

TRAVAIL PERSONNEL
Processus Stochastiques en Physique
PHYS-F446

Extinctions dans un modèle de prédation cyclique
de type " pierre papier ciseaux "

Cédric SCHOONEN

28 mai 2020

Table des matières

| | | |
|---|--|----|
| 1 | Présentation du modèle étudié | 2 |
| 2 | Dynamique macroscopique | 2 |
| 3 | Dynamiques micro et mésoscopiques | 3 |
| 4 | Développement de Kramers-Moyal de l'équation maîtresse | 5 |
| 5 | Réduction à un processus radial | 6 |
| 6 | Problème de première sortie d'un intervalle | 7 |
| 7 | Calcul numérique du temps moyen d'extinction | 10 |
| 8 | Simulation du système | 11 |

1 Présentation du modèle étudié

CHANGER CETTE SECTION EN PROPRE INTRODUCTION ?

Dans ce travail, nous nous intéressons à un modèle de prédation de type "pierre papier ciseaux". Dans ce modèle, trois espèces A, B, C cohabitent et forment un réseau de prédation cyclique. Nous pouvons représenter les interactions du modèles par les réactions



où le paramètre k est la fréquence des interactions entre deux individus. Le nombre total d'individus $N = A + B + C$ est conservé dans cette dynamique. Nous avons ici symbolisé le nombre d'individus de chaque espèce par le même symbole A, B ou C employé pour désigner l'espèce.

2 Dynamique macroscopique

Dans limite macroscopique, i.e. $N \rightarrow \infty$, le système obéit aux équations dynamiques
montrer limite eq maîtresse/FP ?

$$\begin{aligned}\dot{a} &= ka(b - c), \\ \dot{b} &= kb(c - a), \\ \dot{c} &= kc(a - b),\end{aligned}\tag{2}$$

où nous avons noté en lettre minuscule la fraction d'individus de chaque espèce, i.e. $a = A/N$. La conservation du nombre d'individus montre que l'espace des phases est contenu dans le plan : $a + b + c = 1$. Les trajectoires engendrées par les équations 2 sont représentées sur la figure 1.

La dynamique macroscopique possède deux invariants, ce qui le rend intégrable exactement. Le premier est trivial et est donné par la loi de conservation $a + b + c = 1$. Le second est le produit $\rho = abc$, en effet

$$\begin{aligned}\frac{d\rho}{dt} &= \dot{a}bc + a\dot{b}c + ab\dot{c} \\ &= ka(b - c) + kb(c - a) + kc(a - b) \\ &= 0\end{aligned}\tag{3}$$

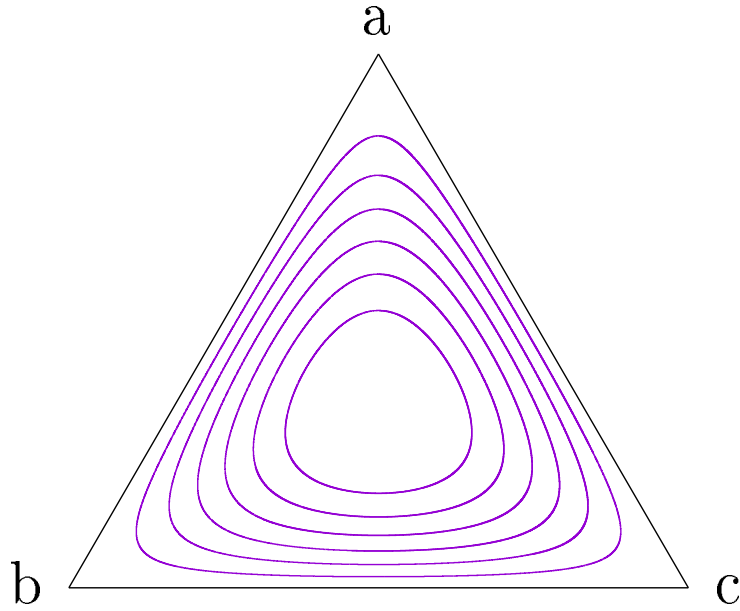


FIGURE 1 – Trajectoires macroscopiques dans l'espace des phases du système.

