

Análise Local para um Modelo de Competição Interespecífica com Colheita

Francis F. Córdova Puma¹
UFSC, Blumenau, SC

Resumo. Este trabalho apresenta uma análise local de um sistema dinâmico que modela a competição interespecífica entre duas populações sob a influência da colheita. O modelo é formulado a partir de um sistema de equações diferenciais ordinárias do tipo Lotka-Volterra modificado, incorporando termos que representam a extração de indivíduos. Investigamos a existência e estabilidade dos pontos de equilíbrio em função dos parâmetros de crescimento, competição e intensidade da colheita. Além disso, exploramos a controlabilidade local do sistema, analisando como variações na colheita influenciam os regimes de coexistência, exclusão competitiva ou extinção mútua. Os resultados obtidos reforçam a importância da controlabilidade na dinâmica populacional e suas implicações para a regulação das populações.

Palavras-chave. Controlabilidade Local, Estabilidade, Equações Diferenciais, Lotka-Volterra

1 Introdução

A competição entre espécies por espaço e recursos limitados é um fenômeno central na ecologia [5]. Para estudar as interações entre populações e prever seus comportamentos dinâmicos, modelos matemáticos como os sistemas de Lotka-Volterra [4, 8] são amplamente empregados. Uma aplicação relevante desses modelos aparece no contexto do câncer [7], onde células tumorais e normais competem pelos mesmos recursos e espaço. Aqui introduzimos a colheita como um fator adicional no modelo clássico de competição interespecífica e analisamos seu impacto na estabilidade das populações assim como a possibilidade de controlar o sistema próximo do equilíbrio. O modelo considerado é dado pelo sistema de equações diferenciais:

$$\frac{dN_1}{dt} = \alpha N_1 \left(1 - \frac{N_1}{k_1} - \frac{a_{12} N_2}{k_1} \right) \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = \beta N_2 \left(1 - \frac{N_2}{k_2} - \frac{a_{21} N_1}{k_2} \right) - u(t), \quad (2)$$

onde N_1 e N_2 representam as populações, α e β são as taxas de crescimento intrínseco, k_1 e k_2 as capacidades de suporte, a_{12} e a_{21} os coeficientes de competição e u (termo de colheita) uma função externa. A teoria de controle matemático lida com o comportamento de sistemas dinâmicos e a manipulação de variáveis para atingir objetivos específicos. No contexto da população de espécies, essa abordagem pode variar, por exemplo, um objetivo pode ser diminuir uma população N_2 . Usando a notação $x = (N_1, N_2)$, podemos reescrever o sistema (1) como:

$$\frac{dx}{dt} = f(x, u). \quad (3)$$

¹francis.cordova@ufsc.br

Serão apresentadas definições essenciais para a classificação de sistemas dinâmicos com controle, com base na referência [2]. Considera-se o sistema (3), onde D é um subconjunto aberto de $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$ e $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$.

Definição 1.1 (Solução de Equilíbrio ou Equilíbrio). *Um **equilíbrio** para o sistema $\frac{dx}{dt} = f(x, u)$ é um par $(x^*, h) \in D$ tal que*

$$f(x^*, h) = 0.$$

Quando fixamos $h > 0$, $x^ = x^*(h)$ será dito **Estado de equilíbrio** para o sistema $\frac{dx}{dt} = f(x, h)$.²*

Definição 1.2 (Controlabilidade local). *Sejam $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$ de classe C^1 e (x^*, h) um equilíbrio para $\frac{dx}{dt} = f(x, u)$. Tal sistema é **localmente controlável em torno desse equilíbrio** se, para todo número real $\varepsilon > 0$, existe um número real $\eta > 0$ tal que, para todo $a \in B_\eta(x^*) := \{x \in \mathbb{R}^n; |x - x^*| < \eta\}$ e para todo $b \in B_\eta(x^*)$, existe uma função mensurável e essencialmente limitada $u_{ab} : [0, \varepsilon] \rightarrow \mathbb{R}$ tal que $\|u_{ab} - h\|_\infty \leq \varepsilon$ e*

$$\left(\frac{dx}{dt} = f(x, u_{ab}), x(0) = a \right) \implies x(\varepsilon) = b.$$

