

# Des équations de Lotka-Volterra aux matrices aléatoires : faisabilité de l'équilibre.

Imane Akjouj

Sous la direction de  
Mylène Maïda, Université de Lille  
Jamal Najim, Université Gustave Eiffel



Ecole de printemps de la chaire MMB  
12 au 17 juin 2022

1. Introduction
2. Modèles et résultat
3. Nouvelles questions
4. Quelques éléments de preuve

- Systèmes de Lotka-Volterra
  - en écologie théorique,
  - modélisation de la dynamique d'écosystèmes faisant intervenir des espèces qui interagissent entre elles.

- Systèmes de Lotka-Volterra
  - en écologie théorique,
  - modélisation de la dynamique d'écosystèmes faisant intervenir des espèces qui interagissent entre elles.
- Intérêt des systèmes de Lotka-Volterra :
  - relativement simples mathématiquement,
  - robustes (de nombreux modèles peuvent se ramener à des systèmes de LV),
  - versatiles (nombreuses dynamiques différentes : cyclique, chaotique, convergence vers un équilibre stable, etc).

Réseau trophique composé de  $n$  espèces.

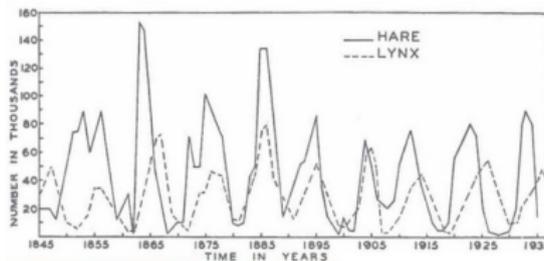
Système d'équations des abondances :  $\forall k \in \{1, \dots, n\}$ ,

$$\frac{dx_k(t)}{dt} = x_k(t) \left( 1 - x_k(t) + \sum_{\ell=1}^n M_{k\ell} x_{\ell}(t) \right),$$

- $x_k(t)$  : abondance (nombre d'individus, biomasse, etc) de l'espèce  $k$  au temps  $t$ ,
- $1$  : paramètre de croissance intrinsèque,
- $-1$  : paramètre de compétition intraspécifique,
- $M_{k\ell}$  : effet de l'espèce  $\ell$  sur l'espèce  $k$ .

# Introduction

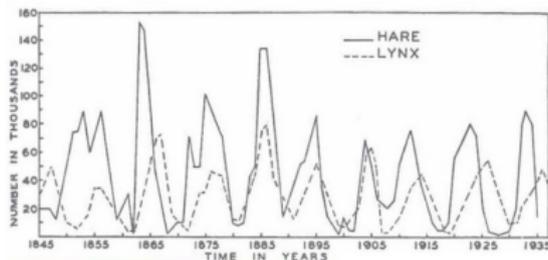
## Modèle proie-prédateur : Lynx et Lièvres au Canada



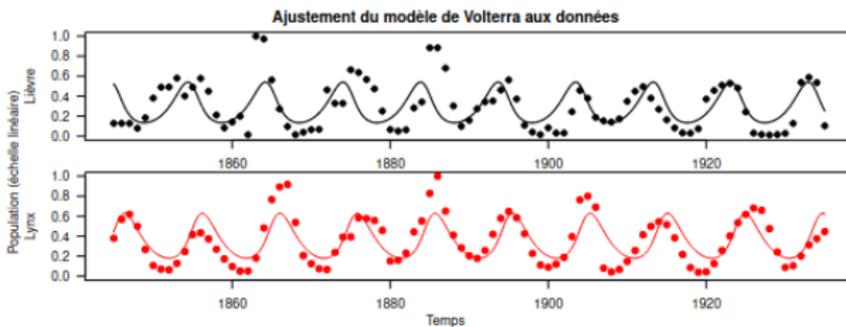
*Graphique original du livre d'Odum (1953)*

