

# UN'INATTESA CORRISPONDENZA TRA MATEMATICA E BIOLOGIA. L'EPISTOLARIO DI VITO VOLTERRA E UMBERTO D'ANCONA

Sandra Linguerri\*

## Abstract

The 1920s marked the birth of mathematical biology, namely the study of the dynamics of the interactions between heterospecific populations in the same ecosystem. The key figures of the new scientific discipline are the physicist and mathematician Vito Volterra (1860 – 1940) and the biologist Umberto d'Ancona (1896-1964), as well as the work they collaborated on. Volterra had already been active in the field of the humanities since 1901, when he published his Proclusion *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali* (*On the attempts to apply mathematics to the biological and social sciences*). Volterra had since then approached the study of life phenomena as empirical data to be expressed formulaically through the creation of mathematical models. Said approach was indeed first described in the aforementioned proclusion. For his part, D'Ancona tackled the issue of marine population equilibrium through statistical observations acquired from fishing data. Said data allowed him to formulate a theory, which in turn became a law thanks to the mathematical models provided by Volterra. The law was later used by biologists and ecologists as a tool to predict population trends.

The conceptual analysis of mathematical biology offered by Volterra is characterized by methodologies adapted from various subjects, such as rational mechanics, the study of predator-prey interactions and gas kinetics, as a reference to Darwin's work. The recent discovery of a large part of the correspondence between Volterra and D'Ancona adds a missing piece to the understanding of this topic spanning different disciplines.

## Umberto D'Ancona: il mare come laboratorio

Fra i carteggi che segnano i primi sviluppi della matematica delle popolazioni nel corso degli anni Venti e Trenta del Novecento, durante la cosiddetta “golden age of theoretical ecology”,<sup>1</sup> quello intercorso tra il matematico Vito Volterra<sup>2</sup> e suo genero, lo zoologo Umberto D'Ancona,<sup>3</sup> è uno dei più corposi e rilevanti. Finora erano note le lettere di D'Ancona a Volterra

---

\*Università di Bologna, sandra.linguerri@unibo.it

<sup>1</sup> Francesco M. Scudo, James R. Ziegler, *The Golden Age of Theoretical Ecology: 1923-1940*, Berlin-Heidelberg-NewYork, Springer-Verlag, 1978.

<sup>2</sup> La bibliografia su Volterra è corposa. Mi limito pertanto a citare le due monografie Judith R. Godstein, *The Volterra Chronicles. The Life and Times of an Extraordinary Mathematician 1860-1940*, Providence, AMS, 2007; Angelo Guerraggio, Giovanni Paoloni, *Vito Volterra*, Roma, Franco Muzzio Editore, 2008.

<sup>3</sup> *Lettere di Umberto D'Ancona. Biologo marino lagunare*, a cura di Elena Canadelli, Padova, Libreria Editrice, 2015; *Umberto D'Ancona. Due giornate di Studio*, a cura di Alessandro Minelli, Treviso, Antilia, 2016.

conservate nell'Archivio Volterra ai Lincei;<sup>4</sup> mancavano invece all'appello le lettere di quest'ultimo. Si tratta di una corrispondenza di oltre 100 epistole che si snoda tra il 1927 e il 1939<sup>5</sup> e che offre particolari interessanti sulla nascente ecologia matematica, un inedito campo di studi di cui Volterra e D'Ancona furono tra i principali protagonisti.

Secondo la versione più accreditata lo stimolo decisivo alle ricerche congiunte di Volterra e D'Ancona venne da una serie di statistiche sulla consistenza del patrimonio ittico dell'Alto Adriatico, che raccoglieva i dati relativi alla produttività della pesca nel periodo compreso tra il 1905 e il 1923. Compilate da D'Ancona, all'interno di un dibattito che riguardava il supposto depauperamento delle risorse marine a causa di un prelievo divenuto sempre più efficace da quando si erano imposte le barche a motore, le statistiche in questione erano state pubblicate nel 1922 e nel 1926 nelle "Memorie del Regio Comitato talassografico italiano" (CTI).<sup>6</sup> Esse avevano evidenziato un fatto di difficile interpretazione. Durante la Prima guerra mondiale si era verificato un significativo rallentamento della pesca industriale, che però non si era tradotto in una maggiore fecondità delle acque; bensì, in un mutamento della composizione dell'associazione biologica a favore delle specie predatrici – di valore economico meno rilevante – rispetto a quelle predate. D'Ancona ipotizzava che proprio la diminuzione dell'attività di cattura sfavorisse le prede e avvantaggiasse i predatori. Ma era possibile dimostrarlo? La matematica poteva aiutare?

All'epoca D'Ancona era un giovane ricercatore, libero docente in anatomia e fisiologia comparata, ma con alle spalle una buona esperienza come assistente presso il Comitato talassografico italiano dal 1921. Il Talassografico era un organismo fondato da Volterra nel 1908 che ebbe, fin dagli esordi, una funzione cruciale nel campo della pesca e della navigazione tanto in Italia, quanto all'estero all'interno della Commission internationale pour l'exploration scientifique de la mer Méditerranée.<sup>7</sup>

D'Ancona aveva intuito le enormi potenzialità di studio offerte dall'ambiente naturale della zona compresa tra Chioggia, Venezia, Trieste, Fiume e la costa emiliano-romagnola, al fine di testare l'influenza dell'azione umana sugli equilibri biologici marini.

