

Zeitschrift: L'Enseignement Mathématique
Herausgeber: Commission Internationale de l'Enseignement Mathématique
Band: 36 (1937)
Heft: 1-2: L'ENSEIGNEMENT MATHÉMATIQUE

Artikel: APPLICATIONS DES MATHÉMATIQUES A LA BIOLOGIE
Autor: Volterra, Vito
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-28039>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

Download PDF: 10.01.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

APPLICATIONS DES MATHÉMATIQUES A LA BIOLOGIE ¹

PAR

Vito VOLTERRA (Rome).

§ I

Les fondements de la Science des nombres et de la Géométrie appartiennent aux époques les plus reculées de la civilisation. Ils ont donné une base aux études sur le mouvement des astres et se sont introduits peu à peu dans toutes les branches de la Science. Les applications de la mécanique doivent leur développement aux mathématiques et la statique des solides et des fluides était déjà très développée dans la Science hellène. Tout le monde sait quels admirables travaux avait accomplis Archimède dans le domaine des études sur l'équilibre.

Ce n'est que beaucoup plus tard que les mathématiques servirent de base à la dynamique. A la Renaissance, l'usage des artilleries étant devenu courant, il fallut étudier les mouvements des projectiles et les lois de la chute des graves. Tartaglia, Cardano, Cavalieri, Galilée, ont la gloire d'avoir fondé la balistique. C'est en même temps que naissaient et se développaient le calcul infinitésimal et la dynamique.

Newton réduisit la théorie du système du monde à une grande balistique et la dynamique générale qui fut fondée à cette époque a abouti à la mécanique de Lagrange.

Le besoin de connaissances sur la résistance des matériaux

¹ Leçon faite, le 17 juin 1937, dans la série des *Conférences internationales des Sciences mathématiques* organisées par l'Université de Genève.

et sur la conductibilité de la chaleur donnèrent plus tard naissance à la théorie mathématique de l'élasticité et à celle de la propagation de la chaleur, alors que l'optique et l'acoustique avaient eu l'occasion déjà d'employer les méthodes mathématiques.

La thermodynamique et les principes de l'énergétique vinrent après l'invention des machines à feu. Enfin l'énorme développement de l'électricité sous toutes ses formes et avec ses innombrables applications à la vie moderne, donna à la physique mathématique son épanouissement actuel.

C'est ainsi que les mathématiques ont pénétré dans le domaine de la physique et ont contribué largement à ses progrès. Le tour de la Chimie vint plus tard et l'on peut dire qu'elle aussi, dans beaucoup de ses branches, fut aidée par les mathématiques. Aujourd'hui un bon chimiste ne peut se passer d'appliquer les mathématiques dans une foule de questions qui se présentent tous les jours. C'est d'hier, enfin, que l'hydrodynamique théorique a été renouvelée en vue des besoins créés par la nécessité de parcourir les voies aériennes.

En biologie, on ne peut pas passer sous silence le fait qu'un grand nombre de chapitres de la physique mathématique ont été utilisés pour des questions de physiologie, de biochimie, de thérapeutique, tout en restant liés à leurs méthodes propres et sans donner lieu à des branches nouvelles des mathématiques.

§ II

Mais ce sont les idées de l'évolution qui, en se développant dans diverses directions, ont le plus contribué à constituer une nouvelle philosophie des Sciences naturelles. On est bien loin de pouvoir poser des conclusions sûres tant il y a d'objections, de difficultés et de contradictions qui se sont accumulées à la suite d'expériences, d'observations et de discussions. Ainsi tout ce qui peut éclaircir même quelques points particuliers de la théorie est précieux.

Les théories statistiques, les études génétiques sur les populations, sur leur accroissement, sur leurs variations ont énormément contribué dans ces derniers temps à ouvrir des nouveaux horizons et à faire pénétrer dans le fond des choses.

Un des plus illustres statisticiens vivants, Raymond Pearl, dans la préface à un récent ouvrage d'un naturaliste expérimentateur, Gause, affirme qu'il y a quelques années la sélection naturelle semblait être à son lit de mort, mais qu'elle s'en est relevée en montrant une surprenante puissance de vie. Selon Pearl, les écrits et les expériences de laboratoire, depuis 1859, malgré de remarquables contributions d'auteurs célèbres, n'avaient pas abouti à des conclusions d'une grande portée, mais l'attitude du monde scientifique aurait totalement changé dans ces derniers temps. Ce changement dépendrait des directions nouvelles dans lesquelles la Génétique s'est engagée et du grand intérêt actuellement éveillé par les études mathématiques sur les populations ainsi que par la conviction que la lutte pour la vie et la sélection naturelle rentrent dans la dynamique démographique.

Un mathématicien célèbre dont nous regrettons la perte récente, Karl Pearson, avait fondé en 1900 le journal *Biometrika*, qui a obtenu un grand succès et a donné des résultats très utiles. Pearson avait reconnu depuis longtemps le rôle que les statistiques devaient jouer, mais on ne l'avait pas assez écouté. Pearl le déplore en constatant d'ailleurs que, pendant ces dernières années, les recherches mathématiques avaient fait progresser les questions relatives au transformisme et à l'évolution plus que ne l'avaient fait les travaux accomplis dans le demi-siècle précédent, bien que pendant cette longue période les idées darwiniennes aient eu plus de retentissement que toutes autres. C'est ainsi que ces idées sont revenues à l'ordre du jour.

Nous allons exposer une suite de recherches destinées à éclaircir les bases de la théorie de la lutte pour la vie en donnant leurs lois fondamentales ¹.

§ III

Mais avant d'entrer dans les détails de ce sujet, je désire dire quelques mots sur un chapitre général de l'analyse qui s'est développé ces derniers temps, qui a eu déjà des relations avec

¹ Pour la bibliographie, voir: VOLTERRA et D'ANCONA, *Les associations biologiques au point de vue mathématique*. Paris, 1935, Hermann (Actualités scientifiques et industrielles).

la biologie mathématique et qui est destiné dans l'avenir à en avoir toujours de plus étroites. Nous aurons l'occasion d'en parler au cours de cette conférence.

Les phénomènes de la vie présentent un caractère particulier dont il faut toujours tenir compte. A savoir l'influence notable et souvent prépondérante du passé pour déterminer les réactions dans le présent et l'évolution dans l'avenir.

En vertu de ce caractère nous dirons que dans ces phénomènes il y a la *mémoire du passé* ou mieux encore nous parlerons du *caractère historique* des phénomènes vitaux.

Des faits analogues se présentent aussi en dehors du monde organique et constituent l'ensemble des phénomènes qui prennent le nom d'hystéresis, de traînage, etc. et qui ont une énorme importance dans la technique. Tous les ingénieurs savent qu'un pont ressent des efforts qu'il a supporté dans le passé et que dans les machines électrodynamiques le magnétisme offre des phénomènes notables de retard.

Dans le monde inorganique le terme *hérédité* a prévalu pour les désigner, mais il amènerait des confusions avec le concept d'hérédité qui est adopté en biologie. Peut-être vaut-il mieux se rallier au terme *phénomènes historiques*, tant dans le monde organique que dans le monde inorganique.

Or, il y a une analyse mathématique pour traiter ces questions ; c'est l'*analyse fonctionnelle*. Bien probablement, celle-ci sera destinée à jouer un rôle prépondérant dans les questions de biologie mathématique. Jusqu'à présent elle a donné lieu à quelques propositions et à un chapitre spécial de la théorie de la lutte pour la vie.

§ IV

Mais revenons à l'exposé des nouvelles théories.

Elles se présentent sous une forme extrêmement systématique et qui est tout à fait comparable à celle qu'a adopté depuis longtemps la dynamique analytique.

On peut, en effet, prendre pour point de départ des propositions simples et presque évidentes en les regardant comme des postulats ou des axiomes et procéder d'une manière entièrement

déductive en obtenant des équations générales applicables au plus grand nombre des cas. Ces équations, de type différentiel, se transforment et s'intègrent comme les équations de la mécanique et de la physique mathématique. Elles peuvent prendre la forme canonique qui appartient aussi aux équations de la mécanique céleste. On peut enfin les rattacher à un principe général unique qui est celui qui se retrouve dans un très grand nombre de cas, comme principe souverain de la nature. C'est le principe de minimum d'après lequel la nature agit toujours de manière à épargner le plus possible. Fermat l'avait entrevu comme base de la propagation de la lumière, Maupertuis comme fondement de la mécanique et évoluant, après Hamilton, Jacobi et d'autres savants, il est en train de pénétrer dans tous les domaines de la philosophie naturelle.

Commençons par considérer le cas d'un nombre quelconque d'espèces animales vivant dans le même milieu et supposons que les individus de certaines espèces dévorent ceux d'autres espèces. Nous laissons de côté le cas où plusieurs espèces se disputent la même nourriture, cas qui est beaucoup plus simple que l'autre. (Voir § XI.)

