

V. VOLTERRA

Sulle fluttuazioni biologiche

Redazione a cura del Prof. A. Masotti

I.

Visione generale del problema.

Numerose sono le applicazioni della matematica alla biologia. Alcune che si riferiscono a questioni fisiologiche relative ai sensi, alla circolazione del sangue, al moto degli animali, si possono considerare come appartenenti all'ottica, all'acustica, all'idrodinamica, alla meccanica dei solidi, sicchè la loro trattazione non richiede metodi nuovi, estranei al campo della fisica matematica classica. Altre hanno carattere di maggiore novità ed originalità: sono le applicazioni alla biometria del calcolo delle probabilità, e quelle della geometria allo studio della forma e dello sviluppo degli organismi (*). Meritano pure di essere considerate quelle applicazioni che si propongono di indagare le variazioni del numero degli individui di specie animali conviventi, l'insieme delle quali costituisce una teoria matematica della lotta per l'esistenza; è a queste ricerche che noi ci riferiamo (**).

Più specie conviventi costituiscono una associazione biologica. Ordinariamente gli individui di una associazione si disputano il medesimo nutrimento, oppure gli individui di una specie si nutrono degli

(*) V. VOLTERRA. — *Saggi scientifici* (Bologna, Zanichelli, 1920): I. *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle Scienze biologiche e sociali*. — Per la biometria si veda il periodico *Biometrika*, fondato nel 1901 da Carlo Pearson. — Per le applicazioni della geometria, veggasi: D'ARCY THOMPSON WENTWORTH, *On Growth and Form* (Cambridge, University Press, 1917).

(**) V. VOLTERRA — *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* [" Memorie della R. Accademia Nazionale dei Lincei, Classe di Scienze Fisico-Matematiche e Naturali „, ser. VI, vol. II, pp. 83 (1927); Memoria CXXXI del R. Comitato Talassografico Italiano, pp. 142 (1927); " Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer „, vol. III, n. 1, pp. 51 (1928)]. Vedi questi ultimi lavori per le citazioni di Lotka, Ross, D'Ancona, ecc. Sappiamo che citazioni d'altri autori: Chapman, Delevsky, Marchi, Thomson, ecc., compariranno nelle lezioni fatte all'Istituto Henri Poincaré dal Prof. Volterra, che presto verranno pubblicate.

individui di altre specie. Ne seguono delle variazioni dei numeri degli individui delle varie specie, che in certe condizioni consistono in fluttuazioni attorno a valori medii, ed in altre rivelano un esaurimento o un accrescimento continuo.

Lo studio di queste variazioni ha interesse speculativo ed importanza pratica. Infatti i risultati teorici ottenuti per un'associazione biologica costituita da due specie l'una delle quali si nutre dell'altra confermano e spiegano alcuni fatti notevoli desunti dal dott. Umberto D'Ancona dalle statistiche sulla pesca nell'Alto Adriatico nel periodo bellico e in quelli che lo precedettero e lo seguirono; i risultati predetti interessano pertanto l'industria peschereccia. Similmente interessano l'agronomia le fluttuazioni dei parassiti delle piante quando essi sono combattuti mediante dei loro parassiti. Alcune malattie infettive (ad esempio la malaria) presentano delle fluttuazioni che hanno forse la stessa origine.

Nella prima trattazione approssimata il fenomeno appare determinato soltanto da alcuni caratteri delle specie che vi partecipano: potenza riproduttiva e mortalità, voracità, attitudine alla difesa o all'offesa; trattasi quindi di un fenomeno puro interno. Successivamente si tien conto delle circostanze ambientali periodiche; tali sono per esempio, quelle dipendenti dall'avvicinarsi delle stagioni, alle quali si devono delle oscillazioni forzate di origine esterna nei numeri degli individui delle varie specie. Infine, volendo con una approssimazione più raffinata avvicinarsi maggiormente alla realtà, gioverà tener presente il carattere ereditario dei fenomeni biologici, nei quali è manifesta l'influenza del passato sullo stato presente e sulla evoluzione futura.

Lo strumento matematico non è fornito dal calcolo delle probabilità, come si potrebbe supporre alla prima, bensì dalla teoria delle equazioni differenziali, indi da quella delle equazioni integro-differenziali quando si tien conto della ereditarietà. Le equazioni discendono da alcune poche ipotesi, semplici e schematiche, e la loro discussione conduce a delle precise, limpide leggi matematiche che ricevono il conforto dell'osservazione.

II.

Associazione biologica di due specie.

1. — *Associazione biologica di due specie che si contendono il medesimo nutrimento.*

Consideriamo due specie conviventi che si nutrono dello stesso alimento. Siano N_1 e N_2 i numeri degli individui che le compongono;

ammetteremo che N_1 e N_2 siano numeri reali e positivi qualunque, funzioni continue del tempo t , e giustificheremo queste ipotesi facendo osservare che N_1 e N_2 debbono ritenersi molto grandi, sicchè appare plausibile questa sostituzione del continuo al discontinuo: simili astrazioni sono frequenti nelle applicazioni della matematica, rendono possibile l'uso di quel potente strumento ch'è il calcolo infinitesimale, e in tutti i casi classici le conseguenze che se ne traggono si applicano praticamente. Siano ν_1 e ν_2 , μ_1 e μ_2 i *coefficienti di natalità e di mortalità* delle due specie quando il nutrimento è tanto abbondante da soddisfare l'avidità di tutti gli individui; questi coefficienti misurano l'aumento e la diminuzione, dovuti alle nascite ed alle morti, del numero di individui di ogni specie, con referenza ad un individuo ed all'unità di tempo; le differenze

$$\epsilon_1 = \nu_1 - \mu_1 \quad , \quad \epsilon_2 = \nu_2 - \mu_2$$

si potranno legittimamente denominare *coefficienti di accrescimento* delle due specie.

