

Laboratorio di informatica: il modello predatore-preda di Volterra

Francesco Marazzi, *PhD*

professore di matematica alla scuola superiore

ex ricercatore presso il Centro Comune di Ricerca della Commissione Europea

francesco.marazzi@libero.it

Antonella Zanzi

ricercatrice presso l'Istituto per la Protezione e la Sicurezza dei Cittadini

Centro Comune di Ricerca della Commissione Europea

Via Enrico Fermi 2749, I-21027 Ispra (Va), Italy

20 marzo 2012

Indice

Abstract	2
1 Introduzione	3
2 Modelli di crescita di una popolazione	4
3 Il modello predatore-preda di Volterra	7
4 Risoluzione del modello di Lotka-Volterra	10
4.1 Effetto della pesca	14
4.2 Limitazione nella crescita	14
4.3 Esempi di implementazione	15
4.3.1 Con il foglio di calcolo	15
4.3.2 Con un m-file di Octave	15
4.3.3 Con la funzione ODE45 di Octave	16
5 Conclusioni	26

Abstract

L'idea di questo lavoro nasce dal fatto che le scienze naturali sono spesso insegnate in modo completamente separato dalla matematica. Ciò è vero soprattutto per la scuola superiore, ma a volte anche all'università. I modelli matematici che descrivono gli ecosistemi vengono illustrati solo raramente perché ritenuti troppo difficili da comprendere. Secondo noi, però, anche senza entrare in eccessivi dettagli, è possibile illustrare agli studenti alcuni semplici modelli matematici (come ad esempio quello di Lotka-Volterra) ed implementarli con software accessibile ad alunni della scuola superiore (il foglio elettronico o Octave). Una simile attività aiuterebbe molto gli alunni ad avere un'idea di quali siano le basi scientifiche su cui costruire opportune politiche di conservazione degli ecosistemi.

L'articolo fornisce quindi un'introduzione ai modelli ecologici per poi concentrarsi su alcune proposte didattiche di risoluzione delle equazioni del modello di Volterra. Tale modello è considerato la prima pietra su cui si basa l'ecologia matematica, cioè quella disciplina che applica i metodi della matematica alla biologia al fine di fornire metodi d'indagine sia qualitativi che quantitativi utili per comprendere il comportamento degli ecosistemi marini e permettere anche di elaborare opportune politiche per la conservazione della fauna ittica.

1 Introduzione

La matematica aiuta a comprendere i fenomeni naturali e, spesso, ne permette una descrizione quantitativa. Sulla scia di Galileo, infatti, la maggior parte degli scienziati ritiene che *“La filosofia è scritta in questo grandissimo libro che continuamente ci sta aperto innanzi a gli occhi (io dico l’universo), ma non si può intendere se prima non s’impara a intender la lingua, e conoscer i caratteri, ne’ quali è scritto. Egli è scritto in lingua matematica, e i caratteri son triangoli, cerchi, ed altre figure geometriche, senza i quali mezzi è impossibile a intenderne umanamente parola; senza questi è un aggirarsi vanamente per un oscuro laberinto.”* come riporta Galileo Galilei (Pisa, 1564 - Arcetri, 1642) al capito VI del suo scritto *“Il Saggiatore”*. La matematica si pone quindi come una solida base, seppur sicuramente non l’unica, su cui fondarsi per comprendere il mondo.

L’attività della pesca, in quanto l’oceano è uno degli ecosistemi più complessi del mondo, si colloca a pieno titolo tra le branche a cui la matematica può porgere i suoi servigi.

Oggi giorno gli scienziati ([9]) sono pressoché concordi nell’affermare che il patrimonio ittico mondiale non solo non sia inesauribile, ma sia, anzi, in molti casi, sovrasfruttato. Una regolazione delle attività di pesca è quindi indispensabile. Del resto il rischio di depauperare in modo irreversibili le riserve ittiche mondiali, in ossequio anche al Principio di Precauzione¹, deve necessariamente spingere verso una regolamentazione effettiva della pesca.

Sono stati girati anche numerosi film e documentari, spesso di ispirazione ambientalista, a proposito della pesca sconsiderata a cui si affiancano numerosi siti web spesso molto documentati (per esempio <http://www.cfp-reformwatch.eu/>). Un esempio di film molto noto è *“The end of the line”* in cui si mette in evidenza come tutti i modelli e gli studi oggi disponibili, seppur discordino su quando si avrà l’estinzione delle maggiori specie ittiche commerciali, sono tuttavia concordi nel ritenere che siamo decisamente orientati verso di essa (<http://endoftheline.com/>).

Gli ecosistemi e le risorse marine, in quanto risorse comuni, necessitano di una gestione collettiva. Per questo motivo a livello di Unione Europea è stata adottata la Politica Comune della Pesca (PCP) con lo scopo di organizzare l’intero settore a livello europeo. Tra gli obiettivi della PCP figurano la protezione degli

¹Principio n. 15, Dichiarazione di Rio de Janeiro seguita alla Conferenza sull’Ambiente e lo Sviluppo delle Nazioni Unite dell’estate del 1992: *“Al fine di proteggere l’ambiente, un approccio cautelativo dovrebbe essere ampiamente utilizzato dagli Stati in funzione delle proprie capacità. In caso di rischio di danno grave o irreversibile, l’assenza di una piena certezza scientifica non deve costituire un motivo per differire l’adozione di misure adeguate ed effettive, anche in rapporto ai costi, dirette a prevenire il degrado ambientale”* [4]

stock² ittici dallo sfruttamento eccessivo, la garanzia di un reddito per i pescatori, il regolare approvvigionamento dei consumatori e dell'industria di trasformazione a prezzi ragionevoli e lo sfruttamento sostenibile delle risorse acquatiche viventi da un punto di vista biologico, ambientale ed economico (per maggiori dettagli si veda http://ec.europa.eu/fisheries/cfp/index_en.htm).

Attualmente nella maggior parte dei paesi industrializzati esiste una qualche forma di regolamentazione della pesca. Perché essa sia efficace e nello stesso tempo economicamente ed ecologicamente sostenibile è necessario, però, avere sia adeguate informazioni sulla quantità di risorse disponibili, sia comprendere la dinamica delle popolazioni di pesci e la loro interazione con l'ambiente marino. L'utilizzo di modelli ecologici qualitativi e quantitativi può contribuire a valutare le risorse e quindi a determinare le modalità da adottare nella regolamentazione della pesca. Può anche fornire argomenti convincenti agli operatori del settore affinché accettino in modo collaborativo le politiche imposte loro.

Nello sviluppo di modelli matematici applicati ai problemi ecologici l'obiettivo primario è stato spesso quello di costruire una teoria dei fenomeni biologici analoga a quella dei fenomeni fisici. Nonostante l'analogia tra i modelli che descrivono i sistemi meccanici e i modelli di popolazione, dal momento che i sistemi fisici e quelli biologici sono diversi, non possa essere spinta oltre un certo limite, i modelli matematici in ecologia sono importanti come schemi teorici di indagine nel campo dei fenomeni in gioco.

2 Modelli di crescita di una popolazione

Per introdurre questo tema può essere utile cominciare con una storiella-indovinello.

Un mago arriva e si presenta con una pallina magica in mano. La butta nel suo cappello a cilindro e comincia a schioccare le dita ad intervalli di un secondo. Ad ogni schiocco la pallina si sdoppia e così fanno tutte le palline che man mano si generano. In 30 secondi il cappello si riempie completamente. Il mago fa quindi sparire tutte le palline lasciandone solo 2, poi chiede: quanto tempo ci metterà questa volta il cappello per riempirsi?

