Dario Benedetto
Mirko Degli Esposti
Carlotta Maffei

Matematica per le scienze della vita

Quarta edizione

la Z Guarda!

cea casa editrice ambrosiana

Dario Benedetto
Mirko Degli Esposti
Carlotta Maffei

Matematica per le scienze della vita

Quarta edizione

Se vuoi accedere alle risorse online riservate

1. Vai su **my.zanichelli.it**
2. Clicca su *Registrati*.
3. Scegli *Studente*.
4. Segui i passaggi richiesti per la registrazione.
5. Riceverai un'email: clicca sul link per completare la registrazione.
6. Cerca il tuo codice di attivazione stampato in verticale sul bollino argentato in questa pagina.
7. Inseriscilo nella tua area personale su **my.zanichelli.it**

Se hai già effettuato la registrazione, per accedere ai contenuti riservati ti serve solo il codice di attivazione.

la Z Guarda!
Il digitale del tuo libro, sul tuo device

SCARICA LA APP ZANICHELLI Guarda! DA:

Scarica su App Store | DISPONIBILE SU Google Play

1. Sul libro, inquadra l'icona

2. Sullo schermo, tocca le icone

3. Guarda i video e gli altri contenuti digitali

cea casa editrice ambrosiana

© 2025 Zanichelli editore S.p.A., via Irnerio 34, 40126 Bologna [79956]
www.zanichelli.it

Diritti riservati
I diritti di pubblicazione, riproduzione, comunicazione, distribuzione, trascrizione, traduzione, noleggio, prestito, esecuzione, elaborazione in qualsiasi forma o opera, di memorizzazione anche digitale e di adattamento totale o parziale su supporti di qualsiasi tipo e con qualsiasi mezzo (comprese le copie digitali e fotostatiche), sono riservati per tutti i paesi. L'acquisto della presente copia dell'opera non implica il trasferimento dei suddetti diritti né li esaurisce.

Fotocopie e permessi di riproduzione
Le fotocopie per uso personale (cioè privato e individuale, con esclusione quindi di strumenti di uso collettivo) possono essere effettuate, nei limiti del 15% di ciascun volume, dietro pagamento alla S.I.A.E. del compenso previsto dall'art. 68, commi 4 e 5, della legge 22 aprile 1941 n. 633.
Tali fotocopie possono essere effettuate negli esercizi commerciali convenzionati S.I.A.E. o con altre modalità indicate da S.I.A.E.

Per le riproduzioni ad uso non personale (ad esempio: professionale, economico, commerciale, strumenti di studio collettivi, come dispense e simili) l'editore potrà concedere a pagamento l'autorizzazione a riprodurre un numero di pagine non superiore al 15% delle pagine del presente volume.

Le richieste vanno inoltrate a:
Centro Licenze e Autorizzazioni per le Riproduzioni Editoriali (CLEARedi),
Corso di Porta Romana 108, 20122 Milano
e-mail: **autorizzazioni@clearedi.org** e sito web: **www.clearedi.org**

L'autorizzazione non è concessa per un limitato numero di opere di carattere didattico riprodotte nell'elenco che si trova all'indirizzo
www.zanichelli.it/chi-siamo/fotocopie-e-permessi

L'editore, per quanto di propria spettanza, considera rare le opere fuori del proprio catalogo editoriale. La loro fotocopia per i soli esemplari esistenti nelle biblioteche è consentita, anche oltre il limite del 15%, non essendo concorrenziale all'opera. Non possono considerarsi rare le opere di cui esiste, nel catalogo dell'editore, una successiva edizione, né le opere presenti in cataloghi di altri editori o le opere antologiche. Nei contratti di cessione è esclusa, per biblioteche, istituti di istruzione, musei e archivi, la facoltà di cui all'art. 71-ter legge diritto d'autore.
Per permessi di riproduzione, diversi dalle fotocopie, rivolgersi a
ufficiocontratti@zanichelli.it

Licenze per riassunto, citazione e riproduzione parziale a uso didattico con mezzi digitali
La citazione, la riproduzione e il riassunto, se fatti con mezzi digitali, sono consentiti (art. 70 bis legge sul diritto d'autore), limitatamente a brani o parti di opera, a) esclusivamente per finalità illustrative a uso didattico, nei limiti di quanto giustificato dallo scopo non commerciale perseguito. (La finalità illustrativa si consegue con esempi, chiarimenti, commenti, spiegazioni, domande, nel corso di una lezione); b) sotto la responsabilità di un istituto di istruzione, nei suoi locali o in altro luogo o in un ambiente elettronico sicuro, accessibili solo al personale docente di tale istituto e agli alunni o studenti iscritti al corso di studi in cui le parti di opere sono utilizzate; c) a condizione che, per i materiali educativi, non siano disponibili sul mercato licenze volontarie che autorizzano tali usi.
Zanichelli offre al mercato due tipi di licenze di durata limitata all'anno accademico in cui le licenze sono concesse:
A) licenze gratuite per la riproduzione, citazione o riassunto di una parte di opera non superiore al 5%. Non è consentito superare tale limite del 5% attraverso una pluralità di licenze gratuite,
B) licenze a pagamento per la riproduzione, citazione, riassunto parziale ma superiore al 5% e comunque inferiore al 40% dell'opera. Per usufruire di tali licenze occorre seguire le istruzioni su **www.zanichelli.it/licenzeeducative**
L'autorizzazione è strettamente riservata all'istituto educativo licenziatario e non è trasferibile in alcun modo e a qualsiasi titolo.

Garanzie relative alle risorse digitali
Le risorse digitali di questo volume sono riservate a chi acquista un volume nuovo: vedi anche al sito **www.zanichelli.it/contatti/acquisti-e-recesso** le voci *Informazioni generali su risorse collegate a libri cartacei* e *Risorse digitali e libri non nuovi*.
Zanichelli garantisce direttamente all'acquirente la piena funzionalità di tali risorse.
In caso di malfunzionamento rivolgersi a **assistenza@zanichelli.it**
La garanzia di aggiornamento è limitata alla correzione degli errori e all'eliminazione di malfunzionamenti presenti al momento della creazione dell'opera. Zanichelli garantisce inoltre che le risorse digitali di questo volume sotto il suo controllo saranno accessibili, a partire dall'acquisto, per tutta la durata della normale utilizzazione didattica dell'opera. Passato questo periodo, alcune o tutte le risorse potrebbero non essere più accessibili o disponibili: per maggiori informazioni, leggi **my.zanichelli.it/fuoricatalogo**

Soluzioni degli esercizi e altri svolgimenti di compiti assegnati
Le soluzioni degli esercizi, compresi i passaggi che portano ai risultati e gli altri svolgimenti di compiti assegnati, sono tutelate dalla legge sul diritto d'autore in quanto elaborazioni di esercizi a loro volta considerati opere creative tutelate, e pertanto non possono essere diffuse, comunicate a terzi e/o utilizzate economicamente, se non a fini esclusivi di attività didattica.

Diritto di TDM
L'estrazione di dati da questa opera o da parti di essa e le attività connesse non sono consentite, salvi i casi di utilizzazioni libere ammessi dalla legge. L'editore può concedere una licenza. La richiesta va indirizzata a **tdm@zanichelli.it**

Redazione e indice analitico: Natalia Thea Nanni
Impaginazione: CompoMat, Configni (RI)
Ricerca iconografica: Donata Cucchi

Copertina:
– *Progetto grafico*: Falcinelli & Co., Roma
– *Immagine di copertina*: Adisak Mitrprayoon/iStockphoto

Prima edizione: giugno 2008
Seconda edizione: settembre 2012
Terza edizione: dicembre 2015
Quarta edizione: giugno 2025

Ristampa: **prima tiratura**
5 4 3 2 1 2025 2026 2027 2028 2029

Realizzare un libro è un'operazione complessa, che richiede numerosi controlli: sul testo, sulle immagini e sulle relazioni che si stabiliscono tra essi. L'esperienza suggerisce che è praticamente impossibile pubblicare un libro privo di errori. Saremo quindi grati ai lettori che vorranno segnalarceli.
Per segnalazioni o suggerimenti relativi a questo libro scrivere al seguente indirizzo:

Zanichelli editore S.p.A.
Via Irnerio 34
40126 Bologna
fax 051293322
e-mail: **linea_universitaria@zanichelli.it**
sito web: **www.zanichelli.it**

Prima di effettuare una segnalazione è possibile verificare se questa sia già stata inviata in precedenza, identificando il libro interessato all'interno del nostro catalogo online per l'Università.

