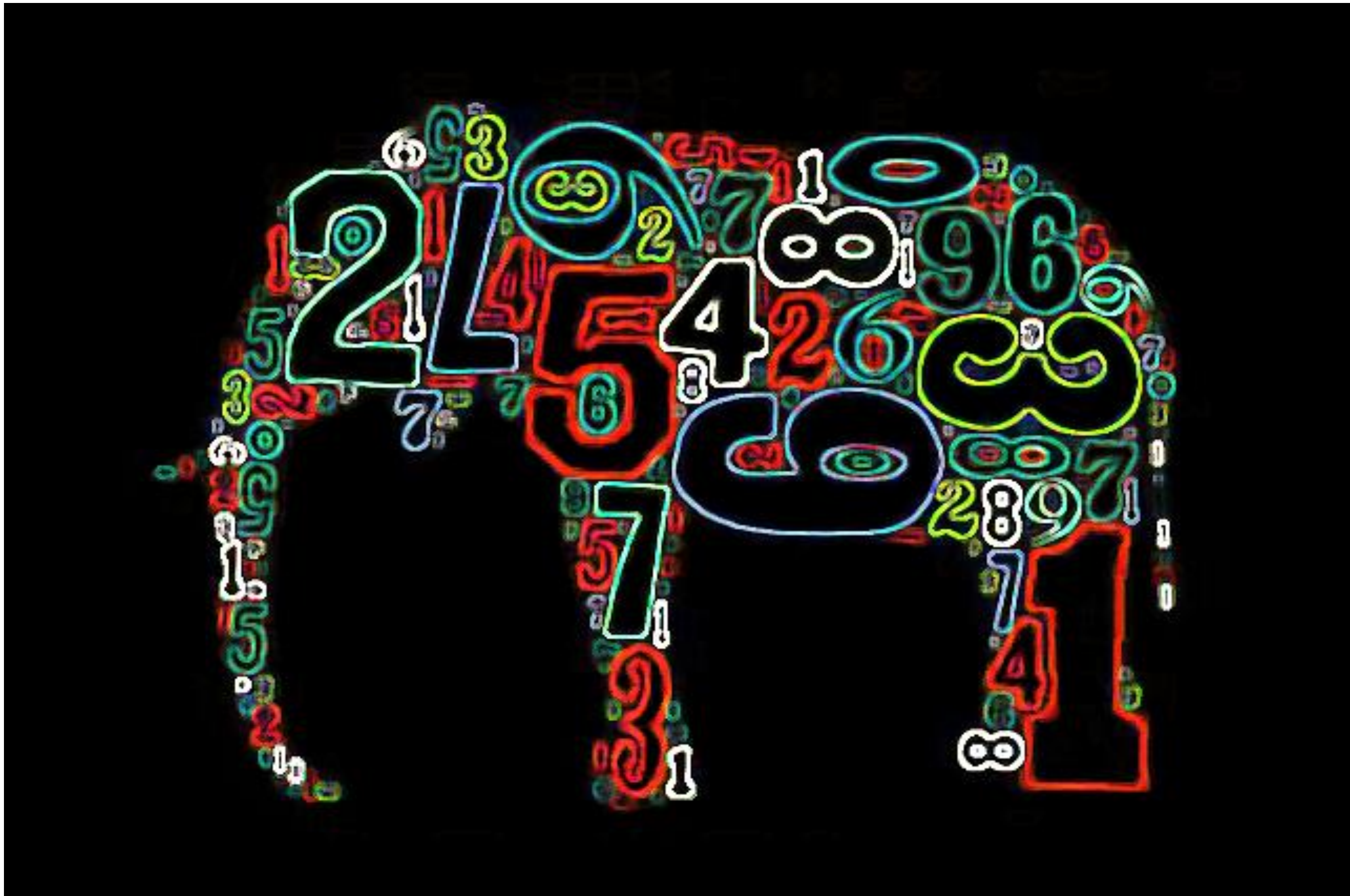
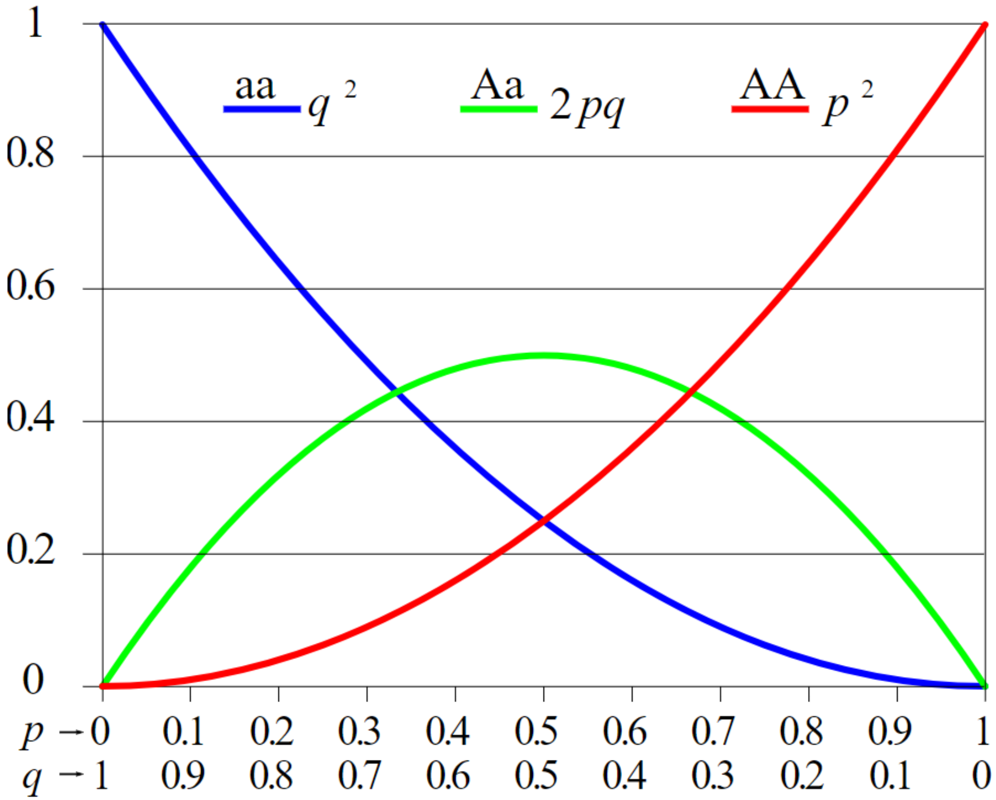
Modelli matematici dell'evoluzione



Davide Palmigiani
(palmigiani@mat.uniroma1.it)

La **Legge di Hardy-Weinberg** è un modello di *genetica delle popolazioni*, postula che all'interno di una popolazione vi sia equilibrio delle frequenze alleliche e genotipiche da una generazione all'altra



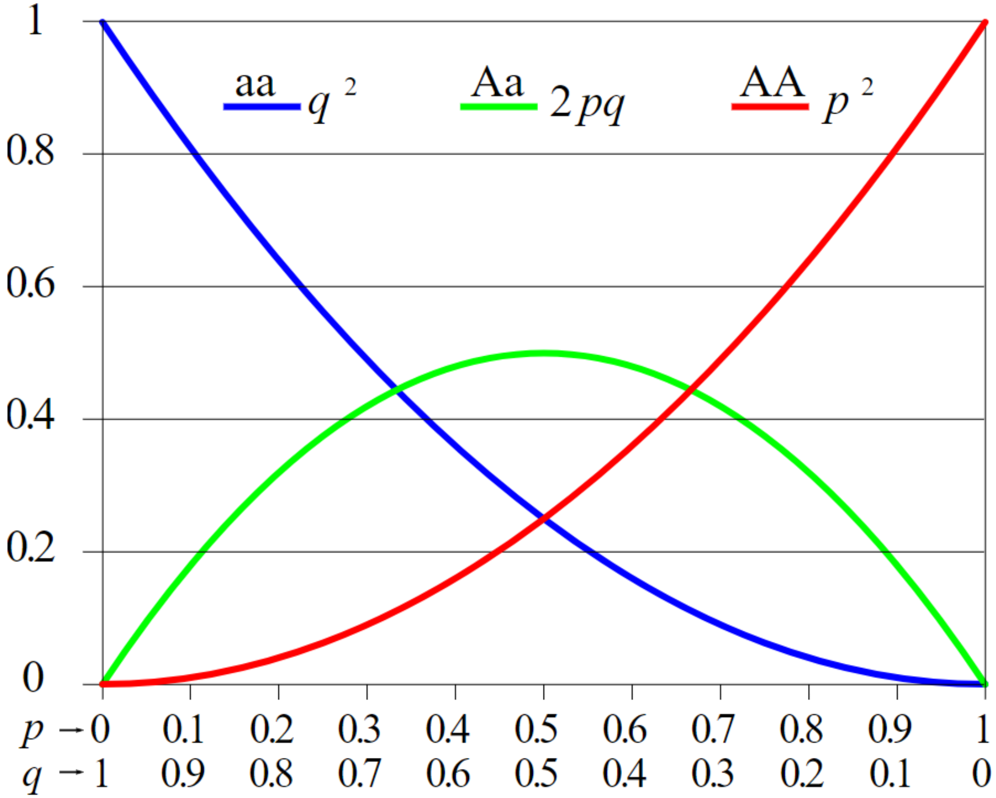
$$p^2 + 2pq + q^2$$

$$f(A) = p$$

$$f(a) = q$$

- **1** *Popolazione praticamente infinita*.
- **2** *Assenza di migrazioni*.
- **3** *Panmissia* (incrocio casuale).
- **4** *Assenza di selezione*.
- **5** *Assenza di mutazioni*.

Modello non dinamico



$$p^2 + 2pq + q^2$$

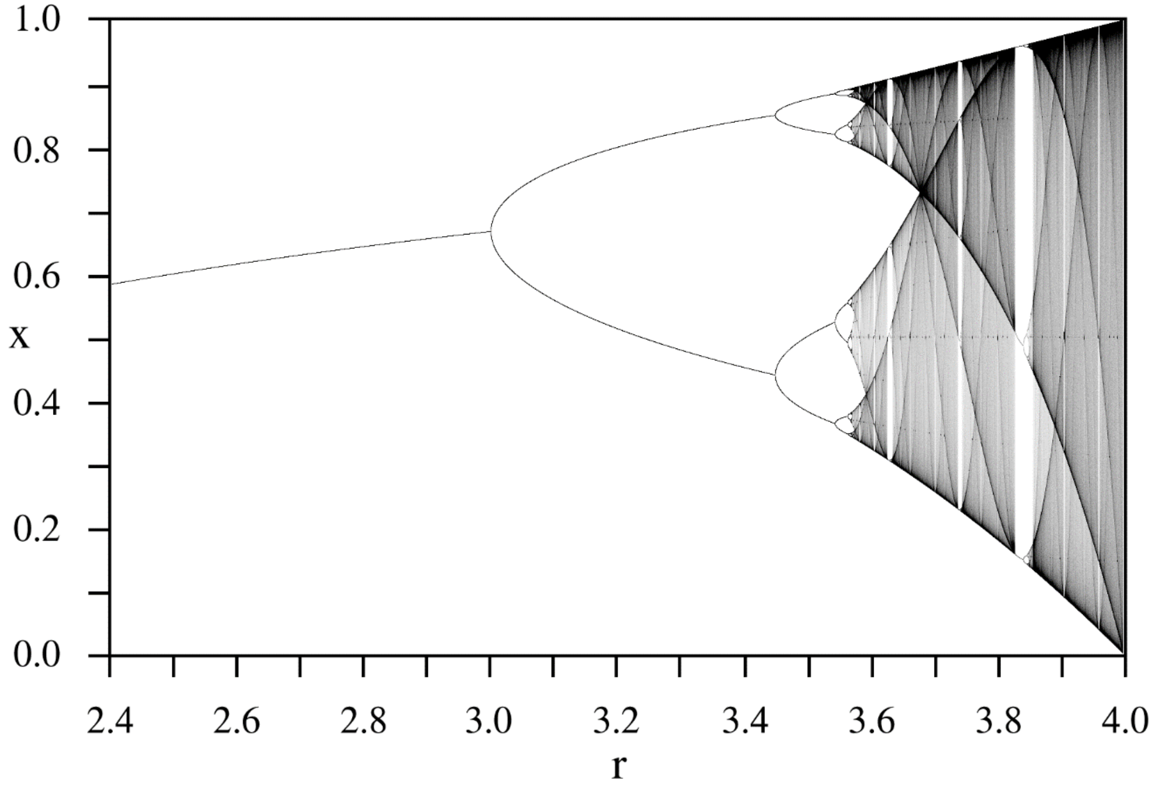
$$f(A) = p$$

$$f(a) = q$$

- **1** *Popolazione praticamente infinita*.
- **2** *Assenza di migrazioni*.
- **3** ***Panmissia*** (incrocio casuale).
- **4** *Assenza di selezione*.
- **5** *Assenza di mutazioni*.