Le sue conclusioni sotto il profilo pratico furono duplici: per un verso, D'Ancona riconosceva che l'attività della pesca avesse un impatto considerevole sulla ricchezza faunistica del mare; per l'altro, che un prelievo moderato e ben regolamentato creava nel mare un equilibrio biologico economicamente più favorevole di quello naturale. In altri termini esisteva un *optimum* di intensità della pesca vantaggioso per i mercati e non nocivo per il mare; superando tale *optimum* si sarebbe rischiato lo spopolamento delle acque.

<sup>4</sup> Tali lettere sono ora pubblicate nel fondamentale volume *The Biology of Numbers. The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*, a cura di Giorgio Israel, Ana Millán Gasca, Basel-Boston-Berlin, Birkhäuser Verlag, 2002. Per ragioni di spazio, mi permetto di rinviare ai ricchi riferimenti bibliografici riportati in questo testo.

<sup>5</sup> Ringrazio vivamente gli eredi Volterra e D'Ancona per avermi messo a disposizione queste lettere che sono in corso di pubblicazione. A conoscenza di chi scrive gli originali sono stati donati all'Accademia Galileiana di scienze, lettere e arti di Padova che, insieme alla Biblioteca Civica, è sede di conservazione dell'Archivio di Umberto D'Ancona. Nelle note del presente articolo là ove non diversamente specificato si fa riferimento a tali lettere.

<sup>6</sup> Umberto D'Ancona, *Notizie sulla pesca del Golfo di Fiume*, "Memorie del R. Comitato talassografico italiano", Memoria XCIV (1922); Id., *Dell'influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell'Alto Adriatico*, "Memorie del R. Comitato talassografico italiano", Memoria CXXXVI (1926).

<sup>7</sup> Sandra Linguetti, *Vito Volterra e il Comitato talassografico italiano. Imprese per aria e per mare nell'Italia Unita (1883-1930)*, Firenze, Olschki, 2005; Ead., *The Oceanographic Achievements of Vito Volterra in Italy and Abroad*, "Athens Journal of Mediterranean Studies", 3 (2017), 3, pp. 251-265.

Sotto il profilo teorico, d'Ancona capì che le fluttuazioni dei pesci, divisi in voraci e divorati, davano origine a delle oscillazioni che, se analizzate con un opportuno linguaggio matematico, potevano condurre alla formulazione di una legge in grado di spiegare una questione fondamentale per l'ecologia: le dinamiche predatore-preda.

Ed è a questo punto che entra in scena Volterra, il quale da fisico-matematico aveva dimostratezza con le oscillazioni dei sistemi meccanici.

## Vito Volterra: una convinta inclinazione applicativa e un'attitudine filosofica nuova

Vito Volterra era una delle massime personalità scientifiche e culturali italiane dell'epoca e non solo come matematico di fama internazionale grazie alle ricerche con le quali, da giovane, nel 1887, aveva fondato l'analisi funzionale. La più brillante applicazione che Volterra fece di questo nuovo strumento matematico fu quella dello studio della fisica ereditaria nei sistemi elastici, con ricadute di grande attualità nello sviluppo della meccanica dei solidi e delle costruzioni ingegneristiche.

Inoltre, all'impegno negli studi, Volterra affiancò una spiccata consapevolezza del valore economico e sociale delle conoscenze scientifiche. Questo convincimento si concretizzò nella sua multiforme attività di organizzatore di imprese istituzionali e di manager della ricerca scientifica, che egli portò avanti grazie al suo ruolo di senatore dal 1905. Nel 1907 egli costituì la Società italiana per il progresso delle scienze, da cui scaturì il citato CTI; mentre, nel 1923 fondò il Consiglio nazionale delle ricerche, primo ente in Italia a svolgere un ruolo cruciale nel settore tecnico-industriale.<sup>8</sup> Contestualmente, ricoprì ruoli apicali in importanti istituzioni straniere e italiane e tra queste la presidenza dell'Accademia nazionale dei Lincei.<sup>9</sup>

Volterra si muoveva con estrema disinvoltura non solo nei contesti organizzativi e istituzionali, ma anche in campi inediti del sapere scientifico – ove le contaminazioni trans-disciplinari erano più feconde – che egli aggrediva sotto il profilo teorico e metodologico. Un esempio illuminante è la nota *Prolusione Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, con la quale egli aprì l'anno accademico 1901-02 all'Università di Roma.

Qui Volterra fornì una delle prime chiare definizioni di modello matematico<sup>10</sup> proprio nel momento in cui si confrontava con altre discipline e, in particolare, con la biologia.

I modelli matematici – enunciava Volterra – sono idealizzazioni e semplificazioni delle realtà progettate per “tradurre nel linguaggio dell'aritmetica e della geometria” i complessi “fatti della natura”. Essi consistono nello “studiare le leggi con cui variano gli enti suscettibili di misura [...] spogliandoli di certe proprietà o attribuendone loro alcune in modo assoluto e stabilire una o più ipotesi elementari che regoli il loro variare simultaneo e complesso”. Questo – proseguiva Volterra – “segna il momento in cui veramente si gettano le basi sulle quali potrà costruirsi l'intero edificio analitico”.<sup>11</sup>

<sup>8</sup> Raffaella Simili, *La presidenza Volterra*, in *Per una storia del Consiglio Nazionale delle Ricerche*, a cura di Raffaella Simili e Giovanni Paoloni, Roma-Bari, Laterza, 2001, vol. I, pp. 72-127.

