

# Verhulst, Darwin, Bayes

*Dovunque si riproduca informazione c'è evoluzione.*  
M.A. Nowak (2006, p. ix)

Nelle scuole superiori è sempre più presente la tendenza a costruire percorsi interdisciplinari, meglio se sviluppati partendo da situazioni reali (stiche) con aspetti problematici, proponendo strumenti utili a rappresentarle e fornendo così risposte alle domande sollevate.

Qui si affronta una situazione di questo genere: lo scurimento delle falene nell'inquinata Inghilterra vittoriana è un classico delle scienze naturali e può coinvolgere considerazioni di biologia (selezione naturale), matematica (teorema di Bayes; equazione e curva logistica) e filosofia e storia delle scienze (aspetti epistemologici del teorema di Bayes; fondazione ragionata del darwinismo; momenti storici nello studio di un fenomeno di selezione naturale). Proprio questa impostazione apre prospettive che rispondono a domande appartenenti a filoni in apparenza eterogenei, ma che risultano strettamente legati fra loro.

- Come quantificare la dinamica della selezione naturale fra due varietà di una specie biologica?
- L'andamento della selezione segue uno schema prevedibile?
- Reiterando il teorema di Bayes, qual è l'andamento delle probabilità a posteriori?



## Fabrizio Zavatarelli

Insegna matematica applicata all'IIS "Schiaparelli-Gramsci" di Milano. Si interessa di equazioni funzionali, biomatematica e storia della matematica. Ha pubblicato vari libri e articoli sulla storia degli scacchi.  
fabrizio.zavatarelli@schiaparelligramsci.edu.it

- Si può interpretare questa reiterazione come un modello del modo in cui si evolvono le nostre conoscenze e convinzioni?

La speranza è che gli spunti forniti siano utili a chi insegna nel triennio delle superiori le materie menzionate sopra, in particolare nell'ultimo anno (ma la funzione logistica è un'estensione della capitalizzazione composta, che è programma del terzo anno negli istituti tecnici commerciali). Il riquadro di approfondimento mostra, con un'impostazione alla portata di studenti preuniversitari, come ottenere *ab ovo* il teorema di Bayes.

Le righe sopra contengono gli scopi utilitaristici di questo articolo; la spinta originaria, tuttavia, è stata mettere in luce il modo armonioso con cui idee di Bayes, Darwin e Verhulst riescono ad accordarsi fra loro.

## Verhulst

Protagonista matematica del seguito è l'equazione logistica di Verhulst (1838), la cui forma più comune – estesa al caso con  $r_t$  variabile nel tempo – è

$$(1) \frac{y_{t+h} - y_t}{h} = r_t y_t \left( 1 - \frac{y_{t+h}}{K} \right),$$

che per  $h \rightarrow 0$  diventa

$$\frac{dy_t}{dt} = r_t y_t \left( 1 - \frac{y_t}{K} \right),$$

assurta a forma canonica fin dalla formulazione di Lotka (1925). Un modo di integrare la (1) è notare che è equivalente a

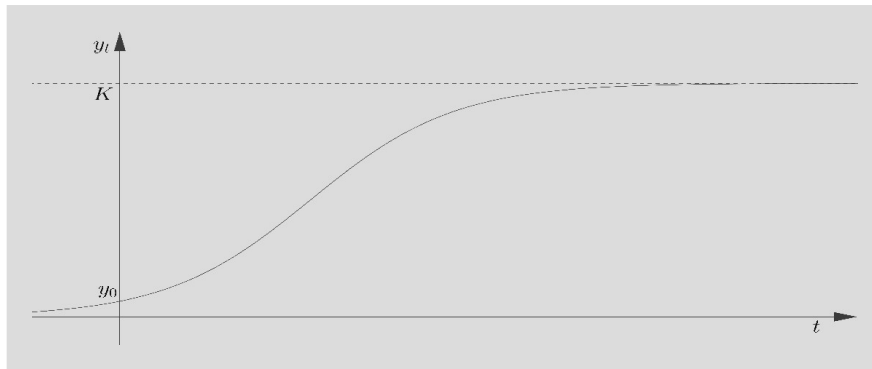
$$(2) U_{t+h} = U_t(1+hr_t),$$

con

$$U_t = \frac{y_t}{K - y_t};$$

procedendo per induzione, si arriva alla soluzione

$$y_t = \frac{K}{1 + \left( \frac{K}{y_0} - 1 \right) P_b(t; r_t)},$$



**Figura 1.** Tipico andamento logistico; quanto più grande è  $r$  (qui supposto costante nel tempo), tanto più “ripida” è la curva.

