

# BULLETIN DE LA S. M. F.

VITO VOLTERRA

## **Fluctuations dans la lutte pour la vie, leurs lois fondamentales et de réciprocité**

*Bulletin de la S. M. F.*, tome 67 (1939), p. 135-151 (supplément)

[http://www.numdam.org/item?id=BSMF\\_1939\\_\\_67\\_\\_S135\\_0](http://www.numdam.org/item?id=BSMF_1939__67__S135_0)

© Bulletin de la S. M. F., 1939, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Bulletin de la S. M. F. » (<http://smf.emath.fr/Publications/Bulletin/Presentation.html>) implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme  
Numérisation de documents anciens mathématiques

<http://www.numdam.org/>

Journée du 9 juillet.

---

Réun. intern. Math. (1937, Paris)

Bull. Soc. math. France,

Suppl. 1939, p. 135 à 151.

## FLUCTUATIONS

DANS

# LA LUTTE POUR LA VIE

LEURS LOIS FONDAMENTALES ET DE RÉCIPROCITÉ

Par M. Vito VOLTERRA.

---

1. C'est après 1900 que les travaux statistiques et mathématiques de biologie se sont intensifiés. On a commencé par des statistiques et c'est justement en 1900 qu'un éminent mathématicien anglais, Karl Pearson a fondé le journal *Biometrika* qui a rendu d'immenses services aux sciences. C'est Pearson qui a reconnu que les problèmes posés par les théories sur l'évolution, le transformisme et la sélection naturelle devaient être envisagés du point de vue démographique, mais il n'a pas été entendu, tout de suite, par les savants. Il a fallu du temps pour s'en convaincre.

D'après Pearl, un des plus grands statisticiens biologistes vivants, les théories en question semblaient être, il y a quelques années, dans leur lit de mort.

Et cependant les idées d'évolution, de lutte pour l'existence, avaient suscité, de prime abord, un très grand intérêt. Elles avaient été l'objet d'innombrables écrits dépassant tout ce qui avait été fait sur les autres questions d'actualité.

Mais les écrits et les expériences faites sur ces sujets pendant plus d'un demi-siècle, n'avaient pas abouti malgré des contributions d'auteurs célèbres à des conclusions d'une grande portée. Tel est l'avis de Pearl qui ajoute que c'est la nouvelle voie dans laquelle s'est engagée la génétique et que ce sont les nouvelles études sur les populations et sur la dynamique démographique qui ont fait

ressusciter le transformisme et la lutte pour la vie en montrant que ces théories conservaient une surprenante vitalité.

Actuellement ces études progressent continuellement, soit au point de vue expérimental et pratique, soit au point de vue mathématique et théorique. Ross et principalement Lotka, Elton, Gause, Thompson et bien d'autres doivent être cités pour leurs calculs, leurs expériences, leur lutte pratique contre les insectes nuisibles à l'agriculture.

Je signale, parmi les travaux les plus récents, le beau volume publié par M. Kostitzin dans la collection Colin.

Deux nouvelles branches de la biologie se sont ainsi développées dans ces derniers temps : la biologie mathématique et la biologie expérimentale.

J'ai déjà eu l'occasion de parler à Paris plusieurs fois sur ce sujet. J'ai fait d'abord à l'Institut Henri Poincaré une série de leçons sur la lutte pour la vie qui ont été réunies en un volume publié en 1931. L'année dernière, dans une conférence, j'ai montré que l'on pouvait avancer dans la dynamique biologique d'une manière analogue à celle qui a été suivie par la mécanique rationnelle, en introduisant un principe variationnel du type de celui de Hamilton, en réduisant les équations fondamentales à la forme canonique, en développant des théories analogues aux théories énergétiques et en énonçant enfin *le principe de la moindre action vitale*.

## I.

**2.** Je commence par donner un résumé de la théorie générale.

Si l'on a une seule espèce dont la population est  $N_1$  et si le coefficient d'accroissement est le nombre positif  $\varepsilon_1$ , la loi de Malthus s'exprime par

$$\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 N_1,$$

et la population augmente d'une manière exponentielle. De même, la population d'une seconde espèce étant  $N_2$ , on aura

$$\frac{dN_2}{dt} = -\varepsilon_2 N_2.$$

Le coefficient d'accroissement étant le nombre négatif  $-\varepsilon_2$ . La population alors décroîtra d'une manière exponentielle et l'espèce s'épuisera.

