

$$(1) \quad \begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = N_1 [\varepsilon_1 - \gamma_1 F(N_1, N_2, \dots, N_n)], \\ \dots \\ \frac{dN_n}{dt} = N_n [\varepsilon_n - \gamma_n F(N_1, N_2, \dots, N_n)] \end{cases}$$

$(\gamma_1, \dots, \gamma_n, \text{ nombres constants } > 0).$

On en déduit

$$\frac{1}{\gamma_r N_r} \frac{dN_r}{dt} - \frac{1}{\gamma_s N_s} \frac{dN_s}{dt} = \frac{\varepsilon_r}{\gamma_r} - \frac{\varepsilon_s}{\gamma_s}$$

ou

$$\frac{d}{dt} \left[\log N_r^{\frac{1}{\gamma_r}} - \log N_s^{\frac{1}{\gamma_s}} \right] = \frac{\varepsilon_r}{\gamma_r} - \frac{\varepsilon_s}{\gamma_s}$$

d'où

$$\frac{N_r^{\frac{1}{\gamma_r}}}{N_s^{\frac{1}{\gamma_s}}} = C e^{\left(\frac{\varepsilon_r}{\gamma_r} - \frac{\varepsilon_s}{\gamma_s}\right)t} \quad \left(C \text{ constante} = \frac{(N_r^0)^{\frac{1}{\gamma_r}}}{(N_s^0)^{\frac{1}{\gamma_s}}} \right).$$

On verrait comme au Chapitre I qu'il y a (de façon unique), pour les valeurs initiales, des intégrales de (1) continues, positives dans tout intervalle fini (t_0, T) .

Ordonnons les rapports $\frac{\varepsilon_i}{\gamma_i}$ et supposons donc que

$$\frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} > \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} > \dots > \frac{\varepsilon_n}{\gamma_n},$$

en négligeant les cas infiniment peu probables où il y aurait des égalités.

Alors, en étudiant ce qui se passe dans le temps s'écoule indéfiniment

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_r^{\frac{1}{\gamma_r}}}{N_s^{\frac{1}{\gamma_s}}} = \infty, \quad \text{si } r < s.$$

Or toutes les fonctions N_i restent bornées quand t tend vers $+\infty$, comme pour $n=2$. De

$$\lim_{t \rightarrow \infty} \frac{N_i^{\frac{1}{\gamma_i}}}{N_i^{\frac{1}{\gamma_i}}} = \infty \quad (i > 1)$$

résulte donc que tous les $N_i (i \geq 2)$ tendent vers zéro.

En raisonnant à peu près comme dans le cas de deux espèces on conclut que :

CHAPITRE II.

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

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

I. — ESPÈCES SE DISPUTANT LA MÊME NOURRITURE.

1. Comme dans le cas de deux espèces, supposons qu'avec une nourriture suffisante pour satisfaire la voracité des individus, il y ait des coefficients d'accroissement positifs et constants $\varepsilon_1, \dots, \varepsilon_n$. Dans les conditions ordinaires réelles, la diminution de nourriture altérera ces coefficients. En représentant la nourriture dévorée par unité de temps par $F(N_1, \dots, N_n)$, fonction positive s'annulant pour

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

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

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

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

On pourra préciser en prenant en première approximation

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

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

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

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

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

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

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

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

PREMIÈRE ÉTUDE DE LA COEXISTENCE D'UN NOMBRE QUELCONQUE D'ESPÈCES. 39
temps dt , l'espèce (s) s'accroît grâce aux rencontres avec l'espèce (r) de

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

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

Donc, si l'on pose

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

En posant

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

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

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

comme plus haut.

