

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: § XI
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: 15.01.2026

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

Parmi les premières, il y en aura une au moins de celles qui sont dévorées par d'autres et parmi les secondes, il y en aura une au moins de celles qui en dévorent d'autres.

§ XI

Il est intéressant de particulariser ces lois au cas de deux espèces, la deuxième dévorant la première. L'intégrale (5) devient [en tenant compte des équations (2)]

$$\frac{1}{\gamma_1} \left(N_1 - \frac{\varepsilon_2}{\gamma_2} \log N_1 \right) + \frac{1}{\gamma_2} \left(N_2 - \frac{\varepsilon_1}{\gamma_1} \log N_2 \right) = \text{const} \quad (5')$$

et, en regardant les nombres positifs N_1 , N_2 comme les coordonnées cartésiennes d'un point du plan, on obtient un cycle fermé. Le phénomène est donc périodique et les moyennes asymptotiques sont les moyennes pendant une période. Elles sont les populations d'équilibre.

Les trois lois des fluctuations biologiques deviennent alors:

Première loi. — Loi du cycle périodique.

Les fluctuations de deux espèces sont périodiques.

Deuxième loi. — Loi de la conservation des moyennes.

Les moyennes des nombres des individus de deux espèces pendant une période sont constantes et ne dépendent pas des valeurs initiales.

Troisième loi. — Loi de la perturbation des moyennes.

Si l'on détruit les deux espèces uniformément et proportionnellement aux nombres de leurs individus, la moyenne du nombre d'individus de l'espèce dévorée croît et la moyenne du nombre des individus de l'espèce dévorante diminue.

Le cas de deux espèces a donné lieu à beaucoup de vérifications pratiques.

Chapmann et son école ont fait dans ce domaine des études sur les insectes. Chapmann a étudié spécialement l'augmentation de la population du *tribolium confusum*, coléoptère vivant dans la farine, c'est-à-dire dans un milieu dont il est aisé de

maintenir constante la température, l'humidité et la quantité de nourriture. Ses recherches ont été poursuivies et étendues par Park et Stanley.

Gause a examiné une association constituée de deux espèces dont l'une dévore l'autre et a pu établir que, sous certaines conditions, les fluctuations prévues par le calcul sont vérifiées. Les espèces envisagées étaient des acares de la farine ainsi que des protozoaires.

Gause avait d'abord étudié le cas des deux espèces qui se disputent la même nourriture, dont nous avons laissé de côté le développement mathématique. (Cf. § IV.) Il avait commencé ses expériences en se servant de deux espèces de levures, le *Saccharomices cerevisae* et le *Schizosaccharomices kefir*. Dans ses recherches ultérieures il a étudié les vicissitudes de deux espèces de protozoaires, le *Paramecium caudatum* et le *Paramecium aurelia*. Lorsque la nourriture, constituée par des bactéries et des levures, est épuisée, une des deux espèces prend le dessus, tandis que l'autre diminue. Il arrive même qu'une espèce s'épuise complètement et cela en accord avec les résultats du calcul.

Mais Gause a examiné aussi des cas qui correspondent à ceux qu'on a développés mathématiquement. C'est ainsi qu'il a expérimenté sur une association de deux espèces de protozoaires, dont l'une, le *Didinium nasutum*, dévore l'autre, le *Paramecium caudatum*. Lorsqu'il y a des intervalles constants d'immigrations des individus des deux espèces on obtient des fluctuations périodiques. Cela correspond au fait que si la destruction d'une espèce par l'autre est très active, les fluctuations deviennent imperceptibles.

Dans une expérience réalisée par Gause l'intensité de destruction était par elle-même peu élevée. Il s'agissait d'une association constituée par le *Paramecium bursaria* et *Paramecium aurelia* dévorant les levures *Schizosaccharomices pombe* et *Saccharomices exiguus*. Par d'opportunes dispositions les fluctuations prévues par le calcul apparaissaient de façon tout à fait évidente.