Pour fixer les idées on peut imaginer un cas réel d'animaux carnivores qui se nourrissent d'animaux herbivores tandis que ceux-ci se nourrissent de plantes. On peut supposer que les trois espèces animales et végétales vivent dans une île séparée du reste du monde.

Un autre cas pratique fréquent est celui d'insectes nuisibles à certaines espèces végétales et d'autres insectes qui détruisent les premiers.

Si une espèce est seule, l'on peut prendre comme équation qui représente sa multiplication, l'équation $\frac{dN}{dt} = \varepsilon N$ où N désigne le nombre des individus ou la population et ε le coefficient d'accroissement. Si celui-ci est positif, on a un accroissement réel de l'espèce, s'il est négatif, on a au contraire un épuisement. Cette équation exprime la *loi malthusienne* (fig. 1 et 2). On peut prendre le coefficient constant si les conditions de vie sont telles que la nourriture ne vient jamais à manquer ou à subir des perturbations.

Son intégrale est $N = N_0 e^{\varepsilon t}$ où N_0 est la valeur de N pour

$t = 0$. Si au contraire les conditions de vie sont affectées par l'accroissement de l'espèce, alors il faut diminuer le coefficient

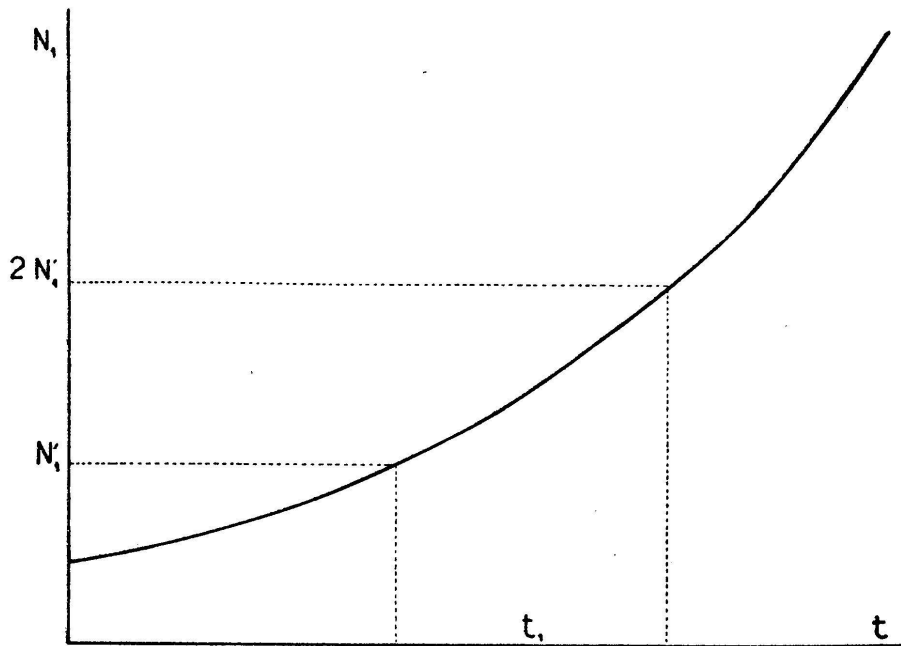


Fig. 1.

Croissance libre d'une espèce
(courbe exponentielle croissante).

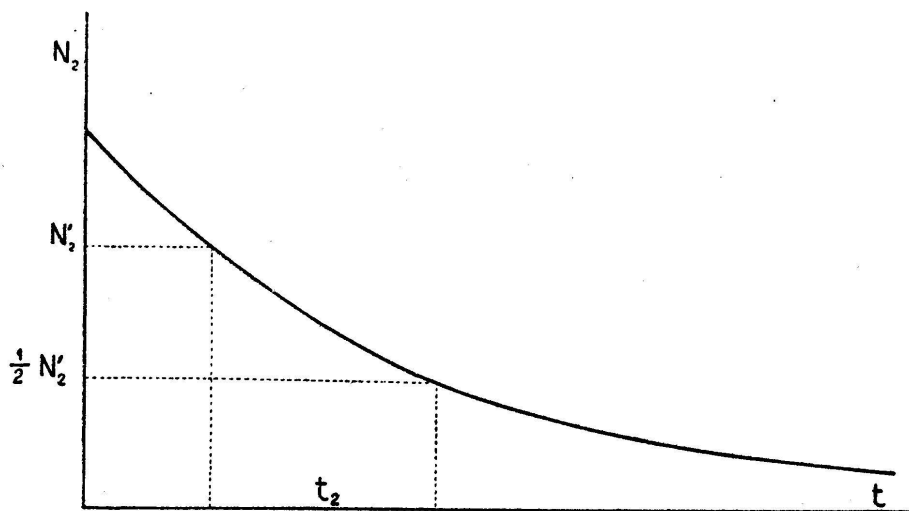


Fig. 2.

Epuisement libre d'une espèce
(courbe exponentielle décroissante).

d'accroissement et en première approximation on peut le diminuer proportionnellement aux nombres des individus existants. On

trouve ainsi l'équation $\frac{dN}{dt} = (\varepsilon - \lambda N) N$ qui s'intègre facilement et qui amène à la loi de Verhulst-Pearl représentée par la formule

$$N = \frac{\varepsilon N_0 e^{\varepsilon t}}{\varepsilon + N_0 \lambda (e^{\varepsilon t} - 1)}$$

et par la courbe bien connue que nous reproduisons dans la figure 3. La figure 4 donne des résultats expérimentaux qui vérifient la théorie.

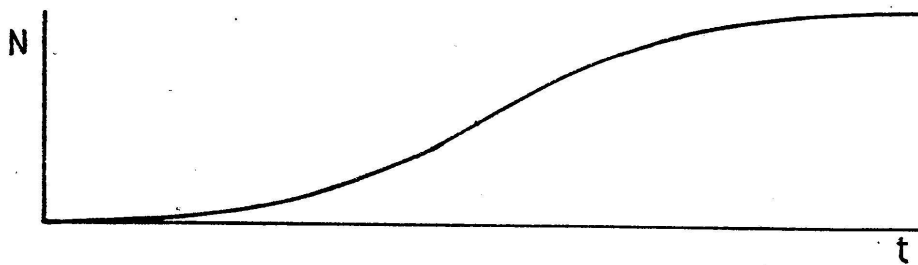


Fig. 3.
Courbe logistique.

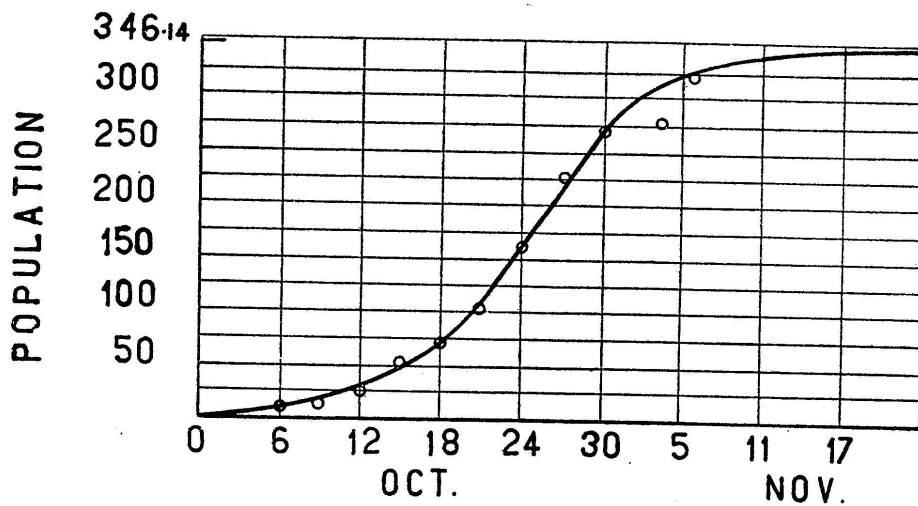


Fig. 4.
Accroissement d'une population de *Drosophila*
(d'après PEARL).

J'ai étudié aussi le cas où des produits métaboliques se forment, lesquels empoisonnent le milieu. Même alors l'analyse mathématique peut être appliquée, tout en devenant beaucoup plus compliquée: il faut tenir compte que l'empoisonnement croît peu à peu et que le passé a une influence sur les conditions actuelles.

C'est donc un cas *historique* et pour le traiter il faut recourir aux équations intégral-différentielles qui forment un chapitre de l'analyse fonctionnelle (fig. 5).