Généralisation d espèces

Deux hamiltoniens H0 et H1 ??

3 Dynamiques micro et mésoscopiques

La dynamique microscopique est un processus de Markov pour lequel un état du système $\{A, B, C\}$ subit les transitions

$$\begin{aligned}
 \{A, B, C\} &\longrightarrow \{A + 1, B - 1, C\} & \text{fréquence} &= k AB, \\
 \{A, B, C\} &\longrightarrow \{A, B + 1, C - 1\} & \text{fréquence} &= k BC, \\
 \{A, B, C\} &\longrightarrow \{A - 1, B, C + 1\} & \text{fréquence} &= k CA.
 \end{aligned} \tag{4}$$

L'équation maîtresse associée est

$$\begin{aligned}
 \frac{d}{dt} P_t(A, B, C) &= k (A - 1)(B + 1) P_t(A - 1, B + 1, C) - k AB P_t(A, B, C) \\
 &\quad + k (B - 1)(C + 1) P_t(A, B - 1, C + 1) - k BC P_t(A, B, C) \\
 &\quad + k (C - 1)(A + 1) P_t(A + 1, B, C - 1) - k CA P_t(A, B, C).
 \end{aligned} \tag{5}$$

Au contraire de la dynamique macroscopique déterministe, l'évolution microscopique ne préserve pas l'invariant $\rho = abc = ABC/N^3$. Le caractère aléatoire des trajectoires microscopiques mène finalement à l'extinction d'une des trois espèces, qui est irréversible.

En développant l'équation maîtresse en puissances de $\epsilon = 1/N$, on déduit l'équation de Fokker-Planck

$$\partial_t \Psi_t = -\partial_i(\mu_i \Psi_t) + \partial_i \partial_j (D_{ij} \Psi_t), \quad (6)$$

où $\Psi_t(a, b, c)$ est la densité de probabilité pour les fractions a, b, c ,

$$\Psi_t(a, b, c) = N^3 P_t(A, B, C) = \epsilon^{-3} P_t(a/\epsilon, b/\epsilon, c/\epsilon). \quad (7)$$

Cette équation décrit la dynamique du système à une échelle intermédiaire, que l'on pourrait qualifier de "mésoscopique". L'équation de Fokker-Planck s'obtient dans la limite de grand N , mais nous gardons encore des puissances de $1/N$ dans le terme de diffusion. Cette description garde donc le caractère aléatoire des trajectoires microscopiques. Ce niveau de description est approprié pour étudier des phénomènes d'origine stochastique, comme l'extinction d'une des espèces du modèle, en ayant la possibilité d'employer les outils de calcul différentiel, qui s'appliquent à une description en variables continues.

Il est important de souligner que l'échelle de temps apparaissant dans les équations maîtresse et de Fokker-Planck n'est pas la même. Pour formuler l'équation de Fokker-Planck ainsi, il est nécessaire d'absorber les paramètres k et N dans la variable temporelle (voir section suivante).

Les quantités μ_i et D_{ij} sont respectivement les vecteurs de dérive et la matrice de diffusion. Le vecteur de dérive est donné par

$$\boldsymbol{\mu}^T = [a(b-c) \quad b(c-a) \quad c(a-b)] \quad (8)$$

et la matrice de diffusion est

$$\mathbf{D} = \frac{\epsilon}{2} \begin{bmatrix} a(b+c) & -ab & -ac \\ -ab & b(c+a) & -bc \\ -ac & -bc & c(a+b) \end{bmatrix}. \quad (9)$$

L'équation différentielle stochastique associée est, selon la convention de Itô,

$$d\mathbf{r}_t = \boldsymbol{\mu}(\mathbf{r}_t) dt + \boldsymbol{\sigma}(\mathbf{r}_t) d\mathbf{W}_t, \quad (10)$$

où $\mathbf{r}_t = (a, b, c)$, $\mathbf{D} = \frac{1}{2} \boldsymbol{\sigma} \boldsymbol{\sigma}^T$, et \mathbf{W}_t est un processus de Wien de moyenne nulle et de variance unité.