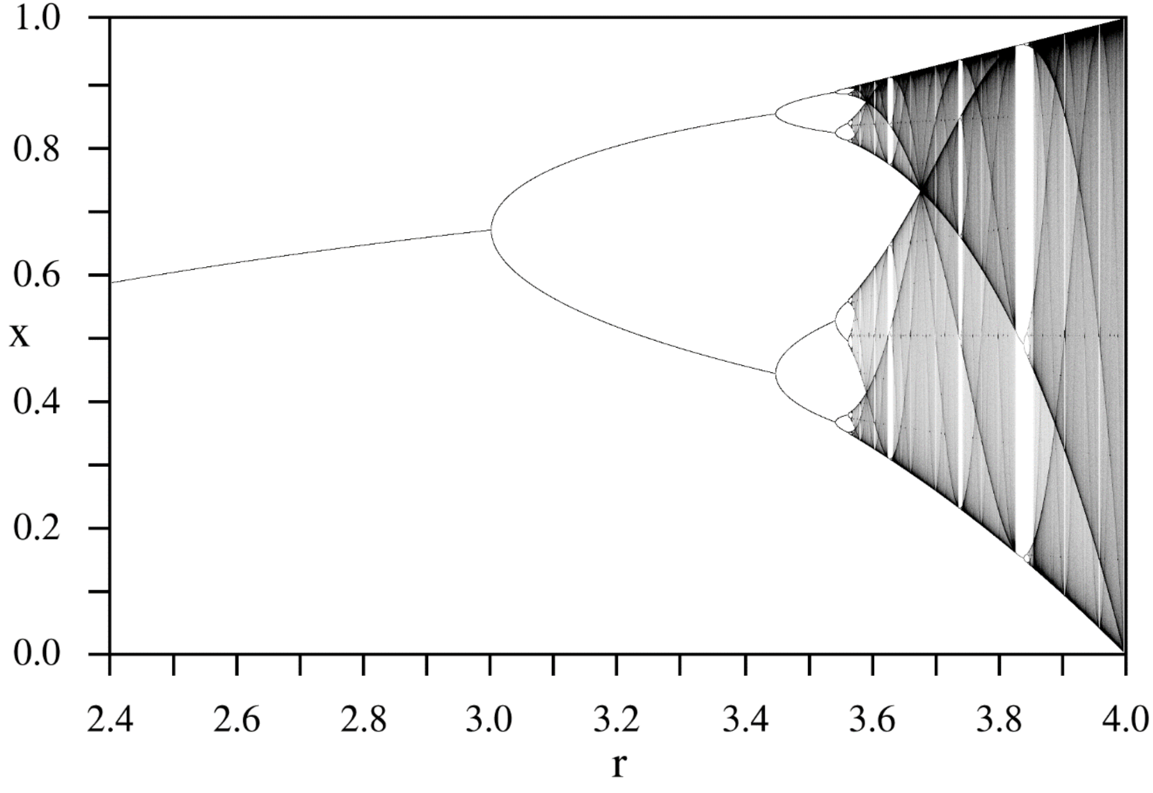
La **Mappa logistica** è un modello di *dinamica delle popolazioni*, a tempi discreti modella l’evoluzione di una popolazione soggetta a competizione intraspecifica in un ambiente con risorse limitate.

$$x_{t+1} = r x_t \left(1 - x_t\right)$$



Tempo discreto, la popolazione è un numero reale

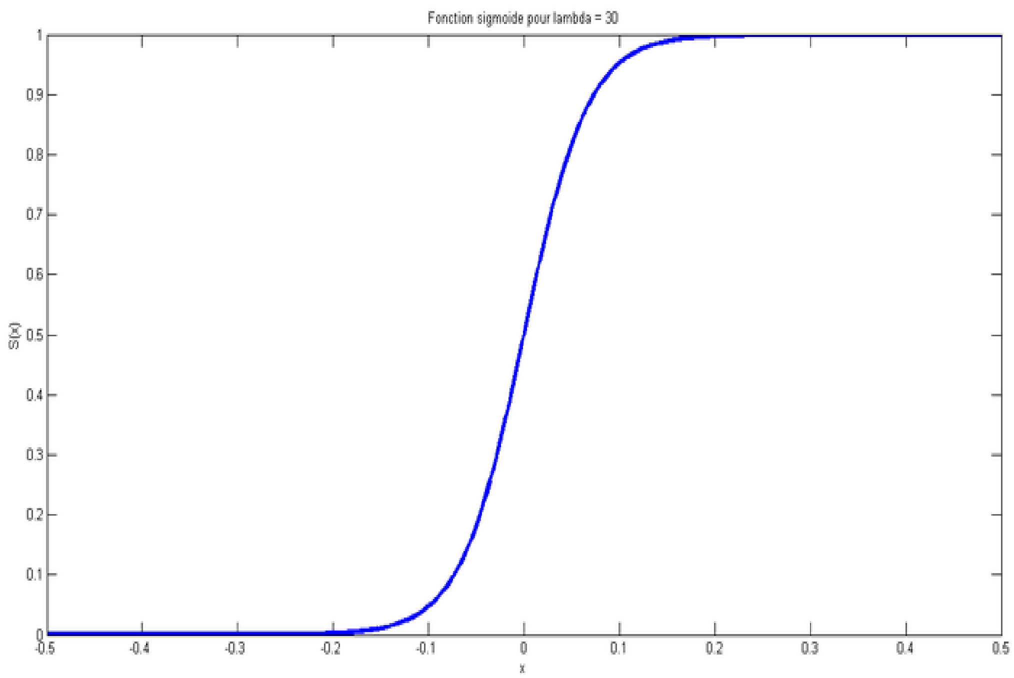
$$x_{t+1} = r x_t \left(1 - x_t\right)$$



L'**Equazione logistica** è un modello di *dinamica delle popolazioni*, a tempo continuo, modella l'evoluzione di una popolazione soggetta a competizione intraspecifica in un ambiente con risorse limitate.

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

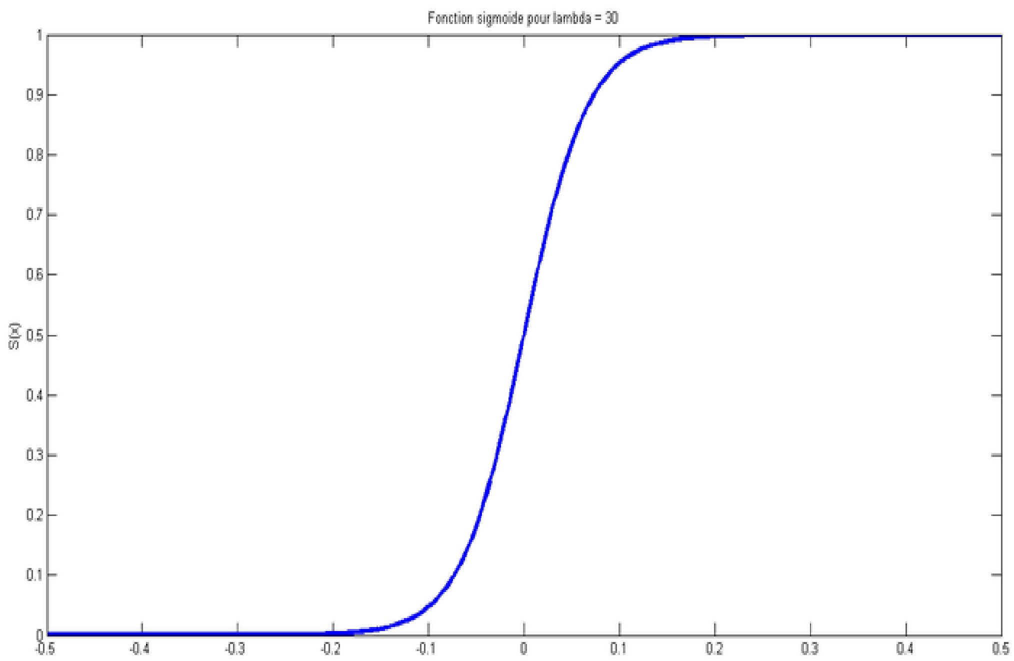
$$x_{t+1} = rx_t\,(1 - x_t)$$



Tempo continuo,
la popolazione è un numero reale

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t)\left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$$