Nous ne rappellerons pas d'autres expériences de Gause qui vérifient d'une manière assez satisfaisante les résultats théoriques.

D'Ancona a étudié les statistiques des marchés de poissons

de Trieste, de Fiume et de Venise pour les années 1910 à 1923. D'après les chiffres indiquant les pourcentages pour chaque espèce de poissons vendus sur les marchés mentionnés il apparut qu'à la suite de l'interruption de la pêche pendant la période de guerre de 1914-1918, il y avait eu une diminution relative, pour certaines espèces, et une augmentation pour d'autres. Les

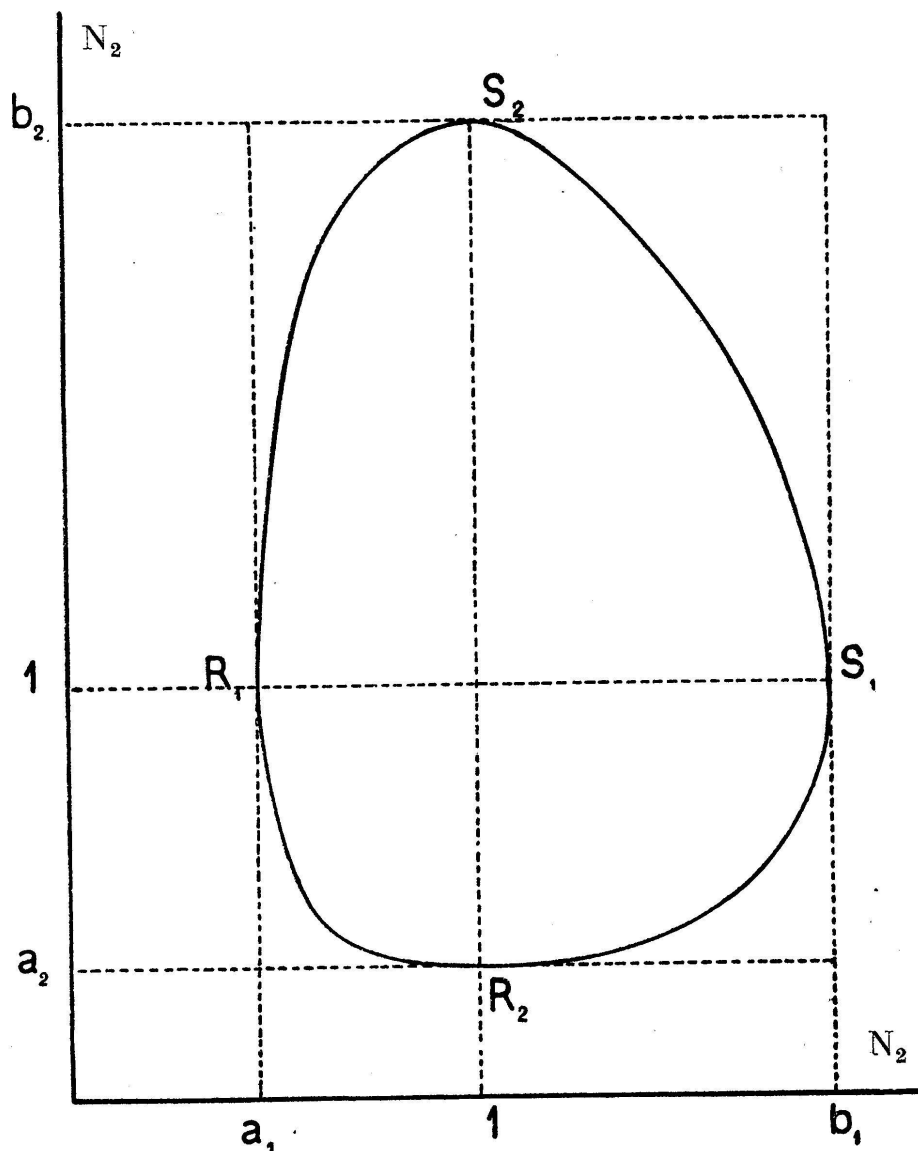


Fig. 6.

