

Capitolo 8

Modelli biologici

Il modello preda-predatore

Il sistema

$$\begin{cases} x' = Ax + By \\ y' = Cx + Dy \end{cases}$$

si presta alla descrizione del comportamento di due popolazioni che convivano in uno stesso ambiente e che interagiscano l'una con l'altra sia con un rapporto di cooperazione o di competizione o infine di preda-predatore (cioè una specie si ciba dell'altra). Il modello deterministico suppone di poter operare con funzioni continue, ovvero di considerare le varie popolazioni assegnate da funzioni del tempo: $x = x(t)$, $y = y(t)$, derivabili (quindi continue) in intervalli opportuni di tempo.

Il modello più semplice si basa su di un modello di crescita demografica di una specie isolata, che possiamo chiamare malthusiano. In tal caso la crescita della specie x , in presenza della specie y , all'istante t , sarà dato da:

$$x'(t) = Ax(t) + By(t)$$

con A , B costanti reali, in quanto si suppone, in prima approssimazione, che la seconda popolazione influisca sulla crescita, o sulla diminuzione, della prima popolazione in modo proporzionale al numero dei suoi individui e si aggiunge così, al secondo membro, al termine di crescita naturale $Ax(t)$ il termine di influenza della seconda specie sulla prima $By(t)$.

Analogamente, la seconda specie y varierà con una legge del tipo:

$$y'(t) = Cx(t) + Dy(t)$$

con C, D costanti reali.

Il sistema

$$\begin{cases} x'(t) = Ax(t) + By(t) \\ y'(t) = Cx(t) + Dy(t) \end{cases}$$

può essere risolto riconducendolo all'equazione omogenea del secondo ordine corrispondente, per la funzione $x(t)$:

$$x'' - (A + D)x' + (AD - BC)x = 0$$

e, per la funzione $y(t)$:

$$y'' - (A + D)y' + (AD - BC)y = 0.$$

Si tratta della stessa equazione ed il suo discriminante è

$$\Delta = (A + D)^2 - 4(AD - BC) = (A - D)^2 + 4BC.$$

Le soluzioni dipendono dal segno di Δ . I coefficienti A, D hanno il significato di coefficienti di crescita demografica della specie corrispondente, mentre B, C sono coefficienti di interazione. Se, ad esempio, è $A > 0, B < 0, C > 0, D < 0$, si ha un modello di preda-predatore, in cui x è la specie preda e y è il predatore; si suppone che la preda trovi alimento in quantità sempre sufficiente, cioè che le risorse siano illimitate, come anche lo spazio a disposizione. In tal caso, infatti, la specie x ha un tasso di crescita naturale positivo, ma la presenza della specie y , predatrice, tende a farla diminuire; d'altro canto, la specie y , se isolata, diminuisce, non trovando cibo, quindi il suo tasso di crescita naturale è negativo, ma cresce per la presenza della specie x .

Un esempio di questa situazione è dato dal sistema

$$\begin{cases} x'(t) = 2x(t) - 4y(t) \\ y'(t) = 2x(t) - 2y(t) \end{cases}$$

dove i coefficienti sono stati assegnati per comodità di calcolo, senza nessuna attinenza con ecosistemi reali. La soluzione è data da

$$\begin{cases} x(t) = c_1 \cos(2t) + c_2 \sin(2t) \\ y(t) = \frac{c_1 - c_2}{2} \cos(2t) + \frac{c_1 + c_2}{2} \sin(2t). \end{cases}$$

Si supponga di avere inizialmente un numero di prede x_0 , doppio del numero di predatori y_0 : $x_0 = 2y_0$. Imponendo queste condizioni iniziali alla soluzione

trovata si ricava $c_1 = x_0$ e $c_2 = 0$ e infine la soluzione di questo problema di Cauchy è:

$$\begin{cases} x(t) = x_0 \cos(2t) \\ y(t) = y_0(\cos(2t) + \sin(2t)). \end{cases}$$

La specie preda decresce dal valore iniziale x_0 ed al tempo $t = \frac{\pi}{4}$ è estinta. La specie predatrice inizialmente aumenta, all'istante $t = \frac{\pi}{8}$ raggiunge il suo massimo (ed è $x(\frac{\pi}{8}) = y(\frac{\pi}{8})$), poi inizia a decrescere, al tempo $t = \frac{\pi}{4}$ riassume il suo valore iniziale y_0 . Da quell'istante in poi, essendosi estinta la popolazione preda, il modello non è più applicabile e l'evoluzione della specie y è descritta dall'equazione $y' = -2y$, la cui soluzione è $y = y_0 e^{-2t}$, da cui si deduce un decremento esponenziale della specie, con estinzione asintotica. Si intende dire con questo che la specie si estingue in un tempo infinito, ma ovviamente potremo considerare la specie estinta quando, ad esempio, si sia ridotta ad un solo esemplare, ovvero al t_f in cui $y(t_f) = 1$; poichè è allora $1 = y_0 e^{-2t_f}$, si ricava $t_f = \frac{1}{2} \ln y_0$, che fornisce il tempo realistico di estinzione.

Occorre allora modificare il modello matematico, introducendo dei fattori di complessità che lo rendano più aderente alla realtà del fenomeno che si vuole studiare.

Si ricordi che ogni modello matematico viene costruito per studiare problemi ben precisi e spesso solo alcuni aspetti di tali problemi, perciò vi sono dei limiti di validità e applicabilità di cui bisogna tener conto. Quando un modello non è sufficiente per descrivere un fenomeno, perchè troppo semplice, si può pensare di migliorarlo rendendolo più complicato, cioè come detto prima, introducendo dei fattori di complessità. Naturalmente i fenomeni sono sempre più complessi di ogni modello matematico che possiamo pensare di costruire. Tale costruzione implica necessariamente una schematizzazione dei vari aspetti del fenomeno: ad esempio, l'uso di un modello deterministico o probabilistico implica una scelta tra due schemi generali, ciascuno dei quali presenta pregi e difetti; l'introduzione di funzioni continue consente l'uso di equazioni differenziali, ma il numero di individui di una specie è discreto; è molto complicato introdurre fattori di complessità quali la capacità di nascondersi, il fatto stesso che vi siano nascondigli, il mimetismo (sia come arma di difesa che di attacco), l'influenza dell'ambiente sul comportamento di una specie, cioè l'azione delle variazioni ambientali, anche solo meteorologiche e climatiche, sulle varie specie e la loro capacità di adattamento, e via complicando.

D'altro canto non si può pensare di costruire modelli troppo complicati dal punto di vista matematico, perchè diventa poi troppo difficile, se non impos-

sibile, studiarli sia dal punto di vista qualitativo che quantitativo, anche se l'uso dello strumento elettronico può illudere in tal senso.

Un modello preda-predatore più aderente alla realtà può essere ottenuto considerando, anzichè un sistema differenziale lineare, un sistema differenziale in cui, a secondo membro, compaiono dei termini quadratici nelle variabili in gioco; tale sistema viene detto più brevemente un **sistema quadratico**.