<sup>9</sup> Ead., *Vito Volterra. Mister Italian Science*, in *Scienziati, patrioti, presidenti. L'Accademia Nazionale dei Lincei 1874-1926*, a cura di Raffaella Simili, Roma-Bari, Laterza, 2012, pp. 143-186.

<sup>10</sup> Giorgio Israel, *Volterra's Analytical Mechanics' of Biological Associations*, “Archives Internationales d'Histoire des sciences”, 41 (1991), pp. 57-104 e 307-352.

<sup>11</sup> Vito Volterra, *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, in *Saggi scientifici*, rist. anastatica a cura di Raffaella Simili, Bologna, Zanichelli, 1990, pp. 10-11.

I modelli non sono però un riflesso ‘impallidito’ del mondo reale, bensì un’efficace strategia conoscitiva volta a stabilire una identità tra fenomeni apparentemente distanti tra loro, ma regolati dalle medesime equazioni.

Questo procedimento, dipendendo in larga misura dallo strumento analitico che si è scelto di utilizzare, ha in sé qualcosa di soggettivo; e tuttavia – proseguiva Volterra – permette di “plasmare [...] concetti in modo da poter introdurre la misura; misurare quindi; dedurre poi delle leggi; risalire da esse ad ipotesi; dedurre da queste mercé l’analisi, una scienza di enti ideali sì, ma rigorosamente logica”.<sup>12</sup>

Così concepito il modello matematico è una concettualizzazione e non una descrizione dei fenomeni empirici e, dunque, esso non potrà che essere approssimativo in prima battuta. Ciò che importa è che il modello permetta un certo grado di previsione così da guidare lo scienziato nel fare nuove osservazioni allo scopo di “confrontare” quella “scienza di enti ideali” con la “realtà; rigettare o trasformare, man mano che nascono contraddizioni fra i risultati del calcolo ed il mondo reale, le ipotesi fondamentali che han già servito”.<sup>13</sup> L’approssimazione – concludeva Volterra – quando non è un vicolo cieco spesso consente al matematico una migliore percezione e comprensione della natura e, talvolta, può condurre a conclusioni inaspettate. E ciò vale specialmente nel campo delle scienze umane, vale a dire in quelle regioni del sapere, l’economia e la biologia, nelle quali la penetrazione del metodo matematico è solo agli inizi.

Per la biologia Volterra si soffermava soprattutto sull’ardito tentativo<sup>14</sup> dell’astronomo Giovanni Virginio Schiaparelli, direttore della Specola di Brera, di costruire un modello geometrico dell’evoluzione. Quest’ultimo, in un saggio del 1898 intitolato *Forme organiche naturali e forme geometriche pure*,<sup>15</sup> ipotizzando l’esistenza di relazioni tra l’evoluzione delle forme organiche e le curve geometriche, ne proponeva uno studio comparativo. Il nucleo centrale del modello esplicativo di Schiaparelli – osservava Volterra – poggiava sulla analogia fra le curve appartenenti ad una medesima famiglia e i sistemi biologici a complessità crescente (individui, razze, specie, generi) che, avendo certi caratteri simili, potevano essere raccolti sotto un medesimo gruppo. Ebbene, proprio come le trasformazioni matematiche che generano le diverse curve di una stessa famiglia (ad esempio le coniche) possono assumere certi valori e non altri, così – proseguiva Volterra – “per un complesso di circostanze a noi ignote”<sup>16</sup> il passaggio da una forma organica a un’altra può avvenire solo tramite forme intermedie non arbitrarie.

Per questa via, Schiaparelli, poco convinto che l’azione della selezione naturale si esplicasse su una materia in grado di assumere indifferentemente qualunque forma e, soprattutto, diffidente nei confronti del “caso” strutturalmente connesso alla teoria di Darwin, avanzava l’idea che l’evoluzione fosse regolata a tipi fissi. Il che significava, per l’appunto, attribuire una non-arbitrarietà alle trasformazioni in natura. Da questo punto di vista – osservava acutamente Volterra – l’evoluzione cessava di essere libera, come nella teoria darwiniana pura, per restare vincolata a delle leggi di struttura, ovvero a dei caratteri parametrici che, limitando i tipi delle variazioni permanenti e trasmissibili alle generazioni future, conferiva al modello non solo una potenza descrittiva, ma anche la possibilità di avanzare previsioni. Si trattava dunque di un’ipotesi di indiscutibile valore euristico, quantunque potesse essere resa “ancor più intuitiva”<sup>17</sup> trasformandola da modello geometrico a modello meccanico, come in effetti Volterra si augu-

<sup>12</sup> *Ivi*, p. 11

<sup>13</sup> *Ibidem*.

<sup>14</sup> *Ivi*, p. 21.

<sup>15</sup> Giovanni Virginio Schiaparelli, *Forme organiche naturali e forme geometriche pure. Studio comparativo*, ed. anastatica con *Prefazione* di Elena Canadelli, Milano, Hoepli, 2010.

<sup>16</sup> Vito Volterra, *Sui tentativi di applicazione delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, cit., p. 24.

