

---

# BOLLETTINO UNIONE MATEMATICA ITALIANA

---

BEPPPO LEVI

## Stabilità ed instabilità delle associazioni biologiche

*Bollettino dell'Unione Matematica Italiana,*  
Serie 1, Vol. 10 (1931), n.4, p. 209–215.

Unione Matematica Italiana

<[http://www.bdim.eu/item?id=BUMI\\_1931\\_1\\_10\\_4\\_209\\_0](http://www.bdim.eu/item?id=BUMI_1931_1_10_4_209_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, 1931.

## Stabilità ed instabilità delle associazioni biologiche.

Nota di BEPPO LEVI (a Bologna).

**Sunto.** - *L'A. mostra che talune ipotesi di generalità imposte dal VOLTERRA nelle deduzioni della sua « Teoria matematica della lotta per la vita » sono superflue e che si può enunciare senza eccezioni che condizione necessaria affinché una associazione biologica possa sussistere indefinitamente nel tempo, con oscillazioni limitate nella sua composizione, è che le equazioni dello stato stazionario ammettano una soluzione in numeri positivi. Conclude con alcune osservazioni intorno al problema della condizione sufficiente.*

1. Nelle sue interessanti ricerche sopra la *Teoria matematica della lotta per la vita* (1) il prof. VITO VOLTERRA suppone abitualmente come *infinitamente poco probabile*, e quindi trascurabile agli effetti della ricerca, l'annullarsi di taluni determinanti, i quali è ben vero che non si annullano per valori generici dei loro elementi letterali; per cui *dal punto di vista matematico* il caso del loro annullarsi deve considerarsi come eccezionale; meno vera pare questa affermata infinitamente piccola probabilità *dal punto di vista biologico*. Basti osservare che, come nota il VOLTERRA medesimo (2), nell'ipotesi che le specie conviventi si distribuiscano in due gruppi l'uno dei quali divori l'altro, mentre le specie di

(1) Si veda il volume di questo titolo, fasc. VII dei « Cahiers Scientifiques », Paris, Gauthier-Villars, 1931; ovvero la Memoria: *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*, in « Mem. della R. Acc. dei Lincei », 1926, e nel « Bollettino del R. Comitato Talassografico Italiano », tomo 129, 1927.

(2) *Théorie mathématique de la lutte pour la vie*, pagg. 50-51. (Citeremo nel seguito questo volume brevemente con « *Théorie* »).

ciascun gruppo sono indifferenti fra di loro, il detto annullamento si verifica tosto che i due gruppi constano di numeri di specie differenti. Non è d'altronde necessario giungere a tale specializzazione: basta che le specie conviventi si distribuiscano in due gruppi, l'uno dei quali formato di specie indifferenti fra loro, in numero maggiore di quello delle specie dell'altro gruppo (questo constando poi di specie fra loro indifferenti oppur non) perchè tosto il suddetto annullamento si verifichi.

L'osservazione ha anche altra importanza: effettivamente la distinzione delle « specie differenti » è evidentemente abbandonata al biologo; per il matematico essa compare quindi come un dato *a priori* o come un fatto intuitivo non caratterizzato da alcuna definizione traducibile in relazioni analitiche: ne segue che, dal punto di vista della teoria matematica, nessun ostacolo si opporrebbe alla distribuzione degli individui di una stessa specie in gruppi da assumersi come specie diverse: ora è da ricordare che il VOLTERRA enuncia proposizioni notevolissime nelle quali ha funzione essenziale l'ipotesi che il numero delle specie costituenti l'associazione sia pari oppure dispari; è chiaro che lo sdoppiamento delle specie sopra accennato rende illusoria questa distinzione in associazioni d'ordine pari e d'ordine dispari, secondo la terminologia del VOLTERRA. Il vero è che il suddetto sdoppiamento fa passare dal caso *generico* del non annullamento dei determinanti di cui si è detto, al caso *eccezionale* in cui tale annullamento si verifica: apparentemente dunque si sposterebbe il problema matematico restando invariato quello biologico.

La risposta a queste osservazioni è d'altronde estremamente semplice: ed è che l'ipotesi di lavoro fatta dal VOLTERRA col trascurare i suddetti casi considerati come infinitamente poco probabili è effettivamente superflua, e con poche modificazioni ai ragionamenti del VOLTERRA, si possono portare le sue conclusioni alla completa generalità. È quanto qui ci proponiamo di mostrare.

