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 $x_1, \ldots, x_n$ un polynome homogène et du premier degré par rapport à l'ensemble des x_i

$$f \equiv a x_1 + \ldots + l x_n.$$

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 $x_1, \ldots, x_n$ 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

$$f_1 = \alpha_1, \qquad \ldots, \qquad f_p = \alpha_p$$

admet une solution quels que soient les α_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 $\lambda_1 f_1 + \ldots + \lambda_p f_p$ 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 DES HYPOTHÈSES.

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

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

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

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

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

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

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

L'intégration donne aisément

$$N = K\,\frac{\varepsilon\, e^{\varepsilon t}}{1 + K\lambda\, e^{\varepsilon t}}$$

de limite $\frac{\varepsilon}{\lambda}$ pour $t = +\infty$ si $\varepsilon > 0$. N ne tend plus vers $+\infty$ quand $\varepsilon > 0$.

Considérons maintenant, dans un milieu délimité donné, n espèces coexistantes ayant des actions réciproques et comme seule modification aux raisonnements du n° 2 (Chap. II), qui conduisent, avec l'hypothèse des équivalents pour le cas général, aux équations différentielles (3) du Chapitre II, remplaçons les coefficients d'accroissements ε_r par des fonctions linéaires

$$\varepsilon_r - \lambda_r N_r \qquad (\lambda_r > 0).$$

On obtient les équations fondamentales

$$(1) \qquad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r - \lambda_r \beta_r N_r + \sum_{s}^{n}\!{}_{1}\, a_{sr} N_s\right) N_r \qquad (a_{sr} = -a_{rs}).$$

En posant $a_{rr} = \lambda_r \beta_r$ au lieu de $a_{rr} = 0$, elles s'écriront

$$(2) \qquad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r \beta_r - \sum_{s=1}^{n} a_{rs} N_s\right) N_r$$

avec

$$a_{rs} = -a_{sr} \qquad (r \neq s),$$
$$a_{rr} > 0.$$

2. Faisons une étude analogue à celle du chapitre précédent *pour tout système de solutions* > 0 *dans* $(t_0, +\infty)$: on verra d'abord de la même façon que si tous les ε_i sont négatifs, les espèces s'épuisent toutes, et que si un seul ε_i est positif, elles ne peuvent toutes s'épuiser; enfin, que si tous les ε sont nuls, les N_i restent bornés. Ces résultats s'interprètent immédiatement si l'on remarque que les λ_i devant naturellement être très petits, les ε_i représentent sensiblement les coefficients d'accroissement quand les espèces sont peu nombreuses.

Il est intéressant de constater que, grâce aux nouvelles équations qui sont valables même pour de grandes valeurs des N, dans toute solution du système (1) correspondant à des valeurs initiales $N_r^0 > 0$, les fonctions composantes N_r supposées continues dans $(t_0 + \infty)$, donc > 0 [1] sont telles qu'aucune ne peut rester, à partir d'un certain temps, supérieure à un nombre pris assez grand. En effet, d'après (1),

$$\sum_{1}^{n} \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{1}^{n} \beta_r(\varepsilon_r - \lambda_r N_r) N_r.$$

Soit m_r le maximum, qui est $\geqq 0$, du binome $\varepsilon_r \beta_r N_r - \beta_r \lambda_r N_r^2$, puis ν_r tel que $N_r > \nu_r$ entraîne

$$\varepsilon_r \beta_r N_r - \beta_r \lambda_r N_r^2 < -\sum_{s=1}^{n} m_s - \eta \qquad (\eta > 0).$$

---

(1) Les fonctions constituant une solution sont analytiques, c'est-à-dire développables en série entière de $t - t_0$ au voisinage de chaque valeur t_0 de t de leur intervalle d'existence et continuité (cela résulte de la forme des équations). Si une fonction s'annule en un point de cet intervalle, toutes ses dérivées successives seront nulles pour cette valeur de t, comme cela résulte des dérivations successives de

$$\frac{dN_r}{dt} = \varphi(t) N_r$$

et par suite la fonction serait nulle au voisinage. On en déduit qu'elle serait nulle dans tout l'intervalle de continuité.

Donc, en supposant $N_i^0 \geqq 0$, si $N_i^0 = 0$, toujours $N_i = 0$; si $N_i^0 > 0$, toujours $N_i > 0$, ce qui est plus général que dans le texte.

Alors il est immédiat que si l'un des N_r, soit N_i, dépasse ν_i, on aura, à ce moment,

$$\sum_1^n \beta_r \frac{dN_r}{dt} < -\eta.$$

Si donc, ce N_i restait supérieur à ν_i à partir de t_1, on aurait, à partir de cet instant,

$$\sum_r^n{}_1 \beta_r N_r < -\eta t + \text{const.}$$

et le premier membre finirait par être négatif, ce qui est impossible.

3. Pour faire une étude plus complète, *introduisons les équations de l'état stationnaire*

$$\varepsilon_r\beta_r = \sum_{s=1}^n a_{rs} N_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, n) \tag{3}$$

et son déterminant, qui est le « déterminant fondamental » du système (2),

$$D = \begin{vmatrix} a_{11} & a_{12} & \ldots & a_{1n} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ a_{n1} & a_{n2} & \ldots & a_{nn} \end{vmatrix}.$$

Il n'est pas nul, sinon les $\sum_{s=1}^n a_{rs} N_s$ s'annuleraient pour des valeurs non toutes nulles attribuées aux N_i, puisque le système d'équations homogènes

$$\sum_{s=1}^n a_{rs} N_s = 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

serait de rang inférieur au nombre des inconnues. Alors

$$\sum_{r=1}^n \left(\sum_{s=1}^n a_{rs} N_s \right) N_r = \sum_r \sum_s a_{rs} N_r N_s = \sum_{r=1}^n a_{rr} N_r^2$$

devrait s'annuler pour des valeurs non toutes nulles des N_r, ce qui est impossible puisque *tous* les a_{rr} sont positifs.

Les équations (3) admettront donc une solution unique $q_1 \ldots q_n$.

Supposons *tous* ces $q_i > 0$. Le système (2) pourra s'écrire

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{s=1}^n (q_s - N_s) a_{rs} N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

ou, en posant $n_r = \dfrac{N_r}{q_r}$,

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_{s=1}^n q_s a_{rs} (1 - n_s). \tag{4}$$

Comme dans le Chapitre II (n° 4), on pourra former pour toute solution de fonctions positives

$$\sum_r \beta_r q_r \left(\frac{dn_r}{dt} - \frac{d \log n_r}{dt} \right)$$

par le même procédé, mais on l'obtiendra plus vite en déduisant de (4)

$$q_r \beta_r \frac{1 - n_r}{n_r} \frac{dn_r}{dt} = \sum_{s=1}^n a_{rs} (1 - n_s)(1 - n_r) q_r q_s,$$

puis

$$\sum_{r=1}^n q_r \beta_r \frac{1 - n_r}{n_r} \frac{dn_r}{dt} = \sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n a_{rs} q_r q_s (1 - n_r)(1 - n_s)$$
$$= \sum_{r=1}^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2,$$

d'où

$$\sum_{r=1}^n q_r \beta_r (\log n_r - n_r) = \int_{t_0}^t \sum_{r=1}^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 \, dt + \text{const.}$$

ou

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1} \right)^{q_1 \beta_1} \cdots \left(\frac{e^{n_n}}{n_n} \right)^{q_n \beta_n} = C\, e^{-\int_{t_0}^t \sum_1^n a_{rr} q_r^2 (1 - n_r)^2 dt}, \tag{5}$$

qui remplace l'intégrale première (10) du Chapitre II.

Le second membre décroît, donc reste inférieur à C. On en déduit, en raisonnant comme au n° 5 (Chap. II), l'existence d'une solution mathématique relative à des valeurs initiales positives et formées de n_i compris entre deux nombres > 0 délimitant un intervalle contenant 1. On en conclut que *si un état stationnaire est possible avec toutes les* *espèces, il est stable*, et que *les espèces subsisteront avec des variations bornées.*

On peut aller plus loin : au lieu de fluctuations *non* amorties (pour l'une au moins (Chap. II, nos 7 et 14), *il y a un état limite qui est l'état stationnaire.*

Montrons que l'équation (5) impose que tous les n_r tendent vers 1.

Le premier membre est supérieur ou égal à $e^{\sum_r q_r\beta_r}$, puisque

$$\frac{e^x}{x} \geqq e \qquad (x > 0).$$

Le second membre qui décroît ne peut donc tendre vers zéro. Donc,

$$\int_{t_0}^{t}\sum_{1}^{n}{}_r\, a_{rr} q_r^2 (1-n_r)^2\, dt$$

qui croît reste borné. Si tous les n_r ne tendaient pas vers 1, l'un, n_i, ne tendrait pas vers 1 et l'on pourrait trouver $\varepsilon > 0$ tel que $|n_i - 1| > \varepsilon$ pour des instants postérieurs à tout instant aussi éloigné qu'on veut.

Mais, remarquons que, d'après (4), puisque les n_r sont bornés, $\left|\frac{dn_i}{dt}\right|$ est borné, de sorte que si $|n_i - 1| > \varepsilon$ à un certain moment τ, on aura $|n_i - 1| > \frac{\varepsilon}{2}$ pendant un intervalle $(\tau - \eta, \tau + \eta)$, η étant indépendant de τ $\left(\text{si M est une limite supérieure de } \left|\frac{dn_i}{dt}\right| \text{ fournie par (4), on pourra prendre } \eta = \frac{\varepsilon}{2M}\right)$.

On pourra trouver une infinité d'instants : $t_1, t_2, \ldots, t_n, \ldots$, la distance de deux consécutifs surpassant 2η, et en lesquels $|n_i - 1| > \varepsilon$. Mais alors

$$\int_{t_1}^{t_n}\sum_{1}^{n}{}_r\, a_{rr} q_r^2 (1-n_r)^2\, dt > a_{ii} q_i^2 \frac{\varepsilon^2}{4}(n-2)2\eta$$

en considérant les intervalles $(t_2 - \eta, t_2 + \eta), \ldots, (t_{n-1} - \eta, t_{n-1} + \eta)$, et les parties de l'intégrale qu'ils fournissent toutes supérieures à $a_{ii} q_i^2 \frac{\varepsilon^2}{4} 2\eta$.

Donc, $\int_{t_0}^{t_n}$ tend vers $+\infty$ avec n et t_n, ce qui est incompatible avec le résultat trouvé que $\int_{t_0}^{t}$ est une fonction croissante de t qui reste bornée quand t tend vers $+\infty$. La contradiction ainsi obtenue impose bien que tous les n_i doivent tendre vers 1.

Le cas qui vient d'être étudié, cas où un état stationnaire est possible, est le plus général dans lequel les espèces subsistent avec des variations bornées (sous les hypothèses du n° 1).

Car, lorsqu'il en est ainsi, l'intégration des équations (2) fournit le système

$$\frac{1}{t-t_0}\beta_r \log\frac{N_r}{N_r^0} = \varepsilon_r\beta_r - \sum_{1}^{n}{}_s\, a_{rs}\frac{1}{t-t_0}\int_{t_0}^{t} N_s\, dt,$$

qui admet une solution unique pour les $\frac{1}{t-t_0}\int_{t_0}^{t} N_s\, dt$.

On en déduit, comme au n° 8 (Chap. II), que ces quantités ont des limites (*existence de moyennes asymptotiques*) qui sont les racines du système de l'état stationnaire.

Les q_i limites des quantités $\frac{1}{t-t_0}\int_{t_0}^{t} N_i\, dt$, qui sont comprises entre les bornes des N_i sont donc positives. C'est le cas précédent.

4. Ainsi, l'hypothèse d'actions diminuant les coefficients d'accroissement et qu'on a traduit par l'introduction des $-\lambda_r N_r$, ou la condition $a_{rr} > 0$, entraîne la disparition de fluctuations *non* amorties. Ces actions agissent comme en mécanique le frottement qui amortit les oscillations autour d'un état stable (en les remplaçant par des oscillations amorties, ou même dans certains cas après quelques-unes par un retour direct (1) à l'état stable).

Des équations fondamentales

$$\beta_r\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r\beta_r - \sum_{1}^{n}{}_s\, a_{rs} N_s\right) N_r,$$

on déduit

$$\frac{d}{dt}\left(\sum_{1}^{n}{}_r\,\beta_r N_r\right) = \sum_r \varepsilon_r\beta_r N_r - \sum_r\sum_s a_{rs} N_r N_s.$$

Si, à partir d'un certain moment, les causes constantes de variation disparaissent, c'est-à-dire si tous les ε deviennent et restent nuls, la forme quadratique en les N_i,

$$(6)\qquad \sum_{1}^{n}{}_r\sum_{1}^{n}{}_s\, a_{rs} N_r N_s = \sum_r a_{rr} N_r^2,$$

(1) C'est-à-dire sans traverser l'état limite qui est l'état stable.

mesure la rapidité de décroissance de $\sum_r \beta_r N_r$, qui représente la « valeur » de l'association biologique (Chap. II, n° 2).

Elle caractérise le frottement interne qui tend à amoindrir la valeur de l'association biologique et produit l'amortissement et peut-être la suppression des fluctuations.

5. La façon dont l'état limite est atteint est précisée par l'étude du *cas de petites variations au voisinage de l'état stationnaire.*

Dans les équations (4),

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_{1}^{n}{}_s\, q_s a_{rs}(1 - n_s);$$

posons $n_r = 1 + \nu_r$, et négligeons les produits de deux ν_i.

Il vient le système linéaire homogène à coefficients constants

$$\beta_r \frac{d\nu_r}{dt} = -\sum_{1}^{n}{}_s\, q_s a_{rs} \nu_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, n). \tag{7}$$

Pour intégrer, cherchons des solutions de la forme

$$\nu_1 = A_1 e^{xt}, \qquad \ldots, \qquad \nu_n = A_n e^{xt}$$

(A_i, x constantes réelles ou non; A_i, non tous nuls).

La substitution donne

$$A_r \beta_r x = -\sum_{1}^{n}{}_s\, q_s a_{rs} A_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, n), \tag{8}$$

d'où la condition nécessaire (puisque les A_i ne doivent pas être tous nuls) que le déterminant de ce système en les A_i soit nul,

$$\begin{vmatrix} a_{11}\, q_1 + \beta_1 x & a_{12}\, q_2 & \ldots & a_{1n}\, q_n \\ a_{21}\, q_1 & a_{22}\, q_2 + \beta_2 x & \ldots & a_{2n}\, q_n \\ \ldots\ldots & \ldots\ldots\ldots\ldots & \ldots & \ldots\ldots \\ a_{n1}\, q_1 & \ldots\ldots\ldots\ldots & \ldots & a_{nn}\, q_n + \beta_n x \end{vmatrix} = 0 \tag{9}$$

ou

$$\begin{vmatrix} a_{11} + \dfrac{\beta_1}{q_1} x & a_{12} & \ldots & a_{1n} \\ a_{21} & a_{22} + \dfrac{\beta_2}{q_2} x & \ldots & a_{2n} \\ \ldots & \ldots\ldots\ldots\ldots & \ldots & \ldots \\ a_{n1} & \ldots\ldots\ldots\ldots & \ldots & a_{nn} + \dfrac{\beta_n}{q_n} x \end{vmatrix} = 0.$$

A toute racine x, correspond une solution de la forme considérée, de sorte qu'en laissant de côté le cas infiniment peu probable où il y aurait des racines multiples, on pourra trouver n solutions

$$\begin{array}{lcl} \nu_1 = A_1^1 e^{x_1 t} & \ldots & \nu_n = A_n^1 e^{x_1 t}, \\ \ldots\ldots\ldots\ldots & \ldots & \ldots\ldots\ldots\ldots, \\ \nu_1 = A_1^n e^{x_n t} & \ldots & \nu_n = A_n^n e^{x_n t}. \end{array}$$

Or, les racines x_i sont telles que la *partie réelle* de chacune est *négative*.

Soient en effet $a + bi$ une racine, (A_r) une solution correspondante de (8); à $a - bi$, racine conjuguée, correspondra (A'_r) formée des nombres conjugués. Ainsi,

$$A_r \beta_r (a + bi) = -\sum_{1}^{n}{}_s\, a_{rs} q_s A_s,$$

$$A'_r \beta_r (a - bi) = -\sum_{1}^{n}{}_s\, a_{rs} q_s A'_s,$$

d'où

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

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

et

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

d'où $a < 0$.

S'il y a des racines imaginaires, on rapprochera deux à deux les conjuguées, et les solutions correspondantes

$$\begin{array}{lcl} A_1\, e^{(a+bi)t} & \ldots & A_n\, e^{(a+bi)t}, \\ A'_1\, e^{(a-bi)t} & \ldots & A'_n\, e^{(a-bi)t} \end{array}$$
$$(A'_i \text{ conjugué de } A_i),$$

d'où, par addition ou soustraction suivie d'une multiplication par i, les solutions

$$e^{at}[(A_1 + A'_1) \cos bt + i(A_1 - A'_1) \sin bt], \quad \ldots,$$
$$e^{at}[(A_1 - A'_1) i \cos bt - (A_1 + A'_1) \sin bt], \quad \ldots$$

dont les coefficients sont réels.

La solution générale s'obtient, comme on sait, d'après la théorie des systèmes différentiels linéaires, en combinant linéairement les n solutions particulières fournies et par les racines réelles $\alpha_1, \ldots, \alpha_r$ et par les couples de racines imaginaires conjuguées : $a_1 \pm ib_1, \ldots, a_p \pm ib_p$.

$$
(10) \quad \left\{
\begin{aligned}
\nu_1 &= C_1 \gamma_1^1 e^{\alpha_1 t} + \ldots + C_r \gamma_1^r e^{\alpha_r t} \\
&\quad + [(K_1 \rho_1^1 + K'_1 \sigma_1^1) \cos b_1 t + (K_1 \sigma_1^1 - K'_1 \rho_1^1) \sin b_1 t] e^{a_1 t} \\
&\quad + \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots \\
&\quad + [(K_p \rho_1^p + K'_p \sigma_1^p) \cos b_p t - (K_p \sigma_1^p - K'_p \rho_1^p) \sin b_p t] e^{a_p t}, \\
\nu_2 &= C_1 \gamma_2^1 e^{\alpha_1 t} + \ldots + C_r \gamma_2^r e^{\alpha_r t} \\
&\quad + [(K_1 \rho_2^1 + K'_1 \sigma_2^1) \cos b_1 t + (K_1 \sigma_2^1 - K'_1 \rho_2^1) \sin b_1 t] e^{a_1 t} \\
&\quad + \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots, \\
\nu_3 &= \ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots, \\
&\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots, \\
\nu_n &\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots,
\end{aligned}
\right.
$$

Les crochets peuvent être écrits un peu différemment, sous la forme

$$H \cos(b_i t + \varphi),$$

H et φ constantes remplaçant K_i, K'_i. On voit que si toutes les racines sont réelles, aucun N_i n'aura de fluctuations indéfiniment, tandis que s'il y a des racines imaginaires, la présence des fonctions circulaires imposera des fluctuations au delà de tout instant. On voit le rôle d'amortissement des exponentielles à exposant négatif.

6. *Quand les racines q_i ne sont pas toutes positives*, écartons le cas où certaines seraient nulles et posons $n_r = \dfrac{N_r}{|q_r|}$; le système différentiel s'écrit alors

$$\beta_r \frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_{1}^{n}{}_s\, q_s a_{rs} \left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s\right)$$

et le calcul du n° 3 conduit de la même façon à

$$
(11) \qquad \prod_{r=1}^{n} \left(\frac{1}{n_r} e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r} \right)^{\beta_r q_r} = C e^{-\int_{t_0}^{t} \sum_{1}^{n}{}_r a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right)^2 dt}.
$$

Supposons qu'il y ait une racine négative au moins et considérons une solution du système différentiel formé de fonctions continues dans $(t_0, +\infty)$, partant de valeurs initiales positives et, par conséquent, toujours positives. Si q_r est cette racine négative,

$$1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r = 1 + n_r > 1,$$

d'où

$$a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right)^2 > a_{rr} q_r^2,$$

de sorte que le second membre de (11) tend vers zéro quand t tend vers $+\infty$.