dove il fattore  $P_b(t, r) = \prod_{\tau=0}^{\frac{t}{b}-1} (1 + br_{\tau})^{-1}$  presenta i casi particolari  $P_b(t, r) = (1 + hr)^{-\frac{t}{b}}$ ,  $P_0(t, r) = e^{-\int_0^t r_{\tau} d\tau}$  e  $P_0(t, r) = e^{-rt}$ .

**Interpretazione**

Se  $y_t$  rappresenta la crescita di una popolazione in un ambiente limitato, si può dare un significato intuitivo di  $U_t$ : la frazione aumenta se aumenta la popolazione in rapporto a quanto la popolazione stessa può ancora crescere (cioè  $K - y_t$ ), perciò  $U_t$ , che è l'inverso delle risorse ancora disponibili *pro capite*, è anche un indice di difficoltà nella crescita. La (2) afferma semplicemente che questo indice varia a un tasso  $r_t$ . Simile a questo approccio è il caso particolare trattato da Bradley (2000, pp. 95-96).

**Una famosa variazione sul tema**

Con  $b = 1$  ed  $r$  costante, la (1) si può anche scrivere come

$$y_{t+1} = (1 + r)y_t \left( 1 - \frac{y_{t+1}}{K_r} \right),$$

dove è  $K_r = \frac{1+r}{r} K$ . Questo modo di presentare l'equazione mostra una forte somiglianza con la celebre *mappa logistica* di May (1976), cioè

$$y_{t+1} = (1 + r)y_t \left( 1 - \frac{y_t}{K_r} \right),$$

ma basta quel “+1” a deponente della  $y$  fra parentesi per fare tutta la differenza: infatti la mappa logistica – per quanto si sa integrabile soltanto in casi particolari – mostra aspetti caotici del tutto assenti nell’equazione logistica; aspetti talmente noti da averla elevata, insieme alle equazioni di Lorenz, a modello simbolo del comportamento caotico e da non richiedere qui un’ennesima esposizione.

## Darwin

Se due varietà di una stessa specie biologica sono sottoposte a una diversa pressione della selezione naturale, la varietà sfavorita tende a estinguersi. È un fenomeno ben noto; meno nota è la sua dinamica quantitativa, che in genere segue un andamento logistico. A questa conclusione si giungerà seguendo tre impostazioni diverse.

### L’approccio di Haldane

Il primo a quantificare la dinamica della selezione naturale mediante una curva logistica sembra esser stato Haldane (1924, pp. 21-22), che ne tratta per i casi più “tipici” (ad esempio, per specie che non si accoppiano soltanto fra fratelli e sorelle o che non hanno una sola copia di cromosoma nella fase riproduttiva); il suo ragionamento è il seguente.

- Si indica con  $A$  e  $B$  due diverse varietà di una stessa specie e – per la generazione  $t$ -esima – rispettivamente con  $a_t$  e  $b_t$  il numero dei loro individui; il loro rapporto è dato da

$$u_t = \frac{a_t}{b_t}.$$

- Si suppone che per ogni individuo della specie vivo al momento di riprodursi I) ci siano  $n$  nati, con  $n$  costante; II) sopravvivano soltanto  $1 - s$  individui  $B$ , con  $s$  costante.
- Quindi i sopravvissuti nella generazione  $t$ -esima metteranno al mondo figli nella generazione  $t + 1$ -esima in un rapporto

$$u_{t+1} = \frac{a_{t+1}}{b_{t+1}} = \frac{na_t}{nb_t(1-s)} = \frac{u_t}{1-s}.$$

– Da qui si ottiene subito per induzione

$$u_t = \frac{u_0}{(1-s)^t}.$$

– La quota  $q_t$  di individui  $B$  sul totale è data da

$$q_t = \frac{b_t}{a_t + b_t} = \frac{1}{1 + u_t} = \frac{1}{1 + u_0 (1-s)^{-t}} = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{q_0} - 1\right)(1-s)^{-t}},$$

cioè la tipica formula dell'equazione logistica decrescente nel discreto, con  $K = 1$  e  $r = -s$ .