<sup>17</sup> *Ivi*, p. 22.

rava. La sua speranza era infatti quella che le discipline biologiche potessero fare affidamento su un metodo sicuro per orientarsi in terreni ancora oscuri e inesplorati, soprattutto in un momento in cui la teoria di Darwin, “dopo esser stata la guida delle menti per mezzo secolo”, era segnata da un profondo ripensamento che se non ne sminuiva “l'importanza” certo ne ridimensionava “la preponderanza che un tempo gli era riconosciuta”.<sup>18</sup>

## 1926: *annus mirabilis*

Volterra tornò su temi di biologia matematica in modo concreto e sistematico solo nel 1926, nella memoria *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi*,<sup>19</sup> quando, sollecitato dalla richiesta di D'Ancona, pose su basi analitiche lo studio delle fluttuazioni biologiche tra specie diverse che vivono nello stesso ambiente e di cui una preda l'altra. È il noto modello predatore/preda che, con le relative equazioni, oggi conosciute come equazioni di Lotka-Volterra, costituisce una pietra miliare per l'ecologia teorica.<sup>20</sup>

Volterra, in conformità all'idea di modello matematico descritto nella *Prolusione* del 1901, studiò il fenomeno a un livello di prima approssimazione: esaminò il caso di due sole specie, di cui una si nutre dell'altra, considerando solo la loro voracità e la capacità riproduttiva. In seguito, egli raffinò questa prima trattazione sia introducendo l'effetto pesca, per rispondere alla domanda di D'Ancona; sia estendendo l'analisi a ecosistemi di tipo più complesso per rendere il modello sempre più aderente alla realtà. Prese in considerazione associazioni a  $n$  specie; introdusse nel calcolo i cosiddetti fattori accessori, ossia differenze di età, taglia, sesso fra gli individui che compongono l'associazione; elevò il numero dei livelli trofici. Inoltre, per eliminare l'irrealistica ipotesi di un immediato aumento numerico dei predatori ad ogni predazione, formulò una versione del modello con “memoria”, introducendo un sistema di equazioni integro-differenziali in grado di trasmettere l'eredità del passato alle condizioni future di un fenomeno, in analogia con quanto da lui fatto nei suoi fondamentali studi sull'isteresi elastica tra il 1905 e il 1907.

Subito dopo la redazione di *Variazioni e fluttuazioni*, Volterra iniziò un intenso periodo di alta divulgazione scientifica per rendere note le sue idee presso il pubblico dei biologi. Nell'immediato i contatti maggiormente gravidi di conseguenze furono quelli con il naturalista inglese D'Arcy Wentworth Thompson, il quale propose a Volterra di pubblicare una breve sintesi dei suoi risultati su “Nature” nel 1926, provocando – com'è noto – una disputa con lo statista e demografo Alfred Lotka per la priorità della scoperta del modello preda-predatore e delle relative equazioni. In effetti, tali equazioni erano state formulate da Lotka nel 1925 nel volume *Elements of Physical Biology*.

All'epoca la questione della priorità fu risolta: Volterra onestamente la riconobbe a Lotka anche se non mancò di sottolineare con forza le differenze concettuali tra i loro lavori. Mentre Volterra cercava di trasferire i metodi della meccanica a un problema biologico in senso stretto,

<sup>18</sup> Vito Volterra, *Il momento scientifico presente e la nuova società italiana per il progresso delle scienze*, in *Saggi scientifici*, cit., p. 113.

<sup>19</sup> Tale memoria fu pubblicata la prima volta nelle “Memorie della R. Accademia dei Lincei”, (1926), 2, pp. 31-133; poi, nel 1927, nelle “Memorie del R. Comitato Talassografico Italiano”.

<sup>20</sup> Giorgio Israel, *Volterra e la dinamica delle popolazioni biologiche*, in *Il pensiero scientifico di Vito Volterra*, a cura di Arnaldo Roccheggiani, Ancona, La Lucerna editrice, 1990, pp. 87-113; Piero Manfredi, Giuseppe Micheli, *Ecologia matematica e delle popolazioni*, in *La matematica italiana dopo l'Unità. Gli anni tra le due guerre mondiali*, a cura di Simonetta Di Sieno, Angelo Guerraggio, Pietro Nastasi, Milano, Marcos y Marcos, 1998, pp. 671-733.

Lotka sviluppava un approccio di modellizzazione più astratto e generale, che poteva adattarsi a svariati tipi di sistemi oscillatori qualunque fosse la loro natura specifica.<sup>21</sup> Si trattava di una divergenza di principio che fu all'origine di un rapporto assai spinoso tra i due, nonché di commenti caustici affidati da Volterra alle lettere inviate a D'Ancona ancora a metà degli anni Trenta.

Nel 1931 usciva, per i tipi Gauthier-Villars, *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie*, un libro che – redatto da Marcel Brélot, giovane matematico pupillo di Volterra – raccoglieva un ciclo di conferenze tenute nel 1929 da Volterra a Parigi, presso l'Istitut Henri Poincaré su invito del direttore Emile Borel, sua antica conoscenza e buon amico.

Dal punto di vista del contenuto, le *Leçons* non aggiungevano molto a quanto già esposto in *Variazioni e fluttuazioni*, eccetto una trattazione più estesa delle analogie tra le azioni ereditarie in meccanica e in biologia. Contestualmente, Volterra metteva sotto una lente di ingrandimento quelle associazioni biologiche che egli chiamava “dissipative”. Quest'ultime, essendo vincolate dal secondo principio della termodinamica, rappresentavano esempi di associazioni reali; al contrario di quelle dette “conservative” che, analoghe ai sistemi senza attrito in meccanica, venivano considerate da Volterra situazioni ideali, che in genere non si verificano in natura.

