
La Matematica nella Società e nella Cultura

RIVISTA DELL'UNIONE MATEMATICA ITALIANA

ARMANDO BAZZANI, CRISTINAO BOCCI, PAOLO
FREGUGLIA, ENRICO ROGORA

Il contributo di Giovanni Virginio Schiaparelli allo studio matematico della Teoria dell'Evoluzione

*La Matematica nella Società e nella Cultura. Rivista dell'Unione
Matematica Italiana, Serie 1, Vol. 4 (2011), n.2, p. 181-209.*

Unione Matematica Italiana

http://www.bdim.eu/item?id=RIUMI_2011_1_4_2_181_0

L'utilizzo e la stampa di questo documento digitale è consentito liberamente per motivi di ricerca e studio. Non è consentito l'utilizzo dello stesso per motivi commerciali. Tutte le copie di questo documento devono riportare questo avvertimento.

*Articolo digitalizzato nel quadro del programma
bdim (Biblioteca Digitale Italiana di Matematica)
SIMAI & UMI*

<http://www.bdim.eu/>

La Matematica nella Società e nella Cultura. Rivista dell'Unione Matematica Italiana, Unione Matematica Italiana, 2011.

Il contributo di Giovanni Virginio Schiaparelli allo studio matematico della Teoria dell'Evoluzione

A. BAZZANI - C. BOCCI - P. FREGUGLIA - E. ROGORA

1. – Introduzione

Ci sembra lodevolissima l'iniziativa di ripubblicare, nel 2010, il saggio "Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure" dello Schiaparelli ([15]) da parte dell'editore *Lampi di Stampa* (Collana *Ars et Labor*) di Milano con un'ampia ed interessante prefazione di Elena Canadelli. Siamo stati da sempre convinti dell'importanza di questo saggio quanto meno per la storia della scienza, ma anche in quanto foriero, d'accordo con quanto sosteneva Vito Volterra ([17]), di idee per la ricerca nel campo di studi biomatematici e biofisici. Le applicazioni dei metodi matematici ai cosiddetti *living systems*⁽¹⁾ costituisce una sfida scientifica dei nostri giorni, in cui vengono coinvolte questioni che riguardano i sistemi complessi e i tentativi di controllare questi ultimi attraverso nuove forme di riduzionismo soft tramite metodi matematici adeguati e raffinati. Naturalmente, non è detto che necessariamente dalla matematizzazione di aspetti e teorie biologiche scaturiscano spunti e possibilità per fare della matematica molto avanzata; tuttavia è sicuramente possibile, anche se l'occhio e l'attenzione dovrebbero essere puntati a ciò che effettivamente serve al biologo. L'utilizzazione di modelli basati tanto su sistemi di equazioni differenziali ordinarie, o alle derivate parziali o soprattutto di equazioni differenziali stocastiche quanto, talora, su teorie geometriche, sono oggi in biomatematica pane quotidiano. L'obiettivo delle ricerche biomatematiche e biofisiche è soprattutto quello di ottenere strumenti per approfondire, per ana-

(¹) Si veda, ad esempio, [3]

lizzare adeguatamente, per simulare, per trovare nuove caratteristiche della fenomenologia studiata. Il lavoro di Schiaparelli è, per la matematica, poco rilevante e per certi versi naif, anche in confronto allo stato della matematica del tempo. Siamo alla fine dell'Ottocento e la matematica in tutti i suoi settori sta avendo sviluppi grandiosi di cui risentiamo ancor oggi. Ci sembra invece che esso rivesta una grande importanza per le prospettive di applicazione della matematica alla Biologia. Schiaparelli, astronomo di professione, sembra prevalentemente attratto dall'aspetto biologico in sé della teoria darwiniana che legge come uomo di scienza che conosce la matematica, almeno nei suoi aspetti essenziali. E le sue intuizioni sono alquanto significative tanto che Vito Volterra, il cui spessore matematico è ben noto, in un lavoro del 1901 dal titolo "Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali", scrive:

L'esperienza ci insegna che i modelli furono utili e servirono, come servono tuttora, ad orientarci nei campi della scienza più nuovi, più oscuri e nei quali si cerca a tentoni la via.

Si deve dunque accogliere l'ardito tentativo del più illustre astronomo dei nostri giorni, lo Schiaparelli, di costruire un modello geometrico atto allo studio delle forme organiche e della loro evoluzione, con quel medesimo interesse con cui sono accettati e studiati i modelli meccanici di Maxwell e di Boltzmann della induzione elettrica e dei cicli termici; tanto più che non gravi difficoltà si opporrebbero a trasformare il modello stesso dello Schiaparelli da geometrico a meccanico, rendendolo così ancor più intuitivo. ⁽²⁾

Dunque è con questo spirito che abbiamo letto (da tempo) il lavoro di Schiaparelli, elaborando gli spunti che da esso provenivano e in sintonia con le attuali concezioni della teoria darwiniana ⁽³⁾. Va peraltro rilevato che questa nostra lettura ci ha condotto dapprima alla realizzazione di un modello geometrico (come sembra essere nelle prospettive dello stesso Schiaparelli) e di conseguenza, in base al "suggerimento" di Volterra a proporre un modello dinamico.

⁽²⁾ Vedi [17] pp. 3-28

⁽³⁾ Per un'analisi delle idee più attuali e relativi dibattiti sulla teoria dell'evoluzione si rimanda a [11] e, per una trattazione matematica, al nostro volume [2].

2. – Giovanni Virginio Schiaparelli lettore di Darwin

Giovanni Virginio Schiaparelli (1835 - 1910) pubblica lo “Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure”, nel 1898 ([15]). Questo saggio compare in un volume edito da Ulrico Hoepli (Tito Vignoli, *Peregrinazioni antropologiche e fisiche*, Milano 1898), dove sono inseriti nella prima parte una serie di articoli di Tito Vignoli, direttore a quel tempo del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, con il quale lo Schiaparelli aveva rapporti di stima ed amicizia. Schiaparelli era, a Milano, direttore della Specola di Brera, e non dovevano mancare certo occasioni di incontri scientifici tra i due studiosi. Proprio in uno di questi incontri, avvenuto il 22 aprile del 1897, Vignoli (che non condivideva taluni aspetti del darwinismo, come quello che voleva che tutte le specie animali derivassero per evoluzione da un unico tipo) invitò l'amico a leggere attentamente l'opera di Darwin. Questo invito gli era stato rivolto anche pubblicamente, durante una conferenza tenuta dallo stesso Vignoli al Museo. In sostanza Vignoli esortava Schiaparelli a sviluppare in un saggio, basandosi sulle concezioni darwiniane, l'idea, in più occasioni manifestata dallo stesso Schiaparelli, secondo la quale si potevano congetturare profonde analogie tra l'evoluzione di strutture organiche e le curve geometriche. Si trattava della realizzazione di un primo modello matematico, più propriamente geometrico, della teoria dell'evoluzione. Schiaparelli sottolinea l'importanza dell'analogia geometrica per cogliere aspetti essenziali di un fenomeno biologico complesso, che non si riduce facilmente ad una descrizione analitica. Più recentemente Thom ha mostrato la fertilità di questo punto di vista qualitativo geometrico per la descrizione di fenomeni naturali e anche sociali ([16]).

Le convinzioni genetico-evolutive che Schiaparelli aveva maturato derivavano dalla diretta lettura di *On the origin of species by means of natural selection [...]*, tradotta in italiano per la prima volta nel 1864 da Giovanni Canestrini e Leonardo Salimbeni ([9]). Egli ebbe anche sicuramente sottomano vari lavori sull'argomento del Canestrini, che è da annoverare tra i più significativi scienziati

italiani che si cimentarono sull'opera darwiniana⁽⁴⁾. Schiaparelli propone complessivamente alcune intuizioni originali, la prima delle quali è la costruzione di un elementare modello geometrico, basato sulla concezione dell'esistenza di "formule fondamentali", o meglio di una "formula fondamentale" (funzione di n parametri misurabili) che gestisca unitariamente tutto il sistema organico e che permetta la determinazione di un qualunque individuo mediante appunto una n -pla di parametri; questa formula dovrebbe corrispondere a "quello che Darwin — come scrive Schiaparelli — chiama (nel cap. XXIV di *The variation of animals and plants*) 'il potere coordinatore dell'organizzazione', ed al quale assegna la funzione di mantenere l'armonia tra le parti". Ma in che cosa effettivamente ed esplicitamente consista questa formula Schiaparelli non lo dice. Possiamo ragionevolmente interpretarla, ad esempio, con la nozione di fenotipo (relativo a caratteri fenotipici misurabili) per un individuo (o organismo). Egli afferma:

Noi proponiamo l'ipotesi [...] che un sistema di organismi naturali dipenda da una formula fondamentale unica, rappresentante i loro caratteri comuni; nella quale i parametri, ossia elementi discriminatori, colla diversità dei loro valori determinino le differenze di vario ordine e la classificazione gerarchica in varietà, specie, generi, ecc.⁽⁵⁾

Fondamentale aspetto delineato da Schiaparelli è, come si diceva, la comparazione tra individui biologici (organismi) e forme geometriche pure. Queste ultime vengono definite come quelle forme in cui "tutti i [...] punti derivano (sc. sono descritti) da una medesima legge, cioè da un medesimo metodo di costruzione". Di fatto egli si riferisce alle curve algebriche. La classificazione delle curve è tale che permette, ad esempio per quelle del terzo ordine, di individuarne ben 72 tipologie distinte, come egli sostiene. In generale Schiaparelli quindi suggerisce una sorta di "corrispondenza morfologica" che associa ad organismi biologici curve (forme) geometriche. La morfologia di cui parliamo non

⁽⁴⁾ Vedi [12], cap.III

⁽⁵⁾ Vedi [15], p.335

si riferisce ovviamente, da un punto di vista concettuale, alla forma fisico-geometrica degli individui, ma all'analogia tra il processo geometrico di trasformazione tra due forme geometriche e quello di evoluzione tra due specie⁽⁶⁾.

Schiaparelli tiene a sottolineare che, per le curve algebriche non vale però la legge di discontinuità che vale invece per gli organismi biologici.

3. – Le leggi dell'evoluzione secondo Schiaparelli

Leggendo il saggio dello Schiaparelli si possono individuare esplicitamente le seguenti leggi fondamentali (da noi denotate di seguito con S.1, ..., S.6) che, a suo parere, caratterizzano la teoria dell'evoluzione:

S.1.- Legge di discontinuità: “In natura il continuo geometrico non esiste.[...] la materia forma dunque un sistema discontinuo” (sia nel caso organico sia in quello inorganico).⁽⁷⁾

S.2.- Legge della distinzione tra specie diverse: “Tra due specie distinte e confinanti (ad es. cavalli, asini, zebre cioè famiglia di specie o di sottospecie, in questo caso la famiglia degli equidi), ossia che si ‘assomigliano’, gli individui dell’una specie che hanno caratteristiche fortemente vicine a quelle degli individui dell’altra specie sono rari, e quanto più si assomigliano [questi elementi di confine] tanto più sono rari”.

S.3.- Legge della determinazione dei “tipi normali”: Sono determinabili, al di là della loro esistenza in natura, individui, ciascuno dei quali è rappresentativo di un tipo (Schiaparelli chiama “tipo” ciò che noi chiameremo, di seguito, “sottospecie”). Tale individuo si chiamerà “tipo normale” (in questo caso il termine “tipo” è utilizzato in senso *intensionale* mentre in precedenza veniva utilizzato in senso *estensionale*). “Una digressione alquanto sensibile da un tipo normale M

⁽⁶⁾ Sono concezioni queste che hanno sicuramente un grande interesse epistemologico e che sembrano anticipare in nuce le idee di Thom ([16]) in fatto appunto di morfogenesi.

⁽⁷⁾ Vedi §.24 di [15].

(che si ha passando da un individuo ad un altro per generazione) non potrà aver luogo che a causa di improbabili (cioè alquanto difficili da accadere) combinazioni”⁽⁸⁾.

S.4.- Legge della densità determinata dai tipi normali : “Sono via via sempre più numerosi gli individui, generati nella varietà determinata da un tipo normale, che assomigliano al tipo normale. E ciò per una ben nota legge statistica”⁽⁹⁾.

S.5.- Legge di immanenza dei tipi normali: “Quando un tipo individuale, cioè quando un individuo X si è allontanato (generazione dopo generazione) dal suo tipo normale M per effetto di una qualunque causa perturbatrice, ad ogni ulteriore allontanamento da X si opporrà una forza tanto più grande quanto più grande è l’allontanamento precedente. E di quanto l’allontanamento di X da M è impedito, altrettanto sarà favorito l’avvicinamento”⁽¹⁰⁾.

Questa legge può dare giustificazione, come osserva Schiaparelli, anche al fatto che gli ibridi (che di per se sono molto lontani dal tipo normale che li riguarda) quando sono fecondi hanno una fortissima tendenza generativa a regredire verso i progenitori.

S.6.- Legge della speciazione: “Quando per una causa qualsiasi, naturale o artificiale, l’influsso anche lievissimo di un’azione perturbatrice persiste (*persistent perturbing action*) in un determinato senso per una lunga serie di generazioni, gli effetti da questi prodotti si sommano come conseguenza del principio di ereditarietà, in modo da produrre infine radicali modificazioni rispetto al tipo primitivo. Le altre perturbazioni di carattere accidentale possono bensì ritardare un tale processo, ma non possono impedirlo”.⁽¹¹⁾

Dalla visione cosmologica dello Schiaparelli sembra chiaramente trasparire, con differenzazioni rispetto a Darwin, la convinzione che l’evoluzione avviene per tipi-individui fissi ovvero predeterminati. Egli dice che:

⁽⁸⁾ Vedi §§. 28 e 29 di [15].

⁽⁹⁾ Vedi cap.IV di [15].

⁽¹⁰⁾ Vedi p. 328 di [15].

⁽¹¹⁾ Vedi [15], p. 323.

[...] ciascuno dei tipi verso cui la trasformazione (cioè la generazione) può esser diretta è assolutamente determinato a priori in tutti i suoi caratteri; così che l'ufficio dei fattori evolutivi non è quello di produrre un tipo nuovo, ad arbitrio delle circostanze, ma di scegliere tra tipi possibili, quello che è più confacente al caso, e che nelle date circostanze il più utile e il più conveniente al dato organismo. ⁽¹²⁾

Per i darwiniani più radicali invece l'evoluzione veniva concepita come del tutto libera, casuale senza condizionamenti individuabili a priori. In realtà il determinismo di Schiaparelli è funzionale per dare al modello non solo potenza descrittiva, ma anche una forma debole di predittività.

Come facilmente si può osservare, le prime quattro leggi proposte da Schiaparelli riguardano la descrizione della nozione di specie e di sottospecie. Le leggi che caratterizzano la dinamica evolutiva sono la quinta e la sesta. La quinta legge stabilisce una sorta di carattere conservativo per le generazioni, cioè di tendenza a rimanere nella specie considerata. Questo carattere si individua come un *carattere antagonista* per la *speciazione*. La sesta legge invece riguarda le condizioni di speciazione, dovute alla *persistent perturbing action* che si individua come un *carattere agonista*. Per queste ragioni indichiamo la teoria scaturita dalle idee di Schiaparelli come *teoria ago-antagonista*.

Nell'approccio classico alla teoria dell'evoluzione diventa necessario appunto dare in qualche modo una definizione di *specie* (quanto meno per dar senso alla nozione di speciazione). È ben noto che non è pacifico dare una definizione soddisfacente, in quanto ci sono individui (animali o vegetali) non riconducibili a qualunque sorta di definizione di specie. Molti biologi si sono cimentati su quest'argomento. Ricordiamo Dobzhansky (1935), Simpson (1961), Ghiselin (1974), Wiley (1978), Eldredge, Cracraft (1980), Paterson (1985), Ghiselin (1986). Riportiamo quelle definizioni che maggiormente sono state considerate, che però sono non estendibili – ovviamente – a tutti gli individui biologici:

⁽¹²⁾ Ibid [15].

– Mayr, Lislely, Usinger (1953): Le specie sono gruppi di popolazioni naturali che, in realtà o in potenza, si riproducono nel loro interno, e che sono isolate riproduttivamente da altri gruppi analoghi.

– Nelson, Platnik (1981): Una specie è l'insieme minimo discreto di organismi capaci di autoriprodursi, che possiedono un complesso esclusivo di caratteri.

– Boncinelli (2000): La specie è un insieme di individui molto simili che possono accoppiarsi fra di loro dando vita ad una prole fertile, cioè capace a sua volta di dar vita ad altri individui.

Si tratta nel complesso di definizioni alquanto analoghe. L'ultima che abbiamo riportato risulta essere operativa e molto efficace. Essa permette di classificare agevolmente la maggior parte dei viventi ([7]).

