

LEÇONS
SUR LA
THÉORIE MATHÉMATIQUE
DE LA
LUTTE POUR LA VIE



OUVRAGES DU MÊME AUTEUR

Leçons sur les équations intégrales et les équations intégrales différentielles, professées à la Faculté des Sciences de Rome en 1910, et publiées par M. TOMASSETTI et F.-S. ZARLATTI. In-8 (25-16) de vi-172 p. 25 fr.

Leçons sur les fonctions de lignes, professées à la Sorbonne en 1912, recueillies et rédigées par JOSEPH PÉRÈS, Ancien élève de l'École Normale supérieure. In-8 (25-16) de vi-230 pages 25 fr.

OUVRAGES DE MM. VOLTERRA ET PÉRÈS

Leçons sur la Composition et les Fonctions permutables, par VITO VOLTERRA, Membre de l'Institut, Professeur à l'Université de Rome, et JOSEPH PÉRÈS, Professeur à l'Université d'Aix-Marseille. Un volume in-8 (25-16) de 184 pages, avec figures 25 fr.

CAHIERS SCIENTIFIQUES
PUBLIÉS SOUS LA DIRECTION DE M. GASTON JULIA

FASCICULE VII

LEÇONS

SUR LA

THÉORIE MATHÉMATIQUE

DE LA

LUTTE POUR LA VIE

PAR

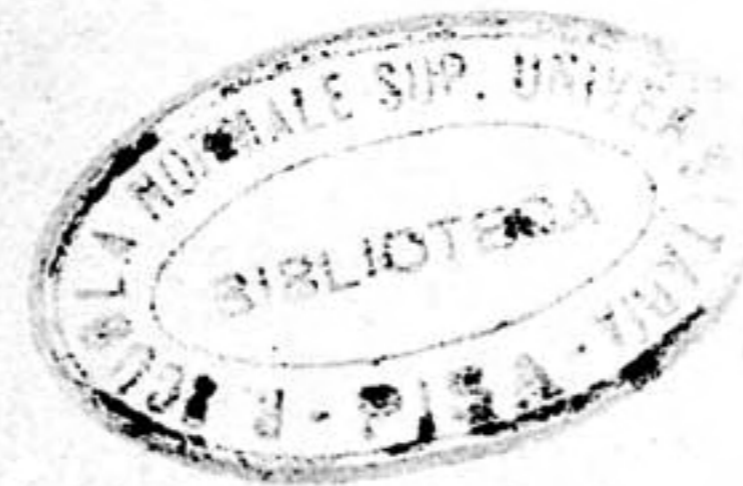
Vito VOLTERRA

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 C^{ie}, 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 Sienna, 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,

$$\varepsilon = 0.$$

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 modifiait 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 *intégré-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 intégré-différentielles 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 signifient 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 intégrales-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

$$(1) \quad \frac{dN_1}{dt} = [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2)]N_1, \quad \frac{dN_2}{dt} = [\varepsilon_2 - \gamma_2 F(N_1, N_2)]N_2.$$

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^t .

Soit N_1^t la racine de

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

Si $N_1^t < N_1^t$, $\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, 0)$ sera à partir de t_1 d'abord positif et N_1 croîtra tant qu'il n'atteindra pas N_1^t suivant la loi

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

⁽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^l pour $N_1 < N_1^l$,

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

avec

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

où φ est positif et, par suite,

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

d'où l'on conclut (2) que N_1 n'atteindra jamais N_1^l ; 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^l .

De même, si $N_1^l > N_1$, N_1 tendra en décroissant vers N_1^l pour $t = +\infty$. Enfin si $N_1 = N_1^l$ l'équation différentielle est satisfaite pour $N_1 = \text{const.} = N_1^l$, 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 , $\int_a^\lambda \frac{\psi(x) dx}{b-x}$ tend vers $+\infty$ quand λ 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^l à cet instant diffère de N_1^l qui annule $\varepsilon_1 - \gamma_1 \lambda_1 N_1$,

$$t - t_1 = \int_{N_1^l}^{N_1} \frac{dN_1}{N_1(\varepsilon_1 - \gamma_1 \lambda_1 N_1)},$$

ce qui donne sans difficulté (1)

$$N_1 = \frac{C \varepsilon_1 e^{\varepsilon_1(t-t_1)}}{1 + \lambda_1 \gamma_1 C e^{\varepsilon_1(t-t_1)}}, \quad \text{où } C = \frac{N_1^l}{\varepsilon_1 + \lambda_1 \gamma_1 N_1^l},$$

et montre que N_1 tend (2), pour $t = +\infty$, vers $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1 \gamma_1} = N_1^l$.

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

$$\begin{aligned} t - t_1 &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left[\int_{N_1^l}^{N_1} \frac{1}{N_1} dN_1 + \int_{N_1^l}^{N_1} \frac{\lambda_1 \gamma_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} dN_1 \right] \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left[(\log N_1)_{N_1^l}^{N_1} + (-\log |\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1|)_{N_1^l}^{N_1} \right] \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \left(\log \frac{N_1}{N_1^l} - \log \left| \frac{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1^l} \right| \right) \\ &= \frac{1}{\varepsilon_1} \log \left| \frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} \cdot \frac{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1^l}{N_1^l} \right|; \end{aligned}$$

d'où

$$\left| \frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} \right| = \left| \frac{N_1^l}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1^l} \right| e^{\varepsilon_1(t-t_1)}$$

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

$$\frac{N_1}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1} = \frac{N_1^l}{\varepsilon_1 - \lambda_1 \gamma_1 N_1^l} e^{\varepsilon_1(t-t_1)}.$$

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 supposons 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

