
Article

« La croissance et la reproduction des êtres vivants »

W. R. Thompson

Laval théologique et philosophique, vol. 3, n° 2, 1947, p. 195-221.

Pour citer cet article, utiliser l'information suivante :

URI: <http://id.erudit.org/iderudit/1019790ar>

DOI: 10.7202/1019790ar

Note : les règles d'écriture des références bibliographiques peuvent varier selon les différents domaines du savoir.

Ce document est protégé par la loi sur le droit d'auteur. L'utilisation des services d'Érudit (y compris la reproduction) est assujettie à sa politique d'utilisation que vous pouvez consulter à l'URI <http://www.erudit.org/apropos/utilisation.html>

Érudit est un consortium interuniversitaire sans but lucratif composé de l'Université de Montréal, l'Université Laval et l'Université du Québec à Montréal. Il a pour mission la promotion et la valorisation de la recherche. Érudit offre des services d'édition numérique de documents scientifiques depuis 1998.

Pour communiquer avec les responsables d'Érudit : erudit@umontreal.ca

La croissance et la reproduction des êtres vivants*

I. LA CROISSANCE

Examinons à présent si la propriété biologique de la croissance ne serait pas également traitable du point de vue mathématique.

La croissance reçoit, en philosophie aristotélicienne, le nom d'*augmentation* et elle figure parmi les trois fonctions fondamentales de la vie végétative¹. Puisque l'augmentation consiste dans un accroissement de la substance vivante même, c'est certainement un aspect de ce que l'on peut appeler la création organique; c'est donc, pour employer l'expression de M. Bergson, un «des phénomènes évolutifs qui constituent proprement la vie» et dont il n'entrevoit même pas comment ils pourraient être soumis à un traitement mathématique. Pourtant, ce que nous appelons la croissance apparaît, du point de vue scientifique, comme un changement dans certaines propriétés mesurables, dont les valeurs successives sont mises en rapport avec des intervalles de temps. Nous avons donc là des données qui se prêtent à un traitement mathématique.

L'augmentation de la substance vivante est un accroissement quantitatif de cette substance, du moins dans l'hypothèse où la substance d'un organisme donné est, dans un certain sens, *définie* et *une*. Cet accroissement peut être mesuré, soit en unités de poids, soit en unités de dimension. D'autre part, nous pouvons considérer l'accroissement de l'organisme dans son ensemble ou l'accroissement des diverses parties ou organes que nous pouvons y distinguer. Quand un organisme est *morphologiquement simple*, et ne subit pas de changements notables de forme pendant sa vie, la loi mathématique de son accroissement est très facile à formuler. Chez le Protozoaire *Orbulina* (*Rhizopodes Perforés*) par exemple, la forme est sphérique, et ne varie pas. Ici donc la loi quantitative de l'accroissement est $V = \frac{(R_1 - R)}{T}$ où V est la vitesse d'accroissement, R est le rayon de la

sphère à un instant donné, R_1 le rayon après un certain intervalle de temps et T la valeur de cet intervalle². Dans un cas de ce genre, la loi mathématique de la forme reste constante.

* Le premier article de cette série, *Mathématiques et biologie*, a été publié dans le Vol.III, n.1 (1947) du *Laval théologique et philosophique*.

1 *De Anima*, II, c.4.

2 D'ARCY W. THOMPSON, *Growth and Form*, 1942, p.88. La plupart des faits cités dans ce chapitre ont été tirés de ce livre qui comprend, pp.78-285, une étude détaillée de la croissance.

C'est un fait d'expérience courante que la vitesse d'accroissement chez l'homme et les animaux domestiques varie considérablement sous l'influence de causes diverses, mais que l'on peut distinguer différentes époques de la vie qui ont chacune une vitesse d'accroissement positive ou négative plus ou moins caractéristique. Cela ne veut-il pas dire que les valeurs quantitatives qui résultent de l'accroissement, forment une série plus ou moins régulière, et qu'il y a une loi mathématique qui préside à l'accroissement?

Cette idée a été vérifiée par les constatations résultant de mesurages précis. Une des premières séries des différentes statures a été publiée par Buffon en 1777 dans un volume supplémentaire de l'*Histoire naturelle*. Elle donne les tailles successives du fils d'un ami de Buffon, le Comte Philibert Guéneau de Montbeillard, mesuré régulièrement tous les six mois, depuis sa naissance jusqu'à l'âge de 17 ans. La courbe de la hauteur du jeune Montbeillard, construite d'après ces données, a une forme qui

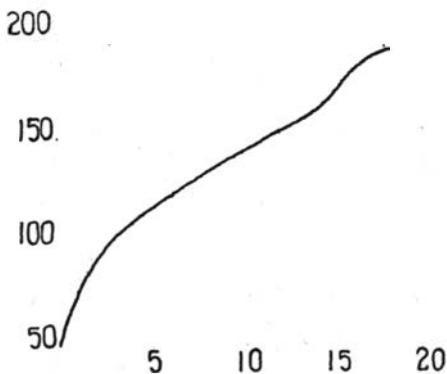


FIG. 1 — Courbe de croissance d'un garçon français; les ordonnées donnent la hauteur en cm., les abscisses, l'âge en années:
de D'ARCY THOMPSON, d'après les données de BUFFON.

paraît, au premier abord, un peu irrégulière (Fig. 1) et on serait tenté de croire qu'elle est, à certains égards, anormale. En réalité, c'est une courbe très caractéristique. Des tables de croissance, publiées en 1905 par Variot et Chaumet, et dressées d'après les mesures de 44,000 enfants parisiens, donnent une courbe semblable, dans tout son parcours, à celle de Buffon.

Pour apprécier la signification des irrégularités de la courbe de taille, qui donne, comme nous l'avons dit, la hauteur totale au bout de chaque intervalle de six mois, il faut calculer l'accroissement de taille pour chaque intervalle de six mois et construire la courbe de ces valeurs. C'est ce que les mathématiciens appellent le différentiel de la première courbe. Cette nouvelle courbe nous montre, d'une façon visible, les variations de la vitesse d'accroissement aux diverses époques de la vie (Fig. 2). Il est évident qu'elle varie d'une façon brusque et que l'on ne peut espérer trouver une loi mathématique simple qui serait valable pour la vie entière, quoique le processus vital constitue, en un certain sens, un mouvement continu. Toutefois, si nous nous limitons à une époque déterminée de la vie, conve-

nablement choisie, ou si nous prenons un organisme d'un type plus simple, nous obtenons des courbes de croissance beaucoup moins complexes. Il en est ainsi, par exemple, pour l'accroissement de la taille de l'homme et d'autres mammifères pendant la période embryonnaire (Fig. 3), et pour l'accroissement du poids d'une plante de maïs (Fig. 4). La représentation graphique des données fournit dans ces cas une belle courbe en S dont le différentiel qui indique, comme nous le savons, la vitesse du développement, est une courbe en cloche (Fig. 6). Ces courbes ont une allure caractéristique qui rappelle immédiatement au mathématicien celle des formes géométriques pures. La courbe en S monte d'abord lentement, puis très rapidement, pour s'aplatir notablement dans la section terminale. Or, c'est précisément l'effet que l'on obtiendrait si la taille (ou le poids) s'accroissait pendant un certain temps, proportionnellement à sa propre valeur, mais, après un certain point, décroissait de la même façon.

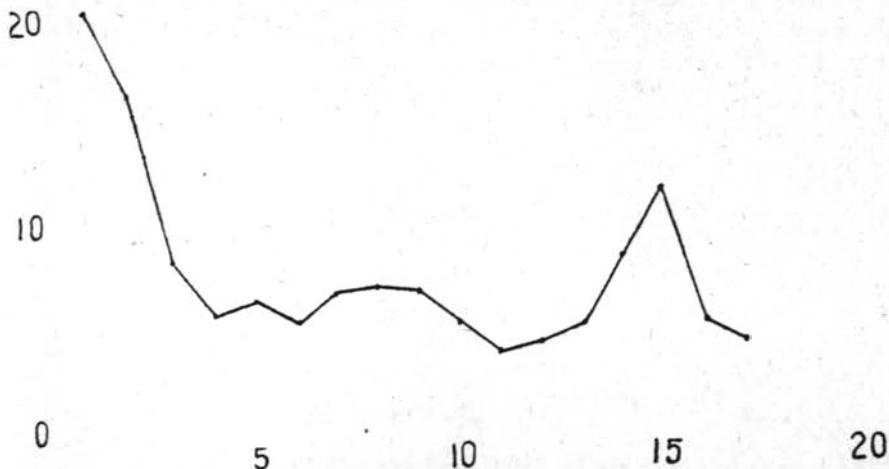


FIG. 2 — Courbe de l'augmentation annuelle du garçon français:
de D'ARCY THOMPSON, d'après les données de BUFFON.

Pour construire une représentation mathématique du processus, supposons d'abord que l'accroissement du poids ou de la taille de l'organisme est toujours proportionnel au poids ou à la taille à l'instant considéré; soit m le coefficient d'accroissement, N_0 le poids (ou la taille) initial, et N_t le poids (ou la taille) au bout d'un intervalle de temps t . Nous avons alors:

$$N_t = N_0 m^t$$

qui peut s'écrire: $\log_e N_t = \log_e N_0 + t \log_e m$

Posons:

$e = \log_e m$ et notre formule devient

$$N_t = N_0 e^{te}$$

où

$$e = 2.71828$$

base des logarithmes Napieriens. C'est la courbe de *croissance logarithmique*. La différence entre les logarithmes des ordonnées ($N_{t1}, N_{t2}, N_{t3}, \dots$ etc.) est constante.