In un contesto diverso, relativo a modelli dinamico-evolutivi basati sulla replicazione di molecole di RNA, viene introdotta la nozione di *quasispecie* (M. Eigen, P. Schuster, 1979). Fu messo in luce che per una popolazione di replicanti si determina un insieme di molecole avente valore selettivo ottimale (insieme che chiameremo *quasispecie*). D'altro canto, altre molecole che crescono più lentamente o che subiscono errori di replicazione vengono eliminate. La popolazione della quasispecie è soggetta ad una crescita veloce e presenta uno spiccato carattere di adattabilità alle variazioni ambientali provocate sperimentalmente. È possibile così descrivere l'evoluzione di macromolecole autoreplicantesi come l'RNA o il DNA o semplici organismi *asessuali* come i batteri o i virus.

4. – Un modello geometrico derivato dalla lettura del lavoro di Schiaparelli

Le leggi di Schiaparelli poc'anzi riportate individuano una teoria ago-antagonista (relativamente alla speciazione). In Schiaparelli non si parla di lotta per l'esistenza. Questo è un tema che può essere considerato di secondo livello nel momento in cui si indagano più approfonditamente le cause della dinamica evolutiva. Come è noto, i lavori di Volterra e di Lotka studiano sotto forma matematica questi

aspetti (modello preda-predatore e modello sulla disputa tra più specie di una stessa fonte di nutrimento).

Come si diceva, alla base dell'approccio di Schiaparelli, c'è l'assunzione che un individuo (o meglio di un istante di vita di esso) sia determinato mediante una n -pla di numeri reali, ciascuno dei quali rappresenta un carattere fenotipico misurabile.

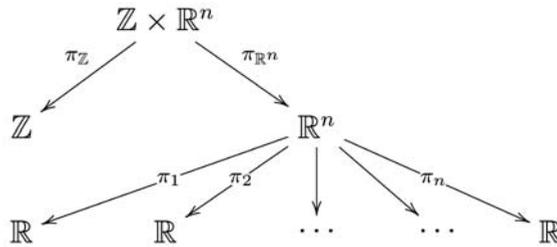
Tanto per fissare le idee, noi ci riferiremo a quegli eucarioti i quali soddisfano la nozione di specie data nel precedente capitolo (ad es. ci riferiremo alla definizione di Boncinelli). Se per fenotipo intendiamo l'insieme dei caratteri relativi, in un determinato momento temporale, la specie, nel momento temporale considerato, potrà allora essere rappresentata da un individuo \bar{x} che può essere visto come un "rappresentante" di un insieme di fenotipi accomunati dall'averne un certo numero di caratteri molto simili (cioè con misure molto vicine). Poiché alcuni caratteri che riguardano un individuo variano in modo naturale il loro valore numerico durante il tempo d'esistenza dell'individuo medesimo, potrà risultare opportuno rappresentare un individuo durante tutta la sua esistenza con un insieme finito di "punti", le coordinate dei quali riguardino proprio i valori numerici dei caratteri (fissi e variabili) che lo determinano. In originale, il rapporto generativo viene rappresentato da Schiaparelli mediante un vettore dal generante al generato. La rappresentazione di un individuo mediante un insieme finito di punti non crea problemi, in quanto predetta generazione avviene in un determinato momento in cui l'individuo generante si troverà rappresentato da una precisa n -pla di valori parametrici (cioè da un particolare punto) ed altrettanto accade per l'individuo generato. Non c'è dubbio che la misurabilità dei caratteri fenotipici sia una ipotesi fondamentale. Ciò può rappresentare un limite del modello. Tuttavia esso può essere relativizzato a quei soli caratteri soggetti a misura. Come si diceva, leggendo la proposta schiaparelliana sembra che tutti gli individui (e quindi tutti i loro momenti di esistenza) siano concepiti come potenzialmente preesistenti. Pertanto una generazione (da uno o da una coppia di individui ad un altro sembrerebbe in qualche modo prestabilita con conseguenze immediate sul processo di speciazione. Questa visione è fortemente deterministica e si presta ovviamente a grosse critiche, ma anche a non banali interpretazioni "metafisiche".

In [4] viene proposto un modello geometrico che cerca di dare un maggior rigore matematico a quanto proposto da Schiaparelli. L'importanza di un modello geometrico ben definito risiede principalmente in due aspetti: 1) un ambiente idoneo all'applicazione degli strumenti dell'Analisi e della Fisica Matematica; 2) la possibilità di creare algoritmi basati sugli enti geometrici e quindi creare simulazioni al computer.

Supponiamo di voler studiare n caratteri, che variano nel tempo, relativi ad alcune specie differenti. La n -upla dei valori di questi caratteri, per un determinato individuo, ad un tempo fissato, può essere rappresentato da un punto $a = (a_1, \dots, a_n) \in \mathbb{R}^n$. Quindi un individuo x sarà rappresentato, al tempo t , da un vettore di caratteri $\alpha_x(t) \in \mathbb{R}^n$.

DEFINIZIONE 4.1. – Un *individuo* x è definito come l'insieme $Im((F_x)) \subset \mathbb{R}^n$, dove F_x è una funzione $F_x : [\alpha_x, \Omega_x] \subset \mathbb{Z} \rightarrow \mathbb{R}^n$. Indichiamo con α_x l'istante di *nascita* di x , e con Ω_x l'istante di *morte* di x . In generale, indicheremo con U_x l'insieme $[\alpha_x, \Omega_x]$; U_x è la vita di x .

Nello spazio $\mathbb{Z} \times \mathbb{R}^n$ possiamo considerare le proiezioni $\pi_{\mathbb{R}^n}$ e $\pi_{\mathbb{Z}}$ sui fattori \mathbb{R}^n e \mathbb{Z} . Consideriamo inoltre la proiezione $\pi_i : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ sulla i -esima componente. Abbiamo quindi il seguente diagramma



Osserviamo che vale

$$Im((F_x)) = \pi_{\mathbb{R}^n}(Grafo(F_x))$$

e $U_x = \pi_{\mathbb{Z}}(Grafo(F_x))$.

Tramite la precedente definizione 4.1 possiamo pensare ad un individuo x come ad una nuvola di punti in \mathbb{R}^n . Tale nuvola consisterà di al più $\Omega_x - \alpha_x$ punti.

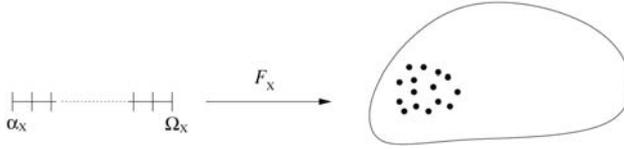


Fig. 1: La nuvola di punti rappresenta l'immagine di F_x .

Possiamo estendere il dominio di F_x a tutto \mathbb{Z} ponendo $F_x(t) = 0$ per ogni $t \notin U_x$. La scelta di \mathbb{Z} serve innanzitutto a dare l'idea del campionamento dei dati a tempi prefissati. A questo scopo sembrerebbe forse più naturale usare \mathbb{N} , ma il modello analizza generazioni diverse, quindi l'uso degli interi permette di parlare di età relative utilizzando anche i numeri negativi.

DEFINIZIONE 4.2. – Una sottospecie V_ξ è definita come

$$V_\xi := V_{\xi,1} \times \cdots \times V_{\xi,n}$$

dove $V_{\xi,i}$ è un intervallo di \mathbb{R} per $i = 1, \dots, n$.

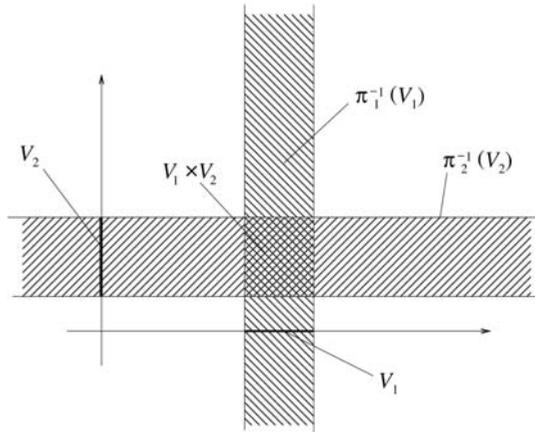


Fig. 2: Esempio di sottospecie, quando $n = 2$ e V_1 e V_2 sono intervalli limitati

Tramite la Definizione 4.2 possiamo dire che, all'età t, x ha l' i -esimo carattere fenotipico V_ξ se $\pi_i(F_x(t)) \in V_{\xi,i}$.

