

**Zeitschrift:** L'Enseignement Mathématique  
**Band:** 36 (1937)  
**Heft:** 1-2: L'ENSEIGNEMENT MATHÉMATIQUE

**Artikel:** APPLICATIONS DES MATHÉMATIQUES A LA BIOLOGIE  
**Kapitel:** § X  
**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:** 15.10.2024

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

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