



HAL
open science

SUR LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES NON LINÉAIRES

J. Meyer

► **To cite this version:**

J. Meyer. SUR LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES NON LINÉAIRES. Journal de Physique Colloques, 1978, 39 (C5), pp.C5-29-C5-37. 10.1051/jphyscol:1978514 . jpa-00217481

HAL Id: jpa-00217481

<https://hal.science/jpa-00217481>

Submitted on 4 Feb 2008

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.

SUR LA DYNAMIQUE DES SYSTÈMES ÉCOLOGIQUES NON LINÉAIRES

J. A. MEYER

Laboratoire de Zoologie, Ecole Normale Supérieure, 46, rue d'Ulm, 75005 Paris, France

Résumé. — Les propriétés de divers modèles de dynamiques de populations sont rattachées aux notions de stabilité structurelle, de bifurcation et de résilience.

Abstract. — Properties of various models of population dynamics are related to the notions of structural stability, bifurcation and resilience.

Parallèlement aux vastes programmes de simulation mis en œuvre depuis une dizaine d'années sous l'égide du PBI (Programme Biologique International) — travaux très techniques à propos desquels l'auditeur intéressé trouverait une large présentation d'ensemble dans les quatre volumes édités par Patten depuis 1971 [1] — ont été publiées récemment plusieurs études de modèles mathématiques relativement simples destinées elles-aussi à améliorer notre compréhension de la dynamique et des conditions de stabilité des systèmes écologiques.

Ces études, qui contribuent au renouvellement de divers problèmes classiques en Ecologie Théorique [2], recourent en de nombreux points les thèmes de ce colloque, ce que cet exposé est destiné à illustrer.

Il est clair en premier lieu que si la prise de conscience par les écologistes de la multiplicité potentielle des états stables associés à la dynamique des systèmes non linéaires a été à la base de nombreuses modélisations de systèmes naturels bien connus pour présenter eux-mêmes une telle propriété [3], c'est après investigation des *stabilités structurelles* correspondantes que d'autres propriétés de ces systèmes ont été mieux comprises.

On trouvera une bonne illustration de ce point dans l'étude de Jones [4] sur la dynamique des populations d'un insecte qui ravage périodiquement les forêts canadiennes du New-Brunswick, la tordeuse des bourgeons de l'épinette (*choristoneura fumiferana*). Ces populations, dont le devenir est lié à l'état de la forêt comme à l'importance de la prédation qu'elles subissent de la part de divers ennemis naturels, subsistent de longues années à l'état endémique puis

donnent lieu à de soudaines et relativement brèves explosions démographiques, avant de retourner à un niveau de densité très faible.

Une telle évolution, qui présente un caractère cyclique prononcé (Fig. 1), peut se décrire en termes de *théorie des catastrophes* à partir de la considération de l'évolution des points d'équilibre stables associés à l'équation :

$$\frac{dT}{dt} = rT \left(1 - \frac{T}{KS} \right) - \frac{\beta PT^2}{T_0^2 + T^2}.$$

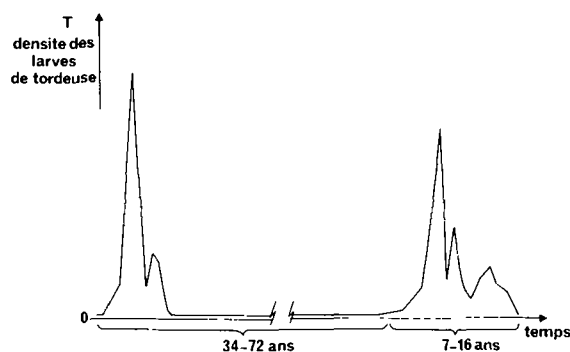


FIG. 1

Dans cette équation, T représente la densité de la tordeuse, r son taux de croissance intrinsèque et KS la capacité limite du milieu, supposée ici proportionnelle à la surface moyenne de feuilles par arbre, S .

Ainsi, le premier terme de la partie droite de cette équation correspond à l'équation logistique classique et fait intervenir le rôle limitant du milieu sur une dynamique naturelle exponentielle.

Le deuxième terme correspond, lui, à la prise en compte des effets de la prédation, supposés croître plus vite que linéairement pour des densités de tordeuse inférieures à un seuil T_0 , puis se saturer à un niveau constant — défini par le coefficient β et la densité P de prédateurs — au-delà de ce seuil.

La décomposition graphique des effets de ces deux termes sur la dynamique de la tordeuse (Fig. 2) implique que les populations correspondantes peuvent présenter un état d'équilibre stable ou deux états d'équilibre stables associés à un état d'équilibre instable selon les valeurs respectives des divers paramètres de l'équation précédente et pour une densité de prédateurs P donnée.

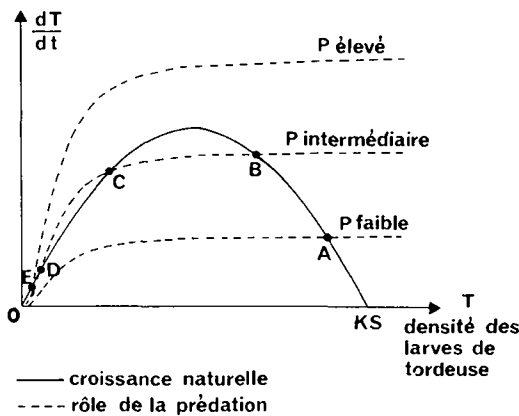


FIG. 2.

