
BOLLETTINO UNIONE MATEMATICA ITALIANA

ELENA FREDA

Biologia matematica

Bollettino dell'Unione Matematica Italiana, Serie 1,
Vol. 6 (1927), n.3, p. 155–163.

Unione Matematica Italiana

<[http:](http://www.bdim.eu/item?id=BUMI_1927_1_6_3_155_0)
[//www.bdim.eu/item?id=BUMI_1927_1_6_3_155_0](http://www.bdim.eu/item?id=BUMI_1927_1_6_3_155_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/>

Bollettino dell'Unione Matematica Italiana, Unione
Matematica Italiana, 1927.

RELAZIONI SCIENTIFICHE

Biologia matematica.

1. Tra i lavori nei quali la matematica viene applicata allo studio di questioni biologiche sono da segnalarsi alcuni recentemente pubblicati dal prof. VOLTERRA ⁽¹⁾. In essi vengono studiate le leggi secondo cui variano i numeri degli individui di più specie biologiche viventi in un medesimo ambiente e tali che ognuna rechi con la sua presenza un vantaggio o uno svantaggio a qualcuna almeno delle altre.

L'importanza di tali ricerche appare evidente se si pensa che lo studio di associazioni biologiche della specie detta è interessante tanto per l'agronomia, quanto per la medicina, per l'industria della pesca e per quella della caccia.

Di tali lavori cercherò di dare un'idea, riassumendo i principali risultati in essi contenuti.

2. Consideriamo un'associazione biologica costituita da n specie conviventi in un medesimo ambiente. Indichiamo con N_r il numero degli individui della specie r . Per poter far uso di procedimenti matematici nello studio delle leggi secondo cui variano i numeri N_r , conviene introdurre delle ipotesi semplificatrici. Supporremo cioè che i numeri N_r non siano numeri interi ma varino con continuità ⁽²⁾; che le nascite e le morti degli individui delle singole specie non avvengano in determinate epoche ma con

⁽¹⁾ *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*: Memorie della R. Accademia dei Lincei, serie VI, volume II, fascicolo III (1926); *Sulle fluttuazioni biologiche*: Rend. Acc. Lincei, I semestre 1927; *Leggi delle fluttuazioni biologiche*: Rend. Acc. Lincei, I semestre 1927; *Periodicità delle fluttuazioni biologiche*: Rend. Acc. Lincei, I semestre 1927. È in corso di stampa una seconda edizione dei suddetti lavori nelle Memorie del Comitato talassografico italiano.

⁽²⁾ I numeri N_r , per il loro stesso significato, non potranno mai assumere valori negativi.

continuità in ogni istante; che gl'individui di una stessa specie non siano differenti per età e grandezza, ma omogenei tra loro.

Si può supporre che il coefficiente di accrescimento $\frac{1}{N_r} \frac{dN_r}{dt}$ della specie r quando questa vive sola o in compagnia di altre che non influiscono su essa sia una costante ϵ_r (positiva o negativa secondo che prevale la natalità sulla mortalità o viceversa). Quest'ultima ipotesi però è accettabile solo fino a che N_r non sorpassa certi limiti. (Per valori rilevanti di N_r le condizioni ambientali si dovranno ritenere meno favorevoli all'accrescimento della specie che non per valori minori di N_r). Ci si porrà in condizioni più generali e più prossime alla realtà aggiungendo ad ϵ_r un termine (negativo) proporzionale ad N_r .

Ammettiamo ora che le n specie conviventi siano tali che l'incontro di un individuo della specie r con uno della specie s non influisca sulla specie r ovvero porti sempre un vantaggio o sempre uno svantaggio a tale specie. (Le diverse specie di pesci che vivono in uno stesso mare e si nutrono le une delle altre costituiscono un'associazione di tale natura).

Supponiamo che per la convivenza delle 2 specie r ed s i numeri N_r, N_s subiscano nel tempo dt (oltre gl'incrementi che si avrebbero se ciascuna specie vivesse sola) degli incrementi proporzionali al numero degl'incontri, $N_r N_s dt$, che nel tempo dt avvengono tra gl'individui delle 2^a specie.