DEFINIZIONE 4.3. – Una specie S_β è definita come il più piccolo insieme convesso contenente

$$\bigcup_{l=1}^k V_{\xi_l} = \bigcup_l (V_{\xi_l,1} \times \cdots \times V_{\xi_l,n}),$$

dove i V_{ξ_l} sono sottospecie fissate. Quindi S_β è definito da una collezione di insieme $\{V_{\xi_l, i}\}_{i=1, \dots, n}^{l=1, \dots, k}$ che rappresentano i caratteri fenotipici di k sottospecie distinte.

Osserviamo che il numero k di sottospecie che definisce una specie può variare da specie a specie.

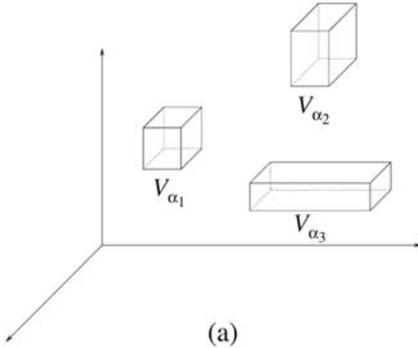


Fig. 3a: Un insieme di tre sottospecie.

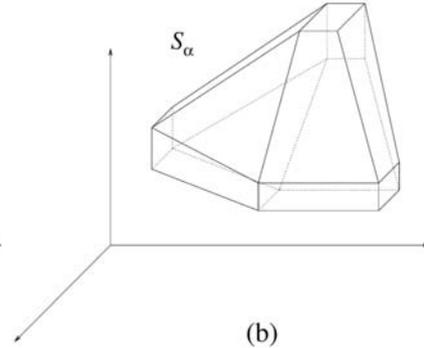


Fig. 3b: la specie definita dall'involuppo convesso di tre sottospecie.

Enunciamo il seguente

ASSIOMA 1.

- 1) ogni specie S_β sia un insieme limitato in \mathbb{R}^n , cioè S_β sia contenuta in una palla di diametro finito.
- 2) per ogni scelta di β_1 e β_2 , gli insiemi S_{β_1} e S_{β_2} siano disgiunti.

Osserviamo che alcune sottospecie possono avere degli intervalli coincidenti, ma non tutti, in quanto questo andrebbe contro all'Assioma 1 in quanto le specie non risulterebbero disgiunte.

DEFINIZIONE 4.4. – Un individuo biologico x appartiene a V_ξ se prima o poi verifica i parametri della sottospecie, cioè, se esiste $t_0 \in \mathbb{Z}$ tale che, per ogni $t \in [\alpha_x, \Omega_x]$ $t \geq t_0$ si ha $F_x(t) \in V_\xi$.

Ovviamente un individuo biologico x appartiene alla specie se appartiene ad almeno uno degli V_ξ che determinano la specie. Tuttavia può succedere che due individui di due tipi diversi generino un ibrido.

Per questo, per come sono state definite le specie e soprattutto il processo generativo che spiegheremo successivamente, può accadere che l'individuo ibrido abbia caratteri fenotipici che stanno nel convesso dei tipi dei genitori (con cui abbiamo definito la specie), ma non nei tipi stessi.

Siano $S_{\beta_1}, \dots, S_{\beta_r}$ le specie del nostro modello.

DEFINIZIONE 4.5. – Sia $\mathcal{E} := \cup_{i=1}^r S_{\beta_i} \subset \mathbb{R}^n$. Allora \mathcal{E} prende il nome di *universo biologico*, che rappresenta nel modello il relativo ecosistema.

ASSIOMA 2. – Sia $a = (a_1, \dots, a_n)$ una n -upla di caratteri. Per ogni istante t della sua vita U_x , un individuo biologico x soddisfa $F_x(t) = a$ o $F_x(t) \neq a$. In particolare, per ogni individuo biologico x si possa sempre stabilire, ad ogni istante fissato t , se x appartiene o no ad una determinata specie, usando i suoi caratteri $F_x(t)$.

Siano x, y due punti \mathbb{R}^n e consideriamo una distanza $d_{\mathbb{R}^n}(x, y)$ in \mathbb{R}^n . Un esempio può essere la distanza euclidea $d_{\mathbb{R}^n}(x, y) = \sqrt{\sum_{i=1}^n (x_i - y_i)^2}$, ma possiamo definire distanze in modi differenti, purché soddisfino le condizioni di essere metriche su \mathbb{R}^n . In particolare si possono definire distanze che abbiamo pesi distinti sui caratteri. Questo sarà utile quando si vuole dare maggior importanza a determinati caratteri rispetto ad altri.

Dati due individui biologici, bisogna innanzitutto decidere se siamo interessati a:

(i) quanto i caratteri differiscano ad un istante t fissato indipendentemente se a t i due individui hanno età diverse;

(ii) quanto i caratteri differiscano alla stessa età di due individui x e y ; cioè, se supponiamo x più vecchio di y (cioè quando x è nato prima di y , che matematicamente indichiamo con $\alpha_x < \alpha_y$) allora siamo interessati alla differenza tra i caratteri $c_x(t)$ e $c_y(t + \alpha_y - \alpha_x)$.

Il secondo caso è di particolare importanza quando vogliamo studiare la relazione tra i caratteri, ad una specifica età, di un individuo biologico con un suo discendente.

DEFINIZIONE 4.6. – Siano x, y due individui. La distanza fenotipica $d(x, y)[t]$ tra x e y , al tempo t , è definita come

$$d(x, y)[t] := d_{\mathbb{R}^n}(F_x(t), F_y(t))$$

con $t \in U_x \cap U_y$. La distanza fenotipica sul carattere j tra x e y al tempo t , $d_j(x, y)[t]$, è definita come

$$d_j(x, y)[t] := d_{\mathbb{R},j}(\pi_j \circ F_x(t), \pi_j \circ F_y(t))$$

con $t \in U_x \cap U_y$.

DEFINIZIONE 4.7. – Siano x e y individui con $\alpha_x < \alpha_y$ (cioè x più vecchio di y). La distanza generazionale tra x e y al tempo t , è definita come

$$\gamma(x, y)[t] := d_{\mathbb{R}^n}(F_x(t), F_y(t + \alpha_y - \alpha_x)).$$

per $t \in [\alpha_x, \min\{\Omega_x, \Omega_y + \alpha_x - \alpha_y\}]$.

Utilizzeremo la distanza generazionale γ per misurare la differenza nei caratteri di un individuo x con un suo discendente x' .

Possiamo definire, in termini geometrici, degli intorni di un individuo x . Un intorno includerà tutti gli individui che, in qualche senso, sono vicini a x . Ad esempio, dato un numero reale positivo m possiamo definire

- $I_1(x, m) = \{y : U_x \cap U_y \neq \emptyset \text{ e } d(x, y)[t] \leq m \quad \forall t \in U_x \cap U_y\}$
- $I_2(x, m) = \{y : U_x \cap U_y \neq \emptyset \text{ e } \sum_{j=\max\{\alpha_x, \alpha_y\}}^{\min\{\Omega_x, \Omega_y\}} d(x, y)[j] \leq m, \}$

$I_1(x, m)$ rappresenta l'insieme di tutti gli individui y il cui vettore fenotipico al tempo t (cioè, all'età $t - \alpha_y$ di y) ha distanza minore o uguale a m dal vettore fenotipico di x al tempo t (cioè, all'età $t - \alpha_x$ di x), per ogni $t \in U_x \cap U_y$ (cioè, nel periodo comune della loro vita). $I_2(x, m)$ rappresenta l'insieme di tutti gli individui y la cui somma totale di distanze fenotipiche lungo tutto l'intervallo di durata della vita comune con x è minore o uguale a m .

La differenza tra $I_1(x, m)$ e $I_2(x, m)$ è sostanziale. La condizione che y stia in $I_1(x, m)$ è essenzialmente puntuale, ma, è sufficiente che esista

un t tale che $d(x, y)[t] > m$ per concludere che $y \notin I_1(x, m)$. Invece, per un fissato valore di m , la condizione affinché y stia in $I_2(x, m)$ è insiemisticamente più forte. Infatti, abbiamo sicuramente che se $y \in I_2(x, m)$ allora $d(x, y)[t] \leq m, \forall t \in U_x \cap U_y$. Quindi i vettori fenotipici di $y \in I_2(x, m)$ sono più vicini a quelli di x dei vettori fenotipici di un generico elemento $z \in I_1(x, m)$.

Per un approfondimento sull'argomento, il lettore interessato può consultare [4] dove vengono inoltre introdotti altri tipi di intorni $I_r(x, m)$ basati anche su pesi specifici sui singoli caratteri fenotipici e studiate le mutue relazioni tra le varie definizioni di intorno.