Mais il est évident que le poids d'un organisme ne saurait augmenter de cette façon, sans limite, ni la taille non plus, à cause de l'accroissement de poids qu'elle entraîne. Une hypothèse assez raisonnable serait que le poids lui-même influe sur le coefficient d'accroissement, de sorte que la valeur de celui-ci diminue progressivement d'après la formule $(m - \lambda N)$ où N est la valeur du poids au moment considéré, et λ , un facteur numérique constant pour l'espèce ou le processus étudié. Dans cette hypothèse, la vitesse d'accroissement à chaque instant sera donnée par l'équation différentielle: $\frac{dN}{dt} = (m - \lambda N) N$ d'où l'on tire, par intégration, la formule classique $N = \frac{C m e^{mt}}{1 + C \lambda e^{mt}}$ qui donne la courbe dite «logistique» ou de Verhulst.

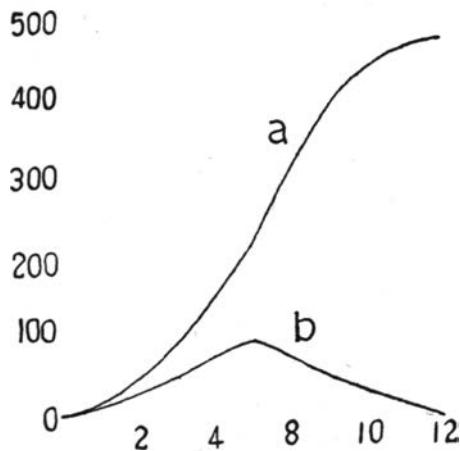


FIG. 3 — Courbe de croissance embryonnaire d'un enfant humain: les ordonnées donnent la longueur en mm., les abscisses, les mois:
a, longueur pour chaque intervalle de temps; b, augmentation en longueur pour chaque intervalle de temps: de D'ARCY THOMPSON, d'après HIS.

C'est notre courbe de croissance en S. Comment le savons-nous? Tout simplement par la coïncidence numérique. Le résultat du calcul mathématique donne à peu près les mêmes chiffres que les mesures prises dans la nature. Il faut remarquer que, pendant la jeunesse de l'organisme, la courbe de croissance suit de très près, dans certains cas, la forme logarithmique, étant proportionnelle aux dimensions au moment considéré. Bien entendu, on ne trouve pas toujours une courbe d'une régularité mathématique. Chez le grand groupe des Arthropodes, par exemple, l'existence d'une enveloppe squelettique externe introduit une discontinuité manifeste. Chez beaucoup d'espèces de ce groupe, l'accroissement de taille n'est guère visible qu'au moment de la mue quand l'animal change de peau. A chaque mue, le volume du corps augmente brusquement mais, presque immédiatement après, la cuticule se durcit et la taille cesse d'augmenter, ou du moins, augmente relativement peu jusqu'à la prochaine mue.

Dans ces conditions, il est évidemment impossible d'établir une courbe continue de croissance. Toutefois en mesurant les dimensions des structures rigides comme, par exemple, la capsule céphalique des chenilles des Lépidoptères aux divers stades de la vie larvaire, on trouve ce que l'on peut considérer comme des points isolés sur une courbe mathématique. En effet, le lépidoptériste américain Dyar a démontré que la largeur de la capsule céphalique augmente, de stade en stade, dans une progression géométrique dont la formule générale, comme on le sait, est:

$$a, ra, r^2a, r^3a, \dots, r^{n-1}a$$

Les valeurs numériques de cette série tombent sur la partie initiale de la courbe en S, ce qui démontre assez clairement l'existence d'une loi mathématique de croissance chez les organismes en question¹.

Il est intéressant de noter que, d'après le zoologiste Przibram², les insectes changent de peau (ce qui implique des processus physiologiques assez compliqués) chaque fois que le nombre des cellules du corps est arrivé

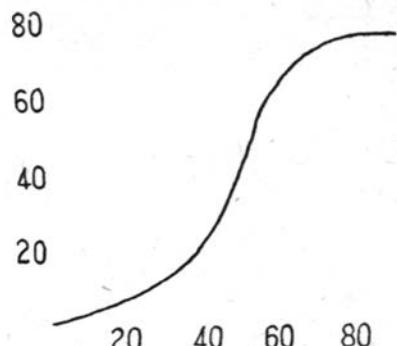


FIG. 4 — Courbe du poids d'une plante de maïs; les ordonnées donnent le poids en grammes; les abscisses, les jours:
de D'ARCY THOMPSON, d'après BACHMANN.

à se dédoubler par la division. Si les cellules-filles ont alors la même taille que les cellules-mères, il doit y avoir un dédoublement du poids et, le rapport entre poids et volume restant constant, les dimensions linéaires devraient augmenter, de stade en stade, dans le rapport de $\sqrt{2}$, c'est-à-dire de 1.26. C'est à peu près le chiffre trouvé par le zoologiste Brooks³ pour la Squille (Ordre: Crustacés). Chez les sauterelles, le facteur commun de croissance atteint environ 1.32, de sorte que chaque stade est plus de deux fois plus grand que celui qui le précède.

Il faut remarquer que la loi de Przibram n'est pas toujours valable. Chez certains insectes, comme les larves des Muscides, les cellules des tissus larvaires augmentent de taille, mais ne se divisent pas. Malgré l'existence d'une cuticule chitinisée, la taille augmente assez régulièrement parce que la cuticule n'est pas vraiment rigide. Ordinairement, il n'y a que trois

¹ *Psyché*, Vol.V, 1890, pp.420-422.

² *Arch. f. Entw.*, XXXIV, 1912.

³ W. K. BROOKS, *Challenger Report on the Stomatopoda*, 1886.

stades, séparés par deux mues; et les dimensions des structures rigides, aux divers stades, sont très variables, tout en étant assez constantes pour une espèce donnée. Il est facile de démontrer une régularité quantitative, mais difficile de trouver sa loi mathématique. Cela dépend en partie, sans doute, du fait qu'il y a souvent, chez les larves des Muscides, une différence notable du comportement d'un stade à un autre.

Jusqu'ici, nous avons surtout considéré la croissance de l'organisme dans son ensemble. La régularité mathématique que nous y avons trouvée, existe également dans la croissance des diverses parties, prises séparément. Voici, comme exemple, les courbes du poids du corps humain, du cœur et du cerveau, exprimé par rapport au poids du corps à la naissance jusqu'à l'âge de 25 ans. Comme on le voit (Fig. 5), pour chaque organe, il y a une courbe de croissance spécifique. La courbe du poids du cerveau est tout à fait différente de celle du cœur. Néanmoins, la courbe du corps,

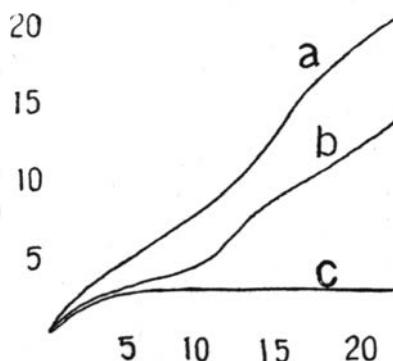


FIG. 5 — Courbes de croissance relative du corps (a), du cœur (b) et du cerveau (c) humains; les ordonnées donnent les multiples du poids à la naissance; les abscisses, l'âge en années:
de D'ARCY THOMPSON, d'après les données de QUETELET.

qui est comme l'intégration de celles des différents organes, est *une courbe en S* et la courbe du cœur a la même forme. Il s'ensuit que la *vitesse d'accroissement du cœur*, comme celle du corps, correspond à une courbe en cloche. La courbe en cloche a une grande importance, non seulement pour la bio-mathématique et pour la statistique en général, mais aussi pour l'interprétation philosophique des faits examinés dans ces conférences. Sa forme régulière et symétrique semble indiquer qu'elle suit une loi mathématique. En effet, plus d'une formule mathématique correspond à cette courbe, d'une façon suffisamment exacte. Mais celle dessinée à la figure 6 est tout simplement la courbe des coefficients dans l'expansion du binôme $(a+b)^n$ où $n = 10$. Comme on s'en souviendra, la formule générale donnée par le théorème du binôme est:

$$a^n + n \frac{a^{n-1}b}{1} + n(n-1) \frac{a^{n-2}b^2}{2!} + n(n-1)(n-2) \frac{a^{n-3}b^3}{3!} + \dots \text{à } (n+1) \text{ termes.}$$

Dans les cas que nous venons d'examiner, la courbe en cloche donne la distribution des valeurs du chiffre d'accroissement, pendant la vie individuelle; mais elle est aussi la courbe d'erreur, c'est-à-dire qu'elle montre de quelle façon les membres d'une série d'observations sont distribués par rapport à leur valeur moyenne, considérée comme privilégiée ou *plus exacte* qu'une observation individuelle quelconque. Enfin, elle donne aussi la distribution des valeurs d'une propriété quelconque, mesurée chez une série d'individus d'une espèce donnée: la taille des hommes; le nombre de segments dans l'antenne d'un insecte; le nombre de pétales chez une fleur. Versez lentement les grains de blé d'un sac; peu à peu le tas prend la forme d'une courbe en cloche. C'est aussi la forme des collines. Nous avons là une représentation schématique de l'effet global de la multiplicité des forces qui agissent dans le monde réel. Nous aurons l'occasion d'y revenir plus tard.