Si giunge allora per i numeri N_r alle equazioni differenziali simultanee

$$(I) \quad \frac{dN_r}{dt} = (\epsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s) N_r \quad (r = 1, 2 \dots n)$$

ove ϵ_r e p_{rs} sono coefficienti costanti ⁽¹⁾.

3. Denotiamo con $\alpha_1 \alpha_2 \dots \alpha_n$ delle costanti positive e poniamo

$$\frac{1}{2} (p_{rs} \alpha_r + p_{sr} \alpha_s) = m_{rs} = m_{sr}.$$

$$(II) \quad F_\alpha(x_1 x_2 \dots x_n) = \sum_r^n \sum_s^n p_{rs} \alpha_r x_r x_s = \sum_r^n \sum_s^n m_{rs} x_r x_s.$$

$$(III) \quad V_\alpha(N_1 N_2 \dots N_n) = \sum_1^n \alpha_r N_r.$$

(1) Nella Memoria citata, oltre le associazioni di cui si è parlato in questo paragrafo vengono considerate quelle di più specie che si contendono uno stesso nutrimento. Tralascero, per brevità, di riassumere i risultati ad esse relativi.

Avremo, per le (I), che nel tempo dt la V_α subirà l'incremento

$$(IV) \quad dV_\alpha = dV'_\alpha + dV''_\alpha$$

se si pone

$$(V) \quad dV'_\alpha = \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r dt;$$

$$dV''_\alpha = - \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s dt = - F_\alpha(N_1, N_2, \dots, N_n) dt.$$

Si verifica facilmente che le condizioni necessarie e sufficienti perchè risulti identicamente $F_\alpha = 0$, e quindi $dV''_\alpha = 0$, sono:

$$A_1) \quad p_{rr} = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

$$A_2) \quad \frac{p_{rs}}{p_{sr}} = - \frac{\alpha_s}{\alpha_r} \quad \text{quando non è } p_{rs} = p_{sr} = 0. \quad (r \geq s; r, s = 1, 2, \dots, n)$$

Supponiamo che sia soddisfatta la condizione A_1 e che i coefficienti p_{rs} siano tali da permettere la determinazione di valori tutti positivi di $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ in modo che risulti soddisfatta la condizione A_2 ⁽¹⁾. (I due coefficienti p_{rs} e p_{sr} se non saranno entrambi nulli dovranno avere segni contrari. Inoltre i vari coefficienti p_{hk} dovranno soddisfare, in generale, a delle condizioni che si ottengono dalle A_2 eliminando le α). Supponiamo $p_{sr} > 0$ e quindi $p_{rs} < 0$. Gli incontri degl'individui della specie r con quelli della specie s produrranno nel tempo dt per N_r l'incremento $\frac{1}{\alpha_r} (-\alpha_r p_{rs} N_r N_s dt)$ e per N_s il decremento $\frac{1}{\alpha_s} (\alpha_s p_{sr} N_r N_s dt)$; poichè $-\alpha_r p_{rs} = \alpha_s p_{sr}$ potremo dire che ad ogni diminuzione di $\frac{1}{\alpha_s}$ individui della specie s , causata dagl'incontri degli individui delle due specie, corrisponde un aumento di $\frac{1}{\alpha_r}$ individui della specie r . Chiameremo perciò i numeri $\frac{1}{\alpha_k} (k = 1, 2, \dots, n)$ *gli equivalenti* degli individui delle varie specie.

Se attribuiamo a tutti gl'individui della specie k il valore $\alpha_k (k = 1, 2, \dots, n)$, $V_\alpha = \sum_1^n \alpha_r N_r$ sarà il *valore* dell'intera associazione; nel tempo dt V_α subirà il solo incremento dV'_α (vedi formule (IV) e (V)). Le cause costanti di accrescimento delle specie (individuate

(1) È evidente che se la condizione A_2 è soddisfatta con le costanti positive $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ sarà soddisfatta con tutti e soli i sistemi di costanti positive $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$ proporzionali alle α .

dalle ε_r) potranno dunque far variare il valore dell'associazione ma le azioni reciproche dei vari individui (individuate dalle p_{rs}) lasceranno inalterato detto valore. Perciò un'associazione per la quale siano soddisfatte le condizioni A_1, A_2 si dirà conservativa.