Tramite la distanza generazionale γ possiamo definire

$$I'_1(x, m) = \{y : \gamma(x, y)[t] \leq m \quad \forall t \in U_x \cap (U_y + \alpha_x - \alpha_y)\}$$

e, in maniera simile, $I'_2(x, m)$ o altri intorni $I'_r(x, m)$.

Definiamo adesso il discendente di un individuo x . In questo modo si considera il fondamentale concetto di *interfecondità*, che caratterizza la nozione di specie, come in precedenza descritto. Per prima cosa introduciamo la seguente

DEFINIZIONE 4.8. – Sia x un individuo. Definiamo il suo *fattore di fertilità* come un intero $f_x \in \{1, 2, \dots, \sigma\}$, dove $\sigma \in \mathbb{Z}$ è fissato. In particolare, il caso $f_x = 0$ significa che x è sterile.

Inizialmente, in [4], f_x è stato considerato costante per tutto l'arco di vita di x . Biologicamente questa è un'ipotesi non plausibile. Successivamente, in [5], è stata tolta questa ipotesi.

DEFINIZIONE 4.9. – Siano x e y due individui della stessa specie. Se $f_x \cdot f_y = 0$ allora x e y non possono generare. Se $f_x \cdot f_y \neq 0$ allora definiamo un nuovo individuo z (eventualmente nullo) nel seguente modo:

- i) fissiamo un valore $\alpha_z \in U_x \cap U_y$ con $\alpha_z > \alpha_y$;
- ii) fissiamo una matrice diagonale (*random*) $\varphi(t)$ le cui entrate soddisfino $\varphi_{ii}(t) : \mathbb{Z} \rightarrow [0, 1]$
- iii) definiamo z come l'immagine in \mathbb{R}^n della funzione

$$(4.1) \quad F_z(t) = \varphi(t) \cdot F_x(t + \alpha_x - \alpha_z) + (1 - \varphi(t)) \cdot F_y(t + \alpha_y - \alpha_z)$$

z prende il nome di *discendente* di x e y . Il suo fattore di fertilità è definito dalla seguente tabella:

	$x \in V_i$	$x \in V_j$
$y \in V_i$	$\min\{\max\{f_x, f_y\} + 1, \sigma\}$	$\max\{\min\{f_x, f_y\} - 1, 0\}$
$y \in V_j$	$\max\{\min\{f_x, f_y\} - 1, 0\}$	$\min\{\max\{f_x, f_y\} + 1, \sigma\}$

In generale scriveremo

- ◇ $z \in Des(x)$ per indicare che z è un discendente di x ;
- ◇ $z \in Des(x, y)$ per indicare che z è un discendente della coppia x, y .

Cerchiamo di spiegare l'idea della Definizione 4.9. Innanzitutto si stabilisce se x e y sono entrambi fertili. Per fare questo controlliamo se $f_x = 0$ o $f_y = 0$. Se ciò accade allora il processo termina. Se x e y sono fertili allora, come passo successivo, scegliamo un intero α_z che rappresenta la data di nascita dell'individuo z . Successivamente definiamo i caratteri di z , relativi all'età t (cioè l'intero $\alpha_z + t$) usando i caratteri dei parenti all'età relativa (cioè gli interi $\alpha_x + t$ e $\alpha_y + t$). L'uso delle età relative ci obbliga a introdurre i termini correttivi $t + \alpha_x - \alpha_z$ e $t + \alpha_y - \alpha_z$ in F_x e F_y . I caratteri di z all'età t saranno presi nel segmento che ha per estremi i caratteri dei genitori (alla stessa età relativa). Tale scelta è determinata dalla funzione $\varphi(t)$ a valori in $[0, 1]$.

Infine scegliamo il fattore di fertilità del discendente. Tale fattore varierà a seconda della natura dei genitori x e y . Se, per esempio, x e y generano un "ibrido" (cioè quando x e y appartengono a sottospece distinte V_i e V_j) allora il fattore di fertilità dell'ibrido diminuisce di uno. L'effetto di una tale decrescita durante le successive generazioni può portare ad un individuo sterile. Il numero di generazioni necessarie ad un tale evento, è stabilito dal valore fissato (per il modello) σ nella Definizione 4.8.

Sia dato un individuo x e un intero $\alpha_z \in U_x$, se $z \in Des(x)$ è definito come in Definizione 4.9 allora, per la Definizione 4.3, z appartiene alla stessa specie di x .

Introduciamo una funzione di distribuzione discreta su un sottoinsieme $B \subset S_\beta$

$$F_\beta(B) = \frac{\#(B)}{\#(S_\beta)}$$

dove $\#$ sta per cardinalità di B o di S_β .

DEFINIZIONE 4.10. – La *densità locale* è definita come

$$\rho_m(x) = \frac{F_\beta(I_1(x, m))}{\text{diam}(I_1(x, m))}$$

La densità locale può essere vista come la densità degli individui con caratteri fenotipici simili. Quindi il “successo biologico” di un individuo può essere quantificato in funzione di tale densità.

Facendo una media dei caratteri fenotipici degli individui appartenenti ad una sottospecie possiamo definire un elemento rappresentativo v_ξ per ciascun V_ξ . L’interesse per un tale rappresentante risiede nel fatto che l’Evoluzione segue regole collettive. In maniera simile possiamo definire l’elemento rappresentativo s_β di una specie S_β .

Facciamo notare che questi elementi variano nel tempo.

In generale, v_ξ (risp. s_β) può non esistere, ma possiamo aspettarci che la maggior parte degli individui di un tipo (risp. di una specie) siano simili a v_ξ (risp. a s_β).

Inoltre, per ridurre la complessità del modello, consideriamo un vettore \tilde{x} che rappresenta un individuo x . Il vettore rappresentativo può essere costruito in due maniere differenti.

A) definendo \tilde{x} componente per componente, facendo le medie lungo tutto l’arco della vita di x .

B) definendo x come il baricentro del *politopo* convesso generato da tutti i vettori fenotipici $x(t)$ di un individuo x .

Ovviamente la funzione che associa ad ogni individuo x il suo vettore rappresentativo non è iniettiva. Ad esempio possono esistere individui x e y tali che, in genere, $x(t) \neq y(t)$, ma i cui politopi convessi (e di conseguenza i baricentri) risultino identici. Analogamente possono esistere individui x e y sempre con $x(t) \neq y(t)$ ma le cui medie lungo tutto l’arco delle due vite risultino identiche.

L'importanza dell'utilizzo dei vettori rappresentativi anziché degli individui risiede nel fatto che possiamo sostituire la distanza fenotipica e quella generazionale con la distanza standard (euclidea) in \mathbb{R}^n .

Indichiamo con \tilde{v}_ξ il vettore rappresentativo dell'individuo medio v_ξ . Diremo che un individuo x è simile a \tilde{v}_ξ se x è contenuto nella sfera $B(\tilde{v}_\xi, \varepsilon)$ di centro \tilde{v}_ξ e raggio ε , con ε piccolo.

Supponiamo l'esistenza di un meccanismo conservativo nelle sottospecie che stabilisce la dinamica generazionale e preserva i caratteri fenotipici di maggior successo. In una specie *stabile*, gli individui medi \tilde{v}_ξ sono quelli con i caratteri di maggior successo. I caratteri della generazione successiva, x' , dipendono dai parametri del genitore x prevedendo che se x è simile a \tilde{v}_ξ (o \tilde{s}_β) allora anche x' lo è.

ASSIOMA 3. – Sia $x' \in Des(x)$ e sia m un intero tale che $x' \in I(\tilde{v}_\xi, m)$. Esiste un'«azione conservativa» tale che $y \in I(\tilde{v}_\xi, \bar{m})$, dove $y \in Des(x')$ e $\bar{m} \leq m$.

Supponiamo adesso che un'azione perturbativa agisca sull'evoluzione degli individui. Questa azione (*perturbing action*) verrà di seguito interpretata matematicamente. Essa riassume sinergicamente fattori come mutazioni, ricombinazioni, co-evoluzione e selezione naturale. Per ogni individuo l'azione perturbativa può essere differente, tenendo però conto l'universo biologico Ξ (ecosistema) in cui la sua specie vive ribadendo che l'Evoluzione è comunque un fenomeno collettivo. Inoltre, quando un singolo individuo, di una sequenza generazionale, non appartiene più alla specie iniziale allora il processo generativo termina. L'azione perturbativa verrà descritta da un vettore, $P(t)$, definito tramite fattori stocastici.