La différence que nous venons de remarquer entre les courbes de croissance des divers organes existe aussi, dans la plupart des cas, entre les

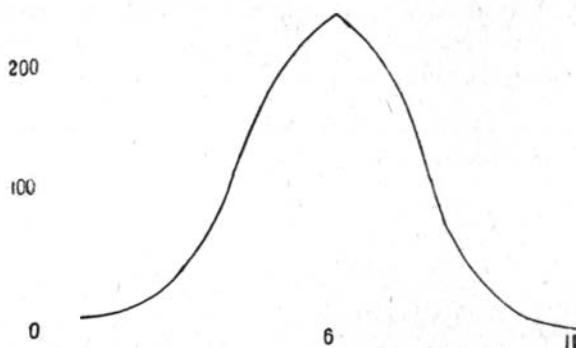


FIG. 6 — Courbe des coefficients du binôme $(a+b)^{10}$

diverses régions du corps, dont chacune augmente de poids et de taille d'une façon caractéristique. C'est à cause de ce fait que l'accroissement produit, peu à peu, à partir de la cellule germinale dont la forme est très simple et à peu près identique dans tout le règne animal (et même végétal), la formidable diversité morphologique que nous constatons chez les êtres vivants. Il est évident aussi que la complexité morphologique, que l'on trouve à la fin du développement embryonnaire, s'établit peu à peu et que là où la constitution physico-chimique de la cellule germinale est semblable, nous pouvons nous attendre à trouver des séries de formes embryonnaires semblables. C'est le cas entre les divers groupes de Vertébrés qui constituent zoologiquement un ensemble très homogène. Tant que la constitution physique de l'organisme est simple et uniforme, et que les lois fondamentales de la physique opèrent sans entraves, la forme aussi sera d'un type simple. Dans des cas de ce genre, la similitude morphologique n'implique pas nécessairement ni la parenté ni la filiation génétique. Il suffit de réfléchir à cet aspect de la morphogenèse, pour se rendre compte que la soi-disant «loi biogénétique» de Ernst Haeckel — l'ontogenèse est une

répétition de la phylogénèse: le développement individuel est une condensation de l'histoire ancestrale — repose en grande partie sur une interprétation erronée et naïve des faits.

Puisque la vitesse d'accroissement de chaque organe, pris séparément, est nettement spécifique et, du moins dans certains cas, peut être définie mathématiquement, cela doit être également pour les rapports entre les vitesses d'accroissement des divers organes et des diverses parties du corps¹. Prenons, comme exemple, le crabe *Uca pugnax*. Chez le mâle de cette espèce, il y a une dissymétrie marquée entre les pinces de chaque côté. Cette dissymétrie s'établit peu à peu. En notant, aux mêmes intervalles de temps, le poids de la grande pince et celle du reste du corps, on obtient la relation mathématique: $y = bx^k$ où y = le poids de la grande pince, et x = le poids du reste du corps, les constantes b et k ayant respectivement les valeurs 0.073 et 1.62. C'est là, comme on le sait, une des formes de la courbe logarithmique.

Dans d'autres cas, cependant, les rapports de croissance suivent une loi plus simple. Ainsi, si nous comparons la croissance de la longueur de la mandibule ou de l'élytre, chez le Coléoptère *Lucanus cervus* nous trouvons des chiffres qui suivent les équations

$$\begin{cases} y = 11.02 + 0.512x \\ z = -5.64 + 0.368x \end{cases}$$

où

x = longueur totale

y = longueur de l'élytre

z = longueur de la mandibule.

Comme on le voit, les courbes sont ici de simples lignes droites.

La vitesse de croissance, dans les expériences que je viens de citer, a été mesurée, et devrait toujours être mesurée, dans un milieu physiquement constant autant que possible. Mais il faut remarquer que des différences régulières dans les facteurs du milieu, comme la température, ont des effets réguliers qui suivent aussi une loi mathématique, dans certaines limites. Ainsi la racine du maïs à une température de 18°C., s'allonge de 1.1mm. seulement en 48 heures; à 23.5°, l'allongement est de 10.8mm.; à 28.5°, de 26.5mm.; et à 33.5°, de 69.5mm.; mais lorsque la température atteint 36.5°, l'allongement est de 20.7mm. seulement. Au delà d'un certain point, la chaleur est nuisible à la croissance, mais jusqu'à un certain point, qui est plus ou moins caractéristique de chaque espèce, un accroissement de température détermine une accélération de la croissance, d'une façon très régulière. Considérée de ce point de vue, la croissance devient un cas de réaction chimique. Van't Hoff et Arrhenius ont démontré que la vitesse d'une réaction chimique est liée à la température de telle sorte que, pour un accroissement de température de n degrés, la vitesse de la réaction varie selon l'expression x^n où x est le « coefficient de température » pour la réaction spéciale dont il s'agit.

1. D'ARCY W. THOMPSON, *Growth and Form*, 1942, p.207.

Pour déterminer la valeur de x dans le cas de la racine du maïs dont nous venons de parler, nous pouvons écrire: $\frac{V_{t+n}}{V_t} = x^n$ ou bien $\log V_{(t+n)} - \log V_t = n \log x$. Prenons l'allongement de la racine aux températures de 23.5° et 33.5° . Nous avons alors $n = 10$ et nous écrivons: $\frac{\log 69.5 - \log 10.8}{10} = \log x$ ou $\frac{0.8414 - 0.034}{10} = 0.0808 = d'où x = 1.204$ pour un intervalle de $1^\circ C$.

Nous pouvons aborder la question d'un autre côté, et mesurer le temps nécessaire pour compléter une certaine phase du développement individuel — la vie larvaire d'un insecte, par exemple. La courbe des chiffres donnés par une expérience de ce genre est, dans certaines limites, bien entendu, une hyperbole ayant la formule générale $\frac{x^2}{a^2} - \frac{y^2}{b^2} = 1$. On a pu démontrer également qu'avec une température constante, des différences régulières dans l'humidité atmosphérique accélèrent ou ralentissent la vitesse du développement et l'on peut ainsi calculer l'effet des diverses combinaisons possibles d'humidité et de température. Dans certains cas, cela permet de prédire le comportement de divers insectes nuisibles et de se prémunir contre leurs ravages.

Le développement des Métazoaires comme celui de la plupart des plantes procède par la division et la multiplication des cellules. C'est un processus qui est tout à fait caractéristique de la vie. Il est d'autant plus intéressant de remarquer que la forme de l'embryon de certaines espèces de Mollusques (Troques) et d'Echinodermes, aux premières phases de l'ontogenèse, peut être reproduite très exactement par des agglomérations de bulles de savon. La disposition des surfaces des cellules chez l'embryon apparaît donc, tout comme la disposition des surfaces dans l'amas de bulles de savon, comme une simple manifestation des lois de la capillarité qui se manifestent dans tous les liquides. Ces lois peuvent être formulées mathématiquement et la forme embryonnaire reproduite en une construction géométrique. L'agglomération cellulaire formée par la division d'une cellule sphérique présente très tôt un problème géométrique très compliqué. Mais, dans une agglomération de petites bulles de savon comprimées entre deux verres, la configuration des alvéoles et des cloisons qui les séparent, ne diffère en rien de ce que nous voyons dans une coupe histologique de certains tissus d'animaux et de plantes. Il est donc tout naturel de penser que les mêmes forces physiques et, par conséquent, les mêmes lois mathématiques, dominent dans les deux cas. En partant de quelques hypothèses très simples, basées sur des lois physiques bien établies, on peut démontrer qu'une cellule plate ou discoïdale, donne par division un amas circulaire de cellules qui ressemble d'une façon très frappante à certaines algues et aux embryons des mousses.

Notre thèse que la conformation des éléments cellulaires dans une coupe histologique est liée aux propriétés fondamentales de la matière

sensible et peut donc être décrite adéquatement par une formule mathématique, est confirmée dans une certaine mesure par le fait que cette conformation peut être reproduite de plusieurs façons dans la matière non-vivante. Ainsi, en laissant tomber des gouttes colorées d'une solution de sel commun dans une solution moins dense de la même substance, Leduc¹ a produit des apparences superficiellement très semblables à celles d'un tissu de cellules polyédriques; la diffusion de gouttes d'une solution de ferrocyanure de potasse détermine des effets du même genre. Mais le savant indien Krishna Chandra² les a produits en passant une mince assise de fumée entre deux plaques de verre, dont l'une est froide et l'autre chaude. Dans ces divers «tissus» artificiels, on peut souvent reconnaître une aire dense centrale qui a tout à fait l'aspect d'un noyau. Naturellement, la structure intime des cellules et des noyaux artificiels diffère beaucoup de celle des vrais tissus. Mais la forme externe des éléments individuels est reproduite très exactement et c'est précisément cela que nous voulons expliquer moyennant les concepts de la mathématique.

Certains biologistes n'acceptent pas volontiers l'idée que le processus si compliqué de la morphogenèse se poursuit en dépendance des lois physico-mathématiques. Même l'habile expérimentateur Robert³ qui a réussi à imiter avec des agglomérations de bulles de savon, la conformation précise des phases initiales de l'embryologie des invertébrés, n'admettait pas que les lois de la physique dominent les phases postérieures. A son avis, ces lois tombent peu à peu sous le contrôle des forces proprement biologiques qui finissent par les remplacer et qui sont seules capables de rendre compte du processus embryogénétique complet.

Mais il est bien difficile de comprendre comment le mouvement et la disposition d'objets matériels *déjà constitués*, peuvent être vraiment *sous-traités* à l'action des forces matérielles. Nous avons l'habitude de diriger l'activité des objets matériels: c'est ce que nous faisons, par exemple, lorsque nous construisons ou conduisons une automobile. Cela ne peut se faire qu'en appliquant des forces spécifiques physico-chimiques dans un certain sens à un certain moment du développement individuel. Il faut reconnaître, au contraire, que sans ces forces la croissance morphogénétique ne saurait être dirigée et ne pourrait jamais atteindre son but. Ne faut-il donc pas admettre également que la croissance de l'organisme, aussi bien que la forme de l'organisme à un moment donné, est susceptible d'être définie mathématiquement?