Si cette dernière quantité est supposée fixe, on peut déduire de la figure 2 la loi d'évolution des états d'équilibre stables en fonction de la surface moyenne de feuilles par arbre et retrouver ainsi la figure classique de la catastrophe-pli (Fig. 3), d'une part, et les principales caractéristiques de la dynamique des populations de tordeuse, d'autre part.

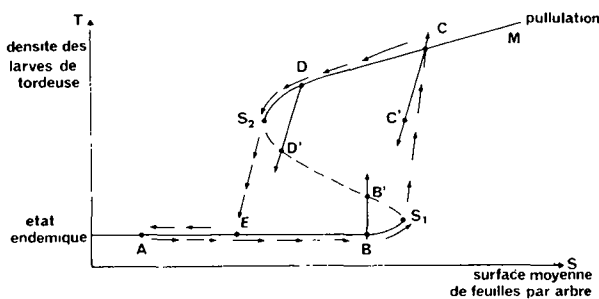


FIG. 3.

Etant donné, en effet, que la vitesse de variation de la densité de tordeuse est beaucoup plus élevée que celle de la surface foliaire, on comprendra que si le système tordeuse/forêt se trouve initialement au point A — état endémique/forêt jeune — la maturation lente de la forêt va entraîner un déplacement de l'état du système vers le point B — état endémique/forêt mature — puis vers le point S_1 . Au-delà de ce point, il y aura explosion démographique et attraction du système par le point C — pullulation/forêt mature. Les densités très élevées de tordeuse en ce point seront alors causes d'une déprédation importante du feuillage et d'une migration du système vers les états D puis suivie d'un retour brusque à l'état endémique caractéristique du point E . Il est clair alors que le remplacement des arbres disparus par des individus jeunes ramènera le système au point A , à partir duquel le cycle précédent pourra se dérouler à nouveau.

Au-delà de la description de la dynamique de ce système, l'étude de sa stabilité structurelle permet d'en préciser quelques règles de bonne gestion. Si l'intervention de l'Homme permet, en effet, de figer plus ou moins longtemps la forêt dans l'état correspondant au point B — par l'utilisation raisonnée de défolians par exemple — il est clair qu'il convient de prendre toutes mesures annexes pour qu'une augmentation imprévue de la densité de tordeuse — sous l'effet d'une immigration quelconque par exemple — ne conduise pas le système au-delà du point B' à partir duquel l'attraction par la partie supérieure du pli déclencherait une pullulation de tordeuse.

De la même manière, si l'utilisation d'insecticides en phase de pullulation peut conduire le système du point C au point C' ou du point D au point D' , il est clair que la quantité d'insecticides à utiliser en vue de provoquer un retour rapide du système vers l'état endémique devra être d'autant plus élevée que ce traitement sera engagé tôt après le début de la pullulation et que la défoliation sera restée faible. Un traitement trop timide, par contre, ne conduira pas le système dans la zone d'attraction de la partie inférieure du pli et restera sans conséquences notables sur son devenir naturel.

Une autre notion issue de l'étude de la stabilité structurelle des systèmes non linéaires et à laquelle les écologistes se réfèrent souvent dans la description du comportement de tel ou tel modèle est celle de la bifurcation des dynamiques correspondantes. On la retrouve notamment dans la littérature entomologique à propos d'équations aux différences très simples destinées à représenter l'évolution temporelle d'une population à générations non recouvrantes. Il est, en effet, légitime dans ce cas de chercher à exprimer la valeur prise par telle ou telle variable caractéristique de l'état de cette population pour une génération donnée — par exemple sa densité maximale — par une expression de la valeur prise par cette même variable pour la génération précédente, ce qui conduit

à assujettir la dynamique correspondante à une équation du type :

$$X_{t+1} = F(X_t)$$

dans laquelle t représente le temps si l'unité associée est l'intervalle séparant deux générations successives.

On trouvera dans la référence [5] une liste des équations de ce type les plus usitées ainsi que les sources correspondantes. Ces équations s'appliquent toutes à des fonctions présentant la forme caractéristique décrite sur la figure 4, avec une partie ascendante et une partie descendante séparées par un point critique, cette forme étant destinée à rendre compte de l'existence d'un phénomène de régulation permettant aux populations de croître aux densités faibles et les forçant à décroître aux densités élevées.

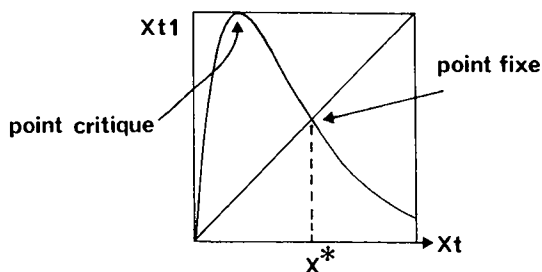


FIG. 4.

Pour une équation donnée, l'allure précise de la fonction associée dépend d'un ou de plusieurs paramètres, comme dans le cas de l'équivalent discontinu de l'équation différentielle logistique classique :

$$X_{t+1} = X_t \exp \left[r \left(1 - \frac{X_t}{K} \right) \right]$$

pour laquelle r représente le taux de croissance intrinsèque de la population et régit la forme de la fonction correspondante (Fig. 5), le paramètre K n'exprimant, lui, que la *capacité limite* du milieu.

