

CAHIERS SCIENTIFIQUES
PUBLIÉS SOUS LA DIRECTION DE M. GASTON JULIA

LEÇONS
SUR LA
THÉORIE MATHÉMATIQUE
DE LA
LUTTE POUR LA VIE

PAR
Vito VOLTERRA
Membre de l'Institut
Professeur à l'Université de Rome,

RÉDIGÉES PAR
MARCEL BRELOT
Ancien Élève de l'École Normale supérieure.



PARIS
GAUTHIER-VILLARS ET Cie, ÉDITEURS
LIBRAIRES DU BUREAU DES LONGITUDES, DE L'ÉCOLE POLYTECHNIQUE
Quai des Grands-Augustins, 55

—
1931

PRÉFACE

A la suite de conversations avec M. D'Ancona, qui me demandait s'il était possible de trouver quelque voie mathématique pour étudier les variations dans la composition des associations biologiques, j'ai commencé mes recherches sur ce sujet à la fin de 1925. Je les ai poursuivies durant les premiers mois de l'année suivante, et en même temps j'ai rédigé mon mémoire sur les *fluctuations biologiques*, où j'ai exposé mes méthodes et donné les lois biologiques qui en découlent. Il fut publié par l'Académie des Lincei au cours de la même année.

Cette édition ayant été rapidement épuisée, une nouvelle en parut, avec quelques modifications et additions, dans les mémoires du Comité Talaxographique Italien. En particulier s'y trouve ajoutée une partie concernant le cas où intervient l'hérédité.

Les zoologistes ainsi que les mathématiciens s'intéressèrent à ces recherches de sorte qu'il en parut des résumés dans différentes revues. Elles sont aussi mentionnées dans le récent ouvrage de M. Friederichs⁽¹⁾ qui signale les applications qu'on peut en faire dans la zoologie agronomique.

Au cours de l'hiver 1928-1929, M. Borel et la Direction du nouvel Institut Henri Poincaré me firent le grand honneur de me demander quelques conférences. Je choisis comme sujet la théorie mathématique des fluctuations biologiques. Le présent ouvrage a le titre même de ces conférences : *Théorie mathématique de la lutte pour la Vie*.

En effet le domaine d'application de ces recherches comprend tous les phénomènes de lutte entre les individus d'une collectivité, les gains des uns étant obtenus grâce aux pertes des autres, gains et pertes pouvant s'évaluer numériquement.

Cette étude repose sur celle des intégrales de certaines équations différentielles et intégro-différentielles, qu'il faut examiner très en détail, soit d'une manière quantitative, soit, bien souvent, d'une manière seulement qualitative.

(1) On trouvera une bibliographie détaillée dans le chapitre qui termine l'Ouvrage.

Je tiens ici à rendre hommage à la mémoire de Henri Poincaré et à son génie, en rappelant combien il a insisté, dans certains de ses travaux classiques, sur le rôle que peut jouer dans la philosophie naturelle l'étude qualitative des intégrales des équations différentielles.

Les conférences que j'ai faites à l'Institut Henri Poincaré ont été recueillies par M. Marcel Brelot, ancien élève de l'École Normale supérieure, et elles paraissent maintenant dans ce volume.

Je remercie ce jeune géomètre du zèle et du soin qu'il a mis en les rédigeant. En divers points il a amélioré et simplifié les démonstrations et même indiqué des solutions nouvelles de quelques questions.

Je dois dire un mot sur les Notes mathématiques que je l'avais prié d'ajouter. Cet Ouvrage ne s'adresse pas aux seuls mathématiciens qui y verront des développements analytiques, mais aussi aux naturalistes qui y trouveront des lois biologiques. Or ceux-ci ne seront peut-être pas tous au courant de certains chapitres de l'Analyse utilisés dans ce volume. M. Brelot a rédigé à leur intention deux Notes mathématiques sur les déterminants, les équations linéaires et les formes quadratiques. Il était difficile de choisir ce qu'il fallait exposer sans écrire tout un traité d'Analyse. C'est pourquoi il a pris comme base les éléments qu'on enseigne en France dans les cours de « Mathématiques générales » et s'est borné à développer brièvement ce qu'il était nécessaire de savoir en plus.

M^{lle} Elena Freda, qui m'avait apporté une aide efficace pour la publication de mes premiers mémoires sur ce sujet, a bien voulu examiner le présent Ouvrage et seconder M. Brelot et moi-même dans la correction des épreuves et l'amélioration du texte. D'autre part M. D'Ancona, de l'Université de Sienne, a rédigé, pour les travaux relatifs aux associations biologiques, un historique et une bibliographie qui figurent dans le dernier chapitre. Je tiens à leur exprimer toute ma reconnaissance pour leur précieux concours.

Je remercie enfin M. Julia qui m'a fait l'honneur d'insérer ce volume dans sa Collection des « Cahiers scientifiques » en divulguant ainsi mes recherches.

J'espère qu'elles donneront lieu à de nouvelles études et à de nouvelles applications.

VITO VOLTERRA.

Saint-Gervais-les-Bains.

Juillet 1930.

LEÇONS
SUR
LA THÉORIE MATHÉMATIQUE
DE LA
LUTTE POUR LA VIE

INTRODUCTION.

1. But de l'Ouvrage. — 2. Intérêt pratique de ces questions. — 3. Travaux mathématiques publiés sur le sujet. — 4. 5. 6. Méthodes employées dans l'Ouvrage. Hypothèses fondamentales et mise en équations. Étude mathématique et interprétation des résultats.

1. On a fait bien des applications des mathématiques à la biologie. Il y a, en premier lieu, les recherches sur les questions physiologiques relatives aux sens, à la circulation du sang, au mouvement des animaux, que l'on peut regarder comme des chapitres de l'optique, de l'acoustique, de l'hydrodynamique, de la mécanique des corps solides et qui, par suite, n'ont pas donné lieu à la constitution de méthodes nouvelles en dehors du domaine de la physique mathématique classique.

La biométrie au contraire, avec des procédés propres, a créé un ensemble d'études nouvelles et originales. En particulier elle a recouru au calcul des probabilités.

D'autre part on a utilisé la géométrie dans des recherches récentes sur la forme et la croissance des êtres organiques pour décrire les formes elles-mêmes et leur développement; on s'en est servi là comme on l'avait fait depuis longtemps déjà en astronomie.

On pourrait citer encore d'autres applications analogues des mathématiques (¹), mais sans nous étendre ainsi, parlons dès maintenant de celles auxquelles est consacré le présent Ouvrage.

(¹) Voir dans le premier volume de la *Revue du mois* (Paris, 1906) un article de

Les *associations biologiques* sont constituées par plusieurs espèces vivant dans un même milieu. Ordinairement les individus de ces associations se disputent la même nourriture ou bien certaines espèces vivent aux dépens d'autres dont elles se nourrissent. Elles peuvent même s'aider mutuellement. Tout cela rentre dans le phénomène général de *la lutte pour la vie*.

Le caractère *quantitatif* de ce phénomène se manifeste dans les *variations*, dans un milieu délimité, des nombres d'individus qui constituent les différentes espèces. Dans certaines conditions ces variations consistent en fluctuations autour de valeurs moyennes, dans d'autres elles indiquent une disparition ou un accroissement progressifs de certaines espèces.

Dans cet Ouvrage nous faisons une *étude théorique de ces variations* dans les associations biologiques; nous partons de faits connus et d'hypothèses vraisemblables pour en tirer par les mathématiques le plus de conséquences possibles.

2. Mais d'abord donnons par quelques exemples une idée de *l'intérêt pratique* d'une telle étude.

Premièrement l'industrie de la *pêche* est directement intéressée par les variations de la répartition et des densités numériques des diverses espèces de poissons vivant ensemble. Ainsi le D^r Umberto D'Ancona⁽¹⁾ a tiré de statistiques sur la pêche pendant la guerre et les périodes voisines le tableau suivant indiquant les proportions centésimales de poissons appartenant à la classe des Sélaciens, dans la pêche totale de quelques ports :

	1905.	1910.	1911.	1912.	1913.	1914.	1915.	1916.
Trieste . . .	—	5,7	8,8	9,5	15,7	14,6	7,6	16,2
Fiume . . .	—	—	—	—	—	11,9	21,4	22,1
Venise . . .	21,8	—	—	—	—	—	—	—

M. VOLTERRA, *Les mathématiques dans les sciences biologiques et sociales*, avec de nombreuses indications bibliographiques. Citons aussi le périodique *Biometika*, fondé par Pearson, et l'Ouvrage *On Growth and Form* de W. d'Arcy Thompson (Cambridge, 1917).

⁽¹⁾ Pour les études statistiques de M. D'Ancona, voir son Mémoire dans la Collection *R. Comitato Talassografico Italiano*, t. CXXVI : *Dell'Influenza della stasi peschereccia nel periodo 1914-1918 sul patrimonio ittico dell'alto Adriatico*, où l'on examine les conséquences théoriques et pratiques des résultats obtenus.

Tout récemment, en 1929, M. Carlo Marchi a repris les études de M. D'Ancona à l'Institut biologique de Cagliari, sous la direction de M. Castaldi (voir Chapitre Conclusion, n° 7).

	1917.	1918.	1919.	1920.	1921.	1922.	1923.
Trieste.....	15,4	—	19,9	15,8	13,3	10,7	10,2
Fiume.....	21,2	36,4	27,3	16	15,9	14,8	10,7
Venise.....	—	—	30,9	25,3	25,9	26,8	26,6

Cela prouve pendant la période 1915-1920, où la pêche était moins intense à cause de la guerre, un accroissement relatif de la classe des Sélaciens qui, particulièrement voraces, se nourrissent d'autres poissons. Les statistiques inclinent donc à penser qu'une diminution dans l'intensité de la destruction favorise les espèces les plus voraces. C'est ce qui est obtenu par voie mathématique dans les études de M. Volterra, études qu'il avait entreprises sur la suggestion de M. D'Ancona et qui l'avaient conduit en particulier à ce résultat avant même qu'il eût pris connaissance des statistiques précédentes.

En *agriculture*, on comprend combien peut être utile l'étude des fluctuations de certains parasites des plantes, lorsqu'ils sont combattus par leurs propres parasites. On parlera à la fin de l'Ouvrage des études expérimentales de cette nature.

La question se présente comme très complexe. 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. A 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? L'observation incline à une réponse affirmative. Ainsi *certaines maladies infectieuses* comme le paludisme ont, dans leur existence, des fluctuations qu'on ne saurait attribuer à la seule variation des conditions du milieu. Nous verrons comment l'étude mathématique explique et précise cet aperçu. On schématisera les phénomènes en prenant des hypothèses peut-être grossières, mais simples, qui permettront de faire des développements mathématiques assez simples et l'on négligera en général les variations dans les actions externes, pour étudier ce qu'on peut appeler le phénomène *interne* pur.

3. L'étude *mathématique* de ces questions de biologie est toute récente ⁽¹⁾. Ross a établi des équations relatives aux questions parasito-

⁽¹⁾ Renvoyant à la bibliographie (*voir* Chapitre Conclusion), on n'indiquera ici que l'essentiel.

logiques sur le paludisme. M. W.-R. Thompson a donné d'intéressants résultats sur la théorie mathématique de l'action des parasites entomophages (1). Le D^r Lotka, dans son Ouvrage « *Elements of Physical biology* » (New-York, 1925) qui comprend de nombreuses applications des mathématiques à des questions de chimie et de biologie a envisagé le cas de deux espèces et donné une représentation géométrique des variations ainsi que la période des petites fluctuations. Dans son Mémoire « *Contribution to the analysis of malaria epidemiology : IV, Incubation lag*, il introduit des considérations de retard dans certaines actions, mais d'une façon complètement différente de celle qu'on verra dans ce volume. Enfin M. Volterra, indépendamment de ces travaux dont il n'avait pas connaissance, a publié en 1926 dans les *Mem. della R. Accademia Nazionale dei Lincei* un travail intitulé *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* (2). Il y retrouve, par une autre voie, les résultats du D^r Lotka, donne en outre des lois générales relatives aux deux espèces, puis développe considérablement cette étude en passant au cas de n espèces et en élargissant les hypothèses. C'est ce travail que M. Volterra, avec quelques modifications et additions, est venu exposer à l'Institut Henri-Poincaré dans un cours dont cet Ouvrage est la rédaction.

4. Bien qu'il s'agisse, dans ces études, de variations de nombres entiers, nous ne resterons pas dans le discontinu. Dans les questions toutes neuves que nous abordons et où il y a quelque difficulté à s'orienter au début, nous n'utiliserons pas, comme on pourrait croire, le calcul des probabilités, mais seulement le calcul infinitésimal, le plus puissant d'ailleurs des outils mathématiques.

Tout d'abord, afin de caractériser dans un milieu toujours bien *délimité* une espèce par un seul nombre, on admettra l'*homogénéité* des individus de chaque espèce, négligeant les variations d'âge ou de taille, et l'*invariance* dans le temps de cet individu type.

Puis on introduira pour l'étude mathématique, au lieu de conserver les fonctions discontinues que sont les nombres d'individus, des fonctions continues, dérivables, qui ont à chaque instant la même partie entière que les autres. Il s'agira de trouver pour ces fonctions des conditions

(1) *Revue générale des Sciences*, 15 avril 1923; *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille*, 2^e série, t. II.

(2) Ce Mémoire a paru en 1927, avec quelques modifications et additions, dans la Collection déjà citée *R. Comitato Talassografico Italiano*, t. CXXIX. C'est à ce volume que nous renverrons parfois dans la suite.

à remplir qui suffisent à les définir et dont les parties entières répondent aux conditions imposées par l'expérience aux fonctions que sont les nombres d'individus des espèces vivant dans une association biologique.

Prenons une *espèce animale* qui vit *seule* dans un *milieu invariable*, ou bien encore qui *coexiste* avec d'autres espèces sans influence directe ou indirecte, dans un milieu qui présente toujours pour elle les mêmes possibilités de vie. Dans ce cas déjà un peu éloigné de la réalité, négligeons toute périodicité encore possible pour la natalité ou la mortalité. On peut dire alors que pour un court intervalle de longueur donnée, dans une espèce assez nombreuse, les nombres de naissances et de morts sont proportionnels au nombre total d'individus existant à cette époque. Par différence, l'accroissement du nombre N d'individus pendant l'intervalle sera proportionnel à N . Il est évidemment proportionnel à la longueur de l'intervalle tant que celui-ci est petit. En imposant cette propriété à la fonction rendue continue, il vient

$$dN = \varepsilon N dt,$$

où ε est un facteur constant de proportionnalité.

C'est le rapport à N de la vitesse $\frac{dN}{dt}$ d'accroissement. On l'appellera *le coefficient d'accroissement*.

De

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N,$$

on tire en intégrant

$$N = N_0 e^{\varepsilon(t-t_0)}.$$

C'est la loi bien connue de *variation exponentielle* des espèces; c'est-à-dire que si les temps croissent en progression arithmétique, le nombre des individus de l'espèce varie suivant une progression géométrique. Si $\varepsilon > 0$ l'espèce augmentera; si $\varepsilon < 0$, elle diminuera; si $\varepsilon = 0$, elle restera constante, les naissances compensant exactement les morts.

Il serait aisé de déterminer pratiquement ce nombre ε qui caractérise le développement de l'espèce. En effet, quand il s'écoule un temps T , le nombre des individus est multiplié par $e^{\varepsilon T}$, plus grand que 1, plus petit que 1 ou égal à 1 suivant que l'espèce augmente, diminue ou est stationnaire.

Dans le premier cas, si T est juste le temps qu'il faut pour que l'espèce double,

$$e^{\varepsilon T} = 2,$$

d'où

$$\varepsilon = \frac{\log \text{nép } 2}{T} = \frac{0,694}{T}.$$

Dans le second cas, en prenant pour T le temps mis par l'espèce pour se réduire de moitié, on aura

$$\varepsilon = -\frac{0,694}{T}.$$

Dans le troisième cas,

$$\varepsilon = 0,7.$$

Ces temps, faciles à mesurer, donneront aussitôt ε . On voit qu'ils ne dépendent pas de l'instant initial.

Si nous supposons que le milieu extérieur, au lieu d'être invariable, se modifie lentement, on pourrait pour un temps assez court, considérer que l'on se trouve dans les conditions précédentes. Mais alors le coefficient d'accroissement $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ varierait lentement en général avec les conditions extérieures. Si l'on connaissait la loi on écrirait

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon(t) N(t),$$

équation différentielle qui donnerait par intégration la fonction cherchée N .

Lorsque l'on considère *plusieurs espèces* animales vivant ensemble, leurs coefficients d'accroissement respectifs $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ dépendront en général des états numériques des diverses espèces et même aussi directement du temps s'il y a des influences externes non négligeables altérant le milieu. On est ainsi conduit à faire des hypothèses sur la façon dont les coefficients d'accroissement dépendent des fonctions N et du temps.

Elles se traduisent immédiatement par des équations. On fera d'abord des hypothèses aussi simples que possible et vraisemblables, conduisant pour les coefficients d'accroissement à des fonctions simples des N , d'où des *équations différentielles* :

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} = f(N_1, \dots, N_p).$$

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 , 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 *intégro-différentielles* que nous rapprocherons de celles auxquelles on est

conduit, dans la mécanique dite « héréditaire » dont M. Volterra s'est occupé par ailleurs.

Au cours de l'Ouvrage on justifiera les choix successifs des formes adoptées pour les expressions des coefficients d'accroissement.

5. Après la mise en équations, il s'agira, sinon d'intégrer, au moins de trouver des propriétés générales des fonctions intégrales qui représentent les nombres des individus dans chaque espèce. On ne pourra tirer évidemment de conséquences qu'avec des formes précises des coefficients d'accroissement et l'on ira d'autant plus loin qu'elles seront plus simples. Il s'agira donc de faire des hypothèses qui, en accord avec l'expérience ou au moins très naturelles, permettent quelque développement dans l'étude mathématique correspondante. Dans l'Ouvrage, on verra se compliquer peu à peu les hypothèses de façon à se rapprocher davantage de la réalité; mais les développements mathématiques se compliqueront également pour donner des résultats moins détaillés.

La mise en équations faite, on est donc ramené à une étude purement mathématique d'équations différentielles ou intégrales qui fournira des propriétés des fonctions N intégrales.

6. Il restera à tirer de ces propriétés mathématiques des conséquences biologiques. Il est essentiel de remarquer que les équations n'ont de valeur ou de sens biologique que si les fonctions N sont comprises entre certaines limites, indispensables à la validité des hypothèses qui conduisent à la forme des équations.

On ne pourra tirer des conclusions valables pour le biologiste, des propriétés des intégrales que si celles-ci restent comprises dans ces limites. Ainsi les équations cessent d'avoir un sens dès que l'un des N devient trop petit; elles peuvent cesser de correspondre à la réalité si certains N deviennent trop grands, entraînant dans le milieu délimité considéré une densité des individus si grande qu'elle modifie profondément les conditions d'existence.

On regardera aussi si le fait qu'une fonction N sort de telles limites n'entraîne pas de conséquences biologiques. Par exemple si le N relatif à une espèce, reste positif mais tend vers zéro quand le temps s'écoule indéfiniment, alors que les autres fonctions restent voisines de nombres convenables assez grands, on pourra conclure à la disparition, l'épuisement définitif de l'espèce envisagée; car, à partir du moment où l'espèce sera trop réduite et où les équations ne pourront plus s'appliquer,

elles signifieront tout de même que l'espèce sera toujours dans la suite dans des conditions défavorables qui tendraient à détruire rapidement les individus subsistants.

Tous les résultats obtenus sont évidemment fonction de la plus ou moins grande exactitude des hypothèses qui servent à la mise en équations. Les mêmes difficultés se présentent dans toutes les sciences appliquées. Par exemple, pour étudier l'équilibre d'un corps solide matériel, on se sert de la mécanique rationnelle dont les hypothèses fondamentales sont une image simplifiée de la réalité; puis, en possession des résultats que donne la statique pour le problème proposé, on regarde si la solution mathématique a un sens matériel, par exemple si les pressions ou tensions calculées sont supportables par le corps, c'est-à-dire si l'on a eu le droit de considérer celui-ci dans les conditions de l'expérience, comme rigide et indéformable.

Afin de parer à toute objection en précisant bien notre point de vue, disons que, si dans ce qui suit nous employons un *langage* biologique, il s'agit en fait d'une étude *purement mathématique* de certaines fonctions positives intégrales d'équations différentielles ou intégral-différentielles. Ces conclusions sont donc sujettes à discussion pour le biologiste. Par exemple, si une fonction intégrale $N > 0$, au cours de ses variations, restait pendant un certain temps assez petite dans un problème particulier, avant de tendre vers une limite assez grande, le biologiste pourra se demander ce qui peut arriver en fait pour l'espèce pendant la période considérée. Des difficultés analogues interviennent dans l'étude des gaz réels et des gaz parfaits. Nous exposerons seulement des recherches appartenant, peut-on dire, à la *phase rationnelle* de l'étude des associations biologiques. A ceux qui entreprendront la vérification expérimentale des propriétés obtenues et qui entreront dans la *phase appliquée* incombera le soin d'une discussion approfondie des hypothèses initiales et de la validité biologique des raisonnements, basée principalement sur des expériences, des observations et des statistiques.



CHAPITRE I.

COEXISTENCE DE DEUX ESPÈCES.

- I. *Deux espèces se disputant la même nourriture.*
- II. *Deux espèces dont l'une se nourrit de l'autre :* 2. Mise en équations. — 3. Étude générale des fluctuations. Loi du cycle périodique et de la conservation des moyennes. — 4. Petites fluctuations. — 5. Diagrammes dans le cas général. — 6. Perturbation des moyennes par destruction. Loi fondamentale.
- III. *Deux espèces dans les divers cas d'actions mutuelles :* 7. Tracé des diverses courbes $\varphi(N_1, N_2) = 0$. — 8. Déplacement sur ces courbes. — 9. Un cas de passage et les divers cas dans la destruction des espèces relative au paragraphe II.

I. — DEUX ESPÈCES SE DISPUTANT LA MÊME NOURRITURE.

1. Supposons que, avec une nourriture en quantité suffisante pour satisfaire complètement la voracité de ces êtres, il y ait des coefficients d'accroissement positifs et constants $\varepsilon_1, \varepsilon_2$. Si nous nous plaçons maintenant dans le cas réel d'espèces vivant dans un milieu délimité, la nourriture diminuera quand les nombres N_1, N_2 des individus des deux espèces augmenteront et cela fera baisser la valeur des coefficients d'accroissement. Si l'on représente la nourriture dévorée par unité de temps par $F(N_1, N_2)$ fonction nulle avec N_1 et N_2 ensemble, tendant vers l'infini avec chacune des variables et fonction croissante de chacune d'elles, il sera assez naturel de prendre comme coefficients d'accroissement

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2), \quad \varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2),$$

γ_1, γ_2 étant des constantes positives correspondant aux deux espèces et à leurs besoins respectifs de nourriture.

D'où le système différentiel traduisant le développement des espèces

$$(I) \quad \frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2)]N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = [\varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)]N_2.$$

Maintenant se pose le problème mathématique d'étudier les intégrales N_1, N_2 de ce système, avec des valeurs initiales N_1^0, N_2^0 positives pour $t = t_0$.

On peut démontrer que pour tout intervalle fini (t_0, T) il y a une solution unique, de deux fonctions continues, restant comprises entre deux nombres positifs, le plus grand ne dépendant pas de l'extrémité T de l'intervalle ⁽¹⁾ (c'est-à-dire que N_1, N_2 restent bornés).

Étudions ce qui arrive quand le temps s'écoule indéfiniment. En

⁽¹⁾ Premier point, supposons que dans (t_0, T) il y ait deux intégrales N_1, N_2 continues, et positives, pour les valeurs initiales données. Soient N'_1, N'_2 supérieurs à ces valeurs et assez grands pour que

$$F(N'_1, 0) > \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \quad F(0, N'_2) > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$$

et montrons que N_1 ne peut dépasser N'_1 et de même N_2, N'_2 . Si en effet N_1 pouvait dépasser N'_1 , il atteindrait cette valeur à un certain instant θ pour la première fois et à ce moment

$$F(N_1, N_2) > F(N'_1, 0) > \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \quad \text{d'où} \quad \frac{dN_1}{dt} < 0.$$

N_1 traverserait N'_1 en décroissant, donc prendrait des valeurs supérieures à N'_1 avant l'instant θ , et comme il part de $N_1^0 < N'_1$, N_1 prendrait nécessairement (puisque continue) la valeur N'_1 avant l'instant θ , ce qui contredit l'hypothèse sur cet instant θ .

Donc N_1, N_2 restent inférieurs à N'_1, N'_2 nombres indépendants de l'extrémité T de l'intervalle (t_0, T) .

D'autre part, en écrivant les équations (1) sous la forme (1') du texte, il vient en intégrant

$$\log \frac{N_1}{N_1^0} = \int_{t_0}^t [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2)] dt, \quad \log \frac{N_2}{N_2^0} = \int_{t_0}^t [\varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)] dt,$$

comme N_1, N_2 sont bornés par N'_1, N'_2 les crochets sont en valeur absolue limités par un nombre A indépendant de t , d'où dans l'intervalle (t_0, T)

$$\left| \log \frac{N_1}{N_1^0} \right| < A(T - t_0) \quad \left| \log \frac{N_2}{N_2^0} \right| < A(T - t_0) \quad \text{et} \quad N_1 > N_1^0 e^{-A(T-t_0)}, \quad N_2 > N_2^0 e^{-A(T-t_0)}.$$

Essayons maintenant de faire l'intégration de (1) à partir des valeurs initiales. La méthode des approximations successives permet d'intégrer dans un intervalle (t_0, t_1) , puis de prolonger dans $(t_1, t_2), \dots$. Le point essentiel, c'est que si l'on considère (t_0, T) et les limites positives trouvées plus haut, on peut trouver un nombre $h > 0$ tel que les intervalles successifs $(t_0, t_1), (t_1, t_2), \dots$ puissent être pris de longueur au moins égale à h . On le voit aisément en se reportant à cette méthode d'approximations successives, avec quelques hypothèses sur F (continuité des dérivées premières). On établit ainsi l'existence d'intégrales continues dans (t_0, T) partant des valeurs initiales, positives et bornées par un nombre indépendant de T . La continuité et la donnée des valeurs initiales entraînent d'ailleurs l'unicité de cette solution.

transcrivant (1) sous la forme

$$(1') \quad \frac{d \log N_1}{dt} = \varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2), \quad \frac{d \log N_2}{dt} = \varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2) \quad (1);$$

il vient par combinaison

$$\gamma_2 \frac{d \log N_1}{dt} - \gamma_1 \frac{d \log N_2}{dt} = \varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1,$$

puis

$$(2) \quad \frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} = \frac{(N_1^0)^{\gamma_2}}{(N_2^0)^{\gamma_1}} e^{(\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1)(t - t_0)}.$$

Négligeons le cas infiniment peu probable où

$$\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1 = 0$$

et supposons, en permutant au besoin les espèces, que

$$\varepsilon_1 \gamma_2 - \varepsilon_2 \gamma_1 > 0 \quad \text{ou} \quad \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2};$$

alors, d'après (2),

$$(3) \quad \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_1^{\gamma_2}}{N_2^{\gamma_1}} = +\infty;$$

N_1 restant borné, N_2 tend donc vers zéro.

Nous concluons donc que *la seconde espèce, celle de $\frac{\varepsilon}{\gamma}$ le plus petit, s'épuise et disparaît, tandis que la première subsiste.*

Au bout d'un temps assez long, si l'on néglige la seconde espèce, la première obéit à la loi

$$\frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0)]N_1,$$

à partir d'un instant t_1 où N_1 a la valeur N_1^1 .

Soit N_1^l la racine de

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0) = 0.$$

Si $N_1^1 < N_1^l$, $\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0)$ sera à partir de t_1 d'abord positif et N_1 croîtra tant qu'il n'atteindra pas N_1^l suivant la loi

$$t - t_1 = \int_{N_1^1}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1 [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0)]}.$$

(1) Il s'agit du logarithme népérien. On sait que $\log |x|$ a, pour x différent de zéro, une dérivée égale à $\frac{1}{x}$.

Comme on a supposé $F'_{N_1} \geq 0$ on aura, au voisinage de N_1' pour $N_1 < N_1'$,

$$F(N_1, 0) - F(N_1', 0) = (N_1 - N_1') \varphi(N_1) \quad (1)$$

avec

$$F'(N_1', 0) = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1},$$

où φ est positif et, par suite,

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0) = \gamma_1 (N_1' - N_1) \varphi(N_1);$$

d'où l'on conclut (2) que N_1 n'atteindra jamais N_1' ; mais il atteint en un temps fini toute valeur inférieure; N_1 qui a une limite puisqu'il croît et est borné tend donc vers N_1' .

De même, si $N_1' > N_1$, N_1 tendra en décroissant vers N_1' pour $t = +\infty$. Enfin si $N_1' = N_1$ l'équation différentielle est satisfaite pour $N_1 = \text{const.} = N_1'$, et comme la solution est unique pour des conditions initiales déterminées, on voit que N_1 reste constante.

Donc, pour la première espèce, le nombre des individus tend vers une limite finie non nulle pour $t = +\infty$ (3).

Si l'on prend pour F en première approximation :

$$F(N_1, N_2) = \lambda_1 N_1 + \lambda_2 N_2 \quad (\lambda_1, \lambda_2 > 0),$$

(1) On sait (formule des accroissements finis) que si $f(x)$ possède une dérivée dans (a, b) ,

$$f(b) - f(a) = (b - a)f'(c),$$

où c est un nombre compris entre a et b .

Donc si $f'(x)$ est ≥ 0 , $\frac{f(x) - f(a)}{x - a}$ est, quand x varie entre a et b , une fonction de x positive, puisque égale à $f'(x_1)$, où x_1 est compris entre a et x .

(2) On sait en effet que si $\psi(x)$ reste supérieur à un nombre positif fixe au voisinage de b , $\int_a^l \frac{\psi(x) dx}{b - x}$ tend vers $+\infty$ quand l tend en croissant vers $b > a$.

Car si dans (α, b) , avec $\alpha < b$, on a $\psi(x) > A$, l'intégrale est supérieure à

$$\int_a^\alpha \frac{\psi(x) dx}{b - x} + A \int_\alpha^l \frac{dx}{b - x}$$

quand l dépasse α .

On remarque alors que

$$\int_\alpha^l \frac{dx}{b - x} = [-\log(b - x)]_\alpha^l = \log \frac{b - \alpha}{b - l},$$

qui tend vers $+\infty$ quand l tend vers b .

La conclusion annoncée est immédiate.

(3) On peut d'ailleurs obtenir rigoureusement ce résultat sans négliger N_2 . On fera dans la suite plusieurs remarques analogues. Les démonstrations se feraient par des raisonnements semblables à ceux de M. Brelot dans un mémoire à paraître, mentionné au Chapitre IV, p. 145.

à partir de l'instant t_1 , N_1 varie suivant la loi

$$\frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 \lambda_1 N_1) N_1,$$

d'où, si sa valeur N_1 à cet instant diffère de N_1' qui annule $\varepsilon_1 - \gamma_1 \lambda_1 N_1$,

$$t - t_1 = \int_{N_1'}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1 (\varepsilon_1 - \gamma_1 \lambda_1 N_1)},$$

ce qui donne sans difficulté (1)

$$N_1 = \frac{C \varepsilon_1 e^{\varepsilon_1(t-t_1)}}{1 + \lambda_1 \gamma_1 C e^{\varepsilon_1(t-t_1)}}, \quad \text{où } C = \frac{N_1'}{\varepsilon_1 + \lambda_1 \gamma_1 N_1'}$$

et montre que N_1 tend (2), pour $t = +\infty$, vers $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1 \gamma_1} = N_1'$.

Ainsi, tandis que le nombre des individus d'une espèce a une limite finie non nulle, l'autre espèce disparaît; c'est celle de $\frac{\varepsilon}{\gamma}$ le plus petit, ce qui montre en particulier, résultat intuitif, qu'à identité d'accroissement quand la nourriture ne fait pas défaut, l'espèce qui disparaît est celle qui est la plus affectée par la diminution de nourriture.

(1) Comme

$$\frac{1}{N_1 (\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1)} = \frac{1}{\varepsilon_1} \left[\frac{1}{N_1} + \frac{\lambda_1 \gamma_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} \right],$$

il vient

$$\begin{aligned} t - t_1 &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left[\int_{N_1'}^{N_1} \frac{1}{N_1} dN_1 + \int_{N_1'}^{N_1} \frac{\lambda_1 \gamma_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} dN_1 \right] \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left[(\log N_1)_{N_1'}^{N_1} + (-\log |\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1|)_{N_1'}^{N_1} \right] \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left(\log \frac{N_1}{N_1'} - \log \left| \frac{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1'} \right| \right) \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \log \left| \frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} \cdot \frac{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1'}{N_1'} \right|; \end{aligned}$$

d'où

$$\left| \frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} \right| = \left| \frac{N_1'}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1'} \right| e^{\varepsilon_1(t-t_1)}$$

et comme à l'instant t_1 , $\frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1}$ est égal à $\frac{N_1'}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1'}$, on déduit que

$$\frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} = \frac{N_1'}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1'} e^{\varepsilon_1(t-t_1)}.$$

On achève en résolvant en N_1 .

(2) Ce qui peut aussi se démontrer rigoureusement sans négliger N_2 .

II. — DEUX ESPÈCES DONT L'UNE DÉVORE L'AUTRE.

2. Dans le milieu où vivent ces espèces, la première, dévorée, aurait si elle était seule, un certain coefficient d'accroissement que nous supposerons constant et positif, soit ε_1 . La seconde, qui se nourrit uniquement ou principalement des individus de la première, aurait, si elle était seule, un coefficient d'accroissement qu'on supposera constant et négatif, soit $(-\varepsilon_2)$. Quand les deux espèces coexistent dans un milieu délimité la première se développera d'autant moins vite qu'il y aura plus d'individus dans la seconde et celle-ci d'autant mieux que la première sera plus nombreuse. Une hypothèse, très simple à faire, est que les coefficients d'accroissement soient de la forme

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 \quad \text{et} \quad -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 \quad (\gamma_1, \gamma_2, \text{ constantes positives}),$$

ce qui conduit aux équations différentielles des variations des espèces

$$(4) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dN_1}{dt} = N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2), \quad \frac{dN_2}{dt} = -N_2(\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1) \\ (\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 > 0). \end{array} \right.$$

On y parvient par des considérations bien moins grossières sur la dépendance réciproque des espèces, en raisonnant comme il suit :

Considérons, plus généralement, deux espèces, qui séparément seules dans le milieu auraient des coefficients d'accroissement dont je ne précise pas les signes λ_1 et λ_2 . Quand elles coexistent, on supposera que les rencontres d'individus d'espèces différentes, et dont le nombre dans l'unité de temps est $\alpha N_1 N_2$ ($\alpha = \text{const.}$), ont une influence sur les espèces, qui se traduit chez elles par des accroissements algébriques β_1 et β_2 des nombres d'individus correspondant à un nombre n (fixe assez grand) de rencontres, accroissements que l'on considérera comme *immédiats*. Alors dans le temps dt , les espèces s'accroissent respectivement de

$$\begin{aligned} dN_1 &= \lambda_1 N_1 dt + \alpha N_1 N_2 \frac{\beta_1}{n} dt, \\ dN_2 &= \lambda_2 N_2 dt + \alpha N_1 N_2 \frac{\beta_2}{n} dt, \end{aligned}$$

d'où le système différentiel

$$(5) \quad \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2), \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1)$$

en posant

$$\mu_1 = \frac{\alpha\beta_1}{n}, \quad \mu_2 = \frac{\alpha\beta_2}{n}.$$

Dans le cas initial qui nous occupe,

$$\lambda_1 > 0, \quad \lambda_2 < 0,$$

et puisque les rencontres sont favorables à la seconde espèce, nuisibles à la première,

$$\mu_1 < 0, \quad \mu_2 > 0,$$

de sorte qu'alors les équations (5) sont de la forme (4).

3. Des équations (5) on déduit, dans tous les cas (en supposant $N_1, N_2 > 0$),

$$\begin{aligned} \mu_2 \frac{dN_1}{dt} - \mu_1 \frac{dN_2}{dt} &= \mu_2 \lambda_1 N_1 - \lambda_2 \mu_1 N_2, \\ \lambda_2 \frac{\frac{dN_1}{dt}}{N_1} - \lambda_1 \frac{\frac{dN_2}{dt}}{N_2} &= \mu_1 \lambda_2 N_2 - \mu_2 \lambda_1 N_1, \end{aligned}$$

d'où

$$\mu_2 \frac{dN_1}{dt} + \lambda_2 \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} - \mu_1 \frac{dN_2}{dt} - \lambda_1 \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} = 0,$$

ce qui s'intègre suivant

$$\mu_2 N_1 + \lambda_2 \log N_1 - (\mu_1 N_2 + \lambda_1 \log N_2) = \text{const.}$$

ou

$$(6) \quad N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1} = C N_2^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2} \quad (C = \text{const.}).$$

Étudions dans le plan (N_1, N_2) cette courbe.

Plaçons-nous dans le cas envisagé au début de l'espèce dévorante et de l'espèce dévorée :

$$\lambda_1 = \varepsilon_1 > 0, \quad \lambda_2 = -\varepsilon_2 < 0, \quad \mu_1 = -\gamma_1 < 0, \quad \mu_2 = \gamma_2 > 0.$$

Pour la construire, on tracera les courbes auxiliaires :

$$(\mathcal{L}_1) \quad Y = N_1^{-\varepsilon_2} e^{\gamma_2 N_1},$$

$$(\mathcal{L}_2) \quad X = N_1^{\varepsilon_1} e^{-\gamma_1 N_2},$$

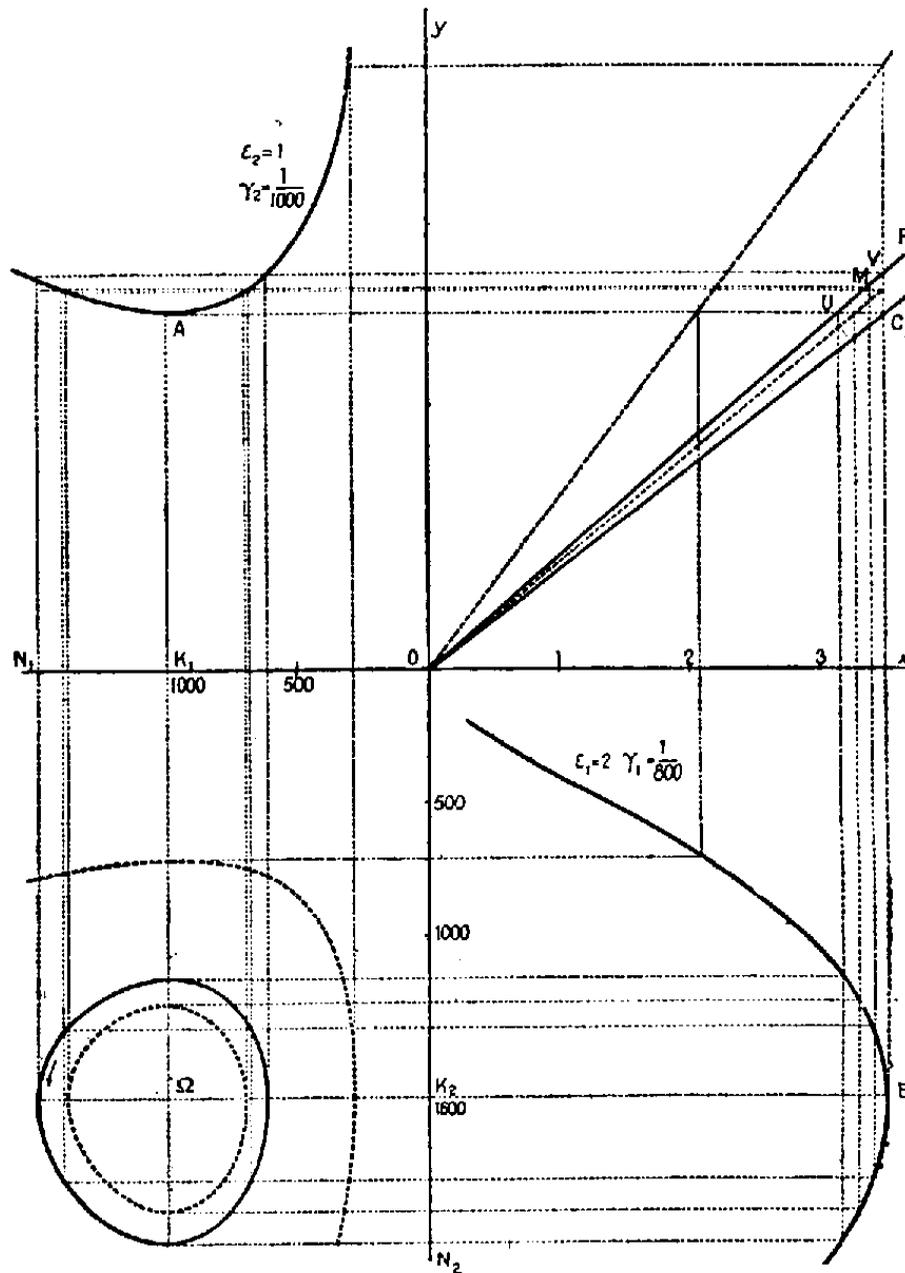
et l'on déduira la courbe cherchée grâce à la relation

$$Y = CX.$$

Sur deux droites rectangulaires, marquons les axes OX, ON_1 et

OY, ON₂ comme dans la figure 1; dans le second et le quatrième qua-

Fig. 1.



drant, traçons les deux courbes auxiliaires \mathcal{L}_1 et \mathcal{L}_2 . Leur forme résulte des tableaux de variations:

N_1	0	$K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}$	$+\infty$
Y'	$-$	0	$+$
Y	$+\infty$	\searrow min \nearrow	$+\infty$

N_2	0	$K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$	$+\infty$
X'	$+$	0	$-$
X	0	\nearrow max \searrow	0

car

$$Y'_{N_1} = Y \left(-\frac{\varepsilon_2}{N_1} + \gamma_2 \right), \quad X'_{N_2} = X \left(\frac{\varepsilon_1}{N_2} - \gamma_1 \right).$$

Les tangentes aux points A et B de minimum et maximum se coupent

en un certain point C. Soient OR une droite de l'angle COY, M un point variable du segment UV de cette droite, limité aux intersections avec les tangentes précédentes en A et B. Il lui correspond deux points de même Y sur \mathcal{L}_1 , deux points de même X sur \mathcal{L}_2 et en menant de ces points respectivement les parallèles à OY et OX, quatre points du troisième quadrant dont les coordonnées (N_1, N_2) satisfont à la relation (6), où C est pris égal à la pente de la droite OR dans le premier quadrant.

Quant M décrit UV, ces quatre points engendrent toute la courbe (6) pour cette valeur de la constante.

A toutes les conditions initiales possibles correspondent toutes les droites OR de l'angle COY comme on le voit en construisant le point (X, Y) correspondant aux valeurs initiales de N_1 et N_2 .

La courbe (6) n'est d'ailleurs réelle que dans ces cas où C est au moins égal à la pente de OC.

On voit graphiquement que les diverses courbes obtenues suivant les conditions initiales sont des courbes fermées simples, s'enveloppant et se réduisant au point

$$\Omega \left(N_1 = K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, N_2 = K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \right),$$

quand C tend vers la pente de OC. Ce point Ω correspondant à l'état stationnaire compatible avec les équations (4) puisque ses coordonnées annulent $\frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}$.

Dans tout autre cas, $\frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}$ ne peuvent s'annuler simultanément; donc le point (N_1, N_2) décrira la courbe toujours dans un même sens; d'ailleurs la vitesse aréolaire ⁽¹⁾ du rayon vecteur issu de Ω est

$$(7) \quad \frac{1}{2} \left[(N_1 - K_1) \frac{dN_2}{dt} - (N_2 - K_2) \frac{dN_1}{dt} \right] \\ = \frac{1}{2} [\gamma_2 (N_1 - K_1)^2 N_2 + \gamma_1 (N_2 - K_2)^2 N_1].$$

en remplaçant $\frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}$ par les seconds membres de (4).

⁽¹⁾ On appelle vitesse aréolaire d'un vecteur $\vec{\Omega M}$ tournant autour de Ω , la dérivée par rapport au temps de l'aire qu'il balaie, en comptant celle-ci algébriquement. Dans le plan $(x\Omega y)$, avec la convention d'une aire positive quand elle est balayée dans le sens direct (sens de Ox, vers Oy en tournant de $\frac{\pi}{2}$), la vitesse aréolaire est

$$\frac{1}{2} \rho^2 \frac{d\omega}{dt} = \frac{1}{2} \left(x \frac{dy}{dt} - y \frac{dx}{dt} \right).$$

Puisque $N_1 - K_1$ et $N_2 - K_2$ ne s'annulent pas simultanément, cette expression est toujours positive; considérée comme fonction du point (N_1, N_2) sur la courbe qui correspond aux conditions initiales, elle admet un minimum $> 0, m$.

Si (ρ, ω) sont les coordonnées polaires autour de Ω , on a donc

$$\frac{1}{2} \rho^2 \frac{d\omega}{dt} > m > 0,$$

et si d est une limite supérieure de la distance à Ω , d'un point de la courbe,

$$\frac{d\omega}{dt} > \frac{2m}{d^2}.$$

Donc le point (N_1, N_2) décrit la courbe en tournant dans le sens de $\overrightarrow{ON_1}$ vers $\overrightarrow{ON_2}$ (sens de rotation d'une demi-droite balayant l'angle droit N_1ON_2) et la vitesse angulaire autour de Ω est supérieure à un certain nombre positif. De sorte qu'au bout d'un temps fini, le point reviendra à sa position initiale et reprendra le même mouvement.

Il y a donc *périodicité*; si l'on remarque qu'avec les coordonnées polaires autour de Ω l'équation (7) s'écrit

$$(8) \quad \rho^2 \frac{d\omega}{dt} = \rho^2 [\gamma_1 \sin^2 \omega (K_1 + \rho \cos \omega) + \gamma_2 \cos^2 \omega (K_2 + \rho \sin \omega)],$$

on déduit en remarquant que le crochet est toujours > 0 le long des courbes

$$t - t_0 = \int_{\omega_0}^{\omega} \frac{d\omega}{\gamma_1 \sin^2 \omega (K_1 + \rho \cos \omega) + \gamma_2 \cos^2 \omega (K_2 + \rho \sin \omega)},$$

où ρ est une fonction de ω qui définit en polaire (pôle Ω) la courbe que décrit le point.

De cette loi du mouvement, on déduit en particulier la période

$$T = \int_0^{2\pi} \frac{d\omega}{\rho \sin \omega \cos \omega (\gamma_1 \sin \omega + \gamma_2 \cos \omega) + K_1 \gamma_1 \sin^2 \omega + K_2 \gamma_2 \cos^2 \omega},$$

et cette expression montre immédiatement que pour de petites fluctuations (courbes très voisines du point Ω ; ρ très petit) la période est voisine de

$$\int_0^{2\pi} \frac{d\omega}{K_1 \gamma_1 \sin^2 \omega + K_2 \gamma_2 \cos^2 \omega}$$

(valeur limite pour l'état stationnaire)

qui est égale à

$$\begin{aligned} \frac{4}{K_1 \gamma_1} \int_0^{\frac{\pi}{2}} \frac{d\omega}{\cos^2 \omega \left(\tan^2 \omega + \frac{K_2 \gamma_2}{K_1 \gamma_1} \right)} &= \frac{4}{K_1 \gamma_1} \int_0^{+\infty} \frac{dt}{t^2 + \frac{K_2 \gamma_2}{K_1 \gamma_1}} \\ &= \frac{4}{K_1 \gamma_1} \left[\frac{1}{\sqrt{\frac{K_2 \gamma_2}{K_1 \gamma_1}}} \operatorname{arc tang} \frac{t}{\sqrt{\frac{K_2 \gamma_2}{K_1 \gamma_1}}} \right]_0^{+\infty} \\ &= \frac{2\pi}{\sqrt{K_1 K_2 \gamma_1 \gamma_2}} = \frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}. \end{aligned}$$

Ainsi on peut dire que les petites fluctuations sont *isochrones* et de période $\frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$.

Ajoutons que l'état stationnaire est stable puisque pour des conditions initiales très voisines les fluctuations sont très petites (et de vitesses bornées).

Résumons-nous par la loi :

LOI DU CYCLE PÉRIODIQUE. — *Les fluctuations des deux espèces sont périodiques.* — Pour un certain couple de valeurs des nombres d'individus, l'état de l'association biologique est stationnaire et l'équilibre est *stable*.

Une conséquence importante de la périodicité de N_1 et N_2 est de déduire des équations (4) qu'on écrira :

$$\begin{aligned} \frac{d \log N_1}{dt} &= \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2, & \frac{d \log N_2}{dt} &= \varepsilon_2 - \gamma_2 N_1, \\ 0 &= \varepsilon_1 T - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt, & 0 &= \varepsilon_2 T - \gamma_2 \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt, \end{aligned}$$

en intégrant pendant une période.

On en tire

$$K_1 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_1 dt, \quad K_2 = \frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} N_2 dt.$$

Aussi K_1 et K_2 sont les *moyennes* des valeurs de N_1 et N_2 pendant une période.

D'où :

LOI DE LA CONSERVATION DES MOYENNES. — *Les moyennes pendant une période des nombres des individus des deux espèces sont indépendantes des conditions initiales, et égales aux nombres qui corres-*

pondent à l'état stationnaire, pour les valeurs données des « coefficients d'accroissement » $\varepsilon_1, \varepsilon_2$, et des « coefficients de voracité » γ_1, γ_2 .

Dans toute cette étude il y a un intérêt de simplicité évident à introduire

$$n_1 = \frac{N_1}{K_1} \quad \text{et} \quad n_2 = \frac{N_2}{K_2},$$

qui satisfont aux équations différentielles déduites de (4)

$$(9) \quad \frac{dn_1}{dt} = \varepsilon_1 n_1 (1 - n_2), \quad \frac{dn_2}{dt} = -\varepsilon_2 n_2 (1 - n_1).$$

L'étude de ce système est analogue à celle de (4); elle est plus simple, car c'est le cas particulier où l'on ferait dans (4)

$$\gamma_1 = \varepsilon_1, \quad \gamma_2 = \varepsilon_2.$$

4. Utilisons ces équations (9) pour étudier les *petites fluctuations*.

On a vu l'existence de ces petites fluctuations quand, initialement, n_1 et n_2 sont très voisins de 1. Posons

$$v_1 = n_1 - 1, \quad v_2 = n_2 - 1,$$

et procédons comme en mécanique en négligeant le produit $v_1 \cdot v_2$; les équations (9) deviennent

$$(10) \quad \frac{dv_1}{dt} = -\varepsilon_1 v_2, \quad \frac{dv_2}{dt} = \varepsilon_2 v_1,$$

d'où les intégrales de ce système (1) :

$$v_1 = A \sqrt{\varepsilon_1} \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha), \quad v_2 = A \sqrt{\varepsilon_2} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \alpha) \\ (\mathbf{A}, \alpha, \text{ constantes}).$$

(1) On les obtient par exemple en remarquant que v_1 et v_2 satisfont à

$$\frac{d^2 y}{dt^2} + \varepsilon_1 \varepsilon_2 y = 0 \quad \text{d'intégrale générale} \quad y = \alpha \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \beta),$$

résultat bien connu.

Si l'on prend

$$V_1 = \alpha \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \beta),$$

la première équation (10) impose

$$v_2 = \alpha \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + \beta)$$

et l'on constate que ces deux expressions satisfont à la seconde équation (10). On en déduit immédiatement la forme donnée des intégrales de (10).

On en déduit en posant $E = A \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\gamma_1 \gamma_2}$

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} - \frac{\gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}} E \cos(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a)$$

$$N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} + \frac{\gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}} E \sin(\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2} t + a).$$

Le point (N_1, N_2) décrit donc une *ellipse* de centre Ω , de demi-axes $\frac{E \gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1}}, \frac{E \gamma_2}{\sqrt{\varepsilon_2}}$, d'un mouvement périodique (sens direct de $\overrightarrow{ON_1}$, vers $\overrightarrow{ON_2}$) de période $\frac{2\pi}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}}$.

La période des petites fluctuations, qui sont isochrones, ne dépend que des coefficients d'accroissement et pas des coefficients de voracité; mais le rapport des amplitudes $\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}}$ dépend des quatre.

Introduisons les temps t_1 et t_2 que mettent, quand elles sont seules séparément, la première espèce à doubler, la seconde à se réduire de moitié.

D'après

$$N_1 = C e^{\varepsilon_1 t}, \quad N_2 = C_2 e^{-\varepsilon_2 t},$$

il vient pour ces nombres t_1, t_2

$$2 = e^{\varepsilon_1 t_1}, \quad \frac{1}{2} = e^{-\varepsilon_2 t_2};$$

d'où

$$t_1 = \frac{\log 2}{\varepsilon_1}, \quad t_2 = \frac{\log 2}{\varepsilon_2}$$

(indépendants de l'instant initial) avec $\log 2 = 0,693$.

La période des petites fluctuations est donc *proportionnelle à la moyenne géométrique* de ces temps t_1 et t_2 , que mettent les espèces quand elles sont seules respectivement à doubler et se réduire de moitié :

$$T = \frac{2\pi}{\log 2} \sqrt{t_1 t_2} = 9,06 \dots \sqrt{t_1 t_2}.$$

Les petites fluctuations ont un intérêt spécial pour la *détermination expérimentale* des quatre coefficients $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$. L'expérience fournira la période et les valeurs moyennes.

Si l'on peut étudier les espèces séparément, la mesure de t_1, t_2 fera connaître $\varepsilon_1, \varepsilon_2$; et connaissant, lorsque les espèces coexistent, K_1 et K_2 , on en déduira γ_1 et γ_2 .

Mais l'étude des petites fluctuations permettra une confirmation des valeurs trouvées, en fournissant un autre moyen de les calculer : la période fournira $(\varepsilon_1, \varepsilon_2)$ et le rapport des amplitudes égal à

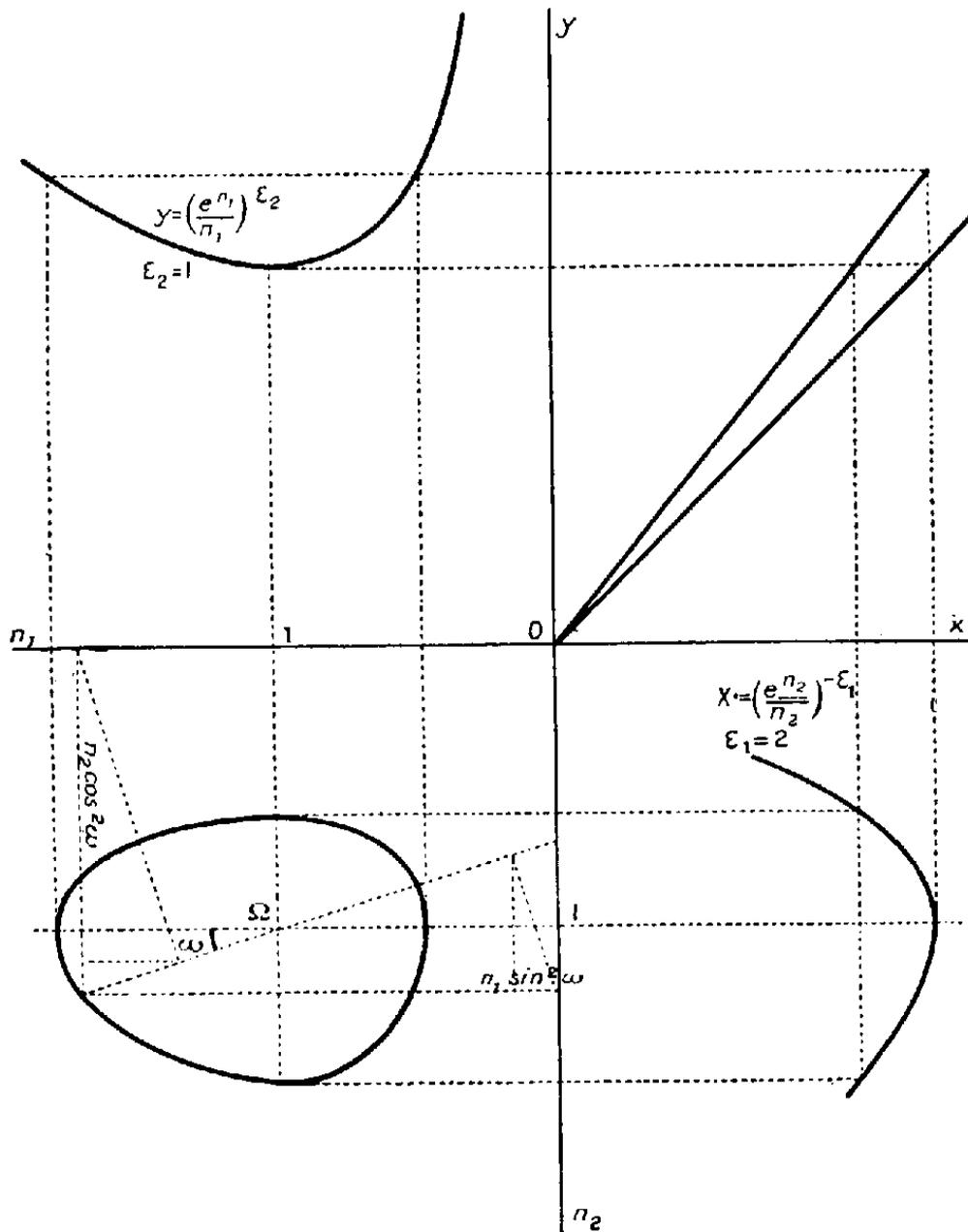
$$\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} = \frac{K_1 \gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} = \frac{1}{K_2 \gamma_2} \sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$$

donnera, puisque l'on connaît K_1 et K_2 , les deux coefficients γ_1 et γ_2 .

De $K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_1^2}$, $K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_2^2}$, on déduit enfin ε_1 et ε_2 .

5. Comme les observations expérimentales fournissent directement les diagrammes de N_1, N_2 il est intéressant de les *construire théoriquement*.

Fig. 2.



C'est immédiat pour les petites fluctuations pour lesquelles les courbes sont sinusoïdales; occupons-nous du cas général plus difficile.

Pour simplifier on construira les *diagrammes de* n_1 et n_2 . On commencera par tracer la courbe (n_1, n_2) :

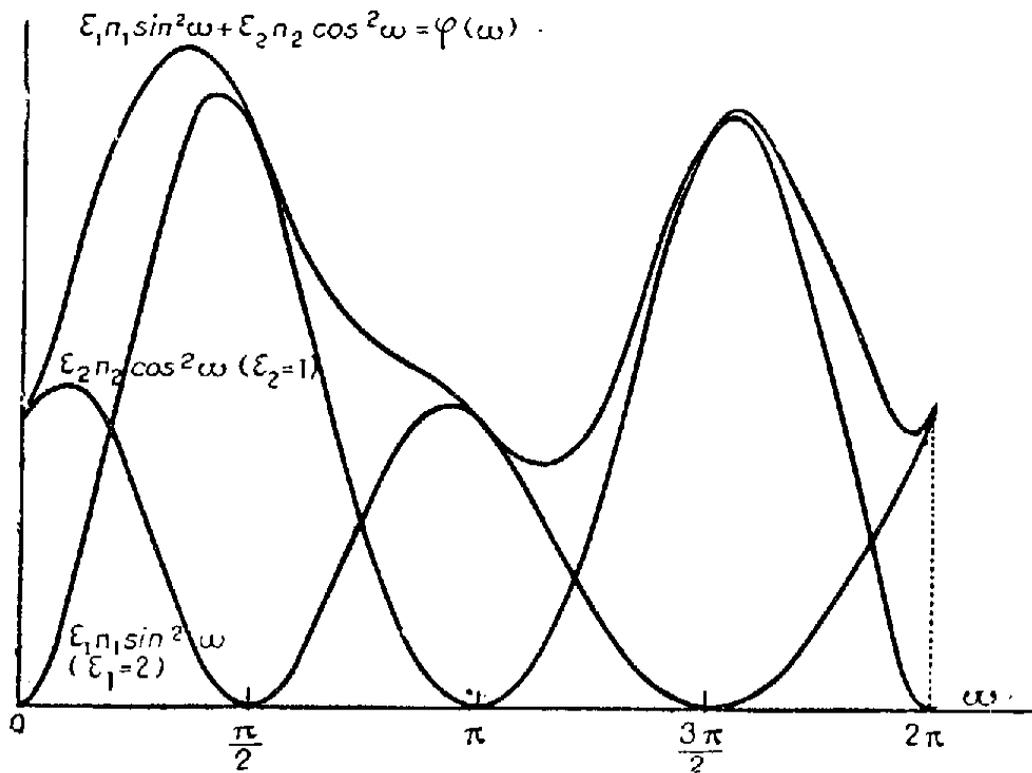
$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\varepsilon_2} = C \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{-\varepsilon_1}$$

par le procédé expliqué plus haut. Puis en prenant les coordonnées polaires autour de $\Omega(1,1)$ le mouvement sur cette courbe sera défini par

$$\frac{d\omega}{dt} = \varepsilon_1 n_1 \sin^2 \omega + \varepsilon_2 n_2 \cos^2 \omega = \varphi(\omega) \quad [\text{voir équ. (8)}].$$

Il est facile de construire les courbes représentatives de $\varepsilon_1 n_1 \sin^2 \omega$,

Fig. 3.



$\varepsilon_2 n_2 \cos^2 \omega$ en fonction de ω ; car les longueurs $n_1 \sin^2 \omega$, $n_2 \cos^2 \omega$ se déduisent de n_1 , n_2 par deux projections orthogonales successives, d'abord sur le rayon vecteur, puis sur une parallèle aux axes (voir *fig. 2*); on pourra donc construire par points les deux courbes $\varepsilon_1 n_1 \sin^2 \omega$ et $\varepsilon_2 n_2 \cos^2 \omega$, d'où immédiatement la courbe $\varphi(\omega)$. C'est ce qui est fait sur la figure 3.