II. LA REPRODUCTION

Le mot reproduction, pris dans un sens exact, signifie la production, par l'être vivant, d'un autre être semblable à lui-même. Elle comprend

¹ *Théorie physico-chimique de la vie*, Paris 1910.

² *Proc. R. Soc.*, London, CLXIV, 1928.

³ *Arch. de Zool. Exp. et Gen.*, (3), X, 1892.

donc la formation d'une cellule germinale et le processus morphogénétique qui conduit à la forme de l'organisme parfait. Nous venons d'étudier ces questions. Ce que nous désirons examiner maintenant, c'est la reproduction entendue dans le sens de la multiplication: l'accroissement numérique de la population d'une espèce d'êtres vivants.

Puisque nous avons affaire ici à un problème essentiellement quantitatif, les développements mathématiques ont été poussés très loin. Le temps nous manquerait pour les examiner en détail. Nous nous contenterons d'en indiquer les grandes lignes, ce qui nous permettra d'évaluer la signification fondamentale de ces études.

En se basant sur l'hypothèse que la puissance reproductrice d'un organisme est un caractère spécifique et peut donc être désignée par un nombre, on peut facilement obtenir une représentation mathématique de la multiplication d'un organisme. Prenons, pour commencer, le cas d'une espèce

90

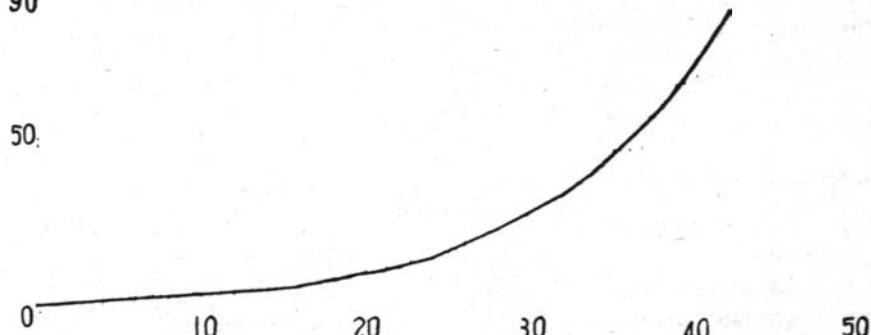


FIG. 7—Courbe de l'équation: $N = nh^t$; dans cette courbe et les suivantes, les ordonnées donnent le nombre des individus, les abscisses, le nombre de générations.

parthénogénétique, qui ne produit que des femelles. Posons que le nombre initial d'individus dans la population = n , le nombre de jeunes produits dans chaque génération = h , et le nombre de générations = t . Il est alors évident que la population produite dans la $t^{\text{ème}}$ génération = N_t , est $N_t = nh^t$.

En prenant les logarithmes naturels de chaque côté de l'équation, on obtient: $\log N_t = \log n + t \log h$

Posons $\log h = \epsilon$ constant

Nous avons alors $\log N_t - \log N = t\epsilon$
ou $N_t = N e^{t\epsilon}$

Cette formule, qui représente l'accroissement d'une population d'un organisme qui se multiplie d'une façon absolument libre (Fig. 7), correspond, comme on le voit, à la courbe logarithmique d'accroissement examinée dans la première partie de cet article.

Mais il est évident qu'une population d'organismes ne saurait augmenter indéfiniment. Ainsi, la population d'insectes forestiers, qui man-

gent les feuilles des arbres, atteindra fatalement un point limite, celui où la nourriture n'est plus suffisante pour permettre aux chenilles de compléter leur développement. Cela arrive, parfois avec une soudaineté brutale et catastrophique. Une année, il y a assez de nourriture pour permettre à un grand nombre d'insectes d'arriver à l'état adulte. L'année suivante, les descendants de cette population sont si nombreux qu'ils consomment toute la nourriture en très peu de temps; alors, la majeure partie de la population meurt subitement de faim. Cependant, on peut imaginer des cas où l'accroissement de la population exerce une pression graduelle sur la puissance de reproduction. Le coefficient d'accroissement diminuera alors au fur et à mesure que la population augmente, proportionnellement à l'importance de celle-ci. Au lieu d'être ϵ , le dit coefficient devient $(\epsilon - \lambda N)$ où λ est un constant quelconque. Dans un cas de ce genre, la vitesse d'accroissement de la population sera donnée par l'équation

$$\frac{dn}{dt} = (\epsilon - \lambda N)N$$

d'où l'on tire, par intégration, l'équation de Verhulst

$$N_t = \frac{\epsilon N_0 e^{\epsilon t}}{\epsilon + N_0 \lambda (e^{\epsilon t} - 1)}$$

Ici, la valeur de N_t tend, asymptotiquement, ou dans la limite, à celle de $\frac{\epsilon}{\lambda}$.

La population s'accroît d'abord assez rapidement pour atteindre ensuite un état pratiquement stable. La courbe donnée par cette équation est tout à fait semblable à celle construite d'après les chiffres réels de population dans un bon nombre de cas où la multiplication de l'organisme a lieu dans un milieu strictement limité. Raymond Pearl¹ l'a trouvé en étudiant l'accroissement de la population de la mouche du vinaigre dans un vase clos; J. Davidson² l'a constaté pour la population des moutons en Australie. On peut donc affirmer qu'elle correspond assez bien aux faits.

On voit que le raisonnement des mathématiciens que nous avons reproduit ici, est tout à fait comparable à celui que nous avons cité au début de cet article à propos de la croissance, et il conduit à des équations identiques. On serait tenté de dire qu'il y a là un exemple de ce que M. Petrovitch appelle «les mécanismes communs aux phénomènes disparates»; mais il semble que les mécanismes dont il s'agit dans ces divers cas soient, en réalité, très différents. Ce qui est commun, c'est seulement l'ordre particulier des quantités mesurables, ou, en fin de compte, la sériation des nombres, et c'est cela qui nous permet d'établir, pour la croissance d'un organisme et l'augmentation d'une population, la même courbe et la même formule mathématique.

Nous venons de considérer l'accroissement d'une population, dont tous les membres appartiennent à la même espèce, en nous basant sur l'hypothè-

¹ *The Biology of Populations Growth*, New York 1925.

² *Trans. R. Soc. Australia*, 1938.

se que le nombre même des organismes finit par entraver leur multiplication. Mais un autre cas très fréquent, et d'une importance pratique considérable, est celui où il y a deux ou plusieurs espèces d'organismes dont les uns puisent leur nourriture dans le milieu général, et servent à leur tour de nourriture aux autres. C'est le rapport qui existe entre certains carnivores vis-à-vis des herbivores dont ils se nourrissent. Si, dans un cas de ce genre, il existe entre le prédateur et la proie une affinité spécifique, de sorte que le prédateur ne se nourrit que de cette espèce de proie et que la proie n'est attaquée que par cette espèce de prédateur, l'accroissement de la population de chaque membre du complexe dépendra du nombre d'individus dans la population de l'autre. L'attaque du prédateur va forcément diminuer le nombre des proies, et dès lors, leur vitesse de multiplication; mais lorsque la population de la proie descend au-dessous d'un certain niveau, il n'y aura plus assez de nourriture pour sustenter toute la population du prédateur, qui diminuera alors à son tour. Ce déroulement du processus paraît assez logique. Cela posé, le mathématicien formule les rapports des deux espèces de la façon suivante.

Soit N_1 la valeur numérique de la population de la proie, N_2 celle de la population du prédateur. Si le prédateur n'existe pas, la proie aurait le coefficient d'accroissement $\epsilon_1 > 0$, la valeur nutritive du milieu étant, par hypothèse, sans limite. D'autre part, si la proie n'existe pas, le coefficient d'accroissement du prédateur serait négatif, car il disparaîtrait, faute de nourriture. Ce coefficient peut donc s'écrire $-\epsilon_2$.

La vitesse d'accroissement des populations de ces deux espèces, existant séparément, est donc

$$\frac{dN_1}{dt} = \epsilon_1 N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = -\epsilon_2 N_2$$

Mais si les deux espèces existent ensemble, la valeur de ϵ_1 va diminuer et la valeur de $-\epsilon_2$ va augmenter. En général, la diminution de ϵ_1 sera proportionnée à la valeur de N_2 et l'augmentation de $-\epsilon_2$, proportionnée à la valeur de N_1 . Posons que la diminution sera $\gamma_1 N_2$ et l'augmentation $\gamma_2 N_1$. La vitesse d'accroissement, positive ou négative, des populations de la proie et du prédateur sera donnée par les équations.

$$\frac{dN_1}{dt} = (\epsilon_1 - \gamma_1 N_2) N_1$$

$$\frac{dN_2}{dt} = (\gamma_2 N_1 - \epsilon_2) N_2$$

Ces équations, formulées d'une façon indépendante par le physicien américain Lotka et le mathématicien italien Vito Volterra, sont célèbres. Volterra s'en est servi pour bâtir une théorie générale de l'interaction des êtres vivants¹.

¹ Mem. Acad. naz. Lincei, Rome 1926, Sér. 6, Vol. II, fasc. 3.

