

Progetto Manuzio



Vito Volterra

Una teoria matematica sulla lotta per l'esistenza



www.liberliber.it

Questo e-book è stato realizzato anche grazie al
sostegno di:



E-text

Editoria, Web design, Multimedia

<http://www.e-text.it/>

QUESTO E-BOOK:

TITOLO: Una teoria matematica sulla lotta per
l'esistenza

AUTORE: Volterra, Vito

TRADUTTORE:

CURATORE:

NOTE:

DIRITTI D'AUTORE: no

LICENZA: questo testo è distribuito con la licenza
specificata al seguente indirizzo Internet:
<http://www.liberliber.it/biblioteca/licenze/>

TRATTO DA: Opere matematiche : memorie e note / Vito
Volterra ; pubblicate a cura dell'Accademia
nazionale dei Lincei col concorso del Consiglio
nazionale delle ricerche; 5: 1926-1940 / Vito
Volterra ; corredato dall'Elenco cronologico
generale delle pubblicazioni - Roma : Accademia
nazionale dei Lincei, 1962. - 538 p. : ill. ; 27 cm.

CODICE ISBN: non disponibile

1a EDIZIONE ELETTRONICA DEL: 1 gennaio 2011

INDICE DI AFFIDABILITA': 1

- 0: affidabilità bassa
- 1: affidabilità media
- 2: affidabilità buona
- 3: affidabilità ottima

ALLA EDIZIONE ELETTRONICA HANNO CONTRIBUITO:
Paolo Alberti, paoloalberti@iol.it

REVISIONE:
Catia Righi, catia_righi@tin.it

PUBBLICAZIONE:
Catia Righi, catia_righi@tin.it

Informazioni sul "progetto Manuzio"

Il "progetto Manuzio" è una iniziativa dell'associazione culturale Liber Liber. Aperto a chiunque voglia collaborare, si pone come scopo la pubblicazione e la diffusione gratuita di opere letterarie in formato elettronico. Ulteriori informazioni sono disponibili sul sito Internet:

<http://www.liberliber.it/>

Aiuta anche tu il "progetto Manuzio"

Se questo "libro elettronico" è stato di tuo gradimento, o se condividi le finalità del "progetto Manuzio", invia una donazione a Liber Liber. Il tuo sostegno ci aiuterà a far crescere ulteriormente la nostra biblioteca. Qui le istruzioni:

<http://www.liberliber.it/sostieni/>

II.

UNA TEORIA MATEMATICA SULLA LOTTA PER L'ESISTENZA

«Scientia», vol. XLI, 1927; pp. 85-102¹.

1. Sono state fatte molte applicazioni delle matematiche alla biologia. Vengono in primo luogo le ricerche su questioni fisiologiche relative ai sensi, alla circolazione del sangue, al moto degli animali, le quali possono riguardarsi come capitoli dell'ottica, dell'acustica, dell'idrodinamica o della meccanica dei corpi solidi e quindi non hanno dato luogo alla costituzione di metodi nuovi fuori dell'ambito della fisica matematica classica. La biometria invece con procedimenti propri ha ricorso all'impiego del calcolo delle probabilità ed ha creato un insieme di studi nuovi ed originali². Carattere originale

¹ Nello stesso volume di «Scientia» si trova una traduzione in francese di questo articolo; del medesimo è stata fatta anche una traduzione in russo. Sulla teoria a cui si accenna in questo articolo, cfr. la 1^a Memoria del presente vol. V di queste «Opere». [N.d.R.].

² Cfr. VOLTERRA, *Saggi scientifici*. – I. *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle Scienze biologiche e sociali*. Bologna, Zanichelli, 1920. Per la *Biometria* vedi il periodico «Biome-

hanno pure le recenti ricerche geometriche sulla forma e sull'accrescimento degli esseri organizzati. In esse la geometria è stata adoperata per descrivere le forme stesse ed il loro sviluppo come già da molto tempo era stata impiegata in astronomia a descrivere le orbite ed il moto dei corpi celesti³. Inoltre è da sperare che i metodi collegati all'analisi ereditaria possano essere utilmente impiegati in questioni interessanti la biologia⁴.

Tralasciando altre applicazioni delle matematiche, dirò che ritengo meritare di essere studiate ed approfondite quelle di cui parlerò in questo articolo, le quali possono chiarire vari punti interessanti attualmente i biologi⁵.

trika» fondato nel 1901 da CARLO PEARSON.

³ D'ARCY THOMPSON WENTWORTH, *On Growth and form*, Cambridge 1917.

⁴ VOLTERRA, *Ibid.*, VII. *L'evoluzione delle idee fondamentali del calcolo infinitesimale*. – VIII. *L'applicazione del calcolo ai fenomeni d'eredità*.

⁵ Il lavoro completo è stato da me pubblicato nelle «Memorie della R. Accademia Nazionale dei Lincei», Classe di Scienze fisiche, matematiche e naturali, serie VI, vol. II, fasc. III col titolo: *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*. Dopo la pubblicazione di questa Memoria ho avuto notizie che nelle questioni parassitologiche relative alla malaria esistevano le equazioni del Ross, ed ho saputo che il dott. LOTKA, nel volume: *Elements of physical Biology*, New York 1925, aveva considerato il caso di due specie da me svolto nel § 3 della 1^a parte, giungendo con altro metodo all'integrale ed al suo diagramma ed al periodo delle piccole oscillazioni. Però le leggi generali da me ottenute nello stesso paragrafo, i vari casi svolti negli altri pa-

2. Le associazioni biologiche (biocenosi) sono costituite da più specie che vivono nello stesso ambiente. Ordinariamente i vari individui di tali associazioni si contendono lo stesso nutrimento oppure alcune specie vivono a spese di altre delle quali si nutrono. Nulla esclude però che esse possano anche mutuamente giovare. Tutto ciò rientra nel fenomeno generale chiamato *la lotta per l'esistenza*.