4 Développement de Kramers-Moyal de l'équation maîtresse

On commence par exprimer l'équation maîtresse (eq 5) avec les variables "mésoscopiques" Ψ_t, a, b, c et $\epsilon = 1/N$. On obtient

$$\begin{aligned} \epsilon^3 \partial_t \Psi_t(a, b, c) = & k \left(\frac{a}{\epsilon} - 1 \right) \left(\frac{b}{\epsilon} + 1 \right) \epsilon^3 \Psi_t(a - \epsilon, b + \epsilon, c) \\ & - k \frac{a}{\epsilon} \frac{b}{\epsilon} \epsilon^3 \Psi_t(a, b, c) + p.c. , \end{aligned} \quad (11)$$

où nous avons symbolisé par *p.c.* les termes issus de permutations cycliques par rapport à a, b, c dans les termes déjà notés. Cette équation peut être réarrangée en

$$\frac{\epsilon^2}{k} \partial_t \Psi_t(a, b, c) = (a - \epsilon)(b + \epsilon) \Psi_t(a - \epsilon, b + \epsilon, c) - ab \Psi_t(a, b, c) + p.c. . \quad (12)$$

On développe ensuite en puissance de ϵ , en ne gardant que les termes d'ordre inférieur ou égal à deux. On commence par développer le produit $(a - \epsilon)(b + \epsilon)$,

$$\begin{aligned} \frac{\epsilon^2}{k} \partial_t \Psi_t(a, b, c) = & ab \Psi_t(a - \epsilon, b + \epsilon, c) + (a - b)\epsilon \Psi_t(a - \epsilon, b + \epsilon, c) \\ & - \epsilon^2 \Psi_t(a - \epsilon, b + \epsilon, c) - ab \Psi_t(a, b, c) + p.c. \end{aligned} \quad (13)$$

Ensuite, on développe les densités de probabilité en série de Taylor,

$$\begin{aligned} \frac{\epsilon^2}{k} \partial_t \Psi_t(a, b, c) = & \overbrace{ab \Psi_t(a, b, c)}^{\text{brun}} - ab \epsilon \partial_a \Psi_t(a, b, c) + ab \epsilon \partial_b \Psi_t(a, b, c) \\ & + \frac{\epsilon^2}{2} \partial_a^2 \Psi_t(a, b, c) + \frac{\epsilon^2}{2} \partial_b^2 \Psi_t(a, b, c) + \epsilon^2 \partial_a \partial_b \Psi_t(a, b, c) \\ & + \overbrace{(a - b)\epsilon \Psi_t(a, b, c)}^{\text{brun}} - (a - b) \epsilon^2 \partial_a \Psi_t(a, b, c) \\ & + (a - b) \epsilon^2 \partial_b \Psi_t(a, b, c) - \epsilon^2 \Psi_t(a, b, c) - \overbrace{ab \Psi_t(a, b, c)}^{\text{brun}} \\ & + p.c. \end{aligned} \quad (14)$$

Remarquons que le terme coloré en brun s'annule avec ses homologues issus des permutations cycliques en a, b, c .

La dernière étape consiste à redéfinir l'échelle de temps en absorbant ϵ et k dans t , de sorte que

$$\frac{k}{\epsilon} t \rightarrow t, \quad (15)$$

nous obtenons ainsi

$$\begin{aligned}
\partial_t \Psi_t(a, b, c) &= ab \partial_a \Psi_t(a, b, c) + ab \partial_b \Psi_t(a, b, c) \\
&+ \frac{\epsilon}{2} \partial_a^2 \Psi_t(a, b, c) + \frac{\epsilon}{2} \partial_b^2 \Psi_t(a, b, c) + \epsilon \partial_a \partial_b \Psi_t(a, b, c) \\
&- (a - b) \epsilon \partial_a \Psi_t(a, b, c) + (a - b) \epsilon \partial_b \Psi_t(a, b, c) \\
&- \epsilon \Psi_t(a, b, c) + p.c.
\end{aligned} \tag{16}$$