### L'approccio di Nowak

Una presentazione di questo secolo è data da Nowak (2006, p. 15); cambia l'impostazione, ma naturalmente non la conclusione.

Mantenendo lo stesso significato per  $A, B$  e  $q_t$ , si suppone che la quota  $p_t := 1 - q_t$  di individui  $A$  sul totale della popolazione vari a un tasso  $\alpha - w$  e la quota  $q_t$  di individui  $B$  a un tasso  $\beta - w$  (il termine  $w$  rappresenta il tasso "base" di variazione comune all'intera specie e costituisce il grado di libertà che permette di mantenere nel tempo l'uguaglianza  $p_t + q_t = 1$ ). Ciò equivale a scrivere

$$\begin{cases} p_t' = (\alpha - w)p_t \\ q_t' = (\beta - w)q_t. \end{cases}$$

Da  $p_t + q_t = 1$  si ottiene derivando  $p_t' + q_t' = 0$  e, dopo aver sommato le equazioni differenziali del sistema,  $(\alpha - w)p_t + (\beta - w)q_t = 0$ ; da ciò risulta  $w = \alpha p_t + \beta q_t$ , che quindi è il tasso medio di variazione della specie. Sostituendo quest'espressione per  $w$  in una delle due equazioni differenziali, ad esempio la prima, si ottiene

$$p_t' = [\alpha - \alpha p_t - \beta(1 - p_t)]p_t = (\alpha - \beta)(1 - p_t)p_t;$$

integrando, si arriva a

$$p_t = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{p_0} - 1\right)e^{-(\alpha-\beta)t}},$$

cioè di nuovo la tipica forma della logistica con  $K = 1$  e  $r = \alpha - \beta$ , ma nel continuo.

### Un approccio più concreto

Le esposizioni precedenti sono brevi ed eleganti, ma i generici parametri  $s$  e  $\alpha - \beta$  non descrivono alcun fenomeno reale. Nel seguito si intende “guardare dentro” ciò che capita tramite quello che ormai è un caso di scuola: lo scurimento di alcune specie di falene, in particolare della *Biston betularia* (falena punteggiata delle betulle).

Tutt (1896, p. 305; traduzione mia) fu il primo a proporre una spiegazione evolucionistica:

*Vicino alle nostre grandi città, dove ci sono fabbriche e dove una gran quantità di fuliggine si riversa giorno per giorno da innumerevoli ciminiere, ricadendo e inquinando l'atmosfera con vapori e gas nocivi, la Falena Punteggiata durante gli ultimi cinquant'anni ha subito un notevole cambiamento: la bianca è scomparsa del tutto e le ali sono diventate interamente nere.*

Majerus (Majerus 2008) offre un'approfondita panoramica dello studio di questo fenomeno, compreso un elenco di esperimenti sul campo svolti per testare l'ipotesi evolucionistica, oltre al seguente esperimento mentale (p. 70): partendo dal fatto che il gene *carbonaria* (quello “scuro”) è dominante sul *typica* (quello “chiaro”), si prende una coppia di genitori, uno omozigote chiaro e l'altro eterozigote (scuro), da cui nascono 300 figli, i quali sono quindi mediamente metà eterozigoti (scuri) e metà omozigoti (chiaro). Ciò significa che 3 quarti degli alleli sono *typica* e un quarto *carbonaria*. Una decina di questi figli arriva alla forma adulta, ma 6 vengono uccisi da una caccia senza l'uso della vista (tipicamente di notte dai pipistrelli); ne restano 4, mediamente metà chiari e metà scuri. I primi due vengono predati di giorno e quindi sopravvivono per riprodursi soltanto due figli scuri. Questi sono eterozigoti, quindi hanno metà alleli *carbonaria*: in una sola generazione gli alleli *carbonaria* sono passati da un quarto alla metà, aumentando del 100%.

