagramma ternario; § 27. Osservazione. — *Esempi e applicazioni* - § 28. Esempi numerici; § 29. Calcolo dei dominanti puri; § 30. Conseguenze.

INTRODUZIONE.

§ 1. *Gruppo chiuso.* Diremo che in un dato intervallo di tempo un insieme determinato di popolazione costituisce un gruppo chiuso, quando durante lo stesso non avvengono incroci fra individui ad esso appartenenti e non appartenenti.

Il numero degli individui che ad un dato istante ne fanno parte è una grandezza essenzialmente intera, e quindi variabile con discontinuità; se però il gruppo è sufficientemente numeroso possiamo per uno studio statistico considerarla assimilabile ad una variabile continua x che diremo *quantità di popolazione*. Ciò rende lecita l'applicazione del calcolo differenziale.

Si definisce *natalità media* in un dato intervallo di tempo il numero dei nati diviso per quello dei viventi e per la durata di detto intervallo; perfettamente analoga la definizione di *mortalità media*.

Se al numero, variabile discontinua, sostituiamo la x che varia con continuità, è lecito parlare di *natalità* e *mortalità* in un dato

istante, definendole come rapporto alla quantità dei viventi della derivata rispetto al tempo della quantità dei nati, rispettivamente dei morti.

Siano λ la natalità, μ la mortalità: poichè la quantità di popolazione aumenta dei nati e diminuisce dei morti, abbiamo per un gruppo chiuso l'equazione

$$\frac{d x}{d t} = (\lambda - \mu) x = \vartheta x$$

ponendo $\vartheta = \lambda - \mu$.

ϑ , differenza fra natalità e mortalità, derivata logaritmica della quantità di popolazione, si può chiamare *crescenza*.

Secondo che essa è negativa, positiva o nulla, la popolazione diminuisce, cresce, o si mantiene costante. Se ϑ non varia col tempo t , la popolazione varia con legge esponenziale

$$x = x_0 e^{\vartheta t},$$

se ϑ è funzione nota del tempo: $\vartheta = \vartheta(t)$, abbiamo

$$x = x_0 e^{\int_0^t \vartheta dt} = x_0 e^{\int_0^t \lambda dt - \int_0^t \mu dt}$$

e quindi se in particolare λ o μ sono costanti:

$$x = x_0 e^{\lambda t - \int_0^t \mu dt} \quad x = x_0 e^{-\mu t + \int_0^t \lambda dt}.$$

Nel caso più generale si ha ad integrare

$$\frac{d x}{x d t} = \vartheta(x, t).$$

§ 2. *Gruppo aperto*. — I risultati raggiunti allargano grandemente il loro valore pratico se dalla considerazione teorica del gruppo chiuso passiamo alla considerazione di un gruppo aperto. Per tale intendiamo un aggruppamento di popolazione in cui, oltre che per le nascite e le morti, la quantità varii per l'immigrazione e l'emigrazione. Introducendo i coefficienti v' , *emigratività*, v'' , *immigratività*, definiti analogamente ai λ, μ , basterà sommare a μ la differenza $v' - v'' = v$ *eccedenza* dell'emigratività sull'immigratività, e nelle formule dedotte sostituire $\mu + v$ a μ , $\vartheta - v$ a ϑ .

§ 3. *Dimensioni e unità.* — Come grandezze fondamentali basta assumere la quantità di popolazione e il tempo

$$\begin{aligned} [x] &= q \\ [t] &= t. \end{aligned}$$

Scende da ciò e dalle definizioni:

$$[\lambda] = [\mu] = [\vartheta] = [v] = [v'] = [v''] = t^{-1}.$$

Per applicazioni numeriche da basarsi sui dati statistici, converrà adottare il sistema d'unità

per la quantità: 1000 individui
pei tempi : 1 anno.

Allora i coefficienti λ, μ, \dots hanno numericamente il valore del rapporto tra i nati, morti, ecc. durante un anno e i viventi. Detto infatti N il numero dei nati nell'intervallo $0 \leq t \leq T$, in cui trattiamo λ e ϑ come costanti:

$$dN = \lambda x dt \quad N = \lambda \int_0^T x dt = \lambda x_0 \int_0^T e^{\vartheta t} dt = \lambda x_0 \frac{e^{\vartheta T} - 1}{\vartheta} .$$

Di qui

$$\lambda = \frac{N}{x_0 \frac{e^{\vartheta T} - 1}{\vartheta}}$$

e poichè

$$1 \leq \frac{e^{\vartheta T} - 1}{\vartheta T} \leq e^{\vartheta T}$$

(per $\vartheta < 0$ le disuguaglianze s'invertono), come si constata facilmente ad esempio sviluppando in serie, esiste un valore \bar{x} dell'intervallo $0 \leq t \leq T$ tale che

$$\bar{x} = x_0 \frac{e^{\vartheta T} - 1}{\vartheta T} \quad (x_0 \leq \bar{x} \leq x(T) = x_0 e^{\vartheta T}) ,$$

$$\text{e} \quad \lambda = \frac{N}{xT} .$$

Numericamente, per $T =$ unità di tempo:

$$\lambda = \frac{N}{x} \quad \text{c. v. } \vartheta. (*)$$

Queste considerazioni, comè quelle ben più interessanti che segui-

(*) Ciò si poteva anche dimostrare col teorema della media.

ranno, valgono immutate per il caso di qualsiasi specie organica, vegetale o animale, come per l'umana, cui specialmente si riferisce la terminologia adottata.

LEGGI DI MENDEL.

§ 4. *Ereditarietà.* — Oltre la quantità di popolazione (ricordisi che intendiamo comprendere in tale termine il caso di qualsiasi specie organica) possiamo seguire nelle loro variazioni a traverso il tempo anche le sue qualità, se ammettiamo che esse siano ereditarie, e seguano nella trasmissione leggi precise.

Che ciò in realtà avvenga è ormai accettato, dopo che le leggi che regolano l'eredità furono stabilite dal Mendel.

Diconsi *allelomorfi* due caratteri tali che o v'è l'uno o v'è l'altro. Grazie alla legge della *indipendenza dei caratteri* (3^a legge di Mendel), secondo la quale ogni coppia di caratteri allelomorfi si trasmette indipendentemente dalle altre, seguendo per suo conto la legge fondamentale che ora diremo, possiamo limitarci a prendere in considerazione una sola coppia di caratteri allelomorfi.

Se del caso, si può alla fine applicare i risultati ottenuti a ogni singola coppia di caratteri, e vedere la probabilità di dati raggruppamenti di essi in un solo individuo.

§ 5. *La legge fondamentale.* — Rispetto a una coppia di caratteri allelomorfi un individuo può essere *omozigote*, cioè avere l'uno o l'altro carattere puro, o *eterozigote*, ossia impuro per rispetto al carattere considerato. Indichiamo con a, A i due caratteri allelomorfi; ogni individuo sarà caratterizzato rispetto a tale coppia mediante un simbolo S formato da una combinazione con ripetizione di tali due lettere:

individui omozigoti col carattere a	$S = a a$
» eterozigoti risp. ai caratteri a, A	$S = a A \equiv A a$
» omozigoti col carattere A	$S = A A$.

Questa notazione ci permette di enunciare la legge fondamentale dell'eredità (1^a legge di Mendel) nella forma seguente:

il simbolo di ogni individuo è formato mediante due lettere, prese ciascuna dal simbolo di uno dei genitori.

Abbiamo sei casi di incroci:

$$\begin{array}{cc}
 a a \times a a & A A \times A A \\
 a A \times a a & a A \times A A \\
 & a a \times A A \\
 & a A \times a A
 \end{array}$$

di cui quattro soli geneticamente diversi, ottenendosi le due coppie superiori le une dalle altre permutando le lettere a ed A . Da ogni incrocio possiamo formare quattro simboli nel modo indicato, per quanto non certamente tutti distinti, avendosene di distinti tre soli. È ovvio che li si ottiene facendo il prodotto dei simboli dei genitori in cui si ponga tra le lettere il segno più. Nei sei casi possibili:

$$\begin{aligned}(a + a) \times (a + a) &= a a + a a + a a + a a \\(a + A) \times (a + a) &= a a + a a + A a + A a \\(a + a) \times (A + A) &= a A + a A + a A + a A \\(a + A) \times (a + A) &= a a + a A + A a + A A \\(a + A) \times (A + A) &= a A + a A + A A + A A \\(A + A) \times (A + A) &= A A + A A + A A + A A\end{aligned}$$

Amnesso (come vuole la teoria di Mendel) che sia uguale la probabilità dell'una o dell'altra combinazione che dà il carattere del figlio, queste formule contengono anche le *leggi statistiche* dell'eredità che esprimeremo, indicando con

$$F(S_1, S_2)$$

la prole dell'incrocio fra individui di simbolo S_1, S_2 , nel modo seguente:

$$\begin{aligned}F(a a, a a) &= 100\% a a \\F(a a, a A) &= 50\% a a + 50\% a A \\[1] F(a A, a A) &= 25\% a a + 50\% a A + 25\% A A \\F(a a, A A) &= 100\% a A \\F(a A, A A) &= 50\% a A + 50\% A A \\F(A A, A A) &= 100\% A A.\end{aligned}$$

§ 6. *Dominanza*. — La seconda legge (*dominanza*) non riguarda le proprietà genetiche, e quindi nella nostra analisi non avrà importanza alcuna, se non nell'interpretazione dei risultati.

Riguarda invece l'aspetto degli eterozigoti: esso può essere intermedio fra i due puri, e allora i tre *genotipi* aa, aA, AA sono *fenotipi* distinti e si può riconoscere a vista a quale appartiene ciascun individuo. Ciò non sempre avviene, chè in certe coppie di caratteri uno è *dominante* sull'altro, cioè fa assumere agli impuri l'aspetto che ad esso compete, mascherando l'altro, cui si dà il nome di *recessivo*.

Nel caso della dominanza abbiamo due soli fenotipi, perchè dei tre fenotipi l'omozigote dominante e l'eterozigote costituiscono un unico fenotipo.

EQUAZIONI DELLA RIPRODUZIONE.

§ 7. *Legge integrale.* — Sommando le [1], dove le F s'intenda rappresentino le quantità di nati in un dato tempo da tutte le coppie (S_1, S_2) di un gruppo chiuso, per la quantità $N(S_i)$ di individui appartenenti al genotipo S_i , nati nel tempo considerato, si ricava:

$$\begin{aligned}
 N(a a) &= F(a a, a a) + \frac{1}{2} F(a a, a A) + \frac{1}{4} F(a A, a A) \\
 [2] \quad N(a A) &= F(a a, A A) + \frac{1}{2} F(a a, a A) + \frac{1}{2} F(a A, a A) + \frac{1}{2} F(a A, A A) \\
 N(A A) &= F(A A, A A) + \frac{1}{2} F(A A, a A) + \frac{1}{4} F(a A, a A).
 \end{aligned}$$

La variazione di quantità relativa al tempo e genotipo considerato è poi — indicando con M la quantità dei morti —

$$\begin{aligned}
 [3] \quad \Delta(a a) &= N(a a) - M(a a) \\
 \Delta(a A) &= N(a A) - M(a A) \\
 \Delta(A A) &= N(A A) - M(A A).
 \end{aligned}$$

§ 8. *Legge differenziale.* — Dividendo le [3] per il tempo e passando al limite, si ricavano da esse le leggi differenziali. Per scriverle converrà introdurre dei nuovi simboli: scriveremo più rapidamente i genotipi:

$$a a = S_1 \quad a A = S_2 \quad A A = S_3$$

con x indicheremo ancora la quantità globale di popolazione, con x_1, x_2 , le quantità degli individui S_1, S_2 , omozigoti, con x_3 quella degli eterozigoti S_3 . Ovviamente

$$x_1 + x_2 + x_3 = x.$$

Scriveremo inoltre

$$\frac{d N}{d t} = N' \quad \frac{d M}{d t} = M' \quad \frac{d F}{d t} = F'.$$

Si tenga presente il significato concreto di tali simboli. N' , M' sono il numero delle nascite, rispettivamente delle morti, per un dato genotipo; F' quello delle nascite da coppie di dati genotipi, sempre inteso per unità di tempo. Allora dalle [3]:

$$\frac{d x_i}{d t} = N'(S_i) - M'(S_i) \quad (i = 1, 2, 3)$$

e — per le [2] — scrivendo per brevità

$$N'_i \equiv N'(S_i) \quad M'_i \equiv M'(S_i) \quad F'_{ij} \equiv F'(S_i, S_j)$$

$$\begin{aligned}
 \frac{dx_1}{dt} &= F'_{11} + \frac{1}{2} F'_{12} + \frac{1}{4} F'_{35} - M'_1 \\
 [4] \quad \frac{dx_2}{dt} &= F'_{22} + \frac{1}{2} F'_{23} + \frac{1}{4} F'_{35} - M'_2 \\
 \frac{dx_3}{dt} &= F'_{12} + \frac{1}{2} F'_{15} + \frac{1}{2} F'_{23} + \frac{1}{2} F'_{35} - M'_3.
 \end{aligned}$$

§ 9. *Equazioni differenziali.* — Riuscendo ora ad esprimere le F' , M' , in funzione delle x_i , otteniamo un sistema di tre equazioni differenziali simultanee del primo ordine.

