

Le paradoxe du modèle prédateur-proie de Vito Volterra

21 février 2006

Jean-Marc Ginoux
Laboratoire P.R.O.T.E.E., Université du Sud,
I.U.T. de Toulon,
B.P. 20132, 83957, LA GARDE Cedex, France
ginoux@univ-tln.fr

Abstract

A travers une partie de l'histoire du développement des modèles de type " prédateur-proie ", cet article a pour but d'une part, d'apporter un éclairage sur leur conception et élaboration et, d'autre part de mettre l'accent sur une partie des recherches de Vito Volterra dans ce domaine. En effet, souvent réduit à un modèle bi-dimensionnel simple et naïf, son travail abondamment cité, explore paradoxalement tous les aspects ou presque du problème de la modélisation en dynamique des populations.

1 Petite histoire de la modélisation

1.1 Le modèle malthusien

Si le premier regard scientifique sur la *dynamique*¹ *des populations* semble être celui de Leonardo Fibonacci [2004f], dit Léonard de Pise, dont la célèbre suite de nombres est proposée dans le *Liber abaci* (1202) comme réponse à un problème de multiplication de population, les fondements modernes de la *dynamique des populations* datent clairement de Thomas Robert Malthus [1798]. Considérant une population² “ idéale ” constituée d’une seule *espèce animale* homogène, i.e., dont il néglige les variations d’âge, de taille et de périodicité éventuelle pour la natalité ou la mortalité et qui vit seule dans un *milieu invariable* ou qui coexiste avec d’autres espèces sans influence directe ou indirecte, il fonde en 1798, avec son célèbre énoncé “ Population, when unchecked, increases in a geometrical ratio ”, le paradigme de la croissance exponentielle. Celui-ci consiste à supposer que l’accroissement du nombre N d’individus de cette population, pendant un court intervalle de temps, est proportionnel à N . Ce qui se traduit par l’équation différentielle suivante :

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) \tag{1}$$

où r est un facteur constant de proportionnalité qui représente le *coefficient d’accroissement* ou *taux de croissance*. En intégrant l’équation (1) on obtient la *loi de croissance exponentielle* ou *loi de croissance malthusienne*. Cette loi qui ne tient pas en compte les limites que le *milieu* impose à la croissance et qui est en désaccord avec les faits influença profondément les travaux de Charles Darwin sur la sélection naturelle. En effet, Darwin [1859] fonda l’idée de “ survie du plus apte ” sur l’impossibilité d’une croissance indéfinie des populations. Il illustra cette impossibilité par une superbe parabole figurant la descendance d’un couple d’éléphants qui, dans des conditions optimales, couvrirait la surface de la Terre en quelques siècles³. Cependant, on constate, lors d’expériences de laboratoire que les prévisions de la *loi malthusienne* restent correctes sur de petits effectifs, tandis qu’il y a divergence pour des valeurs élevées de la population.

1
2
3

On est donc amené à conclure que la *loi exponentielle* reste valable tant que la densité de la population ne sature pas le *milieu*.

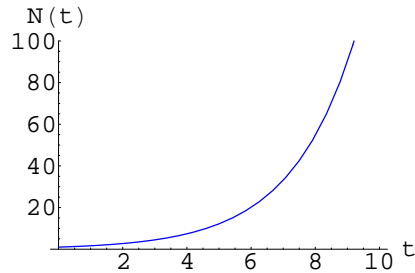


FIG. 1 – Modèle de croissance de T.R. Malthus

1.2 Le modèle de P.F. Verhulst

C'est à partir de ces considérations que le biologiste belge Pierre-François Verhulst [1838] propose en 1837 un modèle tenant compte de la limitation imposée par l'effectif croissant de la population.