A seconda dell'età degli studenti, la domanda viene affrontata in genere in due modi diametralmente opposti. Agli alunni più giovani, una domanda così semplice suggerisce una risposta altrettanto semplice: ci metterà metà tempo, cioè 15 secondi. Gli alunni delle scuole superiori, al contrario, hanno in genere ormai sviluppato il pregiudizio che la matematica sia complicata. Una domanda semplice nasconde quindi sicuramente una soluzione complicata. In genere cominciano a

²Termine che indica popolazioni ittiche di interesse per il mercato della pesca considerate come sottoinsiemi delle popolazioni stesse.

cercare di calcolare il numero di palline che ci saranno nel cappello dopo 30 secondi, con il risultato che, anche nel caso in cui riescono ad impostare il calcolo in modo corretto, ottengono numeri così grandi che faticano a leggere la cifra in notazione scientifica sulla calcolatrice.

In realtà la soluzione è ancora più semplice di quella pensata dagli alunni più ottimisti.

Il mago ricomincia a schioccare le dita mostrando che il cappello si riempie adesso in 29 secondi, uno in meno che nel caso precedente.

Dove sta l'imbroglio? Nessun imbroglio! Il fatto è che, a differenza di molti fenomeni che osserviamo tutti i giorni, quello in questione non ha un comportamento lineare, ma esponenziale. Il numero di palline, infatti, raddoppia ad ogni istante rispetto all'istante precedente, il che è molto diverso che dire che in un intervallo di tempo doppio si avrà un numero doppio di palline (un comportamento lineare presuppone che ad intervalli di tempo uguali ci siano uguali incrementi del numero di palline). Gli sdoppiamenti avvengono indipendentemente da quante palline ci siano. Il loro numero cresce quindi sempre più velocemente e l'aver gettato due palline anziché una nel cappello fa risparmiare solo il tempo necessario al primo sdoppiamento.

Per gli alunni che ancora non sono convinti del ragionamento, si può costruire la seguente tabella:

tempo	1 ^a caso n. palline	2 ^a caso n. palline
0	1	2
1	2	4
2	4	8
3	8	16
4	16	32
5	32	64
...

Tabella 1: Andamento del numero delle palline magiche

da cui si vede bene come nel secondo caso si sia risparmiato solo il primo secondo (figura 1). Molto utile è anche la richiesta agli alunni di rappresentare su un grafico l'andamento del numero delle palline nel tempo nei due casi. Si ha un grafico di questo tipo:

È interessante a questo punto andare a vedere quale formula è in grado di generare i valori della tabella precedente. Si trova allora facilmente la tabella 2 da cui si deduce che il numero y di palline dopo n secondi è pari a $y(n) = 2^n$ se si parte con 1 pallina, $y(n) = 2 \cdot 2^n = 2^{n+1}$ se si parte con 2 palline.

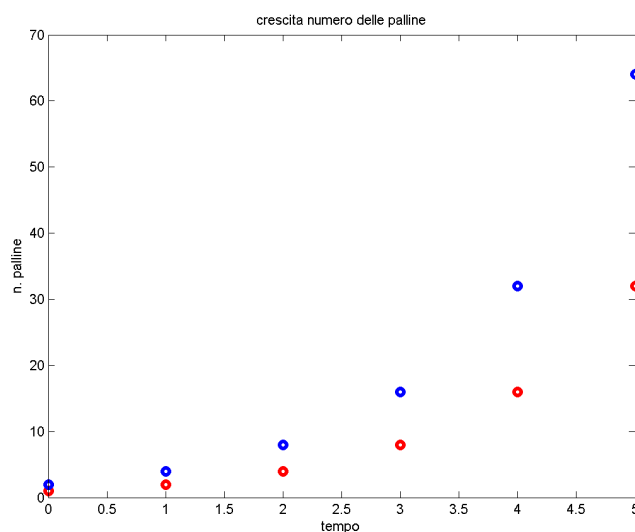


Figura 1: Crescita del numero di palline

La pallina magica si riproduce in progressione geometrica seguendo la cosiddetta “Legge di Malthus”.

Passare dal caso discreto di una successione a quello continuo di una funzione è immediato sostituendo alla variabile discreta n la variabile continua x . Tale passaggio si giustifica dal fatto che le funzioni continue sono spesso molto più semplici da manipolare che non le funzioni discrete.

Alcuni ulteriori esempi mostrano chiaramente come tale legge di crescita sia molto più influenzata dalla ragione della progressione che non dalle condizioni iniziali, in altre parole conta molto di più il tasso di riproduzione che non il numero di individui iniziale (figura 2).

$$y = a^x + y_0 \quad (1)$$

Un modello di crescita esponenziale, seppur descriva bene l’evolvere di una popolazione nella sua fase di sviluppo iniziale, nel lungo periodo porta a risultati inaccettabili. La mancanza di risorse disponibili (cibo, spazio etc.) e la presenza di altre popolazioni che ne limitino la moltiplicazione comporta che la popolazione tenda a stabilizzarsi attorno ad un valore di regime in cui le nuove nascite bilanciano le morti. Tale comportamento viene descritto dalla cosiddetta “curva logistica” che, dal punto di vista matematico, si ottiene introducendo una saturazione nella precedente equazione esponenziale.

Un caso realistico è anche quello di una specie che viene limitata nel suo sviluppo dall’azione di un’altra specie che se ne ciba. Il modello predatore-preda

tempo	1 ^a caso		2 ^a caso	
	n. palline	formula	n. palline	formula
0	1	2^0	2	2^1
1	2	2^1	4	2^2
2	4	2^2	8	2^3
3	8	2^3	16	2^4
4	16	2^4	32	2^5
5	32	2^5	64	2^6
...

Tabella 2: Determinazione del numero delle palline magiche

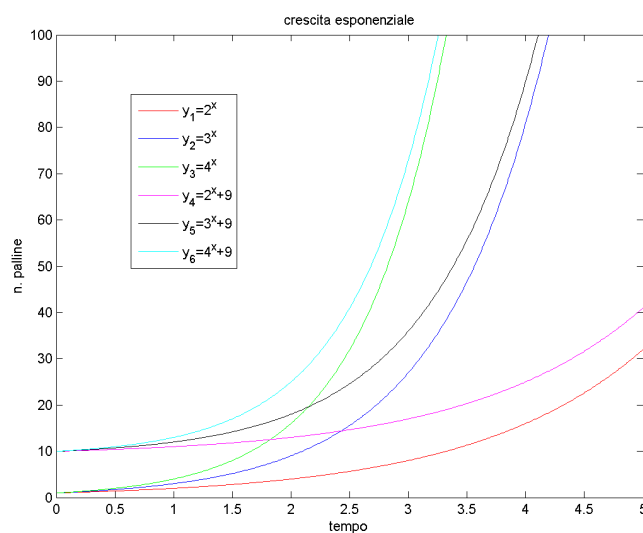


Figura 2: Crescita esponenziale

che ne deriva è ormai un classico sia nella matematica delle equazioni differenziali non lineari che nella modellistica biologica e tra i più studiati al mondo.

3 Il modello predatore-preda di Volterra

Nelle sue *Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie* [13] del 1931 lo scienziato italiano Vito Volterra riportava una serie di modelli matematici da lui sviluppati per descrivere alcuni fenomeni osservati in biologia tra i quali il famoso modello di interazione predatore-preda in cui due popolazioni, l'una

predatrice e l'altra preda, si trovano a vivere nel medesimo ambiente. Il modello permetteva di passare da una pura descrizione qualitativa dei fenomeni ecologici ad una quantitativa³.

Come Volterra stesso riportava nell'introduzione, la formulazione di tale modello traeva spunto dalle conversazioni avute con il genero Umberto D'Ancona, biologo e professore all'Università di Siena, il quale gli aveva chiesto di gettare luce su alcuni dati curiosi riguardo al pescato nell'alto Mare Adriatico negli anni a cavallo della prima guerra mondiale: dopo la stasi peschereccia dovuta alla guerra si era registrato un incremento della percentuale delle specie predatrici rispetto alle specie predate [2, 3].