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

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

$$dN_1 = \lambda_1 N_1 dt + \alpha N_1 N_2 \frac{\beta_1}{n} dt,$$

$$dN_2 = \lambda_2 N_2 dt + \alpha N_1 N_2 \frac{\beta_2}{n} dt,$$

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 $N_1, N_2 > 0$),

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

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

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 :

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

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

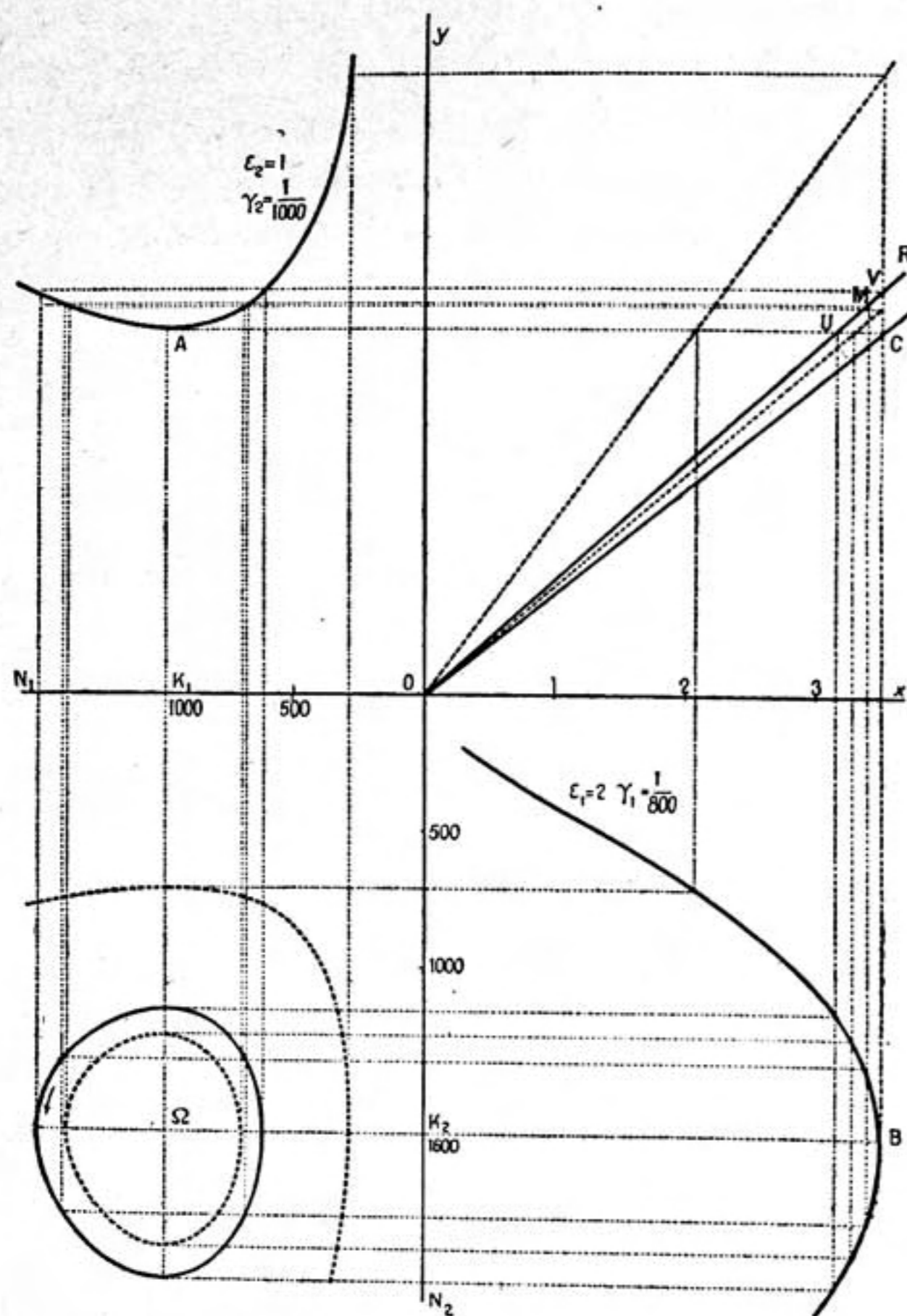
et l'on déduira la courbe cherchée grâce à la relation

$$Y = CX.$$

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	$+\infty$	↘ min ↗	$+\infty$

N_2	0	$K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1}$	$+\infty$
X'	+	0	-
X	0	↗ max ↘	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 $N_1 ON_2$) 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

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

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) :

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

(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 $E = A \frac{\varepsilon_1 \varepsilon_2}{\gamma_1 \gamma_2}$