Il s'agit d'en déduire graphiquement ω en fonction de t ; car, outre que nous connaissons complètement alors le déplacement du point (n_1, n_2) sur sa courbe de la figure 2, on pourra construire immédiatement les diagrammes eux-mêmes de n_1 et n_2 .

Il serait un peu pénible de construire la courbe $\frac{1}{\varphi(\omega)}$, puis celle qui représente l'aire $\int \frac{d\omega}{\varphi(\omega)}$ de celle-ci et qui fournirait t en fonction de ω .

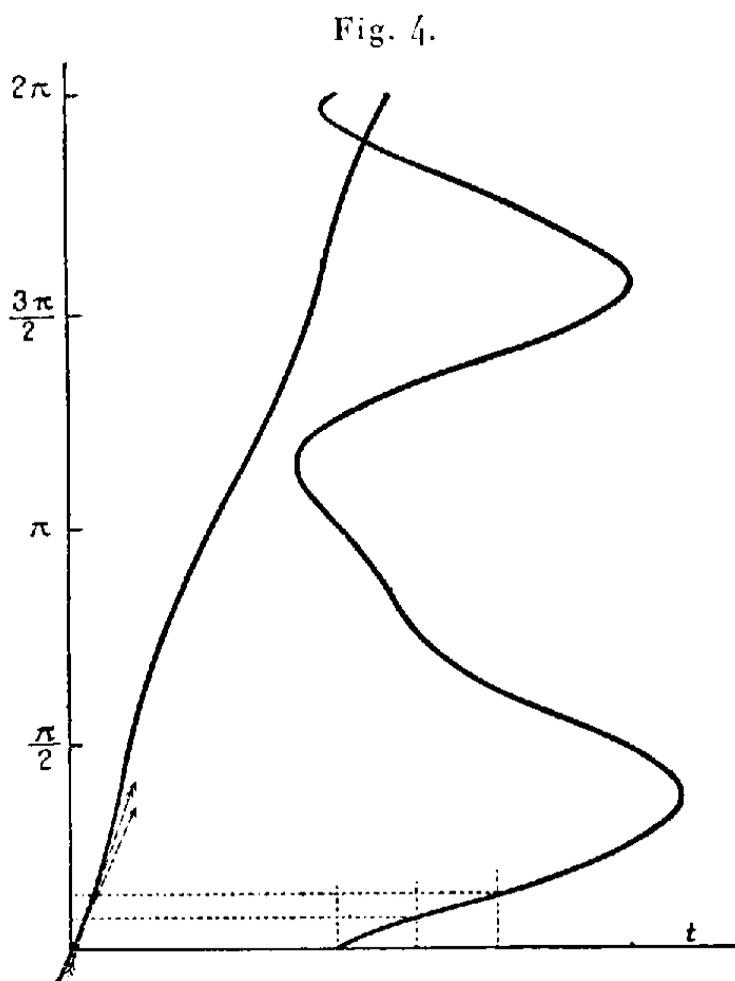
Nous emploierons un procédé d'intégration approchée plus rapide inspiré de la méthode de Cauchy-Lipschitz pour les théorèmes d'existence et qu'indique M. E. Cotton dans son Mémoire sur l'intégration approchée des équations différentielles, pour un cas plus général d'ailleurs (*Acta mathematica*, t. 31, 1907).

Dessignons avec les axes $O t$ (abscisses) et $O \omega$ (ordonnées) la courbe $\varphi(\omega)$ qu'on vient de construire. Menons des parallèles à $O \omega$, équidistantes et assez voisines et des parallèles à $O t$ par les points d'intersection avec la courbe. Attachons à chacune un nombre égal à l'abscisse de la parallèle à $O \omega$ qui lui a donné naissance. Ce nombre représente la pente en tout point de cette horizontale, de l'intégrale de

$$\frac{d\omega}{dt} = \varphi(\omega)$$

qui y passe.

Si nous considérons une courbe intégrale comme formée approxima-

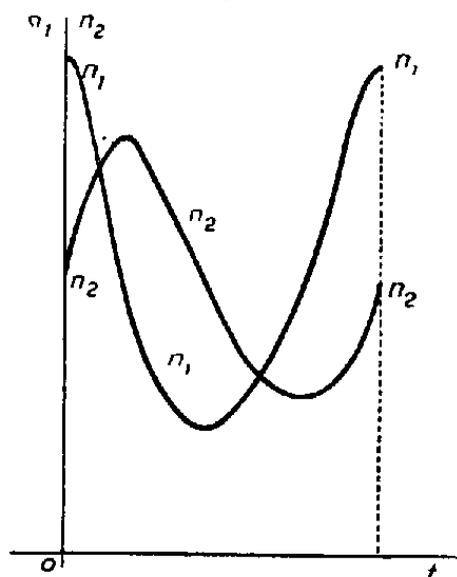


tivement de segments de droite limités aux horizontales précédentes, nous sommes conduits, pour la construction approchée d'une courbe intégrale, à tracer des segments de droite successifs limités aux horizontales marquées, la pente de chacun étant prise égale à la moyenne arithmétique des nombres attachés aux horizontales de ses extrémités. Sans justifier davantage ce procédé (se reporter au Mémoire indiqué),

nous l'appliquons pour construire la courbe intégrale cherchée qui part de l'origine si l'on prend comme origine des temps l'instant où $\omega = 0$.

Des figures 4 et 2 on déduit à chaque instant t la valeur de ω et celles de n_1, n_2 . La construction par points des deux diagrammes ne

Fig. 5.



présente donc aucune difficulté et nous traçons sur la figure 5 les deux courbes cherchées.

On abrège la construction en prenant les instants où ω a les valeurs qu'on a utilisées dans la figure 2 pour construire les courbes de la figure 3.

Dans le Mémoire déjà cité de M. Volterra, la question des diagrammes est traitée à partir des équations (9) sans transformation. On construit la courbe fermée représentant $\frac{dn_1}{dt}$ en fonction de n_1 et l'on en déduit à peu près par la même méthode d'intégration approchée n_1 en fonction du temps. Mais il y a des difficultés parce que $\frac{dn_1}{dt}$ s'annule. Elles ne se présentent pas avec les coordonnées polaires ⁽¹⁾, car $\frac{d\omega}{dt} > 0$.

6. Perturbation des moyennes par destruction. — Le moyen le plus simple de faire varier ε_1 et ε_2 sans altérer γ_1 et γ_2 est de faire une destruction uniforme dans le temps et proportionnelle pour chaque espèce, au nombre d'individus présents. Si dans le temps dt on détruit $\alpha\lambda N_1 dt$ (α, λ , nombres ≥ 0) individus de la première et $\beta\lambda N_2 dt$ indi-

(¹) Cet emploi des coordonnées polaires a été indiqué par M. Brelot.

vidus de la seconde, les équations (4) devront être remplacées par

$$(11) \quad \begin{cases} dN_1 = (\varepsilon_1 - \alpha\lambda - \gamma_1 N_2) N_1 dt; \\ dN_2 = -(\varepsilon_2 + \beta\lambda - \gamma_2 N_1) N_2 dt, \end{cases}$$

qui s'obtiennent donc en remplaçant $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ par $\varepsilon_1 - \alpha\lambda, \varepsilon_2 + \beta\lambda$.

Les nombres $\alpha, \beta \geq 0$ caractérisent les *modes* de destruction, $\lambda \geq 0$ son *intensité*; s'il s'agit de poissons par exemple, α et β ou seulement peut-être $\frac{\beta}{\alpha}$ dépendront du procédé de pêche, λ de son intensité.

On ne se trouvera dans les conditions d'application des résultats précédents que si $\varepsilon_1 - \alpha\lambda > 0$. Le mode de destruction étant donné, tant que l'intensité λ restera inférieur à $\frac{\varepsilon_1}{\alpha}$, il y aura des fluctuations. Elles cesseront quand λ dépassera cette valeur car alors on se trouve dans le cas d'un système différentiel (5) avec $\lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0$, et comme on le verra un peu plus loin, il n'y a plus de fluctuations et les deux espèces disparaissent.

Dans l'hypothèse d'un λ assez petit, la moyenne d'individus de la première espèce détruits dans l'unité de temps est

$$\frac{1}{T} \int_{t_0}^{t_0+T} \alpha\lambda N_1 dt = \frac{\alpha\lambda(\varepsilon_2 + \beta\lambda)}{\gamma_2}.$$

Elle ne devra pas atteindre $\frac{\varepsilon_1 \left(\varepsilon_2 + \frac{\beta}{\alpha} \varepsilon_1 \right)}{\gamma_2}$.

Comparons les fluctuations avec celles qu'il y a sans destruction; les valeurs moyennes de N_1, N_2 sont maintenant, au lieu de $\frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$,

$$\frac{\varepsilon_2 + \beta\lambda}{\gamma_2}, \quad \frac{\varepsilon_1 - \alpha\lambda}{\gamma_1}.$$

D'où la loi importante :

LOI DE LA 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.*

Si l'on ne détruit que l'espèce dévorante ($\alpha = 0, \beta \neq 0$), sa moyenne ne varie pas, mais celle de l'autre augmente; si l'on ne détruit que l'espèce dévorée ($\alpha \neq 0, \beta = 0$), la moyenne relative à celle-ci ne varie pas, celle de l'autre diminue.

Ajoutons que si l'on ne détruit que l'espèce dévorante, il n'y a pas de limite à imposer à l'intensité de destruction,

On peut faire encore des remarques secondaires intéressantes : la période des petites fluctuations diminue quand on détruit l'espèce dévorante, augmente quand on détruit l'espèce dévorée ; mais, dans les deux cas, le rapport des amplitudes augmente.

III. — DEUX ESPÈCES DANS LES DIVERS CAS D'ACTIONS MUTUELLES.

7. On a vu plus haut comment en caractérisant les développements des deux espèces par les coefficients d'accroissement λ_1 et λ_2 , et leurs influences mutuelles dans un milieu délimité par μ_1 et μ_2 , on parvenait au système

$$(5) \quad \frac{dN_1}{dt} = N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2), \quad \frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1),$$

d'où l'on déduit, comme on l'a vu,

$$(6) \quad N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1} = C \cdot N_2^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2} \quad \left[C = \frac{(N_1^0)^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1^0}}{(N_2^0)^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2^0}} \right].$$

Pour étudier les variations de N_1 , N_2 dans tous les cas, on fera d'abord l'étude de la forme des courbes précédentes (C fini non nul) suivant les valeurs des λ et μ , courbes du plan (N_1 , N_2).

On emploiera la même construction que dans le cas particulier étudié en construisant séparément

$$Y = N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1}, \quad X = N_2^{\lambda_1} e^{\mu_1 N_2}, \quad \text{avec } Y = CX.$$

On pourra aussi construire

$$Y = N_1^{\lambda_2} e^{\mu_2 N_1}, \quad X = N_2^{-\lambda_1} e^{-\mu_1 N_2}, \quad \text{avec } XY = C.$$

Le faisceau de droites issues de O doit seulement être remplacé par la famille d'hyperboles équilatères

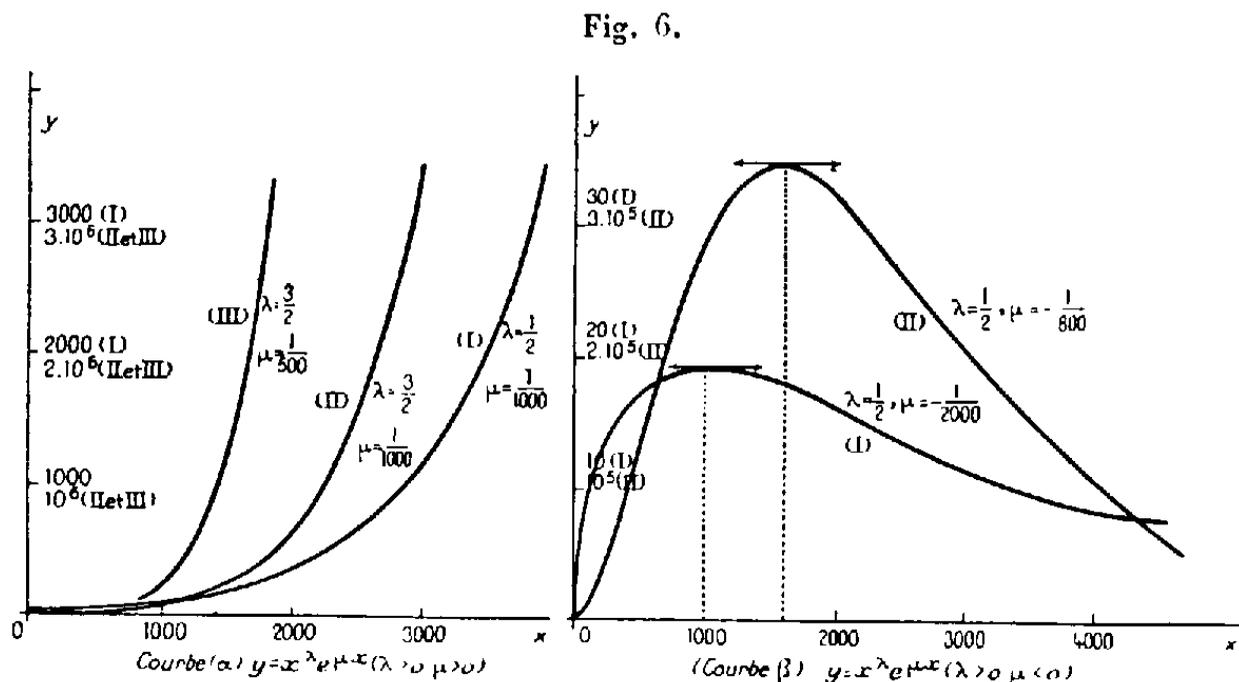
$$XY = C.$$

Cette dernière remarque va nous permettre de construire toutes les courbes (6) à coefficients λ , μ non nuls, à partir des deux seules courbes

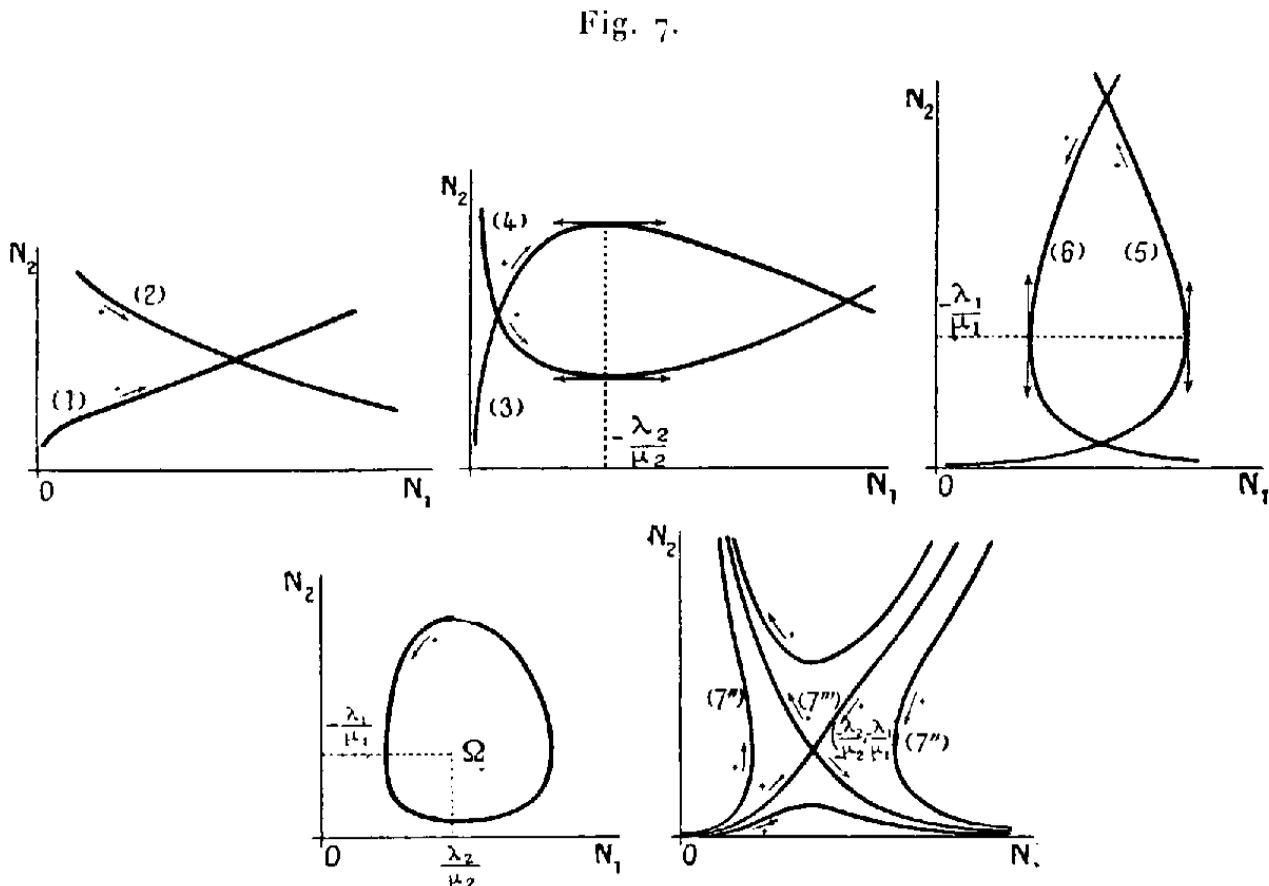
$$\left. \begin{array}{l} (\alpha) \quad y = x^\lambda e^{\mu x} \quad (\lambda > 0, \mu > 0) \\ (\beta) \quad y = x^\lambda e^{\mu x} \quad (\lambda > 0, \mu < 0) \end{array} \right\} \quad (x > 0).$$

Comme on ne change pas une famille de courbes (6) en prenant les

opposés des coefficients λ, μ , on aura toutes les courbes possibles en



supposant par exemple $\lambda_1 > 0$ et considérant les diverses combinaisons de signe pour les autres coefficients.



Pour les cas où $\lambda_2 < 0$, on appliquera la seconde construction avec les hyperboles de façon à considérer

$$Y = N_1^{-\lambda_2} e^{-\mu_2 N_1}, \quad \text{où } -\lambda_2 > 0.$$

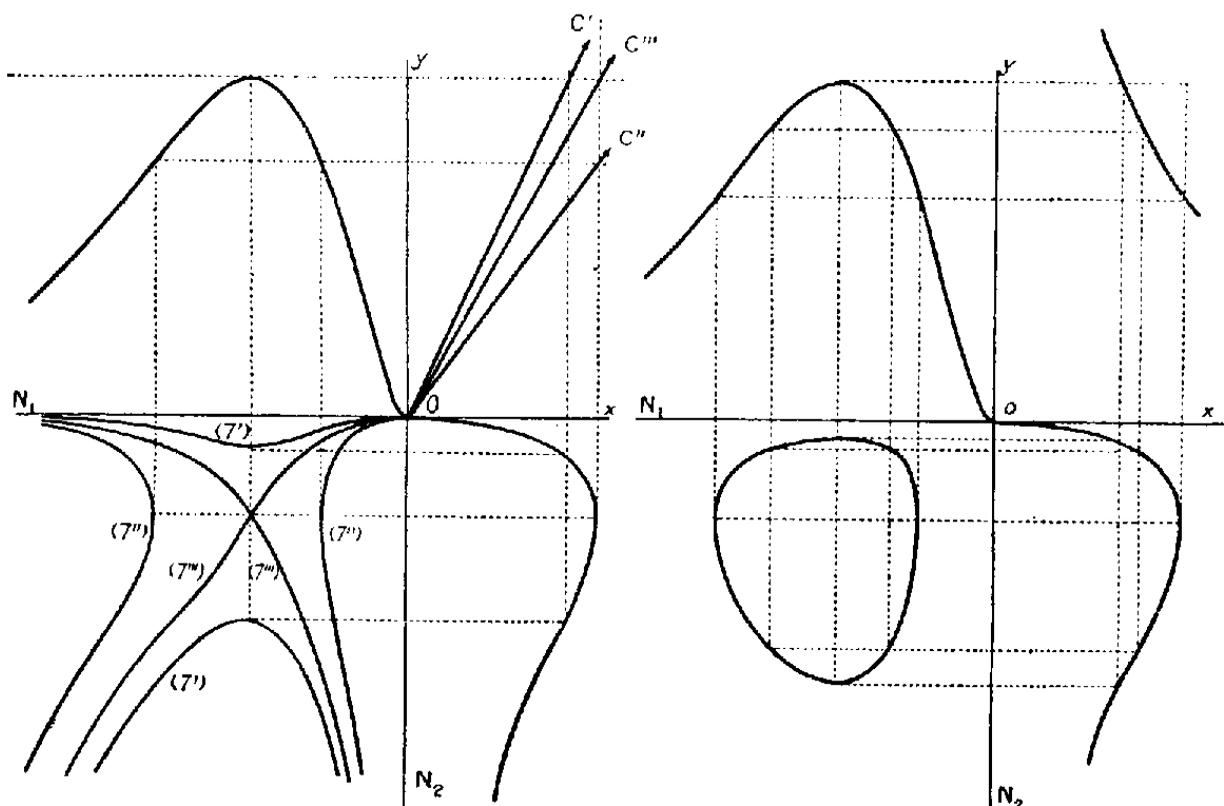
Le tableau suivant donne tous les cas :

$\lambda_1 > 0$	}	$\mu_1 > 0$	$\lambda_2 > 0$	$\mu_2 > 0$	1
		»	$\lambda_2 < 0$	$\mu_2 < 0$	2
		$\mu_1 > 0$	$\lambda_2 > 0$	$\mu_2 < 0$	3
		»	$\lambda_2 < 0$	$\mu_2 > 0$	4
		$\mu_1 < 0$	$\lambda_2 > 0$	$\mu_2 > 0$	5
		»	$\lambda_2 < 0$	$\mu_2 < 0$	6
		$\mu_1 < 0$	$\lambda_2 > 0$	$\mu_2 < 0$	7
		»	$\lambda_2 < 0$	$\mu_2 > 0$	8

Il y correspond les courbes de la figure 7.

On n'en indique la construction que pour les cas (7) et (8) de façon

Fig. 8.



à mettre en évidence les trois dispositions possibles de la courbe du cas (7) suivant les valeurs de C (C' , C'' , C''') et à donner un exemple de construction avec l'hyperbole

8. En ce qui concerne les *sens de déplacement*, on remarquera que, sauf pour (7'''), les courbes ne passent pas par le point $\Omega \left(-\frac{\lambda_2}{\mu_2}, -\frac{\lambda_1}{\mu_1} \right)$ qui annule les dérivées. En décomposant (7''') en quatre branches par Ω , on peut donc dire qu'il y a un sens de déplacement déterminé le long d'une branche quelconque. On le détermine aisément en considérant les

signes de $\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{dN_2}{dt}$. Nous avons marqué des flèches pour l'indiquer dans les divers cas du tableau. Pour toute combinaison des signes des coefficients où $\lambda_1 < 0$, il n'y aura qu'à prendre la combinaison des signes opposés, la courbe correspondante et sur celle-ci le sens *opposé* à celui qui est marqué : car les équations (5) restent invariantes quand on change de signe à la fois tous les coefficients et la variable t , de sorte qu'à des systèmes de valeurs opposées pour les coefficients correspondent des déplacements opposés sur la même famille de courbes. (On passe d'une représentation paramétrique à l'autre en changeant t en $-t$.)

On sait déjà sur quelle courbe et dans quel sens va se déplacer le point (N_1, N_2) à partir de sa position initiale. Distinguons toutes les combinaisons des signes des coefficients ($\neq 0$) par le numéro de la courbe correspondante dans le tableau ci-dessus et les indices \pm pour indiquer le signe de λ_1 . On a étudié le cas δ_+ ; pour δ_- tout se passe de la même façon au sens de déplacement près. Cela revient à permuter les espèces.

Laissons de côté ces cas δ_{\pm} (qui correspondent à une espèce dévorante et une espèce dévorée). Dans les autres cas le point (N_1, N_2) décrit une branche qui va à l'infini, en O ou en Ω . Il la décrit entièrement sinon il aurait pour $t = +\infty$ une position limite à distance finie autre que O et Ω , $\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{dN_2}{dt}$ auraient des limites finies non nulles, ce qui est incompatible avec le fait que N_1, N_2 restent ≥ 0 et bornées (¹).

Quand (N_1, N_2) se dirige vers O (par exemple cas 1_-), il ne l'atteint jamais; c'est sa position limite pour $t = +\infty$. Car de (5) résulte qu'à partir d'un instant t_1 où N_1 varie dans le sens décroissant

$$t - t_1 = \int_{N_1}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2)},$$

où $\lambda_1 + \mu_1 N_2$ tend vers $\lambda_1 < 0$ (²).

(¹) Si $\varphi(t)$ représente la fonction $\frac{dN_1}{dt}$, de limite α , à partir d'un instant t_1 , φ sera du signe de α et de module $> \frac{|\alpha|}{2}$, et l'on aura

$$N_1 - (N_1)_1 = \int_{t_1}^t \varphi(t) dt, \quad \text{d'où} \quad |N_1 - (N_1)_1| > \frac{|\alpha|}{2} (t - t_1).$$

(²) On conclut en s'appuyant sur ce que $\int_{x_0}^l \frac{dx}{x}$ tend vers $-\infty$ quand l tend vers zéro en restant > 0 .

Quand il se dirige vers Ω [certains cas (7''')], il ne l'atteint jamais non plus, car

$$t - t_0 = \int_{(N_1)_0}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2)},$$

où N_2 est la fonction de N_1 correspondant à la branche décrite et où le dénominateur s'annulant seulement au voisinage de $N_1 = -\frac{\lambda_2}{\mu_2}$ est, dans ce voisinage, de la forme (1), $\frac{\varphi(N_1)}{N_1 - \left(-\frac{\lambda_2}{\mu_2}\right)}$, $|\varphi|$ restant supérieur à un

nombre fixe.

Enfin quand (N_1, N_2) s'éloigne à l'infini sur la branche, il met un temps *infini* quand l'un des deux nombres N_1, N_2 reste borné et même tend vers zéro (2_±, 3₊, 4₋, 5₊, 6₊, cas de 7) et au contraire ne met qu'un temps *fini* quand N_1, N_2 tendent simultanément vers l'infini (1₊, 4₊, etc.).

La première partie est presque immédiate; si par exemple N_1 augmente indéfiniment et croît à partir de t_1

$$t - t_1 = \int_{(N_1)_1}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2)} = \int_{(N_1)_1}^{N_1} \frac{\varphi_1(N_1) dN_1}{N_1},$$

où $\varphi(N_1)$ tend vers $\frac{1}{\lambda_1}$ pour $N_1 = +\infty$, d'où la conclusion (2).

Pour établir le second point on démontrera d'abord que $\frac{N_2}{N_1}$ tend vers $\frac{\mu_2}{\mu_1}$ quand N_1 et N_2 tendent simultanément vers l'infini, le point N_1, N_2 décrivant une branche infinie, ce qui est facile en considérant le rapport des dérivées (3). Ensuite, si, à partir d'un certain ins-

(1) C'est ce qu'on voit en appliquant la formule des accroissements finis (voir plus haut) à N_2 entre $-\frac{\lambda_2}{\mu_2}$ et N_1 et remarquant que les tangentes en Ω à (7''') ne sont pas parallèles aux axes.

Pour conclure au temps infini dans ce cas, on s'appuie encore sur ce que $\int_{x_0}^l \frac{dx}{x-a}$ tend vers $-\infty$ quand l tend vers a en restant du côté de $x_0 \neq a$.

(2) On se servira de ce que $\int_{x_0}^l \frac{dx}{x^\alpha}$, quand l tend vers $+\infty$, a une limite finie ou infinie suivant que $\alpha > 1$ ou $\alpha \leq 1$.

(3) On sait que si deux fonctions $f(t), g(t)$ dérivables en t pour $t > A$, sont infini-

tant t_1 , N_1 croît,

$$t - t_1 = \int_{(N_1)_{t_1}}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1(\lambda_1 + \mu_1 N_2)} = \int_{(N_1)_{t_1}}^{N_1} \frac{\psi(N_1)}{N_1^2} dN_1,$$

où $\psi(N_1)$ tend vers $\frac{1}{\mu_2}$ pour $N_1 \infty$; d'où la conclusion.

En résumé, en dehors du cas

$$\lambda_1 > 0, \quad \mu_1 < 0, \quad \lambda_2 < 0, \quad \mu_2 > 0$$

ou

$$\lambda_1 < 0, \quad \mu_1 > 0, \quad \lambda_2 > 0, \quad \mu_2 < 0,$$

correspondant à une espèce dévorante et une dévorée et pour lequel il y a des fluctuations (voir § II), il peut y avoir équilibre *instable* (1) si initialement

$$N_1 = -\frac{\lambda_2}{\mu_2}, \quad N_2 = -\frac{\lambda_1}{\mu_1},$$

ou bien une des espèces s'épuise, l'autre croissant indéfiniment (temps infini), ou bien les deux s'épuisent (temps infini), ou bien les deux croissent indéfiniment (temps fini), ou bien elles tendent vers un état d'équilibre jamais atteint (temps infini).

Si l'on néglige le cas où certains coefficients seraient nuls, on conclura donc en disant qu'il peut y avoir soit des fluctuations avec les lois indiquées (§ II), soit les cas divers que donnent les combinaisons de développement illimité ou d'épuisement pour chaque espèce. La conclusion inacceptable pour le biologiste d'un développement illimité en un temps fini, dans certains cas, nous conduira à modifier la mise en équations.

ment grandes avec t et telle que $\frac{f'}{g'}$ ait une limite l , $\frac{f}{g}$ a aussi une limite qui est l (l fini ou non).

Ici

$$\frac{\frac{dN_2}{dt}}{\frac{dN_1}{dt}} = \frac{\frac{\lambda_2}{N_1} + \mu_2}{\frac{\lambda_1}{N_2} + \mu_1} \rightarrow \frac{\mu_2}{\mu_1}.$$

Donc

$$\frac{N_2}{N_1} \rightarrow \frac{\mu_2}{\mu_1}.$$

On parvient aussi à ce résultat en s'appuyant sur la relation (6) et la comparaison des croissances de l'exponentielle et de la puissance.

(1) Si l'on part d'un point voisin de Ω , on décrira une branche de (7') ou (7'') en s'éloignant sans retour.

9. Il y aurait quelque intérêt mathématique à étudier les *cas de passage* où certains coefficients sont nuls. Contentons-nous du cas

$$\lambda_1 = 0, \quad \mu_1 < 0, \quad \lambda_2 < 0, \quad \mu_2 > 0,$$

qui correspond à la limite d'application de la loi de perturbation des moyennes.

Les équations différentielles s'écrivent alors

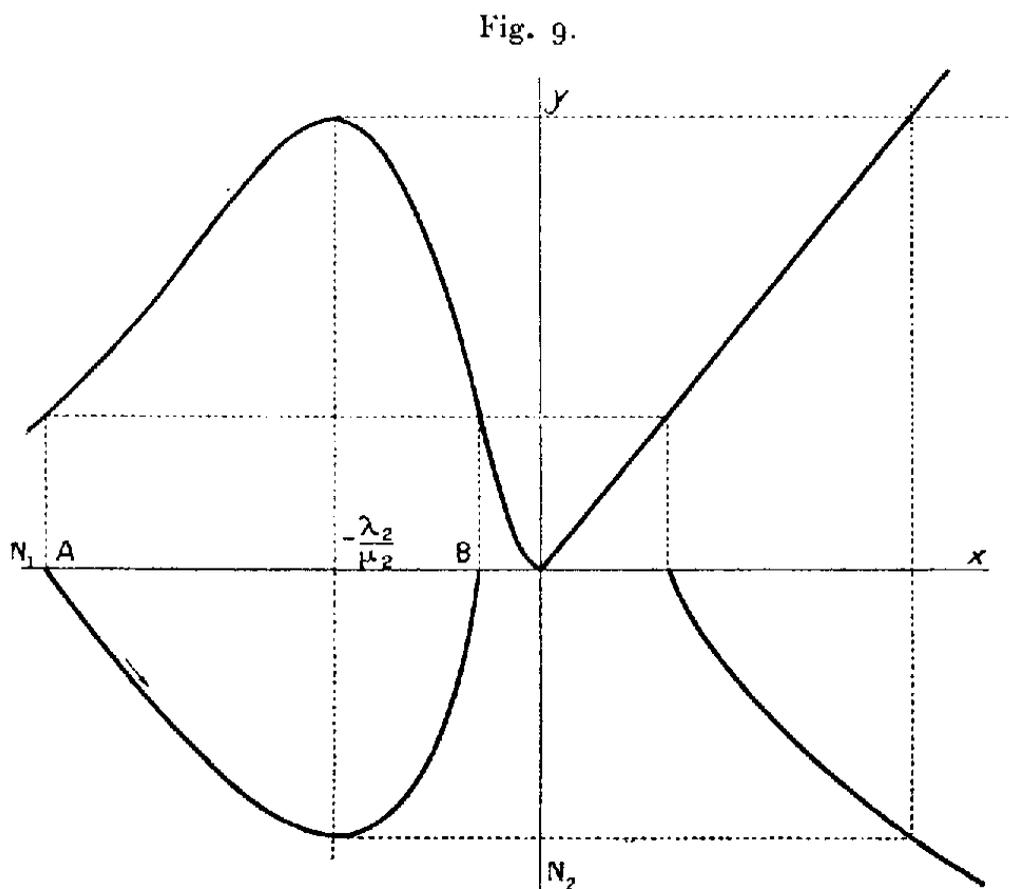
$$\frac{dN_1}{dt} = \mu_1 N_1 N_2,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1);$$

d'où

$$N_1^{-\lambda_2} e^{-\mu_2 N_1} = C e^{-\mu_1 N_2}.$$

On construira cette courbe par le procédé déjà employé des droites issues de O dans xOy . $\frac{dN_1}{dt}$ est négatif; donc N_1 décroît, d'où le sens de déplacement sur la courbe. En raisonnant comme plus haut on verrait



que le point (N_1, N_2) (qui ne part pas de A puisqu'on suppose les deux espèces initialement non nulles) décrit la courbe jusqu'en B en un temps infini. La seconde espèce s'épuise donc, tandis que N_1 a une limite finie non nulle.

Il est intéressant de rapprocher les trois cas qui se présentent dans

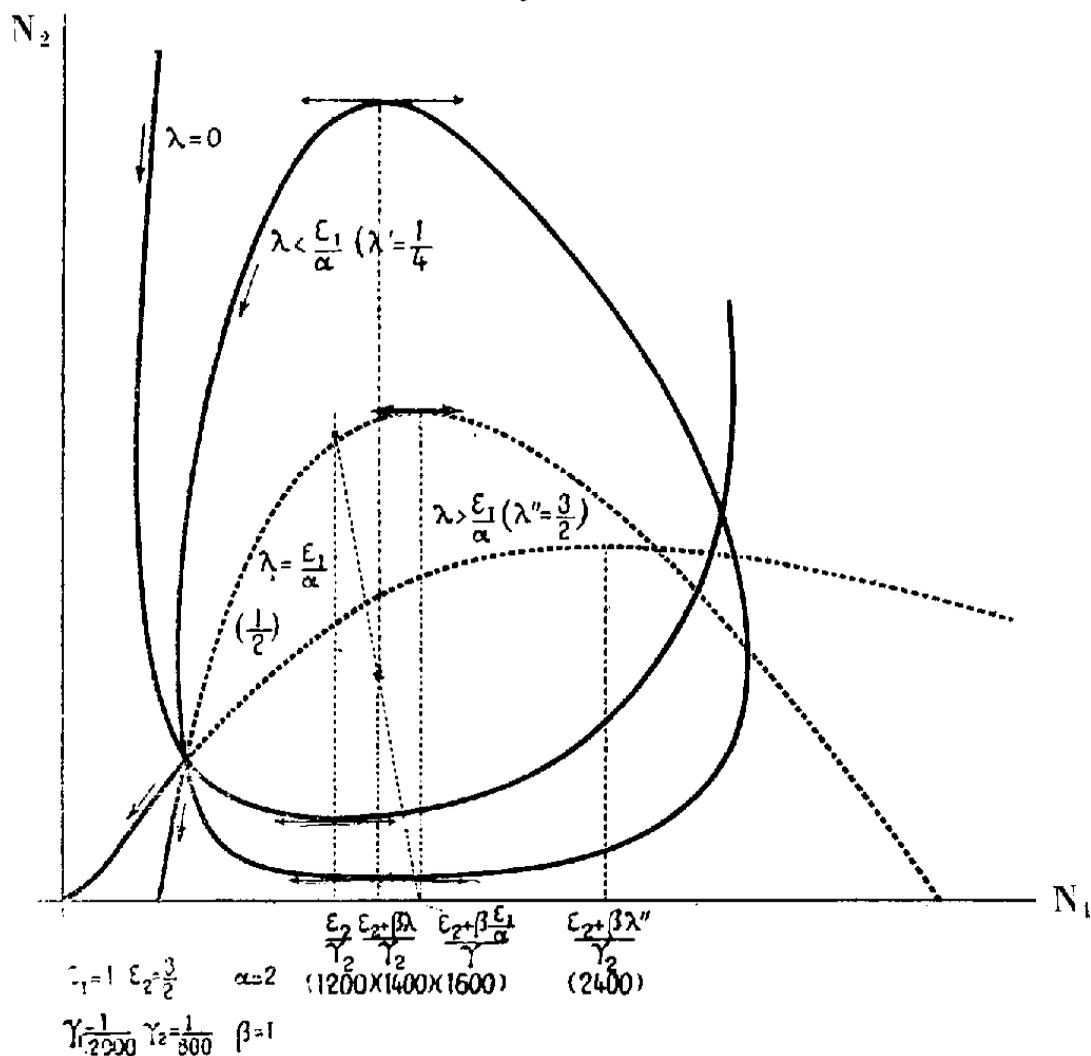
la destruction des espèces :

$$\alpha \neq 0 \quad (\text{voir n}^\circ 6) \quad \left\{ \begin{array}{l} \lambda < \frac{\varepsilon_1}{\alpha} \text{ (I)} : \text{ Cas étudié dans II, 5,} \\ \lambda = \frac{\varepsilon_1}{\alpha} \text{ (II)} : \text{ Cas étudié à l'instant,} \\ \lambda > \frac{\varepsilon_1}{\alpha} \text{ (III)} : \text{ Cas 3 dans n}^\circ 7. \end{array} \right.$$

Je trace sur un même graphique une courbe correspondant à $\lambda = 0$ et, passant par un de ses points, trois autres correspondant à trois valeurs de λ respectivement dans chaque cas.

Quand l'intensité de destruction croît jusqu'à $\frac{\varepsilon_1}{\alpha}$, il y a des fluctua-

Fig. 10.



tions pour chaque valeur de $\lambda < \frac{\varepsilon_1}{\alpha}$ et la moyenne des individus de

l'espèce dévorée croît jusqu'à $\frac{\varepsilon_2 + \beta \frac{\varepsilon_1}{\alpha}}{\gamma_2}$, limite qui ne correspond plus à des fluctuations (exemple de limite supérieure jamais atteinte).

Dans le cas théorique de passage, l'espèce dévorante s'épuise *seule* (temps infini), tandis que le nombre des individus de l'espèce dévorée a une limite finie non nulle. Enfin pour des valeurs plus grandes de λ , les deux espèces s'épuisent (temps infini).

Ainsi quand l'intensité de destruction est trop grande, au lieu d'avoir des fluctuations, les deux espèces s'épuisent.



CHAPITRE II.

PREMIÈRE ÉTUDE DE LA COEXISTENCE D'UN NOMBRE QUELCONQUE D'ESPÈCES.

- I. 1. *Espèces se disputant la même nourriture.*
- II. *Espèces qui s'entre-dévorent* : 2. Notion d'équivalents; système différentiel de l'association biologique avec l'hypothèse générale des équivalents que l'on gardera. — 3. Quelques conséquences immédiates.
- III. *Cas d'un nombre pair d'espèces qui s'entre-dévorent* : 4. Relation entre les nombres d'individus. — 5, 6, 7. Dans le cas où il y a possibilité théorique d'équilibre, les fluctuations sont bornées et non amorties. — 8. Loi des moyennes asymptotiques. — 9. Perturbation des moyennes par destruction. — 10. Petites fluctuations. — 11. Dans le cas général, diverses possibilités. — 12. Cas particulier où les coefficients d'accroissement sont tous nuls.
- IV. *Cas d'un nombre impair d'espèces s'entre-dévorent* : 13. Il est impossible que toutes les espèces subsistent avec des variations bornées, en général. — 14. Cas particulier où les coefficients d'accroissement ϵ_r sont tous nuls. — 15. Sur un cas particulier à trois espèces.
- Note mathématique* : 16. Propriétés essentielles des déterminants. — 17. Déterminants symétriques gauches. — 18. Équations linéaires. — 19. Formes linéaires.

I. — ESPÈCES SE DISPUTANT LA MÊME NOURRITURE.

1. Comme dans le cas de deux espèces, supposons qu'avec une nourriture suffisante pour satisfaire la voracité des individus, il y ait des coefficients d'accroissement positifs et constants $\epsilon_1, \dots, \epsilon_n$. Dans les conditions ordinaires réelles, la diminution de nourriture altérera ces coefficients. En représentant la nourriture dévorée par unité de temps par $F(N_1, \dots, N_n)$, fonction positive s'annulant pour

$$N_1 = N_2 = \dots = N_n = 0$$

et tendant vers l'infini avec chacune des variables, on est conduit,

Toutes les espèces s'épuisent, sauf celle dont le $\frac{\varepsilon}{\gamma}$ est le plus grand.

Au bout d'un temps assez long, il ne subsistera donc plus que cette première espèce de $\frac{\varepsilon}{\gamma}$ le plus grand. On fera $N_2 = N_3 = \dots = N_n = 0$ dans les équations (1), dont la première fournira la variation de N_1 . On conclura, comme dans le cas de deux espèces, que N_1 a une limite finie non nulle pour $t = +\infty$ (1).

On pourra préciser en prenant en première approximation

$$F = \lambda_1 N_1 + \dots + \lambda_n N_n \quad (\lambda_1, \dots, \lambda_n > 0 \text{ constants}).$$

Nous renvoyons aux calculs du n° 1 (Chap. I).

II. — PREMIERS ÉLÉMENTS DE L'ÉTUDE DE PLUSIEURS ESPÈCES QUI S'ENTRE-DÉVORENT.

2. Nous considérons dans un milieu délimité donné n espèces, qui, si chacune était seule dans le milieu, auraient des coefficients d'accroissements respectifs $\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_n$ de signes quelconques, mais constants. On suppose que, dans la coexistence, les rencontres d'individus de deux espèces ont un résultat soit nul, soit favorable à une espèce et nuisible à l'autre parce que certains individus en dévorent d'autres.

Pour arriver dans le cas général à un système différentiel commode traduisant la lutte des espèces, nous ferons l'hypothèse des « équivalents ». Indiquons seulement tout de suite un moyen tout à fait simple qui nous amènera à cette notion par les considérations très grossières suivantes :

Considérons les espèces d'indices r et s dont les rencontres dans le temps dt sont de nombre $m_{rs} N_r N_s dt$ et qui amènent la destruction de $p_{rs} m_{rs} N_r N_s dt$ individus de l'espèce (s), p_{rs} étant un coefficient au plus égal à 1, constant comme m_{rs} .

Supposons que cette chair dévorée par l'espèce (s) produise immédiatement un nombre d'individus de l'espèce (s) égal au quotient du poids de cette nourriture par le poids moyen d'un individu de l'espèce (s), comme s'il y avait transformation instantanée d'une espèce dans l'autre avec conservation des poids de chair transformée. Alors, dans le

(1) Comme dans le cas de deux espèces, on peut arriver rigoureusement à ce résultat sans négliger les autres N (voir p. 12).

temps dt , l'espèce (s) s'accroît grâce aux rencontres avec l'espèce (r) de

$$p_{rs} m_{rs} N_r N_s dt \frac{\beta_r}{\beta_s} \text{ individus,}$$

en désignant par β_r et β_s les poids moyens des individus des deux espèces.

Donc, si l'on pose

$$a_{rs} = m_{rs} p_{rs} \frac{\beta_r}{\beta_s} \quad \text{et} \quad a_{sr} = -a_{rs},$$

on pourra dire que les rencontres des deux espèces dans le temps dt provoquent des accroissements algébriques des nombres d'individus respectivement égaux à

$$\frac{1}{\beta_r} a_{sr} N_r N_s dt \quad \text{pour l'espèce } (r),$$

$$\frac{1}{\beta_s} a_{rs} N_r N_s dt \quad \text{pour l'espèce } (s).$$

En introduisant ainsi les inverses des poids moyens des individus de chaque espèce, on pourra raisonner de la même façon pour tous les couples d'espèces, en posant $a_{rs} = a_{sr} = 0$ pour deux espèces indifférentes l'une à l'autre.

En négligeant les rencontres simultanées de plus de deux espèces, on conclut tout de suite que dans le temps dt l'espèce d'indice r quelconque s'accroîtra de

$$(2) \quad dN_r = \varepsilon_r N_r dt + \sum_1^n \frac{a_{sr}}{\beta_r} N_r N_s dt.$$

Ainsi nous avons pu attacher à chaque espèce un coefficient $\eta_i = \frac{1}{\beta_i}$, de sorte que dans les rencontres d'individus de deux espèces (r) et (s) les nombres d'individus qui disparaissent dans l'une et qui, on le suppose, apparaissent aussitôt dans l'autre, sont entre eux comme les coefficients η_r, η_s correspondants, quand les espèces réagissent.

L'hypothèse des « équivalents » consistera à supposer l'existence de tels coefficients η_i , dits équivalents, non plus nécessairement égaux aux inverses des poids moyens, mais tels que dans les rencontres de deux espèces réagissantes (r), (s), les nombres N_r, N_s varient comme s'il y avait transformation immédiate d'individus (r) en individus (s) ou inversement, en respectant l'équivalence de $N_r \eta_r$ individus (r) et $N_s \eta_s$ individus (s). On voit que les rencontres laissent invariante la somme $\sum_1^n \frac{N_i}{\eta_i}$.

Si, comme il est naturel, on dit que $\frac{1}{r_i}$ est la « valeur moyenne » d'un individu de l'espèce (i), la somme précédente est la *valeur* de l'association biologique (poids total des individus dans l'hypothèse initiale).

Les rencontres d'individus d'espèces distinctes même non indifférentes n'altèrent donc pas la valeur de l'association biologique considérée.

Si nous supposons maintenant qu'il y ait des équivalents que nous noterons $\frac{1}{\beta_1}, \dots, \frac{1}{\beta_n}$, l'accroissement dN_r de l'espèce (r) quelconque sera encore donné par l'expression (2) où les a_{rs} sont certains coefficients constants tels que $a_{rs} = -a_{sr}$. Reprenons en effet le raisonnement du cas particulier initial. Si les rencontres pendant dt des espèces (r), (s) sont au nombre de $m_{rs} N_r N_s dt$, et si l'espèce (r) étant dévorée par l'espèce (s), il y a $p_{rs} m_{rs} N_r N_s dt$ individus (r) détruits, notre hypothèse des équivalents exigera l'apparition de

$$\frac{p_{rs} m_{rs} N_r N_s dt}{\frac{1}{\beta_r}} \frac{1}{\beta_s} \text{ individus } (s).$$

En posant

$$a_{rs} = m_{rs} p_{rs} \beta_r, \quad a_{sr} = -a_{rs},$$

les variations des nombres d'individus (r) et (s) seront bien

$$\frac{1}{\beta_r} a_{sr} N_r N_s dt \quad \text{et} \quad \frac{1}{\beta_s} a_{rs} N_r N_s dt$$

comme plus haut.

On raisonnerait de façon analogue si l'espèce (s) était dévorée par (r), cela revenant à intervertir les valeurs de a_{rs} et a_{sr} . *Et l'on parvient bien au système différentiel*

$$(3) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r + \sum_1^n \frac{a_{sr}}{\beta_r} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

ou

$$(4) \quad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right) N_r$$

avec $a_{rs} = -a_{sr}$ et $\frac{1}{\beta_1}, \frac{1}{\beta_2}, \dots, \frac{1}{\beta_n}, > 0$, « équivalents » des espèces dans le cas le plus général de notre hypothèse des équivalents.

Dans le cas de deux espèces seulement, l'hypothèse d'un rapport constant entre les disparitions et apparitions d'individus que provoquent les rencontres revient à notre hypothèse des équivalents. D'ailleurs si

l'on reprend les équations (5) du Chapitre I, il suffit de poser

$$\begin{aligned} a_{21} = \mu_1 \beta_1 \quad (\beta_1 > 0 \text{ arbitraire}), \quad \text{d'où} \quad \mu_1 = \frac{a_{21}}{\beta_1}, \\ \beta_2 = -\frac{a_{21}}{\mu_2} = \frac{a_{12}}{\mu_2} \quad \mu_2 = \frac{a_{12}}{\beta_2}, \end{aligned}$$

pour retomber sur les équations (3) précédentes, λ_1, λ_2 jouant le rôle de $\varepsilon_1, \varepsilon_2$.

Il est intéressant de voir que, *dans bien des cas particuliers*, l'hypothèse des équivalents est inutile pour obtenir les équations (3). Par exemple, si l'on a n espèces dont la première ne dévore que la seconde, la seconde que la troisième, etc., la $(n - 1)^{\text{ième}}$ que la $n^{\text{ième}}$, on trouvera bien aisément par un raisonnement basé sur les rencontres comme dans le cas de deux espèces

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= (\varepsilon_1 + \gamma'_1 N_2) N_1, \\ \frac{dN_2}{dt} &= (\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1 + \gamma'_2 N_3) N_2, \\ &\dots\dots\dots, \\ \frac{dN_r}{dt} &= (\varepsilon_r - \gamma_r N_{r-1} + \gamma'_r N_{r+1}) N_r, \\ &\dots\dots\dots, \\ \frac{dN_n}{dt} &= (\varepsilon_n - \gamma_n N_{n-1}) N_n \end{aligned}$$

($\gamma_r, \gamma'_r > 0$)

et il suffit de déterminer a_{rs}, β_r par

$$\begin{aligned} \gamma'_1 = \frac{a_{21}}{\beta_1}, \quad -\gamma_2 = \frac{a_{12}}{\beta_2}, \quad \gamma'_2 = \frac{a_{32}}{\beta_2}, \quad \dots, \\ -\gamma_r = \frac{a_{r-1,r}}{\beta_r}, \quad \gamma'_r = \frac{a_{r+1,r}}{\beta_r}, \quad \dots, \quad \gamma_n = \frac{a_{n-1,n}}{\beta_n}, \\ a_{rs} = -a_{sr}, \end{aligned}$$

avec β_1 arbitraire > 0 , et tous les autres a_{ij} nuls pour tomber sur la forme (3).

3. Des équations (3) on peut tout de suite déduire des conséquences intéressantes et très générales pour *tout système de solutions* > 0 dans $(t_0, +\infty)$.

D'abord *si tous les coefficients d'accroissement ε_r sont négatifs, toutes les espèces s'épuiseront*. De (4) on déduit en effet, grâce à la

propriété $a_{rs} = -a_{sr}$

$$(5) \quad \sum_{r=1}^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \varepsilon_r \beta_r N_r.$$

Si $-\varepsilon$ est une limite supérieure négative des ε_r ,

$$\frac{\frac{d}{dt} \left(\sum_{r=1}^n \beta_r N_r \right)}{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r} < -\varepsilon.$$

Donc à partir de l'instant initial t_0

$$\log \frac{\sum \beta_r N_r}{\sum \beta_r N_r^0} < -\varepsilon(t - t_0)$$

et

$$\sum_{r=1}^n \beta_r N_r < \sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0 e^{-\varepsilon(t-t_0)},$$

On en déduit aisément le résultat annoncé.

Au contraire si tous les coefficients d'accroissement ε_r sont positifs, le nombre total des individus de toutes les espèces tendra vers $+\infty$. Car si ε est une limite inférieure positive des ε_r , on aura, d'après (5) à partir de l'instant initial t_0 ,

$$\frac{\frac{d}{dt} \sum_r \beta_r N_r}{\sum_r \beta_r N_r} > \varepsilon,$$

d'où

$$\log \frac{\sum \beta_r N_r}{\sum \beta_r N_r^0} > \varepsilon(t - t_0) \quad \text{ou} \quad \sum_r \beta_r N_r > \sum_r \beta_r N_r^0 e^{\varepsilon(t-t_0)}$$

On en déduit si $\alpha > \beta_r$ ($r = 1, 2, \dots, n$)

$$\sum_1^n N_r > \left(\frac{\sum \beta_r N_r^0}{\alpha} \right) e^{\varepsilon(t-t_0)},$$

d'où la conclusion annoncée.

Remarquons encore que si un seul ε_i des coefficients d'accroissement est > 0 , toutes les espèces ne peuvent s'épuiser. Sinon on aurait, à partir d'un certain temps,

$$\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt} > \frac{\varepsilon_i}{2},$$

incompatible avec l'épuisement de l'espèce (i).

Ajoutons que, dans le cas théorique où tous les ε seraient nuls,

$$\sum_r \beta_r \frac{dN_r}{dt} = 0,$$

d'où

$$\sum_r \beta_r N_r = \text{const.}$$

On en déduit que $\sum_r N_r$ reste compris entre deux nombres positifs.

Insistons sur ce point que, si tous les ε_i sont de même signe, il est impossible que toutes les espèces subsistent en restant bornées. Un état stationnaire et le cas de petites fluctuations sont donc alors impossibles.

S'il y a état stationnaire (avec toutes les espèces), on a d'après (4)

$$(6) \quad \sum_1^n a_{rs} N_s = \varepsilon_r \beta_r \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Le déterminant ⁽¹⁾ de ces équations (qu'on appellera déterminant fondamental) en N_i est symétrique gauche; il est donc nul si n est impair, et, si n est pair, carré d'un polynôme par rapport aux a_{rs} , donc ≥ 0 et > 0 en général. Nous sommes ainsi conduits, pour une étude plus approfondie, à distinguer les deux cas de n pair et n impair.

III. — CAS D'UN NOMBRE PAIR D'ESPÈCES QUI S'ENTRE-DÉVORENT.

4. Négligeons le cas infiniment peu probable où le déterminant de (6)

$$(7) \quad \begin{vmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & 0 & a_{23} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \cdot & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & \dots & a_{n,n+1} 0 \end{vmatrix}$$

(1) Voir à la fin du chapitre la Note mathématique.

serait nul et supposons-le donc positif. Désignons par $A_{h,k}$ le coefficient de l'élément $a_{h,k}$ de ce déterminant. On a aussi

$$A_{hk} = -A_{kh}.$$

Généralisons le procédé utilisé pour deux espèces (Chap. I, n° 3) et qui nous a fourni une intégrale première. Des équations (4) on déduit d'une part, comme on l'a fait,

$$(5) \quad \sum_{r=1}^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \varepsilon_r \beta_r N_r.$$

Formons le second membre d'une autre façon : si l'on écrit les équations (4) sous la forme

$$\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} - \varepsilon_r \beta_r = \sum_s a_{sr} N_s \quad (r = 1; 2, \dots, n),$$

et qu'on résolve par rapport aux N_i du second membre, on obtient le système équivalent

$$(8) \quad D \cdot N_h = \sum_{r=1}^n A_{hr} \left(\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} - \varepsilon_r \beta_r \right) \quad (h = 1, 2, \dots, n).$$

Il suffit pour cela de multiplier les deux membres des équations respectivement par $(A_{h1}, A_{h2}, \dots, A_{hn})$ et d'ajouter membre à membre, puisque

$$A_{h1} a_{h1} + A_{h2} a_{h2} + \dots + A_{hn} a_{hn} = D.$$

De (8), on déduit alors

$$\begin{aligned} \sum_{h=1}^n \varepsilon_h \beta_h N_h &= \frac{1}{D} \sum_{h=1}^n \varepsilon_h \beta_h \sum_{r=1}^n A_{hr} \left(\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} - \varepsilon_r \beta_r \right) \\ &= \frac{1}{D} \sum_{h=1}^n \sum_{r=1}^n A_{hr} \varepsilon_h \beta_h \beta_r \frac{d \log N_r}{dt} - \frac{1}{D} \sum_{h=1}^n \sum_{r=1}^n \varepsilon_h \beta_h \varepsilon_r \beta_r A_{hr}. \end{aligned}$$

En vertu de $A_{hk} = -A_{kh}$, ce dernier $\Sigma\Sigma$ est nul. L'autre est égal à

$$\sum_{r=1}^n \left[\frac{d \log N_r}{dt} \beta_r \left(\sum_{h=1}^n A_{hr} \varepsilon_h \beta_h \right) \right].$$

Or, si l'on désigne par q_i les racines de (6), de sorte que

$$(9) \quad q_i = -\frac{1}{D} \sum_{r=1}^n A_{ir} \varepsilon_r \beta_r = \frac{1}{D} \sum_{r=1}^n A_{ri} \varepsilon_r \beta_r = \frac{1}{D} \sum_{h=1}^n A_{hi} \varepsilon_h \beta_h,$$

la somme précédente devient

$$D \sum_{r=1}^n \beta_r q_r \frac{d \log N_r}{dt}.$$

Donc

$$\sum_{h=1}^n \varepsilon_h \beta_h N_h = \sum_{r=1}^n \beta_r q_r \frac{d \log N_r}{dt}.$$

La comparaison avec (5) donne immédiatement

$$\sum_{r=1}^n \beta_r \left(\frac{dN_r}{dt} - q_r \frac{d \log N_r}{dt} \right) = 0,$$

d'où

$$\sum_{r=1}^n \beta_r (N_r - q_r \log N_r) = \text{const.}$$

ou

$$(10) \quad \left(\frac{e^{N_1}}{N_1^{q_1}} \right)^{\beta_1} \left(\frac{e^{N_2}}{N_2^{q_2}} \right)^{\beta_2} \cdots \left(\frac{e^{N_n}}{N_n^{q_n}} \right)^{\beta_n} = \text{const.}$$

Ainsi toute solution de (5) dans un intervalle quelconque, formée de fonctions positives, satisfait à la relation (10).

5. Pour aller plus loin, supposons tous les q_i positifs, c'est-à-dire qu'il existe un état stationnaire.

En introduisant $n_i = \frac{N_i}{q_i}$, (10) s'écrit

$$(10') \quad \left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{q_1 \beta_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{q_2 \beta_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{q_n \beta_n} = \text{const. } C.$$

Mais si nous remarquons que pour $x > 0$, $\frac{e^x}{x} \geq e$ (1),

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{q_1 \beta_1} = \frac{C}{\left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{q_2 \beta_2} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{q_n \beta_n}} \leq \frac{C}{e^{q_2 \beta_2 + \cdots + q_n \beta_n}} = \frac{C}{e^{\sum_{r=1}^n q_r \beta_r}} e^{q_1 \beta_1},$$

(1) Voir page suivante la courbe $y = \frac{e^x}{x}$.

et, d'une façon générale,

$$\left(\frac{e^{n_r}}{n_r}\right)^{\alpha_r \beta_r} \leq K e^{\alpha_r \beta_r}, \quad \text{où} \quad K = \frac{C}{e^{\sum \alpha_r \beta_r}}$$

ou

$$(11) \quad \left(\frac{e^{n_r}}{n_r}\right) \leq K \frac{1}{\alpha_r \beta_r} e.$$

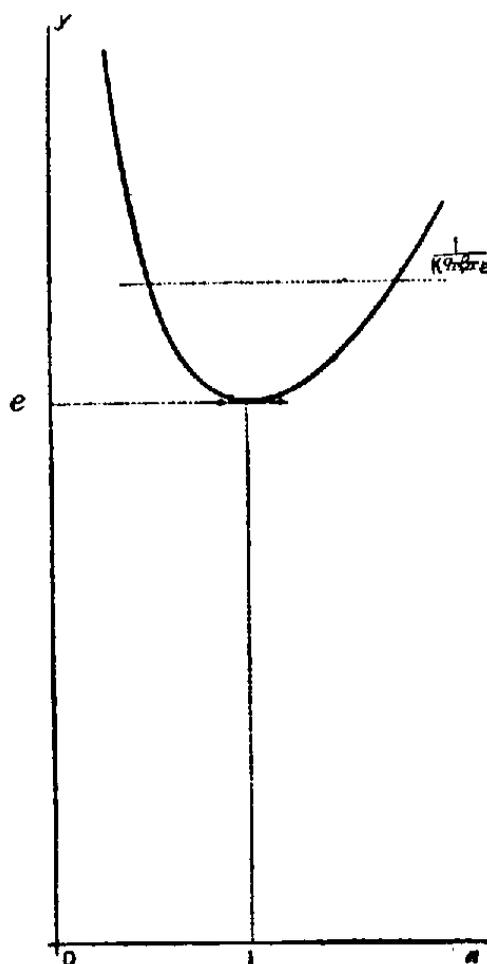
Il suffit de construire la courbe (1)

$$y = \frac{e^x}{x} \quad (x > 0)$$

pour voir que cette inégalité (11) entraîne que n_r reste dans un intervalle contenant 1 et dont les extrémités dépendent seulement des conditions initiales et des constantes α_r, β_r .

On en conclut que toute solution de (5) dans un intervalle (t_0, T) ,

Fig. 11.



correspondant à des valeurs données $N_r^0 > 0$ pour $t = t_0$ et formée de

(1) La fonction $y = \frac{e^x}{x}$ de $x > 0$ a comme dérivée $y' = e^x \frac{x-1}{x^2}$. Donc y décroît de $+\infty$ au minimum e pour $x = 1$, puis croît jusqu'à $+\infty$ (pour $x = +\infty$). La courbe représentative est un cas particulier de la courbe \mathcal{L}_1 de la figure 1.

fonctions positives, est telle que chacune de ces fonctions reste comprise entre deux nombres positifs indépendants de T (T peut être inférieur à t_0 , aussi bien que supérieur, d'ailleurs).

On peut en déduire l'existence effective ⁽¹⁾ d'une solution dans $(t_0, +\infty)$, ou même $(-\infty, +\infty)$ correspondant aux données $N_r^0 > 0$, limitée par les nombres précédents et il n'y en a qu'une pour les valeurs initiales.

