

Étude du model Lotka-Volterra

Robin Botrel, Axel Carpentier

*Université Paul Sabatier
Toulouse, France*

28 Decembre, 2022

CONTENTS

I Introduction

1	Le model classique proie prédateur	1
2	Généralisation	2

II Le cas 2D

1	Une étude des bifurcations	1
---	--------------------------------------	---

III Chaos en 4D

1	introduction aux attracteurs	1
2	bifurcations	2
3	Cycle limite	3
4	Exposant de Liapounov	4
5	Bassin d'attraction	5

IV Conclusion

V Annexes

VI bibliographie

I INTRODUCTION

CETTE étude des équations de prédation de Lotka-Volterra s'effectue dans le cadre d'une unité d'enseignement ouverte de la licence de mathématique de l'université Paul Sabatier. Nous allons partir d'un exercice vu en cours d'équations différentielles ordinaires (EDO), pour ensuite s'éloigner des frontières de ce cours et voir ce que peut offrir la discipline.

1 Le model classique proie prédateur

Les équations de Lotka-Volterra qualifient un système d'équations différentielles non linéaires, historiquement développées au début du 20ème siècle pour modéliser les interactions entre espèces et plus particulièrement entre 2 espèces : une proie et un prédateur, elles sont un exemple classique d'EDO. Le système est décrit équation 1. [3]

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(t) (\alpha - \beta y(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) (\delta x(t) - \gamma) \end{cases} \quad (1)$$

UN PEU D'HISTOIRE DES MATHÉMATIQUES

Dans sa publication de 1920 (c'est la première apparition sous cette forme de l'équation 1), Lokta introduit son model comme un simple cas particulier d'interaction entre deux espèces : La source de nourriture de l'espèce 1 (notée S_1) est en excès et peut donc être considérée constante sur la période

donnée. l'espèce S_2 se nourrit exclusivement de S_1 . Il introduit son raisonnement, X_i est la masse de l'espèce S_i :

$$\begin{aligned} 1 & \left[\begin{array}{l} \text{Variation de } X_1 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] = \left[\begin{array}{l} X_1 \text{ engendré} \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] \\ 2 & - \left[\begin{array}{l} X_1 \text{ détruit par } X_2 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] - \left[\begin{array}{l} \text{autre perte de } X_1 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] \\ 3 & \left[\begin{array}{l} \text{Variation de } X_2 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] = \left[\begin{array}{l} X_2 \text{ engendré par l'ingestion de } X_1 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] \\ 5 & - \left[\begin{array}{l} \text{autre perte de } X_2 \\ \text{par unité de temps} \end{array} \right] \end{aligned} \quad (2)$$

Pour translater ce raisonnement en un système d'EDO, il va faire de nouvelles assumptions, citons Lotka :

Pour de petits changements, le taux de formation de nouvelle matière d'une espèce donnée d'organisme dans des conditions déterminées est proportionnel à la masse existante de cette espèce. En d'autres termes, la croissance de la matière vivante est un processus typiquement "autocatakinetic". [...]. La proportionnalité ne s'applique pas aux grandes variations de X_1 , X_2 , ce qui est dûment pris en compte dans la mesure où A'_1 , est une fonction de X_1 , X_2 . [...]. De même, la masse de S_1 détruite par S_2 qui s'en nourrit sera, pour de petites variations, proportionnelle à X_2 et aussi à X_1 . Ce terme a donc été défini sous la forme $B_1 X_1 X_2$. Ici encore, les écarts de proportionnalité sont pris en charge par les variations de B_1 avec X_1 et X_2 , variables dont B_1 est une fonction.

$$\begin{aligned} \frac{dX_1(t)}{dt} &= A'_1 X_1 - B_1 X_1 X_2 - A''_1 X_1 \\ \frac{dX_2(t)}{dt} &= A_2 X_1 X_2 - B_2 X_2 \end{aligned} \quad (3)$$

Il construit sa translation vers un système d'EDO sur l'idée de proportionnalité mais tout en traitant cette proportionnalité comme des fonctions du temps. Durant toute la publication il n'envisage pas d'en faire des constantes. C'est Volterra qui en 1926 dans des lettres à Umberto D'Ancona, décrit la même équation mais tel que AB soit fixes, c'est l'équation que l'on a décrite eq.1. Volterra ne semble pas connaître les résultats précédents de Lotka. [volterra1926]