2. Indicando con  $N_1, N_2, \dots, N_n$  i numeri degli individui delle singole specie conviventi al tempo  $t$  per unità di volume, più esattamente le densità relative di dette specie, il VOLTERRA scrive fra le dette funzioni di  $t$  (nel caso *non-ereditario* che qui si considera) il sistema di equazioni differenziali

$$(1) \quad \beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = -k_r + \sum_{s=1}^n a_{rs} N_s \quad (r=1, 2, \dots, n)$$

dove le  $\beta_r$ ,  $k_r$ ,  $a_{rs}$  sono delle costanti (precisamente abbiamo scritto  $-k_r$  al posto del termine  $\varepsilon_r \beta_r$  nelle equazioni del VOLTERRA). Mol-

tiplicando ciascuna equazione del sistema per una indeterminata  $x_r$  e sommando, si ottiene

$$(2) \quad \frac{d}{dt} \sum_1^n \beta_r x_r \log N_r = - \sum_r k_r x_r + \sum_1^n (\sum_r a_{rs} x_s) N_r.$$

Il caso in cui il determinante

$$\|a_{rs}\| \neq 0$$

è studiato a fondo dal VOLTERRA (1): ci conviene quindi supporre senz'altro

$$\|a_{rs}\| = 0.$$

In questa ipotesi, si può determinare un sistema di valori non tutti nulli per le  $\rho_r$  tali che

$$(3) \quad \sum_r a_{sr} \rho_r = 0 \quad (r=1, 2, \dots, n).$$

Ponendo allora in (2)  $x_r = \rho_r e^{-Bt}$

$$- \sum_r k_r \rho_r = B,$$

si ottiene, integrando,

$$N_1^{\beta_1 \rho_1} N_2^{\beta_2 \rho_2} \dots N_n^{\beta_n \rho_n} = C e^{Bt}$$

ossia, indicando con  $n_1, n_2, \dots, n_n$  le densità iniziali (al tempo  $t=0$ ),

$$(4) \quad \left(\frac{N_1}{n_1}\right)^{\beta_1 \rho_1} \left(\frac{N_2}{n_2}\right)^{\beta_2 \rho_2} \dots \left(\frac{N_n}{n_n}\right)^{\beta_n \rho_n} = e^{Bt}.$$

Conviene distinguere i due casi  $B \neq 0$  e  $B = 0$ .

Nel primo caso, con  $t \rightarrow \infty$ , il 2° membro di (4), e quindi anche il 1°, tendono a 0 o a  $\infty$ ; l'associazione biologica è quindi instabile ed evolve verso la scomparsa di qualche specie (anche nell'ipotesi che qualcuna delle densità  $N_r$  tendesse a  $\infty$  perchè, fisicamente, non può una delle specie crescere la sua densità oltre un certo limite, senza la scomparsa di altre).

Nel secondo caso ( $B = 0$ ) la (4) diviene più precisamente

$$(5) \quad \left(\frac{N_1}{n_1}\right)^{\beta_1 \rho_1} \left(\frac{N_2}{n_2}\right)^{\beta_2 \rho_2} \dots \left(\frac{N_n}{n_n}\right)^{\beta_n \rho_n} = 1$$

e fornisce un vincolo analitico fra le densità delle varie specie: vincolo in verità assai poco espressivo, considerato a sè. Invero è da notare che i due casi  $B \neq 0$ ,  $B = 0$ , *a priori*, non si escludono vicendevolmente: precisamente se  $p$  è la caratteristica della matrice  $\|a_{rs}\|$ , si otterranno sempre  $n - p - 1$  relazioni indipendenti

(1) Riassumeremo in seguito le conclusioni valide anche in questa ipotesi.

della forma (5) a cui se ne dovrà aggiungere ancora una indipendente dalle predette, della forma (4) ovvero della forma (5) secondochè il sistema dello stato stazionario

$$(6) \quad \sum_r a_r q_r = k_r \quad (r=1, 2, \dots, n)$$

non ha soluzione ovvero ha soluzione.

In questa conclusione rientra il caso generico  $\|a_r\| \neq 0$  che momentaneamente si era escluso dalla nostra considerazione. poichè allora il sistema (6) ha sempre soluzione e si ha sempre una relazione della forma (5).

Osservando che basta la presenza di una relazione della forma (4), con  $B \neq 0$ , per concludere l'instabilità del sistema, si ha intanto la proposizione generale:

Qualunque sia il valore del determinante  $\|a_r\|$ , condizione necessaria per la stabilità dell'associazione biologica è che le equazioni dello stato stazionario ammettano soluzione.