Il modello quadratico più semplice usato è quello di Lotka-Volterra e si ottiene come generalizzazione del sistema lineare precedente supponendo che i coefficienti di interazione tra le due specie, cioè B e C , non siano costanti, bensì proporzionali alle rispettive popolazioni: invece di B e di C scriveremo allora $-Bx$ e Cy , dove il segno meno è dovuto al fatto che si tratta di un modello preda-predatore.

Il sistema ha così la forma:

$$\begin{cases} x' = Ax - Bxy \\ y' = Cxy - Dy \end{cases}$$

dove A, B, C, D sono costanti reali positive.

Una giustificazione “biologica” di queste equazioni è che le prede, come specie isolata, crescerebbero con legge malthusiana ($x' = Ax$, $A > 0$), ma la presenza di predatori le fa diminuire in modo proporzionale alla probabilità degli incontri tra prede e predatori, cioè al prodotto delle popolazioni all'istante considerato (di qui il termine $-Bxy$, $B > 0$). Analogamente, i predatori, in assenza di prede, diminuirebbero con legge esponenziale ($y' = -Dy$, $D > 0$), ma in presenza di prede trovano cibo, quindi aumentano con una legge che dipende ancora dalla probabilità degli incontri con le prede (di qui il termine Cxy , $C > 0$); i termini B e C sono in generale diversi tra loro e sono legati alle capacità di offesa e di difesa delle due specie.

Il sistema quadratico considerato ammette sempre come soluzione il punto critico $x = 0, y = 0, \forall t$; tale soluzione corrisponde all'estinzione di entrambe le specie e prende il nome di *soluzione banale*.

Esiste un'altra soluzione costante nel tempo, cioè una seconda soluzione statica ed è ovviamente un secondo punto critico, dato da:

$$x = x^* = \frac{D}{C} \quad , \quad y = y^* = \frac{A}{B},$$

come è facile verificare, sostituendo x^* e y^* nel sistema, tenuto conto che $(x^*)' = (y^*)' = 0$. Questa soluzione è ovviamente l'unica soluzione del problema di Cauchy dato dal sistema, con le condizioni iniziali $x(0) = x^*$, $y(0) = y^*$. Se inizialmente si hanno x^* prede e y^* predatori, il loro numero resta invariato nel tempo: si ha perciò una situazione di equilibrio che giustifica il nome di soluzione statica. Dal punto di vista della stabilità, si vede che $O(0,0)$ è un colle instabile, mentre $P^*(x^*, y^*)$ è un centro stabile (geometricamente).

Infatti, consideriamo dapprima l'origine O e linearizziamo il sistema nel suo intorno; si ottiene

$$\begin{cases} x' = Ax \\ y' = -Dy \end{cases}$$

i cui autovalori sono dati da A e $-D$, cioè sono reali e di segno opposto, dunque l'origine è un colle instabile per il sistema lineare e, per il teorema prima enunciato, lo è anche per il sistema non lineare. Consideriamo ora il punto P^* ; portiamolo nell'origine con la traslazione:

$$u = x - \frac{D}{C}, \quad w = y - \frac{A}{B}.$$

Il sistema dato diventa:

$$\begin{cases} u' = -\frac{DB}{C}w - Buw \\ w' = \frac{AC}{B}u + Cuw \end{cases}$$

la cui linearizzazione nell'intorno di $u = 0$, $w = 0$ è

$$\begin{cases} u' = -\frac{DB}{C}w \\ w' = \frac{AC}{B}u \end{cases}$$

che ammette come autovalori $\lambda_{1,2} = \pm i\sqrt{AD}$, cioè il punto critico è un centro stabile per il sistema lineare. Prima di procedere all'analisi nel caso non lineare, ove, in virtù del teorema già invocato, il punto critico potrebbe essere centro o fuoco, pur sempre stabile, osserviamo che le curve caratteristiche del sistema traslato nell'origine e linearizzato sono soluzioni, nel piano delle fasi (u, w) , dell'equazione

$$\frac{dw}{du} = -\frac{AC^2}{DB^2} \frac{u}{w}$$

ovvero la famiglia di ellissi di centro l'origine e di equazione

$$\frac{1}{2}DB^2w^2 + \frac{1}{2}AC^2u^2 = \text{costante} = h.$$

Nel piano (x, y) saranno ancora ellissi di centro P^* ed equazione

$$\frac{1}{2}DB^2\left(y - \frac{A}{B}\right)^2 + \frac{1}{2}AC^2\left(x - \frac{D}{C}\right)^2 = \text{costante} = h.$$

In questo caso semplice si poteva calcolare direttamente le soluzioni $u = u(t)$ e $w = w(t)$: infatti, derivando la prima equazione rispetto a t e sostituendo a w' il valore dato dalla seconda, si ha l'equazione del secondo ordine

$$u'' = ADu = 0$$

che ha come soluzione

$$u = a \sin(\sqrt{AD}t + b)$$

con a e b costanti di integrazione, e analogamente sarà w . Per eliminazione di t si può ottenere la famiglia di ellissi. Si tratta di soluzioni periodiche di periodo $T = \frac{2\pi}{\sqrt{AD}}$.

Le soluzioni come funzioni del tempo sono date da:

$$x = \frac{C}{D} + c_1 \cos(\sqrt{AD}t) + c_2 \sin(\sqrt{AD}t);$$

$$y = \frac{A}{B} + c_3 \cos(\sqrt{AD}t) + c_4 \sin(\sqrt{AD}t),$$

dove c_1, c_2, c_3, c_4 sono delle costanti di integrazione che vengono determinate dalle condizioni iniziali e non sono tra loro indipendenti; si può verificare che valgono le relazioni:

$$c_3 = -c_2 \frac{D}{BC} \sqrt{AD}; \quad c_4 = c_1 \frac{D}{BC} \sqrt{AD}.$$

Si ponga, ad esempio, $A = B = C = D = 1$; è allora $x^* = y^* = 1$ e l'integrale generale è dato da:

$$\begin{cases} x(t) = c_1 \cos t + c_2 \sin t + 1 \\ y(t) = -c_2 \cos t + c_1 \sin t + 1, \end{cases}$$

essendo c_1, c_2 costanti di integrazione; le orbite nel piano delle fasi sono circonferenze di centro $P = (1, 1)$ e raggio $r = \sqrt{c_1^2 + c_2^2}$:

$$(x - 1)^2 + (y - 1)^2 = c_1^2 + c_2^2$$

assegnate le condizioni iniziali $x(0) = 10, y(0) = 5$, si ricava

$$\begin{cases} x(t) = 9 \cos t - 4 \sin t + 1 \\ y(t) = 4 \cos t + 9 \sin t + 1. \end{cases}$$

L'orbita nel piano delle fasi è la circonferenza di centro P e raggio $r = \sqrt{97} \approx 9.85$.