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

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

ou

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

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

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

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

$$a_{21} = \mu_1 \beta_1 \quad (\beta_1 > 0 \text{ arbitraire}), \quad \text{d'où} \quad \mu_1 = \frac{a_{21}}{\beta_1},$$

$$\beta_2 = -\frac{a_{21}}{\mu_2} = \frac{a_{12}}{\mu_2} \quad \mu_2 = \frac{a_{12}}{\beta_2},$$

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

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

$$\frac{dN_1}{dt} = (\varepsilon_1 + \gamma'_1 N_2) N_1,$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (\varepsilon_2 - \gamma_2 N_1 + \gamma'_2 N_3) N_2,$$

$$\dots \dots \dots$$

$$\frac{dN_r}{dt} = (\varepsilon_r - \gamma_r N_{r-1} + \gamma'_r N_{r+1}) N_r,$$

$$\dots \dots \dots$$

$$\frac{dN_n}{dt} = (\varepsilon_n - \gamma_n N_{n-1}) N_n$$

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

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

$$\gamma_1 = \frac{a_{21}}{\beta_1}, \quad -\gamma_2 = \frac{a_{12}}{\beta_2}, \quad \gamma'_2 = \frac{a_{32}}{\beta_2}, \quad \dots,$$

$$-\gamma_r = \frac{a_{r-1,r}}{\beta_r}, \quad \gamma'_r = \frac{a_{r+1,r}}{\beta_r}, \quad \dots, \quad \gamma_n = \frac{a_{n-1,n}}{\beta_n},$$

$$a_{rs} = -a_{sr},$$

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

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

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

propriété $a_{rs} = -a_{sr}$

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

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

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

Donc à partir de l'instant initial t_0

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

et

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

On en déduit aisément le résultat annoncé.

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

$$\frac{\frac{d}{dt} \sum_{r=1}^n \beta_r N_r}{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r} > \varepsilon,$$

d'où

$$\log \frac{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r}{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0} > \varepsilon(t - t_0) \quad \text{ou} \quad \sum_{r=1}^n \beta_r N_r > \sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0 e^{\varepsilon(t-t_0)}$$

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

$$\sum_{r=1}^n N_r > \left(\frac{\sum_{r=1}^n \beta_r N_r^0}{\alpha} \right) e^{\varepsilon(t-t_0)},$$

d'où la conclusion annoncée.

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

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

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

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

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

d'où

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

De (8), on déduit alors

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

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

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

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

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

la somme précédente devient

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

Donc

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

La comparaison avec (5) donne immédiatement

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

d'où

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

ou

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

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

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

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

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

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

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

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

et, d'une façon générale,

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

ou

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

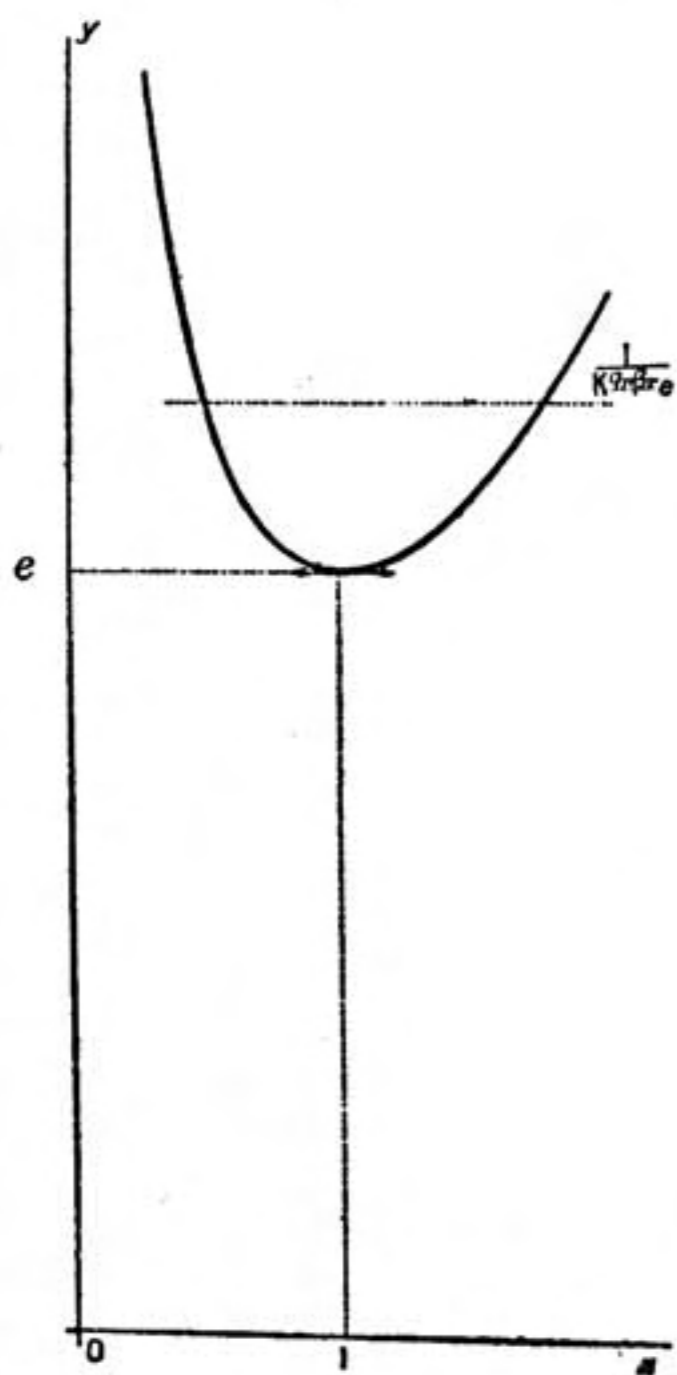
Il suffit de construire la courbe (1)