$$\frac{dN(t)}{dt} = rN(t) - \frac{r}{K}N^2(t) = rN(t) \left(1 - \frac{N(t)}{K}\right) \quad (2)$$

où le second terme trouve son origine dans une interprétation “mécaniste” du phénomène : on admet que la croissance est limitée par une sorte de “frottement” intérieur à la population, i.e., à ressources égales, plus le nombre d'individu est élevé, plus il est difficile de se nourrir donc de croître. Le facteur K appelé *carrying capacity* en anglais correspond à la *capacité* du *milieu* à supporter la croissance de la population et représente la *population limite* au-delà de laquelle elle ne peut plus croître. Cette loi, à laquelle Verhulst donne le nom de *logistique*, est radicalement différente de celle de Malthus en ce sens qu'elle impose une valeur limite à la population (Cf. Fig. 2). Elle a, comme on l'a vu précédemment dans le paragraphe d'introduction, été appliquée avec succès à beaucoup de situations réelles comme par exemple dans les expériences conduites par le biologiste russe G.F. Gause [1935] sur la croissance d'un protozoaire, *Paramecium caudatum*. Indépendamment de ces deux archétypes d'autres modèles de croissance ont été développés. On peut citer par exemple le modèle de B. Gompertz [1832] destiné à évaluer la vitesse de croissance d'une tumeur.

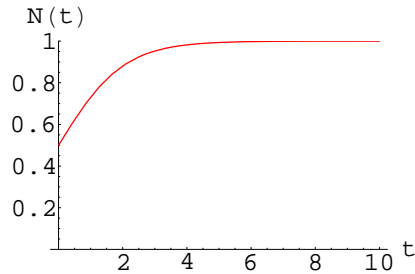


FIG. 2 – Modèle de croissance de P.F. Verhulst

1.3 Le modèle “ prédateur-proie ”

Dans la première moitié du XX^e siècle, l'étude de la dynamique de plusieurs espèces en interaction connut un essor considérable. C'est à cette époque appelée “ l'âge d'or de l'écologie théorique⁴ ” que furent développés les premiers modèles basés sur des comportements de type compétition et des relations prédateur-proie. La paternité du premier modèle conçu pour transcrire ce genre d'interactions a fait l'objet d'une querelle de priorité entre Alfred J. Lotka et Vito Volterra qui est décrite dans les travaux de G. Israel [1996i]. Il y est ainsi établi que c'est à V. Volterra que revient le mérite de l'élaboration du premier modèle de type prédateur-proie appliqué à une situation biologique. En effet, l'intérêt de Volterra pour les problèmes d'équilibres entre les espèces animales dans les écosystèmes fut suscité par son beau-fils, le zoologiste Umberto d'Ancona qui s'occupait depuis quelques années de statistiques portant sur la pêche dans le nord de la mer Adriatique. Ces données concernaient le pourcentage de poissons prédateurs (Sélaciens) pêchés dans trois ports italiens : Trieste, Fiume et Venise pendant la période 1905-1923. Elles prouvaient que pendant la période 1915-1920, où la pêche était moins intense à cause de la guerre, il y avait eu un accroissement relatif de la classe des Sélaciens. Selon l'hypothèse de D'Ancona, la pêche perturbait l'équilibre naturel entre les espèces. Elle favorisait une augmentation relative des espèces “ proies ”, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent seulement de plancton, et une diminution des espèces “ prédatrices ”, c'est-à-dire des poissons qui se nourrissent d'autres poissons. La diminution de la pêche due à la première guerre mondiale avait donc rétabli, au moins en partie, l'équilibre naturel. D'Ancona s'adressa Volterra en lui demandant de trouver une démonstration mathématique de son hypothèse. La réponse de Volterra publiés en 1926 prit la forme du célèbre modèle “ prédateur-proie ”, présenté ci-dessous. Dans le premier chapitre de ses “ Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie ” [Volterra, 1931] il étudie la coexistence de “ deux espèces dont l'une dévore l'autre ”. Considérant deux espèce, la première, la proie $x(t)$, aurait si elle était seule une crois-

4

sance *malthusienne*. La seconde, le prédateur $y(t)$, se nourrit exclusivement de la première et en l'absence de proie " s'épuiserait progressivement et disparaîtrait ".