Par conséquent *les espèces subsisteront, leurs nombres d'individus variant entre deux nombres positifs.*

L'équation (10') et les limitations (11) vont nous donner en outre un résultat important. Lorsque les N_i^0 tendent simultanément vers les q_i , les $\frac{e^{n_i^0}}{n_i^0}$ tendent vers e , C vers $e^{\sum \beta_r q_r}$ et K vers 1 (par valeurs supérieures),

donc les limitations $K \frac{1}{q_r \beta_r} e$, vers e . On en conclut que si les N_r^0 sont pris assez voisins des q_r , les intégrales $N_r(t)$ différeront des q_r respectifs d'une quantité inférieure à tout nombre positif arbitrairement donné. Autrement dit *l'état stationnaire est stable.*

Nous ne pouvons, jusqu'à présent, rien dire de plus; nous ne savons pas si les N_i ont des limites ou comment elles sont atteintes. Pour aller plus loin, *précisons d'abord le langage par quelques définitions.*

6. Si le nombre $N(t)$ des individus d'une espèce reste compris *entre deux nombres positifs*, on dira que l'espèce a une *variation bornée.*

Si $N(t)$ a des maxima et des minima relatifs au delà de tout instant, on dira que l'espèce a des *fluctuations indéfinies.*

Supposons que $N(t)$ ait une limite; il peut arriver qu'à partir d'un certain moment, elle varie toujours dans le même sens ou reste constante; on dira, dans ce cas, que $N(t)$ *tend asymptotiquement* vers sa limite (pas de fluctuations indéfinies). Dans le cas contraire, il y aura des fluctuations indéfinies, et comme la différence de deux extrema quelconques doit tendre vers zéro quand leurs époques tendent vers l'infini, on dira que les *fluctuations sont amorties.*

Si $N(t)$ n'a pas de limite, il y a nécessairement des fluctuations indéfinies, car $N(t)$, compris entre deux nombres, ne saurait rester croissante, décroissante ou constante à partir d'un certain moment sans avoir de limite. De plus, au delà de tout moment T , on pourra trouver t, t'

(1) Car la méthode des approximations successives permettra d'intégrer de proche en proche dans des intervalles de longueur au moins égale à un certain nombre $h > 0$.

tels que $|N(t) - N(t')|$ soit supérieur à un certain nombre *positif* fixe indépendant de T (*). Aussi dira-t-on que les fluctuations sont *non amorties*.

7. Complétons maintenant les résultats du n° 5 en montrant que, dans les mêmes conditions où les espèces ont des variations bornées, il y aura des *fluctuations non amorties* pour l'une au moins d'entre elles, en négligeant l'état stationnaire infiniment peu probable.

Dans le cas contraire, en effet, tous les N_i auraient des limites appartenant respectivement aux intervalles de variation et nous allons voir que c'est impossible.

Supposons que pour $t = \infty$, les N_i aient des limites l_i finies. D'après (4), les $\frac{dN_i}{dt}$ auraient aussi des limites finies λ_i ; tous ces λ_i sont nuls, car si $\lambda_r \neq 0$, on aurait, à partir d'un certain instant t_1 ,

$$\frac{dN_r}{dt} > \lambda_r - \varepsilon = \tau_1 > 0 \quad \text{si } \lambda_r > 0 \quad (\varepsilon > 0 \text{ assez petit}),$$

ou

$$\frac{dN_r}{dt} < \lambda_r + \varepsilon' = -\tau_1' < 0 \quad \text{si } \lambda_r < 0 \quad (\varepsilon' < 0 \text{ assez petit}),$$

d'où

$$N_r - (N_r)_{t_1} > \tau_1 (t - t_1),$$

ou bien

$$N_r - (N_r)_{t_1} < -\tau_1' (t - t_1),$$

ce qui est incompatible avec la propriété que N_r est positif et borné.

Mais si tous les λ_i sont nuls, les l_i vérifieront, d'après (4),

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} l_s = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

ce seront donc les racines q_i des équations (6).

Mais alors, tous les n_i tendent vers 1 et les $\frac{e^{n_i}}{n_i}$ vers e ; par suite,

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{q_1 \beta_1} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{q_2 \beta_2} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{q_n \beta_n}$$

tendra vers $e^{\sum_r q_r \beta_r}$.

(*) Soient S_T , I_T les bornes supérieure et inférieure de $N(t)$ pour $t \geq T$, (elles appartiennent à l'intervalle de variation) quand T tend vers l'infini, S_T ne croît pas, donc a une limite S et I_T qui ne décroît pas tend de même vers une limite $I \leq S$ (I et S sont dites plus *petite* et plus *grande limite* pour $t = \infty$); si l'on avait $I = S$, $N(t)$ tendrait vers ce nombre. Donc $I < S$. Et il suffit de prendre $\frac{S - I}{2}$ pour le nombre positif du texte.

Et comme ce produit est une constante, sa valeur initiale doit être égale à sa valeur limite, c'est-à-dire que

$$\left(\frac{e^{n_1^0}}{n_1^0}\right)^{q_1\beta_1} \dots \left(\frac{e^{n_n^0}}{n_n^0}\right)^{q_n\beta_n} = e^{\sum q_r\beta_r}$$

Or,

$$\frac{e^{n_i^0}}{n_i^0} \geq e,$$

et il n'y a égalité que si $n_i^0 = 1$.

Donc, l'égalité entraînerait que

$$n_i^0 = 1 \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

c'est-à-dire que les conditions initiales correspondraient à l'état stationnaire. S'il y avait un état limite, il y aurait donc toujours équilibre, d'où la proposition annoncée.

8. Après cette extension de la première loi donnée dans le cas de deux espèces, cherchons à faire celle de la loi de la conservation des moyennes.

Intégrons entre t_0 et t les deux membres des équations fondamentales

$$\beta_r \frac{1}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s.$$

Il vient

$$\beta_r \log \frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r \beta_r (t - t_0) + \sum_1^n a_{sr} \int_{t_0}^t N_s dt.$$

Introduisons

$$\mathcal{X}_s = \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t N_s dt,$$

valeur moyenne dans l'intervalle (t_0, t) .

On aura

$$\frac{\beta_r}{t - t_0} \log \frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} \mathcal{X}_s,$$

d'où, en résolvant, par rapport aux \mathcal{X}_s ,

$$D. \mathcal{X}_h = \sum_{r=1}^n A_{hr} \left(\frac{\beta_r}{t - t_0} \log \frac{N_r}{N_r^0} - \varepsilon_r \beta_r \right),$$

ce qui montre que, lorsque t tend vers $+\infty$, \mathcal{N}_h a une limite égale à

$$-\frac{1}{D} \sum_{r=1}^n A_{hr} \varepsilon_r \beta_r = q_r \quad [\text{voir form. (9)}],$$

puisque $\log \frac{N_r}{N_r^0}$ reste borné.

Ainsi, les moyennes $\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_r dt$ ont des limites pour t_∞ , qu'on appellera *moyennes asymptotiques* des nombres d'individus des diverses espèces.

D'où ce résultat qui est l'extension annoncée de la seconde loi :

Les moyennes asymptotiques des nombres N_i sont les nombres correspondant à l'état stationnaire, et par conséquent, indépendantes des conditions initiales; la connaissance des $\varepsilon_r, \beta_r, \alpha_{sr}$ les détermine.

9. Étudions, enfin, l'influence de la destruction des espèces et tâchons d'étendre la troisième loi donnée pour deux espèces. On considérerait alors une espèce dévorante et une espèce dévorée. Nous allons, dans notre cas général, supposer qu'aucune espèce ne peut être à la fois dévorante et dévorée; de façon que les espèces forment deux groupes : celles qui dévorent seront les p premières; celles qui sont dévorées seront les autres, de nos $p+1, \dots, n$. On suppose que les rencontres d'individus n'ont aucun effet s'ils sont d'espèces d'un même groupe. De sorte que

$$\begin{aligned} a_{hk} &= 0, & \text{si } h \leq p, k \leq p; \\ a_{ij} &= 0, & \text{si } i > p, j > p, \end{aligned}$$

et le déterminant fondamental D est de la forme

$$\begin{vmatrix} 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & a_{1,p+1} & a_{1,p+2} & \dots & a_{1,n} \\ 0 & . & . & \dots & 0 & \dots & \dots & \dots & \dots \\ . & . & . & \dots & . & \dots & \dots & \dots & \dots \\ 0 & . & . & \dots & 0 & a_{p,p+1} & a_{p,p+2} & \dots & a_{p,n} \\ a_{p+1,1} & \dots & a_{p+1,p} & & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & & 0 & 0 & \dots & 0 \\ \dots & \dots & \dots & & . & . & \dots & . \\ a_{n,1} & \dots & a_{n,p} & & 0 & . & \dots & 0 \end{vmatrix}.$$

Or, on voit très facilement que si $p \neq \frac{n}{2}$, ce déterminant est nul.

Supposons d'abord $p > \frac{n}{2}$; un terme du déterminant aura parmi ses facteurs p éléments appartenant aux p premières lignes, et comme $p > n - p$, ces p éléments ne pourront appartenir tous aux $n - p$ dernières colonnes; donc, l'un au moins est nul, et le terme considéré qui est quelconque dans le déterminant serait nul.

Si maintenant $p < \frac{n}{2}$, on considérera, dans tout terme du déterminant, les $n - p$ facteurs qui sont éléments des $n - p$ dernières lignes, et l'on voit que l'un au moins appartient aux $n - p$ dernières colonnes, donc est nul, d'où la proposition annoncée.

Si $p = \frac{n}{2}$, la théorie des déterminants permet de voir que

$$D = (-1)^{\frac{n}{2}} \begin{vmatrix} a_{1,p+1} & \dots & a_{1,n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{p,p+1} & \dots & a_{p,n} \end{vmatrix} \times \begin{vmatrix} a_{p+1,1} & \dots & a_{p+1,p} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n,1} & \dots & a_{n,p} \end{vmatrix}$$

et comme ces deux déterminants se déduisent l'un de l'autre par multiplication par $(-1)^{\frac{n}{2}}$, D est égal au carré de l'un ou l'autre; par suite, on peut considérer comme infiniment peu probable le cas où $D = 0$.

Si nous voulons utiliser la théorie qui précède, il nous faudra donc supposer $p = \frac{n}{2}$. Dans cette hypothèse $n = 2p$, considérons les équations de l'état stationnaire

$$(12) \quad \begin{cases} a_{1,p+1} q_{p+1} + a_{1,p+2} q_{p+2} + \dots + a_{1,2p} q_{2p} = \varepsilon_1 \beta_1, \\ a_{2,p+1} q_{p+1} + \dots + a_{2,2p} q_{2p} = \varepsilon_2 \beta_2, \\ \dots, \\ a_{p,p+1} q_{p+1} + \dots + a_{p,2p} q_{2p} = \varepsilon_p \beta_p, \\ a_{p+1,1} q_1 + a_{p+1,2} q_2 + \dots + a_{p+1,p} q_p = \varepsilon_{p+1} \beta_{p+1}, \\ a_{p+2,1} q_1 + a_{p+2,2} q_2 + \dots + a_{p+2,p} q_p = \varepsilon_{p+2} \beta_{p+2}, \\ \dots, \\ a_{2p,1} q_1 + a_{2p,2} q_2 + \dots + a_{2p,p} q_p = \varepsilon_{2p} \beta_{2p} \end{cases} \quad (n = 2p).$$

D'après la classification en espèces dévorantes et dévorées, les coefficients non nuls des q_i sont négatifs dans les p premières équations, positifs dans les autres.

Si donc il existe un état stationnaire, nécessairement $\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_p$ sont négatifs et $\varepsilon_{p+1}, \dots, \varepsilon_{2p}$ sont positifs.

Toutes ces hypothèses étant faites, il y a des fluctuations non amorties et des moyennes asymptotiques égales aux racines q_i du système (12).

Opérons une destruction, uniforme dans le temps et proportionnelle pour chaque espèce au nombre d'individus présents. Cela revient à faire diminuer les ε_i (ou seulement certains d'entre eux), les autres coefficients étant constants.

Supposons l'intensité de la destruction assez faible pour que les racines q_i de (12) restent positives, de telle sorte qu'on soit encore dans les conditions de la théorie qui précède.

S'il y a destruction d'une espèce dévorante au moins, nécessairement l'un des $q_i (i > p)$ augmente, et s'il y a destruction d'une espèce dévorée au moins, l'un des $q_i (i \leq p)$ diminue.

D'où la conclusion (*loi de la perturbation des moyennes asymptotiques*).

S'il y a, en nombres égaux, des espèces seulement dévorantes ou seulement dévorées pour lesquelles un état stationnaire est possible, une destruction uniforme et proportionnelle dans chaque espèce au nombre des individus (assez peu intense pour laisser la possibilité d'un état stationnaire, donc aussi de fluctuations non amorties) entraînera pour les moyennes asymptotiques une augmentation chez certaines espèces dévorées, une diminution chez certaines espèces dévorantes.

La variation pour chaque groupe est due, d'ailleurs, uniquement à la destruction des espèces de l'autre groupe.

10. Revenant maintenant aux hypothèses du n° 5, étudions les *petites fluctuations* autour de l'état stationnaire dont nous avons démontré la stabilité.

Les équations fondamentales

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right) N_r$$

peuvent s'écrire en introduisant les nombres q_i racines de

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} q_s = 0,$$

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n a_{sr} (N_s - q_s) N_r.$$

En posant

$$n_r = \frac{N_r}{q_r},$$

il vient enfin

$$(13) \quad \beta_r \frac{dn_r}{dt} = \sum_1^n a_{sr} q_s (n_s - 1) n_r.$$

Comme dans la théorie des petits mouvements en mécanique, posons $n_i = 1 + v_i$ et négligeons les produits $v_i v_j$. Il vient

$$(14) \quad \beta_r \frac{dv_r}{dt} = \sum_1^n a_{sr} q_s v_s.$$

On est ainsi ramené à l'intégration d'un système linéaire à coefficients constants.

Cherchons des solutions de la forme

$$(15) \quad \begin{cases} v_1 = A_1 e^{xt}, & v_2 = A_2 e^{xt}, & \dots, & v_n = A_n e^{xt} \\ & (A_i, x, \text{ constantes réelles ou non}), \end{cases}$$

La substitution nous donne la condition nécessaire et suffisante

$$(16) \quad A_r \beta_r x = \sum_1^n a_{sr} q_s A_s \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

à laquelle doivent satisfaire x et les A_i non tous nuls pour que le système (15) de fonctions non identiquement nulles constitue une solution.

Les A_i ne devant pas être tous nuls, il est nécessaire, puisqu'ils satisfont au système (16) homogène de n équations à n inconnues, que le déterminant de (16) soit nul :

$$(17) \quad \begin{vmatrix} -\beta_1 x & a_{21} q_2 & a_{31} q_3 & \dots & a_{n1} q_n \\ a_{12} q_1 & -\beta_2 x & a_{32} q_3 & \dots & a_{n2} q_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{1n} q_1 & a_{2n} q_2 & a_{3n} q_3 & \dots & -\beta_n x \end{vmatrix} = 0.$$

Lorsque x est racine de cette équation, le système (16) en A_i a au moins une solution formée de nombres non tous nuls définis à un facteur près; il y correspond un système (15), solution du système différentiel (14). Laissons de côté le cas infiniment peu probable où l'équation (17) aurait des racines multiples ⁽¹⁾. Comme elle est de degré n ⁽²⁾,

⁽¹⁾ La condition d'existence des racines multiples se traduit en effet par une relation d'égalité entre les a_{rs} , q_r , β_r .

⁽²⁾ Le terme de degré n est fourni par la diagonale principale $\beta_1 \beta_2 \dots \beta_n x^n$.

on pourra donc trouver n solutions (15),

$$(18) \quad \left\{ \begin{array}{lll} v_1 = A_1 e^{x_1 t}, & \dots, & v_n = A_n e^{x_n t}, \\ \dots\dots\dots & \dots, & \dots\dots\dots, \\ v_1 = A_1^n e^{x_1^n t}, & \dots, & v_n = A_n^n e^{x_n^n t}, \end{array} \right.$$

correspondant aux n racines de (17), les A_i de chacune n'étant pas tous nuls.

Or, il est aisé de montrer que les x_i sont des nombres purement imaginaires.

Soient, en effet, $a + bi$ une racine de (17), A_r ($r = 1, 2, \dots, n$) une solution non nulle correspondante de (16); pour la racine imaginaire conjuguée $a - bi$, les nombres A'_r imaginaires conjugués des A_r constitueront une solution correspondante non nulle de (16). Ainsi,

$$A_r \beta_r (a + bi) = \sum_1^n a_{sr} q_s A_s,$$

$$A'_r \beta_r (a - bi) = \sum_1^n a_{sr} q_s A'_s.$$

On déduit de ces égalités, respectivement,

$$(a + bi) \sum_r A_r \beta_r q_r A'_r = \sum_r \sum_s a_{sr} q_s A_s q_r A'_r,$$

$$(a - bi) \sum_r A'_r \beta_r q_r A_r = \sum_r \sum_s a_{sr} q_s A'_s q_r A_r,$$

d'où, par addition,

$$2a \sum_r A_r A'_r \beta_r q_r = \sum_r \sum_s (a_{rs} + a_{sr}) q_r q_s A_s A'_r = 0$$

et

$$2a \sum_r |A_r|^2 \beta_r q_r = 0.$$

Les q_r sont tous positifs et les A_r non tous nuls. Donc, nécessairement, $a = 0$. Ce qui prouve que toutes les racines de (17) sont purement imaginaires.

Comme elles sont deux à deux conjuguées, elles sont deux à deux opposées. On les désignera par

$$\begin{array}{cccc} ib_1, & ib_2, & \dots, & ib_{\frac{n}{2}}, \\ -ib_1, & -ib_2, & \dots, & -ib_{\frac{n}{2}}, \end{array}$$

Considérons alors deux solutions (18) correspondant à deux racines opposées,

$$\begin{aligned} &A_1 e^{ibt}, \quad A_2 e^{ibt}, \quad \dots, \quad A_n e^{ibt}, \\ &A'_1 e^{-ibt}, \quad A'_2 e^{-ibt}, \quad \dots, \quad A'_n e^{-ibt}, \end{aligned}$$

les coefficients de la seconde pouvant être pris égaux aux imaginaires conjuguées de la première. On déduit donc par addition la solution

$$\begin{aligned} &A_1 e^{ibt} + A'_1 e^{-ibt}, \\ &\dots\dots\dots, \\ &A_n e^{ibt} + A'_n e^{-ibt}; \end{aligned}$$

d'où, en utilisant la formule d'Euler,

$$e^{ix} = \cos x + i \sin x,$$

la solution

$$\begin{aligned} &(\Lambda_1 + \Lambda'_1) \cos bt + i(\Lambda_1 - \Lambda'_1) \sin bt, \\ &\dots\dots\dots, \\ &(\Lambda_n + \Lambda'_n) \cos bt + i(\Lambda_n - \Lambda'_n) \sin bt, \end{aligned}$$

dont les coefficients des fonctions trigonométriques sont réels et non tous nuls.

En groupant les racines opposées de (17), on obtient donc $\frac{n}{2}$ solutions de (14),

$$\begin{aligned} 1^{\text{re}} & \quad v_1 = L_1^1 \cos b_1 t + M_1^1 \sin b_1 t, \quad \dots, \quad v_n = L_n^1 \cos b_1 t + M_n^1 \sin b_1 t, \\ \dots & \quad \dots\dots\dots, \quad \dots, \quad \dots\dots\dots, \\ \left(\frac{n}{2}\right)^{\text{ième}} & \quad v_1 = L_1^{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} t + M_1^{\frac{n}{2}} \sin b_{\frac{n}{2}} t, \quad \dots, \quad v_n = L_n^{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} t + M_n^{\frac{n}{2}} \sin b_{\frac{n}{2}} t, \end{aligned}$$

ou

$$\begin{aligned} 1^{\text{re}} & \quad v_1 = \mu_1^1 \cos b_1 (t - \nu_1^1), \quad \dots, \quad v_n = \mu_n^1 \cos b_1 (t - \nu_n^1), \\ \dots & \quad \dots\dots\dots, \quad \dots, \quad \dots\dots\dots, \\ \left(\frac{n}{2}\right)^{\text{ième}} & \quad v_1 = \mu_1^{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} \left(t - \nu_1^{\frac{n}{2}}\right), \quad \dots, \quad v_n = \mu_n^{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} \left(t - \nu_n^{\frac{n}{2}}\right), \end{aligned}$$

les μ et ν étant réels et les μ d'un même indice supérieur non simultanément nuls (1).

Puisque dans l'équation (14) t ne figure pas, en remplaçant dans une solution t par $(t + \text{const.})$, on obtient une solution dépendant d'une constante arbitraire.

(1) On sait que

$$A \cos x + B \sin x = \sqrt{A^2 + B^2} \cos(x - \alpha) \quad \text{ou} \quad \alpha = \text{Arctang} \frac{B}{A}.$$

existent encore et sont égales aux racines q_i des équations (6). Mais si $0 < k_i < N_i < K_i$,

$$k_i < \frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_i dt < K_i,$$

d'où, en passant à la limite,

$$0 < k_i \leq q_i \leq K_i.$$

D'où il résulte que l'étude qui vient d'être faite dans ce paragraphe III, avec l'hypothèse de la possibilité théorique d'un état stationnaire, n'est autre que celle du cas le plus général où les espèces en nombre pair subsistent toutes avec des variations bornées [moyennant, bien entendu, le système (3)].

12. Terminons par l'examen d'un cas particulier qui ne rentre pas dans cette étude, et qu'on pourrait réaliser à peu près par voie artificielle de destruction ou d'apport d'individus; celui où tous les ε sont nuls, c'est-à-dire où chaque espèce, seule, serait stationnaire. Son étude va nous montrer l'influence des rencontres.

On a déjà dit (voir n° 3) que

$$(20) \quad \sum_r \beta_r N_r = \text{const.} \quad (1).$$

donc, que le nombre total des individus restait compris entre deux limites positives. En supposant toujours, naturellement, le déterminant fondamental différent de zéro, on déduit de

$$\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = \sum_s^n a_{sr} N_s \quad [\text{voir équ. (4)}],$$

en résolvant par rapport aux N_s ,

$$D.N_s = \sum_r A_{sr} \beta_r \frac{d \log N_r}{dt},$$

des racines q_i et l'on est ramené au cas de l'étude qui précède, de sorte que la fin du n° 7 s'applique.

D'ailleurs on peut se dispenser de voir tout de suite qu'il y a des fluctuations non amorties; car ce qui suit établit indépendamment de cela que l'on se trouve dans le cas de l'étude qu'on vient de faire.

(1) Remarquons que la nullité des ε_r entraîne celle de toutes les racines q_i des équations (6) et qu'alors cette intégrale première (20) n'est autre que (10) dans le cas particulier, $q_i = 0$ ($i = 1, 2, \dots, n$).

d'où, en transportant dans l'intégrale première (20),

$$\sum_s \beta_s \sum_r A_{sr} \beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = C > 0$$

ou

$$\sum_r \left[\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} \sum_s \beta_s A_{sr} \right] = C,$$

d'où, en intégrant,

$$(21) \quad N_1^{\beta_1 \sum_s \beta_s A_{s1}} \dots N_n^{\beta_n \sum_s \beta_s A_{sn}} = C_1 e^{Ct},$$

ce qui établit qu'il est impossible que toutes les espèces subsistent avec des variations bornées (1).

On conclut que chaque espèce sera bornée supérieurement (comme le nombre total d'individus) mais qu'elles ne peuvent toutes être bornées inférieurement par un nombre positif.

IV. — CAS D'UN NOMBRE IMPAIR D'ESPÈCES QUI S'ENTRE-DÉVORENT.

13. Le déterminant fondamental

$$\begin{vmatrix} 0 & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ \cdot & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & \dots & 0 \end{vmatrix}$$

symétrique gauche d'ordre impair est nul.

Si ses mineurs étaient tous nuls, ceux des éléments de la diagonale principale, en particulier, le seraient, et comme ce sont des déterminants symétriques gauches d'ordre pair, donc carrés de polynômes en a_{ij} , la nullité de tous les mineurs entraînerait des relations d'égalité entre les a_{ij} . On négligera ce cas infiniment peu probable.

Considérons alors dans le déterminant adjoint (qui est symétrique) une colonne d'éléments non tous nuls, ou des nombres proportionnels R_1, \dots, R_n (2). Alors

$$\sum_r^n a_{ir} R_r = 0,$$

quel que soit i .

C'est vrai si i n'est pas le numéro de la colonne dont les éléments

(1) Sinon, le premier membre de cette relation, qui serait toujours valable, resterait compris entre deux limites positives, tandis que le second tend vers $+\infty$.

(2) On sait d'ailleurs que si un déterminant Δ est nul, dans le déterminant adjoint Δ' ,

sont les R_r , d'après une propriété fondamentale du déterminant adjoint. C'est encore vrai, dans le cas contraire, puisque le Σ est alors, à un facteur près, le développement du déterminant fondamental qui est nul.

Alors, partons des équations

$$\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s ;$$

multiplions les deux membres respectivement par R_r , et ajoutons membre à membre. Il vient

$$\sum_1^n R_r \beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = \sum_1^n \varepsilon_r \beta_r R_r$$

puisque

$$\sum_r \sum_s a_{sr} R_r N_s = \sum_s \left[N_s \left(\sum_r a_{sr} R_r \right) \right] = 0,$$

d'où, en intégrant,

$$(22) \quad N_1^{\beta_1 R_1} N_2^{\beta_2 R_2} \dots N_n^{\beta_n R_n} = C e^{\left(\sum_r \varepsilon_r \beta_r R_r \right) t}.$$

En négligeant le cas infiniment peu probable où $\sum_r \varepsilon_r \beta_r R_r = 0$ (¹), on voit que le second membre, ou bien tend vers 0, ou bien tend vers $+\infty$ quand t croît indéfiniment. *Il est donc impossible que toutes les espèces subsistent avec des variations bornées, sinon les nombres N_i satisferaient toujours dès l'instant initial à la relation précédente, et le premier membre devrait rester compris entre deux nombres positifs alors qu'il n'en est pas de même pour le second membre.* Nous parlerons incidemment plus loin, à propos d'un autre problème, de la question du *passage à la parité* par épuisement d'une espèce (Chap. III, fin du n° 17).

14. A côté de ces résultats généraux, étudions le *cas particulier* où tous les ε sont nuls, réalisable à peu près par destruction et apport d'individus (de façon uniforme et proportionnelle dans chaque espèce au nombre d'individus présents) et dans lequel les conclusions seront tout différentes.

si tous les éléments ne sont pas nuls, les lignes sont proportionnelles, et aussi les colonnes. De plus si Δ est symétrique gauche d'ordre impair, les carrés des éléments d'une ligne ou d'une colonne de Δ' sont proportionnels aux éléments de la diagonale de Δ . Ceux-ci, déterminants symétriques gauches d'ordre pair, sont des carrés de polynômes P_i en des éléments de Δ ; on pourra donc choisir comme R_i ces nombres P_i pris avec des signes convenables (voir n° 17).

(¹) Remarquer que cette égalité est la condition pour que les équations de l'état stationnaire aient des racines (voir n° 18).

A côté de l'intégrale première

$$\sum_r \beta_r N_r = \text{const.},$$

nous écrivons celle qui se déduit de (22) en faisant tous les ε nuls :

$$(23) \quad N_1^{\beta_1 R_1} \dots N_n^{\beta_n R_n} = \text{const. } C,$$

Si tous les R_i sont de même signe, toutes les espèces auront des variations bornées, car, si L est une limite supérieure des N_i , on déduit de l'équation (23), si par exemple tous les R_i sont > 0 ,

$$N_i^{\beta_i R_i} \geq \frac{C}{L^{\sum \beta_i R_i}} \quad (1).$$

Ainsi, l'hypothèse sur les R_i entraîne que toutes les espèces aient des variations bornées. Elle entraîne aussi la possibilité d'un état stationnaire, puisque les équations de cet état,

$$\sum_1^n a_{rs} N_s = 0,$$

forment un système admettant comme racines des nombres proportionnels aux R_i (2), donc, en particulier, tous positifs.

Pour savoir s'il y a des fluctuations non amorties dans notre hypothèse, supposons que les N_i aient des limites l_i . Comme au n° 7, les $\frac{dN_i}{dt}$ tendraient vers zéro et les l_i satisferaient à

$$\sum_1^n a_{rs} l_s = 0$$

et en même temps à

$$\sum_r \beta_r l_r = \sum_r \beta_r N_r^0,$$

$$l_1^{\beta_1 R_1} \dots l_n^{\beta_n R_n} = (N_1^0)^{\beta_1 R_1} \dots (N_n^0)^{\beta_n R_n}.$$

Tirant des premières équations $l_r = \lambda \cdot R_r$ et portant dans la suivante,

(1) Ces inégalités permettent d'établir l'existence de solutions continues pour $t > t_0$, comprises entre deux nombres positifs, relatives aux équations fondamentales et aux valeurs initiales positives.

(2) Voir la Note mathématique, fin du chapitre, n° 18.

il vient

$$\lambda = \frac{\sum_r \beta_r N_r^0}{\sum_r \beta_r R_r}, \quad \text{d'où} \quad l_s = R_s \frac{\sum_r \beta_r N_r^0}{\sum_r \beta_r R_r}.$$

En transportant dans la dernière relation, il vient

$$\frac{|R_1|^{\beta_1 R_1} \dots |R_n|^{\beta_n R_n}}{\left[\sum_r \beta_r |R_r| \right]^{\sum_r \beta_r R_r}} = \frac{(N_1^0)^{\beta_1 R_1} \dots (N_n^0)^{\beta_n R_n}}{\left[\sum_r \beta_r N_r^0 \right]^{\sum_r \beta_r R_r}}.$$

En négligeant le cas infiniment peu probable où les conditions initiales satisferaient à cette relation, on peut donc conclure que les N_i ne sauraient tous avoir de limites, donc *qu'il y a des fluctuations non amorties* pour l'une au moins des espèces.

En ce qui concerne les *moyennes*, intégrons de t_0 à t les équations fondamentales

$$(24) \quad -\frac{\beta_r}{t-t_0} \log \frac{N_r}{N_r^0} = \sum_s a_{rs} \frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt$$

et adjoignons

$$(25) \quad \sum_s \beta_s \frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt = \sum_s \beta_s N_s^0.$$

En prenant $n-1$ des premières équations et celle-ci, on a un système de n équations en les quantités

$$\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt,$$

dont le déterminant est, au signe près, égal ⁽¹⁾ à

$$\sum_r \beta_r R_r > 0.$$

En résolvant ce système par la règle de Cramer, on obtient, pour les moyennes

$$\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt,$$

(1) Ce déterminant se déduit du déterminant fondamental en y remplaçant une ligne par les β_r . Il n'y a plus qu'à développer suivant les éléments de cette nouvelle ligne.

des expressions dont le dénominateur est le déterminant précédent, et dont le numérateur est linéaire à coefficients constants par rapport aux

$$\frac{1}{t-t_0} \log \frac{N_r}{N_r^0}$$

qui tendent vers zéro quand t tend vers ∞ , d'où l'existence de limites par ces moyennes. Il y a donc des *moyennes asymptotiques*

$$\mathcal{X}_s = \lim_{t \rightarrow \infty} \left[\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt \right]$$

qui satisfont, d'après (24)-(25), à

$$\sum_1^n a_{rs} \mathcal{X}_s = 0,$$

$$\sum_1^n \beta_s \mathcal{X}_s = \sum_1^n \beta_s N_s^0,$$

d'où (*voir plus haut*)

$$\mathcal{X}_s = R_s \frac{\sum_r \beta_r N_r^0}{\sum_r \beta_r R_r}.$$

Ces moyennes asymptotiques correspondent donc à un état stationnaire possible; elles dépendent des conditions initiales, mais sont proportionnelles à des nombres qui n'en dépendent pas.

Si l'on ne fait pas d'hypothèse sur les R_i , si toutes les espèces subsistent, alors, comme nous savons qu'elles sont bornées, le raisonnement qui précède établit l'existence de moyennes asymptotiques; ces moyennes, appartenant à l'intervalle de variation des N_i , sont des nombres positifs; donc,

$$\frac{R_s}{\sum_r \beta_r R_r} > 0;$$

tous les R_r sont donc du signe de

$$\sum_r \beta_r R_r \neq 0.$$

Le cas qui vient d'être traité est donc le cas le plus général où il y a des variations bornées par toutes les espèces (n impair, ε_i nuls).

Illustrons cette étude par un *exemple* : celui de trois espèces, la première dévorant la seconde, celle-ci la troisième, et la troisième la première, les ε_i étant nuls tous les trois. Alors

$$a_{21} > 0, \quad a_{32} > 0, \quad a_{13} > 0.$$

Le déterminant fondamental est

$$\begin{vmatrix} 0 & a_{12} & a_{13} \\ a_{21} & 0 & a_{23} \\ a_{31} & a_{32} & 0 \end{vmatrix}$$

et l'on pourra prendre

$$R_1 = a_{32}, \quad R_2 = a_{13}, \quad R_3 = a_{21}.$$

Les états stationnaires possibles correspondent à des nombres d'individus proportionnels à ces valeurs comme les moyennes asymptotiques.

Quant aux intégrales premières,

$$(26) \quad \beta_1 N_1 + \beta_2 N_2 + \beta_3 N_3 = \text{const.},$$

$$(27) \quad N_1^{\beta_1 a_{32}} N_2^{\beta_2 a_{13}} N_3^{\beta_3 a_{21}} = \text{const.},$$

elles permettent une représentation géométrique des variations des espèces. Le point (N_1, N_2, N_3) dans l'espace (N_1, N_2, N_3) décrit, en effet, la courbe d'intersection de la surface (27) par le plan (26). Et il se déplace toujours dans le même sens, car $\frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}, \frac{dN_3}{dt}$ ne sauraient s'annuler ensemble; sinon, N_1, N_2, N_3 auraient toujours été constantes ⁽¹⁾ et l'on ne serait pas dans le cas général des fluctuations non amorties.

15. Terminons par l'étude d'un cas très remarquable : celui de trois espèces dont la première se nourrit de la seconde, et celle-ci de la troisième, qui, seule dans le milieu, se multiplierait indéfiniment; ceci se traduit par

$$(28) \quad \begin{cases} \varepsilon_1 < 0, & \varepsilon_2 < 0, & \varepsilon_3 > 0; \\ a_{21} > 0, & a_{32} > 0, & a_{13} = 0. \end{cases}$$

C'est le cas où, dans une île, une espèce carnivore vivrait d'une

(1) Le système différentiel fondamental admet une solution unique au voisinage d'un instant et pour des valeurs des N_i à cet instant; si ces valeurs annulent les seconds membres, ce seront des constantes formant une solution, la solution. Il ne peut donc arriver que les dérivées de fonctions intégrales s'annulent simultanément sans avoir toujours été nulles; sinon, en considérant le moment où elles s'annulent ensemble pour la première fois, on obtiendrait une contradiction dans l'étude du voisinage.

espèce herbivore, la troisième espèce, végétale, étant supposée satisfaire aux diverses conditions que nous avons considérées, dans tout ce qui précède, comme remplies par les espèces animales seules considérées jusqu'ici. Ce serait encore le cas de plantes, de parasites et de parasites de ces parasites, d'où l'intérêt en agriculture.

Le système différentiel est alors, en posant, pour mettre les signes en évidence,

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 = -\alpha_1, \quad \varepsilon_2 = -\alpha_2, \quad \varepsilon_3 = \alpha_3, \quad a_{21} = a, \quad a_{32} = b, \\ (29) \quad \left\{ \begin{aligned} \beta_1 \frac{dN_1}{dt} &= (-\alpha_1 \beta_1 + a N_2) N_1, \\ \beta_2 \frac{dN_2}{dt} &= (-\alpha_2 \beta_2 - a N_1 + b N_3) N_2, \\ \beta_3 \frac{dN_3}{dt} &= (\alpha_3 \beta_3 - b N_2) N_3, \end{aligned} \right. \end{aligned}$$

d'intégrale première,

$$\beta_1 b \log(N_1) + \beta_3 a \log(N_3) = (-\alpha_1 \beta_1 b + \alpha_3 \beta_3 a) t + \text{const.}$$

ou

$$(30) \quad N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a} = C e^{(\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b) t}.$$

Dans ce cas particulier, on peut établir (1) que le système (29) admet

(1) S'il existe dans (t_0, T) une solution de trois fonctions continues positives correspondant aux valeurs initiales N_1^0, N_2^0, N_3^0 , on aura

$$\frac{d(\log N_3)}{dt} < \alpha_3 \quad \text{d'où} \quad \log \frac{N_3}{N_3^0} < \alpha_3 (T - t_0), \quad N_3 < N_3^0 e^{\alpha_3 (T - t_0)} = L_1$$

puis, grâce à l'équation en $\frac{dN_2}{dt}$

$$\frac{d \log N_2}{dt} < \frac{b}{\beta_2} N_3^0 e^{\alpha_3 (T - t_0)}, \quad \text{d'où} \quad N_2 < N_2^0 e^{\left(\frac{b}{\beta_2} N_3^0 e^{\alpha_3 (T - t_0)}\right) (T - t_0)} = L_2$$

et de même une limite supérieure pour N_1 .

On trouverait ensuite facilement des limites inférieures positives : par exemple la troisième équation donne

$$\frac{1}{N_3} \frac{dN_3}{dt} > -\frac{\alpha_3 \beta_3 + b L_2}{\beta_3},$$

d'où

$$\log \frac{N_3}{N_3^0} > -\frac{\alpha_3 \beta_3 + b L_2}{\beta_3} (t - t_0),$$

puis

$$\frac{N_3}{N_3^0} > e^{-\frac{(\alpha_3 \beta_3 + b L_2) (T - t_0)}{\beta_3}}$$

Par intégration dans de petits intervalles de proche en proche, on pourra (comme Chapitre I, p. 10, note) trouver effectivement dans (t_0, T) les trois fonctions formant la solution.

pour les valeurs positives N_1^0, N_2^0, N_3^0 correspondant à l'instant initial t_0 une solution formée de trois fonctions continues positives dans l'intervalle $(t_0, +\infty)$. Et il est aisé de voir que les fonctions N_2 et N_3 ne sauraient rester à partir d'un certain moment inférieures respectivement à des nombres plus petits, d'une part, (N_2) , que $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}$ et $\frac{\alpha_1 \beta_1}{a}$; et, d'autre part, (N_3) , que $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$; sinon, en ce qui concerne N_2 , à partir de ce moment, N_1 décroîtrait et tendrait vers zéro, tandis que N_3 croîtrait indéfiniment; au bout d'un certain temps, $\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt}$ resterait supérieur à un nombre positif, de sorte que N_2 tendrait vers $+\infty$, d'où contradiction; on raisonnerait de façon analogue relativement à N_3 (1).

Il est donc *impossible en particulier* que l'une de ces fonctions N_2, N_3 ou les deux, tendent vers zéro quand $t \rightarrow +\infty$, *c'est-à-dire que l'une au moins de ces deux espèces s'épuise.*

Pour aller plus loin, *supposons d'abord*

$$\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b > 0.$$

Alors, les fonctions intégrales N_1, N_3 satisfont à

$$N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a} \rightarrow +\infty,$$

de sorte qu'elles ne sauraient rester bornées toutes les deux à la fois; de plus, N_3 ne peut rester borné, sinon N_1 devrait tendre vers $+\infty$, et, d'après la seconde équation (29), N_2 tendrait vers zéro, de sorte que, d'après la troisième équation, N_3 finirait par croître indéfiniment. D'où la contradiction.

La fonction N_3 devant ainsi prendre des valeurs non bornées, les équations ne pourront plus correspondre à la réalité biologique de l'existence d'espèces dans un domaine fini. Il y a lieu de changer la mise en équation, ce que nous examinerons au chapitre suivant.

Supposons maintenant

$$\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b < 0.$$

Alors $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro et, comme N_3 ne tend pas vers zéro,

(1) On peut ajouter que N_2 ne saurait rester supérieure à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}$. Sinon en effet d'après la troisième équation N_3 devrait tendre vers zéro et d'après la seconde équation N_2 devrait tendre vers zéro.

N_1 aura pour $t = +\infty$ une plus petite limite ⁽¹⁾ égale à zéro, c'est-à-dire que pour certaines suites d'instants tendant vers $+\infty$, N_1 tendra vers zéro ⁽²⁾.

Un cas particulier intéressant est celui où l'espèce (1) s'épuise, la fonction N_1 tendant vers zéro, tandis que les autres N_2, N_3 restent voisines des valeurs moyennes $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}, \frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$ qu'elles auraient si elles étaient seules. On peut donner dans ce cas des formules précises représentant le phénomène. Posons

$$N_2 = \frac{\alpha_3 \beta_3}{b} (1 + \nu_2), \quad N_3 = \frac{\alpha_2 \beta_2}{b} (1 + \nu_3),$$

et négligeant dans les équations différentielles entre N_1, ν_2, ν_3 , les

⁽¹⁾ On entend par *plus petite limite* λ ou *plus grande limite* Λ pour $x = +\infty$, d'une fonction $f(x)$ deux nombres définis de la façon suivante :

Soient M_{x_0} et m_{x_0} les bornes supérieure et inférieure de $f(x)$ pour $x \geq x_0$; quand x_0 croît M_{x_0} ne peut pas croître et m_{x_0} ne peut pas décroître. Les nombres ont donc pour $x_0 \rightarrow +\infty$ des limites Λ et λ . Elles jouissent de la propriété que si pour une suite $x_n \rightarrow +\infty$, $f(x_n)$ a une limite, elle est au plus égale à Λ , au moins égale à λ ; Λ et λ peuvent d'ailleurs être atteints par ce procédé. Ceci justifie la dénomination de Λ et λ .

Dans le texte nous disons que la plus petite limite de N_1 est 0. Sinon elle serait > 0 et alors, à partir d'un certain moment N_1 serait supérieure à un nombre positif fixe; comme $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro N_3 devrait donc tendre vers zéro, ce qui fournit la contradiction cherchée.

⁽²⁾ On peut ajouter dans cette hypothèse $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b} < \frac{\alpha_2 \beta_2}{a}$ quelques renseignements sur les fonctions N_2 et N_3 .

On voit déjà que N_2 ne peut ni rester inférieure (pour t assez grand) à un nombre plus petit que $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}$, ni de même rester supérieure à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}$.

On sait aussi que N_3 ne peut rester à partir d'un certain moment inférieure à un nombre plus petit que $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$. Ajoutons qu'elle ne saurait se maintenir supérieure à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$. Sinon comme $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro, N_1 tendrait vers zéro. Alors N_2 devrait tendre vers $+\infty$ (2^e équation) et N_3 vers zéro (3^e équation).

On peut voir maintenant que N_2 ne peut tendre vers $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b}$ par valeurs *au plus égales* à cette limite. Sinon N_3 finirait par être non décroissante et aurait donc une limite qui serait nécessairement $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$, mais alors N_2 finirait par être décroissante, ce qui est incompatible avec l'hypothèse initiale.

Un raisonnement analogue montrerait que N_3 ne peut tendre vers $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$ par valeurs *au plus égales*.

doubles produits de ces quantités petites. Il vient

$$(31) \quad \left\{ \begin{array}{l} \beta_1 \frac{dN_1}{dt} = \left(-\alpha_1 \beta_1 + \frac{a \alpha_3 \beta_3}{b} \right) N_1, \\ \beta_2 \frac{dv_2}{dt} = \alpha_2 \beta_2 v_3 - a N_1, \\ \beta_3 \frac{dv_3}{dt} = -\alpha_3 \beta_3 v_2. \end{array} \right.$$

De la première équation, on tire

$$N_1 = N_1^0 e^{\left(\frac{a \alpha_3 \beta_3}{b \beta_1} - \alpha_1 \right) (t - t_0)}$$

Les deux autres deviennent

$$(32) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dv_2}{dt} - \alpha_2 v_3 = \frac{a}{\beta_2} N_1^0 e^{\left(\frac{a \alpha_3 \beta_3}{b \beta_1} - \alpha_1 \right) (t - t_0)} \\ \frac{dv_3}{dt} + \alpha_3 v_2 = 0. \end{array} \right.$$

La solution générale du système des équations sans second membre est [voir équation (10), Chap. I]

$$A \sqrt{\alpha_2} \sin(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B),$$

$$A \sqrt{\alpha_3} \cos(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B),$$

d'où, en ajoutant la solution particulière,

$$\frac{\alpha K N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)}, \quad \frac{-\alpha \alpha_3 N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)}$$

$$\left(K = \frac{a \alpha_3 \beta_3}{\beta_1} - \alpha_1 \right),$$

qu'on obtient en cherchant une solution de la forme

$$L e^{K(t-t_0)}, \quad M e^{K(t-t_0)},$$

la solution générale de (32),

$$v_2 = A \sqrt{\alpha_2} \sin(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B) + \frac{\alpha K N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)},$$

$$v_3 = A \sqrt{\alpha_3} \cos(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B) - \frac{\alpha \alpha_3 N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)},$$

A et B se détermineraient avec les valeurs initiales de v_2, v_3 ; on obtient finalement N_2, N_3 .

L'examen du *cas général* nous conduit à introduire une définition nouvelle; jusqu'à présent nous avons dit que lorsque la fonction N correspondant à une espèce tend vers zéro quand $t = +\infty$, l'espèce *s'épuise*; nous dirons que, lorsque la fonction $N > 0$ peut sans tendre vers zéro prendre des valeurs arbitrairement petites quand $t \rightarrow +\infty$ (c'est-à-dire lorsque sa plus petite limite pour $t = +\infty$ est nulle), l'espèce « *s'épuise d'une façon non régulière* » par opposition à l'autre cas où l'on pourrait dire qu'elle s'épuise de façon régulière. A cette *convention de langage mathématique* correspond un *postulat biologique*, celui de la disparition réelle de l'espèce dans tous les cas où la fonction correspondante, intégrale des équations différentielles correspondantes, a une plus petite limite nulle quand $t \rightarrow +\infty$.

Nous pourrions donc dire que, dans notre problème des trois espèces, si $\frac{\alpha_3\beta_3}{b} < \frac{\alpha_1\beta_1}{a}$, la première espèce s'épuise de façon régulière ou non.

NOTE MATHÉMATIQUE.

SUR LES DÉTERMINANTS ET LES SYSTÈMES D'ÉQUATIONS LINÉAIRES.

16. Indiquons brièvement sur ces questions ce qu'il faut en savoir pour comprendre l'usage qu'on en fait dans ce chapitre.

Pour définir un *déterminant*, on considère un tableau de n^2 nombres disposés suivant n lignes et n colonnes, qu'on notera par commodité pour rappeler leurs places, avec deux indices; par exemple,

$$\begin{array}{cccc} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & a_{nn} \end{array}$$

Prenons un nombre et un seul dans chaque ligne et chaque colonne et faisons le produit $a_{1\alpha_1}a_{2\alpha_2}\dots a_{n\alpha_n}$, où $\alpha_1\alpha_2\dots\alpha_n$ est une permutation des n premiers nombres entiers (c'est-à-dire l'ensemble des n premiers entiers rangés d'une certaine façon).

On dit que dans une telle permutation, deux éléments présentent une inversion si le plus grand est placé avant l'autre.

Si I est le nombre des inversions de la permutation $\alpha_1\dots\alpha_n$, on considérera $(-1)^I a_{1\alpha_1}\dots a_{n\alpha_n}$ qu'on appellera *terme* du déterminant du tableau. On fera la somme de tous les termes possibles correspondant à toutes les permutations $\alpha_1\dots\alpha_n$ des n premiers entiers, et on l'appellera valeur D du déterminant. On écrira

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}$$

($n =$ ordre du déterminant).

Exemple :

$$\begin{vmatrix} a & b \\ c & d \end{vmatrix} = ad - bc.$$

On démontre que la permutation des lignes et colonnes de même rang ne change pas l'ensemble des termes, que la permutation de deux lignes ou deux colonnes remplace l'ensemble des termes par l'ensemble des termes opposés; de sorte que si deux lignes ou deux colonnes sont identiques les termes doivent être deux à deux opposés et le déterminant nul.

On appelle *mineur* d'un déterminant relatif à un élément a_{pq} le déterminant δ_{pq} obtenu en supprimant dans le tableau la ligne et la colonne de a_{pq} .

Considérons le développement d'un déterminant et groupons les termes contenant un élément a_{pq} déterminé; le coefficient A_{pq} de a_{pq} dans leur somme $A_{pq} a_{pq}$ s'appelle le *coefficient* de l'élément a_{pq} . On démontre que

$$A_{pq} = (-1)^{p+q} \delta_{pq}.$$

En particulier les coefficients des éléments de la « diagonale principale » a_{11} , a_{22} , ..., a_{nn} sont égaux aux mineurs correspondants.

Remarquons maintenant qu'un terme ne pouvant contenir deux éléments d'une ligne ou d'une colonne déterminée, on peut grouper sans ambiguïté les termes contenant chaque élément d'une ligne, ou d'une colonne et l'on voit aussi que le déterminant est égal à

$$(35) \quad \begin{cases} D = A_{p1} a_{p1} + A_{p2} a_{p2} + \dots + A_{pn} a_{pn} \\ \text{ou} \\ D = A_{1q} a_{1q} + A_{2q} a_{2q} + \dots + A_{nq} a_{nq}, \end{cases}$$

selon qu'on développe suivant les éléments de la $p^{\text{ième}}$ ligne ou de la $q^{\text{ième}}$ colonne.

C'est cette propriété qu'on utilise pratiquement pour calculer un déterminant, car on se ramène à trouver la valeur de certains coefficients, c'est-à-dire de certains mineurs qui sont des déterminants d'ordre inférieur d'une unité. De proche en proche on se ramène à calculer des déterminants d'ordre 2, ce qui est immédiat.

Exemple :

$$\begin{vmatrix} a & b & c \\ a' & b' & c' \\ a'' & b'' & c'' \end{vmatrix} = a \begin{vmatrix} b' & c' \\ b'' & c'' \end{vmatrix} - b \begin{vmatrix} a' & c' \\ a'' & c'' \end{vmatrix} + c \begin{vmatrix} a' & b' \\ a'' & b'' \end{vmatrix} \\ = a(b'c'' - c'b'') - b(a'c'' - c'a'') + c(a'b'' - a''b').$$

Une conséquence intéressante de cette propriété de développement, c'est que si l'on multiplie les éléments d'une rangée (ligne ou colonne) par un même nombre, tous les termes et le déterminant sont multipliés par ce nombre; il suffit pour le voir de développer suivant les éléments de la rangée.

Comme le coefficient d'un élément est indépendant de sa ligne et de sa colonne,

on voit que si pour la $p^{\text{ième}}$ ligne

$$a_{pq} = \alpha^{(q)} + \beta^{(q)} :$$

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{p1} & \dots & a_{pn} \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix} = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \alpha^{(1)} & \dots & \alpha^{(n)} \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix} + \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \beta^{(1)} & \dots & \beta^{(n)} \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}.$$

Il suffit de développer suivant la $p^{\text{ième}}$ ligne. Analogue pour une colonne et extension facile.

On appelle *déterminant adjoint* d'un déterminant donné D, celui qu'on forme avec les coefficients des éléments de D, c'est-à-dire

$$D' = \begin{vmatrix} A_{11} & \dots & A_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ A_{n1} & \dots & A_{nn} \end{vmatrix}.$$

Si l'on prend dans D et D' deux rangées de même numéro et qu'on fasse la somme des produits d'éléments correspondants on trouve

$$A_{p1}a_{p1} + \dots + A_{pn}a_{pn} \quad (\text{lignes})$$

ou

$$A_{1q}a_{1q} + \dots + A_{nq}a_{nq} \quad (\text{colonnes}),$$

c'est-à-dire D.

Avec deux rangées de numéros différents, il vient :

$$A_{p1}a_{r1} + \dots + A_{pn}a_{rn} \quad (\text{lignes } p \text{ et } r)$$

ou

$$A_{1q}a_{1s} + \dots + A_{nq}a_{ns} \quad (\text{colonnes } q \text{ et } s).$$

Or ce sont les développements suivant les éléments de la $p^{\text{ième}}$ ligne ou la $q^{\text{ième}}$ colonne du déterminant obtenu en remplaçant, dans D, cette rangée par une autre parallèle (de numéro r ou s) du même déterminant. De sorte que

$$(34) \quad \begin{cases} A_{p1}a_{r1} + \dots + A_{pn}a_{rn} = 0 & (p \neq r), \\ A_{1q}a_{1s} + \dots + A_{nq}a_{ns} = 0 & (q \neq s). \end{cases}$$

On démontre que si D est d'ordre n , l'adjoint $D' = D^{n-1}$; et, facilement, par la théorie des équations linéaires, que si tous les éléments de D' ne sont pas nuls, deux rangées parallèles en sont proportionnelles lorsque $D = 0$ (voir n° 18, fin).

17. On dit qu'un déterminant est *symétrique* si $a_{pq} = a_{qp}$, c'est-à-dire si deux éléments quelconques symétriques par rapport à la diagonale principale sont égaux.

Il est dit *symétrique gauche* si $a_{pq} = -a_{qp}$; les éléments de la diagonale principale sont alors nuls.

On voit aisément qu'un *déterminant symétrique gauche d'ordre impair est nul*, ses termes étant deux à deux opposés. Car en permutant lignes et colonnes de même rang, on obtient un déterminant qui se déduit de l'autre en multipliant tous les termes par (-1) , donc tous les termes sont les produits par $(-1)^n$, c'est-

à-dire -1 , des anciens termes; comme d'autre part cette permutation ne doit pas changer l'ensemble des termes, on conclut immédiatement.

Dans un tel déterminant les mineurs de deux éléments symétriques se déduisent l'un de l'autre en permutant lignes et colonnes et changeant les signes des éléments; comme il y a un nombre pair de lignes, ces mineurs sont égaux. D'où $A_{pq} = A_{qp}$.

Le déterminant étant nul, les lignes de l'adjoint D' sont proportionnelles. Donc

$$\frac{A_{pp}}{A_{qq}} = \frac{A_{pq}}{A_{qp}}, \quad \text{d'où} \quad A_{pq} A_{qp} = (A_{pq})^2 = A_{pp} A_{qq}.$$

On en déduit :

$$\frac{(A_{p1})^2}{A_{11}} = \frac{(A_{p2})^2}{A_{22}} = \dots = \frac{(A_{pn})^2}{A_{nn}}$$

et

$$\frac{(A_{1q})^2}{A_{11}} = \frac{(A_{2q})^2}{A_{22}} = \dots = \frac{(A_{nq})^2}{A_{nn}}.$$

Les éléments des lignes et des colonnes de D' sont proportionnels à des mêmes nombres de carrés A_{11}, \dots, A_{nn} .

Passons aux *déterminants symétriques gauches d'ordre pair*; ce sont des *carrés parfaits* de polynômes par rapport à leurs éléments. Considérons en effet un tel déterminant d'ordre $n + 1$,

$$D = \begin{vmatrix} 0 & x_1 & x_2 & \dots & x_n \\ -x_1 & a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ -x_2 & a_{21} & \dots (\Delta) \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots & \dots \\ -x_n & a_{n1} & \dots & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}$$

dans lequel le mineur Δ du premier élément 0 est symétrique gauche d'ordre impair n .

Développons suivant les éléments de la première ligne; les coefficients sont égaux aux déterminants déduits de Δ en remplaçant la colonne correspondante de même rang i par

$$\begin{aligned} & (-1)^i x_1, \\ & \dots, \\ & (-1)^i x_n, \end{aligned}$$

on développera ces déterminants suivant ces colonnes et l'on trouvera aisément

$$D = \sum_{p=1}^n \sum_{q=1}^n A_{pq} x_p x_q.$$

Admettons que le théorème soit vrai pour $n - 1$; de sorte que A_{11}, \dots, A_{nn} seront des carrés de polynomes en α_{ij} ; multiplions ces polynomes par des facteurs ± 1 , de sorte qu'on obtienne des polynomes $\alpha_1, \dots, \alpha_n$ proportionnels aux

Si toutes les inconnues sont principales ($n = p$), c'est-à-dire pour un système

$$\begin{aligned} a_{11} x_1 + \dots + a_{1n} x_n &= b_1, \\ \dots, \\ a_{n1} x_1 + \dots + a_{nn} x_n &= b_n, \end{aligned}$$

avec

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix} \neq 0 \quad (\text{Cas de Cramer}),$$

il y a une solution unique, qu'on obtient d'ailleurs en multipliant respectivement par A_{1i} , A_{2i} , ..., A_{ni} et ajoutant, ce qui donne, grâce à (33) et (34),

$$Dx_i = A_{1i}b_1 + \dots + A_{ni}b_n.$$

Si toutes les inconnues ne sont pas principales, c'est-à-dire pour un système

$$\begin{aligned} a_{11} x_1 + \dots + a_{1p} x_p + a_{1p+1} x_{p+1} + \dots + a_{1n} x_n &= b_1, \\ \dots, \\ a_{p1} x_1 + \dots + a_{pp} x_p + a_{pp+1} x_{p+1} + \dots + a_{pn} x_n &= b_p \end{aligned}$$

avec

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{p1} & \dots & a_{pp} \end{vmatrix} \neq 0,$$

en supposant rangées au début les inconnues principales, il y a une infinité de solutions. La solution générale s'obtient en laissant arbitraires les inconnues non principales et résolvant par rapport aux autres.

2° Rang $r < p$; toutes les équations ne sont pas principales.

Rangeons au début inconnues et équations principales; dans le système

$$\begin{aligned} a_{11} x_1 + \dots + a_{1r} x_r + \dots + a_{1n} x_n &= b_1, \\ \dots, \\ a_{r1} x_1 + \dots + a_{rr} x_r + \dots + a_{rn} x_n &= b_r, \\ \dots, \\ a_{p1} x_1 + \dots + a_{pn} x_n &= b_p, \end{aligned}$$

de déterminant principal

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1r} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{r1} & \dots & a_{rr} \end{vmatrix} \neq 0;$$

considérons l'équation non principale

$$a_{r+\alpha,1} x_1 + \dots + a_{r+\alpha,r} x_r + \dots + a_{r+\alpha,n} x_n = b_{r+\alpha}.$$

Le déterminant

$$\left| \begin{array}{ccc|c} a_{11} & \dots & a_{1r} & b_1 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{r1} & \dots & a_{rr} & b_r \\ \hline a_{r+\alpha,1} & \dots & a_{r+\alpha,r} & b_{r+\alpha} \end{array} \right|$$

qu'on lui associe en bordant D convenablement, est dit *caractéristique* relatif à cette équation.

Il n'y a de solutions que si tous les caractéristiques (de toutes les équations non principales) sont nuls et s'il en est ainsi, le système équivaut au système des équations principales.

Exemple : Considérons le système

$$\begin{aligned} a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n &= b_1, \\ \dots & \dots, \\ a_{n1}x_1 + \dots + a_{nn}x_n &= b_n, \end{aligned}$$

où

$$D = \left| \begin{array}{ccc} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{array} \right| = 0,$$

mais tel que tous les mineurs de D ne soient pas nuls. On pourra prendre l'un d'eux comme déterminant principal et, pour que notre système de rang $(n-1)$ admette des solutions, il faut et suffit que le caractéristique relatif à l'équation non principale soit nul, c'est-à-dire, si

$$\left| \begin{array}{ccc} a_{11} & \dots & a_{1n-1} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n-1,1} & \dots & a_{n-1,n-1} \end{array} \right| \neq 0$$

(il n'y a qu'à ranger convenablement inconnues et équations) que

$$\left| \begin{array}{ccc} a_{11} & \dots & a_{1n-1}b_1 \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn-1}b_n \end{array} \right| = 0$$

ou

$$A_{1n}b_1 + A_{2n}b_2 + \dots + A_{nn}b_n = 0.$$

Cas particulier des équations homogènes, c'est-à-dire sans seconds membres ($b_i = 0$),

$$\begin{aligned} a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n &= 0, \\ \dots & \dots, \\ a_{p1}x_1 + \dots + a_{pn}x_n &= 0. \end{aligned}$$

Il y a toujours au moins la solution 0 ($x_1 = x_2 = \dots = x_n = 0$) et le système est toujours équivalent au système des équations principales.

Si $r = n$, ce système des équations principales admet autant d'inconnues que d'équations et il y a une solution unique qui sera donc la solution 0 .

Si $r < n$, ce système des équations principales admet plus d'inconnues que

d'après la formule (34). Si $i = j$ le premier membre de la relation est égal à D d'après (33), donc à zéro.

Les lignes du déterminant adjoint sont donc proportionnelles.

D'où la *conséquence* suivante, propriété utilisée plus haut, des déterminants adjoints : Étant donné un déterminant D nul et à mineurs non tous nuls, les éléments de deux rangées parallèles de l'adjoint D' sont proportionnels.

Il n'y a qu'à considérer le système d'équations linéaires, homogènes dont le déterminant de coefficients est justement ce déterminant D et l'on conclut à la proportionnalité pour les lignes de D'. Si l'on commence par permuter lignes et colonnes dans D, ce qui donne Δ , on conclut à la proportionnalité pour les lignes de l'adjoint Δ' de Δ . Et comme D' et Δ' se déduisent l'un de l'autre par permutation des lignes et colonnes, on conclut à la proportionnalité pour les colonnes D'.

19. Ajoutons quelques mots sur les *formes linéaires*. On appelle forme linéaire pour des variables x_1, \dots, x_n un polynôme homogène et du premier degré par rapport à l'ensemble des x_i

$$f \equiv ax_1 + \dots + lx_n.$$

Elle est dite nulle si tous les coefficients sont nuls; il en est ainsi si elle est égale à zéro pour toutes les valeurs possibles des x_i .

On dit que p formes linéaires aux n variables x_1, \dots, x_n sont *indépendantes* si l'on peut trouver des valeurs à attribuer aux variables pour lesquelles ces p formes prennent des valeurs arbitrairement choisies, autrement dit si le système

$$f_1 = x_1, \quad \dots, \quad f_p = x_p$$

admet une solution quels que soient les x_i . On démontre qu'une condition nécessaire et suffisante d'indépendance est que le rang du tableau des coefficients des inconnues soit juste égal au nombre p des formes. S'il y a n formes (autant que d'inconnues), cette condition est que le déterminant des coefficients des inconnues soit différent de zéro.