Diagramme du cycle de fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre. Les coordonnées N_1 et N_2 dénotent les populations des deux espèces.

espèces dont on constatait l'augmentation étaient pour la plupart des espèces voraces (particulièrement les Sélaciens) qui dévorent d'autres poissons, tandis que les espèces en diminution étaient celles qui se nourrissent de végétaux ou d'animaux invertébrés et qui sont souvent la proie des espèces voraces.

La constatation de ces faits amena D'Ancona à la conclusion suivante: tandis que la pêche, telle qu'on la pratiquait dans les années précédant la guerre, avait déplacé l'équilibre naturel qui existe entre les espèces de proie et les espèces moins protégées à l'avantage de ces dernières, la suspension de la pêche pendant la guerre avait rétabli les conditions primitives, en favorisant de nouveau le développement plus vigoureux des espèces de proie.

Selon D'Ancona il y aurait un optimum dans l'intensité avec laquelle se pratique la pêche; en laissant tomber cette activité au-dessous d'un certain niveau, on favorise les espèces plus voraces au détriment des autres; en dépassant la mesure dans le sens opposé, on détermine la diminution de toutes les espèces (fig. 7).

On voit que cet enseignement, tiré des statistiques, s'accorde avec notre troisième loi, celle de la perturbation des moyennes. Or, nous l'avions formulée avant de connaître les résultats auxquels était parvenu D'Ancona.

Des recherches semblables ont été faites par Marchi (1929) sur les produits du marché de Cagliari, en Sardaigne. Il fut amené à des conclusions qui se rapprochent de celles de D'Ancona; lui aussi remarqua une augmentation des Sélaciens pendant la période qui suivit immédiatement la guerre.

Nous avons vu que l'équation (5') peut être représentée par un cycle fermé d'où l'on a déduit la périodicité du phénomène. Mais cette périodicité ainsi que l'allure des fluctuations peut être mise en évidence beaucoup mieux en dessinant les courbes qui représentent les nombres des individus de deux espèces en fonction du temps. Nous reproduisons ici ces courbes très caractéristiques qui sont devenues aujourd'hui très connues (fig. 8).

La troisième loi, c'est-à-dire la loi de perturbation des moyennes, nous dit que si l'on cherche à détruire les espèces il y en a qui s'en trouvent avantagées. Parmi celles-ci il y a des espèces dévorées tandis qu'il y a des espèces qui sont défavorisées, parmi lesquelles il y a des espèces dévorantes.

Darwin avait eu l'intuition que quelque chose d'analogue devait se produire dans la nature lorsqu'il a dit que la chasse,

au lieu d'être nuisible, est quelquefois avantageuse pour les espèces les plus utiles.

Dans le cas de deux espèces un problème se pose: jusqu'à quelle limite la destruction est-elle avantageuse à l'espèce