La mise en équation de la fonction représentant la prédation est basée sur la *méthode des rencontres* et sur *l'hypothèse des équivalents* élaborées par Volterra [Volterra, 1931]. La première considère que pour qu'il y ait prédation entre une espèce prédatrice et une espèce proie, il faut tout d'abord qu'il y ait *rencontre* entre ces deux espèces et que le nombre de *rencontres* entre ces deux espèces est proportionnel au nombre des individus qui la compose. Le coefficient de proportionnalité étant égal à la probabilité de *rencontre*. La seconde consiste à supposer qu'il existe " un rapport constant entre les disparitions et apparitions d'individus que provoquent les rencontres ", i.e., que la prédation de la proie est *équivalente* à la croissance du prédateur. De plus, Volterra [Volterra, 1931] considère comme *immédiat* cet accroissement. Ceci conduit au système :

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = ax(t) - bx(t)y(t) \\ \frac{dy(t)}{dt} = -cy(t) + dx(t)y(t) \end{cases} \quad (3)$$

où a représente le *taux de croissance* de la proie en l'absence de prédateur, b le taux de prédation du prédateur sur la proie, c le taux de mortalité du prédateur en l'absence de proie et d le *taux de croissance* du prédateur du fait de sa prédation.

A partir de ce modèle, Volterra [Volterra, 1931] put établir la *loi de perturbation des moyennes* :

" *Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus (assez peu pour que les fluctuations subsistent), la moyenne du nombre des individus de l'espèce dévorée croît et celle de l'espèce dévorante diminue.* "

Le phénomène observé par D'Ancona est ainsi expliqué : l'accroissement du nombre de prédateurs et la diminution du nombre de proies résultaient de la disparition de la pêche qui, avant la guerre, avait modifié l'équilibre naturel de cette " association biologique ". En pêchant moins, on favorise les espèces plus voraces aux dépens des autres.

Ce modèle déterministe qui constitue l'archétype du réseau trophique a pour but de transcrire différents types de comportements animaux par des fonctions mathématiques. Deux types de comportements y sont représentés : ceux liés à la *croissance* et ceux liés à la *décroissance*. La *natalité* et la *prédation* sont liées à la croissance alors que la *mortalité naturelle* et la *mortalité par prédation* correspondent à une *décroissance* du nombre d'individus. Chacun de ces comportements possède une forme mathématique, appelée *réponse fonctionnelle*.

Depuis le milieu des années vingt, ces *réponses fonctionnelles* ont fait l'objet de nombreuses recherches et développements visant à rendre plus réaliste la représentation du comportement animal par une fonction mathématique. La *croissance* naturelle, i.e., par *natalité* de la proie représentée par une *réponse fonctionnelle* de type Malthus [1798] a comme on la vu précédemment été modifiée par Verhulst [1838] afin de rendre compte d'une certaine limitation. La *décroissance* par *mortalité naturelle* a, dans un premier temps, été envisagée de manière symétrique de celle de la *croissance* naturelle, c'est-à-dire en remplaçant dans les équations (1) et (2) le *taux*

de croissance r par un *taux de mortalité naturelle* $m = -r$. Il est important de souligner que cette *réponse fonctionnelle*, appelée parfois *relation de fermeture*, a dans un deuxième temps fait l'objet d'études particulières visant à transcrire le comportement spécifique de certaines espèces, le cannibalisme par exemple. Toutes ces *réponses fonctionnelles* sont résumées dans le tableau présenté ci-dessous.

	<i>croissance naturelle</i>	<i>mortalité naturelle</i>
Malthus	$rx(t)$	$-mx(t)$
Verhulst	$rx(t) \left(1 - \frac{x(t)}{K}\right)$	$-mx(t) \left(1 + \frac{x(t)}{K}\right)$

TAB. 1 – *Réponses fonctionnelles* pour la *croissance* et *décroissance* naturelle

La *réponse fonctionnelle* choisie par Volterra [Volterra, 1931] pour décrire la *prédation* était proportionnelle au produit du nombre d'individus de chaque espèce : $bx(t)y(t)$. Quelques années plus tard, le zoologiste russe G.F. Gause [1935] qui fut l'un des premiers à faire des “ vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie ”, proposa, pour décrire la *prédation*, un autre type de *réponse fonctionnelle* visant à transcrire une certaine *satiété* du prédateur vis-à-vis de ses proies : $x^g(t)y(t)$ avec $0 < g \leq 1$.