Une autre condition nécessaire et suffisante (qui justifie la dénomination) est qu'il n'existe pas de combinaison linéaire homogène $\lambda_1 f_1 + \dots + \lambda_p f_p$ à coefficients λ_i non tous nuls, qui soit identiquement nulle (nulle quels que soient les x_i).



CHAPITRE III.

ÉTUDE DE LA COEXISTENCE DE n ESPÈCES AVEC DES HYPOTHÈSES PLUS LARGES. — SYSTÈMES CONSERVATIFS ET DISSIPATIFS.

- I. *Première extension.* — On fait dépendre du nombre de ses individus le coefficient d'accroissement de chaque espèce vivant seule (en conservant l'hypothèse des équivalents). — 1. Nouvelles équations différentielles. — 2. Premières conséquences. — 3. Cas de possibilité d'un état stationnaire : il y a alors un état limite qui est celui-là. — 4. Rôle d'amortissement d'une certaine forme quadratique. — 5. Petites variations. — 6. Cas d'impossibilité d'un état stationnaire. — 7. Extension aux hypothèses précises adoptées dans 1. — 8. Reprise de l'étude du cas de trois espèces examiné au Chapitre II.
- II. *Théorie beaucoup plus générale.* — On prend pour expression de $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$ une fonction linéaire quelconque de N_i . Extension des résultats précédents. — 9. Équations différentielles. — 10. Hypothèse de l'existence d'une forme quadratique définie positive jouant le rôle de celle du paragraphe I et entraînant la résolubilité du système de l'état stationnaire. — 11. Cas où toutes les racines de ce système sont positives et petites variations. Autres cas.
- III. *Associations conservatives et dissipatives :* 12. Systèmes conservatifs. Définition et conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés au Chapitre II (§ II, III, IV). — 13. Théorèmes sur la valeur d'une association conservative. — 14. Systèmes dissipatifs. Définition et recherche de conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés dans les deux paragraphes précédents. — 15. Propriétés de la valeur d'une association dissipative. — 16. Perturbation dans un système variant au voisinage d'un état d'équilibre stable par l'apport d'individus, en petits nombres, d'espèces nouvelles. — 17. Applications de cette dernière étude. — 18. Nouvelle extension des hypothèses fondamentales.
- IV. *Introduction de l'hypothèse de variation des conditions extérieures :* 19. Dans le cas de petites variations. Superposition des variations propres et des fluctuations dues à des causes externes périodiques.
- Note mathématique :* 20. Sur les formes quadratiques.

I. — PREMIÈRE EXTENSION DES HYPOTHÈSES.

On prendra comme coefficient d'accroissement de chaque espèce vivant seule une fonction linéaire décroissante de son N (on conserve l'hypothèse générale des équivalents).

1. On a déjà rencontré plusieurs fois ce résultat théorique du développement indéfini au delà de toute limite d'une espèce d'une association biologique; comme on l'a dit, cela ne peut avoir de signification réelle. On comprend que nos raisonnements aient pu nous conduire à un tel résultat; ils supposent, en effet, que le coefficient d'accroissement de chaque espèce vivant seule, c'est-à-dire le $\frac{1}{N} \frac{dN}{dt}$ de cette espèce est une constante, en particulier, indépendante de N . Or, la réalité n'est ainsi approchée que si, dans le domaine délimité d'existence des êtres étudiés, l'espèce n'est pas trop nombreuse. Les raisonnements cessent d'être valables quand les N deviennent très grands.

Il y a donc lieu de modifier nos hypothèses; lorsqu'une espèce vit seule, au lieu de prendre pour équation différentielle de sa variation

$$\frac{dN}{dt} = \varepsilon N \quad (\text{d'où } N = N_0 e^{\varepsilon(t-t_0)})$$

qui ne saurait être valable quand N devient très grand, on prendra pour un domaine délimité

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \lambda N) N \quad (\lambda, \text{ constante positive}),$$

qui s'approchera davantage de la réalité et pourra être conservée pour toutes les valeurs de N .

L'intégration donne aisément

$$N = K \frac{\varepsilon e^{\varepsilon t}}{1 + K \lambda e^{\varepsilon t}}$$

de limite $\frac{\varepsilon}{\lambda}$ pour $t = +\infty$ si $\varepsilon > 0$. N ne tend plus vers $+\infty$ quand $\varepsilon > 0$.

Considérons maintenant, dans un milieu délimité donné, n espèces coexistantes ayant des actions réciproques et comme seule modification aux raisonnements du n° 2 (Chap. II), qui conduisent, avec l'hypothèse des équivalents pour le cas général, aux équations différentielles (3) du Chapitre II, remplaçons les coefficients d'accroissements ε_r par des fonctions linéaires

$$\varepsilon_r - \lambda_r N_r \quad (\lambda_r > 0).$$

On obtient les équations fondamentales

$$(1) \quad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r - \lambda_r \beta_r N_r + \sum_s^n a_{sr} N_s \right) N_r \quad (a_{sr} = -a_{rs}).$$

En posant $a_{rr} = \lambda_r \beta_r$ au lieu de $a_{rr} = 0$, elles s'écriront

$$(2) \quad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r - \sum_1^n a_{rs} N_s \right) N_r$$

avec

$$a_{rs} = -a_{sr} \quad (r \neq s),$$

$$a_{rr} > 0.$$

2. Faisons une étude analogue à celle du chapitre précédent *pour tout système de solutions* > 0 dans $(t_0, +\infty)$: on verra d'abord de la même façon que si tous les ε_i sont négatifs, les espèces s'épuisent toutes, et que si un seul ε_i est positif, elles ne peuvent toutes s'épuiser; enfin, que si tous les ε sont nuls, les N_i restent bornés. Ces résultats s'interprètent immédiatement si l'on remarque que les λ_i devant naturellement être très petits, les ε_i représentent sensiblement les coefficients d'accroissement quand les espèces sont peu nombreuses.

Il est intéressant de constater que, grâce aux nouvelles équations qui sont valables même pour de grandes valeurs des N , dans toute solution du système (1) correspondant à des valeurs initiales $N_r^0 > 0$, les fonctions composantes N_r supposées continues dans $(t_0, +\infty)$, donc > 0 (1) sont telles qu'aucune ne peut rester, à partir d'un certain temps, supérieure à un nombre pris assez grand. En effet, d'après (1),

$$\sum_1^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n \beta_r (\varepsilon_r - \lambda_r N_r) N_r.$$

Soit m_r le maximum, qui est ≥ 0 , du binôme $\varepsilon_r \beta_r N_r - \beta_r \lambda_r N_r^2$, puis ν_r tel que $N_r > \nu_r$ entraîne

$$\varepsilon_r \beta_r N_r - \beta_r \lambda_r N_r^2 < -\sum_1^n m_s - \eta \quad (\eta > 0).$$

(1) Les fonctions constituant une solution sont analytiques, c'est-à-dire développables en série entière de $t - t_0$ au voisinage de chaque valeur t_0 de t de leur intervalle d'existence et continuité (cela résulte de la forme des équations). Si une fonction s'annule en un point de cet intervalle, toutes ses dérivées successives seront nulles pour cette valeur de t , comme cela résulte des dérivations successives de

$$\frac{dN_r}{dt} = \varphi(t) N_r$$

et par suite la fonction serait nulle au voisinage. On en déduit qu'elle serait nulle dans tout l'intervalle de continuité.

Donc, en supposant $N_i^0 \geq 0$, si $N_i^0 = 0$, toujours $N_i = 0$; si $N_i^0 > 0$, toujours $N_i > 0$, ce qui est plus général que dans le texte.

Alors il est immédiat que si l'un des N_r , soit N_i , dépasse ν_i , on aura, à ce moment,

$$\sum_1^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} < -\eta.$$

Si donc, ce N_i restait supérieur à ν_i à partir de t_1 , on aurait, à partir de cet instant,

$$\sum_1^n \beta_r N_r < -\eta t + \text{const.}$$

et le premier membre finirait par être négatif, ce qui est impossible.

3. Pour faire une étude plus complète, *introduisons les équations de l'état stationnaire*

$$(3) \quad \varepsilon_r \beta_r = \sum_1^n a_{rs} N_s \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

et son déterminant, qui est le « déterminant fondamental » du système (2),

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}.$$

Il n'est pas nul, sinon les $\sum_1^n a_{rs} N_s$ s'annuleraient pour des valeurs non toutes nulles attribuées aux N_i , puisque le système d'équations homogènes

$$\sum_1^n a_{rs} N_s = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

serait de rang inférieur au nombre des inconnues. Alors

$$\sum_1^n \left(\sum_1^n a_{rs} N_s \right) N_r = \sum_r \sum_s a_{rs} N_r N_s = \sum_1^n a_{rr} N_r^2$$

devrait s'annuler pour des valeurs non toutes nulles des N_r , ce qui est impossible puisque *tous* les a_{rr} sont positifs.

Les équations (3) admettront donc une solution unique $q_1 \dots q_n$.

Supposons *tous* ces $q_i > 0$. Le système (2) pourra s'écrire

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n (q_s - N_s) a_{rs} N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

ou, en posant $n_r = \frac{N_r}{q_r}$,

$$(4) \quad \beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_1^n q_s a_{rs} (1 - n_s).$$

Comme dans le Chapitre II (n° 4), on pourra former pour toute solution de fonctions positives

$$\sum_r \beta_r q_r \left(\frac{dn_r}{dt} - \frac{d \log n_r}{dt} \right)$$

par le même procédé, mais on l'obtiendra plus vite en déduisant de (4)

$$q_r \beta_r \frac{1 - n_r}{n_r} \frac{dn_r}{dt} = \sum_1^n a_{rs} (1 - n_s) (1 - n_r) q_r q_s,$$

puis

$$\begin{aligned} \sum_1^n q_r \beta_r \frac{1 - n_r}{n_r} \frac{dn_r}{dt} &= \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q_r q_s (1 - n_r) (1 - n_s) \\ &= \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2, \end{aligned}$$

d'où

$$\sum_1^n q_r \beta_r (\log n_r - n_r) = \int_{t_0}^t \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 dt + \text{const.}$$

ou

$$(5) \quad \left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{q_1 \beta_1} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{q_n \beta_n} = C e^{-\int_{t_0}^t \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 dt},$$

qui remplace l'intégrale première (10) du Chapitre II.

Le second membre décroît, donc reste inférieur à C. On en déduit, en raisonnant comme au n° 5 (Chap. II), l'existence d'une solution mathématique relative à des valeurs initiales positives et formées de n_i compris entre deux nombres > 0 délimitant un intervalle contenant 1. On en conclut que *si un état stationnaire est possible avec toutes les*

espèces, il est stable, et que les espèces subsisteront avec des variations bornées.

On peut aller plus loin : au lieu de fluctuations *non* amorties (pour l'une au moins (Chap. II, nos 7 et 14), il y a un état limite qui est l'état stationnaire.

Montrons que l'équation (5) impose que tous les n_r tendent vers 1.

Le premier membre est supérieur ou égal à $e^{\sum_r q_r \beta_r}$, puisque

$$\frac{e^x}{x} \geq e \quad (x > 0).$$

Le second membre qui décroît ne peut donc tendre vers zéro. Donc,

$$\int_{t_0}^t \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 dt$$

qui croît reste borné. Si tous les n_r ne tendaient pas vers 1, l'un, n_i , ne tendrait pas vers 1 et l'on pourrait trouver $\varepsilon > 0$ tel que $|n_i - 1| > \varepsilon$ pour des instants postérieurs à tout instant aussi éloigné qu'on veut.

Mais, remarquons que, d'après (4), puisque les n_r sont bornés, $\left| \frac{dn_i}{dt} \right|$ est borné, de sorte que si $|n_i - 1| > \varepsilon$ à un certain moment τ , on aura $|n_i - 1| > \frac{\varepsilon}{2}$ pendant un intervalle $(\tau - \eta, \tau + \eta)$, η étant indépendant de τ (si M est une limite supérieure de $\left| \frac{dn_i}{dt} \right|$ fournie par (4), on pourra prendre $\eta = \frac{\varepsilon}{2M}$).

On pourra trouver une infinité d'instantes : $t_1, t_2, \dots, t_n, \dots$, la distance de deux consécutifs surpassant 2η , et en lesquels $|n_i - 1| > \varepsilon$. Mais alors

$$\int_{t_1}^{t_n} \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 dt > a_{ii} q_i^2 \frac{\varepsilon^2}{4} (n - 2) 2\eta$$

en considérant les intervalles $(t_2 - \eta, t_2 + \eta, \dots, (t_{n-1} - \eta, t_{n-1} + \eta))$, et les parties de l'intégrale qu'ils fournissent toutes supérieures à $a_{ii} q_i^2 \frac{\varepsilon^2}{4} 2\eta$.

Donc, $\int_{t_0}^{t_n}$ tend vers $+\infty$ avec n et t_n , ce qui est incompatible avec le résultat trouvé que $\int_{t_0}^t$ est une fonction croissante de t qui reste bornée quand t tend vers $+\infty$. La contradiction ainsi obtenue impose bien que tous les n_i doivent tendre vers 1.

Le cas qui vient d'être étudié, cas où un état stationnaire est possible, est le plus général dans lequel les espèces subsistent avec des variations bornées (sous les hypothèses du n° 1).

Car, lorsqu'il en est ainsi, l'intégration des équations (2) fournit le système

$$\frac{1}{t-t_0} \beta_r \log \frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r \beta_r - \sum_1^n a_{rs} \frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt,$$

qui admet une solution unique pour les $\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_s dt$.

On en déduit, comme au n° 8 (Chap. II), que ces quantités ont des limites (*existence de moyennes asymptotiques*) qui sont les racines du système de l'état stationnaire.

Les q_i limites des quantités $\frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t N_i dt$, qui sont comprises entre les bornes des N_i sont donc positives. C'est le cas précédent.

4. Ainsi, l'hypothèse d'actions diminuant les coefficients d'accroissement et qu'on a traduit par l'introduction des $-\lambda_r N_r$, ou la condition $a_{rr} > 0$, entraîne la disparition de fluctuations *non* amorties. Ces actions agissent comme en mécanique le frottement qui amortit les oscillations autour d'un état stable (en les remplaçant par des oscillations amorties, ou même dans certains cas après quelques-unes par un retour direct ⁽¹⁾ à l'état stable).

Des équations fondamentales

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r - \sum_1^n a_{rs} N_s \right) N_r,$$

on déduit

$$\frac{d}{dt} \left(\sum_1^n \beta_r N_r \right) = \sum_r \varepsilon_r \beta_r N_r - \sum_r \sum_s a_{rs} N_r N_s.$$

Si, à partir d'un certain moment, les causes constantes de variation disparaissent, c'est-à-dire si tous les ε deviennent et restent nuls, la forme quadratique en les N_i ,

$$(6) \quad \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} N_r N_s = \sum_r a_{rr} N_r^2,$$

(1) C'est-à-dire sans traverser l'état limite qui est l'état stable.

mesure la rapidité de décroissance de $\sum_r \beta_r N_r$, qui représente la « valeur » de l'association biologique (Chap. II, n° 2).

Elle caractérise le frottement interne qui tend à amoindrir la valeur de l'association biologique et produit l'amortissement et peut-être la suppression des fluctuations.

§. La façon dont l'état limite est atteint est précisée par l'étude du cas de petites variations au voisinage de l'état stationnaire.

Dans les équations (4),

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_s^n q_s a_{rs} (1 - n_s);$$

posons $n_r = 1 + v_r$, et négligeons les produits de deux v_i .

Il vient le système linéaire homogène à coefficients constants

$$(7) \quad \beta_r \frac{dv_r}{dt} = - \sum_s^n q_s a_{rs} v_s \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Pour intégrer, cherchons des solutions de la forme

$$v_1 = A_1 e^{xt}, \quad \dots, \quad v_n = A_n e^{xt}$$

(A_i , x constantes réelles ou non; A_i , non tous nuls).

La substitution donne

$$(8) \quad A_r \beta_r x = - \sum_s^n q_s a_{rs} A_s \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

d'où la condition nécessaire (puisque les A_i ne doivent pas être tous nuls) que le déterminant de ce système en les A_i soit nul,

$$(9) \quad \begin{vmatrix} a_{11} q_1 + \beta_1 x & a_{12} q_2 & \dots & a_{1n} q_n \\ a_{21} q_1 & a_{22} q_2 + \beta_2 x & \dots & a_{2n} q_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} q_1 & \dots & \dots & a_{nn} q_n + \beta_n x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\begin{vmatrix} a_{11} + \frac{\beta_1}{q_1} x & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} + \frac{\beta_2}{q_2} x & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & \dots & a_{nn} + \frac{\beta_n}{q_n} x \end{vmatrix} = 0.$$

tions particulières fournies et par les racines réelles $\alpha_1, \dots, \alpha_r$ et par les couples de racines imaginaires conjuguées : $\alpha_i \pm ib_i, \dots, \alpha_p \pm ib_p$.

$$(10) \left\{ \begin{aligned} v_1 &= C_1 \gamma_1 e^{\alpha_1 t} + \dots + C_r \gamma_r e^{\alpha_r t} \\ &\quad + [(K_1 \rho_1 + K'_1 \sigma_1) \cos b_1 t + (K_1 \sigma_1 - K'_1 \rho_1) \sin b_1 t] e^{a_1 t} \\ &\quad + \dots \\ &\quad + [(K_p \rho_p + K'_p \sigma_p) \cos b_p t - (K_p \sigma_p - K'_p \rho_p) \sin b_p t] e^{a_p t}, \\ v_2 &= C_1 \gamma_2 e^{\alpha_1 t} + \dots + C_r \gamma_r e^{\alpha_r t} \\ &\quad + [(K_1 \rho_2 + K'_1 \sigma_2) \cos b_1 t + (K_1 \sigma_2 - K'_1 \rho_2) \sin b_1 t] e^{a_1 t} \\ &\quad + \dots \\ v_3 &= \dots, \\ &\dots \\ v_n &= \dots, \end{aligned} \right.$$

Les crochets peuvent être écrits un peu différemment, sous la forme

$$H \cos(b_i t + \varphi),$$

H et φ constantes remplaçant K_i, K'_i . On voit que si toutes les racines sont réelles, aucun N_i n'aura de fluctuations indéfiniment, tandis que s'il y a des racines imaginaires, la présence des fonctions circulaires imposera des fluctuations au delà de tout instant. On voit le rôle d'amortissement des exponentielles à exposant négatif.

6. Quand les racines q_i ne sont pas toutes positives, écartons le cas où certaines seraient nulles et posons $n_r = \frac{N_r}{|q_r|}$; le système différentiel s'écrit alors

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_s^n q_s a_{rs} \left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s \right)$$

et le calcul du n° 3 conduit de la même façon à

$$(11) \quad \prod_{r=1}^n \left(\frac{1}{n_r} e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r} \right)^{\beta_r q_r} = C e^{-\int_{t_0}^t \sum_r^n a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right)^2 dt}$$

Supposons qu'il y ait une racine négative au moins et considérons une solution du système différentiel formé de fonctions continues dans $(t_0, +\infty)$, partant de valeurs initiales positives et, par conséquent, toujours positives. Si q_r est cette racine négative,

$$1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r = 1 + n_r > 1,$$

d'où

$$a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right)^2 > a_{rr} q_r^2,$$

de sorte que le second membre de (11) tend vers zéro quand t tend vers $+\infty$.

Comme les quantités

$$\left(\frac{e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r}}{n_r} \right)^{\beta_r q_r}$$

sont, si $q_r > 0$, supérieures ou égales à $e^{\beta_r q_r}$, le produit

$$\prod \left(\frac{e^{-n_r}}{n_r} \right)^{\beta_r q_r}$$

étendu aux q_r négatifs doit tendre vers zéro; donc, aussi le produit

$$\prod n_r^{\beta_r |q_r|}$$

étendu aux indices des racines négatives puisque

$$(e^{-n_r})^{\beta_r q_r} = (e^{n_r})^{\beta_r |q_r|} > 1.$$

Donc, s'il y a une seule racine négative, le n_r correspondant doit tendre vers zéro.

S'il y en a un nombre k et si $\varphi(t)$ désigne le produit $\prod_{\kappa} n_r^{\beta_r |q_r|}$ étendu à ces racines et tendant vers zéro, on peut seulement dire que l'un au moins des n_r correspondants est inférieur à $[\varphi(t)]^{\frac{1}{k\beta q}}$, où

$$0 < \beta < \beta_r, \quad 0 < q < |q_r|$$

pour tous les indices r des racines négatives.

Cela résulte de l'inégalité

$$\prod_{\kappa} n_r^{\beta q} < \varphi(t).$$

Ajoutons que si M est la borne inférieure de

$$\sum_1^n a_{rr} q_r^2 x_r^2$$

pour des valeurs des variables x_r dont l'une au moins est ≥ 1 ,

$$\int_{t_0}^t \sum_1^n a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right)^2 dt > M(t - t_0),$$

d'où

$$\varphi(t) < C e^{-M(t-t_0)}.$$

On ne peut rien dire de plus.

Concluons donc que, *s'il y a une seule racine négative, l'espèce correspondante doit s'épuiser. Et s'il y en a plusieurs l'une au moins des espèces correspondantes doit s'épuiser de façon régulière ou non.* Car si les plus petites limites pour $t = +\infty$ des n_r correspondants étaient toutes > 0 , $\varphi(t)$ ne saurait tendre vers zéro.

7. On a supposé plus haut (n° 1) $\lambda_r > 0$, c'est-à-dire $a_{rr} > 0$. Il y a quelque intérêt à voir comment il faut modifier légèrement nos raisonnements mathématiques si l'on remplace cette hypothèse par $a_{rr} \geq 0$.

D'abord, dans la dernière proposition du n° 2, si les N_r d'indices pour lesquels $a_{rr} = 0$ sont bornés, aucun des autres ne peut rester à partir d'un certain temps supérieur à un nombre choisi assez grand.

Ensuite, le déterminant D du n° 3 n'est pas nul si l'un des a_{rr} , soit a_{kk} , est > 0 et si le tableau déduit par suppression de la colonne de cet a_{kk} est de rang $n - 1$; sinon on pourrait donner à N_k une valeur arbitraire non nulle et résoudre

$$\sum_1^n a_{rs} N_s = 0$$

par rapport aux autres N_i ⁽¹⁾. Il s'ensuivrait que

$$\sum_1^n a_{rr} N_r^2$$

serait nulle pour ces valeurs des N_i , ce qui est incompatible avec $a_{kk} > 0$, $N_k \neq 0$. Aussi, si tous les a_{rr} ne sont pas nuls, en négligeant le cas infiniment peu probable où les a_{ij} satisferaient à l'une de certaines relations d'égalité, D n'est pas nul. Nous nous placerons dans ce cas. Reprenant le n° 3, on voit, sans avoir rien à modifier aux raisonnements, que si un état stationnaire est possible, toutes les espèces subsistent avec des variations bornées et réciproquement; de plus, *s'il y a un état limite pour toutes les espèces, c'est nécessairement l'état stationnaire* : car les limites doivent être égales aux moyennes asymp-

(1) Ce système aux inconnues $N_1, \dots, N_{k-1}, N_{k+1}, \dots, N_n$ serait de rang $n - 1$ et le déterminant caractéristique de l'équation non principale serait justement D .

totiques qui existent et sont égales aux racines de l'état stationnaire, puisque les fluctuations sont bornées et que $D \neq 0$; on peut ajouter pour les N_i d'indice i tel que $a_{ii} \neq 0$ et *seulement* pour ceux-là, qu'ils tendent vers les valeurs de l'état stationnaire. En ce qui concerne les *petites variations* les mêmes raisonnements montrent que les racines de (9) ont une partie réelle négative ou *nullé*, et cette nullité possible explique que certains N_i puissent ne pas avoir de limite. Enfin, le n° 6, repris avec l'hypothèse $a_{rr} \geq 0$, établit seulement, lorsqu'il y a une racine négative à l'épuisement de l'espèce correspondante d'indice i , *pourvu* que $a_{ii} \neq 0$. S'il y a plusieurs racines négatives, on ne pourra faire l'extension analogue que si l'un des a_{ii} correspondant est $\neq 0$.

8. Reprenons l'étude du cas de trois espèces *examiné au chapitre précédent* (n° 15).

a. Nous avons laissé de côté le cas $\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b > 0$, parce qu'on était conduit à des valeurs non bornées pour N_3 , pour lesquelles les équations différentielles ne pourraient plus correspondre à la réalité. Introduisons un terme $-\lambda N_3$ pour que les équations restent valables pour de grandes valeurs de N_3 et étudions donc le problème avec le nouveau système

$$(12) \quad \begin{cases} \beta_1 \frac{dN_1}{dt} = (-\alpha_1 \beta_1 + a N_2) N_1, \\ \beta_2 \frac{dN_2}{dt} = (-\alpha_2 \beta_2 - a N_1 + b N_3) N_2, \\ \beta_3 \frac{dN_3}{dt} = (\alpha_3 \beta_3 - \lambda N_3 - b N_2) N_3 \\ (a, b, \alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \lambda \text{ constantes } > 0), \end{cases}$$

qui, comme le système (29), Chapitre II, admet pour des valeurs initiales > 0 une solution continue positive dans $(t_0, +\infty)$.

b. Tout d'abord, au lieu de la formule (30), Chapitre II, on obtient

$$N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a} = e^{(\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b)t - a \lambda \int N_3 dt}$$

On peut voir encore que la fonction N_3 ne peut rester, à partir d'un certain moment, inférieure à $K < \frac{\alpha_3 \beta_3}{\lambda}$ et $\frac{\alpha_2 \beta_2}{b}$. Sinon, en effet, d'après la seconde équation, N_2 devrait tendre vers zéro et, à partir d'un certain

moment, $\beta_3 \frac{1}{N_3} \frac{dN_3}{dt}$ serait supérieur à un nombre positif, de sorte que N_3 ne resterait pas borné.

D'après cela, l'espèce N_3 ne saurait s'épuiser (1).

Dans le cas $\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b < 0$, on voit que $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro. On en conclut que la première espèce s'épuise d'une façon régulière ou non régulière (2).

Sinon à partir d'un certain temps N_1 resterait supérieur à un nombre > 0 et comme $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro, N_3 devrait tendre vers zéro, ce qui n'est pas.

c. Occupons-nous maintenant du cas non étudié de

$$\alpha_3 \beta_3 a - \alpha_1 \beta_1 b > 0.$$

Les racines des équations de l'état stationnaire s'obtiennent immédiatement dans l'ordre q_2, q_3, q_1 ,

$$q_1 = \frac{b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2}{a^2\lambda},$$

$$q_2 = \frac{\alpha_1\beta_1}{a} > 0,$$

$$q_3 = \frac{a\alpha_3\beta_3 - \alpha_1\beta_1 b}{a\lambda} > 0.$$

α. Si $b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2 > 0$ (λ assez petit), les trois racines sont positives; donc, il y aura des variations bornées pour les trois espèces et N_3 tendra vers q_3 . On en déduit par la formule des accroissements finis appliquée à une suite d'intervalles consécutifs égaux, que pour une suite d'instantants appartenant respectivement à ces intervalles, $\frac{dN_3}{dt}$ tend vers zéro et d'après la troisième équation N_2 vers q_2 . Ne prenons les instantants précédents que de deux en deux de façon à avoir une suite telle que l'intervalle de deux instantants consécutifs soit supérieur à une quantité fixe positive. On déduira par le même théorème des accroissements finis une nouvelle suite d'instantants tendant vers $+\infty$, pour laquelle $\frac{dN_2}{dt}$ tendra vers zéro et d'après la seconde équation N_1 vers q_1 . Comme dans

(1) Comme dans la première étude du cas de trois espèces, N_3 ne saurait rester à partir d'un certain moment supérieure à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_3\beta_3}{b}$.

(2) Ajoutons que, comme dans la première étude, N_3 ne saurait rester supérieure, à partir d'un certain moment, à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_2\beta_2}{b}$.

la suite initiale d'intervalles, la longueur commune peut être prise arbitrairement petite, on voit que dans tout intervalle de longueur donnée η on peut trouver séparément, pour chacune des fonctions $N_1, N_2, \frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}, \frac{dN_3}{dt}$ au moins un point où la différence avec le nombre correspondant q_1, q_2 ou 0 soit en module inférieur à ε donné à l'avance dès que l'intervalle est postérieur à un instant T qu'on peut fixer dès que l'on connaît η et ε .

On peut ajouter que si l'une des quantités $N_1, N_2, \frac{dN_1}{dt}, \frac{dN_2}{dt}, \frac{dN_3}{dt}$ a une limite, toutes tendront respectivement vers q_1, q_2 et 0. Par exemple, si N_1 a une limite, ce ne peut être que q_1 . Mais alors, d'après la seconde équation, $\frac{dN_2}{dt}$ tendra vers zéro; or, pour une suite d'instantes séparés par des intervalles de longueurs bornées, N_2 tend vers q_2 ; donc, $\left| \frac{dN_2}{dt} \right|$ étant borné, N_2 tendra vers q_2 quand $t \rightarrow +\infty$. On voit ensuite immédiatement que $\frac{dN_1}{dt}$ et $\frac{dN_3}{dt}$ tendront vers zéro. Cette remarque permet de conclure en particulier que *si l'une des espèces (1) et (2) a une limite, le système tendra vers l'état stationnaire (q_1, q_2, q_3)*.

β . Si $b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2 < 0$ (λ assez grand), il y a deux racines positives q_2, q_3 et une négative q_1 . La théorie générale ne permet pas de conclure à l'épuisement de la première espèce. Mais il est aisé de voir que la fonction N_1 ne peut rester à partir d'un certain moment supérieur à un nombre positif fixe arbitrairement choisi.

Remarquons d'abord que N_3 ne peut tendre vers q_3 . Sinon, on trouverait, en raisonnant comme plus haut, une suite d'instantes (séparés par des intervalles de longueurs supérieures à un nombre positif), pour laquelle $\frac{dN_3}{dt}$ tendrait vers zéro, et par suite, N_2 vers q_2 ; on en déduirait une nouvelle suite d'instantes où $\frac{dN_2}{dt}$ tendrait vers zéro, et par suite, N_1 vers q_1 . Et comme $q_1 < 0$, cette conséquence est absurde.

Reprenons alors les notations

$$n_1 = \frac{N_1}{|q_1|}, \quad n_2 = \frac{N_2}{q_2}, \quad n_3 = \frac{N_3}{q_3},$$

et la formule (11) du n° 6 dans notre cas de trois espèces,

$$(n_1 e^{n_1})^{\beta_1 |q_1|} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2} \right)^{\beta_2 q_2} \left(\frac{e^{n_3}}{n_3} \right)^{\beta_3 q_3} = C e^{-\int_{t_0}^t \lambda \beta_3 q_3^{1-n_3} dt}$$

Si $n_1 > \omega > 0$, il en résulterait que n_1, n_2, n_3 seraient bornées, et par suite, les dérivées. Mais alors $\left| \frac{dN_3}{dt} \right|$ étant borné et n_3 ne tendant pas vers 1, $\int_{t_0}^t (1 - n_3)^2 dt$ tendra vers $+\infty$ (voir le raisonnement fin du n° 3), et le second membre de l'équation précédente tendra vers zéro; tandis que d'après l'hypothèse, $n_1 > \omega$, le premier membre resterait supérieur à

$$(\omega e^\omega)^{\beta_1 q_1} e^{\beta_2 q_2 + \beta_3 q_3} > 0.$$

La contradiction prouve l'absurdité de l'hypothèse $n_1 > \omega$.

Par conséquent, pour une suite d'instantan tendant vers $+\infty$, N_1 tendra vers zéro, c'est-à-dire que *la première espèce doit s'épuiser de façon régulière ou non*.

d. Plaçons-nous dans le cas où la première espèce s'épuise (de façon régulière, comme il est sous-entendu lorsqu'on ne précise pas) et étudions ce que deviennent les autres espèces. En négligeant à partir d'un certain moment la première, leur évolution future correspondra aux variations des intégrales du système

$$(14) \quad \begin{cases} \beta_2 \frac{dN_2}{dt} = (-\alpha_2 \beta_2 + b N_3) N_2, \\ \beta_3 \frac{dN_3}{dt} = (\alpha_3 \beta_3 - \lambda N_3 - b N_2) N_3, \end{cases}$$

dont les équations de l'état stationnaire fournissent, pour les deux espèces,

$$q'_2 = \frac{b \alpha_3 \beta_3 - \lambda \alpha_2 \beta_2}{b^2}, \quad q'_3 = \frac{\alpha_3 \beta_2}{b} > 0.$$

α . Si $b \alpha_3 \beta_3 - \lambda \alpha_2 \beta_2 > 0$, les deux racines sont positives; comme dans (c), on verra que N_3 tend vers q'_3 , que pour des suites convenables d'instantan tendant vers $+\infty$, N_2 tend vers q'_2 . En particulier, on retrouve ce résultat que, *s'il y a un état limite, c'est l'état stationnaire (q'_2, q'_3)*.

β . Si $b \alpha_3 \beta_3 - \lambda \alpha_2 \beta_2 < 0$, on conclurait en raisonnant comme dans β de (c), que la seconde espèce s'épuise d'une façon régulière ou non.

e. En négligeant le cas d'égalité et *supposant que toutes les espèces aient des états limites nuls ou non*, on obtiendra facilement les conclusions suivantes :

Si $\lambda < \frac{b \alpha_3 \beta_3}{\alpha_2 \beta_2}$, les deuxième et troisième espèces subsistent (limites

positives). La première subsistera lorsque $\frac{b}{a} \frac{a x_3 \beta_3 - b x_1 \beta_1}{x_2 \beta_2}$ sera positif et supérieur à λ , sinon elle s'épuisera ;

Si $\lambda > \frac{b x_3 \beta_3}{x_2 \beta_2}$, les deux premières espèces disparaîtront et la troisième subsistera.

Suivant la grandeur de λ , la troisième espèce pourra ou non nourrir la seconde espèce, et la première au travers de la seconde.

f. Comment les limites sont-elles atteintes ?

Quand les deux premières espèces s'épuisent, la troisième tend vers sa limite en restant d'un même côté (1), nous dirons sans fluctuations indéfinies *autour* de sa limite.

Quand la première espèce s'épuise seule

$$\left(\text{cas de } \frac{b}{a} \frac{a x_3 \beta_3 - b x_1 \beta_1}{x_2 \beta_2} < \lambda < \frac{b x_3 \beta_3}{x_2 \beta_2} \right),$$

négligeons-la à partir d'un certain moment et étudions les deux autres supposées *seules* dans la suite.

Employons ensuite le procédé classique de l'étude des *petites fluctuations*, pour celles *des deux espèces* (2) et (3) au voisinage de l'état limite.

L'équation (9), appliquée à ce cas, donne

$$(14) \quad \begin{vmatrix} \frac{\beta_2}{q_2'} x & -b \\ +b & \lambda + \frac{\beta_3}{q_3'} x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\frac{\beta_2 \beta_3}{q_2' q_3'} x^2 + \lambda \frac{\beta_2}{q_2'} x + b^2 = 0,$$

de discriminant

$$\Delta = \left(\frac{\beta_2}{q_2'} \lambda \right)^2 - 4b^2 \frac{\beta_2 \beta_3}{q_2' q_3'},$$

du signe de

$$q_3' \beta_2 \lambda^2 - 4b^2 \beta_3 q_2'$$

ou

$$\frac{\alpha_2 \beta_3^2}{b} \lambda^2 - 4\beta_3 (b \beta_3 x_3 - \lambda x_2 \beta_2),$$

(1) Ce qui est rigoureusement vrai sans négliger les deux premières espèces à partir d'un certain moment. Cela résulte de ce que $\frac{dN_3}{dt} < 0$ quand N_3 passe par sa valeur limite.

c'est-à-dire de

$$f(\lambda) \equiv \frac{\alpha_2 \beta_2^2}{b} \lambda^2 + 4 \alpha_2 \beta_2 \beta_3 \lambda - 4 \alpha_3 \beta_3^2 b \equiv \frac{\alpha_2 \beta_2^2}{b} \lambda^2 + 4 \alpha_2 \beta_2 \beta_3 \left(\lambda - \frac{b \alpha_3 \beta_3}{\alpha_2 \beta_2} \right).$$

Si λ' , λ'' sont les racines de ce trinôme $f(\lambda)$,

$$\lambda' < 0 < \lambda'' < \frac{b \alpha_3 \beta_3}{\alpha_2 \beta_2}.$$

Comme

$$f\left(\frac{b}{a} \frac{a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1}{\alpha_2 \beta_2}\right) = \frac{b}{a^2 \alpha_2} [(a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1)^2 - 4 a b \alpha_2 \alpha_1 \beta_1 \beta_3]$$

peut être positif ou négatif,

$$\frac{b}{a} \frac{a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1}{\alpha_2 \beta_2}$$

peut être inférieur ou supérieur à la racine λ'' .

Dans le premier cas, si

$$\left\{ \begin{array}{c} 0 \\ \frac{b}{a} \frac{a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1}{\alpha_2 \beta_2} \end{array} \right\} < \lambda < \lambda'',$$

l'équation (14) aura un discriminant négatif et ses racines imaginaires; donc fluctuations indéfinies autour des limites; si

$$\lambda'' < \lambda < \frac{b \alpha_3 \beta_3}{\alpha_2 \beta_2},$$

racines réelles et pas de fluctuations au delà d'un certain moment.

Dans le second cas, où

$$\lambda'' < \frac{b}{a} \frac{a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1}{\alpha_2 \beta_2} < \lambda < \frac{b \alpha_3 \beta_3}{\alpha_2 \beta_2};$$

l'équation (14) a ses racines réelles et il n'y a pas de fluctuations indéfinies.

Enfin, considérons le cas où les trois espèces subsistent et tendent vers des états limites, et pour lequel

$$0 < \lambda < \frac{b}{a} \frac{a \alpha_3 \beta_3 - b \alpha_1 \beta_1}{\alpha_2 \beta_2}.$$

L'étude des petites variations repose sur l'équation

$$(15) \quad \begin{vmatrix} \frac{\beta_1}{q_1} x & -a & 0 \\ a & \frac{\beta_2}{q_2} x & -b \\ 0 & b & \lambda + \frac{\beta_3}{q_3} x \end{vmatrix} = 0,$$

ou

$$\beta_1 \beta_2 x^2 (\lambda q_3 + \beta_3 x) + b^2 \beta_1 q_2 q_3 x + a^2 q_1 q_2 (\lambda q_3 + \beta_3 x) = 0.$$

On en trouve les racines réelles en prenant l'intersection de la courbe

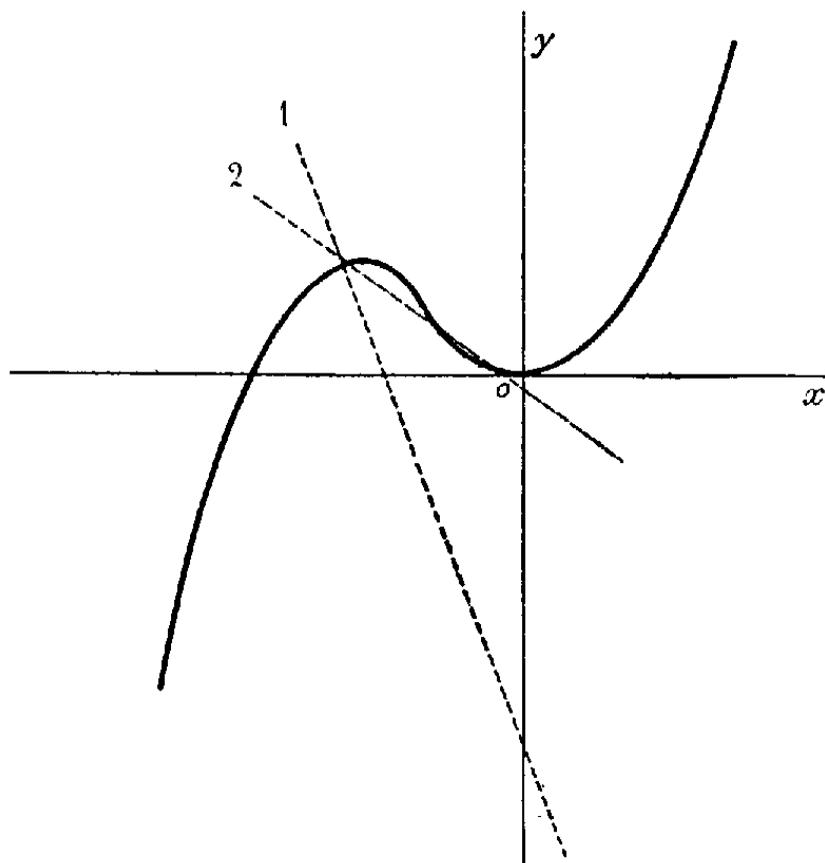
$$y = \beta_1 \beta_2 x^2 (\lambda q_3 + \beta_3 x) = \beta_1 \beta_2 x^2 \left(\frac{a x_3 \beta_3 - x_1 \beta_1 b}{a} + \beta_3 x \right)$$

indépendante de λ , avec la droite

$$\begin{aligned} y &= -b^2 \beta_1 q_2 q_3 x - a^2 q_1 q_2 (\lambda q_3 + \beta_3 x) \\ &= x_1 \beta_1 \left[x_2 \beta_2 \beta_3 - b \frac{(a x_3 \beta_3 - b x_1 \beta_1) (b \beta_1 + a \beta_3)}{a^2 \lambda} \right] x \\ &\quad - \frac{x_1 \beta_1}{a^2} (a x_3 \beta_3 - x_1 \beta_1 b) [b (a x_3 \beta_3 - b x_1 \beta_1) - a \lambda x_2 \beta_2]. \end{aligned}$$

La courbe est tracée ci-dessous. Il s'agit de voir comment varie la

Fig. 12.



droite quand λ parcourt son intervalle de variation de 0 à $\frac{b}{a} \frac{a x_3 \beta_3 - b x_1 \beta_1}{x_2 \beta_2}$.

Son point d'intersection avec Oy va de $-\infty$ à 0 et sa pente varie de $-\infty$ à $-b\alpha_1\beta_1^2\alpha_2\beta_2$.

On voit donc qu'il y a d'abord un seul point réel d'intersection de la droite et de la courbe, puis trois quand λ dépasse une valeur λ_0 assez voisine de $\frac{b}{a} \frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$.

Donc, si $0 < \lambda < \lambda_0$, les petites variations s'obtiennent en sommant, pour N_1, N_2, N_3 , un terme à exponentielle décroissante et une fonction pseudo-périodique s'amortissant; si

$$\lambda_0 < \lambda < \frac{b}{a} \frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2},$$

il n'y a plus de fluctuations indéfinies.

Ainsi est précisé *le rôle d'amortissement du facteur λ* , qu'on a introduit seul, pour simplifier et pour lequel on peut faire, de la façon suivante, un *résumé* de son influence bien conforme à l'intuition (en supposant toujours qu'il y ait des états limites).

Dans le cas où les trois espèces subsisteraient avec $\lambda = 0$, faisons croître λ . D'abord, les espèces subsistent et ont un état limite atteint au début avec des fluctuations indéfinies autour des limites, puis sans telles fluctuations. Ensuite, la première espèce devra s'épuiser et les deux autres ont des limites qui, lorsque l'on considère ces deux espèces comme seules à partir d'un moment assez éloigné, peuvent être atteintes dès le début ou non sans fluctuations indéfinies autour d'elles. λ croissant encore, la seconde espèce devra s'épuiser, et seule la troisième subsistera et tendra vers une limite sans fluctuations indéfinies autour de sa limite.

Lorsque pour $\lambda = 0$ ne subsistent que la seconde et la troisième espèce, il y aura pour elles un état limite qui sera atteint lorsqu'on néglige la première espèce à partir d'un certain moment, d'abord avec des fluctuations indéfinies autour des limites, puis sans telles fluctuations. λ croissant encore, la seconde espèce ne pourra subsister et la troisième aura une limite sans fluctuations indéfinies autour de cette limite.

II. — THÉORIE BEAUCOUP PLUS GÉNÉRALE.

On prendra comme coefficient d'accroissement $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$ des fonctions linéaires quelconques des N_i .

9. On peut élargir beaucoup les hypothèses avec un développement

théorique différant peu du précédent. En supposant, comme plus haut, que, dans un milieu délimité pour chaque espèce vivant seule, le coefficient d'accroissement soit fonction linéaire du nombre des individus, faisons l'hypothèse que les rencontres dans le temps dt d'individus d'espèces différentes (r) et (s) provoquent immédiatement pour chacune de ces espèces une variation de leur nombre proportionnelle au nombre de ces rencontres.

On obtient ainsi, pour l'accroissement dN_r pendant dt ,

$$dN_r = (\varepsilon_r - \lambda_r N_r) N_r dt + (\alpha_{r1} N_1 N_r + \dots + \alpha_{r,r-1} N_{r-1} N_r + \alpha_{r,r+1} N_{r+1} N_r + \dots + \alpha_{r,n} N_n N_r) dt$$

($\varepsilon_r, \lambda_r, \alpha_{ij}$ constantes).

D'où les équations différentielles

$$(16) \quad \left\{ \begin{aligned} \frac{dN_r}{dt} &= \left(\varepsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n; \\ &\varepsilon_r, p_{rs}, \text{ constantes quelconques}) \end{aligned} \right.$$

avec l'hypothèse des équivalents, elles seraient de la forme (2) avec α_{rr} quelconque, qui, pour la conformité avec la réalité, devrait être supposé ≥ 0 ou même > 0 , et c'est alors le cas du paragraphe I qui précède.

Il est encore vrai, dans le cas le plus général, que si un des ε_r est > 0 , les espèces ne peuvent toutes s'épuiser.

10. Soient $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_n$ des nombres positifs qu'on fait correspondre aux espèces et auxquels on va faire jouer le rôle des valeurs β_i du paragraphe I. Introduisons la forme quadratique (1)

$$(17) \quad F(N_1, \dots, N_n) = \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s$$

qui remplacera le $\sum_r \alpha_{rr} N_r^2$ qui précède dans le développement de la théorie.

Montrons d'abord que si l'on a pu choisir les α pour qu'elle soit définie positive (2), toute solution du système différentiel (16) formée de fonctions N_i continues dans $(t_0, +\infty)$, de valeurs initiales $N_i^0 > 0$, donc (2) toujours positives, jouira de cette propriété, qu'il est impos-

(1) Voir la Note mathématique sur les formes quadratiques en fin du chapitre.

(2) Cette conséquence que les N_i continues et initialement positives restent posi-

sible qu'il y ait toujours un des N_i qui finisse par rester supérieur à un nombre > 0 choisi assez grand ⁽¹⁾.

En effet, on déduit de (16)

$$(18) \quad \sum_1^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1, \dots, N_n).$$

Montrons d'abord que le second membre est une fonction des variables N_i , inférieure à $-m < 0$ arbitrairement choisi dès qu'une quelconque des variables N_i surpasse en module un nombre A choisi convenablement après m ⁽²⁾.

tives s'établit exactement comme dans le cas particulier du n° 2, en examinant ce qui se passe au voisinage du moment où pour la première fois s'annulerait un N_i . Ajoutons comme au n° 2, que si l'on suppose $N_i^0 \geq 0$, seulement, tout N_r initialement > 0 sera toujours > 0 , et initialement nul, toujours nul. Rien d'autre à changer.

⁽¹⁾ En particulier un N_i d'indice déterminé ne peut rester supérieur à ce nombre à partir d'un certain instant quel qu'il soit.

⁽²⁾ A côté de cette démonstration analogue à celle du paragraphe I (p. 79-80), en voici une autre qui est à peu près celle que donne M. Volterra, p. 84 du Mémoire cité [*Variazioni e fluttuazioni.... (Memorial CXXXI. R. Comitato Talassografico Italiano)*]. Elle est basée sur la remarque suivante : On sait (voir Note mathématique) que pour une forme quadratique définie positive, si l'une au moins des variables est en module au moins égale à $\alpha > 0$, la borne inférieure de la forme, sous cette seule hypothèse (pour des valeurs réelles des variables) est un nombre I positif. On en déduit aisément que cette borne, sous la restriction qu'une des variables ait un module au moins égal à $\beta > 0$, est égale à $I \left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^2$.

Soit donc pour notre forme F la borne inférieure I dans l'hypothèse $\alpha = 1$. Si M désigne le plus grand des $|N_i|$, on aura

$$F \geq IM^2.$$

Mais soit

$$E \geq \sum_1^n |\alpha_r \varepsilon_r|;$$

alors

$$\left| \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r \right| \leq EM,$$

donc

$$\sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1, \dots, N_n) \leq EM - IM^2.$$

On peut trouver $A > 0$ tel que, $m > 0$ étant donné, $|x| > A$ entraîne $Ex - Ix^2 < -m$. Si l'un des N_i surpasse A en module, on aura

$$M > A \quad \text{et} \quad EM - IM^2 < -m,$$

Considérons, en effet, la décomposition en carrés

$$F(N_1 \dots N_n) = \sum_1^n f_i^2$$

de n formes linéaires indépendantes à coefficients réels

$$(19) \quad f_i = \alpha_i^1 N_1 + \dots + \alpha_i^n N_n \quad (i = 1, 2, \dots, n).$$

Les f_i étant considérés comme des termes connus, si l'on résout ce système par rapport aux N_i , on pourra donc exprimer les N_i en fonction linéaire homogène des f_i . On en déduit que $\sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r$ peut s'exprimer en fonction linéaire homogène des f_i . De sorte que le second membre de (18) se met sous la forme

$$\sum_1^n (\gamma_i f_i - f_i^2).$$

Soit μ_i le maximum du binôme $\gamma_i X - X^2$, et $H > 0$ tel que $X > H$ entraîne

$$\gamma_r X - X^2 < -\sum_1^n \mu_i - m \quad \text{quel que soit } r.$$

On voit que si l'un f_k des f_i surpasse H en valeur absolue, on aura

$$\sum_1^n (\gamma_i f_i - f_i^2) < -m.$$

Il n'y a, en effet, qu'à majorer les $\gamma_i f_i - f_i^2$ où $i \neq k$ par μ_i , ce qui donne un nombre inférieur à $\sum_1^n \mu_i$, et majorer $\gamma_k f_k - f_k^2$ par $-\sum_1^n \mu_i - m$.

Si, maintenant, dans les équations (19), on donne aux f_i toutes les valeurs possibles de module au plus égal à H , les N_i prendront des valeurs de module borné par un nombre $A > 0$. Si donc l'un des N_i surpasse en module ce nombre A , nécessairement l'un des f_i sur-

d'où

$$\sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 \dots N_n) < -m,$$

et la proposition est ainsi plus rapidement établie.

passera H en module, et, par suite,

$$\sum_1^n (\gamma_i f_i - f_i^2) = \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 \dots N_n) < -m.$$

Ce point établi, on voit donc que si l'un des N_r fonction de la solution considérée de (16) reste, à partir d'un certain moment, supérieur à A, ou même plus généralement si, à partir d'un certain instant, il y a toujours un des N_r supérieur à A, on aura, par la suite,

$$\sum_1^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < -m,$$

d'où

$$\sum_1^n \alpha_r N_r < -mt + \text{const.},$$

ce qui est incompatible avec la propriété que les N_i sont > 0 pour $t > t_0$ initial.

Cette généralisation de la dernière propriété du n° 2 nous assure donc que, dans le cas où il existe une forme quadratique (17) définie positive, l'étude de l'association biologique ne saurait conclure à l'accroissement indéfiniment grand de l'une des espèces, quand le temps s'écoule indéfiniment.

Dans le cas où le système (16) admet une solution continue dans $(t_0, +\infty)$ pour des valeurs initiales positives, où l'un des ε est positif et où il existe une forme quadratique (17) définie positive, on peut donc conclure à une certaine stabilité puisqu'il ne saurait y avoir disparition définitive de toutes les espèces et qu'aucune ne peut croître au delà de toute limite.

L'hypothèse de l'existence d'une forme quadratique définie positive (17) a une importance capitale relativement aux *équations de l'état stationnaire*

$$(20) \quad \varepsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Elle entraîne, en effet, que le déterminant de ce système soit différent de zéro, donc la résolubilité unique de ce système.

Car si le déterminant était nul, les équations homogènes simultanées

$$\sum_1^n p_{rs} N_s = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

admettraient une autre solution que la solution nulle, et par suite,

$$\sum_1^n \alpha_r N_r \sum_1^n p_{rs} N_s = F(N_1 N_2 \dots N_n)$$

serait nul pour des valeurs non toutes nulles des N_i .

11. Conservons seulement cette hypothèse de la forme quadratique et poussons plus loin l'étude en reprenant les méthodes du paragraphe I, et faisant jouer à $F(N_1 N_2 \dots N_n)$ le rôle de la forme quadratique

$$\sum_1^n a_{rr} N_r^2$$

dans les nos 4 et 5.

Désignons encore par q_1, \dots, q_n les racines du système (20), qu'on supposera toutes différentes de zéro. Les équations fondamentales (16) s'écrivent alors

$$\frac{dN_r}{dt} = - \sum_1^n p_{rs} (N_s - q_s) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

ou, en posant $n_r = \frac{N_r}{|q_r|}$,

$$(21) \quad \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_1^n p_{rs} q_s \left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s \right).$$

On en déduit

$$\begin{aligned} & \sum_1^n \alpha_r q_r \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) \frac{1}{n_r} \frac{dn_r}{dt} \\ &= \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r p_{rs} q_r q_s \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) \left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s \right) \\ & \quad F \left[\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) q_r, \dots \right], \end{aligned}$$

d'où, par intégration,

$$(22) \quad \prod_{r=1}^n \left(\frac{1}{n_r} e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r} \right)^{\alpha_r q_r} = C e^{-\int_{t_0}^t F \left[\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) q_r, \dots \right] dt}.$$

On en déduit, comme au n° 3, que si tous les q_i sont positifs, il y

a un état limite qui est l'état stationnaire et que c'est le cas le plus général où toutes les espèces subsistent avec des variations bornées (cas le plus général avec l'hypothèse de la forme quadratique > 0).

En effet, si les q_i sont tous positifs, la relation (22) s'écrit

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1} \dots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n} = C e^{-\int_{t_0}^t F(\dots, (1-n_r)q_r, \dots) dt}$$

Répétant le raisonnement du n° 3, introduisons, si n_i ne tend pas vers 1, des intervalles successifs et n'empiétant pas l'un sur l'autre

$$(t_1 - \tau_1, t_1 + \tau_1), \dots, (t_n - \tau_n, t_n + \tau_n), \dots,$$

dans lesquels $|(n_i - 1)| q_i > \varepsilon > 0$.

Si μ est la borne inférieure, positive (1), des valeurs que prend $F(x_1, \dots, x_n)$ quand la variable x_i est de module au moins égale à ε et que toutes les variables appartiennent à des intervalles finis où varient les fonctions $(1 - n_r)q_r$

$$\int_{t_0}^{t_n} F(\dots, (1 - n_r)q_r, \dots) dt > \mu \cdot 2\tau_1(n - 2),$$

d'où la conclusion pour le premier point. Le second s'établirait comme au n° 3.

Quant aux *petites variations*, l'étude en sera la même qu'au n° 5; dans les équations

$$\frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_s^n p_{rs} q_s (1 - n_s),$$

(1) Un ensemble de nombres réels (E) est dit borné ou limité supérieurement, si tous ses éléments sont inférieurs ou égaux à un nombre au moins, donc à une infinité de nombres appelés limites supérieures. On démontre que parmi ces limites supérieures il y en a une plus petite que les autres, on l'appelle borne supérieure de (E). Définition analogue pour la borne inférieure, la plus grande des limites inférieures.

Les valeurs que prend une fonction de plusieurs variables, continue dans un champ fini,

$$\begin{aligned} a_1 &\leq x_1 \leq b_1, \\ &\dots\dots\dots, \\ a_n &\leq x_n \leq b_n, \end{aligned}$$

constituent un ensemble qui contient ses bornes supérieure et inférieure et qui sont donc atteints par la fonction en certains points.

Ceci admis, dans le cas qui nous occupe, la borne inférieure, valeur de F en un point qui ne peut être $x_1 = \dots = x_n = 0$ (puisque ce point n'est pas dans le champ considéré) est nécessairement positive. D'ailleurs F étant définie positive, sa borne inférieure sous la seule condition $|x_i| > 1 \varepsilon > 0$ (i déterminé) est positive (voir Note mathématique en fin du chapitre).

on posera $n_r = 1 + \nu_r$, d'où, en négligeant les produits de deux ν_i ,

$$(23) \quad \frac{d\nu_r}{dt} = - \sum_1^n p_{rs} q_s \nu_s \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

On cherche des solutions de la forme

$$\nu_1 = A_1 e^{xt}, \quad \dots, \quad \nu_n = A_n e^{xt}$$

($A_i x$, réels ou non; A_i non tous nuls),

ce qui conduit aux équations

$$(24) \quad A_r x = - \sum_1^n p_{rs} q_s A_s$$

et pour x à l'équation caractéristique

$$(25) \quad \begin{vmatrix} p_{11} q_1 + x & \dots & p_{1n} q_n \\ \dots & \dots & \dots \\ p_{n1} q_1 & \dots & p_{nn} q_n + x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\begin{vmatrix} p_{11} + \frac{x}{q_1} & \dots & p_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ p_{n1} & \dots & p_{nn} + \frac{x}{q_n} \end{vmatrix} = 0.$$

La partie réelle de toute racine est négative; en effet, si $a + bi$ est racine et

$$A_r = \gamma_r + i \gamma'_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

une solution non nulle correspondante de (24),

$$(a + bi)(\gamma_r + i \gamma'_r) = - \sum_1^n p_{rs} q_s (\gamma_s + i \gamma'_s),$$

d'où

$$a \gamma_r - b \gamma'_r = - \sum_1^n p_{rs} q_s \gamma_s,$$

$$b \gamma_r + a \gamma'_r = - \sum_1^n p_{rs} q_s \gamma'_s$$

et

$$a(\gamma_r^2 + \gamma_r'^2) = - \sum_1^n p_{rs} q_s \gamma_s \gamma_r - \sum_1^n p_{rs} q_s \gamma'_s \gamma'_r,$$

d'où

$$a \sum_r \alpha_r (\gamma_r^2 + \gamma_r'^2) q_r = -F(\gamma_1 q_1, \dots, \gamma_n q_n) - F(\gamma_1' q_1, \dots, \gamma_n' q_n),$$

ce qui établit $a < 0$.

On achève et l'on conclut tout à fait comme dans le n° 5. La nature réelle ou imaginaire des racines de (25) précise donc la façon dont l'état limite est atteint.

On n'a qu'un mot à ajouter pour le cas où les q_i ne sont pas tous positifs; c'est que les raisonnements et conclusions du n° 6 s'étendent sans difficulté. En effet, s'il y a au moins une racine négative, soit q_r ,

$$1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r > 1,$$

d'où

$$\left| \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) q_r \right| > |q_r|$$

et, par suite, quels que soient les n_i variant dans des intervalles finis, $F \left[\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r \right) q_r, \dots \right]$ reste supérieure à un nombre positif fixe (même raisonnement que plus haut), de sorte que le second membre de (22) tend vers zéro.

On conclut, comme au n° 5, que, *s'il y a une seule racine négative q_r , l'espèce (r) s'épuise et que, s'il y en a plusieurs, parmi les espèces correspondantes, l'une, au moins, doit s'épuiser de façon régulière ou non.*

III. — ASSOCIATIONS BIOLOGIQUES CONSERVATIVES ET DISSIPATIVES.

12. Plaçons-nous dans les hypothèses générales du n° 9, et attribuons aux individus de chaque espèce (r) une valeur moyenne $\alpha_r > 0$, de sorte que la valeur globale de l'association biologique sera

$$V = \sum_1^n \alpha_r N_r,$$

d'où sa vitesse de variation

$$\frac{dV}{dt} = \sum_1^n \alpha_r \frac{dN_r}{dt}$$

et, d'après (16),

$$\frac{dV}{dt} = \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - \sum_1^n \alpha_r \sum_1^n p_{rs} N_s N_r$$

ou, en posant

$$(26) \quad F(N_1 N_2 \dots N_n) = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s,$$

$$(27) \quad \frac{dV}{dt} = \sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 N_2 \dots N_n).$$

La variation élémentaire dV pendant le temps dt est la somme de deux variations : $\left(\sum_1^n \alpha_r \varepsilon_r N_r \right) dt$ due aux causes constantes d'accroissement des espèces caractérisées par les nombres ε_i et d'autre part $-F(N_1, \dots, N_n) dt$ due aux actions réciproques des individus.

S'il est possible de choisir les $\alpha_r > 0$ de façon que la forme quadratique F soit identiquement nulle, c'est-à-dire que

$$(28) \quad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \quad (r, s = 1, 2, \dots, n),$$

la valeur de l'association ne dépendra pas des actions mutuelles des individus.

On dira que cette association est conservative et alors

$$\frac{dV}{dt} = \sum_r \alpha_r \varepsilon_r N_r.$$

C'est le cas des systèmes d'espèces s'entre-dévorant qu'on a étudiés au Chapitre II, où les équations fondamentales sont les équations (3) et les valeurs des individus prises égales aux β_r (hypothèse des équivalents, pas d'action entre les individus d'une même espèce). Réciproquement, si un système est conservatif, avec un choix convenable des α , on aura

$$\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n; s = 1, 2, \dots, n),$$

de sorte que, si l'on pose

$$\alpha_r p_{rs} = a_{rs},$$

les équations fondamentales s'écriront

$$\frac{dN_r}{dt} = \left[\varepsilon_r - \sum_1^n \frac{a_{rs}}{\alpha_r} N_s \right] N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

avec

$$\alpha_{rs} = -\alpha_{sr} \quad (\text{quels que soient } r, s \text{ de } 1, 2, \dots, n),$$

donc sont de la forme (3) du Chapitre II.

Ainsi, les *systèmes conservatifs* sont ceux qu'on a étudiés au Chapitre II et qui sont caractérisés par les équations (3) de ce chapitre.