Prenons le temps d'étudier certaines propriétés de ce système non linéaire, ces propriétés seront valables pour les généralisations présentés dans la prochaine section. Premièrement, L'EDO est sous formes résolues. Posons $F(t, x, y) = (F_1, F_2) = (x(\alpha - \beta y), y(\delta x - \gamma))$, Les fonctions $F_1(x, y)$ et $F_2(x, y)$ sont des polynômes à plusieurs indéterminées, il en découle la propriété de régularité \mathcal{C}^∞ . Les solutions de l'EDO étant \mathcal{C}^1 leur régularité est transmise à la fonction $F(t, x, y)$ en t, la variable n'intervenant pas explicitement. Les solutions

sont alors \mathcal{C}^2 car elles sont l'intégrale d'une fonction \mathcal{C}^1 : $(x, y)(t) - (x, y)(0) = \int_0^t F(s, x, y)ds$, en continuant ce raisonnement on en déduit que les solutions sont \mathcal{C}^∞ .

On peut alors, dans le cas d'un problème de Cauchy, affirmer l'unicité et l'existence de la solution, $F(t, x, y)$ étant infiniment dérivable, cela implique sa continuité en t ainsi que d'être localement lipschitzienne en (x, y) . Pour rappel un problème de Cauchy consiste à se donner une EDO et un vecteur de conditions initiales, ici de taille 2 (EDO de degré 1 et de dimension 2). Les conditions initiales seront majoritairement étudiées dans le quartier positif du plan $(\mathbb{R}^+)^2$ pour des raisons historiques d'utilisation de ce modèle en écologie des populations. Nous étudierons dans les détails les points fixes et les propriétés d'un tel système dans la section II. En ouverture nous pouvons cependant simuler quelques trajectoires de L'EDO définie eq.1.

2 Généralisation

Comme de nombreux modèles, les équations de Lokta-Volterra ont de nombreuses limitations. Les biologistes et écologistes ont proposés des améliorations, dans un premier temps en ajoutant un modèle logistique pour limiter la croissance exponentielle des populations, limités non plus par le prédateur ou la proie mais par un environnement à ressources finies. Ce nouveaux modèles présentée équation 4, se nomme le modèle compétitif (de Lokta-Volterra).

$$\begin{cases} \frac{dx(t)}{dt} = x(t) (a - by(t) - cx(t)) \\ \frac{dy(t)}{dt} = y(t) (dx(t) - e - fy(t)) \end{cases} \quad (4)$$

Dans un même temps, les interactions furent étendues à N espèces, l'EDO se décrit vectoriellement et ses paramètres sont concentrés dans un vecteur définissant l'évolution de la population sans interaction et d'une matrice décrivant les interactions entre espèces et avec l'environnement (modélisé par la diagonale de la matrice). C'est le modèle généralisé de Lotka-Volterra décrit eq.5.

Soit une espèce i et une espèce j , si les coefficients $A_{i,j}$ et $A_{j,i}$ sont de signe négatif, l'interprétation communément admise est une compétition directe entre ces deux espèces, par exemple pour une même ressource. Si les signes sont distincts c'est une interaction proie-prédateur, finalement si les deux signes sont positifs il peut s'agir d'entraide mais le modèle possède des limitations dans ce cas, principalement car cela reconduit à des comportements de croissance exponentielle.

$$\frac{d}{dt} X(t) = X(t) (R + AX(t)) \quad (5)$$

Dans la prochaine section nous allons nous arrêter sur le cas à deux espèces du modèle généralisé qui, malgré son faible nombre d'espèces, exhibe des comportements intéressants. Malheureusement, nous n'allons pas étudier ce cas dans toute sa généralité, limité par son nombre de paramètres, au nombre de 6 (pouvant tomber jusqu'à 4 avec des changements de variables).