Lasciamo ora da parte le associazioni conservative e riprendiamo le (II), (III), (IV), (V).

Supponiamo sia soddisfatta per un'associazione la condizione seguente:

B) I coefficienti p_{rs} siano tali che si possano determinare per le costanti x_1, x_2, \dots, x_n dei valori positivi in modo che la forma $F_\alpha(x_1, x_2, \dots, x_n)$ risulti definita positiva.

Si può dimostrare che un'associazione che soddisfi la condizione B non è conservativa.

Determinate le x_k (positive) in modo che rendano F_α definita positiva, se attribuiamo a ciascun individuo della specie r il valore α_r , il valore V_α dell'associazione subirà nel tempo dt l'incremento $dV_\alpha' + dV_\alpha''$; $dV_\alpha'' = -F_\alpha(N_1, N_2, \dots, N_n)dt$ risulterà negativo per ogni sistema di valori non tutti nulli delle N_r . Dunque il valore dell'associazione sarà diminuito dalle azioni reciproche dei vari individui. Perciò un'associazione per la quale sia soddisfatta la condizione B si dirà dissipativa.

Consideriamo infine le associazioni per le quali sia soddisfatta la condizione seguente:

C) I coefficienti p_{rs} siano tali che si possano determinare per le costanti x_1, x_2, \dots, x_n dei valori positivi in modo che $F_\alpha(x_1, x_2, \dots, x_n)$ non assuma mai valori negativi.

Nella categoria delle associazioni che soddisfano la condizione C sono evidentemente comprese tanto le associazioni conservative quanto quelle dissipative.

Si possono facilmente immaginare delle associazioni per le quali è possibile soddisfare la condizione A_2 . (Per es. un'associazione di due sole specie delle quali la 2ª si nutra della 1ª).

Per una qualunque di queste associazioni, se tutti i coefficienti p_{rr} sono nulli potremo dire che è conservativa, se tutti i coefficienti p_{rr} sono positivi potremo dire che è dissipativa, se alcuni dei coefficienti p_{rr} sono nulli ed altri sono positivi potremo dire soltanto che soddisfa la condizione C.

4. Se nelle (I) il determinante dei coefficienti p_{rs} è diverso da zero e i valori q_1, q_2, \dots, q_n di N_1, N_2, \dots, N_n che soddisfano le equazioni

$$(VI) \quad 0 = \varepsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s \quad (r=1, 2, \dots, n)$$

sono tutti positivi, diremo che l'associazione ammette *uno stato stazionario*. (Le (I) sono allora soddisfatte dai valori positivi costanti q_1, q_2, \dots, q_n di N_1, N_2, \dots, N_n). Le condizioni per l'esistenza di uno stato stazionario riguardano tanto i coefficienti p_{rs} quanto i coefficienti ε_r . Nella Memoria citata vengono dimostrati in proposito i seguenti teoremi:

Un'associazione conservativa con un numero dispari di specie non ammette uno stato stazionario (per essa il determinante dei coefficienti p_{rs} è nullo). Un'associazione che soddisfa la condizione C ed ha tutti i coefficienti ε_r negativi non ammette uno stato stazionario (l'associazione tende ad annullarsi). Un'associazione conservativa che ha tutti i coefficienti ε_r positivi non ammette uno stato stazionario (in essa qualcuno almeno dei numeri N_r cresce indefinitamente). Se un'associazione non ammette uno stato stazionario non è possibile che in essa ogni numero N_r resti sempre compreso tra due numeri positivi.