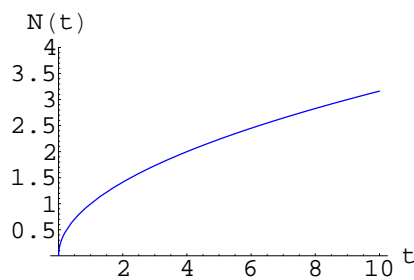


FIG. 3 – *Réponse fonctionnelle* de G.F. Gause

A la fin des années cinquante, l'entomologiste C.S. Holling ([1959a], [1959b]) élabora, à partir de la célèbre “ équation du disque ”, deux nouvelles *réponses fonctionnelles* pour la *prédation* visant également à transcrire une certaine *satiété* du prédateur vis-à-vis de ses proies : la fonction de Holling type *II* et la fonction de Holling type *III*. Cette formulation suppose que le

prédateur divise son temps en deux sortes d'activités : la recherche de sa proie et sa capture qui comprend le temps mis pour la chasser, la tuer, la dévorer et la digérer. La fonction de Holling type *II* (*cyrthoïde*) (Cf. Fig. 4) est une *réponse fonctionnelle* dans laquelle le taux " d'attaque " du prédateur augmente lorsque le nombre de proies est faible puis devient constant lorsque le prédateur atteint la *satiété*. En d'autres termes, le prédateur cause une mortalité maximum à de faibles densités de proies. Ainsi, les *réponses fonctionnelles cyrthoïdes* sont typiques des prédateurs spécialisés dans l'attaque d'une ou quelques proies. Dans ce cas la mortalité des proies décroît avec leur densité. La fonction de Holling type *II* est représentée par :

$$\frac{B\alpha x(t) y(t)}{1 + B\beta x(t)} \quad (4)$$

où α et β représentent respectivement le temps de recherche et de capture de la proie et B le taux de prédation par unité de temps.

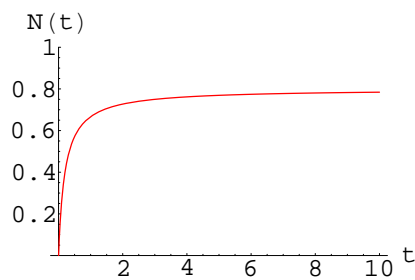


FIG. 4 – Réponse fonctionnelle Holling *type II*

La fonction de Holling type *III* (*sigmoïde*) (Cf. Fig. 5) est une *réponse fonctionnelle* dans laquelle le taux " d'attaque " du prédateur augmente tout d'abord lorsque le nombre de proies est faible puis ralentit lorsque le prédateur atteint la *satiété*. En d'autres termes, le prédateur augmente son activité de recherche lorsque la densité des proies augmente. Ainsi, les *réponses fonctionnelles sigmoïdes* sont typiques des prédateurs généralistes qui passent d'une espèce de proie à une autre et qui concentrent leur activité dans des régions où les ressources sont en abondance. Dans ce cas la mortalité des proies augmente dans un premier temps avec leur densité puis décroît. La fonction de Holling type *III* est représentée par :

$$\frac{B\alpha x^2(t) y(t)}{1 + B\beta x^2(t)} \quad (5)$$

où α et β représentent respectivement le temps recherche et de capture de la proie et B le taux de prédation par unité de temps.

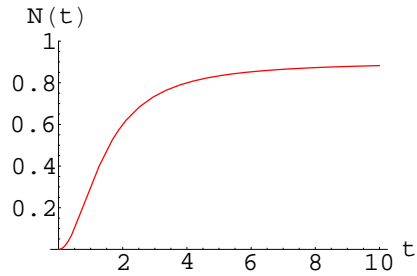


FIG. 5 – Réponse fonctionnelle Holling *type III*

Mathématiquement, il a été démontré [Real, 1977] que cette formulation est équivalente à celle développée en 1913 par L. Michaelis et M. Menten pour décrire la cinétique de réactions enzymatiques. Toutes ces *réponses fonctionnelles* sont résumées dans le tableau présenté ci-dessous.