Dalle equazioni differenziali che regolano il fenomeno:

$$(1) \quad \frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1 \quad , \quad \frac{dN_2}{dt} = \epsilon_2 N_2$$

discende che, se ϵ_1 ed ϵ_2 sono positivi, N_1 ed N_2 crescono con legge esponenziale. Supponiamo che derivi da ciò una diminuzione della quantità di nutrimento di cui ogni individuo può disporre; sia $h_1 N_1$ la diminuzione dovuta agli N_1 individui della prima specie, $h_2 N_2$ quella dovuta agli N_2 individui della seconda, sicchè $h_1 N_1 + h_2 N_2$ sarà la diminuzione totale; in virtù del diverso bisogno di nutrimento delle due specie i coefficienti di accrescimento si riducono a

$$\epsilon_1 - \gamma_1 (h_1 N_1 + h_2 N_2) \quad , \quad \epsilon_2 - \gamma_2 (h_1 N_1 + h_2 N_2) \quad ,$$

e si hanno le seguenti equazioni differenziali:

$$(2a) \quad \frac{dN_1}{dt} = [\epsilon_1 - \gamma_1 (h_1 N_1 + h_2 N_2)] N_1 \quad ,$$

$$(2b) \quad \frac{dN_2}{dt} = [\epsilon_2 - \gamma_2 (h_1 N_1 + h_2 N_2)] N_2 \quad ,$$

nelle quali ϵ_1 , ϵ_2 , h_1 , h_2 , γ_1 , γ_2 sono costanti positive.

Si vede facilmente che le (2) porgono l'integrale

$$(3) \quad \frac{N_1 \gamma_2}{N_2 \gamma_1} = C e^{(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1) t} .$$

AmMESSo che non sia nullo il binomio $\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1$ (ciò che è possibile ma infinitamente poco probabile) lo si potrà ritenere positivo, perchè se non lo fosse lo si potrebbe rendere tale con lo scambio delle designazioni delle due specie; allora

$$(4) \quad \lim_{t=\infty} \frac{N_1 \gamma_2}{N_2 \gamma_1} = \infty .$$

Poichè quando

$$N_1 \geq \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 h_1}$$

si ha pure che

$$\frac{dN_1}{dt} < 0 ,$$

N_1 non può crescere indefinitamente; pertanto la (4) esige che N_2 tenda a zero.

Quando N_2 sia tanto piccolo che sia lecito trascurare $h_2 N_2$ di fronte a $h_1 N_1$ la (2a) diviene

$$\frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 h_1 N_1) N_1 ,$$

e porge

$$N_1 = \frac{C_0 \varepsilon_1}{e^{-\varepsilon_1 t} + \gamma_1 h_1 C_0} ,$$

dove C_0 è una costante arbitraria. Poichè

$$(5) \quad \lim_{t=\infty} N_1 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 h_1}$$

si conclude che “ se $\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$ la seconda specie tende ad esaurirsi e la prima tende a raggiungere il numero di individui $\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 h_1}$ ” .

2. — *Associazione biologica di due specie una delle quali si nutre dell'altra.*

Siano N_1 ed N_2 i numeri degli individui delle due specie. Sia $\epsilon_1 > 0$ il coefficiente di accrescimento che avrebbe la prima specie (quella mangiata) se l'altra non esistesse; se ammettiamo che la seconda specie (quella mangiante) si esaurirebbe per mancanza di nutrimento se fosse sola, siamo indotti a ritenere negativo il suo coefficiente di accrescimento e ad indicarlo con $-\epsilon_2$ (sicchè $\epsilon_2 > 0$ può denominarsi il suo *coefficiente di esaurimento*). Se ciascuna delle due specie fosse sola si avrebbero quindi le equazioni differenziali:

$$(6) \quad \frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1 \quad , \quad \frac{dN_2}{dt} = -\epsilon_2 N_2 \quad .$$

Se le due specie convivono e la seconda si nutre della prima, ϵ_1 diminuirà e $-\epsilon_2$ crescerà; evidentemente la diminuzione di ϵ_1 sarà tanto maggiore quanto più numerosi saranno gli individui della seconda specie, e l'aumento di $-\epsilon_2$ sarà tanto maggiore quanto più numerosi saranno gli individui della prima specie. Supporremo che la diminuzione di ϵ_1 sia proporzionale ad N_2 , e che l'aumento di $-\epsilon_2$ sia proporzionale ad N_1 , sicchè risulteranno per i nuovi coefficienti di accrescimento le espressioni

$$\epsilon_1 - \gamma_1 N_2 \quad , \quad -\epsilon_2 + \gamma_2 N_1 \quad ,$$

nelle quali γ_1 e γ_2 sono coefficienti positivi che misurano insieme sia i mezzi di protezione della prima specie che i mezzi di offesa della seconda. Avremo quindi le due equazioni differenziali:

$$(7a) \quad \frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1 \quad ,$$

$$(7b) \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\epsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2 \quad ,$$

delle quali ci vogliamo ora occupare (*).

Si osservi che le precedenti equazioni ammettono la soluzione

$$(8) \quad N_1 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} \quad , \quad N_2 = \frac{\epsilon_1}{\gamma_1}$$

(*) Si può giungere per un'altra via a queste equazioni la quale conduce pure a stabilire le equazioni generali nel caso di un numero qualunque di specie (Cfr. III).

che rappresenta evidentemente uno stato stazionario. Posto allora

$$(9) \quad \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} = K_1 \quad , \quad \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} = K_2 \quad ,$$

ed anche

$$(10) \quad N_1 = K_1 n_1 \quad , \quad N_2 = K_2 n_2 \quad ,$$

le (7) divengono

$$(11a) \quad \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1 (1 - n_2) n_1 \quad ,$$

$$(11b) \quad \frac{dn_2}{dt} = - \varepsilon_2 (1 - n_1) n_2 \quad .$$

Si constaterà facilmente che le (11) forniscono l'integrale

$$(12) \quad \left(\frac{n_1}{e^{n_1}} \right)^{\varepsilon_2} = C \left(\frac{n_2}{e^{n_2}} \right)^{-\varepsilon_1} ;$$

dove C è una costante arbitraria. Da esso si deducono le espressioni di n_2 mediante n_1 , e di n_1 mediante n_2 , e la sostituzione di queste nelle (11a) e (11b) rispettivamente conduce a due equazioni involgenti separatamente le incognite n_1 e n_2 di tipo ben noto, onde la integrazione è ridotta alle quadrature.