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

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

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

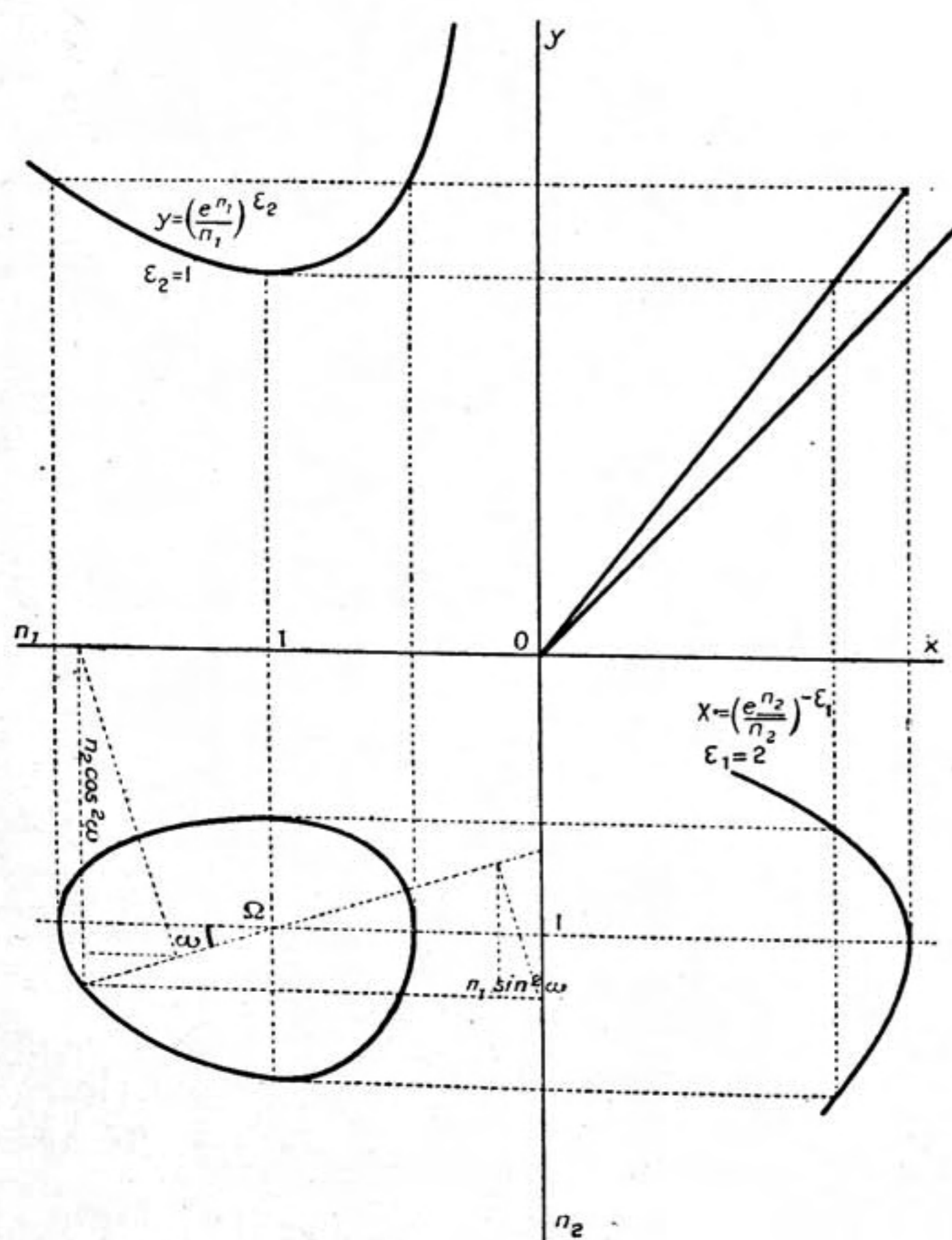
$$\frac{\gamma_1}{\gamma_2} \sqrt{\frac{\varepsilon_2}{\varepsilon_1}} = \frac{K_1 \gamma_1}{\sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}} = \frac{1}{K_2 \gamma_2} \sqrt{\varepsilon_1 \varepsilon_2}$$

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

De $K_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2^2}$, $K_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1^2}$, 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) :

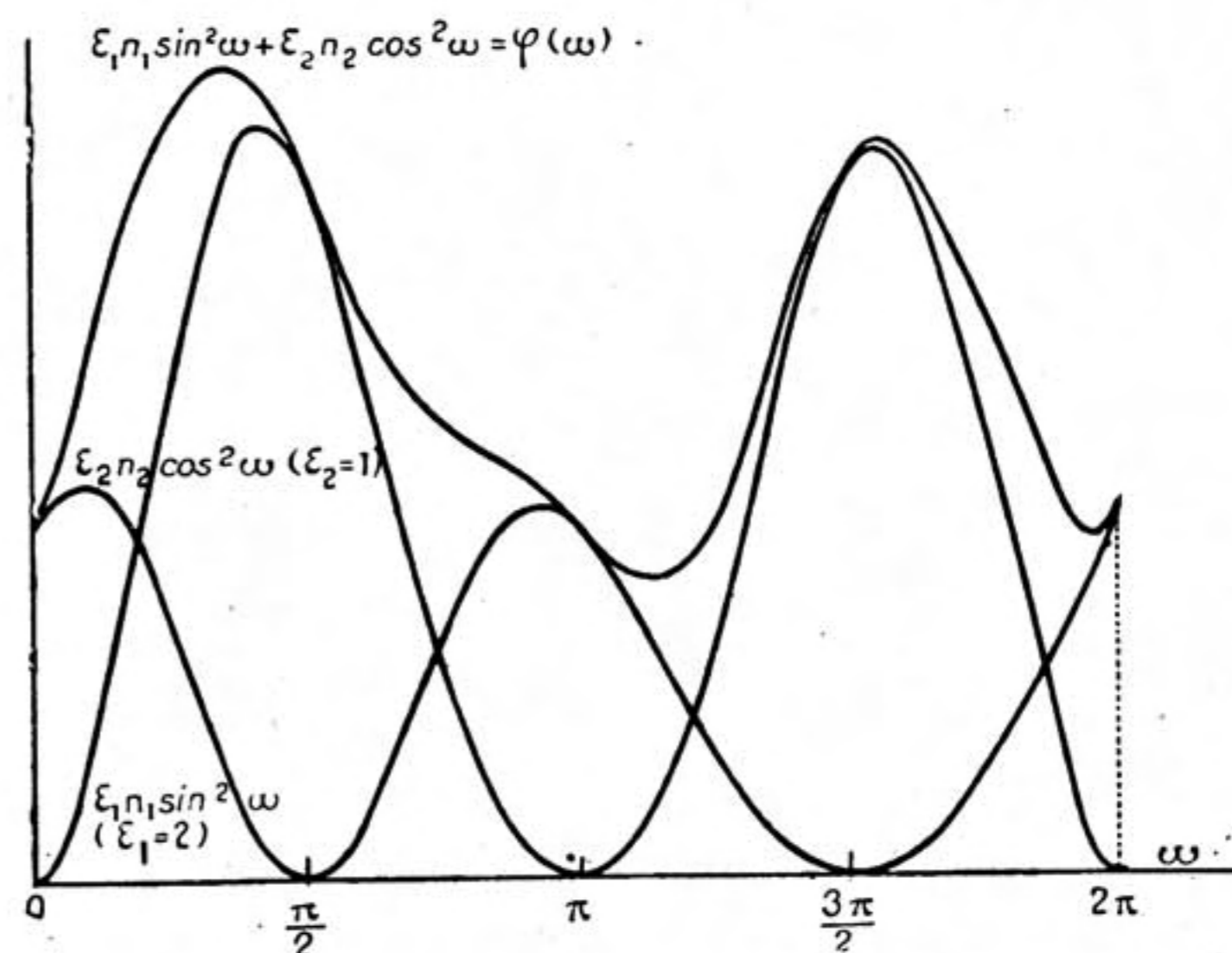
$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\varepsilon_2} = C \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{-\varepsilon_1}$$