Per comunicazioni di tipo commerciale: **universita@zanichelli.it**

Stampa:

per conto di Zanichelli editore S.p.A.
Via Irnerio 34, 40126 Bologna

Indice generale

Prefazione VII
Legenda dei simboli XIII

1 Contare e misurare 1
1.1 Insiemi e operazioni tra insiemi 2
BOX 1.1 Gli alfabeti della genetica 6
Esercizi 10
1.2 L'arte del contare: l'analisi combinatoria 11
Esercizi 19
1.3 Numeri e misure 19
Esercizi 27
1.4 Rappresentazione geometrica dei numeri 28
Esercizi 34
BOX 1.2 La distanza tra le specie e gli alberi filogenetici 35

2 Vettori e matrici 36
2.1 Dai numeri ai vettori 37
2.2 Operazioni con i vettori 41
2.3 La direzione dei vettori 46
Esercizi 48
2.4 Prodotto scalare 48
Esercizi 52
2.5 Vettori e sistemi di equazioni lineari 52
Esercizi 57
2.6 Matrici e trasformazioni 57
BOX 2.1 D'Arcy Thompson e la morfogenesi 61
BOX 2.2 Simmetrie negli organismi 64
2.7 Operazioni con le matrici 67
Esercizi 71
2.8 Trasformazioni inverse, autovalori e autovettori 72
Esercizi 81

3 La forma matematica dei fenomeni naturali 82
3.1 Fenomeni, modelli, funzioni 83
BOX 3.1 Geni e ambiente nello sviluppo degli organismi 86
Esercizi 89
BOX 3.2 La lunga storia dell'idea di funzione 90
3.2 Il grafico di una funzione 91
3.3 Funzioni crescenti e decrescenti, massimi e minimi 98
Esercizi 104
3.4 Funzioni di più variabili 105
Esercizi 108

4 Fenomeni complessi e funzioni elementari 110

4.1 Il mondo delle leggi lineari 111

BOX 4.1 Le cellule e il processo di divisione cellulare 117

Esercizi 119

4.2 Leggi quadratiche 119

Esercizi 124

4.3 Funzioni potenza e dimensioni della vita 124

BOX 4.2 Forma, dimensione e vita 129

Esercizi 130

5 Dinamica di popolazione e ritmi biologici 131

5.1 Funzioni esponenziali 132

BOX 5.1 I batteri e i loro meccanismi riproduttivi 135

Esercizi 137

5.2 Logaritmi 138

Esercizi 147

5.3 Le funzioni periodiche e il ritmo della vita 147

BOX 5.2 Onde 154

BOX 5.3 Elettrofisiologia 159

Esercizi 160

6 Prevedere il futuro lontano 161

6.1 Il problema del comportamento asintotico 162

BOX 6.1 La dinamica delle popolazioni malthusiane 166

6.2 Calcolare i limiti 167

Esercizi 175

6.3 Velocità di divergenza e di convergenza 175

Esercizi 180

6.4 Successioni, serie e leggi di ricorrenza 181

BOX 6.2 I numeri di Fibonacci in botanica 194

Esercizi 196

7 Le leggi del cambiamento 198

7.1 Tasso di variazione medio e istantaneo 199

Esercizi 205

7.2 Le regole per derivare 206

Esercizi 212

7.3 Lo studio di funzione 212

Esercizi 218

7.4 Derivate successive 218

7.5 Calcolo differenziale in più variabili 222

7.6 Modelli di evoluzione con tempo continuo 226

BOX 7.1 Reazioni chimiche 237

Esercizi 238

8 Integrali 240
8.1 Dalle derivate alle funzioni 241
Esercizi 249
8.2 Integrali elementari e integrali per parti 249
BOX 8.1 Il calcolo infinitesimale dai greci ai matematici moderni 250
Esercizi 256
8.3 Differenziali 257
8.4 Integrali per sostituzione 261
Esercizi 265
8.5 Calcolo integrale in più variabili 266
Esercizi 273

9 Dati e relazioni 274
9.1 Rappresentazione grafica e sintesi di dati 275
Esercizi 282
9.2 Media e varianza di variabili statistiche 282
Esercizi 287
BOX 9.1 Variazione ed evoluzione 288
9.3 Correlazione tra variabili statistiche 289
Esercizi 299

10 I casi della vita 300
10.1 Il calcolo delle probabilità 301
Esercizi 308
10.2 Eventi indipendenti 309
BOX 10.1 Geni, genotipi, fenotipi e leggi di Mendel 313
Esercizi 317
10.3 Probabilità condizionate 318
Esercizi 326

11 Modelli per l'incertezza 327
11.1 Variabili aleatorie 328
11.2 Varianza di una variabile aleatoria 331
Esercizi 335
11.3 Le principali distribuzioni discrete 336
Esercizi 348
11.4 Probabilità e genetica di popolazione 349
BOX 11.1 Gli orologi della genetica 353
Esercizi 357

12 Modelli, dati, ipotesi 359
12.1 Variabili aleatorie continue 360
12.2 Variabili gaussiane e limite centrale 366
BOX 12.1 La fortuna e la rovina del cavaliere de Méré 370
Esercizi 371
12.3 Dal campione alla popolazione 371
Esercizi 379
12.4 Ipotesi statistiche 379
Esercizi 387
Indice degli esempi applicativi 389
Indice analitico 393

Le risorse digitali

A questo indirizzo sono disponibili le risorse digitali di complemento al libro:

universita.zanichelli.it/benedetto4e

Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo il codice di attivazione personale che si trova sul bollino argentato nella prima pagina del libro. Dal sito del libro è possibile:

- guardare **video**;
- consultare le **soluzioni** degli esercizi dei libro;
- imparare con gli **Esercizi guidati**;
- mettersi alla prova accedendo ai **test interattivi di autovalutazione**;
- accedere direttamente alla versione **Ebook**.

Le risorse sono visualizzabili direttamente anche sullo smartphone scaricando l'app **laZ Guarda!**.

Le risorse digitali protette sono disponibili per chi acquista il libro nuovo. L'accesso all'Ebook e alle risorse digitali protette è personale, non condivisibile e non cedibile, né autonomamente né con la cessione del libro cartaceo.

L'app laZ Guarda!

Con l'app **laZ Guarda!** si può accedere ai contenuti digitali in modo immediato usando un device portatile, come lo smartphone o il tablet.

Inquadrando l'icona simile a quella rappresentata qui a lato, presente nella prima pagina di ogni capitolo e all'interno del testo, si può accedere alle risorse digitali del libro.

L'app **laZ Guarda!** si scarica da App Store (sistemi operativi Apple) e da Google Play (sistemi operativi Android).

Prefazione

«[...] coloro che conoscono e comprendono i principi della matematica sembrano avere un sesto senso per le cose biologiche.»

Lettere, Charles Darwin

Matematica e scienze della vita

Che cosa c'entrano le scienze della vita con la matematica? Certamente si fa questa domanda chi, iscrivendosi a un corso universitario di Scienze biologiche, naturali, ambientali o di Biotecnologie, di Farmacia o di Medicina, trova nel suo piano di studi uno o più esami di matematica. Ma anche le persone colte spesso ignorano che le influenze della matematica sono state di stimolo allo sviluppo di molti ambiti delle scienze della vita (e viceversa). Pitagora, uno dei più grandi matematici dell'antichità, insegnava nella sua scuola argomenti naturalistici in termini matematici e, molto più di recente, nel secolo scorso, Vito Volterra (1860-1940), Godfrey Harold Hardy (1877-1947), Erwin Schrödinger (1887-1961), John von Neumann (1903-1957), Alan Turing (1912-1954) – solo per citare qualche nome di matematici e fisici tra i più importanti del Novecento – hanno contribuito allo sviluppo di scienze della vita quali la genetica, la biologia cellulare, la teoria dell'evoluzione (*vedi* le letture consigliate alla fine di questa introduzione).

Il grande fisico austriaco Erwin Schrödinger (1887–1961) in una banconota austriaca da 1000 scellini. Fu uno dei padri della meccanica quantistica. In una serie di conferenze (raccolte nel famoso libro *What's life* pubblicato dalla Cambridge University Press nel 1944) aprì le porte all'approccio teorico alle questioni riguardanti la genetica e contribuì alla formazione di una nuova generazione di scienziati e scienziate (tra i quali Max L.H. Delbruk) che svilupparono la biologia molecolare.
[2022 Prachaya Roekdeethaweesab/Shutterstock.]

Come suggerisce la frase di Darwin che abbiamo scelto come apertura di questa presentazione, la matematica ha spesso aiutato a trovare risposta o a dare la sistemazione teorica definitiva a problemi riguardanti importanti questioni delle scienze della vita. D'altra parte, molte idee nuove per lo sviluppo della matematica sono venute da questioni biologiche: gli algoritmi genetici, le reti neurali, l'intelligenza di sciame (impiegata nell'ottimizzazione della gestione di complesse reti informatiche), hanno origine proprio dall'osservazione e dallo studio di fenomeni concreti.

Nonostante tutti questi successi, però, la formazione matematica di chi studia le scienze della vita non è, in generale, migliorata né, viceversa, è cresciuta, almeno in Italia, la sensibilità dei matematici nei confronti delle applicazioni biologiche.

Le cause di tale ritardo culturale sono molte e non è compito di questo libro esaminarle; l'obiettivo che qui ci poniamo è, più modestamente, quello di stimolare in chi legge un approccio diverso alle due discipline. In particolare, ci piacerebbe convincere gli studenti e le studentesse del fatto che una formazione matematica che dedichi speciale attenzione agli aspetti applicativi può essere interessante, oltre che molto utile. Nelle scuole secondarie italiane la matematica, purtroppo, è spesso considerata come un profondo e interessante gioco intellettuale, che stimola l'intelligenza, ma che ha pochi utilizzi pratici. Anche le altre discipline scientifiche però vengono spesso insegnate come se fossero indipendenti, senza considerare le relazioni che le legano l'una all'altra. La scoperta che la conoscenza è, invece, una rete di ipotesi, teorie, modelli e verifiche sperimentali interconnessi può essere sorprendente e stimolante, e può produrre grandi vantaggi per tutte le discipline.