Volterra costruì un modello semplice ed elegante costituito da due equazioni differenziali non lineari che si basava su ipotesi ragionevoli e verosimili dalle quali si poteva dedurre, tra le altre, la 3^a legge di Volterra, la quale afferma che un prelievo indiscriminato di prede e predatori favorisce l'aumento della percentuale di prede. Il mistero appariva in questo modo svelato.

La formulazione che Volterra stesso riporta a pag. 14 delle sue *Leçons* è la seguente:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = N_1 (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = -N_2 (\epsilon_2 - \gamma_2 N_1) \end{array} \right. \quad (2a)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = N_1 (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = -N_2 (\epsilon_2 - \gamma_2 N_1) \end{array} \right. \quad (2b)$$

in cui N_1 indica il numero delle prede, N_2 il numero dei predatori e i parametri ϵ_1 , ϵ_2 , γ_1 e γ_2 , tutti positivi, indicano, rispettivamente, il tasso di crescita della popolazione delle prede in assenza di predatori, il tasso di mortalità dei predatori in assenza di prede, il tasso di riduzione delle prede all'incontro tra prede e predatori e il tasso di aumento dei predatori all'incontro tra prede e predatori. Per maggior comodità, riscriveremo il modello (2) con le seguenti notazioni:

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = ax - bxy \\ \dot{y} = -cy + dxy \end{array} \right. \quad (3a)$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = ax - bxy \\ \dot{y} = -cy + dxy \end{array} \right. \quad (3b)$$

dove con x e y si sono indicate, per semplicità, le funzioni $x(t)$ e $y(t)$ che rappresentano rispettivamente l'evoluzione nel tempo delle popolazioni delle prede e

³Vito Volterra (1860-1940) e Alfred J. Lotka (1880-1949) sono considerati i padri fondatori dell'ecologia teorica. Furono essi infatti che proposero il primo modello (chiamato di Lotka-Volterra) per descrivere il rapporto trofico tra due specie in cui una delle due (preda) fornisce alimento all'altra (predatore): Lotka lo introdusse nel 1925 (Lotka, [8]) e Volterra, in maniera indipendente, nel 1926. (Volterra, [10, 11]).

dei predatori, mentre \dot{x} e \dot{y} indicano le derivate di tali funzioni rispetto al tempo, cioè $\dot{x} = \frac{dx}{dt}$ e $\dot{y} = \frac{dy}{dt}$.

In modo simile a quanto fatto da Volterra stesso, è interessante andare ad analizzare le implicazioni che derivano da tale modello. Se ne ricavano tre leggi, note come *leggi di Volterra*, che caratterizzano il sistema descritto dalle (3).

Prima legge di Volterra: *un modello predatore-preda, per quanto semplice, può presentare delle fluttuazioni altalenanti nel tempo.* Si tratta di un risultato molto importante dal punto di vista biologico: nonostante l'assenza di qualunque perturbazione esterna, la consistenza numerica delle popolazioni può mutare considerevolmente, cioè le fluttuazioni potrebbero essere legate anche a fattori esogeni, ma più verosimilmente saranno legate a fattori endogeni.

La seconda legge di Volterra: *le traiettorie percorrono in senso antiorario delle traiettorie chiuse con frequenza $\omega = \sqrt{ac}$ attorno al punto $P_2 \left(\frac{c}{d}, \frac{a}{b} \right)$.* Il punto di equilibrio P_2 non è ecologicamente stabile in quanto una perturbazione da tale condizione porta il sistema ad evolvere su una nuova traiettoria che oscillerà attorno a tale punto, però vale la

Legge di conservazione delle medie che afferma: *il numero medio dei predatori e delle prede, su un periodo (o, equivalentemente, su un ciclo), è uguale al livello di equilibrio $\bar{x} = c/d$ e $\bar{y} = a/b$.*

La terza legge di Volterra: *Quando la pesca è praticata si ha un numero di prede maggiore e un numero di predatori minore rispetto al caso senza pesca.* Tale risultato, del tutto controintuitivo, spiegava indirettamente gli "strani" dati del prof. Umberto D'Ancona sulla pesca nell'alto Mare Adriatico dopo la seconda guerra mondiale.

Con l'aggiunta degli effetti della pesca, il sistema (3) diventa infatti:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax - bxy - \varepsilon x & (4a) \\ \dot{y} = -cy + dxy - \varepsilon y & (4b) \end{cases}$$

o anche:

$$\begin{cases} \dot{x} = (a - \varepsilon - by)x & (5a) \\ \dot{y} = (-c - \varepsilon + dx)y & (5b) \end{cases}$$

da cui si ricava quanto interessava dimostrare a Volterra, e cioè che il punto di equilibrio risulta spostato in $\tilde{P}_2 \left(\frac{c + \varepsilon}{d}, \frac{a - \varepsilon}{b} \right)$. Nel caso in cui la pesca sia

praticata, il parametro ϵ è positivo e quindi si ha un numero di prede maggiore e un numero di predatori minore rispetto al caso senza pesca.

4 Risoluzione del modello di Lotka-Volterra

Il sistema di Lotka-Volterra (3) di equazioni differenziali, sebbene di due sole equazioni in due incognite e quindi apparentemente molto semplice, non può in realtà essere risolto con i metodi analitici che di solito vengono insegnati nei corsi di analisi dei primi anni di università.

Volterra ideò un procedimento analitico-grafico [12] che gli permetteva di risolvere le equazioni in un modo piuttosto laborioso, seppur di indubbia valenza didattica (si veda pag. 355-357 di [5] per una descrizione dettagliata del metodo). Si trattava ovviamente di un metodo che necessitava solo di calcoli eseguibili manualmente, da momento che a quel tempo non esistevano ancora macchine calcolatrici automatiche.

Grazie allo sviluppo dei calcolatori, è oggi possibile risolvere il problema per via numerica, cioè grazie ad algoritmi di calcolo implementati con linguaggi di programmazione. Si può procedere, ad esempio, ad una implementazione alle differenze finite o mediante il metodo di Runge-Kutta (implicito) o ancora con metodi espliciti che approssimino il valore della derivata mediante lo sviluppo in serie. Esistono a questo riguardo diversi strumenti a disposizione sia dei ricercatori che degli studenti a seconda che si affronti il problema per ragioni di studio scientifico o a scopo didattico, per esempio:

- **il foglio di calcolo**⁴: Uno dei punti di forza del foglio di calcolo è che, una volta impostato, è sufficiente cambiare i dati in ingresso per ottenere in maniera istantanea i risultati. Le formule contenute in ogni cella aggiornano, infatti, in tempo reale i valori ottenuti. Tali risultati possono poi essere già organizzati in una pagina facilmente stampabile in modo che, nel caso di analisi di dati ripetute sempre nel medesimo modo, si debba semplicemente inserire i dati di ingresso per avere un rapporto di misura.

⁴I fogli di calcolo sono ampiamente utilizzati in tutti i settori del calcolo scientifico in quanto risultano di facile utilizzo. L'analisi dei dati e la loro visualizzazione grafica sono, infatti, operazioni immediate. Esistono sul mercato molti fogli di calcolo, tutti molto simili per quanto riguarda il loro utilizzo e le loro potenzialità. Segnaliamo qui il foglio di calcolo Calc incluso nella distribuzione del pacchetto OpenOffice. Il sito ufficiale del pacchetto OpenOffice in lingua italiana è il seguente: <http://it.openoffice.org/>. Dal sito è possibile scaricare il pacchetto per i principali sistemi operativi e nella lingua desiderata. Si tratta di un foglio di calcolo con caratteristiche simili a foglio di calcolo Excel del pacchetto Office di Microsoft. A differenza di Office, OpenOffice è però distribuito sotto i termini della licenza GNU Lesser General Public License (GNU LGPL). È quindi possibile scaricare ed utilizzare gratuitamente tale programma.