Fu proprio la tensione tra l'applicazione dei concetti e delle tecniche matematiche suggerite dalla meccanica classica e l'obiettivo di costruire modelli sempre più realistici che spinse Volterra a cercare un dialogo serrato con i biologi, per scoprire in che misura i suoi risultati teorici corrispondessero a quelli empirici.

## Conversazioni coi biologi

A partire dal 1932-33 Volterra aprì una nuova intensa fase di relazioni epistolari,<sup>22</sup> soprattutto con scienziati continentali, tra cui Jean Régnier, farmacista capo all'Hôpital Ambroise Paré di Parigi e docente alla Facoltà di farmacologia, e con il giovane ecologista russo Georgii Frantsevich Gause, poi docente di spicco della Facoltà di biologia dell'Università di Mosca fino al 1940. Entrambi si cimentavano sul terreno della microbiologia, studiando le leggi matematiche che governano la crescita in popolazioni batteriche e i loro rapporti inter-specifici in termini di lotta per l'esistenza. Fu però con un altro scienziato russo, residente a Parigi, che Volterra intrecciò la relazione più proficua, il geofisico e matematico Vladimir Aleksandrovich Kostitzin. Quest'ultimo, concependo l'evoluzione come un processo globale bio-geo-chimico, proponeva l'idea di una co-evoluzione della materia organica e dell'ambiente, includendo in esso tanto i fenomeni geologici e atmosferici, quanto quelli della biosfera e, tra questi ultimi, le interazioni intraspecifiche e lo sviluppo degli organismi, fino ad arrivare alla vita e all'attività umana.

Intanto, nei primi mesi del 1933, si presentò l'opportunità per porre rimedio ad una lacuna delle *Leçons*, assai grave agli occhi di Volterra. Infatti, a causa di una serie di incomprensioni con Brélot, il quale aveva separato i risultati teorici da quelli empirici, il libro mancava l'obietti-

<sup>21</sup> Sulla differenza di impostazione tra Volterra e Lotka si vedano Maynard Smith, *Models in Ecology*, Cambridge, Cambridge University Press, 1974; Giorgio Israel, *The Contribution of Volterra e Lotka to the Development of Modern Biomathematics*, “History and Philosophy of Life Sciences”, 10 (1988), 1, pp. 37-49.

<sup>22</sup> Ana Millán Gasca, *Mathematical Theories versus Biological Facts: A debate on Mathematical Population Dynamics in the 1930s*, “Historical Studies in the Physical and Biological Sciences”, 26 (1996), pp. 347-403.

vo di fondere le dimostrazioni matematiche con esempi reali di associazioni biologiche. L'esito fu così deludente che, già nell'aprile del 1931, Volterra progettava un nuovo testo allo scopo di intercettare con maggior efficacia il lettore naturalista. L'occasione gli fu offerta da George Teissier, studioso di genetica delle popolazioni, docente di matematica alla Facoltà di scienze dell'Università di Parigi e vicedirettore della stazione biologica di Roscoff, il quale gli propose di cooperare a una nuova serie della collana "Actualités scientifiques et industrielles" (per i tipi Hermann) da lui diretta e dedicata ad argomenti di biometria e di statistica biologica.

Nel 1935 Volterra e D'Ancona vi pubblicarono *Les associations biologiques au point de vue mathématique* in cui Volterra, tra l'altro, riprendeva il motivo conduttore della *Prolusione* del 1901, ossia la grande fiducia nell'apparato concettuale della meccanica, giustificata dai successi ottenuti da questa disciplina e messi in luce dallo studio della sua storia. Una fiducia non ingenua tant'è che in quel manifesto programmatico essa era fortemente temperata dalla consapevolezza che "oggi molte illusioni sul modo di dare una spiegazione meccanica dell'Universo sono passate", sostituite proprio "dall'idea dei modelli meccanici i quali, se non soddisfano chi cerca nuovi sistemi di filosofia naturale, contentano provvisoriamente coloro che, più modesti, si appagano di ogni analogia matematica che valga a dissipare un poco le tenebre avvolgenti tanti fatti naturali".<sup>23</sup> Va da sé che le scienze della vita costituivano il campo di applicazione più arduo, ma anche quello più stimolante per una mente matematica curiosa e acuta come quella di Volterra.

A distanza di oltre due decenni da quella *Prolusione* Volterra tornò ad offrire una lezione metodologica sull'applicazione della matematica alla biologia, che ne *Les associations biologiques* era espressamente rivolta ai naturalisti. Non si trattava di seguire un approccio puramente quantitativo e statistico effettuato per via sperimentale, giacché era impossibile in uno studio così complesso estrarre le leggi matematiche direttamente dai dati empirici, bensì un approccio analitico-deduttivo che consideri le associazioni biologiche "entro forme ideali e tipiche" proprio come si fa "nella meccanica razionale e nella fisica matematica" ove – spiegava Volterra – "si considerano in effetti le superfici senza attrito, i fili assolutamente flessibili e inestensibili, i gas perfetti ecc."<sup>24</sup>

Ed è qui che Volterra esemplificava, seppur di passaggio, il cosiddetto "metodo degli incontri" (di cui si era già servito fin dal 1926 per studiare gli effetti prodotti dagli incontri di due individui di specie differenti) in esplicita analogia con la teoria cinetica dei gas perfetti. Ma per Volterra la scelta di un tale modello di comportamento ideale – in virtù del quale gli urti delle particelle di due gas perfetti costrette all'interno di un medesimo recipiente equivalgono agli incontri dei predatori che divorano la preda – andava di pari passo con la necessità di ancorare l'apparato matematico a processi di interazioni reciproche effettivamente biologici.