Il carattere quantitativo di questo fenomeno si manifesta nelle variazioni del numero di individui che costituiscono le varie specie. In certe condizioni tali variazioni consistono in fluttuazioni attorno a valori medii, in altre rivelano un esaurimento o un accrescimento continuo della specie.

Lo studio di queste variazioni e di queste varie tendenze è importante teoricamente, ma molte volte ha anche una notevole importanza pratica, come nel caso delle specie di pesci che vivono negli stessi mari e le cui variazioni interessano l'industria della pesca⁶. Così pure

ragrafi della 1^a parte, come pure tutte le altre tre parti della mia Memoria, nelle quali considero le applicazioni delle leggi suddette e la convivenza di n specie nella ipotesi di associazioni conservative e dissipative, sono nuove e per la prima volta trattate. Spiacemi di non aver potuto citare nella detta Memoria l'interessante opera del dott. LOTKA, la quale contiene altre applicazioni diverse delle matematiche connesse a questioni chimiche e biologiche e che formerà il soggetto di una speciale recensione.

⁶ Il dott. UMBERTO D'ANCONA mi aveva più volte intrattenuto di statistiche che stava facendo sulla pesca nel periodo della guerra e in periodi anteriori e posteriori ad essa chiedendomi se fosse pos-

interessano l'agronomia le fluttuazioni dei parassiti delle piante allorché questi vengono combattuti mediante parassiti di questi parassiti. Anche le malattie infettive (malaria, ecc.) mostrano delle fluttuazioni che sono probabilmente di natura analoga.

La questione si presenta in modo molto complesso. Certo esistono delle circostanze ambientali periodiche come sarebbero, per esempio, quelle che dipendono dall'avvicinarsi delle stagioni, le quali producono delle oscillazioni forzate e di carattere esterno, nel numero di individui delle varie specie.

Queste azioni periodiche esterne furono quelle che vennero specialmente studiate dal lato statistico; ma ve ne sono altre di carattere interno aventi periodi propri, le quali sussisterebbero anche se cessassero le cause esterne periodiche e che ad esse si sovrappongono?

La osservazione propende per una risposta affermativa ed il calcolo matematico la conferma, come vedremo in questo articolo. Ma a primo aspetto può sembrare che

sibile dare una spiegazione matematica dei risultati che veniva ottenendo sulla percentuale delle varie specie in questi diversi periodi. Questa richiesta mi ha spinto ad impostare il problema ed a risolverlo stabilendo le leggi che si trovano enunciate nel § 6. Tanto il D'ANCONA quanto io che lavoravamo in maniera indipendente, fummo soddisfatti nel comunicarci dei risultati che ci erano rispettivamente rivelati dal calcolo e dalla osservazione, i quali concordavano fra loro; così quello che l'uomo colla pesca, perturbando lo stato naturale di variazione di due specie, una delle quali si nutre dell'altra, fa diminuire il quantitativo della specie mangiante ed aumentare quello della specie mangiata.

per la sua estrema complicazione la questione non si debba prestare ad una trattazione matematica, e che anzi i metodi matematici, perché troppo delicati, possano mettere in evidenza dei particolari e nascondere l'essenziale della questione. Per difendersi da questo pericolo conviene partire da ipotesi, siano pure grossolane, ma semplici e schematizzare il fenomeno.

Cominceremo perciò dallo studiare ciò che può chiamarsi il *fenomeno puro interno*, dovuto solamente alla potenza riproduttiva ed alla voracità delle specie immaginate agenti da sole. Studieremo poi la loro sovrapposizione con azioni esterne o forzate periodiche quali sono le azioni ambientali.

3. E quali metodi matematici converrà impiegare? Forse dei metodi fondati sul calcolo della probabilità che primi potrebbero presentarsi alla mente? Dico subito che non sono questi che conducono allo scopo.

Mi permetto di indicare come può considerarsi la questione: cerchiamo di esprimere con parole come procede all'ingrosso il fenomeno; quindi traduciamo queste parole in linguaggio matematico. Ciò porta ad impostare delle equazioni differenziali. Se allora ci lasciamo guidare dai metodi dell'analisi siamo condotti molto più lontano di quanto potrebbero portarci il linguaggio e il ragionamento ordinari e possiamo formulare delle leggi precise matematiche. Queste non contraddicono i risultati dell'osservazione. Anzi la più importante di esse

sembra in perfetto accordo con i risultati statistici⁷. Il cammino seguito resta così chiaramente indicato con queste brevi parole. Vedremo fra poco come vennero superate le difficoltà incontrate.