Comme les quantités

$$\left(\frac{e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r}}{n_r} \right)^{\beta_r q_r}$$

sont, si $q_r > 0$, supérieures ou égales à $e^{\beta_r q_r}$, le produit

$$\prod \left(\frac{e^{-n_r}}{n_r} \right)^{\beta_r q_r}$$

étendu aux q_r négatifs doit tendre vers zéro; donc, aussi le produit

$$\prod n_r^{\beta_r |q_r|}$$

étendu aux indices des racines négatives puisque

$$(e^{-n_r})^{\beta_r q_r} = (e^{n_r})^{\beta_r |q_r|} > 1.$$

Donc, s'il y a une seule racine négative, le n_r correspondant doit tendre vers zéro.

S'il y en a un nombre k et si $\varphi(t)$ désigne le produit $\prod_{\kappa} n_r^{\beta_r |q_r|}$ étendu à ces racines et tendant vers zéro, on peut seulement dire que l'un au moins des n_r correspondants est inférieur à $[\varphi(t)]^{\frac{1}{k\beta q}}$, où

$$0 < \beta < \beta_r, \quad 0 < q < |q_r|$$

pour tous les indices r des racines négatives.

Cela résulte de l'inégalité

$$\prod_{\kappa} n_r^{\beta q} < \varphi(t).$$

Ajoutons que si M est la borne inférieure de

$$\sum_{1}^{n}{}_r\, a_{rr} q_r^2 x_r^2$$

pour des valeurs des variables x_r dont l'une au moins est $\geqq 1$,

$$\int_{t_0}^{t} \sum_{1}^{n}{}_r\, a_{rr} q_r^2 \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right)^2 dt > M(t - t_0),$$

d'où

$$\varphi(t) < \mathrm{C}\, e^{-\mathrm{M}(t-t_0)}.$$

On ne peut rien dire de plus.

Concluons donc que, *s'il y a une seule racine négative, l'espèce correspondante doit s'épuiser. Et s'il y en a plusieurs l'une au moins des espèces correspondantes doit s'épuiser de façon régulière ou non.* Car si les plus petites limites pour $t = +\infty$ des n_r correspondants étaient toutes > 0, $\varphi(t)$ ne saurait tendre vers zéro.

7. On a supposé plus haut (n° 1) $\lambda_r > 0$, c'est-à-dire $a_{rr} > 0$. Il y a quelque intérêt à voir comment il faut modifier légèrement nos raisonnements mathématiques si l'on remplace cette hypothèse par $a_{rr} \geqq 0$.

D'abord, dans la dernière proposition du n° 2, si les N_r d'indices pour lesquels $a_{rr} = 0$ *sont bornés*, aucun des autres ne peut rester à partir d'un certain temps supérieur à un nombre choisi assez grand.

Ensuite, le déterminant D du n° 3 n'est pas nul si l'un des a_{rr}, soit a_{kk}, est > 0 et si le tableau déduit par suppression de la colonne de cet a_{kk} est de rang $n-1$; sinon on pourrait donner à N_k une valeur arbitraire non nulle et résoudre

$$\sum_{s=1}^{n} a_{rs}\mathrm{N}_s = 0$$

par rapport aux autres N_i [1]. Il s'ensuivrait que

$$\sum_{r=1}^{n} a_{rr}\mathrm{N}_r^2$$

serait nulle pour ces valeurs des N_i, ce qui est incompatible avec $a_{kk} > 0$, $\mathrm{N}_k \neq 0$. Aussi, si tous les a_{rr} ne sont pas nuls, en négligeant le cas infiniment peu probable où les a_{ij} satisferaient à l'une de certaines relations d'égalité, D n'est pas nul. Nous nous placerons dans ce cas. Reprenant le n° 3, on voit, sans avoir rien à modifier aux raisonnements, que si un état stationnaire est possible, toutes les espèces subsistent avec des variations bornées et réciproquement; de plus, *s'il y a un état limite* pour toutes les espèces, *c'est* nécessairement *l'état stationnaire :* car les limites doivent être égales aux moyennes asymptotiques qui existent et sont égales aux racines de l'état stationnaire, puisque les fluctuations sont bornées et que $\mathrm{D} \neq 0$; on peut ajouter pour les N_i d'indice i tel que $a_{ii} \neq 0$ et *seulement* pour ceux-là, qu'ils tendent vers les valeurs de l'état stationnaire. En ce qui concerne les *petites variations* les mêmes raisonnements montrent que les racines de (9) ont une partie réelle négative ou *nulle*, et cette nullité possible explique que certains N_i puissent ne pas avoir de limite. Enfin, le n° 6, repris avec l'hypothèse $a_{rr} \geqq 0$, établit seulement, lorsqu'il y a une racine négative à l'épuisement de l'espèce correspondante d'indice i, *pourvu* que $a_{ii} \neq 0$. S'il y a plusieurs racines négatives, on ne pourra faire l'extension analogue que si l'un des a_{ii} correspondant est $\neq 0$.

[1] Ce système aux inconnues $\mathrm{N}_1, \ldots, \mathrm{N}_{k-1}, \mathrm{N}_{k+1}, \ldots, \mathrm{N}_n$ serait de rang $n-1$ et le déterminant caractéristique de l'équation non principale serait justement D.

8. Reprenons l'étude du cas de trois espèces *examiné au chapitre précédent* (n° 15).

a. Nous avions laissé de côté le cas $\alpha_3\beta_3 a - \alpha_1\beta_1 b > 0$, parce qu'on était conduit à des valeurs non bornées pour N_3, pour lesquelles les équations différentielles ne pourraient plus correspondre à la réalité. Introduisons un terme $-\lambda\mathrm{N}_3$ pour que les équations restent valables pour de grandes valeurs de N_3 et étudions donc le problème avec le nouveau système

$$(12)\qquad \begin{cases} \beta_1 \dfrac{d\mathrm{N}_1}{dt} = (-\alpha_1\beta_1 + a\mathrm{N}_2)\mathrm{N}_1, \\[2mm] \beta_2 \dfrac{d\mathrm{N}_2}{dt} = (-\alpha_2\beta_2 - a\mathrm{N}_1 + b\mathrm{N}_3)\mathrm{N}_2, \\[2mm] \beta_3 \dfrac{d\mathrm{N}_3}{dt} = (\alpha_3\beta_3 - \lambda\mathrm{N}_3 - b\mathrm{N}_2)\mathrm{N}_3 \\[2mm] (a, b, \alpha_1, \alpha_2, \alpha_3, \lambda \text{ constantes} > 0), \end{cases}$$

qui, comme le système (29), Chapitre II, admet pour des valeurs initiales > 0 une solution continue positive dans $(t_0, +\infty)$.

b. Tout d'abord, au lieu de la formule (30), Chapitre II, on obtient

$$\mathrm{N}_1^{\beta_1 b}\mathrm{N}_3^{\beta_3 a} = e^{(\alpha_3\beta_3 a - \alpha_1\beta_1 b)t - a\lambda\int \mathrm{N}_3\,dt}.$$

On peut voir encore que la fonction N_3 ne peut rester, à partir d'un certain moment, inférieure à $\mathrm{K} < \frac{\alpha_3\beta_3}{\lambda}$ et $\frac{\alpha_2\beta_2}{b}$. Sinon, en effet, d'après la seconde équation, N_2 devrait tendre vers zéro et, à partir d'un certain moment, $\beta_3 \frac{1}{N_3} \frac{dN_3}{dt}$ serait supérieur à un nombre positif, de sorte que N_3 ne resterait pas borné.

D'après cela, l'espèce N_3 ne saurait s'épuiser [1].

Dans le cas $\alpha_3\beta_3 a - \alpha_1\beta_1 b < 0$, on voit que $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro. On en conclut que *la première espèce s'épuise d'une façon régulière ou non régulière* [2].

Sinon à partir d'un certain temps N_1 resterait supérieur à un nombre > 0 et comme $N_1^{\beta_1 b} N_3^{\beta_3 a}$ tend vers zéro, N_3 devrait tendre vers zéro, ce qui n'est pas.

c. *Occupons-nous maintenant du cas non étudié de*

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

Les racines des équations de l'état stationnaire s'obtiennent immédiatement dans l'ordre q_2, q_3, q_1,

$$q_1 = \frac{b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2}{a^2\lambda},$$

$$q_2 = \frac{\alpha_1\beta_1}{a} > 0,$$

$$q_3 = \frac{a\alpha_3\beta_3 - \alpha_1\beta_1 b}{a\lambda} > 0.$$

α. Si $b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2 > 0$ (λ assez petit), les trois racines sont positives; donc, il y aura des *variations bornées pour les trois espèces et* N_3 *tendra vers* q_3. On en déduit par la formule des accroissements finis appliquée à une suite d'intervalles consécutifs égaux, que pour une suite d'instants appartenant respectivement à ces intervalles, $\frac{dN_3}{dt}$ tend vers zéro et d'après la troisième équation N_2 vers q_2. Ne prenons les instants précédents que de deux en deux de façon à avoir une suite telle que l'intervalle de deux instants consécutifs soit supérieur à une quantité fixe positive. On déduira par le même théorème des accroissements finis une nouvelle suite d'instants tendant vers $+\infty$, pour laquelle $\frac{dN_2}{dt}$ tendra vers zéro et d'après la seconde équation N_1 vers q_1. Comme dans la suite initiale d'intervalles, la longueur commune peut être prise arbitrairement petite, on voit que dans tout intervalle de longueur donnée η on peut trouver séparément, pour chacune des fonctions N_1, N_2, $\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{dN_2}{dt}$, $\frac{dN_3}{dt}$ au moins un point où la différence avec le nombre correspondant q_1, q_2 ou 0 soit en module inférieur à ε donné à l'avance dès que l'intervalle est postérieur à un instant T qu'on peut fixer dès que l'on connaît η et ε.

(1) Comme dans la première étude du cas de trois espèces, N_3 ne saurait rester à partir d'un certain moment supérieure à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_3\beta_3}{b}$.

(2) Ajoutons que, comme dans la première étude, N_3 ne saurait rester supérieure, à partir d'un certain moment, à un nombre plus grand que $\frac{\alpha_2\beta_2}{b}$.

On peut ajouter que si l'une des quantités N_1, N_2, $\frac{dN_1}{dt}$, $\frac{dN_2}{dt}$, $\frac{dN_3}{dt}$ a une limite, toutes tendront respectivement vers q_1, q_2 et 0. Par exemple, si N_1 a une limite, ce ne peut être que q_1. Mais alors, d'après la seconde équation, $\frac{dN_2}{dt}$ tendra vers zéro; or, pour une suite d'instants séparés par des intervalles de longueurs bornées, N_2 tend vers q_2; donc, $\left|\frac{dN_2}{dt}\right|$ étant borné, N_2 tendra vers q_2 quand $t \to +\infty$. On voit ensuite immédiatement que $\frac{dN_1}{dt}$ et $\frac{dN_3}{dt}$ tendront vers zéro. Cette remarque permet de conclure en particulier que *si l'une des espèces* (1) *et* (2) *a une limite, le système tendra vers l'état stationnaire* (q_1, q_2, q_3).

β. Si $b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2 < 0$ (λ assez grand), il y a deux racines positives q_2, q_3 et une négative q_1. La théorie générale ne permet pas de conclure à l'épuisement de la première espèce. Mais il est aisé de voir que la fonction N_1 ne peut rester à partir d'un certain moment supérieur à un nombre positif fixe arbitrairement choisi.

Remarquons d'abord que N_3 ne peut tendre vers q_3. Sinon, on trouverait, en raisonnant comme plus haut, une suite d'instants (séparés par des intervalles de longueurs supérieures à un nombre positif), pour laquelle $\frac{dN_3}{dt}$ tendrait vers zéro, et par suite, N_2 vers q_2; on en déduirait une nouvelle suite d'instants où $\frac{dN_2}{dt}$ tendrait vers zéro, et par suite, N_1 vers q_1. Et comme $q_1 < 0$, cette conséquence est absurde.

Reprenons alors les notations

$$n_1 = \frac{N_1}{|q_1|}, \qquad n_2 = \frac{N_2}{q_2}, \qquad n_3 = \frac{N_3}{q_3},$$

et la formule (11) du n° 6 dans notre cas de trois espèces,

$$(n_1 e^{n_1})^{\beta_1 |q_1|} \left(\frac{e^{n_2}}{n_2}\right)^{\beta_2 q_2} \left(\frac{e^{n_3}}{n_3}\right)^{\beta_3 q_3} = C e^{-\int_{t_0}^{t} \lambda\beta_3 q_3^2 |1-n_3|^2 dt}.$$

Si $n_1 > \omega > 0$, il en résulterait que n_1, n_2, n_3 seraient bornées, et par suite, les dérivées. Mais alors $\left|\frac{dN_3}{dt}\right|$ étant borné et n_3 ne tendant pas vers 1, $\int_{t_0}^{t}(1-n_3)^2 dt$ tendra vers $+\infty$ (*voir* le raisonnement fin du nº 3), et le second membre de l'équation précédente tendra vers zéro; tandis que d'après l'hypothèse, $n_1 > \omega$, le premier membre resterait supérieur à

$$(\omega e^{\omega})^{\beta_1 | q_1 |} e^{\beta_2 q_2 + \beta_3 q_3} > 0.$$

La contradiction prouve l'absurdité de l'hypothèse $n_1 > \omega$.

Par conséquent, pour une suite d'instants tendant vers $+\infty$, N_1 tendra vers zéro, c'est-à-dire que *la première espèce doit s'épuiser de façon régulière* OU NON.

d. Plaçons-nous dans le cas où la première espèce s'épuise (de façon régulière, comme il est sous-entendu lorsqu'on ne précise pas) et étudions ce que deviennent les autres espèces. En négligeant à partir d'un certain moment la première, leur évolution future correspondra aux variations des intégrales du système

$$(14) \qquad \begin{cases} \beta_2 \dfrac{dN_2}{dt} = (-\alpha_2\beta_2 + bN_3)N_2, \\ \beta_3 \dfrac{dN_3}{dt} = (\alpha_3\beta_3 - \lambda N_3 - bN_2)N_3, \end{cases}$$

dont les équations de l'état stationnaire fournissent, pour les deux espèces,

$$q'_2 = \frac{b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2}{b^2}, \qquad q'_3 = \frac{\alpha_2\beta_2}{b} > 0.$$

α. Si $b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2 > 0$, les deux racines sont positives; comme dans (c, α), on verra que N_3 tend vers q'_3, que pour des suites convenables d'instants tendant vers $+\infty$, N_2 tend vers q'_2. En particulier, on retrouve ce résultat que, *s'il y a un état limite, c'est l'état stationnaire* (q'_2, q'_3).

β. Si $b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2 < 0$, on conclurait en raisonnant comme dans β de (*c*), que la seconde espèce s'épuise d'une façon régulière ou non.

e. En négligeant le cas d'égalité et *supposant que toutes les espèces aient des états limites nuls ou non*, on obtiendra facilement les conclusions suivantes :

Si $\lambda < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}$, les deuxième et troisième espèces subsistent (limites positives). La première subsistera lorsque $\frac{b}{a}\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$ sera positif et supérieur à λ, sinon elle s'épuisera;

Si $\lambda > \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}$, les deux premières espèces disparaîtront et la troisième subsistera.

Suivant la grandeur de λ, la troisième espèce pourra ou non nourrir la seconde espèce, et la première au travers de la seconde.

f. Comment les limites sont-elles atteintes?

Quand les deux premières espèces s'épuisent, la troisième tend vers sa limite en restant d'un même côté ([1]), nous dirons sans fluctuations indéfinies *autour* de sa limite.

Quand la première espèce s'épuise seule

$$\left(\text{cas de } \frac{b}{a}\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_1} < \lambda < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}\right),$$

négligeons-la à partir d'un certain moment et étudions les deux autres supposées *seules* dans la suite.

Employons ensuite le procédé classique de l'étude des *petites fluctuations*, pour celles *des deux espèces* (2) et (3) au voisinage de l'état limite.

L'équation (9), appliquée à ce cas, donne

$$(14) \qquad \begin{vmatrix} \dfrac{\beta_2}{q'_2}x & -b \\ +b & \lambda + \dfrac{\beta_3}{q'_3}x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\frac{\beta_2\beta_3}{q'_2 q'_3}x^2 + \lambda\frac{\beta_2}{q'_2}x + b^2 = 0,$$

de discriminant

$$\Delta = \left(\frac{\beta_2}{q'_2}\lambda\right)^2 - 4b^2\frac{\beta_2\beta_3}{q'_2 q'_3},$$

du signe de

$$q'_3\beta_2\lambda^2 - 4b^2\beta^3 q'_2$$

ou

$$\frac{\alpha_2\beta_2^2}{b}\lambda^2 - 4\beta_3(b\beta_3\alpha_3 - \lambda\alpha_2\beta_2),$$

[1] Ce qui est rigoureusement vrai sans négliger les deux premières espèces à partir d'un certain moment. Cela résulte de ce que $\frac{dN_3}{dt} < 0$ quand N_3 passe par sa valeur limite.

Si $n_1 > \omega > 0$, il en résulterait que n_1, n_2, n_3 seraient bornées, et par suite, les dérivées. Mais alors $\left|\frac{dN_3}{dt}\right|$ étant borné et n_3 ne tendant pas vers 1, $\int_{t_0}^{t}(1-n_3)^2 dt$ tendra vers $+\infty$ (*voir* le raisonnement fin du n° 3), et le second membre de l'équation précédente tendra vers zéro; tandis que d'après l'hypothèse, $n_1 > \omega$, le premier membre resterait supérieur à

$$(\omega e^{\omega})^{\beta_1 |q_1|} e^{\beta_2 q_2 + \beta_3 q_3} > 0.$$

La contradiction prouve l'absurdité de l'hypothèse $n_1 > \omega$.

Par conséquent, pour une suite d'instants tendant vers $+\infty$, N_1 tendra vers zéro, c'est-à-dire que *la première espèce doit s'épuiser de façon régulière* OU NON.

d. Plaçons-nous dans le cas où la première espèce s'épuise (de façon régulière, comme il est sous-entendu lorsqu'on ne précise pas) et étudions ce que deviennent les autres espèces. En négligeant à partir d'un certain moment la première, leur évolution future correspondra aux variations des intégrales du système

$$(14)\qquad \begin{cases} \beta_2 \dfrac{dN_2}{dt} = (-\alpha_2\beta_2 + bN_3)N_2, \\ \beta_3 \dfrac{dN_3}{dt} = (\alpha_3\beta_3 - \lambda N_3 - bN_2)N_3, \end{cases}$$

dont les équations de l'état stationnaire fournissent, pour les deux espèces,

$$q'_2 = \frac{b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2}{b^2}, \qquad q'_3 = \frac{\alpha_2\beta_2}{b} > 0.$$

α. Si $b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2 > 0$, les deux racines sont positives; comme dans (c, α), on verra que N_3 tend vers q'_3, que pour des suites convenables d'instants tendant vers $+\infty$, N_2 tend vers q'_2. En particulier, on retrouve ce résultat que, *s'il y a un état limite, c'est l'état stationnaire* (q'_2, q'_3).