Sotto questo profilo, Volterra si collocava entro un punto di vista che, negli anni seguenti, sembrò essere fuori moda. L'analisi matematica imboccò infatti una direzione maggiormente astratta e generale, che si esprimeva nello studio di strutture auto-consistenti rispetto alle quali la centralità della verifica empirica diventò più evanescente.<sup>25</sup> Lo stesso D'Ancona fu sensibile a questi costrutti intesi come ipotesi verosimili la cui validità rimaneva indipendentemente dall'eventuale riscontro sperimentale. Ed è così che, secondo D'Ancona, Volterra avrebbe do-

<sup>23</sup> Vito Volterra, *Sui tentativi delle matematiche alle scienze biologiche e sociali*, cit., p. 21.

<sup>24</sup> Vito Volterra, Umberto D'Ancona, *Le associazioni biologiche dal punto di vista matematico*, tr. it. commentata a cura di Giorgio Israel, Roma, Edizioni Teknos, 1995, p. 10.

<sup>25</sup> Cfr. Giorgio Franceschetti, Angelo Olivieri, *Vito Volterra e l'ambiente scientifico del suo tempo*, in *Scienza, tecnologia e istituzioni in Europa. Vito Volterra e l'origine del CNR*, a cura di Raffaella Simili, Roma-Bari, Laterza, 1993, p. 50; Sergio Agostinis, *A proposito di Volterra e il ruolo della matematica in biologia*, in *Il pensiero scientifico di Vito Volterra*, Ancona, La lucerna, 1990, pp.135-152.

vuto considerare la sua teoria al fine di evitare che l'intero edificio matematico potesse franare in una fase in cui le verifiche sperimentali, non essendo ancora sufficientemente solide e concordanti, potevano facilmente essere smentite.

Ma Volterra non abbandonò il proprio punto di vista (“Per parte mia dò una grande importanza alle ricerche sperimentali [...], giacché senza ricerche sperimentali a che valgono quelle teoriche?”<sup>26</sup>), per quanto impegnativo. Egli dovette infatti confrontarsi con i rilievi assai circostanziati tanto di Friedrich Simon Bodenheimer, docente di biologia presso l'Università di Gerusalemme, quanto del citato Gause.

Il primo, pur non essendo contrario in linea di principio all'uso della matematica negli studi di ecologia, riteneva che le fluttuazioni delle associazioni biologiche non fossero causate da fattori biotici come la competizione o la predazione, ma principalmente da fattori ambientali, soprattutto climatici. Il secondo, che il metodo basato sul “principio degli incontri” potesse indurre in errore. In biologia – egli argomentava – gli incontri tra individui di specie diverse, anziché essere casuali come nelle collisioni tra molecole gassose, sono mirati, dal momento che il predatore va a caccia della preda mentre quest'ultima tenta di sfuggirgli. In altri termini, in natura l'evoluzione generata dalla lotta per la vita produceva negli organismi una serie di adattamenti biologici e di strategie compartimentali che ne modificavano le azioni reciproche.

La complessità del problema rinvigorì anziché fiaccare gli sforzi di Volterra, sia nel senso di una ricerca di attendibilità del modello elaborato allo scopo di evitare il pericolo di costruire una serie di teoremi perfetti nella loro deduzione ma poco aderenti alla realtà,<sup>27</sup> sia in una rinnovata riflessione sulla teoria di Darwin. Ma anche su quest'ultimo punto i motivi di frizione con D'Ancona non mancarono.

### “Darwin, Pesca, Terza legge”

Il tema della verifica empirica dei modelli matematici non fu l'unico argomento fonte di difficoltà e incomprensioni tra Volterra e D'Ancona. Nella loro corrispondenza vi è infatti traccia di un'ulteriore divergenza circa il valore da attribuire al concetto darwiniano della lotta per l'esistenza; concetto che Volterra prendeva in considerazione alla luce dei contenuti della cosiddetta “terza legge”. Quest'ultima esprimeva la perturbazione della media naturale delle due popolazioni per effetto della pesca la quale, pensata come distruzione indiscriminata e uniforme delle prede e dei loro nemici naturali, aveva come effetto complessivo un aumento delle prede, in accordo con le osservazioni di D'Ancona.

Come Volterra aveva evidenziato fin dal 1926 – in una estesa nota di *Variazioni e fluttuazioni* (poi riproposta nell'articolo di “Nature” *Fluctuations in the Abundance of a Species considered Mathematically*, nel contesto della citata polemica con Lotka) – tale legge formalizzava un famoso risultato anticipato in forma descrittiva nel terzo capitolo dell'*Origine delle specie*

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, grouses 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

<sup>26</sup> Volterra a D'Ancona, Roma, 1/2/1935.