# Introduction

## Modèle proie-prédateur : Lynx et Lièvres au Canada



Graphique original du livre d'Odum (1953)



Dynamique d'un LV ajusté aux données, TP par J. R. Lobry, Univ. de Lyon (2017)

- Equilibre  $\left( \forall 1 \leq k \leq n, \frac{dx_k}{dt} = 0 \right)$  :
  - **faisable ?** aucune espèce ne disparaît, i.e.  $\forall k, x_k > 0$  ;
  - **stable ?**

- Equilibre  $\left( \forall 1 \leq k \leq n, \frac{dx_k}{dt} = 0 \right)$  :
  - **faisable ?** aucune espèce ne disparaît, i.e.  $\forall k, x_k > 0$  ;
  - **stable ?**
- Système d'équations étudié :

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n M_{k\ell} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\}.$$

- $M_n = (M_{k\ell})_{1 \leq k, \ell \leq n}$  est la matrice des interactions.
- Le vecteur  $(x_k)_{1 \leq k \leq n}$ , solution de ce système, est point fixe des équations de Lotka-Volterra.

- *Will a large complex system be stable?*, May, 1972.  
**Interactions** : variables aléatoires indépendantes.

- *Will a large complex system be stable?*, May, 1972.

**Interactions** : variables aléatoires indépendantes.

- *Positive solutions for large random linear systems*, Bizeul, Najim, 2020.

**Interactions** : Soient  $A = (A_{kl})_{1 \leq k, \ell \leq n}$  une matrice aléatoire à entrées i.i.d. de loi  $\mathcal{N}(0, 1)$ .

$$x_k(t) = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{A_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{n}} x_\ell(t), \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

où  $(\alpha_n)$  est une suite de réels positifs.

- *Will a large complex system be stable?*, May, 1972.

**Interactions** : variables aléatoires indépendantes.

- *Positive solutions for large random linear systems*, Bizeul, Najim, 2020.

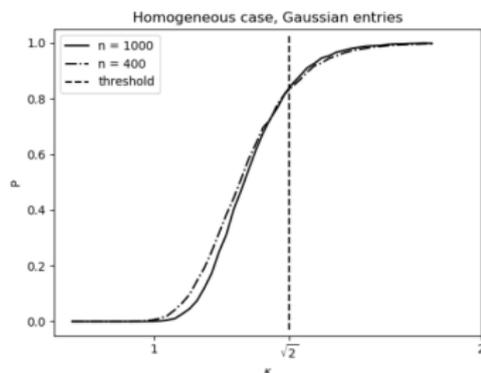
**Interactions** : Soient  $A = (A_{kl})_{1 \leq k, \ell \leq n}$  une matrice aléatoire à entrées i.i.d. de loi  $\mathcal{N}(0, 1)$ .

$$x_k(t) = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{A_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{n}} x_\ell(t), \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

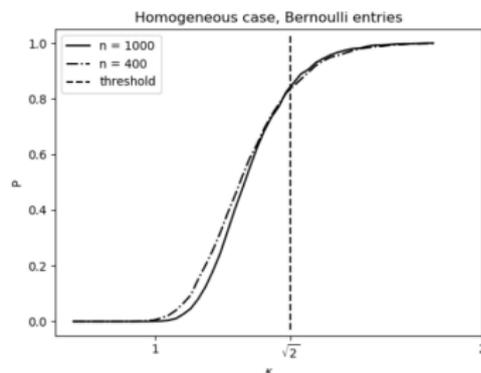
où  $(\alpha_n)$  est une suite de réels positifs.

Asymptotiquement, i.e lorsque  $n \rightarrow \infty$ , quelles valeurs du facteur de normalisation  $(\alpha_n)$  permettent la faisabilité du modèle ? sa stabilité ?

Lorsque le nombre d'espèces est suffisamment grand, une **transition de phase** apparaît en  $\alpha_n = \sqrt{2 \log(n)}$ .



