Sur le problème biologique héréditaire de deux espèces dévorante et dévorée.

Memoria di M. Brelot (a Paris).

Sunto. - *Ce mémoire apporte un complément aux travaux de* M. Volterra *sur les fluctuations biologiques et plus précisemént au Chapitre IV de son ouvrage « Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie ». J'étudie le cas héréditaire de deux espèces dévorante et dévorée, mais en introduisant* des termes d'amortissement $-\lambda N$, *celui relatif à l'espèce dévorée n'étant sûrement pas nul. Alors les fluctuations sont* limitées *supérieurement et l'espèce dévorée a des* variations bornées; *lorsqu'il n'y a pas d'état stationnaire la seconde* s'épuise ; *sinon elle admet aussi des variations bornées, et la loi des moyennes asymptotiques est alors valable au sens le plus général.*

1. Je me propose d'apporter ici quelque contribution à une étude mathématique déja longuement développée par M. Volterra, sur les fluctuations d'espèces animales vivant dans un même milieu. Aprés avoir publié sur ce sujet deux mémoires [1], M. Volterra vient de faire paraître un ouvrage plus complet intitulé « Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie » (Collection des Cahiers scientifiques, fasc. VII, Gauthier-Villars) et auquel je renvoie tout d'abord.

Dans l'étude faite au Chap. IV du probléme biologique héréditaire de deux espèces dont l'une dévore l'autre, et qui est l'extension héréditaire de celle du premier Chapitre, on ne peut affirmer que les fluctuations soient *bornées*; c'est, pour l'interprétation biologique, un inconvénient évident, et d'autre part, à cause de cela [2], il a fallu donner à la loi des moyennes, pour

[1] Memorie della « R. Acc. Nazionale dei Lincei », serie VI, vol. II, fasc. III, 1926 - puis un exposé contenant en outre une étude avec l'hypothèse d'hérédité, *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* (« R. Comitato Talassografico italiano », Memoria CXXXI).

[2] On peut facilement reconnaître que, avec l'hypothèse que les fluctuations scient bornées (limites inférieures et supérieures > 0 au delà de t_0), la démonstration de la loi des moyennes permet, sans les inégalités préliminaires, d'établir la loi sans restriction — et on peut même ne pas limiter l'hérédité, d'ailleurs —; ajoutons que les fluctuations seront bornées si l'on suppose seulement N_1 limitée supérieurement. Tout ceci s'établit par des raisonnements analogues à ceux qui suivent dans ce mémoire.

qu'elle soit générale, une forme un peu spéciale avec une interprétation restrictive de la « moyenne asymptotique ».

Pour rendre les équations valables pour de grandes valeurs des nombres d'individus, on peut songer, de même que dans l'étude sans hérédité du Chapitre III, *à introduire dans les équations héréditaires, des termes* $-\lambda_1 N_1$, $-\lambda_2 N_2$, dans l'espoir aussi qu'ils limiteront supérieurement les fluctuations et même les borneront (limites inférieures et supérieures positives) s'il existe un état d'équilibre, et sans doute alors feront disparaître la restriction sur la loi des moyennes asymptotiques; nous verrons qu'il en est bien ainsi.

D'autre part, s'il a été facile pour les petites fluctuations biologiques d'étendre à l'hérédité illimitée les raisonnements primitivement développés avec une hérédité limitée, il a été nécessaire, presque au début de l'étude du cas général (§ II), de conserver l'hérédité limitée, essentielle pour l'établissement de la loi des moyennes. Si cette hypothèse suffit parfaitement au biologiste, il peut y avoir quelque intérêt mathématique à ne pas borner la durée d'hérédité.

Tout comme après une premiére étude d'un cas remarquable de trois espèces sans hérédité, M. Volterra a repris la question avec un terme d'amortissement dont il a étudié le rôle, *je vais reprendre et développer, dans l'hypothèse héréditaire, le cas fondamental de deux espèces dévorante et dévorée, avec des termes* $-\lambda N$, et sans faire d'hypothèse sur la durée d'hérédité.

Et tout comme au paragraphe II du dernier chapitre, je prendrai, par raison de symétrie, des équations un peu plus générales que celles auxquelles conduit le raisonnement simple de la théorie des rencontres. J'élargirai même encore les hypothèses pour que soit inclus dans l'étude qui suit, le cas de non hérédité qui n'a pas été traité à part avec les termes $-\lambda N$.

2. Partons donc du systéme:

$$(1)\quad \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = N_1\left[\varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - \gamma_1 N_2 - \displaystyle\int_0^{+\infty} F_1(\tau)\, N_2(t\tau)d - \tau\right] & \text{(espèce dévorée)} \\[2ex] \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\left[-\varepsilon_2 - \lambda_2 N_2 + \gamma_2 N_1 + \displaystyle\int_0^{+\infty} F_2(\tau)\, N_1(t-\tau)d\tau\right] & \text{(espèce dévorante)} \end{cases}$$

avec:

$$\begin{matrix} \varepsilon_1 > 0 & \varepsilon_2 > 0 & \lambda_1 > 0 \\ \gamma_1 \geq 0 & \gamma_2 \geq 0 & \lambda_2 \geq 0 \end{matrix}$$

F_1, F_2 fonctions continues ≥ 0 dans $(0, +\infty)$ donnant une valeur finie à

$$\int_0^{+\infty} F_1(\tau) d\tau = \Gamma_1 \quad \text{et} \quad \int_0^{+\infty} F_2(\tau) d\tau = \Gamma_2$$

enfin:

$$\gamma_1 + \Gamma_1 > 0 \qquad \gamma_2 + \Gamma_2 > 0$$

de façon que les espèces aient des actions réciproques non nulles.