Tornando al sistema non lineare

$$\begin{cases} x'(t) = Ax - Bxy \\ y'(t) = Cxy - Dy, \end{cases}$$

se ne può ricavare l'equazione delle curve di fase in quanto si ha

$$\frac{dy}{dx} = \frac{y(-D + Cx)}{x(A - By)} \iff \frac{A - By}{y} dy = \frac{-D + Cx}{x} dx;$$

integrando si ottiene:

$$A \ln y - By + D \ln x - Cx = h = \text{costante},$$

da cui

$$e^{A \ln y} e^{-By} e^{D \ln x} e^{-Cx} = e^h = k$$

ovvero

$$\frac{y^A}{e^{By}} \frac{x^D}{e^{Cx}} = k$$

Dunque la generica curva di fase può essere vista come il prodotto di due funzioni, una nella sola y e una nella sola x ; poichè interessa valutare il comportamento di tali curve per x e y positivi, nell'intorno di P^* , supporremo $x > 0$ e $y > 0$ per ogni t . Posto

$$f(y) = \frac{y^A}{e^{By}} \quad \text{e} \quad g(x) = \frac{x^D}{e^{Cx}},$$

si vede subito che le due funzioni hanno un andamento analogo. È infatti:

$$f(0) = 0, \quad g(0) = 0; \quad \lim_{y \rightarrow \infty} f(y) = 0, \quad \lim_{x \rightarrow \infty} g(x) = 0$$

Massimo di $f(y)$ per $y = \frac{A}{B}$ e $f(y) = M_y = (\frac{A}{B})^A e^{-A}$; di $g(x)$ per $x = \frac{D}{C}$ e $g(x) = M_x = (\frac{D}{C})^D e^{-D}$; entrambi i grafici passano per l'origine, hanno l'asse orizzontale come asintoto, sono limitati, hanno massimo assoluto in $(\frac{A}{B}, M_y)$ e $(\frac{D}{C}, M_x)$.

Studiamo ora il comportamento dell'equazione

$$\frac{y^A}{e^{By}} \frac{x^D}{e^{Cx}} = k,$$

scritta brevemente come $f(y)g(x) = k$, al variare di k .

1. Se $k > M_y M_x$, l'equazione non ammette radici reali;
2. se $k = M_y M_x$, esiste una sola radice $y = \frac{A}{B}$, $x = \frac{D}{C}$, cioè il suo grafico si riduce al punto $P(x = \frac{D}{C}, y = \frac{A}{B})$;
3. se $k < M_y M_x$, si avranno soluzioni reali e, per individuare l'insieme di tali soluzioni (cioè il grafico della curva nel piano delle fasi) per un fissato valore di k , si ponga $k = pM_y$, essendo $p < M_x$; l'equazione $g(x) = p$ ammette due soluzioni che indicheremo con $x = x_m$ e $x = x_M$: infatti la retta $x = p$ taglia il grafico della funzione $g(x)$ in due punti ed è $x_m < \frac{D}{C} < x_M$. A sua volta, l'equazione $f(y) = \frac{p}{g(x)} M_y$ ammette due soluzioni per ogni fissato valore di x tale che sia $x_m < x < x_M$, una sola se $x = x_m$ oppure $x = x_M$ e infine nessuna soluzione se $x < x_m$ o $x > x_M$. Si noti che quando $x = \frac{D}{C}$, la y assume due valori y_m e y_M , tali che, per questa curva, è sempre $y_m < y < y_M$. Infatti, $\forall x \in (x_m, x_M)$, risulta $g(x) > p$, ovvero $\frac{p}{g(x)} < 1$, per cui è $f(y) < M_y$, e la retta $y = \text{cost}$ taglia il grafico di $f(y)$ in due punti y_m e y_M , tali che $y_m < \frac{A}{B} < y_M$.

In definitiva, fissato k , la curva caratteristica che passa per i punti $(x_m, \frac{A}{B})$, $(x_M, \frac{A}{B})$, $(\frac{D}{C}, y_m)$, $(\frac{D}{C}, y_M)$, è tutta contenuta nel rettangolo delimitato dalle rette $x = x_m$, $x = x_M$, $y = y_m$, $y = y_M$, le rette verticali la intersecano in due punti, uno al di sopra ed uno al di sotto del punto critico, le rette orizzontali in due punti, uno a destra ed uno a sinistra dello stesso, tali intersezioni variano con continuità; dunque la curva è chiusa, contiene il punto critico, per ogni valore $k < M_x M_y$, che è ancora un centro stabile, e la soluzione del problema dinamico corrispondente è periodica; la famiglia delle curve di fase si ottiene facendo variare k .

Il verso di percorrenza su ogni caratteristica si ottiene esaminando il segno delle derivate di x e di y nei punti del piano di fase: se, ad

esempio, ad un istante t è $y < \frac{A}{B}$ e $x < \frac{D}{C}$; ne segue che è $x' > 0$ e $y' < 0$, cioè nel quadrante individuato dalle due disequazioni la x cresce e la y decresce; analogamente si procede negli altri quadranti e si ottiene che le orbite vengono percorse in senso antiorario.

Dal punto di vista biologico questo significa che, assegnate le condizioni iniziali, individuata quindi l'unica orbita corrispondente come soluzione nel piano di fase, le prede ed i predatori hanno un andamento fluttuante nel tempo, nel senso che crescono e decrescono con legge periodica di ugual periodo, ma con una differenza di fase di $\pi/2$: sia la $x(t)$ che la $y(t)$ oscillano tra un valore massimo ed uno minimo in un tempo T (uguale per entrambe) e le due soluzioni non sono in fase, nel senso che la x raggiunge il suo massimo (o minimo) in tempi diversi dalla y .

I valori x^* , y^* , coordinate del centro comune a tutte le orbite nel piano delle fasi, hanno un significato fisico generale: rappresentano il valor medio delle popolazioni x e y in un periodo completo, qualunque sia l'orbita, cioè qualunque sia la soluzione del problema, quindi qualunque siano i dati iniziali.

Infatti, i valori medi delle funzioni $x(t)$ e $y(t)$ nell'intervallo T sono dati per definizione da:

$$\bar{x} = \frac{1}{T} \int_0^T x(t) dt \quad , \quad \bar{y} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt.$$

Si consideri ora l'equazione $x'(t) = Ax - Bxy$, si dividano ambo i membri per x (essendo $x \neq 0, \forall t$) e si integri tra 0 e T :

$$\int_0^T \frac{x'}{x} dt = \int_0^T (A - By) dt,$$

ottenendo così:

$$\left[\ln \{x(t)\} \right]_0^T = AT - B \int_0^T y(t) dt.$$

Poiché la soluzione $x(t)$ è periodica di periodo T , è certo $x(0) = x(T)$, dunque $\ln[x(T)] - \ln[x(0)] = 0$, da cui si ricava

$$\frac{A}{B} = \frac{1}{T} \int_0^T y(t) dt$$

ovvero $y^* = \bar{y}$; analogamente si ha $x^* = \bar{x}$.