Questo libro

Nell'impostazione e nella stesura di questo testo abbiamo cercato di:

- fornire gli strumenti matematici essenziali che devono far parte delle competenze di chiunque si laurei in una disciplina scientifica;
- motivare lo studio di questi strumenti, indicando le questioni che hanno portato al loro sviluppo e mostrandone qualche applicazione.

Per soddisfare la prima di queste esigenze, nel testo trattiamo gli argomenti classici della matematica di base. I vettori, le matrici, le principali funzioni elementari, il calcolo differenziale e integrale, la statistica e la teoria della probabilità, tutti strumenti che permettono di affrontare la descrizione quantitativa dei fenomeni e la previsione del loro sviluppo.
Gli argomenti sono introdotti nel modo più semplice possibile, tentando di non dare per scontate molte conoscenze ed evitando l'eccessiva astrazione. Per facilitare l'orientamento, all'inizio di ciascun capitolo abbiamo riportato una breve presentazione del contenuto dei paragrafi che lo compongono. Per motivare maggiormente lo studio, nell'introduzione e nello svolgimento degli argomenti diamo spazio a spiegazioni relative al significato e ai vantaggi che un metodo matematico può fornire nelle applicazioni. A questo scopo utilizziamo gli esempi "verdi", che hanno il seguente aspetto grafico.

Esempio Verde

Sono esempi di carattere biologico, fisico, chimico o, più in generale, applicativo, in cui la matematica e il problema descritto hanno un ruolo paritario. Questo tipo di esempi serve a illustrare un'applicazione reale, o almeno realistica, di un metodo, di un'idea o di una formula matematica, nonché a mostrare il profondo legame tra la matematica e le altre discipline.

D'altra parte, per ottenere effettivi vantaggi dalla conoscenza della matematica, è necessario padroneggiare con sicurezza i suoi strumenti. A questo scopo utilizziamo gli esempi "blu", che hanno il seguente aspetto grafico.

Esempio Blu

Si tratta di esempi di natura più strettamente matematica, che introducono o approfondiscono concetti astratti o che servono a esercitarsi nell'uso delle formule. Gli aspetti applicativi di questi esempi, se presenti, servono solo a illustrare come si usa in pratica la matematica, senza necessariamente descrivere situazioni reali.

Per evitare che chi studia, concentrandosi sui singoli esempi, perda di vista la sequenza dei concetti, ricorriamo a un'ulteriore struttura grafica.

Evidenziamo su fondo giallo le **definizioni principali**, e gli **enunciati** e i **teoremi** più importanti. Questi riquadri costituiscono il filo lungo il quale, nel testo, si snoda la matematica.

• **ATTENZIONE** Occorre tenere presente che questi riquadri sono solo punti di sintesi di argomenti che possono essere realmente compresi solo attraverso una lettura integrale e attenta del testo.

All'interno dei capitoli abbiamo inserito delle schede (*box* con fondino verde) che introducono importanti temi scientifici, spesso di carattere biologico. Visto che la scienza non è un insieme di discipline rigidamente separate, queste brevi presentazioni, senza la pretesa di essere esaustive, permettono a persone curiose, ma eventualmente inesperte, di inquadrare gli esempi applicativi in un contesto più generale.
Questo libro presenta anche alcuni argomenti che usualmente non sono contenuti nei testi di matematica di base e che, in genere, non sono richiesti per superare l'esame (o gli esami) a carattere matematico di un corso di studi triennale. Li abbiamo introdotti sia perché costituiscono un naturale complemento agli argomenti più elementari e sono una base per eventuali corsi successivi, sia per stimolare ulteriormente l'interesse verso i metodi matematici, mostrando i risultati che si possono ottenere con un po' di lavoro in più.
Alla fine di ogni capitolo proponiamo numerosi esercizi (con soluzioni disponibili nel sito del libro), che permettono di verificare il livello di competenza raggiunto. Tali esercizi sono divisi in tre classi.

- Esercizi, a volte anche elementari, che vanno svolti dopo la lettura del testo, e che sono indispensabili per l'addestramento alle tecniche introdotte.
- Esercizi più complessi che servono ad approfondire la teoria o a introdurre aspetti complementari.
- Esercizi più complessi, di natura decisamente più applicativa, per i quali è richiesto uno sforzo maggiore per comprendere quali idee e metodi matematici vadano impiegati. Questi esercizi potrebbero generare qualche frustrazione, se scambiati per esercizi di addestramento (che invece richiedono solo di aver appreso le tecniche matematiche). Chi ha meno confidenza con la matematica, riconoscendoli dal colore, potrà affrontarli più proficuamente dopo aver consolidato le proprie conoscenze.

Anche in questa edizione sono presenti elementi di "realtà aumentata": alcuni contenuti del libro sono infatti associati a oggetti esterni (video, test interattivi, esercizi guidati e soluzioni) che permettono di approfondire gli argomenti trattati o di trovare ulteriori informazioni e spiegazioni su quanto è proposto nel testo. In particolare alle sezioni degli esercizi sono associati dei test interattivi a risposta multipla per mettersi rapidamente alla prova, e a volte anche esercizi guidati per allenarsi a estrarre informazioni da un testo, e a comprendere autonomamente quali strumenti matematici vadano utilizzati.
Tutti i contenuti digitali sono accessibili dal sito del libro:

universita.zanichelli.it/benedetto4e

e direttamente dallo smartphone attraverso l'app **laZ Guarda!** inquadrando le apposite icone presenti in pagina, come quella mostrata qui a lato. Dal sito del libro è possibile accedere anche alla versione Ebook del testo. Istruzioni più dettagliate per accedere ai contenuti sono disponibili nella prima pagina del libro.

laZ Guarda!

Un messaggio dagli autori. [2024 Benzstock/Shutterstock.]

Novità della quarta edizione

A più di quindici anni dalla prima edizione di questo libro, continuiamo a credere che un buon modo per insegnare matematica sia svelare il ruolo cruciale che essa ha avuto e ha nello sviluppo delle altre discipline, come le scienze della vita. Per questo abbiamo accettato la sfida di una quarta edizione, in cui speriamo di aver fatto tesoro delle osservazioni, dei suggerimenti e delle critiche che ci sono state fatte negli anni. In particolare, abbiamo migliorato la distribuzione del materiale tra

testo ed esempi, e abbiamo collocato gli esercizi esattamente dove servono, vicino al paragrafo di riferimento. Abbiamo ampliato i capitoli dedicati alla probabilità e alla statistica, modificando l'ordine degli argomenti, in modo da poter introdurre la statistica descrittiva senza particolari prerequisiti. Abbiamo inoltre limato gli esempi legati alla fisica e arricchito quelli legati alle scienze della vita.

Speriamo che questo testo così rinnovato continui a stimolare lettori e lettrici. In conclusione, desideriamo ringraziare tutti coloro che hanno studiato su questo manuale, i colleghi e le colleghe che lo hanno usato, in particolare chi ci ha fatto osservazioni e dato suggerimenti. Vogliamo infine ringraziare la casa editrice per l'impegno e le grandi qualità delle persone che hanno affiancato il nostro lavoro.

Letture consigliate e altri strumenti

Dobbiamo riconoscere il grande debito della nostra trattazione al bel libro *Introduzione alla matematica per biologia* di Edward Batschelet [1], il primo che quasi quarant'anni fa ha proposto, con l'uso di esempi di reale interesse biologico, un testo di matematica scritto dal punto di vista di un biologo. Il nostro testo ha un'impostazione più classica e presenta gli argomenti in modo più adeguato alle conoscenze degli studenti e delle studentesse che frequentano oggi un corso di laurea triennale. Privilegiamo gli esempi di natura applicativa più importanti (non solo biologici), in modo da stimolare chi legge senza eccessive distrazioni dall'apprendimento dei concetti matematici nella loro generalità.
La sequenza di questi concetti è scandita in modo tradizionale, pertanto il nostro testo resta un manuale di matematica relativamente semplice, adatto anche a chi ha una preparazione di base minore.
Per mantenere vivo l'interesse di chi ha basi di partenza più solide, trattiamo anche applicazioni e approfondimenti più impegnativi, fornendo motivazioni di carattere sia matematico sia biologico. In questo spirito, elenchiamo alcuni testi di matematica che possono essere di utile appoggio.

[1] Batschelet, E. *Introduzione alla matematica per biologi*, Piccin, Padova, 1988.

[2] Testi universitari che trattano sostanzialmente gli stessi argomenti di questo libro, ma in modo matematicamente più formale:

- Bramanti, M., Confortola, F., Salsa, S. *Matematica per le scienze. Con fondamenti di probabilità e statistica*, Zanichelli, Bologna, 2024
- Bisi, C., Fioresi, R. *Metodi matematici per le scienze applicate*, Cea, Rozzano (MI), 2022
- Villani, V., Gentili, G. *Matematica. Comprendere e interpretare fenomeni delle scienze della vita*, *quarta edizione*, McGraw-Hill, Milano, 2022.
- Cammarota C. *Elementi di calcolo e di statistica*, *nuova edizione*, Libreria Scientifica Dias, Roma, 2008.

[3] È opportuno, durante lo studio, avere a portata di mano i libri di matematica delle scuole secondarie, per richiamare rapidamente alla mente le nozioni elementari. Tra gli altri segnaliamo la serie di testi:

- Bergamini, M., Barozzi, G. *Matematica multimediale* (versioni Azzurro, Bianco, Blu, Verde), Zanichelli, Bologna, 2025.