Pour voir que ce développement mène à l'équation de Fokker-Planck (eq 6), il est plus facile de partir de cette dernière équation et développer les expressions de μ_i et D_{ij} . Cela donne

$$\begin{aligned}
\partial_t \Psi_t &= -\partial_i \mu_i \Psi_t - \mu_i \partial_i \Psi_t + \partial_i \partial_j D_{ij} \Psi_t + 2\partial_i D_{ij} \partial_j \Psi_t + D_{ij} \partial_i \partial_j \Psi_t \\
&= -\cancel{(b+c)} \Psi_t - \cancel{p.c.} - a(b-c) \partial_a \Psi_t - \cancel{p.c.} + \frac{\epsilon}{2} [0 - \Psi_t - \Psi_t] + p.c. \\
&+ \epsilon [(b+c) \partial_a \Psi_t - b \partial_b \Psi_t - c \partial_c \Psi_t] + p.c. \\
&+ \frac{\epsilon}{2} [a(b+c) \partial_a^2 \Psi_t - ab \partial_a \partial_b \Psi_t - ac \partial_a \partial_c \Psi_t] + p.c.
\end{aligned} \tag{17}$$

La correspondance entre les termes violets, vert et bleus des équations 15 et 17 est assez facile à voir, en tenant compte des permutations cycliques. Pour les termes cyan, il faut employer la relation de conservation $a + b + c = 1$. Par exemple, les termes en $\partial_a \Psi_t$ dans l'équation 17 peuvent être écrits comme

$$\epsilon (b + c) \partial_a \Psi_t - 2\epsilon a \partial_a \Psi_t = \epsilon (b - a) \partial_a \Psi_t + \epsilon (c - a) \partial_a \Psi_t. \tag{18}$$

5 Réduction à un processus radial

L'évolution dictée par l'équation de Fokker-Planck montre que la dérive le long du vecteur μ , se produit sur des temps beaucoup plus courts que le phénomène de diffusion. Le rapport entre les deux échelles est donné par le facteur $\epsilon = 1/N$ dans la matrice de diffusion (eq 9), qui montre que la diffusion est de moins en moins importante dans la limite $N \rightarrow \infty$. Cette différence d'échelle implique qu'une densité de probabilité piquée autour d'un point de l'espace des phase va évoluer le long d'une orbite déterministe beaucoup plus vite qu'elle ne va s'étaler sur les orbites voisines.

Une conséquence importante est que nous pouvons approximer la dynamique du système en ne considérant qu'un terme de diffusion purement radial. L'idée est de "moyenner" le terme diffusif le long de la trajectoire déterministe pour ne garder qu'un processus transverse. Cette réduction nous intéresse tout particulièrement car les outils que nous allons utiliser pour traiter les extinctions dans le système s'appliquent beaucoup plus simplement aux processus unidimensionnels.

STOCHASTIC AVERAGING : ECRIRE UNE FOIS QUE J'AI MIEUX COMPRIS

6 Problème de première sortie d'un intervalle

Le problème de calculer le temps moyen d'extinction d'une espèce dans le modèle de prédation cyclique est équivalent à calculer le temps moyen de première sortie de la région $a, b, c | a, b, c > 0$, où chaque espèce est présente avec une fraction non nulle. Une fois que la diffusion dans le système est réduite à un processus radial, le problème est unidimensionnel et la région à échapper est un simple intervalle, de frontières $\rho = 0$ et $\rho = 1/27$. Pour calculer le temps moyen d'extinction, nous allons nous baser sur ce parallèle entre les deux problèmes et utiliser les techniques d'analyse servant à résoudre le problème de première sortie pour un processus stochastique homogène 1D.

On suppose que le processus 1D est régi par l'équation de Fokker-Planck

$$\partial_t p_t(x) = -\partial_x [A(x) p_t(x)] + \frac{1}{2} \partial_x^2 [B(x) p_t(x)]. \quad (19)$$

Notre intervalle à échapper est $[a, b]$ avec une barrière absorbante en a et répulsive en b . Nous commençons par nous intéresser à la quantité

$$G(x, t) = \int_a^b dy p(y, t | x, 0), \quad (20)$$

qui est la probabilité d'être encore dans l'intervalle au temps t , sachant que l'on démarre en x .