3. Seguendo da vicino un ragionamento del VOLTERRA, possiamo ancora stringere ulteriormente questa condizione necessaria mostrando che le equazioni dello stato stazionario debbono ammettere una soluzione in numeri tutti positivi. Invero <sup>(1)</sup> da (1) si ha integrando

$$\frac{1}{t} \beta_r \log \frac{N_r}{n_r} = -k_r + \sum_1^n a_{r1} \frac{\int_0^t N_s dt}{t};$$

se l'associazione biologica è stabile e quindi il valore di  $\frac{N_r}{n_r}$  resta, per ogni valore di  $t$ , compreso fra due numeri finiti,  $l_r$  e  $L_r$  ( $0 < l_r \leq L_r$ ), si può, prendendo  $t$  sufficientemente elevato, rendere  $\left| \frac{1}{t} \beta_r \log \frac{N_r}{n_r} \right| < \varepsilon_r$ , essendo  $\varepsilon_r$  numeri positivi arbitrariamente

piccoli: d'altronde per ogni valore assegnato di  $t$ ,  $\frac{1}{t} \int_0^t N_s dt$  è un numero determinato compreso fra  $l_r$  e  $L_r$ : ne segue per conti-

(1) Cfr. VOLTERRA, *Théorie*, pagg. 49-50. La differenza fra il ragionamento del testo e quello del VOLTERRA sta nel fatto che si evita qui

l'ipotesi  $\|a_r\| \neq 0$  come pure quella dell'esistenza di  $\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \int_0^t N_s dt$ .

nità <sup>(1)</sup> che il sistema

$$\sum_s a_{ss} q_s - k_r = 0$$

ha almeno una (ed eventualmente infinite) soluzioni soddisfacenti alle condizioni  $0 < l_s \leq q_s \leq l_s$ .

4. Si può illuminare da un altro punto questa necessità dell'esistenza di soluzioni positive del sistema dello stato stazionario. Se indichiamo con  $\sigma_r$  un sistema di numeri tali che

$$\sum_r k_r \sigma_r = 0$$

e in (2) poniamo  $x_r = \sigma_r$ , otteniamo integrando,

$$(7) \quad \left(\frac{N_1}{n_1}\right)^{\beta_1 \sigma_1} \left(\frac{N_2}{n_2}\right)^{\beta_2 \sigma_2} \dots \left(\frac{N_n}{n_n}\right)^{\beta_n \sigma_n} = e^{\int_0^t \sum_s (\sum_r a_{sr} \sigma_r) N_s dt}$$

Poichè le  $N_s$  non possono mai divenire negative, questa equazione contraddice alla stabilità del sistema biologico, tosto che si possano determinare per le  $\sigma_r$  un sistema di valori per cui tutte le  $\sum a_{sr} \sigma_r$  abbiano lo stesso segno: infatti, in tal caso, col tendere  $t$  ad  $\infty$ , o si debbono trovare intervalli di tempo comunque lunghi in cui tutte le  $N_s$  restano comunque piccole, ovvero il 2° membro di (7) tende a 0 o a  $\infty$ .

Orbene si vede facilmente che condizione necessaria e sufficiente perchè non esista un tal sistema di valori delle  $\sigma_r$  è che il sistema dello stato stazionario sia risolubile in numeri tutti dello stesso segno.

Invero, indicando sempre con  $p$  la caratteristica della matrice  $\|a_{sr}\|$  ( $p \leq n$ ), la soluzione generale delle equazioni dello stato stazionario (che per ipotesi deve esistere affinché il problema attuale si ponga) si esprime nella forma

$$(8) \quad q_s = q_{0s} + \nu_1 q_{1s} + \nu_2 q_{2s} + \dots + \nu_{n-p} q_{(n-p)s}$$

dove le  $\nu_i$  sono arbitrarie e le  $q_{is}$  sono invece numeri assegnati.