Poniamo ora

$$(13) \quad x = \left(\frac{n_1}{e^{n_1}} \right) = C \left(\frac{n_2}{e^{n_2}} \right)^{-\varepsilon_1}$$

e tracciamo la curva Γ_1 i cui punti hanno per ascissa n_1 e per ordinata x , e la curva Γ_2 i cui punti hanno per ascissa n_2 e per ordinata x ; ciò è stato fatto nella fig. 1: essa mette in luce un massimo di x per $n_1 = 1$, un minimo per $n_2 = 1$, e l'esistenza di due valori di n_1 e di due valori di n_2 per ogni valore di x compreso fra il minimo e il massimo. Le curve Γ_1 e Γ_2 semplificano il tracciamento della curva λ della figura 2, i punti della quale hanno per ascisse i valori di n_1 e per ordinate quelli di n_2 . Ecco come: facciamo corrispondere al punto C_1 il punto A_2 , indi percorriamo col punto G_1 l'arco $C_1 B_1$ di Γ_1 mentre il corrispondente punto G_2 percorre l'arco $A_2 C_2$ di Γ_2 ; n_1 crescerà da 1 a b_1 , n_2 crescerà da a_2 a 1, e quindi nella figura 2 si andrà dal punto $R_2 (1, a_2)$ al punto $S_1 (b_1, 1)$;

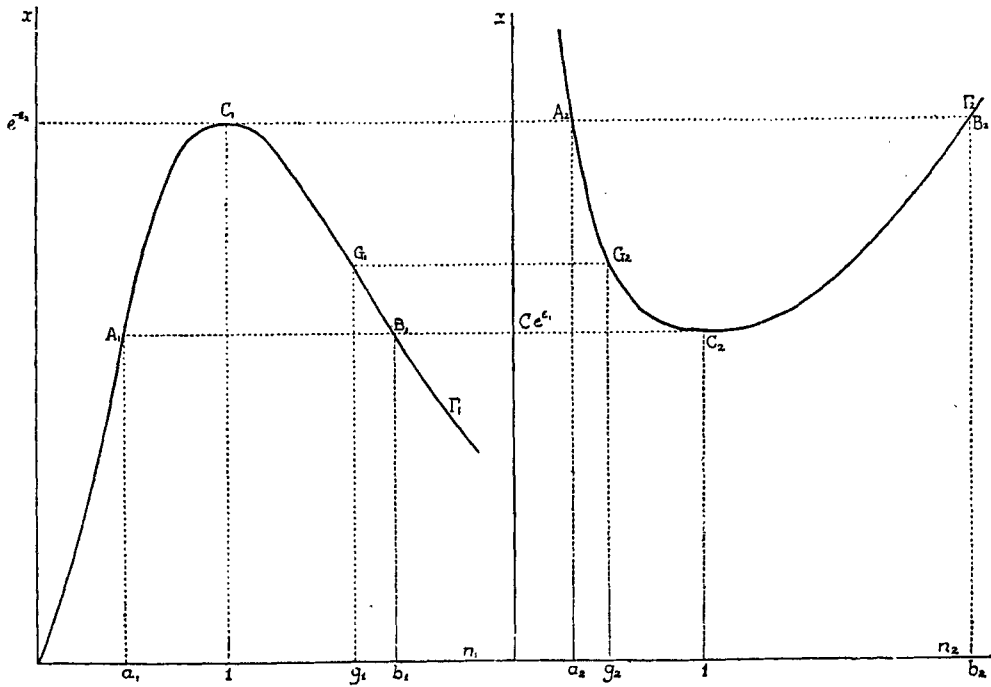


Fig. 1.

successivamente G_1 percorre $B_1 C_1$ mentre G_2 percorre $C_2 B_2$, sicchè n_1 decresce da b_1 a 1 ed n_2 cresce da 1 a b_2 ; e quindi nella figura 2 si va dal

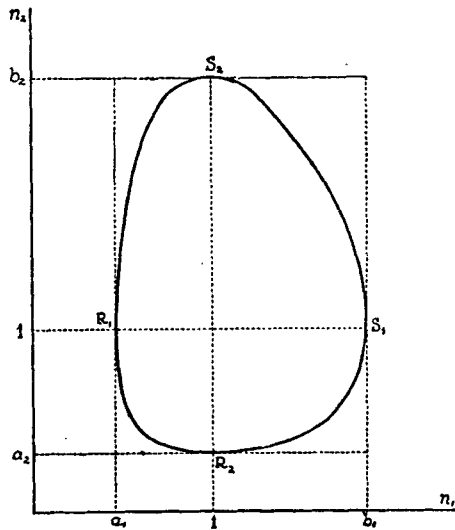


Fig. 2.

punto $S_1 (b_1, 1)$ al punto $S_2 (1, b_2)$; di seguito G_1 percorre $C_1 A_1$ mentre G_2 percorre $B_2 C_2$, sicchè n_1 decresce da 1 ad a_1 ed n_2 decresce da b_2 a 1, e quindi nella figura 2 si va dal punto $S_2 (1, b_2)$ al punto $R_1 (a_1, 1)$; in-

fine G_1 percorre $A_1 C_1$ mentre G_2 percorre $C_2 A_2$, sicchè n_1 cresce da a_1 a 1 ed n_2 decresce da 1 ad a_2 , e nella figura 2 si va dal punto $R_1 (a_1, 1)$ al punto $R_2 (1, a_2)$ chiudendo il ciclo. Ora basterà moltiplicare le ascisse e le ordinate di λ rispettivamente per K_1 e per K_2 per ottenere la curva

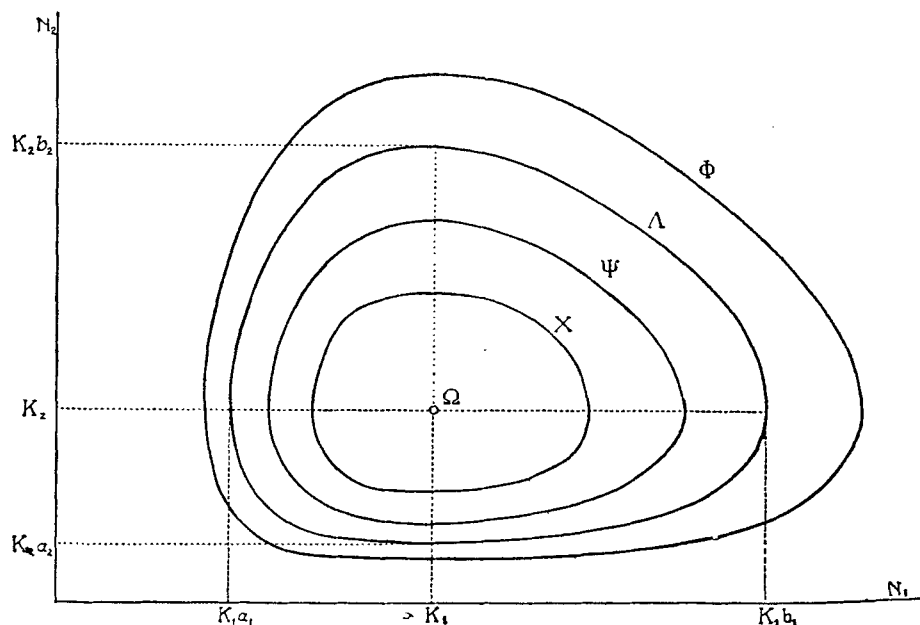


Fig. 3.