β. Si $b\alpha_3\beta_3 - \lambda\alpha_2\beta_2 < 0$, on conclurait en raisonnant comme dans β de (c), que la seconde espèce s'épuise d'une façon régulière ou non.

e. En négligeant le cas d'égalité et *supposant que toutes les espèces aient des états limites nuls ou non*, on obtiendra facilement les conclusions suivantes :

Si $\lambda < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}$, les deuxième et troisième espèces subsistent (limites

positives). La première subsistera lorsque $\frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$ sera positif et supérieur à λ, sinon elle s'épuisera;

Si $\lambda > \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}$, les deux premières espèces disparaîtront et la troisième subsistera.

Suivant la grandeur de λ, la troisième espèce pourra ou non nourrir la seconde espèce, et la première au travers de la seconde.

f. Comment les limites sont-elles atteintes ?

Quand les deux premières espèces s'épuisent, la troisième tend vers sa limite en restant d'un même côté [1], nous dirons sans fluctuations indéfinies *autour* de sa limite.

Quand la première espèce s'épuise seule

$$\left(\text{cas de } \frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_1} < \lambda < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}\right),$$

négligeons-la à partir d'un certain moment et étudions les deux autres supposées *seules* dans la suite.

Employons ensuite le procédé classique de l'étude des *petites fluctuations*, pour celles *des deux espèces* (2) et (3) au voisinage de l'état limite.

L'équation (9), appliquée à ce cas, donne

$$(14)\qquad \begin{vmatrix} \dfrac{\beta_2}{q'_2}x & -b \\ +b & \lambda + \dfrac{\beta_3}{q'_3}x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\frac{\beta_2\beta_3}{q'_2 q'_3}x^2 + \lambda\frac{\beta_2}{q'_2}x + b^2 = 0,$$

de discriminant

$$\Delta = \left(\frac{\beta_2}{q'_2}\lambda\right)^2 - 4b^2\frac{\beta_2\beta_3}{q'_2 q'_3},$$

du signe de

$$q'_3\beta_2\lambda^2 - 4b^2\beta_3 q'_2$$

ou

$$\frac{\alpha_2\beta_2^2}{b}\lambda^2 - 4\beta_3(b\beta_3\alpha_3 - \lambda\alpha_2\beta_2),$$

[1] Ce qui est rigoureusement vrai sans négliger les deux premières espèces à partir d'un certain moment. Cela résulte de ce que $\frac{dN_3}{dt} < 0$ quand N_3 passe par sa valeur limite.

c'est-à-dire de

$$f(\lambda) \equiv \frac{\alpha_2\beta_2^2}{b}\lambda^2 + 4\alpha_2\beta_2\beta_3\lambda - 4\alpha_3\beta_3^2 b \equiv \frac{\alpha_2\beta_2^2}{b}\lambda^2 + 4\alpha_2\beta_2\beta_3\left(\lambda - \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}\right).$$

Si λ', λ'' sont les racines de ce trinome $f(\lambda)$,

$$\lambda' < 0 < \lambda'' < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2}.$$

Comme

$$f\left(\frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}\right) = \frac{b}{a^2\alpha_2}[(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1)^2 - 4ab\alpha_2\alpha_1\beta_1\beta_3]$$

peut être positif ou négatif,

$$\frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$$

peut être inférieur ou supérieur à la racine λ''.

Dans le premier cas, si

$$\left\{\begin{matrix} 0 \\ \dfrac{b}{a}\,\dfrac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}\end{matrix}\right\} < \lambda < \lambda'',$$

l'équation (14) aura un discriminant négatif et ses racines imaginaires; donc fluctuations indéfinies autour des limites; si

$$\lambda'' < \lambda < b\frac{\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2},$$

racines réelles et pas de fluctuations au delà d'un certain moment.

Dans le second cas, où

$$\lambda'' < \frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2} < \lambda < \frac{b\alpha_3\beta_3}{\alpha_2\beta_2};$$

l'équation (14) a ses racines réelles et il n'y a pas de fluctuations indéfinies.

Enfin, considérons le *cas où les trois espèces subsistent* et tendent vers des états limites, et pour lequel

$$0 < \lambda < \frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}.$$

L'étude des petites variations repose sur l'équation

$$(15)\qquad \begin{vmatrix} \dfrac{\beta_1}{q_1}x & -a & 0 \\ a & \dfrac{\beta_2}{q_2}x & -b \\ 0 & b & \lambda + \dfrac{\beta_3}{q_3}x \end{vmatrix} = 0,$$

ou

$$\beta_1\beta_2 x^2(\lambda q_3 + \beta_3 x) + b^2\beta_1 q_2 q_3 x + a^2 q_1 q_2(\lambda q_3 + \beta_3 x) = 0.$$

On en trouve les racines réelles en prenant l'intersection de la courbe

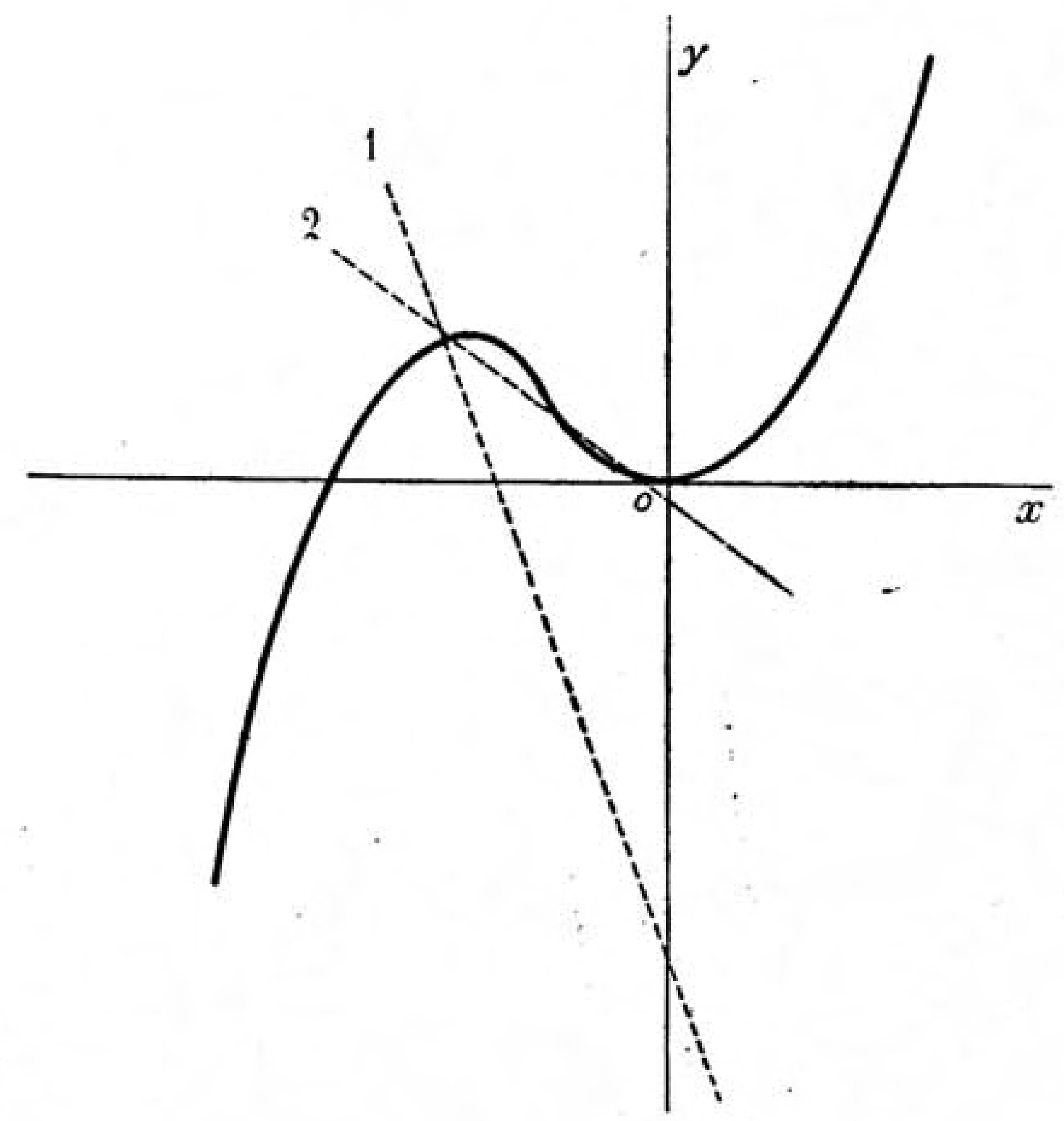
$$y = \beta_1\beta_2 x^2(\lambda q_3 + \beta_3 x) = \beta_1\beta_2 x^2\left(\frac{a\alpha_3\beta_3 - \alpha_1\beta_1 b}{a} + \beta_3 x\right)$$

indépendante de λ, avec la droite

$$\begin{aligned} y &= -b^2\beta_1 q_2 q_3 x - a^2 q_1 q_2(\lambda q_3 + \beta_3 x) \\ &= \alpha_1\beta_1\left[\alpha_2\beta_2\beta_3 - b\frac{(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1)(b\beta_1 + a\beta_3)}{a^2\lambda}\right]x \\ &\quad - \frac{\alpha_1\beta_1}{a^2}(a\alpha_3\beta_3 - \alpha_1\beta_1 b)[b(a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1) - a\lambda\alpha_2\beta_2]. \end{aligned}$$

La courbe est tracée ci-dessous. Il s'agit de voir comment varie la

Fig. 12.



droite quand λ parcourt son intervalle de variation de 0 à $\frac{b}{a}\,\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$.

Son point d'intersection avec Oy va de $-\infty$ à o et sa pente varie de $-\infty$ à $-b\alpha_1\beta_1^2\alpha_2\beta_2$.

On voit donc qu'il y a d'abord un seul point réel d'intersection de la droite et de la courbe, puis trois quand λ dépasse une valeur λ_0 assez voisine de $\frac{b}{a}\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2}$.

Donc, si $o < \lambda < \lambda_0$, les petites variations s'obtiennent en sommant, pour N_1, N_2, N_3, un terme à exponentielle décroissante et une fonction pseudo-périodique s'amortissant; si

$$\lambda_0 < \lambda < \frac{b}{a}\frac{a\alpha_3\beta_3 - b\alpha_1\beta_1}{\alpha_2\beta_2},$$

il n'y a plus de fluctuations indéfinies.

Ainsi est précisé *le rôle d'amortissement du facteur* λ, qu'on a introduit seul, pour simplifier et pour lequel on peut faire, de la façon suivante, un *résumé* de son influence bien conforme à l'intuition (en supposant toujours qu'il y ait des états limites).

Dans le cas où les trois espèces subsisteraient avec $\lambda = o$, faisons croître λ. D'abord, les espèces subsistent et ont un état limite atteint au début avec des fluctuations indéfinies autour des limites, puis sans telles fluctuations. Ensuite, la première espèce devra s'épuiser et les deux autres ont des limites qui, lorsque l'on considère ces deux espèces comme seules à partir d'un moment assez éloigné, peuvent être atteintes dès le début ou non sans fluctuations indéfinies autour d'elles. λ croissant encore, la seconde espèce devra s'épuiser, et seule la troisième subsistera et tendra vers une limite sans fluctuations indéfinies autour de sa limite.

Lorsque pour $\lambda = o$ ne subsistent que la seconde et la troisième espèce, il y aura pour elles un état limite qui sera atteint lorsqu'on néglige la première espèce à partir d'un certain moment, d'abord avec des fluctuations indéfinies autour des limites, puis sans telles fluctuations. λ croissant encore, la seconde espèce ne pourra subsister et la troisième aura une limite sans fluctuations indéfinies autour de cette limite.

II. — THÉORIE BEAUCOUP PLUS GÉNÉRALE.

On prendra comme coefficient d'accroissement $\frac{1}{N_i}\frac{dN_i}{dt}$ *des fonctions linéaires quelconques des* N_i.

9. On peut élargir beaucoup les hypothèses avec un développement

théorique différant peu du précédent. En supposant, comme plus haut, que, dans un milieu délimité pour chaque espèce vivant seule, le coefficient d'accroissement soit fonction linéaire du nombre des individus, faisons l'hypothèse que les rencontres dans le temps dt d'individus d'espèces différentes (r) et (s) provoquent immédiatement pour chacune de ces espèces une variation de leur nombre proportionnelle au nombre de ces rencontres.

On obtient ainsi, pour l'accroissement dN_r pendant dt,

$$\begin{aligned} dN_r = {} & (\varepsilon_r - \lambda_r N_r) N_r\, dt \\ & + (\alpha_{r1} N_1 N_r + \ldots + \alpha_{r,r-1} N_{r-1} N_r + \alpha_{r,r+1} N_{r+1} N_r + \ldots + \alpha_{r,n} N_n N_r)\, dt \\ & (\varepsilon_r,\ \lambda_r,\ \alpha_{ij} \text{ constantes}). \end{aligned}$$

D'où les équations différentielles

$$(16)\qquad \left\{ \begin{array}{l} \dfrac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_s^{n}{}_{1}\, p_{rs} N_s\right) N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n; \\ \qquad \varepsilon_r,\ p_{rs}, \text{ constantes quelconques}) \end{array} \right.$$

avec l'hypothèse des équivalents, elles seraient de la forme (2) avec a_{rr} quelconque, qui, pour la conformité avec la réalité, devrait être supposé $\geq o$ ou même $> o$, et c'est alors le cas du paragraphe I qui précède.

Il est encore vrai, dans le cas le plus général, que si un des ε_r est $> o$, les espèces ne peuvent toutes s'épuiser.

10. Soient $\alpha_1, \alpha_2, \ldots, \alpha_n$ des nombres positifs qu'on fait correspondre aux espèces et auxquels on va faire jouer le rôle des valeurs β_i du paragraphe I. Introduisons la forme quadratique [1]

$$(17)\qquad F(N_1, \ldots, N_n) = \sum_{r=1}^{n} \sum_{s=1}^{n} \alpha_r p_{rs} N_r N_s$$

qui remplacera le $\sum_r a_{rr} N_r^2$ qui précède dans le développement de la théorie.

Montrons d'abord que si l'on a pu choisir les α pour qu'elle soit définie positive [2], toute solution du système différentiel (16) formée de fonctions N_i continues dans $(t_0, +\infty)$, de valeurs initiales $N_i^0 > o$, donc [2] toujours positives, jouira de cette propriété, qu'il est impos-

---

[1] *Voir* la Note mathématique sur les formes quadratiques en fin du chapitre.

[2] Cette conséquence que les N_i continues et initialement positives restent posi-

sible qu'il y ait toujours un des N_i qui finisse par rester supérieur à un nombre > 0 choisi assez grand [1].

En effet, on déduit de (16)

$$\sum_{1}^{n}{}_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_{1}^{n}{}_r \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1, \ldots, N_n). \tag{18}$$

Montrons d'abord que le second membre est une fonction des variables N_i, inférieure à $-m < 0$ arbitrairement choisi dès qu'une quelconque des variables N_i surpasse en module un nombre A choisi convenablement après m [2].

---

tives s'établit exactement comme dans le cas particulier du n° 2, en examinant ce qui se passe au voisinage du moment où pour la première fois s'annulerait un N_i. Ajoutons comme au n° 2, que si l'on suppose $N_r^0 \geqq 0$, seulement, tout N_r initialement > 0 sera toujours > 0, et initialement nul, toujours nul. Rien d'autre à changer.

(1) En particulier un N_i d'indice déterminé ne peut rester supérieur à ce nombre à partir d'un certain instant quel qu'il soit.

(2) A côté de cette démonstration analogue à celle du paragraphe I (p. 79-80), en voici une autre qui est à peu près celle que donne M. Volterra, p. 84 du Mémoire cité [*Variazioni e fluctuazioni*..... (*Memorial CXXXI. R. Comitato Talassografico Italiano*)]. Elle est basée sur la remarque suivante : On sait (*voir* Note mathématique) que pour une forme quadratique définie positive, si l'une au moins des variables est en module au moins égale à $\alpha > 0$, la borne inférieure de la forme, sous cette seule hypothèse (pour des valeurs réelles des variables) est un nombre I positif. *On en déduit* aisément que cette borne, sous la restriction qu'une des variables ait un module au moins égal à $\beta > 0$, est égale à $I\left(\frac{\beta}{\alpha}\right)^2$.

Soit donc pour notre forme F la borne inférieure I dans l'hypothèse $\alpha = 1$. Si M désigne le plus grand des $|N_i|$, on aura

$$F \geqq IM^2.$$

Mais soit

$$E \geqq \sum_{1}^{n} |\alpha_r \varepsilon_r|;$$

alors

$$\left|\sum_{1}^{n} \alpha_r \varepsilon_r N_r\right| \leqq EM,$$

donc

$$\sum_{1}^{n}{}_r \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 \ldots N_n) \leqq E.M - I.M^2.$$

On peut trouver $A > 0$ tel que, $m > 0$ étant donné, $|x| > A$ entraîne $Ex - Ix^2 < -m$. Si l'un des N_i surpasse A en module, on aura

$$M > A \quad \text{et} \quad EM - IM^2 < -m,$$

Considérons, en effet, la décomposition en carrés

$$F(N_1 \ldots N_n) = \sum_{1}^{n} f_i^2$$

de n formes linéaires indépendantes à coefficients réels

$$f_i = a_i^1 N_1 + \ldots + a_i^n N_n \qquad (i = 1, 2, \ldots, n). \tag{19}$$

Les f_i étant considérés comme des termes connus, si l'on résout ce système par rapport aux N_i, on pourra donc exprimer les N_i en fonction linéaire homogène des f_i. On en déduit que $\sum_{1}^{n}{}_r \alpha_r \varepsilon_r N_r$ peut s'exprimer en fonction linéaire homogène des f_i. De sorte que le second membre de (18) se met sous la forme

$$\sum_{1}^{n}{}_i (\gamma_i f_i - f_i^2).$$

Soit μ_i le maximum du binome $\gamma_i X - X^2$, et $H > 0$ tel que $X > H$ entraîne

$$\gamma_r X - X^2 < -\sum_{1}^{n} \mu_i - m \qquad \text{quel que soit } r.$$

On voit que si l'un f_k des f_i surpasse H en valeur absolue, on aura

$$\sum_{1}^{n}{}_i (\gamma_i f_i - f_i^2) < -m.$$

Il n'y a, en effet, qu'à majorer les $\gamma_i f_i - f_i^2$ où $i \neq k$ par μ_i, ce qui donne un nombre inférieur à $\sum_{1}^{n} \mu_i$, et majorer $\gamma_k f_k - f_k^2$ par $-\sum_{1}^{n} \mu_i - m$.

Si, maintenant, dans les équations (19), on donne aux f_i toutes les valeurs possibles de module au plus égal à H, les N_i prendront des valeurs de module borné par un nombre $A > 0$. Si donc l'un des N_i surpasse en module ce nombre A, nécessairement l'un des f_i sur-

---

d'où

$$\sum_{1}^{n}{}_r \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 \ldots N_n) < -m,$$

et la proposition est ainsi plus rapidement établie.

passera H en module, et, par suite,

$$\sum_{1}^{n}{}_{i}(\gamma_i f_i - f_i^2) = \sum_{1}^{n}{}_{r} \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 \dots N_n) < -m.$$

Ce point établi, on voit donc que si l'un des N_r fonction de la solution considérée de (16) reste, à partir d'un certain moment, supérieur à A, ou même plus généralement si, à partir d'un certain instant, il y a toujours un des N_r supérieur à A, on aura, par la suite,

$$\sum_{1}^{n}{}_{r} \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < -m,$$

d'où

$$\sum_{1}^{n}{}_{r} \alpha_r N_r < -mt + \text{const.},$$

ce qui est incompatible avec la propriété que les N_i sont > 0 pour $t > t_0$ initial.