On supposera dans $(-\infty, t_0)$ les fonctions N_1, N_2 connues, continues, positives et bornées — ou bien s'il y a une durée d'hérédité limitée par T_0, seulement dans l'intervalle $(t_0 - T_0, t_0)$.

Tout d'abord on verra qu'il n'y a que des modifications insignifiantes à apporter à la démonstration de M. VOLTERRA relative au problème sans les facteurs λ (Voir n.° 16 de la note mathématique du Chapitre IV) pour qu'elle s'étende immédiatement à notre cas, en établissant *l'existence des solutions* dans $(t_0, +\infty)$ et *l'unicité* dans tout intervalle $(t_0, t_1 > t_0)$.

3. Etablissons maintenant ce résultat essentiel *que les fluctuations sont limitées supérieurement.*

D'abord $N_1(t)$ *ne peut dépasser et même atteindre après* t_0 *le plus grand*, soit A, *des deux nombres* $N_1^0 = N_1(t_0)$ *et* $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$. Car aux instants $t_1 \geq t_0$ où l'on aurait $N_1 = A$, on aurait aussi $\frac{dN_1}{dt} < 0$ de sorte que ces instants t_1 seraient isolés; et il y en aurait un $t_1' > t_0$ pour lequel N_1 prendrait la valeur A pour la première fois après t_0.

Comme pour

$$t_0 \leq t \leq t_1' \qquad N_1(t) \leq A,$$

il y a contradiction avec

$$\frac{dN_1}{dt}(t_1') < 0.$$

Montrons même que, *quel que soit* $\eta > 0$, $N_1(t)$ *reste inférieur à* $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta$ *à partir d'un certain moment* (qui peut dépendre de η).

D'abord N_1 ne pourra rester après t_0 toujours au moins égal à $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta$ sinon $\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} < -\eta\lambda_1$ ce qui exigerait que N_1 tende vers 0.

Donc N_1 prendra à un certain moment une valeur inférieure à $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta$;

en prenant cet instant comme nouvel instant initial, on voit que N_1 ne pourra plus jamais ensuite dépasser on même atteindre cette valeur, d'où la proposition.

Plus brièvement:

Plus grande limite de N_1 pour $t \to +\infty = \overline{N_1}^{+\infty} \leqq \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$.

Montrons maintenant que N_2 *est limitée supérieurement*, par un raisonnement qui ne suppose pas $\lambda_2 \neq 0$.

Soit $M_1 > 0$ une limite supérieure de $N_1(t)$ dans $(-\infty, +\infty)$. La seconde équation (1) donne:

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} < (\gamma_2 + \Gamma_2)M_1 = \alpha > 0.$$

Remarquons que, après t_0, la courbe $y = N_2(t)$ du plan (t, y), est, par rapport à la courbe $y = e^{\alpha t}$, transportée parallèlement à Ot de façon à venir passer au point $(t_1, N_1(t_1))$ où $t_1 \geq t_0$, au dessus avant t_1 et au dessous après. Si alors pour $\theta > t_0$:

$$N_2(\theta) = H > h > N_2^0 = N_2(t_0)$$

on aura nécessairement:

$$T = \frac{1}{\alpha}\log\frac{H}{h} < \theta - t_0$$

et pour $t_0 < \theta - T \leq t \leq \theta$

$$N_2(t) > h.$$

Par suite dans le même intervalle $(\theta - T, \theta)$

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} < \varepsilon_1 - \gamma_1 h - h\int_{\theta-T}^{t} F_1(t-\tau)d\tau$$

$$< \varepsilon_1 - h\left(\gamma_1 + \int_0^{t-(\theta-T)} F_1(u)du\right).$$

Puisque $\gamma_1 + \Gamma_1 > 0$, on pouvra trouver μ et $\beta (> 0)$ tels que $u > \mu$ entraîne

$$\gamma_1 + \int_0^u F_1(u)du > \beta > 0.$$

Supposons que h soit assez grand pour que:

$$\varepsilon_1 - h\beta < -\gamma \quad \text{où} \quad \gamma > 0$$

et $\frac{H}{h}$ assez grand pour que: $T > 3\mu$.