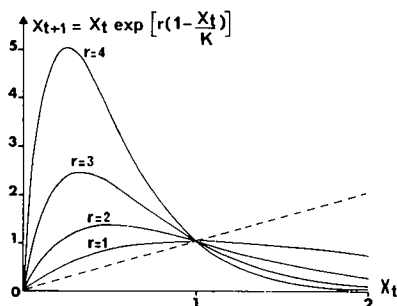


FIG. 5.

Pour chaque valeur que l'on peut imposer à r , une simple construction graphique permet d'obtenir l'évolution temporelle de la population qui, dans le cas

présenté sur les figures 6 et 11 ($0 < r < 2$), se stabilise après quelques oscillations transitoires à la valeur X^* relative au point fixe non trivial (1) pour lequel $X_{t+1} = X_t$.

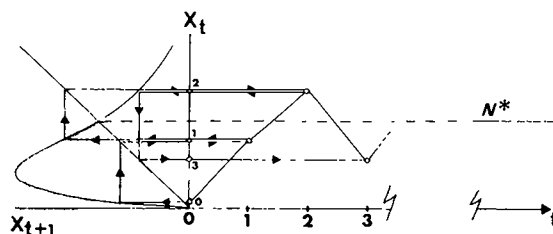


FIG. 6.

La stabilité de X^* dépend de la pente de F en ce point [6] qui s'avère stable pour une pente comprise entre -1 et $+1$ et instable autrement ; c'est pourquoi elle dépend aussi de la valeur de r . Dans ces conditions, il est aisé de constater que si on augmente la valeur de ce paramètre au-delà de 2 ($2 < r < 2,53$) il s'ensuit que l'évolution temporelle de la population se stabilise en un cycle limite à deux états (Fig. 7). Ces états

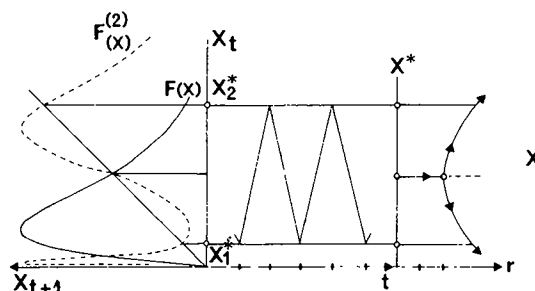


FIG. 7.

correspondent à deux points fixes stables associés à la fonction

$$X_{t+2} = F(X_{t+1}) = F[F(X_t)] = F^{(2)}(X_t)$$

qui s'obtient, elle-aussi, par une construction graphique simple (Fig. 8).

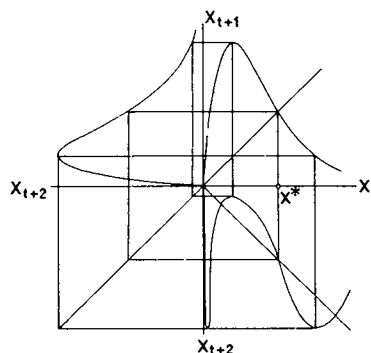


FIG. 8.

(1) C'est-à-dire pour lequel X_{t+1} et X_t ne sont pas nuls.

Lorsque r est compris entre les valeurs 0 et 2, la courbe $F^{(2)}$ présente un seul point fixe stable et non trivial, le même que $F : X^*$. Lorsque r atteint puis dépasse la valeur 2, les pentes atteintes par F et $F^{(2)}$ au point X^* entraînent l'instabilité de ce point, tandis que deux nouveaux points fixes associés à $F^{(2)}$ apparaissent. Pour des valeurs de r comprises entre 2 et 2,53, ces points d'équilibre sont stables (Fig. 9), ce qui cesse d'être le cas lorsque r dépasse la valeur 2,53 parce qu'alors les pentes de $F^{(2)}$ en ces points deviennent trop élevées.

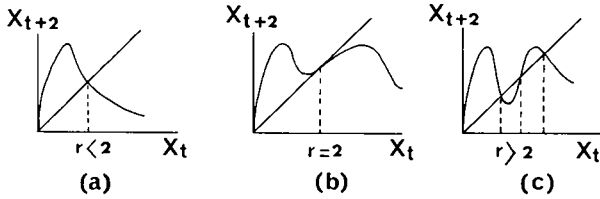


FIG. 9

On se convaincrait aisément, à l'étude des points fixes associés à $F^{(4)}$, à $F^{(8)}$, etc..., comme à celle des évolutions temporelles correspondantes de la population, que cette dernière tend à se stabiliser sur un cycle limite à 4 états, puis à 8 états, etc... à chaque fois que l'on fait croître r au-delà de valeurs critiques de plus en plus rapprochées les unes des autres.

En d'autres termes, lorsqu'on fait croître r à partir de la valeur 0, le seul point fixe initialement stable se transforme, par une série de bifurcations de pente successives, en une hiérarchie de nouveaux points fixes stables apparaissant par paires (Fig. 10), tandis

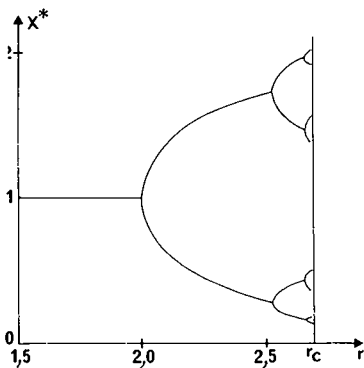


FIG. 10.

que les populations correspondantes tendent à se stabiliser, d'abord en un seul point d'équilibre, puis en une série de cycles limites de périodes 2^n ($n \rightarrow \infty$) (Fig. 11).