Il significato di questo risultato nel nostro modello è che, fissate le due specie e le condizioni ambientali, cioè i valori dei parametri A, B, C, D , le due popolazioni oscillano periodicamente tra valori massimi e minimi, ma la popolazione media di ciascuna specie in un periodo è la stessa, indipendentemente dai valori iniziali. Si noti che invece le ampiezze delle oscillazioni dipendono univocamente delle condizioni iniziali e sono tanto più grandi quanto più le condizioni iniziali si discostano dai valori medi, ovvero dalle coordinate del punto di equilibrio. Se i valori iniziali sono proprio x^* e y^* , l'unica soluzione è $x = x^*, y = y^*$, il sistema è in equilibrio, il numero sia di prede che di predatori resta costante.

Il pescatore

Nel corso dei suoi studi sulle variazioni delle popolazioni di diverse specie di pesci conviventi, tra il 1920 e il 1925, il biologo Umberto d'Ancona fu incuriosito da alcuni dati statistici relativi alla pesca di pesci appartenenti a varie specie (in generale selaci, cioè squali, razze, ecc.), aventi però in comune la caratteristica di cibarsi di altri pesci e detti perciò predatori, al contrario delle loro prede (pesce azzurro, cefali, orate, branzini, ecc.), che invece si cibano di plancton, alghe od altri microorganismi.

Questa semplice suddivisione in due categorie del pesce è dovuta al fatto che le specie commestibili, quindi commerciabili, corrispondono alle prede, mentre i predatori non sono in generale apprezzati sulle buone tavole; i rilevamenti vengono effettuati dai pescatori stessi, i quali suddividono il pescato nelle due categorie e ottengono, pesando, le percentuali relative a prede e predatori.

Il periodo di riferimento preso in considerazione da d'Ancona andava dal 1914 al 1923, durante il quale si era avuta la prima guerra mondiale; i dati erano forniti dal porto Fiume, località in cui l'attività di pesca aveva avuto una forte riduzione durante la guerra, si riferivano alla percentuale di predatori pescati nel corso di ogni anno ed erano i seguenti:

anno	1914	1915	1916	1917	1918	1919	1920	1921	1922	1923
% predat.	11.9	21.4	22.1	21.2	36.4	27.3	16.0	15.0	14.8	10.7

L'osservazione spontanea di d'Ancona fu che la crescita, in percentuale, dei predatori era dovuta al calo dell'attività di pesca nel corso della guerra. Ma in quale maniera l'intensità della pesca poteva influenzare le popolazioni di

pesci e come si poteva descrivere il fatto che la diminuzione della pesca (che, si noti, a livello industriale non è selettiva, ma indiscriminata) favorisse i predatori? La risposta, dal punto di vista biologico, era che, riducendo la pesca, aumentava il numero di pesci in generale e, in particolare, quello delle prede, consentendo così ai predatori di avere a disposizione una maggiore quantità di cibo, quindi di accrescersi e moltiplicarsi più rapidamente. Questa spiegazione è però generica e non riesce a dar conto dei dati numerici né a fornire una chiave di lettura valida per situazioni diverse.

D'Ancona sentì l'esigenza di pervenire ad una descrizione più accurata e perciò gli era necessario uno strumento più sofisticato; a tale scopo si rivolse al collega, e futuro suocero, Vito Volterra, matematico famoso, che provò subito interesse per la questione e iniziò così gli studi che lo condussero a formulare la sua teoria della *lotta per la vita*, in cui venne per la prima volta introdotto il modello preda-predatore, che ora va sotto il nome di modello Lotka-Volterra, in quanto, negli stessi anni, il biofisico americano (di origine austriaca) A. Lotka pervenne ai medesimi risultati di Volterra, in modo indipendente. Volterra diede però alla sua teoria una formulazione più chiaramente matematica ed uno sviluppo di respiro più ampio e più profondo che lo condusse alla fondazione di quella disciplina che va sotto il nome di *biomatematica* e che egli stesso chiamò, con termine di chiara origine illuministica, *biologia razionale*.

Le equazioni del modello preda-predatore sono state descritte e brevemente analizzate nel paragrafo precedente. Si vuole ora introdurre nel modello il pescatore e analizzare quali effetti ne derivino sulle due specie. Il modo più semplice per tale scopo è quello di schematizzare il pescatore con un termine proporzionale alla singola popolazione (più pesci vi sono, più abbondante sarà la pesca) con un coefficiente $P > 0$, il *tasso di pesca*, costante e uguale per le due specie, dato il carattere indiscriminato della pesca. Si ottiene così il sistema:

$$\begin{cases} x'(t) = Ax - Bxy - Px \\ y'(t) = Cxy - Dy - Py \end{cases}$$

cioè

$$\begin{cases} x'(t) = (A - P)x - Bxy \\ y'(t) = Cxy - (D + P)y. \end{cases}$$

Questo sistema è identico a quello del modello senza il pescatore, avendo sostituito A e D con $A - P$ e $D + P$; ne segue che se $0 < P < A$ (cioè se la

pesca è controllata, non è eccessiva, in modo che il tasso di pesca sia inferiore al tasso di crescita naturale delle prede) il punto critico del sistema diventa

$$P' = \left(\frac{D + P}{C}, \frac{A - P}{B} \right),$$

che è ancora centro di orbite periodiche. Tale punto si trova ancora nel primo quadrante, se $A - P > 0$ e, rispetto al precedente punto P^* , spostato in basso a destra: $x(P') > x(P^*)$, $y(P') < y(P^*)$. Poiché le coordinate di P' rappresentano ancora i valori medi delle due popolazioni in un ciclo completo, se ne deduce che l'intervento del pescatore fa diminuire il numero dei predatori ed aumentare il numero delle prede. Questo risultato è così in accordo qualitativo con i dati di d'Ancona.

Se la pesca fosse troppo intensiva, il che significherebbe $P > A$, si avrebbe estinzione delle due specie. Una conferma della validità di questo modello si è avuta in un caso in cui il “pescatore” era invece un insetticida (il DDT) e i “pesci” erano due insetti: l'*Icerya purchasi* e il *Novius cardinalis*. Il primo è un infestante degli agrumi, pervenuto negli U.S.A. dall'Australia nel 1868, che provocava gravi danni agli agrumeti americani. Venne poi individuato un suo naturale nemico, il *Novius*, che, inserito nel ciclo ecologico dell'*Icerya*, ne provocò un calo, essendosi stabilito tra le due specie un rapporto preda-predatore. La scoperta del DDT indusse a pensare di poter eliminare del tutto l'insetto dannoso, pur di usare una dose sufficientemente grande di insetticida; accadde invece che si stabilì un ciclo preda-predatore-pescatore, con l'*Icerya* come preda, *Novius* predatore e DDT pescatore, in condizioni per cui non si riusciva a provocare l'estinzione delle prede ($P < A$) e di conseguenza si ebbe un aumento dell'infestante e una diminuzione del predatore, cioè un danno alle culture invece che un beneficio.

Altri esempi di ecosistemi cui si può applicare il modello preda-predatore sono quello del ciclo linci-lepri delle nevi e “budworms”-larici, entrambi in Canada.