Negli ultimi decenni, per contro, con la riduzione della fuliggine e dell'anidride solforosa le falene chiare sono tornate a prosperare.

## Bayes

Dalla biologia al calcolo delle probabilità il passo è breve:  $p_t$  rappresenta sia la percentuale di falene scure sia la probabilità che, catturando a caso una falena, essa sia scura; probabilità che cambia da una generazione all'altra a causa della predazione selettiva. Quindi, indicando con  $S$  l'evento "essere una falena scura" e con  $F$  l'evento "ai predatori sfugge la falena fino alla riproduzione di quest'ultima", interessa capire in che modo da una probabilità a priori  $P(S)$  si passi nella generazione successiva a una probabilità a posteriori  $P(S|F)$ , condizionata dalla predazione. Viene allora naturale ricorrere al teorema di Bayes (per una sua dimostrazione e la terminologia si legga il riquadro *L'equazione della conoscenza*). Dato che le falene sono o chiare o scure, terzo escluso, il teorema si presenta così:

$$P(S | F) = \frac{P(F | S)P(S)}{P(F | S)P(S) + P(F | \text{non } S)P(\text{non } S)}.$$

Più esplicitamente:

- $P(S|F)$  indica la probabilità di trovare una falena scura (dato che è) sfuggita ai predatori fino alla sua riproduzione;
- $P(F|S)$  indica la probabilità (alta in un ambiente scurito dall'inquinamento) che ai predatori sfugga una falena (dato che è) scura, fino alla sua riproduzione;
- $P(F|\text{non } S)$  indica la probabilità (bassa in un ambiente scurito dall'inquinamento) che ai predatori sfugga una falena (dato che è) chiara, fino alla sua riproduzione.

Un evento selettivo  $F$  potrebbe in teoria anche dipendere da una selezione sessuale legata al colore, ma non risultano esperimenti in questo senso fra quelli esaminati da Majerus (Majerus 2008).

### Reiterazione del teorema

Le probabilità a posteriori in un certo passaggio possono diventare probabilità a priori in quello successivo (per la falena delle betulle in Inghilterra, il periodo estivo di ogni anno), secondo una reiterazione che può proseguire a piacere. La dinamica di questa reiterazione non è trattata spesso; per farlo, conviene riscrivere la notazione sopra come segue:

- la probabilità a priori è indicata da  $p_t := P(S)$ , con  $t := 0, 1, \dots, T-1$ ;

- quella a posteriori da  $p_{t+1} := P(S|F)$ ;
- la sua verosimiglianza da  $\lambda_t := P(F|S)$ , mentre con  $\mu_t := P(F|\text{non } S)$  si indica la verosimiglianza dell'altra probabilità.

Ricordando che è  $P(\text{non } S) = 1 - P(S)$ , il teorema di Bayes prende così la forma dell'equazione alle differenze

$$p_{t+1} = \frac{\lambda_t p_t}{\lambda_t p_t + \mu_t (1 - p_t)}.$$

**Soluzione**

Dividendo numeratore e denominatore della frazione per  $\lambda_t p_t$  e ponendo  $c_t := \mu_t / \lambda_t$ , dall'equazione precedente si ottiene

$$p_{t+1} = \frac{1}{1 + c_t \left( \frac{1}{p_t} - 1 \right)},$$

che può essere scritta come

$$\frac{1}{p_{t+1}} - 1 = c_t \left( \frac{1}{p_t} - 1 \right);$$

per induzione risulta

$$\left( \frac{1}{p_t} - 1 \right) = \left( \frac{1}{p_0} - 1 \right) = \prod_{\tau=0}^{t-1} c_\tau$$

e, isolando  $p_t$ , si arriva a

$$p_t = \frac{1}{1 + \left( \frac{1}{p_0} - 1 \right) \prod_{\tau=0}^{t-1} c_\tau}.$$

**Discussione**

Il valore di  $p_t$  cresce se nell'intervallo  $t_a \leq t \leq t_b$  risulta

$$\prod_{\tau=t_a}^{t_b} c_\tau < 1,$$

mentre decresce con

$$\prod_{\tau=t_a}^{t_b} c_\tau > 1.$$

Ad esempio, per le falene nell’Inghilterra dell’Ottocento valeva il primo caso, mentre negli ultimi decenni la disuguaglianza si è invertita.