L'éventail des valeurs de r durant lesquelles un cycle limite donné est stable tendant à se reserrer à mesure que n augmente, il s'ensuit que le processus qui vient d'être évoqué converge vers une valeur critique r_c de r (valant 2,692 4... dans l'exemple présent).

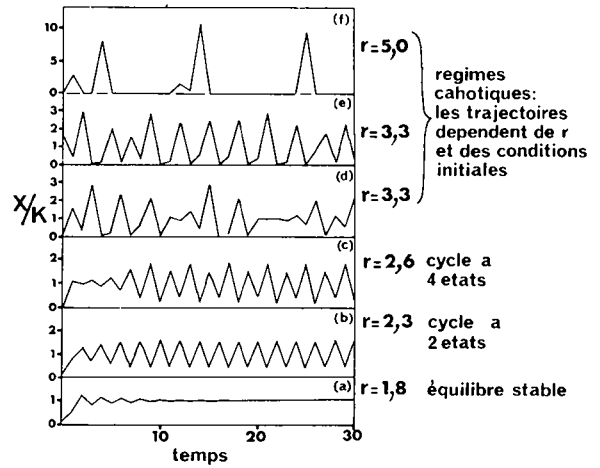


FIG. 11.

Pour chaque valeur de r supérieure à r_c , il existe un nombre infini d'orbites périodiques différentes ainsi qu'une quantité non dénombrable d'états initiaux pour lesquels la trajectoire de la population correspondante, quoique bornée, ne se stabilise sur aucun cycle. Le système présente un régime chaotique qui a donné lieu à plusieurs études détaillées au plan mathématique, [7], [8], et ce notamment dans le cadre de ce colloque (Derrida, Tresser). Aussi nous contenterons-nous d'en rappeler ici qu'à partir d'une valeur appropriée du paramètre r (égale à 3,10 dans l'exemple présent) un type nouveau de bifurcation apparaît par effet de tangence à partir de la courbe $F^{(3)}$ (Fig. 12).

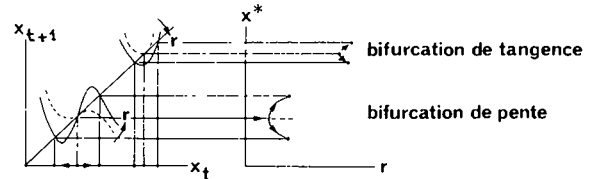


FIG. 12.

Ce phénomène donne lieu à l'existence de deux cycles limites à 3 états, l'un stable et l'autre instable, qui, sous l'effet de nouvelles cascades de bifurcations, se transforment en cycles de périodes 3×2^n ($n \rightarrow \infty$), jusqu'à ce que r atteigne une nouvelle valeur d'accumulation (égale ici à 3,196).

On peut trouver dans la littérature écologique — et plus précisément dans celle qui a trait à la modélisation des dynamiques de populations — de nombreux autres exemples de bifurcations.

Ainsi Guckenheimer, Oster et Ipaktchi [9] ont-ils étudié le cas d'une population à deux classes d'âges dont le devenir est régi par un modèle matriciel de Leslie, [10]

$$\begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}_{t+1} = \begin{pmatrix} f_1 & f_2 \\ S & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x_1 \\ x_2 \end{pmatrix}_t$$

dans lequel les taux de fécondité sont rendus dépendants de la densité de la population :

$$f_i = r \exp[-0,1(x_1 + x_2)]_{i=1,2}$$

tandis que le taux de survie S de la première classe est fixé à 1.

Dans ces conditions, la dynamique d'une telle population présente 4 types de bifurcations selon la valeur du paramètre r (Fig. 13) : des bifurcations de pente ou de tangence comme dans le cas précédent, mais aussi des bifurcations apparentées à celle de Hopf [11] ou des bifurcations vers des attracteurs étranges [12] autres que des points fixes ou des orbites périodiques.

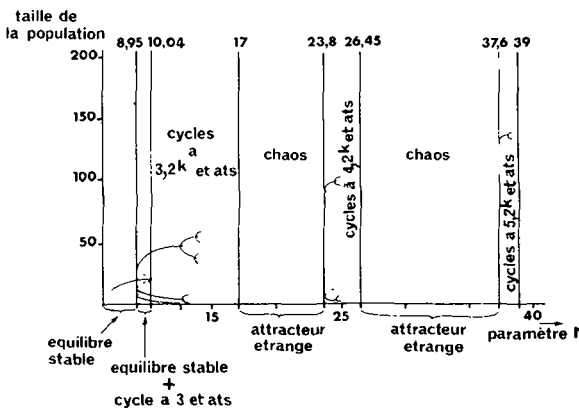


FIG. 13.

Lorsque r est inférieur à 8,95, le seul attracteur du système est un point d'équilibre. A partir de $r = 8,95$, un cycle limite stable à 3 états associé à un cycle limite instable analogue se forme autour de ce point d'équilibre par bifurcation de tangence.

