



**HAL**  
open science

# Les modèles de Lotka Volterra Généralisés : intérêts et limites en écologie microbienne

Jérôme Harmand

► **To cite this version:**

Jérôme Harmand. Les modèles de Lotka Volterra Généralisés : intérêts et limites en écologie microbienne. Webinaire "Comprendre et valoriser les communautés microbiennes", Sep 2020, Web, France. hal-02954427

**HAL Id: hal-02954427**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02954427>**

Submitted on 1 Oct 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

➤ Les modèles de Lotka Volterra Généralisés  
intérêts et limites en écologie microbienne

J. Harmand, SAMI, LBE, Narbonne

<https://sites.google.com/site/pagewebharmandjerome/>

## ➤ Les modèles de relation « ressource-consommateur »

- Modèles récents ;
- Utilisés par plusieurs communautés (écologie mathématique, écologie générale, biotechnologues, microbiologistes, physiciens...) et développés en parallèle (peu d'interactions entre ces communautés) ;
- **Présence ou pas de la dynamique des ressources.**
  - Le modèle logistique (1840)
  - Le modèle de Lotka-Volterra (1925)
  - Le modèle de Gause (1936)
  - Le modèle de Rosenzweig-MacArthur (1963)
  - Le modèle de Arditi-Ginzburg (1989)



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra

$x$  : ressource  
 $y$  : consommateur

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = rx - axy \\ \frac{dy}{dt} = bxy - my \end{cases}$$

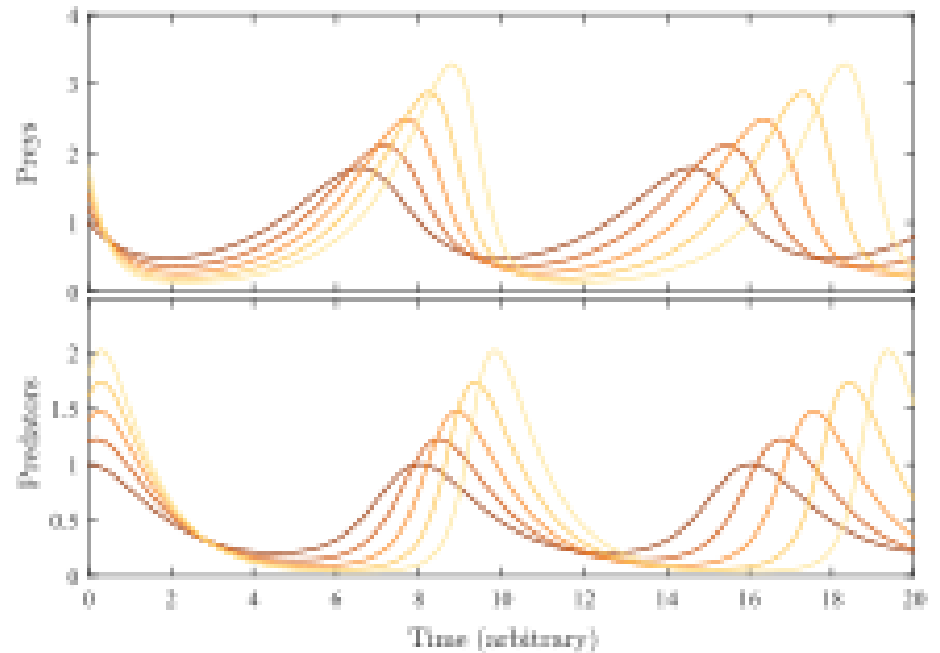
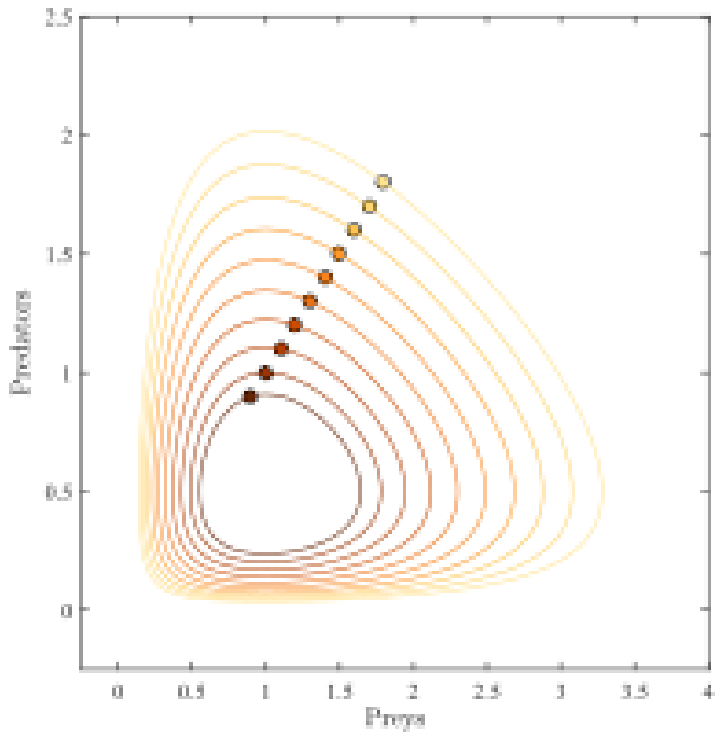
« Renouveaulement » de la ressource      Prédation