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

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

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

Fig. 11.



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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

tels que $|N(t) - N(t')|$ soit supérieur à un certain nombre *positif* fixe indépendant de T (¹). Aussi dira-t-on que les fluctuations sont *non amorties*.

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

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

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

$$\frac{dN_r}{dt} > \lambda_r - \varepsilon = \gamma_1 > 0 \quad \text{si } \lambda_r > 0 \quad (\varepsilon > 0 \text{ assez petit}),$$

ou

$$\frac{dN_r}{dt} < \lambda_r + \varepsilon' = -\gamma_1' < 0 \quad \text{si } \lambda_r < 0 \quad (\varepsilon' < 0 \text{ assez petit}),$$

d'où

$$N_r - (N_r)_{t_1} > \gamma_1 (t - t_1),$$

ou bien

$$N_r - (N_r)_{t_1} < -\gamma_1' (t - t_1),$$

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

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

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

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

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

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

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

(¹) Soient S_T , I_T les bornes supérieure et inférieure de $N(t)$ pour $t \geq T$, (elles appartiennent à l'intervalle de variation) quand T tend vers l'infini, S_T ne croît pas, donc a une limite S et I_T qui ne décroît pas tend de même vers une limite $I \leq S$ (I et S sont dites plus *petite* et plus *grande* limite pour $t = \infty$); si l'on avait $I = S$, $N(t)$ tendrait vers ce nombre. Donc $I < S$. Et il suffit de prendre $\frac{S-I}{2}$ pour le nombre positif du texte.

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

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

Or,

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

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

Donc, l'égalité entraînerait que

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

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

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

Intégrons entre t_0 et t les deux membres des équations fondamentales

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

Il vient

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

Introduisons

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

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

On aura

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

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

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

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

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

puisque $\log \frac{N_r}{N_0}$ reste borné.

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

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

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

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

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

et le déterminant fondamental D est de la forme

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

10. Revenant maintenant aux hypothèses du n° 3, étudions les *petites fluctuations* autour de l'état stationnaire dont nous avons démontré la stabilité.