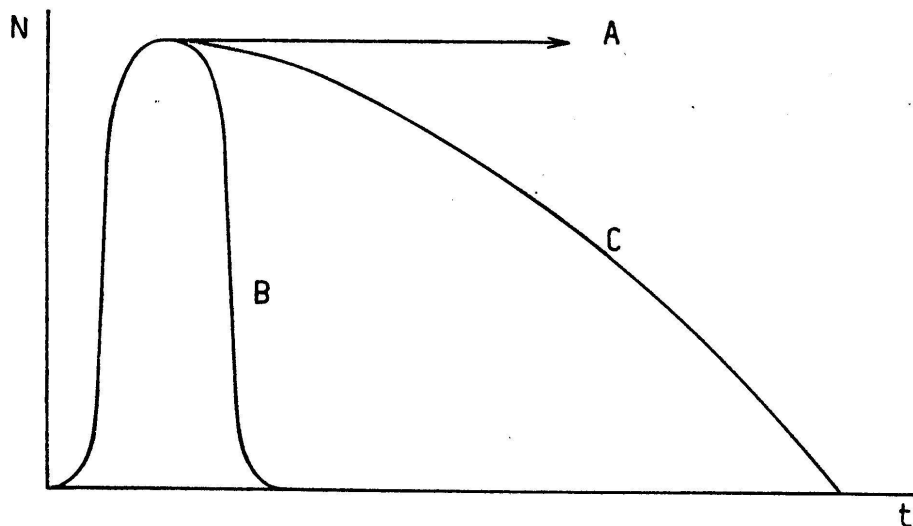


Fig. 5.

Courbes de croissance d'une population.

A. Courbe logistique. — B. Courbe de l'intoxication pure. — C. Courbe mixte de Pearl et de l'intoxication constante.

§ V

Mais laissons le cas d'une seule espèce et passons à celui de plusieurs espèces. A cause de leur action mutuelle les coefficients d'accroissement seront modifiés et on pourra en première approximation considérer ces modifications comme proportionnelles aux nombres des individus des différentes espèces. Or, si dans la lutte pour la vie les uns dévorent les autres, ces modifications seront avantageuses pour les espèces dévorantes et défavorables aux espèces dévorées.

Pour mettre effectivement en équation le problème, le plus simple est de recourir au *principe des rencontres*.

Soit N_r le nombre des individus de l'espèce r et N_s le nombre des individus de l'espèce s . Alors la probabilité qu'un individu de la première espèce rencontre un individu de la seconde espèce sera proportionnelle à

$$N_r N_s$$

et par suite on pourra exprimer par

$$m_{rs} N_r N_s$$

le nombre des rencontres qui auront lieu dans chaque unité de temps.

Supposons qu'à chaque rencontre soient détruits

$$p_{rs} \quad (p_{rs} \leq 1)$$

individus d'une des deux espèces, par exemple de la première. Dans ce cas il y en aura

$$p_{rs} m_{rs} N_r N_s$$

qui seront détruits dans l'unité de temps.

Ceci arrive à la première espèce. Comment pourra-t-on calculer la modification subie par la seconde espèce ? On peut faire un calcul très grossier de la manière suivante. Désignons par

$$\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$$

les poids moyens des individus des n espèces et par P_1, P_2, \dots, P_n les poids totaux de tous les individus appartenant à chaque espèce.

On aura évidemment

$$N_1 = \frac{P_1}{\beta_1}, \quad N_2 = \frac{P_2}{\beta_2}, \quad \dots \quad N_n = \frac{P_n}{\beta_n}.$$

Or si un individu de l'espèce r est dévoré par des individus de l'espèce s le poids P_r deviendra $P_r - \beta_r$ tandis que le poids P_s deviendra $P_s + \beta_r$; par suite les nombres des individus des deux espèces deviendront (cela d'une manière approchée, mais tout à fait grossière)

$$\frac{P_r}{\beta_r} - 1, \quad \frac{P_s + \beta_r}{\beta_s}.$$

Donc, en restant toujours au point de vue approché, on pourra dire que, dans l'unité de temps, à cause des rencontres des individus de l'espèce r avec les individus de l'espèce s , on aura

une diminution des individus de l'espèce r donnée par $p_{rs} m_{rs} N_r N_s$ tandis qu'il y aura une augmentation des individus de l'espèce s donnée par $p_{rs} m_{rs} N_r N_s \frac{\beta_r}{\beta_s}$.

En posant $a_{rs} = p_{rs} m_{rs} \beta_r$, la diminution des individus de l'espèce r sera exprimée par $\frac{a_{rs}}{\beta_r} N_r N_s$ et l'augmentation des individus de l'espèce s par $\frac{a_{rs}}{\beta_s} N_r N_s$.

On pourra toujours parler d'augmentation en introduisant des nombres négatifs. Nous conviendrons donc de poser $a_{rs} = -a_{sr} > 0$. Dès lors les deux espèces r, s augmentent algébriquement dans l'unité de temps, en vertu de leurs rencontres, respectivement de $\frac{a_{sr}}{\beta_r} N_r N_s$ et de $\frac{a_{rs}}{\beta_s} N_r N_s$, où l'on admet qu'une augmentation négative soit une diminution.

On en déduit que les augmentations des deux espèces dans le temps dt seront

$$\frac{a_{sr}}{\beta_r} N_r N_s dt, \quad \frac{a_{rs}}{\beta_s} N_r N_s dt.$$

On peut répéter le même raisonnement pour chaque couple. C'est pourquoi les nombres

$$\frac{1}{\beta_1}, \quad \frac{1}{\beta_2} \cdots \frac{1}{\beta_n}$$

seront pris comme *équivalents* des individus des différentes espèces. En effet, étant supposé que $\frac{1}{\beta_2}$ individus de l'espèce r peuvent se transformer en $\frac{1}{\beta_s}$ individus de l'espèce s nous avons admis que $\frac{1}{\beta_r}$ individus de l'espèce r sont équivalents à $\frac{1}{\beta_s}$ individus de l'espèce s .

Nous avons pris dans ce qui précède (et cela en nous basant sur un raisonnement très grossier) les valeurs inverses des poids moyens comme *équivalents* mais il nous suffira d'admettre l'existence d'*équivalents*, même s'ils ne sont pas les inverses des poids moyens, pour obtenir le résultat que nous venons d'exposer.

§ VI

Nous sommes maintenant en mesure d'écrire les équations générales de la lutte pour la vie.

Soit en effet ε_r le coefficient d'accroissement de l'espèce r lorsqu'elle est seule; en supposant que toutes les espèces co-existent, l'accroissement de la population N_r dans le temps dt sera donné par

$$\left(\varepsilon_r + \frac{1}{\beta_r} \sum_s a_{sr} N_s \right) N_r dt$$

D'où les équations différentielles

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r + \frac{1}{\beta_r} \sum_s a_{sr} N_s \right) N_r, \quad (1)$$

qui sont équivalentes à

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = (\varepsilon_r \beta_r + \sum_s a_{sr} N_s) N_r \quad (1')$$

ou à

$$\frac{d}{dt} \log N_r^{\beta_r} = \varepsilon_r \beta_r + \sum_s a_{sr} N_s \quad (1'')$$

dans lesquelles

$$a_{sr} = -a_{rs}, \quad a_{rr} = 0.$$

Nous pouvons envisager des cas particuliers intéressants. (Se référer aux fig. 6, 7, 8, § XI.) Si l'on n'a, par exemple, que deux espèces, les équations précédentes deviennent

$$\frac{dN_1}{dt} = \left(\varepsilon_1 + \frac{1}{\beta_1} a_{21} N_2 \right) N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = \left(\varepsilon_2 + \frac{1}{\beta_2} a_{12} N_1 \right) N_2$$

ou

$$\frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = (-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1) N_2. \quad (2)$$

On suppose, lorsqu'on écrit ces équations, que la seconde espèce dévore la première et $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \gamma_1, \gamma_2$ soient positifs et que l'on remplace ε_2 par $-\varepsilon_2$.

Si on a trois espèces, dont la seconde dévore la première, la première dévore la troisième et la troisième la seconde, il viendra

$$\begin{aligned} \frac{\beta_1}{N_1} \frac{dN_1}{dt} &= a + qN_3 - rN_2, & \frac{\beta_2}{N_2} \frac{dN_2}{dt} &= b + rN_1 - pN_3, \\ \frac{\beta_3}{N_3} \frac{dN_3}{dt} &= c + pN_2 - qN_1 \end{aligned} \quad (2')$$

où a, b, c remplacent $\varepsilon_1 \beta_1, \varepsilon_2 \beta_2, \varepsilon_3 \beta_3$, tandis que p, q, r remplacent a_{23}, a_{31}, a_{13} et où tous ces coefficients sont positifs.

Et ainsi de suite car on peut multiplier les exemples autant que l'on veut.

Ces équations jouent dans la dynamique démographique un rôle analogue aux équations de Lagrange dans la dynamique des corps.