[4] Testi per l'approfondimento della statistica. Il primo è un testo di base, il secondo è specificatamente dedicato alle applicazioni biologiche, con molti esempi rilevanti tratti dalla letteratura scientifica:

- Moore, D.S. *Statistica di base*, Apogeo, Milano, 2013.
- Whitlock, M.C., Schluter, D. *Analisi statistica dei dati biologici*, Zanichelli, Bologna, 2022.

È indispensabile imparare a elaborare dati attraverso strumenti elettronici. Nel mondo della biologia è molto diffuso l'uso dei fogli di calcolo, che permettono di effettuare le principali operazioni statistiche. Uno strumento più sofisticato è il programma gratuito R, reperibile in rete all'indirizzo www.r-project.org.

[5] Testi di metodi matematici avanzati per la biologia:

- Murray, J.D. *Mathematical Biology: I. An Introduction, third edition*, Springer New York, NY, 2002.
- Murray, J.D. *Mathematical Biology: II. Spatial Models and Biomedical Applications*, *third edition*, Springer New York, NY, Milano, 2003.
- Gaeta, G. *Modelli matematici in biologia*, Springer, Milano, 2009.

[6] Suggeriamo anche un testo molto ampio che si occupa di tutti gli aspetti della genetica, da quella classica a quella molecolare. In particolare, da matematici, apprezziamo che la teoria mendeliana classica venga illustrata nella sua derivazione logico deduttiva dagli esperimenti.

- Griffiths, A.J.F., Doebley, J., Peichel, C., Wassarman, D.A. *Genetica. Principi di analisi formale*, Zanichelli, Bologna, 2021.

In questo testo abbiamo cercato di illustrare gli argomenti trattati descrivendo brevemente il contesto scientifico e applicativo in cui si inquadrano e, in qualche caso, fornendo cenni storici per il loro sviluppo. Nel reperire in modo rapido molte informazioni, la rete ci è stata di insostituibile aiuto, in particolare abbiamo trovato, in genere, le pagine di Wikipedia Italia (it.wikipedia.org) ben scritte, sintetiche e accurate.

Qui di seguito aggiungiamo un breve elenco di letture a carattere anche divulgativo, che ci hanno ispirato.

[7] Il seguente è il famoso e affascinante testo del 1917 con il quale Sir D'Arcy W. Thompson introduce lo studio della morfogenesi, con metodi quantitativi legati alla descrizione geometrica degli organismi, ben prima della comprensione dei meccanismi biomolecolari che la determinano (*vedi* box 2.1 e, più in generale, il capitolo 2).

- Thompson, D'Arcy W. *Crescita e forma*, Bollati Boringhieri, Torino, 2016

[8] Di grande interesse anche la raccolta delle conferenze tenute da uno dei padri della meccanica quantistica presso il Trinity College di Dublino, nel febbraio del 1943. Un'intera schiera di giovani fisici teorici, condizionati da queste letture e affascinati dalla complessità dei sistemi biologici, contribuirà, nella seconda metà del Novecento, alla fondazione della moderna biologia molecolare.

- Schrödinger, E. *Che cos'è la vita*, Adelphi, Milano, 1995.

[9] Nel libro che segue sono riportati in grande dettaglio i metodi e i risultati delle ricerche volte a ricostruire la storia della diversità umana, analizzando le differenze genetiche che si osservano oggi tra le popolazioni. I due capitoli iniziali contengono un'accurata descrizione delle idee matematiche utilizzate per questa indagine (misure della variabilità genetica e distanze geniche, costruzione di alberi filogenetici, metodo delle componenti principali).

- Cavalli-Sforza, L.L., Menozzi, P., Piazza, A. *Storia e geografia dei geni umani*, Adelphi, Milano, 2000.

Un testo più sintetico e divulgativo su questi stessi argomenti è:

- Cavalli-Sforza, L.L. *Geni Popoli e Lingue*, Adelphi, Milano, 1996.

[10] Segnaliamo inoltre un breve e interessante testo divulgativo che descrive la complessa storia del "fallimento scientifico" del concetto di razza per la specie umana. Lo suggeriamo perché è interessante capire come la questione della variabilità genetica delle popolazioni umane, strettamente connessa a questioni di grande rilevanza sociale, vada trattata quantitativamente dal punto di vista matematico.

- Barbujani, G. *L'invenzione delle razze*, Bompiani, Milano, 2018.

Infine, come testo divulgativo, suggeriamo anche la lettura di:

- Diamond, J. *Armi, acciaio e malattie*, Einaudi, Torino, 2014

che contiene un suggestivo riassunto del rapporto tra esseri umani e ambiente lungo la storia dell'umanità.

[11] Abbiamo citato nella presentazione alcuni fondamentali risultati di matematica che hanno contribuito alla comprensione di fenomeni biologici. Ricordiamo dove si possono trovare:

- Hardy, G.H. *Mendelian proportions in mixed population* Science 28 (706), pp. 49-50 (1908).
- Turing, A.M. *The chemical basis of morphogenesis* Phil. Trans. Roy. Soc. Lond 237 (641) pp. 37-72 (1952).
- Volterra, V. *Variations and fluctuations of the number of individuals in animal species living together* J. Cons. int. Explor. Mer 3 (1): pp. 3-51 (1928).
- von Neumann, J. *Theory of the Self-Reproducing Automata* (postumo) a cura di Burks A.W., University of Illinois Press, Urbana and London (1966).

5 Dinamica di popolazione e ritmi biologici

2009 Donata Cucchi

Scarica **laZ Guarda!** e inquadrami per vedere le risorse digitali di questo capitolo

5.1 Funzioni esponenziali

Molte popolazioni viventi, come quelle batteriche, possono moltiplicarsi in modo "esplosivo" in tempi molto rapidi, con leggi di crescita ben modellizzate da funzioni esponenziali.
In questo paragrafo esaminiamo le proprietà analitiche e geometriche di tali funzioni, che descrivono tutti i fenomeni in cui la variazione della grandezza in studio risulta proporzionale alla grandezza stessa; per esempio, i fenomeni di decadimento radioattivo di un elemento.

5.2 Logaritmi

Le funzioni logaritmiche, introdotte dal matematico scozzese John Napier (Giovanni Nepero) per semplificare calcoli complessi, sono molto utilizzate nelle discipline scientifiche. La rappresentazione dei dati di osservazione in scala logaritmica, in particolare, permette di comprendere a colpo d'occhio se il fenomeno presenta un andamento esponenziale o a potenza.

5.3 Le funzioni periodiche e il ritmo della vita

Quando un fenomeno naturale si ripete nel tempo sempre con le stesse modalità, diciamo che il fenomeno è periodico o ciclico.
In natura esistono molti fenomeni periodici, dalla stagionalità delle piante ai cicli fisiologici degli animali. Dalla metà del '700, la descrizione matematica di questi fenomeni avviene principalmente attraverso l'uso delle funzioni periodiche seno e coseno.

5.1 Funzioni esponenziali

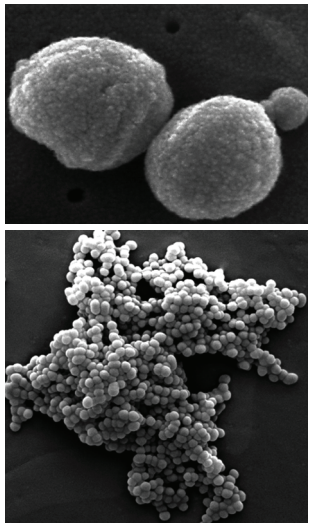


Figura 5.1
Duplicazione batterica. Il ripetersi nel tempo delle duplicazioni porta a una rapidissima crescita della numerosità di una popolazione batterica. Questa crescita viene descritta da una legge esponenziale.
[CDC/Janice Haney Carr (PHIL), pubblico dominio.]

Per descrivere molti fenomeni connessi allo sviluppo degli organismi viventi o alle attività umane, è necessario utilizzare leggi di crescita completamente diverse da quelle lineari e da quelle a potenza, che abbiamo discusso nel capitolo precedente. Consideriamo un semplice esempio: la duplicazione batterica.

Esempio 5.1.1 Crescita delle popolazioni batteriche – I

I batteri si riproducono per duplicazione o scissione binaria, cioè ogni singolo batterio produce una copia di se stesso (*vedi* box 6.1). Utilizzando questa informazione, è possibile costruire un modello elementare per calcolare come varia nel tempo la numerosità di una popolazione batterica.
Per semplicità assumiamo che tutte le duplicazioni dei batteri avvengano nello stesso istante. Indichiamo con N_k la numerosità alla k–esima generazione di batteri (vale a dire dopo k eventi di duplicazione) e con N_{k-1} quella della $(k-1)$–esima. È facile calcolare la relazione tra N_k e N_{k-1}, infatti, visto che da una generazione all'altra la numerosità raddoppia, si ha

$$N_k = 2N_{k-1} \tag{5.1}$$

Indichiamo la generazione iniziale come quella corrispondente a $k = 0$ e supponiamo che sia $N_0 = 1$ (cioè inizialmente la popolazione è formata da un solo batterio). I valori di numerosità nelle generazioni successive si calcolano facilmente utilizzando la legge (5.1), che dà $N_1 = 2$, $N_2 = 2N_1 = 2 \times 2 = 4$, $N_3 = 2N_2 = 2 \times 4 = 8$, e in generale

$$N_k = 2^k \tag{5.2}$$

Mostriamo come cambia la legge (5.2) se N_0, il numero iniziale di batteri, assume un valore qualunque. Visto che la numerosità raddoppia, a ogni generazione si ha: $N_1 = 2N_0$, $N_2 = 2N_1 = 4N_0$, $N_3 = 2N_2 = 8N_0 = 2^3 N_0$, e in generale

$$N_k = 2^k N_0 \tag{5.3}$$

Quindi se, in particolare, $N_0 = 10$, la (5.3) si scrive $N_k = 10 \times 2^k$, cioè $N_1 = 20$, $N_2 = 40$, $N_3 = 80$, $N_4 = 160$, $N_5 = 320$, $N_{20} = 10\,485\,760$, ecc.

