

# Modélisation globale de la population de Lynx du Canada pour une preuve de chaos dans un écosystème réel

J. Maquet & C. Letellier

CORIA UMR 6614 — Université et INSA de Rouen, BP. 12, 76801 Saint-Etienne du Rouvray cedex  
Christophe.Letellier@coria.fr

**Résumé.** La population de lynx de la Baie d’Hudson est connue entre 1825 et 1934 grâce aux comptes de la Compagnie commercialisant les fourrures de lynx dans cette région. Les données étudiées par Elton et Nicholson en 1942 regroupe une dizaine de cycle sous-échantillonnés. Nous proposons deux modèles globaux (un en 3D et un 4D) qui consistent en des jeux d’équations différentielles ordinaires directement estimés à partir des données. Les deux modèles sont chaotiques et présentent des caractéristiques dynamiques communes.

**Abstract.** Lynx population in the Hudson Bay is known between 1825 and 1934 by the activity of the Company saling Lynx furs in this region. The data were collected by Elton and Nicholson in 1942. Ten undersampled cycles are available. Two global models (3D and 4D, respectively) are obtained. They are under the form of sets of ordinary differential equations directly estimated from the data. Both models are chaotic and share some dynamical characteristics.

## 1 Introduction

De nombreux systèmes biologiques et écologiques oscillent avec une période presque constante alors que les niveaux d’abondance présentent de grandes variations [1,2,3]. Parmi les rares données disponibles figure l’évolution des populations de Lynx du Canada (*Lynx canadensis*) à travers les livres de comptes de la Compagnie de la Baie d’Hudson qui ont fait l’objet de nombreuses études depuis celle d’Elton et Nicholson [4]. Ainsi, les fluctuations de la population de Lynx sont liées à celles des lapins blancs (*Lepus americanus*) et celles d’espèces aquatiques comme les rats musqués (*Ondatra Zibethica*). Les lynx font donc partie d’un écosystème à au moins trois espèces qui pourrait présenter des comportements chaotiques, comme cela est fréquemment rencontré dans les modèles (voir par exemple, [5,6,7]).

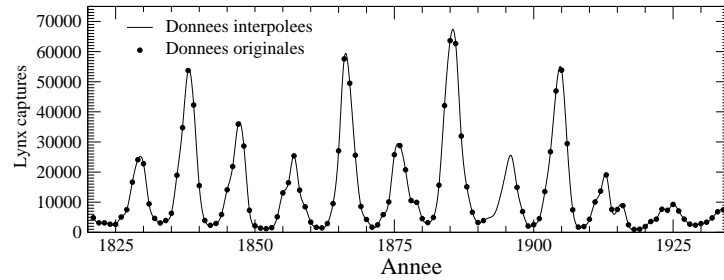
Malheureusement, tous les modèles proposés jusqu’ici sont empiriques, c’est-à-dire que ce sont des modèles dont les oscillations chaotiques « ressemblent » à celles des données observationnelles. Ceci provient essentiellement du fait que les données disponibles sont le plus souvent trop courtes pour identifier des attracteurs chaotiques. Pour pallier à cette petite quantité de données, il est possible d’utiliser une technique de modélisation globale qui fournit un jeu d’équations différentielles ordinaires dont les paramètres sont estimés directement à partir des données observationnelles [8,9,10].

Nous présentons ici un modèle tridimensionnel estimé à partir des relevés de fourrures de Lynx commercialisés par la Compagnie de la Baie d’Hudson donnés par Elton et Nicholson [4]. Ce modèle a pour solution un attracteur chaotique qui apparaît après une cascade de doublements de période. Un chaos multimodal est également observé. Toutes ces propriétés sont topologiquement équivalentes à un modèle *ad hoc* proposé en 1999 par Blasius *et al* comme pouvant expliquer les fluctuations observées dans la population de Lynx [7]. A notre connaissance, ceci constitue une première preuve directe d’un comportement chaotique au sein d’un écosystème réel.