Cette généralisation de la dernière propriété du n° 2 nous assure donc que, dans le cas où il existe une forme quadratique (17) définie positive, l'étude de l'association biologique ne saurait conclure à l'accroissement indéfiniment grand de l'une des espèces, quand le temps s'écoule indéfiniment.

Dans le cas où le système (16) admet une solution continue dans $(t_0, +\infty)$ pour des valeurs initiales positives, où l'un des ε est positif et où il existe une forme quadratique (17) définie positive, on peut donc conclure à une certaine stabilité puisqu'il ne saurait y avoir disparition définitive de toutes les espèces et qu'aucune ne peut croître au delà de toute limite.

L'hypothèse de l'existence d'une forme quadratique définie positive (17) a une importance capitale relativement aux *équations de l'état stationnaire*

$$\varepsilon_r - \sum_{1}^{n}{}_{s} p_{rs} N_s = 0 \qquad (r = 1, 2, \dots, n). \tag{20}$$

Elle entraîne, en effet, que le déterminant de ce système soit différent de zéro, donc la résolubilité unique de ce système.

Car si le déterminant était nul, les équations homogènes simultanées

$$\sum_{1}^{n}{}_{s} p_{rs} N_s = 0 \qquad (r = 1, 2, \dots, n)$$

admettraient une autre solution que la solution nulle, et par suite,

$$\sum_{1}^{n}{}_{r} \alpha_r N_r \sum_{1}^{n}{}_{s} p_{rs} N_s = F(N_1 N_2 \dots N_n)$$

serait nul pour des valeurs non toutes nulles des N_i.

11. Conservons seulement cette hypothèse de la forme quadratique et poussons plus loin l'étude en reprenant les méthodes du paragraphe I, et faisant jouer à $F(N_1 N_2 \dots N_n)$ le rôle de la forme quadratique

$$\sum_{1}^{n}{}_{r} a_{rr} N_r^2$$

dans les n^{os} 4 et 5.

Désignons encore par $q_1, \dots, q_n$ les racines du système (20), qu'on supposera toutes différentes de zéro. Les équations fondamentales (16) s'écrivent alors

$$\frac{dN_r}{dt} = -\sum_{1}^{n}{}_{s} p_{rs}(N_s - q_s) N_r \qquad (r = 1, 2, \dots, n)$$

ou, en posant $n_r = \dfrac{N_r}{|q_r|}$,

$$\frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_{1}^{n}{}_{s} p_{rs} q_s \left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s\right). \tag{21}$$

On en déduit

$$\sum_{1}^{n}{}_{r} \alpha_r q_r \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) \frac{1}{n_r} \frac{dn_r}{dt}$$
$$= \sum_{1}^{n}{}_{r} \sum_{1}^{n}{}_{s} \alpha_r p_{rs} q_r q_s \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right)\left(1 - \frac{|q_s|}{q_s} n_s\right)$$
$$F\left[\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) q_r, \dots\right],$$

d'où, par intégration,

$$\prod_{r=1}^{n} \left(\frac{1}{n_r} e^{\frac{|q_r|}{q_r} n_r}\right)^{\alpha_r q_r} = C\, e^{-\int_{t_0}^{t} F\left[\dots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) q_r, \dots\right] dt}. \tag{22}$$

On en déduit, comme au n° 3, *que si tous les q_i sont positifs*, *il y* *a un état limite qui est l'état stationnaire et que c'est le cas le plus général où toutes les espèces subsistent avec des variations bornées* (cas le plus général *avec* l'hypothèse de la forme quadratique > 0).

En effet, si lés q_i sont tous positifs, la relation (22) s'écrit

$$\left(\frac{e^{n_1}}{n_1}\right)^{\alpha_1 q_1}\cdots\left(\frac{e^{n_n}}{n_n}\right)^{\alpha_n q_n} = \mathrm{C}\, e^{-\int_{t_0}^{t} \mathrm{F}(\ldots,(1-n_r)q_r,\ldots)\,dt}.$$

Répétant le raisonnement du n° 3, introduisons, si n_i ne tend pas vers 1, des intervalles successifs et n'empiétant pas l'un sur l'autre

$$(t_1-\eta,\ t_1+\eta),\quad \ldots,\quad (t_n-\eta,\ t_n+\eta),\quad \ldots,$$

dans lesquels $|(n_i-1)|\,q_i > \varepsilon > 0$.

Si μ est la borne inférieure, positive [1], des valeurs que prend $\mathrm{F}(x_1, \ldots, x_n)$ quand la variable x_i est de module au moins égale à ε et que toutes les variables appartiennent à des intervalles finis où varient les fonctions $(1-n_r)q_r$

$$\int_{t_0}^{t_n} \mathrm{F}(\ldots,(1-n_r)q_r,\ldots)\,dt > \mu.2\eta(n-2),$$

d'où la conclusion pour le premier point. Le second s'établirait comme au n° 3.

Quant aux *petites variations*, l'étude en sera la même qu'au n° 5; dans les équations

$$\frac{dn_r}{dt} = n_r \sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s (1-n_s),$$

[1] Un ensemble de nombres réels (E) est dit borné ou limité supérieurement, si tous ses éléments sont inférieurs ou égaux à un nombre au moins, donc à une infinité de nombres appelés limites supérieures. On démontre que parmi ces limites supérieures il y en a une plus petite que les autres, on l'appelle borne supérieure de (E). Définition analogue pour la borne inférieure, la plus grande des limites inférieures.

Les valeurs que prend une fonction de plusieurs variables, continue dans un champ fini,

$$\begin{gathered} a_1 \leqq x_1 \leqq b_1, \\ \ldots\ldots\ldots\ldots, \\ a_n \leqq x_n \leqq b_n, \end{gathered}$$

constituent un ensemble qui contient ses bornes supérieure et inférieure et qui sont donc atteintes par la fonction en certains points.

Ceci admis, dans le cas qui nous occupe, la borne inférieure, valeur de F en un point qui ne peut être $x_1 = \ldots = x_n = 0$ (puisque ce point n'est pas dans le champ considéré) est nécessairement positive. D'ailleurs F étant définie positive, sa borne inférieure sous la seule condition $|x_i| > 1\,\varepsilon > 0$ (i déterminé) est positive (*voir* Note mathématique en fin du chapitre).

on posera $n_r = 1 + \nu_r$, d'où, en négligeant les produits de deux ν_i,

$$(23)\qquad \frac{d\nu_r}{dt} = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \nu_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, n).$$

On cherche des solutions de la forme

$$\nu_1 = \mathrm{A}_1 e^{xt}, \qquad \ldots, \qquad \nu_n = \mathrm{A}_n e^{xt}$$

(A_i x, réels ou non; A_i non tous nuls),

ce qui conduit aux équations

$$(24)\qquad \mathrm{A}_r x = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \mathrm{A}_s$$

et pour x à l'équation caractéristique

$$(25)\qquad \begin{vmatrix} p_{11}q_1 + x & \ldots & p_{1n}q_n \\ \ldots\ldots\ldots & \ldots & \ldots\ldots \\ p_{n1}q_1 & \ldots & p_{nn}q_n + x \end{vmatrix} = 0$$

ou

$$\begin{vmatrix} p_{11} + \dfrac{x}{q_1} & \ldots & p_{1n} \\ \ldots\ldots\ldots & \ldots & \ldots \\ p_{n1} & \ldots & p_{nn} + \dfrac{x}{q_n} \end{vmatrix} = 0.$$

La partie réelle de toute racine est négative; en effet, si $a + bi$ est racine et

$$\mathrm{A}_r = \gamma_r + i\gamma'_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

une solution non nulle correspondante de (24),

$$(a+bi)(\gamma_r + i\gamma'_r) = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s(\gamma_s + i\gamma'_s),$$

d'où

$$a\gamma_r - b\gamma'_r = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \gamma_s,$$

$$b\gamma_r + a\gamma'_r = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \gamma'_s$$

et

$$a(\gamma_r^2 + \gamma_r'^2) = -\sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \gamma_s \gamma_r - \sum_{1}^{n}{}_s\, p_{rs}\, q_s \gamma'_s \gamma'_r,$$

d'où

$$a \sum_r \alpha_r(\gamma_r^2 + \gamma_r'^2) q_r = -F(\gamma_1 q_1, \ldots, \gamma_n q_n) - F(\gamma_1' q_1, \ldots, \gamma_n' q_n),$$

ce qui établit $a < 0$.

On achève et l'on conclut tout à fait comme dans le n° 5. La nature réelle ou imaginaire des racines de (25) précise donc la façon dont l'état limite est atteint.

On n'a qu'un mot à ajouter pour le *cas où les q_i ne sont pas tous positifs;* c'est que les raisonnements et conclusions du n° 6 s'étendent sans difficulté. En effet, s'il y a au moins une racine négative, soit q_r,

$$1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r > 1,$$

d'où

$$\left| \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) q_r \right| > |q_r|$$

et, par suite, quels que soient les n_i variant dans des intervalles finis, $F\left[\ldots, \left(1 - \frac{|q_r|}{q_r} n_r\right) q_r, \ldots\right]$ reste supérieure à un nombre positif fixe (même raisonnement que plus haut), de sorte que le second membre de (22) tend vers zéro.

On conclut, comme au n° 5, que, *s'il y a une seule racine négative q_r, l'espèce (r) s'épuise* et que, *s'il y en a plusieurs*, parmi les espèces correspondantes, *l'une, au moins, doit s'épuiser de façon régulière ou non.*

III. — ASSOCIATIONS BIOLOGIQUES CONSERVATIVES ET DISSIPATIVES.

12. Plaçons-nous *dans les hypothèses générales du n° 9*, et attribuons aux individus de chaque espèce (r) une valeur moyenne $\alpha_r > 0$, de sorte que la valeur globale de l'association biologique sera

$$V = \sum_1^n {}_r \, \alpha_r N_r,$$

d'où sa vitesse de variation

$$\frac{dV}{dt} = \sum_1^n {}_r \, \alpha_r \frac{dN_r}{dt}$$

et, d'après (16),

$$\frac{dV}{dt} = \sum_1^n {}_r \, \alpha_r \varepsilon_r N_r - \sum_1^n {}_r \, \alpha_r \sum_1^n {}_s \, p_{rs} N_s N_r$$

ou, en posant

$$F(N_1 N_2 \ldots N_n) = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s, \tag{26}$$

$$\frac{dV}{dt} = \sum_1^n {}_r \, \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1 N_2 \ldots N_n). \tag{27}$$

La variation élémentaire dV pendant le temps dt est la somme de deux variations : $\left(\sum_1^n {}_r \, \alpha_r \varepsilon_r N_r\right) dt$ due aux causes constantes d'accroissement des espèces caractérisées par les nombres ε_i et d'autre part $-F(N_1, \ldots, N_n)\, dt$ due aux actions réciproques des individus.

S'il est possible de choisir les $\alpha_r > 0$ de façon que la forme quadratique F soit identiquement nulle, c'est-à-dire que

$$\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \qquad (r, s = 1, 2, \ldots, n), \tag{28}$$

la valeur de l'association ne dépendra pas des actions mutuelles des individus.

On dira que cette association est conservative et alors

$$\frac{dV}{dt} = \sum_r \alpha_r \varepsilon_r N_r.$$

C'est le cas des systèmes d'espèces s'entre-dévorant qu'on a étudiés au Chapitre II, où les équations fondamentales sont les équations (3) et les valeurs des individus prises égales aux β_r (hypothèse des équivalents, pas d'action entre les individus d'une même espèce). Réciproquement, si un système est conservatif, avec un choix convenable des α, on aura

$$\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n;\ s = 1, 2, \ldots, n),$$

de sorte que, si l'on pose

$$\alpha_r p_{rs} = a_{rs},$$

les équations fondamentales s'écriront

$$\frac{dN_r}{dt} = \left[\varepsilon_r - \sum_1^n {}_s \, \frac{a_{rs}}{\alpha_r} N_s\right] N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

avec

$$a_{rs} = - a_{sr} \quad \text{(quels que soient } r, s \text{ de } 1, 2, \ldots, n),$$

donc sont de la forme (3) du Chapitre II.

Ainsi, les *systèmes conservatifs sont ceux qu'on a étudiés au Chapitre II* et qui sont caractérisés par les équations (3) de ce chapitre.

Un système étant donné et obéissant aux équations (16) du Chapitre III, on peut chercher pour les p_{rs} les *conditions nécessaires et suffisantes pour qu'il soit conservatif.*

Le cas de deux espèces est immédiat et les conditions sont :

$$p_{11} = p_{22} = 0$$

avec : soit

$$p_{12} p_{21} < 0,$$

soit

$$p_{12} = p_{21} = 0.$$

Écartant ce dernier cas où les espèces n'auraient pas d'influence réciproque, il y a alors pour le choix des α une solution à un facteur près. Passons *au cas général d'au moins trois espèces.*

Des équations (28) on déduit d'abord que, *nécessairement,* tous les p_{rr} sont nuls et que les deux nombres de tout couple (p_{rs}, p_{sr}) sont ou nuls ou non nuls et de signes contraires. De plus, $r, s, t, \ldots, k, l$ étant m entiers différents pris parmi $1, 2, \ldots, n$, les équations

$$\begin{aligned} \alpha_r p_{rs} &= - \alpha_s p_{sr}, \\ \alpha_s p_{st} &= - \alpha_t p_{ts}, \\ &\cdots\cdots\cdots \\ \alpha_k p_{kl} &= - \alpha_l p_{lk}, \\ \alpha_l p_{lr} &= - \alpha_r p_{rl} \end{aligned}$$

donnent, par multiplication membre à membre, la condition *nécessaire*

$$p_{rs} p_{st} \ldots p_{kl} p_{lr} = (-1)^m p_{sr} p_{ts} \ldots p_{lk} p_{rl}. \tag{29}$$

En prenant tous les arrangements de m entiers différents (m quelconque de 3 inclus à n inclus) pris parmi $1, 2, \ldots, n$ on obtient ainsi un ensemble (E) de conditions.

Montrons que ces *conditions* (E) *jointes* à celles initiales relatives à p_{sr} et aux couples (p_{rs}, p_{sr}) sont *suffisantes,* c'est-à-dire qu'on peut alors trouver un système de nombres positifs α_r satisfaisant à (28).

Il suffira d'examiner le cas où le système ne peut se décomposer en plusieurs *indépendants* les uns des autres.

Il y aura alors des p_{ij} non nuls. Soit $p_{hk} \neq 0$ l'un d'eux et prenons α_h

positif arbitrairement. Si $h, i_1, i_2, \ldots i_\nu, l$ est une suite d'entiers > 0 au plus égaux à n tels que

$$p_{hi_1} \neq 0, \qquad p_{i_1 i_2} \neq 0, \qquad \ldots, \qquad p_{i_{\nu-1} i_\nu} \neq 0, \qquad p_{i_\nu l} \neq 0,$$

les équations

$$\begin{aligned} \alpha_h p_{h i_1} + \alpha_{i_1} p_{i_1 h} &= 0 \\ \alpha_{i_1} p_{i_1 i_2} + \alpha_{i_2} p_{i_2 i_1} &= 0 \\ &\cdots\cdots\cdots \\ \alpha_{i_{\nu-1}} p_{i_{\nu-1} i_\nu} + \alpha_{i_\nu} p_{i_\nu i_{\nu-1}} &= 0 \\ \alpha_{i_\nu} p_{i_\nu l} + \alpha_l p_{l i_\nu} &= 0 \end{aligned}$$

fourniront successivement $\alpha_{i_1} \ldots \alpha_l$ en donnant des valeurs > 0. Je dis que s'il existe une autre suite $h, i'_1, i'_2, \ldots, i'_\mu, l$ telle que

$$p_{hi'_1} \neq 0, \qquad \ldots, \qquad p_{i'_\mu l} \neq 0,$$

la détermination successive analogue de $\alpha_{i'_1} \ldots \alpha_l$ conduira à la même valeur pour α_l.

En effet le premier procédé donne

$$\alpha_l = (-1)^{\nu+1} \frac{p_{hi_1}, \ldots, p_{i_\nu l}}{p_{i_1 h}, \ldots, p_{l i_\nu}} \alpha_h$$

et le second

$$\alpha_l = (-1)^{\mu+1} \frac{p_{hi'_1}, \ldots, p_{li'_\mu}}{p_{i'_\nu h}, \ldots, p_{li'_\mu}} \alpha_h.$$

Il n'y a qu'à constater l'égalité qui résulte de

$$\begin{aligned} & p_{hi_1} \cdot p_{i_1 i_2}, \ldots, p_{i_\nu l} \cdot p_{li'_\mu} \cdot p_{i'_\mu i'_{\mu-1}}, \ldots, p_{i'_1 h} \\ & = (-1)^{\mu+\nu+2} p_{i_1 h}, \ldots, p_{li_\nu} \cdot p_{i'_\mu l}, \ldots, p_{hi'_1} \end{aligned}$$

vraie par hypothèse.

Et puisque le système ne peut se décomposer en plusieurs indépendants, on voit aisément que le procédé de chaîne permettra d'atteindre tous les α_i. Ainsi le système (28) est résolu et l'on voit même qu'on en a trouvé la solution la plus générale qui est déterminée à un facteur de proportionalité > 0 arbitraire près. *Les valeurs des individus d'un système conservatif indécomposable sont donc déterminées à un facteur près,* comme dans le cas de deux espèces.

Quant aux conditions (E), elles peuvent se réduire. Ainsi, *si tous les $p_{ij} (i \neq j)$ sont différents de* 0 (1), *elles peuvent se réduire à*

(1) M. Volterra n'avait considéré que ce cas. Mlle Elena Freda a montré que les condi-

celles à trois indices :

$$(29)' \qquad p_{rs}p_{st}p_{tr} = -p_{sr}p_{ts}p_{rt}.$$

Un peu *plus généralement*, si tous les p_{ij} dont un des indices est un certain i_0 $(p_{i_0 1}, p_{1 i_0})$; $(p_{i_0 2}, p_{2 i_0})$; ... sont tous différents de o, $p_{i_0 i_0}$ excepté, les conditions (E) se réduisent à celles à 3 indices dont un des indices est i_0. Pour montrer qu'alors toute relation (29) est une conséquence de ces dernières, il suffit de remplacer dans celle-là tout $p_{ij}\begin{pmatrix} i \neq i_0 \\ j \neq j_0 \end{pmatrix}$ par $\frac{[p_{ij}p_{ji_0}p_{i_0 i}]}{p_{ji_0}p_{i_0 i}}$. Alors dans les deux membres les crochets disparaissent grâce aux seules relations à trois indices dont l'un est i_0 et il reste une égalité évidente.

13. La propriété d'être conservatif pour un système exige certaines relations d'*égalité* entre les coefficients qui le caractérisent, de sorte qu'il est peu probable qu'un système biologique réel se trouve être conservatif ou même très voisin de l'être. Mais, de même qu'en Mécanique, on peut, bien souvent, en première approximation, négliger le frottement, on pourra, pour certains systèmes, adopter d'abord l'hypothèse approchée qu'ils sont conservatifs. Il est inutile de répéter, pour ces associations biologiques, les propriétés qu'on a établies plus haut; on se reportera au Chapitre II. Toutefois, il est intéressant d'ajouter quelques énoncés relatifs à la « valeur » de l'association biologique.