Λ della figura 3, i punti della quale hanno per ascisse i valori di N_1 e per ordinate quelli di N_2 . Infine la figura 4 dà i due diagrammi di N_1 e di N_2 in funzione del tempo.

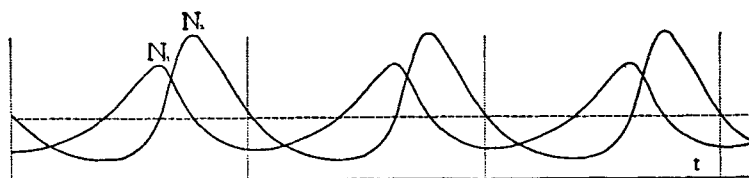


Fig. 4.

Queste curve mettono nitidamente in evidenza il carattere ciclico periodico del fenomeno biologico che stiamo studiando. Il numero degli individui di ogni specie fluttua tra un massimo ed un minimo; il punto di coordinate N_1, N_2 descrive il ciclo chiuso Λ della figura 3, detto *ciclo di fluttuazione*, percorrendolo tutto in un tempo costante, ch'è il *periodo*, dato dalla formula:

$$(14) \quad T = \int_{\lambda} \frac{dx}{\epsilon_1 \epsilon_2 x (1 - n_1) (1 - n_2)}.$$

Le curve Φ , Ψ , X della figura stessa corrispondono a condizioni iniziali differenti e sono percorse in periodi differenti; ma sopra qualunque ciclo di fluttuazione le medie di N_1 ed N_2 durante un periodo sono sempre K_1 e K_2 rispettivamente. Il punto Ω , di coordinate K_1 e K_2 , rappresenta quello stato stazionario a cui si è accennato più sopra; esso è interno a tutti i cicli di fluttuazione e prende il nome di *centro di fluttuazione*.

Sono interessanti le conseguenze di una variazione delle costanti ε_1 , ε_2 , γ_1 , γ_2 .

Supponiamo di distruggere uniformemente gli individui delle due specie in quantità proporzionali ai loro numeri; la pesca ci fa assistere ad un fenomeno di questo tipo. Dal punto di vista analitico ciò corrisponde a diminuire il coefficiente di accrescimento naturale della prima specie, cioè ε_1 , e ad aumentare il coefficiente di esaurimento naturale della seconda, cioè ε_2 ; i coefficienti γ_1 e γ_2 restano evidentemente costanti. In queste circostanze le (9) affermano che la media della prima specie cresce proporzionalmente ad ε_2 e quella della seconda decresce propor-

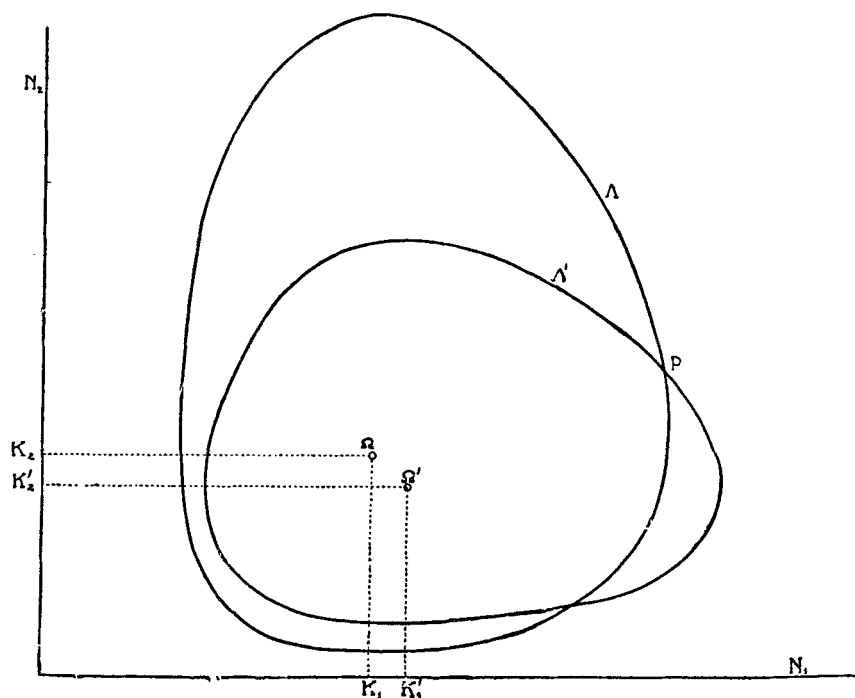


Fig. 5.

zionalmente ad ε_1 (finchè questo numero si mantiene positivo), sicchè aumenterà la media degli individui della specie mangiata e diminuirà la media degli individui della specie mangiante. La figura 5 rappresenta appunto il passaggio da un ciclo A , corrispondente ai valori ε_1 e ε_2 , al

ciclo Λ' , corrispondente ai valori $\epsilon'_1 < \epsilon_1$ e $\epsilon'_2 > \epsilon_2$; l'istante del passaggio è quello corrispondente al punto P . Si osservi che il nuovo centro di fluttuazione Ω' è situato a destra e in basso rispetto al precedente Ω , e ciò indica che il valor medio di N_1 è aumentato e quello di N_2 è diminuito.

Se aumentano i mezzi di protezione della specie mangiata, diminuiscono i coefficienti γ_1 e γ_2 mentre ϵ_1 e ϵ_2 restano costanti; le (9) indicano che le medie di ambo le specie crescono.