Un simple examen de ces équations au point de vue analytique nous révèle une propriété très importante; c'est le *principe de la conservation des espèces*. On peut l'énoncer en disant que: *si une espèce existe à un certain instant, elle existera toujours et aura toujours existé*.

Il ne faut pas s'étonner de ce résultat qui, au premier abord, peut paraître paradoxal; il faut tenir compte du fait que les associations que nous envisageons sont des êtres idéaux tout à fait comparables aux êtres théoriques utilisés depuis longtemps dans les autres sciences et que l'on définit par une idéalisation des êtres réels. C'est ainsi qu'on suppose en mécanique rationnelle que les corps solides sont indéformables, que les contacts ont lieu sans frottement; et il est bien connu que pour pouvoir appliquer les mathématiques, une telle idéalisation est nécessaire, c'est-à-dire qu'il est nécessaire d'attribuer des propriétés absolues aux êtres qu'on étudie. Ces propriétés ne sont réalisées que d'une manière approchée dans le monde réel.

D'autre part, même dans le cas théorique traité, le nombre des individus d'une espèce peut se réduire à zéro, mais il faut pour cela un temps infiniment long. Dans ce cas on dit que *l'espèce s'épuise*.

§ VII

Dans bien des cas il est préférable de mettre les équations générales sous une autre forme. Il faut pour cela introduire un

nouveau concept destiné à jouer un rôle important en statistique; c'est la *quantité de vie*.

Rapportons-nous à une représentation graphique: dans une bande verticale correspondant à un certain milieu, dessinons des bandes horizontales égales et consécutives qui correspondent à des années qui se suivent les unes les autres en partant d'une bande qui est à l'origine des temps. Menons des segments verticaux, chacun desquels part de l'année où commence la vie de chaque individu d'une certaine espèce, vivant dans le milieu envisagé, et continue pendant toute sa vie en s'arrêtant à l'année où finit son existence. La vie de chaque individu est mesurée par le nombre des bandes horizontales rencontrées par chaque segment et, à la fin d'un certain temps, on peut regarder le nombre total de ces rencontres comme exprimant la quantité de vie de l'espèce à partir de l'origine des temps jusqu'à l'année où l'on s'est arrêté.

Le nombre des rencontres d'une bande horizontale avec les segments verticaux donne la population de l'espèce dans l'année correspondant à cette bande. Par suite, la somme des populations des diverses années depuis l'origine des temps jusqu'à une certaine année est égale à la totalité des rencontres que nous venons de considérer. Elle peut être regardée comme la *mesure de la quantité de vie* de l'espèce pendant la même durée de temps.

Si l'on appelle N_h la population dans l'année h ,

$$\sum_1^m N_h,$$

exprime la quantité de vie de l'espèce depuis l'origine des temps jusqu'à l'année m . Si l'on passe du discontinu au continu en appelant $N(t)$ la population au temps t ,

$$X = \int_0^t N(t) dt$$

exprime la quantité de vie de l'espèce pendant l'intervalle de temps $0, t$. On peut s'attacher dans les calculs statistiques indif-

féremment à la considération de N ou à celle de X car ces quantités sont liées entre elles par les relations

$$X = \int_0^t N(t) dt, \quad N = \frac{dX}{dt} = X'.$$

Revenons aux n espèces ayant les populations N_1, N_2, \dots, N_n . Leurs quantités de vie sont

$$X_1 = \int_0^t N_1(t) dt, \quad X_2 = \int_0^t N_2(t) dt, \quad \dots \quad X_n = \int_0^t N_n(t) dt$$

et en introduisant les éléments

$$X_1, X_2, \dots, X_n; \quad X'_1 = N_1, \quad X'_2 = N_2, \quad \dots \quad X'_n = N_n$$

on peut remplacer les équations (1') par les suivantes

$$\beta_r \frac{d^2 X_r}{dt^2} = \left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} X'_s \right) X'_r. \quad (3)$$

Nous verrons tout à l'heure que la substitution des équations (3) aux équations (1') est bien loin d'être une substitution banale comme il pourrait paraître au premier abord.

§ VIII

Dans l'étude des équations (1), la première question qui se pose est de chercher les conditions dans lesquelles les populations restent constantes.

Ce sont les conditions d'équilibre ou de l'état stationnaire.

Ces conditions sont

$$\left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right) N_r = 0$$

les racines de ces équations étant positives. Nous pouvons supposer, par exemple, $N_r = 0$; mais dans ce cas, en vertu du

principe de la conservation de l'espèce, N_r reste nul. Cela revient évidemment à supprimer l'espèce r de l'association, qui est par suite réduite. Considérons donc les cas où

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{rs} N_s = 0, \quad (4)$$

les racines de ces équations étant positives.

Nous les appellerons les *cas d'équilibre* de l'association, les autres étant négligées.

Une étude approfondie des équations (4) exige une analyse très délicate que nous ne reproduisons pas. Il nous suffit de dire qu'il faut distinguer le cas où le nombre des espèces est pair de celui où il est impair. C'est le premier cas qui est le plus intéressant. Dans l'autre, l'association ne peut pas se conserver en état d'équilibre parce que quelques espèces s'épuisent ou tendent à croître indéfiniment.

Rapportons-nous donc à un nombre pair d'espèces. On voit facilement que si tous les coefficients d'accroissement ont le même signe, l'équilibre n'est pas possible et que si nous augmentons ou diminuons simultanément ces coefficients, les populations d'équilibre de quelques espèces augmenteront et celles d'autres espèces diminueront. Or, on peut aller beaucoup plus loin dans la distinction entre les premières et les secondes. En effet, on peut distinguer dans une association biologique trois catégories d'espèces :

1. Les espèces qui dévorent les autres sans être dévorées par aucune;
2. Celles qui sont dévorées par d'autres sans en dévorer aucune;
3. Celles qui sont dévorées par d'autres espèces et en dévorent aussi d'autres.

Il peut arriver que toutes les catégories existent, ou qu'il en existe deux. S'il n'en existe qu'une seule, elle doit être de la troisième sorte.

Supposons maintenant qu'on diminue tous les coefficients d'accroissement; on peut démontrer alors, par un raisonnement

très subtil, qu'il y aura au moins une espèce appartenant à la seconde ou à la troisième catégorie dont la population d'équilibre augmentera et qu'il y en aura une au moins qui appartient à la première ou à la troisième catégorie dont la population diminuera.

Ce résultat a un grand intérêt pour ce qui suit parce qu'il est à la base de l'une des lois fondamentales des fluctuations biologiques.

§ IX

On sait que, dans la mécanique, on déduit des équations fondamentales certaines intégrales qui ont un intérêt considérable par les conséquences qu'on en tire. De même ici on peut trouver des intégrales importantes des équations (3). Nous ne développerons pas l'analyse qui permet de les obtenir, ni même nous ne les écrirons toutes, mais nous nous attacherons à la considération des lois générales qui en sont les conséquences.

Commençons par établir le principe que nous avons appelé de la *conservation de l'énergie démographique*.

Posons

$$\sum_1^n \beta_r N_r = \sum_1^n \beta_r X_r' = L .$$

Puisque $\frac{1}{\beta_r}$ est l'équivalent de chaque individu de l'espèce, β_r peut être regardé comme sa *valeur* et par suite $L = \sum_1^n \beta_r N_r$ est la *valeur de toute l'association*. Au point de vue biologique, on peut la regarder comme une *énergie démographique actuelle* tandis que $M = C - \sum_1^n \beta_r \varepsilon_r X_r$ sera considérée comme une *énergie démographique potentielle*, étant supposé que la constante C est la limite supérieure de $\sum_1^n \beta_r \varepsilon_r X_r$, appelé *potentiel démographique*. Or, la première intégrale qu'on tire des équations (3) est

$$L + M = \text{const.}$$

Cette intégrale exprime que *la somme de deux énergies démographiques est constante*, c'est-à-dire que *l'une se transforme dans l'autre*. Cette proposition est analogue au théorème des forces vives en mécanique.

Nous avons fait déjà allusion aux produits cataboliques émis quelquefois par les individus et dit que ces produits sont capables, dans certains cas, d'une intoxication du milieu (voir § IV). Si nous envisageons l'action de ces produits cataboliques d'une manière tout à fait générale, nous sommes conduits à un problème d'analyse historique qui s'exprime par des équations intégrodifférentielles. Mais on peut le simplifier en supposant que l'action due à chaque espèce reste constante. Dans ce cas elle sera à chaque instant proportionnelle à la quantité de vie de l'espèce. Il est alors possible de modifier les coefficients d'accroissement de chaque espèce en y ajoutant une expression linéaire des quantités de vie.

Si les actions d'intoxication sont réciproques, on peut introduire un potentiel démographique en ajoutant une forme quadratique au potentiel linéaire précédent. L'énergie potentielle démographique devient alors égale à une constante diminuée de la valeur totale du potentiel (§ XIII).