O controle é uma perturbação externa à dinâmica. Aqui é de interesse que tal controle seja minimamente invasivo, tornando necessário trabalhar com variáveis de modulo pequeno, ou seja, é preciso tratar da controlabilidade local com estados próximos a um estado de equilíbrio. Em [6], os autores aplicaram a noção de controlabilidade local para um sistema de tipo Lotka-Volterra. Posto isso, neste estudo a análise será feita de forma local e será examinada a estabilidade e controlabilidade em torno de um equilíbrio do **Sistema Dinâmico** que modela a competição interespecífica com colheita numa das espécies.

2 Análise de Equilíbrios e Estabilidade

Para encontrar os equilíbrios, resolvemos $\frac{dN_1}{dt} = 0$ e $\frac{dN_2}{dt} = 0$. Os pontos de equilíbrios $E(h) = (N_1^*(h), N_2^*(h))$, sendo h o parâmetro de colheita ($u = h$), são os seguintes:

- **Extinção total:** $E_1 = (0, 0)$.
- **Exclusão competitiva:** $E_2 = (k_1, 0)$.
- **Exclusão competitiva:** E_3^+ e E_3^- representam o caso em que $N_1^*(h) = 0$,

$$E_3^+(h) = \left(0, \frac{k_2}{2} + \sqrt{\left(\frac{k_2}{2}\right)^2 - \frac{k_2}{\beta}h} \right) ; \quad h \in \left[0, \frac{k_2\beta}{4} \right].$$

$$E_3^-(h) = \left(0, \frac{k_2}{2} - \sqrt{\left(\frac{k_2}{2}\right)^2 - \frac{k_2}{\beta}h} \right) ; \quad h \in \left(0, \frac{k_2\beta}{4} \right)$$

- **Coexistência:** $E_4^+(h)$ e $E_4^-(h)$, $h > 0$, representam equilíbrios positivos.

$$E_4^+(h) = (N_1^+(h), N_2^+(h)), \quad a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}} \quad \text{e} \quad h \in \left(0, \frac{\beta(1 - a_{12}a_{21})}{4k_2} R_2^2 \right] \quad (4)$$

$$E_4^-(h) = (N_1^-(h), N_2^-(h)), \quad a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}} \quad \text{e} \quad h \in \left(0, \frac{\beta(1 - a_{12}a_{21})}{4k_2} R_2^2 \right) \quad (5)$$

onde $N_1^\pm(h) = k_1 - a_{12}N_2^\pm(h)$, $N_2^\pm(h) = \frac{R_2}{2} \pm \sqrt{\left(\frac{R_2}{2}\right)^2 - \frac{k_2h}{\beta(1 - a_{12}a_{21})}}$ e $R_2 = \frac{k_2 - a_{21}k_1}{1 - a_{12}a_{21}}$.

²Este sistema modela, por exemplo, uma taxa de colheita constante $u(t) = h$.

Lema 2.1. *Sejam $I = \left(0, \frac{\beta(1-a_{12}a_{21})}{4k_2}R_2^2\right)$ e $R_1 = \frac{k_1-a_{12}k_2}{1-a_{12}a_{21}}$. Se $a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}}$ então*

$$1. (N_1^+(0), N_2^+(0)) = (R_1, R_2) \in (0, k_1) \times (0, k_2).$$

$$2. (N_1^\pm(h), N_2^\pm(h)) \in (0, k_1) \times (0, k_2), \forall h \in I.$$

Definição 2.1 (Sistema Linearizado). *Seja $N^* = (N_1^*, N_2^*)$ um estado de equilíbrio para (1). O sistema linearizado em torno de N^* é definido como*