Figura 5.2
Una scacchiera comprende 64 caselle. Una leggenda indiana vuole che Sissa Nassir, l'inventore del gioco degli scacchi, avesse donato una scacchiera al re di Persia, chiedendo in cambio un chicco di riso per la prima casella, due per la seconda, per la terza il doppio dei chicchi della seconda, per la quarta il doppio della terza, e così via.
Il totale dei chicchi di riso richiesti era quindi pari alla somma della progressione geometrica $\sum_{k=0}^{63} 2^k = 2^{64} - 1 = 18\,446\,744\,073\,709\,551\,615$, (*vedi* eq. 6.10 a pag. 184), corrispondente a circa 700 miliardi di tonnellate di riso, 1000 volte la produzione mondiale del 2022.
[2017 Rostislav Ageev/Shutterstock.]

Espressioni come la (5.2) e la (5.3) dovrebbero essere già note a chi legge, sotto il nome di **progressione geometriche** (*vedi* esempio 6.4.2); in entrambi i casi la **ragione**, cioè la base della potenza, è 2. Come funzioni, si tratta di leggi di crescita che non sono leggi a potenza perché in quelle leggi la base è la variabile, mentre l'esponente è fissato. In questo caso, invece, la base è fissata e la variabile indipendente compare all'esponente: la legge (5.2) è una **legge esponenziale**.
Le funzioni esponenziali possono crescere molto rapidamente e quindi, anche se la variabile indipendente assume valori non troppo grandi, si possono ottenere valori molto grandi della variabile dipendente (*vedi* fig. 5.2).

Nell'esempio 5.1.1 abbiamo assunto l'ipotesi che la duplicazione di tutte le cellule sia sincrona. Ovviamente si tratta di una semplificazione, visto che nei casi reali alcune cellule si riproducono prima e altre dopo. Consideriamo allora il caso in cui l'ipotesi di riproduzione sincrona non si realizzi; il punto importante da tener presente è che il numero di batteri varia in proporzione al numero dei batteri stessi.

Esempio 5.1.2 Crescita delle popolazioni batteriche – II

Supponiamo di aver fissato un'opportuna unità di misura per il tempo (per esempio, l'ora), e sia $N(t)$ il numero di batteri al tempo t, con t numero reale positivo. Il valore $N(t)$ deve essere pari al numero di batteri al tempo precedente $N(t-1)$, aumentato del numero di batteri che si sono duplicati in un'ora. L'aumento è, in generale, **proporzionale** al numero di batteri presenti, quindi deve esistere una costante $q > 0$, tale che

$$N(t) = N(t-1) + qN(t-1) = RN(t-1), \quad \text{con } R := 1 + q \tag{5.4}$$

Supponiamo per esempio che all'inizio di un esperimento si abbiano $N(0) = 1000$ batteri, e che nell'ora successiva se ne generino altri 400 per duplicazione; si ha $N(1) = 1000+400 = (1 + q)N(0)$, dunque $q = 400/1000 = 2/5 = 0.4$ e $R = 1 + q = 1.4$. Se, nel tempo, il valore di q rimane costante, possiamo anche prevedere che

$$N(1) = 1400$$

$$N(2) = 1400(1 + 2/5) = 1000(1 + 2/5)^2 = 1960$$

$$N(3) = 1960(1 + 2/5) = 1000(1 + 2/5)^3 = 2744$$

e così via. La (5.4) modellizza un fenomeno di crescita della popolazione, e infatti la costante q è maggiore di 0 e quindi $R = 1 + q > 1$, in modo che $N(t) > N(t - 1)$.

Questa legge ha la stessa natura della (5.1) a pag. 133 e permette di calcolare la numerosità al tempo t in termini della numerosità iniziale $N_0 = N(0)$:

$$N(t) = R^t N_0 \tag{5.5}$$

Anche in questa variante del modello abbiamo ottenuto una legge esponenziale. La legge (5.5) è più vicina alla realtà della legge (5.3), perché è stata ottenuta sotto ipotesi meno restrittive. Essa inoltre ha il vantaggio di essere valida per un qualsiasi valore del tempo $t \geq 0$, mentre la legge (5.3), in accordo con il modello di duplicazioni sincrone, permette di esprimere N_k solo per k intero.

Un'altra classe di fenomeni descritti da leggi esponenziali è quella del decadimento delle sostanze radioattive.

Esempio 5.1.3 Decadimento radioattivo – I

Le proprietà chimiche che caratterizzano un elemento dipendono dagli elettroni, il cui numero in un atomo neutro è pari al **numero atomico**, cioè al numero di protoni nel nucleo. Nel nucleo sono presenti anche neutroni e, a seconda del loro numero, si individuano varianti dell'elemento, dette **isotopi** (*vedi* l'esempio 5.1.7). Molti isotopi, definiti radioattivi, sono instabili, perché il nucleo è soggetto a trasformazioni che avvengono spontaneamente mediante emissione di particelle (fig. 5.3).

Per descrivere quantitativamente questo fenomeno, consideriamo al tempo t la massa $M(t)$ di un isotopo radioattivo. Al tempo $t + 1$ la massa sarà diminuita, perché parte degli atomi dell'isotopo si saranno trasformati in atomi di un altro elemento. In accordo con le leggi della fisica nucleare, questa diminuzione è proporzionale alla massa presente. Questa affermazione si descrive matematicamente dicendo che esiste una costante q, con $0 < q < 1$, tale che

$$M(t + 1) = M(t) - qM(t) = rM(t), \quad \text{con } r := 1 - q \tag{5.6}$$

vale a dire che la massa M al tempo $t + 1$ è pari alla massa al tempo t, diminuita di una quantità proporzionale alla massa stessa. Risulta $0 < r < 1$, e questo è corretto, perché stiamo modellizzando la decrescita della massa atomica $M(t)$ e quindi deve essere $M(t + 1) < M(t)$.

Procedendo come per l'espressione analoga (5.4), si può esprimere $M(t)$ in termini della massa all'istante iniziale M_0:

$$M(t) = r^t M_0 \tag{5.7}$$

e si ottiene ancora una legge esponenziale.

Negli ultimi due esempi la variabile indipendente è il tempo t, definito, in modo naturale, solo per valori maggiori o uguali a zero. Le espressioni matematiche (5.5) e (5.7) sono però calcolabili per qualunque valore della variabile indipendente. Possiamo quindi dare la seguente definizione generale.

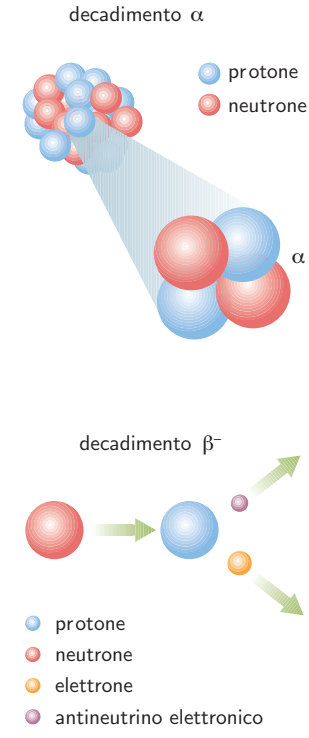


Figura 5.3
Nel decadimento α un nucleo perde 2 protoni e 2 neutroni. Nel decadimento β^- un neutrone del nucleo si trasforma in un protone con emissione di un elettrone e di un antineutrino elettronico.

Data una **base** $a > 0$, una funzione del tipo

$$y = f(x) = a^x \tag{5.8}$$

è detta **funzione esponenziale**. Il suo dominio è l'asse reale $\mathbb{R}$.

Per modellizzare il fenomeno di crescita dell'esempio 5.1.2, abbiamo considerato la funzione esponenziale R^t con $R > 1$, mentre, per descrivere il fenomeno di decrescita dell'esempio 5.1.3 abbiamo considerato la funzione esponenziale r^t con $0 < r < 1$. Le proprietà di questi due tipi di funzioni esponenziali sono riassunte nelle seguenti osservazioni.

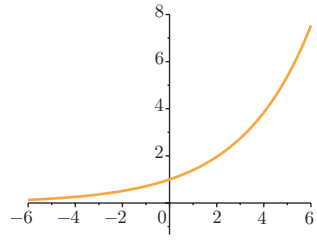


Figura 5.4
La funzione $f(x) = a^x$ con $a = 1.4 > 1$.