Le principe de la conservation de l'énergie démographique ne subit ainsi aucune altération de forme.

§ X

Etablissons maintenant les lois des fluctuations biologiques. Elles se déduisent de certaines intégrales des équations fondamentales.

On peut d'abord donner à celles-ci une interprétation cinématique.

Supposons par exemple que le nombre des espèces soit trois, alors on voit que les seconds membres des équations (2) sont les formules bien connues de la cinématique des corps rigides à trois dimensions où les translations correspondent à a , b , c , les rotations correspondent à p , q , r et les coordonnées sont N_1 , N_2 , N_3 .

Dans le cas général les seconds membres des équations (1'') peuvent être envisagés comme donnant les composantes d'un déplacement *infinitement petit* ou de la *vitesse* d'un point appartenant à un espace rigide à n dimensions, les populations étant les coordonnées, les produits $\varepsilon_r \beta_r$ les translations, et les coefficients a_{rs} les rotations.

Mais, tandis qu'en cinématique les premiers membres sont les dérivées des coordonnées, dans les formules (1'') les premiers membres sont les dérivées des logarithmes des puissances $N_r^{\beta_r}$ des populations. Cela déforme complètement l'image du mouvement.

Si les équations (4) ont les racines q_1, q_2, \dots, q_n il y a un centre de rotation et si l'on prend, pour un instant, celui-ci comme origine des coordonnées, la somme des produits des seconds membres par les coordonnées est nulle et par suite la somme des produits des premiers membres par les coordonnées est aussi nulle. Or cette somme est la dérivée exacte d'une expression qu'on calcule facilement. Cette dernière est donc constante et par suite on obtient une intégrale. Elle s'écrit

$$\sum_1^n \beta_r (N_r - q_r \log N_r) = \text{const} \quad (5)$$

où q_1, q_2, \dots, q_n étant positives dénotent les populations d'équilibre.

Si l'une des quantités N_r croit indéfiniment ou tend vers zéro, le premier membre de l'équation précédente croît indéfiniment, ce qui est contradictoire au fait qu'il doit être toujours égal à une constante finie. On en déduit que chacun des nombres N_1, N_2, \dots, N_n doit se conserver compris entre deux nombres positifs finis.

L'existence des fluctuations est ainsi démontrée.

Les fluctuations ne peuvent pas s'amortir, car on peut démontrer que toutes les quantités N_1, N_2, \dots, N_n ne peuvent tendre vers des limites. Il faut donc qu'elles oscillent indéfiniment.

La moyenne d'un nombre $N(t)$ pendant un intervalle de temps (t_0, t) est le rapport

$$\frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t N(t) dt = \frac{X(t) - X(t_0)}{t - t_0}$$

Si nous supposons que cet intervalle de temps augmente indéfiniment, la limite de ce rapport s'appelle la *moyenne asymptotique* de $N(t)$.

Or, les équations (1) montrent que ces moyennes asymptotiques existent et sont les valeurs des nombres des individus des espèces dans l'état d'équilibre. On peut donc appliquer les propriétés que nous avons trouvées pour les populations d'équilibre aux moyennes asymptotiques. En particulier on pourra énoncer le théorème suivant: *Si l'on diminue tous les coefficients d'accroissement, les moyennes asymptotiques de quelques-unes des espèces dévorantes diminuent et les moyennes asymptotiques des quelques-unes des espèces dévorées augmentent.*

En outre, on voit que les moyennes asymptotiques étant égales aux populations d'équilibre, qui ne sont pas affectées par les états initiaux, les dites moyennes ne dépendent pas des conditions initiales.

Nous sommes maintenant en mesure d'énoncer les *trois lois fondamentales des fluctuations*, qui résument les résultats que nous venons d'obtenir.

Première loi. — Loi de la conservation des fluctuations.

Les nombres des individus des différentes espèces sont compris entre des nombres positifs, et il existe toujours des fluctuations qui ne s'amortissent pas.

Deuxième loi. — Loi de la conservation des moyennes.

Si l'on prend, comme moyennes des nombres des individus des différentes espèces, les limites de leurs moyennes pour des durées de temps infiniment longues (moyennes asymptotiques), ces moyennes sont des constantes indépendantes des valeurs initiales des nombres des individus des espèces.

Troisième loi. — Loi de la perturbation des moyennes.

Si l'on détruit toutes les espèces uniformément et proportionnellement aux nombres des individus il y aura toujours des espèces qui en seront avantagées (c'est-à-dire dont les moyennes augmenteront) et il y aura toujours des espèces défavorisées (c'est-à-dire dont les moyennes diminueront).

Parmi les premières, il y en aura une au moins de celles qui sont dévorées par d'autres et parmi les secondes, il y en aura une au moins de celles qui en dévorent d'autres.

§ XI

Il est intéressant de particulariser ces lois au cas de deux espèces, la deuxième dévorant la première. L'intégrale (5) devient [en tenant compte des équations (2)]

$$\frac{1}{\gamma_1} \left(N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \log N_1 \right) + \frac{1}{\gamma_2} \left(N_2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \log N_2 \right) = \text{const} \quad (5')$$

et, en regardant les nombres positifs N_1 , N_2 comme les coordonnées cartésiennes d'un point du plan, on obtient un cycle fermé. Le phénomène est donc périodique et les moyennes asymptotiques sont les moyennes pendant une période. Elles sont les populations d'équilibre.

Les trois lois des fluctuations biologiques deviennent alors :

Première loi. — Loi du cycle périodique.

Les fluctuations de deux espèces sont périodiques.

Deuxième loi. — Loi de la conservation des moyennes.

Les moyennes des nombres des individus de deux espèces pendant une période sont constantes et ne dépendent pas des valeurs initiales.

Troisième loi. — Loi de la perturbation des moyennes.

Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus, la moyenne du nombre d'individus de l'espèce dévorée croît et la moyenne du nombre des individus de l'espèce dévorante diminue.

Le cas de deux espèces a donné lieu à beaucoup de vérifications pratiques.

Chapmann et son école ont fait dans ce domaine des études sur les insectes. Chapmann a étudié spécialement l'augmentation de la population du *tribolium confusum*, coléoptère vivant dans la farine, c'est-à-dire dans un milieu dont il est aisé de

maintenir constante la température, l'humidité et la quantité de nourriture. Ses recherches ont été poursuivies et étendues par Park et Stanley.

Gause a examiné une association constituée de deux espèces dont l'une dévore l'autre et a pu établir que, sous certaines conditions, les fluctuations prévues par le calcul sont vérifiées. Les espèces envisagées étaient des acares de la farine ainsi que des protozoaires.

Gause avait d'abord étudié le cas des deux espèces qui se disputent la même nourriture, dont nous avons laissé de côté le développement mathématique. (Cf. § IV.) Il avait commencé ses expériences en se servant de deux espèces de levures, le *Saccharomices cerevisae* et le *Schizosaccharomices kefir*. Dans ses recherches ultérieures il a étudié les vicissitudes de deux espèces de protozoaires, le *Paramecium caudatum* et le *Paramecium aurelia*. Lorsque la nourriture, constituée par des bactéries et des levures, est épuisée, une des deux espèces prend le dessus, tandis que l'autre diminue. Il arrive même qu'une espèce s'épuise complètement et cela en accord avec les résultats du calcul.

Mais Gause a examiné aussi des cas qui correspondent à ceux qu'on a développés mathématiquement. C'est ainsi qu'il a expérimenté sur une association de deux espèces de protozoaires, dont l'une, le *Didinium nasutum*, dévore l'autre, le *Paramecium caudatum*. Lorsqu'il y a des intervalles constants d'immigrations des individus des deux espèces on obtient des fluctuations périodiques. Cela correspond au fait que si la destruction d'une espèce par l'autre est très active, les fluctuations deviennent imperceptibles.

Dans une expérience réalisée par Gause l'intensité de destruction était par elle-même peu élevée. Il s'agissait d'une association constituée par le *Paramecium bursaria* et *Paramecium aurelia* dévorant les levures *Schizosaccharomices pombe* et *Saccharomices exiguus*. Par d'opportunes dispositions les fluctuations prévues par le calcul apparaissaient de façon tout à fait évidente.

Nous ne rappellerons pas d'autres expériences de Gause qui vérifient d'une manière assez satisfaisante les résultats théoriques.