I risultati ottenuti sono riassunti nelle seguenti **leggi fondamentali delle fluttuazioni** relative all'associazione biologica di due specie una delle quali si nutre dell'altra:

1^a) **Legge del ciclo periodico.** — *Le fluttuazioni delle due specie sono periodiche ed il periodo dipende soltanto da ϵ_1 , ϵ_2 , C (cioè dai coefficienti di accrescimento e di esaurimento e dalle condizioni iniziali).*

2^a) **Legge della conservazione delle medie.** — *Le medie dei numeri di individui delle due specie sono costanti qualunque siano i valori iniziali dei numeri di individui delle due specie finchè si mantengono costanti i coefficienti di accrescimento e di esaurimento delle due specie e quelli di protezione e di offesa (ϵ_1 , ϵ_2 , γ_1 , γ_2).*

3^a) **Legge della perturbazione delle medie.** — *Se si cerca di distruggere uniformemente e proporzionalmente al loro numero gli individui delle due specie, cresce la media del numero di individui della specie mangiata e diminuisce quella degli individui della specie mangiante. L'aumento di protezione della specie mangiata aumenta invece ambedue le medie.*

Le specie animali per le quali sembra più facile il controllo di queste leggi sono i pesci. Esistono infatti specie di pesci che si nutrono le une delle altre, mentre, come già accennammo, la pesca distrugge uniformemente le varie specie. Orbene è veramente notevole l'accordo dei risultati delle statistiche con le previsioni matematiche.

Il dott. Umberto D'Ancona si è occupato " dell'influenza della stasi peschereccia nel periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell'Alto Adriatico „ (*), ed ha rilevato che verso la fine della guerra le specie più voraci, specialmente i selaci, erano relativamente più abbondanti, mentre relativamente meno abbondanti erano le specie più innocue. Ciò indica che la pesca altera l'equilibrio biologico che si raggiungerebbe naturalmente tra le diverse specie di pesci nell'Alto Adriatico, e lo sposta a favore delle specie inermi: risultato, questo, che è conforme alla legge della perturbazione delle medie.

(*) Memoria CXXVI del R. Comitato Talassografico Italiano.

È interessante rilevare, infine, che la perturbazione delle medie fu intuita da Carlo Darwin, il quale scrisse: "The amount of food for each species of course gives the extreme limit to which each can increase; but very frequently it is not the obtaining food, but the serving as prey to other animals which determines the average numbers of a species. Thus, there seems to be little doubt that the stock of partridges, grouse and hares on any large estate depends chiefly on the destruction of vermin. If not one head of game were shot during the next twenty years in England, and, at the same time, if no vermin were destroyed, there would, in all probability, be less game than at present, although hundreds of thousands of game animals are now annually shot" (*).

L'indagine precedente è suscettibile di una notevole estensione.

Le equazioni (7), sulle quali essa si fonda, esprimono che le velocità di accrescimento delle due specie subiscono, a cagione della convivenza delle due specie, variazioni proporzionali al prodotto $N_1 N_2$, proporzionali cioè al *numero degli incontri degli individui di specie diverse*. In modo preciso: nel caso considerato il coefficiente di accrescimento naturale della prima specie è positivo, quello della seconda è negativo, e gli incontri sono sempre sfavorevoli alla prima specie (specie mangiata) e favorevoli alla seconda (specie mangiante); quindi le quattro costanti ϵ_1 , ϵ_2 , γ_1 , γ_2 sono positive.

Si possono studiare le stesse equazioni facendo tutte le possibili ipotesi sopra i segni dei coefficienti ϵ_1 , ϵ_2 , γ_1 , γ_2 ; ciò corrisponde ad esaminare i diversi casi nei quali gli incontri tra individui di specie diverse sono favorevoli o sfavorevoli ad esse, corrisponde quindi ad indagare i diversi effetti delle mutue azioni di due specie conviventi. Un risultato saliente merita di essere qui ricordato: *la convivenza di due specie in modo stabile e permanente si ha soltanto nel caso che è stato studiato più sopra*; in tutti gli altri casi o una delle due specie distrugge l'altra, o si estinguono ambedue, oppure una almeno cresce indefinitamente.

Molti fatti interessanti la medicina dipendono dagli incontri e dalle reciproche azioni degli individui di specie diverse: specie umana e germi patogeni, specie parassitata e specie parassita; si comprende pertanto come le fluttuazioni delle epidemie possano aver rapporto con le teorie precedenti.

(*) CHARLES DARWIN, *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Sixth edition, with corrections to 1871. London, John Murray, 1882 (pp. 53, 54).

Accenniamo infine ad una indagine che è complemento opportuno della legge della perturbazione delle medie. Si è già avvertito che questa legge vale se il nuovo coefficiente di accrescimento della prima specie ϵ'_1 è positivo, e in questo caso è noto che il punto $P(N_1, N_2)$ descrive

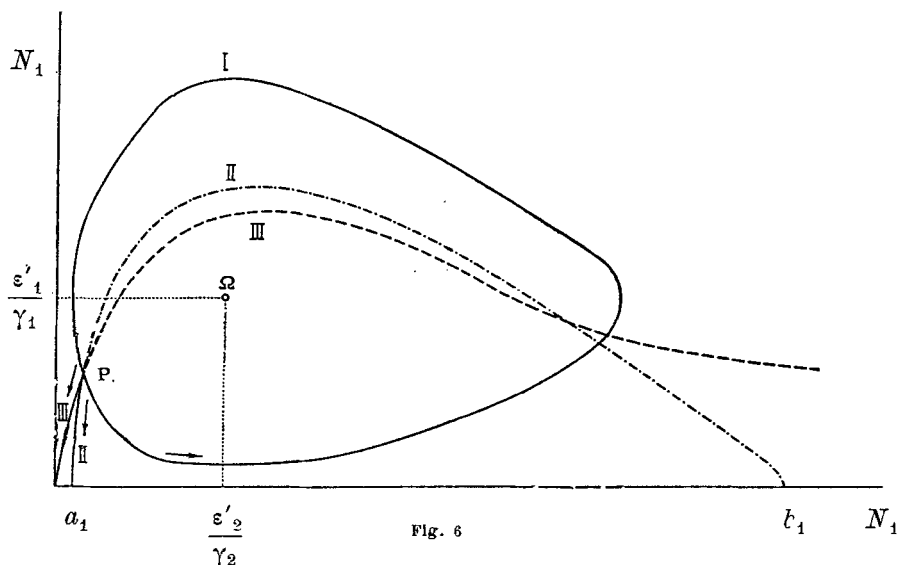


Fig. 6

il ciclo di fluttuazione I della figura 6, nel senso indicato dalla freccia. Ma se cresce l'intensità della distruzione delle specie si può avere $\epsilon'_1 = 0$ allora il numero degli individui della prima specie tende assintoticamente ad un limite a_1 , mentre la seconda specie tende ad esaurirsi; il punto P descrive la linea II, nel senso della freccia, avvicinandosi indefinitamente al punto a_1 senza mai raggiungerlo. E se la intensità della distruzione delle specie è ancor maggiore si ha $\epsilon'_1 < 0$; allora ambo le specie tendono ad esaurirsi, e il punto P descrive la linea III, nel senso della freccia. In questi due casi il fenomeno perde evidentemente il carattere ciclico-periodico che possedeva nel primo caso.

