Dynamique de populations sous compétition et perturbations globales

Eugène Ferragu, co-encadré par A.Marguet et C.Smadi

18 Juin 2026

Motivations

La question initiale : Quels sont les effets de perturbations aléatoires ponctuelles et de grande ampleur sur les systèmes biologiques et écologiques ?

Par exemple :

- Incendies de forêts.
- Impact anthropique sur les écosystèmes des parcs naturels.
- Répartition asymétrique du contenu cellulaire lors de la division.

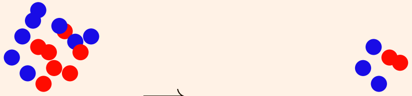
Défi dans l'étude mathématique :
Les perturbations aléatoires qui cassent la continuité (au sens mathématique) des systèmes. (Notamment : critères type Foster-Lyapunov pour les mesures invariantes plus difficiles à vérifier [Meyn-Tweedie 93'])

Processus de Markov à temps continu : $\Gamma_t = (\Gamma_t^{(1)}, \Gamma_t^{(2)}) \in \mathbb{N} \times \mathbb{N}$

Partie naissance mort compétitif

$$
\left.\begin{array}{lll}
{\color{blue}\bullet} \longrightarrow {\color{blue}\bullet} + {\color{blue}\bullet} & \text{à taux } \lambda_1, \\
{\color{blue}\bullet} \longrightarrow \times & \text{à taux } \mu_1 + \frac{\beta_{11}}{K}\Gamma^{(1,K)} + \frac{\beta_{12}}{K}\Gamma^{(2,K)}, \\
{\color{red}\bullet} \longrightarrow {\color{red}\bullet} + {\color{red}\bullet} & \text{à taux } \lambda_2, \\
{\color{red}\bullet} \longrightarrow \times & \text{à taux } \mu_2 + \frac{\beta_{21}}{K}\Gamma^{(1,K)} + \frac{\beta_{22}}{K}\Gamma^{(2,K)}.
\end{array}\right\} K \text{ grand} \iff \text{grande capacité de charge}
$$

Partie catastrophes



$(\Gamma^{(1)}, \Gamma^{(2)}) \longrightarrow (\mathrm{Bin}(\Gamma^{(1)}, \Theta_1), \mathrm{Bin}(\Gamma^{(2)}, \Theta_2))$ à taux r, avec $(\Theta_1, \Theta_2) \sim$ loi κ.

<u>Paramètres du modèle</u> :

- Les taux r, et λ_i et μ_i pour $i = 1, 2$.
- Les taux compétitifs β_{ij} pour $i, j = 1, 2$.
- La loi (ou distribution) des intensités des catastrophes κ sur $(0, 1)^2$.

EDS limite quand $K \to \infty$ déterministe par morceaux

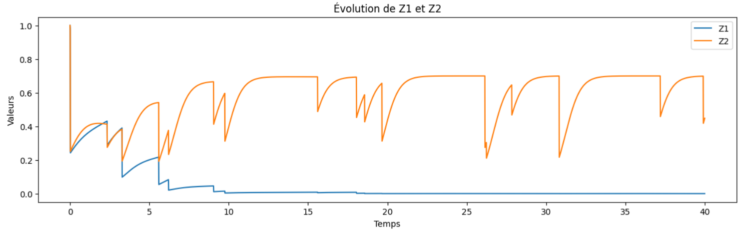
On peut définir sur le même espace de probabilité que les $\Gamma^{(K)}$ un processus déterministe par morceaux $Z_t = (Z_t^{(1)}, Z_t^{(2)})$ sur $\mathbb{R}^{+2}$ tel que $\Gamma^{(K)}/K \to Z$ en probabilité [Ethier-Kurtz+] :

$$dZ_t^{(i)} = \underbrace{Z_t^{(i)}(a_i - \beta_{ii}Z_t^{(i)} - \beta_{ij}Z_t^{(j)})dt}_{\text{partie déterministe sans catastrophe}} - \underbrace{Z_{t-}^{(i)}dS_t^{(i)}}_{\text{sauts aléatoires}} \qquad \text{avec } a_i = \lambda_i - \mu_i$$

Remarque : $(S^{(1)}, S^{(2)})$ est un processus de Poisson composé de dimension 2 dont la fréquence des sauts est r et la loi des sauts est celle de $(1 - \Theta_1, 1 - \Theta_2)$.