« Croissance » du consommateur      Mortalité

- Milieu « ouvert »;
- Pas d'influence de l'environnement sur la dynamique du système.

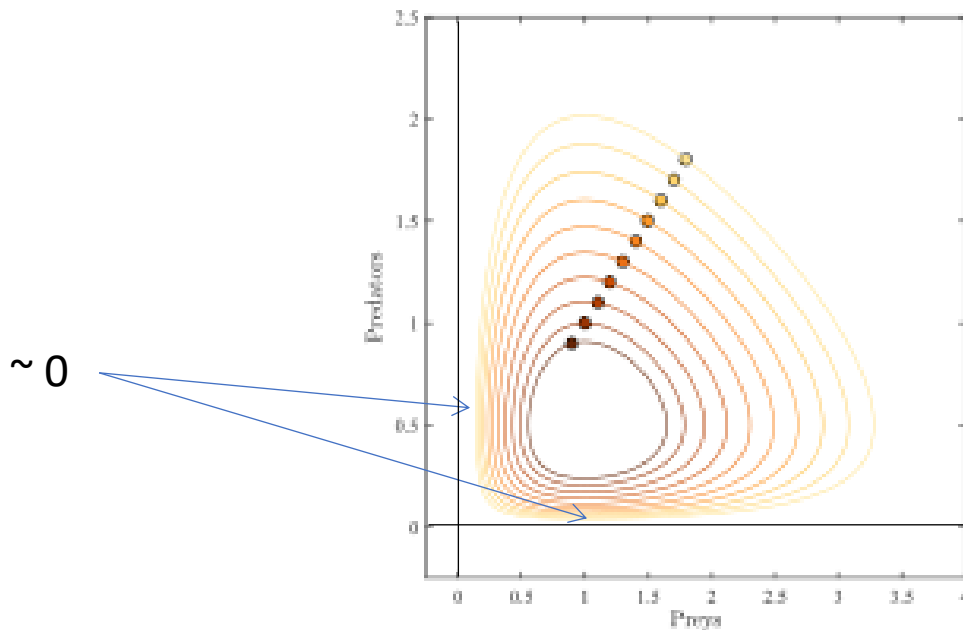
Lotka, A. J. (1920) Analytical Note on Certain Rhythmic Relations in Organic Systems, P. N.A.S., vol. 6, n°7, p. 410-415.

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra : critiques

- Présente un comportement « complexe »...mais critiquable à plus d'un titre :
  1. En l'absence de prédateurs, la ressource croit exponentiellement!
  2. Plus il y a de proies et de prédateurs initialement, plus les populations risquent de s'éteindre à un instant du cycle...



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra : extensions (Gause)

$$\frac{dx}{dt} = rx - \frac{1}{Y}\mu(x)y$$

$$\frac{dy}{dt} = (\mu(x) - m)y$$

$$x > \alpha \quad : \quad \mu(x) = \frac{\mu_{\max} x}{e + x}$$

$$x \leq \alpha \quad : \quad \mu(x) = 0$$

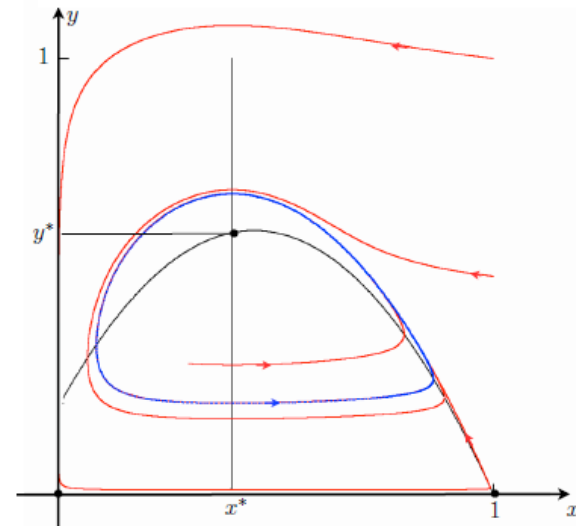
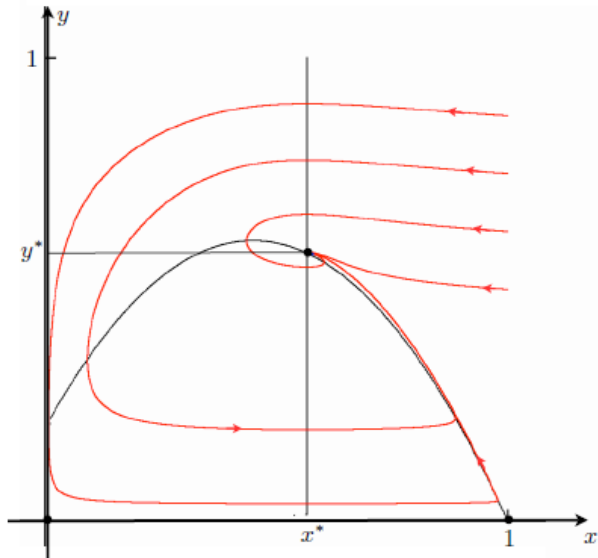
- Permet de limiter les risques d'extinction (effet « refuge ») mais...
- ...ne résout pas le pb de la croissance à l'infini des ressources en l'absence de prédateurs....