Un système étant donné et obéissant aux équations (16) du Chapitre III, on peut chercher pour les p_{rs} les *conditions nécessaires et suffisantes pour qu'il soit conservatif*.

Le cas de deux espèces est immédiat et les conditions sont :

$$\begin{aligned} & p_{11} = p_{22} = 0 \\ \text{avec : soit} & \\ & p_{12}p_{21} < 0, \\ \text{soit} & \\ & p_{12} = p_{21} = 0. \end{aligned}$$

Écartant ce dernier cas où les espèces n'auraient pas d'influence réciproque, il y a alors pour le choix des α une solution à un facteur près. Passons au cas général d'au moins trois espèces.

Des équations (28) on déduit d'abord que, *nécessairement*, tous les p_{rr} sont nuls et que les deux nombres de tout couple (p_{rs}, p_{sr}) sont ou nuls ou non nuls et de signes contraires. De plus, r, s, t, \dots, k, l étant m entiers différents pris parmi $1, 2, \dots, n$, les équations

$$\begin{aligned} \alpha_r p_{rs} &= -\alpha_s p_{sr}, \\ \alpha_s p_{st} &= -\alpha_t p_{ts}, \\ &\dots\dots\dots \\ \alpha_k p_{kl} &= -\alpha_l p_{lk}, \\ \alpha_l p_{lr} &= -\alpha_r p_{rl} \end{aligned}$$

donnent, par multiplication membre à membre, la condition *nécessaire*

$$(29) \quad p_{rs}p_{st} \dots p_{kl}p_{lr} = (-1)^m p_{sr}p_{ts} \dots p_{lk}p_{rl}.$$

En prenant tous les arrangements de m entiers différents (m quelconque de 3 inclus à n inclus) pris parmi $1, 2, \dots, n$ on obtient ainsi un ensemble (E) de conditions.

Montrons que ces conditions (E) jointes à celles initiales relatives à p_{sr} et aux couples (p_{rs}, p_{sr}) sont *suffisantes*, c'est-à-dire qu'on peut alors trouver un système de nombres positifs α_r satisfaisant à (28).

Il suffira d'examiner le cas où le système ne peut se décomposer en plusieurs *indépendants* les uns des autres.

Il y aura alors des p_{ij} non nuls. Soit $p_{hk} \neq 0$ l'un d'eux et prenons α_h

celles à trois indices :

$$(29)' \quad p_{rs}p_{st}p_{tr} = -p_{sr}p_{ts}p_{rt}.$$

Un peu plus généralement, si tous les p_{ij} dont un des indices est un certain i_0 ($p_{i_0,1}, p_{1,i_0}$); ($p_{i_0,2}, p_{2,i_0}$); ... sont tous différents de 0, p_{i_0,i_0} excepté, les conditions (E) se réduisent à celles à 3 indices dont un des indices est i_0 . Pour montrer qu'alors toute relation (29) est une conséquence de ces dernières, il suffit de remplacer dans celle-là tout p_{ij} ($\begin{smallmatrix} i \neq i_0 \\ j \neq j_0 \end{smallmatrix}$) par $\frac{[p_{ij}p_{i_0,i}p_{i_0,j}]}{p_{j,i_0}p_{i_0,i}}$. Alors dans les deux membres les crochets disparaissent grâce aux seules relations à trois indices dont l'un est i_0 et il reste une égalité évidente.

13. La propriété d'être conservatif pour un système exige certaines relations d'égalité entre les coefficients qui le caractérisent, de sorte qu'il est peu probable qu'un système biologique réel se trouve être conservatif ou même très voisin de l'être. Mais, de même qu'en Mécanique, on peut, bien souvent, en première approximation, négliger le frottement, on pourra, pour certains systèmes, adopter d'abord l'hypothèse approchée qu'ils sont conservatifs. Il est inutile de répéter, pour ces associations biologiques, les propriétés qu'on a établies plus haut; on se reportera au Chapitre II. Toutefois, il est intéressant d'ajouter quelques énoncés relatifs à la « valeur » de l'association biologique.

Si nous nous reportons au n° 3, Chapitre II, nous déduisons aussitôt que pour un système biologique relatif à $(t_0, +\infty)$:

Si tous les ε_i sont négatifs, la valeur d'une association conservative tend vers zéro quand le temps s'écoule indéfiniment; si tous les ε_i sont positifs, elle tend vers l'infini; s'ils sont tous nuls, elle est constante; enfin, si un des ε_i au moins est positif, comme toutes les espèces ne peuvent s'épuiser, la valeur de l'association ne saurait tendre vers zéro.

Ainsi, une condition nécessaire pour que la valeur d'un système

tions à trois indices (jointes aux premières) n'étaient pas suffisantes dans le cas général en donnant l'exemple très simple du cas où dans toute combinaison 3 à 3 (i, j, k) il y aurait un couple (i, j) tel que $p_{ij} = p_{ji} = 0$. Les (29') sont en effet alors satisfaites et cependant les (28) peuvent n'avoir pas de solution. C'est ce qu'on voit clairement sur l'exemple plus particulier de M^{lle} Freda, du cas de quatre espèces avec $p_{14} = p_{41} = p_{23} = p_{32} = 0$ (la première dévore les 2^e et 3^e, et ces dernières mangent la 4^e). Enfin M^{lle} Freda a énoncé aussi les conditions les plus générales nécessaires et suffisantes.

conservatif puisse tendre vers zéro est que tous les ε_i soient négatifs ou nuls et l'un au moins négatif.

On peut ajouter quelque indication sur la façon dont se comporte la valeur d'un système biologique conservatif quand t est très grand. Si

$$\rho_1 \leq \varepsilon_r \leq \rho_2 \quad (r = 1, 2, \dots, n);$$

de

$$\frac{d}{dt} \sum \alpha_r N_r = \sum \varepsilon_r \alpha_r N_r,$$

il résulte

$$\rho_2 \sum \alpha_r N_r \geq \frac{d}{dt} \sum \alpha_r N_r \geq \rho_1 \sum \alpha_r N_r,$$

$$\rho_2 \geq \frac{\frac{d}{dt} \sum \alpha_r N_r}{\sum \alpha_r N_r} \geq \rho_1,$$

$$(30) \quad C e^{\rho_2(t-t_0)} \geq \sum \alpha_r N_r \geq C e^{\rho_1(t-t_0)}, \quad C = \sum \alpha_r N_r^0 \quad (\text{valeur pour } t = t_0).$$

On aura les inégalités les plus resserrées en prenant ρ_1 aussi grand que possible (égal au plus petit des ε_r), et ρ_2 le plus petit possible (égal au plus grand des ε_r).

14. Nous définirons comme *dissipatif un système* caractérisé par les coefficients ε_i, p_{rs} (voir n° 9), s'il est tel qu'un choix convenable des $\alpha_r > 0$ rende définie positive la forme

$$F = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s.$$

Ce qui justifie cette dénomination, c'est qu'elle entraîne que les actions réciproques des individus causent toujours une diminution de la valeur $\sum \alpha_r N_r$ de l'association, d'après (27).

Étant donné un système défini par ses coefficients ε_i, p_{rs} , on peut chercher pour les p_{rs} des conditions nécessaires et suffisantes pour qu'il soit dissipatif.

Tout d'abord, il est nécessaire, puisque F est définie positive pour des $\alpha_r > 0$ convenables, que $\alpha_r p_{rr} > 0$, d'où les *conditions nécessaires*

$$(31) \quad p_{rr} > 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Si l'on se rappelle qu'une condition nécessaire pour un système conservatif est

$$p_{rr} = 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

on voit que *les définitions de système conservatif et dissipatif s'excluent*. De plus, un système défini par des p_{rs} sans restriction peut n'être ni conservatif, ni dissipatif. Il restera à voir si un tel cas est possible dans la réalité.

Une autre condition *nécessaire* est que le déterminant des p_{rs} soit positif :

$$(32) \quad \Delta = \begin{vmatrix} p_{11} & p_{12} & \cdots & p_{1n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ p_{n1} & p_{n2} & \cdots & p_{nn} \end{vmatrix} > 0.$$

Comme le prouve un raisonnement antérieur (fin du n° 10), ce déterminant doit être non nul.

Nous allons montrer qu'il ne peut être négatif. Considérons, en effet, la forme quadratique définie positive,

$$F = \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s;$$

on peut l'écrire

$$F = \sum_1^n \sum_1^n \left(\frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2} \right) N_r N_s$$

et le discriminant ⁽¹⁾, qui est > 0 , est le déterminant des

$$m_{rs} = \frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2}.$$

Mais la forme F peut aussi s'écrire

$$F = \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r \frac{m_{rs} + h_{rs}}{\alpha_r} N_r N_s,$$

où les h_{rs} sont des nombres quelconques seulement assujettis à

$$h_{rs} = -h_{sr}.$$

On peut trouver pour ces h_{rs} des valeurs telles que l'on ait

$$\omega_{rs} = \frac{m_{rs} + h_{rs}}{\alpha_r} = p_{rs}.$$

Il suffit de prendre

$$h_{rs} = \alpha_r p_{rs} - m_{rs} \quad (\text{pour } r \geq s),$$

(1) Le discriminant d'une forme quadratique (déterminant du tableau des formes linéaires que sont les demi-dérivées partielles) est positif si la forme est définie positive (voir Note mathématique, n° 20).

puis

$$h_{sr} = -h_{rs} \quad (\text{pour } r < s).$$

Ceci fait, on aura bien, pour $r \leq s$,

$$\frac{m_{sr} + h_{sr}}{\alpha_s} = p_{sr},$$

puisque le premier membre est égal à

$$\frac{1}{\alpha_s} \left[\frac{\alpha_s p_{sr} + \alpha_r p_{rs}}{2} - \alpha_r p_{rs} + \frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2} \right] = p_{sr};$$

Soient H_{rs} les valeurs précédentes; considérons le déterminant des ω_{rs} comme fonction des $h_{rs} (r > s)$; c'est ainsi un polynome et quand les variables $h_{rs} (r > s)$ sont toutes nulles, il se réduit au déterminant des $\frac{m_{rs}}{\alpha_r}$, qui est positif comme celui des m_{rs} ; quand les variables h_{rs} prennent les valeurs H_{rs} , il coïncide avec le déterminant des p_{rs} . Si donc, le déterminant des p_{rs} était négatif, le polynome en $h_{rs} (r > s)$, qu'est le déterminant des ω_{rs} , devrait s'annuler pour certaines valeurs des variables indépendantes $h_{rs} (r > s)$, et la forme

$$\sum_r \sum_s \alpha_r \omega_{rs} N_r N_s$$

serait alors telle que le déterminant des ω_{rs} serait nul; comme elle est identique à F définie positive, il y a contradiction avec la propriété rappelée plus haut que si une forme

$$\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s \quad (\alpha_r > 0)$$

est définie positive, le déterminant des p_{rs} est non nul.

Si nous nous rappelons maintenant que l'ensemble des termes contenant certaines lettres d'une forme quadratique définie positive constitue une forme quadratique définie positive par rapport à ces lettres, nous obtenons immédiatement comme *conditions nécessaires pour qu'un système soit dissipatif*, que le déterminant des p_{rs} et tous ceux qu'on en déduit par suppression de lignes et colonnes de mêmes rangs soient positifs (1).

Dans le cas de deux espèces, ces conditions sont suffisantes : car

(1) Ce qui suit dans ce n° 14 (recherche de conditions suffisantes) est dû à M. Brelot.

en égalant à zéro le discriminant

$$(\alpha_1 p_{12} + \alpha_2 p_{21})^2 - 4 \alpha_1 \alpha_2 p_{11} p_{22}$$

de

$$F = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s,$$

il vient l'équation dans le plan (α_1, α_2) de deux droites réelles issues de l'origine, distinctes et appartenant aux premier et troisième quadrants (et, d'ailleurs, différentes des axes). Cela résulte aisément de

$$p_{11} > 0, \quad p_{22} > 0, \quad p_{11} p_{22} - p_{12} p_{21} > 0.$$

Pour que F soit définie positive, il faut et il suffit alors qu'on prenne pour α_1, α_2 les coordonnées d'un point intérieur à l'angle aigu des deux droites, dans le premier quadrant.

On tire de là que, dans le cas de deux espèces, dont l'une dévore l'autre et dont l'extension de chacune est entravée par l'existence d'un grand nombre de ses individus, c'est-à-dire si

$$p_{11} > 0, \quad p_{22} > 0 \quad (p_{12} p_{21} < 0),$$

les conditions sont satisfaites et le système est dissipatif.

Dans le cas de trois espèces, une étude complète montre que les conditions nécessaires trouvées ne sont pas suffisantes (¹).

Il est naturel de chercher alors si les conditions conformes, au moins

(¹) En écrivant F sous la forme

$$\alpha_1 (p_{11} N_1 + p_{12} N_2 + p_{13} N_3) N_1 + \alpha_2 (p_{21} N_1 + p_{22} N_2 + p_{23} N_3) N_2 + \alpha_3 (p_{31} N_1 + p_{32} N_2 + p_{33} N_3) N_3,$$

la condition $F = 0$ s'interprète dans le plan en coordonnées homogènes N_1, N_2, N_3 comme un réseau linéaire de coniques aux paramètres $\alpha_1, \alpha_2, \alpha_3$.

Les conditions nécessaires étant supposées réalisées, il faut et suffit que dans le réseau, il y ait une ellipse indécomposable imaginaire (correspondant à des α_i réels, donc positifs). On peut constater que le faisceau des deux premières coniques contient deux paraboles distinctes se coupant en des points d'un même côté de la droite D ,

$$p_{31} N_1 + p_{32} N_2 + p_{33} N_3 = 0.$$

Il faut et suffit qu'il existe une ellipse (réelle évidemment) du faisceau ne coupant pas D ; pour cela il faut et suffit que D ne rencontre pas la portion de plan intérieure aux deux paraboles à la fois, quadrilatère curviligne dont on sait seulement que les sommets sont d'un même côté de D . On écrira que les segments interceptés dans chaque parabole sont extérieurs, ou, puisqu'ils ne peuvent être enchevêtrés, vu la position de D , que le milieu de chacun est extérieur à l'autre parabole. Et cela conduit finalement à deux inégalités nouvelles entières, homogènes par rapport à l'ensemble des p_{ij} , et dont on peut voir *a priori* qu'elles sont de degrés élevés (probablement 13 et 26).

dans des cas étendus, à la réalité,

$$p_{rr} > 0, \quad p_{rs}p_{sr} < 0 \quad (r \neq s; r, s = 1, 2, 3)$$

ne seraient pas suffisantes. On répond par la négative en démontrant que ces conditions n'entraînent pas que le déterminant des p_{rs} soit positif; il suffit pour cela d'un exemple (1).

Dans le cas général de n espèces ($n \geq 3$), cette remarque s'étend, c'est-à-dire que les conditions

$$(33) \quad p_{rr} > 0, \quad p_{rs}p_{sr} < 0 \quad (r \neq s; r, s = 1, 2, \dots, n)$$

ne sont pas suffisantes; on peut en effet, y satisfaire en choisissant négatif un déterminant du troisième ordre déduit du déterminant des p_{rs} par suppression de $n - 3$ lignes et colonnes de mêmes rangs.

Remarquons seulement qu'un système satisfaisant aux équations (2) (n° 1) est dissipatif, car en prenant $\alpha_r = \beta_r$, il vient

$$F = \sum_r \beta_r a_{rr} N_r^2.$$

Nous allons montrer que, dans des cas voisins, le système est aussi dissipatif. Pour préciser cela, indiquons un moyen de recherche de conditions nécessaires et suffisantes (2).

Pour que F soit décomposable en moins de n carrés, il faut et il suffit que

$$(34) \quad \begin{vmatrix} \alpha_1 p_{11} & \frac{\alpha_1 p_{12} + \alpha_2 p_{21}}{2} & \dots & \frac{\alpha_1 p_{1n} + \alpha_n p_{n1}}{2} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ \frac{\alpha_n p_{n1} + \alpha_1 p_{1n}}{2} & \frac{\alpha_n p_{n2} + \alpha_2 p_{2n}}{2} & \dots & \alpha_n p_{nn} \end{vmatrix} = 0.$$

Quand les α_i sont fixés, cette condition en les p_{rs} se traduit dans le lan-

(1) Ainsi

$$\begin{vmatrix} 1 & 4 & 1 \\ -1 & 1 & 1 \\ -4 & -2 & 1 \end{vmatrix} = -5.$$

(2) Remarquons que les conditions d'existence de $\alpha_r > 0$, rendant F définie positive, s'obtiennent en adjoignant

$$p_{rr} > 0 \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

aux conditions pour qu'il existe des α_r réels quelconques rendant F définie positive. (Les coefficients des termes carrés d'une forme quadratique définie positive sont positifs.) Aussi on se débarrasse pour les α_r de la restriction qu'ils soient > 0 .

gage géométrique en disant que dans l'espace à n^2 dimensions le point de coordonnées p_{rs} ($r, s = 1, 2, \dots, n$) doit être sur une hypersurface, d'équation (34).

Elle partage l'espace en un certain nombre de domaines connexes ⁽¹⁾ dans chacun desquels les nombres des carrés de décomposition de F précédés d'un même signe sont constants.

En effet, si les coefficients d'une forme quadratique varient de façon continue en conservant le nombre des carrés de décomposition, ceux qui sont précédés d'un même signe sont en nombre constant ⁽²⁾. Il suffit alors d'imaginer dans chacun des domaines connexes considérés une courbe continue joignant un point fixe à un point variable pour constater que le nombre de carrés précédés d'un même signe est indépendant de la position du point variable dans le domaine.

Désignons par Δ_i les domaines dans lesquels F est définie positive. Il y en a au moins un puisqu'il existe des points, où F est définie positive, qui sont les points

$$\alpha_r p_{rr} > 0, \quad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \quad (r \neq s; r, s = 1, 2, \dots, n).$$

L'ensemble des points de l'espace à n^2 dimensions appartenant à un Δ_i correspondant à un système de valeurs positives des α_r définit l'ensemble des systèmes qui sont dissipatifs.

Lorsque le système est dissipatif, quel est le choix des α_r ? En considérant ces α_r comme les coordonnées d'un point dans l'espace à n dimensions, l'équation (34) représente, les p_{rs} étant finis, une hypersurface partageant l'espace en domaines dans certains desquels δ_i la forme F sera définie positive; il y a au moins un δ_i puisque, par hypothèse, pour certaines valeurs, $\alpha_r^0 > 0$, F est définie positive. On ferait un raisonnement analogue au précédent.

⁽¹⁾ Un domaine est un ensemble de points tous intérieurs, c'est-à-dire tel que P étant l'un quelconque, on peut trouver $\epsilon > 0$ de façon que les points de l'espace distants de P de moins de ϵ (carré de la distance = somme des carrés des différences des coordonnées correspondantes) appartiennent à l'ensemble.

Un domaine est dit connexe si l'on peut en joindre deux points quelconques par une courbe continue appartenant au domaine. Exemples : dans le plan (deux dimensions), l'intérieur d'un cercle (circonférence exclue) est un domaine, d'ailleurs connexe; dans l'espace à v dimensions l'intérieur d'une hypersphère,

$$(x_1 - a_1)^2 + \dots + (x_v - a_v)^2 = R^2,$$

c'est-à-dire l'ensemble des points tels que

$$(x_1 - a_1)^2 + \dots + (x_v - a_v)^2 < R^2.$$

⁽²⁾ Voir la Note mathématique en fin du chapitre.

Revenons à la condition pour qu'un système soit dissipatif et remarquons que l'ensemble des points (p_{rs}) tels que

$$p_{rr} > 0, \quad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \quad (\text{les } \alpha_r \text{ étant fixés } > 0)$$

jouit de la propriété que deux quelconques peuvent être joints par une courbe continue dont tous les points appartiennent à cet ensemble. Le choix de fonctions continues d'un paramètre, p_{ij} , satisfaisant toujours aux conditions précédentes et reliant deux systèmes de valeurs qui y satisfont est immédiat avec beaucoup d'arbitraire.

Soit Δ_1 celui des Δ_i qui contient cet ensemble. Il est intéressant de voir qu'il contient un certain voisinage de points de cet ensemble défini par

$$(35) \quad 0 < A \leq p_{rr} \leq B, \quad |\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}| \leq \eta,$$

$\eta > 0$ pouvant être déterminé dès que sont connus A , B et les α_r tous > 0 . Quels que soient

$$0 < A \leq B, \quad \alpha_r > 0, \quad \eta > 0,$$

l'ensemble des points satisfaisant à (35) est connexe, c'est-à-dire que deux quelconques peuvent être joints par une courbe continue lui appartenant. La possibilité du choix de fonctions continues p_{ij} , évident pour les p_{rr} , résulte pour les p_{rs} ($r \neq s$) de l'interprétation de

$$|\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}| \leq \eta$$

dans le plan à deux dimensions, p_{rs} , p_{sr} étant les coordonnées courantes. Cette interprétation n'est autre qu'une bande indéfinie limitée à deux parallèles.

D'autre part, A , B et les α_r étant fixés, on peut prendre η assez petit pour que l'ensemble des points satisfaisant à (35) n'ait pas de points sur l'hypersurface (34). Le premier membre de (34) est, en effet, un polynôme en p_{rr} et $\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}$; la partie qui ne contient que des p_{rr} reste positive quand $A \leq p_{rr} \leq B$ et son minimum est un certain nombre $\rho > 0$; la seconde partie sera donc inférieure en module à ρ si tous les $\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}$ sont en module inférieurs à un $\eta > 0$ facile à trouver. Avec un choix convenable de η , les points (35) appartiennent donc à Δ_1 , puisque Δ_1 contient tous les points qu'on peut atteindre par une courbe continue sans rencontrer l'hypersurface (34) à partir d'un point pour lequel

$$p_{rr} > 0, \quad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0,$$

et satisfaisant à (35). Ainsi :

Étant donnés A, B ($0 < A \leq B$) et des β_r , tous positifs, on peut trouver $\eta > 0$ tel que les conditions

$$A \leq p_{rr} \leq B, \quad |\beta_r p_{rs} + \beta_s p_{sr}| < \eta \quad (r \neq s; r, s = 1, 2, \dots, n)$$

entraînent que tout système défini par les p_{rs} et qui y satisfait soit dissipatif.

Il suffit de prendre pour les α_r les nombres β_r , et l'on pourra prendre aussi des nombres voisins, d'un voisinage convenablement choisi.

15. Sans étudier davantage les cas où un système est dissipatif, indiquons quelques propriétés immédiates de la valeur d'une association dissipative dans $(t_0, +\infty)$ [c'est-à-dire de tout système de solutions > 0 dans $(t_0, +\infty)$ des équations fondamentales lorsqu'on est dans le cas dissipatif].

Pour une telle association, avec un choix convenable des « valeurs » α_r , uniquement restreint à rendre $\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s$ définie positive, il résulte des équations (16)

$$(16) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_s^1 p_{rs} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n),$$

$$(18) \quad \sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_r \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1, \dots, N_n),$$

où F est une forme quadratique définie positive.

Nous avons déduit de là au n° 10 qu'il est impossible qu'à partir d'un moment quelconque t_1 , si éloigné soit-il, il y ait toujours un N_r parmi les fonctions positives ou nulles continues d'une solution de (16) dans $(t_0, +\infty)$ qui soit supérieur à un nombre fixe A indépendant de t_1 . On en déduit l'impossibilité, à partir d'un instant quelconque, que

$$\sum \alpha_r N_r > A \alpha \cdot n, \quad \text{où} \quad \alpha \geq \alpha_r \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Sinon, en effet, à partir de ce moment,

$$\sum_r \alpha N_r > A \alpha \cdot n, \quad \text{d'où} \quad \sum_r N_r > A \cdot n,$$

ce qui imposerait que toujours un des N_r fût supérieur à A , et cela à partir de l'instant choisi. Donc :

Pour des valeurs déterminées ⁽¹⁾ des individus d'une association dissipative quelconque, on peut trouver un nombre B tel que la valeur $\sum_r \alpha_r N_r$ de l'association ne saurait demeurer supérieure à B à partir d'un certain moment, quel qu'il soit.

Remarquons maintenant que (18) entraîne, pour des $N_i > 0$,

$$\sum \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < \sum \alpha_r \varepsilon_r N_r.$$

On en déduit en raisonnant comme au Chapitre II, n° 3, que $\sum_r \alpha_r N_r$ doit tendre vers zéro si tous les ε_r sont négatifs. Ce résultat peut s'étendre un peu :

Si tous les ε_r d'une association dissipative sont négatifs ou nuls, la valeur de cette association doit tendre vers zéro quand le temps s'écoule indéfiniment (épuisement de toutes les espèces).

En effet :

$$\sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \leq -F(N_1, \dots, N_n).$$

D'après cela, $\sum \alpha_r N_r$ est une fonction positive décroissante de t ; elle a donc une limite λ pour $t = +\infty$. Si ce n'était pas zéro, on aurait

$$\sum \alpha_r N_r > \lambda > 0,$$

d'où, α étant un nombre au moins égal à chaque α_r ,

$$\sum N_r > \frac{\lambda}{\alpha},$$

ce qui exige qu'il y ait toujours un N_r supérieur à $\frac{\lambda}{n\alpha} > 0$.

Or, il est aisé d'établir ⁽²⁾ que l'inégalité sur la forme en N_i ,

$$F(N_1, \dots, N_n) < \eta \quad (\eta > 0)$$

entraîne

$$|N_i| < \varphi(\eta) \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

⁽¹⁾ C'est-à-dire, les p_{rs} étant donnés, pour tout choix des $\alpha_r > 0$ rendant la forme $\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_{rs}$ définie positive.

⁽²⁾ Voir la Note mathématique en fin du chapitre.

où $\varphi(\eta)$ est une fonction positive de $\eta > 0$ convenablement choisie, tendant vers zéro avec η .

En choisissant η assez petit, soit η_0 , $\varphi(\eta)$ sera inférieur à $\frac{\lambda}{n\alpha}$.

Donc, comme à tout instant il y a au moins une des fonctions N_r considérées qui est supérieure à $\frac{\lambda}{n\alpha}$, la forme F devra, pour ces fonctions, rester supérieure à un certain nombre $\eta_0 > 0$. On aurait donc

$$\sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < -\eta_0,$$

d'où

$$\sum_r \alpha_r N_r < -\eta_0(t - t_0) + \sum_r \alpha_r N_r^0,$$

incompatible avec

$$\sum \alpha_r N_r \geq \lambda > 0,$$

quel que soit $t \geq t_0$.

La contradiction impose donc $\lambda = 0$ et le théorème est établi.

16. Considérons un système de n espèces défini par ses coefficients ε_r , p_{rs} , et supposons que les espèces $(m+1)$, $(m+r)$, ..., (n) existant seules varient au voisinage d'un état d'équilibre stable, auquel correspond les racines q_{m+1} , ..., q_n de

$$\varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} N_s = 0 \quad (r = m+1, m+2, \dots, n),$$

équations en N_s ($s = m+1, \dots, n$) de l'état stationnaire.

Étudions ce qui se passe quand on apporte, en petits nombres, des individus des m premières espèces à un certain instant t_0 .

Admettons que, pour des conditions initiales $N_1^0, N_2^0, \dots, N_n^0$, dont les $(n-m)$ dernières sont fixées et voisines des q_{m+1}, \dots, q_n , tandis que les n premières varient au voisinage positif de zéro en dépendant d'un paramètre α (avec existence de dérivées successives), les équations

$$(16) \quad \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{rs} N_s \right) N_r \quad (r = 1, 2, \dots, n)$$

admettent dans $(t_0, +\infty)$ une solution formée de fonctions continues (et analytiques) de t , et dépendant de α avec existence et continuité en (t, α) des dérivées partielles, α restant au voisinage de $\alpha = 0$, valeur à laquelle correspond

$$N_1^0 = \dots = N_m^0 = 0.$$

En désignant par δ la différentielle par rapport à α , pour $\alpha = 0$, et remarquant qu'on peut permuter d et δ , on déduit des équations différentielles du système global les (N_r) constituant la solution correspondant à $\alpha = 0$,

$$(36) \quad \frac{d(\delta N_r)}{dt} = \left(\epsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s \right) \delta N_r - \sum_1^n p_{rs} \delta N_s \cdot N_r.$$

Les δN_r sont les parties principales des variations des fonctions solutions N_r correspondant aux variations des valeurs initiales N_1^0, \dots, N_m^0 corrélatives de la variation $\delta\alpha$ du paramètre. Ce sont ces variations δN_r qui nous renseignent sur la perturbation apportée par l'introduction des m premières espèces et caractérisée par

$$\delta N_1^0 \dots \delta N_m^0.$$

Puisque pour $\alpha = 0$,

$$N_1^0 = \dots = N_m^0 = 0,$$

les fonctions correspondantes N_1, \dots, N_m sont nulles et il résulte de (36)

$$(37) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{d \delta N_r}{dt} = \left(\epsilon_r - \sum_{m+1}^m p_{rs} N_s \right) \delta N_r \quad (r = 1, 2, \dots, m), \\ \frac{d \delta N_i}{dt} = \left(\epsilon_i - \sum_{m+1}^n p_{is} N_s \right) \delta N_i - N_i \sum_{m+1}^n p_{is} \delta N_s - N_i \sum_1^m p_{is} \delta N_s \\ \quad (i = m+1, \dots, n). \end{array} \right.$$

Telles sont les équations permettant de déduire, des fonctions $N_s (s = 1, \dots, n)$ représentant l'évolution du système global quand $N_1^0 = 0, \dots, N_m^0 = 0$ et N_{m+1}^0, \dots, N_n^0 voisines de q_{m+1}, \dots, q_n , c'est-à-dire du système partiel des $n - m$ dernières espèces au voisinage de l'état stationnaire, les variations premières δN_s qu'entraînent l'introduction des $\delta N_1^0, \dots, \delta N_m^0$ individus des m premières espèces à l'instant t_0 .

Les quantités

$$\epsilon_r - \sum_{m+1}^n p_{rs} N_s \quad (r = 1, 2, \dots, m)$$

jouent un rôle essentiel.

Ce sont pour chacune des m premières espèces les coefficients d'accroissement qu'elles auraient en présence, chacune, seulement

de $(n - m)$ dernières, et sans tenir compte de l'influence du nombre de ses individus sur son développement, c'est-à-dire pour un petit nombre de ses individus. On les appellera *coefficients virtuels* d'accroissement de m premières espèces.

Supposons

$$\gamma_r = \varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} q_s < 0 \quad (r = 1, 2, \dots, m),$$

c'est-à-dire que dans l'état stationnaire des $(n - m)$ dernières espèces, les coefficients virtuels des m premières soient tous négatifs. Alors, dans l'hypothèse de variations assez voisines de cet état stationnaire,

$$\varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} N_s < -\rho < 0 \quad (\rho > 0),$$

et il résulte des intégrales des premières équations (37)

$$(38) \quad \delta N_r = \delta N_r^0 e^{\int_{t_0}^t \left(\varepsilon_r - \sum_{s=m+1}^n p_{rs} N_s \right) dt}$$

que pour $t > t_0$

$$\delta N_r < \delta N_r^0 e^{-\rho(t-t_0)} \quad (r = 1, 2, \dots, m).$$

Quant aux $\delta N_i (i > m)$ ils sont donnés par le second groupe d'équations (37).

Dans le cas simple où il y a rigoureusement état stationnaire pour le système des $(n - m)$ dernières espèces, il vient

$$(38) \quad \frac{d \delta N_i}{dt} + q_i \sum_{s=m+1}^n p_{is} \delta N_s = -q_i \sum_{g=1}^m p_{ig} \delta N_g^0 e^{\gamma_g(t-t_0)} \quad (i = m+1, \dots, n),$$

équations linéaires avec second membre, et coefficients constants au premier membre.

En posant $\delta N_i = q_i v_i$, il vient

$$(39) \quad \frac{dv_i}{dt} + \sum_{s=m+1}^n p_{is} q_s v_s = - \sum_{g=1}^m p_{ig} \delta N_g^0 e^{\gamma_g(t-t_0)} \quad (i = m+1, \dots, n).$$

Les équations sans seconds membres de ce système sont celles des petites variations voisines de l'équilibre (q_{m+1}, \dots, q_n) pour les $(n - m)$ dernières espèces. Cet équilibre est en effet supposé stable

et en posant $\frac{N_i}{q_i} = 1 + v_i$ et négligeant les produits de v_i , on obtient ces équations sans seconds membres [cf. (23)].

Les racines de l'équation caractéristique :

$$\begin{vmatrix} p_{m+1, m+1} q_{m+1} + x & p_{m+1, m+2} q_{m+2} & \dots & p_{m+1, n} q_n \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ p_{n, m+1} q_{m+1} & p_{n, m+2} q_{m+2} & \dots & p_{nn} q_n + x \end{vmatrix} = 0$$

doivent avoir des parties réelles négatives ou nulles, sinon la solution générale des équations sans seconds membres de (39) ne serait pas bornée ⁽¹⁾ quelles que soient les constantes d'intégration. On aura cette solution générale en faisant une combinaison linéaire homogène à coefficients constants arbitraires des n solutions fournies par les n racines supposées distinctes (cas général) de l'équation caractéristique.

Pour avoir la solution générale du système (39) lui-même, il suffira d'ajouter une solution particulière des équations avec second membre. On aura une telle solution particulière en ajoutant celles que fournirait le système (39) lorsqu'on prend comme seconds membres pour chaque équation de rang i successivement :

$$(40) \quad -p_{ig} \delta N_g^0 e^{\left(\varepsilon_g - \sum_{m+1}^n p_{gs} q_s\right)(t-t_0)} \quad (g = 1, 2, \dots, m).$$

Pour de tels seconds membres, on cherchera une solution de la forme

$$(41) \quad \lambda_{m+1} e^{\gamma_g(t-t_0)}, \quad \lambda_{m+2} e^{\gamma_g(t-t_0)}, \quad \dots, \quad \lambda_n e^{\gamma_g(t-t_0)}.$$

La substitution dans (39) conduit immédiatement à

$$(42) \quad \lambda_i \gamma_g + \sum_{m+1}^n p_{is} q_s \lambda_s = -p_{ig} \delta N_g^0 \quad (i = m+1, \dots, m)$$

⁽¹⁾ Quand les racines sont distinctes, à chacune correspond une solution et la solution générale s'obtient par combinaison linéaire homogène des précédentes à coefficients constants arbitraires d'où la propriété. Si une racine est multiple, d'ordre p , il lui correspond p solutions, formées chacune de fonctions de la forme

$$e^{xt} P_i(t) \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

P_i polynome de degré $p-1$ au plus; et c'est en combinant linéairement toutes les solutions formées par toutes les racines qu'on obtient l'intégrale générale. On voit encore qu'il y aurait contradiction à ce qu'une racine, simple ou non, ait une partie réelle > 0 et même si elle est multiple, ait une partie réelle nulle.

système aux inconnues λ_i dont le déterminant est

$$\begin{vmatrix} p_{m+1, m+1} q_{m+1} + \gamma_g & \cdots & p_{m+1, n} q_n \\ p_{n, m+1} q_{m+1} & \cdots & p_{nn} q_n - \gamma_g \end{vmatrix}.$$

En général γ_g ne sera pas racine de l'équation caractéristique et ce déterminant sera différent de zéro de sorte que les équations (42) admettront une solution unique, d'où une solution particulière du type (41) pour le système différentiel de seconds membres les expressions (40). Si γ_g était racine de l'équation caractéristique, d'ailleurs, on trouverait aisément une solution de la forme

$$(\lambda_{m+1} + \lambda'_{m+1} t) e^{\gamma_g t - t_0}, \quad \dots, \quad (\lambda_n + \lambda'_n t) e^{\gamma_g (t - t_0)}.$$

De toutes façons, cette solution particulière tendra vers zéro pour $t = +\infty$.

Dans le cas général où il n'y a pas de racines nulles ou purement imaginaires pour l'équation caractéristique, c'est-à-dire où l'état stationnaire stable est la limite pour $t = +\infty$, on voit finalement que les δN_i intégrales de (38) et de valeurs initiales zéro tendront vers zéro pour $t = +\infty$. Dans tous les cas, d'ailleurs, cherchons à déterminer les constantes d'intégration en écrivant que

$$\delta N_i^0 = 0 \quad (i = m+1, \dots, n).$$

Les δN_g^0 ($g = 1, 2, \dots, m$) figurent linéairement de façon homogène dans les coefficients de la solution particulière; on en déduit que les constantes d'intégration sont aussi des fonctions linéaires homogènes des δN_g^0 . De sorte que les coefficients constants qui figurent dans l'expression des δN_i tendent vers zéro avec δN_g^0 ($g = 1, 2, \dots, m$).

Ces résultats sur l'allure des δN_i (¹), nous les admettrons lorsque l'état du système des $(n - m)$ dernières espèces n'est plus rigoureusement stationnaire avant la perturbation mais seulement assez voisin de cet état à l'instant t_0 de la perturbation; car les N_i ($i = m+1, \dots, n$) variant au voisinage des q_i , les coefficients variables des secondes équations (37) seront très voisins des coefficients correspondants constants des équations (38).

D'où la conclusion :

Si l'on perturbe une association biologique d'espèces (S) voisine d'un état d'équilibre stable, par l'apport d'individus en petits

On a supposé les racines simples pour l'équation caractéristique. Les résultats subsistent même s'il y a des racines multiples, cas infiniment peu probable d'ailleurs.

nombre appartenant à de nouvelles espèces (S'), et si pour celles-ci les coefficients virtuels d'accroissement relatifs à l'état stationnaire des premières (S) sont négatifs, ces nouvelles espèces (S') s'épuiseront tandis que le système biologique des premières restera voisin de l'état d'équilibre considéré.

Si même cet état d'équilibre est un état limite pour le système primitif seul, ce qui arrive s'il est dissipatif, le même système en coexistence avec les individus perturbateurs tendra vers cet état d'équilibre.

17. Voici une conséquence intéressante : on sait que dans une association dissipative pour laquelle il y a un état d'équilibre, le système tend vers cet état; par suite, si un système partiel, nécessairement dissipatif ⁽¹⁾ quand il est seul, admet également un état stationnaire, les coefficients virtuels d'accroissement, correspondant à cet état pour les autres espèces, ne sauraient être tous négatifs.

Sinon en effet, d'après le théorème précédent, ces dernières espèces, si elles étaient peu nombreuses initialement, tandis que les autres seraient dans l'état d'équilibre partiel, devraient disparaître. Ce résultat, que les coefficients virtuels d'accroissement ne sauraient être tous négatifs, peut s'établir directement. Par de simples transformations algébriques, démontrons que :

Si une association conservative ou dissipative admet un état stationnaire, et s'il en est de même d'un système partiel, les coefficients d'accroissement virtuels, correspondant à cet état stationnaire du système partiel, pour les autres espèces, ne sauraient être tous négatifs.

Supposons que pour le système total, l'état stationnaire soit défini par q_1, \dots, q_n ; et pour le système partiel, supposé constitué par les $(n - m)$ dernières espèces, l'état stationnaire corresponde à q'_{m+1}, \dots, q'_n . Les hypothèses sont

$$(42) \quad \left\{ \begin{array}{l} \varepsilon_i - \sum_s^n p_{is} q_s = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n; \quad q_s > 0), \\ \varepsilon_j - \sum_s^n p_{js} q_s = 0 \quad (j = m + 1, \dots, n; \quad q'_s > 0); \end{array} \right.$$

(1) Car si dans une forme quadratique définie positive, on supprime les termes contenant certaines lettres, il restera une forme quadratique définie positive par rapport aux lettres restantes.

$$F(N_1, \dots, N_n) = \sum_1^n \sum_1^n \alpha_r p_{rs} N_r N_s$$

définie positive ou nulle ($\alpha_r > 0$).

Il suffit de voir que

$$(43) \quad F(q_1, \dots, q_m; q_{m+1} - q'_{m+1}, \dots, q_n - q'_n) \\ = \sum_1^m \alpha_r \left(\varepsilon_r - \sum_{m+1}^n p_{rs} q'_s \right) q_r,$$

car le premier membre étant positif ou nul, le second ne saurait l'être si tous les coefficients virtuels d'accroissement

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^n p_{rs} q'_s \quad (r = 1, 2, \dots, m)$$

étaient négatifs.

Pour établir l'égalité (43), il n'y a qu'à mettre $F(N_1, \dots, N_n)$ sous la forme

$$\sum_1^m \alpha_r \left(\sum_1^m p_{rs} N_r N_s + \sum_{m+1}^n p_{rs} N_r N_s \right) \\ + \sum_{m+1}^n \alpha_r \left(\sum_1^m p_{rs} N_r N_s + \sum_{m+1}^n p_{rs} N_r N_s \right),$$

d'où, le premier membre de (43),

$$\sum_1^m \alpha_r q_r \left[\sum_1^m p_{rs} q_s + \sum_{m+1}^n p_{rs} (q_s - q'_s) \right] \\ + \sum_{m+1}^n \alpha_r (q_r - q'_r) \left[\sum_1^m p_{rs} q_s + \sum_{m+1}^n p_{rs} (q_s - q'_s) \right].$$

Le crochet qui entre dans chacun de ces termes est égal à

$$\sum_1^n p_{rs} q_s - \sum_{m+1}^n p_{rs} q'_s,$$

c'est-à-dire, d'après (42) (1^{er} groupe),

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^n p_{rs} q'_s.$$

D'après le second groupe (42) cette expression est nulle pour $r > m$, d'où la conclusion cherchée.

En vue d'une *nouvelle application* du théorème de la perturbation, considérons une association dissipative, n'admettant pas d'état stationnaire, la racine q_1 correspondant à la première espèce des équations de l'état stationnaire étant négative; mais supposons que le système des $(n - 1)$ dernières espèces admette un état stationnaire (donc stable puisque ce système partiel est dissipatif). Il est facile d'établir que le coefficient virtuel d'accroissement

$$\varepsilon_1 - \sum_2^n p_{1s} q'_s$$

de la première espèce pour l'état stationnaire q'_2, \dots, q'_n des autres est négatif.

En effet, des hypothèses

$$\varepsilon_i - \sum_1^n p_{rs} q_s = 0 \quad (i = 1, 2, \dots, n; q_1 < 0),$$

$$\varepsilon_j - \sum_2^n p_{rs} q'_s = 0 \quad (j = 2, 3, \dots, n; q'_s > 0),$$

$$F(N_1, \dots, N_n) = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s \text{ définie positive,}$$

il résulte, comme plus haut,

$$0 < F(q_1, q_2 - q'_2, \dots, q_n - q'_n) = \alpha_1 q_1 \left(\varepsilon_1 - \sum_2^n p_{rs} q'_s \right).$$

d'où

$$\varepsilon_1 - \sum_2^n p_{rs} q'_s < 0.$$

D'où, d'après le théorème de la perturbation, l'énoncé suivant :

Si l'on perturbe une association dissipative, voisine d'un état d'équilibre, par l'apport d'un petit nombre d'individus d'une nouvelle espèce et si les équations de l'état stationnaire du système global supposé dissipatif admettent, pour l'espèce supplémentaire, une racine négative, cette nouvelle espèce disparaîtra, tandis que le système primitif tendra vers l'état stationnaire.

Enfin, donnons encore du théorème de la perturbation du n° 16, une *application aux associations conservatives à nombre impair* d'espèces étudiées au Chapitre II, d'après leur système différentiel :

$$\beta_r \frac{1}{N_r} \frac{dN_r}{dt} \equiv \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s,$$

ou

$$\frac{1}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = \varepsilon_r + \sum_1^n \left(\frac{a_{sr}}{\beta_r} \right) N_s.$$

On sait que les espèces ne peuvent toutes substituer avec des variations bornées (*voir* p. 59). Il peut donc arriver *a priori* que l'une s'épuise, le système tendant à devenir pair. C'est *ce passage à la parité* que nous allons préciser.

Supposons que les espèces 1, 2, ..., n considérées seules admettent un état stationnaire possible caractérisé par les racines > 0 : Q_2, \dots, Q_n , des équations

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_2^n a_{sr} N_s = 0 \quad (r = 2, 3, \dots, n).$$

Ce système partiel pair est stable autour de cet état d'équilibre. Si donc, à un moment donné, il en est très voisin, alors que la première espèce est très peu nombreuse, on conclut (tout comme si les individus de la première espèce étaient apportés à ce moment), en appliquant le théorème de la perturbation, que, si le coefficient d'accroissement virtuel

$$\Gamma_1 = \varepsilon_1 + \sum_2^n \frac{a_{s1}}{\beta_1} Q_s \quad \text{est} < 0,$$

la première espèce s'épuisera et que les fluctuations du système total s'obtiendront en superposant à un épuisement de toutes espèces, les fluctuations du système partiel des espèces 2, 3, ..., n au voisinage de son état d'équilibre.

Ce résultat pourrait s'obtenir autrement comme il est fait, pages 74-75, du mémoire de M. VOLTERRA (*R. Comitato Talass. Ital.* CXXXI). Posant

$$\begin{aligned} N_r &= Q_r (1 + v_r) & r &= 2, \dots, n \\ N_1 &= Q_1 v_1 & Q_1 &> 0 \text{ et quelconque, par exemple égal à } 1, \end{aligned}$$

il vient, *en négligeant* les termes du deuxième ordre, par rapport

aux v_i ,

$$\beta_1 \frac{dv_1}{dt} = \left[\varepsilon_1 \beta_1 + \sum_2^n a_{s1} Q_s \right] v_1,$$

$$\beta_r \frac{dv_r}{dt} = \left[\sum_2^n a_{sr} Q_s v_s \right] + a_{1r} Q_1 v_1 \quad (r = 2, \dots, n),$$

ce qui met en évidence le rôle important du signe de

$$\varepsilon_1 \beta_1 + \sum_2^n a_{s1} Q_s$$

qu'on peut exprimer uniquement au moyen des coefficients fondamentaux, sous la forme (voir *loc. cit.*).

$$\frac{\sum_r^n \varepsilon_r \beta_r R_r}{R_1} = \beta_1 \Gamma_1,$$

les R_i ayant la signification choisie plus haut page 58.

Sous la condition que la quantité précédente (ou bien encore Γ_1) soit > 0 , les équations approchées en v_i qui s'intègrent par les procédés classiques conduisent aussitôt à la propriété annoncée.

18. Pour généraliser davantage les hypothèses fondamentales, on peut songer à prendre pour les coefficients d'accroissements $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$ des fonctions plus générales que des fonctions linéaires. Indiquons des cas où l'on pourra tirer des résultats du système différentiel

$$(44) \quad \frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \dots, N_n) N_i \quad (i = 1, 2, \dots, n),$$

f étant définie pour $N_r \geq 0$ ($r = 1, 2, \dots, n$) avec toutes hypothèses utiles de continuité et dérivation.

Rappelons que du système

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_1^n a_{rs} N_s \right) N_r \quad (a_{rs} = -a_{sr}, \beta_r > 0)$$

dont on supposera que les équations pour l'état stationnaire admettent

des racines q_i , et qui s'écrit encore par conséquent

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n a_{rs} (q_s - N_s) N_r,$$

on déduit

$$\sum_1^n \beta_r \frac{q_r - N_r}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} (q_r - N_r) (q_s - N_s) = 0$$

ou

$$\sum_1^n \beta_r \left(q_r \frac{d \log |N_r|}{dt} - \frac{dN_r}{dt} \right) = 0,$$

ce qui donne

$$\prod_1^n \frac{e^{\beta_r N_r}}{|N_r|^{\beta_r q_r}} = \text{const.}$$

On conclut de là que, si tous les q_r sont positifs, et par suite toutes les fonctions de N_r , $\frac{e^{\beta_r N_r}}{N_r^{\beta_r q_r}}$ décroissantes de $+\infty$ à un minimum puis croissantes jusqu'à l'infini quand N_r croît de 0 à $+\infty$, alors les N_r à valeurs initiales positives devraient rester compris entre des limites positives.

Supposons alors relativement à (44) qu'il existe des fonctions $\varphi_r(N_r)$ continues telles que

$$(45) \quad \sum_1^n \varphi_r(N_r) f_r(N_1, \dots, N_n) = 0$$

et non identiquement nulles, par analogie avec les fonctions : $\beta_r (q_r - N_r)$ du cas particulier rappelé.

On déduira

$$\sum_1^n \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = 0,$$

d'où

$$(46) \quad \sum_1^n \int_{N_r^0}^{N_r} \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r = 0.$$

Supposons que, de même que les

$$\int \beta_r \frac{N_r - q_r}{N_r} dN_r = \beta_r (N_r - q_r \log N_r),$$

les

$$\psi_r(N_r) = \int \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r$$

tendent vers $+\infty$ quand N_r tend vers zéro ou $+\infty$ et admettent donc une limite inférieure quand on fixe la constante d'intégration. De

$$\sum_r \psi_r(N_r) = \text{const.},$$

on conclura, comme dans le cas particulier rappelé, que pour toute solution continue dans $(t_0, +\infty)$ et formée de fonctions positives, les N_r resteront compris entre deux nombres positifs. Et il en résulte l'existence d'une telle solution pour des valeurs initiales positives.

Ainsi est généralisé le n° 5 (Chap. II) relatif aux systèmes *conservatifs et n pair*, sur les variations bornées d'un système satisfaisant à (44), moyennant les hypothèses de l'existence des $\varphi_r(N_r)$ et des propriétés sus-indiquées des $\psi_r(N_r)$.

Ajoutons que cette existence des $\varphi_r(N_r)$ aura lieu si les f_r sont de la forme

$$(47) \quad f_r = \sum_s^n F_{rs}(N_1, \dots, N_n) \theta_s(N_s),$$

les F_{rs} et θ_s étant continues, les θ_s non identiquement nulles, avec

$$F_{rs} = -F_{sr} \quad \text{et en particulier } F_{rr} = 0.$$

Il n'y aura en effet qu'à prendre

$$\varphi_r = \theta_r.$$

Inversement d'ailleurs, si un système de φ_r existe, il est aisé de voir, en supposant que l'un des φ_r , soit φ_1 ne s'annule pas, que les f_r sont de la forme (47).

En effet :

$$\begin{aligned} f_1 &= -\frac{1}{\varphi_1} [f_2 \varphi_2 + \dots + f_n \varphi_n], \\ f_2 &= f_2, \\ \dots &\dots, \\ f_n &= f_n, \end{aligned}$$

où les seconds membres sont bien de la forme (47); il n'y a qu'à prendre :

$$\begin{aligned} \theta_1 &= \varphi_1, & \theta_2 &= \varphi_2, & \dots, & \theta_n &= \varphi_n, \\ F_{12} &= -\frac{f_2}{\varphi_1}, & \dots, & & F_{1n} &= -\frac{f_n}{\varphi_1}, \\ & & & & F_{23} &= F_{24} = \dots = 0, \\ & & & & F_{34} &= F_{35} = \dots = 0, \\ & & & & \dots & \dots \dots \dots \\ & & & & \text{et } F_{ij} &= -F_{ji}. \end{aligned}$$

A côté de cette *extension des systèmes conservatifs*, indiquons un cas que l'on peut considérer comme une *extension des systèmes dissipatifs* : celui où, relativement à (44), il existe des fonctions $\varphi_r(N_r)$ continues non identiquement nulles, telles que

$$\sum_1^n f_r(N_1, \dots, N_n) \varphi_r(N_r) = -\Phi(N_1, \dots, N_n)$$

soit négative où nulle, et nulle seulement pour certaines valeurs positives q_1, \dots, q_n des variables.

Alors

$$\sum_1^n \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} \frac{dN_r}{dt} = -\Phi,$$

$$\sum_1^n \int_{N_r^0}^{N_r} \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r = -\int_{t_0}^t \Phi(N_1, \dots, N_n) dt.$$

En raisonnant comme aux nos 3 et 11, on conclut que si les

$$\psi_r(N_r) \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r$$

jouissent des mêmes propriétés que plus haut, le système (44) admet pour des valeurs initiales positives une solution formée de fonctions continues positives tendant vers les q_i .

Cela entraîne que les f_r s'annulent pour le système des q_i , et pour ce seul système de valeurs (positives), d'ailleurs.

On peut ajouter sur l'existence des φ_r une remarque analogue à celle qui est relative à (47) : cette existence sera assurée si les f_r sont de la forme

$$(48) \quad f_r = \sum_1^n F_{rs}(N_1, \dots, N_n) \theta_s(N_s)$$

où les θ_s sont non identiquement nulles, avec

$$F_{rs} = -F_{sr} \text{ si } r \neq s,$$

$$F_{rr} \leq 0,$$

et

$$\sum_r F_{rr} |\theta_r|$$

nul seulement pour les valeurs positives q_1, \dots, q_n .

Il n'y a qu'à prendre $\varphi_r = \theta_r$ et voir que

$$\sum_1^n f_r \varphi_r = \sum_1^n F_{rr} \theta_r^2.$$

IV. — INTRODUCTION DE L'HYPOTHÈSE DE LA VARIATION DES CONDITIONS EXTÉRIEURES AVEC LE TEMPS.

19. Dans les équations

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_1^n p_{rs} N_s \right) N_r,$$

nous avons supposé les coefficients ε_r , p_{rs} , constants, indépendants du temps.

Or dans la réalité le milieu extérieur peut varier au moins un peu et les conditions d'existence des espèces changer, ce qui se traduit par une variation des coefficients avec le temps. Le cas le plus fréquent et le plus intéressant est celui de variations périodiques, comme celles qui sont dues aux saisons.

Plaçons-nous dans le cas, souvent conforme à la réalité, de *petites* variations de période $\frac{2\pi}{K}$, autour de valeurs ε_r^0 , p_{rs}^0 .

Un développement en série de Fourier, qu'on pourra *limiter* à quelques termes d'ailleurs pour avoir une représentation satisfaisante donnera les expressions qu'on adoptera

$$\begin{aligned} \varepsilon_r &= \varepsilon_r^0 + \sum_i \left(g_r^i \cos \frac{K}{i} t + h_r^i \sin \frac{K}{i} t \right), \\ p_{rs} &= p_{rs}^0 + \sum_i \left(\sigma_{rs}^i \cos \frac{K}{i} t + \rho_{sr}^i \sin \frac{K}{i} t \right). \end{aligned}$$

Supposons encore que, pour ε_r^0 , p_{rs}^0 , il existe un état d'équilibre stable défini par les nombres positifs q_1^0, \dots, q_n^0 et que, les coefficients étant variables comme on l'a indiqué, il y ait pour les espèces, seulement de petites variations au voisinage de l'état $q_1^0 \dots q_n^0$. Étudions ces *petites variations*.

Nous posons

$$\frac{N_r}{q_r^0} = 1 + v_r$$

et les équations deviennent

$$\frac{dv_r}{dt} = (1 + v_r) \left[\varepsilon_r^0 + \sum_i \left(g_r^i \cos \frac{K}{i} t + h_r^i \sin \frac{K}{i} t \right) - \sum_s \left(p_{rs}^0 + \sum_i \left(\sigma_{rs}^i \cos \frac{K}{i} t + \rho_{rs}^i \sin \frac{K}{i} t \right) \right) q_s^0 (1 + v_s) \right],$$

d'où, en négligeant les produits de deux quantités prises parmi v_r , g_r^i , h_r^i , σ_{rs}^i , ρ_{rs}^i

$$(49) \quad \frac{dv_r}{dt} = \sum_i \left(g_r^i \cos \frac{K}{i} t + h_r^i \sin \frac{K}{i} t \right) - \sum_s q_s^0 \sum_i \left(\sigma_{rs}^i \cos \frac{K}{i} t + \rho_{rs}^i \sin \frac{K}{i} t \right) - \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 v_s$$

de la forme

$$(50) \quad \frac{dv_r}{dt} + \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 v_s = \sum_i \left(G_r^i \cos \frac{K}{i} t + H_r^i \sin \frac{K}{i} t \right) \quad (G_r^i, H_r^i \text{ constantes}).$$

L'intégrale générale s'obtient en ajoutant une intégrale particulière à l'intégrale générale du système des équations sans second membre; on sait comment l'on obtient des solutions particulières de ce système en cherchant des solutions de la forme

$$(51) \quad \lambda_1 e^{xt} \dots \lambda_n e^{xt},$$

ce qui conduit pour x à l'équation caractéristique

$$(52) \quad \begin{vmatrix} p_{11}^0 q_1^0 + x & \dots & p_{1n}^0 q_n^0 \\ \dots & \dots & \dots \\ p_{n1}^0 q_1^0 & \dots & p_{nn}^0 q_n^0 + x \end{vmatrix} = 0.$$

Si l'on suppose, cas général, qu'il y a n racines distinctes x_1, \dots, x_n , il y correspondra n solutions autres que zéro, du type (51), et leur combinaison linéaire homogène à coefficients constants fournira l'intégrale générale du système (50) sans seconds membres.

L'hypothèse de stabilité pour l'état $q_1^0 \dots q_n^0$ et les coefficients ε_r^0 , p_{rs}^0 exige que les parties réelles des x_i soient négatives ou nulles; de sorte que dans la solution générale des équations sans seconds membres, il n'y aura que des termes périodiques sinusoïdaux, ou pseudo-périodiques (produit d'une exponentielle tendant vers zéro par une fonction sinusoïdale) ou de la forme $ke^{-\rho t}$ ($\rho \geq 0$).

Pour trouver ensuite une solution particulière de (50), remarquons

qu'il suffit d'ajouter des solutions particulières correspondant à des seconds membres pris égaux aux divers termes de la somme \sum_i . Prenons donc comme second membre

$$G_r^p \cos \frac{K}{p} t + H_r^p \sin \frac{K}{p} t.$$

On remarquera que c'est la partie réelle de

$$G_r^p \left(\cos \frac{K}{p} t + i \sin \frac{K}{p} t \right) - i H_r^p \left(\cos \frac{K}{p} t + i \sin \frac{K}{p} t \right)$$

(i , symbole de l'imaginaire)

ou

$$(G_r^p - i H_r^p) e^{i \frac{K}{p} t},$$

et qu'il suffira de prendre la partie réelle d'une solution particulière correspondant aux seconds membres :

$$(G_r^p - i H_r^p) e^{i \frac{K}{p} t} \quad (r = 1, 2, \dots, n).$$

Cherchons alors une solution particulière de la forme

$$\gamma_r e^{i \frac{K}{p} t}.$$

La substitution donne

$$(53) \quad \gamma_r i \frac{K}{p} + \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 \gamma_s = (G_r^p - i H_r^p)$$

et le déterminant de ces équations en γ_r est

$$\begin{vmatrix} p_{11}^0 q_1^0 + i \frac{K}{p} & \dots & p_{1n}^0 q_n^0 \\ \dots & \dots & \dots \\ p_{n1}^0 q_1^0 & \dots & p_{nn}^0 q_n^0 + i \frac{K}{p} \end{vmatrix}$$

Si donc $i \frac{K}{p}$ n'est pas racine de l'équation caractéristique (52), les équations (53) formeront un système résoluble par la règle de Cramer et l'on trouvera une solution particulière de la forme cherchée. Dire que $i \frac{K}{p}$ n'est pas racine de (52), c'est dire que la période du terme considéré dans le second membre de (50) est différente de celles des termes périodiques s'il y en a, dans l'expression de la solution générale pour les petites fluctuations correspondant à $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$.

D'où l'énoncé :

Si les coefficients d'un système biologique varient très peu et avec la période T au voisinage de valeurs moyennes $\varepsilon_r^0, p_{rs}^0$ (de façon à ce qu'on puisse les prendre égaux à des polynômes de Fourier, c'est-à-dire à des séries de Fourier limitées à m termes), et si, pour ces valeurs, le système admet un état (E) d'équilibre stable (q_1^0, \dots, q_n^0) , tel que les périodes des termes purement périodiques s'il y en a dans les variations au voisinage de (E) soient différentes de $\frac{T}{k}$ ($k=1, 2, \dots, m$), les petites variations du système pour ε_r, p_{rs} variables, au voisinage de (E) , s'obtiennent en superposant aux variations propres (relatives à $\varepsilon_r^0, p_{rs}^0$) des fluctuations forcées non amorties de périodes $\frac{T}{k}$.

Bien remarquer que l'existence même de petites variations au voisinage de (E) impose la restriction sur les périodes. Si en effet $i\frac{K}{p}$ était racine de l'équation caractéristique (52) [racine simple, puisque (52) n'a par hypothèse simplificatrice que des racines simples. Les résultats obtenus s'étendraient d'ailleurs au cas, laissé de côté comme infiniment peu probable, où il y aurait des racines multiples], le système avec les seconds membres

$$(G_r^p - iH_r^p) e^{i\frac{K}{p}t}$$

admettrait une solution particulière de la forme

$$(\gamma_r - \gamma_r' t) e^{i\frac{K}{p}t},$$

tous les γ_r' n'étant pas nuls.

De sorte que dans l'intégrale particulière de (50), il y aurait un terme à coefficient non nul en $t \cos \frac{K}{p}t$ ou $t \sin \frac{K}{p}t$, qui n'est pas borné.

Qu'il y ait plusieurs de ces termes ou un seul (une ou plusieurs valeurs de p donnant lieu à cette particularité), on en déduirait que l'intégrale particulière et par suite une intégrale quelconque ne saurait rester bornée. L'hypothèse des petites variations écarte donc cette possibilité.

NOTE MATHÉMATIQUE SUR LES FORMES QUADRATIQUES.

20. On appelle *forme quadratique* des variables $x_1 \dots x_n$ un polynome homogène et du second degré par rapport à l'ensemble des variables. On note

$$(54) \quad \left\{ \begin{array}{l} F(x_1, \dots, x_n) = \sum_i \sum_j a_{ij} x_i x_j \quad (i, j = 1, 2, \dots, n) \\ (a_{ij} \text{ réel ou imaginaire}) \end{array} \right.$$

(les Σ étant étendus à toutes les valeurs entières de 1 à n) et il est souvent commode de supposer $a_{ij} = a_{ji}$.

On démontre qu'elle peut se mettre sous la forme d'une somme de carrés en nombre ν , de formes linéaires indépendantes ⁽¹⁾ (à coefficients complexes); et ν , indépendant de la décomposition en carrés, peut être égal à 0, 1, 2, ... ou n ; il est égal au rang du tableau que constitue le déterminant des coefficients des formes linéaires

$$\frac{1}{2} F'_{x_1} \quad \dots \quad \frac{1}{2} F'_{x_n}$$

(rang de ce système de formes linéaires).