Questa caratteristica positiva può diventare però anche uno svantaggio qualora sia necessaria una maggiore duttilità per analizzare dei dati per la prima volta. Anche in questo caso è spesso più comodo e veloce utilizzare Octave per il quale è anche possibile trovare librerie di funzioni molto specifiche o scriversene ad hoc.;

- **Matlab o Octave⁵**: in questo caso si può utilizzare direttamente la funzione ODE45 basata sul metodo di Runge-Kutta oppure creare un m-file con un programma basato su cicli FOR che approssimi il valore della derivata mediante lo sviluppo in serie;

⁵Il sito ufficiale del software Octave è il seguente: www.octave.org. Qui è possibile scaricare il programma, il manuale, accedere ai vari pacchetti di funzioni e al forum di discussione.

Si tratta in realtà di un vero e proprio ambiente di calcolo, simile per struttura e modalità di funzionamento al più noto programma commerciale MATLAB, tanto che alcuni lo considerano un suo clone. A differenza di MATLAB, però, Octave è distribuito sotto i termini della licenza GNU General Public License (GNU GPL). È quindi possibile utilizzare gratuitamente tale programma, cosa che favorisce molto un investimento di tempo per imparare il suo utilizzo in quanto non comporta l'acquisto di alcuna licenza: è sufficiente scaricare il programma ed installarlo su ogni macchina. Esistono versioni per i principali sistemi operativi (Linux, Mac OS X, Windows e OS/2). Nel seguito della trattazione ci riferiremo quindi ad Octave, ma per quanto detto è possibile riportare tutto anche in ambiente MATLAB. Non ci soffermeremo qui sulle enormi potenzialità che Octave offre sia per il calcolo che per la visualizzazione grafica. Per questo rimandiamo sia al manuale che viene installato insieme al programma, sia alla vastissima documentazione che è possibile trovare in Internet. Data la forte somiglianza con MATLAB, è molto spesso possibile consultare manuali e utilizzare risorse scritte originariamente per MATLAB (e viceversa). Richiamiamo qui solo il fatto che Octave può funzionare sia fornendogli una riga di codice alla volta nella finestra di comando, sia scrivendo un vero e proprio programma in un file con estensione .m (ad esempio nomefile.m) che potrà poi essere richiamata dal programma semplicemente scrivendo nomefile nella finestra di comando. L'editore distribuito con la versione Windows di Octave (attivabile scrivendo edit sulla riga di comando) facilita la scrittura del programma allineando opportunamente i comandi e utilizzando colori diversi a seconda che si stia digitando un comando, una variabile, un testo etc. Il linguaggio di programmazione è estremamente semplice da apprendere per chi abbia già programmato con un qualunque altro linguaggio ed è agevolato dal fatto che le variabili non devono essere dichiarate poiché Octave è in grado di riconoscerne il tipo al loro primo uso ed utilizza una allocazione dinamica della memoria. I risultati dei calcoli sono in prima battuta restituiti sullo schermo, ma è possibile averli anche su file in formato testo. È così poi possibile importarli in un foglio di calcolo per una ulteriore elaborazione. È possibile anche scrivere sottoprogrammi che vengano poi richiamati dal programma principale, sia in forma di file con estensione .m che vengono eseguiti come da riga di comando, sia sotto forma di funzioni. Queste ultime hanno il vantaggio di utilizzare solo le variabili fornite in ingresso e di restituire solo quelle richieste in uscita mentre le variabili utilizzate all'interno della funzione vengono poi dimenticate. Esistono una molteplicità di "package", cioè di librerie di funzioni, scritte da vari utenti su un argomento specifico e che possono essere scaricati gratuitamente dal sito web ufficiale o da quelli personali dei vari utenti.

- **R**⁶: non lo utilizzeremo in questo articolo, ma un ottimo esempio del suo impiego nella risoluzione delle equazioni di Lotka-Volterra utilizzando i dati sulle popolazioni di linci e di lepri in Canada si può trovare in [7].

Per poter implementare il modello descritto dal sistema (3) è necessario, come passo preliminare, discretizzare le equazioni in gioco, cioè passare dal dominio continuo del tempo ad un dominio discreto [1].

È anche necessario discretizzare le equazioni in modo che risultino di tipo esplicito, cioè il valore della funzione ad un certo istante deve essere funzione dei soli valori ai passi precedenti.

Come discretizzazione di prima approssimazione delle equazioni del sistema (3), si consideri l'approssimazione del primo ordine della derivata data da:

$$x(t + \Delta t) = x(t) + \frac{dx(t)}{dt} \Delta t \quad (6)$$

che, ricordando che $x(t)$ può essere indicato semplicemente con x e $\frac{dx(t)}{dt}$ indicato con \dot{x} , la (6) può essere riscritta:

$$x(t + \Delta t) = x + \dot{x} \Delta t \quad (7)$$

Analogamente per la popolazione dei predatori:

$$y(t + \Delta t) = y + \dot{y} \Delta t \quad (8)$$

Andando a sostituire \dot{x} e \dot{y} dalle (3) nelle (7) e (8) si ottiene:

$$\begin{cases} x(t + \Delta t) = (a - by)x \Delta t + x & (9a) \\ y(t + \Delta t) = (-c + dx)y \Delta t + y & (9b) \end{cases}$$

Tale sistema si risolve numericamente mediante un algoritmo che calcoli il valore delle funzioni x e y all'istante $(t + \Delta t)$ utilizzando i loro valori all'istante precedente (t) . Indicando quindi con \dot{y}_n e \dot{y}_n i valori delle variabili al passo n , il sistema (9) può essere riscritto come:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a - by_n)x_n \Delta t + x_n & (10a) \\ y_{n+1} = (-c + dx_n)y_n \Delta t + y_n & (10b) \end{cases}$$

⁶Si tratta di un programma sviluppato appositamente per trattare grandi quantità di dati statistici. Anch'esso, come Octave è distribuito sotto i termini della licenza GNU General Public License (GNU GPL) e disponibile per tutti i tipi di piattaforme. Il sito ufficiale del software R è il seguente: www.r-project.org. Il sito è completamente in inglese, ma esistono ottimi manuali in italiano reperibili sia su Internet che in libreria.

Nal caso in cui si voglia utilizzare un Δt più grande (e quindi diminuire i tempi di calcolo) o aumentare la precisione, è necessario utilizzare una approssimazione del secondo ordine della derivata. Si ha dunque per la popolazione delle prede e per quella dei predatori:

$$\begin{cases} x(t + \Delta t) = x(t) + \frac{dx(t)}{dt} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{d^2x(t)}{dt^2} \Delta t^2 & (11a) \\ y(t + \Delta t) = y(t) + \frac{dy(t)}{dt} \Delta t + \frac{1}{2} \frac{d^2y(t)}{dt^2} \Delta t^2 & (11b) \end{cases}$$

che, per comodità, riscriveremo:

$$\begin{cases} x(t + \Delta t) = \dot{x} \Delta t + \frac{1}{2} \ddot{x} \Delta t^2 & (12a) \\ y(t + \Delta t) = \dot{y} \Delta t + \frac{1}{2} \ddot{y} \Delta t^2 & (12b) \end{cases}$$

Indicando quindi con \dot{x}_n, \ddot{x}_n i valori delle derivate seconde rispetto al tempo al passo n , il sistema (11) diventa:

$$\begin{cases} x_{n+1} = x_n + \dot{x}_n \Delta t + \frac{1}{2} \ddot{x}_n \Delta t^2 & (13a) \\ y_{n+1} = y_n + \dot{y}_n \Delta t + \frac{1}{2} \ddot{y}_n \Delta t^2 & (13b) \end{cases}$$

dove x_n e y_n si ricavano direttamente dalle (3a) e (3b):

$$\begin{cases} \dot{x}_n = ax_n - bx_n y_n & (14a) \\ \dot{y}_n = -cy_n + dx_n y_n & (14b) \end{cases}$$

e da cui, derivando, si ottengono:

$$\begin{cases} \ddot{x}_n = a\dot{x}_n - b(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (15a) \\ \ddot{y}_n = -c\dot{y}_n + d(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (15b) \end{cases}$$

Per ottenere il sistema in una formula risolvibile direttamente, le (14) andrebbero sostituite sia nelle (13) che nelle (15). Le (15) così ottenute andrebbero poi sostituite nelle (13). Dal punto di vista operativo, però, abbiamo preferito tenerle

separate ed eseguire i calcoli parziali di volta in volta piuttosto che ottenere una formula che a colpo d'occhio sia quasi illeggibile.