III.

Associazione biologica di più specie.

È facile l'estensione della ricerca dianzi esposta, relativa alla convivenza di due specie che si disputano lo stesso nutrimento, al caso di un numero qualunque di specie. Qui ci limitiamo a ricordare soltanto che, in generale, tutte le specie ad eccezione di una tendono a sparire.

Consideriamo ora un'associazione biologica di n specie alcune delle quali si nutrono delle altre; supponiamo che l'incontro di due individui di specie diverse abbia sempre un risultato favorevole per la specie dell'uno e sfavorevole per quella dell'altro, oppure nullo per ambedue.

Siano N_r e N_s i numeri degli individui delle specie r e s rispettivamente. Il numero degli incontri di un individuo dell'una con un individuo dell'altra specie, nell'unità del tempo, è proporzionale al prodotto $N_r N_s$, sicchè può essere indicato con $c_{rs} N_r N_s$. In questi incontri sono distrutti gli individui della specie r , in numero proporzionale al numero degli incontri, e ciò provoca un aumento del numero degli individui della specie s ; sia $c_{rs} h_{rs} N_r N_s$ il numero degli individui della specie r distrutti nell'unità di tempo a cagione degli incontri con gli individui della specie s , sia $c_{rs} k_{rs} N_r N_s$ il corrispondente aumento del numero degli individui della specie s .

Noi supponiamo che il rapporto tra questi numeri, cioè il rapporto h_{rs}/k_{rs} , sia sempre espresso da α_r/α_s , dove $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ sono n numeri positivi caratteristici della 1ª, 2ª, ..., n ª specie. Diremo che i numeri $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ sono gli *equivalenti* degli individui delle diverse specie, volendo ricordare con questa denominazione che se la specie s si nutre della r la distruzione di α_r individui della r determina la comparsa di α_s individui della s . Diremo che i numeri $\beta_1 = 1/\alpha_1, \beta_2 = 1/\alpha_2, \dots, \beta_n = 1/\alpha_n$ sono i *valori* degli individui delle diverse specie, e conseguentemente definiremo come *valore dell'associazione biologica* l'espressione

$$(15) \quad W = \beta_1 N_1 + \beta_2 N_2 + \dots + \beta_n N_n.$$

Le ipotesi precedenti esprimono che *gli incontri degli individui delle varie specie non alterano il valore dell'associazione biologica*. Un'associazione biologica in queste condizioni si dirà *conservativa*.

È bene avvertire subito che le associazioni conservative sono probabilmente associazioni ideali, che rappresentano solo approssimativamente le associazioni naturali. Sembra che una rappresentazione più fedele delle associazioni naturali sia data dalle associazioni *dissipative*, nelle quali il valore dell'associazione diminuisce per ogni incontro fra individui di due specie seguito da una divorazione.

Ci proponiamo di ottenere le equazioni differenziali caratteristiche di una associazione biologica conservativa.

Le eguaglianze

$$\frac{h_{rs}}{k_{rs}} = \frac{\alpha_r}{\alpha_s} = \frac{\beta_s}{\beta_r}.$$

permettono di porre

$$c_{rs} h_{rs} \beta_r = c_{rs} k_{rs} \beta_s = a_{rs} ;$$

allora la diminuzione del numero degli individui della specie r sarà espressa da

$$\frac{1}{\beta_r} a_{rs} N_r N_s ,$$

e l'aumento del numero degli individui della specie s da

$$\frac{1}{\beta_s} a_{rs} N_r N_s ;$$

se poniamo $a_{rs} = -a_{sr}$ (con $a_{sr} < 0$) possiamo dire che i numeri degli individui delle specie r e s crescono nell'unità di tempo, a cagione dei loro incontri, di

$$\frac{1}{\beta_r} a_{sr} N_r N_s \quad , \quad \frac{1}{\beta_s} a_{rs} N_r N_s$$

rispettivamente . Ne segue che l'incremento del numero degli individui della generica specie r nell'unità di tempo, dipendente dai loro incontri con gli individui delle altre specie, è dato da

$$\sum_s^n \frac{1}{\beta_r} a_{sr} N_r N_s ,$$

ossia da

$$\frac{N_r}{\beta_r} \sum_s^n c_{sr} N_s ;$$

sono evidentemente nulle le a_{rr} , e quelle a_{sr} gli indici delle quali corrispondono a due specie che non si nutrono l'una dell'altra. Ora ricordiamo che se ε_r è il coefficiente di accrescimento naturale della specie r , l'incremento del numero degli individui di questa specie nell'unità di tempo dipendente dalle nascite e dalle morti naturali, è dato da $\varepsilon_r N_r$. Pertanto

l'aumento totale del numero degli individui della specie r nell'unità di tempo è dato da

$$\epsilon_r N_r + \frac{N_r}{\beta_r} \sum_s^n c_{sr} N_s ,$$

ossia da

$$\frac{N_r}{\beta_r} \left(\epsilon_r \beta_r + \sum_s^n a_{sr} N_s \right) .$$

Queste considerazioni giustificano le seguenti equazioni differenziali:

$$(16) \quad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r \beta_r + \sum_s^n c_{sr} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n) ,$$

che sono quelle richieste. Esse costituiscono un sistema di n equazioni differenziali quadratiche nelle n incognite N_1, N_2, \dots, N_n funzioni del tempo t .

Nello studio del sistema (16) ha una parte importante il determinante delle a_{sr} , detto *determinante fondamentale*: trattasi di un determinante emissimetrico di ordine n , che è positivo (o nullo) se n è pari, nullo se n è dispari. Si comprende quindi che lo svolgimento analitico sia diverso a seconda che n è pari oppure dispari.

Se il numero delle specie è pari si perviene a tre leggi che sono estensioni di quelle dianzi enunciate per un'associazione di due specie, ma occorre che il determinante fondamentale non sia nullo e che esista uno stato stazionario senza esaurimento di specie.