## 2 Les données de la Compagnie de la Baie d’Hudson

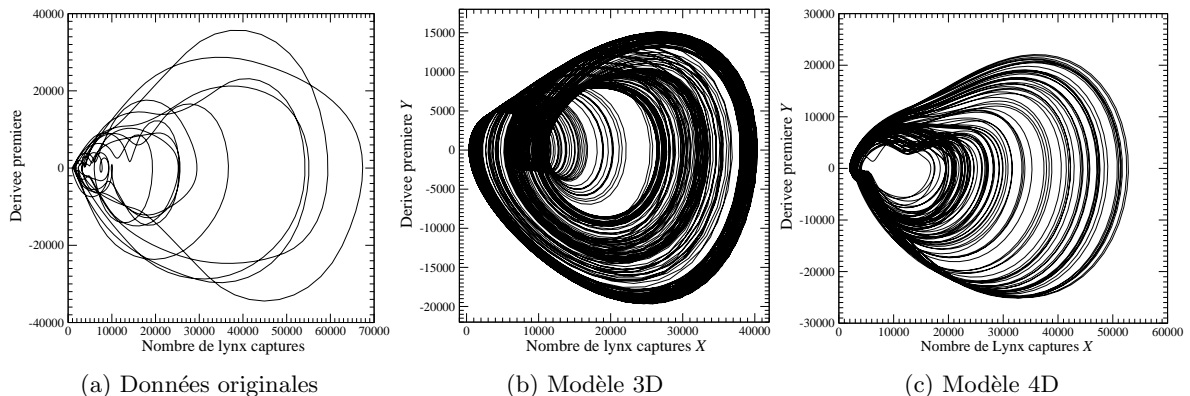
Un relevé minutieux des comptes de la compagnie de la Baie d’Hudson a été réalisé en 1942 par Charles Elton et Mary Nicholson [4]. Depuis, de nombreuses études ont été effectuées sur ces données

[3,11]. Toutefois, le nombre total de lynx manque entre 1892 et 1896. De manière à disposer d'une série temporelle continue, nous avons reconstruit à la main les données manquantes comme suit. Parmi les dix cycles disponibles, nous avons identifié le cycle qui ressemblait le plus au cycle précédent le cycle manquant, nous avons alors superposé ces deux cycles, et avons reportés les points pour les années 1892 à 1896. Les données utilisées pour notre analyse sont représentées Fig. 1. Puisque les données n'étaient pas échantillonnées avec un pas de temps suffisamment petit, nous avons appliqué une procédure d'interpolation qui préserve le spectre de Fourier [12].



**Fig.1.** Evolution du nombre total de peaux de Lynx vendues dans les différentes régions du Canada entre 1821 et 1934. Les données entre 1892 et 1896 sont insérées à la main comme cela est expliqué dans le texte. Les données sont interpolées grâce à une procédure standard MATLAB qui préserve le spectre de Fourier.

Puisque notre objectif est d'obtenir un système d'équations différentielles ordinaires reproduisant la dynamique sous-jacente aux données d'Elton et Nicholson, nous utilisons les coordonnées dérivées pour reconstruire l'espace des phases (Fig. 2a). L'attracteur obtenu se présente comme de grandes boucles autour d'un point singulier de type col-foyer. Les petites oscillations autour de ce point sont la signature d'un mécanisme de repliement responsable — dynamiquement parlant — des fluctuations irrégulières de la population de lynx. Une telle organisation du portrait de phase n'est pas sans rappeler le portrait de phase reconstruit à partir de la variable  $z$  du système de Rössler, une variable réputée difficile pour une modélisation globale optimale [13].



**Fig.2.** Différents portraits de phase obtenus des données originales ou par intégration des modèles globaux.

### 3 Modélisation globale

Lorsqu'une modélisation globale est tentée, il y a grossièrement deux types de modèles qui peuvent être obtenus : les modèles continus (des équations différentielles ordinaires) et des modèles discrets (des

itérations). Comme cela a été montré par ailleurs, les deux techniques sont équivalentes du point de vue de leur capacité à fournir un modèle de bonne qualité. La technique ici utilisée [8] permet l'estimation d'équations différentielles ordinaires à partir de données expérimentales. Lorsque la dimension de plongement de la dynamique est de 3, l'espace des phases reconstruit est développé sur les coordonnées  $X$ ,  $Y$  et  $Z$  où  $X$  représente les données originales,  $Y$  et  $Z$  étant les deux dérivées successives de  $X$ . Le jeu d'équations différentielles ordinaires est alors de forme canonique, c'est-à-dire