Per comprendere meglio questa perturbazione, consideriamo un individuo $x^{(1)}$ che è simile a \tilde{v}_ξ e che appartiene a V_ξ nella specie S_β . Partendo da $x^{(1)}$ consideriamo una sequenza di individui:

$$x^{(1)} \rightarrow x^{(2)} \rightarrow \dots \rightarrow x^{(j)} \rightarrow \dots$$

dove $x^{(j)} \in Des(x^{(j-1)})$ per $j \geq 2$. Ciascun $x^{(j)}$ è definito da una funzione $F_{x^{(j)}}$ come quella di Definizione 4.9. Consideriamo una seconda se-

quenza di individui:

$$x^{(1)} \rightarrow x^{(2)} \rightarrow \dots \rightarrow x^{(j)} \rightarrow \dots$$

dove $x^{(j)} \in Des(x^{(j-1)})$ per $j \geq 2$. Questa volta, ciascun $x^{(j)}$ è definito da una funzione $\tilde{F}_{x^{(j)}} := F_{x^{(j)}} + P(t)$ dove $F_{x^{(j)}}$ è ancora come quella di Definizione 4.9 e $P : \mathbb{Z} \rightarrow \mathbb{R}^n$ è una perturbazione di $F_{x^{(j)}}$. Supporremo poi che ciascun vettore $P(t)$ sia diretto verso l'esterno della specie di $x^{(j)}$. Diamo ora il seguente:

ASSIOMA 4. – Siano $x^{(1)}$ e $x^{(j)}$, $x^{(j)}$, $j \geq 2$ come sopra. Tramite un'«azione perturbativa persistente» si otterrà

$$x^{(j)} \neq x^{(j)} \quad \forall j \geq 2$$

Inoltre, potrà esistere un indice j tale che $x^{(j)} \notin V_\xi$.

Se noi lavoriamo con i vettori rappresentativi invece che con le nuvole di punti, la perturbazione può essere vista come azioni sui vettori, cioè

$$x^{(j)} = x^{(j)} + \mathbf{p}$$

dove \mathbf{p} è un vettore diretto verso l'esterno della specie di x .

DEFINIZIONE 4.11. – Sia x il rappresentante di un individuo e sia m un intero tale che x sia contenuto nella sfera $B(\tilde{v}_\xi, m)$ di centro \tilde{v}_ξ e raggio m . Diremo che x è *stabile* se, per ogni azione perturbativa persistente \mathbf{p} , con

$$x \rightarrow x^{(1)} \rightarrow x^{(2)} \rightarrow \dots \rightarrow x^{(j)} \rightarrow \dots$$

esiste un ε sufficiente piccolo tale che $x^{(j)} \in B(\tilde{v}_\xi, m + \varepsilon)$, per ogni j . Altrimenti x è detto *instabile*.

4.1 – Alcune proprietà deducibili nel modello

Riportiamo di seguito alcune proprietà che si deducono dai precedenti Assiomi e Definizioni. Per le relative dimostrazioni rimandiamo a [4].

PROPOSIZIONE 4.12. – *Sia x un individuo con $x \in B(\tilde{v}_\xi, m)$. Supponiamo che x sia vicino al contorno di una sottospecie e che non ci sia nessun tipo di azione perturbativa, allora esiste $m' < m$ tale che $x' \in B(\tilde{v}_\xi, m')$, per $x' \in Des(x)$.*

Questa proposizione stabilisce il fatto che, nonostante un individuo x sia lontano dallo standard di una specie, cioè assomigli il meno possibile a \tilde{v}_ξ , se l'azione perturbatrice è poco significativa, il generato da x resta comunque nella specie.

TEOREMA 4.13. – *Sia*

$$x \rightarrow x^{(1)} \rightarrow x^{(2)} \rightarrow \dots \rightarrow x^{(j)} \rightarrow \dots$$

una sequenza di individui con $x^{(j)} \in Des(x^{(j-1)})$ per $j \geq 2$. Supponiamo che sia presente un'azione perturbativa persistente e che, per tale azione, $x^{(j)}$ sia instabile per ogni j . Allora esiste un indice j_0 tale che $x^{(j_0)}$ giace fuori dalla specie di x .

Questo Teorema asserisce che se stiamo in una specie in modo instabile, prima o poi ne usciamo; ossia si attua il processo di *speciazione*.

TEOREMA 4.14. – *Sia $\tilde{x}' \in Des(\tilde{x})$. Allora esiste un $k \in \mathbb{R}$ tale che*

$$d_{\mathbb{R}^n}(\tilde{x}, \tilde{x}') \cdot (1 + c\rho_m(x)) = k$$

dove k è la massima distanza generazionale ammissibile nella specie e c misura l'influenza della fitness (vedi fertility factor) nella fecondità dell'individuo in accordo con i meccanismi di riproduzione.

L'espressione nel precedente Teorema esplicita il fatto che il successo biologico, cioè la possibilità e la potenzialità generazionale di un individuo x (cioè la relativa *fitness*), può essere quantificato, in qualche modo, in funzione della densità $\rho_m(x)$. Grazie a questo teorema si può appunto asserire che la distanza generazionale tra due individui x e x' (tale che $x' \in Des(x)$) è inversamente proporzionale al successo biologico di x .

5. – Un semplice modello dinamico deterministico

Come l'abbiamo già detto, la teoria di Schiaparelli e la successiva nostra elaborazione è da considerarsi una teoria ago-antagonista (cfr. [8]) nei confronti della speciazione. Può altresì essere vista come una alternativa concettuale e indipendente della evolutionary game theory (cfr. [10]). Mutuando da un modello relativo a questioni farmacologiche e non solo (cfr. [8]), introduciamo il semplice modello

$$(5.1) \quad \begin{cases} \dot{x} = a_1(x - y) + a_2(x - y)^2 \\ \dot{y} = -a_1(x - y) - a_2(x - y)^2 \end{cases}$$

dove x e y esprimono fattori antagonisti relativamente alla speciazione (funzioni del tempo t) e soddisfano alla condizione $x + y = m$ essendo m una costante assegnata. Le costanti $a_{1,2}$ rappresentano l'effetto sulla dinamica evolutiva dovuta ad uno sbilanciamento dei fattori x e y . Il sistema (5.1) ha infatti un equilibrio triviale con $x = y = m/2$ che risulta linearmente instabile se $a_1 > 0$. Inoltre abbiamo anche l'equilibrio stabile definito dall'equazione (5.2)

$$(5.2) \quad (2x - m)(a_1 + a_2(2x - m)) = 0 \quad \rightarrow \quad \begin{aligned} x_* &= \frac{1}{2} \left(m - \frac{a_1}{a_2} \right) \\ y_* &= \frac{1}{2} \left(m + \frac{a_1}{a_2} \right) \end{aligned}$$

Al variare del parametro m otteniamo quindi una retta di punti stabili attrattivi verso cui rilassa la dinamica del modello ago-antagonista come schematizzato nella Fig. 4. Ne segue che se il parametro a_2 è positivo la dinamica tende ad un equilibrio con $y_* > x_*$ che potrebbe corrispondere alla conservazione della specie. Nel caso $a_2 < 0$, avremo un equilibrio stabile con $x_* > y_*$ che implicherebbe una tendenza alla speciazione. Assumendo che il parametro di controllo a_2 sia dipendente dal tempo e rappresenti l'effetto delle interazioni complessive con l'ambiente, il semplice sistema deterministico (5.1) consente una trattazione dinamica del fenomeno evolutivo. Tali modelli possono essere generalizzati sia considerando l'effetto di più fattori che introducendo una dinamica stocastica per il parametro a_2 , oppure introducendo *ritardi*.

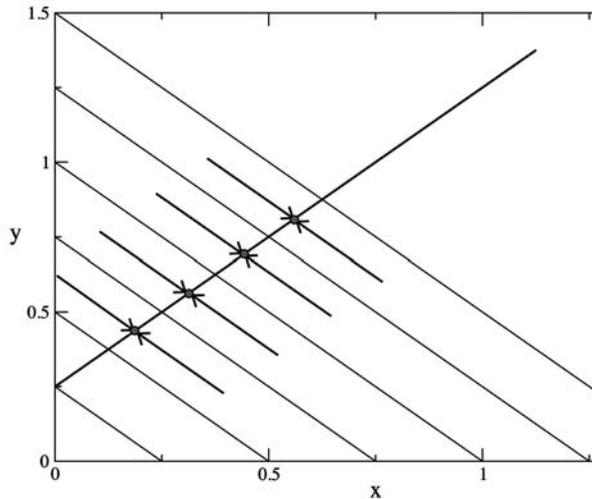


Fig. 4: Schema dello spazio delle fasi del dinamica ago-antagonista (5.1). La linea obliqua in neretto rappresenta il luogo dei punti fissi al variare di $m = x + y$; la dinamica risulta attrattiva verso il punto fisso sulla retta $x + y = m$ secondo il senso delle frecce. La pendenza della retta dei punti fissi dipende dal rapporto a_1/a_2 e la sua variazione potrebbe simulare un fenomeno di speciazione.