Alors dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{2T}{3},\ \theta\right)$ on aura

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} < -\gamma$$

et par suite dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{T}{3},\ \theta\right)$, on aura sûrement

$$N_1 < M_1 e^{-\gamma\frac{T}{3}}.$$

Donc, à l'instant θ

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} < -\varepsilon_2 + \gamma_2 M_1 e^{-\gamma\frac{T}{3}} + M_1\int_{-\infty}^{\theta-\frac{T}{3}} F_2)\theta-\tau)d\tau + M_1 e^{-\gamma\frac{T}{3}}\int_{\theta-\frac{T}{3}}^{\theta} F_2(\theta-\tau)d\tau$$

$$< -\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma\ )M_1 e^{-\gamma\frac{T}{3}} + M_1\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_2(u)du.$$

Si T est assez grand pour que, séparément, $(\gamma_2 + \Gamma_2)M_1 e^{-\gamma\frac{T}{3}}$ et $M_1\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_2(u)\,du$ soient inférieurs à $\frac{\varepsilon_2}{2}$, et c'est ce qui arrivera si $\frac{H}{h}$ est suffisamment grand, alors $\frac{dN_2}{dt}$ sera négatif à l'instant θ.

Finalement, en choisissant d'abord h assez grand, puis $\frac{H}{h}$ assez grand, on peut trouver un nombre $H > N_2^0$ tel que si N_2 atteingnait cette valeur, sa dérivée à ce moment serait négative. On en déduit aussitôt que N_2 ne pourra jamais après t_0 dépasser ou même atteindre cette valeur, ce qui démontre que N_2 est limitée supérieurement.

4. Montrons maintenant que N_1 est limitée inférieurement par un nombre > 0, donc que *la première espèce a des variations bornées* (aprés t_0).

Remarquons essentiellement que M_1, M_2 ètant des limites supérieures de N_1, N_2 dans $(-\infty, +\infty)$

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} > -\lambda_1 M_1 - \gamma_1 M_2 - \Gamma_1 M_2 = -\omega \quad \text{où} \quad \omega > 0.$$

La comparaison des courbes $y = N_1(t)$ et $y = e^{-\omega t}$ montre facilement que, si pour $\theta > t_0$

$$N_1(\theta) = l < L < N_1^0,$$

on aura

$$T = \frac{1}{\omega}\log\frac{L}{l} < \theta - t_0\,;$$

et pour $t_0 < \theta - T \leq t \leq \theta$

$$N_1(t) < L.$$

Donc, dans le même intervalle $(\theta - T,\ \theta)$

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} < -\varepsilon_2 + \gamma_2 L + M_1\int_{-\infty}^{\theta-T} F_2(t-\tau)d\tau + L\int_{\theta-T}^{t} F_2(t-\tau)d\tau$$

$$< -\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)L + M_1\int_{t-(\theta-T)}^{+\infty} F_2(u)du.$$

Supposons L assez petit pour que

$$-\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)L < -\frac{\varepsilon_2}{2}$$

et T assez grand pour que

$$M_1\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_2(u)du < \frac{\varepsilon_2}{3}$$

ce qui aura lieu si $\frac{L}{l}$ est assez grand.

Alors dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{2T}{3},\ \theta\right)$

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} < -\frac{\varepsilon_2}{6}$$

et par suite dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{T}{3},\ \theta\right)$

$$N_2 < M_2 e^{-\frac{\varepsilon_2}{6}\frac{T}{3}}.$$

Donc à l'instant θ:

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} > \varepsilon_1 - \lambda_1 L - \gamma_1 M_2 e^{-\frac{\varepsilon_2}{6}\frac{T}{3}} - M_2\int_{-\infty}^{\theta-\frac{T}{3}} F_1(\theta-\tau)d\tau - M_2 e^{-\frac{\varepsilon_2}{6}\frac{T}{3}}\int_{\theta-\frac{T}{3}}^{\theta} F_1(\theta-\tau)d\tau$$

$$> \varepsilon_1 - \lambda_1 L - (\gamma_1 + \Gamma_1)M_2 e^{-\frac{\varepsilon_2}{6}\frac{T}{3}} - M_2\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_1(u)du.$$

Si L est assez petit pour que:

$$\lambda_1 L < \frac{\varepsilon_1}{3},$$

si T est assez grand pour que:

$$(\gamma_1 + \Gamma_1) M_2 e^{-\frac{\varepsilon_2}{6}\frac{T}{3}} < \frac{\varepsilon_1}{3},$$

et que:

$$M_2 \int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_1(u) du < \frac{\varepsilon_1}{3},$$

ce qui arrivera si $\frac{L}{l}$ est assez grand, alors $\frac{dN_1}{dt}$ sera > 0 à l'instant θ.

Ou en déduit en choisissant successivement L, puis l, qu'il est possible de trouver l assez petit pour que N_1 ne puisse jamais descendre jusqu'à cette valeur. N_1 est donc bien limitée inférieurement par un nombre positif.

5. Cherchons si un *état stationnaire* est possible; les équations des valeurs stationnaires sont:

$$(2) \qquad \begin{cases} \lambda_1 k_1 + (\gamma_1 + \Gamma_1) k_2 = \varepsilon_1 \\ (\gamma_2 + \Gamma_2) k_1 - \lambda_2 k_2 = -\varepsilon_2 \end{cases}$$

d'où:

$$k_1 = \frac{\varepsilon_1 \lambda_2 + \varepsilon_2(\gamma_1 + \Gamma_1)}{\lambda_1 \lambda_2 + (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)} \qquad k_2 = \frac{\varepsilon_1(\gamma_2 + \Gamma_2) - \lambda_1 \varepsilon_2}{\lambda_1 \lambda_2 + (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}$$

solution unique finie puisque: $\lambda_1 \lambda_2 + (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2) \geq (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2) > 0$. k_1 est avec nos hypothèses, toujours > 0; mais k_2 peut être de signe quelconque.