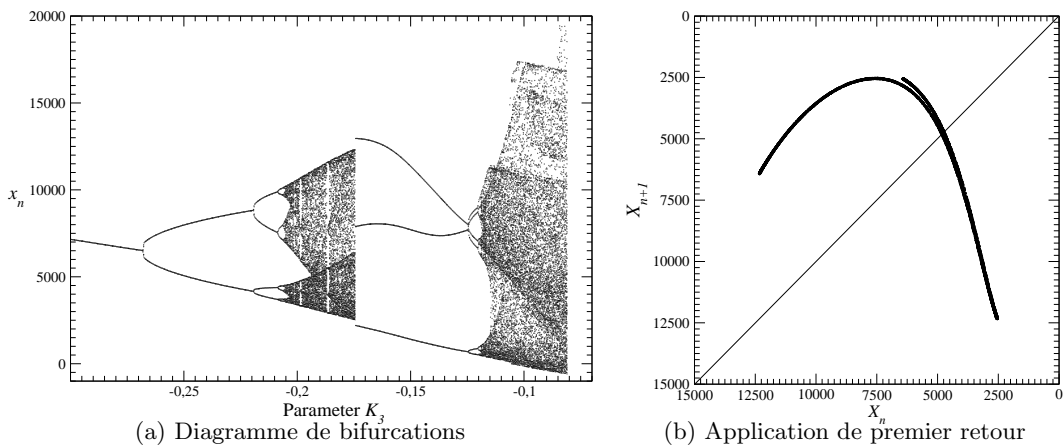
$$\begin{cases} \dot{X} = Y \\ \dot{Y} = Z \\ \dot{Z} = F(X, Y, Z) \end{cases} \quad (1)$$

où  $F(X, Y, Z)$  est la fonction canonique à estimer sur une base de polynômes multivariables. Cette fonction est de la forme

$$F(X, Y, Z) = K_0 + K_1X + K_2Y + K_3Z + K_4X^2 + \dots \quad (2)$$

où les valeurs des coefficients  $K_p$  sont retournées par l'algorithme.

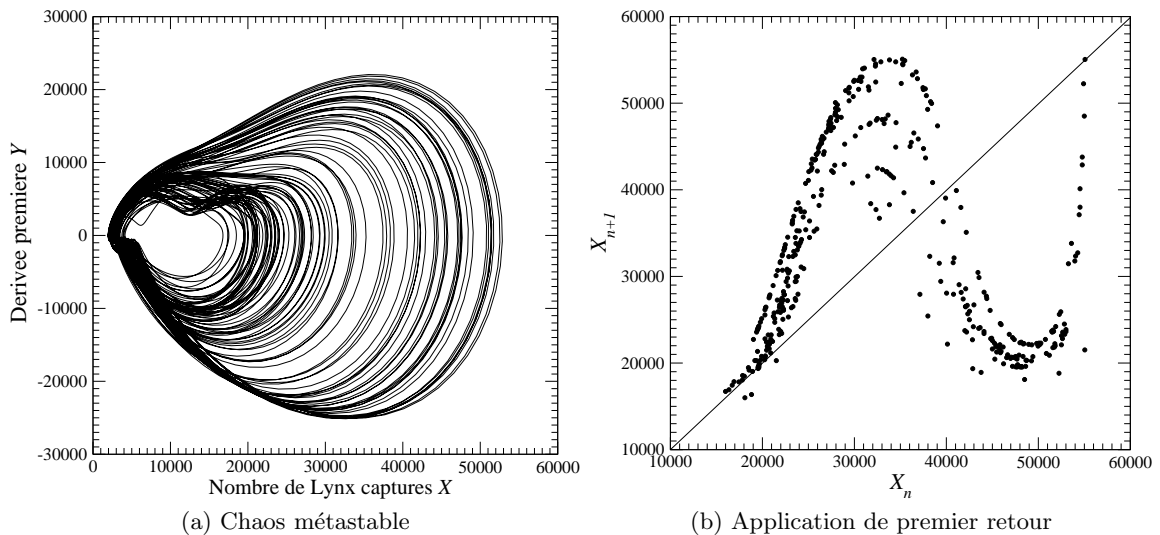
Après quelques essais, un premier modèle de dimension 3 a été obtenu à partir de 117 centres à raison de 13 centres par cycle. Neuf cycles sont donc utilisés, le cycle reconstruit entre 1892 et 1896 y compris. La fonction canonique de ce premier modèle comprend 19 termes. Une intégration numérique de ce modèle conduit au portrait de phase représenté Fig. 2b. Puisque ce modèle est très stable, un diagramme de bifurcations en fonction du paramètre  $K_3$  (ou tout autre paramètre) a été calculé (Fig. 3a). Ce diagramme révèle une cascade de doublements de période comme route vers le chaos (ce qui est très fréquent) et une longue fenêtre de période 3 (ce qui l'est beaucoup moins). Cette fenêtre de période 3 est perturbée par une bifurcation transcritique impliquant l'échange de stabilité entre deux cycles de période 3, ce qui provoque un « décrochement » des branches au tout début de la fenêtre. Ceci résulte d'une application de premier retour un peu particulière (Fig. 3b). En effet, la branche décroissante se dédouble. L'une des extrémités a une ordonnée égale à celle du maximum de l'application : ceci induit, sous une très faible variation de l'un des paramètres, une crise qui impose une application à la structure beaucoup plus développée et plus compliquée. C'est ce qui se retrouve à la sortie de la fenêtre de période 3. Cet incident au niveau de la fenêtre de période 3 est particulièrement important à signaler car un incident relativement semblable est observé dans le modèle *ad hoc* proposé par Blasius *et al* [7]. Le modèle global 3D partage avec ce modèle *ad hoc* une cascade de doublements de période, une longue fenêtre de période 3 et un incident au cours de la fenêtre de période 3 qui interdit l'obtention d'une dynamique symbolique complète.