Gause G., The struggle for existence, Courier Corporation, 1934, translated from Russian in 1971.



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra : extensions (Rozenweig Mc Arthur)

$$\frac{dx}{dt} = rx - \alpha x^2 - \frac{\mu_{\max} x}{e + x} y$$
$$\frac{dy}{dt} = \left( c \frac{\mu_{\max} x}{e + x} - m \right) y$$



- En fonction des valeurs des paramètres, soit on a un équilibre positif stable...
- ...soit un cycle.



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra : la logistique...

Le modèle logistique, qui joue un rôle important dans ce qui précède :

$$\frac{dx}{dt} = rx - \alpha x^2$$

est « équivalent » à un modèle de réacteur « fermé (batch) » où interagirait un microorganisme avec une ressource :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{ds}{dt} = -\rho s x \\ \frac{dx}{dt} = +\rho s x \end{array} \right. \quad \frac{d(s+x)}{dt} = 0 \quad s(t) + x(t) = S_o + x_o = M$$

$$s = M - x \quad \frac{dx}{dt} = rx \left(1 - \frac{x}{K}\right)$$

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra : extensions (compétition : « i » décroît si « j » croît)

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (b_1 - a_{11} N_1 - a_{12} N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (b_2 - a_{21} N_1 - a_{22} N_2) \end{cases}$$

The diagram illustrates the decomposition of the Lotka-Volterra model into logistic and competition terms. The equations are shown as follows:

$$\begin{cases} \frac{dN_1}{dt} = r_1 N_1 (b_1 - a_{11} N_1 - a_{12} N_2) \\ \frac{dN_2}{dt} = r_2 N_2 (b_2 - a_{21} N_1 - a_{22} N_2) \end{cases}$$

The terms are labeled as follows:

- Logistique**: A bracket above the first equation indicates the logistic part, which is  $r_1 N_1 (b_1 - a_{11} N_1)$ .
- Compétition inter**: An arrow points from the  $-a_{12} N_2$  term in the first equation to this label.
- Compétition intra**: An arrow points from the  $-a_{11} N_1$  term in the first equation to this label.
- Logistique**: A bracket below the second equation indicates the logistic part, which is  $r_2 N_2 (b_2 - a_{22} N_2)$ .
- Compétition inter**: An arrow points from the  $-a_{21} N_1$  term in the second equation to this label.
- Compétition intra**: An arrow points from the  $-a_{22} N_2$  term in the second equation to this label.

- Pas de dynamique de la/des ressources
- Modèle (simple!) bien théorisé : plusieurs comportements sont possibles, y compris condition-initial dépendant
- Coexistence ssi  $\text{intra} > \text{inter}$ !

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

$$\dot{X}_i = \left( \mu_i \left( 1 + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} X_j \right) - m_i \right) X_i$$

- SAUT QUALITATIF dans les années 50/60 avec l'arrivée des outils de simulation numérique
- Pas de dynamique de la/des ressources ;
- Si on autorise les paramètres à avoir des signes quelconques, « tous » les comportements sont possibles (y compris des explosions), et les comportements de coexistence peu « robustes » ;
- Modèle peu théorisé mais très utilisé pour des simulations numériques ;
- Peu « identifiable »

Michalski, J. and R. Arditi (1999). The complexity-stability problem in food web theory. What can we learn from exploratory models?, Advances in Environmental and Ecological Modelling, Elsevier.