Étant donné que l'équation de Fokker-Planck est homogène en le temps, nous avons que

$$p(y, t | x, 0) = p(y, 0 | x, -t) \quad (21)$$

et nous pouvons ainsi formuler l'équation de Fokker-Planck réverse en substituant la probabilité conditionnelle dans l'équation originale **clarifier ?**

$$\partial_t p_t(y, t | x, 0) = -A(x) \partial_x p_t(y, t | x, 0) + \frac{1}{2} B(x) \partial_x^2 p_t(y, t | x, 0). \quad (22)$$

À la différence de l'équation de Fokker-Planck directe, l'équation réverse voit les dérivées agir directement sur la densité de probabilité. Cela nous permet de formuler une équation différentielle pour une observable, comme $G(x, t)$. En intégrant sur y , l'intégrale passe sous les dérivées en x ,

$$\partial_t \int_a^b dy p(y, t | x, 0) = -A(x) \partial_x \int_a^b dy p(y, t | x, 0) + \frac{1}{2} B(x) \partial_x^2 \int_a^b dy p(y, t | x, 0), \quad (23)$$

et nous obtenons une équation différentielle pour $G(x, t)$,

$$\partial_t G(x, t) = -A(x) \partial_x G(x, t) + \frac{1}{2} B(x) \partial_x^2 G(x, t). \quad (24)$$

Le temps moyen de première sortie est une fonction de la position de départ dans l'intervalle. Il est donné par **clarifier ?**

$$T(x) = - \int_0^\infty t \partial_t G(x, t) dt = \int_0^\infty G(x, t) dt. \quad (25)$$

En intégrant l'équation pour $G(x, t)$ par rapport au temps,

$$- \int_0^\infty A(x) \partial_x G(x, t) dt + \frac{1}{2} \int_0^\infty B(x) \partial_x^2 G(x, t) dt = \int_0^\infty \partial_t G(x, t) dt, \quad (26)$$

$$-A(x) \partial_x \int_0^\infty G(x, t) dt + \frac{1}{2} B(x) \partial_x^2 \int_0^\infty G(x, t) dt = G(x, \infty) - G(x, 0), \quad (27)$$

on obtient une équation différentielle pour $T(x)$,

$$-A(x) \partial_x T(x) + \frac{1}{2} B(x) \partial_x^2 T(x) = -1. \quad (28)$$

Le membre de droite de l'équation 27 s'évalue à -1 car au temps initial la particule est dans l'intervalle avec probabilité 1 et donc $G(x, 0) = 1$. De même, dans la limite de temps infini, la particule fini tôt ou tard par être absorbée par la barrière a , ainsi $G(x, \infty) = 0$.

Pour résoudre l'équation différentielle 28, il reste à spécifier les conditions aux bords. La barrière a est absorbante, une particule se trouvant en $x = a$ est ainsi immédiatement retirée de l'intervalle $[a, b]$ nous avons donc $G(a, 0) = 0$ comme condition à ce bord. Sur le temps de sortie, cette condition se traduit par $T(a) = 0$. La barrière b est répulsive, cela signifie que le flux net de probabilité est nul en b , et donc $\partial_x G(b, 0) = 0$. Cela se traduit par $\partial_x T(b) = 0$.

La résolution de l'équation différentielle pour $T(x)$ peut se faire par intégration directe. En posant $Y(x) = \partial_x T(x)$, l'équation 28 devient

$$\partial_x Y(x) - \frac{2A(x)}{B(x)} Y(x) = -\frac{2}{B(x)}. \quad (29)$$

La solution¹ pour $Y(x)$ est

$$Y(x) = \exp \left[- \int_a^x \frac{2A(y)}{B(y)} dy \right] \int_a^x \frac{(-2)}{B(y)} \exp \left[\int_a^y \frac{2A(z)}{B(z)} dz \right] dy + c_0 \exp \left[- \int_a^x \frac{2A(y)}{B(y)} dy \right]. \quad (30)$$