6. Examinons d'abord *le cas où il n'y a pas d'état stationnaire*, c'est à dire, en laissant de côté le cas d'égalité $k_2 = 0$ l'hypothése: $k_2 < 0$ ou

$$\lambda_1 > \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}(\gamma_2 + \Gamma_2).$$

Je vais montrer qu'alors N_2 *tend vers* 0 *et* N_1 *vers* $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$, autrement dit, *la seconde espèce s'épuise et la première a la même limite que si elle existait seule.*

On remarquera que cette circonstance, *indépendante de la valeur* ≥ 0 *de* λ_2 se produit quand λ_1 est assez grand, c'est à dire quand la résistance de la première espèce à son propre développement dépasse une certaine valeur.

Montrons d'abord, en ce qui concerne N_2, que si $\eta_0 > 0$ est choisi convenablement petit, on aura, à partir d'un certain moment:

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} < -\eta_0 .$$

En effet, $\eta > 0$ étant choisi arbitrairement, à partir d'un certain moment t_1 on aura $N_1 < \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta$, d'où:

$$\begin{aligned}\int_0^{+\infty} F_2(\tau)N_1(t-\tau)d\tau &= \int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau)N_1(\tau)d\tau + \int_{t_1}^{t} F_2(t-\tau)N_1(\tau)d\tau \\ &< \left(\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta\right)\int_{t_1}^{t} F_2(t-\tau)d\tau + M_1\int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau)d\tau \\ &< \left(\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta\right)\Gamma_2 + M_1\int_{t-t_1}^{+\infty} F_2(u)du\end{aligned}$$

et par suite:

$$\begin{aligned}\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} &< -\varepsilon_2 + \gamma_2\left(\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta\right) + \left(\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta\right)\Gamma_2 + M_1\int_{t-t_1}^{+\infty} F_2(u)du \\ &< -\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta(\gamma_2 + \Gamma_2) + M_1\int_{t-t_1}^{+\infty} F_2(u)du.\end{aligned}$$

Soit T tel que: $\int_T^{+\infty} F_2(u)du < \eta$.

Puisque $-\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} < 0$, on voit qu'en choisissant η assez petit $\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt}$ deviendra, après l'instant $t_1 + T$, inférieur à un certain nombre < 0, d'où il suit que $N_2 \to 0$.

Pour voir maintenant que N_1 tend vers $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$, puisqu'on sait que $\overline{N_1}^{+\infty} \leq \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$, il suffira de prouver que, étant donné $\eta > 0$ arbitraire, on aura à partir d'un certain moment $N_1 > \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} - \eta$.

Remarquons d'abord que $\int_0^{+\infty} F_1(\tau)N_2(t-\tau)d\tau$ tend vers 0 quand $t \to +\infty$.

Car cela s'écrit, en introduisant un instant $\theta < t$:

$$\int_{-\infty}^{\theta} F_2(t-\tau)N_2(\tau)d\tau + \int_{\theta}^{t} F_2(t-\tau)N_2(\tau)d\tau$$

et si pour $t > \theta$, $N_2 < \eta_0$, on aura:

$$\int_{0}^{+\infty} F_1(\tau)N_2(t-\tau)d\tau < M_2 \int_{t-\theta}^{+\infty} F_1(u)du + \eta_0 \Gamma_1 .$$

Soit T_0 tel que $\int_{T}^{+\infty} F_2(u)du < \eta_0$; pour $t > \theta + T_0$, il viendra:

$$\int_{0}^{+\infty} F_1(\tau)N_2(t-\tau)d\tau < (\Gamma_1 + M_2)\eta_0 .$$

Comme on peut choisir η_0 arbitrairement et trouver ensuite θ et T_0, la conclusion est immédiate.

Mais alors $\varphi(t) = \gamma_1 N_2 + \int_{0}^{+\infty} F_1(\tau)N_2(t-\tau)d\tau$ tendra vers 0 quand $t \to +\infty$.

Considérons $\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} = \varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - \varphi(t)$ et supposons, si $\eta > 0$, qu'à partir de t_1,

$$\varphi(t) < \lambda_1 \frac{\eta}{2}.$$

N_1 ne pourra rester aprés t_1, inférieur à $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} - \eta$, sinon $\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt}$ resterait supérieur à $\frac{\lambda_1 \eta}{2}$, ce qui est incompatible avec le fait que N_1 est borné.

Donc N_1 finira par prendre une valeur au moins égale à $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} - \eta$; à ce moment $\frac{dN_1}{dt} > 0$ et dans la suite N_1 ne pourra jamais redescendre à la valeur considérée, car la première fois qu'elle la reprendrait en particulier, on devrait avoir aussi $\frac{dN_1}{dt} > 0$, ce qui est incompatible avec le fait qu'au voisinage antérieur de cet instant N_1 est au moins égale à la valeur considérée.