Lorsque r augmente au-delà de 8,95, la taille du cycle limite instable décroît jusqu'à ce que, pour $r = 10,04$, ce dernier se résorbe dans le point d'équilibre qui devient instable à son tour, la bifurcation correspondante s'avérant être en quelque sorte l'inverse d'une bifurcation de Hopf.

Lorsque r augmente encore, une cascade de bifurcations de pente génère des cycles à 3×2^n états, tandis qu'à partir de la valeur $r = 17$, la dynamique du système considéré bifurque vers un attracteur étrange (Fig. 14), structurellement stable entre $r = 17$ et $r = 23,8$.

Un autre attracteur étrange apparaît entre les valeurs $r = 26,45$ et $r = 37,6$, tandis que, de part et d'autre de son domaine d'existence, des cascades de bifurcations de tangence et de pente génèrent des cycles à 4×2^n et 5×2^n états.

Dans le cas d'un modèle prenant en compte deux espèces, l'une représentant des proies (H) et l'autre des prédateurs (P), et défini par un système non linéaire de deux équations aux différences

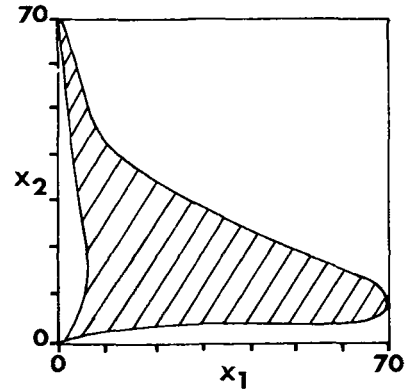


FIG. 14.

$$H_{t+1} = H_t \exp \left[r \left(1 - \frac{H_t}{K} \right) - aP_t \right]$$

$$P_{t+1} = \alpha H_t [1 - \exp(-aP_t)]$$

Beddington, Free et Lawton [13] ont montré que la dynamique correspondante dépend de deux paramètres (Fig. 15), le taux de croissance des proies (r) et le rapport du nombre de proies à l'équilibre H^* sur la capacité limite K du milieu ($q = H^*/K$).

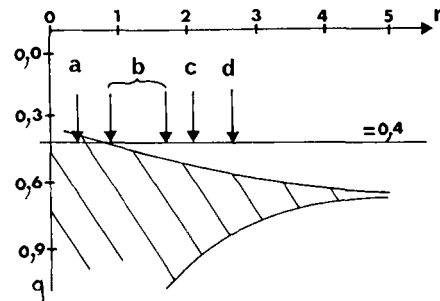


FIG. 15.

Une étude de la dynamique d'un tel système lorsque q est maintenu fixe tandis que r est laissé libre d'augmenter révèle l'existence d'un point fixe stable, puis d'une série de cycles limites à périodes croissantes mais non entières, qui bifurquent ensuite en cycles de périodes entières égales à 5, 10, 20, ... 5×2^n , puis vers un attracteur étrange (Fig. 16).

Des phénomènes de bifurcation analogues ont été observés à propos de modèles de dynamiques de populations supposant un écoulement continu du temps et représentés, par conséquent, par des équations différentielles.

Ainsi Auslander, Oster et Huffaker [14] ont étudié la dynamique d'un système à deux espèces, parasites et hôtes, prenant en compte l'âge des individus

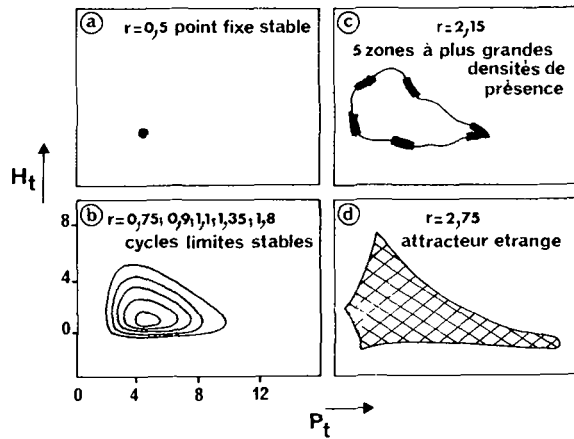


FIG. 16.

concernés (Fig. 17) et régi par deux équations aux dérivées partielles :

$$\frac{\partial p(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial p(t, a)}{\partial a} = -\mu_p(t, a) \cdot p(t, a)$$

$$\frac{\partial h(t, a)}{\partial t} + \frac{\partial h(t, a)}{\partial a} = -\mu_h(t, a) \cdot h(t, a)$$

dans lesquelles $\mu_p(t, a)$ et $\mu_h(t, a)$ représentent les taux de mortalité relatifs à chaque classe d'âge de chaque population, $p(t, a)$ et $h(t, a)$ les fonctions de densité des parasites et des hôtes.

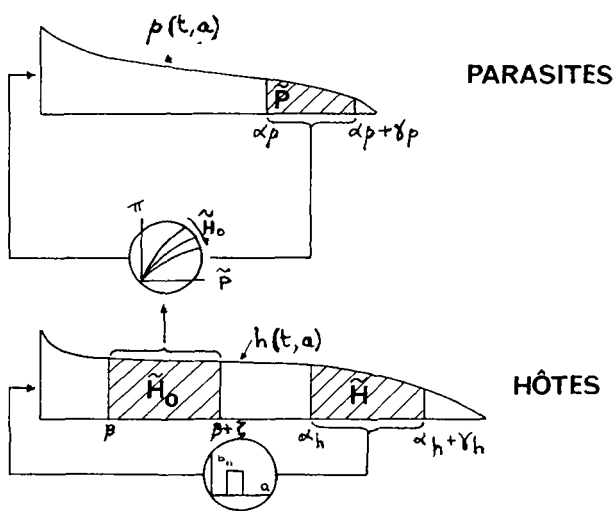


FIG 17.