Coeteris paribus, la possibilità d'un incrocio $S_i S_j$ è proporzionale alle percentuali degli individui S_i , S_j cioè ad

$$\frac{x_i}{x} \times \frac{x_j}{x} = \frac{x_i x_j}{x^2};$$

variando la quantità totale di popolazione e lasciandone immutate le proporzioni, la possibilità varia proporzionalmente con essa; indicando con π_{ij} un coefficiente che tenga conto di tutte le circostanze esterne, a noi interessanti solo nel loro effetto, che determinano la proporzione fra gli accoppiamenti possibili (*) e quelli realmente avvenuti, la quantità I_{ij} degli accoppiamenti fra S_i e S_j sarà:

$$I_{ij} = \pi_{ij} x \frac{x_i x_j}{x^2} = \pi_{ij} \frac{x_i x_j}{x} \quad (i \neq j).$$

Se però $i = j$, ogni coppia è contata due volte. Quindi

$$I_{jj} = \frac{\pi_{jj}}{2} \left(\frac{x_j}{x}\right)^2 x = \frac{\pi_{jj}}{2} \frac{x_j^2}{x}.$$

La frequenza delle nascite da incroci $S_i S_j$ sarà proporzionale al numero I_{ij} degli accoppiamenti e a un coefficiente q_{ij} , pure determinato da circostanze estranee alla nostra indagine. Quindi

$$F'_{ij} = q_{ij} I_{ij} = \begin{cases} q_{ij} \pi_{ij} \frac{x_i x_j}{x} = 2 \lambda_{ij} \frac{x_i x_j}{x} & (i \neq j) \\ \frac{1}{2} q_{jj} \pi_{jj} \frac{x_j^2}{x} = \lambda_{jj} \frac{x_j^2}{x} & (i = j) \end{cases}$$

dove con $\lambda_{ij} = \frac{1}{2} q_{ij} \pi_{ij}$ indichiamo un nuovo coefficiente che sarà detto *procreatività* dei genotipi S_i ed S_j , o del genotipo S_j , se $i = j$.

(*) Si ammette implicitamente, per comodità d'esposizione, che per ogni individuo sia possibile un solo accoppiamento; ma la validità dei risultati è indipendente da tale ipotesi.

Quanto al numero delle morti, è ovvio considerarlo proporzionale alla quantità dei viventi e ad un coefficiente di mortalità come nella introduzione. Se μ_i è la mortalità del genotipo S_i

$$M'_i = \mu_i x_i .$$

Sostituendo nella [4] le espressioni dedotte, abbiamo il seguente sistema di tre equazioni differenziali simultanee:

$$[5] \quad \begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{1}{x} (\lambda_{11} x_1^2 + \lambda_{13} x_1 x_3 + \frac{1}{4} \lambda_{33} x_3^2) - \mu_1 x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{1}{x} (\lambda_{22} x_2^2 + \lambda_{25} x_2 x_5 + \frac{1}{4} \lambda_{55} x_5^2) - \mu_2 x_2 \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{1}{x} (2\lambda_{12} x_1 x_2 + \lambda_{13} x_1 x_3 + \lambda_{25} x_2 x_5 + \frac{1}{2} \lambda_{33} x_3^2) - \mu_3 x_3. \end{aligned}$$

§ 10. *Integrazione del sistema.* — Nel caso più generale si potrebbero supporre i singoli coefficienti funzioni note qualsiasi delle x_i e di t , avanzando ipotesi più o meno arbitrarie sul modo in cui essi sarebbero influenzati dalla quantità di popolazione e dalla sua ripartizione nei diversi genotipi, e, in quanto alla dipendenza dal tempo, basandosi sulle statistiche, sulle previsioni, o sull'effetto prevedibile di circostanze ipotetiche le cui conseguenze interessi conoscere.

Si comprende facilmente però che siffatte complicazioni analitiche sarebbero generalmente fuori luogo, perchè importano una presunzione di esattezza sproporzionata al valore meramente statistico che devesi attribuire alle leggi quantitative dell'ereditarietà, e, a maggior ragione, agli sviluppi matematici che su di esse abbiamo basato.

In generale è quindi sufficiente lo studio di alcuni tipi più semplici e caratteristici di riproduzione.

§ 11. *Riproduzione isovariante.* — Essi rientrano tutti in uno stesso caso, che è il più generale che prenderemo in considerazione: quello della riproduzione *isovariante*. Una riproduzione si dice *isovariante* in un dato intervallo di tempo quando le procreatività λ_{ij} relative ai vari incroci, pur essendo in generale variabili in funzione del tempo, sono legate tra loro dalla condizione di proporzionalità, e analogamente sono tra loro legate le mortalità μ_i .

Mentre nel caso generale abbiamo *nove funzioni* caratteristiche per ogni riproduzione, (sei λ_{ij} e tre μ_i), la riproduzione isovariante è caratterizzata da *due sole funzioni e sette costanti*. Integrando il sistema compaiono inoltre in ogni caso tre costanti arbitrarie che si determinano in base alle condizioni iniziali.

La natalità λ e la mortalità μ sono ovviamente funzioni non solo delle λ_{ij} , rispettivamente μ_i , ma anche delle x_i . Sommando infatti i primi, rispettivamente i secondi termini delle [5] che rappresentano le variazioni dovute ordinatamente alle nascite e alle morti:

$$\lambda = \frac{dN}{x dt} = \frac{1}{x^2} \sum_{ij} \lambda_{ij} x_i x_j = \sum_{ij} \lambda_{ij} \left(\frac{x_i}{x}\right) \left(\frac{x_j}{x}\right)$$

$$\mu = \frac{dM}{x dt} = \frac{1}{x} \sum_i \mu_i x_i = \sum \mu_i \left(\frac{x_i}{x}\right).$$

Introdurremo, per avere a che fare con funzioni delle sole λ_{ij} , μ_i , la *natività* φ e la *mortività* ψ , definendole come la natalità, e rispettivamente la mortalità, che si avrebbero se il rapporto fra le x_i divenisse — invariate le λ_{ij} e μ_i —:

$$x_1 : x_2 : x_3 = 1 : 2 : 1.$$

Allora $\frac{x_1}{x} = \frac{x_2}{x} = \frac{1}{4}$ $\frac{x_3}{x} = \frac{1}{2}$, per cui

$$\varphi = \frac{1}{16} (\lambda_{11} + \lambda_{22} + 2\lambda_{12} + 4\lambda_{13} + 4\lambda_{23} + 4\lambda_{33})$$

$$\psi = \frac{1}{4} (\mu_1 + \mu_2 + 2\mu_3).$$

In funzione di φ e di sei coefficienti β_{ij} , costanti, possiamo esprimere le λ_{ij} :

$$\lambda_{ij} = \varphi \beta_{ij} ;$$

per l'equazione di condizione:

$$\beta_{11} + \beta_{22} + 2\beta_{12} + 4\beta_{13} + 4\beta_{23} + 4\beta_{33} = 16$$

cinque soli di tali coefficienti sono indipendenti tra loro; analogamente:

$$\mu_i = \psi \beta_i$$

$$\beta_1 + \beta_2 + 2\beta_3 = 4.$$

Abbiamo determinato così il modo più pratico per caratterizzare mediante le due funzioni e le sette costanti necessarie una qualsivoglia riproduzione isovariante. Le relative equazioni differenziali sono:

$$\frac{dx_1}{dt} = \frac{\varphi}{x} \left(\beta_{11} x_1^2 + \beta_{13} x_1 x_3 + \frac{1}{4} \beta_{33} x_3^2 \right) - \psi \beta_1 x_1$$

$$[6] \frac{dx_2}{dt} = \frac{\varphi}{x} \left(\beta_{22} x_2^2 + \beta_{23} x_2 x_3 + \frac{1}{4} \beta_{33} x_3^2 \right) - \psi \beta_2 x_2$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \frac{\varphi}{x} \left(2\beta_{12} x_1 x_2 + \beta_{13} x_1 x_3 + \beta_{23} x_2 x_3 + \frac{1}{2} \beta_{33} x_3^2 \right) - \psi \beta_3 x_3,$$

o più brevemente, indicando con P_1, P_2, P_3 i polinomi di secondo grado nelle x_i che intervengono nelle derivate di x_1, x_2, x_3 :

$$\frac{dx_1}{dt} = \varphi \frac{P_1(x_1, x_2, x_3)}{x_1 + x_2 + x_3} - \psi \beta_1 x_1 \quad \frac{dx_2}{dt} = \varphi \frac{P_2(x_1, x_2, x_3)}{x_1 + x_2 + x_3} - \psi \beta_2 x_2$$

$$\frac{dx_3}{dt} = \varphi \frac{P_3(x_1, x_2, x_3)}{x_1 + x_2 + x_3} - \psi \beta_3 x_3$$

$$\frac{dx}{dt} = \varphi \frac{P(x_1, x_2, x_3)}{x_1 + x_2 + x_3} - \psi \sum_i \beta_i x_i$$

dove $P = P_1 + P_2 + P_3$ è anch'esso un polinomio di secondo grado:

$$P = \sum_{ij} \beta_{ij} x_i x_j.$$

§ 12. *Casi particolari.* — Due tipi di riproduzione isovariante sono particolarmente notevoli.

I. Riproduzione Invariante.

Si ha quando φ e ψ non dipendono dal tempo, e quindi le nove funzioni originarie λ_{ij} e μ_i si riducono ad altrettante costanti.

Il sistema d'equazioni della riproduzione invariante è quello delle [5] in cui si riguardino come costanti i coefficienti. Questo è il caso di maggior importanza pratica, e si può ritenere di validità illimitata se, ove appaia necessario, si divida l'intervallo di tempo che dobbiamo considerare in due o più, nei quali a diverse condizioni d'ambiente corrispondano valori diversi per le costanti, ma in ciascuno dei quali la riproduzione si possa sensibilmente ritenere invariante.

Per poterla studiare in questo modo discontinuo non è necessario neppure che la riproduzione sia isovariante.

Ogni riproduzione invariante è caratterizzata da *nove costanti*.

II. Riproduzione Omogenea.

Si ha quando tutte le costanti β sono tra loro uguali, e quindi uguali ad uno. Ciò significa che le λ_{ij} sono tutte tra loro uguali ed eguali a φ ; altrettanto dicasi delle μ_i . In tal caso è

$$\varphi = \lambda \quad \psi = \mu.$$

Nella riproduzione omogenea le procreatività e la natività s'identificano colla natalità, la mortività colla mortalità.

La riproduzione omogenea è caratterizzata da *due funzioni* del tempo: precisamente dalla natalità e dalla mortalità. È importante

rilevare che queste funzioni si riferiscono alle variazioni che avvengono nel complesso globale della popolazione: lo studio pratico della riproduzione omogenea si può fare con statistiche che non considerano il carattere preso in esame. Naturalmente, abbiamo sempre però le tre costanti d'integrazione che caratterizzano le condizioni iniziali, e queste riguardano certo il carattere fissato, che interviene pertanto con caratteristiche istantanee.

Il significato pratico della riproduzione omogenea è che il carattere considerato non influisce sulla procreatività.

Se in particolare $\lambda = \mu$, $\frac{dx}{dt} = 0$, $x = \text{costante}$. La riproduzione si dice in tal caso *omogenea stazionaria*, λ indica la velocità con cui la popolazione si rinnova.

Riproduzione uniforme dicesi quella che è contemporaneamente omogenea ed a coefficienti costanti. Le λ_{ij} hanno un medesimo valore costante λ , le μ_i esse pure un valore costante ed unico μ ; la popolazione varia con legge esponenziale.

Come caso particolare abbiamo la riproduzione *stazionaria uniforme* se $\lambda = \mu$.

La riproduzione uniforme è caratterizzata da due costanti, quella uniforme stazionaria da una.

RIPRODUZIONE STAZIONARIA.