Les équations fondamentales

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

peuvent s'écrire en introduisant les nombres q_i racines de

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

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

En posant

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

il vient enfin

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

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

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

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

Cherchons des solutions de la forme

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

La substitution nous donne la condition nécessaire et suffisante

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

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

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

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

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

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

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

on pourra donc trouver n solutions (15),

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

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

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

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

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

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

On déduit de ces égalités, respectivement,

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

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

d'où, par addition,

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

et

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

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

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

$$ib_1, \quad ib_2, \quad \dots, \quad ib_{\frac{n}{2}},$$

$$-ib_1, \quad -ib_2, \quad \dots, \quad -ib_{\frac{n}{2}},$$

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

$$A_1 e^{ibt}, \quad A_2 e^{ibt}, \quad \dots, \quad A_n e^{ibt},$$

$$A'_1 e^{-ibt}, \quad A'_2 e^{-ibt}, \quad \dots, \quad A'_n e^{-ibt},$$

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

$$A_1 e^{ibt} + A'_1 e^{-ibt},$$

$$\dots,$$

$$A_n e^{ibt} + A'_n e^{-ibt};$$

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

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

la solution

$$(A_1 + A'_1) \cos bt + i(A_1 - A'_1) \sin bt,$$

$$\dots,$$

$$(A_n + A'_n) \cos bt + i(A_n - A'_n) \sin bt,$$

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

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

$$1^{re} \quad v_1 = L_1 \cos b_1 t + M_1 \sin b_1 t, \quad \dots, \quad v_n = L_n \cos b_1 t + M_n \sin b_1 t,$$

$$\dots,$$

$$\left(\frac{n}{2}\right)^{ieme} \quad v_1 = L_{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} t + M_{\frac{n}{2}} \sin b_{\frac{n}{2}} t, \quad \dots, \quad v_n = L_n \cos b_{\frac{n}{2}} t + M_n \sin b_{\frac{n}{2}} t,$$

ou

$$1^{re} \quad v_1 = \mu_1 \cos b_1 (t - \nu_1), \quad \dots, \quad v_n = \mu_n \cos b_1 (t - \nu_n),$$

$$\dots,$$

$$\left(\frac{n}{2}\right)^{ieme} \quad v_1 = \mu_{\frac{n}{2}} \cos b_{\frac{n}{2}} \left(t - \nu_{\frac{n}{2}}\right), \quad \dots, \quad v_n = \mu_n \cos b_{\frac{n}{2}} \left(t - \nu_n\right),$$

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

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

(1) On sait que

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

Grâce à cette remarque et en combinant linéairement les $\frac{n}{2}$ solutions précédentes, on obtient finalement une solution dépendant de n constantes,

$$(19) \quad \begin{cases} C_1 \dots C_n \mu_i^{\frac{n}{2}} \alpha_i \dots \alpha_n \\ \nu_1 = C_1 \mu_1^{\frac{n}{2}} \cos b_1 (t - \nu_1^1 - \alpha_1) + C_2 \mu_1^{\frac{n}{2}} \cos b_2 (t - \nu_1^2 - \alpha_2) + \dots \\ \quad + C_n \mu_1^{\frac{n}{2}} \cos b_n \left(t - \nu_1^{\frac{n}{2}} - \alpha_n \right), \\ \dots \\ \nu_n = C_1 \mu_n^{\frac{n}{2}} \cos b_1 (t - \nu_n^1 - \alpha_1) + C_2 \mu_n^{\frac{n}{2}} \cos b_2 (t - \nu_n^2 - \alpha_2) + \dots \\ \quad + C_n \mu_n^{\frac{n}{2}} \cos b_n \left(t - \nu_n^{\frac{n}{2}} - \alpha_n \right). \end{cases}$$

De ce que tous les b_i sont distincts, il résulte (voir les Cours d'Analyse) que cette solution dépendant de n constantes arbitraires est la solution la plus générale.

De $n_r = 1 + \nu_r$, $N_r = n_r q_r$, on déduit la solution générale des petites fluctuations, et l'on conclut que les petites fluctuations peuvent être considérées comme résultant de la superposition de $\frac{n}{2}$ fluctuations sinusoidales de périodes différentes $\frac{2\pi}{b_1}, \dots, \frac{2\pi}{b_n}$.

En négligeant le cas infiniment peu probable où ces périodes seraient commensurables entre elles, il n'y a donc pas de périodicité.

11. Nous venons de voir que si un état stationnaire est possible, il y a des fluctuations bornées non amorties que nous venons de préciser dans le cas où elles sont petites. Que peut-on dire sans cette hypothèse de possibilité d'état stationnaire?

