Bollettino
Unione Matematica Italiana

Vera Tarabini

Sulle fluttuazioni biologiche.

Bollettino dell'Unione Matematica Italiana, Serie 3, Vol. **8** (1953), n.4, p. 422–428.

Zanichelli

<http://www.bdim.eu/item?id=BUMI_1953_3_8_4_422_0>

Sulle fluttuazioni biologiche.

Nota di VERA TARABINI (a Ferrara)

Sunto. - *Si considerano due specie biologiche di cui una vive a spese dell'altra e, modificando lievemente le ipotesi del* VOLTERRA, *si dimostra che il numero degli individui delle due specie tende a un valore costante o a una funzione periodica rappresentata da un ciclo limite.*

1. Il VOLTERRA, in alcune ricerche, ormai classiche [1], ha trattato il problema delle variazioni del numero di individui di due specie, coesistenti in un medesimo ambiente, di cui l'una si

[1] Esposte nel volume dello stesso Autore: "*Leçons sur la Theorie Mathématique de la lutte pour la vie*," (Paris Gauthiers Villars 1931) Vedi anche U. D'ANCONÀ: *La lotta per l'esistenza* (Torino Einaudi 1942).

nutre solo a spese dell'altra. Ammesso che il numero N_1 e N_2 di ndividui delle due specie, sia sufficientemente grande, in modo da poter trattare N_1 e N_2 come funzioni continue e differenziabili del tempo t, e detto $\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt}$ i coefficienti di accrescimento delle due specie, conforme alle idee del VOLTERRA, si potrà scrivere, se la seconda specie è quella che vive a spese della altra:

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 + f_1(N_1, N_2) \qquad \frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_2 + f_2(N_1, N_2). \tag{1}$$

In queste equazioni $f_1(N_1, N_2)$, $f_2(N_1, N_2)$ sono funzioni di N_1 e N_2 nulle per $N_1 = 0$, $N_2 = 0$, mentre ε_1 e ε_2 sono costanti positive, perchè la prima specie, in assenza della seconda ($N_2 = 0$), tende a crescere in ogni caso (quindi anche per N_1 piccolo); mentre la seconda specie in assenza della prima tende a diminuire, per mancanza di nutrimento.

Sulle funzioni $f_1(N_1, N_2)$ e $f_2(N_1, N_2)$ il VOLTERRA fa, almeno nel caso da lui studiato con maggior profondità, le seguenti ipotesi semplificatrici. Ammette anzitutto $f_1(N_1, N_2)$ proporzionale ad N_2 con coefficiente $-\gamma_1$ negativo e indipendente da N_1, cioè $f_1(N_1, N_2) = -\gamma_1 N_2$, in quanto all'aumentare di N_2, aumenta la possibilità che gli individui della prima specie vengano divorati, quindi diminuiscano di numero. In modo analogo, poichè al crescere degli individui della prima specie, aumenta la possibilità di nutrimento della seconda, il VOLTERRA ammette $f_2(N_1, N_2)$ proporzionale e dello stesso segno di N_1, cioè $f_2(N_1, N_2) = \gamma_2 N_1$. In questa ipotesi le (1) diventano:

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) \qquad \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1). \tag{2}$$

Da queste equazioni si deduce l'esistenza di una posizione di equilibrio (diversa da quella nell'origine dove $N_1 = N_2 = 0$), cioè una soluzione di (2) per cui N_2 e N_1 hanno valori costanti; uguali rispettivamente a $\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$, $\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$. Il punto del piano N_1, N_2, per cui N_1 e N_2 assumono i predetti valori è, ovviamente, singolare per il sistema (2) e si può facilmente provare, che esso è un centro. Più in generale il VOLTERRA ha dimostrato che, in qualunque caso, il punto di coordinate N_1, N_2, descrive una curva chiusa intorno a quel punto singolare e quella curva dipende dalle condizioni iniziali.

In questa Nota ammetteremo ancora $f_2(N_1, N_2)$ proporzionale ad N_1, ma supporremo il coefficiente di accrescimento della prima specie dipendente anche dal numero di individui della specie stessa. Più precisamente e a differenza di analoghe ipotesi del VOLTERRA, ammetteremo che il coefficiente di accrescimento contenga, oltre al termine $-\gamma_1 N_2$, un altro termine positivo per piccoli valori di N_1, negativo per grandi valori di N_1, meglio uguale a: $\delta_1 N_1 - \lambda_1 N_1^3$, con δ_1 e λ_1 positivi e molto piccoli. Avremo perciò in luogo di (2) il sistema:

$$(3) \qquad \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 + \delta_1 N_1 - \lambda_1 N_1^3), \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1).$$

Ora le soluzioni del sistema (3) risultano, dal punto di vista matematico, di tipo molto diverso da quelle del sistema (1).