La condition au bord $Y(b) = \partial_x T(b) = 0$ impose que

$$c_0 = \int_a^x \frac{2}{B(y)} \exp \left[\int_a^y \frac{2A(z)}{B(z)} dz \right] dy, \quad (31)$$

et donc

$$Y(x) = \exp \left[- \int_a^x \frac{2A(y)}{B(y)} dy \right] \int_x^b \frac{2}{B(y)} \exp \left[\int_a^y \frac{2A(z)}{B(z)} dz \right] dy. \quad (32)$$

Cette solution donne un temps moyen de première sortie

$$T(x) = \int_a^x Y(y) dy + c_1. \quad (33)$$

Il est facile de voir que la condition au bord a demande que $c_1 = 0$. En introduisant la fonction

$$\psi(x) = \exp \left[\int_a^x \frac{2A(y)}{B(y)} dy \right], \quad (34)$$

nous pouvons écrire la solution pour $T(x)$ sous la forme plus lisible

$$T(x) = \int_a^x \frac{1}{\psi(y)} \int_y^b \frac{2\psi(z)}{B(z)} dz dy. \quad (35)$$

Nous avons ainsi obtenu la formule donnant le temps de sortie moyen d'un intervalle pour un processus stochastique unidimensionnel. Cette formule nous permet de calculer le temps moyen d'extinction dans notre modèle de prédation cyclique. De l'équation de Fokker-Planck, nous pouvons identifier les coefficients de dérive et de diffusion

$$A(\rho) = -\frac{3}{N} \rho \quad \text{et} \quad B(\rho) = \frac{1}{N} \bar{D}(\rho). \quad (36)$$

1. Pour résoudre une équation différentielle du type $f'(x) + p(x)f(x) = q(x)$, on peut chercher à l'écrire sous la forme directement intégrable $M'(x) = N(x)$. Pour cela, on multiplie les deux côtés de l'équation par $\exp(\int p)$. Le terme de droite s'écrit alors explicitement comme la dérivée d'un produit, $M' = f' \exp(\int p) + fp \exp(\int p)$, avec $M = f \exp(\int p)$. Le terme de gauche est $N = q \exp(\int p)$. Nous pouvons ensuite intégrer directement pour obtenir $M = \int N + c_0$ et donc $f = \exp(-\int p) \int N + c_0 \exp(-\int p)$.

Les bornes a et b sont dans ce cas $\rho = 0$ et $\rho = 1/27$, respectivement.

7 Calcul numérique du temps moyen d'extinction

On obtient le temps moyen d'extinction à partir de la formule 35 en calculant les intégrales numériquement. Nous utilisons la méthode des trapèzes pour calculer les intégrales avec une précision quadratique en la discrétisation.

La quantité $\bar{D}(\rho)$ intervenant dans le coefficient de diffusion est aussi calculée numériquement. On utilise l'expression [reference](#) pour évaluer $\bar{D}(\rho)$ en sommant $D(a, b, c)$ le long des trajectoires déterministes. Les trajectoires sont générées par l'algorithme d'Euler, qui est amplement suffisant pour cette tâche. Nous partons du point de l'orbite où la fraction de l'espèce a est maximale et intégrons les équations de la dynamique sur une demi-période seulement, étant donné la symétrie de l'intégrale [reference](#) sous l'échange $b \leftrightarrow c$.

Pour calculer le point d'une orbite $\rho = abc$ qui maximise a , il faut remarquer que quand a est maximal nous avons $b = c$. L'état est donc caractérisé par les équations

$$\rho = abc = ab^2 \quad \text{et} \quad 1 = a + b + c = a + 2b \quad (37)$$

en isolant a on obtient une équation cubique

$$\rho = \frac{1}{4}a(1 - a)^2. \quad (38)$$

Bien que les équations polynomiales soient exactement solubles et plutôt que d'utiliser un algorithme de résolution de polynômes, nous procédons simplement de manière itérative pour rechercher la solution de cette équation. En partant de $a = 1$, nous diminuons la valeur de a par petit à petit jusqu'à ce que les deux membres de l'équation s'équilibrent. Lorsque le point d'équilibre est passé, nous rebroussons chemin et augmentons maintenant a par pas deux fois plus petits que précédemment. Nous répétons cette procédure jusqu'à ce que le pas soit suffisamment petit.