§ 13. *Equazioni differenziali.* — Nel caso della riproduzione stazionaria uniforme abbiamo

$$\lambda_{ij} = \mu_i = \lambda = \text{costante} \quad x_1 + x_2 + x_3 = x = \text{costante}.$$

Indichiamo le quantità iniziali con

$$k_i = x_i(0) \quad k = x(0)$$

e con $m_i = \frac{k_i}{k}$ le percentuali iniziali.

Il sistema delle [5] assume la forma particolarmente semplice:

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{\lambda}{k} \left(x_1^2 + x_1 x_2 + \frac{1}{4} x_3^2 \right) - \lambda x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{\lambda}{k} \left(x_2^2 + x_2 x_3 + \frac{1}{4} x_3^2 \right) - \lambda x_2 \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\lambda}{k} \left(2 x_1 x_2 + x_1 x_3 + x_2 x_3 + \frac{1}{2} x_3^2 \right) - \lambda x_3. \end{aligned}$$

Introducendo i termini negativi nelle parentesi, moltiplicandoli per $(x_1 + x_2 + x_3) = x = k$, abbiamo

$$\begin{aligned}
 \frac{d x_1}{d t} &= \frac{\lambda}{k} \left(x_1^2 + x_1 x_2 + \frac{1}{4} x_2^2 - x_1^2 - x_1 x_2 - x_1 x_3 \right) = \\
 &= \frac{\lambda}{k} \left(\frac{1}{4} x_2^2 - x_1 x_2 \right) \\
 \frac{d x_2}{d t} &= \frac{\lambda}{k} \left(x_2^2 + x_2 x_3 + \frac{1}{4} x_3^2 - x_1 x_2 - x_2^2 - x_2 x_3 \right) = \\
 [7] \quad &= \frac{\lambda}{k} \left(\frac{1}{4} x_3^2 - x_1 x_2 \right) \\
 \frac{d x_3}{d t} &= \frac{\lambda}{k} \left(2 x_1 x_2 + x_1 x_3 + x_2 x_3 + \frac{1}{2} x_3^2 - x_1 x_3 - x_2 x_3 - x_3^2 \right) = \\
 &= \frac{\lambda}{k} \left(2 x_1 x_2 - \frac{1}{2} x_3^2 \right).
 \end{aligned}$$

§ 14. *Integrazione del sistema.* — Dal sistema [7] appare senz'altro

$$\frac{d x_1}{d t} = \frac{d x_2}{d t} \quad \frac{d}{d t} (x_1 - x_2) = 0 \quad x_1 - x_2 = \text{costante.}$$

Per le condizioni iniziali

$$\begin{aligned}
 x_1 - x_2 &= k_1 - k_2 = c \\
 x_1 &= x_2 + c.
 \end{aligned}$$

Inoltre $x_1 + x_2 + x_3 = x = k$ $x_3 = k - x_1 - x_2 = k - c - 2 x_2$.

Trovati x_1 e x_3 in funzione di x_2 , basta sostituire nella seconda equazione per avere

$$\begin{aligned}
 \frac{d x_2}{d t} &= \frac{\lambda}{k} \left\{ \frac{1}{4} (k - c - 2 x_2)^2 - (x_2 + c) x_2 \right\} = \\
 &= \frac{\lambda}{k} \left\{ \left(\frac{k - c}{2} \right)^2 - (k - c) x_2 + x_2^2 - x_2^2 - c x_2 \right\}.
 \end{aligned}$$

Semplificando:

$$\frac{d x_2}{d t} = \lambda \frac{(k - c)^2}{4 k} - \lambda x_2 = \lambda (h_2 - x_2)$$

ponendo $h_2 = \frac{(k - c)^2}{4 k}$. Separando le variabili e integrando

$$\lambda t = \int_0^t \lambda dt = \int_0^x \frac{d x_2}{h_2 - x_2} = - \log \frac{h_2 - x_2}{h_2 - k_2}$$

da cui, scrivendo $h_2 - k_2 = s$: $x_2 = h_2 - s e^{-\lambda t}$.

Notevole è il significato di h_2 . Infatti al limite per $t = \infty$ la x_2 tende asintoticamente al valore h_2 . Dalla $x_1 = x_2 + c$ ricaviamo che x_1 e x_3 tendono pure a un limite:

$$\begin{aligned} h_1 &= \lim (t = \infty) x_1 = \lim (t = \infty) x_2 + c = h_2 + c \\ h_3 &= k - h_1 - h_2. \end{aligned}$$

In funzione delle percentuali iniziali abbiamo:

$$\begin{aligned} h_1 &= \frac{k}{4} (1 + m_1 - m_2)^2 = k \left(m_1 + \frac{m_3}{2} \right)^2 \\ h_2 &= \frac{k}{4} (1 - m_1 + m_2)^2 = k \left(m_2 + \frac{m_3}{2} \right)^2 \\ h_3 &= \frac{k}{2} \left\{ 1 - (m_1 - m_2)^2 \right\} = 2k \left(m_1 + \frac{m_3}{2} \right) \left(m_2 + \frac{m_3}{2} \right). \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Ora } x_1 &= x_2 + c = h_2 + c - s e^{-\lambda t} = h_1 - s e^{-\lambda t}, \\ x_3 &= k - x_1 - x_2 = k - h_1 - h_2 + 2 s e^{-\lambda t} = h_3 + 2 s e^{-\lambda t}. \end{aligned}$$

L'integrale generale del sistema [7] è quindi:

$$\begin{aligned} x_1 &= h_1 - s e^{-\lambda t} \\ x_2 &= h_2 - s e^{-\lambda t} \\ x_3 &= h_3 + 2 s e^{-\lambda t}. \end{aligned}$$

Ponendo in esse $t = 0$ si ha: $k_1 = h_1 - s$, $k_2 = h_2 - s$, $k_3 = h_3 + 2s$.

Queste relazioni dicono il significato di s , che è la quantità di cui le specie omozigote devono crescere per raggiungere le condizioni di regime.

§ 15. *Riproduzione omogenea stazionaria.* — Se λ varia con t , abbiamo il caso generale della riproduzione omogenea stazionaria. Tutti i passaggi e le posizioni del § precedente valgono immutati, tranne che in generale dobbiamo porre

$$\int_0^t \lambda dt = \varrho(t)$$

dove, per $\lambda = \text{cost.}$, $\varrho(t) = \lambda t$; per λ variabile, possiamo solo affermare che ϱ è funzione essenzialmente positiva e crescente, essendo

$\frac{d\varrho}{dt} = \lambda$ essenzialmente positiva. Necessariamente (*) pertanto:

$$\varrho(0) = 0, \quad \varrho(\infty) = \infty.$$

L'integrale generale del sistema [7] in cui λ sia variabile è

$$x_1 = h_1 - s e^{-\varrho(t)}, \quad x_2 = h_2 - s e^{-\varrho(t)}, \quad x_3 = h_3 + 2 s e^{-\varrho(t)}$$

e al limite per $t = \infty$ ancora $x_i = h_i$, mentre per $0 \leq t \leq \infty$, $0 \leq \varrho(t) \leq \infty$, x_i è intermedio fra k_i ed h_i , e va sempre avvicinandosi al valore asintotico, che coincide con quello relativo al caso della riproduzione stazionaria uniforme.

La variabilità di λ non influisce dunque che sul ritmo con cui il fenomeno segue la via segnata della natura: può accelerarlo, può ritardarlo, nulla più. È come se essa regolasse il fluire del tempo, cosicchè lo dovessimo misurare, anzichè con t , colla $\varrho(t)$, da cui dipende la fase raggiunta dal rinnovamento della popolazione. Daremo pertanto a ϱ il nome di « rinnovamento ».

RIPRODUZIONE OMOGENEA.

§ 16. *La soluzione generale.* — Introduciamo un nuovo simbolo γ esprimente il rapporto (puro numero)

$$\gamma = \frac{\vartheta}{\lambda} = 1 - \frac{\mu}{\lambda}$$

che indica la percentuale dei nati, che, eccedendo il numero dei morti, passa ad aumentare la popolazione, e chiameremo perciò *supernatalità*. Esso è nullo nel caso particolare della riproduzione stazionaria, è positivo quando la popolazione aumenta, negativo quando diminuisce.

Essendo per definizione $\mu = (1 - \gamma)\lambda$, le equazioni differenziali della più generale riproduzione omogenea sono

$$\begin{aligned} \frac{dx_1}{dt} &= \frac{\lambda}{x} \left(x^2_1 + x_1 x_3 + \frac{1}{4} x^2_3 \right) - \lambda(1 - \gamma) x_1 \\ \frac{dx_2}{dt} &= \frac{\lambda}{x} \left(x^2_2 + x_2 x_3 + \frac{1}{4} x^2_3 \right) - \lambda(1 - \gamma) x_2 \\ \frac{dx_3}{dt} &= \frac{\lambda}{x} \left(2 x_1 x_2 + x_1 x_3 + x_2 x_3 + \frac{1}{2} x^2_3 \right) - \lambda(1 - \gamma) x_3, \end{aligned}$$

(*) L'asserzione cade in difetto se λ diviene, per $t = \infty$, infinitesimo d'ordine superiore al primo. Atteso il significato di λ , possiamo però presumere che essa sia sempre finita.

essendo λ e γ funzioni qualsiasi (la prima però essenzialmente positiva) del tempo. Ripetendo gli stessi passaggi che ci condussero al sistema [7], otteniamo

$$\begin{aligned}
 \frac{d x_1}{d t} &= \frac{\lambda}{x} \left(\frac{1}{4} x^2_3 - x_1 x_2 \right) + \gamma \lambda x_1 \\
 [8] \quad \frac{d x_2}{d t} &= \frac{\lambda}{x} \left(\frac{1}{4} x^2_3 - x_1 x_2 \right) + \gamma \lambda x_2 \\
 \frac{d x_3}{d t} &= \frac{\lambda}{x} \left(2 x_1 x_2 - \frac{1}{2} x^2_3 \right) + \gamma \lambda x_3 .
 \end{aligned}$$

Sommando le tre equazioni membro a membro si ottiene:

$$\frac{d x}{d t} = \gamma \lambda x$$

da cui, indicando $\int_0^t \gamma \lambda dt = \sigma(t)$, s'integra $x = k e^{\sigma(t)}$.

Sottraendo la seconda dalla prima poi:

$$\frac{d(x_1 - x_2)}{d t} = \gamma \lambda (x_1 - x_2)$$

$$x_1 - x_2 = (k_1 - k_2) e^{\sigma(t)} .$$

Noti in funzione di t $x_1 - x_2$ e $x = x_1 + x_2 + x_3$, possiamo esprimere ad esempio in funzione di x_2 le x_1 e x_3 , riducendoci ad avere una sola funzione incognita.

$$x_1 = x_2 + (k_1 - k_2) e^{\sigma(t)}$$

$$x_3 = k e^{\sigma(t)} - (k_1 - k_2) e^{\sigma(t)} - 2 x_2 = (k_3 + 2 k_2) e^{\sigma(t)} - 2 x_2 .$$

Sostituendo nella seconda delle [8]:

$$\frac{1}{4} x^2_3 = \left(\frac{k_3}{2} + k_2 \right)^2 e^{2 \sigma(t)} - (k_3 + 2 k_2) x_2 e^{\sigma(t)} + x^2_2$$

$$x_1 x_2 = x^2_2 + (k_1 - k_2) x_2 e^{\sigma(t)}$$

$$\frac{d x_2}{d t} = \frac{\lambda}{k e^{\sigma(t)}} \left\{ \left(\frac{k_3}{2} + k_2 \right)^2 e^{2 \sigma(t)} - (k_3 + 2 k_2) x_2 e^{\sigma(t)} + \right.$$

$$\left. + x^2_3 - x^2_2 - (k_1 - k_2) x_2 e^{\sigma(t)} \right\} + \gamma \lambda x_2 =$$

$$= \lambda \left\{ \frac{1}{k} \left(k_2 + \frac{k_3}{2} \right)^2 e^{\sigma(t)} + (\gamma - 1) x_2 \right\} .$$

Assumiamo come variabile indipendente $\varrho = \int_0^t \lambda dt$, il che è lecito, essendo sempre $\frac{d\varrho}{dt} > 0$, e ricordiamo che s'aveva già precedentemente definito

$$h_2 = k \left(m_2 + \frac{m_3}{2} \right)^2 = \frac{1}{k} \left(k_2 + \frac{k_3}{2} \right)^2 .$$

$$\frac{d x_2}{d \varrho} = \frac{\frac{d x_2}{d t}}{\frac{d \varrho}{d t}} = \frac{1}{\lambda} \frac{d x_2}{d t} = h_2 e^\sigma + (\gamma - 1) x_2 .$$

Questa è un'equazione differenziale lineare del primo ordine, il cui integrale generale è

$$x_2 = e^{\int (\gamma - 1) d\varrho} \left\{ \int h_2 e^\sigma e^{-\int (1 - \gamma) d\varrho} d\varrho + C \right\}$$

$$\int (\gamma - 1) d\varrho = \sigma - \varrho \quad x_2 = e^{\sigma - \varrho} \left\{ h_2 e^\varrho + C \right\}$$

$$x_2 = \left[h_2 + C e^{-\varrho} \right] e^\sigma .$$

Per $t = 0$: $\varrho = 0$, $\sigma = 0$, $x_2 = k_2$; $k_2 = h_2 + C$, $C = -s$.