4. Abbiasi una specie animale. Ammettiamo che essa si accresca e diminuisca in modo continuo, cioè ammettiamo che il numero N di individui di essa non sia un numero intero ma un numero positivo che varii per gradi continui. In generale le nascite avvengono in determinate epoche a distanza di tempo le une dalle altre; noi trascureremo queste circostanze ammettendo che esse avvengano con continuità in ogni istante e che, a parità di tutte le altre condizioni, esse avvengano proporzionalmente al numero degli individui esistenti della specie. Lo stesso si dica delle morti, e, secondo che prevalgano le nascite sulle morti, o viceversa, avverrà aumento o diminuzione del numero degli individui. Inoltre ammetteremo la omogeneità degli individui di ciascuna specie trascurando le variazioni di età e di grandezza.

Se la specie è sola o le altre non influiscono su di essa, finché le circostanze di nascita o di morte non si muteranno, avremo che la velocità di accrescimento del-

⁷ Come vedremo in particolare nel § 7, D'ANCONA rileva dall'esame delle statistiche dei mercati di Trieste, Venezia e Fiume che durante la guerra si è avuto nell'Alto Adriatico uno spostamento delle proporzioni degli individui delle varie specie di pesci a vantaggio dei Selaci che dobbiamo considerare fra i più voraci. Questo risultato concorda con la legge delle perturbazioni delle medie che esporremo più avanti.

la specie, ossia il numero di individui di cui cresce nell'unità di tempo, sarà

$$V = nN - mN = (n - m) N,$$

essendo n il coefficiente di natalità e m quello di mortalità ambedue costanti. Posto $n - m = \varepsilon$ avremo

$$V = \varepsilon N$$

da cui si ricava la ben nota legge di variazione esponenziale della specie, ossia che se i tempi crescono in progressione aritmetica il numero di individui della specie varia in progressione geometrica. Si chiamerà ε il coefficiente di accrescimento della specie e se esso sarà positivo la progressione geometrica sarà crescente, se ε sarà negativo sarà decrescente, ossia nel primo caso la specie si accrescerà, nell'altro si esaurirà. Noi potremo dare di ciò una immagine geometrica. Abbiasi una prima specie la quale trovi nell'ambiente il nutrimento sufficiente tanto che il suo coefficiente di accrescimento ε_1 sia costante e positivo. Se N_1 ne denota il numero di individui, la curva esponenziale (fig. 1) in cui il tempo t è l'ascissa mentre N_1 è l'ordinata ci rappresenta la variazione del numero di individui della specie quando essa vive da sola, ossia la curva della fig. 1 rappresenterà l'equazione

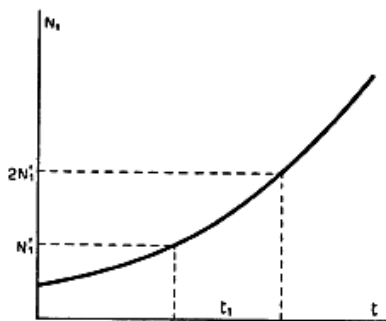


Fig. 1.

$$V_1 = \varepsilon_1 N_1,$$

ove V_1 è la velocità di accrescimento della specie.

Noi potremo facilmente determinare il tempo necessario alla specie per raddoppiarsi, cioè perché il numero dei suoi individui cresca da N'_1 a $2N'_1$. La costruzione è indicata nella fig. 1. Questo tempo t_1 è indipendente dal valore di partenza N'_1 e dipende solo dal coefficiente ε_1 . Esso è infatti dato da

$$\frac{\log \text{ nep. } 2}{\varepsilon_1}$$

Consideriamo una seconda specie, la quale non trovi nutrimento nell'ambiente, tanto che se fosse sola il suo coefficiente di accrescimento $-\varepsilon_2$ sarebbe costante e negativo (ε_2 potrà chiamarsi coefficiente d'esaurimento). Se N_2 denota il numero degli individui la curva esponenziale (fig. 2) rappresenterà la variazione del numero di individui della specie quando essa è sola nell'ambiente.

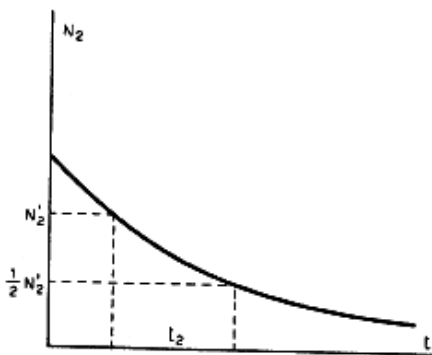


Fig. 2.

L'andamento della curva mostra in modo evidente l'esaurimento indefinito della specie. Essa rappresenterà geometricamente l'equazione

$$V_2 = -\varepsilon_2 N_2$$

ove V_2 è la velocità di accrescimento (negativa) della specie.

In modo analogo a quanto è stato fatto precedentemente si può ottenere il tempo nel quale la specie si riduce a metà.

La costruzione indicata nella fig. 2 dà il tempo t_2 nel quale gl'individui della specie da N'_2 divengono $(\frac{1}{2})N'_2$.

Anche t_2 è indipendente dal valore iniziale, ed è:

$$\frac{\log \text{nep. } 2}{\varepsilon_2}$$

5. Supponiamo ora che le due specie vivano insieme e che gli individui della seconda specie si nutrano di quelli della prima. Che cosa avverrà nell'associazione biologica così costituita?