Hypothèses :

- $\Gamma_0^{(i,K)}/K \xrightarrow[K\to\infty]{\mathbb{P}} z_0^{(i)}$ avec $z_0^{(1)} > 0$.
- Convergence sur un intervalle de temps fixé (qui ne dépend pas de K).

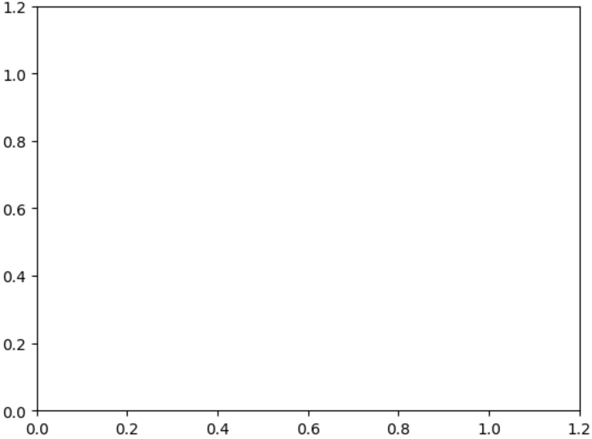


Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)})$ avec $F_i(x, y) = a_i - \beta_{ii}x - \beta_{ij}y$

$\implies$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :



$F_1(x, y) = 0$

$F_2(x, y) = 0$

Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

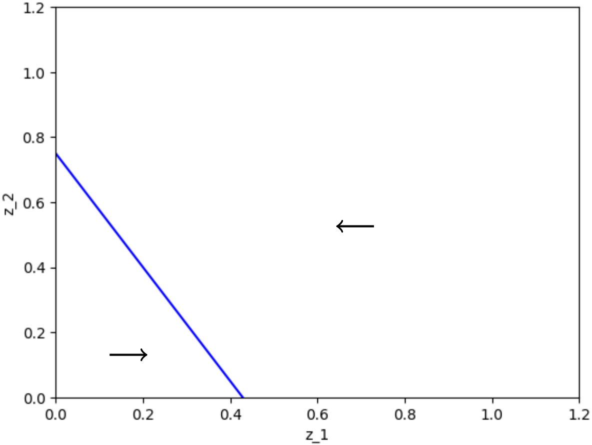
$$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)}) \quad \text{avec} \quad F_i(x,y) = a_i - \beta_{ii} x - \beta_{ij} y$$

$\Longrightarrow$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :

$F_1(x, y) = 0$

$F_2(x, y) = 0$



Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

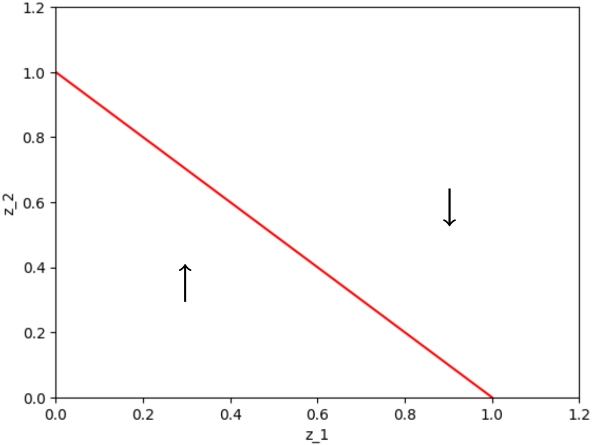
$$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)}) \quad \text{avec} \quad F_i(x,y) = a_i - \beta_{ii} x - \beta_{ij} y$$

$\Longrightarrow$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :

$F_1(x, y) = 0$

$F_2(x, y) = 0$



Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

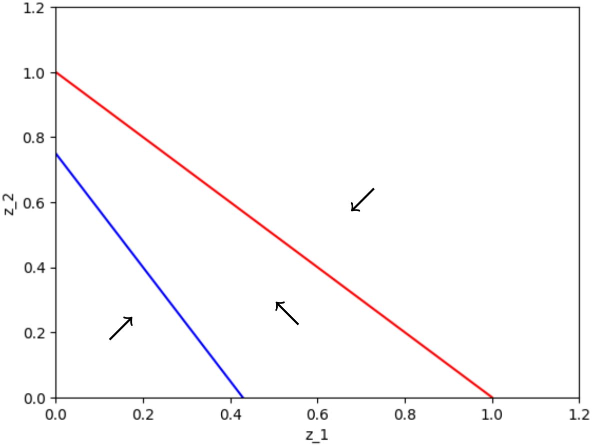
$$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)}) \quad \text{avec} \quad F_i(x,y) = a_i - \beta_{ii}x - \beta_{ij}y$$