Volterra	Gause	Holling type <i>II</i>	Holling type <i>III</i>
$bx(t)y(t)$	$x^g(t)y(t)$ avec $0 < g \leq 1$	$\frac{B\alpha x(t)y(t)}{1+B\beta x(t)}$	$\frac{B\alpha x^2(t)y(t)}{1+B\beta x^2(t)}$

TAB. 2 – *Réponses fonctionnelles pour la prédation*

L'*hypothèse des équivalents* [Volterra, 1931] implique que la *prédation* intervienne à la fois dans la *croissance* et la *décroissance* puisque la *mortalité* des proies par *prédation* est *équivalente* à un accroissement immédiat des prédateurs.

2 Discussion

Ce modèle idéal et simplifié qui est devenu dans l'étude des systèmes dynamiques non-linéaires une sorte de référence a fait l'objet dans de nombreux ouvrages et articles de critiques lui reprochant son manque de réalisme. Plusieurs arguments peuvent lui être opposés, et en particulier le fait que, malgré sa forme " naïve ", ce modèle ait pu résoudre de façon purement mathématique le problème posé par U. D'Ancona à son beau-père. De plus, Volterra était parfaitement conscient des limites de ce modèle et des hypothèses qui lui sont attachées, dont celle qui consiste à supposer le *milieu* invariable et sans influence sur le *taux de croissance* et celle qui considère l'*homogénéité* des individus de chaque espèce.

" Plus tard, on observera qu'il est plus approché de la réalité de supposer que les coefficients d'accroissement dépendent non seulement, pour chaque instant, des valeurs actuelles des grandeurs N_i (caractérisant l'espèce i), mais aussi des valeurs passées jusqu'à une époque plus ou moins reculée. Il ne faudra plus seulement les considérer comme des fonctions des N_i , mais comme des " fonctionnelles ", et cela nous conduira à des équations intégrales-différentielles que nous rapprocherons de celles auxquelles on est conduit, dans la mécanique dite " héréditaire " .

Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie – V. Volterra –

Dans cet ouvrage [Volterra, 1931], il pose les bases de la dynamique des populations et envisage tous les aspects du problème : l'influence du *milieu* ou la pollution, l'hétérogénéité des individus ou classes d'âges (sur les actions héréditaires, p. 141), la diffusion ou migration (apport d'un petit nombre d'individus, p. 118), la saisonnalité (variation des conditions extérieures avec le temps, p. 131).

" Certainement, il existe des circonstances ambiantes périodiques comme celles, par exemple qui dépendent de la succession des saisons, et qui produisent des oscillations *forcées* ou de caractère *externe*, dans le nombre des individus des diverses espèces. À côté de ces actions périodiques externes qui ont été plus spécialement étudiées du côté statistique, n'y en a-t-il pas d'autres de caractère *interne* avec des périodes *propres*, indépendantes des causes externes et qui se superposent à celles-ci ? "

Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie – V. Volterra –

D'où vient alors le paradoxe ? Il semble trouver sa source dans un article paru dans *Nature* [Volterra, 1926b]. En effet, en comparant simplement le nombre de pages de ces deux articles : quatre-vingt-quatre pour le premier [Volterra, 1926a] et seulement deux pour le second [Volterra, 1926b], on comprend facilement que pour beaucoup l'étude de Volterra ait pu sembler limitée. En effet, la concision de ce résumé ne permettait pas les développements analytiques exposés dans le premier et réduisait considérablement les résultats de Volterra. De plus, même si la barrière de la langue a peut-être joué un rôle déterminant lors de la publication originale de cet article en 1926, il en existait dès 1927 une traduction intégrale [Volterra, 1928].

A partir de 1926, les publications de Volterra vont s'intensifier dans le domaine de la dynamique des populations. Il poursuit également la mise en application de l'*analyse fonctionnelle* à sa *mécanique héréditaire*.