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 .

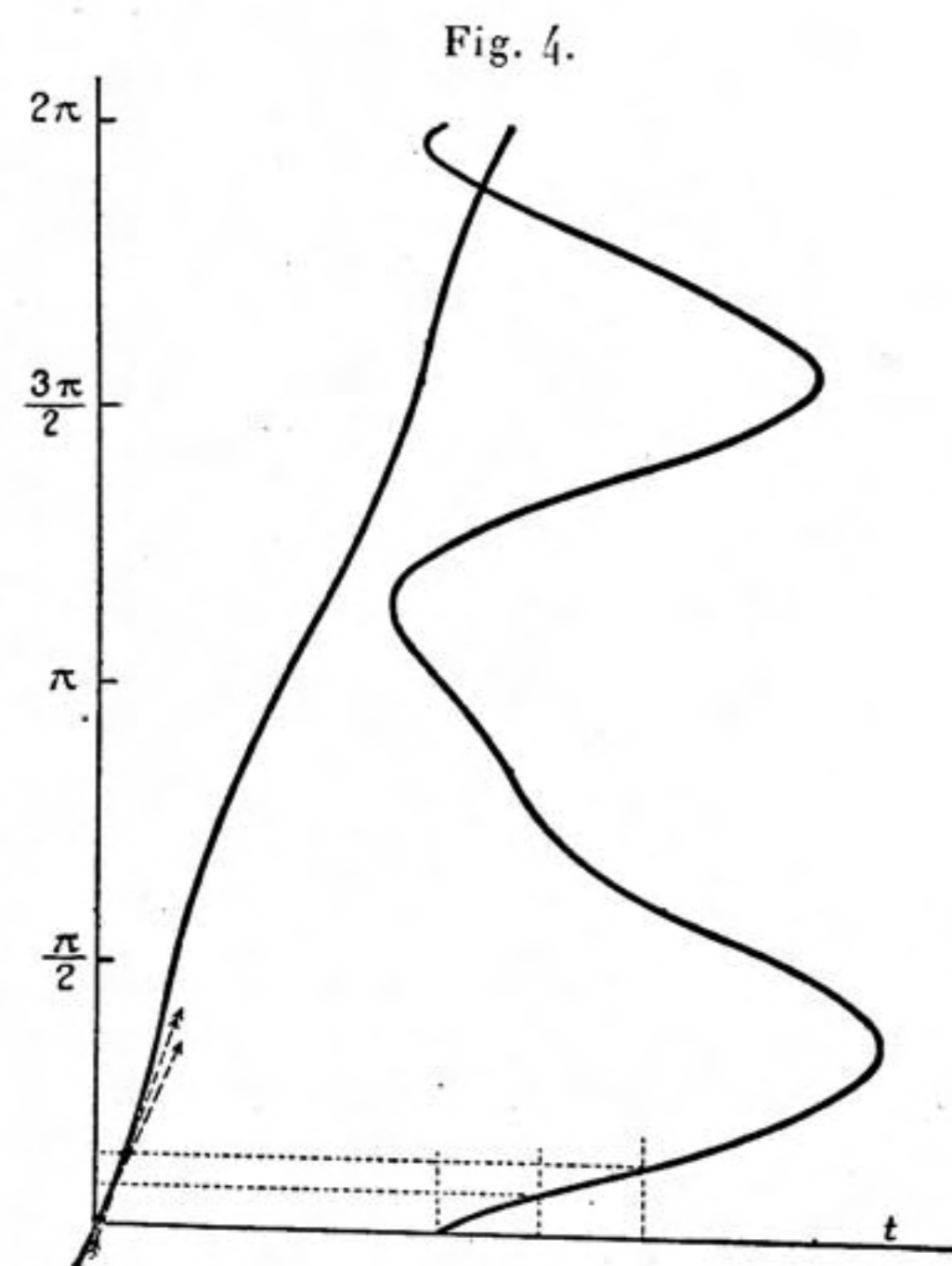
Nous emploierons un procédé d'intégration approchée plus rapide inspiré de la méthode de Cauchy-Lipschitz pour les théorèmes d'existence et qu'indique M. E. Cotton dans son Mémoire sur l'intégration approchée des équations différentielles, pour un cas plus général d'ailleurs (*Acta mathematica*, t. 31,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

Dessignons avec les axes Ot (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 Ot 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-