Si les deux espèces vivent ensemble, mais l'une et l'autre n'ont aucune action réciproque, les deux équations précédentes seront vérifiées simultanément.

Mais supposons que les individus de la seconde espèce dévorent ceux de la première, alors le coefficient d'accroissement de la première espèce diminuera d'autant plus que la population de la seconde sera plus grande, tandis que le coefficient d'accroissement de la seconde espèce augmentera avec la population de la première dont les individus forment sa nourriture. Si nous admettons dans une première approximation que ces augmentations et ces diminutions soient linéaires, il faudra remplacer  $\varepsilon_1$  et  $\varepsilon_2$  par  $\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2$  et  $-\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1$ ,  $\gamma_1$  et  $\gamma_2$  étant des coefficients positifs constants. C'est pourquoi il faudra mettre à la place des équations précédentes les suivantes :

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

Nous laisserons de côté l'intégration de ces équations qui a formé le sujet de plusieurs travaux et nous passerons au cas général de  $n$  espèces.

Pour l'étudier j'ai employé, dans mes précédents travaux, *le principe des rencontres*. Montrons maintenant d'une manière très sommaire que l'on peut obtenir les mêmes résultats en généralisant aussi le procédé que nous venons d'utiliser dans le cas de deux espèces.

Envisageons une association biologique de  $n$  espèces ayant les populations  $N_1, N_2, \dots, N_n$  et supposons que les individus des unes dévorent ceux d'autres espèces.

Leurs coefficients d'accroissement qui seraient  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$  si chaque espèce était seule seront modifiés à cause de leurs actions mutuelles.

Si nous supposons toujours que ces modifications soient données par des termes fonctions linéaires des populations, les coefficients d'accroissement pour les espèces  $r$  et  $s$  s'écriront

$$\varepsilon_r + \sum_1^n A_{sr} N_s, \quad \varepsilon_s + \sum_1^n A_{rs} N_r.$$

Or il est évident que  $A_{sr}$  et  $A_{rs}$  doivent être des constantes de signe contraire, parce que si l'espèce  $s$  dévore l'espèce  $r$ ,  $A_{sr}$  devra être négatif; mais alors l'espèce  $r$  est dévorée par l'espèce  $s$  et par suite

$A_{rs}$  devra être positif. Si les deux espèces n'ont aucune action réciproque, on aura  $A_{rs} = A_{sr} = 0$ . On aura en outre que toutes les  $A$  avec des indices égaux seront toujours nulles. Qu'est-ce que signifient  $A_{rs}$  et  $A_{sr}$ ?

Il est évident que  $A_{sr}$  mesure l'effet exercé sur l'accroissement de l'espèce  $r$  par la présence dans l'association biologique de chaque individu de l'espèce  $s$  tandis que  $A_{rs}$  mesure la réaction exercée sur l'accroissement de l'espèce  $s$  par la présence de chaque individu de l'espèce  $r$ . Or ces deux actions ne peuvent pas s'égaliser en général en valeur absolue.

Supposons, par exemple, qu'il s'agisse de deux espèces : l'une de gros poissons, l'autre de petits poissons et que les individus de la première dévorent ceux de la seconde. On conçoit facilement que l'introduction d'un gros poisson qui dévore les petits aura plus d'effet pour altérer l'accroissement de ceux-ci que n'en aura, pour l'accroissement de l'espèce des gros poissons, l'introduction d'un petit, laquelle n'aura d'autre effet que d'augmenter dans une faible mesure la nourriture des gros poissons.

On pourra tenir compte de cette remarque en faisant une nouvelle hypothèse, d'ailleurs très facile à accepter, et qui consiste à donner des valeurs différentes aux individus selon qu'ils appartiennent à l'une ou à l'autre espèce. Les inverses de ces valeurs seront alors les équivalents des individus des différentes espèces.

Appelons  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_r$  ces valeurs et, par suite,  $\frac{1}{\beta_1}, \frac{1}{\beta_2}, \dots, \frac{1}{\beta_r}$  ces équivalents, ce qui correspond à dire que  $\frac{1}{\beta_r}$  individus de l'espèce  $r$  sont équivalents à  $\frac{1}{\beta_s}$  individus de l'espèce  $s$ . En vertu de cette hypothèse, on pourra prendre

$$A_{sr} = \frac{1}{\beta_r} a_{sr}, \quad A_{rs} = \frac{1}{\beta_s} a_{rs}, \quad a_{sr} = -a_{rs},$$

et alors les coefficients d'accroissement des différentes espèces seront donnés par

$$\varepsilon_r + \frac{1}{\beta_r} \sum_s^n a_{sr} N_s, \quad \varepsilon_s + \frac{1}{\beta_s} \sum_r^n a_{rs} N_r.$$

On aura donc, comme extension des équations (A) au cas général

de  $n$  espèces

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

Le procédé que nous venons de suivre n'est pas si rigoureux que celui que nous avons employé dans nos travaux précédents, mais peut-être il est plus intuitif et plus simple.