Si, dans (54), $a_{ij} = a_{ji}$, ce déterminant qu'on appelle le *discriminant* de la forme quadratique est égal à

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix}$$

(déterminant des a_{ij} , symétrique).

Indiquons le *principe de la méthode de Gauss* qui permet de faire une décomposition en carrés de formes linéaires indépendantes.

S'il existe un terme carré, c'est-à-dire en x_r^2 , soit $a_{rr} x_r^2$ ($a_{rr} \neq 0$), formons

$$\Phi = F(x_1, \dots, x_n) - \frac{1}{a_{rr}} \left[\frac{1}{2} F'_{x_r} \right]^2.$$

On constate immédiatement que cette nouvelle forme quadratique ne contient plus x_r . Si, en effet, on écrit F sous la forme $a_{rr} x_r^2 + 2x_r P + Q$, où P est une forme linéaire et Q une forme quadratique par rapport au x_i autres que x_r , il vient

$$\begin{aligned} \Phi &= a_{rr} x_r^2 + 2x_r P + Q - \frac{1}{a_{rr}} (a_{rr} x_r + P)^2 \\ &= Q - \frac{P^2}{a_{rr}}. \end{aligned}$$

(1) Si $\nu = 1$, la condition d'indépendance doit être considérée comme condition de non nullité, les critères d'indépendance s'appliquant avec ce sens.

Ainsi on a pu mettre F sous la forme d'une somme d'un carré $\left[\frac{1}{2\sqrt{a_{rr}}} F'_{x_r} \right]^2$ d'une forme linéaire en $x_1 \dots x_n$ ($\sqrt{a_{rr}}$ une des racines de a_{rr}) et d'une forme quadratique par rapport à toutes les variables sauf x_r .

Si Φ se trouve identiquement nulle, F est donc carré d'une forme linéaire non nulle.

Sinon, en admettant que le théorème soit vrai pour $(n-1)$ variables, Φ sera décomposable en un nombre $\nu \geq 1$ de carrés de formes linéaires indépendantes en $x_1, \dots, x_{r-1}, x_{r+1}, \dots, x_n$. On déduit que F est somme de $\nu+1$ carrés de formes linéaires en les x_i ; ces formes sont bien indépendantes; il suffit de voir qu'on peut résoudre en les x_i le système obtenu en égalant à des valeurs arbitraires $\frac{1}{2\sqrt{a_{rr}}} F'_{x_r}$ qui contient effectivement x_r et les formes des carrés de Φ qui ne contiennent pas x_r ; ces dernières donneront, vu leur indépendance, un système résoluble en $x_1, \dots, x_{r-1}, x_{r+1}, \dots, x_n$; en transportant dans la première, on trouvera une valeur pour x_r et le système total admet donc une solution.

Ainsi s'il y a un terme carré dans F , l'hypothèse que le théorème est vrai pour $(n-1)$ variables entraîne qu'il est vrai pour F .

S'il n'y a pas de termes carrés, F peut être identiquement nulle. Examinons le cas contraire et supposons non nul le coefficient (2γ) de $x_r x_s$ ($\gamma = a_{rs} = a_{sr}$, si $a_{rs} = a_{sr}$)

$$F(x_1, \dots, x_n) = \frac{2}{\gamma} \left(\frac{1}{2} F'_{x_r} \cdot \frac{1}{2} F'_{x_s} \right)$$

est une forme quadratique en les x_i moins x_r et x_s . Car

$$F = 2\gamma x_r x_s + 2P x_r + 2Q x_s,$$

où P, Q sont des formes ne contenant pas x_r et x_s , d'où

$$\begin{aligned} F - \frac{2}{\gamma} \left(\frac{1}{2} F'_{x_r} \cdot \frac{1}{2} F'_{x_s} \right) &= 2\gamma x_r x_s + 2P x_r + 2Q x_s - \frac{2}{\gamma} (\gamma x_s - P)(\gamma x_r + Q) \\ &= -\frac{2}{\gamma} P \cdot Q. \end{aligned}$$

Donc F est la somme de cette forme quadratique Ψ et de

$$\frac{2}{\gamma} \left(\frac{1}{2} F'_{x_r} \frac{1}{2} F'_{x_s} \right) = \frac{1}{2\gamma} \left[\left(\frac{1}{2} F'_{x_r} + \frac{1}{2} F'_{x_s} \right)^2 - \left(\frac{1}{2} F'_{x_r} - \frac{1}{2} F'_{x_s} \right)^2 \right],$$

qui s'écrit sous la forme d'une somme de deux carrés des formes

$$\frac{1}{2\sqrt{2\gamma}} (\bar{F}'_{x_r} + F'_{x_s}) \quad \text{et} \quad \frac{1}{2\sqrt{-2\gamma}} (F'_{x_r} - F'_{x_s}).$$

Si le théorème est vrai pour $(n-2)$ variables, on considérera une décomposition en carrés de Ψ et l'on en déduit une décomposition en carrés pour F : les formes de ces carrés sont bien indépendantes, car en égalant à des valeurs arbi-

traies, les formes des carrés, il vient un système

$$\begin{aligned} F'_{x_r} + F'_{x_s} &= \alpha, & F'_{x_r} - F'_{x_s} &= \beta, \\ P_k &= \gamma_k & (k = 1, 2, \dots, p) \end{aligned}$$

(P_k , formes des carrés de Ψ s'il y en a, α , β , γ_k , constantes arbitraires).

Ce système équivaut à

$$F'_{x_r} = \frac{\alpha + \beta}{2}, \quad F'_{x_s} = \frac{\alpha - \beta}{2}, \quad P_k = \gamma_k.$$

On peut résoudre $P_k = \gamma_k$ en les x_i , sauf x_r et x_s .

Les deux premières équations

$$\begin{aligned} \gamma x_s + P &= \frac{\alpha + \beta}{4} \\ \gamma x_r + Q &= \frac{\alpha - \beta}{4} \end{aligned} \quad (\gamma \neq 0)$$

donneront ensuite x_r et x_s .

Ainsi, si le théorème de la décomposition en carrés de formes indépendantes est vrai jusqu'à $(n - 1)$ inclus, il est vrai pour n . Comme il l'est pour 1 (et 2), il l'est pour n quelconque.

Ce qui précède donne le moyen effectif d'obtenir une décomposition en carrés; remarquer que la seconde partie du raisonnement qui précède suppose seulement l'absence des termes carrés en x_r^2 , x_s^2 et l'existence du terme rectangle $x_r x_s$; le procédé donné s'applique dès que manquent les carrés relatifs à un terme rectangle non nul. La répétition des procédés fournit bien finalement une décomposition en carrés.

Sans démontrer le reste de la proposition annoncée, sur l'invariance du nombre des carrés, insistons sur cette propriété que *la condition nécessaire et suffisante pour qu'une forme quadratique à n variables se décompose en moins de n carrés (de formes indépendantes) est que le discriminant soit nul, c'est-à-dire que les formes linéaires $F'_{x_1}, \dots, F'_{x_n}$ ne soient pas indépendantes.*

Ajoutons sans démonstration que si ce discriminant n'est pas nul, quelle que soit la décomposition en n carrés (indépendants), $P_1^2 + \dots + P_n^2$, il est égal au carré du déterminant des coefficients des formes P_1, \dots, P_n .

FORMES RÉELLES. — *Supposons maintenant que les coefficients de la forme quadratique soient réels.*

La méthode de Gauss montre que F peut se mettre sous la forme d'une somme algébrique de carrés (de formes indépendantes) à coefficients réels; en ne considérant pour les formes des carrés que des formes à coefficients réels, l'énoncé initial subsiste à condition de remplacer « somme de carrés » par « somme algébrique » de carrés.

Dans une telle décomposition en carrés, il y aura les carrés précédés du signe +, dits carrés positifs, et ceux précédés du signe —, dits carrés négatifs.

Une propriété très importante (*loi d'inertie*) est que les nombres de carrés

positifs et de carrés négatifs sont indépendants de la décomposition en carrés (de formes indépendantes à coefficients réels).

On peut donner une proposition simple sur ces nombres, comme sur le nombre total de carrés et qui dérive des propriétés de l'équation en S , s'écrivant, si $a_{ij} = a_{ji}$,

$$\begin{vmatrix} a_{11} - S & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & \dots & a_{nn} - S \end{vmatrix} = 0.$$

On démontre aisément que toutes les racines sont réelles; cette équation exprime en effet que $F(x_1, \dots, x_n) - S(x_1^2 + \dots + x_n^2)$ se décompose en moins de n carrés indépendants. Il y a alors pour les variables des valeurs réelles non toutes nulles annulant cette forme (il suffit d'annuler les formes des carrés d'où système d'équation homogène à n inconnues de rang $< n$). On en déduit que la racine S est réelle.

Il est remarquable que les nombres de carrés positifs et de carrés négatifs soient précisément égaux aux nombres de racines positives et de racines négatives (comptées avec leur ordre de multiplicité) de l'équation en S .

Tous ces résultats sont, dans le cas de deux variables, connus d'après la théorie du trinôme du second degré : la forme $\alpha x^2 + 2\beta xy + \gamma y^2$ non nulle, est décomposable en deux carrés ou un seul (il est toujours sous-entendu : de formes indépendantes) suivant que le discriminant

$$\begin{vmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \gamma \end{vmatrix} = \alpha\gamma - \beta^2$$

est différent de zéro ou non, etc. Dans le cas de trois et quatre variables, il s'agit de l'étude classique des coniques et quadriques.

Une forme quadratique réelle est dite définie si les seules valeurs réelles des variables pouvant l'annuler sont nulles. Cela équivaut à dire que la forme est décomposable en n carrés indépendants de même signe : s'il y avait une décomposition en moins de n carrés, on pourrait annuler toutes les formes de ces carrés pour des valeurs réelles non toutes nulles des variables et par suite la forme quadratique; s'il y avait une décomposition en n carrés non tous du même signe

$$P_1^2 + \dots + P_k^2 - Q_1^2 - \dots - Q_h^2,$$

on pourrait annuler la forme quadratique en annulant :

$$P_1 - Q_1, \quad P_2, \quad \dots, \quad P_k, \quad Q_2, \quad \dots, \quad Q_h,$$

ce qu'il est possible de faire pour des valeurs réelles non toutes nulles ($n - 1$ équations homogènes à n inconnues). Il est donc bien nécessaire que la décomposition en carrés donne n carrés de même signe. Cela est suffisant, car alors pour annuler F , il faudra annuler toutes les formes des carrés, et comme elles sont indépendantes, on ne pourra le faire qu'en annulant toutes les variables.

Une forme quadratique réelle définie est dite positive ou négative, suivant que les carrés de décomposition sont tous positifs ou tous négatifs. Quelles que

soient les valeurs réelles des variables, la forme prendra, suivant les deux cas, une valeur ≥ 0 ou ≤ 0 , et nulle seulement si toutes les variables sont nulles.

Dans une forme définie, les coefficients des termes carrés sont tous différents de zéro : si le coefficient de x_i^2 était nul, la somme des carrés des coefficients de x_i , dans les formes linéaires de la décomposition en carrés serait nulle; tous ces coefficients seraient nuls et x_i ne figurerait pas dans ces formes linéaires; elles ne sauraient alors être indépendantes.

Ainsi les coefficients des termes carrés sont tous positifs ou tous négatifs suivant que la forme est positive ou négative.

Le discriminant d'une forme quadratique définie positive est positif : c'est en effet le carré du déterminant non nul des coefficients réels des formes linéaires indépendantes d'une décomposition en n carrés.

Si dans une forme quadratique définie, on supprime les termes contenant certaines variables, il reste une forme quadratique définie par rapport aux autres variables, d'ailleurs positive ou négative en même temps que la première. Il suffit de voir que cette seconde forme quadratique ne peut s'annuler qu'avec toutes ses variables; sinon on déduirait un système de valeurs de toutes les variables (en prenant zéro pour les variables des termes supprimés) réelles, non toutes nulles et annulant la forme primitive.

Démontrons maintenant que si *une forme quadratique définie tend vers zéro, ses variables (réelles) tendent vers zéro*, c'est-à-dire que l'on peut trouver une fonction $\varphi(y) > 0$, tendant vers zéro avec $y > 0$, telle que

$$|F(x_1, \dots, x_n)| < y$$

entraîne

$$|x_i| < \varphi(y) \quad (i = 1, 2, \dots, n).$$

Résolvons en effet par rapport aux variables les équations

$$P_1 = v_1, \quad \dots, \quad P_n = v_n,$$

où P_1, \dots, P_n sont les formes linéaires de la décomposition en carrés.

On en déduit $x_1 \dots x_n$ en fonction linéaire homogène des v_i .

Donc si l'on assujettit F à la condition $|F| < y$, les P_i devront satisfaire à $|P_i| < \sqrt{y}$; et par suite, d'après les expressions des x_i en fonction des valeurs v_i des P_i , les x_i satisferont à une condition

$$|x_i| < A \sqrt{y},$$

où $A > 0$ est choisi assez grand.

D'où le théorème énoncé et la conséquence suivante :

Si les variables réelles sont assujetties seulement à la condition qu'il y en ait toujours une au moins de module supérieur ou égal à $\alpha > 0$, la borne inférieure I de l'ensemble des valeurs absolues de la forme définie F est positive.

En effet, comme la borne inférieure d'un ensemble de nombres jouit de cette propriété qu'on peut trouver dans l'ensemble une suite de nombres tendant vers cette borne on conclurait, si I était nulle, que pour une suite convenable de

systèmes de valeurs

$$x_1^1 \dots x_n^1; \quad x_1^2 \dots x_n^2; \quad \dots; \quad x_1^p \dots x_n^p; \quad \dots,$$

F tendrait vers zéro; d'après la proposition qui précède, cela exigerait que tous les $x_i^p (i = 1, 2, \dots, n)$ tendent vers zéro quand p tend vers l'infini, et cela est incompatible avec la restriction imposée aux valeurs qu'on peut donner aux variables.

Pour terminer cet exposé sur les formes quadratiques, qui, s'il est incomplet, suffit à l'intelligence du chapitre, établissons en quelques mots cette propriété utilisée au cours du n° 14 que *si les coefficients d'une forme quadratique réelle varient d'une façon continue de sorte que le nombre des carrés de décomposition reste invariant, les nombres des carrés positifs et des carrés négatifs sont aussi invariants.*

En effet, l'équation en S aura toujours le même nombre N de racines différentes de zéro (N , nombre des carrés de décomposition). En vertu de la continuité des racines d'une équation à coefficients variables, dans un voisinage ⁽¹⁾ assez petit défini par $(\theta - \varepsilon, \theta + \varepsilon)$ de toute valeur θ de l'intervalle (t_0, t_1) de variation du paramètre t dont dépendent les coefficients, les racines de l'équation en S seront assez voisines de celles correspondant à θ pour que les nombres de racines positives et négatives restent invariants dans le voisinage considéré. Considérons l'ensemble des intervalles $(\theta - \varepsilon, \theta + \varepsilon)$ correspondant à tous les nombres θ de (t_0, t_1) . Du lemme célèbre de Borel-Lebesgue ⁽²⁾, il résulte qu'on peut extraire un nombre fini de ces intervalles, tel que chaque point de (t_0, t_1) soit compris entre les extrémités de l'un d'eux et l'on peut supposer que chacun n'est pas contenu dans un autre. Considérons alors ces intervalles I_k rangés par ordre non décroissant des abscisses des extrémités antérieures. Deux consécutifs auront une partie commune et par suite les nombres de carrés positifs et de carrés négatifs seront les mêmes dans ces deux intervalles. On en déduit, en considérant la chaîne des intervalles, le théorème annoncé.

⁽¹⁾ Ce voisinage est l'ensemble des valeurs de t commun à (t_0, t_1) et $(\theta - \varepsilon, \theta + \varepsilon)$.

⁽²⁾ Ce lemme s'énonce ainsi : « Si un ensemble d'intervalles est tel que tout point de (t_0, t_1) est intérieur à l'un d'eux au moins (au sens étroit; c'est-à-dire compris entre les extrémités, celles-ci exclues), on peut extraire de cet ensemble un autre ensemble jouissant de la même propriété, mais comprenant seulement un nombre fini d'intervalles

CHAPITRE IV.

SUR LES ACTIONS HÉRÉDITAIRES COMPARÉES EN BIOLOGIE ET EN MECANIQUE.

- I, *Notion d'hérédité et sa traduction mathématique* : 1. Idée d'hérédité; sa signification spéciale. — 2. Équations de l'évolution de deux espèces avec des hypothèses simples d'hérédité. — 3. Notions de mécanique héréditaire. — 4. Analogies. — 5. L'idée la plus générale d'hérédité et sa forme mathématique.
- II, *Étude de la coexistence d'une espèce dévorante et une espèce dévorée dans l'hypothèse d'une hérédité invariable et linéaire* : 6. Principe des fluctuations. — 7. Propriétés de limitation pour ces fluctuations. — 8. Lois de conservation et perturbation des moyennes.
- III, *Énergétique héréditaire en biologie (cas précédent avec petites fluctuations) et en mécanique à un seul paramètre* : 9. Equation énergétique fondamentale. — 10. Conséquences mécaniques et biologiques. — 11. Mouvement spontané en mécanique et problème biologique. — 12. Recherche de la périodicité. — 13. Problèmes avec hérédité postérieure à un certain instant et généralisations.
- Note mathématique* : 14. Équations intégrales de Volterra. — 15. Système intégral-différentiel commun au problème mécanique et au problème biologique des petites fluctuations. — 16. Système intégral-différentiel du problème biologique général.

I. — NOTION D'HÉRÉDITÉ ET SA TRADUCTION MATHÉMATIQUE.

1. Dans tout ce qui précède, nous avons toujours raisonné comme si l'évolution future d'un système biologique était complètement déterminée par la connaissance de son état actuel, ou si l'on veut, comme si le passé n'avait pas d'influence. Mais rappelons-nous que, dans la mise en équation de l'évolution d'un système biologique par la théorie des rencontres, nous avons supposé que les rencontres, quand elles n'étaient pas indifférentes entre individus d'espèces distinctes, avaient

un effet immédiat se traduisant par une variation instantanée du nombre d'individus; et si cela est légitime pour l'espèce détruite, il n'en est plus de même pour celle qui profite de la rencontre; et il est évident qu'au contraire, l'effet favorable de la rencontre ne peut se manifester qu'avec un certain retard. L'état d'un système biologique à un moment donné semble donc bien devoir dépendre des rencontres ayant eu lieu pendant une période plus ou moins longue précédant ce moment; et dans les chapitres qu'on vient de développer, on a, somme toute, négligé la durée de cette période. Il convient de tenir compte maintenant de l'influence du passé.

On rencontre, *en physique*, dans l'étude de l'élasticité, du magnétisme, de l'électricité, bien des phénomènes analogues de retard, traînage ou hystérésis. On peut dire que dans le monde inorganique il existe aussi une mémoire du passé, comme la mémoire du fil de torsion dont la déformation actuelle dépend des états antérieurs. Pour marquer la distinction entre de tels phénomènes et ceux de la mécanique classique, de la mécanique céleste où, avec la plus grande exactitude, les conditions initiales (fonctions et vitesses) déterminent l'avenir, M. Picard a qualifié d'*héréditaire* la physique des premiers phénomènes (1). Ainsi s'est introduit en mécanique ce mot d'hérédité sans aucun malentendu possible sur sa signification.

Mais lorsqu'en physique l'hérédité entre en jeu, les équations différentielles et aux dérivées partielles ne peuvent plus suffire; sinon les données initiales détermineraient l'avenir. Pour faire jouer un rôle à la *suite continue* des états antérieurs (infinité de paramètres ayant la puissance du continu), il a fallu recourir à des équations intégrales et intégral-différentielles où figurent des intégrales sous lesquelles entrent les paramètres caractéristiques du système fonctions du temps pendant une période antérieure à l'instant considéré; on a même introduit des types plus généraux d'équations aux dérivées fonctionnelles. Les problèmes d'hérédité rentrent ainsi dans l'Analyse fonctionnelle et M. Volterra s'est déjà longuement occupé de cette mécanique héréditaire dans ses *Leçons sur les équations intégrales et intégral-différentielles*, puis ses *Leçons sur les fonctions de lignes* professées à la Sorbonne en 1912 (2), et récemment dans un *Mémoire*

(1) *La mécanique classique et ses approximations successives* (*Riv. di Scienza*, vol. I, 1907).

(2) Ces ouvrages sont parus en 1913 dans la « Collection de Monographies sur la théorie des fonctions » de E. Borel. Dans le dernier chapitre de ce second Ouvrage sont longuement développés l'introduction et l'usage de l'hérédité en mécanique et physique.

du *Journal de Mathématiques* (t. VII, fasc. III, 1928), intitulé *Sur la théorie mathématique des phénomènes héréditaires*; enfin dans l'ouvrage : *Theory of functionals and of integral and integro-differential equations*, by V. Volterra (Blackie and Son Limited, London and Glasgow, 1930).

Dans les *phénomènes biologiques* de coexistence d'espèces, qui ont avec la physique héréditaire l'analogie des influences du passé, nous emploierons encore les mots d'hérédité et d'action héréditaire, à défaut d'un langage spécial. Mais on les comprendra dans leur sens nouveau qui n'a rien de commun avec la signification ordinaire en biologie indiquant une transmission de caractères d'un individu à un autre qu'il engendre. Des exemples ne sont pas rares de telles nouvelles significations d'un mot : citons seulement la « lumière » obscure des physiciens.

Aussi nous nous permettrons de qualifier d'héréditaires les phénomènes biologiques où la suite continue des états passés joue un rôle dans l'évolution future. Nous allons nous occuper de telles questions, de leur étude mathématique et montrer dans quel étroit rapport elles sont avec la mécanique héréditaire du monde inorganique, au point de vue analytique surtout (¹).

2. Reprenons donc l'étude de deux espèces dans un milieu bien délimité, l'une dévorante, l'autre dévorée (*voir* Chap. I). Pour la première, dévorée, nous conserverons le raisonnement qui conduit à

$$dN_1 = \varepsilon_1 N_1 dt - \gamma_1 N_1 N_2 dt \quad (\varepsilon_1, \gamma_1 > 0).$$

Pour la seconde, nous avons été conduit en admettant que les rencontres aient un effet favorable immédiat, à l'équation

$$dN_2 = -\varepsilon_2 N_2 dt + \gamma_2 N_1 N_2 dt \quad (\varepsilon_2, \gamma_2 > 0).$$

Nous n'allons plus négliger maintenant le retard de cet effet.

Admettons que dans la seconde espèce au moins la distribution par âge des individus reste constante et soit $\varphi(\xi) d\xi$ le rapport du nombre des individus d'âge compris entre ξ et $\xi + d\xi$ au nombre total des individus de cette espèce dévorante. Alors le nombre des individus dévo-

(¹) Nous reprendrons ici, avec plus de développements, la quatrième partie du Mémoire fondamental « *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* » (*R. Comitato Talass. It.*, Venezia, 1927) où l'on s'occupe des actions héréditaires en biologie.

rants ayant à l'instant t un âge au moins égal à θ est

$$N_2(t) \int_{\theta}^{+\infty} \varphi(\xi) d\xi = N_2(t) f(\theta) \quad (f \geq 0 \text{ et } \neq 0).$$

Parmi les $N_2(t)$ individus existant à l'instant t , il y en a donc $N_2(t) f(t - \tau)$ qui existaient déjà à l'instant τ antérieur. Par la théorie des rencontres, on voit donc que la quantité de nourriture en individus de première espèce, absorbée pendant l'intervalle $(\tau, \tau + d\tau)$ par les individus de seconde espèce qui existaient à la fois aux instants τ et t , est

$$\gamma f(t - \tau) N_1(\tau) N_2(t) d\tau.$$

On peut admettre que cette nourriture crée un accroissement de

$$\psi(t - \tau) dt \cdot \gamma f(t - \tau) N_1(\tau) N_2(t) d\tau \quad (\psi \geq 0 \text{ et } \neq 0),$$

individus de seconde espèce pendant l'intervalle $(t, t + dt)$, de sorte qu'en sommant ces effets *supposés indépendants*, il vient

$$N_2(t) dt \int_{-\infty}^t \gamma \psi(t - \tau) f(t - \tau) N_1(\tau) d\tau.$$

On est ainsi conduit à remplacer la seconde équation différentielle par l'équation intégral-différentielle

$$dN_2 = -\varepsilon_2 N_2 dt + N_2 dt \int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_1(\tau) d\tau$$

($F \geq 0$ et $\neq 0$),

D'où le système d'équations de l'évolution des espèces

$$(1) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1(t) [\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t)], \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left[-\varepsilon_2 + \int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right] \end{cases}$$

($F \geq 0$ et $\neq 0$),

cas particulier du système plus symétrique

$$(2) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_{-\infty}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau \right] N_1(t), \\ \frac{dN_2}{dt} = \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_{-\infty}^t F_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right] N_2(t) \end{cases}$$

($\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 \geq 0$; $F_1 \geq 0, F_2 \geq 0$, et plus spécial¹ $\gamma_1 > 0, F_2 \neq 0$)

qu'on peut encore écrire

$$(3) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau \right] N_1(t), \\ \frac{dN_2}{dt} = \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau \right] N_2(t). \end{cases}$$

On peut d'ailleurs justifier autrement de telles équations pour notre système biologique. Dans le Chapitre I, nous prenions comme coefficients d'accroissement respectifs dans la coexistence, $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$ et $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$, fonctions linéaires pour chaque espèce, du nombre des individus de l'autre espèce. Pour tenir compte des actions héréditaires, nous pouvons exprimer que ces coefficients d'accroissement à l'instant t dependent, pour chaque espèce, de la variation antérieure de l'autre espèce; et l'on peut le faire en ajoutant les intégrales qui figurent dans les crochets.

Si nous admettons que le passé n'a d'influence que s'il ne dépasse pas un certain éloignement et si T_0 désigne cette *durée d'hérédité*, il n'y aura qu'à supposer

$$\left. \begin{matrix} F_1(t) \\ F_2(t) \end{matrix} \right\} = 0 \text{ pour } t \geq T_0,$$

ce qui permet de remplacer

$$\int_{-\infty}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau \quad \text{et} \quad \int_{-\infty}^t F_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau$$

par

$$\int_{t-T_0}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau \quad \text{et} \quad \int_{t-T_0}^t F_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau$$

ou bien

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau \quad \text{et} \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau$$

par $\int_0^{T_0}$ portant sur les mêmes fonctions.

Dans tous ces raisonnements nous n'avons pas introduit, pour simplifier, l'influence d'une espèce sur elle-même quand elle devient trop nombreuse ⁽¹⁾.

(1) L'étude du même problème avec des coefficients d'amortissement comme ceux du chapitre précédent a été faite par M. Brelot dans un Mémoire qui paraîtra prochainement dans les *Annali di Matematica* sous le titre *Sur le problème biologique héréditaire de deux espèces dévorante et dévorée*.

La première question qui se pose au sujet des systèmes (1), (2) ou (3), c'est celle de l'existence des intégrales. Faisons sur le système (3) les hypothèses suivantes : $\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$, constantes ≥ 0 ; F_1, F_2 , fonctions ≥ 0 , continues et telles que

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau, \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau$$

aient un sens, c'est-à-dire aient une valeur finie.

Supposons connues dans $(-\infty, t_0)$ les fonctions N_1, N_2 assujetties dans cet intervalle à être continues, bornées et positives. Ou bien, dans le cas de l'hérédité limitée où F_1, F_2 sont nuls pour $\tau \geq T_0$, on supposera connues, continues et positives N_1, N_2 seulement dans $(t_0 - T_0, t_0)$.

Dans ces conditions, on peut démontrer que le système (3) admet dans $(t_0, +\infty)$ une solution formée de fonctions $N_1, N_2 > 0$ et prolongeant continûment les valeurs données, et que cette solution est *la seule* dans tout intervalle (t_0, t_1) .

Nous renvoyons pour la démonstration à la Note mathématique en fin du chapitre et nous *concluons tout de suite que la connaissance des fluctuations des espèces pendant une durée égale à la durée d'hérédité suffit, grâce aux équations admises, à déterminer complètement les fluctuations futures* (1).

3. Nous avons déjà remarqué l'analogie des systèmes biologiques et des systèmes mécaniques. Ainsi dans un système biologique conservatif, la valeur de l'association reste constante, de même que l'énergie totale d'un système mécanique conservatif sans influence externe. De plus, il y a pour les deux, au voisinage d'un état d'équilibre, des fluctuations ou oscillations non amorties. Pareille analogie existe entre les systèmes biologiques dissipatifs et les systèmes mécaniques avec frottement; il y a diminution parallèle de la valeur de l'association et de l'énergie mécanique et semblable amortissement des petites fluctuations.

L'analogie est plus marquée encore pour les petites fluctuations biologiques et les petits mouvements en mécanique dont les études se

(1) Dans le Mémoire fondamental plusieurs fois cité par exemple page 143, M. Volterra énonce et emploie ce théorème d'existence en indiquant seulement la possibilité d'une démonstration. Dans la note en fin de ce chapitre cette démonstration est développée dans ses détails. Elle ne présente pas seulement de l'intérêt pour l'équation intégrodifférentielle particulière à laquelle elle se rapporte, mais elle peut servir aussi de modèle pour établir des théorèmes d'existence dans le domaine des équations intégrodifférentielles. La remarque relative à l'unicité est de M. Brelot.

ramènent à celles d'équations linéaires. Pour un système biologique conservatif oscillant au voisinage de l'état stationnaire (q_1, \dots, q_n) on a obtenu, en posant

$$\frac{N_i}{q_i} = v_i$$

les équations linéaires :

$$\beta_r \frac{dv_r}{dt} = \sum_1^n a_{sr} q_r v_s,$$

d'où

$$\sum \beta_r v_r \frac{dv_r}{dt} = 0$$

et, en intégrant,

$$\frac{1}{2} \sum \beta_r v_r^2 = \text{const.},$$

équation analogue à celle des forces vives en mécanique.

Pour un système dissipatif, cette même quantité $\frac{1}{2} \sum \beta_r v_r^2$, où les β_r sont toujours les valeurs des individus des différentes espèces, irait en diminuant.

De telles analogies se poursuivent entre biologie et mécanique quand on introduit les actions héréditaires. C'est ce que nous allons voir en établissant d'abord les *équations générales de la dynamique héréditaire*.

Prenons d'abord un système mécanique auquel s'appliquent les équations classiques de Lagrange qui seront, avec les paramètres indépendants q_1, \dots, q_n la force vive,

$$T = \frac{1}{2} \sum_i \sum_s a_{is} q'_i q'_s,$$

le potentiel $-\Omega$ des forces internes et les forces externes $\mathcal{Q}_1, \dots, \mathcal{Q}_n$ fonctions du temps seul

$$(4) \quad \frac{d}{dt} \left(\frac{\partial T}{\partial q'_i} \right) - \frac{\partial (T - \Omega)}{\partial q_i} = \mathcal{Q}_i \quad (i = 1, 2, \dots, n).$$

Si les a_{is} sont des constantes et si

$$\Omega = \frac{1}{2} \sum_i \sum_s b_{is} q_i q_s$$

avec des b_{is} constants, les équations prendront la forme classique de la

théorie des petits mouvements

$$(5) \quad \sum_i a_{is} q_s'' + \sum_s b_{is} q_s = \mathfrak{Q}_i \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

et dans le cas d'un seul paramètre, l'unique équation

$$(6) \quad a q'' + b q = \mathfrak{Q}.$$

Il s'agit de modifier ces équations pour tenir compte des actions héréditaires.

Prenons le cas d'un seul paramètre et supposons qu'à l'instant t l'influence du passé agisse comme une force, dont on prendra, comme expression, par analogie avec ce qu'on a vu plus haut

$$\int_{-\infty}^t \Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau \quad \text{ou} \quad \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) q(t-\tau) d\tau \quad (1) \quad (\Phi \text{ continue}).$$

L'équation devient alors, si $a = 1$, cas auquel on se ramène par changement de paramètre,

$$(7) \quad q'' + b q = \int_{-\infty}^t \Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau + \mathfrak{Q} = \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) q(t-\tau) d\tau + \mathfrak{Q}.$$

En supposant que l'hérédité a une durée limitée T_0 , c'est-à-dire si $\Phi(\tau) = 0$ pour $\tau \geq T_0$, il vient

$$(8) \quad q'' + b q = \int_{t-T_0}^t \Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau + \mathfrak{Q} = \int_0^{T_0} \Phi(\tau) q(t-\tau) d\tau + \mathfrak{Q}.$$

Cette force supplémentaire est la résultante des actions élémentaires $\Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau$ relatives à l'intervalle antérieur $(\tau, \tau + d\tau)$. Aussi dit-on que l'hérédité est linéaire.

Ajoutons qu'on admet comme postulat fondamental que les actions héréditaires tendent à retarder toute dissipation du déplacement q (de la position d'équilibre $q = 0$), dissipation qui pourrait tendre à se produire spontanément (sans force externe). Si donc q est resté positif dans $\left(\begin{matrix} t - T_0 \\ -\infty \end{matrix}, t \right)$, et si $b > 0$ de telle sorte que sans hérédité ni force externe on aurait $q'' = -bq < 0$, l'hérédité devra augmenter q'' , c'est-à-

(1) Naturellement, on fera des hypothèses convenables pour que ces intégrales aient un sens. On s'astreindra d'abord à ce que $\int_0^{+\infty} \Phi(\tau) d\tau$ ait un sens.

dire que

$$\int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} +\infty \\ T_0 \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) q(t-\tau) d\tau > 0.$$

Aussi supposons-nous

$$\Phi \geq 0 \quad \text{et} \quad \neq 0.$$

Comme on admet aussi qu'une action héréditaire est d'autant plus faible, à égalité de déplacement q , qu'elle est plus lointaine, on supposera que $\Phi(\tau)$ qui doit tendre vers zéro quand $\tau \rightarrow +\infty$ est *décroissante* quand elle n'a pas encore atteint zéro.

On admettra enfin que, si l'on a maintenu q constant pendant une durée $\left\{ \begin{smallmatrix} \infty \\ T_0 \end{smallmatrix} \right\}$, il ne peut y avoir ensuite, spontanément, qu'une diminution de la valeur absolue de l'écart q . Par suite, comme à l'instant t final de l'intervalle $\left\{ \begin{smallmatrix} (t-T_0, t) \\ (-\infty, t) \end{smallmatrix} \right\}$ on aura, sans force externe,

$$q'' = -q \left[b - \int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} +\infty \\ T_0 \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) d\tau \right],$$

il faudra que

$$(9) \quad b - \int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} T_0 \\ +\infty \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) d\tau = m > 0.$$

Sinon à l'instant t , ou bien $\frac{q''}{q} > 0$ et il y aurait déplacement avec augmentation de $|q|$; ou bien

$$b - \int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} +\infty \\ T_0 \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) d\tau = 0,$$

et comme $q' = 0$ le postulat fondamental de la mécanique qui impose le repos quand il n'y a ni vitesse, ni force initiale, exigerait ici qu'il n'y ait pas de déplacement.

Aux propriétés de Φ on adjoindra donc

$$(10) \quad b - \int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} T_0 \\ +\infty \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) d\tau = m > 0.$$

Il est naturel maintenant d'écrire les équations (7), (8) sous la forme

$$(11) \quad q'' + mq + \int_0^{\left\{ \begin{smallmatrix} T_0 \\ +\infty \end{smallmatrix} \right\}} \Phi(\tau) [q(t) - q(t-\tau)] d\tau = \mathcal{Q}.$$

L'action interne peut donc être considérée comme résultant de la force $-mq$ proportionnelle au déplacement actuel et des forces héréditaires

$$\Phi(\tau) [q(t) - q(t - \tau)] d\tau$$

proportionnelles aux excès des déplacements actuels sur les déplacements qui ont eu lieu pendant la durée de l'hérédité.

On peut généraliser tout ceci au cas d'un nombre quelconque de degrés de liberté; nous nous contenterons de renvoyer là-dessus au Mémoire du *Journal de Mathématiques* cité plus haut, p. 143.

4. *Rapprochons* les équations obtenues dans les problèmes biologique et mécanique :

$$(3) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau] N_1(t), \\ \frac{dN_2}{dt} = [-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau] N_2(t) \\ (\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2 \geq 0; F_1 \geq 0, F_2 \geq 0; \text{ et même } \gamma_1 > 0, F_2 \neq 0). \end{cases}$$

et

$$q'' + bq = \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) q(t - \tau) d\tau + \mathcal{Q}.$$

Posons

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau = \Gamma_1, \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau = \Gamma_2.$$

Les équations biologiques seront satisfaites pour

$$N_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + \Gamma_2} = K_1, \quad N_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 + \Gamma_1} = K_2,$$

qui correspondent à un état stationnaire.

En posant

$$\frac{N_1}{K_1} = 1 + q_1, \quad \frac{N_2}{K_2} = 1 + q_2,$$

elles deviennent, lorsqu'on néglige les produits de termes q_1, q_2 comme on le ferait pour étudier des petites fluctuations au voisinage de l'état

stationnaire :

$$(12) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dq_1}{dt} = K_2 \left[-\gamma_1 q_2 - \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} F_1(\tau) q_2(t-\tau) d\tau \right] \\ \quad (\gamma_1 > 0, F_1 \geq 0), \\ \frac{dq_2}{dt} = K_1 \left[\gamma_2 q_1 + \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} F_2(\tau) q_1(t-\tau) d\tau \right] \\ \quad (\gamma_2 \geq 0, F_2 > 0 \text{ (entre } 0 \text{ et } +\infty, \text{ ou } T_0)). \end{array} \right.$$

D'autre part, en posant, pour l'équation de la mécanique,

$$q = q_1, \quad q' = q_2,$$

l'équation unique équivaut au système

$$(13) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dq_1}{dt} = q_2, \\ \frac{dq_2}{dt} + b q_1 = \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} \Phi(\tau) q_1(t-\tau) d\tau + \mathcal{Q}. \end{array} \right.$$

On voit ainsi que (12) et (13) rentrent dans le type

$$(14) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dq_1}{dt} + \alpha_1 q_2 + \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} \Phi_1(\tau) q_2(t-\tau) d\tau = \mathcal{Q}_1, \\ \frac{dq_2}{dt} + \alpha_2 q_1 + \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} \Phi_2(\tau) q_1(t-\tau) d\tau = \mathcal{Q}_2, \end{array} \right.$$

et aussi dans le type

$$(15) \quad \left\{ \begin{array}{l} \frac{dq_1}{dt} + \beta_1 q_2 + \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau = \mathcal{Q}_1, \\ \frac{dq_2}{dt} + \beta_2 q_1 + \int_0^{\left\{ \begin{array}{l} +\infty \\ T_0 \end{array} \right.} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] d\tau = \mathcal{Q}_2, \end{array} \right.$$

On obtient le *cas dynamique* (11-13) en prenant :

$$\begin{aligned} \mathcal{Q}_1 = 0, \quad \Phi_1 = 0, \quad \alpha_1 \text{ ou } \beta_1 = -1; \\ \beta_2 > 0 \quad \text{ou} \quad \alpha_2 + \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) d\tau > 0, \end{aligned}$$

avec $\Phi_2 \geq 0$, $\neq 0$ et décroissant tant qu'il n'est pas nul.

On obtient le cas biologique (12) des petites fluctuations en prenant

$$\mathfrak{Q}_1 = \mathfrak{Q}_2 = 0,$$

$$\alpha_1 \text{ ou } \beta_1 - \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau > 0 \quad (\Phi_1 \geq 0),$$

$$\alpha_2 \text{ ou } \beta_2 - \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) d\tau \leq 0 \quad (\Phi_2 \leq 0, \neq 0).$$

Terminons ce rapprochement par une *propriété fondamentale* des équations (14) ou (15) qui s'interprétera immédiatement en biologie et en mécanique : c'est que si les fonctions continues q_1, q_2 sont connues dans l'intervalle $(-\infty, t_0)$ (1) ou $(t_0 - T_0, t_0)$ s'il y a hérédité limitée, et les fonctions du temps $\mathfrak{Q}_1, \mathfrak{Q}_2$ données continues dans l'intervalle (t_0, t_1) où $t_1 > t_0$, les Φ étant également donnés dans $(0, +\infty)$ (et nuls au delà de T_0 dans le cas d'une hérédité limitée), les équations (14) ou (15) déterminent d'une façon unique q_1 et q_2 dans l'intervalle (t_0, t_1) .

Nous renvoyons pour la démonstration à la Note mathématique en fin du chapitre et nous tirons tout de suite les *conséquences* suivantes :

Si en mécanique, on connaît les déplacements pendant une période de temps égale à la durée d'hérédité et si l'on connaît les forces externes dans un intervalle de temps qui suit, on pourra calculer les déplacements qui ont lieu pendant cet intervalle de temps. Et ceci est vrai d'ailleurs quel que soit le nombre de degrés de liberté, comme il est généralisé dans le Mémoire précité du *Journal de Mathématiques*.

En biologie, dans l'hypothèse des petites fluctuations au voisinage d'un état équilibre, si on les connaît pendant une période de temps égale à la durée de l'hérédité, les équations du problème détermineront de façon unique les fluctuations futures.

5. Dans ce qui précède, nous avons traduit les actions héréditaires

(1) On suppose seulement sur ces valeurs données avant t_0 et sur les Φ que

$$\int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) q_2(t - \tau) d\tau, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau$$

et les analogues en permutant les indices aient un sens et soient des fonctions continues de $t \geq t_0$.

C'est ce qui aura lieu par exemple si les Φ sont de la forme $\frac{\varphi(t)}{t^\varepsilon}$ ($\varepsilon > 0$, $|\varphi|$ borné) et si les q sont bornés dans $(-\infty, t_0)$.

par des intégrales

$$\int_0^{\begin{cases} \tau_0 \\ +\infty \end{cases}} \Phi(\tau) q(t-\tau) d\tau,$$

ce qui, comme on l'a dit, revient à sommer les actions élémentaires provenant de l'état $q(t-\tau)$ pendant $(t-\tau-d\tau, t-\tau)$. On peut exprimer beaucoup plus généralement l'action héréditaire qui dépend de toutes les valeurs de q dans la durée d'hérédité. Cela nous amène à parler des *fonctionnelles* (1).

Imaginons qu'à toute fonction $f(x)$ continue dans l'intervalle (a, b) fini ou non, assujettie ou non à certaines conditions, on fasse correspondre un nombre par un procédé déterminé, par exemple aire d'une courbe représentative, longueur s'il y en a une, éléments analogues pour une fonction de cette fonction $f(x)$, etc. Ce nombre z , correspondant à la ligne $\gamma = f(x)$, est dit *fonction de ligne* ou *fonctionnelle* et l'on note

$$z = F[f(x)].$$

On peut imaginer que le procédé de correspondance est défini même quand a et b ne sont pas fixés, mais quelconques, ou bien assujettis à certaines conditions; et le nombre z correspondant à la ligne tracée entre les abscisses a et b est une fonction de cette ligne qu'on notera

$$z = F \left[f(x) \right]_a^b.$$

Sous certaines conditions, on peut définir la dérivée pour un point $x = \xi$ de cette fonction de ligne, comme la limite du rapport de la variation de z à celle de l'aire de la courbe quand on fait varier la courbe d'un même côté (augmentation ou diminution des ordonnées) au voisinage du point d'abscisse ξ . On note cette dérivée

$$F' \left[f(x), \xi \right]_a^b.$$

On définit ensuite les dérivées successives

$$F^{(n)} \left[f(x); \xi_1, \dots, \xi_n \right]_a^b$$

et l'on peut démontrer sous certaines restrictions une propriété qui

(1) Voir pour un exposé détaillé de ces questions, les *Leçons sur les fonctions de lignes* citées plus haut, Chap. I, II.

généralise le principe de l'inversion de l'ordre des dérivations d'une fonction d'un nombre fini de variables, c'est-à-dire la symétrie par rapport aux lettres ξ_1, \dots, ξ_n .

Le développement de Taylor peut se généraliser pour les fonctionnelles et l'on démontre sous certaines conditions

$$(16) \quad F \left[f(x) \frac{b}{a} \psi(x) \right] = F \left[f(x) \frac{b}{a} \right] + \int_a^b F' \left[f(x) \frac{b}{a}, \xi_1 \right] \psi(\xi_1) d\xi_1 \\ + \frac{1}{2!} \int_a^b \int_a^b F'' \left[f(x) \frac{b}{a}, \xi_1, \xi_2 \right] \psi(\xi_1) \psi(\xi_2) d\xi_1 d\xi_2 \dots$$

et (extension du développement de Mac-Laurin)

$$(17) \quad F \left[\psi(x) \frac{b}{a} \right] = F \left[\frac{b}{a} \right] + \int_a^b F' \left[\frac{b}{a}, \xi_1 \right] \psi(\xi_1) d\xi_1 \\ + \frac{1}{2!} \int_a^b \int_a^b F'' \left[\frac{b}{a}, \xi_1, \xi_2 \right] \psi(\xi_1) \psi(\xi_2) d\xi_1 d\xi_2,$$

développements en séries convergentes.

Parmi de telles fonctionnelles, les analogues des fonctions linéaires seront du type *linéaire*

$$(18) \quad F \left[\psi(x) \frac{b}{a} \right] = \varphi(a, b) + \int_a^b \Phi(a, b, \xi) \psi(\xi) d\xi,$$

obtenu en ne conservant que les deux premiers termes du développement.

Et l'on remarquera que les fonctionnelles

$$\int_{-\infty}^t \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau = F \left(q \left(\frac{t}{-\infty} \right) \right),$$

introduites pour représenter l'action héréditaire sont justement de ce type linéaire. On peut dire que l'on est conduit à la forme mathématique choisie pour l'action héréditaire, en développant cette fonctionnelle, remarquant que le premier terme est nul si l'on veut que $q = 0$ ne laisse pas d'hérédité, puis conservant seulement le terme qui suit et enfin admettant que Φ , qui dépend de t et τ , est fonction de $t - \tau$ seul.

La première opération consiste à faire une *approximation*; la dernière hypothèse sur Φ est imposée par certains *postulats sur l'action héréditaire* que nous allons bien préciser.

Considérons donc un paramètre z d'un système dont la valeur au

temps $t = x$ dépend de toute l'histoire d'un paramètre $y = f(t)$. Alors

$$z = F \left[f_{-\infty}^x(t) \right].$$

On supposera $f(t)$ toujours inférieure en module à M et l'on admettra que l'action héréditaire diminue indéfiniment avec le temps. Nous énoncerons de façon précise ce *postulat de la dissipation de l'action héréditaire* en disant : si l'on change arbitrairement $f(t)$ dans $(-\infty, x_1)$ (mais toujours inférieure en module à M), tandis qu'on la conserve inaltérée dans (x_1, x) , la valeur absolue de la variation de z peut toujours être rendue inférieure à un nombre arbitrairement petit, pourvu qu'on prenne $x - x_1$ supérieur à une certaine valeur.

Si quel que soit $h, x, f(t)$

$$F \left[f_{-\infty}^x(t) \right] = F \left[f_{-\infty}^{x+h}(t-h) \right],$$

l'état de z en un certain instant sera déterminé par la façon dont s'est développée l'histoire antérieurement à cet instant; il ne dépendra que de cette histoire antérieure et pas de l'instant lui-même. Dans ce cas, où z est invariant pour toutes les translations de la courbe $\left\{ y = f_{-\infty}^x(t) \right\}$, on dira qu'il y a *invariabilité de l'hérédité*.

Dans bien des phénomènes d'hérédité, on peut considérer, comme vérifié par l'expérience, au moins dans ses conséquences, que pour toute variation périodique d'un système, une action héréditaire z fonctionnelle d'un seul paramètre y est périodique et de même période. Ainsi

$$z = F \left[f_{-\infty}^{x+T}(t) \right] = F \left[f_{-\infty}^x(t) \right],$$

quelle que soit la fonction $y = f(t)$ périodique de période T arbitraire. On peut déduire mathématiquement que cette dernière condition, appelée *condition du cycle fermé*, entraîne l'invariabilité de l'hérédité ⁽¹⁾ (en s'appuyant sur le postulat de la dissipation de l'action héréditaire). La réciproque est immédiate.

⁽¹⁾ On l'appelle condition du cycle fermé parce que le point $[y = f(x), z]$ décrit dans le plan (yz) une courbe fermée, périodiquement, quand x croît de $-\infty$ à $+\infty$. Voir la démonstration dans les *Leçons sur les fonctions de lignes*, Chap. VII, n° 5.

Lorsqu'on prend comme fonctionnelle $F\left[f\left(\begin{smallmatrix} x \\ -\infty \end{smallmatrix}\right)\right]$,

$$z = \int_{-\infty}^x \Phi(x, \tau) f(\tau) d\tau,$$

il est aisé de voir que l'invariabilité de l'hérédité, équivalente à la condition du cycle fermé, se traduit par la condition que $\Phi(x, \tau)$ est fonction de $(x - \tau)$ seul.

En effet, l'invariabilité de l'hérédité se traduit par la condition

$$\int_{-\infty}^x \Phi(x, \tau) f(\tau) d\tau = \int_{-\infty}^{x+h} \Phi(x+h, \tau) f(\tau-h) d\tau,$$

quels que soient $x, h, f(\tau)$.

Et comme le second membre s'écrit

$$\int_{-\infty}^x \Phi(x+h, \tau+h) f(\tau) d\tau,$$

la condition devient

$$(19) \quad \int_{-\infty}^x [\Phi(x+h, \tau+h) - \Phi(x, \tau)] f(\tau) d\tau = 0.$$

Cela devant avoir lieu quelle que soit $f(\tau)$, il est nécessaire que, x et h étant pris quelconques,

$$(20) \quad \Phi(x+h, \tau+h) - \Phi(x, \tau) = 0.$$

Sinon, soit τ_1 un point où cette fonction de τ ne serait pas nulle. En prenant $f(\tau)$ partout nulle, sauf au voisinage de τ_1 , on verrait que le premier membre de (19) n'est pas nul. Ainsi nécessairement (20) est réalisée quels que soient x, h, τ . Cela signifie que $\Phi(x, \tau)$ ne dépend que de la différence $x - \tau$.

Il est immédiat inversement que si Φ est de cette forme, il y a bien invariabilité de l'hérédité, car

$$\int_{-\infty}^{x+h} \Phi(x+h, \tau) f(\tau-h) d\tau = \int_{-\infty}^x \Phi(x-\tau) f(\tau) d\tau.$$

Ainsi, à partir de considérations tout à fait générales, de quelques postulats sur l'hérédité et une approximation, on retombe sur les hypothèses simples des paragraphes précédents, qui sont celles de l'hérédité invariable et linéaire.

Terminons par quelques *propriétés de la fonctionnelle* de $q(t)$

$$(21) \quad \rho(t) = k \cdot q(t) + \int_{-\infty}^t q(\tau) \Phi(t - \tau) d\tau$$

[$k = \text{const.}$, $\Phi(t)$ donnée continue pour $t \geq 0$].

D'une part, pour $k = 0$, il s'agit des fonctionnelles simples qu'on a prises comme actions héréditaires, et d'autre part, l'équation (21) précédente se pose dans des problèmes de statique. Par exemple ce pourra être l'équation donnant l'angle de torsion d'un fil soumis au couple $q(t)$ à l'instant t , et qu'on obtient en ajoutant à l'expression ordinaire $k \cdot q(t)$ une action héréditaire

$$\int_{-\infty}^t q(\tau) \Phi(t - \tau) d\tau.$$

Démontrons d'abord que si l'on connaît $\rho(t)$ dans (t_0, t_1) et $q(t)$ dans une période précédant t_0 et de longueur égale à la durée d'hérédité (¹), l'équation (21) déterminera $q(t)$ dans l'intervalle (t_0, t_1) , avec les conditions supplémentaires dans le cas $k = 0$, que

$$\begin{aligned} \Phi(0) &\neq 0; & \Phi' &\text{ continue;} \\ \rho(t_0) &= \int_{-\infty}^{t_0} \Phi(t_0 - \tau) q(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

En effet, l'équation (21) peut s'écrire

$$\rho(t) = k q(t) + \int_{-\infty}^{t_0} \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau + \int_{t_0}^t \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau,$$

où $\int_{-\infty}^{t_0} \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau$ est une fonction connue de t , $z(t)$ dans l'intervalle $(t_0, +\infty)$ d'après l'hypothèse sur la connaissance de $q(t)$.

Ainsi

$$\rho(t) - z(t) = k q(t) + \int_{t_0}^t \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau$$

(¹) On fait sur ces valeurs de $q(t)$ et Φ l'hypothèse que $\int_{-\infty}^{t_0} \Phi(t - \tau) q(\tau) d\tau$ ait un sens et soit fonction *continue* de t . Cette hypothèse sera réalisée si par exemple Φ est de la forme $\frac{\varphi(t)}{t^{1+\varepsilon}}$ ($\varepsilon > 0$) avec $|\varphi(t)|$ borné et si l'on suppose que dans $(-\infty, t_0)$ $q(t)$ qu'on se donne continue est *bornée*.

Ces hypothèses qu'on ajoute entraînent la continuité de $\int_{-\infty}^{t_2} \Phi(t - \tau) q(\tau) dt$.

et le premier membre est une fonction connue continue de t dans (t_0, t_1) , nulle si l'on suppose que

$$\rho(t_0) = \int_{-\infty}^{t_0} \Phi(t_0 - \tau) q(\tau) d\tau.$$

Cette équation intégrale de Volterra de première espèce si $k = 0$, de deuxième espèce si $k \neq 0$, fournit toujours $q(t)$ dans (t_0, t_1) (1).

On remarquera que la variation de $q(t)$ à partir de t_0 ne dépend pas seulement de $\rho(t)$, mais des valeurs de $q(t)$ pendant la durée d'hérédité qui précède t_0 . Lorsque $k\Phi < 0$, il est facile de trouver, en suivant M. Kostitzin (2), une infinité de solutions $q(t)$ de (21) quand on se donne seulement $\rho(t)$ à partir de t_0 . Il n'y a qu'à déterminer α tel que

$$k e^{\alpha t} + \int_{-\infty}^t e^{\alpha \tau} \Phi(t - \tau) d\tau = 0,$$

ou

$$k e^{\alpha t} + \int_0^{+\infty} e^{\alpha(t-\tau)} \Phi(\tau) d\tau = 0,$$

ou

$$k + \int_0^{+\infty} e^{-\alpha \tau} \Phi(\tau) d\tau = 0,$$

ce qui est facile avec l'hypothèse $k\Phi < 0$.

Alors si $q(t)$ est solution particulière, $q(t) + Ce^{\alpha t}$ est solution quelle que soit $C =$ constante arbitraire.

On a parfois à considérer *le cas de l'hérédité postérieure à un instant t_0* , où le passé n'a d'influence que s'il n'est pas antérieur à un certain instant t_0 .

Alors, au lieu de (21), on a

$$(25) \quad \rho(t) = k q(t) + \int_{t_0}^t q(\tau) \Phi(t - \tau) d\tau \quad (t \geq t_0).$$

Si $k \neq 0$, cette équation de seconde espèce donne q , connaissant *seulement* ρ ; si $k = 0$, il en sera de même avec les hypothèses

$$\Phi' \text{ continue; } \quad \rho(t_0) = 0; \quad \Phi(0) \neq 0.$$

La remarque de M. Kostitzin ne s'applique pas dans ce cas.

(1) Voir Note mathématique fin du chapitre.

(2) Sur les solutions singulières des équations intégrales du cycle fermé (*Recueil Mathématique de Moscou*, 1926, p. 41, et *Comptes rendus*, 13 juin 1927, p. 1403).

On peut aussi considérer le cas d'une hérédité postérieure à t_0 et en même temps limitée. Il suffit de supposer dans ce qui précède immédiatement que $\Phi(t)$ est nul quand t dépasse une valeur T_0 ; on aura les mêmes propriétés d'inversion.

Terminons par quelques résultats sur l'inversion de

$$(26) \quad \rho(t) = q(t) + \int_{t_0}^t q(\tau) \Phi(t - \tau) d\tau,$$

où Φ n'est pas identiquement nulle. Si $\Phi \geq 0$, on dira que l'hérédité est accélératrice; si $\Phi \leq 0$, qu'elle est retardatrice. Or l'inversion de cette équation de seconde espèce donne

$$q(t) = \rho(t) + \int_{t_0}^t \rho(\tau) \varphi(t - \tau) d\tau.$$

où, si Φ a un signe déterminé, φ a un signe contraire.

On exprime cela en disant que l'hérédité inverse d'une hérédité retardatrice est accélératrice et réciproquement. Mais si la première hérédité postérieure à t_0 est aussi limitée, il n'est pas vrai en général que l'hérédité inverse soit limitée.

Pour ces propriétés de l'équation (26), où les variations de $q(t)$ et $\rho(t)$ peuvent être qualifiées d'« histoire primitive » et d'« histoire héréditaire », nous renvoyons à la première partie de la Note de M. Volterra : *Alcune osservazioni sui fenomeni ereditarii* (*Rendiconti della R. Accademia Nazionale dei Lincei*, avril 1929), où est développée cette question de l'inversion de (26) (1).

II. — ÉTUDE DE LA COEXISTENCE D'UNE ESPÈCE DÉVORANTE ET D'UNE ESPÈCE DÉVORÉE DANS L'HYPOTHÈSE D'UNE HÉRÉDITÉ INVARIABLE ET LINÉAIRE.

6. Revenons au problème biologique initial et tâchons d'obtenir les résultats qu'on a trouvés au premier Chapitre avec des hypothèses moins bonnes.

Nous partons des équations (2) ou (3) qu'on peut écrire encore, avec

(1) Voir également EVANS, *Rendiconti dei Lincei*, 2 Luglio 1911.

les notations $\Gamma_1, \Gamma_2, K_1, K_2$, introduites au n° 4 :

$$(27) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = -N_1 \left[\gamma_1(N_2 - K_2) + \int_0^{+\infty} F_1(\tau) [N_2(t - \tau) - K_2] d\tau \right], \\ \frac{dN_2}{dt} = N_2 \left[\gamma_2(N_1 - K_1) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) [N_1(t - \tau) - K_1] d\tau \right]. \end{cases}$$

Nous nous plaçons dans les hypothèses ⁽¹⁾ précisées au n° 2 et qui assurent l'existence unique d'une solution de ce système; nous ajoutons $\gamma_1 \neq 0, F_2 \neq 0$ [voir hypothèse du système (2)].

Essayons d'étendre au cas héréditaire le principe fondamental des fluctuations.

Montrons d'abord que, quel que soit $\alpha > 0$, il est impossible qu'à partir d'un certain moment

$$[N_1 - K_1] > \alpha, \quad \text{et de même} \quad [N_2 - K_2] > \alpha.$$

Supposons en effet qu'à partir de t_1 , on ait par exemple

$$N_1 > K_1 + \alpha.$$

Alors, pour $t > t_1$, l'intégrale

$$\int_0^{+\infty} F_2(\tau) [N_1(t - \tau) - K_1] d\tau$$

ou

$$\int_{-\infty}^t F_2(t - \tau) [N_1(\tau) - K_1] d\tau,$$

égale à

$$\int_{-\infty}^{t_1} F_2(t - \tau) [N_1(\tau) - K_1] d\tau + \int_{t_1}^t F_2(t - \tau) [N_1(\tau) - K_1] d\tau,$$

est supérieure à

$$\alpha \int_{t_1}^t F_2(t - \tau) d\tau + \int_{-\infty}^{t_1} F_2(t - \tau) [N_1(\tau) - K_1] d\tau$$

(1) C'est-à-dire :

$\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$ constantes ≥ 0 ;

F_1, F_2 fonctions ≥ 0 continues telles que $\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau, \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau$ aient un sens.

Enfin sont supposées connues, continues, bornées et > 0 les fonctions N_1, N_2 dans l'intervalle $(-\infty, t_0)$, ou seulement s'il y a hérédité limitée de durée T_0 , dans $(t_0 - T_0, t_0)$.

ou

$$\alpha\Gamma_2 + \int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau) [N_1(\tau) - K_1 - \alpha] d\tau.$$

Donc, pour $t > t_1$,

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} > (\gamma_2 + \Gamma_2)\alpha + \int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau) [N_1(\tau) - K_1 - \alpha] d\tau.$$

Or, si B est une limite supérieure de $N_1(t)$ dans $(-\infty, t_1)$, la dernière intégrale est en module inférieure à

$$(B + K_1 + \alpha) \int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau) d\tau$$

ou

$$(B + K_1 + \alpha) \int_{t-t_1}^{+\infty} F_2(\tau) d\tau,$$

donc tend vers zéro pour $t = +\infty$.

De sorte que, pour $t > t_2$ choisi assez grand ($t_2 > t_1$),

$$\frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} > \omega > 0, \quad \text{puisque } (\gamma_2 + \Gamma_2)\alpha > 0.$$

D'après cela, N_2 doit tendre vers $+\infty$.

A partir d'un instant assez éloigné θ_1 , on aura donc

$$N_2 > K_2 + \alpha;$$

par un raisonnement tout pareil au précédent, mais effectué sur la première équation, on verra qu'à partir d'un instant assez éloigné

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} < -\eta \quad (\eta > 0),$$

d'où il suit que N_1 doit tendre vers zéro, ce qui est contraire à l'hypothèse.

On ferait une démonstration analogue pour les autres cas de l'impossibilité à partir d'un certain moment de :

$$N_1 < K_1 - \alpha, \quad N_2 > K_2 + \alpha \quad \text{et} \quad N_2 < K_2 - \alpha.$$

Il résulte de cette propriété que *chacune des fonctions N_1, N_2 ou bien n'a pas de limite pour $t = +\infty$ ou bien tend vers K_1 ou K_2 ; elles ne peuvent donc tendre vers zéro ou $+\infty$.*

On peut encore montrer facilement, dans le cas d'une hérédité limitée, que N_1 comme N_2 s'ils ne deviennent pas au delà d'un certain instant égaux à K_1 ou K_2 respectivement, ne peuvent à partir d'un certain moment ne jamais plus prendre de valeurs d'un côté déterminé de K_1 ou de K_2 , donc en particulier tendre asymptotiquement vers K_1 ou K_2 .