II LE CAS 2D

Plusieurs visualisations du système : trajectoire (flow?), Champ vectoriel (def), colorbar norme2 de $f(X)$... Quels sont les informations que nous pouvons tirer d'un modèle généralisé de Lotka-Volterra, contrairement à certaines EDO il n'est

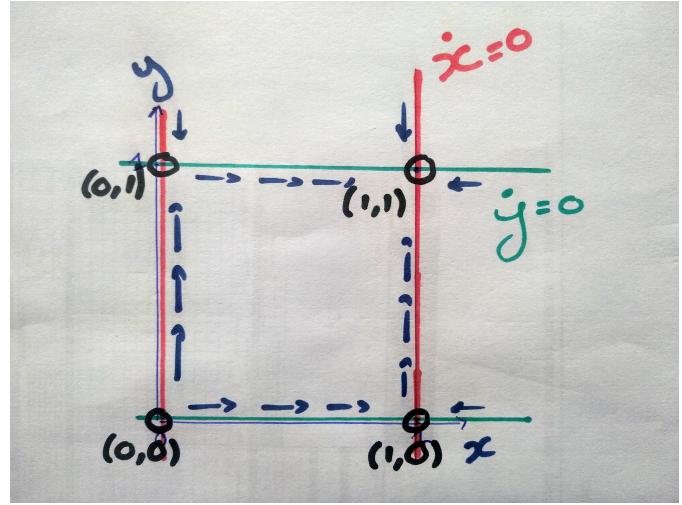


Figure 1. dessin

pas possible ici de trouver une solution analytique. Il est néanmoins possible de déterminer de nombreuses propriétés du système analytiquement, en particulier les points d'équilibres ou fixes du système sont l'ensemble des $(x, y) \in \mathbb{R}^2$ où $F(x, y) = 0$. Toute trajectoire avec des conditions initiales hors d'un point fixe ne peut l'atteindre en un temps fini, la fonction constante $(x(t), y(t)) = (x, y)$ est solution et est unique comme montré précédemment. En dynamique des populations, l'isocline i moins restrictive que les points fixes est l'ensemble des points tel que la composante F_i soit nulle.

$$R = \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \quad A = -\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \quad (6)$$

Appliquons ces outils à un cas très simple, l'équation 5 muni des paramètres définis eq.6. On obtient en fait deux équations logistiques découpées, il n'y a pas d'interactions entre les espèces. Étudions la première isocline, $x(1-x) = 0$ deux solutions s'offrent à nous $x = 0$ et $x = 1$, les courbes sont donc des droites verticales d'abscisse 0 et 1. La seconde isocline est similaire, les solutions sont $y = 0$ et $y = 1$. Sur la première isocline $\dot{x} = 0$, le champs vectoriel est donc dirigé selon y et le sens du vecteur dépend de l'ordonnée $\dot{y} = y(1-y)$ strictement positif $\forall 0 < y < 1$. On décompte 4 points fixes $(0,0), (0,1), (1,0), (1,1)$ qui résultent de l'intersection des isoclines. Ces informations sont présentées sur le graphe fig.1. Vient ensuite l'outil numérique, très puissant dans l'étude des EDO, il introduit cependant de nombreuses approximations. Dans un premier temps il est intéressant d'afficher le champs vectoriel associé à l'EDO, à chaque point (x, y) du plan on associe un vecteur égal à $F(x, y)$, se sont les dérivées tangentes à la trajectoire, la norme des vecteurs est encodée par la couleur pour faciliter la lisibilité de la figure. On peut aussi tracer des trajectoires par une méthode pas à pas, $(x_{t+dt}, y_{t+dt}) = dt * F(x_t, y_t) + (x_t, y_t)$ on répète alors l'opération un grand nombre de fois avec dt un pas de temps suffisamment petit, c'est la méthode d'Euler explicite. Dû aux nombreuses limitations de cette méthode nous utilisons l'algorithme de Runge Kutta qui offre