On pourra aussi écrire les équations (B)

$$(1) \quad \beta_r \frac{dN_r}{dt} = \left( \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right) N_r,$$

dans lesquelles

$$a_{sr} = -a_{rs}, \quad a_{sr} = 0, \quad \beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n > 0.$$

Si  $a_{sr}$  est positif, cela signifie que l'espèce  $r$  dévore l'espèce  $s$ , s'il est négatif, le contraire sera vérifié, c'est-à-dire l'espèce  $r$  sera dévorée par l'autre; si  $a_{sr} = 0$  les individus des deux espèces n'agissent pas les uns sur les autres.

Les quantités  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$  sont les coefficients d'accroissement des espèces lorsque chaque espèce est seule. On les prendra positifs pour les espèces pour lesquelles il y a une augmentation effective, et négative pour celles qui tendent à s'épuiser.

### 3. Lorsque les équations

$$(2) \quad \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s = 0$$

sont satisfaites, les populations  $N_1, N_2, \dots, N_n$  se conservent constantes.

Les équations (2) sont les *équations de l'équilibre* ou de l'*état stationnaire*. Nous supposons que le déterminant (*déterminant fondamental*)

$$\begin{vmatrix} 0 & a_{12} & \dots & a_{1n} \\ a_{21} & 0 & \dots & a_{2n} \\ \dots & \dots & \dots & \dots \\ a_{n1} & a_{n2} & \dots & 0 \end{vmatrix}$$

ne soit pas nul.

Il faut pour cela que les nombres des espèces soit pairs, parce que ce déterminant est hémisymétrique. D'ailleurs on peut démontrer que,

si  $n$  est impair, on a en général que quelques-unes des espèces tendent à s'épuiser ou à croître indéfiniment. Cela produit une complète modification de l'association biologique qui perd sa stabilité. Nous supposons donc que *le nombre des espèces soit pair et que le déterminant ne soit pas nul.*

En outre, on fera l'hypothèse que les racines des équations (2) soient positives. Nous les désignerons par  $q_1, q_2, \dots, q_n$  et nous serons ainsi sûrs qu'il existe un état d'équilibre et que ces nombres donneront les populations d'équilibre.

4. On tire des équations (2)

$$\sum_1^n \varepsilon_r \beta_r q_r = 0.$$

C'est pourquoi il est nécessaire pour avoir l'équilibre, que les  $\varepsilon_r$  n'aient pas toutes le même signe, car les  $\beta_r$  sont toutes positives.

Varions les  $\varepsilon_r$  de  $\Delta\varepsilon_r$ , alors les racines des équations (2) varieront de  $\Delta q_1, \Delta q_2, \dots, \Delta q_n$ . Par conséquent, à cause des équations (2), on aura

$$(3) \quad \beta_r \Delta\varepsilon_r + \sum_1^n a_{sr} \Delta q_s = 0,$$

d'où

$$(4) \quad \sum_1^n \beta_r \Delta\varepsilon_r \Delta q_r = 0.$$

Si les quantités  $\Delta\varepsilon_r$  ne sont pas nulles et ont toutes le même signe, les  $\Delta q_r$  ne pourront pas être toutes nulles [voir (3)] et celles qui ne sont pas nulles auront des signes différents [voir (4)].

## II.

5. Envisageons maintenant les lois fondamentales des fluctuations. L'énoncé de la première est le suivant :

*Si l'on a un nombre pair d'espèces, et s'il existe un état stationnaire, en partant d'un état initial non d'équilibre, on aura des fluctuations qui ne s'amortissent pas.*

On dit que l'on a des fluctuations d'une population, si elle a des maxima et des minima pour des valeurs du temps infiniment grand.

Elles s'amortissent si les oscillations deviennent aussi petites que l'on veut pour des valeurs suffisamment grandes du temps.

Pour démontrer cette loi, il faut commencer par obtenir une intégrale des équations (1).