(A) Gaussian entries.



(B) Bernoulli  $\pm 1$  entries.

*Positive solutions for large random linear systems, Bizeul et Najim (2020)*

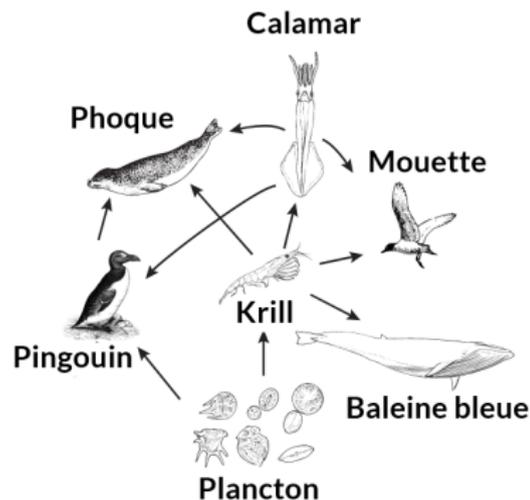
En ordonnées : proportion d'interactions faisables pour 500 matrices.

En abscisses :  $\alpha_n = \kappa \sqrt{\log(n)}$

Toutes les espèces n'interagissent pas forcément entre elles !

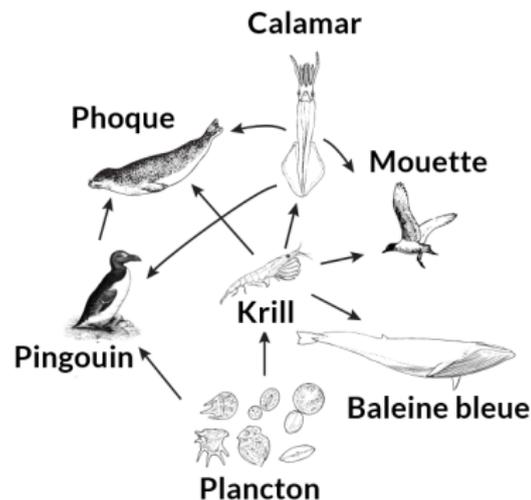
Toutes les espèces n'interagissent pas forcément entre elles !

- Connectance  $C$  : proportion d'interactions non nulles dans un réseau trophique.
- Mathématiquement : représentation sous forme de graphes.



Toutes les espèces n'interagissent pas forcément entre elles !

- Connectance  $C$  : proportion d'interactions non nulles dans un réseau trophique.
- Mathématiquement : représentation sous forme de graphes.



Différentes approches possibles :

- Graphes d'Erdős-Rényi  $G(n, C) \rightarrow$  cf cours 1.1 de Sophie Donnet ;
- Graphes  $d$ -réguliers (où  $d = Cn$ ).

Soient :

- $A_n = (A_{kl})_{1 \leq k, \ell \leq n}$  une matrice aléatoire de taille  $n$  à entrées i.i.d. de loi  $\mathcal{N}(0, 1)$ ,
- $\Delta_n = (\Delta_{kl})_{1 \leq k, \ell \leq n}$  la matrice d'adjacence d'un graphe  $d$ -régulier à  $n$  sommets.  
 *$\Delta_n$  a  $d$  entrées non nulles par ligne et par colonne, valant 1.*

Soient :

- $A_n = (A_{kl})_{1 \leq k, l \leq n}$  une matrice aléatoire de taille  $n$  à entrées i.i.d. de loi  $\mathcal{N}(0, 1)$ ,
- $\Delta_n = (\Delta_{kl})_{1 \leq k, l \leq n}$  la matrice d'adjacence d'un graphe  $d$ -régulier à  $n$  sommets.  
 *$\Delta_n$  a  $d$  entrées non nulles par ligne et par colonne, valant 1.*

On s'intéresse au vecteur  $\vec{x}_n = (x_k)_{1 \leq k \leq n}$  solution de :

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{d}} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

où  $(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell} = \Delta_{k\ell} A_{k\ell}$  (produit de Hadamard de  $\Delta_n$  et  $A_n$ ).