Potremmo chiamare *conflitto* (tra x carattere agonista e y carattere antagonista della speciazione) la variabile $z = x - y$ e quindi, sottraendo membro a membro la seconda equazione dalla prima del sistema (5.1), ottenere l'equazione:

$$(5.3) \quad \frac{dz}{dt} = 2a_1z + 2a_2z^2$$

che chiameremo *equazione di conflitto*. L'integrale generale dell'equazione (5.3) è:

$$(5.4) \quad z(t) = \frac{a_1}{-a_2 + ha_1e^{-2a_1t}}$$

(dove h dipenderà dalle condizioni iniziali). Si discute la (5.4) indipendentemente dai valori di a_1 e a_2 .

In quanto finora sviluppato in relazione all'originale proposta di Schiaparelli, non compare esplicitamente alcun riferimento agli aspetti stocastici dell'evoluzione. In realtà, come tutti i fenomeni naturali, anche in questo caso è necessario tenerne conto. Questo è

possibile sia nel caso della elaborazione di un modello dinamico, utilizzando le tecniche delle equazioni differenziali stocastiche (SDE) (cfr. [1]) e [2], cap. 4 e 5), sia nelle simulazioni al calcolatore che discuteremo nel prossimo paragrafo.

6. – Simulazioni con il calcolatore

Le simulazioni con il calcolatore sono di grande importanza nella modellizzazione di fenomeni complessi, come l'evoluzione delle specie biologiche, che spesso sono troppo difficili per una trattazione completa con modelli matematici realistici e risolvibili. Esse costringono ad elencare precisamente tutti gli oggetti e le variabili importanti nella descrizione di un fenomeno e a specificare dettagliatamente le relazioni tra essi. In questa maniera la simulazione offre un contributo notevole alla chiarificazione di un problema, permettendo di cogliere quando alcune variabili e alcune relazioni sono più significative di altre.

Una simulazione non ha la generalità di un modello matematico, nel senso che le conclusioni valgono solo per le scelte dei parametri fissati. È possibile però utilizzare le simulazioni per migliorare la nostra comprensione di un fenomeno complesso. Inoltre si ottiene una buona base di confronto tra matematici e biologi, poiché si illustra la teoria in maniera concreta e ciò permette di confrontare più facilmente le immagini mentali del matematico con quelle del biologo, attraverso il controllo della dipendenza dei risultati dai parametri della simulazione. Si possono anche produrre dati simulati per testare modelli differenziali e collegare parametri differenziali a variabili macroscopiche.

In [5] abbiamo presentato una simulazione al calcolatore dell'evoluzione di una specie, conforme alle leggi fondamentali di Schiaparelli, in cui viene implementato anche un meccanismo per la trasmissione dei caratteri fenotipici. Queste simulazioni permettono di analizzare la dipendenza della speciazione, che nel modello si interpreta come modificazione repentina dei parametri fenotipici, da diversi fattori. L'idea fondamentale ([14]) è che la variabile principale che controlla la speciazione sia il *fattore di fertilità* (vedi Def. 4.8) e che l'azione delle altre variabili, in particolare l'influenza dell'ambiente esterno, si manifesti essenzialmente attraverso una modifica del fattore di fertilità. Nelle

simulazioni abbiamo osservato, per numerosi valori dei parametri, la necessità di catalizzare il fenomeno di speciazione, per esempio, attraverso un meccanismo di scelta del partner basato sull'affinità di un dato insieme di caratteri fenotipici.

Il nostro modello al computer è implementato con il linguaggio *open source* R ([13]). Il codice è disponibile all'indirizzo web [6] e consiste nell'implementazione di oggetti e funzioni. Gli oggetti sono individui biologici, capaci di riprodursi, e caratterizzati da un insieme fissato di caratteri fenotipici. Le azioni consistono principalmente di tre funzioni: **mate** che, applicata a due individui, genera una prole, eventualmente vuota quando il rapporto non è fecondo; **choose**, che applicata a una popolazione di individui sceglie le coppie soggette a **mate**; una funzione **fit**, che modella l'azione dell'ambiente esterno, modificando il fattore di fertilità degli individui che hanno un profilo fenotipico vicino ad un assegnato *profilo di fit*.

Un individuo è il risultato di un rapporto fecondo, oppure è generato attraverso l'applicazione di una funzione ausiliaria **random.individual** che inizializza gli attributi di un individuo scegliendoli da opportune distribuzioni. Questa funzione ausiliaria viene utilizzata per generare una popolazione iniziale, che evolve secondo le regole del nostro mondo simulato.

Gli attributi di un individuo sono:

- : *Sex*: Maschio o Femmina.
- : *Birth*: Istante della nascita (numero naturale).
- : *Life*: Durata della vita (numero naturale).
- : *Type*: Tipo, per studiare gli incroci (numero naturale).
- : *Fertobs*: Ostruzione alla fertilità (numero). La probabilità che un incontro tra individui fecondi di sesso opposto aventi ostruzione a e b rispettivamente generi prole è

$$p = e^{-a-b}.$$

- : *Potentials*: Un vettore di numeri che rappresenta un insieme di *potenziali fenotipici*. Il fenotipo all'istante t ha una componente deterministica e una stocastica. La componente deterministica è funzione di t e di un certo numero di parametri. Ogni individuo

determina i valori di questi parametri, che chiamiamo *potenziali fenotipici deterministici* di quel carattere. Per esempio, se la componente deterministica di un dato carattere fosse una funzione quadratica, $at^2 + bt + c$, come potenziali fenotipici deterministici possiamo scegliere a , b e c . In maniera analoga possiamo considerare i *potenziali stocastici* di un carattere. Per semplicità ci limitiamo in questa discussione a caratteri la cui componente deterministica dipende da un solo potenziale fenotipico e la cui componente stocastica non dipende da alcun parametro.

La *curva fenotipica* di un carattere, cioè la funzione che associa ad ogni istante della vita di un individuo il valore del carattere a quell'istante, avrà quindi, nelle nostre ipotesi semplificative, la forma seguente

$$f(p, t) + \{X_t\}$$

dove $f(p, t)$ è una funzione e $\{X_t\}$ è un processo stocastico.

Un individuo è quindi un punto nello spazio dei potenziali e una popolazione è un insieme di punti. Simuliamo l'evoluzione di una popolazione scegliendo un insieme discreto di tempi. Ad ognuno di questi tempi estraiamo un insieme di coppie in grado di procreare, con la funzione **choose**, in grado di simulare diversi tipi di selezione, tra cui la selezione casuale delle coppie e quella in base all'affinità di un fissato insieme di caratteri. Si applica quindi la funzione **mate** ad ogni coppia selezionata e questa produce una prole, cioè un nuovo insieme di punti, eventualmente vuoto, nello spazio dei potenziali. La simulazione dell'evoluzione, in assenza di pressione ambientale, lascia invariate le medie e le deviazioni standard delle distribuzioni di ogni potenziale e quindi resta centrata sull'*individuo medio* secondo Schiaparelli. Per modellare l'idea di *azione perturbativa* abbiamo inserito nella simulazione una funzione **fit** che promuove la fertilità di un individuo che abbia potenziali fenotipici vicini ad un *profilo di fitting* diverso da quello dell'individuo medio. Questa traduce la pressione ambientale sull'evoluzione. Abbiamo osservato che questo meccanismo produce la migrazione di una parte degli individui della popolazione verso un

nuovo *individuo medio*. Abbiamo però anche osservato che tale migrazione è molto lenta se non è accompagnata da un opportuno catalizzatore.

Le leggi fondamentali S4, S5 e S6 di Schiaparelli, sono verificate nel modello in conseguenza di come sono implementate le funzioni *mate* e *fit*. Diamo qualche cenno sulla loro implementazione, rimandando a [5] e [6] per i dettagli.

La funzione *mate*, applicata a due individui del nostro mondo simulato, restituisce un nuovo insieme di individui (eventualmente vuoto), le cui caratteristiche dipendono da quelle dei genitori nel modo seguente.