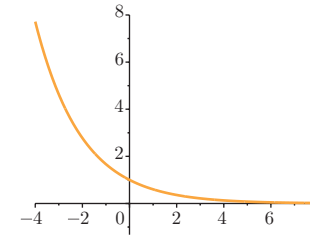


Figura 5.5
La funzione $f(x) = a^x$ con $a = 0.6 < 1$.

Il comportamento della funzione esponenziale è diverso a seconda della scelta della base a:

- se $a > 1$ la funzione $f(x) = a^x$ è positiva, **monotona crescente** e assume valori arbitrariamente grandi al crescere di x, mentre assume valori arbitrariamente vicini allo zero per valori di x negativamente grandi (fig. 5.4);
- se $0 < a < 1$ la funzione $f(x) = a^x$ è positiva, **monotona decrescente** e assume valori arbitrariamente piccoli al crescere di x, mentre assume valori positivi arbitrariamente grandi per valori di x negativamente grandi (fig. 5.5).

• **ATTENZIONE** Si ricorda che, in ogni caso, è $a^x > 0$ per ogni x, qualunque sia il valore della base $a > 0$.

Esempio 5.1.4 2^x e 2^{-x}

Consideriamo la funzione esponenziale decrescente $f(x) = (1/2)^x$ e calcoliamo esplicitamente qualche valore di $f(x)$.
Si ha $f(0) = (1/2)^0 = 1$, $f(-3) = (1/2)^{-3} = 2^{(-1)\cdot(-3)} = 8$, mentre $f(2) = 1/4$. Dunque i punti $A = (0, 1)$, $B = (-3, 8)$ e $C = (2, 1/4)$ appartengono al grafico.
La funzione si può riscrivere nel modo seguente

$$f(x) = \left(\frac{1}{2}\right)^x = \left(2^{-1}\right)^x = 2^{-x}$$

dunque il grafico di $f(x) = (1/2)^x$ si ottiene da quello della funzione $g(x) = 2^x$ per simmetria rispetto all'asse verticale (fig. 5.6).
Per esercizio, determinare i punti del grafico di $g(x) = 2^x$ che hanno come ascisse i valori precedenti $x = 0$, $x = -3$ e $x = 2$.

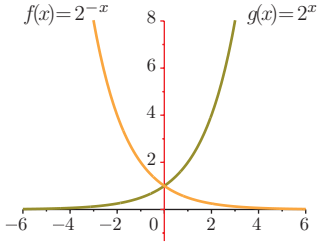


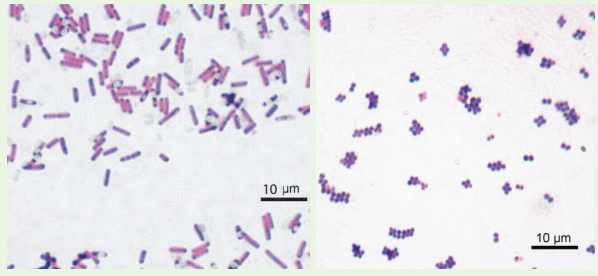
Figura 5.6
La funzione $f(x) = (1/2)^x$ (in arancione) e la funzione $g(x) = 2^x$ (in verde) hanno grafici simmetrici rispetto all'asse delle y.

Il modello della crescita esponenziale di una popolazione batterica dell'esempio 5.1.2 è un caso particolare di un modello più generale, quello di Malthus, che descrive sia la crescita esponenziale sia la decrescita esponenziale di una popolazione. Lo illustriamo ora in dettaglio.

BOX 5.1 I batteri e i loro meccanismi riproduttivi

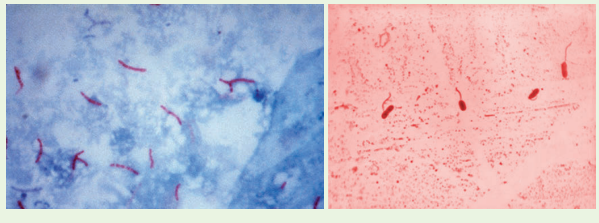
I batteri, microrganismi unicellulari di dimensione variabile da 0.5 a 50 micrometri e dalle forme più diverse, sono organismi **procarioti**. Essi si differenziano dalle cellule di tutti gli altri organismi viventi più evoluti, gli **eucarioti**, per l'assenza di un nucleo delimitato dalla membrana nucleare e per il fatto di possedere un DNA circolare, libero nel citoplasma. Le cellule procariote, più primitive di quelle eucariote, furono le prime a comparire sulla Terra, più di 3.4 miliardi di anni fa, quando ancora l'atmosfera mancava di ossigeno libero. Alcuni dei batteri attuali, infatti, vivono tuttora in assenza di ossigeno libero (anaerobi) e talune specie non possono addirittura sopravvivere se questo elemento è presente.

Ci sono batteri sferici, detti *cocchi* (dalla parola greca *coccos*, che indicava il chicco di grano), batteri a spirale, detti *spirilla*, altri a forma di bastoncino, detti *bacilli* (dal latino *baculus*, bastone), e infine, batteri leggermente arrotolati, detti *spirocheti*. I batteri di alcune specie si aggregano in forme caratteristiche: in particolare *Streptococcus* forma delle catene, mentre *Staphylococcus* forma grappoli.



A sinistra, streptococchi; a destra, stafilococchi.
[Y Tambe/Wikimedia Commons CC BY-SA 3.0.]

Ovunque sulla Terra si trovano batteri: nel corpo umano, nel suolo, tra i rifiuti, nelle profondità della crosta terrestre e nell'acqua; in particolare, in un millilitro di acqua si trova, in media, un milione di batteri. La maggior parte dei batteri è innocua per l'organismo umano, alcuni sono addirittura utili, ma un piccolo numero è portatore di gravi malattie come il colera, la peste bubbonica e la tubercolosi, che sono curabili solo con terapie antibiotiche opportune.



A sinistra, *Vibrio cholerae*; a destra, *Treponema pallidum*.
[CDC, 1965; CDC/Dr. George P. Kubica.]

Nel 1674 i batteri sono stati osservati per la prima volta al microscopio dall'olandese Anton van Leewenhoek, ma è stato C.G. Ehrenberg che nel 1828 li ha chiamati, per la prima volta, "batteri" (dal greco *bacterion*, bastonicino). Il grande biologo francese Louis Pasteur (1822–1895) ha dimostrato a metà Ottocento che tutti i tipi di fermentazione sono prodotti da batteri.

Solo all'inizio del Novecento l'immunologo Paul Ehrlich ha iniziato lo studio sistematico dei batteri e ha introdotto la terapia antibiotica per curare la sifilide, una grave malattia all'epoca molto diffusa e causata dallo spirochete *Treponema pallidum*. Un ulteriore importante progresso nello studio dei batteri risale al 1977, quando il microbiologo Carl Woese (1928–2012) ha scoperto che i procarioti, pur avendo un comune antenato, manifestano differenze biochimiche tali da dover essere divisi in due distinti domini, quello dei batteri e quello degli **archei**, un tempo detti archeobatteri, anch'essi organismi unicellulari privi di nucleo, presenti in numerosi habitat, ma con un patrimonio genetico che li differenzia in modo sostanziale dai batteri. Gli archei sono organismi anaerobici (in grado cioè di vivere senza ossigeno), suddivisi in gruppi diversi sulla base del particolare tipo di reazione da cui ricavano energia per vivere; i più noti sono i metanobatteri, che trasformano anidride carbonica e idrogeno in metano.

Nelle colture di laboratorio i batteri si sviluppano in liquidi o su supporti solidi, come le piastre di agar, un particolare carboidrato gelatinoso (più precisamente un polisaccaride strutturale) estratto da un'alga rossa, che ha la proprietà di non essere digerito dai batteri e, per questo, è usato come supporto per le sostanze nutrienti.

La moltiplicazione delle popolazioni batteriche ha caratteristiche analoghe alla crescita per divisione delle colture cellulari. I batteri infatti crescono fino a raggiungere una dimensione fissata, poi si riproducono per *scissione binaria*, la forma di riproduzione asessuata in cui da ogni cellula sono prodotte due cellule figlie identiche alla cellula madre (cloni). La riproduzione è di solito molto rapida, al punto che una popolazione batterica raddoppia anche in meno di 10 minuti.

Complessivamente nel ciclo vitale di una popolazione batterica si distinguono quattro fasi principali: l'*adattamento* o ritardo, la *fase esponenziale* (anche detta fase logaritmica), la *fase stazionaria* e la *fase del decesso* o morte. Nella prima fase gli organismi si "adattano" all'ambiente, attivando i principali processi vitali, e avviene una lenta crescita delle dimensioni cellulari. Nella seconda fase, inizia rapidissima e molto vistosa la duplicazione degli organismi (crescita esponenziale). Il tasso di crescita diminuisce nel passaggio alla terza fase, in cui la popolazione arriva all'equilibrio, che dipende dalla quantità di nutrimento disponibile. L'accumulo di sostanze tossiche e l'esaurimento del nutriente conducono la popolazione all'ultima fase, l'estinzione.

Esempio 5.2.9 Leggi esponenziali in scala log

Descriviamo il grafico della funzione $f(t) = 4 \times 7^{-3t}$ in scala logaritmica.