C'est en 1931 que paraît son ouvrage intitulé : *Leçons sur la Théorie mathématique de la Lutte pour la Vie* [Volterra, 1931] et qui fait suite à un cycle de conférences exposées à l'Institut Henri Poincaré où Volterra avait été invité par E. Borel. Rédigé par Marcel Brelot ce livre contient l'intégralité du mémoire de Volterra sur les *fluctuations biologiques* [Volterra, 1926a] ainsi qu'*une partie concernant le cas où intervient l'hérédité*.

Parallèlement, il poursuit ses recherches sur les équations intégrales et intégro-différentielles et s'intéressa à l'application du principe de moindre action en Biologie.

A partir de 1936, Volterra s'interroge sur la validité de son modèle et sur la possibilité d'une vérification expérimentale. Les expériences du biologiste russe Georgii Frantsevich Gause (1910-1989) semblaient confirmer la *première loi*, et il manifesta à Volterra son adhésion aux prévisions du modèle. Mais la suite fut décevante car on ne parvenait pas à trouver de cas irréfutables d'un comportement cyclique dans les *écosystèmes prédateurs-proies*. De plus, à travers les voix des biologistes Karl Pearson (1857-1936) et Friedrich Simon Bodenheimer (1897-1959), les objections se multiplièrent jusqu'à remettre en question l'interprétation des statistiques de D'Ancona qui finissait lui-même par en admettre le bien-fondé.

A l'heure actuelle, le seul exemple d'*écosystème prédateurs-proies* présentant une évolution cyclique est la célèbre statistique de l'Hudson's Bay Company portant sur les lièvres et les lynx au Canada.

D'après G. Israel [1996i], il est important alors de remarquer que contrairement au modèle de Van der Pol [1926vdp], " le modèle de Volterra n'est pas déduit d'une analogie mais d'une démarche plus classique qui consiste à partir de l'analyse d'un phénomène réel, faire certaines abstractions des aspects accessoires comme les frottements, déterminer les variables d'état, formuler une hypothèse mathématique concernant l'allure du phénomène. (...)

Pour le modèle de Volterra, le problème de la vérification expérimentale consiste à trouver des preuves empiriques vérifiant *directement* les lois déduites du modèle et non pas en justifier la validité d'une façon indirecte, c'est-à-dire à partir de l'efficacité de certaines de ses conséquences. C'est ainsi que, pour Volterra, la justification de l'hypothèse de D'Ancona sur les effets de la pêche ne suffisait pas à démontrer la validité empirique du modèle. C'est à cause de cette conviction qu'il chercha pendant tout le reste de sa vie une *démonstration empirique directe* de la validité de la première loi selon laquelle l'évolution des populations présente des oscillations

périodiques. ”

Ainsi, si Volterra a cherché à mettre à la disposition des *Sciences Biologiques* ses travaux de recherches Mathématiques il semble que ce soit toujours dans le but de décrire le plus fidèlement possible la réalité :

“ ...on verra se compliquer peu à peu les hypothèses de façon à se rapprocher davantage de la réalité ... ”

Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie – V. Volterra –

3 Remerciements

Je souhaite exprimer mes plus sincères remerciements à Christian Gérini, agrégé de Mathématiques et Docteur en Histoire des Sciences, qui m'a encouragé et soutenu dans mes travaux.

¹*D'après Frontier [2001] la terminologie exacte devrait être “ cinétique ” des populations puisque l'interaction entre les espèce ne peut être représentée par des forces.*

²*On désigne par population l'ensemble des individus d'une même espèce vivant sur un même territoire et pouvant se reproduire entre eux.*

³*On trouve également un exemple de cette impossibilité dans le film de V.A. Kostitzin et J. Painlevé intitulé : “ Images Mathématiques de la Lutte pour la Vie ”, 1937, Médiatèque du Palais de la découverte, Paris.*

⁴*Voir F.M. Scudo & J.R. Ziegler [1978], “ The Golden Age of Theoretical Ecology : 1923-1940 ”, 1978, Springer-Verlag, Berlin.*