Supposons que les équations (2) aient les racines  $q_1, q_2, \dots, q_n$ . On pourra alors écrire

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

et les équations (1) deviendront, en éliminant  $\varepsilon_r \beta_r$ ,

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

En multipliant ces équations par  $\frac{N_r - q_r}{N_r}$  et en sommant par rapport à l'indice  $r$  de 1 à  $n$ , il viendra, puisque  $a_{sr} = -a_{rs}$ ,

$$\sum_1^n \beta_r \frac{N_r - q_r}{N_r} (N_r - q_r) \frac{dN_r}{dt} = 0.$$

c'est-à-dire

$$\sum_1^n \left( \beta_r \frac{dN_r}{dt} - \beta_r q_r \frac{1}{N_r} \frac{dN_r}{dt} \right) = 0,$$

et, en intégrant,

$$(5) \quad \sum_1^n (\beta_r N_r - \beta_r q_r \log N_r) = C,$$

C étant une constante.

Posons

$$\beta_r (N_r - q_r \log N_r) = P_r.$$

On aura en dérivant

$$\frac{dP_r}{dN_r} = \beta_r \left( 1 - \frac{q_r}{N_r} \right), \quad \frac{d^2 P_r}{dN_r^2} = \beta_r \frac{q_r}{N_r^2}.$$



Donc la valeur minima de  $P_r$  s'obtiendra en prenant  $N_r = q_r$  et sera

$$p_r = \beta_r q_r (1 - \log q_r).$$

On voit, d'autre part, que les valeurs de  $N_r$  et  $P_r$  se correspondent de la manière suivante :

$$\begin{array}{l} N_r, \quad 0 \dots \rightarrow \dots q_r \dots \rightarrow \infty, \\ P_r, \quad \infty \dots \leftarrow \dots p_r \dots \rightarrow \infty \end{array}$$

(la flèche indique le sens de la croissance).

On tire de là, puisque

$$\sum_1^n P_r = C$$

(C étant fini si les  $N_r$  ont des valeurs initiales finies), que *chaque*  $N_r$  doit se conserver comprise entre deux nombres positifs finis.

Il est évident que, si les  $N_r = q_r$ , on a  $C = \sum_1^n p_r$  et inversement, lorsque C a cette valeur, on a que toutes les  $N_s = q_s$ .

C'est pourquoi la condition nécessaire et suffisante pour que la constante C soit égale à  $\sum_1^n p_r$  est que l'état de l'association biologique soit stationnaire.

Les équations (1) donnent

$$\beta_r \frac{d \log N_r}{dt} = \left( \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right),$$

et, en intégrant entre  $t_0$  et  $t$ ,

$$\frac{\beta_r}{t - t_0} \log \frac{N_r(t)}{N_r(t_0)} = \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} \frac{1}{t - t_0} \int_{t_0}^t N_s(\tau) d\tau.$$

Puisque  $N_r(t)$ ,  $N_r(t_0)$  doivent être compris entre des nombres positifs finis, il suit que, en faisant croître indéfiniment  $t$ , le premier membre de l'équation précédente aura pour limite 0 et, par conséquent, on trouvera que les quantités

$$n_s = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t - t_0} \int_0^t N_s(\tau) d\tau$$

satisfont les équations (2) de l'équilibre. Le déterminant n'étant pas nul, il faut donc que  $n_s = q_r$ , c'est-à-dire : *la moyenne asymptotique de  $N_s$  sera  $q_s$* . On appellera simplement *moyenne* cette *moyenne asymptotique*.

Si  $N_1, N_2, \dots, N_n$  avaient des limites pour  $t$  infini, ces limites seraient leurs moyennes asymptotiques et, par suite, elles correspondraient à un état stationnaire. Donc la constante  $C$  aurait la valeur  $\sum_1^n p_s$  et.

par conséquent, les valeurs de  $N_1, N_2, \dots, N_n$  correspondraient à un état d'équilibre et se conserveraient constantes. On tire de là que, si l'état initial n'est pas d'équilibre, les  $N_1, N_2, \dots, N_n$  ne tendront pas vers des limites et, par suite, *les fluctuations ne s'amortiront pas*.

Le première loi est ainsi démontrée complètement. Elle prend le nom de *loi de la conservation des fluctuations*.

D'après ce que nous avons trouvé précédemment, *les moyennes des populations sont égales aux populations d'équilibre*. C'est la seconde loi.

Cette loi s'appelle *la loi de la conservation des moyennes*.