<sup>27</sup> Sergio Agostinis, *A proposito di Volterra e il ruolo della matematica in biologia*, cit., pp.135-152.



less game than at present, although hundreds of thousands of game animals are now annually shot.<sup>28</sup>

L'anticipazione non matematica da parte di Darwin non deve sorprendere. Il contenuto della “terza legge” era, infatti, largamente intuitivo e alla portata dell'osservazione naturalistica. Esprimerlo in termini numerici rendeva però possibile – in linea di principio – una predizione quantitativa delle dinamiche ecologiche.<sup>29</sup>

Così nel 1926, a margine di una minuta scritta nel contesto della citata polemica con Lotka, Volterra riassumeva in tre parole il senso e l'originalità del suo lavoro sulle fluttuazioni: “Darwin, Pesca, Terza legge”.<sup>30</sup> In sostanza, richiamandosi a Darwin, Volterra voleva sottolineare come la trattazione matematica delle oscillazioni predatore-preda avesse una grande importanza dal punto di vista evolutivo.<sup>31</sup>

Nel 1926, Volterra non si soffermava però su un punto che per il biologo D'Ancona era invece fondamentale e che, non a caso, fu il tema attorno al quale i due si confrontarono nel corso degli anni Trenta: la lotta per l'esistenza è – così come è stata prospettata da Darwin – uno dei fattori che, attraverso la selezione naturale, determina l'evoluzione degli esseri viventi?

D'Ancona prendeva posizione su tale questione in un paio di lettere degne di nota del febbraio 1935 ove, dopo aver distinto in maniera sottile tra evolucionismo e darwinismo, sentenziava:

In merito all'evoluzione non credo che oggi nessuno zoologo possa obiettivamente dire di essere darwinista. Oramai questa è una fase superata. Si può essere evolucionista, ma non più darwinista. [...] Probabilmente l'evoluzione ritornerà sotto altra forma. Ma non credo sotto la forma darwiniana perché sarebbe un ritorno indietro.<sup>32</sup>

E poi abbandonata ogni prudenza, fino a “peccare di eccessi” – per dirla con le parole del suo allievo Francesco Scudo – ovvero reagire ad altrui mistificazioni della teoria di Darwin dichiarava:

Indubbiamente delle sue ricerche [...] molto rimane ancora, fra l'altro nel caso specifico la teoria della lotta per l'esistenza nei suoi riguardi all'economia della natura. Ma che la lotta per l'esistenza abbia importanza per l'evoluzione non ci crede più nessuno. Non ci crederebbe più nemmeno Darwin se visse.<sup>33</sup>

Viceversa, Volterra, fin dal 1930, guardava con soddisfazione ad una ripresa delle teorie darwiniane, sebbene tale ripresa si situasse all'interno di costrutti teorici critici nei confronti

<sup>28</sup> Vito Volterra, *Fluctuations in the Abundance of a Species Considered Mathematically*, “Nature”, 118 (1926), October 16, p. 559.

<sup>29</sup> Su questi temi si veda Giorgio Israel, *The Emergence of Biomathematics and the Case of Population Dynamics. A revival of Mechanical Reductionism and Darwinism*, “Science in Context”, 6 (1993), 2, pp. 469-509.

<sup>30</sup> Volterra a D'Arcy Thompson Wentworth 26/11/1926, Fondo Volterra, Biblioteca dell'Accademia Nazionale dei Lincei e Corsiniana.

<sup>31</sup> Francesco M. Scudo, *Vito Volterra, 'Ecology' and the Quantification of 'Darwinism'*, in *Convegno internazionale in memoria di Vito Volterra (Roma, 8-11 ottobre 1990)*, Roma, Accademia nazionale dei Lincei, 1992, pp. 313-333.

<sup>32</sup> D'Ancona a Volterra, 23/2/1935, ora in *Biology of Numbers*, cit., p. 169.

<sup>33</sup> D'Ancona a Volterra, 28/2/1935, ora in *Biology of Numbers*, cit., p. 171.

del darwinismo, come, per esempio, quelli elaborati dallo zoologo francese Maurice Caullery, che l'anno seguente diede alle stampe il volume *Le problème de l'évolution*.

Caullery, pur essendo un biologo accorto e aggiornato che sosteneva la teoria cromosomica dell'ereditarietà, pensava che i risultati della genetica avessero una portata troppo limitata per cercare in essi la soluzione complessiva del processo evolutivo, che di fatto, a suo avviso, rimaneva ignoto se non addirittura inconoscibile.

Il punto è che agli occhi di Volterra proprio nelle pieghe del dibattito sull'evoluzione sembrava emergere una forma alternativa di darwinismo “non più per evoluzione continua ma discreta e cause intrageniche”,<sup>34</sup> così scriveva a D'Ancona nel marzo del 1930.