**Fig.3.** Diagramme de bifurcations du modèle 3D obtenu à partir des Lynx capturés par la Compagnie de la Baie d'Hudson. Une application de premier retour est calculée pour  $K_3 = -0.175$ , juste avant la crise.

Parmi les conclusions d'Elton et Nicholson, nous relevons que l'évolution de la population de lynx dépend des lapins blancs et d'autres espèces aquatiques comme le rat musqué et le saumon. Par ailleurs, le lynx est chassé et sa population dépend donc de l'activité de l'homme. Il est d'ailleurs surprenant que ce facteur ne soit pas pris en compte dans la plupart des études de ces données. La conclusion importante est qu'une description rigoureuse de l'écosystème nécessiterait d'utiliser plus de trois espèces en interaction. Aussi, un modèle de dimension 4 — quatre espèces en interaction — est donc recherché... et obtenu.

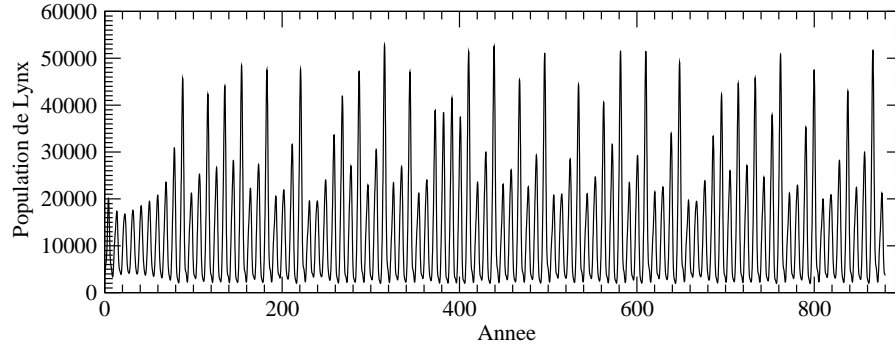
Pour l'obtention de ce modèle de dimension 4, la dérivée quatrième doit être calculée pour l'estimation de la fonction canonique. Les limites de ce qui est contenu dans les données (10 cycles sous-échantillonnés) est atteint avec cette recherche. Un modèle global a tout de même été obtenu à partir de 600 points retenus pour l'estimation, à raison de 93 points par cycle : ceci correspond à six cycles et demi. Cet ensemble de données sur lequel est estimé le modèle présente l'avantage de ne pas utiliser les données entre 1892 et 1896 reconstruites « à la main ». Malheureusement, le meilleur modèle obtenu n'est pas complètement stable et il ne peut être intégré au delà de 420 cycles (ce qui correspond déjà à 4000 ans environ), la trajectoire étant éjectée à l'infini. Le modèle 4D n'est donc pas robuste face à une variation de l'un de ses paramètres et un diagramme de bifurcations ne peut être obtenu comme cela a été calculé pour le modèle 3D. Cette absence de stabilité résulte directement de la qualité toute relative des données à notre disposition. Rappelons de plus, qu'indépendamment du problème de la précision avec laquelle les relevés de la Compagnie de la Baie d'Hudson reflètent la dynamique de l'écosystème, se présente un important problème d'observabilité.