La prima legge afferma allora che *le variazioni dei numeri degli individui delle varie specie sono limitate fra numeri positivi ed esistono sempre delle fluttuazioni che non si smorzano*. Più esplicitamente: il numero degli individui di ogni specie resta sempre compreso fra due numeri positivi; fissato un arbitrario valore t_0 del tempo (comunque grande) vi è qualche specie per la quale il numero degli individui ha massimi e minimi per $t > t_0$ ed ha una oscillazione per $t > t_0$ che tende ad un limite finito e non nullo quanto t_0 tende all'infinito. Questa legge mette in luce che si conserva la proprietà della fluttuazione, mentre si perde la periodicità del fenomeno.

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).

Nell'estensione della terza legge oltre alle ipotesi già specificate v'è quella che si possano distinguere le specie mangianti da quelle mangiate. Allora se si distruggono uniformemente e proporzionalmente al numero dei loro individui tutte le specie, le medie assintotiche dei numeri degli individui di qualcuna delle specie mangiate (se non di tutte) cresceranno e le medie assintotiche dei numeri degli individui di qualcuna delle specie mangianti (se non di tutte) diminuiranno.

Se il numero delle specie è dispari non è possibile che il numero degli individui di ciascuna specie resti limitato fra due numeri positivi, onde l'associazione non ha carattere stabile. Si potrà assistere allora all'esaurimento di qualche specie: ad esempio, in circostanze che qui non è necessario precisare, si trova che una specie tende assintoticamente a un esaurimento, mentre le rimanenti $n-1$ specie tendono alle fluttuazioni delle associazioni con un numero pari di specie, vicine al loro stato stazionario. Ma se il numero degli individui di una delle specie crescerà indefinitamente si può riconoscere che le equazioni (16) finiranno col non essere più valide; infatti si renderà allora necessario di considerare l'influenza che il numero degli individui di una specie ha sopra il suo coefficiente di accrescimento.

Una prima indagine in questa direzione si può fare supponendo che i coefficienti di accrescimento, anzichè essere le costanti ε_r , siano $\varepsilon_r = \lambda_r N_r$, dove le λ_r indicano delle costanti positive o nulle. Essa conduce alla seguente proposizione: *Se esiste uno stato stazionario senza esaurimento di specie, e se i coefficienti di accrescimento di una o più specie decrescono linearmente col crescere del numero dei rispettivi individui, mentre i coefficienti di accrescimento delle altre specie sono costanti, partendo da uno stato iniziale qualunque diverso da quello stazionario si avranno sempre per le prime o variazioni assintotiche o fluttuazioni che andranno smorzandosi. Se tutti i coefficienti decresceranno nel modo suddetto lo stato del sistema tenderà verso quello stazionario.* Si può dire che le azioni che tendono a ridurre l'incremento di ciascuna specie col crescere del numero degli individui che ad essa appartengono, producono un effetto analogo a quello degli attriti interni in un sistema materiale, cioè smorzano le fluttuazioni.

Più generalmente si può supporre che i coefficienti di accrescimento dipendano linearmente ed in modo qualunque dai numeri degli individui di tutte le specie, e che gli effetti degli incontri degli individui di specie diverse siano risentiti in modo qualunque, purchè costante, dalle

specie stesse, proporzionalmente al numero degli incontri. Si possono allora scrivere le equazioni seguenti:

$$(17) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_s^n p_{rs} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

nelle quali le ε_r e le p_{rs} indicano costanti qualunque. Queste equazioni sono evidentemente assai più generali delle (16) e valgono, oltre che per le associazioni conservative, anche per quelle dissipative; per queste ultime da esse discende che *il numero degli individui di ciascuna specie è limitato fra numeri positivi, e le variazioni delle singole specie saranno assintotiche o saranno fluttuazioni smorzate che faranno tendere l'associazione biologica verso lo stato stazionario.*

Accenneremo ancora ad un ulteriore affinamento della ricerca. Nelle (17) figurano i coefficienti di accrescimento naturale ε_r , che si suppongono costanti; ma in realtà essi cambiano, non foss'altro che in dipendenza dell'avvicinarsi delle stagioni a cui deve certamente una variazione col tempo a periodo annuale. Conviene pertanto indagare l'influenza di circostanze ambientali periodiche, e ciò si può iniziare sostituendo alle ε_r nelle (17) le espressioni

$$\varepsilon_r + g'_r \cos kt + g''_r \sin kt,$$

nelle quali g'_r , g''_r e k sono costanti. Già questo primo tentativo mette in evidenza un fatto notevole se le costanti g'_r e g''_r sono tanto piccole che si ritenga lecito trattarle come quantità infinitesime del primo ordine, sicchè i valori medi dei coefficienti di accrescimento durante il periodo $2\pi/k$, cioè le ε_r , differiscono poco dai valori variabili; allora *se prendendo come coefficienti d'accrescimento questi valori medi si ottengono variazioni assintotiche o fluttuazioni smorzate o non smorzate vicine ad uno stato stazionario (variazioni proprie), per le piccole fluttuazioni corrispondenti ai coefficienti di accrescimento periodici varrà il principio della sovrapposizione delle variazioni proprie alle fluttuazioni forzate, cioè esse si otterranno sovrapponendo alle variazioni proprie quelle forzate aventi il periodo dei coefficienti d'accrescimento, quando esso non coincida con alcuno dei periodi delle eventuali fluttuazioni proprie.*

Un caso particolare che si può studiare in modo esauriente è quello di tre specie viventi in un ambiente limitato, come sarebbe un'isola, e la prima di esse mangia 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

per la quale ammettiamo che valga la stessa trattazione fatta per gli animali; un'altro esempio è offerto dagli insetti parassiti delle piante e dai loro parassiti.

Possiamo riassumere i risultati come segue:

1° Caso. — Anche se ammettiamo che i vegetali possano aumentare indefinitamente il nutrimento che giunge ai carnivori attraverso gli 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 (caso conservativo).

2° Caso. — Se il coefficiente di accrescimento della specie vegetale fosse costante il numero degli individui di essa crescerebbe indefinitamente, quindi conviene supporre che il detto coefficiente decresce proporzionalmente al numero degli individui (caso dissipativo). Si presentano i seguenti sottocasi:

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.

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.

c) Il nutrimento è sufficiente perchè tutte le specie vivano ed esse, attraverso variazioni assintotiche o fluttuazioni smorzate, tendono verso uno stato stazionario.