$$\begin{bmatrix} \dot{N}_1 \\ \dot{N}_2 \end{bmatrix} = \underbrace{\begin{bmatrix} \alpha \left(1 - \frac{2N_1^*}{k_1} - \frac{a_{12}N_2^*}{k_1}\right) & \alpha \left(-\frac{a_{12}N_1^*}{k_1}\right) \\ \beta \left(-\frac{a_{21}N_2^*}{k_2}\right) & \beta \left(1 - \frac{2N_2^*}{k_2} - \frac{a_{21}N_1^*}{k_2}\right) \end{bmatrix}}_{:= \frac{\partial f}{\partial N}(N^*)} \begin{bmatrix} N_1 \\ N_2 \end{bmatrix} \quad (6)$$

Fazendo cálculos, obtemos as matrizes $\mathbf{J}_i(h) = \frac{\partial f}{\partial N}(E_i(h))$ para cada estado de equilíbrio $E_i(h)$.

$$\mathbf{J}_1 = \begin{bmatrix} \alpha & 0 \\ 0 & \beta \end{bmatrix}; \quad (7)$$

$$\mathbf{J}_2 = \begin{bmatrix} -\alpha & -a_{12}\alpha \\ 0 & -\beta \left(a_{21}\frac{k_1}{k_2} - 1\right) \end{bmatrix}; \quad (8)$$

$$\mathbf{J}_3^+(h) = \begin{bmatrix} -\alpha \left(a_{12}\frac{k_2^+(h)}{k_1} - 1\right) & 0 \\ -a_{21}\beta \frac{k_2^+(h)}{k_2} & -\beta \left(\frac{2k_2^+(h)}{k_2} - 1\right) \end{bmatrix}, \quad h \in \left[0, \frac{k_2\beta}{4}\right]; \quad (9)$$

$$\mathbf{J}_3^-(h) = \begin{bmatrix} -\alpha \left(a_{12}\frac{k_2^-(h)}{k_1} - 1\right) & 0 \\ -a_{21}\beta \frac{k_2^-(h)}{k_2} & -\beta \left(\frac{2k_2^-(h)}{k_2} - 1\right) \end{bmatrix}, \quad h \in \left(0, \frac{k_2\beta}{4}\right); \quad (10)$$

$$\mathbf{J}_4^+(h) = \begin{bmatrix} -\frac{\alpha}{k_1}N_1^+(h) & -\frac{\alpha a_{12}}{k_1}N_1^+(h) \\ -\frac{\beta a_{21}}{k_2}N_2^+(h) & -\frac{\beta}{k_2}N_2^+(h) + \frac{h}{N_2^+(h)} \end{bmatrix}, \quad h \in I \text{ e } a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}}; \quad (11)$$

$$\mathbf{J}_4^-(h) = \begin{bmatrix} -\frac{\alpha}{k_1}N_1^-(h) & -\frac{\alpha a_{12}}{k_1}N_1^-(h) \\ -\frac{\beta a_{21}}{k_2}N_2^-(h) & -\frac{\beta}{k_2}N_2^-(h) + \frac{h}{N_2^-(h)} \end{bmatrix}, \quad h \in I \text{ e } a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}}. \quad (12)$$

Observação 2.1. *Na equação (11), é simples verificar que $E_4^+(0) = (R_1, R_2)$ determina a seguinte matriz*

$$\mathbf{J}_4^+(0) = \begin{bmatrix} -\frac{\alpha}{k_1}R_1 & -a_{12}\frac{\alpha}{k_1}R_1 \\ -a_{21}\frac{\beta}{k_2}R_2 & -\frac{\beta}{k_2}R_2 \end{bmatrix} \quad (13)$$

Definição 2.2. *Sejam $U \subset \mathbb{R}^n$ aberto, $f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$ de classe C^1 e N^* um equilíbrio de $\dot{N} = f(N)^3$.*

³Denotamos $\dot{N} = \frac{dN}{dt}$

- (a) Dizemos que N^* é um equilíbrio estável se, dado $\epsilon > 0$, existe $\delta = \delta(\epsilon) > 0$ tal que para qualquer condição inicial $N(0)$ satisfazendo $\|N(0) - N^*\| < \delta$, tenha por consequência uma trajetória $N(t)$ que satisfaz:

$$\|N(t) - N^*\| < \epsilon, \quad \forall t \geq 0. \quad (14)$$

Um equilíbrio N^* será dito instável se ele não for estável.