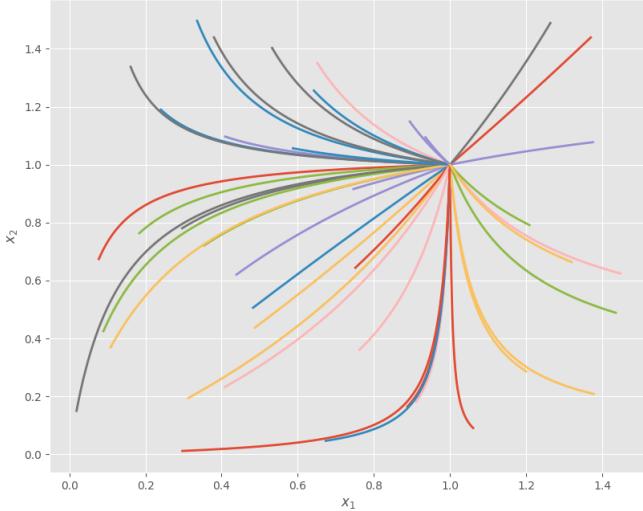


Figure 2. traj

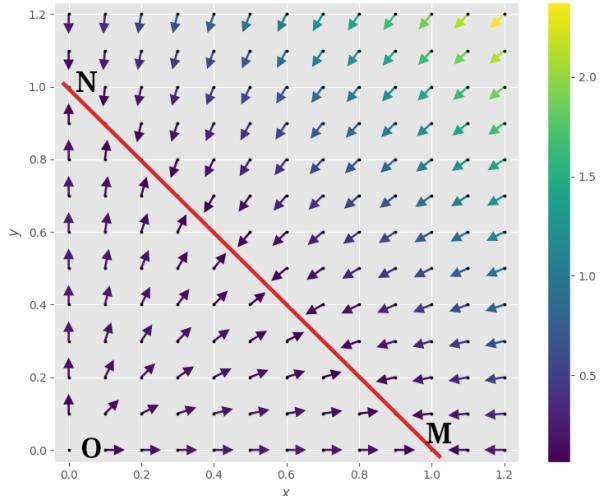


Figure 4. test

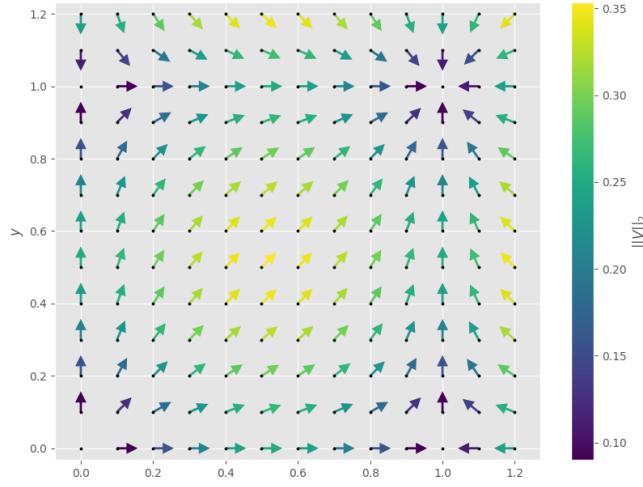


Figure 3. vf

$$R = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix} \quad A = -\begin{bmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 1 \end{bmatrix} \quad (7)$$

1 Une étude des bifurcations

Le système défini par 7 possède un comportement étonnant dépendant de la non inversibilité de A . L'étude des bifurcations a pour objectif d'étudier l'évolution d'un système dynamique (entre autres ses points d'équilibres) en fonction d'un ou plusieurs paramètres autour d'un changement majeur du système. Il est intéressant dans notre cas d'introduire un paramètre dans A , rendant $A(s)$ inversible $\forall s \in \mathbb{R} \setminus \{1, -1\}$, $|A(s)| = 1 - s^2 \neq 0$.

$$R = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix} \quad A(s) = -\begin{bmatrix} 1 & s \\ s & 1 \end{bmatrix} \quad (8)$$

Étudions les points d'équilibres et leurs stabilités de ce système paramétrique 9.

$$\begin{aligned} X(R + AX) &\stackrel{!}{=} 0 \wedge (x_1 = 0 \vee x_2 = 0) \Rightarrow (X = (0, 0)(O) \vee X = (1, 0)(M) \vee X = (0, 1)(N)) \\ X(R + AX) &\stackrel{!}{=} 0 \wedge (x_1 \neq 0 \wedge x_2 \neq 0 \wedge s = 1) \Rightarrow x_2 = 1 - x_1 \\ X(R + AX) &\stackrel{!}{=} 0 \wedge (x_1 \neq 0 \wedge x_2 \neq 0 \wedge s = -1) \Rightarrow X = \emptyset \\ X(R + AX) &\stackrel{!}{=} 0 \wedge (x_1 \neq 0 \wedge x_2 \neq 0 \wedge s \neq \pm 1) \Rightarrow X = -A^{-1}R \\ &= \frac{1}{1 - s^2} \begin{bmatrix} 1 & -s \\ -s & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix} = \frac{1}{1 + s} \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \end{bmatrix} \quad (S) \end{aligned} \quad (9)$$