D'où la propriété annoncée puisque η est arbitraire > 0.

7. *Cas d'un état stationnaire possible*: $k_2 > 0$ ou

$$0 < \lambda_1 < \frac{\varepsilon_1}{\varepsilon_2}(\gamma_2 + \Gamma_2).$$

Montrons d'abord que *la seconde espèce comme la première a ses fluctuations bornées*; il suffira de voir que N_2 est limitée inférieurement par un nombre > 0.

On raisonnera comme au n.° 4 en partant de:

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} > -\varepsilon_2 .$$

Si pour $\theta > t_0$,

$$N_2(\theta) = l < L < N_2^0$$

on aura

$$T = \frac{1}{\varepsilon_2}\log\frac{L}{l} < \theta - t_0$$

et pour:

$$t_0 < \theta - T \leq t \leq \theta, \quad N_2(t) < L,$$

puis:

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} > \varepsilon_1 - \lambda_1 N_1 - (\gamma_1 + \Gamma_1)L - M_2\int_{t-(\theta-T)}^{+\infty} F_1(u)du.$$

Etant donné $\eta > 0$ et moindre que ε_1, supposons L assez petit et T assez grand pour que:

$$(\gamma_1 + \Gamma_1)L < \frac{\eta}{2} \qquad M_2\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_1(u)du < \frac{\eta}{2}$$

alors dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{2T}{3},\ \theta\right)$, on aura:

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} > \varepsilon_1 - \eta - \lambda_1 N_1 .$$

Soit ν_1 une limite inférieure > 0 de N_1, qu'on prendra inférieure à $\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$; si η est assez petit, $\nu_1 < \frac{\varepsilon_1 - \eta}{\lambda_1}$ et la courbe $y = y(t)$ intégrale de $\frac{1}{y}\frac{dy}{dt} = \varepsilon_1 - \eta - \lambda_1 y$ et qui part du point $(t = \theta,\ y = \nu_1)$ ira en croissant pour tendre asymptotiquement vers $\frac{\varepsilon_1 - \eta}{\lambda_1}$ suivant la loi:

$$t - \theta = \int_{\nu_1}^{y} \frac{dy}{y(\varepsilon_1 - \eta - \lambda_1 y)} .$$

Elle atteindra la valeur $\frac{\varepsilon_1 - 2\eta}{\lambda_1}$ au bout du temps

$$\sigma = \int_{\nu_1}^{\frac{\varepsilon_1 - 2\eta}{\lambda_1}} \frac{dy}{y(\varepsilon_1 - \eta - \lambda_1 y)}.$$

Il est facile de voir, en raisonnant par l'absurde, que dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{2T}{3}, \theta\right)$ la courbe N_1 sera au dessus de cette courbe y. Si donc nous supposons $\sigma < \frac{T}{3}$, on aura dans l'intervalle $\left(\theta - \frac{T}{3}, \theta\right)$

$$N_1 > \frac{\varepsilon_1 - 2\eta}{\lambda_1}.$$

On en déduit qu'à l'instant θ:

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} > -\varepsilon_2 - \lambda_2 L + \gamma_2 \cdot \frac{\varepsilon_1 - 2\eta}{\lambda_1} + \frac{\varepsilon_1 - 2\eta}{\lambda_1} \int_{\theta - \frac{T}{3}}^{\theta} F_2(\theta - \tau)d\tau$$

$$> -\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} - \left[\lambda_2 L + \frac{2\eta}{\lambda_1}(\gamma_2 + \Gamma_2) + \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}\int_{\frac{T}{3}}^{+\infty} F_2(u)du\right].$$

Si L, η sont assez petits et T assez grand, la quantité entre crochets, > 0, sera inférieure à la quantité par hypothèse positive $-\varepsilon_2 + (\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{\varepsilon_1}{\lambda_1}$ et par suite $\frac{dN_2}{dt}$ sera positive à l'instant θ.

Si on choisit successivement η assez petit, L assez petit, puis T assez grand, c'est à dire $l > 0$ assez petit, on conclut que si N_2 prenait cette valeur l, $\frac{dN_2}{dt}$ serait à ce moment nécessairement > 0. Il s'ensuit encore que cette valeur l est une limite inférieure de N_2. c. q. f. d.

8. Il est commode, pour poursuivre cette étude, d'écrire les équations en mettant en évidence les valeurs stationnaires positives k_1, k_2. Il vient:

$$(3) \quad \begin{cases} \dfrac{dN_1}{dt} = -N_1\left[\lambda_1(N_1 - k_1) + \gamma_1(N_2 - k_2) + \displaystyle\int_0^{+\infty} F_1(\tau)(N_2(t-\tau) - k_2)d\tau\right] \\ \dfrac{dN_2}{dt} = N_2\left[-\lambda_2(N_2 - k_2) + \gamma_2(N_1 - k_1) + \displaystyle\int_0^{+\infty} F_2(\tau)(N_1(t-\tau) - k_1)d\tau\right]. \end{cases}$$