Infatti esiste in questo caso, una posizione di equilibrio diversa dall'origine, ma essa è un fuoco stabile o instabile. Quindi è da attendersi (poichè, per ragioni intuitive, N_1 e N_2 devono sempre essere positive e rimanere limitate) che, se il fuoco è stabile il sistema tenda alla posizione di equilibrio sicchè, a differenza del caso di VOLTERRA, siano smorzate le fluttuazioni del numero di individui delle due specie. Al contrario, se il fuoco è instabile, le soluzioni di (3) tendano ad un ciclo limite, cioè il numero N_1 e N_2 di individui delle due specie tenda a diventare oscillatorio non smorzato, con una legge del tutto indipendente dalle condizioni iniziali. Questa congettura, è stata confermata, adoperando i metodi di approssimazione della meccanica non lineare (precisamente quello di KRYLOFF e BOGOLIUBOFF ([2])), metodi certamente applicabili se le condizioni iniziali e il ciclo limite sono vicini alla posizione di equilibrio.

È da notare che la nostra ipotesi, sulla $f_1(N_1, N_2)$, potrebbe avere anche significato biologico, in quanto essa equivale ad ammettere il coefficiente d'accrescimento di una data specie, crescente col numero degli individui, fino a quando questo nnmero non è troppo elevato (per la maggior facilità di procurarsi il nutrimento, quando gli individui sono in maggior numero), per diminuire quando diventa molto grande (perchè il nutrimento ha raggiunto un limite insuperabile, ed è perciò troppo poco per ogni individuo), ipotesi plausibile, ad esempio, per la specie umana. Spetta però al biologo, confermare o meno la possibilità dell'ipotesi sopra esposta, a noi interessano essenzialmente le proprietà matematiche delle equazioni, che la traducono analiticamente.

([2]) Per esempio N. MINORSKY. *Meccanica non lineare,* Bollettino dell'Unione Matematica Italiana. Serie III, Vol. V. 1950, pag. 313-330.

2. Riprendiamo il sistema (3) e cerchiamo i valori k_1 e k_2 di N_1 ed N_2, corrispondenti a soluzioni di equilibrio. Escluso il caso $N_1 = 0$ $N_2 = 0$, k_1 e k_2 dovranno annullare i termini entro parentesi a secondo membro di (3) sicchè si ha:

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 k_2 + \delta_1 k_1 - \lambda_1 k_1^3 = 0 \qquad \varepsilon_2 - \gamma_2 k_1 = 0 \tag{4}$$

da cui

$$k_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \qquad k_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\delta_1}{\gamma_1}\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right) - \frac{\lambda_1}{\gamma_1}\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)^3.$$

Per studiare la natura di questo punto di equilibrio, singolare per il sistema (3), poniamo:

$$N_1 = (1 + \nu_1)k_1 \qquad N_2 = (1 + \nu_2)k_2. \tag{5}$$

Tenendo presente che:

$$\begin{aligned} N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 + \delta_1 N_1 - \lambda_1 N_1^3) &= (1 + \nu_1)k_1[\varepsilon_1 - \gamma_1 k_2 - \gamma_1 k_2 \nu_2 + \\ &+ \delta_1 k_1 + \delta_1 k_1 \nu_1 - \lambda_1 k_1^3 - 3\lambda_1 k_1^3 \nu_1 - 3\lambda_1 k_1^3 \nu_1^2 - \lambda_1 k_1^3 \nu_1^3] = \\ &= (1 + \nu_1)k_1[(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)\nu_1 - \gamma_1 k_2 \nu_2 - 3\lambda_1 k_1^3 \nu_1^2 - \lambda_1 k_1^3 \nu_1^3], \end{aligned}$$

il sistema (3) diventa:

$$\begin{cases} \dfrac{d\nu_1}{dt} = (1 + \nu_1)[(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)\nu_1 - 3\lambda_1 k_1^3 \nu_1^2 - \lambda_1 k_1^3 \nu_1^3 - \gamma_1 k_2 \nu_2], \\ \dfrac{d\nu_2}{dt} = \varepsilon_2 \nu_1 (1 + \nu_2). \end{cases} \tag{6}$$

Ovviamente il sistema ora scritto, ha un punto singolare per $\nu_1 = 0$, $\nu_2 = 0$. Per studiare la sua natura basta considerare il sistema che si ottiene da (6) trascurando i termini non lineari, cioè:

$$\begin{cases} \dfrac{d\nu_1}{dt} = -\gamma_1 k_2 \nu_2 + [\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3]\nu_1, \\ \dfrac{d\nu_2}{dt} = \varepsilon_2 \nu_1. \end{cases} \tag{7}$$

L' equazione fondamentale nell' incognita ρ corrispondente a questo sistema [3] è:

$$\begin{vmatrix} (\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3) - \rho & -\gamma_1 k_2 \\ \varepsilon_2 & -\rho \end{vmatrix} = 0. \tag{8}$$

[3] G. Sansone: *Equazioni differenziali nel campo reale.* Bologna, Zanichelli 1949, Cap. II, § 1, pag. 151 e segg.