Se un'associazione ammette uno stato stazionario $N_r = q_r$ ($r = 1, 2, \dots, n$) posto $N_r = q_r n_r$, dalle (I) si deduce

$$\frac{d}{dt} \sum_1^n \varepsilon_r q_r (n_r - \log n_r) = -F_\alpha [(N_1 - q_1)(N_2 - q_2) \dots (N_n - q_n)].$$

Integrando e passando dai logaritmi ai numeri si ottiene

$$(VII) \quad \left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1} \cdot \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\alpha_2 q_2} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n} = K e^{-\int_0^t F_\alpha [(N_1 - q_1) \dots (N_n - q_n)] dt}$$

(K costante positiva).

Dalla (VII), tenendo presenti le proprietà della curva $y = \frac{e^x}{x}$ ($x \geq 0$) si deducono le leggi seguenti:

Ω_1) In ogni associazione che soddisfi la condizione C (in particolare quindi in ogni associazione che sia conservativa o dissipativa) e che ammetta uno stato stazionario il numero degli individui di ciascuna specie resta sempre limitato tra due numeri positivi.

Ω_1') In ogni associazione conservativa che ammetta uno stato stazionario per qualcuna almeno delle specie debbono sussistere *fluttuazioni non smorzate* ⁽¹⁾.

(1) Si dice che una specie r ha fluttuazioni se N_r si mantiene sempre compreso tra due numeri positivi e, comunque grande sia t_0 , per $t > t_0$ ha massimi e minimi.

Ω_1'') In ogni associazione dissipativa che ammetta uno stato stazionario $N_1 = q_1 \dots N_n = q_n$ ciascun numero N_r col crescere del tempo deve tendere verso il valore q_r *asintoticamente* ⁽¹⁾ o con *fluttuazioni smorzate*.

Dalle (I) e dalle (VI) tenendo presente la legge Ω_1 si deduce la legge seguente:

Ω_2) Se l'associazione soddisfa la condizione C ed ammette uno stato stazionario $N_1 = q_1 \dots N_n = q_n$ la *media asintotica* di ogni numero N_r (cioè il $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_1} \int_{t_1}^t N_r dt$) è uguale a q_r e quindi è indipendente dallo stato iniziale.

Diremo che in un'associazione biologica del tipo finora considerato la specie r è una specie *mangiante* se gl'incontri dei suoi individui con quelli di ogni altra specie s o non influiscono nè sulla specie r nè sulla specie s o determinano un vantaggio per la specie r e uno svantaggio per la specie s (sarà allora o $p_{rs} = p_{sr} = 0$ o $p_{rs} < 0$ e $p_{sr} > 0$). Diremo invece che la specie t è una specie *mangiata* se gl'incontri dei suoi individui con quelli di ogni altra specie s o non influiscono su nessuna delle due specie o determinano uno svantaggio per la specie t e un vantaggio per la specie s . (Sarà allora o $p_{ts} = p_{st} = 0$ o $p_{ts} > 0$ e $p_{st} < 0$). Dalle (VI), tenendo presente la legge Ω_2 , segue l'altra legge:

Ω_3) Se un'associazione biologica è conservativa, se ammette uno stato stazionario e se ogni sua specie è mangiante o mangiata, distruggendo uniformemente e proporzionalmente al numero dei loro individui tutte le specie ⁽²⁾, aumenta la *media asintotica* di qualcuna almeno delle specie mangiate e diminuisce la *media asintotica* di qualcuna almeno delle specie mangianti ⁽³⁾.

La legge Ω_3 vale naturalmente solo fino a che con la detta distruzione non si oltrepassino determinati limiti.

Per le associazioni che ammettono uno stato stazionario $N_1 = q_1, N_2 = q_2, \dots, N_n = q_n$ si possono studiare le piccole variazioni intorno a questo stato dei numeri N_r ponendo $\frac{N_r - q_r}{q_r} = v_r$ e

(1) Cioè senza fluttuazioni.

(2) Tale distruzione, che nel caso di un'associazione di pesci può ottenersi per es. mediante la pesca, equivale a diminuire tutti i coefficienti ϵ_r .