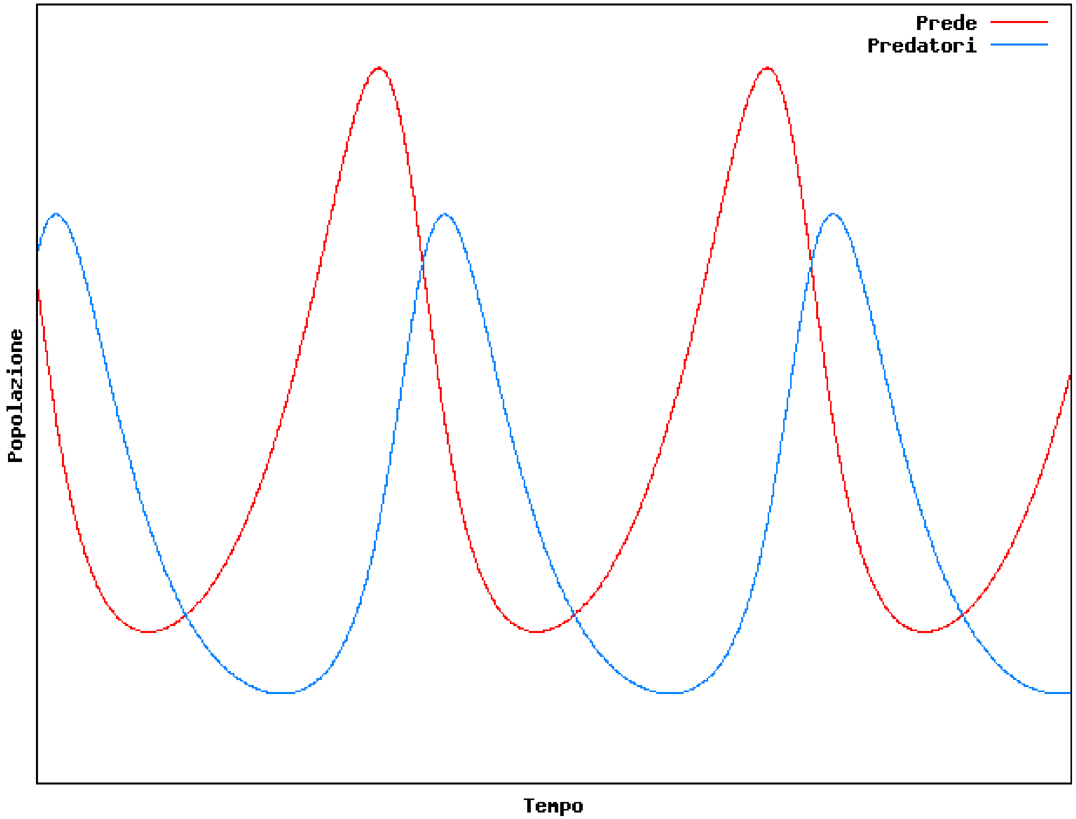
$$x_{t+1} = rx_t\left(1 - x_t\right)$$

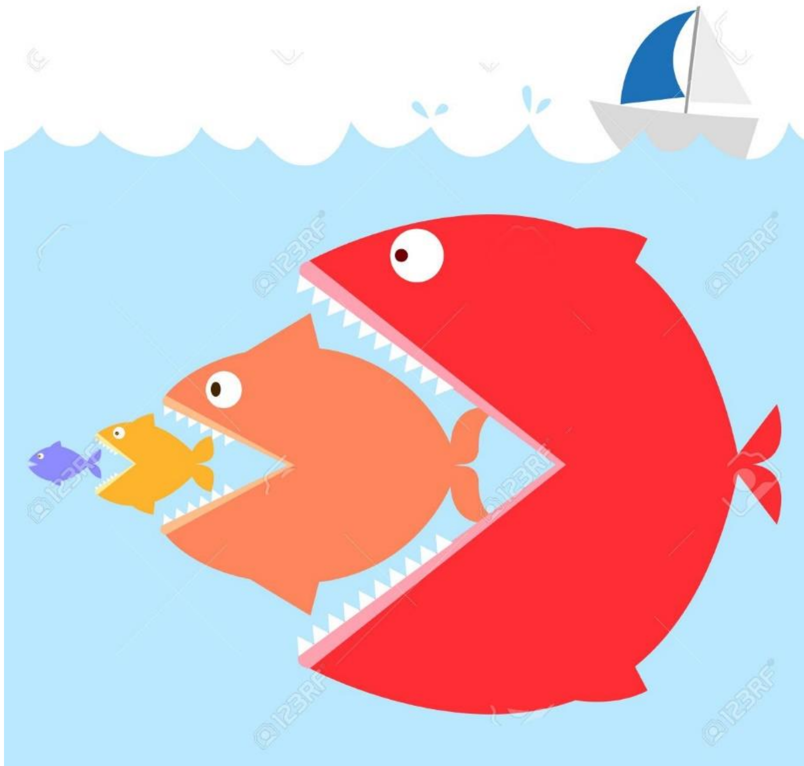


Modelli a più popolazioni

Lotka-Volterra

$$\begin{cases} \dfrac{dx}{dt} = Ax - Bxy \\ \dfrac{dy}{dt} = -Cy + Dxy \end{cases}$$



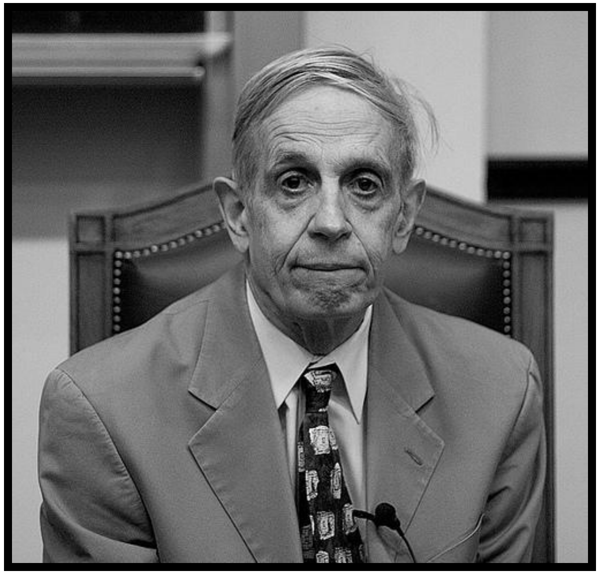


1. La chela è un handicap per il crostaceo perché ingombrante e spesso fragile.
2. Gli scontri violenti che giustificherebbero il possesso di tale arma sono evento raro.
3. La maggior parte degli scontri si risolve in lotte rituali, senza passare quasi mai all’azione.

Perché si sono sviluppate lotte rituali se hanno chele così grandi?

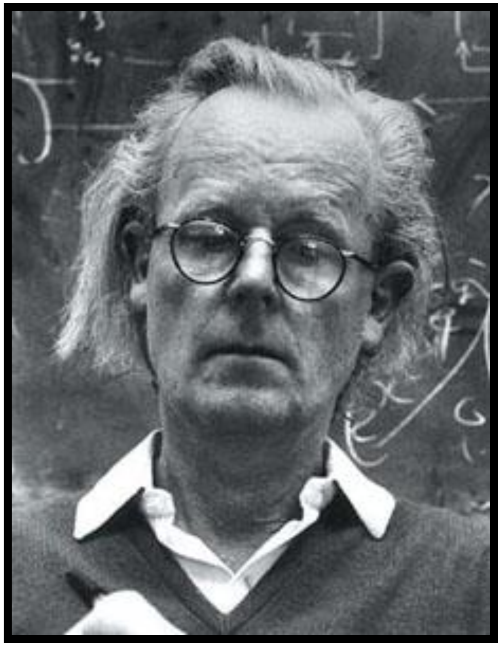
Gli animali potrebbero attaccare senza pietà alle spese dei più pacifici, trasmettendo l’aggressività alle generazioni a venire.

Teoria dei giochi evolutivi



John Nash

La teoria dei giochi si occupa in generale delle tecniche matematiche per analizzare situazioni, dette giochi, in cui due o più individui, detti giocatori, prendono decisioni che influenzeranno il proprio e l'altrui benessere



John Maynard Smith

La teoria dei giochi può essere applicata con successo anche nello studio dell'Evoluzione; un esempio di comportamento che tende a massimizzare il proprio payoff può essere trovato nei modelli di selezione darwiniana.

Falchi e Colombe

$$\mathcal{U} = \begin{pmatrix} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix}$$

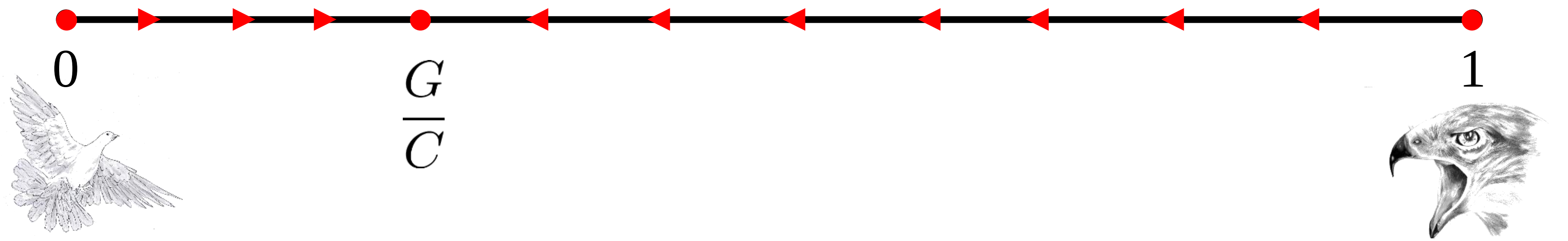
Replicator Dynamics

$$\begin{cases} \frac{\dot{x}_k}{x_k} = f_k(x) - \bar{f}(x) \\ k = 1, \ldots, N \end{cases}$$

Tasso di incremento =

Fitness - Fitness media

Quantità relativa di falchi (aggressivi) nella popolazione

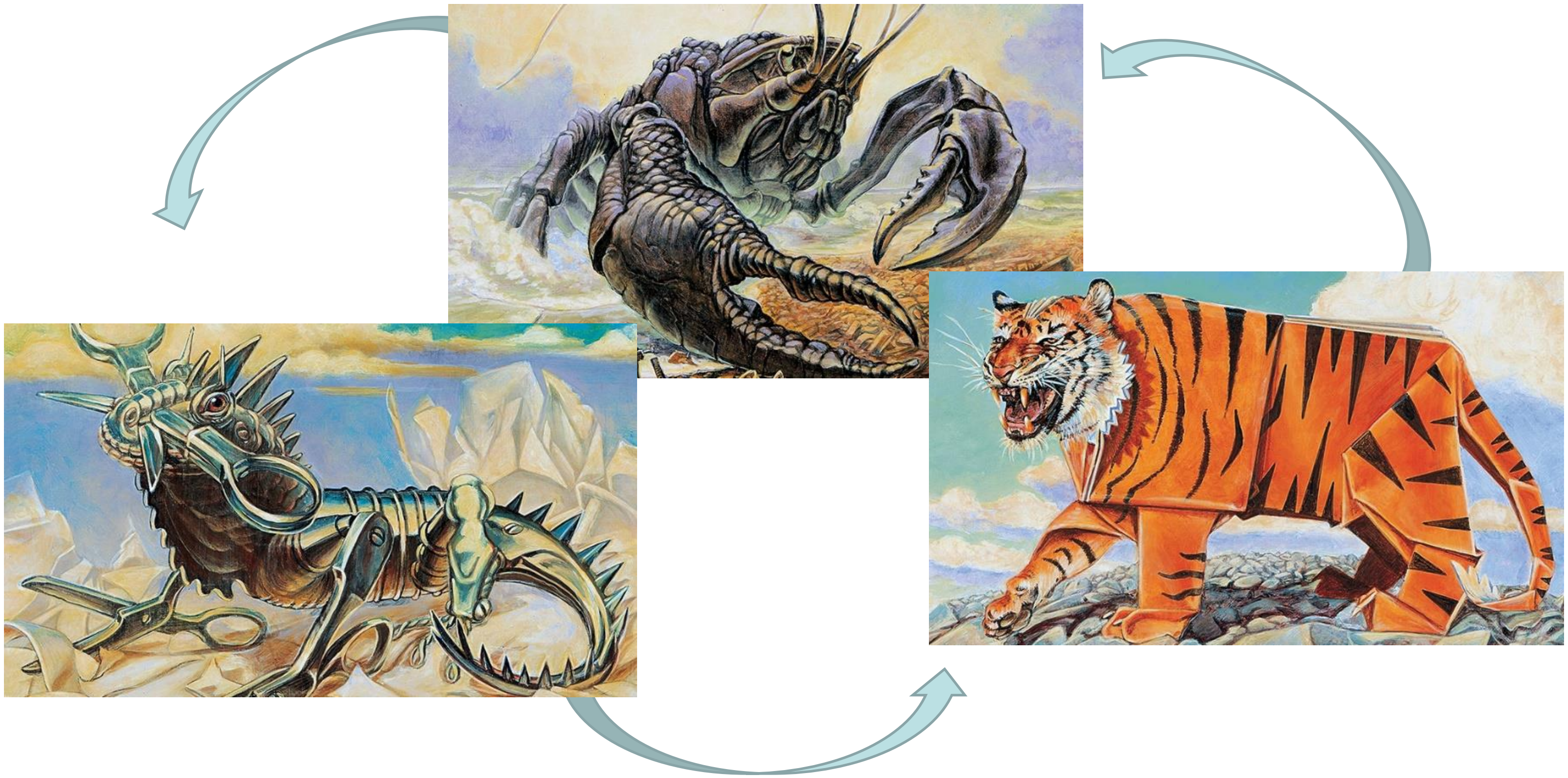


Con il passare del tempo l'Evoluzione porterà all'unico equilibrio evolutivamente stabile con una popolazione mista di falchi pari a G/C.

Paradossalmente, se gli animali sono armati molto pesantemente e quindi uno scontro fisico porterebbe a danni seri (C molto grande), il rapporto G/C sarà molto piccolo, ossia si otterrà una popolazione di equilibrio con molte colombe e pochi falchi.

La grande chela è sinonimo di grandi danni durante una lotta e quindi con il passare del tempo si è evoluta una popolazione pacifica abituata ad una lotta simulata, una consuetudine sociale, quasi una tradizione nella quale mostrare agli altri l'arto sproporzionato per ricordare che un'eventuale lotta non porterebbe a niente di buono.

