

**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:** § XV  
**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:** 18.04.2026

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

Mais de même que dans le cas simple des maxima et des minima, où les équations qu'on trouve ne donnent pas toujours des maxima ou des minima, mais quelquefois des cas stationnaires, de même le principe de Hamilton correspond quelquefois à des cas stationnaires.

Dans le calcul des variations c'est une intégrale qui doit être rendue maximum ou minimum, ou en général stationnaire, et on cherche les conditions correspondantes que doivent satisfaire les fonctions figurant dans cette intégrale.

D'une manière analogue à ce que l'on a en Mécanique, dans le cas de la dynamique démographique, la question peut être reconduite à un problème de calcul des variations et de fait à annuler la variation de l'intégrale

$$U = \int_0^t \Phi dt .$$

Lorsqu'on parle d'annuler la variation de cette intégrale, on suppose que l'on fait varier infiniment peu les quantités de vie de manière à obtenir une variation nulle de cette intégrale. Cette proposition est démontrée par la forme eulérienne sous laquelle se présentent les équations (6).

Dans ces derniers temps on a toujours eu la tendance à ramener tous les problèmes qui se présentent dans la physique et plus spécialement dans la nouvelle physique au principe de Hamilton et nous voyons maintenant que même les lois démographiques appartiennent comme les autres lois de la philosophie naturelle à la même branche des mathématiques.

Je tiens à ajouter que le calcul des variations n'est que le premier chapitre de l'analyse fonctionnelle. Cette analyse embrasse donc, même à ce point de vue, une grande partie des sciences de la nature, s'étend jusqu'à la théorie des populations, à la lutte pour la vie et elle se relie aux problèmes de l'évolution et du transformisme.

## § XV

Toutes les conséquences que l'on tire en mécanique du principe de Hamilton peuvent être transportées dans le domaine de

la biologie. C'est ainsi qu'on peut mettre les équations fondamentales de la lutte pour la vie sous la forme canonique.

On peut les réduire à une équation aux dérivées partielles du type de Jacobi et faire usage des méthodes d'intégration que l'on emploie pour celle-ci en cherchant par exemple des intégrales en involution. Par cette voie on se rend compte que si les coefficients  $a_{rs}$  ont la forme

$$a_{rs} = \varepsilon_r \beta_r \varepsilon_s \beta_s (m_s - m_r)$$

les  $m_1, m_2, \dots, m_n$  étant des constantes, le problème d'intégrer les équations fondamentales se réduit aux quadratures. Ayant trouvé cette propriété, on peut en suivre la trace dans les équations sous la forme primitive. Celles-ci peuvent être ramenées à la forme

$$\frac{1}{\beta_r} \frac{d}{dt} \log N_r = m_r N + I$$

où

$$N = \sum_1^n \varepsilon_s \beta_s N_s, \quad I = 1 - \sum_s \varepsilon_s \beta_s N_s m_s N_s$$

et, en éliminant  $N$  et  $I$ , on obtient des équations qui s'intègrent immédiatement.

Nous venons de prouver que les lois de la lutte pour la vie peuvent être ramenées à un principe analogue à celui de Hamilton et nous avons vu que non seulement on peut trouver des maxima ou des minima mais aussi une intégrale stationnaire.

Nous pouvons aller beaucoup plus loin et aboutir à un vrai principe de minimum qu'on peut appeler le principe *de la moindre action vitale en biologie* et qui a peut-être une importance plus grande que les autres lois dont nous nous sommes occupés jusqu'ici. Nous en avons déjà fait allusion précédemment, mais je pense qu'il n'est pas inutile d'y revenir plus en détail.

En mécanique on peut passer du principe de Hamilton au principe de la moindre action de plusieurs manières. Jacobi a insisté beaucoup sur la forme que prend ce principe par l'élimination du temps. Il y consacre un chapitre de ses admirables *Leçons de dynamique* et réussit à le reconduire à un théorème

géométrique de manière que toute question de dynamique devient le problème des géodésiques dans un espace à plusieurs dimensions.

Mais on peut prendre la question à un autre point de vue et à la place de démontrer que la résolution d'un problème de dynamique peut être obtenue par la résolution d'un problème de minimum, on peut prouver (outre le principe de Hamilton) que, dans tout phénomène de mouvement, il y a une quantité qui, *sous certaines conditions*, est un minimum ou au moins est stationnaire. C'est sous ce point de vue qu'il faut prendre la question en biologie.

Nous avons appelé *action vitale totale* d'une association biologique la quantité

$$A = \int_0^t \sum_1^n \beta_r N_r \log N_r dt = \int_0^t \sum_1^n \beta_r X_r' \log X_r' dt$$

et nous pouvons regarder comme *travail d'accroissement* ou *travail démographique virtuel* la quantité

$$S = \sum_1^n \left( \epsilon_r \beta_r + \sum_1^n a_{sr} X_s' \right) \Delta X_r$$

calculée pour les changements virtuels  $\Delta X_r$ , des quantités de vies. Alors si, en conservant les  $X_r$  invariables aux limites  $0, t$  du temps, nous changeons à chaque instant les  $X_r$  en  $X_r + \Delta X_r$ ,  $S$  étant nul,  $A$  augmente. On tire de là le théorème: *Modifions de manière isochrone le passage naturel d'une association biologique d'un état à un autre en variant les populations des différentes espèces. L'action vitale augmente si les quantités de vie à l'instant initial et à l'instant final ne changent pas et si le travail démographique est nul à chaque instant. Il s'agit donc d'un minimum effectif de l'action vitale, ce qui constitue le principe de la moindre action en biologie.*

On peut insister qu'en biologie il s'agit effectivement d'un minimum de l'action, ce qui n'est pas toujours vrai dans la mécanique des systèmes matériels.

Cette circonstance ne doit pas nous surprendre parce que les principes généraux que nous venons de comparer, tout en ayant une apparence analogue, diffèrent entre eux à cause des fonctions qui expriment, d'un côté *l'action mécanique*, et d'un autre côté *l'action vitale*.

## § XVI

Nous avons parlé à plusieurs reprises de l'analyse fonctionnelle et nous avons montré l'existence de nombreuses liaisons entre les questions biologiques que nous avons traitées et cette analyse. Nous avons fait aussi allusion au fait que, dans les phénomènes vitaux, le passé a une influence prépondérante sur l'état actuel, si bien que celui-ci dépend d'une infinité de variables : celles qui caractérisent les états passés, et c'est justement le domaine de l'analyse fonctionnelle, que celui où l'on envisage des quantités variables dépendant d'une infinité d'autres variables.

L'étude approfondie du problème de la lutte pour la vie conduit directement à ce genre de questions. En effet, l'accroissement d'une espèce ne dépend pas seulement de sa nourriture actuelle mais elle dépend aussi de son alimentation au temps passé.

Si l'on veut tenir compte de cette circonstance capitale il faut modifier les équations fondamentales. Pour simplifier, rapportons-nous au cas de deux espèces dont l'une dévore l'autre. Le coefficient d'accroissement de l'espèce dévorante ne doit alors pas être affecté du terme  $\gamma_2 N_1$  qui ne dépend que de l'état actuel de l'espèce dévorée, mais doit être affecté d'un terme dépendant des valeurs de la population de l'espèce dévorée dans tous les instants précédents.

Si on suppose une dépendance linéaire, il faut donc remplacer le terme  $\gamma_2 N_1$  par un terme de la forme

$$\int_{-\infty}^t F(t - \tau) N_2(\tau) dt$$