Comme dans le problème traité sans les facteurs λ, on peut encore établir que pour chacune des fonctions N_1, N_2, *il est impossible qu'à partir d'un certain moment, elle diffère de la valeur stationnaire correspondante d'une quantité de module supérieur à un nombre positif.* Autrement dit en désignant par $\overline{N_1}^{+\infty}$, $\underline{N_1}_{+\infty}$, $\overline{N_2}^{+\infty}$, $\underline{N_2}_{+\infty}$ les plus grandes et plus petites limites quand $t \to +\infty$, *et qui sont* > 0 *et finies*:

$$\underline{N_1}_{+\infty} \leq k_1 \leq \overline{N_1}^{+\infty}, \quad \underline{N_2}_{+\infty} \leq k_2 \leq \overline{N_2}^{+\infty}.$$

De sorte que, pour chaque espéce, *s'il y a une limite, ce ne peut être que la valeur stationnaire correspondante.*

Par exemple, supposons que pour $t \geq t_1$ on ait toujours $N_2 > k_2 + \alpha$ où $\alpha > 0$. On verra qu'an bout d'un certain temps, c. à. d. pour $t \geq t_2 > t_1$

$$\gamma_1(N_2 - k_2) + \int_0^{+\infty} F_1(\tau)(N_2(t-\tau) - k_2)d\tau$$

sera supérieure à un certain nombre $\beta > 0$, d'où

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} + \lambda_1(N_1 - k_1) < -\beta.$$

À partir d'un certain moment t_3, N_1 devra d'après cela rester inférieure à un nombre quelconque pris entre $k_1 - \frac{\beta}{\lambda_1}$ et k_1. Car on verra d'abord que N_1 ne peut rester supérieure à un tel nombre, puis que si elle prend une fois cette valeur elle restera nécessairement dans la suite toujours plns petite.

Mais alors, après un nouvel instant assez éloigné $t_4 > t_3$

$$\gamma_2(N_1 - k_1) + \int_0^{+\infty} F_2(\tau)(N_1(t-\tau) - k_1)d\tau$$

restera inférieure à un certain nombre négatif $-\delta$, d'où

$$\begin{aligned}\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} &< -\lambda_2(N_2 \quad k_2) - \delta \\ &< -\alpha\lambda_2 - \delta,\end{aligned}$$

ce qui exigerait que N_2 tendît vers 0 et fait donc apparaître la contradiction.

On traiterait de manière analogue les autres cas.

J'ajoute même le résultat suivant qui s'établirait par des raisonnements analogues à ceux des n.° 4 et 7, et basés sur la propriété des deux limitations positives pour N_1, N_2.

C'est que, *étant donné* $\eta > 0$ *quelconque, on peut trouver* T *fini tel que chacune des inégalités*:

$$|N_1 - k_1| > \eta, \quad |N_2 - k_2| > \eta$$

soit impossible pendant une période de durée T *arbitrairement postérieure à* t_0.

9. On établira maintenant, en raisonnant à peu près comme dans le cas de M. Volterra, *la loi des moyennes asymptotiques*, mais avec le sens général de la moyenne asymptotique, c'est à dire que les moyennes

$$\frac{1}{t-t_0}\int_{t_0}^{t} N_1(t)dt, \quad \frac{1}{t-t_0}\int_{t_0}^{t} N_2(t)dt$$

tendent vers les valeurs de l'état stationnaire k_1 et k_2, lorsque $t \to +\infty$ par valeurs *quelconques*.

Des équations (3) on tire:

$$\log\frac{N_1(t_1)}{N_1(t_0)} = -\lambda_1\int_{t_0}^{t_1}(N_1 - k_1)dt + \gamma_1\int_{t_0}^{t_1}(N_2 - k_2)dt + \int_{t_0}^{t_1}dt\int_{0}^{+\infty}F_1(\tau)(N_2(t-\tau) - k_2)dt.$$

Transformons l'intégrale double:

$$\begin{aligned}\int_{t_0}^{t_1}dt\int_{0}^{+\infty}F_1(\tau)(N_2(t-\tau) - k_2)d\tau &= \int_{t_0}^{t_1}dt\int_{-\infty}^{t}F_1(t-\tau)[N_2(\tau) - k_2]d\tau \\ &= \int_{t_0}^{t_1}dt\int_{-\infty}^{t_0}F_1(t-\tau)[N_2(\tau) - k_2]d\tau + \int_{t_0}^{t_1}dt\int_{t_0}^{t}F_1(t-\tau)[N_2(\tau) - k_2]d\tau.\end{aligned}$$

La première partie est de module inférieur à

$$(M_2 + k_2)\int_{t_0}^{t_1}dt\int_{-\infty}^{t_0}F_1(t-\tau)d\tau = (M_2 + k_2)\int_{t_0}^{t_1}dt\int_{t-t_0}^{+\infty}F_1(u)du.$$

Or $\int_{t-t_0}^{+\infty}F_1(u)du \to 0$ quand $t \to +\infty$; il s'ensuit aisément que la valeur moyenne de cette fonction de t entre t_0 et t_1 tend vers 0 quand $t_1 \to +\infty$.