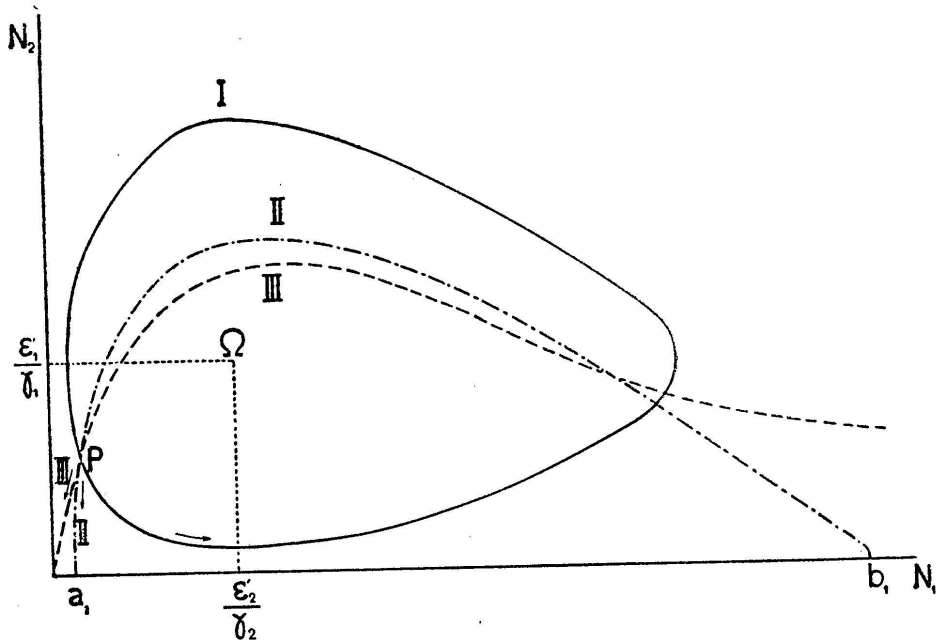


Fig. 7.

Diagramme des changements du cycle de fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre, lorsqu'on cherche à les détruire simultanément.

Courbe I: Lorsqu'on est au-dessous de la limite complète de destruction d'une espèce.

Courbe II: Lorsqu'on rejoint cette limite.

Courbe III: Lorsqu'on la dépasse.

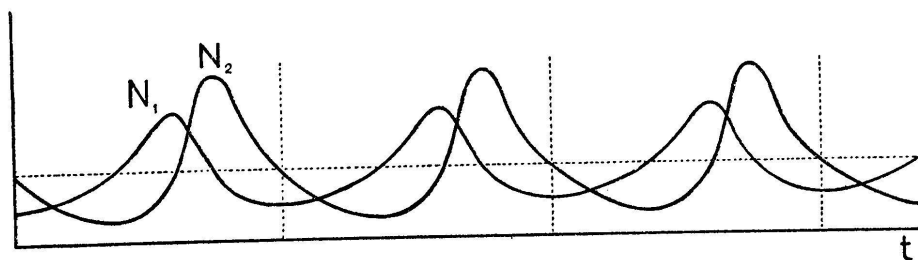


Fig. 8.

Fluctuations de deux espèces dont l'une dévore l'autre: les conditions en fonction du temps.

dévorée ? Et quand est-ce qu'en dépassant cette limite la destruction est nuisible pour les deux espèces ? On peut résoudre complètement ces questions qui ont un intérêt pratique.

Mais les calculs nécessaires sont compliqués, c'est pourquoi nous nous bornerons à n'en donner qu'une simple indication et une représentation graphique (fig. 7).

§ XII

Nous avons parlé, dans le cas d'une seule espèce, des modifications apportées à la loi de Malthus.

Si nous tenons compte de ce que l'augmentation de la population diminue la quantité disponible de nourriture, nous avons énoncé la loi de Verhulst-Pearl.

On peut examiner une question analogue lorsqu'on a une association de plusieurs espèces et que l'on suppose que le coefficient d'accroissement de chacune est affecté par le nombre des individus de cette espèce.

Il suffit pour cela d'ajouter dans le second membre de chacune des équations un terme contenant le carré de la population de l'espèce correspondante affecté d'un coefficient négatif. On constate alors que, s'il existe un état stationnaire, l'association tend vers cet état asymptotiquement ou au travers de fluctuations amorties. Mais on peut même étendre ces considérations et parvenir à une distinction essentielle des associations biologiques.

Remplaçons les équations (1) par

$$\frac{dN_r}{dt} = \left(\epsilon_r - \sum_{s=1}^n p_{sr} N_s \right) N_r ,$$

où les p_{rs} sont des coefficients quelconques et considérons la forme quadratique

$$\sum_{r=1}^n \sum_{s=1}^n p_{sr} N_s N_r .$$

Dans le cas des équations (1) elle est identiquement nulle, mais d'ailleurs on pourrait supposer qu'elle ne le soit pas.

Dans le cas particulier qui a été examiné tout à l'heure, cette forme est définie positive. On peut démontrer qu'en général, si la