Si nous nous reportons au n° 3, Chapitre II, nous déduisons aussitôt que pour un système biologique relatif à $(t_0, +\infty)$:

Si tous les ε_i sont négatifs, la valeur d'une association conservative tend vers zéro quand le temps s'écoule indéfiniment; si tous les ε_i sont positifs, elle tend vers l'infini; s'ils sont tous nuls, elle est constante; enfin, si un des ε_i au moins est positif, comme toutes les espèces ne peuvent s'épuiser, *la valeur de l'association ne saurait tendre vers zéro.*

Ainsi, une condition nécessaire pour que la valeur d'un système

tions à trois indices (jointes aux premières) n'étaient pas suffisantes dans le cas général en donnant l'exemple très simple du cas où dans toute combinaison 3 à 3 (i, j, k) il y aurait un couple (i, j) tel que $p_{ij} = p_{ji} = 0$. Les (29') sont en effet alors satisfaites et cependant les (28) peuvent n'avoir pas de solution. C'est ce qu'on voit clairement sur l'exemple plus particulier de M^{lle} Freda, du cas de quatre espèces avec $p_{14} = p_{41} = p_{23} = p_{32} = 0$ (la première dévore les 2e et 3e, et ces dernières mangent la 4e). Enfin M^{lle} Freda a énoncé aussi les conditions les plus générales nécessaires et suffisantes.

conservatif puisse tendre vers zéro est que tous les ε_i soient négatifs ou nuls et l'un au moins négatif.

On peut ajouter quelque indication sur la façon dont se comporte la valeur d'un système biologique conservatif quand t est très grand. Si

$$\rho_1 \leqq \varepsilon_r \leqq \rho_2 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n);$$

de

$$\frac{d}{dt}\sum \alpha_r N_r = \sum \varepsilon_r \alpha_r N_r,$$

il résulte

$$\rho_2 \sum \alpha_r N_r \geqq \frac{d}{dt}\sum \alpha_r N_r \geqq \rho_1 \sum \alpha_r N_r,$$

$$\rho_2 \geqq \frac{\frac{d}{dt}\sum \alpha_r N_r}{\sum \alpha_r N_r} \geqq \rho_1,$$

$$(30) \quad C\,e^{\rho_2(t-t_0)} \geqq \sum \alpha_r N_r \geqq C\,e^{\rho_1(t-t_0)}, \qquad C = \sum \alpha_r N_r^0 \quad (\text{valeur pour } t = t_0).$$

On aura les inégalités les plus resserrées en prenant ρ_1 aussi grand que possible (égal au plus petit des ε_r), et ρ_2 le plus petit possible (égal au plus grand des ε_r).

14. Nous définirons comme *dissipatif un système* caractérisé par les coefficients ε_i, p_{rs} (*voir* n° 9), *s'il est tel qu'un choix convenable des $\alpha_r > 0$ rende définie positive la forme*

$$F = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s.$$

Ce qui justifie cette dénomination, c'est qu'elle entraîne que les actions réciproques des individus causent toujours une diminution de la valeur $\Sigma \alpha_r N_r$ de l'association, d'après (27).

Étant donné un système défini par ses coefficients ε_i, p_{rs}, on peut chercher pour les p_{rs} des conditions nécessaires et suffisantes pour qu'il soit dissipatif.

Tout d'abord, il est nécessaire, puisque F est définie positive pour des $\alpha_r > 0$ convenables, que $\alpha_r p_{rr} > 0$, d'où les *conditions nécessaires*

$$(31) \qquad p_{rr} > 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n).$$

Si l'on se rappelle qu'une condition nécessaire pour un système conservatif est

$$p_{rr} = 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n),$$

on voit que *les définitions de système conservatif et dissipatif s'excluent*. De plus, *un système* défini par des p_{rs} sans restriction *peut n'être ni conservatif, ni dissipatif*. Il restera à voir si un tel cas est possible dans la réalité.

Une autre condition *nécessaire* est que le déterminant des p_{rs} soit positif :

$$(32)\qquad \Delta = \begin{vmatrix} p_{11} & p_{12} & \cdots & p_{1n} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ p_{n1} & p_{n2} & \cdots & p_{nn} \end{vmatrix} > 0.$$

Comme le prouve un raisonnement antérieur (fin du n° 10), ce déterminant doit être non nul.

Nous allons montrer qu'il ne peut être négatif. Considérons, en effet, la forme quadratique définie positive,

$$F = \sum_{1}^{n}{}_r \sum_{1}^{n}{}_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s;$$

on peut l'écrire

$$F = \sum_{1}^{n}{}_r \sum_{1}^{n}{}_s \left(\frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2}\right) N_r N_s$$

et le discriminant (¹), qui est > 0, est le déterminant des

$$m_{rs} = \frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2}.$$

Mais la forme F peut aussi s'écrire

$$F = \sum_{1}^{n}{}_r \sum_{1}^{n}{}_s \alpha_r \frac{m_{rs} + h_{rs}}{\alpha_r} N_r N_s,$$

où les h_{rs} sont des nombres quelconques seulement assujettis à

$$h_{rs} = -h_{sr}.$$

On peut trouver pour ces h_{rs} des valeurs telles que l'on ait

$$\omega_{rs} = \frac{m_{rs} + h_{rs}}{\alpha_r} = p_{rs}.$$

Il suffit de prendre

$$h_{rs} = \alpha_r p_{rs} - m_{rs} \qquad (\text{pour } r \geqq s),$$

(¹) Le discriminant d'une forme quadratique (déterminant du tableau des formes linéaires que sont les demi-dérivées partielles) est positif si la forme est définie positive (*voir* Note mathématique, n° 20).

puis

$$h_{sr} = -h_{rs} \qquad (\text{pour } r < s).$$

Ceci fait, on aura bien, pour $r \leqq s$,

$$\frac{m_{sr} + h_{sr}}{\alpha_s} = p_{sr},$$

puisque le premier membre est égal à

$$\frac{1}{\alpha_s}\left[\frac{\alpha_s p_{sr} + \alpha_r p_{rs}}{2} - \alpha_r p_{rs} + \frac{\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}}{2}\right] = p_{sr};$$

Soient H_{rs} les valeurs précédentes; considérons le déterminant des ω_{rs} comme fonction des $h_{rs}\,(r > s)$; c'est ainsi un polynome et quand les variables $h_{rs}\,(r > s)$ sont toutes nulles, il se réduit au déterminant des $\frac{m_{rs}}{\alpha_r}$, qui est positif comme celui des m_{rs}; quand les variables h_{rs} prennent les valeurs H_{rs}, il coïncide avec le déterminant des p_{rs}. Si donc, le déterminant des p_{rs} était négatif, le polynome en $h_{rs}\,(r > s)$, qu'est le déterminant des ω_{rs}, devrait s'annuler pour certaines valeurs des variables indépendantes $h_{rs}\,(r > s)$, et la forme

$$\sum_r \sum_s \alpha_r \omega_{rs} N_r N_s$$

serait alors telle que le déterminant des ω_{rs} serait nul; comme elle est identique à F définie positive, il y a contradiction avec la propriété rappelée plus haut que si une forme

$$\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s \qquad (\alpha_r > 0)$$

est définie positive, le déterminant des p_{rs} est non nul.

Si nous nous rappelons maintenant que l'ensemble des termes contenant certaines lettres d'une forme quadratique définie positive constitue une forme quadratique définie positive par rapport à ces lettres, nous obtenons immédiatement comme *conditions nécessaires pour qu'un système soit dissipatif, que le déterminant des p_{rs} et tous ceux qu'on en déduit par suppression de lignes et colonnes de mêmes rangs soient positifs* (¹).

Dans le cas de deux espèces, ces conditions sont suffisantes : car

(¹) Ce qui suit dans ce n° 14 (recherche de conditions suffisantes) est dû à M. Brelot.

en égalant à zéro le discriminant

$$(\alpha_1 p_{12} + \alpha_2 p_{21})^2 - 4\alpha_1\alpha_2 p_{11} p_{22}$$

de

$$F = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s,$$

il vient l'équation dans le plan (α_1, α_2) de deux droites réelles issues de l'origine, distinctes et appartenant aux premier et troisième quadrants (et, d'ailleurs, différentes des axes). Cela résulte aisément de

$$p_{11} > 0, \qquad p_{22} > 0, \qquad p_{11}p_{22} - p_{12}p_{21} > 0.$$

Pour que F soit définie positive, il faut et il suffit alors qu'on prenne pour α_1, α_2 les coordonnées d'un point intérieur à l'angle aigu des deux droites, dans le premier quadrant.

On tire de là que, dans le cas de deux espèces, dont l'une dévore l'autre et dont l'extension de chacune est entravée par l'existence d'un grand nombre de ses individus, c'est-à-dire si

$$p_{11} > 0, \qquad p_{22} > 0 \qquad (p_{12}p_{21} < 0),$$

les conditions sont satisfaites et le système est dissipatif.

Dans le cas de trois espèces, une étude complète montre que les conditions nécessaires trouvées ne sont pas suffisantes [1].

Il est naturel de chercher alors si les conditions conformes, au moins

---

[1] En écrivant F sous la forme

$$\alpha_1(p_{11}N_1 + p_{12}N_2 + p_{13}N_3)N_1 + \alpha_2(p_{21}N_1 + p_{22}N_2 + p_{23}N_3)N_2 + \alpha_3(p_{31}N_1 + p_{32}N_2 + p_{33}N_3)N_3,$$

la condition $F = 0$ s'interprète dans le plan en coordonnées homogènes N_1, N_2, N_3 comme un réseau linéaire de coniques aux paramètres $\alpha_1\alpha_2\alpha_3$.

Les conditions nécessaires étant supposées réalisées, il faut et suffit que dans le réseau, il y ait une ellipse indécomposable imaginaire (correspondant à des α_i réels, donc positifs). On peut constater que le faisceau des deux premières coniques contient deux paraboles distinctes se coupant en des points d'*un même côté* de la droite D,

$$p_{31}N_1 + p_{32}N_2 + p_{33}N_3 = 0.$$

Il faut et suffit qu'il existe une ellipse (réelle évidemment) du faisceau ne coupant pas D; pour cela il faut et suffit que D ne rencontre pas la portion de plan intérieure aux deux paraboles à la fois, quadrilatère curviligne dont on sait seulement que les sommets sont d'un même côté de D. On écrira que les segments interceptés dans chaque parabole sont extérieurs, ou, puisqu'ils ne peuvent être enchevêtrés, vu la position de D, que le milieu de chacun est extérieur à l'autre parabole. Et cela conduit finalement à deux inégalités nouvelles entières, homogènes par rapport à l'ensemble des p_{rs} et dont on peut voir *a priori* qu'elles sont de degrés élevés (probablement 13 et 26).

dans des cas étendus, à la réalité,

$$p_{rr} > 0, \qquad p_{rs}p_{sr} < 0 \qquad (r \neq 0;\ r, s = 1, 2, 3)$$

ne seraient pas suffisantes. On répond par la négative en démontrant que ces conditions n'entraînent pas que le déterminant des p_{rs} soit positif; il suffit pour cela d'un exemple [1].

Dans le cas général de n espèces ($n \geqq 3$), cette remarque s'étend, c'est-à-dire que les conditions

$$(33) \qquad p_{rr} > 0, \qquad p_{rs}p_{sr} < 0 \qquad (r \neq s;\ r, s = 1, 2, \ldots, n)$$

ne sont pas suffisantes; on peut en effet, y satisfaire en choisissant négatif un déterminant du troisième ordre déduit du déterminant des p_{rs} par suppression de $n - 3$ lignes et colonnes de mêmes rangs.

Remarquons seulement *qu'un système satisfaisant aux équations* (2) (n° 1) *est dissipatif*, car en prenant $\alpha_r = \beta_r$, il vient

$$F = \sum_r \beta_r a_{rr} N_r^2.$$

Nous allons montrer que, dans des cas voisins, le système est aussi dissipatif. Pour préciser cela, indiquons un moyen de recherche de conditions nécessaires et suffisantes [2].

Pour que F soit décomposable en moins de n carrés, il faut et il suffit que

$$(34) \qquad \begin{vmatrix} \alpha_1 p_{11} & \frac{\alpha_1 p_{12} + \alpha_2 p_{21}}{2} & \cdots & \frac{\alpha_1 p_{1n} + \alpha_n p_{n1}}{2} \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ \frac{\alpha_n p_{n1} + \alpha_1 p_{1n}}{2} & \frac{\alpha_n p_{n2} + \alpha_2 p_{2n}}{2} & \cdots & \alpha_n p_{nn} \end{vmatrix} = 0.$$

Quand les α_i sont fixés, cette condition en les p_{rs} se traduit dans le lan-

---

[1] Ainsi

$$\begin{vmatrix} 1 & 4 & 1 \\ -1 & 1 & 1 \\ -4 & -2 & 1 \end{vmatrix} = -5.$$

[2] Remarquons que les conditions d'existence de $\alpha_r > 0$, rendant F définie positive, s'obtiennent en adjoignant

$$p_{rr} > 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

aux conditions pour qu'il existe des α_r réels quelconques rendant F définie positive. (Les coefficients des termes carrés d'une forme quadratique définie positive sont positifs.) Aussi on se débarrasse pour les α_r de la restriction qu'ils soient > 0.

gage géométrique en disant que dans l'espace à n^2 dimensions le point de coordonnées p_{rs} $(r, s = 1, 2, \ldots, n)$ doit être sur une hypersurface, d'équation (34).

Elle partage l'espace en un certain nombre de domaines connexes [1] dans chacun desquels les nombres des carrés de décomposition de F précédés d'un même signe sont constants.

En effet, si les coefficients d'une forme quadratique varient de façon continue en conservant le nombre des carrés de décomposition, ceux qui sont précédés d'un même signe sont en nombre constant [2]. Il suffit alors d'imaginer dans chacun des domaines connexes considérés une courbe continue joignant un point fixe à un point variable pour constater que le nombre de carrés précédés d'un même signe est indépendant de la position du point variable dans le domaine.

Désignons par Δ_i les domaines dans lesquels F est définie positive. Il y en a au moins un puisqu'il existe des points, où F est définie positive, qui sont les points

$$\alpha_r p_{rr} > 0, \qquad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \qquad (r \neq s;\ r, s = 1, 2, \ldots, n).$$

L'ensemble des points de l'espace à n^2 dimensions appartenant à un Δ_i correspondant à un système de valeurs positives des α_r définit *l'ensemble des systèmes qui sont dissipatifs*.

Lorsque le système est dissipatif, quel est le *choix des* α_r? En considérant ces α_r comme les coordonnées d'un point dans l'espace à n dimensions, l'équation (34) représente, les p_{rs} étant finis, une hypersurface partageant l'espace en domaines dans certains desquels δ_i la forme F sera définie positive; il y a au moins un δ_i puisque, par hypothèse, pour certaines valeurs, $\alpha_r^0 > 0$, F est définie positive. On ferait un raisonnement analogue au précédent.

---

[1] Un domaine est un ensemble de points tous intérieurs, c'est-à-dire tel que P étant l'un quelconque, on peut trouver $\varepsilon > 0$ de façon que les points de l'espace distants de P de moins de ε (carré de la distance = somme des carrés des différences des coordonnées correspondantes) appartiennent à l'ensemble.

Un domaine est dit connexe si l'on peut en joindre deux points quelconques par une courbe continue appartenant au domaine. Exemples : dans le plan (deux dimensions), l'intérieur d'un cercle (circonférence exclue) est un domaine, d'ailleurs connexe; dans l'espace à ν dimensions l'intérieur d'une hypersphère,

$$(x_1 - a_1)^2 + \ldots + (x_\nu - a_\nu)^2 = R^2,$$

c'est-à-dire l'ensemble des points tels que

$$(x_1 - a_1)^2 + \ldots + (x_\nu - a_\nu)^2 < R^2.$$

[2] *Voir* la Note mathématique en fin du chapitre.

Revenons à la condition pour qu'un système soit dissipatif et remarquons que l'ensemble des points (p_{rs}) tels que

$$p_{rr} > 0, \qquad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0 \qquad (\text{les } \alpha_r \text{ étant fixés} > 0)$$

jouit de la propriété que deux quelconques peuvent être joints par une courbe continue dont tous les points appartiennent à cet ensemble. Le choix de fonctions continues d'un paramètre, p_{ij}, satisfaisant toujours aux conditions précédentes et reliant deux systèmes de valeurs qui y satisfont est immédiat avec beaucoup d'arbitraire.

Soit Δ_1 celui des Δ_i qui contient cet ensemble. Il est intéressant de voir qu'il contient un certain voisinage de points de cet ensemble défini par

$$(35) \qquad 0 < A \leqq p_{rr} \leqq B, \qquad |\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}| \leqq \eta,$$

$\eta > 0$ pouvant être déterminé dès que sont connus A, B et les α_r tous > 0. Quels que soient

$$0 < A \leqq B, \qquad \alpha_r > 0, \qquad \eta > 0,$$

l'ensemble des points satisfaisant à (35) est connexe, c'est-à-dire que deux quelconques peuvent être joints par une courbe continue lui appartenant. La possibilité du choix de fonctions continues p_{ij}, évident pour les p_{rr}, résulte pour les p_{rs} $(r \neq s)$ de l'interprétation de

$$|\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}| \leqq \eta$$

dans le plan à deux dimensions, p_{rs}, p_{sr} étant les coordonnées courantes. Cette interprétation n'est autre qu'une bande indéfinie limitée à deux parallèles.

D'autre part, A, B et les α_r étant fixés, on peut prendre η assez petit pour que l'ensemble des points satisfaisant à (35) n'ait pas de points sur l'hypersurface (34). Le premier membre de (34) est, en effet, un polynome en p_{rr} et $\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}$; la partie qui ne contient que des p_{rr} reste positive quand $A \leqq p_{rr} \leqq B$ et son minimum est un certain nombre $\rho > 0$; la seconde partie sera donc inférieure en module à ρ si tous les $\alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr}$ sont en module inférieurs à un $\eta > 0$ facile à trouver. Avec un choix convenable de η, les points (35) appartiennent donc à Δ_1, puisque Δ_1 contient tous les points qu'on peut atteindre par une courbe continue sans rencontrer l'hypersurface (34) à partir d'un point pour lequel

$$p_{rr} > 0, \qquad \alpha_r p_{rs} + \alpha_s p_{sr} = 0,$$

et satisfaisant à (35). Ainsi :

Étant donnés A, B $(0 < A \leqq B)$ *et des* β_r, *tous positifs, on peut trouver* $\eta > 0$ *tel que les conditions*

$$A \leqq p_{rr} \leqq B, \quad |\beta_r p_{rs} + \beta_s p_{sr}| < \eta \qquad (r \neq s;\ r, s = 1, 2, \ldots, n)$$

entraînent que tout système défini par les p_{rs} *et qui y satisfait soit dissipatif.*

Il suffit de prendre pour les α_r les nombres β_r, et l'on pourra prendre aussi des nombres voisins, d'un voisinage convenablement choisi.

15. Sans étudier davantage les cas où un système est dissipatif, indiquons quelques *propriétés immédiates de la valeur d'une association dissipative dans* $(t_0, +\infty)$ [c'est-à-dire de tout système de solutions > 0 dans $(t_0, +\infty)$ des équations fondamentales lorsqu'on est dans le cas dissipatif].

Pour une telle association, avec un choix convenable des « valeurs » α_r, uniquement restreint à rendre $\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s$ définie positive, il résulte des équations (16)

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_s^n {}_1 p_{rs} N_s\right) N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n), \tag{16}$$

$$\sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_r \alpha_r \varepsilon_r N_r - F(N_1, \ldots, N_n), \tag{18}$$

où F est une forme quadratique définie positive.