A priori, il se peut qu'une ou plusieurs espèces disparaissent, ou bien deviennent infiniment nombreuses. Sinon, c'est-à-dire si, quand le temps s'écoule indéfiniment, toutes les espèces subsistent avec des variations bornées, il y a sûrement, s'il n'y a pas état stationnaire, des fluctuations non amorties, car le raisonnement du n° 7 prouve que les N_i ne sauraient alors avoir tous des limites dans les intervalles où ils varient (¹); de plus, d'après le n° 8, les moyennes asymptotiques

(¹) On voit d'abord que s'il y a des limites, elles sont racines des équations (6); comme les N_i restent dans des intervalles (k_i, K_i) par hypothèse, il en serait de même

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

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

d'où, en passant à la limite,

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

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

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

On a déjà dit (voir n° 3) que

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

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

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

en résolvant par rapport aux N_s ,

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

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

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

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

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

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

ou

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

d'où, en intégrant,

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

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

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

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

13. Le déterminant fondamental

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

symétrique gauche d'ordre impair est nul.

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

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

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

quel que soit i .

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

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

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

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

Alors, partons des équations

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

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

$$\sum_r R_r \beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = \sum_r \varepsilon_r \beta_r R_r$$

puisque

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

d'où, en intégrant,

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

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

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

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

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

A côté de l'intégrale première

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

et en même temps à

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

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

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

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

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

il vient

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

En transportant dans la dernière relation, il vient

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

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

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

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

et adjoignons

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

qui satisfont, d'après (24)-(25), à

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

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

d'où (voir plus haut)

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

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

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

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

tous les R_r sont donc du signe de

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

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

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

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

Le déterminant fondamental est

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

et l'on pourra prendre

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

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

Quant aux intégrales premières,

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

$$(27) \quad N_1^{\beta_1 a_{12}} N_2^{\beta_2 a_{21}} N_3^{\beta_3 a_{31}} = \text{const.},$$

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

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

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

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

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

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

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

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

d'intégrale première,

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

ou

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

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

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

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

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

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

et de même une limite supérieure pour N_1 .

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

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

d'où

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

puis

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

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

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

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

Pour aller plus loin, supposons d'abord

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

Alors, les fonctions intégrales N_1, N_3 satisfont à

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

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

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

Supposons maintenant

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

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

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

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

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

$$N_2 = \frac{\alpha_3 \beta_3}{b} (1 + v_2), \quad N_3 = \frac{\alpha_2 \beta_2}{b} (1 + v_3),$$

et négligeant dans les équations différentielles entre N_1, v_2, v_3 , les

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

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

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

⁽²⁾ On peut ajouter dans cette hypothèse $\frac{\alpha_3 \beta_3}{b} < \frac{\alpha_1 \beta_1}{a}$ quelques renseignements sur les fonctions N_2 et N_3 .

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

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

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

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

PREMIÈRE ÉTUDE DE LA COEXISTENCE D'UN NOMBRE QUELCONQUE D'ESPÈCES. 67
doubles produits de ces quantités petites. Il vient

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

De la première équation, on tire

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

Les deux autres deviennent

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

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

$$\begin{aligned} & A \sqrt{\alpha_2} \sin(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B), \\ & A \sqrt{\alpha_3} \cos(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B), \end{aligned}$$

d'où, en ajoutant la solution particulière,

$$\begin{aligned} & \frac{a K N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)}, \quad \frac{-a \alpha_3 N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)} \\ & \left(K = \frac{a \alpha_3 \beta_3}{\beta_1 \beta_1} - \alpha_1 \right), \end{aligned}$$

qu'on obtient en cherchant une solution de la forme

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

la solution générale de (32),

$$\begin{aligned} v_2 &= A \sqrt{\alpha_2} \sin(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B) + \frac{a K N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)}, \\ v_3 &= A \sqrt{\alpha_3} \cos(\sqrt{\alpha_2 \alpha_3} t + B) - \frac{a \alpha_3 N_1^0}{\beta_2 (K^2 + \alpha_2 \alpha_3)} e^{K(t-t_0)}, \end{aligned}$$

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

c'est-à-dire D.