Les fécondités de chaque classe d'âge $b_p(\cdot)$ et $b_h(\cdot)$ étant prises en compte dans les conditions aux limites :

$$p(t, 0) = \int_{\alpha_p}^{\alpha_p + \gamma_p} b_p(a, \tilde{P}, \tilde{H}_0) p \, da$$

$$h(t, 0) = \int_{\alpha_h}^{\alpha_h + \gamma_h} b_h(a) h \, da$$

il apparaît que les interactions entre les deux populations dépendent du terme $b_p(\cdot)$ à propos duquel on peut faire l'hypothèse simple que la probabilité de parasitage (π) dépend de rencontres aléatoires entre hôtes et parasites et s'exprime par une loi de Poisson [15] :

$$\pi \sim \tilde{H}_0 [1 - \exp(-A \cdot \tilde{P}^K)] .$$

Dans une telle expression, K représente la constante de recherche du parasite et fait intervenir des phénomènes de régulation par la densité, tandis que A est l'aire de recherche du parasite et prend en compte l'hétérogénéité du milieu.

Lorsqu'on fait varier ces deux paramètres dont dépend la force des interactions entre les deux populations, il apparaît que, lorsque ces interactions sont faibles et le parasitage limité, les parasites disparaissent cependant que la population des hôtes se stabilise en une répartition en âges constante dans le temps (Fig. 18).

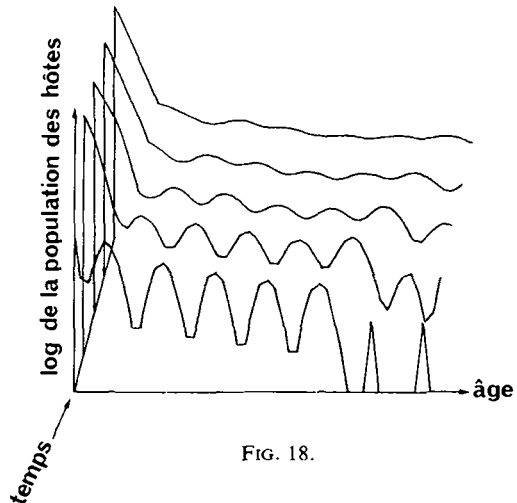


FIG. 18.

Par contre, lorsque la force des interactions dépasse un certain seuil, la dynamique du système bifurque vers un cycle limite d'amplitude finie correspondant à des ondes parcourant les deux populations en décalages de phases constants de génération en génération (Fig. 19 et 20).

On trouverait, enfin, dans la référence [16] l'étude d'un modèle de compétition entre trois espèces défini par un système de Lotka-Volterra :

$$\frac{dN_1}{dt} = N_1 [1 - N_1 - \alpha N_2 - \beta N_3]$$

$$\frac{dN_2}{dt} = N_2 [1 - \beta N_1 - N_2 - \alpha N_3]$$

$$\frac{dN_3}{dt} = N_3 [1 - \alpha N_1 - \beta N_2 - N_3] .$$

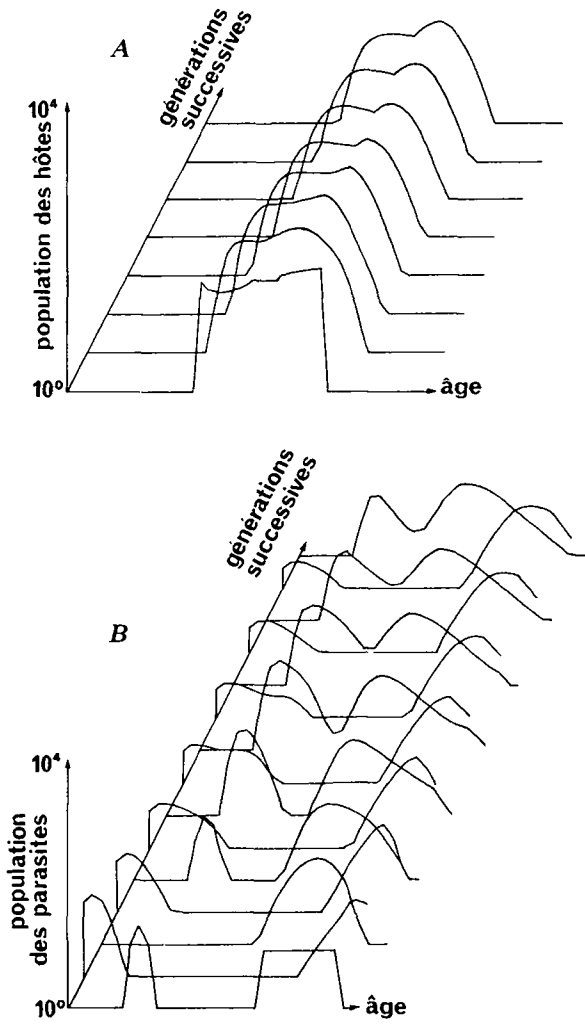


FIG. 19.