Viene da pensare che nel primo di questi due periodi lo scurimento delle superfici sia aumentato e quindi che i valori di  $c_t$  siano andati diminuendo; tuttavia, il primo esemplare scuro di *Biston betularia* è stato osservato nel 1848 (Majerus 2008, p. 64), quando probabilmente il grosso delle superfici era già scurito, e quindi  $c_t$  non deve aver subito aumenti significativi.

Con  $c_t$  variabile non si possono trarre in generale conclusioni su un eventuale comportamento asintotico; anzi, perfino da  $c_t < 1$  per  $0 \leq t < \infty$  non segue necessariamente  $p_\infty = 1$ ; un controesem-

pio è  $e^{-ek} = e^{-\prod_{\tau=0}^{\infty} \frac{k^\tau}{\tau!}} = \sum_{\tau=0}^{\infty} e^{-\frac{k^\tau}{\tau!}}$  con  $k < 1$ : nonostante la disuguaglianza  $c_t = e^{-\frac{k^\tau}{\tau!}} < 1$ , basta che sia  $p_0 < 1$  affinché la tendenza asintotica sia

$$p_\infty = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{p_0} - 1\right) e^{-ek}} < 1.$$

Ragionamenti analoghi valgono per  $c_t > 1$  e  $p_\infty = 0$ .

Per fenomeni concreti queste situazioni sono estremamente improbabili; significherebbe che gli infiniti valori empirici di  $c_t$  dovrebbero riuscire a bilanciarsi in modo da mantenere un valore finito. In particolare, i fattori che determinano la selezione naturale implicano valori di  $c_t$  significativamente lontani da 1 e, se si mantengono abbastanza a lungo, delineano non soltanto una generica tendenza asintotica, ma addirittura una tendenza ai valori estremi  $p_\infty = 1$  o  $p_\infty = 0$ .

### Se $c_t$ è costante

In una classe delle superiori può essere conveniente costruire tutto il ragionamento supponendo che  $c_t$  sia una costante  $c$ ; ciò porta a

$$p_t = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{p_0} - 1\right) c^t},$$

cioè un'equazione logistica nel discreto con  $K = 1$  e  $r = 1/c$  – 1. Qui la tendenza asintotica è evidente:

$$c \begin{cases} > \\ = \\ < \end{cases} 1 \Leftrightarrow p_\infty = \begin{cases} 1 \\ p_0 \\ 0 \end{cases}.$$

L'ordine di grandezza per  $c$  nel recente periodo di ripresa delle falene chiare può essere valutato con i dati riportati da Majerus (2008, p. 69, traduzione mia):

*Dal 2001 al 2007, le frequenze delle forme di falena punteggiata furono monitorate mediante intrappolamento a Madingley Wood, a occidente di Cambridge. [...] I risultati di questo esperimento mostrarono che la frequenza di carbonaria diminuì dal 12% della popolazione di carbonaria+typica a poco più dell'1% nel 2007.*

Si ha dunque

$$0,01 = \frac{1}{1 + \left(\frac{1}{0,12} - 1\right) c^{2007-2001}},$$

che porta a  $c = 1,5431$ : per ogni 3 falene scure predate in quelle estati, ne venivano predate circa 2 chiare.

### In conclusione

Alle domande poste all'inizio si può ormai dare una risposta unitaria: la dinamica della selezione naturale fra due varietà di una specie, in condizioni “tipiche”, si può descrivere con una curva logistica crescente o decrescente; anche cambiando approccio al problema la rappresentazione del fenomeno non cambia, come mostrano le impostazioni di Haldane e Nowak.

Con  $c$  costante, gli asintoti delle due probabilità sono unicamente 0 o 1 e soltanto in casi limite la reiterazione indefinita del teorema si assesta su un valore intermedio.