Mais ces équations sont difficiles à manier, ne pouvant pas être intégrées algébriquement. Pour avoir une idée exacte de leur valeur, comme représentation de la réalité, il faut pouvoir substituer des *valeurs numériques aux symboles* et en construire les courbes. Cela ne peut être fait que par des calculs numériques pénibles, par des procédés mécaniques, exécutés au moyen de machines très compliquées et très coûteuses, ou en se servant d'une formule approchée, qui est aussi passablement compliquée. Les formules approchées pour N_1 et N_2 sont:

$$N_1 = \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} e^{A \cos pt}$$

$$N_2 = \frac{\epsilon_1}{\gamma_1} e^{B \sin pt}$$

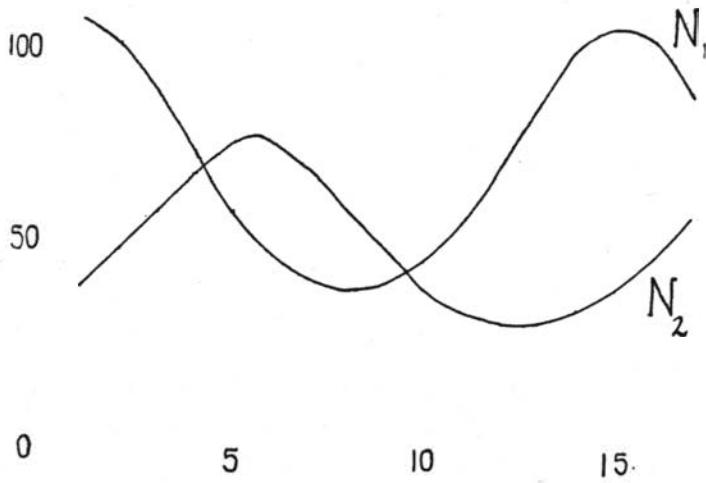


FIG. 8—Courbes des populations d'un hôte (N_1) et de son parasite (N_2) d'après les hypothèses de V. Volterra.

Elles paraissent assez simples mais la constante A où $p = \sqrt{\epsilon_1 \epsilon_2}$ représente une formule compliquée. Pour permettre l'usage des équations, il semble utile de donner les formules pour A et B :

$$A = \sqrt{2 \left[\log \frac{\epsilon_2}{\gamma_2} - \frac{1}{\epsilon_2} (\epsilon_1 \log N_2 + \epsilon_2 \log N_1 - \gamma_1 N_2 - \gamma_2 N_1 + \epsilon_1 \right] }$$

$$\left\{ \log \frac{\gamma_1}{\epsilon_1} + 1 \right\})^{-1}]$$

$$B = \sqrt{\frac{\epsilon_2}{\epsilon_1}} A.$$

Comme on peut le voir déjà par l'inspection des équations différentielles, les courbes sont périodiques (Fig. 8). Les valeurs numériques des deux populations oscillent autour d'une moyenne. Au moment où la popula-

tion du prédateur est au minimum, la puissance reproductrice de la proie a sa valeur maxima. Pendant un certain temps, la population de la proie monte donc assez rapidement. Durant ce temps, l'abondance croissante de la proie favorise de plus en plus le prédateur. La puissance reproductrice de ce dernier augmente à son tour et sa population aussi, jusqu'au moment où le prédateur détermine d'abord *un arrêt d'accroissement*, ensuite une diminution de la population de la proie. A partir d'un certain moment, la population du prédateur cesse également de s'accroître et commence à diminuer à son tour; à la fin ses attaques deviennent si rares que la population de la proie peut à nouveau augmenter. En somme, les populations du prédateur et de la proie ont une évolution cyclique régulière qui se répète indéfiniment et dont l'allure particulière dépend de leurs puissances reproductrices spécifiques et de la valeur quantitative de l'action qu'ils exercent l'un sur l'autre.

Les naturalistes parlent très souvent de l'équilibre naturel des populations. Les actions d'ordre cyclique représentées par les équations de Volterra peuvent se rattacher à cette idée d'équilibre. Pour cette raison, et aussi parce que les rapports biologiques représentés par les formules leur semblent conformes à la réalité, un certain nombre de biologistes seraient disposés à accepter la théorie. Il faut dire, cependant, que les difficultés des opérations mathématiques limitent assez sévèrement le champ de son application et empêchent la grande majorité des travailleurs d'en effectuer les modifications nécessaires pour les épreuves pratiques.

Mais il est possible de construire une représentation mathématique de l'interaction des populations d'une façon beaucoup plus simple¹. Pour nous faire une idée nette de la situation biologique, prenons le cas d'un insecte parasite s'attaquant à un autre insecte. Commençons avec une population de p parasites et de n hôtes. Supposons que ces individus sont tous des femelles, qui se reproduisent par parthénogénèse thélytoque, c'est-à-dire en ne produisant que des femelles. Si chaque insecte hôte dépose h œufs et chaque insecte parasite en dépose s , nous aurons, dans la première génération,

$$\begin{aligned} n \times h &= nh \quad \text{hôtes et} \\ p \times s &= ps \quad \text{parasites.} \end{aligned}$$

Admettons maintenant que chaque œuf du parasite est déposé dans un hôte différent et que l'attaque est mortelle. A la fin du processus, nous aurons alors

$$\begin{aligned} nh - ps &\quad \text{hôtes et} \\ ps &\quad \text{parasites.} \end{aligned}$$

Dans la deuxième génération, nous aurons

$$\begin{aligned} (nh - ps)h &\quad \text{hôtes et} \\ ps^2 &\quad \text{parasites, de sorte que le nombre} \end{aligned}$$

¹ W. R. THOMPSON, *C.R. Acad. Sci.*, 1922.

d'hôtes venant à maturité sera

$$\frac{nh^t - psh}{ps^2} \text{ avec parasites.}$$

Sans continuer le processus, on voit que, d'une façon générale, le nombre d'hôtes venant à maturité dans la $t^{\text{ième}}$ génération sera

$$HM_t = [nh^t - psh^{t-1} - ps^2h^{t-2} \dots \text{à } (t+1) \text{ termes}]$$

et le nombre de parasites $P^t = ps^t$.

La première de ces formules peut également s'écrire

$$HM_t = \left\{ nh^t - ps \left\{ \frac{s-h^t}{s-h} \right\} \right\}$$

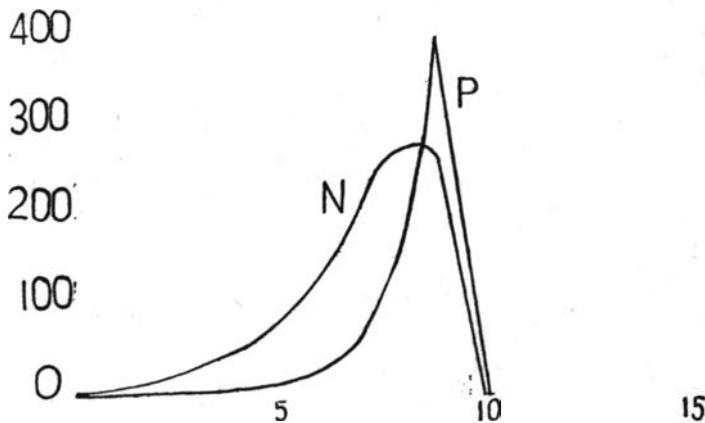


FIG. 9—Courbes des populations d'un hôte et de son parasite, où la puissance reproductrice du dernier est constante et supérieure à celle de l'hôte: N = hôte; P = parasite.

Les courbes qui correspondent à ces formules sont faciles à construire (Figs. 9, 10). Celle qui représente la population de l'hôte (proie) monte d'abord lentement, puis rapidement; la courbe qui représente la population du parasite la suit en la côtoyant. Dans l'hypothèse adoptée, la puissance reproductrice du parasite reste *constante*, tant qu'il y a dans le milieu assez d'hôtes pour recevoir tous les œufs, *un œuf dans chaque hôte*. Mais la puissance reproductrice de l'hôte diminue de génération en génération, d'abord lentement, à la fin très vite. Finalement, la population du parasite produit des œufs en nombre égal ou supérieur au nombre d'hôtes, qui sont alors exterminés. Par suite, le parasite disparaît à son tour. D'après les conditions posées, il y a donc une évolution cyclique des deux populations qui se termine par leur anéantissement.

Ces équations paraissent plus compliquées que celles de Volterra, mais du point de vue mathématique, elles sont beaucoup plus simples. On peut, théoriquement du moins, s'en servir pour prédire les événements.

Dans l'entomologie appliquée, nous avons souvent affaire à un insecte nuisible qui a été transporté par hasard d'un pays à un autre, en laissant derrière lui les ennemis naturels qui le tenaient en échec dans le pays d'origine. Par suite de leur absence, l'insecte nuisible se multiplie beaucoup plus rapidement dans son nouveau pays et y fait, très souvent, des ravages considérables. Pour le combattre, on introduit ses ennemis naturels du pays d'origine. Dans un cas de ce genre, il est intéressant de calculer le temps nécessaire pour l'anéantissement de l'hôte par le parasite. Pour avoir la formule appropriée, supposons d'abord un rapport entre les puissances reproductrices du parasite et de l'hôte, tel que

$$\frac{s}{h} = a$$

et posons

$$HM_t = P_t$$

30

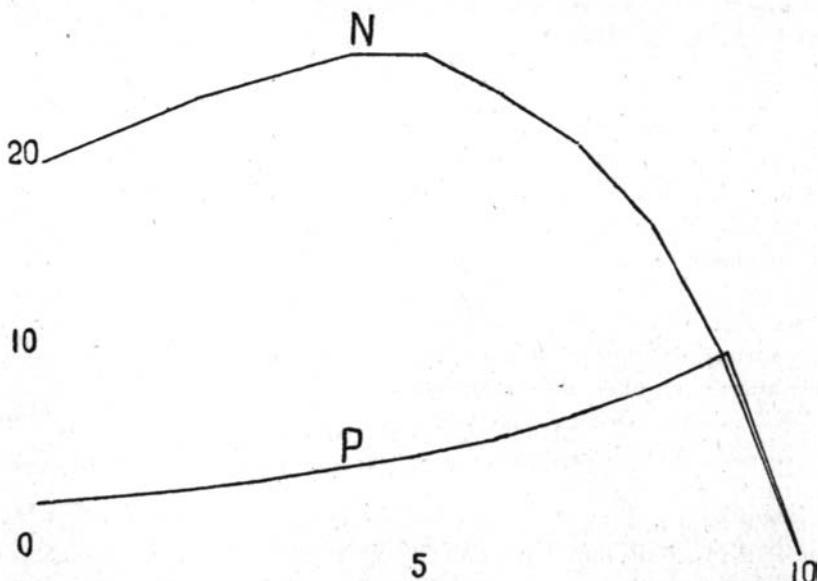


FIG. 10—Courbes des populations d'un hôte et de son parasite, où les puissances reproductrices sont constantes et égales: N=hôte; P=parasite.