4.1 Effetto della pesca

Nel caso in cui il sistema predatore-preda sia soggetto a pesca, il sistema (5), analogamente a quanto fatto per il (10), si può riscrivere come:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a - \varepsilon - by_n)x_n \Delta t + x_n & (16a) \\ y_{n+1} = (-c - \varepsilon + dx_n)y_n \Delta t + y_n & (16b) \end{cases}$$

Per quanto riguarda lo sviluppo in serie del secondo ordine, si utilizzano ancora le (13), dove però le (14) e le (15) vanno sostituite, rispettivamente, dalle seguenti (17) e (18):

$$\begin{cases} \dot{x}_n = (a - \varepsilon)x_n - bx_n y_n & (17a) \\ \dot{y}_n = (-c - \varepsilon)y_n + dx_n y_n & (17b) \end{cases}$$

da cui, derivando:

$$\begin{cases} \ddot{x}_n = (a - \varepsilon)\dot{x}_n - b(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (18a) \\ \ddot{y}_n = -(c + \varepsilon)\dot{y}_n + d(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (18b) \end{cases}$$

4.2 Limitazione nella crescita

Introducendo una limitazione alla crescita della popolazione delle prede descritta, per esempio, dalla curva logistica con valore limite K , il sistema (3) diventa:

$$\begin{cases} \dot{x} = ax \left(1 - \frac{x}{K}\right) - bxy & (19a) \\ \dot{y} = -cy + dxy & (19b) \end{cases}$$

che, analogamente alla (10), si può riscrivere in modo da essere implementato in un algoritmo di integrazione basato sull'approssimazione del primo ordine della derivata:

$$\begin{cases} x_{n+1} = (a - by_n)x_n \Delta t - \frac{ax_n^2}{K} + x_n & (20a) \\ y_{n+1} = (-c + dx_n)y_n \Delta t + y_n & (20b) \end{cases}$$

Per una approssimazione del secondo ordine si utilizzano sempre le (13) con le (21) e (22) riportate qui di seguito:

$$\begin{cases} \dot{x}_n = ax_n \left(1 - \frac{x_n}{K}\right) - bx_n y_n & (21a) \\ \dot{y}_n = -cy_n + dx_n y_n & (21b) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \ddot{x}_n = a\dot{x}_n \left(1 - \frac{2x_n}{K}\right) - b(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (22a) \\ \ddot{y}_n = -c\dot{y}_n + d(\dot{x}_n y_n + x_n \dot{y}_n) & (22b) \end{cases}$$

4.3 Esempi di implementazione

4.3.1 Con il foglio di calcolo

Gli algoritmi sopra descritti possono essere agevolmente implementati con il foglio di calcolo. In figura 3 è mostrata una parte del foglio di calcolo che risolve il modello di Lotka-Volterra logistico. I principali calcoli da impostare sono mostrati nella tabella 3. In modo del tutto analogo si possono preparare i fogli di calcolo per il modello con prede e predatori soggetti a pesca etc.

4.3.2 Con un m-file di Octave

L'equazione (10) sopra descritta è stata implementata con Octave nel codice 1, mentre la (13) è stata tradotta in linguaggio Octave per il caso senza pesca, con accrescimento logistico della popolazione delle prede e in presenza di pesca rispettivamente nei codici 2, 3 e 4.

Le figure 4, 5 mostrano alcune figure ottenute con una approssimazione del primo ordine, mentre le figure 6 e 7 si riferiscono ad una approssimazione della derivata del secondo ordine. La figura 8 mostra come il sistema evolva verso un

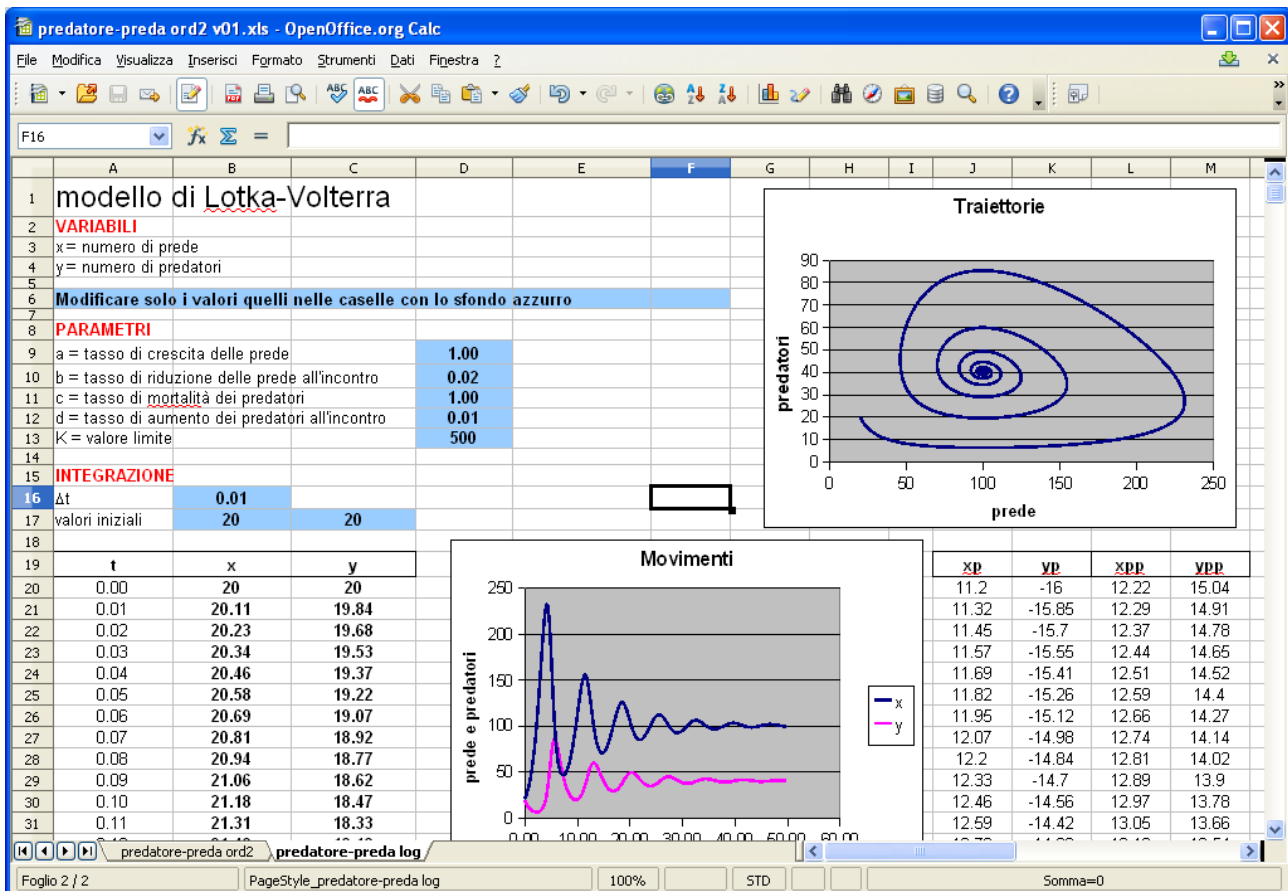


Figura 3: Foglio di calcolo per il modello predatore-preda logistico

punto di equilibrio stabile nel caso di equazione logistica per la popolazione delle prede e la figura 9 evidenzia il fatto che in presenza di pesca si ha un aumento del numero di prede. Nel caso di derivata approssimata al secondo ordine il passo di integrazione può essere sensibilmente ridotto.