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

$$\dot{X}_i = \left( \mu_i \left( 1 + \sum_{j=1}^n \alpha_{ij} X_j \right) - m_i \right) X_i$$

- SAUT QUALITATIF dans les années 50/60 avec l'arrivée des outils de simulation numérique
- Pas de dynamique de la/des ressources ;
- Si on autorise les paramètres à avoir des signes quelconques, « tous » les comportements sont possibles (y compris des explosions), et les comportements de coexistence peu « robustes » ;
- Modèle peu théorisé mais très utilisé pour des simulations numériques ;
- « Peu identifiable ».

Michalski, J. and R. Arditi (1999). The complexity-stability problem in food web theory. What can we learn from exploratory models?, *Advances in Environmental and Ecological Modelling*, Elsevier.

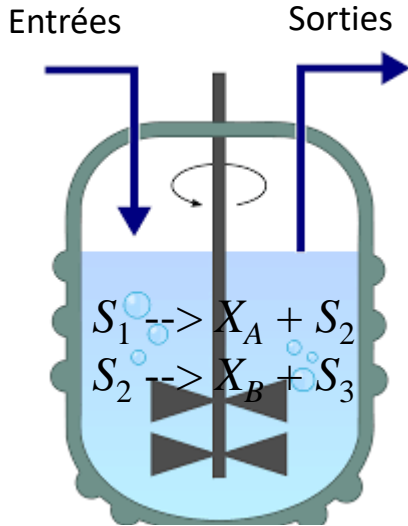
## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

$$y=(a+b)x$$

Le modèle est non identifiable car quel que soit le nombre d'expériences  $(x_i, y_i)$  que l'on fasse, on ne pourra jamais qu'identifier  $c=a+b!$



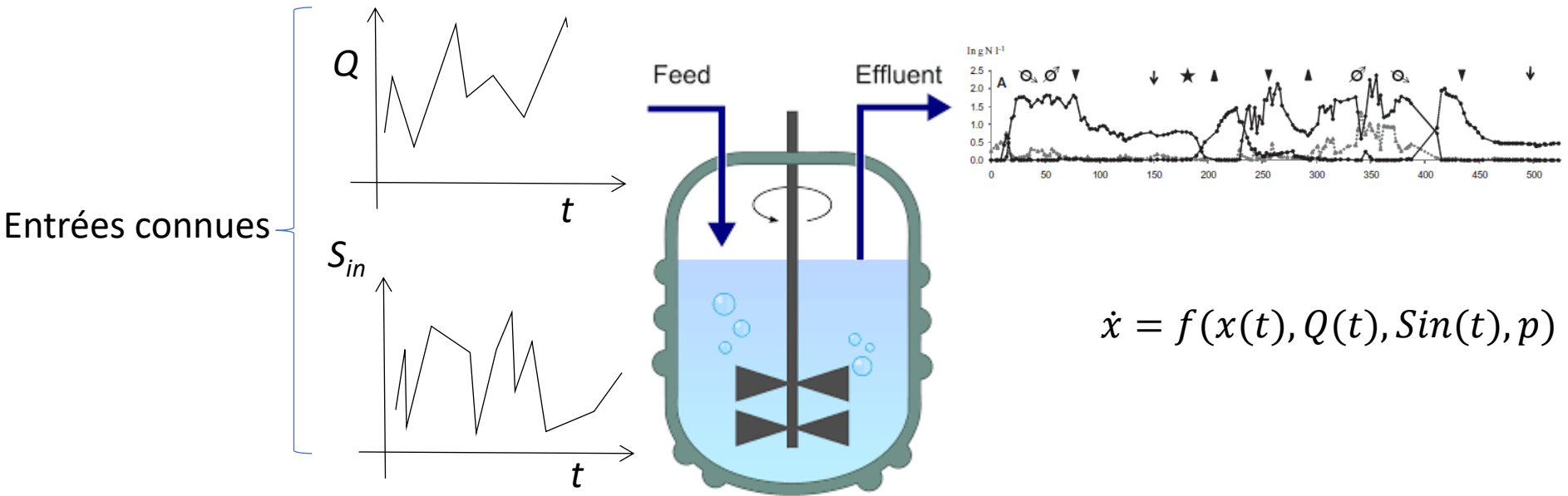
# ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé



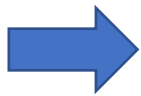
$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{X}_A = (\mu_A(S_1) - D)X_A \\ \dot{X}_B = (\mu_B(S_2) - D)X_B \\ \dot{S}_1 = (S_{in} - S_1)D - \frac{1}{Y_A}\mu_A(S_1)X_A \\ \dot{S}_2 = -S_2D + \frac{1}{Y_A}\mu_A(S_1)X_A - \frac{1}{Y_B}\mu_B(S_2)X_B \\ \dot{S}_3 = -S_3D + \frac{1}{Y_B}\mu_B(S_2)X_B \end{array} \right.$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{X}_i \Big|_{i=1..n_A+n_B} = \left[ \mu_i(\cdot) \left( 1 + \sum_{j=1}^{j=n_A+n_B} a_{ij}X_j \right) - D \right] X_i \\ \dot{S}_1 = (S_{in} - S_1)D - \frac{1}{Y_A} \sum_{i=1}^{i=n_A} \left[ \mu_i(S_1) \left( 1 + \sum_{j=1}^{j=n_A+n_B} a_{ij}X_j \right) X_i \right] \\ \dot{S}_2 = -S_2D + \frac{1}{Y_A} \sum_{i=1}^{i=n_A} \left[ \mu_i(S_1) \left( 1 + \sum_{j=1}^{j=n_A+n_B} a_{ij}X_j \right) X_i \right] - \frac{1}{Y_B} \sum_{i=n_A+1}^{i=n_A+n_B} \left[ \mu_i(S_2) \left( 1 + \sum_{j=1}^{j=n_A+n_B} a_{ij}X_j \right) X_i \right] \\ \dot{S}_3 = -S_3D + \frac{1}{Y_B} \sum_{i=n_A+1}^{i=n_A+n_B} \left[ \mu_i(S_2) \left( 1 + \sum_{j=1}^{j=n_A+n_B} a_{ij}X_j \right) X_i \right] \end{array} \right.$$

# ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé



$$\dot{x} = f(x(t), Q(t), S_{in}(t), p)$$



Identification paramétrique  
(avec éventuellement des problèmes « d'identifiabilité »)

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

$$y=(a+b)x$$

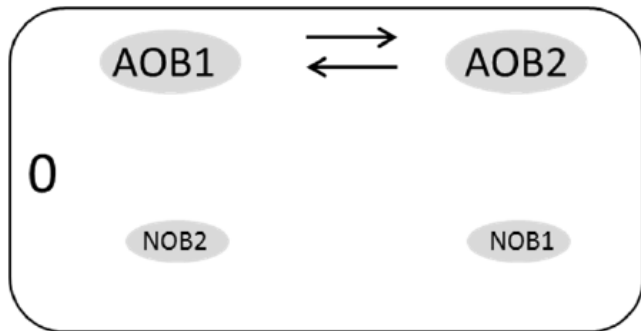
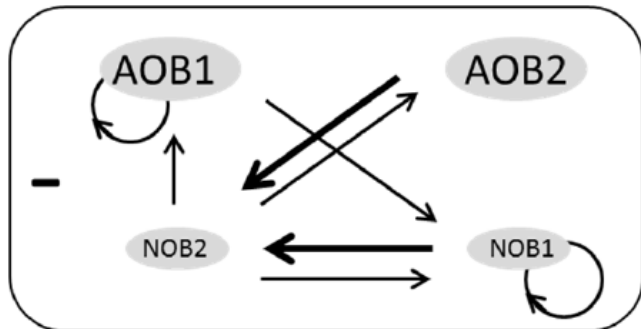
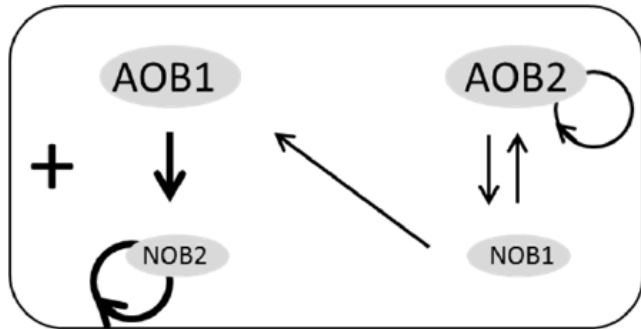
A partir des expériences, on trouve plusieurs jeux de valeurs pour a et b, par exemple (1,3), (2,2), (4,0) mais jamais (-1,5) ou (-2,6).

Pour revenir au travail précédent, on a montré que les signes des interactions trouvées étaient robustes.





## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé



Etant donné :

1. Un modèle
2. Des données

- On a identifié un réseau d'interactions...
- ...mais le modèle étant non identifiable, on a en fait proposé des jeux de valeurs des paramètres...
- ...dont a montré que les signes étaient constants quels que soient les jeux de paramètres identifiés!

Dumont, M., J. Harmand, A. Rapaport and J. J. Godon (2009) : "Towards functional molecular fingerprints", *Environmental Microbiology*, Vol. 11, No. 7, pp. 1717-1727.

Dumont, M., J. J. Godon and J. Harmand (2016) Species coexistence in nitrifying chemostats : a model of microbial interactions, *Processes*, Vol. 4, No. 4, pp. 51; doi:10.3390/pr4040051.

## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

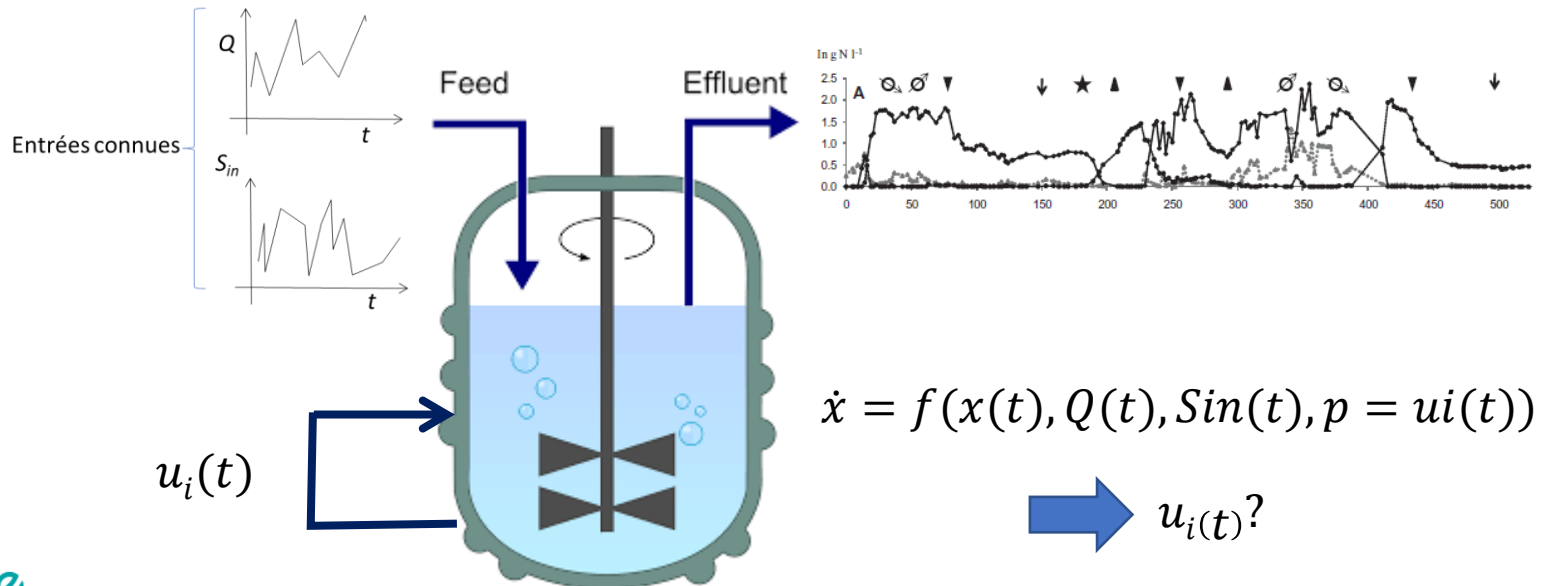
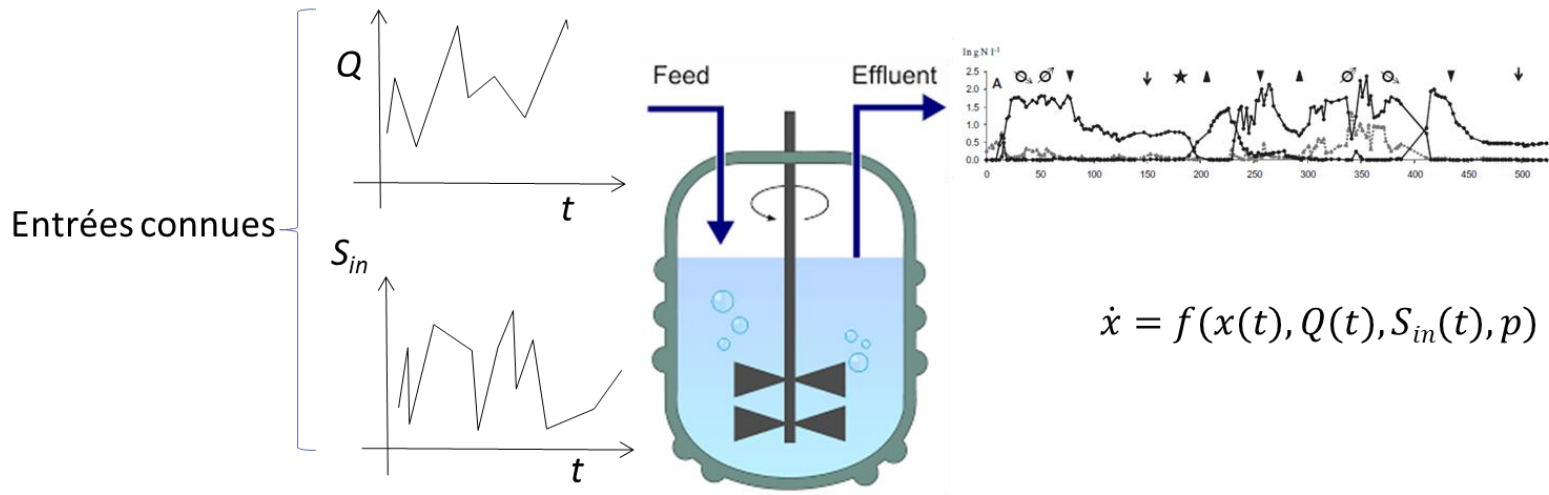
Le modèle de LVG précédent souffre d'importantes limites : interactions 2 à 2 seulement, paramètres non identifiables...