D'Ancona a étudié les statistiques des marchés de poissons

de Trieste, de Fiume et de Venise pour les années 1910 à 1923. D'après les chiffres indiquant les pourcentages pour chaque espèce de poissons vendus sur les marchés mentionnés il apparut qu'à la suite de l'interruption de la pêche pendant la période de guerre de 1914-1918, il y avait eu une diminution relative, pour certaines espèces, et une augmentation pour d'autres. Les

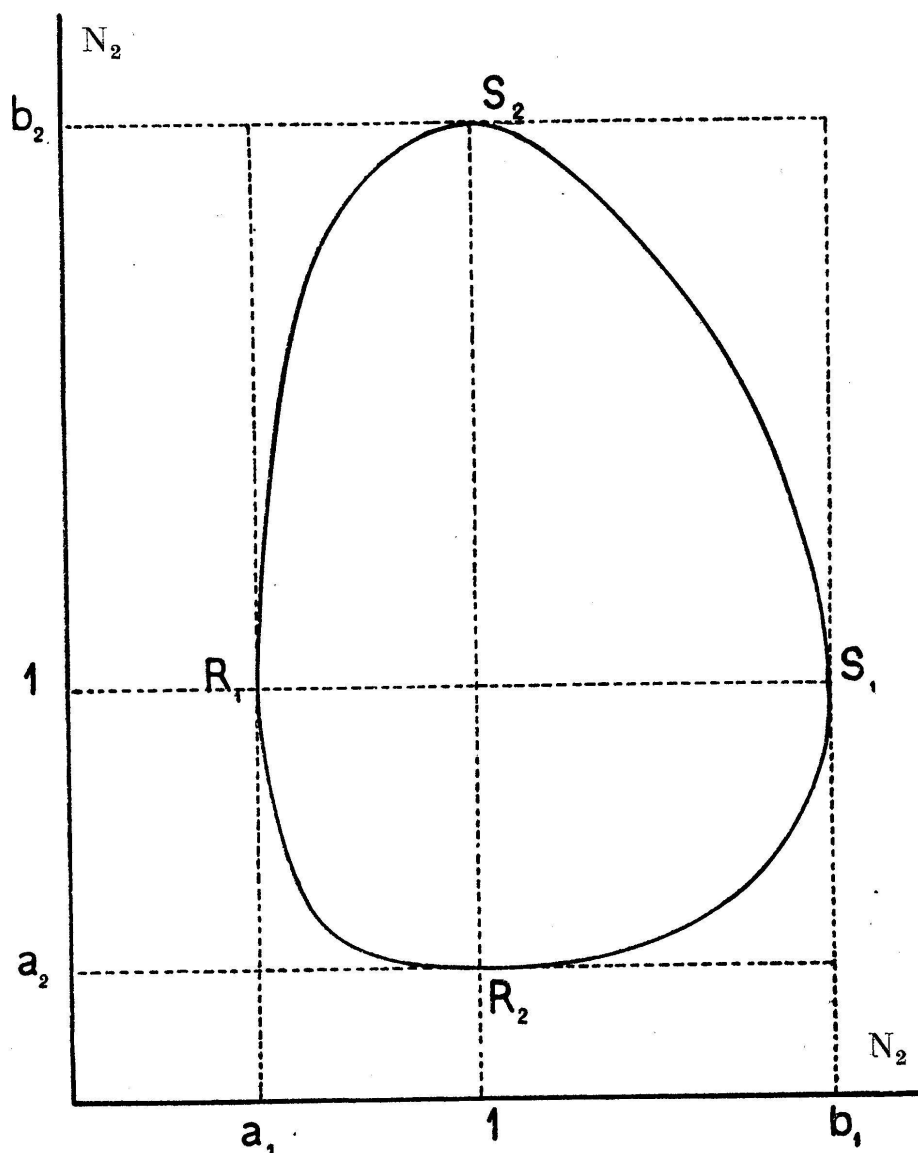


Fig. 6.

Diagramme du cycle de fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre. Les coordonnées N_1 et N_2 dénotent les populations des deux espèces.

espèces dont on constatait l'augmentation étaient pour la plupart des espèces voraces (particulièrement les Sélaciens) qui dévorent d'autres poissons, tandis que les espèces en diminution étaient celles qui se nourrissent de végétaux ou d'animaux invertébrés et qui sont souvent la proie des espèces voraces.

La constatation de ces faits amena D'Ancona à la conclusion suivante: tandis que la pêche, telle qu'on la pratiquait dans les années précédant la guerre, avait déplacé l'équilibre naturel qui existe entre les espèces de proie et les espèces moins protégées à l'avantage de ces dernières, la suspension de la pêche pendant la guerre avait rétabli les conditions primitives, en favorisant de nouveau le développement plus vigoureux des espèces de proie.

Selon D'Ancona il y aurait un optimum dans l'intensité avec laquelle se pratique la pêche; en laissant tomber cette activité au-dessous d'un certain niveau, on favorise les espèces plus voraces au détriment des autres; en dépassant la mesure dans le sens opposé, on détermine la diminution de toutes les espèces (fig. 7).

On voit que cet enseignement, tiré des statistiques, s'accorde avec notre troisième loi, celle de la perturbation des moyennes. Or, nous l'avions formulée avant de connaître les résultats auxquels était parvenu D'Ancona.

Des recherches semblables ont été faites par Marchi (1929) sur les produits du marché de Cagliari, en Sardaigne. Il fut amené à des conclusions qui se rapprochent de celles de D'Ancona; lui aussi remarqua une augmentation des Sélaciens pendant la période qui suivit immédiatement la guerre.

Nous avons vu que l'équation (5') peut être représentée par un cycle fermé d'où l'on a déduit la périodicité du phénomène. Mais cette périodicité ainsi que l'allure des fluctuations peut être mise en évidence beaucoup mieux en dessinant les courbes qui représentent les nombres des individus de deux espèces en fonction du temps. Nous reproduisons ici ces courbes très caractéristiques qui sont devenues aujourd'hui très connues (fig. 8).

La troisième loi, c'est-à-dire la loi de perturbation des moyennes, nous dit que si l'on cherche à détruire les espèces il y en a qui s'en trouvent avantagées. Parmi celles-ci il y a des espèces dévorées tandis qu'il y a des espèces qui sont défavorisées, parmi lesquelles il y a des espèces dévorantes.

Darwin avait eu l'intuition que quelque chose d'analogue devait se produire dans la nature lorsqu'il a dit que la chasse,

au lieu d'être nuisible, est quelquefois avantageuse pour les espèces les plus utiles.

Dans le cas de deux espèces un problème se pose: jusqu'à quelle limite la destruction est-elle avantageuse à l'espèce

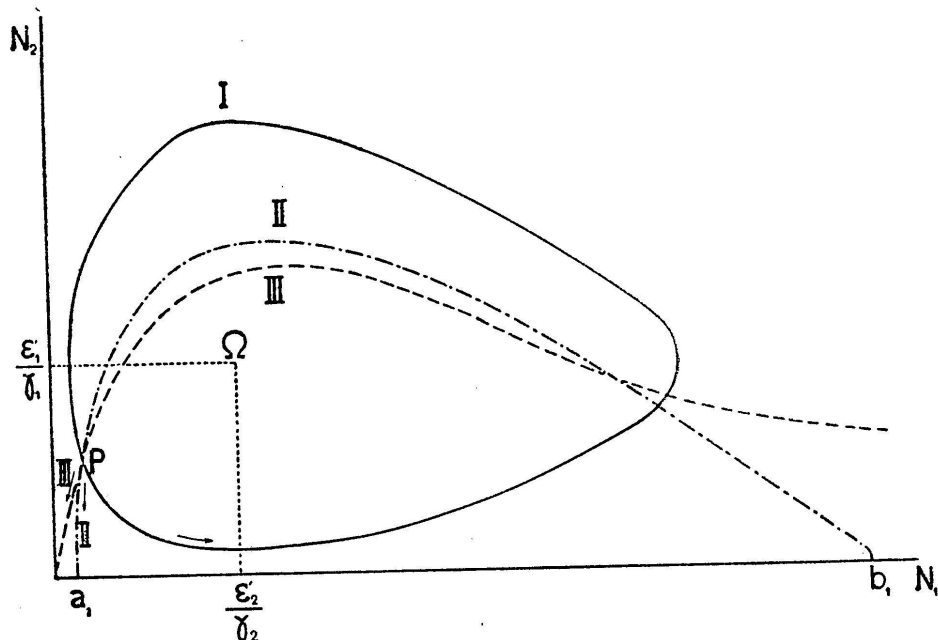


Fig. 7.

Diagramme des changements du cycle de fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre, lorsqu'on cherche à les détruire simultanément.
 Courbe I: Lorsqu'on est au-dessous de la limite complète de destruction d'une espèce.

Courbe II: Lorsqu'on rejoint cette limite.

Courbe III: Lorsqu'on la dépasse.