Après quelques transformations algébriques simples, nous obtenons la formule suivante:

$$t = \frac{\log \left\{ \frac{na - n + pa}{pa} \right\}}{\log a}$$

ce qui nous donne le nombre de générations requises pour l'anéantissement de l'hôte par le parasite.

Supposons, pour simplifier les calculs, que la puissance reproductrice du parasite est exactement la même que celle de l'hôte. Il est facile de

montrer, alors, que le temps, en générations, nécessaire pour l'anéantissement de l'hôte par le parasite, est donné par l'équation

$$t = \frac{n}{p}$$

L'entomologiste sait toujours combien de parasites il introduit dans une opération pratique. Dans des cas favorables, il peut se faire une idée de la valeur numérique de la population de l'hôte. Il lui suffit donc de déterminer, par des expériences dans le laboratoire ou par des observations dans les champs, les puissances reproductrices de l'hôte et de son parasite, pour pouvoir prédire la date d'anéantissement de l'hôte par le parasite.

C'est un fait d'observation courante, que certains organismes, surtout dans leur pays d'origine, se maintiennent pendant longtemps à un niveau numérique à peu près constant. En partant des hypothèses que nous avons adoptées, il est facile de démontrer que si nous avons l'état de choses représenté par les équations

$$\begin{aligned} p &= n(h - 1) \\ s &= 1 \end{aligned}$$

les populations de l'hôte et du parasite, quelles que soient leurs valeurs initiales, resteront constantes. Ainsi, supposons une population de 10,000 insectes nuisibles avec une puissance reproductrice de 10. Si la population du parasite, dans ce cas, est

$$p = 10,000 (10 - 1) = 90,000$$

nous aurons ce que les physiciens appellent un état d'équilibre stable. Nous aurons, en effet, dans la première génération,

$$\begin{aligned} 10,000 \times 10 &= 100,000 \text{ hôtes et} \\ 90,000 \times 1 &= \underline{90,000} \text{ parasites de sorte que} \end{aligned}$$

seulement 10,000 hôtes survivent pour se reproduire: et ce processus se répétera indéfiniment.

Si, dans un cas de ce genre, on rompt l'équilibre en détruisant un certain nombre de l'insecte-hôte, ce dernier est anéanti par le parasite; si on détruit des parasites, l'insecte-hôte s'échappe des entraves du système et suit une courbe d'évolution qui s'approche de plus en plus de la courbe logarithmique, ou géométrique.

L'étude de ces équations démontre que si la puissance reproductrice du parasite est égale ou supérieure à celle de l'hôte, le premier finira toujours par anéantir le dernier, quels que soient leurs nombres respectifs au commencement. Mais si la puissance reproductrice du parasite est inférieure à celle de l'hôte, le parasite n'arrivera jamais à le rattraper, sauf dans le cas où la population de l'hôte n'est pas très supérieure à celle du parasite.

On peut aussi déduire de l'équation qui donne le nombre de générations nécessaires pour l'anéantissement de l'hôte, lorsque la puissance reproductrice du parasite est supérieure à celle de l'hôte, c'est-à-dire de

$$t = \frac{\log \left\{ \frac{na - n + pa}{pa} \right\}}{\log a}$$

que le dédoublement de la population du parasite, au commencement du cycle, ne réduira pas à moitié le temps nécessaire pour l'anéantissement de l'hôte. En d'autres termes, le temps nécessaire pour l'anéantissement de l'hôte n'est pas inversement proportionnel à la population du parasite; ce qui a une importance considérable dans la pratique.

Dans l'hypothèse que nous venons d'examiner, nous avons supposé que chaque œuf du parasite est déposé dans un hôte distinct. Puisque les œufs sont toujours déposés successivement, il faut supposer que la femelle du parasite sait reconnaître et choisir les hôtes non parasités ou sait reconnaître et rejeter les hôtes déjà parasités. Si les parasites ne possèdent pas ce pouvoir, on peut supposer que les œufs sont distribués au hasard, parmi les hôtes parasités et les hôtes non parasités¹.

Prenons le cas d'un parasite en train de déposer ses œufs dans un groupe de 100 chenilles dont aucune n'est parasitée au commencement de l'opération. Quand le premier œuf a été déposé, il y a 1 chenille parasitée et 99 non parasitées. Si le parasite ne s'attaque qu'aux chenilles non parasitées, la déposition du deuxième œuf nous donnera une deuxième chenille parasitée. S'il distribue ses œufs au hasard, le résultat probable dépendra entièrement du rapport numérique entre les chenilles non parasitées et l'ensemble des chenilles. Dans le cas cité, il y aura évidemment 1 chance sur 100 pour qu'une chenille parasitée soit attaquée et 99 chances sur 100 pour que l'œuf du parasite tombe dans une chenille non parasitée. Le nombre probable de chenilles parasitées par le deuxième œuf sera donc $(0.99 \times 1) = 0.99$. Le nombre de chenilles non parasitées sera $(100 - 0.99) = 99.01$. De même, le parasitisme probable déterminé par la ponte du troisième œuf sera $(0.9901 \times 1) = 0.9901$ et après la déposition de 3 œufs le parasitisme total probable est $(0.99 + 0.9901) = 2.9701$.

Sans aller plus loin, on voit que le résultat obtenu par l'addition d'un œuf par le parasite, dépend du rapport qui existe entre les hôtes non encore parasités et la population totale, au moment où l'œuf est déposé. Cela nous permet de construire une équation différentielle.

Supposons donc que, lorsque x œufs ont été déposés, il y a N hôtes dont $(N-x)$ ne sont pas encore parasités. Supposons aussi que le nombre N soit très grand. Si nous ajoutons alors Δx œufs (la quantité Δx étant très petite par rapport à N) nous pouvons dire que l'augmentation Δy

¹ W. R. THOMPSON, *Ann. Fac. Sciences*, Marseille 1924.

du parasitisme sera donnée par l'équation

$$\Delta y = \frac{(N-y)}{N} \Delta x$$

Le rapport entre l'augmentation de x et de y peut donc être représenté par l'équation différentielle

$$\frac{dx}{N} = \frac{dy}{N-y}$$

d'où l'on tire par intégration, l'équation

$$y = N \left(1 - e^{-\frac{x}{N}} \right)$$

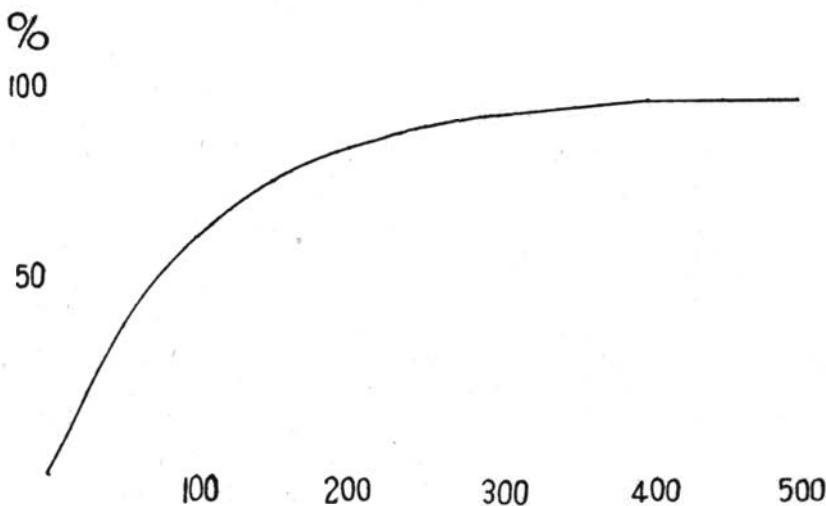


FIG. 11—Courbe de l'équation, $y = N \left(1 - e^{-\frac{x}{N}} \right)$ où $N = 100$; les ordonnées donnent le pourcentage de parasitisme (y), les abscisses, le nombre d'œufs (x) déposés par le parasite.

où y est le nombre d'hôtes parasités résultant de la distribution de x œufs au hasard parmi N hôtes, et e la base des logarithmes naturels, 2.7128... (Fig. 11).