Cerchiamo di esprimere con parole l'andamento del fenomeno. È certo che il coefficiente di accrescimento ε_1 della prima specie si modificherà: non sarà più costante, sarà tanto minore quanto più numerosi saranno gli individui della seconda specie che li mangiano e potrà anche divenir negativo. Anche il numero $-\varepsilon_2$ non sarà più costante, ma aumenterà (potrà cambiar segno) e sarà tanto più grande quanto più numerosi saranno gli individui della prima specie, giacché col crescere di questi crescerà il nutrimento della seconda specie. Noi potremo ora tradurre questo in linguaggio matematico dicendo che dovrà sostituirsi la quantità costante ε_1 con una quantità che decresce col crescere di N_2 ossia in prima

approssimazione potremo sostituire ε_1 con $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$ e $-\varepsilon_2$ con $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$ ove γ_1 e γ_2 sono due coefficienti positivi. Se dunque V_1 e V_2 denotano le velocità di accrescimento rispettive delle due specie, ossia i numeri di individui delle due specie di cui esse crescono nell'unità di tempo, avremo che le due equazioni precedenti dovranno sostituirsi colle due altre

$$(1) \quad V_1 = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1, \quad (2) \quad V_2 = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2^8$$

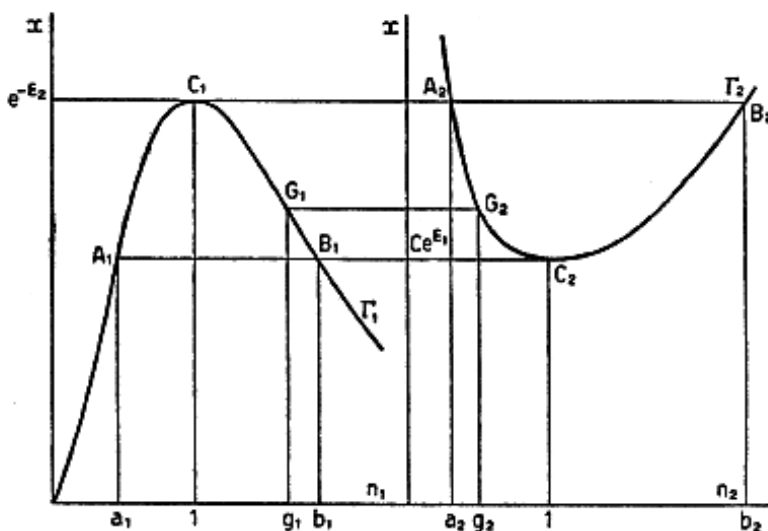


Fig. 3.

Esse non potranno più considerarsi separatamente, ma

⁸ Queste due equazioni sono molto meglio giustificate giovandosi delle *probabilità di incontro* fra individui delle due specie come è accennato nel § 9, considerazione sulla quale si appoggia la trattazione del caso generale di un numero qualunque di specie conviventi, § 10.

simultaneamente. In tal modo si trova ciò che il calcolo chiama due equazioni differenziali simultanee. Da esse l'analisi ci fa ottenere facilmente una relazione costante che passa fra N_1 e N_2 .

Noi potremo farci un'idea molto semplice di questa relazione con una rappresentazione geometrica in cui ci si giova di una variabile ausiliaria x , la quale è legata ad $n_1 = N_1 \gamma_2/\varepsilon_2$ da una relazione rappresentata dalla curva a sinistra della fig. 3 ed a $n_2 = N_2 \gamma_1/\varepsilon_1$ da una relazione rappresentata dalla curva a destra della stessa figura. n_1 e n_2 sono le ascisse delle due curve, mentre x è il valore comune delle loro ordinate. Per trovare i valori di n_2 che corrispondono ad uno stesso valore di n_1 basta fare la costruzione che è indicata nella fig. 3 la quale mostra che ad ogni valore di n_1 corrispondono due valori di n_2 e reciprocamente ad ogni valore di n_2 due valori di n_1 .

La costruzione stessa ci permette di ottenere la curva che ha per ordinata n_2 e per ascissa n_1 . Essa è una curva chiusa ciclica rappresentata dalla fig. 4. Se denotiamo con T il tempo nel quale il ciclo intero è percorso, alla fine di esso i numeri N_1 e N_2 , riprendono gli stessi valori che avevano al principio, ossia le condizioni finali sono identiche a quelle iniziali.

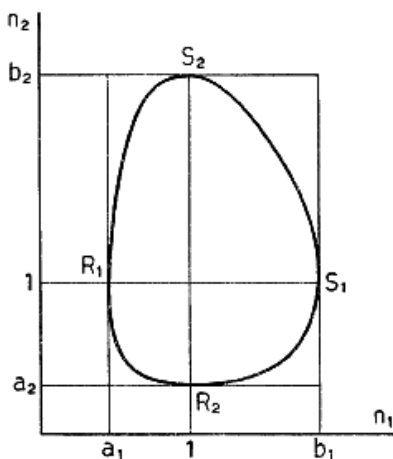


Fig. 4.

Il fenomeno è dunque periodico ed il periodo T può ottenersi mediante i coefficienti ε_1 , ε_2 ed i dati iniziali.

Approssimativamente, allorché si tratta di piccole fluttuazioni esso è dato dalla formula

$$T = \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} = 9,06 \sqrt{t_1 t_2}$$

ossia *il periodo della fluttuazione è proporzionale alla media geometrica fra i due tempi nei quali rispettivamente la prima specie si raddoppia e la seconda si riduce a metà.*

Si può anche con un grafico rappresentare come variano N_1 e N_2 col variare del tempo. Questo è dato dalla fig. 5 nella quale per ascissa è stato preso il tempo, mentre N_1 e N_2 sono le ordinate delle due curve.