$\Longrightarrow$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :

$$F_1(x,y) = 0$$

$$F_2(x,y) = 0$$



Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

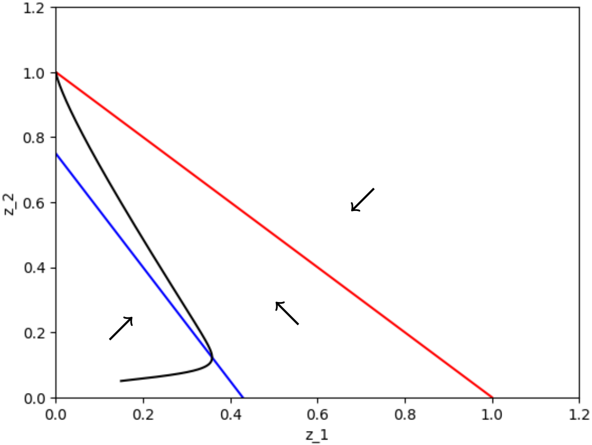
$$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)}) \quad \text{avec} \quad F_i(x,y) = a_i - \beta_{ii}x - \beta_{ij}y$$

$\Longrightarrow$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :

$$\color{blue}{F_1(x,y) = 0}$$

$$\color{red}{F_2(x,y) = 0}$$



Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Le système déterministe sans catastrophe (Lotka-Voltera compétitif)

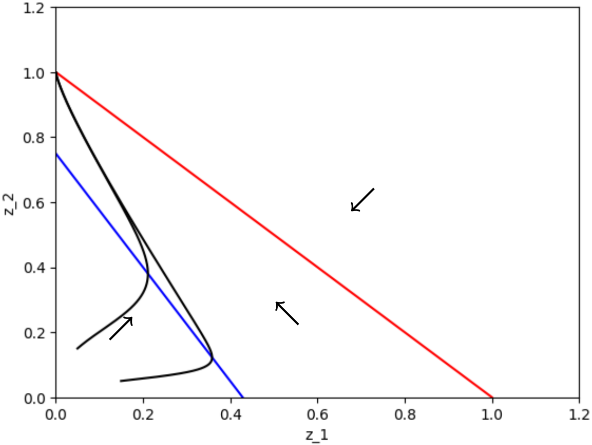
$$\frac{dz_t^{(i)}}{dt} = z_t^{(i)} F_i(z_t^{(i)}, z_t^{(j)}) \quad \text{avec} \quad F_i(x,y) = a_i - \beta_{ii}x - \beta_{ij}y$$

$\Longrightarrow$ Pas de solution explicite !

Pour résoudre qualitativement on trace les isoclines sur le portrait de phase :

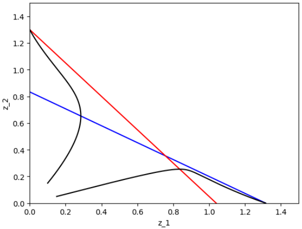
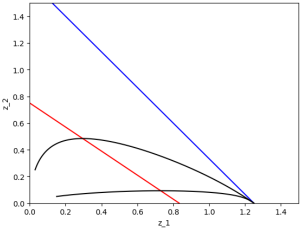
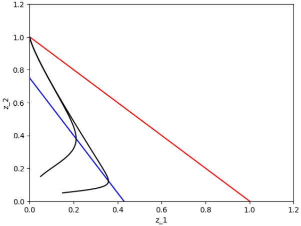
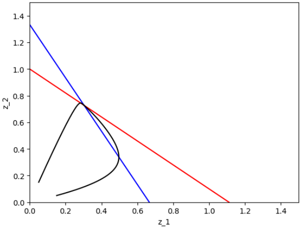
$F_1(x,y) = 0$

$F_2(x,y) = 0$



Petit miracle de la dimension 2 :
Les quatre cas sont complètement caractérisés par les signes de $F_1(0, z_{eq}^{(2)})$ et de $F_2(0, z_{eq}^{(1)})$.

Les 4 cas possibles

	$f_{12} < 0$		$f_{12} > 0$	
$f_{21} < 0$	(excl)		(excl1)	
$f_{21} > 0$	(excl2)		(coex)	

Avec $f_{ij} := F_i(0, z_{eq}^{(j)})$ les **fitnesses d'invasion**.

Question formelle

→ On se donne un jeu de paramètres (a_i) et (β_{ij}) tel que (2) gagne sans catastrophe.