Modelli a più popolazioni



Tempo continuo,
le popolazioni sono numeri reali

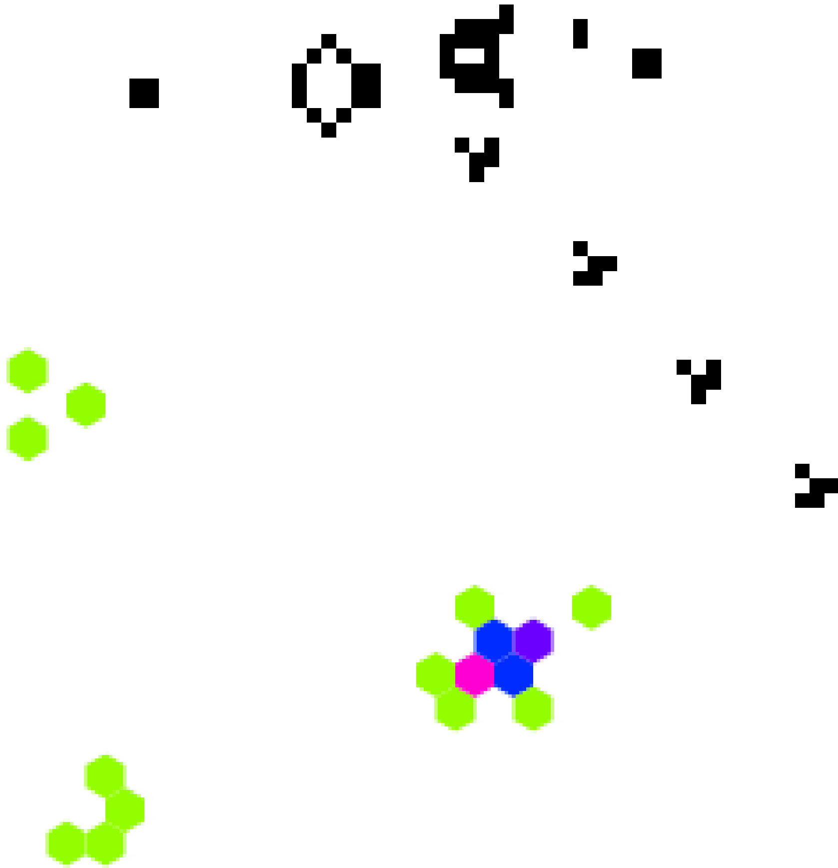
Automi cellulari

Conway's Game of Life

Consistono in una griglia costituita da celle. Ciascuna di queste può assumere un insieme finito di stati (ad esempio, "vivo" o "morto", un colore, una forma ecc.).

Dopo un tempo prefissato ogni cella cambierà stato contemporaneamente a tutte le altre, secondo una regola fissata (che varia a seconda dell'automa cellulare preso in considerazione).

Il modo in cui cambia stato una cella dipende solamente dal proprio stato attuale e dagli stati delle celle "vicine".



Automi cellulari

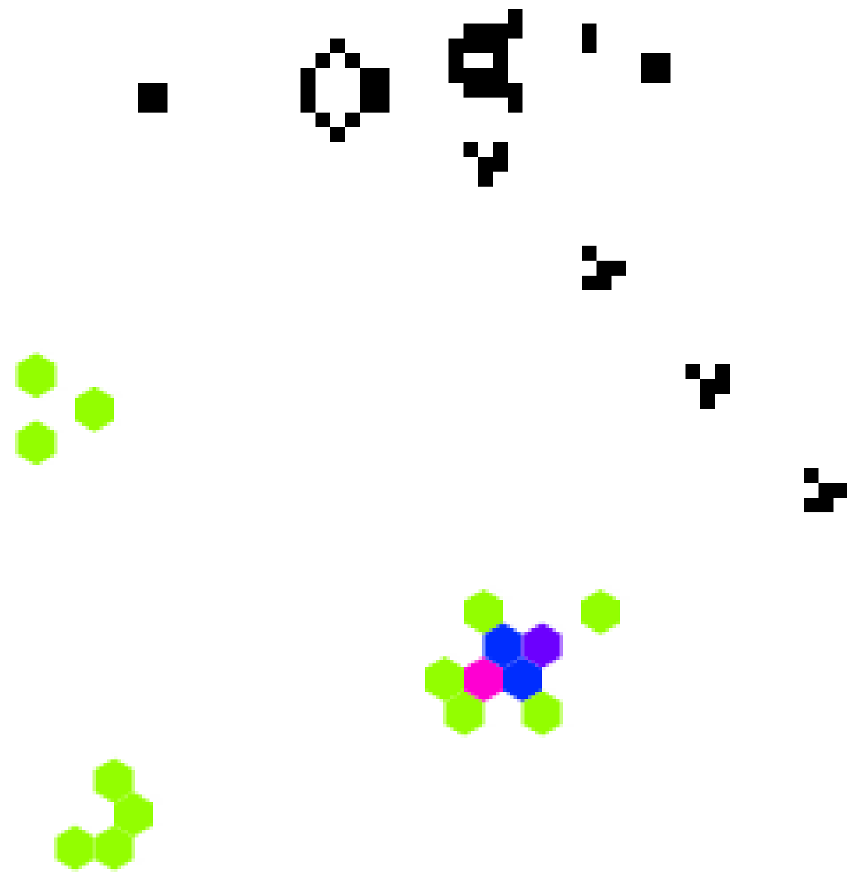
Conway's Game of Life

• Qualsiasi cella viva con meno di due celle vive adiacenti muore, come per effetto d'isolamento;

• Qualsiasi cella viva con due o tre celle vive adiacenti sopravvive alla generazione successiva;

• Qualsiasi cella viva con più di tre celle vive adiacenti muore, come per effetto di sovrappopolazione;

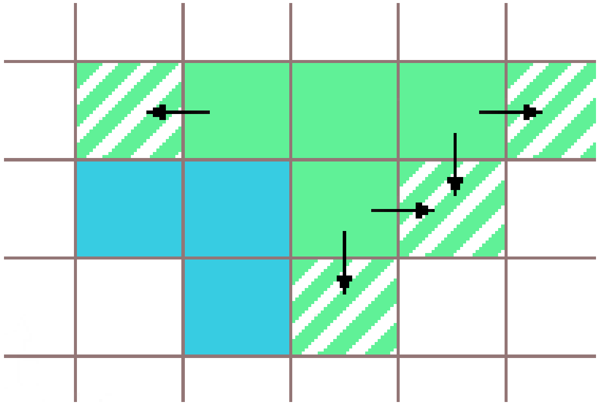
• Qualsiasi cella morta con esattamente tre celle vive adiacenti diventa una cella viva, come per effetto di riproduzione.



Squali e pesci combattono una guerra ecologica sul pianeta toroidale Wa-Tor

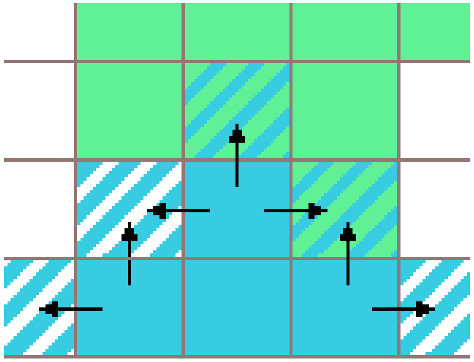
Regole per i pesci

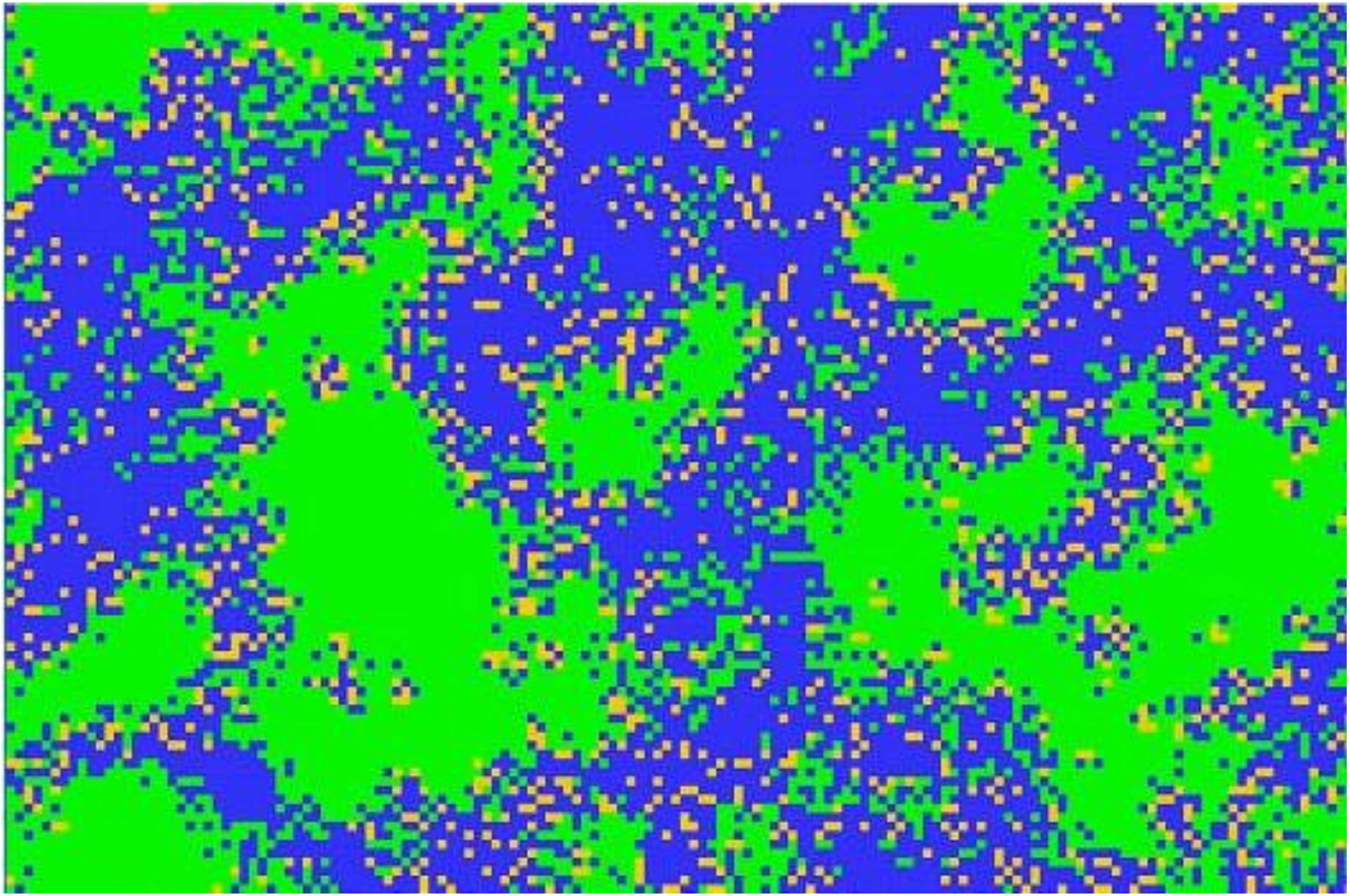
1. Si muovono casualmente in una delle caselle adiacenti.
2. Dopo un certo tempo si riproducono.



Regole per gli squali

1. Si muovono casualmente, se possono in una delle casella occupata dai pesci.
2. Sono privati di una unità di energia.
3. Se si muovono in una casella occupata da pesci, li mangiano e guadagnano energia.
4. Se l'energia supera una certa *soglia riproduttiva*, gli squali si riproducono
5. Se il livello energetico di uno squalo è inferiore a zero, lo squalo muore.