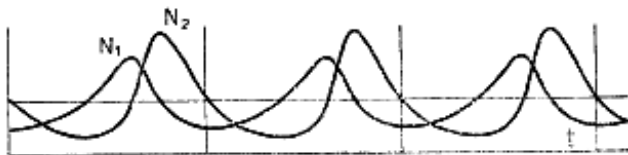


Fig. 5.

Se noi cambiamo le condizioni iniziali il ciclo cambia. Abbiamo quindi infiniti cicli, i quali sono rappresentati da tante curve chiuse le une interne alle altre come è indicato nella fig. 6. L'unico punto Ω interno a tutte queste infinite curve ha per coordinate i rapporti $K_1 = \varepsilon_2/\gamma_2$, $K_2 = \varepsilon_1/\gamma_1$. Vedremo fra poco il significato dei numeri K_1 e K_2 .

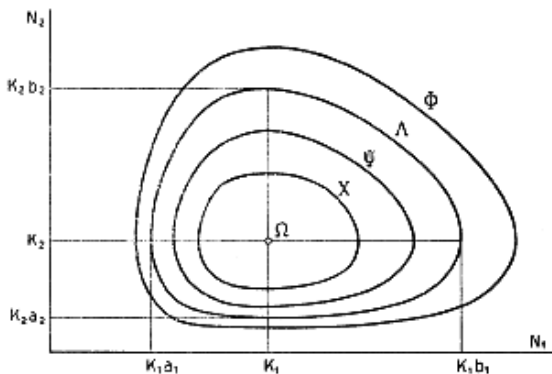


Fig. 6.

6. Cerchiamo prima il significato di ε_1 , ε_2 , γ_1 , γ_2 . Evidentemente ε_1 è il coefficiente di accrescimento della prima specie (supposta sola nell'ambiente); ε_2 è il coefficiente di esaurimento della seconda specie (nella ipotesi che essa fosse sola).

Quanto a γ_1 e γ_2 si riconosce subito che essi crescono colla voracità degli individui della seconda specie, mentre diminuiscono col crescere dei mezzi di protezione della prima specie.

Si potranno in una parola chiamare *i coefficienti di voracità*.

Quanto a K_1 e K_2 si vede subito che se $N_1 = K_1$ $N_2 = K_2$, V_1 e V_2 sono nulli, dunque K_1 e K_2 sono i numeri di individui corrispondenti ad uno stato *stazionario*, cioè ad uno stato nel quale le due specie non crescono né diminuiscono. D'altra parte, pur non essendo le curve della fig. 6 simmetriche rispetto ad Ω , si dimostra che K_1 e

K_2 sono le medie dei valori di N_1 e N_2 durante il decorso di un periodo.

Dunque: 1° *le fluttuazioni delle specie sono periodiche*; 2° *le medie dei numeri di individui delle due specie non dipendono dalle condizioni iniziali finché si mantengono inalterati i coefficienti di accrescimento e quelli di voracità*; ossia si parta da uno stato iniziale in cui vi sono pochi o molti individui, le medie, dopo decorso un periodo, saranno sempre le stesse. I periodi però cambieranno col cangiare degli stati iniziali.

Supponiamo ora di distruggere artificialmente le due specie. Per esempio, se si tratta di pesci, supponiamo di pescare. Allora ε_1 coefficiente di accrescimento della prima specie diminuirà, mentre ε_2 , coefficiente di esaurimento della seconda crescerà. Dunque se la voracità della seconda specie ed i mezzi di protezione della prima non cambieranno: K_1 aumenterà e K_2 diminuirà, ossia crescerà la media degli individui della prima specie (specie mangiata) e diminuirà la media degli individui della seconda specie (specie mangiante) d'onde la terza legge: 3° *Se si cerca di distruggere ambedue le specie, la media del numero di individui della specie mangiata cresce e la media del numero di individui della specie mangiante diminuisce.*

7. Come è stato precedentemente accennato questa terza legge è perfettamente in accordo con i risultati ricavati dall'esame delle statistiche della pesca per l'Alto Adriatico. Il D'ANCONA ha esaminato le statistiche dei

mercati di Venezia, Trieste e Fiume, che raccolgono la maggior parte del prodotto della pesca dell'Alto Adriatico, per i periodi precedente e successivo agli anni della guerra e ha potuto notare che verso la fine della guerra si rilevava una maggiore abbondanza relativa delle specie più voraci e principalmente dei Selaci (*Acanthias vulgaris*, *Scyllium* sp., *Mustelus* sp., *Squatina angelus*, *Trygon* sp., *Myliobatis* sp., *Raja* sp.), invece una relativa minore abbondanza per alcune almeno fra le specie più innocue. D'ANCONA interpreta tale fatto ammettendo che la stasi peschereccia del 1914-18 abbia temporaneamente spostato l'equilibrio tra le diverse specie biologiche dell'Alto Adriatico favorendo le più voraci a danno delle più inermi fra quelle economicamente importanti. Da ciò consegue che l'equilibrio biologico formatosi naturalmente tra le diverse specie di pesci dell'Alto Adriatico sia stato spostato dalla pesca con reti a strascico a favore delle specie meno difese; la cessazione della pesca durante il periodo della guerra ha invece ricondotto alle condizioni primitive, vale a dire ha dato incremento alle specie predatrici.