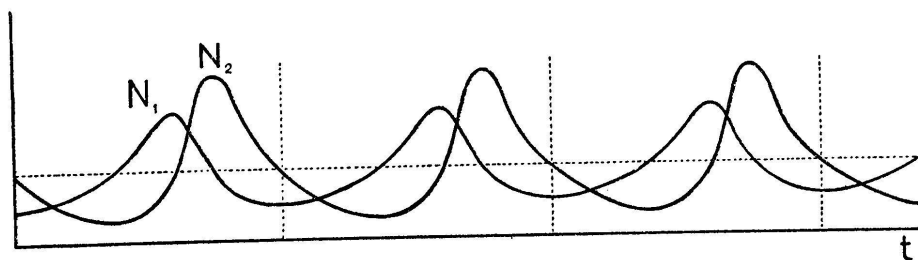


Fig. 8.

Fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre: les conditions en fonction du temps.

dévorée? Et quand est-ce qu'en dépassant cette limite la destruction est nuisible pour les deux espèces? On peut résoudre complètement ces questions qui ont un intérêt pratique.

Mais les calculs nécessaires sont compliqués, c'est pourquoi nous nous bornerons à n'en donner qu'une simple indication et une représentation graphique (fig. 7).

§ XII

Nous avons parlé, dans le cas d'une seule espèce, des modifications apportées à la loi de Malthus.

Si nous tenons compte de ce que l'augmentation de la population diminue la quantité disponible de nourriture, nous avons énoncé la loi de Verhulst-Pearl.

On peut examiner une question analogue lorsqu'on a une association de plusieurs espèces et que l'on suppose que le coefficient d'accroissement de chacune est affecté par le nombre des individus de cette espèce.

Il suffit pour cela d'ajouter dans le second membre de chacune des équations un terme contenant le carré de la population de l'espèce correspondante affecté d'un coefficient négatif. On constate alors que, s'il existe un état stationnaire, l'association tend vers cet état asymptotiquement ou au travers de fluctuations amorties. Mais on peut même étendre ces considérations et parvenir à une distinction essentielle des associations biologiques.

Remplaçons les équations (1) par

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_1^n p_{sr} N_s \right) N_r ,$$

où les p_{rs} sont des coefficients quelconques et considérons la forme quadratique

$$\sum_1^n p_{sr} N_s N_r .$$

Dans le cas des équations (1) elle est identiquement nulle, mais d'ailleurs on pourrait supposer qu'elle ne le soit pas.

Dans le cas particulier qui a été examiné tout à l'heure, cette forme est définie positive. On peut démontrer qu'en général, si la

forme est définie et positive, l'association biologique est stable, c'est-à-dire que l'association ne peut pas s'épuiser et aucune des populations ne peut croître indéfiniment. En outre, s'il existe un état stationnaire, l'association biologique s'approchera indéfiniment de cet état.

D'après les définitions que nous avons données, la valeur de l'association biologique ou son énergie actuelle est donnée par

$$V = L = \sum_1^n \beta_r N_r .$$

Dans un temps infiniment petit, l'augmentation de cette valeur est constituée de deux parties

$$dV_1 = \sum_1^n \varepsilon_r \beta_r N_r dt , \quad dV_2 = - \sum_1^n \sum_1^n p_{sr} N_s N_r dt .$$

La première est due aux causes constantes d'accroissement ou de diminution de chaque espèce. La seconde est due aux actions réciproques des individus des différentes espèces. Si celle-ci est nulle, l'association s'appellera *conservative*. Les associations biologiques conservatives sont justement celles que nous avons étudiées d'abord. Elles sont des êtres idéaux dont la nature s'approche. Si la forme fondamentale est définie et positive, les actions réciproques entre individus tendent à diminuer la valeur ou l'énergie actuelle de l'association. Nous dirons alors que l'association est *dissipative*.

La loi de la conservation de l'énergie démographique n'est plus vérifiée, car l'énergie totale diminue comme s'il existait un frottement interne au sein de l'association.

§ XIII

Ayant indiqué les conséquences des intégrales, nous allons établir d'autres principes qui nous rapprochent des théories classiques de la mécanique analytique.

Nous avons déjà annoncé l'existence d'un principe de minimum dont on aurait pu déduire toutes les lois de la lutte pour la vie.

Nous allons maintenant l'établir. Pour cela, il faut employer les équations (3). N_r étant la population d'une espèce, $\frac{dN_r}{N_r}$ est son accroissement relatif élémentaire. Si nous faisons la somme de tous ces accroissements élémentaires depuis l'existence d'un individu jusqu'à l'existence de N_r individus, nous trouvons

$$\int_0^{N_r} \frac{dN}{N} = \log N_r .$$

On peut prendre comme mesure de l'action vitale élémentaire le produit

$$\beta_r \log N_r dX_r = \beta_r \log N_r \cdot N_r dt = \beta_r \log X_r' \cdot X_r' dt$$

et si nous ajoutons toutes les actions vitales élémentaires pendant un intervalle de temps $(0, t)$ nous aurons pour l'espèce r

$$\int_0^t \beta_r \log N_r \cdot X_r' dt .$$

Si nous envisageons toutes les espèces de l'association l'action vitale totale sera donnée par

$$A = \int_0^t \sum_1^n \beta_r \log N_r \cdot N_r dt .$$

Considérons maintenant la forme bilinéaire

$$Z = \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} X_r' X_s ,$$

et le potentiel démographique P qui s'écrit (§ IX):

$$P = \sum_1^n \beta_r \varepsilon_r X_r + \frac{1}{2} \sum_r \sum_s c_{rs} X_r X_s$$

où

$$c_{rs} = c_{sr} .$$

Alors en introduisant la fonction

$$\Phi = \sum_1^n \beta_r X_r' \log X_r' + \frac{1}{2} Z + P$$

on peut mettre les équations fondamentales (3) sous la forme

$$\frac{d}{dt} \frac{\partial \Phi}{\partial X_r'} - \frac{\partial \Phi}{\partial X_r} = 0, \quad (6)$$

qui est la forme eulérienne des équations du calcul des variations.

L'importance de cette transformation consiste dans le fait qu'elle relie la question de la lutte pour la vie à un problème du calcul des variations.

§ XIV

Nous allons dire un mot en général au sujet de ce chapitre de l'analyse.

Le calcul différentiel est né du problème des maxima et minima des fonctions. Si une quantité variable est représentée par une fonction dérivable on trouvera ses maxima et ses minima en annulant sa dérivée. Mais il peut arriver que la dérivée s'annule sans que l'on ait à faire ni à un maximum ni à un minimum. On dit alors que la fonction est stationnaire.

C'est là le cas le plus simple, mais on peut avoir aussi à chercher des maxima ou des minima de quantités qui ne dépendent pas d'une ou de plusieurs variables, mais qui dépendent d'une courbe variable. C'est ainsi que se présente le problème de trouver la forme qu'il faut donner au profil d'un projectile pour qu'il rencontre la moindre résistance dans l'air, ou la forme qu'il faut donner à la courbe de descente d'un corps pesant pour que le temps de la chute soit un minimum. Le calcul qui traite de ces problèmes est le calcul des variations.

Or le problème général de la mécanique se réduit à un problème du calcul des variations. C'est Lagrange qui l'a vu d'une manière claire pour la première fois et le principe général correspondant a été formulé sous sa forme définitive par Hamilton, d'où son nom de *principe de Hamilton*.

Mais de même que dans le cas simple des maxima et des minima, où les équations qu'on trouve ne donnent pas toujours des maxima ou des minima, mais quelquefois des cas stationnaires, de même le principe de Hamilton correspond quelquefois à des cas stationnaires.

Dans le calcul des variations c'est une intégrale qui doit être rendue maximum ou minimum, ou en général stationnaire, et on cherche les conditions correspondantes que doivent satisfaire les fonctions figurant dans cette intégrale.

D'une manière analogue à ce que l'on a en Mécanique, dans le cas de la dynamique démographique, la question peut être reconduite à un problème de calcul des variations et de fait à annuler la variation de l'intégrale

$$U = \int_0^t \Phi dt .$$

Lorsqu'on parle d'annuler la variation de cette intégrale, on suppose que l'on fait varier infiniment peu les quantités de vie de manière à obtenir une variation nulle de cette intégrale. Cette proposition est démontrée par la forme eulérienne sous laquelle se présentent les équations (6).

Dans ces derniers temps on a toujours eu la tendance à ramener tous les problèmes qui se présentent dans la physique et plus spécialement dans la nouvelle physique au principe de Hamilton et nous voyons maintenant que même les lois démographiques appartiennent comme les autres lois de la philosophie naturelle à la même branche des mathématiques.

Je tiens à ajouter que le calcul des variations n'est que le premier chapitre de l'analyse fonctionnelle. Cette analyse embrasse donc, même à ce point de vue, une grande partie des sciences de la nature, s'étend jusqu'à la théorie des populations, à la lutte pour la vie et elle se relie aux problèmes de l'évolution et du transformisme.

§ XV

Toutes les conséquences que l'on tire en mécanique du principe de Hamilton peuvent être transportées dans le domaine de

la biologie. C'est ainsi qu'on peut mettre les équations fondamentales de la lutte pour la vie sous la forme canonique.