$$\begin{aligned} J(f)_X &= \begin{bmatrix} r_1 - 2x_1 - sx_2 & -sx_1 \\ -sx_2 & r_2 - 2x_2 - sx_1 \end{bmatrix} \\ J(f)_O &= \begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

$$particular J(f)_M = \begin{bmatrix} -1 & -s \\ 0 & 1 - s \end{bmatrix} \quad (10)$$

$$J(f)_N = \begin{bmatrix} 1 - s & 0 \\ -s & -1 \end{bmatrix}$$

$$J(f)_{S, s \neq \{1, -1\}} = \frac{1}{1 + s} A(s)$$

À l'aide des Jacobiniennes, nous pouvons étudier la stabilité de ces points fixes et donc le comportement local des trajectoires. Soit F un des points fixes. f étant C^∞ effectuons un développement de Taylor à l'ordre 1 en F , sachant que $f(t, F) = 0$.

$$f(t, F + H) = J(f)_F H + \mathcal{O}(\|H\|^2) \quad (11)$$

En négligeant les termes d'ordres strictement supérieurs à un, on obtient une nouvelle équation différentielle linéaire, valable localement en F .

$$\frac{dF + H}{dt} = \frac{dH}{dt} = J(f)_F H \quad (12)$$

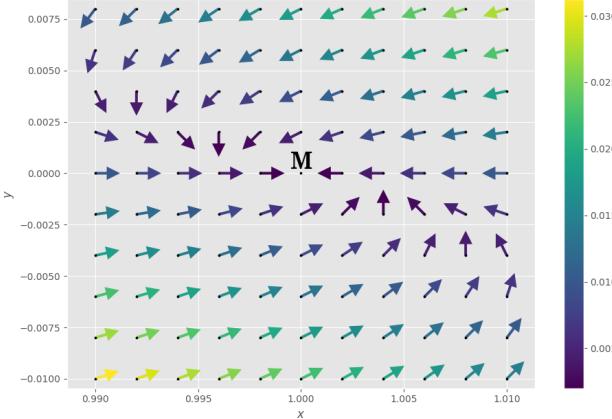


Figure 5. test

Commençons l'analyse des points fixes par le point O dont la matrice jacobienne est invariante par s et est diagonale. On obtient alors le système d'EDO linéaire suivant :

$$\begin{cases} \frac{dh_1(t)}{dt} = h_1(t) \\ \frac{dh_2(t)}{dt} = h_2(t) \end{cases} \quad (13)$$

la solution analytique de l'équation 13 est $H(t) = \exp(t)Id_2H_0$, autrement dit le point fixe O est expansif, les trajectoires s'éloigne de ce point.

$J(f)_M$ et $J(f)_N$ sont diagonalisables $\forall s \neq 2$, cette information est déductible de l'étude de $\text{Det}(J(f)_M - XId_2) = (1-s-X)(1+X)$, le polynôme est scindé à racine simple $\forall s \neq 2$, dans le cas où $s = 2$ le polynôme caractéristique $(1+X)^2$ est minimale. Soit $s = 2$, résolvons l'EDO par cascade $h_2(t) = C \exp(-t)$ puis $h_1 = -2Ct \exp(-t) + D \exp(-t)$. Le comportement obtenu s'observe numériquement en affichant le champ vectoriel autour de M (fig 5).

Soit $s \neq 2 \Rightarrow \exists P \in GL(\mathbb{R}), D \in \mathcal{M}(\mathbb{R})$ diagonal, $M = P^{-1}DP$ on a alors $\frac{dY}{dt} = DY$ avec $Y(t) = PH(t)$ $\lambda_{1,2}$ les valeurs propres, déterminant et trace sont invariants par changement de base et peuvent nous informer sur le signe des valeurs propres en dimension 2.