→ On prend un noyau (loi de proba) κ de catastrophes pour (Θ_1, Θ_2) tel que $\mathbb{P}(\Theta_2 < \Theta_1) = 1$.

Question : A partir de quelle fréquence d'apparition des catastrophes $r > 0$ a-t-on :

→ (2) ne gagne plus systématiquement ?

→ (1) gagne systématiquement ?

Idée : Essayer de définir des fitnesses d'invasion **moyennes** qui caractériseraient notre système aléatoire déterministe par morceau.

Définir un état d'équilibre seul

Sans catastrophes (déterministe) : On fixe $z^{(2)} \equiv 0$ et on regarde pour quelle valeur de $z^{(1)}$ on a $dz^{(1)}/dt = 0$.

Avec catastrophes (aléatoire) : On fixe $Z^{(2)} \equiv 0$ et on cherche une *loi de probabilité invariante* pour notre processus de Markov $\rightarrow$ souvent difficile.

Mais en dimension 1 on a des calculs explicites !

Solutions explicites en dimension 1

Sans catastrophes		Avec catastrophes
$\frac{dz_t}{dt} = z_t(a - \beta z_t)$	$\Longrightarrow$	$dZ_t = Z_t(a - \beta Z_t)dt$ $+$ si catastrophe au temps t : $Z_t = \Theta Z_{t-}$
$\widetilde{z}_t := z_t \underbrace{\left(e^{at}\right)^{-1}}_{\text{croissance intrinsèque}}$ vérifie l'équation $d\widetilde{z}_t/dt = -\beta e^{-at}\widetilde{z}_t^2$	$\Longrightarrow$	$\widetilde{Z}_t := Z_t \underbrace{\left(e^{at}\prod_{T_k<t}\Theta_k\right)^{-1}}_{\text{croissance intrinsèque}}$ vérifie l'équation $d\widetilde{Z}_t/dt = -\beta e^{-at-\sum \log \Theta_k}\widetilde{Z}_t^2$

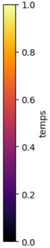
$\Longrightarrow$ On obtient une formule explicite pour Z_t qui ne fait intervenir que $t \mapsto at + \sum_{T_k<t} \log \Theta_k$ (processus de Lévy = marche aléatoire en temps continu)

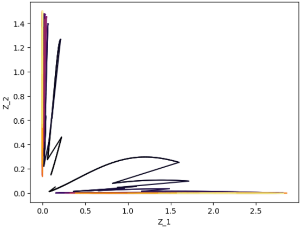
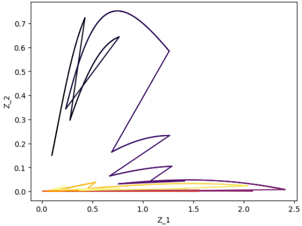
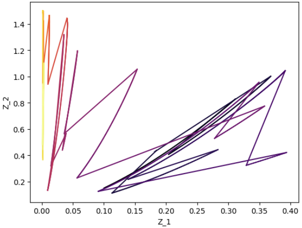
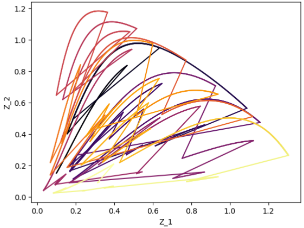
Taux de croissance et fitnesses

Taux de croissance	Taux de croissance moyen
a_1	$\bar{a}_1 := a_1 + r\mathbb{E}[\log \Theta^{(1)}]$
Valeur à l'équilibre	Valeur moyenne à l'équilibre
a_1 / β_{11}	$\bar{a}_1 / \beta_{11}$ (théorie des processus de Lévy [Palau-Pardo 16'])
Fitness d'invasion	**Fitness d'invasion moyenne**
$f_{21} = a_2 - \beta_{21} a_1 / \beta_{11}$	$\boldsymbol{\mathfrak{f}_{21} = \bar{a}_2 - \beta_{21}\bar{a}_1/\beta_{11}}$

Théorème [F., Marguet, Smadi] : Le fait que $Z^{(i)}$ a une probabilité de survie $= 0$, $= 1$ ou $\in]0, 1[$ est entièrement caractérisé par les signes de $\mathfrak{f}_{12}$ et $\mathfrak{f}_{21}$.