Il modello di Volterra-Lotka si presta però a numerose critiche da parte dei biologi e degli ecologi, ed i motivi principali sono:

1. nella maggior parte dei casi di ecosistemi riconducibili al modello preda-predatore e osservabili in laboratorio (ad esempio, colonie di batteri) non si osserva un andamento periodico, bensì un andamento asintotico verso una situazione stabile; in altri termini, ci si aspetta di trovare punti di equilibrio che siano fuochi stabili non previsti dal modello di Volterra;

2. non tiene conto di diversi tipi di interazione interne alle singole specie, come cooperazione, competizione, ecc.;
3. le risorse e lo spazio vitale vengono supposti illimitati, il che non è;
4. non tiene conto delle capacità difensive e offensive delle specie, quali il mimetismo, l'azione coordinata, o della presenza di nascondigli, la capacità di apprendimento individuale e di specie, ecc.

Per i casi 2 e 4, non si può rispondere altrimenti che cercando di proporre altri modelli, più complicati, anche di tipo non deterministico; il modello di Volterra, con eventuali modifiche, che vedremo, è un modello semplice, schematico, che riesce a fornire una risposta ad una domanda specifica ed i risultati paiono soddisfacenti.

Per quanto riguarda le osservazioni 1 e 3, si può modificare il modello di Volterra introducendo un opportuno termine correttivo nelle equazioni dinamiche. Tale termine prende il nome (tra gli altri) di termine *logistico*, in quanto corrisponde al modello demografico di sviluppo di una popolazione con risorse limitate descritto con un'equazione differenziale detta equazione differenziale della logistica.

Si consideri una popolazione x , il cui sviluppo è caratterizzato da un tasso di crescita $a > 0$, ma avente a disposizione una quantità di risorse limitate; la sua evoluzione non potrà essere di crescita indefinita, poichè prima o poi l'ambiente non sarà più in grado di fornire risorse tali da garantire l'andamento di crescita di tipo esponenziale. Si può però pensare che la popolazione tenda a raggiungere uno stato limite (stazionario) che rappresenti l'equilibrio tra popolazione e risorse.

L'equazione di evoluzione più semplice adatta a rappresentare questo comportamento è la cosiddetta **equazione logistica**. Si tratta di un caso particolare dell'equazione di Bernoulli con $\alpha = 2$:

$$x' = qx - mx^2$$

dove m e q sono due costanti positive. Ponendo $z(t) = 1/x(t)$, poichè è $z' = -x'/x^2$, si ottiene $z' = -qz + m$, che è un'equazione lineare nella $z(t)$ e ha come integrale generale

$$z(t) = \frac{m}{q} + ce^{-qt}$$

essendo c una costante di integrazione; tenuto conto che $x = 1/z$, si ha:

$$x(t) = \frac{q}{m + cqe^{-qt}}.$$

L'equazione $x' = qx - mx^2$ ammette anche gli integrali singolari $x(t) \equiv 0$ e $x(t) \equiv q/m$. La curva definita dalla funzione $x(t)$ data sopra, per ogni valore della costante c , prende il nome in demografia di **curva logistica**. Questa funzione è definita per ogni t , se $c > 0$, mentre ha una singolarità in $t = \frac{1}{q} \ln(\frac{-cq}{m}) = t^*$ se $c < 0$ e $t = t^*$ è un asintoto verticale. Le derivate prima e seconda sono date da:

$$x' = \frac{cq^3 e^{-qt}}{m + cqe^{-qt}},$$

$$x'' = \frac{cq^4 e^{-qt}(cqe^{-qt} - m)}{(m + cqe^{-qt})^3}.$$

Ne segue che la derivata prima non si annulla mai, mentre la derivata seconda si annulla per $t = \frac{1}{q} \ln \frac{cq}{m}$ se e solo se $c > 0$; la funzione è sempre crescente per $c > 0$, sempre decrescente per $c < 0$.

Le rette $x = 0$ e $x = q/m$ sono asintoti orizzontali; $t = \frac{1}{q} \ln(\frac{-cq}{m})$ se $c < 0$, è un asintoto verticale.

Se si impone la condizione iniziale $x(0) = x_0 > 0$, cioè che all'istante $t = 0$ la popolazione sia data dal valore x_0 , si ottiene per c il valore

$$c = \frac{q - mx_0}{qx_0} = \frac{1}{x_0} - \frac{m}{q},$$

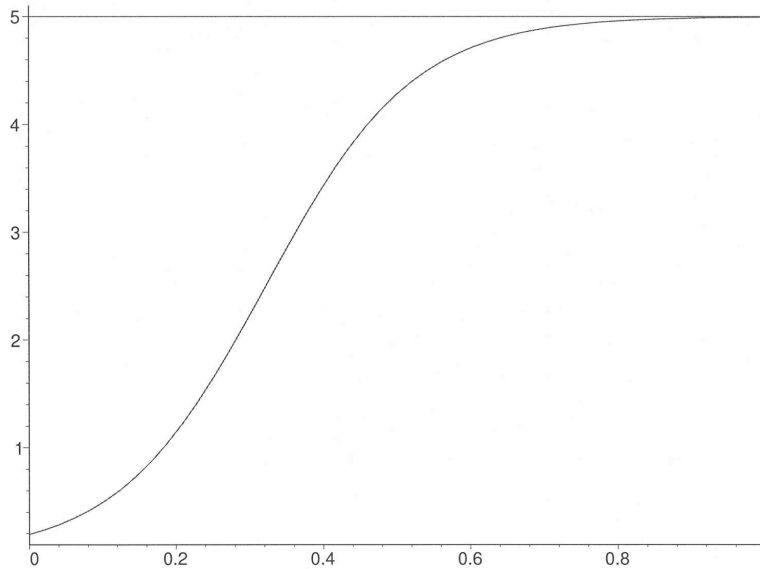
(per cui: $c < 0 \Leftrightarrow x_0 > \frac{q}{m}$) ed allora la curva logistica prende la forma:

$$x(t) = \frac{q}{m} \frac{x_0}{x_0 + \left(\frac{q}{m} - x_0\right) e^{-qt}}.$$

Le condizioni su c si traducono allora in condizioni sui valori iniziali relativamente ai parametri strutturali q e m . In particolare interessa il caso in cui la popolazione, a partire da valori iniziali non molto grandi, cresce; siamo allora nel caso in cui è $x_0 < \frac{q}{m}$ e il grafico della curva corrispondente è sempre crescente, ha un flesso in

$$t = \frac{1}{q} \ln \left(\frac{cq}{m} \right), \quad x = \frac{q}{2m},$$

a sinistra del flesso volge la concavità verso l'alto, a sinistra verso il basso, come illustrato nella figura seguente.



Si osservi che il grafico, a sinistra del punto F di flesso, ha un andamento simile a quello della funzione esponenziale, mentre a destra di F cresce sempre più lentamente e il tasso di crescita, dato dalla derivata x' , tende al valore zero, in un tempo infinito. In corrispondenza, la popolazione tende al valore limite $\frac{q}{m}$, che rappresenta il valore di popolazione in equilibrio con l'ambiente; questa espressione è coerente con il fatto che, se inizialmente fosse $x_0 = \frac{q}{m}$, $x = x_0$ sarebbe una soluzione del problema e tale valore è quello che rende nulla la x' (cioè la velocità di evoluzione) e dal punto di vista fisico questo è una posizione di equilibrio. Vi è una seconda posizione di equilibrio: $x(t) = 0$, ma questa rappresenta una popolazione estinta.