Una volta implementato l'algoritmo, è molto interessante andare a vedere cosa succede al variare dei parametri in gioco. Ad esempio, è interessante vedere come si degradi la soluzione all'aumentare di Δt sia nel caso di approssimazione della derivata del primo ordine che del secondo, oppure modificare il parametro ϵ nel modello con pesca verificando che con $\epsilon = 0$ si ottengono gli stessi risultati ottenuti nel modello in cui la pesca non sia praticata.

4.3.3 Con la funzione ODE45 di Octave

Il sistema (3) può essere risolto anche in modo più diretto utilizzando le funzioni ODE23 e ODE45 di Octave. In tal caso è sufficiente impostare tale sistema in una

cella	calcolo
B21	$=B20+J20*\$B\$16+0.5*L20*\$B\16^2
C21	$=C20+K20*\$B\$16+0.5*M20*\$B\16^2
J21	$=\$D\$9*B21*(1-B21/\$D\$13)-\$D\$10*B21*C21$
K21	$=-\$D\$11*C21+\$D\$12*B21*C21$
L21	$=\$D\$9*J21*(1-2*B21/\$D\$13)-\$D\$10*(J21*C21+B21*K21)$
M21	$=-\$D\$11*K21+\$D\$12*(J21*C21+B21*K21)$

Tabella 3: Calcoli da inserire nel foglio di calcolo

funzione che verrà poi richiamata da ODE45 ad ogni passo di integrazione. Il listato 5 mostra l'm-file in cui si impostano i parametri da passare alla ODE45 e la chiamata alla stessa. Tale funzione viene chiamata due volte, una prima volta per integrare le equazioni di Lotke-Volterra classiche 6, la seconda volta per integrare quelle in cui si è posta una curva logistica per le prede 7.

Codice 1: Algoritmo di integrazione delle equazioni di Lotka-Volterra con approssimazione del primo ordine della derivata.

```
clear
close all

% scelta dei parametri
x0=20;           % condizione iniziale prede
y0=20;           % condizione iniziale predatori
t0=0;           % tempo iniziale
tf=30;           % tempo finale
dt=0.001;       % Δ t
a=1;            % parametro a del modello
b=0.02;         % parametro b del modello
c=1;            % parametro c del modello
d=0.01;         % parametro d del modello

% inizializzazione
t=t0:dt:tf;
Npunti=size(t,2);
x=zeros(1,Npunti);
y=zeros(1,Npunti);
x(1)=x0; y(1)=y0;

% calcolo
for n=1:Npunti-1
    x(n+1)=x(n)+(a-b*y(n))*x(n)*dt;
    y(n+1)=y(n)+(-c+d*x(n))*y(n)*dt;
end

% grafico dei risultati
figure,plot(t,x,'b',t,y,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x,y)
title('Piano delle fasi')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')
```

Codice 2: Algoritmo di integrazione delle equazioni di Lotka-Volterra con approssimazione del secondo ordine della derivata.

```
clear
close all

% scelta dei parametri
x0=20;           % condizione iniziale prede
y0=20;           % condizione iniziale predatori
t0=0;           % tempo iniziale
tf=30;           % tempo finale
dt=0.001;       % Δ t
a=1;            % parametro a del modello
b=0.02;         % parametro b del modello
c=1;            % parametro c del modello
d=0.01;         % parametro d del modello

% inizializzazione
t=t0:dt:tf;
Npunti=size(t,2);
x=zeros(1,Npunti);
y=zeros(1,Npunti);
xp=zeros(1,Npunti-1);
yp=zeros(1,Npunti-1);
xpp=zeros(1,Npunti-1);
ypp=zeros(1,Npunti-1);
x(1)=x0; y(1)=y0;

% calcolo
for n=1:Npunti-1
    xp(n)=(a-b*y(n))*x(n);
    yp(n)=(d*x(n)-c)*y(n);
    xpp(n)=a*xp(n)-b*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    ypp(n)=-c*yp(n)+d*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    x(n+1)=x(n)+xp(n)*dt+1/2*xpp(n)*dt^2;
    y(n+1)=y(n)+yp(n)*dt+1/2*ypp(n)*dt^2;
end

% grafico dei risultati
figure,plot(t,x,'b',t,y,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x,y)
title('Piano delle fasi')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')
```

Codice 3: Algoritmo di integrazione delle equazioni di Lotka-Volterra con il modello logistico per le prede (approx. derivata ordine 2).

```

clear; close all

% scelta dei parametri
x0=20;           % condizione iniziale prede
y0=20;           % condizione iniziale predatori
t0=0;           % tempo iniziale
tf=60;           % tempo finale
dt=0.001;        % Δ t
a=1;            % parametro a del modello
b=0.02;         % parametro b del modello
c=1;            % parametro c del modello
d=0.01;         % parametro d del modello
K=500;          % valore limite per le prede

% inizializzazione
t=t0:dt:tf;
Npunti=size(t,2);
x=zeros(1,Npunti);
y=zeros(1,Npunti);
xp=zeros(1,Npunti-1);
yp=zeros(1,Npunti-1);
xpp=zeros(1,Npunti-1);
ypp=zeros(1,Npunti-1);
x(1)=x0; y(1)=y0;

% calcolo
for n=1:Npunti-1
    xp(n)=(a*(1-x(n)/K)-b*y(n))*x(n);
    yp(n)=(d*x(n)-c)*y(n);
    xpp(n)=a*xp(n)*(1-2*x(n)/K)-b*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    ypp(n)=-c*ypp(n)+d*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    x(n+1)=x(n)+xp(n)*dt+1/2*xpp(n)*dt^2;
    y(n+1)=y(n)+yp(n)*dt+1/2*ypp(n)*dt^2;
end

% grafico dei risultati
figure,plot(t,x,'b',t,y,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x,y)
title('Piano delle fasi')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')

```

Codice 4: Algoritmo di integrazione delle equazioni di Lotka-Volterra con in presenza di pesca (approx. derivata ordine 2).

```

clear; close all

% scelta dei parametri
x0=20;          % condizione iniziale prede
y0=20;          % condizione iniziale predatori
t0=0;           % tempo iniziale
tf=30;          % tempo finale
dt=0.001;       % Δ t
a=1;            % parametro a del modello
b=0.02;         % parametro b del modello
c=1;            % parametro c del modello
d=0.01;         % parametro d del modello
e=0.5;          % parametro di intensità della pesca

% inizializzazione
t=t0:dt:tf;
Npunti=size(t,2);
x=zeros(1,Npunti);
y=zeros(1,Npunti);
xp=zeros(1,Npunti-1);
yp=zeros(1,Npunti-1);
xpp=zeros(1,Npunti-1);
ypp=zeros(1,Npunti-1);
x(1)=x0; y(1)=y0;

% calcolo
for n=1:Npunti-1
    xp(n)=(a-e)-b*y(n))*x(n);
    yp(n)=(d*x(n)-(c+e))*y(n);
    xpp(n)=(a-e)*xp(n)-b*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    ypp(n)=-(c+e)*yp(n)+d*(xp(n)*y(n)+x(n)*yp(n));
    x(n+1)=x(n)+xp(n)*dt+1/2*xpp(n)*dt^2;
    y(n+1)=y(n)+yp(n)*dt+1/2*ypp(n)*dt^2;
end

% grafico dei risultati
figure,plot(t,x,'b',t,y,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x,y)
title('Piano delle fasi')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')

```

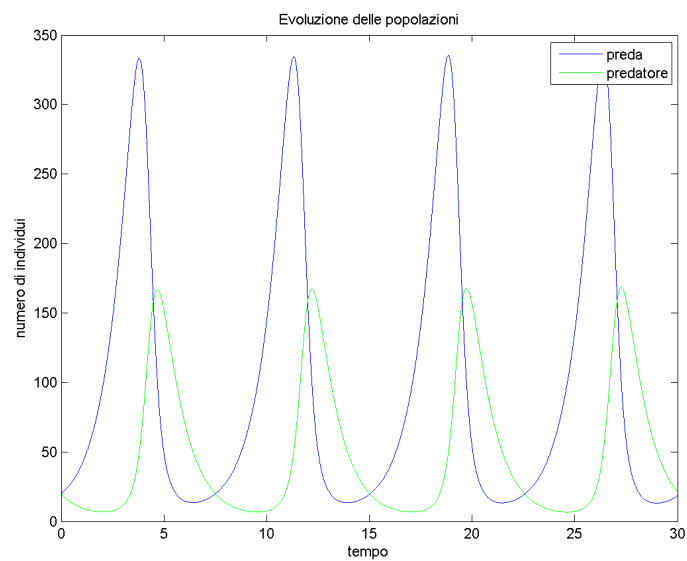


Figura 4: Andamento delle popolazioni di prede e predatori (approx. della derivata del primo ordine - codice 1).