**Fig.4.** Portrait de phase du chaos métastable solution du modèle global 4D estimé à partir du nombre de Lynx capturés par la Compagnie de la Baie d'Hudson.

Le portrait de phase correspondant au chaos métastable (Fig. 4a) ressemble à celui reconstruit à partir des données originales (Fig. 2). De ce point de vue, augmenter la dimension de plongement de la dynamique permet l'obtention d'un modèle de meilleure qualité que le modèle 3D. Une application de premier retour à une section de Poincaré révèle trois branches monotones principales avec une structure feuilletée (Fig. 4b). La première branche croissante touche la première bissectrice, signature de l'existence de léthargies — long minima autour de zéro — au sein de l'évolution de la population de lynx. En fait, de telles léthargies sont liées à l'existence d'un point singulier de type col-foyer dont le voisinage est visité. Une orbite homocline (au moins secondaire) doit donc faire partie de la population d'orbites périodiques instables. Avec cette propriété, le modèle 4D reproduit une caractéristique dynamique importante — non présente dans le modèle 3D — des données originales (Fig. 5). Notons que ce sont ces léthargies

— également observées sur la variable  $z$  du système de Rössler — qui sont responsables du manque d’observabilité [13] et qui rendent par conséquent la dynamique délicate à modéliser.



**Fig.5.** Evolution de la population de Lynx obtenue par intégration numérique du modèle 4D. Des léthargies — passages au minimum un peu longs — sont reproduits de manière très proches de ce qui était présent dans les données originales.

La seconde branche croissante (à l’extrême droite de l’application de premier retour) atteint également la première bissectrice. Son extrémité a une ordonnée égale à celle du maximum de l’application de premier retour. Une explosion dynamique est ainsi attendue comme cela est discuté pour le modèle 3D. Le fait que les deux modèles globaux présentent cette propriété dynamique suggère fortement que la dynamique sous-jacente aux relevés de la Compagnie de la Baie d’Hudson ait également cette propriété. Une telle propriété pourrait être à l’origine du manque de stabilité du modèle 4D obtenu.

La structure feuilletée (Fig. 4b) de l’application de premier retour, rarement rencontrée dans les systèmes de dimension 3, pourrait être un indicateur que la dynamique originale soit caractérisée par une application de premier retour bi-dimensionnelle. De ce fait, la dynamique serait naturellement mieux décrite par un modèle 4D. Ceci pourrait être une indication pour inclure l’activité humaine de chasse dans la description de l’écosystème. Notons que tout ceci provient directement des données. A notre connaissance, il n’existe pas d’autre méthode pour extraire plus d’informations de données de qualité et de quantité aussi limitées. Ceci implique directement qu’il est très difficile de valider tout modèle. Les modèles globaux ici proposés présentent l’avantage de ne pas nécessiter de connaissance préalable sur la phénoménologie de l’écosystème comme cela était nécessaire pour le modèle *ad hoc* de Blasius *et al* [7]. Toutes les caractéristiques dynamiques révélées par les modèles sont des représentations de la dynamique sous-jacentes mais leur adéquation ne peut malheureusement pas être estimée.

## 4 Conclusion

Etudier des données comme le nombre de Lynx capturés par la Compagnie de la Baie d’Hudson est toujours un grand challenge puisque seuls dix cycles sous-échantillonnés sont disponibles, ce qui est très insuffisant pour toute technique d’analyse. Aussi, il n’est pas question de réaliser une bonne description topologique de la dynamique originale et, par conséquent, aucun modèle ne peut être validé rigoureusement. Toutefois, ces données demeurent l’un des rares exemples de chaîne alimentaire suivie sur plus d’un siècle.