(3) Il dott. U. D'ANCONA ha studiato le statistiche relative alla pesca prima ed immediatamente dopo la guerra. Tali statistiche mostrano che l'interruzione della pesca durante la guerra ha favorito le specie più voraci: risultato concorde con la legge Ω_3 .

supponendo piccoli in valore assoluto i rapporti ν_r . Se nelle (I) si trascurano allora i termini di secondo grado nelle ν_r si ottengono delle equazioni differenziali lineari ⁽¹⁾.

5. Se invece del caso generale di n specie si considerano dei casi particolari, la trattazione matematica può rendersi più completa.

Così nel § 7 della Memoria citata viene trattato in modo completo il caso di un'associazione di tre specie conviventi in un ambiente limitato (per es. in un'isola) tali che la prima (costituita per es. da animali carnivori) mangi la seconda (costituita per es. da animali erbivori) e questa la terza (costituita per es. da vegetali). In tal caso la condizione A_2 (vedi § 3 di questo scritto) può certo venir soddisfatta; quindi se $p_{11} = p_{22} = p_{33} = 0$ l'associazione è conservativa (e non ammette uno stato stazionario); se uno di questi coefficienti, per es. p_{33} , è positivo l'associazione soddisfa la condizione C (e può ammettere uno stato stazionario).

In modo completo si può pure trattare il caso di un'associazione di due sole specie ⁽²⁾. Se la seconda si nutre della prima si ha $p_{12} > 0$ e $p_{21} < 0$; allora supposto $p_{11} = p_{22} = 0$ l'associazione è certo conservativa. Per l'esistenza di uno stato stazionario $N_1 = q_1, N_2 = q_2$ è necessario e sufficiente sia $\varepsilon_1 > 0$ ed $\varepsilon_2 < 0$. Supposte soddisfatte queste condizioni, le leggi $\Omega_1, \Omega_1', \Omega_2, \Omega_3$ relative al caso di n specie (cfr. il § precedente) si possono modificare così:

ω_1) Le due specie hanno fluttuazioni periodiche (di ampiezze limitate) con periodo T dipendente solo da $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ e dai valori iniziali di N_1, N_2 .

(La periodicità di N_1, N_2 può dedursi dallo studio geometrico dell'integrale (VII) delle equazioni (I) relativo a questo caso particolare).

ω_2) Le medie, relative ad un periodo, dei numeri N_1, N_2 sono i valori q_1, q_2 corrispondenti allo stato stazionario; sono dunque indipendenti dallo stato iniziale e costanti finchè restano costanti $\varepsilon_1, \varepsilon_2, p_{12}, p_{21}$.

ω_3) Se si distruggono le due specie uniformemente e proporzionalmente al numero dei loro individui, cresce la media degli individui della specie mangiata e diminuisce quella degli individui della specie mangiante.

Se poi si suppongono piccoli in valore assoluto i rapporti

⁽¹⁾ Cfr. Memoria citata, § 5, n. 7 e § 6, n. 7.

⁽²⁾ Memoria citata, parte I e parte III, § 8.

$\frac{N_r - q_r}{q_r} = v_r$ ($r = 1, 2$) si trova che il periodo T è indipendente dai valori iniziali di N_1 e N_2 : cioè le piccole fluttuazioni delle due specie sono isocrone.

6. Per stabilire le equazioni (I) abbiamo supposto (V. § 2) che l'incremento (positivo o negativo) di ogni numero N_r nell'intervallo di tempo $t, t + dt$ dipenda dagli incontri che nel medesimo intervallo di tempo avvengono tra gl'individui della specie r e quelli delle altre specie. Si comprende facilmente (se si pensa a qualcuno dei casi concreti ai quali l'analisi cui abbiamo precedentemente accennato può riferirsi) che ci si avvicinerà di più alla realtà supponendo che l'incremento di N_r nell'intervallo $t, t + dt$ dipenda anche dagli incontri che negli intervalli $\tau, \tau + d\tau$, antecedenti l'istante t sono avvenuti fra gl'individui della specie r esistenti al tempo t e già esistenti al tempo τ (il cui numero si può supporre uguale a $f_r(t - \tau) N_r(\tau)$) e gl'individui delle altre specie esistenti al tempo τ .