Con  $c_t$  variabile, in generale non ci sono asintoti in senso proprio, ma tutt'al più tendenze di massima; tuttavia, in concreto è frequente che una verosimiglianza tenda a prevalere sull'altra e determini un comportamento delle probabilità di fatto asintotico verso 0 o 1.

### Interpretazione epistemologica

Se non la principale, una delle principali interpretazioni del teorema di Bayes è la seguente:

- prima di conoscere un dato evento  $A$ , le valutazioni delle probabilità *a priori* degli eventi  $B$  e *non B* sono  $P(B)$  e  $P(\text{non } B)$ ;
- la conoscenza dell'evento  $A$  determina l'*apprendimento bayesiano*, regolato dalle verosimiglianze  $P(A|B)$  e  $P(A|\text{non } B)$ ;
- dopo aver conosciuto l'evento  $A$ , mediante le verosimiglianze le probabilità *a priori* si evolvono nelle probabilità *a posteriori*  $P(B|A)$  e  $P(\text{non } B|A)$ .

(Nel caso esaminato, metaforicamente le falene “appreso-ro” che scurirsi le avrebbe aiutate a sfuggire ai predatori).

Con questa interpretazione, i risultati ottenuti sopra porterebbero a un esito piuttosto perentorio: se le probabilità sono un indice delle nostre conoscenze e convinzioni su una domanda con soltanto due risposte possibili (tipicamente sì/no), allora – purché le nostre esperienze non subiscano ripetuti cambiamenti, cioè tendenzialmente  $c_t$  sia o sempre maggiore o sempre minore di 1 per scarti non infinitesimi – siamo indotti nel tempo a trasformare i nostri dubbi e curiosità iniziali in certezze (positive o negative) sempre meno scalfibili; potremmo spostarci su una posizione sempre problematica, ma diversa, soltanto in casi molto particolari.

Non credo di essere l'unico a trovare queste conclusioni in qualche modo inquietanti; esse comunque sono fondate su supposizioni forti: che le probabilità rappresentino adeguatamente il nostro pensiero; che il modo in cui le combiniamo con le esperienze sia unicamente il teorema di Bayes; che le nostre esperienze siano quotidiana *routine*, senza grandi scosse intellettuali.

### Interpretazione evoluzionistica

Nel corso dell'evoluzione, le condizioni ambientali sono in genere rimaste stabili per lunghi periodi, ciò che in sostanza corrisponde a supporre  $c$  costante; l'azione umana, tuttavia, a volte ha abbreviato i tempi evolutivi, aumentando le situazioni con  $c_t$  variabile: le falene chiare non si sono estinte, nonostante la predazione diurna, perché i valori di  $c_t$  non sono rimasti minori di 1 abbastanza a lungo. D'altronde, non c'è motivo di attenersi al modello esposto per l'intera popolazione inglese delle *Biston betularia*, che si può interpretare come valido soltanto per una *singola* nicchia "cromatica", passata da chiara a scura. In quella nicchia le falene chiare virtualmente si estinguono; in seguito si possono ripresentare grazie alla mobilità degli adulti, alle larve portate dal vento (fenomeno menzionato in Majerus 2008, p. 67) e agli alleli recessivi *typica*, che possono conservarsi anche nelle falene scure.

È anche possibile che la tendenza asintotica sia intermedia fra 0 e 1, ma in tal caso non vale quello che si potrebbe chiamare *teorema di Maynard Smith* (1998, p. 18): "la selezione naturale causerà la sostituzione di una varietà con un'altra se e soltanto se le due competono per le risorse o, più in generale, sono limitate dagli stessi fattori" (traduzione mia). Nel caso esaminato, il fattore limitante comune è la predazione diurna.

### L'equazione della conoscenza

**Concetto classico di probabilità.** Indicando con  $c(A)$  il numero di casi (con lo stesso grado di incertezza) in cui capita un evento  $A$ , la *probabilità*  $P(A)$  che capiti l'evento  $A$  è classicamente

$$P(A) = \frac{c(A)}{c(A) + c(\text{non } A)}$$

**Probabilità condizionata.** La nozione può essere introdotta con un esempio. Si pensi agli eventi "essere un antiquario" ( $A$ ) ed "essere un biografo" ( $B$ ). Uno studio sulle tendenze culturali vuole stabilire quale sia la probabilità che qualcuno sia un biografo, sapendo che è un antiquario; questa è la nozione di *probabilità condizionata* e viene indicata con  $P(B|A)$ .