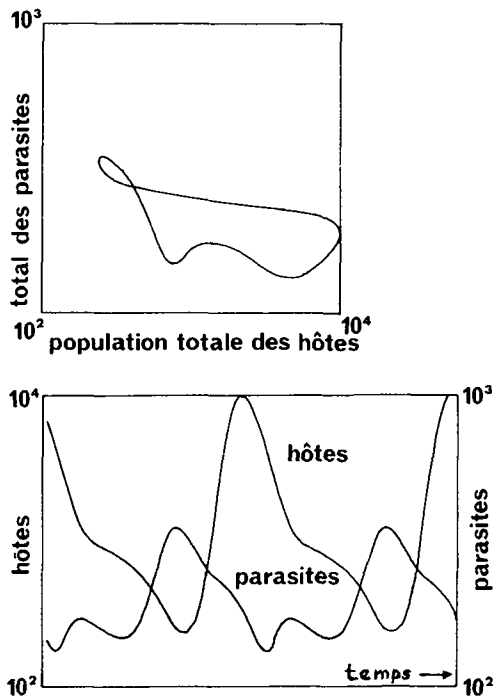


FIG. 20.

Selon les valeurs des paramètres α et β (Fig. 21), la dynamique d'un tel système bifurque d'un état d'équilibre stable à un cycle limite (Fig. 22) puis à une orbite non périodique bornée (Fig. 23).

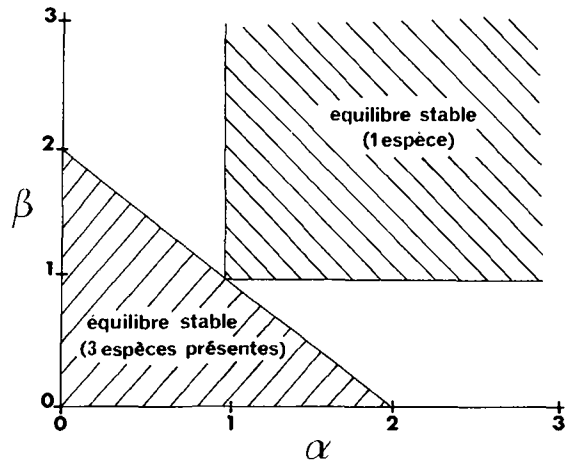


FIG. 21.

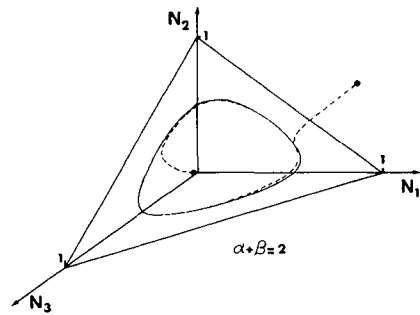


FIG. 22.

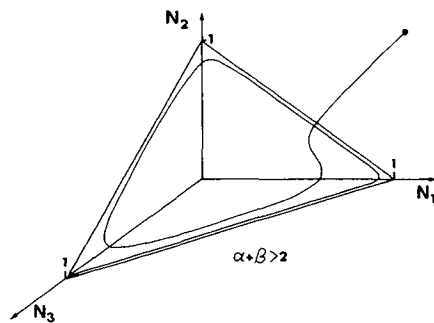


FIG. 23.

L'étude des dynamiques de systèmes non linéaires simples tels que ceux qui viennent d'être évoqués conduit l'écologiste à deux séries de conclusions importantes.

En premier lieu, il apparaît que, pour des valeurs appropriées des paramètres régissant leurs dynamiques, ces systèmes peuvent présenter des trajectoires bornées qui ne se stabilisent ni sur un point fixe, ni sur une orbite périodique. Dans ces conditions, bien que ces dynamiques relèvent d'un déterminisme rigoureux,

il est tout à fait possible que les trajectoires relatives à deux points initiaux choisis aussi proches l'un de l'autre que possible présentent des divergences très accusées au bout d'un temps suffisamment long, à l'image d'un processus aléatoire.

Il faut donc en conclure que même à partir d'un modèle simple dont tous les paramètres seraient parfaitement déterminés, toute prédiction à long terme est impossible. C'est ce qu'on appelle l'*effet papillon* en météorologie (Réf. [17]), effet qui implique la fausseté de toute simulation de l'évolution du temps, à partir d'un modèle rigide qui, très loin dans le passé, aurait négligé les effets sur l'atmosphère d'un battement d'ailes de papillon.

Il faut en conclure, de plus, que l'observation sur le terrain de fluctuations aléatoires dans les décours temporels de telle ou telle variable d'état caractéristique d'un système écologique donné peut aussi bien être due à des phénomènes réellement aléatoires qu'à des phénomènes strictement déterministes. Dans ces conditions, la controverse sur la nature exogène (facteurs du milieu) ou endogène (dépendance de la densité) des régulations des populations naturelles [18], risque de relever longtemps encore du domaine de la théorie pure...

Il faut en conclure enfin que toute modélisation d'un système écologique — fût-il très simple — aura d'autant plus de chances de refléter une réalité quelconque qu'elle reposera sur une étude plus fine des processus et interactions régissant la dynamique de ce système.

En deuxième lieu, il est clair que les considérations qui précèdent sont étroitement liées à la notion de *résilience* définissant l'aptitude d'un système à absorber des perturbations sans disparaître ou changer de régime dynamique (Réf. [19]).