Nous avons déduit de là au n° 10 qu'il est impossible qu'à partir d'un moment quelconque t_1 si éloigné soit-il, il y ait toujours un N_r parmi les fonctions positives ou nulles continues d'une solution de (16) dans $(t_0, +\infty)$ qui soit supérieur à un nombre fixe A indépendant de t_1. On en déduit l'impossibilité, à partir d'un instant quelconque, que

$$\sum \alpha_r N_r > A\alpha . n, \qquad \text{où} \qquad \alpha \geqq \alpha_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n).$$

Sinon, en effet, à partir de ce moment,

$$\sum_r \alpha N_r > A\alpha . n, \qquad \text{d'où} \qquad \sum_r N_r > A . n,$$

ce qui imposerait que toujours un des N_r fût supérieur à A, et cela à partir de l'instant choisi. Donc :

Pour des valeurs déterminées (¹) *des individus d'une association dissipative quelconque, on peut trouver un nombre* B *tel que la valeur* $\sum_r \alpha_r N_r$ *de l'association ne saurait demeurer supérieure à* B *à partir d'un certain moment, quel qu'il soit.*

Remarquons maintenant que (18) entraîne, pour des $N_i > 0$,

$$\sum \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < \sum \alpha_r \varepsilon_r N_r.$$

On en déduit en raisonnant comme au Chapitre II, n° 3, que $\sum_r \alpha_r N_r$ doit tendre vers zéro si tous les ε_r sont négatifs. Ce résultat peut s'étendre un peu :

Si tous les ε_r *d'une association dissipative sont négatifs ou nuls, la valeur de cette association doit tendre vers zéro quand le temps s'écoule indéfiniment* (*épuisement de toutes les espèces*).

En effet :

$$\sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} \leqq -F(N_1, \ldots, N_n).$$

D'après cela, $\Sigma \alpha_r N_r$ est une fonction positive décroissante de t; elle a donc une limite λ pour $t = +\infty$. Si ce n'était pas zéro, on aurait

$$\sum \alpha_r N_r > \lambda > 0,$$

d'où, α étant un nombre au moins égal à chaque α_r,

$$\sum N_r > \frac{\lambda}{\alpha},$$

ce qui exige qu'il y ait toujours un N_r supérieur à $\frac{\lambda}{n\alpha} > 0$.

Or, il est aisé d'établir (²) que l'inégalité sur la forme en N_i,

$$F(N_1, \ldots, N_n) < \eta \qquad (\eta > 0)$$

entraîne

$$|N_i| < \varphi(\eta) \qquad (i = 1, 2, \ldots, n),$$

(¹) C'est-à-dire, les p_{rs} étant donnés, pour tout choix des $\alpha_r > 0$ rendant la forme $\sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_{rs}$ définie positive.

(²) *Voir* la Note mathématique en fin du chapitre.

où $\varphi(\eta)$ est une fonction positive de $\eta > 0$ convenablement choisie, tendant vers zéro avec η.

En choisissant η assez petit, soit η_0, $\varphi(\eta)$ sera inférieur à $\frac{\lambda}{n\alpha}$.

Donc, comme à tout instant il y a au moins une des fonctions N_r considérées qui est supérieure à $\frac{\lambda}{n\alpha}$, la forme F devra, pour ces fonctions, rester supérieure à un certain nombre $\eta_0 > 0$. On aurait donc

$$\sum_r \alpha_r \frac{dN_r}{dt} < -\eta_0,$$

d'où

$$\sum_r \alpha_r N_r < -\eta_0(t-t_0) + \sum_r \alpha_r N_r^0,$$

incompatible avec

$$\sum \alpha_r N_r \geqq \lambda > 0,$$

quel que soit $t \geqq t_0$.

La contradiction impose donc $\lambda = 0$ et le théorème est établi.

16. Considérons un système de n espèces défini par ses coefficients ε_r, p_{rs}, et supposons que les espèces $(m+1)$, $(m+r)$, ..., (n) existant seules varient *au voisinage d'un état d'équilibre stable*, auquel correspond les racines q_{m+1}, ..., q_n de

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{rs} N_s = 0 \quad (r = m+1, m+2, \ldots, n),$$

équations en $N_s (s = m+1, \ldots, n)$ de l'état stationnaire.

Étudions ce qui se passe quand *on apporte, en petits nombres, des individus* des m premières espèces à un certain instant t_0.

Admettons que, pour des conditions initiales $N_1^0, N_2^0, \ldots, N_n^0$, dont les $(n-m)$ dernières sont fixées et voisines des $q_{m+1}, \ldots, q_n$, tandis que les n premières varient au voisinage positif de zéro en dépendant d'un paramètre α (avec existence de dérivées successives), les équations

$$(16) \qquad \frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_1^n{}_s\, p_{rs} N_s\right) N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, n)$$

admettent dans $(t_0, +\infty)$ une solution formée de fonctions continues (et analytiques) de t, et dépendant de α avec existence et continuité en (t, α) des dérivées partielles, α restant au voisinage de $\alpha = 0$, valeur à laquelle correspond

$$N_1^0 = \ldots = N_m^0 = 0.$$

En désignant par δ la différentielle par rapport à α, pour $\alpha = 0$, et remarquant qu'on peut permuter d et δ, on déduit des équations différentielles du système global les (N_r) constituant la solution correspondant à $\alpha = 0$,

$$(36) \qquad \frac{d(\delta N_r)}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_1^n{}_s\, p_{rs} N_s\right) \delta N_r - \sum_1^n{}_s\, p_{rs}\, \delta N_s . N_r.$$

Les δN_r sont les parties principales des variations des fonctions solutions N_r correspondant aux variations des valeurs initiales N_1^0, ..., N_m^0 corrélatives de la variation $\delta\alpha$ du paramètre. Ce sont ces variations δN_r qui nous renseignent sur la perturbation apportée par l'introduction des m premières espèces et caractérisée par

$$\delta N_1^0 \ldots \delta N_n^0.$$

Puisque pour $\alpha = 0$,

$$N_1^0 = \ldots = N_m^0 = 0,$$

les fonctions correspondantes N_1, ..., N_m sont nulles et il résulte de (36)

$$(37) \quad \left\{ \begin{aligned} &\frac{d\,\delta N_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{m}{}_s\, p_{rs} N_s\right) \delta N_r \qquad (r = 1, 2, \ldots, m), \\ &\frac{d\,\delta N_i}{dt} = \left(\varepsilon_i - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{is} N_s\right) \delta N_i - N_i \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{is}\, \delta N_s - N_i \sum_1^m{}_s\, p_{is}\, \delta N_s \\ &\qquad (i = m+1, \ldots, n). \end{aligned} \right.$$

Telles sont les équations permettant de déduire, des fonctions $N_s (s = 1, \ldots, n)$ représentant l'évolution du système global quand $N_1^0 = 0$, ..., $N_m^0 = 0$ et N_{m+1}^0, ... N_n^0 voisines de q_{m+1}, ..., q_n, c'est-à-dire du système partiel des $n-m$ dernières espèces au voisinage de l'état stationnaire, les variations premières δN_s qu'entraînent l'introduction des δN_1^0, ..., δN_m^0 individus des m premières espèces à l'instant t_0.

Les quantités

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{rs} N_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, m)$$

jouent un rôle essentiel.

Ce sont pour chacune des m premières espèces les coefficients d'accroissement qu'elles auraient en présence, chacune, seulement de $(n - m)$ dernières, et sans tenir compte de l'influence du nombre de ses individus sur son développement, c'est-à-dire pour un petit nombre de ses individus. On les appellera *coefficients virtuels* d'accroissement de m premières espèces.

Supposons

$$\gamma_r = \varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{rs} q_s < 0 \qquad (r = 1, 2, \ldots, m),$$

c'est-à-dire que dans l'état stationnaire des $(n - m)$ dernières espèces, les coefficients virtuels des m premières soient tous négatifs. Alors, dans l'hypothèse de variations assez voisines de cet état stationnaire,

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{rs} N_s < -\rho < 0 \qquad (\rho > 0),$$

et il résulte des intégrales des premières équations (37)

$$\delta N_r = \delta N_r^0\, e^{\int_{t_0}^{t}\left(\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n} p_{rs} N_s\right) dt} \tag{38}$$

que pour $t > t_0$

$$\delta N_r < \delta N_r^0\, e^{-\rho(t-t_0)} \qquad (r = 1, 2, \ldots, m).$$

Quant aux $\delta N_i (i > m)$ ils sont donnés par le second groupe d'équations (37).

Dans le cas simple où il y a rigoureusement état stationnaire pour le système des $(n - m)$ dernières espèces, il vient

$$\frac{d\,\delta N_i}{dt} + q_i \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{is}\, \delta N_s = - q_i \sum_{1}^{m}{}_g\, p_{ig}\, \delta N_g^0\, e^{\gamma_g (t-t_0)} \qquad (i = m+1, \ldots, n), \tag{38}$$

équations linéaires avec second membre, et coefficients constants au premier membre.

En posant $\delta N_i = q_i \nu_i$, il vient

$$\frac{d\nu_i}{dt} + \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{is}\, q_s \nu_s = - \sum_{1}^{m}{}_g\, p_{ig}\, \delta N_g^0\, e^{\gamma_g (t-t_0)} \qquad (i = m+1, \ldots, n). \tag{39}$$

Les équations sans seconds membres de ce système sont celles des petites variations voisines de l'équilibre $(q_{m+1}, \ldots, q_n)$ pour les $(n - m)$ dernières espèces. Cet équilibre est en effet supposé stable

et en posant $\frac{N_i}{q_i} = 1 + \nu_i$ et négligeant les produits de ν_i, on obtient ces équations sans seconds membres [*cf.* (23)].

Les racines de l'équation caractéristique :

$$\begin{vmatrix} p_{m+1,m+1}\, q_{+1} + x & p_{m+1,m+2}\, q_{m+2} & \cdots & p_{m+1,n}\, q_n \\ \cdots & \cdots & \cdots & \cdots \\ p_{n,m+1}\, q_{m+1} & p_{n,m+2}\, q_{m+2} & \cdots & p_{nn}\, q_n + x \end{vmatrix} = 0$$

doivent avoir des parties réelles négatives ou nulles, sinon la solution générale des équations sans seconds membres de (39) ne serait pas bornée [1] quelles que soient les constantes d'intégration. On aura cette solution générale en faisant une combinaison linéaire homogène à coefficients constants arbitraires des n solutions fournies par les n racines supposées distinctes (cas général) de l'équation caractéristique.

Pour avoir la solution générale du système (39) lui-même, il suffira d'ajouter une solution particulière des équations avec second membre. On aura une telle solution particulière en ajoutant celles que fournirait le système (39) lorsqu'on prend comme seconds membres pour chaque équation de rang i successivement :

$$- p_{ig}\, \delta N_g^0\, e^{\left(\varepsilon_g - \sum_{m+1}^{n} p_{gs} q_s\right)(t-t_0)} \qquad (g = 1, 2, \ldots, m). \tag{40}$$

Pour de tels seconds membres, on cherchera une solution de la forme

$$\lambda_{m+1}\, e^{\gamma_g (t-t_0)}, \quad \lambda_{m+2}\, e^{\gamma_g (t-t_0)}, \quad \ldots, \quad \lambda_n\, e^{\gamma_g (t-t_0)}. \tag{41}$$

La substitution dans (39) conduit immédiatement à

$$\lambda_i \gamma_g + \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{is}\, q_s\, \lambda_s = - p_{ig}\, \delta N_g^0 \; (i = m+1, \ldots m) \tag{42}$$

[1] Quand les racines sont distinctes, à chacune correspond une solution et la solution générale s'obtient par combinaison linéaire homogène des précédentes à coefficients constants arbitraires d'où la propriété. Si une racine est multiple, d'ordre p, il lui correspond p solutions, formées chacune de fonctions de la forme

$$e^{xt} P_i(t) \qquad (i = 1, 2, \ldots, n),$$

P_i polynome de degré $p - 1$ au plus; et c'est en combinant linéairement toutes les solutions formées par toutes les racines qu'on obtient l'intégrale générale. On voit encore qu'il y aurait contradiction à ce qu'une racine, simple ou non, ait une partie réelle > 0 et même si elle est multiple, ait une partie réelle nulle.

système aux inconnues λ_i dont le déterminant est

$$\begin{vmatrix} p_{m+1,m+1}q_{m+1}+\gamma_g & \ldots & p_{m+1,n}q_n \\ p_{n,m+1}q_{m+1} & \ldots & p_{nn}q_n+\gamma_g \end{vmatrix}.$$

En général γ_g ne sera pas racine de l'équation caractéristique et ce déterminant sera différent de zéro de sorte que les équations (42) admettront une solution unique, d'où une solution particulière du type (41) pour le système différentiel de seconds membres les expressions (40). Si γ_g était racinc de l'équation caractéristique, d'ailleurs, on trouverait aisément une solution de la forme

$$(\lambda_{m+1}+\lambda'_{+1}t)\,e^{\gamma_g(t-t_0)},\quad \ldots,\quad (\lambda_n+\lambda'_n t)\,e^{\gamma_g(t-t_0)}.$$

De toutes façons, cette solution particulière tendra vers zéro pour $t=+\infty$.

Dans le cas général où il n'y a pas de racines nulles ou purement imaginaires pour l'équation caractéristique, c'est-à-dire où l'état stationnaire stable est la limite pour $t=+\infty$, on voit finalement que les δN_i intégrales de (38) et de valeurs initiales zéro tendront vers zéro pour $t=+\infty$. Dans tous les cas, d'ailleurs, cherchons à déterminer les constantes d'intégration en écrivant que

$$\delta N_i^0 = 0 \qquad (i=m+1,\ldots,n).$$

Les $\delta N_g^0 (g=1, 2, \ldots, m)$ figurent linéairement de façon homogène dans les coefficients de la solution particulière; on en déduit que les constantes d'intégration sont aussi des fonctions linéaires homogènes des δN_g^0. De sorte que les coefficients constants qui figurent dans l'expression des δN_i tendent vers zéro avec $\delta N_g^0 (g=1, 2, \ldots, m)$.

Ces résultats sur l'allure des δN_i (1), nous les admettrons lorsque l'état du système des $(n-m)$ dernières espèces n'est plus rigoureusement stationnaire avant la perturbation mais seulement assez voisin de cet état à l'instant t_0 de la perturbation; car les $N_i (i=m+1, \ldots, n)$ variant au voisinage des q_i, les coefficients variables des secondes équations (37) seront très voisins des coefficients correspondants constants des équations (38).

D'où la conclusion :

Si l'on perturbe une association biologique d'espèces (S) *voisine d'un état d'équilibre stable, par l'apport d'individus en petits*

On a supposé les racines simples pour l'équation caractéristique. Les résultats subsistent même s'il y a des racines multiples, cas infiniment peu probable d'ailleurs.

nombres appartenant à de nouvelles espèces (S'), *et si pour celles-ci les coefficients virtuels d'accroissement relatifs à l'état stationnaire des premières* (S) *sont négatifs, ces nouvelles espèces* (S') *s'épuiseront tandis que le système biologique des premières restera voisin de l'état d'équilibre considéré.*

Si même cet état d'équilibre est un état limite pour le système primitif seul, ce qui arrive s'il est dissipatif, le même système en coexistence avec les individus perturbateurs tendra vers cet état d'équilibre.

17. Voici une conséquence intéressante : on sait que dans une association dissipative pour laquelle il y a un état d'équilibre, le système tend vers cet état; par suite, si un système partiel, nécessairement dissipatif (1) quand il est seul, admet également un état stationnaire, les coefficients virtuels d'accroissement, correspondant à cet état pour les autres espèces, ne sauraient être tous négatifs.

Sinon en effet, d'après le théorème précédent, ces dernières espèces, si elles étaient peu nombreuses initialement, tandis que les autres seraient dans l'état d'équilibre partiel, devraient disparaître. Ce résultat, que les coefficients virtuels d'accroissement ne sauraient être tous négatifs, peut s'établir directement. Par de simples transformations algébriques, démontrons que :

Si une association conservative ou dissipative admet un état stationnaire, et s'il en est de même d'un système partiel, les coefficients d'accroissement virtuels, correspondant à cet état stationnaire du système partiel, pour les autres espèces, ne sauraient être tous négatifs.

Supposons que pour le système total, l'état stationnaire soit défini par $q_1, \ldots, q_n$; et pour le système partiel, supposé constitué par les $(n-m)$ dernières espèces, l'état stationnaire corresponde à $q'_{m+1}, \ldots, q'_n$. Les hypothèses sont

$$(42)\qquad \begin{cases} \varepsilon_i - \sum_{1}^{n}{}_s\, p_{is}q_s = 0 & (i=1, 2, \ldots, n; \quad q_s > 0), \\ \varepsilon_j - \sum_{m+1}^{n}{}_s\, p_{js}q_s = 0 & (j=m+1, \ldots, n; \; q'_s > 0); \end{cases}$$

(1) Car si dans une forme quadratique définie positive, on supprime les termes contenant certaines lettres, il restera une forme quadratique définie positive par rapport aux lettres restantes.

$$F(N_1, \ldots, N_n) = \sum_{1}^{n}{}_r \sum_{1}^{n}{}_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s$$

définie positive ou nulle ($\alpha_r > 0$).

Il suffit de voir que

$$(43) \qquad F(q_1, \ldots, q_m;\ q_{m+1} - q'_{m+1}, \ldots, q_n - q'_n) = \sum_{1}^{m}{}_r \alpha_r \left(\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} q'_s \right) q_r,$$

car le premier membre étant positif ou nul, le second ne saurait l'être si tous les coefficients virtuels d'accroissement

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} q'_s \qquad (r = 1, 2, \ldots, m)$$

étaient négatifs.

Pour établir l'égalité (43), il n'y a qu'à mettre $F(N_1, \ldots, N_n)$ sous la forme

$$\sum_{1}^{m}{}_r \alpha_r \left(\sum_{1}^{m}{}_s p_{rs} N_r N_s + \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} N_r N_s \right) + \sum_{m+1}^{n}{}_r \alpha_r \left(\sum_{1}^{m}{}_s p_{rs} N_r N_s + \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} N_r N_s \right),$$

d'où, le premier membre de (43),

$$\sum_{1}^{m}{}_r \alpha_r q_r \left[\sum_{1}^{m}{}_s p_{rs} q_s + \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs}(q_s - q'_s) \right] + \sum_{m+1}^{n} \alpha_r (q_r - q'_r) \left[\sum_{1}^{m}{}_s p_{rs} q_s + \sum_{m+1}^{n} p_{rs}(q_s - q'_s) \right].$$

Le crochet qui entre dans chacun de ces termes est égal à

$$\sum_{1}^{n}{}_s p_{rs} q_s - \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} q'_s,$$

c'est-à-dire, d'après (42) (1^er groupe),

$$\varepsilon_r - \sum_{m+1}^{n}{}_s p_{rs} q'_s.$$

D'après le second groupe (42) cette expression est nulle pour $r > m$, d'où la conclusion cherchée.

En vue d'une *nouvelle application* du théorème de la perturbation, considérons une association dissipative, n'admettant pas d'état stationnaire, la racine q_1 correspondant à la première espèce des équations de l'état stationnaire étant négative; mais supposons que le système des $(n-1)$ dernières espèces admette un état stationnaire (donc stable puisque ce système partiel est dissipatif). Il est facile d'établir que le coefficient virtuel d'accroissement

$$\varepsilon_1 - \sum_{2}^{n}{}_s p_{1s} q'_s$$

de la première espèce pour l'état stationnaire $q'_2, \ldots, q'_n$ des autres est négatif.

En effet, des hypothèses

$$\varepsilon_i - \sum_{1}^{n}{}_s p_{rs} q_s = 0 \qquad (i = 1, 2, \ldots, n;\ q_1 < 0),$$

$$\varepsilon_j - \sum_{2}^{n}{}_s p_{rs} q'_s = 0 \qquad (j = 2, 3, \ldots, n;\ q'_s > 0),$$

$$F(N_1, \ldots, N_n) = \sum_r \sum_s \alpha_r p_{rs} N_r N_s \text{ définie positive,}$$

il résulte, comme plus haut,

$$0 < F(q_1, q_2 - q'_2, \ldots, q_n - q'_n) = \alpha_1 q_1 \left(\varepsilon_1 - \sum_{2}^{n}{}_s p_{rs} q'_s \right).$$

d'où

$$\varepsilon_1 - \sum_{2}^{n}{}_s p_{rs} q'_s < 0.$$

D'où, d'après le théorème de la perturbation, l'énoncé suivant :

Si l'on perturbe une association dissipative, voisine d'un état d'équilibre, par l'apport d'un petit nombre d'individus d'une nouvelle espèce et si les équations de l'état stationnaire du système global supposé dissipatif admettent, pour l'espèce supplémentaire, une racine négative, cette nouvelle espèce disparaîtra, tandis que le système primitif tendra vers l'état stationnaire.