Références

- [1859] Darwin, C., "The Origin of the Species," W. Clowes & Sons, London, (1859)
- [2004f] Fibonacci, L., *Liber abaci*, reproduit dans, "A Translation into Modern English of Leonardo Pisano's Book of Calculation," Springer-Verlag, New-York, (2004)
- [2001] Frontier, S. & Pichod-Viale, D., *Ecosystèmes, structure, fonctionnement, évolution*, Dunod, Paris, (2001)
- [1935] Gause, G.F., *The struggle for existence*, Williams and Wilkins, Baltimore, (1935)
- [1832] Gompertz, B., "On the Nature of the Function Expressive of the Law of Human Mortality, and on a New Mode of Determining the Value of Life Contingencies," Phil. Trans. Roy. Soc. London, 123, 513-585, (1832)
- [1959a] Holling, C. S., "The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly," Canadian Entomologist, 91, 293-320, (1959)
- [1959b] Holling, C. S., "Some characteristics of simple types of predation and parasitism," Canadian Entomologist, 91, 385-398, (1959)
- [1942] Hopf, E., "Abzweigung einer periodischen Lösung von einer stationären Lösung eines differential-systems," Bereich. Math. Phys. Kl. Sächs. Acad. Wiss. Leipzig, 94, 1-22, et Bereich. Math. Phys. Kl. Sächs. Acad. Wiss. Leipzig, 95(1), 3-22, (1942)
- [1991i] Israel G., 'Volterra's Analytical Mechanics of Biological Associations', *Arch. Int. Hist. Sci.*, 41, 57-104 ; 307-352, (1991)
- [1993i] Israel G., 'The Emergence of Biomathematics and the Case of Population Dynamics : A Revival of Mechanical Reductionism and Darwinism', *Sci. in Context*, 6, 469-509, (1993)
- [1996i] Israel, G., *La Mathématisation du réel : essai sur la modélisation mathématique*, Seuil, Paris, (1996)
- [2002i] Israel, G., Millán Gasca, A., *The Biology of Numbers. The Correspondence of Vito Volterra on Mathematical Biology*, Basel, Birkhäuser, Boston, (2002)
- [1925] Lotka, A., *Elements of physical biology*, Williams & Wilkins Co, Baltimore, (1925)

- [1798] Malthus, T.R., *An Essay on the Principle of Population*, printed for J. Johnson, in St. Paul's Church-Yard, London (1798)
- [1920] Pearl, R. & Reed, L.J., "On the rate of growth of the population of the United States since 1790 and its mathematical representation," *Proceedings of the National Academy of Science (U.S.A.)*, Vol. 6, 6, 275-288, (1920)
- [Real, 1977] Real, L., "The kinetics of functional response," *Am. Nat.*, 111, 289-300, (1977)
- [1978] Scudo, F.M. & Ziegler, J.R., *The Golden Age of Theoretical Ecology : 1923-1940*, Springer-Verlag, Berlin, (1978)
- [1926vdp] Van der Pol, B., "On 'Relaxation-Oscillations'," *Phil. Mag.*, 7, Vol. 2, 978-992, (1926)
- [1838] Verhulst, P.F., "Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement," *Corresp. Math. Phys.*, X, 113-121, (1838)
- [Volterra, 1926a] Volterra, V., "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi," *Mem. Acad. Lincei III*, 6 , 31-113 (1926)
- [Volterra, 1926b] Volterra, V., *Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically* (" *Nature* ", vol. CXVIII, 1926₂, pp. 558—560). Sotto lo stesso titolo furono poi pubblicate due lettere, una del LOTKA e una del VOLTERRA (*Ibidem*, vol. CXIX, 1927, pp. 12—13).
- [Volterra, 1928] Volterra, V., *Variation and fluctuations of the number of individuals in animal species living together*. Translated by Miss MARY EVELYN WELLS (" *Journal du Conseil international l'exploration de la mer* ", Copenhagen, vol. III, n. I, 1928, pp. 3—51).
- [Volterra, 1931] Volterra, V., *Leçons sur la Théorie Mathématique de la Lutte pour la Vie*, Gauthier-Villars, Paris, (1931)