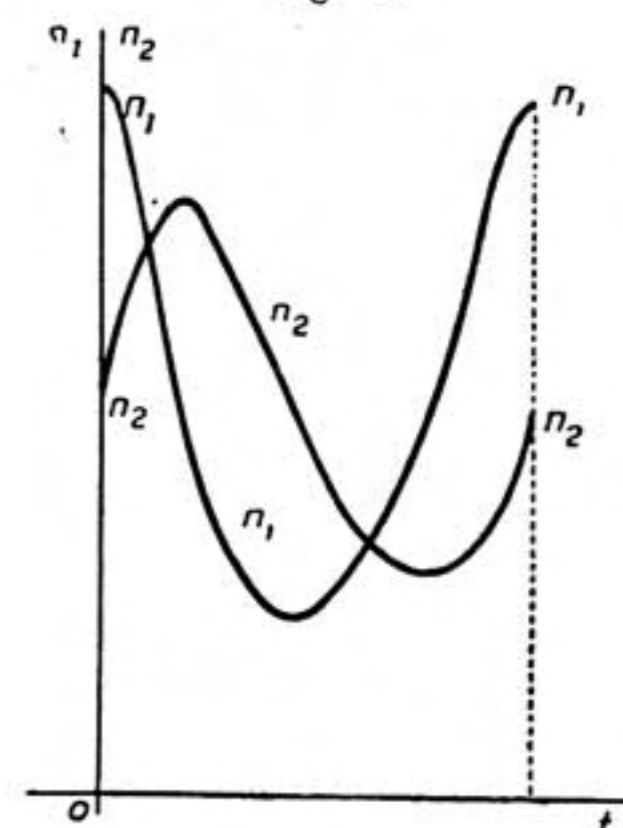


tivement de segments de droite limités aux horizontales précédentes, nous sommes conduits, pour la construction approchée d'une courbe intégrale, à tracer des segments de droite successifs limités aux horizontales marquées, la pente de chacun étant prise égale à la moyenne arithmétique des nombres attachés 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,