Enfin, donnons encore du théorème de la perturbation du n° 16, une *application aux associations conservatives à nombre impair* d'espèces étudiées au Chapitre II, d'après leur système différentiel :

$$\beta_r \frac{1}{N_r}\frac{dN_r}{dt} \equiv \varepsilon_r\beta_r + \sum_{s=1}^{n} a_{sr}N_s,$$

ou

$$\frac{1}{N_r}\frac{dN_r}{dt} = \varepsilon_r + \sum_{s=1}^{n}\left(\frac{a_{sr}}{\beta_r}\right)N_s.$$

On sait que les espèces ne peuvent toutes substituer avec des variations bornées (*voir* p. 59). Il peut donc arriver *a priori* que l'une s'épuise, le système tendant à devenir pair. C'est *ce passage à la parité* que nous allons préciser.

Supposons que les espèces 1, 2, ..., n considérées seules admettent un état stationnaire possible caractérisé par les racines > 0 : $Q_2, \ldots, Q_n$, des équations

$$\varepsilon_r\beta_r + \sum_{s=2}^{n} a_{sr}N_s = 0 \qquad (r = 2, 3, \ldots, n).$$

Ce système partiel pair est stable autour de eet état d'équilibre. Si donc, à un moment donné, il en est très voisin, alors que la première espèce est très peu nombreuse, on conclut (tout comme si les individus de la première espèce étaient apportés à ce moment), en appliquant le théorème de la perturbation, que, si le coefficient d'accroissement virtuel

$$\Gamma_1 = \varepsilon_1 + \sum_{s=2}^{n} \frac{a_{s1}}{\beta_1}Q_s \qquad \text{est } < 0,$$

la première espèce s'épuisera et que les fluctuations du système total s'obtiendront en superposant à un épuisement de toutes espèces, les fluctuations du système partiel des espèces 2, 3, ..., n au voisinage de son état d'équilibre.

Ce résultat pourrait s'obtenir autrement comme il est fait, pages 74-75, du mémoire de M. Volterra (*R. Comitato Talass. Ital.* CXXXI). Posant

$$N_r = Q_r(1+\nu_r) \qquad r = 2, \ldots, n$$

$$N_1 = Q_1\nu_1 \qquad Q_1 > 0 \text{ et quelconque, par exemple égal à } 1,$$

il vient, *en négligeant* les termes du deuxième ordre, par rapport aux ν_i,

$$\beta_1\frac{d\nu_1}{dt} = \left[\varepsilon_1\beta_1 + \sum_{s=2}^{n} a_{s1}Q_s\right]\nu_1,$$

$$\beta_r\frac{d\nu_r}{dt} = \left[\sum_{s=2}^{n} a_{sr}Q_s\nu_s\right] + a_{1r}Q_1\nu_1 \qquad (r = 2, \ldots, n),$$

ce qui met en évidence le rôle important du signe de

$$\varepsilon_1\beta_1 + \sum_{s=2}^{n} a_{s1}Q_s$$

qu'on peut exprimer uniquement au moyen des coefficients fondamentaux, sous la forme (voir *loc. cit.*).

$$\frac{\sum_{r=1}^{n} \varepsilon_r\beta_r R_r}{R_1} = \beta_1\Gamma_1,$$

les R_i ayant la signification choisie plus haut page 58.

Sous la condition que la quantité précédente (ou bien encore Γ_1) soit > 0, les équations approchées en ν_i qui s'intègrent par les procédés classiques conduisent aussitôt à la propriété annoncée.

18. Pour généraliser davantage les hypothèses fondamentales, on peut songer à prendre pour les coefficients d'accroissements $\frac{1}{N_i}\frac{dN_i}{dt}$ des fonctions plus générales que des fonctions linéaires. Indiquons des cas où l'on pourra tirer des résulats du système différentiel

$$(44) \qquad \frac{dN_i}{dt} = f_i(N_1, \ldots, N_n)N_i \qquad (i = 1, 2, \ldots, n),$$

f étant définie pour $N_r \geq 0$ ($r = 1, 2, \ldots, n$) avec toutes hypothèses utiles de continuité et dérivation.

Rappelons que du système

$$\beta_r\frac{dN_r}{dt} = \left(\varepsilon_r - \sum_{s=1}^{n} a_{rs}N_s\right)N_r \qquad (a_{rs} = -a_{sr},\ \beta_r > 0)$$

dont on supposera que les équations pour l'état stationnaire admettent des racines q_i, et qui s'écrit encore par conséquent

$$\beta_r \frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n{}_s\, a_{rs}(q_s - N_s)N_r,$$

on déduit

$$\sum_1^n{}_r\, \beta_r \frac{q_r - N_r}{N_r}\frac{dN_r}{dt} = \sum_1^n{}_r \sum_1^n{}_s\, a_{rs}(q_r - N_r)(q_s - N_s) = 0$$

ou

$$\sum_1^n{}_r\, \beta_r\left(q_r \frac{d\log|N_r|}{dt} - \frac{dN_r}{dt}\right) = 0,$$

ce qui donne

$$\prod_1^n \frac{e^{\beta_r N_r}}{|N_r|^{\beta_r q_r}} = \text{const.}$$

On concluait de là que, si tous les q_r sont positifs, et par suite toutes les fonctions de N_r, $\frac{e^{\beta_r N_r}}{N_r^{\beta_r q_r}}$ décroissantes de $+\infty$ à un minimum puis croissantes jusqu'à l'infini quand N_r croît de o à $+\infty$, alors les N_r à valeurs initiales positives devraient rester compris entre des limites positives.

Supposons alors relativement à (44) qu'il existe des fonctions $\varphi_r(N_r)$ continues telles que

$$\sum_1^n{}_r\, \varphi_r(N_r) f_r(N_1, \ldots, N_n) = 0 \tag{45}$$

et non identiquement nulles, par analogie avec les fonctions : $\beta_r(q_r - N_r)$ du cas particulier rappelé.

On déduira

$$\sum_1^n{}_r\, \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r}\frac{dN_r}{dt} = 0,$$

d'où

$$\sum_1^n{}_r \int_{N_r^0}^{N_r} \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r = 0. \tag{46}$$

Supposons que, de même que les

$$\int \beta_r \frac{N_r - q_r}{N_r} dN_r = \beta_r(N_r - q_r \log N_r),$$

les

$$\psi_r(N_r) = \int \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r$$

tendent vers $+\infty$ quand N_r tend vers zéro ou $+\infty$ et admettent donc une limite inférieure quand on fixe la constante d'intégration. De

$$\sum_r \psi_r(N_r) = \text{const.},$$

on conclura, comme dans le cas particulier rappelé, que pour toute solution continue dans $(t_0, +\infty)$ et formée de fonctions positives, les N_r resteront compris entre deux nombres positifs. Et il en résulte l'existence d'une telle solution pour des valeurs initiales positives.

Ainsi est *généralisé* le n° 5 (Chap. II) relatif aux systèmes *conservatifs et n pair*, sur les variations bornées d'un système satisfaisant à (44), moyennant les hypothèses de l'existence des $\varphi_r(N_r)$ et des propriétés sus-indiquées des $\psi_r(N_r)$.

Ajoutons que cette existence des $\varphi_r(N_r)$ aura lieu si les f_r sont de la forme

$$f_r = \sum_1^n{}_s\, F_{rs}(N_1, \ldots, N_n)\,\theta_s(N_s), \tag{47}$$

les F_{rs} et θ_s étant continues, les θ_s non identiquement nulles, avec

$$F_{rs} = -F_{sr} \quad \text{et en particulier } F_{rr} = 0.$$

Il n'y aura en effet qu'à prendre

$$\varphi_r = \theta_r.$$

Inversement d'ailleurs, si un système de φ_r existe, il est aisé de voir, en supposant que l'un des φ_r, soit φ_1 ne s'annule pas, que les f_r sont de la forme (47).

En effet :

$$\begin{aligned} f_1 &= -\frac{1}{\varphi_1}[f_2\varphi_2 + \ldots + f_n\varphi_n], \\ f_2 &= \quad f_2, \\ \ldots & \quad \ldots, \\ f_n &= \quad f_n, \end{aligned}$$

où les seconds membres sont bien de la forme (47); il n'y a qu'à prendre :

$$\theta_1 = \varphi_1, \qquad \theta_2 = \varphi_2, \qquad \ldots, \qquad \theta_n = \varphi_n,$$
$$F_{12} = -\frac{f_2}{\varphi_1}, \qquad \ldots, \qquad F_{1n} = -\frac{f_n}{\varphi_1},$$
$$F_{23} = F_{24} = \ldots = 0,$$
$$F_{34} = F_{35} = \ldots = 0,$$
$$\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$$
$$\text{et } F_{ij} = -F_{ji}.$$

A côté de cette *extension des systèmes conservatifs*, indiquons un cas que l'on peut considérer comme une *extension des systèmes dissipatifs :* celui où, relativement à (44), il existe des fonctions $\varphi_r(N_r)$ continues non identiquement nulles, telles que

$$\sum_1^n {}_r f_r(N_1, \ldots, N_n)\varphi_r(N_r) = -\Phi(N_1, \ldots, N_n)$$

soit négative où nulle, et nulle seulement pour certaines valeurs positives $q_1, \ldots, q_n$ des variables.

Alors

$$\sum_1^n {}_r \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r}\frac{dN_r}{dt} = -\Phi,$$

$$\sum_1^n {}_r \int_{N_r^0}^{N_r} \frac{\varphi_r(N_r)}{N_r} dN_r = -\int_{t_0}^t \Phi(N_1, \ldots, N_n)\,dt.$$

En raisonnant comme aux n^os 3 et 11, on conclut que si les

$$\psi_r(N_r)\,\frac{\varphi_r(N_r)}{N_r}\,dN_r$$

jouissent des mêmes propriétés que plus haut, le système (44) admet pour des valeurs initiales positives une solution formée de fonctions continues positives tendant vers les q_i.

Cela entraîne que les f_r s'annulent pour le système des q_i, et pour ce seul système de valeurs (positives), d'ailleurs.

On peut ajouter sur l'existence des φ_r une remarque analogue à celle qui est relative à (47) : cette existence sera assurée si les f_r sont de la forme

$$f_r = \sum_1^n {}_r F_{rs}(N_1, \ldots, N_n)\,\theta_s(N_s) \tag{48}$$

où les θ_s sont non identiquement nulles, avec

$$F_{rs} = -F_{sr} \text{ si } r \neq s,$$
$$F_{rr} \leqq 0,$$

et

$$\sum_r F_{rr}|\theta_r|$$

nul seulement pour les valeurs positives $q_1, \ldots, q_n$.

Il n'y a qu'à prendre $\varphi_r = \theta_r$ et voir que

$$\sum_1^n {}_r f_r\varphi_r = \sum_1^n {}_r F_{rr}\theta_r^2.$$

IV. — INTRODUCTION DE L'HYPOTHÈSE DE LA VARIATION DES CONDITIONS EXTÉRIEURES AVEC LE TEMPS.

19. Dans les équations

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

nous avons supposé les coefficients ε_r, p_{rs}, constants, indépendants du temps.

Or dans la réalité le milieu extérieur peut varier au moins un peu et les conditions d'existence des espèces changer, ce qui se traduit par une variation des coefficients avec le temps. Le cas le plus fréquent et le plus intéressant est celui de variations périodiques, comme celles qui sont dues aux saisons.

Plaçons-nous dans le cas, souvent conforme à la réalité, de *petites* variations de période $\frac{2\pi}{K}$, autour de valeurs ε_r^0, p_{rs}^0.

Un développement en série de Fourier, qu'on pourra *limiter* à quelques termes d'ailleurs pour avoir une représentation satisfaisante donnera les expressions qu'on adoptera

$$\varepsilon_r = \varepsilon_r^0 + \sum_i \left(g_r^i \cos\frac{K}{i}t + h_r^i \sin\frac{K}{i}t\right),$$

$$p_{rs} = p_{rs}^0 + \sum_i \left(\sigma_{rs}^i \cos\frac{K}{i}t + \rho_{sr}^i \sin\frac{K}{i}t\right).$$

Supposons encore que, pour ε_r^0, p_{rs}^0, il existe un état d'équilibre stable défini par les nombres positifs $q_1^0, \ldots, q_n^0$ et que, les coefficients étant variables comme on l'a indiqué, il y ait pour les espèces, seulement de petites variations au voisinage de l'état $q_1^0 \ldots q_r^0$. Étudions ces *petites variations*.

Nous posons

$$\frac{N_r}{q_r^0} = 1 + v_r$$

et les équations deviennent

$$\frac{dv_r}{dt} = (1+v_r)\Bigg[\varepsilon_r^0 + \sum_i \Big(g_r^i \cos\frac{K}{i}t + h_r^i \sin\frac{K}{i}t\Big) - \sum_s \Big(p_{rs}^0 + \sum_i \sigma_{rs}^i \cos\frac{K}{i}t + \rho_{rs}^i \sin\frac{K}{i}t\Big)\, q_s^0(1+v_s)\Bigg],$$

d'où, en négligeant les produits de deux quantités prises parmi v_r, g_r^i, h_r^i, σ_{rs}^i, ρ_{rs}^i

$$(49)\qquad \frac{dv_r}{dt} = \sum_i \Big(g_r^i \cos\frac{K}{i}t + h_r^i \sin\frac{K}{i}t\Big) - \sum_s q_s^0 \sum_i \Big(\sigma_{rs}^i \cos\frac{K}{i}t + \rho_{rs}^i \sin\frac{K}{i}t\Big) - \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 v_s$$

de la forme

$$(50)\qquad \frac{dv_r}{dt} + \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 v_s = \sum_i \Big(G_r^i \cos\frac{K}{i}t + H_r^i \sin\frac{K}{i}t\Big) \qquad (G_r^i,\ H_r^i \text{ constantes}).$$

L'intégrale générale s'obtient en ajoutant une intégrale particulière à l'intégrale générale du système des équations sans second membre; on sait comment l'on obtient des solutions particulières de ce système en cherchant des solutions de la forme

$$(51)\qquad \lambda_1 e^{xt} \ldots \lambda_n e^{xt},$$

ce qui conduit pour x à l'équation caractéristique

$$(52)\qquad \begin{vmatrix} p_{11}^0 q_1^0 + x & \ldots & p_{1n}^0 q_n^0 \\ \cdots\cdots & \ldots & \cdots \\ p_{n1}^0 q_1^0 & \ldots & p_{nn}^0 q_n^0 + x \end{vmatrix} = 0.$$

Si l'on suppose, cas général, qu'il y a n racines distinctes $x_1, \ldots, x_n$, il y correspondra n solutions autres que zéro, du type (51), et leur combinaison linéaire homogène à coefficients constants fournira l'intégrale générale du système (50) sans seconds membres.

L'hypothèse de stabilité pour l'état $q_1^0 \ldots q_n^0$ et les coefficients ε_r^0, p_{rs}^0 exige que les parties réelles des x_i soient négatives ou nulles; de sorte que dans la solution générale des équations sans seconds membres, il n'y aura que des termes périodiques sinusoïdaux, ou pseudo-périodiques (produit d'une exponentielle tendant vers zéro par une fonction sinusoïdale) ou de la forme $ke^{-\rho t}(\rho \geqq 0)$.

Pour trouver ensuite une solution particulière de (50), remarquons

qu'il suffit d'ajouter des solutions particulières correspondant à des seconds membres pris égaux aux divers termes de la somme $\sum_i$. Prenons donc comme second membre

$$G_r^p \cos\frac{K}{p}t + H_r^p \sin\frac{K}{p}t.$$

On remarquera que c'est la partie réelle de

$$G_r^p\Big(\cos\frac{K}{p}t + i\sin\frac{K}{p}K\Big) - iH_r^p\Big(\cos\frac{K}{p}t + i\sin\frac{K}{p}t\Big)$$

(i, symbole de l'imaginaire)

ou

$$(G_r^p - iH_r^p)\, e^{i\frac{K}{p}t},$$

et qu'il suffira de prendre la partie réelle d'une solution particulière correspondant aux seconds membres :

$$(G_r^p - iH_r^p)\, e^{i\frac{K}{p}t} \qquad (r = 1, 2, \ldots, n).$$

Cherchons alors une solution particulière de la forme

$$\gamma_r e^{i\frac{K}{p}t}.$$

La substitution donne

$$(53)\qquad \gamma_r i\frac{K}{p} + \sum_s q_s^0 p_{rs}^0 \gamma_s = (G_r^p - iH_r^p)$$

et le déterminant de ces équations en γ_r est

$$\begin{vmatrix} p_{11}^0 q_1^0 + i\frac{K}{p} & \ldots & p_{1n}^0 q_n^0 \\ \cdots\cdots & \ldots & \cdots \\ p_{n1}^0 q_n^0 & \ldots & p_{nn}^0 q_n^0 + i\frac{K}{p} \end{vmatrix}$$

Si donc $i\frac{K}{p}$ n'est pas racine de l'équation caractéristique (52), les équations (53) formeront un système résoluble par la règle de Cramer et l'on trouvera une solution particulière de la forme cherchée. Dire que $i\frac{K}{p}$ n'est pas racine de (52), c'est dire que la période du terme considéré dans le second membre de (50) est différente de celles des termes périodiques s'il y en a, dans l'expression de la solution générale pour les petites fluctuations correspondant à $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$.

D'où l'énoncé :

Si les coefficients d'un système biologique varient très peu et avec la période T *au voisinage de valeurs moyennes* $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$ (de façon à ce qu'on puisse les prendre égaux à des polynomes de Fourier, c'est-à-dire à des séries de Fourier *limitées* à m termes), *et si, pour ces valeurs, le système admet un état* (E) *d'équilibre stable* $(q_1^0, \ldots, q_n^0)$, *tel que les périodes des termes purement périodiques s'il y en a dans les variations au voisinage de* (E) *soient différentes de* $\frac{T}{k}$ $(k = 1, 2, \ldots, m)$, *les petites variations du système pour* ε_r, p_{rs} *variables, au voisinage de* (E), *s'obtiennent en superposant aux variations* propres (*relatives à* $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$) *des fluctuations* forcées *non amorties de périodes* $\frac{T}{k}$.

Bien remarquer que l'existence même de petites variations au voisinage de (E) impose la restriction sur les périodes. Si en effet $i\frac{K}{p}$ était racine de l'équation caractéristique (52) [racine simple, puisque (52) n'a par hypothèse simplificatrice que des racines simples. Les résultats obtenus s'étendraient d'ailleurs au cas, laissé de côté comme infiniment peu probable, où il y aurait des racines multiples], le système avec les seconds membres

$$(G_r^p - iH_r^p)\, e^{i\frac{K}{p}t}$$

admettrait une solution particulière de la forme

$$(\gamma_r - \gamma'_r t)\, e^{i\frac{K}{p}t},$$

tous les γ'_r n'étant pas nuls.

De sorte que dans l'intégrale particulière de (50), il y aurait un terme à coefficient non nul en $t \cos\frac{K}{p}t$ ou $t \sin\frac{K}{p}t$, qui n'est pas borné.