Avec deux rangées de numéros différents, il vient :

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

On en déduit :

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

et

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

coefficients des éléments d'une ligne ou colonne de Δ . Il est alors immédiat que

$$(\alpha_1 x_1 + \alpha_2 x_2 + \dots + \alpha_n x_n)^2 = \sum_p \sum_q A_{pq} x_p x_q = D,$$

car

$$\begin{aligned} (\alpha_p)^2 &= A_{pp}, \\ \alpha_p \alpha_q &= A_{pq}. \end{aligned}$$

Cette dernière égalité est vraie en module puisque

$$A_{pp} A_{qq} = (A_{pq})^2$$

et d'autre part la proportionnalité

$$\frac{\alpha_p}{A_{pp}} = \frac{\alpha_q}{A_{pq}}$$

montre que le signe de $\alpha_p \alpha_q$, s'il n'est pas nul, est celui de $A_{pp} A_{pq}$, c'est-à-dire de A_{pq} .

Si le théorème est vrai pour $n - 1$, il l'est donc pour $n + 1$ et comme il l'est évidemment pour un déterminant du second ordre, il l'est pour un déterminant d'ordre pair quelconque.

18. Les déterminants ont leur principale application dans la théorie des systèmes d'équations linéaires, bien classique et dont nous allons rappeler les résultats principaux.

Considérons un système de p équations à n inconnues :

$$\begin{aligned} a_{11} x_1 + a_{12} x_2 + \dots + a_{1n} x_n &= b_1, \\ \dots & \dots \\ a_{p1} x_1 + a_{p2} x_2 + \dots + a_{pn} x_n &= b_n \end{aligned}$$

et le tableau des coefficients des inconnues

$$\begin{array}{cccc} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n}, \\ \dots & \dots & \dots & \dots, \\ a_{p1} & a_{p2} & \dots & a_{pn}, \end{array}$$

dont on supposera que tous les éléments ne sont pas nuls.

En prenant un même nombre de lignes et colonnes et les éléments qui sont aux intersections, on forme ainsi des déterminants et il y en a de non nuls (au moins un d'ordre 1). L'ordre le plus grand des ordres de ces derniers déterminants est appelé *rang* du système. Il peut y avoir plusieurs de ces déterminants non nuls d'ordre égal à ce rang. On en choisit un quelconque qu'on appellera *déterminant principal*, les équations fournissant ses lignes sont dites *principales*; et les inconnues correspondant à ses colonnes, *inconnues principales*.

Cela posé : 1° Rang $r = p \leq n$, c'est-à-dire toutes les équations sont principales.

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

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

avec

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

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

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

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

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

avec

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

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

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

Rangons au début inconnues et équations principales; dans le système

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

de déterminant principal

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

considérons l'équation non principale

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

Le déterminant

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1r} & b_1 \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{r1} & \dots & a_{rr} & b_r \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{r+\alpha,1} & \dots & a_{r+\alpha,r} & b_{r+\alpha} \end{vmatrix}$$

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

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

Exemple : Considérons le système

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

où

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix} = 0,$$

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

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n-1} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n-1,1} & \dots & a_{n-1,n-1} \end{vmatrix} \neq 0$$

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

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n-1}b_1 \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn-1}b_n \end{vmatrix} = 0$$

ou

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

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

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

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

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

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

d'équations et il y a une infinité de solutions qu'on obtient en donnant des valeurs arbitraires aux inconnues non principales et résolvant ensuite par rapport aux autres.

Étudions de façon approfondie le cas de n équations linéaires homogènes à n inconnues, vu l'usage important qu'on en fait dans ce chapitre

$$\begin{aligned} a_{11}x_1 + \dots + a_{1n}x_n &= 0, \\ \dots & \dots \\ a_{n1}x_1 + \dots + a_{nn}x_n &= 0. \end{aligned}$$

Si le rang est égal à n , c'est-à-dire si

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & \dots & a_{1n} \\ \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & \dots & a_{nn} \end{vmatrix} \neq 0,$$

il n'y a que la solution 0 .