- (b) Dizemos que N^* é um equilíbrio assintoticamente estável se, além de ser estável, satisfaz à condição seguinte:

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \|N(t) - N^*\| = 0. \quad (15)$$

- (c) Dizemos que N^* é um equilíbrio instável se não for estável.

A estabilidade local em torno de um equilíbrio E pode ser classificado analisando-se a natureza dos autovalores da matriz jacobiana $\mathbf{J}(E)$ associada. A continuação apresentamos resultados da Teoria de estabilidade. [3]

Teorema 2.1. *Sejam $U \subset \mathbb{R}^n$ aberto, $f : U \rightarrow \mathbb{R}^n$ de classe C^1 , N^* um estado de equilíbrio para o sistema $\dot{N} = f(N)$ e $\frac{\partial f}{\partial N}(N^*) = \mathbf{J} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ a matriz jacobiana associada.*

1. *Se todos os autovalores de \mathbf{J} têm parte real negativa, então N^* é um equilíbrio assintoticamente estável.*
2. *Se \mathbf{J} tem algum autovalor com parte real positiva, então N^* é um equilíbrio instável.*

O ponto de equilíbrio agora é classificado analisando-se a natureza dos autovalores da matriz \mathbf{J} correspondente. para isso é suficiente usar as matrizes definidas em (7)-(12):

$$\text{Autovalores de } \mathbf{J}_1 = \{\alpha, \beta\}, \quad (16)$$

$$\text{Autovalores de } \mathbf{J}_2 = \left\{ -\alpha, -\beta \left(a_{21} \frac{k_1}{k_2} - 1 \right) \right\}, \quad (17)$$

$$\text{Autovalores de } \mathbf{J}_3^+(h) = \left\{ -\alpha \left(a_{12} \frac{k_2^+(h)}{k_1} - 1 \right), -\beta \left(\frac{2k_2^+(h)}{k_2} - 1 \right) \right\}, \quad (18)$$

$$\text{Autovalores de } \mathbf{J}_3^-(h) = \left\{ -\alpha \left(a_{12} \frac{k_2^-(h)}{k_1} - 1 \right), -\beta \left(\frac{2k_2^-(h)}{k_2} - 1 \right) \right\}, \quad (19)$$

$$\text{Autovalores de } \mathbf{J}_4^+(0) = \left\{ \lambda \in \mathbb{C} \mid \lambda^2 - \left(\frac{\alpha R_1}{k_1} + \frac{\beta R_2}{k_2} \right) \lambda + \frac{\alpha R_1}{k_1} \frac{\beta R_2}{k_2} (1 - a_{12} a_{21}) = 0 \right\}. \quad (20)$$

Apartir de agora, denotamos $\mathbf{J}_3^+(0)$ e $\mathbf{J}_4^+(0)$ por \mathbf{J}_3 e \mathbf{J}_4 respectivamente. Aplicando os resultados de estabilidade local, Teorema 2.1, obtemos que:

1. $(0, 0)$ é uma fonte local $\implies (0, 0)$ é instável.
2. Se $\frac{1}{a_{21}} < \frac{k_1}{k_2} \implies (k_1, 0)$ é um atrator local $\implies (k_1, 0)$ é assintoticamente estável.
3. Se $\frac{k_1}{k_2} < a_{12} \implies (0, k_2)$ é um atrator local $\implies (0, k_2)$ é assintoticamente estável.
4. Se $\frac{k_1}{k_2} > a_{12} \implies \mathbf{J}_3$ tem um autovalor positivo $\implies (0, k_2)$ é instável.
5. Se $\frac{1}{a_{21}} < \frac{k_1}{k_2} < a_{12} \implies \mathbf{J}_4$ tem um autovalor positivo $\implies (R_1, R_2)$ é instável.