Qu'il y ait plusieurs de ces termes ou un seul (une ou plusieurs valeurs de p donnant lieu à cette particularité), on en déduirait que l'intégrale particulière et par suite une intégrale quelconque ne saurait rester bornée. L'hypothèse des petites variations écarte donc cette possibilité.

NOTE MATHÉMATIQUE SUR LES FORMES QUADRATIQUES.

20. On appelle *forme quadratique* des variables $x_1 \ldots x_n$ un polynome homogène et du second degré par rapport à l'ensemble des variables. On note

$$(54)\quad \left\{ \begin{array}{l} F(x_1, \ldots, x_n) = \sum_i \sum_j a_{ij} x_i x_j \qquad (i, j = 1, 2, \ldots, n) \\ \qquad (a_{ij} \text{ réel ou imaginaire}) \end{array} \right.$$

(les Σ étant étendus à toutes les valeurs entières de 1 à n) et il est souvent commode de supposer $a_{ij} = a_{ji}$.

On démontre qu'elle peut se mettre sous la forme d'une somme de carrés en nombre ν, *de formes linéaires indépendantes* (¹) (à coefficients complexes); *et* ν, *indépendant de la décomposition en carrés, peut être égal à* 0, 1, 2, ... *ou* n; *il est égal au rang du tableau que constitue le déterminant des coefficients des formes linéaires*

$$\frac{1}{2}F'_{x_1}, \quad \ldots, \quad \frac{1}{2}F'_{x_n}$$

(rang de ce système de formes linéaires).

Si, dans (54), $a_{ij} = a_{ji}$, ce déterminant qu'on appelle le *discriminant* de la forme quadratique est égal à

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \ldots & a_{1n} \\ \ldots & \ldots & \ldots \\ a_{n1} & \ldots & a_{nn} \end{vmatrix}$$

(déterminant des a_{ij}, symétrique).

Indiquons le *principe de la méthode de Gauss* qui permet de faire une décomposition en carrés de formes linéaires indépendantes.

S'il existe un terme carré, c'est-à-dire en x_r^2, soit $a_{rr}x_r^2$ $(a_{rr} \neq 0)$, formons

$$\Phi = F(x_1, \ldots, x_n) - \frac{1}{a_{rr}}\left[\frac{1}{2}F'_{x_r}\right]^2.$$

On constate immédiatement que cette nouvelle forme quadratique ne contient plus x_r. Si, en effet, on écrit F sous la forme $a_{rr}x_r^2 + 2x_r P + Q$, où P est une forme linéaire et Q une forme quadratique par rapport au x_i autres que x_r, il vient

$$\begin{aligned} \Phi &= a_{rr}x_r^2 + 2x_r P + Q - \frac{1}{a_{rr}}(a_{rr}x_r + P)^2. \\ &= Q - \frac{P^2}{a_{rr}}. \end{aligned}$$

(¹) Si $\nu = 1$, la condition d'indépendance doit être considérée comme condition de non nullité, les critères d'indépendance s'appliquant avec ce sens.

D'où l'énoncé :

Si les coefficients d'un système biologique varient très peu et avec la période T *au voisinage de valeurs moyennes* $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$ (de façon à ce qu'on puisse les prendre égaux à des polynomes de Fourier, c'est-à-dire à des séries de Fourier *limitées* à m termes), *et si, pour ces valeurs, le système admet un état* (E) *d'équilibre stable* $(q_1^0, \ldots, q_n^0)$, *tel que les périodes des termes purement périodiques s'il y en a dans les variations au voisinage de* (E) *soient différentes de* $\frac{T}{k}$ $(k = 1, 2, \ldots, m)$, *les petites variations du système pour* ε_r, p_{rs} *variables, au voisinage de* (E), *s'obtiennent en superposant aux variations* propres (*relatives à* $\varepsilon_r^0 p_{rs}^0$) *des fluctuations* forcées *non amorties de périodes* $\frac{T}{k}$.

Bien remarquer que l'existence même de petites variations au voisinage de (E) impose la restriction sur les périodes. Si en effet $i\frac{K}{p}$ était racine de l'équation caractéristique (52) [racine simple, puisque (52) n'a par hypothèse simplificatrice que des racines simples. Les résultats obtenus s'étendraient d'ailleurs au cas, laissé de côté comme infiniment peu probable, où il y aurait des racines multiples], le système avec les seconds membres

$$(G_r^p - iH_r^p)\, e^{i\frac{K}{p}t}$$

admettrait une solution particulière de la forme

$$(\gamma_r - \gamma'_r t)\, e^{i\frac{K}{p}t},$$

tous les γ'_r n'étant pas nuls.

De sorte que dans l'intégrale particulière de (50), il y aurait un terme à coefficient non nul en $t\cos\frac{K}{p}t$ ou $t\sin\frac{K}{p}t$, qui n'est pas borné.

Qu'il y ait plusieurs de ces termes ou un seul (une ou plusieurs valeurs de p donnant lieu à cette particularité), on en déduirait que l'intégrale particulière et par suite une intégrale quelconque ne saurait rester bornée. L'hypothèse des petites variations écarte donc cette possibilité.

NOTE MATHÉMATIQUE SUR LES FORMES QUADRATIQUES.

20. On appelle *forme quadratique* des variables $x_1 \ldots x_n$ un polynome homogène et du second degré par rapport à l'ensemble des variables. On note

$$(54)\quad \begin{cases} F(x_1, \ldots, x_n) = \sum_i \sum_j a_{ij} x_i x_j \qquad (i, j = 1, 2, \ldots, n) \\ (a_{ij} \text{ réel ou imaginaire}) \end{cases}$$

(les Σ étant étendus à toutes les valeurs entières de 1 à n) et il est souvent commode de supposer $a_{ij} = a_{ji}$.

On démontre qu'elle peut se mettre sous la forme d'une somme de carrés en nombre ν, *de formes linéaires indépendantes* (¹) (à coefficients complexes); *et* ν, *indépendant de la décomposition en carrés, peut être égal à* 0, 1, 2, ... *ou* n; *il est égal au rang du tableau que constitue le déterminant des coefficients des formes linéaires*

$$\frac{1}{2}F'_{x_1}, \quad \ldots, \quad \frac{1}{2}F'_{x_n}$$

(rang de ce système de formes linéaires).

Si, dans (54), $a_{ij} = a_{ji}$, ce déterminant qu'on appelle le *discriminant* de la forme quadratique est égal à

$$\begin{vmatrix} a_{11} & \ldots & a_{1n} \\ \ldots & \ldots & \ldots \\ a_{n1} & \ldots & a_{nn} \end{vmatrix}$$

(déterminant des a_{ij}, symétrique).

Indiquons le *principe de la méthode de Gauss* qui permet de faire une décomposition en carrés de formes linéaires indépendantes.

S'il existe un terme carré, c'est-à-dire en x_r^2, soit $a_{rr}x_r^2$ $(a_{rr} \neq 0)$, formons

$$\Phi = F(x_1, \ldots, x_n) - \frac{1}{a_{rr}}\left[\frac{1}{2}F'_{x_r}\right]^2.$$

On constate immédiatement que cette nouvelle forme quadratique ne contient plus x_r. Si, en effet, on écrit F sous la forme $a_{rr}x_r^2 + 2x_r P + Q$, où P est une forme linéaire et Q une forme quadratique par rapport au x_i autres que x_r, il vient

$$\Phi = a_{rr}x_r^2 + 2x_r P + Q - \frac{1}{a_{rr}}(a_{rr}x_r + P)^2.$$
$$= Q - \frac{P^2}{a_{rr}}.$$

(¹) Si $\nu = 1$, la condition d'indépendance doit être considérée comme condition de non nullité, les critères d'indépendance s'appliquant avec ce sens.

Ainsi on a pu mettre F sous la forme d'une somme d'un carré $\left[\frac{1}{2\sqrt{a_{rr}}}F'_{x_r}\right]^2$ d'une forme linéaire en $x_1 \ldots x_n$ ($\sqrt{a_{rr}}$ une des racines de a_{rr}) et d'une forme quadratique par rapport à toutes les variables sauf x_r.

Si Φ se trouve identiquement nulle, F est donc carré d'une forme linéaire non nulle.

Sinon, en admettant que le théorème soit vrai pour $(n-1)$ variables, Φ sera décomposable en un nombre $\nu \geq 1$ de carrés de formes linéaires indépendantes en $x_1, \ldots, x_{r-1}, x_{r+1}, \ldots, x_n$. On déduit que F est somme de $\nu+1$ carrés de formes linéaires en les x_i; ces formes sont bien indépendantes; il suffit de voir qu'on peut résoudre en les x_i le système obtenu en égalant à des valeurs arbitraires $\frac{1}{2\sqrt{a_{rr}}}F'_{x_r}$ qui contient effectivement x_r et les formes des carrés de Φ qui ne contiennent pas x_r; ces dernières donneront, vu leur indépendance, un système résoluble en $x_1, \ldots, x_{r-1}, x_{r+1}, \ldots, x_n$; en transportant dans la première, on trouvera une valeur pour x_r et le système total admet donc une solution.

Ainsi s'il y a un terme carré dans F, l'hypothèse que le théorème est vrai pour $(n-1)$ variables entraîne qu'il est vrai pour F.

S'il n'y a pas de termes carrés, F peut être identiquement nulle. Examinons le cas contraire et supposons non nul le coefficient (2γ) de $x_r x_s$ ($\gamma = a_{rs} = a_{sr}$, si $a_{rs} = a_{sr}$)

$$F(x_1, \ldots, x_n) - \frac{2}{\gamma}\left(\frac{1}{2}F'_{x_r} \cdot \frac{1}{2}F'_{x_s}\right)$$

est une forme quadratique en les x_i moins x_r et x_s. Car

$$F = 2\gamma x_r x_s + 2P x_r + 2Q x_s,$$

où P, Q sont des formes ne contenant pas x_r et x_s, d'où

$$F - \frac{2}{\gamma}\left(\frac{1}{2}F'_{x_r} \cdot \frac{1}{2}F'_{x_s}\right) = 2\gamma x_r x_s + 2P x_r + 2Q x_s - \frac{2}{\gamma}(\gamma x_s + P)(\gamma x_r + Q)$$
$$= -\frac{2}{\gamma}P.Q.$$

Donc F est la somme de cette forme quadratique Ψ et de

$$\frac{2}{\gamma}\left(\frac{1}{2}F'_{x_r}\frac{1}{2}F'_{x_s}\right) = \frac{1}{2\gamma}\left[\left(\frac{1}{2}F'_{x_r} + \frac{1}{2}F'_{x_s}\right)^2 - \left(\frac{1}{2}F'_{x_r} - \frac{1}{2}F'_{x_s}\right)^2\right],$$

qui s'écrit sous la forme d'une somme de deux carrés des formes

$$\frac{1}{2\sqrt{2\gamma}}(F'_{x_r} + F'_{x_s}) \quad \text{et} \quad \frac{1}{2\sqrt{-2\gamma}}(F'_{x_r} - F'_{x_s}).$$

Si le théorème est vrai pour $(n-2)$ variables, on considérera une décomposition en carrés de Ψ et l'on en déduit une décomposition en carrés pour F; les formes de ces carrés sont bien indépendantes, car en égalant à des valeurs arbitraires, les formes des carrés, il vient un système

$$F'_{x_r} + F'_{x_s} = \alpha, \qquad F'_{x_r} - F'_{x_s} = \beta,$$
$$P_k = \gamma_k \qquad (k = 1, 2, \ldots, p)$$

(P_k, formes des carrés de Ψ s'il y en a, α, β, γ_k, constantes arbitraires).

Ce système équivaut à

$$F'_{x_r} = \frac{\alpha+\beta}{2}, \qquad F'_{x_s} = \frac{\alpha-\beta}{2}, \qquad P_k = \gamma_k.$$

On peut résoudre $P_k = \gamma_k$ en les x_i, sauf x_r et x_s.

Les deux premières équations

$$\gamma x_s + P = \frac{\alpha+\beta}{4}$$
$$\gamma x_r + Q = \frac{\alpha-\beta}{4} \qquad (\gamma \neq 0)$$

donneront ensuite x_r et x_s.

Ainsi, si le théorème de la décomposition en carrés de formes indépendantes est vrai jusqu'à $(n-1)$ inclus, il est vrai pour n. Comme il l'est pour 1 (et 2), il l'est pour n quelconque.

Ce qui précède donne le moyen effectif d'obtenir une décomposition en carrés; remarquer que la seconde partie du raisonnement qui précède suppose seulement l'absence des termes carrés en x_r^2, x_s^2 et l'existence du terme rectangle $x_r x_s$; le procédé donné s'applique dès que manquent les carrés relatifs à un terme rectangle non nul. La répétition des procédés fournit bien finalement une décomposition en carrés.

Sans démontrer le reste de la proposition annoncée, sur l'invariance du nombre des carrés, insistons sur cette propriété que *la condition nécessaire et suffisante pour qu'une forme quadratique à n variables se décompose en moins de n carrés* (de formes indépendantes) *est que le discriminant soit nul, c'est-à-dire que les formes linéaires* $F'_{x_1}, \ldots, F'_{x_n}$ *ne soient pas indépendantes.*

Ajoutons sans démonstration que si ce discriminant n'est pas nul, quelle que soit la décomposition en n carrés (indépendants), $P_1^2 + \ldots + P_n^2$, il est égal au carré du déterminant des coefficients des formes $P_1, \ldots, P_n$.

Formes réelles. — *Supposons maintenant que les coefficients de la forme quadratique soient réels.*

La méthode de Gauss montre que F peut se mettre sous la forme d'une somme *algébrique* de carrés (de formes indépendantes) à coefficients réels; en ne considérant pour les formes des carrés que des formes à coefficients *réels*, l'énoncé initial subsiste à condition de remplacer « somme de carrés » par « somme algébrique » de carrés.

Dans une telle décomposition en carrés, il y aura les carrés précédés du signe +, dits carrés positifs, et ceux précédés du signe —, dits carrés négatifs.

Une propriété très importante (*loi d'inertie*) est que *les nombres de carrés* *positifs et de carrés négatifs sont indépendants de la décomposition en carrés* (de formes indépendantes à coefficients réels).

On peut donner une proposition simple sur ces nombres, comme sur le nombre total de carrés et qui dérive des propriétés de l'équation en S, s'écrivant, si $a_{ij} = a_{ji}$,

$$\begin{vmatrix} a_{11} - S & a_{12} & \ldots & a_{1n} \\ \ldots & \ldots & \ldots & \ldots \\ a_{n1} & \ldots & \ldots & a_{nn} - S \end{vmatrix} = 0.$$

On démontre aisément que toutes les racines sont réelles; cette équation exprime en effet que $F(x_1, \ldots, x_n) - S(x_1^2 + \ldots + x_n^2)$ se décompose en moins de n carrés indépendants. Il y a alors pour les variables des valeurs réelles non toutes nulles annulant cette forme (il suffit d'annuler les formes des carrés d'où système d'équation homogène à n inconnues de rang $< n$). On en déduit que la racine S est réelle.

Il est remarquable que *les nombres de carrés positifs et de carrés négatifs soient précisément égaux aux nombres de racines positives et de racines négatives (comptées avec leur ordre de multiplicité) de l'équation en* S.

Tous ces résultats sont, dans le cas de deux variables, connus d'après la théorie du trinome du second degré : la forme $\alpha x^2 + 2\beta xy + \gamma y^2$ non nulle, est décomposable en deux carrés ou un seul (il est toujours sous-entendu : de formes indépendantes) suivant que le discriminant

$$\begin{vmatrix} \alpha & \beta \\ \beta & \gamma \end{vmatrix} = \alpha\gamma - \beta^2$$

est différent de zéro ou non, etc. Dans le cas de trois et quatre variables, il s'agit de l'étude classique des coniques et quadriques.

Une forme quadratique réelle est dite définie si les seules valeurs réelles des variables pouvant l'annuler sont nulles. Cela équivaut à dire que *la forme est décomposable en n carrés indépendants de même signe :* s'il y avait une décomposition en moins de n carrés, on pourrait annuler toutes les formes de ces carrés pour des valeurs réelles non toutes nulles des variables et par suite la forme quadratique; s'il y avait une décomposition en n carrés non tous du même signe

$$P_1^2 + \ldots + P_k^2 - Q_1^2 - \ldots - Q_h^2,$$

on pourrait annuler la forme quadratique en annulant :

$$P_1 - Q_1, \qquad P_2, \quad \ldots, \quad P_k, \qquad Q_2, \quad \ldots, \quad Q_h,$$

ce qu'il est possible de faire pour des valeurs réelles non toutes nulles ($n-1$ équations homogènes à n inconnues). Il est donc bien nécessaire que la décomposition en carrés donne n carrés de même signe. Cela est suffisant, car alors pour annuler F, il faudra annuler toutes les formes des carrés, et comme elles sont indépendantes, on ne pourra le faire qu'en annulant toutes les variables.

Une forme quadratique réelle définie est dite *positive ou négative*, suivant que les carrés de décomposition sont tous positifs ou tous négatifs. Quelles que

soient les valeurs réelles des variables, la forme prendra, suivant les deux cas, une valeur $\geqq 0$ ou $\leqq 0$, et nulle seulement si toutes les variables sont nulles.

Dans une forme définie, les coefficients des termes carrés sont tous différents de zéro : si le coefficient de x_r^2 était nul, la somme des carrés des coefficients de x_r dans les formes linéaires de la décomposition en carrés serait nulle; tous ces coefficients seraient nuls et x_r ne figurerait pas dans ces formes linéaires; elles ne sauraient alors être indépendantes.

Ainsi les coefficients des termes carrés sont tous positifs ou tous négatifs suivant que la forme est positive ou négative.

Le discriminant d'une forme quadratiqne définie positive est positif : c'est en effet le carré du déterminant non nul des coefficients réels des formes linéaires indépendantes d'une décomposition en n carrés.

Si dans une forme qnadratique dcfinie, on supprime les termes contenant certaines variables, il reste une forme quadratique définie par rapport aux autres variables, d'ailleurs positive ou négative en même temps que la première. Il suffit de voir que cette seconde forme quadratique ne peut s'annuler qu'avec toutes ses variables; sinon on déduirait un système de valeurs de toutes les variables (en prenant zéro pour les variables des termes supprimés) réelles, non toutes nulles et annulant la forme primitive.

Démontrons maintenant que si *une forme quadratique définie tend vers zéro, ses variables (réelles) tendent vers zéro,* c'est-à-dire que l'on peut trouver une fonction $\varphi(y) > 0$, tendant vers zéro avec $y > 0$, telle que

$$|F(x_1, \ldots, x_n)| < y$$

entraîne

$$|x_i| < \varphi(y) \qquad (i = 1, 2, \ldots, n).$$

Résolvons en effet par rapport aux variables les équations

$$P_1 = v_1, \quad \ldots, \quad P_n = v_n,$$

où $P_1, \ldots, P_n$ sont les formes linéaires de la décomposition en carrés.

On en déduit $x_1 \ldots x_n$ en fonction linéaire homogène des v_i.

Donc si l'on assujettit F à la condition $|F| < y$, les P_i devront satisfaire à $|P_i| < \sqrt{y}$; et par suite, d'après les expressions des x_i en fonction des valeurs v_i des P_i, les x_i satisferont à une condition

$$|x_i| < A\sqrt{y},$$

où $A > 0$ est choisi assez grand.

D'où le théorème énoncé et la conséquence suivante :

Si les variables réelles sont assujetties seulement à la condition qu'il y en ait toujours une au moins de module supérieur ou égal à $\alpha > 0$, la borne inférieure I *de l'ensemble des valeurs absolues de la forme définie* F *est positive.*

En effet, comme la borne inférieure d'un ensemble de nombres jouit de cette propriété qu'on peut trouver dans l'ensemble une suite de nombres tendant vers cette borne on conclurait, si I était nulle, que pour une suite convenable de