Ciò porta a sostituire alle equazioni differenziali (I) delle equazioni integro-differenziali simultanee.

Questo viene fatto appunto nelle tre Note citate nel § 1 di questo scritto limitatamente al caso di due specie la seconda delle quali si nutre della prima (supponendo che la prima specie se fosse sola si accrescerebbe indefinitamente, mentre la seconda, se fosse sola, si esaurirebbe). In tale caso si può ritenere che gli incontri degli individui delle due specie producano immediatamente una diminuzione di N_1 ma contribuiscano con ritardo all'aumento di N_2 . Le leggi di variazione di N_1, N_2 si possono perciò esprimere mediante le equazioni:

$$(VIII) \quad \begin{aligned} \frac{dN_1(t)}{dt} &= N_1(t) [e_1 - \gamma_1 N_2(t)]; \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= N_2(t) [-e_2 + \int_{-\infty}^t \varphi_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau] \end{aligned}$$

che possono considerarsi un caso particolare delle altre

$$(IX) \quad \begin{aligned} \frac{dN_1(t)}{dt} &= N_1(t) [e_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^t \varphi_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau]; \\ \frac{dN_2(t)}{dt} &= N_2(t) [-e_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^t \varphi_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau]; \end{aligned}$$

nelle quali $e_1, e_2, \gamma_1, \gamma_2$ denotano delle costanti, le prime tre positive la quarta positiva o nulla e la funzione $\varphi_i(\theta)$ ($i = 1, 2$) è positiva per valori di θ appartenenti all'intervallo $0T_i$ ($T_1 \geq 0, T_2 > 0$), nulla per tutti gli altri valori di θ .

Posto $\Gamma_i = \int_0^{T_i} \varphi_i(\xi) d\xi$ ($i = 1, 2$), i valori positivi costanti di $N_1,$

$N_2,$ $q_1 = \frac{e_2}{\gamma_2 + \Gamma_2}, q_2 = \frac{e_1}{\gamma_1 + \Gamma_1}$ soddisfano le equazioni (IX): individuano dunque uno stato stazionario.

Per le soluzioni positive N_1, N_2 delle (IX) vengono dimostrate nelle Note citate delle leggi corrispondenti alle leggi $\omega_1, \omega_2, \omega_3$ relative al caso non ereditario (V. § precedente).

La legge ω_1 va, per le soluzioni delle (IX), modificata così:

I numeri N_1, N_2 oscillano indefinitamente attorno ai valori q_1, q_2 corrispondenti allo stato stazionario, passando col crescere indefinito del tempo per infiniti massimi e minimi.

Le leggi ω_2 e ω_3 restano inalterate, purchè al valore medio di N_i ($i = 1, 2$) relativo ad un periodo (che si considera nel caso non ereditario) si sostituisca il limite verso cui tende il valore medio di N_i relativo ad un intervallo di tempo compreso tra un istante iniziale qualsiasi e un istante in cui N_i assume un valore minimo minore di q_i , quando detto intervallo di tempo cresce indefinitamente.

Per le piccole fluttuazioni intorno allo stato stazionario viene dimostrato, nel caso ereditario relativo alle (IX), che non possono essere periodiche, se ciascuna delle funzioni $\varphi_i(\theta)$ è decrescente nell'intervallo $0T_i$ nel quale non è nulla. (Condizione che è da presumersi soddisfatta nei casi concreti cui possono riferirsi le (IX)).

7. Osserveremo, terminando, che se i coefficienti ε_r delle (I) o i coefficienti e_1, e_2 delle (IX) si suppongono anzichè costanti variabili periodicamente, si può tener conto del fatto che la natalità e la mortalità delle diverse specie costituenti l'associazione biologica dipendono in genere dall'alternarsi delle stagioni e da altre condizioni di ambiente variabili con periodicità ⁽¹⁾.

ELENA FREDA

(1) Memoria citata, § 12.