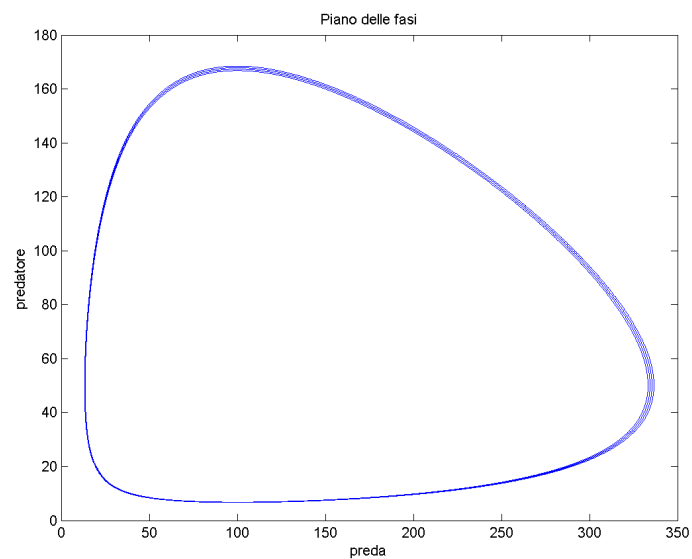


Figura 5: Piano delle fasi prede e predatori (approx. della derivata del primo ordine - codice 1).

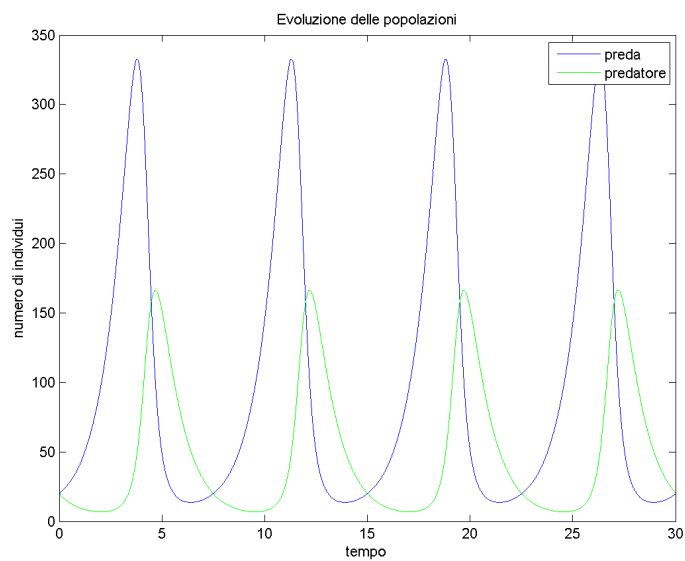


Figura 6: Andamento delle popolazioni di prede e predatori (approx. della derivata del secondo ordine - codice 2).

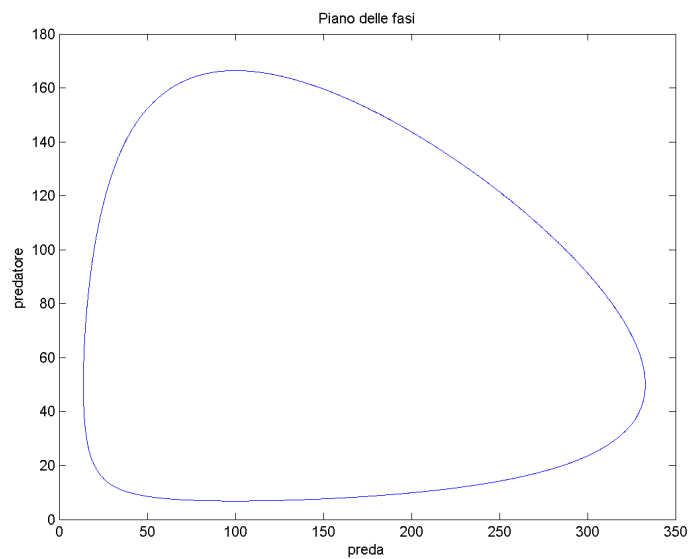


Figura 7: Piano delle fasi prede e predatori (approx. della derivata del secondo ordine - codice 2).

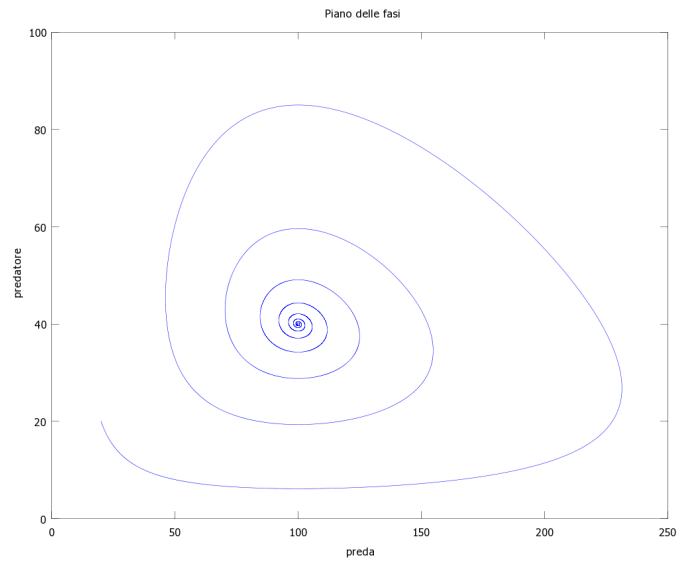


Figura 8: Piano delle fasi prede e predatori (approx. della derivata del secondo ordine e modello logistico - codice 3)

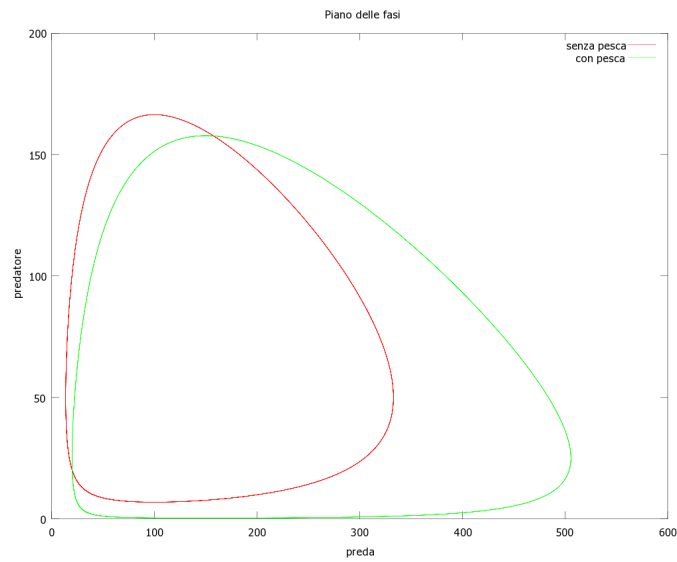


Figura 9: Piano delle fasi prede e predatori (con e senza pesca - codice 4)