Il discriminante Δ della (7) vale ovviamente:

$$\Delta = (3\lambda_1 k_1^3 - \delta_1 k_1)^2 - 4\varepsilon_2\gamma_1 k_2$$

che sarà minore di zero, in quanto abbiamo supposto λ_1 e δ_1 molto piccoli. Il punto singolare è perciò un fuoco, che sarà instabile o stabile a seconda che il coefficiente di ρ della equazione (8) è negativo o positivo, cioè a seconda che è $\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3$ positivo o negativo. Se fosse $\Delta > 0$, il punto singolare sarebbe un nodo instabile o stabile sempre a seconda che $\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3$ è positivo o negativo.

3. Per meglio studiare il problema riprendiamo il sistema (6) che scriveremo, per brevità, così:

$$(9)\qquad \begin{cases} \dfrac{d\nu_1}{dt} = -\gamma_1 k_2 \nu_2 - \gamma_1 k_2 \nu_1 \nu_2 + (1+\nu_1)F(\nu_1). \\[2mm] \dfrac{d\nu_2}{dt} = \varepsilon_2 \nu_1 + \varepsilon_2 \nu_1 \nu_2 \end{cases}$$

dove

$$(10)\qquad F(\nu_1) = (\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)\nu_1 - 3\lambda_1 k_1^3 \nu_1^2 - \lambda_1 k_1^3 \nu_1^3.$$

Applichiamo ora il metodo di KRYLOFF e BOGOLIUBOFF, cioè poniamo:

$$(11)\qquad \begin{cases} \nu_1 = a\sqrt{\varepsilon_1}\cos(\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\, t + \Phi) \\ \nu_2 = a\sqrt{\varepsilon_2}\,\mathrm{sen}\,(\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\, t + \Phi) \end{cases}$$

dove a e Φ sono funzioni di t. Si ha allora, sostituendo (10) in (9) e ponendo per brevità $\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\, t + \Phi$ uguale a φ, dopo semplici passaggi:

$$(12)\qquad \begin{cases} \dfrac{da}{dt}\sqrt{\varepsilon_1}\cos\varphi - a\,\mathrm{sen}\,\varphi\varepsilon_1\sqrt{\varepsilon_2} - a\sqrt{\varepsilon_1}\,\mathrm{sen}\,\varphi\dfrac{d\Phi}{dt} = -\gamma_1 k_2\sqrt{\varepsilon_2}\, a\,\mathrm{sen}\,\varphi - \\ -\gamma_1 k_2 a^2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\,\mathrm{sen}\,\varphi\cos\varphi + (1+\sqrt{\varepsilon_1}\, a\cos\varphi)F(a\sqrt{\varepsilon_1}\cos\varphi), \\ \dfrac{da}{dt}\sqrt{\varepsilon_2}\,\mathrm{sen}\,\varphi + a\sqrt{\varepsilon_2}\cos\varphi\dfrac{d\Phi}{dt} = \varepsilon_2 a^2\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}\cos\varphi\,\mathrm{sen}\,\varphi. \end{cases}$$

Risolvendo questo sistema rispetto a $\frac{da}{dt}$ e $\frac{d\Phi}{dt}$ si ha:

$$
(13)\quad \left\{
\begin{aligned}
\frac{da}{dt} &= \frac{1}{\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}}[\varepsilon_1\varepsilon_2\sqrt{\varepsilon_2}a^2 \operatorname{sen}^2\varphi\cos\varphi + \sqrt{\varepsilon_2}\,a\operatorname{sen}\varphi\cos\varphi(\varepsilon_1\sqrt{\varepsilon_2} - \\
&\quad - \gamma_1 k_2\sqrt{\varepsilon_2}) - \gamma_1 k_2 a^2\varepsilon_2\sqrt{\varepsilon_1}\operatorname{sen}\varphi\cos^2\varphi + \\
&\quad + \sqrt{\varepsilon_2}\cos\varphi(1 + \sqrt{\varepsilon_1}a\cos\varphi)F(a\sqrt{\varepsilon_1}\cos\varphi)], \\
\frac{d\Phi}{dt} &= \frac{1}{a\sqrt{\varepsilon_1\varepsilon_2}}[\varepsilon_1\varepsilon_2\sqrt{\varepsilon_2}a^2\cos^2\varphi\operatorname{sen}\varphi - \sqrt{\varepsilon_2}\,a\operatorname{sen}^2\varphi(\varepsilon_1\sqrt{\varepsilon_2} - \\
&\quad - \gamma_1 k_2\sqrt{\varepsilon_2}) + \varepsilon_2\sqrt{\varepsilon_1}\gamma_1 k_2 a^2\operatorname{sen}^2\varphi\cos\varphi - \\
&\quad - \sqrt{\varepsilon_2}\operatorname{sen}\varphi(1 + \sqrt{\varepsilon_1}\,a\cos\varphi)F(a\sqrt{\varepsilon_1}\cos\varphi)].
\end{aligned}\right.
$$

Ora si è supposto λ_1 e δ_1 molto piccoli, inoltre il sistema si scosti così poco dalla posizione di equilibrio da ritenere molto piccoli i termini in a^2. Allora i secondi termini di (13) possono ritenersi molto piccoli, (si ricordi $\sqrt{\varepsilon_2}(\varepsilon_1 - \gamma_1 k_2)$ vale $\sqrt{\varepsilon_2}\left[\lambda_1\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)^3 - \delta_1\left(\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}\right)\right]$ ed applicando il metodo di KRYLOFF e BOGOLIUBOFF, si possono sostituire con i loro valori medi rispetto a φ, in un intervallo $(0, 2\pi)$, trattando a come costante. Tenendo conto che il valore medio di $\operatorname{sen}^n\varphi\cos\varphi$, $\operatorname{sen}\varphi\cos^n\varphi$ (n intero positivo o nullo) e delle potenze dispari di $\cos\varphi$ è nullo, mentre:

$$
\frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}\cos^2\varphi\,d\varphi = \frac{1}{2} \qquad \frac{1}{2\pi}\int_0^{2\pi}\cos^4\varphi\,d\varphi = \frac{3}{8},
$$

si ha

$$
(14)\quad \left\{
\begin{aligned}
\frac{da}{dt} &= \frac{1}{2}(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)a - \frac{3}{2}\lambda_1 k_1^3\varepsilon_1 a^3 \\
\frac{d\Phi}{dt} &= \frac{1}{2}\left(\delta_1 k_1\sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} - \lambda_1 k_1^3\sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}}\right).
\end{aligned}\right.
$$

Queste equazioni se integrate permettono di conoscere la variazione dell'ampiezza e la correzione non lineare della frequenza.

Per conoscere la variazione di a, integriamo la prima equazione di (14). Si ha subito, separando le variabili:

$$
\frac{2da}{(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)a - 3\lambda_1 k_1^3\varepsilon_1 a^3} = dt
$$

da cui, se C è una costante d'integrazione da calcolarsi con le condizioni iniziali:

$$\left[\log\left(a+\sqrt{\frac{\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3}{3\lambda_1 k_1^3 \varepsilon_1}}\right) + \log\left(a-\sqrt{\frac{\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3}{3\lambda_1 k_1^3 \varepsilon_1}}\right) - 2\log a\right] =$$
$$= -(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)t + \log C.$$

Ossia passando dai logaritmi ai numeri:

$$1 - \frac{\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3}{a^2 3\lambda_1 k_1^3 \varepsilon_1} = Ce^{-(\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3)t}. \tag{15}$$

Ora se il fuoco è instabile, l'esponente tende allo zero per $t \to \infty$, e si ha che:

$$\lim_{t\to\infty} a^2 = \frac{\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3}{3\lambda_1 k_1^3 \varepsilon_1}$$

cioè al tendere di t all'infinito, l'ampiezza delle oscillazioni tende ad un valore costante indipendente dalle condizioni iniziali. In altre parole, le ν_1 e ν_2 tendono a portarsi su un ciclo limite, cioè su una curva ben determinata, e indipendente dalle condizioni iniziali.

Invece se il fuoco è stabile cioè $\delta_1 k_1 - 3\lambda_1 k_1^3 < 0$, poichè C è positiva (in quanto il primo membro di (15) è la somma di due quantità positive), si ha che il secondo membro di (15) tende per $t \to \infty$ a $+\infty$, sicchè a^2 per $t \to \infty$ deve tendere allo zero, e il sistema tende a portarsi nella posizione di equilibrio, come si era affermato.