Observação 2.2. *Se $\frac{1}{a_{21}} < \frac{k_1}{k_2}$ e $a_{12} < \frac{k_1}{k_2}$, então $R_2 \cdot R_1 < 0$ (contradizendo as hipóteses biológicas). Portanto, nesse caso consideramos três equilíbrios $(0, 0)$, $(k_1, 0)$ e $(0, k_2)$*

3 Controlabilidade Local

Seja $t \in [0, \varepsilon)$ (intervalo de controle). Em sistemas dinâmicos, a coleção de estados $N(t)$ correspondentes para $0 \leq t < \varepsilon$ forma uma curva no espaço, representada pela trajetória que descreve como o sistema se move ao longo desse tempo (conectando diferentes estados). Dessa forma, esta trajetória sofre influência das ações do controle, $u(\cdot) \in L^\infty([0, \varepsilon), \mathbb{R})$, e a propriedade de controlabilidade permite alcançar estados desejados para o sistema (no tempo $t = \varepsilon$).

É importante destacar que a controlabilidade para **sistemas lineares** trata-se de uma propriedade global [1], no sentido de que conseguimos alcançar estados que não dependem de um determinado conjunto (como $\mathcal{B}_\delta(N^*)$). De acordo com [2] a caracterização da controlabilidade local é um problema em aberto para sistemas de controle gerais. No entanto, há ferramentas poderosas que garantem condições suficientes, como será visto no Teorema 3.1.

Teorema 3.1 (Condição suficiente para Controlabilidade Local). ⁴ *Seja (N^*, u^*) um equilíbrio do sistema de controle $\dot{N} = f(N, u)$. O sistema de controle em questão será localmente controlável em torno do equilíbrio (N^*, u^*) se as matrizes $A = \frac{\partial f}{\partial N}(N^*, u^*)$ e $B = \frac{\partial f}{\partial u}(N^*, u^*)$ satisfazem:*

$$\det [B \ AB \ A^2B \ \dots \ A^{n-1}B] \neq 0. \quad (21)$$

A partir do modelo de Competição com colheita (1), descrito nas seções anteriores, agora a problemática é controlar tal sistema. Matematicamente a intenção será atingir um valor específico b , que representa a quantidade de indivíduos das populações em um instante de tempo, $N(\varepsilon) = b$, por meio da inserção da perturbação $u : [0, \varepsilon) \rightarrow \mathbb{R}$ na equação:

$$\begin{cases} \dot{N}_1 &= \alpha N_1 \left(1 - \frac{N_1}{k_1} - \frac{a_{12}N_2}{k_1} \right) \\ \dot{N}_2 &= \beta N_2 \left(1 - \frac{N_2}{k_2} - \frac{a_{21}N_1}{k_2} \right) - u, \end{cases} \quad (22)$$

chamamos u de um termo de colheita ou coleta, no sentido de que em modelos de dinâmica de populações, esse termo será adicionado à equação visando à modelagem da retirada de indivíduos de uma população.

Seja $B = \begin{bmatrix} 0 \\ -1 \end{bmatrix}$. Verificamos a condição (21) do Teorema (3.1) nas matrizes definidas em (7)-(12), para obter:

$$\det [B \ \mathbf{J}_1 B] = 0 ; \quad (23)$$

$$\det [B \ \mathbf{J}_2 B] = a_{12}\alpha > 0 ; \quad (24)$$

$$\det [B \ \mathbf{J}_3^+(h)B] = 0, \quad \forall h \in \left[0, \frac{k_2\beta}{4} \right] ; \quad (25)$$

$$\det [B \ \mathbf{J}_3^-(h)B] = 0, \quad \forall h \in \left(0, \frac{k_2\beta}{4} \right] ; \quad (26)$$

$$\det [B \ \mathbf{J}_4^+(h)B] = \frac{\alpha a_{12}}{k_1} N_1^+(h) > 0, \quad \forall h \in I \text{ e } a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}} ; \quad (27)$$

$$\det [B \ \mathbf{J}_4^-(h)B] = \frac{\alpha a_{12}}{k_1} N_1^-(h) > 0, \quad \forall h \in I \text{ e } a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}}. \quad (28)$$