En effet, celles-ci étant égales aux populations d'équilibre sont indépendantes des conditions initiales et, par suite, ne changent pas en variant les conditions initiales.

6. Nous arrivons maintenant à la troisième loi qui s'appelle *la loi de la variation des moyennes*.

Elle se rapporte au changement des moyennes asymptotiques lorsqu'on modifie les coefficients d'accroissement, c'est-à-dire lorsqu'on augmente ou qu'on diminue contemporanément tous les nombres  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$ , ce qui correspond à supposer que l'on accroît ou que l'on détruit les espèces proportionnellement à leurs populations. La destruction, par exemple, peut se réaliser par la pêche lorsque l'association biologique est constituée par plusieurs espèces de poissons cohabitant dans le même milieu.

Calculons les variations des moyennes asymptotiques correspondant aux  $\Delta\varepsilon_r$  ayant toutes le même signe.

On tire du paragraphe 4 que si les  $\Delta\varepsilon_r$  sont toutes positives ou toutes négatives, les  $\Delta q_r$  ne peuvent pas être ni toutes nulles, ni toutes du même signe. C'est pourquoi *les moyennes de certaines espèces doivent augmenter et les moyennes d'autres espèces doivent diminuer*, c'est-à-dire qu'en augmentant ou diminuant contemporanément les

coefficients d'accroissement des espèces, quelques-unes en seront avantagées, tandis que d'autres seront défavorisées.

Mais les espèces peuvent être classées en trois catégories : 1. Celles qui en dévorent d'autres sans être dévorées par aucune. 2. Celles qui sont dévorées par d'autres sans qu'elles en dévorent aucune. 3. Celles qui sont dévorées par d'autres espèces et en dévorent aussi d'autres.

Il est évident que la première catégorie ne peut pas exister toute seule, et de même la deuxième catégorie, mais il pourra arriver que les trois catégories existent contemporanément, ou qu'il en existe deux, ou qu'il existe la troisième seule.

Supposons que les  $\Delta\varepsilon_1, \Delta\varepsilon_2, \dots, \Delta\varepsilon_n$  soient négatives et que la première espèce soit comprise parmi celles qui sont avantagées de la destruction, c'est-à-dire que  $\Delta q_1$  soit positive.

Alors deux cas peuvent se présenter : ou l'un des nombres  $a_{21}, a_{31}, \dots, a_{n1}$  est négatif, ou ces nombres sont tous positifs ou nuls. Le cas où tous ces nombres sont nuls n'est pas possible, car le déterminant n'est pas nul.

Dans le premier cas existe une espèce qui dévore la première et, par suite, une espèce dévorée est avantagée. Dans le second cas,  $a_{21}, a_{31}, \dots, a_{n1}$  sont tous positifs ou nuls; par conséquent, en vertu de la première des équations (3), parmi les  $\Delta q_2, \Delta q_3, \dots, \Delta q_n$  il y en aura des positives et, par suite, il y aura une des espèces 2, 3,  $\dots, n$  qui sont dévorées par l'espèce 1 qui sera avantagée.

Donc il existe toujours une espèce dévorée qui est favorisée, c'est-à-dire parmi les espèces qui s'avantagent il y en aura au moins une qui appartient à la catégorie 2 ou à la catégorie 3.

Mais, si l'espèce 1 s'avantage de la destruction (correspondant à la diminution des quantités  $\varepsilon_r$ ), il doit exister une espèce qui est défavorisée. Alors, si l'on fait pour celle-ci un raisonnement analogue à celui que nous venons de faire pour l'espèce 1, on trouvera qu'il doit exister au moins une espèce des catégories 1 et 3, c'est-à-dire une espèce dévoratrice, qui est endommagée.

7. La troisième loi, c'est-à-dire la loi de la variation des moyennes, pourra donc s'énoncer de la manière suivante : *Si l'on détruit toutes les espèces uniformément et proportionnellement à leurs populations, la moyenne d'une au moins des espèces dévorées (espèces appartenant aux catégories 2 et 3) augmentera et la moyenne d'une au moins des espèces dévoratrices (c'est-à-dire appartenant aux catégories 1 et 3) diminuera.*

Cela correspond au fait que l'une au moins des espèces appartenant aux catégories 2 et 3 s'avantagera, et une au moins des espèces appartenant aux catégories 1 et 3 sera endommagée.

Dans le cas qu'il n'existe que des espèces des catégories 1 et 2, alors la destruction avantage au moins une des espèces 2 et défavorise une au moins des espèces 1.