Introducendo, per ogni potenziale fenotipico e separatamente per la popolazione maschile e femminile, opportune unità di misura, possiamo assumere che la media di ogni potenziale fenotipico sia zero e la sua deviazione standard sia uno; i potenziali della prole si ottengono semplicemente come media dei potenziali dei genitori più un numero aleatorio distribuito in modo da lasciare invariata la distribuzione dei potenziali sulla popolazione. Analogamente si procede per assegnare la durata della vita. L'ostruzione alla fertilità della prole è un numero aleatorio con distribuzione fissata.

La funzione *mate* permette anche di modificare diversi parametri, quali il fattore che penalizza la fertilità di accoppiamenti tra tipi diversi, il ritardo tra il tempo del concepimento e quello della nascita, ecc. Per i dettagli, si rimanda a [5].

Nei principali modelli matematici dell'evoluzione, la caratteristica evolutiva principale di un individuo è il suo *fattore di fertilità*, definito come il numero di individui generati, ([14]). Il *numero aspettato* di individui generati può essere calcolato a partire dalla probabilità che un rapporto sia fertile, quindi dalla *Fertobs* dei partner e dal numero di rapporti che un individuo avrà nel corso della sua vita.

Applicando ad un individuo la funzione *fit* è possibile variare la sua *Fertobs* quando i potenziali fenotipici di un individuo si avvicinano ad un assegnato profilo di *fit*. Per esempio, è possibile abbassare l'ostruzione alla fertilità di individui per cui l'altezza è sufficientemente maggiore dell'altezza media della specie. Questa variazione è sufficiente ad innescare, nel nostro modello, un processo di speciazione

fenotipica, che può essere ulteriormente catalizzato, introducendo, per esempio un opportuno schema di scelta del partner, che privilegi individui con potenziali fenotipici vicini a quelli di fitness.

Le caratteristiche dei fenomeni di speciazione fenotipica dipendono in maniera non banale da diversi parametri, quali la fertilità media degli individui, la variazione nella fertilità dovuta all'avvicinamento ad un profilo di fitting, il numero medio di figli di una coppia in un rapporto fertile, lo schema di accoppiamento, ecc. Il programma di simulazione è stato concepito principalmente per studiare queste dipendenze.

Nelle simulazioni fatte con un meccanismo di scelta del partner completamente casuale, la diminuzione dell'ostruzione alla fertilità è sufficiente ad innescare un *debole* fenomeno di *speciazione fenotipica*, messo in evidenza dalla variazione della media del carattere fenotipico *attratto* dal profilo di fitting. Tale fenomeno può essere catalizzato da una funzione di scelta dei partner che prediliga gli individui vicini al profilo di fitting. Un'analisi delle funzioni di scelta che meglio innescano il fenomeno di speciazione fenotipica sembra costituire un campo d'indagine promettente in cui simulazioni al calcolatore sembrano costituire al momento l'unico approccio possibile.

7. – Conclusioni

Le tematiche riferibili in qualche modo alle idee di Schiaparelli sulla teoria dell'evoluzione che abbiamo presentato in questo lavoro sono un esempio di approccio matematico agli aspetti qualitativi dei sistemi complessi e come tali sono oggi di grande attualità. Ci siamo limitati in questo articolo a presentare le nostre elaborazioni che partono dalle concezioni dello Schiaparelli, limitatamente ad un primo livello biologico, nel senso che abbiamo sviluppato in altra sede e in termini biologicamente più raffinati idee evolutive compatibili con quelle di Schiaparelli. È anche evidente che una teoria ago-antagonista di primo livello sia troppo dicotomica e che in qualche modo la si debba smussare. Per questo è stato conveniente introdurre da parte nostra la nozione di *evolvabilità* che descrive la capacità di una popolazione di catalizzare le transizioni dei processi di speciazione.

Assieme a questo aspetto diventa essenziale considerare sistemi biologici caratterizzati anche, oltre che dall'evolubilità, dalla *irreversibilità* (dovuta al carattere aperto dei sistemi biologici, al grande numero di gradi di libertà e alle inevitabili perturbazioni esterne *random*), dalla *robustezza* (in quanto gli equilibri biologici sono caratterizzati dall'essere fortemente stabili rispetto a piccole perturbazioni) e dalla *fragilità* (intesa come perdita repentina di stabilità in seguito a un'azione perturbatrice continuativa). Tutto questo ci porta altresì a considerare più direttamente *aspetti genetici* (mutazioni, ricombinazioni, co-evoluzione, etc.), *epigenetici* (in particolare è fondamentale lo studio dei *landscape fitness*, cioè di strutture che rappresentano le potenzialità del *successo biologico* ossia la potenzialità di riprodursi) e infine l'influenza dell'ambiente. In questo modo siamo in presenza di una teoria biologicamente di livello superiore a quella prospettata dalla lettura di Schiaparelli (teoria che abbiamo proposto in [2]) e che abbiamo anche cominciato ad esplorare con opportuni modelli dinamico stocastici, con simulazioni al calcolatore e a confrontare con le osservazioni sperimentali.

Questi raffinamenti approfondiscono in maniera coerente le idee di Schiaparelli che pertanto restano un valido e stimolante punto di riferimento.

RIFERIMENTI

- [1] P. AO, *Laws in Darwinian evolutionary theory*, Physics of Life Reviews, 2-2 (2005), 117-156.
- [2] A. BAZZANI - M. BUIATTI - P. FREGUGLIA, *Metodi matematici per la teoria dell'evoluzione* (con contributi specifici di V. Capasso, C. Bocci, L. Pusillo, E. Rogora), Springer-Verlag (Collana di Fisica e Astronomia), Milan Dordrecht Heidelberg London New York, 2011.
- [3] N. BELLOMO - B. CARBONARO, *Toward a Mathematical Theory of Living Systems focusing on developmental Biology and Evolution: a Review and Perspectives*, Physics of Life Reviews, 8 (1) (2011), 1 e P. FREGUGLIA, A. BAZZANI, *Preliminaries for a future mathematical formulation of Evolution Theory, Comment on "Toward a mathematical theory of living systems [...]"* by N. Bellomo and B. Carbonaro, Physics of Life Reviews, 8 (1) (2011), 28.
- [4] C. BOCCI - P. FREGUGLIA, *The geometric Side for an Axiomatic Theory of Evolution*, Biology Forum, 99 (2006), 307-325.
- [5] C. BOCCI - P. FREGUGLIA - E. ROGORA, *A computer model for a theory of evolution*, Biology Forum, 103 (2010), 191-208.

- [6] C. BOCCI - P. FREGUGLIA - E. ROGORA, <http://www.mat.uniroma1.it/people/rogora/ComputerModel/Program.R>
- [7] E. BONCINELLI, *Le forme della vita, l'evoluzione e l'origine dell'uomo*, G. Einaudi edit., Torino, 2000.
- [8] Y. CHERRUAULT, *Modèles et méthodes mathématiques pour le sciences du vivant*, PUF, Paris, 1998.
- [9] CH. DARWIN, *Sull'origine delle specie* (trad. it. a cura di G. Canestrini e L. Salimbeni), N. Zanichelli, Modena, 1864.
- [10] J. HOFBAUER - K. SIGMIND, *The theory of Evolution and Dynamical System. Mathematical Aspects of Selection*, Cambridge University press, Cambridge 1988,
- [11] E. JABLONKA - M. J. LAMB, *L'evoluzione in quattro dimensioni*, (trad. it. N. Colombi), UTET, Torino, 2007.
- [12] G. PANCALDI, *Darwin in Italia*, Il Mulino, Bologna, 1983.
- [13] www.R-project.org
- [14] S. H. RICE, *Evolutionary Theory*, Simauer Associates, Sunderland, U.S.A., 2004.
- [15] G. V. SCHIAPARELLI, *Studio comparativo tra le forme organiche naturali e le forme geometriche pure*, Hoepli, Milano, 1898, ristampa con prefazione di E. Canadelli, Lampi di Stampa (collana *Ars et Labor*), Milano, 2010.
- [16] R. THOM, *Modelli matematici per la morfogenesi* (trad. it.), Einaudi, Torino, 1991.
- [17] V. VOLTERRA, *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, *Giornale degli Economisti*, **23** (1901).

Armando Bazzani: Dipartimento di Fisica
Università di Bologna
E-mail: armando.bazzani@bo.infn.it

Cristiano Bocci: Dipartimento di Matematica
Università di Siena
E-mail: bocci24@unisi.it

Paolo Freguglia: Dipartimento di Matematica Pura e Applicata
Università di L'Aquila
E-mail: paolo.freguglia@technet.it

Enrico Rogora: Dipartimento di Matematica
Università di Roma "La Sapienza"
E-mail: rogora@mat.uniroma1.it