Ainsi $\frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1} dt \int_{-\infty}^{t_0} F_1(t-\tau)[N_2(\tau) - k_2]d\tau \to 0$ quand $t_1 \to +\infty$. D'autre part, d'après la formule de Dirichlet:

$$\int_{t_0}^{t_1} dt \int_{t_0}^{t} F_1(t-\tau)[N_2(\tau)-k_2]d\tau = \int_{t_0}^{t_1}[N_2(\tau)-k_2]d\tau \int_{\tau}^{t_1} F_1(t-\tau)dt$$
$$= \int_{t_0}^{t_1}[N_2(\tau)-k_2]d\tau \int_{0}^{t_1-\tau} F_1(u)du$$
$$= \Gamma_1 \int_{t_0}^{t_1}[N_2(\tau)-k_2]d\tau - \int_{t_0}^{t_1}(N_2(\tau)-k_2)d\tau \int_{t_1-\tau}^{+\infty} F_1(u)du.$$

La seconde partie est de module inférieur à

$$(M_2 + k_2)\int_{t_0}^{t_1} d\tau \int_{t_1-\tau}^{+\infty} F_1(u)du = (M_2 + k_2)\int_{0}^{t_1-t_0} dv \int_{v}^{+\infty} F_1(u)du$$

et comme $\int_{v}^{+\infty} F_1(u)du \to 0$ quand $v \to +\infty$, sa valeur moyenne entre 0 et $t_1 - t_0$ tendra vers 0 quand $t_1 \to +\infty$.

Ainsi $\frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1}[N_2(\tau)-k_2]d\tau \int_{t_1-\tau}^{+\infty} F_1(u)du \to 0$ quand $t_1 \to +\infty$. Finalement, on déduit de l'équation initiale, puisque, N_1 restant comprise entre deux nombres positifs, $\left|\log \frac{N_1}{N_1^0}\right|$ demeure borné, que

$$-\lambda_1 \frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1}(N_1 - k_1)dt + (\gamma_1 + \Gamma_1)\frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1}(N_2 - k_2)dt = \varphi_1(t_1) \to 0$$
quand $t_1 \to +\infty$

et de même, on obtiendrait pareillement:

$$(\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1}(N_1 - k_1)dt - \lambda_2 \frac{1}{t_1 - t_0}\int_{t_0}^{t_1}(N_2 - k_2)dt = \varphi_2(t_1) \to 0$$
quand $t_1 \to +\infty$.

Résolvant ce système par rapport aux valeurs moyennes de $N_1 - k_1$, $N_2 - k_2$ et passant à la limite, on trouve que ces valeurs moyennes tendent vers 0, ce qui établit la propriété annoncée.

10. Etudions la *perturbation des moyennes* asymptotiques par destruction uniforme et proportionnelle dans chaque espèce au nombre des individus présents. On regardera, quand on fait varier ε_1 et ε_2, comment varient:

$$k_1 = \frac{\varepsilon_1\lambda_2 + \varepsilon_2(\gamma_1 + \Gamma_1)}{\lambda_1\lambda_2 + (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)} \qquad k_2 = \frac{\varepsilon_1(\gamma_2 + \Gamma_2) - \lambda_1\varepsilon_2}{\lambda_1\lambda_2 + (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}.$$

Quand on ne détruit que l'espèce dévorée, la moyenne asymptotique de l'espèce dévorante diminue, et celle de l'espèce dévorée diminue ou reste invariable suivant que $\lambda_2 > 0$ on $\lambda_2 = 0$.

Quand on ne détruit que l'espèce dévorante, la moyenne asymptotique de l'espèce dévorante diminue, celle de l'espèce dévorée croît.

Quand on détruit simultanément les deux espèces, la moyenne asymptotique de l'espèce dévorante diminue mais celle de l'autre peut augmenter on diminuer suivant le procédé de destruction, à moins que $\lambda_2 = 0$ dans quel cas elle augmente toujours.

En posant:

$$\begin{aligned} \varepsilon_1 &= \varepsilon_1^0 - \alpha_1 x \qquad & \alpha_1 &\geq 0 \\ \varepsilon_2 &= \varepsilon_2^0 + \alpha_2 x \qquad & \alpha_2 &\geq 0 \end{aligned} \qquad x > 0 \qquad \alpha_1 + \alpha_2 > 0$$

x mesurera l'intensité de la destruction, α_1, α_2 caractériseront le mode de destruction.

On voit que k_2 est toujours fonction décroissante de x, tandis que k_1 est croissante, décroissante on constante suivant que $-\lambda_2\alpha_1 + (\gamma_1 + \Gamma_1)\alpha_2$ est > 0, < 0 ou nul.

Ajoutons que pour qu'on reste dans le cas d'existence d'un état stationnaire et dans les conditions du problème, il faut et suffit que l'intensité x reste inférieure à

$$\frac{\varepsilon_1^0(\gamma_2 + \Gamma_2) - \lambda_1\varepsilon_2^0}{\alpha_1(\gamma_2 + \Gamma_2) + \lambda_1\alpha_2} < \frac{\varepsilon_1^0}{\alpha_1}.$$

11. Pour terminer, j'indiquerai *un cas simple, où, lorsqu'un état stationnaire est possible, on peut affirmer que le système admet un état limite qui est donc l'état stationnaire.*

C'est celui où:

$$\lambda_1\lambda_2 > (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2).$$

Nous utiliserons les équations (3).