Mes précédents travaux n'envisageaient que ce cas. Je n'appelais espèces dévoratrices que celles appartenant à la catégorie 1 et espèces dévorées que celles appartenant à la catégorie 2. Je supprimais l'existence des espèces appartenant à la catégorie 3, ce qui limitait beaucoup la portée de la troisième loi et m'éloignait des conditions réelles qui se présentent en nature.

Je laisserai de côté l'exposition des vérifications expérimentales auxquelles ont amené les trois lois, car nous nous éloignerions du point de vue mathématique que nous ne voulons pas abandonner.

### III.

8. Nous passerons plutôt à l'exposé des principes de réciprocité qui découlent des lois et des formules que nous avons envisagées.

Supposons d'avoir deux états d'équilibre. Le premier correspond aux coefficients d'accroissement  $\varepsilon_1, \varepsilon_2, \dots, \varepsilon_n$  et aux populations d'équilibre  $q_1, q_2, \dots, q_n$ .

L'autre correspond aux coefficients  $\varepsilon'_1, \varepsilon'_2, \dots, \varepsilon'_n$  et aux populations d'équilibre  $q'_1, q'_2, \dots, q'_n$ . Nous ferons en plus l'hypothèse, que nous maintiendrons aussi dans la suite, que les  $\beta_r$  et les  $a_{rs}$  ne changent pas.

En vertu des équations (2), on aura

$$(2') \quad \begin{cases} \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} q_s = 0, \\ \varepsilon'_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} q'_s = 0. \end{cases}$$

d'où

$$\begin{aligned} \sum_1^n \varepsilon_r \beta_r q'_r &= \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q_s q'_r, \\ \sum_1^n \varepsilon'_r \beta_r q_r &= \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q'_s q_r. \end{aligned}$$

Mais

$$\sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q'_s q_r = \sum_1^n \sum_1^n a_{sr} q'_r q_s = - \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q_s q'_r,$$

donc

$$\sum_1^n \varepsilon_r \beta_r q'_r = - \sum_1^n \varepsilon'_r \beta_r q_r.$$

C'est le *premier des principes de réciprocité*.

9. Remarquons que les quantités  $q_r$  et  $q'_r$  doivent être positives, mais cette limitation n'embrasse pas leurs variations. En outre, observons que les équations (3), qu'on obtient en variant les équations (2'), ont la même forme, car celles-ci sont linéaires.

Or, dans les équations (3), ne paraissent pas les  $\varepsilon_r$  ni les  $q_r$ ; donc, quelles que soient les  $q_1, q_2, \dots, q_n$ , les  $\Delta q_r$  sont toujours les mêmes, pourvu que l'on conserve les valeurs des  $\Delta \varepsilon_r$ . On pourra donc énoncer le théorème : *Les variations des populations d'équilibre dépendent des variations des coefficients d'accroissement, mais sont indépendantes des coefficients d'accroissement et des populations primitives d'équilibre.*

Il est évident que cette proposition est subordonnée à la condition que les populations d'équilibre, après leur variation, se conservent positives.

10. En vertu des équations (2) et (3), on obtient

$$\begin{aligned} \sum_1^n \varepsilon_r \beta_r \Delta q_r &= \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} q_s \Delta q_r, \\ \sum_1^n \Delta \varepsilon_r \beta_r q_r &= \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} \Delta q_s q_r, \end{aligned}$$

et, par un procédé analogue à celui suivi dans le paragraphe 8, on a

$$\sum_1^n \varepsilon_r \beta_r \Delta q_r = - \sum_1^n \Delta \varepsilon_r \beta_r q_r.$$

C'est le *second principe de réciprocité*.

11. On tire des équations (4) que si  $\Delta\varepsilon_i$  n'est pas nul, tandis que  $\Delta\varepsilon_1, \dots, \Delta\varepsilon_{i-1}, \Delta\varepsilon_{i+1}, \dots, \Delta\varepsilon_n$  sont nulles, on doit avoir  $\Delta q_i = 0$ . Il s'ensuit le théorème :

*La population d'équilibre d'une espèce se conserve, si l'on change son coefficient d'accroissement, pourvu qu'on ne change pas les coefficients des autres espèces.*

Mais nous avons trouvé, dans le paragraphe 5, que la moyenne de la population d'une espèce coïncide avec sa population d'équilibre; donc, on peut énoncer la proposition précédente de la manière suivante :

*Si l'on conserve sans altération les coefficients d'accroissement des espèces, une seule exceptée, la moyenne de la population de cette espèce ne changera pas, tandis que les moyennes des populations d'autres espèces changeront.*

Ce théorème a un énoncé qui semble *paradoxal*, c'est pourquoi on peut l'appeler *le paradoxe démographique*. Il est facile cependant de se persuader de son exactitude.