Nel 1934 l'edizione di *The Struggle for Existence* di Gause – con ampia *Prefazione* del biologo americano Raymond Pearl – offrì un ulteriore valido sostegno ai convincimenti filo-darwiniani di Volterra. Egli ne scrisse una recensione lusinghiera, che diveniva a tratti entusiasta nel commentare la *Prefazione* di Pearl. Quest'ultima -- secondo Volterra -- aveva un grande merito perché gettava luce sulla recente ripresa degli studi sul trasformismo e sulla selezione naturale, dimostrando come il darwinismo, dopo un periodo in cui sembrava essersi eclissato, stesse riprendendo forza grazie ai nuovi indirizzi della genetica e al grande interesse destato dagli studi statistici applicati alle popolazioni.<sup>35</sup>

Sono gli anni in cui scienziati come gli inglesi Ronald A. Fischer, John B.S. Haldane e l'americano Sewall Wright stabiliscono, indipendentemente l'uno dall'altro, modelli matematici sulle distribuzioni delle frequenze geniche delle popolazioni, che preludono alla nascita della teoria sintetica dell'evoluzione. Quest'ultima darà frutti importanti, ma non nell'immediato a causa dell'ampio ricorso a impianti logico-matematici rispetto ai quali la maggior parte dei biologi dell'epoca ebbero un atteggiamento piuttosto freddo.<sup>36</sup>

Volterra non si addentrava nella questione specifica per la quale non si sentiva sufficientemente preparato; tuttavia, egli riteneva che i suoi lavori sulle associazioni biologiche potessero ben inserirsi nel nuovo clima di ricerche e costituire un capitolo significativo dell'emergente ecologia animale.

Ecco perché nel 1935, Volterra scelse di aprire il libro *Les associations* con un esplicito riferimento all'opera di Darwin e “alla *selezione naturale*, fondata *sulla lotta per l'esistenza*” da intendersi nella duplice accezione di adattamento degli organismi alle pressioni dell'ambiente e di “*concorrenza vitale*” tra individui e tra specie per il cibo.<sup>37</sup>

Nella stesura del testo a stampa, pare dunque che D'Ancona si sia piegato all'orientamento di Volterra. In privato però le discussioni continuarono. D'Ancona mantenne il punto muovendosi su piani differenti: scientifico, psicologico, e uno per così dire “nazionalista”. Sotto il profilo dei dati sperimentali, non era possibile – egli spiegava – “riesumere la teoria darwiniana senza appoggiarla su fatti nuovi” di cui però non c'era traccia all'orizzonte, poiché “al momento attuale l'ultima evoluzione che abbia avuto una sicura dimostrazione sperimentale è quella delle mutazioni. Ma queste non dimostrano l'evoluzione darwiniana”.<sup>38</sup> Sotto il profilo psicologico, egli comprendeva la reticenza di molti a “rinunciare a una teoria molto seducente e in apparenza perfettamente logica e giustificata” grazie alla quale le conoscenze zoologiche

<sup>34</sup> Volterra a D'Ancona, Paris, 8/3/1930.

<sup>35</sup> Cfr. Vito Volterra, *La théorie mathématique de la lutte pour la vie et l'expérience (À propos de deux ouvrages d C.F. Gause)*, “Scientia”, 60 (1936), 2, pp. 169-174.

<sup>36</sup> Vincenzo Cappelletti, *Il pensiero biologico negli anni di Volterra*, in *Il pensiero scientifico di Vito Volterra*, cit., pp. 87-112.

<sup>37</sup> Vito Volterra, Umberto D'Ancona, *Le associazioni biologiche studiate dal punto di vista matematico*, cit., p. 7.

<sup>38</sup> D'Ancona a Volterra, s.l., 1/5/1936, in *The Biology of Numbers*, cit., p. 178.

avevano indubbiamente compiuto enormi progressi. Mentre in Inghilterra “anche un po’ per ragioni di sentimentalismo nazionale» si continuava a prendere «le parole di Darwin come fatti sicuri”.<sup>39</sup>

Da parte sua Volterra, mantenendo centrale il richiamo ad una figura autorevole come quella di Darwin e mostrando altresì uno spiccato interesse “per il sorgere [...] di promettenti teorie dei genidi” che sembravano trasformare “molte cose sui processi evolutivi”,<sup>40</sup> riportava al centro delle conversazioni con D'Ancona la questione che più gli stava a cuore, ossia la necessità di stabilire un forte fondamento biologico alla sua teoria matematica.

## Conclusioni

Nel trattare il complesso rapporto tra scienze fisico-matematiche e teoria dell'equilibrio nel mondo biologico, Volterra sviluppa un vero e proprio discorso scientifico in nome di una revisione radicale dei confini e degli strumenti di ricerca del sapere scientifico. Da questo punto di vista, egli affida alla matematica un ruolo epistemologico preciso, poiché non si limita a offrire alla biologia il solo supporto del calcolo, bensì quel congegno di concetti e processi, a un tempo dimostrativi e logici, che le sono propri.

Tali concetti e processi non sono però – nella visione di Volterra – schemi astratti che possono essere applicati indifferentemente a qualsiasi sistema di entità; in altri termini, la sua non è una concezione linguistica della matematica capace di produrre un'unificazione nella descrizione dei fenomeni soltanto sul piano formale. Viceversa, nel caso di Volterra, il tentativo di trasferire i principi fondamentali della meccanica allo studio della dinamica delle popolazioni va di pari passo con la richiesta alla biologia sia di fornire allo strumento analitico utilizzato significati e motivazioni concrete, sia di suggerire nuovi criteri di verifica. Proprio quelli sui cui Volterra ebbe con D'Ancona vivaci discussioni.

In definitiva, la bio-matematica non è ancillare alla matematica e Volterra, pur essendo un convinto assertore dell'efficacia della fisica-matematica classica come strumento di descrizione dei fenomeni, non propone un'interpretazione piattamente riduzionista dei fenomeni biologici.

---

<sup>39</sup> *Ibidem.*

<sup>40</sup> Volterra a D'Ancona, Roma, 28/4/1936.