Si le rang est égal à $n-1$, c'est-à-dire si un mineur au moins de D est non nul il y a une infinité de solutions constituées par des nombres arbitrairement proportionnels à des nombres non tous nuls. En effet :

Écrivons les premières, les équations et inconnues principales. Le système équivaut à

$$\begin{aligned} a_{11}x_1 + \dots + a_{1n-1}x_{n-1} + a_{1n}x_n &= 0, \\ \dots & \dots \\ a_{n-1,1}x_1 + \dots + a_{n-1,n}x_n &= 0, \end{aligned}$$

$$\delta = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & \dots & a_{1n-1} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n-1,1} & \dots & \dots & a_{n-1,n-1} \end{vmatrix} \neq 0,$$

dont la solution générale s'obtient en donnant à x_n une valeur arbitraire et résolvant par rapport aux autres inconnues, d'où, en introduisant les coefficients α_{pq} de δ ,

$$\begin{aligned} x_1 &= -\frac{1}{\delta} (x_{11} a_{1n} + x_{21} a_{2n} + \dots + x_{n-1,1} a_{n-1,n}) x_n = L_1 x_n, \\ \dots & \dots \\ x_{n-1} &= -\frac{1}{\delta} (x_{1,n-1} a_{1n} + \dots + x_{n-1,n-1} a_{n-1,n}) x_n = L_{n-1} x_n. \end{aligned}$$

La solution générale est donc donnée par

$$\frac{x_1}{L_1} = \dots = \frac{x_{n-1}}{L_{n-1}} = \frac{x_n}{1}$$

et le théorème est démontré.

Ajoutons que les éléments d'une ligne quelconque du déterminant adjoint de D constituent une solution, car

$$a_{i1}\Lambda_{j1} + \dots + a_{in}\Lambda_{jn} = 0,$$

quels que soient les entiers i et j (pris dans $1, 2, \dots, n$). C'est vrai si $i \neq j$

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

Les lignes du déterminant adjoint sont donc proportionnelles.

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

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

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

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

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

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

$$f_1 = z_1, \quad \dots, \quad f_p = z_p$$

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

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

CHAPITRE III.

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

I. *Première extension*. — On fait dépendre du nombre de ses individus le coefficient d'accroissement de chaque espèce vivante seule (en conservant l'hypothèse des équivalents). — 1. Nouvelles équations différentielles. — 2. Premières conséquences. — 3. Cas de possibilité d'un état stationnaire : il y a alors un état limite qui est celui-là. — 4. Rôle d'amortissement d'une certaine forme quadratique. — 5. Petites variations. — 6. Cas d'impossibilité d'un état stationnaire. — 7. Extension aux hypothèses précises adoptées dans 1. — 8. Reprise de l'étude du cas de trois espèces examiné au Chapitre II.

II. *Théorie beaucoup plus générale*. — On prend pour expression de $\frac{1}{N_i} \frac{dN_i}{dt}$ une fonction linéaire quelconque de N_i . Extension des résultats précédents. — 9. Équations différentielles. — 10. Hypothèse de l'existence d'une forme quadratique définie positive jouant le rôle de celle du paragraphe I et entraînant la résolubilité du système de l'état stationnaire. — 11. Cas où toutes les racines de ce système sont positives et petites variations. Autres cas.

III. *Associations conservatives et dissipatives* : 12. Systèmes conservatifs. Définition et conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés au Chapitre II (§ II, III, IV). — 13. Théorèmes sur la valeur d'une association conservative. — 14. Systèmes dissipatifs. Définition et recherche de conditions caractéristiques. Ce sont ceux étudiés dans les deux paragraphes précédents. — 15. Propriétés de la valeur d'une association dissipative. — 16. Perturbation dans un système variant au voisinage d'un état d'équilibre stable par l'apport d'individus, en petits nombres, d'espèces nouvelles. — 17. Applications de cette dernière étude. — 18. Nouvelle extension des hypothèses fondamentales.

IV. *Introduction de l'hypothèse de variation des conditions extérieures* : 19. Dans le cas de petites variations. Superposition des variations propres et des fluctuations dues à des causes externes périodiques.

Note mathématique : 20. Sur les formes quadratiques.

I. — PREMIÈRE EXTENSION DES HYPOTHÈSES.

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