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{d}} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{d}} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

ce qui se réécrit

$$\vec{x}_n = \vec{1}_n + \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \vec{x}_n,$$

où  $\vec{x}_n = (x_i)_{1 \leq i \leq n}$  et  $\vec{1}_n = (1, 1, \dots, 1)$ .

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{d}} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\},$$

ce qui se réécrit

$$\vec{x}_n = \vec{1}_n + \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \vec{x}_n,$$

où  $\vec{x}_n = (x_i)_{1 \leq i \leq n}$  et  $\vec{1}_n = (1, 1, \dots, 1)$ .

On souhaiterait écrire

$$\vec{x}_n = \left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1} \vec{1}_n,$$

où  $I_n$  est la matrice identité de taille  $n$ .

$$\vec{x}_n = \underbrace{\left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1}}_{Q_n} \vec{1}_n.$$

$$\vec{x}_n = \underbrace{\left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1}}_{Q_n} \vec{1}_n.$$

Lemme (Bandeira et van Handel, 2016)

Soit  $\alpha_n \rightarrow +\infty$ .

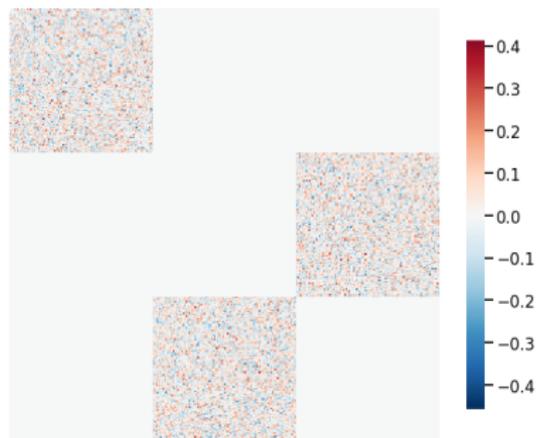
Si, pour  $n$  suffisamment grand,  $d := d(n) \geq \log n$ ,  
alors,

$$\lim_{n \rightarrow +\infty} \mathbb{P} \left( \rho \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right) < 1 \right) = 1$$

où  $\rho(X)$  désigne le rayon spectral de la matrice  $X$ .

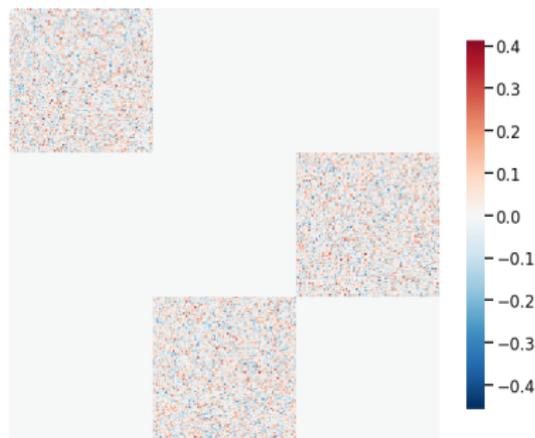
Ainsi, la matrice  $Q_n$  est bien définie.

- Modèle A : par blocs



Matrice  $\frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}}$  avec 3 blocs de taille  $d = 100$