Calcolando il logaritmo di entrambi i membri, abbiamo

$$y = \ln f(t) = \ln 4 - 3t \ln 7$$

Il grafico è una retta di coefficiente angolare $-3 \ln 7$ che interseca l'asse delle ordinate nel punto $y = \ln 4 = 2 \ln 2$.

Viceversa, supponiamo che i dati relativi a una crescita batterica, rappresentati in un grafico in scala logaritmica (con base 10), siano punti sulla retta $y = 0.1 + 1.4t$. Troviamo la legge di crescita della popolazione.

La relazione tra y e $N(t)$ è $y = \log N(t)$, dunque

$$N(t) = 10^y = 10^{0.1+1.4t} = 10^{0.1} \mathrm{e}^{1.4 \ln 10 \; t} \approx 1.26 \mathrm{e}^{3.22t}$$

dove abbiamo usato la formula (5.16) per il cambio di base nell'esponenziale.

Oltre alla scala logaritmica è abbastanza comune l'uso della **scala doppio logaritmica**, anche detta **log–log**, in cui si rappresentano in scala logaritmica sia i valori dell'ordinata sia i valori dell'ascissa; in tal modo le leggi potenza appaiono come leggi lineari.

Figura 5.18
La radiografia di una femmina di kiwi con il suo uovo gigante nell'addome. [Hugh Robertson/Ōtorohanga Kiwi House.]

Se un fenomeno è descritto dalla legge potenza $f(x) = cx^a$, con $x \geq 0$, $a \in \mathbb{R}$ e $c > 0$, allora il logaritmo di f è una funzione lineare del logaritmo di x:

$$\ln f(x) = \ln c + a \ln x$$

Indicando con $\tilde{x} = \ln x$ l'ascissa e con $\tilde{y}$ l'ordinata, la legge si riscrive nella forma

$$\tilde{y} = \ln c + a\tilde{x}$$

Viceversa, se un fenomeno è descritto in un grafico doppio-logaritmico dalla retta $\tilde{y} = a\tilde{x} + b$, allora segue la legge potenza

$$f(x) = \mathrm{e}^{a\tilde{x}+b} = \mathrm{e}^b \mathrm{e}^{a \ln x} = \mathrm{e}^b x^a$$

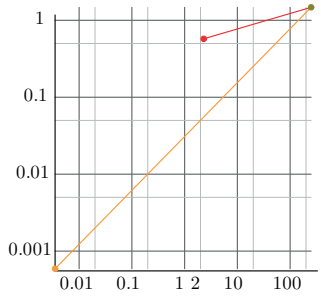


Figura 5.19
Un grafico log-log del peso dell'uovo (in ordinata) rispetto al peso del corpo, in kg, dal colibrì (punto arancione), al moa (punto verde). La pendenza della retta arancione è compresa tra 2/3 e 3/4, valori tipici delle leggi allometriche "interspecifiche"; la pendenza della retta rossa è compresa tra 0.15 e 0.25, valori tipici delle leggi allometriche "intraspecifiche". Il punto rosso rappresenta il kiwi.

Esempio 5.2.10 L'uovo del kiwi

Il kiwi è un uccello inadatto al volo che vive in Nuova Zelanda. Ha le dimensioni di una gallina e ha sempre attratto l'interesse degli evoluzionisti perché ha un uovo di dimensioni spropositate rispetto al corpo.

Tra le possibili teorie che spiegano questo fatto c'è quella che vede il kiwi discendere da un antenato della specie dei moa, giganteschi uccelli estinti della Nuova Zelanda. Il paleontologo Stephen J. Gould ha utilizzato argomenti di allometria per corroborare questa teoria, che qui riportiamo sinteticamente (una versione divulgativa di questo argomento si trova in S.J. Gould, "Le uova del kiwi e la campana della libertà", *Bravo Brontosauro*, Feltrinelli).

C'è una relazione allometrica (*vedi* esempio 4.3.4) del tipo $u = ap^\beta$ tra il peso dell'uovo u e il peso del corpo p degli uccelli delle varie specie, con un esponente β stimato tra 2/3 e 3/4. D'altra parte, questa relazione per uccelli della stessa specie ha un esponente decisamente più piccolo, tra 0.15 e 0.25, come tipico delle leggi allometriche interspecifiche.

Gould riporta in un grafico log-log (fig. 5.19) la legge allometrica intraspecifica, che appare come una retta di pendenza circa 2/3 e che unisce i dati del colibrì a quelli presunti del moa, e la legge allometrica interspecifica, che appare come una retta di pendenza circa 0.2, che passa dal dato del moa. In effetti, il dato del kiwi si trova su questa seconda retta, in accordo con l'ipotesi che il kiwi sia un "moa ridotto".

ESERCIZI

laZ Guarda!

Esercizio guidato
Test
Soluzioni

Esercizio 5.7

La concentrazione di un isotopo radioattivo passa da 2 atomi su 1000 a 4 atomi su 100 000 in 45 giorni. Qual è il tempo di dimezzamento di questo isotopo?

Esercizio 5.8

Una quantità q viene misurata al variare del tempo e si ottengono i seguenti dati: $q(4) = 241$, $q(6) = 374$, $q(10) = 900$. Sono compatibili con una legge esponenziale $q(t) = a\mathrm{e}^{ct}$?

Esercizio 5.9

La numerosità di una popolazione animale in un territorio è stata stimata 6 anni fa in 12 400 unità. Oggi risultano esserci 13 100 individui. Supponendo che la popolazione sia malthusiana, qual è la legge $N(t)$ che governa la variazione di numerosità? Qual è il tasso di crescita annuo per unità di popolazione? Tra quanto tempo la popolazione sorpasserà le 15 000 unità? Quanto tempo fa la popolazione era inferiore alle 10 000 unità?

Esercizio 5.10

Verificare le seguenti uguaglianze

(a) $\log_5 15 + \log_2 8 = 4 + \log_5 3$;

(b) $\log_5 25 + \log_2(1/2) = 1$;

(c) $\ln \mathrm{e}^4 - \log_2 16 = 0$;

(d) $\ln(1/\mathrm{e}) - \log_3 27 = -4$.

Esercizio 5.11

Quali delle seguenti affermazioni sono vere?

(a) $\ln 3000 - \ln 2000 = \ln 3 - \ln 2$;

(b) $\ln 3000 + \ln 2000 = \ln 3 + \ln 2$;

(c) $\log 600 + \log 500 = \log 6 + \log 5 + 4$;

(d) $\log 10 \times \log 100 = 2$;

(e) $\log 10 \times \log 100 = \log 110$;

(f) $\log(1/300) + \log 300 = 0$;

(g) $\log(1/300) - \log 300 = -4 - 2\log 3$.

Esercizio 5.12

Risolvere le seguenti equazioni e disequazioni:

(a) $\ln(x+8) + \ln x = \ln 9$;

(b) $\log(x^2 - 5x + 6) < 0$;

(c) $\ln\sqrt{x+2} \leq 2$;

(d) $\log_2\sqrt{x+2} \leq 2$;

(e) $\dfrac{\log_a x}{\log_a(2-x)} = 2$, con $a > 1$;

(f) $\log_2(x^2 + x) > 1$.

Esercizio 5.13

Il pH dell'acqua di un lago passa in una stagione dal valore 7.2 a 7.5, quello di un altro lago da 7.5 a 7.8, cioè entrambi i valori aumentano di 0.3. Le corrispondenti concentrazioni di ioni $\mathrm{H_3O^+}$ aumentano o diminuiscono? La variazione percentuale della concentrazione è la stessa per i due laghi?

Esercizio 5.14

In un certo fenomeno, la variabile q dipende dal tempo t. Supponendo che in scala logaritmica (in base 10) il grafico che rappresenta il fenomeno sia la retta $y = -x/2 + 2$, qual è la legge $q(t)$?
Qual è $q(t)$ se invece la retta $y = -x/2 + 2$ rappresenta il fenomeno in un grafico log–log?

Esercizio 5.15 Legge di Zipf

In una data settimana, il film più visto nei cinema ha incassato 1800 milioni di euro, il secondo ha incassato 1440 milioni di euro, e il terzo 1264. Utilizzare la rappresentazione log–log per mostrare che questi dati sono compatibili con una legge a potenza del tipo $y = ax^{-\beta}$, dove x è la posizione in classifica e y l'incasso. Secondo questa legge, quale dovrebbe essere l'incasso del quarto film più visto?
Leggi a potenza che riguardano classifiche si presentano in molti contesti connessi alle attività umane (come per esempio la classifica del numero di abitanti delle città più popolose o della ricchezza degli stati o degli individui), e prendono il nome di "leggi di Zipf", dal linguista che la scoprì nella distribuzione delle parole nei testi scritti.