Notons que la procédure complète pour calculer le temps d'extinction moyen requiert quatre intégrations : trois pour résoudre le problème d'échappement (voir equations 35 et 34) et une pour calculer $\bar{D}(\rho)$. Pour accélérer le calcul, nous calculons $\bar{D}(\rho)$ à l'avance en plusieurs points de l'intervalle $[0, 1/27]$. Ensuite, nous calculons $\bar{D}(\rho)$ en interpolant les valeurs que nous avons enregistrées. Nous interpolons avec une parabole en utilisant les trois points les plus proches de la valeur désirée. Le calcul peut ainsi être effectué en quelques minutes.

Au lieu de calculer le temps d'extinction moyen à partir de la valeur exacte de $\bar{D}(\rho)$, nous pouvons également faire une approximation de bruit constant en utilisant un terme de diffusion constant. Le choix $D = 0.001$ fait par Frey et al. [cite](#)

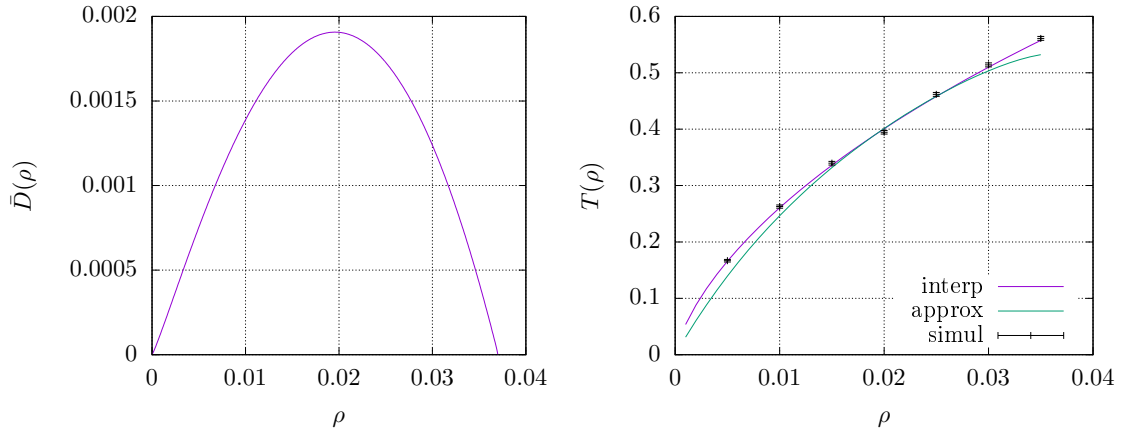


FIGURE 2 – Le graphique de gauche représente la fonction $\bar{D}(\rho)$ donnant l'intensité de la diffusion dans le processus radial. Le graphique de droite donne le temps d'extinction t/N en fonction de la valeur de ρ au point de départ dans le système. La comparaison est faite des temps d'extinction calculé selon l'expression exacte de $\bar{D}(\rho)$ ("interp"), une approximation à bruit constant $\bar{D}(\rho) = 0.001$ ("approx") ou encore en faisant des simulations du système ("simul"). Dans ces calculs, le nombre d'individus est $N = 1000$. Les résultats des simulations sont moyennés sur 10^4 réalisations. **Séparer les figures, agrandir la figure avec les extinctions**

donne une assez bonne approximation du résultat exact. La figure **figure** montre les courbes obtenues par interpolation et approximation de $\bar{D}(\rho)$ côte à côte. Cette figure reporte également des résultats de simulations du système, dont nous parlons dans la section suivante. L'accord entre les calculs théorique (interpolation) et les simulation est excellent. Cela montre la qualité de l'approximation de moyennage effectué dans la section **reference** réduisant le processus à une dimension.

Comment évolue la qualité de l'approx avec le nombre d'individus N ?

8 Simulation du système