

**Zeitschrift:** L'Enseignement Mathématique  
**Herausgeber:** Commission Internationale de l'Enseignement Mathématique  
**Band:** 36 (1937)  
**Heft:** 1-2: L'ENSEIGNEMENT MATHÉMATIQUE

**Artikel:** APPLICATIONS DES MATHÉMATIQUES A LA BIOLOGIE  
**Autor:** Volterra, Vito  
**Kapitel:** § VIII  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-28039>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 16.04.2026

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

féremment à la considération de  $N$  ou à celle de  $X$  car ces quantités sont liées entre elles par les relations

$$X = \int_0^t N(t) dt, \quad N = \frac{dX}{dt} = X'.$$

Revenons aux  $n$  espèces ayant les populations  $N_1, N_2, \dots, N_n$ . Leurs quantités de vie sont

$$X_1 = \int_0^t N_1(t) dt, \quad X_2 = \int_0^t N_2(t) dt, \quad \dots \quad X_n = \int_0^t N_n(t) dt$$

et en introduisant les éléments

$$X_1, X_2, \dots, X_n; \quad X'_1 = N_1, \quad X'_2 = N_2, \quad \dots \quad X'_n = N_n$$

on peut remplacer les équations (1') par les suivantes

$$\beta_r \frac{d^2 X_r}{dt^2} = \left( \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} X'_s \right) X'_r. \quad (3)$$

Nous verrons tout à l'heure que la substitution des équations (3) aux équations (1') est bien loin d'être une substitution banale comme il pourrait paraître au premier abord.

## § VIII

Dans l'étude des équations (1), la première question qui se pose est de chercher les conditions dans lesquelles les populations restent constantes.

Ce sont les conditions d'équilibre ou de l'état stationnaire.

Ces conditions sont

$$\left( \varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} N_s \right) N_r = 0$$

les racines de ces équations étant positives. Nous pouvons supposer, par exemple,  $N_r = 0$ ; mais dans ce cas, en vertu du

principe de la conservation de l'espèce,  $N_r$  reste nul. Cela revient évidemment à supprimer l'espèce  $r$  de l'association, qui est par suite réduite. Considérons donc les cas où

$$\varepsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{rs} N_s = 0, \quad (4)$$

les racines de ces équations étant positives.

Nous les appellerons les *cas d'équilibre* de l'association, les autres étant négligées.

Une étude approfondie des équations (4) exige une analyse très délicate que nous ne reproduisons pas. Il nous suffit de dire qu'il faut distinguer le cas où le nombre des espèces est pair de celui où il est impair. C'est le premier cas qui est le plus intéressant. Dans l'autre, l'association ne peut pas se conserver en état d'équilibre parce que quelques espèces s'épuisent ou tendent à croître indéfiniment.

Rapportons-nous donc à un nombre pair d'espèces. On voit facilement que si tous les coefficients d'accroissement ont le même signe, l'équilibre n'est pas possible et que si nous augmentons ou diminuons simultanément ces coefficients, les populations d'équilibre de quelques espèces augmenteront et celles d'autres espèces diminueront. Or, on peut aller beaucoup plus loin dans la distinction entre les premières et les secondes. En effet, on peut distinguer dans une association biologique trois catégories d'espèces :

1. Les espèces qui dévorent les autres sans être dévorées par aucune;
2. Celles qui sont dévorées par d'autres sans en dévorer aucune;
3. Celles qui sont dévorées par d'autres espèces et en dévorent aussi d'autres.

Il peut arriver que toutes les catégories existent, ou qu'il en existe deux. S'il n'en existe qu'une seule, elle doit être de la troisième sorte.

Supposons maintenant qu'on diminue tous les coefficients d'accroissement; on peut démontrer alors, par un raisonnement

très subtil, qu'il y aura au moins une espèce appartenant à la seconde ou à la troisième catégorie dont la population d'équilibre augmentera et qu'il y en aura une au moins qui appartient à la première ou à la troisième catégorie dont la population diminuera.

Ce résultat a un grand intérêt pour ce qui suit parce qu'il est à la base de l'une des lois fondamentales des fluctuations biologiques.

### § IX

On sait que, dans la mécanique, on déduit des équations fondamentales certaines intégrales qui ont un intérêt considérable par les conséquences qu'on en tire. De même ici on peut trouver des intégrales importantes des équations (3). Nous ne développerons pas l'analyse qui permet de les obtenir, ni même nous ne les écrirons toutes, mais nous nous attacherons à la considération des lois générales qui en sont les conséquences.

Commençons par établir le principe que nous avons appelé de la *conservation de l'énergie démographique*.

Posons

$$\sum_1^n \beta_r N_r = \sum_1^n \beta_r X_r' = L .$$

Puisque  $\frac{1}{\beta_r}$  est l'équivalent de chaque individu de l'espèce,  $\beta_r$  peut être regardé comme sa *valeur* et par suite  $L = \sum_1^n \beta_r N_r$  est la *valeur de toute l'association*. Au point de vue biologique, on peut la regarder comme une *énergie démographique actuelle* tandis que  $M = C - \sum_1^n \beta_r \varepsilon_r X_r$  sera considérée comme une *énergie démographique potentielle*, étant supposé que la constante  $C$  est la limite supérieure de  $\sum_1^n \beta_r \varepsilon_r X_r$ , appelé *potentiel démographique*. Or, la première intégrale qu'on tire des équations (3) est

$$L + M = \text{const.}$$