⁴Tal teorema trata-se de uma adaptação dos teoremas 3.6 e 3.8 de [2].

Portanto, o sistema (1) é localmente controlável nos equilíbrios: $(k_1, 0)$, (R_1, R_2) e $(N_1^\pm(h), N_2^\pm(h))$, $\forall h \in I$, quando os parâmetros biológicos satisfazem: $a_{12} < \frac{k_1}{k_2} < \frac{1}{a_{21}}$.

4 Conclusões

1. O Sistema (1) é localmente controlável em torno de $((k_1, 0), 0)$.
2. O Sistema (1) é localmente controlável em torno de cada ponto $(N^*, u^*) \in \mathcal{E}_4^+ \subset \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}$,

$$\mathcal{E}_4^+ = \{ (N_1^+(h), N_2^+(h), h) \mid N_i^+ \text{ definidos em (4) para } i = 1, 2 \}. \quad (29)$$
3. O Sistema (1) é localmente controlável em torno de cada ponto $(N^*, u^*) \in \mathcal{E}_4^- \subset \mathbb{R}^2 \times \mathbb{R}$,

$$\mathcal{E}_4^- = \{ (N_1^-(h), N_2^-(h), h) \mid N_i^- \text{ definidos em (5) para } i = 1, 2 \}. \quad (30)$$
4. Considerando o sistema (1)-(2) com $u \equiv 0$ podemos estabelecer um conjunto de resultados envolvendo as duas noções *estabilidade* / *controlabilidade*:

Tabela 1: Propriedades locais do Modelo (1)-(2) com $u \equiv 0$.

$\frac{1}{a_{21}} < \frac{k_1}{k_2} < a_{12}$	Equilíbrio	Estabilidade	Controlabilidade
Extinção total	$(0, 0)$	Fonte / Instável	—
Exclusão competitiva	$(k_1, 0)$	Assintoticamente estável	localmente controlável
Exclusão competitiva	$(0, k_2)$	Assintoticamente estável	—
Coexistência	(R_1, R_2)	Sela/Instável	localmente controlável

Demonstramos que a colheita pode alterar significativamente os resultados da competição entre espécies. Por exemplo, na Figura 2, se observa que a solução numérica quando $u \equiv 0$ representa a situação de equilíbrio de exclusão da espécie N_1 . Porém, ao considerar a colheita constante $u = 0.1$ a situação muda significativamente para o equilíbrio de extinção da espécie N_2 . A análise sugere estudos futuros de limites sustentáveis para a extração de indivíduos, garantindo a persistência das populações.