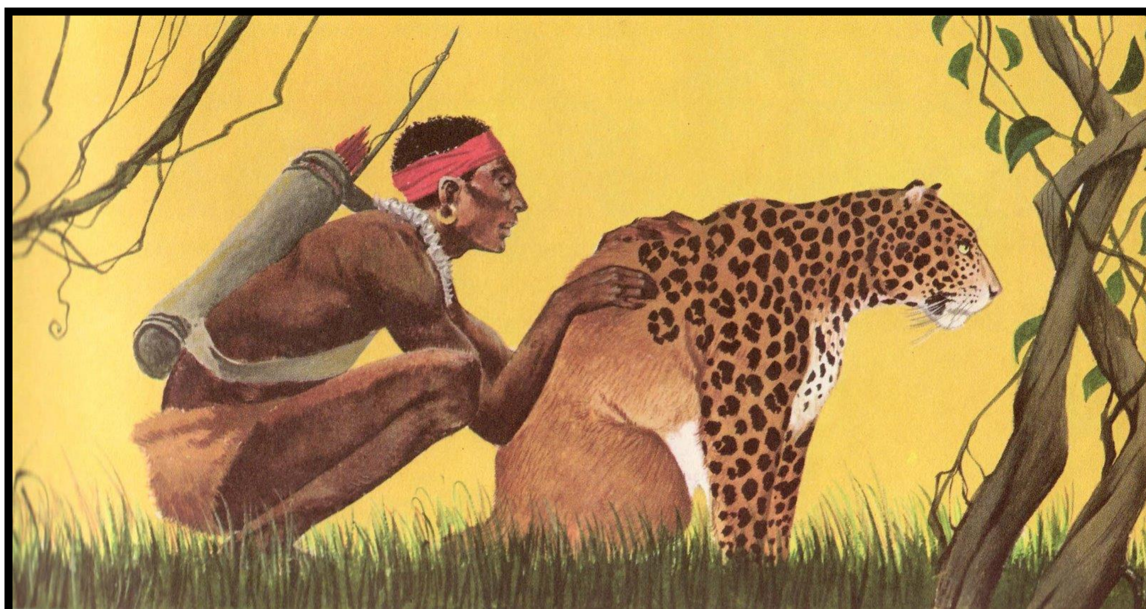




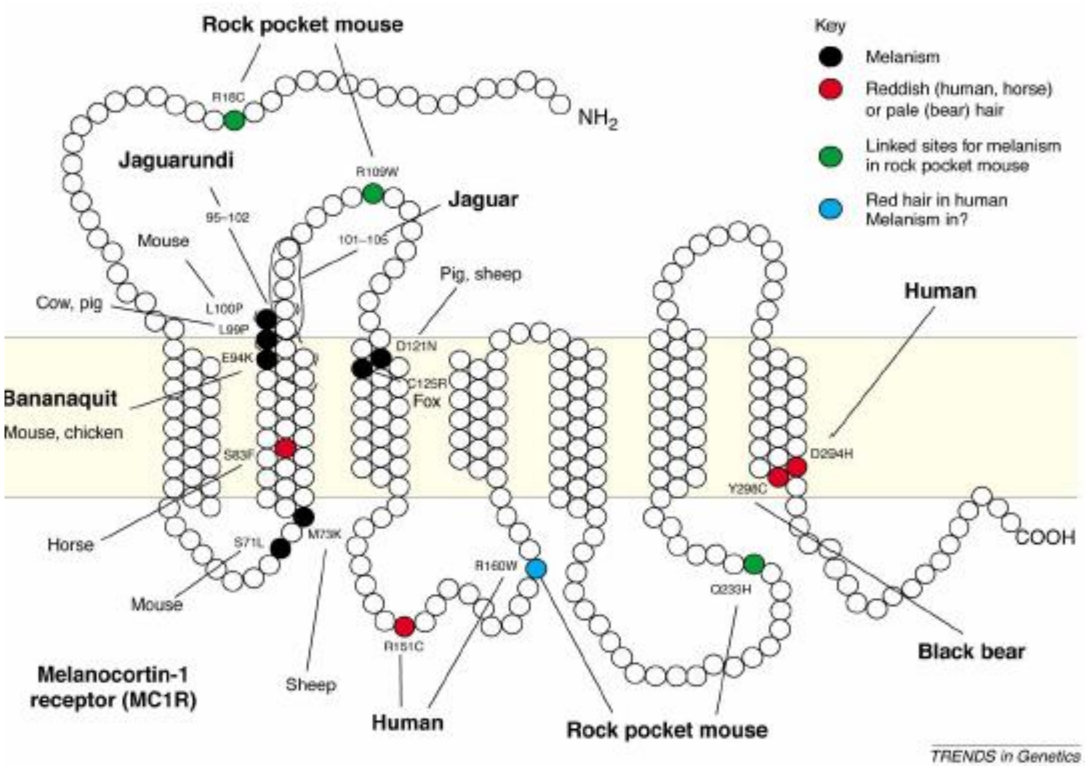
Tempo e spazio discreti,
le popolazioni hanno distribuzione spaziale

Instabilità e Morfogenesi

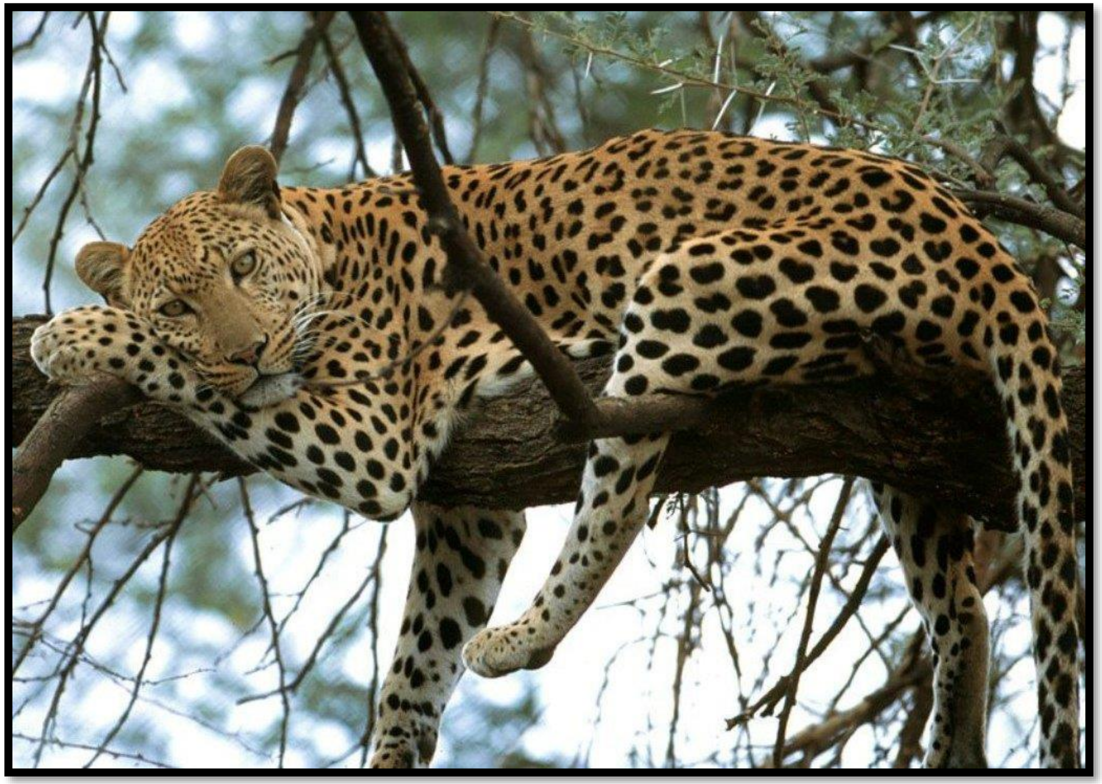
"How the leopard got his spots"



Nei mammiferi sono prodotti due tipi di melanina dalle cellule pigmentate della pelle, responsabili della colorazione. La quantità di ciascun pigmento è controllata da diverse proteine. Una di queste è il recettore trans-membrana MCR1; **il tipo di pigmento dipende dallo stato di attivazione di MCR1**.



L’ormone stimolante MSH si lega a MCR1 e dà inizio a una cascata di eventi nelle cellule pigmentate che porta alla produzione di enzimi che **sintetizzano l’eumelanina**



Le proteine Agouti **bloccano il recettore** inducendo la produzione di feomelanina.

"Si suggerisce che un sistema di sostanze chimiche, chiamate *morfogeni*, che reagiscono insieme e diffondono in un tessuto, possa essere adeguato a descrivere il fenomeno della morfogenesi..."

– *The Chemical Basis of Morphogenesis (1952)*

Com’è possibile che la vita si organizzi in forme complesse?

Come fanno le singole cellule a sapere come disporre le macchie del leopardo e le strisce delle zebre?

Come fa una farfalla o una conchiglia a organizzare i suoi colori?









Equazioni di Reazione Diffusione

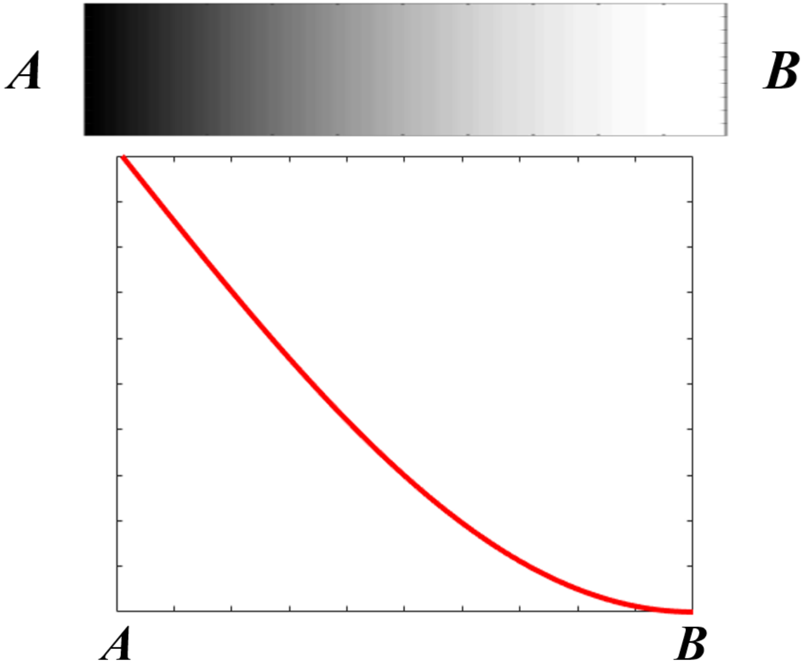
Turing era uno scienziato, e quindi cercava dei meccanismi semplici.

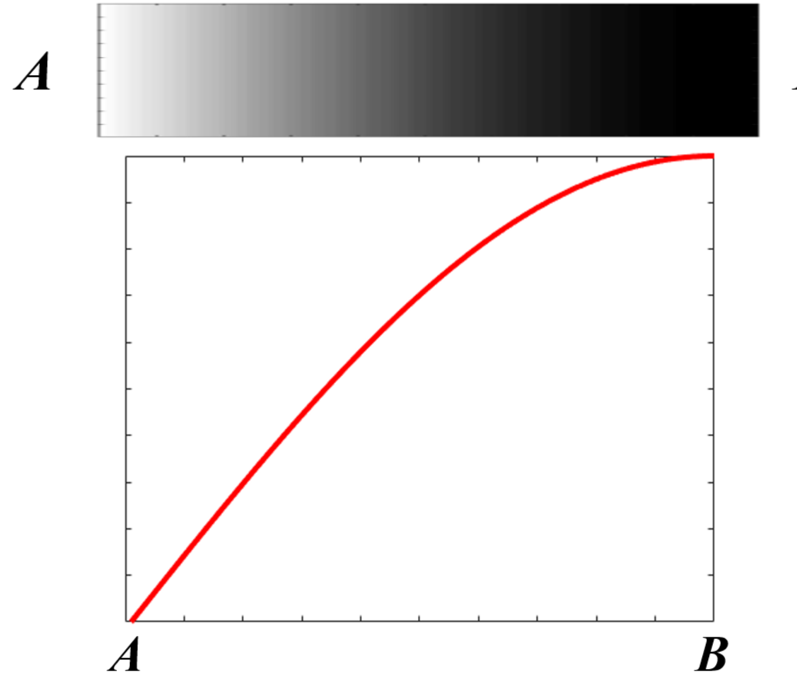
Questo utilizza solo ingredienti essenziali
e non necessita di ipotesi irrealistiche o poco ortodosse.