Quindi

$$x_2 = \left[h_2 - s e^{-\varrho(t)} \right] e^{\sigma(t)} ,$$

e, attese le $x_1 - x_2 = (k_1 - k_2) e^{\sigma(t)}$, $x = k e^{\sigma(t)}$, abbiamo che l'integrale generale del sistema [8] è

$$[9] \quad \begin{aligned} x_1 &= \left[h_1 - s e^{-\varrho(t)} \right] e^{\sigma(t)} = \frac{x}{k} \left[h_1 - s e^{-\varrho(t)} \right] \\ x_2 &= \left[h_2 - s e^{-\varrho(t)} \right] e^{\sigma(t)} = \frac{x}{k} \left[h_2 - s e^{-\varrho(t)} \right] \\ x_3 &= \left[h_3 + 2 s e^{-\varrho(t)} \right] e^{\sigma(t)} = \frac{x}{k} \left[h_3 + 2 s e^{-\varrho(t)} \right] . \end{aligned}$$

§ 17. *Casi particolari.* — Come caso particolare abbiamo quello della riproduzione uniforme, in cui λ e ϑ sono costanti, quindi $\varrho = \lambda t$, $\sigma = \vartheta t$, e

$$\begin{aligned} x_1 &= \left[h_1 - s e^{-\lambda t} \right] e^{\vartheta t} \\ x_2 &= \left[h_2 - s e^{-\lambda t} \right] e^{\vartheta t} \\ x_3 &= \left[h_3 + 2 s e^{-\lambda t} \right] e^{\vartheta t} . \end{aligned}$$

Altro caso particolare si ha ponendo $\gamma = 0$, quindi $\lambda(t) = \mu(t)$. Allora la riproduzione è stazionaria, e ritroviamo le equazioni del § 15. Se poi $\lambda = \mu = \text{costante}$, abbiamo la riproduzione stazionaria uniforme, che rientra in entrambi i casi particolari cennati, e riotteniamo i risultati del § 14.

Verifichiamo così a posteriori che le [9], soluzione generale per la riproduzione omogenea, contengono come casi particolari tutti gli altri precedentemente trattati, il che è necessario, non essendo quelli se non particolari riproduzioni omogenee.

IMPORTANZA DEI RISULTATI.

§ 18. *Valore dei risultati ottenuti.* — Ci siamo finora astenuti dall'interpretare i risultati cui mano mano si perveniva; ora, prima di accingerci a farlo, poichè la validità dei risultati è ovviamente subordinata all'esattezza delle ipotesi su cui si basano, dobbiamo analizzare il significato concreto della riproduzione omogenea, per vedere quando, e con quale approssimazione, una riproduzione naturale tale possa supporre.

Richiamiamo la definizione di riproduzione omogenea. Si suppone in essa che la procreatività sia uguale ad ogni istante per coppie comunque formate, indipendentemente dal carattere preso in esame. Condizioni sufficienti per ciò sono le due seguenti: che

1) il carattere preso in esame non influisca sulla formazione dell'accoppiamento: non dovrà ad esempio essere caratteristico di razze o classi diverse, al cui incrocio si oppongano difficoltà d'ambiente, nè costituire un motivo di simpatia speciale fra coloro che lo possiedono, o essere considerato dalla generalità un difetto o un pregio singolare;

2) che esso non influisca sulla fecondità dell'accoppiamento. Teoricamente queste due condizioni non sono necessarie, perchè le due influenze potrebbero sussistere ma compensarsi: essere tra loro diversi i coefficienti π_{ij} e q_{ij} , e ciononostante uguali i loro prodotti $\pi_{ij} q_{ij} = 2\lambda_{ij} = 2\lambda$, ma non è il caso di prendere in considerazione tale eventualità.

In secondo luogo, si suppongono uguali le mortalità: il carattere preso in esame non deve influire sulla mortalità.

A quest'ipotesi se ne deve sostituire una diversa se ci riferiamo ad un gruppo aperto. Allora dev'essere indipendente dal carattere, perchè la riproduzione sia omogenea, non più la mortalità, ma la somma della mortalità e dell'eccedenza d'emigratività. Unica differenza

rimarchevole che questa diversa ipotesi comporta è che la μ non è più, se vi s'incluse la ν , necessariamente positiva.

La μ del gruppo aperto in cui è compresa l'eccedenza d'emigratività si dirà *mortalità apparente*.

§ 19. *Regime*. — L'andamento qualitativo del fenomeno mostrato dalle equazioni [9] è notevolissimo: esiste una proporzione di regime

$$x_1 : x_2 : x_3 = h_1 : h_2 : h_3$$

a cui la popolazione si avvicina asintoticamente.

Tale proporzione dipende unicamente dalle condizioni iniziali, non dipende dalle particolarità della riproduzione, purchè, beninteso, omogenea, la quale influisce solamente sul ritmo con cui si succedono le fasi intermedie, e sul variare della quantità globale di popolazione.

In pratica ritengo sia sufficiente preoccuparsi del regime, ricordando solo che le proporzioni che si hanno in istanti intermedi sono intermedie. Su ciò dovremo tornare più distesamente.

§ 20. *Tempo di regime*. — Volendosi limitare alla considerazione del regime, dobbiamo però farci un'idea precisa del tempo dopo cui esso si possa ritenere praticamente raggiunto. Definiamo *tempo massimo di regime* una costante τ_m che misura il tempo dopo cui, quali si sieno le condizioni iniziali, la differenza tra le proporzioni raggiunte e quelle di regime è minore d'una frazione arbitraria, che si ritenga errore trascurabile. Come tale prenderò l'1%. Allora, detta λ la natalità media

$$s e^{-\lambda \tau_m} \leq \frac{k}{100} \quad s \leq \frac{k}{4} \quad (\text{V. § 26}).$$

$$e^{-\lambda \tau_m} = \frac{1}{25} \quad \lambda \tau_m = \log 25 = 3,219 \quad \tau_m = \frac{3,2}{\lambda}.$$

Per la popolazione umana, assumendo come valore medio $\lambda = 0,03$ anni⁻¹, $\tau_m \approx 110$ anni. Definiamo *tempo di regime* il tempo τ dopo cui, per le condizioni iniziali specificate, la differenza è minore della medesima frazione. Evidentemente $\tau \leq \tau_m$.

$$\lambda \tau = \log 100 \frac{s}{k} = 2,3 \left(2 + \log_{10} \frac{s}{k} \right)$$

$$\tau = \frac{2,3}{\lambda} \left(2 + \log_{10} \frac{s}{k} \right).$$

LEGGI DELLA RIPRODUZIONE OMOGENEA

§ 21. *Forma percentuale.* — Le equazioni [9] tengono conto della quantità di popolazione e della sua ripartizione nei genotipi, e contengono le leggi del suo *incremento* (variazione quantitativa) e del suo *assestamento* (variazione qualitativa).

Per fissare la nostra attenzione su questo fenomeno isolatamente dividiamo le [9] per x . Indicando con $z_i = \frac{x_i}{x}$ la percentuale corrente del genotipo S_i , con $r = \frac{s}{k}$ la percentuale di cui le specie omozigote devono crescere per raggiungere il regime, e che chiameremo *spostamento*, abbiamo da esse

$$\begin{aligned}
 [10] \quad z_1 &= n_1 - r e^{-\rho(t)} \\
 z_2 &= n_2 - r e^{-\rho(t)} \\
 z_3 &= n_3 + 2 r e^{-\rho(t)}
 \end{aligned}$$

dove $n_i = \frac{h_i}{k}$ sono le percentuali di regime.

È di questa forma percentuale delle equazioni della riproduzione omogenea che ci serviremo per formulare le leggi che la governano.

Penso che l'esprimere tali leggi a parole, e il caratterizzarle con una denominazione appropriata, sia molto utile. Si ha così il duplice vantaggio di mettere separatamente in rilievo le singole circostanze che le formule riassumono, e di esprimerle in modo a chiunque accessibile.

§ 22. *Leggi d'assestamento.*

Legge dell'assestamento autonomo.

Poichè riducendo a forma percentuale la x si elimina, si conclude che la variazione della quantità globale di popolazione non influisce su quella della percentuale spettante ai valori genotipi, ossia *l'incremento della popolazione non influisce sul suo assestamento.*

Legge del dislivello costante.

$$z_1 - z_2 = n_1 - n_2 = m_1 - m_2.$$

La differenza tra le percentuali dei due omozigoti rimane costante. Diremo *dislivello* il suo quadrato, $\Delta = (z_1 - z_2)^2$.

Legge della costanza virtuale.

Definisco *proporzioni virtuali* dei genotipi omozigoti le percentuali z'_1, z'_2 che si hanno attribuendo gli eterozigoti metà all'uno, metà all'altro gruppo omozigote. Ciò equivale a considerare ogni impuro aA mezzo aa e mezzo AA . *Rapporto virtuale* dei due omozigoti è il rapporto delle loro proporzioni virtuali.

Dalle [10]: $z'_1 = z_1 + \frac{z_3}{2} = \text{costante}$, $z'_2 = z_2 + \frac{z_3}{2} = \text{costante}$.

Posto $m'_1 = m_1 + \frac{m_3}{2}$ $m'_2 = m_2 + \frac{m_3}{2}$:

$$z'_1 = m'_1 \qquad z'_2 = m'_2.$$

Le proporzioni e i rapporti virtuali, o, in breve *le condizioni virtuali sono costanti*.

Legge d'irreversibilità.

Derivando le [10]

$$\frac{dz_1}{dt} = \frac{dz_2}{dt} = -\frac{1}{2} \frac{dz_3}{dt} = \lambda r e^{-\rho(t)}.$$

L'esponenziale e λ sono essenzialmente positivi, r è una costante, le derivate non mutano adunque di segno. Ciò significa che *l'assestamento è irreversibile*: finchè la riproduzione è omogenea nessuna percentuale può avere massimi o minimi, nè per conseguenza, riprendere valori già avuti in passato. Passa dal valore iniziale a quello finale con ritmo or più or meno rapido, ma sempre crescendo o sempre decrescendo.

Legge del rinnovamento.

Le z_i dipendono da t pel tramite di $\rho = \int_0^t \lambda dt$. È $d\rho = \lambda dt$.

È il *rinnovamento* ρ che regola nel tempo l'assestamento.

Ogni intervallo di tempo che passa ha un « peso » proporzionale alla sua durata e alla natalità corrispondente; il rinnovamento rappresenta il « peso » così definito del tempo passato dall'istante iniziale, da cui si comincia a studiare la riproduzione. Da questo « peso » dipende il grado di assestamento raggiunto.

Perciò ad esempio la ripartizione che si avrebbe al termine di un

anno per una data natalità è quella stessa che si avrebbe dopo sei mesi se la natalità raddoppiasse, e qualunque sia per essere la mortalità.

L'assestamento dipende temporalmente dal rinnovamento.

Legge della funzione unica.

Poichè fra le tre variabili z_1, z_2, z_3 sussistono due relazioni lineari: l'identità $z_1 + z_2 + z_3 = 1$ e l'equazione $z_1 - z_2 = \text{cost.}$, una sola di esse è funzione indipendente di t , e le altre due ne dipendono linearmente. Del resto le [10] mostrano senz'altro che tutto l'assestamento è linearmente caratterizzato dall'unica funzione $r e^{-\rho(t)}$.

La legge dell'assestamento è caratterizzata da una funzione unica.

§ 23. Leggi di regime.

Legge del regime.

L'assestamento tende asintoticamente ad una ripartizione ben determinata. Praticamente si può ritenere che essa sia raggiunta nel tempo di regime, e poi si mantenga invariata. Come vedremo meglio in seguito, essa dipende esclusivamente dalle condizioni iniziali, fatto questo assai importante, perchè, date le percentuali iniziali dei vari genotipi in una data popolazione, senza preoccuparci di conoscere le leggi della sua riproduzione, purchè si sappia che essa è omogenea, possiamo determinare la ripartizione di regime cui tende.

Esiste un regime, e dipende dalle sole condizioni iniziali.

Legge dei quadrati virtuali.