5.3 Le funzioni periodiche e il ritmo della vita

Molti fenomeni naturali hanno un **andamento ciclico** (o **periodico**), cioè a intervalli di tempo fissati, detti **periodi**, si ripetono con le stesse modalità. Gli esempi di fenomeni periodici sono innumerevoli: il giorno e la notte si alternano con una

Indice degli esempi applicativi

Accelerazione 218
Alfabeti e stringhe 9
Analisi di dati di altezze: istogramma 276
Angolo di rifrazione 214
Antibiotici e batteri 339
Appaiamento complementare delle basi azotate 85
Attrito dinamico 253
Baricentro 214
Baricentro (centro di massa) 45
Basi azotate 2
Bit, byte e le codifiche dei simboli 9
Caduta di un grave – I 87
Caduta di un grave – II 96
Caduta di un grave – III 121
Carote di ghiaccio 260
Carte geografiche 108
Catene alimentari 69
Cinetica chimica - il modello di Michaelis–Menten 234
Codoni 10
Concentrazione di una sostanza nel sangue 100
Concentrazioni di Pb nel corpo umano 233
Confronto tra genotipi: range del numero di germogli 278
Consumo delle risorse 252
Crescita delle popolazioni batteriche – I 132
Crescita delle popolazioni batteriche – II 132
Crescita di una pianta 83
Crescita limitata – I 170
Crescita limitata – II 185
Crescita limitata – III 187
Crescita limitata – IV 189
Crescita limitata – V 230
Cristalli 148
Curva di crescita dei neonati – I 115
Curva di crescita dei neonati – II 281
Dafnie 293
Dalla velocità alla posizione – I (velocità costante) 242
Dalla velocità alla posizione – II (velocità costante a tratti) 242
Dalla velocità alla posizione – III (accelerazione costante) 243
Dalla velocità alla posizione – IV (caso generale) 245
Dalla velocità alla posizione – V (velocità negative) 246

Datazione con il 14C – I 137
Datazione con il 14C – II 139
Dati di altezza: un caso di distribuzione bimodale 278
Decadimento radioattivo – I 133
Decadimento radioattivo – II 179
Decadimento radioattivo – III 228
Decadimento radioattivo – IV 365
Densità media delle carote di ghiaccio 261
Densità media e densità puntuale – I 259
Densità media e densità puntuale – II 267
Destino finale di una popolazione malthusiana – I 162
Destino finale di una popolazione malthusiana – II 165
Differenze di proporzione tra specie simili 58
Distanze 33
Distanze genetiche tra popolazioni 51
Distribuzione delle altezze 367
Distribuzione di alberi su un territorio 345
Distribuzioni asimmetriche 283
Durata del ciclo cellulare 116
Effetti collaterali 339
Entropia di un gas perfetto monoatomico 273
Epidemie: modelli SIR 235
Equilibrio logistico 173
Equilibrio selettivo per l'anemia falciforme 357
Errori di misura 369
Esplosione demografica 140
Febbre 200
Figli di genitori eterozigoti 340
Fitness e frequenze alleliche 356
Forze conservative 225
Frequenze cumulate e mediana per la numerosità di larve 279
Frequenze dei genotipi e frequenze alleliche – I 350
Frequenze dei genotipi e frequenze alleliche – II 350
Fusione 231
Geni adiacenti 325
Geni e malattie 324
Geni, proteine e fenotipi 85
Germinazione 94
Giocando alla roulette – I 330
Giocando alla roulette – II 332
Gradi Celsius e gradi Fahrenheit 113
Grafico di dispersione per dati di altezza e peso 289
I conigli di Fibonacci 195
I dati del vizio 308
Il genere alla nascita 304
Il paradosso di Zenone 184
Il pH 143
Il teorema fondamentale della selezione naturale 286
Incroci AA $\times$ Aa e Aa $\times$ Aa 311
Indice di massa corporea 130
Indovinare il genotipo 318
Isobare 108

L'equazione di Newton del moto dei corpi 231
L'uovo del kiwi 146
La danza delle api 148
La gittata cardiaca 259
La legge allometrica di Kleiber – I 128
La legge allometrica di Kleiber – II 295
La legge di Weber–Fechner 258
La marcatura e la distribuzione ipergeometrica 342
Lattine ecologiche 213
Lavoro di una forza 50
Lavoro termodinamico 270
Legge di Hooke 206
Legge di Poiseuille 268
Legge di raffreddamento di Newton – I 141
Legge di raffreddamento di Newton – II 168
Legge di stato dei gas perfetti – I 106
Legge di stato dei gas perfetti – II 107
Linearizzazioni in fisica 205
Marcare i lupi 343
Marker e malattie – I 316
Marker e malattie – II 320
Matrici di contatto 67
Media geometrica per dati di concentrazione 283
Miscele di semi 324
Modello di Leslie – I 191
Modello di Leslie – II (equilibrio tra fasce di età) 192
Modello di Malthus 136
Modello di Malthus con immissione e prelievo 228
Modello di Malthus con tassi variabili 265
Montagne di rifiuti - I 266
Montagne di rifiuti - I I 267
Moto circolare uniforme e moto armonico 151
Mutazioni 310
Natura differenziale del modello di Malthus 226
Neurone artificiale – I 95
Neurone artificiale – II 169
Numeri al lotto 343
Numeri in ritardo – I 343
Numeri in ritardo – II 344
Perché non saremo mai invasi dalle formiche giganti 128
Peso medio 261
Potenziale di Lennard–Jones 216
Predatori e prede 238
Pressione nei fluidi incomprimibili 87
Previsioni demografiche 142
Prima legge di Mendel 312
Purine e pirimidine 4
Rapidità della crescita malthusiana 207
Razzo 99
Risultante delle forze 43
Satelliti in orbita 103
Scomposizione della variazione allelica 297

Screening di massa 323
Sculture “cinetiche” 46
Simmetrie di rotazione in natura 63
Stambecchi – I 375
Stambecchi – II 376
Suoni, onde, livelli di energia 80
Temperatura terrestre 157
Terza legge di Mendel 315
Test a risposta multipla – I 331
Test a risposta multipla – II 333
Test statistici per i risultati di Mendel – I 383
Test statistici per i risultati di Mendel – II 385
Trasformazioni semplici nella grafica computerizzata 65
Un gene, tre alleli 352
Un modello per il crossing over 347
Un test di fluttuazione 334
Una malattia da fumatori? 316
Vantaggio riproduttivo 176
Varianza e deviazione standard della numerosità dei germogli 284
Velocità di crescita di una popolazione malthusiana 200
Velocità di decadimento 201
Velocità e accelerazione istantanee di un corpo in caduta 202
Velocità media di un corpo in caduta 199
Vettori e punti nella computer grafica 40
Vettori in fisica 41

Dario Benedetto
Mirko Degli Esposti
Carlotta Maffei

Matematica per le scienze della vita

Quarta edizione

Inquadra e scopri i contenuti

Le risorse digitali
universita.zanichelli.it/benedetto4e
A questo indirizzo sono disponibili le risorse digitali di complemento al libro. Per accedere alle risorse protette è necessario registrarsi su **my.zanichelli.it** inserendo il codice di attivazione personale contenuto nel libro.

Libro con Ebook
Chi acquista il libro nuovo può accedere gratuitamente all'Ebook, seguendo le istruzioni presenti nel sito.

L'accesso all'Ebook e alle risorse digitali protette è personale, non condivisibile e non cedibile, né autonomamente né con la cessione del libro cartaceo.

BENEDETTO*MAT SCIENZE VITA4E(CEALUMKQ
ISBN 978-88-08-79956-2
9 788808 799562
6 7 8 9 0 1 2 3 4 (64B)

Studiare matematica è fondamentale per comprendere le scienze della vita, perché attraverso quantificazione e modellizzazione si trovano risposte a questioni complesse. Al tempo stesso, molta matematica nasce con lo studio di fenomeni biologici: dai metodi della statistica sviluppati insieme alla sintesi moderna dell'evoluzione, alle reti neurali che stanno rivoluzionando il nostro presente.
Matematica per le scienze della vita fornisce gli strumenti essenziali per descrivere matematicamente i fenomeni scientifici e prevederne lo sviluppo.
Sono trattati tutti gli argomenti della matematica di base: vettori e matrici, funzioni elementari, calcolo differenziale e integrale, e, in modo più ampio in questa edizione, statistica e probabilità.
Sono proposti anche argomenti più complessi, naturale prosecuzione di quelli di base, che sono di ampio uso nella pratica scientifica.
I concetti sono introdotti a partire dalla descrizione dei fenomeni naturali per arrivare a comprendere come definizioni, enunciati e teoremi si applichino alla realtà, grazie anche ai numerosi esempi: gli **esempi verdi**, di carattere biologico, fisico, o chimico, illustrano un'applicazione reale, o realistica, di un metodo, una formula o un'idea matematica, mentre gli **esempi blu**, di natura strettamente matematica, servono per chiarire concetti astratti o esercitarsi nell'uso delle formule. In ogni capitolo, *box* approfondiscono temi scientifici, inquadrando gli argomenti matematici in un contesto più generale.
Alla fine dei paragrafi ci sono **esercizi** che servono per verificare di aver compreso nozioni di base indispensabili e per addestrarsi a usare la matematica, ed esercizi più complessi, che stimolano la capacità di matematizzare argomenti di biologia o di altre discipline.
L'opera è accompagnata da risorse digitali quali video, esercizi guidati, test interattivi, soluzioni agli esercizi del libro, disponibili sul sito, nell'Ebook e visualizzabili sullo smartphone tramite l'app **laZ Guarda!**.

Dario Benedetto è professore ordinario di Fisica matematica presso il Dipartimento di Matematica dell'Università di Roma La Sapienza.
Mirko Degli Esposti è professore ordinario di Fisica matematica presso il Dipartimento di Fisica e Astronomia «Augusto Righi» dell'*Alma Mater Studiorum* Università di Bologna.
Carlotta Maffei è professoressa associata di Fisica matematica presso il Dipartimento di Matematica dell'Università di Roma La Sapienza.