- Modèle A : par blocs



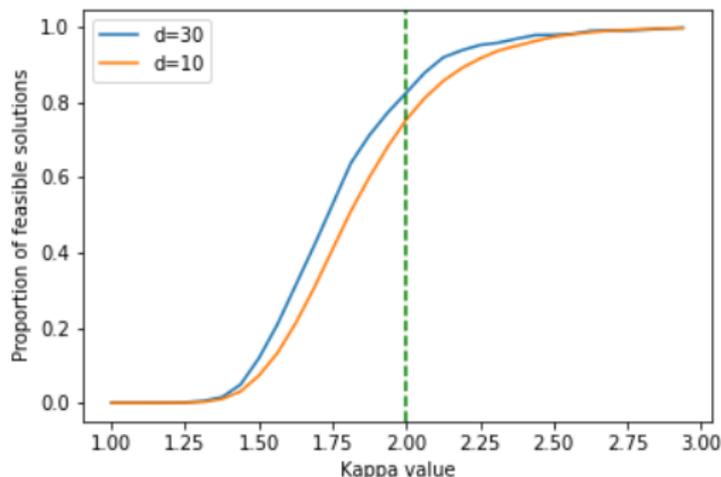
Matrice  $\frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}}$  avec 3 blocs de taille  $d = 100$

- Modèle B :  $d \propto n$

$$\lim_{n \rightarrow \infty} \frac{d(n)}{n} = \beta > 0$$

# Modèles et résultat

## Transition de phase



*Pour  $d = 10$  (resp.  $d = 30$ ) et  $n = 15000$ , proportion de solutions faisables parmi  $N = 2000$  (resp.  $N = 500$ ) matrices d'interactions par blocs, avec  $\alpha_n = \sqrt{\kappa \log(n)}$ .*

### Theorem (Faisabilité, A.-Najim, 2021)

Soit  $\alpha_n \xrightarrow{n \rightarrow \infty} \infty$  et soit  $\vec{x}_n = (x_k)_{1 \leq k \leq n}$  solution de l'équation

$$x_k = 1 + \sum_{\ell=1}^n \frac{(\Delta_n \circ A_n)_{k\ell}}{\alpha_n \sqrt{d}} x_\ell, \quad \forall k \in \{1, \dots, n\}.$$

avec  $\Delta_n$  donnée par le modèle (A) ou (B) et  $d = d(n) \geq \log(n)$ , alors

- Si  $\alpha_n < \sqrt{2 \log(n)}$  alors

$$\mathbb{P} \left\{ \min_k x_k > 0 \right\} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 0 \quad (\text{équilibre non faisable}),$$

- Si  $\alpha_n > \sqrt{2 \log(n)}$  alors

$$\mathbb{P} \left\{ \min_k x_k > 0 \right\} \xrightarrow{n \rightarrow \infty} 1 \quad (\text{équilibre faisable}).$$

- Equilibre LCP (Linear Complementary Problem) : modèles avec extinctions d'espèces.

A l'équilibre,  $\forall k \in \{1, \dots, n\}$  :

$$\underbrace{x_k}_{\geq 0} \underbrace{\left( 1 - x_k + \sum_{\ell=1}^n M_{k\ell} x_\ell \right)}_{\leq 0 \text{ (condition de non-invasibilité)}} = 0.$$

Merci pour votre attention !

- *Feasibility of sparse large Lotka-Volterra ecosystems*, avec J. Najim, 2021, (*arXiv* : 2111.11247), à paraître prochainement dans *Journal of Mathematical Biology*.
- *Positive solutions for large random linear systems*, P. Bizeul et J. Najim, 2020, *Proceedings of the American Mathematical Society*.
- *Sharp nonasymptotic bounds on the norm of random matrices with independent entries*, A.S. Bandeira et R. van Handel, 2016, *The Annals of Probability*.
- *Will a Large Complex System be Stable ?*, R. M. May, 1972, *Nature*.