Si osservi ancora che se fosse $x_0 > \frac{q}{m}$ la popolazione tenderebbe ancora al valore di equilibrio per un tempo infinito, ma per valori decrescenti.

Infine, se inizialmente la popolazione ha un valore uguale al valore di equilibrio, vi resta indefinitamente (finchè non intervengano fatti perturbatori che modifichino la situazione); se ha valore diverso, tende ad esso raggiungendo valori sempre più prossimi a quello di equilibrio.

Tornando ora al caso di due specie, modello preda-predatore, possiamo supporre che le risorse siano limitate per entrambe, rispetto anche alla competizione interna di ciascuna specie; in tal caso è lecito introdurre in ogni

equazione un termine di tipo logistico, ottenendo il sistema

$$\begin{cases} x'(t) = Ax - Bxy - Ex^2 \\ y'(t) = Cxy - Dy - Fy^2 \end{cases}$$

dove E ed F sono costanti positive aventi il significato di termini logistici, ovvero i tassi di competizione interni a ciascuna delle due specie.

Per studiare questo modello conviene esaminare brevemente il caso generale dei modelli di popolazione quadratici, in cui rientrano i modelli predatore-predatore, con o senza il termine logistico, come faremo nel prossimo paragrafo.

Modelli di popolazione quadratici

Il più generale modello quadratico di popolazioni interagenti è dato dal sistema:

$$x^i = x_0^i + a_j^i x^j + a_{hj}^i x^h x^j, \quad i, j = 1, 2, \dots, n.$$

Nel caso di due specie è, ovviamente, $i, j = 1, 2$ e si trova la notazione precedente ponendo $x^1 = x$, $x^2 = y$. Rivolgiamo per ora la nostra attenzione a questo caso, riservandoci di tornare al caso di n specie nella seconda parte di questo paragrafo. Semplifichiamo ulteriormente lo schema, supponendo di aver traslato nell'origine un punto critico ($x_0^i = 0$) e di poter trascurare i termini

$$a_2^1 x^2, \quad a_1^2 x^1, \quad a_{22}^1 (x^2)^2, \quad a_{11}^2 (x^1)^2,$$

in quanto l'azione di una specie sull'altra è già descritta dai termini misti $x^1 x^2$.

Il modello semplificato è allora dato, in termini di variabili x e y , dal sistema differenziale

$$\begin{cases} x'(t) = Ax + Bxy + Ex^2 \\ y'(t) = Cxy + Dy + Fy^2 \end{cases}$$

dove A, B, C, D, E, F sono costanti reali ed il loro segno o il loro annullarsi dà luogo a interpretazioni diverse di modello. Si ha così:

1. se $E = B = C = F = 0$, siamo nel caso di due specie non interagenti che crescono o decrescono (a seconda dei segni di A e D) con legge malthusiana;
2. se $B = C = 0$, $E < 0$, $F < 0$, si hanno ancora due specie non interagenti, ma che evolvono in accordo con il modello logistico;

3. se $E = F = 0$, $AD < 0$, $BC < 0$, $AB < 0$, $CD < 0$, si ha il modello preda-predatore di Lotka-Volterra (x è la preda se $A > 0$);
4. i coefficienti E , F indicano competizione se negativi, cooperazione se positivi, all'interno della specie relativa: sono dunque coefficienti di carattere sociale per ogni specie, ma indicano anche l'effetto della limitatezza delle risorse e dello spazio ambientale sulla specie; se negativi, sono termini logistici e possono essere visti come coefficienti di sovrappopolamento, se positivi, come coefficienti di mutualismo, cioè indicano che l'aumento della popolazione induce un aumento del tasso di crescita;
5. i coefficienti B e C rappresentano l'interazione tra le due specie e si potrà così avere
 - mutualismo, o cooperazione, tra le due specie, se $B > 0$ e $C > 0$;
 - competizione o reciproca predazione, se $B < 0$ e $C < 0$;
 - preda-predatore, se $BC < 0$.

Nel caso di due specie in competizione, si può dimostrare il principio di esclusione competitiva (di Gause), che viene enunciato come principio nel caso di più specie in competizione e afferma che in tal caso una sola specie prevale sulle altre, il che non comporta necessariamente la loro estinzione, ma il loro eventuale emigrare in un altro habitat.

Nella terminologia della biomatematica, una curva caratteristica nel piano delle fasi, o orbita, si dice *ecologicamente stabile* se è chiusa ed asintoticamente stabile. In tal senso, le soluzioni periodiche del modello di Volterra non sono ecologicamente stabili, perchè sono stabili dal punto di vista geometrico, ma non dal punto di vista dinamico: perturbando i dati iniziali si passa ad un'altra orbita che non tende asintoticamente all'orbita non perturbata. Invece, un ciclo limite stabile o un punto critico asintoticamente stabile sono ecologicamente stabili.

Tornando al modello di popolazione quadratico, questo ammette come punti critici: $O(0, 0)$, $M(0, -\frac{D}{F})$, $N(-\frac{A}{E}, 0)$, cui corrisponde l'estinzione di almeno una specie, ed il punto, più interessante, $P(x_0, y_0)$

$$x_0 = \frac{BD - AF}{EF - BC}, \quad y_0 = \frac{AC - ED}{EF - BC},$$

che esiste se e solo se $EF - BC \neq 0$ ed ha senso per il nostro problema se $x_0 > 0$ e $y_0 > 0$; oltre a questi punti critici si potranno avere soluzioni periodiche ovvero cicli limite. Vale il seguente

Teorema 8.1 *Definiti i due numeri R e S come:*

$$R = EF - BC \quad , \quad S = ED(B - F) - AF(E - C),$$

se $R \neq 0$ e $S \neq 0$, allora il sistema quadratico non ammette soluzioni periodiche.

Dimostrazione:

Posto

$$a = \frac{F(C - E)}{R} - 1 \quad , \quad b = \frac{E(B - F)}{R} - 1,$$

si consideri la funzione $k(x, y) = x^a y^b$. Si supponga ora che il sistema dato ammetta una soluzione periodica che sia tutta contenuta nel primo quadrante e si indichi con \mathcal{D} il dominio piano limitato avente tale orbita come frontiera. Sarà allora $k(x, y) > 0$, $\forall (x, y) \in \mathcal{D}$. Si consideri l'integrale

$$\mathcal{J} = \int_{\mathcal{D}} \left(\frac{\partial(kx')}{\partial x} + \frac{\partial(ky')}{\partial y} \right) dx dy.$$

Da un lato è

$$\frac{\partial(kx')}{\partial x} + \frac{\partial(ky')}{\partial y} = \frac{\partial(kf)}{\partial x} + \frac{\partial(kg)}{\partial y} = \frac{S}{R}k$$

essendo $f(x, y) = (A + Ex + By)x$, $g(x, y) = (D + Cx + Fy)y$, quindi

$$\mathcal{J} = \int_{\mathcal{D}} \left(\frac{\partial(kf)}{\partial x} + \frac{\partial(kg)}{\partial y} \right) dx dy \neq 0.$$

D'altro lato, per il lemma di Green, è

$$\mathcal{J} = \oint_{\text{ciclo}} (kg \, dx - kf \, dy),$$

ma, essendo per ipotesi il moto periodico, detto T il suo periodo, si ha

$$\mathcal{J} = \int_0^T (kgx' - kfy') dt = \int_0^T (kgf - kfg) dt = 0.$$

Si perviene così ad una contraddizione e resta provato l'asserto.