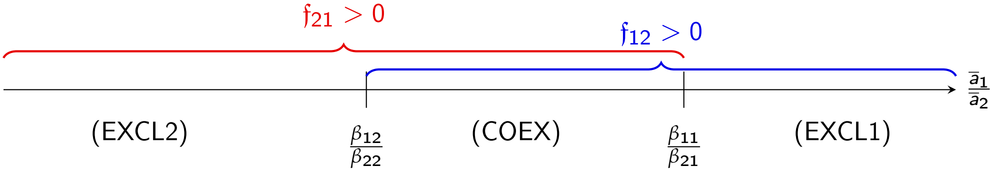
Les 4 cas pour le système aléatoire



	$\mathfrak{f}_{12} < 0$	$\mathfrak{f}_{12} > 0$
$\mathfrak{f}_{21} < 0$	(EXCL) 	(EXCL1) 
$\mathfrak{f}_{21} > 0$	(EXCL2) 	(COEX) 

Retour à la question : effet de r sur les fitnesses

$$\mathfrak{f}_{12} > 0 \iff \frac{\bar{a}_1}{\bar{a}_2} > \frac{\beta_{12}}{\beta_{22}} \quad \text{et} \quad \mathfrak{f}_{21} > 0 \iff \frac{\bar{a}_1}{\bar{a}_2} < \frac{\beta_{11}}{\beta_{21}}$$



Or,

$$\frac{\bar{a}_1}{\bar{a}_2} = \frac{a_1}{a_2} + \frac{r}{a_2\bar{a}_2} \underbrace{\left(a_1\mathbb{E}[|\log\Theta^{(2)}|] - a_2\mathbb{E}[|\log\Theta^{(1)}|]\right)}_{\text{le signe donne la monotonicité de } \bar{a}_1/\bar{a}_2 \text{ avec } r}$$

Retour à la question

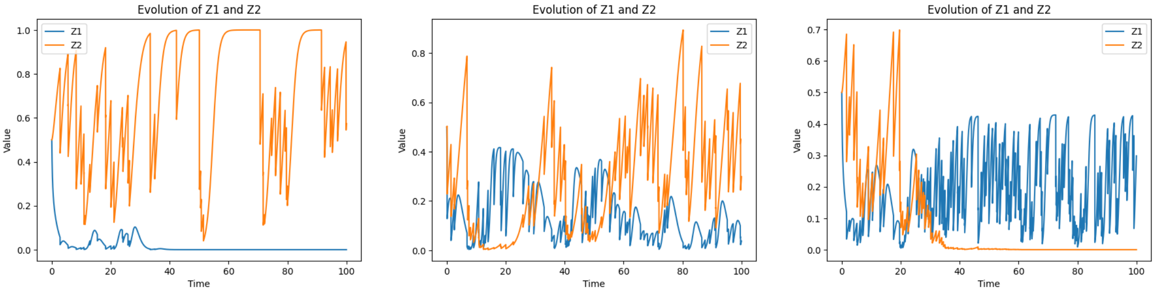
- $\rightarrow$ On se donne un jeu de paramètres (a_i) et (β_{ij}) tel que ① gagne sans catastrophe.
- $\rightarrow$ ~~On prend un noyau (loi de proba) de catastrophes pour~~ $\cancel{(\Theta_1, \Theta_2)}$ ~~tel que~~ $\cancel{\mathbb{P}(\Theta_1 < \Theta_2) = 1}$~~.~~
- $\rightarrow$ On prend un noyau de catastrophes $(\Theta^{(1)}, \Theta^{(2)})$ tel que $a_1 \mathbb{E}[|\log \Theta^{(2)}|] - a_2 \mathbb{E}[|\log \Theta^{(1)}|] > 0$.

<u>Réponse</u> : A partir de

- $\rightarrow$ $r > r_1$: On a $\mathbb{P}(Z^{(1)} \to 0) < 1$.
- $\rightarrow$ $r > r_2$: On a $\mathbb{P}(Z^{(1)} \to 0) = 0$ et $\mathbb{P}(Z^{(2)} \to 0) = 1$.

avec $\dfrac{\bar{a}_1(r_1)}{\bar{a}_2(r_1)} = \min(\dfrac{\beta_{11}}{\beta_{21}}, \dfrac{\beta_{12}}{\beta_{22}})$ et $\dfrac{\bar{a}_1(r_2)}{\bar{a}_2(r_2)} = \max(\dfrac{\beta_{11}}{\beta_{21}}, \dfrac{\beta_{12}}{\beta_{22}})$

Exemple



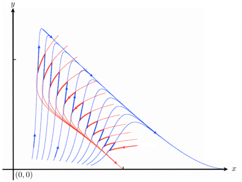
Avec une loi $(\Theta^{(1)}, \Theta^{(2)})$ couplée et telle que $\Theta^{(1)} = \Theta^{(2)} - 1/8$ presque sûrement. Mais qui vérifie bien $a_1 \mathbb{E}[|\log \Theta^{(2)}|] < a_2 \mathbb{E}[|\log \Theta^{(1)}|]$, c'est-à-dire : rapporté au taux de croissance sans catastrophe, l'effet des catastrophes est moins fort pour (2) que pour (1).