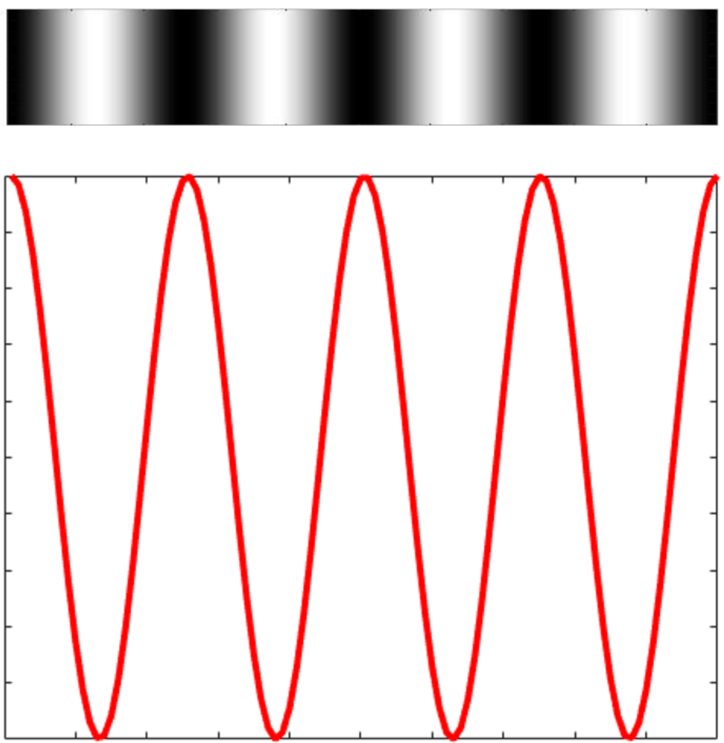
Attivatori e Inibitori

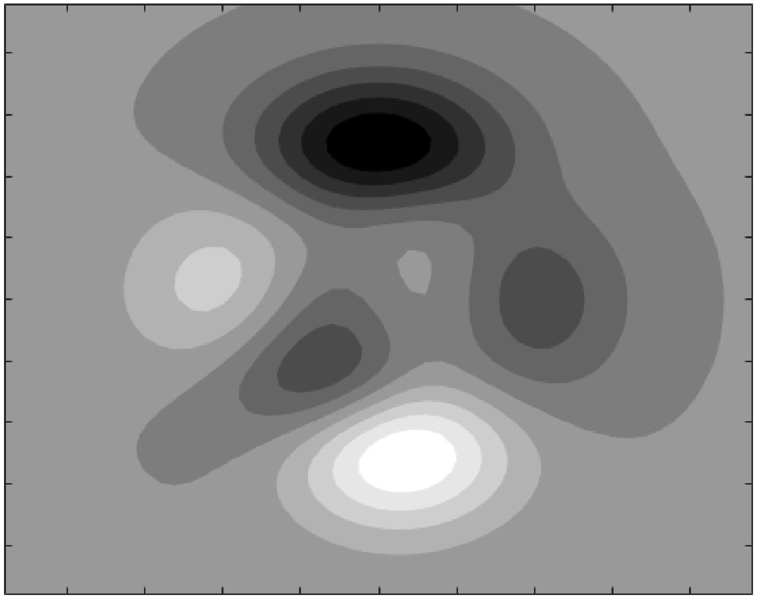
Diffusione e Reazioni Chimiche

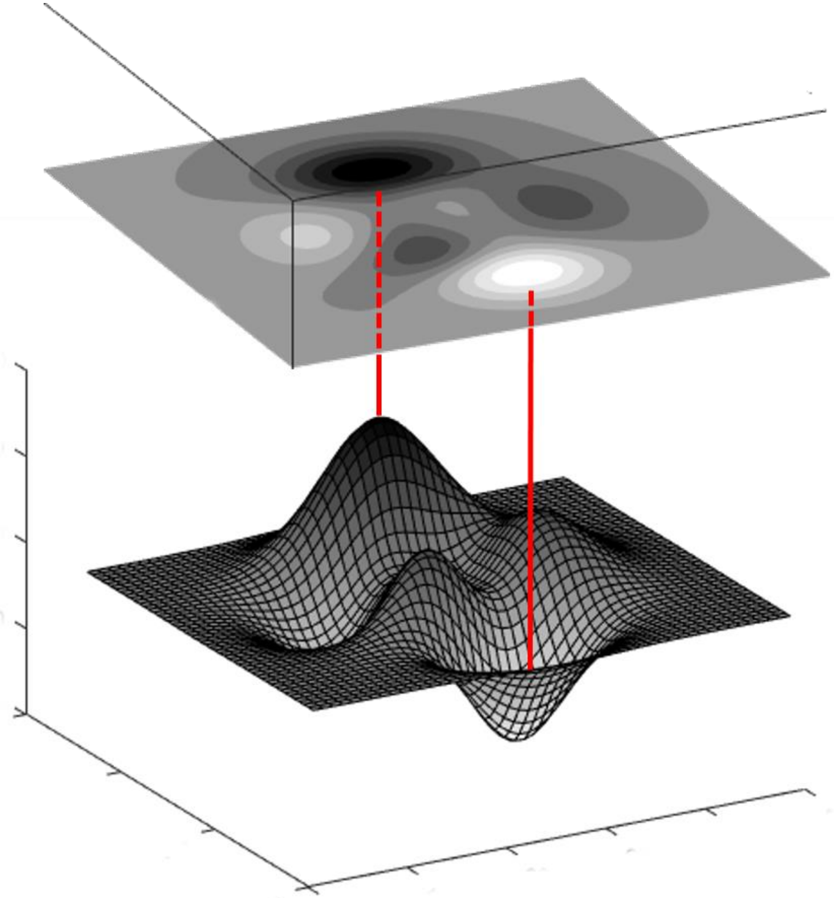
$$\begin{cases} \partial_t u = \Delta u + \gamma f(u, v) \\ \partial_t v = d\Delta v + \gamma g(u, v) \end{cases}$$

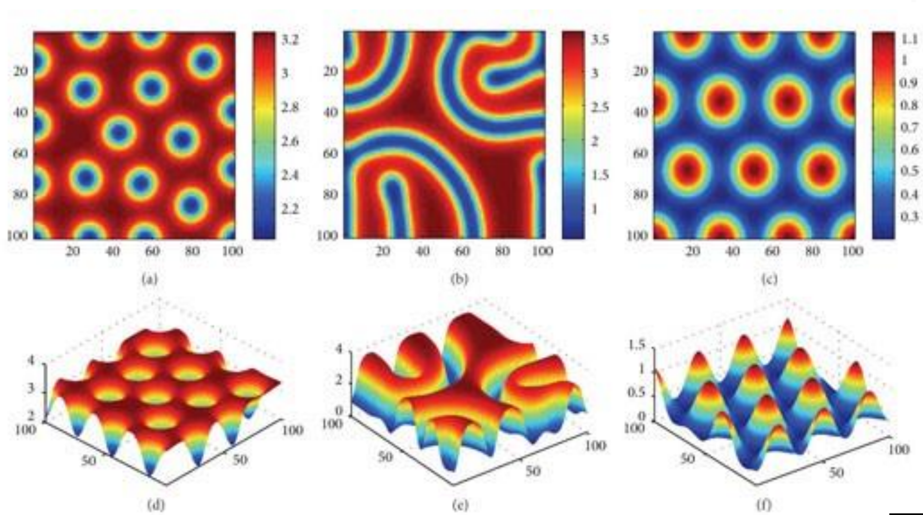

A
B
A
B


A
A
B









Tempo e spazio continui,
le popolazioni hanno distribuzione spaziale

$$\begin{cases} u_t = \Delta u + \gamma f(u,v) \\ v_t = d\Delta v + \gamma g(u,v) \end{cases}$$

Ingredienti:

Attivatori e Inibitori;

Forme e Dimensioni;

u è la concentrazione dell’**attivatore** (ad esempio l’ormone MSH)

v è la concentrazione dell’**inibitore** (ad esempio le proteine Agouti)

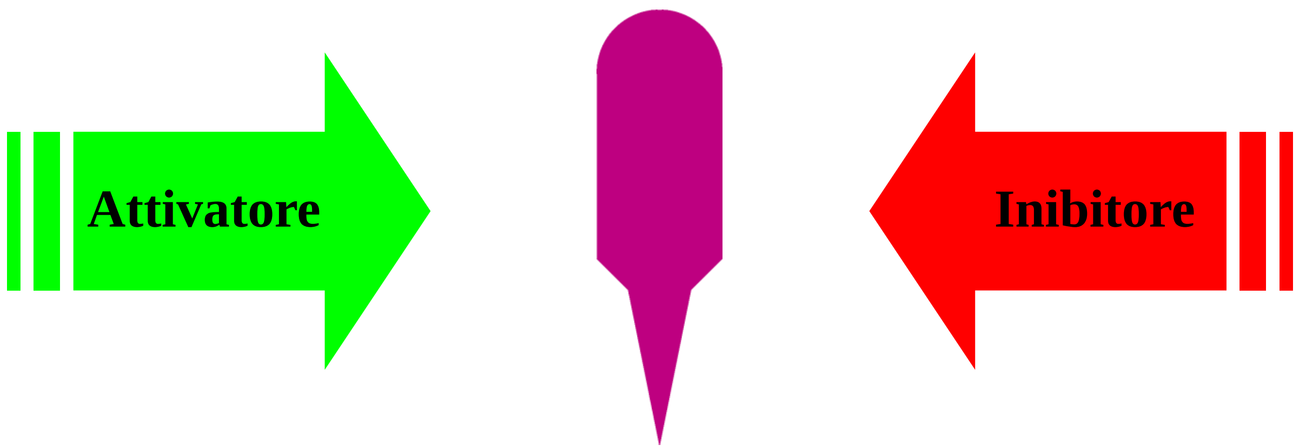
γ è un parametro di scala e tiene conto delle dimensioni e della geometria del dominio (la pelle dell’animale)

$$\begin{cases} u_t = \Delta u + \gamma f(u,v) \\ v_t = d\Delta v + \gamma g(u,v) \end{cases}$$

Ingredienti:

Reazioni chimiche;

Le due sostanze reagiscono tra di loro secondo le leggi date da $f(u,v)$ e da $g(u,v)$: una attiva la pigmentazione, l'altra la inibisce.



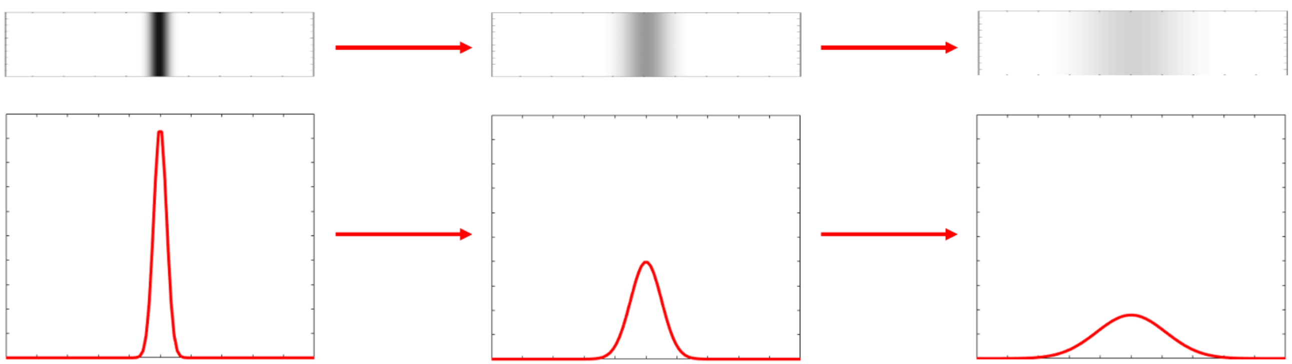
Se consideriamo solo il loro contributo, otteniamo uno stato di **equilibrio omogeneo**, ossia non succede nulla, l'animale si colora in modo uniforme.

$$\begin{cases} u_t = \Delta u + \gamma f(u,v) \\ v_t = d\Delta v + \gamma g(u,v) \end{cases}$$

Ingredienti:

Diffusione.