**On change donc totalement de point de vue :**

*Et si les interactions « pilotaient » le système?*

$$\begin{aligned} \dot{x}_i &= (f_i(s) u_i(t) - D) x_i \quad \forall i \in G_1 \\ \dot{x}_i &= (f_i(s) u_i(t) - D) x_i \quad \forall i \in G_2 \\ \dot{s}_1 &= (s_{in} - s_1)D - \sum_{i \in G_1} \frac{1}{y_i} f_i(s) u_i(t) x_i \\ \dot{s}_2 &= -s_2 D + \sum_{i \in G_1} \frac{1}{y_i} f_i(s) u_i(t) x_i - \sum_{i \in G_2} \frac{1}{y_i} f_i(s) u_i(t) x_i \\ \dot{s}_3 &= -s_3 D + \sum_{i \in G_2} \frac{1}{y_i} f_i(s) u_i(t) x_i \end{aligned}$$

# ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

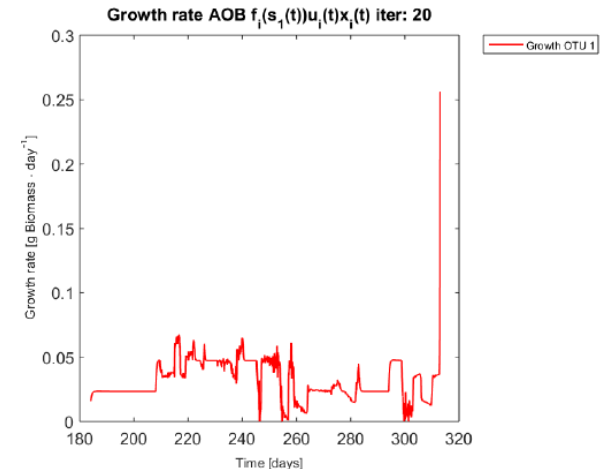
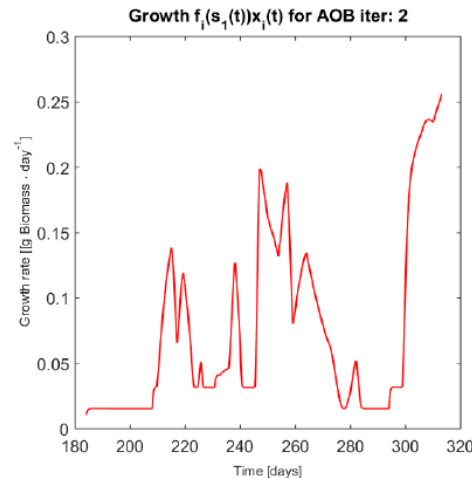
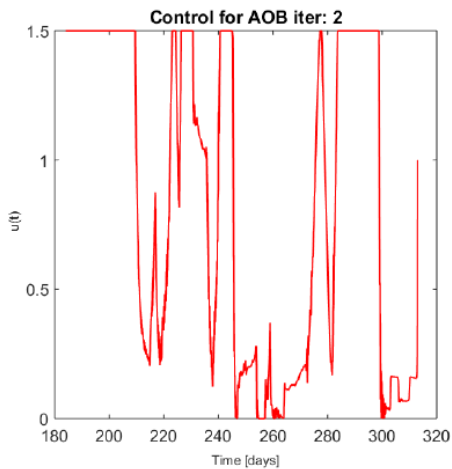


# ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

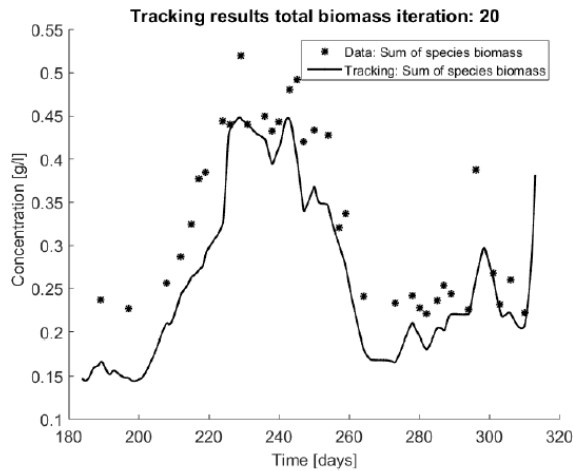
$$\begin{aligned} \min \quad & \int_0^T \|y - z\|_Q + \|(u - \vec{1})\|_R dt \\ \text{s.t.} \quad & (x, s_1, s_2, s_3) \text{ solution of (34)} \\ & u_i(t) \in [0, \bar{u}] \end{aligned}$$

*On ne calcule pas d'interactions entre espèces MAIS la somme des interactions qui pondèrent les croissances de chaque espèce :*

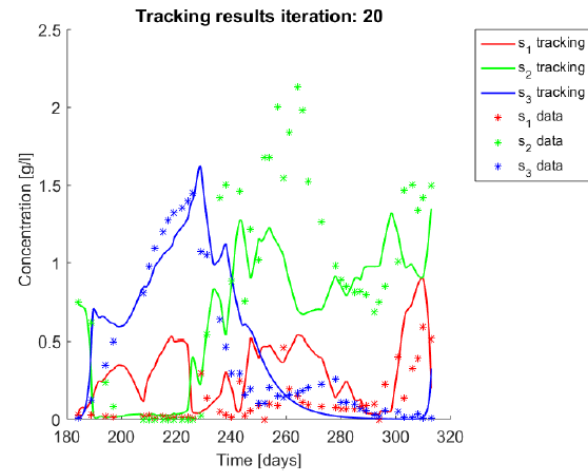
$$\left( 1 + \sum_{j \in [n]} a_{ij} x_j \right)$$



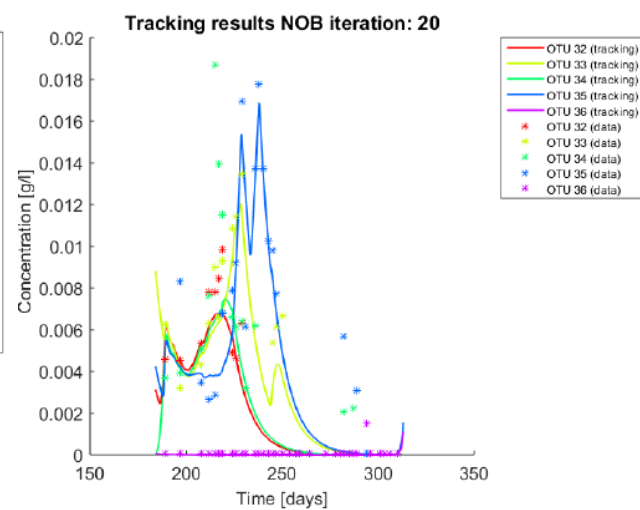
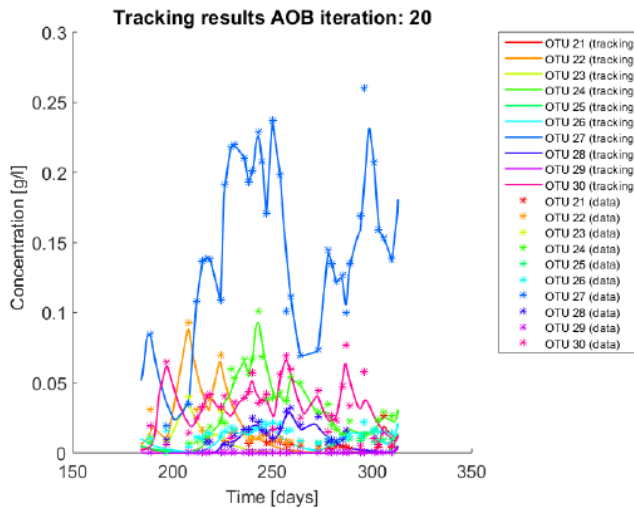
# ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé



(a) Total Biomass.



(b) Metabolites.



## ➤ Le modèle de Lotka-Volterra Généralisé

- Le modèle de LVG est assez utilisé en écologie microbienne ;
- Les limites sont une modélisation limitée à des interactions 2 par 2...
- ...et un ensemble de paramètres qui ne sont pas identifiables ;
- Des alternatives existent mais qui ne permettent pas de remonter aux interactions entre deux espèces, interactions qui manifestement sont variables au cours du temps ;
- Quand bien même, ces approches ne permettent pas, à ce jour, de faire le lien avec des mécanismes d'interactions...
- Le couplage avec des modèles métaboliques pourrait venir améliorer les prédictions et permettre de découvrir/mettre en évidence des mécanismes d'interactions...



# Merci de votre attention