Le percentuali di regime (V. § 14) sono

$$\begin{aligned} n_1 &= \frac{h_1}{k} = \frac{1}{4} (1 + m_1 - m_2)^2 = m'_1{}^2 \\ n_2 &= \frac{h_2}{k} = \frac{1}{4} (1 - m_1 + m_2)^2 = m'_2{}^2 \\ n_3 &= \frac{h_3}{k} = \frac{1}{2} \{1 - (m_1 - m_2)^2\} = 2m'_1 m'_2 = 1 - m'_1{}^2 - m'_2{}^2. \end{aligned}$$

Le percentuali di regime degli omozigoti sono i quadrati delle rispettive percentuali virtuali; quella degli eterozigoti il doppio prodotto delle percentuali virtuali.

Il regime dipende solo dalle condizioni virtuali.

Legge della media geometrica.

Lo stesso fatto si può esprimere in vari modi diversi perfettamente equivalenti; sarà in pratica da preferirsi l'uno o l'altro a seconda dell'immediatezza con cui esso si presta a risolvere i vari casi.

Moltiplicando n_1 per n_2 ed elevando n_3 al quadrato:

$$n_1 n_2 = m_1'^2 m_2'^2 \qquad m_3^2 = 4 m_1'^2 m_2'^2$$

$$n_3^2 = 4 n_1 n_2$$

$$\frac{n_3}{2} = \sqrt{n_1 n_2}$$

$$n_1 : \frac{n_3}{2} = \frac{n_3}{2} : n_2 .$$

Il regime è raggiunto quando la quantità degli eterozigoti è il doppio della media geometrica fra quelle degli omozigoti.

Legge dello spostamento.

Lo spostamento $r = n_1 - m_1 = n_2 - m_2 = -\frac{1}{2}(n_3 - m_3)$ che avviene nelle percentuali dei vari genotipi durante l'assestamento si può esprimere in funzione delle condizioni iniziali:

$$r = m_1'^2 - m_1 = m_2'^2 - m_2 = \frac{1}{4} \left\{ 1 + (m_1 - m_2)^2 - 2(m_1 + m_2) \right\}$$

Lo spostamento è nullo se inizialmente abbiamo già le condizioni di regime; se inizialmente abbiamo una proporzione eccessiva di eterozigoti, aumentano le percentuali dei genotipi puri, e abbiamo uno spostamento positivo: $r > 0$; esso è negativo se al contrario sono troppo numerosi gli omozigoti. La verifica più rapida si à ricorrendo alla legge della media geometrica, per vedere se

$$m_3^2 \begin{matrix} \leq \\ \geq \end{matrix} 4 m_1 m_2 .$$

Condizione d'equilibrio è che lo spostamento sia nullo. Lo spostamento è positivo in eccesso di eterozigoti, negativo in eccesso d'omozigoti.

Legge della metà pura.

Dalla

$$n_3 = \frac{1}{2} \left\{ 1 - (m_1 - m_2)^2 \right\} = \frac{1}{2} - \frac{\Delta}{2} ,$$

essendo il quadrato essenzialmente positivo, risulta

$$n_3 \leq \frac{1}{2},$$

e per l'identità

$$n_1 + n_2 + n_3 = 1 \quad : \quad n_1 + n_2 \geq \frac{1}{2}.$$

Si ha il caso limite dell'uguaglianza per $m_1 - m_2 = 0$, $z_1 - z_2 = 0$: in tale caso la ripartizione e la riproduzione si dicono simmetriche, perchè sono uguali le percentuali dei due genotipi omozigoti. In questo caso $m_1 = m_2 = \frac{1}{4}$, $m_3 = \frac{1}{2}$.

In condizioni di regime omogeneo almeno la metà della popolazione è pura. La proporzione di regime degli eterozigoti è tanto maggiore quanto minore è il dislivello; è al massimo $\frac{1}{2}$ nel caso simmetrico: $\Delta = 0$.

Legge della quarta parte.

Dalle

$$n_1 = \frac{1}{4} (1 + m_1 - m_2)^2 \quad n_2 = \frac{1}{4} (1 - m_1 + m_2)^2$$

per estrazione di radice e somma:

$$\sqrt{n_1} + \sqrt{n_2} = 1.$$

Eccettuato il caso simmetrico, in cui $n_1 = n_2 = \frac{1}{4}$, $\sqrt{n_1} = \sqrt{n_2} = \frac{1}{2}$, per verificare tale equazione una delle due radici dev'essere minore, l'altra maggiore di mezzo, e quindi delle percentuali di regime dei genotipi omozigoti, una è necessariamente minore, l'altra necessariamente maggiore d'un quarto; sono eguali ad un quarto nel caso simmetrico, e tanto più distanti da tale valore e tra loro quant'è maggiore il dislivello.

Legge di monovarianza.

Per determinare la ripartizione di regime basterà un solo parametro. Infatti fra i tre parametri n_1 , n_2 , n_3 che caratterizzano il regime, sussiste, oltre l'identità $n_1 + n_2 + n_3 = 1$, l'equazione $\sqrt{n_1} + \sqrt{n_2} = 1$. Dato quindi n_1 , o n_2 , o n_3 , o un rapporto tra due di essi, possiamo calcolare le tre percentuali, e caratterizzare con ciò univocamente il regime.

Dato n_1 :

$$\sqrt{n_2} = 1 - \sqrt{n_1}$$

$$n_2 = 1 + n_1 - 2\sqrt{n_1} \quad n_3 = 1 - n_1 - n_2 = 2(\sqrt{n_1} - n_1)$$

e analogamente, dato n_2 :

$$n_1 = 1 + n_2 - 2\sqrt{n_2} \quad n_3 = 1 - n_1 - n_2 = 2(\sqrt{n_2} - n_2) .$$

Dato n_3 , sono determinabili i due valori che devono attribuire ad n_1 , n_2 ; la soluzione però è duplice perchè non si può sapere a priori quale dei due valori attribuire all'una o all'altra percentuale. n_1 e n_2 sono le due radici dell'equazione

$$n_3 = 2(\sqrt{n} - n) \quad \sqrt{n} = n + \frac{n_3}{2}$$

$$n = n^2 + \left(\frac{n_3}{2}\right)^2 + n n_3 \quad n^2 + (n_3 - 1)n + \frac{n_3^2}{4} = 0$$

$$n = \frac{1}{2} \left[1 - n_3 \pm \sqrt{1 - 2n_3} \right] .$$

Dato $\frac{n_1}{n_2}$:

$$n_1 = m'_1{}^2, \quad n_2 = m'_2{}^2, \quad \frac{m'_1}{m'_2} = \sqrt{\frac{n_1}{n_2}},$$

$$m'_1 = m'_2 \sqrt{\frac{n_1}{n_2}}, \quad m'_1 + m'_2 = 1$$

$$m'_1 = \frac{1}{1 + \sqrt{\frac{n_2}{n_1}}}, \quad m'_2 = \frac{1}{1 + \sqrt{\frac{n_1}{n_2}}}$$

$$n_1 = \frac{1}{\left(1 + \sqrt{\frac{n_2}{n_1}}\right)^2}, \quad n_2 = \frac{1}{\left(1 + \sqrt{\frac{n_1}{n_2}}\right)^2}$$

$$n_3 = 2\sqrt{n_1 n_2} = \frac{2}{2 + \sqrt{\frac{n_1}{n_2}} + \sqrt{\frac{n_2}{n_1}}} = \frac{2}{\left(\sqrt{\frac{n_1}{n_2}} + \sqrt{\frac{n_2}{n_1}}\right)^2} .$$

§ 24 *Costruzioni grafiche.* — La determinazione del regime si può anche fare graficamente.

Abbiansi tre segmenti che misurano m_1 , m_3 , m_2 , posti di seguito sulla stessa retta nell'ordine :

$$\underbrace{\langle m_1 \rangle \langle m_3 \rangle \langle m_2 \rangle}$$

Subito si determinano, secondo la definizione, le percentuali virtuali, dividendo a metà il segmento m_3 :

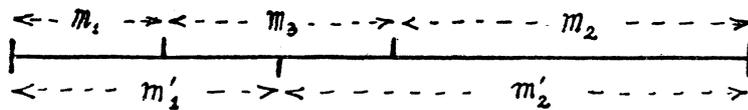


Fig. 1

Il problema di determinare il regime date le condizioni iniziali, si riduce a quello di determinarlo, note le condizioni virtuali.

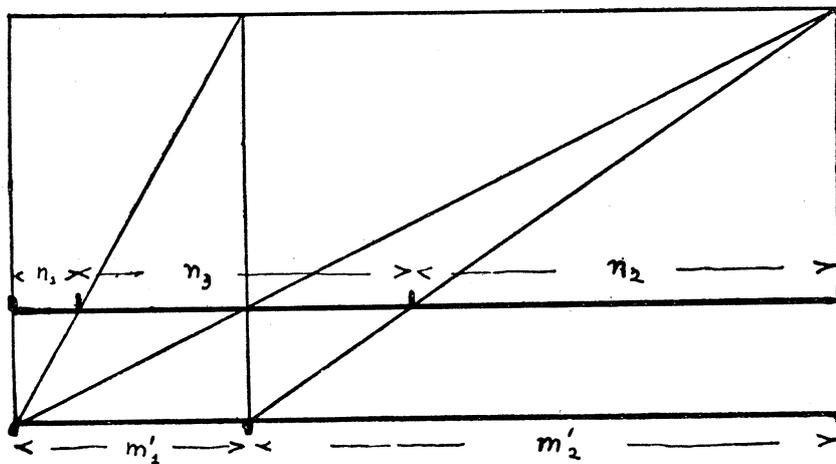


Fig. 2

Come si verifica con semplici constatazioni di proporzionalità, ricordando la legge dei quadrati virtuali, la soluzione è data dall'elementare costruzione sopra riportata (*).

Meno semplice è il caso in cui si vogliono individuare tutti gli elementi di un regime determinato da un solo parametro.

Siano date le quantità degli omozigoti in regime, o, il che è equivalente, il loro rapporto. Sappiamo che n_1 , n_2 sono proporzionali a due segmenti che disegniamo in scala per ora indeterminata. Essendo n_3 il doppio della media geometrica, esso è misurato dalla corda normale del cerchio di diametro $n_1 + n_2$:

(*) L'altezza del rettangolo si può prendere ad arbitrio.

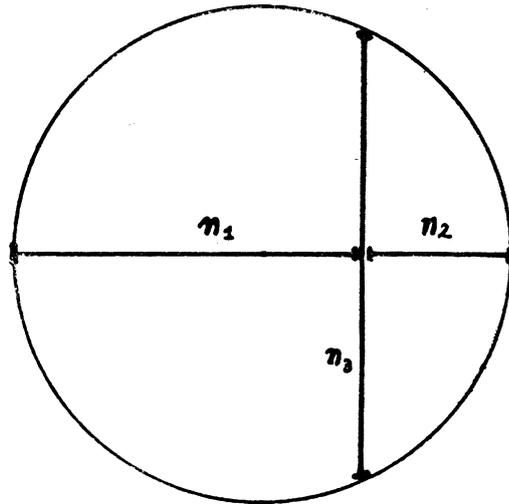


Fig. 3

Sia data la percentuale di regime di una specie di omozigoti: sia n_1 . Disegniamo l'unità di lunghezza AB , su cui il segmento AC misura n_1 . Segnamo C' simmetrico di C rispetto ad A , e tracciamo

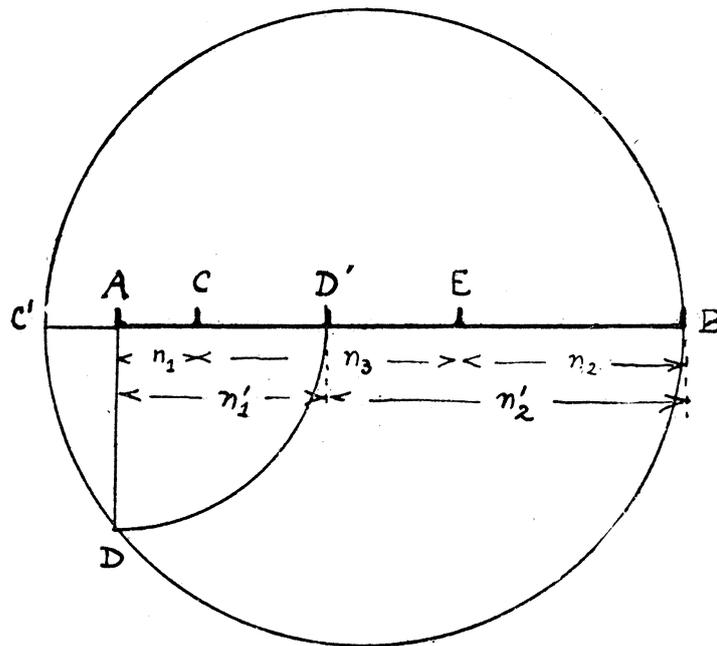


Fig. 4

il cerchio che ha BC' per diametro. AD è media geometrica di 1 e n_1 , cioè $\sqrt{n_1}$, $D'B$ quindi è $1 - \sqrt{n_1} = \sqrt{n_2} = m'_2$. Se $ED' = CD'$, abbiamo: $n_1 = AC$, $n_2 = EB$, $n_3 = CE$, $m'_1 = AD'$, $m'_2 = BD'$.