IV.

Studio delle azioni ereditarie.

Abbiamo già accennato alla opportunità di considerare anche il carattere ereditario dei fenomeni biologici se si desidera una rappresentazione più fedele di essi. Ci proponiamo ora di dare qualche indicazione sullo studio nel caso ereditario di un'associazione biologica di due specie l'una delle quali si nutre dell'altra (*).

Per un'associazione biologica di questo tipo scrivemmo, nella seconda parte di questa comunicazione, le equazioni (7); è utile ricordare che esse possono essere giustificate col seguente ragionamento:

(*) V. VOLTERRA: *Sulle fluttuazioni biologiche* [“ Rendiconti della R. Accademia Nazionale dei Lincei ”, ser. VI, vol. V. 1° sem. 1927, pp. 3-10]; *Leggi delle fluttuazioni biologiche* [ib., id., pp. 61-67]; *Sulla periodicità delle fluttuazioni biologiche* [ib., id., pp. 465-470].

Se la prima specie fosse sola il numero dei suoi individui crescerebbe nel tempo dt di $\varepsilon_1 N_1 dt$; ma nello stesso tempo il numero di incontri degli individui delle due specie è proporzionale a $N_1 N_2 dt$, ed a questo stesso numero è proporzionale il numero degli individui della prima specie che sono mangiati nel tempo dt . Indicando con γ_1 una costante positiva, potremo scrivere l'eguaglianza

$$dN_1 = \varepsilon_1 N_1 dt - \gamma_1 N_1 N_2 dt ,$$

dalla quale scende subito la (7a).

Se la seconda specie fosse sola il numero dei suoi individui diminuirebbe nel tempo dt di $\varepsilon_2 N_2 dt$; ma nello stesso tempo essa si rifornisce di nutrimento negli incontri con gli individui della prima specie, e si ammette che ciò provochi un incremento proporzionale al numero degli incontri. Indicando con γ_2 una costante positiva, potremo scrivere l'eguaglianza

$$dN_2 = -\varepsilon_2 N_2 dt + \gamma_2 N_1 N_2 dt ,$$

dalla quale scende subito la (7b).

Ma il ragionamento che porta alla (7b) non è soddisfacente, perchè il nutrimento che ricevono gli individui della seconda specie nell'intervallo di tempo dt non è quello che produce l'incremento della specie *nello stesso intervallo di tempo*; è invece il nutrimento ricevuto nei tempi precedenti che influisce sull'incremento della specie.

Noi supponiamo che la distribuzione percentuale degli individui secondo l'età non vari col tempo. Indichiamo con $f(\xi)d\xi$ il rapporto fra il numero degli individui che hanno età compresa fra ξ e $\xi + d\xi$ e il numero totale, sicchè il rapporto fra il numero degli individui che hanno età superiore a $t - \tau$ e il numero totale sarà

$$\int_{t-\tau}^{\infty} f(\xi) d\xi = \varphi(t - \tau) .$$

Ne segue che la frazione degli $N_2(t)$ individui, esistenti al tempo t , che già esisteva al tempo τ , anteriore a t , è data da $\varphi(t - \tau) N_2(t)$, e la quantità di nutrimento da essi ingerita nell'intervallo di tempo $(\tau, \tau + d\tau)$ è espressa da

$$\gamma \varphi(t - \tau) N_2(t) N_1(\tau) d\tau ,$$

dove γ indica una costante positiva. Questi nutrimenti influiranno sull'accrescimento della seconda specie all'istante t in misura diversa secondo la grandezza dell'intervallo di tempo $t - \tau$; quindi potremo misurare questa influenza moltiplicando la precedente espressione per una funzione positiva $\psi(t - \tau)$, onde avremo

$$\gamma \varphi(t - \tau) \psi(t - \tau) N_2(t) N_1(\tau) d\tau = F(t - \tau) N_2(t) N_1(\tau) d\tau .$$

Sommando tutte queste quantità, relative a tutti gli intervalli di tempo che precedono l'istante t , otterremo l'

$$\int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_2(t) N_1(\tau) d\tau .$$

Ecco dunque l'equazione che sostituisce attualmente la (7b):

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left(-\varepsilon_2 + \int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right) .$$

Possiamo concludere dicendo che nel caso ereditario lo studio delle associazioni biologiche di due specie l'una delle quali si nutre dell'altra è ricondotto, dal punto di vista analitico, allo studio del seguente sistema di equazioni:

$$(18a) \quad \frac{dN_1}{dt} = N_1(t)(\varepsilon_1 - \gamma_2 N_2(t)) ,$$

$$(18b) \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left(-\varepsilon_2 + \int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right) ;$$

la prima è un'equazione differenziale ordinaria e l'altra un'equazione integro-differenziale.

Aggiungiamo soltanto che per rendere simmetrica la trattazione matematica conviene sostituire alle (18) le seguenti, alle quali può anche darsi un significato biologico:

$$(19a) \quad \frac{dN_1}{dt} = N_1(t) \left(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau \right) ,$$

$$(19b) \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^t F_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right) ,$$

dove γ_1 e γ_2 sono costanti positive, e F_1, F_2 sono funzioni finite, continue, positive, che supporremo nulle per valori dell'argomento eguali o superiori a $T_0 > 0$ onde assicurare la convergenza degli integrali; la costante γ_2 e la funzione F_1 possono essere nulle.

Dalle (19) discendono le seguenti **leggi fondamentali delle fluttuazioni nel caso ereditario** relative all'associazione biologica di due specie l'una delle quali si nutre dell'altra:

1^a) **Legge delle fluttuazioni.** — *I numeri degli individui delle due specie oscillano indefinitamente attorno ai valori corrispondenti allo stato stazionario, passando, col crescere indefinito del tempo, per infiniti massimi e minimi.*

2^a) **Legge della conservazione delle medie.** — *I valori medi assintotici dei numeri degli individui delle due specie sono indipendenti dallo stato iniziale e coincidono con i valori corrispondenti allo stato stazionario.*

3^a) **Legge della perturbazione delle medie.** — *Se si cerca di distruggere uniformemente e proporzionalmente al loro numero gli individui delle due specie, cresce la media assintotica del numero degli individui della specie mangiata e diminuisce quella del numero degli individui della specie mangiante.*

Ricorderemo infine che nel caso ereditario non possono sussistere piccole fluttuazioni periodiche intorno allo stato stazionario.