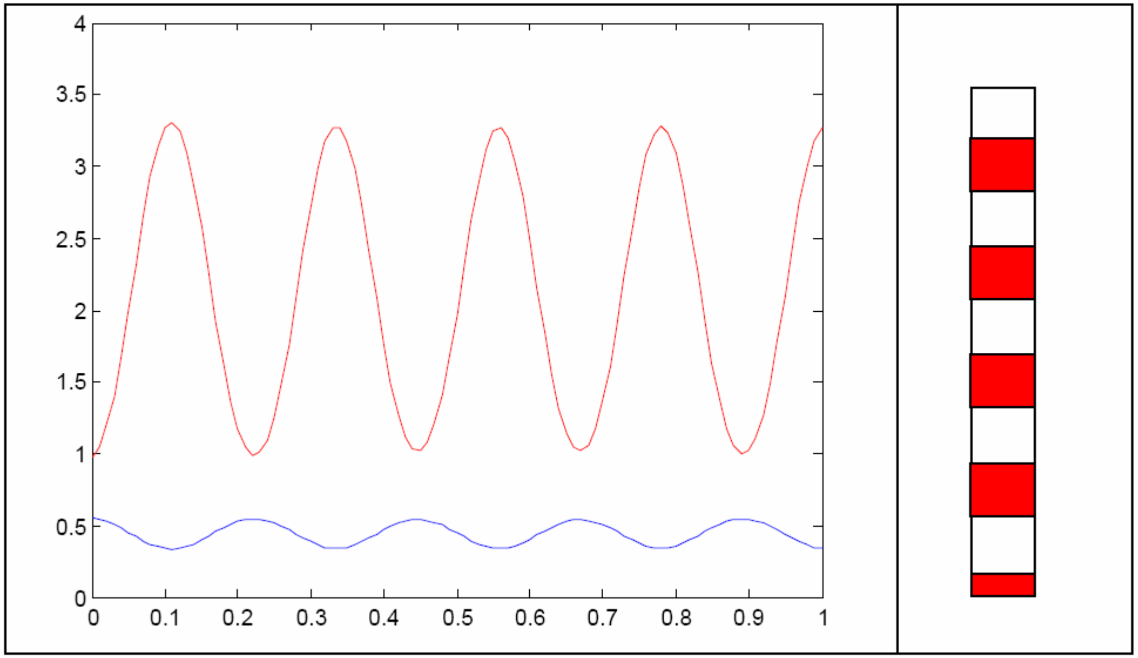
Le due sostanze diffondono all'interno dell'animale come inchiostro nell'acqua, spalmando i morfogeni omogeneamente sulla superficie. Senza l'effetto delle reazioni chimiche l'animale si colora **in modo uniforme**; la diffusione attutisce le irregolarità.

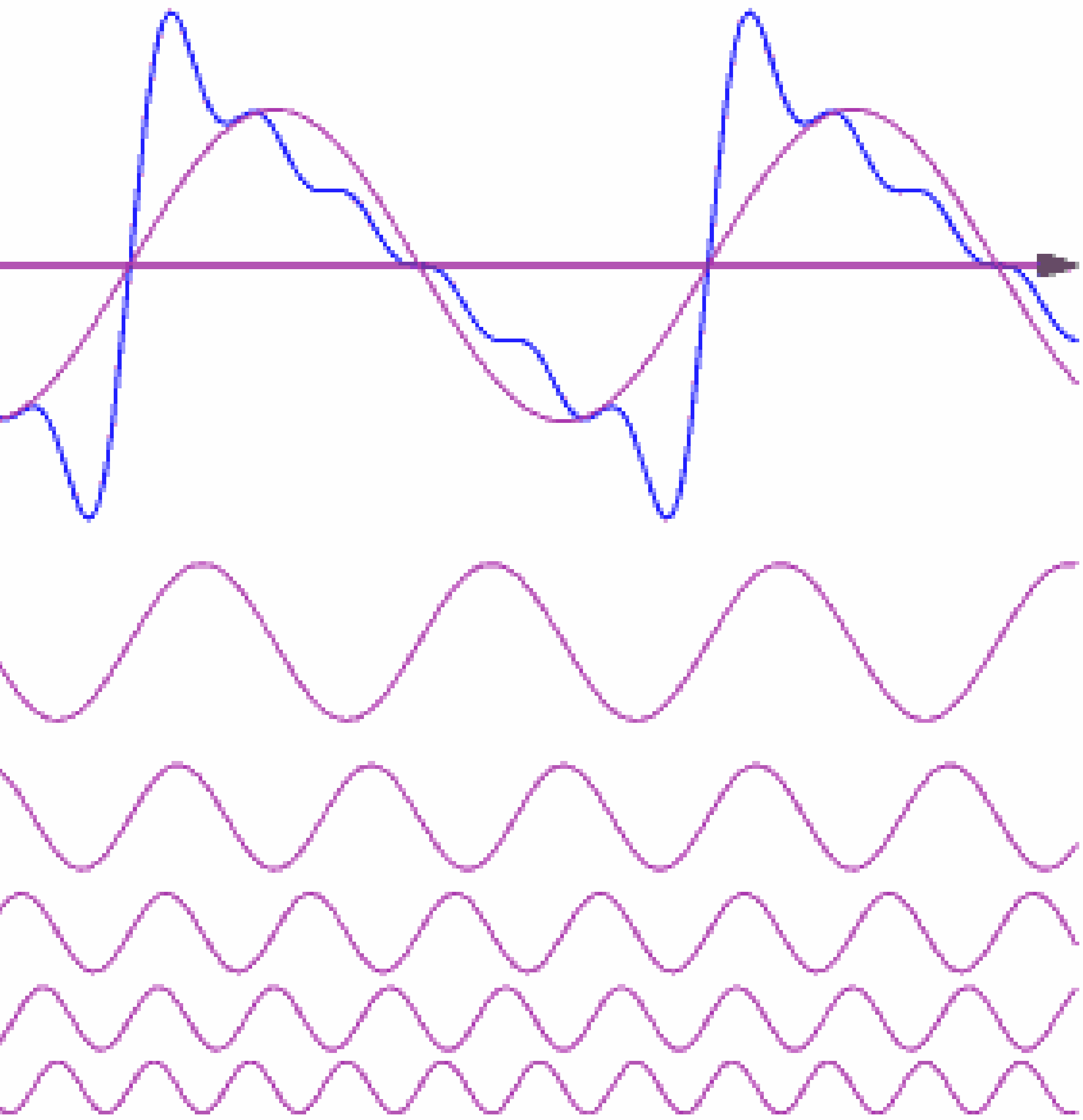


Considerando però l'equazione nella sua interezza i due termini, reattivo e diffusivo, possono reagire fra loro in maniera inaspettata.

Le concentrazioni si comportano come un insieme di "onde di colore";

la diffusione può amplificare enormemente alcune di queste onde e portare alla formazione dei pattern caratteristici. Ecco l'instabilità!





Questa funzione (blu) è una combinazione di infinite onde sinusoidali più semplici (viola).

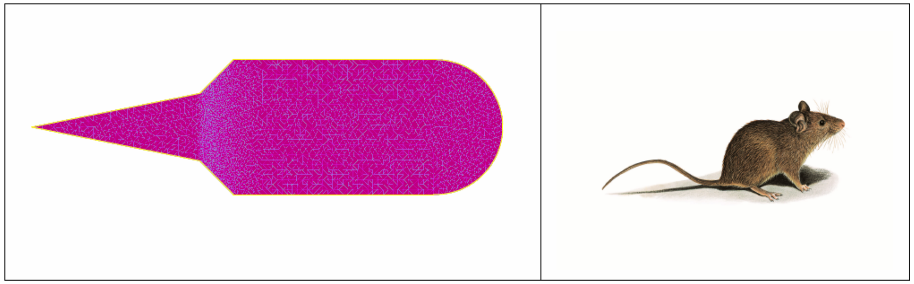
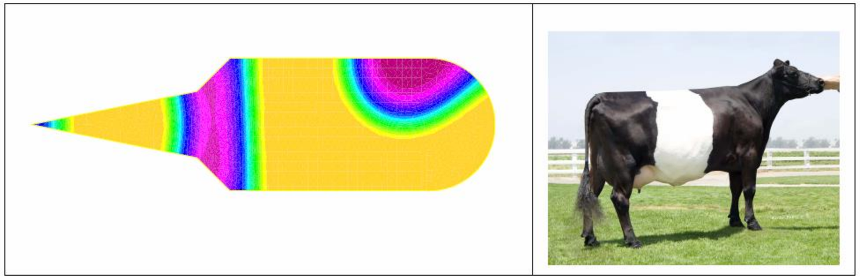
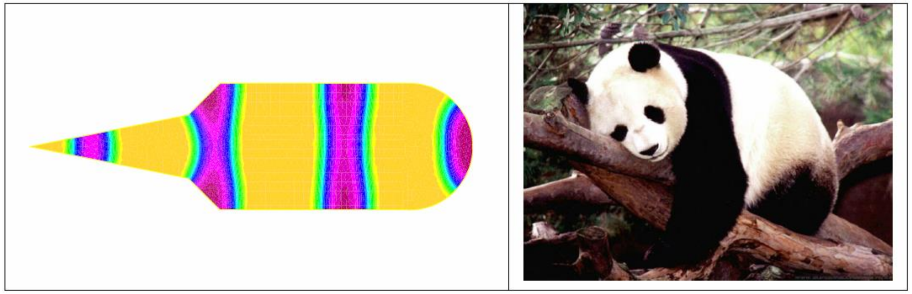
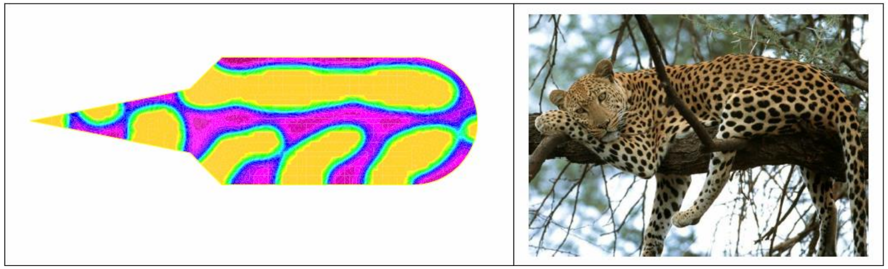
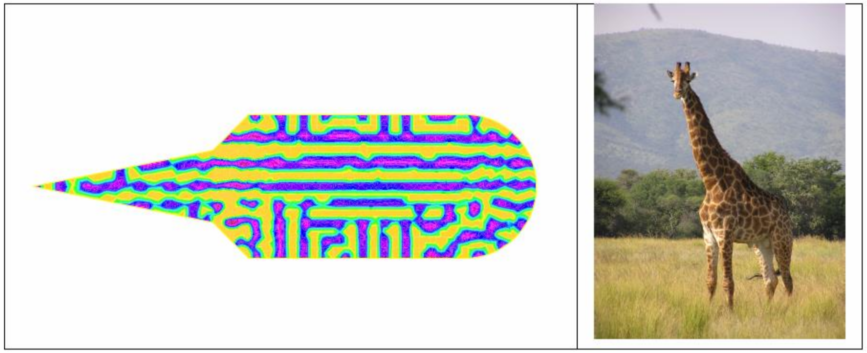
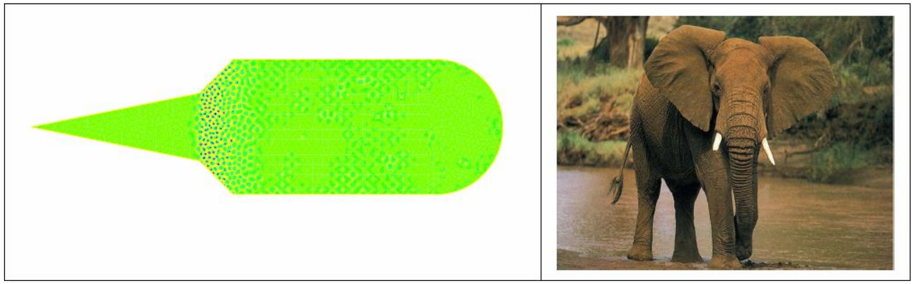
Solo un numero finito di queste onde, durante l'evoluzione del sistema di reazione-diffusione, **non scompare**,

creando i pattern caratteristici

Primo Teorema di Murray-Turing.
Molti animali hanno macchie sul corpo e strisce sulla coda, mentre il contrario è piuttosto improbabile.