- $s > 1 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_M) > 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_M) < 0 \Rightarrow \lambda_i < 0$ **point stable**
- $s = 1 \Rightarrow \lambda_1 = 0 \wedge \lambda_2 = -1$
- $1 > s > 0 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_M) < 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_M) > 0 \Rightarrow \lambda_1 < 0 \wedge \lambda_2 > 0$ **point selle**
- $s = 0 \Rightarrow \lambda_1 = -1 \wedge \lambda_2 = 1$ **point selle**
- $s < 0 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_M) < 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_M) > 0 \Rightarrow \lambda_1 < 0 \wedge \lambda_2 > 0$ **point selle**

Le cas du point fixe N est similaire au point M. Intéressons nous maintenant au point S. Vérifions que $\forall s \in \mathbb{R} \setminus \{1, -1\}$ $J(f)_S$ diagonalisable. $\text{Det}(J(f)_S - XId_2) = \frac{1}{1+s}(\frac{1-s}{1+s} + X)(1+X)$ le polynôme est scindé à racine simple $\forall s \neq 0$ dans le cas

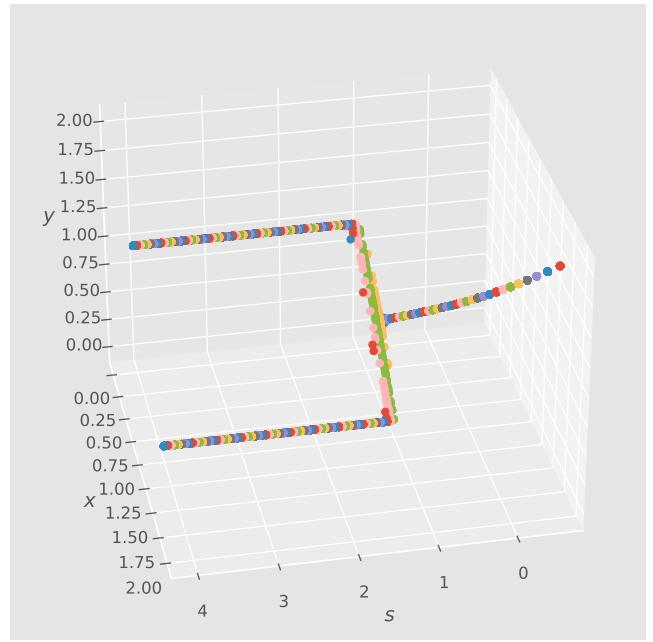


Figure 6. test

où $s = 0$ la jacobienne est diagonale. Finalement, $J(f)_S$ est diagonalisable $\forall s \in \mathbb{R} \setminus \{1, -1\}$. On peut alors étudier le signe du déterminant et de la trace en fonction de s : $\text{Det}(J(f)_S) = \frac{1-s}{1+s}$ et $\text{Tr}(J(f)_S) = \frac{-2}{1+s}$.

- $s > 1 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_S) < 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_S) < 0 \Rightarrow \lambda_1 < 0 \wedge \lambda_2 > 0$ **point selle**
- $1 > s > -1 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_S) > 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_S) < 0 \Rightarrow \lambda_i < 0$ **point stable**
- $s < -1 \Rightarrow \text{Det}(J(f)_S) < 0 \wedge \text{Tr}(J(f)_S) > 0 \Rightarrow \lambda_1 < 0 \wedge \lambda_2 > 0$ **point selle**

On a obtenu toutes les informations nécessaires à la production d'un diagramme des bifurcations de notre système défini eq.9. Sur la figure 7, nous avons produit un schéma de l'évolution des points fixes en fonction de $s \in [-1, 4]$, pour nous limité à un diagramme à deux dimensions nous avons pris en ordonnée la norme 1 $\|X\|_1$ de la position des points fixes. Il est intéressant de le comparer à son pendant numérique. La figure 6 est le résultat de l'évolution d'une centaine de points tel que $(x_0, y_0) \in [0, 1]$ et cela pour chaque valeur de $s \in [-0.5, 4]$. On retrouve bien la stabilité de M et N pour $s > 1$ et la stabilité de S pour $(-1 <)s < 1$.

Le comportement que l'on vient d'étudier est intéressant, mais c'est dans les dimensions supérieures des équations de Lotka-Volterra que se déploient les phénomènes les plus fascinants. Une partie de l'explication de la pauvreté des phénomènes en 2D se trouve dans l'unicité des solutions, les trajectoires ne peuvent se couper, ce qui est très limitant en 2D, mais facile à contourner en dimension supérieure. Nous allons donc étudier un système à 4 espèces en interactions directes dans cette prochaine section.