In questo caso, bisogna *considerare soltanto gli antiquari*, fra i quali si cerca la probabilità di essere biografo, perciò è

$$P(B|A) = \frac{c(A \text{ e } B)}{c(A \text{ e } B) + c(A \text{ e non } B)}$$

Ma sommando i casi in cui si è  $A \text{ e } B$  con i casi in cui si è  $A \text{ e non } B$  si ottiene semplicemente i casi in cui si è  $A$ , per cui risulta

$$P(B|A) = \frac{c(A \text{ e } B)}{c(A)}$$

Dividendo numeratore e denominatore per totale dei casi, cioè  $c(A) + c(\text{non } A)$ , per la definizione di probabilità data sopra, si arriva a

$$P(B|A) = \frac{P(A \text{ e } B)}{P(A)}$$

Questa è la comune definizione di probabilità condizionata.

**Teorema di Bayes (prima versione).** Dalla definizione di probabilità condizionata si ottiene

$$P(B|A)P(A) = P(A \text{ e } B),$$

o, dato che  $A$  e  $B$  sono soltanto etichette,

$$P(A|B)P(B) = P(A \text{ e } B).$$

Per confronto e isolando  $P(B|A)$ , si arriva al teorema di Bayes nella sua forma più semplice, cioè

$$P(B|A) = \frac{P(A|B)P(B)}{P(A)}$$

**Teorema di Bayes (seconda versione).** Si è già notato che la somma dei casi in cui si è  $A \text{ e } B$  e dei casi in cui si è  $A \text{ e non } B$  dà semplicemente il totale dei casi in cui si è  $A$ , per cui si ha

$$P(A) = P(A \text{ e } B) + P(A \text{ e non } B).$$

Si è anche già notato che è  $P(A|B)P(B) = P(A \text{ e } B)$ , da cui si arriva a

$$P(A) = P(A \text{ e } B) + P(A \text{ e non } B) = P(A|B)P(B) + P(A|\text{non } B)P(\text{non } B);$$

sostituendo l'espressione di destra al denominatore del teorema di Bayes nella prima versione, si giunge a

$$P(B|A) = \frac{P(A|B)P(B)}{P(A|B)P(B) + P(A|\text{non } B)P(\text{non } B)}$$

Si usa chiamare  $P(B)$  probabilità *a priori*,  $P(B|A)$  probabilità *a posteriori* e  $P(A|B)$  *verosimiglianza*.

## Bibliografia

Bradley D.M., *Verhulst's Logistic Curve*, The College Mathematics Journal, vol. 32(2), 2000, pp. 94-98.

Haldane J.B.S., *A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection. Part 1*, Transactions of the Cambridge Philosophical Society, vol. 23, 1924, pp. 19-41.

Lotka A.J., *Meeting on the Problem of Forecasting City Populations with Special Reference to New York City* (resoconto di un intervento), Journal of the American Statistical Association, vol. 20, 1925, pp. 569-570.

Majerus M.E.N., *Industrial Melanism in the Peppered Moth, Biston betularia: An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution in Action*, 2008, Evolution: Education and Outreach, vol. 2, n. 1, 2009(3), pp. 63-74.

May R.M., *Simple Mathematical Models with Very Complicated Dynamics*, Nature, vol. 261, 1976, pp. 459-467.

Maynard Smith J., *Evolutionary Genetics (second edition)*, Oxford University Press, 1998.

Nowak M.A., *Evolutionary Dynamics. Exploring the Equations of Life*, Harvard University Press, 2006.

Tutt J.W., *British Moths*, George Routhledge and Sons, Limited, Manchester e New York, 1896.

Verhulst P.F., *Notice sur la loi que la population suit dans son accroissement*, Correspondance mathématique et physique, vol. 10, 1838, pp. 113-121.