On peut les réduire à une équation aux dérivées partielles du type de Jacobi et faire usage des méthodes d'intégration que l'on emploie pour celle-ci en cherchant par exemple des intégrales en involution. Par cette voie on se rend compte que si les coefficients a_{rs} ont la forme

$$a_{rs} = \varepsilon_r \beta_r \varepsilon_s \beta_s (m_s - m_r)$$

les m_1, m_2, \dots, m_n étant des constantes, le problème d'intégrer les équations fondamentales se réduit aux quadratures. Ayant trouvé cette propriété, on peut en suivre la trace dans les équations sous la forme primitive. Celles-ci peuvent être ramenées à la forme

$$\frac{1}{\beta_r} \frac{d}{dt} \log N_r = m_r N + I$$

où

$$N = \sum_1^n \varepsilon_s \beta_s N_s, \quad I = 1 - \sum_s \varepsilon_s \beta_s N_s m_s N_s$$

et, en éliminant N et I , on obtient des équations qui s'intègrent immédiatement.

Nous venons de prouver que les lois de la lutte pour la vie peuvent être ramenées à un principe analogue à celui de Hamilton et nous avons vu que non seulement on peut trouver des maxima ou des minima mais aussi une intégrale stationnaire.

Nous pouvons aller beaucoup plus loin et aboutir à un vrai principe de minimum qu'on peut appeler le principe *de la moindre action vitale en biologie* et qui a peut-être une importance plus grande que les autres lois dont nous nous sommes occupés jusqu'ici. Nous en avons déjà fait allusion précédemment, mais je pense qu'il n'est pas inutile d'y revenir plus en détail.

En mécanique on peut passer du principe de Hamilton au principe de la moindre action de plusieurs manières. Jacobi a insisté beaucoup sur la forme que prend ce principe par l'élimination du temps. Il y consacre un chapitre de ses admirables *Leçons de dynamique* et réussit à le reconduire à un théorème

géométrique de manière que toute question de dynamique devient le problème des géodésiques dans un espace à plusieurs dimensions.

Mais on peut prendre la question à un autre point de vue et à la place de démontrer que la résolution d'un problème de dynamique peut être obtenue par la résolution d'un problème de minimum, on peut prouver (outre le principe de Hamilton) que, dans tout phénomène de mouvement, il y a une quantité qui, *sous certaines conditions*, est un minimum ou au moins est stationnaire. C'est sous ce point de vue qu'il faut prendre la question en biologie.

Nous avons appelé *action vitale totale* d'une association biologique la quantité

$$A = \int_0^t \sum_1^n \beta_r N_r \log N_r dt = \int_0^t \sum_1^n \beta_r X_r' \log X_r' dt$$

et nous pouvons regarder comme *travail d'accroissement* ou *travail démographique virtuel* la quantité

$$S = \sum_1^n \left(\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} X_s' \right) \Delta X_r$$

calculée pour les changements virtuels ΔX_r , des quantités de vies. Alors si, en conservant les X_r invariables aux limites $0, t$ du temps, nous changeons à chaque instant les X_r en $X_r + \Delta X_r$, S étant nul, A augmente. On tire de là le théorème: *Modifions de manière isochrone le passage naturel d'une association biologique d'un état à un autre en variant les populations des différentes espèces. L'action vitale augmente si les quantités de vie à l'instant initial et à l'instant final ne changent pas et si le travail démographique est nul à chaque instant. Il s'agit donc d'un minimum effectif de l'action vitale, ce qui constitue le principe de la moindre action en biologie.*

On peut insister qu'en biologie il s'agit effectivement d'un minimum de l'action, ce qui n'est pas toujours vrai dans la mécanique des systèmes matériels.

Cette circonstance ne doit pas nous surprendre parce que les principes généraux que nous venons de comparer, tout en ayant une apparence analogue, diffèrent entre eux à cause des fonctions qui expriment, d'un côté *l'action mécanique*, et d'un autre côté *l'action vitale*.

§ XVI

Nous avons parlé à plusieurs reprises de l'analyse fonctionnelle et nous avons montré l'existence de nombreuses liaisons entre les questions biologiques que nous avons traitées et cette analyse. Nous avons fait aussi allusion au fait que, dans les phénomènes vitaux, le passé a une influence prépondérante sur l'état actuel, si bien que celui-ci dépend d'une infinité de variables : celles qui caractérisent les états passés, et c'est justement le domaine de l'analyse fonctionnelle, que celui où l'on envisage des quantités variables dépendant d'une infinité d'autres variables.

L'étude approfondie du problème de la lutte pour la vie conduit directement à ce genre de questions. En effet, l'accroissement d'une espèce ne dépend pas seulement de sa nourriture actuelle mais elle dépend aussi de son alimentation au temps passé.

Si l'on veut tenir compte de cette circonstance capitale il faut modifier les équations fondamentales. Pour simplifier, rapportons-nous au cas de deux espèces dont l'une dévore l'autre. Le coefficient d'accroissement de l'espèce dévorante ne doit alors pas être affecté du terme $\gamma_2 N_1$ qui ne dépend que de l'état actuel de l'espèce dévorée, mais doit être affecté d'un terme dépendant des valeurs de la population de l'espèce dévorée dans tous les instants précédents.

Si on suppose une dépendance linéaire, il faut donc remplacer le terme $\gamma_2 N_1$ par un terme de la forme

$$\int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_2(\tau) dt$$

et les deux équations des fluctuations [voir équation (2)] s'écriront

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t) (\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t)) ,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left(-\varepsilon_2 + \int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_1(\tau) dt \right) .$$

Par symétrie analytique, on peut les mettre sous la forme

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1(t) \left(\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2(t) - \int_0^t F_1(t - \tau) N_2(\tau) d\tau \right)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(t) \left(-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1(t) + \int_0^t F_2(t - \tau) N_1(\tau) d\tau \right) .$$

Une analyse très délicate appliquée à ces équations permet de retrouver les lois des fluctuations même dans ce cas historique. La première loi s'énonce toujours: il y a un état stationnaire autour duquel les populations des deux espèces oscillent indéfiniment. La seconde loi aussi ne change pas, ni la troisième. Ce qui change, c'est le fait que la périodicité des fluctuations, reconnue dans le cas de deux espèces, disparaît.

§ XVII

Nous avons donné un très court aperçu des calculs mathématiques liés à la lutte pour la vie et aux fluctuations des populations qui en dépendent. Mais nous n'avons pas pu toucher aux rapports existants entre ces études et d'autres recherches scientifiques. Il y a, par exemple, une branche de la zoologie appliquée qui s'occupe de la destruction des animaux nuisibles à l'agriculture. On réalise souvent cette lutte en introduisant d'autres animaux parmi les animaux à détruire. Nous n'avons pu dire qu'un mot à ce sujet dans cette conférence, mais nous tenons à ajouter que la lutte biologique a rendu nécessaire la création de nouveaux laboratoires et l'organisation des terrains d'expériences pour les essais nécessaires. Les résultats obtenus sont

de la plus grande importance au point de vue théorique comme au point de vue pratique. Des savants spécialisés parcourent divers pays à la recherche d'insectes et d'autres animaux dont on puisse se servir. L'intérêt de cette lutte s'accroît à cause des relations toujours plus nombreuses et étroites entre les différents pays. Certaines espèces nuisibles sont par suite transportées facilement d'un pays à un autre. Dans leur pays d'origine elles avaient des adversaires naturels qui en entravaient l'action. Il s'agit de trouver dans les régions où elles ont été transportées des adversaires capables aussi de freiner leur diffusion. Il est évident que les théories sur la population dont nous avons parlé jouent un rôle de premier ordre dans cette science nouvelle.

Parmi les études en rapport avec les considérations que nous avons développées il faut citer les recherches sur la lutte microbienne dans lesquelles les produits métaboliques et leurs actions sont de première importance et où il faut tenir compte des phénomènes de défense des organismes. Les cas les plus simples d'action de produits métaboliques ont été envisagés au cours de cette conférence.

Ces questions engagent même à considérer des branches de la médecine. Bien souvent des phénomènes qui se présentent dans les maladies épidémiques, en particulier leurs fluctuations, semblent avoir des rapports avec les fluctuations biologiques dont nous nous sommes occupés.

Les sciences sociologiques, enfin, ne doivent pas négliger les recherches qui ont formé le sujet de notre conférence. Pensons, en effet, aux questions de population et aux lois démographiques qui nous conduisent directement vers la sociologie et l'économie politique. On a déjà tenté d'appliquer dans ces domaines les théories que nous avons exposées, mais nous ne pouvons pas entrer dans des détails sur ce sujet car nous serions entraînés trop loin et nous dépasserions les limites que nous nous sommes imposées dans cette conférence.