8. Ma si comprende facilmente che ciò potrà verificarsi fino ad un certo punto, non indefinitamente, giacché oltrepassando un certo limite ambedue le specie tenderanno ad esaurirsi. Questo limite sotto il quale la causa distruttrice delle due specie è favorevole alla specie mangiata può calcolarsi facilmente e si trova che oltrepassatolo le due specie si esauriscono, ma raggiuntolo la

specie mangiante si esaurisce, mentre quella mangiata tende verso un limite che è inferiore alla media precedentemente raggiunta. In altri termini esiste un *limite superiore* che non è un *massimo*.

9. Noi abbiamo supposto che quando le due specie convivono ε_1 e $-\varepsilon_2$ debbano rispettivamente diminuire e crescere col crescere rispettivo di N_2 e N_1 onde li abbiamo in prima approssimazione sostituiti con $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$ e $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$. L'aver preso queste quantità lineari rispetto a N_2 e N_1 non solo ci dà una prima immagine approssimata del fenomeno, ma si giustifica anche tenendo presente che le velocità di accrescimento delle due specie debbono esser modificate proporzionalmente al numero probabile di incontri degli individui di esse e quindi al prodotto $N_1 N_2$ che è proporzionale al numero degli incontri stessi. La forma delle due equazioni (1) e (2) resta così rigorosamente provata.

Ma si possono trattare le stesse equazioni facendo tutte le ipotesi possibili sui segni dei coefficienti ε_1 , ε_2 , γ_1 , γ_2 ed allora vengono a prendersi in considerazione i diversi casi nei quali gli incontri fra individui delle due specie sono favorevoli o sfavorevoli ad esse.

Quando si pensa che molti fatti interessanti per la medicina possono farsi rientrare nei fenomeni che dipendono dagli incontri e dalle reciproche azioni fra specie diverse (specie umana e germi patogeni, specie parassitata e specie parassita) si comprende come le fluttuazioni

delle epidemie possono aver rapporto colle teorie adesso qui esposte.

10. Il considerare la convivenza di due sole specie è un limitare troppo la questione. Ma è possibile trattare matematicamente il caso del tutto generale in cui convivano un numero qualunque di specie esercitanti le une sulle altre azioni qualunque.

Ammettiamo che il loro numero sia n e che l'incontro di due individui di specie diverse porti sempre un risultato favorevole alla specie a cui appartiene l'uno e sfavorevole a quella a cui appartiene l'altro oppure un risultato nullo per ambedue. Prendiamo due di queste specie, per esempio la prima e la seconda, e formiamo il rapporto fra il numero di individui di cui aumenta l'una (per esempio la prima) ed il numero di individui di cui diminuisce l'altra (la seconda) in conseguenza dei loro incontri, durante i quali i primi divorano i secondi, il che produce una diminuzione di questi ed un aumento degli altri proporzionale al nutrimento ottenuto. Supponiamo che il suddetto rapporto sia sempre espresso da γ_1/γ_2 , in cui $\gamma_1, \gamma_2, \dots, \gamma_n$ denotano n numeri positivi, rispettivamente corrispondenti alla 1^a, alla 2^a, ..., alla n ^a specie. E così supponiamo che formando i rapporti fra altri di questi stessi numeri si ottengano gli analoghi rapporti relativi agli incontri degli individui delle specie corrispondenti. In tale ipotesi i numeri $\gamma_1, \gamma_2, \dots, \gamma_n$ costituiscono gli *equivalenti* degli individui delle varie specie. Infatti ammettere che gli individui della prima specie in

virtù della loro rapacità possano distruggere γ_2 individui della seconda, accrescendosi loro stessi di γ_1 significa che γ_1 individui della prima specie sono equivalenti a γ_2 individui della seconda.

Ciò si può esprimere con altri termini chiamando rispettivamente $\beta_1 = 1/\gamma_1$, $\beta_2 = 1/\gamma_2 \dots$, $\beta_n = 1/\gamma_n$ i valori dei singoli individui della 1^a, della 2^a, ..., della n^{ma} specie, e se N_1, N_2, \dots sono i numeri corrispondenti di individui delle varie specie, chiamando

$$W = \beta_1 N_1 + \beta_2 N_2 + \dots + \beta_n N_n$$

il valore dell'associazione biologica.

Allora le ipotesi precedenti equivalgono ad ammettere che *gli incontri degli individui delle varie specie non alterino il valore dell'associazione biologica.*

Un'associazione di questa natura si dirà *conservativa*. Le variazioni nel numero di individui delle varie specie sono in questo caso regolate da un sistema di equazioni differenziali quadratiche simultanee collegate ad un determinante emisimmetrico. In virtù delle proprietà di questo determinante lo svolgimento analitico nel caso di un numero pari di specie differisce da quello di un numero dispari. In ambedue i casi può trovarsi un integrale del sistema di equazioni differenziali.

11. Allorché il numero delle specie è pari, dalle suddette equazioni si ricavano tre leggi che sono un'estensione di quelle enunciate precedentemente.

La prima legge dice:

Nel caso di una associazione biologica conservativa di ordine pari, n , per la quale esiste uno stato stazionario, le variazioni del numero di individui delle varie specie sono limitate fra numeri positivi e esistono sempre delle fluttuazioni che non si smorzano.