Il s'ensuit de ce qui a été dit, que si nous distribuons ps œufs parasités parmi nh hôtes, le nombre d'hôtes parasités ne sera pas ps , mais

$$nh \left(1 - e^{-\frac{ps}{nh}} \right)$$

et le nombre d'hôtes non parasités sera

$$nh - nh \left(1 - e^{-\frac{ps}{nh}} \right)$$

ou

$$n h e^{-\frac{ps}{nh}}$$

Pour simplifier la notation, posons

$$\mu = \frac{ps}{nh}$$

Le nombre d'hôtes venant à maturité à la fin de la $(t+1)^{\text{ème}}$ génération sera donc

$$n_{t+1} = nh e^{-\mu t}$$

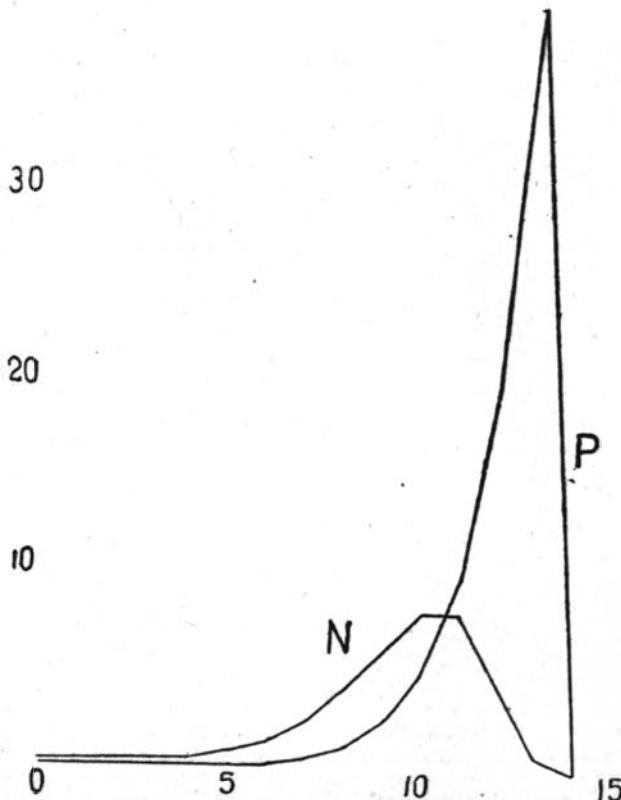


FIG. 12—Courbes des populations d'un hôte et de son parasite, dans le cas où le parasite distribue ses œufs au hasard parmi hôtes déjà parasités et hôtes non parasités, mais tous les parasites viennent à maturité: N=hôte, P=parasite.

Si tous les parasites viennent à maturité malgré le fait qu'il y en a quelquefois plusieurs dans le même hôte, le nombre au bout de la $(t+1)^{\text{ème}}$ génération sera

$$P_{t+1} = ps^{t+1}$$

La formule pour N_{t+1} peut s'écrire

$$\log \frac{n_{t+1}}{n_t} = \log h - \mu_t$$

Si nous avons $h > 1$, c'est-à-dire lorsque l'hôte est capable de se multiplier, non seulement de se maintenir, et la valeur de μ_t est inférieure à $\log h$, le côté gauche de l'équation sera positif et >0 ; donc, nous aurons d'abord $n_{t+1} > n_t$. Cela signifie que le nombre d'hôtes venant à maturité va s'accroître de génération en génération, jusqu'au point où nous avons $\log h = \mu_t$ où il atteint une valeur maxima, après quoi il diminuera de génération en génération (Fig. 12). Lorsque la valeur de n_{t+1} tombe au-dessous de l'unité, on peut dire que l'hôte a été exterminé. Toutefois, en raison de la nature de la formule mathématique, sa population ne deviendra zéro que dans la limite, lorsque la valeur de $e^{-\mu_t}$ devient infinitiment petite. Pour le reste, les courbes de n et p dans les deux hypo-

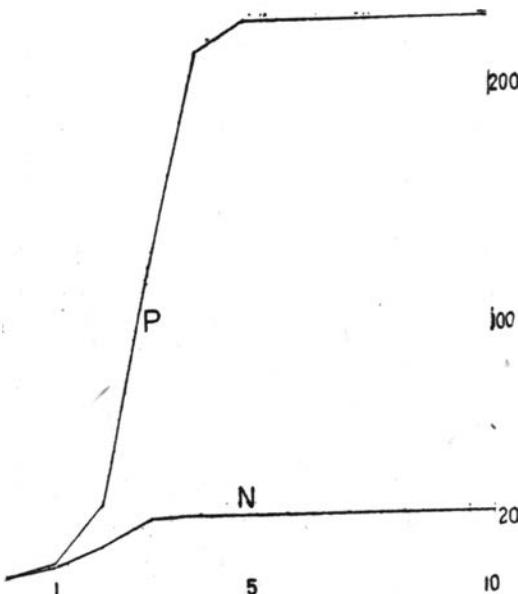


FIG. 13—Courbes des populations d'un hôte et de son parasite, dans le cas où une fraction a des hôtes sont accessibles, et une fraction i , inaccessibles ($a+i=1$), et où le parasite distribue ses œufs au hasard parmi les hôtes accessibles: N = hôte, P = parasite.

thèses envisagées, à savoir, le parasite sait choisir les hôtes parasites, ou distribue ses œufs au hasard, ne diffèrent pas beaucoup.

Une légère modification de la dernière hypothèse étudiée, consiste à dire que lorsque le parasite distribue ses œufs au hasard, et que plusieurs tombent dans un même individu de la population hôte, un seul œuf se développe¹. Je n'insiste pas sur cette hypothèse car les résultats, ici encore, ne diffèrent pas beaucoup de ceux déjà obtenus.

Une autre supposition qu'on peut faire est que le parasite sait trouver les hôtes dans le milieu, mais qu'une certaine proportion de ces derniers lui sont inaccessibles. C'est ce qui se passe, par exemple, lorsque la larve

¹ W. R. THOMPSON, *Parasitology*, Vol. XXI, 1929.

de l'hôte vit dans la profondeur d'un tronc d'arbre ou de la terre. Le parasite sent l'odeur de l'hôte ou sait de quelque façon qu'il est là, mais ne peut l'atteindre pour y déposer son œuf, parce que sa tarière est trop courte.

Posons qu'une fraction i du nombre des hôtes sont inaccessibles, et une fraction a , accessibles, où $(i + a) = 1$. Admettons, en outre, que le parasite distribue ses œufs au hasard, parmi les hôtes parasités et non parasités. Dans ce cas, on peut montrer que le nombre d'hôtes et de parasites dans la $(t+1)^{\text{ème}}$ génération est donné par les équations récurrentes:

$$\begin{aligned} n_{t+1} &= n_t h (i + a e^{-\mu t}) \\ P_{t+1} &= n_t h a (1 - e^{-\mu t}) \\ \text{où } \mu_t &= \frac{P_t^s}{n_t h a} \end{aligned}$$

Dans ce cas, la valeur de N_{t+1} finit par tendre à celle de $N_t h i$; celle de P_{t+1} à celle de $n_t h a$, tandis que le pourcentage de parasitisme tend à la valeur de a (Fig. 13)¹.

Supposons, maintenant, que la rencontre de l'hôte et de son parasite est un effet du hasard. Posons, par exemple, que le parasite visite m unités dans une surface de u unités, en faisant ses visites au hasard. Dans ce cas, le nombre d'unités différentes D visitées, sera évidemment² donné par l'équation

$$D = u \left(1 - e^{-\frac{m}{u}} \right)$$

Si le parasite visite 60 unités de surface dans une aire composée de 100 unités, il trouvera évidemment 60% des hôtes dans l'aire totale. Dans cette formule, on ne spécifie pas la puissance reproductrice du parasite; mais il est entendu qu'il est capable de déposer un nombre d'œufs égal au nombre d'hôtes qu'il trouve; de sorte que sa puissance reproductrice

¹ W. R. THOMPSON, *Parasitology*, Vol. XXXI, 1939.

² Cette affirmation est du même genre que celle qui nous assure qu'en jetant un dé la chance d'obtenir un nombre donné est 1 sur 6. Il n'est pas trop facile de lui donner une forme qui convient au cas précis examiné ci-dessus. L'hypothèse que le parasite visite les unités du milieu au hasard implique que le contact avec chaque unité est absolument indépendant de la présence ou absence de l'hôte. La possibilité de trouver l'hôte dans l'unité visitée, doit donc dépendre, semble-t-il, d'un contact direct entre hôte et parasite. Si l'on suppose que le parasite est capable de percevoir l'hôte à distance, il faut admettre, du moins dans la plupart des cas, que les visites aux unités du milieu seront dans une certaine mesure dirigées par la perception, et ne se feront donc pas au hasard. Par conséquent, il faut dire que l'unité du milieu «visitée» au hasard est sensiblement comparable, en ce qui concerne ses dimensions, au corps de l'hôte. Lorsqu'on considère la répartition épargnée des hôtes dans le milieu naturel, on est amené à conclure qu'un comportement conforme à la théorie résulterait dans un très grand nombre de contacts avec des endroits sans hôtes ou avec hôtes défavorables. C'est pourquoi le fait que les œufs et larves des parasites se trouvent toujours ou le plus souvent dans des hôtes favorables à leur développement constitue toujours un argument solide contre la théorie que les animaux trouvent leur nourriture par des mouvements faits au hasard, et a fortiori contre les formes mathématiques de cette théorie, malgré les résultats de certaines expériences superficielles publiés récemment.

est, théoriquement, sans limite. S'il y a un hôte dans chaque unité, et que chaque hôte attaqué ne produit qu'un seul parasite, les équations que l'on obtient sont:

$$n_{t+1} = n_t h e^{-ps_t}$$

$$P_{t+1} = n_t h \left(1 - e^{-ps_t}\right)$$

où

$$S = \frac{m}{u}$$

D'une façon générale, les courbes des populations de l'hôte et de son parasite sont ici de forme cyclique, mais il y a répétition des cycles comme avec les équations de Volterra. Seulement, ici, l'amplitude des cycles augmente et après une deuxième valeur *maxima*, les courbes tombent

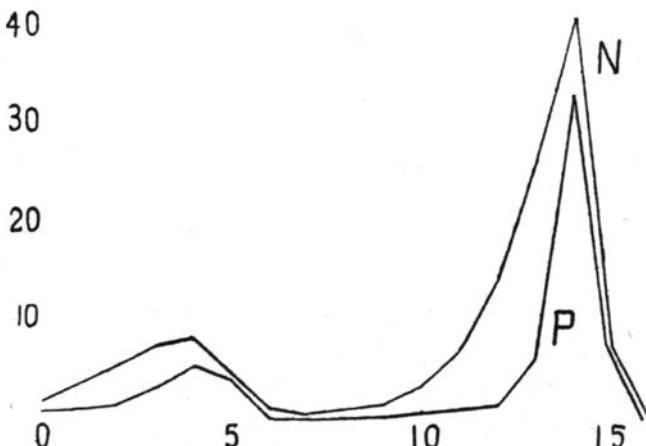


FIG. 14—Courbes des populations d'un hôte et de son parasite, dans le cas où le parasite trouve l'hôte en cherchant au hasard dans le milieu:
N=hôte, P=parasite.

au-dessous de la ligne de l'unité, ce qui indique, d'après les conventions adoptées, l'anéantissement des populations (Fig. 14). Toutefois, comme dans les cas précédents, leurs valeurs numériques ne tombent jamais à zéro.