□

Il modello Lotka-Volterra, non corretto dal termine logistico, non soddisfa le ipotesi di questo teorema, poichè è $S = 0$: infatti, come abbiamo visto, ammette soluzioni periodiche. Quando si introduce il termine logistico si

ha $R \neq 0$ e $S \neq 0$, dunque non possono esistere soluzioni periodiche. Il sistema linearizzato ha nel punto critico P un centro stabile, quindi per il sistema non lineare, non potendo essere un centro, sarà un fuoco (si esclude anche la possibilità di singolarità superiore, poichè i termini non lineari sono esattamente quadratici), anzi sarà un fuoco stabile.

Se i coefficienti logistici sono molto piccoli (relativamente agli altri termini) e ci si trova in un intorno di P , le curve caratteristiche sono spirali orientate verso P tali che ad ogni giro completo attorno a P stesso la distanza tra il generico punto della curva e il fuoco diminuisce di così poco da poter essere approssimata da una curva chiusa. In tal senso, il modello di Lotka-Volterra iniziale costituisce una buona approssimazione del sistema preda-predatore: l'aggiunta del termine logistico rappresenta un effettivo miglioramento solo per un intervallo di tempo sufficientemente lungo.

Un modello generale di due specie conviventi è:

$$\begin{cases} x'(t) = F(x, y) \\ y'(t) = G(x, y) \end{cases}$$

dove le funzioni F e G descrivono il comportamento reciproco delle due specie; i punti critici sono le soluzioni del sistema algebrico $F = 0$, $G = 0$. L'analisi del sistema dipende però dalle diverse esplicitazioni di tali funzioni e tale scelta caratterizza i vari modelli.

Un'altra generalizzazione possibile si ottiene passando da un ecosistema a due specie a un ecosistema a più specie conviventi, in una rete trofica (alimentare) assegnata: si potranno avere interazioni reciproche tra le varie specie di predazione, competizione, mutualismo, ecc. nelle varie combinazioni possibili. Limiteremo la nostra attenzione al caso di n specie in catena alimentare di predazione (ogni specie è o preda o predatore) e il sistema quadratico proposto ancora da Volterra è del tipo

$$\frac{dx_r}{dt} = \left(c_r + \frac{1}{b_r} \sum_{s=1}^n a_{rs} x_s \right) x_r, \quad r = 1, 2, \dots, n,$$

essendo $x_r(t)$ la popolazione della specie r -ma all'istante t , c_r il coefficiente di accrescimento della stessa specie, b_r il peso medio dell'individuo di tale specie (il prodotto $b_r x_r$ fornisce il peso totale degli individui della specie r all'istante t), $a_{rs} = -a_{sr}$ opportuni coefficienti di predazione: se $a_{rs} > 0$, la specie r preda la specie s . La condizione di antisimmetria sui coefficienti a_{rs} comporta che in ogni equazione del sistema manchi il termine x_r^2 e il

sistema può essere trattato matematicamente in modo interessante, anche se tale semplificazione prestò il fianco a critiche negative non eludibili.

Si introduca la nuova variabile $q_r(t)$ definita da:

$$q_r(t) = \int_0^t x_r(\tau) d\tau \quad \Leftrightarrow \quad x_r(t) = \frac{dq_r(t)}{dt}$$

cui Volterra diede il nome di *quantità di vita* della specie r -ma nell'intervallo di tempo $[0, t]$.

Si costruisca ora la funzione di stato (detta *Lagrangiana demografica*)

$$\mathcal{L}(q, q') = \sum_{s=1}^n b_s(q'_s \ln q'_s + c_s q_s) + \frac{1}{2} \sum_{r,s=1}^n a_{rs} q_r q'_s$$

e si ricavino le relative equazioni di Lagrange

$$\frac{d}{dt} \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial q'_s} - \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial q_s} = 0$$

ovvero, esplicitamente

$$q''_r = \left(c_r + \frac{1}{b_r} \sum_{s=1}^n a_{rs} q'_s \right) q'_r ;$$

è immediato verificare che da quest'ultimo sistema si ritrova esattamente il sistema proposto da Volterra effettuando il cambiamento di variabili scritto sopra.

Si può ora applicare l'apparato tecnico della meccanica analitica e cercare di dare un'interpretazione interna al modello dei risultati che così si ottengono. In sintesi si può avere:

- integrale primo dell'energia

$$\mathcal{H} = \sum_{s=1}^n b_s(c_s q_s - q'_s) = \text{costante};$$

- variabili coniugate

$$p_s = \frac{\partial \mathcal{L}}{\partial q'_s};$$

- funzione hamiltoniana

$$H(p, q) = \mathcal{H}_{q'=q'(p,q)} = \sum_{s=1}^n b_s \left(c_s q_s - e^{\frac{1}{b_s}(p_s - b_s - \frac{1}{2} \sum_{r=1}^n q_r)} \right);$$

- equazioni di Hamilton

$$q'_s = \frac{\partial H}{\partial p_s}; \quad p'_s = -\frac{\partial H}{\partial q_s};$$

- integrale primo dell'energia

$$H(p, q) = \text{costante};$$

- equazione di Hamilton-Jacobi

$$\frac{\partial V}{\partial t} - H\left(q, \frac{\partial V}{\partial q}\right) = 0.$$

Si possono anche usare le tecniche del calcolo delle variazioni e enunciare dei principi e dei teoremi variazionali, a partire dal funzionale d'azione (detto azione vitale)

$$A = \int_{t_0}^{t_1} \mathcal{L}(q, q') dt;$$

in tal caso, le equazioni ricavate per le q''_r non sono altro che le equazioni di Eulero-Lagrange del funzionale d'azione, cioè i moti del sistema sono quei moti che rendono stazionario tale funzionale. In effetti, si può dimostrare che vale anche il principio di minima azione (il funzionale è minimo per tali moti).

Su questa base, in analogia a quanto accaduto per la meccanica, Volterra ritenne di poter chiamare questa branca della biomatematica con il nome di biologia razionale, ma vi sono delle carenze di modello che ne rendono difficile l'accettazione da parte dei biologi e dei naturalisti (oltre alla poca conoscenza della meccanica razionale e della meccanica analitica).