Con questa estensione evidentemente si perde la proprietà della periodicità, mentre si mantiene quella della fluttuazione.

Quando le fluttuazioni sono piccole e n è il numero delle specie, esse possono ottenersi approssimativamente mediante la sovrapposizione di $n/2$ fluttuazioni non smorzate ciascuna delle quali ha un periodo proprio che è indipendente dalle condizioni iniziali.

La seconda legge resta inalterata *quando si prendano come medie dei numeri di individui delle singole specie i limiti delle medie stesse per durate di tempo infinitamente lunghe (medie assintotiche).*

Quanto alla terza legge essa assume la forma seguente: *Se in un'associazione conservativa d'ordine pari (nella quale si possano distinguere le specie mangianti da quelle mangiate), si cerca distruggere tutte le specie, le medie assintotiche dei numeri di individui di qualcuna delle specie mangiate (se non di tutte) cresceranno e le medie assintotiche dei numeri di individui di qualcuna delle specie mangianti (se non di tutte) diminuiranno*⁹.

⁹ Come già dicemmo nel § 8, questa legge vale fino ad un certo limite; giacché progredendo nella distruzione potranno esaurirsi tutte le specie.

Se il numero delle specie di un sistema conservativo è dispari *non è possibile che il numero d'individui di ciascuna specie resti limitato fra due numeri positivi*, onde il sistema cessa di avere un carattere stabile¹⁰.

12. Il caso dei sistemi conservativi può considerarsi come un caso limite a cui si approssimano le associazioni della natura, ma più prossime ancora ai sistemi effettivamente esistenti sembrano essere le *associazioni dissipative*, il *valore* delle quali diminuisce per ogni incontro fra individui di due specie seguito da una divorazione. Allorché ciò avviene *le fluttuazioni intorno allo stato stazionario si smorzano ed il sistema tende verso lo stato stazionario stesso*.

13. In tal modo si studiano le cause interne delle fluttuazioni le quali sono sufficienti per spiegare varii fenomeni osservati e per prevederne dei nuovi, molto probabilmente suscettibili di controllo sperimentale e di osservazione. Ma noi abbiamo precedentemente anche accennato a cause esterne periodiche. Se ne può tener conto assumendo *periodici, anzichè costanti*, i coefficienti di accrescimento, ed allora, nel caso delle piccole fluttuazioni, vale il principio della sovrapposizione delle variazioni proprie a quelle forzate, cioè *le piccole fluttuazioni si otterranno sovrapponendo alle variazioni proprie quelle forzate aventi il periodo dei coefficienti*

¹⁰ Questo risultato non deve recare sorpresa visto il carattere *assoluto* dei sistemi conservativi (cfr. il § 12).

di accrescimento quando esso non coincide con alcuno dei periodi delle fluttuazioni proprie.

14. Un caso particolare che può studiarsi matematicamente in modo completo e nei più minuti particolari in virtù dei precedenti risultati, è quello nel quale si hanno tre specie viventi in un ambiente limitato, come sarebbe un'isola, e la prima di esse mangi la seconda e questa la terza e non viceversa. Come esempio possiamo prendere una specie di animali carnivori che si nutre di una specie di erbivori e questa a sua volta di una specie vegetale, ammettendo che per quest'ultima possa valere la stessa trattazione usata per gli animali. (Il procedimento stesso può applicarsi anche agli insetti parassiti delle piante e ai parassiti di essi).

Ecco i diversi casi e sottocasi che possono presentarsi, i quali vengono caratterizzati dai valori dei coefficienti che compaiono nelle equazioni relative.

1° CASO. – *Anche se ammettiamo che i vegetali possano aumentare indefinitamente, il nutrimento che giunge ai carnivori attraverso agli erbivori non è sufficiente a mantenere la specie carnivora, e questa si esaurisce, mentre gli erbivori e i vegetali tendono ad una fluttuazione periodica non smorzata.*

2° CASO. – *Se il coefficiente di accrescimento della specie vegetale fosse costante, il numero di individui di essa crescerebbe indefinitamente, quindi conviene supporre che il detto coefficiente decresce proporzionalmente al numero degli individui.*

2° caso, sottocaso a). – *Il nutrimento fornito dai vegetali non è sufficiente a mantenere gli erbivori, quindi la specie erbivora e la specie carnivora si esauriscono, mentre la specie vegetale tende ad un valore costante.*

2° caso, sottocaso b). – *Le piante sono sufficienti a mantenere gli erbivori, ma non vi è sufficiente nutrimento per i carnivori attraverso gli erbivori, quindi la specie carnivora si esaurisce, mentre erbivori e piante tendono ad una fluttuazione smorzata e finalmente ad uno stato stazionario.*

2° caso, sottocaso c). – *Il nutrimento è sufficiente perché tutte le specie vivano ed esse, attraverso variazioni assintotiche e smorzate, tendono tutte verso uno stato stazionario^{11 12}.*

15. È da notare, dal punto di vista analitico, che lo studio delle fluttuazioni e oscillazioni del numero di individui delle specie conviventi esce dal quadro dello studio ordinario delle oscillazioni, giacché le equazioni generali non sono lineari, mentre lo schema classico delle teorie delle oscillazioni si svolge nell'ambito delle equazioni lineari.