D'autre part, pour chacun des cas que nous venons de citer, il y a une combinaison spéciale de valeurs donnant ce que les physiciens appellent l'*équilibre stable*, c'est-à-dire un état où les populations du prédateur et de la proie *restent fixes*. Ainsi, dans la dernière hypothèse examinée, si nous posons

$$S = \frac{\log h}{n(h-1)}$$

$$P = n(h-1)$$

les populations resteront stables, malgré le fait que le prédateur se développe toujours aux dépens de la proie. Mais dans ce cas, un déplacement

des valeurs de la position d'équilibre amène toujours le développement de cycles, qui se terminent par l'anéantissement de l'hôte et, ensuite, du parasite.

Les hypothèses que nous avons formulées ont certainement une grande généralité. Il semble donc qu'elles doivent se vérifier dans la nature, malgré l'irrégularité des événements. En ce qui concerne l'existence des cycles, on peut citer les affirmations de deux grands naturalistes, L. O. Howard, de Washington et P. Marchal, de Paris. «Chez toutes les larves des Lépidoptères très nuisibles, a dit Howard, nous voyons constamment une grande fluctuation numérique: le parasite se multiplie rapidement après une augmentation de l'espèce-hôte, la rattrape éventuellement et la fait descendre au bas point d'une autre période d'accroissement». «L'espèce parasite, affirme Marchal, présente une courbe d'évolution numérique qui lui est propre et qui côtoie celle de l'hôte pendant la période ascendante; il arrive un moment où la courbe du parasite rencontre celle de l'hôte et il en résulte une chute brusque verticale des deux courbes confondues, qui marquerait l'extermination de l'hôte entraînant celle du parasite, si une condition adaptive spéciale de l'espèce-hôte n'intervenait»; cette condition adaptive étant la grande variabilité dans la durée nécessaire au développement de l'individu, ce qui fait que tous les hôtes ne sont pas exposés à l'attaque des parasites. Une réduction brusque et catastrophique du nombre des insectes nuisibles, par suite de la multiplication de ses parasites à ses dépens, a souvent été constatée.

Jusqu'ici nous nous sommes contentés de formuler des théories mathématiques de la multiplication des organismes *que nous éprouvons ensuite* en comparant les résultats que l'on peut en tirer, avec les événements qui se déroulent dans la nature. Mais nous pouvons aussi partir d'une série de données numériques fournies par l'observation directe de la nature, et essayer de construire une théorie mathématique en conformité avec ces données. Les études de ce genre, basées sur des observations détaillées, sont naturellement assez compliquées. Nous nous contenterons donc d'exposer un exemple tiré du domaine de l'entomologie. Il s'agit de la distribution des œufs d'un Hyménoptère parasite *Collyria calcitrator*, dans la population de son hôte *Cephus pygmaeus*. Ce dernier est un insecte nuisible, appartenant au groupe des Tenthredes, ou mouches à scie, qui vit à l'état larvaire dans les tiges du blé. Il est européen mais une espèce voisine fait presque tous les ans de grands ravages dans l'ouest du Canada où le parasite *Collyria calcitrator* n'existe pas. Dans l'espoir de réduire les dégâts, le Service fédéral entomologique du Canada a importé *Collyria* qui a été distribué en quantité dans l'ouest pendant plusieurs années. Pendant les études préliminaires faites en Angleterre, les entomologistes de mon service ont examiné, d'une façon minutieuse, la distribution des larves du parasite à travers la population de *Cephus*. Environ 4,000 chenilles de la Tenthredine ont été disséquées et le nombre de larves parasites dans chaque chenille, soigneusement noté. Voici les résultats de ces dissections¹.

¹ G. SALT, Bull. Ent. Research, Vol. XXIII, 1932.

En additionnant le nombre de parasites, on trouve que 3,594 larves de ces derniers ont été distribuées à travers une population de 3,910 chenilles de l'hôte. Si les parasites ne choisissaient que des chenilles non parasitées, presque 92% des hôtes auraient été attaqués. Si les œufs du parasite étaient distribués au hasard à travers une population d'hôtes identiques,

le parasitisme probable serait donné par la formule $Y = (1 - e^{-\frac{x}{n}})$ comme 59.4% environ. En fait, le pourcentage de chenilles parasitées était de 69.3% environ. Il semble donc que les œufs du parasite ne sont pas distribués au hasard à travers la population de l'hôte; mais d'autre part, il est certain que la femelle ne choisit pas seulement les hôtes non parasités.

Pour pouvoir serrer le problème de plus près, il faut considérer la distribution détaillée.

Si les œufs étaient distribués au hasard, le nombre probable d'hôtes qui reçoit p parasites lorsque x œufs sont distribués parmi N hôtes, est donné par la série de Poisson, à savoir:

$$\frac{1}{|p|} \left(\frac{X}{N} \right)^p N e^{-\frac{X}{N}}$$

Ainsi, lorsque 3,594 parasites sont distribués au hasard à travers 3,910 hôtes, le nombre probable recevant 1 parasite sera

$$\frac{1}{|1|} \left(\frac{3594}{3910} \right)^1 3910 e^{-\frac{3594}{3910}}$$

$$= 3594 e^{-.92}$$

$$= 1432 \text{ environ.}$$

Les distributions calculée et réelle sont données dans la table suivante:

Nombre de larves parasites dans un hôte.....	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Nombre calculé d'hôtes .	1430	1380	660	203	46	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Nombre réel d'hôtes	1198	2195	332	98	49	18	7	4	5	2	0	1	0	0	0	1	

Ce qui confirme le résultat basé sur le chiffre global dans ce sens que le nombre de chenilles avec un seul œuf est bien plus grand qu'il le serait dans une distribution faite au hasard; par contre, le nombre de chenilles avec plusieurs œufs serait, en général, moins grand si la distribution était faite au hasard.

Toutefois, il est clair que ni l'une ni l'autre des deux hypothèses qui peuvent être nettement formulées à présent: c'est-à-dire la distribution des œufs au hasard, et le choix exclusif d'hôtes non parasités, ne corres-

pond exactement aux faits. D'autre part, l'idée d'une *tendance*, chez la femelle parasite, à rejeter les hôtes déjà parasités, est bien trop vague pour expliquer la série précise des chiffres donnés par la dissection.

Le problème a donc été remis à l'étude par un des travailleurs de mon laboratoire, qui a examiné successivement une série d'hypothèses (35). D'abord, on a établi les rapports numériques entre les populations de l'hôte et de son parasite, pendant la saison, en se basant sur les résultats des collections et des élevages. Ensuite, on a supposé que le parasite sait distinguer entre les hôtes parasités et les hôtes non-parasités, mais que le choix qu'il fait, chaque fois qu'il dépose un œuf, dépend du rapport numérique à ce moment, entre les hôtes parasités et les hôtes non parasités. L'idée fondamentale ici est que la difficulté croissante de trouver un hôte non parasité va contrarier sa préférence pour un hôte non parasité. En donnant au rapport entre hôtes parasités et non parasités une valeur arbitraire de 4, on a obtenu la distribution de parasites indiquée par la table suivante.

Nombre de larves parasites dans un hôte.....	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Nombre calculé d'hôtes .	1191	2206	333	94	46	19	8	5	3	2	0	1	0	0	0	0	1	0
Nombre réel d'hôtes	1198	2195	332	98	49	18	7	4	5	2	0	1	0	0	1	0	0	1

Comme on le voit, la courbe des valeurs suit *d'une façon tout à fait remarquable* la courbe des chiffres obtenus par la dissection. On peut donc affirmer qu'une théorie mathématique satisfaisante a été formulée pour expliquer la reproduction du parasite *Collyria* aux dépens de son hôte la Tenthrède, *Cephus pygmaeus*; et que cette théorie est basée non seulement sur les données générales a priori, mais sur les données numériques obtenues par l'*observation directe de la nature*. Les chiffres que l'on déduit de la théorie correspondent, presque exactement, aux chiffres tirés du monde réel et ils se suivent dans le même ordre; que peut-on demander de plus? Il semble que la théorie a été rigoureusement vérifiée, et qu'elle doit nous permettre la prédiction certaine des événements dans la nature.

Essayons à présent de résumer, en quelques mots, du point de vue du bio-mathématicien, les résultats de cette étude. Nous avons réussi d'une part, semble-t-il, à construire des théories mathématiques où les rapports réels sont reproduits, et qui ont une si grande généralité que rien ne peut leur échapper. D'autre part, nous avons pu formuler des hypothèses mathématiques d'où l'on peut déduire des *chiffres*, des nombres, qui correspondent à peu de chose près, sinon exactement, aux résultats des mesures prises dans le monde réel. Ne sommes-nous donc pas autorisés à dire que la théorie mathématique des populations est coextensive aux événements réels et nous permet de les prédire avec certitude?

W. R. THOMPSON.