Sia data n_3 . Costruiamo un semicerchio su un diametro $1 - n_3$, e tagliamo con una retta parallela al diametro a distanza $\frac{1}{2} n_3$.

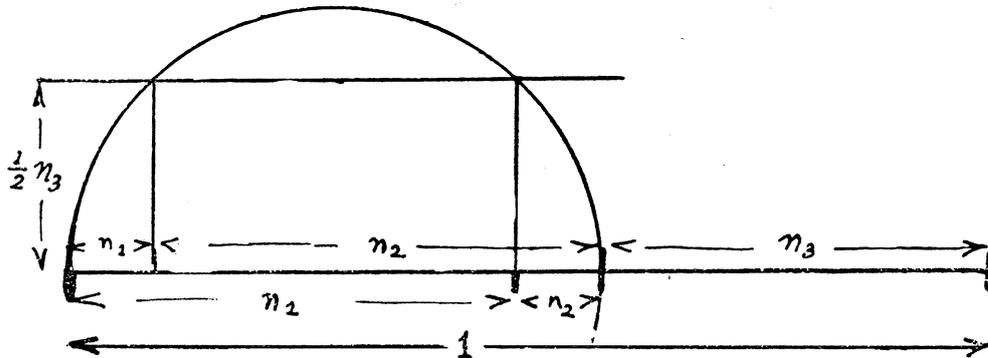


Fig. 5

Si ripete all'inverso la costruzione della Fig. 3, e si determinano le due soluzioni segnate, abbassando le normali dalle due intersezioni.

§ 25. *Diagramma temporale.* — Per studiare una riproduzione in funzione del tempo conviene fare uso di un diagramma costituito da una fascia di larghezza unitaria e lunghezza indefinita nel senso delle ascisse, che misurano il tempo. In funzione di esso due diagrammi:

$$y = z_1(t) \quad y = z_1(t) + z_5(t)$$

oltre $y = z_1(t) + z_3(t) + z_2(t) = 1$, limite superiore della fascia.

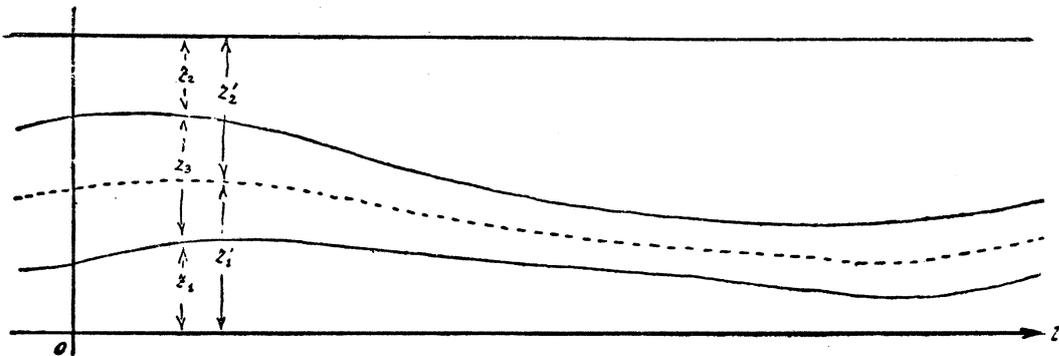


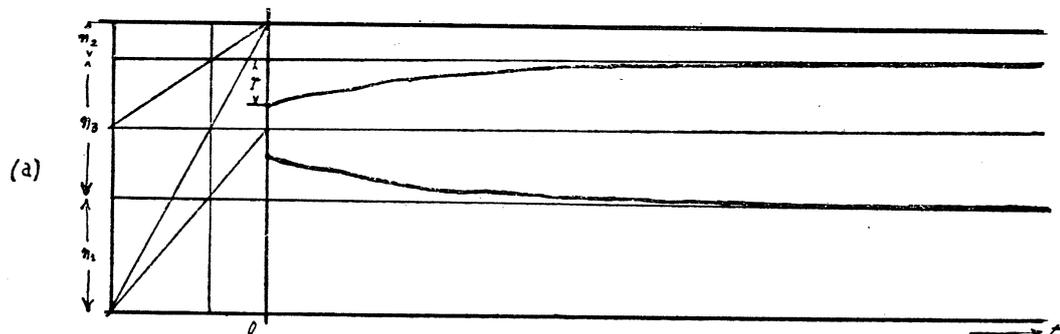
Fig. 6

La linea intermedia fra i due diagrammi è l'asse virtuale della riproduzione: esso ha l'equazione

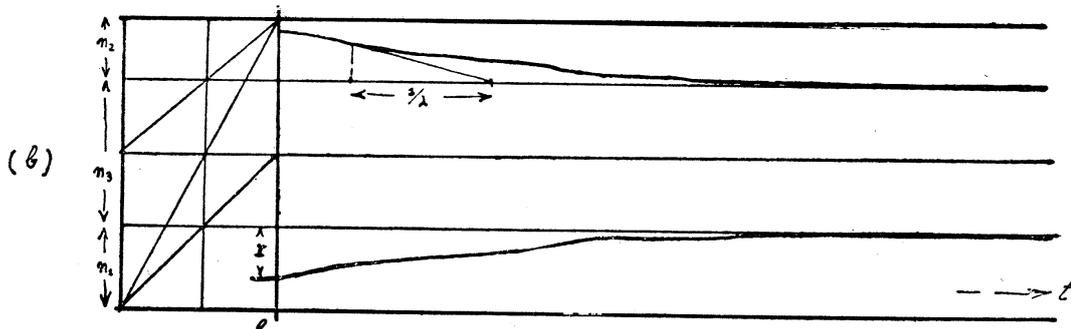
$$y = \frac{1}{2} \left\{ z_1(t) + [z_1(t) + z_3(t)] \right\} = z_1(t) + \frac{z_3(t)}{2} = z'_1(t).$$

Nel caso della riproduzione omogenea sappiamo che l'asse virtuale è una retta orizzontale, i due diagrammi sono linee simmetriche rispet-

to ad esso, e tendono a due asintoti $y = n_1$, $y = n_2 + n_3$, determinabili, volendo, colle costruzioni geometriche impariate.



Es. : Spostamento negativo.



Es. : Spostamento positivo.

Fig. 7

La sottotangente sull'asintoto è l'inversa della natalità λ . Se essa è costante (in particolare (*) se la riproduzione è uniforme) i diagrammi sono linee esponenziali.

Un metodo pratico approssimativo per costruire il diagramma, data λ in funzione di t , si ha osservando che, indicata con a la sottotangente a una esponenziale, quella ha l'equazione

$$x = k e^{-\frac{x}{a}}$$

da cui

$$y(x + a) = k e^{-\frac{x}{a} - 1} = \frac{1}{e} k e^{-\frac{x}{a}} = 0,37 y(x).$$

Tracciamo un asintoto, e sia r lo spostamento, λ_0 la natalità nell'istante iniziale; supponendo λ costante nell'intervallo $\left(0 \leq t \leq \frac{1}{\lambda_0}\right)$, corrispondente sul diagramma al tratto 01, l'ordinata nel punto 1 sarà $0,37 r$; analogamente per il punto ennesimo $y_n = (0,37)^n r$.

(*) In particolare, perchè, oltre λ , la riproduzione abbia a dirsi uniforme, dev'essere costante anche μ .

Il numero 0,37, poco comodo, si può variare a piacere, ripetendo le operazioni per tempi uguali a $\frac{c}{\lambda}$ ($c =$ puro numero arbitrario) anzichè a $\frac{1}{\lambda}$.

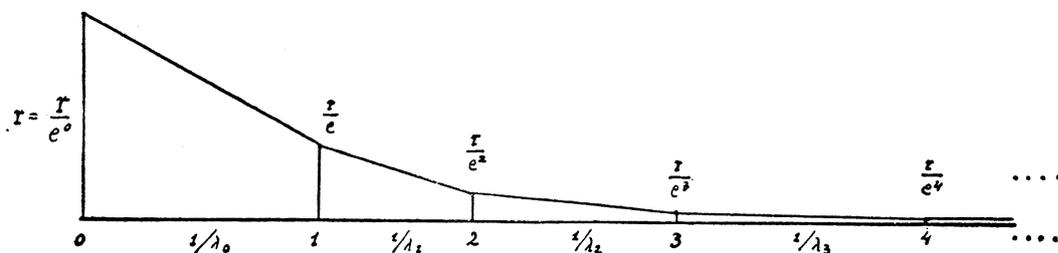


Fig. 8

Il diagramma temporale mette bene in evidenza le leggi d'assestamento.

§ 26. *Diagramma ternario.* — Un concetto affatto diverso di rappresentazione grafica si realizza mediante il diagramma ternario.

In esso si rappresenta nel modo più chiaro la successione delle ripartizioni e quella di regime, prescindendo però dal tempo in cui avvengono.

Un diagramma ternario è costituito da un triangolo equilatero, la cui altezza poniamo uguale ad uno, che disegneremo colla base orizzontale. Ogni punto non esterno rappresenta una ripartizione di

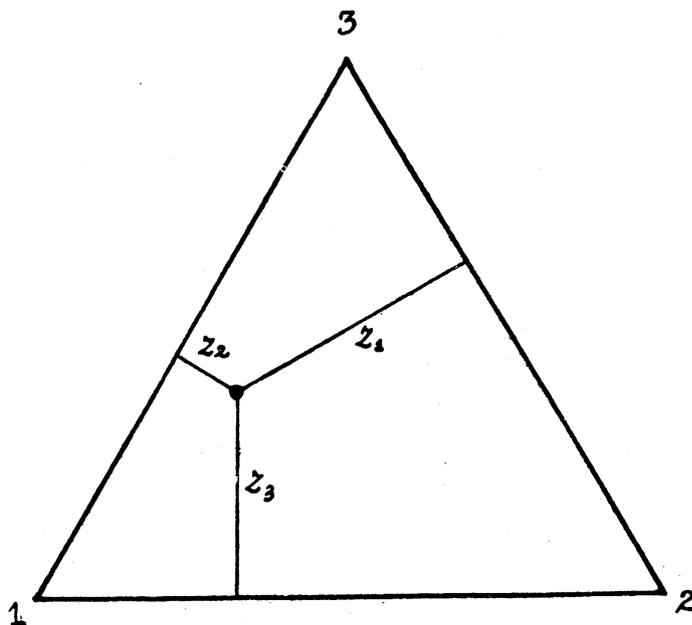


Fig. 9

popolazione, se conveniamo che le sue tre distanze z_1, z_2, z_3 dai tre lati misurino le tre percentuali. Ciò è lecito, perchè è sempre

$$z_1 + z_2 + z_3 = 1.$$

I vertici rappresentano i casi in cui tutta la popolazione appartiene al medesimo genotipo: quelli alla base supporremo indichino gli omozigoti, quello superiore gli eterozigoti. I punti del contorno rappresentano le ripartizioni binarie, in assenza del genotipo corrispondente al vertice opposto; quelli interni, il caso generale d'una ripartizione ternaria.

Congiungendo tutti i punti corrispondenti alle ripartizioni in tempi successivi otteniamo nel diagramma una linea che diremo *trajettoria* della riproduzione. Ciò per una stretta analogia cinematica. Nell'un caso e nell'altro la trajettoria caratterizza la successione delle condizioni istantanee (statistiche nel nostro, geometriche nel caso cinematico) senza però metterla in relazione col tempo.

Prima di procedere oltre dobbiamo imparare a leggere correntemente il diagramma ternario.

Abbiamo già detto dei vertici e dei punti del contorno.