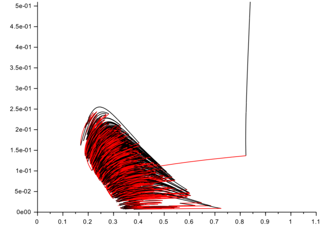
Système d'EDO alterné aléatoirement :

$$dZ_t^{(i)} = Z_t^{(i)}(a_{i,I_t} - \beta_{ii,I_t} Z_t^{(i)} - \beta_{ij,I_t} Z_t^{(j)})dt$$

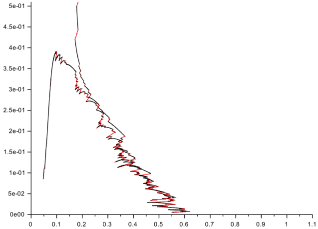
avec $I_t \in \{1, 2\}$ et deux jeux de paramètres $(a_{i,1}, \beta_{ij,1})$ et $(a_{i,2}, \beta_{ij,2})$

Résultats similaires en définissant des fitnesses d'invasion moyennes à partir de mesures invariantes en dimension 1.

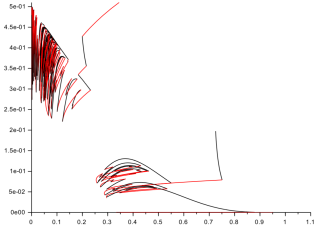




(COEX)



(EXCL2)



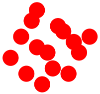
(EXCL)

La phase d'invasion ?

Et pour $(\Gamma_0^{(1,K)}, \Gamma_0^{(2,K)}) = (K.z^{(1)}, 1)$?

A part dire que $\Gamma_t^{(2,K)} << K$ pour $t \in [0, T]$, l'EDO avec catastrophe ne nous dit rien...

Le bon objet pour étudier une phase d'invasion c'est un processus de branchement...[Champagnat 06]

●	$\longrightarrow$	● + ●	à taux λ_2,	$\Longrightarrow$	homogène en temps
●	$\longrightarrow$	$\times$	à taux $\mu_2 + \beta_{21} Z^{(1)} + \cancel{\frac{\beta_{22}}{K}\Gamma^{(2,K)}}$,	$\Longrightarrow$	dépend de $(Z_t^{(1)}, t \geq 0)$
	$\longrightarrow$		à taux r.	$\Longrightarrow$	dépend de $(\Theta_n, T_n, n \geq 0)$

... en environnement aléatoire $\left((Z_{T_n}^{(1)}, T_n, \Theta_n), n \geq 0)\right)$ Markov. ([Kersting20] sur les Processus de branchement en environnement variable)

Proposition [F., Marguet, Smadi] : On peut définir une proba d'invasion asymptotique et un temps d'invasion qui sont en partie caractérisés par la fitness d'invasion avec catastrophes.

$$\mathbb{P}(\exists t, \Gamma_t^{(2,K)} = \lfloor K\varepsilon \rfloor) \underset{\varepsilon\to 0, K\to\infty}{\longrightarrow} \begin{cases} 0 & \text{si } \mathfrak{f}_{21} < 0, \\ p > 0 & \text{si } \mathfrak{f}_{21} > 0. \end{cases}$$

Et sous l'événement de fixation on a

$$\inf\{t \geq 0, \Gamma_t^{(2,K)} = \lfloor K\varepsilon \rfloor\} / \log K \underset{\varepsilon\to 0, K\to\infty}{\longrightarrow} \frac{1}{\mathfrak{f}_{21}}.$$

Perspectives

- Existence d'une classe de perturbation pour laquelle les comportements asymptotiques des systèmes sont donnés par les fitnesses d'invasion.
- Retrouver des résultats biologiques notamment : Stratégies r/K pour la notion de catastrophes bénéfiques, diversité maximale pour une fréquence de perturbation intermédiaire (merci Sylvain Billiard).

Merci !