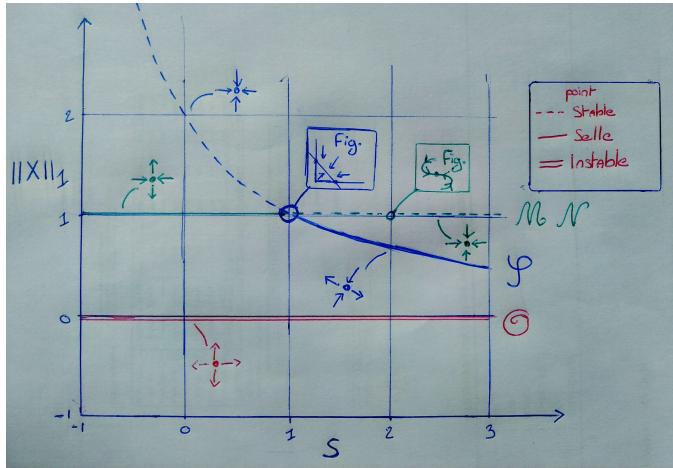
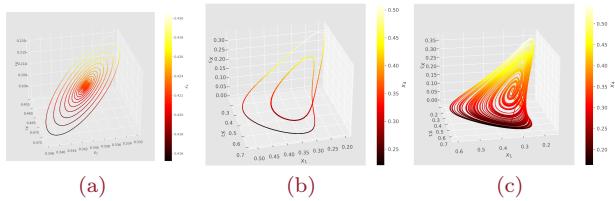


Figure 7. test


 Figure 8. (a) $S = 0.8$ (b) $S = 0.95$ (c) $S = 1$

III CHAOS EN 4D

1 introduction aux attracteurs

dimension d'apparition

$$R = \begin{bmatrix} 1 \\ 0.72 \\ 1.53 \\ 1.27 \end{bmatrix} \quad A = - \begin{bmatrix} 1 & 1.09 & 1.52 & 0 \\ 0 & 0.72 & 0.3168 & 0.9792 \\ 3.5649 & 0 & 1.53 & 0.7191 \\ 1.5367 & 0.6477 & 0.4445 & 1.27 \end{bmatrix} \quad (14)$$

2 bifurcations

$$R = \begin{bmatrix} 1 \\ 0.72 \\ 1.53 \\ 1.27 \end{bmatrix} \quad A = - \begin{bmatrix} 1 & 1.09s & 1.52s & 0 \\ 0 & 0.72 & 0.3168s & 0.9792s \\ 3.5649s & 0 & 1.53 & 0.7191s \\ 1.5367s & 0.6477s & 0.4445s & 1.27 \end{bmatrix} \quad (15)$$

3 Cycle limite

$$R = \begin{bmatrix} 1 \\ 0.72 \\ 1.53 \\ 1.27 \end{bmatrix} \quad A = - \begin{bmatrix} 1 & 1.0355 & 1.444 & 0 \\ 0 & 0.72 & 0.30096 & 0.93024 \\ 3.386655 & 0 & 1.53 & 0.683145 \\ 1.459865 & 0.615315 & 0.422275 & 1.27 \end{bmatrix} \quad (16)$$