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

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

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

On pourra aussi construire

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

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

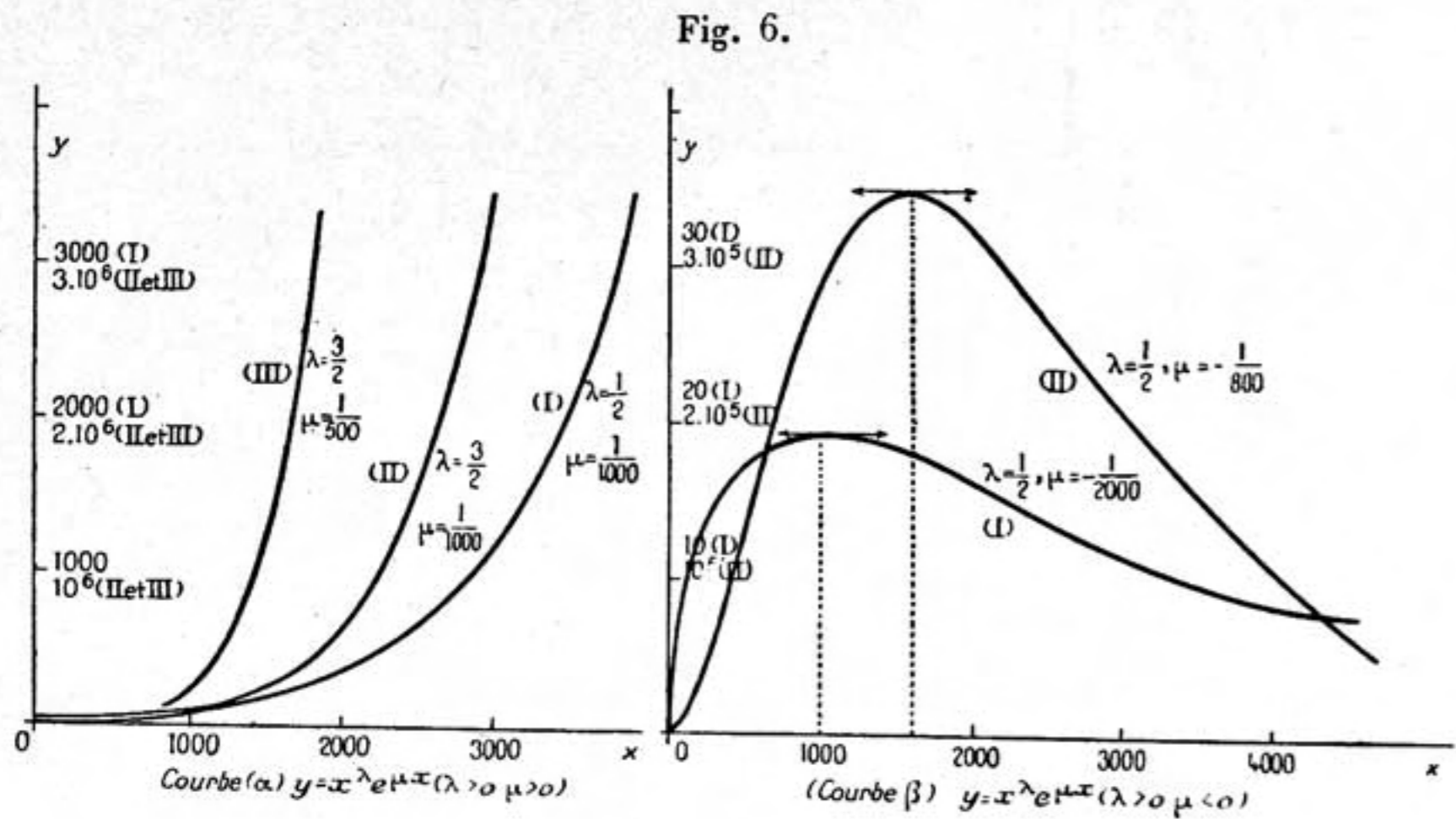
$$XY = C.$$

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

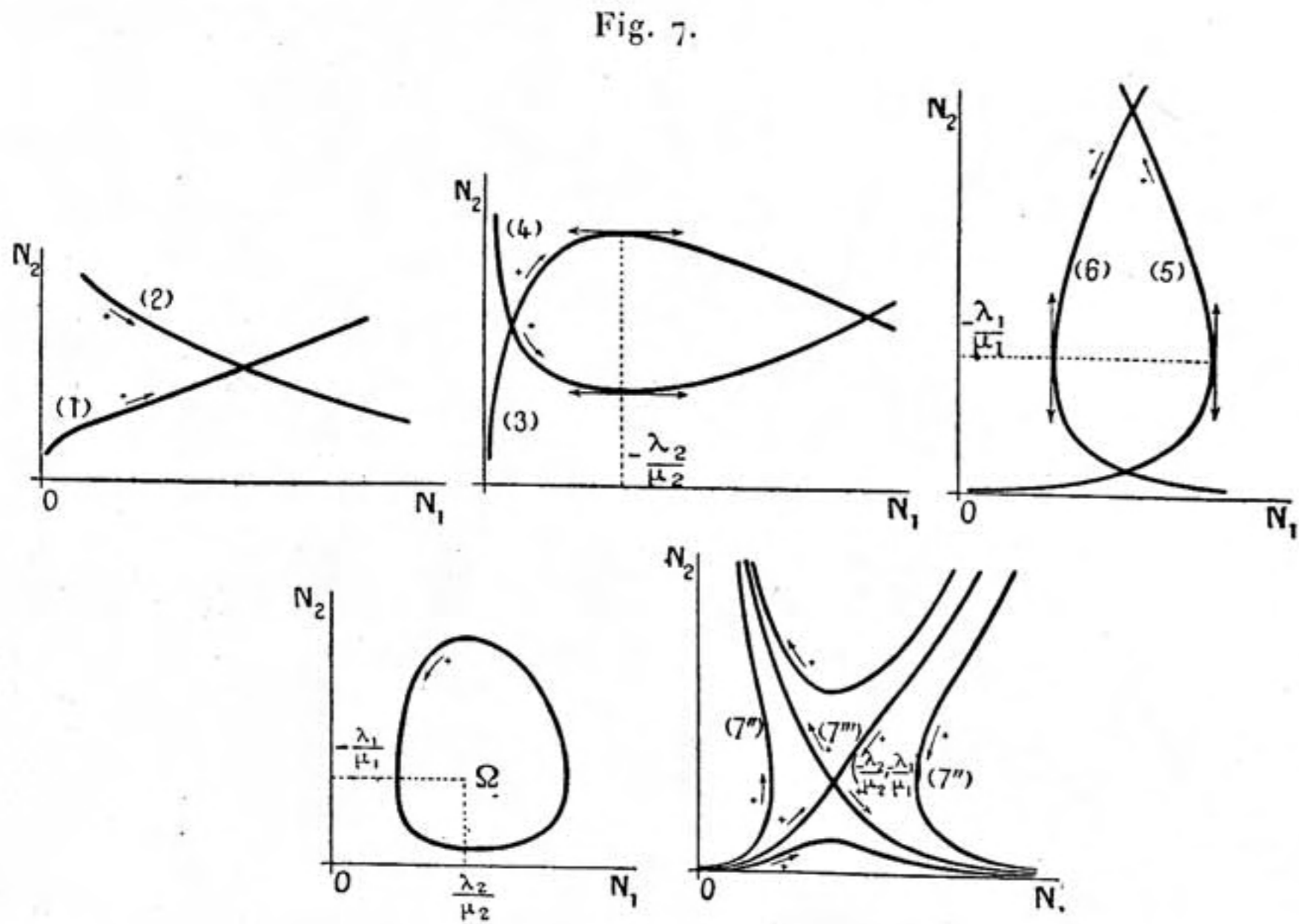
$$\begin{aligned} (\alpha) \quad & y = x^\lambda e^{\mu x} \quad (\lambda > 0, \mu > 0) \\ (\beta) \quad & y = x^\lambda e^{\mu x} \quad (\lambda > 0, \mu < 0) \end{aligned} \quad \left. \vphantom{\begin{aligned} (\alpha) \\ (\beta) \end{aligned}} \right\} \quad (x > 0).$$