On sait que, quel que soit $\eta > 0$, à partir d'un certain moment t_1

$$N_1 < \frac{\varepsilon_1}{\lambda_1} + \eta = k_1 + \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2 + \eta$$

d'où

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} + \lambda_2(N_2 - k_2) < \gamma_2\left(\frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2 + \eta_1\right) + (M_1 + k_1)\int_{-\infty}^{t_1} F_2(t-\tau)d\tau$$
$$+ \left(\frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2 + \eta_1\right)\int_{t_1}^{t} F_2(t-\tau)d\tau$$

et par suite après un certain instant $t_2 > t_1$,

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} + \lambda_2(N_2 - k_2) < \frac{k_2}{\lambda_1}(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2) + \sigma_1\eta,$$

où $\sigma_1 > 0$ peut être choisi *indépendamment* de η, et fonction seulement des données (coefficients et conditions initiales).

Par un raisonnement déjà utilisé, on déduit de là, qu'après un nouvel instant convenablement éloigné $t_3 > t_2$

$$N_2 < k_2 + \frac{(\lambda_2 + \Gamma_2)}{\lambda_2} \cdot \frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)}{\lambda_1} k_2 + \sigma_2\eta$$

où σ_2 a eté choisi convenablement, comme σ_1, indépendamment de η.

Mais alors, d'après la première équation, après $t_4 > t_3$ convenablement pris, on aura:

$$\frac{1}{N_1}\frac{dN_1}{dt} + \lambda_1(N_1 - k_1) > -(\gamma_1 + \Gamma_1)\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} k_2 - \sigma_3\eta$$

où $\sigma_3 > 0$ a été choisi convenablement indépendamment de η.

De sorte qu'après t_5 convenable et $> t_4$, on aura:

$$N_1 > k_1 - \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} \cdot \frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} k_2 - \sigma_4\eta$$

où cette quantité est effectivement positive si η est assez petit puisque, sous l'hypothése $\lambda_1\lambda_2 > (\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)$, il vient:

$$k_1 > \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2 .$$

En conséquence, après t_6 convenable et $> t_5$, il viendra, d'après la seconde équation (3):

$$\frac{1}{N_2}\frac{dN_2}{dt} + \lambda_2(N_2 - k_2) > (\gamma_2 + \Gamma_2)\frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1}\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} k_2 \qquad \sigma_5\eta$$

de sorte qu'après un certain instant $t_7 > t_6$

$$N_2 > k_2 - \left[\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2}\right]^2 k_2 - \sigma_6\eta$$

les σ étant toujours choisis convenablement indépendamment de η.

Ainsi, à partir d'un moment assez éloigné

$$-\eta_1 - \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1}\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} k_2 < N_1 - k_1 < \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2 + \eta_1$$

$$-\eta_1 - \left[\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2}\right]^2 k_2 < N_2 - k_2 < \frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} k_2 + \eta_1$$

où le nombre positif η_1 peut être choisi d'avance arbitrairement petit.

Reprenons la première équation et utilisons comme limite inférieure de $N_2 - k_2$, au lieu de $-k_2$ (ce à quoi revenait le raisonnement fournissant la limite supérieure $k_1 + \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} k_2$ pour N_1), l'expression qu'on vient de trouver. On verra alors qu'à partir d'un certain moment:

$$N - k_1 < \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1}\left[\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2}\right]^2 k_2 + \eta_2$$

où η_2 est choisi arbitraire > 0.

On pourra reprendre le raisonnement à partir de cette limitation meilleure, puis refaire autant de fois qu'on voudra le cycle du raisonnement. On obtient ainsi le résultat suivant: n étant un entier fixé ≥ 1, quel que soit $\eta > 0$, on aura à partir d'un moment assez éloigné, en posant

$$\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1\lambda_2} = q$$

$$-\eta - \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} q^{n+1} k_2 < N_1 - k_1 < \frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} q^n k_2 + \eta$$

$$-\eta - q^{n+2} k_2 < N_2 - k_2 < q^{n+1} k_2 + \eta.$$

Puisque $q < 1$, on en déduira bien facilement que N_1 et N_2 doivent tendre vers k_1 et k_2. Il n'y aura, étant donné η_0, qu'à prendre d'abord n assez grand pour que $\frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} q^{n+1} k_2$, $\frac{\gamma_1 + \Gamma_1}{\lambda_1} q^n k_2$, $q^{n+2} k_2$, $q^{n+1} k_2$ soient moindres que $\frac{\eta_0}{2}$, puis choisir $\eta < \frac{\eta_0}{2}$; on saura alors qu'à partir d'un moment assez éloigné

$$-\eta_0 < N_1 - k_1 < \eta_0$$
$$-\eta_0 < N_2 - k_2 < \eta_0$$

ce qui établit la proposition.

Ainsi λ_1 *étant fixé assez petit pour qu'il existe un état stationnaire, dès que* λ_2 *dépassera une certaine valeur* $\frac{(\gamma_1 + \Gamma_1)(\gamma_2 + \Gamma_2)}{\lambda_1}$, *on est sûr que le système aura un état limite, l'état stationnaire.*