D'altra parte, se si indicano con  $y_1, y_2, \dots, y_n$   $n$  numeri qualunque, la condizione affinché il sistema

$$\sum_r k_r x_r = 0, \quad \sum_s a_{sr} x_r = y_s \quad (s=1, 2, \dots, n)$$

(<sup>1</sup>) Dalla esistenza di soluzioni del sistema  $0 \leq \sum_s a_{ss} q_s - k_r < \varepsilon_r$ ,  $l_s \leq q_s \leq l_s$ , per valori di  $\varepsilon_r$  arbitrariamente piccoli. Il ragionamento si completa senza difficoltà mediante « scelte successive » facilmente regolarizzabili.

ammetta soluzione nelle  $x_r$ , è che la matrice

$$\begin{vmatrix} k_1 & k_2 & \dots & k_n & 0 \\ a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} & y_1 \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} & y_2 \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & a_{nn} & y_n \end{vmatrix}$$

abbia la stessa caratteristica di quella che se ne ottiene sopprimendo l'ultima colonna. Tenendo conto della espressione (6) per le  $k_r$  e della espressione (8) per le  $q_s$ , ciò equivale a dire che le  $y_r$  debbono verificare la relazione

$$(9) \quad \sum_0^n (\sum_s \mu_s q_{rs}) y_r = 0$$

qualunque siano le  $\mu_r$  (l'ipotesi  $\mu_0 = 1$  può sempre farsi a causa della omogeneità).

Noi vogliamo che le  $y_r$  non possano essere tutte dello stesso segno. Ora, se si considerano le  $\mu_r$  come parametri, (9) rappresenta, nello spazio a  $n - 1$  dimensioni di coordinate omogenee  $y_1, y_2, \dots, y_n$ , un sistema lineare di iperpiani: ogni sistema di valori delle  $y_r$  che soddisfa a (9) qualunque siano le  $\mu_r$  rappresenta un punto dell'asse di questo sistema lineare: il chiedere che queste coordinate non possano essere tutte dello stesso segno equivale a dire che il detto asse non ha punti interni all' $n$ -edro fondamentale delle coordinate: si potrà allora far passare per questo asse un iperpiano che pure non abbia punti interni al detto  $n$ -edro.

L'equazione di questo iperpiano sarà della forma (9), con convenienti valori delle  $\mu_r$  (1): essa deve avere tutti i suoi coefficienti dello stesso segno (perchè non può essere soddisfatta da valori delle  $y$  tutti dello stesso segno). Risulta così provato che esiste un sistema di valori delle  $q_s$  forniti dalle (8), che sono tutti dello stesso segno.

5. La proposizione dimostrata nel n.º 4 è un po' meno precisa di quella del n.º 3. in quanto afferma soltanto l'esistenza di soluzioni di (6) tutte dello stesso segno, senza precisare che questo segno sia precisamente +. La cosa è anche naturale se si osserva

(1) Analiticamente, una particolare equazione (9) a coefficienti necessariamente tutti positivi (o nulli) si ottiene eliminando  $n - p$  delle variabili  $y_r$  fra le  $n - p + 1$  equazioni che si ottengono da (9) prendendovi tutte meno una le  $\mu_r$  nulle. Se  $p = n$ , (9) non dipende da alcun parametro  $\mu_r$  e l'unica equazione è già quella cercata.

che nel n.º 3 si è utilizzato il fatto che le  $N_s$  sono (asintoticamente) tutte positive e limitate, mentre nel n.º 4 si è utilizzato soltanto che esse sono (asintoticamente) tutte dello stesso segno.

Dal punto di vista dell'applicazione biologica la cosa si completa osservando che le equazioni (6) dello stato stazionario non potranno mai avere soluzione formata di numeri tutti negativi tosto che esista una specie (almeno) soltanto divoratrice (non divorata) o soltanto divorata (non divoratrice), al che si arriverà certamente sempre estendendo convenientemente l'associazione biologica (ad es. includendovi qualche vegetale).

6. È facile vedere che, se non si fanno ipotesi particolari sopra i coefficienti  $a_{rs}$ , nulla si può dire sopra le condizioni sufficienti per la stabilità dell'associazione biologica: precisamente, va da sé che, quando è soddisfatta la condizione necessaria sopra dimostrata, una associazione in cui le densità iniziali soddisfino alle equazioni dello stato stazionario resterà invariata nel tempo e quindi sarà senz'altro stabile; ma può darsi che basti alterare di poco quanto si vuole le suddette densità iniziali perchè l'associazione evolva verso l'accrescimento illimitato di qualcuna o di tutte le specie (caso biologicamente assurdo). Si può osservare che i ragionamenti del VOLTERRA per l'ipotesi che  $a_{sr} = -a_{rs}$  per  $r \neq s$ , si applicano mediante varianti evidenti indipendentemente dall'annullarsi o meno del determinante  $|a_{sr}|$  ed anzi richiedono soltanto che la forma quadratica  $\sum a_{sr}x_sx_r$  sia mai positiva. In questo caso dunque l'esistenza di soluzioni positive del sistema di equazioni dello stato stazionario è condizione necessaria e sufficiente per la stabilità dell'associazione.