Supposons, en effet, qu'on ait, par exemple, à partir d'un certain moment t_1 ,

$$N_1 \geq K_1,$$

Or, avec une hérédité de durée T_0 ,

$$\int_0^{+\infty} F_2(\tau) [N_1(t-\tau) - K_1] d\tau = \int_0^{T_0} F_2(\tau) [N_1(t-\tau) - K_1] d\tau$$

et à partir de l'instant $t_1 + T_0$, $N_1(t-\tau)$ reste au moins égal à K_1 quel que soit $0 \leq \tau \leq T_0$; de sorte que pour $t > t_1 + T_0$ l'intégrale est ≥ 0 et par suite $\frac{dN_2}{dt} \leq 0$; alors N_2 ne décroît pas et doit donc avoir une limite égale à K_2 ; mais alors

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) [N_2(t-\tau) - K_2] d\tau = \int_0^{T_0} F_1(\tau) [N_2(t-\tau) - K_2] d\tau$$

devient et reste ≤ 0 à partir de l'instant $t_1 + 2T_0$.

De la première équation (27) on déduit alors que pour t assez grand $\frac{dN_1}{dt}$ est ≥ 0 , de sorte que N_1 ne décroît pas et doit avoir une limite égale à K_1 . Par suite, à partir d'un certain moment, $N_1 \leq K_1$, ce qui, vu l'hypothèse initiale, impose que N_1 finisse par rester égale à K_1 .

On ferait des raisonnements analogues dans les autres cas.

Observons maintenant que, si l'une des fonctions N_1 , N_2 est à partir d'un certain moment égale à K_1 ou K_2 , il en est de même de l'autre.

D'où la conclusion :

LOI DES FLUCTUATIONS (hérédité limitée). — Si les espèces ne sont pas stationnaires à partir d'un certain moment, elles ont des fluctuations indéfinies, N_1 , N_2 traversant une infinité de fois les valeurs K_1 , K_2 correspondant à l'état stationnaire.

7. Ajoutons quelques propriétés de limitation pour ces fluctuations.

D'abord, des équations

$$(28) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 - \int_0^{T_0} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau \right] N_1(t), \\ \frac{dN_2}{dt} = \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 + \int_0^{T_0} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau \right] N_2(t), \end{cases}$$

on déduit aussitôt

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} < \varepsilon_1, \quad \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} > -\varepsilon_2;$$

d'où, pour deux instants t_1, t_2 ($t_1 < t_2$),

$$(29) \quad \frac{N_1(t_2)}{N_1(t_1)} < e^{\varepsilon_1(t_2-t_1)}, \quad \frac{N_2(t_2)}{N_2(t_1)} > e^{-\varepsilon_2(t_2-t_1)}.$$

Il en résulte pour $t - \tau \geq t_0$

$$\frac{N_1(t)}{N_1(t-\tau)} < e^{\varepsilon_1\tau}, \quad \frac{N_2(t)}{N_2(t-\tau)} > e^{-\varepsilon_2\tau} \quad (\tau > 0);$$

donc pour $t \geq t_0 + T_0$

$$(30) \quad \begin{cases} \int_0^{T_0} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau \leq N_2(t) \int_0^{T_0} F_1(\tau) e^{\varepsilon_1\tau} d\tau \leq e^{\varepsilon_1 T_0} N_2(t) \Gamma_1, \\ \int_0^{T_0} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau > N_1(t) \int_0^{T_0} F_2(\tau) e^{-\varepsilon_2\tau} d\tau > e^{-\varepsilon_2 T_0} N_1(t) \Gamma_2; \end{cases}$$

d'où

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} &\geq \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - e^{\varepsilon_1 T_0} \Gamma_1 N_2(t), \\ \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} &> -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + e^{-\varepsilon_2 T_0} \Gamma_2 N_1(t), \end{aligned}$$

et, par suite,

$$\begin{aligned} \frac{N_1(t_2)}{N_1(t_1)} &\geq e^{\varepsilon_1(t_2-t_1)} e^{-(\gamma_1 + e^{\varepsilon_1 T_0} \Gamma_1) \int_{t_1}^{t_2} N_2(t) dt} \\ \frac{N_2(t_2)}{N_2(t_1)} &> e^{-\varepsilon_2(t_2-t_1)} e^{(\gamma_2 + e^{-\varepsilon_2 T_0} \Gamma_2) \int_{t_1}^{t_2} N_1(t) dt}. \end{aligned}$$

D'après (29), en négligeant les cas où l'un au moins des ε serait

nul ⁽¹⁾,

$$\int_{t_1}^{t_2} N_2(t) dt < N_2(t_2) \int_{t_1}^{t_2} e^{\varepsilon_2(t_2-t)} dt = N_2(t_2) \frac{e^{\varepsilon_2(t_2-t_1)} - 1}{\varepsilon_2},$$

$$\int_{t_1}^{t_2} N_1(t) dt > N_1(t_2) \int_{t_1}^{t_2} e^{-\varepsilon_1(t_2-t)} dt = N_1(t_2) \frac{1 - e^{-\varepsilon_1(t_2-t_1)}}{\varepsilon_1};$$

d'où

$$(31) \quad \begin{cases} \frac{N_1(t_2)}{N_1(t_1)} > e^{\varepsilon_1(t_2-t_1)} e^{-(\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1) \frac{e^{\varepsilon_2(t_2-t_1)} - 1}{\varepsilon_2}} N_2(t_2) \\ \frac{N_2(t_2)}{N_2(t_1)} > e^{-\varepsilon_2(t_2-t_1)} e^{(\gamma_2 + e^{-\varepsilon_1 T_0} \Gamma_2) \frac{1 - e^{-\varepsilon_1(t_2-t_1)}}{\varepsilon_1}} N_1(t_2); \end{cases}$$

d'où l'on déduirait aisément des limitations plus simples, mais moins bonnes.

Il est facile de tirer, de ces diverses inégalités, des propriétés des extrema utiles dans la suite. D'abord, *pour les extrema de N_1 ultérieurs à $t_0 + T_0$* , on a

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 - \int_0^{T_0} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau = 0,$$

d'où, grâce à la première inégalité (30),

$$(32) \quad \begin{aligned} 0 &\leq \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 \leq e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1 N_2, \\ \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1} &\leq N_2 \leq \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}, \end{aligned}$$

le signe égal n'ayant lieu que si $F_1 = 0$, comme dans ce qui précède. Retenons en particulier pour la suite que pour les instants des extrema de N_1 , N_2 est limité inférieurement par un nombre positif.

D'autre part, *pour les extrema de N_2* , on a

$$\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1 - \int_0^{T_0} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau = 0.$$

Or, d'après (29) et (31), on a pour $0 \leq \tau \leq T_0$

$$N_1(t) e^{-\varepsilon_1 T_0} < N_1(t - \tau) < N_1(t) e^{(\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1) \frac{e^{\varepsilon_2 T_0} - 1}{\varepsilon_2}} N_2(t).$$

D'où, pour les extrema de N_2 postérieurs à $t_0 + T_0$,

$$N_1(t) e^{-\varepsilon_1 T_0} \Gamma_2 < \varepsilon_2 - \gamma_2 N_1(t) < N_1(t) e^{(\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1) \frac{e^{\varepsilon_2 T_0} - 1}{\varepsilon_2}} N_2(t) \Gamma_2;$$

(1) Dans ces cas-là, on ferait un raisonnement analogue avec des conclusions de même forme (34) et (35).

d'où, en posant

$$\mu \geq (\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1) \frac{e^{\varepsilon_2 T_0} - 1}{\varepsilon_2},$$

$$(33) \quad \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + e^{-\varepsilon_1 T_0} \Gamma_2} > N_1(t) > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + e^{\mu N_2(t)} \Gamma_2}.$$

On en déduit que pour tout extremum de N_2 (postérieur à $t_0 + T_0$) moindre qu'un nombre positif donné B

$$(33') \quad N_1(t) > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + e^{\mu B} \Gamma_2}$$

nombre positif fixe et en particulier pour les extrema au plus égaux à K_2 ,

$$N_1(t) > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + e^{\varepsilon_1 m} \Gamma_2}, \quad \text{où } m = \frac{e^{2\varepsilon_2 T_0}}{\varepsilon_2}.$$

Enfin, remarquons encore, en vue de la suite, que si $N_2(\theta)$ est un extremum ⁽¹⁾, on aura dans l'intervalle $\theta - T_0 \leq t \leq \theta$

$$(34) \quad N_2(t) < p_2 N_2(\theta) \quad (p_2 = e^{\varepsilon_2 T_0} \text{ indépendant de } \theta).$$

Si $N_1(\theta)$ est un extremum ⁽¹⁾ de N_1 , on aura dans l'intervalle $\theta - T_0 \leq t \leq \theta$, d'après les inégalités (31) et (32),

$$N_1(t) < N_1(\theta) e^{(\gamma_1 + e^{\varepsilon_2 T_0} \Gamma_1) \frac{e^{\varepsilon_2 T_0} - 1}{\varepsilon_2} \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}},$$

c'est-à-dire

$$(35) \quad N_1(t) < p_1 N_1(\theta),$$

où p_1 est un nombre > 0 indépendant de θ .

8. Abordons l'étude des moyennes, dans les hypothèses qui précèdent (hérédité limitée). De

$$\frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 - \int_{t-T_0}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau,$$

on déduit par intégration entre un instant fixe quelconque t_0 et un autre t_1 tel que $t_1 > t_0 + T_0$

$$(36) \quad \log \frac{N_1(t_1)}{N_1(t_0)} = \varepsilon_1(t_1 - t_0) - \gamma_1 \int_{t_0}^{t_1} N_2(t) dt - \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t-T_0}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau.$$

(1) Extremum postérieur à $t_0 + T_0$.

Transformons cette intégrale double. Comme F_1 est nul quand l'argument surpasse T_0 , on peut l'écrire, en remplaçant une limite variable par une limite fixe,

$$I = \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_0 - T_0}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau$$

et la décomposer suivant

$$I = \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_0 - T_0}^{t_0} F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_0}^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau.$$

Mais grâce à la formule de Dirichlet ⁽¹⁾, la seconde partie peut s'écrire

$$\int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \int_{\tau}^{t_1} F_1(t - \tau) dt$$

ou

$$\begin{aligned} & \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi \\ &= \int_{t_0}^{t_1 - T_0} N_2(\tau) d\tau \int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi + \int_{t_1 - T_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi. \end{aligned}$$

D'autre part, la première partie de I s'écrit en permutant les variables

$$\int_{t_0 - T_0}^{t_0} N_2(\tau) d\tau \int_{t_0}^{t_1} F_1(t - \tau) dt.$$

On a pu ainsi séparer F_1 et N_2 pour obtenir

$$\begin{aligned} I = & \int_{t_0 - T_0}^{t_0} N_2(\tau) d\tau \int_{t_0}^{t_1} F_1(t - \tau) dt \\ & + \int_{t_0}^{t_1 - T_0} N_2(\tau) d\tau \int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi + \int_{t_1 - T_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi. \end{aligned}$$

Or

$$\int_{t_0}^{t_1} F_1(t - \tau) dt = \int_{t_0 - \tau}^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi,$$

⁽¹⁾ Elle est relative à l'intégration d'une fonction de deux variables dans un triangle rectangle, d'hypoténuse la bissectrice $y = x$ et de côtés de l'angle droit parallèles aux axes $y = a$ et $x = b$. Elle s'écrit :

$$\int_a^b dx \int_a^x F(x, y) dy = \int_a^b dy \int_y^b F(x, y) dx.$$

dans lequel $t_0 - T_0 \leq \tau \leq t_0$ est au plus égal à Γ_1 ; d'autre part

$$\int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi,$$

où $t_0 \leq \tau \leq t_1 - T_0$, donc $t_1 - \tau \geq T_0$, est juste égal à Γ_1 ; enfin

$$\int_0^{t_1 - \tau} F_1(\xi) d\xi,$$

où $t_1 - T_0 \leq \tau \leq t_1$, donc $t_1 - \tau \leq T_0$, est au plus égal à Γ_1 .

D'où il résulte :

$$I = \Gamma_1 \left[\theta_1 \int_{t_0 - T_0}^{t_0} N_2(\tau) d\tau + \theta_2 \int_{t_1 - T_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau + \int_{t_0}^{t_1 - T_0} N_2(\tau) d\tau \right],$$

où θ_1, θ_2 désignent des nombres de l'intervalle $(0, 1)$.

Par suite,

$$I = \Gamma_1 \left[\theta_1 \int_{t_0 - T_0}^{t_0} N_2(\tau) d\tau - (1 - \theta_2) \int_{t_1 - T_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau + \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \right].$$

Soit B une limite supérieure de $N_2(t)$ dans l'intervalle $(t_0 - T_0, t_0)$ et supposons qu'à l'instant t_1 , N_2 passe par un extremum au plus égal à un certain nombre M_2 fixe, de sorte que dans l'intervalle $(t_1 - T_0, t_1)$, on ait, d'après (34),

$$N_2 < p_2 M_2.$$

Alors

$$I = \Gamma_1 \left[\theta' B T_0 - \theta'' p_2 M_2 T_0 + \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau \right] \quad \left(0 \leq \frac{\theta'}{\theta''} \leq 1 \right)$$

de sorte que l'équation (36) devient

$$(37) \quad \log \frac{N_1(t_1)}{N_1(t_0)} = \varepsilon_1 (t_1 - t_0) - (\gamma_1 + \Gamma_1) \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau + S,$$

où S est en module bornée par un nombre *indépendant* de t_1 , pourvu que cet instant corresponde à un extremum de N_2 au plus égal à M_2 .

En divisant par $t_1 - t_0$ il vient

$$\frac{1}{t_1 - t_0} \log \frac{N_1(t_1)}{N_1(t_0)} = \varepsilon_1 - (\gamma_1 + \Gamma_1) \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau + \frac{S}{t_1 - t_0}.$$

Quand t_1 tend vers $+\infty$ en restant extremum de N_2 borné par M_2 ,

$N_1(t_1)$ reste supérieur à un nombre fixe (voir équation 33'), donc

$$\lim_{t_1 \rightarrow \infty} \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} N_2(\tau) d\tau = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 + \Gamma_1} = K_2.$$

On ferait à partir de la seconde équation fondamentale un raisonnement tout pareil à celui qu'on vient de faire sur la première. D'où la loi :

LOI DE CONSERVATION DES MOYENNES (hérédité limitée). — *Pour chaque espèce, la moyenne du nombre de ses individus entre un instant quelconque et des instants successifs tendant vers $+\infty$ et pour lesquels cette même espèce passe par un extremum au plus égal à un nombre fixe arbitraire, a une limite (dite moyenne asymptotique) indépendante de l'état initial, et même des fluctuations pendant la durée d'hérédité qui précède, lesquelles déterminent les fluctuations futures. Cette limite est la valeur qui correspond à l'état stationnaire (1).*

Terminons en indiquant l'effet d'une destruction opérée sur les espèces, qui ferait varier ε_1 et ε_2 sans altérer les autres constantes et fonctions. Comme au premier Chapitre on remplacerait $\varepsilon_1, \varepsilon_2$ par $\varepsilon_1 - \alpha\lambda, \varepsilon_2 + \beta\lambda$, α, β caractérisant les modes de destruction et λ son intensité ($\alpha, \beta, \lambda \geq 0$). D'après les valeurs des moyennes asymptotiques,

$$K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2 + \Gamma_2}, \quad K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1 + \Gamma_1};$$

on conclut comme au premier Chapitre :

LOI DE LA PERTURBATION DES MOYENNES. — *Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement au nombre de leurs individus (la première assez peu pour que, seule, elle puisse encore croître), la moyenne asymptotique croît pour l'espèce dévorée et diminue pour l'autre.*

Si l'on ne détruit que l'espèce dévorante ($\alpha = 0, \beta \neq 0$), sa moyenne asymptotique ne varie pas; celle de l'autre augmente; si l'on ne détruit que

(1) Lorsqu'on introduit des *termes d'amortissement*, celui de l'espèce dévorée n'étant pas nul, mais l'autre pouvant l'être, on peut établir, d'après M. BreLOT (voir Mémoire cité page 145 en note) que, dans le cas d'existence d'un état stationnaire, les fluctuations sont bornées et la loi de conservation des moyennes (ou loi des moyennes asymptotiques) est vraie avec le sens primitif plus général de moyenne asymptotique. Et cela sans limiter l'hérédité, d'ailleurs.

l'espèce dévorée, la moyenne asymptotique de celle-ci reste invariable, l'autre diminue.

Nous étudierons plus loin le cas des petites fluctuations qui mettra en évidence l'impossibilité d'une périodicité dans les phénomènes héréditaires.

III. — ÉNERGÉTIQUE HÉRÉDITAIRE EN BIOLOGIE (CAS PRÉCÉDENT AVEC PETITES FLUCTUATIONS) ET EN MÉCANIQUE A UN PARAMÈTRE.

9. Nous partons des équations indiquées au n° 4, avec *hérédité limitée ou non* :

$$(38) \quad \begin{cases} \frac{dq_1}{dt} + \beta_1 q_2 + \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau = \mathfrak{Q}_1, \\ \frac{dq_2}{dt} + \beta_2 q_1 + \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] d\tau = \mathfrak{Q}_2, \end{cases}$$

où Φ_1, Φ_2 de signe constant ou nuls, de modules décroissant tant qu'ils sont $\neq 0$ et tendant vers zéro avec $\frac{1}{\tau}$, enfin donnant un sens à

$$\int_0^{+\infty} \Phi_1 d\tau, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) d\tau,$$

seront de plus supposées pourvues de dérivées continues.

Avec

$$\begin{aligned} \mathfrak{Q}_1 = 0, \quad \Phi_1 = 0, \quad \beta_1 = -1, \quad \beta_2 > 0, \\ \Phi_2 \leq 0, \neq 0 \quad (\text{croissant tant qu'il n'est pas nul}), \end{aligned}$$

on obtient les équations du *problème dynamique*, q_1 étant le paramètre q , et q_2 son dérivé,

$$(11) \quad \begin{cases} q'' + mq - \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) [q(t-\tau) - q(t)] d\tau = \mathfrak{Q} \\ (m = \beta_2, \Phi = -\Phi_2). \end{cases}$$

Avec

$$\begin{aligned} \mathfrak{Q}_1 = \mathfrak{Q}_2 = 0, \quad \Phi_1 \geq 0, \quad \Phi_2 \leq 0 \text{ et } \neq 0, \\ \beta_1 - \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau > 0, \\ \beta_2 - \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) d\tau \leq 0, \end{aligned}$$

on obtient, avec la condition supplémentaire de décroissance pour Φ_1 et Φ_2 , hypothèse aussi justifiée qu'en mécanique, les équations (12) du *problème biologique des petites fluctuations*.

Nous allons d'abord déduire de (15) ou (38) une équation analogue à celle des forces vives en mécanique.

Multiplions respectivement par $-q'_2$, q'_1 et ajoutons, il vient

$$\beta_2 q_1 q'_1 - \beta_1 q_2 q'_2 + q'_1 \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] d\tau \\ - q'_2 \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau = \mathfrak{Q}_2 q'_1 - \mathfrak{Q}_1 q'_2$$

ou

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} \beta_2 q_1^2 - \frac{1}{2} \beta_1 q_2^2 - \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \right. \\ \left. + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \right] \\ = - \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] q'_1(t-\tau) d\tau \\ + \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] q'_2(t-\tau) d\tau \\ + \mathfrak{Q}_2 q'_1 - \mathfrak{Q}_1 q'_2.$$

Or

$$\int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] q'_1(t-\tau) d\tau \\ = - \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) \frac{d}{d\tau} [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \\ = \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_2'(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau,$$

grâce à une intégration par parties.

De même

$$\int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] q'_2(t-\tau) d\tau \\ = \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_1'(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau.$$

En posant

$$(39) \quad \Theta = \frac{1}{2} \beta_2 q_1^2 - \frac{1}{2} \beta_1 q_2^2 - \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \\ + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau,$$

$$(40) \quad \Omega = \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi'_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \\ - \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi'_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau,$$

on peut écrire l'équation énergétique fondamentale

$$(41) \quad \frac{d\Theta}{dt} - \Omega = \mathfrak{Q}_2 q'_1 - \mathfrak{Q}_1 q'_2.$$

10. Plaçons-nous d'abord dans le cas du problème mécanique. L'équation s'écrit

$$\frac{d\Theta}{dt} - \Omega = \mathfrak{Q} q'$$

[notations relatives à (11)]

avec

$$(42) \quad \Theta = \frac{1}{2} q'^2 + \frac{1}{2} m q^2 + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau \geq 0,$$

$$(43) \quad \Omega = \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi'(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau \leq 0,$$

et ces quantités ne peuvent être nulles que dans le cas d'équilibre $q = 0$.

Appelons

$$\frac{1}{2} q'^2 = E_c, \quad \text{énergie cinétique,}$$

$$\frac{1}{2} m q^2 + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau = E_p, \quad \text{énergie potentielle,}$$

et Θ , somme des deux, l'énergie mécanique E_m .

La forme intégrale de l'équation énergétique

$$\Theta - \Theta_0 - \int_{t_0}^t \Omega dt = \int_{t_0}^t \mathfrak{Q} q' dt,$$

où le second membre est le travail \mathcal{L} des forces externes, donne l'inégalité

$$E_m - (E_m)_0 \leq \mathcal{L},$$

(égalité seulement pour l'équilibre), ce qui s'énonce :

S'il n'y a pas équilibre, le travail des forces externes dans le passage du système d'un état à l'autre est supérieur à la variation d'énergie mécanique, c'est-à-dire à la somme des variations d'énergie cinétique et d'énergie potentielle dans le même passage.

Si ce travail est positif, on peut dire qu'il ne se transforme jamais complètement en énergie mécanique et, s'il est négatif, que l'énergie mécanique ne se transforme que partiellement en travail mécanique externe.

Cherchons à interpréter la quantité $\int_{t_0}^t \Omega dt$. Nous dirons, au point de vue de l'hérédité, que *le système revient aux conditions initiales à l'instant t si*

$$q(t - \tau) = q(t_0 - \tau) \quad \text{quel que soit } \tau \text{ dans l'intervalle } (0, +\infty) \text{ ou } (0, T_0),$$

c'est-à-dire si l'on passe des états antérieurs à t_0 à ceux antérieurs à t , pour la durée d'hérédité, par une simple translation dans le temps.

Alors, si le système revient aux conditions initiales, l'énergie mécanique reprend la valeur initiale et pendant le temps écoulé les forces externes ont effectué un travail égal à

$$-\int_{t_0}^t \Omega dt \geq 0 \quad (\neq 0 \text{ s'il n'y a pas eu équilibre}).$$

Cette quantité $-\int_{t_0}^t \Omega dt$ est donc le travail dissipé quand on revient aux conditions initiales. Bien remarquer que nos diverses dénominations d'énergie ne sont que des définitions; mais elles sont compatibles avec les principes de l'énergétique.

Passons à l'interprétation biologique.

Alors $\beta_1 > 0$, $\beta_2 < 0$, de sorte que

$$\frac{1}{2} \beta_2 q_1^2 - \frac{1}{2} \beta_1 q_2^2 \leq 0.$$

Mais

$$-\frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t - \tau) - q_1(t)]^2 d\tau$$

et

$$\frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t - \tau) - q_2(t)]^2 d\tau$$

sont ≥ 0 , de sorte qu'on ne peut rien dire sur le signe de Θ .

Au contraire,

$$\frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi'_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \leq 0,$$

$$\frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi'_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \geq 0,$$

de sorte que

$$\Omega \leq 0.$$

Les intégrales précédentes ne peuvent être nulles que si q_1, q_2 sont constantes, donc nulles d'après les équations fondamentales où $\mathcal{Q}_1 = \mathcal{Q}_2 = 0$.

Ainsi

$$\frac{d\Theta}{dt} - \Omega = 0,$$

où $\Omega < 0$ en dehors du cas stationnaire, tandis qu'on ne peut rien dire du signe de Θ . L'équation montre que Θ est décroissante quand l'état n'est pas stationnaire.

11. Allons plus loin dans l'hypothèse $\mathcal{Q}_1 = \mathcal{Q}_2 = 0$ commune au problème biologique et au mouvement sans forces externes ou spontané.

On voit d'abord que puisque $\frac{d\Theta}{dt} = \Omega$ qui est négatif dans les deux cas, en dehors de l'équilibre, Θ est décroissante. Donc :

En dehors du cas d'équilibre mécanique ou du cas biologique stationnaire, il y a impossibilité d'un mouvement spontané périodique ou de fluctuations biologiques périodiques.

Il est immédiat en effet que si q_1, q_2 étaient périodiques, Θ le serait aussi avec la même période.

De plus puisque dans un mouvement spontané $\Theta = E_m$ est positive et décroissante, l'énergie mécanique décroît.

Mais Θ est alors bornée; son expression

$$\Theta = \frac{1}{2} q'^2 + mq^2 + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau$$

($m > 0; \Phi \geq 0, \neq 0$)

montre que $|q|$ et $|q'|$ seront donc bornés.

Enfin, d'après cette même expression, on voit que si $|q'(t_0)|$ et

$|q(\tau)| \left\{ \begin{array}{l} t_0 - T_0 \leq \tau \leq t_0 \\ -\infty \leq \tau \leq t_0 \end{array} \right\}$ sont assez petits, la valeur initiale Θ_0 de Θ sera arbitrairement petite; donc, pour $t \leq t_0$, $|q(t)|$ et $|q'(t)|$ qui sont au plus égaux à $\Theta \leq \Theta_0$ se conserveront arbitrairement petits. C'est en ce sens qu'on peut conclure à la *stabilité de l'équilibre* pour des déplacements antérieurs très petits.

Rien d'analogue ne peut être dit pour le cas biologique, où Θ est la somme d'une quantité négative ou nulle :

$$- \left[\frac{1}{2} (-\beta_2) q_1^2 + \frac{1}{2} \beta_1 q_2^2 \right] \quad (\beta_1, -\beta_2 > 0)$$

et d'une autre positive ou nulle :

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \\ & + \frac{1}{2} \int_0^{+\infty} [-\Phi_2(\tau)] [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \\ & \quad (\Phi_1, -\Phi_2 \geq 0). \end{aligned}$$

On ne peut faire un choix des valeurs dans la durée initiale d'hérédité pour que $|q_1|, |q_2|$ restent arbitrairement petits; ni même affirmer que $|q_1|, |q_2|$ resteront bornés.

Dans notre étude des petites fluctuations biologiques, il nous faut donc conserver l'hypothèse que les fluctuations *restent toujours petites*.

Montrons maintenant qu'il résulte des équations (38) avec $\mathfrak{Q}_1 = \mathfrak{Q}_2 = 0, \beta_1 \beta_2 \neq 0$, que q_1 et q_2 admettent des moyennes asymptotiques nulles, s'ils sont bornés en module.

En intégrant entre t_0 et t_1 , il vient

$$q_1(t_1) - q_1(t_0) + \beta_1 \int_{t_0}^{t_1} q_2(t) dt + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau = 0.$$

$$q_2(t_1) - q_2(t_0) + \beta_2 \int_{t_0}^{t_1} q_1(t) dt + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] d\tau = 0.$$

En divisant par $t_1 - t_0$ tous les termes, puis faisant tendre t_1 vers $+\infty$, on obtiendra la conclusion cherchée si l'on peut établir que les quotients par $t_1 - t_0$ des intégrales doubles tendent vers zéro.

Considérons donc

$$J = \int_{t_0}^{t_1} dt \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau,$$

qui s'écrit aussi

$$J = \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^t \Phi_1(t-\tau) [q_2(\tau) - q_2(t)] d\tau.$$

Elle se décompose suivant

$$J = - \int_{t_0}^{t_1} q_2(t) dt \int_{-\infty}^t \Phi_1(t-\tau) d\tau + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^t \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau,$$

où la première partie peut encore s'écrire, grâce au changement de variable $t - \tau = u - t$,

$$J_1 = - \int_{t_0}^{t_1} q_2(t) dt \int_t^{+\infty} \Phi_1(u-t) du.$$

Pour séparer dans la seconde Φ_1 et q_2 , nous la décomposons :

$$J_2 = \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^{t_0} \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_0}^t \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau$$

et la formule de Lejeune-Dirichlet rappelée plus haut (§ 8) nous permet d'écrire la seconde partie

$$\int_{t_0}^{t_1} d\tau \int_{\tau}^{t_1} \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) dt = \int_{t_0}^{t_1} q_2(\tau) d\tau \int_{\tau}^{t_1} \Phi_1(t-\tau) dt$$

ou, en changeant de notations,

$$\int_{t_0}^{t_1} q_2(t) dt \int_t^{t_1} \Phi_1(u-t) du,$$

intégrale qui se réduira avec J_1 .

Il vient donc pour J

$$J = - \int_{t_0}^{t_1} q_2(t) dt \int_t^{+\infty} \Phi_1(u-t) du + \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^{t_0} \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau.$$

Comme $|q_1|$, $|q_2|$ sont bornés, il suffit d'établir que

$$\frac{\int_{t_0}^{t_1} dt \int_t^{+\infty} \Phi_1(u-t) du}{t_1 - t_0}, \quad \frac{\int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^{t_0} \Phi_1(t-\tau) d\tau}{t_1 - t_0}$$

tendent vers zéro quand t_1 tend vers $+\infty$.

Or, les numérateurs de ces deux expressions sont égaux, car ils

s'écrivent avec des changements de variables évidents, respectivement

$$\int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_1-t}^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau \quad \text{et} \quad \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t-t_0}^{+\infty} \Phi_1(u) du$$

et il suffit de faire ensuite dans le premier le changement de variable $t_1 - t = u - t_0$ pour obtenir

$$\int_{t_0}^{t_1} du \int_{u-t_0}^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau$$

qui, aux notations près, est la seconde intégrale.

Étudions donc

$$\int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t-t_0}^{+\infty} \Phi_1(u) du,$$

La fonction de t : $\int_{t-t_0}^{+\infty} \Phi_1(u) du$ tend vers zéro quand $t \rightarrow +\infty$. Or on sait que, si une fonction continue dans $(t_0, +\infty)$ a une limite nulle pour $t = +\infty$, sa valeur moyenne dans $(t_0, +\infty)$ tend vers zéro quand $t \rightarrow +\infty$, c'est-à-dire qu'il y a une moyenne asymptotique nulle comme la limite ⁽¹⁾.

Par conséquent, $\frac{1}{t_1-t_0} \int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t-t_0}^{+\infty} \Phi_1(u) du \rightarrow 0$ quand $t_1 \rightarrow +\infty$.

Il en résulte que q_2 admet une moyenne asymptotique nulle et l'on ferait une démonstration analogue pour q_1 .

Comme conséquences, *le déplacement et sa vitesse ont, dans le problème de dynamique héréditaire sans forces externes, des moyennes asymptotiques nulles. Quant au problème biologique des petites fluctuations, on trouve que les espèces ont des moyennes asymptotiques égales aux valeurs de l'état stationnaire.*

Car

$$\frac{1}{t_1-t_0} \int_{t_0}^{t_1} N_1 dt = \frac{1}{t_1-t_0} \int_{t_0}^{t_1} K_1(1+q_1) dt = K_1 + K_1 \frac{1}{t_1-t_0} \int_{t_0}^{t_1} q_1 dt,$$

(1) Soit en effet M une limite supérieure de $|f(t)|$ dans $(t_0, +\infty)$, étant donné $\varepsilon > 0$, on peut trouver t_1 , tel que $t \geq t_1$ entraîne $|f(t)| < \varepsilon$. Alors, pour $t > t_1$,

$$\left| \frac{1}{t-t_0} \int_{t_0}^t f(t) dt \right| < \frac{1}{t-t_0} [M(t_1-t_0) + \varepsilon(t-t_1)] < \varepsilon + M \frac{t_1-t_0}{t-t_0}.$$

Donc, si $M \frac{t_1-t_0}{t-t_0} < \varepsilon$, c'est-à-dire $t > t_0 + \frac{M(t_1-t_0)}{\varepsilon}$, la moyenne entre t_0 et t sera en module inférieure à 2ε . On conclut immédiatement.

et de même

$$\frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} N_2 dt = K_2 + K_2 \frac{1}{t_1 - t_0} \int_{t_0}^{t_1} q_2 dt.$$

On retrouve ici, pour les *petites fluctuations*, mais avec une durée d'hérédité limitée ou non, un résultat établi pour des *fluctuations quelconques*, mais dans l'hypothèse d'une hérédité limitée, et avec un sens restrictif de la moyenne asymptotique.

On vient d'établir que q_1, q_2 ont des moyennes asymptotiques nulles. Mais comment se comportent ces quantités elles-mêmes pour $t = +\infty$? Dans le cas au moins de l'hérédité limitée pour le problème biologique, on établirait tout comme au paragraphe II, que les espèces ne peuvent tendre asymptotiquement vers l'état stationnaire que s'il y a équilibre au moins à partir d'un certain moment, ce qui signifie pour les petites fluctuations, que q_1, q_2 ne peuvent tendre asymptotiquement vers zéro autrement qu'en étant nulles à partir d'un certain moment. Il n'en est pas de même dans le problème dynamique. Montrons en effet qu'on peut choisir les données initiales, c'est-à-dire les déplacements pendant la durée limitée d'hérédité, de façon que q et q' tendent vers zéro asymptotiquement en restant différentes de zéro. Il suffit de voir qu'on peut satisfaire à l'équation (11) sans second membre ($\mathcal{Q} = 0$, mouvement spontané) en prenant $q(t) = e^{-zt}$ ($z > 0$). La substitution donne en effet l'équation en z

$$z^2 + m - \int_0^{T_0} \Phi(\tau) (e^{\tau z} - 1) d\tau = 0.$$

Le premier membre est une fonction continue de z , égale à $m > 0$ pour $z = 0$, et tendant vers $-\infty$ quand z tend vers $+\infty$. De sorte qu'il y a au moins une racine positive. D'où la proposition.

12. Étudions maintenant le cas où, dans les équations (38), q_1, q_2 seraient *périodiques* et, tout d'abord, *harmoniques*

$$(44) \quad \begin{cases} q_1(t) = a_1 \sin \omega t + b_1 \cos \omega t \\ q_2(t) = a_2 \sin \omega t + b_2 \cos \omega t \end{cases} \quad (\omega \geq 0).$$

En substituant dans les équations (38), il vient :

$$\begin{aligned} & a_1 \omega \cos \omega t - b_1 \omega \sin \omega t + \beta_1 (a_2 \sin \omega t + b_2 \cos \omega t) \\ & + \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) [a_2 \sin \omega t \cos \omega \tau - a_2 \cos \omega t \sin \omega \tau \\ & \quad + b_2 \cos \omega t \cos \omega \tau + b_2 \sin \omega t \sin \omega \tau \\ & \quad - a_2 \sin \omega t - b_2 \cos \omega t] d\tau = \mathcal{Q}_1 \end{aligned}$$

et une seconde équation qui se déduit de celle-ci permutant les indices 1 et 2.

Ordonnant en $\sin \omega t$, $\cos \omega t$ et posant

$$\int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) d\tau = \Gamma_1, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) \cos \omega \tau d\tau = \gamma_1, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) \sin \omega \tau d\tau = \sigma_1,$$

$$\int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) d\tau = \Gamma_2, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) \cos \omega \tau d\tau = \gamma_2, \quad \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) \sin \omega \tau d\tau = \sigma_2,$$

il vient

$$\mathcal{Q}_1 = A_1 \sin \omega t + B_1 \cos \omega t,$$

$$\mathcal{Q}_2 = A_2 \sin \omega t + B_2 \cos \omega t,$$

avec

$$(45) \begin{cases} A_1 = & -\omega b_1 & +(\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1) a_2 + & \sigma_1 b_2, \\ B_1 = & \omega a_1 & - & \sigma_1 a_2 & +(\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1) b_2, \\ A_2 = & (\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2) a_1 + & \sigma_2 b_1 & - & \omega b_2 \\ B_2 = & -\sigma_2 a_1 & +(\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2) b_1 + & \omega a_2 \end{cases}$$

D'où ce résultat en mécanique, que *si le déplacement est harmonique, la force sera également harmonique avec la même période.*

Cherchons si l'on peut satisfaire aux équations (38) à seconds membres harmoniques donnés constants ou de même période $\frac{2\pi}{\omega}$, avec des fonctions q_1 , q_2 harmoniques constantes ou de période $\frac{2\pi}{\omega}$. Le problème revient à résoudre le système (45) avec $\omega \geq 0$ ($\omega = 0$, cas des seconds membres et fonctions constantes) par rapport à a_1 , b_1 , a_2 , b_2 . Le déterminant de ces inconnues :

$$\Delta = \begin{vmatrix} 0 & -\omega & \beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1 & \sigma_1 \\ \omega & 0 & -\sigma_1 & \beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1 \\ \beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2 & \sigma_2 & 0 & -\omega \\ -\sigma_2 & \beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2 & \omega & 0 \end{vmatrix}$$

se met aisément sous la forme

$$\Delta = [\sigma_1(\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2) + \sigma_2(\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1)]^2 \\ + [(\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1)(\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2) + \omega^2 - \sigma_1\sigma_2]^2.$$

Il est facile de voir que dans les deux problèmes dynamique et biologique, il n'est pas nul. C'est évident si $\omega = 0$, car alors $\Delta = (\beta_1\beta_2)^2 \neq 0$ dans les deux cas. Supposons $\omega > 0$ et remarquons alors que σ_1 (ou σ_2) est différent de zéro et du signe de Φ_1 (ou Φ_2) si cette fonction n'est pas

identiquement nulle, son module étant alors décroissant tant qu'il n'est pas nul ⁽¹⁾. Alors, dans le cas dynamique, Δ se réduit à

$$[-\sigma_2]^2 + [-(\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2) + \omega^2]^2$$

et n'est pas nul puisque $\sigma_2 \neq 0$.

Dans le cas biologique, les deux crochets ne peuvent être simultanément nuls; car si le premier est nul, on tire, puisque $\sigma_2 \neq 0$,

$$\frac{\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1}{\sigma_1} = - \frac{\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2}{\sigma_2} = \lambda \text{ fini,}$$

d'où en portant dans le second crochet

$$\omega^2 - (\lambda^2 + 1)\sigma_1\sigma_2,$$

quantité qui est positive puisque

$$\sigma_1 \geq 0, \quad \sigma_2 < 0,$$

d'où

$$\sigma_1\sigma_2 \leq 0.$$

⁽¹⁾ Soit $\Phi(t) \geq 0$ dans $(0, +\infty)$ d'abord > 0 et décroissante tant qu'elle n'est pas nulle. Montrons que

$$\int_0^{+\infty} \Phi(t) \sin \omega t dt \quad \text{où } \omega > 0$$

est positive. Il suffit de voir que

$$\int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{2(K+1)\pi}{\omega}} \Phi(t) \sin \omega t dt \quad (K \text{ entier } \geq 0)$$

est positif si dans l'intervalle des limites de l'intégrale $\Phi(t)$ n'est pas partout nul.

Or

$$\int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{2(K+1)\pi}{\omega}} \Phi(t) \sin \omega t dt = \int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{2(K+1)\pi}{\omega}} \Phi(t) \sin \omega t dt + \int_{\frac{(2K+1)\pi}{\omega}}^{\frac{2(K+1)\pi}{\omega}} \Phi(t) \sin \omega t dt$$

c'est-à-dire, puisque cette seconde intégrale peut s'écrire

$$- \int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{(2K+1)\pi}{\omega}} \Phi\left(u + \frac{\pi}{\omega}\right) \sin \omega u du,$$

$$\int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{2(K+1)\pi}{\omega}} \Phi(t) \sin \omega t dt = \int_{\frac{2K\pi}{\omega}}^{\frac{(2K+1)\pi}{\omega}} \left[\Phi(t) - \Phi\left(t + \frac{\pi}{\omega}\right) \right] \sin \omega t dt,$$

d'où l'on conclut aisément.

Nous pouvons donc conclure que *pour une force externe harmonique donnée, il n'existe qu'un déplacement harmonique et il a même période que la force; et dans le cas du mouvement spontané comme dans le cas biologique, il n'y a pas d'autre solution harmonique que l'équilibre* $q_1 = q_2 = 0$.

Passons au cas de fonctions q_1, q_2 périodiques quelconques; en vue des raisonnements à venir, nous précisons que l'on suppose qu'elles possèdent des dérivées troisièmes continues; de sorte ⁽¹⁾ qu'elles seront développables en séries de Fourier dérivables une fois terme à terme :

$$(46) \quad \left\{ \begin{array}{l} q_1(t) = \sum_{p=0}^{+\infty} [a_1^p \sin p\omega t + b_1^p \cos p\omega t], \\ q_2(t) = \sum_{p=0}^{+\infty} [a_2^p \sin p\omega t + b_2^p \cos p\omega t], \end{array} \right.$$

avec la propriété de convergence des séries

$$\sum |a_1^p|, \quad \sum |b_1^p|, \quad \sum p|a_1^p|, \quad \sum p|b_1^p|$$

et des séries analogues avec l'indice 2.

En substituant dans les équations (38) il viendra

$$\begin{aligned} \mathcal{Q}_1 &= \sum_{p=0}^{+\infty} [A_1^p \sin \omega t + B_1^p \cos \omega t], \\ \mathcal{Q}_2 &= \sum_{p=0}^{+\infty} [A_2^p \sin \omega t + B_2^p \cos \omega t], \end{aligned}$$

avec

$$(47) \quad \left\{ \begin{array}{l} A_1^p = \quad \quad \quad - p\omega b_1^p \quad - [\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1^p] a_1^p + \quad \quad \sigma_1^p b_1^p, \\ B_1^p = \quad p\omega a_1^p \quad \quad \quad - \quad \quad \sigma_1^p a_1^p \quad - [\beta_1 - \Gamma_1 + \gamma_1^p] b_1^p, \\ A_2^p = [\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2^p] a_2^p + \quad \quad \sigma_2^p b_2^p \quad \quad \quad - \quad \quad p\omega b_2^p, \\ B_2^p = \quad - \sigma_2^p a_2^p \quad + [\beta_2 - \Gamma_2 + \gamma_2^p] b_2^p + \quad \quad p\omega a_2^p, \end{array} \right.$$

où

$$\gamma_1^p = \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) \cos p\omega\tau \, d\tau, \quad \sigma_1^p = \int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) \sin p\omega\tau \, d\tau;$$

$$\gamma_2^p = \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) \cos p\omega\tau \, d\tau, \quad \sigma_2^p = \int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) \sin p\omega\tau \, d\tau.$$

(1) Voir PICARD, *Traité d'Analyse*, t. I, Chap. X, 3^e édition.

On conclut *en mécanique* que si le déplacement est périodique (et possède une dérivée quatrième continue), la force externe est périodique et de même période.

Enfin, en raisonnant comme plus haut pour le cas harmonique, on conclut que, pour une force externe périodique (et développable en série de Fourier), il n'y a qu'un déplacement périodique (et satisfaisant aux conditions de dérivation), qui est de même période; et dans le mouvement spontané comme dans le cas biologique il n'y a pas d'autre solution périodique (avec les hypothèses initiales sur q_1, q_2) que l'équilibre $q_1 = q_2 = 0$.

Ainsi se trouve démontrée par une autre voie l'impossibilité de la périodicité (voir, n° 11). Ajoutons quelques propriétés du mouvement périodique à force externe périodique $\neq 0$, c'est-à-dire du cycle périodique forcé.

Alors le système revient après chaque période aux conditions initiales au sens précisé, au n° 10; et le point de coordonnées (q, \mathfrak{Q}) décrit pendant chaque période le même cycle fermé. Le travail effectué pendant une période par les forces externes est positif (n° 10). Pour le calculer en fonction des coefficients des développements (46) de q_1, q_2 , il est simple, au lieu d'utiliser l'expression

$$-\int_0^{\frac{2\pi}{\omega}} \Omega dt,$$

d'opérer directement.

Ce travail est

$$\mathcal{L} = \int_0^{\frac{2\pi}{\omega}} \mathfrak{Q}(t) q'(t) dt,$$

ou

$$\mathcal{L} = \int_0^{\frac{2\pi}{\omega}} \sum_{p=0}^{+\infty} [A_2^{(p)} \sin p\omega t + B_2^{(p)} \cos p\omega t] \sum_{p=0}^{+\infty} [a_2^{(p)} \sin p\omega t + b_2^{(p)} \cos p\omega t] dt,$$

et puisque

$$\sum |a_2^{(p)}|, \quad \sum |b_2^{(p)}|, \quad \sum |a_2^{(p)}|, \quad \sum |b_2^{(p)}|, \quad \sum |pb_2^{(p)}|, \quad \sum p|a_2^{(p)}|$$

convergent, donc aussi

$$\sum |A_2^{(p)}|, \quad \sum |B_2^{(p)}|,$$

on peut développer sous le signe \int et intégrer chaque terme. Grâce aux

propriétés bien connues d'intégrales de fonctions trigonométriques, il vient

$$\mathcal{L} = \frac{\pi}{\omega} \sum_{p=0}^{+\infty} [A_{\frac{1}{2}}^{(p)} a_{\frac{1}{2}}^{(p)} + B_{\frac{1}{2}}^{(p)} b_{\frac{1}{2}}^{(p)}],$$

ce qui donne d'après (47) et en utilisant les notations correspondant au cas dynamique

$$(48) \quad \mathcal{L} = \pi \sum_0^{+\infty} p \{ [a^{(p)}]^2 + [b^{(p)}]^2 \} \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) \sin p\omega\tau \, d\tau,$$

où $a^{(p)}$, $b^{(p)}$ sont les coefficients du développement de

$$q = \sum_0^{+\infty} [a^{(p)} \sin p\omega t + b^{(p)} \cos p\omega t].$$

Dans le cas particulier du déplacement et de la force harmonique,

$$(49) \quad q(t) = a \sin \omega t + b \cos \omega t = G \sin \left(2\pi \frac{t}{T} - \varphi \right)$$

(G , amplitude; T , période; φ , phase), on trouve pour le travail,

$$\mathcal{L} = \pi (a^2 + b^2) \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) \sin \omega\tau \, d\tau.$$

et comme $G^2 = a^2 + b^2$, on conclut que le travail est proportionnel au carré de l'amplitude, dépend de la période, mais non de la phase et est une fonctionnelle du coefficient d'hérédité. On verra encore aisément qu'en posant

$$m - \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) \, d\tau + \int_0^{+\infty} \Phi(\tau) \cos \omega\tau \, d\tau - \omega^2 = H \cos \varphi',$$

$$\int_0^{+\infty} \Phi(\tau) \sin \omega\tau \, d\tau = H \sin \varphi',$$

où

$$H > 0, \quad 0 < \varphi' < \pi,$$

il vient

$$\mathcal{Q} = GH \sin \left(2\pi \frac{t}{T} + \varphi + \varphi' \right),$$

$$\mathcal{L} = \pi G^2 H \sin \varphi'.$$

Enfin, si l'on change t en $-t$, c'est-à-dire si l'on « *invertit les oscillations de déplacement* », cela équivaut à changer φ en $\pi - \varphi$ dans l'expression (49) de q ; donc le travail ne change pas.

13. On peut se proposer les problèmes de mécanique et biologie héréditaires qui précèdent dans le cas d'une *hérédité postérieure* à un instant t_0 .

Dans le *cas biologique*, il faudra remplacer dans les équations (2) les intégrales

$$\int_{-\infty}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau, \quad \int_{-\infty}^t F_2(t-\tau) N_1(\tau) d\tau$$

par

$$\int_{t_0}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau, \quad \int_{t_0}^t F_2(t-\tau) N_1(\tau) d\tau.$$

Il y aura peu à modifier au raisonnement qu'on trouvera dans la Note finale du chapitre (n° 16), pour être assuré de l'existence unique d'intégrales, correspondant aux valeurs *initiales* positives $N_1(t_0)$, $N_2(t_0)$ (seulement pour l'instant t_0 et non plus pour une période le précédant).

Nous avons fait plus haut (§ II) une étude du problème biologique avec hérédité limitée. Dans le nouveau cas que nous examinons, il suffit, si l'hérédité n'a qu'une durée T_0 , de se placer à l'instant $t_0 + T_0$ pour pouvoir utiliser par la suite les résultats de l'étude du paragraphe II.

En ce qui concerne le *problème dynamique*, ou le *problème biologique des petites fluctuations*, il n'y aura qu'à remplacer dans les équations communes (14) les intégrales

$$\int_0^{+\infty} \Phi_1(\tau) q_2(t-\tau) d\tau = \int_{-\infty}^t \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau,$$

$$\int_0^{+\infty} \Phi_2(\tau) q_1(t-\tau) d\tau = \int_{-\infty}^t \Phi_2(t-\tau) q_1(\tau) d\tau$$

par

$$\int_{t_0}^t \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau \quad \text{et} \quad \int_{t_0}^t \Phi_2(t-\tau) q_1(\tau) d\tau.$$

Une légère modification à un raisonnement mathématique qu'on trouvera au n° 15 permettra encore de conclure à l'existence unique d'intégrales correspondant à des valeurs initiales $q_1(t_0)$, $q_2(t_0)$. Et si l'hérédité est *limitée*, on se ramènera aussi à l'étude du début du paragraphe III en prenant une nouvelle origine des temps après une durée T_0 égale à la durée d'hérédité et pendant laquelle on notera les fluctua-

tions; il est alors inutile de refaire une étude en ce qui concerne les propriétés générales dans un avenir assez éloigné.

Il est d'ailleurs facile de déduire des nouvelles équations

$$(50) \quad \begin{cases} \frac{dq_1}{dt} + \alpha_1 q_2 + \int_{t_0}^t \Phi_1(t-\tau) q_2(\tau) d\tau = \mathfrak{Q}_1, \\ \frac{dq_2}{dt} + \alpha_2 q_1 + \int_{t_0}^t \Phi_2(t-\tau) q_1(\tau) d\tau = \mathfrak{Q}_2 \end{cases}$$

une équation énergétique fondamentale analogue à (41).

On les écrira

$$\begin{aligned} \frac{dq_1}{dt} + q_2 \left[\alpha_1 + \int_0^{t-t_0} \Phi_1(\tau) d\tau \right] + \int_0^{t-t_0} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)] d\tau &= \mathfrak{Q}_1, \\ \frac{dq_2}{dt} + q_1 \left[\alpha_2 + \int_0^{t-t_0} \Phi_2(\tau) d\tau \right] + \int_0^{t-t_0} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)] d\tau &= \mathfrak{Q}_2. \end{aligned}$$

On fera la combinaison $\mathfrak{Q}_2 q'_1 - \mathfrak{Q}_1 q'_2$ et l'on trouvera, par un calcul analogue à celui du n° 9, l'équation de même forme

$$(51) \quad \frac{d\Theta_1}{dt} - \Omega_1 = \mathfrak{Q}_2 q'_1 - \mathfrak{Q}_1 q'_2$$

avec

$$(52) \quad \begin{aligned} \Theta_1 = & \frac{1}{2} q_1^2 \left[\alpha_2 + \int_0^{t-t_0} \Phi_2(\tau) d\tau \right] \\ & - \frac{1}{2} q_2^2 \left[\alpha_1 + \int_0^{t-t_0} \Phi_1(\tau) d\tau \right] \\ & + \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi_1(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \\ & - \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi_2(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau, \end{aligned}$$

$$(53) \quad \begin{aligned} \Omega_1 = & \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi_1'(\tau) [q_2(t-\tau) - q_2(t)]^2 d\tau \\ & - \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi_2'(\tau) [q_1(t-\tau) - q_1(t)]^2 d\tau \\ & - \frac{1}{2} q_1^2 \Phi_2(t-t_0) + \frac{1}{2} q_2^2 \Phi_1(t-t_0). \end{aligned}$$

On partirait de là pour faire une étude très voisine de celle développée plus haut.

Dans le cas dynamique (1) en particulier, avec l'équation

$$q'' + bq - \int_{t_0}^t \Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau = \mathfrak{Q}$$

$$\left[b > \int_{t_0}^{+\infty} \Phi(\tau) d\tau > 0; \Phi \geq 0, \neq 0 \right],$$

il vient comme équation énergétique

$$(54) \quad \frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} q'^2 + \frac{1}{2} \left(b - \int_{t_0}^{t-t_0} \Phi(\tau) d\tau \right) q^2 \right. \\ \left. + \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau \right] \\ - \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \Phi'(\tau) [q(t-\tau) - q(t)]^2 d\tau + \frac{1}{2} \Phi(t-t_0) q^2 = \mathfrak{Q} q',$$

c'est-à-dire $\frac{d\Theta_1}{dt} - \Omega_1 = \mathfrak{Q} q'$ où l'on a encore :

$$\Theta_1 \geq 0, \quad \Omega_1 \leq 0.$$

Il est intéressant d'introduire la force interne

$$(55) \quad \rho(t) = -bq + \int_{t_0}^t \Phi(t-\tau) q(\tau) d\tau.$$

L'inversion de cette équation intégrale du type (26) donne

$$-b q(t) = \rho(t) + b \int_{t_0}^t \psi(t-\tau) \rho(\tau) d\tau \quad (\psi \geq 0, \neq 0),$$

c'est-à-dire l'histoire du déplacement par l'histoire de la force interne.

Mais, si pour les déplacements on suppose l'hérédité limitée, il ne s'ensuit pas en général que pour la force interne il en soit de même (voir n° 5).

L'introduction de ρ permet de donner une équation énergétique du même type (51), mais où figurent dans Θ_1 et Ω_1 , au lieu de q' , q et Φ , q' , ρ et ψ .

Écrivons l'équation fondamentale

$$(56) \quad q''(t) - \rho(t) = \mathfrak{Q}(t),$$

(1) Voir V. VOLTERRA, *Alcune osservazioni sui fenomeni ereditarii*, § II (*Rendiconti dei Lincei*, avril 1929).

d'où

$$(57) \quad q'q'' - q'\rho = 2q.$$

Or de

$$-bq = \rho(t) + b \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho(t-\tau) d\tau,$$

on déduit en dérivant

$$-bq' = \rho'(t) + b \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho'(t-\tau) d\tau + b \psi(t-t_0) \rho(t_0),$$

d'où

$$-bq'\rho = \rho\rho' + b \rho(t) \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho'(t-\tau) d\tau + b \rho(t_0) \rho(t) \psi(t-t_0).$$

Or,

$$\begin{aligned} & \rho(t) \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho'(t-\tau) d\tau \\ &= \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho(t-\tau) \rho'(t-\tau) d\tau + \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho'(t-\tau) [\rho(t) - \rho(t-\tau)] d\tau. \end{aligned}$$

La première partie peut s'écrire

$$\frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho^2(t-\tau) d\tau \right] - \frac{1}{2} \psi(t-t_0) \rho^2(t_0)$$

et la seconde

$$\begin{aligned} & \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \frac{d}{d\tau} [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau \\ &= \frac{1}{2} \psi(t-t_0) [\rho(t_0) - \rho(t)]^2 - \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi'(\tau) [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau, \end{aligned}$$

de sorte que

$$\begin{aligned} -bq'\rho &= \frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} \rho^2 + \frac{b}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho^2(t-\tau) d\tau \right] \\ &\quad - \frac{b}{2} \psi(t-t_0) \rho^2(t_0) + \frac{b}{2} \psi(t-t_0) [\rho(t_0) - \rho(t)]^2 \\ &\quad - \frac{b}{2} \int_0^{t-t_0} \psi'(\tau) [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau + b \psi(t-t_0) \rho(t) \rho(t_0) \end{aligned}$$

ou, en réduisant,

$$\begin{aligned}
 -bq'\rho &= \frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} \rho^2 + \frac{b}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho^2(t-\tau) d\tau \right] \\
 &\quad - \frac{b}{2} \int_0^{t-t_0} \psi'(\tau) [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau + \frac{b}{2} \psi(t-t_0) \rho^2(t).
 \end{aligned}$$

L'équation (57) peut donc s'écrire

$$\begin{aligned}
 (58) \quad \frac{d}{dt} \left[\frac{1}{2} q'^2 + \frac{1}{2} \frac{\rho^2}{b} + \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho^2(t-\tau) d\tau \right] \\
 - \left[\frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi'(\tau) [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau - \frac{1}{2} \psi(t-t_0) \rho^2(t) \right] = \mathfrak{Q}q,
 \end{aligned}$$

c'est-à-dire

$$\frac{d\Theta}{dt} - \Omega = \mathfrak{Q}q',$$

en posant

$$\begin{aligned}
 \Theta &= \frac{1}{2} q'^2 + \frac{1}{2} \frac{\rho^2}{b} + \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi(\tau) \rho^2(t-\tau) d\tau \geq 0, \\
 \Omega &= \frac{1}{2} \int_0^{t-t_0} \psi'(\tau) [\rho(t-\tau) - \rho(t)]^2 d\tau - \frac{1}{2} \psi(t-t_0) \rho^2(t),
 \end{aligned}$$

et dans le cas $\psi < 0$ réalisé au moins sous certaines conditions (voir Note, *loc. cit.*), Ω sera ≤ 0 comme Θ , et comme lui non nul en dehors du cas de l'équilibre.

Pour terminer disons un mot des *généralisations* à faire. Nous n'avons étudié, dans ce dernier chapitre, que la dynamique à un seul paramètre, et le cas biologique de deux espèces, seulement quand l'une dévore l'autre. Ce n'est qu'un début d'une théorie héréditaire générale. En ce qui concerne la *mécanique héréditaire à plusieurs paramètres*, nous renverrons aux références déjà indiquées, et plus spécialement pour l'énergétique, au Mémoire précité du *Journal de Mathématiques*, où l'on déduit, des équations fondamentales,

$$(59) \quad q_i'' + b_i q_i = \sum_1^n \int_{-\infty}^t F_{is}(t-\tau) q_s(\tau) d\tau + \mathfrak{Q}_i \quad (i = 1, 2, \dots, n)$$

et grâce à certaines hypothèses sur les F_{is} , des considérations énergétiques et des propriétés analogues à celles qu'on a données dans le cas d'un seul degré de liberté.

Quant aux *problèmes généraux de biologie héréditaire*, généralisant

ceux des trois premiers chapitres par l'hypothèse d'hérédité, il resterait à compléter l'étude du cas de deux espèces, puis à considérer n espèces coexistantes. En procédant comme au n° 2, au moins quand il n'y a que des espèces ou dévorantes ou dévorées, on obtient des équations du type

$$\frac{dN_r}{dt} = \left[\varepsilon_r + \sum_s^n p_{rs} N_s(t) + \int_{-\infty}^t F_{rs}(t-\tau) N_s(\tau) d\tau \right] N_r(t)$$

($r = 1, 2, \dots, n$)

qui ne diffèrent des équations (16) du Chapitre III que par l'introduction des intégrales.

On pourra étudier ce système dans le cas où un état stationnaire est possible; on est conduit à examiner le cas particulier des petites fluctuations pour lequel, avec des simplifications souvent employées, on se ramène à un système linéaire, peut-on dire, par rapport aux fonctions inconnues. Il ne semble pas que l'on puisse étendre à ce cas, au moins d'une manière immédiate, les développements correspondants du cas de deux espèces, et qu'on puisse rapprocher les équations des petites fluctuations, des équations (59) de la mécanique. Mais, en renonçant au principe des rencontres, on pourrait, avec une méthode un peu différente, obtenir un système d'équations analogue, mais qui se prêterait à des calculs d'énergétique comme dans le problème dynamique.

NOTE MATHÉMATIQUE

SUR CERTAINES ÉQUATIONS INTÉGRALES ET INTÉGRÉ-DIFFÉRENTIELLES.

14. *Équations intégrales de Volterra* (1). — On appelle équation de Volterra de *seconde espèce*, l'équation intégrale du type

$$\varphi(x) = u(x) + \int_a^x K(x, \xi) u(\xi) d\xi,$$

où la fonction inconnue $u(x)$ est supposée, pour simplifier, continue dans (a, b) , tandis que $\varphi(x)$ donnée est aussi continue dans cet intervalle et le noyau $K(x, \xi)$ continu dans le champ $a \leq \xi \leq x \leq b$.

(1) Voir une étude approfondie dans les *Leçons sur les équations intégrales de Volterra* (Gauthier-Villars, 1912).

On démontre que l'équation a une solution unique de la forme

$$u(x) = \varphi(x) + \int_a^x S(x, \xi) \varphi(\xi) d\xi,$$

où S est fonction continue de (x, ξ) dans le même champ que K .

D'ailleurs l'inversion de cette seconde équation redonne la première.

On appelle équation de Volterra de *première espèce*, l'équation intégrale

$$\varphi(x) = \int_a^x K(x, \xi) u(\xi) d\xi,$$

où la fonction inconnue est $u(x)$ qu'on supposera continue dans (a, b) .

On supposera le noyau K continu dans le même champ que plus haut, possédant une dérivée $\frac{\partial K}{\partial \xi}$ continue dans ce champ, enfin tel que $K(x, x) \neq 0$.

En supposant de plus $\varphi(x)$ donnée continue dans (a, b) telle que $\varphi(a) = 0$, l'équation admet une solution unique. On le voit immédiatement en se ramenant à une équation de seconde espèce par une intégration par parties. Posant

$$\theta(x) = \int_a^x u(\xi) d\xi,$$

l'équation intégrale équivaut à

$$\frac{\varphi(x)}{K(x, x)} = \theta(x) - \int_a^x \frac{\frac{\partial K}{\partial \xi}}{K(x, x)} \theta(\xi) d\xi$$

qui fournit $\theta(x)$ qui s'annule pour $x = a$ et dont on déduit $u(x) = \theta'(x)$.

Quant aux *systèmes d'équations intégrales de Volterra*, on appelle système de *deuxième espèce*

$$\varphi_h(x) = u_h(x) + \int_a^x \sum_{g=1}^n K_{hg}(x, \xi) u_g(\xi) d\xi$$

$$(h = 1, 2, \dots, n),$$

où les fonctions inconnues u_h et les données φ_h sont supposées continues dans (a, b) . Les noyaux K_{hg} sont continus dans le champ $a \leq \xi \leq x \leq b$.

Il y a une solution unique

$$u_h(x) = \varphi_h(x) + \int_a^x \sum_{g=1}^n S_{hg}(x, \xi) \varphi_g(\xi) d\xi$$

dont l'inversion donne réciproquement le système initial.