Il suffit pour cela d'envisager un exemple particulier, celui de deux espèces que nous avons considéré dans le paragraphe 2.

Les équations (A) deviennent, dans le cas de l'équilibre,

$$\varepsilon_1 - \gamma_1 N_2 = 0, \quad -\varepsilon_2 + \gamma_2 N_1 = 0,$$

c'est pourquoi les populations d'équilibre seront

$$q_1 = \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad q_2 = \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1},$$

et nous aurons

$$\Delta q_1 = \frac{\Delta\varepsilon_2}{\gamma_2}, \quad \Delta q_2 = \frac{\Delta\varepsilon_1}{\gamma_1}.$$

Si par exemple  $\Delta\varepsilon_1 > -\varepsilon_1$  est négative et  $\Delta\varepsilon_2 = 0$ , il viendra  $\Delta q_2$  négative et  $\Delta q_1 = 0$ ; donc, une réduction de l'accroissement de l'espèce 1 (espèce dévorée), sans qu'il y ait aucune variation dans le coefficient d'accroissement de l'espèce 2, produira une diminution de la population d'équilibre et, par suite, de la moyenne de l'espèce 2 (espèce dévorante), mais ne modifiera pas la population d'équilibre de l'espèce 1 et, par suite, sa moyenne. Il est facile de concevoir la vérité de cette conclusion, parce qu'il y a une sorte de compensation

entre la variation négative de l'accroissement de l'espèce dévorée et la diminution de la destruction due à la réduction de la population de l'espèce dévorante. C'est pourquoi la moyenne de la première espèce ne changera pas, tandis que celle de la seconde espèce diminuera.

Tous les autres cas qui peuvent se présenter s'interprètent de façon analogue.

12. Supposons de donner aux coefficients d'accroissement une première fois les variations  $\Delta\varepsilon_1, \Delta\varepsilon_2, \dots, \Delta\varepsilon_n$  et une seconde fois les variations  $\Delta'\varepsilon_1, \Delta'\varepsilon_2, \dots, \Delta'\varepsilon_n$ , et que l'on obtienne d'abord les variations des populations d'équilibre  $\Delta q_1, \Delta q_2, \dots, \Delta q_n$ , et après  $\Delta'q_1, \Delta'q_2, \dots, \Delta'q_n$ .

A cause des équations (3), on aura

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

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

d'où

$$\sum_1^n \beta_r \Delta \varepsilon_r \Delta' q_r = \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} \Delta q_s \Delta' q_r,$$

$$\sum_1^n \beta_r \Delta' \varepsilon_r \Delta q_r = \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} \Delta' q_s \Delta q_r.$$

Mais

$$\sum_1^n \sum_1^n a_{rs} \Delta q_s \Delta' q_r = \sum_1^n \sum_1^n a_{sr} \Delta q_r \Delta' q_s = - \sum_1^n \sum_1^n a_{rs} \Delta' q_s \Delta q_r.$$

Donc

$$\sum_1^n \beta_r \Delta \varepsilon_r \Delta' q_r = - \sum_1^n \beta_r \Delta' \varepsilon_r \Delta q_r.$$

C'est le *troisième principe de réciprocité*.

Nous avons appelé (§ 2)  $\beta_1, \beta_2, \dots, \beta_n$  les valeurs des individus des différentes espèces. C'est pourquoi  $V_r = \beta_r N_r$  sera la valeur de l'espèce  $r$  et

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

sera la valeur de l'association biologique constituée des  $n$  espèces.

De même  $v_r = \beta_r q_r$  sera la valeur moyenne de l'espèce  $r$  et

$$v = \sum_1^n \beta_r q_r$$

sera la valeur moyenne de l'association.

Étant  $a_{sr} = -a_{rs}$ , on aura

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

et, par conséquent,

$$dV = \sum_1^n \varepsilon_r \beta_r N_r dt.$$

Donc, à chaque instant, l'augmentation de la valeur de l'association ne dépendra que des coefficients d'accroissement, car elle ne dépendra pas des actions réciproques que les différentes espèces exercent les unes sur les autres. Une association de cette sorte s'appelle *conservative*.