Codice 5: File di impostazione dei parametri del modello di Lotka-Volterra integrato con la funzione ODE45 di Octave.

```
clear; close all

% scelta dei parametri
x0=20;           % condizione iniziale prede
y0=20;           % condizione iniziale predatori
t0=0;           % tempo iniziale
tf=30;          % tempo finale
dt=0.001;       % Δ t

% integrazione delle equazioni differenziali
%%% i parametri a, b, c, d sono contenuti nella funzione
%%% che viene chiamata
tfinal=tf*(1+eps);
options=odeset('MaxStep',dt*100); % max passo di integraz.
%%% con Octave
[t,f]=ode45(@lotkavolterra,[t0 tfinal],[x0 y0],options);
[t1,f1]=ode45(@lotkavolterralog,[t0 tfinal],[x0 y0],options);
%%% con Matlab
%[t1,f1]=ode45('lotkavolterra',[t0 tfinal],[x0 y0],options);
%[t1,f1]=ode45('lotkavolterralog',[t0 tfinal],[x0 y0],options);

x=f(:,1); y=f(:,2);
x1=f1(:,1); y1=f1(:,2);

% grafico dei risultati
figure,plot(t,x,'b',t,y,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x,y)
title('Piano delle fasi')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')

figure,plot(t1,x1,'b',t1,y1,'g')
legend('preda','predatore')
title('Evoluzione delle popolazioni con modello logistico')
xlabel('tempo')
ylabel('numero di individui')

figure,plot(x1,y1)
title('Piano delle fasi con modello logistico')
xlabel('preda')
ylabel('predatore')
```

Codice 6: Funzione contenente il modello di Lotka-Volterra.

```
function fp=lotkavolterra(t,f)
%LOTKAVOLTERRA modello predatore-preda di Lotka-Volterra

a=1;           % parametro a del modello
b=0.02;        % parametro b del modello
c=1;           % parametro c del modello
d=0.01;        % parametro d del modello

fp=diag([a-b*f(2) -c+d*f(1)])*f;
```

Codice 7: Funzione contenente il modello di Lotka-Volterra con modello logistico per la popolazione delle prede.

```
function fp=lotkavolterralog(t,f)
%LOTKAVOLTERRALOG modello predatore-preda logistico

a=1;           % parametro a del modello
b=0.02;        % parametro b del modello
c=1;           % parametro c del modello
d=0.01;        % parametro d del modello
K=500;         % valore limite per le prede

fp=diag([a*(1-f(1)/K)-b*f(2) -c+d*f(1)])*f;
```

5 Conclusioni

Per assicurare la sostenibilità nel lungo termine dell'attività di pesca, è essenziale, da un lato, riuscire a valutare le condizioni degli stock sovrasfruttati e, dall'altro, che i risultati di queste analisi siano considerati nel processo decisionale relativo alla gestione della pesca.

Attraverso le procedure chiamate di "stock assessment", si tenta di stimare il numero di pesci correntemente in uno stock e il tasso di mortalità dovuto alle attività di pesca; si cerca, inoltre, di estrapolare predizioni su come lo stock risponderà all'attuale e futura modalità di gestione della pesca.

I modelli utilizzati nello stock assessment sono tradizionalmente modelli basati su una sola specie. Tuttavia esistono anche approcci che considerano più specie contemporaneamente e anche l'interazione predatore-prede; in questi casi possono essere utilizzati dei modelli preda-predatore o estensioni del modello di Lotka-Volterra nell'ambito di modelli più estesi.

Sul modello di Lotka-Volterra si fondano, infatti, ancora oggi molti dei modelli di ecosistemi utilizzati dagli esperti del settore per comprendere le dinamiche degli ecosistemi marini [6].

In genere, il tipo di modello utilizzato dipende in larga misura dal tipo e dalla quantità dei dati disponibili. Nella maggior parte dei paesi industrializzati i dati relativi alla quantità del pescato vengono raccolti a livello nazionale e utilizzati per monitorare la situazione degli stock applicando anche dei modelli matematici. Tuttavia la quantità di dati raccolti non sempre è sufficiente per consentire un effettivo monitoraggio di tutti gli stock di interesse. Un problema non ancora risolto è la valutazione delle condizioni degli stock quando i dati disponibili sono pochi.

I dati disponibili possono essere classificati nelle seguenti due categorie: dati derivanti dall'attività di pesca e dati derivanti da campionamenti in mare (surveys). I campionamenti forniscono dati sia sull'abbondanza di una popolazione di pesci sia sulla loro dimensione, età e maturità degli individui della popolazione. Solo avendo a disposizione dati affidabili e dettagliati è possibile comprendere le dinamiche in atto in un ambiente così complesso e aperto come il mare e, nello stesso tempo, ideare e tarare nuovi e più raffinati modelli.

Inoltre, l'interdisciplinarietà e l'internazionalità, data la complessità dei problemi da risolvere, sono ormai fattori consolidati nella ricerca in campo ambientale. Il matematico si trova a lavorare in squadra con il biologo e l'economista e tutto il gruppo deve riuscire a comunicare in modo efficace i suoi risultati all'opinione pubblica e ai politici.

In conclusione, una sempre maggiore conoscenza del problema non solo da parte degli addetti ai lavori, ma che interessi anche tutti i cittadini è auspicabile e necessaria. I cittadini, infatti, in quanto opinione pubblica, possono fare molto per stimolare ad una risoluzione del problema della pesca non solo informandosi, ma anche impegnandosi affinché quanto arriva sulle loro tavole sia compatibile con lo sviluppo sostenibile del pianeta.

Nota

Il contenuto di questo articolo riflette unicamente il pensiero degli autori e non può in alcun modo essere ritenuto il parere della Commissione Europea.

Riferimenti bibliografici

- [1] Valeriano Comincioli, Problemi e Modelli Matematici nelle Scienze Applicate, Casa Editrice Ambrosiana, 1993.

- [2] Umberto D'Ancona. A proposito di impoverimento del mare e di equilibri biologici. Riv. Biol. 8 (1926), pp. 781-785.
- [3] Umberto D'Ancona, Dell'influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-18 sul patrimonio ittico dell'Alto Adriatico, 1926, Memorie del Regio Comitato Talassografico Italiano, CXXVI.
- [4] European Environment Agency, Late lessons from early warnings: the precautionary principle 1896-2000, Environmental issue report n.22, Copenhagen, 2002.
- [5] Angelo Guerraggio, Matematica, Pearson Paravia Bruno Mondadori, Milano, 2009.
- [6] Legovic T. 2008. Impact of demersal fishery and evidence of the Volterra principle to the extreme in the Adriatic Sea. Ecological Modelling 212: 68-73.
- [7] J.R. Lobry, Ajustement au modèle de Lotka-Volterra (<http://pbil.univ-lyon1.fr/R/pdf/tdr4a.pdf>)
- [8] Lotka, A.J., Elements of Physical Biology, Williams and Wilkins, Baltimore, 1925.
- [9] Satia B. 2003. The World Summit on Sustainable Development and Fisheries. International Fisheries Law and Policy Review (Special Issue), pp. 11-23.
- [10] Volterra Vito, Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi, Mem. R. Accad. Naz. dei Lincei 2: 31-113, 1926.
- [11] Volterra Vito, Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically, Nature 118: 558-560, 1926.
- [12] Vito Volterra, Una teoria matematica sulla lotta per l'esistenza, Scientia, vol. XLI, 1927, pp. 85-1021.
- [13] Volterra Vito. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie (redatte da Marcel BreLOT). Gauthier-Villars (1931), ristampa Gabay, Paris (1990) ISBN 2-87647-066-7, Paris, France, 1931.