Si tratta del fatto che la soluzione che fornisce il punto critico con coordinate tutte diverse da zero esiste se e solo se il numero di specie è pari. Infatti, il sistema algebrico che fornisce i punti critici è dato da:

$$\left(c_r + \frac{1}{b_r} \sum_{s=1}^n a_{rs} x_s \right) x_r = 0$$

e la soluzione non nulla sarà la soluzione del sistema

$$c_r + \frac{1}{b_r} \sum_{s=1}^n a_{rs} x_s = 0$$

ovvero

$$\sum_{s=1}^n a_{rs} x_s = d_r$$

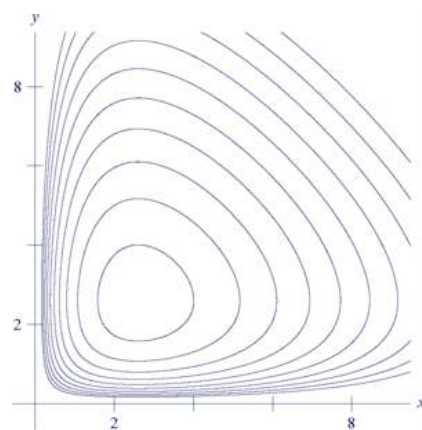
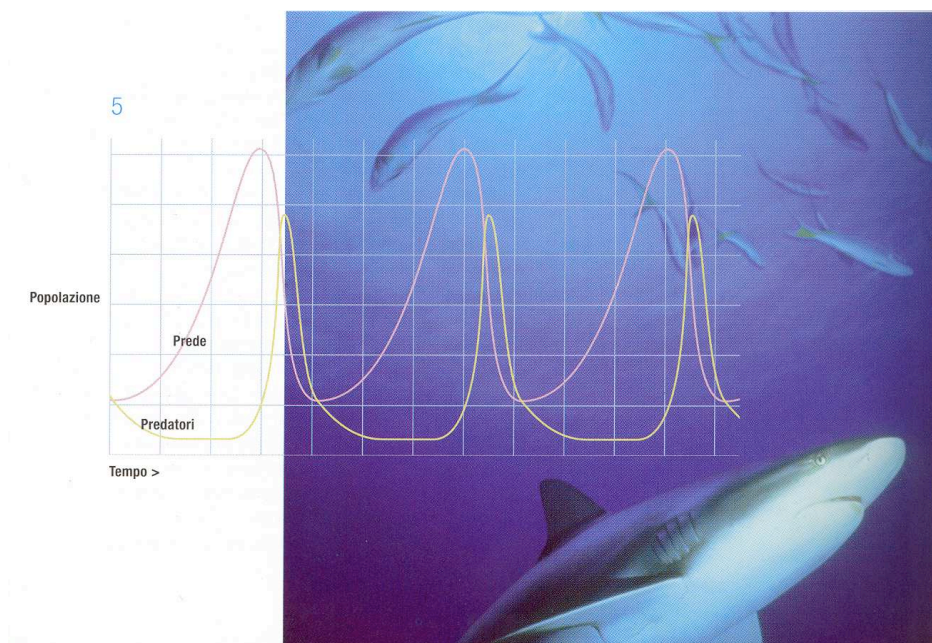
(avendo posto per brevità $d_r = -b_r c_r$) sistema che si può scrivere in forma compatta, con notazione ovvia $A\mathbf{x} = \mathbf{d}$; tale sistema ammette soluzione se e solo se $\det(A) \neq 0$ ed è data da $\mathbf{x} = A^{-1}\mathbf{d}$, ma, se n è dispari, è sempre $\det(A) = 0$, tutte le soluzioni del sistema dato hanno almeno una $x_r = 0$, cioè almeno una specie si estingue. Si ha così una forte asimmetria, non riscontrabile in natura, tra il comportamento di un ecosistema a numero pari di specie ed uno a numero dispari.

Nel caso che sia $\det(A) \neq 0$, Volterra ha dimostrato un notevole teorema di stabilità: se almeno uno dei termini d_r è positivo ed esistono n numeri positivi α_r tali che la forma quadratica

$$F = \sum_{r,s=1}^n \alpha_r a_{rs} x_r x_s$$

sia definita positiva, il sistema è stabile, nel senso che nessuna variabile x_s tende a zero nè ad infinito, nell'intorno del punto critico.

Il modo più ovvio di superare questa anomalia è quello di tener conto dei termini logistici, almeno per alcune delle n specie. In tal caso però viene a mancare la possibilità di usare l'apparato della meccanica analitica, non si hanno più gli integrali primi "dell'energia", in quanto si hanno fenomeni "dissipativi", non vale il teorema sulla stabilità appena enunciato, anche se Volterra stesso ed altri dopo di lui hanno trattato ampiamente questo caso. L'analisi viene piuttosto condotta su sistemi particolari, ad esempio a tre o quattro specie, con diverse ipotesi di legami trofici e viene usata la teoria dei sistemi dinamici. Si può così dimostrare che il principio di esclusione competitiva di Gause vale come teorema per tre specie in competizione o nel caso in cui due di esse cooperino e si può parzialmente generalizzare la validità a n specie, come anche si cerca di studiare i legami tra complessità e stabilità di ecosistemi, l'esistenza di valori critici per alcuni parametri significativi che comportino variazioni nella stabilità delle soluzioni, ma in quest'ultimo caso si entra nel campo della stabilità strutturale che affronteremo sinteticamente nel prossimo capitolo.



Bibliografia generale

- ANTMAN S.S., *The theory of rods*. Handbuck de Physik, Bd.6 a/2, 641-703, 1972.
- ERICKSEN J.L., *Special topics in elastostatics*, Advances in applied Mechanics, 17, 189-244, 1977.
- GURTIN, M.E., *An introduction to continuum mechanics*. Acad. Press, 1981.
- KELLER, J.B., ANTMAN, S.S. (eds.), *Bifurcation theory and non linear eigenvalue problems*. Benjamin, New York, 1969.
- LUCAS, W.F., *Modules in applied mathemtics*. Vol 1-4, Springer-Verlag, New York Heidelberg Berlin, 1983.
- MAY, R.M., *Stability and complexity in model ecosystem*. MPB, Princeton Univ. Press, 1974.
- MAYNARD SMITH, J., *L'ecologia e i suoi modelli*. Biblioteca della EST, Mondadori, 1975.
- NAGHDI P.M., *The theory of shells and plates*. In Handbuch der Physik IV a/2, 1972.
- ODEN J.T. & REDDY, J.N., *Variational methods in theoretical mechanics*. Springer-Verlag, 1976.
- PODIO GUIDUGLI, P., *A primer in elasticity*. J Elasticity, v. 58, No. 1, 2000.
- RUGGERI T., *Introduzione alla termomeccanica dei continui*. Monduzzi Editore, 2007.
- TIMOSHENKO, S.P. & GERE, J.M., *Theory of elastic stability*. Mac-Graw-Hill, 1936.

- TRUESDELL, C. & NOLL, W., *The non-linear field theories of mechanics*. In Flugge's Handbuch der Physik, III/3, 1-602, 1965.
- TRUESDELL, C. & TOUPIN, R., *The classical field theories*. In Flugge's Handbuch der Physik, III/1, 226-793, 1965.
- WANG C.C. & TRUESDELL, C., *Introduction to rational elasticity*. Nordhoff Intl. Publ. 1973.