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

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

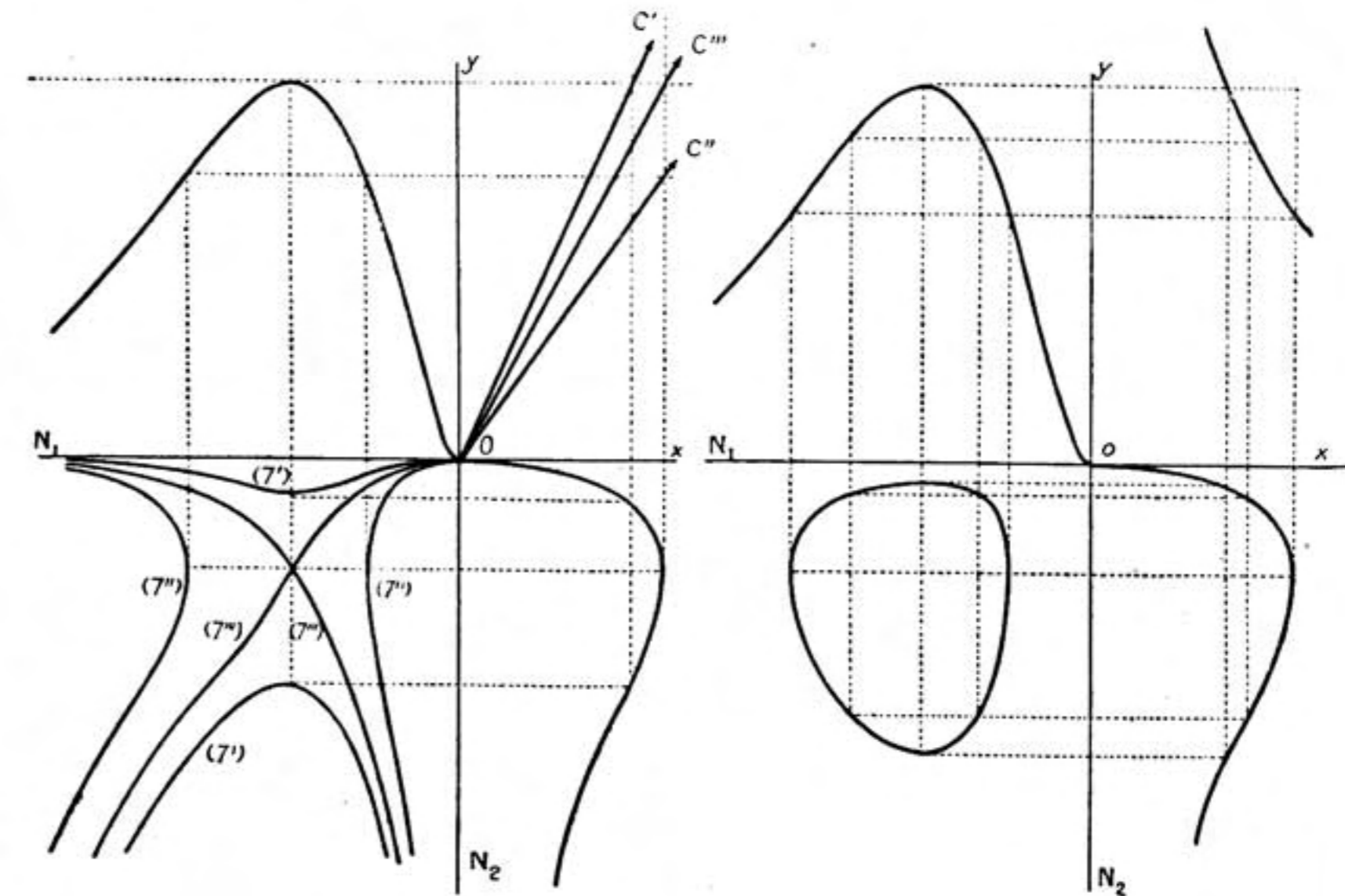
Le tableau suivant donne tous les cas :

$\lambda_1 > 0$	}	$\mu_1 > 0$	$\lambda_2 > 0$	$\mu_2 > 0$	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 8_+ ; pour 8_- tout se passe de la même façon au sens de déplacement près. Cela revient à permuter les espèces.

Laissons de côté ces cas 8_\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

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

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^m)], 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), $\frac{\varphi(N_1)}{N_1 - (-\frac{\lambda_2}{\mu_2})}$, $|\varphi|$ 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 ($2_\pm, 3_+, 4_-, 5_+, 6_+$, 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^m) 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 $N_1 \rightarrow \infty$; 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

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

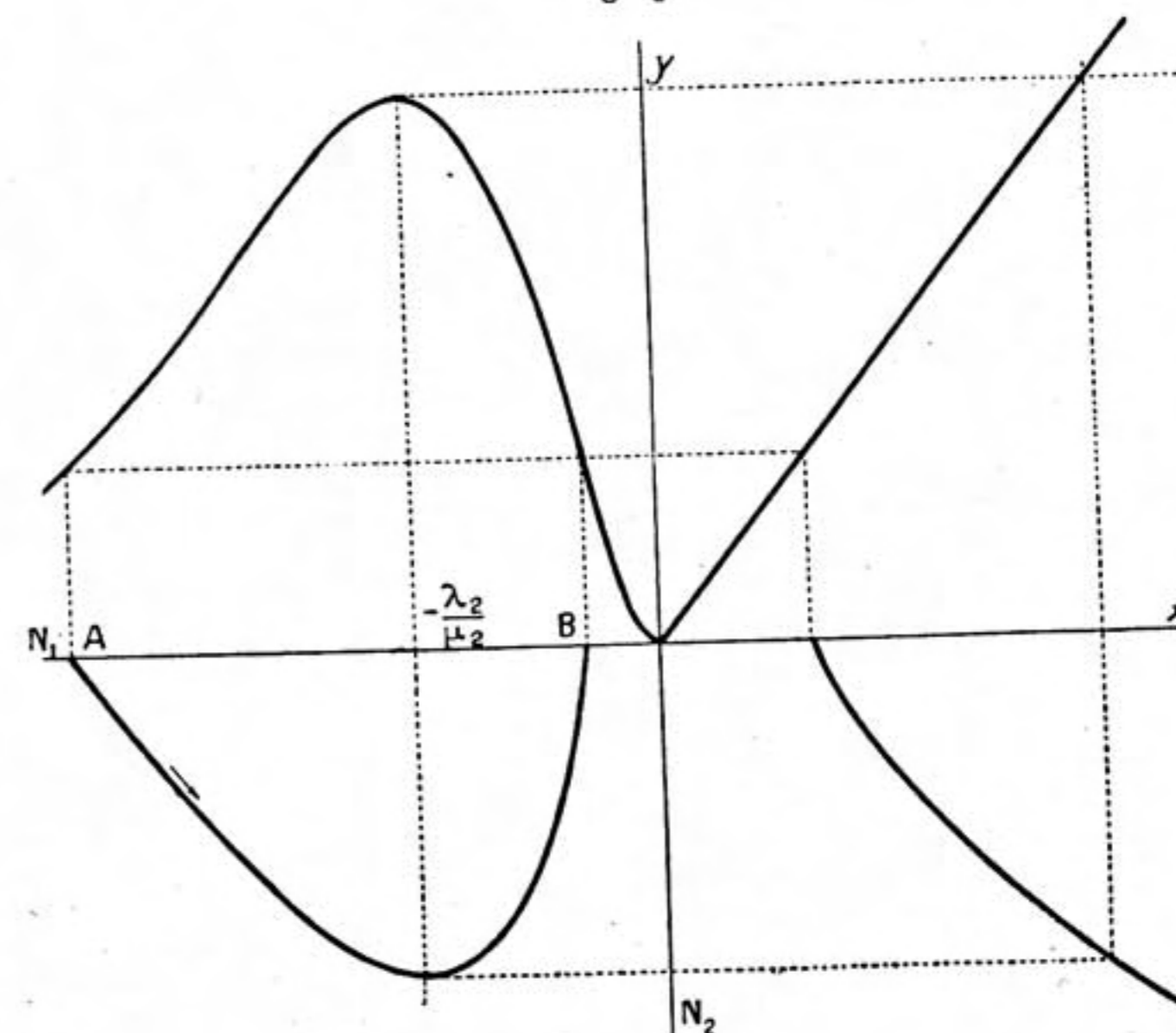
$$\frac{dN_2}{dt} = N_2(\lambda_2 + \mu_2 N_1);$$