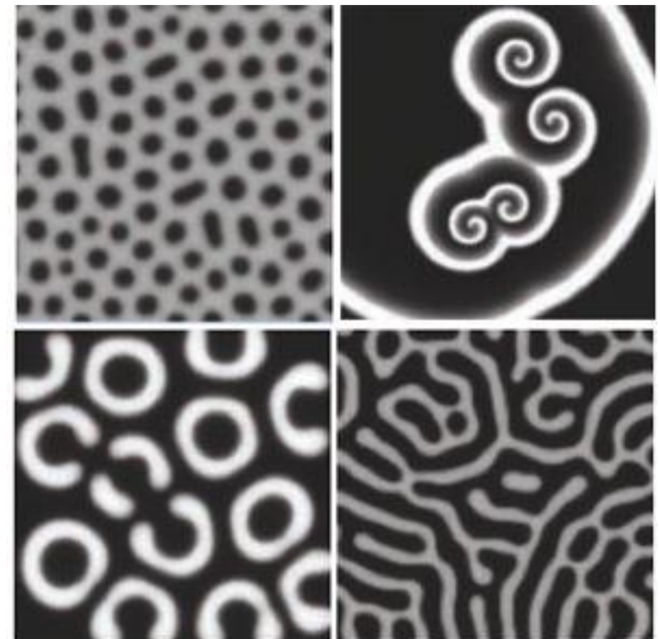
Corollario.
Di solito i serpenti sono a strisce e non a pallini.

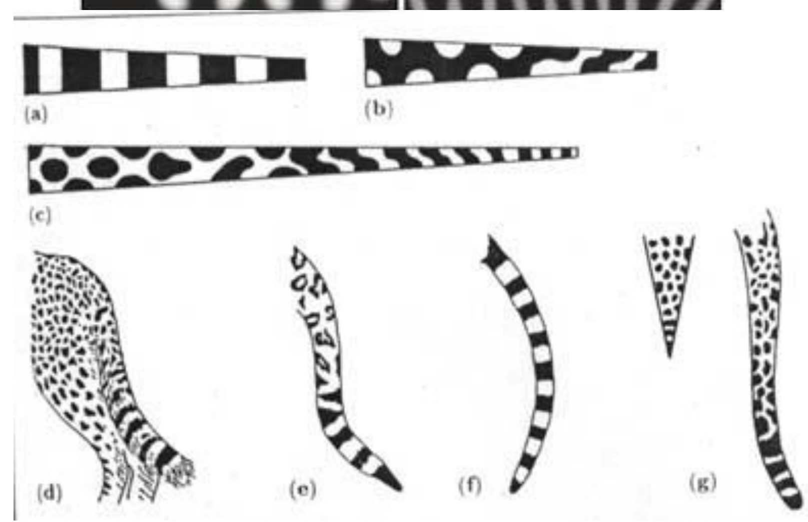
Secondo Teorema di Murray-Turing.
Un singolo meccanismo di reazione-diffusione può essere responsabile della generazione di molti usuali pattern negli animali.

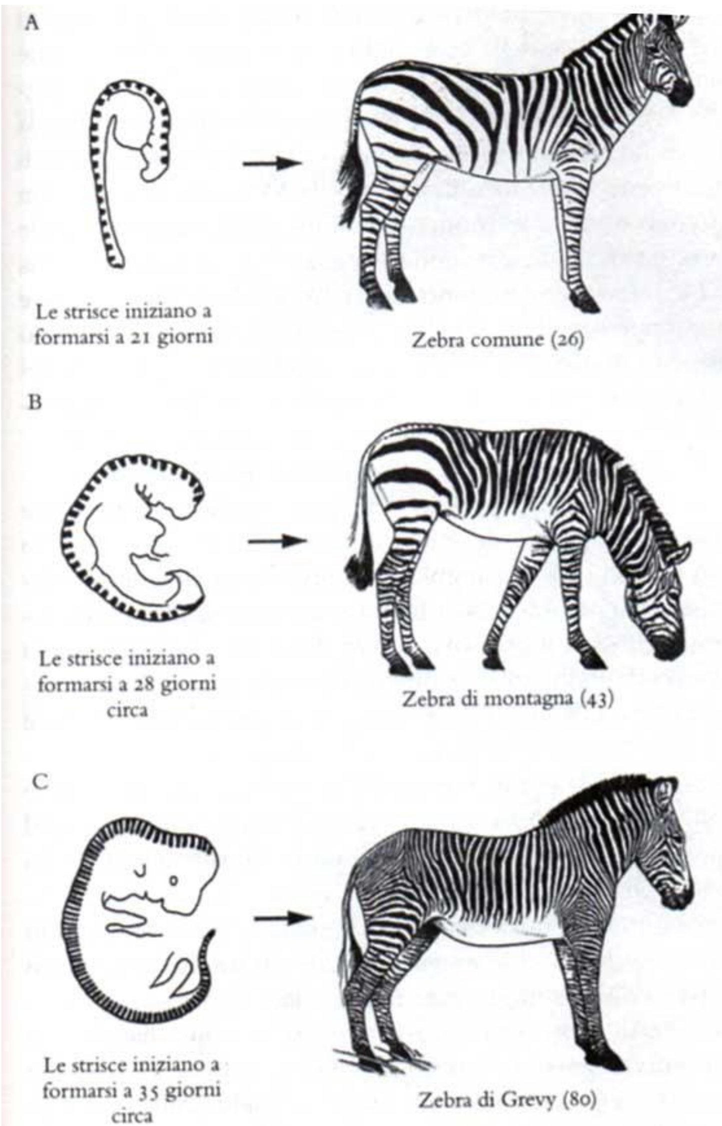
Secondo Teorema di Murray-Turing.

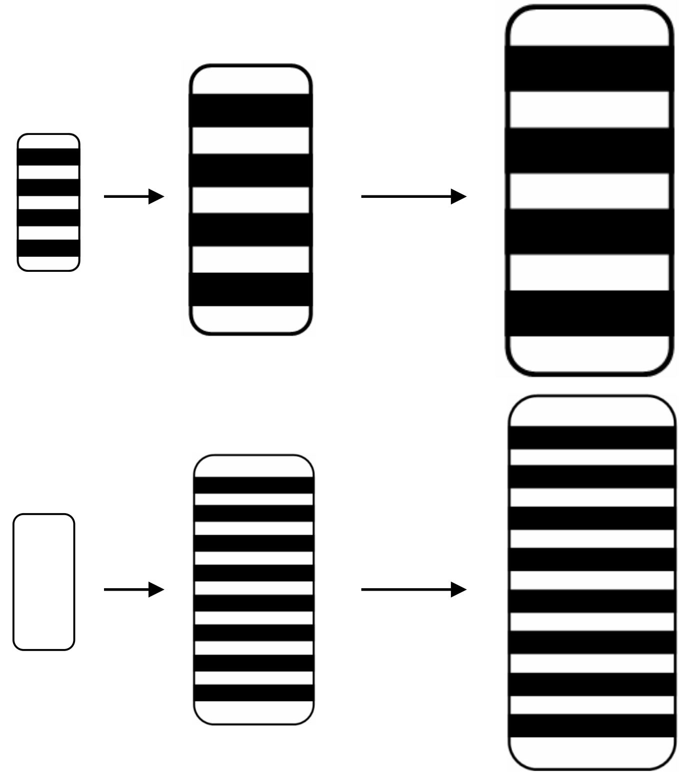
Un singolo meccanismo di reazione-diffusione può essere responsabile della generazione di molti usuali pattern negli animali.

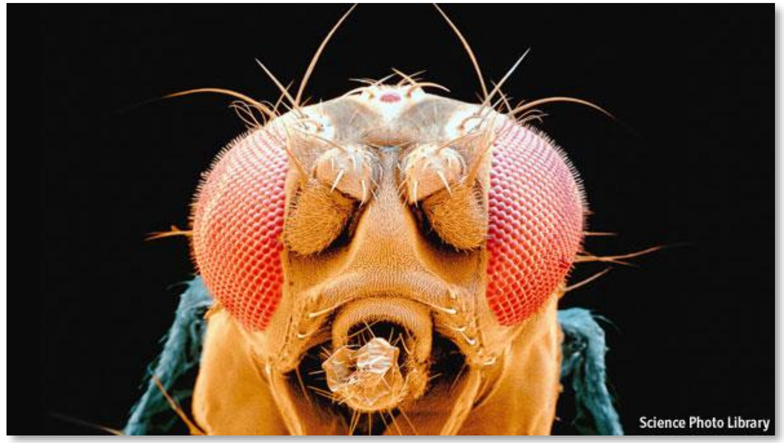




Modello di Bard







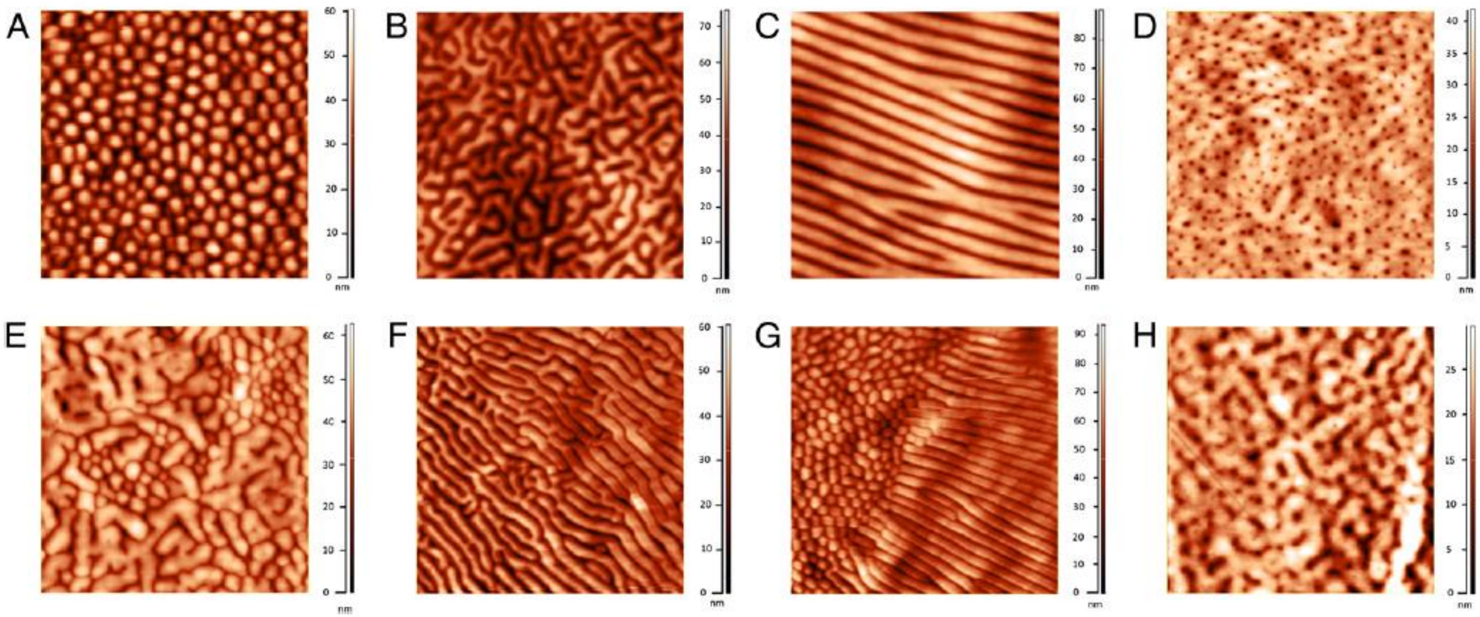


Fig. 1. The diversity of corneal nanostructural patterns among arthropod groups: (*A* and *B*) Corneal nanostructures of Trichoptera. Merged as well as undersized nipples in an irregular nipple array of the *Phryganeidae* family (*A*) and maze-like nanocoating of the Limnephilidae family (*B*). (*C*) Clearly expressed parallel strands in a true spider. (*D*) Dimpled nanopattern of an earwig (Dermaptera). (*E*) Nipples merging into maze on stonefly (Plecoptera) corneae. (*F* and *G*) Merging of individual Dipteran nipples into parallel strands and mazes: full merging of nipples into strands and mazes on the entire corneal surface in Tabanidae (*F*); partial merging of nipples in the center of Tipulidae cornea into elongated protrusions and then complete fusion into an array of parallel strands near the ommatidial edge (*G*). (*H*) Merging of individual burrows and dimples into a maze-like structure on bumblebee (Apidae, Hymenoptera) corneae. All image dimensions are 5×5 μm, except for *H*, which is 3×3 μm. Surface height in nanometers is indicated by the color scale shown next to 2D images.