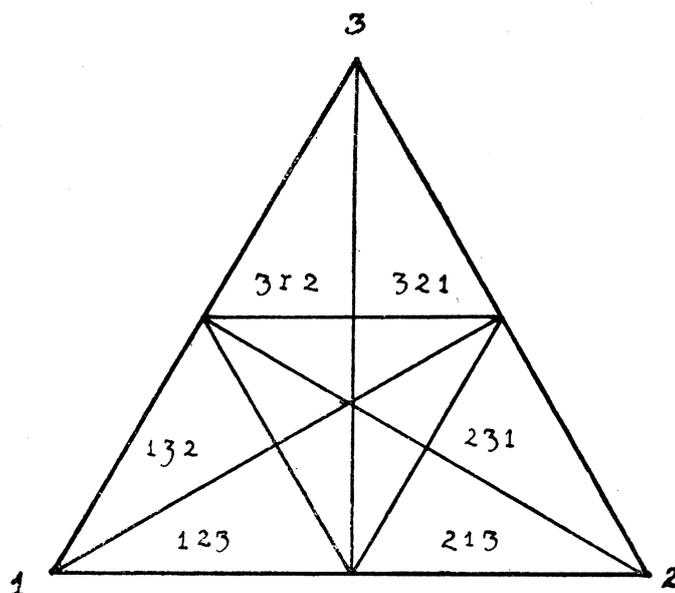


Fig. 10

Per orientarsi a prima vista sul significato dei punti interni sarà utile mostrare il triangolo in cui sono tracciate le altezze e le congiungenti dei loro piedi. Le altezze sono i luoghi dei punti per cui le due percentuali rispetto ad esse simmetriche sono eguali; per quella verticale ad esempio sono eguali le due percentuali degli omozigoti.

Se il punto è a sinistra, il genotipo S_1 è più numeroso di S_2 , e viceversa; ragionando analogamente per le altre coppie di genotipi si vede che i sei triangoli in cui le altezze dividono il diagramma corrispondono alle sei permutazioni di tre indici che indicano i diversi ordini in cui i tre genotipi si possono succedere in serie crescente di percentuale. Ogni triangolino termina al vertice che indica la percentuale massima; la minima è quella corrispondente al vertice che sta sul prolungamento del cateto minore.

Il diagramma si vede poi diviso in quattro triangoli equilateri: quello centrale è il luogo dei punti in cui nessuna percentuale supera la somma delle altre due: sono cioè tutte e tre minori di mezzo; negli altri eccede il mezzo la percentuale del genotipo rappresentato al corrispondente vertice. Sul diagramma ternario si leggono anche facilmente le percentuali virtuali.

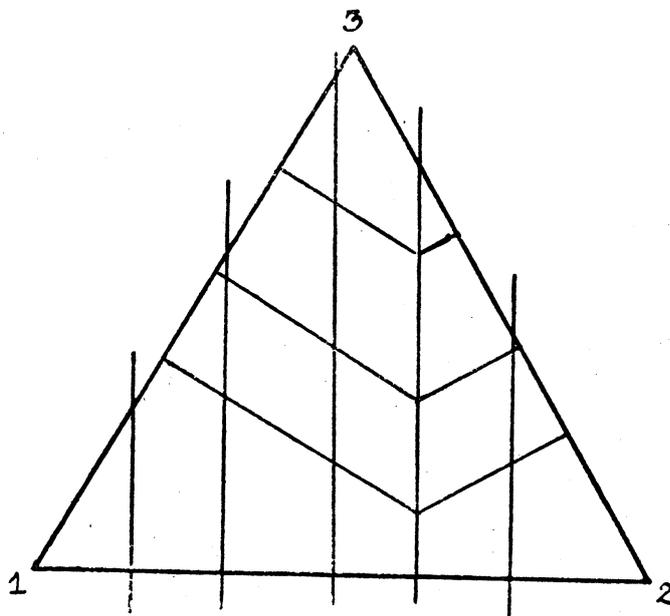


Fig. 11

La differenza fra z_1 e z_2 si mantiene costante sulle rette verticali; su esse si mantengono quindi inalterate le condizioni virtuali. Poichè per i punti della base $z_3 = 0$, e quindi $z_1' = z_1$, $z_2' = z_2$, possiamo dire che le proporzioni virtuali per un punto qualsiasi sono date dalle proporzioni effettive della sua proiezione sulla base.

La relazione caratteristica del regime

$$z_3^2 = 4 z_1 z_2$$

è nel diagramma ternario l'equazione di una linea i cui punti sono in condizione di regime. Per studiare questa curva introduciamo un

sistema d'assi cartesiani con origine al centro della base, l'asse x secondo questa, l'asse y lungo l'altezza. In funzione di x, y :

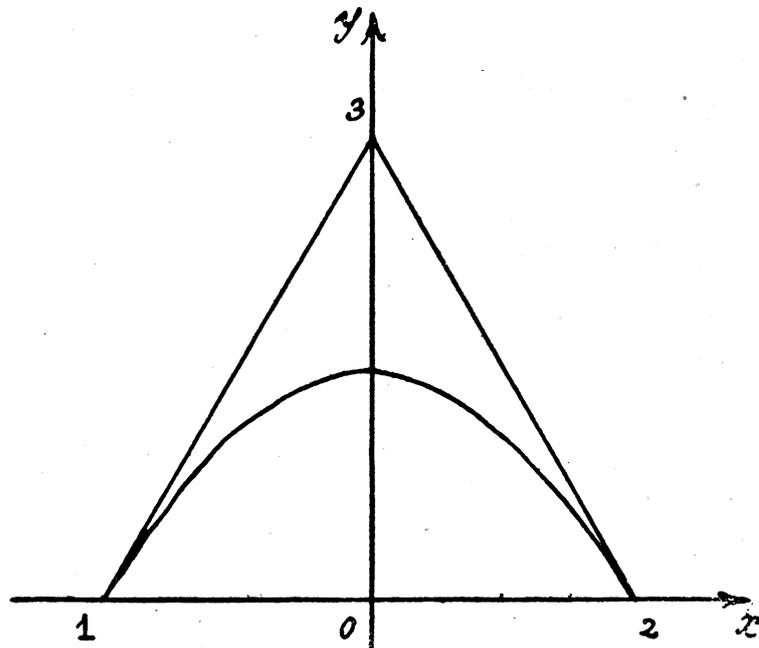


Fig. 12

$$z_3 = y$$

$$z_1 = \frac{1}{2} \left(1 - y - x \operatorname{tg} \frac{\pi}{3} \right) = \frac{1}{2} \left(1 - y - \sqrt{3} x \right)$$

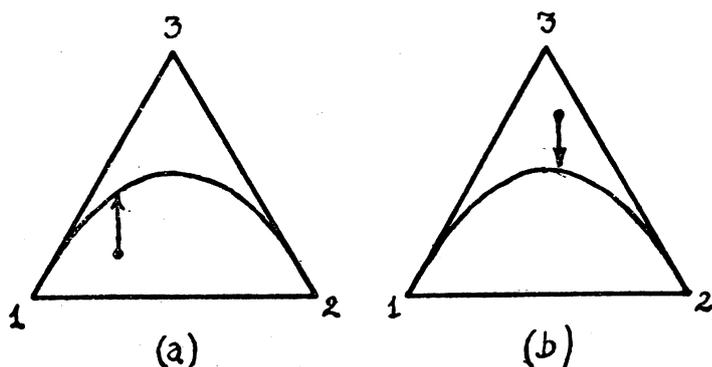
$$z_2 = \frac{1}{2} \left(1 - y + x \operatorname{tg} \frac{\pi}{3} \right) = \frac{1}{2} \left(1 - y + \sqrt{3} x \right)$$

L'equazione della curva cercata è

$$\begin{aligned} y^2 &= 4 \cdot \frac{1}{2} \left(1 - y + \sqrt{3} x \right) \frac{1}{2} \left(1 - y - \sqrt{3} x \right) = \\ &= (1 - y)^2 - 3x^2, \quad y = \frac{1}{2} (1 - 3x^2) \end{aligned}$$

La linea è la parabola che passa per i due vertici alla base e per il centro dell'altezza verticale, che ha per asse l'asse y , per tangenti nei due vertici del triangolo i lati obliqui di esso.

La rappresentazione ternaria di una riproduzione omogenea la più generale è di una semplicità insuperabile: data la ripartizione iniziale, si congiunge con un segmento rettilineo il punto che la caratterizza con quello della parabola di regime giacente sulla medesima verticale. La traiettoria della riproduzione omogenea — per la legge della costanza virtuale — è questo segmento: si verifica quindi che è completamente caratterizzata dalle condizioni iniziali.



Es.: spostamento negativo:

Es.: spostamento positivo.

Fig. 13

Gli spostamenti sono negativi sotto la parabola, positivi sopra, e sono misurati dalla metà del segmento della traiettoria. Di qui è evidente (come si poteva meno elementarmente dedurre dalle formule)

che $r \leq \frac{1}{24}$. Per mezzo della parabola nel diagramma ternario si possono risolvere in modo elegante tutti i problemi che nel § 24 richiedevano costruzioni talvolta oscure. Basta determinare l'intersezione della parabola col luogo dei punti soddisfacenti le condizioni imposte.

Ecco alcuni esempi:

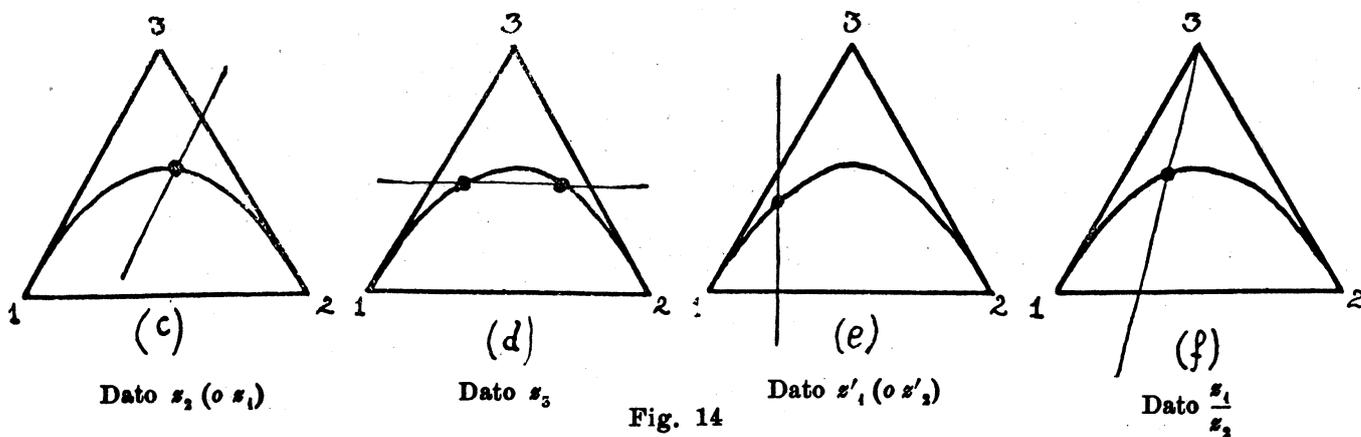


Fig. 14

In generale, dato $f(z_1, z_2, z_3) = 0$:

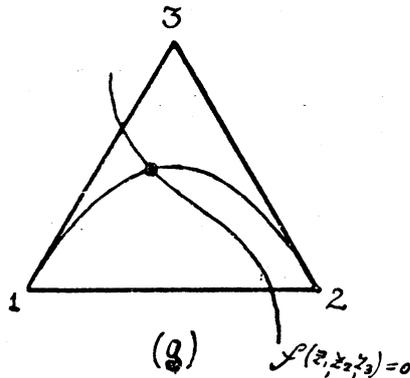


Fig. 15

§ 27. *Osservazione.* — Ammettendo le leggi di Mendel, è spontaneo ammettere, per spiegarle, che alle lettere a, A , corrispondano in qualche modo delle entità concrete, che esistano accoppiate in ogni individuo, determinandone il carattere, allo stesso modo che colle lettere si formano i simboli S , caratteristici per ogni genotipo.

Formalmente, per quanto diremo non è necessaria quest'ipotesi di indole biologica; certo è però che essa mette i ragionamenti in una nuova luce.

Il numero delle lettere a possedute da un gruppo di individui è il doppio del numero degli omozigoti aa più il numero degli eterozigoti aA , è dunque proporzionale alla percentuale virtuale z'_1 ; analogamente il numero delle lettere A è proporzionale alla percentuale virtuale z'_2 . La legge della costanza virtuale si può interpretare (trascurando l'eventuale incremento) dicendo che rimane inalterato nell'assestamento omogeneo il numero delle lettere a, A ; solo varia il modo con cui s'accoppiano a formare i simboli dei diversi individui che si succedono.

Il rapporto tra le combinazioni probabili aa, aA, AA è

$$z'_1{}^2 : 2z'_1z'_2 : z'_2{}^2$$

o, come sappiamo

$$n_1 : n_2 : n_3.$$

Le lettere tendono alla ripartizione più probabile: questa caratterizza il regime.