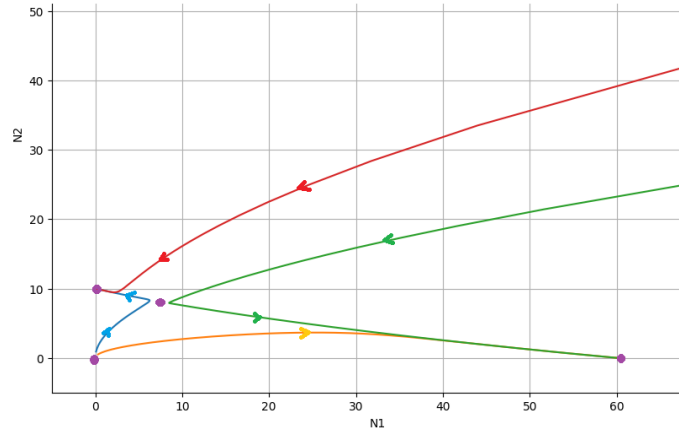


Figura 1: Órbitas do modelo (1)-(2) com $u \equiv 0$ e equilíbrios: $(0, 0)$, $(60, 0)$, $(0, 10)$ e $(8, 8)$. Os parâmetros utilizados são $\alpha = 2.2$, $\beta = 1.1$, $k_1 = 60$, $k_2 = 10$, $a_{12} = 6,5$ e $a_{21} = 0.25$. Fonte: Elaborado pelo autor (2025).

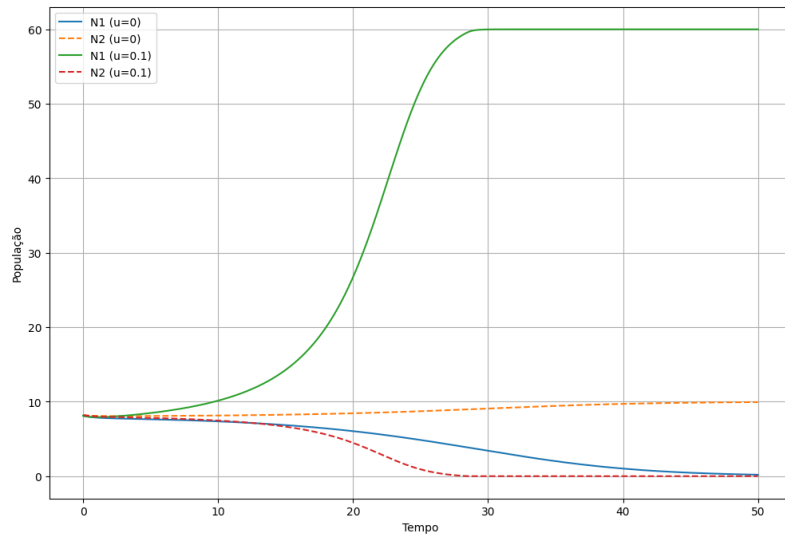


Figura 2: Soluções numéricas do modelo (1)-(2), no qual a situação de equilíbrio é a exclusão competitiva da espécie N_2 (linha tracejada) devido a uma colheita constante $u = 0.1$. Parâmetros utilizados são os mesmos da Figura 1. Fonte: Elaborado pelo autor (2025).

Referências

- [1] J. Baumeister e A. Leitão. **Introdução à teoria de controle e programação dinâmica**. IMPA. 2008. ISBN: 978-85-244-0271-5.
- [2] J. M. Coron. **Control and nonlinearity**. 136. American Mathematical Soc. 2007. ISBN: 9780821849187.
- [3] C. I. Doering e A. O. Lopes. **Equações diferenciais ordinárias**. IMPA: Coleção matemática universitária. 2016. ISBN: 978-85-244-0425-2.
- [4] A. J. Lotka. **Elements of Physical Biology**. Williams & Wilkins, 1925. ISBN: 978-1294820611.
- [5] J. D. Murray. **Mathematical Biology I: An Introduction**. 3^a ed. Springer, 2002. ISBN: 978-0387952239.
- [6] F. F. C. Puma e A. W. Henarejos. “Controlabilidade local para um modelo Lotka-Volterra”. Em: **REMAT: Revista Eletrônica da Matemática** 10.1 (2024). DOI: <https://doi.org/10.35819/remat2024v10i1id6923>.
- [7] D. S. Rodrigues, P. F. A. Mancera e S. T. R. Pinho. **Modelagem matemática em câncer e quimioterapia: uma introdução**. Sociedade Brasileira de Matemática Aplicada e Computacional, 2011. DOI: 10.5540/001.2011.0058.01.
- [8] V. Volterra. **Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie**. Gauthier-Villars, 1931. ISBN: 978-2876470668.