Les systèmes simples qui ont été évoqués ici présentent, en effet, plusieurs régimes dynamiques différents selon les valeurs prises par un ou plusieurs paramètres pertinents. Les attracteurs des trajectoires correspondantes — qu'il s'agisse de points fixes, de cycles limites ou d'attracteurs étranges — ainsi que les domaines d'attraction qui leur sont liés ⁽²⁾ — se transforment en fonction des changements subis

⁽²⁾ Domaines dont les limites peuvent être précisées par simulation ou, parfois, par voie analytique au moyen d'une fonction de Lyapunov idoine.

par ce ou ces paramètres. Aussi est-il possible de définir un espace des variables d'état et paramètres caractéristiques d'un système donné au sein duquel s'isolent les domaines de résilience relatifs aux divers régimes dynamiques que ce système est susceptible de suivre [20] (Fig. 24).

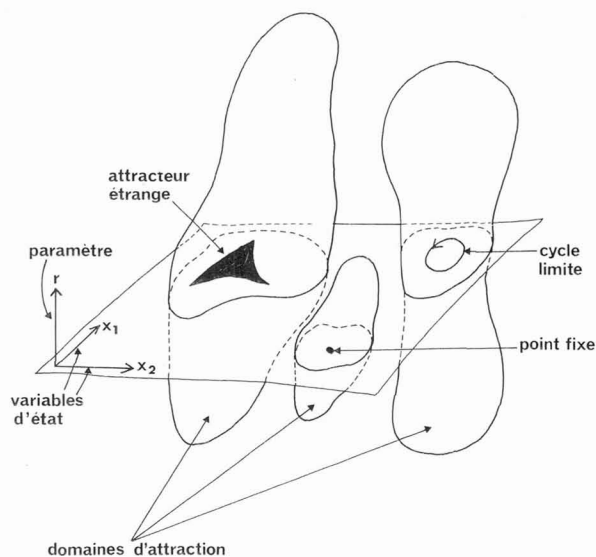


FIG. 24.

Ainsi un système dont les trajectoires sont sous la dépendance d'un point fixe attracteur restera dans ce régime dynamique tant qu'une perturbation suffisamment forte de ses variables d'état ou paramètres ne l'entraînera pas hors des limites du domaine de résilience correspondant. S'il sort de ces limites, par contre, il pourra entrer dans un autre domaine de résilience et persister dans un régime dynamique nouveau, comme il pourra disparaître sous l'effet de la fuite à l'infini ou vers zéro de ses variables d'état.

Pour des systèmes plus complexes que ceux qui ont été évoqués ici et pour lesquels le nombre des variables d'état et paramètres pertinents dépasse 3, les domaines de résilience sont des hyper-volumes dont l'étude devient rapidement très difficile. Il convient alors de procéder à des coupes de ces hyper-volumes [21], ou de recourir aux techniques de l'analyse statistique multivariée [22], pour se faire une idée approximative de leurs limites.

Bibliographie

- [1] PATTEN, B. C., *Systems Analysis and Simulation in Ecology* (Academic Press) 1971-1976.
- [2] MAY, R. M., *Theoretical Ecology. Principles and Applications* (Blackwell) 1976.
- [3] SUTHERLAND, J. P., *Am. Nat.* **108** (1974) 859-873.
- [4] JONES, D. D. (1975) IIASA RR-75-15.
- [5] MAY, R. M. et OSTER, G. F., *Amer. Nat.* **110** (1976) 573-599.
- [6] SAMUELSON, P. A., *Econometrica* **10** (1942) 1-25.
- [7] LI, T. Y. et YORKE, J. A., *Am. Math. Monthly.* **82** (1975) 985-992.
- [8] MAY, R. M., *Nature* **261** (1976) 459-467.
- [9] GUCKENHEIMER, J., OSTER, G. F. et İPAKTCI, A., *J. Math. Biol.* **4** (1977) 101-147.

- [10] LESLIE, P. H., *Biometrika* **35** (1945) 213-245.
- [11] MARSDEN, J. et MCCrackEN, M., *The Hopf Bifurcation* (Springer Verlag) 1976.
- [12] RUELLE, D. et TAKENS, F., *Commun. Math. Phys.* **20** (1971) 167-192.
- [13] BEDDINGTON, J. R., FREE, C. A. et LAWTON, J. H., *Nature* **255** (1975) 58-60.
- [14] AUSLANDER, D. M., OSTER, G. F. et HUFFAKER, C. B., *J. Franklin Inst.* **297** (1974) 345-376.
- [15] HASSELL, M. et VARLEY, G., *Nature* **223** (1969) 1133-1137.
- [16] MAY, R. M. et LEONARD, W. J., *SIAM J. Appl. Math.* **29** (1975) 243-253.
- [17] LORENZ, E., *J. Atmos. Sci.* **20** (1963) 130-141.
- [18] KREBS, C. J., *Ecology* (Harper and Row) 1972.
- [19] HOLLING, C. S., *Rev. Ecol. Syst.* **A 4** (1973) 1-24.
- [20] GRÜMM, H. R., IIASA Conference'76, vol. 2 (1976) p. 225-234.
- [21] BEDDINGTON, J. R., FREE, C. A. et LAWTON, J. H., *J. Anim. Ecol.* **45** (1976) 791-815.
- [22] AUSTIN, M. P. et COOK, B. G., *J. theor. Biol.* **45** (1974) 435-458.