On appelle système de *première espèce*

$$\varphi_h(x) = \int_a^x \sum_{g=1}^n K_{hg}(x, \xi) u_g(\xi) d\xi$$

avec, tout d'abord, les mêmes hypothèses sur les données et inconnues.

On supposera de plus φ_h et K_{hg} continues et de dérivées continues dans le champ; enfin

$$\varphi_h(a) = 0$$

et

$$\begin{vmatrix} K_{11}(x, x) & \dots & K_{1n}(x, x) \\ \dots & \dots & \dots \\ K_{n1}(x, x) & \dots & K_{nn}(x, x) \end{vmatrix} \neq 0.$$

On peut alors se ramener à un système de seconde espèce et voir ainsi qu'il y a une solution unique.

15. *Sur un système intégral-différentiel*, relatif aux équations (14)-(15) du n° 4. — Le système (14) rentre dans le type plus général

$$(60) \quad \begin{cases} \frac{dx_i(t)}{dt} = \sum_1^n \left[A_{is}(t) x_s(t) + \int_{-\infty}^t F_{is}(t-\tau) x_s(\tau) d\tau \right] + y_i(t) \\ (i = 1, 2, \dots, n), \end{cases}$$

où les A_{is} , F_{is} , y_i sont des fonctions connues supposées continues, A_{is} , y_i dans (t_0, t_1) , F_{is} dans $(0, +\infty)$. Étudions la résolution en supposant données continues les $x_i(t)$ dans l'intervalle $(-\infty, t_0)$ (1). On supposera seulement que ces valeurs sont telles et les F_{is} tels que les $\int_{-\infty}^t F_{is}(t-\tau) x_s(\tau) d\tau$ soient des fonctions continues de t , ce qui aura lieu par exemple si les F_{is} sont de la forme $\frac{\varphi_{is}(t)}{t^{1+\varepsilon_{is}}}$ [$\varepsilon_{is} > 0$; $|\varphi_{is}|$ borné] et les $|x_i(t)|$ bornés dans $(-\infty, t_0)$.

La résolution du système intégral-différentiel équivaut alors à celle du système d'équations intégrales :

$$\begin{aligned} x_i(t) = & x_i(t_0) + \int_{t_0}^t \sum_1^n A_{is}(\tau) x_s(\tau) d\tau \\ & + \int_{t_0}^t d\xi \int_{-\infty}^{\xi} \sum_1^n F_{is}(\xi-\tau) x_s(\tau) d\tau + \int_{t_0}^t y_i(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

Or

$$\begin{aligned} & \int_{t_0}^t d\xi \int_{-\infty}^{\xi} \sum_1^n F_{is}(\xi-\tau) x_s(\tau) d\tau \\ = & \int_{t_0}^t d\xi \int_{-\infty}^{t_0} \sum_1^n F_{is}(\xi-\tau) x_s(\tau) d\tau \\ & + \int_{t_0}^t d\xi \int_{t_0}^{\xi} \sum_1^n F_{is}(\xi-\tau) x_s(\tau) d\tau. \end{aligned}$$

(1) Dans le Mémoire précité du *Journal de Mathématiques* (1928), la même étude est faite dans le cas de l'hérédité limitée. Ce cas est compris dans l'étude du texte où il

Le premier terme est connu d'après les données des x_i antérieurement à t_0 .
Le second est l'intégrale double de

$$\sum_1^n F_{is}(\xi - \tau) x_s(\tau),$$

étendue au triangle limité par la première bissectrice $\xi = \tau$ et les parallèles aux axes $\xi = t$, $\tau = t_0$. Il peut donc s'écrire aussi, en renversant l'ordre des intégrations,

$$\int_{t_0}^t d\tau \int_{\tau}^t \sum_1^n F_{is}(\xi - \tau) x_s(\tau) d\xi$$

ou

$$\int_{t_0}^t \sum_1^n x_s(\tau) d\tau \int_{\tau}^t F_{is}(\xi - \tau) d\xi.$$

De sorte que le système s'écrit

$$\begin{aligned} -x_i(t_0) - \int_{t_0}^t d\xi \int_{-\infty}^{t_1} \sum_1^n F_{is}(\xi - \tau) x_s(\tau) d\tau - \int_{t_0}^t y_i(\tau) d\tau \\ = -x_i(\tau) + \int_{t_0}^t \sum_1^n x_s(\tau) \left[\Lambda_{is}(\tau) + \int_{\tau}^t F_{is}(\xi - \tau) d\xi \right] d\tau \end{aligned}$$

sous la forme d'un système de Volterra de seconde espèce, puisque le premier membre est connu ainsi que

$$\Lambda_{is}(\tau) + \int_{\tau}^t F_{is}(\xi - \tau) d\xi.$$

On en conclut qu'il y a une solution unique dans (t_0, t_1) .

16. *Sur le système intégral-différentiel du problème biologique* (nos 2 et 6). — Nous étudions le système (3) aux inconnues les fonctions continues N_1, N_2 :

$$(3) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau \right] N_1(t), \\ \frac{dN_2}{dt} = \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau \right] N_2(t), \end{cases}$$

avec les hypothèses suivantes : $\varepsilon_1, \gamma_1, \varepsilon_2, \gamma_2$ constantes ≥ 0 ; F_1, F_2 fonctions ≥ 0

n'y a qu'à supposer les F_{is} nuls pour $t \geq T_0$ pour être dans le cas de l'hérédité limitée, et en remarquant qu'il suffit alors de connaître les x_i antérieurement à t_0 seulement dans $(t_0 - T_0, t_0)$.

continues et telles que

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau, \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau$$

aient un sens, et nous désignerons par Γ_1, Γ_2 ces valeurs finies positives ou nulles.

On suppose connues dans l'intervalle $(-\infty, t_0)$ les fonctions N_1, N_2 sur lesquelles on fera de plus l'hypothèse que dans cet intervalle elles sont *bornées* (et continues) et *positives*. Dans le cas relatif à l'hérédité limitée où F_1, F_2 sont nuls pour $t \geq T_0$, il suffira de connaître N_1, N_2 dans $(t_0 - T_0, t_0)$.

Nous allons montrer comment sous ces conditions le système (3) admet dans $(t_0, +\infty)$ une solution formée de fonctions N_1, N_2 prolongeant continûment les valeurs données, et toujours *positives*; et que, de plus, dans tout intervalle (t_0, t_1) il n'y a pas d'autre solution que celle-là.

Montrons d'abord que si N_1, N_2 définissent une solution dans (t_0, t_1) , ces fonctions y sont positives. Comme elles partent de valeurs positives N_1^0, N_2^0 , il suffit de voir qu'elles ne peuvent s'annuler. Or de (3) on déduit pour tout intervalle (t_0, t) où elle ne s'annulent pas

$$\begin{aligned} \log \frac{N_1}{N_1^0} &= \int_{t_0}^t \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau \right] dt, \\ \log \frac{N_2}{N_2^0} &= \int_{t_0}^t \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau \right] dt, \end{aligned}$$

et le second membre est borné en valeur absolue pour $t_0 \leq t \leq t_1$.

Si donc N_1 ou N_2 s'annulait dans (t_0, t_1) , soit θ le premier zéro de celle qui s'annule la première; quand $t < \theta$ tendrait vers θ , l'un des deux au moins de $\log \frac{N_1}{N_1^0}, \log \frac{N_2}{N_2^0}$ tendrait vers $-\infty$, ce qui est incompatible avec le fait que leurs expressions précédentes déduites de (3) sont de modules bornés. Notre problème est donc équivalent à la recherche des solutions positives de

$$\begin{aligned} \frac{1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} &= \varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau, \\ \frac{1}{N_2} \frac{dN_2}{dt} &= -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau, \end{aligned}$$

ou bien de

$$\begin{aligned} \log \frac{N_1}{N_1^0} &= \int_{t_0}^t \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t - \tau) d\tau \right] dt, \\ \log \frac{N_2}{N_2^0} &= \int_{t_0}^t \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t - \tau) d\tau \right] dt. \end{aligned}$$

Il est donc équivalent de résoudre [c'est-à-dire de chercher des fonctions

continues dans des intervalles (t_0, t_1) ou $(t_0, +\infty)$ et satisfaisant au système]

$$(61) \quad \begin{cases} N_1 = N_1^0 e^{\int_{t_0}^t \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau \right] dt} \\ N_2 = N_2^0 e^{\int_{t_0}^t \left[-\varepsilon_1 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau \right] dt} \end{cases}$$

avec les données de N_1, N_2 dans $(-\infty, t_0)$:

$$\begin{aligned} N_1(t) &= f_1(t) > 0 \\ N_2(t) &= f_2(t) > 0 \end{aligned} \quad (\text{et bornées})$$

qu'on pourra réduire dans le cas d'hérédité limitée aux mêmes données dans l'intervalle $(t_0 - T_0, t_0)$. Ces données déterminent

$$\begin{aligned} \int_0^{+\infty} F_1(\tau) N_2(t-\tau) d\tau &= \int_{-\infty}^t F_1(t-\tau) N_2(\tau) d\tau \\ \int_0^{+\infty} F_2(\tau) N_1(t-\tau) d\tau &= \int_{-\infty}^t F_2(t-\tau) N_1(\tau) d\tau \end{aligned} \quad \text{pour } t \leq t_0.$$

La connaissance de N_1, N_2 entre t_0 et $t_1 > t_0$ entraînera donc celle de ces mêmes intégrales dans $(-\infty, t_1)$.

Nous allons former une solution *par approximations successives*. Pour $t \geq t_0$, on partira de N_1^0 et N_2^0 ; substituant ces constantes aux inconnues (pour $t \geq t_0$, dans les seconds membres de (61), on obtiendra pour ces expressions des fonctions $N_1^{(1)}, N_2^{(1)}$ qu'on prendra en seconde approximation. On répétera la substitution d'où $N_1^{(2)}, N_2^{(2)}$, etc., d'où les deux suites *positives*

$$\begin{aligned} N_1^0, N_1^{(1)}, \dots, N_1^{(h)}, \dots \\ N_2^0, N_2^{(2)}, \dots, N_2^{(h)}, \dots \end{aligned} \quad (t \geq t_0).$$

Montrons qu'elles convergent *uniformément* dans tout intervalle (t_0, t_1) ; cette uniformité entraînera que les fonctions limites soient dans $(t_0, +\infty)$ continues et intégrales du système.

On voit d'abord que

$$N_1^{(h)} < N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)},$$

puis en désignant par \bar{N}_1^0, \bar{N}_2^0 des limites supérieures de $f_1(t), f_2(t)$,

$$\begin{aligned} N_2^{(h)}(t) &< N_2^0 e^{\int_{t_0}^t \left[\gamma_1 N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-\tau-t_0)} + \int_0^{+\infty} F_2(\tau) \bar{N}_1^0 e^{\varepsilon_1(t-\tau-t_0)} d\tau \right] dt} \\ &< N_2^0 e^{\int_{t_0}^t [\gamma_2 N_1^0 e^{\varepsilon_1(t-\tau-t_0)} + \Gamma_2 \bar{N}_1^0 e^{\varepsilon_1(t-\tau-t_0)}] dt} \\ &< N_2^0 e^{\frac{\gamma_2 + \Gamma_2}{\varepsilon_1} \bar{N}_1^0 e^{\varepsilon_1(t-t_0)}} \quad \text{ou, si } \varepsilon_1 = 0, \quad < N_2^0 e^{(\gamma_2 N_1^0 + \Gamma_2 \bar{N}_1^0)(t-t_0)}. \end{aligned}$$

D'où il résulte que dans tout intervalle (t_0, t_1) les N_1^h, N_2^h sont bornés dans leur ensemble supérieurement. On désigne par L une limite supérieure.

Alors comme

$$\log N_1^{(h+1)} - \log N_1^{(h)} = (N_1^{(h+1)} - N_1^{(h)}) \frac{1}{U},$$

où U est compris entre $N_1^{(h+1)}$ et $N_1^{(h)}$, il vient

$$|N_1^{(h+1)}(t) - N_1^{(h)}(t)| \leq L |\log N_1^{(h+1)}(t) - \log N_1^{(h)}(t)|$$

et de même

$$|N_2^{(h+1)}(t) - N_2^{(h)}(t)| \leq L |\log N_2^{(h+1)}(t) - \log N_2^{(h)}(t)|$$

pour $t_0 \leq t \leq t_1$,

Remarquons maintenant que d'après (61)

$$\begin{aligned} & \log N_1^{(1)}(t) - \log N_1^{(0)}(t) \\ &= \int_{t_0}^t \left[\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2^0 - \int_{-\infty}^{t_0} F_1(t-\tau) f_2(\tau) d\tau - \int_{t_0}^t F_1(t-\tau) N_2^0 d\tau \right] dt, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \log N_2^{(1)}(t) - \log N_2^{(0)}(t) \\ &= \int_{t_0}^t \left[-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1^0 + \int_{-\infty}^{t_0} F_2(t-\tau) f_1(\tau) d\tau + \int_{t_0}^t F_2(t-\tau) N_1^0 d\tau \right] dt, \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} |\log N_1^{(1)} - \log N_1^0| &\leq (\varepsilon_1 + \gamma_1 N_2^0 + \Gamma_1 \bar{N}_2^0 + \Gamma_2 N_2^0)(t - t_0), \\ |\log N_2^{(1)} - \log N_2^0| &\leq (\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1^0 + \Gamma_2 \bar{N}_1^0 + \Gamma_1 N_1^0)(t - t_0). \end{aligned}$$

On en déduit que, A étant un nombre positif convenable,

$$(62) \quad \begin{cases} |N_1^{(1)}(t) - N_1^0(t)| < A(t - t_0) \\ |N_2^{(1)}(t) - N_2^0(t)| < A(t - t_0) \end{cases} \quad \text{pour } t_0 \leq t \leq t_1.$$

Puis

$$\begin{aligned} & \log N_1^{(h+1)}(t) - \log N_1^{(h)}(t) \\ &= \int_{t_0}^t \left[-\gamma_1 [N_2^{(h)}(t) - N_2^{(h-1)}(t)] - \int_{t_0}^t F_1(t-\tau) [N_2^{(h)}(\tau) - N_2^{(h-1)}(\tau)] d\tau \right] dt, \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} & \log N_2^{(h+1)}(t) - \log N_2^{(h)}(t) \\ &= \int_{t_0}^t \left[\gamma_2 [N_1^{(h)}(t) - N_1^{(h-1)}(t)] + \int_{t_0}^t F_2(t-\tau) [N_1^{(h)}(\tau) - N_1^{(h-1)}(\tau)] d\tau \right] dt. \end{aligned}$$

Désignons par Φ une limite supérieure de $F_1(t)$, $F_2(t)$ dans l'intervalle $(0, t_1 - t_0)$.

Si

$$(63) \quad \begin{cases} |N_1^{(h)}(t) - N_1^{(h-1)}(t)| < B \frac{(t - t_0)^h}{h!} \\ |N_2^{(h)}(t) - N_2^{(h-1)}(t)| < B \frac{(t - t_0)^h}{h!} \end{cases} \quad \text{pour } t_0 \leq t \leq t_1 \quad (h \geq 1),$$

on aura donc

$$|\log N_1^{(h+1)}(t) - \log N_1^{(h)}(t)| < (\gamma_1 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!},$$

$$|\log N_2^{(h+1)}(t) - \log N_2^{(h)}(t)| < (\gamma_2 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!},$$

d'où

$$|N_1^{(h+1)}(t) - N_1^{(h)}(t)| < L(\gamma_1 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!},$$

$$|N_2^{(h+1)}(t) - N_2^{(h)}(t)| < L(\gamma_2 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!}.$$

Soit C un nombre positif supérieur à $L(\gamma_1 + \Phi)$ et $L(\gamma_2 + \Phi)$. On voit que les inégalités (63) entraîneront

$$|N_1^{(h+1)}(t) - N_1^{(h)}(t)| < B \cdot C \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!},$$

$$|N_2^{(h+1)}(t) - N_2^{(h)}(t)| < B \cdot C \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!}.$$

En raisonnant par récurrence à partir de (62), il vient donc

$$|N_1^{(h+1)}(t) - N_1^{(h)}(t)| < AC^h \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!} \leq \frac{A}{C} \frac{[C(t_1 - t_0)]^{h+1}}{(h+1)!},$$

$$|N_2^{(h+1)}(t) - N_2^{(h)}(t)| < AC^h \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!} \leq \frac{A}{C} \frac{[C(t_1 - t_0)]^{h+1}}{(h+1)!}$$

$$(t_0 \leq t \leq t_1),$$

d'où résulte immédiatement la convergence uniforme des suites.

Quant à l'unicité de la solution dans tout intervalle (t_0, t_1) (t_1 quelconque $> t_0$), elle s'établit par un raisonnement analogue. Soient N_1, N_2 une solution dans (t_0, t_1) , et $L_1 \geq L$ une limite supérieure de ces fonctions dans $(-\infty, t)$. On a d'abord

$$|N_1^{(h)}(t) - N_1(t)| \leq L_1 |\log N_1^{(h)}(t) - \log N_1(t)|$$

$$|N_2^{(h)}(t) - N_2(t)| \leq L_1 |\log N_2^{(h)}(t) - \log N_2(t)| \quad (t_0 \leq t \leq t_1).$$

Puis

$$|\log N_1^0 - \log N_1| \leq [\varepsilon_1 + (\gamma_1 + \Gamma_1) L_1](t - t_0),$$

$$|\log N_2^0 - \log N_2| \leq (\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2) L_1)(t - t_0),$$

d'où, A_1 étant un nombre positif convenable,

$$|N_1^0 - N_1| < A_1(t - t_0),$$

$$|N_2^0 - N_2| < A_1(t - t_0).$$

Puis on verrait que l'hypothèse

$$|N_1^{(h)} - N_1| < B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!}$$

$$|N_2^{(h)} - N_2| < B \frac{(t - t_0)^{h+1}}{(h+1)!} \quad (h \geq 0)$$

entraîne

$$|N_1^{(h+1)} - N_1| < L_1(\gamma_1 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+2}}{(h+2)!},$$

$$|N_2^{(h+1)} - N_2| < L_1(\gamma_2 + \Phi) B \frac{(t - t_0)^{h+2}}{(h+2)!}.$$

D'où, en raisonnant toujours comme plus haut et introduisant $C_1 > \begin{cases} L_1(\gamma_1 + \Phi), \\ L_1(\gamma_2 + \Phi), \end{cases}$

$$\begin{aligned} |N_1^{(h+1)}(t) - N_1(t)| &< \frac{A_1}{C_1} \frac{[C_1(t_1 - t_0)]^{h+2}}{(h+2)!} \\ |N_2^{(h+1)}(t) - N_2(t)| &< \frac{A_1}{C_1} \frac{[C_1(t_1 - t_0)]^{h+2}}{(h+2)!} \end{aligned} \quad (t_0 \leq t \leq t_1),$$

ce qui prouve que les suites $N_1^{(h)}$, $N_2^{(h)}$ tendent vers $N_1(t)$, $N_2(t)$.

Cette solution N_1, N_2 est donc celle obtenue par la méthode d'approximations successives, d'où la propriété d'unicité.



CONCLUSION.

HISTORIQUE. — BIBLIOGRAPHIE.

1, 2, 3. Vue d'ensemble sur l'étude qui précède. Remarques diverses. — 4. Vérifications expérimentales. — 5-9. Notice biologique et historique sur les associations et les équilibres biologiques. — 6. Biologie agraire. — 7. Épidémies. Paludisme. — 8. Hydrobiologie. — 9. Fluctuations.

1. L'étude qu'on vient de faire apparaît comme formée de *deux parties* bien distinctes. Dans la première on a étudié comment réagissent les espèces entre elles, mais en supposant toujours que les causes ont des effets immédiats; dans l'autre on a repris l'étude en tenant compte d'un retard dans les effets. Comme on l'a expliqué, le premier point de vue est bien moins conforme à la réalité, mais il a l'avantage d'être plus simple et de permettre des développements mathématiques plus faciles et plus complets; il donne la voie à une théorie plus générale en donnant des résultats que l'on s'efforce d'étendre.

2. Examinons d'abord la *première partie*. Après une courte étude de deux espèces qui se disputent la même nourriture, nous abordons le cas fondamental de deux espèces dont l'une se nourrit de l'autre. Il est important pour plusieurs raisons. D'abord la mise en équations la plus satisfaisante est basée sur la *méthode des rencontres* que par la suite on utilisera aussi souvent que possible et qui semble vraiment solide. D'autre part ce cas simple conduit facilement à trois *lois fondamentales*, des fluctuations, de la conservation des moyennes et de la perturbation des moyennes. Ces lois, dont l'intérêt pratique est évident, on cherchera constamment à les généraliser dans la suite, en examinant des cas de plus en plus compliqués, à chaque fois que l'on se trouvera en présence de plusieurs espèces coexistant indéfiniment. Ce seront même les résultats les plus importants sur les associations stables d'espèces. Ajoutons enfin que dans ce cas simple de deux espèces, on étudie les

petites fluctuations par un procédé qui sera toujours employé dans la suite; il consiste à négliger, comme en mécanique pour les petits mouvements, certaines quantités du second ordre devant d'autres considérées comme du premier ordre, de façon à se ramener à des équations linéaires à coefficients constants d'intégration immédiate. Le premier Chapitre se termine par l'examen des divers cas possibles pour deux espèces, où se trouvent mises en évidence les diverses circonstances de *disparition* de l'une ou des deux espèces. Ainsi se trouvent en puissance dans le premier Chapitre tous les résultats à venir. De plus se manifeste déjà, par le développement théorique au delà de toute limite d'une espèce dans certains cas, l'insuffisance de la mise en équations qui ne tient pas compte de l'influence retardatrice certaine de chaque espèce sur son propre développement quand elle devient trop nombreuse dans l'espace *borné* et *délimité* que l'on considère.

Dès le *second Chapitre* nous considérons un nombre quelconque d'espèces. Et si, dans le cas général où elles ont des actions réciproques directes, la même méthode des rencontres fournit aisément les équations différentielles de l'association biologique, ces équations sont trop générales pour qu'on puisse en tirer des conséquences sans hypothèse supplémentaire. Aussi faisons-nous d'abord celle des *équivalents*, vraisemblable au moins dans certains cas et qui impose une forme particulièrement commode au système différentiel par ce fait qu'on en peut déduire des intégrales premières. Alors apparaissent d'eux-mêmes deux cas bien distincts : 1° celui d'un nombre pair d'espèces d'après lequel, si un état stationnaire est possible, on peut généraliser les résultats relatifs au cas de deux espèces dont l'une dévore l'autre : on trouve des fluctuations bornées non amorties et des moyennes asymptotiques correspondant à l'état stationnaire; et la loi de perturbation des moyennes se généralise si chaque espèce est soit seulement dévorante, soit seulement dévorée; 2° celui d'un nombre impair d'espèces dans lequel toutes les espèces ne peuvent subsister en restant bornées. On pourrait s'étonner, au point de vue pratique, de cette importance de la parité. Mais ne peut-on répondre par exemple, dans le même domaine du simple bon sens, que dans un cas on peut accoupler deux à deux les espèces, et que, dans l'autre, il en resterait une toute seule pouvant de ce fait se composer de façon très différente?

Le second Chapitre se termine par l'étude d'un cas remarquable de trois espèces, qui met plus spécialement en évidence la nécessité de *retoucher à la mise en équations* afin de tenir compte de ce fait qu'une espèce dans un milieu *délimité* se développe plus difficilement dès

qu'elle devient très nombreuse ⁽¹⁾ parce que sa densité de répartition augmente au point de modifier notablement les conditions de vie; ce fait empêche la croissance infinie qui résulte dans certains cas des équations adoptées jusqu'à présent.

C'est avec cette idée nouvelle qu'on ouvre un *troisième Chapitre*. Pour introduire cette résistance au développement, analogue, en mécanique, au frottement qui croît avec la vitesse, on ajoutera à l'expression du coefficient d'accroissement $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$, linéaire par rapport aux N_r , d'indice différent de i , et tel qu'on l'a pris au Chapitre II, un terme $-\lambda_i N_i$ ($\lambda_i > 0$) tendant à diminuer ce coefficient quand l'espèce devient nombreuse dans le milieu délimité toujours considéré. On constate tout de suite l'effet de limitation dû à ces termes. On démontre ensuite que si un état stationnaire est possible, il y a, comme au Chapitre II, des variations bornées, mais les fluctuations sont maintenant *amorties* et il y a un état limite qui est l'état stationnaire. Si les équations de l'état stationnaire admettent une seule racine négative, l'espèce correspondante doit disparaître. Mais dans tous ces raisonnements s'introduit très naturellement la forme quadratique définie positive $\sum \lambda_i N_i^2$ qui tend à faire décroître ce qu'on a appelé la « valeur de l'association biologique »; celle-ci, qui, lorsque les causes constantes d'accroissement sont nulles, resterait constante sans les λ_i , diminue à cause de ces facteurs avec une vitesse proportionnelle à la valeur de la forme quadratique. L'étude des petites fluctuations comme celle du cas particulier de trois espèces examiné au Chapitre précédent et repris avec un terme $-\lambda_i N_i$, montre bien le rôle *d'amortissement* de ces termes.

Le rôle de la forme $\sum \lambda_i N_i^2$ nous conduit naturellement à envisager *le cas beaucoup plus général* où les coefficients d'accroissement sont des fonctions linéaires quelconques des N_i : on aboutirait d'ailleurs à des équations de cette forme en utilisant la théorie des rencontres, puis ajoutant des termes d'amortissement. En supposant qu'on puisse attribuer des valeurs positives aux individus de chaque espèce de façon qu'une certaine forme quadratique soit définie positive, il est possible de refaire presque exactement les calculs de la première partie du Chapitre, d'où les mêmes conclusions. De telles associations sont dites *dissipatives*, vu le rôle de la forme quadratique, tendant à diminuer la valeur globale de l'association biologique. Celles pour lesquelles on

(1) C'est ce qu'a vérifié expérimentalement M. Chapmann (voir plus loin n° 4).

pourrait trouver de la même façon une forme quadratique nulle, et qui sont celles du Chapitre II, sont dites *conservatives*.

Ces dénominations étaient tout indiquées, vu les façons bien distinctes étudiées respectivement aux Chapitres II et III, dont se comportent ces deux sortes d'associations qui, différentes, n'épuisent d'ailleurs pas tous les cas théoriquement possibles de la mise en équations sous la forme générale considérée. Il est donc tout naturel de chercher ensuite des critères et des propriétés de ces deux espèces d'association dont les dissipatives se rapprochent plus, en général, de celles de la réalité, les autres ne correspondant ordinairement qu'à des cas limites; de même qu'en mécanique, la dynamique sans frottement n'est qu'un cas idéal et une première approximation de la réalité qui peut d'ailleurs être très bonne dans certains cas. On termine enfin cette étude à base d'équations différentielles en s'occupant d'une part des perturbations que peut causer à une association stable, non plus une destruction continue, mais un apport unique d'individus d'espèces nouvelles, et d'autre part de l'influence des variations avec le temps du milieu où vivent les espèces, en se limitant au cas simple et fréquent de variations faibles et périodiques.

3. Dans *la seconde partie*, on introduit, systématiquement, les actions héréditaires, au sens spécial de ce terme sur lequel on a longuement insisté et l'on montre comment la théorie des rencontres et des considérations simples d'hérédité conduisent à des équations intégral-différentielles qu'on étudie dans le cas le plus simple d'une espèce dévorante et une espèce dévorée. C'est un retour au problème initial avec l'hérédité en plus, mais il n'est pas sans difficulté analytique de retrouver sous une forme voisine les trois lois fondamentales. Encore n'a-t-on pas introduit dans les équations de facteurs d'amortissement servant à rendre valables ces équations même pour des valeurs arbitrairement grandes des N ; de sorte que les fluctuations trouvées n'étant pas nécessairement bornées, il y a quelque restriction dans l'interprétation pratique des résultats ⁽¹⁾.

Dès le début on a rapproché les problèmes biologiques de ceux de la mécanique héréditaire, étudiés dans diverses notes et mémoires par M. Volterra. La liaison est tout à fait étroite entre l'étude de la dynamique à un paramètre et du problème biologique à deux espèces précité dans l'hypothèse de fluctuations petites qui permet de simplifier les

(1) L'introduction de termes d'amortissement a pour effet de limiter supérieurement toutes les fluctuations et inférieurement celles de l'espèce dévorée (*voir* BRELOT, *loc. cit.*).

équations. M. Volterra, qui a étudié simultanément l'énergétique en mécanique et en biologie, n'a pas cru devoir séparer les études à cause de leurs analogies analytiques qui l'ont aidé dans ses recherches. Ces études, comme on l'a vu, se ramènent à celle d'un même système intégral-différentiel dans lequel il n'y aura plus qu'à particulariser certaines fonctions et constantes pour obtenir les deux cas; et ce serait souvent se répéter que d'étudier séparément le mouvement spontané en mécanique et le problème biologique en question. L'équation énergétique fondamentale a pour but de mettre en évidence des expressions de signe déterminé ou variant dans un même sens. On a vu toutes les conséquences qu'on en pouvait tirer surtout en mécanique. En biologie on en a déduit l'impossibilité d'une périodicité, et c'est là ce qui caractérise les actions héréditaires. On n'a guère fait qu'aborder les problèmes biologiques héréditaires; mais les difficultés d'analyse sont plus grandes que dans la première partie.

Encore, dans tous ces problèmes, n'a-t-on utilisé que l'hérédité linéaire; si dans les problèmes d'élasticité, d'électromagnétisme ou de biologie, elle est tout indiquée, il y a en dynamique un intérêt spécial à généraliser; on est ainsi conduit à des équations fonctionnelles plus générales que les équations intégral-différentielles (1).

4. A tous ces développements théoriques, quelles confirmations l'expérience va-t-elle donner? Les vérifications expérimentales sont à peine commencées. Nous avons parlé dans l'Introduction des plus importantes études statistiques sur la pêche.

Citons aussi les recherches du professeur Chapman, qui a entrepris des études systématiques en expérimentant sur des insectes qui se prêtent à une observation facile (2). Il s'agit d'un scarabée de farine, le *Tribolium confusum*, qui vit dans la farine, milieu stable dont on peut mesurer facilement la température et le degré d'humidité. Un grand nombre d'insectes peuvent vivre dans un espace restreint et beaucoup de générations se succèdent en peu de temps. Il est facile de faire varier les conditions du milieu. Toutes ces expériences en cours ont déjà montré nettement l'existence d'un état limite, causé par la résistance du milieu,

(1) Pour cette extension voir une Note de M. VOLTERRA (*Rend. dei Lincei*, vol. XI, Ser. 6^a, 1930, p. 619).

(2) R. N. CHAPMAN, *The quantitative analysis of environmental factors* (*Ecology*, vol. IX, 1928, p. 111);

— *The trend of insect population from the viewpoint of biotic potential and environmental resistance* (manuscrit).

et qui est assez rapidement atteint. Cela s'accorde bien avec la mise en équation

$$\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \lambda N)N,$$

dont nous avons parlé au début du Chapitre III et qui conduit à l'état limite $N = \frac{\varepsilon}{\lambda}$.

On peut envisager même ici un problème plus compliqué, car les adultes mangent leurs œufs quand la nourriture fait défaut, de sorte qu'il faudrait introduire séparément les nombres d'œufs, d'adultes et même aussi de larves.

§. A côté des références surtout d'ordre mathématique données dans l'introduction, *il convient de passer en revue d'une façon plus complète les idées des zoologues sur les causes déterminantes des variations chez les espèces animales coexistantes* (1). L'importance de cette coexistence dans la limitation des nombres d'individus est bien connue des zoologues.

Déjà Darwin dans son *Origine des espèces par sélection naturelle* place parmi les facteurs les plus importants de l'évolution des espèces animales la lutte pour l'existence, qui consiste précisément dans la concurrence entre les individus des diverses espèces, surtout pour se nourrir. Darwin fait remarquer que l'accroissement d'une espèce ne dépend pas seulement de la nourriture qui est à sa disposition, mais qu'il dépend aussi de la possibilité d'être la proie d'autres espèces. C'est pourquoi tout ce qui fait diminuer les espèces qui se nourrissent des autres contribue à l'accroissement de celles-ci. Il donne l'exemple de la chasse qui est quelquefois favorable à l'augmentation du gibier parce qu'elle détruit les oiseaux de proie (2).

(1) Les notices bibliographiques et historiques qui suivent ont été rédigées par M. D'Ancona.

(2) La quantité de nourriture détermine, cela va sans dire, la limite extrême de la multiplication de chaque espèce; mais, le plus ordinairement, ce qui détermine le nombre moyen des individus d'une espèce, ce n'est pas la difficulté d'obtenir des aliments, mais la facilité avec laquelle ces individus deviennent la proie d'autres animaux. Ainsi, il semble hors de doute que la quantité de perdrix, de grouses et de lièvres qui peut exister dans un grand parc dépend principalement du soin avec lequel on détruit leurs ennemis. Si l'on ne tuait pas une seule tête de gibier en Angleterre pendant vingt ans, mais qu'en même temps on ne détruisît aucun de leurs ennemis, il y aurait alors probablement moins de gibier qu'il n'y en a aujourd'hui, bien qu'on en

On pourrait envisager ces mots comme une vague intuition des faits que maintenant on doit regarder comme une conséquence de la loi de perturbation des moyennes par destruction (*voir* p. 25 et 50).

La complexité des rapports entre les individus des diverses espèces coexistantes a été ensuite mise en relief par Möbius ⁽¹⁾, dont l'étude des bancs d'huîtres du Schleswig-Holstein l'a conduit au concept de *biocénose* ou *association biologique*, pour désigner un ensemble d'espèces et d'individus coexistants dans un même milieu avec des échanges de nourriture ou autres. Il met aussi en évidence l'influence des divers facteurs du milieu sur la composition d'une association et considère l'espace et la nourriture comme les éléments essentiels à la base de toute association. Enfin, il reconnaît que dans chaque biocénose s'établit, entre les différentes espèces, un état d'équilibre qui peut être modifié par la variation de certains des facteurs du milieu.

Ce serait un travail pénible, et ici superflu, que mentionner tous les auteurs qui, par la suite, se sont occupés des associations biologiques et ont relevé le fait de la limitation réciproque des espèces coexistantes. Citons seulement parmi les ouvrages de caractère le plus compréhensif, ceux de Doflein ⁽²⁾, Cuénot ⁽³⁾, Hesse ⁽⁴⁾, Elton ⁽⁵⁾ et le traité récent de Friederichs dont on parlera plus loin. Tous ces auteurs indiquent qu'il existe un état d'équilibre correspondant à certains rapports entre les nombres d'individus des diverses espèces de l'association et que cet état est soumis à des variations. L'existence de ces rapports mutuels se manifeste en particulier quand on les modifie, par exemple, par l'introduction de nouvelles espèces. Dans les ouvrages cités, on trouvera de nombreux cas très connus et bien des exemples d'une telle influence de l'apport de nouvelles espèces dans une association, ou de la destruction de certaines de celles qui la constituaient. Mentionnons encore l'ouvrage de Lotka ⁽⁶⁾ qui a traité le problème des équilibres interspécifiques sur des bases mathématiques.

tue des centaines de mille chaque année. [DARWIN, Ch. *L'origine des espèces au moyen de la sélection naturelle ou la lutte pour l'existence dans la nature*. Paris, Reinwald, 1887, p. 74.

⁽¹⁾ K. MÖBIUS, *Die Auster und die Austerwirtschaft* (Berlin, 1877).

⁽²⁾ F. DOFLEIN, *Das Tier als Glied des Naturganzen*, in HESSE und DOFLEIN, *Tierbau und Tierleben* (Leipzig und Berlin, 1914).

⁽³⁾ L. CUÉNOT, *La genèse des espèces animales*, 2^e édition (Paris, 1921).

⁽⁴⁾ R. HESSE, *Tiergeographie auf ökologischer Grundlage* (Iena, 1924).

⁽⁵⁾ C. S. ELTON, *Animal Ecology* (London, 1927).

⁽⁶⁾ A. LOTKA, *Elements of physical biology* (Baltimore, 1925).

6. L'importance des équilibres biologiques a été particulièrement mise en évidence à *propos des animaux nuisibles ou utiles à l'agriculture*, justement parce que, dans cette branche de la biologie appliquée, on peut mieux apprécier l'utilité de l'étude de ces problèmes.

Déjà Marchal (1) avait mis en relief l'existence d'états d'équilibre numérique chez des espèces d'insectes et leurs parasites, en considérant plus particulièrement les espèces nuisibles à l'agriculture. Il reconnaît même l'existence d'oscillations périodiques du nombre des insectes eux-mêmes et, le premier, en cherche la cause dans les rapports des insectes avec leurs parasites.

Ghigi (2) dans une leçon d'ouverture à l'Université de Bologne, distingue en *externes et internes* les causes aptes à modifier un équilibre biologique; les premières sont dues à des phénomènes physiques qui modifient le milieu, les secondes aux rapports de nutrition et à la variabilité des êtres coexistants. Au point de vue entomologique agraire, il mentionne le système formé de plantes, d'insectes phytophages et de leurs ennemis. Entre ces trois éléments de l'association s'établit un équilibre qui peut en partie être modifié par l'action de l'homme.

Du même sujet s'est occupé Berlese (3) qui met aussi en évidence l'existence d'oscillations des équilibres biologiques et en recherche les causes, d'une part dans les conditions du milieu, d'autre part dans les variations des rapports entre les espèces.

Caullery (4) aussi souligne l'importance des insectes entomophages dans la limitation de la multiplication d'autres insectes et cite de nombreux exemples. Récemment Thompson (5) a beaucoup étudié la ques-

(1) P. MARCHAL, *L'équilibre numérique des espèces et ses relations avec les parasites chez les Insectes* (C. R. Soc. Biol., t. XLIX, 1897, p. 129).

(2) A. GHIGI, *L'equilibrio degli organismi in rapporto all'agricoltura*. Prelezione, al corso di Zoologia ed Entomologia Agraria nell'Università di Bologna (Bologne, 1903).

(3) A. BERLESE, *Considerazioni sui rapporti tra piante, loro insetti nemici e cause nemiche di questi* (Redia, vol. IV, 1906, p. 198).

(4) M. CAULLERY, *Le parasitisme et la symbiose* (Paris, 1922).

(5) W. R. THOMPSON, *Théorie de l'action des parasites entomophages. Les formules mathématiques du parasitisme cyclique* (C. R. Acad. Sc., t. 174, 1922, p. 1201) — *Étude mathématique de l'action des parasites entomophages. — Durée du cycle parasitaire et accroissement de la proportion d'hôtes parasités* (C. R. Acad. Sc., t. 174, 1922, p. 1433).

— *Étude des quelques cas simples de parasitisme cyclique chez les Insectes entomophages* (C. R. Acad. Sc., t. 174, 1922, p. 1647);

— *La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages* (Revue générale des Sciences, t. XXXIV, 1923, p. 202);

tion de la lutte biologique contre les insectes nuisibles aux plantes. Il remarque que le procédé d'introduction dans certaines régions, d'ennemis naturels des insectes nuisibles, a donné de meilleurs résultats dans les régions insulaires que dans les régions continentales. En général, même dans les régions continentales, l'introduction d'un ennemi naturel réussit à rétablir bien souvent l'équilibre biologique altéré par l'importation d'une espèce nuisible. Il étudie quantitativement le développement de quelques-uns des plus importants insectes parasites des plantes cultivées et plus spécialement les facteurs qui, en Europe, limitent la multiplication de la *Pyrausta mirabilis*; il observe que cette limitation ne provient pas d'une seule cause mais d'un ensemble de facteurs agricoles, météorologiques et parasitaires, ensemble variable avec le lieu et le temps; avec des variations de ces facteurs, on peut avoir des variations de l'équilibre naturel, et en conséquence, des fluctuations dans la multiplication des espèces considérées. Thompson a aussi étudié mathématiquement le rapport entre les nombres d'individus d'une espèce et de ses parasites.

Citons ici les recherches récentes de Chapmann dont nous avons parlé plus haut (voir n° 4).

Bodenheimer (1) s'est occupé aussi des équilibres biologiques des insectes; il pense que les équilibres eux-mêmes ne sont pas déterminés par l'action des parasites, des ennemis et des maladies, ni par la limitation de la nourriture; il attribue au contraire une importance prépondérante aux phénomènes climatériques. Mais Friederichs, en exposant ces recherches (2), estime que les causes abiotiques ne sont pas exclusives à déterminer les invasions d'insectes. Le même Friederichs, dans

— *La théorie mathématique de l'action des parasites entomophages et le facteur du hasard* (Ann. Faculté des Sciences de Marseille, 2^e série, t. II, 1924, p. 69);

— *On the relative value of parasites and predators in the biological control of insect pests* (Bull. Entom. Res., vol. XIX, 1929, p. 343);

— *A contribution to the study of biological control and parasitic introduction in continental area* (Parasitology, vol. XX, 1928, p. 90)

— *On the effect of random oviposition on the action of entomophagous parasites as agents of natural control* (Parasitology, vol. XXI, 1929, p. 180)

— *On natural control* (Parasitology, vol. XXI, 1929, p. 269).

— *On the part played by parasites in the control of insects living in protected situations* (Bull. Entom. Res., vol. XX, 1930, p. 457).

W. R. THOMPSON and H. L. PARKER, *The problem of host relations with special reference to entomophagous parasites* (Parasitology, vol. XIX, 1927).

(1) F. S. BODENHEIMER, *Welche Faktoren regulieren die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur?* (Biol. Zentralbl., Bd XLVIII, 1928, p. 714).

(2) K. FRIEDERICHS, *Welche Faktoren regeln die Individuenzahl einer Insektenart in der Natur?* Ein kritisches Referat (Anz. Schädlingskunde, Bd V, 1929, p. 119).

son récent traité (1), donne de longs développements sur tout ce problème complexe des milieux des associations et des équilibres biologiques et examine à ce point de vue les invasions d'insectes et d'autres animaux nuisibles.

Dans le domaine de l'entomologie agraire, l'importance des équilibres biologiques est largement reconnue; et l'on emploie fréquemment le procédé de la lutte biologique, d'abord utilisé aux États-Unis, pour combattre certains insectes nuisibles aux plantes. Un exemple classique de telle lutte biologique est celui de l'*Icerya purchasi*, cochenille parasite de fruits acides tels que citrons, oranges, etc., qu'on a arrêtée dans sa diffusion en répandant dans les régions infestées le petit coléoptère *Novius cardinalis* qui en détruit les larves. En Italie, l'emploi de la *Prospaltella Berlesei* fut recommandé par Berlese pour combattre le parasite du mûrier *Diaspis pentagona*.

Citons encore que, cette fois contre un rongeur nuisible, le *Pitymysi Savii*, sorte de campagnol (en italien *arvicola*), Splendore (2) a obtenu de beaux résultats pendant l'été de 1916 dans les Pouilles, en répandant une bactérie qu'il avait isolée, la *Bacterium pitymysi*.

7. Le problème des équilibres biologiques s'est posé aussi dans l'étude des épidémies, en particulier du paludisme.

Ross (3) a établi des équations pour définir le cours de l'épidémie paludique chez des populations humaines par rapport aux nombres des piqûres des moustiques infectés.

Lotka (4) a repris et étudié ces équations avec plus de détail; il a tenu compte aussi du retard de la période d'incubation.

Martini (5) s'est occupé aussi de ce sujet et a établi des équations qui représentent l'allure des maladies immunisantes, dans lesquelles s'éta-

(1) K. FRIEDERICH, *Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land-und forstwirtschaftlichen Zoologie insbesondere der Entomologie* (Berlin, 1930).

(2) A. SPLENDORE, *Intorno alle malattie delle arvicole*. Relazione sulle ricerche fatte per conto del Ministero di Agricoltura (*Bollettino Minist. Agricolt.*, Sér. B, 1917);

— *Studi nell'interesse di una lotta biologica contro le arvicole* (*Bollettino minist. Agricolt.*, Sér. B, 1918).

(3) R. ROSS, *The prevention of malaria*, seconde édition (London, 1911).

(4) A. J. LOTKA and F. R. SHARPE, *Contribution to the analysis of malaria epidemiology* (*Americ. Journal Hygiène*, vol. III, 1923, p. 1).

(5) E. MARTINI, *Berechnungen und Beobachtungen zur Epidemiologie der Malaria* (Hambourg, 1921).

Voir à ce sujet : A. J. LOTKA, *Martini's equations for the epidemiology of immunising diseases* (*Nature*, vol. CXI, 1923, p. 633); G. N. WATSON, *Martini's equations for the epidemiology of immunising diseases* (*Nature*, vol. CXI, 1923, p. 808).

blit, pour ainsi dire, un équilibre entre le germe pathogène et son action immunisante. Dans certains cas se produisent de part et d'autre de l'état final d'équilibre des oscillations pour lesquelles apparaissent une suite de vagues épidémiques.

Puis Sella (¹), en collaboration avec Lucaroni, a cherché à évaluer, en se reportant aux équations de Ross, l'influence des animaux domestiques sur le régime paludique.

Depuis quelque temps, on utilise, contre le paludisme aussi, la lutte biologique qui a donné particulièrement de bons résultats en employant, comme larviphage, un petit poisson, la *Gambusia*.

Rappelons aussi les travaux d'Elton (²) qui signale l'existence, chez les Mammifères sauvages, d'épidémies qui en limitent la multiplication. La périodicité de ces formes épidémiques et les fluctuations du nombre des individus des espèces mammifères étudiées sont attribuées par l'auteur à des variations climatiques périodiques.

8. Dans le domaine de l'hydrobiologie l'importance des biocénoses et des équilibres biologiques fut, après Möbius, soulignée par maints auteurs.

Monti (³) et Thienemann (⁴) se sont occupés des équilibres biologiques des lacs; Brunelli (⁵) a relevé leur importance dans le repeuplement des lacs.

Dans les mers nord-européennes, spécialement, on a fait des études de cette nature dans le but d'évaluer la productivité marine; il serait trop long de citer toutes les recherches de ce genre; nous nous contenterons de rappeler les noms de Mc. Intosh, Hensen, Petersen qui se sont particulièrement occupés de ces problèmes.

(¹) M. SELLA, *Relazione della campagna antianofelica di Fiumicino (1919), con speciale riguardo alla biologia degli anofeli ed agli anofeli infetti*. In B. GRASSI e M. SELLA, *Seconda relazione della lotta antimalarica a Fiumicino (Roma)* (Roma, 1920).

(²) G. S. ELTON, *Plague and the regulation of numbers in wild mammals* (*Journ. Hygiène*, vol. XXIV, 1925, p. 138).

(³) M^{me} R. MONTI, *La circolazione della vita nei laghi* (*Natura*, Milano, 1910);
— *La graduale estinzione della vita nel lago d'Orta* (*Rend. Ist. Lomb., Sc. Lett.*, vol. LXIII, 1930).

(⁴) A. THIENEMANN, *Lebensgemeinschaft und Lebensraum* (*Naturwiss, Wochenschr.*, Bd XVII, 1918, p. 282-297);

— *Lebensraum und Lebensgemeinschaft* (*Aus der Heimat*, Jhrg. XLI, 1928, p. 33)

(⁵) G. BRUNELLI, *Dell'equilibrio biologico nel ripopolamento dei laghi* (*Nuovi Annali Min. Agricolt.*, Anno I, 1921, p. 116).

D'Ancona (1) a le premier observé que la pêche peut agir en modifiant l'équilibre biologique naturel. Ses recherches déjà citées dans l'introduction ont été confirmées par Marchi (2) à Cagliari.

Les recherches statistiques de D'Ancona (voir Introduction) concernent les marchés de poisson de Venise, Trieste et Fiume, qui représentent presque toute la production de la pêche en haute Adriatique. En particulier pour les espèces de fond qui sont pêchées avec des filets traînés par des barques à voiles et aussi maintenant par des petits vapeurs, il trouve que dans les années suivant immédiatement la guerre et où la pêche était reprise librement, il n'y a pas eu, sur le marché, une plus grande abondance globale qu'avant la guerre, mais pour certaines espèces une augmentation relative, pour d'autres une diminution relative. L'auteur remarque que la majeure partie des espèces qui ont augmenté sont des espèces voraces (en particulier des Sélaciens) qui se nourrissent d'autres poissons et, qu'au contraire, la majeure partie des espèces qui ont diminué est constituée d'espèces qui se nourrissent de végétaux, d'invertébrés et qui sont souvent la proie d'espèces voraces. L'auteur interprète ce fait en admettant que la diminution de la pêche de 1914 à 1918 a temporairement déplacé l'équilibre biologique de la haute Adriatique, en favorisant, parmi les espèces économiquement importantes, les plus voraces au préjudice de celles qui sont le moins armées. Il pense que l'équilibre biologique qui s'était établi naturellement entre les espèces comestibles de la haute Adriatique a été déplacé par la pêche au filet traînant à l'avantage des espèces les moins bien protégées; l'arrêt de la pêche pendant la guerre a tout ramené à l'état primitif. Il y a donc, d'après l'auteur, un *optimum* d'intensité de la pêche; en pêchant moins, on favorise les espèces plus voraces aux dépens des autres, d'où des conditions économiquement moins avantageuses; en pêchant plus, on fait diminuer toutes les espèces de plus en plus, en dépeuplant la mer.

9. *L'existence de fluctuations périodiques ou irrégulières chez des*

(1) U. D'ANCONA, *Dell'influenza della stasi peschereccia del periodo 1914-1918 sul patrimonio ittico dell'Alto Adriatico* (R. Comitato Talassografico italiano, Memoria CXXVI; Venise, 1926).

(2) C. MARCHI, *Osservazioni sulla statistica della pesca di mare e di stagno a Cagliari dal 1912 al 1927* (Scritti biologici, vol. IV, 1928, p. 37);

— *Verifica pratica delle leggi teoriche di Vito Volterra sulle fluttuazioni del numero di individui in specie animali conviventi* (R. Com. Talassogr. Ital. Mem. CLIV, 1929).

espèces coexistantes a été bien souvent observée et soulignée par les biologistes.

Ainsi Elton (1), déjà cité, a signalé des fluctuations au nombre des Mammifères sauvages. On connaît bien le phénomène des apparitions périodiques de certaines maladies. Citons seulement l'ouvrage de Celli (2) qui montre les alternances de recrudescence du paludisme dans la campagne romaine. Bien connues aussi sont les fluctuations de la densité chez certaines espèces, et par exemple les invasions fréquentes de sauterelles et d'autres insectes nuisibles. Dans les bancs d'huîtres, tant sur les côtes occidentales du Schleswig (3) qu'au Danemark (Limfjord) (4), on a également observé de semblables fluctuations, et dans certains cas, on a relevé l'importance des animaux qui vivent en concurrence (étoiles de mer, moules, etc.). On sait aussi qu'il y a des fluctuations périodiques chez certaines espèces de poissons utiles (5). Au Danemark, en particulier, Jacobsen et Johansen (6) ont observé des fluctuations d'espèces comestibles; ils en attribuent les causes en partie à l'influence de l'homme, en partie aux facteurs physiques. De Buen (7) en Espagne observe des fluctuations analogues pour les poissons migrateurs, en particulier pour la sardine et lui aussi attribue ce

(1) C. S. ELTON, *Periodic fluctuations in the numbers of animals: their causes and effects* (*Brit. Journal Exper. Biol.*, vol. II, 1924, p. 119).

(2) A. CELLI, *Storia della malaria nell'agro romano* (*Mem. R. Acc. Lincei*, Sér. 6, vol. I, 1926, p. 73).

(3) A. HAGMEIER und R. KÄNDLER, *Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken* (*Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland-N. F.* Bd XVI, 1927).

(4) R. SPÄRCK, *Studies on the biology of the oyster (Ostrea edulis) 2-4* (*Rep. Danish Biol. Stat.* XXXIII, p. 43, 1927);

— *Studies on the biology of the oyster (Ostrea edulis). 5. Further investigations of the fluctuation in the oyster stock in the Limfjord.* (*Rep. Danish Biol. Stat.* XXXIV, p. 3, 1928).

(5) G. C. I. HOWELL, *Ocean research and the great fisheries* (Oxford, 1921).

(6) J. P. JACOBSEN and A. C. JOHANSEN, *On the causes of the fluctuation in the yield of some of our fisheries: I. The salmon and sea trout fisheries* (*Medd. Komm. Havunders. København Fiskeri*, Bd VI, n° 5, 1921);

— *On the causes of the fluctuations in the yield of some of our fisheries: II. The eel fisheries* (*Medd. Komm. Havunders København Fiskeri*, Bd VI, n° 9, 1922).

A. C. JOHANSEN, *On the fluctuations in the quantity of young fry among plaice and certain other species of fish and causes of the same* (*Rep. Dan. Biol. Stat. Copenhagen*, t. XXXIII, 1927, p. 14).

(7) F. DE BUEN, *Sustitucion alternativa de las especies emigrantes* (*Boletin Pesca*, Madrid, nov. 1927)

— *La alternancia en la pesca de peces emigrantes* (*Trab. Inst. Esp. Ocean*, n° 1, Madrid, 1929)

— *Fluctuaciones en la sardina. Sardina pilchardus* (Walb.). *Pesca medidas* (*Notas y Resum*, Ser. II, n° 35; Madrid, 1929).

fait à des facteurs du milieu. D'autre part, Sella (1) a mis en évidence des fluctuations à longue et à brève période dans la pêche du thon, tant en Méditerranée que dans l'Atlantique. Enfin dans une récente publication du Conseil international pour l'exploration des mers (2), il y a bien 19 notes d'auteurs divers qui se sont occupés des fluctuations de plusieurs espèces de poissons utiles ; et d'autre part, Schostakowitch (3) a publié des données statistiques d'où ressort une certaine périodicité dans la capture de diverses espèces de poissons.

Comme on voit, les biologistes ont recherché de préférence dans la variation des facteurs physiques du milieu la cause des fluctuations. De l'ouvrage de M. Volterra, il ressort que cependant le seul fait de la coexistence de plusieurs espèces puisse entraîner des fluctuations. Naturellement, on ne peut exclure que, dans la nature, l'une comme l'autre de ces sortes de causes puisse concourir à déterminer les fluctuations, et il est à espérer que cela pourra être démontré par l'observation et l'expérience. De toute façon, le fait remarqué par D'Ancona, de l'augmentation relative des espèces plus voraces correspondant à une suspension de la pêche, trouve seulement une explication lorsqu'on admet qu'entre les espèces dévorantes et dévorées, il s'établit des fluctuations même dans un milieu invariable.

(1) M. SELLA. *Biologia e pesca del tonno (Thunnus thynnus L.)* (*Atti Conv. Biol. Marina Messina*, 1928, XIV, 1929).

— *Migrazioni e habitat del tonno (Thunnus thynnus L.) studiati col metodo degli ami, con osservazioni su l'accrescimento, sul regime delle tonnare ecc.* (*R. Com. Talassogr. Ital. Mem.* CLVI, 1929).

(2) *Fluctuations in the abundance of the various year-classes of food fishes* (*Rapp. Proc.-verb. Cons. Int. Expl. Mer.*, t. LXV, 1930).

(3) W. B. SCHOSTAKOWITCH, *Die periodische Schwankungen einiger biologischen Erscheinungen* (*Intern. Revue Hydrobiol., Hydrogr.*, Bd XXIII, 1929, p. 139).



TABLE DES MATIÈRES.

	Pages.
PRÉFACE.....	V
INTRODUCTION.....	1
1. But de l'Ouvrage.....	1
2. Intérêt pratique de ces questions.....	2
3. Travaux mathématiques publiés sur le sujet.....	3
4, 5, 6. Méthodes employées dans l'Ouvrage. Hypothèses fondamentales et mise en équations. Étude mathématique et interprétation des résultats.....	4

CHAPITRE I.

COEXISTENCE DE DEUX ESPÈCES.

I. 1. <i>Deux espèces se disputant la même nourriture</i>	
II. <i>Deux espèces dont l'une se nourrit de l'autre</i>	14
2. Mise en équations.....	14
3. Étude générale des fluctuations. Loi du cycle périodique et de la conservation des moyennes.....	15
4. Petites fluctuations.....	20
5. Diagrammes dans le cas général.....	22
6. Perturbation des moyennes par destruction. Loi fondamentale.....	25
III. <i>Deux espèces dans les divers cas d'actions mutuelles</i>	27
7. Tracé des diverses courbes $\varphi(N_1, N_2) = 0$	27
8. Déplacement sur ces courbes.....	29
9. Un cas de passage et les divers cas dans la destruction des espèces relative au paragraphe II.....	33

CHAPITRE II.

PREMIÈRE ÉTUDE DE LA COEXISTENCE D'UN NOMBRE QUELCONQUE D'ESPÈCES.

I. 1. <i>Espèces se disputant la même nourriture</i>	36
II. <i>Espèces qui s'entre-dévorent</i>	38
2. Notions d'équivalents; système différentiel de l'association biologique avec l'hypothèse générale des équivalents que l'on gardera.....	38
3. Quelques conséquences immédiates.....	41

	Pages.
III. <i>Cas d'un nombre pair d'espèces qui s'entre-dévorent</i>	42
4. Relation entre les nombres d'individus.....	42
5, 6, 7. Dans le cas où il y a possibilité théorique d'équilibre, les fluctuations sont bornées et non amorties.....	45
8. Loi des moyennes asymptotiques.....	49
9. Perturbation des moyennes par destruction.....	50
10. Petites fluctuations.....	52
11. Dans le cas général, diverses possibilités.....	56
12. Cas particulier où les coefficients d'accroissement sont tous nuls.....	57
IV. <i>Cas d'un nombre impair d'espèces s'entre-dévorant</i>	58
13. Il est impossible que toutes les espèces subsistent avec des variations bornées, en général.....	58
14. Cas particulier où les coefficients d'accroissement ϵ_r sont tous nuls....	59
15. Sur un cas particulier à trois espèces.....	63
<i>Note mathématique</i>	68
16. Propriétés essentielles des déterminants.....	68
17. Déterminants symétriques gauches.....	70
18. Équations linéaires.....	72
19. Formes linéaires.....	76

CHAPITRE III.

ÉTUDE DE LA COEXISTENCE DE n ESPÈCES AVEC DES HYPOTHÈSES PLUS LARGES. SYSTÈMES CONSERVATIFS ET DISSIPATIFS.

I. <i>Première extension</i> . — On fait dépendre du nombre de ses individus le coefficient d'accroissement de chaque espèce vivant seule (en conservant l'hypothèse des équivalents).....	77
1. Nouvelles équations différentielles.....	78
2. Premières conséquences.....	79
3. Cas de possibilité d'un état stationnaire : il y a alors un état limite qui est celui-là.....	80
4. Rôle d'amortissement d'une certaine forme quadratique.....	83
5. Petites variations.....	84
6. Cas d'impossibilité d'un état stationnaire.....	86
7. Extension aux hypothèses précises adoptées dans I.....	88
8. Reprise de l'étude du cas de trois espèces examiné au Chapitre II.....	89
II. <i>Théorie beaucoup plus générale</i> . — On prend pour expression de $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$ une fonction linéaire quelconque de N_i . Extension des résultats précédents.	96
9. Équations différentielles.....	96
10. Hypothèse de l'existence d'une forme quadratique définie positive jouant le rôle de celle du paragraphe I et entraînant la résolubilité du système de l'état stationnaire.....	97
11. Cas où toutes les racines de ce système sont positives et petites variations. Autres cas.....	101

	Pages.
III. <i>Associations conservatives et dissipatives</i>	104
12. Systèmes conservatifs. Définition et conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés au Chapitre II (§ II, III, IV).....	104
13. Théorèmes sur la valeur d'une association conservative.....	108
14. Systèmes dissipatifs. Définition et recherche de conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés dans les deux paragraphes précédents ..	109
15. Propriétés de la valeur d'une association dissipative.....	116
16. Perturbation dans un système variant au voisinage d'un état d'équilibre stable par l'apport d'individus, en petits nombres, d'espèces nouvelles.....	118
17. Applications de cette dernière étude.....	123
18. Nouvelle extension des hypothèses fondamentales.	127
IV. <i>Introduction de l'hypothèse de variation des conditions extérieures</i>	131
19. Dans le cas de petites variations. Superposition des variations propres et des fluctuations dues à des causes externes périodiques.....	131
<i>Note mathématique</i>	135
20. Sur les formes quadratiques.....	135

CHAPITRE IV.

SUR LES ACTIONS HÉRÉDITAIRES COMPARÉES EN BIOLOGIE
ET EN MÉCANIQUE.

I. <i>Notion d'hérédité et sa traduction mathématique</i>	141
1. Idée d'hérédité; sa signification spéciale.....	141
2. Équations de l'évolution de deux espèces avec des hypothèses simples d'hérédité	143
3. Notions de mécanique héréditaire.....	146
4. Analogies	150
5. L'idée la plus générale d'hérédité et sa forme mathématique.....	152
II. <i>Étude de la coexistence d'une espèce dévorante et une espèce dévorée dans l'hypothèse d'une hérédité invariable et linéaire</i>	159
6. Principe des fluctuations.....	159
7. Propriétés de limitation pour ces fluctuations	162
8. Lois de conservation et perturbation des moyennes.....	165
III. <i>Énergétique héréditaire en biologie (cas précédent avec petites fluctuations) et en mécanique à un seul paramètre</i>	169
9. Équation énergétique fondamentale	169
10. Conséquences mécaniques et biologiques	171
11. Mouvement spontané en mécanique et problème biologique.....	173
12. Recherche de la périodicité.....	177
13. Problèmes avec hérédité postérieure à un certain instant et généralisations	183

	Pages.
<i>Note mathématique</i>	188
14. Équations intégrales de Volterra.....	188
15. Système intégral-différentiel commun au problème mécanique et au problème biologique des petites fluctuations.....	190
16. Système intégral-différentiel du problème biologique général.....	191

CONCLUSION.

HISTORIQUE. BIBLIOGRAPHIE.

1, 2, 3. Vue d'ensemble sur l'étude qui précède. — Remarques diverses.....	197
4. Vérifications expérimentales.....	201
5-9. Notice biologique et historique sur les associations et les équilibres biologiques.	202
6. Biologie agraire.....	204
7. Épidémies. Paludisme.....	206
8. Hydrobiologie.....	207
9. Fluctuations.....	209
TABLE DES MATIÈRES	211