Nous avons proposé deux modèles globaux estimés à partir des données disponibles sans aucune connaissance préalable sur les mécanismes de la dynamique sous-jacente. Ceci signifie que les couplages entre les différentes espèces — les variables dynamiques — ne sont pas imposés mais résulte seulement des estimations numériques de la fonction canonique projetées sur une base multivariable polynomiale. En dépit de la pauvre qualité des données, les modèles ici obtenus capturent des caractéristiques dynamiques contenues dans les données et qui devraient être prises en compte pour de nouveaux modèles *ad hoc*. En

particulier, une cascade de doublements de période accompagnée d'une longue fenêtre de période 3 sont identifiées sur le modèle 3D. Dans les deux modèles globaux, une crise est identifiée : elle implique une troisième branche sur l'application de premier retour à une section de Poincaré qui se termine par un point dont l'ordonnée est égale à celle du maximum de l'application. C'est une caractéristique dynamique qui n'est pas observée dans le modèle *ad hoc* proposé par Blasius *et al.*

Obtenir un modèle global à partir des données collectées par Elton et Nicholson contribue à défendre l'idée que les écosystèmes réels pourraient évoluer de manière chaotique — les deux modèles sont chaotiques — sans variation spécifique des conditions environnementales. Nos modèles suggèrent que la dynamique sous-jacente possède une composante de nature déterministe et de basse dimension. Les similitudes entre le modèle 4D et les données originales suggèrent que l'écosystème impliquant les lynx correspondent à une chaîne à au moins quatre niveaux. Peut-être cela suggère-t-il d'introduire l'activité humaine de chasse dans cet écosystème.

## Remerciements

Nous remercions vivement Dair José de Oliveira qui a interpolé les données.

## Références

1. A. J. NICHOLSON, The self-adjustment of populations to change, *Cold Spring Harb. Symposium Quant. Biology*, **22**, 153-173 (1957).
2. W. S. C. GURNEY, S. P. BLYTHE & R. M. NISBET, Nicholson's blowflies revisited, *Nature*, **287**, 17-21 (1980).
3. W. M. SCHAFFER, Stretching and folding in lynx fur returns : evidence for a strange attractor in nature?, *The American Naturalist*, **124**, 798-820 (1984).
4. C. ELTON & M. NICHOLSON, The ten-year cycle in numbers of the Lynx in Canada, *Journal of Animal Ecology*, **11**, 215-244 (1942).
5. M. GILPIN, Spiral chaos in a predator prey model, *The American Naturalist*, **113**, 306-308 (1979).
6. R. K. UPADHYAY, S. R. K. JYENGAR & V. RAI, Chaos : an ecological reality?, *International Journal of Bifurcation & Chaos*, **8** (6), 1325-1333 (1998).
7. B. BLASIUS, A. HUPPERT & L. STONE, Complex dynamics and phase synchronization in spatially extended ecological systems, *Nature*, **399**, 354-359 (1999).
8. C. LETELLIER, L. LE SCHELLER, P. DUTERTRE, G. GOUESBET, Z. FEI & J. L. HUDSON, Topological characterization and global vector field reconstruction from experimental electrochemical system, *Journal of Physical Chemistry*, **99**, 7016-7027 (1995).
9. C. LETELLIER, J. MAQUET, H. LABRO, L. LE SCHELLER, G. GOUESBET, F. ARGOUËL & A. ARNÉODO, Analyzing chaotic behaviour in a Belousov-Zhabotinskii reaction by using a global vector field reconstruction, *Journal of Physical Chemistry A*, **102**, 10265-10273 (1998).
10. C. LETELLIER, J. MAQUET, L. A. AGUIRRE, R. GILMORE & T. DUDOK DE WIT, Un modèle chaotique pour l'activité solaire, 6<sup>ème</sup> Rencontre du Nonlinéaire, Paris, 13-14 Mars 2003. Ed. Y. Pomeau & R. Ribotta, pp 179-184, Editions Paris Onze (2003).
11. A. R. E. SINCLAIR *et al*, Can the solar cycle and climate synchronize the snowshoe hare cycle in Canada?, Evidence from the tree rings and ice cores, *The American Naturalist*, **141**, 173-198, 1993.
12. C. LETELLIER, O. MÉNARD, TH. KLINGER, A. PIEL & G. BONHOMME, Dynamical analysis and map modelling of a thermionic diode plasma experiment, *Physica D*, **156**, 169-178, 2001.
13. C. LETELLIER & L. A. AGUIRRE, Investigating nonlinear dynamics from time series : the influence of symmetries and the choice of observables, *Chaos*, **12**, 549-558, 2002.