Sous la condition que  $Q_n = \left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1}$  existe, on a

$$\vec{x}_n = Q_n \vec{1}_n = \vec{1}_n + \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \vec{1}_n + \sum_{\ell=2}^{\infty} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{\ell} \vec{1}_n,$$

Sous la condition que  $Q_n = \left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1}$  existe, on a

$$\vec{x}_n = Q_n \vec{1}_n = \vec{1}_n + \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \vec{1}_n + \sum_{\ell=2}^{\infty} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{\ell} \vec{1}_n,$$

ce qui donne pour chaque composante du vecteur  $\vec{x}_n = (x_1, \dots, x_n)$   
contient  $d$  termes  $\neq 0$  iid  $\mathcal{N}(0, 1)$

$$x_k = e_k^* \cdot \vec{x}_n = 1 + \underbrace{\frac{1}{\alpha_n} \frac{1}{\sqrt{d}} \sum_{j=1}^n \Delta_{kj} A_{kj}}_{Z_k \sim \mathcal{N}(0,1)} + \frac{1}{\alpha_n^2} R_k.$$

Sous la condition que  $Q_n = \left( I_n - \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{-1}$  existe, on a

$$\vec{x}_n = Q_n \vec{1}_n = \vec{1}_n + \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \vec{1}_n + \sum_{\ell=2}^{\infty} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\alpha_n \sqrt{d}} \right)^{\ell} \vec{1}_n,$$

ce qui donne pour chaque composante du vecteur  $\vec{x}_n = (x_1, \dots, x_n)$   
contient  $d$  termes  $\neq 0$  iid  $\mathcal{N}(0, 1)$

$$x_k = e_k^* \cdot \vec{x}_n = 1 + \frac{1}{\alpha_n} \underbrace{\frac{1}{\sqrt{d}} \sum_{j=1}^n \Delta_{kj} A_{kj}}_{Z_k \sim \mathcal{N}(0,1)} + \frac{1}{\alpha_n^2} R_k.$$

Le comportement des valeurs extrêmes des variables gaussiennes  $(Z_k)_{k \in [n]}$  admet une transition en  $\sqrt{2 \log n}$  (convergence vers la loi de Gumbel).

Le reste  $R_k$  est défini par :

$$R_k := e_k^* \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^2 Q_n \vec{1}_n = \sum_{\ell=2}^{+\infty} e_k^* \frac{1}{\alpha_n^{\ell-2}} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^\ell \vec{1}_n.$$

Le reste  $R_k$  est défini par :

$$R_k := e_k^* \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^2 Q_n \vec{1}_n = \sum_{\ell=2}^{+\infty} e_k^* \frac{1}{\alpha_n^{\ell-2}} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^\ell \vec{1}_n.$$

Montrer la faisabilité du modèle revient alors à démontrer le résultat suivant :

Lemme

$$\frac{\max_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0 \quad \text{et} \quad \frac{\min_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0.$$

Le reste  $R_k$  est défini par :

$$R_k := e_k^* \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^2 Q_n \vec{1}_n = \sum_{\ell=2}^{+\infty} e_k^* \frac{1}{\alpha_n^{\ell-2}} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^\ell \vec{1}_n.$$

Montrer la faisabilité du modèle revient alors à démontrer le résultat suivant :

Lemme

$$\frac{\max_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0 \quad \text{et} \quad \frac{\min_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0.$$

*Problématique* : la norme de  $\frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}}$  n'est pas bornée, ce qui empêche un contrôle direct reste  $R_k$ .

Le reste  $R_k$  est défini par :

$$R_k := e_k^* \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^2 Q_n \vec{1}_n = \sum_{\ell=2}^{+\infty} e_k^* \frac{1}{\alpha_n^{\ell-2}} \left( \frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}} \right)^\ell \vec{1}_n.$$

Montrer la faisabilité du modèle revient alors à démontrer le résultat suivant :

Lemme

$$\frac{\max_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0 \quad \text{et} \quad \frac{\min_{k \in [n]} R_k}{\alpha_n \sqrt{2 \log n}} \xrightarrow[n \rightarrow +\infty]{\mathbb{P}} 0.$$

*Problématique* : la norme de  $\frac{\Delta_n \circ A_n}{\sqrt{d}}$  n'est pas bornée, ce qui empêche un contrôle direct reste  $R_k$ .