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

Fig. 9.



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

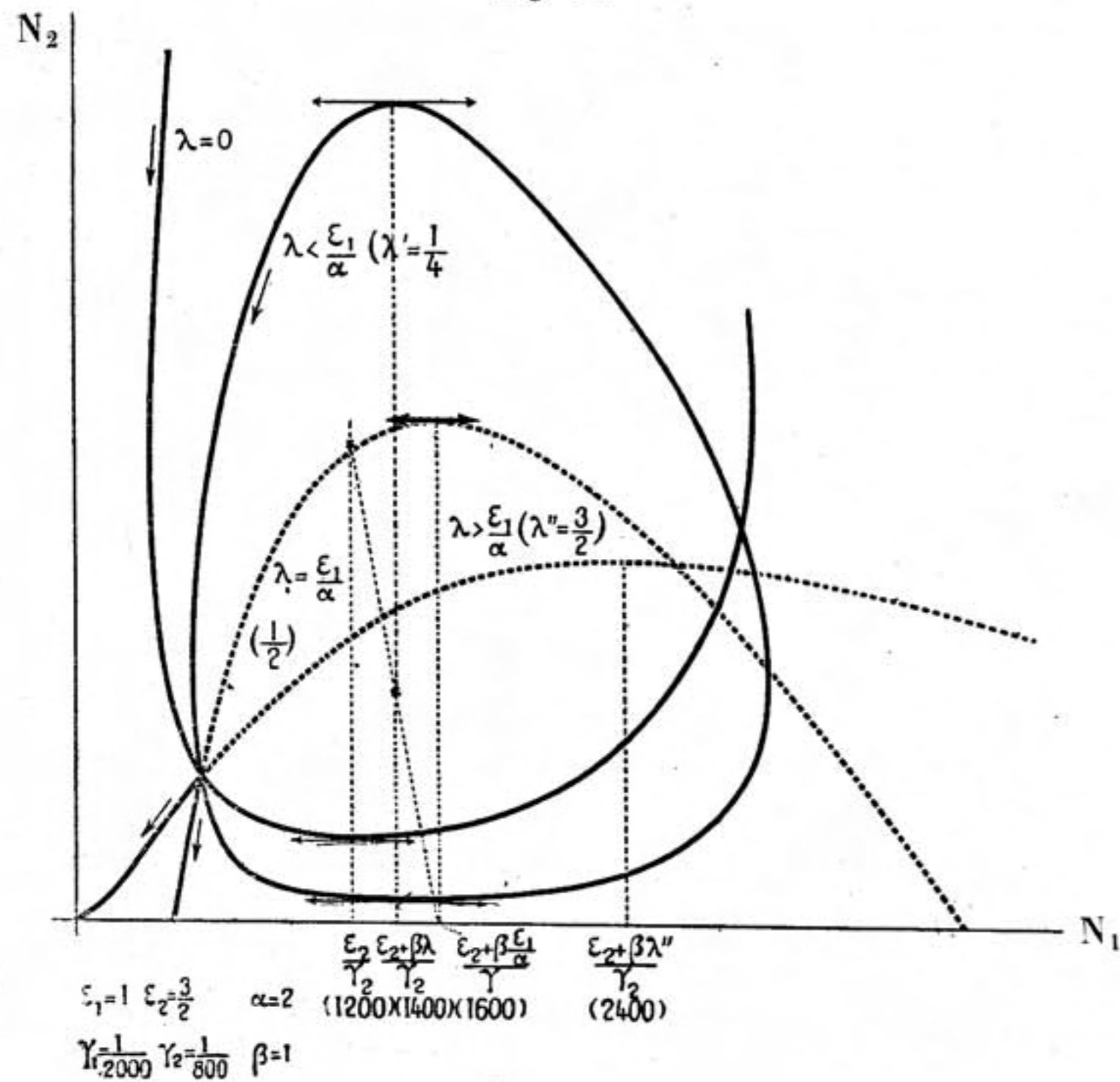
la destruction des espèces :

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

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.