Supposons

$$\begin{aligned} \Delta \varepsilon_1 = \Delta \varepsilon_2 = \dots = \Delta \varepsilon_{r-1} = \Delta \varepsilon_{r+1} = \dots = \Delta \varepsilon_n = 0, \\ \Delta' \varepsilon_1 = \Delta' \varepsilon_2 = \dots = \Delta' \varepsilon_{s-1} = \Delta' \varepsilon_{s+1} = \dots = \Delta' \varepsilon_n = 0, \end{aligned}$$

tandis que  $\Delta \varepsilon_r$  et  $\Delta' \varepsilon_s$  ne sont pas nuls.

A cause du troisième principe de réciprocité, on aura

$$\beta_r \Delta \varepsilon_r \Delta' q_r = -\beta_s \Delta' \varepsilon_s \Delta q_s,$$

et, par suite, si

$$\Delta \varepsilon_r = \Delta' \varepsilon_s,$$

il viendra

$$\beta_r \Delta' q_r = -\beta_s \Delta q_s,$$



c'est-à-dire

$$\Delta' v_r = - \Delta v_s.$$

On aura donc la proposition :

*La variation de la valeur moyenne de l'espèce r (variation de la valeur de la population d'équilibre) produite par une variation du coefficient d'accroissement de l'espèce s est égale et de signe contraire à la variation de la valeur moyenne de l'espèce s (variation de la valeur de la population d'équilibre) due à une variation égale du coefficient d'accroissement de l'espèce r.*

Ce théorème présente une analogie avec les théorèmes de réciprocity connus de la théorie de l'élasticité et de l'électrostatique, mais il en diffère par un changement de signe. En effet, ces derniers théorèmes dépendent d'un déterminant symétrique, tandis que le théorème précédent qu'on a en biologie découle de l'existence d'un déterminant hémisymétrique.

15. Je terminerai par une élégante extension donnée par M<sup>ue</sup> H. Freda des propositions précédentes.

Prenons un groupe d'espèces appartenant à l'association et considérons sa valeur moyenne  $\Sigma \beta_r q_r$ , qu'on obtient en additionnant les valeurs moyennes des espèces qui le composent. La variation de cette valeur, due à un changement des coefficients d'accroissement, sera  $\Sigma \beta_r \Delta q_r$ .

Si l'on ne varie que les coefficients d'accroissement des espèces du groupe, et d'une même quantité  $\Delta \varepsilon$  (variation uniforme), on aura, à cause de l'équation (4),

$$\Sigma \beta_n \Delta \varepsilon \Delta q_n = 0$$

et, par suite,

$$\Sigma \beta_n \Delta q_n = 0;$$

la valeur moyenne du groupe ne change pas.

Envisageons un second groupe d'espèces différentes. Si nous le réunissons au premier, nous obtiendrons un ensemble dont la valeur ne changera pas en donnant la même variation à tous les coefficients d'accroissement des espèces qui le constituent.

Mais la variation de la valeur moyenne de l'ensemble est formée des variations des valeurs moyennes des deux groupes; dans chacune d'elles on pourra réunir les termes qui résultent de la variation uniforme

limitée aux seuls coefficients d'accroissement des espèces de l'un ou l'autre groupe. Distinguant les deux groupes par les indices 1 et 2, on aura donc

$$\Delta V_{11} + \Delta V_{22} + \Delta V_{12} + \Delta V_{21} = 0,$$

$\Delta V_{ik}$  désignant la variation de la valeur moyenne du groupe  $i$  lorsque la modification uniforme des coefficients d'accroissement intéresse les seules espèces du groupe  $k$ .

Les deux premiers termes de l'égalité précédente étant nuls, les deux autres doivent se compenser, c'est-à-dire être égaux et de signe contraire.

On peut donc énoncer les théorèmes suivants :

*Si l'on donne aux coefficients d'accroissement d'un groupe d'espèces une variation uniforme, la valeur moyenne de ce groupe ne change pas.*

*La variation de la valeur moyenne d'un groupe due à une variation uniforme des coefficients d'accroissement d'un autre groupe est égale et de signe contraire à la variation de la valeur moyenne du second groupe pour la même variation uniforme des coefficients du premier.*

Ces théorèmes généralisent ceux des paragraphes 11 et 14.

On peut ajouter que le premier de ces théorèmes reste valable si le groupe embrasse toute l'association.

VITO VOLTERRA.