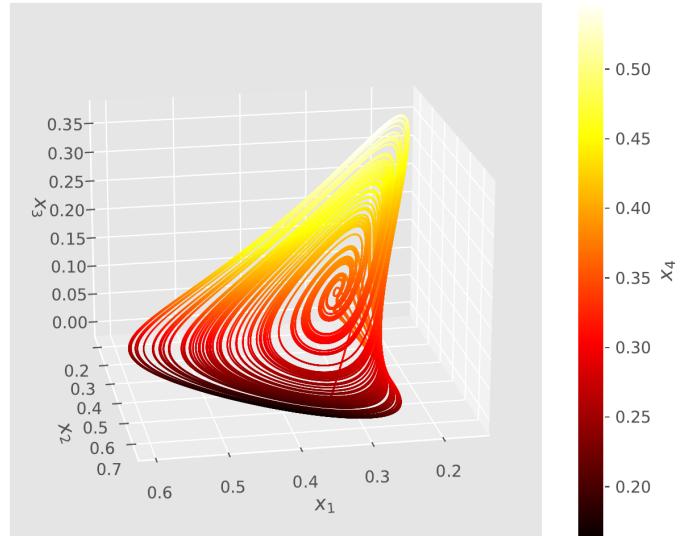


Figure 9. attracteur étrange défini par XXX

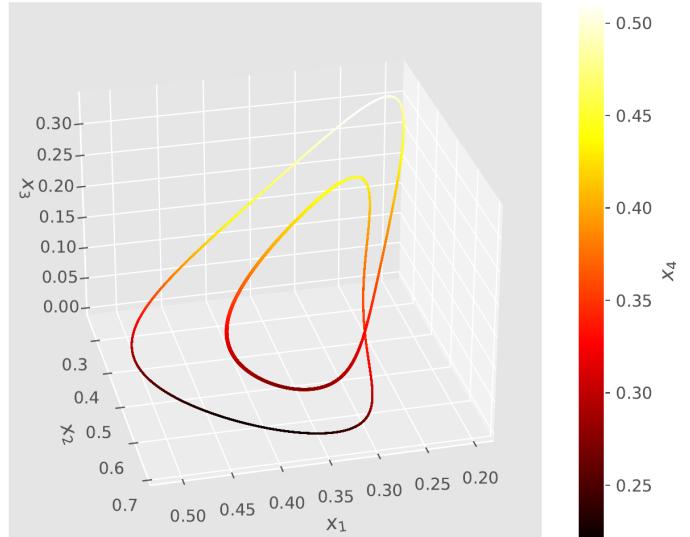


Figure 10. cycle limite défini par XXX

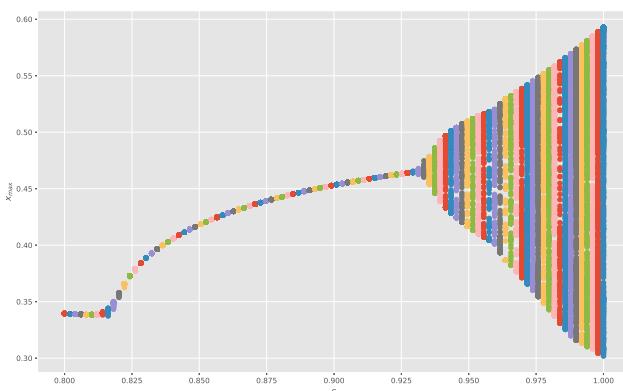


Figure 11. test

- [4] Alfred J Lotka. "Contribution to the theory of periodic reactions". In: *The Journal of Physical Chemistry* 14.3 (1910), pp. 271–274.
- [5] Lionel Roques and Mickaël D Chekroun. "Probing chaos and biodiversity in a simple competition model". In: *Eco-logical Complexity* 8.1 (2011), pp. 98–104.
- [6] JA Vano et al. "Chaos in low-dimensional Lotka–Volterra models of competition". In: *Nonlinearity* 19.10 (2006), p. 2391.

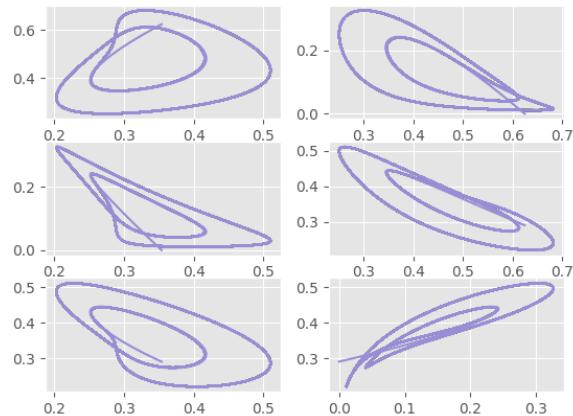


Figure 12. test

4 Exposant de Liapounov

5 Bassin d'attraction

IV CONCLUSION

V ANNEXES

VI BIBLIOGRAPHIE

REFERENCES

- [1] Immanuel M Bomze. "Lotka–Volterra equation and replicator dynamics: a two-dimensional classification". In: *Biological cybernetics* 48.3 (1983), pp. 201–211.
- [2] Immanuel M Bomze. "Lotka–Volterra equation and replicator dynamics: new issues in classification". In: *Biological cybernetics* 72.5 (1995), pp. 447–453.
- [3] Alfred J Lotka. "Analytical note on certain rhythmic relations in organic systems". In: *Proceedings of the National Academy of Sciences* 6.7 (1920), pp. 410–415.