ESEMPI E APPLICAZIONI.

§ 28. *Esempi numerici.* — Inizialmente abbiamo due gruppi puri di ugual numero di individui. Dopo un secolo circa avremo appros-

simativamente una metà di eterozigoti e un quarto per ciascuno degli omozigoti.

Questa proporzione è in condizione di regime, e si mantiene finchè la riproduzione continua ad essere omogenea. Si ricordi cosa ciò significa (V. § 18), perchè a questa ipotesi sono subordinate tutte le conclusioni che ora troveremo. Se la proporzione fra i due gruppi puri inizialmente considerati è, per esempio, 2 : 5, le proporzioni di regime (praticamente raggiunte dopo circa un secolo) sono

$$n_1 : n_2 : n_3 = 4 : 20 : 25 .$$

Se il gruppo è inizialmente formato da tutti omozigoti della stessa specie, esso mantiene sempre tale caratteristica; se invece lo compongono tutti eterozigoti esso tende alla ripartizione

$$n_1 : n_2 : n_3 = 1 : 2 : 1 .$$

Sia la riproduzione uniforme, $\lambda = 0,030$ anni⁻¹, $\mu = 0,023$ anni⁻¹, e abbiamo inizialmente in un gruppo chiuso:

$$\begin{array}{ll} k_1 = 17000 & \text{omozigoti } a a \\ k_2 = 9000 & \text{omozigoti } A A \\ k_3 = 38000 & \text{eterozigoti } A a \end{array}$$

Sommando: $k = 64000$; poi

$$m'_1 = \frac{k_1 + \frac{1}{2}k_3}{k} = \frac{36000}{64000} = \frac{9}{16} \quad m'_2 = \frac{k_2 + \frac{1}{2}k_3}{k} = \frac{28000}{64000} = \frac{7}{16}$$

$$n_1 = m'^2_1 = \frac{81}{256} \quad n_2 = m'^2_2 = \frac{49}{256} \quad n_3 = 2 m'_1 m'_2 = \frac{126}{256}$$

$$h_1 = k n_1 = 20250 \quad h_2 = k n_2 = 12250 \quad h_3 = k n_3 = 31500$$

$$s = h_1 - k_1 = h_2 - k_2 = -\frac{1}{2}(h_3 - k_3) = 3250$$

$\lambda - \mu = 0,007$ anni⁻¹; per $t = 100$ anni, $(\lambda - \mu)t = 0,007 \times 100 = \log 2$ quindi dopo 100 anni la popolazione si raddoppia:

$$x = k e^{\log 2} = 2k .$$

Supponendo raggiunto il regime abbiamo

$$x_1 = 2h_1 = 40500 \quad x_2 = 2h_2 = 24500 \quad x_3 = 2h_3 = 63000,$$

Essendo per $t = 100$ anni $\lambda t = 0,03 \times 100 = 3 = \log 20$, è

$$se^{-\lambda t} = 3250 e^{-\log 20} = \frac{3250}{20} = 162;$$

quindi per essere esatti dovremmo togliere a x_1 e x_2 162, a x_3 aggiungere 325: come si vede l'errore rientra nelle cifre di cui non abbiamo neppure tenuto conto. Quindi:

in numeri:	<i>aa</i>	<i>aA</i>	<i>AA</i>
tempo iniziale	17000	38000	9000
dopo un secolo	40500	63000	24500
in percentuali:	<i>aa</i>	<i>aA</i>	<i>AA</i>
tempo iniziale	27 %	59 %	14 %
dopo un secolo	32 %	49 %	19 %

§ 29. *Calcolo dei dominanti puri.* — Il fatto che in fase di regime, data una delle percentuali, si possono calcolare tutte le altre, riveste importanza pratica nel caso che esse non possano determinarsi direttamente facendo un statistica. Questo è il caso in cui si abbia la dominanza: non è possibile numerare quanti dei dominanti siano puri e quanti eterozigoti. Se però supponiamo che la riproduzione sia da circa un secolo (per specie diverse dalla umana τ_m diversi) omogenea, detta n_2 la percentuale dei recessivi, quella dei dominanti puri è:

$$n_1 = (1 - \sqrt{n_2})^2$$

quella degli eterozigoti:

$$n_3 = 2(\sqrt{n_2} - n_2);$$

il *coefficiente di purezza* dei dominanti è, essendo il loro numero $n_1 + n_3 = 1 - n_2$:

$$p = \frac{n_1}{n_1 + n_3} = \frac{n_1}{1 - n_2} = \frac{(1 - \sqrt{n_2})^2}{(1 - \sqrt{n_2})(1 + \sqrt{n_2})} = \frac{1 - \sqrt{n_2}}{1 + \sqrt{n_2}}.$$

La tabella che segue dà la percentuale dei puri (coefficiente di purezza p) e degli impuri ($1 - p$) fra i dominanti, in funzione della percentuale di recessivi n_2

$n_2 = 0 \%$	$p = 100 \%$	$1 - p = 0 \%$	$n_2 = 16 \%$	$p = 43 \%$	$1 - p = 57 \%$
$n_2 = 0,01 \%$	$p = 98 \%$	$1 - p = 2 \%$	$n_2 = 25 \%$	$p = 33 \%$	$1 - p = 67 \%$
$n_2 = 0,1 \%$	$p = 94 \%$	$1 - p = 6 \%$	$n_2 = 36 \%$	$p = 25 \%$	$1 - p = 75 \%$
$n_2 = 0,5 \%$	$p = 87 \%$	$1 - p = 13 \%$	$n_2 = 50 \%$	$p = 18 \%$	$1 - p = 82 \%$
$n_2 = 1 \%$	$p = 82 \%$	$1 - p = 18 \%$	$n_2 = 64 \%$	$p = 11 \%$	$1 - p = 89 \%$
$n_2 = 4 \%$	$p = 67 \%$	$1 - p = 33 \%$	$n_2 = 80 \%$	$p = 5 \%$	$1 - p = 95 \%$
$n_2 = 9 \%$	$p = 54 \%$	$1 - p = 46 \%$	$n_2 = 90 \%$	$p = 2,5 \%$	$1 - p = 97,5 \%$
$n_2 = 11,1 \%$	$p = 50 \%$	$1 - p = 50 \%$	$n_2 = 100 \%$	$p = 0 \%$	$1 - p = 100 \%$

Si noti in special modo l'impressionante rapidità dell'inquinamen-

to dei dominanti per l'infiltrazione di percentuali anche minime di recessivi, quale appare osservando i primi valori della tabella.

Facendo un diagramma $p = f(\sqrt{n_2})$ si avrebbe una linea di questo tipo :

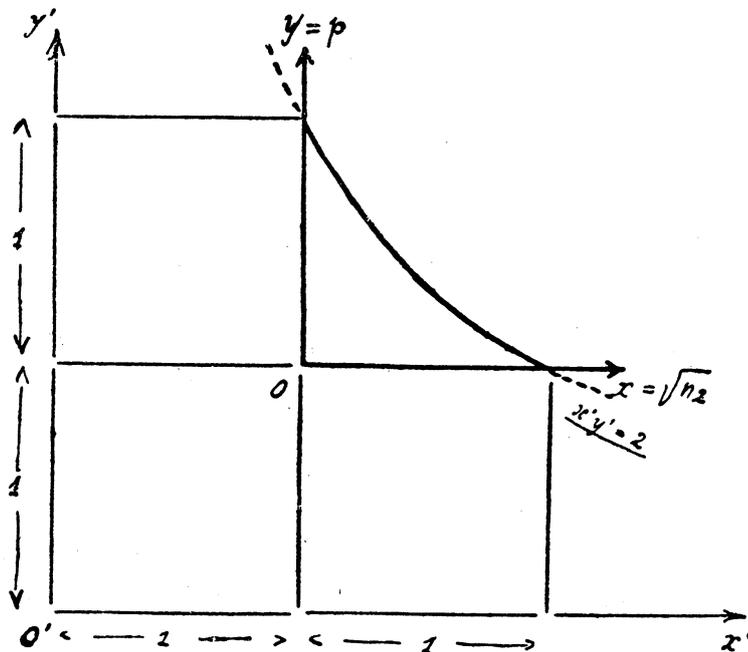


Fig. 15

(equazione $x = \frac{1-y}{1+y}$) precisamente un tratto dell'iperbole equilatera cogli asintoti a distanza 1 dagli assi.

§ 30. *Conseguenze.* — Il coefficiente di purezza rappresenta anche la probabilità che un dominante sia puro, $1 - p$ la probabilità che esso sia impuro.

Così, se n_2 è la percentuale dei recessivi, e un recessivo s'accoppia con un dominante, la probabilità che questo sia impuro è

$$1 - p = \frac{2\sqrt{n_2}}{1 + \sqrt{n_2}} .$$

Poichè in tal caso la probabilità che nasca un figlio recessivo è $\frac{1}{2}$, la probabilità che un figlio di un dominante e di un recessivo sia recessivo è

$$P = \frac{\sqrt{n_2}}{1 + \sqrt{n_2}} ,$$

la probabilità che sia dominante

$$1 - P = \frac{1}{1 + \sqrt{n_2}} .$$

Poichè $n_2 < 1$, la probabilità che un figlio sia dominante è sempre maggiore della probabilità che sia recessivo; quanto maggiore è la percentuale dei recessivi, tanto lo è la probabilità che da un dominante e un recessivo nascono figli recessivi; le due probabilità tendono a divenire uguali al limite per $n_2 = 1$.

Per fare un esempio numerico, se i recessivi sono il 5 per mille, la probabilità che da un recessivo e da un dominante nasca un recessivo è del 65 per mille; che nasca un dominante, del 935 per mille. Però i dominanti sono tutti inevitabilmente impuri.

Se due dominanti s'accoppiano, la probabilità che essi siano entrambi puri è

$$P = p^2 = \frac{1 + n_2 - 2\sqrt{n_2}}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} = 1 - \frac{4\sqrt{n_2}}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}}$$

e in tal caso la probabilità che da essi nascano figli puri è 1 (certezza); la probabilità che siano entrambi impuri è

$$P = (1 - p)^2 = \frac{4n_2}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} ,$$

e in tal caso le probabilità che nascano figli dominanti puri, rispettivamente impuri, o figli recessivi, stando fra loro come 1 : 2 : 1, saranno:

$$\frac{n_2}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} \quad \frac{2n_2}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} \quad \frac{n_2}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} ;$$

la probabilità che siano uno puro e uno impuro è

$$P = 2p(1 - p) = \frac{4(\sqrt{n_2} - n_2)}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} ,$$

e poichè in tal caso le probabilità che i figli siano puri o impuri sono uguali, e recessivi non possono nascere, queste saranno: $p(1 - p)$.

Complessivamente, quando due dominanti s'accoppiano, le probabilità che i figli siano dominanti puri, rispettivamente impuri, o recessivi, sono

$$\frac{1}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} \quad \frac{2\sqrt{n_2}}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} \quad \frac{n_2}{1 + n_2 + 2\sqrt{n_2}} ,$$

stanno cioè tra loro come $1 : 2\sqrt{n_2} : n_2$.

La probabilità che i figli siano dominanti sta alla probabilità che siano recessivi come

$$(1 + 2\sqrt{n_2}) : n_2$$

Se, a mo' d'esempio, i recessivi sono l'1%, la probabilità che un figlio di due dominanti sia dominante puro, dominante impuro, recessivo, stanno nella proporzione 100 : 20 : 1; quindi la probabilità che sia dominante è nel rapporto 120 : 1 alla probabilità che sia recessivo.

Per $n_2 = \frac{1}{4}$, la proporzione delle stesse probabilità è 4 : 4 : 1.

Per $n_2 < \frac{1}{4}$ le tre probabilità, come sono scritte, stanno in ordine decrescente:

$$1 > 2\sqrt{n_2} > n_2,$$

se al contrario è $n_2 > \frac{1}{4}$, le due prime vanno invertite: la proba-

bilità che nasca un recessivo è però sempre la minima. Per $n_2 > \frac{1}{4}$:

$$2\sqrt{n_2} > 1 > n_2.$$

È utile che esistano delle proprietà rispetto alle quali gli eterozigoti sono all'aspetto intermedi, perchè da una statistica si può verificare se rispetto ad esse la riproduzione sia in regime omogeneo o non. Abbiamo così una base sperimentale per sapere se questo fatto si verifica con maggiore o minore facilità e frequenza, e potremo dire con qualche fondamento se nei casi da considerarsi le ipotesi che permettono queste deduzioni sono con probabilità maggiore o minore di approssimazione ammissibili.

Trento-Milano, 16 febbraio - 1 marzo 1926.