E infatti le fluttuazioni studiate non sono in generale piccole fluttuazioni. Solo quando abbiamo fatto l'ipotesi

¹¹ Noi abbiamo tralasciato di scrivere le disuguaglianze algebriche a cui debbono soddisfare i coefficienti che caratterizzano i diversi casi e sottocasi. Si trovano nella Memoria Citata dell'Accademia dei Lincei a pag. 62.

¹² Cfr. anche queste «Opere», 1^a Memoria del vol. V, parte III, § 5, n. 6. [N.d.R.].

di piccole fluttuazioni abbiamo trascurato i termini del secondo ordine ed abbiamo potuto valerci del sussidio delle equazioni lineari.

16. Prima di chiudere questo articolo desideriamo porre in guardia i lettori da obiezioni che potrebbero sollevarsi, le quali metterebbero in falsa luce i risultati delle precedenti ricerche tanto da farle anche apparire inesatte e prive di senso. Noi teniamo anzi a prevenirle e metterci al riparo da esse.

Così, per esempio, nel caso trattato delle due specie, una delle quali mangia l'altra, noi troviamo che si stabilisce sempre un ciclo periodico che fa oscillare le due specie attorno a certi valori medi. Si potrebbe obiettare che è facile immaginare la specie mangiante così numerosa e vorace da distruggere in breve tempo uno a uno tutti gl'individui dell'altra e quindi rendere impossibili le suddette oscillazioni.

Ma facciamo osservare che la legge del ciclo discende dalla proposizione che una specie la quale manca di nutrimento non si può esaurire che in un tempo infinito e questo può sembrare lontano dalla realtà ancora più della legge stessa. Ciò dipende dal fatto che fra le ipotesi che stanno a base di tutta la trattazione vi è quella che il numero degli individui è un numero positivo variante con continuità, mentre in realtà esso non può essere che intero, e non può scendere al disotto dell'unità. Quindi dobbiamo intendere che, se il numero degli individui d'una specie è ridotto sufficientemente piccolo esso

deve suppersi nullo ed il prolungarne il valore non è altro che una concezione teorica sprovvista di qualsiasi significato reale. E così ritornando al caso del § 5, se il coefficiente di voracità γ_1 sarà molto grande ed il valore iniziale di N_2 pure, N_1 potrà rapidamente divenire più piccolo di 1 il che in pratica equivale al suo annullamento, e perciò il ciclo che teoricamente continuerebbe non potrà richiudersi, ma cesserà a questo punto.

Tutto ciò non è peculiare delle applicazioni adesso esposte della matematica alla biologia, ma l'analogo si presenta in tutti quegli altri casi nei quali si sostituisce il continuo al discontinuo. Ora è necessaria, nella maggior parte dei casi, tale sostituzione, altrimenti non sarebbe possibile valersi dello strumento più potente che la matematica possiede, cioè del calcolo infinitesimale, e d'altra parte in tutti i casi classici le conseguenze che se ne traggono si applicano praticamente.

E non solo quando si fa questa sostituzione, ma anche, si può dire, in ogni applicazione delle matematiche ai fenomeni naturali si presentano questioni del tipo a cui adesso alludiamo, giacché per applicare le matematiche a qualsiasi oggetto è necessario attribuire per ipotesi agli enti che si considerano proprietà che si allontanano più o meno da quelle effettive. Così i corpi solidi della meccanica si suppongono tali che, soggetti a qualsiasi sforzo, non si deformano mai, il che evidentemente non avviene per nessun materiale.

Come si procede nelle teorie ormai da lungo tempo applicate per superare le difficoltà di cui adesso ci occupiamo?

Conviene distinguere due fasi: nella prima si risolve il problema abbandonandosi, per così dire, ai procedimenti dell'analisi considerando le ipotesi fatte come se esse fossero assolutamente verificate. Ottenuta la soluzione, in una seconda fase, conviene discuterle e se nella soluzione appare che certi limiti vengono oltrepassati, per cui le ipotesi fatte si allontanano troppo dalla realtà, è necessario rinunciare alla soluzione o modificarla.

Così noi possiamo calcolare gli sforzi che sopportano le parti di una travatura ideale, supposto che esse siano infinitamente resistenti e assolutamente rigide. Ma, una volta ottenuta la soluzione, bisogna, in una seconda fase, vedere se taluni di questi sforzi superano certi limiti, perché allora non sarà possibile l'equilibrio, ma la travatura si spezzerà, il che è estremamente importante a prevedersi.

Così, nel caso delle fluttuazioni, le specie che si considerano sono specie ideali formate da un numero positivo qualunque di individui. Ma, se dopo fatto il calcolo, troveremo che il numero di individui d'una delle specie traverserà un valore minore di 1, noi potremo senz'altro dire (come già abbiamo sopra riconosciuto) che la variazione della specie s'interromperà, giacché la specie non potrà più continuare ad esistere. La soluzione trovata non è dunque vana, ma ci rivela una circostanza di notevole importanza ed utilità.

La prima fase, di cui sopra abbiamo parlato, costituisce ciò che può chiamarsi la *fase razionale*, l'altra l'*applicata*, e noi abbiamo difatti una *meccanica razionale* ed una *applicata*. Le ricerche fatte, e qui brevemente riassunte, di matematica biologica apparterrebbero, secondo questa classificazione, alla *fase razionale*.